

アカマツ林における菌根菌—マツタケ—の

微生物生態学的研究 II

マツタケの菌根

小川 真⁽¹⁾

Makoto OGAWA: Microbial Ecology of Mycorrhizal Fungus-
Tricholoma matsutake (ITO et IMAI) SING. in Pine Forest II
 Mycorrhiza formed by *Tricholoma matsutake*

要 旨: マツタケがアカマツの根に形成する菌根は枝分れの多い黒変したホウキ状またはテングス状の菌根で, 特有の刺激臭を持つ。束状発達不良の菌糸は根に不規則に着生し, 菌套を形成しない。表皮細胞は菌の着生によって黒化し, 崩壊する。菌糸はハルティヒネットを形成せず, 細胞間げきに入り, 時に細胞内にも侵入する。この侵入状態からマツタケ菌は寄生性の菌根菌であると考えられた。根の中に含まれるデンプン粒は菌の栄養源として, 糖化吸収されるものと思われた。菌の寄生的侵入によって側根の分枝ははげしくなり, 弱い根では成長点まで菌に犯されるが, 主根や1次の側根の根端には菌が侵入しない。

菌根の発育段階を形態的に3区分し, 分解段階を脱落する菌根の状態から2区分することができた。菌根の成長にともなって, 黒変した側根は脱離し, 分解される。菌をもった表皮も2次成長の進行にともなって剥離する。脱離した菌根とアカマツの細根は分解され, 太い根を残して消失した。

菌根は通常, 3月から5月にかけてシロの外周で形成され, 成長する。5月から7月に側根が菌根にかわり, 夏には最大量に達する。子実体発生後に菌根の大部分は枯死し, 分解され, シロの先端には少量の菌根の再生が認められる。これが翌年の菌根成長のもとになる。冬には菌根の成長が休止するが, マツタケの菌根は多年的であるといえる。

マツタケのシロの外周にはマツの根が少なく, シロ内部で特異的に増加する。菌根および細根の量はシロの縁部でもっとも高く, シロ内部では枯死根や未分解有機物が増加する。他の植物の根も多くはシロ内部で枯死分解するが, シロのイヤ地の消失にともなって再侵入する。A₀層にある根への菌の影響は少ない。マツタケのシロはこのような菌根の連続成長と集中的な菌根の形成能力によって保たれている。

序

アカマツ, その他の針葉樹の多くは外生菌根を形成し, マツタケもアカマツ, ツガ, コメツガ, ハイマツ, エゾマツ, アカエゾマツなどの林に発生し, マツタケの近縁種はシイやコナラなどの林に発生する。マツタケとその近縁種はいずれも寄主に菌根を形成し, 寄主に依存して生活する(小川未発表)。

マツタケがアカマツに外生菌根を形成するという事実は三村⁵⁾によって観察され, 細根が菌によって菌根化することが確認された。増井⁶⁾はマツタケの菌根の形成過程を観察し, 若い菌根と古い菌根を分け, 黒変すると根の伸長が停止し, 全体として樹枝状になることを認めた。菌根の内部構造の観察からマツタケの菌糸が細胞間げきに入り, 表皮や皮層にタンニン様物質が集積し, 細胞内にも侵入することから, マツタケには寄生的性質があるとした。また, マツタケはその菌糸の生息位置から見て栄養の大部分をアカマツからうけているであろうという。増井の研究以後の菌根に関する研究は広木²⁾や富永¹⁰⁾によってもな

されているが、その結果は増井のものとはほぼ同様である。

マツタケが菌根を形成しうるアカマツの根が細根であることから、広江¹⁾はアカマツの根系を粗大根系と微細根系とに分けて考える必要があるとし、三根⁶⁾はマツタケが必ずしも、1本のアカマツのみに着生するのでないことを菌根をたどって確認した。

一方、マツタケの栄養要求性については小川⁷⁾が菌根と関連づけて予報し、広本⁸⁾はアカマツの葉の抽出物によって、アカマツの根の生理と菌の栄養要求性とを関連づけようとした。マツタケの作る菌根の生理学的研究や、菌根合成に関する報告された研究例はほとんどない。

菌根の生態に関する研究例、ことにシロと関連づけた研究⁹⁾も数少ない。マツタケの菌根も他の一般外生菌根と同様、菌と根の双方の成長周期の調和点で形成される。したがって、当然形成過程をもち、菌根としての働きが菌と根のいずれかの衰退によって終わると、分解消滅する過程をもつ。また、菌根の形態は根と菌の双方の性質によって決定される。ことに菌糸の自然状態における形態と菌根の形態には関連性がつよい。これらの点については別に述べることにする。

本報告ではマツタケがアカマツに形成する菌根に限って、その形成と消滅の過程、季節による成長およびマツタケのシロにおける菌根とアカマツの根、その他の有機物の分布状態について述べる。

1. 菌根の外部形態と内部構造

I 報⁹⁾、マツタケのシロの形態の中でマツタケがアカマツに形成する菌根については少なからず記述した。したがって、ここでは詳細な観察を行なった場合について述べることにする。

材料と方法

菌根の採取は主として調査地 a (後報) と b⁹⁾においてシロの形態を観察する際、同時に行なったが、菌根の先端や季節的变化などを見る場合には、各地においてシロから部分的に掘りとった。

土壌と密着した菌根は水道水で洗浄後、透水性を大にするためにアルコール液または合成洗剤を加えて振とう洗浄した。材料はできるかぎり低濃度のアルコールにつけ、冷蔵保存した。細胞内容物を見る場合には水で洗浄するにとどめるか、またはカルノアの固定液や30%エタノールに浸漬して観察を行なった。

外部形態の観察は肉眼的に行ない、部分によっては実体顕微鏡によって行なった。内部構造は徒手切片をつくって検鏡し、縦断面や横断面を観察した。菌糸の染色には主としてコットンブルーとメチレンブルーを使用し、細胞内容物の染色には常法に従って、各種の染色剤を使用した。

結果と考察

A. 菌根の概形

マツタケの菌根ばかりでなく、他の形態を示す菌根についても、菌根が形成され、分解していく過程を見るためには概形をとらえておく必要がある。

調査地 a において、1964年5月に採取した菌根の集団を図 1-a (図 6-c まで末尾プレート) に示す。この菌根集団はシロの先端から前年の子実体発生位置までを土壌とともに掘りとり、現存状態を損わないように平面に並べたものである。

シロは矢印しの方向に拡大し、先端には菌の侵入していない白色多汁質の太い根 (以下、主根という)

が伸長し、この根が成長するに従って、基部からは細い根（以下、側根という）が発根する。主根と側根の区別および1次、2次など、側根の回数による区別は便宜的なものであって、明確な基準はない。ここでは2次成長を行なって（表皮と皮層が内鞘から離脱して、樹皮を生ずる）、成長が速くかなり長期間成長を持続する根を主根とし、2次成長を行なわないで、短命で枯死するものを側根とした。主根と側根の見かけ上の区別は根端の大きさが前者では太く、後者では細いことによってなされた。

菌根集団の先端近くでは太い黒色の菌根が多く、これらはシロ内部から伸長した根の先端にあたる。子実体の発生位置から前方では菌のついた活性な菌根が多く、シロ内部では種々の太さの菌根でない根がらみあっていた。マツタケの菌根は、このように菌糸の活性の高い場所に集中的に形成された。

図1-bに菌根の形成過程を示す。図のもっとも太い主根はシロの内部から外部に向かって斜めに伸長していた。この主根の基部から出た数本の根は、互いに平行にシロ外部に向かって伸長し、これらの根の最先端は菌糸層とはほぼ一線に並んだ。これらの根は基部に多くの枯死した側根（一時菌根となった根の残骸）をもっていることから、数年前からこの時まで菌根を形成し続けたといえる。すなわち、シロの拡大にともなって、菌根が連続的に形成されることは明らかである。

菌糸が年に伸長する幅は約10 cm、活性な菌根が1年間に形成されるのもほぼ同量であることから、菌糸の成長と菌根の形成量との間には密接な相関関係があると考えられる。菌根化した主根は、勢いがつよい場合には長期間にわたって菌根を形成しつづけるが、1次、2次の側根も勢いがつよく、根端が菌に犯されない場合には主根と同様、菌根を形成しつづけたと考えられる。次数の高い側根や勢いの弱い側根では先端まで菌に犯され、成長が停止していた。したがって、マツタケの菌根はテングス状の菌根となり、他の菌根と異なって多年生である。

シロの進行方向に対して直角に根が入った場合を図1-cに示す。シロの拡大方向に発根分岐する能力をもった根があり、菌糸がこの根に達すると、発根と分岐が促進され、菌根が形成される。菌がつかない場合には、この根は十分な成長を示さない。この図の例では根の勢いが弱く、主根の先端の成長が停止し、発根頻度も低かったが、側根の伸長方向はシロの外部に向かっていて、シロ内部に向かった根は上方または下方に向かい、1~2 cm 伸長しているにすぎなかった。

太い根から菌根が形成された場合を図1-dに示す。この根は太さ2~2.5 mm、シロの外部にあって、菌糸の着生によって菌根を形成したものであるが、菌根の発育は不良であった。活性な菌根を発生する母体となる根の最大の太さは直径約5 mmであったが、多くは1~2 mmで、2.5 mm以上の太さの根から発生した菌根は量も少なく、短命である。

図1-dの左の根はシロの進行方向と逆にシロ内部に向かって伸長した根である。上方の先端はシロ内部に向かっており、成長点はなく、枯死しかけていた。中間に房状に菌根が形成されていた。この部分が菌糸の活性な部分にあたる。シロ内部に向かって伸長した根は、乾燥や分解力のつよい微生物のために枯死分解することが多い。

B. 菌根の発育および分解段階

マツタケの菌根が菌の成長と根の成長の同調的な動きによって形成され、消滅することはI報⁹⁾において述べたとおりである。菌根の形成から消滅までの全過程が明りょうとなるのは4月から5月にかけての期間である。ここでは1964年5月に調査地aにおいて採取したものについて詳述する。

a. 菌根発育段階-1

〔外部形態〕 図 2-a に示す根はシロの層Ⅰから層Ⅱにあって、アカマツの主根にマツタケの菌糸が着生を始める状態、すなわち、菌根化の始まる状態である。この根の根冠の部分は層Ⅰを貫通して未感染土壤に出ていた。

主根の先端約 1 cm には菌糸の侵入がなく、白色汁質で太く、成長点をもった根端は錐状になり、表面は糸状の表皮細胞でおおわれていた。主根の基部から根端に向かって黒色、褐色、白色とかわり、褐色部分は 2~3 cm で、表面にタコ足状に分岐した付着器様の菌糸が所々に着生していた。菌糸は表皮細胞の間げきに入る。根が褐色から黒色になるにつれて根面の菌糸密度は高くなった。根端から 3 cm の所から基部まではほぼ全面に菌糸が着生したが、他の菌根に見られるようなマントルは形成されず、菌糸は不定形の束状のままからみついた状態となった。菌糸は半透明から白色で肉眼的には判別しがたい場合もあった。菌糸は隔膜をもち、嘴状突起を欠き、気胞にとむ。

根端から 4~5 cm はなれた表皮の黒化した所では、側根の発根が始まる。1 次の側根は瘤状で表皮と皮層を破って発根し、根端には菌糸が侵入しない。次数の高い側根では根端に菌糸が侵入する場合もある。側根では一般に根端以外の部分の表皮細胞の間げきに菌糸が侵入する。

菌根の発育段階-1 では 2 次以上の側根の発生はない。側根の発根が菌糸の着生によって促進されるのか、発根後の伸長が促進されるのかという点については不明確な点が多い。ただし、一般に通常の根には菌の着生がない場合にも、多数の側根原基があり、菌根を形成しない場合でも側根はある程度成長できることから、マツタケ菌糸の着生は根の伸長成長を促進するのにすぎないともいえる。

この主根の伸長量（長さ）は A_0 層内に生育する同程度の根に比して少なく、屈曲も激しい。正常な成長をした根では同一平面に左右相称、主軸に対して直角、互生に近い状態で側根が発根する。菌根の場合には屈曲やねじれが激しくなり、側根の発根方向は変化にとむ。ただし、これによって内部構造が変わることはない。

〔内部構造〕 主根の根端の内部組織は通常の根のものと異ならない。菌は根冠のある部位には入らず、表皮の形成されたところから着生する。根冠および根端にはデンプン粒（ヨード・ヨードカリによって紫色）が充満しており、その部位には菌が侵入しない。

表皮が褐変し、菌が侵入しはじめた部位の横断切片を図 2-b に示す。菌糸は表皮の細胞間げきに入る。表皮の細胞膜は褐色になり、表皮細胞には赤色のタンニン様もしくは樹脂様物質が集積していた。表皮細胞は菌糸の着生と同時に変形し、おしつぶされた状態となった。この状態では菌糸が表皮細胞内部に侵入するが、このような強度の侵入は根面全体でなく、部分的である。アカマツの根の表皮細胞は通常の根でも細胞間の結合がよわく、成長するにつれて崩壊する。

縦断切片を図 2-c に示す。菌根は正常な根と異なって根毛を欠く。侵入の初期に菌糸は表皮細胞にうすくつき、細胞間げきにわずかに入る程度であった。根面の菌糸密度はまばらで、やや太い菌糸はその形態からマツタケのものであると思われた。

b. 菌根発育段階-2

〔外部形態〕 図 3-a に示す菌根はシロの層Ⅱおよび層Ⅱと層Ⅲの境界に形成される。菌糸と根と土壤の結合が強く、菌糸のマットの中に側根が発根して菌根化するように見える。

この段階の菌根は刺激臭強く、汁質で太く、黒色がつよい。側根は伸長せず、1~2 次のやや太い側根

が多い。

先に発育段階-1 をへた主根では表皮に多量の菌糸が着生し、黒色が強く、汁質であるが、根はもろく表皮はくずれやすい。古い部分では菌糸の量が減少し、皮層にまできれつが入り、表皮と皮層が脱落する前段階が認められた。

1 次の側根は数 mm 伸長すると、2 次の側根、ついで 3 次の側根を発生するが、いずれも十分伸長成長しないまま分岐するために樹枝状となり、根の密度が増加する。側根の多くは発根すると同時に菌の侵入を受け、黒変する。1 次、2 次などの側根の根端は菌の侵入を受けないのが通例であるが、勢いの弱い根は菌に犯される。菌による侵入が根端に及ぶか否かは回数だけの問題ではなく、むしろ根の生理的状態の問題であるように思われる。多数の根の間の生理的な優劣によって菌の侵入の可否が決定されるのかもしれない。

〔内部構造〕 この菌根の横断切片と縦断切片とを図 3-b から d に示す。この段階の菌根の主根の縦断切片が図 3-b である。発育段階-1 の場合に比して菌糸の根面における密度は高かった。マントルは形成されなかったが、菌糸の着生した表皮細胞は萎縮し、褐色または赤褐色の物質が細胞膜や細胞内に沈着した。表皮細胞の内部にも菌糸が侵入した。

小さい細胞からなる 2～3 層の皮層外層の細胞間げきには図 3-c のように菌糸が入り、細胞膜が褐変し、細胞内容物も黄褐色になった。細胞間げきに入った菌糸は糸状で、ハルティヒネットに見られるような菌糸の変形はなかった。皮層の外層では細胞内部にも菌糸の入ることがある。皮層細胞内に侵入した菌糸は図 3-d のように先端が球状、ネット状、樹枝状などに変形した。皮層細胞内における菌糸の消化や細胞内を満たすほどの菌糸の成長はなかった。

皮層・内層の大形細胞には菌糸は侵入しない。細胞膜の褐変は弱いが、細胞内容物は黄褐色になった。この細胞では還元糖やアミノ酸の呈色反応が認められたが、油脂様物質に対する反応は弱かった。

デンプン粒は図 4-a に示すように中心柱のふり部の近辺と内鞘に分布し、皮層には認められなかった。菌糸とデンプン粒が直接接することはない、デンプン粒のある所では菌糸が認められないのが常であった。

この段階における側根への菌糸の侵入程度もほぼ上述の状態に近い。ただし、菌の侵入は急速に起こり、菌糸は発根したばかりの側根の根面にひろがり、表皮の細胞間げきに侵入した。3 次の側根に形成された菌根を図 4-b に示すが、表皮の発達が悪く、表皮は菌糸の侵入と同時に崩壊した。皮層も 4～5 層にすぎず、上層から菌糸が侵入すると細胞間げきだけでなく細胞内にも広がった。表皮と皮層の細胞膜は褐変し、細胞内容物も黄褐色となった。デンプンの量は主根に比して少なく、分布は中心柱に限られた。

c. 菌根発育段階-3

〔外部形態〕 この段階の菌根は層Ⅲに見られ、子実体発生に直接関与していると思われる。図 5-a の右半分はこの段階の菌根であり、左半分はそれに続く菌根分解段階-1 に属するものである。この図に示す例は前半の秋以降に成長した部分であるが、夏から秋にかけてはさらに多量になる。

この段階では発育段階-2 ではじまった側根の分岐伸長が盛んとなり、根は徒長して細く、菌の侵入によって黒変した。刺激臭は発育段階-2 に比して弱い。根の表面は菌糸におおわれているが、両者の結合状態はゆるみ、菌糸は綿毛状となった。

主根の成長はこの部分では停止し、やや細くなった。表皮と皮層の黒変はつよく、きれつを生じて部分

的に内鞘から分離しはじめていた。分離と同時に樹皮が形成され、2次成長が進行し、菌糸とのつながりはなくなった。2次成長をした根の内鞘にはデンプン粒が多い。正常な根では2次成長が始まると、表皮と皮層は褐変し、繊維状となって分離する。

側根の成長は主根の成長が停止すると盛んになり、分岐と徒長がつづく。菌糸は次数の高い根の根端にも侵入し、成長を停止した側根が多かった。側根の基部も主根と同様2次成長をはじめめるために黒変した表皮が脱離した。

〔内部構造〕 主根の黒変が著しい部位では発育段階-2の状態がさらに進行し、菌糸は皮層上層の細胞間げきから細胞内部にも入る。皮層の小形細胞には崩壊したものも認められたが、皮層の大形細胞には菌糸は侵入しない。内鞘と皮層の間に空げきが生じ、脱離が始まると同時に主根の中心柱では維管束の配列が完了する。デンプン粒は中心柱と内鞘に زیادیが多くなった。この段階の主根の表皮細胞は不定形となり、皮層でも細胞膜が肥厚して褐変し、細胞内にもほぼ全面にわたってタンニン様の黄褐色の物質が沈着した。このような剥離した外皮には多数の菌糸が着生し、黒色や褐色の菌糸も多くなった。すなわち、根面に生息するマツタケを始めとする多くの菌は外皮の剥離によって根から切り離される。樹皮が形成されると菌の侵入が容易に起こらないのが常である。

1次の側根の基部も主根と同様の過程をたどる。側根の根端でも菌の侵入ははげしく、皮層まで菌が侵入し、細胞内に入ることがある。このような場合にはデンプン粒はほとんどなく、部分的に皮層細胞は崩壊した。菌糸の皮層細胞内への侵入状態を図5-bに示す。

2次、3次などの側根では2次成長が基部でしか起こらないために外皮は大部分残存し、中心柱以外のほぼ全域に菌糸の侵入をうける。表皮と皮層の細胞は菌の侵入によって萎縮し、根の徒長がはげしいために根全体が軟質となった。維管束の発達も不十分である。

上の各段階を通じて、マツタケは他の菌根菌と同様に、2次成長が始まる以前の根もしくは2次成長をしない根の表皮から皮層に侵入し、2次成長と弱い短命な側根の脱落によって寄主から離れることにより、寄主に対して有害な作用をもたないといえる。また、成長点を犯さないことも重要な特徴である。

d. 菌根分解段階-1

〔外部形態〕 図5-aの左半分はこの段階の菌根である。これは子実体の発生跡である層Ⅳに多い。発育段階-3が進行し、菌と根の結合はほとんどなくなり、樹皮を生じた根や中心柱の露出した根が多くなるので、菌根と称することはできない。側根の大部分は成長が止まり、主根には樹皮が形成されているが、枯死した根は少ない。根の分解は急速に進行しないので、移行過程の根が多く、質的に不均一である。

主根の樹皮は黄褐色から黄白色、所々に黒色の剥離しない外皮が残存する。この根では菌根にならなかった主根に比して、樹皮や中心柱の発達が悪く、軟質であったが、菌糸の付着はなかった。

側根の基部は主根に類似するが、やや赤褐色、根端に近い方では全体が黒変し、萎縮した状態となった。側根全体が徒長によってもろく、容易に主根から離脱した。基部が赤く、先端の黒いコンボウ状に近い根が多くなるが、根端でも菌糸の付着がほとんど認められなかった。側根の根端が黒色の外皮をつけたまま残存するのは、菌根化がもっとも遅く始まったことと2次成長が起らず、皮層が分離しないことによる。この段階以後刺激臭がかわる。

〔内部構造〕 主根では樹皮が形成され、維管束も正常に発達する。

側根の外皮を剥離した赤褐色の部位には、時に中心柱にまで褐色の菌糸が入ることがあった。このよう

な根は枯死している。黒色の部位では表皮や皮層が原形をとどめず、根全体がくずれる。菌糸も断片状のものが認められたにすぎない。

これ以後の根については外部形態を述べるのにとどめる。

e. 菌根分解段階-2

この段階では分解段階-1 の細い側根が大部分基部を残して脱落し、主根と1次、2次の側根だけとなる。このような状態の根は子実体発生後ほぼ2か年経過した層Vに多い。図6-aに示す根はこの段階のもので先の分解段階-1と連続する。

シロの先端とつながり、活性な菌根を形成しつづけている太い根は生存するが、細い根の多くは枯死した。太い根は樹皮の発達が良好で、側根の脱落した黒色瘤状の突起をもち、樹脂を分泌する。根の屈曲が激しい。

同様の根の分解と脱落の過程がさらに進行すると、図6-bのような状態となった。側根はほぼ完全に脱落し、繊維状の部分を残すだけとなる。一度、菌根となった主根の多くは樹皮が未発達のまま成長を停止し、先端から腐朽したり、すでに分解されて繊維質の部分だけとなった。かなり太い根にも完全に腐朽したものがあつた。

ここに見られる根は正常な根に比して、一般にもろく、肥大成長が不良である。また、屈曲も激しく、側根の脱落した跡が多く、正常な根と比較すると一度菌根を作ったことが容易に見てとれた。このような根ではすでに新しい根を発根させる能力がうしなわれている。

図6-bの根のやや細い部分は数年内に分解し、図6-cの根のような肥大成長を続けた根だけが残存する。この根はシロの中心近くで採取されたが、直径5~7 mm, 年輪12~15で、分岐の激しいことからこの根も何年か以前には菌根となり、その後も成長しつづけたと思われる。

C. 菌根の成長と季節

シロの層位と菌根の成長段階との対応はI報⁹⁾のシロの季節的変化の項で、菌根の成長については先のBにおいて述べたとおりである。ここでは、野外における菌根の成長と季節の関係について述べる。

菌根は寄主であるアカマツの根や地上部の生理的性質の周期的変化、根の成長する土壌層位および樹齢などによって影響されながら形成される。また同時に、菌の成長周期も物理的な環境変化に支配され、菌根形成に影響する。菌根の形成から消滅にいたる過程の生理的、形態的变化は菌と根の、おのおののかなり独立性のつよい働きによって連続的に起こる。菌根の形成やその成長について考える場合には、菌と根の親和性のみならずそれを可能にする外的条件についても注意を払う必要がある。

菌根の外部形態が特徴的に変化する季節をあげると、a) 3月から5月の菌根形成期、b) 5月から7月の菌根成長期、c) 7月から9月の菌根成熟期、d) 9月から11月の菌根再成長期、e) 11月から3月の菌根休止期となる。

a. 3月から5月の菌根形成期

一般に関西地方のアカマツ林では、頂芽が伸長する前(3月初旬)からA₀層内の根が徐々に成長し始める。老齢樹の場合は成長量も少なく、1か月間に約10 cm, 若齢の場合は1か月に主根が15~20 cm伸長した。

調査地aの例では、A₀層以下の鉱質土層に成長する若い根は少なく、新しい根の発根も3月下旬となる。B層土壌(深さ10 cm)では根の成長が悪く、1か月に約7 cmであった。アカマツの根の成長時期

や成長量は年気象によって変わると思われる。

マツタケのシロは母材土壤中に発達するために、菌根になりうるアカマツの根の発根時期や成長量は、 A_0 層内に成長する根の場合と異なる。老齢林の場合には、マツタケと菌根を形成するアカマツの根の成長量は、 A_0 層内のマツタケと菌根を形成しない根の成長量より大となった。

冬季成長を停止していたアカマツの根は、菌糸層の中で成長し始めたが、根冠を菌に犯されないで残存したものだけが旺盛な成長を示し、勢いの弱い根は冬の間に枯死し、淘汰されたものと思われる。

この期間には側根の発根や成長が少なく、側根の発根は、主根の成長が低下し、頂芽の成長や葉の展開が盛んとなる時期に始まった。側根原基は菌の着生によって刺激され、根端に菌をつけないまま発根成長した。

主根の急速な伸長成長は冬の間に貯蔵された根の中の物質を利用して起こり、地上部の成長は根の成長による吸水力の増大にともなって盛んになると考えられる。シロについて見ると、主根の伸長成長は上層 (A_0 層と母材土壤の境界近く) で盛んになり、水平方向に伸びたが、下層ではこのような主根の成長はほとんど認められなかった。主根の伸長量はこの季節の雨量に左右される。たとえば 1965 年や 1967 年のように 4 月に雨量が少なかった年には、調査地 a において 5 月に入っても層 I を貫通して出た主根がなく、 A_0 層内でも約 2 cm 伸長していたにすぎない。

b. 5 月から 7 月の菌根成長期

主根の成長速度は通常梅雨期に入って低下しはじめる。春に伸びた主根の基部から側根が発根し、主根と同様の過程をたどって菌根化した。菌の侵入と 2 次、3 次の側根の発根が盛んとなるために、樹枝状となる。叉状に分岐した菌根はほとんどなかった。

菌の根への侵入程度は弱く、表皮と皮層上層の細胞間げきに限られており、菌糸は不定形の束状となって根面をおおった。

c. 7 月から 9 月の菌根成熟期

梅雨期に新しい葉が展開したアカマツでは、夏に同化量が増大する。主根の伸長成長は止まり、側根の伸長が盛んになった。主根の根端近くまで新しい菌根が絶えず形成され、5 月から 6 月に菌根化した側根はさらに多くの菌糸をつけて徒長した。シロの上層でも下層でも幾分遅れて菌根が形成されたが、これらの部分では菌根発育段階が急速に進行し、発根と同時に黒変し、徒長した。

菌糸の根への侵入も激しく、春に成長した主根の基部では皮層の細胞内にも菌糸が認められた。主根では 2 次成長も始まり、子実体発生前には外皮の剥離が見られた。9 月には主根や側根の伸長がほぼ完全に休止し、根端まで菌根化した根が増加した。

根は夏の間にその最大成長量に達し、分岐も伸長量とともに最大となった。細い菌根の中にはデンプン粒がほとんどなくなり、表皮や皮層の細胞がくずれていることから、菌と根のつながりは弱まっていると考えられる。

d. 9 月から 11 月の菌根再成長期

子実体発生期に菌と根ははなれ、菌根の分解が始まる。春に成長を開始した主根では外皮が剥離し、それをおおっていた菌糸もはずれた。側根の基部は主根と同様になるが、先端では 2 次成長がないために菌糸をつけ、黒変したまま枯死する。早く成長した側根や勢の弱いもののほど分解は速く、遅く成長した側根や勢いの強いもののほど分解もおそいと思われる。

主根の先端では新しい成長が始まるが、活性な菌根の量はこの時期にもっとも少なくなった。シロの下部で遅く形成された菌根は分解段階に達しないが、シロ上部ほど、また、子実体が発生した場合ほど菌根の分解は速くなる。

e. 11月から3月の菌根休止期

アカマツの落葉は通常子実体の発生後に始まるが、この落葉は前年の春展開したものである。アカマツの葉は頂芽形成後、4月から5月に成長展開し、梅雨季から夏に最大となり、そのまま落葉せず、越冬し、翌年の秋に落葉する。したがって、アカマツの葉は1か年半の寿命を保つこととなるので、同化は年間を通じて持続し、菌系に対する栄養供給もとだえることがない。この点は落葉樹と大きく異なる点である。

秋に主根はふたたび成長するが、その量は少なく、1~2 cm にすぎなかった。この部分は11月と12月に菌根化した。この菌根と子実体発生に利用されなかった層Ⅱにある菌根によって冬の間に層Ⅰが形成された。冬の間、根の成長はほとんど休止し、菌糸はわずかに成長を持続する。シロの上部では新しい菌根の形成が少なくなるために、シロは流線型となった。

春以来形成されてきた側根の菌根は、子実体発生後分解し、黒変した部分が脱落し、成長のおくれた部分だけが残存するために基部が赤く、先端の黒い根が増加した。この根は冬の間分解されず、翌年分解されるものと思われる。

以上、A、BおよびCを要約すると以下ようになる。

マツタケがアカマツの根について形成する菌根はテングス状である。この菌根はシロの内部から外部にかけて、菌糸の成長とあいまって形成される。テングス状もしくは樹枝状の形態となるのは菌糸の着生によって根の分岐伸長が促進されるためであり、菌糸が主根の成長を促し、根端を犯さないことによってこの菌根は多年的でもある。

菌根の形態を区分すると、ほぼ5段階にわけることができる。菌根が形成され、発育する過程を菌根発育段階とし、菌糸の死滅と同時に分解する過程を菌根分解段階とする。

菌根発育段階-1 主根の根端は菌に犯されず、白色汁質、菌の侵入は表皮に限られる。側根の発根が始まる。

菌根発育段階-2 主根は黒色汁質、菌は表皮と皮層の細胞間げきおよびまれに細胞内に入る。側根の分岐伸長が盛んになるが、根端は菌に犯されない。側根の表皮および皮層への菌の侵入は急速に進行する。

菌根発育段階-3 主根の表皮と皮層は2次成長によって菌糸をつけたまま剥離する。菌糸は皮層の細胞内にも高頻度に入る。側根は徒長して細く、根端も菌に犯される。

菌根分解段階-1 主根の樹皮が形成され、菌の侵入はない。側根の基部は表皮と皮層が脱落して赤く、根端は黒変したまま残存し、萎縮する。側根の脱落も始まる。

菌根分解段階-2 菌と根の関係は側根の分解および脱落によってなくなり、枯死した根が増加する。これ以上分解段階の進行したアカマツの根は屈曲が激しく、軟質で、発根し脱落した根のこん跡を無数につける。

マツタケの菌根はフォーク状、サンゴ状、コンボウ状などの菌根と異なり、菌糸のマントルやハルティヒネットの形成がなく、タンニン様物質の集積による黒色が強い。菌糸の侵入状態や生態的特徴からマツタケはアカマツに栄養的に依存度が高く、その意味で寄生的であり、内外生菌根に近いといえる。

菌根一般についていえることであるが、この菌根では菌根が菌と根の間の相関現象の現われであり、そ

の現象、換言すれば共生現象は、2 個以上の生物間に見られる動的なものにはかならないといえる。

季節によって菌根の成長過程がことなる。アカマツの成長周期や、地温の変化や土壤水分の変化などによって、量的にも質的にも菌根は変化する。春に形成された菌根は秋に分解段階に入るが、シロの先端ではたえず少量の活性菌根が維持される。季節と菌根の成長との関係をわけると、春の菌根形成期、春から夏への菌根成長期、夏から秋への菌根成熟期、秋から冬への菌根再成長期、冬の菌根休止期などの 5 期が認められる。

菌根の発育段階にあるものを活性菌根、分解段階にあるものを崩壊菌根または不活性菌根などとよぶこともできる。

2. マツタケのシロにおける菌根、アカマツの 根およびその他の植物の根の分布

マツタケのシロにおける菌根やアカマツの根の状態については I 報⁹⁾ に先述したが、その結果からもマツタケの菌根が樹枝状に分岐伸長し、多年生で、シロの放射状の拡大成長を支えていること、土壤の深さや層位に応じてアカマツの根の分布が異なっていること、ならびにシロの内部にアカマツの根が多く、他の植物の根が少ないことなどが明らかである。ここでは、微生物にとって基質となるこれらのものの、シロの中における変化を量的にとらえ、後報の微生物相の変化と対応させることを試みる。植物の根の分布は土壤や地形などの環境によっても異なり、樹種によっても異なる。したがって、測定方法や個々の植物の根による分類方法にも問題が多い。

調査測定方法

シロの中心から外部にかけて、根の分布の連続的変化を見るための調査は 1966 年 6 月と 7 月に調査地 b⁹⁾において実施した。部分的な調査は他の季節にシロの先端近くに限って行なった。6 月と 7 月は活性な菌根がかなり量的に増加する時期である。

試料採取には 10×10 cm の方形ワクおよび 10×10×10 cm の土壤採取用の金属製の箱を使用した。シロの中心から外部へ試溝をほり、直線に沿ってワクを使って A₀ 層を、箱を使って鉞質土層の部分（シロの部分）を採取した。

A₀ 層は L、F、H 層の各層に区分し、H 層内の根は洗浄によって細片化した粗腐植と分別した。A₀ 層以下の菌根を含む部分は A₀ 層を採取した後、箱を所定位置において、根や土壤を切断しながら採取した。

採取した試料から、根や植物遺体や菌根を水道水でよく洗浄しながらとり出すが、その際、腐植、粗腐植、細根などが流出しないように種々のフルイを使用し、おのおのを分けて集めた。腐植は 0.2 mm のフルイ、粗腐植は 2 mm のフルイによって分別した。

植物の根は樹種別に分類し、判別困難な細根は一括した。

測定方法は試料の種類によって多少異なる。落葉落枝は 48～96 時間風乾後、60℃ で 48 時間熱乾し、乾燥重量を測定した。粗腐植と腐植は水をきって 96 時間風乾後、60℃ で 72 時間熱乾し、ほぼ絶乾状態にして乾燥重量を測定した。アカマツ以外の樹種は太さによって分け、60℃ で 72 時間熱乾後、乾燥重量を測定し、樹種別に記録した。枯死または腐朽した根についても同様である。アカマツは根を切断し、太さ別

に分け、太さ、長さ、生重量を測定後、60°C で96時間熱乾し、乾燥重量を測定した。菌根の先端は汁質で太いが、活性な菌根はすべて0.5 mm 以下の区分に含めた。

生重量と乾燥重量はほぼ正比例関係にあり、生重量は太さを限った場合には体積と比例関係にあるが、一般的には樹種と根の質によって異なる。したがって、重量によって根の土壤中における占有率を求めることは困難であり、検討を要する。また、菌糸の重量や体積も、土壌や根との結合が強いために測定できない。シロ内部の死滅した菌糸は、水に浮いて流去しやすく、菌根の分解した断片も、他の植物遺体と分割測定することができない。土壌中の生物的要素の量的測定方法は、さらに検討されなければならない。

結果と考察

A. A₀ 層内における植物遺体と根の分布

シロの内外で A₀ 層の量や質が見かけ上顕著な変化を示さないことは先に述べた。

シロの内から外へかけて堆積する落葉落枝 (L)、粗腐植 (F)、細片化した粗腐植 (H) の量的分布を図7に示す。これは1966年7月に調査地b (第I報に述べたシロと同一) において測定した結果である。

L, FおよびHの総量には一見周期的変化があるように見えるが、これはLとFの量が小地域内でもかなり不均一に分布するためである。

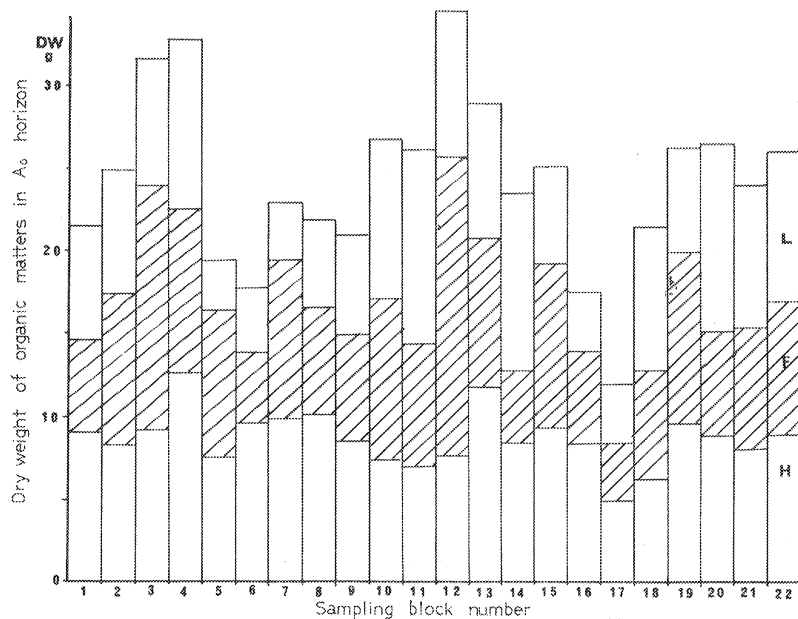


Fig. 7 シロの上の有機物組成と分布, 調査地 b, 1966 年 6 月 24 日
試料は 10×10 cm のワックで層別に採取した。1~22: 試料採取位置, L: 落葉落枝, F: 粗腐植, H: 細片化した粗腐植と腐植, 1: シロの中心, 18: シロの先端, 有機物量はシロと直接関係しないが, シロ内部の腐植は灰白色になる。

Composition and distribution of organic matter over the Shiro.
Research area b, June 24, 1966

Organic matters were sampled by the frame, 10×10 cm square. 1 to 22: sampling plot numbers, L: litter, F: row humus, H: fragmented row humus and humus. 1: the center of Shiro, 18: the margin of Shiro. The amount of organic matters over the Shiro had no direct relation with the Shiro, but the color in humus changed to grey in the inner part.

L層の分布は不均一である。この地点には根元直径5~8 cm のネジキが8本あり、その落葉量ももっとも多く、ヒサカキ、モチツツジ、アベマキ、コナラ、ソヨゴ、ヤマウルシなどの落葉も認められたが、アカマツのものは少なかった。これらの樹種の落葉分解速度は異なり、アカマツやヒサカキなどの硬葉は分解が遅い。軟質の落葉は地表面に達すると同時に、菌によって捕捉固定されるために移動しにくいのが通例である。したがって、微地形や植生や動物の攪乱によって不均一になる一方、分解の遅速によっても量的な不均一さが現われやすい。このような分布状態からL層は、マツタケのシロの影響をほとんど受けていないといえる。

F層の量はL層やH層の量と必ずしも相関せず、これもシロの影響を直接うけているようには思えなかった。通常、この層にはもっとも菌類が多く、ことに腐生性の担子菌や菌根形成菌が多いが、シロの内部ではこれらの菌の菌糸層や菌糸束は認められず、通常の菌根もなかった。植物の根はわずかに認められた。したがって、量的にはシロの影響を受けないかに見えるが、質的な影響は十分及んでおり、この層の分解にあずかる微生物相はおそらく、シロの内外で異なるものと思われた。

H層の量はシロ内外ではほぼ安定し、影響を受けないように見えたが、シロ内部のH層は灰白色で不透水性強く、シロ外部のものは黒色で透水性があった。また、シロ内部では植物根、ことにアカマツの根の量が増加し、枯死した根も多かった。通常の菌根、菌糸層および菌糸束などは認められず、外部に比して多

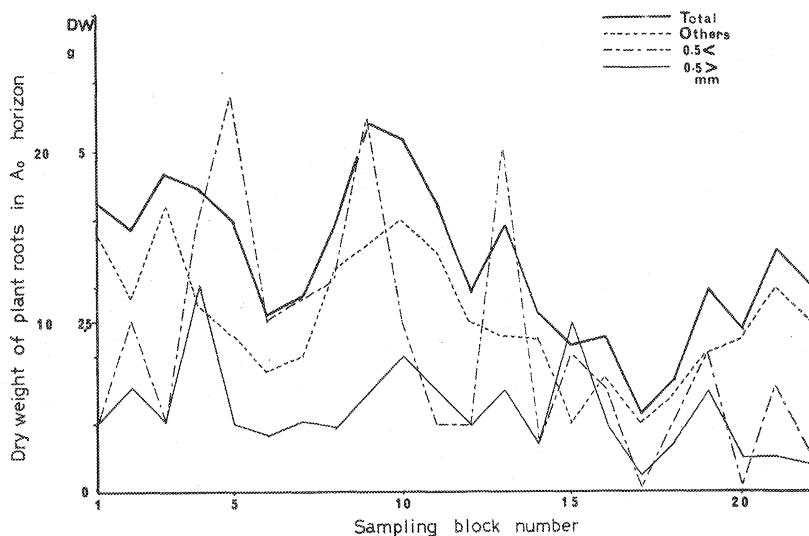


Fig. 8 シロの上のA₀層における植物根の分布, 調査地 b, 1966年6月24日
試料は図7の有機物の中からとり出された。根の総量と他の植物の根の重量とは縦軸の外側の数値で示す。1~22: 試料採取位置, 18: シロ先端, 1: シロの中心, 点線: アカマツ以外の植物根量, 破線: 0.5 mm以上の直径をもつアカマツの根, 細い実線: 0.5 mm以下の直径をもつアカマツの根の量, 実線: 根の総量, シロの内部ではマツの細根が多くなり、シロの影響はA₀層にもおよんでいる。

Distribution of plant roots in A₀ horizon over the Shiro. Research area b, June 24, 1966

The roots were extracted from the samples for organic matter estimation by washing on the shieves. 1 to 22: sampling plot number, 18: the margin of the Shiro, 1: the center of the Shiro. Total weight of plants root and the weight of roots except for pine ones are shown in the outside of longitude in this figure. Dotted line: the amount of other plant root than pine ones. Broken line: the pine root with less than 0.5 mm diameter. There were a number of pine root over the Shiro. The Shiro affected also to A₀ horizon.

少乾燥していた。H層にはシロの影響が明らかに及んでいるといえる。

A₀層の堆積量はシロの先端(17のブロック)で減少したが、これはシロの特徴ではなく、きのことり道と接するためである。

植物の根はF層の下半部まで上昇した。A₀層内における根の分布状態を図8に示す。アカマツの根とその他の植物の根を加えたA₀層内の根の総量の変化は、図7に示したA₀層の総量の変化と対応し、とくにLとFとを加えた量と比例関係にある。堆積物が多ければその中に根の量が増加するというのは、栄養的にも環境的にも当然であるが、根の量はこのような小地域においても変化しやすいことがわかる。

A₀層における根の総量はシロ内部で高くなる傾向があった。アカマツの根の0.5 mm以下のものはシロの内外ではほとんど変わらず、0.5 mm以上の根がシロ内部で増加した。一方、シロの先端はシロ外部の状態と異ならなかった。これはシロの中のアカマツの根が菌糸層の拡大にともなって成長を促され、H層に上昇し、その後も肥大成長を続けたためである。一般に50年生以上の林ではアカマツの吸収根の成長が悪くなり、A₀層内の根の量が減少する(小川未発表)。

A₀層内の他の植物の根はほとんどが直径1 mm以下の細根であったが、枯死の程度はシロの菌糸層内部に比して少ない。ここではソヨゴ、ヤマウルシ、コバノミツバツツジ、ネジキなどの根が多く、A₀層の量と密接な相関を示した。これらのかん木の根はアカマツの根に比して環境条件の変化に鋭敏である。また、A₀層内に根をもつ樹はネジキ、コナラ、ソヨゴなどの地上部の成長が良好なものより、むしろ地表をほふくするコバノミツバツツジやヤマウルシの幼苗などであり、ワラビや草本性植物の根もA₀層に多かった。一般に地下における根の量は、必ずしも地上部の成長量と相関せず、地上部での成長が不良な植物の根が増加する傾向がある。ヤマウルシ、ワラビ、かほん科植物などのような、アカマツ林の破壊によって優占種となる植物の根が、アカマツ林の破壊前にすでに地下において優占するとも考えられる。

地表における植物の根の分布と地上部の成長量との関係、A₀層の分解と根の分布との関係、および微生物相とA₀層の分解との関係などについては、測定方法をさらに考慮して調査を行なう必要がある。

B. 土壌中における植物遺体と根の分布

a. アカマツの根：H-A層からB層に至る深さ10 cmの土壌中における菌根と、アカマツの根の分布状態を図9に示す。シロとの関係は図の上端に示すとおりである。図の18はシロの先端で、19以上が未感染部、16が前年の子実体発生位置、1はシロの中心である。サンプリング位置と菌根の形態との対応についてはI報⁹⁾の(季節的变化の7月の状態)を参照。

この土壌層位にある菌根とアカマツの根の総量はシロの内部で高く、シロの先端に向かって低下し、外部はシロ内部の1/3~1/5程度に減少した。図上の横軸に平行にひいた直線は、同一林内においてシロ以外の部分を対象とし、ランダムサンプリングを行なって測定したアカマツの根の平均重量である。この値は未感染部の量とはほぼ等しい。

活性な菌根を含む0.5 mm以下の根は、シロの中心から10(100 cm)までは200~300 mgではほぼ一様に分布したが、これらの根は分解されかかった細根で、枯死したものも多少含まれる。10から14まではやや増加した。ここに含まれる根は、分解されかかった物と分解されずに残存している菌根の枯死し始めたものである。15と16ではさらに増加したが、活性菌根はなく、全体が黒変した根が多かった。17と18でその量は最大となり、シロの内部に比して約10倍、外部に比しても約10倍以上となった。ここには活性な菌根が多く、これらの菌根は発育段階-1, 2, 3に達し、発育段階-3の菌根が17と18の大部分を占めた。

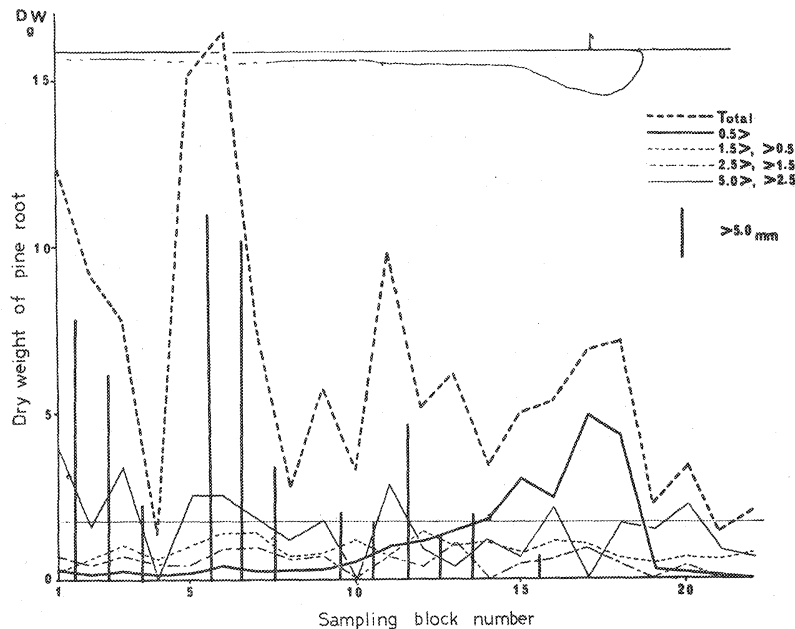


Fig. 9 シロ土壤中における菌根とアカマツの根の分布, 調査地 b, 1966 年 6 月 24 日
試料は $10 \times 10 \times 10$ cm の箱によって採取し, 洗浄して根をとり出した。図上部にはシロの位置を示す。1 はシロの中心, 18 はシロの先端, 太い点線: アカマツの根の総量, 太い実線: 菌根と 0.5 mm 以下の細根, 点線: 0.5~1.5 mm の根, 破線: 1.5~2.5 mm の根, 細い実線: 2.5~5 mm の根, 縦線: 5 mm 以上の根, シロの先端で菌根が増加し, シロ内部にはアカマツの根が多い。

Distribution of mycorrhiza and pine root in Shiro soil. Research area b, June 24, 1966

Roots and mycorrhiza were sampled by the box, $10 \times 10 \times 10$ cm, and extracted by washing on the sieves. The Shiro profile is shown in the upper figure. 1: the center of Shiro, 18: the margin of the Shiro, Thick dotted line: total weight of pine root, Thick line: mycorrhiza and roots with less than 0.5 mm diameter, Dotted line: 0.5 to 1.5 mm root, Broken line: 1.5 to 2.5 mm root, thin line: 2.5 to 5 mm root, longitudinal line: the root with more than 5 mm diameter. The mycorrhiza increased in the margin of the Shiro remarkably. Pine roots, especially thick old roots, are abundant in the inner part.

また, 17ではアカマツの根の量の約70%が菌根であった。このことから, シロの先端において, 菌根が集中的に形成されることは量的にも確認される。

0.5~1.5 mm の太さの根はシロ外部でやや少なく, シロの内部ではほぼ一様に分布した。この根もシロの内部においては, 質的に異なる。シロの中心近くではそれ自身がいったん菌根となり, その後も菌根を作る母体となって, ある期間成長を続けた根が主体となる。15から18ではそれ自身で菌根となり, 2次成長をして生き残った若い主根が多く, これらの根は先端で菌根を形成する。これらの根には明りように樹皮形成が認められた。シロ外部にあるこの太さの根は, シロ内部のものに比して側根の発根能力が強く, 菌糸層の拡大にともなって新しい菌根を形成する母体となり, シロ内部から伸長して菌根をつくる根と同様, 新しい菌根を補充する点で重要な役割を持つ。

1.5~2.5 mm の根もシロの内部ではほぼ一様に分布し, シロ外部では減少した。この太さの根の質的な違いやその役割は, 0.5~1.5 mm の太さの根の場合とほぼ同様であった。シロの内部にある根のうち,

太いものほど多数の菌根を作り、それ自身も過去に菌根となった根である。シロの先端近くにある根はそれ自身菌根とならず、菌根を形成する母体となった根である。シロの外部にあるこの太さの根は樹皮が発達し、菌根形成能力は低下している。

2.5~5 mm の根はシロの内外において不均一に分布した。シロの中心近くにある根はそれ自身が菌根となったり、菌根を作る母体となった後にも肥大成長をつづけた根である。林が若い時代に菌根形成を盛んに行ない、シロの形成を可能にした根はこの太さに達していると思われる。最初に菌根を形成した根の多くは、多年月の間に枯死分解しており、シロの中心近くに現存するこれらの太い根は、生存しつづけたまれなものであると思われる。10以上のところにあるこの太さの根は、シロの拡大方向の前方にあって、菌糸層につつまれると新しい菌根を形成した根である。これらの根はシロの拡大方向に無関係に伸びており、定期的にシロの外部に向かっていなかった。15や16の点にあるこの太さの根から、新しい菌根が出ることはまれであることから、シロの外部にあるこの太さの根は菌根を発生させる能力が低く、シロに直接関与しないと思われる。通常新しい側根を発根させられる能力は、太さ 2.5 mm 以下の根にしかなく、それ以上の太さの根では側根の発根点が瘤状になり、木化する。太さ 2.5 mm 以上の根からまれに発根した側根は、寿命が短く、生理的異常や切断によって生じたものである。アカマツでは一般に樹齢とともに発根能力が低下し、年数を経た根では切断などによる根の再生が少なく、老齢樹の場合はことに根の再生能力が低いようである。

5.0 mm 以上の根はシロの内部、ことに中心近くに集中し、シロの先端から外部には全くなかった。この太さの根の中には直径 15.5 mm の太さの根も含まれたが、もっとも多いのは 5~7 mm の根であった。

この太さの根はシロの中心近くにあるものでも、それ自身が菌根になったことはなく、むしろシロ形成期において菌根形成の母体となった根が多い。これらの根は支持根であり、幼齢時に成長した根である。このような根が地表に多数分布するのは、土壌条件に制約されて土壌中に深く成長しなかったためである。シロの中心で、それ自身が菌根になった根の最も太いものは直径 2.5~3.0 mm、最大の太さをもつアカマツの根は直径 15.5 mm で、この根の年輪はおよそ 30 であった。

一方、この調査対象としたシロは半径 2.1 m の環状であり、菌糸の年平均成長量(シロの拡大量)を 15 cm とすると、このシロは 14 年前に形成されたことになる。菌根形成からシロ形成にいたる間の成長量は、おそらく 15 cm 以下と思われるので、実際には菌根は 20~14 年前に形成されたとする方が妥当である。現在のアカマツの樹齢が 50~55 年であるから、このシロにはアカマツの樹齢が 30~41 年の時に形成されたこととなる。先の最大の太さのアカマツの年輪は 30 年であるから、シロが形成された当時、このような太い根は若く、多数の側根を発生させることができたはずである。また、事実シロの中心近くには、かなり太い根が集中するのが常である。一般にマツタケ発生林、ことにシロが密集する地域では支持根が地表近くに分布する場合が多い。

結局、シロ形成時に、林内に局所的に若い根や、若い根を多数発根させる能力を持った根が集中しており、これらの根が長期間菌根を形成しながら成長しうる状態にあることが、シロ形成とその拡大にとって必須な条件であるといえる。菌根の形成はシロ形成よりも高頻度に可能であると考えられるが、シロ形成にはこのほかにも種々の制限要因が加わり、林内でのシロ密度が菌根形成の密度に比してかなり低くなるものと思われる。

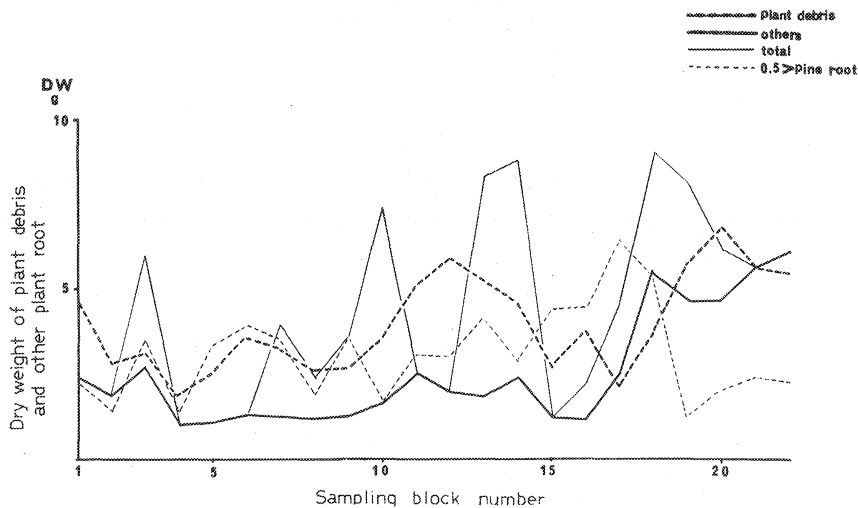


Fig. 10 シロ土壤中における植物遺体とアカマツ以外の植物の根の分布, 調査地 b, 1966 年 6 月 24 日

太い点線: 植物遺体総量, 太い実線: アカマツ以外の植物の細根量, 細い実線: アカマツ以外の根の総量, 細い点線: 0.5 mm 以下の直径をもったアカマツの根の量, 植物遺体は 10 と 15 の間で多い。植物の細根はシロ内部で少なく, 枯死分解が見られる。

Distribution of plant debris and plant roots except for pine one in Shiro soil.
Research area b, June 24, 1966

Sampling plots and extraction method are the same as shown in Fig. 9. Thick dotted line: total weight of plant debris. Thick line: fine roots of plant root except for pine ones. Thin dotted line: pine root less than 5 mm diameter. Thin line: total weight of plant roots except for pine ones. The amount of plant debris increased between 10 and 15. Fine roots decreased in the inner of Shiro as the result of withering and decay.

深さ 10~20 cm の部分についても同様の測定を行なうと, 18と17の下では 0.5 mm 以下の菌根からなる根が現われ, その外の点ではシロの内外を問わず, アカマツの根は極度に減少した。シロ内部ではシロの底部の分解が速く, 菌根も消失しやすい。調査地 b は B 層が孔げきにとむので, 他のアカマツ林よりかなり深くまで根が成長できるが, 地表から 20 cm 以下にはほとんど植物の根はなく, まれに支持根が見られる程度であった。他の植物の根の位置はアカマツに比してさらに浅かった。

b. 植物遺体とアカマツ以外の植物の根: アカマツ以外の植物の根と, 根の形態をとどめない断片, 腐根, 樹皮などの植物遺体との分布を図10に示す。これは先の図9と同一のブロック内に含まれていたものである。

植物遺体の総量はシロの外部に多く, 先端でやや減少し, 10から14で増加し, シロの中心近くでふたたび減少した。シロ外部の植物遺体の大部分は不定形の樹皮や根の断片である。シロの先端で減少するのは7月にマツタケに随伴する腐生性のつよい *Montierella* sp. などの活性が高く, それらによる分解が進行するためであると思われる。14から10では脱落した菌根の断片, 分解途上の菌糸, 脱落した外皮などが含まれて量的に増加した。シロの中心では分解され残った菌根の繊維質の部分や, 樹皮の断片が主体となる。

アカマツの細根の分布とこれらの植物遺体の分布との間には, 逆関係がある。とくに, シロ外部から10までの間で逆になるのは, 菌根の分解が起こるためであると思われる。

Table 1. シロ土壤中におけるアカマツ以外の植物の種別分布
Distribution of plant roots other than pine ones in Shiro soil

試料採取位置 Sampling plots	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
植物名 Species name											
<i>Rhododendron</i> spp.	+	+	+r	+r	+r	—	—	—	+	+	+
<i>Lyonia neziki</i>	+	+	+	+	+r	+	—	+	+	+r	+r
<i>Ilex pedunculosa</i>	+r	+r	+r	—	+	+r	+r	+	+	+r	+r
<i>Eurya japonica</i>	+	—	+	+	—	—	+r	+	—	+r	+
<i>Acer palmatum</i>	—	+	—	—	+r	+r	+r	+r	+r	—	—
<i>Quercus serrata</i>	—	—	—	+r	+r	+r	+r	—	+	+r	+r
<i>Rhus trichocarpa</i>	+r	+	—	—	—	+	+r	+	+r	—	—
<i>Smilax china</i>	+r	+r	+r	—	+	—	—	+r	—	+r	—
<i>Pteridium aquilinum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+r

試料採取位置 Sampling plots	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	
植物名 Species name											
<i>Rhododendron</i> spp.	+	+	—	+	+	+	+	+r	+	+	
<i>Lyonia neziki</i>	+r	—	+	+r	+	+	+	+	+	+	
<i>Ilex pedunculosa</i>	+r	+r	+	—	+	+	+	+	+	+	
<i>Eurya japonica</i>	—	+r	+	+r	—	+	—	—	—	—	
<i>Acer palmatum</i>	—	+	+r	+	—	+	+	—	+	+	
<i>Quercus serrata</i>	+	+r	+r	+r	+r	—	—	+	+	+	
<i>Rhus trichocarpa</i>	+r	+r	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Smilax china</i>	+r	—	—	—	—	—	+	+	+	—	
<i>Pteridium aquilinum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	

+は根がある場合、—は根がない場合、rは根が腐朽または枯死している場合を示す。この試料は図10に示すサンプルからえられた。シロ内部では大部分の根が枯死する。

Plant roots were extracted from the samples described in Fig. 10 by species, 8 species and 1 genus.

+: existence, —: absence, r: rotted or withered. Most of roots are withered or killed in the inner part of Shiro.

他の植物の生きている根の量はシロ外部で高く、シロの先端では減少せず、17からシロ内部にかけて急激に減少した。シロの中心近くでは一定量に達したが、シロ外部に比して約1/3量であった。

5 mm以上の太い根は不均一に分布し、シロの内外で変わらず、シロとはほぼ無関係であった。アカマツの根量と比較すると、アカマツの根はシロの外で少なく、内で多いのに反し、他の植物の根はシロの外で多く、内で少なかった。シロ内部で減少するのはこれらの植物の根が枯死分解されるためであり、シロ内部では細根の量が少なく、ことに若い根はなかった。シロの中心では若い根がふたたび成長することもあった。アカマツの根と他の植物の根との総和はシロの内外で異なり、シロ内部で高くなった。したがって、シロ外部の土壌は植物の根が飽和した状態に達しておらず、シロ内部は飽和状態に達しているといえる。植物の根の空間の占有や量的飽和などの生態学的問題については、さらに検討を要する。

アカマツ以外の植物の根のシロにおける分布状態を種別に示したのが表1である。+は認められる場合、—は認められない場合、枯死した根はrとして示した。

全てのブロックに常在する植物はなく、いずれも不連続分布を示し、シロと直接的な関係を示すものはなかった。ここではネジキ、ソヨゴ、ヒサカキ、ヤマウルシ、モチツツジとコバノミツバツツジのツツジ類(両者の根は判別困難)、カエデ、コナラ、サルトリイバラ、ワラビなどが出現した。

ソヨゴの根はもっとも出現頻度が高く、シロ内部では直径2 mmの太い根も枯死した。シロ先端では根端が褐変し、成長は停止し、シロの内部に入るにつれて細根も太い根も枯死分解した。

ヒサカキの根の分布は不均一で、局所的に集中した。ソヨゴに比して根系が狭く、細根は大部分 A₀ 層

にあった。シロの中心近くには若い根もあり、太い根も枯死分解しない。この若い根はシロのイヤ地の消失にともなって再侵入したものである。ヒサカキの根は硬質で菌に犯されにくい、シロの先端近くには若い根はなかった。

ネジキの根は近くに株があるために一様に分布し、太い根も多かった。シロの中心近くには若い根があり、イヤ地の消失にともなって再侵入していた。10から15では枯死した根が見られた。シロの先端近くには若い根はないが、2 mm以上のネジキの根は菌に犯されずに残った。

ほふくしたコバノミツバツツジが多いためにツツジ類の根は一様に分布するが、この根は主として A₀ 層にあり、ここでは量的に少なかった。シロの先端から内部にかけて若い根は全く見られなかった。この根も質がかたく分解されにくい。一般に若い根には内生菌根が認められるが、マツタケがつくことはない。

ヤマウルシの根は幼苗のために細根が多く、これも A₀ 層に多かった。シロの内部では枯死分解するが、中心近くには若い根が少量あり、これらの根端はシロの外部にあるものに比して黒変することが多い。地上部についても根の枯死によって枯れるために、シロ内部の地表にはやや少なくなる傾向があった。

サルトリイバラはほとんど地表に認められなかったが、根は多く、広範囲に分布した。シロ内部では若い根が枯死し、地下茎の表面が褐変した。シロの先端ではこのような変化はなく、シロ外部では地上部の生育も正常であった。

カエデの根は分布が不均一である。シロ内部で細根は枯死分解したが、太い根は枯死しなかった。シロ先端では若い根が褐変した。

コナラの根の量は多かったが、分布は不均一で、細根はシロ内部で完全に枯死し、若い根は発生しない。シロの先端でも外皮が黒変して枯死し、枯死した根の分解は速いと思われた。シロ内部では太い根でも腐朽していた。この根にはマツタケの近縁種であるニセマツタケやバカマツタケが菌根をつくり、その他の菌も種々の菌根を形成するが、マツタケは菌根を作らず、マツタケのシロでコナラの根は枯死する。

ワラビはシロの内部に少なく、外部に多い。シロ内部では地下茎も根もともに枯死分解され、シロの中心近くでは黒色の表皮のみが残存した。ウラジロやコシダはシロ内部で比較的生き残ることが知られているが、ワラビはほぼ完全に消失した。

調査地 b 以外の地域のシロで観察した結果を追加する。

ナツハゼの細根はシロ内部で枯死するが、太い根は分解されない。ネズミの根はシロの先端では影響を受けないが、シロ内部で枯死する。マツタケの菌糸はこの根に着生するが、菌根は形成しない。ヒノキの根はほとんど影響を受けないが、シロ内部では発根しない。シャシャンポ、サカキ、カキ、タカノツメなどもシロ内部では枯死する。

ササの地下茎はシロ内部で分解されないが、根は枯死し、シロの先端でも褐変する。カヤ、ノガリヤスなど、かほん科植物の根もシロ内部で枯死するが、地上部が枯れることはない。シュンラン、トンボソウ類、シャクジョウソウなどはシロに接して現われるが、根は菌糸層の中では枯死しないが、シロ内部には少ない。チゴユリ、アマドコロ、ナルコユリなどはシロ内部では枯死し、地上部もかれる。コシダの地下茎は分解されないが、根が枯死し、シロ内部では地上部の密度がかなり低下する。ウラジロの地下茎はコシダに比して深くまで発達するので、ほとんどシロの影響を受けない。

以上のように、大部分の植物の根はシロの拡大にともなって、シロ内部で枯死する。しかし、樹木の根

系は一般に広く、ササ、シダ類なども、地下茎が広く拡大するために部分的に吸収根が枯死しても、地上部が枯れることはほとんどない。また、シロは A_0 層に菌糸層を発達させないので、吸収根の大部分を A_0 層にもっているかん木類も枯死するほどの影響を受けない。シロの影響によって枯死しやすいのは、草本性植物や樹木の幼苗やシダの一部である。

一方、枯死の主要な原因は乾燥によるものであり、分解はシロ内部にあって菌根を分解する多くの腐生性のつよい菌の働きによって起こるものと思われる。マツタケが他の植物の根を侵害したり、見かけ上積極的に菌根を作ることではなく、成長を促進することもない。

以上の結果を要約すると以下ようになる。

L、F層はシロと直接の関係はないが、植物の根の分布に影響を与える。H層はシロの内外で量的には変化せず、質的にことなり、H層内の根の量はシロ内部で増加する。

アカマツの根はシロの内外で顕著に変化し、シロの内部で量的に増加する。これは菌根が形成分解されるためである。菌根を含む根はシロの先端で急激に増加し、シロ内部で減少するが、菌根形成の母体となった根はシロ内部に多く、シロの先端と外部には少ない。シロの中心には太い根が多く、シロ形成の重要な要因はシロ形成に先立って、発育良好な根が林内で集中することであるといえる。

植物遺体はシロ外部に多く、先端で減少し、菌根の分解にともなってシロ内部で増加し、中心近くでは分解が完了してふたたび減少する。アカマツ以外の植物の根もシロ外部に多く、シロ内部で減少し、その細根の大部分は枯死分解する。イヤ地の消失にともなって、樹木の根はシロの中心近くに再侵入する。大部分の植物の根がシロの影響を受けるが、根系が広いことや A_0 層に根があることのために、地上部にシロの影響が直接反映することは少ない。

また、アカマツの根の分布、その他に見られるシロの内部から外部へかけての連続的变化は、同一のシロの他の部分でも他のシロでも共通しており、シロが正常に拡大成長する場合には、上述のような変化が放射状もしくは環状に進行するといえる。マツタケのシロによる植物の根系に対する影響がこの例のように、かなり大きいことから、植物生態学的にも土壤中の微生物相を知ることは必要であるといえる。

謝 辞

本研究に終始有益な助言と指導を与えられた京都大学農学部浜田 稔博士、適切な助言と援助を与えられた同志社女子大学小原弘之博士、京都大学教養部相良直彦氏、北海道林業試験場村田義一氏、その他の方々、および研究用のマツタケのシロを提供された、京都府瑞穂町質美地区とその関係者各位に心から謝意を表する。また本稿のまとめおよび補足に便宜を与えられ、校閲をいただいた林業試験場土じょう部長 堀 隆男博士に謝意を表する。

文 献

Literature cited

- 1) 広江 勇：マツタケ人工栽培の基礎的研究（第一報），マツタケの寄生せる赤松根の發育状態について，茸類の研究，**2**，1：10～14，(1936)
- 2) 広本一由：アカマツとマツタケとの生活関係（Ⅱ）マツタケ菌根，植維，**76**，292～298，(1963)
- 3) 広本一由：アカマツとマツタケとの生活関係（Ⅰ）マツタケの生育に關係のあるマツ葉抽出成分，植維，**76**，264～272，(1963)
- 4) Masui, K.: A study of ectotrophic mycorrhizas of woody plants. Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ. BIII, **2**，2～149，(1927)
- 5) 三村鐘三郎：菌根としての松茸および他の菌根の芽胞のうについて，日山林会報，**305**，1～5，(1908)
- 6) 三根 毅：松茸の発生と寄生（赤松）との關係，日林誌，**16**，6：453～469，(1934)
- 7) 小川 真：マツタケの栄養要求性と菌根關係（予報）マツタケ，1964—研究と増産，101～114，(1964)
- 8) 小川 真・浜田 稔：マツタケおよびその近縁種における“シロ”の微生物生態学的研究Ⅰ，マツタケの“シロ”とそこに形成される菌根について，日菌報，**6**，3，67～71，(1965)
- 9) 小川 真：アカマツ林における菌根菌，マツタケの微生物生態学的研究Ⅰ，マツタケのシロ，林試研報，第272号，79～121，(1975)
- 10) 富永保人：マツタケの生活史に関する研究，広島農短研究報告，**2**，2：105～145，(1963)

図 版 説 明

Fig. 1 マツタケがアカマツに形成する菌根

- 1-a. 菌根集団：矢印はシロの進行方向，活性な菌根は主としてシロ内部の根から出て，外に向かって成長する。下部は分解した菌根とアカマツの根。
- 1-b. 菌根集団：菌根は右方に成長，菌糸の拡大成長にともなうて，菌根は形成される。1本の根から数年間菌根が発生しつづける。
- 1-c. シロの進行方向に直角に入った根ではシロの進行側にのみ菌根が形成される。
- 1-d. 太い根から発生した側根にも菌根ができる。シロの進行方向に逆に入った根にできた菌根は消滅しやすい。

Fig. 2 菌根發育段階-1 の菌根

- 2-a. 外部形態：根は右方に成長，根の先端は白色汁質，褐変したところから菌糸が侵入し，菌根となる。
- 2-b. 横断切片：菌糸の侵入は表皮に限られる。根面に菌套の形成はなく，細胞間げきにハルティヒネットの形成もない。
- 2-c. 縦断切片：菌糸は表皮の細胞内に侵入せず，糸状のまま細胞間げきに入る。太い菌糸はマツタケのもの。

Fig. 3 菌根發育段階-2 の菌根

- 3-a. 外部形態：若い根は菌糸におおわれて黒変し，菌根化が進む。側根先端への菌の侵入はない。
- 3-b. 縦断切片：菌糸は糸状のまま表皮の細胞内に侵入する。表皮細胞はくずれ，細胞内に赤褐色の物質がたまる。
- 3-c. 横断切片：菌糸は表皮細胞の細胞間げきに入るが，ハルティヒネットの形成はない。
- 3-d. 細胞内に入った菌糸は変形するが，菌糸の消化はない。

Fig. 4 菌根の中に見られるデンプン粒

- 4-a. 若い根の中心柱にはデンプン粒が四季を通じて集積する。デンプン粒のある細胞には菌の侵入がない。
- 4-b. 3次の側根では菌の侵入がはげしく、デンプン粒も少ない。

Fig. 5 菌根発育段階-3と菌根分解段階-1との菌根

- 5-a. 菌根発育段階-3: 図の右半, 黒変した細根と菌糸が多い。
- 菌根分解段階-1: 図の左半, 先端のみ黒い根が多く, 白色菌糸は脱落する。
- 5-b. 横断切片: 菌根発育段階-3では菌糸が細胞間げきを通して皮層細胞内にも侵入する。

Fig. 6 菌根分解段階におけるアカマツの根

- 6-a. 菌根分解段階-2: 樹皮の形成された太い根と樹脂の分泌が多い菌根の基部だけが残る。
- 6-b. 細根がすべて分解脱落した根はシロ内部に多い。
- 6-c. シロの中心近くにある根には異常分岐のあとが見られる。

Microbial Ecology of Mycorrhizal Fungus-*Tricholoma matsutake* (ITO et IMAI) SING. in Pine Forest II

Mycorrhiza formed by *Tricholoma matsutake*

Makoto OGAWA⁽¹⁾

Summary

Tricholoma matsutake has a symbiotic relationship with various conifers, *Pinus densiflora*, *P. pumila*, *Tsuga diversifolia*, *T. sieboldii* and *Piceaezoensis*, forming the mycorrhizae on their fine roots. Its allied species also form the similar type mycorrhizae on several species of deciduous and coniferous trees (OGAWA unpublished). MIMURA⁵⁾ reported that this fungus formed the ectomycorrhiza on pine root lets, and MASUI⁴⁾ described the mycorrhiza as a parasitic one judging from the hyphal invasion into host cells and the dumping off of seedlings inoculated this fungus.

Nutritional requirements of this fungus and its allied species were investigated by several workers^{3,7)}. OGAWA⁷⁾ reported that this fungus can utilize only some monosaccharides and a few disaccharides, and that it requires thiamine and some other micro elements for its hyphal growth. Such physiological characters as above mentioned have been reported by several workers on the other ectomycorrhizal fungi. So the mycorrhiza formed by this fungus presumably can be defined as an ectomycorrhiza with parasitic character physiologically and ecologically.

In this paper, the detailed observation of the mycorrhiza following to its growing stages, seasonal variation and the distribution of the mycorrhiza and plant roots in Shiro soil will be described.

Received July 25, 1975

(1) Soil Survey Division

1. External appearance and internal structure of the mycorrhiza

Material and method

Materials were sampled mainly in the research area a and b⁹⁾. Mycorrhizae were extracted from soil crust by washing in 10% ethanol solution or in the solution with soap and stocked in Carnorg solution or 30% ethanol solution. Hand or freezing sectioning were carried out for anatomical studies according to the usual methods, and the sections were stained sometimes by several dyes, cotton blue, methylene brown and so on.

Results and discussion

A. External appearance of the mycorrhiza

The mycorrhizal mass taken out of soil on the front of Shiro was shown in Fig. 1-a. A number of white thick roots, leader or mother root, without fungal infection were growing on the front of Shiro, and fine roots, lateral root, growing from the bases of the mother roots were changing to mycorrhiza according to the hyphal growth on the root surface. So the mycorrhiza formation by this fungus always takes place in the part of Shiro with active mycelial growth. The processes of mycorrhiza formation were represented in Fig. 1-b. The thickest mother root was growing outwards, rooting from the old root in the inner part of Shiro. Several mother roots coming the thickest mother root were growing in parallel, and their root lets were situated on the front of Shiro following the active white mycelia. It was certain that these secondary mother roots also continued to grow and form the mycorrhiza at least for a few years, judging from the fact that they had so many fine decomposing lateral roots on their bases.

The mother roots with high activity seem to have the ability to form the mycorrhiza for a long term continuously, but the roots with low activity seem to be short-lived because of the hyphal infection reaching to their root tips. Therefore, the mycorrhiza formed by this fungus have a shape like witches' brooms with densely branching and elongating fine roots and is perennial. That is to say, this fungus could survive making the perennial fungal colony because of the ability to form such a type of mycorrhiza in the process of evolution.

The roots entering into Shiro rectangularly for the enlarging direction of it could form the mycorrhiza on them only outwards (Fig. 1-c). The roots entering into Shiro adversely for the enlarging direction were depressed in growth and formed only fine and weak mycorrhiza. The roots thicker than 5 mm in diameter had lost the rooting ability, and the mycorrhiza were not found on these roots.

B. Mycorrhiza developing stages and decomposing stages

a. Mycorrhiza developing stage-1

External appearance: The roots in this stage shown in Fig. 2-a protruded through the mycelial zone, zone I, in April and grew outwards actively in May. The white, fresh and thick root lets without hyphal infection were covered with the filamentous epidermal cells. The color of root surface turned from white to brown continuously following the hyphal infection. On the initiation of fungal infection, the mycelium with branched hyphae like haustria attached on root surface invaded into epidermal cells and intercellular spaces in the cortex. Most parts of root surface had been covered with white hyphae densely, but there were no fungal sheaths which were frequent among typical mycorrhizae. These hyphae had no clump

connection but clear septa and vacuoles. The newly formed fine mycorrhizae grew on the young fresh roots rooting from the mother roots. There were no fungal infections on the root tips of lateral roots growing actively. It seems that this fungus has the ability to stimulate the rooting, branching and elongation of pine roots. The mother roots seem to be depressed in growth and heavily twisted comparing with the ones which are abundant in A₀ horizon.

Internal structure : Structure of mother root tips were not different from the normal ones. The hyphae began to invade from the part where the epidermis had been formed, but they could not invade into the cells of root cap, root tip and central stele which contained starch grains abundantly. The cross section of fine mycorrhiza was shown in Fig. 2-b. There were accumulated the brown pigments like tannin or resin in epidermal cells, and the color of epidermal cells turned to brownish black following the progress of fungal infection. Then the epidermal cells were crushed by the heavy invasion of hyphae, and the filamentous hyphae entered into the epidermal cells frequently.

The longitudinal section was shown in Fig. 2-c. The hyphae adhered over the root surface sparsely and only invaded into the intercellular spaces of epidermal cells at the beginning of infection.

b. Mycorrhiza developing stage-2

External appearance : The mycorrhiza formation progressed more actively in this stage. Most of root surfaces of mother roots were covered by thick white hyphae, and their epidermis became more fragile. The previous stage of detachment of epidermal cells and cortical cells was recognized already. The rooting of fine lateral roots took place continuously also in this stage, so the mycorrhiza became broom shape with numerous fine branches. The lateral roots were infected by the hyphae soon after the branching. Therefore, the mycorrhiza formation in this stage seems to be promoted in the mycelial zone. The root tips of lateral roots with high activity were not invaded by the fungus, but the fine lateral roots were attacked so heavily that the root tips were killed by the hyphae.

Internal structure : The cross and longitudinal sections were shown in Fig. 3-b, c, d. The amount of hyphae increased all over the root surface. The epidermal cells into which the hyphae invaded had been crushed and killed, and the reddish brown pigments accumulated in the epidermal cells more abundantly. The hyphae invaded into the intercellular spaces of outer cortical cells as shown in Fig. 3-c, but there were no Hartig's net formed. The brown color in cells enlarged to cortical cells. The hyphae which invaded into cortical cells were transformed to bulb, net or pinnate shapes, but there was no remarkable digestion of these hyphae by host cell. The features of hyphal structure in cells were different from the ones in endomycorrhiza or ectendomycorrhiza. The larger cells in cortex were not infected by the hyphae, and there were recognized the color reactions of amino acids and sugars in them. The starch grains reacted by Jod solution distributed around endodermis and floem, but the hyphae did not attach and digest them directly. The hyphal invasion to lateral roots was heavier than that in mother roots (Fig. 4, 5). The epidermal cells of lateral roots were destroyed by the hyphae, and then the hyphae entered even into cortical cells without transformation. The starch grains also were scarce in the central stele of lateral roots.

c. Mycorrhiza developing stage-3

External appearance : The mycorrhiza in this stage was abundant in zone III. Right half in Fig. 5-a was the one in this stage, and left half the one in mycorrhiza decomposing stage-1. Such a developed mycorrhiza increased from summer to autumn in zone III gradually. The

branching and elongation of mycorrhiza which were initiated in the stage-2 progressed in this stage more remarkably. The color of mycorrhiza became dark brown to black following the fungal invasion into cortical cells, and the mycelium like cotton thread began to detach from root surface. In this stage, most of the mother roots stopped growing and became slender, and the outer layer of root was sloughing off from endodermis as the result of secondary growth of mother roots. The growth of lateral roots and mycorrhiza formation on them seemed to be activated after the stopping of mother root growth. The outer layer of lateral root began to be detached from their endodermis likely to be observed in mother roots. So, there were numerous fine mycorrhiza which had black tips and reddish brown bases.

Internal structure : The hyphae invaded into the outer layer cells of cortex through the cell wall. Small cortical cells were crushed and filled by the hyphae, but the larger ones had no hyphal invasion. Starch grains increased in endodermis and central stele. The epidermis of mother root was crushed and destroyed, but the cell wall of cortical cells became thick. Yellowish brown pigments like tannin filled up in all of the cortical cells. A few kinds of hyphae having black and brown color contaminated in the white mycelium detaching from root surface. The hyphal infection on fine lateral roots was heavier than that on the mother roots. Even cortical cells were crushed partly and the hyphae invaded into cortical cells. Most of the lateral roots were infected by the fungus and elongated without complete internal development.

As above described, this mycorrhiza seems not to be so harmful against the host because of no invasion into mother root tips and the inner parts than the endodermis.

d. Mycorrhiza decomposing stage-1

External appearance : The pine roots taken from zone IV were represented in the left half of Fig. 5-a. The hyphae had disappeared from the fine roots already, and the bark with light brown color was formed over mother root surface. These mother roots were softer than the normal ones, and bore the bases of decayed lateral roots. Most of fine lateral roots had detached from mother roots and had begun to decay.

Internal structure : Wilted lateral roots in this stage were infected by brown hyphae different from the white hyphae even in the central stele. The white mycelia were fragmented and mixed with soil particles, and the soil changed to dry and white powderish structure.

e. Mycorrhiza decomposing stage-2

The pine roots as shown in Fig. 6-a were found in zone V where the mycorrhiza had been utilized for sporocarp formation about two years ago. The bases of lateral roots and mycorrhizae remained over these larger roots which twisted heavily and exudated much resin. The more progressed stage was shown in Fig. 6-b. The lateral roots were fallen off and decomposed almost completely, leaving only fibre of central stele in soil. The larger roots in this stage had lost the possibility to produce young fresh roots, and a part of them was dead or fragmented by decomposition of the saprophytic microorganisms, fungi, attacking the dead roots. Therefore, this fungus seems to be harmful against host plant ecologically when the mycorrhiza is considered as one phase of symbiotic relationship between plant and microbes through all stages from the formation to decay. It is probable that this fungus has a parasitic character, and the ability to behave as pathogenic fungus against the seedling or sapling with poor roots. In fact, the author has frequently observed the wilting of young pine tree and seedling in the Shiro.

C. Seasonal growth of mycorrhiza

The interrelation between Shiro development and mycorrhizal growth has been described in the first report of this series. The mycorrhiza was characterized by its specific external appearance in each season, a. Mycorrhiza formation season, March to May; b. Mycorrhiza growing season, May to July; c. Mycorrhiza maturing season, July to September; d. Mycorrhiza regrowing season, September to November; e. Mycorrhiza dormant season, November to March.

a. Mycorrhiza forming season, March to May

Usually, in western Japan, the mother roots of pine trees start to grow at the beginning of March before the development of shoots. Newly growing mother roots with white color and root hair could be observed in A_0 and A_1 horizons in early spring, but the rooting of lateral roots was delayed until April. In the Shiro, young fresh mother roots which survived through winter without the fungal infection into root tips started to grow through the mycelial zone, zone I. Most of the fine roots with lower rooting activity were selected and decayed in mycorrhizal zone during winter.

The primordia of lateral roots seemed to be stimulated by the fungal infection, and the branching of lateral roots started at the same time. In the Shiro, the growth of mother roots started mainly in upper horizon of mineral soil depending on the precipitation during this season. Growth rate of mother root was depressed by desiccation as observed in 1965 and 1967.

b. Mycorrhiza developing season, May to July

The growth velocity of mother roots slowed down toward summer gradually. A lot of lateral roots started to grow and branch from the bases of mother roots to their tops. In this season, the branching and elongation of fine lateral roots were accelerated by active mycelial growth, and so its mycorrhiza formed on pine root became the pinnate type to witches' brooms shape. The fungal infection in the newly formed mycorrhizae was not heavy, and the hyphal invasion was limited to the epidermal cells and intercellular spaces of cortex.

c. Mycorrhiza maturing season, July to September

The growth of mother roots was depressed and almost stopped by desiccation in mid-summer, but the branching and elongation of lateral roots progressed more actively during this season. The mycorrhiza formation extended to all young roots even in mother roots. Fungal infection in this season was so heavy that some hyphae invaded into the cortical cells of the bases of mother roots. Secondary growth of mother roots started, and most of epidermis and cortex on them began to slough off. In September before fructification, most of the roots stopped growing and elongating. It seems that the relation between the fungus and root weakened in September, because there were a few starch grain in fine mycorrhiza and the withering of epidermal and cortical cells.

d. Mycorrhiza regrowing season, September to November

Most of the hyphae detached from root surface and the mycorrhiza began to wither soon after the fructification. The outer layer of mother roots and bases of lateral roots sloughed off, but blackened layer remained on the tops of lateral roots because of the lack of secondary growth in lateral root. Apparently the fine mycorrhizae with lower activity seem to be killed and decomposed by the following saprophytic soil fungi soon after the fungus detached from the fine roots. Their decomposition progressed in upper horizons of Shiro soil more rapidly than in the bottom. The growth of mother roots was observed on their tops slightly, but there were little mycorrhiza formation in this season.

e. Mycorrhiza dormant season

Pine needles grow and stay on the tree for one and a half years in Japan, and carbohydrates seem to be supplied from needles to roots through a year continuously. In fact, the accumulation of starch grains in young root was recognized in every season, and the hyphal growth continued during winter, being supplied with their nutrients from host. Although the length of newly grown root in autumn was only a few centimeters, most of them formed the mycorrhiza. And it is probable that the mycelium can grow even under low temperature in the field as examined in laboratory. These mycelium and mycorrhiza which survived through winter will be used as the inoculum for the new growth in spring. Most of the fine mycorrhizae which had reddish bases and black tops disappeared in this season.

2. Distribution of mycorrhiza, pine root and other plant roots in Shiro

The outline of plant root distribution in Shiro and mycorrhiza was described in a previous paper⁹⁾ and above. In this section, the quantitative estimation of these substances which seem to be important as the substrates for soil microorganisms will be mentioned; the content will have to be gone into in the following paper on the soil microorganisms in Shiro.

Method

The amounts of roots and soil organic matter in the Shiro were estimated in research area b⁹⁾ on June and July in 1966. These materials were sampled along the line from the center of Shiro to the front by frame or box. Litter was collected by a 10 × 10 cm square frame, and roots and mycorrhizae were done by 10 × 10 × 10 cm cubic box. A₀ horizon was divided into L, F, H, fractions according to these morphological features, and the roots in A₀ horizon were extracted by washing on sieves. F and H were fractioned by the sieves with 2 mm and 0.2 mm mesh sizes. Plant roots were classified to species. All of the samples were desiccated at 60°C for 48 to 72 hrs after air drying for 48 to 96 hrs. Pine roots were cut every 10 cm and divided into several classes by their diameter. Most of the fragmented mycelia were washed away in the process of preparation.

Results and discussion

A. Distribution of roots and plant debris in A₀ horizon

Distribution of organic matter covering over the Shiro was shown in Fig. 7. Apparently the distribution was uneven in small size sampling because of disturbance and irregular conditions of soil surface, and the decomposition processes were different on each material depending on plant species or kinds of substances. The decomposition of organic matter in L and F layer seemed not to be affected by Shiro, but there were little fungal rhizomorpha and ectomycorrhizae in F layer inside the Shiro in spite of the abundancy outside. The quantitative distribution of H layer was almost even, but the color of humus inside the Shiro changed to grayish white and unpermeability of soil increased.

Root distribution was shown in Fig. 8. Fine plant roots rose up to F layer, and their amounts varied parallel to the total weight of L and F layers. Total amount of roots in A₀ horizon increased inside the Shiro, and the pine roots with more than 0.5 mm diameter also increased inside. On the other hand, the amount of pine root over the front of Shiro was almost equal to that outside. Fine roots of shrubs were abundant in F layer, and most of them were roots of saplings, *Rhus*, *Rhododendron*, grasses and ferns.

B. Distribution of plant debris and roots in mineral soil

a. Pine root

The amounts of pine root and mycorrhiza distributing from H-A horizon to B horizon, 10 cm depth were represented in Fig. 9. Total amounts of pine root and mycorrhiza increased inside the Shiro remarkably, decreased towards the front and reached to 1/3 or 1/5 of that outside.

The amount of pine roots with less than 0.5 mm diameter including active mycorrhiza was 200~300 mg in each sample from the center to 100 cm. Most of them were decomposing or withering fine roots. Its amount increased in samples from 100~160 cm gradually. The amounts of mycorrhizae which were in mycorrhiza developing stages 1, 2 and 3 reached to the maximum in the front of Shiro, and was ten times comparing with those of outside. It was confirmed that the mycorrhiza formation and its development took place concentrating to the front of Shiro. Pine roots with 0.5 to 1.5 mm diameter distributed evenly inside of Shiro; these roots were mother roots which had formed mycorrhizae themselves and survived for a long time without decay. Therefore, they could make fresh mycorrhizae on their tops. Pine roots with 1.5 to 2.5 mm diameter also distributed evenly inside the Shiro. The distribution of pine roots were growing without relation to the direction of Shiro enlargement, but they could have formed abundant mycorrhizae on them. Most of the roots with more than 2.5 mm diameter had already lost the ability to produce lateral roots. Even if the mycorrhizae were formed on fine roots produced from larger roots with developed bark, they were short-lived and poor quantitatively. The roots with more than 5 mm diameter had concentrated around the center of Shiro comparing with that in the outside of Shiro. It will be suggested from such a distribution of roots that these larger roots were the mother roots for mycorrhiza formation in the Shiro formation period. On the other hand, Shiro have been found most frequently on the topography where pine roots came up to the surface soil and were apt to distribute densely in young stand of pine forest. Therefore, the frequency of Shiro formation seems to depend on the root system in young stand and the soil condition controlling the root distribution. In samples collected from the zones in 10 to 20 cm depth, the amount of fine roots was rich only in the front of Shiro, and poor in other parts of Shiro.

b. Other plant roots and plant debris

These amounts were shown in Fig. 10. They were extracted from the same samples as drawn in Fig. 9. Sum total amount of plant debris was highest outside the Shiro, decreased in the front and increased inside the Shiro. Most of plant debris outside the Shiro consisted of fragments of roots and bark, but inside the Shiro the contents were mostly decaying fine roots, mycelium and root fragments sloughed off from root surface. It seems that the decomposition of mycorrhiza and other organic matters progress more actively inside the Shiro than in the normal soil.

The living roots of plants other than pine were abundant outside the Shiro and on the front, but the amount of them inside the Shiro decreased remarkably. Even in the center of Shiro, the amount was only 1/3 of that outside. Larger roots with more than 5 mm diameter distributed unevenly. Comparing with the distribution of pine roots, the amounts of other plant roots, especially young fresh roots, decreased inside the Shiro clearly. Most of them were killed and decayed by soil fungi inhabiting inside the Shiro. Some plant roots could enter into the inside near the center following the disappearance of permeability and recovery of soil moisture.

Plant root distribution other than that of pine was recorded in Tab. 1. All species dis-

tributed without direct relation to the Shiro, and some of them were killed inside, especially in mineral soil where the mycelium grew most actively. The root of *Ilex pedunculosa* kept the highest frequency around the Shiro, but either fine or larger roots were injured or killed inside the Shiro. Young root changed to brown on the front of Shiro and then withered. So this fungus seems to be parasitic for this species. The root of another *Ilex*, *Ilex japonica*, was also sensitive for this fungus, but it might escape from injury; because the roots distributed partly and mostly in A_0 horizon. The fine roots of *Lionia negikii* were killed inside, but larger ones survived and begin to grow again in the recovered soil around the center. The fine roots of *Rhododendron* could escape from being killed, because they grew mainly in A_0 horizon. Most of the plant roots were injured or killed inside the Shiro, but the causes seemed to be various in each case. Young fresh roots of herbs and bamboo were injured in the front, but shrub's roots were killed inside the Shiro. Therefore, the desiccation of inside soil seems to be one of the major causes, and some saprophytic fungi which increased inside the Shiro also seem to be harmful against fresh fine roots. It has not been recognized that a certain species disappears from the inside of Shiro completely, but some species of herbs are often killed inside the Shiro. In pine forest, this fungus can not form the mass of mycorrhiza with plants other than pine trees, even if its mycelium attach to them compactly.

Explanation of plates

Fig. 1 Mycorrhiza formed on pine root by *T. matsutake*

- 1-a. Mass of mycorrhizae : An arrow shows the enlarging direction of Shiro. The active mycorrhizae grow outwards rooting from the roots in the inner of Shiro.
- 1-b. Mass of mycorrhizae : The mycorrhizae grow rightwards. The mycorrhizae have been formed on a mother root for several years following the enlargement of mycelium.
- 1-c. The mycorrhizae formed on the roots which entered into Shiro rectangularly for the enlarging direction of the mycelium have grown only outwards.
- 1-d. The mycorrhizae could be formed also on the roots rooting from larger roots. The one formed on the roots which entered into the Shiro adversely for the enlarging direction of mycelium were short lived.

Fig. 2 The mycorrhiza developing stage-1

- 2-a. The roots with fresh and white root tips grow right wards. The hyphal infection begins on the browning parts of root.
- 2-b. Cross section : Hyphal infection is limited only in epidermis. There are no fungal mantle formation over the root surface and no Hartig's net formation among intercellular spaces.
- 2-c. Longitudinal section : The filamentous hyphae invade not into epidermal cells but into intercellular spaces.

Fig. 3 The mycorrhiza in mycorrhiza developing stage-2

- 3-a. Most of young roots are branching and blackening being covered by white hyphae. Mycorrhiza formation progress most frequently in this stage. The root tips of main and lateral roots have no fungal infection.

- 3-b. Longitudinal section : The epidermal cells are broken by hyphal invasion into cells, and reddish brown pigments are accumulated in cells.
- 3-c. Cross section : The hyphae invade into the intercellular spaces of cortex cells, but there are no Hartig's net formation.
- 3-d. The invading hyphae deform in the cells without the digestion by cells apparently.

Fig. 4 Starch grains in the mycorrhiza and pine root

- 4-a. Starch grains have been accumulated and preserved in the central stele, floem, of young roots and mycorrhiza through a year. There are no hyphal invasion into the cells with starch grains.
- 4-b. The third lateral roots infected by hyphae heavily have only a few starch grains.

Fig. 5 The mycorrhizae in mycorrhiza developing stage-3 and mycorrhiza decomposing stage-1

- 5-a. Mycorrhiza developing stage-3 : Right half. There are many fine mycorrhiza bearing white hyphae. Most of fine roots become mycorrhiza blackening heavily. Mycorrhiza decomposing stage-1 : Left half. There are many fine roots with black tips and reddish brown bases. The fragmented hyphae detached from the mycorrhiza together with the fragmented epidermis.
- 5-b. Cross section : The hyphae invade into the cortical cells through intercellular spaces frequently.

Fig. 6 Pine roots in mycorrhiza decomposing stage

- 6-a. Larger roots with bark and the base of mycorrhizae exudating much resin remain in this stage.
- 6-b. The roots without fine roots increased in the inner of Shiro.
- 6-c. The roots in the center of Shiro bare the traces of abnormal branching caused by mycorrhiza formation.

