

モミ造林地における外生菌根の空間分布と形態的特徴

奈良一秀*・賣月岱造*・鈴木和夫*

Spatial Distribution of Ectomycorrhizae and Their Morphological Features in a Plantation of *Abies firma*

Kazuhide NARA*, Taizo HOGETSU* and Kazuo SUZUKI*

I. はじめに

外生菌根とは菌糸が根の表面を鞘のように覆い、根の皮層部では細胞間隙に侵入するが細胞内には侵入せず、その形態は宿主と菌の組み合わせによって変化するタイプの菌根である。担子菌を中心に全世界で5千種以上の菌がこの種の菌根を形成し、木本植物を中心に世界中のフローラの1割は外生菌根を作る (MARX and CORDELL, 1989)。わが国においては森林の主要な構成要素であるブナ科、カバノキ科、マツ科、ヤナギ科などにみられる。

菌根は生態系における物質循環において重要な役割を果たしていると考えられている。VOGT *et al.* (1982) は、180年生の *Abies amabilis* 林において、菌根菌のバイオマスに占める割合は 0.3% に過ぎないが、NPP (Net Primary Production) に占める割合は 15% に達したと報告している。さらに、菌根菌と細根とを含めて計算した場合、NPP に占める割合は 75% に達した。FOGEL and HUNT (1979) は、ダグラスファーの森林の場合、菌根菌 (正確には、腐生菌を含む) の NPP に占める割合は 51% と推定している。このように、森林生態系の炭素循環において、菌根がこれほど大きな比率を占めていることは極めて興味深い。

また、窒素や磷、そのほかの栄養塩類、水などの、植物にとって必要不可欠な養分の吸収に菌根は非常に有利であるとする報告が多い。外生菌根の場合、活発な根の分岐により細根の量が増えるとともに、そこから延びる菌糸や根状菌糸束によっても根の表面積は飛躍的に増大する。そのため、養分吸収能力が増大し、植物の成長が促進されるものと考えられている (HARLEY and SMITH, 1983)。

根における病害との関係においても、根圏の余分な養分を取り除くことにより病原体への養分供給を妨害したり、根端付近に厚い菌鞘をつくり病原体への物理的障壁となったり、病原体に対して妨害的に働く抗生物質を分泌するなど、樹木が自然界で生存する上で外生菌根は必要不可欠であると考えられている (ZAK, 1964)。

以上のように、森林において非常に重要な役割を持つと考えられている外生菌根について、その空間分布を知ることは菌根の生態的調査には必要不可欠であると考えられる。FORD *et al.* (1980) はシダレカシバ (*Betula pendula*) の苗木の周囲の子実体発生を調べ、その分布は菌根の分布状態をよく反映していると考察した。マツタケ (*Tricholoma matsutake*) の発生位置についても、シロと呼ばれる菌根と菌糸の集中したコロニーの分布とほぼ対応することが知られている

* 東京大学農学部林学科

Department of Forestry, Faculty of Agriculture, The University of Tokyo.

(小川, 1978)。このように、非破壊的に外生菌根の分布状態を知るために、子実体の分布を調査することは有効な手段であると考えられる。

また、外生菌根は、樹種、気候、土壤型などの環境の違いによって様々な形態的特徴を持つ(HARLEY and SMITH, 1983)。そしてその形態的特徴の把握は、外生菌根菌の生態と役割を理解する上で必要不可欠である。SEVIOUR *et al.* (1978) は、ユーカリの菌根表面を走査型電子顕微鏡(SEM)で観察し、菌根の識別を試みている。Rose *et al.* (1980) は、菌根表面に加え、ハルティヒネットなどの内部構造を SEM により正確にとらえている。このように、SEM による観察は外生菌根の表面のみならず、その内部構造を調べる上でも優れた方法であると考えられている。

そこで、本報告では今後の外生菌根に関する生態的研究の基礎的調査として、モミ造林地における外生菌根の現状把握を目的に、外生菌根菌の種組成、子実体の空間分布およびその外生菌根の形態的特徴を明らかにすることに努めた。

2. 調査地と方法

1) 調査地

位置および地形: 調査は東京大学農学部附属秩父演習林内、32林班い16小班のモミ造林地を行った。調査地は、標高 1050 m、北側斜面に位置し、傾斜 23 度のほぼ一定した斜面である。

土 壤: 調査地の土壤は適潤性褐色森林土(B_p)であり、A₀層は 2 cm 程度で L 層が発達するが、F 層や H 層はそれほど発達しない。A 層は厚さ 35 cm 程度で、A₁層、A₂層、A₃層から成り、地表から約 7 cm のところでやや不明瞭に A₁層と A₂層に分かれ、約 20 cm のところで A₂層と A₃層が区分できた。A₁層では外生菌根が豊富で、根状菌糸束も頻繁に観察でき、団粒状構造が発達していた。A₂層も外生菌根や根状菌糸束に富んでおり、塊状構造が発達していた。A₃層では外生菌根は急激に減少し、根状菌糸束はまったくみられなくなり、やや小型の石礫が頻繁に観察された。B 層は地表から約 37 cm から 75 cm まで発達し、大型の石礫が頻繁に観察され、外生菌根はほとんど見られなかった。C 層は地表から約 75 cm 以上の深さに発達していた。

植 生: 調査地は、昭和 37, 38 年に植栽されたモミの造林地で林冠形成木はほとんどがモミである。モミの樹高は 10~15 m、胸高直径は 11~24 cm、樹冠幅は 2.5~5.0 m である。立木密度は約 1,000 本/ha である。子実体の発生位置を調査した方形区内では、樹高が胸高以上の他の樹種ではなく、木本性の下層植生として、コアジサイ、ムラサキシキブ、オオバアサガラ(伐根)、イタヤカエデ(伐根)、イワガラミなどがあった。

2) 調査方法

子実体の種組成と空間分布: 調査地内に 10 m × 15 m の方形区を設置し、1990 年 10 月下旬から 12 月中旬、翌年 7 月上旬から 10 月中旬の間、ほぼ 2 週間ごとに発生した子実体の種と発生位置を調査した。種組成の調査には方形区付近の林も参考にした。

外生菌根の形態的特徴の観察: 外生菌根のサンプリングは、方形区付近の子実体直下の土壤、あるいはシロと思われる土壤について行った。外生菌根の観察には、実体顕微鏡、光学顕微鏡、走査型電子顕微鏡を用いた。切片による試料の観察は、試料を 4.0% グルタルアルデヒド(0.1 M 硫酸緩衝液 pH 7.0) で一晩固定した後、アセトン系列で脱水、低粘度エポキシ樹脂(串田, 1981) で包埋し、ガラスナイフで薄切した後、トルイジンブルーで染色を行って検鏡した。凍結

表-1 モミ造林地内の方形区(15 m×10 m)に発生した子実体の種類

Table 1. Species of sporophores which were found in the quadrat (15 m×10 m) in a plantation of *Abies firma*

学名 (Scientific names)	和名 (Japanese names)	発生時期 (Seasons appearance)					
		Jul.	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	Dev.
<i>Laccaria laccata</i> *	キツネタケ*				○	○	
<i>Clitocybe clavipes</i>	カヤタケ	○					
<i>Macrocystidia cucumis</i>	クリイロムクエタケ			○	○	○	
<i>Collybia dryophila</i>	モリノカレバタケ	○	○		○		
<i>Collybia confluens</i>	アマタケ	○			○	○	
<i>Collybia cookei</i>	タマツキカレバタケ				○		
<i>Mycena pura</i>	サクラタケ				○		
<i>Flammulina velutipes</i>	エノキタケ			○	○	○	○
<i>Amanita virosa</i> *	ドクツルタケ*	○	○				
<i>Volvariella</i> sp.	フクロタケ属		○	○			
<i>Cystoderma amianthinum</i>	シワカラカサタケ				○	○	
<i>Psathyrella velutina</i>	ムジナタケ	○					
<i>Psathyrella</i> sp.	ナヨタケ属				○	○	
No. 1	キシメジ科				○		
No. 2	キシメジ科				○		
<i>Inocybe geophylla</i> *	シロトマヤタケ*				○		
<i>Hebeloma sacchariolens</i>	ヒメワカフサタケ				○		
<i>Cortinarius</i> sp.*	フウセムタケ属*				○		
No. 3*	イグチ科*	○		○			
<i>Lactarius laeticolorus</i> *	アカモミタケ*				○		○
<i>Lycoperdon perlatum</i>	ホコリタケ				○		
<i>Pesudocolus schellenbergiae</i>	サンコタケ				○		

* 菌根菌と考えられる子実体

Sporophores which are considered to be mycorrhizal.

No. 1, No. 2, No. 3 は未同定の子実体

Unidentified species are No. 1, No. 2, and No. 3.

切片、ハンドセクションも隨時とりいれて観察した。走査型電子顕微鏡の試料は、常法に従って、4.0% グルタルアルデヒドと四酸化オスミウム固定液の2重固定、エタノール系列で脱水、酢酸イソアミルへの置換の後、臨界点乾燥を行った。また、t-ブチルアルコール凍結乾燥法 (INOUE and OSATAKE, 1988) も併用した。

3. 結果と考察

1) 方形区内の菌類組成

試験地の方形区内に発生した子実体の種類を表-1に示した。全体で22種が確認できた。発生時期でみると、7月が6種、8月が1種、9月が4種、10月17種、11月が9種、12月1種というように10月がもっと多かった。これらの種の内、その発生形態や従来の報告 (今関・本郷, 1987, 1989) からみて、明らかに菌根菌と考えられるものはキツネタケ、ドクツルタケ、シロトマヤタケ、*Cortinarius* sp., No. 3, アカモミタケの6種であった。なお、方形区付近の林において、上記以外の種類としては、ミネシメジ (*Tricholoma saponaceum*), シモフリシメジ (*Tricholoma*

portentosum), ナラタケ (*Armillaria mellea*), タマゴタケ (*Amanita hemibapha*), コテングタケ (*Amanita porphyria*), ツルタケ (*Amanita vaginata*), スッポンタケ (*Phallus impudicus*), オオチャワンタケ (*Peziza vesiculosa*), オオゴムタケ (*Galiella celebica*) などが発生した。

2) 外生菌根の空間分布

外生菌根菌の子実体の発生位置と外生菌根の分布を観察した例は、マツタケ（小川, 1975a, 1975b）を除いては少ないが、前述したように、非破壊的に外生菌根の水平的な分布を知る上で有効な方法であると考えられる。

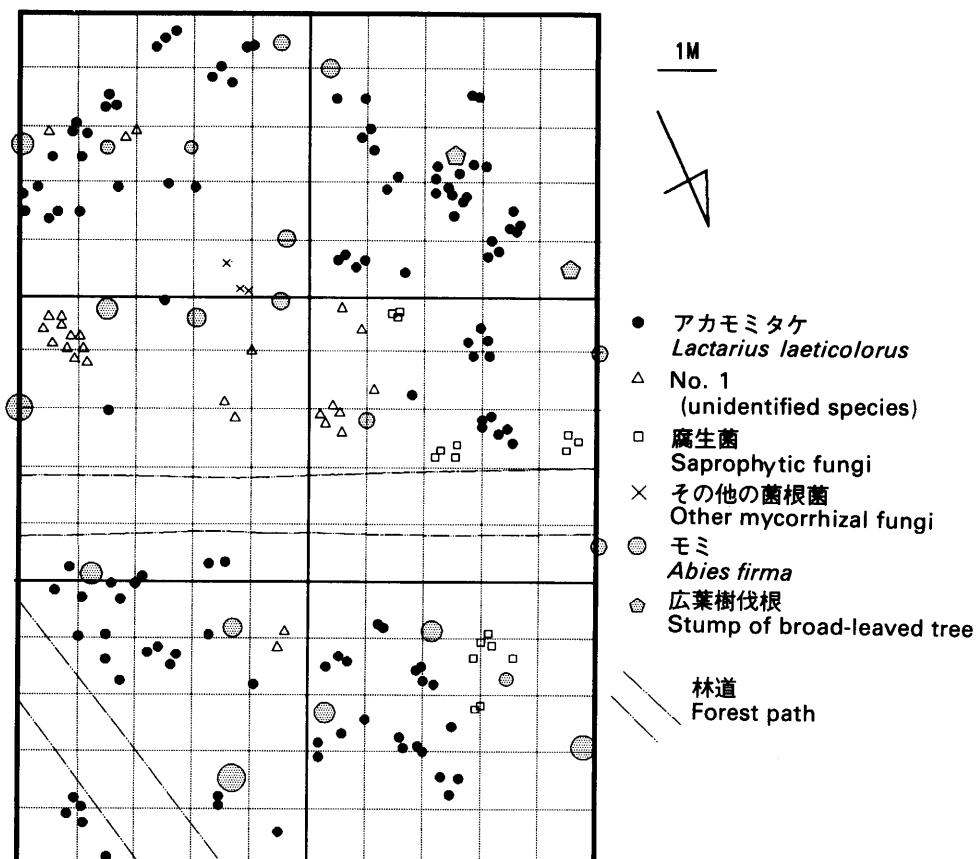


図-1 モミ造林地の子実体発生位置 (1990. 10. 22~12. 12)

子実体を示す記号は、子実体一本につき一つの記号で表した。モミの胸高直径は記号のサイズで表した。広葉樹の伐根はオオバアサガラとイタヤカエデである。

Fig. 1. Distribution of the fruit bodies that appeared in the quadrat in a plantation of *Abies firma*. (1990. 10. 22~12. 12).

Each mark represents a fruit body. Diameters of dotted circles are proportional to diameters at breast height of *Abies firma*. The stumps of broad-leaved trees are *Pterostyrax hispida* and *Acer mono*.

調査地において、1990年に発生が確認できた子実体の発生位置を図-1に示した。この図に見られるように、外生菌根菌としては、アカモミタケの発生が非常に多く観察できたが、その子実体の発生パターンは概して不規則であることが分かった。マツタケなどは明確なシロを形成し、根を誘導するかのごとくそのシロを広げていく結果、フェアリーリングをしばしば形成する（小川、1978）のに対して、アカモミタケは根状菌糸束などを形成して（後述）、ある程度離れた細根にも感染でき、その菌根が特定の場所に必ずしも集中しないため、このように散らばった発生パターンを示すものと考えられた。しかし、その発生位置はまったくランダムというわけではなかった。アカモミタケとほかの子実体との発生位置の関係についてみると、アカモミタケが集中して発生した場所には、菌根菌も腐生菌もその子実体の発生が少なく、逆に、ほかの子実体が集中して発生した場所にはアカモミタケがほとんどみられなかった。

このような現象を説明する理由の一つとして、養分を得るために空間的な争いが生じ、複数の菌が同一場所で、子実体を形成できるほど繁殖できないことが考えられる。さらに、ALLEN(1991)の考察のように、菌根菌同士、あるいは菌根菌と腐生菌の間で、アレロパシー的な影響を及ぼしあって、お互いの分布を制限していることも一つの要因として考えられた。

一方、外生菌根の垂直分布を土壤断面により観察したところ、 A_0 層の下部から深さ約20 cmまでに集中しており、これ以上の深さになると菌根は顕著に減少していた。

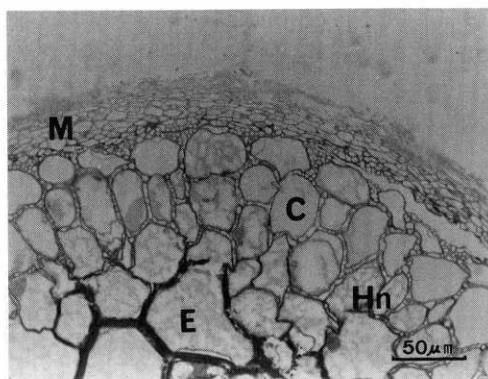


図-2 モミの外生菌根の横断切片

Fig. 2. Transection of *Abies firma* ectomycorrhiza.

M: 菌鞘 (mantle) Hn: ハルティヒネット (Hartig net)

C: 皮層細胞 (cortex cell) E: 内皮 (endodermis)

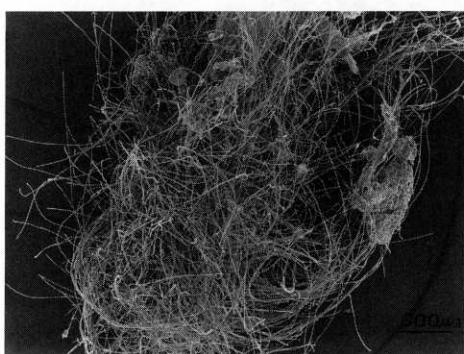


図-3 モミの外生菌根の菌鞘表面

Fig. 3. Mantle surface of *Abies firma* ectomycorrhiza produced by an unidentified fungus.

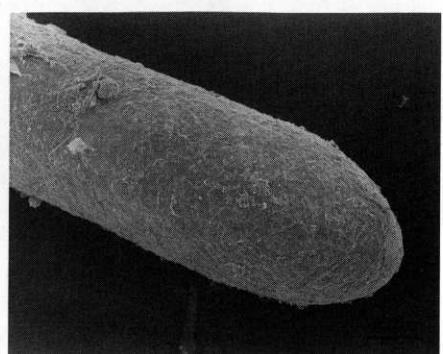


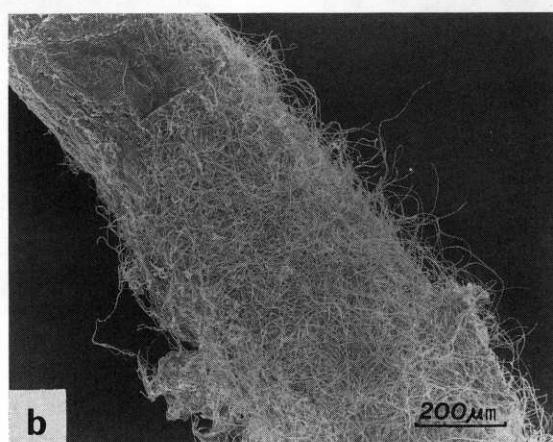
図-4 モミの外生菌根の菌鞘表面

Fig. 4. Mantle surface of *Abies firma* ectomycorrhiza produced by an unidentified fungus.

3) 外生菌根の形態的特徴

モミの細根の横断切片により外生菌根の一般的構造を図-2に示した。菌鞘(M)は根の表面を外生菌根菌の菌糸が隙間なく覆い、鞘のようになった構造であり、ハルティヒネット(Hn)は根の皮層細胞間隙に菌糸が侵入することにより、皮層細胞がバラバラになって菌糸のネットの中に埋まつたような構造である。この二つの構造は外生菌根を特徴づける。なお、細胞間隙の菌糸は根の中心方向に侵入していくが、内皮より内側の中心柱にはまったく侵入しない。

二つの異なるタイプのモミの外生菌根を図-3、図-4に示した。両図とも方形区付近で採取したモミの外生菌根であるが、図-3は非常に長くて黒い菌糸が根の表面をびっしり覆った外生菌根で、菌鞘の厚さは1mm以上に達することが観察された。SEM用試料作成に当たって、洗浄、固定、脱水などの組織処理にもかかわらず、菌鞘の菌糸に土壤分子が付着しており、このことは土壤分子と菌鞘との密接な結びつきを示している。また、この菌根はあらゆる方向に長い菌糸を伸ばし、これにともなって大幅に表面積が増大しており、土壤からの養分吸収において有利である(HARLEY and SMITH, 1983)。図-4は、菌糸が非常に密に癒合し、菌鞘表面の菌糸一本一本の識別ができないような外生菌根である。菌鞘表面からはほとんど菌糸が伸びておらず、隙間なく根を



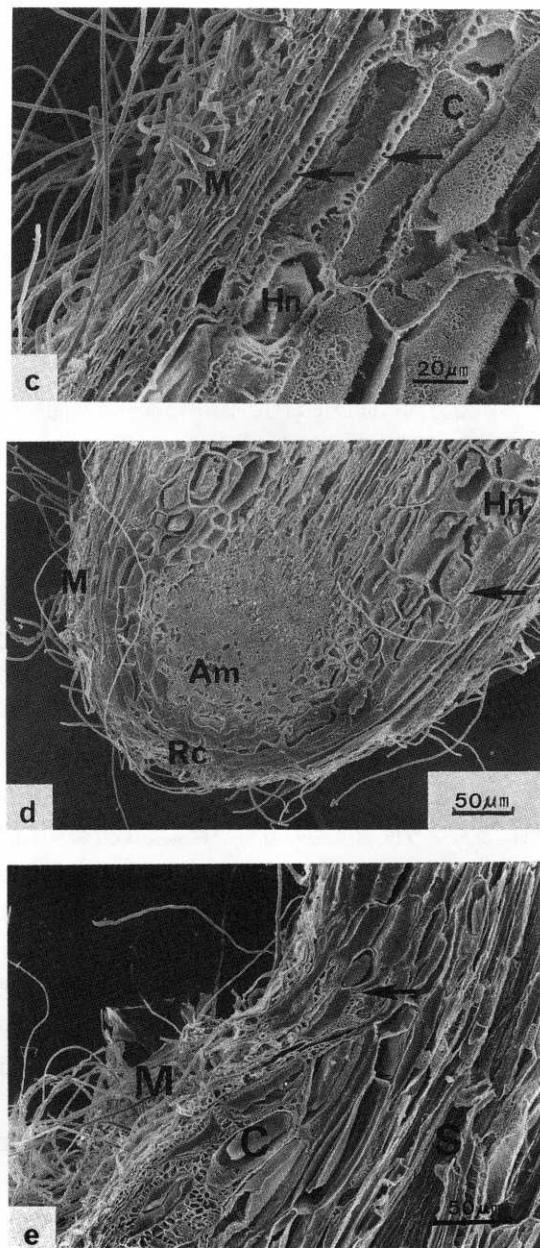


図-5 アカモミタケによって形成されたモミの外生菌根

Fig. 5. *Abies firma* ectomycorrhiza formed by *Lactarius laeticolorus*.

a: 菌根の形態 (form of ectomycorrhiza), b: 菌鞘表面 (mantle surface), c: 内部構造 (internal structure), d: 先端部の構造 (structure of the apical part), e: 基部の構造 (structure of the proximal part)

Am: 頂端分裂組織 (apical meristem), **C:** 皮層細胞 (cortex cell), **Hn:** ハルティヒネット (Hartig net), **M:** 菌鞘 (mantle), **Rc:** 根冠 (root cap), **S:** 中心柱 (stele), ←: 皮層細胞間隙に侵入した菌糸 (hypha which penetrated the intercellular space)

覆っており、土壤中の病原菌の加害を防ぐこと (MARX, 1973) に効果的であると考られた。

アカモミタケによって形成されたモミの外生菌根について、その構造を図-5a から図-5e に示した。アカモミタケの外生菌根を実体顕微鏡により観察したところ、菌根の直径は肥大して樹枝状あるいはサンゴ状に分岐し、新しい菌根の色は淡橙色であった (図-5a)。さらに、根にそって直径約 30 μm の褐色をした根状菌糸束があり、時折分岐しているのが観察できた。

アカモミタケの外生菌根表面の様子を走査型電子顕微鏡 (SEM) によって観察すると、菌鞘によって完全に覆われており、その表面には糸状の菌糸が観察できた (図-5b)。この菌根の縦断面を SEM で観察したところ、外生菌根に特徴的な構造である菌鞘とハルティヒネットが観察できた (図-5c)。

菌鞘についてみると、その厚さは 40~90 μm で、二つの層に分けることができた。外層では、アカモミタケの菌糸があらゆる方向に伸びており、菌糸一本一本が明瞭に識別でき、その直径は 1.5~2.5 μm であった。内層では菌糸が密に詰まり、お互いに癒合して、菌糸一本一本の識別はやや困難となった。モミの細根がこのような菌鞘によって完全に覆われており (図 5-b, c), 植物が養分を吸収するには必ず菌を通さなければならないという報告 (HARLEY and SMITH, 1983) には正当性があるように思われた。

アカモミタケの菌糸はさらに根の細胞間隙に侵入し、ハルティヒネットを形成していた (図-5c)。外生菌根の最先端部分の縦断面図を図-5d に示したが、図中の矢印で示した点は、細胞間隙に侵入した菌糸のもっとも先端の部分であり、これ以上先端には菌糸の侵入が確認できなかった。一方、外生菌根の基部の断面を図-5e に示したが図中の矢印で示した点は細胞間隙に侵入した菌糸のもっとも後端の部分である。これより後部では皮層の分解が始まっており、細胞間隙に菌糸は確認できなかった (図-5e)。このように、ハルティヒネットが発達するのは、根冠よりも後方で、しかも根の成熟とともに皮層細胞の分解が起こる部分よりも前方の、ある一定の部位のみであることが明らかにされた。この一定の部位は、MARKS and FOSTER (1973) が菌根菌が感染可能な部位について提唱した MIZ (mycorrhizal infection zone) と一致していた。この部位では皮層細胞が活発に分裂するほど未熟ではなく、また細胞の死とともに分解が起こるほど老化も進んでいない。つまり、皮層細胞が生きており、ある一定の生理状態にある部位にのみハルティヒネットが形成されるものと考えられた。また、KOTTKE and OBERWINKLER (1986) が報告したように、季節変化によって菌根の発達には段階があり、その形態的特徴は変化するものと考えられ、今後の課題である。

菌糸の侵入による皮層細胞の大きさの変化についてみると、細胞間隙に菌糸が侵入していない部分では、皮層細胞の放射方向の直径は 15~25 μm であったが (図-5e), ハルティヒネットが発達した部分の皮層細胞では 25~40 μm という 2 倍近い値を示した (図-5c)。このことから、菌糸の侵入による根の直径の増大は、個々の細胞が放射方向に肥大することによって生じる現象であることが明らかにされた。また、ハルティヒネットの発達のいかんに関わらず、皮層細胞は 3 層からなり、根の肥大は皮層細胞数の増大によって引き起こされるものではないことが明らかにされた。

今回の報告では、モミ造林地の外生菌根の現状を把握するため、外生菌根菌の種組成、子実体の空間分布、菌根の形態的特徴について調査したが、今後、生態系の中での外生菌根の動態や役割について明らかにするため、さらに研究を発展させる必要がある。

本研究に当たり、東京大学農学部森林植物学研究室の諸氏および同農学部附属秩父演習林の職員の皆様には様々なご協力をいただいた。ここに心からの感謝の意を表し、厚くお礼申し上げる。

要　　旨

モミ造林地において、外生菌根菌の現状把握のため、子実体の空間分布と外生菌根の形態的特徴について調査した。

設置した方形区(15 m × 10 m)の中には、22種の子実体が発生し、そのうち外生菌根菌と考えられるものは6種であった。もっとも発生量が多かったのはアカモミタケで、概して散らばった発生パターンを示し、明確なシロは形成しなかった。また、ほかの子実体がまとまって発生した場所には、アカモミタケの発生がなかった。

試験地で採取した外生菌根には、数種類の異なる形態的特徴を持つものが確認できた。アカモミタケの外生菌根断面をSEMで観察したところ、菌鞘は2つの層に分けられ、それぞれ異なった構造を持つことが分かった。ハルティヒネットは、根端付近の未熟な皮層より後方で、老化による分解が起こるよりも前方の、ある一定範囲の皮層にのみ発達する構造であることが確認された。また、この部分の皮層細胞は放射方向に直径が肥大していた。

キーワード：モミ、子実体、空間分布、外生菌根、形態的特徴

引　用　文　献

- ALLEN, M. F.: *The ecology of mycorrhizae*. 184 pp., Cambridge University Press, 1991.
- FORD, E. D., MASON, P. A. and PELHAM, J.: Spatial patterns of sporophore distribution around a young birch tree in three successive years. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 75: 287-296, 1980.
- FORGEL, R. and HUNT, G.: Fungal and arboreal biomass in a western Oregon Douglas fir ecosystem—Distribution pattern and turnover. *Can. J. Bot. Res.* 9: 245-256, 1979.
- HARLEY, J. L. and SMITH, S. E.: *Mycorrhizal symbiosis*. 484 pp., Academic Press, 1983.
- 今関六也・本郷次雄: 原色日本新菌類図鑑(I). 325 pp., 保育社, 1987.
- : 原色日本新菌類図鑑(II). 315 pp., 保育社, 1989.
- INOUE, T. and OSATAKE, H.: A new drying method of biological specimens for scanning electron microscopy—The t-butyl alcohol freeze drying method. *Arch. Histol. Cytol.* 51: 53-59, 1988.
- KOTTKE, I. and OBERWINKLER, F.: Mycorrhiza of forest trees—Structure and function. *Trees*, 1: 1-24, 1986.
- 串田 弘: 低粘度エポキシ樹脂包埋法. *細胞* 13: 184-188, 1981.
- MARKS, G. C. and FOSTER, R. C.: Structure, morphogenesis, and ultrastructure of ectomycorrhizae. In *Ectomycorrhizae—their ecology and physiology*. Marks, G. C. and Kozlowski, T. T. eds., 1-41, Academic Press, 1973.
- MARKS, D. H.: Mycorrhiza and feeder root diseases. In *Ectomycorrhizae—their ecology and physiology*. Marks, G. C. and Kozlowski, T. T. eds., 351-382, Academic Press, 1973.
- and CORDELL, C. E.: The use of specific ectomycorrhiza to improve artificial forestation practices. In *Biotechnology of fungi for improving plant growth*. Whipps, J. M. and Lumsden, R. D. eds., 1-25, Cambridge University Press, 1989.
- 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* 272: 79-121, 1975a.
- : 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. *林試研報* 278: 21-49, 1975b.
- : マツタケの生物学. 326 pp., 築地書館, 1978.
- ROSE, R. W., VAN DYKE, C. G. and DAVEY, C. B.: Scanning electron microscopy of three types of ectomycorrhizae formed on *Eucalyptus nova-anglica* in the southeastern United States. *Can. J.*

Bot. 59: 683-688, 1981.

SEVIOUR, R. J., HAMILTON, D. and CHILVERS, G. A.: Scanning electron microscopy of surface features of eucalypt mycorrhizas. New Phytol. 80: 153-156, 1978.

VOGT, K. A., GRIER, C. G., MEIER, C. E. and EDMONDS, R. L.: Mycorrhizal role in net primary production and nutrient cycling in *Abies amabilis* ecosystems in Western Washington. Ecology, 63: 370-380, 1982.

ZAK, B.: Role of mycorrhizae in root disease. Ann. Rev. Phytopath. 2: 377-392, 1964.

(1991年10月31日受理)

Summary

In order to clarify the behavior of ectomycorrhizae in an *Abies firma* plantation, spatial patterns of sporophores and the morphological features of ectomycorrhizae were studied.

In a quadrat (15 m × 10 m) in the *Abies* forest, the sporophores of 22 species, including 6 mycorrhizal fungi, were found. Sporophores of an ectomycorrhizal fungus, *Lactarius laeticolorus*, spread in a dispersed pattern and fungal colonies ('Shiro') did not appear. The sporophores of this fungus were not found in clumps of sporophores of the other fungi. As to the vertical distribution of ectomycorrhizae, they were concentrated in the upper 20 cm layer of the soil.

The ectomycorrhizae of *L. laeticolorus* had a well developed fungal sheath, which was divided into two layers morphologically. This mycorrhiza also had a Hartig net behind the growing apex and in advance of the region where the cortex cells begin to deteriorate as the root matures. Cortex cells in the Hartig net region had greater radial diameters.

Key words: *Abies firma*, Sporophore, Spatial distribution, Ectomycorrhiza, Morphological feature