

第4章 総合考察

太平洋型気候地域のブナ林に属する茨城県北部の小川学術参考保護林内のブナを調査した結果、生葉から出現した主要な内生菌類は、*Mycosphaerella buna*, *Ascochyta fagi*, *Tritirachium* sp., *Periconiella* sp. *Xylaria* sp. の5種であった。特に *M. buna* は葉組織のみから出現した。葉柄からは、*Tritirachium* sp. のみ高頻度に出現し、当年生枝から出現した主要な内生菌類は、*Phomopsis* sp., *T. dryina* の2種であった。特に、葉と枝では、明らかに出現した種に違いが認められた。

宿主植物の特定の部位から生じる内生菌の存在については、他の研究者によってもすでに報告されており(Petrini, 1986, 1991; Sieber et al., 1991; Shamoun and Sieber, 2000)、ブナの内生菌においても部位による菌の種構成の違いが明らかになった。

ブナの各部位から出現した内生菌類の種数は、15~16種と多かったが、高頻度に出現する主要な内生菌類の種数は少ないことが明らかになった。この結果は、他の多くの研究者の報告と一致している(Sieber and Hugentobler, 1987; Petrini and Fisher, 1988; Fisher and Petrini, 1990; Petrini and Fisher, 1990; Hata and Futai, 1993)。

Sahashi et al. (2000)は、東北地方の数カ所のブナ林において調査し、調査地に共通してブナ生葉から2種、*Discula* sp. および *Ascochyta* 属と思われる1種が、枝から *Phomopsis* 属1種が出現したと報告している。今回小川学術参考保護林のブナにおいては、前述のように生葉から5種が出現し、当年生枝においては2種が出現した。両地域の生葉から出現した主要な内生菌類を比較すると、明らかに種構成に違いがみられた。また、枝においても *Phomopsis* 属が出現しているが同種であるかどうかは不明であり、種構成に違いがあると推察できる。表面殺菌方法の違いに起因することも考えられたため、本研究で用いた殺菌法

により、東北地方のブナ葉から分離試験を行った結果、小川学術参考保護林では出現しなかった *Discula* sp. が分離された(未発表データ)。このことから、殺菌法の違いによる可能性は極めて少ないと考えられた。したがって、種構成に違いが生じた要因の一つには、東北地方のブナ林は冬季多雪湿潤の日本海型気候地域に属し、本研究の小川学術参考保護林は、冬季小雪で比較的乾燥した太平洋型気候地域に属することが考えられる。しかし、太平洋側のブナ林の調査は、現在のところ本研究のみであり、冬季の気候がブナ内生菌と関係があることを一般化するためには、今後、本州太平洋側や四国地方など類似の気候地域に生育するブナ林における調査が必要である。一方、気候風土が類似している場合、地理的に離れていても内生菌類の種構成が類似していること(Rollinger and Langenheim, 1993)、また、ヨーロッパブナにおいては、生育地域の気候の違い等により内生菌類の種構成が異なることが報告されており (Kowalski and Kehr, 1992)、それらは本研究の結果からの推測の妥当性を示唆している。

以上のようにブナの部位や生育地域による違いのあることが明らかになったことは、今後菌類多様性研究の一環として、樹木内生菌の調査を進める場合に重要な示唆を与えるものと考えられる。また、葉組織からのみ出現した *M. buna* は、子のう世代を落葉上に形成することが明らかになり、この菌がブナと内生菌類の関わり合いを示す重要な菌であることが明らかになった。

ブナ葉の内生菌類は、出現頻度に関してそれぞれ異なる季節変動パターンを持つことが明らかになった。主要な内生菌類に関しては、開葉時期から出現する種、6月頃から出現する種、8月頃から出現する種と出現時期の異なる3群が存在することが明らかになった。このような出現時期の違いは、ヨーロッパブナや東北地方のブナ生葉から出現した内生菌類でも観察されている(Hogg and Hudson, 1966; Sieber et al., 1987; Sahashi et al., 1999)。その一因として、一斉展葉型落葉樹のブナの場合、葉の寿命が約6ヶ月と短く、また、葉の光合成速

度は開葉直後に最大で、葉寿命とともに直線的に減少すると考えられていること(Kikuzawa, 1991)から、葉に存在する菌類は、葉フェノロジー特に活力の変化に大きく左右されていることが考えられる。また、落葉などに形成された散布体の散布時期および生葉への感染時期、さらに侵入後の菌の葉内における伸展などに基づくことが推定される。また、主要な内生菌類は、季節が進むにつれて出現頻度が増加する傾向が見られたことから、菌の出現が確認された時期から葉の老化が始まる落葉時期まで生葉に潜在しているものと考えられる。

*Mycosphaerella buna*の生活環を明らかにするため行った一連の実験を総合し、*M. buna*の生活環を以下のように考察した(図12)。ブナ開葉時期に落葉上で成熟する子のう胞子およびその後落葉上に形成される分生子等により生葉へ主に孔辺細胞および気孔から侵入・感染した後、生葉内の表皮下および海綿状組織の細胞間隙に菌糸状態で落葉時期まで潜在し、落葉後、精子器を形成し、越冬後の開葉時期に再び落葉上で子のう胞子を成熟させると推察された。

Mycosphaerella buna は、生葉に感染する際、主に気孔や孔辺細胞からの侵入し、また、表皮細胞下や海綿状組織の細胞間隙に菌糸の状態が存在することが前述の経時的観察から推察された。しかし、病原菌に対して侵入時にみられる過敏反応などもみられず、その後も生葉上に病徴はまったく認められないことから、宿主側の防御反応を抑制する物質を産生している可能性も推察された。

内生菌の組織内の存在部位に関して幾つかの報告がある。Suske and Acker (1987)は、野外の無病徴のドイツトウヒ(*Picea abies*)針葉の葉肉組織の細胞間隙および細胞内に *Lophodermium piceae* の菌糸が観察され、細胞間隙の菌糸には分枝や顕著に膨らんだ部分が観察されたと報告している。この観察結果は、今回の *M. buna* における観察結果とほぼ同様であるが、葉肉細胞内にも菌糸が侵入しているのが確認されておりその点に関しては異なっていた。一方、ダグラスファー (*Pseudotsuga menziesii*) 針葉の内生菌 *Rhabdocline parkeri* は、針葉の

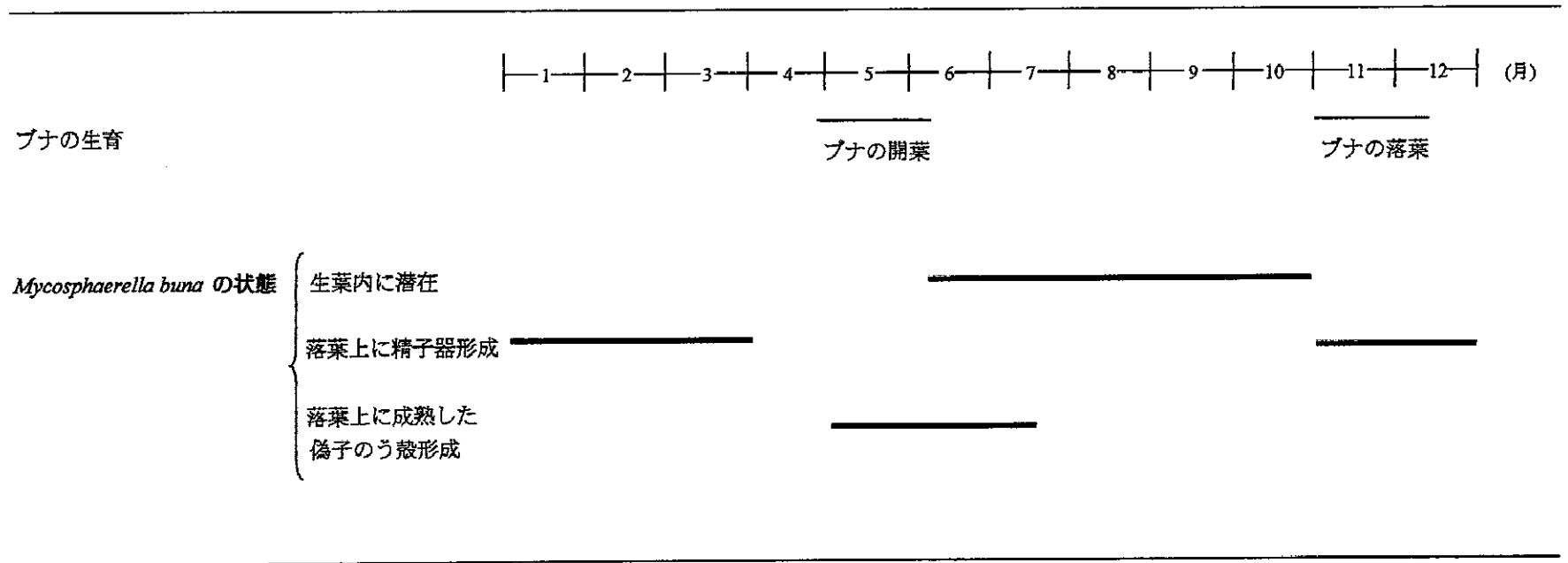


図12. プナにおける *Mycosphaerella buna* の生活環

1 表皮細胞内に2～5年もの間留まり、針葉が老化した時、菌の活動が再開されたとの報告(Sherwood-pike et al. 1986; Stone, 1987)があり、内生菌の生組織における存在部位には菌種により違いがみられた。しかし、*M. buna* および前述の2種を含むほとんどの樹木内生菌は、*Neotyphodium* 属内生菌にみられるような全身感染はせず、それらの分布は宿主内の狭い範囲に限られていた(Stone, 1987; Suske and Acker, 1987, 1990; Viret and Petrini, 1994)。

”hemibiotrophy”とは、初めに生体栄養の時期があり、後に死物栄養に変わる生活環を持つ病原菌に用いられた(Keon, et al., 1987)用語であるが、Viret and Petrini (1994)は、樹木内生菌類の多くが”hemibiotrophy”的特徴を持っていると推測している。*Mycosphaerella buna* も生葉内に菌糸で存在し、葉が枯死するとすぐに精子器を形成することから同様の栄養摂取を行っていると考えられる。

越冬落葉上に形成された偽子のう殻内の子のう胞子は4月にはまだ未熟で、5月から7月に成熟し、特に5月に最も高頻度に偽子のう殻内に成熟した子のう胞子が見られた。一方、ブナの開葉は5月から約1ヶ月間続く。この結果より、落葉上の偽子のう殻の成熟時期とブナの開葉時期は、ほぼ一致することが明らかになった。このことは、葉組織のみに生息する *M. buna* にとって生き残るための戦略として最も葉への感染の確率の高い時期、つまり新葉の展開時期に子のう胞子を成熟させていると推測され、ブナとブナ葉に生息する菌の密接な関係を示唆している。このような宿主と菌類との関係は、落葉上に完全世代を形成する他の *Mycosphaerella* 属菌や *Gnomonia errabunda* などからも報告されている(Hogg and Hudson, 1966; 坂本, 1994; Suto, 1999)。