

琉球大学学術リポジトリ

根瘤菌と荳科植物との関係

メタデータ	言語: 出版者: 琉球大学農家政学部 公開日: 2011-08-18 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: - メールアドレス: 所属:
URL	http://hdl.handle.net/20.500.12000/21651

根瘤菌と荳科植物との関係

Rhizobia-Legume relationships*

まえがき

表題の如く荳科植物—根瘤菌の関係を Soil Science の 1954 年 12 月号に Allen and Baldwin が解説しているのでこれを訳出して参考に供する事にした。訳語の誤りも多々あると思うが、疑わしい点は原著によって頂き度い。

根瘤菌と荳科植物との関係

根瘤菌と荳科植物間の相互関係に関する知識は広範な興味ある発達をなして来た。初期の研究家はその根瘤菌の分離、生物化学的その他の性質の研究に力点をおいていた。

これに対して宿主植物に就ては研究がおろそかにされ単に微生物共棲の相手の役割を持つものとして取扱われていた。併し知識が増大するにつれて力点が徐々に共棲複合体の潜在的有力な参加者として植物の方へ向うようになった。

この問題を 2 大部門から研究する事が要望されている。その 1 つは農業上における共棲窒素固定の重要性であり、もう 1 つは方法論における新しい見通しの問題である。

農業的展望

現在の植物学者は荳科植物には 10,000—12,000 の種があると推定している。この種の大部分は最も大きな亜科である蝶形花亜科 (Papilionatae) の 308 属に属する蔓性植物、草状灌木がその代表的なものである。最も小さい亜科であるオジギサウ亜科 (Mimosoideae) の 30 属は南半球に普通なアカシアやネムノキがその代表的なものである。ジャケツイバラ亜科 (Caesalpinoideae) の 91 属の植物は南欧のアジア、アフリカ、オーストラリア、南米に分布している。北米には約 4,000 種即ちこの科 10,000 種の 40% を産する。

根瘤形成の有無

永い間根瘤形成は荳科植物に普通な性質と考えられていた。実際荳科植物の根瘤形成に関する知識は、しばしば指摘されているようにそう理解されてはいない⁴⁾

第 1 表 荳科植物中根瘤を形成するものとしめないものとの数

荳科の亜科	属の数			研究された種の数	
	根瘤を有する	根瘤を有せず	未報告	根瘤を有す	根瘤を有せず
Mimosoideae (オジギサウ亜科)	18	1	11	118	12
Caesalpinoideae (ジャケツイバラ亜科)	15	16	60	33	64
Papilionatae (蝶形花亜科)	149	5	154	912	57
総数	182	22	225	1,063	113
百分率	42.4	5.1	52.5	88.9	11.1

* Presented at the Soil Microbiology Conference held at Purdue University, June 21-24, 1954.

第1表は豆科植物に就て調査された結果を示すものであるがこの表の或る部分は特別興味あるものである。

これによれば僅かに約1,200種即ち豆科植物の10~12%が調査されているだけである。これらのうち1,063種、即ち88%は根瘤を形成するが、133種が共棲の能力を欠いているのである。想像されるように、根瘤を形成するものの大部分即ち85.8%の種は大きな豆科である蝶形花亜科(Papilionateae)に属している。併しこの調査された969種中57種は根瘤形成の能力がない。

今日まで調査されたジャケツイバラ亜科(Caesalpinioideae)97種中僅か33種即ち約1/3だけが根瘤を形成するものであつた。カワラケツメイ属(*Cassia*)、*Bauhinia*、*Caesalpinia*、*Saraca*、*Gleditsia*及び*Gymnocladus*属は根瘤を形成しないものとして知られている。根瘤に影響された遺伝因子の研究に*Cassia*属が使用される事をここで述べておこう。この属中の16種は根瘤を形成するが約20種は明らかにこの性質を欠いている。この不調和に対する理由は明らかにされていない。

第1表を見て知られる事は根瘤形成に対する我々の知識には大きな欠陥がある事がわかる。これは研究者の盲点をつくものである。併し豆科植物の種がその型や形態學的に広範なものであると云う事を想起すべきである。多くの属は*Monotype*であり、植物学者に僅かに知られているだけである。世界の夥しい地域が植物學的に注意深く調査されないままに残されている。この科の多くのものは蒐集家に殆んど入手されない地域に限定されている。更に多くの種の種子は種子販売業者から困難ではあるが得られる。尙困った事には多くの豆科植物の種子はその寿命が短い事である。かくして調査されない多くのものが残されているのである。

併しながら、植物学者、農学者、土壤微生物学者の緊密なる連繫によって豆科植物の根瘤形成に関する知識を拡大する事が出来るのである。次の2つのはっきりした目的が考えられるであろう。a)窒素固定に対し新しい異った根瘤菌の分離と相互接種法の研究、b)広汎なる農学研究、豆科植物の導入に関する助長。

第1表を更に分析すれば次の如き基本的な質問が起る。即ち何故或る豆科植物は根瘤菌と共棲する性質を欠いているのかと。この質問に対する答は精々臆測にすぎないであろう。先ず第1に或る人は特別な根瘤菌が存在しないからであると想像するかもしれない。現在の知識ではこれを実験的に証明する事は出来ないが疑もなく根瘤菌に適応する型がある。研究者はずっと以前に根毛の物理的構造は感染を予防するような抵抗性を持っている事を暗示している。更に或る植物は恐らく根瘤菌に有害な樹脂、タンニン及び類似物質の如き化学的物質を含有している。物理的、化学的他の因子も亦感染を不可能にするかも知れない。最近の研究^{28, 32, 34, 35})によれば宿主植物の遺伝的研究も又説明を提起しているかの如くである。

豆科植物のみ根瘤が生ずると云う事に対する仮説は同様に興味をそそる問題であるが全く確かめられたものではない。Lemmermann²⁵)は蒸散作用が小さければ小さい程根の汁液の酸度が高くとまた豆科植物の根の生成がより大となる。これ等の事は他の草類の同様な状態に比し豆科植物が根瘤に好適な著しい要素であると考えた。Carrall¹³)は豆科植物は酵素を生成しこれによって共棲細菌中に含有している特別な有機態の窒素を用いる事が出来るかと推定した。又豆科植物は非豆科植物の3~5倍のカルシウムを含有しているからMcCalla²⁹)は豆科植物がこの元素を多量に含有しているのがこの決定因子であるとした。これらの説明は注目に価するものであるが根瘤がどうして出来るかどうして出来ないかに対する確かな答が多くの事実によって確証される事が待望される。

相互接種豆科植物群

根瘤菌豆科植物複合体に関する数種の論題が多くのデーターを喚起し相互接種の問題が非常に興味を刺戟した。この題目に関する文献が非常に広範な為にはここでは極く僅かしか記述出来ないが農業上の応用の点から考慮に値するものである。

初期の研究者達は根瘤菌はただ1つの種からなり、これがすべての豆科植物に根瘤を生ぜしめると考えた。併し或る菌種の感染能力の差異を批判的に考えるようになった時与えられた菌種が或特定の植物に根瘤を生ぜしめる能力があるが他の植物には感染しない事が明らかになって来た。この事によって所謂バクテリア植物即ち相互接種群が設定されるに至った。豆科植物の約440種が多くの宿主接種試験に実験的に研究された。

最近相互接種群別の妥当性に挑戦した多くのデーターで特徴づけられている^{47, 48, 49, 50}2つの事実が打立てられた。即ち第1に或る群内では植物から分離した根瘤菌の相互交換性が欠いている。第2に或る群内の植物から得た根瘤菌は他の群の植物に対して幾分無差別的に感染する。この中或実験は多くのやるべき事が残されているが、このデーターが得られた多くの実験と創意と多才な事は賞讃に値する処である。

併しこれら挑戦的データは毎り難いもののように考えるので、これらの主張が相互接種の概念を無効にする範囲は一つの意見の問題となっている。或植物群間の境界線は以前に信じられていた程ははっきりしていないと云う事が知られている間は相互接種概念の破棄が答であるようには思えない。特に良き解決なしではつまり相互接種の問題は未だ解決されていないといえる。これらの論議はもっと決定的研究に対する激励と考えるべきであろう。

相互接種の論争の中心点は専門的ではあるが實際的でもある。而してこの問題は根瘤菌が多くの種から成っているのか又は同じ種の変形したものにかかっている。根瘤菌の感染性質の見界が拡大するにつれて研究者達はなすものは少くなっている。併し情性に陥らないよう注意すべきである。一般に6種の根瘤菌が6種の植物群に関係していると認められている。大豆、カウピー及びルーピン群植物に対する根瘤菌の感染類似点から見て恐らく前記6種の種のうちの2種即ち大豆根瘤菌 (*Rhizobium japonicum*) とルーピン根瘤菌 (*R. lupini*) を2つの種となす事態を否定している。斯くして *Rhizobium* の4種のみが十分に検討されていない事になる。

根瘤菌間の分類的關係の我々の理解についてこの欠陥即ち他の18群の植物に根瘤を形成せしめる微生物に対する呼称の欠除は文献引用に著しい困難を与え又データーの解釈に誤謬を招く事になっている。しかもその答は偶然にでも今日多くの種であるとなす事を根瘤菌の型に応用するという事にはない。この多くの種であるとの説は将来信じられないようになるであろう。或る豆科植物に対する根瘤菌の感染能力が根瘤菌間の最初の差別的性質として持続するかどうかは確かめられるべきである。バクテリア間の差異以外の大通りを探索すべきである。根瘤菌の新しい培養基の考案の如き実験上のはげ口、根瘤菌の生物化学的性質のもっと批判的な評価及びフェージの特性、菌種間の血清学的差異及び抗生物質に対する抵抗性の研究が考慮されなければならない。

植物遺伝因子

根瘤菌に関係する宿主決定の遺伝的植物因子の役割には数種の説がある。それを要約すれば次の如くである。

1. 1939年初期 Wilson⁴⁸⁾は豆科植物の受精とこれと共棲する根瘤菌種の数との間には1つの関係が存在すると推定した。彼の仮説は2つの原理を包含している。

- (a) 自花受精豆科植物は共棲する性質を欠除するか又は劣性形質として働く傾向がある。
- (b) 他花受精種は異った根瘤菌とも共棲する性質を維持するか又は著るしく発達させるものである。

この推論の線に沿って Aughtry⁶⁾は実験的に遺伝因子は感受性の度合を決定する事を明らかにしたアルファルファ (*Medicago sativa*) とコガネウマゴヤシ (*M. falcata*) はそれぞれ *Astragalus* から得た3種の根瘤菌に対して抵抗性のあるものと感受性のあるものであるがこれを交配すると F₁ 及び F₂ 間に根瘤菌感染性の量的差異を生ずる。与えられるアルファルファ植物に特殊な根瘤菌株が根瘤を生成するからと云ってウマゴヤシ属 (*Medicago*) の他の種がこの菌株と共棲するだろうという事は必ずしも考えられないと結論した。これは他の研究者 (12, 14. Allen & Allen 未出版) が *Astragalus* spp. 及び *vice versa* から分離した菌株でアルファルファの根瘤生成に失敗した1つの説明となるかも知れない。

2. この分野に対する Nutman の貢献は特に注目に値する。遺伝的に選択したレッドクローバーの中で根瘤生成の抵抗性は劣性因子 r に帰せられた。それは母として受継ぐ細胞質の構成因子 p²⁾ と結びついて作用する。これらの抵抗性あるレッドクローバー植物は遺伝的に余り活潑ではない。萎黄病に罹っており根瘤形成に感染性のあるものよりも毛が多いと記載されている。花の変態が普通見受けられた。根瘤菌の存在においてこれら抵抗性の変異体の根毛は屈曲するが侵入する事はなかった。

氏の以前の文献²³⁾では根瘤生成の習性即ち根瘤形成の遅速は近親繁殖によって高められた遺伝的特性であり根瘤菌種とは無関係であると説明されている。更に彼の研究から他の劣性形質宿主因子が特定の根瘤菌の窒素固定能率に全く無関係に植物の反応の効果を調節する可能性があると結論出来るかも知れない²⁴⁾。効果的植物反応は反効果的な反応以上にもっと顕著である。

1948年 Nutman は他の実験にて次の如く推定したと記載している。生成された根瘤菌の数は根瘤菌株の機能であると同様に宿主植物の遺伝因子の機能でもあるように思われる²⁵⁾同一系統間で交配された純系レッドクローバーに生成された根瘤生成の少い菌か又は根瘤生成の多い菌の子孫はこの見解において同一の繁殖をする。故に交雑種はその中間の性質を有する。

3. 同様な研究の線に沿って Lynch and Sears²⁶⁾ 及び Williams and Lynch⁴⁵⁾ は突然変異した大豆は非常に根瘤菌感染に抵抗性があると述べている。抵抗性ある変異種及び大豆の感染性ある種との交配したものより出来た F₁, F₂, F₃ 代間の根瘤生成は抵抗性の特性に単一の劣性因子によって抑制される事を示した。この因子に対して、“no”なる標識 (Symbol) を用いる事を提案した。

接木試験

1. 抵抗性ある台木に感染性あるレッドクローバーの接穂と *vice versa* を接木する事によって Nutman²⁴⁾ は抵抗性又は感染性に関係のある植物因子は接木によって移動しないという事がわかった。根瘤は感染性ある台木の根のみに生成されるか感染性ある接穂から偶然に出た根のみに形成された。

2. 外観上相反する報告が最近ベルギーで発表された。Bonnier 等^{10,11)} は根瘤菌のいないと想像される土壤中に於ける大豆根の根瘤形成はアルファルファ (*Medicago sativa*), レッドクローバー (*Trifolium pratense*), エンドウ (*Pisum sativum*), ソラマメ (*Vicia faba*) 及びキバナルーピン (*Lupinus luteus*) に特定の根瘤菌を接種したものと大豆とを寄接する事に

よって得られたと報告した。これに反して同じ試験区に生育した常態の大豆には根瘤形成を見なかった。ホワイトクロバー (*Trifolium repens*), インゲンマメ (*Phaseolus vulgaris*) 及びミヤコグサ (*Lotus corniculatus*) の接木試験では大豆根に根瘤形成させるのに失敗した。

シロツメクサ (*T. repens*) には根瘤を形成するが *T. ambiguum* には根瘤を形成しない土壌を用いた他の実験に於て *T. ambiguum* の根瘤形成が *T. repens* と接木する事によって成功した¹⁹⁾。効果のない根瘤のみが *T. ambiguum* に形成されたけれども、*T. ambiguum* の反応性が接木によって増強されたと結論した。接木した同じ区で *T. ambiguum* の接木しない植物は根瘤を生じなかった。

これら3つの発見の将来の意義は明らかである。植物の遺伝因子が相互接種のデータに於ける或る分類と関係がある事が明らかである。併しもっと重要な事は遺伝学者が農業上豆科の改良品種を育成するのに根瘤生成と窒素固定とを考え勝ちであることである。収量、蛋白含量に於てすぐれた性質を有し而も根瘤と共棲する能力を完全に欠いた対病性を有している豆科品種を育成するのは偶然と云う程困難な事である。併しかかる品種の農業上の価値は疑わしい。極端な場合は豆科の種が前述の望ましい性質を有するが効果のない根瘤菌によって寄生されるものが育成される事がありそうである。しかも楽天的には或る根瘤を形成しない豆科の種が植物育種の実験を通して非常な進歩した農学上の予想をもってすれば根瘤形成型となるかも知れないと云う望みがある。

農学の他の見解が我々の注意を引く。

施肥の効果

根瘤菌接種の効果は宿主植物にカルシウム、磷、加里及び必須微量要素も適当に供給する時に著しいのであるが、これら肥料の施用効果は単に植物によってのみ反応が異なるものだという仮定もしばしばなされているのである。根瘤菌種が無機元素の異った量に対して異った反応をなすものであるかどうかと云う疑問に対しては適当な考察がなされていない。故に商売用の接種用菌を用いた根瘤菌の試験には肥沃度の程度を考慮すべきである^{26,27)}。1942年にRobert並にOlsen²⁶⁾は落花生の根瘤菌の或るものは栄養の悪い植物に於て窒素固定が他のものよりも適しているが栄養の良い植物の間ではその差異は余りはっきりしなかったと報告している。又マンモスレッドクロバーを使用した実験に於ては或根瘤菌は統計的に加里欠乏植物に於て栄養の良い植物に適した他のものよりも余計に窒素を固定した。加里施用によってそれ自体培養能率の相対的順序を変えたことと云う事を明確に知る事は出来なかった。

同じ結果は1951年Lynch & Sears²⁷⁾がミヤコグサ (*Lotus corniculatus*) から分離した根瘤菌と施肥量との関係を研究した結果からも得られた。用いた *Lotus* 根瘤菌のすべての菌種については効果は施用量の増加と共に増加した。加里施用のみでは窒素固定に影響しなかった。2つの菌株は、加里、石灰、磷の存在に於て石灰及び磷のみの施用と比較して窒素固定量は増加した。

インゲンマメ (*Phaseolus vulgaris*) についてのBurton*の結果は磷と加里の重要さを確認するばかりでなくカルシウム及びマグネシウムの演ずる役割を強調している。

故に植物の養分供給が明らかにバクテリア-宿主系による窒素固定の効果に影響する。現在わかっている事は根瘤菌による作物の応答の差違は炭水化物や蛋白質の生産及移動と関係があるという事である。併し植物に最適の炭水化物と窒素の割合はすべての根瘤菌について同一で

* Burton, J. C.: Symbiotic relationships between the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and rhizobia. 1952. Unpublished doctoral thesis. Copy on file Univ. Wisconsin, Madison.

はない。故に最適と少し違ってもある特定の根瘤菌によって固定される窒素の量に影響するかもしれない。将来の実験では植物中の窒素固定過程への陰イオン、陽イオンの均衡の影響を決定するようによく設計されるであろう。或研究者は固定される窒素の量は特定の緩衝点によっていると推定した、Lynch & Sears^{36,37)} は或る菌株は他のものよりもエネルギーや養分を利用する能率が高いと述べている。説明はどうであれ窒素固定が植物中にもみ起るといふ事実は宿主と共棲菌間の基礎的な相互作用が起る事は明らかである。不幸にも窒素固定に於て極点に達する原位置に於ける状態はまだわかっていない。

他のデータでは若い豆科植物に効果的に根瘤を形成させる為には可給態窒素の微量が不可欠な事を指摘している。Glöbel の成績¹⁷⁾ では生長初期に結合態窒素をよく供給した植物中に窒素固定がよく起る事を示している。種子の窒素を消費して共棲窒素固定が初まる迄に起る飢餓期間を短縮する事によって明らかに多くの利益が植物に与えられるのである。併しこの所謂最適窒素量は豆科植物の種によって異なる事は知っておかねばならない。所が窒素の供給が多過ぎて更に植物の生長を支える程になると根瘤形成を妨げ、又は著しく減ずる事も明らかな事である。耕作土壤に於て根瘤形成を妨げる程可給態窒素を生成するかどうかは疑わしい。一方土壤中の窒素の量が菌種の効果の差異を減ずる程充分に高い事は疑もない処である。

実験的前哨点 (Experimental Outposts)

よく知られた原則をわかり易く云い換えると仮説とこの証明との最短距離は明確な方法論の範囲にある。新しい方法にあまり考慮が払われないので、あまりにもしばしばすべての科学の領域に与える使い古された方法の泥沼に停滞している根瘤菌、豆科植物複合体の複雑な性質にも新しい実験的接近が要望されている。ここでは現在の問題を説明する助けとなる幾つかの比較的新しい方法を極めて簡単に述べるにとどめる。

分 根 法

多分 Wilson⁴⁶⁾ が根瘤菌感染研究に分根法を最初に用いた人である。これら初期の試験は種々の濃度の塩類が根瘤形成の低下への影響に関するものであった。この操作によって彼は硝酸塩による根瘤形成の低下は根系の各半数は独立的に他のものに反応しているから性質上の差異によるものとした。1939年に彼は⁴⁷⁾ 再びこの方法を同一植物の3乃至4つに分けた根の部分に多くの菌株によって同時感染を試験するのに使用した。この利点は同一植物で1つの根の部分は根瘤を生成しない対照として働き他の部分は異った菌株で根瘤を形成する成績が得られると云う点である。更にこの方法は Gäumann 等¹⁶⁾ によって用いられた Virtanen 等^{43,44)} は各分根が分離した本体として働く事を確めた。

この方法を改良して根瘤菌感染に植物根の免疫に関する知識や感染に対する温度、光、pH、培養液の如き因子の影響に関する知識を更にすすめ、すぐれた道具を供給しなければならぬ。この方法はまた感染操作における抗生物質の根瘤菌ファージの影響に就ての研究にも応用出来るのである。

突 然 変 異

根瘤生成を左右する遺伝的宿主因子に関する研究の重要性は既に述べた通りである。同様に機会には根瘤菌遺伝学の研究の領域に於ても存在する。Jordan²³⁾ によって非常に適確にのべられている。即ち、根瘤菌間の突然変異的研究は共棲的窒素固定方法に就ての研究者達の直面し

ている多くの問題を解決する方法となるかも知れない。かかる突然変異の代表的なものは細菌が野生的状態によって起る形態である。実験的培養は潜在的な状態と考えられるけれども実際に変化しており自然に野生型から派生したものか又は突然変異したものである。(選択結合したもの)又は仮に順応したものである。かくして突然変異的方法は根瘤菌を独立的に種々の変異の状態と土壤中に存在させる事の出来る根瘤菌転換の便利な方法を提供するものである。

根瘤菌細胞の細胞学的知識は最近長足の進歩をした²⁾。併しこの題目は注意を惹いた。ここでは特に目立った貢献についてのべるに止める。Feulgen-陽性顆粒が大豆根瘤菌 (*R. japonicum*) の栄養桿状体 (Vegetative rods) 中に証明された⁷⁾。位置の一定しない、ちらばった Feulgen-陽性反応が他の種の若い培養中にも観察された^{30, 38)} また、根瘤菌切断面中の桿状細胞中にも観察された³⁷⁾。2核または多核の根瘤菌が Uher⁴¹⁾ 及び Voets⁴⁴⁾ によって記載されている。ギムザ液及び Ribinow の方法で実験して Voets⁴⁴⁾ は1つの核から分化した4つの異った核体を生成する事を記載した。これについては彼は母細胞は分裂する時に4核を持っているが分裂後各娘細胞は2つの核を持っていると云う事が分っていた。クローバー及びアルファルファ根瘤菌の核の構造の差異は未だ観察されていない Bisset and Hale⁸⁾ はルービン、スピトビー、ヤハズエンドウから得た根瘤菌の培養中に小さな球状の游走子 (Swarmer) が1つの中心核と一緒に1つまたは時に2つの鞭毛の存在する事を記載している。これらの游走子はしばしば結合を暗示するような排列で現われる。恐らく小さな運動性細胞は通常の細胞分裂と同様であろうが真の游走子は他の菌株には生成されない。Bisset の後の報告⁹⁾ によれば根瘤菌による内生孢子生成の再調査の要を認めている。

効果の減じた突然変異の菌株が人工培養基に長く培養したり、低温に貯蔵したり、土壤中で乾燥して得られた³⁵⁾。菌種の効果を増大する為に数種の方法が報告されている。その1つの方法は植物通過によっている³⁾ もう1つはバクテリオフェージ感応突然変異体によった²³⁾。恐らくこの両者の変化は選択によって起るものである。

最近の主なる貢献としては Jordan²²⁾ が人工的感応突然変異の結果根瘤菌の効果は放射能照射によって増加されると報告している事である。それは彼の発見を次の如く要約している。

群落突然変異の4つの著しい型がアルファルファ根瘤菌の1寄生菌種のX線照射によって得られた。2つの型は効果的菌種から得られた、形態は人工培養基で連続的に移植しても安定して残つたが1回の植物通過によって著しく変化した。寄生的母体から誘導した3つの変形が無菌的植物生長操作及び Virtanen の方法によって試験した時窒素固定に有効である事を知った。この能率は2回の植物通過中に増加した。聚落的変異と効力の変化は他のものとは独立的に起った。

これらの発見は関係研究に対する魅力的な背景を供給するものである。これは基礎的で実用的結果をもたらすであろう。

生物化学的特別なる方法

生物化学に放射元素の使用によって窒素固定の機構に関し活気ある議論や討論の多くを鎮める大きな約束がなされている。Wilson 及びその協力者⁵¹⁾ は放射元素をおびただしく使用して共棲細菌同様非共棲細菌に依る窒素固定の知識を拡大した。

Thornton⁴⁰⁾ は豆科植物の正確な源を決定する為に N 15 を用いた。それを要約すれば彼の結果は根瘤を生成した大豆はその窒素供給に対する窒素固定にのみ頼る時は最高の生長をとげる事は出来ない。大豆によって固定された窒素の量は土壤中の可給態の窒素の量に反比例的な関

係があった。播種期の時に加えた窒素の大部分は地上部と地下部に見出され、窒素を生長中期に加えるとその大部分は種子の中に見出されて、播種期に窒素を施せば著しく根瘤生成が低下する。併し植物を発芽後5週間で収穫すると土壤中に充分な可給態窒素があってもわずか50%が固定された。他の豆科植物では一致した結果は得られなかった。ホワイトクロバー及び *lespedeza* は窒素施用によって効果のない事を示した、レッドクロバー、スキートクロバー及び落花生は生長が促進された。

この領域に於けるアイソトープの重要さが切取った根瘤による窒素固定に関する Aprison* 及び Magee** の研究によって得られている。直径5~6mmの大豆根瘤は4mm以下の根瘤よりも3~4倍も速く窒素を固定する事を見出した。切取った根瘤による固定は直接用いられた大豆の品種に関係があったが植物の年齢には関係がなかった。根瘤を薄く切断すると固定が約4分の1の割合で減少した。大豆根瘤菌の固定に対する最適温度は24~25°Cであった。又酸素の最適量は0.22~0.25気圧であった。

ペーパークロマトグラフィーは根瘤菌豆科共棲に特別な副産物の研究に対して特に便利である事が証明された。この正確な生物化学的方法には2つの利点がある。第1にそれは高度の感度を有している。第2にそれは浸出液から単に或る部分というのではなく個々の化合物を分離出来る。Hunt³⁰はこの方法を豆科植物の5種について苗の時代から成熟迄根及び根瘤中のアミノ酸の特性を比較するのに用いた。彼は24の化合物を確認し11の未知物質を明らかにした。又この11の内5つは根瘤に特異のものであった。この方法を工夫して放射性原子N15を用いて Zelitsch 等³¹は大豆根瘤の加水分解物中に含まれている17のアミノ酸及びアンモニア中に加えられた窒素の90%以上を検出した。又根瘤のアミノ酸組成と植物の栄養部の蛋白質の組成は、にかよっているものである事が確かめられた。この研究ではまた好気性、嫌気性菌の窒素固定及び共棲系の窒素固定の機構は、全く同一である事を明らかにした。Sen 及び Burma³²はペーパークロマトグラフィー法によって豆科の4種の根瘤及び根の組織中のニヒドリン反応を検した結果17の既知アミノ酸を検出した。しかもその1つのみが根瘤に特異であった。

Jordan³³は明らかに根瘤菌のアミノ酸必要量の研究にこの方法を使用し始めた唯一人の研究者であった。彼の結果はアルファルファ根瘤菌の生長初期にはアミノ酸が重大であったが、15のビタミン類、プリン類、ピリミジン類等は必要でない事を明らかにした。故にこれらの根瘤菌はその必須ビタミンやニコチン酸を合成する事がわかった。効果的、非効果的及び寄生的菌株間には生物化学的または生長中一致した差異はなかった。

尙根瘤中のレグヘモグロビン含量のスペクトロメーター定量法は菌株効果の決定に新しい方法を提供するものである⁴²。この方法を用いて Jordan & Garrard³¹は畑地に生育した豆科の根瘤中の最高レグヘモグロビン濃度は開花直前に起る。また温室植物の根瘤ではより早期に現われた。この方法によってアルファルファ根瘤菌の1つの菌株は寄生的であり単に効果がないというのではない事が化学的分析のデータから明らかにされた。

組織学的に根瘤は恐らく最も広く取扱われた植物的記載である^{2,5}。併しその生成の機構は未だ不明のままに残されている。唯一の答は根の細胞中に単なる根瘤菌の存在でもなければ根瘤中にアウキシンの存在でもない。分析の結果根瘤中にビタミンの濃度の高い事が明らかにな

* Aprison, M. H.: Nitrogen fixataion by excised nodules of soybean plant. 1952. Unpublished doctoral thesis. Copy on file Univ. Wisconsin, Madison.

** Magee, W. E.: Fixation of N₂ and utilization of combined nitrogen by *Nostoc muscorum* and by excised leguminous root nodules. 1953, Unpublished master of science thesis. Copy on file Univ. Wisconsin, Madison.

った²¹⁾。併しその起源及び機能は未だ明らかにされていない。現在知られている色素レグヘモグロビン (leghemoglobin), レグコレグロビン (legchologlobin) 及びレグメットヘモグロビン (legmethemoglobin) は探求されずに残っている。赤色又は褐色の色素を含んでいる菜豆根瘤の感染宿主細胞中にあるコプロポーフィリン (Coproporphyrin) も同様研究を刺戟する²⁴⁾。

豆科植物の切り取った根に根瘤を生成させる事は困難ではあるが不可能ではない。根瘤自体の組織培養は未だ報告されていないし、又その高度の複雑共棲状態という事から実行出来そうにも思われない。併しいつか成功出来れば疑もなく窒素固定の機構に関する問題の或るものへの解答が得られると思うのである。

又根瘤の解剖の最後の章がやっぱり書かれるべきである。植物学的にそれはどうなっているか、1949年に Harris 等¹⁸⁾は窒素固定の機能を持っている小根が根瘤から生成する事を記載している。他の研究 (Allen, Gregory 及び Allen の未発表データ) では *Caragana arborescens* (ムレスズメ属灌木) の根瘤から小根が生ずる事を記載している。外観上小根枝条は草本種の根瘤からよりも木本豆科植物の根瘤からもっと生じやすい。故に根瘤は植物肥大として再考の材料となるのである。

種々の説明が土壤中に於ける根瘤菌の消失する事に対してなされた。断片的知識によれば土壤微生物相の拮抗細菌¹⁾ やもっと直接的には原位置に生産される抗生物質が重要である事を指摘している。これらの物質による選択作用は個々にまたは集散的に細菌が偶発の不利益な効果を市販品の接種の実施によって起すかも知れないと云う事を指摘している。或フランスの研究家達¹⁵⁾は長い間根瘤菌ファージ (Rhizobiophage) の菌株が豆科作物の失敗特にアルファルファ疲労 ("alfalfatigne") と考える事を支持して来た。

近年多くの雑草駆除剤、殺菌剤、殺虫剤及びその他の化学処理に対して驚くべき多くの主張がなされた。これら化合物の高等植物に対する殺草効果という事に注意が向けられた。併し化学薬品の致命的な効果は微生物には殆んど選択的でないと云う事はよく記憶すべきである。

或る病気の種子又は土壤或は疫病を取除く企ては根瘤菌数をはげしく減ずるかも知れない。文献によって明らかな事は根瘤に対する化合物の影響は注目に価する事を暗示している。

結 論

根瘤菌—豆科植物複合体の将来の研究は細菌学者のみに関したものであってはならない。生物科学としての細菌学の範囲でも又はその代表のどの訓練でも今注意を引きつつある問題を解決する優先権又は潜在力とはなり得ない。責任は同じ重さで植物学者、遺伝学者、植物生理学者、農学者及び土壤科学者にかかっている。“共に生きる”と云う事を意味しているギリシヤ語に由来する“Symbiosis”なる術語は相互の利益に協力して生長する事から起ると云う意味である事はよく記憶すべきである。この術語は根瘤：豆科植物複合体におけると同様な関係の表象である。若し我々が根瘤と豆科植物に関した主なる問題の解答を望むならばすべてのこの方面の科学的研究家の間にもこの関係が存在しなければならない。

(O. N. Allen and I. L. Baldwin: Soil Sci. 78: 415-428. より鎮西忠茂・宮里興信共訳)

References

- 1) Abdel-Chaffar, A. S., and Allen, O. N.: The effects of certain microorganisms on the growth and function of rhizobia. Trans. 4th Intern. Congr. Soil Sci. Amsterdam 3: 93-96 (1950).
- 2) Allen, E. K., and Allen, O. N.: Biochemical and symbiotic properties of the rhi-

- zobia. *Bacteriol. Revs.* 14: 273-330 (1950).
- 3) Allen, O. N., and Baldwin, I. L.: The effectiveness of rhizobia as influenced by passage through the host plant. *Wisconsin Agr. Expt. Sta. Res. Bull.* 106 (1931).
 - 4) Allen, O. N., and Allen, E. K.: A survey of nodulation among leguminous plants. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* (1947) 12: 203-208 (1948).
 - 5) Allen, O.N., and Allen, E.K.: Morphogenesis of the leguminous root nodule. In *Abnormal and Pathological Plant Growth. Brookhaven Symposia in Biol. No. 6: 209-234. Brookhaven National Laboratory, Upton, L. I. (1954).*
 - 6) Aughtry, J. D., Jr.: Effect of genetic factors in *Medicago* on symbiosis with *Rhizobium*. *Cornell Univ. Agr. Expt. Sta. Mem.* 280 (1948).
 - 7) Baylor, M. B., et al.: Some morphological characteristics of nodule bacteria as shown by the electron microscope: II. *J. J. Bacteriol.* 50: 249-256 (1945).
 - 8) Bisset, K. A., and Hale, C. M. F.: The production of swarmers in *Rhizobium* spp. *J. Gen. Microbiol.* 5: 592-595 (1951).
 - 9) Bisset, K.A.: Complete and reduced life cycles in *Rhizobium*. *J. Gen. Microbiol.* 7:233-242 (1952).
 - 10) Bonnier, C., Hely, F. W., and Manil, P.: Essai d'adaptation à *Soja hispida* de souches de *Rhizobium* non spécifiques. Influence de greffes sur la spécificité d'hôte du genre *Rhizobium*. *Bull. inst. agron. et stas. recherches Gembloux* 20: 137-140 (1952).
 - 11) Bonnier, C., Hely, F. W., and Manil, P.: Symbiose plante-bactérie chez le légumineux. Influence de la greffe. *Rept. Proc. 6th Intern. Congr. Microbiol.* 3: 111-112 (1953).
 - 12) Bushnell, O. A. and Sarles, W. B.: Studies on the root-nodule bacteria of wild leguminous plants in Wisconsin. *Soil Sci.* 44: 409-423 (1939).
 - 13) Carroll, W.R.: A study of *Rhizobium* species in relation to nodule formation on the roots of Florida legumes: II. *Soil Sci.* 37: 227-241 (1934).
 - 14) Chen, H. K., and Shu, M. K.: Note on the root-nodule bacteria of *Astragalus sinicus* L. *Soil Sci.* 58: 291-293 (1944).
 - 15) Demolon, A., and Dunez, A.: Recherches sur le rôle du bactériophage dans la fatigue des luzernières. *Ann. agron. (n.s.)* 5: 89-111 (1935).
 - 16) Gäumann, E., Jaag, O., and Roth, S.: Ueber einen Immunisierungsversuch mit Wurzelknöllchenbakterien bei Leguminosen. *Ber. schweiz. botan. Ges.* 55: 270-277 (1945).
 - 17) Glöbel, G.: The relation of the soil nitrogen to nodule development and fixation of nitrogen by certain legumes. *New Jersey Agr. Expt. Sta. Bull.* 436 (1926).
 - 18) Harris, J. O., Allen, E. K., and Allen, O. N.: Morphological development of nodules on *Sesbania grandiflora* Poir., with reference to the origin of nodule rootlets. *Am. J. Botany* 36: 651-661 (1949).
 - 19) Hely, F. W., Bonnier, Ch., and Manil, P.: Effect of grafting on nodulation of *Trifolium ambiguum*. *Nature* 171 (4359): 884-885 (1953).

- 20) Hunt, G. E.: A comparative chromatographic survey of the amino acids in five species of legume roots and nodules. *Am. J. Botany* 38: 452-457 (1951).
- 21) Jordn, D. C., and Garrard, E. H.: Studies on the legume root nodule bacteria: I. *Can. J. Botany* 29: 360-372 (1951).
- 22) Jordan, D. C.: Studies on the legume root nodule bacteria: II, III. *Can. J. Botany*. 30: 125-130, 693-700 (1952).
- 23) Kleczkowska, J.: A study of phage-resistant mutants of *Rhizobium trifolii*. *J. Gen. Microbiol.* 4: 298-310 (1950).
- 24) Kluver, H.: On a possible use of the root nodules of leguminous plants for research in neurology and psychiatry (Preliminary report on a free porphyrin-hemoglobin system). *J. Psychology* 25: 331-356 (1948).
- 25) Lemmermann, O.: Untersuchungen über einige Ernährungsunterschiede der Leguminosen und Gramineen und ihre wahrscheinliche Ursache. *Landwirtsch. Vers. Sta.* 67: 207-251 (1907).
- 26) Lynch, D. L., and Sears, O. H.: The nitrogen-fixing efficiency of strains of *Lotus corniculatus* nodule bacteria. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* (1949) 14: 168-170 (1950).
- 27) Lynch, D. L., and Sears, O. H.: Differential response of strains of *Lotus* nodule bacteria to soil treatment practices. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* (1950) 15: 176-180 (1951).
- 28) Lynch, D.L., and Sears, O.H.: Nodulation of legumes and nitrogen fixation: I. *Am. Soc. Agron., Abst. Ann. Meeting* 1952: 68-69 (1952).
- 29) McCalla, T. M.: Behavior of legume bacteria (*Rhizobium*) in relation to exchangeable calcium and hydrogen ion concentration of the colloidal fraction of the soil. *Missouri Agr. Expt. Sta. Bull.* 256 (1937).
- 30) Milovidov, P. F.: Ergebnisse der Nuclealfärbung bei den Myxobakterien und einigen anderen Bakterien. *Arch. Mikrobiol.* 6: 475-509 (1935).
- 31) Nilsson, R., Bjalfve, G., and Burstrom, D.: Ueber Zuwachsfaktoren bei *Bact. radiciicola*: III. *Lantbruks-Hogskol. Ann.* 7: 51-61 (1939).
- 32) Nutman, P.S. Genetical factors concerned in the symbiosis of clover and nodule bacteria. *Nature* 157: 463-465 (1946).
- 33) Nutman, P.S.: Physiological studies on nodule formation: I. *Ann. Botany (London)* 12: 81-96 (1948).
- 34) Nutman, P. S.: Nuclear and cytoplasmic inheritance of resistance to infection by nodule bacteria in red clover. *Heredity* 3: 263-292 (1949).
- 35) Nutman, P. S.: The influence of strain and host factors on the efficiency of nitrogen fixation in clover. *Specialist Conf., Australia, Proc.* 1949: 183-189 (1949).
- 36) Roberts, J. L., and Olson, F. R.: The relative efficiency of strains of *Rhizobium trifolii* as influenced by soil fertility. *Science* 95 (2468): 413-414 (1942).
- 37) Schaede, R.: Zum Problem des Vorkommens von chromatischer Substanz bei Bakterien und Actinomyceten. *Arch. Mikrobiol.* 10: 473-507 (1939).
- 38) Schaede, R.: Untersuchungen an den Wurzelknöllchen von *Vicia faba* und *Pisum sativum*. *Beitr. Biol. Pflanz.* 27: 165-188 (1941).

- 39) Sen, S. P., and Burma, D. P.: A study with paper chromatography of the amino acids in legume nodules. *Botan. Gaz.* 115: 185-190 (1953).
 - 40) Thornton, G. D.: The effect of nitrogen fertilization on the nitrogen nutrition of legumes. *Iowa State Coll. J. Sci.* 22: 84-86 (1948).
 - 41) Uher, M.: Prispěvek k otázce jadra u bakterii (A contribution to the problem of the nucleus of bacteria). *Sbornik Českoslow. Akad. Zemedelske* 12: 474-478 (German summary) (1937).
 - 42) Virtanen, A. I., et al.: On the relation between nitrogen fixation and leghaemoglobin content of leguminous root nodules. *Acta Chem. Scand.* 1: 90-111 (1947).
 - 43) Virtanen, A. I., and Linkola, H.: Competition of *Rhizobium* strains in nodule-formation. *Antonie van Leeuwenhoek J. Microbiol. Serol.* 12: 65-67 (1947).
 - 44) Voets, J.: Onderzoek over de nucleaire structuur van *Rhizobium*. *Mededel. Landbouwhogeschool en Opzoekingsstas. Staat Gent* 14: 235-240 (1949).
 - 45) Williams, L. F., and Lynch, D. L.: Inheritance of a non-nodulating character in the soybean. *Agron. J.* 46: 28-29 (1954).
 - 46) Wilson, J. K.: Physiological studies of *Bacillus radicum* of soybean (*Soja max* Piper) and of factors influencing nodule production. *Cornell Univ. Agr. Expt. Sta. Bull.* 386: 361-413 (1927).
 - 47) Wilson, J. K.: Leguminous plants and their associated organisms. *Cornell Univ. Agr. Expt. Sta. Mem.* 221 (1939).
 - 48) Wilson, J. K.: A relationship between pollination and nodulation of the Leguminosae. *J. Am. Soc. Agron.* 31: 159-170 (1939).
 - 49) Wilson, J. K.: Over five hundred reasons for abandoning the crossinoculation groups of the legumes. *Soil Sci.* 58: 61-69 (1944).
 - 50) Wilson, J. K.: The symbiotic performance of isolates from soybean with species of *Crotalaria* and certain other plants. *Cornell Univ. Agr. Expt. Sta. Mem.* 267 (1945).
 - 51) Wilson, P. W., and Burris, R. H.: Biological nitrogen fixation-a reappraisal. *Ann. Rev. Microbiol.* 7: 415-432 (1953).
 - 52) Zelitch, I., Wilson, P. W., and Burris, R. H.: The amino acid composition and distribution of N^{15} in soybean root nodules supplied N^{15} -enriched N_2 . *Plant Physiol.* 37: 1-8 (1952).
-