

# ハンノキ属の根瘤に関する研究 (第1報)

## ハンノキ属の根瘤に関する研究史

Seiji UEMURA: Studies on the root nodules of alders (*Alnus* spp.)<sup>1</sup> (I)  
Review of the literature on the root nodules of alders.

農林技官 植 村 誠 次

豆科植物が土壌の地力増進に効果あることは、既に Theophrastus (370—285 B. C.) に依つて記載されて居り、此等の或る物は古くより食用農作物としても重きをなして来たが、其等の根瘤が、活潑なる科学的研究の対象となつたのは、1888年 Beijerinck が根瘤中の微生物の分離に成功して以来のことで、其の後農学者、植物学者、化学者等により、夫々の分野に関する多数の研究が発表せられ、応用方面に於ても著しい飛躍を示すに至つた。然し非豆科根瘤植物の根瘤が研究の対象となつたのは、極めて最近のことであつて、其の分布並に応用的価値が前者に比して遙かに劣っている事と、加うるに根瘤菌の分離が至難なる等の為、其の大部分は未だ未解決の分野に属し、従つて其等についての発表も、豆科植物の根瘤に比し、極めて限られた研究範囲に属している現況である。

因に、現在迄に非豆科根瘤植物と看做されているものには、以下の植物が知られている。

|        |                                |
|--------|--------------------------------|
| カバノキ科  | ハンノキ ( <i>Alnus</i> ) 属        |
| グミ科    | グミ ( <i>Elaeagnus</i> ) 属      |
|        | <i>Hippophaë</i> 属 (本邦産なし)     |
|        | <i>Shepherdia</i> 属 (同上)       |
| クマヤナギ科 | <i>Ceanothus</i> 属 (同上)        |
| ヤマモミ科  | ヤマモミ ( <i>Myrica</i> ) 属       |
| モクマオウ科 | モクマオウ ( <i>Casuarina</i> ) 属   |
| ドクウツギ科 | ドクウツギ ( <i>Coriaria</i> ) 属    |
| イチイ科   | マキ ( <i>Podocarpus</i> ) 属     |
| マツ科    | コウヤマキ ( <i>Sciadopitys</i> ) 属 |
| ソテツ科   | ソテツ ( <i>Cycas</i> ) 属         |

以上の中、マキ属及びコウヤマキ属の根瘤は、内生菌根と看做している学者もあり、未だ其の帰属は確定されていない。又ソテツの根瘤内には一種の藍藻類が共棲していることが確認されているが、之が根瘤菌であるか否かについては否定的傾向が強い。

然しながら、上述掲載の非豆科根瘤植物の中、ハンノキ属根瘤に関する研究は、これ迄最も

多く取扱われて来ており、従つて其の研究報告も、Meyen (1829) の発表以来かなりの数に上つてゐる。以下主として此等ハンノキ属根瘤形成の原因をなす微生物本体の分類学的位置に関して、従来の報告を取り纏め、必要に応じ 2, 3 の批判を行つた。

ハンノキ属根瘤菌の実体に関する最近 (1941)迄の諸説を大別してみると Jäger (1860) の如く根瘤を蟲瘻と看做しているものを除いては、大体高等寄生植物説、絲状菌説、細菌説及び放射状菌又はこれに類似の高等細菌説の 4 つに分けることが出来る。

第 1 の高等寄生植物説として、Meyen (1829) は、根瘤はヤマウツボ (*Lathraea*) 属或はツチトリモチ (*Balanophora*) 属の寄生によるのではないかと述べているが、現在では歴史的興味をそゝる程度に過ぎない説と看做すべきである。第 2 の絲状菌説として Woronin (1866) は Naegeli が 1842 年に Iris の根に発見した *Schinzia* 菌絲に似ているところからこれに対し *Schinzia alni* なる名称を与えたが、氏は更に詳細なる報告 (1867) を行い、自説を強調しているが、Gravis (1879) (1880) によると、Woronin は其の後ハンノキ根瘤内には、*Schinzia alni* の他に氏が 1878 年カブラの根瘤病菌として記載した *Plasmodiophora brassicae* と思しき菌の存在を認め、ハンノキ根瘤内には多くの場合 *Schinzia alni* と *Plasmodiophora* とが共存するとの説を主張するに至つたことを述べており、Gravis (1879) (1880) も本共存説に対し全面的に賛意を表している。

Möller (1885) は最初ハンノキ属の根瘤菌を *Plasmodiophora alni* と命名したが、之に対しても Woronin (1885) は *Plasmodiophora* と *Schinzia* との共存説を固執している。Brunchorst (1885) (1886) の報告では、ハンノキ属根瘤内に見られる所謂泡状体 (Vesicles, Bläschen) と称するものを孢子囊 (Sporangium) と看做して、独自の見解により *Schinzia* とは分離して新しい属を設け、これに *Frankia subtilis* なる名称を与えた。Möller は其の後 (1890) の研究により根瘤内に見られる泡状体の中、発芽するものが観察せられたことを述べ、これは孢子なることを主張し、自説 (1885) の *Plasmodiophora alni* より *Frankia subtilis* なる名称を支持するに至つた。尙本名称は其の他 Frank (1895—1896), Zach (1908) の支持を得ている。

尙 Frank は、最初其の著書 Die Krankheiten der Pflanzen の 1880 年度出版のものであるが、絲状菌 (Fadenpilz) 説、特に Woronin の *Schinzia alni* 説を支持し、其の後 (1887) の報告では根瘤は寄生に依るものではなく蛋白質貯藏のため、根に於ける原形質の集積したもので、従来根瘤菌として名附けられた *Schinzia alni*, *Plasmodiophora alni*, *Frankia subtilis* 及び豆科根瘤菌に対し命名された *Schinzia leguminosarum* 等の名称は文献から抹殺すべしと主張するに至つた。然るに (1891) の報告では再び絲状菌説に傾き、前述著書の後版 (1895—1896) では Brunchorst (1886) の *Frankia subtilis* を支持している。其の後 Björkenheim (1904), Wolpert (1910) は、根瘤菌は隔壁ある絲状菌 (Hyphomyceten) なることを

主張し、Zach (1908) は単細胞的糸状菌なることを述べている。又 Maire 及び Tison 等 (1908) の如く *Plasmodiophoraceae* に属するものとして *Frankiella alni* なる名称を提唱している者もある。

第3の細菌説の支持者としては、先ず Bottomley (1906) があり、氏はハンノキ根瘤菌は荳科根瘤菌と類似のものなることを主張しており、Spratt (1912) も同氏の説を全面的に支持している。尙此の他細菌説を受け入れているものとして Kellerman (1911) があり、又 McLuckie (1923a, b) はマキ属 (1923a)、モクマオウ属 (1923b) 根瘤の研究報告に於て、ハンノキ属根瘤菌も恐らくは、前2者の根瘤菌と同様荳科根瘤菌類の細菌ならんと類推している。

一方第4のハンノキ属根瘤菌を放射状菌又はこれに近縁なる高等細菌なりと看做しているものには、Hiltner (1898)、柴田 (1902)、Peklo (1909, 1910)、柴田及び田原 (1917)、Lieske (1921)、Ross 及び Hedicke (1927)、Krebber (1932)、山口 (1931)、Schäde (1932)、難波 (1940) 等の報告があり、上述の中、Hiltner (1898) は *Streptothrix* 型の細菌の一種に属するものとし、柴田 (1902)、Peklo (1909) は、最初は結核菌 (*Mycobacterium tuberculosis*) に関係ある細菌ならんと述べた。其の後 Peklo (1910) は放射状菌に属するものと看做して、始めて *Actinomyces alni* なる名称を与え、引続き本名称は多数の支持を得るに至つた。就中柴田及び田原 (1917) の報告は、細胞学的研究の結果、ハンノキ根瘤菌が放射状菌に属することを裏附けた最初の決定的報告として特に評価されるべきものであり、又最近の Krebber (1932)、Schäde (1932) の詳細なる観察は殆ど該説を肯定したものと見ても過言でない。尙 Peklo (1910)、Lieske (1921)、Ziegenspeck (1929)、Borm (1931) 及び Krebber (1932) の諸氏は該根瘤菌の分離試験に於て、放射状菌或は細菌の分離に成功せることを報告しているが、此等は何れも異論のない接種試験に於て失敗に終つてゐる。

即ち以上の如く、ハンノキ属植物の根瘤菌の分類的位置に関してはこれまで種々異説が存しているが、主として其の詳細なる細胞学的研究の結果、恐らく放射状菌 (*Actinomyces*) であろうと言う説が極めて有力なる位置を占めるに至つて来た。

然るに Plothe (1941) は「ハンノキの根に於ける根瘤の形成」(Die Synthese der Knöllchen an den Wurzeln der Erle) なる題目で、ハンノキ根瘤菌の分離並に接種試験に成功せる旨の報告を行つている。それに依ると、*Alnus incana* の根瘤より分離せる放射状菌を水耕法で養成した *Alnus glutinosa* の幼苗に接種して、其の根瘤形成に成功し、且つ其の分離根瘤菌の本体は放射状菌 *Actinomyces alni* なることを述べており、尙該根瘤菌の性質は、氏が其の前年 (1940) に「放射状菌の形態並に生理的知見に関する寄稿」(Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Physiologie der Actinomyceten) なる題目にて発表している処の、*Alnus incana* の林地の表土並に根瘤内部より分離せる放射状菌株 No. 1—No. 15 の中 No. 10—No. 15 の菌株に酷似していることを指摘している。

何れにせよ、ハンノキ根瘤菌を略々異論のない分離並びに接種試験に依つて、放射状菌 (*Actinomyces alni*) なることを実証したのは、上記 Plotho の報告を以つて嚆矢となすべきであらう。

今氏の報告 (1941) の中、其の分離並に接種試験の概要を見るに、採集した *Alnus incana* の根瘤は、単に水と石鹼で注意深く清掃し、更に殺菌水で何回も洗つた後、火焰消毒し、殺菌した解剖刀で根瘤の先端を切断し、細い殺菌したガラス針で切断面の組織からその微量を取り、これを試験管中の液状をなした寒天培地に移した後、ペトリー皿の中に注ぎ、29°C の定温器中で扁平培養を行うものである。尙分離用好適培地として、最初は酵母水マンニツト寒天培地 (マンニツト 2%,  $K_2HPO_4$  0.02%,  $KH_2PO_4$  0.03%,  $MgSO_4$  0.02%,  $NaCl$  0.01%,  $CaSO_4$  0.0005%, 酵母水 10cc, 蒸溜水 90cc,  $P_H$  6.0~6.5) を挙げ、後にはグリセリンを含む肉エキス、ペプトン寒天培地 (Pepton Witte 1.2%, Liebig 肉エキス 0.8%,  $NaCl$  0.2%, グリセリン 2%,  $P_H$  6.0~6.5) を最も好ましいものとして用いている。而して、此の方法に依れば、毎月の分離に際し殆ど常に同一の放射状菌の僅かな聚落の発生が見られたことを述べている。接種試験用の苗としては、*Alnus glutinosa* の種子を 24 時間水道水で予め浸漬し、120°C で 1 時間殺菌した砂の上で発芽させ、約 3~4cm の高さに達したものを水耕法を用いて培養した。培養液は窒素を含有したもの又はしないもの ( $KNO_3$  0.1% 又は  $KCl$  0.05%,  $CaSO_4$  0.05%,  $MgSO_4$  0.05%,  $Ca_3(PO_4)_2$  0.025%,  $Fe_3(PO_4)_2$  0.025%,  $P_H$  6.0) を用い、容器として最初の間は、300cc 入の広口ガラス瓶を用い、培養液には殺菌しない水道水を使用している。培養液の通気は瓶のコルク栓に装置したガラス管を通じ、3~4日毎に圧力によつて充分空気を吹込み、培養液は 4 週間毎に新鮮なものと取り換えており、尙翌春には更に大きな容器に移し換えている。即ち上述の発芽種子を、1939 年 6 月 2 日、無接種区として含窒素区及び無窒素区各 9 本、接種区として無窒素区 37 本を培養基に移し、接種区には 6 月 6 日及び其の後 8 週間目、計 2 回に亘つて、*Alnus incana* の根瘤から分離培養した放射状菌の浮遊液 3cc を接種している。其の結果、無接種区の中、無窒素培養区の苗木は漸次枯死して絶滅し、接種区の無窒素培養区では、其の年には根瘤の形成は認められなかつたが、1940 年 9 月 7 日の調査では、残存生育の苗木の中 8 本に根瘤の形成が認められ、且つ其の生育状態は無接種区の含窒素培養区のものに比して遙かに優つており、勿論後者の苗木には根瘤の形成が認められなかつたことを報告している。尙此等の苗木の一部は培養中藻類の発生並に越冬の際の寒害枯死の為、かなりの数が取り除かれている。

筆者は昭和 15 年以降、ハンノキ属根瘤に関する研究を元東京大学教授小南清先生の御指導を得て実行中であつて、特に根瘤菌の分離と Plotho (1941) の追試を昭和 16 年以来開始したが、第二次世界大戦の勃発により、応召の為満 3 年余中絶の止むなきに至つた。然し乍ら終戦復員後再実験を続行し、現在迄にハンノキ、ヤシヤブシ等から数種類に亘る 100 余株の放射



状菌並に 10 数種の細菌の分離に成功し、其の中には Plotho の称する *Actinomyces alni* に相当するものと思われる菌株も多数含まれているが、之については勿論、他の菌株についても夫々大型試験管内の寒天、石英砂又はガラス球培地の無菌苗について、出来るだけ厳密なる状態で、単独又は混合による接種試験を行つた結果、単独では根瘤の形成は認められず、唯 *Actinomyces alni* 類似の放射状菌株と数種の細菌を同時接種したものに 1, 2 根瘤らしいものの形成が認められた場合もあつたが、其の後の追試では未だ満足なる結果を得るに至つていない。又 Plotho の方法を参照して行つた分離試験結果では、放射状菌は早春から夏の期間に亘つて極めて僅かしか分離し得たに過ぎなかつた。之に関する研究の詳細については引続き第 IV 報として現在取纏め中である。

尙 Plotho の実験に於ては、種子の滅菌について触れておらず、培養液には無殺菌の水道水を用いており、培養中に藻類の発生したものが認められている点から、其の根瘤形成は氏の称する *Actinomyces alni* のみによつてなされたものであるか否かにつき多少疑問があること、又此等の根瘤は自然状態では発芽後普通 1~2 ケ月で認められるものであつて、筆者は大型試験管内の寒天斜面培養基上のハンノキ無菌発芽種子に、根瘤磨碎物を接種して、早いものは約 40 日後に根瘤の形成を確認しており、Krebber (1932) は水耕法による根瘤接種試験で、約 8 週間目に根瘤の形成が認められたことを報告しているが、Plotho の実験では 1 ケ年以上の年月を要しており、又分離放射状菌の特性についても詳細を欠いている為、更に後日の報告を期待している次第である。

又 Roberg (1934b) は純粹の分離菌による接種試験ではないが、ハンノキ、グミ及び *Hippophaë* 属につき、夫々根瘤磨碎物の交接種試験を行つた結果、ハンノキ属の根瘤形成菌は、グミ科植物のそれとは異なること、並びにグミ科のグミ属と *Hippophaë* 属の根瘤形成は同一微生物によることを報告している。更に同氏 (1939) は同様方式の交接種試験によつて、歐洲産ハンノキ属 4 種 (*Alnus glutinosa*, *incana*, *cordata*, *viridis*) の根瘤菌は同一微生物なることを実証している。

其の他注目すべきことは、多数の研究者 Peklo (1910), Spratt (1912), Lieske (1921), Areularius (1928), Ziegenspeck (1929), Borm (1931) 等は、ハンノキ根瘤菌の分離試験の際、所謂荳科根瘤菌 (*Bacterium radicicola*) 類似の細菌が屢々分離せられる事を報告して居り、Bottomley (1906), Spratt (1912) 等の如きは、恐らく本菌を以つてハンノキ根瘤菌と主張しているものではないかと思推されるのであるが、本菌とハンノキ属植物との関係については、未だ何等の実証もなされておらず、Lieske (1921) は恐らく本菌は単に偶然の死物寄生物 (Zufällige Saprophyten) として根に棲息するものであらうと指摘している。然し又一方 Burill 及び Hansen (1917) の如く、ハンノキ属の根瘤内にはソテツ類、グミ属、マキ属の根瘤と同様 *Bacterium radicicola* は存在しない事を主張している者もある。従つて此の問題も

残されている興味ある課題の一つと看做すべきであろう。

此の他ハンノキ属根瘤菌と寄主植物との関係については、未だ根瘤菌の異論なき分離が成功していないため、確実なる実験的証明がなされていないが、恐らく荳科植物のそれと類似するものと看做されており、此等を裏書きするものとしては、Hiltner (1896), Nobbe 及び Hiltner (1904), Krebber (1932), Roberg (1934a), Virtanen 及び Saastamoinen (1936), Plotho (1941), (1944) 等の研究報告がある。Virtanen 及び Saastamoinen (1936) は荳科植物と同様ハンノキ属根瘤から窒素化合物が分泌されることを主張しているが、Roberg (1934a, b), Engel 及び Roberg (1939), Plotho (1941) は否定的結果を報告している。

其の他ハンノキ属根瘤の形成過程、内部構造、根瘤の細胞学的研究、或は根瘤内に於ける根瘤菌体の変遷等に触れているものとして、Schacht (1853), Brunchorst (1887), Frank (1891), Atkinson (1892), Woodhead (1900), Hiltner (1903), Bottomley (1907), Blunck (1920), Snyder (1925), Thimann (1939) 等の報告が見られる。

本稿を終るに当り、御指導並に御校閲を辱うした元東京大学教授小南清先生並に林業試験場造林部長農学博士大政正隆先生に深甚の謝意を表す。

## 摘 要

筆者はハンノキ属根瘤形成菌についての分類学的見地から、従来の報告を紹介し、特にハンノキ根瘤菌の最初の分離並びに接種試験に成功したと称する Plotho (1941) の論文については、2, 3 の批判を試みた。尙之迄のハンノキ属根瘤に関する報告は文献欄に取り纏めた。

## 文 献

1. Areularius, J. (1928) Cytologische Untersuchungen an einigen endotrophen Mykorrhizen. Centbl. Bakt., II, 76: 191, 1928.
2. Atkinson, G. F. (1892) The genus *Frankia* in the United States. Bul. Torrey Bot. Club, 19: 171, 1892.
3. Björkenheim, C. G. (1904) Beiträge zur Kenntniss des Pilzes in den Wurzelanschwellungen von *Alnus incana*. Ztsch. Pflanzkrankh., 14: 129, 1904.
4. Blunck, G. (1920) Die Anpassung der Knöllchenbakterien an Nichtleguminosen. Centbl. Bakt. (etc.), II, 51: 87, 1920.
5. Borm, L. (1931) Die Wurzelknöllchen von *Hippophaë rhamnoides* und *Alnus glutinosa*. Bot. Arch., 31: 441, 1931.
6. Bottomley, W. B. (1906) The cross inoculation of Leguminosae and other root-nodule bearing plants. Brit. Assoc. Adv. Sci., Rpt. 76: 752, 1906.
7. Bottomley, W. B. (1907) The structure of root tubercles in leguminous and other plants. Brit. Assoc. Adv. Sci., Rpt. 77: 693, 1907.
8. Brunchorst, J. (1885) Ueber die Knöllchen an den Wurzeln von *Alnus* und

- Elaeagnaceen. Bot. Centbl., 24: 222, 1885.
9. Brunchorst, J. (1886) Ueber einige Wurzelanschwellungen, besonders diejenigen von *Alnus* und den Elaeagnaceen. Bot. Inst., Tübingen, Untersuch. 2: 151, 1886.
10. Brunchorst, J. (1887) Die Struktur der Inhaltskörper in den Zellen einiger Wurzelanschwellungen. Bergens Museums Aarsberetning, Bergen. 1887.
11. Burill, T. J. and Hansen, R. (1917) Is symbiosis between legume bacteria and non-legume plants? Ill. Agr. Expt. Sta., Bul. 202: 115, 1917.
12. Engel, H. und Roberg, M. (1938) Die Stickstoffausscheidung der Wurzelknöllchen. Ber. Deut. Bot. Gesell., 56: 337, 1938.
13. Frank, A. B. (1880) Die Krankheiten der Pflanzen. 1880.
14. Frank, B. (1887) Sind die Wurzelanschwellungen der Erlen und Elaeagnaceen Pilzgallen? Ber. Deut. Bot. Gesell., 5: 50, 1887.
15. Frank, B. (1891) Ueber die auf Verdauung von Pilzen abzielende Symbiose der mit endotrophen Mykorrhizen begabten Pflanzen, sowie der Leguminosen und Erlen. Ber. Deut. Bot. Gesell., 9: 244, 1891.
16. Frank, B. (1895—1896) Die Wurzelanschwellungen bildenden Erlen, Elaeagnaceen und Myricaceen. Die Krankheiten der Pflanzen 1. 1895—1896.
17. Fred, E. B., Baldwin, I. L. and McCoy, E. (1932) Root nodule bacteria and leguminous plants. 1932.
18. Gravis, A. (1879) Le *Schinia alni* Woronine. Bul. Soc. Roy. Bot. Belg., 18: I, 50, 1879.
19. Gravis, A. (1880) Note sur les excroissances des racines de l'aune. Bul. Soc. Roy. Bot. Belg., 19: II, 15, 1880.
20. Hiltner, L. (1896) Ueber die Bedeutung der Wurzelknöllchen von *Alnus glutinosa* für die Stickstoffernährung dieser Pflanze. Landw. Vers. Sta., 46: 153, 1896.
21. Hiltner, L. (1898) Ueber Entstehung und physiologische Bedeutung der Wurzelknöllchen. Forstl. Naturw. Ztschr., 7: 415, 1898.
22. Hiltner, L. (1903) Beiträge zur Mykorrhizafrage. Ueber die biologische und physiologische Bedeutung der endotrophen Mykorrhiza. Naturw. Ztschr. Land-u. Forstw., 1: 9, 1903.
23. Jäger, G. von (1860) Ueber eine krankhafte Veränderung der Blütenorgane der Weintraube. Flora, 43: 49, 1860.
24. Kellerman, K. F. (1911) Nitrogen-gathering plants. U. S. Dept. Agr. Year-book (1910), 213, 1911.
25. Krebber, O. (1932) Untersuchungen über die Wurzelknöllchen der Erle. Arch. f. Mikrob., 3: 588, 1932.
26. Lieske, R. (1921) Morphologie und Biologie der Strahlenpilze (Actinomyce-ten). 1921.
27. McLuckie, J. (1823a) Studies in symbiosis. III. Contribution to the morphology and physiology of the root-nodules of *Podocarpus spinulosa* and *P. elata*. Linn.



- Soc. N. S. Wales, Proc., 48: 82, 1923.
28. McLuckie, J. (1823b) Studies in symbiosis. IV. The root-nodules of *Casuarina Cunninghamia* and their physiological significance. Linn. Soc. N. S. Wales, Proc., 48: 194, 1923.
29. Maire, R. et Tison, A. (1909) La cytologie des Plasmodiophoracées et la classe des Phytomyxinae. Ann. Mycol., 7: 226, 1909.
30. Meyen, J. (1829) Ueber das Herauswachsen parasitischer Gewächse aus den Wurzeln anderer Pflanzen. Flora, 12: 49, 1829.
31. Möller, H. (1885) *Plasmodiophora alni*. Ber. Deut. Bot. Gesell., 3: 102, 1885.
32. Möller, H. (1890) Beitrag zur Kenntnis der *Frankia subtilis* Brunchorst. Ber. Deut. Bot. Gesell., 8: 215, 1890.
33. Nobbe, F. und Hiltner, L. (1904) Ueber das Stickstoffsammelungsvermögen der Erle und Elaeagnaceen. Naturw. Ztschr. Land-u. Forstw., 2: 366, 1904.
34. Peklo, J. (1909) Beiträge zur Lösung des Mykorrhizaproblems. Ber. Deut. Bot. Gesell., 27: 239, 1909.
35. Peklo, J. (1910) Die pflanzlichen Aktinomykosen. (Ein Beitrag zur Physiologie der pathogenen Mikroorganismen.) Centbl. Bakt. (etc.), II, 27: 451, 1910.
36. Plotho, O. von (1940) Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Physiologie der Actinomyceten. Arch. f. Mikrob., 11: 33, 1940.
37. Plotho, O. von (1941) Die Synthese der Knöllchen an den Wurzeln der Erle. Arch. f. Mikrob., 12: 1, 1941.
38. Plotho, O. von (1944) Researches on the symbiosis exhibited by alder. Forsch. Dienst., 17: 919, 1944. (Cited from Bibliog. of Soil Sci., London, 1948.)
39. Rayner, M. C. (1927) Mycorrhiza. New Phytologist, Reprint, No. 15, 1927.
40. Roberg, M. (1934a) Weitere Untersuchungen über die Stickstoffernährung der Erle. Ber. Deut. Bot. Gesell., 52: 54, 1934.
41. Roberg, M. (1934b) Ueber der Erreger der Wurzelknöllchen von *Alnus* und den Elaeagnaceen *Elaeagnus* und *Hippophaë*. Jahrb. f. Wiss. Bot., 79: 472, 1934.
42. Roberg, M. (1939) Ueber den Erreger der Wurzelknöllchen europäischer Erlen. Jahrb. f. Wiss. Bot., 86: 344, 1939.
43. Ross, H. und Hedicke, H. (1927) Die Pflanzengallen (Cecidien) Mittel- und Nordeuropas ihre Erreger und Biologie und Bestimmungstabellen. 1927.
44. Schacht, H. (1853) Beitrag zur Entwicklungs-Geschichte der Wurzel. Flora, 36: 257, 1853.
45. Schädle, R. (1932) Ueber die Symbioten in den Knöllchen der Erlen und des Sanddornes und die cytologischen Verhältnisse in ihnen. Planta, 19: 389, 1932.
46. Shibata, K. (1902) Cytologische Studien über die endotrophen Mykorrhizen. Jahrb. f. Wiss. Bot., 37: 643, 1902.
47. Shibata, K. und Tahara, M. (1917) Studien über die Wurzelknöllchen. Bot.



- Mag. (Tokyo), 31: 157, 1917.
48. Snyder, R. M. (1925) Nitrogen fixation by non-leguminous plants. Mich. Agr. Expt. Sta., Quart. Bul. 8: 34, 1925.
49. Spratt, E. R. (1912) The morphology of the root tubercles of *Alnus* and *Elaeagnus*, and the polymorphism of the organism causing their formation. Ann. Bot. (London), 26: 119, 1912.
50. Thimann, K. V. (1939) The physiology of nodule formation. Trans. Third Comm. Internat. Soc. Soil Sci., Vol. A: 24, 1939.
51. Virtanen, A. I. und Saastamoinen, S. (1936) Untersuchungen über die Stickstoffbindung bei der Erle. Biochem. Ztsch., 284: 72, 1936.
52. Waksman, S. A. (1932) Principles of soil microbiology. 2nd. ed., 1932.
53. Winkler, H. (1932) Betulaceae. In: Engler, A. Das Pflanzenreich IV: 61, 1904,
54. Wolpert, J. (1910) Die Mykorrhizen von *Alnus alnobetula*. Flora, 100: 60, 1910.
55. Woodhead, T. W. (1900) On the structure of root-nodules of *Alnus glutinosa*. Brit. Assoc. Adv. Sci., Rpt. 70: 931, 1900.
56. Woronin, M. (1866) Ueber die bei der Schwazerle (*Alnus glutinosa*) und bei der gewöhnlichen Gartenlupine (*Lupinus mutabilis*) auftretenden Wurzelanschwellungen. Mem. Acad. Imp. Sci., St. Petersburg, Ser. 7, T. 10, No. 6: 1, 1866.
57. Woronine, M. (1867) Observations sur certaines excroissances que présentent les racines de l'aune et du lupin des jardins. Ann. Sci. Nat. Bot., Ser. 5, 7: 73, 1867.
58. Woronin, M. (1885) Bemerkung zu dem Aufsätze von Herrn H. Möller über *Plasmodiophora Alni*. Ber. Deut. Bot. Gesell., 3: 177, 1885.
59. Zach, F. (1908) Ueber den in Wurzelknöllchen von *Elaeagnus angustifolia* and *Alnus glutinosa* lebenden Fadenpilz. Sitzber, Akad. Wiss. Wien, Math. Naturw. Kl., 117: 973, 1908.
60. Ziegenspeck, H. (1929) Die cytologischen Vorgänge in den Knöllchen von *Hippophaë rhamnoides* (Sanddorn) und *Alnus glutinosa* (Erle). Ber. Deut. Bot. Gesell., 47: (Generalversammlheft) 50, 1930.
61. 難波博 (1940) 二三樹木の根瘤に就て, 国有林事業参考資料, 第2輯, 昭和15年
62. 岡田要之助 (1938) 荳科以外の植物に見られる根瘤に就て, 生態研究, 4 (3): 261, 昭和13年
63. 岡田要之助 (1941) 土壤微生物学概論, 昭和16年
64. 山口一郎 (1931) ハゲシバリ根瘤の細胞学的研究, 林誌. 13 (11): 306, 昭和6年

### Résumé

From the classificatory view point of the organism causing nodules on alders (*Alnus* spp.), the writer has introduced the reports which were published hitherto. Especially, as to the one of Plotho (1941) which claims to have been the first to succeed the isolation and the inoculation test of alder nodule bacteria (*Actinomyces alni*), the author has criticized in some parts of it.

The reports about the root nodules on alders up to date are collected as bibliography.

Laboratory of Forest Soil Microbiology,  
Government Forest Experiment Station,  
Meguro, Tokyo, Japan.