

富士山亜高山帯針葉樹林における外生菌根菌の群集生態学的研究*

柴田 尚

An ecological study on communities of ectomycorrhizal fungi in sub-alpine coniferous forests of Mt. Fuji

Hisashi SHIBATA

要旨：外生菌根菌は、森林の樹木と密接な共生関係にあることが知られているが、その生態に関しては未だ不明な部分が多い。特に、森林植生の遷移にともなって、外生菌根菌相がどのように変化していくのかを長期間にわたって調査解析した例は皆無である。本研究は、富士山における外生菌根菌の子実体発生を指標とした20年間の調査結果に基づいて、森林樹木の樹齢変化および植生の遷移にともなう外生菌根菌群集の動態を明らかにすることを目的として行ったものである。

調査地は、植生の遷移系列が明瞭な富士山の山梨県側海拔1,700~2,300mのカラマツ天然林および人工林、シラビソ・オオシラビソ天然林、シラビソ人工林およびコメツガ天然林とした。それぞれの固定調査区で、外生菌根菌の子実体の種類およびバイオマス（乾燥重量）を20年間にわたり調査した。また、外生菌根菌の生活様式を明らかにするために、子実体の発生と地中のコロニー型を調査し、分散コロニー型、不定形マット型およびフェアリーリング型の3型に区分した。

木本遷移の先駆相にあたるカラマツの天然林2林分と人工林2林分では共に13種の外生菌根菌の子実体発生が確認され、種構成は同じであった。外生菌根菌の種多様度指数は若齢林では急速に増加したが老齢林では変動しなかった。外生菌根菌群集は子実体発生の特性により4群に分けられ、それぞれの群が時系列に従って消長した。コロニー型は、若齢林では分散コロニー型の種が多く、老齢林では不定形マット型の種もみられるようになった。しかし、フェアリーリング型の種は確認されなかった。

次の遷移段階にあるシラビソ・オオシラビソ天然林2林分で子実体発生が確認された外生菌根菌は59種であった。両林分とも子実体の種多様度指数は変動しなかった。さらに、樹齢の異なるシラビソ人工林3林分を調査し、50種の外生菌根菌の子実体発生が確認された。樹齢の高いシラビソ人工林と天然林との間で外生菌根菌群集の種構成はほぼ同じであった。外生菌根菌の種多様度指数は若齢人工林では急速に増加したが老齢人工林では変動しなかった。人工林の外生菌根菌群集は子実体発生の特性により5群に区分され、それぞれの群が時系列に従って消長した。コロニー型は、天然林では分散コロニー型と多年生のフェアリーリング型および不定形マット型の占める比率はほぼ拮抗し、若齢人工林では分散コロニー型が最も多く、老齢人工林では分散コロニー型と不定形マット型およびフェアリーリング型の占める比率がほぼ拮抗した。

この地域の極相林であるコメツガ天然林3林分では45種1変種の外生菌根菌の子実体が確認された。どの林分も子実体の種多様度指数は変動しなかった。コロニー型は、フェアリーリング型および不定形マット型の占める比率が3林分ともに高かった。

カラマツ林およびシラビソ林では樹齢の変化にともなって子実体発生が変化し、外生菌根菌の群集構造が変わることが明らかとなり、カラマツからシラビソへの移行にともなって外生菌根菌の種多様度指数も急激に増加することが示された。シラビソ・オオシラビソからコメツガへ移行する際には種多様度指数の変化は小さかった。

コメツガとシラビソ・オオシラビソとの共通種は21種であり、カラマツとの共通種（2種）に比べて多く、これらの樹種は、外生菌根菌という仲介者をとおして密接に関連していることがうかがえた。コロニー型は、植生の遷移にともなってフェアリーリングもしくは不定形マット型が優占することが明らかとなった。この結果は、若齢カラマツ林にみられる分散コロニー型の種によって構成される攪乱依存型の外生菌根菌群集が、シラビソ・オオシラビソ林を経て、極相林であるコメツガ林に至ってフェアリーリング型や不定形マット型の種を主体とする群集構造へと変化することを示していた。

本研究によって、富士山の亜高山帯針葉樹林の樹齢変化および植生の遷移にともなう外生菌根菌群集の動態が明らかにされた。これらの結果は、亜高山帯針葉樹林の保全策を確立するための基礎的資料としても活用できると考えられる。

キーワード：外生菌根菌、子実体、生態、亜高山帯、富士山、カラマツ、シラビソ、コメツガ

*：本論文は筑波大学博士（農学）学位審査論文である。

目 次

第1章 緒 言	15
第2章 研 究 史	16
第3章 調査地の環境	19
3.1 調査地の位置および概要	19
3.2 カラマツ天然林および人工林	21
3.3 シラビソ・オオシラビソ天然林	24
3.4 シラビソ人工林	24
3.5 コメツガ天然林	25
3.6 気象条件	25
第4章 調査方法および解析方法	27
4.1 既往の研究の問題点および用語の定義	27
4.2 調査方法	28
4.3 結果の統計処理	28
第5章 調査結果	29
5.1 カラマツ天然林	29
5.2 カラマツ人工林	31
5.3 シラビソ・オオシラビソ天然林	33
5.4 シラビソ人工林	51
5.5 コメツガ天然林	55
第6章 考 察	67
6.1 カラマツの外生菌根菌の動態	67
6.2 シラビソ・オオシラビソおよびシラビソの外生菌根菌の動態	71
6.3 コメツガの外生菌根菌の動態	76
6.4 植生遷移と外生菌根菌の動態	78
摘 要	80
謝 辞	81
Summary	81
引用文献	83
図版説明	89
図 版	90

第1章 緒 言

森林生態系の中で重要な役割をはたしている菌類の生態に関しては、これまでも様々な研究結果が紹介されている (Carroll & Wicklow 1992、Worrall 1999、Dighton 2003、佐橋 2004 など)。特に、植物病原菌としての菌類の存在は、森林保護あるいは造林上の重要課題として生態的にも生理的にも遺伝的にも様々な角度から研究が行われている (Blanchard & Tatter 1981、長谷川ら 1991、鈴木 1999 など)。また、分解者としての役割に関しては、森林の天然更新に係わる要因のひとつとして主に生態的な面から様々に論じられてきた (今関・青島 1955、青島ら 1977、Frankland et al. 1982、Schwarze et al. 2000 など)。さらに、森林における菌根共生の重要性が広く認識され、森林と菌根菌を関連づけてその共生関係を解析することは、森林あるいは地球環境の保全、生物多様性の維持など、様々な面で今後ますます重要性を増していくことが考えられるようになり (Allen 1991、岡部 1997)、この分野での研究が活発になりつつある。

そこで、担子菌類との共生関係にある北方林 (本論文中では亜高山帯林と表現した) における植生遷移と菌根菌の関係性を明らかにし、それを基に北方林生態系における菌根菌の動態を明らかにすることを試みた。これらの菌根菌のうち、肉眼的な子実体いわゆる「きのこ」を形成する種が多く含まれる外生菌根菌に関しては、子実体発生を指標としてその群集の動態を明らかにしようとする調査研究例が数多く報告されている。しかし、それらは調査期間が8年以下と短く、その結果も断片的な内容に留まっており、この分野での定説といえるような報告例はこれまでない。

本研究で調査地として選定した富士山の森林は、北方林そのものではないが、氷河期に南下していた北方林が氷河の後退にともなう温暖化により高地に移動したものであると考えられている (大賀・沼田 1971)。

富士山北面には、海拔 1,600 m 付近から 2,300 m 付近にかけての比較的狭い範囲の亜高山帯 (亜寒帯) にカラマツ (*Larix kaempferi* (Lamb.) Carriere)、シラビソ (*Abies veitchii* Lindl.)・オオシラビソ (*Abies mariesii* Masters)、コマツガ (*Tsuga diversifolia* (Maxim.) Masters) を主要樹種とする落葉もしくは常緑針葉樹天然林が分布していることが大きな特徴となっている。な

かでも海拔 2,000 m 前後の地域ではこれら針葉樹の植生遷移の状況を特に明瞭に観察することができる (大賀・沼田 1971、Nakamura 1992)。

さらに、カラマツは日本特産の落葉針葉樹であり、シラビソ、オオシラビソおよびコマツガも同様に日本特産である。これらの中でカラマツおよびオオシラビソは、分布の南限に近い。また、シラビソおよびコマツガの2樹種も本州中部での分布は南限に近く、しかも比較的大面積に分布している (林 1960)。これらの亜高山帯針葉樹による木本遷移に関する研究結果は、すでに数多く報告されてきた (Tohyama 1966、大賀・沼田 1971、Nakamura 1992 など)。Nakamura (1992) によれば、カラマツに始まった遷移は、シラビソ林を経て極相林であるコマツガ林が形成される。また、一部のスコリア基質地帯では、カラマツ林から第1段階のシラビソ林へ移行し、さらにコマツガ林に移行した後にシラビソ林へ再移行する遷移が部分的に起こっているとされている。

森林が地球環境の改善あるいは生物多様性の維持のために果たす役割の大きさについては、これまでも多くの具体的事例を含めて報告されている。特に熱帯多雨地域の森林に関しては、近年多くの研究成果が報告されている。これらに対して、植物にとって短い生育期間、冬季の低温、強風など厳しい自然条件下にある富士山の森林に代表されるような亜高山帯林 (北方林) の生態系に関する研究は、植生遷移に関するものを除くと、熱帯林に比べて必ずしも多いとは言えない。しかし、地球全体で $13.7 \times 10^6 \text{ km}^2$ の広さをもち、熱帯林と並ぶ最大の森林地帯である北方林 (寺島 2004) が地球環境保全のために果たす役割は非常に大きく、植物以外の生物も包括した生態の解明がこの地域の適切な森林環境保全のために緊急の課題となっている。また、富士山の亜高山帯針葉樹林における外生菌根菌の生態は、柴田 (1997、2000) によりその一部が紹介されているが、樹齢の変化あるいは植生遷移と外生菌根菌群集の動態に関してはこれまでほとんど報告されていなかった。

このような背景の下で、不明な点が多かった富士山亜高山帯針葉樹林における外生菌根菌の生態、特に樹齢変化および植生遷移と子実体発生の変遷について調査解析し、子実体発生を指標として外生菌根菌群集の動態を明らかにすることを目的として本研究を実施した。

第2章 研究史

樹木と菌類の共生関係を研究し、その基本的な構造および機能について記述し、この関係を mycorrhiza (菌根) と名付けたのは Frank(1885) である (Ainsworth 1976 引用)。それ以前から Hartig(1840) による外生菌根の形態観察の図、Kamienski によるシャクジョウソウ型菌根に関する記述 (Allen 1991 引用) などの報告がなされていた。一方、De Bary(1887) は、寄生から相利共生までの様々な共生のタイプを定義付け、それによって共生関係の基本的な区別が可能となった (Ainsworth 1976 引用)。

これまでの研究で、菌根には形態的、生態的に様々なタイプが存在することが明らかにされた。Dictionary of the Fungi 9th ed. (Kirk et al. 2001) によれば、菌根を Ectomycorrhiza(外生菌根)、Vesicular-arbuscular (VA 菌根)、Ericoid (エリコイド菌根)、Orchid (ラン型菌根)、Arbutoid (アーブトイド菌根) および Monotropoid (シャクジョウソウ型菌根) の6タイプに分類している。Smith & Read(1997) は、Ectendomycorrhiza (内外生菌根) をこれらに付け加えて7タイプに分類している。しかし、この分類に関しても議論の余地があり、今後の変更の可能性を示唆する意見も以前からある (Allen 1991)。

これら菌根の存在は、ごく一般的には植物および菌類の双方にとって有益であるとされている (Lewis 1973)。Meyer(1973) によれば、外生菌根に限ってみても種子植物の約3%が菌根を形成するとされている。現在までの研究で、外生菌根を形成することが知られている植物は、マツ科、ブナ科、カバノキ科、バラ科 (Trappe 1962、Meyer 1973、Ingleby et al. 1990)、フタバガキ科 (Lee et al. 1997)、フトモモ科 (Malajczuk & Hingston 1981) など数多くあり、Smith & Read(1997) によると33科の植物で外生菌根の形成が確認されている。また、外生菌根または内外生菌根を形成する菌は、担子菌類や一部の子嚢菌類、接合菌類を含み、その種数の合計は、5,000~6,000種と推定されている (Molina et al. 1992)。

これまでの多くの研究で示されたように、1種の植物が複数種の菌と同時に外生菌根を形成している例は非常に多い (Trappe 1962、Molina et al. 1992、Cairney & Chambers 1999)。また、1種の外生菌根菌が多種の植

物と菌根を形成する例も数多く知られている (Trappe 1962、Molina et al. 1992、Cairney & Chambers 1999)。Trappe(1977) によれば、ダグラスファー (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) は、約2,000種の菌根菌と共生関係にあると推定されている。一方で、ハンノキ属 (*Alnus* spp.) 以外とは菌根を形成しない *Alpova* 属のようなグループもある (Molina 1981)。

樹木の生長にともない、子実体を形成する外生菌根菌の種が変化する現象は以前から観察されていた。苗床で苗木に形成されたイボタケ (*Thelephora terrestris* Fr.) の菌根が、植林地に植えられた後に他種の菌根菌に交代していく例 (Trappe 1977) は有名である。このほかにも、森林における外生菌根菌群集の生態を研究する際に、子実体発生をひとつの指標として利用した一連の研究例が数多くある (遠藤 1972、Chu-Chou & Grace 1981、Last et al. 1984、Mason et al. 1982、藤田 1989、Murakami 1989、Cripps & Miller 1993、Baar & Braak 1996、Nara et al. 2003 など)。これらの中でも、Last et al. (1984)、Mason et al. (1982)、藤田 (1989)、Nara et al. (2003) などの研究は、子実体の発生にもとづいて外生菌根菌の遷移を解明しようとする内容であった。特に、Mason et al. (1982) および Deacon et al. (1983) は、カンバ属植物の外生菌根菌の子実体発生には遷移があるという見方を示した。彼らは、外生菌根菌を大きく二つのグループに分け、それぞれを early-stage fungi (初期相菌類) および late-stage fungi (後期相菌類) と呼んだ。これに対して、Fleming (1983) は、樹齢の高い成木によって構成される林分に同種の樹木の苗を移植すると、後期相菌類が苗にも感染することを報告した。また、初期相菌類と後期相菌類に加えて、新たに multi-stage fungi (多段階出現菌類) というグループを提案する意見 (Danielson 1984) なども示されている。その後も外生菌根菌を初期相菌類と後期相菌類に分けることに関しては、支持する意見 (Jansen 1991、Visser 1995、Helm et al. 1996、Jumpponen et al. 1999 など)、疑問視する意見 (Thermorshuizen 1991、Newton 1992、Keizer & Arnolds 1994 など) が出されて結論が得られないまま現在に至っている。

このように意見の分かれる原因の一つとして、Newton (1992) は、これらの研究の多く (Chu-Chou 1979、Mason et al. 1982、Last et al. 1984、Dighton et al. 1986、Hintikka 1988、Jansen 1991 など) が苗畑もしくは植林地での調査結果に基づいている点を指摘

している。また、Deacon & Fleming (1992)、Keizer & Arnolds (1994) の指摘にあるように、土壤条件によって外生菌根菌の種構成が異なる例も報告されている。

これら以外にも、調査期間がごく短い、植生の一次遷移および二次遷移に伴う外生菌根菌相の変遷について研究した例も、近年は報告されている。その代表例として、藤田 (1989) のアカマツ林での調査、Baar (1996) のヨーロッパアカマツ (*Pinus sylvestris* L.) 林での一次および二次遷移林と土壤条件を関連づけた研究、Yang et al. (1998) のカラマツ林での調査、Jumpponen et al. (1999) の一次遷移林と二次遷移林の比較、Hashimoto & Hyakumachi (2000) のシラカバ (*Betula platyphylla* Sukatchev var. *japonica* (Miq.) Hara) 林での調査、Nara et al. (2003) のミヤマヤナギ (*Salix reinii* Fr. et Sav.) 林での調査などがある。

外生菌根菌の遷移に関しては、これら以外にも McArthur & Wilson (1967) の提唱した r -淘汰および K -淘汰の概念を菌根菌にも応用する意見 (Dighton & Mason 1985)、early-stage fungi (初期相菌類) および late-stage fungi (後期相菌類) がそれぞれ r -戦略者および K -戦略者に対応するという意見 (Fleming 1985)、Grime (1974, 2001) が植物生態学の分野で提唱した攪乱とストレスにもとづく 3 戦略者説 (CSR 説) を菌根菌にも適用する意見 (Deacon & Fleming 1992)、植物遷移における先駆植物の概念を応用し、それらに対応する先駆菌類を提案する意見 (Newton 1992) などが示されている。これらの意見は、樹齢の異なる複数の林分を同時に短期間 (1~8 年間) 調査することによって得られた結論にもとづいている。しかし、長期間にわたり同一林分で子実体発生調査を行い、それにもとづいた調査結果と考察は Straatsma et al. (2001) の報告例を除いてこれまで示されていない。

さらに、外生菌根菌の生態や遷移を考える上でいくつかの見解が示されている。小川 (1981) は、子実体を形成する大型菌類 (小川によれば高等菌類) の土壤中でのコロニー形成様式および菌糸束の形成様式にもとづく生活型 (コロニー型) に注目した。それをフェアリーリング型、不定形マット型および分散コロニー型の 3 タイプに分類し、それぞれのタイプは大型菌類の属単位ではほぼ類似していると述べている。Read (1992a, 1992b) は、小川の意見を紹介するなかで不定形マット型は外生菌根形成菌に特徴的な生活型であるとし、分散コロニー型も良く知られた外生菌根形成菌 (*Amanita* 属、*Boletus*

属、*Paxillus* 属、*Russula* 属、*Lactarius* 属など) にみられる型であるとして小川の意見を支持している。これらとは別に Newton (1992) は、菌糸束の役割に注目し、菌糸束の存在が外生菌根菌の分散と競争能力に大きく影響する可能性を示唆している。菌糸束の役割については小川 (1981) の分類様式中の分散コロニー型でも重視されている。さらに、Newton (1992) は攪乱をうけた場所では先駆的な外生菌根菌が稚樹の生育に有効に作用し、その後外生菌根菌相が変化するという意見を述べている。また、Dighton & Mason (1985) は、森林生態系では、時間の経過とともに菌根菌などの菌類を含む生物の種多様度は増加し、樹冠の鬱閉とともにその多様度が減少するという模式図を示した。

主として子実体の発生を指標として考える研究に対して、地中の外生菌根そのものを研究の対象として外生菌根菌群集の生態を明らかにしようとする試みも行われてきた。その最も初期の研究のひとつは、Marks & Foster (1967) によってラジアータマツ (*Pinus radiata* D. Don) の外生菌根に関して行われた。彼らは、3 年間の調査期間中に根に形成された菌套の形態がひとつの型から別の型に変化したと報告した。しかし、彼らが対象とした外生菌根菌の種数は限られており、外生菌根そのものにもとづいた研究は、その形態を合理的に分類する方法が確立されていなかったために、これ以後は一時停滞した。ところが、Agerer (1987-2002)、Ingleby et al. (1990) による外生菌根の形態分類手法の発表と、それに続く Agerer et al. (1996-2004) による外生菌根の解剖学的記載が発表されたことにより、地中の外生菌根が再び注目をされるようになり、多くの研究例が示されるようになった (Helm et al. 1996、Yamada & Katsuya 1996、Goodman & Trofymow 1998、Baxter et al. 1999、松田 1999、Stendell et al. 1999、Hashimoto & Hyakumachi 2000 など)。

さらに、地上部の子実体と地下部の菌根とを同時に研究対象とした報告例も多い。Visser (1995) は、山火事跡地のバンクシャーマツ (*Pinus banksiana* Lamb.) 林で外生菌根菌の子実体と菌根の多様度を調査し、樹齢の低い林分 (41 年生以下) ではこれらの多様度は増加したが、その後も減少に転ずることはなかったと報告している。また、これらの報告の中には、地上部の子実体発生と地下部の菌根量とは必ずしも良い正の相関を有しないという結果が示された例もある (Taylor & Alexander 1989、Gardes & Bruns 1996、Peter et al. 2001 など)。

一方、Termorshuizen & Schaeffers(1989) は、ヨーロッパアカマツの菌根数と子実体数とは相関があるという調査例を示した。松田(2000) は、モミ林の菌根菌の研究をとおして、「大きな空間スケールでみると、子実体数が多い種ほど土壌からの菌根の出現頻度が高いという関係が認められるため、地上部で優占的にみられる種は、土の中でも優占しているようである」と述べている。また、地上部に子実体を形成しない種(例えば、*Cenococcum geophilum* Fr.) や地下生の子実体を形成する種が存在するため、土の中の優占種が必ずしも地上での調査結果から確認できるとは限らない(山田1996、Smith & Read 1997、Erland & Taylor 1999) という意見も示されている。

1990年代後半以降には、分子生物学的手法によって菌根菌の種を同定し、菌根菌群集の生態を明らかにしようとする調査・研究が増加している(Bruns 1995、Gardes & Bruns 1996、Dahberg et al. 1997、Taylor & Bruns 1999、Peter et al. 2001 など)。これらの報告は、Gardes & Bruns(1996) の報告に代表されるように、地下部の外生菌根菌群集が地上部の子実体発生調査によって確認された種とは異なることを示している。この分野におけるもっとも初期の研究のひとつを実施した Bruns(1995) はその報告の中で、現段階では外生菌根菌の種多様性論議は、植林地など植生が均一な場所での調査結果にもとづかねばならないと述べている。これらの報告のほとんどが、6年間以下の調査期間にもとづいているため、外生菌根菌の種構成が樹齢もしくは宿主となる植物の遷移に伴ってどのように変化するかについては明らかにされていない。

亜高山帯の森林における大型菌類の生理・生態に関する調査研究は、Ogawa(1977a、1977b)、Horak(1985)、Debaud(1987)、柴田(1997、2000) などにより報告されている。これらのうち Horak(1985) および柴田(1997) の報告は、亜高山帯森林の大型菌類相調査に主眼がおかれている。Ogawa(1977a) の報告では、亜高山帯針広混交林(コメツガ林、オオシラビソ・ダケカンバ林)における大型菌類の生活型についての検討がなされている。Debaud(1987) によれば、海拔 2,100 m 付近の高山帯(Vanoise 国立公園)の大型菌類の菌糸体成長温度の範囲を調査した結果、高山帯の大型菌類の菌糸体成長は温度の下限はほぼ 4℃であったとされている。さらに柴田(2000) は、本州中部の亜高山帯針葉樹林における外生菌根菌子実体発生の特徴および子実体発生のフェノロジー

の概要を紹介した。

これら以外にも、亜高山帯に気象条件が類似しているアラスカの亜寒帯地域での外生菌根菌の生態が Treu et al. (1996)、Wurzburger et al. (2004) などにより報告されている。Treu et al. (1996) は、アラスカ中部でカンバ属やヤナギ属(*Salix* spp.) の樹木に外生菌根が形成されることを確認し、チョウノスケソウ(*Dryas octopetala* L.)、ムカゴトランオ(*Polygonum viviparum* L.)にも外生菌根が形成されることを報告している。Wurzburger et al. (2004) は、アラスカ南東部の Mitkof Island の湿原から森林への移行帯において外生菌根の多様度を調査し、湿原から森林帯へと環境が変化するにつれて外生菌根の多様度も増加するという結果を得ている。しかしこの結果と同時に、採取した土壌塊中の根端試料の数には不均一性もあることを認めている。さらに、スピッツベルゲンにおいてヤナギ類の外生菌根を調査した Vare et al. (1992) によれば、この地域のヤナギ類を宿主とする外生菌根菌 38 種を報告し、その種数は調査が進めばさらに増加する可能性を示している。

富士山の菌類に関する研究は、Sato(1966) の銹菌類(Uredinales) フロラに関する研究、柴田(1987、1992、1997、2002、2003) および Shibata(2001、2004) の大型菌類相に関する一連の研究、出川(2003) による接合菌類相に関する研究、日本菌学会(1959) および Furukawa et al. (1983) による菌類目録の作成、などがある。

富士山およびその周辺地域での外生菌根菌の生態に関する研究の内の主なものは、柴田(1996) による亜高山帯カラマツ林における外生菌根菌の生態に関する研究、柴田(2000) による本州中部亜高山帯針葉樹林のきのこに関する研究、Sugiyama et al. (1994) による亜高山帯森林の大型菌類による放射性セシウムの吸収に関する研究、Zhou et al. (2000) によるカラマツ林の外生菌根菌ハナイグチ(*Suillus grevillei* (Klotz.) Singer) のジェネットタイプに関する研究、Nara et al. (2003) による富士山の一次遷移における先駆樹木実生の成長を支える外生菌根菌の群集構造に関する研究、呉ら(2003) による富士山のミヤマヤナギに共生する *Cenococcum geophilum* の SSR マーカーによる多型解析に関する研究などがある。

これらのうち、柴田(2000) は、富士山の亜高山帯に生育するカラマツ林においては、樹齢の変化にともなって外生菌根菌相も変化する可能性があることを 17 年間

にわたる連続観察によって示した。さらに、Nara et al. (2003) は、先駆樹種であるミヤマヤナギが、その外生菌根菌の存在によって、カラマツやダケカンパ (*Betula ermanii* Cham.) などの植物の定着に寄与している可能性を示している。また、Zhou et al. (2000) は、PCR 法を用いて樹齢 85 年生以上のカラマツ人工林および 35 年生のカラマツ人工林で外生菌根菌ハナイグチのジェネットタイプを調査した。その結果、高齢林の方がジェネットタイプが多様性に富んでいることが示された。

以上に記したように、菌根菌に関する研究は非常に多岐にわたっている。また、富士山の菌類に関するこれまでの研究は、現存種の目録づくりに関する内容が多く、菌類の生態に関する研究は、植物生態学分野に比べて断片的で偏った内容となっている。本論文で言及する富士山亜高山帯針葉樹林の外生菌根菌群集の生態に関しても、その生活型や遷移などをはじめ、これまでの研究では未解明の部分が多く、より詳細な調査と体系的な解析にもとづく研究が必要とされている。

第3章 調査地の環境

3.1 調査地の位置および概要

調査地は富士山の海拔 1,700m~2,300m の範囲にある亜高山帯針葉樹林の中に設定した。その範囲は、北緯 35° 23' から北緯 35° 25'、東経 138° 42' から東経 138° 44' にあり、面積は約 2,170ha で、すべて山梨県県有林として管理されている。この地域で、純林もしくは純林に近い林分を形成するカラマツ、シラビソ、シラビソ・オオシラビソおよびコメツガの 4 種類の林分を選定した。これらの内カラマツは雪崩跡地の二次林、天然林および人工林を、シラビソ林は人工林を調査対象地として選定した。また、シラビソ・オオシラビソ林およびコメツガ林はそれぞれ天然林のみを調査対象地として選定した。これら調査地は表 3-1 および図 3-1 に示した。

カラマツ林は雪崩による攪乱地に形成された 3 生の二次林 (樹齢は 1983 年現在: 注意書きがない場合は以下同じ) および 100 年生以上と推定される (渡瀬 1971)

表 3-1 調査林分の概況

林分記号	樹種	森林タイプ	所在地 (林班) ¹⁾	1983 年の樹齢 (年生)	海拔高度 (m)	面積 (ha)	土壌型 ²⁾	立木密度 (本/ha)	前植生
LK3	カラマツ	二次林 (天然林)	24-ぬ-4	3	2,200	1.3	Im	8,000	カラマツ・シラビソ・ダケカンパ
LK12	カラマツ	人工林	24-ろ-6	12	1,700	2.2	dB _D	3,000	シラビソ・コメツガ・カンパ類
LK43	カラマツ	人工林	26-い-19	43	1,700	3.1	dB _D	1,500	シラビソ・コメツガ・カンパ類
LK100	カラマツ	天然林	24-ぬ-4	推定 100~	2,200	2.2	Im	800	不明
V15	シラビソ	人工林	28-は-3	15	1,700	2.3	dB _D	3,000	シラビソ・コメツガ・カンパ類
V25	シラビソ	人工林	28-に-1	25	1,700	5.2	dB _D	2,100	シラビソ・コメツガ・カンパ類
V44	シラビソ	人工林	28-に-8	44	1,700	6.1	dB _D	1,250	シラビソ・コメツガ・カンパ類
Vn19	シラビソ・オオシラビソ	天然林	22-は-6	推定 120~160	1,900	10.7	dB _D	800	不明
Vn21	シラビソ・オオシラビソ	天然林	24-り-2	推定 120~160	2,100	8.5	dB _D	800	不明
Vn17	コメツガ	天然林	22-ち-1	推定 200~300	1,750	11.2	P _{DB}	950	不明
Vn30	コメツガ	天然林	22-は-3	推定 200~300	2,000	3.9	P _{DB}	750	不明
Vn22	コメツガ	天然林	28-よ-2	推定 200~300	2,250	5.6	P _{DB}	750	不明

¹⁾ 山梨県富士山県有林林班番号

²⁾ 土壌型説明: Im; 粗粒火山噴出物未熟土壌、dB_D; 褐色森林土壌、P_{DB}; ポドゾル型土壌

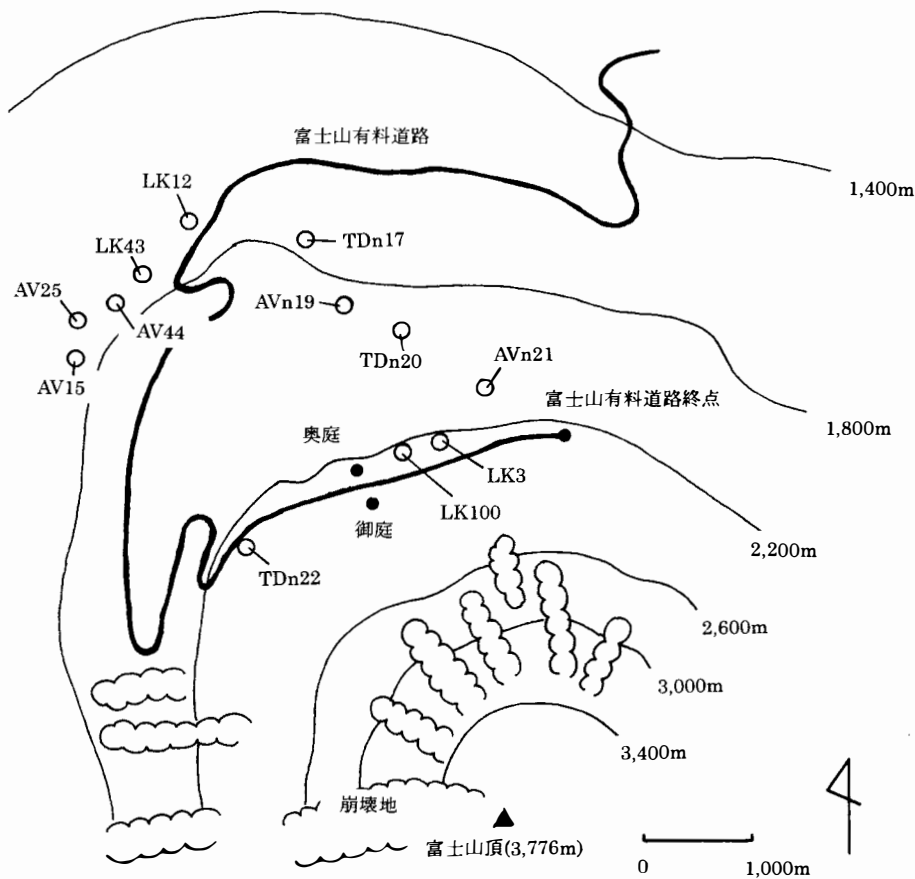


図3-1 富士山亜高山帯針葉樹林の外生菌根菌実体発生調査地の位置
 図中のLK3からTDn22までの記号は調査地の林分を表す記号
 であり、詳細は表3-1参照

天然林、樹齢12年生および43年生の人工林の合計4林分を調査対象林分とした。

シラビソ林は樹齢15年生、25年生および44年生の人工林3林分を調査対象林分とした。シラビソ・オオシラビソ林は樹齢120~160年生以上と推定される(渡瀬1971) 海拔1,900mおよび2,100mの天然林2林分を選定し、コメツガ林は、樹齢200~300年生と推定される(大賀・沼田1971) 天然林を海拔高別に3林分(1,750m、2,000mおよび2,250m) 選定した。

今回調査対象林分を選定した地域の地質は第四紀層に属し、基岩は玄武岩であり、土壌母材は火山砂礫である(山梨県林業試験場1975)。傾斜は、地域上部では25°~26°、下部では8°~18°で平均は、18.1°である。分布する土壌は、粗粒火山噴出物未熟土壌(分布面積割合43.4%)、褐色森林土壌(同41.1%)およびポドゾル型土壌(同15.5%)である。山梨県民有林適地適木調査説明書(山梨県林業試験場1975)および山梨県森林簿によれば、この地域の天然林および人工林を合わせた樹種別面積は、

カラマツ林が約650ha、シラビソ、オオシラビソ林が約430ha、コメツガ林が約340haである。

これら調査対象林分のうち、カラマツ3年生林分は、スコリア層が厚く堆積した粗粒火山噴出物未熟土壌(Im)である(山梨県1980、山梨県林業試験場1975)。カラマツ天然林の土壌型は、スコリア層が厚く堆積した粗粒火山噴出物未熟土壌(Im)および一部はポドゾル化土壌(P_{Du}、P_{Dm})である(山梨県1980、山梨県林業試験場1975)。これら以外のカラマツ人工林およびシラビソ人工林の土壌型は、スコリアを含む褐色森林土壌(dB_D)である(安藤1962、山梨県1980、山梨県林業試験場1975)。シラビソ・オオシラビソ天然林の土壌型は褐色森林土壌(dB_D)およびコメツガ天然林の土壌型は、湿性ポドゾル土壌(P_{w(h)M})で厚い黒色脂肪状のH層をもつ(山梨県1980、山梨県林業試験場1975)。土壌型の調査に際しては、森林土壌研究会(1982)による調査方法書も参考にした。

3.2 カラマツ天然林および人工林

0. カラマツ二次林 (LK3: 調査地略号、以下同様) は、1980年4月14日14時過ぎに海拔3,000m~3,400m付近を起点として発生した雪崩跡地に成立した林分である。雪崩の規模は、面積約23ha、幅約800m、高度差約1,400mで、それまで成立していたカラマツ、シラビソ、コメツガなどの天然林が破壊され、表層に堆積した有機物およびその下層のスコリア層も20cm~40cmの厚さで流失し、スコリア層が大面積で裸出した(菊地・長田1981、菊地ら1983)。その後、1981年にはカラマツの実生の発生が確認され、1983年からは、3年生のカラマツ稚樹の生育が多数観察された(菊地ら1983)。この林分は面積1.3haで、山梨県有林24-ぬ-4林班に属している。海拔高度は2,200mである。

カラマツ天然林 (LK100) は、前記の雪崩跡地に隣接し、カラマツ樹齢は100年以上と推定されている(渡瀬1971)林分である。この林分は面積2.2haで前記の二次林と同様に山梨県有林24-ぬ-4林班に属している。海拔高度は2,200mである。

カラマツ人工林のうち若齢の1林分 (LK12) は、1973年に植栽され、面積は2.2haで、山梨県有林24-ろ-6林班に属している。1983年時点での樹齢は、12年生である。LK12林分の海拔高度は1,700mである。他の人工林1林分 (LK43) は、1942年に植栽され、面積は3.1haで、山梨県有林26-い-19林班に属している。1983年時点での樹齢は、43年生である。林分の海拔高度は1,700mである(図3-1)。

各調査林分の履歴および環境条件の詳細は表3-1に示した。LK3およびLK100林分が属する地域は、傾斜15°~20°で、富士山高海拔地帯に広く分布する粗粒火山噴出物未熟土壌 (Im) に覆われ、極めて砂質な (A) C断面をもつ(山梨県1980)。

LK3林分では、大賀・沼田(1971)の報告と同様に下層植生は貧弱で、ごく一部にダケカンバ、ミヤマハンノキ (*Alnus maximowiczii* Call.) およびオンタデ (*Aconogonum weirichii* (Fr.:Schm.) var. *alpinum* (Maxim.) H. Gross) が混在している。この林分では、調査開始時には、地衣類は確認されなかったが、調査終了時には極わずかにハイイロキゴケ (*Stereocaulon vesuvianum* Pers.)、アカミゴケ (*Cladonia pleurota* (Florke) Schaer.)、ヒメレンゲゴケ (*Cladonia ramulosa* (With.) J. R. Laundon) などが確認された(原田2003)。

LK100林分の下層植生は、コケモモ (*Vaccinium vitis-idaea* L.)、ミヤマハンノキ、ダケカンバ、オンタデがみられるが、これらの密度も低く、溶岩もしくは溶岩屑が露出したままの部分が多く、その一部はハナゴケ (*Cladina rangiferina* (L.) Nyl.)、ミヤマハナゴケ (*Cladina stellaris* (Opiz.) Brodo)、マキバエンランタイ (*Cetraria laevigata* Rassad.) などの地衣類に覆われている(原田2003)。

LK12およびLK43林分が属する地域は、傾斜8°~15°で富士山亜高山帯に広く分布する褐色森林土壌 (dB₀) に覆われている。山梨県民有林適地適木調査説明書(山梨県林業試験場1975)にもあるとおり、A₀層は厚く、F-H層がとくに発達している。A層とB層の境界は不明瞭であり、色調は黒褐色である。下層植生は、ナナカマド (*Sorbus commixta* Hedel.)、ノリウツギ (*Hydragea paniculata* Siebold)、マイズルソウ (*Maianthemum dilatatum* (Wood.) Nels. et Macbr.)、カニコウモリ (*Cacalia adenostyloides* Matsum.)、オシダ (*Dryopteris crassirhizoma* Nakai) などが多くみられ、地表面の一部は蘚類に覆われている。

調査を開始した1983年の時点での各調査林分のカラマツ立木密度は、LK3が8,000本/ha、LK100が800本/ha、LK12が3,000本/ha、LK43が1,500本/haであった。各林分が成立する前の履歴は、次のとおりである。LK3は、雪崩以前には、カラマツ、シラビソおよびダケカンバが優占する森林であった(菊地・長田1981)。LK12およびLK43は、シラビソ、コメツガ、カンバ類などが生育する天然林を伐採した後に植林された森林である(山梨県林務部1976; 山梨県有林第1次経営計画書)。LK100は、成立後100年以上を経た森林でそれ以前の履歴は不明である(渡瀬1971)。

土壌pHの測定は1982年8月30日に実施した。試料の採取は、1林分あたり9地点から行った。LK3およびLK100林分では、地表面から深さ10cmの位置で溶岩屑を採取・風乾後2mmメッシュの篩にかけ、その内の100gに250mlの蒸留水を加えて良く攪拌し、その上澄み液125mlを分離してpH値を測定した。LK12およびLK43林分では、A₀層を除去した後、A層上部から土壌を採取・風乾後、その内の100gに250mlの蒸留水を加えて良く攪拌し、その上澄み液125mlを分離してpH値を測定した。

土壌微生物のコロニー数計測は、本調査開始前年の1982年、調査10年目の1992年および調査20年目の

2002年のそれぞれ6月30日、8月30日および10月30日に行った。方法は、近藤・加藤(1977)に従い乾土1gあたりのコロニー数を計測した。試料の採取は、1林分あたり9地点から行った。LK3およびLK100林分では、地表面から深さ10cmの位置で溶岩屑を採取した後に2mmメッシュの篩にかけそれを試料とした。この試料を用いて、希釈平板法によって形成された糸状菌、放線菌および細菌のコロニー数を計数した。LK12およびLK43林分では、A₀層中の腐植層およびA層上部の土壌を採取し、希釈平板法によって形成された糸状菌、放線菌および細菌のコロニー数を計数した。糸状菌のコロニー数計数用には、ローズベンガル寒天培地(KH₂PO₄、1.0g; MgSO₄・7H₂O、0.5g; ペプトン、5.0g; グルコース、10.0g; ローズベンガル、0.033g; 寒天、20.0g; 蒸留水、1,000ml; pH6.8)を使用した。放線菌のコロニー数計数用にはアルブミン寒天培地(エッグアルブミン、0.25g; グルコース、1.0g; KH₂PO₄、0.5g; MgSO₄・7H₂O、0.2g; Fe₂(SO₄)₃、痕跡; 寒天、15.0g; 蒸留水、1,000ml; pH6.8)を使用した。細菌のコロニー数計数用には土壌浸出液寒天培地(土壌浸出液、1,000ml; KH₂PO₄、0.2g; 寒天、15.0g; pH6.8)を使用した。土壌浸出液は、山梨県森林総合研究所富士吉田試験園の苗畑土壌1,000gに水道水1,000mlを加え、オートクレーブで120°C、20分間熱水抽出し、それをろ過後、蒸留水を加えて全量を1,000mlとした。

LK3、LK100、LK12およびLK43の各林分の落葉量をリタートラップ法によって調査した。調査は、本調査開始前の1982年、調査10年目の1992年および調査20年目の2002年に実施した。1982年および1992年のLK3の調査は、カラマツが小さいため、トラップに利用した白色寒冷紗に適宜カッターで切れ目を入れて植物体がトラップ上に現れるようにした。1トラップの大きさは0.5m×1.0mとした。このトラップを各林分内に5箇所ずつ設定し、カラマツ落葉の総乾燥重量をもとめた。

表3-3 各調査林分における10年毎のカラマツ落葉量変化(落葉乾燥重、kg/ha/年)

調査年	LK3	LK12	LK43	LK100
1982	361.8±137.3a	1395.8±472.6a	4300.8±637.7a	3945.4±524.8a
1992	1162.4±222.9b	2956.2±252.4b	4386.8±387.2a	3918.0±363.5a
2002	2629.0±373.8c	3636.2±345.3b	4596.4±197.2a	4311.8±380.0a

n = 5、平均値±標準偏差、同列内で異なる英字を付した平均値間には、Kruskal-Wallis検定による有意差あり(p<0.05)

土壌pH値は、LK3林分がpH(H₂O) 5.75±0.17、LK12林分がpH(H₂O) 5.51±0.20、LK43林分がpH(H₂O) 5.46±0.19およびLK100林分がpH(H₂O) 5.50±0.10であった(表3-2)。各林分間で土壌pH値には有意差がみられなかった(p<0.05)。

1982年、1992年および2002年にLK3、LK12、LK43およびLK100林分でカラマツの落葉量を調査した結果は表3-3に示した。その結果、1haに1年間で落ちるカラマツ落葉量は、LK3林分では10年間隔で行った測定ごとに有意に増加した(p<0.05)。LK12林分では1982年の落葉量と1992年および2002年の落葉量との間には有意差が認められたが、1992年と2002年の落葉量との間には有意差は認められなかった(p<0.05)。それ以外のLK43およびLK100林分では1982年、1992年および2002年のカラマツ落葉量には有意差は認められなかった(p<0.05)。

希釈平板法による糸状菌、放線菌および細菌コロニー数調査の結果(1982、1992、2002)を表3-4、表3-5および表3-6に示した。1992年にはLK43林分のA₀層の細菌コロニー数を除いて、糸状菌、放線菌および細菌のコロニー数が他の年に比べて少なかった。糸状菌コロニー数は、LK3林分ですべての年で他の林分または土壌層位に比べて有意に少なかった(p<0.05)。これ以外の3林分では、1982年には林分または土壌層位によ

表3-2 カラマツ林の土壌pH(1982)

カラマツ林分	土壌pH(H ₂ O)
LK3	5.75±0.17a
LK12	5.51±0.20a
LK43	5.46±0.19a
LK100	5.50±0.10a

n = 9、平均値±標準偏差、同列内で異なる英字を付した平均値間には、Kruskal-Wallis検定による有意差あり(p<0.05)

表3-4 カラマツ調査林分の乾土 1g 当たりの糸状菌コロニー数 ($\times 10^3$)

調査林分および層位	1982年	1992年	2002年
LK3	0.82±0.25a	0.85±0.19a	0.96±0.19a
LK100	3.19±0.60b	2.08±0.50b	3.25±0.65b
LK12 (A ₀)	4.00±0.97c	2.19±0.75b	3.22±0.44b
LK43 (A ₀)	3.93±1.01bc	2.30±0.74b	3.81±0.65b
LK12 (A)	3.33±0.75b	2.05±0.61b	2.91±0.55b
LK43 (A)	4.78±1.06c	2.48±0.83b	3.31±0.88b

n = 9、平均値±標準偏差、同列内で異なる英字を付した平均値間には、Kruskal-Wallis 検定による有意差あり ($p < 0.05$)
希釈平板法による計数

表3-5 カラマツ調査林分の乾土 1g 当たりの放線菌コロニー数 ($\times 10^5$)

調査林分および層位	1982年	1992年	2002年
LK3	1.16±0.50a	0.95±0.27a	1.14±0.41a
LK100	4.15±0.85bd	1.58±0.54ad	3.61±0.57b
LK12 (A ₀)	7.81±2.33c	3.13±1.37b	8.89±1.33c
LK43 (A ₀)	8.20±3.05c	5.74±2.44c	6.19±2.63d
LK12 (A)	3.51±0.82b	2.27±0.99bd	3.72±0.77b
LK43 (A)	4.38±1.16d	2.88±0.63b	3.55±0.91b

n = 9、平均値±標準偏差、同列内で異なる英字を付した平均値間には、Kruskal-Wallis 検定による有意差あり ($p < 0.05$)
希釈平板法による計数

表3-6 カラマツ調査林分の乾土 1g 当たりの細菌コロニー数 ($\times 10^6$)

調査林分および層位	1982年	1992年	2002年
LK3	0.60±0.28a	0.36±0.16a	0.80±0.22a
LK100	3.71±0.86b	1.47±1.20b	3.74±0.74b
LK12 (A ₀)	5.23±1.14c	3.33±0.87c	8.37±1.41c
LK43 (A ₀)	7.27±1.86d	7.99±2.72d	9.09±1.30c
LK12 (A)	3.29±0.57b	1.47±0.52b	3.76±0.67b
LK43 (A)	3.83±0.90b	2.08±0.84b	3.90±0.72b

n = 9、平均値±標準偏差、同列内で異なる英字を付した平均値間には、Kruskal-Wallis 検定による有意差あり ($p < 0.05$)
希釈平板法による計数

糸状菌コロニー数が異なった。しかし、1992年および2002年コロニー数に有意差はみられなかった ($p < 0.05$)。放線菌コロニー数は、LK3林分ですべての年で他の林分または土壌層位に比べて有意に少なかった ($p < 0.05$)。他の3林分では、放線菌コロニー数は、林分または土壌層位により異なっていた。細菌コロニー数は、LK3林分ですべての年で他の林分または土壌層位

に比べて有意に少なかった ($p < 0.05$)。LK100林分の溶岩屑およびLK12、LK43林分のA層上部の細菌コロニー数には各年ともに有意差はみられなかった ($p < 0.05$)。LK12およびLK43林分A₀層の細菌コロニー数は、他の林分または他の土壌層位と比べて有意に多かった ($p < 0.05$)。

3.3 シラビソ・オオシラビソ天然林

シラビソ・オオシラビソ天然林 (AVn19) は山梨県有林 22-は-6 林班に属し、海拔高度は 1,900m、面積は 10.7ha である。シラビソ・オオシラビソ天然林 (AVn21) は山梨県有林 22-り-2 林班に属し、海拔高度は 2,100m、面積は 8.5ha である (表 3-1)。シラビソ、オオシラビソの樹齢は、両林分ともに 120~160 年 (1983 年現在) と推定されている (渡瀬 1971)。また、立木密度は両林分とも約 800 本/ha であった。シラビソとオオシラビソの構成比は、AVn19 林分が 86:14、AVn21 林分が 93:7 であり、いずれの林分でもシラビソが優占していた。

AVn19 林分が属する地域は、傾斜 10°~15° で富士山亜高山帯に広く分布する褐色森林土壌 (dB_D) に覆われている。山梨県民有林適地適木調査説明書 (山梨県林業試験場 1975) に示されたとおり A₀ 層は厚く、F-H 層が良く発達し、A 層と B 層の境界は不明瞭であり、色調は黒褐色である。A₀ 層はシラビソの落葉が主体で A 層は腐植にとむ。下層植生は、コメツガ、ナナカマド、マイズルソウ、カニコウモリなどで、林床は蘚類に厚く覆われている。

AVn21 林分が属する地域は、傾斜 8°~15° で富士山亜高山帯に広く分布する褐色森林土壌 (dB_D) に覆われている。山梨県民有林適地適木調査説明書 (1975) に示されたとおり A₀ 層は厚く、F-H 層が良く発達し、A 層と B 層の境界は不明瞭であり、色調は黒褐色である。A₀ 層はシラビソの落葉が主体で A 層は腐植にとむ。下層植生は、コメツガ、シラビソ、ハクサンシャクナゲ (*Rhododendron brachycarpum* G. Don)、マイズルソウ、カニコウモリなどで、林床は蘚類に厚く覆われている。

土壌 pH の測定は 1982 年 8 月 30 日に実施した。試料の採取は、1 林分あたり 9 地点で行った。AVn19 およ

表 3-7 シラビソ・オオシラビソ天然林の土壌 pH (1982)

シラビソ・オオシラビソ林分	土壌 pH (H ₂ O)
AVn19	5.40±0.11a
AVn21	5.37±0.17a

n = 9、平均値±標準偏差、同列内で異なる英字を付した平均値間には、Kruskal-Wallis 検定による有意差あり (p<0.05)

び AVn21 の各林分で、A₀ 層を除去した後、A 層上部から土壌を採取・風乾後 2 mm メッシュの篩にかけ、その内の 100g に 250ml の蒸留水を加えて良く攪拌し、その上澄み液 125ml を分離して pH 値を測定した。

土壌 pH 値は、AVn19 林分が pH(H₂O)5.40±0.11 および AVn21 林分が pH(H₂O)5.37±0.17 であった (表 3-7)。調査した両林分間で土壌 pH 値に有意差はなかった (p<0.05)。

3.4 シラビソ人工林

シラビソ・オオシラビソ天然林では、樹齢変化にともなう外生菌根菌群集の動態を把握することができない。そこで代替措置として、同地域に植林された樹齢の異なるシラビソ人工林における外生菌根菌群集の動態を調査した。調査対象とした 3 林分のシラビソ人工林は、すべて海拔 1,700m にある。それらの内、樹齢 15 年生 (1983 年時点での樹齢、以下同様) の林分 (AV15) は 1970 年に植栽され、面積は 2.3ha で山梨県有林 28-は-3 林班に属している。樹齢 25 年生の林分 (AV25) は、1960 年に植栽され、面積は 5.2ha で山梨県有林 28-に-1 林班に属している。樹齢 44 年生の林分 (AV44) は、1941 年に植栽され、面積は 6.1ha で山梨県有林 28-に-8 林班に属している。

各調査林分の履歴および環境条件の詳細は表 3-1 に示した。林分 AV15、AV25 および AV44 が属する地域は、平均傾斜 8°~15° で富士山亜高山帯に広く分布する褐色森林土壌 (dB_D) に覆われている。山梨県民有林適地適木調査説明書 (山梨県林業試験場 1975) に示されているとおり A₀ 層は厚く、F-H 層が良く発達し、A 層と B 層の境界は不明瞭であり、色調は黒褐色である。A₀ 層はシラビソの落葉が主体で A 層は腐植にとむ。下層植生はマイズルソウ、カニコウモリなどがみられ、地表面は、蘚類に覆われている。

調査を開始した 1983 年の時点での各調査林分の立木密度は、AV15 林分が 3,000 本/ha、AV25 林分が 2,100 本/ha、AV44 林分が 1,250 本/ha であった。これらの各林分の植林前の植生は、カンバ類、ハンノキ類、シラビソ、コメツガなどが混在する天然林であった (山梨県林務部 1976; 山梨県有林第 1 次経営計画書)。

土壌 pH の測定は 1982 年 8 月 30 日に実施した。試料の採取は、1 林分あたり 9 地点から行った。AV15、AV25 および AV44 の各林分で、A₀ 層を除去した後、A 層上部から土壌を採取・風乾後 2 mm メッシュの篩に

かけ、
押し、
土
AV2
pH (林分
0.05

n =
値間

3

メ
班
コ
林
コ
カ
コ

かけ、その内の 100g に 250ml の蒸留水を加えて良く攪拌し、その上澄み液 125ml を分離して pH 値を測定した。

土壌 pH は、AV15 林分が pH (H₂O) 5.32±0.16、AV25 林分が pH (H₂O) 5.48±0.17 および AV44 林分が pH (H₂O) 5.26±0.40 であった (表 3-8)。調査した 3 林分の土壌 pH 値には、有意差は認められなかった ($p < 0.05$)。

表 3-8 シラビソ人工林の土壌 pH (1982)

シラビソ林分	土壌 pH (H ₂ O)
AV15	5.32±0.16a
AV25	5.48±0.17a
AV44	5.26±0.40a

n = 9、平均値±標準偏差、同列内で異なる英字を付した平均値間には、Kruskal-Wallis 検定による有意差あり ($p < 0.05$)

3.5 コメツガ天然林

コメツガ天然林 3 林分の概況は表 3-1 に示した。コメツガ天然林 (TDn17) は、山梨県有林 22-ち-1 林班に属し、海拔高度は 1,750m、面積は 11.2ha である。コメツガ天然林 (TDn20) は、山梨県有林 22-は-3 林班に属し、海拔高度は 2,000m、面積は 3.9ha である。コメツガ天然林 (TDn22) は、山梨県有林 28-よ-2 林班に属し、海拔高度は 2,250m、面積は 5.6ha である。これら 3 林分のコメツガ樹齢は 200~300 年と推定されている (大賀・沼田 1971)。立木密度は TDn17 が 950 本/ha、TDn20 および TDn22 が 750 本/ha であった。

TDn17 および TDn20 林分が属する地域は、傾斜 8°~12° で富士山亜高山帯の山腹上部から尾根筋にかけて分布するポドゾル型土壌 (P_{DM}) に覆われている。山梨県民有林適地適木調査説明書 (山梨県林業試験場 1975) に示されたとおり A₀ 層は厚く、F-H 層が良く発達し、A 層は薄く、溶脱層は明瞭ではないが B 層上部には赤褐色の集積層がみられる。A₀ 層はコメツガの落葉が主体で、A 層は腐植を含む。下層植生はほとんど見られず、イチヤクソウ、マイヅルソウ、カニコウモリなどが部分的にわずかにみられる。林床は蘚類に厚く覆われている。

TDn22 林分が属する地域は、傾斜 5°~10° で富士山亜高山帯の山腹上部から尾根筋にかけて分布するポドゾル型土壌 (P_{DM}) に覆われている。山梨県民有林適地適

木調査説明書 (山梨県林業試験場 1975) に示されたとおり A₀ 層は厚く、F-H 層が良く発達し、A 層は薄く、溶脱層は明瞭ではないが B 層上部には赤褐色の集積層がみられる。A₀ 層はコメツガの落葉が主体で、A 層は腐植を含む。下層植生は、コメツガ、ハクサンシャクナゲ、シラビソ、イチヤクソウが見られる。林床は蘚類に厚く覆われている。

土壌 pH の測定は 1982 年 8 月 30 日に実施した。試料の採取は、1 林分あたり 9 地点から行った。TDn17、TDn20 および TDn22 の各林分で、A₀ 層を除去した後、A 層上部から土壌を採取・風乾後 2mm メッシュの篩にかけ、その内の 100g に 250ml の蒸留水を加えて良く攪拌し、その上澄み液 125ml を分離して pH 値を測定した。

各林分の土壌 pH 値は、TDn17 林分が pH (H₂O) 5.34±0.22、TDn20 林分が pH (H₂O) 5.31±0.11 および TDn22 林分が pH (H₂O) 5.28±0.08 であった (表 3-9)。調査した 3 林分の pH 値の間には有意差は認められなかった ($p < 0.05$)。

表 3-9 コメツガ天然林の土壌 pH (1982)

コメツガ林分	土壌 pH (H ₂ O)
TDn17	5.34±0.22a
TDn20	5.31±0.11a
TDn22	5.28±0.08a

n = 9、平均値±標準偏差、同列内で異なる英字を付した平均値間には、Kruskal-Wallis 検定による有意差あり ($p < 0.05$)

3.6 気象条件

この地域を含む富士山亜高山帯の気象条件は、安藤 (1962) の示した気温の低減率 (高度が 100m 上昇するごとに気温は 0.56°C 低下する) を使用した推定によれば、年間平均気温は 2.1°C (海拔 2,300m) ~ 5.6°C (海拔 1,700m) である。また、著者が海拔 2,250m 地点のコメツガ林で 6 年間 (1999-2004) 連続測定した結果では、深さ 10cm の地中温度は、観測期間の最高値が 16.6°C、観測期間の最低値が -9.1°C であった。さらに、この地点では、11 月上旬から翌年の 5 月中旬までの間は、深さ 10cm の地中温度が氷点下であった。同様の測定により、海拔 1,700m のシラビソ林の地中温度 (深さ 10cm) は、年間の最高値は 20.9°C、最低値は -4.8°C であり、12 月上旬から翌年の 4 月中旬までは、深さ 10cm の地中

温度は氷点下であった。地中の外生菌根菌の菌糸伸長に影響を与えるのは地中温度である。しかし、地中温度の測定期間が短いため(1999~2004年)、本論文では必要がある場合には、その代替として推定気温を使用した。なお、1999~2004年の測定値によれば、有効積算地温と推定有効積算気温の間には相関が認められた^(註1)(図3-2)。

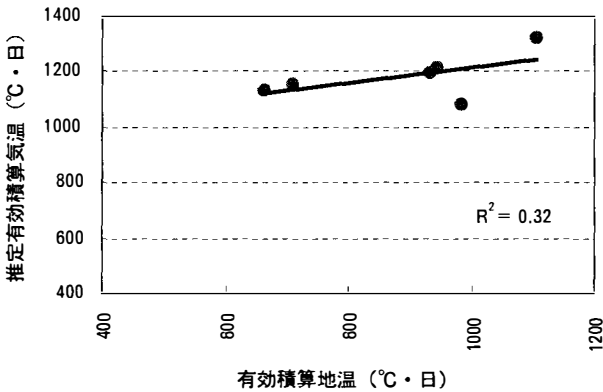


図3-2 推定有効積算気温と積算気温(2,250m)の相関

この地域の降水量は、海拔2,350mの御中道で2,558mm(国土交通省富士砂防工事事務所による1989-1998年の観測平均値)海拔1,700mの大滝で2,860mm(同)である。安藤ら(1968)の作成した「山梨県林業気象図」におけるこの地域の推定降水量(2,600~3,000mm)もこの観測値とはほぼ一致する。

山梨県森林総合研究所富士吉田試験園(海拔835m)における5月から10月の積算降水量と9月上旬の降水量率^(註2)([9月上旬

降水量] ÷ [5~10月積算降水量] × 100%)の年次変化を図3-3に示した。

積算降水量がもっとも多かったのは1991年であり、逆にもっとも少なかったのは1996年であった。さらに、積算降水量に対して9月上旬の降水量に占める割合がもっとも低かったのは1992年およ

び1995年であった。これらに対して、9月上旬の降水量が占める割合がもっとも高かったのは1986年であった。

注1) 海拔2,250m地点の推定気温は、富士山頂の観測値を基準にし、富士山における気温の低減率(安藤1962)を使用して求めた。富士山頂の気温から求めた推定有効積算気温(1999-2004)と著者の測定した結果から求めた有効積算地温(1999-2004)の間には相関が認められた($R^2=0.32$)。本来は、子実体の発生に影響する温度としては地中温度を利用すべきであるが、有効積算温度の測定期間が短いため、代替として推定有効積算気温を使用した。推定有効積算気温および有効積算地温は、5月から10月の間で、各日の推定平均気温または地温が4°Cを越える日の気温または地温から4°Cを差し引いた値を積算して求めた。4°Cという値は、Debaud(1987)が海拔2,100m付近の高山帯(Vanoise国立公園)の大型菌類の菌糸体成長温度の範囲を調査した結果得られた値を暫定的に使用した。彼の測定によれば、高山帯の大型菌類の菌糸体成長は温度の下限は、ほぼ4°Cであったとされている。

注2) 9月上中旬の降水量が子実体発生に有利に働くという岡部(1997)の意見、9月上旬の降水量が山梨県およびその周辺地域における大型菌類の子実体発生に大きく影響するという調査結果(柴田2000)にもとづいている。この結果から、5~10月の積算降水量および9月上旬の降水量率(5~10月積算降水量の中で9月上旬の降水量の占める率)をひとつの指標として使用した。

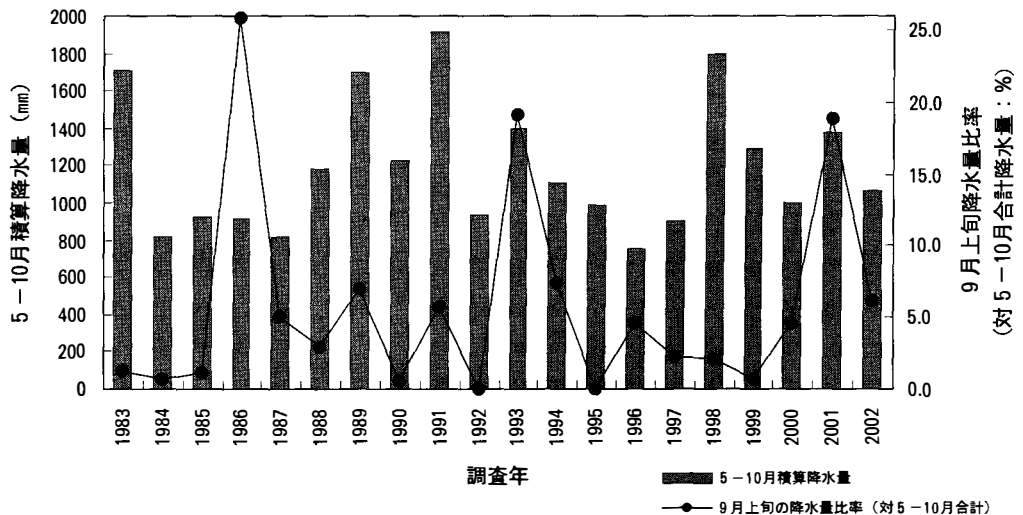


図3-3 5-10月積算降水量および9月上旬降水量比率(富士吉田試験園)

第4章 調査方法および解析方法

4.1 既往の研究の問題点および用語の定義

これまでに行われた外生菌根菌の遷移に関する調査では、その方法に次のような問題点を含んでいる。

すなわち、

- 1) 調査期間が短すぎた (Vogt et al. 1992 の指摘)
- 2) 調査回数が少なすぎた (Vogt et al. 1992 の指摘)
- 3) 調査面積が狭すぎた (Vogt et al. 1992 の指摘)
- 4) もともと自生していない樹種を調査対象とした (Newton 1992 の指摘)
- 5) 調査地間で土壌条件などの環境条件が異なりすぎた (Deacon & Fleming 1992 の指摘) などの点である。

また、調査対象を子実体とするのか菌根そのものとするのかについても、それぞれ次にあげるような長所および短所がある。子実体の発生にもとづく菌根菌の調査には、種の特定が最も確実であるという利点があり、これまでも数多くの報告がある。さらにサンプリングの際に地中の菌根に与える影響がもっとも小さいと考えられ (菊地 1999)、長期間にわたる継続調査には適している。しかし、対象とできるのは子実体を形成する種のみであり、その発生は、気象条件などの環境条件に左右される場合もあり、短期間の調査では結果の信頼度が低くなるという欠点を有している (Worrall 1999)。その上、子実体からの種の同定にあたっては、相当の経験を必要とする点も欠点のひとつである。Arnolds (1995) や Watling (1995) の指摘をはじめとして、大型菌類の子実体発生をもとにしてある地域の菌類相を推定するためには、少なくとも 10 年以上の継続した反復調査が必要であるとする意見が、現在では一般的である (Lodge et al. 2004)。子実体発生調査はいくつかの長所・短所を併せ持つが、Worrall (1999) は、調査年数を長くし、いくつかの調査方法を組み合わせて実施する子実体発生調査の結果にはそれなりの堅実性もあると述べている。

このように子実体発生調査に基づく外生菌根菌の調査には様々な見解が示されている。しかし、実際に計画的に長期間にわたって子実体の発生を調査し、その結果を解析した例はごく少なく Straatsma et al. (2001) によるスイスでの 21 年間にわたる調査例を除いてはみられない。

地中の菌根の形態を類別し、地中の菌根菌の種構成を

解明する方法は、Agerer (1987-2002、1996-2004)、Ingleby et al. (1990) による菌根の形態分類法の確立以降に多くの報告例がある。しかもこの方法によれば理論上は菌根菌のすべてを調査することが可能である (松田 2000)。その一方で、菌根の形態から種を特定することは技術的に困難であるという欠点をもつ (松田 2000)。これらに加えて、森林全体に比較するとごくせまい範囲のみから得られた情報によって、その森林全体の菌根菌相を述べることの妥当性についての疑問がのこる。

近年、多く採用されるようになった子実体と菌根の遺伝的解析による調査は、理論上は菌根のすべてを対象とすることができ、客観的なデータが得られ、種の特定も可能ではある。しかし、この方法には子実体の種の正確な同定作業が大前提となっており、その上、菌根のすべてを処理するのは困難であるとされている (松田 2000)。以上にあげたような調査方法および調査対象のもつ問題点をふまえた上で、本研究の実施にあたっては、次に上げる点について留意した。

- 1) 外生菌根菌の種名を正確に同定するため、調査対象は子実体とした。
- 2) 富士山の亜高山帯 (海拔高 1,700m~2,300m) の比較的せまい範囲の森林を対象とし、土壌条件、気象条件等の環境条件を可能な限り均等にした。
- 3) 日本特産の針葉樹であるカラマツ、シラビソ、オオシラビソおよびコメツガ林を調査対象とした。
- 4) カラマツ林は、雪崩による攪乱地に成立した若齢の二次林、樹齢 100 年生以上の高齢天然林 (渡瀬 1971) および樹齢の異なる人工林を調査対象とした。シラビソ林は、樹齢の異なる人工林を調査対象とした。シラビソ・オオシラビソ林は樹齢 120~160 年生の高齢天然林 (渡瀬 1971) を調査対象とした。コメツガ林は樹齢 200~300 年生の高齢天然林 (大賀・沼田 1971) を調査対象とした。
- 5) 子実体を対象とした調査の欠点 (前述) を克服するとともに外生菌根菌の生態に関して新たな知見を得るために、これまでほとんど実施されたことのなかった長期間にわたる調査期間 (20 年間) を設定した。
- 6) 子実体を対象とした調査の欠点 (前述) を克服するために、調査頻度を高くし、各年とも子実体発生期間の 6 月~11 月にかけて 5 日から 10 日に一度の割合で調査を実施した。
- 7) 子実体発生調査を補うために小川 (1981) によって提案された大型菌類のコロニー型分類にもとづき外

生菌根菌のコロニー型を種ごとに調査・記載した。

これまでの研究で設定された固定調査区は1林分あたり48~1,000m² (Vogt et al. 1992の集計による)である。また、Bruns(1995)は0.1haの針葉樹植栽林内の外生菌根菌種数を約30種と推定している。本研究では1林分あたりの固定調査区は、合計で800m²とし、他の研究例と比べて遜色のない広さの固定調査区で調査を実施した。

本研究で使用するいくつかの用語については次のように定義づける。

群集の定義は「ある地域に生息するすべての種、もしくはある近縁なグループの種の総体を群集という(巖佐ら2003)」とされている。本論文であつかう外生菌根菌の種の集団は、必ずしも種の総体ではない。しかし、山田(1996)および松田(1999)は外生菌根菌に関するそれぞれの報告においてこのような種の集団を群集として表している。これらの例にならって、本論文においても外生菌根菌の種集団に対して群集という語を使用する。

藤田(1989)やMolina et al. (1992)、Keizer & Arnolds (1994)、Jumpponen et al. (2002)のように、時系列あるいは森林の環境変化に沿った外生菌根菌の種構成変化を外生菌根菌の遷移ととらえる研究者もいる。一方で、Allen(1991)はこのような種構成の変化を「successional changes (遷移的変遷)」と呼んでいる。このように、樹齢の変化に伴う外生菌根菌の変化を遷移としてとらえるか否かについてはいくつかの論議がある。本論文では、樹齢変化や植生遷移にともなう外生菌根菌の子実体発生活消長を外生菌根菌群集の動態を示す指標のひとつとして位置づけて論議を進める。そのため、群集の変化を表す用語として遷移という表現は使用せず、これらの変化を総称して群集の動態と表現した。

4.2 調査方法

1983年からの本調査に先だって1982年の6月に、カラマツ林LK3、LK100、LK12およびLK43、シラビソ人工林AV15、AV25およびAV44、シラビソ・オオシラビソ天然林AVn19およびAVn21、コメツガ天然林TDn17、TDn20およびTDn22の各林分のほぼ中央部に20m×20mの正方形固定調査区を1箇所設定した。この調査区の一辺から5m離れた位置に正方形調査区を挟むようにして4m×50mの長方形固定調査区を2箇所設定した。以後の、子実体発生状況調査はすべてこの調査区内で実施した。

外生菌根菌子実体の発生状況調査は1983年から2002年の間に合計292回行った。各調査年の5月から11月にかけて5日から14日に一回の割合でそれぞれの調査区を巡回し、発生した外生菌根菌の子実体を採集し、種名、本数および乾燥重量を記録した。種名の同定にあたっては、主として今関・本郷(1957、1965、1987、1989)およびBreitenbach & Kranzlin (1986-2000)を参考にした。

外生菌根菌の子実体発生調査と平行して、小川(1981)により示された大型菌類の自然条件下における生活型にもとづいた類別を各林分の外生菌根菌に対して行った。その方法は小川(1981)に従い、子実体発生調査を行った林分で固定調査区以外に発生した外生菌根菌のうち、固定調査区との共通種の子実体直下およびその周辺の土壤中の菌根菌コロニーの形態を肉眼で観察記載した。この調査は同一種の子実体に対して一種あたり3箇所行い、1983~1985年の3年間くり返した。また、この期間中に子実体が発生しなかった種は、その発生時に前述と同様の調査を行い、20年間で9回の調査観察を行った。小川(1981)の定義付けによればそれぞれの生活型は次のとおりである。フェアリーリング型(I型)のコロニーを形成する種は、土壤有機物や微生物相の貧弱な鉱質土層に限られ、成林初期に侵入して定着する。老齢林では表層土壤の有機物が多くなり、次第に消滅する。不定形マット型(II型)のコロニーを形成する種は、植物の根が高頻度に分布し勢い良く生長する土壤層位に菌糸層を形成し、条件によってはこのタイプのコロニーを形成する種のみが独占的に存在することもある。条件が良ければフェアリーリングを形成することもある。分散コロニー型(III型)に属する種は、広い範囲に生息可能で、競争相手に対して強い抵抗力をもつ根状菌糸束を形成する。

4.3 結果の統計処理

種多様度指数に対するサンプルの大きさの影響については、森下(1996)が人工群集を使用した解析モデルを紹介している。その中で、現在までの知見としてサンプルから母集団を推定するには、出現頻度数の増加が停止するまでサンプルを拡大する方法が紹介されている。本研究では、富士山亜高山帯針葉樹林における調査期間が20年間であるために、それぞれの林分における子実体の出現種数はほぼ上限に達していると考えて解析を行った。

大型菌類の子実体の種多様度解析手法は、Schmit et al.(1999)によりナラ属の樹木が優占種である温帯林の大型菌類に関して7種類の解析手法が検討されている。しかし、その結果はいずれの手法も大型菌類の子実体の多様性を表すには一長一短があると述べられている。

常緑広葉樹林における大型菌類の種多様性を解析するにあたり、Iwabuchi et al.(1994)はShannon-Weanerの多様度指数(H')を利用している。また、Giachini et al.(2004)もブラジル南部のユーカリ属およびマツ属の林分における子実体種多様性を解析するにあたって同様の種多様度指数(H')を使用している。そこで本研究においてもこれらの例にならい、これまでに様々な生態学の分野で広く使用されてきたShannon-Weanerの多様度指数(H') (伊藤 1994、宮下・野田 2003)で外生菌根菌子実体の種多様性を表した。

Shannon-Weanerの多様度指数

$$(H') : H' = - \sum (N_i/N) \ln(N_i/N)$$

N : 総個体数、 N_i : 種別総個体数

データ解析には、市販の統計解析ソフトSTATISTICA ver.5.5 (stattsoftジャパン株式会社)を使用した。有意確率は注記しない限り原則として $p < 0.05$ とした。

外生菌根菌群集の子実体種多様度変化を知るために、一次回帰式を用いて各林分における子実体の種多様度指数の年次変化を分析した。また、各林分の子実体の種多様度と子実体バイオマスとの関係を単回帰分析した。

シラビソ人工林では採集された菌の種数が多かったので、子実体発生とシラビソ樹齢の関係を解析するため、小林(1995)を参考にし、ユークリッド距離を用いたWard法により階層的クラスタ分析を行いデンドログラムを作成した。

カラマツ天然林(LK100)、シラビソ・オオシラビソ天然林(AVn19、AVn21)およびコメツガ天然林(TDn17、TDn20、TDn22)における外生菌根菌の子実体発生変動と気象量(気温および降水量)の変動との相関を知るため、富士山山頂気温から気温の低減率を用いて推定した海拔2,300m地点の5-10月の推定有効積算気温(第3章3.6参照)、山梨県森林総合研究所富士吉田試験園(海拔835m)における5-10月の積算降水量および9月上旬の積算降水量と子実体バイオマスとの間で重回帰分析を行い、積算気温もしくは積算降水量のう

ちのいずれかと子実体バイオマス変動との間に相関が認められた種は、子実体の発消長に気象量が影響していたと判定した。

第5章 調査結果

5.1 カラマツ天然林

調査した天然林2林分で子実体の発生が確認された外生菌根菌は、ヌメリガサ科(Hygrophoraceae)のオトメノカサ(*Camarophyllus virgineus* (Wulf.:Fr.) Kummer.)、キヌメリガサ(*Hygrophorus lucorum* Karchbr.)、キシメジ科(Tricholomataceae)のキツネタケ(*Laccaria laccata* (Scop.:Fr.) Berk. et Br.)、カラマツシメジ(*Tricholoma pusammopus* (Karchbr.) Quél.)、フウセンタケ科(Cortinariaceae)のワカフサタケ(*Hebeloma mesophaeum* (Pers.:Fr.) Quél.)、ワカフサタケ属菌(*Hebeloma* sp.)、イグチ科(Boletaceae)のウツロベニハナイグチ(*Boletinus asiaticus* Singer)、アミハナイグチ(*Boletinus cavipes* (Opat.) Karchbr.)、カラマツベニハナイグチ(*Boletinus pulster* (Peck) Peck)、ハナイグチ(*Suillus grevillei* (Klotz.) Singer)、シロヌメリイグチ(*Suillus laricinus* (Berk in Hook.) O. Kuntze)、キノポリイグチ(*Suillus spectabilis* (Peck) O. Kuntze)、およびベニタケ科(Russulaceae)のカラマツチタケ(*Lactarius porninsis* Rolland)の4科8属13種であった(表5-1)。

これらの種の地中のコロニー形態を調査し、小川(1981)が提案した大型菌類のコロニー型に従って類別した。その結果、フェアリーリング型(I型)のコロニーを形成する種はなかった。不定形マット型(II型)のコロニーを形成したのはキノポリイグチ、アミハナイグチ、カラマツベニハナイグチおよびウツロベニハナイグチの4種であった。分散コロニー型(III型)の菌は、ワカフサタケ、ワカフサタケ属菌、キツネタケ、キヌメリガサ、オトメノカサ、ハナイグチ、シロヌメリイグチ、カラマツシメジおよびカラマツチタケの9種であった(表5-1)。それらのコロニー型の林分別比率の変化を図5-1に示した。樹齢が高い林分ほど不定形マット型の菌の比率が高く、樹齢が最も低いLK3林分では分散コロニー型の菌が90%を占めた。

調査した2林分における外生菌根菌子実体の種多様度指数を比較した(表5-2)。その結果、LK3林分の子実体種多様度指数(2.12 ± 0.44)は、LK100林分($2.74 \pm$

表5-1 富士山亜高山帯カラマツ林の外生菌根菌およびその生活型と子実体発生林分

外生菌根菌種名	コロニー型	菌糸束	LK3	LK12	LK43	LK100
<i>Boletinus asiaticus</i> (ウツロベニハナイグチ)	II	+		○	○	○
<i>B. cavipes</i> (アミハナイグチ)	II	+	○	○	○	○
<i>B. paluster</i> (カラマツベニハナイグチ)	II	+		○	○	○
<i>Camarophyllus virgineus</i> (オトメノカサ)	III	+	○	○	○	○
<i>Hebeloma mesophaeum</i> (ワカフサタケ)	III		○	○		
<i>Hebeloma</i> sp. (ワカフサタケ属菌)	III		○	○		
<i>Hygrophorus lucorum</i> (キノメリガサ)	III	+	○	○	○	○
<i>Laccaria laccata</i> (キツネタケ)	III		○	○	○	○
<i>Lactarius porninsis</i> (カラマツチタケ)	III	+	○	○	○	○
<i>Suillus grevillei</i> (ハナイグチ)	III	+	○	○	○	○
<i>S. laricinus</i> (シロヌメリイグチ)	III	+	○	○	○	○
<i>S. spectabilis</i> (キノボリイグチ)	II	+		○	○	○
<i>Tricholoma psammopus</i> (カラマツシメジ)	III	+	○	○	○	○

- ・コロニー型は、小川 (1981) の区分による II；不定形マット型、III；分散コロニー型
- ・菌糸束の列中で、+；菌糸束形成有り、空欄；菌糸束の形成未確認
- ・表中の○印は、調査期間中 (1983~2002) に子実体が発生したことを示す
- ・LK3~LK100 の記号は、表3-1 参照

0.29) に比べて有意に小さかった ($p < 0.05$)。

次に、発生した子実体の種多様度指数の年次変化を各林分別に分析した。調査した天然林で発生した子実体の種多様度指数と調査開始からの経過年数との関係を一次回帰した結果を図5-2 および図5-3 に示した。2林分のうち、LK3 林分は、子実体の種多様度指数が20年間で最も急激に増加し、樹齢変化と子実体種多様度指数との間には良い相関がみられた ($R^2 = 0.53$)。一方、LK100 林分では、20年間をとおして時間経過とともに子実体の種多様度指数が有意に増加あるいは減少することはない ($R^2 = 0.06$)。

調査した2林分で1年間に発生した総子実体バイオマス (子実体の総乾燥重量) を1haあたりに換算しそれぞれ比較した (表5-3)。その結果、LK3 林分は、LK100 林分とは総子実体バイオマスが異なっていた。総子実体バイオマスはLK3 林分は $1691.37 \pm 1620.65 \text{g/ha/年}$ であり、LK100 林分は $8419.85 \pm 8013.15 \text{g/ha/年}$ であった。

子実体の種多様度指数と子実体バイオマスとの関係を単回帰分析した結果を表5-4 に示した。LK3 林分では、子実体の種多様度指数と子実体バイオマスの間には正の相関があることが明らかとなった ($p < 0.05$)。しかし、LK100 林分では子実体の種多様度指数と子実体バイオマスの間には相関が認められなかった ($p < 0.05$)。

次に、富士山のカラマツ林で子実体が採集された菌の種別子実体バイオマス (乾燥重量) の年次変動を図5-6~図5-18 に示した。比較を容易にするために図中の

表5-2 各カラマツ林分の外生菌根菌子実体の種多様度指数

調査林分	子実体種多様度指数
LK3	$2.12 \pm 0.44a$
LK12	$2.57 \pm 0.46b$
LK43	$2.71 \pm 0.44b$
LK100	$2.74 \pm 0.29b$

n = 20、平均値±標準偏差、同列内で異なる英字を付した平均値間には、Kruskal-Wallis 検定による有意差あり ($p < 0.05$)

表5-3 各カラマツ林分の外生菌根菌の総子実体バイオマス (g/ha/年)

調査林分	子実体バイオマス
LK3	$1691.37 \pm 1620.65a$
LK12	$3769.81 \pm 1960.32b$
LK43	$6529.50 \pm 4728.71c$
LK100	$8419.85 \pm 8013.15c$

n = 20、平均値±標準偏差、同列内で異なる英字を付した平均値間には、Kruskal-Wallis 検定による有意差あり ($p < 0.05$)

表5-4 富士山亜高山帯カラマツ林における子実体種多様度指数と子実体バイオマスとの単回帰分析

カラマツ林分	相関係数 (r)
LK3	0.786**
LK12	0.427
LK43	0.305
LK100	0.071

** ; $p < 0.01$

表5-5 富士山亜高山帯カラマツ天然林における外生菌根菌の子実体バイオマスと気象量の重回帰分析

外生菌根菌種名	5-10月 積算降水量	9月上旬 積算降水量	推定有効 積算気温	調整済 R ²
<i>Boletinus asiaticus</i> (ウツロベニハナイグチ)	•	•	•	•
<i>B. cavipes</i> (アミハナイグチ)	•	•	•	•
<i>B. paluster</i> (カラマツベニハナイグチ)	•	•	•	•
<i>Camarophyllus virgineus</i> (オトメノカサ)	•	•	•	•
<i>Hebeloma mesophaeum</i> (ワカフサタケ)	—	—	—	—
<i>Hebeloma</i> sp. (ワカフサタケ属菌)	—	—	—	—
<i>Hygrophorus lucorum</i> (キヌメリガサ)	•	•	•	•
<i>Laccaria laccata</i> (キツネタケ)	•	•	•	•
<i>Lactarius porninsis</i> (カラマツチチタケ)	0.619*	•	•	•
<i>Suillus grevillei</i> (ハナイグチ)	•	•	•	•
<i>S. laricinus</i> (シロヌメリイグチ)	•	•	•	•
<i>S. spectabilis</i> (キノボリイグチ)	•	•	•	•
<i>Tricholoma psammopus</i> (カラマツシメジ)	0.517*	•	•	•
全子実体バイオマス量	•	•	•	•

表中の数字は標準偏回帰係数 (調整済 R²を除く)、* ; $p < 0.05$ 、• ; 相関無し、— ; 子実体発生無し

子実体バイオマスは1 ha当たりの値に換算してある。ワカフサタケ (図5-6) およびワカフサタケ属菌 (図5-7) の2種は、LK3 林分で子実体の発生が確認された。

キツネタケ (図5-8)、カラマツチチタケ (図5-9)、カラマツシメジ (図5-10) は、LK3 および LK100 林分で子実体が採集された。しかし、その子実体バイオマスは、樹齢の高い林分では大きく変動した。

オトメノカサ (図5-11)、キヌメリガサ (図5-12)、ハナイグチ (図5-13) およびシロヌメリイグチ (図5-14) の4種は、LK100 林分では1992年をのぞいて採集された。しかし、LK3 林分では調査開始から数年の間は採集されない種があった。それらのうちシロヌメリイグチは調査開始5年目以降にハナイグチおよびオトメノカサは8年目以降に、キヌメリガサは9年目以降に採集された。

ウツロベニハナイグチ (図5-15) およびカラマツベニハナイグチ (図5-17) およびキノボリイグチ (図5-18)、の3種は、LK3 林分では採集されなかった。アミハナイグチ (図5-16) はLK3 林分でも子実体が発生したがそのバイオマスは低かった。

カラマツ天然林 (LK100) で発生が確認された外生菌根菌11種の子実体のうち、カラマツチチタケおよびカラマツシメジの2種のみが5-10月の積算降水量と相関が認められた (表5-5)。全種の子実体バイオマス合計の変動と気候要素の変動とは相関は認められなかった ($p < 0.05$)。

5.2 カラマツ人工林

調査した人工林2林分で子実体の発生が確認された外生菌根菌は、ヌメリガサ科のオトメノカサ、キヌメリガサ、キシメジ科のキツネタケ、カラマツシメジ、フウセンタケ科のワカフサタケ、ワカフサタケ属菌、イグチ科のウツロベニハナイグチ、アミハナイグチ、カラマツベニハナイグチ、ハナイグチ、シロヌメリイグチ、キノボリイグチおよびベニタケ科のカラマツチチタケの4科8属13種であった (表5-1)。

これらの種の地中のコロニー形態を調査し、小川 (1981) が提案した大型菌類のコロニー型に従って類別した。その結果、フェアリーリング型 (I型) のコロニーを形成する種はなかった。不定形マット型 (II型) のコロニーを形成したのはキノボリイグチ、アミハナイグチ、カラマツベニハナイグチおよびウツロベニハナイグチの4種であった。分散コロニー型 (III型) の菌は、ワカフサタケ、ワカフサタケ属菌、キツネタケ、キヌメリガサ、オトメノカサ、ハナイグチ、シロヌメリイグチ、カラマツシメジおよびカラマツチチタケの9種であった (表5-1)。それらのコロニー型の林分別比率を図5-1に示した。

調査した人工林2林分における外生菌根菌子実体の種多様度指数を比較した (表5-2)。その結果、LK12 および LK43 林分の子実体種多様度指数はそれぞれ 2.57 ± 0.46 および 2.71 ± 0.44 であり、有意差は認められな

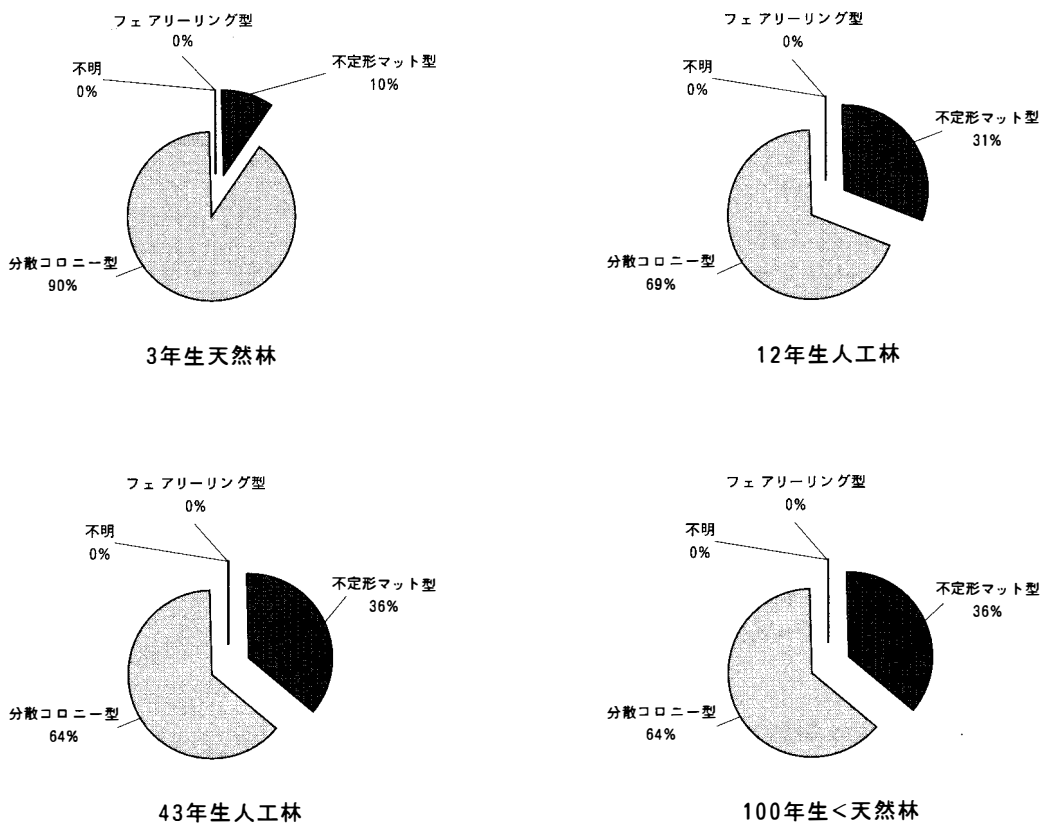


図5-1 富士山亜高山帯のカラマツ樹齢と外生菌根菌群集の各コロニー型比率の変化 (各コロニー型は、小川 (1981) の定義による)

かった ($p < 0.05$)。

発生した子実体の種多様度指数の年次変化を林分別に分析した (図5-4、図5-5)。その結果、LK12 林分では子実体の種多様度指数は樹齢の変化と共に有意に増加した ($R^2 = 0.42$)。一方、LK43 林分では、20年間をとおして時間経過と共に子実体の種多様度指数が有意に増加あるいは減少することはなかった ($R^2 = 0.08$)。

人工林2林分で1年間に発生した総子実体バイオマスを1ha当たりに換算して比較した (表5-3)。その結果、LK12 林分では $3769.81 \pm 1960.32 \text{ g/ha/年}$ 、LK43 林分では $6529.50 \pm 4728.71 \text{ g/ha/年}$ であり、両林分間には有意差が認められた ($p < 0.05$)。しかし、表5-4に示したとおり、これら2林分とも子実体種多様度指数と子実体バイオマスとの間には相関は認められなかった ($p < 0.05$)。

次に、富士山のカラマツ林で子実体が採集された菌の種別子実体バイオマス (乾燥重量) の年次変動を図5-6~図5-18に示した。比較を容易にするために図中の子実体バイオマスは1ha当たりの値に換算してある。ワ

カフサタケ (図5-6) およびワカフサタケ属菌 (図5-7) の2種は、LK12 林分のみで子実体の発生が確認された。

キツネタケ (図5-8)、カラマツチチタケ (図5-9)、カラマツシメジ (図5-10) は、LK12 および LK43 林分で子実体が採集された。しかし、その子実体バイオマスは、樹齢の高い林分では大きく変動した。

オトメノカサ (図5-11)、キヌメリガサ (図5-12)、ハナイグチ (図5-13) およびシロヌメリイグチ (図5-14) の4種は、1992年をのぞいて両林分で採集された。

ウツロベニハナイグチ (図5-15)、アミハナイグチ (図5-16)、カラマツベニハナイグチ (図5-17) およびキノボリイグチ (図5-18) の4種は、両林分で採集された。しかし、LK12 林分ではこれらの子実体発生は調査開始時にはみられず、開始から10~18年後に発生が始まった。なかでもカラマツベニハナイグチはLK12 林分での子実体バイオマスは低く、子実体発生は2001年のみであった。

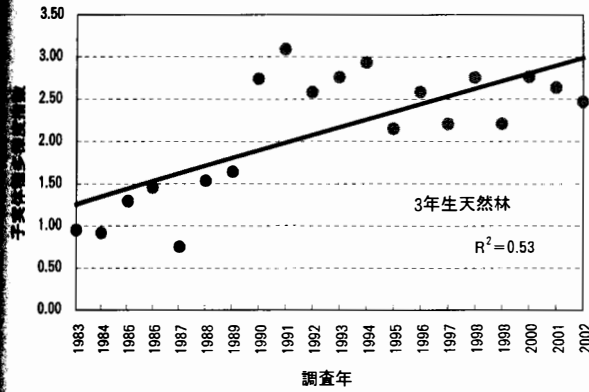


図5-2 富士山亜高山帯の若齢カラマツ天然林 (LK3 林分) の外生菌根菌子実体種多様度指数の年次変化 (1983-2002)

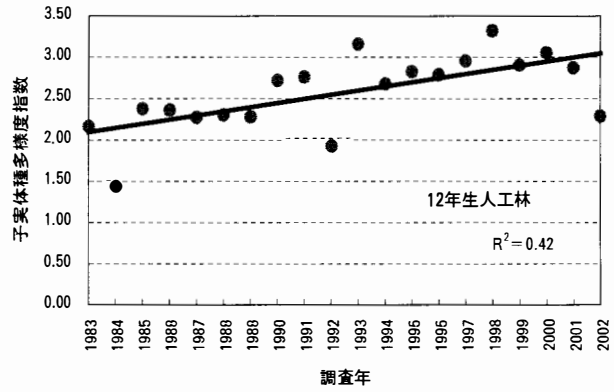


図5-4 富士山亜高山帯の若齢カラマツ人工林 (LK12 林分) の外生菌根菌子実体種多様度指数の年次変化 (1983-2002)

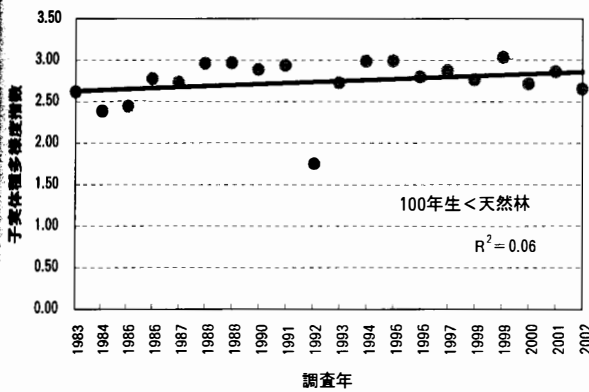


図5-3 富士山亜高山帯の高齢カラマツ天然林 (LK100 林分) の外生菌根菌子実体種多様度指数の年次変化 (1983-2002)

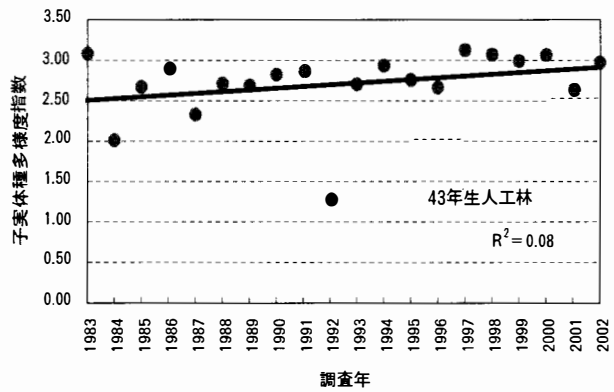


図5-5 富士山亜高山帯の高齢カラマツ人工林 (LK43 林分) の外生菌根菌子実体種多様度指数の年次変化 (1983-2002)

5.3 シラビソ・オオシラビソ天然林

調査した2林分で子実体の発生が確認された外生菌根菌は、ヌメリガサ科 (Hygrophoraceae)、キシメジ科 (Tricholomataceae)、テングタケ科 (Amanitaceae)、フウセンタケ科 (Cortinariaceae)、オニイグチ科 (Strobilomycataceae)、イグチ科 (Boletaceae)、ベニタケ科 (Russulaceae)、アンズタケ科 (Cantharellaceae)、ホウキタケ科 (Ramariaceae)、ラッパタケ科 (Gomphaceae)、カノシタ科 (Hydnaceae) およびイボタケ科 (Thelephoraceae) の12科に属する19属59種であった (表5-12)。

AVn19 林分では59種中57種の子実体発生が確認され、AVn21 林分では59種中52種の子実体発生が確認された。AVn19 林分では子実体発生が確認されなかったのはキツネタケおよびクダアカゲシメジ (*Tricholoma vaccinum* (Pers.: Fr.) Kummer) の2種であ

た。AVn21 林分で子実体発生が確認されなかったのはタマゴテングタケモドキ (*Amanita longistriata* Imai)、オオキノボリイグチ (*Boletellus mirabilis* (Murrill) Singer)、ウラベニイロガワリ (*Boletus luridus* Schaeff.: Fr.)、ヤマドリタケモドキ (*Bolus reticulatus* Schaeff.), ドクヤマドリ (*Boletus venenatus* Nagasawa)、チシオハツ (*Russula sanguinaria* (Schumach.) Rauschert) およびウラグロニガイグチ (*Tylopilus eximius* (Peck) Singer) の7種であった。

AVn19 および AVn21 の両林分で子実体発生が確認された合計59種の外生菌根菌のコロニー型 (小川1981) は、フェアリーリング型 (I型) が8種、不定形マット型 (II型) が18種、分散コロニー型 (III型) が32種、コロニー型不明 (オオキノボリイグチ) が1種であった (表5-6および図5-19)。オオキノボリイグチの子実体発生位置は、倒木上であったため、地中のコロニーの状態を確認することができなかった。

6.2 シラビソ・オオシラビソおよびシラビソの外生菌根菌の動態

シラビソ・オオシラビソ天然林の AVn19 および AVn21 林分は、海拔高度は異なるものの、シラビソ・オオシラビソの推定樹齢、土壤型、土壤 pH 値に差はなかった。また、両林分で子実体の種多様度指数および子実体バイオマスを比較したところ、それぞれについて両林分間に有意差は認められなかった。そして、両林分の子実体の種多様度指数は 20 年間で増加もしくは減少したという結果は得られなかった。なお、両林分ともに 1992 および 1995 年の子実体の種多様度指数が低かったのは、同年の 9 月上旬の降水量の少なさに起因すると考えられる。子実体の種多様度指数と子実体バイオマスとの相関は、両林分ともに認められた。以上の結果にもとづき、以後の論議においては、原則としてこれら 2 林分を特に区別することなくシラビソ・オオシラビソ天然林としてあつかうことにする。

シラビソ・オオシラビソ天然林で子実体発生が確認された外生菌根菌は 2 林分あわせて 59 種であった。AVn19 林分ではこの内の 57 種が、AVn21 林分ではこの内の 52 種が確認された。両林分ともにシラビソ人工林 3 林分すべてで確認された種数 (50 種) よりも多かった。また、シラビソ人工林で発生が確認されたオオキノボリイグチ (*Inocybe fastigiata* (Schaeff.) Quél.) およびツチカブリの子実体発生は、AVn19 および AVn21 の両林分ともに確認されなかった。シラビソ人工林では子実体発生が確認されなかったが、AVn19 および AVn21 のいずれかもしくは両方で発生が確認された種は、オオキノボリイグチ、ムラサキアブラシメジモドキ (*Cortinarius salor* Fr.)、キアブラシメジ (*Cortinarius vibratilis* (Fr.) Fr.)、キイロケチチタケ (*Lactarius repraesentaneus* Britz.)、トビチャチチタケ (*Lactarius uvidus* (Fr.: Fr.) Fr.)、コゲイロハツタケ (*Russula adusta* (Pers.: Fr.) Fr.)、チシオハツ、ハエトリシメジ (*Tricholoma muscarium* Kawamura: Hongo)、マツタケモドキ (*Tricholoma robustum* (Alb. Et Schw.: Fr.) Ricken) およびアケボノアワタケ (*Tylopilus chromapes* (Frost) A. H. Smith et Thies) の 10 種であった。

AVn19 および AVn21 の両林分で子実体発生が確認された 59 種の外生菌根菌のコロニー型 (小川 1981) は、フェアリーリング型が 8 種 (13%)、不定形マット型が 18 種 (31%)、分散コロニー型が 32 種 (54%)、コロニー

型不明 (オオキノボリイグチ) が 1 種 (2%) であった (図 5-19)。オオキノボリイグチの子実体発生位置は、倒木上であったため、地中のコロニーの状態を確認することができなかった。シラビソ人工林との共通種のコロニー型は、人工林とは独立して調査を実施したシラビソ・オオシラビソ天然林においても同様の型であることが確認された。シラビソ・オオシラビソ天然林の外生菌根菌の生活型比率は、人工林のなかでも AV44 林分 (フェアリーリング型 15%、不定形マット型 31%、分散コロニー型 54%) の比率 (図 5-19 および図 5-22) とほぼ一致した。

小川 (1981) はフェアリーリング型のコロニーを形成するグループは、表層土壤の有機物が多くなった老齢林では次第に消滅すると述べている。また、Dighton & Mason (1985) は、森林を構成する樹木が生長し、樹冠が鬱閉するに従って外生菌根菌群集の種多様度も減少するという模式図を示している。しかし、少なくとも富士山亜高山帯のシラビソ・オオシラビソ天然林 (AVn19 および AVn21 林分) における 20 年間の調査では、気候要素の極端な変動に伴う子実体の種多様度指数の減少 (例えば 1992、1995 年など) を除いて、小川 (1981) が述べたようなコロニーの消滅も Dighton & Mason (1985) の示したような樹冠が鬱閉にともなう外生菌根菌群集の種多様度指数の減少もみられなかった (図 5-20、図 5-21)。小川 (1977b) は、富士山亜高山帯コメツガ林でみられるマツタケのシロとその周辺環境に言及し、この地域の針葉樹林土壤は他の地域に比べて貧栄養であると述べている。樹齢 200 年以上のコメツガ林においても土壤は貧栄養であるという小川の意見に従えば、植生遷移系列上でコメツガの前生樹種であるシラビソ・オオシラビソ林の土壤もまた貧栄養であることが考えられる。富士山亜高山帯の樹齢の高いシラビソ人工林やシラビソ・オオシラビソ天然林で外生菌根菌群集の子実体種多様度の減少が確認されないのは低温などの気象条件により有機物分解が遅く、土壤の貧栄養状態が長期間継続しているためと考えられる。

シラビソ・オオシラビソ天然林の調査によって得られた今回の結果は、Visser (1995) によって報告された樹齢が高い林分においても外生菌根菌の種多様度には変化がみられなかったという結果を支持している。子実体の種多様度指数と全子実体バイオマスにも相関がみられ、外生菌根菌全体の子実体発生を指標とする限りでは、富士山亜高山帯のシラビソ・オオシラビソ天然林の外生菌

根菌群集全体としては、気候要素の大きな変動など外部環境の極端な変化の影響を受けた場合を除けばカラマツ林や樹齢の低いシラビソ人工林（後述）に比べて変化が少ないと考えられる。

気候要素の変動に影響された種は、ベニテングタケ、アシベニイグチ、ツバアブラシメジ、ツチカブリ、ショウゲンジ、チシオハツ、ネズミシメジおよびベニタケ属菌 No.2 の 8 種であり、これらは 5-10 月の推定有効積算気温もしくは 5-10 月の積算降水量の変動と相関が認められた。

シラビソ人工林 3 林分で子実体発生が確認された外生菌根菌の種数は、11 科 19 属 50 種であった。この種数は、カラマツ林の 13 種と比べると非常に多く、シラビソ人工林では、より複雑な外生菌根菌群集の存在が予測される。シラビソ同様に日本固有種であり、同じ *Abies* 属でもあるモミ林の外生菌根菌に関してはいくつかの報告がある。根田 (1996) が、海拔 170~200m の東京大学千葉演習林内のモミ人工林 (23 年生) および天然林 (約 100 年生) のそれぞれ 20m² を 11 ヶ月間調査した結果では、子実体発生が確認された外生菌根菌は両林分あわせて 30 種であった。愛知県北設楽郡の海拔 680m 付近のモミ (樹齢不明) が優占する二次林の 300m² で、3 年間にわたり松田 (1999) が子実体発生を調査した結果では 13 属 39 種が確認されている。本研究により確認された 50 種は、これら二つの報告よりも明らかに多い種数であった。シラビソとモミという異なる樹種であり、調査面積も異なるため、子実体発生種の種数の差を単純に比較することはできないものの、この結果の差は Worrall (1999) の示したように、子実体発生調査における長期継続調査のもつ優位性の一面を現しているといえる。

シラビソ人工林で子実体発生が確認された 50 種の外生菌根菌を小川 (1981) のコロニー型にもとづいて分類すると、フェアリーリング型に属する種がアンズタケ、シモフリシメジ (*Tricholoma portentosum* (Fr.) Quél.)、ホウキタケなど 7 種、不定形マット型に属する種がアミハナイグチ、ニオイハリタケモドキ、ショウゲンジ、ミネシメジ (*Tricholoma saponaceum* (Fr.) Kummer) など 16 種、分散コロニー型に属する種がキツネタケ、タマゴタケ、シロハツ、シモフリヌメリガサ (*Hygrophorus hypothejus* (Fr.: Fr.) Fr.) など 27 種であった。これらのコロニー型の比率を林分別に比較すると図 5-20 に示すとおりになった。シラビソ人工林では、カラマツ林では

見られなかったフェアリーリング型の菌が確認され、最も樹齢の高い林分でその比率が他の林分に比べて増加した。これと反対に分散コロニー型の菌の比率は減少した。不定形マット型の菌の比率は大きく変化することはなかった。

カラマツ林とシラビソ林の間でこのような差がみられる理由のひとつとして、カラマツは先駆植物であること (斎藤 1971) が考えられる。富士山では、カラマツが時間の経過とともにシラビソ、コメツガへと遷移していくことが知られており (Nakamura 1992)、植生の遷移がそこに生息する外生菌根菌の種構成に影響をあたえ、そのコロニー型にも影響を与えていることが考えられる。

調査した 3 林分における外生菌根菌の子実体種多様度指数の比較では、AV15 林分の種多様度指数が AV25 および AV44 の 2 林分に比べて有意に小さかった。樹齢の低い林分で子実体種多様度指数が低くなるのは、カラマツ天然林および人工林でも確認されている。カラマツ林での結果と同様に、富士山亜高山帯のシラビソ人工林においても、樹齢の低い林分では外生菌根菌の種多様度指数は比較的低いという部分に関しては Dighton & Mason (1985) の説は支持されている。しかし、樹齢が高くなるとともに樹冠が鬱閉し外生菌根菌子実体の種多様度が減少するという Dighton et al. (1986) の報告や、樹齢が高い林分でも菌根菌の種多様度は変化しないという Visser (1995) の報告と本論文の結果との異同は、林分毎の種多様度指数の単純な比較では結論を得られなかった。

そこで、各林分毎の子実体種多様度指数の年次変化を分析した。その結果、AV15 および AV25 林分では 20 年間の調査期間中に子実体の種多様度指数が増加したことが明らかとなった。特に AV15 林分における増加は急速であった。一方、AV44 林分では、20 年間を通した傾向を見る限り、子実体種多様度指数の明確な増減はみられなかった。カラマツ林 (LK43 および LK100 林分) でもみられたように、1992 年に AV44 林分でも子実体種多様度指数が大きく落ち込んでいるのは、この年の気象条件 (9 月上旬の極端な小雨) に起因すると考えられる (図 3-3 参照)。

富士山亜高山帯のシラビソ人工林においては、カラマツ林で確認されたのと同様に樹木の生長とともに外生菌根菌子実体の種多様度は増加し、その後はほぼ変動することなく経過した。シラビソ人工林での子実体発生動態の解析結果はカラマツ林でのそれと同様に、Visser

(1995)の結果すなわち「外生菌根菌の種多様度は樹齢の低い林分では樹木の生長とともに増加するが、樹齢の高い林分では種の多様度自体は大きく変化しなかった」という内容を支持している。さらに、富士山のシラビソ人工林においては、外生菌根菌子実体の種多様度に影響を与える要因として樹齢が大きな位置を占めることが明らかとなった。

シラビソ人工林に発生した外生菌根菌の総子実体バイオマスと比較した。AV15林分とAV44林分の間では総子実体バイオマスに有意差があった。これは、両林分間の子実体発生種の種多様度指数にみられる有意差と良く対応していた。他方、AV15林分とAV25林分、AV25林分とAV44林分の間では子実体バイオマスに差はみられなかった。次に、各林分ごとに子実体種多様度指数と子実体バイオマスとの間の相関を分析した。その結果、3林分のいずれも両者の間に相関が認められ、種多様度指数が増加すると子実体バイオマスも増加することが明らかになった。シラビソ林におけるこのような相関は、カラマツ林では樹齢の低いLK3林分を除いては認められず、シラビソ林とカラマツ林における外生菌根菌子実体の発生動態の違いを示している。

富士山亜高山帯のシラビソ人工林においてはカラマツ林と同様に、樹齢が子実体種多様度指数の変化に影響を与える要因のひとつであるという結論にもとづいて、その樹齢変化にともなう子実体発生の変遷について考察した。AV15、AV25およびAV44林分の樹齢と子実体発生の有無にもとづいて、これら3林分で子実体が発生した外生菌根菌50種を対象に階層的クラスター分析を実施した結果、これらの菌は5グループに分けられた(表5-16および図5-26)。さらにそれらのグループ中の1種もしくは2種について、調査した3林分での子実体バイオマスの年次変動をグラフ化した(図5-27~図5-35)。これら二つの結果は良く一致し、それにもとづく各グループの特徴は以下ようになった。

第1グループの菌は、樹齢の低い林分で子実体発生が多く、樹齢の高い林分ではそれが減少もしくは見られなくなった種により構成される。キツネタケなど5種がこの群に属し、いずれも樹齢の低い林分(AV15およびAV25)で子実体バイオマスが高かった。しかし、樹齢の高い林分(AV44)では子実体が発生しないか、そのバイオマスは減少した。以後はこのグループを[S-1群]と呼ぶ。

第2グループの菌は、様々な樹齢の林分で子実体発生

が確認された種により構成される。クロカワ、アカモミタケなど6種がこの群に属し、すべての樹齢の林分で子実体が発生し、林分内での子実体バイオマスもほぼ安定していた。以後はこのグループを[S-2群]と呼ぶ。

第3グループの菌は、樹齢が若い林分では発生がみられないか極わずかであるが、樹齢が高くなるに従って子実体が発生し始め、その後も安定して子実体が発生する種により構成される。タマゴタケ、ニオイハリタケモドキなど11種がこの群に属し、樹齢が20年前後の林分から子実体発生がみられるようになり、樹齢が高くなっても子実体バイオマスは毎年ほぼ安定している。以後はこのグループを[S-3群]と呼ぶ。

第4グループの菌は、樹齢の低い林分では子実体の発生が少なく、樹齢の高い林分で子実体発生が多い群で、調査期間中の子実体バイオマスの変動が大きかった種により構成される。この群にはフジスタケ、アイシメジなど14種が属していた。以後はこのグループを[S-4群]と呼ぶ。

第5グループの菌は、樹齢の低い林分では子実体の発生がほとんど確認されないかまたは子実体バイオマスが小さく、樹齢の高い林分では散発的(20年の内3年以下)に子実体発生が確認された種により構成される。この群にはショウゲンジ、ウラグロニガイグチなど14種が属していた。この群に属する外生菌根菌の子実体発生は、AV25林分の調査の後半期間およびAV44林分に限られていた。また、子実体バイオマスが高くなる時期も特定できなかった。以後はこのグループを[S-5群]と呼ぶ。

樹齢と子実体発生との関係を示すクラスター分析の結果および樹齢と子実体バイオマス変動の調査結果から、シラビソ人工林の樹齢変化にともなう外生菌根菌の子実体遷移の系列を表6-1および図6-2に示す。若齢林に形成された[S-1群]および[S-2群]を中心とする外生菌根菌群集に、シラビソ樹齢が高くなるに従って[S-3群]が加わる。さらに子実体バイオマスは変動する場合もあるものの[S-4群]がこれらに加わる。一方、[S-1群]の子実体バイオマスは樹齢が高くなると著しく減少し、これに代わって、[S-5群]の子実体が散発的に発生するようになった。

富士山亜高山帯のシラビソ人工林においては、Mason et al. (1982) や Deacon et al. (1983) の初期相菌類に該当する外生菌根菌は、子実体が発生した50種のうちキツネタケ1種のみであった。これは富士山亜高山帯のカラマ

表6-1 シラビソ人工林の樹齢と子実体発生調査結果にもとづく外生菌根菌群の分類

外生菌根菌群	各群に含まれる外生菌根菌の種名
S-1群 (5種)	<i>Amanita lomgistriata</i> (タマゴテングタケモドキ)、 <i>A. spreata</i> (ツルタケダマシ)、 <i>A. virosa</i> (ドクツルタケ)、 <i>Cortinarius collinitus</i> (ツバアブラシメジ)、 <i>Laccaria laccata</i> (キツネタケ)
S-2群 (6種)	<i>Boletinus cavipes</i> (アミハナイグチ)、 <i>Boletopsis leucomelaena</i> (クロカワ)、 <i>Lactarius flavidulus</i> (キハツダケ)、 <i>L. laetiolorus</i> (アカモミタケ)、 <i>Russula cyanoxantha</i> (カワリハツ)、 <i>R. emetica</i> (ドクベニタケ)
S-3群 (11種)	<i>Amanita hemibapha</i> (タマゴタケ)、 <i>A. muscaria</i> (ベニテングタケ)、 <i>Boletus reticulatus</i> (ヤマドリタケモドキ)、 <i>Cortinarius scaurus</i> (マダラフウセンタケ)、 <i>Dermocybe cinnamomea</i> (ササタケ)、 <i>Hydnellum caeruleum</i> (ニオイハリタケモドキ)、 <i>Hydnum repandum</i> (カノシタ)、 <i>Ramaria formosa</i> (ハナホウキタケ)、 <i>Tricholoma saponaceum</i> (ミネシメジ)、 <i>T. vaccinum</i> (クダアカゲシメジ)、 <i>T. virgatum</i> (ネズミシメジ)
S-4群 (14種)	<i>Boletus auripes</i> (コガネヤマドリ)、 <i>B. calopus</i> (アシベニイグチ)、 <i>B. luridus</i> (ウラベニイロガワリ)、 <i>B. venenatus</i> (ドクヤマドリ)、 <i>Cantharellus cibarius</i> (アンズタケ)、 <i>Cortinarius</i> sp. (フウセンタケ属菌)、 <i>Dermocybe sanguinea</i> (アカタケ)、 <i>D. semisanguinea</i> (アカヒダササタケ)、 <i>Gomphus floccosus</i> (ウスタケ)、 <i>G. fujiisanensis</i> (フジウスタケ)、 <i>Inocybe fastigiata</i> (オオキノハダトマヤタケ)、 <i>Lactarius chrysorrheus</i> (キチチタケ)、 <i>Russula</i> sp. No.1 (ベニタケ属菌)、 <i>Tricholoma sejunctum</i> (アイシメジ)
S-5群 (14種)	<i>Cortinarius mucosus</i> (アブラシメジモドキ)、 <i>C. pseudosalor</i> (ヌメリササタケ)、 <i>Hygrophorus hypothejus</i> (シモフリヌメリガサ)、 <i>Hygrophorus</i> sp. (ヌメリガサ属菌)、 <i>Lactarius glaucescens</i> (アオゾメツチカブリ)、 <i>L. piperatus</i> (ツチカブリ)、 <i>L. vellereus</i> (ケシロハツ)、 <i>Ramaria botorytis</i> (ホウキタケ)、 <i>Rozites caperata</i> (ショウゲンジ)、 <i>Russula delica</i> (シロハツ)、 <i>Russula</i> sp. No.2 (ベニタケ属菌)、 <i>Tricholoma flavovirens</i> (キシメジ)、 <i>T. portentosum</i> (シモフリシメジ)、 <i>Tyropilus eximius</i> (ウラグロニガイグチ)

本表は、富士山亜高山帯のシラビソ人工林において、外生菌根菌の子実体発生とシラビソ樹齢との関係を調査し、その結果をクラスター分析し作成した (クラスター分析の結果は、図5-26参照)

ツ林に比べて極端に少なかった。AV15およびAV25林分において種多様度指数に増加傾向が認められたことから、これら林分では樹齢の変化とともに子実体の種数も増加していることが示されている。

また、調査した3林分における外生菌根菌のコロニー型の比率の変化 (図5-22) もシラビソ人工林の外生菌根菌群集が変化していることを示している。すなわち、最も樹齢の低いAV15林分では分散コロニー型が64%、不定形マット型が27%、フェアリーリング型が9%であったのに対して、最も樹齢の高いAV44林分ではそれぞれの比率が54%、31%、15%となり、分散コロニー型比率の減少と不定形マットおよびフェアリーリング型比率の増加がみられた。

これらの結果から、シラビソ人工林においてもカラマツ林と同様に外生菌根菌の子実体発生に消長が存在することが確認された。しかし、カラマツ林ではその外生菌根菌子実体発生の消長が種単位で示されたのに対して、シラビソ人工林では樹齢変化にともなう外生菌根菌群の変遷は、種単位では明瞭に示せなかった。その原因としては、カラマツ林とシラビソ人工林の外生菌根菌の種数

の差が考えられる。このように、樹齢、海拔高度、土壌型などの環境条件にほとんど差がないシラビソ人工林 (AV15、AV25、AV44) とカラマツ人工林 (LK12、LK43) における外生菌根菌群集の種構成およびコロニー型の変遷経過には違いが認められた。Mason et al. (1982) や Deacon et al. (1983) の初期相菌類に関する考察は、カンバ属の苗木の外生菌根菌の子実体発生に関する観察結果から導き出されている。彼らの使用したカンバ属植物や本論文でとりあげたカラマツは、攪乱地に植生遷移の初期段階に侵入する先駆植物として知られている (斎藤 1971 など)。一方で、シラビソは富士山亜高山帯針葉樹林においては、植生遷移の途中で林分を形成する種として知られている (Nakamura 1992)。植生遷移系列におけるカラマツとシラビソの生態的特性の違いが、それらと共生関係にある外生菌根菌のコロニー型をはじめとする生態に影響を与えていると考えられる。

カラマツ林とシラビソ・オオシラビソ天然林およびシラビソ人工林との共通種は、キツネタケおよびアミハナイグチの2種であった。キツネタケは、宿主植物の範囲が広く様々な樹種の林分で発生が確認されている

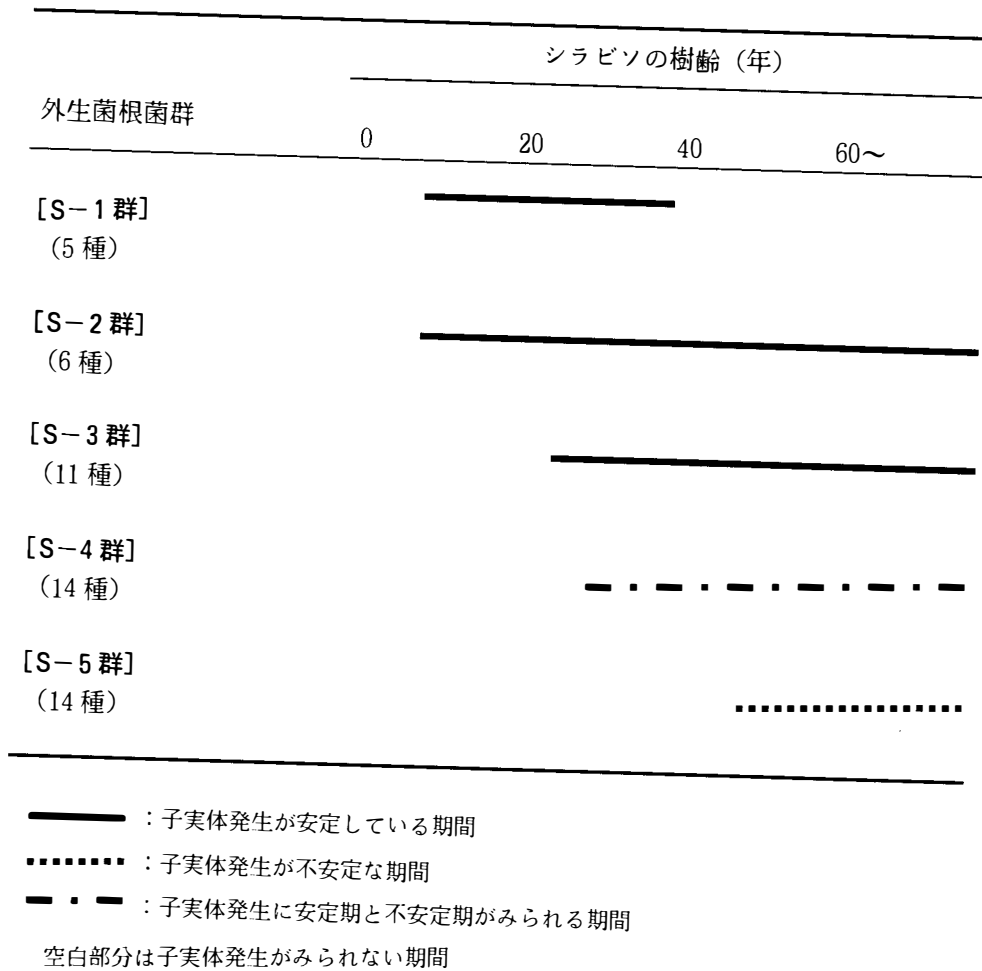


図6-2 富士山亜高山帯シラビソ人工林での調査結果にもとづいて作成したシラビソの樹齢変化と外生菌根菌群集の子実体発生产長模式図 (各群の詳細な種構成は、表6-1参照)

(Trappe 1962 ほか)。アミハナイグチは、一般にはカラマツ属の林分の固有種と考えられてきた。しかし、アミハナイグチが実験的にカラマツ以外の樹種に外生菌根を形成し、リンおよび炭素源の植物間の授受に関与することは (Finlay 1989) によって報告されている。本研究において、カラマツ林の外生菌根菌子実体の発生产長では、アミハナイグチは後期に子実体が発生することが示されている。一方、シラビソは、富士山亜高山帯針葉樹の遷移系列中ではカラマツの次に林分を形成する樹種とされており (Nakamura 1992)、アミハナイグチの子実体発生が確認されたカラマツ林は、外生菌根菌相に関してはシラビソ林への移行のための準備が整った段階にあると推測できる。

富士山亜高山帯のカラマツ林においては樹齢の高い人工林および天然林の間で、外生菌根菌群集の子実体構成

は同じであった。しかし、最も樹齢の高い人工林である AV44 林分とシラビソ・オオシラビソ天然林では発生する子実体の種構成は異なっていた。AV44 林分では子実体発生が確認されているが、天然林 (Avn19 および AVn21 林分) 2 林分の内の少なくとも 1 林分で子実体が発生しなかった種は、クダアカゲシメジ、タマゴテングタケモドキ、ウラベニイロガワリ、ヤマドリタケモドキ、ドクヤマドリ、オオキヌハダトマヤタケ、アオゾメツチカブリおよびウラグロニガイグチの 8 種であった。これとは逆に、天然林 (Avn19 および AVn21 林分) 2 林分の内の少なくとも 1 林分で子実体発生が確認され、AV44 林分では子実体発生が確認されなかった種は、マツタケモドキ、キアブラシメジ、ハエトリシメジ、ムラサキアブラシメジモドキ、キツネタケ、キイロケチチタケ、トビチャチチタケ、コゲイロハツタケ、チシオハツ、

アケボノアワタケおよびオオキノボリイグチの11種である。カラマツ林では約40年生以降の林分では100年生以上と推定される天然林との間で外生菌根菌の子実体種構成には差がみられなくなったのに対して、約40年生以降のシラビソ人工林と120年生以上と推定されるシラビソ・オオシラビソ天然林との間には子実体の種構成に差がみられた。富士山亜高山帯のシラビソ林もしくはシラビソ・オオシラビソ林では、松田(1999)が同属のモミ林の外生菌根菌群集の研究のなかで述べているように、外生菌根菌群集全体としては最終的に安定した群集構造へと移行していく可能性はある。しかし、本研究の結果からは、群集を構成する個別の種は、樹齢変化や気象的要因をはじめとする様々な環境要因の影響をうけて変化し続けている可能性が考えられる。

以上の結果から、富士山亜高山帯のシラビソ人工林、シラビソ・オオシラビソ天然林においては、子実体発生が長期間継続する外生菌根菌群集が形成される一方で、子実体発生において種交代を繰り返す外生菌根菌群集もあわせて存在していることが考えられる。すなわち富士山亜高山帯のシラビソ人工林、シラビソ・オオシラビソ天然林の外生菌根菌群集においては、一部の種が交代しながら、群集全体として見かけ上は安定的な共存が保たれており、群集は動的安定性(巖佐ら2003)を満たしていることが推測できる。

Ogawa(1977a)も長野県志賀高原のダケカンバ・オオシラビソ林では菌糸束を形成する大型菌類がコメツガ林に比べて多かったと報告している。生存戦略上の競争力が高いといわれる菌糸束を形成する外生菌根菌(小川1981、Newton 1992)が富士山亜高山帯および志賀高原で同じように多いことから、シラビソ・オオシラビソを中心とする亜高山帯の森林では、外生菌根菌群集内において競争にもとづく種の交代が比較的高頻度で起こる可能性を示している。Widden(1997)は、環境の変化が菌類の種間競争関係に大きな影響を与えると述べている。Widden(1997)の言うように環境の大きな変化がなければ、一般的には時間の経過とともに外生菌根菌群集全体はより安定した菌根菌群集へと移行していくことが予測される。しかし、少なくとも富士山亜高山帯のシラビソ・オオシラビソ林においては、特に目立つ環境の変化がない場合でも、移行過程の途中では外生菌根菌群集の構成種は、その一部が交代するという可能性が常に内包されていると考えられる。

6.3 コメツガの外生菌根菌の動態

Nakamura(1992)は、尾根地形の溶岩基質地域のコメツガ林ではその後の遷移がみられないのに対して、谷地形ではスコリア層が堆積し、コメツガ林から第2シラビソ林への遷移が観察されると報告している。本研究で設定した調査地のうちTDn17およびTDn20林分は尾根地形の溶岩基質地帯にあり、TDn22林分は谷地形のスコリア基質地帯にある。また、それぞれの林分の海拔高度は異なったが、コメツガ樹齢、土壌型、土壌pH値には差がなかった。

コメツガ各林分ごとの子実体の種多様度指数および子実体バイオマス(子実体乾燥重)をそれぞれ比較すると有意差は認められなかった。各林分ごとの子実体の種多様度指数は20年間に増加もしくは減少したという結果は得られなかった。3林分ともに1992年の子実体の種多様度指数が低かったのは、同年の9月上旬の降水量の少なさに起因すると考えられる。子実体の種多様度指数と子実体バイオマスの相関は、TDn17林分のみでみられ、他の2林分では両者間の相関は認められなかった。

以上のように多くの項目で3林分間に有意差が認められなかったことから、本研究でとりあげたコメツガ天然林3林分の環境条件および外生菌根菌の子実体発生動態は、ほぼ同じと考えられる。そこで、以下の論議においては原則としてこれら3林分をコメツガ天然林として一括して扱う。

富士山亜高山帯のコメツガ天然林で子実体発生が確認された外生菌根菌は3林分あわせて45種1変種であった。子実体が採集された種が最も多かったのはTDn22林分でフキサクラシメジ(*Hygrophorus pudorinus* (Fr.) Fr.)を除く44種1変種の子実体が発生した。反対に最も少なかったのはTDn17林分でウツロベニハナイグチ、アンズタケ属菌No.4(*Cantharellus* sp. No.4)、ジンガサドクフウセンタケ、フウセンタケ属菌No.13(*Cortinarius* sp. No.13)、ササタケ属菌No.1(*Dermocybe* sp. No.1)、オウギタケ(*Gomphidius roseus* (Fr.) Karst.)およびチシオハツの7種を除く38種1変種の子実体発生が確認された。TDn20林分ではアンズタケ属菌No.14、フウセンタケ属菌No.13、ササタケ属菌No.1、フキサクラシメジおよびベニタケ属菌No.2の5種を除く40種1変種の子実体発生が確認された。

コメツガ天然林全体で子実体発生が確認された45種1変種の外生菌根菌のコロニー型は、フェアリーリング

型が5種(11%)、不定形マット型が23種(50%)、分散コロニー型が17種(37%)、コロニー型不明(オオキノボリイグチ)が1種(2%)であった(図5-36)。この結果は、カラマツ天然林で子実体発生が確認された外生菌根菌11種の生活型(フェアリーリング型が0種(0%)、不定形マット型が6種(55%)、分散コロニー型が5種(45%))とは異なっていた。富士山亜高山帯の針葉樹林における植生遷移系列のなかで代表的な先駆植物(斎藤1971)として位置づけられるカラマツと、極相林を形づくる樹種のひとつとして位置づけられる(Nakamura 1992) コメツガの間では共生関係にある外生菌根菌群集にも違いがみられることは明らかである。

また、コメツガ天然林での結果をシラビソ・オオシラビソ天然林での結果と比較すると、フェアリーリング型とコロニー型不明種の比率には大きな差はみられなかった。これとは対照的に、シラビソ・オオシラビソ天然林では不定形マット型の占める比率が31%(18種)、分散コロニー型の占める比率が54%(32種)であり、コメツガ天然林でそれぞれの生活型の種が占める比率(不定形マット型が23種:50%、分散コロニー型が17種:37%)とは逆転していた(図6-3)。この比率の違い

からコメツガ天然林とシラビソ・オオシラビソ天然林の外生菌根菌群集の間にも違いがあることが考えられる。

子実体バイオマスの年ごとの変動を解析した結果、ドクツルタケ、アミハナイグチ、シモフリヌメリガサ、キチチタケ、キホウキタケ(*Ramaria flava* (Fr.) Quél.)、ワタゲヌメリイグチ(*Suillus tomentosus* (Kauff.) Singer, Snell et Dick) およびシモフリシメジの7種の菌の子実体バイオマスの変動は、少なくとも2つ以上の林分で5-10月の推定有効積算気温、積算降水量または9月上旬の積算降水量のいずれかと相関が認められ、気候要素の変動が子実体バイオマス変動に影響している可能性が大きい。

富士山、八ヶ岳、金峰山などの本州中部の亜高山帯林においてはシラビソ・オオシラビソ天然林とコメツガ天然林の間では共通種が19種確認され、カラマツ天然林とコメツガ林との間の2種に比べて共通種の割合が高いことが柴田(1997、2000)により報告されている。一方、Ogawa(1977a)は、長野県志賀高原の海拔1,500~1,800mのコメツガ林およびダケカンバ・オオシラビソ林の大型菌類の子実体発生調査を行い、菌根菌62種、腐生菌57種を採集している。それらのなかで両林分間

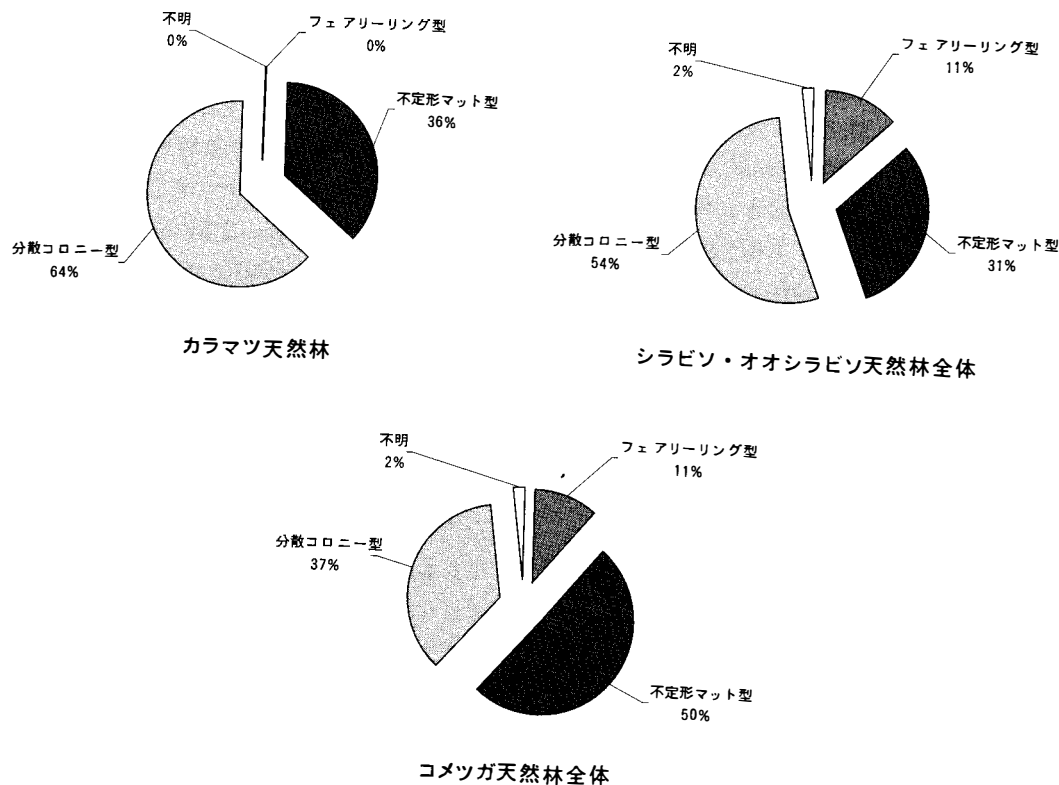


図6-3 富士山亜高山帯針葉樹天然林の植生遷移にともなう外生菌根菌群集内の各コロニー型構成比率の変化 (各コロニー型は小川(1981)の定義による)