

学位論文

常緑広葉樹林の菌類相に対する環境の影響

Fungal flora of evergreen broad-leaved forests and their environment

落丸 武彦

目次

第1章 緒言	3
第2章 異なる立地にある常緑広葉樹林の環境特性	9
第3章 常緑広葉樹林の菌類フロラ	24
第4章 子実体発生フェノロジーと子実体形成温度条件	39
第1節 常緑広葉樹林における菌類子実体発生フェノロジー	40
第2節 菌類子実体の形成温度条件	47
第3節 外生菌根菌の子実体発生フェノロジーと子実体形成温度条件	57
第4節 小括	64
第5章 子実体平面分布様式と環境要因	65
第1節 常緑広葉樹林における菌類子実体分布様式	66
第2節 生活型の異なる菌類における子実体分布の重なり	84
第3節 子実体分布の経年変化	90
第4節 子実体発生位置と落葉リター堆積環境	97
第5節 木質リター分解菌発生位置と木本植物立木位置	103
第6節 小括	107
第6章 総合考察	108
謝辞	112
要旨	113
Abstract	116
引用文献	119

第1章 緒言

常緑広葉樹林

常緑広葉樹林は関東地方を含む日本の西南部において、特に平野部や山地下部に代表的な極相植生である。アジア南部や東部、ヒマラヤから日本に至る広範囲に常緑広葉樹林が現存する (Ohsawa 1990)。温量指数では 85~180℃、寒冷指数では -10℃以上が、日本における常緑広葉樹林の分布域にあたる。この植生を構成する植物の多くは葉の表面にクチクラ層を特徴的に発達させ光沢を持つため、照葉樹林とも呼ばれる (沼田・岩瀬 1975)。林冠を構成する樹種は、ブナ科のシイ属・コナラ属、クスノキ科のタブノキ属・シロダモ属などが一般的である。これらの林冠下にツバキ科のツバキ属・サカキ属・ヒサカキ属、クスノキ科のニッケイ属などによる下層植生を伴う。

常緑広葉樹林が発達しやすい平野部や山地下部は、同時に人間活動の盛んである場所でもあった。そのため常緑広葉樹林の近傍には古くから人間が居住し、常緑広葉樹林における林産物等を利用する生活(照葉樹林文化)が成立していたと考えられている (中尾・佐々木 1992)。照葉樹林文化の示す特徴の一つに山岳信仰が挙げられるが、このような自然物を信仰の対象とする宗教観は古来より現在まで広く根付いていると考えられる。

現在まで残存している常緑広葉樹林として、春日山原始林などが代表として挙げられる。春日山原始林は奈良市街に近接して残存する樹林であるが、春日大社の社叢として西暦 841 年以来 1000 年以上に渡って草木の伐採や動物の狩猟が禁止されて保護されてきた樹林である。この樹林は原生の自然状態を保ち学術上価値が高いとされ大正 13 年に天然記念物として指定され (三好 1926)、昭和 30 年には特別天然記念物に指定されている。さらに 1998 年には「古都奈良の文化財」の一部としてユネスコ世界遺産に指定されている。このほかにも信仰の対象である神社の社叢として保護されている樹林が国や地方公共団体の天然記念物として指定されているものは多い。

照葉樹林は生活の場、生活資源としての利用されてきたと同時に、信仰の対象として保護されてきた。そのため、生活の場である都市域やその郊外、農村景観内においても島状に残存し保護の対象となっているものが多い。

自然植生保護のための法制度

自然植生を保護・保全するため、従来様々な法整備がなされてきた。代表的なものでは、自然公園法、鳥獣保護狩猟法、文化財保護法、自然環境保全法、種の保存法、森林法などが挙げられる。

自然公園法 (昭和 32 年法律第 161 号) は国立公園法 (昭和 6 年法律第 36 号) を元とするが、その目的は「優れた自然の風景地を保護するとともに、その利用の増進を図り、もっ

て国民の保健、休養および強化に資すること」としている（自然公園法第1条）ように、レクリエーション利用のための風景保護という性質が強い。鳥獣保護狩猟法（平成14年法律第88号）は狩猟法（明治25年法律第20号）から数回の改正を経ているが、その元来の目的は減少する野生動物の保護にある。文化財保護法（昭和25年法律第214号）は史跡名勝天然記念物保存法（大正8年法律第44号）を元にしており、元来の目的は郷土を代表する自然物や珍しい動植物の保護にあった。

このように、明治期より昭和初期にかけて産業の発達に伴って自然が減少するなか、景観や野生動物、天然記念物の保護を目的とした法整備が進められてきた。これらの自然保護制度は、特定の動植物等を保護の対象としていたものが、次第に動植物を含めて生息域そのものを保全する制度へと整えられていった。

旧国立公園法によって定められていた特別地域に加え、昭和32年の自然公園法制定の際に、人為的な改変を排除し厳正な自然景観を保存することを目的とした特別保護地区制度が設けられた。さらに、特定の風景の保護にこだわらず、原生な自然を保護すること目的として自然環境保全法（昭和47年 法律第85号）が制定され、原生自然環境保全地域制度が設けられた。狩猟法では鳥獣の保護繁殖のために設けられた禁猟区制度から、鳥獣の生息地保護のために土地の開発や木竹の伐採までも制限した特別保護地区制度が設けられた（昭和38年）。史跡名勝天然記念物保存法では当初より、保護すべき天然記念物の豊富な一定の区域を天然保護区域として定める制度があったが、戦前における指定物件は尾瀬と十和田湖および奥入瀬溪流の2件にとどまっていた。しかし昭和30年代にさらに2件、昭和40年代には17件と指定物件数が増加した。

このような自然保護制度の変革は、ある程度の面積を人為的な影響を排除した原生自然区域として確保することが特定の動植物種や景観の効果的な保護につながるという生態学的な自然保護手法の広まりに対応するものであろう（吉良 1963）。また同時に、公害問題の深刻化やそれに対応するための旧環境庁設立（1971年）といった自然保護に関する社会的気運とも連動している。さらに、1972年にユネスコで発足したMAB計画など、自然や天然資源の合理的利用と保護に関わる国際的な動きにも同期している。

法的な自然保護制度に加え、国有林においては独自の保護林制度が整備されている。保護林制度は1915年（大正4年）に山林局長通牒「保護林設定に関する件」により、「国有林内に限って行う天然記念物保存事業」として規定された（沼田 1994）。この制度は天然記念物事業や国立公園事業に先駆けて行われ、国有林の一部が学術参考保護林や風致保護林として設定された。その一方、保護林以外の原生林・天然林からの伐出を含む国有林野経営は継続して行われ、自然保護運動の高まった1970年代以降に批判を受けることになった。このため1989年に保護林制度が大きく変更され、原生の森林生態系を保護することを明確な目的とした森林生態系保護林などが設定された。森林生態系保護林ではMAB計画によるゾーニングを参考とした保存地区と保全利用地区に区分されている。

これら従来の自然保護制度に加え、1992年の地球サミットにおける生物多様性条約の採択、締結にあわせて種の保存法（平成4年法律第75号）が制定され、希少野生動植物の捕獲や所持、流通の規制、生物の保護増殖によって種の多様性を確保するとともに、生息地等保護区として希少野生動植物の生息地、生育地を保護することが定められている。

また1993年には、公害に関する問題、地球環境に関する問題、自然環境のありかたに関する問題に一体として対処するために環境基本法（平成5年法律第91号）が制定された。これにより、自然保護に関する諸法律も環境基本法を中心とする法体系の下に整理された。

自然公園が都市近郊から遠隔地にかけて残存する大面積の自然そのものを対象として優れた自然の風景地の保護とその利用の増大を目的とするのに対して、都市公園は都市計画区域内の市街地や市街地周辺における小面積の造園された緑地などを対象として都市における緑地の保全とその利用の増進を目的としている（環境庁 1977）。具体的には、運動やレクリエーション、環境汚染の緩和、景観の向上などを主な目的としているが、1993年の都市公園法施行令の改正により、都市でまだ自然環境が残されている地域での動植物の生息地・生育地としての都市林が規定された。

明治期以降、日本において様々な目的を持って自然保護に関する法整備が進められてきたが、その制度には自然保護に関する世論や自然観の変遷が反映されている。保護の目的としては、希少な動植物種の保護から、その生息地の保護、生息地の生態系の保護へと次第に拡大している。また保護の対象は、人為的な影響の及ばない山間域の原生な自然から、都市や都市郊外のより身近な自然へと移行している。この傾向は、都市郊外の農村景観域に残存する里山の生態系、生物多様性を保全する動きが近年盛んになっていることからもうかがえる。従来の自然保護制度において神社の社叢など人間生活に密着した自然を扱ってきた天然記念物や、近年規定された都市公園における都市林はこの傾向を支える保護制度であり、今後さらなる制度、体制の充実が望まれる。

都市林の森林生態

人間生活の場である都市における生物相や森林生態に関する研究は1970年代以降盛んに行われた（沼田・小原 編 1982）。特に人間活動による生育環境の人為的な改変が植物、植生、動物相に与える影響に主眼をおいた研究がなされ（Numata 1991）、スダジイの衰退（奥田 1972）、スダジイの異常落葉（矢野 1979）、木本相種組成の変化（奥田・矢野 1972、鈴木・矢野 1973）など都市林の木本植物相における現象が、鳥類相・昆虫相の変化や大気汚染その他の都市環境下における複合的な要因の結果としてとらえられた（沼田 1974b）。また、都市や郊外における立地が森林生態系へ与える影響として、樹林の分断化・孤立化にともなって木本植物相・草本植物相の多様性が低下することが指摘されている（服部ら

1994, Iida and Nakashizuka 1995, 石田ら 1998, Honnay et al. 1999, 服部・石田 2000)。

森林生態系における菌類相

菌類は生物遺体などの有機物を分解する役割において森林生態系の物質循環に大きな役割を果たしている。しかし分解者としての菌類の存在は、生産者・消費者としての植物・動物ほど重視されていなかった。

菌類のなかに、植物の根と共に菌根と呼ばれる共生体を形成するものが存在することは、19世紀末にはトリュフに関する研究を通して知られていた (Frank 1885)。菌根には外生菌根、アーバスキュラー菌根、エリコイド菌根、ラン菌根など形態の異なるタイプがあるが、共生植物にとって土壤中の栄養塩類の吸収・ストレス耐性の面で有益である特性が明らかとされるに従って (Smith and Read 1997, Read and Perez-Moreno 2003, Duddridge et al. 1980, Plamboeck et al. 2007)、森林生態系において菌根を形成する菌類 (菌根菌) の存在が重要視されるようになった。針葉樹ではマツ科植物、常緑広葉樹林において優占するブナ科植物などは根圏において主に担子菌類と共生し、外生菌根を形成している。これらの外生菌根菌はしばしば大型の子実体を形成し、食用に供されるものも多い。

日本において森林における菌類相に関する生態学的な研究がなされたのは1960年代以降であり、特に重要な林産物であるマツタケやマツタケの発生するアカマツ林における研究が行われた (衣川 1963, 小川・浜田 1965, 小川 1975)。常緑広葉樹林の菌類相については、遠藤 (1972) が大分市郊外に残存する樹林において子実体の発生状況に関する調査を5年にわたって行い、子実体のフロラやフェノロジーに関して植物社会学的手法を用いて解析を行った。また Murakami (1987, 1989) は福岡市郊外に残存する樹林において子実体の発生状況に関する調査を2年間行い、子実体の種組成のフェノロジーや平面分布様式に関する解析を行った。Fukiharu and Kato (1997) は京都市郊外の樹林において2年間の子実体調査を行い、種ごとの子実体平面分布様式を解析した。これらの研究によって人為の影響の少ない常緑広葉樹林における子実体の一般的な発生様式が明らかとされてきた。

都市林の生態学的な保全

近年の自然環境保全に関する動きにおいて、動植物の生息地・生育地としての都市林の保全が注目されている。このことは、都市林において森林生態系そのものが保全されることが重要であることを意味し、同時に森林生態系において重要な役割を果たしている菌類に関しても、そのシステムが保全されることが重要であることを意味する。都市林においては人為的な環境の変化が植物相や動物相に影響を与えていることが示されている。一方、都市林における微生物相に関しては土壌や (浜田 1972, 1973)、葉面 (山家 1978) における細菌やカビ (糸状菌) における研究がなされたが、きのこ (子実体) を形成するようないわゆる高等菌類に関する研究は未だに少ないのが現状である。都市林の森林生態系を保全し

ていくためには、都市林における菌類の生態が明らかとされ、保全策として反映されることが必要とされる。

菌類相に及ぼす環境の影響

これまでの樹林環境の改変に伴う菌類相の変化に関する研究は、主に酸性降下物・重金属・窒素化合物など土壌化学性の変化に対する菌根菌の応答に主眼がおかれていた(Dighton and Skeffington 1987, Chappelka et al. 1991, Arnebrant 1994)。また、樹林の立地によって菌類相が受ける影響について、Baxter et al. (1999) は都市化の経度に沿った樹林におけるカシ類の菌根形成多様性の減少を示している。しかしこれらの研究の多くは根圏に形成される菌根の形成率や形態タイプ組成を菌類相の指標としており、子実体を指標とした研究は少ない。

都市林における菌類相調査

都市林の多くは樹林全体が保全対象とされることが多く、根圏に損傷を与える菌根調査をこれらの樹林で行うことは難しい。またサンプリング手法が確立されていないため菌根の多様性に関して十分に解明されていない。さらに菌根の識別・同定には顕微鏡的な形態分類と分子生物学的な解析手法が不可欠であり、多大な労力と専門的な技術を要する。従って菌根の組成に基づいて異なる立地に在する多数の調査地の比較を行うことは容易でない。このような状況にあって都市林の菌類相の多様性や健全性を評価するためには、肉眼による観察が容易な子実体の組成に基づく手法の確立が求められる。また、森林生態系において外生菌根菌と同様に物質循環に重要な役割を果たしている腐生菌の生態に関する知見を得るためにも子実体に基づいた菌類調査手法の確立が求められる。

研究の流れ

都市域における菌類の生態を明らかにするためには、各樹林における菌類フロラと環境特性の変異との相互作用について明らかにされる必要がある。本研究においては、第 2 章においてスダジイ林における木本植物相・気象・リター現存量・土壌化学性を環境特性としてまとめ、異なる立地における環境特性の変異について考察を行った。また第 3 章においてスダジイ林における菌類フロラを示し、それぞれの環境特性との関連において群集構造の変異について考察を行った。

また、樹林においてそれぞれの菌種が互いに相互作用を及ぼしながら構築する時間的・空間的な分布構造も菌類の生態として重要な知見である。第 4 章においては、スダジイ林における子実体形成の時間的・季節的な分布様式を示し、それを規定する環境要因としての温度条件に関する考察を行った。第 5 章においてはスダジイ林における子実体形成の空間的な分布様式を示し、近接する菌種同士の相互作用と子実体の分布様式に影響を及ぼす環

境要因としての基質の分布に関する考察を行った。

研究の目的

本研究においては、都市域から山間域の異なる立地に残存する常緑広葉樹林において同時に継続的な子実体調査を行うことにより、菌類のフロラ・フェノロジー・平面分布パターンを把握すること、また都市林における環境の特性がこれらの子実体発生様式に与える影響について考察を行うことを目的としている。

第2章 異なる立地にある常緑広葉樹林の環境特性

はじめに

人間活動の活発な都市景観域に残存する都市林では、都市化により森林生態系が大きく影響を受けていると考えられている。都市域においては樹林地やその周辺が他の土地利用形態へ転用されることによって樹林地が分断化・孤立化する傾向がある。分断化によって、樹林地の木本植物相や草本植物相の多様性が低下することが多くの研究で指摘されている（服部ら 1994, Iida and Nakashizuka 1995, 石田ら 1998, Honnay et al. 1999, 服部 石田 2000）。

また都市域における気候の変化も、都市林へ影響を与えていると考えられる。ヒートアイランド現象によって、都市域の気温はその周辺に比べて高くなる傾向が見られる。この傾向は特に夜間や冬期に顕著で、最低気温が下がらないという現象として現れる。例えば、日本における年間平均気温は20世紀を通して1℃上昇したが、この間には東京において3℃年間平均気温が上昇し、冬期の平均気温は3.8℃上昇した（気象庁 2002）。東京都市域における冬期の気温の上昇が都市林へシュロなどの亜熱帯性樹種の侵入をもたらしていることが指摘されている（明田川ら 1985）。

都市における土壌環境は人為的影響によって物理的、また化学的に改変されている（Pouyat et al. 1995）。物理的な改変とは踏圧による土壌の踏み固めや表土の剥離などであり、化学的な改変とは酸性降下物による酸性化や重金属の蓄積、窒素の蓄積などである。物理的な土壌の改変は歩道や林縁など局所的に抑えることが可能であるが、化学的な土壌の改変は大部分が大気からの降下物によるため広範囲に影響が及ぼされる。土壌の pH（Hung and Trappe 1983, Thompson and Medve 1984）、重金属（Chappelka et al. 1991, Baxter et al. 1999）、窒素蓄積（Arnebrandt 1994, Brandrud 1995）が菌類の成長に影響を与えることが知られている。

本章では、東京都心から郊外へ設定した調査地における環境特性として、木本植物相、リターの現存量、土壌化学性を明らかにすることを目的とする。

調査方法

植生調査

自然教育園、千葉千城台、千葉演習林、坂戸神社、高滝神社、諏訪神社の常緑広葉樹林において木本植物相の調査を行った。植生調査は10m×10mの調査用コドラートを、自然教育園、千葉千城台、千葉演習林においてはそれぞれ3つ、残りの調査地においてはそれぞれ1つずつ設置した。千葉演習林においては、調査コドラートは28林班B1小林班に設置した。調査コドラート内において、樹高1.3m以上の木本植物の種名、樹高、胸高直径、

コドラート内での位置を記録した。この植生調査は自然教育園、千葉千城台、千葉演習林においては2000年8月、残りの調査地においては2005年の8月に行った。

基質現存量

自然教育園、千葉千城台、千葉演習林において、調査コドラートに隣接して50cm×50cmの小コドラートをそれぞれ3つずつ設置した。小コドラート内に堆積している落葉リターを腐朽段階初期で葉の形状を保っているL層リターと、葉の形状を保っていないほど腐朽の進行したF層リターに分類してそれぞれ回収した。回収したリターは乾燥器で十分に乾燥させた後重量を計測した。小コドラート内に堆積している落枝リターは、すべてについてその長さや直径を計測し、およその体積を算出した。この調査は2001年12月に行った。

前項で記録した木本植物のうち、外生菌根菌の宿主となりうるものを潜在的な外生菌根性樹種とし、その胸高断面積の合計を算出した。

土壌化学性

自然教育園、千葉千城台、千葉演習林において上述の小コドラート内のA層土壌(0-10cm)を回収した。風乾したA層土壌10gを25gの水と共に1時間振とうした後、pHメータ(Kasutani ACT D-21, Horiba Ltd., Kyoto, Japan)にて土壌のpHを計測した。さらに25gの水を加え振とうした後、電気伝導度(EC)をECメータ(Kasutani ACT D-24, Horiba Ltd., Kyoto, Japan)にて計測した。土壌サンプルの全C量、N量、C/N比を、N-Cアナライザ(FLASH EA1112, Thermo Electron Corp., Madison, Wis., USA)にて計測した。

統計解析

落葉・落枝リターの現存量、土壌のpH、EC、全C量、全N量、C/N比の調査地による差異を、分散分析(ANOVA)によって解析した。解析はJMP6(SAS Institute Inc., N.C., USA)によって行った。

結果

調査地の概要

東京都心部から房総半島にかけて残存する6か所の常緑広葉樹林を調査地とした(図2-1)。この地域は都心部からおよそ100km以内において都市域・郊外域・山間域の景観域が連続的に分布し、残存する常緑広葉樹林はそれぞれ異なる強度で都市化による人為的影響を受けていると予測される。

国立科学博物館付属自然教育園(自然教育園)は東京都心に残存する面積20haの島状森

林である（図 2-1a）。この樹林は周囲を完全に建物や道路に囲まれているが、過去 500 年に渡って保全されてきた常緑広葉樹林であり、保全された自然植生や生態系が評価されて 1949 年には国の天然記念物に指定された。この地域の人口密度は 1 km^2 あたり約 9100 人であり、この都市林には年間を通して多くの人々が訪れている。

千葉市千城台北（千葉千城台）は、東京都心から 30km 離れた千葉市郊外に位置する（図 2-1b）。周囲には水田、畑地、スギ・ヒノキの造林地、二次林、住宅地などにより典型的な農村景観が形成されている。そのような景観の中に天然林も残存している。多くの二次林は用材、薪炭材として継続的に木材を切り出すことによって維持されてきた。このような二次林ではコナラやクヌギ、シデ類などの落葉広葉樹が優占する。この地域の人口密度は 1 km^2 あたり約 1800 人であり、これらの郊外林には人々が容易に近づくことができる。

東京大学大学院農学生命科学研究科附属科学の森教育研究センター千葉演習林（千葉演習林）は東京都心から約 70km 離れた、房総半島の南東部の鴨川市・君津市に位置する（図 2-1c）。千葉演習林は林学教育のために 1892 年に設立された最初の大学演習林である。スギなどの人工林の他、広大な面積の自然林も保全されており、生物多様性の高さも評価されている。この地域の人口密度は 1 km^2 あたり 300 人であり、容易には人が近づくことのない場所である。この樹林は直接的な人為的影響を受けていない状態であると考えられる。

坂戸神社境内林（坂戸神社）は東京都心から約 30km 離れた、房総半島西部の袖ヶ浦市に位置する（図 2-1d）。坂戸神社は京葉工業地帯に近い袖ヶ浦市の市街中心に位置し、その周辺は自然教育園同様に建物や道路に囲まれた都市景観域である。スダジイ・タブノキを主体とした常緑広葉樹林が残されており、1975 年に千葉県天然記念物に指定された。この地域の人口密度は 1 km^2 あたり 640 人であり、社叢が参道に近いこともあり多くの人がこの樹林を訪れていると考えられる。

高滝神社境内林（高滝神社）は東京都心から約 50km 離れた、房総半島中央部の市原市に位置する（図 2-1e）。灌漑・治水用のダム湖である高滝湖の湖岸にあり、周囲は耕作地やスギなどの植林地、住宅地、ゴルフ場などに囲まれた農村景観域である。スダジイを主体とした常緑広葉樹林が残されており、1978 年に千葉県の天然記念物に指定された。この地域の人口密度は 1 km^2 あたり 760 人である。社叢は参道から遠いため人々がこの樹林を訪れる頻度は低いと考えられる。

諏訪神社境内林（諏訪神社）は東京都心から約 80km 離れた、房総半島南端の館山市に位置する（図 2-1f）。周囲は主に水田と住宅地からなる農村景観域であるが、房総丘陵の裾野に常緑広葉樹の天然林が多く残されている地域であり山間域と農村景観域の中間的な立地にあると考えられる。スダジイを主体とした常緑広葉樹の自然林であり、2002 年に館山市の天然記念物に指定された。この地域の人口密度は 1 km^2 あたり 460 人である。参道の一部は公園として整備され訪れる人も少なくないが、社叢が参道から遠いため樹林地への直接的な影響は小さいと考えられる。

気象条件

各調査値に最寄りの気象観測所における、2000年から2004年にかけての気温・相対湿度・降水量の平均値を示した(図2-2)。最高気温では、千葉演習林に最寄りの勝浦において、特に初夏から夏にかけて他の地点よりも気温が低い傾向がみられた(図2-2a)。最低気温では夏から晩秋にかけて高滝神社に最寄りの牛久で他の地点よりも気温が低い傾向がみられ、自然教育園に最寄りの東京では初夏から晩秋にかけて、常に他の地点よりも気温が高かった(図2-2b)。相対湿度では東京において、初夏から晩秋にかけて常に千葉・勝浦・館山よりも低い値が示された(図2-2c)。年降水量に関しては、いずれの地点においても差はみられなかった(図2-2d)。

木本植物相

それぞれの調査コドラートにおける木本相を示す(表2-1)。千葉千城台のコドラートCを除いて、すべての調査コドラートにおいてスダジイ(*Castanopsis sieboldii*)が優占種であった。千葉千城台コドラートCにおいてはシラカシ(*Quercus myrsinaefolia*)が優占した。また、千葉演習林においてはモミ(*Abies firma*)がスダジイと共に優占種であった。モミは常緑針葉樹であるが、下部山地の常緑広葉樹林においてはしばしば混交する。アラカシ(*Quercus glauca*)、サカキ(*Cleyera japonica*)、ヒサカキ(*Eurya japonica*)は常緑広葉樹林の一般的な構成樹種であるが、いずれのコドラートにおいても優占種とならなかった。

優占度の高い一般的な常緑広葉樹の多くは調査地間において共通したが、下層植生については調査地によっていくつかの異なる点がみられた。自然教育園の調査地においてはアオキ(*Aucuba japonica*)、シュロ(*Trachycarpus fortunei*)、ヤツデ(*Fatsia japonica*)がみられた。千葉千城台のコドラートBにおいてはヒノキ(*Chamaecyparis obtusa*)、スギ(*Cryptomeria japonica*)、コナラ(*Quercus serrata*)が高い頻度でみられた。

木本層の個体サイズ分に関して、胸高直径のサイズ分布(図2-3)と樹高(図2-4)の分布をグラフに示した。胸高直径の分布では千葉演習林においては直径の小さな階(0~5cm)から大きな階(50cm~)まで連続した分布を示した。自然教育園、千葉千城台においては直径の小さな階の個体が多くなる傾向がみられた。また中間の胸高直径をもつ個体が少なくなり、個体の存在しない階が存在する調査地も見られた。坂戸神社、高滝神社、諏訪神社においても自然教育園、千葉千城台と同様の傾向が見られた。

高さ階分布では、千葉演習林では林冠の下に5~10mの高さに個体数のピークを示した。自然教育園や千葉千城台ではそれよりも低く、5mより低い個体が多かった。坂戸神社、高滝神社、諏訪神社においても自然教育園、千葉千城台と同様の傾向が見られた。

基質現存量

自然教育園・千葉千城台・千葉演習林の各コドラートにおける落葉リターの乾燥重量と落枝リターの体積を示した（表 2・2）。各調査地における 9 つの小コドラートから回収された落葉リター重量の平均値は、千葉演習林において自然教育園や千葉千城台よりも有意に少なかった（ $p < 0.01$ ）。落枝リターに関しては、体積 10cm^3 以上の落枝において、体積の合計に調査地間の有意な差は見られなかった。

土壌化学性

自然教育園・千葉千城台・千葉演習林の各コドラートにおける土壌の化学性を示した（表 2・3）。各調査地における 9 つの小コドラートから回収された A 層土壌の pH は千葉千城台において自然教育園や千葉演習林よりも有意に高かった（ $p < 0.01$ ）。特に千葉千城台のコドラート B においてはすべてのコドラートのなかで最も高い pH を示した。土壌の EC、C/N 比は調査地間で有意な差を示さなかったが、全 N 量は自然教育園において千葉千城台や千葉演習林よりも有意に高かった（ $p < 0.05$ ）。

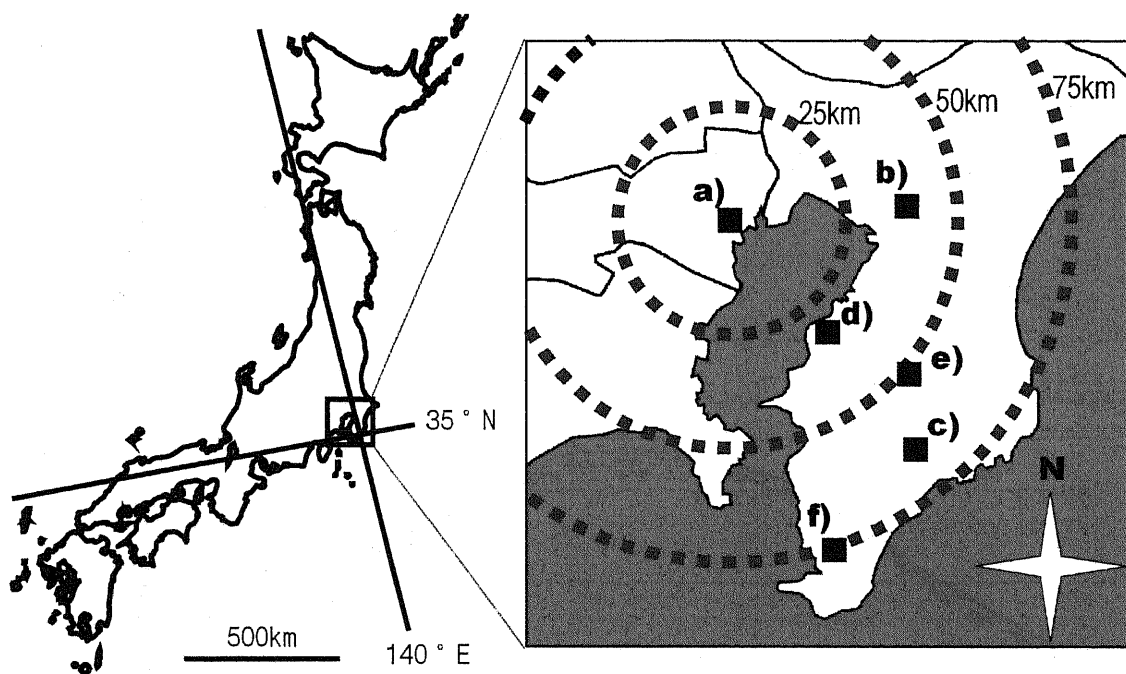


図 2-1 調査地の位置 a)国立科学博物館附属 自然教育園 b)千葉千城台 c)東京大学附属 千葉演習林 d)坂戸神社境内林 e)高滝神社境内林 f)諏訪神社境内林

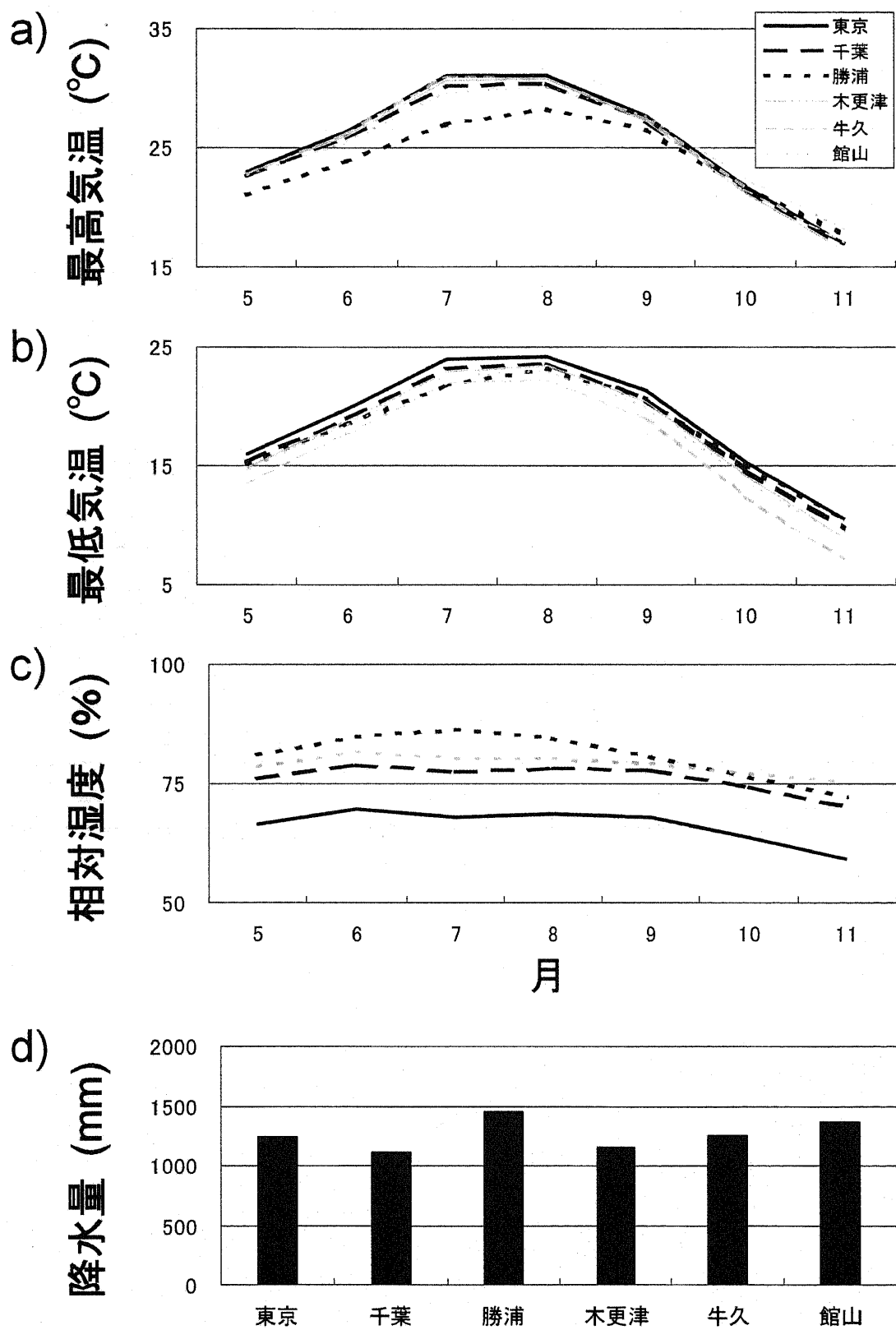


図 2-2 調査地近傍の気象観測値 (2000~2003 年平均) a)最高気温 b)最低気温 c)相対湿度 d)年降水量

表2-1 各調査コードラートにおける木本植物の組成

調査地 コードラート	自然教育園			千葉千城台			千葉演習林		
	A	B	C	A	B	C	A	B	C
胸高断面積 (cm ²)									
合計	8869	8308	3786	8385	6272	10695	15406	14044	14296
外生菌根性樹種	8203	6969	3013	7782	3414	10582	14431	13171	8961
常緑広葉樹	8869	7341	3324	8363	1883	10673	8973	7492	8541
落葉広葉樹	0.0	965.1	462.5	0.0	839.1	0.7	0.0	0.0	0.0
相対優占度 (%)									
常緑広葉樹林構成樹種									
ブナ科樹種									
† <i>Castanopsis sieboldii</i> (Makino) Hatusima ex Yamazaki et Mashiba	92.50 ±	83.90 ±	76.32 ±	52.13 ±	29.09 ±	21.20	45.05 ±	30.13 ±	10.02 ±
† <i>Quercus myrsinaefolia</i> Blume			0.15	40.69 ±	0.23	77.75 ±	1.19	4.26	1.19
† <i>Quercus acuta</i> Thunb. ex Murray							5.67		
† <i>Quercus glauca</i> Thunb. ex Murray			1.76						
† <i>Quercus salicina</i> Blume									5.18
† <i>Quercus serrata</i> Thunb. ex Murray					12.53				
† <i>Lithocarpus edulis</i> (Makino) Nakai			0.12					12.74	6.03
針葉樹種									
† <i>Abies firma</i> Sieb. et Zucc.							41.75 ±	46.65 ±	40.26 ±
広葉樹種									
<i>Eurya japonica</i> Thunb.		0.18		1.03	0.20	0.15	4.22	2.09	4.05
<i>Cleyera japonica</i> Thunb.		0.84					1.91	2.78	1.01
<i>Camellia japonica</i> L.							0.20		0.05
<i>Dendropanax trifidus</i> (Thunb.) Makino									0.63
<i>Myrica rubra</i> Sieb. et Zucc.									8.98
<i>Cinnamomum japonicum</i> Sieb. ex Nakai								0.81	0.17
<i>Neolitsea sericea</i> (Bl.) Koidz.	5.53	0.64	0.72	5.90	0.50	0.10			
<i>Machilus japonica</i> Sieb. et Zucc.									22.43 ±
<i>Osmanthus maritimus</i> (Champ. ex Benth.) Hemsl.								0.53	
<i>Ilex crenata</i> Thunb.			0.02						
落葉樹種									
<i>Idesia polycarpa</i> Maxim.		9.26							
<i>Acer palmatum</i> Thunb.		2.35							
† <i>Carpinus tschonoskii</i> (Sieb. et Zucc.) Bl.						0.01			
<i>Prunus grayana</i> Maxim.			2.60						
<i>Zanthoxylum piperitum</i> (L.) DC.					0.18				
<i>Aphananthe aspera</i> (Thunb.) Planch.			2.05		0.03	0.00			
<i>Sapindus mukurossi</i> Gaertn.			7.57						
<i>Callicarpa japonica</i> Thunb.									0.00
Non-identified 1						0.01			0.00
Non-identified 2						0.62			
林業樹種									
<i>Cryptomeria japonica</i> (L. fil.) D. Don.					13.97 ±	0.19			
<i>Chamaecyparis obtusa</i> (Sieb. et Zucc.) Endl.				0.25	42.63 ±				
植栽由来樹種									
<i>Ligustrum lucidum</i> Ait.	1.35	0.01	4.18						
<i>Aucuba japonica</i> Thunb.	0.26	1.02	4.51			0.61			
<i>Trachycarpus fortunei</i> (Hook.) H. Wendl.	0.30	1.79							
<i>Fatsia japonica</i> (Thunb.) Decne. et Planch.	0.06	0.01							
種多様性									
Shannon's H'	0.33	0.66	0.97	0.93	1.36	0.59	1.16	1.36	1.75
自然教育園 < 千葉演習林, p < 0.05									
†: 潜在的な外生菌根性樹種, ±: 優占種									

表2-1 (つづき) 各調査コドラートにおける木本植物の組成

調査地	坂戸神社	高滝神社	諏訪神社
胸高断面積 (cm ²)			
合計	6070.9	7003.6	8304.0
外生菌根菌性樹種	5904.8	5340.6	8293.2
常緑広葉樹	6070.9	6354.0	8303.5
落葉広葉樹	0.0	16.6	0.5
相対優占度 (%)			
常緑広葉樹林構成樹種			
ブナ科樹種			
† <i>Castanopsis sieboldii</i> (Makino) Hatusima ex Yamazaki et Mashiba	97.26 †	74.95 †	99.87 †
† <i>Quercus acuta</i> Thunb. ex Murray		1.09	
針葉樹種			
† <i>Abies firma</i> Sieb. Et Zucc.		0.22	
広葉樹種			
<i>Camellia japonica</i> L.	1.64		
<i>Cinnamomum japonicum</i> Sieb. ex Nakai			0.00
<i>Cleyera japonica</i> Thunb.		4.27	
<i>Daphniphyllum teijsmannii</i> Zoll.			0.02
<i>Dendropanax trifidus</i> (Thunb.) Makino	0.56	6.75	0.02
<i>Eurya japonica</i> Thunb.		1.89	0.00
<i>Ficus erecta</i> Thunb.	0.27		
<i>Ilex integra</i> Thunb.		0.07	
<i>Michelia compressa</i> (Maxim.) Sargent			0.03
<i>Neolitsea sericea</i> (Bl.) Koidz.		1.54	
<i>Osmanthus maritimus</i> (Champ. ex Benth.) Hemsl.		0.17	
<i>Pittosporum tobira</i> (Thunb. ex Murray) Aiton			0.02
落葉樹種			
<i>Lindera umbellata</i> Thunb.			0.01
<i>Swida controversa</i> (Hemsl.) Sojak		0.24	
植栽由来樹種			
<i>Aucuba japonica</i> (Thunb.) Decne. et Planch.	0.17		
<i>Ligustrum lucidum</i> Ait.	0.10		0.02
種多様性			
Shannon's H'	0.16	1.00	0.01

†: 潜在的外生菌根性樹種, †: 優占種

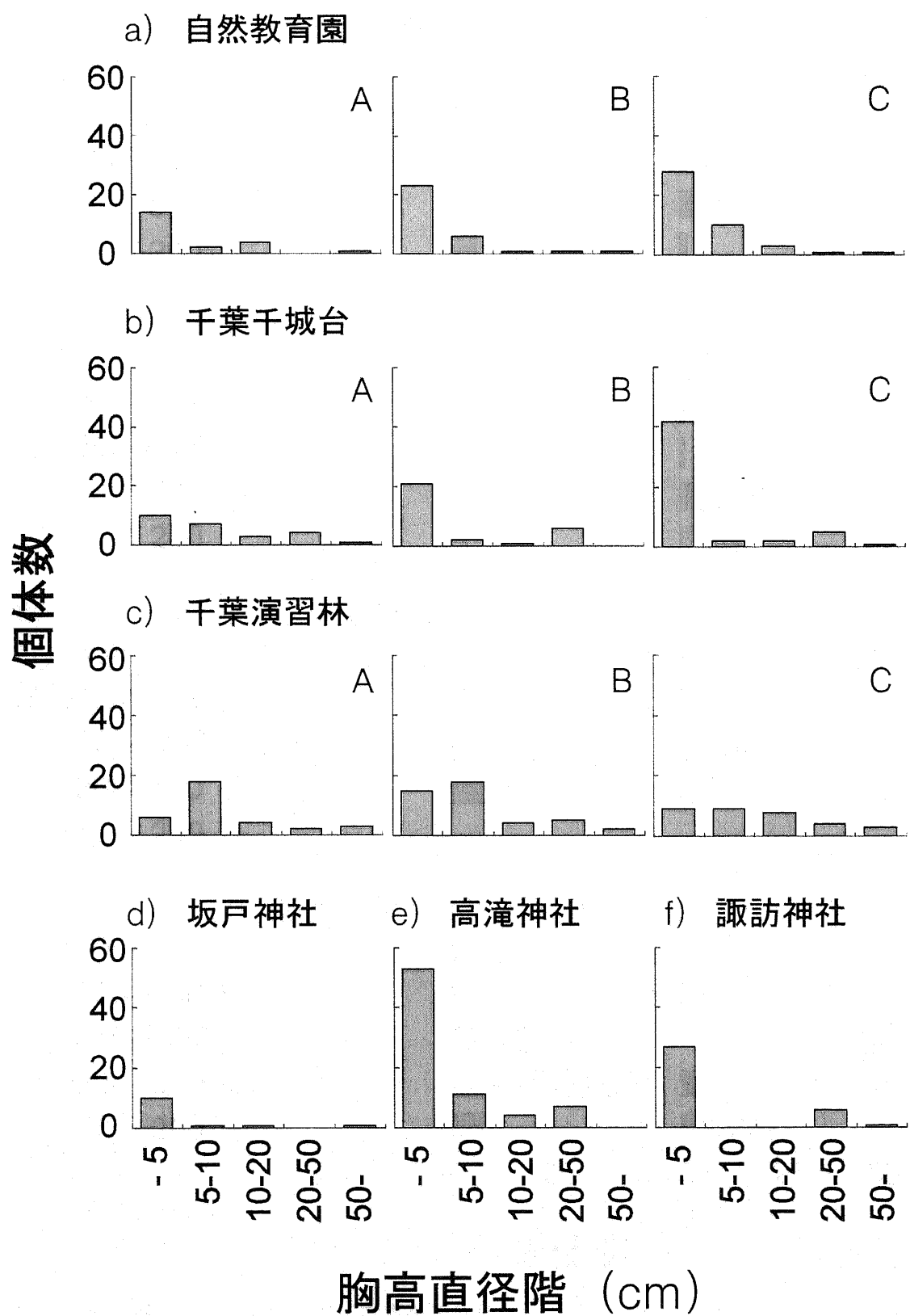


図 2-3 各調査コドラートの木本植物胸高直径階分布

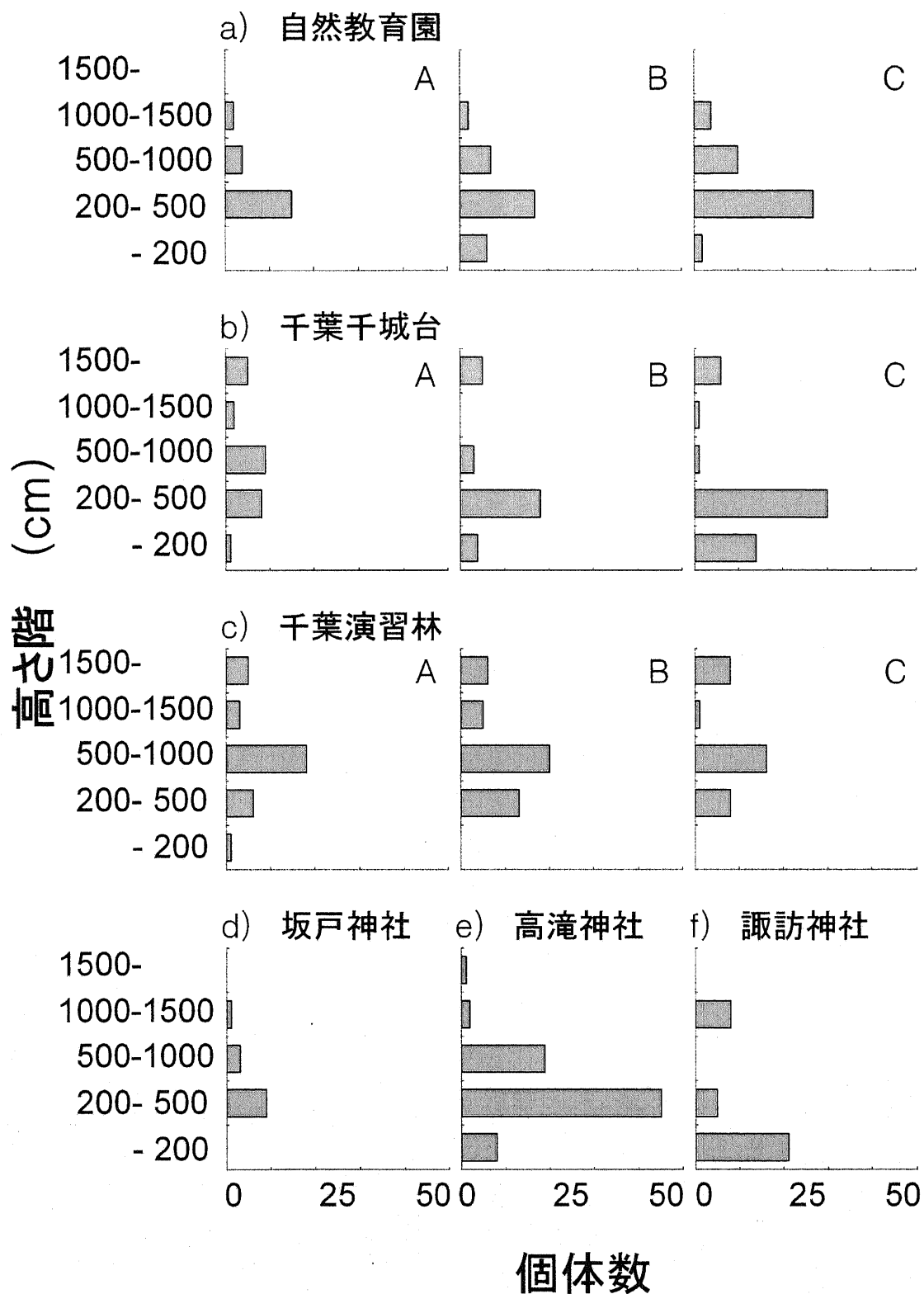


図 2-4 各調査コドラートの木本植物樹高階分布

表2-2 各調査コードラートにおけるリター現存量

調査地 コードラート	自然教育園 (INS)			千葉千城台 (CSR)			千葉演習林 (UFC)		
	A	B	C	A	B	C	A	B	C
L層 乾燥重量 (g / 0.25m ²)	56.87	74.50	38.43	30.73	15.60	44.60	14.67	18.13	18.47
F層 乾燥重量 (g / 0.25cm ²)	81.53	50.87	41.90	61.93	26.43	88.90	21.77	31.23	28.07
L層+F層 乾燥重量 (g / 0.25cm ²)	138.4	125.4	80.3	92.7	42.0	133.5	36.4	49.4	46.5
落枝体積† (cm ³ / 0.25m ²)	322.8	80.2	83.8	81.9	135.6	83.9	32.4	31.3	39.0
									n. s.

†: 10cm³の落枝リターの合計

表2-3 各調査コドラートにおける土壌化学性

調査地 コード	自然教育園 (INS)			千葉千城台 (CSR)			千葉演習林 (UFC)			p
	A	B	C	A	B	C	A	B	C	
pH (H ₂ O)	4.7	5.0	4.8	5.1	5.8	5.1	4.8	4.9	4.8	p<0.01
EC (μS)	299	214	223	274	193	199	149	224	226	n. s.
C (%)	20.6	6.8	12.0	11.2	10.0	8.3	4.0	9.7	11.2	n. s.
N (%)	2.0	0.9	1.0	0.9	0.8	0.7	0.4	0.8	0.8	INS > CSR, UFC
C / N	10.01	7.48	11.84	12.65	12.48	10.88	9.86	11.12	13.48	n. s.

考察

自然教育園、千葉千城台、千葉演習林の3調査地間で比較した場合、都市域にある自然教育園では山間域にある千葉演習林よりも木本層の多様性指数(Shannon's H')が低い傾向が見られた。木本相の個体サイズ分布では、林冠に達する高木層ではいずれの調査地においても大きな差は見られなかった。しかし亜高木層に当たる個体の数が自然教育園、千葉千城台では少なくなり、同時に低木層の個体数が多くなる傾向を示した。

千葉演習林においては亜高木層にシラカシ、アカガシ(*Quercus acuta*)、ウラジログシ(*Q. salicina*)、マテバシイ(*Lithocarpus edulis*)などのシイ・カシ類、サカキ、ヒサカキなどを含んでいるが、自然教育園や千葉千城台では種数も減少し相対優占度も低い。このような亜高木層における樹林構造の違いが結果的に自然教育園や千葉千城台において木本相の多様性指数を減少させていると考えられる。

低木層では、千葉演習林においてはサカキ、ヒサカキ、ヤブニッケイ(*Cinnamomum japonicum*)などの実生がみられた。しかし自然教育園の低木層では常緑広葉樹の実生よりもアオキ、ヤツデが多くみられた。千葉千城台においては、千葉演習林でみられた常緑広葉樹の実生と、自然教育園でみられたアオキ、ヤツデが混交して低木層を形成していた。アオキは元来常緑広葉樹林の一般的な低木層構成樹種であるが、自然教育園では近年際だって増える現象が認められている(矢野 1980)。特に樹林内のギャップや落葉樹の下、林縁や土塁状の地形で光の入りやすい林床において繁茂する傾向が示され、都市林における樹林の環境の変化やスダジイなどの常緑広葉樹の衰退に対応している可能性が示唆される。

このように、都市化が常緑広葉樹林の構造へ与える影響は、高木層よりも亜高木層、低木層においてより強く現れていると考えられる。都市林の低木層に多くの常緑低木が侵入することにより、常緑高木の実生の現存量が減少し、さらには亜高木層の減少と木本相の多様性の減少がもたらされている可能性が示唆される。

東京都心においては、千葉の各地域と比較して相対湿度が低い傾向が示された。気温は勝浦において特に夏の気温が低かったが、他の地域では大きな差はみられなかった。また、降水量もいずれの調査地においても有意な差はみられなかった。これらのことから、東京都心部においては気温・降水量の他の都市化に伴う要因によって相対湿度が低下していることが示唆される。相対湿度の低下は都市気候の特徴の一つとして挙げられるが(気象庁 1994)、不透水性地域の拡大や排水の完備などによって水蒸気量そのものが低下していることがその原因の一部として挙げられる(沼田 1974a)。吉野(1972)は東京の年平均湿度が19世紀末に73~77%であったことを示している。この値は2000年~2004年における東京以外の地域における相対湿度と近似であり、東京以外においては都市化による相対湿度の低下が顕著でないことが示唆される。

土壌の化学性について、千葉千城台において土壌の pH が有意に高くなる傾向が示された。スギの葉のリターが土壌の pH を上昇させることがいくつかの研究によって示されているが(市川ら 2002, 前迫ら 2002)、千葉千城台においてもスギの現存量の多いコドラート B において特に高い pH を示していることから、この地域においても植栽されたスギの落葉リターが土壌の pH に影響を与えていることが示唆される。土壌中の全 N 量は自然教育園において千葉千城台や千葉演習林よりも高い傾向を示した。特に林縁に近いコドラート A において高い全 N 量を示したことから、林外から窒素化合物が林内へ流入し、土壌に蓄積されている可能性が示唆される。都市域、農村景観域の常緑高樹林においては、植生の変化、林外における人間活動などによって土壌の化学性が影響を受けている可能性が示唆される。

第3章 常緑広葉樹林の菌類フロラ

はじめに

樹林における菌類のフロラに関する研究は、1970年代より行われてきた。遠藤(1972)は大分市郊外にある常緑広葉樹林において5年間の調査を行い、子実体の発生種数と発生頻度に関する解析を行った。この研究によるとコジイを優占種とする樹林においてクロハツ、クロハツモドキ、ヤブレベニタケのベニタケ科の3種が優占する。また子実体の数はベニタケ科よりも少ないものの、多数のテングタケ科の子実体もほぼ毎年出現することが示されている。またMurakami(1987)は福岡市郊外にある常緑広葉樹林において2年間の調査を行い、スダジイの優占する樹林において、クロハツモドキ、クサハツモドキ、ヤブレベニタケなどのベニタケ科が子実体の乾燥重量において優占することを示した。この調査では、発生種数に関してベニタケ科に続いてテングタケ科の発生種数が多いことを示している。しかし、これらの研究は一つの樹林のみを対象とし、また木本植物やリターなどの現存量と子実体の発生状況に関する考察はなされていない。そのため、立地が異なり環境特性の異なる樹林においては菌類相の比較を行うことは難しい。

また子実体の発生量、頻度、種組成が年によっても大きく異なることが指摘されている(遠藤 1972, Murakami 1989, Fukiharu and Kato 1997)。このことは菌類フロラを考察するためには数年にわたる継続的な子実体調査が必要とされることを意味し、さらに異なる年における菌類相を比較することに困難が生じることを意味する。

本研究においては異なる立地における常緑広葉樹林の菌類フロラを把握し、その差違について考察を行うことを目的としている。そのため、上記の点に留意して複数の調査地において同時期に子実体調査を行い、木本植物やリターの現存量など樹林の特性との関連において菌類相の示す特性について考察を行った。

調査方法

子実体調査

自然教育園・千葉千城台・千葉演習林・坂戸神社・高滝神社・諏訪神社の各調査地において子実体の発生状況に関する調査を行った。子実体調査は、10m×10mの調査用コドラートを各調査地にそれぞれ3つずつ設置した。調査コドラート内において発生した菌類の子実体を形態的特徴により同定し(今関・本郷 1987, 1989)、種名とコドラート内での位置を記録した。子実体調査は自然教育園・千葉千城台・千葉演習林においては2000年8月より2003年11月まで、12月から4月の期間を除いて月に2回の頻度で子実体の調査を行った。また坂戸神社・高滝神社・諏訪神社においては2006年7月から11月にかけて、月2回の頻度で行った。

子実体の発生量を評価するために、調査コドラートを2m間隔の小区画に分割し、同一調

査日に同一小区画で発生が確認された同一種の子実体は、すべてまとめて発生頻度 1 とし
て以下の解析を行った。

統計解析

観察された子実体の種数、頻度の調査地間の差異を、分散分析 (ANOVA) によって解析
した。また菌根菌、リター分解菌、木材腐朽菌に関して、その基質の現存量と子実体の種
数、頻度との関係を回帰分析によって解析した。相関係数の有意性に関して t 検定を行った。
これらの解析は JMP6 (SAS Institute inc., Cary, N.C., USA) によって行った。

結果

子実体フロラ

自然教育園・千葉千城台・千葉演習林の調査地において、調査期間を通して観察された
菌類の子実体と頻度を表に示した (表 3-1)。出現した子実体種数は 132 種であった。子実
体はそれぞれの菌の基質によって 5 つの生活型に分類され、リター分解菌 22 種、木材腐朽
菌 39 種、腐朽木材分解菌 10 種、腐植分解菌 23 種、外生菌根菌 38 種の子実体が記録され
た。自然教育園ではリター分解菌 15 種、木材腐朽菌 25 種、腐朽木材分解菌 6 種、腐植分
解菌 13 種、菌根菌 8 種が確認された。千葉千城台ではそれぞれ 17、21、6、12、10 種、
また千葉演習林ではそれぞれ 2、11、6、6、29 種であった。各調査地における種数、子実
体発生頻度の平均値は図 3-3 に示した

自然教育園・千葉千城台・千葉演習林の調査地において共通して子実体の発生が記録さ
れた種は、リター分解菌のモリノカレバタケ (*Collybia dryophila*)、キュウバンタケ
(*Mycena stylobates*)、木材腐朽菌のダイダイガサ (*Cyptorhiza asprata*)、ツヤウチワタケ
(*Microporus flabelliformis*)、キアシグロタケ (*Polyporellus varius*)、腐朽木材分解菌のニ
ガクリタケ (*Naematoloma fasciculare*)、ニガクリタケモドキ (*N. gracile*)、ウラベニガサ
(*Pluteus atricapillus*)、腐植分解菌のツエタケ (*Oudemansiella radicata*)、ヒロードツエ
タケ (*O. pudens*) の 10 種であった。外生菌根菌には、3 調査地で共通して子実体が記録さ
れた種はなかった。自然教育園のみで発生が記録された種にはリター分解菌のヌナワタケ
(*Mycena rorida*)、木材腐朽菌のアラゲキクラゲ (*Auricularia polytricha*)、アミスギタケ
(*Polyporus arcularius*)、外生菌根菌のカワリハツ (*Russula cyanoxantha*) などが挙げられ
る。またリター分解菌のハナオチバタケ (*Marasmius pulcherripes*)、木材腐朽菌のスギエ
ダタケ (*Strobilurus ohshima*)、ヒメカバイロタケ (*Xeromphalina campanella*)、腐植分
解菌のシロヒメカラカサタケ (*Lepiota cygnea*) などは千葉千城台のみで発生が記録され、
外生菌根菌のツルタケ (*Amanita vaginata* var. *fulva*)、ボタンイボタケ (*Thelephora*
aurantiotincta)、モミジタケ (*T. palmata*) などは千葉演習林でのみ発生が記録された。

坂戸神社・高滝神社・諏訪神社の調査地において、調査期間を通して観察された菌類の

子実体と頻度を表に示した（表 3-2）。調査を通して 13 種の子実体が記録されたが、木材腐朽菌のダイダイタケ (*Inonotus xeranticus*)、外生菌根菌のアシナガイグチ (*Boletellus elatus*)を除いて自然教育園・千葉千城台・千葉演習林のいずれかと共通の種であった。

自然教育園・千葉千城台・千葉演習林の各調査地において、3 つのコドラートにおける 4 年の子実体調査を 12 回の独立した子実体調査と仮定して、発生子実体の種数－面積曲線を示した（図 3-1）。各調査地における種数－面積曲線は Arrhenius (1921) の示すモデルである $\log S = C + Z \log A$ によって近似された。自然教育園・千葉演習林においては年度順での傾き Z がコドラート順での傾きよりも大きい傾向が示されたが、千葉千城台においては年度順とコドラート順で傾きの差は小さかった。

自然教育園・千葉千城台・千葉演習林の各調査地において、子実体発生頻度による相対優占度－順位曲線を示した（図 3-2）。各調査地における相対優占度－順位曲線は指数関数によって近似された。指数関数における順位 (x) の係数は、自然教育園で-0.0546、千葉千城台で-0.0519、千葉演習林で-0.0398 であった。

菌根菌の発生種数は自然教育園と千葉千城台において千葉演習林よりも有意に少なかったが（図 3-3e, $p < 0.05$ ）、発生頻度は調査地間で有意な差はみられなかった。菌根菌の種多様性に関して、多様性指数 (Shannon's H') は自然教育園、千葉千城台において千葉演習林よりも有意に低い値を示した ($p < 0.05$)。各調査コドラートにおける菌根菌の種数、頻度と菌根性樹種の胸高断面積合計はともに有意な正の相関を示した（図 3-4a, $p < 0.01$, $p < 0.05$ ）。菌根菌のうち、テングタケ科の種数は自然教育園、千葉千城台において千葉演習林よりも有意に少なかった（図 3-5a, $p < 0.05$ ）。一方、ベニタケ科子実体の発生頻度は自然教育園において千葉演習林よりも有意に高かった（図 3-5-c, $p < 0.05$ ）。

リター分解菌の発生種数、発生頻度は自然教育園、千葉千城台において千葉演習林よりも有意に多かった（図 3-3a, $p < 0.01$, $p < 0.05$ ）。また各調査コドラートにおけるリター分解菌の発生種数、頻度は落葉リターの乾燥重量と有意な正の相関を示した（図 3-4b, $p < 0.05$ ）。木材腐朽菌の発生種数、発生頻度は自然教育園において千葉演習林よりも有意に多かった（図 3-3b, 共に $p < 0.01$ ）。各調査コドラートにおける木材腐朽菌の発生種数は林床に堆積している落枝リターの体積と有意な正の相関を示したが（図 3-4c, $p < 0.05$ ）、頻度は落枝リター体積と有意な相関を示さなかった。腐朽木材分解菌、腐植分解菌の種数、頻度に関しては、調査地間で有意な差異を示さなかった（図 3-3c,d）。

表3-1 各調査コードラートにおける菌類相

調査地 コードラート	自然教育園			千葉千城台			千葉演習林		
	A	B	C	A	B	C	A	B	C
リター分解菌									
<i>Collybia confluens</i> (Pers. : Fr.) Kummer	10	3	0	1	0	4	0	0	0
<i>Collybia dryophila</i> (Bull. : Fr.) Kummer	1	0	0	4	1	4	1	0	0
<i>Crinipellis stipitaria</i> (Fr.) Pat.	0	1	0	0	5	0	0	0	0
<i>Marasmiellus candidus</i> (Bolt.) Sing.	10	10	8	2	9	5	0	0	0
<i>Marasmiellus chamaecyparidis</i> (Hongo) Hongo	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Marasmiellus nigripes</i> (Schw.) Sing.	10	2	10	0	1	0	0	0	0
<i>Marasmius maximus</i> Hongo	0	0	0	2	1	0	0	0	0
<i>Marasmius pulcherripes</i> Peck	0	0	0	1	5	5	0	0	0
<i>Marasmius purpureostriatus</i> Hongo	0	1	0	0	2	2	0	0	0
<i>Marasmius</i> sp.	0	0	9	0	0	0	0	0	0
<i>Marasmius</i> sp.2	0	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Mycena amygdalina</i> (Pers.) Sing.	0	0	1	0	1	1	0	0	0
<i>Mycena polygramma</i> (Bull. : Fr.) S. F. Gray	0	1	2	0	0	0	0	0	0
<i>Mycena pura</i> (Pers. : Fr.) Kummer	3	1	1	1	12	7	0	0	0
<i>Mycena rorida</i> (Scop. : Fr.) Quel.	7	7	16	0	0	0	0	0	0
<i>Mycena sanguinolenta</i> (Alb. & Schw. : Fr.) Kummer	1	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Mycena stylobates</i> (Pers. : Fr.) Kummer	3	2	0	0	4	0	0	1	0
<i>Mycena acicula</i> (Schaeff. : Fr.) Kummer	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Mycena osmundicola</i> J. Lange	2	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Panellus stypticus</i> (Bull. : Fr.) Karst.	1	0	0	0	0	2	0	0	0
<i>Psathyrella gracilis</i> (Fr.) Quel.	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Xeromphalina caudicinalis</i> (Fr.) Kuhn. & Maire	0	0	0	1	0	0	0	0	0
合計	48	29	49	12	44	31	1	1	0
木材腐朽菌									
<i>Armillariella tabescens</i> (Scop.) Sing.	0	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Auricularia polytricha</i> (Mont.) Sacc.	0	8	0	0	0	0	0	0	0
<i>Boletus citrina</i> (Batsch. : Fr.) Korg et Carpenter	0	1	2	0	0	0	0	0	2
<i>Coriolus hirsutus</i> (Wulf. : Fr.) Quel.	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Coriolus versicolor</i> (L. : Fr.) Quel.	1	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Cyclomyces tabacinus</i> Kunze ex Fr.	0	0	0	0	4	1	0	0	0
<i>Cymatoderma lamellatum</i> (Berk. et Curt.) Reid	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Cyrtospora asprata</i> (Berk.) Redhead & Ginns	6	0	0	1	3	4	1	0	0
<i>Fistulina hepatica</i> Schaeff. Fr.	1	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>Fomitopsis spraguei</i> (Berk. et Curt.) Gilbn. & Ryv.	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hohenbuehelia reniformis</i> (G. Meyer : Fr.) Sing.	2	5	4	0	7	0	0	0	0
<i>Hydnochaete tabacinoides</i> (Yas.) Imazeki.	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Hymenochaete intricatae</i> Lloyd	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Ischnoderma resinosum</i> (Fr.) Karst.	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Lenzites betulina</i> (L. : Fr.) Fr.	1	1	0	0	3	1	0	0	0
<i>Marasmius graminum</i> (Libert) Berk.	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Micromphale</i> sp.	13	1	4	0	1	1	0	0	0
<i>Microporus flabelliformis</i> (Fr.) O. Ktze.	10	8	6	3	5	0	0	0	0
<i>Microporus vernicipes</i> (Berk.) O. Kuntze	20	30	19	5	14	1	17	2	3
<i>Multiclavula mucida</i> (Pers. : Fr.) Petersen	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Omphalina epichysium</i> (Pers. : Fr.) Quel.	3	2	2	2	0	1	0	0	0
<i>Oxyporus ravidus</i> (Fr.) Bond. et Sing.	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Perenniporia tephropora</i> (Mont.) Ryv.	2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phellinus gilvus</i> (Schw. : Fr.) Pat.	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Piptoporus soloniensis</i> (Lloyd) Imaz.	0	0	1	0	3	3	0	0	0
<i>Pleurotus pulmonarius</i> (Fr.) Quel.	1	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Plicaturopsis crispa</i> (Fr.) Reid	0	0	0	1	0	1	0	0	0
<i>Polyporellus varius</i> (Pers. : Fr.) Karst.	1	0	0	0	1	0	2	1	0
<i>Polyporus arcularius</i> Fr.	0	3	2	0	0	0	0	0	0
<i>Schizophyllum commune</i> Fr. : Fr.	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stereaceae</i> sp.	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Stereopsis burtianum</i> (Peck) Reid	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Stereum ostrea</i> (Bl. et Nees) Fr.	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Strobilurus ohshimaie</i> (Hongo et Matsuda) Hongo	0	0	0	0	6	0	0	0	0
<i>Trametes orientalis</i> (Yasuda) Imaz.	0	3	2	1	1	0	0	0	0
<i>Trametes palisotii</i> (Fr.) Imaz.	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Tremella fuciformis</i> Berk.	1	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Xeromphalina campanella</i> (Batsch : Fr.) Maire	0	0	0	0	0	7	0	0	0
<i>Xylobolus spectabilis</i> (Klotz.) Boiden	1	0	0	0	0	0	0	0	0
合計	64	67	46	14	52	23	24	5	7

表3-1 (続き)

調査地 コドラート	自然教育園			千葉千城台			千葉演習林		
	A	B	C	A	B	C	A	B	C
腐朽木材分解菌									
<i>Bolbitius reticulatus</i> (Pers. : Fr.) Ricken	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Mycena galericulata</i> (Scop. : Fr.) S. F. Gray	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Naematoloma fasciculare</i> (Hudson : Fr.) Karst.	1	0	1	2	2	2	0	0	2
<i>Naematoloma gracile</i> Hongo	1	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Pluteus atricapillus</i> (Batsch) Fayod	1	0	0	13	11	2	0	0	1
<i>Pluteus petasatus</i> (Fr.) Gillet	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pluteus thomsonii</i> (Berk. Et Br.) Dennis	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Psathyrella candolliana</i> (Fr. : Fr.) Maire	24	6	2	13	17	4	1	0	0
<i>Psathyrella piluliformis</i> (Bull. : Fr.) P. D. Orton	4	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhodophyllus rhodopolius</i> (Fr.) Quel.	0	0	0	0	0	0	3	0	0
合計	32	6	3	29	31	9	5	0	4
腐植分解菌									
<i>Agaricus abruptibulbus</i> Peck	3	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Agaricus arvensis</i> Schaeff. : Fr.	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Agaricus praeclearsquamosus</i> Freeman	0	0	0	0	1	0	1	0	0
<i>Agaricus purpurellus</i> (Moller) Moller	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Agaricus subrutilescens</i> (Kauffm.) Hotson & Stuntz	2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aleuria aurantia</i> (Fr.) Fuckel	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gaeastrum nanum</i> Pers.	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gaeastrum saccatum</i> (Fr.) Fisch.	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Gaeastrum triplex</i> (Jungh.) Fisch.	5	0	0	7	3	10	0	0	0
<i>Lepiota cygnea</i> J. Lange	0	0	0	1	4	1	0	0	0
<i>Lepiota fusciceps</i> Hongo	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Lepiota atroscumulosa</i> Hongo	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Lepiota fusciceps</i> Hongo	1	2	0	0	0	1	0	0	0
<i>Leucocoprinu fragilissimus</i> (Rav.) Pat.	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leucocoprinus otsuensis</i> Hongo	0	0	0	0	0	2	0	0	0
<i>Leucocoprinus subglobisporus</i> Hongo	0	1	0	0	2	6	0	0	0
<i>Lycoperdon pusillum</i> Batsch. : Pers.	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Mycena acicula</i> (Schaeff. : Fr.) Kummer	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mycena luteopallens</i> (Peck) Sacc.	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Oudemansiella pudens</i> (Pers.) Pegler	5	4	5	3	0	1	1	0	0
<i>Oudemansiella radicata</i> (Rehman : Fr.) Sing.	1	1	0	0	0	2	1	0	0
<i>Sarcoscypha occidentalis</i> (Schw.) Sacc.	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Stropharia aeruginosa</i> (Curt. : Fr.) Quel.	0	0	0	1	0	0	0	0	0
合計	21	10	5	12	10	26	4	0	2

表3-1 (続き)

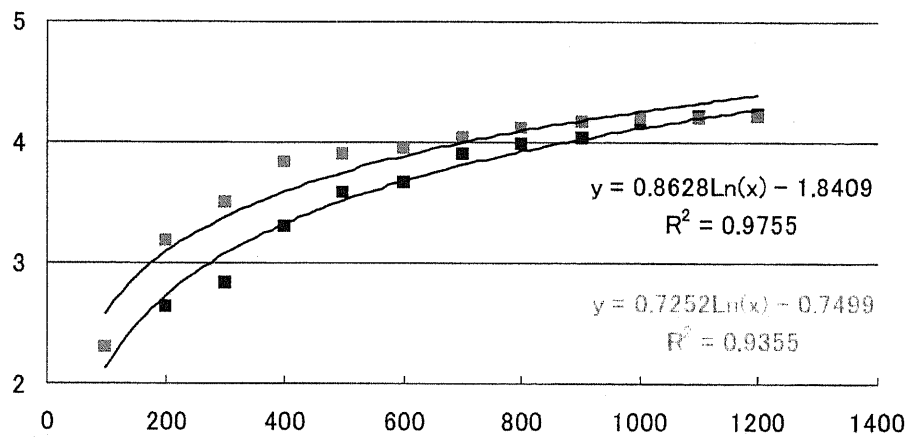
	調査地 教育園			千葉千城台			千葉演習林			
	コドラート	A	B	C	A	B	C	A	B	C
外生菌根菌										
<i>Amanita abrupta</i> Peck		0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Amanita hemibapha</i> (Berk. & Br.) Sacc.		0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Amanita hongoi</i> Bas		0	0	0	0	0	0	0	2	0
<i>Amanita pseudoporphyrina</i> Hongo		0	0	0	10	0	0	7	2	0
<i>Amanita vaginata</i> (Bull. : Fr.) Vitt. var. <i>fulva</i> (Schaeff.) Gill.		0	0	0	0	0	0	6	0	0
<i>Amanita vaginata</i> (Bull. : Fr.) Vitt. var. <i>vaginata</i>		0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Amanita virosa</i> (Fr.) Bertillon		0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Aureoboletus thibetanus</i> (Pat.) Hongo et Nagasawa		1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Boletus griseus</i> Frost in Peck var. <i>fuscus</i> Hongo		0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Boletus pulverulentus</i> Opat.		1	0	0	2	0	0	0	0	0
<i>Clavaria vermicularis</i> Swartz : Fr.		0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Gomphus floccosus</i> (Schw.) Sing.		0	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>Inocybe paludinella</i> (Peck) Sacc.		0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Inocybe umbratica</i> Quel.		0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Lactarius laeticolorus</i> (Imai) Imazeki		0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Lactarius volemus</i> (Fr.) Fr.		0	0	0	1	0	0	4	0	0
<i>Lepista nuda</i> (Bull. : Fr.) Cooke		0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Phellodon niger</i> (Fr.) Karst.		0	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>Ramaria flava</i> (Schaeff. : Fr.) Quel.		0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Russula alboareolata</i> Hongo		0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Russula cyanoxantha</i> (Schaeff.) Fr.		6	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Russula densifolia</i> (Secr.) Gill.		0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Russula emetica</i> (Schaeff. : Fr.) S. F. Gray		0	0	0	0	0	0	2	0	1
<i>Russula japonica</i> Hongo		14	12	15	2	0	2	0	0	0
<i>Russula nigricans</i> (Bull.) Fr.		0	0	0	0	0	1	0	1	0
<i>Russula pectinatoides</i> Peck		2	0	0	0	1	11	0	0	0
<i>Russula subnigricans</i> Hongo		0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Russula violeipes</i> Quel.		0	0	0	0	0	1	1	0	2
<i>Thelephora aurantiotincta</i> Corner.		0	0	0	0	0	0	13	11	3
<i>Thelephora multipartita</i> Fr.		0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Thelephora palmata</i> Scop. : Fr.		0	0	0	0	0	0	3	5	1
<i>Tricholoma saponaceum</i> (Fr.) Kummer		0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Tylophilus ballouii</i> (Peck) Sing.		4	0	1	0	0	0	0	4	0
<i>Tylophilus chromapes</i> (Frost) A. H. Smith et Thiers		0	0	0	0	0	0	2	1	0
<i>Tylophilus neofelleus</i> Hongo		0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Tylophilus virens</i> (Chiu) Hongo		0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Xanthoconium affine</i> (Peck) Sing.		0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Xerocomus subtomentosus</i> (L. : Fr.) Quel.		0	0	0	0	0	0	1	0	0
合計		28	13	17	15	3	16	48	30	14

表3-2 各調査コードラートにおける菌類相

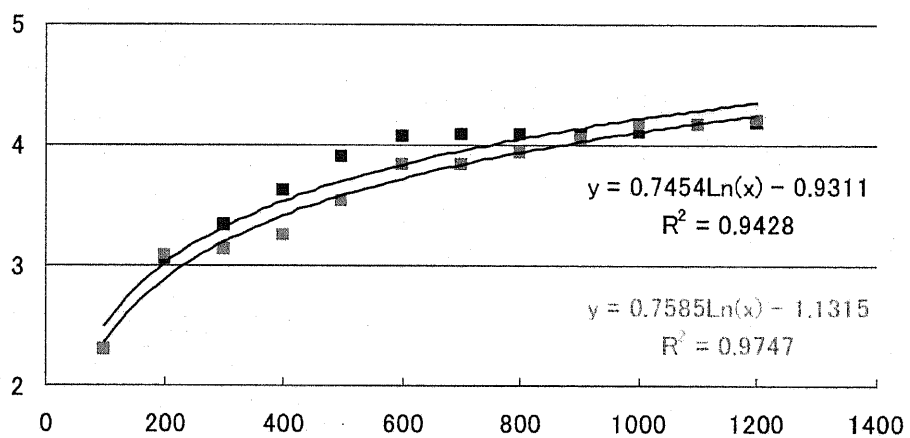
	調査地	坂戸神社	高滝神社	諏訪神社
木材腐朽菌				
<i>Inonotus xeranticus</i> (Berk.) Imaz. et Aoshi		0	0	1
<i>Ischnoderma resinosum</i> (Fr.) Karst.		0	0	1
<i>Microporus flabelliformis</i> (Fr.) Kuntze		11	6	7
合計		11	6	9
腐朽木材分解菌				
<i>Naematoloma fasciculare</i> (Hudson: Fr.) Karst.		0	1	0
<i>Psathyrella piluliformis</i> (Bull.: Fr.) P. D. Orton		1	0	0
合計		1	1	0
腐植分解菌				
<i>Agaricus praeclaresquamosus</i> Freeman		0	1	0
<i>Gaestrum triplex</i> (Jungh.) Fisch.		0	4	0
<i>Leucocoprinus</i> sp.		1	0	0
合計		1	5	0
外生菌根菌				
<i>Amanita pseudoporphyrina</i> Hongo.		0	2	0
<i>Boletellus elatus</i> Nagasawa ?		0	2	0
<i>Lactarius volemus</i> (Fr.) Fr.		0	0	1
<i>Russula japonica</i> Hongo		3	2	0
<i>Russula pectinatoides</i> Peck		2	0	0
合計		5	6	1

累 積 種 数 (ln)

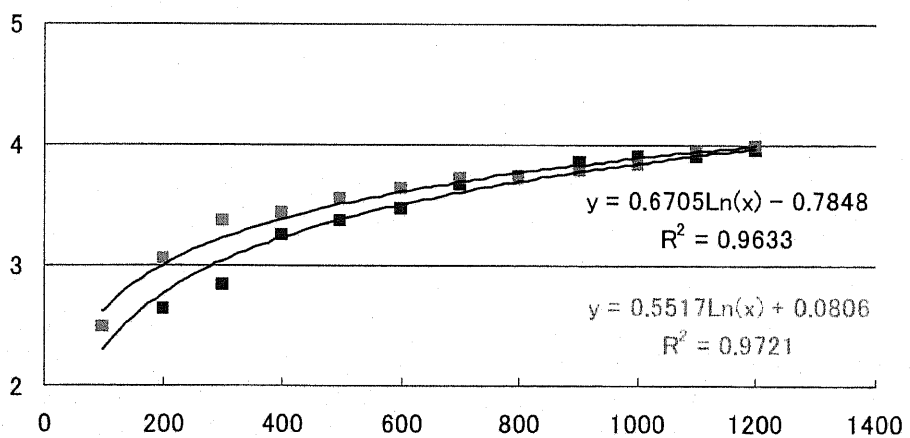
a) 自然教育園



b) 千葉千城台



c) 千葉演習林



調 査 面 積 (m²)

図 3-1 各調査地における種数－面積曲線 凡例 黒：年度順 グレー：コドラート順

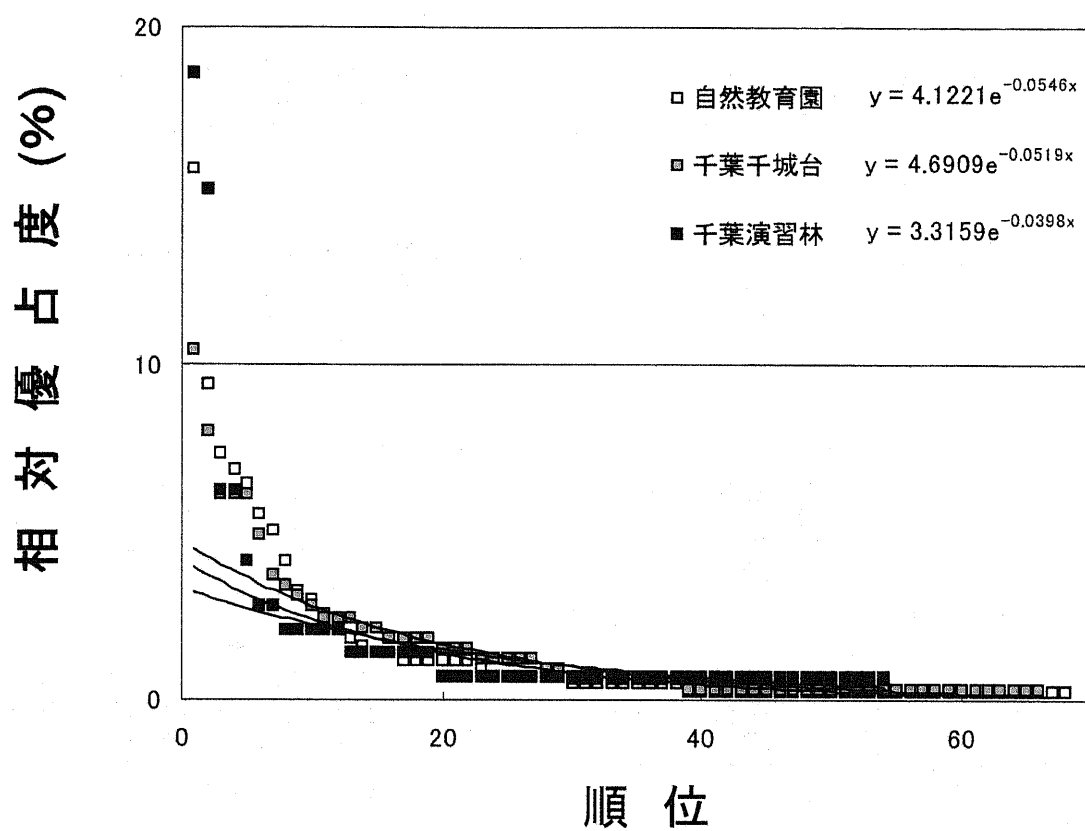


図 3-2 各調査地における相対優占度—順位曲線
 近似式の y は相対優占度 x は順位

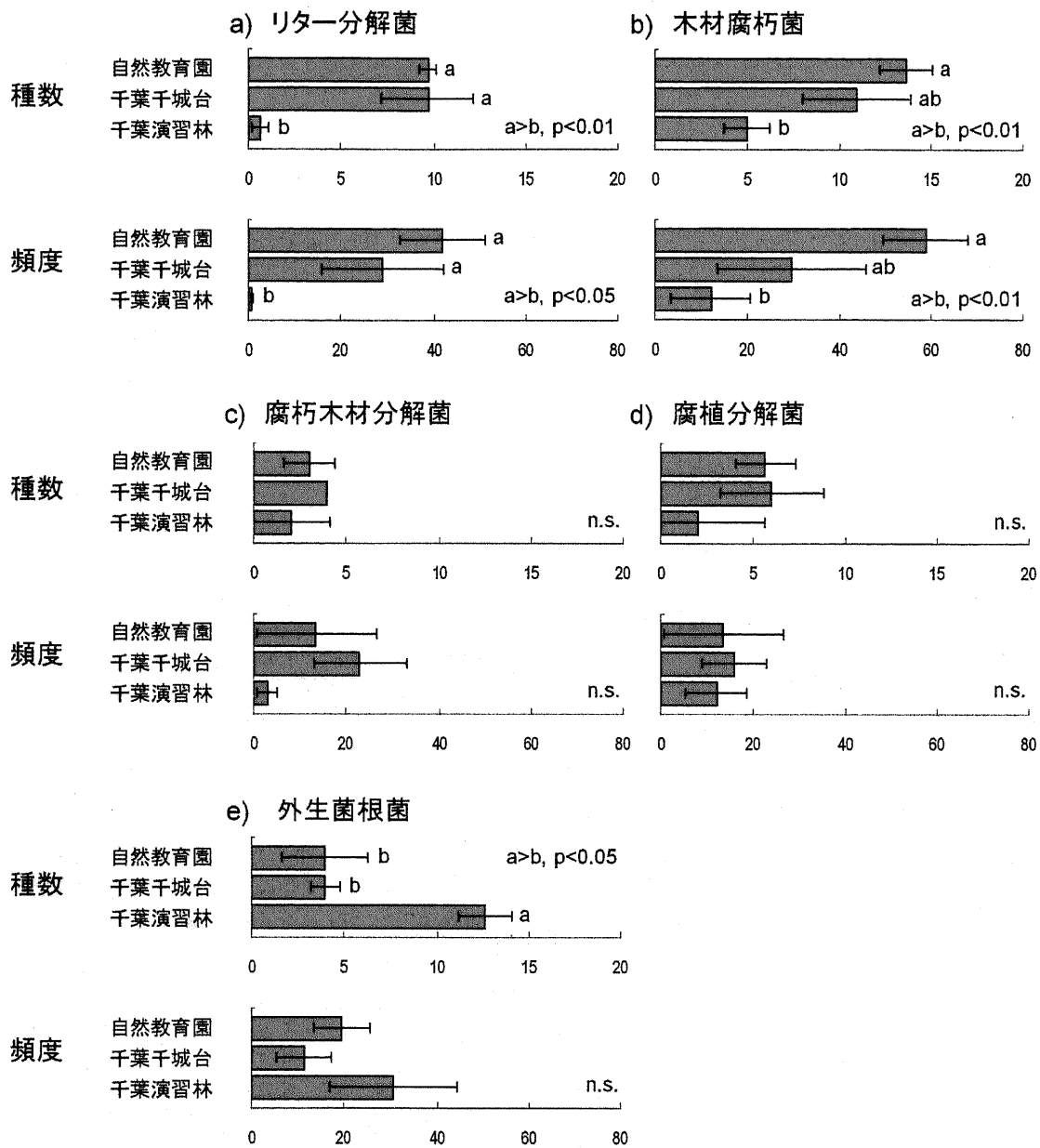


図 3-3 各調査地における生活型別子実体種数・頻度の平均値
エラーバーは標準誤差

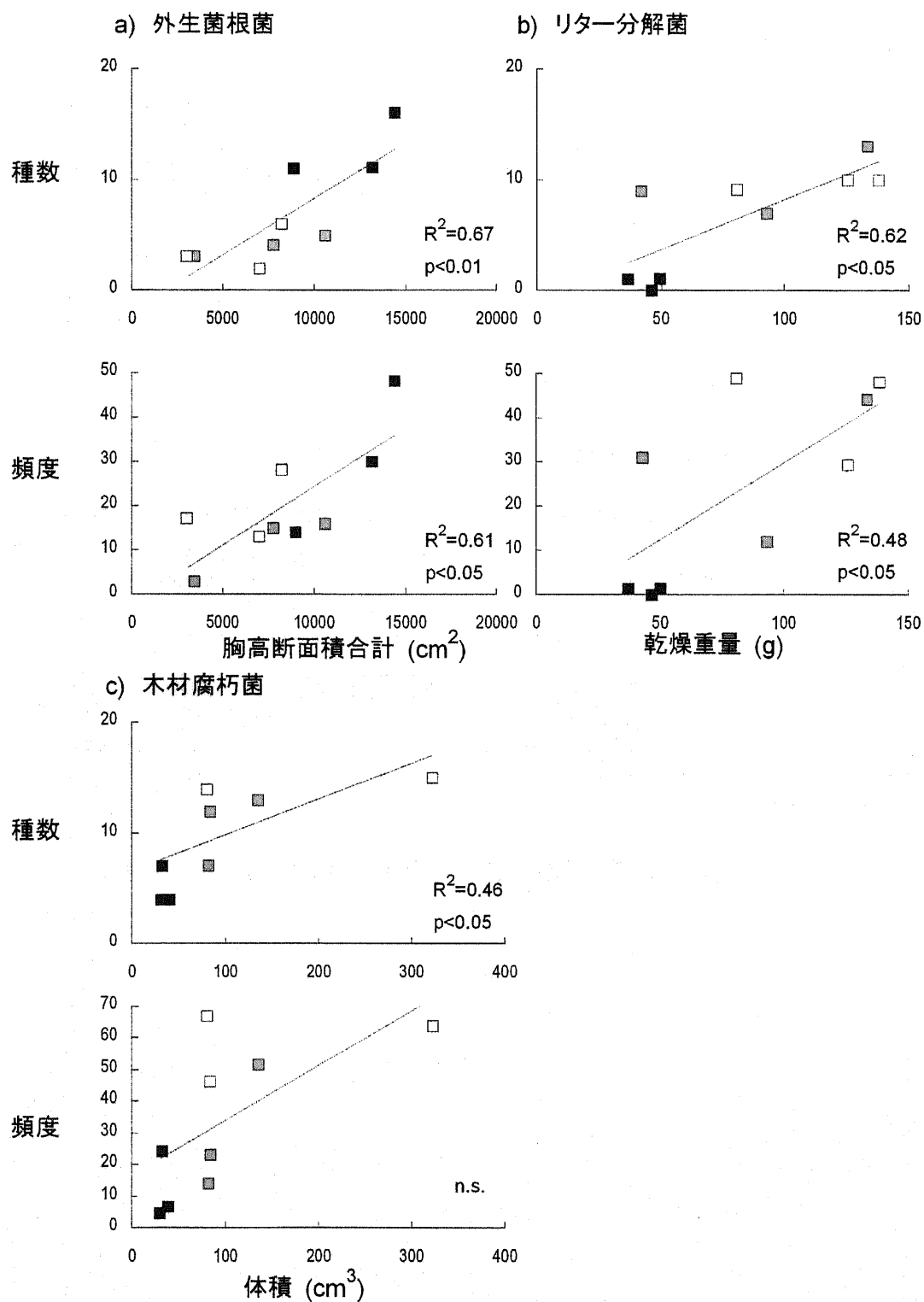


図 3-4 子実体種数・頻度と子実体の基質との相関 凡例 白四角：自然教育園 グレー：千葉千城台 黒四角：千葉演習 a)外生菌根菌の種数・頻度と外生菌根性樹種の胸高断面面積合計 b)リター分解菌の種数、頻度と落葉リター乾燥重量 c)木材腐朽菌の種数・頻度と10 cm^3 以上の落枝リター堆積。

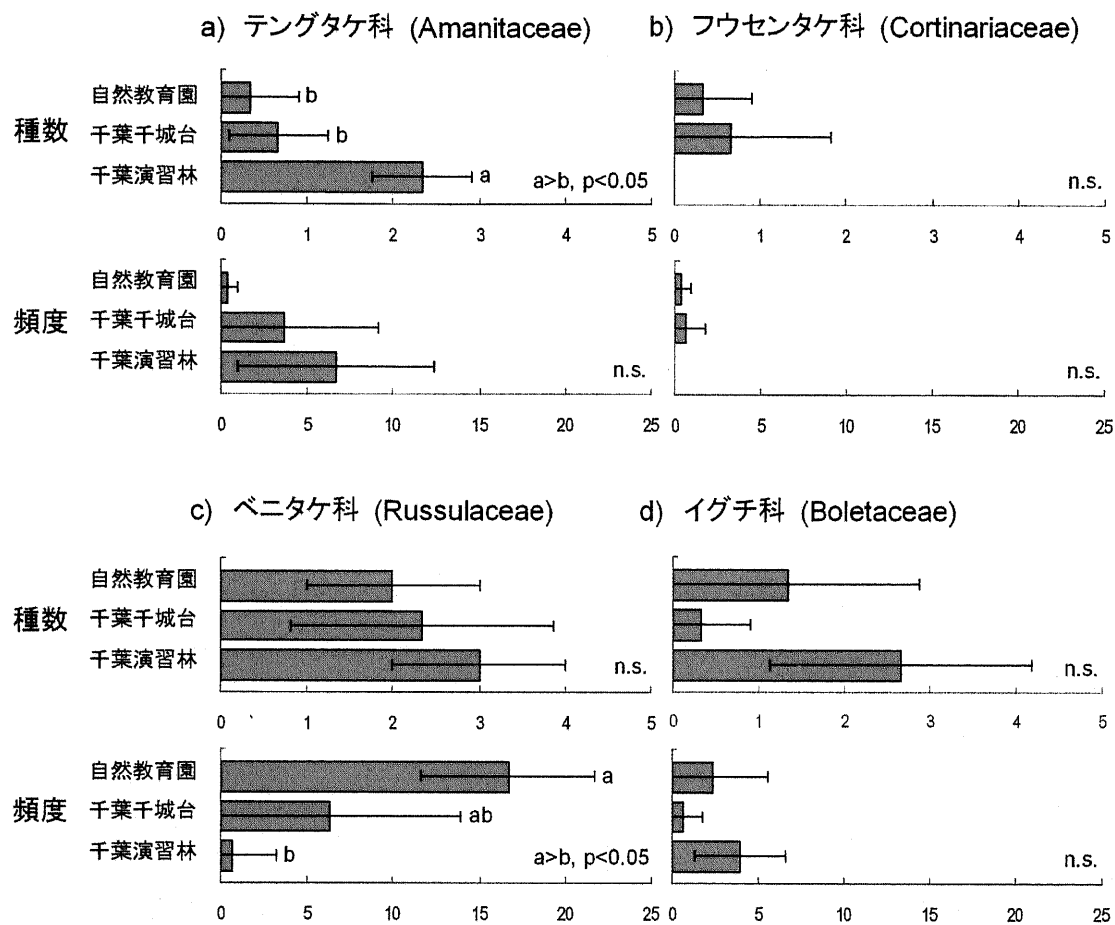


図 3-5 各調査値における外生菌根菌の科別子実体種数・頻度の平均値
エラーバーは標準誤差

考察

自然教育園・千葉千城台・千葉演習林の各調査地における子実体種数－面積曲線は、いずれも Arrhenius (1921) のモデルである $\log S = C + Z \log A$ (ただし、 S は種数、 A は面積、 C 、 Z は定数) によって近似された。自然教育園や千葉千城台と比較して、千葉演習林では回帰式における係数 Z が小さい傾向が示された。調査面積の増加に対する累積種数の増加が少ない千葉演習林においては、自然教育園や千葉千城台と比較して種の飽和が早い傾向が示唆される。また、自然教育園や千葉演習林においてはコドラート順による結果よりも年度順による結果において係数 Z が大きい傾向が示された。このことは、調査コドラート間における種組成の変移よりも、年度間における種組成の変移が大きいことを示唆している。

自然教育園・千葉千城台・千葉演習林の各調査地における相対優占度－順位曲線は、いずれも指数関数 $D = C \exp(Z \cdot x)$ (ただし、 D は相対優占度、 x は順位、 C 、 Z は定数) によって近似された。両辺の対数をとると、 $\log D = \log C + Z \cdot x$ と表される。係数 Z は自然教育園、千葉千城台、千葉演習林の順に大きくなった。係数 Z はいずれも負を示し、 Z が大きいほど順位の低下に伴う相対優占度の低下が小さく種のばらつきが小さいことを意味する。本研究においては、自然教育園、千葉千城台、千葉演習林の順でばらつきが小さくなり、種の多様性が大きくなることが示された。

これらのことから、都市林である自然教育園においては、山間部に位置する千葉演習林と比較して調査年度・調査地点による種のばらつきが大きく、少数の種を除いて多くの種の優占度が低い傾向が示された。

リター分解菌と木材腐朽菌の子実体発生種数と発生頻度は都市域にある自然教育園において山間域の千葉演習林よりも有意に多かった。リター分解菌の発生種数・頻度と林床に堆積していた落葉リターの乾燥重量は有意な正の相関を示した。Miyamoto and Igarashi (2004) はドイツトウヒの純林において、リター分解菌であるモリノカレバタケ属の種の子実体が発生した落葉層の厚さが、子実体の発生しなかった落葉層よりも有意に薄かったことを示した。この結果は本研究において示された結果と矛盾を生じるように考えられるが、このことはリター分解菌がリターの供給量のみでなくリター堆積環境にも選好性を示し、リターの供給が豊富で不均一な微地形によって様々なリター堆積環境が形成されることがリター分解菌の多様性にとって重要であることを示唆している。林床におけるリターの堆積環境と子実体の発生については第5章において考察を行う。

外生菌根菌の発生種数、発生頻度ともに外生菌根性樹種の胸高断面積合計と有意な正の相関を示した。このことは、外生菌根性樹種の現存量が外生菌根菌の種の豊富さや現存量に正の影響を与えていることを示唆する。千葉演習林においては外生菌根性のモミの大径

木に加えてカシ類の中径木もあり外生菌根性樹種の現存量が大きい、自然教育園や千葉千城台では外生菌根性樹種の種数も少なく現存量も小さい。ただし、外生菌根性樹種の現存量が 8961cm²であった千葉演習林コドラート C で 11 種の外生菌根菌が記録されたのに対して、10582cm²の現存量があった千葉千城台コドラート C で 5 種、8203cm²の現存量があった自然教育園コドラート A で 6 種であるように、宿主植物の現存量以外の要因により、千葉演習林で外生菌根菌種数が多く、千葉千城台や自然教育園で少なくなっていることも示唆される。

種組成は調査地によって違いがみられたが、自然教育園、千葉千城台では千葉演習林に比べ外生菌根菌の種数が減少する傾向がみられた。一方、現存量に関しては調査地間で有意な差は見られなかった。このことは、特定の種が高い頻度で子実体を形成する傾向が自然教育園、千葉千城台にみられ、千葉演習林に比べ外生菌根菌の種多様性を低下させていることを示唆している。

都市域の外生菌根菌相の種構成には、他の調査地と相違点がみられた。テングタケ科の種の発生種数は自然教育園、千葉千城台において千葉演習林よりも有意に少なかった。反対に、ベニタケ科の種の発生頻度は自然教育園において千葉演習林よりも有意に高かった。ベニタケ科のなかでもシロハツモドキ (*Russula japonica*) の自然教育園における発生頻度は特に高く、コドラート A においては 50%、B・C においては 80%以上の優占度を示した。一方千葉千城台におけるシロハツモドキの優占度はおよそ 10%であった。

山間域や郊外のスダジイを主体とする常緑広葉樹林における外生菌類相に関する研究では、ベニタケ科の種が発生種数や発生量において優占することが示されている(遠藤 1972, Murakami 1987, Fukiharu and Kato 1997)。また同時に、これらの研究では種数においてテングタケ科の種が多く出現する傾向を示している。本研究においては、千葉演習林においてこれらの研究と一致した種組成を示したが、自然教育園・千葉千城台ではテングタケ科の種の減少がみられ、特に自然教育園ではシロハツモドキ以外の種の発生が少なくなっていた。また、外生菌根性樹種の現存量は 3 調査地間で有意な差を示さなかったことから、このような自然教育園や千葉千城台における種組成の変化は共生樹種からの生物学的な影響ではなく、都市域における人為的な環境変化による影響である可能性が示唆された。都市域に残存する坂戸神社においては自然教育園と同様にシロハツモドキの発生がみられ、テングタケ科、イグチ科の子実体はみられなかった。一方、より自然度の高い高滝神社・諏訪神社では千葉千城台・千葉演習林と共通のコテングタケモドキ (*Amanita pseudoporphyria*)・チチタケ (*Lactarius volemus*) がみられた。このことは、自然教育園・千葉千城台・千葉演習林の 3 カ所でみられた傾向が他のスダジイ林においても当てはまることを示唆している。

Baxter et al. (1999) はニューヨークの都市域から郊外に位置するカシ類の樹林で外生菌根の形成率を調査した研究において、都市林では郊外林と比べ外生菌根の形態タイプ数や

多様性が低下することを示している。外生菌根菌は子実体の現存量と菌根の現存量が必ずしも一致しないが (Gardens and Bruns 1996, Dahlberg et al. 1997)、本研究では長期間の子実体調査によって、既往研究と同様に都市域における外生菌根菌相の種多様性低下が示唆された。

第4章 子実体発生フェノロジーと子実体形成温度条件

概観

本章の第1節では、調査時期ごとの子実体発生頻度分布を示し、常緑広葉樹林における菌類子実体形成フェノロジーに関する解析を行った。

第2節では、子実体の発生が記録された調査日における気象データを元に、子実体原基形成に関わる気温条件を推定し、各生活型・分類群が示す子実体形成温度条件に関する解析を行った。

第3節では、特に外生菌根菌に着目し、それぞれの菌種が示す子実体形成温度条件に関する解析を行った。

以上の知見により、野外条件下において常緑広葉樹林の菌類群集が示す時間的な子実体形成様式と、それを規定する菌類の子実体形成温度条件に関する考察を行った。

第1節 常緑広葉樹林における菌類子実体発生フェノロジー

はじめに

生物群集の多くは、季節に伴って変動する気温、降水量、日射量その他の気候要因に従って成長量、個体数などを季節的に変動させている。従って生物群集の季節変動は生物群集を構成する要素の生理的な特性を考察するための基礎的な知見といえる。さらには、気候要因に対して競争的、あるいは相反的に生息する種群など、生物群集の構造を考察するためにも重要である。

常緑広葉樹林における菌類群集の季節変動に関して、遠藤(1972)は大分市郊外にある樹林において5年にわたる調査を行い、夏型、秋型、晩秋型と季節的に子実体発生数の異なる3つのグループを示した。またMurakami(1989)は福岡県にある樹林において2年間の調査によって発生子実体種組成の類似度を算出し、初夏、夏・秋、晩秋とで類似度が大きく異なることを示している。

本節においては常緑広葉樹林における子実体発生頻度フェノロジーを示し、既往研究との比較を行った。さらに各調査地・生活型によって示されるフェノロジーの差違に関する考察を行った。

調査方法

子実体調査

自然教育園、千城台北、千葉演習林において子実体の発生状況に関する調査を行った。子実体調査は、10m×10mの調査用コドラートを各調査地にそれぞれ3つずつ設置した。

調査コドラート内において発生した菌類の子実体を形態的特徴により同定し、種名とコドラート内での位置を記録した。

菌類の現存量を評価する指標として、子実体の発生頻度を記録した。調査コドラートを2m間隔の小区画に分割し、同一調査日に同一小区画で発生が確認された同一種の子実体は、すべてまとめて発生頻度1とした。ただし木材腐朽菌の硬質な子実体に関しては、子実体形成時期を推定することができないため、以下の解析からは除外した。

結果

自然教育園、千葉千城台、千葉演習林においてみられた、全生活型子実体の発生フェノロジーをグラフに示した(図4-1a)。子実体発生のフェノロジーは、8月に大きく頻度を減らす時期を挟んで、5月から7月に範囲を示す前期と、9月から11月に範囲を示す後期の二山型を示した。前期は7月前半にピークを示し、後期は9月前半にピークを示した。前期のピークには後期のピークよりも子実体発生頻度が高かった。

各調査地別の子実体発生頻度のフェノロジーをグラフに示した(図4-1b)。自然教育園、

千葉千城台においては前期にあたる 5 月から 7 月にかけて子実体形成がみられたのに対して、千葉演習林では 5 月から 6 月前半には子実体形成がみられず、発生頻度も少ない傾向がみられた。いずれの調査地においても 8 月に大きく頻度を減らした後、後期にあたる 9 月前半には再び子実体形成がみられた。千葉演習林においては 9 月前半に明確なピークを示したのに対して、千葉千城台では 9 月前半のピークの後に 10 月後半、11 月前半にかけて再度子実体形成がみられた。自然教育園においては 9 月前半から 10 月前半まで明確なピークを示さなかった。

各生活型別の子実体発生頻度のフェノロジーをグラフに示した (図 4-1c)。リター分解菌は 5 月から 11 月にかけて出現したが、前期にあたる 5 月から 7 月に特に発生頻度が高く、全体のおよそ 90%がこの時期に出現した。腐朽木材分解菌も、リター分解菌と同様に 5 月から 11 月にかけて出現し、前期にあたる 5 月から 7 月に発生頻度が特に高く、全体の 80%以上がこの時期に出現した。腐植分解菌は 8 月の発生頻度を減らす時期を挟んで、7 月後半と 9 月前半に明確なピークを持つ二山型を示した。菌根菌は 8 月の発生頻度を減らす時期を挟んで 7 月後半と 9 月前半に明確なピークを持つ二山型を示した。

各生活型の分類群別の子実体発生頻度フェノロジーをグラフに示した (図 4-2)。リター分解菌はシロホウライタケ (*Marasmiellus candidus*) やアシグロホウライタケ (*M. nigripes*) などのシロホウライタケ属、スジオチバタケ (*Marasmius purpureostriatus*) やハナオチバタケ (*M. pulcherripes*) などのホウライタケ属、ヌナワタケ (*Mycena rorida*) やサクラタケ (*M. pura*) などのクヌギタケ属はそのほとんどが前期に多くの子実体発生がみられた。一方、モリノカレバタケ (*Collybia dryophila*) やアマタケ (*Collybia confuluens*) などのモリノカレバタケ属は前・後期を通して恒常的な子実体発生がみられた (図 4-2a)。

腐朽木材分解菌はウラベニガサ (*Pluteus atricapillus*) などのウラベニガサ科、イタチタケ (*Psathyrella candolliana*) やムササビタケ (*P. piluliformis*) などのヒトヨタケ科、ニガクリタケ (*Naematoloma fasciculare*) やニガクリタケモドキ (*N. gracile*) などのモエギタケ科ともに前期に多くの子実体発生がみられた。またウラベニガサ科の子実体は他の 2 科に比べて子実体発生時期が早かった (図 4-2b)。

腐植分解菌のツエタケ (*Oudemansiella radicata*) やビロードツエタケ (*O. pudens*) などのキシメジ科は前・後期共に子実体を形成したが、そのピークは前期の 7 月前半にみられた。ウスキモリノカサ (*Agaricus abruptibulbus*) やクロヒメカラカサタケ (*Lepiota fusciceps*) などのハラタケ科、エリマキツチグリ (*Gaeastrum triplex*) などのヒメツチグリ科はともに後期の 9 月から 11 月に多くの子実体発生がみられた。

外生菌根菌では、キニガイグチ (*Tylopilus balloui*) やイロガワリ (*Boletus pulberulentus*) などのイグチ科が 6 月後半から 9 月後半にかけて発生し、7 月後半に大きなピークを示した。シロハツモドキ (*Russula japonica*) やニセクサハツ (*R.*

pectinatoides) などのベニタケ科は5月後半から10月後半の長期にわたって子実体発生がみられ、7月前半と9月前半に明確なピークを持つ二山型を示した。コテングタケモドキ (*Amanita pseudoporphyrina*) やカバイロツルタケ (*Amanita vaginata* var. *fulva*) などのテングタケ科は7月後半から9月後半の短期間に子実体形成がみられ、9月前半にピークを示した。

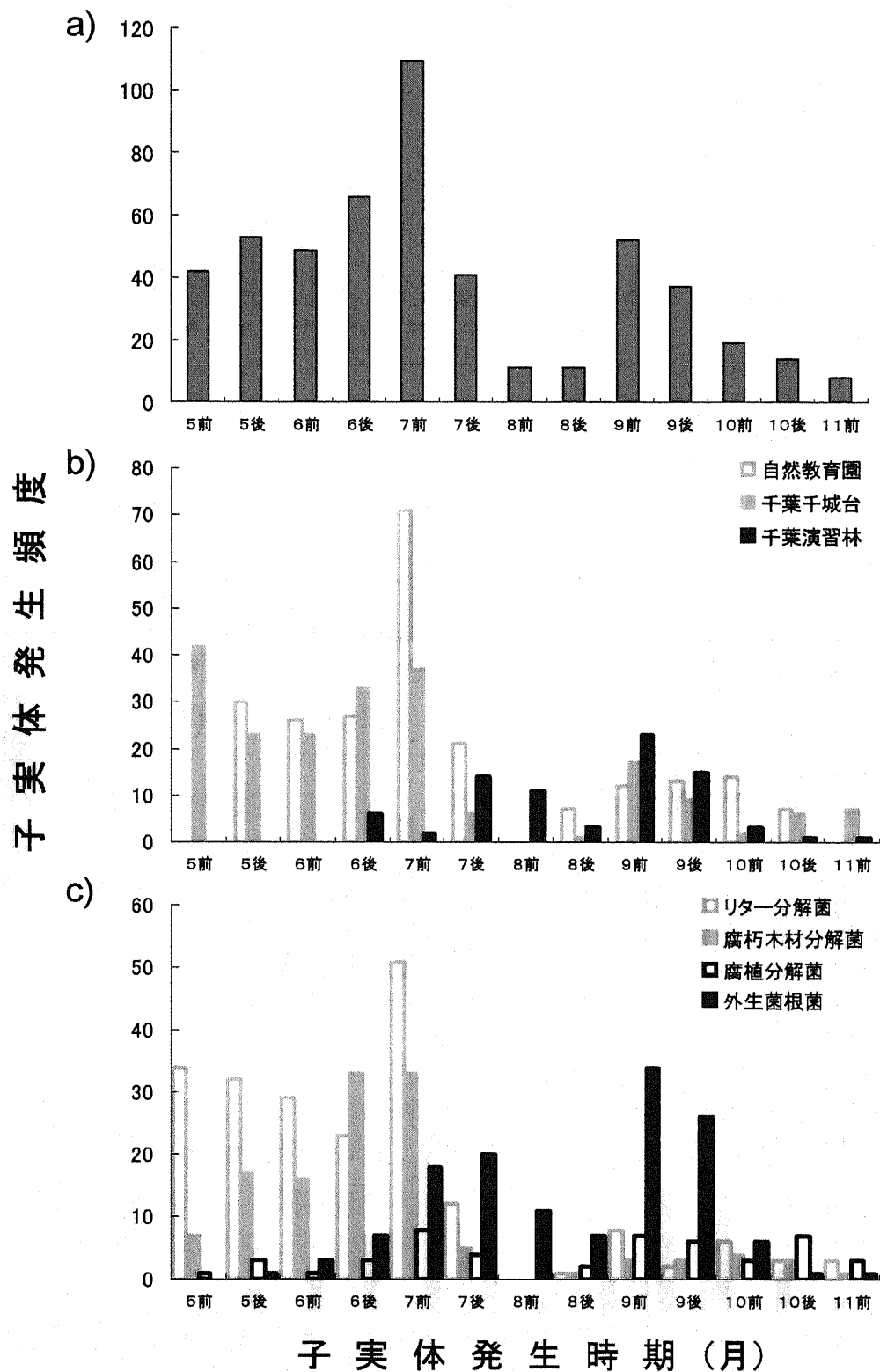


図 4-1 子実体発生頻度の季節的変動

a)全生活型による子実体発生頻度の季節的変動 b)調査地別による子実体発生頻度の季節的変動 c)生活型別による子実体発生頻度の季節的変動

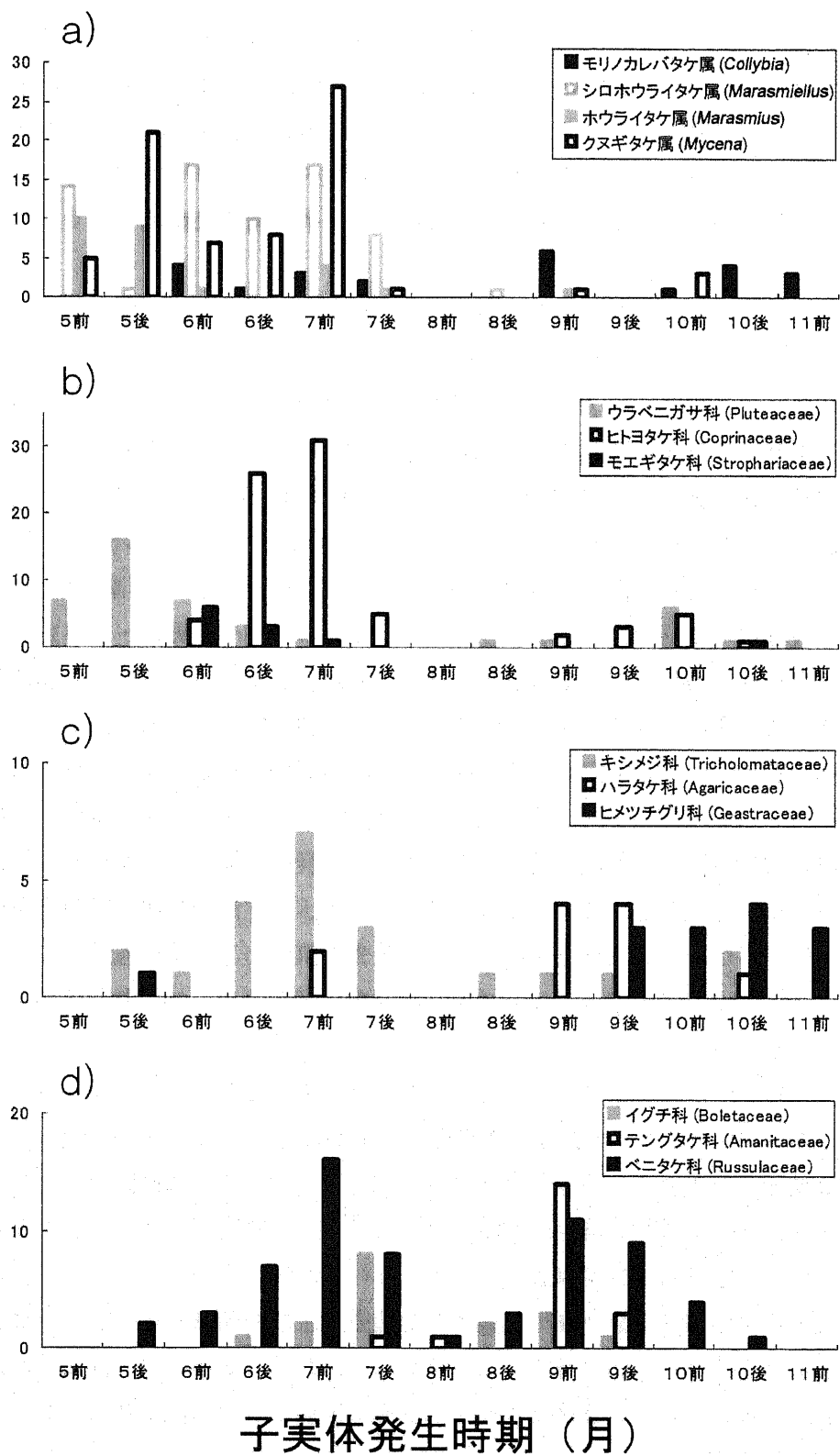


図 4-2 各生活型における分類群別子実体発生頻度の季節的変動

a) リター分解菌 b) 腐朽木材分解菌 c) 腐植分解菌 d) 外生菌根菌

考察

子実体発生頻度のフェノロジーは 8 月の停滞期間を挟んで前期 (5 月～7 月) と後期 (9 月～10 月) の二山型を示した。前期にはリター分解菌のシロホウライタケ属、ホウライタケ属、クヌギタケ属、腐朽木材分解菌などの発生が高い頻度でみられた。後期には腐植分解菌のハラタケ科、ヒメツチグリ科などの発生が高い頻度でみられた。また、リター分解菌のモリノカレバタケ属、腐植分解菌のキシメジ科と、外生菌根菌は調査期間を通して発生がみられた。

Murakami (1989) はスダジイ林において子実体発生を調査し、各調査日における発生子実体組成の類似度について C_λ 指数 (Morisita 1959) を用いて解析を行っている。この研究においては個別の種に関する考察は行われていないが、初夏、夏・秋、晩秋と類似度の高い期間が示された。また、遠藤 (1972) はスダジイ林における子実体発生を調査した結果として、子実体発生が最も多く発生した 1970 年の子実体発生時期が、6 月中旬から 7 月中旬の夏型(第一期)、9 月中旬に多く発生する秋型(第二期)、10 月中・下旬に多く発生する晩秋型(第三期)の季節的な 3 集団を示し、第一期には革質小型菌が多く、第二期には肉質大型菌が多く、第三期には革質・肉質の小型菌の発生が多くみられることを示した。本研究において示された前期にはリター分解菌や腐朽木材分解菌といった小型の子実体を形成する生活型が多く発生する傾向が示され、時期的・子実体の形態的に遠藤の第一期と相当することが考えられる。また、リター分解菌や腐朽木材分解菌の発生頻度が減少し、肉質大型な子実体を形成する外生菌根菌の子実体発生が増加する後期の前半が第二期、リター分解菌、腐朽木材分解菌、外生菌根菌のいずれの発生頻度も減少し一部の腐植分解菌が子実体形成を続ける後期の後半が第三期に相当すると考えられる。しかし、これらのフェノロジー分類は隣接する期間との共通種が多く、全期間を通して発生が見られた種も多いことから、季節のみでなく他の環境条件にこれらの種の発生が規定されている可能性が考えられる。

自然教育園、千葉千城台においては前半の 5 月から 7 月にかけて継続的に子実体形成がみられたが、千葉演習林においては 6 月の後半から子実体が形成され、発生頻度も他の 2 調査地と比較して少ない傾向がみられた。この時期はリター分解菌、腐朽木材分解菌が多く形成される時期であり、千葉演習林においてこれらの種の発生頻度が少ないことが全体の子実体発生頻度フェノロジーとして現れている。また、調査地間における発生頻度の差があまりみられなかった腐植分解菌や外生菌根菌の発生頻度が高くなる前期の後半から後期にかけては、調査地間の発生頻度の差は示されなかった。これらのことから子実体発生頻度フェノロジーが、各調査地における菌類の種組成により影響を大きく受ける可能性が示唆される。

菌類の種組成が植生によって大きく変わることは広く知られており、異なる植生下においては子実体発生頻度フェノロジーも異なることが予想される。子実体を指標とした調査

手法を確立するためには子実体発生フェノロジーは重要な知見である。今後、常緑広葉樹林以外の樹林においても子実体発生フェノロジーに関する研究が行われる必要がある。

第2節 菌類子実体の形成温度条件

はじめに

菌類子実体の形成において最も初期段階にあたる子実体原基を形成するために、温度条件が強く関与していることはよく知られている（鈴木 1979）。この温度条件は種に固有の条件であり、栽培の容易な腐生菌でそのなかでも食用に供される種について多くの報告がなされている。また栽培の困難な外生菌根菌についてもマツタケなど一部の種にのみ知見が得られている（衣川 1963）。

しかし、自然条件下の樹林内において一般的にみられる多くの菌に関しては子実体形成に関与する温度条件についての知見が未だ少ない。自然条件下における菌類の子実体形成温度条件は、森林生態系において菌類が示す生理的特性として重要な知見であり、また生息環境の変化へ示す菌類群集の動態を予測する上で重要な知見となる。

本節においては、調査地において計測した気温データを元にして子実体形成に関する温度条件を推定し、菌類の生活型・分類群による示される温度条件の差違に関して解析・考察を行った。

調査方法

子実体調査

自然教育園、千城台北、千葉演習林において子実体の発生状況に関する調査を行った。各調査地において、調査コードラート内外にかかわらず発生した菌類の子実体を形態的特徴により同定し、種名を記録した。子実体調査 2000 年 8 月から 2003 年 11 月まで月 2 回の頻度で行った。

気温計測

自然教育園、千城台北、千葉演習林においては 2005 年 5 月から 11 月にかけて、坂戸神社、高滝神社、諏訪神社においては 2006 年 7 月から 11 月にかけてデータロガー (Watchdog 450 Data Logger, Spectrum Technologies Inc., IL, USA) を使用して気温の計測を行った。データロガーは各調査地に一つずつ、樹林内の林冠が閉鎖している場所に、林床より約 1.3 m の高さで設置した。またデータロガーは、直射日光を遮り通気を確保する専用のシェードによって被覆した。データロガーによって一時間間隔で測定した気温を元に、日最高気温、日平均気温、日最低気温を算出した。

各調査地において 2005 年に計測された気温と、各調査地に最寄りの気象台にて観測された気温を元に回帰式を作成し、2000 年から 2003 年に気象台にて観測された気温を代入することにより、同時期の各調査地における気温を推定した。自然教育園に関しては東京管区気象台、千葉千城台に関しては銚子地方気象台千葉測候所、千葉演習林に関しては銚子

地方気象台勝浦測候所の観測気温データを使用した。

子実体の原基が形成されてから十分に成熟するまでには、種や環境条件にもよるがおよそ 7 日から 20 日を要する。本研究では、子実体の観察された調査日より前 20 日間における日最低気温、日最高気温の平均値を、子実体形成に関与した温度条件として解析を行った。

統計解析

自然教育園、千城台北、千葉演習林における推定気温を算出するために、2005 年の各調査地における測定気温と、最寄りの気象台における観測気温とを元に回帰分析を行い、回帰式を算出した。子実体形成に関与した温度条件が調査地によって異なるかを調べるために、複数の調査地において観察された種について、平均温度の調査地間差異を分散分析 (ANOVA) によって解析した。同様に子実体形成に関与した温度条件が分類群によって異なるかを調べるために、平均気温の分類群間差異を分散分析 (ANOVA) によって解析した。これらの解析は JMP6 (SAS Institute inc., Cary, N.C., USA) によって行った。

結果

自然教育園において 2005 年に計測された気温は、最高気温、平均気温、最低気温ともに東京管区気象台にて同時期に計測された気温と非常に有意な正の相関を示した (図 4-3, $p < 0.0001$)。千葉千城台、千葉演習林においても同様に、調査地で計測された気温と最寄りの測候所にて同時期に計測された気温は非常に有意な正の相関を示した (図 4-3, $p < 0.0001$)。

生活型間の子実体形成温度条件の比較においては、リター分解菌、腐朽木材分解菌、腐植分解菌の子実体形成温度条件は外生菌根菌よりも有意に低かった (図 4-4 $p < 0.01$)。

各生活型内において分類群によるグループを設定し、グループ間での子実体形成温度条件と、グループ内における調査地間での子実体形成温度条件の比較を行った。リター分解菌のシロハウライタケ属、ハウライタケ属、クヌギタケ属、モリノカレバタケ属の 4 属間では子実体形成温度条件に有意な差はみられなかった (図 4-5a)。調査地間による比較では、シロハウライタケ属、ハウライタケ属、クヌギタケ属の子実体形成温度条件に調査地間での有意な差はみられなかった (図 4-5b,c,d)。しかしモリノカレバタケ属では自然教育園よりも千葉千城台において子実体形成温度条件が有意に低かった (図 4-5e, $p < 0.05$)。

腐朽木材分解菌のウラベニガサ科、ヒトヨタケ科、モエギタケ科の 3 科間では子実体形成温度条件に有意な差はみられなかった (図 4-6a)。またいずれの科においても調査地間での子実体形成温度条件に有意な差はみられなかった (図 4-6b.c.d)。

腐植分解菌のキシメジ科、ハラタケ科の子実体形成温度条件は最高気温、最低気温とも

にヒメツチグリ科よりも有意に高い傾向が示された（図 4-7a, $p<0.01$ ）。しかし、いずれの科においても調査地間での子実体形成温度条件に有意な差はみられなかった（図 4-7b,c,d）。

外生菌根菌のテングタケ科、イグチ科の子実体形成温度条件は、最高気温においてベニタケ科よりも有意に高い傾向が示された（図 4-8, $p<0.05$ ）。しかし最低気温に関しては、3科間の子実体形成温度条件に有意な差はみられなかった。テングタケ科では調査地間での子実体形成温度条件に有意な差はみられなかったが、千葉千城台におけるイグチ科、ベニタケ科の子実体形成温度条件は、最低気温において自然教育園や千葉演習林よりも有意に低い傾向を示した（図 4-8c,d）。

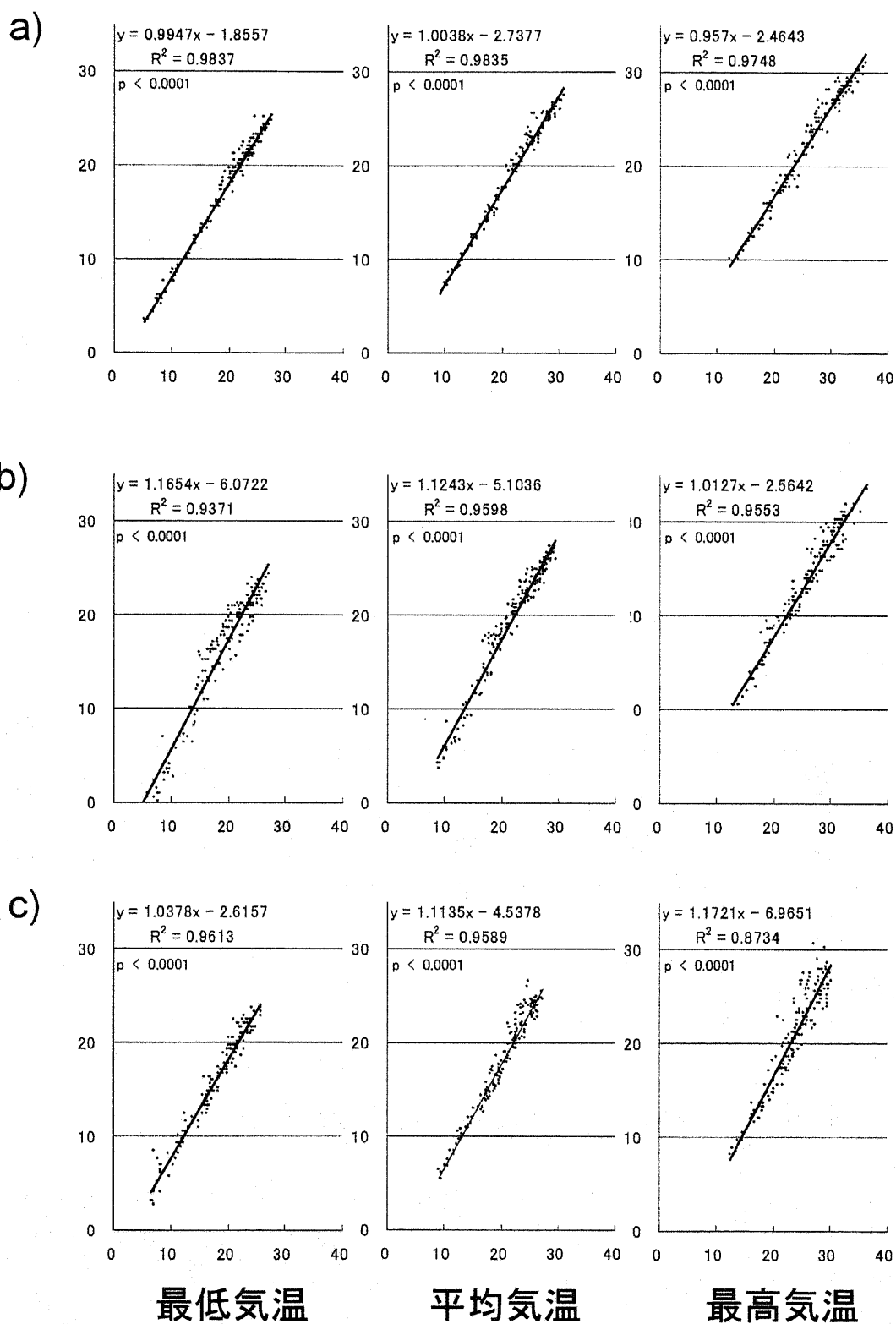


図 4-3 各調査地における気温観測値 (x) と観測所における気温観測値 (y) による回帰分析 (2005 年) a) x:東京管区气象台 y:自然教育園 b) x:銚子地方气象台千葉測候所 y:千葉千城台 c) x:銚子地方气象台勝浦測候所 y:千葉演習林

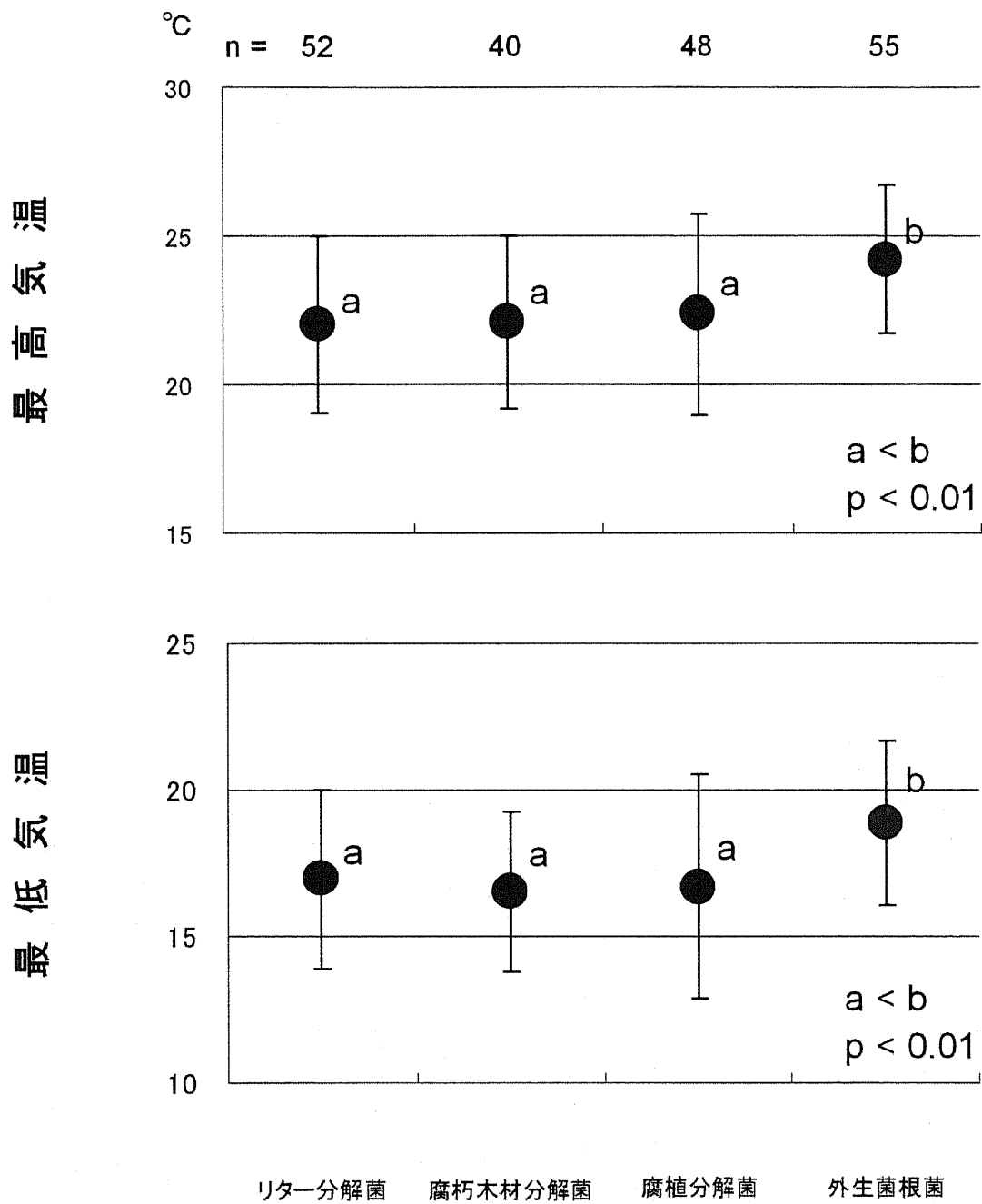


図 4-4 各生活型における子実体発生温度条件

上段：最高気温 下段：最低気温

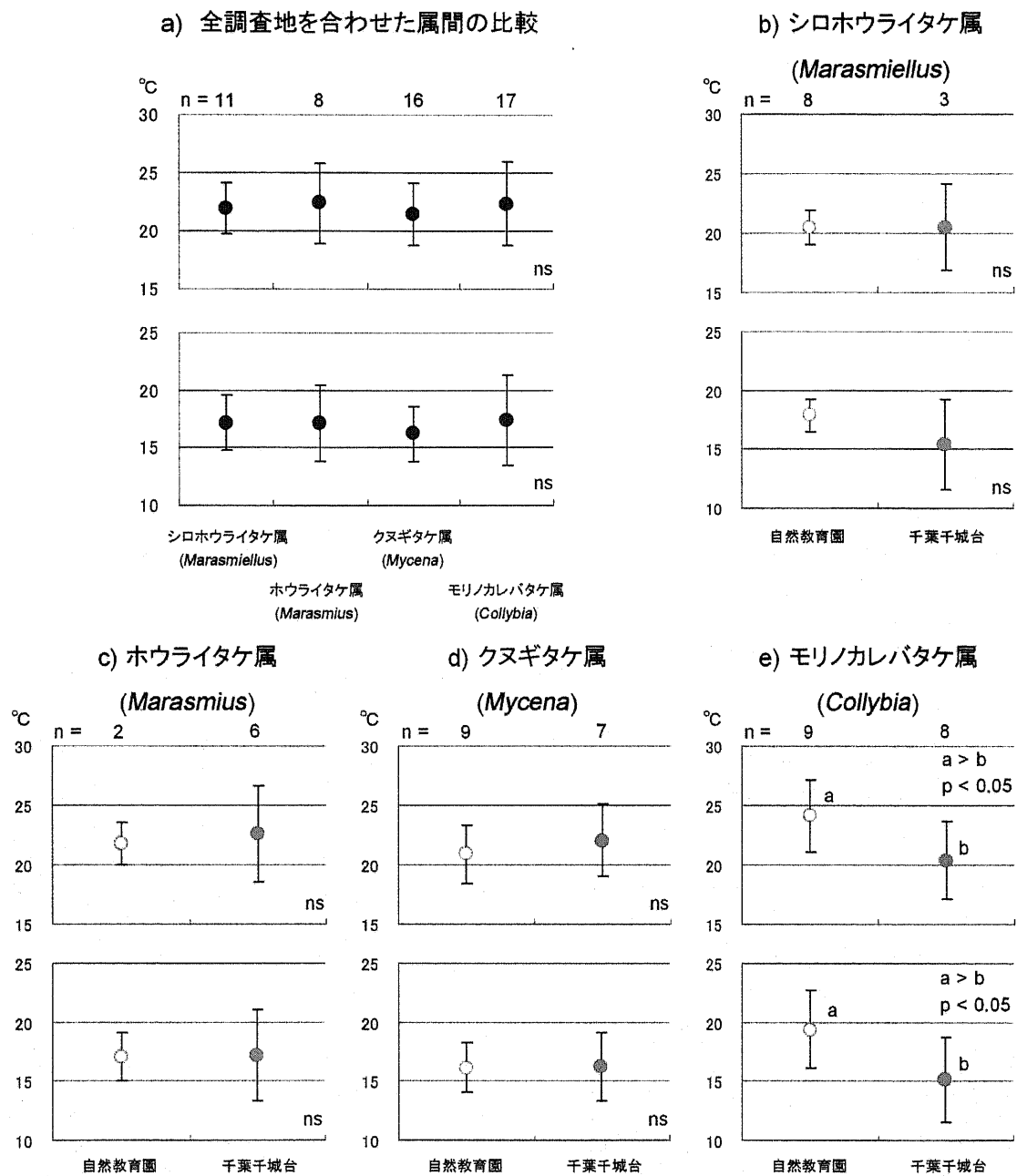
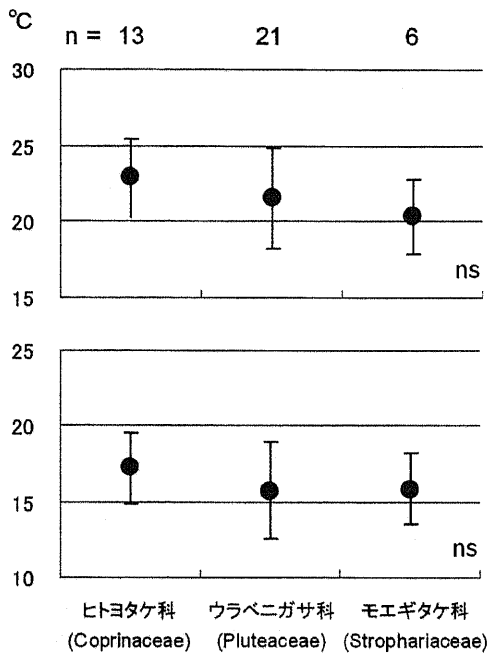


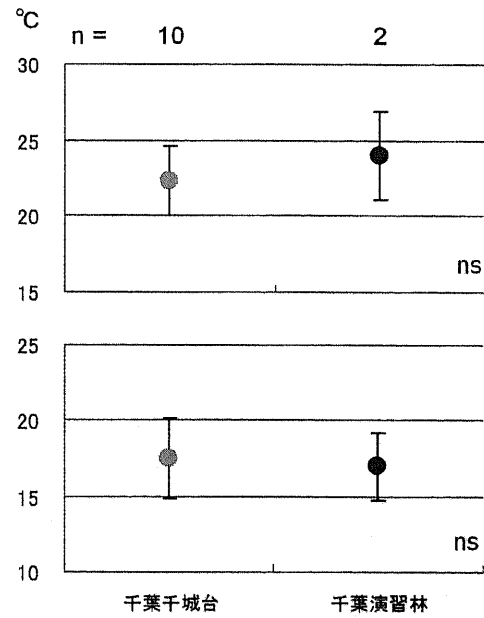
図 4-5 リター分解菌における子実体発生温度条件

上段：最高気温 下段：最低気温

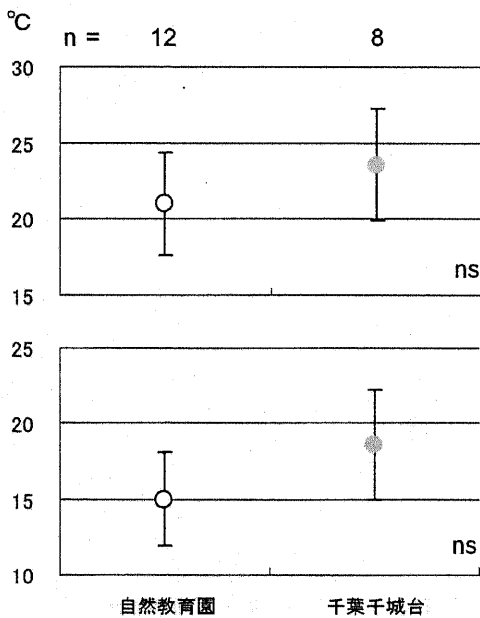
a) 全調査地を合わせた科間の比較



b) ヒトヨタケ科 (Coprinaceae)



c) ウラベニガサ科 (Pluteaceae)



d) モエギタケ科 (Strophariaceae)

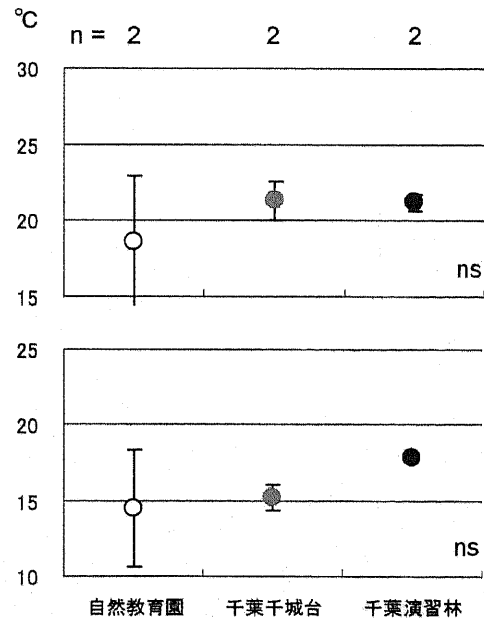
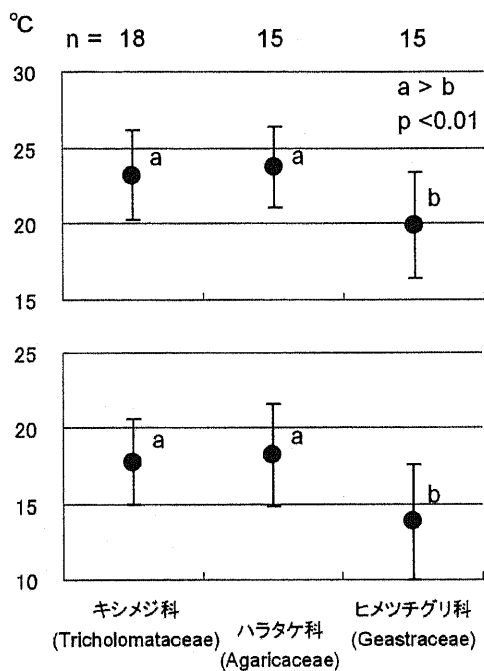


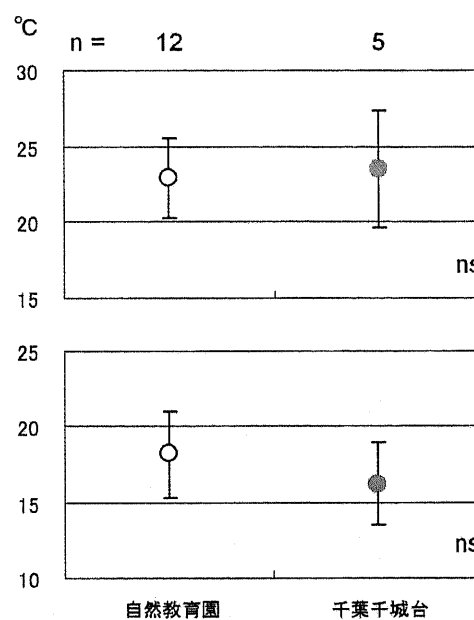
図 4-6 腐朽木材分解菌における子実体発生温度条件

上段：最高気温 下段：最低気温

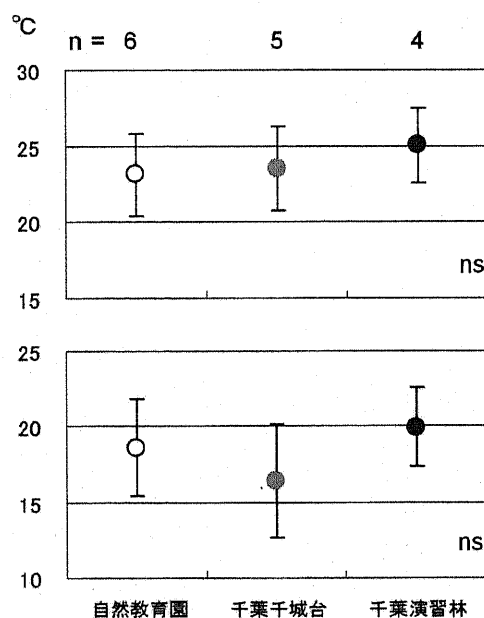
a) 全調査地を合わせた科間の比較



b) キシメジ科 (Tricholomataceae)



c) ハラタケ科 (Agaricaceae)



d) ヒメツチグリ科 (Geastraceae)

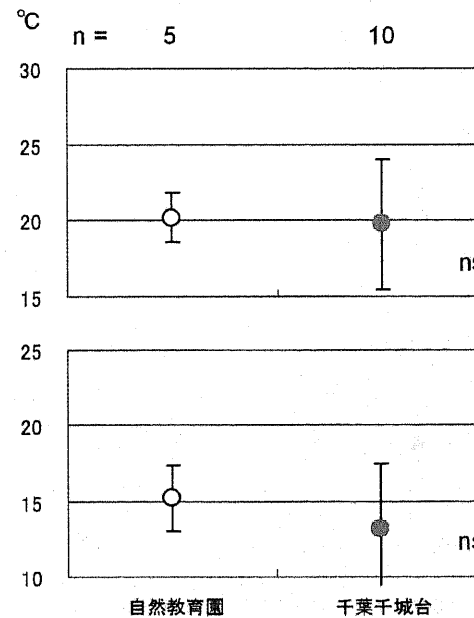
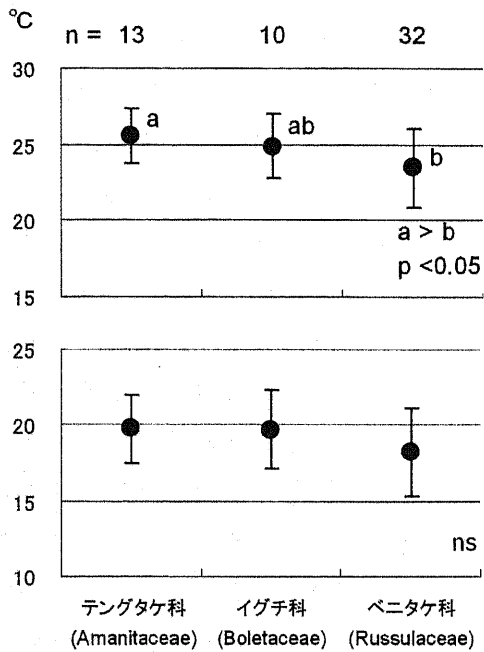


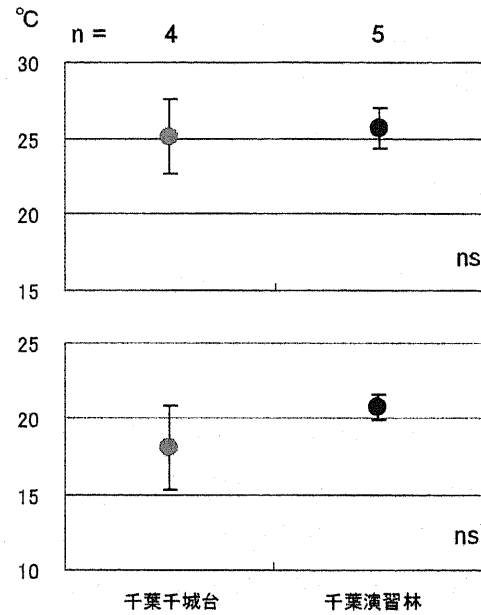
図 4-7 腐植分解菌における子実体発生温度条件

上段：最高気温 下段：最低気温

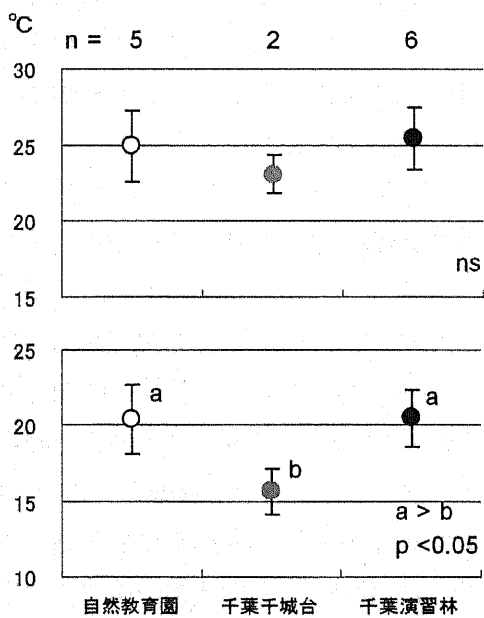
a) 全調査地を合わせた科間の比較



b) テングタケ科 (Amanitaceae)



c) イグチ科 (Boletaceae)



d) ベニタケ科 (Russulaceae)

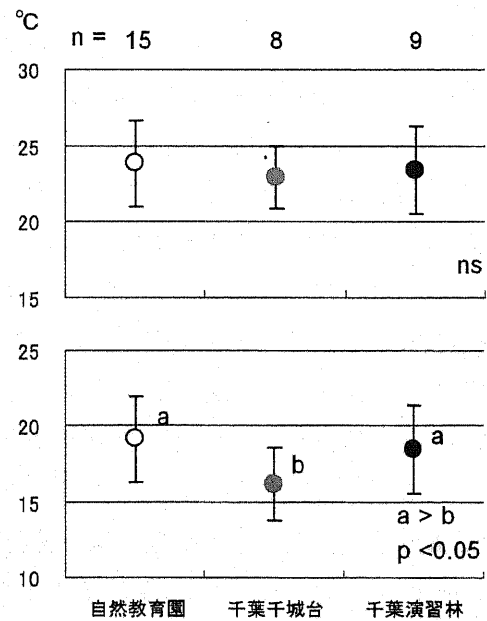


図 4-8 外生菌根菌における子実体発生温度条件

上段：最高気温 下段：最低気温

考察

リター分解菌、腐朽木材分解菌、腐植分解菌について、基本的な構成要素となる属や科などのグループ内においては、調査地の違いによる有意な温度条件の有意な差は認められなかった。例外的にリター分解菌のモリノカレバタケ属において、自然教育園よりも千葉千城台において子実体発生気温が低い傾向が見られたが、これは2001年11月に千葉千城台においてモリノカレバタケ (*Collybia dryophila*) の発生がみられた直前に最低気温が5℃を下回る日が連続したことによると考えられる。この日を除いた場合、同様の解析で調査地間での温度条件の有意な差は認められなかった。多くの腐生菌について、その子実体原基を形成するための温度条件が種によって固有であることが培養実験によって示されているが(鈴木 1979)、自然条件下の樹林内における腐生菌が科・属レベルの分類群において固有の子実体形成温度条件を有していることが示唆される。

腐生菌では子実体原基を形成するために適した温度条件は概ね15~20℃前後を示すものが多い(鈴木 1979)。また、菌根菌であるマツタケについては、衣川(1963)が子実体の生長曲線を解析することにより子実体原基形成日を推定し、子実体原基形成に關与する温度条件を示した。これによるとマツタケは気温が19℃を下回る低温刺激が子実体原基形成の条件として示されている。子実体が多く形成される夏から秋において、15℃~20℃前後の温度条件は多くの場合日最低気温付近にあたる。本研究においても、ほとんどの分類群において子実体形成時における最低気温条件15℃から20℃にあたっている。このことより、自然条件下においては一日の温度変動において特に最低気温が子実体形成に与える影響が大きいことが予測される。

子実体形成に關与した温度条件の中で最低気温に着目して4つの生活型を通して分散分析を行った結果、菌根菌の温度条件は腐生菌の3つの生活型よりも有意に高かった。そして、腐植分解菌のヒメツチグリ科は他のグループに比べて有意に低い温度条件を示した。フェノロジーとの対応を考えると、外生菌根菌は7月、9月の気温の高い季節に、一方腐生菌はその前後のやや気温の低い季節を利用して子実体を形成していることが示唆される。また、腐生菌の中でも温度条件の低いヒメツチグリ科は、9月後半から11月と最も低温になる時期を利用していることが示唆される。Murakami(1989)は、子実体種組成の類似度解析を利用した研究で、6月から7月の初夏、8月から9月の夏・秋、10月から11月の晩秋と3つの季節性の存在を示した。この季節性は子実体形成に關与する気温条件の差によって説明される。6月から9月にかけては多くの菌根菌や腐生菌にとって子実体を形成しやすい温度条件にあり、この時期には子実体種組成の類似度が保たれやすい。そして10月から気温が低下するに伴い、低温域で子実体を形成するヒメツチグリ科のような種群による種組成へと移行すると考えられる。

第3節 外生菌根菌の子実体発生フェノロジーと子実体形成温度条件

はじめに

第3章で示されたように、都市部に残存する自然教育園において、テングタケ科の発生種数・頻度が減少し、ベニタケ科の発生頻度が増加する傾向が示された。これらの種群に関しては、本章第1節、第2節において子実体発生フェノロジーや子実体形成温度条件の差が示された。さらに同じ科内であっても調査地による子実体形成温度条件に差がみられた。腐生菌に関しては各調査地間での共通種が多く子実体形成温度条件もまた調査地間で共通しているが、外生菌根菌に関しては調査地間での共通種が少ないため個々の種の示す子実体形成温度条件を詳細に解析し、子実体発生フェノロジーに関する考察が必要とされる。

本節においては、外生菌根性の菌種ごとの子実体発生フェノロジーと子実体形成温度条件を解析し、外生菌根菌のフェノロジーを規定する要因に関する考察を行った。

調査方法

子実体調査

自然教育園、千城台北、千葉演習林、坂戸神社、高滝神社、諏訪神社において子実体の発生状況に関する調査を行った。各調査地において調査コードラート内に発生した菌類の子実体を形態的特徴により同定し、種名とコードラート内での位置を記録した。また、調査コードラート外に発生した菌類の子実体は種名のみを記録した。子実体調査は、自然教育園、千葉千城台、千葉演習林においては2000年8月から2003年11月まで、坂戸神社、高滝神社、諏訪神社においては2006年7月から11月にかけて、月2回の頻度で行った。子実体の発生頻度は第1節と同様に、調査コードラートを2m間隔の小区画に分割し、同一調査日に同一小区画で発生が確認された同一种の子実体は、すべてまとめて発生頻度1とした。調査コードラート外に発生した子実体もまた、発生頻度1として扱った。

気温計測

自然教育園、千葉千城台、千葉演習林における気温の計測は第2節と同一の手法による。坂戸神社、高滝神社、諏訪神社においては、2006年7月から11月にかけてデータロガー（Watchdog 450 Data Logger, Spectrum Technologies Inc., IL, USA）を使用して気温の計測を行った。データロガーは各調査地に一つずつ、樹林内の林冠が閉鎖している場所に、林床より約1.3mの高さで設置した。またデータロガーは、直射日光を遮り通気を確保する専用のシェードによって被覆した。データロガーによって一時間間隔で測定した気温を元に、日最高気温、日平均気温、日最低気温を算出した。子実体の観察された調査日より前20日間における日最低気温、日最高気温の平均値を、子実体形成に関与した温度条件とし

て解析を行った。

統計解析

子実体形成に関与した温度条件が調査地によって異なるかを調べるために、複数の調査地において観察された種について、平均温度の調査地間差異を分散分析 (ANOVA) によって解析した。同様に子実体形成に関与した温度条件が種によって異なるかを調べるために、平均気温の種間差異を分散分析 (ANOVA) によって解析した。これらの解析は JMP6 (SAS Institute inc., Cary, N.C., USA) によって行った。

結果

子実体発生頻度の高かった 6 種の外生菌根菌について、調査地ごとの子実体形成フェロロジーを図に示した (図 4-9)。コテングタケモドキ (*Amanita pseudoporphyria*)、キニガイグチ (*Tylopilus ballouii*) の子実体形成は調査地によらず主に 8-9 月に集中して子実体が形成された (図 4-9a,b)。チチタケ (*Lactarius volemus*) は 9-10 月に千葉演習林で、千葉千城台では 5 月後半、高滝神社では 10 月後半に子実体形成がみられた (図 4-9c)。ケショウハツ (*Russula violeipes*) は調査地によらず 6-7 月に子実体形成が集中した (図 4-9d)。ニセクサハツ (*Russula pectinatoides*) は千葉千城台において 6-7 月、9-10 月に子実体形成がみられ、自然教育園では 7 月に、諏訪神社では 10 月に散発的な子実体形成がみられた (図 4-9e)。シロハツモドキ (*Russula japonica*) は自然教育園において 6-10 月の長期にわたって子実体形成時期みられ、千葉千城台において 6 月に、坂戸神社では 9-10 月、高滝神社では 9 月に子実体形成がみられた (図 4-9f)。

複数の調査地に渡って発生のみられた 3 種の外生菌根菌について、調査地間の子実体形成温度条件の比較を行った (図 4-10)。シロハツモドキは自然教育園、千葉千城台、坂戸神社、高滝神社において子実体形成がみられたが、いずれの調査地間においても子実体形成温度条件に有意な差はみられなかった (図 4-10a)。コテングタケモドキは千葉千城台、千葉演習林、高滝神社の調査地で、キニガイグチは自然教育園と千葉演習林の調査地で子実体形成がみられたが、いずれの調査地間においても子実体形成温度条件に有意な差はみられなかった (図 4-10b,c)。

子実体発生頻度の高かった 6 種の外生菌根菌について、種間の子実体形成温度条件の比較を行った (図 4-11)。最高気温に関してはいずれの種においても子実体形成温度条件に有意な差はみられなかった。しかし最低気温に関しては、ニセクサハツにおいてコテングタケモドキやキニガイグチよりも有意に子実体形成温度条件が低い傾向が示された。

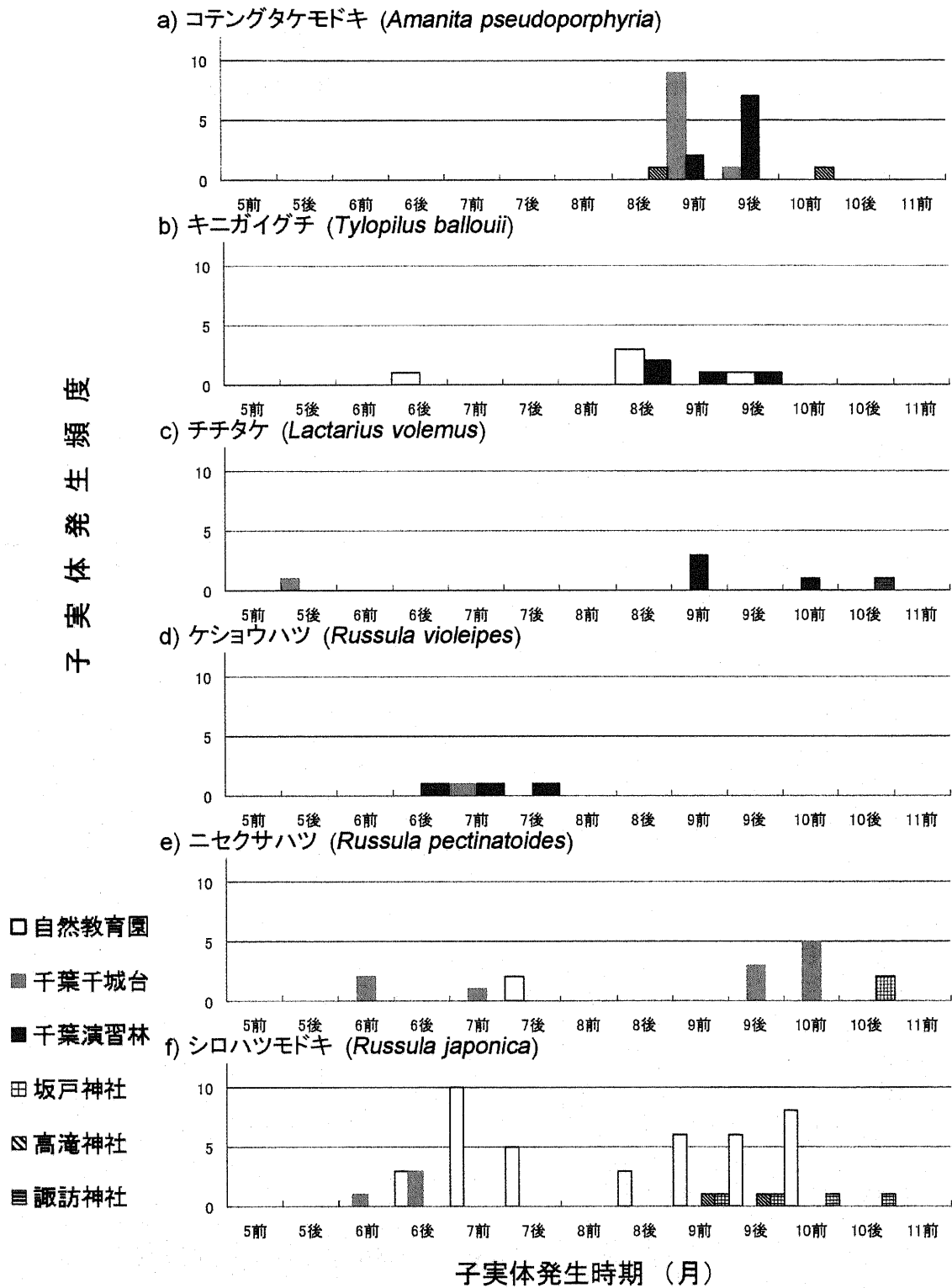


図 4-9 調査地別による外生菌根菌子実体発生頻度の季節的変動

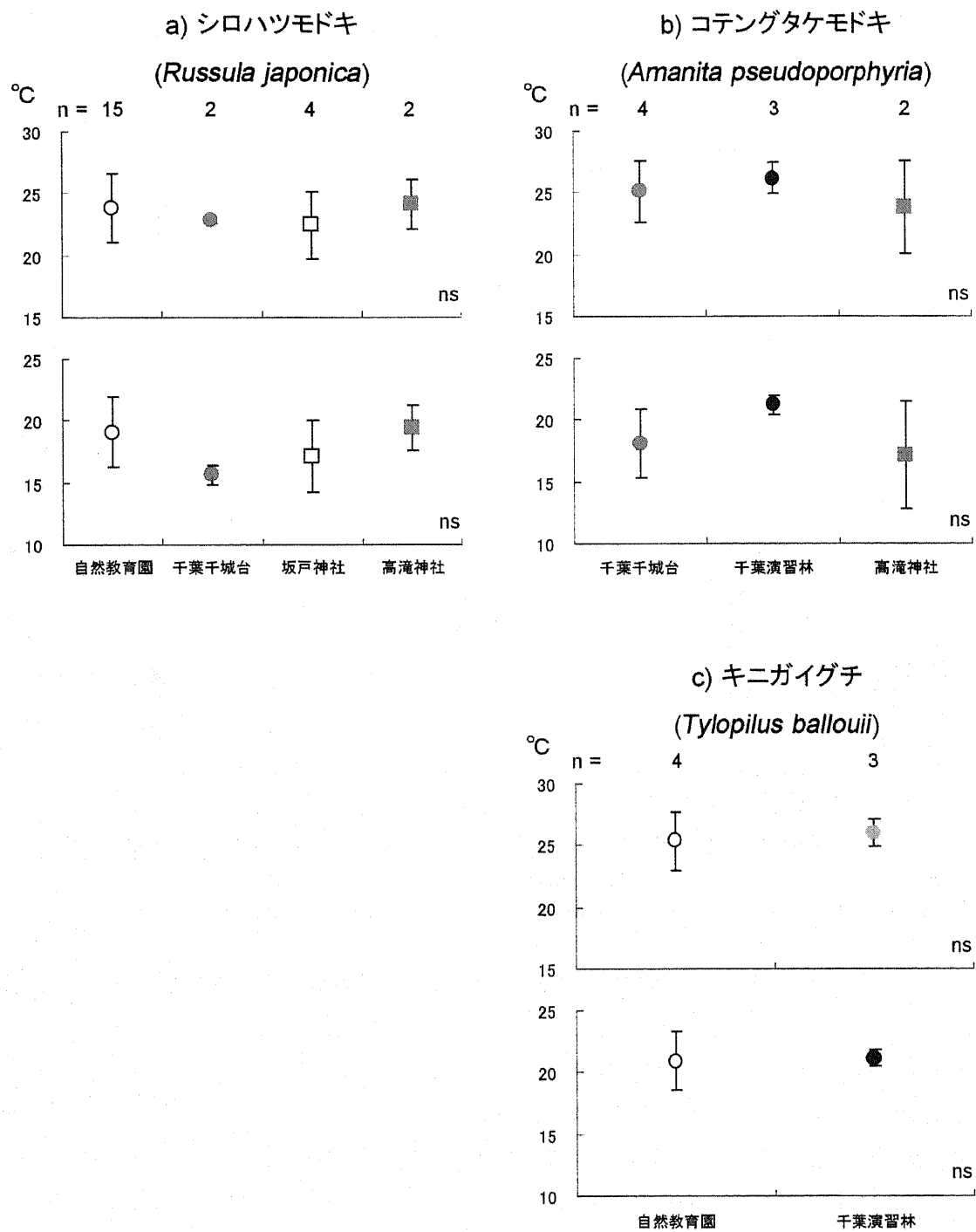


図 4-10 外生菌根菌の種別子実体発生温度条件
上段：最高気温 下段：最低気温

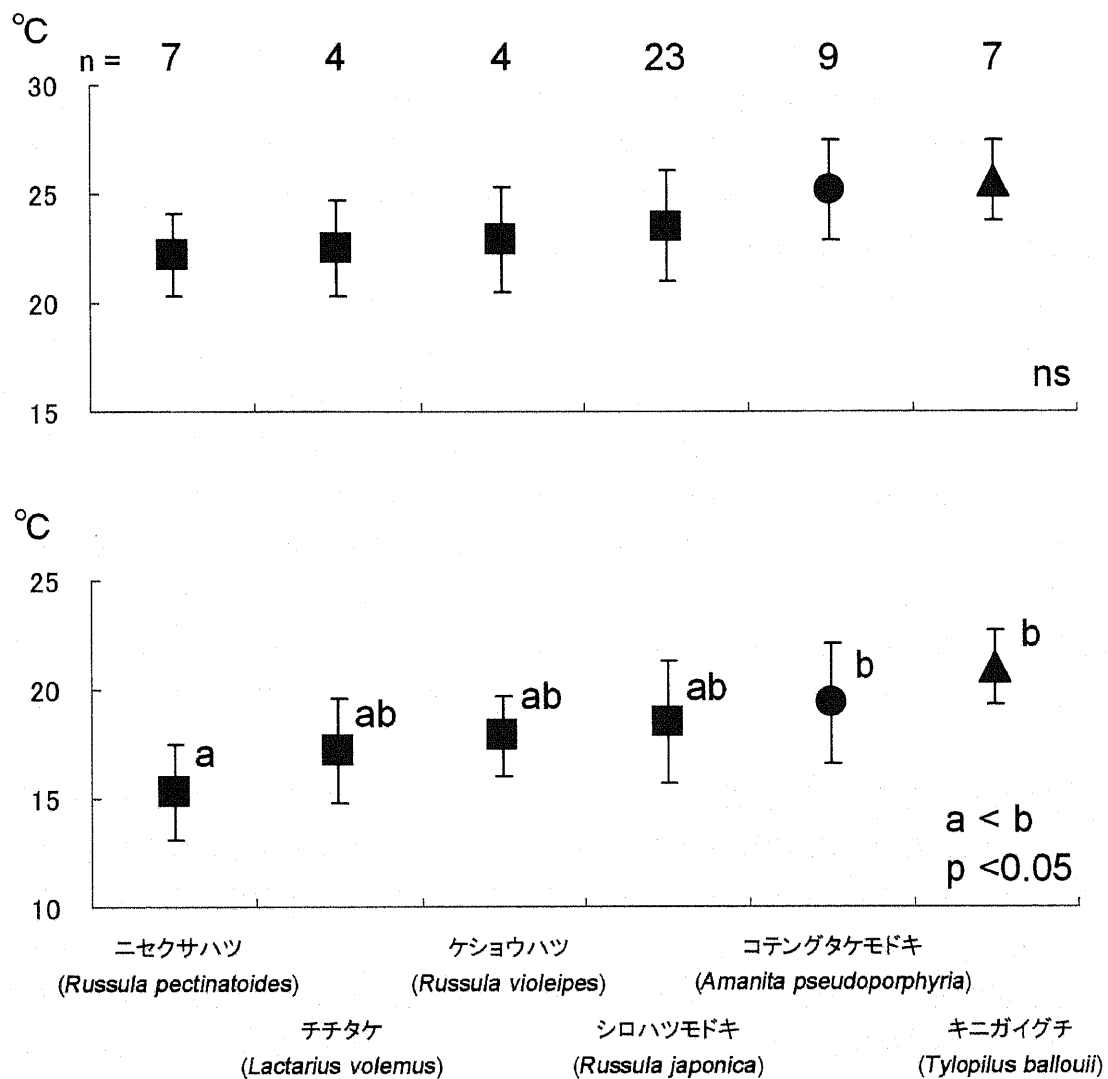


図 4-11 外生菌根菌種間における子実体発生温度条件の比較

上段：最高気温 下段：最低気温

考察

外生菌根菌の子実体は、それぞれの種ごとに異なるフェノロジーを示した。このことから、それぞれの種が特有の生理的特性に基づいて時間的な子実体分布を示していることが示唆される。各調査値において時間経過に伴って種の変遷をみると、千葉演習林においては6・7月にまずケショウハツが子実体を形成し、その後8・9月にキニガイグチ、コテングタケモドキが、また9・10月にチチタケが子実体を形成した。千葉千城台においては6・7月にニセクサハツ、シロハツモドキが子実体を形成し、9月のコテングタケモドキの後に10月にかけて再度ニセクサハツが子実体を形成した。自然教育園においては、8・9月にキニガイグチが子実体を形成するが、6月から10月の長期間に渡ってシロハツモドキが子実体を形成した。千葉演習林や千葉千城台において、外生菌根菌の種組成が時間経過と共に変遷するのに対して、初夏から秋にかけてシロハツモドキ1種が子実体を形成し続けることは自然教育園における特徴的な外生菌根菌フェノロジーと考えられる。また、自然教育園と同様に都市域に残存する坂戸神社においても9・10月の長期間に渡ってシロハツモドキの子実体形成がみられたことから、シロハツモドキのような少数の種が長期間子実体を形成し続ける傾向が都市林における外生菌根フェノロジーの特性として現れる可能性が示唆される。

シロハツモドキ、コテングタケモドキ、キニガイグチに関して、子実体形成温度条件に調査地間の有意な差は示されなかった。このことからそれぞれの種が調査地にかかわらず一定の子実体形成温度条件を持っていることが示唆される。シロハツモドキ、コテングタケモドキ、キニガイグチ、ニセクサハツ、ケショウハツ、チチタケに関して、種間における子実体形成温度条件は最高気温においていずれの種間においても有意な差を示さなかった。しかし、最低気温においては、ニセクサハツがコテングタケモドキとキニガイグチよりも有意に低い傾向を示した。多くの腐生菌やマツタケにおいて子実体原基形成が低温刺激によって促されることが示されているが(鈴木 1979, 衣川 1963)、野外において外生菌根菌の多くの種が日最低気温近くの低温刺激により子実体を形成している可能性が示唆される。千葉演習林や千葉千城台における子実体形成種の季節的変動に関しては、子実体形成温度条件の低いニセクサハツ、ケショウハツが発生する初夏から、子実体形成温度条件の高いコテングタケモドキ、キニガイグチが発生する夏・秋、再度子実体形成温度条件の低いチチタケ、ニセクサハツが発生する晩秋と、それぞれの種の示す子実体形成温度条件と気温の季節的変動がよく一致している。これらのことから、野外における外生菌根菌の子実体発生フェノロジーが、日最低気温の季節的変動によって規定されている可能性が示唆される。

自然教育園において発生頻度が高く、子実体形成時期も長かったシロハツモドキは、コテングタケ、キニガイグチの子実体形成温度条件と有意な差を示さなかった。つまり、シロハツモドキ、コテングタケモドキ、キニガイグチの子実体が形成されている時期は互い

に他の種も子実体を形成可能な温度条件にある可能性が高いと考えられる。自然教育園においては、テングタケ科の種数・頻度ともに少なくなる傾向が示され、千葉千城台や千葉演習林において高い頻度で発生したコテングタケモドキもまた自然教育園においては発生がみられなかった。千葉千城台や千葉演習林においてコテングタケモドキの発生がみられたのは主に 9 月であったが、自然教育園においてはこの時期にシロハツモドキが高い頻度で発生した。外生菌根菌の子実体形成温度条件とフェノロジーに着目すると、自然教育園においてコテングタケモドキなどのテングタケ科の菌種からシロハツモドキへ種の置き換えが起こっている可能性が示唆される。

第4節 小括

各調査地における子実体発生頻度は、8月を挟んで5月から7月にかけての前期と、9月から11月にかけての後期の二山形を示した。前期の前半、5月から7月前半にかけてはリター分解菌や腐朽木材分解菌が多く発生し、前期の後半から後期の前半にかけては外生菌根菌が多く発生した。腐植分解菌は調査期間を通して発生がみられ、特にリター分解菌・腐朽木材分解菌・外生菌根菌の発生が少なくなった後期の後半においてもヒメツチグリ科の子実体が発生した。このように常緑広葉樹林の子実体発生フェノロジーにおいて菌類の生活型と関連した種組成の推移が示唆された。

子実体形成温度条件は調査地による有意差がみられず、それぞれの種が固有の子実体形成温度条件を持っていることが示唆された。特にリター分解菌・腐朽木材分解菌・腐植分解菌では、科・属レベルの分類群内において子実体形成温度条件の調査地による有意差がみられず、多くの種が特定の温度条件を共有していることが示唆された。また、自然条件下の樹林においては日最低気温が子実体形成温度条件として重要な役割を果たしている可能性が示唆された。また、子実体発生フェノロジーにおける種組成の推移は、各種群が示す子実体形成温度条件に規定されている可能性が示唆された。

外生菌根菌に関して、自然教育園において発生頻度の特に高かったシロハツモドキ (*Russula japonica*) は千葉千城台・千葉演習林において発生頻度の高かったコテングタケモドキ (*Amanita pseudoporphyria*) と子実体形成温度条件・発生時期に重なりが示された。外生菌根菌の種数が少ない自然教育園において、コテングタケモドキなどのテングタケ科の菌種からシロハツモドキへ種の置き換えが起こっている可能性が示唆された。

第5章 子実体平面分布様式と環境要因

概観

本章の第1節では各調査コドラートにおける子実体の発生位置をマップに示し、 $m^* \cdot m$ 相関法 (Iwao 1968, Iwao and Kuno 1971) により子実体の分布様式の解析を行った。

第2節では基質に基づく生活型間の子実体発生位置の重なりを ω 指数 (Iwao 1977) により解析し、異なる生活型間の相互作用について考察を行った。

第3節では異なる年次における子実体発生位置の重なりを ω 指数を用いて解析し、子実体発生位置の経年変化について考察を行った。

第4節ではリター分解菌、腐植分解菌、外生菌根菌の子実体発生位置と林床のリター堆積厚との関係を解析し、林床のリター堆積環境と子実体発生様式について考察を行った。

第5節では木材腐朽菌・腐朽木材分解菌の子実体発生位置と木本植物の立木位置との関係を解析し、木本植物相と木質リターの分解菌の発生様式について考察を行った。

以上の知見により、常緑広葉樹林における菌類子実体の発生様式と、発生様式に影響を与える環境要因、樹林が都市化することによる発生様式の変異について考察を行った。

第1節 常緑広葉樹林における菌類子実体分布様式

はじめに

菌類が林床平面上に占める位置を特定することは、菌類の生態を考察する上で重要な課題である。しかし、土壌やリター堆積層のなかで菌糸を直接観察し種を同定することは困難であるため、子実体の発生位置が菌類の棲息場所を示す一つの指標として用いられてきた。その方法には、子実体の発生位置のマップを作成し視覚的に菌糸のつながりを考察するマップ法、調査地を小さなグリッドに分割し発生する子実体の頻度、現存量を指標とするグリッド法がある。

マップ法では、マツ林 (小川 1977a)、コメツガ・ダケカンバ・アオモリトドマツ林 (Ogawa 1977b)、ブナ・イヌブナ林 (小川ら 1981)において腐生菌・菌根菌の子実体が形成される位置が調べられ、それぞれの菌が落葉堆積層や土壌中に排他的なコロニーを形成することが示されている。さらに、菌根菌の形成するコロニーの形態、菌糸体構造の形態によって菌根菌の生活型の分類がなされている (小川 1981)。また、Dahlberg and Stenlid (1990) はヨーロッパアカマツ林において発生したアマタケについて、子実体の発生位置と体細胞和合性によるクローン解析によって、コロニーの拡大様式について考察を行っている。

グリッド法では、Murakami (1987, 1989) がスダジイの優占する常緑広葉樹林において菌根菌と一部腐朽菌についてコロニーの優占面積と子実体の発生頻度により分布様式の分類を行っている。また Tyler (1994) はカバノキ科の優占する落葉広葉樹林において小グリッド内における優占外生菌根菌種を推定し、分類的に近い種がより強い競争関係によって排他的なコロニー形成していることを示した。

グリッド法による視覚的な分布様式の解析からさらに、数学的な手段による分布様式の解析が行われている。Fukiharu and Kato (1997) は $m^* \cdot m$ 相関解析法 (Iwao 1968, Iwao and Kuno 1971) により、スダジイの優占する常緑広葉樹林に発生した外生菌根菌と一部の腐生菌について子実体発生位置の分布集中度について解析を行った。また、Miyamoto and Igarashi (2004) はドイツトウヒ林に発生するモリノカレバタケ属の落葉分解菌に関して、子実体発生グリッドの継続性を G 検定により解析した。

これらの子実体の発生位置に関する研究により、外生菌根菌やリター分解菌が林床に競争的で排他的なコロニーを形成していることが明らかにされ、さらに孢子散布・菌糸束の進展などによりコロニーの形状が次第に変動していることが示された。菌類のコロニーに関するこれらの知見は、菌類の生態、繁殖様式を明らかにする上で重要な知見であるが、これらの研究が主に外生菌根菌と一部のリター分解菌を主な対象としていることから、木材腐朽菌、腐朽木材分解菌、腐植分解菌の子実体分布様式についても同様に分布特性を把握することが森林生態系における菌類生態系をより詳細に明らかにするためには重要な知見であると考えられる。

本節では、各調査コドラートにおける子実体発生位置をマップに示し子実体の分布様式の概観を示したのち、 $m^* \cdot m$ 相関法を用いて子実体分布の集散性を数学的に解析した。さらに各菌種、生活型における子実体分布様式と生態的特性に関する考察を行った。

調査方法

調査地と子実体調査

自然教育園、千城台北、千葉演習林において子実体の発生状況に関する調査を行った。子実体調査は、 $10\text{m} \times 10\text{m}$ の調査用コドラートを各調査地にそれぞれ3つずつ設置した。

調査コドラート内において発生した菌類の子実体を形態的特徴により同定し、種名とコドラート内での位置を記録した。調査コドラート内における子実体の発生位置は 0.1m 単位で記録し、1つの子実体を1個体として以下の解析に用いた。この子実体調査は2000年8月より2003年11月まで、12月から4月の期間を除いて月に2度の頻度で子実体の調査を行った。

$m^* \cdot m$ 相関法

個体の分布様式を解析するために $m^* \cdot m$ 相関法を使用した。平均混み合い度(m^*)は、調査地を小グリッドで分割した際に、1個体に対して、同じ小グリッドに存在する他個体の平均値として表される (Lloyd 1967)

$$m^* = \frac{\sum X_i (X_i - 1)}{\sum X_i}$$

X_i は i 番目の小グリッド内に存在する個体数。

平均混み合い度は小グリッド当たりの平均個体数と線形の相関 ($m^* = Am + B$) を示すことが示されている (Iwao 1968)。この相関関係で傾き A は "density-contagiousness coefficient (密度集中係数)" として個体分布の集中度を示す指標とされる。個体がランダムに存在する場合には $A=1$ であり、 $A>1$ の場合は集中分布、 $A<1$ の場合は一様分布である。切片 B は "index of basic contagion (基本集中指数)" として分布の基本要素を示す指標とされる。切片が0以下を示すときは独立した個体が分布しており、切片が0より大きいとき複数の個体からなるコロニーが分布していることを示す。

本研究では、 $10\text{m} \times 10\text{m}$ のコドラートを16、64、256の小グリッドに分割し算出した平均こみあい度と平均個体数により回帰分析を行った。

結果

自然教育園、千葉千城台、千葉演習林の各調査コドラートにおいて調査期間中に発生した子実体の出現位置図を示した（図 5-1～9）。リター分解菌は、発生頻度の低かった千葉演習林を除いて、いずれの調査地においても林床上の広範囲にわたって子実体が発生した。異なる種の子実体が互いに近接して発生することが多いが、アマタケ（*Collybia confluens*）などモリノカレバタケ属の子実体では集中して分布する地点がみられた（図 5-1a, 5-6a）。

木材腐朽菌もリター分解菌と同様に林床上の広範囲にわたって発生がみられた。発生頻度の高かったウチワタケ（*Microporus flabelliformis*）、ツヤウチワタケ（*Microporus vernicipes*）は同種の子実体を集中して発生させている地点がみられたが、同時に多種の子実体も混生していた（図 5-1b, 5-2b, 5-3b, 5-5b）。

腐朽木材分解菌は、林床上の広範囲に子実体を形成することではなく、出現位置に偏りがみられた。出現頻度の高かったイタチタケ（*Psathyrella candolliana*）、ウラベニガサ（*Pluteus atricapillus*）では互いに近接して発生したが、ニガクリタケ（*Naematoloma fasciculare*）は同種の子実体が集中して分布する地点がみられた（図 5-5c）

腐植分解菌は、腐朽木材分解菌と同様に出現位置に偏りがみられた。それぞれの種は互いに他種と重ならない位置に発生し、発生頻度の高かったエリマキツチグリ（*Geastrum triplex*）、ピロードツエタケ（*Oudemansiella pudens*）でその傾向が強くみられた（図 5-1d, 5-3d, 5-4d）。

外生菌根菌は、腐朽木材分解菌や腐植分解菌と同様に出現位置に偏りがみられた。それぞれの種は互いに他種と重ならない位置に集中して発生した。特に出現数の多かった千葉演習林のような調査地においても他種と出現位置が重なることは少なく、それぞれの種の優占する区域が細かいモザイク状に分布した（図 5-7e, 5-8e）。

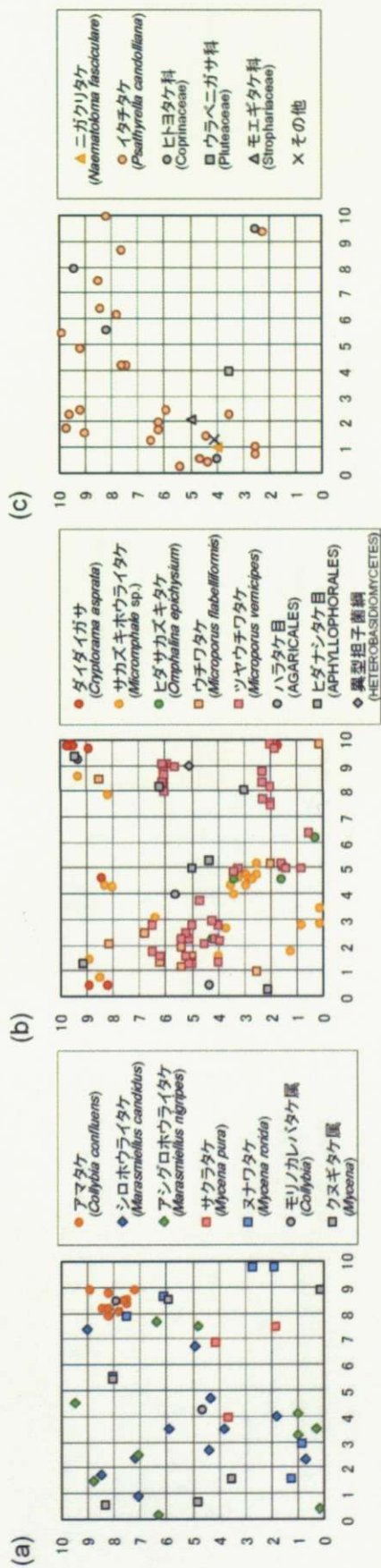
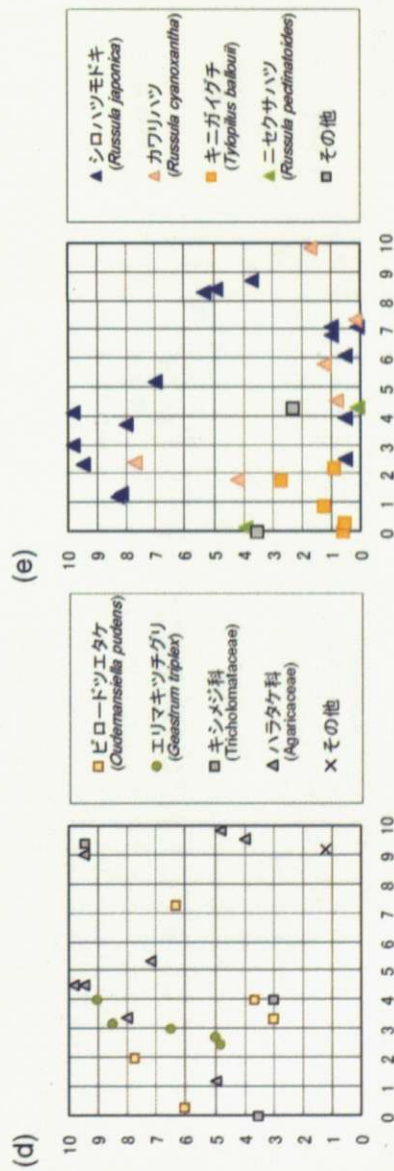


図5-1 自然教育園Aコドラートにおける

子実体発生位置図

- (a) リター分解菌 (b) 木材腐朽菌
(c) 腐朽木材分解菌 (d) 腐植分解菌
(e) 外生菌根菌



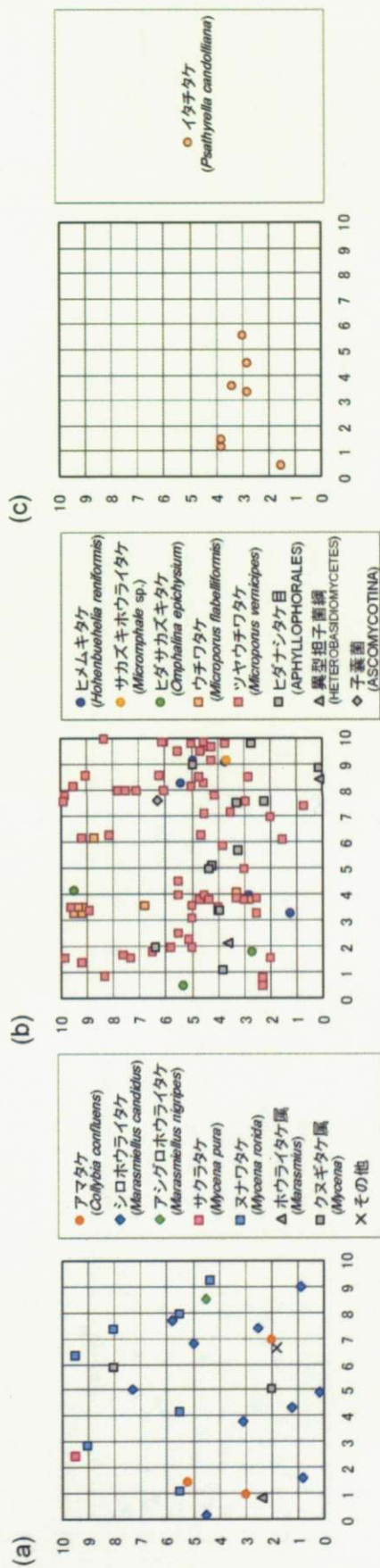
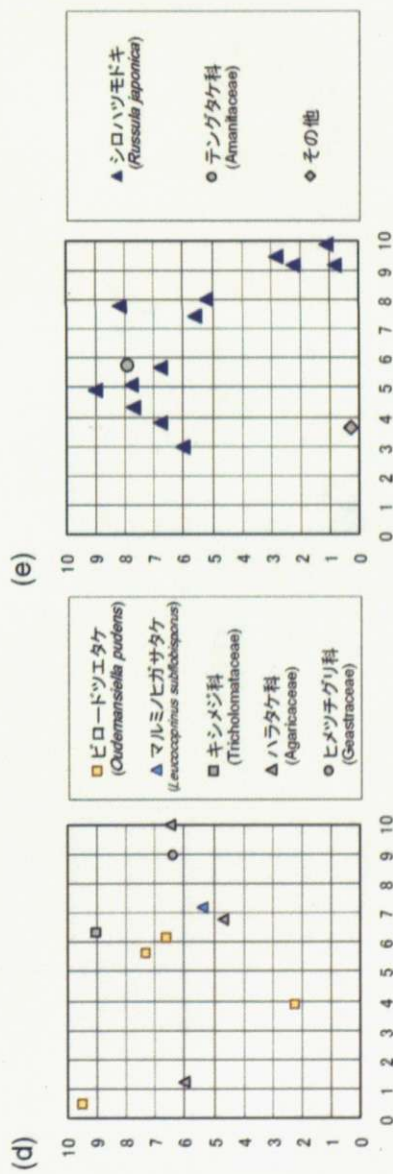


図5-2 自然教育園Bコードラートにおける

子実体発生位置図

- (a) リター分解菌 (b) 木材腐朽菌
(c) 腐朽木材分解菌 (d) 腐植分解菌
(e) 外生菌根菌



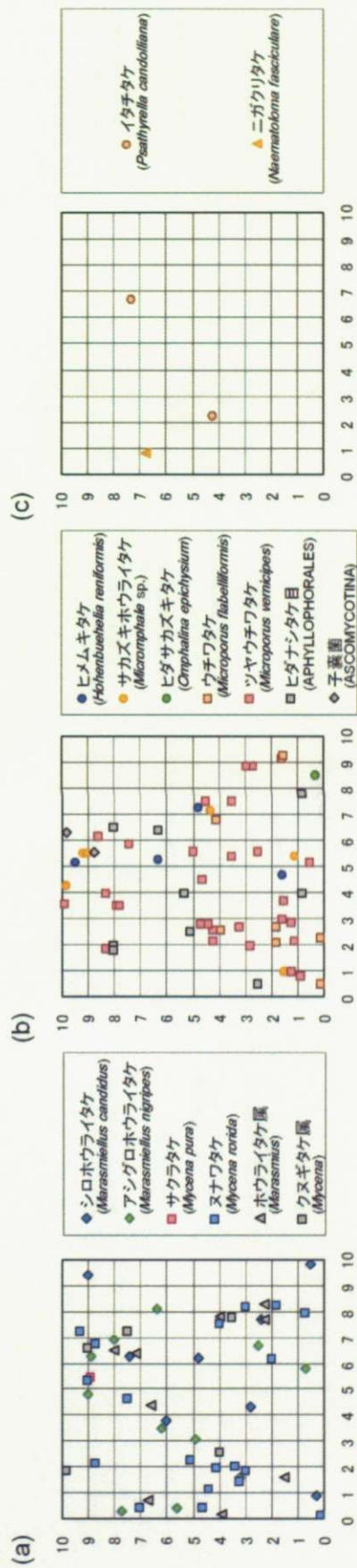
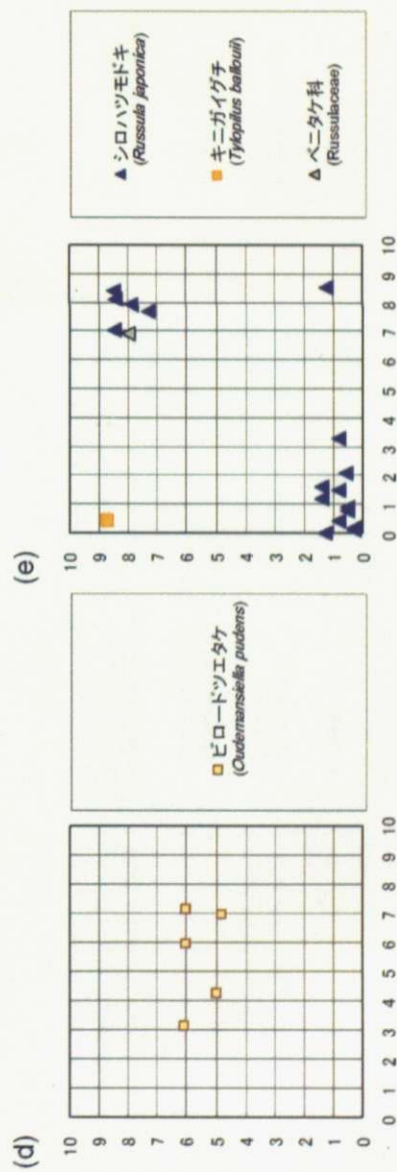


図5-3 自然教育園Cコードシートにおける

子実体発生位置図

- (a) リター分解菌 (b) 木材腐朽菌
 (c) 腐朽木材分解菌 (d) 腐植分解菌
 (e) 外生菌根菌



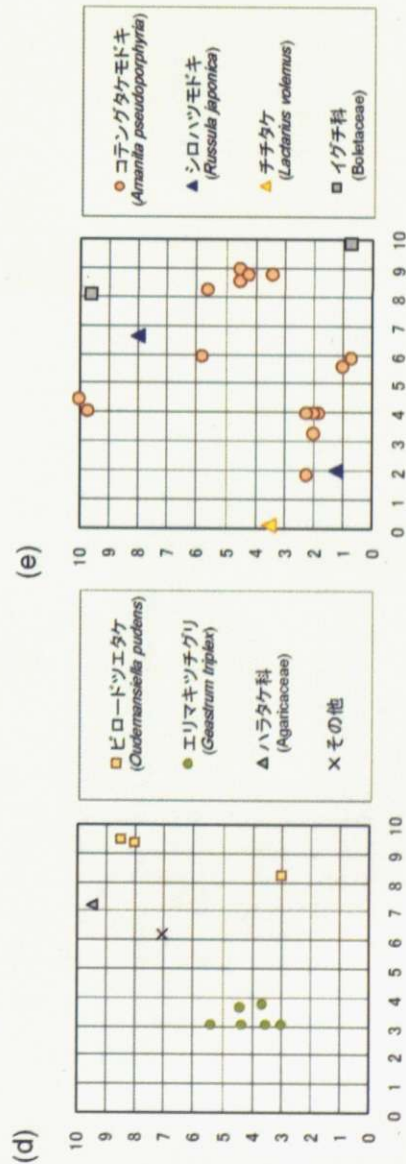
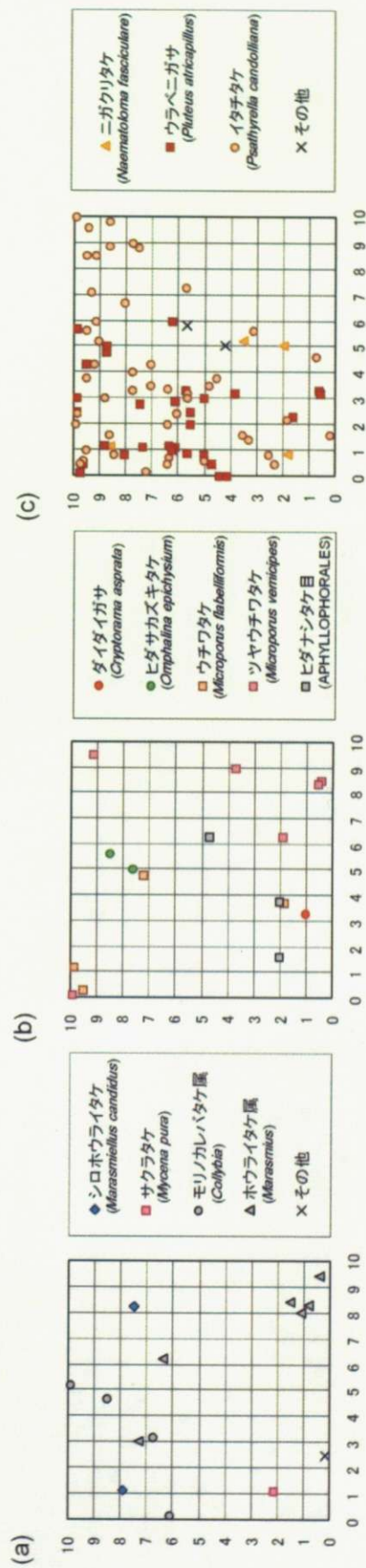


図5-4 千葉千城台Aコドラーにおける

子実体発生位置図

- (a) リター分解菌 (b) 木材腐朽菌
 (c) 腐朽木材分解菌 (d) 腐植分解菌
 (e) 外生菌根菌

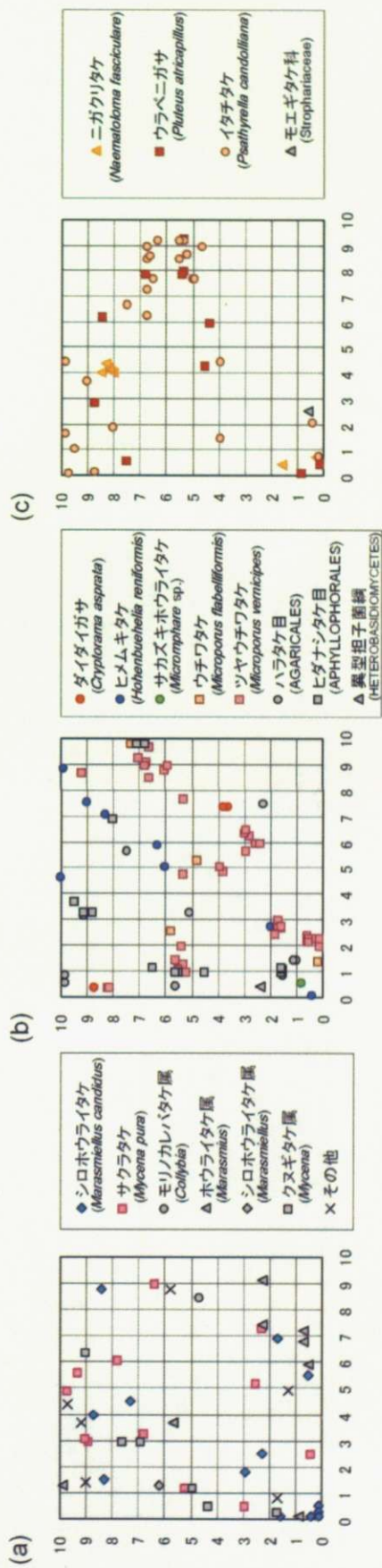
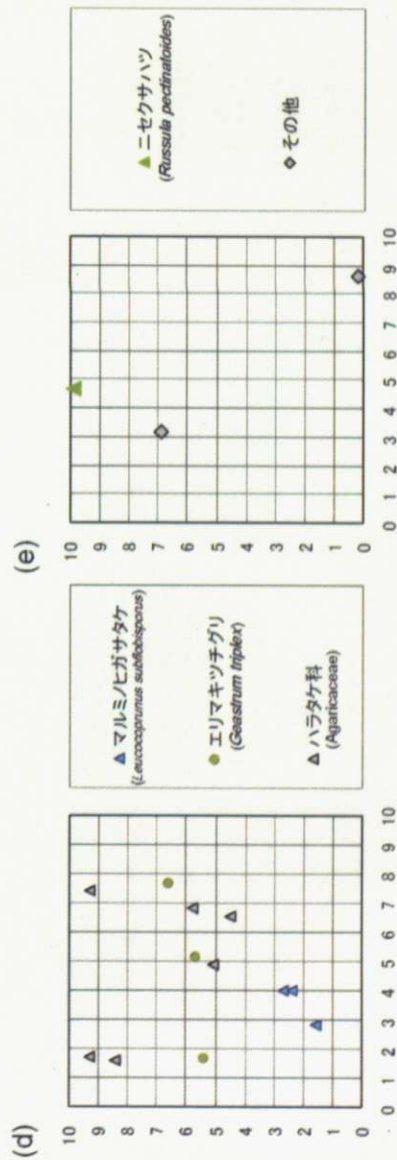


図5-5 千葉千城台Bコドラートにおける

子実体発生位置図

- (a) リター分解菌 (b) 木材腐朽菌
(c) 腐朽木材分解菌 (d) 腐植分解菌
(e) 外生菌根菌



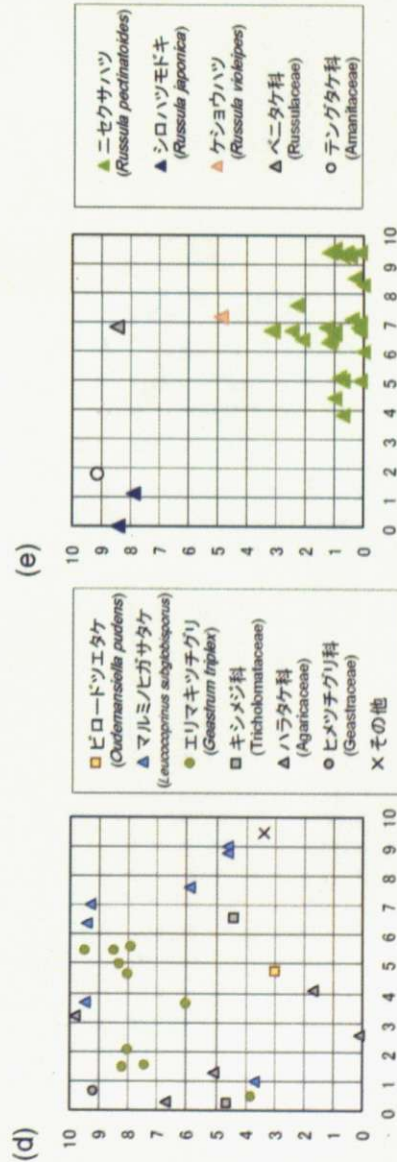
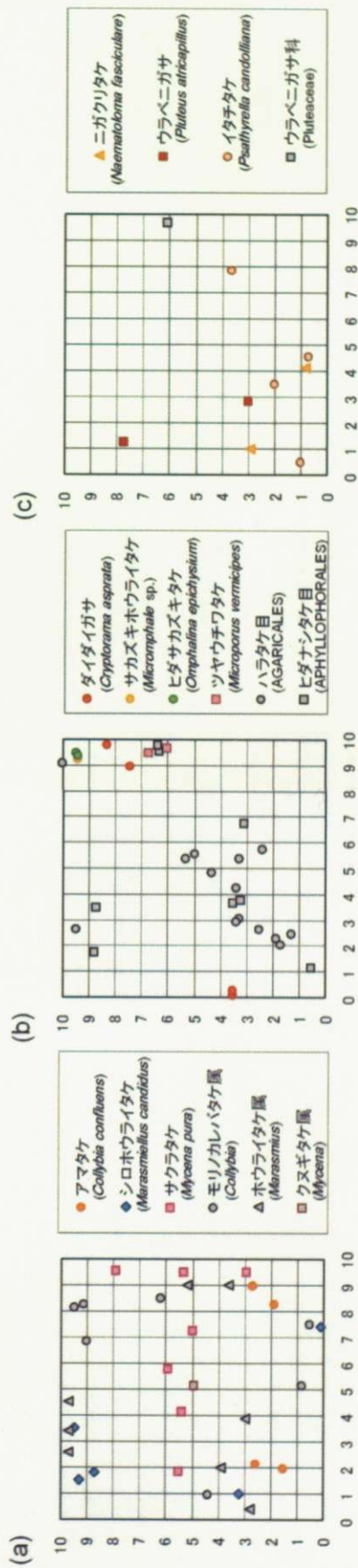


図5-6 千葉千城台Cコードラートにおける
子実体発生位置図

(a) リター分解菌 (b) 木材腐朽菌
(c) 腐朽木材分解菌 (d) 腐植分解菌
(e) 外生菌根菌

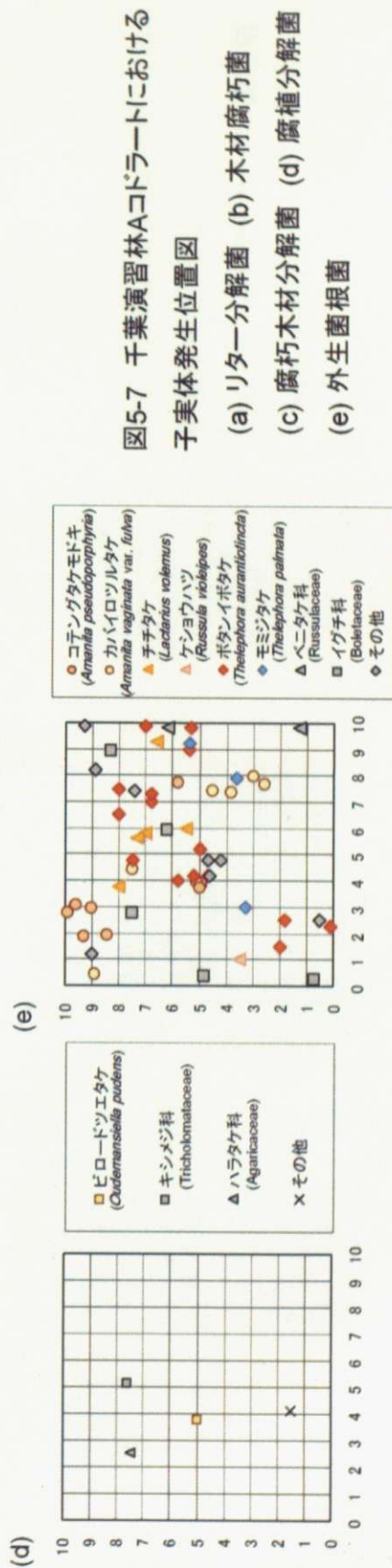
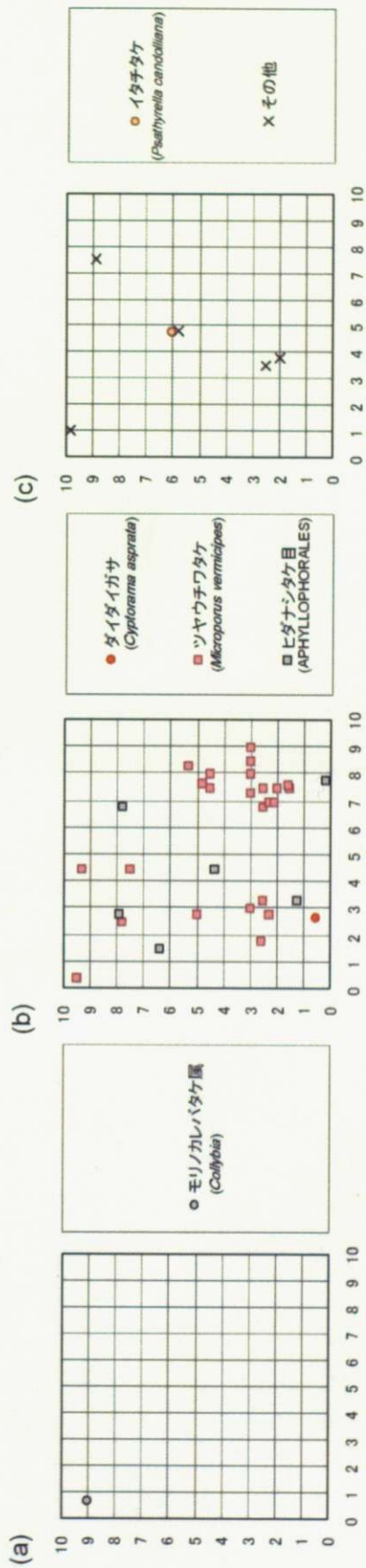


図5-7 千葉演習林Aコドラートにおける
子実体発生位置図
(a) リター分解菌 (b) 木材腐朽菌
(c) 腐朽木材分解菌 (d) 腐植分解菌
(e) 外生菌根菌

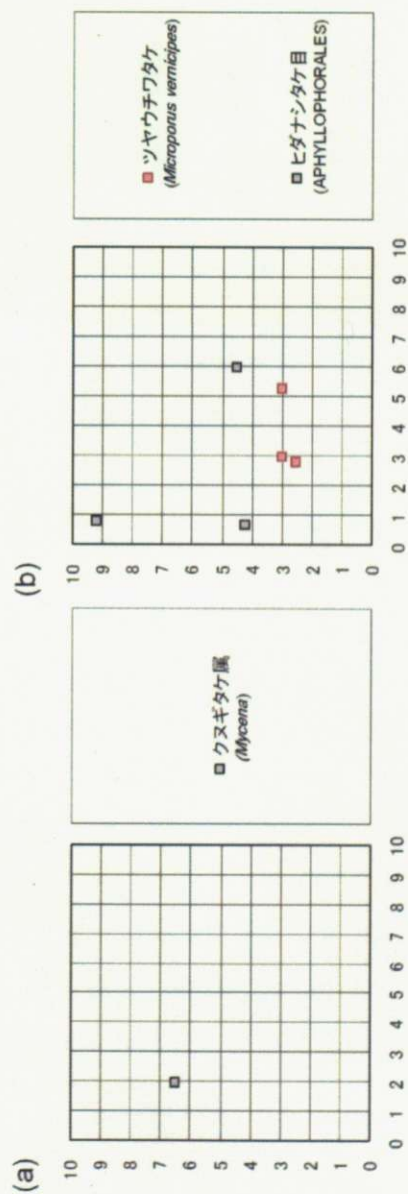
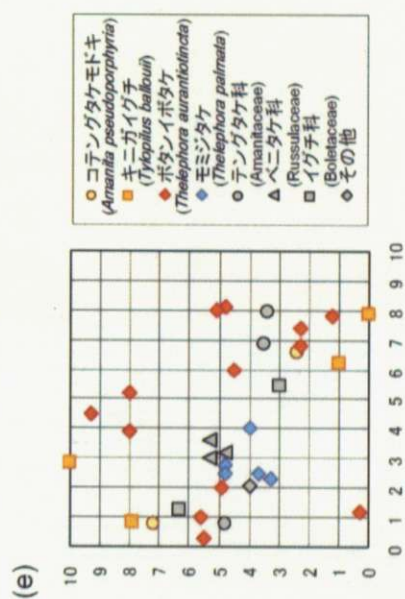


図5-8 千葉演習林Bコドラートにおける

子実体発生位置図

(a) リター分解菌 (b) 木材腐朽菌

(e) 外生菌根菌



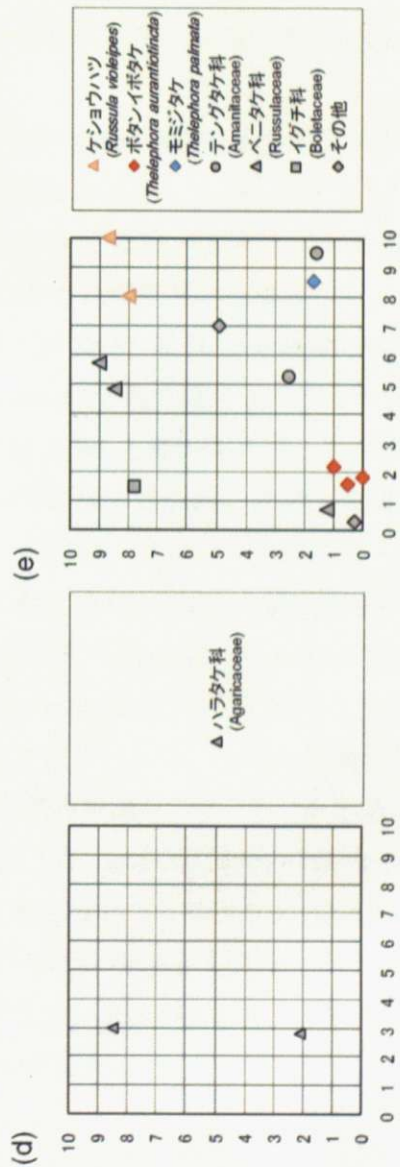


図5-9 千葉演習林Cコードラートにおける

子実体発生位置図

(b) 木材腐朽菌

(c) 腐朽木材分解菌 (d) 腐植分解菌

(e) 外生菌根菌

m*-m 相関法

各調査地において生活型別の子実体発生様式の解析を m*-m 相関法によって行った (表 5-1)。リター分解菌は、密度集中係数の平均値が 1.19、基本集中指数の平均値が 0.07 であった。木材腐朽菌では同様に 1.17, 0.62、腐朽木材分解菌では 2.03, 0.14、腐植分解菌では 1.42, 0.01、外生菌根菌では、1.82, 0.36 であった。

また、各調査地において種別の子実体発生様式の解析を同様に m*-m 相関法によって行った (表 5-2)。リター分解菌ではモリノカレバタケ属、ホウライタケ属の種は密度集中係数が 2.71~12.95 と高い値を示した。一方シロホウライタケ属、クヌギタケ属の種は 0.24~2.16 と低い値を示した。基本集中指数は -0.25~0.67 と低い値を示した。

木材腐朽菌はほとんどの種の密度集中係数は 2 以下の低い値を示したが、シロカイメンタケ (*Tyromyces sambuceus*) (千葉千城台コドラート A) では 3.05、ウチワタケ (自然教育園コドラート A) では 2.70 と比較的高い値を示した。基本集中指数はほとんどの種で 1 以下の低い値を示したが、ツヤウチワタケ (千葉千城台コドラート B) では 2.47 と高い値を示した。

腐朽木材分解菌の密度集中係数は、ウラベニガサが 1.65~2.29、イタチタケが 1.41~2.71 と中程度の値を示したが、ニガクリタケ (千葉千城台コドラート B) では 4.73 と高い値を示した。基本集中指数は、ウラベニガサとイタチタケで -0.11~0.19 と低い値を示したが、ニガクリタケ (千葉千城台コドラート B) では 1.29 と比較的高い値を示した。

腐植分解菌の密度集中係数は、ビロードツエタケが 1.46~2.71 と中程度の値を示したが、マルミノヒガサタケ (*Leucocoprinus subglobisporus*) (千葉千城台コドラート B) では 4.06、エリマキツチグリ (千葉千城台コドラート A) では 9.95 と高い値を示した。基本集中指数はビロードツエタケ、マルミノヒガサタケ、エリマキツチグリ共に -0.11~0.38 と低い値を示した。

外生菌根菌の密度集中係数は、テングタケ科の種で 0.68~1.84 と低い値を示した。ベニタケ科の種は最低で 1.02 を示したが、シロハツモドキ (*Russula japonica*) (自然教育園コドラート C) で 4.71、ニセクサハツ (*Russula pectinatoides*) (千葉千城台コドラート C) で 4.11、チチタケ (*Lactarius volemus*) (千葉演習林コドラート A) で 3.90 と高い値を示した。イグチ科のキニガイグチ (*Tylopilus balloui*) (自然教育園コドラート A) もまた 6.10 と高い値を示した。ヒダナシタケ目のボタンイボタケ (*Thelephora aurantiotincta*) は最低で 0.50 を示したが (千葉演習林コドラート A)、千葉演習林コドラート C では 6.10 と高い値を示した。基本集中指数はほとんどの種で 1 以下の低い値を示したが、コテングタケモドキ (*Amanita pseudoporphyraria*) (千葉演習林コドラート A) では 1.36、ニセクサハツ (千葉千城台コドラート C) では 1.71 と比較的高い値を示した。

表5-1 m*-m相関法による子実体発生様式解析

調査地	リター分解菌		木材腐朽菌		腐朽木材分解菌		腐植分解菌		外生菌根菌	
	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
自然教育園A	1.12	0.25	1.19	1.41	1.68	0.22	1.41	0.08	1.49	0.08
自然教育園B	0.98	0.04	1.37	0.33	2.74	-0.05	1.22	0.07	1.03	-0.02
自然教育園C	1.17	0.08	1.12	0.21			1.46	-0.07	3.80	0.24
千葉千城台A	1.37	-0.05	0.76	0.13	1.38	0.21	2.37	0.06	1.13	0.12
千葉千城台B	1.59	0.00	1.54	1.84	2.26	0.24	0.76	-0.08		
千葉千城台C	0.90	0.08	1.27	0.54	1.20	0.00	1.27	0.00	3.25	1.47
千葉演習林A			1.03	0.51	1.12	0.28			1.07	0.97
千葉演習林B			1.02	-0.06					1.17	0.04
千葉演習林C			1.20	0.67	3.81	0.08			1.59	-0.05
average	1.19	0.07	1.17	0.62	2.03	0.14	1.42	0.01	1.82	0.36

A: density-contagiousness coefficient B: index of basic contagion

表5-2 m*-m相関法による子実体分布様式解析

属	種小名	和名	調査地	A	B
リター分解菌					
<i>Collybia</i>	<i>dryophila</i>	アマタケ	自然教育園A	6.95	0.57
<i>Marasmiellus</i>	<i>candidus</i>	シロホウライタケ	自然教育園A	1.11	-0.03
<i>Marasmiellus</i>	<i>candidus</i>	シロホウライタケ	自然教育園B	0.24	0.07
<i>Marasmiellus</i>	<i>candidus</i>	シロホウライタケ	自然教育園C	0.57	-0.04
<i>Marasmiellus</i>	<i>candidus</i>	シロホウライタケ	千葉千城台B	2.16	0.67
<i>Marasmiellus</i>	<i>candidus</i>	シロホウライタケ	千葉千城台C	1.46	-0.07
<i>Marasmiellus</i>	<i>nigripes</i>	アシグロホウライタケ	自然教育園A	1.34	-0.03
<i>Marasmiellus</i>	<i>nigripes</i>	アシグロホウライタケ	自然教育園C	0.60	-0.06
<i>Marasmius</i>	<i>maximus</i>	オオホウライタケ	千葉千城台A	12.95	-0.25
<i>Marasmius</i>	<i>pulcherripes</i>	ハナオチバタケ	千葉千城台B	5.76	-0.17
<i>Marasmius</i>	<i>pulcherripes</i>	ハナオチバタケ	千葉千城台B	2.71	0.22
<i>Mycena</i>	<i>pura</i>	サクラタケ	千葉千城台B	1.02	0.06
<i>Mycena</i>	<i>rorida</i>	ヌナワタケ	自然教育園B	0.57	-0.04
<i>Mycena</i>	<i>rorida</i>	ヌナワタケ	自然教育園C	1.99	-0.16
<i>Crinipellus</i>	<i>stipitaria</i>	ニセホウライタケ	千葉千城台C	1.46	-0.07
木材腐朽菌					
<i>Cyptotrama</i>	<i>asprata</i>	ダイダイガサ	自然教育園A	1.66	1.59
<i>Cyptotrama</i>	<i>asprata</i>	ダイダイガサ	千葉千城台C	1.86	0.28
<i>Hohenbuehelia</i>	<i>reniformis</i>	ヒメムキタケ	自然教育園B	1.46	-0.07
<i>Hohenbuehelia</i>	<i>reniformis</i>	ヒメムキタケ	千葉千城台B	1.14	-0.08
<i>Microphale</i>	<i>sp.</i>	サカズキホウライタケ	自然教育園A	1.66	0.96
<i>Strobilurus</i>	<i>ohshimae</i>	スギエダタケ	千葉千城台B	0.68	0.11
<i>Microporus</i>	<i>flabelliformis</i>	ウチワタケ	自然教育園A	2.70	-0.10
<i>Microporus</i>	<i>flabelliformis</i>	ウチワタケ	自然教育園B	1.00	0.98
<i>Microporus</i>	<i>flabelliformis</i>	ウチワタケ	自然教育園C	1.71	0.13
<i>Microporus</i>	<i>flabelliformis</i>	ウチワタケ	千葉千城台A	1.52	0.17
<i>Microporus</i>	<i>vernicipes</i>	ツヤウチワタケ	自然教育園A	1.69	1.07
<i>Microporus</i>	<i>vernicipes</i>	ツヤウチワタケ	自然教育園B	1.43	0.14
<i>Microporus</i>	<i>vernicipes</i>	ツヤウチワタケ	自然教育園C	1.21	0.07
<i>Microporus</i>	<i>vernicipes</i>	ツヤウチワタケ	千葉千城台B	1.15	2.47
<i>Microporus</i>	<i>vernicipes</i>	ツヤウチワタケ	千葉千城台C	1.16	0.74
<i>Tyromyces</i>	<i>sambuceus</i>	シロカイメンタケ	千葉千城台A	3.05	0.83
<i>Tyromyces</i>	<i>sambuceus</i>	シロカイメンタケ	千葉千城台C	2.29	-0.08

A: density-contagiousness coefficient B: index of basic contagion

表5-2 m*-m相関法による子実体分布様式解析(つづき)

属	種小名	和名	調査地	A	B
腐朽木材分解菌					
<i>Pluteus</i>	<i>atricapillus</i>	ウラベニガサ	千葉千城台A	1.65	0.19
<i>Pluteus</i>	<i>atricapillus</i>	ウラベニガサ	千葉千城台B	1.71	0.09
<i>Pluteus</i>	<i>atricapillus</i>	ウラベニガサ	千葉演習林A	2.29	-0.08
<i>Psathyrella</i>	<i>candoliana</i>	イタチタケ	自然教育園A	1.50	0.17
<i>Psathyrella</i>	<i>candoliana</i>	イタチタケ	自然教育園B	2.74	-0.05
<i>Psathyrella</i>	<i>candoliana</i>	イタチタケ	千葉千城台A	1.41	-0.11
<i>Psathyrella</i>	<i>candoliana</i>	イタチタケ	千葉千城台B	2.74	-0.02
<i>Psathyrella</i>	<i>candoliana</i>	イタチタケ	千葉千城台C	2.29	-0.08
<i>Naemotoloma</i>	<i>gracile</i>	ニガクリタケ	千葉千城台B	4.73	1.29
腐植分解菌					
<i>Oudemansiella</i>	<i>pudens</i>	ビロードツエタケ	自然教育園A	1.46	-0.07
<i>Oudemansiella</i>	<i>pudens</i>	ビロードツエタケ	自然教育園B	1.52	0.17
<i>Oudemansiella</i>	<i>pudens</i>	ビロードツエタケ	自然教育園C	1.46	-0.07
<i>Oudemansiella</i>	<i>pudens</i>	ビロードツエタケ	千葉千城台A	2.71	0.22
<i>Leucocoprinus</i>	<i>subglobisporus</i>	マルミノヒガサタケ	千葉千城台B	4.06	-0.11
<i>Leucocoprinus</i>	<i>subglobisporus</i>	マルミノヒガサタケ	千葉千城台C	0.50	0.38
<i>Geastrum</i>	<i>triplex</i>	エリマキツチグリ	自然教育園A	1.46	-0.07
<i>Geastrum</i>	<i>triplex</i>	エリマキツチグリ	千葉千城台A	9.95	-0.10
<i>Geastrum</i>	<i>triplex</i>	エリマキツチグリ	千葉千城台B	1.46	-0.07
<i>Geastrum</i>	<i>triplex</i>	エリマキツチグリ	千葉千城台C	1.46	0.13
外生菌根菌					
<i>Amanita</i>	<i>pseudoporphyria</i>	コテングタケモドキ	千葉千城台A	1.84	0.18
<i>Amanita</i>	<i>pseudoporphyria</i>	コテングタケモドキ	千葉演習林A	0.71	1.36
<i>Amanita</i>	<i>vaginata</i> var. <i>vaginata</i>	カバイロツルタケ	千葉演習林A	0.68	0.44
<i>Russula</i>	<i>cyanoxantha</i>	カワリハツ	自然教育園A	1.02	-0.06
<i>Russula</i>	<i>japonica</i>	シロハツモドキ	自然教育園A	1.71	-0.08
<i>Russula</i>	<i>japonica</i>	シロハツモドキ	自然教育園B	1.23	-0.08
<i>Russula</i>	<i>japonica</i>	シロハツモドキ	自然教育園C	4.71	0.23
<i>Russula</i>	<i>pectinatoides</i>	ニセクサハツ	千葉千城台C	4.11	1.71
<i>Lactarius</i>	<i>volemus</i>	チチタケ	千葉演習林A	3.90	0.00
<i>Tylopilus</i>	<i>ballouii</i>	キニガイグチ	自然教育園A	6.10	0.00
<i>Thelephora</i>	<i>aurantiotincta</i>	ボタンイボタケ	千葉演習林A	1.24	0.29
<i>Thelephora</i>	<i>aurantiotincta</i>	ボタンイボタケ	千葉演習林B	0.50	0.08
<i>Thelephora</i>	<i>aurantiotincta</i>	ボタンイボタケ	千葉演習林C	6.10	0.33
<i>Thelephora</i>	<i>palmeta</i>	モミジタケ	千葉演習林B	4.39	0.20

A: density-contagiousness coefficient B: index of basic contagion

考察

リター分解菌

リター分解菌の子実体分布様式は、属によって異なる傾向を示した。モリノカレバタケ属、ホウライタケ属の種は分布集中度が高く、シロホウライタケ属、クヌギタケ属の種は分布集中度が低かった。

Fukiharu and Kato (1997) はスダジイの優占する常緑広葉樹林において発生した菌類子実体について、 $m^* \cdot m$ 相関法により分布集中度を解析している。リター分解菌についてはモリノカレバタケ属、ホウライタケ属について解析されており、モリノカレバタケ属の種が集中分布し、ホウライタケ属の種がランダム分布することを示した。Yamashita and Hijii (2006) はアカマツとコナラの混交林において発生した菌類子実体について、 $I\delta$ 指数 (Morisita 1959, 1962) により分布集中度を解析している。リター分解菌についてはモリノカレバタケ属、ホウライタケ属、クヌギタケ属について解析されており、それぞれ集中分布していることを示している。本研究においてはクヌギタケ属の種は集中分布を示さなかったが、これは Yamashita and Hijii (2006) が $I\delta$ 指数を算出する際に 1 m 間隔でグリッドを設定しているために、グリッドよりも大きいクヌギタケ属の分布集中度を高く評価しているためと考えられる。しかし、属間の比較ではモリノカレバタケ属の $I\delta$ 指数は、ホウライタケ属、クヌギタケ属よりも有意に高く、モリノカレバタケ属がホウライタケ属やクヌギタケ属よりも強い集中分布を示す傾向は本研究に一致した。

これらの分布集中度の異なる種が複数存在し林床上に広く分布することで、結果的にリター分解菌全体の分布集中度は低くほぼランダムに子実体が形成されていることが示唆される。

木材腐朽菌と腐朽木材分解菌

木材腐朽菌の子実体分布様式は、ハラタケ目においてもヒダナシタケ目においても概ねランダムに子実体を形成する傾向を示した。このことは木質リターの分布がランダムであることを示唆している。しかし、より腐朽段階の進んだ木質リターを分解する腐朽木材分解菌の分布集中度は木材腐朽菌よりも有意に高く ($p < 0.05$)、また林床上における子実体の分布域も限られていた。特に分布集中度の高かった自然教育園コドラート B や千葉千城台コドラート B ではイタチタケやニガクリタケが集中して発生する場所が存在し、全体の分布集中度も結果として高くなっていると考えられる。

腐植分解菌

腐植分解菌の子実体分布様式は、概ねランダムから弱い集中分布を示した。また種ごとの子実体分布様式も概ねランダムから弱い集中分布を示した。しかしそれぞれの種の子実体発生位置は互いに重ならないため、土壤中に排他的なコロニーを形成して腐植を分解し

ていることが示唆される。

外生菌根菌

外生菌根菌の子実体分布様式は概ねランダムから弱い集中分布を示したが、自然教育園コドラート C や千葉千城台コドラート C では強い集中分布を示した。種ごとの子実体分布様式ではテングタケ科の種では弱い一様分布から弱い集中分布を示した。ベニタケ科、イグチ科、イボタケ科の種では調査地によっては強い集中分布を示した。

Fukiharu and Kato (1997) ではベニタケ科の種の密度集中係数が 0.77~7.58 と幅の広い値を取ったことを示しており、鉱質土層から発生し集中分布を示すグループ（シロハツモドキなど）、腐植質土層から発生し弱い集中分布を示すグループ（カレバハツなど）、ランダム分布を示すグループ（カラムラサキハツ）に分類した。しかし本研究では、シロハツモドキ (*Russula japonica*) で密度集中係数が 1.23~4.71、ボタンイボタケ (*Thelephora aurantiotincta*) で 1.24~6.10 と幅の広い値を取っており、種や生息層以外の要因によっても分布様式が影響を受けることが示唆される。

多くのコドラートでは、様々な分布様式を持つ種群によって全体的にはランダムから弱い集中分布を示したが、強い集中分布を示す自然教育園コドラート C や千葉千城台コドラート C では種の多様性が低下しており、特定の種のコロニーにおいてのみ子実体が形成される傾向がみられた。

小川 (1981) は菌根菌の生態的性質としてコロニーの形態や菌糸体の構造に基づいて生活型の分類を行った。本研究で発生頻度の高かったテングタケ属、ベニタケ属、チチタケ属、イグチ属はすべて分散コロニー型に分類されている。この型の菌は A0 層から A 層 B 層と広い範囲に生息し、小さなコロニーを散生する。また高度に発達した根状菌糸束により伸展するため互いに同一場所で共存することができると示している。

本研究においても、外生菌根性の複数種が小面積のコロニーを混生し、モザイク構造を形成していることが示される。この傾向は特に発生種数の多いコドラートにおいて顕著であり、発生種数が減少するにつれそのモザイク構造が崩れる傾向が示唆される。また、発生種数の減少した樹林では、マッピング法で個々のコロニーの輪郭を判別することが困難となるため、コロニーの分布様式については系統解析などによって詳細に解析される必要がある。

第2節 生活型の異なる菌類における子実体分布の重なり

はじめに

単独の菌種や生活型による子実体分布様式や菌類生態を把握するために重要であると同時に、他種や他生活型間の菌種が示す相互作用に関する知見もまた、森林生態系における菌類生態を把握するために重要である。

小川 (1977a), 小川ら (1981) はアカマツ林やブナ・イヌブナ林において菌類の形成するコロニーの形態をマップ法により解析し、同じ生活型だけでなく異なる生活型間であっても生活場所が近接する場合には競争的な相互作用が生じることを示唆している。遠藤 (1972) はまたスダジイの優占する常緑広葉樹林において、子実体の発生位置から外生菌根菌の菌輪を推定し、他種の菌のコロニーが存在することによって菌輪の形状が変わるなどの相互作用を及ぼし合っていると考察している。数学的な手法を用いた解析として、Matsuda and Hiji (1998) はモミ林において発生した外生菌根菌の子実体発生位置の重なりを、 ω 指数 (Iwao 1977) によって解析している。また、Yamashita and Hiji (2006) はアカマツとコナラの混交林において発生したリター分解菌と外生菌根菌の子実体発生位置の重なりを、 C° 指数 (Morisita 1971) によって解析している。これらの解析によっても、生息位置の近接する菌のコロニーは互いに排他的であり競争的に存在していることが示されている。

リター分解菌、腐植分解菌、外生菌根菌は林床においてリター層から腐植質土層に近接して棲息しているため、これらの菌種群においてコロニーの形成に相互作用を及ぼし合っていることが考えられる。また木材腐朽菌と腐朽木材分解菌の子実体発生位置の重なりを解析することによって木質リターの分解過程に関わる菌群の相互作用についての知見を得ることができる。このように生活型の異なる菌群間における相互作用を明らかにすることによって、森林生態系における菌類生態系の構造をより詳細に把握することができるであろう。

本節では、各調査コドラートにおいて各生活型間の子実体形成位置の重なりを、 ω 指数を用いて数学的に解析し、それぞれの菌種の生態と相互作用に関して考察を行った。

調査方法

調査地と子実体調査

自然教育園、千城台北、千葉演習林において子実体の発生状況に関する調査を行った。子実体調査は、10m×10mの調査用コドラートを各調査地にそれぞれ3つずつ設置した。

調査コドラート内において発生した菌類の子実体を形態的特徴により同定し、種名とコドラート内での位置を記録した。調査コドラート内における子実体の発生位置は0.1m単位で記録し、1つの子実体を1個体として以下の解析に用いた。この子実体調査は2000年8月より2003年11月まで、12月から4月の期間を除いて月に2度の頻度で子実体の調査を

行った。

ω指数

リター分解菌、木材腐朽菌、腐朽木材分解菌、腐植分解菌、外生菌根菌の子実体発生位置の分布の重なりを解析するためにω指数を算出した (Iwao 1977)。ω指数は次の式で示される；

$$\gamma \geq \gamma(ind) \text{ のとき} \quad \omega = \frac{\gamma - \gamma(ind)}{1 - \gamma(ind)}$$

$$\gamma \leq \gamma(ind) \text{ のとき} \quad \omega = \frac{\gamma - \gamma(ind)}{\gamma(ind)}$$

ただし、

$$\gamma = \frac{\sum X_i Y_i}{\sqrt{\sum X_i^2 \sum Y_i^2}}$$

$$\gamma(ind) = \left(\frac{\sum X_i \sum Y_i}{\sqrt{\sum X_i^2 \sum Y_i^2}} \right) / N$$

ここで X_i と Y_i は i 番目の小グリッド内における 2 グループそれぞれの個体数、 N はサブコドラートの数を示す。 X と Y の 2 種の分布は、 $\omega = 1$ のときに分布が完全に重なり、 $\omega = 0$ のときにそれぞれ独立して無関係に分布し、 $\omega = -1$ のときに互いに排他的に分布する。

本研究においては、1m 間隔と 2m 間隔で設定した小グリッドにおいてω指数を算出し、子実体分布の重なりを解析した。

結果

各生活型間の子実体発生位置によるω解析の結果を表 5-3 に示す。千葉演習林のコドラート B とコドラート C は外生菌根菌以外の生活型の子実体発生数が少なかったため今回の解析からは除外した。リター分解菌と腐植分解菌のω指数の平均は 1m メッシュで-0.31、2m メッシュで-0.35、腐植分解菌と外生菌根菌のω指数の平均は 1m メッシュで-0.43、2m メッシュで-0.23 であった。リター分解菌と腐植分解菌、腐植分解菌と外生菌根菌は互いに重ならず相反する位置に子実体を形成していることを示している。リター分解菌と外生菌根菌のω指数の平均は 1m メッシュで-0.16、2m メッシュで-0.01 であり、互いの子実体形成位置はそれぞれ独立していることが示唆される。

木材腐朽菌と腐朽木材分解菌の ω 指数の平均は 1m メッシュで 0.07、2m メッシュで 0.14 であり、互いの子実体形成位置はそれぞれ独立していることが示唆される。

木材腐朽菌と外生菌根菌の ω 指数の平均は 1m メッシュで-0.34、2m メッシュで-0.29、腐朽木材分解菌と外生菌根菌の ω 指数の平均は 1m メッシュで-0.52、2m メッシュで-0.19 であった。木材腐朽菌と外生菌根菌、腐朽木材分解菌と外生菌根菌は互いに重ならず相反する位置に子実体を形成していることが示唆される。

表5-3 各生活型間の ω 指数

		自然教育園			千葉千城台			千葉演習林			average†
		A	B	C	A	B	C	A	B	C	
リター分解菌	木材腐朽菌	-0.27 0.18	-0.01 0.03	0.17 0.01	0.05 0.19	0.07 0.30	0.07 0.33	0.10 -0.19	-1.00 -1.00		0.02 0.12
	腐朽木材分解菌	-0.01 -0.09	0.05 0.03	0.23 0.22	0.01 0.07	0.31 0.29	-0.65 -0.01	-1.00 0.29			-0.15 0.12
	腐植分解菌	0.02 -0.12	0.00 -0.13	0.07 0.02	-1.00 -0.85	-0.31 -0.39	0.05 0.03	-1.00 -1.00			-0.31 -0.35
	外生菌根菌	0.02 -0.18	0.06 -0.17	0.17 0.12	-0.29 -0.02	0.17 0.08	-0.29 0.04	-1.00 0.05	-1.00 -1.00		-0.16 -0.01
木材腐朽菌	腐朽木材分解菌	0.10 0.36	0.12 0.10	0.13 -0.17	0.01 0.16	0.11 0.13	0.05 0.29	0.01 0.08	-1.00 -1.00		0.07 0.14
	腐植分解菌	0.22 0.28	0.00 0.21	0.09 -0.08	-1.00 -0.09	0.04 0.07	-0.52 -0.46	0.06 -0.19	-1.00 -1.00		-0.16 -0.04
	外生菌根菌	-0.23 -0.18	-0.52 -0.30	0.09 0.17	-0.38 -0.06	-0.62 -0.91	-0.82 -0.77	0.11 -0.01	0.06 0.05	0.05 0.20	-0.34 -0.29
腐朽木材分解菌	腐植分解菌	-0.04 0.32	0.03 0.11	-1.00 0.35	0.08 0.04	0.04 0.18	-0.59 -0.38	-1.00 0.01	-1.00 -1.00		-0.35 0.09
	外生菌根菌	-0.32 -0.22	-1.00 -1.00	-1.00 -0.12	-0.46 -0.32	-0.28 0.02	-0.68 0.03	0.09 0.24		0.05 -0.55	-0.52 -0.19
腐植分解菌	外生菌根菌	0.10 -0.16	0.10 0.08	-1.00 0.01	-0.58 -0.17	-1.00 -1.00	-0.79 -0.60	0.14 0.24	-1.00 -1.00		-0.43 -0.23

上段:1mメッシュ 下段:2mメッシュ †:自然教育園A, B, C 千葉千城台A, B, C 千葉演習林A の平均値

考察

ω 解析におけるメッシュサイズが、検出しようとするコロニーよりも大きくなると、同じメッシュに複数のコロニーが含まれることとなり重なり度の合いを示す ω 指数が大きく評価される。逆にメッシュサイズを小さくすることによりメッシュ内に発生する子実体数が減少し、 ω 指数が小さく評価される。外生菌根菌が林床に占めるコロニーの大きさは種や環境により異なるが、遠藤(1972)はスダジイ林に棲息するクロアワタケが直径9m、クロハツモドキが8m、チチタケが0.6mのコロニー形成していたことを示している。またOgawa(1977b)はツガ林で直径数10cmから約2m、ダケカンバ-アオモリトドマツ林で数10cmから約4mのコロニーが形成されていることを示している。本研究においても最小で直径約50cm、形状の明瞭なもので最大約5mのコロニーが観察された。

Matsuda and Hijii (1998) は、モミ林に10m×30mの調査プロットを設置し、0.5m、1m、2m、2.5m、5mの異なるメッシュサイズにおいて ω 指数を算出している。この研究において、メッシュサイズを0.5mに設定した場合には、子実体発生数が少ないときの ω 指数が特に小さくなる場合があることを示している。また、メッシュサイズが大きくなるにつれ ω 指数が増加するが、2mより大きくなると ω 指数の変化が小さくなる傾向を示している。本研究においても、1mメッシュで算出した ω 指数は2mメッシュで算出した ω 指数よりも小さい傾向がみられた。しかし、1mメッシュと2mメッシュで算出した ω 指数は強い正の相関を示しており ($p<0.05$)、1mメッシュと2mメッシュで得られた結果は同じ傾向を示していると考えられる。

林床において近接して存在するリター分解菌、腐植分解菌、外生菌根菌では、リター分解菌と腐植分解菌、腐植分解菌と外生菌根菌が強い相反分布を示し、リター分解菌と外生菌根菌は独立分布を示している。小川ら(1981)は、ブナ・イヌブナ林における子実体の棲息位置を調査し、腐植分解菌がF層からHA層に棲息していることを示している。また同時に、リター分解菌はL層からF層、外生菌根菌はHA層からA・B層に棲息していることを示している。

つまり、リター分解菌と腐植分解菌、腐植分解菌と外生菌根菌は棲息する層に重なりがあり、リター分解菌と外生菌根菌は棲息する層が重ならない。棲息する層の重なる種間では競争関係が生じるために水平方向への棲み分けがおこり、結果として林床平面における分布の分離が起こっていることが示唆される。リター分解菌と外生菌根菌では、棲息する層がL・F層とHA・A・B層と別れているために林床平面においては子実体発生位置の重なりが生じていることが示唆される。

この傾向は千葉千城台や千葉演習林において、自然教育園よりも顕著に現れた。千葉千城台や千葉演習林においてはリター現存量、特にL層リターが自然教育園よりも少なく、リター分解菌と腐植分解菌の生息層が近接することによって林床平面方向への棲み分けが促

されている可能性が示唆される。また、リター分解菌と腐植分解菌の林床平面方向への棲み分けが、さらに腐植分解菌と外生菌根菌の棲み分けへ影響を与えている可能性が示唆される。

第3節 子実体分布の経年変化

はじめに

第1節、第2節で述べてきたように、多くの菌類はリター層や土壤にコロニーを形成して棲息している。コロニーの永続性について、Miyamoto and Igarashi (2004) はドイツウヒ林においてモリノカレバタケ属の子実体発生位置が5年にわたって有意に相同であることをG検定によって示し、永年性のコロニーが形成されていることを示唆している。また外生菌根菌についてもマツタケのシロに代表されるような永年性のコロニーが形成され、菌糸により伸長していることが示されている(浜田 1953, Ogawa 1975)。

しかし、地上部における子実体の現存量は、地下部における菌類の現存量を正確に反映しないことから示されるように(Gardes and Bruns 1996, Dahlberg et al. 1997)、安定なコロニーから安定して子実体が形成されているとは限らない。子実体の発生状況から菌類の生態全体を考察するためには子実体発生様式に関するより詳細な知見が必要とされる。

本節では、各年における子実体の分布集中度を生活型別に m^*-m 相関法にて解析を行った後に、異なる年における子実体分布の重なりを ω 指数により解析した。さらに、子実体分布の示す経年変化について考察を行った。

調査方法

調査地と子実体調査

自然教育園、千城台北、千葉演習林において子実体の発生状況に関する調査を行った。子実体調査は、10m×10mの調査用コドラートを各調査地にそれぞれ3つずつ設置した。

調査コドラート内において発生した菌類の子実体を形態的特徴により同定し、種名とコドラート内での位置を記録した。調査コドラート内における子実体の発生位置は0.1m単位で記録し、1つの子実体を1個体として以下の解析に用いた。この子実体調査は2000年8月より2003年11月まで、12月から4月の期間を除いて月に2度の頻度で子実体の調査を行った。

m^*-m 相関解析 ω 解析

各年における子実体分布集中度を解析するために m^*-m 相関法を用いた。解析は第1節と同様の方法を用いた。異なる年度間での子実体分布の重なりを解析するために ω 指数を算出した。解析は第2節と同様の方法を用いたが、解析を行うためのメッシュは2mで設定した。

結果

各年における子実体分布密度集中係数を表に示した(表 5-4)。生活型別には、リター分解

菌が平均 1.31、木材腐朽菌が平均 1.65、腐朽木材分解菌が 2.09、腐植分解菌が 2.20、外生菌根菌が 2.14 とランダム分布から集中分布を示した。しかし、いずれの生活型間においても有意な差は見られなかった。

各調査プロットにおいて 2 年以上連続して集中分布を示したのは、千葉演習林コドラート B における腐朽木材分解菌と、自然教育園コドラート C における外生菌根菌のみであった。また、3 年以上連続して集中分布を示した調査地はみられなかった。

異なる年度間における子実体分布について、調査の間隔と ω 指数の推移を表に示した（表 5-5）。連続する 2 年間の ω 指数は、リター分解菌が 0.15、木材腐朽菌が 0.14、腐植分解菌が 0.19 と独立分布に近い値を示した。一方腐朽木材分解菌は 0.27、外生菌根菌は 0.32 と相同分布を示した。しかし、これらの生活型間で有意な ω 指数の差はみられなかった。

間隔を 2 年空けた 2 年間の ω 指数は、リター分解菌が -0.05、木材腐朽菌が 0.02 と独立分布を示した。腐朽木材分解菌もまた 0.13 と独立分布に近い値を示した。一方外生菌根菌は -0.12 と弱い相反分布を示した。

間隔を 3 年空けた 2 年間の ω 指数は、木材腐朽菌が 0.07、外生菌根菌が 0.08 と独立分布を示した。

表5-4 各年における子実体分布密度集中係数

		2000	2001	2002	2003	average
リター分解菌	自然教育園A		1.17	1.46	0.84	
	自然教育園B		0.93			
	自然教育園C		1.33		1.13	
	千葉千城台A		4.23			1.31
	千葉千城台B		1.78		0.60	
	千葉千城台C		0.69		0.30	
木材腐朽菌	自然教育園A	1.08	1.25	0.43	1.29	
	自然教育園B	1.40	2.25	3.17	1.84	
	自然教育園C	0.68	0.81	0.91	1.10	
	千葉千城台A		0.60			
	千葉千城台B	1.02	1.56		1.35	1.37
	千葉千城台C	1.46	1.95		1.61	
	千葉演習林A			2.42	0.50	
	千葉演習林C					
腐朽木材分解菌	自然教育園A			1.14	1.28	
	千葉千城台A		1.51	1.40	0.80	
	千葉千城台B	1.62	2.20	3.02		1.60
	千葉演習林A			1.46		
腐植分解菌	自然教育園A		1.46	1.06		
	千葉千城台A	2.03	3.90			1.57
	千葉千城台B	0.60				
	千葉千城台C	0.98			0.98	
外生菌根菌	自然教育園A			5.08	1.16	
	自然教育園B				1.35	
	自然教育園C	0.50			4.23	
	千葉千城台A		1.67			
	千葉千城台C	3.92	2.10			1.93
	千葉演習林A	1.02	1.62	0.58	0.68	
	千葉演習林B		1.35	2.24		
	千葉演習林C		1.52			

表5-5 調査年度間における ω 指数

		interval (year)							
		1			2			3	
リター分解菌	自然教育園A	2001 2002	2002 2003	0.53 -0.21	2001 2003		-0.05		
	自然教育園B	2001	2002	0.28					
	自然教育園C	2001 2002	2002 2003	0.38 0.15	2001 2003		0.18		
	千葉千城台A				2001 2003		0.04		
	千葉千城台B	2000	2001	-0.24	2001 2003		-0.38	2000 2003	0.14
	千葉千城台C				2001 2003		-0.03		
	average			0.15			-0.05		0.14
木材腐朽菌	自然教育園A	2000 2001 2002	2001 2002 2003	0.17 0.35 0.59	2000 2001 2003	2002 2003	0.15 -0.10	2000 2003	-0.23
	自然教育園B	2000 2001 2002	2001 2002 2003	-0.14 0.20 0.32	2000 2001 2003	2002 2003	0.03 0.11	2000 2003	0.01
	自然教育園C	2000 2001 2002	2001 2002 2003	-0.38 0.26 -0.62	2000 2001 2003	2002 2003	0.19 -0.46	2000 2003	0.07
	千葉千城台B	2000 2001 2002	2001 2002 2003	-0.06 0.63 0.24	2000 2001 2003	2002 2003	0.06 0.27	2000 2003	0.40
	千葉千城台C	2000	2001	0.04	2001 2003		0.16	2000 2003	0.12
	千葉演習林A	2001 2002	2002 2003	0.15 0.42	2001 2003		-0.24		
	average			0.14			0.02		0.07
腐朽木材分解菌	自然教育園A	2001 2002	2002 2003	0.11 0.11	2001 2003		0.13		
	千葉千城台A	2001 2002	2002 2003	0.36 0.09	2001 2003		0.10		
	千葉千城台B	2001 2002	2002 2003	0.31 0.65	2001 2003		0.23		
	千葉千城台C				2001 2003		0.05		
	average			0.27			0.13		
腐植分解菌	自然教育園A	2001	2002	0.08					
	千葉千城台A	2000	2001	0.48					
	千葉千城台C	2000	2001	0.01	2001 2002		-1.00	2000 2003	-0.17
	average			0.19					
外生菌根菌	自然教育園A	2002	2003	0.08					
	自然教育園B	2002	2003	0.39	2000 2002		0.04	2000 2003	0.01
	自然教育園C	2002	2003	0.71	2000 2002		0.88	2000 2003	0.71
	千葉千城台A	2000	2001	0.63					
	千葉演習林A	2000 2001 2002	2001 2002 2003	0.14 0.03 0.28	2000 2001 2003	2002 2003	-0.25 -0.17	2000 2003	-0.53
	千葉演習林B	2000 2001 2002	2001 2002 2003	0.35 0.54 0.04	2000 2001 2003	2002 2003	-0.55 -0.65	2000 2003	0.11
	average			0.32			-0.12		0.08

考察

リター分解菌

各年におけるリター分解菌の子実体分布密度集中係数の平均は1.31でありランダムに近い分布をしていると考えられる。千葉千城台コドラートAにおいて2001年に4.23と強い集中分布を示したが、その他は0.30から1.78であり、リター分解菌はいずれの年においても安定して一様分布からランダム分布を示すものと考えられる。また、異なる年における子実体分布の ω 指数は、1年間隔で0.15、2年間隔で-0.05、3年間隔で0.14といずれの間隔を置いた場合においても独立分布を示している。これらのことから、リター分解菌の子実体分布は永続的な安定性を示さず、短期間のうちにランダムに変動している可能性が示唆される。

Miyamoto and Igarashi (2004) はドイツトウヒ林においてモリノカレバタケ属の子実体発生位置を5年に渡り調査し、異なる年においても子実体の分布が重なることから、モリノカレバタケ属の種が永続的なコロニーを形成していることを示した。Yamashita and Hijii (2006) もまたアカマツとコナラの混交林において、モリノカレバタケ属とホウライタケ属の子実体が連続する2年間の分布が重なることを示している。本研究においても、自然教育園コドラートAのアマタケ (*Collybia confluens*) は2000年から2002年にかけて同じ場所で子実体を形成していた。しかし、その他の種については同じ場所での継続的な発生は見られなかった。シロホウライタケ属、クヌギタケ属の子実体が年ごとにランダムな位置に発生することによってリター分解菌は全体的にランダム分布を示していると考えられる。このような定着性の違いは、モリノカレバタケ属やホウライタケ属がF層のリターを分解しているのに対してシロホウライタケ属やクヌギタケ属がより表層のL層のリターを利用している生活様式の違いにも影響を受けている可能性が示唆される。

木材腐朽菌

各年における木材腐朽菌の子実体分布密度集中係数の平均は1.37であり、ランダムに近い分布をしていると考えられる。自然教育園コドラートBにおいて2001年に2.25、2002年に3.17と集中分布を示した。これらの年にはともにツヤウチワタケ (*Microporus vernicipes*) が集中分布を示していたが、両年間の ω 指数は0.20と強い重なりは示さなかった。異なる年における子実体分布の ω 指数は、1年間隔で平均0.14、2年間隔で平均0.02、3年間隔で平均0.07といずれの間隔を置いた場合においても独立分布を示している。これらのことから、木材腐朽菌においてもリター分解菌と同様に永続的な安定したコロニーを形成せず、短期間でランダムに変動している可能性が示唆される。

腐朽木材分解菌

各年における腐朽木材分解菌の子実体分布密度集中係数の平均は1.60であり、弱い集中分布をしていると考えられる。千葉千城台Bプロットにおいて、2001年に2.20、2002年に3.02

と集中分布を示した。これらの年にはともにイタチタケ (*Psathyrella candoliana*) が集中分布を示しており、両年間の ω 指数は0.31と分布が重なっていることを示した。また、異なる年における子実体分布の ω 指数は、1年間隔で平均0.27、2年間隔で平均0.13と分布が重なる傾向を示しており、腐朽木材分解菌の定着性がリター分解菌や木材腐朽菌よりも高い可能性が示唆される。

腐植分解菌

各年における腐植分解菌の子実体分布密度集中係数の平均は1.57であり、弱い集中分布をしていると考えられる。千葉千城台コドラートAにおいて、2000年に2.03、2001年に3.90と強い集中分布を示した。これらの年にはともにエリマキツチグリ (*Geastrum triplex*) が集中分布を示しており、両年間の ω 指数は0.48と分布が強く重なっていることを示した。このことからエリマキツチグリは少なくとも2年間永続的なコロニーを維持し、子実体を形成した可能性が示唆される。しかし連続する2年間における子実体分布の ω 指数は平均0.19と独立分布に近い値を示したことから、同じコロニーが数年に渡って同じ場所で子実体を形成することは少ないことが示唆される。

外生菌根菌

各年における外生菌根菌の子実体分布密度集中係数の平均は1.93であり、集中分布をしていると考えられる。連続する2年間での ω 指数は平均0.32と分布が重なる傾向を示したが、間隔を2年置いた年度間では0.12と弱い相反分布を示した。外生菌根菌は林床において限られた場所にコロニーを作り、2年ほどは同じ場所で子実体を形成するがその後は子実体形成が少なくなり、別のコロニーで子実体が作られていることが示唆される。

Yamashita and Hijii (2006) はアカマツとコナラの混交林において子実体発生位置の調査を行い、外生菌根性のチチタケ属の種が3年にわたり同じ位置に子実体を形成したことを示している。しかし一方で、イッポンシメジ属の種の子実体発生位置は年により異なることを示している。外生菌根菌はコロニーにおける子実体形成の継続性に関して、種によって異なる特徴を示す可能性が示唆される。

本研究においては、シロハツモドキ (*Russula japonica*) の優占する自然教育園コドラートCにおいて2年、3年の間隔を置いた年度間においても子実体の形成位置が重なる傾向が見られた。しかし、同様にシロハツモドキの優占する自然教育園コドラートAにおいては、異なる年度間における子実体形成位置の重なりは示されなかった。自然教育園コドラートCにおける子実体発生位置からは、シロハツモドキのコロニーが2つとキニガイグチ (*Tylopilus ballouii*) の小さなコロニーの存在が示唆されるが (図5-3e)、自然教育園コドラートAにおける子実体発生位置からは、より多くの種とコロニーの存在が示唆される (図5-1e)。このように、同じ種によるコロニーでも、隣接する他種の存在など生息環境の違いによって子

実体形成の継続性が影響を受けている可能性が示唆される。今後さらに、外生菌根菌の資源獲得能力などに関する生理生態学的な研究が必要とされる。

第4節 子実体発生位置と落葉リター堆積環境

はじめに

第2節において落葉分解菌、腐植分解菌、外生菌根菌のコロニーが互いの相互作用によって排他的に存在していることが示された。菌類のコロニーの分布に影響を与える要因について、菌類間の相互作用の他、林床におけるリターの堆積環境に関する研究がなされている。Miyamoto and Igarashi (2004) はドイツトウヒ林においてモリノカレバタケ属の子実体が発生した位置のリター堆積厚の平均が、子実体の発生しなかった位置よりも有意に薄かったことを示した。また、Yamashita and Hijii (2006) はアカマツとコナラの混交林において、リター堆積厚が増加するに従ってホウライタケ属の子実体発生数が増加し、チチタケ属の子実体発生数が逆に減少することを示している。

林床におけるリターの分布は微地形など地形の異質性によって影響を受けていると考えられる (Dwyer and Merriam 1981)。異なる林床環境に対する菌類群集の選好性を明らかにすることは、樹林の残存する立地が菌類群集に与える影響を評価する際に重要な知見となると考えられる。

調査方法

調査地と子実体調査

自然教育園、千城台北、千葉演習林において子実体の発生状況に関する調査を行った。子実体調査は、10m×10mの調査用コドラートを各調査地にそれぞれ3つずつ設置した。

調査コドラート内において発生した菌類の子実体を形態的特徴により同定し、種名とコドラート内での位置を記録した。調査コドラート内における子実体の発生位置は0.1m単位で記録し、1つの子実体を1個体として以下の解析に用いた。この調査は2000年8月より2003年11月まで、12月から4月の期間を除いて月に2度の頻度で子実体の調査を行った。

リター堆積厚調査

調査用コドラートを1m×1mのサブコドラートに分け、林床に堆積している落葉の厚さを計測した。サブコドラート内において5地点をランダムに選別し、物差しを用いて0.5cm単位でリター堆積厚を計測した。その後林床マップ上に計測地点とリター堆積厚を記録した。この調査は2004年の春季に行った。

統計解析

子実体が形成された地点におけるリター堆積厚の比較を行うために、生活型間、またリター分解菌の属間で分散分析を行った。この解析はJMP6 (SAS Institute inc., Cary, N.C., USA) によって行った。

結果

堆積リター厚分布

自然教育園、千葉千城台、千葉演習林の各調査プロットにおけるリター堆積厚の分布を図に示す（図 5-10）。堆積様式は調査コドラートによってばらつきがあったが、自然教育園と千葉演習林においては 1cm から 3cm とリター堆積が比較的薄い地点が多かった。また千葉演習林においてはリター厚が 1cm 未満であり、ほぼ堆積の見られない地点も多かった。千葉千城台においては 3cm から 5cm にピークがあり、自然教育園、千葉演習林よりもリターが厚く堆積している地点が多かった。

生活型によるリター厚選好性

リター分解菌、腐植分解菌、外生菌根菌に関して、それぞれの調査コドラートにおける生活型別子実体発生総数に対するリター堆積厚階ごとの発生割合を算出し、その累積曲線を示した（図 5-10）。自然教育園、千葉演習林においてはいずれの生活型においてもリター堆積厚が 2~4cm の階で累積発生割合が 80%を超え、ほぼ飽和に達した。一方、千葉千城台においては、累積発生割合が 80%を超えるリター堆積厚が 4~7cm であった。また、リター分解菌、外生菌根菌に比較して、腐植分解菌における子実体発生率累積曲線の増加率が小さくなる傾向が調査コドラートを通してみられた。

全調査コドラートを通して、それぞれのリター堆積厚階に属する地点数の割合に対する子実体発生割合の比として子実体発生率を示した（図 5-11）。落葉分解菌の子実体発生率は 1~6cm のリター堆積厚において 1 を超え、それ以上では 1 を下回った。腐植分解菌では 3~8cm 以上のリター堆積厚において 1 を超え、6~7cm のリター堆積厚階においてピークを示した。外生菌根菌では 1~2cm のリター堆積厚階においてピークを示し、2~6cm のリター堆積厚においてほぼ 1 で推移し、それ以上では 1 を下回った。

また、腐植分解菌の子実体が発生した位置におけるリター堆積厚の平均値は、リター分解菌、外生菌根菌よりも有意に厚かった。

リター分解菌のリター厚選好性

シロハウライタケ属、ハウライタケ属、クヌギタケ属、モリノカレバタケ属の 4 属の子実体が発生した位置におけるリター堆積厚の平均値を比較した（表 5-6）。シロハウライタケ属、クヌギタケ属の子実体が形成された地点のリター堆積厚は、ハウライタケ属、モリノカレバタケ属の子実体よりも有意に薄かった。

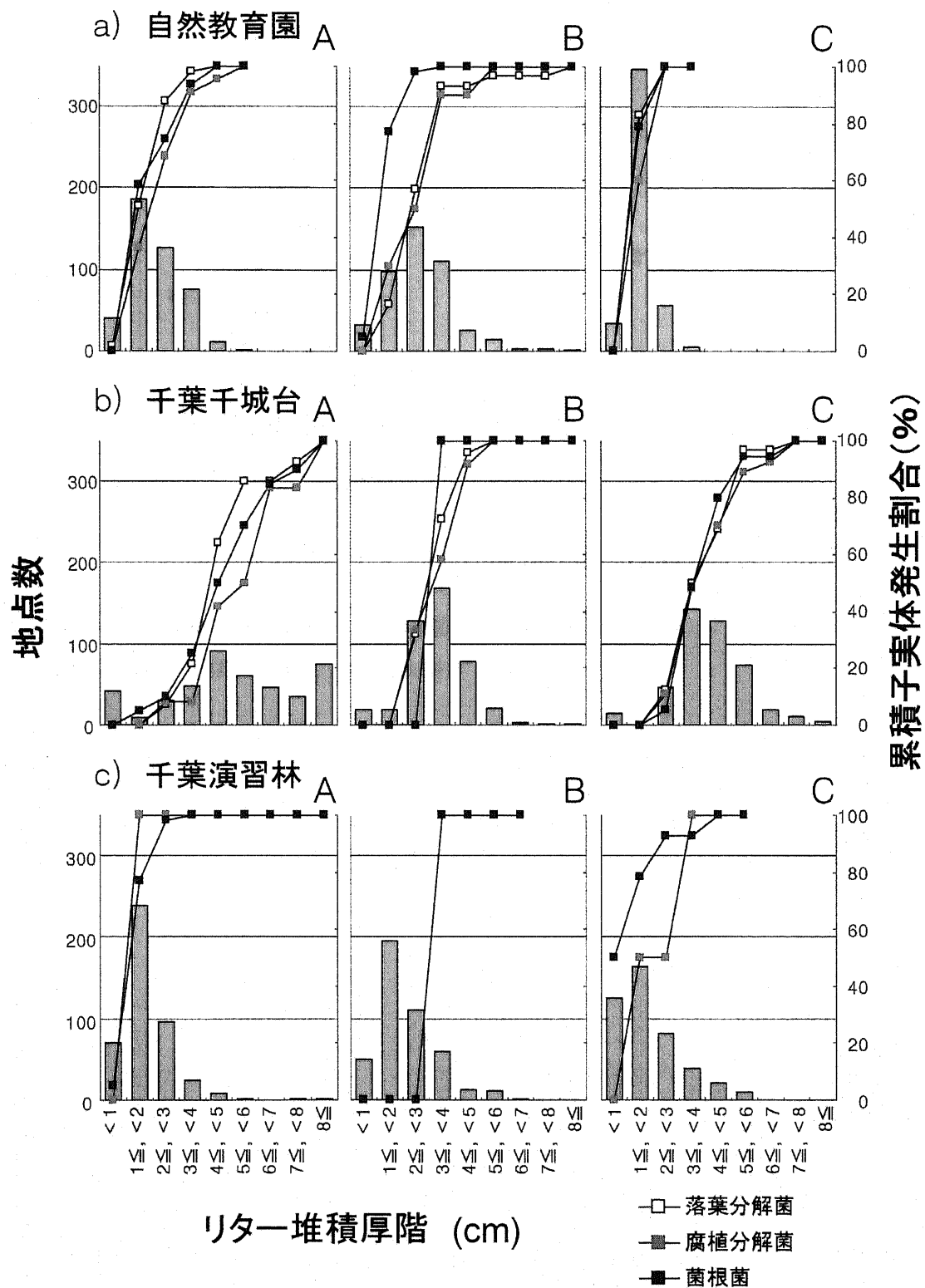


図 5-10 各調査地における堆積リター厚の分布と累積子実体発生割合

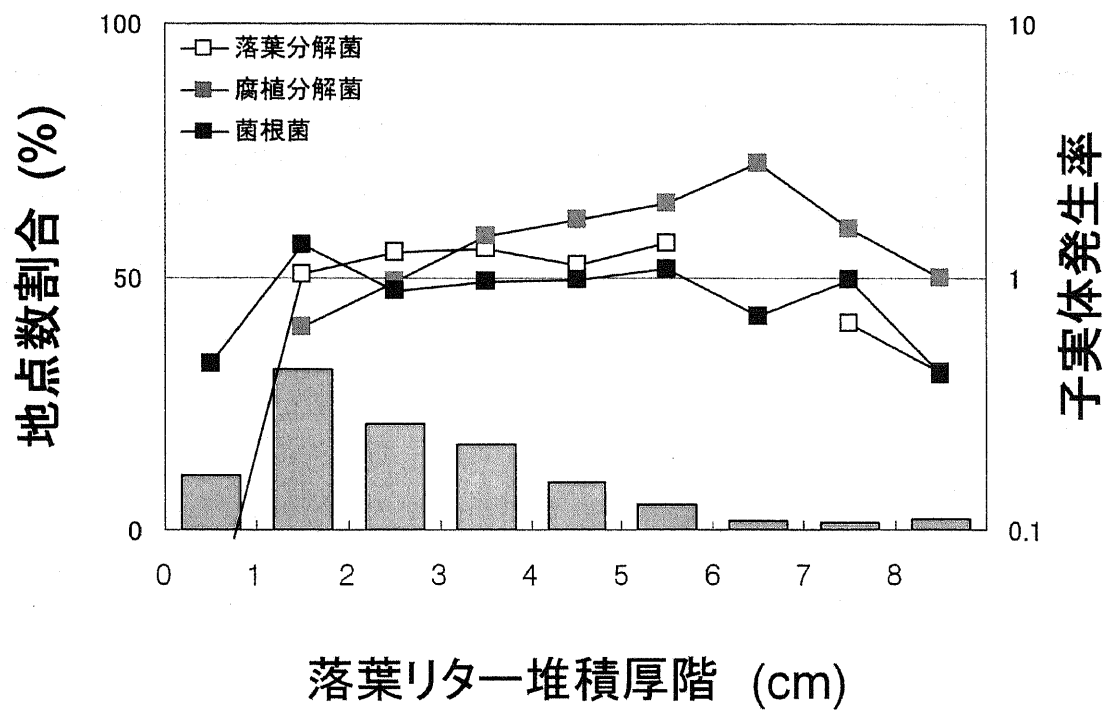


図 5-11 落葉リター堆積厚階分布と堆積厚階ごとの子実体発生率
子実体発生率=子実体発生割合/地点数割合

表5-6 リター分解菌属間でのリター厚比較

	n	平均リター厚	平均誤差	
モリノカレバタケ属 (<i>Collybia</i>)	31	3.2	0.24	a
シロホウライタケ属 (<i>Marasmiellus</i>)	73	2.1	0.16	b
ホウライタケ属 (<i>Marasmius</i>)	33	3.0	0.23	a
クヌギタケ属 (<i>Mycena</i>)	80	2.0	0.15	b
				a > b, p < 0.01

考察

林床に堆積するリターは、自然教育園・千葉演習林と比較して、千葉千城台において厚く堆積する地点が多かった。しかし、リターの乾燥重量は自然教育園と千葉千城台で有意な差はなく、L層リターに関しては千葉千城台よりも自然教育園において現存量が多かった。千葉千城台の木本植物相には常緑広葉樹林の構成樹種の他に、植栽由来のスギや二次林構成樹種であるコナラなどの落葉樹が含まれている。スギは落葉に伴って多くの枝を落とすが、これらの枝によってリター堆積層が気相を含んで膨張すること、さらに落葉樹の密度の低い落葉リターが堆積することによって、重量に対して堆積厚が大きくなっていることが考えられる。

Miyamoto and Igarashi (2004) はドイツトウヒ林においてモリノカレバタケ属のニオイマツオチバタケの発生位置におけるリター堆積厚が平均して 15.0mm であり、発生しなかった位置における堆積厚平均 17.6mm よりも有意に薄かったことを示した。本研究ではモリノカレバタケ属の子実体発生地点におけるリター堆積厚は 3.0cm と既往研究よりも厚い傾向を示した。本研究ではリター堆積厚が最高で 10cm 以上にもなる地点があったが、既往研究においては調査地のリター堆積厚は 6.25mm から 40.0mm であり、針葉樹林と広葉樹林とでリターの形状や堆積様式が異なっていることが、子実体発生位置における堆積リター厚に影響を与えていることが考えられる。

リター分解菌の4属において、シロホウライタケ属、クヌギタケ属の菌はホウライタケ属、モリノカレバタケ属よりも堆積リター厚が有意に薄い地点で子実体を形成していた。シロホウライタケ属やクヌギタケ属の菌の多くは 1~2cm 程度の皮質小型の子実体を形成する。一方、ホウライタケ属やモリノカレバタケ属のものには 3~5cm ほどの中型の子実体を形成するものも多い。これらのリター分解菌が林床上において落葉リターの堆積環境によって棲み分けを行い、生息環境の違いが形成される子実体の形態的な特徴にも現れている可能性が示唆される。

リター分解菌・腐植分解菌・外生菌根菌の子実体形成位置は、落葉リターの堆積環境による選好性があり腐植分解菌がリター分解菌や外生菌根菌よりも厚くリターが堆積している場所で子実体を形成していることが示された。しかし、リター堆積厚が 7cm 以上では子実体発生率が低下しており、これ以上のリターが堆積する地点では子実体が形成されにくい環境にあることが示唆される。千葉千城台においては落葉リターが 7cm 以上の厚さで堆積する地点が多くみられ、子実体を形成できる面積が相対的に減少するために、リター分解菌・腐植分解菌・外生菌根菌における競争関係が強化され、結果として林床平面における棲み分けとして現れていることが考えられる。

第5節 木質リター分解菌発生位置と木本植物立木位置

はじめに

森林におけるリターの分解に関する研究は主に葉リターを中心に行われてきた。しかし、木質リターも森林土壌への有機物供給源として量的に重要であり、木質リターの分解過程は森林生態系を把握するために重要な知見ととらえられている (Harmon et al. 1986, Boddy and Watkinson 1995)。

木質リターの分解は主に菌類によってなされており、腐朽段階に応じて異なる菌が定着して分解を進めていることが知られている (Heilmann-Clausen 2001)。異なる腐朽段階の木質リターを分解する木材腐朽菌と腐朽木材分解菌の子実体は、第1節で示されたように木材腐朽菌がランダムに分布したのに対して腐朽木材分解菌では集中分布を示した。また第2節で示されたように、これらの子実体分布は互いに独立する傾向が示された。これらの菌群における分布特性の違いは、それぞれの菌群に利用可能な状態にある木質リターの分布特性における違いを反映している可能性が示唆される。

木質リターの分解過程は、樹種、リター含水率、微気象などによって大きく影響されると考えられており (Yin 1999)、低木層の存在がこれらの環境要因に作用することによって木質リターの分解過程に影響を与えている可能性が考えられる。

木材腐朽菌と腐朽木材分解菌の子実体発生位置を木本植物の立木位置との関係において解析することにより、森林生態系において木本植物相の特性が菌類群集に与える影響に関する知見を得ることができると考える。

調査方法

調査地

自然教育園、千城台北、千葉演習林において子実体の発生状況に関する調査を行った。子実体調査は、10m×10mの調査用コドラートを各調査地にそれぞれ3つずつ設置した。

子実体調査と木本植物相調査

調査コドラート内において発生した菌類の子実体を形態的特徴により同定し、種名とコドラート内での位置を記録した。調査コドラート内における子実体の発生位置は0.1m単位で記録し、1つの子実体を1個体として以下の解析に用いた。子実体調査は2000年8月より2003年11月まで、12月から4月の期間を除いて月に2度の頻度で行った。

子実体調査と同じコドラートにおいて木本植物相の調査を行った。樹高3.5m以上を高木層、樹高3.5m未満を低木層とし、コドラート内における位置を記録した。木本植物相調査は2000年8月に行った。

ω解析

木本植物と、木材腐朽菌・腐朽木材分解菌子実体の分布の重なりを解析するためにω指数を算出した。解析は第2節と同様の方法を用いたが、解析を行うためのメッシュは2mで設定した。

結果

木本植物の立木位置と木質リター分解菌の発生位置によるω解析の結果を表5-7に示す。調査プロットによりω指数に幅があるものの、木材腐朽菌は高木層と低木層を合わせた全木本植物と平均-0.15、高木層と-0.11と独立分布に近い値を示した。また低木層とは-0.28と相反分布を示し、特に千葉演習林の調査プロットにおいてその傾向が強く示された。

腐朽木材分解菌は全木本植物と平均0.04と独立分布を、高木層とは-0.11と相反分布に近い独立分布を示した。また低木層とは0.14と相同分布に近い独立分布を示し、特に自然教育園の調査プロットにおいてその傾向が強く示された。

低木層のうち、アオキ (*Aucuba japonica*) の立木位置は腐朽木材分解菌の子実体発生位置とω指数が0.22と相同分布を示した。アオキの立木位置と木材腐朽菌の発生位置ではω指数が0.09と独立分布を示した。

表5-7 立木位置と木質リター分解菌発生位置のω解析

	自然教育園			千葉千城台			千葉演習林			average
	A	B	C	A	B	C	A	B	C	
木材腐朽菌										
高木層＋低木層	-0.12	0.13	-0.16	0.25	-0.10	-0.63	-0.36	0.31	-0.65	-0.15
高木層	-0.26	-0.16	-0.17	0.02	0.21	-0.03	-0.34	0.40	-0.62	-0.11
低木層	-0.07	0.20	-0.15	0.42	-0.23	-0.21	-0.52	-1.00	-1.00	-0.28
アオキ	-0.04	0.11	-0.10	0.52	0.03	0.03				0.09
腐朽木材分解菌										
高木層＋低木層	0.24	0.26	0.01	-0.02	-0.11	-0.06	0.40		-0.41	0.04
高木層	0.25	-0.18	-0.54	0.00	0.11	-0.26	0.31		-0.57	-0.11
低木層	0.16	0.32	0.16	-0.05	-0.20	0.02	0.55		0.17	0.14
アオキ	0.13	0.37	0.24	0.48	0.03	0.09				0.22

考察

木材腐朽菌は木本植物の立木位置とは独立、もしくは低木層と重ならない位置に子実体を発生させる傾向が示された。低木層と木材腐朽菌の発生位置が重ならない傾向は特に千葉演習林において顕著であったが、低木層に属する個体数が少ないことが分布の重なりに影響していることが考えられる。千葉演習林を除いた場合における低木層と木材腐朽菌の ω 指数の平均は-0.01であり独立して分布している傾向が示される。木本植物、特に高木層からの木質リターの供給は空間的に散発的であると考えられる。全木本植物、高木、低木のいずれとも独立した分布を示す木材腐朽菌は、林床において散発的に存在する木質リターを幅広く利用していることが示唆される。

腐朽木材分解菌もまた木本植物の立木位置とは独立した分布を示した。しかし木材腐朽菌が低木層と相反に近い独立分布を示したのに対して、腐朽木材分解菌は低木層と相同に近い独立分布を示している。特にアオキの立木位置との分布の重なりは、木材腐朽菌が0.09と独立分布を示したのに対して腐朽木材分解菌は0.22と相同分布を示している。

低木の存在により腐朽木材分解菌の分布に影響を与えうる点としては微気象の調節と供給される木質リターの質が考えられる。木質リターの分解は乾燥によって阻害され、サイズの小さなリターほどその影響を受けやすい (Erickson et al. 1985)。低木が林床への照射や林床からの蒸散を妨げることにより、腐朽木材分解菌の利用しやすい状態を保っている可能性が考えられる。また、低木の供給する木質リターは、高木の供給する木質リターよりも拡散しにくいいため、低木の立木位置における木質リターはその低木の特徴を強く示すと考えられる。特にアオキは株立する幹がしばしば枯れ、林床に木質リターとして供給される。腐朽木材分解菌が低木の立木位置よりも、アオキの立木位置とより強い分布の重なりを示したことから、アオキによって供給される木質リターへ腐朽木材分解菌が選好性を示している可能性が示唆される。

アオキは近年都市環境下の樹林において特徴的に繁茂している種であるため(鈴木・矢野 1973, 大賀 1980)、都市林における木質リターの分解過程をより詳細に把握するためには、低木近辺の微気象の測定やアオキによる木質リターの分解過程に関する調査が必要とされる。

第6節 小括

常緑広葉樹林内に発生するそれぞれの種は、集中分布からランダム分布とそれぞれ異なる子実体分布様式を示し、それらの種の集合が全体としてランダムな子実体分布パターンを示した。しかし、種の多様性が低下している地点においては、特定の種のコロニーにおいてのみ子実体が形成され、全体としての子実体集中度が高くなる傾向が示された。

林床において生息位置の近接するリター分解菌と腐植分解菌、腐植分解菌と外生菌根菌の間では子実体分布の重なりが小さくなり、競争的な関係が生じている可能性が示唆された。また、リター分解菌・腐植分解菌・外生菌根菌の子実体形成位置は落葉リター堆積厚に対する選好性があり、リターの堆積環境に子実体分布が影響を受けている可能性が示唆される。

リター分解菌・木材腐朽菌では子実体形成位置が調査年度ごとに異なる傾向が示された。腐朽木材分解菌・腐植分解菌・外生菌根菌においても、2年程度同じ位置で子実体を形成した後子実体形成位置が変遷していく傾向が示された。

腐朽木材分解菌の子実体形成位置は低木の立木位置と相同である傾向が示された。特に自然教育園においては都市林に特徴的なアオキの立木位置との関連が示され、都市林において植生の変化が腐朽木材分解菌相に影響を与えている可能性が示唆された。

第6章 総合考察

常緑広葉樹林の環境と菌類相

都市域から山間域へと異なる立地に残存する常緑広葉樹林において菌類の群集構造における相違が示された。群集構造に現れる変化の度合いは生活型によって異なり、都市林においてはリター分解菌・木材腐朽菌の種多様性や現存量が増し、外生菌根菌の種多様性は低下する傾向が示された。

リター分解菌・木材腐朽菌の豊富さは、その基質となるリターの現存量と正の相関を示した。落葉リターは、自然教育園・千葉千城台において千葉演習林よりも堆積重量が大きいことが示されたが、これは山間域にあり林床の傾斜が大きい千葉演習林において落葉リターが堆積し難いためと考えられる。

リター分解菌のうち、L層において皮質小型の子実体を形成するシロホウライタケ属・クヌギタケ属の菌は、F層において中型の子実体を形成するホウライタケ属・モリノカレバタケ属よりも堆積リター厚が有意に薄い地点で子実体を形成する傾向が示された。またこれらの菌群に関してはコロニーの定着性にも差がみられ、モリノカレバタケ属のアマタケ (*Collybia confluens*) のコロニーが2年から3年の定着性を示したのに対して他の菌種では調査年度ごとに子実体発生位置がランダムに変動した。このようにリター分解菌は生息層とリター堆積環境の関連において生活型を異とする菌群の存在が示唆され、樹林の立地に伴うリター堆積様式の差違がリター分解菌の群集構造へ影響を与える可能性が示唆される。

落枝リターの現存量は、自然教育園・千葉千城台・千葉演習林において有意な差を示さなかった。木質リターの分解過程には、リターの含水率が大きく影響を与えると考えられるが (Yin 1999)、落葉リターの堆積が少ない千葉演習林においては落枝リターが乾燥しやすい状態にあることが予測され、このことが木材腐朽菌相へ影響を与えていることが考えられる。

さらにリター堆積に対しては、リター分解菌・腐植分解菌・外生菌根菌の子実体形成位置がリター堆積厚に対して選好性を示した。これらの菌群は利用する基質が異なるものの、リター量の変動などに伴って林床における生息位置が近接する場合には競争関係を示すことが示唆される。

落葉・落枝リター堆積環境を含めた林床における微気象の差違が子実体形成に与える影響に関しては、さらなる研究が必要とされる。

外生菌根菌の豊富さは外生菌根性樹種の現存量と正の相関を示した。しかし外生菌根性樹種の現存量や外生菌根菌の子実体発生頻度は立地による有意な差を示さなかったことから、都市林における外生菌根菌の多様性の低下は木本相以外の影響による種の選定によ

でもたらされている可能性が示唆される。

種構成に関しては都市林においてテングタケ科の衰退とベニタケ科、特にシロハツモドキ (*Russula japonica*) の著しい優占が示された。テングタケ科は 9 月前半から後半の短い期間に集中して子実体を形成した。この時期には都市域と山間域とで気温条件に大きな差は示されず、またテングタケ科とシロハツモドキの子実体形成温度条件にも有意な差は示されなかった。さらにこの時期において自然教育園ではシロハツモドキが子実体を形成しており、これらのことから自然教育園においてはテングタケ科が子実体を形成しうる季節条件・温度条件にありながらシロハツモドキへ種が置き換わっている可能性が示唆される。

テングタケ科・イグチ科・ベニタケ科の種は根状菌糸束で繋がった小さなコロニーを分散して形成することが示されているが (小川 1981)、本研究においてもこれらの菌種が小さなコロニーを分散させ、それぞれの種の子実体形成位置がモザイク状に分布する傾向が示された。しかし外生菌根菌の多様性が低下するにつれモザイク構造が崩れる傾向にあり、外生菌根菌相の変化が子実体の平面分布様式に現れていると考えられる。

人為的な環境の変化が外生菌根菌相へ与える影響としては、酸性降下物・酸性雨による土壌の酸性化 (Dighton and Skeffington 1987, Danielson and Visser 1989)、土壌への窒素 (Rühling and Tyler 1991, Wallenda and Kottke 1998)、重金属 (Dixon 1988, Chappelka et al. 1991) の蓄積などが外生菌根菌相の衰退をもたらしめていることが示されている。今回の調査地においては、土壌の pH は概ね一般的な森林褐色土の示す範囲にあり、土壌の酸性化に伴う外生菌根菌相の衰退が起こっている可能性は低いと考えられる。しかし、自然教育園では特に林縁部において窒素の蓄積が起こっていることが示され、また今回の調査では解析を行わなかったが、自然教育園において土壌への重金属の蓄積も報告されている (坂上ら 1980) ことから、都市林における窒素や重金属の蓄積が外生菌根菌相の衰退をもたらしめている可能性が示唆される。今後の研究によってテングタケ科やシロハツモドキがこれらの土壌汚染に対して示す生理的特性について明らかにされる必要がある。

腐朽木材分解菌は、種数・頻度に有意な立地の差は示されなかったが、都市林に顕著に繁茂するアオキ (*Aucuba japonica*) (矢野 1980) の立木位置と腐植分解菌の子実体形成位置に関連が示された。アオキの立木位置と木材腐朽菌の位置には関連が示されなかったことから、アオキによって供給される木質リターが高木など他の樹種によって供給される木質リターとは異なる木質分解過程を経て、直接的に腐朽木材分解菌相へ影響を与えている可能性が示唆される。今後は木質リターの分解過程に関する研究によって植生の変化が菌類相・森林生態系へ与えている影響が明らかにされる必要がある。

フェノロジーと子実体形成温度条件

子実体の発生は、初夏にあたる 5 月頃から主にリター分解菌・腐朽木材分解菌の子実体

が多くみられ、後に 7 月から 9 月にかけて外生菌根菌の発生が多くみられた。腐植分解菌は調査期間を通して発生がみられ、リター分解菌・腐朽木材分解菌・外生菌根菌の子実体発生が減少する 10 月以降においてもヒメツチグリ科の子実体が発生した。

子実体を形成する温度条件に関しては、主に食用とされる腐生菌やマツタケに関して知られており（衣川 1963, 鈴木 1979）、それぞれの種に特定の温度範囲が存在することが示されている。本研究において推定された子実体形成温度条件は、種あるいは属・科のレベルで調査地による差を示さず、野外条件下においても同様に子実体を形成する温度範囲が存在している可能性が示唆される。外生菌根菌の示した子実体形成温度条件は、リター分解菌・腐朽木材分解菌・腐植分解菌よりも有意に高く、また腐植分解菌のヒメツチグリ科は他の分類グループに比べて有意に低い温度条件を示した。これらの示す温度条件は、種組成のフェノロジーとよく対応しており、各種群の示す子実体形成温度条件が子実体種組成のフェノロジーを規定している可能性が示唆される。

外生菌根菌各菌種の子実体形成温度条件は、最高気温においては有意な差を示さなかったが、ニセクサハツの最低気温条件はコテングタケモドキ・キニガイグチよりも有意に低かった。コテングタケモドキ・キニガイグチが 8 月・9 月に子実体を形成したのに対してニセクサハツは 6・7 月、9・10 月に子実体を形成しており、これらのフェノロジーとの対応から、子実体の形成温度条件として日最低気温が影響している可能性が示唆される。

都市林における菌類相の保全

近年における環境保全意識の高まりの中、都市林が都市環境の保全に果たす機能もまた強く期待されてきており、従来の植物、あるいは動物を保護する観点のみならず、生物多様性や生態系の保護も求められるようになってきている。平成 5 年の都市公園法施行令の改正により都市公園の種別に加えられた「都市林」には動植物の生息地、生育地としての役割が求められている。動植物の生息地として樹林を保全することは、樹林の生態系そのものを保全することに等しい意味を持つ。菌類は森林生態系において物質の分解・循環に大きな役割を果たし、他の動植物と密接に関係している。しかし、菌類の生態についての知見の蓄積は動植物の生態に比べて少なく、菌類の生態系を保全するために必要な方策については定説がない。菌類の生態系を十分に保全するために必要な樹林地の条件として、本研究の結果から考察されるのは以下の点である；

樹林の木本相が良好に保たれていること

樹林の木本相が良好に保たれていることは、樹林地の保全のためにももちろん重要であり、樹林地における菌類相を保全するためにも重要である。菌類の多くは植物から供給される有機物を分解することで生きており、本研究においても、落葉・落枝の供給量とリター分解菌・木材腐朽菌の豊富さは強い相関を示した。外生菌根菌の豊富さも同様に外生菌

根性の樹木の現存量と強い相関を示した。樹林の木本相が良好に保たれずリターや外生菌根性樹種の現存量が減少することが、菌類相の衰退につながる事が予測される。

極端な斜面地でないこと

都市においては、崖線上に残存する樹林が周囲の土地利用から取り残されることが多くある。しかし、崖線上の急峻な斜面においてはリターの堆積が不安定であり、しばしばリター堆積厚の著しい不均衡を生じる。リター分解菌、腐植分解菌、外生菌根菌の子実体形成にリター堆積厚の選好性が示されることから、斜面上部においてリターが林床より剥離する地点同様に、斜面下部においてリターが著しく堆積する地点においても菌類相が衰退する可能性が示唆される。

面積が大きく保たれること

リター分解菌は種の組成や出現位置が年によって大きく異なった。このことはリター分解菌の多くが移動性を持つことを示している。樹林の面積が大きく保たれ、リター分解菌の移動を可能とすることでリター分解菌の多様性が維持されることが期待される。また、樹林が分断化されていても近隣に別の樹林地が存在することによって同等の効果が期待されるだろう。今後はより広範囲における子実体調査や DNA によるクローン解析によってリター分解菌の移動性について議論がなされる必要がある。

都市域において周辺部よりも気温が上昇するヒートアイランド現象は、都市環境の重要な特徴である。気温の上昇、特に冬期の気温や最低気温の上昇は都市林の植物相に影響を与えていることが知られている。本研究では現時点では都市域での気温の上昇に伴う菌類相の著しい変化は指摘されなかった。しかし子実体の形成が温度条件に左右されること、また野外においても子実体形成温度条件の存在が示されたことから今後さらに気温が上昇する場合には種組成フェノロジーの変動や子実体形成の阻害など菌類相への影響が現れる可能性が示唆される。特に外生菌根菌においては必要な有機物の入手を木本植物に依存しているため、気候の変動によって木本植物と外生菌根菌のフェノロジーがずれる場合には外生菌根相の衰退につながるおそれがある。樹林の面積を大きくとることができれば、樹林の内部では樹林周辺からの温度の変化が緩和されることが期待される。また同様に、樹林内部での酸性降下物、窒素化合物、重金属の蓄積が緩和されることも期待される。

これらの点は樹林地を保全するために一般的に指摘される条件と大部分において重なっている。このことは、他の動植物と同様に菌類の生態系が良好に保たれるための十分条件が一つの方向へ集約されることを意味するだろう。今後さらに菌類の生態に関する研究が進み、都市域において良好な菌類の生態系を保つための必要条件が明らかとなる事が望まれる。

謝辞

本研究を進めるにあたって様々な方に多大なるご助力を賜りました。東京大学大学院新領域創成科学研究科自然環境学専攻自然環境評価学研究室 福田健二教授には指導教員として研究の全般にわたってご指導、叱咤激励をいただきました。自然環境学専攻生物圏機能学研究室 大澤雅彦教授、同専攻生物圏情報学研究室 斉藤馨准教授、農学生命科学研究科付属科学の森教育研究センター千葉演習林 山田利博教授、同研究科森林科学専攻森林植物学研究室 松下範久先生には論文審査において副査を引き受けていただき、論文の査読、ご指導、ご助言をいただきました。また、自然環境学専攻の先生方・スタッフ・学生の皆様には研究に関するご指導、ご助言、励ましをいただきました。

科学博物館附属自然教育園 萩原信介先生には調査地の選定や毎回の子実体調査において研究が円滑に行えるよう多くのご配慮をいただきました。東京大学附属科学の森教育研究センター千葉演習林の先生方、スタッフの皆様には調査地の選定や毎回の子実体調査に多くのご配慮と暖かいお心遣いをいただきました。

諸先生方、スタッフの方々、多くの先輩、友人、後輩の皆様を支えられてようやく博士論文をまとめるに至りました。心より感謝を申し上げるとともに深くお礼を申し上げます。

最後に長い学生生活を支えてくださった宮崎の家族に深く感謝をいたします。

要旨

常緑広葉樹林は関東地方以西の代表的な森林植生であり、関東地方では特に丘陵部や平野部において卓越する。しかし丘陵部や平野部では盛んな人間活動により小面積の島状に分断されて残存している常緑広葉樹林が多い。このようにして都市に存在する都市林は、環境・生物多様性・生態系保全を目的とした保護の対象となっており、これら人為的な環境の影響下にある都市林における動植物の生態に関する研究が行われてきた。

人為的な環境の変化が菌類に与える影響に関しては、樹木の根に共生体（菌根）を形成して樹木の成長を促進させる菌根菌について、その形成率や菌根の形態タイプ組成に、酸性降下物や窒素化合物、重金属による土壤汚染が及ぼす影響について研究が行われてきた。これらの菌根菌に関する既往研究は根圏に形成される菌根を指標としており、子実体（キノコ）を指標とした研究は少ない。しかし保全対象とされる都市林において根圏に不可逆的な損傷を与える調査を実行することは難しく、これらの樹林における菌類相の評価を継続的に行うには子実体を指標とした研究による知見が必要である。また森林生態系において有機物の分解に大きな役割を果たしている腐生菌に人為的な環境の変化が与える影響に関する研究は少ない。しかしこれらの腐生菌は子実体を形成していない状態、つまり菌糸の状態では観察されにくく、また種の同定も難しい。

そのため本研究では、都市域、郊外域、山間域と異なる立地に残存する常緑広葉樹林において、腐生菌、菌根菌の子実体を指標として菌類の群集構造と子実体形成様式に関する調査と解析を行った。さらに樹林における環境の差違が菌類群集に与える影響について考察を行った。

東京都心部から房総半島にかけて残存する、6カ所の常緑広葉樹林を調査地に設定した。これらの樹林は林冠を構成する樹主としてスダジイ (*Castanopsis sieboldii*) を共有した。しかし、木本相の構造は立地により影響を受け、特に都市域に残存する樹林では気温の上昇の影響を受けていると思われるシュロ (*Trachycarpus fortunei*) や、光環境の変化の影響を受けていると思われるアオキ (*Aucuba japonica*) の繁茂がみられるなど樹種構成に違いがみられた。同時に低木の現存量が増加し、亜高木層の現存量が減少するなど樹体サイズの構成にも変化がみられた。また都市域、郊外域にある樹林においては山間域の樹林に比べて落葉リターの現存量が多く、林床におけるリター堆積様式も立地によって異なる傾向が示された。さらに表層土壤の化学性に関しては郊外域の樹林において、林業樹種として用いられるスギ (*Cryptomeria japonica*) からの落葉リターの影響で pH が上昇する傾向を示し、都市域の樹林においては特に林縁部において窒素の蓄積が認められた。このように林間構成樹種を共有し、相似した林相を示す樹林においても、木本相、リター堆積様式、土壤化学性などには立地環境による相違がみられることが示された。

これらの調査地において、永続的コドラート法により菌類の子実体の発生状況に関する

調査を行った。10m×10mの調査コドラート内において発生した子実体の種名と発生位置を記録した。さらに調査コドラートを2m×2mのサブコドラートに分割し、サブコドラート内に同じ調査地に出現した同じ種の子実体は頻度1としてまとめ、子実体の現存量の指標とした。この子実体調査は2000年夏期から2003年の秋期まで、冬期と春期を除いて月に2度の頻度で行った。さらに、環境要因として木本相、リター現存量、リター堆積様式、気温、土壌化学性に関する調査を適宜行った。子実体の発生温度条件に関する解析のために、子実体が観察された日より前20日間の気温の平均を子実体形成に関与した温度条件として仮定して調査地間、種間、あるいは分類グループ間での子実体形成温度条件の比較を行った。また子実体の分布様式に関する解析のためにマッピング法によるコロニーの解析とともに、数学的手法によって子実体分布の重なりについて解析を行った。

全調査期間を通して、132種の子実体が確認された。子実体はそれぞれの菌の基質によって5つの生活型に分類され、内訳はリター分解菌22種、木材腐朽菌39種、腐朽木材分解菌10種、腐植分解菌23種、外生菌根菌38種であった。

立地による菌類相の差は生活型によって異なって現れ、都市林においてはリター分解菌の種多様性や現存量が増し、外生菌根菌の種多様性が低下する傾向が示された。

リター分解菌の種の豊富さはその基質となるリターの現存量と正の相関を示した。また同時に堆積リターの現存量は山間域よりも郊外域や都市域に多かった。このことから異なる立地において生じるリターの堆積様式の違いがリター分解菌の群集構造へ影響を与えている可能性が示唆された。リター分解菌はそのほとんどがキシメジ科の菌であり、主にモリノカレバタケ属 (*Collybia*)、シロハウライタケ属 (*Marasmiellus*)、ハウライタケ属 (*Marasmius*)、クヌギタケ属 (*Mycena*) に属する菌であった。これらの4属は子実体が形成された位置におけるリター堆積厚に有意な差を示し、モリノカレバタケ属とハウライタケ属の子実体は、シロハウライタケ属とクヌギタケ属の子実体よりも厚くリターが堆積する地点に形成された。またこれらの4属の菌は立地による子実体発生温度条件に有意な差を示さず、さらに属間でも有意な温度条件の差を示さなかった。これらのことから、リター分解菌の群集構造の差は主にその樹林におけるリターの堆積様式によってもたらされており、温度条件の差による影響は小さいと考えられる。

外生菌根菌の豊富さは外生菌根性樹種の現存量と正の相関を示した。しかし外生菌根性樹種の現存量や外生菌根菌の子実体発生頻度が立地による有意な差を示さなかったことから都市林における外生菌根菌の多様性の低下は木本相以外の影響による種の選定によってもたらされている可能性が示唆された。外生菌根菌相は主にテングタケ科 (*Amanitaceae*)、ベニタケ科 (*Russulaceae*)、イグチ科 (*Boletaceae*) に属する菌から構成されていたが、都市林においてはテングタケ科の種の減少とベニタケ科、特にシロハツモドキ (*Russula japonica*) の著しい優占が示された。テングタケ科の子実体は9月前半から後半の短い期間に集中して形成された。しかし、この時期には都市域と山間域との気温条件の差はほとん

どなかったこと、またテングタケ科とシロハツモドキの子実体形成温度条件にも有意な差がみられなかったこと、さらにこの時期において都市林ではシロハツモドキが子実体を形成していたことから、テングタケ科の種が占めるべき生態的地位が、都市林においてはシロハツモドキによって占有されている可能性が示唆される。外生菌根菌は特にベニタケ科では子実体形成温度条件が種によって有意に異なる場合が示され、特に日最低気温において種間の温度条件の差が大きかった。このことから、都市環境下においては気温の日較差が小さくなることによって外生菌根菌相が影響を受ける可能性が示唆される。

腐朽木材分解菌の群集構造に関して立地による有意な差は示されなかったが、都市林に顕著に繁茂するアオキ (*Aucuba japonica*) の立木位置と腐朽木材分解菌の子実体形成位置に関連が示された。アオキの立木位置と木材腐朽菌の位置には関連が示されなかったこと、またアオキの現存量が腐朽木材分解菌と木材腐朽菌の子実体分布の重なりと負の相関を示したことから、アオキによって供給される木質リターが他の樹種によって供給される木質リターとは異なる腐朽課程を経ることで、腐朽木材分解菌相へ直接的に影響を与えている可能性が示唆される。

腐植分解菌、リター分解菌、外生菌根菌の3つの生活型の菌は、林床における落葉リターの堆積環境に選好性があり、腐植分解菌はリター分解菌や外生菌根菌よりも厚くリターが堆積する地点で子実体が形成される傾向が示された。リターの堆積が厚い立地ではこれらの菌がリターの厚さに従って棲み分けることが予想されるが、リターの堆積が薄い立地ではこれらの菌が同じニッチに混在することになり、菌類の群集構造や分布様式に影響を及ぼす可能性が示唆される。

以上のように本研究においては、長期間に渡る子実体の発生状況に関する調査により、菌類相が環境の変化に応じて示す生態的特性の一端が明らかとされた。今後は菌類の生理特性に関する研究とともに、菌類の生態系の全貌がより明らかとされることが望まれる。

Abstract

Evergreen broad-leaved forest (EBL) forest is the climax vegetation in southwestern Japan, including Kanto district. As EBL forests are common on easily accessible low mountains and plains, they have been strongly affected by anthropogenic activities throughout the history. Some of these forests are remained as fragmented small forest islands in cities and are protected in order to maintain city environment fine or to preserve their biodiversity and ecosystems.

There are many studies on flora and fauna of the EBL forests in cities, however, few studies have been done on fungi. There are some studies on the influence of anthropogenic impacts (soil acidification, accumulation of nitrogenous substance and heavy metals, etc.) on fungal communities, many of which are focused on mycorrhiza under the ground. Such survey is difficult in the preserved urban forests, because it need destructive sampling of roots and advanced laboratory facilities for fungal identification. Moreover, for saprophytic fungi, such sampling method is not applicable. Therefore, studies on fungal flora using fruiting bodies (mushrooms) as indicators are needed.

In this study, mushroom occurrence was surveyed for 4 years in EBL forests in urban, suburban and rural areas, and fungal community structure were compared between them. Species composition, abundance, phenology and spatial distribution of fruit bodies were analyzed, and environmental factors that affect the fungal community of EBL forests are discussed.

Investigation sites were located in metropolitan Tokyo and Chiba Prefecture in the Kanto district of Japan, and they shared *Castanopsos sieboldii* as the dominant canopy species. In the Institute for Natural Study, Chishirodai-kita and the University Forest in Chiba, three 10 m \times 10 m quadrats were settled in each site and mushrooms were sampled 42 times for 4 years at 2-week intervals from August 2000 to November 2003. In Sakado Shrine, Takataki Shrine and Suwa Shrine, sampling was carried out from June to November in 2006. To quantify abundance of a fungal species, number of 2 m \times 2 m subsections in which mushrooms of the species occurred was counted. As environmental factors, vegetation, distribution of litter, air temperature and soil chemical properties were investigated.

In total, 132 fungal species were recorded, which were divided into five categories according to their growth substrates: 22 litter decomposers, 39 wood rotters,

10 rotted-wood decomposers, 23 humus decomposers, and 38 ectomycorrhizal fungi. A long-term mushroom survey revealed lower species richness and biodiversity of ectomycorrhizal fungi in the urban and the suburban forests compared to the rural forest. In contrast, species richness and the abundance of litter decomposers and wood rotters were higher in the urban forest than in the rural forest. Rotted-wood decomposers and humus decomposers showed no significant differences among the forests.

Both the species richness and the abundance of litter decomposers were positively correlated with the sum of the dry leaf litter weights from the L and F horizons. The amount of leaf litter was greater in the urban and suburban forest than in the rural forest. In the rural forest in the mountainous area, litter accumulation was rarely observed because of the steep slopes. This may have resulted in a reduction of litter decomposers. Most of litter-decomposers were belonged to Tricholomataceae (*Collybia*, *Marasmiellus*, *Marasmius*, *Mycena*, etc.). These four genera showed different preference for litter-accumulation. Individuals of *Collybia* and *Marasmius* were occurred on thicker accumulated litter than that of *Marasmiellus* and *Mycena*. These four genera showed no significant differences in mushroom-forming temperature among the genera and among the investigation sites. These results suggested that the community structure of litter decomposers is affected mainly by the pattern of litter-accumulation, but temperature condition of the site.

Both the species richness and the abundance of ectomycorrhizal species were positively correlated with the total basal area of ectomycorrhizal host plants. Most of ectomycorrhizal species were belonged to family Amanitaceae, Russulaceae and Boletaceae. The low species richness of Amanitaceae and a high frequency of some Russulaceae species, especially *Russula japonica*, related to the low biodiversity of ectomycorrhizal fungi in the urban forests. The basal area of the host plants did not show significant difference among the investigation sites, thus the decline of ectomycorrhizal fungi in the urban forest is affected by other environmental factors but availability of host plants. In September, when many amanitaceous mushrooms were formed in suburban and rural forests, *Russula japonica* formed many fruit bodies in urban forests. The temperature for mushroom formation was in the same range between *Russula japonica* (dominant in urban forest) and amanitaceous species such as *Amanita pseudoporphyrina* (dominant in rural forest). This suggested that amanitaceous species were replaced by *Russula japonica* in urban forests. The temperature condition of fruiting in many ectomycorrhizal species were in the same

range between investigation sites, but different between species. This result suggested that each ectomycorrhizal species has its own particular fruiting temperature condition.

Humus decomposers, litter decomposers and ectomycorrhizal species showed different preference to litter-accumulate environment. Humus decomposers made their mushrooms on thicker accumulated litter than litter decomposers and ectomycorrhizal species. Mushrooms of these species also showed disaggregated distribution pattern. Thus, competitive relationships among these three life forms were suggested.

In conclusion, a long-term mushroom survey revealed some differences in both ectomycorrhizal and saprophytic fungal community structures among EBL forests, which were differently affected by anthropogenic impacts. It was suggested that environmental conditions of urban forests such as increased minimum temperature and litter accumulation pattern can affect the fungal community structure of EBL forests.

引用文献

明田川 晋, 萩原 信介, 高橋 啓二. 1985. 自然教育園における樹木および森林群落の最近 18 年間の変化. 自然教育園報告, 16: 1-38.

Arnebrandt, K. 1994. Nitrogen amendments reduce the growth of extrametrical ectomycorrhizal mycelium. *Mycorrhiza*, 5: 7-15.

Arrhenius, O. 1921. Species and area. *Journal of Ecology*, 9:95-99.

Baxter, J.W., Pickett, S.T.A., Carreiro, M.M., and Dighton, J. 1999. Ectomycorrhizal diversity and community structure in oak forest stands exposed to contrasting anthropogenic impacts. *Can. J. Bot.*, 77: 771-782.

Bandrud, T.E. 1995. The effects of experimental nitrogen addition on the ectomycorrhizal fungus flora in an oligotrophic spruce forest at Gardsjon, Sweden. *For. Ecol. Manag.*, 71: 111-122.

Boddy L., Watkinson S.C. 1995. Wood decomposition, higher fungi, and their role in nutrient redistribution. *Can. J. Bot.*, 73(Suppl):S1377-1383.

Chappelka, A.H., Kush, J.S., Runion, G.B., Meier, S., and Kelly, W.D. 1991. Effects of soil-applied lead on seedling growth and ectomycorrhizal colonization of loblolly pine. *Environ. Pollut.*, 72: 307-316.

- Dahlberg, A., and Stenlid, J. 1990. Population structure and dynamics in *Suillus* bovinus as indicated by spatial distribution of fungal clones. *New Phytologist*, 115: 487-493.
- Dahlberg, A., Jonsson, L., and Nylund, J.E. 1997. Species diversity and distribution of biomass above and below ground among ectomycorrhizal fungi in an old-growth Norway spruce forest in south Sweden. *Can. J. Bot.*, 75: 1323-1335.
- Danielson R.M. and Visser S. 1989. Effects of forest soil acidification on ectomycorrhizal and vesicular-arbuscular mycorrhizal development. *New Phytologist*, 112:41-47.
- Dighton, J., and Skeffington, R.A. 1987. Effects of artificial acid precipitation on the mycorrhizas of scots pine seedlings. *New Phytol.*, 107: 191-202.
- Dixon R.K. 1988. Response of ectomycorrhizal *Quercus rubra* to soil cadmium, nickel and lead. *Soil. Biol. Biochem.*, 20:555-559.
- Duddridge J.A., Malibari A. and Read D.J. 1980. Structure and function of mycorrhizal rhizomorphs with special reference to their role in water transport. *Nature*, 287:834-836.
- Dwyer L.M., Merriam G. 1981. Influence of topographic heterogeneity on deciduous

litter decomposition. *Oikos*, 37:228-237.

遠藤 正喜. 1972. 常緑広葉樹林の地上生高等菌類の植物社会学的研究. 日本生態学会誌, 22: 51-61.

Erickson, H.E., Edmonds, R.L., Peterson C.E. 1985. Decomposition of logging residues in Douglas-fir, western hemlock, Pacific silver fir, and ponderosa pine ecosystems. *Can. J. For. Res.*, 15:914-921.

Frank, A.B. 1885. Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. *Berichte der Deutsche Botanische Gesellschaft*, 3:128-145.

Fukihar, T., and Kato, M. 1997. An analysis on the spatial distribution patterns of basidiocarps of Agaricales in a *Castanopsis* -dominated forest in Kyoto. *Mycoscience*, 38: 37-44.

Gardens, M., and Bruns, T.D. 1996. Community structure of ectomycorrhizal fungi in a *Pinus muricata* forest: above- and below-ground views. *Can. J. Bot.*, 74: 1572-1583.

浜田 稔. 1953. マツタケ. 自然, 8(10):56-64.

浜田 竜之介. 1972. 都市生態系と土壌. 沼田編: 都市生態系の特性に関する基礎的研究,

111-120.

浜田 竜之介. 1973. 都市生態系と土壌. 沼田編: 都市生態系の特性に関する基礎的研究,
27-87.

Harmon, M.E., Franklin, J.F., Swanson, F.J., Sollins, P., Gregory, S.V., Lattion, J.D.,
Anderson, N.H., Cline, S.P., Aumen, N.G., Sedel, J.R., Lienkaemper, G.W.,
Cromack, K., Cummins, K.W. 1986. Ecology of coarse woody debris in
temperate ecosystems. *Adv. Ecol. Res.*, 15:133-302.

服部 保, 上甫木 昭春, 小舘 誓治, 熊懷 恵美, 藤井 俊夫, 武田 義明. 1994. 三田市
フラワータウン内孤立林の現状と保全について. *造園雑誌*, 57: 217-222.

服部 保, 石田 弘明. 2000. 宮崎県中部における照葉樹林の樹林面積と種多様性、種組成
の関係. *日本生態学会誌*, 50: 221-234.

Heilmann-Clausen, J. 2001. A gradient analysis of communities of macrofungi and
slime moulds on decaying beech logs. *Mycol. Res.*, 105:575-596.

Honnay, O., Hermy, M., and Coppin, P. 1999. Effects of area, age and diversity of forest
patches in Belgium on plant species richness, and implications for
conservation and reforestation. *Biol. Conserv.*, 87: 73-84.

Hung, L.L., and Trappe, J.M. 1983. Growth variation between and within species of

ectomycorrhizal fungi in response to pH in vitro. *Mycologia*, 75: 234-241.

市川 貴大, 深澤 文貴, 高橋 輝昌, 浅野 義人. 2002. 落葉広葉樹天然林のヒノキおよびスギによる人工林化が土壌の養分特性に及ぼす影響. *森林立地学会誌*, 44: 23-29.

Iida, S., and Nakashizuka, T. 1995. Forest fragmentation and its effect on species diversity in sub-urban coppice forests in Japan. *For. Ecol. Manage.*, 73: 197-210.

今関 六也, 本郷 次雄. 1987. 原色日本新菌類図鑑 (I). 保育社 大阪.

今関 六也, 本郷 次雄. 1989. 原色日本新菌類図鑑 (II). 保育社 大阪.

石田 弘明, 服部 保, 武田 義明, 小舘 誓治. 1998. 兵庫県南東部における照葉樹林の樹林面積と種多様性、種組成の関係. *日本生態学会誌*, 48: 1-16.

Iwao, S. 1968. A new regression method for analyzing the aggregation pattern in biological populations. *Researches on Population Ecology*, 10: 1-20.

Iwao, S. 1977. Analysis of spatial association between two species based on the interspecies mean crowding. *Res. Popul. Ecol.*, 18: 243-260.

Iwao, S. and Kuno, E. 1971. An approach to the analysis of aggregation pattern in biological populations. In: *Statistical ecology*, vol. 1. Spatial patterns and

statistical distributions. pp.461-513. Penn. State Univ. Press, University Park,

Penn.

環境庁 自然保護局企画調整課 編. 1977. 自然公園法の解説. 中央法規, 東京. pp. 8-10.

衣川 堅二郎. 1963. マツタケの発生に関する生態学的研究 -生長曲線とその解析-. 大阪

府立大学紀要, 農学・生物学, 14:27-60.

吉良 竜夫. 1963. 原生林保護の必要とその生態学的意義. 日本生態学会誌, 13:67-73.

気象庁. 1994. 近年における世界の異常気象と気候変動 ～その実態と見通し～ (V). 気象

庁. pp. 303-313.

気象庁 編. 2002. 20 世紀の日本の気候. 財務省印刷局, 東京. pp. 30-32.

Lloyd, M. 1967. Mean crowding. *Journal of Animal Ecology*, 36:1-30.

前迫 俊一, 米丸 伸一, 酒井 正治. 2002. 隣接するスギ林と広葉樹林の表層土壌の理化

学的性質の比較. 鹿児島県林試研報, 7: 14-22.

Matsuda Y. and Hijii N. 1998. Spatiotemporal distribution of fruitbodies of

ectomycorrhizal fungi in an *Abies firma* forest. *Mycorrhiza*, 8:131-138.

Miyamoto, T., and Igarashi, T. 2004. Spatial distribution of *Collybia pinastris*

sporophores in a *Picea abies* forest floor over a 5-year period. *Mycoscience*, 45:

24-29.

三好 學. 1926. 天然紀念物解説. 富山房, 東京. pp. 215-216.

Morisita, M. 1959. Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., Ser. E (Ecol.), 2:215-235.

Morisita, M. 1962. $I\delta$ -index, a measure of dispersion of individuals. Res. Popul. Ecol., 4:1-7.

Morisita, M. 1971. Composition of the $I\delta$ -index. Res. Popul. Ecol. 8:1-27.

Murakami, Y. 1987. Spatial distribution of *Russula* species in *Castanopsis cuspidate* forest. Trans. Br. Mycol. Soc., 89: 187-193.

Murakami, Y. 1989. Spatial changes of species composition and seasonal fruiting of the Agaricales in *Castanopsis cuspidate* forest. Trans. Mycol. Soc. Japan, 30: 89-103.

中尾 佐助, 佐々木 高明. 1992. 照葉樹林文化と日本. くもん出版, 東京. 241pp.

沼田 真. 1974a. 都市気候. 中野 尊正, 沼田 真, 半谷 高久, 阿部 喜也 著: 都市生態学. 生態学講座 28, 共立出版, 東京. pp. 29-33.

沼田 真. 1974b. 都市林生態系の動態 -主として自然教育園での動植物の変貌. 中野 尊正, 沼田 真, 半谷 高久, 阿部 喜也 著: 都市生態学. 生態学講座 28, 共立出版, 東京. pp. 44-52.

Numata, M. 1991. Urban ecosystem studies in the Tokyo metropolitan area. Shukutoku university bulletin, 25: 41-53.

沼田 真. 1994. 自然保護という思想. 岩波新書, 岩波書店, 東京. p. 13.

沼田 真, 岩瀬 徹. 1975. 図説 日本の植生. 朝倉書店, 東京. 178pp.

沼田 真, 小原 秀雄 編. 1982. 東京の生物史. 紀伊國屋書店, 東京. pp. 47-126.

大賀 宣彦. 1980. 自然教育園内植物群落の組成と構造. 自然教育園報告, 11:29-44.

小川 真. 1975. アカマツ林における菌根菌, マツタケの微生物生態学的研究, I. マツタケのシロ. 林業試験場研究報告, 272:79-121.

- 小川 真. 1977a. アカマツ林における菌根菌－マツタケ－の微生物生態学的研究, IV, 菌類社会におけるマツタケのシロ. 林業試験場研究報告, 297:59-104.
- Ogawa, M. 1977b. Ecology of higher fungi in *Tsuga diversifolia* and *Betula ermanii* *Abies mariesii* forests of subalpine zone. Trans. Mycol. Soc. Japan, 18: 1-19.
- 小川 真. 1981. 菌根菌の生態的性質とその菌根－菌類生態学序論－. XVII IUFRO 論, 170-175.
- 小川 真, 浜田 稔. 1965. マツタケおよびその近縁種における“シロ”の微生物生態学的研究 1 マツタケの“シロ”とそこに形成される菌根について. 日本菌学会会報, 5:67-71.
- 小川 真, 山家 義人, 石塚 和祐. 1981. ブナ・イヌブナ天然林の高等菌類と土壤微生物相. 林業試験場研究報告, 314:71-88.
- 奥田 重俊. 1972. 自然教育園に生育するスダジイ巨木群の現状とその保護について－都市林の保護に関する生態学的考察－. 自然教育園報告, 3:1-16.
- 奥田 重俊, 矢野 亮. 1972. 都市環境における森林群落の推移. 沼田編: 都市生態系の特性に関する基礎的研究, 1-11.
- Ohsawa, M. 1990. An interpretation of latitudinal patterns of forest limits in South and

- East Asian mountains. *J. Ecol.*, 78: 326-339.
- Plamboeck A.H., Dawson T.E., Egerton-Warburton L.M., Morth M. Bruns T.D. and Querejeta J.I. 2007. Water transfer via ectomycorrhizal fungal hyphae to conifer seedlings. *Mycorrhiza*, 17:439-447.
- Pouyat, R.V., McDonnell, M.J., and Pickett, T.A. 1995. Soil Characteristics of oak stands along an urban-rural land-use gradient. *J. Environ. Qual.*, 24: 516-526.
- Read D.J. and Perez-Moreno J. 2003. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems – a journey towards relevance? *New Phytologist*, 157:475-492.
- Rühling Å. and Tyler G. 1991. Effects of simulated nitrogen deposition to the forest floor on the macrofungal flora of a beech forest. *Ambio*, 20:261-263.
- 坂上 寛一, 菅原 十一, 浜田 竜之介, 黒部 隆. 1980. 自然教育園における降下ばいじんおよび土壌中の重金属. *自然教育園報告*, 10: 5-17.
- Smith S.E. and Read D.J. 1997. *Mycorrhizal symbiosis*. 2nd ed. Academic Press, London, UK.
- 鈴木 彰. 1979. 同担子菌類の子実体原基形成に関与する環境要因. *日本菌学会報*, 20: 253-265.
- 鈴木 由吉, 矢野 亮. 1973. 都市林におけるアオキの繁殖. 沼田編: 都市生態系の特性に関する基礎的研究, 67-82.
- Thompson, G.W., and Medve, R.J. 1984. Effects of aluminum and manganese on the growth of ectomycorrhizal fungi. *Appl. Environ. Microbiol.*, 48: 556-560.
- Tyler, G. 1994. Spatial sporophore pattern of ectomycorrhizal fungi in a hornbeam (*Carpinus betulus* L.) forest. *Forest Ecology and Management*, 65:165-170.
- Wallenda T. and Kottke I. 1998. Nitrogen deposition and ectomycorrhizas. *New Phytologist*, 139:169-187.
- Yamashita S. and Hijii N. 2006. Spatial distribution of the fruiting bodies of Agaricales

- in a Japanese red pine (*Pinus densiflora*) forest. Journal of Forest Research, 11:181-189.
- 山家 義人. 1978. 都市域における環境悪化の指標としての樹木衰退と微生物相の変動. 林業試験場報告, 301:119-129.
- 矢野 亮. 1979. 自然教育園におけるスダジイの落葉について. 自然教育園報告. 9:13-24.
- 矢野 亮. 1980. 都市林におけるアオキの生態学的研究 (I) 分布. 自然教育園報告, 10: 25-35.
- Yin X. 1999. The decay of forest woody debris: numerical modeling and implications based on some 300 data cases from North America. Oecologia, 121:81-98.
- 吉野 正敏. 1972. 都市の気候と生活. 環境情報科学, 1:8-13.