

原著論文

## アカマツ枯死木に発生する変形菌の腐朽環境への選好性

高橋和成<sup>1\*</sup>・福島実奈<sup>2</sup>・荒山幸美<sup>2</sup>・木立侑里<sup>2</sup>・松田実桜<sup>2</sup>・田中福人<sup>1</sup>

Preferences of myxomycete species for different microenvironments of  
*Pinus densiflora* coarse woody debris

Kazunari TAKAHASHI<sup>1\*</sup>, Mina FUKUSHIMA<sup>2</sup>, Yukimi ARAYAMA<sup>2</sup>,  
Yuri KIDACHI<sup>2</sup>, Mio MATSUDA<sup>2</sup> & Fukuto TANAKA<sup>1</sup>

**Abstract:** Myxomycetes are protistan amoebas, and many grow on coarse woody debris. However, species preferences for specific characteristics of the decayed wood environments are poorly understood. In this study, we checked the various decay characteristics of wood parts, such as wood hardness, moisture, and acidity (pH), on which myxomycete fruiting bodies occurred. Surveys were performed intensively at two different sites in Japanese red pine (*Pinus densiflora*) forests in the summer season. Then, the occurrence patterns of species were analyzed in relation to differences in wood hardness and pH of the woody debris. As a result, 23 taxa in 11 genera were identified from 534 colonies of fruiting body. The species richness in the frequency distribution pattern in substrate pH increments of 0.4 was highest of 18 taxa in the pH range of over 5.4 to 6.2 or less. The myxomycete assemblage on decayed wood was divided into two groups according to the acidity of the woody debris: pH 4.6 or lower and pH higher than 4.6. The three most abundant species were located in different microhabitats with different wood hardness and pH. In order of acidity, these species were *Stemonitis axifera*, *Cribraria cancellata*, and *Ceratiomyxa fruticulosa*. In addition, *Cribraria intricata* var. *dictyodioides* and *Arcyria denudata* preferred acidic woody debris, whereas *Physarum flavicomum* preferred wood with weak acidity. The different pH preferences of different species diversify the myxomycete assemblages in microenvironments of coarse woody debris.

### 1. はじめに

変形菌(Myxomycetes)は、アメーボゾアに属する原生生物である。その生活史の中には、単細胞のアメーバ細胞または鞭毛細胞である時期、変形体とよばれる多核のアメーバ体になる時期、微小なキノコ状の子実体を形成して胞子を散布する時期がある。変形菌の主な生育場所は、腐朽木や落葉及び植物遺体などの腐朽や腐植した環境である。野外では、変形菌の存在を変形体や子実体の出現によって観察することができ、子実体の外観や内部構造などの形質に基づいて種が同定されている。

変形菌のアメーバ細胞や変形体は、炭水化物を分解する酵素を体外に分泌し(Fukasawa et al. 2018)、生態系の分解者として機能する細菌などを捕食している(Madelin 1984)。それにより、腐植中の多様な栄養源を利用しながら増殖または成長する。変形菌は、植物遺体の有機物が無機物に分解されるプロセスにおいて、物質循環の速度を調節していると考えられている

(長野 2001)。また、変形体や子実体は、腐植の食物連鎖において、土壤動物や菌類の栄養源にもなっている(片岡ら 2020)。

森林の倒木には多くの種の変形菌が生育しており、その種の同定や豊富さは、野外調査において、変形菌子実体のコロニーを探索し記録することで定量的に評価されている(Takahashi & Hada 2009)。1970年代以降、マツ枯れが進行している中国地方では(藤原ら 1992)、アカマツ枯死木において、腐朽材の硬さが変形菌の生育に影響を与えていることや(Takahashi & Hada 2009)、材のpHも数種の生育に影響するという報告がある(Fukasawa et al. 2015)。しかし、材の腐朽環境に対する変形菌の応答や詳細な生態は未だよく分かっていない(Xavier de Lima & Cavalcanti 2015)。本研究では、森林生態系における枯死木の腐朽状態と変形菌との関係を明らかにすることが重要であると考え、枯死木の腐朽が進んだ段階での材の性質と変形菌の発生との関係を調べることをねらいとし、枯死木の腐朽環境に対する種の選好性を明らかにした。

<sup>1</sup> 清心女子高等学校, 〒701-0195 岡山県倉敷市二子1200. Seisin Girls' High School, 1200 Futago Kurashiki-shi, Okayama 701-0195, Japan.

<sup>2</sup> 清心女子高等学校生命科学コース, 〒701-0195 岡山県倉敷市二子1200. Life Science Course, Seisin Girls' High School, 1200 Futago Kurashiki-shi, Okayama 701-0195, Japan.

\*Correspondence: Kazunari TAKAHASHI, Email: kumakusu03@yahoo.co.jp

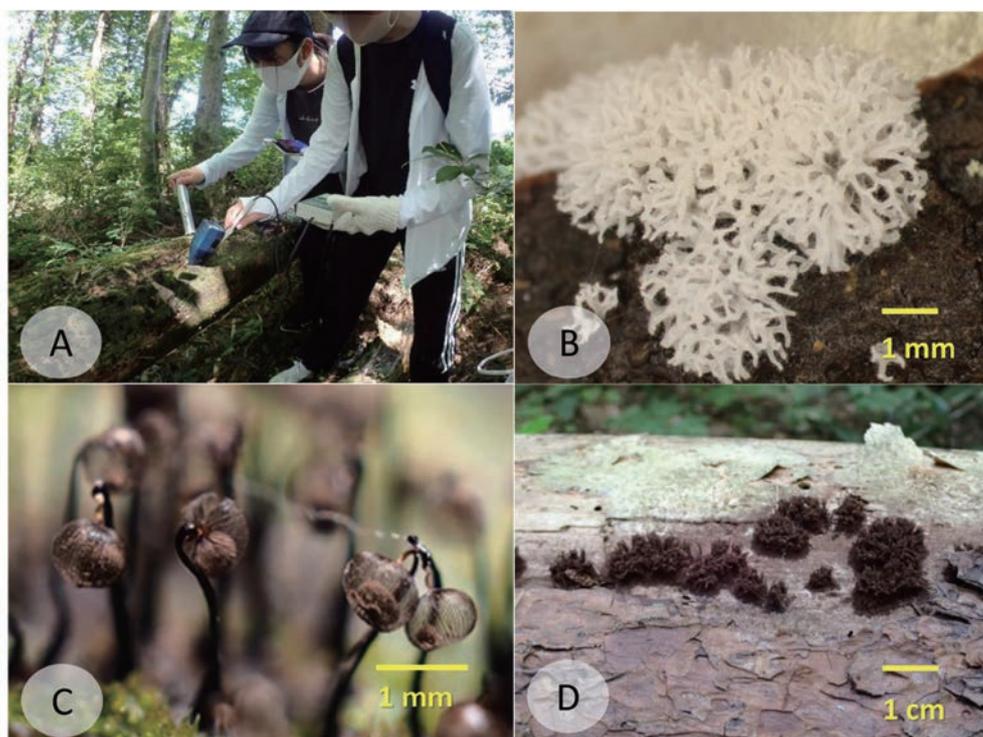


図1. 枯死木の木質環境の測定と出現種. A: 土壌硬度計・土壌pH計・土壌水分測定器による測定. B: ツノホコリ *Ceratiomyxa fruticulosa*. C: クモノスホコリ *Cribraria cancellata*. D: サビムラサキホコリ *Stemonitis axifera*.

## II. 研究方法

### 1. 調査地

調査には、2006年にアカマツ枯死木に生育する変形菌群集が調査された中国地方の2地点の森林を選定した(Takahashi & Hada 2010). 1地点は岡山県岡山市北区日応寺で、かつてはアカマツ林であったが、現在ではコナラやアバマキが優占する落葉樹の森に遷移している。アカマツの倒木は林内に散在し、長さ40~80 cm程度で玉切りされた丸太が林床に野積みされた場所もあった。もう1地点は、鳥取県伯耆町榎水高原のアカマツ二次林で、アカマツの樹高は20 mを超えるが林内にその幼木はなく、ミズナラが優占する林に遷移する状況にある。林床にはマツ枯れによる枯死木が多数あり、樹幹の直径が約20 cm 以上になる腐朽した倒木を調査対象とした。

### 2. 調査方法

変形菌の発生は、枯死木上に出現した子実体のコロニーを探索することによって調査した。変形菌子実体の出現には季節性があり、気温や湿度の影響により梅雨から梅雨明けの夏季に集中して出現する傾向がある(Takahashi & Hada 2008)。特に降雨後の森が湿潤から乾燥に転じる時期に多く出現する。このことを踏まえて、岡山市北区日応寺では、2021年7月11日と8月27日に、伯耆町榎水高原では、2021年7月2日と7月30日に調査を実施した。変形菌の子実体コロニーは、肉

眼でも認識して観察できるサイズであるため、調査地では散在する100本を超える倒木や丸太を目視により調査した。それぞれの地点で1回の調査では、子実体コロニーを100以上記録する方法で行った。

変形菌の子実体コロニーが観察された際には、コロニーの一部から子実体を採取して標本箱に貼り付け、種の同定試料とした。種の同定にあたり、実体顕微鏡で子実体の外観を観察し、次に子実体のプレパラートを作成して内部構造を生物顕微鏡で観察した。それらの観察した形質をもとに、図鑑(山本 1998)に従って種を同定した。

変形菌が発生する腐朽材の状態は、子実体が出現した部位で材の性質(硬さ・含水率・pH)を測定して判断した。材の硬さ(mm貫入深)は土壌硬度計(山中式ポケット型、藤原製作所)で測定し、腐朽状態の指数として利用した。材の含水率(%)は土壌水分測定器(DM-18、竹村電機製作所)で計測した。材のpHは土壌酸度(pH)計(No. 72724、シンワ測定株式会社)のセンサー部位を材に突き刺して計測した(図1A)。これらの機器による計測は、腐朽が進んだ柔らかい材で可能になるため、材の硬さが25 mm貫入深(貫入抵抗25.0 kg/cm<sup>2</sup>)以下に腐朽した材を調査対象とした。材の硬さと材のpHはすべての調査で測定したが、含水率は、梅雨明け後、森がやや乾いている7月30日と8月27日の2回の調査で測定した。

### 3. データ解析

表 1. 変形菌の出現種、観察したコロニー数と相対優占度、及びコロニーが出現した部位の材の性質(硬さ・含水率・pH)。

和名	学名	コロニー数	相対優占度 (%)	材の硬さ (mm貫入深)		材の含水率 (%)		材のpH	
				平均値	標準偏差	平均値	中央値	最小値 - 最大値	
ツノホコリ	<i>Ceratiomyxa fruticulosa</i>	149	27.9	11.6	5.8	45.4	5.5	3.6-6.7	
サビムラサキホコリ	<i>Stemonitis axifera</i>	81	15.2	15.4	6.3	46.1	5.2	3.0-6.8	
クモノスホコリ	<i>Cribraria cancellata</i>	76	14.2	13.5	5.4	46.7	5.4	4.0-6.8	
スミスムラサキホコリ	<i>Stemonitis smithii</i>	33	6.2	13.5	4.8	46.1	5.6	3.5-6.7	
ウツボホコリ	<i>Arcyria denudata</i>	31	5.8	9.4	5.2	47.1	5.0	4.0-6.3	
マメホコリ	<i>Lycogala epidendrum</i>	31	5.8	14.5	6.2	45.8	5.8	4.8-6.8	
シロウツボホコリ	<i>Arcyria cinerea</i>	24	4.5	9.7	5.7	47.9	5.7	3.9-6.4	
シロジクモジホコリ	<i>Physarum globuliferum</i>	16	3.0	12.3	3.8	48.6	5.3	4.1-6.2	
サラナシアミホコリ	<i>Cribraria intricata</i> var. <i>dictyoides</i>	13	2.4	8.2	5.5	48.5	5.0	3.8-6.2	
コムラサキホコリ	<i>Stemonitopsis hyperopta</i>	12	2.2	10.9	3.9	48.4	5.7	4.5-6.4	
キカミモジホコリ	<i>Physarum flavicomum</i>	12	2.2	12.4	5.3	45.2	6.1	4.0-6.4	
チャコムラサキホコリ	<i>Stemonitopsis gracilis</i>	9	1.7	17.4	5.2	43.4	5.5	4.2-6.4	
タチフンホコリ	<i>Lindbladia cribrarioides</i>	9	1.7	14.1	6.0	46.7	5.6	3.8-6.3	
フシアミホコリ	<i>Cribraria intricata</i>	9	1.7	12.6	3.2	44.5	5.8	4.8-6.4	
シロモジホコリ	<i>Physarum nutans</i>	7	1.3	14.7	6.4	45.8	5.2	4.5-6.3	
アオモジホコリ	<i>Physarum viride</i>	5	0.9	16.9	7.7	43.0	5.2	4.9-6.2	
アミホコリ	<i>Cribraria tenella</i>	4	0.7	12.0	-	-	5.3	5.0-5.5	
キウツボホコリ	<i>Arcyria obvelata</i>	3	0.6	18.7	-	-	5.8	5.0-5.8	
ムラサキホコリ	<i>Stemonitis fusca</i>	3	0.6	17.0	-	42.7	5.4	5.4-6.1	
ツヤエリホコリ	<i>Lamproderma arcyrionema</i>	2	0.4	6.5	-	-	5.9	5.7-6.1	
ススホコリ	<i>Fuligo septica</i>	2	0.4	20.5	-	-	6.0	5.6-6.4	
クダホコリ	<i>Tubifera ferruginosa</i>	2	0.4	17.5	-	-	3.5	3.0-3.9	
ワラベアミホコリ	<i>Cribraria vulgaris</i>	1	0.2	16.0	-	-	6.2	-	
全分類群		534	100.0	13.7		46.0	5.4	3.0-6.8	

材の硬さは、コロニー数が5以上の場合に標準偏差を計算した。

材の含水率は、2回の調査(n = 226)から、3回以上の記録がある分類群について平均値を示した。- は記録数不足を表す。

2地点の計4回の調査において記録したデータは、全体でまとめ、それをもとに以下の解析を行った。全体の群集構造は、各種の相対優占度[種のコロニー数/群集全体のコロニー数×100(%)]で示した。材の硬さは、分類群ごとに平均値としてまとめ、コロニー数が5以上の場合に、標準偏差を計算した。材の含水率は、2回の調査において、3回以上観察された分類群についてのみ、分類群ごとの平均値としてまとめた。また、材のpHは、分類群によりばらつきが大きいため、分類群ごとに中央値としてまとめた。材のpHに対する種の分布は、pH値3.0~7.0を0.4段階ごとに区切ることで10の階級を設定し(以下pH階級と呼ぶ)、「pH値が3.0を超えて3.4以下」を「pH階級3.4」のようにし、pH階級ごとに種数とそのコロニー数を度数分布として示した。各pH階級における出現頻度は、各階級におけるコロニー数/階級全体のコロニー数×100(%)として求めた。また、種ごとに各pH階級における出現頻度[各pH階級の種のコロニー数/種全体のコロニー数×100(%)]を計算した。pH階級間の群集の類似性は、非計量多次元尺度構成法(NMDS)により計算した。分析ソフトにはPAST v.2.17(Hammer et al. 2001)を利用し、相関分析に基づいたNMDSの第1軸と第2軸の値に従って群集を序列化した。PASTによる変形菌群集の構造解析は、先行研究

(高橋ら 2019)でも有用性が実証されている。さらに、群集の類似性は、NMDSの第1軸と第2軸の値をクラスター分析(ウォード法)することでグループ化した。変形菌群集の分類群の多様性は、種数(変種も種とした)/属数(S/G比)で示した。

### III. 結果

#### 1. 変形菌の出現した木質環境と種類

2地点で計4回実施した調査では、アカマツの倒木や丸太に変形菌の子実体が全く観察されない場合もあったが、同じ倒木上で複数の子実体コロニーが出現することもあった。記録した変形菌の子実体コロニー数は合計534で、11属23分類群(22種1変種)が確認された(表1)。子実体が出現した腐木の部位で、材の硬さ(n = 534)、材の含水率(n = 226)、材のpH(n = 534)を測定し、分類群ごとに整理した(表1)。材の硬さは、各分類群の平均値が6.5~20.5 mm 貫入深の範囲で、全体の平均値が13.7 mm 貫入深であった。出現種の約52%にあたる12分類群では、平均値以下の腐朽の進んだ軟らかい材に出現する傾向にあった。材の含水率は、各種の平均値が42.7~48.6%の範囲、全体の平均値が46.0%で、材の水分保持状態には大きな違いは見られなかった。また、材

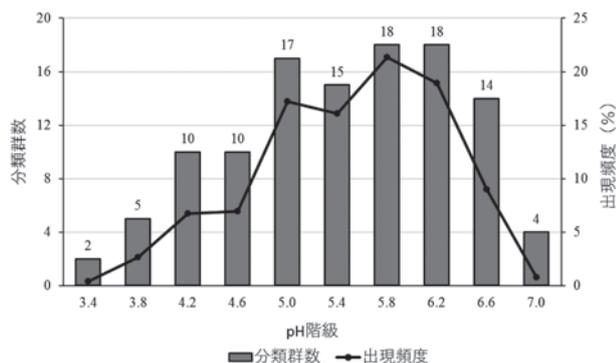


図2. 材のpH階級における変形菌の子実体コロニーの出現頻度と出現した分類群数. 子実体コロニーの出現頻度は、各pH階級におけるコロニー数/全体のコロニー数×100(%)で示し、出現した分類群数には種と変種が含まれる。

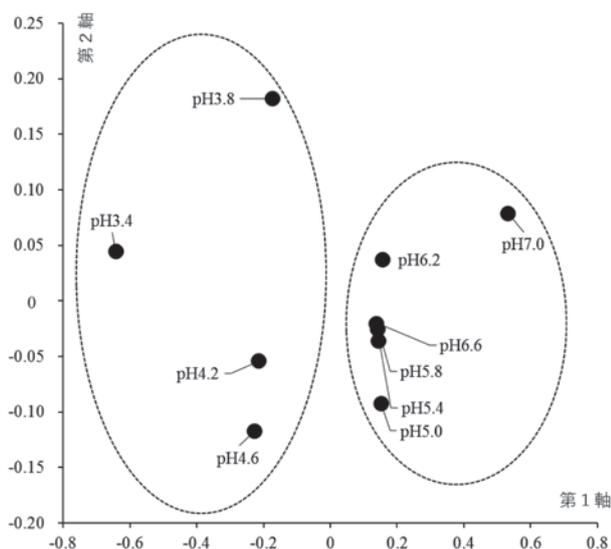


図3. 非計量多次元尺度構成法 (NMDS) によるpH階級ごとの変形菌群集の類似性. 点線の楕円は、クラスター分析(ウォード法)により類似度距離0.48(信頼性74%)で分けられた2つのグループを示す. NMDSの分析では、ストレス値は0.107, R<sup>2</sup>値は第1軸で0.914, 第2軸で0.004であった。

のpHは、各分類群の中央値がpH3.5~pH6.2の範囲で、全体の中央値はpH5.4であった。材の硬さは、材の含水率とは負の相関( $r = -0.236, p < 0.01$ )を、材のpHとは正の相関( $r = 0.031, p = 0.636$ )を示したが、強い相関関係は見られなかった。一方、材のpHと材の含水率には、弱い負の相関( $r = -0.455, p < 0.01$ )がみられた。

子実体コロニーの出現部位の腐朽型を観察したところ、表層は白色腐朽だが、その深層は褐色腐朽という場合もあり、同じ倒木内で褐色腐朽と白色腐朽がまだら状に混在していた。脆く腐朽した部位では褐色腐朽が多く、褐色腐朽材のpH値は3.1~6.5 ( $n = 30$ , 中央値5.0)であった。一方、白色腐朽材のpH値は5.0~6.8 ( $n = 30$ , 中央値6.2)であった。

変形菌群集の分類群の多様性を表すS/G比は、2.1で

あった。15コロニーより多く出現した種は8種であり、15未満5コロニー以上が8分類群(7種1変種)、それ以下の散発的な出現が7種であった。相対優占度が10%を超えた優占種は、降順にツノホコリ(*Ceratiomyxa fruticulosa*)、サビムラサキホコリ(*Stemonitis axifera*)、クモノスホコリ(*Cribraria cancellata*)であった(表1, 図1B-D)。

## 2. 変形菌の群集構造と木質環境との関係

材のpH階級における変形菌の子実体コロニーの出現頻度と出現した分類群数を調べた結果、pH階級5.0~6.2で出現頻度が15%以上となり、pH階級5.8で最大(21.3%)になった(図2)。出現した分類群数は、pH階級5.0~6.6で14分類群以上、pH階級5.8~6.2で最大値の18分類群を示した。次に、非計量多次元尺度構成法(NMDS)でpH階級ごとの変形菌の群集間の類似性を比較し、第1軸と第2軸のスコアに従ってプロットした(図3)。各pH階級の群集は、第1軸に対して低pHから高pHの階級に序列化して配置された。第1軸のスコアは、材のpHに対して有意な正の相関( $r = 0.913, p < 0.01$ )、材の含水率に負の相関( $r = -0.909, p < 0.01$ )を示したが、材の硬さには明確な相関( $r = -0.041, p < 0.01$ )は見られなかった。第2軸のスコアは、材のpH( $r = -0.073, p = 0.868$ )、材の含水率( $r = -0.016, p = 0.987$ )、材の硬さ( $r = 0.440, p = 0.221$ )のいずれにも明確な相関をもたなかった。NMDSによる第1軸と第2軸のスコアをクラスター分析(ウォード法)すると、各pH階級の群集は類似度距離0.48(信頼性74%)で、pH階級3.4~4.6とpH階級5.0~7.0の2つのグループに分けられた(図3)。

## 3. 木質環境への分類群による選好性

pH階級に対する分類群の選好性について、15コロニー以上が出現した8種と比較した(表1, 図4)。種ごとの各pH階級における出現頻度の最大値は、ツノホコリではpH階級5.8、スミスムラサキホコリ(*Stemonitis smithii*)ではpH階級6.2、ウツボホコリ(*Arcyria denudata*)ではpH階級5.0、マメホコリ(*Lycogala epidendrum*)ではpH階級6.2、シロウツボホコリ(*Arcyria cinerea*)ではpH階級5.8、シロジクモジホコリ(*Physarum globuliferum*)ではpH階級5.0であった。一方、サビムラサキホコリでは出現頻度の顕著なピークがみられず、pH階級4.2~6.2の範囲で出現頻度が10%を越えていた。また、クモノスホコリではpH階級5.0~5.8の範囲で出現頻度が20%を越えた。このように、種によって特定のpH環境を選好する傾向がみられた。

さらに、出現数が5コロニー以上の16分類群について、木質環境に対する選好性を詳細に把握するため、表1に示した材の硬さ(平均値)と材のpH(中央値)との関係を散布図で示した(図5)。材の硬さでは、10~16 mm 貫入深の範囲に11分類群が出現した。また、

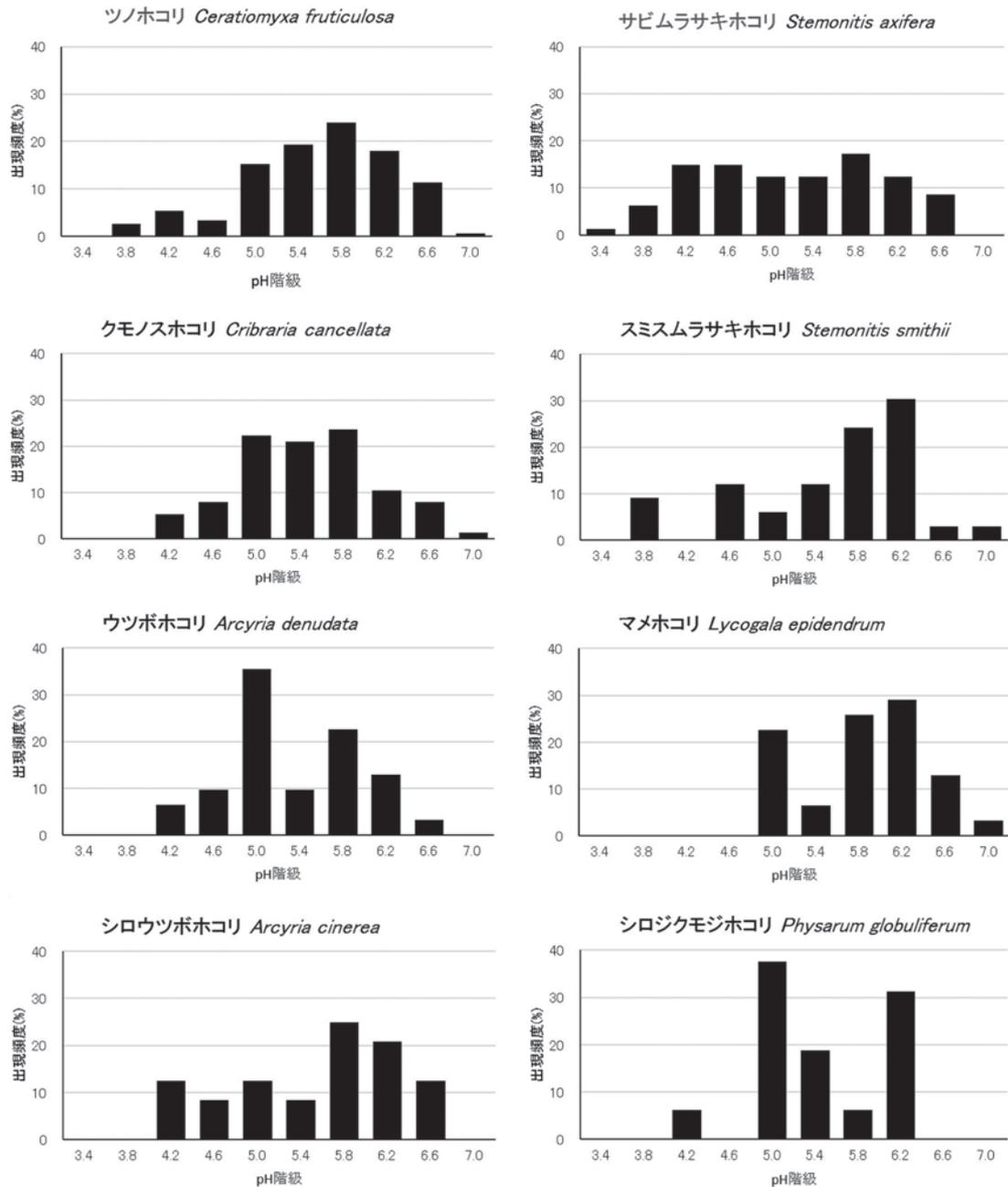


図 4. 15コロニー以上が出現した変形菌 8 種における材の pH 階級ごとの出現頻度. 横軸は pH 階級, 縦軸は出現頻度を示す.

材の pH では, pH5.2~pH5.8 の弱酸性の環境に 13 分類群が出現した. 優占した 3 種は, 材の硬さと材の pH において, ツノホコリ (CEfu; 11.6 mm 貫入深, pH5.5), クモノスホコリ (CRca; 13.5 mm 貫入深, pH5.4), サビムラサキホコリ (STax; 15.4 mm 貫入深, pH5.2) の順に序列化され, サビムラサキホコリ > クモノスホコリ > ツノホコリの順に, 材の酸性度に対して選好性をもつという傾向が示された.

サラナシアミホコリ (CRindi; 8.2 mm 貫入深, pH5.0) とウツボホコリ (ARde; 9.4 mm 貫入深, pH5.0) は, より柔らかく, より酸性の材に選好性を示した (図 5). 一方, キカ

ミモジホコリ (PHfi) は, 材の硬さの選好性では他の分類群とは違いがないが, より高い pH 環境 (pH6.1) を選好していた. また, シロウツボホコリ (ARci) は同属のウツボホコリ (ARde) と同様に柔らかい材 (9.7 mm 貫入深) に出現したが, より高い pH 環境 (pH5.7) を選好した. 他に, マメホコリ (LYep; pH5.8) やフシアミホコリ (CRin; pH5.8) も, シロウツボホコリ (ARci) と同等の pH 環境に選好性を示した. アオモジホコリ (PHvi; 16.9 mm 貫入深, pH5.2) とチャコムラサキホコリ (STgr; 17.4 mm 貫入深, pH5.5) は, やや腐朽した酸性の材を選好していた.

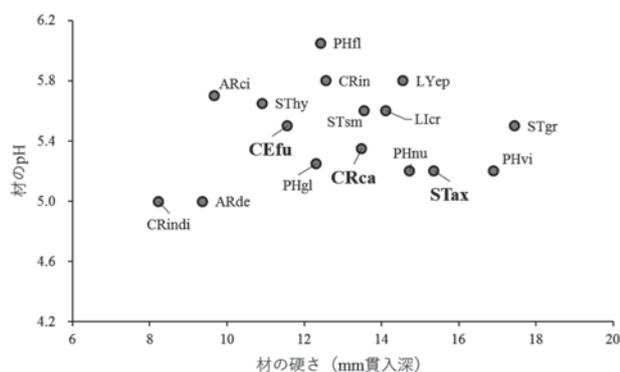


図5. 腐朽木の木質環境(材の硬さと材のpH)への種の選好性.

ARci:シロウツボホコリ, ARde:ウツボホコリ, CRca:クモノスホコリ, CRindi:サラナシアミホコリ, CEfu:ツノホコリ, CRin:フシアミホコリ, STax:サビムラサキホコリ, SThy:コムラサキホコリ, STsm:スミスムラサキホコリ, PHgl:シロジクモジホコリ, PHnu:シロモジホコリ, PHff:キカミモジホコリ, LYep:マメホコリ, Lcr:タチフンホコリ, PHvi:アオモジホコリ, STgr:チャコムラサキホコリ. 各種が出現した材の硬さの平均値と材のpHの中央値で配置した(表1を参照). 3種の優占種については、強調文字で示す.

#### IV. 考察

今回調査した2地点のアカマツ枯死木からは、2006年に11属25分類群、S/G比2.3を記録している(Takahashi & Hada 2010). その後15年が経過した本調査では、11属23分類群、S/G比2.1を観察した. 分類群の数には顕著な変化はないが、分類群としては2増4減の変化があった. 新たに観察されたシロジクモジホコリとアミホコリ(*Cribraria tenella*)に対し、イリマムラサキホコリ(*Stemonitis pallida*), オオムラサキホコリ(*Stemonitis splendens*), フサホコリ(*Enerthenema papillatum*), ヒメアミホコリ(*Cribraria minutissima*)が消失した. こうしたアカマツ枯死木の腐朽に伴った変形菌群集の遷移は、Takahashi(2010)による報告があり、腐朽の進行により群集構造が変化することが明らかにされている. 群集の優占種(相対優占度10%以上)は、2006年の調査(Takahashi & Hada 2010)では、降順にサビムラサキホコリ>ツノホコリ>タチフンホコリ(*Lindbladia cribrarioides*)であったが、本研究の2021年にはツノホコリ>サビムラサキホコリ>クモノスホコリに変化していた.

枯死木の腐朽には、主に菌類や細菌が役割を果たすが(Clausen 1996, 吉田 2015), 変形菌も材の腐朽に直接的に関わることが報告されている(Fukasawa et al. 2017). 材の腐朽過程における変形菌と腐朽菌の相互関係や動態は、明らかにすべき課題であるが、未だよく分かっていない. 枯死木の腐朽には菌類による白色腐朽と褐色腐朽があり、褐色腐朽は材をより酸性化させているという報告がある(吉田 2015). Fukasawa et al. (2015)は、褐色腐朽では腐朽の進行程度が材のpHと負の相関をもち、白色腐朽では正の相関をもつと報告している. 腐朽型が異なると材の物理化学的性質も

異なるため、枯死木を棲み場所や餌資源として利用する様々な生物群集に腐朽型や材のpHが影響を与える(深澤 2013). しかし、本研究では褐色腐朽と白色腐朽は枯死木中に混在し、変形菌子実体の出現部位でも表層は白色腐朽だがその深層は褐色腐朽という状態が多くみられた. そのため、腐朽型と変形菌の生育とを関係づけることはできなかった. 多くの植物にとって、その生育場所のpHは成長や繁殖に強く影響していることが報告されているが(Partel et al. 2004), 本研究における変形菌の腐朽環境における選好性でも、腐朽型よりも材のpHが強く影響していた.

枯死木に生育する変形菌と材のpHとの関係については、これまで限られた研究しか知られていない. Fukasawa et al. (2015)は、アカマツ腐朽木でツノホコリが中性に近いpHの材を選好し、アミホコリとフシアミホコリはpHの低い材を選好すると報告している. 本研究では、16分類群の変形菌が選好する材の硬さ(平均値)と材のpH(中央値)を調べたところ、材の硬さでは幅広い腐朽環境に生育していたが、すべての分類群がpH5.0~pH6.1の弱酸性の環境を主たる生育場所にしてきた(表1, 図5). その中で、3種の優占種(ツノホコリ, サビムラサキホコリ, クモノスホコリ)においては、材の硬さと材のpHが少しずつ異なる環境に棲み分ける傾向が見られた. その他の分類群での特徴として、柔らかく腐朽(10 mm 貫入深以下)した、より低いpH環境(pH5.0)の材には、サラナシアミホコリとウツボホコリが選好性をもち、中程度に腐朽(12.4 mm 貫入深)した弱酸性環境(pH6.1)にはキカミモジホコリが選好性をもっていた. 同属の種間では、ムラサキホコリ属(*Stemonitis*)のサビムラサキホコリ(pH5.2)とスミスムラサキホコリ(pH5.6)で材のpHへの選好性が異なった. また、ウツボホコリ属(*Arcyria*)のウツボホコリ(pH5.0)とシロウツボホコリ(pH5.7)でも材の硬さには選好性の違いは見られないが、材のpHへの選好性に相違があった. 変形菌群集は、材のpH階級4.6以下とpH階級5.0以上で、2つのグループに分けられたが(図3), それには種による選好性の差異が影響していると考えられ、特に腐朽材の酸性度の違いが群集構造の形成に影響していると考えられた.

Everhart et al. (2008)は、生木樹皮においてアミホコリ(*Cribraria*)属の種が酸性樹皮を選好すると報告している. 各種が生育する樹皮のpHは平均値で示され、ナシアミホコリ(*Cribraria piriformis*)はpH3.9, ワラベアミホコリ(*C. vulgaris*)はpH3.8, フシアミホコリはpH4.3としている. 本研究では、腐朽材において材のpHを中央値で示しているため、種によるpHへの選好性をpHの値で直接的に比較はできないが、本研究でもアミホコリ属のサラナシアミホコリ(pH5.0), クモノスホコリ(pH5.4), フシアミホコリ(pH5.8)は、酸性のpH環境を選好する傾向を示した. また、クモノスホコリが選好する生育基物のpHについては、落葉や落枝と樹皮の調査からpH4.8(平均値)

が報告されているが(Rojas & Stephenson 2007, Everhart et al. 2008), 本研究では, 材においてpH5.4(中央値)であり, pH階級5.0で高頻度な出現を記録した。変形菌の生育する基物に相違はあるものの, 種による酸性環境への選好性は類似した傾向であった。さらに, アミホコリ属とカミノケホコリ(*Comatricha*)属の種が酸性環境を選好するとして報告(Vlasenko et al. 2018)もあることから, 変形菌の種による生育基物のpHに対する選好性は確かな現象であると考えられる。一方で, 生育基物の種類や腐朽状態, 及び群集内の種間の相互作用によって, pHへの選好性は影響を受けると考えられ, 選好性には幅がありゆらぎがあると推定される。本研究で明らかになったアカマツ腐朽木を生育場所として利用する変形菌の種の出現パターンは, 材のpHによって種が棲み分けられていることを示唆している。種間の生態的な棲み分けは, 腐朽木における種の多様性にとって重要な生存戦略と考えられ, 腐朽木中で変形菌アメーバや変形体の餌となる細菌や有機物の資源利用にも密接に関係していると考えられる。

変形菌は, 細菌類を摂食したり, 木材を劣化させる菌類を栄養源にしたりすることで, 分解者生物と複雑な相互関係をもちながら, 木質の腐朽に関与していると考えられる。そこで, 変形菌が有用木材の劣化防御に応用される可能性も指摘されており(吉田 2015), 枯死木で生育する変形菌の生態解明には, より一層の研究が期待される。

## 謝辞

野外調査にあたりご協力を下さった富永晃氏と日本変形菌研究会の立石京子氏に厚く御礼申します。また, 変形菌の写真を提供くださった立石京子氏に重ねて御礼申します。

## 引用文献

- Clausen, C. A. (1996) Bacterial associations with decaying wood: a Review. *International Biodeterioration & Biodegradation* 37: 101-107.
- Everhart, S. E., Keller, H. W. & Ely, J. S. (2008) Influence of bark pH on the occurrence and distribution of tree canopy myxomycete species. *Mycologia* 100: 191-204.
- 藤原道郎・豊原源太郎・波田善夫・岩月善之助(1992) 広島市におけるアカマツ二次林の遷移段階とマツ枯れ被害度. *日本生態学会誌* 42: 71-79.
- 深澤遊(2013) 木材腐朽菌による材の腐朽型が枯死木に生息する生物群集に与える影響. *日本生態学会誌* 63: 311-325.
- Fukasawa, Y., Hyodo, F. & Kawakami S. (2018) Foraging association between myxomycetes and fungal communities on coarse woody debris. *Soil Biology and Biochemistry* 121:95-102.
- Fukasawa, Y., Komagata, Y. & Kawakami, S. (2017) Nutrient mobilization by plasmodium of myxomycete *Physarum rigidum* in deadwood. *Fungal Ecology* 29: 42-44.
- Fukasawa, Y., Takahashi, K., Arikawa, T., Maekawa, N. & Hattori, T. (2015) Fungal wood decomposer activities influence community structures of myxomycetes and bryophytes on coarse woody debris. *Fungal Ecology* 14: 44-52.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T. & Ryan, P. D. (2001) PAST: Paleontological statistic software package for education and data analysis. *Paleontological Electronica* 4: 1-229.
- 片岡万柚子・矢野倫子・中森泰三(2020) 変形菌とトビムシの相互作用に関するこれまでの知見. *Edaphologia* 107: 15-25.
- Madelin, M.F. (1984) Myxomycete data of ecological significance. *Transactions of the British Mycological Society* 83: 1-19.
- 長野正道(2001) 粘菌に見る生物の生存戦略とその工学的応用の可能性. *応用物理* 70: 941-947.
- Partel, M., Helm, A., Ingerpuu, N., Reier, U. & Tuvi, E. L. (2004) Conservation of Northern European plant diversity: the correspondence with soil pH. *Biological Conservation* 120: 525-531.
- Rojas, C. & Stephenson, S. (2007) Distribution and ecology of myxomycetes in the high-elevation oak forests of Cerro Bellavista, Costa Rica. *Mycologia* 99: 534-543.
- Takahashi, K. (2010) Succession in myxomycete communities on dead *Pinus densiflora* wood in a secondary forest in southwestern Japan. *Ecological Research* 25: 995-1006.
- Takahashi, K. & Hada, Y. (2008) Seasonal change of species composition and dominant species in myxomycete community on dead wood of *Pinus densiflora* in warm temperate forest. *Hikobia* 15: 145-154.
- Takahashi, K. & Hada, Y. (2009) Distribution of Myxomycetes on coarse woody debris of *Pinus densiflora* at different decay stages in secondary forests of western Japan. *Mycoscience* 50: 253-260.
- Takahashi, K. & Hada, Y. (2010) Geographical distribution of myxomycetes on coniferous deadwood in relation to air temperature in Japan. *Mycoscience* 51: 281-290.
- 高橋和成・井内由美・野村貴子(2019) 西日本の里山林内における葉リター変形菌の分布パターン. *Naturalistae* 23: 67-74.
- Vlasenko, A., Novozhilov, Y. & Tomoshevich, M. (2018) Pattern of substrate preferences of free-living Protists (Myxomycetes) on decaying wood. *Contemporary Problems of Ecology* 11: 494-502.
- Xavier de Lima, V. & Cavalcanti, L. H. (2015) Ecology of lignicolous myxomycetes in Brazilian Atlantic rain forest. *Mycological progress* 14: 92.
- 山本幸憲(1998) 図説日本の変形菌. 東洋書林, 東京.
- 吉田誠(2015) 自然界における木材腐朽現象の多様性. *応用糖質科学* 5: 200-203.

## 要約

原生生物のアメーバゾアに属する変形菌は、多くの種が枯死木で生育する。しかし、材の腐朽環境に対して各種がどのように生育しているのかは分かっていない。本研究では、枯死木上で変形菌子実体が出現した部位の材の性質(硬さ・含水率・pH)を調べ、種による材の腐朽環境への選好性を解析した。調査地には、アカマツ腐朽木が豊富に存在する2地点の二次林を選定し、夏季に集中的に調査した。その結果、観察した534の変形菌子実体コロニーから11属23分類群を確認した。材のpH(0.4段階ごとに区切った階級)における子実体コロニーの出現頻度と出現した分類群数の度数分布をとると、pH階級5.8～pH階級6.2で最大値を示した。さらに、pH階級

間の変形菌群集の類似性を非計量多次元尺度構成法で解析したところ、材の酸性度に応じて、pH階級4.6以下とpH階級5.0以上の2つのグループに分けられた。優占種(相対優占度10%以上)の3種は、材の硬さと材のpHに対して異なる微環境を選好し、酸性への選好性(pHの中央値)は、サビムラサキホコリ(pH5.2)、クモノスホコリ(pH5.4)、ツノホコリ(pH5.5)の順に強くなっていた。他には、サラナシアミホコリとウツボココリが、より酸性が強い材を選好し、キカミモジホコリは弱酸性の材を選好した。このような種によるpH選好性の違いは、多様な腐朽環境へ変形菌の分布を広げ、種多様性を創出する要因になっていると考えられる。

(2022年1月6日受理)