

原著論文

岡山県南部の緑地環境における生木変形菌の多様性と分布
-樹種, 樹皮pHおよび環境傾度との関係-

高橋和成¹・築地克弥¹

Species diversity and distribution of corticolous myxomycetes in green environment
in southern Okayama Prefecture, Japan
-Association with tree species, bark pH, and local environmental gradient-

Kazunari TAKAHASHI¹ and Katsuya TSUKIJI¹

Abstract: Myxomycetes are dispersed by the wind and grow on the bark of live trees, although their distribution and species diversity have been little studied in Japan. We attempted to reveal local distribution of corticolous myxomycetes on seven tree species in green environment of southern part of Okayama Prefecture, southwestern Honshu. We analyzed their association patterns by the species diversity and environmental factors. We obtained 795 moist chamber cultures of bark samples from 7 tree species, and yielded 38 myxomycete species in association with tree species and the bark pH. In local scale, myxomycetes were found in abundance and species richness at green zone in the city area in the studied city-urban environment. The species diversity was richer on the bark of *Cinnamomum camphora* (22 species), *Metasequoia glyptostroboides* (20 species), *Cryptomeria japonica* (17 species) than on the other trees. Although the species richness varied among the 7 tree species, 7 corticolous myxomycetes species were dominant in this local area: *Diderma chondrioderma*, *Cribraria confusa*, *Paradiacheopsis rigida*, *Cribraria violacea*, *Perichaena vermicularis*, *Enerthnema papillatum*, *Licea variabilis*. As for the bark pH, the species structure of myxomycete assemblages was conspicuously different between the angiospermous trees having bark of around neutral pH = 6.8-6.9 and the conifers of strongly acid pH=3.6-3.7. *Physarales* spp. dominated on the bark of *Zelkova serrata* (pH=6.9), while *Stemonitales* spp. on that of cedars (pH=3.6-3.7). Myxomycete assemblages were sorted by the correspondence analysis, and the resultant order indicated significantly negative correlation with bark pH. Corticolous myxomycetes had a suitable habitat in the city green environment and their association in distribution were dependent on the tree bark pH in addition to the bark types of the tree species.

Key words: moist chamber culture, tree preference, acidity, city, suburb

I. はじめに

変形菌は、世界の森林や草原などの陸上生態系を構成する生物の一員で、森林や草原などの腐植で生活している。生活史は、栄養増殖するアメーバや変形体の時期と子実体を形成する時期とからなってい

る。その胞子は風散布されるため、世界の陸上生態系の広範囲に拡散している (Tesmer & Schnitteler 2007, Kamono et al. 2009)。栄養増殖期には、細菌などの分解者を捕食するため、生態系の中で動物、植物、菌類とは異なる生態的地位をもつと言われる

1. 〒700-0005 岡山市北区理大町1-1 岡山理科大学附属高校科学部 Okayama University of Science High School, 1-1 Ridai-cho, Kita-ku, Okayama-shi, Okayama-ken 700-0005, Japan. E-mail: kumakusu03@yahoo.co.jp

表1. 調査した7樹種における変形菌の出現種数と出現割合, および樹皮pH.

	広葉樹		針葉樹				
	ケヤキ	クスノキ	イヌマキ	メタセコ イア	カイズカ イブキ	スギ	ヒノキ
調査地数	5	9	5	12	5	11	7
培養数	70	135	73	150	60	217	90
出現種数	6	22	8	20	10	17	12
出現割合(%)	57	50	79	61	67	65	68
樹皮pH							
最大値	7.3	7.6	7.7	7.4	6.7	4.4	4.0
最小値	6.8	5.8	6.7	4.3	6.0	3.1	3.2
平均値	6.9	6.8	7.0	6.3	6.3	3.7	3.6

(Madelin 1984, Kalyanasundram 2004). 変形菌は、生態系の生物多様性を維持する上で、重要な役割を担うと考えられるが、生態的研究は未だ初歩的段階にある。なぜなら、変形菌の子実体は一時的に形成され、もろく消失しやすい上に微小動物の食害を受け、野外でその存在を確認するのが困難なためである。

変形菌は、生育基物の種類により異なった種群を形成している(Ing 1994)。腐朽木や草本遺体に限らず、生木の脱落する樹皮でも生活している。生木で生活する変形菌は、樹皮を温室培養する方法で、Gilbert & Martin(1933)により発見された。その後、Keller & Brooks(1973)が、樹皮上で変形菌の生活史が完全に一回りすることを実証し、生木の樹皮をハピタットとする変形菌の存在が明確になった。最近では、生木の樹皮で生活する変形菌を生木変形菌とし(Ing 1994)、その分布調査により自然環境の特質を解析しようとする研究がある(e.g. Härkönen 1977, Stephenson 1989, Wrigley de Basanta 1998)。Snell & Keller(2003)は、樹種により出現種が異なり、樹皮が多孔質や繊維状で柔らかい構造の樹幹に多くの変形菌が出現することを報告している。しかし、日本においては分類学的な研究は多いものの、生木変形菌の分布調査はほとんどない(高橋ほか 2004)。そこで、日本における生木変形菌の地域的な多様性を明らかにし、地域環境と種分布との関係を解析することを本研究の目的とした。

都市地域では、孤立的に残された緑地が点在することが多く、多様な生物が生息できる自然的な環境

は減少している。生物多様性は、存在する場所やその環境の特質の影響を強く受けるため、都市域の緑地における生物多様性は限定的で特殊なものになっていると推定される。風散布により広域に拡散する変形菌は、人為的な影響を受けにくいいため、その種分布の特徴は地域における自然環境の特質を反映していると考えられる。岩田・鈴木(2008)は、変形菌の環境指標性を検討し、動植物などの大型生物とは異なった観点から、自然環境の成熟状態を推定することに役立つと報告している。本研究では、地方都市の市街地に立地する緑地やその郊外地域において次の2つの視点で調査した。1)変形菌の多様性を明らかにし、樹種や樹皮pHとの関係について分析する、2)市街地から郊外地域にいたる環境傾度において生木変形菌の種多様性の違いを解析する。

II. 方法

1. 調査地

調査地は、岡山県南部の岡山市、倉敷市および浅口市で、公園や緑地、寺社境内、校庭などの14地点の緑地である。岡山市では、市街地の中心部にある岡山県総合運動公園、岡山大学、岡山城、岡山朝日高校、郊外の龍ノログリーンシャワー公園、護国神社、吉備津神社、法界院で調査した。倉敷市では、市街地にある鶴形山公園、浅口市では、鴨方町屋公園、天草公園、明王院、金光教本部、寂光院で調査した。調査樹種には、緑地の植栽木として多く見られる大形木の7樹種を選定し

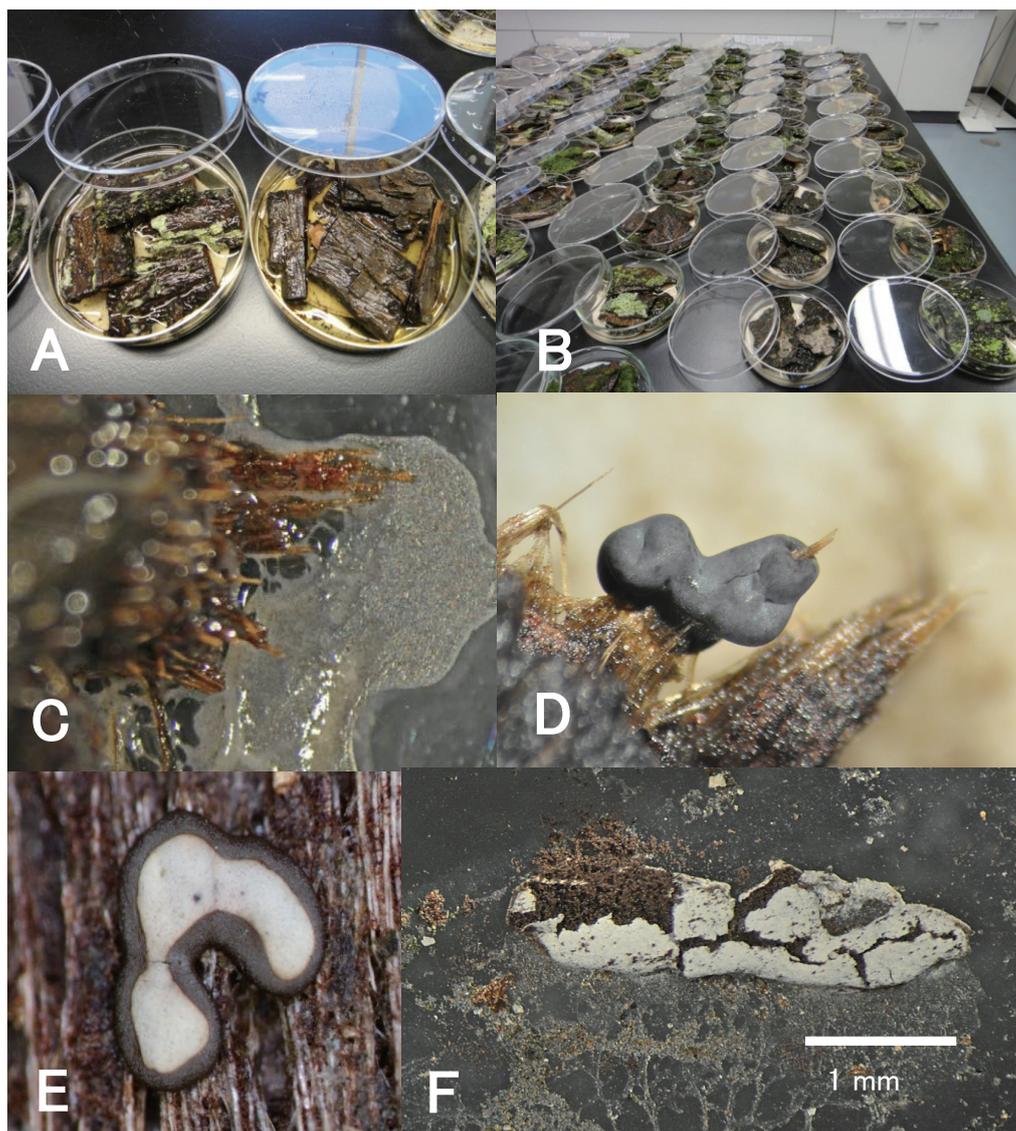


図1. 温室培養と発生したキノウエホネホコリ。A・B: 樹皮の温室培養, C: 変形体, D: 未熟な子実体, E: 成熟した子実体, F: 裂開した子実体と胞子塊。

た。広葉樹ではクスノキ (*Cinnamomum camphora*)・ケヤキ (*Zelkova serrata*)，針葉樹ではメタセコイア (*Metasequoia glyptostroboides*)，カイズカイブキ (*Juniperus chinensis*)，イヌマキ (*Podocarpus macrophyllus*)，スギ (*Cryptomeria japonica*)，ヒノキ (*Chamaecyparis obtusa*)とした(表1)。それらの樹幹から脱落前の樹皮を手で採取し，試料とした。各調査地では，複数の樹種で樹皮を採取し，樹種あたり2本以上の樹幹から採取することとした。しかし，調査地によってはその樹種が1本に限定される場合もあった。

樹皮の採取は，樹齢に関係なく樹幹の胸高直径

約20cm以上の大形木で，地表高50cm～200cmの範囲で行った。Stephenson(1989)が樹幹の北面と南面で出現種に大差はないと報告しているため，樹幹の方位とは関係なく，古くはがれ易い樹皮を素手で採取した。樹皮試料は，樹種ごとにポリエチレン袋(25cm×35cm)に集め，実験室に持ち帰った。また，生木変形菌の発生には，季節性はないとする報告(Härkönen 1977)があるため，樹皮の採取時期は2011年と2012年の5月～11月の期間中適宜に行なった。自然環境の傾度は，市街地・郊外・里山近隣として，調査地を岡山市の市街地，倉敷市の市街地，郊外地域，里山近隣および浅口市の住宅地の5つに

表2. 岡山県南部の公園・緑地における生木変形菌の樹種ごとの出現種と出現数および樹種選好性.

種名	略号*	広葉樹		針葉樹				相対優占度(%)	樹種選好性	
		ケヤキ	クスノキ	イヌマキ	メタセコ イア	カイズカ イブキ	スギ		ヒノキ	広葉樹
<i>Diderma chondrioderma</i>	Dich	36	18	3	44	12	8	16	54**	67
<i>Cribraria confusa</i>	Crc		6	10	20	6	44	27	15	107**
<i>Paradiacheopsis rigida</i>	Pr		4		6	1	55	38	13	100**
<i>Cribraria violacea</i>	Crv		10	17	30	26	5	1	12	79
<i>Perichaena vermicularis</i>	Pev	3	17	17	11	4	3	7	20**	35
<i>Enerthnema papillatum</i>	Enp				1		44	5	6	50**
<i>Licea variabilis</i>	Lv		1	28	10			5	1	38**
<i>Physarum lakhanpalii</i>	Pyl		2	12	1	11	1	3	2	25
<i>Arcyria pomiformis</i>	Ap		11		2	2	6	3	11**	10
<i>Physarum nutans</i>	Pyn		1		6		12	1	3	19
<i>Macbrideola cornea</i>	Mcor		1				15	2	2	17
<i>Physarum crateriforme</i>	Pyc		12		3			2	12**	3
<i>Arcyria cinerea</i>	Ac		6	2	1	1	5	2	6	9
<i>Licea erecta</i>	Le	6	6					2	12**	
<i>Hemitrichia minor</i>	Hm		7		2		1	2	7**	5
<i>Macbrideola confusa</i>	Mcon		1			2		5	1	7
<i>Clastderma debaryanum</i>	Cld		3				4	1	3	4
<i>Calomyxa metalica</i>	Cam		3		3			1	3	3
<i>Cribraria minutissima</i>	Crn							5	1	5
<i>Licea capitatoides</i>	Lc		3		1			1	3**	1
<i>Macbrideola dubia</i>	Mdu						4	1		4
<i>Paradiacheopsis fimbriata</i>		1	1					1	2	1
<i>Physarum leucophaeum</i>				3						3
<i>Arcyria insignis</i>			2						2	
<i>Physarum hagiwarae</i>		2							2	
<i>Badhamia nitens</i>		1			1				1	1
<i>Comatricha pulchella</i>					2					2
<i>Enerthnema berkeleyanum</i>								2		2
<i>Didymium clavus</i>								2		2
<i>Physarum crateriforme</i>					2					2
<i>Badhamia affinis</i>			1						1	
<i>Clastderma microcarpum</i>			1						1	
<i>Comatricha laxa</i>							1			1
<i>Didymium clavus</i>					1					1
<i>Licea tenera</i>							1			1
<i>Macbrideola martinii</i>						1				1
<i>Perichaena corticalis</i>					1					1
<i>Stemonaria gracilis</i>							1			1
出現数の合計		49	117	92	148	66	210	91	166	607

種の配列は相対優占度の順に従い、相対優占度が1%以上の種は略号で示した。*略号(イタリック)は図5で使用した。**独立性の検定で、有意差($p < 0.01$)を示す。

類別した。

2. 湿室培養

樹皮は樹種別に長さ3~5cm×幅1~2cmの大きさに裁断し、先行研究(Stephenson 1989)を参照して湿室培養した。樹皮は、濾紙(7cm径)を敷いたプラスチックの滅菌ペトリ皿(9cm径)に1層~2層で並べ、約25mlの精製水(pH=6.9)で浸した。ペトリ皿には蓋をして、室温で2日~3日間置いた。その後、蓋を半開し、1週間ほどかけて樹皮を自然乾燥させた(図1A, B)。培養は、調査地ごとに一つの樹種につき10枚以上のペトリ皿で行った。また、一つの樹種は少なくとも5地点以上の調査地から採取し

た樹皮で培養実験した。出現割合の低かった調査地では、複数回の樹皮採取と培養実験をした。樹皮採取時には、樹皮表面に変形菌の子実体は観察されなかったが、湿室培養を通して子実体が新たに発生した。1回目の同様の培養で子実体が出現しないときには、再注水して培養実験を反復した。実験室の気温が低下する晩秋から冬季には、定温器を利用して25℃で培養した。

自然乾燥を始めた1週間~2週間後にかけて、樹皮表面を実体顕微鏡で観察し、子実体の存在を探索した。種の同定には、子実体のプレパラートを作成し、孢子や細毛体の形態を観察した。種名は、図説日本の変形菌(山本 1998)に従った。変形菌の出

現割合(%)は、培養したペトリ皿の数(培養数)に対して、子実体が出現したペトリ皿の枚数の割合とした。また、各種の出現数は、発生した子実体の数ではなく、その種が出現した培養数で表現した。各調査地の培養実験で出現した種群は樹種別に一つの変形菌群集として扱い、さらに全体で樹種別の群集に整理した(表2)。

3. 樹皮pHの測定

実験開始後2～3日後に樹皮浸出液のpHを測定した。ピペットでペトリ皿中の樹皮浸出液を少量取り、コンパクトpHメーター(Twin pH)B212で測定した。培養ペトリ皿の5枚から得られた測定値を算術平均し、その樹種の樹皮pHとした。

4. データ解析

調査地域全体の平均出現種数は、各調査地における樹種ごとの出現種数を算術平均して求め、その平均値と標準偏差で示した。また、樹種別の平均出現種数は各調査地における出現種数を算術平均し、その平均値と標準偏差で示した。生木変形菌群集は樹種ごとに整理し、表2に出現種数と各種の出現数を示した。相対優占度(%)は、全体の出現数の合計に対するある種の出現数の割合(%)とした。変形菌群集の多様性の指標として、種の豊富さS、シャノン・ウィナー(Shannon-Wiener)の多様度指数 H' (Shannon & Weaver 1963)、およびPielouの均等度指数 J' (Pielou 1969)を樹種ごとに算出した。シャノン・ウィナーの多様度指数の算出には、以下の式を用いた。

$$H' = -\sum_{i=1}^S Pi \cdot \ln Pi$$

均等度指数 J' は、 $J' = H' / \ln S$ で算出した。ただし、Sは種数、 P_i はi番目の種の出現数が総出現数Nに占める割合を示し、 $P_i = n_i / N$ である。多様度指数 H' は、出現種数が多く各種が均等に出現するほど、高い数値になる。ある種だけが集中して出現した場合には、小さくなる特徴がある(大垣 2008)。均等度指数 J' は、0から1の値をとり、0のとき1種のみが優占、1のとき各種個体数が均等の割合にある。

広葉樹と針葉樹間で一方に偏って高頻度で出現する種は、統計解析ソフト(エスミEXCEL統計Ver. 5.0)による独立性の検定(有意差 $p < 0.01$)を行って抽出した。また、出現種数の群間比較も前述の統計解析ソフトを利用してチューキーの多重比較(菅 2000)による有意差($p < 0.05$)を検証した。各種の出現数を記録した変形菌群集の比較には、コレスポンデンス分析が適用できる(金 2005)ことから、表2を基にして解析した。樹種ごとの群集および出現種の類似性を二次元の散布図で表し、それらの配置から視覚的に相互の関係性を検討した。解析には、フリーソフトのPAST(Hammer et al. 2001, <http://folk.uio.no/ohammer/past/>)を利用した。

III. 結果

1. 生木変形菌の多様性

全体で795枚の温室培養の内の504枚(63%)に変形菌子実体が現れた。樹種ごとの子実体出現割合は、クスノキの50%からイヌマキの79%までの範囲で、培養の半数以上にある種の子実体が観察された(表1)。樹皮pHは、広葉樹がpH=6.8～6.9の範囲、針葉樹がpH=3.6～6.9の範囲で、針葉樹での樹皮pHが様々であった。全体で38種の生木変形菌を確認した(表2)。それらのうちで、相対優占度が全体の1%以上になった種は21種、5%を超えて3樹種以上に出現した種は7種であった。キノウエホネホコリ(*Diderma chondrioderma*)は、相対優占度が最大値の16%になり、6樹種に出現した。この種は、その変形体から子実体までが温室培養によって観察された(図1C～F)。続いて相対優占度が高い種は、コビトアミホコリ(*Cribraria confusa*; 図2A)、カタエダホコリ(*Paradiacheopsis rigida*; 図2B)、スミレアミホコリ(*Cribraria violacea*; 図2C)、イモムシヒモホコリ(*Perichaena vermicularis*; 図2D)、フサホコリ(*Enerthnema papillatum*; 図2E)、ヘビコホコリ(*Licea variabilis*; 図2F)であった。これらの7種が、岡山県南部の生木変形菌の代表的な種群であった。

樹種ごとの出現種数(表2)は、広葉樹のケヤキ

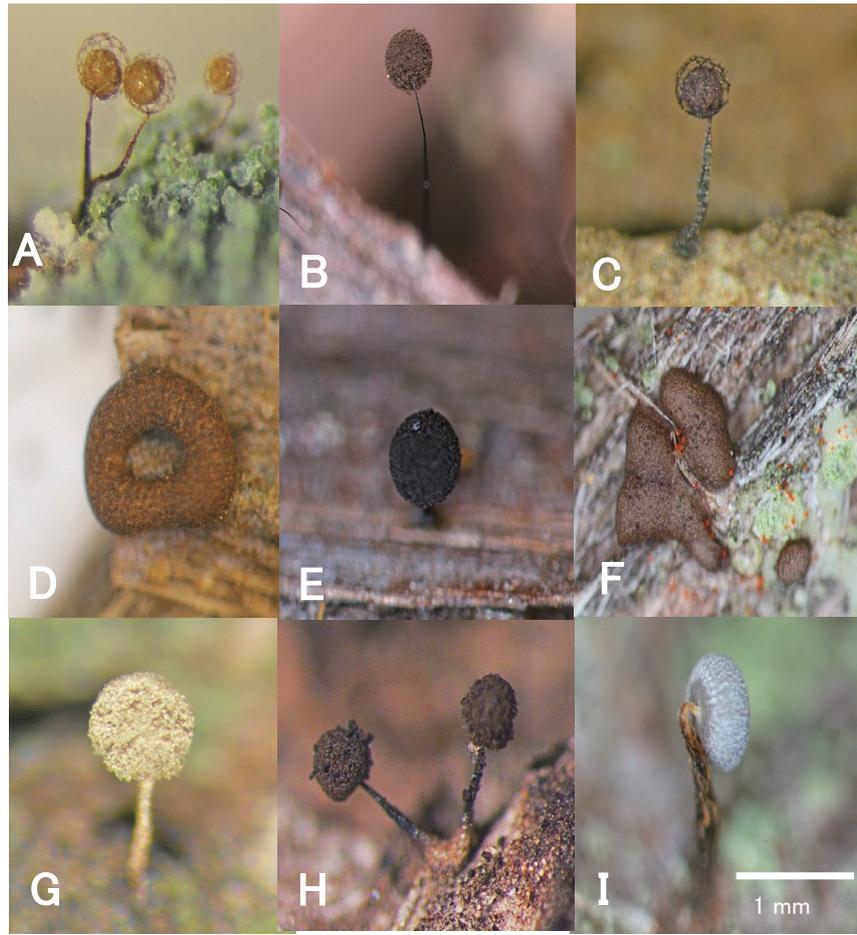


図2. 岡山県南部の立木に出現した生木変形菌. A: コビトアミホコリ (*Cribraria confusa*), B: カタエダホコリ (*Paradiacheopsis rigida*), C: スミレアミホコリ (*Cribraria violacea*), D: イモムシホコリ (*Perichaena vermicularis*), E: フサホコリ (*Enerthnema papillatum*), F: ヘビコホコリ (*Licea variabilis*), G: マルウツボホコリ (*Arcyria pomiformis*), H: ツノホソホコリ (*Macbrideola cornea*), I: シロモジホコリ (*Physarum nutans*).

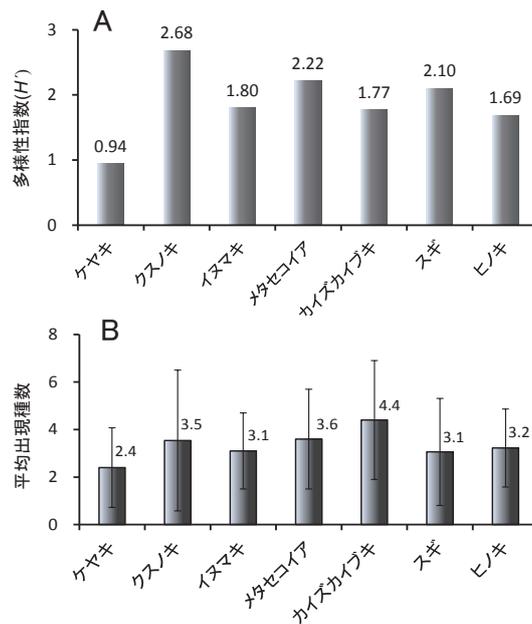


図3. 生木変形菌の多様性の樹種による比較. A: 種多様性指数 (H'), B: 平均出現種数.

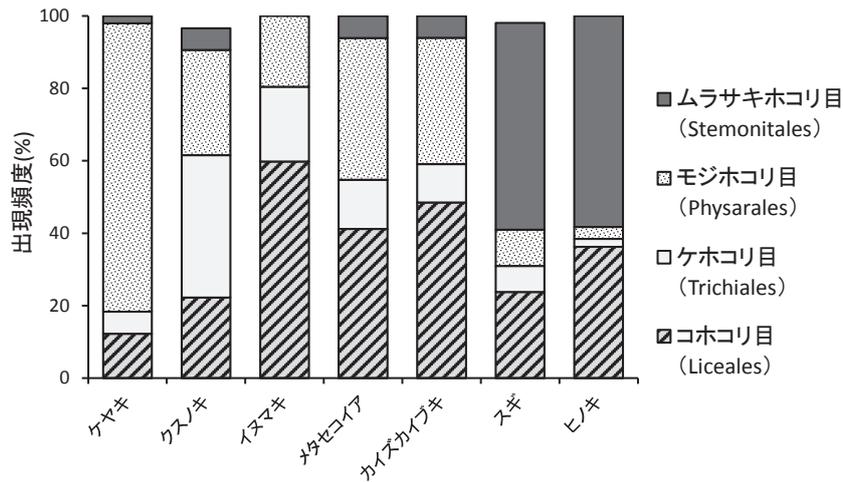


図4. 変形菌の群集構造の樹種による比較.

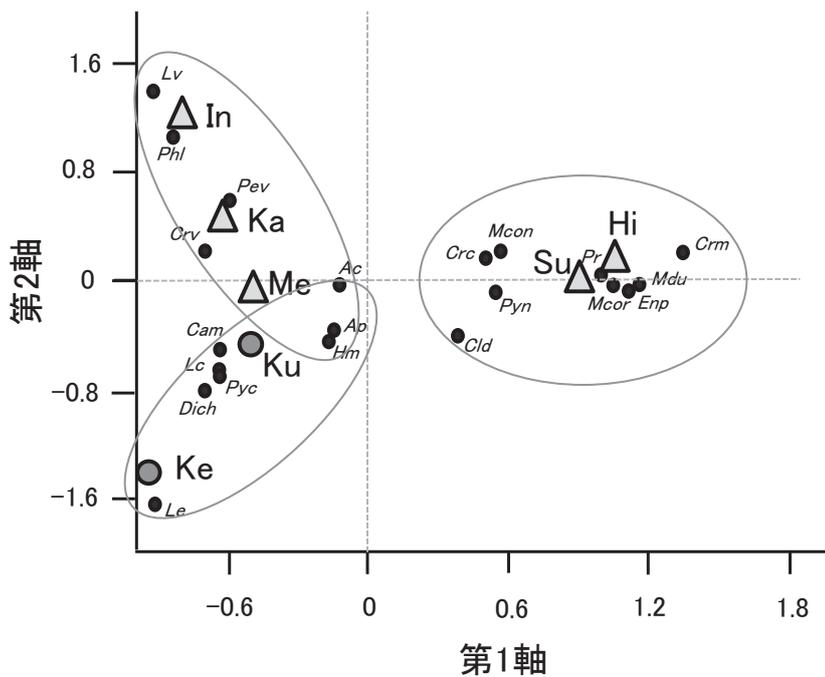


図5. コレスpondンス分析による樹種ごとの変形菌群集と種の配置. Hi: ヒノキ, Su: スギ, Me: メタセコイア, Ku: クスノキ, Ka: カイズカイブキ, In: イヌマキ, Ke: ケヤキ, イタリック文字は表2の種名の略号を示す. Δ : 針葉樹, \bullet : 広葉樹.

6種, クスノキ22種, 針葉樹のイヌマキ8種, メタセコイア20種, カイズカイブキ10種, スギ17種, ヒノキ12種であった. 種多様性指数は高い順に, クスノキ ($H'=2.68$), メタセコイア ($H'=2.22$), スギ ($H'=2.10$)であった(図3A). 樹種ごとの平均出現種数は, 2.4~4.4種の範囲(図3B)で, カイズカイブキが最高の 4.4 ± 2.5 種, ケヤキが最低の 2.4 ± 1.7 種になった. 調査した樹種の全体では, 平均出現種数は 3.3 ± 2.2 種であった.

優占種を樹種別に比較すると, 広葉樹のケヤキでキノウエホネホコリ, クスノキでキノウエホネホコリ・イモムシヒモホコリ・キノウエモジホコリ (*Physarum crateriforme*)であった. 一方, 針葉樹のイヌマキではヘビコホコリ・イモムシヒモホコリ・スミレアミホコリ, メタセコイアではキノウエホネホコリ・スミレアミホコリ・コビトアミホコリ, カイズカイブキではスミレアミホコリ・キノウエホネホコリ, スギではカタエダホコリ・フサホコリ・コ

ビトアミホコリ, ヒノキではカタエダホコリ・コビトアミホコリであった。キノウエホネホコリ, イモムシヒモホコリ, コビトアミホコリ, スミレアミホコリなどは特定の樹種だけで優占することがなく, 樹種に依存して分布する傾向は見られなかった。

2. 変形菌群集の樹種比較

広葉樹(a)と針葉樹(b)の樹種間で変形菌群集の種構成を比較した(表2)。広葉樹で24種(a), 針葉樹で33種(b)が出現し, 共通種は19種(c)であった。相互の類似性は, 共通係数(計算式: $CC=c \times 2 / (a+b)$)で $CC=0.67$ となった。また, 樹種間で出現数に偏りがある種は独立性の検定($p < 0.01$)により抽出した。樹種選好性をもつと推定された種は, 広葉樹ではキノウエホネホコリ・イモムシヒモホコリ・マルウツボホコリ(*Arcyria pomiformis*; 図2G)・キノウエモジホコリ・コヌカホコリ(*Hemitrichia minor*)・タチコホコリ(*Licea erecta*)・ニセボウシホコリ(*Licea capitatoides*), 針葉樹ではコビトアミホコリ・カタエダホコリ・フサホコリ・ヘビコホコリであった。さらに, 針葉樹ではツノホソホコリ(*Macbrideola cornea*; 図2H), シロモジホコリ(*Physarum nutans*; 図2I)の出現数が多くなった。

変形菌群集を構成する分類群(目)で樹種間の比較をした(図4)。子実体に石灰質を蓄積するモジホコリ目(Physarales)の種は, ケヤキで80%を占めたが, 他の樹種では少なく, ヒノキでは3%のみであった。ケホコリ目(Trichiales)の種は, クスノキ(39%)やイヌマキ(21%)で多くなった。コホコリ目(Liceales)の種は, イヌマキ(60%), メタセコイア(41%), カイズカイブキ(48%)で多くなった。また, ムラサキホコリ目(Stemonitales)の種は, 広葉樹では極めて少なかったが, スギ(57%)やヒノキ(58%)では代表的な種であった。

3. 樹皮pHと変形菌群集との関係

樹皮pHの平均値が高い順に樹種を配列すると, イヌマキpH=7.0, ケヤキpH=6.9, クスノキpH=6.8, メタセコイアpH=6.3, カイズカイブキpH=6.3, スギ

pH=3.7, ヒノキpH=3.6であった(表1)。樹皮の酸性化に伴って, モジホコリ目, ケホコリ目, コホコリ目, ムラサキホコリ目の種群が優占種として置き換わる傾向があった(図4)。ムラサキホコリ目の種の群集構成割合は, 樹種ごとの樹皮pHに対して有意な負の相関($r=-0.992$, $p < 0.01$)を示した。また, モジホコリ目の種の群集構成割合は, 有意とは言えないが樹皮pHと正の相関($r=0.661$)を示した。

コレスポンデンス分析では, 樹種ごとの変形菌群集の類似性と種の分布が序列化された(図5)。針葉樹のヒノキとスギは第1軸の正の方向にまとまって位置し, その他の樹種とは離れて配列した(I群)。針葉樹であってもメタセコイア・カイズカイブキ・イヌマキは, 第1軸の負の方向に集まり, 第2軸の正の側に配置した(II群)。一方, 広葉樹のクスノキとケヤキは, 第1軸の負側で, 第2軸の負の方向に配置した(III群)。このように変形菌群集は, 大まかに3グループに分けられたが, クスノキとメタセコイアの群集は類似性がある関係であった。I群の種は, 9種で構成され, 第1軸の要素で他の種群とは離れて配置された。また, II群あるいはIII群に属する12種は, 第1軸の要素でI群から離れて負の側に配置され, さらに第2軸の要素で針葉樹と広葉樹に分離された。しかし, その配列は連続的で, 明瞭な隔たりは見られなかった。第1軸は固有値0.60, 寄与率41.2%で, 第2軸は固有値0.35, 寄与率23.7%であった。これらの累積寄与率は64.9%になった。第1軸は, 樹皮pHに有意な正の相関($r=0.985$, $p < 0.01$)を示した。変形菌群集の樹種ごとの種構成は, 第一に樹皮pHに依存し, 第二に広葉樹と針葉樹の樹種の影響を受けて決定されると推定された。

各種の配置を樹皮pHとの関係でみると, スギ・ヒノキのような低pHで強酸性の樹皮に選好性をもつ種群は, ヒメアミホコリ・アミホソホコリ・フサホコリ・ツノホソホコリ・カタエダホコリであった。ややpHが上がった樹皮には, ニセツノホコリ・コビトアミホコリ・シロモジホコリ・クビナガホコリ(*Clastoderma debaryanum*)が出現した。シロウツボホコリ・マルウツボホコリ・コヌカホコリの3種の

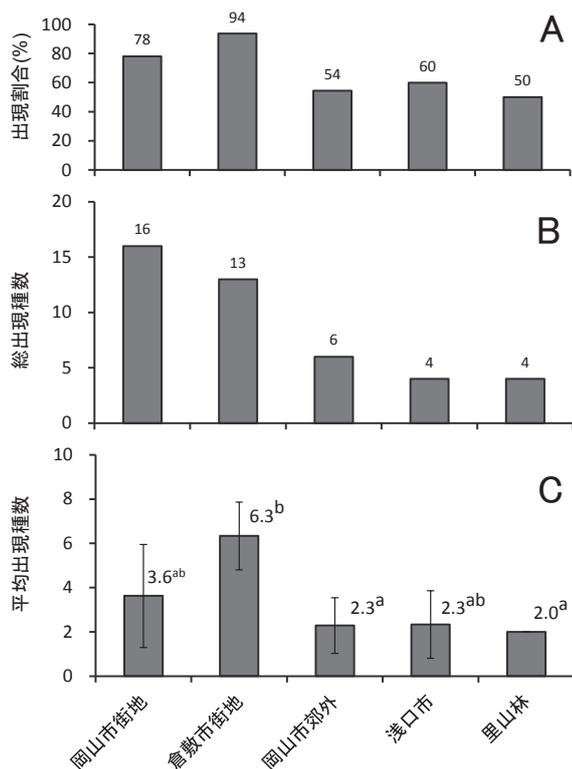


図6. 都市内緑地から郊外緑地に到る生木変形菌の分布. Cの同一アルファベット間では有意差はない ($p < 0.05$)

ケホコリ目の種は、針葉樹にも広葉樹にも出現し、弱酸性の樹皮に分布する傾向があった。中性付近の針葉樹では、ヘビコホリ・ラカンパルフクロホコリ・イモムシホコリ・スミレアミホコリが代表的な種であった。また、中性付近のクスノキ・ケヤキの広葉樹では、キノウエホネホコリ・キノウエモジホコリ・タチホコリ・ニセボウシホコリ・オオミコガネホコリ (*Calomyxa metalica*) が代表的であった。樹種に依らず、樹皮pHが中性付近・弱酸性・強酸性において、変形菌の優占種が異なることが推定された。つまり、種の分布には樹皮pHが強く影響していた。

4. 環境傾度との関係

スギ・ヒノキに分布する変形菌群集において、その分布が都市内の市街地から郊外、里山林周辺へ至る環境傾度と関連性をもつかどうかを調べた(図6)。子実体の出現割合は市街地で高く、出現種数も岡山の市街地で16種、倉敷の市街地で13種であっ

た。市街地は郊外の緑地よりも多様性が高い傾向であった(図6A・B)。また、調査地の出現種数の平均値は、チューキーの多重比較によると、倉敷の市街地では6.3種で、他と比較して有意に高くなった(図6C)。里山林周辺は、自然性の高い地域ではあるが、市街地の緑地と比較すると、出現割合、出現種数、平均出現種数ともに低くなった。都市内の孤立した大型緑地では、生木変形菌の種多様性が郊外や里山周辺よりも高くなる傾向であった。

考察

1. 生木変形菌の種多様性

本研究では、直接目に見えない微生物の視点で、地域の生物多様性を調査した。日本において地域的スケールで生木変形菌の種多様性を調査した先行研究はない。生物多様性の評価は、短い時間スケールで地域の生態系を構成する生物種の豊富さや均等度によってなされる。そこで、岡山県南部の7樹種から確認された38種の生木変形菌において多様性指数を算出した。シャノン・ウィナーの種多様性指数は $H' = 2.72$ 、均等度は $J' = 0.748$ であった。これにより、岡山県南部の開放的な緑地環境においては、特定の種が集中的に分布する状況ではなく、多様な種が複数の樹種に分布していることが確認された。

生木変形菌の分布調査は、世界の温帯地域での報告が多い。スペインでは、数年間の蓄積した調査から83種の生木変形菌を記録している(Pando & Lado 1990)。短期集中的な調査事例では、イギリスの43本のオーク樹皮から38種が報告されている(McHugh 1998)。さらに、スペインのマドリッドのトキワガシ (*Quercus ilex* L.) の生木樹皮からは55種(Wrigley de Basanta 1998)、メキシコの温帯林の4樹種からは23種が記録されている(Rodríguez-P. et al. 2002)。また、中国の湖南省では、現地の7樹種から33種(Härkönen et al. 2004)、オーストラリアのビクトリア州では12地点の調査から36種が記録されている(Rosing et al. 2007)。このように、温帯域の生木変形菌の種多様性は33種~83種の範囲にある。その範囲内に岡山県南部の調査結果があることから、当地域における生

木変形菌のハビタットの存在と種多様性の健全性が実証された。

Everhart et al. (2008)は、北米の南東部でブドウのつると6樹種の樹皮の温室培養から、21属44種の変形菌を確認している。このときの調査地あたりの平均出現種数は、 3.0 ± 2.1 種で、スミレアミホコリがもっとも豊富に出現している。岩田・鈴木(2008)は、文献調査から東京都内緑地の生木樹皮上で確認された変形菌として、シロウツボホコリ、シロモジホコリ、ヨリソイヒモホコリ、ツノホコリ、シロフウセンホコリ、マルウツボホコリ、キノウエホネホコリ、マメホコリをあげている。しかし、ツノホコリ、マメホコリは主として腐朽木に発生することから、本来の生木変形菌とは言えない。また、調査が温室培養法に限った結果ではなく、シロフウセンホコリ、ヨリソイヒモホコリは本研究の温室培養では確認されていない。岡山県南部の緑地環境では、樹種あたり平均して 3.3 ± 2.2 種が出現し、優占種はキノウエホネホコリ・コビトアミホコリ・カタエダホコリ・スミレアミホコリなどであった。こうした地域ごとの調査結果は、地域の自然の特性を反映していると推定される。しかし、調査方法や調査樹種、自然環境の要因などの複合的な違いが含まれているため、それらの出現種や優占種を地域的な特性として単純に取り上げることはできない。現状では地域的な種多様性の比較がより重要であると考えられる。

生木変形菌の種多様性はクスノキ・メタセコイア・スギで高くなり、これらの3樹種で全体の約84%の種が出現した。生木変形菌の分布の解析には、種による樹種選好性を配慮する必要があり、樹種が異なる調査結果を同質には扱えない。本邦の公園や寺社などの緑地にはクスノキ・メタセコイアが植栽されていることが多く、スギにおいても日本固有種として九州から東北まで分布している。これらの3樹種は、日本列島の西南日本から東日本において生木変形菌の種多様性を統一した樹種で広域的に比較研究することに適している。

2. 樹種と変形菌

本研究では、広葉樹のケヤキ・クスノキでの優占種は、キノウエホネホコリやラカンパルモジホコリなどのモジホコリ目の種で、針葉樹では、フサホコリやカタエダホコリ、ホソエダホコリなどのムラサキホコリ目の種であった。Stephenson (1989)は、針葉樹でムラサキホコリ目の種が優占することや樹皮構造の違いが変形菌の分布に影響すること、種によっては樹種選好性があることを報告している。Rodríguez-P. et al. (2002)は、メキシコの温帯林で、広葉樹のカシワの一種(*Quercus crassipes*)と針葉樹(*Abies religiosa*, *Pinus pseudostrobus*, *Juniperus deppeana*)で生木変形菌を比較している。その結果、樹皮が殆ど平滑な*Q. crassipes*では発生量が最少であったが、モミの一種(*A. religiosa*)で多種多量な発生があったと報告している。また、Everhart et al. (2008)は、樹皮が平滑なアメリカスズカケノキ(*Platanus occidentalis*)で、樹幹における樹皮のはがれ具合が発生量に影響したと報告している。本研究では、樹皮の硬く平滑なケヤキには出現割合が低く種数も少ない傾向で、樹皮構造の異なる広葉樹と針葉樹では優占種が異なっていた。変形菌に好適な生活環境は、平板で硬い樹皮よりも、繊維質で柔らかい樹皮構造の方であるといえる。したがって、繊維状の樹皮をもつ針葉樹は、多くの変形菌にハビタットを提供していると推定される。

樹皮構造の違いは、胞子の付着し易さや保水力に影響すると考えられる。しかし、単に樹皮構造やその状態が変形菌の分布に関係する要因だけではなく、樹皮の化学的性質の違いが分布に影響することも考えられる。実際に、広葉樹のハウノキ(森ほか 2000)や針葉樹のスギやヒノキの樹皮(澁谷ほか 1998, 小藤田ほか 2001)には抗菌活性があり、含有物質が異なる。そのため、樹種の違いは変形菌の生活場所として、物理的・化学的に異質な微細環境を提供していると推定される。

3. 樹皮pHの影響

降雨時の樹幹流のpHは、広葉樹で高く針葉樹で

低い傾向にあり、そのpH値は樹種固有であることが知られている(佐々ほか 1991, 井倉ほか 1994). また、溶脱する化学物質は樹種により化学的特性が異なるといわれる(竹中ほか 1998, 河野ほか 2000). こうした樹皮の化学的環境は、変形菌の生育に影響すると考えられる. 例えば、モジホコリにおいては、培地の酸性度がアメーバから変形体の形成に影響し、弱酸性培地が好適とされている(Collins & Tang 1973). また、変形菌の子実体の構成化学成分には分類群による違いがあり、モジホコリ目の種の子実体は石灰質を多く含み、ムラサキホコリ目の種は全く含まない. このようなことから、生木変形菌の分布には樹種による樹皮pHや溶脱する化学物質などからの影響が推定される.

実際に、生木変形菌の分布が樹皮pHに影響されるという先行研究が複数ある. Härkönen(1977)は、生木変形菌の分布を樹皮pH=2~9の範囲で確認し、ヤリカミノケホコリ(*Comatricha nigra*)は強酸性に選好性があるのに対して、シロウツボホコリは弱酸性であると報告している. Stephenson(1989)は、変形菌群集の種組成をDCA分析(除歪対応分析)した結果、変形菌の分布に樹皮構造の違いだけでなく酸性度が影響しているという. 分類群でみると、ムラサキホコリ目(Stemonitales)の種は、モジホコリ目(Physarales)やケホコリ目(Trichiales)の種よりも酸性側に発生することが多いと報告している. Everhart et al.(2008)は、樹皮pHの類似したノブドウの一種(*Vitis aestivalis*)の蔓皮(pH=4.5)とカナダツガ(*Tsuga canadensis*)の樹皮(pH=4.1)では、樹種が異なっても変形菌群集の類似性は高いと報告している. このように、樹皮pHは生木変形菌の分布に強く影響する要因である.

Wrigley de Basanta(2004)は、酸性雨の影響を調べる目的で、樹皮を実験的に硫酸と硝酸の混合液(pH=3, 4, 5, 6)に浸して培養した. その結果、培養あたりの変形菌の平均出現種数が、酸性度の上昇に伴って低下し、pH=3やpH=4の樹皮では出現頻度も低下したと報告している. Keller(2004)は、樹種による樹皮pHの違いで、出現する変形菌の種群が

異なることを詳細に報告している. さらに、Keller & Everhart(2010)は、樹皮pHを4段階に区分して生木変形菌の種群を整理している. その樹皮pHは、針葉樹のような低pH(3.5-4.5)、落葉樹や蔓植物からなる中間的pH(4.6-6.0)、多くの種が出現する高pH(6.1-7.5)、イネ科草本や半乾燥地における基物のpH(7.6-10.0)である.

本研究では、中性付近の樹皮には、キノウエホネホコリ・キノウエモジホコリ・タチホコリ・ニセボウシホコリ・オオミコガネホコリ、ラカンパルフクロホコリ・ヘビコホコリ・イモムシヒモホコリ・スミレアミホコリが出現し、強酸性樹皮にはヒメアミホコリ・アミホソホコリ・フサホコリ・ツノホソホコリ・カタエダホコリが出現した. 中性付近と強酸性の樹皮では優占種が全く異なっていた. また、弱酸性の樹皮には、ケホコリ目の種が出現する傾向であった. このような樹皮の酸性度に関係した種分布は、先行研究を支持するものであり、樹皮pHが種の分布に影響する主要な要因といえる.

4. 環境指標性の検討

生木変形菌の地域的な分布調査から、環境指標生物としての可能性を示唆する研究がある. Härkönen(1977)は、フィンランド南部で大気汚染のある都市公園と郊外の針葉樹林で出現種を比較している. その中で、出現した19種からイトエダホコリ(*Paradiacheopsis fimbriata*)を大気汚染に強い種として抽出し、原生林で16種、郊外林で6種を報告している. また、Härkönen et al.(2004)は、ヘルシンキ大学の植物園における調査で、大気汚染の激しい1974年~1975年には出現種が6種であったが、大気環境が改善された2002年には14種に増加したと報告している. 変形菌の分布と大気汚染との関係は、スペインのマドリッドでも調査されている(Wrigley de Basanta 1998). そこでは、トキワガシの樹皮に分布する変形菌の種多様性が、汚染のある地域と比べ汚染の少ない郊外で高くなると報告している. これらの研究は、自然環境評価に、生木変形菌が指標生物として役立つことを実証している.

岩田・鈴木(2008)は、東京都にある国営昭和記念公園(1983年開園, 180ha)で、緑の復元状態を変形菌の生育状況から推定することを検討した。現地の植生が異なる緑地において、腐植に発生する12種の変形菌を確認し、変形菌の存在にとっては落葉広葉樹林が好適地であると報告している。それにより、変形菌が認められるようなエリアの存在は、大規模公園において総合的な成熟度と生物多様性の増加を表すと推論している。これは、生木変形菌による研究ではないが、生態系の物質循環に関する自然環境の違いや変化を評価することに変形菌が有用であることを示唆している。本研究では、都市内と郊外では変形菌の多様性が異なり、都市の開けた立地にある成熟した緑地は、変形菌にとってより好適な生育地であることが示唆された。都市では大型の動植物の生存が限られているため、それらによる生物多様性の評価は困難である。そこで、人為の影響を受けずに風散布により広がる、変形菌の環境指標性は都市環境の自然度を知る手段として有効と考えられる。

今日、アジア大陸からは広域大気汚染による酸性霧や酸性エアロゾルが形成され、離島や山岳地域の気環境に直接的な影響を及ぼしている(永淵 2000, 久米ほか 2011)。また、酸性雨は樹幹流のpHにも影響するといわれている(河野ほか 2000)。生木変形菌は、樹皮pHの影響を受けることや広域に分布することから、公害などの自然環境変動のモニタリングや都市環境の変化の指標として利用できる可能性が高い。また、変形菌は腐植で生活し細菌を捕食するなど特有の生態的地位をもつため、その多様性の評価は生態系の機能の健全性や成熟度を指標する生物とも考えられる。生木変形菌の多様性は、地域の自然環境を新たな視点で評価する可能性をもっている。しかし、変形菌を指標とする自然環境評価に対しては、今後の継続的な調査と解析が必要であることは言うまでもない。地域の自然環境の評価は、地域的なスケールでの生物多様性が地球上の生物多様性を構成する基盤となっていることから重要である。

謝辞

野外調査での樹皮採集や理科室での湿室培養を協働した、岡山理科大学附属高校科学部の松田千夏さん・松野哲朗君・坂東潤一郎君・鈴木貴博君に感謝する。彼らは2012年9月16日第76回日本植物学会の高校生ポスター発表会で本研究の一部を研究発表し、奨励賞を受賞した。

摘要

1. 岡山県南部の岡山市街地や周辺地域の緑地において、7樹種の樹皮に発生する変形菌を湿室培養によって調べた。795枚のペトリ皿の湿室培養から63%の割合で変形菌が出現した。樹種あたりの平均出現種数は 3.3 ± 2.2 種で、全体で38種の生木変形菌を確認した。

2. 変形菌の出現種数は、ケヤキ6種、クスノキ22種、イヌマキ8種、メタセコイア20種、カイズカイブキ10種、スギ17種、ヒノキ12種であった。種多様性指数は、クスノキ>メタセコイア>スギの順で高くなった。代表的な出現種は、キノウエホネホコリ、コビトアミホコリ、カタエダホコリ、スミレアミホコリ、イモムシヒモホコリ、フサホコリ、ヘビコホコリの7種であった。

3. コレスポンデンス分析から、変形菌群集は3つのグループに類別され、樹種よりも樹皮pHに有意な正の相関($r=0.985$, $p<0.01$)をもって配置された。各種は、強酸性の針葉樹の樹皮から中性付近の針葉樹や広葉樹の樹皮に対して、選好性をもって分布した。ムラサキホリ目の種は、スギ・ヒノキ(pH=3.6~3.7)で優占した。ケホコリ目の種はクスノキ樹皮(pH=6.8)、モジホコリ目の種はケヤキ樹皮(pH=6.9)で優占した。

4. スギ・ヒノキの変形菌群集は、都市の市街地から郊外にいたる自然環境傾度と関係する分布傾向を示した。出現種は、里山周辺や郊外よりも開けた都市公園で豊富であり、生木変形菌は都市内の緑地を分布の好適地としていることが推定された。

5. 生木変形菌の分布は樹皮pHの影響や自然環境傾度と関係があることから、自然環境変動のモニタ

リングや都市環境の変化の指標生物として利用できる可能性が示唆された。

引用文献

- Collins, O. R. & Tang, H. (1973). *Physarum polycephalum*: pH and plasmodium formation. *Mycologia*, 65:232-236.
- 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.
- Gilbert, H. C. & Martin, G. W. (1933). Myxomycetes found on bark of living trees. *Univ. Iowa Stud. Nat. Hist.*, 15:3-8.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T. & Ryan, P. D. (2001). PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol Electr* 4:(1) 9pp. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.html (2013年1月4日確認)
- Härkönen, M. (1977). Corticolous myxomycetes in three different habitats in southern Finland. *Karstenia*, 17:19-32.
- Härkönen, M. & Vänskä, H. (2004). Corticolous myxomycetes and lichens in the botanical garden in Helsinki, Finland: a comparison after decades of recovering from air pollution. *Sys. Geogr. Pl.*, 74:183-187.
- Härkönen, M., Rikkinen, J., Ukkola, T., Enroth, J., Virtanen, V., Jääskeläinen, K., Rinne, E., Hiltunen, L., Piippo, S. & He, X. (2004). Corticolous myxomycetes and other epiphytic cryptogams on seven native tree species in Hunan Province, China. *Sys. Geogr. Pl.*, 74:189-198.
- 井倉洋二・吉村和久・久保田勝義・中尾登志雄・荒上和利(1994). 九州山地中央部における降水および樹幹流のpHと溶存成分. 九大演報 71:1-12.
- Ing, B. (1994). The phytosociology of myxomycetes. *New Phytol.*, 126:175-201.
- 岩田 樹・鈴木雅和(2008). 都市緑地における変形菌(真性粘菌)の環境指標生物としての可能性. ランドスケープ研究 71: 653-658.
- Kalyanasundram, I. (2004). A positive ecological role for tropical myxomycetes in association with bacteria. *Sys. Geogr. Pl.*, 74: 239-242.
- Kamono, A., Kojima, H., Matsumoto, J., Kawamura, K. & Fukui, M. (2009). Airborne myxomycete spores: detection using molecular techniques. *Naturwissenschaften*, 96(1): 147-51.
- 菅 民郎(2000). 「EXCEL統計のための統計分析の本」. 396pp. エスミ. 東京.
- 河野修一・藤久正文・井上章二・岩本 徹・江崎次夫・全 権雨・幸喜 善福・中島勇喜(2000). 緑化樹木の樹幹流に及ぼす酸性雨の影響. 雨水資源化システム学会誌 6(1): 33-36.
- Keller, H. W. (2004). Tree canopy biodiversity: student research experiences in Great Smoky Mountains National Park. *Sys. Geogr. Pl.*, 74: 47-65.
- Keller, H. W. & Brooks, T. E. (1973). Corticolous myxomycetes I: two new species of *Didymium*. *Mycologia*, 65: 286-294.
- Keller, H. W. & Everhart, S. E. (2010). Importance of Myxomycetes in Biological Research and Teaching. *Fungi*, 3: 13-27.
- 金 明哲(2005). Rと対応分析. *ESTRELA*, 138: 62-68.
- 小藤田久義・藤野陽治・佐々木達也・長谷部 真・太田路一・鈴木幸一(2001). スギ樹皮の抗菌活性とその関連成分. 木材学会誌 47(6): 479-486.
- 久米 篤・渡辺幸一・永淵 修・朴木英治(2011). 広域大気汚染の現状と森林生態系への影響-屋久島

- と立山の事例-。日本生態学会誌 61: 97-106.
- Madelin, M. F. (1984). Myxomycetes, microorganisms and animals: a model of diversity in animal-microbial interactions. pp. 1-33. in: Invertebrate-Microbial interaction. Eds. J. M. Anderson, A. D. M. Rayner, & D.W. Walton. Cambridge University Press, Cambridge.
- McHugh, R. (1998). Corticolous Myxomycetes from Glen Mhuire, Co. Wicklow. *Mycologist*, 12: 166-168.
- 森 満範・青山政和・土居修一(2000). ホオノキ樹皮中の抗菌成分. *林産試験場報* 14: 1-5.
- 永淵 修(2000). 屋久島における大陸起源汚染物質の飛来と樹木衰退の現状. *日本生態学会誌* 50: 303-309.
- 大垣俊一(2008). 多様度と類似度, 分類学的新指標. *Argonauta*, 15: 10-22.
- Pando, F. & Lado, C. (1990). A survey of the corticolous myxomycetes in Peninsular Spain and Balearic islands. *Nova Hedwigia*, 50: 127-137.
- Pielou, E. C. (1969). The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology*, 13: 131-144.
- Rodríguez-Palma, M., Varela-García, A., & Lado, C. (2002). Corticolous myxomycetes associated with four tree species in México. *Mycotaxon*, 81: 345-355.
- Rosing, W. C., Mitchell, D. W. & Stephenson S. L. (2007). Corticolous myxomycetes from Victoria. *Australasian Mycologist*, 26: 9-15.
- 佐々朋幸・後藤和秋・長谷川浩一・池田重人(1991). 盛岡市周辺の代表的森林における林外雨, 林内雨, 樹幹流の酸性度ならびにその溶存成分-樹種による樹幹流のpH固有値. *森林立地* 32(2): 43-58.
- Shannon, C. E. & Weaver, W. (1963). The mathematical theory of communication. University of Illinois Press, Urbana.
- 澁谷 栄・鮫島正浩・佐分義正(1998). 日本産針葉樹樹皮抽出成分の抗菌活性について. *東京大学農学部演習林報告*. 99: 219-233.
- Snell, K. L. & Keller, H. W. (2003). Vertical distribution and assemblages of corticolous myxomycetes on five tree species in the Grate smoky mountains national park. *Mycologia*, 95: 565-576.
- Stephenson, S. L. (1989). Distribution and ecology of myxomycetes in temperate forests II: patterns of occurrence on bark surface of living trees, leaf litter, and dung. *Mycologia*, 81: 608-621.
- 高橋和成・西平直美・山田千絵(2004). 岡山県総合グラウンドの並木に発生する生木変形菌. *変形菌* 22: 74-85.
- 竹中千里・鈴木道代・山口法雄・今泉保次・柴田叡式(1998). 落葉広葉樹樹幹流の化学的特徴. *名大森研* 17: 11-17.
- Tesmer, J. & Schnittler, M. (2007). Sedimentation velocity of myxomycete spores. *Mycological Progress*, 6: 229-234.
- Wrigley de Basanta, D. (1998). Myxomycetes from the bark of the evergreen oak *Quercus ilex*. *Anales Jard. Bot. Madrid*, 56(1): 3-14.
- Wrigley de Basanta, D. (2004). The effect of simulated acid rain on corticolous myxomycetes. *Syst. Geogr. Pl.*, 74: 175-181.
- 山本幸憲(1998). 「図説日本の変形菌」. pp. 700. 東洋書林. 東京.

(2013年1月7日受理)