

# 北海道の天然林内における多孔菌類の多様性・群集構造への林内粗大有機物の影響

森林総合研究所北海道支所 山口 岳広・飯田 滋生・石橋 聡

## はじめに

天然林においてごく普通に見られる倒木・立枯木・大形落枝などの粗大有機物(Coarse Woody Debris : CWD)の存在は、森林生態系における菌類・小動物・昆虫・植物などの生息環境として重要な要素であり、この組成や構造は森林生息性の生物の多様性に影響を与えるとされている(3)。中でも木材腐朽性菌類、特に多孔菌類は、CWDを分解している種や生立木に腐朽病害を引き起こす種など多様な種が存在し、森林生態系の中で重要な役割を担っていると考えられている。また、これまでの研究でCWDにおける樹種や倒木のサイズ、分解過程の違いにより発生する木材腐朽菌の種が異なることが明らかになってきている(1,2,3,8)。

北海道の天然林では主に択伐による収穫が行われているが、この施業方法では収穫の回数が多くなるにつれてCWDは次第に減少することが予想される。近年持続可能な森林施業が提唱され生物多様性の維持が重要視されているが、北海道の天然林で行われている択伐施業が森林の生物多様性に与える影響についての知見はこれまでほとんど蓄積されておらず、また択伐などの人為的撈乱が腐朽菌類の多様性や群集構造に与える影響についても不明である。そこで、北海道のエゾマツ・トドマツを主とした天然林(針広混交林・亜寒帯性針葉樹林)における多孔菌類の多様性や群集構造とCWDあるいはその他の環境要因との関係を明らかにするため調査と解析を行ったので報告する。

## 調査地と方法

### 1) 多孔菌類菌類相の調査地と調査方法

多孔菌類の調査は北海道内12箇所の天然林(表-1)に1haの区画を設定し、その中に発生した多孔菌類(主にヒダナシタケ目サルノコシカケ科、マンネンタケ科、タバコウロコタケ科)の子実体の種数と出現数を調査した。調査は2006年から2009年までの9~10月の時期に行なった。出現数については、同一の連続した基質にある同種の子実体は多数発生していても1とカウントした。

### 2) CWD材積量の測定

多孔菌類の調査を行なったプロット内に0.2~0.5haの小プロットを設け、その中にあるCWDの量を測定した。倒木・落枝は太いほうの直径が10cm以上かつ長さ1m以上を対象として両端面の長径と短径および材長を測定した。各端面での長径と短径から楕円として面積を算出し、その両端面の面積の平均値に長さを乗じることで材積を求めた。根株については上端面と地際面の長径と短径、根株地上部の高さから同様に算

表-1 調査地の概要

調査地名	森林のタイプ	伐採の有無	標高 m	菌類相調査年・月	CWD調査年・月
大夕張A・保残区	針広混交林	保残	300	2006・10	2007・5
大夕張B・択伐区	針広混交林	択伐・複数回	300	2006・10	2007・5
夕張	針広混交林	択伐・複数回	300	2007・10	2007・8
幾寅・択伐区	針広混交林	択伐・初回	530	2006・9-10	2006・8
幾寅・保残区	針広混交林	保残	530	2006・9-10	2006・8
朝日・群状択伐予定区	針広混交林	保残*	440	2007・9-10	2008・9
朝日・単木択伐予定区	針広混交林	保残*	440	2008・9	2008・9
朝日・保残区	針広混交林	保残*	440	2008・9	2008・9
空沼	針広混交林	保残	500	2009・9	2009・10
大雪保護林	亜寒帯林	保残	990	2006・9	2006・8
大雪施業指標林	亜寒帯林	択伐・複数回	980	2007・9	2008・7
日高	亜寒帯林	保残	1070	2007・9	2008・8

\*) 伐採の記録はないが、1954年の台風風倒被害による倒木を撤出した形跡あり

定した。区域内のCWD材積量を総計してha当たりの材積量に換算した。各調査地の立木本数、蓄積量、針葉樹蓄積比率については、菌類相調査時直近に行われた調査データを利用した。

### 3) 多様性・群集構造の解析手法

菌類の多様性については各調査地点の種数と出現数から、各調査地点ごとに多様度を表す指数としてShannon-Weiner関数 $H'$ (6, 7)を次式により求めて比較した。

$$H' = -\sum \frac{n_i}{N} \ln \frac{n_i}{N}$$

ただし、 $N$ は総出現数、 $n_i$ は*i*番目の種の出現数である。

各調査地点間の群集組成の類似度を比較するため、発生種の出現数から弦距離を算出し(7)、これを用いて非加重群平均法によるクラスター分析を行った。解析には統計解析パッケージソフトウェアであるR(9)を使用した。また、二元指標種分析(TWINSPAN)を用いて発生種・地点間の序列化と指標種分析を行った。ソフトウェアにはWinTWINS ver.2.3(4)を使用した。カットレベルの設定は出現数を1, 2~4, 5~9, 10~19, 20~の5段階とした。さらに正準対応分析(CCA)(10)を用いて同様に発生種および調査地点間の序列化と、序列化に関与すると思われる環境要因の解析を行った。ソフトウェアは上述のRとパッケージvegan(5)を使用した。

## 結果

### 1) 発生が確認された多孔菌の菌類相と発生種数・出現数・多様度指数と各調査地のCWD材積量

各調査地で多孔菌類は7~31種が確認され、総出現数は42~252であった(表-2)。また各調査地でのCWDの材積量は28~241m<sup>3</sup>・ha<sup>-1</sup>と大きな開きがあった(図-1, 表-3)。択伐が複数回行われた夕張や大夕張A・B区は明らかにCWD量が少なく、また多孔菌の種数・

Takehiro YAMAGUCHI, Shigeo IIDA, Satoshi ISHIBASHI (Hokkaido Res. Ctr., For. & Forest Prod. Res. Inst., Sapporo 062-8516)

Influence of coarse woody debris for the diversity and community structure of polypores in the natural forests in Hokkaido

表-2 各調査地における発生を確認した多孔菌類の種とその出現数。\*は図-4の種名の略称を示す。

科名	種名	略称名*	和名	大夕張A 保護区	大夕張B 採伐区	夕張	幾寅・採伐区	幾寅・保護区	朝日・群状 採伐予定区	朝日・単木 採伐予定区	朝日・保護区	大雪保護林	大雪施業 指標林	日高	空沼	平等
<i>Polypraceae</i>																
	<i>Antrodia heteromorpha</i>	Ant_het	ミヤマシロアミタケ													1
	<i>Antrodia serialis</i>	Ant_ser	ダンアミタケ		1		13	3					1	4		22
	<i>Antrodiella gypsea</i>	Ant_gyp	シツクイタケ												1	1
	<i>Bjerkandera adusta</i>	Bje_adu	ヤケイロタケ	1			3	2	1	1					1	9
	<i>Bjerkandera fumosa</i>	Bje_fum	ヒメモグサタケ		1								2			3
	<i>Bondarzewia mesentrica</i>	Bon_mes	ミヤマトンビマイ					1					2		1	4
	<i>Cerrena unicolor</i>	Cer_uni	ミダレアミタケ				2							1	1	4
	<i>Daedalea dickinsii</i>	Dae_dic	ホウロクタケ						2	1						3
	<i>Daedaleopsis tricolor</i>	Dae_tri	チャカイガラタケ								2	1				3
	<i>Datronia mollis</i>	Dat_mol	シカタケ									3				3
	<i>Fomes fomentarius</i>	Fom_fom	ツリガネタケ	1	3		4	10	4	17	14	5	6	7	3	74
	<i>Fomitopsis cajanderi</i>	Fom_caj	ケニクアミタケ										7	1		8
	<i>Fomitopsis pinicola</i>	Fom_pin	ツガサルノコシカケ	4	5		27	22	1	1	5	22	3	16	17	123
	<i>Fomitopsis rosea</i>	Fom_ros	バライロサルノコシカケ									1	1			2
	<i>Gloeophyllum odratum</i>	Glo_odr	ニオイアミタケ		2							2	4			8
	<i>Gloeophyllum sepiarium</i>	Glo_sep	キカイガラタケ				2					3	4		1	10
	<i>Heterobasidion parviporum</i>	Het_par	マツノネクチタケ				1	3			1				1	6
	<i>Heterobasidion orientale</i>	Het_ori	レンガタケ	2	3	5	6	4	1	2	9	2	3		17	54
	<i>Hpalopilus croceus</i>	Hpa_cro	カボチャタケ													1
	<i>Hpalopilus nidulans</i>	Hpa_nid	アカゾメタケ		1										1	3
	<i>Ishunoderma resinsum</i>	Ish_res	ヤニタケ				2	2	1							5
	<i>Laetiporus sulphureus</i>	Lae_sul	マスタケ				2	1	3			2		1		9
	<i>Lenzites betulinus</i>	Len_bet	カイガラタケ													1
	<i>Melanoporia nigra</i>	Mel_nig	クロサルノコシカケ							1						1
	<i>Oligoporus barsameus</i>	Oli_bar	レンゲタケ										1			2
	<i>Oligoporus caesius</i>	Oli_cae	アオゾメタケ	4	3		3	13				2	1	2	3	31
	<i>Oligoporus fragilis</i>	Oli_fra	シミタケ											1	1	3
	<i>Oligoporus guttulatus</i>	Oli_gut	シミガタセンベイトケ	1			2								2	5
	<i>Oligoporus subcaesius</i>	Oli_sub	(なし)		2											2
	<i>Oxyporus populinus</i>	Oxy_pop	シロサルノコシカケ	1			1	1			2					5
	<i>Oxyporus ravidus</i>	Oxy_rav	ザイモクタケ				2	1								3
	<i>Parmastomyces transmuted</i>	Par_tra	(なし)							1						1
	<i>Perenniporia subacida</i>	Per_sub	キンイロアナタケ													2
	<i>phaeolus schweinitzii</i>	pha_sch	カイメンタケ	1				1				2	4	6	6	20
	<i>Piptoporus soloniensis</i>	Pip_sol	シロカイメンタケ			1				3						4
	<i>Polyporus badius</i>	Pol_bad	アシグロタケ		1					1						2
	<i>Polyporus burmaris</i>	Pol_bur	オツネンタケモドキ					1								4
	<i>Pycnoporellus fulgens</i>	Pyc_ful	オオカボチャタケ								1					1
	<i>Trametes hirsuta</i>	Tra_hir	アラゲカワラタケ		2		6	1			1			8	3	21
	<i>Trametes pubescens</i>	Tra_pub	ヤキフタケ		1		1	1								3
	<i>Trametes versicolor</i>	Tra_ver	カワラタケ	3	1	4	24	1	2	9	6	1		1	19	71
	<i>Trametes gibbosa</i>	Tra_gib	オオチリメンタケ													2
	<i>Trichaptum fusco-violaceu</i>	Tri_fus	ウスバシハイタケ	27	37	32	66	47	19	23	59	13	5		62	390
	<i>Trichaptum abietium</i>	Tri_abi	シハイタケ	4	2		60	53				1	18	3	5	9
	<i>Trichaptum biformae</i>	Tri_bif	ハカワラタケ		1				1		2					3
	<i>Tyromyces chioneus</i>	Tyr_chi	オシロイタケ				2	1	2							3
<i>Ganodermataceae</i>																
	<i>Ganoderma applanatum</i>	Gan_app	コフキサルノコシカケ		5	1	6	5							4	21
<i>Hymenochaetaceae</i>																
	<i>Fomitiporia punctata</i>	Fom_pun	(なし)		2											
	<i>Hymenochaete intricatae</i>	Hym_int	ミヤベオオウロコタケ		1		9	5	1	2						18
	<i>Inonotus radius</i>	Ino_rad	ミヤマウラギンタケ								1			1		2
	<i>Inonotus triqueter</i>	Ino_tri	トウヒノカワラタケ									3		1	1	5
	<i>Phellinus hartigii</i>	Phe_har	モミサルノコシカケ	1		2	2	3	5	6	8	2	2		3	34
	<i>Phellinus igniarius</i>	Phe_ign	キコブタケ				1						1		1	3
	<i>Phellinus laevigatus</i>	Phe_lae	カバノニセホクチタケ									1				1
	<i>Phellinus pini</i>	Phe_pin	マツノカタワタケ	1			4	13			1	3		5		27
	<i>Pyrroderma scaurum</i>	Pyr_sca	サシタケ													2
			種数	15	19	7	26	29	13	14	15	19	16	15	31	-
			総出現数	54	73	46	252	200	43	70	113	92	42	60	178	-
			多様度指数 <i>H'</i>	1.92	2.04	1.09	2.35	2.38	1.97	1.99	1.78	2.41	2.59	2.29	2.50	-

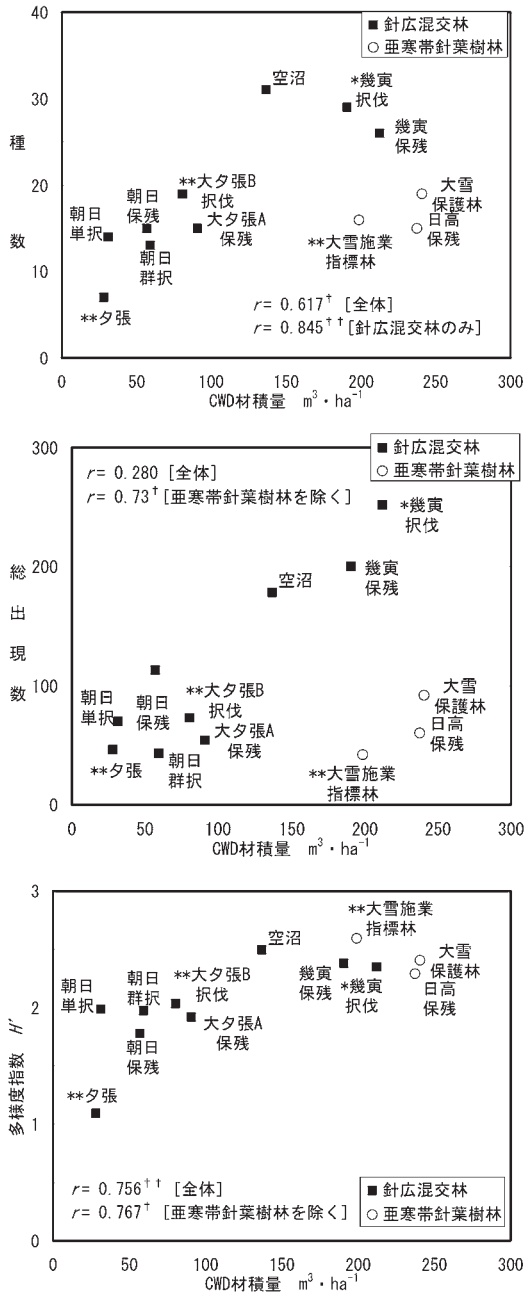


図-1 各調査地の CWD 材積量と多孔菌類の発生種数(上), 総出現数(中), 多様度指数  $H'$  (下) との関係。図中の\*は初回の択伐, \*\*は複数回の択伐を行なった箇所。 $r$  は Spearman の順位相関係数で, 調査地全体と亜寒帯針葉樹林を除いた場合で示す。 $\dagger$  は  $p < 0.05$ ,  $\dagger\dagger$  は  $p < 0.01$ 。

総出現数共に低かった。一方で, 初回の択伐実行地である幾寅・択伐区は保残区と比べ大きな差はなかった。また, 択伐の記録はないが朝日の試験地3箇所は, 洞爺丸台風による風倒木が林地から搬出されていたこともあり, 3箇所とも林内の CWD 量は低い値を示し, 多孔菌の発生種数・出現数も少なかった。空沼試験地は, 保残区ではあるが CWD 量は幾寅と大夕張の中間ほどで, 発生種数は今回の調査地のうちで最も大きな数値を示した。

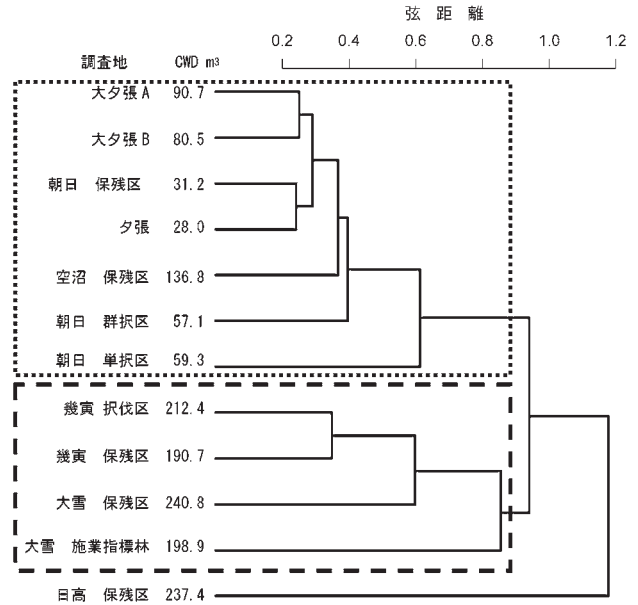


図-2 多孔菌類の出現種と出現数をもとにしたクラスター分析による各調査地の分類。

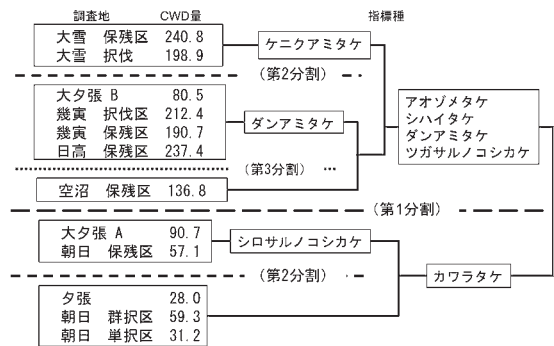


図-3 二元指標種分析(TWINSpan) で示された各調査地の分割とその指標種。

表-3 各調査地の環境傾度 (CWD 量, 標高, 立木本数, 針葉樹蓄積率)

調査地	CWD $m^3 \cdot ha^{-1}$	標高 m	立木本数	針葉樹蓄積率%
大夕張A 保残区	90.7	300	798	47.6
大夕張B 択伐区	80.5	300	732	45.2
夕張	28.0	250	481	56.0
幾寅・択伐区	212.4	530	495	64.6
幾寅・保残区	190.7	530	626	89.8
朝日・群状択伐予定区	59.3	440	989	62.8
朝日・単木択伐予定区	31.2	440	1205	61.8
朝日・保残区	57.1	440	1524	56.3
空沼	136.8	500	1439	68.5
大雪保護林	240.8	990	580	100.0
大雪施業指標林	198.9	980	560	95.7
日高	237.4	1070	558	86.9

針広混交林では, 多孔菌類の発生種数や出現数と CWD 材積量の間には正の相関があり, CWD の増大に従って発生種数や出現数共に大きくなる傾向があった(図-1 上, 中)。ただし, 高標高地で亜寒帯の針葉樹天然林に属する大雪・日高の調査地では, CWD 量に対する出現種数・総出現数は他の調査地に比べて低かった。CWD 材積量と多様度指数の間にも正の相関関

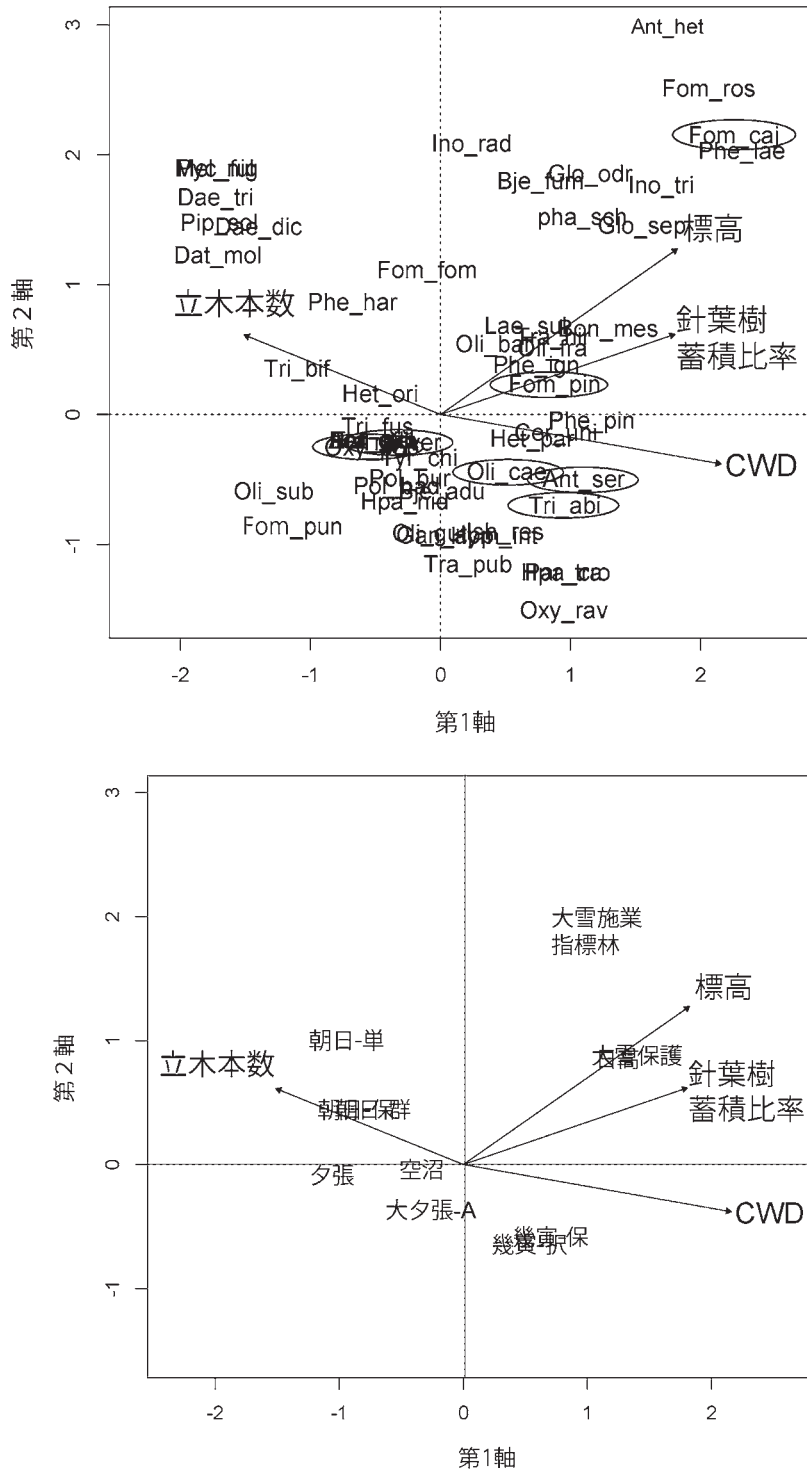


図-4 CCAによる多孔菌類の出現種(上：表-1の出現種略称名を参照), 各調査地(下)の序列化と環境傾度。矢印は環境傾度の方向, 楕円で囲んだ種略称名は TWINSpan (図-3) で示された指標種を示す。

係が見られた (図-1 下)。ここでは出現種数・総出現数との関係で示されたような森林タイプによる傾向の違いは見られなかった。

2) 発生種・調査地の類似度と序列化, およびその指標種

クラスター分析による調査地点間の出現種と出現数の類似度で各調査地は CWD 量の少ない調査地と

CWD 量の多い調査地の 2 グループに大きく区分された (図-2)。ただし, 日高はどちらのグループとも類似度が低くなる結果となった。

TWINSpan による分析でも CWD 材積量の多少によって調査地点が最初に二分割された (図-3)。ただし, 大夕張 B 区は実際の CWD 量が低いにもかかわらず多いほうのグループに分類された。第 1 分割として示さ

れた CWD 量の多いグループの指標種としてアオゾメタケ、シハイタケ、ダンアマタケ、ツガサルノコシカケが、CWD 量の少ないグループの指標種としてはカワラタケが示された (図-3)。CWD 量の多いグループの調査地は第 2 分割でさらに高標高地の亜寒帯性針葉樹林の調査地である大雪保護林・大雪施業指標林と、大夕張 B 区、幾寅保残区・択伐区、日高保残区、空沼の調査地に二分され、その指標種はケニクアマタケであった。さらに後者は第 3 分割で指標種をダンアマタケとして空沼とそれ以外に二分された。CWD 量の少ないグループは第 2 分割で指標種をシロサルノコシカケとして大夕張 A 区・朝日保残区と、夕張、朝日の群択予定区・単択予定区に区分された。

CCA による分析では、TWINSPAN による解析結果とほぼ同様に CWD 材積量の多い箇所に出現する種、CWD 量の少ない箇所に発生する種と、標高が高く針葉樹率が高い箇所に発生する種に序列化される傾向が示された (図-4 上)。また、環境要因として CWD 量と立木本数がほぼ反する方向で種組成に影響を与え、また標高と針葉樹率は類似した方向であったが、CWD 量・立木本数とは異なる方向で種組成に影響していることが示唆された (図-4 下)。なお、他の要因、特に広葉樹も含む全体の蓄積量あるいは針葉樹蓄積量については、予備的な解析で針葉樹蓄積率とほとんど同一方向であったことから、図-4 の解析には含めなかった。

### 考察

多孔菌を含む木材腐朽性菌類は林内の CWD を分解して生活していることから、林内の CWD 材積量は多孔菌類の種数、総出現数あるいは多様性に影響を与えることが十分に予想される。しかしこれまで北海道の天然林内での CWD 量の計測例はほとんどなく、多孔菌類の群集構造と対比した研究もされていなかった。今回の調査の結果は CWD 材積量という指標を用いて、これが明らかに多孔菌の種数と多様性に影響を与えていることを示すことができた (図-1)。また、択伐回数が多い針広混交林の林分ばかりでなく、択伐の記録がなくとも CWD 量の低い林分では多孔菌の種数・出現数、多様度指数も低かったことから、択伐の有無や回数という指標よりも CWD 量の把握によって多孔菌類の多様性をある程度評価できる可能性があると考えられる。一方で、高標高地で亜寒帯の針葉樹天然林に属する調査地とそれより低標高の針広混交林では多孔菌類の発生種数・総発生数や群集構造に違いがあることが示唆された (図-2,3,4)。今後両者は区別して扱っていく必要があるだろう。

クラスター分析や TWINSPAN, CCA の結果から、解析方法の違いによりグループ分けに多少の違いが見られたものの、針広混交林での多孔菌の群集構造が CWD 量の多少で大きく二分されることが示唆された。クラスター分析では区分される調査地が空沼 (CWD

材積量  $136.8\text{m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$ ) より多い箇所、TWINSPAN では大夕張 B 区 (CWD 材積量  $80.5\text{m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$ ) も CWD 量の多いグループに区分された。これらのことから、おおよそ CWD 材積量  $100\sim 150\text{m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$  あたりを境界として、CWD 材積量がこれ以上に増加すると多孔菌の群集構造がより原生的自然に近くなるのではないかと推測されるが、さらにデータを蓄積して検討していく必要があると考えられる。また、今回の調査では CWD の材積量に注目したが、CWD の樹種や分解度 (腐朽度) の違い等、質的な面も多孔菌類の群集構造に影響を与えることが指摘されていることから (2,8)、今後 CWD の質的側面も考慮して解析していくことが必要であろう。

最後に、国有林の入林にあたり便宜を図っていただいた、北海道森林管理局管内の石狩・空知・日高北部・上川北部・上川中部・上川南部森林管理署の関係各位に感謝申し上げます。

### 引用文献

- (1) Allen, R. B. *et al.* (2000) Composition and diversity of fungi on decaying logs in a New Zealand temperate beech (*Nothofagus*) forest. *Can. J. For. Res.* **30**: 1025-1033
- (2) Bader, P. *et al.* (1995) Wood-inhabiting fungi and substratum decline in selectively logged boreal spruce forests. *Biol. Conserv.* **72**: 355-362.
- (3) Harmon, M.E. *et al.* (1986) Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research* **15**: 133-302.
- (4) Hill, M.O. and Šmilauer, P. (2005) TWINSPAN for Windows version 2.3. Centre for Ecology and Hydrology & University of South Bohemia, Huntingdon & Ceske Budejovice
- (5) Oksanen, J. *et al.* (2009) vegan: Community Ecology Package. R package version 1.15-4. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- (6) 木元新作・武田博清 (1989) 群集生態学入門. 共立出版, 東京, 198pp
- (7) 小林四郎 (1955) 生物群集の多変量解析. 蒼樹書房, 東京, 194pp.
- (8) Renvall, P. (1995) Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks northern Finland. *Karstenia* **35**:1-51.
- (9) R Development Core Team (2009) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 1755pp, URL <http://www.R-project.org>.
- (10) Ter Braak, C. J. F. (1986) Canonical Correspondence Analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* **67**: 1167-1179.