



Title	2000年有珠山噴出物堆積地における植生再生初期動態と菌根共生に関する研究
Author(s)	小長谷, 啓介; Obase, Keisuke
Citation	北海道大学演習林研究報告, 66(1), 1-31
Issue Date	2009-10-15
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/43039
Type	departmental bulletin paper
File Information	RBHUF66-1_001.pdf



2000年有珠山噴出物堆積地における 植生再生初期動態と菌根共生に関する研究

小長谷 啓 介

Studies on dynamics of vegetation recovery and mycorrhizal associations
on a denuded area formed by thick volcanic deposition
of the 2000 eruption on Mt. Usu, Hokkaido, Japan

by

Keisuke OBASE

要 旨

火山性攪乱地における植生の再生過程と、菌根形成の実態、菌種構成の把握、菌接種試験を通じて、植物の定着に菌根共生が与える影響を明らかにした。調査地は2000年に噴火した有珠山の西山火口付近とした。スギナやオオイタドリ、アキタブキなどの多年生植物が、噴火直後から広範囲に裸地に侵入し、被覆を増加させていた。木本植物ではドロノキ、オノエヤナギ、エゾノバッコヤナギが優占し、着実に成長していた。全ての植物種において菌根形成が確認された。スギナ、オオイタドリにおける菌根の形成頻度は低かったが、その他の植物種では高い値を示していた。ヤナギ科3種では、全個体で外生菌根 (ECM) が確認され、ウラムラサキ、ワカフサタケ、イボタケ、ラシヤタケ属菌が比較的高い形成割合を示していた。接種試験より、優占的に確認された菌種は、樹高、各器官部乾燥重量、根長を増加させることが明らかとなった。噴火直後の植生再生初期の立地においても、侵入してきた植物は高頻度で菌根を形成しており、ECM共生がヤナギ科木本植物の成長を促進させていると考えられた。

キーワード：火山, 植生推移, 外生菌根, アーバスキュラー菌根, ヤナギ

2009年2月27日受付, Received February 27, 2009

2009年7月21日受理, Accepted July 21, 2009

北海道大学大学院農学研究科 環境資源学専攻 森林資源科学講座 森林資源生物学研究室 〒060-8589 札幌市北区北9条西9丁目
Laboratory of Forest Resource Biology, Graduate School of Agriculture, Hokkaido University, Kita-9, Nishi-9, Kita-ku, Sapporo,
Hokkaido, 060-8589, Japan

目次

第1章 研究目的

第2章 有珠山噴出物堆積地における植生推移及び木本植物の侵入、定着、成長の実態

2.1. 噴火後の植生推移

2.2. 噴火後の木本植物の侵入、定着及び成長の実態

第3章 有珠山噴出物堆積地に定着した植物における菌根共生の実態

3.1. 早期に定着した植物における菌根の形成状況

3.2. 一年生稚樹個体における外生菌根菌相と菌種構成

第4章 有珠山噴出物堆積地において確認された外生菌根菌が優占樹種の成長に与える影響

第5章 総合考察

第6章 おわりに

謝辞

参考文献

Summary

第1章 研究目的

一般に火山噴火による強度の攪乱を受けた立地(火山性攪乱地)は、窒素など植物の成長において必須となる栄養分が著しく欠如していることや、植被の消失による乾燥ストレスの激化、土砂流出の発生、噴出物に由来するpH等の理化学的性質の変化など様々なストレス要因により、植物の定着が困難であることが報告されている(例 Haruki and Tsuyuzaki 2001; Tsuyuzaki 1989)。しかし、このような立地においても、数種の植物種が噴火後直ちに侵入、定着し、後の植生回復に大きく貢献することがしばしば報告されている(吉井 1942; 館脇ら 1966)。火山噴火は稀な現象であるが、今までの数多くの研究者により、植生再生のプロセスとメカニズムについて研究が行われてきた。植生発達のプロセスに関しては、攪乱様式、強度の異なる立地間における植生発達パターンの比較(例 del Moral 1983; 春木 1988)、植物群集構造の空間的、または時間的発達パターン(例 del Moral 1998a, 1998b; Wood and del Moral 1988)、クロノシーケンス(Chronosequence)法による植生推移の予測(例 Drake and Mueller-Dombois 1993)など様々な視点から研究がなされてきた。しかし、その多くは噴火から時間が経過した立地を対象としたものや、調査年が

単年的、断続的であるものや、植物の消長の記録のみにとどまるものなどが占めている。植物の侵入、定着、発達の動きを経時的に把握することは、植生推移の初期段階における植物群集の形成過程を理解する一助となるとともに、有効な植物種を選抜し現地の森林再生などの復旧対策に役立てていく上で、非常に重要な知見となる。

火山性攪乱地における植物の侵入、定着のメカニズムに関しては、前生植生由来の植物供給源(例 Antos and Zobel 1985; Tsuyuzaki 1987)や、微小立地環境などの定着セーフサイト(Safe site)(例 Titus and Tsuyuzaki 2003; Titus and del Moral 1998a)、また少数ではあるが、菌根菌や窒素固定菌などの他生物との相互作用(例 Titus and del Moral 1998b; Nara and Hogetsu 2004)など、様々な視点から知見が蓄積されつつある。しかし、多くは土壤の物理的な環境、養水分環境といった、非生物的要因を対象としたものである。近年、植物の定着において菌根菌との共生の役割が重要視されている。菌根菌とは植物の細根に感染する土壤菌類で、陸上植物種の8割以上は、「菌根」という共生体を形成することが知られている(Wang and Qiu 2006)。菌根は菌の種、宿主植物種、植物根への菌糸の侵入パターンとの組み合わせにより、7つのグループに分けられており、草本植物の大半はアーバスキュラー菌根(Arbuscular mycorrhiza; AM)を、木本植物の多くは主にAMや外生菌根(Ectomycorrhiza; ECM)を形成することが知られている(例 Smith and Read 1997)(Fig. 1-1)。菌根菌は宿主植物から光合成産物を受け取る代わりに、植物側がそのままでは利用できない土壤中の必須栄養分、例えば腐植に結合しているか、土壤に吸着されている窒素やリンなどの無機栄養素を、自身が生産する酵素によって分解して取り込み、植物側に受け渡すことで、宿主の成長を補助、促進するものと考えられている(Smith and Read 1997)。特に、リンや窒素が欠乏した貧栄養土壤において菌根共生が与える成長促進効果は顕著である(例 Bougher and Malajczuk 1990; Jones et al. 1990)。そのため、火山性攪乱地のように、土壤が貧栄養で植物にとって好適でない環境においては、菌根菌との共生が植物の定着により重要な影響を与えていると考えられる。

しかし、噴火直後の新生裸地環境では、新規に侵入してきた植物が菌根を形成することは困難であることが予想される。それは、噴火以前の地表上に厚く堆

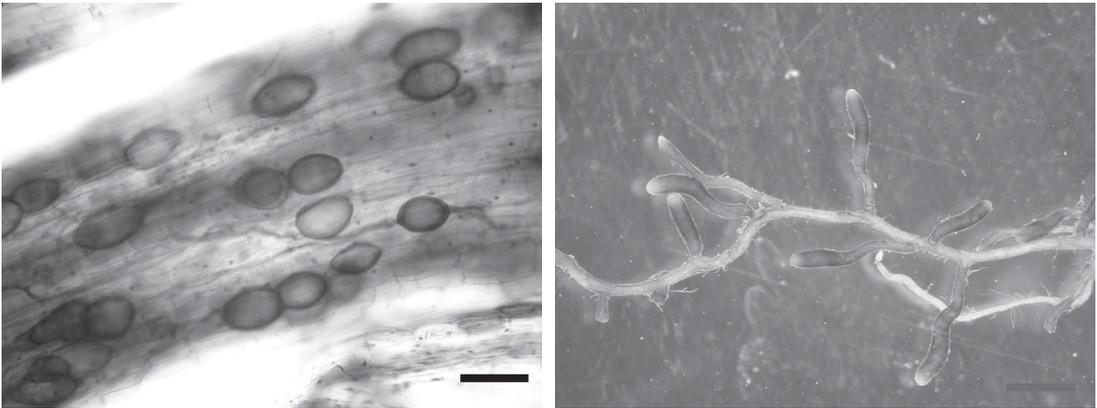


Fig. 1-1 Colonization of mycorrhizal fungi; arbuscular mycorrhizal fungi (Left photo) and ectomycorrhizal fungi (Right photo) in roots of woody plant species. Scale bars indicated 20 μ m and 1mm, respectively.

積した火山噴出物は、地中深くの岩石が細かく破碎されたものに由来し、土壤微生物相が乏しく、菌根菌の感染源が全く含まれていないと思われるからである。また、植生推移の初期段階にある立地においては、非菌根性の植物種（少なくとも若齢時や健全時は常に菌根を形成しない植物）が初めに侵入、定着し、菌根菌の感染源が増加するにつれて、条件的菌根性の植物種（不毛な土壤に生育しているときだけ菌根形成により利益を受ける植物や、菌根形成が一定でなく個体間でその形成の有無が異なる植物）、絶対的菌根性の植物種（生息環境下において菌根形成無しには生残することができず、感染源が豊富な場合、根の新しい部分のほとんどに菌根を形成する植物）が侵入、定着すると述べられている (Janos 1980)。噴火直後 (Allen et al. 1992) 及び噴火から十数年後の立地 (Tsuyuzaki et al. 2005) において、植物個体における菌根形成の有無を確認した研究では、荒廃地に定着していた多くの植物種において、菌根の形成が確認されたと報告されている。火山噴火直後の新生裸地環境に侵入した植物の定着に対して、菌根形成が与える影響を明らかにする上では、初めに菌根の形成状況を明らかにする必要がある。

火山性攪乱地を含む遷移初期段階における荒廃地では、ECM菌と共生関係を築くことで知られているヤナギ科、カバノキ科、マツ科などの木本植物によって、植生が構成されることが多い (例 吉井 1942; 館脇ら 1966)。ECM菌は5000種以上もの多様な種で構成されており (Molina et al. 1992)、担子菌類と子

う菌類に属する。上述のように、ECM菌との共生により宿主植物の成長は促進することが知られているが、近年の研究により、菌種が異なると宿主植物の成長などに与える影響も異なることが明らかにされている (例 Baxter and Dighton 2001)。そのため、ECM菌が植物の定着に与える影響を理解するうえではまず、その立地におけるECM菌の種構成を明らかにする必要がある。ECM菌の種構成を明らかにする上で有効とされる方法に、ECMの形態類別 (Agerer 1987-1995; Ingleby et al. 1990) や、ECM菌の子実体発生調査 (例 Jumpponen et al. 2002; Nara et al. 2003a) があるが、これに加えて近年、様々な分子生物学的手法が菌根の研究に活用されるようになり、菌根菌の種の推定などで、より詳細な調査が可能となった。これらの手法を用いて、火山性攪乱地のような遷移初期段階にある立地を対象とした研究例もいくつか見られるようになったが (Nara et al. 2003a; Nara et al. 2003b; Ashkannejhad and Horton 2006)、依然その数は少なく、特に噴火直後の立地を対象とした研究例は無い。

宿主植物の成長におけるECM共生の効果については、菌種と宿主植物の組み合わせ (例 Lu et al. 1998) 及び菌根菌と宿主植物がおかれる土壤環境 (例 Aggangan et al. 1996) によって異なることが報告されている。そのため、ECM共生を評価する上では、現地で優占する樹種と、そこに優占的に確認された菌種及び現地の土壤を用いた接種試験が必要とされる。これまでに火山性攪乱地では、江崎ら (2004) や奈良

(2003) らによって接種試験が行われたが、接種試験例はこの2例のみで少なく、用いられた樹種、菌種も限られている。

北海道の有珠山では、2000年の噴火の際に、火口周辺に噴出物が1–3 m 堆積したことにより、前生の植生が消失した裸地が形成された。地中深くの岩石が細かく破碎された噴出物が厚く堆積したこと、また噴火時の噴出物は高温であったと推測されることから、火口周辺に堆積した土壌中に菌根菌の感染源は含まれていなかったものと考えられる。2000年に形成された有珠山噴出物堆積地は、噴火直後の新生裸地環境における植生再生の初期動態を把握すると同時に、侵入してきた植物における菌根形成の実態から、菌根共生が植物の成長に与えている影響を明らかにするために、ふさわしい貴重な調査地であるといえる。

本研究は、火山噴出物堆積地における植物の侵入、定着の初期動態と菌根共生の実態を把握し、菌根共生が植物の成長に与える影響を明らかにすることを目的とした。調査地は2000年に形成された有珠山噴出物堆積地とした。まず第2章では、火口周辺の裸地部に永久調査方形区を設置し、確認された植物の被覆度や、木本植物においては個体数密度、樹高成長を経年的に記録することで、植生推移及び木本植物の侵入、定着、成長の実態を把握した。これらの結果から、今後の植生回復、森林再生に大きく貢献すると思われる植物種を明らかにした。第3章では、第2章で明らかとされた荒廃地における主な植物種において、菌根形成の頻度及び個体内における菌根の形成率を明らかにすることで、菌根の形成状況を把握した。次に、優占樹種の定着において特に重要と考えられた ECM 菌を対象とし、根部の観察により確認された ECM を形態類別し、形態タイプの構成を明らかにした後、分子生物学的手法によりそれぞれの形態タイプの ECM 形成種を推定することで、稚樹個体群と実際に共生関係にある ECM 菌の種構成を明らかにした。第4章では現地で優占的に確認された ECM 菌種と、現地の火山灰土壌を用いて、優占樹種ドロノキを用いた接種試験を行い、ECM の形成がドロノキの成長に与える影響を明らかにした。第2章から第4章までの結果をふまえて、第5章では植物の侵入における菌根共生の重要性に関して総括した。

第2章 有珠山噴出物堆積地における植生推移及び木本植物の侵入、定着、成長の実態

2.1. 噴火後の植生推移

2.1.1. 目的

一般的に強度の攪乱を受けた立地は、土壌の物理性や理化学性、水分条件、養分条件などが劣悪であるため、植物の成長にとって好ましくない環境である。しかし、一部の植物は先駆的に侵入し、後の植生回復に大きく貢献することが報告されている(例 後藤 1937; 吉井 1942; 豊岡ら 1983)。例えば、豊岡ら(1983)は、1978年の有珠山噴火時に噴出物が1.0–1.2m 程度堆積した裸地では、草本植物、シダ植物としてはオオヨモギ (*Artemisia montana* (Nakai) Pampan.)、シロツメクサ (*Trifolium repens* L.)、オオイタドリ (*Polygonum sachalinense* Fr. Schm.)、アキタブキ (*Petasites japonicus* (Sieb. et Zucc.) Maxim. var. *giganteus* (Fr. Schm.) Hort. ex Nichols.)、スギナ (*Equisetum arvense* L.) などが、木本植物としては、ドロノキ (*Populus maximowiczii* A. Henry) などのヤナギ類や、シラカンバ (*Betula platyphylla* Sukatchev var. *japonica* (Miq.) Hara) などの陽性先駆樹種の発生を記録していた。これら植物種の侵入、定着の動きを経時的に把握し、植生推移の初期段階における植物群集の形成過程を理解することが重要である。

本章では、火山性攪乱地の植生推移初期段階における植物群集の形成及び発達過程を明らかにすることを目的とした。2000年の有珠山噴火による噴出物堆積地において、噴火後6年目までの植生の推移を経時的に調査した。

2.1.2. 方法

・調査地

有珠山は北海道南西部の胆振地方、洞爺湖と内浦湾の間に位置する(42°32′N、140°50′E) 標高733.1mの活火山である。有珠山は1663年以降、数十年周期で噴火を繰り返しており、2000年3月31日に、1977–1978年以来、22年ぶりに噴火した。今回の噴火活動では、有珠山の西山山麓と金毘羅山西側山麓、標高約100–200mの位置に多数の新たな火口が形成され、大量の火山灰及び噴石が噴出した。噴出物の堆積は主に火口周辺の狭い範囲に集中しており、西山火口周辺では0.5–3 mの噴出物が堆積していた。民有林内に位置する西山火口群周辺は、自然遺構の保存を目

的に2003年に特別保護区域に指定された。金毘羅山火口群に位置するK-a、K-b火口及び西山火口群に位置するN-b火口は噴火後から現在まで地熱活動が続いているため、調査対象外とした。最初に形成されたN-a火口は、噴火後すぐに火山性活動が終息したため、本研究の調査対象地とした (Fig. 2-1)。噴火前の西山斜面の植生は、一部にカラマツ (*Larix kaempferi* (Lamb.) Carr.)、トドマツ (*Abies sachalinensis* (Fr. Schm.) Masters) などの針葉樹の人工林が見られた以外は、カンパ類、カエデ類などの広葉樹天然林であった。これらの森林の噴火活動による被害は、おもに噴出物の堆積、泥石流や地殻変動によるもので、被害面積は民有林で36ha、国有林で35ha、合計71haであった (寺澤、佐藤 2001)。

野村ら (2003) によると、今回の火山噴出堆積物は粘土、シルトを多く含み、粘性が高いため、表面流に対しても受食性が小さく、さらに雨水を含んでも流動化が比較的起きにくく、土砂流出は発生しにくいと述べている。また、飽和透水係数は一般の森林土壌と比較すれば低い値ではあるが、その値から地表流は降雨の激しい時のみしか発生しないと考察している。Adikari et al. (2005) によると、N-a火口周辺の裸地部における傾斜度は、一部平坦な立地を除くと、14.3-16.5度であり、幅が30-80cm、深さが10-20cmのリル及びガリーの形成が複数確認されていた。

佐藤、寺澤 (2001) によると、今回噴出した火山灰はCa、Mg、K、Naなどの置換性及び水溶性塩基に富み、植物の生育を大きく阻害する、例えば SO_4^{2-} などの化学物質は認められなかったと報告されている。またAdikari et al. (2005) や小長谷 (2003) によると、一部の地域で土壌pHが4.0、または7.0程度の極端な値を示していたものの、他の大部分の地域では5.0から6.0程度の値を示していた。調査地において火山活動による地温の上昇は確認されなかった。

今回の火山噴火は火口周辺の森林には大きな被害をもたらしたが、火口から数十m離れた場所では木本植物が生残り、噴火終息後に急速に林冠を回復して林縁を形成している。林縁部は主にイタヤカエデ (*Acer mono* Maxim.)、ミズナラ (*Quercus mongolica* var. *grosseserrata* (Blume) Rehd. et Wils.)、ホオノキ (*Magnolia obovata* Thunberg)、ドロノキなどのヤナギ類、ニセアカシア (*Robinia pseudo-acacia* L.) などの広葉樹やカラマツによって構成されている (富永 2004)。札幌管区気象台によると、胆振地方は一部

に海霧の侵入や冷涼な地域を含むが、積雪寒冷の厳しい北海道では比較的温暖であり、積雪量は比較的少ない。有珠山に近接する伊達市 (42°30' N、140°54' E、標高84.7m) における、2000年から2006年までの年降水量合計、平均気温、日照時間合計の平均値は、それぞれ954.6mm、8.0°C、1523.0時間である。最大積雪深は洞爺湖温泉街で50cm程度である。

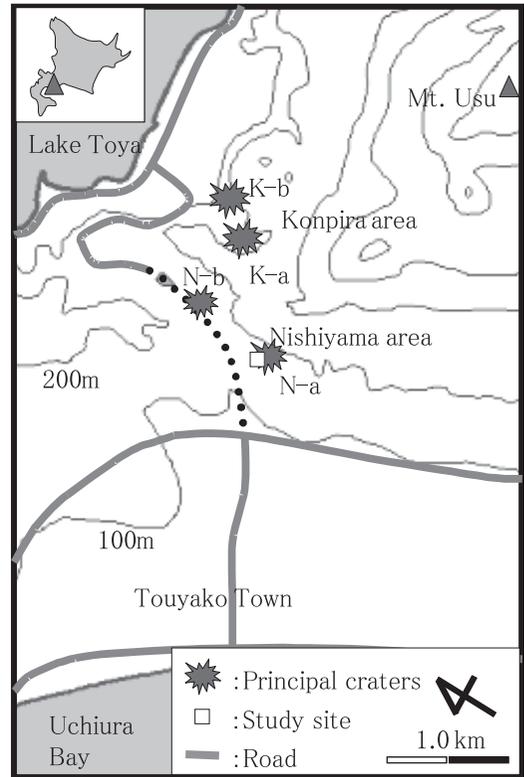


Fig. 2-1 Location of study site on Mt. Usu, Hokkaido, Japan.

・植生推移の評価と解析

2000年の有珠山噴火によって形成されたN-a火口周辺の裸地部(約3.5ha)において、2003年に一辺5mの正方形のコドラートを20個設置した(Fig. 2-2)。2003-2006年の9月にBraun-Blanquet(1964)の方法に基づいて植生調査を行った。確認された草本及び木本植物についてそれぞれの被覆率を目視で判定し、6段階に設定した被度(被覆率75-100%を5、50-75%を4、25-50%を3、10-25%を2、1-10%を1、1%未満を+とした)により評価した。各年において、各植物種の被覆率(被度を百分率被覆率の中央値に置き換え(例えば被度5は87.5、被度+は0.5)、もとめられた全コドラートの平均値を被度5における百分率被覆率87.5で除し、その値に100を乗じたもの)、出現数(ある植物種が確認されたコドラート数)を算出した。各コドラートにおける植物の被覆率は、そこに存在する植物種全てによる被度から算出した。以上から得られた結果を元に、以下の項目を求めた;全コドラートで確認された植物種数、1コドラート当たり

で確認された植物種数の平均値、コドラートにおける植物の被覆率の平均値。植物種名は、在来種については大井(1983)に、外来植物種については清水(2003)に従った。

2.1.3. 結果

・植物の種数

植物による被覆率は、2003年の12.2%から、2006年には57.1%まで増加していた(Table2-1)。草本植物(シダ植物を含む、以下同様)、木本植物ともに種数は緩やかに増加し、2003年では草本植物20種、木本植物7種、計27種確認されていたのが、2006年では草本植物40種、木本植物23種、計63種の植物種が確認された。出現数の多かった種は、草本植物ではオオイタドリ、アキタブキ、木本植物ではドロノキ、オノエヤナギ(*Salix sachalinensis* Fr. Schm.)であった。1コドラート当たりで確認された種数の平均値も、2003年の8.5種から年経過とともに緩やかに増加し、2006年には14.7種が確認された。

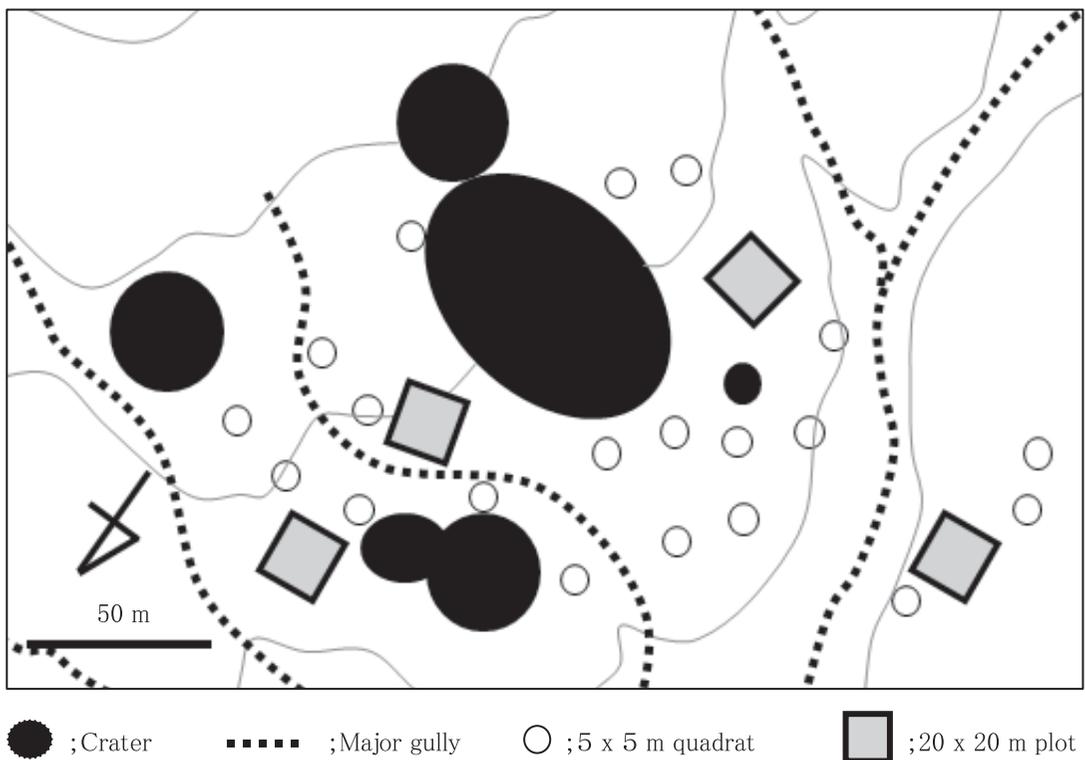


Fig. 2-2 Location of major craters, gullies, study quadrats and plots on a denuded area at Mt. Usu, Hokkaido, Japan.

Table 2-1 Plant species richness and mean percentage of plant cover in each year on a denuded area at Mt. Usu, Hokkaido, Japan.

	2003	2004	2005	2006
Plant species richness				
Herbaceous plants	20	24	31	40
Woody plants	7	9	13	23
Total	27	33	44	63
Mean per quadrat	8.5	10.5	11.6	14.7
Plant Cover (%)	12.2	33.5	48.1	57.1

・植物種の出現数、被覆率

確認された草本植物、木本植物の各年における出現数及び平均被覆率をそれぞれ Table 2-2、2-3 に示す。2003年時からオオイタドリ、オオヨモギ、アキタブキ、ヤマアワ (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth) の出現数が高く、それぞれ全コドラート20個中20、16、16、15個のコドラートで確認された。これらの出現数は2003年以降も、調査期間を通じて高い値を示していた。一部の植物種、例えばコウゾリナ (*Picris hieracioides* L. var. *glabrescens* (Regel) Ohwi)、エゾノコンギク (*Aster ageratoides* Turcz. var. *ovatus* (Franch. et Savat) Nakai forma *yezoensis* (Kitam. et Hara) Ohwi)、アカバナ (*Epilobium pyr-richolophum* Franch. et Savat.)、メマツヨイグサ (*Oenothera biennis* L.)、ヨシ (*Phragmites communis* Trin.)、オオアワダチソウ (*Solidago gigantea* Ait. var. *leiophylla* Fernald)、ネジバナ (*Spiranthes sinensis* (Pers.) Ames)、セイヨウタンポポ (*Taraxacum officinale* Weber)、イタヤカエデ、シラカンバ、ツルウメモドキ (*Celastrus orbiculatus* Thunb.)、ドロノキ、ノイバラ (*Rosa multiflora* Thunb.)、エゾノバッコヤナギ (*Salix hultenii* Floderus var. *angustifolia* Kimura)、イヌコリヤナギ (*Salix integra* Thunb.) などは、出現数を増加させていた。特に大きく増加していたのは、コウゾリナ、エゾノコンギク、オオアワダチソウ、ツルウメモドキ、ドロノキ、ノイバラで、それぞれ2003年に9、8、2、0、5、0コドラートで確認されていたのが、2006年でそれぞれ、16、15、14、6、11、6コドラートで確認された。ノボロギク (*Senecio vulgaris* L.) やヒメムカシヨモギ (*Erigeron canadensis* L.) では出現数が減少し、2003年にそれぞれ12、5コドラートで確認

されていたのが、2006年ではノボロギクは確認されず、ヒメムカシヨモギは1コドラートのみで確認された。その他の植物種においては大きな変動、または明確な傾向は確認されなかった。被覆率は、出現数が減少したものを除けば各植物種とも概ね増加しており、特にスギナ、オオイタドリ、オオヨモギ、アキタブキ、ヤマアワ、シロツメクサでは、2003年にそれぞれ、9.3、5.9、1.0、1.3、0.4、0.7%であったものが、2006年にはそれぞれ34.6、18.5、7.0、6.5、4.1、2.6%まで増加していた。木本植物における被覆率を見ると、オノエヤナギ、ドロノキで2003年にそれぞれ0.2、0.1%であったものが、2006年ではそれぞれ1.5、2.1%まで増加していた。しかし、その被覆率はスギナ、オオイタドリなど旺盛に植被を増加させた草本植物と比較すると、著しく低かった。

2.1.4. 考察

・植物の早期侵入

2000年有珠山噴火によって、火口周辺部には大量の火山灰と軽石からなる噴出物が厚く堆積し、前生の植生がほぼ完全に破壊された裸地が形成された。噴火2年後の時点で既に裸地部への植物の侵入が確認され、2003年から2006年にかけては、オオイタドリ、オオヨモギ、アキタブキ、ヤマアワのように噴火直後から広範囲に分散し定着していたものから、コウゾリナ、エゾノコンギク、オオアワダチソウ、ドロノキ、エゾノバッコヤナギのように、年経過とともに定着する地域を拡大させていく植物種が確認された (Table 2-2、2-3)。以上に加えて、ノボロギクやヒメムカシヨモギなど一部を除いた大半の植物種は、年経過とともにその被覆率を増加させていたことや、植物種数も緩やかに増加していたことから (Table 2-1)、有珠山噴出物堆積地における植生は、噴火2年後の時点から緩やかに回復に向かっていると考えられた。

噴火のタイプや地理的、地域的相違により、植生の推移過程は大きく異なると認識されているが (露崎2001)、一般に、強度の攪乱を受け植生が破壊された立地では、植物の侵入、定着による植生回復は困難である。1977年の有珠山噴火時に形成された荒廃地において植生の回復状況を継続調査した報告 (豊岡ら 1989; 豊岡ら 1990) によると、噴出物が1 m 程度堆積して既存の植生が消滅した立地では、噴火4年後の時点でコケ類を除き13種しか確認されず、オオイタドリを除く他の植物種の被覆率は1%にも満たなかった。

Table 2-2 Frequency and percentage of plant cover of each herbaceous plant on a denuded area at Mt. Usu, Hokkaido, Japan.

Plant species	Frequency (/20)				Plant cover (%)			
	'03	'04	'05	'06	'03	'04	'05	'06
Annual plant								
<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol.			1	1			<0.1	<0.1
<i>Amphicarpaea edgeworthii</i> Benth. var. <i>japonica</i> Oliver				3				0.1
<i>Chenopodium ficifolium</i> Smith		2	1			0.1	<0.1	
<i>Commelina communis</i> L.			1	1			<0.1	<0.1
<i>Erigeron annuus</i> (L.) Pers.	1	1	1	2	<0.1	<0.1	<0.1	0.1
<i>Erigeron canadensis</i> L.	5	5	1	1	0.1	0.1	<0.1	<0.1
<i>Lactuca scariola</i> L. f. <i>integrifolia</i> G. Beck.	7	6	6	4	0.2	0.2	0.7	0.4
<i>Picris hieracioides</i> L. var. <i>glabrescens</i> (Regel) Ohwi	9	16	16	16	0.3	0.5	0.5	1.9
<i>Senecio vulgaris</i> L.	12	16	2		0.3	0.5	0.1	
<i>Torilis japonica</i> (Houtt.) DC.				2				0.1
<i>Youngia denticulata</i> (Houtt.) Kitam.			5	1			0.1	<0.1
Perennial plant								
<i>Agrostis alba</i> L.	4	3	4	5	0.1	0.1	0.1	0.1
<i>Agrostis</i> sp.		1	1	1		<0.1		0.1
<i>Anaphalis margaritacea</i> (L.) Benth. et Hook. fil. var. <i>angustior</i> (Miq.) Nakai	1	3	1	1	<0.1	0.1	<0.1	<0.1
<i>Artemisia montana</i> (Nakai) Pampan.	16	18	17	16	1.0	4.1	6.4	7.0
<i>Aster ageratoides</i> Turcz. var. <i>ovatus</i> (Franch. et Savat) Nakai forma <i>yezoensis</i> (Kitam. et Hara) Ohwi	8	11	14	15	0.2	0.3	0.7	0.7
<i>Aster glehnii</i> Fr. Schm.	3	3		6	0.1	0.1		0.2
<i>Aster</i> sp.				1				<0.1
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	15	13	14	15	0.4	0.4	1.5	4.1
<i>Carex curvicolis</i> Franch. et Savat.				1				<0.1
<i>Carex oxyandra</i> (Franch. et Savat.) Kudo	1	1	1		<0.1	<0.1	<0.1	
<i>Carex</i> sp.			1	2			<0.1	0.1
<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Tenore			1	1			<0.1	<0.1
Compositae sp.				2				0.1
<i>Dactylis glomerata</i> L.	3	5	3	5	0.1	0.1	0.4	0.7
<i>Epilobium pyrricholophum</i> Franch. et Savat.	3	6	7	7	0.1	0.2	0.2	0.2
<i>Equisetum arvense</i> L.	11	10	12	12	9.3	20.3	33.2	34.6
Gramineae sp.				1				<0.1
<i>Heracleum</i> sp.				1				<0.1
<i>Hypochoeris radicata</i> L.				3				0.1
<i>Matteuccia struthiopteris</i> (L.) Todaro				1				<0.1
<i>Oenothera biennis</i> L.		2	4	5		0.1	0.4	0.4
<i>Petasites japonicus</i> (Sieb. et Zucc.) Maxim. var. <i>giganteus</i> (Fr. Schm.) Hort. ex Nichols.	16	19	19	19	1.3	1.4	6.9	6.5
<i>Phragmites communis</i> Trin.		1	5	4		0.1	1.1	0.7
<i>Plantago asiatica</i> L.		2	1			0.1	<0.1	
<i>Polygonum sachalinense</i> Fr. Schm.	20	19	19	20	5.9	15.4	18.8	18.5
<i>Polygonum</i> sp.				1				<0.1
<i>Rumex obtusifolius</i> L.				1				<0.1
<i>Solidago gigantea</i> Ait. var. <i>leiophylla</i> Fernald	2		11	14	0.1		0.3	1.0
<i>Solidago virga-aurea</i> L. var. <i>asiatica</i> Nakai				3				0.1
<i>Spiranthes sinensis</i> (Pers.) Ames			1	5			<0.1	0.1
<i>Taraxacum officinale</i> Weber	9	10	9	13	0.3	0.3	0.3	0.4
<i>Trifolium pratense</i> L.			1	1			0.3	0.3
<i>Trifolium repens</i> L.	5	6	6	7	0.7	1.3	2.3	2.6

Table 2-3 Frequency and percentage of plant cover of each woody plant on a denuded area at Mt. Usu, Hokkaido, Japan.

Plant species	Frequency (/20)				Plant cover (%)			
	'03	'04	'05	'06	'03	'04	'05	'06
<i>Acer mono</i> Maxim.	1	2	2	5	<0.1	0.1	0.1	0.1
<i>Aralia elata</i> (Miq.) Seemann	1	2	1	2	<0.1	0.1	<0.1	0.1
<i>Betula maximowicziana</i> Regel			1	2			<0.1	0.1
<i>Betula platyphylla</i> Sukatchev var. <i>japonica</i> (Miq.) Hara				4				0.1
<i>Celastrus orbiculatus</i> Thunb.			4	6			0.1	0.2
<i>Cornus controversa</i> Hemsley				1				<0.1
<i>Elaeagnus umbellata</i> Thunb.				3				0.1
<i>Larix kaempferi</i> (Lamb.) Carr.				1				<0.1
<i>Lespedeza bicolor</i> Turcz.		1	1	1	<0.1	<0.1	<0.1	
<i>Magnolia obovata</i> Thunberg		1	1	2	<0.1	<0.1	0.1	
<i>Morus bombycis</i> Koidz.				1				<0.1
<i>Populus maximowiczii</i> A. Henry	5	7	10	11	0.1	0.5	1.5	2.1
<i>Prunus sargentii</i> Rehder				1				<0.1
<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i> (Blume) Rehd. et Wils.	1			1	<0.1			<0.1
<i>Rosa multiflora</i> Thunb.			4	6			0.1	0.2
<i>Salix hultenii</i> Floderus var. <i>angustifolia</i> Kimura	1	2	5	6	<0.1	0.1	0.1	0.2
<i>Salix integra</i> Thunb.		2	3	4		0.1	0.1	0.1
<i>Salix pet-susu</i> Kimura				1				<0.1
<i>Salix rorida</i> Lackschewitz	1	3	2	2	<0.1	0.1	0.1	0.1
<i>Salix sachalinensis</i> Fr. Schm.	8	11	11	11	0.2	0.3	1.5	1.5
<i>Salix</i> sp.			1	1			<0.1	<0.1
<i>Viburnum dilatatum</i> Thunb.				1				<0.1
<i>Vitis coignetiae</i> Pulliat				1				<0.1

木本植物の侵入は噴火4年及び10年後以降で初めて確認されている。1926年の十勝岳噴火に由来する泥流発生跡地における植生を10年間追跡調査した報告(後藤1937)によると、泥流による被害が甚大であった立地では、泥流発生5-6年後に初めて植物種の侵入が確認されている。1929年駒ヶ岳噴火による火山礫堆積地において、噴火直後から数年間、植物群落の発達過程を調査した報告(吉井1942)によると、噴火3-4年後に木本植物の侵入が確認されている。本調査地は依然植生による被覆は小さい状態にあるが、上記の火山性攪乱地と比べると、多くの植物種が早くから侵入しており、植物による被覆の増加も早いといえる。今回の2000年有珠山噴火による森林被害面積は71ha程度で、噴火の規模が比較的小さく、火口から数十m離れた林縁部では、噴火後生残した前生の木本植物による林冠層の回復が確認されている(富永2004)。また、本調査地は山麓に形成されたため、斜面上部の回復林

から種子などの流入があったものと考えられる。噴出物の堆積が浅い立地においては、前生の植物、例えば2003年、2004年ともに高い被覆率、出現数を示していたオオイタドリやアキタブキが、旧地表から噴出物堆積層を突き破って栄養繁殖していることが確認されており(例 Tsuyuzaki 1987, 1989; Adikari et al. 2005)、これらの個体の種子散布、栄養繁殖によって、早期に植生群落が形成された事例がある。以上のような生残植生が早期の植生回復にいくらか寄与していたものと考えられた(例 del Moral 1998b; Fuller and del Moral 2003)。

・植生回復に関わる植物種

既存の研究報告のいくつかには、藻類や蘚苔類、コケ類などの下位の植物が、火山性攪乱地における植生推移の初期段階において重要な先駆者となることが報告されている(例 Griggs 1933)。一方、他の研究

報告によると、それらの下位の植物にとって代わって、多年生植物が植生推移において重要な働きをすることが報告されている(例 del Moral and Bliss 1993; Tsuyuzaki 1989)。今回の調査ではコケ類はガリー(Gully)や火口内縁部など限られた地形でのみ確認された。これに対し、オオイタドリやオオヨモギ、アキタブキなどの多年生草本植物や、ドロノキとオノエヤナギなど一部の木本植物が、調査地内で優占的かつ広範囲で確認された(Table 2-2、2-3)。これは北海道駒ヶ岳や十勝岳など他の火山性攪乱地においても報告されており、前回の1977-78年噴火における報告とも一致していた(Tsuyuzaki 1989; 豊岡ら 1983)。また、今回確認されたドロノキ、オノエヤナギなどの木本植物と、スギナやオオイタドリ、オオヨモギ、アキタブキなどの草本植物種の多くは、前回の1977-1978年の噴火時に侵入、定着していたものと同じであった。これら木本植物及び多年生草本植物は有珠山山麓に多く自生している植物であり(原 1978)、今後の火山噴火時に形成された裸地においても、これらが植生回復に寄与すると推測された。

本調査地では、外来植物種の侵入が多く確認された。草本植物44種中、15種が外来植物種であり(参照; <http://www003.upp.so-net.ne.jp/consecol/alien-web/>)、なかでもオオアワダチソウ、セイヨウタンポポ、シロツメクサなどは、高い被覆率または出現数を示していた。本調査地は国道沿いで市街地からも比較的近いので、国道脇や市街地の路傍で定着している外来植物の侵入が多いと考えられた。

2.2. 噴火後の木本植物の侵入、定着及び成長の実態

2.2.1. 目的

火山性攪乱地では、ヤナギ科、カバノキ科、マツ科など、一部の木本植物が、噴火後直ちに侵入し定着することが報告されている(例 吉井 1942; 館脇ら 1966)。有珠山噴出物堆積地では2章1節により、木本植物の侵入は噴火直後から行われており、その種数は年経過と共に増加していることが明らかとなった。また、旺盛に植被を増加させていた草本植物と比較すれば、その被覆率は非常に低い値ではあるが、木本植物ドロノキとオノエヤナギは出現数と被覆率が高い値を示しており、両種は裸地における植生形成の一端を担うことが明らかとなった。

日本の火山性攪乱地では、木本植物種の早期侵入がしばしば確認されており、後の植生回復に大きく貢

献することが報告されている。噴火直後の荒廃地において、その侵入と定着の実態を把握した研究は2例報告されている。後藤(1937)は、1926年に噴火した北海道十勝岳の、泥流による被害を受けた立地において植生の推移過程を記録した。噴火3-5年後の時点から、草本植物の侵入とほぼ同時に、ダケカンバ(*Betula ermanii* Cham.)やトドマツなどの木本植物の侵入が確認され、噴火から十年後にはウダイカンバ(*Betula maximowicziana* Regel)や、シラカンバ、ダケカンバ、エゾマツ(*Picea jezoensis* (Sieb. et Zucc.) Carr.)、トドマツが密生し、樹高2.5mに達する大きな個体が確認されたと報告している。木本植物群集の動態に関しては、その被覆率や個体数密度、個体の消長の変動を記録した研究がこれまでに報告されているが、これらと合わせて個体の成長過程を経時的に記録した研究例は無い。裸地における早期森林再生を考えていく上では、噴火直後から木本植物の侵入、定着、生残及び成長の動態を記録し、森林の形成過程を明らかにしていくことが必要不可欠である。

本節では、木本植物の侵入、定着、発達の過程を明らかにすることを目的とした。2000年の有珠山噴火による噴出物堆積地において、噴火後6年目までの木本植物群集の動態を経時的に調査した。

2.2.2. 方法

・木本植物の侵入、定着、成長に関する調査

N-a 火口周辺の裸地部に一辺20mの正方形のプロットを4つ設置した(Fig. 2-2)。2002から2006年まで毎年8月頃に、プロット内で確認された樹高約0.5cm以上の稚樹全てを個体識別し、樹種、樹高、位置を記録した。2002年時に確認された個体は、芽鱗痕などから樹齢を推定した。以上から、各年において確認された個体数密度、年間に侵入が確認された個体数密度、年間に枯死していた個体数密度、各年における樹高階級別の個体数密度、成長期間別の各樹種における年平均樹高成長量、各同齢個体群における生残率の年変動をもとめた。

2.2.3. 結果

・木本植物の種数、個体数密度

20×20mプロット4個内で確認された木本植物は、2002年ではオノエヤナギ、エゾノバッコヤナギ、ドロノキ、イタヤカエド、イヌコリヤナギ、シラカンバ、ヤマグワ(*Morus bombycis* Koidz.)、エゾノキヌ

ヤナギ (*Salix pet-susu* Kimura)、ニセアカシア、エゾヤナギ (*Salix rorida* Lackschewitz)、ホオノキ、ミズナラ、ヤナギ科未同定種1種の13種が確認された (Table 2-4)。2003年以降はノイバラ、アキグミ (*Elaeagnus umbellata* Thunb.)、カラマツ、ノリウツギ (*Hydrangea paniculata* Siebold)、エゾヤマザクラ (*Prunus sargentii* Rehder)、ウダイカンバ、タラノキ (*Aralia elata* (Miq.) Seemann) など様々な樹種が侵入し、2006年には18種が確認された。総個体数密度は2002年の57.5本/1000m²から、2003年には100.0本/1000m²と増加していたが、それ以降はほぼ変化が無く、2006年では114.4本/1000m²であった。樹種別で見ると個体数密度は、2002年ではオノエヤナギ、エゾノバッコヤナギ、ドロノキの3樹種で高く、それぞれ全個体数の37.0%、27.2%、10.9%を占めていた。2003年以降は上記3種とイタヤカエデの個体数が多く、それぞれ全個体数の33.1-26.8%、20.8-25.6%、13.8-19.1%、8.7-12.5%を占めていた。

・木本植物の新規確認個体数密度、枯死個体数密度、生残率

年間で新規に確認された木本植物の1000m²当りの個体数密度は、2002年から2003年にかけては46.3本であったが、2003年から2004年にかけては16.9本に減少し、2004年以降は10.6-20.6本とほぼ変化がなかった (Table 2-4)。樹種別で見ると、2002年から2003年にかけてはオノエヤナギ、エゾノバッコヤナギ、ドロノキ、イタヤカエデにおいて新規定着個体数が多く、それぞれ14.4本、10.0本、7.5本、10.0本であり、それぞれ全新規侵入個体数の31.1%、21.6%、16.2%、21.6%、合計で90.5%を占めていた。しかし、2003年以降は上記4樹種の占める割合は、2003年から2004年にかけては74.1%、2004年から2005年にかけては36.4%、2005年から2006年にかけては11.8%まで減少していた。新規に枯死した木本植物の1000m²当りの個体数密度は、調査期間を通じて5.6-11.9本程度と低かった (Table 2-4)。

Table 2-4 Seedling density (/1000 m²) in each year and annual density of recruited and dead seedling of woody plants on a denuded area at Mt. Usu, Hokkaido, Japan.

Woody plant species	Extant					Recruited				Dead			
	'02	'03	'04	'05	'06	'02-'03	'03-'04	'04-'05	'05-'06	'02-'03	'03-'04	'04-'05	'05-'06
<i>Salix sachalinensis</i>	21.3	33.1	32.5	33.1	30.6	14.4	2.5	1.9		2.5	3.1	1.3	2.5
<i>Salix hultenii</i> var. <i>angustifolia</i>	15.6	25.6	26.9	23.8	23.8	10.0	1.9	1.3		0.6	4.4		
<i>Populus maximowiczii</i>	6.3	13.8	18.1	21.9	20.6	7.5	5.6	3.8		1.3			1.3
<i>Acer mono</i>	2.5	12.5	13.1	10.6	10.0	10.0	2.5	0.6	1.3	1.9	3.1		1.9
<i>Salix integra</i>	1.3	1.9	3.1	4.4	3.8	0.6	1.3	1.3					0.6
<i>Betula platyphylla</i> var. <i>japonica</i>	1.3	3.1	3.1	3.8	3.8	1.9		1.3	0.6		0.6		0.6
<i>Morus bombycis</i>	0.6	0.6	0.6	3.1	5.0			2.5	3.1				1.3
<i>Rosa multiflora</i>		0.6	0.6	3.1	6.9	0.6		2.5	4.4				0.6
<i>Salix pet-susu</i>	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5								
<i>Elaeagnus umbellata</i>				1.9	0.6			1.9					1.3
<i>Larix kaempferi</i>				1.3	2.5			1.3	1.3				
<i>Salix</i> sp.	1.9	3.1				1.9				0.6	3.1		
<i>Robinia pseudo-acacia</i> L.	1.9		1.3	0.6	0.6		1.3	0.6		1.9		1.3	
<i>Salix rorida</i>	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6								
<i>Magnolia obovata</i>	0.6	1.3	0.6	0.6	0.6	0.6					0.6		
<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6			0.6					0.6
<i>Hydrangea paniculata</i> Siebold			0.6	0.6	0.6		0.6						
<i>Prunus sargentii</i>			0.6	0.6	0.6		0.6	0.6				0.6	
<i>Betula maximowicziana</i>				0.6	0.6			0.6					
<i>Aralia elata</i>			0.6				0.6					0.6	
Total	57.5	100.0	106.3	114.4	114.4	46.3	16.9	20.6	10.6	5.6	10.6	11.9	10.6

Table 2-5 Survivorship of each cohorts in woody plants on a denuded area at Mt. Usu, Hokkaido, Japan.

Woody plants	Cohort	N	Survivorship (%)				
			'02	'03	'04	'05	'06
Ss	'02	34	100	88.2	79.4	76.5	73.5
	'03	23		100	91.3	87.0	78.3
	'04	4			100	100	75.0
	'05	3				100	100
	Total		100	93.0	85.2	82.8	76.6
Sh	'02	25	100	100	100	84.0	84.0
	'03	16		100	93.8	81.3	81.3
	'04	3			100	66.7	66.7
	'05	2				100	100
	Total		100	100	97.7	86.4	82.6
Pm	'02	10	100	100	90.0	90.0	80.0
	'03	12		100	91.7	91.7	83.3
	'04	9			100	100	100
	'05	6				100	100
	Total		100	100	93.5	94.6	89.2
Am	'02	4	100	100	100	75.0	75.0
	'03	16		100	81.3	56.3	43.8
	'04	4			100	100	75.0
	'05	1				100	100
	Total		100	100	87.5	68.0	53.8
Total	'02	73	100	94.5	89.0	80.8	78.1
	'03	67		100	89.6	79.1	71.6
	'04	20			100	95.0	85.0
	'05	12				100	100
	Total		100	97.1	90.6	83.1	77.9

* Ss; *Salix sachalinensis*, Sh; *Salix hultenii* var. *angustifolia*, Pm; *Populus maximowiczii*, Am; *Acer mono*.

各同齢個体群別の各年における生残率を Table 2-5 に示した。2002年から2006年までに確認された個体の生残率は、オノエヤナギ、エゾノバッコヤナギ、ドロノキ、イタヤカエデでそれぞれ、76.6、82.6、89.2、53.8%であった。各同齢個体群別の各年における生残率は、10個体数以上を示していたものについてみると、オノエヤナギでは2002年生、2003年生でそれぞれ73.5、78.3%、エゾノバッコヤナギでは2002年生、2003年生で、84.0、81.3%、ドロノキでは2002年生、2003年生の個体群で、80.0、83.3%、イタヤカエデでは2003年生で43.8%を示していた。

・ 樹高成長及び樹高階級別分布

オノエヤナギ、エゾノバッコヤナギ、ドロノキ、イタヤカエデにおける、各成長期間の年樹高成長量は個体間で大きく異なっていたが全体的に低く、オノエヤナギでは、当年生から1年生、1年生から2年生、2年生から3年生、3年生から4年生までそれぞれ中央値で、5.0 (n = 51)、11.0 (n = 48)、8.5 (n = 44)、8.0 (n = 26) cmであった (Fig. 2-3)。エゾノバッコヤナギではそれぞれ中央値で、6.0 (n = 38)、9.5 (n = 40)、8.5 (n = 34)、4.0 (n = 23) cmであった。ドロノキではそれぞれ中央値で、12.0 (n = 35)、13.0 (n = 30)、13.0 (n = 20)、16.5 (n = 8) cmであった。イタヤカエデでは1.0 (n = 22)、0.0 (n = 16)、0.0 (n = 10)、4.0 (n = 3) cmと著しく低い樹高成長を示していた個体や、樹高成長が全く見られない個体が多く確認された。

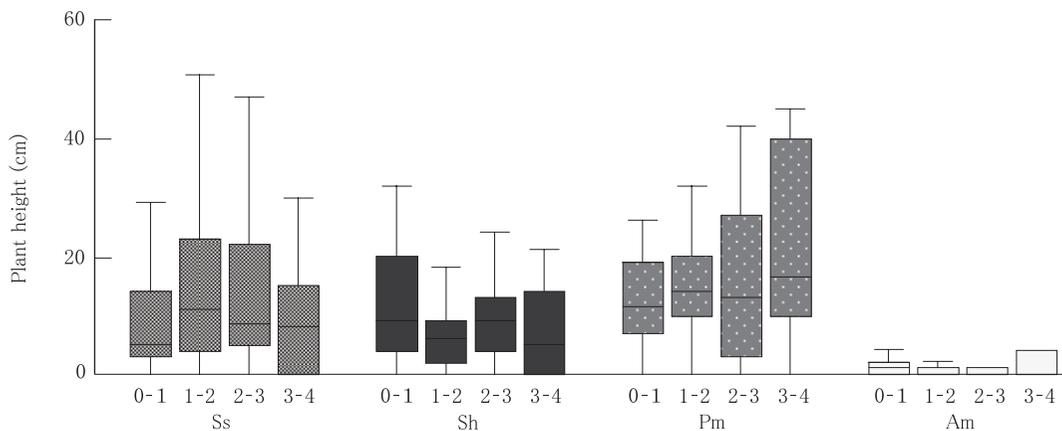


Fig. 2-3 Annual height growth of each woody plant species in each growing period (ex. "0-1" means annual growth during 0 to 1 year old of seedlings) in the study site at Mt. Usu, Hokkaido, Japan. Ss; *Salix sachalinensis*, Sh; *Salix hultenii* var. *angustifolia*, Pm; *Populus maximowiczii*, Am; *Acer mono*.

2002年から2006年までの樹種別の樹高階級別分布の変動を Table 2-6 に示す。オノエヤナギ、エゾノバッコヤナギ、ドロノキにおける、樹高階級別個体数の割合の時間推移は似通っていた。2002年では樹高10cm以下の個体数がオノエヤナギ、エゾノバッコヤナギ、ドロノキでそれぞれ、15.6、13.1、3.1本(/1000m²)と多く、全個体に対して73.5、84.0、50.0%と高い割合を占めていた。年経過とともに樹高10cm以上の個体の占める割合が増加し、2006年では樹高10cm以下の個体数はそれぞれ1.9、1.9、1.3本で、全個体数に対する割合はそれぞれ6.1、7.9、6.1%と大幅に減少していた。オノエヤナギ、エゾノバッコヤナギ、ドロノキでは上位の樹高階級へ進出する個体がしばしば確認され、2004年以降になると樹高1mを超える個体も多く出現していた。それに対し、調査期間を通じてイタヤカエデでは上位の階級に進出する個体は0.6本(/1000m²)と少なかった。

2.2.4. 考察

・確認された木本植物

木本植物の中でも、オノエヤナギ、エゾノバッコ

ヤナギ、ドロノキ、イタヤカエデの個体数が比較的多かった (Table 2-4)。イタヤカエデを除くヤナギ類3種は、前回の噴火の際も優占して火口原に侵入していたことが報告されている (Tsuyuzaki 1989)。ヤナギ科木本植物は陽樹で、種髪を持つ風散布型の種子を大量に散布し、火山性攪乱地を含む様々な荒廃地や (例 吉井 1942; Nakashizuka et al. 1993)、河畔など開けた立地に侵入し優占する。一方、イタヤカエデは前者と比べると大型で、翼のついた風散布型の種子を形成する。耐陰性が高く (Koike 1993)、被陰下やギャップで更新するほか、河畔林 (Suzuki et al. 2002) や法面など開けた立地にも侵入することが知られている。富永 (2004) によると、金比羅山火口群、及び西山火口群の裸地部及び林縁部にイタヤカエデが広く分布していたと報告されている。今回の噴火は規模が小さく、林縁が早く回復したことに加え、火口が形成された斜面上部の林縁ではイタヤカエデが優占していたため、裸地への種子の到達が比較的容易であったと考えられた。また、開けた立地でも更新するイタヤカエデの性質が、調査地においてイタヤカエデの稚樹が多く確認された一因と考えられた。

Table 2-6 Seedling density (/1000 m²) in each height class in four woody plants *Salix sachalinensis*, *Salix hultenii* var. *angustifolia*, *Populus maximowiczii* and *Acer mono* on a denuded area at Mt. Usu, Hokkaido, Japan.

Height (cm)	<i>Salix sachalinensis</i>					<i>Salix hultenii</i> var. <i>angustifolia</i>					<i>Populus maximowiczii</i>					<i>Acer mono</i>				
	'02	'03	'04	'05	'06	'02	'03	'04	'05	'06	'02	'03	'04	'05	'06	'02	'03	'04	'05	'06
0-10	15.6	19.4	8.8	5.0	1.9	13.1	17.5	8.1	2.5	1.9	3.1	8.1	5.0	3.8	1.3	2.5	11.9	12.5	10.0	8.8
10-20	3.1	6.9	6.9	6.3	4.4	0.6	4.4	8.8	6.9	1.3	2.5	2.5	3.8	5.0	3.1		0.6	0.6	0.6	0.6
20-30	1.9	1.9	6.3	6.3	3.1	1.3	1.9	2.5	5.0	6.9	0.6	1.9	3.8	1.9	4.4					
30-40		1.9	2.5	3.1	6.9	0.6		2.5	2.5	2.5			0.6	0.6	5.0	3.1				
40-50		0.6	1.3	3.8	3.8			2.5	2.5	5.6				1.3	3.1					
50-60	0.6	1.3	0.6	2.5	1.3		0.6		2.5	2.5				1.3	1.9	1.3				
60-70		0.6			1.9		1.3	0.6	0.6	0.6				0.6	0.6	0.6	0.6			
70-80			0.6		0.6									0.6	1.3					
80-90			0.6	1.3	0.6										0.6	0.6				
90-100			1.9	0.6	1.3										0.6					
100-110			0.6		0.6				0.6	0.6					0.6	0.6	1.3			
110-120			0.6	0.6	0.6															
120-130				0.6	0.6				0.6	0.6										
130-140				0.6	0.6										0.6					
140-150		0.6	0.6	0.6												0.6				
150-160			0.6						0.6	0.6										
160-170																0.6				
170-			0.6	1.9	2.5				0.6	1.3						1.3				

今回、様々な木本植物の消長が確認された。2003年から新規に侵入してきた樹種は、ノイバラ、ノリウツギ、タラノキ、エゾヤマザクラで、いずれも鳥などの小動物や自然落下により種子を散布する。噴火による被害面積が小さかったことや、母樹となる成木を含む林縁が回復していることから、偶発的な侵入過程を有する樹種の侵入機会が比較的多かった可能性がある。また、1977年有珠山噴火により形成された裸地における種子の発芽、成長試験の報告によると(柳井、岡村 1979)、シラカンバなど種子の重量が軽い風散布型よりも、ミズナラなどの種子重量の重い動物散布型及び重力散布型の種子の方が発芽率、生残率が高く、成長量も比較的良好であり、定着に適していたと報告されている。ミズナラのように重く散布力の小さい種子を作る樹種も、種子が荒廃地に供給される機会があれば、定着できる可能性があると考えられた。

・木本植物の侵入と生残

木本植物の新規侵入個体数は各年とも少なかった(Table 2-4)。2002年から2003年にかけての新規侵入個体数は46.3本(/1000m³)と比較的高い値を示していたが、それ以降は10.6-20.6本(/1000m³)と低かった。樹種別で見るとオノエヤナギ、エゾノバッコヤナギ、ドロノキ、イタヤカエデが大半を占めているが、この4樹種の侵入数も年経過とともに減少している。一方、定着した個体の生残率は、イタヤカエデを除いて、オノエヤナギ、エゾノバッコヤナギ、ドロノキで概ね80%以上と高い値を示しており、木本植物による被覆及び個体数は依然著しく少ない状況にあるものの、侵入してきた木本植物は概ね着実に定着し続けていた(Table 2-5)。今回、対象とした木本植物は樹高約0.5cm以上で木本植物と判別できる個体としたことから考えると、近年、侵入個体数が著しく少なかったのは、木本植物の種子が荒廃地に侵入して留まるのが困難であるか、または芽生えて成長し始めるまでの段階で多くの個体が枯死しているためと考えられる。この原因については本研究からは明らかにされなかったが、裸地部では地表付近の土壤の乾燥が非常に激しかったことから、種子散布及び発芽時期の天候、降水量、降水日数が、植物の侵入、定着の可否に影響を与えていた可能性が考えられた。

1977年の有珠山噴火により1-3mほど噴出物が堆積した立地において、植物の生残を噴火5年後の時点から追跡調査した報告によると(Tsuyuzaki

1989)、木本植物の生残率は低い値を示し、比較的生残率の高いヤナギ科木本植物においても、確認後1-2年で多くの個体が枯死していた。Tsuyuzaki(1989)は、先駆樹種における低い生残率について、土砂流出により植物の根系の発達を抑制されたことに起因したものと推測している。本調査地の噴出堆積物は、粘性が高く、土砂の移動は発生しにくいことが明らかにされている。このような噴出物の物理的特性に起因した土壌の安定性により、土砂流出による植物個体の流失や根系の裸出などの攪乱の発生頻度が少なかった可能性がある。

オノエヤナギ、エゾノバッコヤナギ、ドロノキは、定着した個体の生残率は概ね80%以上であったが、イタヤカエデは53.8%と半数以上の個体が枯死していた(Table 2-5)。また、オノエヤナギ、エゾノバッコヤナギ、ドロノキは年経過と共に、高位の樹高階へ進出する個体が多数確認されたが、イタヤカエデでは確認されなかった。オノエヤナギ、エゾノバッコヤナギ、ドロノキについては、1977-1978年噴火時に形成された火口原においても、一旦定着した個体は比較的高い生残率を示したと報告されている(Tsuyuzaki 1989)。元々ヤナギ類は、河畔などの開けた裸地環境下で更新するので、火山性攪乱地のような同様の裸地環境下においても生残し、その個体を発達させることができたと考えられた。イタヤカエデは、開けた立地においても侵入できる樹種であるが、地表が完全にさらされる裸地環境下では、発芽することはできても、その個体を発達させるには不適であったと考えられた。

・木本植物の成長と森林の形成

比較的個体数密度が高い値を示していたイタヤカエデは、ほとんど樹高成長をしていなかったのに対し、オノエヤナギ、エゾノバッコヤナギ、ドロノキは、年間4.0-16.5cm程度の比較的良好な樹高成長を示していた(Fig. 2-3)。上記ヤナギ科3樹種の生残率は調査期間を通じて高い値を維持しており、近年では樹高1m以上の大きなサイズの個体がいくつか確認され始めたことから考えると(Table 2-6)、当面はまず噴火直後に定着したヤナギ科3樹種の個体の成長を基軸として、森林再生が展開されていくものと考えられる。しかし、木本植物の個体数は依然低い値であるのにも関わらず、近年新規侵入個体数が大幅に減少しており、また生残率は高いものの少数の個体は枯死し続けていることから、現存の木本植物個体、または

新規侵入個体によって、N-a 火口周辺の裸地部が順調に森林へと発達するかについては現時点では判断しがたい。長期的なモニタリングが必要であると考えられた。

第3章 有珠山噴出物堆積地に定着した植物における菌根共生の実態

3.1. 早期に定着した植物における菌根の形成状況

3.1.1. 目的

近年、火山性攪乱地のような表土流出、乾燥、貧栄養等の様々なストレス環境下における植物の定着において、菌根菌との共生関係が重要視されている。しかし、噴出堆積物には、菌根菌の感染源が全く含まれていないと思われるため、噴火直後の火山性攪乱地では、新規に侵入してきた植物が菌根を形成することは困難であることが予想される。新規に形成された荒廃地に侵入してきた植物の定着に対して、菌根形成が与える影響を明らかにする上では、まずその植物における菌根の形成状況を詳細に明らかにする必要があるが、火山噴火により強度の攪乱を受けた立地において、複数の植物種について、菌根の形成率や形成個体の頻度などを詳細に調査した研究例は無い。本節では、新規に定着していた植物の菌根形成の状況を明らかにすることを目的とした。第2章で得られた結果を元に、調査地の植生回復に大きく貢献していた植物種について、形成されていた菌根の種類（菌根タイプ）、及びそれぞれの菌根タイプにおける形成頻度及び形成率を明らかにした。

3.1.2. 方法

・根の採取

調査地は有珠山で、西山火口群のN-a 火口周辺の裸地部とした（2章）。2005年の9-10月に、火口周辺の裸地部において比較的高い出現数及び被覆率を示していた草本植物12種について、深さ15cm までに位置する側根を採取した。草本植物は、単生していた個体を対象としたが、群状に生育するスギナ、シロツメクサについては、栄養繁殖した個体で形成されるパッチ（Patch）から根を採取した。木本植物は個体数密度が高い値を示していた7種について、1年生個体と思われるものを対象とし、深さ15cm までに位置する側根を採取した。

・菌根形成の測定

採取した根は、まず外見的特徴および切片観察より、外生菌根（ECM）の形成の有無を確認した。具体的には根の横断切片を作成し、ECM の特徴的な構造であるマントル（Mantle）と、ハルティッヒネット（Hartig net）の形成を確認した。次に、根の植物細胞内への菌糸の侵入の有無を確認し、その侵入が確認されなかった場合、ECM が形成されているものと判断した。アーバスキュラー菌根（AM）は染色によりその形成の有無を観察した。染色法はPhillips and Hayman（1970）を参考とした。まず、水道水で根に付着した土壌を洗い流した後、10%の水酸化カリウム水溶液に浸し、80℃のウォーターバスで60-70分間処理した。次に、0.5%の過酸化水素水に浸し、60℃のウォーターバスで10-20分間処理した。次に、1%の塩酸に浸し、室温下で5分間静置した。最後に、根をそのまま0.05%のトリパンブルー（Trypan blue）染色液に浸し、80℃のウォーターバスで15分間処理した。顕微鏡観察により、AM の特徴的な構造である樹枝状体、嚢状体、根内菌糸のいずれかの器官が観察された時、AM が感染しているものとみなした。

菌根の形成状況は以下の測定項目から評価した。ECM では、総根端数に対する ECM が形成されていた根端数の割合を示す形成率（Grand and Harvey 1982）と、観察した総個体数に対する ECM が形成されていた個体数の割合を示す出現頻度を、AM では全根長に対する AM が形成されていた根長の割合を示す形成率と出現頻度を測定した。AM の形成率の測定方法については McGonigle et al.（1990）に従った。

3.1.3. 結果

・菌根の形成頻度、形成率

各植物種における菌根の形成状況を Table 3-1 に示す。全ての植物種において、菌根の形成が確認され、草本植物では AM が、木本植物では AM または、ECM が形成されていた。菌根の形成頻度は、草本植物では種によって異なり、スギナ、オオイタドリで 41.7、36.8%と最も低く、その他の植物種では 66.7-100%であった。木本植物では全ての個体で菌根形成が確認された。菌根の形成率は個体間で差が大きく、植物種間で明確な差は確認されなかったが、スギナとオオイタドリはそれぞれ 4.5、14.9%と低い値を示していた。優占樹種ドロノキ、オノエヤナギ、エゾノバ

Table 3-1 Frequencies (F) and colonization ratio (Col.) of arbuscular mycorrhizal (AM) and ectomycorrhizal (ECM) fungi in each plants on a denuded area at Mt. Usu, Hokkaido, Japan.

Plant species	Plant cover (%) [*]	n ^{**}	AM		ECM	
			F(%)	Col. (%) ^{***}	F(%)	Col. (%) ^{***}
Herbaceous plant and fern						
<i>Equisetum arvense</i>	33.2	12	41.7	4.5 (9.8)	-	-
<i>Polygonum sachalinense</i>	18.8	19	36.8	14.9 (26.7)	-	-
<i>Petasites japonicus</i> var. <i>giganteus</i>	6.9	20	70.0	30.5 (33.1)	-	-
<i>Artemisia montana</i>	6.4	19	78.9	23.8 (24.2)	-	-
<i>Trifolium repens</i>	2.3	6	100.0	45.2 (17.9)	-	-
<i>Calamagrostis epigeios</i>	1.5	15	86.7	17.8 (19.5)	-	-
<i>Aster ageratoides</i> var. <i>ovatus</i> forma <i>yezoensis</i>	0.7	14	85.7	24.6 (17.4)	-	-
<i>Picris hieracioides</i> var. <i>glabrescens</i>	0.5	19	78.9	34.3 (30.6)	-	-
<i>Solidago gigantea</i> var. <i>leiophylla</i>	0.3	12	66.7	17.6 (19.1)	-	-
<i>Taraxacum officinale</i>	0.3	12	91.7	23.9 (27.3)	-	-
<i>Epilobium pyrricholophum</i>	0.2	9	88.9	30.3 (23.8)	-	-
<i>Youngia denticulata</i>	0.1	6	83.3	48.0 (24.5)	-	-
Woody plant						
<i>Populus maximowiczii</i>	1.5	14	21.4	8.9 (4.5)	100.0	33.8 (15.6)
<i>Salix sachalinensis</i>	1.5	20	44.4	9.0 (7.0)	100.0	30.5 (24.1)
<i>Salix hultenii</i> var. <i>angustifolia</i>	0.1	12	54.5	3.4 (2.5)	100.0	54.2 (11.7)
<i>Rosa multiflora</i>	0.1	5	100.0	21.1 (20.3)	-	-
<i>Salix integra</i>	0.1	8	-	-	100.0	49.5 (23.4)
<i>Betula maximowicziana</i>	<0.1	5	-	-	100.0	74.5 (13.0)
<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	<0.1	6	-	-	100.0	40.6 (19.2)

* Referred from Table 2-2 and 2-3.

** n means number of seedlings we observed.

*** Standard deviations were indicated in a parenthesis.

ッコヤナギでは、AMとECMの形成が確認された。AMは形成頻度がそれぞれ21.4、44.4、54.5%、また形成率はそれぞれ8.9、9.0、3.4%であったが、ECMは全ての個体で確認され、その形成率もそれぞれ33.8、30.5、54.2%と、AMと比較すると高い値を示していた。

3.1.4. 考察

・菌根共生の早期形成

噴火5年後の時点で、新規に侵入してきた草本植物種の大半は、高頻度でAM菌と、木本植物種の全個体はAMまたはECM菌と共生関係を築いていた。セントヘレンズ山の噴出物堆積地において、噴出堆積物及び噴火前に地表に表れていた旧土壌中に含まれるAM菌の胞子数を噴火2年後から調査した研究では(Allen et al. 1992)、噴出物中にAM菌の胞子は確認

されなかったが、旧土壌中でAM菌の胞子の存在を確認している。また、噴火後侵入してきたホリネズミの一種(*Thomomys talpoides* Richardson)が噴出堆積土壌を掘削し、噴火以前の埋没土壌を掘り起こすことで、そこに含まれていたAM菌の胞子が地表付近に放出され、それが新規に侵入してきた植物へのAM菌の感染源になっている可能性を示していた。ECM菌については、噴火後に生残した木本植物個体が、主な感染源として働いたと推察している(Allen 1987)。有珠山では現地踏査により、小動物等による顕著な土壌の掘削は確認されなかったが、調査地周辺で火山堆積深が約50cm以下の平地や、斜面崩壊跡地、調査地内部の火口の内縁部では、前生のオオイタドリやアキタブキが生残している様子が確認された。従って生残した植物個体がAM菌の感染源となって、裸地部へのAM菌の伝播を補助した可能性が考えられ

た。本調査地では、2000年の噴火は火口周辺の旧植生には甚大な被害を及ぼしたが、噴火規模は他の火山と比較すると小さく、火口から数十～数百 m 離れた場所では前生の植生が生残り、急速に林縁を形成しており、その林縁部では ECM 菌種により形成された子実体の発生も多数確認された (Obase et al. 2005)。林縁部と裸地部が比較的近い場所に位置するので、胞子など菌根菌の感染源が裸地部へ流入しやすいことも、菌根の早期形成に起因していたものと考えられた。

・植物種毎の菌根形成状況

ほとんどの草本植物は高頻度で AM 菌と共生関係を築いていたが、スギナ、オオイタドリは比較的、出現頻度、形成率ともに低い値を示していた (Table 3-1)。陸上植物種において、形成される菌根タイプなど菌根形成に関する情報については、Wang and Qiu (2006) により報告されている。それによると、菌根形成が高頻度で確認されたキク科、イネ科、マメ科やアカバナ科はそれぞれ97% (絶対的菌根性：条件的菌根性：非菌根性=84：13：3)、91% (71：20：9)、97% (94：3：3)、96% (74：22：4) の種が絶対的菌根性、もしくは条件的菌根性であると報告されている (絶対的菌根性、条件的菌根性、非菌根性植物の定義については第1章「研究目的」を参照)。トクサ科の草本植物は多くが非菌根性と報告されてきたが (Harley and Harley 1987)、Wang and Qiu (2006) では67% (25：42：33) の種が絶対的菌根性、もしくは条件的菌根性であると報告されている。スギナにおいてはこれまでに、非菌根性かあるいはAM性であると報告されている (Harley and Harley 1987; Kasowska 2002; Wang and Qiu 2006)。タデ科についても、今までは非菌根性と捉えられてきたが、Harley and Harley (1987) によると英国におけるタデ科植物の約3分の1の種において、Wang and Qiu (2006) ではこれまでに報告された植物種の52% (29：24：47) において菌根形成が確認されている。タデ属については、これまでに非菌根性、AM性 (Wu et al. 2004)、また一部の種についてはECMであると報告されており (Wu et al. 2004; Fujiyoshi et al. 2005; Tsuyuzaki et al. 2005)、オオイタドリについても、非菌根性 (Harley and Harley 1987)、AM性、またはECM性 (Tsuyuzaki et al. 2005) であることが報告されている。このようにスギナとオオイタドリは条件的菌根性であり、菌根形成率や形成頻度が低いこと

から、菌根菌への依存度は低いものと考えられた。

木本植物では、全樹種の全個体で AM、もしくは ECM の形成が確認された。調査地における優占樹種であったドロノキが属するハコヤナギ属、オノエヤナギとエゾノバッコヤナギが属するヤナギ属は、ECM と AM を形成することが報告されている (例 Wang and Qiu 2006)。調査地におけるドロノキ、オノエヤナギ、エゾノバッコヤナギにも、全ての個体で ECM 形成が確認され、約半数の個体は同時に AM 形成も確認された。荒地におけるヤナギ類の菌根形成を調査した他の報告においても、ECM 形成は必ず確認されるが、AM 形成は低頻度で確認されるか (Nara 2006)、確認されていない (Tsuyuzaki et al. 2005)。以上より、荒地へ侵入したドロノキ、オノエヤナギ、エゾノバッコヤナギにおいては、AM 菌よりも ECM 菌に対する依存度が高いものと考えられた。

・植生の発達と菌根形成

Janos (1980) によると、植生推移の初期段階にある立地においては、まず非菌根性の植物種が侵入、定着し、菌根菌が増加した後に、条件的、絶対的菌根性の植物種が侵入、定着すると述べている。有珠山においては本研究及び既存の報告から条件的菌根性、もしくは菌根共生への依存度が低いと思われるスギナとオオイタドリが、噴火後優占して定着していたが、菌根菌への依存度が高いと思われるキク科やイネ科などの植物種も同時に侵入しており、その個体のほとんどが菌根を形成していた。噴火後侵入した植物における菌根形成については、有珠山よりも火山噴出物の堆積が厚く、強度の攪乱を受けたセントヘレンズ山においても確認されている (Allen 1987)。Allen (1987) は菌根菌の感染源の分散媒体として、風と動物を挙げている。植物種と菌根菌の侵入に関しては、攪乱の規模や周辺残存林の有無、標高や降水量など現地の立地環境の影響を大きく受けることが予想されるため、今後より多くの情報の蓄積が必要とされるが、火山噴火によって菌根菌の感染源が消失した立地においても、菌根菌は風などによりすみやかに侵入し、その結果、現地に侵入してきた植物種と早期に関係を築くことができると考えられた。そのため、Janos (1980) のように非菌根性、または条件的菌根性植物から、絶対的菌根性植物へ推移していく過程が明確に認識されることは少なく、実際の火山性攪乱地では本研究の結

果にみられるように、非菌根性、条件的菌根性植物及び絶対的菌根性植物がほぼ同時に侵入、定着することがありうるものと考えられた。条件的菌根性植物及び絶対的菌根性植物が噴火後、直ちに侵入している様子は、他の火山性攪乱地においてもしばしば報告されている(例 Tsuyuzaki 1989; 吉井1942)。

3.2. 一年生稚樹個体における外生菌根菌相と菌種構成

3.2.1. 目的

ヤナギ科の樹種は様々な火山性攪乱地において先駆樹種として侵入、定着することが報告されており(例 吉井1942; Tsuyuzaki 1987)、有珠山においても、今後の森林再生に大きく貢献するものと期待されている樹種として、ドロノキ、オノエヤナギ、エゾノバッコヤナギのヤナギ科3樹種が挙げられた(2章)。またその一年生個体の全てにおいてECM形成が確認された(3章1節; Obase et al. 2007)。

ECM菌のフロラ及び菌種構成を明らかにする上で有効とされる方法に、ECMの形態類別、子実体の発生調査がある。近年、これら従来の手法に加えて、様々な分子生物学的手法が活用されるようになり、菌根菌の種の推定など、より詳細な調査が可能となった。ECM1根端から直接DNAを抽出し、核rDNA中の5.8S領域を含むITS領域をPCR増幅し、RFLP解析することで、ECMのサンプル間における、種の同一性の検討が可能となった(Sakakibara et al. 2002)。また、同領域の塩基配列を解読し、既存のデータベースを含めた系統樹解析により、属あるいは種レベルまでの、信頼性の高い種の推定が可能となった(Kowalchuk 1999)。

本章では、有珠山噴出物堆積地における森林再生に貢献するものと思われるドロノキ、オノエヤナギ、エゾノバッコヤナギの1年生稚樹を対象として、そのECM菌の種構成を明らかにすることを目的とした。根部の観察により確認されたECMを形態類別して、形態タイプの構成を明らかにした後、分子生物学的手法によりそれぞれの形態タイプのECM形成種を推定することで、稚樹個体群と実際に共生関係にあるECM菌の種構成を明らかにした。

3.2.2. 方法

・根の採取、ECMの形態類別

対象樹種はドロノキ、オノエヤナギ、エゾノバ

ッコヤナギの1年生稚樹とした。根の採取方法は3章1節と同じとした。採取した根は実験室に持ち帰り、根系の土壌を水道水で丁寧に洗い流した。次に顕微鏡観察によりECMを形態類別した。菌根の色、分岐状態、長さ、太さ、質感、外生菌糸の直径、表面の特徴、菌根表面からの外生菌糸の走出の頻度、クランプ結合の有無、菌糸束の有無、マンツルの厚さ、マンツル表面の様子を顕微鏡観察し(Agerer 1994)、顕著に差が見られたものを別のタイプとして分けた。

・各ECMタイプにおける種の推定

DNeasy mini plant kit (QIAGEN)を用いてDNA抽出を行った。手順はキットに付属の説明書に従った。試料は、各個体で確認された各ECMタイプ1根端を個別に1.5ml容マイクロチューブに入れ、-80℃の冷凍庫で保存したものをを用いた。また、調査地及び周辺に発生していたECM菌性子実体ウラムラサキ(*Laccaria amethystina*)、*Laccaria proxima*、キツネタケ(*Laccaria laccata*)、カラマツシメジ(*Tricholoma psammopus*)、ザラツキキトマヤタケ(*Inocybe dulcamara*)、クロトマヤタケ(*Inocybe lacera*)、ウスツヤトマヤタケ(*Inocybe nitidiuscula*)、キヌハダトマヤタケ(*Inocybe fastigiata*)、オオワカフサタケ(*Hebeloma crustuliniforme*)、ワカフサタケ(*Hebeloma mesophaeum*)、フウセンタケ属菌(*Cortinarius* sp.)、ハナイグチ(*Suillus grevillei*)、シロヌメリイグチ(*Suillus laricin*)、ヤマイグチ(*Leccinum scabrum*)、ベニタケ属菌(*Russula* sp.)、ハマニセシヨウロ(*Scleroderma bovista*)、コツブタケ属菌(*Pisolithus* sp.)、*Thelephora caryophyllea*についても、50℃で温風乾燥した試料の肉組織1mm片を用いた。次にpuReTaq Ready-To-Go PCR beads (Amersham Biosciences)を用い、PCR増幅を行なった。プライマーはITS1-f (Gardes and Bruns 1993)とITS4 (White et al. 1990)を用い、ITS領域を含む5.8SrDNA領域を増幅させた。サイクルはLandeweert et al. (2005)を参考とし、94℃、3分を1サイクル行った後、94℃、1分→50℃、1分→72℃、3分の3工程を35サイクル行い、最後に72℃10分を1サイクル行った。増幅されたPCR産物のうち、2.5%のアガロースゲル電気泳動及びエチジウムブロマイド染色により、1つの濃いバンドのみが確認されたサンプルについて、RFLP解析を行った。制限酵素はHinf Iと、Alu Iを用いた。得られたバンドはKiloAce

(<http://www.nih.go.jp/%7Eejun/cgi-bin/kiloace.pl>)を用いて塩基鎖長を測定し、サンプル間の比較を行った。RFLPバンドパターンにより分けられた全てのグループのうち、1サンプルについてLaboPass™ PCR (COSMO Genetech)を用いて、PCR産物の精製を行った。手順は付属の説明書に従った。精製物における塩基配列の解析は、外注(日立サイエンスシステムズ、日本)した。解読した塩基配列は、DNA Data Bank of Japan (DDBJ)のBLAST検索(Altschult et al. 1997)により、データベースに登録されている試料の塩基配列と比較した。相同性の高かった既存のデータベースに登録されているサンプルの塩基配列及びECM菌性子実体から得られた塩基配列を用いた系統樹解析により、種の推定を行った。

・ECMの形成状況、種構成の評価

各個体について、全根端数と確認された各形態タイプの根端数を計測した。各植物種における、ECM菌種数、全ECM形成率(個体内において確認された、総根端数に対するECM形成根端数の割合)、各ECMタイプのECM形成率(総根端数に対する形態で類別された各タイプのECM形成根端数の割合)、各ECMタイプの形成割合(各個体における全ECM形成率に対する、各ECMタイプの形成率の割合を百分率化したものの平均値)、ECM出現頻度(各タイプの菌根が確認された個体数)を測定し、ECMの形成状況と評価した。

3.2.3. 結果

・各外生菌根タイプを形成する菌種

形態類別及びPCR-RFLP解析により分類された各ECMタイプとその形成菌種をFig. 3-1、Table 3-2に示す。タイプA-D及びFは、調査地で確認された子実体と高い相同性を示したことから、それぞれウラムラサキ、クロトマヤタケ、ワカフサタケ、ハマニセシヨウロ、*Thelephora caryophyllea*であると推定された。タイプEとJは、ラシヤタケ属菌に含まれるものと判断された。タイプGとLは既存のデータベースより、それぞれイボタケ(*Thelephora terrestris*)、*Tuber foetidum*であると推測された。タイプH、I、K、Mは、高い相同性を示す菌種がデータベース上に登録されていなかったため、それぞれ*Pulvinula*属未同定種(Unidentified (*Pulvinula* sp.))、チャワンタケ目未同定種(Unidentified (Pezizales

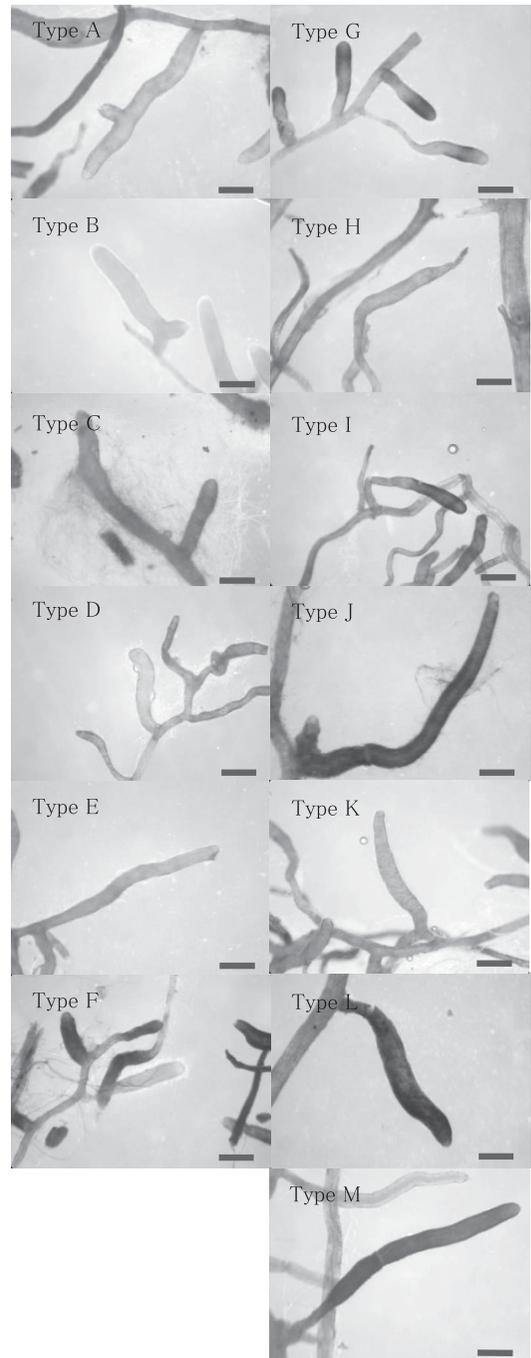


Fig. 3-1 Appearance of each ECM type observed in roots of *Populus maximowiczii*, *Salix sachalinensis* and *Salix hultenii* var. *angustifolia* at Mt Usu, Hokkaido, Japan. Scale bars indicate 0.5 mm.

Table 3-2 Possible identity of ectomycorrhizal fungal species that formed each ECM type observed in roots of *Populus maximowiczii*, *Salix sachalinensis* and *Salix hultenii* var. *angustifolia* on a denuded area at Mt. Usu, Hokkaido, Japan.

ECM type	BLAST					Possible identity based on BLAST and phylogenetic analysis
	Accession No.	Definition	Score (bit)	E-value	Overlapped sequence	
A	AB211270	<i>Laccaria amethystina</i>	1144	0.0	594/597 (99%)	<i>Laccaria amethystina</i>
B	AY750157	<i>Inocybe lacera</i>	1142	0.0	585/588 (99%)	<i>Inocybe lacera</i>
C	AB211272	<i>Hebeloma mesophaeum</i>	1181	0.0	608/612 (99%)	<i>Hebeloma mesophaeum</i>
D	AB099901	<i>Scleroderma bovista</i>	1043	0.0	543/551 (98%)	<i>Scleroderma bovista</i>
E	DQ195592	Thelephorales sp.	872	0.0	541/572 (94%)	<i>Tomentella</i> sp. 1
F	AJ889980	<i>Thelephora caryophyllea</i>	1130	0.0	576/578 (99%)	<i>Thelephora caryophyllea</i>
G	AY230241	<i>Thelephora terrestris</i>	1070	0.0	565/572 (98%)	<i>Thelephora terrestris</i>
H	AF289074	<i>Pulvinula constellatio</i>	666	0.0	457/496 (92%)	Unidentified (<i>Pulvinula</i> sp.)
I	AF266709	Pezizales sp.	444	E-122	375/422 (88%)	Unidentified (Pezizales sp.)
J	DQ195592	Thelephorales sp.	801	0.0	532/572 (93%)	<i>Tomentella</i> sp. 2
K	AJ629405	<i>Astraeus hygrometricus</i>	765	0.0	462/483 (95%)	Unidentified (<i>Astraeus</i> sp.)
L	AJ534706	<i>Tuber</i> sp.	1082	0.0	558/562 (99%)	<i>Tuber foetidum</i>
M	AB096869	Ectomycorrhiza of <i>Salix reinii</i>	420	E-115	262/278 (94%)	Unidentified (ECM)

* Normalized score and E-value were calculated as Altschul et al. (1997). Normalized score is an index of similarities between DNA sequences; higher value of this parameter means high similarity. E-value means expectation of number of DNA alignments that indicate higher value of normalized score than each DNA alignment of accession number.

sp.)), ツチグリ属未同定種 (Unidentified (*Astraeus* sp.)), ECM 未同定種 (Unidentified (ECM)) とした。

・外生菌根形成、外生菌根タイプの構成

各 ECM タイプがそれぞれ別の菌種によって形成されていることが明らかとなったため、以降は個体内で確認された ECM タイプ数は、その個体内で確認された菌種数と同義であるとして記述する。ドロノキ、オノエヤナギ、エゾノバッコヤナギの一年生個体からそれぞれ計 9、10、6 種が確認された (Table 3-3)。1 稚樹当たりで確認された ECM のタイプ数は、オノエヤナギ、エゾノバッコヤナギで 1-2 菌種、ドロノキでは 1-3 菌種であった。

各菌種の相対的な形成割合と形成頻度を Table 3-4 に示した。ドロノキにおいて高い出現頻度を示したものはウラムラサキ、チャワンタケ目未同定種で、それぞれ全 14 個体中 5 個体で確認された。オノエヤナギにおいてはワカフサタケ、イボタケ、ラシヤタケ属菌 1 で、それぞれ全 20 個体中 6、5、5 個体で確認された。エゾノバッコヤナギにおいては、ウラムラサキと ECM 未同定種で、それぞれ全 12 個体中 4 個体で確

認された。樹種間で確認された ECM 菌は概ね一致していた。ドロノキでは、ウラムラサキ、ラシヤタケ属菌 1 が、それぞれ 32.8、23.1% と比較的高い形成割合を示していた。オノエヤナギではイボタケ、ラシヤタケ属菌 1 が、それぞれ 33.4、25.2% であった。エゾノバッコヤナギでは、ECM 未同定種とラシヤタケ属菌 1 が、それぞれ 29.1、25.5% であった。高い形成割合

Table 3-3 Species richness of ectomycorrhizal (ECM) fungi colonizing roots of each host plants on a denuded area at Mt. Usu, Hokkaido, Japan.

Woody plant	n	Observed species	Species per seedling
<i>Populus maximowiczii</i>	14	9	1.7±0.7
<i>Salix sachalinensis</i>	20	10	1.4±0.5
<i>Salix hultenii</i> var. <i>angustifolia</i>	12	6	1.5±0.5

* Average and standard deviations are indicated.

Table 3-4 Relative colonization ratio (RC) of each ectomycorrhizal (ECM) fungal species in roots of *Populus maximowiczii*, *Salix sachalinensis* and *Salix hultenii*

ECM fungal species	<i>Populus maximowiczii</i>		<i>Salix sachalinensis</i>		<i>Salix hultenii</i> var. <i>angustifolia</i>	
	RC (%)	n	RC (%)	n	RC (%)	n
Type A; <i>Laccaria amethystina</i>	32.8	5	1.4	1	16.3	3
Type B; <i>Inocybe lacera</i>	2.6	1	1.3	2	11.1	4
Type C; <i>Hebeloma mesophaeum</i>	10.4	3	15.2	6		
Type D; <i>Scleroderma bovista</i>	2.7	1				
Type E; <i>Tomentella</i> sp. 1	23.1	4	25.2	5	25.5	3
Type F; <i>Thelephora caryophyllea</i>					0.6	1
Type G; <i>Thelephora terrestris</i>	6.5	2	33.4	5	17.4	3
Type H; Unidentified (<i>Pulvinula</i> sp.)			0.1	1		
Type I; Unidentified (Pezizales sp.)	12.2	5	5.5	4		
Type J; <i>Tomentella</i> sp. 2			13.5	1		
Type K; Unidentified (<i>Astraeus</i> sp.)	4.3	1	0.8	1		
Type L; <i>Tuber foetidum</i>			3.8	2		
Type M; Unidentified (ECM)	5.4	2			29.1	4

を示す菌は樹種毎で異なったが、各菌根タイプの相対的割合を見ると、ウラムラサキ、ワカフサタケ、イボタケ、ラシャタケ属菌1が比較的高い値を示していた。

3.2.4. 考察

・外生菌根菌の種構成

ワカフサタケ属、アセタケ属、イボタケ科の菌類は攪乱地に直ちに侵入する先駆的な菌種として知られている。Nara et al. (2003a, 2003b) によると、富士山の火山性攪乱地ではキツネタケ属やアセタケ属の菌が、ミヤマヤナギ実生と共生関係を築くことが報告されている。河畔のオノエヤナギ実生のECM形成を調査した報告においても、稚樹段階ではキツネタケ属、アセタケ属が優占種の一員となることが知られている(目黒2003)。氷河後退跡地では、クロトマヤタケ、キツネタケ属の子実体がヤナギ科樹種の下で確認されている(Jumpponen et al. 2002)。有珠山噴出物堆積地においてもヤナギ科樹種は、他の火山性攪乱地や遷移初期段階にある攪乱地でも、早期に宿主と関係を築くことで知られているウラムラサキ、クロトマヤタケ、ワカフサタケなどの先駆的な菌類と関係を築いていることが明らかとなった。

イボタケ科の菌及びワカフサタケ属の菌は、遷移初期のみならず、発達した森林生態系においてもしば

しば確認される菌類である。特に、本研究で確認されたイボタケは、ヤナギ科、ブナ科、カバノキ科、マツ科など多くの樹種と共生関係を築く上、他の様々な森林生態系で確認されている(例 Pritsch et al. 2000; Smit et al. 2003)。また、森林の伐採跡地や苗畑など森林と接する開けた立地に定着する稚樹個体において、イボタケが優占することが報告されている(Cairney and Chambers 1999)。有珠山では、火山噴火の規模が比較的小さかったため、生残した森林からECM菌の感染源の流入が容易であったことが推測されることや、イボタケは宿主範囲が広いことが、多樹種の根系で確認された一要因と考えられた。

ラシャタケ属菌は一般に発達した森林内で確認される菌種であり、その子実体は立木や倒木などの植物遺体上で多く確認されている。しかし、花崗岩が裸出した林道脇裸地斜面のように有機物が乏しい貧栄養土壌においても、天然更新したアカマツ稚樹で *Tomentella ellisii* と思われる菌種が優占していたという例がある(obase et al. 未発表)。一部のラシャタケ属菌は、本調査地のような貧栄養で乾燥等ストレスの激しい環境に適応できるものと考えられた。

数々の接種実験の報告により、上記のワカフサタケ属、アセタケ属、イボタケ科の菌とイボタケ、ハマニセショウロは、宿主植物の成長を促すことが示され

ている(奈良2003)。本調査地の木本植物の定着にも、同菌類が影響を与えていると考えられた。

第4章 有珠山噴出物堆積地において確認された 外生菌根菌が優占樹種の成長に与える影響

4.1. はじめに

火山性攪乱地におけるヤナギ科植物の定着にとって、ECM共生は重要な役割を担っていると推測される。本節では、ECM菌が宿主植物の成長と生残に与える影響を明らかにするため、有珠山で確認された主なECM菌種、有珠山における火山灰土壌及び優占樹種ドロノキを用いて、半開放条件下である温室内でポット接種試験を行った。

4.2. 方法

・用いる外生菌根菌、樹種、土壌

地表から10cmまでの深さの火山灰土壌を、有珠山から採取した。土壌はオープンによって、110度で48時間、乾熱滅菌し、後に5.0mmメッシュのふるいにかけて。メッシュを通過した土壌について、土壌pH(H₂O)、塩基交換容量(CEC)、全窒素、リン、カリウム、カルシウム、マグネシウム、ナトリウム濃度を測定した。測定方法は、土壌環境分析法(1997)を参考とし、全窒素は乾式燃焼法、全リンはバナドモリブデン酸吸光光度法、CECはセミマイクロ・ショレンベルガー法、カリウム、カルシウム、マグネシウム、ナトリウム濃度は原子吸光光度法で測定した。測定は(株)クレアテラ(東京、日本)に委託した。

ドロノキの種子は2005年に、調査地周辺の虻田町内にある成木一個体から採取した。乾熱滅菌された川砂土壌が充填された各プラスチックポット(径25mm、深さ12cm)に種子を一つずつ、計500播種した。発芽した苗は、25℃、11000lux、日長16時間に設定された恒温室内で45日間育苗した。灌水は土壌が潤う程度とし、毎日行った。肥料・養分等は試験期間中、添加しなかった。

イボタケとラシャタケ属菌1は、オノエヤナギに形成されていたECMから直接、分離・培養を試みた。ECMからの分離・培養手法は、山田(2001)を参考とした。まず、水道水で洗浄したECMを、クリーンベンチ内において滅菌蒸留水で満たされた50ml容フアルコンチューブに移し、約1分間攪拌して洗浄した。攪拌後チューブの内容物をシャーレにあけ、菌根だけを滅菌蒸留水で満たされた別のフアルコンチューブに

移し、約1分間攪拌して洗浄した。この作業を7回繰り返した。次に、10%過酸化水素水によりECMを約30秒間表面殺菌し、滅菌蒸留水で余分な過酸化水素水を取り除いた。MMN寒天培地(Marx 1969)においてスクロースの代わりに等量のグルコースを添加し、500ppmになるようにストレプトマイシンを添加した寒天培地上にECMを静置した。菌糸にクランプ結合が確認されたものを、純粋培養した。それぞれの分離株について、3章2節と同様の方法を用いて塩基配列を解読し、ECM形成種から得られた塩基配列と比較した結果、イボタケ(type G)とラシャタケ属菌1(type E)と99%以上の高い相同性を示していた。ウラムラサキ、ワカフサタケの菌株は2004年6月に、有珠山のヤナギ稚樹の周囲に発生していた子実体から分離した。各菌種は改変MMN寒天培地において、25℃、暗室条件下で静置した。培養開始から約1ヵ月後、各菌種の1菌株について、伸長した菌糸体を含む1cm角の培地片を、予め用意していた、改変MMN液体培地が充填された200ml三角フラスコにそれぞれ移し、25℃、暗室条件下で約1ヶ月間、培養した。

・外生菌根の合成、菌根苗の育苗

ECMの合成試験は全て、プレハブ恒温室内で行った。45日間育てた500苗のうち100個体選び出し、根を損傷しないようにポットから取り出した。苗の根を、各ECM菌種を培養していた改変MMN液体培地に浸し、根に菌糸体を絡みつかせた。コントロール苗は菌糸体を含まない改変MMN液体培地に根を浸したものとした。接種苗はそれぞれ乾熱滅菌された火山灰土壌を充填した各プラスチックポット(径60mm、深さ10cm)に一個体ずつ移植した。接種後直ちに苗を温室に移動し、3ヶ月間育苗した。反復数は各処理区につき20とした。

・測定項目と解析

接種から3ヵ月後まで1ヶ月毎に樹高を測定した。次に接種苗を掘り取り、地上部と根部に分け、地上部は60℃で2日間、温風乾燥後に重量を測定した。根部は水道水で土壌を洗い流し、ECMの形成状況を測定した後、主根を除く側根を数cmずつ切り分け、根と根が重ならないようにスキヤナ(Canon Scan FB1210U)で画像を取り込んだ。取り込んだ画像から、根が占めていた面積を算出し、根の太さの平均値で除することで、根長を推定した。最後に根を60℃で2日

間、温風乾燥し、重量を測定した。ECMについては各個体について、形態的特徴からタイプ分けを行い、各形態タイプの特徴 (Agerer 1994)、形成率及び出現頻度を求めた (3章2節を参照)。調査地で確認されたECMの形態的特徴 (3章2節; Obase et al. 2007) や、過去の記載文献 (例 Ingleby et al. 1990) と、今回の接種苗で確認されたECMの形態が概ね一致していた場合、目的とするECM菌種の合成に成功したものと判断した。

ECMの形成率、各期における樹高、各器官重量 (葉+幹、根、全合計)、根長などの各測定値の比較は、一元配置の分散分析で解析した。差の検定はTukey-HSD検定による多重比較 ($P < 0.05$) で行なった。統計ソフトはSPSS version 10.0.05 J for Windows (SPSS Japan Inc. Tokyo, Japan)を使用した。

4.3. 結果

・噴出物堆積土壌の性質

有珠山噴出物堆積土壌は土壌pHが4.9、CECは25.9 (cmol (+)/kg) であった。全窒素、リン、カリウム、カルシウム、マグネシウム、ナトリウムの含有量は、それぞれ < 0.1 、1.4、14.5、10.6、14.0、6.6 (g/kg) であった。酸性で窒素が著しく少ない土壌であった。

・外生菌根合成

全ての菌接種区において、全個体でECMの形成が確認された (Table 4-1、Fig. 4-1)。対照区においても、おそらくイボタケやワカフサタケ属菌など汚染菌によるECMの形成が、20個体中15個体と高頻度で確認されたが、その形成率は11.0%であった。目的とする菌種によるECMの形成率は、ラシャタケ属菌1、イボタケ、ワカフサタケ、ウラムラサキ区でそれぞれ80.7、45.9、62.1、69.2%であった。ウラムラサキ区以外の菌接種区において、形態的特徴から目的の菌種によるECMの形成が確認されたが、出現頻度はラシャタケ属菌1、イボタケ、ワカフサタケ区でそれぞれ1、2、2個体と少なく、形成率もそれぞれ0.1、0.4、0.5%と非常に低い値を示していた。

・外生菌根菌接種苗の成長

生残率は期間を通じて高く、対照区で93%、イボタケ区で97%、その他の菌接種区では100%であった。樹高は、ラシャタケ属菌1、イボタケ、ワカフサタケ、

Table 4-1 Mycorrhizal colonization status and plant growth of *Populus maximowiczii* seedlings inoculated by each ECM fungal species in greenhouse.

ECM fungi	Intended ECM fungi		Other ECM fungi		Plant height (cm)	Dry weight (mg)		T/R	Root length (m)					
	Col. (%)	n	Col. (%)	n		Shoot	Root			Toatl				
<i>Tomentella</i> sp. 1	80.7±9.2	d 20	0.1±0.5	1	4.4±1.5	a	179.8±45.7	c	346.1±47.3	bc	1.0±0.6	a	12.5±3.1	c
<i>Thelephora terrestris</i>	45.9±13.8	b 20	0.4±1.2	2	6.5±3.3	b	92.3±51.8	b	260.1±104.7	b	2.7±2.0	b	8.2±3.7	b
<i>Hebeloma mesophaeum</i>	62.1±9.3	c 20	0.5±2.2	2	6.6±3.0	b	140.6±56.0	c	350.4±117.2	c	1.8±1.2	ab	8.8±2.2	b
<i>Laccaria amethystina</i>	69.2±12.9	c 20	0	0	7.1±3.1	b	159.4±64.4	c	396.5±149.6	c	1.6±0.6	a	10.6±2.8	bc
Control	-	a -	11.0±13.3	15	4.3±2.1	a	37.9±19.9	a	93.9±49.1	a	1.7±0.8	ab	5.6±2.4	ab

Col.; Colonization ratio
Mean values and standard deviations are presented. Different letters indicate significant differences at $P < 0.05$ (Tukey-HSD test).

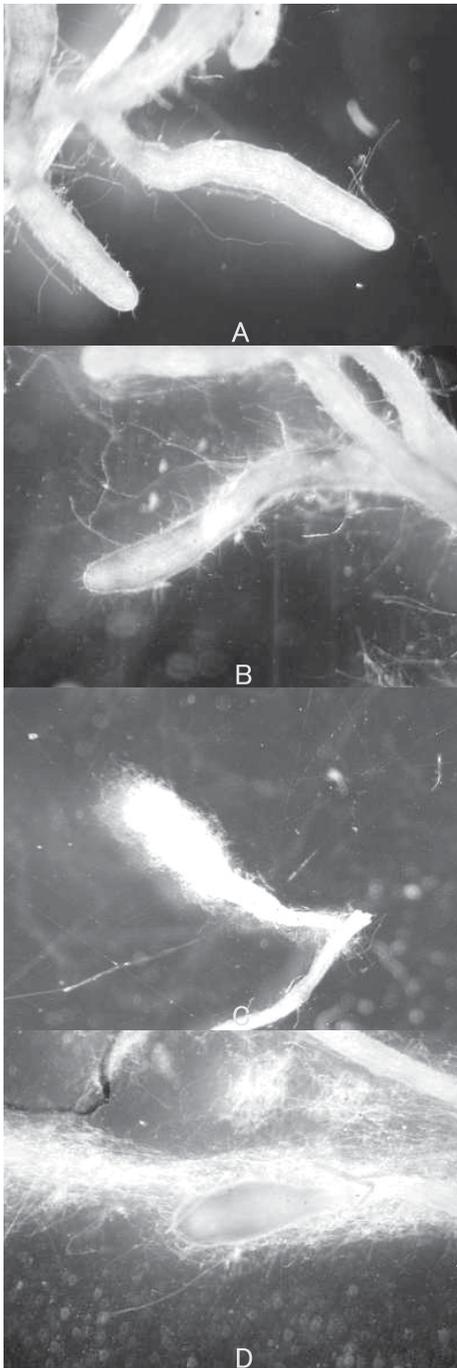


Fig. 4-1 Appearance of ectomycorrhizas (ECMs) inoculated by each ECM fungal species. A; *Tomentella* sp. 1, B; *Thelephora terrestris*, C; *Hebeloma mesophaeum*, D; *Laccaria amethystina*.

ウラムラサキ区でそれぞれ、4.4、6.5、6.6、7.1cmで、ラシヤタケ属菌1区を除く菌接種区は、対照区の4.3cmよりも、有意に高い値を示していた (Table 4-1、Fig. 4-2)。地上部絶乾重量は、ラシヤタケ属菌1、イボタケ、ワカフサタケ、ウラムラサキ区でそれぞれ、166.3、167.8、209.9、237.1mgで、対照区の56.0mgよりも有意に高い値を示していた。根絶乾重量は、ラシヤタケ属菌1、イボタケ、ワカフサタケ、ウラムラサキ区でそれぞれ、179.8、92.3、140.6、159.4mgで、対照区の37.9mgよりも有意に高い値を示していた。全絶乾重量は、ラシヤタケ属菌1、イボタケ、ワカフサタケ、ウラムラサキ区でそれぞれ、346.1、260.1、350.4、396.5mgで、対照区の93.9mgよりも有意に高い値を示していた。T/R率は、ラシヤタケ属菌1、イボタケ、ワカフサタケ、ウラムラサキ区でそれぞれ、1.0、2.7、1.8、1.6で、対照区の1.7と有意な差は認められなかった。根長はラシヤタケ属菌1、イボタケ、ワカフサタケ、ウラムラサキ区でそれぞれ、12.5、8.2、8.8、10.6mで、対照区の5.6mよりも有意に高い値を示していた。

菌接種区間で比較すると、ラシヤタケ属菌1は、根重量と根長が高い値を示していたことから、地下部を発達させていた。また、樹高は低かったが、樹高当たりの地上部重量は最も高い値であった。イボタケは、T/Rが高い値を示していたことから、地下部よりも地上部を発達させる傾向があった。根、及び全乾燥重量、根長は比較的低い値を示しており、その成長促進効果は今回用いた菌種の中で最も低かった。ワカフサタケは、根長が低い値を示していたが、その他は比較的高い値を示していた。ウラムラサキは、樹高、重量、根長とも、全体的に高い値を示していた。

4.4. 考察

・外生菌根菌接種苗の成長促進

樹高、各器官乾燥重量、根長において、対照区よりも菌接種区の方が高い値を示していた。対照区においても、イボタケやワカフサタケ属菌とみられる、外部から侵入してきたECM菌による菌根形成が確認されたが、形成率は非常に低い値を示していたことから、これら汚染菌が植物の成長に与えた影響は小さいものと思われる。そのため、ドロノキの各成長項目が菌接種区で対照区よりも高い値を示していたのは、接種した菌種によりECM形成がなされたことに起因したものと考えられる。ECM形成による宿主植物の成

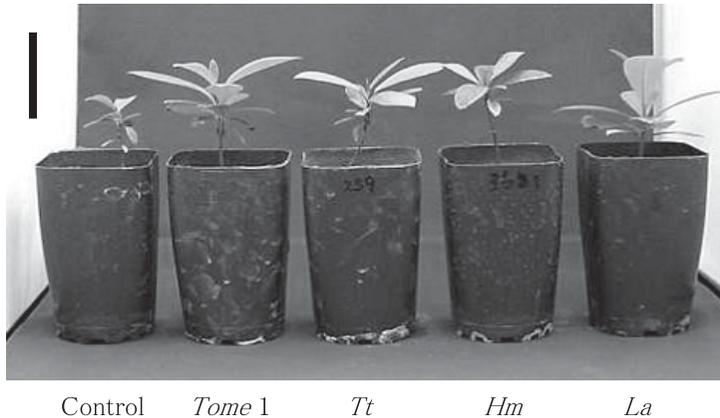


Fig. 4-2 Appearance of *Populus maximowiczii* seedlings at 3 months after ectomycorrhizal inoculation in greenhouse. Tome 1; *Tomentella* sp. 1, Tt; *Thelephora terrestris*, Hm; *Hebeloma mesophaeum*, La; *Laccaria amethystina*.

長促進は、他のヤナギ科樹種について行われた室内及び野外実験においても報告されている (Baum et al. 2002; Nara 2006)。また、キツネタケ属、ワカフサタケ属、イボタケ属菌を用いた既存の接種試験の報告によると、その接種効果は宿主植物の成長を促進させたものから、阻害させたものまで様々であるが、一般的に貧栄養土壌においては、非接種区よりも菌接種区の方が宿主植物の成長が良いと報告されている (例 Cairney and Chambers 1999; Browning and Whitney 1992)。これは、菌根から走出される外生菌糸による栄養吸収面積の増加や、菌糸が生産する酵素によって不動化されていた栄養分が利用可能化されることなど、栄養分吸収効率の改善が一因として考えられる (Tibbett and Sanders 2002)。本研究で用いた火山灰土壌は、全窒素量が非常に低い値を示していた。そのため、有珠火山灰土壌下における植物側にとっては、ECM 形成が成長にとってプラスとなったと考えられた。

・菌種による成長促進効果の違い

菌接種区間において、宿主植物の成長に与える影響が異なることが明らかとなった。菌種によって宿主の成長に与える影響が異なることは、他の研究においてもしばしば報告されている (例 Lu et al. 1998; Chen et al. 2006)。これは、菌種や同一菌種内においても、菌株間で栄養分の分解などといった能力が異なることや (例 Cairney 1999; Anderson et al. 1999, 2001)、菌種と宿主植物との相性 (例 Diédhiou et al.

2005; Chen et al. 2006)、また菌種と宿主植物種の両者がおかれる環境により菌と植物との関わり合いが異なってくるのが (例 Wallander 2002)、原因として考えられている。

裸地では土壌の流出や乾燥などが植物の定着に大きな影響を与えていると考えられる。イボタケ接種区では成長促進効果が最も低く、根部の発達も菌接種区の中では最も低かったのに対し、ラシヤタケ属菌 1 やウラムラサキは根部の発達を促進させていた。ラシヤタケ属菌 1 やウラムラサキとの共生は現地における宿主の定着に有利に働く可能性がある。また、植物の生残に与える影響は明らかにされなかったが、菌接種により地上部及び地下部の成長が大きく促進されたことから考えると、貧栄養など厳しい環境下での宿主植物の生残にも菌根共生は影響を与えていることが予測される。

第5章 総合考察

有珠山噴出物堆積地では、被覆の回復に大きく貢献していたスギナ、オオイトドリは菌根の形成率や出現頻度が低かったが、その他の植物種では高頻度で菌根の形成が確認された。一般に遷移初期の立地では、非菌根性の植物種が優占するといわれるが、条件的もしくは絶対的菌根性の植物種も同時に侵入、定着しうることが明らかとなった (3章1節)。植生推移過程と菌根形成との関係については、不明な点が多いがいくつか明らかにされている。例えば、富士山火山性攪乱地では、菌根依存度が低いと思われるイトドリ

(*Polygonum cuspidatum*) が優占して定着してパッチが形成され、後にその他の菌根依存度の高い草本植物が、最後に木本植物が侵入するといわれている。優占する菌根タイプはAMであり、裸地部ではその感染源は非常に少ないが、イタドリのパッチでは感染源が比較的多く、遷移が進むにつれて増加すると報告していた (Fujiyoshi et al. 2005)。一方、イタドリのパッチに初めに定着する木本植物ミヤマナギが形成するECM菌群集と、それが形成する地中の菌糸ネットワークが、近隣に侵入してきた同植物種及び遷移後期樹種のECM形成を促進させ、同植物種及び遷移後期樹種の成長量を増加させることにより、定着を補助することが実証されている (Nara 2007)。これらから、荒廃地においては先駆植物が菌根菌群集を発達させることにより、後続種における菌根形成が促進され、植生が推移していくというモデルが考えられている。本調査地は、噴火攪乱直後であり、植生再生初期の立地であるが、そのような明瞭なパッチが形成されて植生が推移していく現象は認められず、多くの植物種は散在していた。木本植物の個体数密度は低く、それぞれ数m以上離れて定着していたので、既に定着していた個体におけるECM菌が、新規に侵入した個体におけるECMの形成に関与した可能性は無いと考えられる。従って、裸地に最初に侵入してきた個体の定着においても、菌根共生が関わっていたと考えられた。AMについては、荒廃地において高い被覆率を占めていた植物種において、高頻度で菌根形成が確認されたこと、ECMについては、木本植物全ての個体が菌根形成を行っていたことや、すでに一部のECM菌は子実体を発生させ二次繁殖を行っていたことから考えると、荒廃地において菌根菌群集とそのネットワークは形成されつつあり、今後はこれが新規侵入個体における菌根形成に重要な影響を与えると考えられた。

ECM菌の接種試験より、優占的に確認された菌種は、ドロノキ稚樹の成長を大きく促進させることが明らかとなった。当年生稚樹個体における土壌中への根の分布範囲は限られているため、特にNなど必須栄養素が著しく少ない噴出物堆積地では、栄養分の吸収効率を高める菌根菌との共生関係が、稚樹の定着において有利に働くものと推測された。有珠山噴出物堆積地において、優占していたドロノキ、オノエヤナギ、エゾノバッコヤナギは、生残率が80%以上と高く、また良好な樹高成長を示していた。またこれら木本植物については、全ての個体で菌根の形成が確認されたこ

とから考えると、噴出物堆積地上で生育していた稚樹の成長にも菌根共生が有利に働いていた可能性が高いと考えられた。菌根菌の接種効果は、菌種、宿主植物種及び菌種と宿主植物種の両者がおかれる環境の相互作用により変化することが予想される。そのため、火山性攪乱地における植物の成長に菌根共生が与える影響を明らかにする上では、ドロノキ及びその他の木本植物を用いて、実際のフィールドにおける菌根菌の接種効果を明らかにする必要がある。

第6章 おわりに

本研究では、噴火直後の立地に定着した植物における菌根形成の実態を詳細に把握した。旧来の子実体発生調査、ECMの形態類別に加え、分子生物学的手法の導入により、今後の森林再生に貢献すると期待された優占樹種におけるECM菌相及び菌種構成を詳細に把握することができた。また、分離、培養の難しいECM菌種及び現地をういた接種試験を行なうことで、実際のフィールドでみられたECM共生を再現し、その共生効果を明らかにすることができた。本研究の成果は、火山性攪乱地における植物の定着メカニズムの解明及び火山性攪乱地における早期緑化を目的とした植林の際にECM菌を緑化資材として活用するための基礎研究に大きく寄与するものと考えている。特に有珠山は数十年間隔で噴火活動を行うため、今後も植生が消失した荒廃地が形成される可能性が高い。その際の緑化施工において、本研究から得られた知識が活用されることを期待する。

謝辞

本研究を進めるにあたり、北海道大学大学院農学研究院森林資源生物学分野の矢島崇教授、玉井裕准教授、宮本敏澄助教、また森林総合研究所のAdikari Yoganathさんには幾度も貴重なご助言を賜りました。北海道大学総合博物館の小林孝人さんには、アセタケ属の同定及び記載報告の作成においてお世話になりました。洞爺湖町役場の皆様、洞爺湖自然保護官事務所の鈴木祥之さん、浅田唯衣さんには調査に関する許可申請の際にお世話になりました。皆様方には心より感謝申し上げます。最後に、私の研究に対する意気込みを理解し、支えてきてくれた私の両親と姉に感謝の意をこめて、この論文を締めくくらせて頂きます。

参考文献

- Adikari Y, Kikuchi S, Araya T (2005) Sedimentation and succession pattern in regenerating primary vegetation governing gully formation in the area devastated by the 2000 eruption of the Mount Usu volcano, in Hokkaido, Japan. *Zeit Geomorph NF* 140, 103-113.
- Agerer R (Editor) (1987-1995) Colour atlas of ectomycorrhizae. Einhorn-Verlag Eduard Dietenberger GmbH Schwäbisch Gmünd, Munich.
- Agerer R (1994) Characterization of ectomycorrhiza. In Norris JR, Read D, Varma AK (eds.) Techniques for mycorrhizal research, 25-74.
- Aggangan NS, Dell B, Malajczuk N (1996) Effects of soil pH on the ectomycorrhizal response of *Eucalyptus urophylla* seedlings. *New Phytologist* 134, 539-546.
- Allen MF (1987) Re-establishment of mycorrhizas on Mount St Helens: migration vectors. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 88, 413-417.
- Allen MF, Crisafulli C, Friese CF, Jeakins SL (1992) Re-formation of mycorrhizal symbioses on Mount St Helens, 1980-1990: interactions of rodents and mycorrhizal fungi. *Mycological Research* 96, 447-453.
- Altschult SF, Madden TL, Schaffer AA, Zhang J, Zhang Z, Miller W, Lipman DJ (1997) Gapped BLAST and PSI-BLAST: a new generation of protein database search programs. *Nucleic Acids Res.* 25, 3389-3402.
- Anderson IC, Chambers SM, Cairney JWG (1999) Intra- and interspecific variation in patterns of organic and inorganic nitrogen utilization by three Australian *Pisolithus* species. *Mycological Research* 103, 1579-1587.
- Anderson IC, Chambers SM, Cairney JWG (2001) Characteristics of glutamine uptake by two Australian *Pisolithus* species. *Mycological Research* 105, 977-982.
- Antos JA, Zobel DB (1985) Plant form, developmental plasticity, and survival following burial by volcanic tephra. *Canadian journal of Botany* 63, 2083-2090.
- Ashkannejhad S, Horton TR (2006) Ectomycorrhizal ecology under primary succession on coastal sand dunes: interactions involving *Pinus contorta*, soil fungi and deer. *New Phytologist* 169, 345-354.
- Baum C, Stetter U, Makeschin F (2002) Growth response of *Populus trichocarpa* to inoculation by the ectomycorrhizal fungus *Laccaria laccata* in a pot and a field experiment. *Forest Ecology and Management* 163, 1-8.
- Baxter JW, Dighton J (2001) Ectomycorrhizal diversity alters growth and nutrient acquisition of grey birch (*Betula populifolia*) seedlings in host-symbiont culture conditions. *New Phytologist* 152, 139-149.
- Bougher NL, Malajczuk N (1990) Effects of high soil moisture on formation of ectomycorrhizas and growth of karri (*Eucalyptus diversicolor*) seedlings inoculated with *Descola maculata*, *Pisolithus tinctorius* and *Laccaria laccata*. *New Phytologist* 114, 87-91.
- Braun-Blanquet J (1964) Pflanzensoziologie, Springer-Verlag, Wein.
- Browning MHR, Whitney RD (1992) The influence of phosphorus concentration and frequency of fertilization on ectomycorrhizal development in containerized black spruce and jack pine seedlings. *Canadian journal of Forest Research* 22, 1263-1270.
- Cairney JWG (1999) Intraspecific physiological variation: implications for understanding functional diversity in ectomycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 9, 125-135.
- Cairney JWG, Chambers SM (eds) (1999) Ectomycorrhizal Fungi: Key Genera in Profile. Springer-Verlag, pp. 370.
- Chen YL, Kang LH, Malajczuk N, Dell B (2006) Selecting ectomycorrhizal fungi for inoculating plantations in south China: effect of *Scleroderma* on colonization and growth of exotic *Eucalyptus globules*, *E. urophylla*, *Pinus elliotii*, and *P. radiata*. *Mycorrhiza* 16, 251-259.
- del Moral R (1983) Initial recovery of subalpine vegetation on Mount St. Helens, Washington. *The American Midland Naturalist* 109, 72-80.

- del Moral R (1998a) Plant succession on pumice at Mount St. Helens, Washington. *American Midland Naturalist* 141, 101-114.
- del Moral R (1998b) Early succession on lahars spawned by Mount St. Helens. *American journal of Botany* 85, 820-828.
- del Moral R, Bliss LC (1993) Mechanisms of primary succession: Insights resulting from the eruption of Mount St Helens. *Advances in ecological research* 24, 1-66.
- Diédhiou AG, Guèye O, Diabaté M, Prin Y, Duponnois R, Dreyfus B, Bâ AM (2005) Contrasting responses to ectomycorrhizal inoculation in seedlings of six tropical African tree species. *Mycorrhiza* 16, 11-17.
- 土壤環境分析法 (1997) 日本土壤肥料学会, 博友社, pp. 427.
- Drake DR, Mueller-Dombois D (1993) Population development of rain forest on a chronosequence of Hawaiian lava flows. *Ecology* 74, 1012-1019.
- 江崎次男, 丸本卓哉, 岡部宏秋, 山本一夫, 井上章二, 岩本徹, 河野修一, 藤久正文, 全権雨 (2004) 桜島荒廃地の緑化. *日本緑化工学会誌*30, 269-272.
- Fujiyoshi M, Kagawa A, Nakatubo T, Masuzawa T (2005) Successional changes in mycorrhizal type in the pioneer plant communities of a subalpine volcanic desert on Mt. Fuji, Japan. *Polar Bioscience* 18, 60-72.
- Fuller RN, del Moral R (2003) The role of refugia and dispersal in primary succession on Mount St. Helens, Washington. *Journal of Vegetation Science* 14, 637-644.
- Gardes M, Bruns TD (1993) ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes: application to the identification of mycorrhizae and rusts. *Molecular Ecology* 2, 113-118.
- 後藤春利 (1937) 十勝岳爆発後十年間の植生遷移 (火山爆発と植生). *日本林学会誌*19, 537-550.
- Grand LF, Harvey AE (1982) Quantitative measurement of ectomycorrhizae on plant root. In Schenck NC (ed.) *Methods and principles of mycorrhizal research*, APS press, St. Paul, Minnesota, USA, 157-164.
- Griggs RF (1933) The colonization of the Katmai ash, a new and inorganic 'soil'. *American journal of Botany* 20, 92-111.
- 原松次 (1978) 有珠山の植物. 洞爺植物調査グループ, pp. 52.
- Harley JL, Harley EL (1987) A check-list of mycorrhiza in the British flora. *New Phytologist (Supplement)* 105, 1-102.
- 春木雅寛 (1988) 有珠山その変動と災害 - 第6章 生物相の破壊と回復 -. 北海道大学図書刊行会, 165-193.
- Haruki M, Tsuyuzaki S (2001) Woody plant establishment during the early stages of volcanic succession on Mount Usu, northern Japan. *Ecological Research* 16, 451-457.
- Ingleby K, Mason PA, Last FT, Fleming LV (1990) Identification of ectomycorrhizas. ITE Research Publication no. 5. HMSO, London, pp. 112.
- Janos DP (1980) Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica* 12, 56-64.
- Jones MD, Durall DM, Tinker PB (1990) Phosphorus relationships and production of extrametrical hyphae by two types of willow ectomycorrhizas at different soil phosphorus levels. *New Phytologist* 115, 259-267.
- Jumpponen A, Trappe JM, Cázares E (2002) Occurrence of ectomycorrhizal fungi on the forefront of retreating Lyman Glacier (Washington, USA) in relation to time since deglaciation. *Mycorrhiza* 12, 43-49.
- Kasowska D (2002) Mycorrhizal status of plants in two successional stages on spoil heaps from fire-loam mining in Lower Silesia (SW Poland). *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 71, 155-161.
- Koike T (1993) Photosynthetic characteristics of deciduous broad-leaved forests in relation to forest succession. In Higashi S, Abe H, Tsujii T (eds.) *Ecology of Hokkaido*. Hokkaido University Press, Sapporo, 160-168.
- Kowalchuk GA (1999) New perspectives towards analyzing fungal communities in terrestrial environments. *Current opinion in Biotechnology* 10, 247-251.
- Landeweert R, Leeflang P, Smit E, Kuyper T (2005) Diversity of an ectomycorrhizal fungal community

- studied by a root tip and total soil DNA approach. *Mycorrhiza* 15, 1-6.
- Lu X, Malajczuk N, Dell B (1998) Mycorrhiza formation and growth of *Eucalyptus globules* seedlings inoculated with spores of various ectomycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 8, 81-86.
- Marx DH (1969) The influence of ectotrophic mycorrhizal fungi on the resistance of pine roots to pathogenic infections. I. Antagonism of mycorrhizal fungi to root pathogenic fungi and soil bacteria. *Phytopathology* 59, 153-163.
- McGonigle TP, Miller MH, Evans DG, Fairchild GL, Swan JA (1990) A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 115, 495-501.
- 目黒美紗子 (2004) オノエヤナギ実生の定着初期における外生菌根特性. 北海道大学大学院農学研究科平成15年度修士論文.
- Molina R, Massicotte HB, Trappe JM (1992) Specificity phenomena in mycorrhizal symbioses: community-ecological consequences and practical implications. In Allen MF (ed.) *Mycorrhizal Functioning: an Integrative Plant-Fungal Process*. Chapman and Hall, New York, 357-423.
- Nakashizuka T, Iida S, Suzuki W, Tanimoto T (1993) Seed dispersal and vegetation development on a debris avalanche on the Ontake volcano, Central Japan. *Journal of Vegetation Science* 4, 537-542.
- 奈良一秀 (2003) 富士山火山荒原における外生菌根菌の一次遷移系列と外生菌根共生による植生遷移促進機能. 東京大学平成15年度博士論文.
- Nara K (2006) Ectomycorrhizal networks and seedling establishment during early primary succession. *New Phytologist* 169, 169-178.
- Nara K (2007) Pioneer dwarf willow may facilitate tree succession by providing late colonizers with compatible ectomycorrhizal fungi in a primary successional volcanic desert. *New Phytologist* 171, 187-198.
- Nara K, Hogetsu T (2004) Ectomycorrhizal fungi on established shrubs facilitate subsequent seedling establishment of successional plant species. *Ecology* 85, 1700-1707.
- Nara K, Nakaya H, Hogetsu T (2003a) Ectomycorrhizal sporocarp succession and production during early primary succession on Mount Fuji. *New Phytologist* 158, 193-206.
- Nara K, Nakaya H, Wu B, Zhou Z, Hogetsu T (2003b) Underground primary succession of ectomycorrhizal fungi in a volcanic desert on Mount Fuji. *New Phytologist*, 159, 743-756.
- 野村康裕, 小杉賢一郎, 水山高久 (2003) 三宅島・有珠山・桜島の火山灰の物理特性の比較検討 —火山灰の物理特性が泥流発生に与える影響に関する一考察—. 砂防学会誌55, 3-12.
- 小長谷啓介 (2003) 有珠山噴出物堆積地における先駆樹種の定着と菌根の形成状態. 北海道大学農学部平成15年度卒業論文.
- Obase K, Tamai Y, Miyamoto T, Yajima T (2005) Macrofungal flora on the volcano Usu, deforested by 2000 eruptions. *Eurasian Journal of Forest Research* 8, 65-70.
- Obase K, Tamai Y, Miyamoto T, Yajima T (2007) Morphological characteristics of ectomycorrhizas found in willow and poplar seedlings established in the area devastated by the volcanic eruption of Mt. Usu, Hokkaido, Japan in 2000. *Eurasian Journal of Forest Research* 10, 173-178.
- 大井次三郎 (1983) 新日本植物誌 顕花篇. 至文堂.
- Phillips JM, Hayman DS (1970) Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 55, 158-161.
- Pritsch K, Munch JC, Buscot F (2000) Identification and differentiation of mycorrhizal isolates of black alder by sequence analysis of the ITS region. *Mycorrhiza* 10, 87-93.
- Sakakibara SM, Jones MD, Gillespie M, Hagerman SM, Forrest ME, Simard SW, Durall DM (2002) A comparison of ectomycorrhiza identification based on morphotyping and PCR-RFLP analysis. *Mycological research* 106, 868-878.
- 佐藤創, 寺澤和彦 (2001) 2000年有珠山噴火による火山灰の化学性. 光珠内季報124.
- 清水建美 (2003) 日本の帰化植物. 平凡社.
- Smit E, Veenman C, Baar J (2003) Molecular analy-

- sis of ectomycorrhizal basidiomycete communities in a *Pinus sylvestris* L. stand reveals long-term increased diversity after removal of litter and humus layers. *FEMS Microbiology Ecology* 45, 49-57.
- Smith SE, Read DJ (1997) *Mycorrhizal symbiosis*, 2nd edn. London, UK: Academic Press, pp. 605.
- Suzuki W, Osumi K, Masaki T, Takahashi K, Daimaru H, Hoshizaki K (2002) Disturbance regimes and community structures of a riparian and an adjacent terrace stand in the Kanumazawa Riparian Research Forest, northern Japan. *Forest Ecology and Management* 157, 285-301.
- 館脇操, 柴草良悦, 松下彰夫, 小島覚 (1966) 渡島駒ヶ岳の植生. 日本森林植生研究会.
- 寺澤和彦, 佐藤創 (2001) 2000年有珠山噴火による森林・樹木の被害の形態. 光珠内季報124.
- Tibbett M, Sanders FE (2002) Ectomycorrhizal symbiosis can enhance plant nutrition through improved access to discrete organic nutrient patches of high resource quality. *Annals of Botany* 89, 783-789.
- Titus JH, del Moral R (1998a) Seedling establishment in different microsites on Mount St. Helens, Washington, USA. *Plant Ecology* 134, 13-26.
- Titus JH, del Moral R (1998b) The role of mycorrhizal fungi and microsites in primary succession on Mount St. Helens. *American Journal of Botany* 85, 370-375.
- Titus JH, Tsuyuzaki S (2003) Distribution of plants in relation to microsites on recent volcanic substrates on Mount Koma, Hokkaido, Japan. *Ecological Research* 18, 91-98.
- 富永梢子 (2004) 2000年有珠山噴火による地表攪乱と遷移初期の植生構造の変化. 北海道大学大学院農学研究科平成15年度修士論文.
- 豊岡洪, 石塚森吉, 佐藤明, 鮫島惇一郎, 林敬太 (1983) 有珠山噴火後の森林植生の推移(II). 日本林学会北海道講演集32, 160-162.
- 豊岡洪, 石塚森吉, 金沢洋一 (1989) 有珠山噴火後の森林植生の推移(III) - 噴火後10年の森林回復 -. 日本林学会北海道支部講演集37, 42-45.
- 豊岡洪, 石塚森吉, 金沢洋一 (1990) 有珠山噴火後の森林植生の推移(IV) - 噴火後10年間の林床植生の変化 -. 日本林学会北海道支部講演集38, 97-100.
- Tsuyuzaki S (1987) Origin of plants recovering on the volcano Usu, northern Japan, since the eruptions of 1977 and 1978. *Vegetatio* 73, 53-58.
- Tsuyuzaki S (1989) Analysis of revegetation dynamics on the volcano Usu, northern Japan, deforested by 1977-1978 eruptions. *American journal of botany* 76, 1468-1477.
- 露崎 史朗 (2001) 火山遷移初期動態に関する研究. 日本生態学会誌51, 13-22.
- Tsuyuzaki S, Hase A, Niinuma H (2005) Distribution of different mycorrhizal classes on Mount Koma, northern Japan. *Mycorrhiza* 15, 93-100.
- Wallander H (2002) Utilization of organic nitrogen at two different substrate pH by different ectomycorrhizal fungi growing in symbiosis with *Pinus sylvestris* seedlings. *Plant and Soil* 243, 23-30.
- Wang B, Qiu YL (2006) Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza* 16, 299-363.
- White TJ, Bruns T, Lee S, Taylor J (1990) Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: Innis MA, Gelfand DH, Sninsky JJ, White TJ (Eds.) *PCR protocols: A Guide to Methods and Applications*. Academic Press, San Diego, 315-322.
- Wood DM, del Moral R (1988) Colonizing plants on the pumice plains, Mount St. Helens, Washington. *American journal of Botany* 75, 1228-1237.
- Wu B, Isobe K, Ishii R (2004) Arbuscular mycorrhizal colonization of the dominant plant species in primary successional volcanic deserts on the Southeast slope of Mount Fuji. *Mycorrhiza* 14, 391-395.
- 山田明義 (2001) 菌類の採取・検出と分離: 外生菌根菌 (III) 分離培養法ならびに鈎菌法. 日本菌学会会報42, 177-187.
- 柳井清治, 岡村俊邦 (1979) 有珠山麓における木本種子の自然散布に関する発芽実験. 日本林学会北海道支部講演集28, 63-65.
- 吉井義次 (1942) 駒ヶ岳爆発後の植物群落. 生態学研究 8, 170-226.

Summary

We investigated the process of vegetation recovery, status of mycorrhizal fungal colonization in pioneer plants and the effect of mycorrhizal associations on host plant in areas devastated by the 2000 eruption of Mt. Usu, Japan. The study site is located near the Nishiyama craters on Mount Usu. In the study site, a fern *Equisetum arvense* and perennial herbaceous plant species such as *Polygonum sachalinense*, *Petasites japonicus* var. *giganteus* and *Artemisia montana* distributed widely from just after the volcanic eruption and they increased plant cover. On the other hand, woody plants *Populus maximowiczii*, *Salix sachalinensis* and *Salix hultenii* var. *angustifolia* dominantly established and grow in height with high survivorship. All plant species associated with ectomycorrhizal (ECM) and/or Arbuscular mycorrhizal (AM) fungi. Although the mycorrhizal frequencies and root colonization ratios in *E. arvense* and *P. sachalinense* were low, frequencies of mycorrhizal associations of other plants were relatively high. Dominant Salicaceae associated commonly with ECM fungi and exhibited more variable associations with AM fungi. They associated dominantly with *Laccaria amethystea*, *Hebeloma mesophaeum*, *Thelephora terrestris* and *Tomentella* sp.. By inoculation experiment of dominant ECM fungi, we revealed that seedling height and biomass were increased by them. This study has revealed that associations between newly-recruited plants and mycorrhizal fungi are formed immediately and ECM associations in Salicaceae plants might be important for their establishment in the denuded area just after volcanic eruption

Keywords: Arbuscular mycorrhiza, Ectomycorrhiza, Salicaceae, Vegetation succession, Volcano