

C-4 酸性・酸化性物質に係る陸域生態系の衰退現象の定量的解析に関する研究
(2) 陸域生態系における養分動態と樹木衰退の関係並びに病虫害に関する研究

独立行政法人 森林総合研究所

立地環境研究領域	チーム長	赤間亮夫
	養分環境研究室	高橋正通・溝口岳男・重永英年・長倉淳子 谷川(松田)東子・平井敬三・野口享太郎
森林微生物研究領域	微生物生態研究室	岡部宏秋・赤間慶子・山中高史
	森林病理研究室	長谷川絵里・河辺祐嗣・山田利博・菊地泰生
筑波大学農林学系		山岡裕一・柿脇 眞・長尾英幸・阿部淳一

平成11～13年度合計予算額 30,959千円
(うち、平成13年度予算額 9,775千円)

[要旨] 奥日光地域における森林衰退の実態調査および、それを補完するスギ林の調査を行った。奥日光地域では、白根山地区と大真名子地区で稚樹の更新状態があまりよくない。奥日光の土壌は塩基類が少ないなどの傾向が見られるところもあるが、本州中央部のいくつかの地域と比較してみると亜高山帯としては通常程度と考えられる。衰退の見られる地域の樹木についての葉分析の結果は、白根山・大真名子地区のダケカンバでは、リンに対して窒素がやや多く、大真名子地区のコメツガではカルシウムに対して相対的にマグネシウム濃度が低いなどの傾向が見られ、また根系の不良が認められるものもあり、根のカルシウム濃度が低いなど、養分バランスの崩れもみられた。しかし土壌条件との関係は今のところ明らかではない。白根山地区のダケカンバ林で健全・衰弱・枯死個体の位置とナラタケ属菌の分布の関係を解明するために、杭トラップ調査を行った結果、ダケカンバの衰弱如何によらず、ほぼ全ての調査木の根元にナラタケ属菌が存在していることが示されたが、これらの菌は病原性の強いものではなかった。また、樹木を加害している樹皮下穿孔虫の中には、これらの樹種を枯死させる能力のある *Ceratocystis* 属菌や *Ophiostoma* 属菌を伝搬しているものがあることが明らかになった。一方、奥日光地域における植物寄生菌フロア調査の結果、18属75種のさび菌が確認された。近年奥日光で起きている森林衰退等の植生変化に伴い、さび菌フロアにも影響がでていると考えられた。なお、室内実験により、窒素降下物による土壌の窒素過多条件がさび病の発生程度に影響を与える可能性が示された。スギ林に対する窒素化合物の連続負荷により、3年目から土壌水のpH低下などが認められ、5年目の調査では土壌中の交換性カルシウムの減少も確認された。樹高成長は低下傾向が続いていた。このスギの根面では、窒素化合物処理により従属栄養細菌の増加が見られた。また、同じく根面で、硝酸散布区では、脱窒菌が、硝酸散布区ではアンモニア酸化菌が増加した。

[キーワード] 土壌、養分、菌根、森林病害、オフィオストマ様菌類

1. 背景・目的

わが国でも、日光のコメツガ、ダケカンバや関東平野のスギなど、いくつかの樹木の衰退現象

が報告されている。この衰退が酸性降下物と関係があるか否かを解明することは重要な問題である。

主な酸性降下物としては、硫黄化合物と窒素化合物がある。このうち硫黄化合物は、生態系内においての移動性が低い、植物による取り込みが少ない、などの特徴を有している。これに対し、窒素化合物は生態系内での移動性が硫黄化合物よりも高いので土壤中への浸透が速い。さらに、窒素化合物は植物にとっては主要な元素であるため、窒素化合物の負荷により、土壤の酸性化が進み塩基が流亡するとともに、植物に対する窒素の過剰化現象が生じることも懸念されるが、窒素化合物は養分元素であることから、その害作用はあまりないと考えられ、従来の酸性降下物に関する試験では、硫黄化合物である硫酸を用いた試験が多く行われた。しかしながら、近年ヨーロッパでも、酸性降下物として窒素化合物が問題視されてきている。

酸性降下物あるいは酸化性物質が樹木に及ぼす影響のうち直接的な影響とは、湿性の酸性物質が葉に付着して葉を傷めることや、オゾンなどが気孔から侵入して葉を傷めるというようなことである。オゾンなど乾性のものに関しては現在も調べられているところである。しかし、これまでの酸性降下物の試験では、草本植物では接触害が見られることもあるが、針葉樹の場合には降雨等の酸性度よりもはるかに強い酸を散布しても傷などの直接的な症状は現れなかった。

次に考えられるのは、酸性降下物が土壤に蓄積し、その結果としての土壤条件の変化が樹木の衰退を引き起こすという間接的な影響の可能性である。これには、塩基欠乏、アルミニウムの溶出、窒素過剰などが含まれると考えられる。

酸性降下物は、林地土壤に降下後、ただちに植物に吸収されるものや塩基類を伴って流亡するもののほかに、土壤微生物によって化学的変換を受けるもの、微生物体に取り込まれて有機化するものなどがある。また、樹木は通常は、菌根菌等の土壤微生物と共生状態にあり、これらの微生物が養分吸収に深く関与している。このため、樹木の衰退と酸性降下物の関係を調べるうえで土壤微生物との関係を解明することは不可欠の要因である。さらに、酸性・酸化性物質によって病虫害に対する抵抗性が低下し、二次的に病虫害によって衰退するということも考えられる。

ここでは、このような間接的影響について、森林衰退が報告されている奥日光地域を中心に、その土壤、樹木の含有成分、菌根、および樹木の病虫害などを調べた。

一方、野外の衰退現象においては原因と結果の関係がわかりにくい。さらに、樹木の大きさも考慮しなければならない。そこで、ある程度の大きさをもった林分の土壤に、窒素系の硝酸酸性溶液を継続的に散布し、林木と土壤を同時に、継続的に観察することにより、その影響を明らかにする。なお土壤中では、アンモニア態窒素は微生物の硝酸化成作用により、速やかに硝酸態窒素となって酸性化の原因となる。本研究ではスギ林において、アンモニア態窒素を含んだ硝酸アンモニウムも散布し、土壤、土壤微生物、樹木というつながりにおいて、窒素の動きに関連した養分バランスの変動や根圏の微生物の変動等の反応を調査した。

2. 研究方法と結果・考察

(1) 日光に関する調査

日光地域における森林衰退の実態に関しては、谷本¹⁾による調査報告がある。この中で、顕著な衰退が見られる地域として白根山地区、念仏平地区、帝釈山地区の3カ所があげられている。白根山地区では弥陀ヶ池、五色沼付近の南東斜面のダケカンバ、念仏平地区ではかなり前から認

められる縞枯れ状態と、最近できた広大な風倒跡地、帝釈山地区では南東側の縞枯れ状態と北西側の風衝地がある。縞枯れ状態は古くから多くの山岳地帯で見られている症状である。また、その他の衰退は風倒などが多いがこれは特に1983年頃に増えたようであり、1982年の台風の影響が大きかったと考えられる。念仏平地区と帝釈山地区では稚幼樹の更新が認められている。これに対し、衰退原因がはっきりせず、更新状態もよくないものとして白根山地区のダケカンバがある。これも1983年に衰退したことがわかっており、凍害説²⁾などもあるが、前年の台風の影響が大きいと考えられる。

大真名子地区でも更新状態があまりよくないので、白根山と大真名子山の2地区を中心に、本州中央部の他の亜高山帯とも比較しながら、調査を進めた。

① 土壌特性と硫黄化合物の蓄積について

亜高山帯の土壌は一般に有機物の分解が遅く、有機物層が厚く堆積しているため、酸性土壌であるポドゾルや暗色系褐色森林土が発達する。これらの土壌は交換性塩基量が少なく酸緩衝作用が弱いことから、酸性物質の負荷が進むとさらに酸性化が進行する危険性が指摘されている³⁾。奥日光地域の立地環境についての報告はごくわずかであることから、立地特性に関する情報を収集し、さらに、土壌への吸着性が高い硫黄化合物に着目し、その蓄積量を調べることで森林の衰退地における酸性物質の負荷の程度を検討する必要がある。

そこで、奥日光で森林衰退が報告されている前白根山・外山沢流域、大真名子山、小真名子山¹⁾、および男体山を調査し、土壌の理化学的特徴を明らかにする。それらの調査地域から、可視的な森林衰退が認められた地点（衰退地）と認められなかった地点（非衰退地）に区分し、全国平均の既報値とあわせて比較し、衰退地、あるいは奥日光地域全体としての土壌酸性化の程度を検討する。同様の比較解析を吸着態硫酸イオン含有率についても行い、過去において衰退地に硫黄化合物が多く負荷された可能性を検討する。それに先立ち、過去の硫黄化合物の負荷量は土壌中の吸着態硫酸イオン含有率に反映されるかどうかについて、林地肥培試験地を利用して硫安施肥区、無施肥区における土壌中の吸着態硫酸イオン含有率の違いを検証する。また比較のために関東及び中部地方に分布する主要な森林土壌について吸着態硫酸イオン含有率を測定する。

ア. 材料と方法

調査地は、奥日光地域から9地点を選んだ(表1)。これらの調査地点で土壌断面調査を行い、層位別に土壌を採取した。試料はpH、交換酸度(y1)、炭素(C)・窒素(N)含有量、陽イオン交換容量(CEC)、飽和透水係数を測定した。

次に関東中部地方の硫黄蓄積実態を明らかにするために、上述した奥日光地域の土壌の他に、河津、天城、瀬戸、高萩、足尾から黒色土と褐色森林土を9断面採取した。さらに硫黄負荷量と吸着態硫酸イオン含有率との関係を検証するため、1978年より硫安の施肥が続いている肥培試験地(北海道)の施肥区および対照区の土壌試料を採取した。土壌中の吸着態硫酸イオンは、リン酸塩溶液で抽出し、測定した。

イ. 結果と考察

森林衰退地は、前白根と大真名子衰退地の2地点であった。前者は山頂付近の標高2300mに位置する風衝地で、現在は枯死木の残存するダケカンバの疎林になっている。後者はコメツガを主体とする森林に隣接するササ地で、衰退枯死した倒木が観察された。

調査地の土壌は、暗色系褐色森林土 (dB : 外山沢 2、4、大真名子、小真名子、男体山)、未熟土 (Im : 前白根、外山沢 5)、ポドゾル (P_o : 外山沢 3) に分類された。外山沢 5、前白根、大真名子 2 以外の土壌断面内は火山砂の層が確認された。

表層土壌 (0 ~ 10cm) の一般化学性分析から、以下のことが明らかになった。

(ア) 森林衰退地の C 含有率は 10 ~ 13 %、N 含有率は 0.7 ~ 0.8 %、C/N 比は 14 ~ 16 であった。一方、森林非衰退地の C 含有率はポドゾルを除くと、7.7 ~ 15、N 含有率もポドゾルを除くと 0.5 ~ 0.9 % と高かった。C/N 比は P_o は 18、それ以外は 14 ~ 16 であった。衰退地のこれらの値は、非衰退地の値や P_o や dB の表層土壌における全国平均値 (C 含有率は 11 ~ 18%、N 含有率は 0.72 ~ 1.25、C/N 比は 15 ~ 23)⁴⁾ と同程度であった。

(イ) 非衰退地における pH(KCl) は、P_o は 3.0、それ以外は 3.8 ~ 4.6 と強酸性を示した。交換性アルミニウムの濃度は、P_o では 3.6、それ以外の外山沢 2、4、5 では 1.0 ~ 1.1 cmolc/kg であった。また y₁ は、小真名子、大真名子 1、男体山では 4.1 ~ 20.3 であった。P_o を除くこれらの値に対し、衰退地である前白根では pH(KCl) は 3.8 と下限に位置し、交換性アルミニウム濃度は 3.1 cmolc/kg と高かった。一方、大真名子 2 では pH(KCl) は 4.4、y₁ は 5.9 と非衰退地の測定値の範囲内に収まった。dB や P_o の表層土壌における全国平均値は、pH(KCl) が 3.1 ~ 4.2、y₁ は 16 ~ 45 となっている⁴⁾。この y₁ は交換性アルミニウム濃度では 3 ~ 9 cmolc/kg 程度に相当する。従って奥日光土壌の酸性度は亜高山帯土壌の平均的な範囲を超えるものではない。

(ウ) 交換性陽イオン量 (cmolc/kg) は、非衰退地では Ca は 0.2 ~ 16、Mg は 0.1 ~ 1.4、K は 0.2 ~ 0.5 であり、衰退地の値 (Ca、0.7 ~ 3.5、Mg、0.3 ~ 0.5、K、0.4) もこの範囲内であった。これらの数値は林野庁により調査された全国に分布する 1033 点の表層土壌の平均値 7.2 (Ca)、1.9 (Mg)、0.6 (K)³⁾ に比べて低かった。しかし根圏の酸性環境の指標である Ca/Al 比は交換性イオンとして 1 以上であり、現段階ではとくに問題であるとはいえない。ただし前白根のカルシウム/アルミニウム比は 1.1 であり、外山沢 2 ~ 5 の 2.5 ~ 11.1 という値に対し若干低いといえる。

(エ) 前白根及び外山沢は未測であるが、それ以外の調査地土壌における CEC は 14 ~ 22 cmolc/kg であり、褐色森林土とポドゾル群の大まかな目安である 20 ~ 40 cmolc/kg⁵⁾ に比べ低い傾向にあった。CEC は CN 含有量の増大に比例して増加した。

以上の結果から、衰退地を含む奥日光地域の土壌は、亜高山帯の一般的な範囲内にあり、有機物の堆積や土壌の酸性度が特段進行しているとはいえない。また交換性陽イオン量は少ないが、Ca/Al 比は 1 以上有り、現段階で問題があるとはいえないことが明らかとなった。

次に硫黄蓄積実態調査では、以下のことが明らかになった。

(ア) 肥培試験地調査では、施肥区は対照区に比べ土壌断面の吸着態硫酸イオン含有率の最大値が明らかに増加していたため (図 1)、過去の硫黄負荷量は土壌中の吸着態硫酸イオン含有率に反映されるということがわかった。

(イ) 関東及び中部の森林土壌における吸着態硫酸イオン含有率は、10 ~ 880 mg S kg⁻¹ まで幅広い値をとった。その含有率は土壌断面では表層で低く、50 ~ 100 cm 深付近で最大値をとる特徴を持っており、また各土壌の最大値は砂質な土壌ほど小さく、埴質な土壌ほど大きい傾向があった。そのため (ア) の説は同じ土性の土壌にのみ成立すると考えられた。

(ウ) 奥日光地域の土壌における吸着態硫酸イオン含有率は 0 ~ 346 mg S kg⁻¹ であり、(ア) の結果に比べ明らかに低く狭い範囲で推移した。一般に埴質な埋没層での含有率は高く (89 ~ 346

mg S kg⁻¹)、それより浅い砂質な層では低い (0 ~ 45 mg S kg⁻¹)。埋没層を除いた層位で調査地を比較すると、大真名子の針葉樹衰退地における含有率は 180 mg S kg⁻¹ に達するが、その他の調査地は、衰退地である前白根を含め 45 mg S kg⁻¹ 以下にとどまった。

当該地域の土壌の土性は主に砂質であることから、硫酸イオン吸着能がもともと低く、また飽和透水係数が $2 \times 10^{-4} \sim 5 \times 10^{-2} \text{ cm s}^{-1}$ でありほとんどの層位が水をよく浸透するため、負荷された硫黄化合物は比較的速やかに土壌から排出されると推察される。ただし硫酸イオン含有率からみると、大真名子の針葉樹衰退地には酸性物質が多く負荷された可能性はある。硫酸イオン吸着量は土壌の硫酸イオン吸着能だけでなく、生物による取り込みとのバランスの上で成り立っているため、酸性物質の負荷が土壌に与えた影響を解明するためには生物的要素も解析する必要がある。

表1 試料採取地の土壌型、標高と木本植生

採取地 断面ID	土壌型 (林野土壌分類 1976)	標高 (m)	地形	方位	傾斜 (°)	優占高木植生
外山沢流域						
前白根	Imgr	2300	尾根	S30E	30	枯死ダケカンバ・雑林
外山沢2	dED	1600	尾根	S40W	28	コメツガ、ダケカンバ
外山沢3	FDI	1750	尾根	S70E	22	コメツガ、ダケカンバ
外山沢4	dEE	1590	斜面下階凹地	S80E	45	サワグルミ、ダケカンバ
外山沢5	Im	1450	低位段丘	E	5	コメツガ、ウダイカンバ
真名子山						
大真名子1	dED	1800	平衡緩斜面	SE	10	コメツガ、ダケカンバ
大真名子2	dED	1800	平衡緩斜面	SE	10	なし(倒木あり)、ササ
子真名子	dED	1960	尾根	ESE	10	ダケカンバ
男体山	dEE	2100	凹地	SE	35	コメツガ

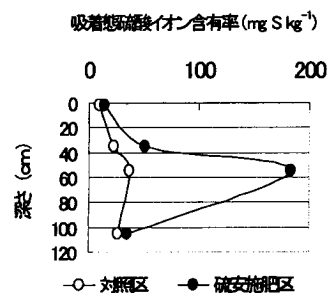


図1. 林地肥培試験地における吸着態硫酸イオン含有率の断面プロファイル

②樹木の葉の含有成分について

酸性降下物が負荷されると、土壌はpHの低下のみならず、塩基の流亡、Alの溶出などが起こり、樹木の生育に悪影響を及ぼすことが考えられる。また、その降下物が窒素化合物の場合は、樹木が窒素の過剰障害をおこす可能性もある。そこで、奥日光の樹木がこのような物質の含有率のバランスを崩しているか否かを検討する。

ア. 方法

奥日光、及び比較のために同じ亜高山地域である奥秩父、御岳、大台ヶ原において、32樹種、120個体から葉を採取し、10種類の元素の含有濃度を調べた。

イ. 結果と考察

樹種ごとの変異が大きいが、多くの元素で、常緑(針葉)樹よりも落葉樹の方が高濃度であった。また、生育している標高が高くなると、葉の窒素濃度が増加する傾向があった。

本州中央部の亜高山地域に分布する樹木の中で、奥日光地域から採取した葉に含有される養分濃度を検討してみると、大真名子地区のコメツガではカルシウムに対して相対的にマグネシウム濃度が低く、また白根山・大真名子地区のダケカンバについては、リンに対して窒素がやや多かった(図2)。奥日光で衰退の認められる地域に生育する樹木のいくつかの種においては、養分バランスに乱れが生じている可能性が考えられる。

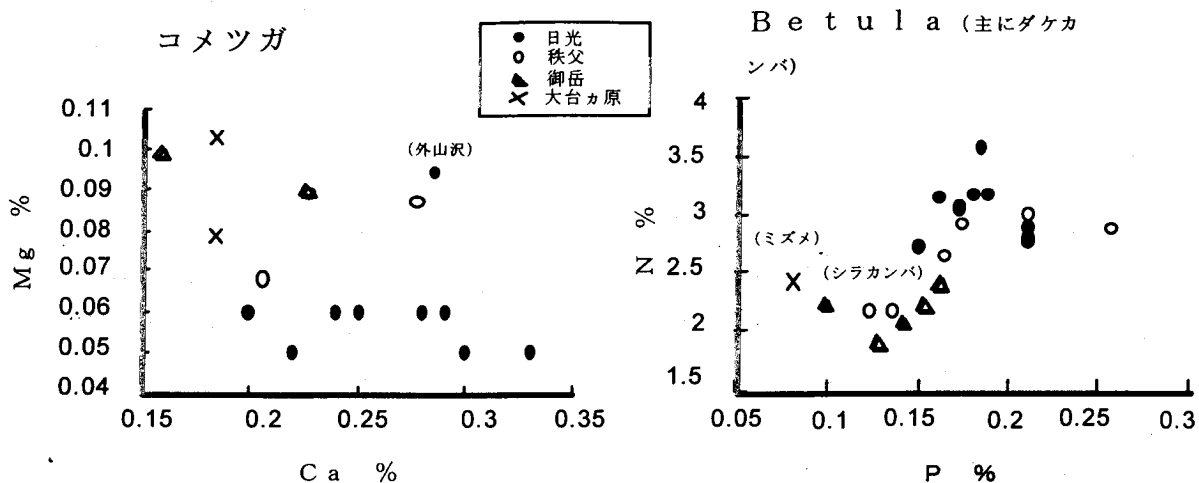


図2 樹木の葉の養分含有率

③コメツガ林における外生菌根の分布および菌根の含有成分分析

樹木の健全性は、養分吸収機能をもつ細根にも反映される。表層土壌に集中するその細根は菌根化することで、樹体への諸障害に対し耐性を高めたり根の表面積を拡大させ、樹体の生理機能を高めていると考えられている。諸外国では酸性降下物がこの菌根機能に影響を与えているとされる報告もある。日光を代表する高木層の多くは外生菌根形成樹種である。ここでは、このような菌根に対して土壌表層における観察と含有成分分析を行い、菌根が樹体へ及ぼす生理的影響と森林の衰退との関わりを検討する。

衰退した林分として大真名子山を対象とし、樹体の衰えを外観できるコメツガに絞り、その根と共生する外生菌根菌の実態調査を行った。

ア. 方法

調査区域は、日光大真名子山におけるコメツガ優占地の中で、コメツガの衰退地（衰退区：海拔 1790m、東南斜面、やや突き出た平尾根）および良好な生育サイトと思われ比較的健全な場所（非衰退区：海拔 1680m、西側斜面、斜面中部の平尾根）の2カ所を対象とした。1999年から2001年にかけて9月中旬に外生菌根菌の子実体発生状況をジグザグ調査した。衰退区はすでに林分形態を失い孤立木化しており、ミヤコザサの密度が高いため、子実体の発生調査は隣接するコメツガ優占林分において行った。

また、これらの場所で土壌表層に展開するコメツガ外生菌根の調査を行った。調査は、菌根展開法（はじめにリター層を除去し、ポリエステル製不織布(40x40cm)を敷き、取り外したリターで被覆し、その後不織布下で発達した菌根を定期的に観測する）を用いた。この中から土壌汚染の少ない菌根を採取し(処理1年後)、活性菌糸量の指標であるエルゴステロール量を測定することにより、菌根の持つ活性バイオマス量を評価した。

さらに、同地点において上記と同様の菌根展開法を土壌深部のコメツガ菌根に適用した。1999年11月中旬に、非衰退区の対照木（健全）、および衰退区における4段階の衰退木（非衰退、弱度、中度、および強度衰退）を選んだ。それぞれ3個体のコメツガを選び、各個体の斜面上側に各4点、深さ 10-20 cm、面積 40x40cm を掘取り、上記と同様の不織布を敷き、掘起した土を元

に戻した。なお、非衰退区はうっ閉林であり、各細根とコメツガ個体を一致させることができなかったため、コメツガ3個体の周辺に同じ処理をした。各プロットにおいて翌年の同時期に菌根の観測及び外生菌根菌相を調査した。さらに2年後に、伸長した菌根を採取した。菌根部位は、実体検鏡下で採取し、50℃で1週間以上乾燥し、含有成分分析に供した。また、陽光の確保された新葉と旧葉、そして直径1 cm以下の根系とその樹皮、および細根の含有成分も分析した。細根では菌根と、非菌根部位としてシロ根を供試した。含有成分は、N、P、K、Ca、Fe、Mg、Mn、Zn、Na、Alを分析した。

イ. 結果

(ア) コメツガ林に発生する外生菌根菌について

子実体発生は1999年が普通作年であったが、続く2年間の発生数は激減した。このため、子実体発生状況を衰退・非衰退区で比較をするための、十分な試料を得ることはできなかった。非衰退区と衰退区では、表層土壌が異なり、前者は深く、後者は溶岩上に発達した林分のため浅く、外生菌根菌フロアに違いが認められたこと、A0層の構造や根系密度が異なること、両者ともにニホンジカによる物理的な表層攪乱やシカ排泄物による好アンモニア菌の発生を促すなどの現象がみられたことなどがあり、短期のフロア検索だけでは森林の衰退度指標に適用できなかった。

(イ) コメツガ菌根のバイオマス、その分布と含有成分分析

土壌表層に発達した菌根の活性バイオマス量を測定した。8種類の菌根のエルゴステロール量は、 $0.19 - 0.72 \mu\text{g} \cdot \text{mg}^{-1} \text{dw}$ の範囲であった。バイオマス量は、菌根の生育形、生育期、根系主軸の新旧によっても違いがみられた。行った採取方法では、成長した菌根が土壌を巻き込みにくい、菌根によっては土壌が混入して分析に不適なものもあった。

深層土壌におけるコメツガ菌根の成長は1年後では不十分であり、2年後に調査し採取したが、菌根の生育は、両区ともに、あまり良くなかった。特に、強度の衰退木では、根系の枯死が多く、細根が少なかった。また、そのような根の横断面は大部分が腐朽していた。全体を通じて、横断面が健全である太根からの細根発生率は高かったが、部分的に腐朽しているものでは発根は少なかった。

コメツガ菌根の含有成分分析に用いた菌根は9種類に区分されたが、全種が衰退・非衰退区で共通種というわけではなかった。さらに、コメツガ個体ごとで見ると、種類もまちまちであり、コメツガ個体別の細かな比較はできなかったが、含有成分のおおまかな特徴を健全木から衰退木に向けて概観した傾向を以下に示す。

N：新葉、旧葉では減少傾向、菌根に一定の傾向はなかった。

P：新葉では減少傾向、菌根には一定の傾向はなかった。

K：強度衰退木の針葉で減少、菌根に一定の傾向はなかった。

Ca：新葉、旧葉ではわずかに減少傾向、シロ根、菌根においても同様の傾向があった。

Fe：樹体に一定の傾向はなかった。菌根は土壌混入の可能性があるので除外。

Mg：樹体、菌根ともに一定の傾向はなかった。

Mn：樹体、菌根ともに一定の傾向はなかった。

Zn：菌根においてやや増加傾向。

Na：樹体、菌根ともに一定の傾向はなかった。

Al：樹体に一定の傾向はなかった。菌根は土壌混入の可能性があるので除外。

ウ. 考察

(ア) コメツガ林に発生する外生菌根菌について

外生菌根菌の子実体形成は年による豊凶がある。期間内は初年が普通作と考えられ、そののち2年間は凶作であった。普通、3年程度のデータ蓄積で比較するため期間内ではデータを欠くこととなった。また、シカによる林床の攪乱が激しく、衰退区の初年の調査区を2つ設けたが、本来の設定区はシカによる攪乱でほとんど発生を見なかった。調査したのは、溶岩上に発達した林分であった。立地条件を無視すれば、非衰退区の発生数が多かったが、単年度では比較が困難であった。

しかしながら、おおまかに比較すると、腐植の発達した非衰退区は表層生息菌が多く衰退区より多様で、一方衰退区では比較的単純なフロラであった。単純なフロラが共生している樹木に対してどのように影響するかは実証されていないが、根系の健全性に何らかの影響があるかも知れない。調査面積の拡大、多地点、長期にわたるモニタリングが必要と思われる。

(イ) コメツガ菌根のバイオマス、その分布と含有成分分析

野外における活性バイオマス量の測定事例が少ないので、種別による比較を行う必要があったが、菌根の発達が悪く試料不足を生じた。しかし、外生菌根のもつエルゴステロール量の幅が一定程度提示された。比較するためにはこれらのデータの蓄積がさらに求められる。

樹体および菌根の含有成分分析では、健全木から衰退木に向けておおまかな傾向を求めた。衰退するにしたがって、樹体では、針葉における N、P、Ca が減少傾向にあった。菌根ではいずれもはっきりとした傾向がみられなかったが、やや減少をみせたのは Ca であり、逆にやや増加傾向が伺われたのは Zn であった。各含有成分ともに樹体と菌根部位間における相対的な関係では、健全から衰退に向けたはっきりとした傾向を読みとることはできなかった。

菌根機能は P の供給に大きく寄与することが知られている。不適切な環境になり菌根機能が低下し、他の含有成分とも連動した動きがあったことも考えられる。一部の菌根のみみるとその可能性がうかがわれた。樹体では、N、P、Ca の濃度の低下傾向が、樹勢の低下と関わりがあるように見受けられた。この結果は、土壌の酸性化と矛盾するものではない。しかし、このような観測はこれまでに行われたことがない。菌の特定、また計測方法を改善するとともに、個々の木においてもこのような菌根を含めた細かな部位の含有成分分析を継続していくことで、衰退への機構解明やモニタリングが可能であると思われる。

④ 樹木病害 (その1)

樹木衰退と大気汚染物質および樹木病害との関係を調べるに当たり、奥日光地域を踏査したところ、衰弱した樹木の多い地域は念仏平・金精峠・五色沼等の数カ所あり、これらは互いに隔てられており、環境条件、樹種構成、樹木の状態がさまざまであった。これらの衰弱にはそれぞれ異なる要因が関与している可能性が高く、衰弱と大気汚染の関係を論じるためには他の要因の働きの少ない地域を調査地を選ばなければならない。要因の中でも要因と衰弱の関係が理解しやすいニホンジカ剥皮害について樹種構成の異なる3地点を選び調査を行ったところ、モミ属の衰弱度と剥皮害の相関が大きいことが明らかになったため、モミ属樹種の少ない五色沼周辺のダケカンバ林を調査地を選んだ。なお、このダケカンバ林では枯死木全体に占める古いダケカンバ枯死木の割合が高く、衰弱木が少なかったため、ダケカンバの衰退には剥皮害以外の古い要因が関与

していると考えられた。

ア. 杭トラップ調査

奥日光ダケカンバ林において、枯死木や倒木の樹皮下にナラタケ属 (*Armillaria*) 菌の根状菌糸束が多数見られることから、ダケカンバ枯損におけるナラタケ属菌の役割の解明のため、ダケカンバとナラタケ属菌の分布の位置関係を明らかにする。

(ア) 方法

日光白根山中腹の弥陀ヶ池から五色沼に至る登山道付近のダケカンバ林内の、衰退度の異なる3ヶ所に、20m 四方のプロットを取り毎木調査を行い、2m 間隔の格子状に直径約 5cm、長さ約 30cm のコナラ杭トラップを設置した。また、選抜したダケカンバの根元に接するように調査木1本当たり4本ずつ杭トラップを打ち込んだ。杭は2000年6月に設置し2001年6月に回収し、根状菌糸束の有無を確認し、根状菌糸束から菌の分離を行い、テスター菌株との交配により分離菌の種の判別を試みた。杭の根状菌糸束の有無からナラタケ属菌の分布を明らかにし、立木位置図から健全・衰弱・枯死ダケカンバの分布とナラタケ属菌の分布の関連を調べた。

(イ) 結果と考察

ダケカンバの根元に打った杭は高い根状菌糸束検出率を示し、プロットによらず、また健全・衰弱・枯死によらずほぼ全ての調査木の根元にナラタケ属菌が存在していることが示された(表2)。調査地のナラタケ属菌は、高い比率で健全木の根元から検出されることから、少なくとも単独でダケカンバを枯死させるような一次性的の病原ではないと考えられた。一方、格子状に打った杭を調べた結果、特に衰弱・枯死木や特定の樹種の近傍から根状菌糸束が検出されるという傾向は見られなかった(図3)。ナラタケ属菌は調査地全面に分布しており、寄主を離れて土壤中に広がり、分布拡大を図っていると考えられる。格子状に打った杭の根状菌糸束検出率はプロット毎に異なり、林況により菌の存在する密度が異なることが示された(表3)。ナラタケ属菌は衰弱・枯死したダケカンバを栄養源としてよく利用し、ダケカンバの分解過程を促進する方向に働いていると推察された。交配により杭分離菌株の生物学的種の判別を行ったところ、明瞭な交配結果が得られなかったが、病原性の比較的弱いとされる *A. cepistipes*、*A. gallica* および *Nag. E* のテスターの中に、交配を示す反応に近い状態を呈したものがあつた。広葉樹の強病原性菌株を含むとされる *A. mellea* のテスターが交配反応を示さなかった。この結果は、この調査地のナラタケ属菌が一次性的の病原ではないとする考察を支持している。

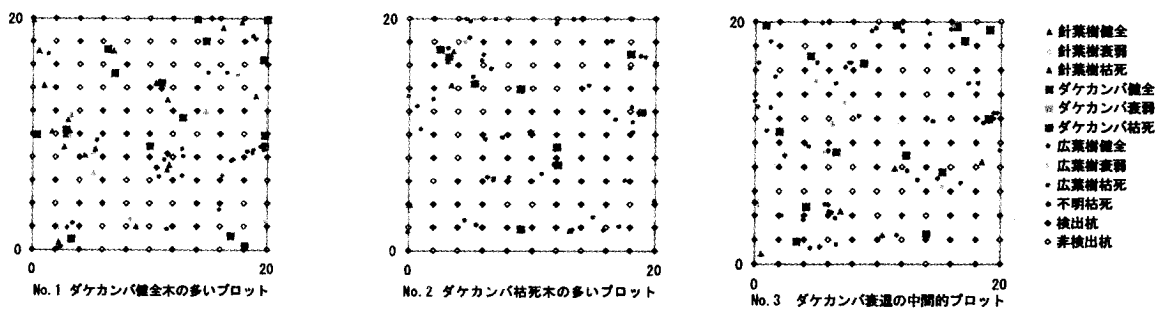


図3. 各調査プロット健全・衰弱・枯死木位置と格子状に設置した杭の根状菌糸束検出状況

表 2. 各調査プロットの選抜ダケカンバに設置した杭の根状菌糸束検出状況 (根状菌糸束検出木数/選抜木数)

調査地	No. 1	No. 2	No. 3	計
健全	8/ 9		4/ 4	12/13
衰弱		1/ 1	1/ 1	2/ 2
枯死	1/ 1	4/ 5	4/ 4	9/10
計	9/10	5/ 6	9/ 9	23/25

表 3. 各調査プロットの格子状に設置した杭の根状菌糸束検出率とダケカンバ衰弱度 * 同じ英字の付加された値同士は Turkey の多重比較法により $\alpha=0.05$ で有意でない

調査地	No. 1	No. 2	No. 3
ダケカンバ健全 (本)	15	0	6
ダケカンバ衰弱 (本)	0	1	1
ダケカンバ枯死 (本)	1	9	8
検出率 (%) *	53.7a	64.4ab	70.2b

イ. ナラタケ属菌接種試験

奥日光の樹木衰退地に生息するナラタケ属菌のダケカンバに対する病原性を明らかにするとともに、窒素負荷の感染力への影響を解明するため、接種試験を行った。

(ア) 方法

強病原性 *A. mellea* である AS-1、杭分離菌株 622 および 744 を供試菌株とし、直径約 1cm × 長さ約 5cm のコナラ枝片を滅菌しジャガイモブドウ糖液体培地とともに約 1 ヶ月菌を培養して接種源とした。窒素負荷の根状菌糸束形成への影響を調べるため、滅菌したバーミキュライトに水、水耕液および水耕液の硝酸アンモニウムを 3 倍にしたものを混合し、各区接種源 8 本を埋め、約 1 ヶ月後に根状菌糸束の形成を調べた。

プランタ 1 つにダケカンバ実生 15 本をバーミキュライトで寄せ植えにし、自然光型グロースチャンバーに置いた。上記要領で接種源を調製し、ダケカンバ播種 6 ヶ月後にプランタ 1 つ当たり 28 ないし 29 本の接種源を埋めた。上記水耕液の灌水により通常栄養区と窒素負荷区を設け、各区プランタ 1 つ分とした。水耕液散布は週 3 回ないし 2 回行い、週 1 回水道水を散布して地上部を洗浄した。1 ヶ月後に根を調べて感染の有無を確認した。

(イ) 結果と考察

根状菌糸束形成試験では、全ての接種源は試験終了時に菌糸膜を持ち供試菌を保持していた。3 菌株とも水混合区より水耕液混合区の方が根状菌糸束が多く形成された。杭分離菌株の根状菌糸束形成は水耕液と硝酸アンモニウム 3 倍区で差がなかったが、AS-1 の根状菌糸束は硝酸アンモニウム 3 倍区の方が多く形成された。これらの結果から、供試したナラタケ属菌は水・水耕液混合滅菌バーミキュライト中で 1 ヶ月は生存できること、菌株によっては窒素負荷下の方が根状菌糸束による感染の機会が増える可能性があることが明らかになった。

接種試験では、試験終了時に全ての接種源が菌糸膜を保持し、全ての区の接種源の 3/4 以上に根状菌糸束の発生が見られた。窒素負荷・AS-1 接種区と窒素負荷・622 接種区の苗各 1 本に根状菌糸束の付着とその付近の根腐れが観察された。また、通常栄養・622 接種区の苗 1 本の根系に根状菌糸束の混入が観察されたが根に付着してはいなかった。これらの結果から、供試したナラタケ属菌は水耕液混合非滅菌バーミキュライト中で 1 ヶ月は生存でき、窒素負荷区において、AS-1 と 622 に感染力があることが認められた。感染数が少ないので、菌株間の感染力の比較や、通常栄養区と窒素負荷区における感染力の比較はできないが、環境条件が整えば、622 菌株が林地においても感染力を発揮する可能性があることが示唆された。

ウ. まとめ

これらの研究結果を総合すると、まず、奥日光地域では各所で多様な樹種の衰退が生じており、これらの原因は単独ではないことが示唆された。従って、その機構解明には各所の各樹種毎の詳細な調査が必要と考えられる。白根山中腹の弥陀ヶ池から五色沼に至る登山道付近のダケカンバ

林については、ダケカンバの衰退につながるイベントが過去にあり、それが今日の大量の枯死木と少量の衰弱木のある衰退状況を作り出していると推論されたが、現在、地中には広範囲にナラタケ属菌が存在し、環境条件が整えば、この菌が生存ダケカンバを寄主とすることが示唆された。しかし、強病原性ではないことが予想されるため、感染後、寄主が枯死するには、かなりの時間がかかるものと考えられた。従って、このダケカンバ林において、ナラタケ属菌はダケカンバ生木木の衰弱の決定要因というよりは、衰弱の速度にいくらかの関与をする存在と考えられた。

⑤樹皮下穿孔性害虫に伴う植物寄生菌について

衰退木が多数存在する地域では、樹皮下穿孔虫の活動が活発であり、樹木が活着している段階で穿孔虫が樹幹に侵入し樹木の枯損を促進する場合がある。これらの穿孔虫の中には、樹木に対し病原性を有する菌類を伝搬しているものもあり、酸性雨等により森林が衰退する原因の一つとしてこのような穿孔虫やそれが伝搬する菌類が関わっている可能性が高いと考えられる。また、一般に植物は衰弱すると様々な病原菌に感染されやすくなると考えられるが、一方でさび病菌のような絶対寄生菌は、酸性雨等の影響によりむしろ感染しにくくなるという報告もある。さらに森林衰退によりフロラが変わればそこに生息する植物寄生菌の種類も変化すると考えられ、酸性雨等の直接的、間接的な影響により、植物寄生菌フロラに変化が起こることが予想される。そこで、本研究では、(ア) 樹皮下穿孔虫とそれに付随するオフィオストマ様菌類が、奥日光における亜高山性針葉樹林の衰退や酸性雨とどのような関係にあるかを解明するため、針葉樹を加害する樹皮下穿孔虫とそれに付随するオフィオストマ様菌類の種類ならびにこれら菌類の針葉樹に対する病原性を調査した。また、(イ) 奥日光に分布するさび病菌等の植物寄生菌の採集調査を行い、過去の採集記録と比較することにより、植物寄生菌、特にさび病菌フロラの変化を明らかにすることを目的とした。さらに、(ウ) 酸性降下物の影響のひとつとして、土壤中への窒素の負荷が植物病害の発生にどのような影響を与えるか明らかにするため、異なる窒素負荷条件下で栽培した植物体上でのさび菌夏孢子堆の発生ならびにオフィオストマ様菌類による病斑形成を比較した。

ア. 材料および方法

(ア) 樹皮下穿孔虫が伝搬するオフィオストマ様菌類の種類と病原性

大真名子山、宇都宮大学日光演習林(光徳)、温泉ヶ岳北側、五色沼周辺、男体山、弓張峠において、樹皮下穿孔虫が穿孔したオオシラビソ、シラベ、ウラジロモミ、カラマツ、コメツガを選定した(表4)。これらの立木は、少なくとも枝の一部に緑色の葉を着生し形成層が活着しているもの、あるいは褐変した葉がまだ枝に残り枯死して間もないと考えられるものを選んだ。これらの立木から穿孔虫が穿孔した樹幹部または樹皮を採集し、穿孔していた穿孔虫の虫体、孔道ならびに辺材部から切り出した小木片から出現してくる菌類の分離を行った。分離した菌は形態観察に基づき同定し、さらに分離に供試した穿孔虫も形態に基づき同定した。また、宇都宮大学日光演習林(光徳)および弓張峠のカラマツ林内に秋から翌春にかけて静置したカラマツ丸太も実験に供試し、同様に菌類の分離、同定を行った。

筑波大学農林技術センター八ヶ岳演習林(長野県)の43年生シラベ生立木樹幹の樹皮にコルクボーラーで穴を開け、培養した *Ophiostoma subalpinum*、*Ophiostoma* sp. B、*O. europioides*、*Ophiostoma* sp. J および *O. davidsonii* を接種した。接種1ヶ月後、内樹皮に形成された病斑の大き

さおよび辺材乾燥部の大きさを測定し病原性を比較した。

(イ) さび病菌等の植物寄生菌類フロラ調査

(A) 戦場ヶ原周辺から小田代ヶ原 (弓張峠も含む)、(B) 湯ノ湖周辺、(C) 男体山 (志津林道側から山頂、二荒山神社から山頂)、(D) 大真名子山西側及び東側、(E) 白根山 (菅沼駐車場から五色沼を経由し前白根山まで) (F) 金精峠から温泉ヶ岳北側の各コースを設定し、林道、登山道、遊歩道沿いでさび病菌等の植物寄生菌類を宿主植物とともに採集した。採集は、5月から11月の間に各コースごとに1~2回行なった。採集した試料は、さく葉標本とし、形態観察に基づき菌類の同定を行った。なお、乾燥標本は筑波大学農林学系の標本室で保存する。

(ウ) 窒素負荷が植物病害の発病程度に及ぼす影響

長野県南佐久郡南牧村に自生するオノエヤナギを挿し木により増殖し、ポット植えにした。栽培はグロースチャンパー内で行った。植付けから14日後、硝酸アンモニウムを追肥した。栽培28日目からは苗を3個体ずつ5区に分け、硝酸アンモニウム濃度をそれぞれ0ppm、28ppm、56ppm、84ppm、112ppmに調整した5種類の培養液 (リン酸一カリウム34ppm添加) を与えた。栽培42日目には、日光市湯ノ湖湖畔のオノエヤナギから採集し、予め増殖しておいたさび菌 (*Melampsora epiphylla*) の夏胞子を接種した。接種11日後および14日後に観察を行い、1 cm²あたりの夏胞子堆数を計測した。また接種14日後には夏胞子堆の直径も併せて計測した。

2年生カラマツと4年生シラベの苗を同様にポット植えとし、2グロースキャビネット内で上記の異なる窒素濃度の5区を設けて栽培した。施肥条件と処理方法は上記の通りである。栽培42日目、茎の地上高5 cm付近の樹皮にコルクボーラーで穴を開け、培養した *Ceratocystis laricicola* と *Ophiostoma subalpinum* の菌叢を埋め込み接種した。接種から14日後、接種部の樹皮を剥がし、内樹皮に形成された壊死病斑と材部に形成された乾燥部の大きさを測定した。

イ. 結果および考察

(ア) 樹皮下穿孔虫が伝搬するオフィオストマ様菌類の種類と病原性

オオシラビソ、シラベ、ウラジロモミ、カラマツ、コメツガから、*Cryphalus* 属1種 (ミヤマコキクイムシ)、*Polygraphus* 属2種 (トドマツノキクイムシ、メアカンキクイムシ)、*Dryocoetes* 属4種 (アカアトマルキクイムシ、トウヒノネノキクイムシ、トドマツアトマルキクイムシ、グイマツアトマルキクイムシ)、*Ips* 属1種 (カラマツヤツバキクイムシ) を採取した (表4)。これらの穿孔虫の虫体、孔道ならびに辺材部からは、*Ophiostoma* 属菌約30種および *Ceratocystis* 属菌2種が分離できたが、1種の樹皮下穿孔虫からは、1~3種の *Ophiostoma* 属菌と *Ceratocystis* 属菌が高頻度で分離できた (表5~8)。モミ属植物に穿孔する樹皮下穿孔虫からは *Ophiostoma subalpinum*、*Ophiostoma* sp. B、*O. europioides* および *Ophiostoma* sp. J が優先的に分離できた。ミヤマコキクイムシからは *O. subalpinum* が、トドマツノキクイムシからは *O. subalpinum* と *Ophiostoma* sp. B が、アカアトマルキクイムシからは *O. europioides* が、トウヒノネノキクイムシからは *O. europioides* と *Ophiostoma* sp. J が、それぞれ高頻度で分離できた。本州中部亜高山帯のシラベ縞枯れ林においては、ヤマネコキクイムシ (*Cryphalus montatus*) とトウヒノコキクイムシ (*C. piceae*) が優先しており、これらの穿孔虫からはいずれも *O. subalpinum* が高頻度で分離される。したがって、亜高山性モミ属植物を加害する *Cryphalus* 属の3種がともに *O. subalpinum* を高頻度に伝搬している可能性がある。

一方、カラマツでは *O. laricis*、*O. piceae*、*Ophiostoma* sp. Y および *Ophiostoma* sp. 54 が優先

的に分離できた。カラマツヤツバキクイムシからは *O. laricis* と *O. piceae*、が高頻度で分離できたが、さらに孔道と孔道下辺材部からは、カラマツに対する病原性が確認されている *Ceratocystis laricicola* (Yamaoka et al. 1998) も分離できた。また、メアカンキクイムシからは *O. piceae* が、グイマツアトマルキクイムシからは *Ophiostoma* sp. 54 が、アカアトマルキクイムシからは *O. laricis*、*O. piceae*、*Ophiostoma* sp. Y が、それぞれ高頻度で分離できた。コメツガに穿孔していたアカアトマルキクイムシからは、*Ophiostoma* sp. 1 と *Ophiostoma* sp. 2 の 2 種が高頻度で分離できた。

シラベ生立木に対する接種試験の結果、*O. subalpinum*、*Ophiostoma* sp. B および *O. europhioides* の接種により、菌株による差は認められたものの、比較的大きな内樹皮の壊死病斑または辺材乾燥部が形成され (表 9)、これらの菌がシラベに対し病原性を有することが確認できた。

以上の結果より、オオシラビソ、シラベ、カラマツ等の亜高山性針葉樹を加害している樹皮下穿孔虫の中には、これらの樹種を枯死させる能力のある *Ceratocystis* 属菌や *Ophiostoma* 属菌を伝搬しているものが存在することが明らかになり、これらの穿孔虫と菌類が奥日光での亜高山性針葉樹林の衰退に何らかの影響を与えていると考えられた。

表 4. 菌類の分離に供試した樹木と穿孔虫

サンプル No.	植物	採集地 (標高)	採集日	穿孔虫	採集時の樹木の状態
Am 1	<i>Abies mariesii</i>	大真名子山西側 (650 m)	2000年7月14日	<i>Polygraphus proximus</i> <i>Cryphalus montanus</i> <i>Dryocoetes hectographus</i>	生立木、針葉が変色
Am 2	<i>A. mariesii</i>	温泉岳北側 (2250 m)	2000年8月17日	<i>P. proximus</i> , <i>D. hectographus</i>	生立木、針葉が変色
Am 3	<i>A. mariesii</i>	温泉岳北側 (2250 m)	2000年8月17日	<i>C. montanus</i> , <i>D. hectographus</i>	枯死木、褐変針葉が一部に着生
Am 4	<i>A. mariesii</i>	五色沼西側 (2250 m)	2001年7月4日	<i>C. montanus</i> , <i>D. autographus</i>	生立木、針葉が変色
Am 5	<i>A. mariesii</i>	五色沼西側 (2200 m)	2001年7月4日	<i>C. montanus</i>	生立木、針葉が変色
Am 6	<i>A. mariesii</i>	五色沼南側 (2200 m)	2001年7月4日	<i>C. montanus</i> , <i>D. autographus</i>	枯死木、褐変針葉が一部に着生
Am 7	<i>A. mariesii</i>	五色沼避難小屋 (2250 m)	2001年7月4日	<i>D. autographus</i>	枯死木、褐変針葉が一部に着生
Am 8	<i>A. mariesii</i>	男体山9合目付近 (2450 m)	2001年8月7日	<i>C. montanus</i>	生立木、針葉が変色
Av 1	<i>A. veitchii</i>	男体山5合目付近 (2100 m)	2001年8月7日	<i>D. autographus</i>	倒木 (根返り)、緑色針葉が着生
Ah 1	<i>A. homolepis</i>	弓張峠 (450 m)	2001年8月8日	<i>P. proximus</i> , <i>D. striatus</i>	枯死木、褐変針葉が一部に着生
Ah 2	<i>A. homolepis</i>	弓張峠 (450 m)	2001年8月8日	<i>P. proximus</i>	枯死木、褐変針葉が一部に着生
Lk 1	<i>Larix kaempferi</i>	宇都宮大学日光演習林 (500 m)	1999年8月24日	<i>P. meakaensis</i>	生立木、針葉が変色
Lk 2	<i>L. kaempferi</i>	宇都宮大学日光演習林 (500 m)	2000年7月14日	<i>D. hectographus</i>	放置丸太
Lk 3	<i>L. kaempferi</i>	宇都宮大学日光演習林 (500 m)	2001年7月5日	<i>ps cembrae</i>	抜倒木、緑色針葉が着生
Lk 4	<i>L. kaempferi</i>	弓張峠 (450 m)	2001年7月5日	<i>l cembrae</i> , <i>D. baicalicus</i>	放置丸太
Td 1	<i>Tsuga diversifolia</i>	大真名子山東側 (750 m)	2001年7月5日	<i>D. hectographus</i>	倒木 (幹折れ)、緑色針葉が着生

表 5. オオシラビソおよびシラベに侵入した樹皮下穿孔虫から分離された *Ophiostoma* 属菌の出現頻度 (%)

菌種名	<i>Cryphalus montanus</i>						<i>Polygraphus proximus</i>			<i>Dryocoetes hectographus</i>			<i>Dryocoetes autographus</i>		
	成虫 (n=115)	新成虫 (n=37)	母孔壁 (n=103)	蛹室壁 (n=48)	辺材 (n=93)	PC 辺材 (n=16)	成虫 (n=29)	母孔壁 (n=27)	辺材 (n=24)	成虫 (n=38)	母孔壁 (n=30)	辺材 (n=22)	成虫 (n=48)	母孔壁 (n=49)	辺材 (n=19)
<i>Ophiostoma subalpinum</i>	73.0	89.2	70.9	56.3	71.0	93.8	34.5	48.1	29.2	13.2	6.7		12.5	16.3	
<i>Ophiostoma</i> sp. B	1.7	2.7	1.9	4.2		6.3	48.3	48.1	70.8		10.0	4.5			
<i>O. europhioides</i>	10.4		10.7		3.2			11.1		50.0	53.3	13.6	41.7	51.0	5.3
<i>Ophiostoma</i> sp. D	21.7	21.6	29.1	29.2	10.8	31.3				5.3	3.3		2.1	12.2	5.3
<i>O. piceae</i>	0.9	2.7	1.0		3.2		3.4	3.7	4.2	5.3			14.6	14.3	5.3
<i>O. davidsonii</i>							3.4			31.6	13.3	4.5	33.3	16.3	15.8
<i>Ophiostoma</i> sp. G													4.2		
<i>Ophiostoma</i> sp. J	2.6	2.7	2.9		1.1		6.9	7.4		34.2	26.7	4.5	79.2	63.3	10.5
<i>Ophiostoma</i> sp. K										2.6					
<i>Ophiostoma</i> sp. L													6.3		
<i>Ophiostoma</i> sp. M	8.7	13.5	12.6		2.2		10.3	3.7							
<i>Ophiostoma</i> sp. N	4.3		7.8		1.1					21.1	13.3	9.1			
<i>Ophiostoma</i> sp. O										5.3	6.7				
<i>Ophiostoma</i> sp. P	2.6		4.9	4.2	1.1		17.2	33.3		2.6	3.3				
<i>Ophiostoma</i> sp. R							10.3	3.7			3.3	9.1			
<i>Ophiostoma</i> sp. S							3.4	3.7							
<i>Ophiostoma</i> sp. T							3.4		4.2						
<i>Ophiostoma</i> sp. U										2.6					
<i>Ophiostoma</i> sp. V				1.0											
<i>Ophiostoma</i> sp. W										2.6					
<i>Ophiostoma</i> sp. 14													2.0	5.3	*

菌の分離源は次のとおり。成虫：母孔内にいた成虫、新成虫；蛹室内にいた羽化したばかりの成虫、母孔壁；母孔壁の小片、蛹室壁；蛹室壁の小片、辺材；孔道下辺材部、PC 辺材：蛹室下辺材部

菌種名	<i>Polygraphus proximus</i>				<i>Dryocoetes stratus</i>	
	新成虫 n=46	成虫 n=4	蛹室壁 n=68	PC辺材 n=35	新成虫 n=9	蛹室壁 n=14
<i>Ophiostoma subapium</i>	41.3	100.0	17.6	48.6		
<i>Ophiostoma</i> sp. B	65.2	75.0	45.6	85.7	11.1	35.7
<i>O. piceae</i>	6.5		2.9		33.3	7.1
<i>Ophiostoma</i> sp. M	19.6	25.0	5.9	8.6	11.1	14.3
<i>Ophiostoma</i> sp. S	13.0		11.8	8.6	55.6	14.3
<i>Ophiostoma</i> sp. V	13.0	25.0	8.8		11.1	
<i>Ophiostoma</i> sp. 34	10.9		1.5		11.1	
<i>Ophiostoma</i> sp. 36		25.0	1.5			

表 6. ウラジロモミに侵入した樹皮下穿孔虫から分離された *Ophiostoma* 属菌の出現頻度 (%)

表 7. カラマツに侵入した樹皮下穿孔虫から分離された *Ceratocystis* 属菌および *Ophiostoma* 属菌の出現頻度 (%)

菌種名	<i>bs cembrae</i>					<i>Polygraphus meakaensis</i>			<i>Dryocoetes baicalicus</i>		<i>Dryocoetes hectographus</i>		
	成虫 n=24	孔道 n=56	蛹 n=14	蛹室壁 n=50	辺材 n=58	成虫 n=19	孔道 n=22	辺材 n=18	成虫 n=25	孔道 n=31	成虫 n=17	孔道 n=14	辺材 n=7
<i>Ceratocystis coerulescens</i>					13.8								
<i>C. loricata</i>		7.1			37.9								
<i>Ophiostoma brunneo-ciliatum</i>	4.2	48.2	35.7	28.0	31.0			5.6	8.0	12.9			
<i>O. loricis</i>	12.5	60.7	71.4	60.0	22.4				20.0	51.6	70.6	92.9	71.4
<i>O. piceae</i>	91.7	82.1	92.9	68.0	93.1	36.8	22.7	66.7	32.0	35.5	88.2	71.4	14.3
<i>O. davidsonii</i>											29.4	21.4	14.3
<i>Ophiostoma</i> sp. G	12.5	1.8		2.0	1.7	21.1	9.1		4.0				
<i>Ophiostoma</i> sp. Y	41.7	23.2	35.7	22.0	8.6	5.3			20.0	29.0	70.6	50.0	14.3
<i>Ophiostoma</i> sp. 54		1.8	14.3	8.0	3.4				76.0	64.5			
<i>Ophiostoma</i> sp. 58		1.8	14.3	8.0	1.7				28.0	22.6			
<i>Ophiostoma</i> sp. 61						15.8	4.5						

菌種名	<i>Dryocoetes hectographus</i>		
	成虫 n=32	孔道 n=29	辺材 n=28
<i>Ophiostoma</i> sp. 1	46.9	86.2	3.6
<i>Ophiostoma</i> sp. 2	100.0	100.0	50.0
<i>Ophiostoma</i> sp. 3	3.1		

表 8. コメツガに侵入した *Dryocoetes hectographus* より分離された *Ophiostoma* 属菌の出現頻度 (%)

接種源	内樹皮壊死病斑 (mm)			辺材乾燥部 (mm)		
	全長	幅		全長	幅	深さ
<i>O. subapium</i>	A14-1	19.4 c	1.0 b	239.0 ab	3.4 a	7.2 a
	A43-1	16.4 c	1.2 b	196.4 abcd	3.8 a	5.8 ab
	A32-1	18.2 c	1.0 b	212.4 abcd	3.6 a	6.6 ab
<i>Ophiostoma</i> sp. B	B31-1	52.0 a	3.0 a	234.6 ab	4.2 a	7.0 a
	B13-1	17.0 c	0.8 b	119.4 cde	3.2 a	2.6 bc
<i>O. europoides</i>	C41-2	37.8 b	3.8 a	247.6 ab	5.0 a	5.8 ab
	C13"-1	22.2 c	1.2 b	156.8 cd	3.6 a	2.6 bc
<i>O. davidsonii</i>	M5-1	20.8 c	1.0 b	174.6 bcd	3.2 a	3.8 abc
	M1-1	15.0 cd	1.0 b	98.6 de	4.0 a	1.6 c
<i>Ophiostoma</i> sp. J	J44-1	18.8 c	0.8 b	153.2 cd	3.8 a	2.4 bc
	J16-1	12.8 cd	0.6 b	139.8 cd	3.4 a	1.8 c
Control		4.6 d	0.0 b	62.2 e	2.8 a	1.6 c

表 9. *Ophiostoma* 属菌の接種によりシラベ樹幹の内樹皮に形成された壊死病斑と辺材乾燥部の大きさ異なるアルファベットは有意差があることを示す (Fisher の PLSD 検定、 $P < 0.05$)

(イ) さび病菌等の植物寄生菌類フロラ調査

本調査の結果、18 属 75 種のさび菌が確認された (表 10)。カラマツを精子・さび胞子世代、オノエヤナギを夏胞子・冬胞子世代とする *Melampsora epiphylla* やハンノキ類を夏胞子・冬胞子世代とする *Melampsorium hiratsukanum*、トウヒを精子・さび胞子世代、ハクサンシャクナゲを夏胞子・冬胞子世代とする *Chrysomixa succinea*、アスナロ、クロベを精子・さび胞子世代、カンバ類を夏胞子・冬胞子世代とする *Blastospora betulinum* 等のさび菌が本調査地に広く分布してい

た(表11)。また、シカの被害により増加しているシロヨメナやキオン上でも *Coleosporium* 属菌が広い範囲で認められた。一方、過去に採集記録があるが今回の調査では採集できなかったさび菌が、5属8種あった(表12)。以上の調査結果より、近年奥日光で起きている森林衰退等の植生変化に伴い、さび菌フロラにも影響がでていると考えられる。しかし、酸性・酸化性物質とさび菌フロラの変化との明確な直接的関係は認められなかった。

さび病菌以外の寄生菌としては、キク科植物に寄生するうどんこ病菌 *Sphaerotheca fusca* が、特にキオン上で広範囲に分布していた。

表10 さび病菌採取結果

科名	属名	種数
Pucciniastraceae	<i>Calyptospora</i>	1
	<i>Melampsorium</i>	3
	<i>Pucciniastrum</i>	4
	<i>Thekopsora</i>	6
	<i>Uredinopsis</i>	1
Coleosporaceae	<i>Chrysomyxa</i>	1
	<i>Coleosporium</i>	5(1)*
Mikronegeriaceae	<i>Blastospora</i>	1
Melamporaceae	<i>Melampsora</i>	7(1)
Phakopsoraceae	<i>Phakopsora</i>	2
	<i>Pucciniostele</i>	1
Phragmidiaceae	<i>Phragmidium</i>	3
	<i>Xenodochus</i>	1
Pucciniaceae	<i>Puccinia</i>	30(1)
	<i>Uromyces</i>	5(1)
Form-Genera	<i>Aecidium</i>	3(4)
	<i>Peridermium</i>	(2)
	<i>Uredo</i>	1(4)
計18属75種(4種未同定)		

*括弧内の数字は未同定菌種数

表11 本調査地に広く分布するさび菌

さび菌種名	宿主植物	
	夏孢子	冬孢子世代・精子・さび孢子世代
<i>Blastospora betulae</i>	ダケカンバ*	アスナロ
	ヨブソミネバリ	クロベ
<i>Chrysomyxa succinea</i>	ハクサンシヤクナゲ	トウヒ
<i>Coleosporium asterum</i>	シロヨメナ	アカマツ
<i>C. neocacaliae</i>	キオン	チヨウセンゴヨウ
<i>Melampsora capraearum</i>	バツヨヤナギ	カラマツ
<i>M. epiphylla</i>	オノエヤナギ	カラマツ
<i>Melampsorium hiratsukanum</i>	ヤハズハンノキ	カラマツ
	ケヤマハンノキ	
<i>Puccinia calitrapae</i> var. <i>centaureae</i>	ノアザミ	同左**
	ニッコウアザミ	
<i>P. lactucae-debilis</i>	ニガナ	同左**
<i>P. bngicomis</i>	ミヤコザサ	ウツギ
	チマキザサ	
<i>Thekopsora menziesiae</i>	コヨウラクツツジ	不明

*下線は、本調査で採集された宿主植物を示す。

**同種寄生種のため

さび菌種名	宿主和名	採集地
<i>Miyagia anaphalidis</i>	ヤマハハコ	金精峠
<i>Phragmidium itoanum</i>	ミヤマキンバイ	男体山、弥陀ヶ池
<i>Phragmidium pauciloculare</i>	エビガライチゴ	男体山
<i>Puccinia vomica</i>	ヤハズヒゴタイ	男体山
<i>Puccinia tautvetteriae</i>	モミジカラマツ	男体山
<i>Pucciniastrum agrimoniae</i>	キンミズヒキ	湯ノ湖
<i>Pucciniastrum epikobii</i>	イワアカバナ	湯ノ湖
<i>Uredo nervicola</i>	キジムシロ	白根山

表12 本調査で過去に採取記録があるが今回は採取できなかったさび菌

(ウ) 窒素負荷が植物病害の発病程度に及ぼす影響

植付け時から接種後14日目までに伸長したオノエヤナギ新梢の長さおよび展開した葉の枚数は、培養液の硝酸アンモニウム濃度にもない増加し、また葉の褐変や萎凋などの異常を示した個体は認められなかった。接種時に新梢先端から数えて第3番目および第4番目に位置した葉では、1cm²あたりの夏孢子堆数は培養液の硝酸アンモニウム濃度が高濃度になるにつれ増加する傾向があった。

一方、異なる窒素負荷条件下で栽培されたカラマツとシラベ苗に青変菌を接種し、形成された病斑の大きさを比較したが、明瞭な差異は認められなかった。

これらの実験結果より、窒素降下物による土壌の窒素過多条件がさび病の発生程度に影響を与える可能性が示された。

(2) スギ林への窒素化合物の負荷の影響

酸性降下物の影響は、土壌や微生物などを通して間接的に樹木に及ぼされると考えられる。これらは相互に複雑に影響しあっているため、それぞれの因果関係がわかりにくくなっている。ここでは、既に成林している林分に対し、人為的に酸性化合物を散布し、それが土壌や土壌中の微生物に及ぼす影響を継続的に観察し、樹木の成長経過の変化とあわせて検討する。

①方法

森林総合研究所千代田試験地（茨城県内）にある平坦なスギ19年生（設定時）林分内に処理区画を設定した。設定時のスギの平均樹高は約13m、平均胸高直径は約19cmであった。この林内に、窒素系の人工酸性雨としての硝酸溶液を散布する区（A、F区）と、土壤中で酸化して硝酸イオンになるアンモニア態窒素を含んだ硝酸アンモニウム溶液を散布する区（B、E区）、及び対照（水散布）区（C、D区）を設けた。各区画の面積は約20m²で、繰り返しは2回とした。散布溶液は、硝酸、硝酸アンモニウムともに0.01mol/Lであり、硝酸溶液のpHは2である。これらの溶液を1997年3月から月1回の頻度で散布した。1回当たりの散布量は降雨に換算して10mmに相当する量である。窒素の負荷量でいうと、硝酸散布区で168kg/ha・年、硝酸アンモニウム散布区で336kg/ha・年であった。

定期的に、減圧法によって土壌水を採取し、その成分を分析した。

菌根調査は、リター層の除去、ポリエステル製不織布(40x40cm)の敷設、取り外したリターで被覆、その後不織布下で発達した菌根の観測、菌根の採取（11月中旬）を行い、エルゴステロール量をHPLCによって測定した。対象細根は、白く伸長開始した部位ははずし、木質化が始まったと思われる薄茶部位とした。

硝化細菌類については、従属栄養細菌数、硝化細菌としてアンモニア酸化細菌、亜硝酸酸化細菌、及び脱窒細菌を定法によって測定した。対象は、根系の堀取りによってスギ根面及び一般土壌を振り分けて試料とした。

②結果と考察

ア. 土壌および土壌水の変化

試験開始当初の1997年と4年後の表層土壌のpHを比べてみると、図4のように、水散布のみだとpHはやや上昇傾向をみせるが、硝酸処理ではほとんど変わらず、硝酸アンモニウムを散布していると低下する傾向をみせた。これと連動して、交換性カルシウムは窒素化合物処理により減少する傾向を示した。

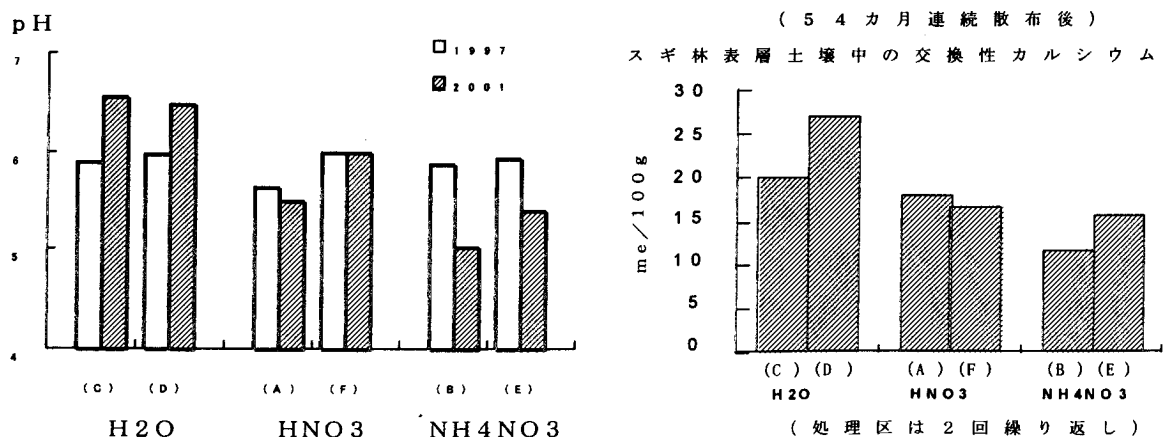


図4 窒素化合物処理による土壌のpHと交換性カルシウムの変化

このように表層土壌は4年経過後に酸性化していたことがわかったが、この期間の土壌の変化の過程を追跡することは難しいので、土壌水の成分の変化でこの間の土壌の変化過程を推測して

みる (図 5)。

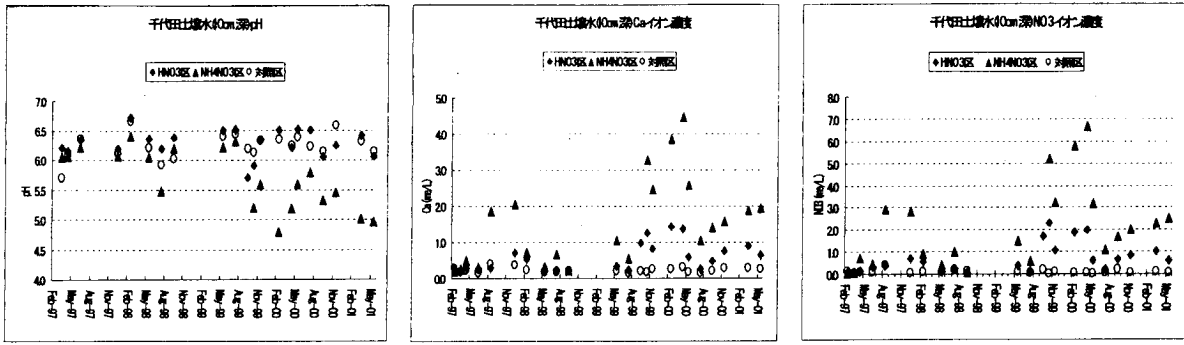


図 5 窒素化合物処理試験地の土壤水の pH およびカルシウム、硝酸イオン濃度の変化

処理開始 3 年目に、硝酸アンモニウムおよび硝酸散布区の土壤水中にカルシウムや硝酸イオンの増加が認められ、硝酸アンモニウム散布区の土壤水の pH が低下しはじめたが、硝酸散布区の土壤水の pH には顕著な低下傾向は見られなかった。3 年目には窒素化合物処理区の土壤中に無機態窒素の集積もみられた。以上のことから、この試験地における処理では、3 年程度で土壤条件に変化が起き始めることがわかった。

イ. 土壤微生物の変化

(ア) 窒素負荷が菌根へ及ぼす影響

スギ根系と関わるアーバスキュラー菌根菌と、根圏や土壤に生息する細菌、特に窒素循環と深く関わる細菌について窒素負荷による増減を調べた。

窒素負荷は、スギの細根を増加させていた。スギの菌根はアーバスキュラー菌根菌によって形成される。そこで菌根表面および菌根内の活性活菌体の持つエルゴステロール量を追跡した。負荷した窒素形態の違いでは、エルゴステロール量は硝酸アンモニウム区にやや多い傾向が見られ、また、同じ処理区内の値を比較すると水散布区より変動幅が大きかった。しかし、サンプル誤差や動物による処理区攪乱の影響が大きく、そのような影響を無視できるほどの劇的な変動値を見ることはなかった。

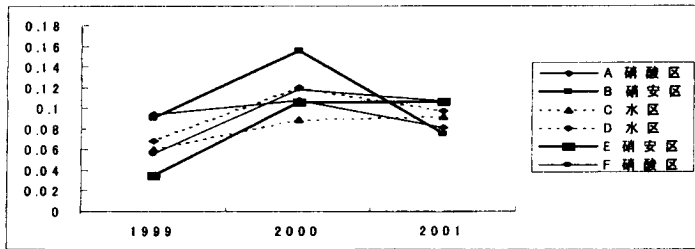


図 6 菌根中のエルゴステロール濃度 (単位: $\mu\text{g} \cdot \text{mg}^{-1} \text{dw}$)

菌種による活性バイオマス量、菌根齢、成熟菌根にみられる最大バイオマス量など、もっと細かい因子間の比較、長期間の追跡が必要かもしれない。細根重量あたりアーバスキュラー菌根菌のバイオマスに大きな変化がなくとも、根量が多くなれば樹体に及ぼす影響が大きいと考えられる。

(イ) 窒素負荷が硝化細菌に及ぼす影響

全体的な細菌数を示す従属栄養細菌数は硝安、硝酸いずれの施与によっても増加していた。すなわち、窒素化合物の負荷が増加することによって、スギ林の土壤中ないし根圏の細菌数は全体

として増加傾向を示すことがわかった。アンモニア酸化細菌はアンモニア態窒素を亜硝酸態に変換する細菌であるが、これは硝酸アンモニウム施与により増加していた。

窒素負荷をかけた後、一定の期間を経過してから測定した細菌フロラは、畑地などと比べると、細菌数の値は小さい。窒素負荷によるスギ根圏および一般土壌細菌数の増加はゆるやかであると思われた。

スギ根面微生物 (54カ月連続散布後)

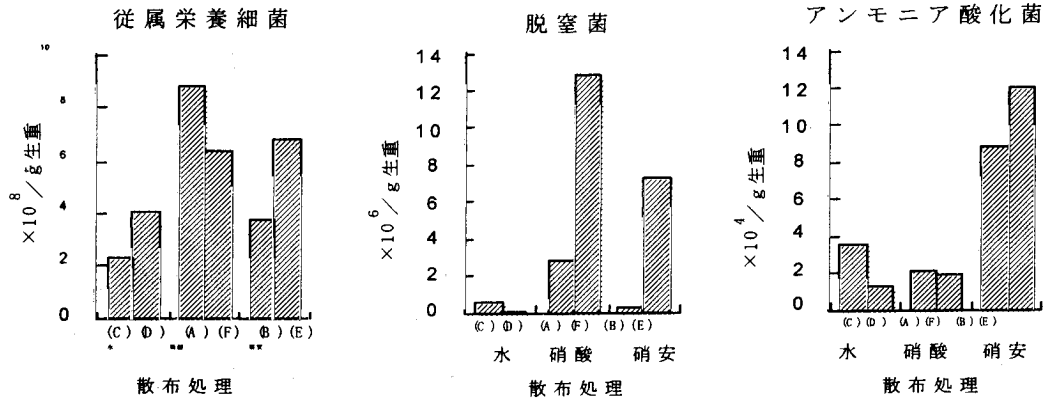


図7 窒素化合物処理が根面微生物量に及ぼす影響

(ウ) 窒素負荷がスギ成木の成長に及ぼす影響

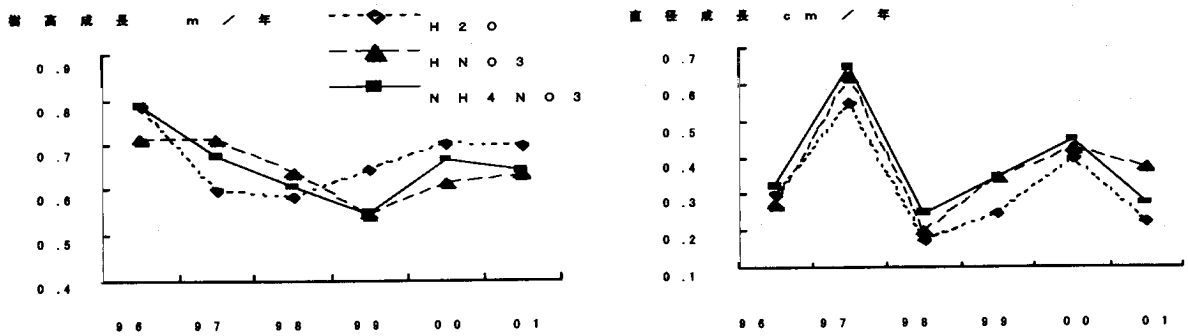


図8 樹高および直径の成長経過

窒素化合物を4年間処理し続けた場合、対照区に比較して、直径成長はやや増加するものの、樹高成長は低下傾向を示していた。

3. 本研究により得られた成果

奥日光の土壌は塩基類が少ないなどの傾向が見られるところもあるが、亜高山帯としては通常程度の程度と考えられる。大真名子衰退地では吸着態硫酸イオンの蓄積が認められ、他の調査地点より多く酸性物質が負荷した可能性がある。衰退の見られる付近の樹木については、葉分析の結果は養分バランスの崩れを示唆するものもあり、根系の不良が認められるものもあったが、土壌条件との関連は今のところ明らかではない。白根山地区で調査した樹木のほぼ全ての根元にナラタケ属菌が存在していることが示された。この調査地のナラタケ属菌はダケカンバの二次性の病原あるいは腐生菌と考えられた。接種試験では、環境条件を整えばダケカンバ林のナラタケ属菌が

ダケカンバに感染する能力があることが推察された。奥日光で採取された穿孔虫から樹木病害性の疑われるいくつかの菌の分布が認められた。亜高山性針葉樹林の衰退に何らかの影響を与えていると考えられた。また、近年奥日光で起きている森林衰退等の植生変化に伴い、さび菌フロラにも影響がでていると考えられた。実験結果より、窒素降下物による土壌の窒素過多条件がさび病の発生程度に影響を与える可能性が示された。

スギ林における窒素化合物の連続負荷の影響として、3年目には土壌水のpH低下などが認められ、また、樹高成長の低下傾向が続いていた。土壌中の微生物はやや増加する傾向が見られた。

4. 引用文献

- 1) 谷本丈夫、劉岩、里道知佳、大久保達弘、二瓶幸志(1996)：奥日光・足尾・赤城山地における森林衰退と立地環境。森林立地38:1-12
- 2) 長谷川順一(1989)：白根山のダケカンバ林の枯死とその原因。日本の生物3:25-28
- 3) 林野庁 (1997) 酸性雨等森林被害モニタリング事業報告(平成2~6年度)平成9年1月、41~64。
- 4) 石塚和裕・的場節子・阪田匡司 (1996) わが国の森林土壌の特性と臨界負荷量、環境庁地球環境研究総合推進費終了課題報告書 C-3 酸性物質の臨界負荷量に関する研究 平成5年度~7年度、112-126。
- 5) 河田弘 (1989) 森林土壌学概論、399pp、博友社、東京。

[研究成果の発表状況]

(1) 誌上発表(学術誌・書籍)

- ① T. Tanikawa, K. Ishizuka, and A. Imaya : J. For. Res., 4, 191-194 (1999)
"Extractable sulfate content in Japanese Forest Soils"
- ② T. Tanikawa and C. Takenaka : J. For. Res., 4, 217-222 (1999)
"Relating sulfate adsorption to soil properties in Japanese Forest Soils"
- ③ M. Takahashi, T. Sakata, I. Ishizuka : Water, Air, and Soil Pollution, 130 : p.727-732 (2001)
"Chemical characteristics and acid buffering capacity of forest soils in Japanese forests."
- ④ 長谷川絵里、河辺祐嗣、河井美紀子 : 52回日林関東支論、121-122、(2000)
「奥日光における樹木衰退とニホンジカによる剥皮害」

(2) 口頭発表

- ① 谷川東子・石塚和裕・今矢明宏・高橋正通 : 第110回日本林学会大会 (1999)
「森林土壌中における硫黄化合物量-ヨウ化水素酸可還元態、リン酸・水抽出態画分-」
- ② 谷川東子・高橋正通・今矢明宏・石塚和裕 ; 日本土壌肥料学会 1999年度北海道大会 (1999)
「森林土壌中における硫黄化合物の形態とその含有量」
- ③ 谷川東子・高橋正通・今矢明宏 : 第111回日本林学会大会 (2000)
「森林土壌中における硫黄化合物の形態とその含有量 - Andisols と Inceptisols の違い -」
- ④ 谷川東子・高橋正通・今矢明宏 : 日本土壌肥料学会 2000年度東京大会 (2000)
「Andisols における硫黄化合物の蓄積」

- ⑤野口享太郎・谷川東子・平井敬三・高橋正通：第 112 回日林学術講、p 215、(2001)
「奥日光における植物群落と土壤化学環境の多様性」
- ⑥長倉淳子・赤間亮夫・溝口岳男・重永英年・岡部宏秋・赤間慶子・山中高史：第 112 回日林学術講、p 592、(2001)
「窒素施用スギ林における土壤水成分の変動」
- ⑦大高伸明・升屋勇人・金子 繁・山岡裕一：日本菌学会第 46 回大会 (2001)
「シラベ・オオシラビソに穿孔する樹皮下キクイムシから分離された 2 種の *Ophiostoma* 属菌」
- ⑧谷川東子・高橋正通・今矢明宏：第 113 回日本林学会大会 (2002)
「Andisols と Inceptisols における無機態硫黄化合物量—吸着態および溶存態硫酸イオンについて—」
- ⑨山岡裕一・後藤秀章・大高伸明・金子 繁・升屋勇人：第 113 回日本林学会大会 (2002)
「奥日光のオオシラビソを加害する樹皮下穿孔虫から分離された *Ophiostoma* 属菌について」

(3) 出願特許

なし

(4) 受賞等

なし

(5) 一般への公表・報道等

なし