

B-6 陸域生態系の二酸化炭素動態の評価と予測・モデリングに関する研究

(3) 土壌生物機能のモデル化と定量的評価

② 土壌微生物相と環境の関係に関する定量的評価

研究代表者 広島大学総合科学部 堀越孝雄

農林水産省農業環境技術研究所

地球環境研究チーム

袴田共之

(委託先) 広島大学総合科学部

堀越孝雄・中坪孝之・内田雅己

笠井佳子・田中敬子

平成8～10年度合計予算額 7,500 千円

(平成10年度予算額 2,261 千円)

[要旨] 温度環境の違いが有機物分解速度と土壌微生物に及ぼす影響を明かにするため、富士山亜高山帯の標高の異なる5地点に分解基質を設置し、消失率、菌類バイオマスおよび呼吸活性の測定を行った。分解基質としては、ろ紙とブナ材のチップを用いた。基質の消失率は標高が高くなるにつれ低くなる傾向が認められた。菌類バイオマスの指標として菌類に特有な膜成分であるエルゴステロールを定量した。標高の低い地点では雪解け後に急速に菌類バイオマスが増加したのに対し、標高の高い地点では菌類バイオマスの増加は遅かった。また、9月以降では、一部を除き、バイオマスの増加は認められなかった。基質のエルゴステロール量あたりの呼吸活性と標高との間には、明瞭な関係は見いだせなかった。以上の結果から、標高による温度条件の違いにより微生物バイオマスが変化し、それが有機物分解速度に影響していることが示唆された。野外のリター中の菌類バイオマスと環境条件との関係を明かにするため、北半球に広い分布域をもつ蘚類のイワダレゴケのリター中のエルゴステロールを定量し、温度環境との関係について検討した。

[キーワード] 温度, 菌類, 土壌, 微生物バイオマス, 分解

1. 序

地球温暖化が微生物による有機物分解にどのように影響するかという問題は、地球上の炭素循環の将来予測において最も重要な部分の一つである。これまで、土壌有機物分解に対する温暖化の影響は、特定のフィールドでの短期集中的な測定や、実験的に温度を変えたときにみられる短期間の微生物活性の変化にもとづいて予測されてきた¹⁾。しかし、長期的な気候変化は、微生物の活性を変化させるだけでなく、微生物群集の組成や微生物バイオマス自体を変化させる可能性がある。地球温暖化にかかわる従来の研究では、微生物相の量的、質

的变化が考慮されていないため、この問題に関する定量的研究は急務である。

Nakatsubo ら²⁾は、亜寒帯を中心に広い分布域をもつ蘚類の一種イワダレゴケを材料とし、そのリターの消失速度と温度環境との関係を調べ、リター消失速度の温度依存性が、温度と微生物活性との関係から予想されるよりはるかに大きくなることを示した。この原因としては、温度条件の違いが、単に微生物活性に影響するだけでなく、微生物の群集構造やバイオマスを変化させ、それらが分解速度に影響を与えている可能性が考えられる。

2. 研究目的

本研究は、気候条件の異なる森林について微生物相やバイオマス、活性を比較することにより、土壤微生物群集に対する温度環境の影響を明かにし、土壤生態系に対する長期的な気候変化の影響を予測することを目的としている。このために、富士山の亜高山帯の標高の異なる5地点に共通の分解基質を設置し、消失率、菌類バイオマスおよび呼吸活性の測定を行った。さらに、亜寒帯を中心に広い分布域をもつ蘚類であるイワダレゴケのリター中の菌類バイオマスを測定し、温度環境の異なる森林の間で比較を行った。

3. 基準物質の消失速度と菌類バイオマス

(1) 調査地と方法

富士山北西斜面の標高 1,500, 1,700, 1,900, 2,200, 2,400m の5地点 (35°23'N, 138°42'-43'E) に調査地を設定した (表 1)。これらの調査地はいずれもコメツガ (*Tsuga diversifolia*) とシラベ (*Abies veitchii*) が優占する亜高山帯針葉樹林内にあり、林床は、1,700m 地点から上の調査地ではイワダレゴケをはじめとする蘚類におおわれていた。一方、1,500m 地点の林床はシダ類が繁茂しており、蘚類はわずかに見られる程度であった。サーミスターセンサー付きのデータロガー (Kadec-U, Kona System, Tokyo) を用いて、標高 2,400, 1,900, および 1,700m 地点における、1996 年 11 月から 1997 年 10 月までの地表面下 15cm の土壤温度を測定した。各調査地の土壤温度は、標高 2,400 m 地点では 1996 年 12 月 1 日から 1997 年 5 月 24 日までの 165 日間、標高 1,900m 地点では 1996 年 12 月 9 日から 1997 年 4 月 14 日までの 127 日間、および標高 1,700m 地点では 1997 年 1 月 4 日から 3 月 21 日までの 77 日間は 0 °C 以下であり、この間土壤は凍結していたものと推測された。

表 1. 調査地の概要.

標高 (m)	年平均気温 ^a (°C)	年平均地温 (°C)	Soil pH(H ₂ O)		優占樹種
			L	FH	
2,400	1.2	3.9	4.7	4.5	<i>Tsuga diversifolia</i>
2,200	2.3	3.9	4.5	4.2	<i>Tsuga diversifolia</i>
1,900	4.1	5.7	4.9	4.3	<i>Abies veitchii</i>
1,700	5.2	7.0	4.8	4.6	<i>Abies veitchii</i>
1,500	6.4	7.7 ^b	5.4	5.1	<i>Abies veitchii</i>

^a 富士山頂と河口湖の測候所のデータより推定.

^b 標高2,400, 2,200, 1,900および1,700地点の地表面下15cmの温度から推定

各調査地における消失速度をリターバック法を用いて調査した。分解基質としては、セルラーゼ活性の指標としてのろ紙 (Advantec No.526) と材の分解の指標としてのブナ材のチップ (岩手県大船渡産) を用いた。ろ紙は 5×10cm に切断, チップはふるいにかけて 1.6 – 4.0mm のサイズにしたものを 60 °C で乾燥させ, メッシュサイズ 1mm のナイロン製のバッグ (9×11cm) に入れた。埋設前の試料の重量は, ろ紙は約 1.6g, チップは約 7.0g とした。これらの基質を, 各調査地の L 層と FH 層にそれぞれ 20 個ずつ埋設した。埋設時期は, 土壌の解凍直後である 1997 年 4 月 26 日 (L 層) および 6 月 11 日 (FH 層) とした。1997 年 7, 9, 11 月および 1998 年 5 月に, ろ紙, チップともに各層につき 5 個ずつ回収し, 約 5 °C で冷却して実験室まで輸送した。これらの試料を -80 °C で凍結したのち, 5 – 6 時間凍結乾燥して, 乾燥重量を求めた。さらに菌類バイオマスの指標として菌類に特有な膜成分であるエルゴステロールを Newell ら⁹⁾の方法をもとに, Kasai と Horikoshi¹⁰⁾にしたがって定量した。

1997 年 9 月に各調査地の L 層から採取したろ紙の呼吸活性を, Bekku ら¹¹⁾の closed chamber 法により測定した。ろ紙は, ハサミで 100 区分に切断した後, 一部 (36 – 240 mg dry wt.) をエルゴステロール測定用に分取した。試料は, 採取時の水分条件のまま, 乾燥重量にして 0.5 – 1.1g を 100ml 容の三角フラスコに入れたのち, 恒温箱に入れ, 5 °C で 7 日間保存した。測定前は, 試料をそれぞれの測定温度で 2 時間以上安定化させた。測定時, フラスコにシリコンダブルキャップで密栓したのち, 3ml のガスを定期的に採取し, 赤外線ガス分析計で二酸化炭素濃度を測定した。測定温度は原則として 15 °C とし, 標高 2,400m と 1,500m の試料については, 3, 5, 10, 15, 20, および 25 °C で測定を行った。

(2)結果

図 1 に L 層と FH 層に埋設したろ紙, チップの残存率の変化を示す。消失率 (%) (100 – 残存率) は一部例外もあるが, 各層に埋設したろ紙, チップとも, 標高が低くなるにつれて増加する傾向が認められた。FH 層のろ紙の 7 月における消失率は標高 2,200m 以上の地点よりも, 標高の低い 1,500m 地点のほうが約 6 倍高かった (図 1b)。7 月から 9 月の高温期には, いずれの標高においても分解は著しく進行した。9 月から 11 月にかけては, 標高 1,900m 地点を除き, 消失率の有意な低下は認められなかった (Scheffe's F, $P > 0.05$)。11 月から翌年の 5 月にかけては, 一部の調査地をのぞき, わずかではあるが消失率は有意に低下した (Scheffe's F, $P < 0.05$)。L 層に埋設したろ紙に関しても, 標高 2,200m の分解が著しく進行した以外は, FH 層と同様の傾向が認められた (図 1a)。

チップの消失率は, ろ紙と比較すると非常に低かった。しかしながら, チップの消失率はろ紙と同様に, 標高の増加にともなって低下する傾向が認められた (図 1c,d)。

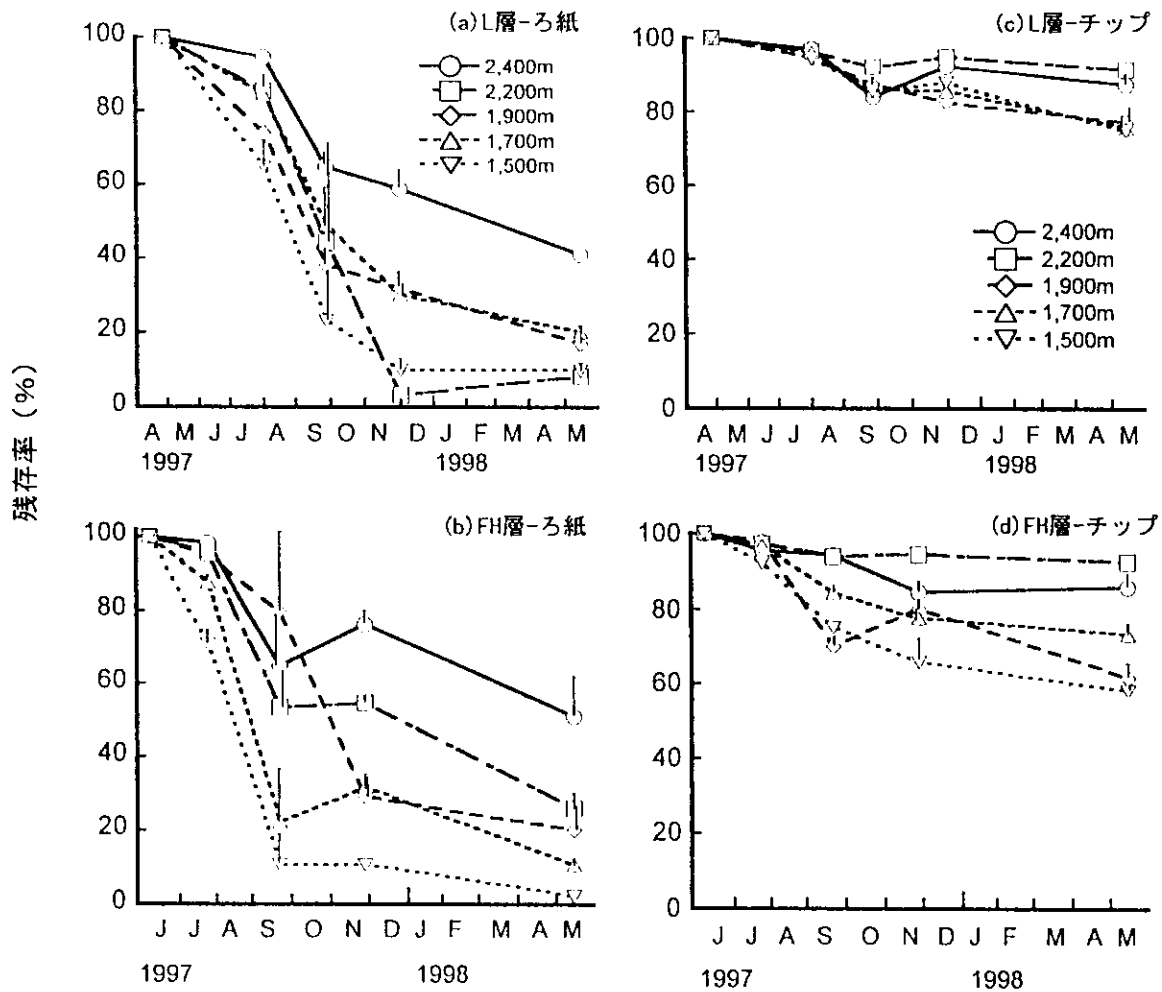


図1. L層とFH層に埋設したろ紙とブナ材チップの残存率の変化
縦バーは標準誤差を示す(n=5).

各層における基質の消失率の対数値と調査地の年平均気温との間には有意な正の相関が認められた(表2). 1998年5月時点での消失率と各調査地の年平均気温との関係から、見かけ上の温度係数 Q_{10} (ある温度のときの消失率と、それから 10°C 上昇したときの消失率の比) を求めた. その結果、L層とFH層に埋設したろ紙の Q_{10} は1.7と7.9、チップは3.7と19.9であり、L層のろ紙を除くと、見かけ上の Q_{10} は4以上の高い値となった.

表2. 消失率の対数値と年平均気温との関係 (n=25).

層位	試料	回帰式	Q_{10}	r	P
		$\log(\text{mass loss}) =$			
L	paper	$1.817 + 0.022\text{MAT}$	1.7	0.574	<0.005
	wood chips*	$0.869 + 0.090\text{MAT}$	3.7	0.720	<0.0001
FH	paper	$1.644 + 0.057\text{MAT}$	7.9	0.702	<0.0001
	wood chips	$0.812 + 0.130\text{MAT}$	19.9	0.749	<0.0001

MAT, 年平均気温 ($^{\circ}\text{C}$)

*n=24

図2にL層とFH層に埋設したろ紙とチップのバックあたりのエルゴステロール量の変化を示す。FH層に埋設したろ紙の7月のエルゴステロール量は、標高2,400mと2,200mで逆転しているが、標高が低くなるほど増加する傾向が認められた(図2b)。エルゴステロール量はいずれの調査地においても9月までは増加する傾向が認められた。標高の低い地点における11月以降のエルゴステロール量は、基質の減少が著しく進行したためか、増加せずに、むしろ減少傾向を示す試料さえ認められた。一方、標高の最も高い2,400m地点のろ紙のエルゴステロール量は、実験終了時まで増加した。

ブナ材のチップのバックあたりのエルゴステロール量の変化は、ろ紙と同様の傾向を示した(図2c,d)。しかし、ほとんどの試料において、チップのエルゴステロール量は、11月まで増加した。標高1,500m地点では、エルゴステロール量は埋設初期から著しく増加し、FH層における11月のエルゴステロール量は、標高1,900m以上の地点よりも、4倍以上も多かった。

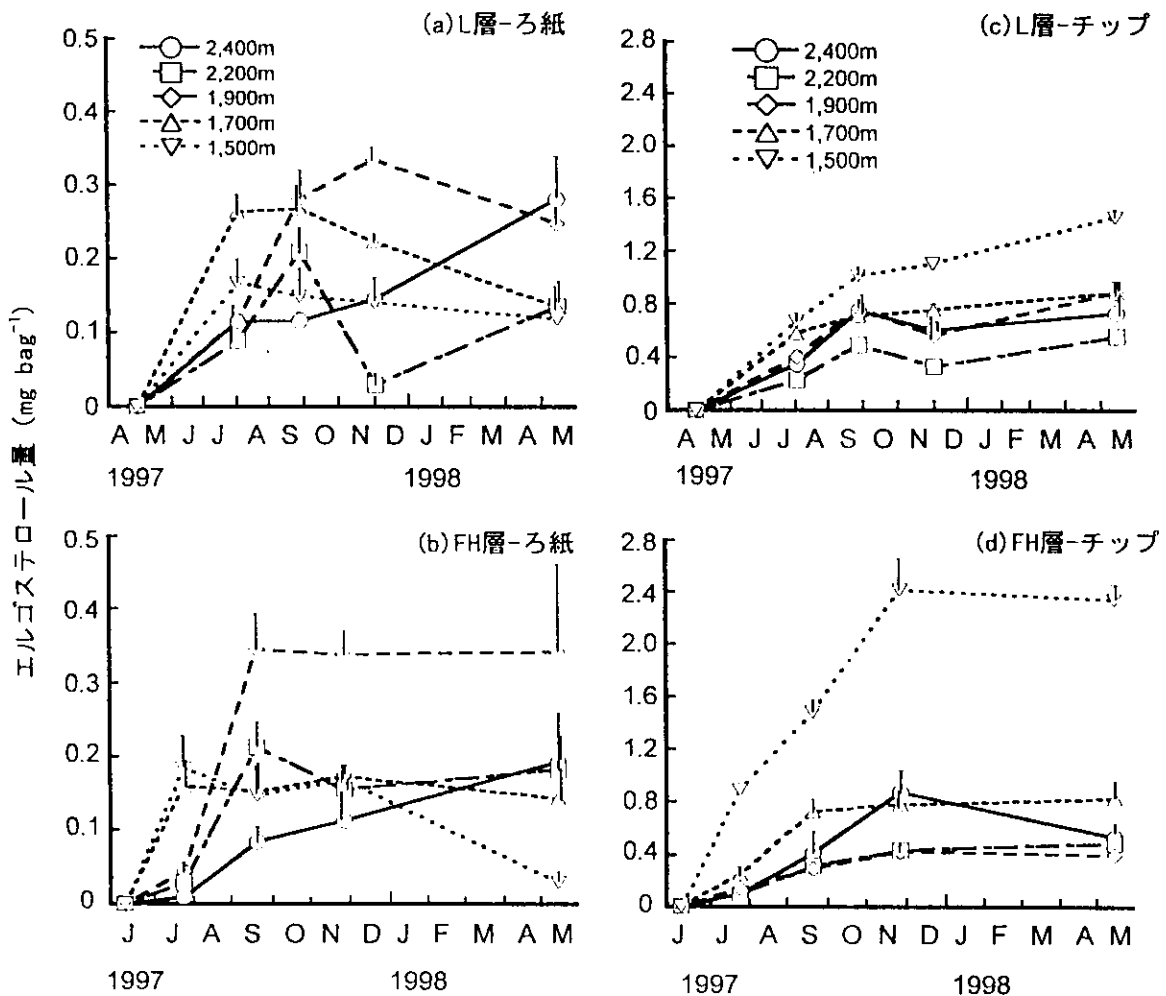


図2. L層とFH層に埋設したろ紙とブナ材チップのバックあたりのエルゴステロール量の変化
縦バーは標準誤差を示す(n=5).

図 3a にろ紙の重量あたりの呼吸速度の温度依存性を示す。標高 1,500m 地点のろ紙の呼吸速度の平均値は、いずれの温度においても標高 2,400m 地点よりも高くなった。しかし、標高の違いによる微生物バイオマスの違いが呼吸速度に影響し、標高 1,500m 地点の呼吸速度が見かけ上高くなっている可能性がある。そのため、呼吸速度の値をエルゴステロール量で除し、エルゴステロールあたりの呼吸速度を求めた。

エルゴステロールあたりの呼吸速度は、標高 2,400 m 地点の方が、1,500m 地点よりも高くなった (図 3b)。温度範囲が 3 – 25 °C のとき、重量あたりのろ紙の呼吸速度から Q_{10} を求めると、標高 2,400m と 1,500m 地点それぞれで 2.1, 2.4 となった。

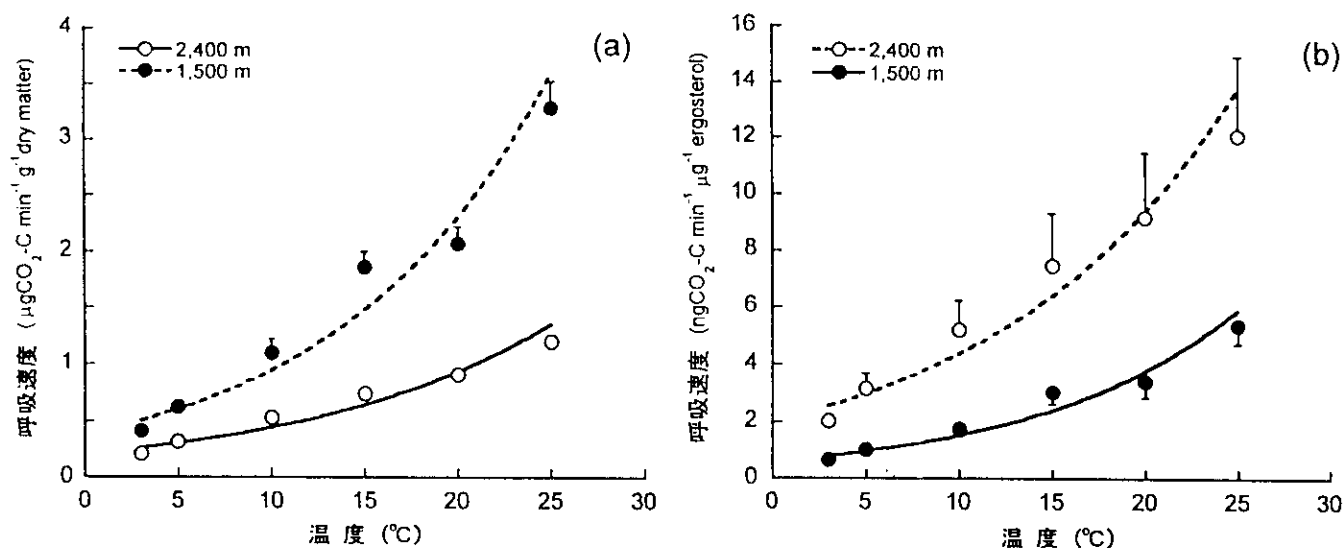


図3. L層のろ紙の呼吸速度の温度依存性

(a) 試料の乾燥重量あたりの呼吸速度.

(b) エルゴステロールあたりの呼吸速度.

縦バーは標準誤差を意味する (n=3).

各調査地に埋設したろ紙の重量あたりの呼吸速度を 15 °C で測定した。呼吸速度は標高が高くなるにつれて低下する傾向が認められた。しかしながら、エルゴステロール量あたりの呼吸速度は、標高との間にある一定の関係は認められなかった。

(3) 考察

本研究では、L層に埋設したろ紙を除くと、消失率から算出した見かけの Q_{10} (3.7 – 19.9) は、微生物の呼吸速度から得られた Q_{10} (約 2) よりも大きくなった。このことから、野外における消失率の温度依存性は、単に微生物活性の温度依存性のみによって説明できないことが示唆された。

分解基質の化学組成が同一であると過程すると、基質の消失率を決定する要因としては、微生物の量や組成と同様に気候要因 (温度と湿度) などがある。本研究では、標高の違いに

よる土壌水分の違いは認められなかった。よって、本調査地における消失率に影響を与える要因としては、無雪期間の長さや微生物の量（バイオマス）および質（組成）の違いが考えられる。例えば、年平均気温が約 4℃異なる標高 1,700m と標高 2,400m 地点では、無雪期間の長さは88日間も異なっていた。さらに、菌類バイオマスの指標であるエルゴステロール量の測定結果から、菌類バイオマスは、標高が低くなるほど急速に増加することが推察された。

以上から、亜高山帯のような寒冷な地域では、温度環境の変化は、雪解け時期や積雪期間に影響を与え、雪解け時期や積雪期間の変化が、菌類のバイオマスに影響していることが推察された。さらに、標高が異なっても呼吸速度の温度依存性は同程度であったことから、菌類バイオマスの変化が、リターの分解速度に影響を与える可能性が推察された。このため、本調査結果を用い、野外の長期的な気候条件の変化における分解活性以外の要因が、土壌有機物の分解速度にどれほどの影響を与える可能性があるのかをシミュレートした。1年間の分解速度(R)をシミュレートする式としては、

$$R = \sum_{n=1}^k R_0 \times Q_{10}^{(T-T_0)/10} \dots\dots (1)$$

という式がよく用いられている。この式は、ある温度(T_0)のときの微生物バイオマスあたりの分解速度(R_0)とその呼吸速度の温度依存性(Q_{10})の関係から一年間($k=365$)の分解速度を推定する。しかし、本研究で指摘したように、温度環境の変化が、無雪期間や菌類バイオマスに影響を与える可能性がある。そこで、式(1)に微生物バイオマス(B)と無雪期間の長さ(k)の2つの要因を考慮した式を以下に示す。

$$R = \sum_{n=1}^k B R_0 Q_{10}^{(T-T_0)/10} \times B \dots\dots (2)$$

ここで、 R_0 は、ある温度 (T_0) におけるバイオマスあたりの微生物活性であり、 Q_{10} はろ紙の呼吸速度の温度依存性から得られた値 (2.1) とした。バイオマスあたりの微生物活性は標高によって違いが認められなかったために、 R_0 は一定であると仮定した。温度(T)は各調査地の地表面下 15cm の土壌温度を用いた。

分解速度のシミュレートは、無雪期間の長さや菌類バイオマスのそれぞれの要因を考慮して次の4つの組み合わせで行った。

- 1)微生物活性は年間を通して認められ、その際の温度依存性 (Q_{10}) が 2 とした場合、微生物バイオマスは温度の影響を受けない (Control)
- 2)微生物は土壌温度が 0℃未満の凍結期間はほとんど活動しないと考え、この間の微生物活性は全く考慮しない。微生物活性の Q_{10} は 2.
- 3)1)の条件に標高の違いによる微生物バイオマスの違いを考慮した場合。
- 4)2)の条件に標高の違いによる微生物バイオマスの違いを考慮した場合。

3)と 4)においては、微生物バイオマスの相対値として、7月のチップのエルゴステロール量を用いた。式(2)から、各標高における年間の分解速度を算出した。消失率の温度依存性

(見かけの Q_{10}) は、それぞれの調査地の年平均気温と、式(2)で算出した値との関係から求めた。

図4にシミュレーションで求めた結果を示す。対照区では、見かけの Q_{10} の値は、ろ紙の呼吸速度から求めた Q_{10} と等しかった(約2)。土壌が凍結しているときの微生物活性はほとんどないと仮定した場合、見かけの Q_{10} は3となった。標高の違いによる微生物バイオマスの違いを考慮した場合の見かけの Q_{10} は、無雪期間の長さを考慮した値よりも、非常に大きくなった。さらに、無雪期間の長さや標高による微生物バイオマスの違いの両方の要因を考慮した場合、見かけの Q_{10} は28と、野外で観察された値(20)よりも著しく大きくなった。

本研究では、標高の違いによるバクテリアや土壌動物の違いを調査していない。しかしながら、本研究結果から、各標高による微生物バイオマスや土壌の凍結期間の長さが、分解速度に多大な影響を与える可能性が示唆された。気候温暖化が現実のものとなったとき、微生物バイオマスや凍結温度が本結果のように変化するならば、温暖化後の消失率は、現在まで行われてきた短期間の研究による予測をはるかに上回ることが推察される。

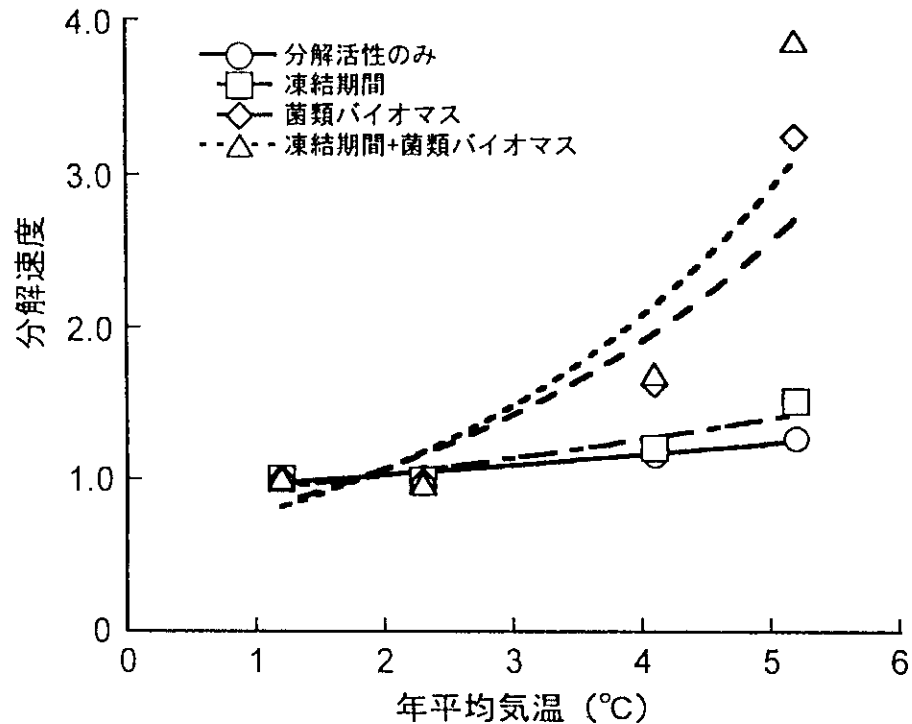


図4. 凍結期間、および菌類バイオマスの変化を考慮した分解速度の温度依存性

4. イワダレゴケリターの消失速度と菌類バイオマス

(1) 試料と方法

蘚類の一種であるイワダレゴケ (*Hylocomium splendens*) は、北半球の中・高緯度地域に広範囲に分布しており、北方林生態系の一次生産量に少なからず寄与している⁹⁾。本種は、毎年、前年に成長したシュートの上に新しいシュートをセグメント状に伸ばすという規則的な成長様式を持つために、年間の成長率とリターの消失率を容易に推定できる。このため、本種は、北方林や亜高山帯林におけるリター分解の指標として用いることができる。

試料の採取は、富士山北西斜面の標高 1,700, 1,900, 2,200, 2,400m の 4 地点、カナダサスカチュウワン州のキャンドルレイク (105°30'W, 53°50'N) 付近のクロトウヒ (*Picea mariana*) 林、および徳島県の剣山の標高約 1400m のブナ (*Fagus crenata*) 林で行った (表 3)。各地点から、15cm×15cm のイワダレゴケを含む L 層を 6 - 7 ブロック採取した。イワダレゴケは毎年前年のシュートの上に新しいシュートを形成するため、それぞれのシュートを切断して乾燥重量を測定した後、Nakatsubo ら²⁾にしたがって、消失率を推定した。また、切断したイワダレゴケのシュート中の菌類バイオマスを Newell ら³⁾の方法をもとに Kasai と Horikoshi⁴⁾にしたがって定量した。

(2) 結果

各調査地におけるイワダレゴケのリターの年間の消失率は、キャンドルレイクが平均約 18%，富士山が 9 - 19%，で、これらの消失率の値は、Nakatsubo ら²⁾の報告と一致していた。剣山の調査地から採取したイワダレゴケのリターの消失率は、約 25%であり、この値は他の調査地よりも有意に高かった。

図 5 に Candle Lake で採取したイワダレゴケのセグメント毎のエルゴステロール含量を示す。イワダレゴケのエルゴステロール含量は、リター部分のみならず、緑色部からも検出され、その量は、乾燥重量 1g あたり 6 - 330 μ g であった。エルゴステロール含量は、3 年目までは増加傾向が認められたが、3 年目から 5 年目に関しては、有意な変化は認められなかった。他の調査地から採取した試料についても、同様の傾向が認められた。

表3. 調査地の概要

調査地	緯度	標高 (m)	年平均気温 ^o (°C)	優占樹種
Candle Lake	53°50' N	500	0.6	<i>Picea mariana</i>
富士山	35°23' N	2,400	1.2	<i>Tusga diversifolia</i>
富士山	35°23' N	2,200	2.3	<i>Tusga diversifolia</i>
富士山	35°23' N	1,900	4.1	<i>Abies veitchii</i>
富士山	35°23' N	1,700	5.2	<i>Abies veitchii</i>
剣山	33°52' N	1,400	7.8	<i>Fagus crenata</i>

^o各調査地付近の測候所のデータより推定

図6にすべての調査地から採取したイワダレゴケの2年生のシュートのエルゴステロール含量を示す。富士山の調査地から採取したイワダレゴケのエルゴステロール含量は、43 – 170 μg だった。富士山では、リターのエルゴステロール含量と標高との間には明瞭な関係は見いだせなかった。しかしながら、標高 2,400m 地点のイワダレゴケのエルゴステロール含量は、標高 2,200m と 1,900m 地点よりも有意に少なかった。キャンドルレイクのエルゴステロール含量は、富士山と同程度だった。一方、剣山は、消失率が最も高かったにもかかわらず、リターのエルゴステロール含量は、富士山の半分以下であった。このことは、先ほどの有機物中の菌類バイオマスが標高の増加にともなって減少するという結果と矛盾する。

この理由としては、微生物の質（組成）が森林タイプによって異なる可能性が考えられる。Mishima ら⁷⁾は、優占している樹種が異なる森林では、微生物バイオマスと比活性（バイオマスあたりの呼吸活性）は有意に異なることを報告している。本研究では、調査に用いたリターはすべての調査地において共通の種（*H. splendens*）である。しかし、剣山は落葉広葉樹林であるのに対し、それ以外の調査地は常緑針葉樹林であることから、剣山の森林タイプは他の調査地とは全く異なっている。それゆえ、剣山における分解者の組成やバイオマスあたりの分解活性は、他の調査地と異なっている可能性がある。

以上の結果から、同じ植物種のリターでも、菌類バイオマスとリターの消失率との間には単純な比例関係はなく、森林のタイプが異なると、菌類のバイオマスが大きく異なる可能性が示唆された。

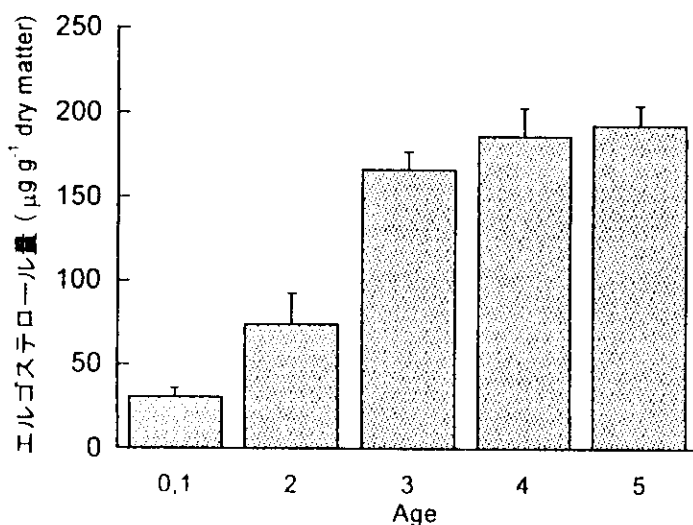


図5. イワダレゴケリター中のエルゴステロール量
縦バーは標準誤差を示す (n=3).

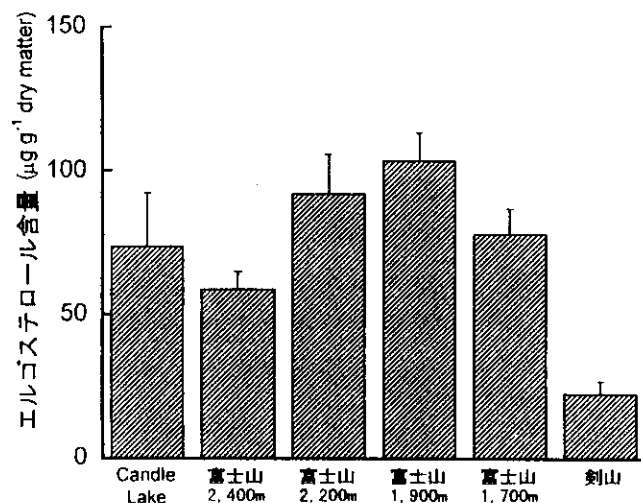


図6. 各調査地における2年目のイワダレゴケリターのエルゴステロール含量
縦バーは標準誤差を示す (n=3~7).

5. まとめ

本研究により、野外における有機物の分解率の温度依存性は、微生物活性の温度依存性とは一致しないことが明らかとなった。この原因の一つとして、積雪期の長さや無雪期の温度条件が微生物の増殖速度、バイオマスに影響し、その結果として有機物分解速度が変化する可能性が示された。さらに、森林のタイプが異なると、菌類のバイオマスが大きく異なる可能性が示唆されたことから、今後は、これらの要因も考慮した温暖化の影響予測が必要と考えられる。

6. 引用文献

- 1) Kirschbaum M. U. F. (1995) The temperature dependence of soil organic matter decomposition, and the effect of global warming on soil organic C storage. *Soil Biology and Biochemistry* 27: 753-760.
- 2) Nakatsubo T., Uchida M., Horikoshi T. & Nakane K. (1997) Comparative study of the mass loss rate of moss litter in boreal and subalpine forests in relation to temperature. *Ecological Research* 12: 47-54.
- 3) Newell S. Y., Arsuffi T. L. & Fallon R. D. (1988) Fundamental procedures for determining ergosterol content of decaying plant material by liquid chromatography. *Applied Environmental Microbiology* 54: 1876-1879.
- 4) Kasai K. & Horikoshi T. (1997) Estimation of fungal biomass in the decaying cones of *Pinus densiflora*. *Mycoscience* 38: 313-322.
- 5) Bekku Y., Koizumi H., Nakadai T. & Iwaki H. (1995) Measurement of soil respiration using closed chamber method; an IRGA technique. *Ecological Research* 10: 369-373.
- 6) Oechel W. C. & Van Cleve K. (1986) The role of bryophytes in nutrient cycling in the Taiga. In: *Forest Ecosystems in the Alaskan Taiga. Ecological Studies* 57 (eds K. Van Cleve, F.S. Chapin III, P.W. Flanagan, L.A. Viereck & C.T. Dyrness) pp. 121-137. Springer, New York.
- 7) Mishima S., Tateishi T., Nakatsubo T. & Horikoshi T. (1999) Microbial biomass and respiration rate of A₀ layers of forests dominated by different tree species. *Microbes and Environments* 14 (in press).

[国際共同研究等の状況]

なし

[研究発表の状況]

(論文)

なし

(学会発表)

内田雅己・中坪孝之・堀越孝雄 (1997) カナダ北方林および富士山亜高山帯林におけるリ

ター分解と菌類バイオマス 第44回日本生態学会大会

内田雅己・中坪孝之・堀越孝雄 (1997) 亜高山帯針葉樹林の土壌中のエルゴステロール含量と微生物バイオマス 第41回日本菌学会大会

内田雅己・笠井佳子・中坪孝之・堀越孝雄 (1998) 亜高山帯針葉樹林における有機物分解活性と菌類バイオマス 第45回日本生態学会大会

Uchida M., Kasai Y., Nakatsubo T., Horikoshi T. & Nakane K. (1998) Effect of temperature condition on decomposition rate of litter in boreal and subalpine forest. VII International Congress of Ecology (Florence)

内田 雅己, 中坪 孝之, 田中 敬子, 中根 周歩, 堀越 孝雄 (1998) 亜寒帯林におけるイワダレゴケの分解と菌類バイオマス 第21回極域生物シンポジウム(国立極地研究所)