関西自然保護機構会誌 29（2）：149－154, 2007

ナラ林の菌類とその保全

大阪市立自然史博物館 佐久間 大 輔

Mycobiota of deciduous oak forest in Japan and its conservation. Daisuke Sakuma (*Osaka Museum of Natural History*)

菌類の機能と生活

菌類は，色鮮やかなキノコのように多くの人の興味を引き，また時に毒キノコとして過剰におそれられる。また，「ばい菌」として細菌やウイルスと区別されずに忌み嫌われることすらある。命名規約に端的に示されるように，生物学的にも過去には植物として扱われてきた菌類も，現代生物学の中では植物とも動物とも異なる真核生物として菌界（KINGDOM FUNGI）に区分されていることが多い（Cavalier-Smith, 2001）。

マルグリスの5界説（Margulis & Schwartz, 1998）は，単純に系統による区分というより生態的な観点が強く，菌類の分解者としての生態系内での役割を強調する。確かに多細胞生物において，体外に酵素を出して周囲のものを吸収するという生活の仕方は菌類を特徴づけるものの一つだろう。しかし，生態系における菌類の作用は死骸や排泄物の分解にとどまらない。他の生物の生体内に入り込んで，酵素を作用させ，共生から寄生まで，様々な関係を結ぶ。入り込む程度も根圏微生物のように表面近くのもの，腸内微生物群集（gut fungi）のような体腔内，内生菌（endophyte）や菌根菌（mycorrhizal fungi）のように細胞間隙に住むものまで様々だが，いずれも宿主生物との相互作用を持ち，生態的に重要な役割を持つ。さらには冬虫夏草や一部の植物病原菌のように他の生物を殺すことも少なくなく（殺生），これらは様々な生物の個体群動態に影響を与えている。菌類の生活は生態系レベルだけでなく，個体群レベル，個体レベル，さらには組織レベルで他の生物との強い相互作用の中にあるといえるだろう。

日本のナラ林はどのような自然なのか，当然ながら，そこに生えている植物やその他のいきものに大きく影響を受けて，菌類相も形成されているはずである。本稿では，特にナラ類に対して密接な関係を持つ菌類について簡単に触れ，その保全に向けた課題について予察的に述べていきたい。

ナラ類を加害する菌類

日本の菌類相はいまだ未解明な部分が多く，その調査収集体制も不十分である。ナラ林は，その中でもどちらかといえば実態のよくわかっていない林の一つだ。マツタケに関わる一連の松林の調査，そしてブナ林や照葉樹林での天然林調査に比べ，ナラ林の本格的な調査はほとんど行われていない。これは少なくとも1970年代の松枯れ流行以前には，コナラ林はほぼすべてアカマツ林との混交であり，純粋なコナラ依存の菌類相を解明することが難しかったなどの理由による。

その中で比較的よく解明されているものに植物

病原菌類がある。植物病原菌は作物の被害防除の観点から多くの研究がなされている。作物上の振る舞いだけでなく，その感染源を探る観点から，野生植物上での広がりも研究がなされている。菌が植物組織に侵入する際には植物側の抵抗反応があるため，それを回避する能力を持つ必要があり，共進化の関係にあることから多くの菌では宿主範囲が限定される。ナラ類を宿主とする植物病原菌も数多くいるが，ここでは葉につく菌として毛さび病，うどんこ病の2種を取り上げ，またドングリに寄生するドングリキンカクキン類について述べるにとどめる。

さび菌類の毛さび病菌がある。さび病菌はその生活環の中で複数の異なる植物に寄生するステージを持ち，しばしば果樹などにも大きな被害をもたらせることから研究が進んでいる。たとえば，リンゴやナシなどのバラ化樹木に大きな被害をもたらすナシ赤星病は，ビャクシンに冬胞子を形成する。こうした宿主の交代は，各宿主が近隣に生育していることが必要となる。すなわち，これらの植物と菌は長い共進化の過程で同じ群集の中に属していたことを示すことになる。上記の例で言えば高山の岩尾根上のビャクシン類とバラ科植物群のような群集であろうか。

毛さび病はナラ類とマツ類を往復する複雑な生活環を持つ。夏胞子及び冬胞子をナラ類の葉の上で形成し，その冬胞子から発芽した小生子がマツ類に感染してマツこぶ病となる。マツの樹幹にふくれたこぶのような症状を形成するマツこぶ病は，晩秋から冬にかけて柄子滴と呼ばれる蜜を分泌し，昆虫により媒介されて有性生殖を行い，さび胞子を形成する。さび胞子以外の胞子はすべて無性生殖によるものだ。さび胞子は，ナラ類の展葉期にあたる3月下旬から4月上旬である（近藤，1975）。ナラ類がマツ属と同じ生態系の中で進化を続けてきた証左とも言うべき存在である。近藤（1975）はさらに接種実験によって，この菌の中にコナラとアカマツを往復するアカマツーコナラ型の系統と，クロマツークヌギ型が存在することを明らかにしている。さらにこれまで同一と扱われてきた北アメリカの菌群と系統が異なる可能性を指摘している。長らく *Cronartium quercuum*（Berk.）Miyabe ex Shirai として北米を中心に北半球温帯に広がっていると考えられつつも問題を指摘され続けたこの菌は，その後の研究を経て Kaneko（2000）により *Cronartium orientale* Kaneko として新たに記載された。この研究によっても，アカマツーコナラ型，クロマツークヌギ型の系統は不完全とされながらも支持されている。東アジアのナラ自然林の来歴を考える上で，非常に興味深い結果といえる。

うどんこ病（白渋病）は，多くの植物に知られる植物病原菌だが，植物種ごとによく分化しており，常緑のものを含めナラ属にも多くの種が知られている。宿主に与える影響は種によって大きく異なっている。Takamatsu et al.（2007）はナラ類に発生するうどんこ病についての28SrDNAをもちいた系統解析と分類研究を進め，ウバメガシ上のうどんこ病 *Erysiphe quercicola* はこれまでに知られていた *E. alphitoides*（狭義）や *E. hypophylla* とことなる特徴を持ち，熱帯樹木数種に不完全世代として感染していることを明らかにするとともに，クヌギ及びアベマキに感染する菌は他の菌群と明確に区分できるとして，*E. hypogena* と命名している。個々の宿主の系統や分布との関係が興味深い。これらの研究の進展によって，菌の側からナラ類を検討する材料提供が深まると期待される。

ナラ類のドングリは高い頻度で昆虫の加害を受けている（Matsuda, 1982）。しかし，この被害をくぐり抜けて落下したドングリにも動物による食害，そして菌害が襲う。ドングリキンカクキン

Ciboria batschiana（Zopf.）Buchw. はナラ類のドングリに生える小さなチャワンタケ型のキノコだが，東欧地域ではドングリに加害する最も重要な菌として知られる（Schröder, 2002; Schröder et al., 2004）。日本でも東日本を中心に発生が知られるが（Iguchi, 1991），コナラの動態にどの程度の影響をもたらしているのかは未解明であるものの，今後明らかにすべき課題である。菌類はしばしば実際の調査による評価を抜きに影響を指摘されるにとどまることも多い。西日本での発見例はそれほど無く，子実体の発生は低頻度にとどまっている可能性はあるが，死亡要因の候補として本菌の可能性を検討してみる価値はあるだろう。

このほかにも実生の死亡要因や，成木の心材腐朽など，様々な生態プロセスに植物病原菌は関与している。ナラ類に特異的なもの，広い宿主範囲を持つもの等様々あるが，いずれもナラ林形成に影響を与えるナラ林の菌類だ。

森林と外生菌根菌，ナラ林では？

植物の細根に共生する菌根には様々なものがあるが，ナラ類を含むブナ科樹種はマツ科同様に担子菌及び子嚢菌（またはこれらの不完全世代）の一部と共生関係を結び外生菌根を形成する。土壌中に広がる菌糸を持ち，細根を包み込む菌鞘とハルティッヒネット（皮層の細胞間の菌糸網）をもつ外生菌根菌は，宿主の栄養塩吸収に大きな影響を持つ。菌糸は植物細胞内には侵入しないものの細根の成長初期から細胞間に入り，細根の形態形成にも影響を与えるなど密接な関連を持つ。このため菌根形成能力を持つ菌群は限られ，それぞれの菌は感染する植物の範囲を宿主特異性として持つ。外生菌根菌を作る植物群はブナ科・カバノキ科・フトモモ科・カエデ科・ヤナギ科・フタバガキ科など広葉樹と，マツ科などの針葉樹であり，

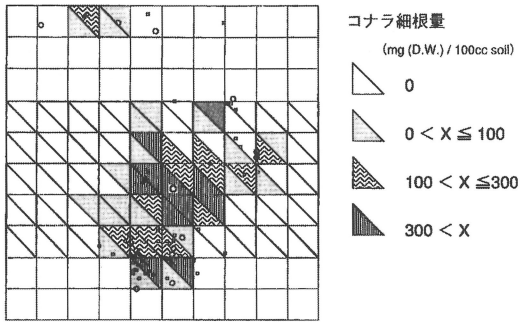


図1． コナラ細根とチョウジチチタケの分布
調査区は一辺20m，図中の○と□は1990年，1991年のチョウジチチタケ発生地点．中心の◎はコナラの根際位置を示す．コナラの細根は三角形に分割した小方形区でサンプリングした土壌100cc あたりの湿重量（5サンプル平均）．

系統的に無関係だが，いずれも森林の優占樹種となる植物だ（Smith & Read, 1997）。ナラ林にもベニタケ科，イグチ科など多くの外生菌根菌の子実体が発生するが，実際，これらのキノコがナラと共生しているのかを確認するのは根気のいる作業となる。図1は，アカマツ林中に単木的に生えるコナラの周りに生えたチョウジチチタケ *Lactarius quietus*（Fr.:Fr.）Fr.とコナラの細根の分布範囲を示したものだ（佐久間, 1994）。チョウジチチタケはコナラの細根の分布範囲に限定して発生している様子がうかがえる。しかし，こうした発生パターンも，地下部を見なければ単に「アカマツ・コナラ林に発生する」と表記されるにとどまり，ナラとの関係はわからない。Molina et al.（1992）は過去の調査をもとに菌根菌の宿主の範囲が狭い（単一属の宿主のみ），中間（科をまたがるが広葉樹のみ），広い（広葉樹，針葉樹両者に菌根を形成）に整理して，外生菌根菌の宿主特異性がどの程度の厳格性を持つのかを示した（表1）。ヌメリイグチ属など，一部に狭い宿主範囲を持つ種群も存在するが，多くの

表1．地上生の外生菌根性担子菌の宿主特異性（Molinaら（1992）をもとに作成）．

		狭い(%)	中間(%)	広い(%)
テングタケ科	テングタケ属	5	35	60
イグチ科	ヌメリイグチ属	90	10	
	イグチ属	20	35	45
	ヤマイグチ属	80	20	
	その他の小属	30	30	40
フウセンタケ科	フウセンタケ属	20	55	25
	ササタケ属	30	45	25
	ワカフサタケ属	25	45	30
	アセタケ属	20	45	35
	チャニセムクエタケ属*	65	35	
オウギタケ科	オウギタケ属	65	35	
	クギタケ属	60	40	
ヌメリガサ科	ヌメリガサ属	35	50	15
ベニタケ科	チチタケ属	40	35	25
	ベニタケ属	25	45	30
ニセショウロ科	ニセショウロ属	25	45	30
キシメジ科	キツネタケ属		20	80
	キシメジ属	20	45	35

＊国内ではほとんど認識されていない。

菌群では単一属の宿主に限定されない比較的広い宿主範囲を持つ。このように既知の認識範囲では外生菌根菌の宿主範囲は種レベルというよりむしろ属レベルといった比較的広い宿主範囲のものが大勢であり（Read, 1997），ナラ属の中で常緑のものを除いたナラ亜属の森林を特徴づける菌根菌はそれほど多くはないように思う。しかしSato et al.（2007）は最近，菌根菌であるオニイグチ属 *Strobilomyces* の菌群を用いて分子的な手法による研究を行い，針葉樹，広葉樹どちらとも共生するといわれてきたこの属の菌の中に，ブナ科のみと共生する系統と，針葉樹・広葉樹のどちらとも共生する系統があることを示した。これらの系統の中には隠蔽種としてみなす程の系統的な違いを持った菌もあったという。この研究のように今後の研究の進展によっては，ナラ林の菌根の独自性がより明確に示される可能性はある。

一方，菌根菌の発生は共生の成立・不成立だけでなく，他の菌との関係によってもきまるため，群集レベルの研究も行われている。植物群集と，その森林に発生した子実体群集を野外観察に基づいて対応づけようとする研究はBills et al.（1986），Villeneuve et al.（1989），Nantel & Neumann（1992）などにより行われている。植物群集，菌類群集とも腐生性の菌や外生菌根性以外の植物も考慮するより，外生菌根性のもののみで相関を見た場合の方がよく説明される等，一定の進展を見せている。しかし，宿主植物群集で菌類相を説明できる範囲はそれほど大きくなく，他の非生物環境も強く影響している。この研究手法はアマチュアも含めた参加が可能であり欧州では比較的盛んに行われ，保全のための基礎データとなっている（Arnolds, 2001）。ただし，子実体観察による菌類相の認識は地下に実際に形成される菌根量や頻度と一致しない，という結果がGardes & Bruns（1996）やYamada & Katsuya（2001）等により主にマツ林について指摘されており，結果の解釈には考慮を要する。

情報収集の必要性：保全の基礎資料として

冒頭にも述べたが，コナラ林の菌類相はマツ林などに比べ未解明な部分が多い。印象としては，マツ林とシイ・カシ林の両方の要素が入り交じり，なかなかこのキノコがナラ林のものだ，と断言しにくいように思うが，これは現在身近に見られるコナラ林がアカマツ林から常緑のシイカシ林へと変化の途上にあるからに他ならないのかも知れない。例えば隣国韓国の極相と理解されるような自然性の高いナラ林にどのような菌類相が生じているのか，比較研究が重要だろう。

また，かつての薪炭林など，林床管理による腐植の少ないコナラ林の菌類相は情報がほとんど無い。アカマツ林については藤田（1989）によって，若齢林から老齢のコナラ混交林にかけてどのような種構成の変化が起こるかが示されている。落ち葉かきが行われていたコナラ林にかつてどのような菌根菌が生えていたのか，保全上の観点からは必要な情報である。これらの研究と並行して現在のナラ林の菌類相の把握は引き続き重要な課題である。博物館はこれらの情報収集に重要な役割を果たすと思われる（吹春, 1999）が，国内的にはようやくインベントリーの機運が動き始めたところである（佐久間, 1999)。菌類の保全は世界的にも，高等植物に比べ既知情報が乏しい中で取り組まざるを得ない状況にある。発生数の多寡だけでなく，発生環境自体の希少性，菌が担う生態系内での機能の重要性など，様々な観点で保全に取り組む必要がある（Moore et al, 2001)。

引用文献

Arnolds, E. 2001. The future of fungi in Europe: threats, conservation and management. In: Fungal Conservation-Issues and Solutions (eds. Moore, D., Nauta, M. M., Evans, S.E. & Rotheroe, M.), 64-80. Cambridge University Press, London.

Bills, G. F., Holtzman, G. I. & Miller, O. K. Jr. 1986. Comparison of ectomycorrhizal-basidiomycete communities in red spruce versus northern hardwood forests of West Virginia. Can. J. Bot, 64：760 768.

Cavalier-Smith, T. 2001. What are fungi? 3-37, In: The Mycota. Vol.VII (eds. D. J. Mclaughlin, E. G. Mclaughlin, & P. A. Lempke), Springer-Verlag, Berlin.

Gardes, M., & Bruns, T. D. 1996. Community structure of ectomycorrhizal fungi in a *Pinus muricata* forest: above- and below-ground views. Can. J. Bot., 74：1572 1583.

藤田博美. 1989. アカマツ林に発生する高等菌類の遷移. 日本菌学会会報, 30(2)：125-147.

吹春俊光. 1999. 調査とインベントリーの両輪－地方博物館の役割－. 日本菌学会会報, 40(1)：49-53.

Iguchi, K. 1991. Notes on Discomycetes in eastern Japan III, *Ciboria batschiana* (Sclerotiniaceae)：A fructicolous discomycetes found on acorns of Quercus (Fagaceae,. Bulletin of the Saitama Museum of Natural History, No. 9：15-20.

Kaneko, S. 2000. *Cronartium orientale*, sp. nov., segregation of the pine. gall rust in eastern Asia from *Cronartium quercuum*. Mycoscience, 41：115-122.

近藤秀明. 1975. マツこぶ病に関する研究－とくに病原菌の生活史，マツに対する感染時期および病原性の変異－茨城県林業技術センター研究報告8. 107pp.

Margulis, L. & Schwartz, K.V. 1998. Five

Kingdoms: An Illustrated Guide to the Phyla of Life on Earth. 520pp. WH Freeman, New York.

Matsuda, K. 1982. Studies on the early phase of the regeneration of a Konara oak (*Quercus serrata* Thunb.) secondary forest: I. Development and premature abscissions of Konara oak acorns. Jap. Jo. Ecol., 32 (3) : 293-302

Molina, R., Massicotte, H. & Trappe, JM. 1992. Specificity phenomena in mycorrhizal symbiosis: community-ecological consequences and practical implications. In: My corrhizal functioning (ed. Allen, MF.), 357-423. Chapman & Hall, London.

Moore, D., Nauta, M. M., Evans, S.E. & Rotheroe, M. 2001. Fungal Conservation-Issues and Solutions. 272pp. Cambridge University Press, London.

Nantel, P. & Neumann, P. 1992. Ecology of ectomycorrhizal-basidiomycete communities on a local vegetation gradient. Ecology., 73 : 99-117.

Read, D. 1997. Mycorrhizal fungi－the ties that bind. Nature, 388 : 517-518.

佐久間大輔. 1994. 植物根系圏と菌根菌の分布. 土と微生物, 44 : 25－32

佐久間大輔. 1999.日本の菌類インベントリーに向けて. 日本菌学会報, 40(1) : 42－43.

Sato H., Yumoto, T. & Murakami N. 2007. Cryptic species and host specificity in the ectomycorrhizal genus *Strobilomyces* (Strobilomycetaceae). Ame. J. Bot., 94 : 1630-1641.

Schröder, T. 2002. On the geographic variation of *Ciboria batschiana* (Zopf) Buchwald, the main pathogenic fungus on acorns of *Quercus robur* and *Q. petraea* in Europe. Dendrobiology 47, Supplement: 13-19.

Schröder, T., Kehr, R., Procháazková, Z. & Sutherland, J. R. 2004. Practical methods for estimating the infection rate of *Quercus robur* acorn seedlots by *Ciboria batschiana*. Forest Pathology, 34(3) : 187-196.

Smith, S. E. & Read, D. J. 1997. Mycorrhizal symbiosis 1997. 605pp. Academic Press, London.

Takamatsu, S., Braun, U., Limkaisang, S., Kom-un, S., Sato,Y. & Cunnington, J. H. 2007. Phylogeny and taxonomy of the oak powdery mildew *Erysiphe alphitoides* sensu lato. Mycol., Res. 111(7) : 809-826.

Villeneuve, N., Grandtner, M. M. & Fortin, J. A. 1989. Frequency and diversity of ectomycorrhizal saprophytic macrofungi in the Laurentide Mountains of Quebec. Can. J. Bot., 67(9) : 2616-2629.

Yamada, A. & Katsuya, K. 2001. The disparity between the number of ectomycorrhizal fungi and those producing fruit bodies in a *Pinus densiflora* stand. Mycol. Res., 105 (8) : 957-965.