

利尻島ギボシ沼の後期完新世泥炭から産出した 外生菌根菌 (*Cenococcum geophilum*) の菌核と植生との関係

小林弘和¹⁾・百原 新¹⁾・大森彩瑚²⁾・近藤玲介³⁾・佐藤雅彦⁴⁾

¹⁾ 〒 271-8510 千葉県松戸市松戸 648 千葉大学大学院園芸学研究所

²⁾ 〒 271-8510 千葉県松戸市松戸 648 千葉大学園芸学部

³⁾ 〒 101-8301 東京都千代田区神田駿河台 1-1 明治大学文学部

⁴⁾ 〒 097-0311 北海道利尻郡利尻町仙法志字本町 利尻町立博物館

Fossil Sclerotium (*Cenococcum geophilum*) from the Late Holocene Peaty Sediment and its Relationship with Vegetation in and around Giboshi Pond, Rishiri Island, Hokkaido

Hirokazu KOBAYASHI¹⁾, Arata MOMOHARA¹⁾, Ayako OHMORI²⁾, Reisuke KONDO³⁾ and Masahiko SATO⁴⁾

¹⁾Faculty of Horticulture, Chiba University, 648 Matsudo, Chiba, 271-8510 Japan

²⁾Graduate School of Horticulture, Chiba University, 648 Matsudo, Chiba, 271-8510 Japan

³⁾School of Arts and Letters, Meiji University, 1-1 Kanda-Surugadai, Chiyoda-ku, Tokyo, 101-8301 Japan

⁴⁾Rishiri Town Museum, Senhoshi, Rishiri Is., Hokkaido, 097-0311 Japan

Abstract. Sclerotia of *Cenococcum geophilum*, an ectomycorrhizal fungi, were included with plant macrofossils in peaty sediment distributed along Giboshi Pond, Rishiri Island, north Hokkaido. Almost all of the samples included fossil sclerotia. *Pinus pumila* was possibly the host plant of this fungi based on plant macrofossil data. The distribution of the sclerotia with its highest density in the sediment of ca. 3 ka indicates most favorable condition for *Pinus* and the fungi with the driest soil environments, while decrease of the size and density indicates wetter condition after the stage.

はじめに

ギボシ沼は、利尻富士南東斜面、鬼脇ポン山の約 1200m 北西の標高 540m に位置する沼である。利尻火山は最終氷期に成層火山である利尻富士が形成され、その後約 7000 年前には主要な側火山の活動が終了したとされている (石塚, 1999)。ギボシ沼周辺には、利尻火山の活動の最後のステージである、末期活動に噴出したギボシ沼溶岩流が分布する (石塚, 1999)。ギボシ沼の周辺には泥炭層が堆積しており、そこに含まれる植物遺体を用いて溶岩流が形成された後の植生や古環境の変化を復元するこ

とができる。利尻島内の湿原におけるこれまでの植生変遷の復元は、低地では利尻島北西部の杓形溶岩流 (小杉, 1997) の上に発達した種富湿原 (五十嵐, 2008) や、島南部の爆裂火口内 (石塚, 1999) に形成された南浜湿原と沼浦湿原 (五十嵐, 2006) で行われてきたが、山腹では標高約 125m の姫沼 (中村・山中, 1965; 紺野ほか, 2012) でしか行われていない。今回、調査を行ったギボシ沼は、それらの湿原よりもさらに高標高域に位置する。ここでの植生と土壤環境の変遷は、低標高域の湿地に比べて独特な変遷をたどっている可能性がある。

ギボシ沼の泥炭層からの大型植物遺体分析（大森ほか，2015）の分析の際に，泥炭層の中から *Cenococcum geophilum* という子囊菌が作る菌核が産出した（図1）．菌核とは菌糸が分化してできる硬い塊である．この子囊菌の菌核は黒色の菌糸に覆われた直径0.05-7.0mmの球体で（Trappe, 1962），分解されにくい性質をもつ（Watanabe *et al.*, 2007）．この菌は外生菌根菌で，マツ科やカバノキ科，ヤナギ科など主に木本植物の細根に感染し共生関係を結ぶ菌類である（Smith & Read, 2008）．外生菌根菌の中でも *C. geophilum* は汎世界的に最も広く分布する種で（LoBuglio, 1999），一般に有機物を含むA0層を好んで生育しており（Dickie *et al.*, 2003；Baier, 2006），生産された菌核はA0層以下の鉱物土壌でも分解されずに保存されている（Jonsson *et al.*, 2000；Watanabe *et al.*, 2002；坂上, 2004）．湿地のようにA0層よりも下の土壌や泥炭層が水に浸された嫌気環境だと，細根や外生菌根菌の生育が著しく抑制される（Wurzburger *et al.*, 2004；荏住, 2010）．そのため，そこに含まれる菌核はA0層が形成された時に発生したと考えられ，産出量やサイズは当時の環境を指標すると考えられる．

C. geophilum の菌核は，湿地の堆積物からは普通に産出しており，土壌の乾燥化とともに産出量が増えることが多く（Hughes & Barber, 2004；Feurdean & Bennike, 2008），比較的限られた種の木本植物に感染する（Wang *et al.*, 2006；Smith & Read, 2008）ため，過去の土壌環境や植物相

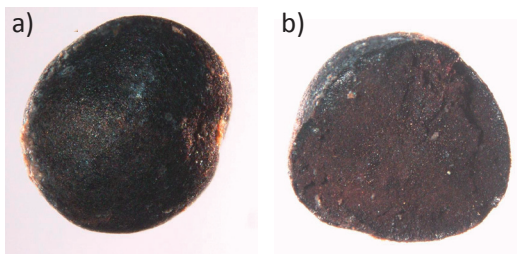


図1. 産出した菌核の形態及び構造.

a); 菌核表面, b); 菌核断面. 棒線は1.0mmスケール.

の推定（Hughes & Barber, 2004；Feurdean & Bennike, 2008）に用いられている．しかし，国内では菌核の産出状況や菌核からの古植生復元を報告したものはほとんどない．海外においても産出状況の報告は多いが，古植生との関係についての議論は極めて少ない．そこで，本研究ではギボシ沼の近くで採取された泥炭層に含まれる *C. geophilum* 菌核の産出状況を報告し，大型植物化石の産出状況と比較し，古環境の変遷や宿主植物との関係について議論を行う．

試料と方法

菌核は，ギボシ沼の南東部のガリーの谷頭付近で採取された大型植物化石分析のための試料から採取した（大森ほか，2015）．試料は露頭からはナイフでブロック状に切り出し，ガリーの底面からは検土杖で採取された．試料はそれぞれ露頭の上端から0-10cm, 10-20cm, 20-28cm, 28-33cm, 33-38cm, 38-45cmの深さの堆積物，検土杖試料はガリー底面の地表から0-10cm, 10-20cm, 20-30cmの深度に分別された．それぞれの試料から，堆積物50cm³をとり，0.25mm目の篩の上に乗せて水洗篩別を行った．篩の上の残渣をシャーレに取り分け，実体顕微鏡下で種実類，葉などとともに菌核を拾い出した．菌核数を数え，すべての菌核の最大直径をマイクロメーターを用いて測定した．

菌核サイズの中央値の違いを比較するためKruskal-Wallis検定により有意差検定を行った．有為な差が認められた場合はSteel-Dwass検定によって多重比較を行った．直径データには，大型植物遺体分析で産出した菌核試料に加え，菌核直径を比較するために新たに洗い出したものも含めた．データ解析にはR 3.1.1（R Core Team, 2014）を用いた．

結果

堆積物50cm³あたりの菌核数は，露頭試料の最下層（深度38-45cm）で最も多く71個であった（表1）．この層位から地表に向かって減少し，直上の深度33-38cmで約半分の34個，深度10-20cm, 20-28cmの層でそれぞれ3個，17個と減少した．

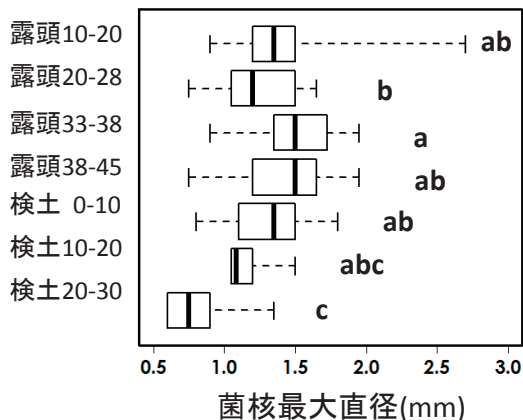


図2. 菌核直径の推移.

箱の中の太い実線は中央値、箱の左端はデータの25%、右端は75%を示し、箱全体の中にデータの半数が含まれている。ひげ(点線)の長さは、最小値から最大値の幅を示す。異なるアルファベットは Steel-Dwass 検定による $p < 0.05$ 水準での有為差を示す。

最深部付近も菌核の量は少なく、検土杖試料 10-20cm, 20-30cm ではそれぞれ6個, 10個であった。

菌核サイズは検土杖試料の最下層から露頭試料最下層へとより上位の地層で大きくなる傾向があった(図2)。検土杖試料 20-30cm 層では菌核サイズの中央値は 0.75mm で、すべての試料の中で最も菌核サイズが小さかった。その直上の検土杖試料深度 10-20cm では 1.09mm、検土杖試料深度 0-10cm では 1.35mm と大きくなり、最大の直径を持つ菌核群は露頭試料深度 33-38cm から産

出した。Kruskal-Wallis 検定は層間のサイズは有為異なることを示した ($\chi^2 = 43.0$, $df = 6$, $p < 0.01$)。Steel-Dwass 検定の結果では露頭試料深度 33-38cm の試料は露頭試料深度 20-28cm の試料よりも顕著にサイズが大きく、それら 2 試料と比較して検土杖試料深度 20-30cm の試料は顕著にサイズが小さい。露頭試料深度 20-28cm ではサイズが小さくなるが、検土杖試料深度 0-10cm 以上の地層では、約 1.2mm 以上の大きさを維持するようになったことが明らかになった。なお、全

表1. 利尻島ギボシ沼の大型植物遺体一覧表

和名	学名	産出部位	露頭試料 (地表からの深度, cm)					検土杖試料 (cm)			
			5-10	10-20	20-28	28-33	33-38	38-45	0-10	10-20	20-30
木本											
ハイマツ	<i>Pinus pumila</i> (Pall.) Regel	葉 短枝 長枝						46	24	1	
リシリビャクシン	<i>Juniperus sibirica</i> Burgsd.	種子						1			
マタタビ	<i>Actinidia polygama</i> (Siebold et Zucc.) Planch. ex Maxim.	種子						3			
キイチゴ属	<i>Rubus</i>	核							6	1	
草本											
スマレ属	<i>Viola</i>	種子						1			
アザミ属	<i>Cirsium</i>	果実						1			
ヤチカワズスゲ	<i>Carex omiana</i> Franch. et Savat.	果実				1					
スゲ属アゼスゲ節	<i>Carex</i> sect. <i>Phacosystis</i>	果実							1		
カサスゲ近似種	<i>Carex</i> cf. <i>dispalata</i> Boott	果実	1								
子囊菌	<i>Cenococcum geophilum</i>	菌核		3	17		34	71	34	6	10

表中の数字は、堆積物 50cm³ あたりの産出個数を示す。

の試料中には、ハイマツの生きた細根端や外生菌根は含まれていなかった

考察

泥炭層に含まれていた植物遺体のうち、外生菌根菌の宿主となる植物は、Wang & Qiu (2006) がまとめた植物の分類群と菌根タイプとの関係を参照すると、外生菌根菌が感染できる樹木はハイマツとリシリビヤクシンのみであり、その他の植物はすべて内生菌根性であると考えられる。ただし、ビヤクシン属を含むヒノキ科樹木は完全な外生菌根性ではなく (Wang & Qiu, 2006)、内生菌根菌を感染させることが一般的である。キイチゴ属も 1 例だけ外生菌根菌の宿主となることが報告されているが、ほとんどは内生菌根菌なので (Wang & Qiu, 2006)、*C. geophilum* の主な宿主樹木はハイマツだと考えられる。ハイマツは試料採取露頭の上の地表に現在分布しているが、土壌試料中にはハイマツの生きた細根端や外生菌根が見られなかったことは、地層に含まれていた菌核は現生のもではなく、泥炭層が形成された時期の A0 層下部に形成された菌核であることを示している。菌核がほとんどの層において出現したことから、調査地とその周辺にはハイマツなどの外生菌根性の樹木が最下層の時代 (3565-3470 cal. yr BP; 近藤ほか, 2015) から継続的に生育していたと考えられる。

露頭試料最下層で採取された 1 試料 (50cm³) に含まれる菌核の数 (71 個) は、既存研究と比べてもやや多い。50cm³ あたり 200 個以上の産出例も稀にある (Stähli *et al.*, 2006; Feurdean & Bennike, 2008) が、多くは 50 個以下である (Rybníčková & Rybníček, 1998; Helmens, 2007; Mighall, 2008; Gedda *et al.*, 2009)。その直上と直下の試料でも 34 個と比較的多かったことや、直下の試料ではハイマツを含む木本植物遺体の産出個数が非常に多いことを考えると、露頭試料最下部 (深度 38-45cm) とその上下の層準では、周辺は比較的乾燥しており、木本植物の生育にとって良好な環境であったと考えられる。

一方、検土杖試料最下層および露頭試料の 33cm

以上の層では、菌核量は少ないが菌核サイズに大きな違いがある (図 2)。Benedict (2011) や Benedict *et al.* (2005) は、マツ科針葉樹の分布量の多い場所では菌核サイズの中央値が約 1mm 程度であるのに対して、マツ科針葉樹が矮性化していたり粗密な場所では 0.5mm 程度と小さくなることを報告し、外生菌根性樹木が少ない草原的な植生であるほど菌核が小さくなることを述べている。したがって、検土杖試料最下層で 0.8mm と小さかった菌核サイズがその上の層では 1mm 以上になり、露頭試料の下半部 (深度 33-45cm) で最大値をとることから、検土試料最下層ではまだハイマツのような先駆的外生菌根性樹木はまばらで、検土杖試料の表層から 20cm 深付近の時代から増加しはじめ、露頭試料最下部 (深度 33-38cm) の泥炭層が形成された時代には現在と同等かそれ以上に樹木が繁茂するようになったと考えられる。

露頭試料の深度 33-38cm より上位の試料では、湿地性植物のスゲ属果実が産出するようになるとともに菌核量とサイズが減少した。既存の植物化石分析では、菌核を多量に含む層にはスゲ属果実がほとんど含まれない傾向が示されている (Hughes & Barber, 2004; Feurdean & Bennike, 2008; Gedda *et al.*, 2009)。また、*Pinus contorta* の優占する林内から、矮性化した *P. contorta* が疎林になりスゲ属やミズゴケ類が優占する湿地までのトランセクトでは *C. geophilum* の菌根は、比較的乾燥した林内では高頻度で出現し、湿地域では菌核を作らない菌根菌 (ヌメリイグチ属 *Suillus tomentosus*) が高頻度で出現するというように、*C. geophilum* の出現が抑制されるという報告 (Wurzburger *et al.*, 2004) がある。これらの事例に基づく、露頭試料上部での菌核量と菌核サイズの減少は、土壤環境の過湿化や、それに伴う、ハイマツ群落の減少によるものと考えられる。

乾燥化を指標する菌核が最も多く産出する深度 38-45cm の露頭試料には、淡水性の藻類が多く含まれている (沢田ほか, 2015)。外生菌根は冠水時には菌根形成を行うことは少なく、菌糸成長を停止して水位低下を待つ (Coutts & Nicoll, 1990)。し

たがって、藻類と菌核が同じ堆積物に含まれているということは、微凹・凸地のような数 cm スケールの局所的な乾燥・湿潤環境が近接していたか、もしくは季節的・年変動的な冠水・乾燥状態が起きていたことが考えられる。また、A0層が雨水によって削節的な増水によって運搬されてきた可能性なども否定できない。いずれにせよ、菌核の産出状況は比較的局所的な環境復元手法であるが、大型植物化石や花粉についての分析結果を参照しながら量やサイズといった尺度で考察を行うことで、外生菌根性樹種の生育状態を推定することが可能だと考えられる。

引用文献

- Baier R., J. Ingenhaag, H. Blaschke, A. Göttlein & R. Agerer, 2006. Vertical distribution of an ectomycorrhizal community in upper soil horizons of a young Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) stand of the Bavarian Limestone Alps. *Mycorrhiza*, (16): 197-206.
- Benedict, J. B., 2005. Rethinking the Fourth of July Valley site: A study in glacial and periglacial geoarchaeology. *Geoarchaeology*, (20): 797-836.
- Benedict, J. B., 2011. Sclerotia as indicators of mid-Holocene tree-limit altitude, Colorado Front Range, USA. *The Holocene*, (21): 1021-1023.
- Coutts, M. P. & B. C. Nicoll, 1990. Growth and survival shoots roots and mycorrhizal mycelium in clonal Sitka spruce during the first growing season after planting. *Can. J. For. Res.*, 20: 861-868.
- Dickie I. A., B. Xu & R. T. Koide, 2003. Vertical niche differentiation of ectomycorrhizal hyphae in soil as shown by T-RFLP analysis. *New Phytol.*, (156): 527-535.
- Feurdean A. & O. Bennike, 2008. Plant macrofossils analysis from Steregoiu, NW Romania: taphonomym representation, and comparison with pollen analysis. *Stud. Univ. Babeş-Bolyai Geol.*, (53): 5-10.
- Gedda B., G. Lemdahl & M. Gaillard, 2009. Late-glacial and Early Holocene environments inferred from a tufa deposit at Fyledalen, S. Sweden. *GFF*, (121): 33-41.
- Helmens K. F., J. A. A. Bos, S. Engels, C. J. Van Meerbeeck, S. J. P. Bohncke, H. Renssen, O. Heiri, S. J. Brooks, H. Seppä, H. J. B. Birks & B. Wohlfarth, 2007. Present-day temperatures in northern Scandinavia the last glaciation. *Geology*, (35): 987-990.
- Hughes P. D. M. & K. E. Barber, 2004. Contrasting pathways to ombrotrophy in three raised bogs from Ireland and Cumbria, England. *The Holocene*, (14): 65-77.
- 五十嵐八枝子, 2006. 利尻島の南浜湿原と沼浦湿原における完新世後期の植生変遷. 利尻研究, (25): 71-82.
- 五十嵐八枝子, 2008. 利尻島の種富湿原における後期完新世の植生変遷史. 利尻研究, (27): 1-7.
- 石塚吉浩, 1999. 北海道北部, 利尻火山の形成史. 火山, (44): 23-40.
- Jonsson L., D. Anders & B. Tor-Erik, 2000. Spatiotemporal distribution of an ectomycorrhizal community in an oligotrophic Swedish *Picea abies* forest subjected to experimental nitrogen addition: above- and below-ground views. *For. Ecol. Manag.*, (132): 143-156.
- 菊住 昇, 2010. 最新樹木根系図説. 誠文堂新光社. 東京. 937pp.
- 近藤玲介・佐藤雅彦・宮入陽介・松崎浩之, 2015. 利尻島, ギボシ沼割れ目火口における AMS¹⁴C 年代. 利尻研究, (34): 61-66.
- 紺野美樹・百原 新・近藤玲介・重野聖之・宮入陽介・佐藤雅彦・五十嵐八枝子・沖津進, 2012. 北海道利尻島姫沼ボーリングコアの最終氷期最再寒冷期以降の大型植物化石群. 植生史研究, (21): 21-28.
- 小杉和樹, 1997. 利尻島種富湿原の現状と保全について. 利尻研究, (16): 83-88.
- LoBuglio K. F., 1999. *Cenococcum*. In: Cairney J.

- W. G. & S. M. Chambers (eds.), *Ectomycorrhizal fungi key genera in profile*: 287-305. Berlin, Germany, Springer-Verlag.
- Mighall T. M., S. Timpany, J. J. Blackford, J. B. Innes, C. E. O' Brien, W. O' Brien & S. Harrison, 2008. Vegetation change during the Mesolithic and Neolithic on the Mizen Peninsula, Co. Cork, south-west Ireland. *Veg. His Archaeobot.*, (17): 617-628.
- 中村 純・山中三男, 1965. 北海道第四紀堆積物の花粉分析学的研究 IV, 礼文島及び利尻島. 高知大学学術研究報告, (14): 47-51.
- 大森彩瑚・百原 新・小林弘和・近藤玲介・佐藤雅彦, 2015. 大型植物遺体に基づく利尻島東南部ギボシ沼周辺の植生変遷. 利尻研究, (34): 79 - 84.
- R Core Team, 2014. R: A language and environment for statistical computing. R foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>. (accessed December 29, 2014)
- Rybníčková E. & K. Rybníček, 1998. Holocene Palaeovegetation and Palaeoenvironment of the Kameničská kotlina Basin (Czechoslovakia). *Fol. Geobot. Phytotax.*, (23): 285-301.
- 坂上伸生・渡邊真紀子・太田寛行・藤 嶽暢, 2002. 非アロフェン黒ぼく土における土壤菌核粒子の分布と土壤化学性との関係. ペドロジスト, (48): 24-32.
- 沢田陽巳・近藤玲介・佐藤雅彦・五十嵐八枝子, 2015. 北海道北部利尻山腹のギボシ湿原における3500年間の植生変遷史. 利尻研究, (34): 67-78.
- Smith S. E. & D. J. Read, 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*. 3rd edth. Elsevier Ltd. London, UK. 787pp.
- Stähli M., W. Finsinger, W. Tinner & B. Allgöwer, 2006. Wildfire history and fire ecology of the Swiss National Park (Central Alps): new evidence from charcoal, pollen and plant macrofossils. *The Holocene*, (16): 805-817.
- Wang B. & Y. L. Qiu, 2006. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza*, (16): 299-363.
- Watanabe M., T. Kado, H. Ohta & N. Fujitake, 2002. Distribution and development of sclerotium grains as influenced by aluminium status in volcanic ash soils. *Soil Sci. Plant Nutr.*, (48): 569-575.
- Watanabe M., H. Sato, H. Matsuzaki, T. Kobayashi, N. Sakagami, Y. Maejima, H. Ohta, N. Fujitake & S. Hiradate, 2007. ^{14}C ages and $\delta^{13}\text{C}$ of sclerotium grains found in forest soils. *SoiSci.Plant-Nutr.*, (53): 125-131.
- Wurzburger N., A. S. Hartshorn & R. L. Hendrick, 2004. Ectomycorrhizal fungal community structure across a bog-forest ecotone in southeastern Alaska. *Mycorrhiza*, (14): 383-389.
- Trappe J. M., 1962. *Cenococcum graniforme* – its distribution, ecology, mycorrhiza and inherent variation. PhD Diss, University of Washington, Seattle, Washington. 143pp.