

別寒辺牛湿原の菌類相とその分布上の特性

神奈川県立生命の星・地球博物館 出川 洋介

日本列島の暖帯、温帯域では、通常、森や草原における植物遺体は、菌類やバクテリア、土壌動物などの働きにより速やかに分解される。しかし、冷温帯域の水分が過多となる立地では植物リターの分解が滞り、これが湿原の主たる生成要因であると解釈されている。従って、高層湿原の成立や生態を理解する上で、分解者の一員である真菌類を研究することは重要な課題であると考えられるが、そのためには、まず湿原にどのような菌類が生息しているのか菌類相を調査しておく必要がある。ミズゴケをはじめ、蘚苔類に生息する菌類について、欧米では古くより着目され、研究例も多い。しかし、日本では、蘚苔類を基質として生活する菌、とくに微小菌類については、殆ど研究に手がつけられていない状況にある。高層湿原の菌類相の研究例として、尾瀬ヶ原における総合調査の一環として菌類相が調べられた例（Kobayasi 1954ほか）がある程度である。同 Kobayasi(1954) の報告では、ミズゴケに発生する3新種を含む9種の高等菌類が報告され、以降、現在までに約20種弱のミズゴケ嗜好性の高等菌類が知られているが、その全貌は未だ明らかではない。

厚岸町の別寒辺牛湿原は、わが国最大の典型的な高層湿原とされ、日本の高層湿原生菌類を調べるのに適切なフィールドと考えられる。ことに冷温帯域に大規模に発達しているという点で、気象条件の似たヨーロッパで記載された分類群との比較検討が可能なためである。

方法

湿原内でも、特に高層湿原の主体をなしているミズゴケ属蘚類のコロニーに関係を持つ菌群を対象として、以下のような調査を行った。分解に関与する微小菌類の解析には、培地上での検討が必要なため、湿原においてミズゴケサンプルの採集を行い、実験室に持ち帰って培養観察を実施した。また、ミズゴケ生体に依存して生活している寄生性の菌については、培養による検討が不可能なため、現地での野外調査により可能な限りの子実体検出を試みた。調査は、1999年7月に実施した。

1) 培養検討

別寒辺牛湿原において、純粹にミズゴケ属の蘚類（複数種）からなるコロニーを選び、任意にミズゴケ塊10サンプルを採集した。サンプルは冷蔵保存（約4℃）した。この10点のサンプルについて、直接接種法により培養を行って、培地上に出現し、孢子形成に至った菌種について文献に基づき同定を行った。ミズゴケサンプル片を3片ずつ寒天培地上（ニッスイ、コーンミールアガー、9 cm径シャーレにて作成）に接種し、室温下で2週間培養した。

2) 野外調査

1999年7月別寒辺牛湿原において、野外観察を行い、特に湿原のミズゴケ群落上に子実体を形成している菌類を直接採集した。併せて、ミズゴケ群落以外の立地、基質に発生している菌についても調査を行った。採集物は、乾燥標本もしくは、必要に応じて、70%エタノールにより液浸標本として保管した。標本について、光学顕微鏡観察を行い、文献に基づいて種を同定した。

3) 動物糞生菌群の検討

別寒辺牛湿原及びその周辺域において、エゾシカの糞をサンプリングした。持ち帰った糞試料は、アイスクリームカップ（9 cm径、5 cm高）中に保存し、適宜保水をして湿度を保ち、湿室培養を行って、出現してくる菌を観察した。

結果および考察

1) 培養法による検討結果

培養法によるミズゴケサンプルの処理により、腐生性の微小菌類13種（一部亜属等種群を含む）、菌寄生性の微小菌類1種の計14種が確認された。その種構成と出現頻度を表1に示す。個々の種についての分類学的コメントは付表に記した。

出現菌種数及び出現頻度の過半数を占めたのは接合菌門ケカビ目のクサレケカビ科 (Mortieriaceae) の菌類であった。図1, 2にミズゴケサンプルを培養中の培地の写真を示したが、クサレケカビ科の特徴である顕著な花びら状のコロニーが優勢に発達している状況が認められる。同科の菌類は貧栄養条件を好み、土壌や分解末期のリターなどに広く分布することが知られている (Domsch et al. 1980)。湿原において緩やかなミズゴケのリター分解に携わっている主役はこの科の菌類と考えられる。

このうち特に発生頻度の高かった *Mortierella turficola* Ling Yong は1930年にフランスより記載された種である。1976年にドイツのミズゴケ湿原より得られた株に基づいて再記載され、ヨーロッパ各地において、やはりミズゴケ湿原の優占種として生育することが報告されていたが、日本よりの報告例は無かった。今回の調査で、日本においても同様なハビタット下に、やはり優占種として生育することが確認された。

他のカビに寄生して生育する菌生菌類のハリサシカビ属は、優占的に生育している *Mortierella* 属や *Mucor* 属の菌を宿主として発生してきたものと考えられる。

卵菌類の *Pythium* sp. は、鞭毛を有す遊走子を形成する水生菌類の一種である。湿原や溪流中には高頻度に生息しているものと想定されるが、その検出にはそれにあった釣菌法を適用する必要があるため、実際にはもっと多量に生育している可能性がある。

この他に出現してきた、*Mucor*, *Trichoderma*, *Penicillium*, *Acremonium* 属の菌はいずれも、典型的な土壌菌類の代表例として知られ、森林や草原の土壌また、リターなどから極めて普通に分離される菌類である。このことから、ミズゴケ湿原の微小菌類相は、種構成自体に特異性はなく、通常の土壌菌類相と共通性が高いが、その生育、分解の活性が物理的条件によって弱められているものと考察される。ただし、クサレケカビ科の菌について詳細にその種組成を検

討した結果、通常の土壌やリターには普通ではない *Mortierella turficola* という種が、ミズゴケ群落の優占種として出現した点で特徴的であり、これはヨーロッパと共通であった。

2) 野外調査による結果

今回の調査で明らかになったケコガサ属の一種 *Galerina* sp.、ガマノホタケ属の一種 *Typhula* sp.、ニセクロチヤワンタケ属の一種 *Pseudoplectania sphagnophila* などは、ミズゴケに特異的に発生するものと考えられ、生きたミズゴケよりわずかな栄養を得て弱寄生生活をしているものと想定される。ケコガサ属の一種 *Galerina paludosa* では Readhead (1979) により、吸器による弱い寄生性が報告されている。また、ヨーロッパの湿原から稀に報告されていた *Pseudoplectania sphagnophila* は、今回の調査で東アジアにも分布することが明らかになった。同種について培養を試行したが、子嚢胞子の発芽は認められず、やはりミズゴケに対する寄生性を有しているものと考えられた。ミズゴケに対して特異性や嗜好性を示す種は、湿原の菌類相を特徴づける要素と考えられるが、このような湿原固有の菌類がどれくらいあるのか、その全貌はまだ明らかにはされていない。培地上では生育できない種或いは、培地上で孢子形成に至らない種の菌類を検出するには野外調査を行い、直接子実体を採集せねばならない。特に担子菌類の多くはこれらのケースに該当するが、子実体の発生期間は限定されているため、菌類相の全貌を明らかにするには、今後更に調査を進める必要がある。

3) 動物糞生菌群の検討結果

湿原内で採集したエゾシカの糞からはミズタマカビ、スライカビなどの糞を好むカビ（糞生菌類）が確認された。これらの菌類は、糞が落とされるとその上で孢子を形成するが、自ら孢子を射出する機構を持っているものが多い。そして、射出された孢子は、しばしば互いにまとまって塊をなし、粘着性を持つために付近の植物の葉などに付着する。孢子が付着した植物を食べた動物の消化管内で、体温や酵素の刺激を受けて孢子の発芽が促進され、糞が体外に排泄されるとそこで再び孢子を形成するという巧みな生活様式を発達させている。別寒辺牛湿原のエゾシカの糞からは、接合菌門のミズタマカビ属の一種 (*Pilobolus crystallinus*) が優占的に発生してきた。

Kirk 1992 は、ミズタマカビ科の分布について論じ、同科のミズタマカビ (*Pilobolus*) 属の種が、亜熱帯から冷温帯域にまで広くコスモポリタンに分布するのに対して、同科の *Pilaira* 属、*Utharomyces* 属がそれぞれ、ほぼ回帰線に相当するヤシ属植物分布北限線 (Palm line) を境に、その分布を南北に異にしているということを指摘した。本邦からは、*Pilobolus* 属の他、*Utharomyces* 属が唯一、東京都の市街地より一度報告されたことがあるのみ (Mikawa, 1979) で、*Pilaira* 属の分布は知られていない。厚岸町を含む北海道東部から北部の気象条件は、同、*Pilaira* 属菌の生育が十分に可能な地域であると考えられることから、今回の調査ではその検出も試みたが、発見することはできなかった。同属は、カムチャッカ半島のオオヒシクイ営巣地に分布することが確認されており (著者未発表)、オオヒシクイの渡りにより北海道にも持ち運ばれて無効分布をしている可能性があるものと考えられることから、今後鳥類の糞を中心に、集中的な検討が望まれる。

引用文献

- Breitenbach & Kranzlin. 1987. Fungi of Switzerland. Vol. 1.
- Dickinson, C. H. & Maggs, G. H. 1974, Aspects of the decomposition of *Sphagnum* leaves in an ombrophilous mire. New Phytol. 73: 1249-1257.
- Domsch, K. H. & Gams, W. & Anderson, A. H. 1980. Compendium of Soil Fungi. Academic Press, London, 859+405 pp.
- Elis, M. B. & Ellis, J. P. 1988. Microfungi on miscellaneous substrates - An identification handbook. 246 pp. The Richmond Publishing, England.
- Gams & Hooghiemstra. 1976. *Mortierella turficola* Ling Yong, Persoonia 9: 141-156
- Kirk, P. M. 1992. Distribution of Zygomycetes - the tropical connection. In Aspects of Tropical Mycology. pp. 91-102.
- Kobayasi, Y. 1954. Sphagnicolous Fungi in the Ozegahara moor. Scientific Researches of Ozegahara Moor, pp. 533-560.
- Largent & Baroni. 1988. How to identify mushrooms to genus VI: Modern genera. Key to genera of mushrooms with species that occur among *Sphagnum*. 277 pp.
- Mikawa, T. A 1979. taxonomic study on Japanese sporangiferous Mucorales (5). Joun. Jap. Bot. 54: 193-203
- Readhead, S. 1979. Parasitism of bryophytes by agarics, Can. J. Bot. 59: 63-67.

表 1. 別寒辺牛湿原のミズゴケ群落サンプルより直接平板法によって出現した菌類

出現菌種 / サンプル番号	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	相対度数(%)*
Zygomycota 接合菌門											
<i>Mortierella turficola</i>	+	+	+	+	+	+		+		+	80
<i>Mortierella verticillata</i>	+	+	+	+	+	+	+		+		80
<i>Mortierella pulchella</i>	+	+						+	+	+	50
<i>Mortierella exigua</i>	+				+		+	+			40
<i>Mortierella elongata</i>			+	+							20
<i>Mortierella alliacea</i>	+										10
<i>Mortierella</i> spp. Subgen. <i>Micromucor</i>		+		+	+			+		+	50
<i>Mucor</i> sp.		+	+		+						30
<i>Syncephalis</i> sp.	+			+							20
Oomycota 卵菌門											
<i>Pythium</i> sp.							+				10
Mitosporic Fungi 不完全菌門											
<i>Verticillium</i> sp.	+	+	+	+	+	+	+	+		+	90
<i>Trichoderma</i> sp.		+		+		+			+	+	50
<i>Penicillium</i> sp.	+	+		+				+	+		50
<i>Acremonium</i> sp.					+					+	20
各サンプルあたりの出現菌種数	8	8	5	8	7	4	4	6	4	6	

*全処理サンプルに占める特定菌の出現サンプル数の相対楕度 (%)

付表 別寒辺牛湿原の菌類相

*印はミズゴケ上に生育していたものを示す。

Zygomycota 接合菌門

Mucorales ケカビ目

Mortierellaceae クサレケカビ科

**Mortierella alliacea* Linnem.

リターなどから分離される種であるが報告例は少ない。

**Mortierella elongata* Linnem.

土壌に広く分布する普通種である。

**Mortierella exigua* Linnem.

Gams & Hooghiemstra (1976) の報告で、ドイツのミズゴケ湿原より、*M. turficola*とともに発生してきたとされている種である。別寒辺牛湿原よりは40%の頻度で出現したが、うち一サンプルよりの菌株は、非常に大型の胞子嚢柄を形成する点で特徴的であった。本種は変異幅の大きな種であるため、今後詳細な分類学的検討が必要である。

**Mortierella pulchella* Linnem.

腐朽木、リターなどより分離される種である。

**Mortierella turficola* Ling Yong

本種は、フランスの LingYong により、ピート土壌より記載されたものであるが、その後その解釈に混乱があった。Gams & Hooghiemstra (1976) は菌株の検討を行い、Wolf (1954)、Turner & Pugh (1961) らによる本種の記録を疑問視し、本種の再記載を行いステータスを明らかにした。同報告ではドイツ、Niedersachsen 付近のミズゴケ湿原の菌類相調査中、*Sphagnum recurvum*, より本種が75-100%の頻度で出現したと報告されている。またDickinson & Maggs (1974) の報告でも、*Sphagnum magellanicum* の洗浄リターより、本種が頻繁に分離されたことが付記されている。別寒辺牛湿原より高頻度で得られた菌株は、Gams & Hooghiemstra (1976) の記載によく一致し、胞子嚢柄の胞子嚢接部には本属では例外的な球形の柱軸を有し、

特徴的な二叉分枝を繰り返す仮根を伴うといった特徴が再現された。同報告では不完全な接合胞子の形成が観察されているが、今回の観察で有性生殖拳動は認められなかった。

**Mortierella verticillata* Linnem.

植物リターや、土壌に広く分布する普通種である。*M. turficola* に加えて、同種と同じく本種が80%の高頻度で検出された点において、ヨーロッパのミズゴケ湿原研究例と異なっている。

**Mortierella* (Subgenus *Micromucor*) spp.

リターなどに広く分布する。

Mucoraceae ケカビ科

**Mucor* sp.

土壌に普通。

Pilobolaceae ミズタマカビ科

Pilobolus crystallinus var. *crystallinus* (Wiggers) Toda

湿原に落下していたエゾシカの糞を採集し、湿室培養したところ極めて旺盛に出現してきた。別寒辺牛湿原以外においても、大別川、厚岸町内のエゾシカ、及び、ウマの糞に広く見出され、厚岸町周辺で最も優占的な糞生菌類の一種と考えられる。大別川では、古い糞の周辺のアシなどの生葉上に胞子塊が付着しているのが観察された。日本ではIndoh (1962) により報告されて以降、広く日本中より知られている種であり、遺伝学の実験材料としても適用されている。

Zoopagales トリモチカビ目

Piptocephalidaceae

Syncephalis sp.

ミズゴケサンプルの培養末期になり、出現した。*Mucor*属

あるいはMortierella属を宿主として発生したものと考えられる。

Oomycota 卵菌門

Peronosporales

Pythiaceae

**Pythium* sp.

培地中で有性生殖器官の形成が認められた。

Basidiomycota 担子菌門

Platygliales

Phygliaeae

Eocronartium muscicola (Pers.: Fr.) Fitzp.

低層湿原部位のヤナギゴケ属の蘚類胞子体上に寄生していた。胞子体全体が白い菌糸に包まれるため、目立つ。担子器の形態からシロキクラゲに類縁の菌群であるとみなされている。日本からは Kobayasi (1954) . により埼玉県兩神山より報告されていたが、今回の調査では、別寒辺牛湿原周辺や、大別川など各所で見出された。Oberwinkler 1992 は、南方系の標本では胞子のサイズが原記載と一致せずや大型であることを指摘しているが、近年本属の分類学的再検討はなされておらず、今後詳細な検討が必要である。

Agaricales ハラタケ目

Tricholomataceae キシメジ科

**Marasmius* sp. ホウライタケ属の一種

ミズゴケ湿原に生育していたその他の樹木のリター等より発生、頻繁に子実体が観察された。

**Omphalina* sp. ヒダサカズキタケ属の一種

ミズゴケより発生。日本からは、本属の菌として

Omphalina sphagnicola (Berk.) Moser ミズゴケサカズキタケが知られているが、*Omphalina*属には古くヨーロッパより記載された種が多い為、同定には慎重を要す。

Cortinariaceae フウセンタケ科

**Galerina* sp. ケコガサタケ属の一種

ミズゴケより発生。本属の菌として日本からは *Galerina tibiicystis* (Atk.) Kuhn. ミズゴケタケ、*Galerina sphagnorum* (Pers.: Fr) Kuhn. ミズゴケタケモドキが知られているが、緑シスチジアが明瞭でない点等により区別される。世界に広く分布する *Galerina paludosa* は、通常、良好に生育しているミズゴケにダメージを与えずに発生することが多いという。*Lyophyllum palustre* (Peck) Singer. が強い寄生性を示して、野外でもミズゴケの死滅部より発生すると対照的であり、ミズゴケの特定の細胞に吸器を形成してわずかに栄養吸収をしているということが Readhead (1979) により明らかにされている。弱寄生性のミズゴケ属特異種と考えられる。

Aphylllophorales ヒダナシタケ目

Typhulaceae ガマノホタケ科

**Typhula* sp. ガマノホタケ属の一種

ミズゴケより発生。ガマノホタケ属は極めて微小な昆棒状の子実体を形成するホウキタケなどの仲間で、リターや材などにしばしば基質特異性を示して発生する菌である。菌核を形成して休眠し、翌シーズンに子実体を発生する種が多いが、今回ミズゴケ上に観察されたものでは菌核は認められなかった。成熟子実体より、培養の試行をしたところ、胞子はわずかに発芽し、菌糸体を形成したが、大別川のフキに発生する別の種などに比べて菌糸成長が著しく遅かった。本属には、雪腐れ病菌として農作物の病原菌としても知られており、北海道で詳細な生態的、生理的研究がなされている。しかし、天然の様々な植物を宿主とする多数の種については日本では殆ど分類学的研究が行われていない。近年本属は Beithier (1976) のモノグラフにより整理がされており、温帯域を中心に65種類が知られているが、

今回の調査で得られたミズゴケ寄生性の種は未同定種である。

Ascomycota 子囊菌門

Dothideales

Botlyosphaeriaceae

Botlyosphaeria sp.

湿原の単子葉植物のリターに埋生的に子嚢果を形成。

Venturiaceae

Venturia sp.

湿原のハンノキのリター上に子嚢果を形成。

Leotiales ズキンタケ目

Hyaloscyphaceae

Dascyphus sp.

湿原のハンノキリター上に発生。

Pezizales チャワンタケ目

Sarcosomataceae クロチャワンタケ科

**Pseudoplectania sphagnophila* (Fr.) Kreisel ニセク

ロチャワンタケ属の一種

高層湿原のブルト上部において、2個体のみ発生が確認された。本種は、ドイツ、スイスのミズゴケ湿原などから稀に発生する種として知られていたもので、盤子器外部の剛毛の形状、側糸の形状等から同定された。クロチャワンタケ属には4種が含まれるが、うちリター生の2種が本邦より既知であった。本種は新産種として本邦フロラに追加される。盤菌類には、蘚苔類のコロニー上に子実体を形成する種がヨーロッパより多数知られているが、日本からはミズゴケ属に発生する盤菌類として、テングノメシガイ属の *Geoglossum hirstum* Pers. が尾瀬より知られていたが、今回の調査では検出できなかった。

Incertae sedis

Acrospermum sp.

フキのリターに発生。

Taphrinales

Taphrinacea

Taphrina coerulescens

湿原周辺の林道のミズナラ生葉に寄生。

Mitosporic Fungi 不完全菌門

**Acremonium* sp.

リター、土壌に普通。

**Trichoderma* sp.

リター、土壌に普通。強いセルロース分解活性を持つ。

**Verticillium* sp.

リター、土壌に普通。

Chlomosporium sp.

湿原周辺の林道脇の土壌表面に発生。

**Sclerotium* sp.

ミズゴケおよびさまざまなリター上に、白色からやや褐色の菌核を形成。

図版

図1, 2, ミズゴケサンプルを3点接種した培養中のコーンミール寒天培地（クサレケカビ科に特徴的な花びら模様のコロニーが目立っている）。

図3, *Pseudoplectania sphagnophila*. 生態写真（伊沢正名氏撮影）。

図4, *Typhula* sp. 生態写真（伊沢正名氏撮影）。

図5, *Eocronartium muscicola*. 生態写真（伊沢正名氏撮影）。

図6, *Pilobolus crystallinus*. 生態写真（伊沢正名氏撮影）。

図7, *Mortierella turficola*. bar=20 μ m. 胞子嚢柄（二叉分枝を繰り返す仮根，頭著な柱軸を有す胞子嚢接部が特徴的である）。

図8, *Mortierella verticillata*. bar=20 μ m. 胞子嚢柄。

図9, *Mortierella pulchella*. bar=20 μ m. 胞子嚢柄。

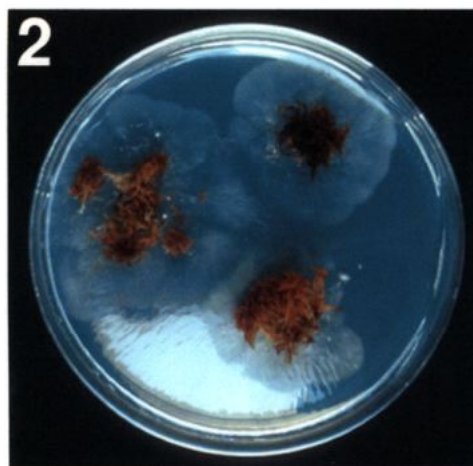
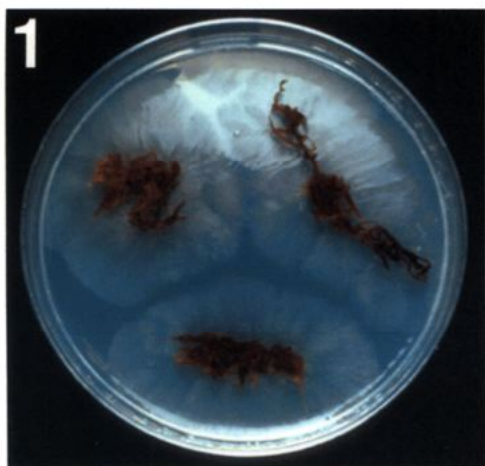
図10, *Mortierella exigua*. bar=40 μ m. 胞子嚢柄。

図11, *Mortierella exigua*. bar=40 μ m; A. 胞子嚢柄, B. 厚壁胞子. サンプルNo. 7 より出現した著しく大型の株。

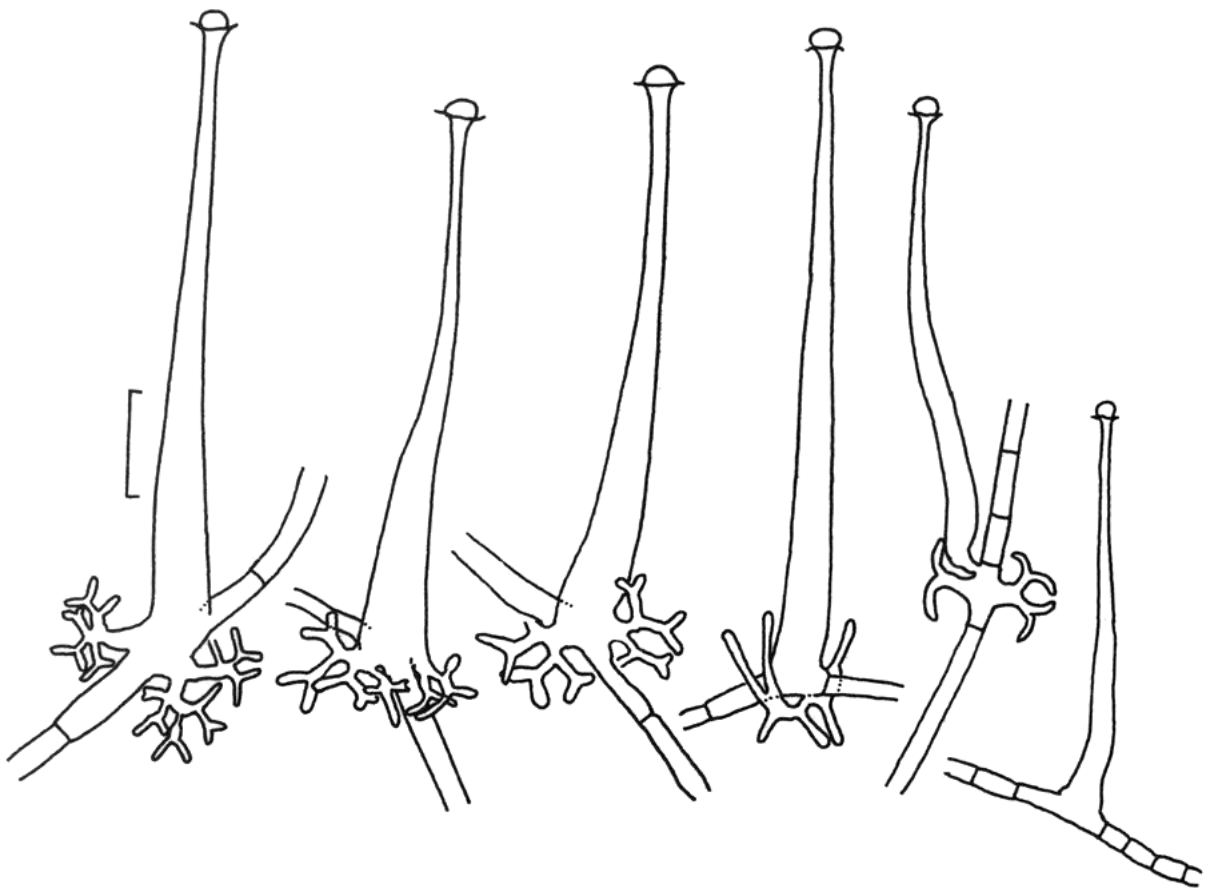
図12, *Pseudoplectania sphagnophila*. ; A. 子実層および托の断面, B. 子実層拡大, bar=40 μ m, C. 子嚢および子嚢胞子, bar=10 μ m, D. 剛毛, bar=10 μ m, E. 側糸, bar=10 μ m.

図13, *Omphalina* sp. ; A. 子実体, B. 傘上皮細胞, bar=40 μ m, C. 担子器, bar=10 μ m, D. 担子胞子, bar=10 μ m.

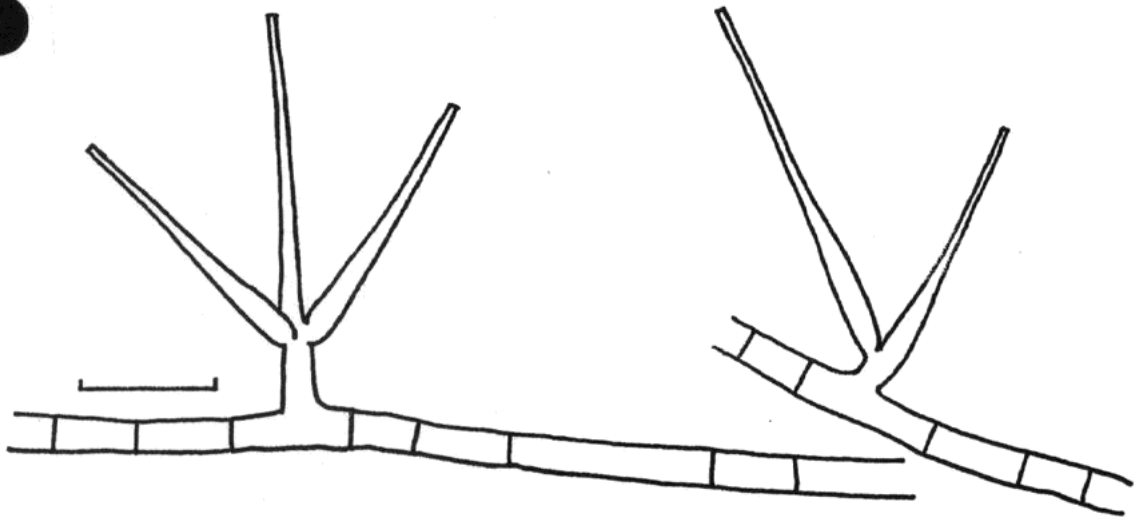
図14, *Galerina* sp. ; A. 子実体, B. 傘上皮細胞（色素沈着あり）, bar=40 μ m, C. 傘上皮細胞の拡大（クランプを有す）, bar=10 μ m, D. 担子器, bar=10 μ m, E. 担子胞子（不明瞭な胞子盤あり）, bar=10 μ m.



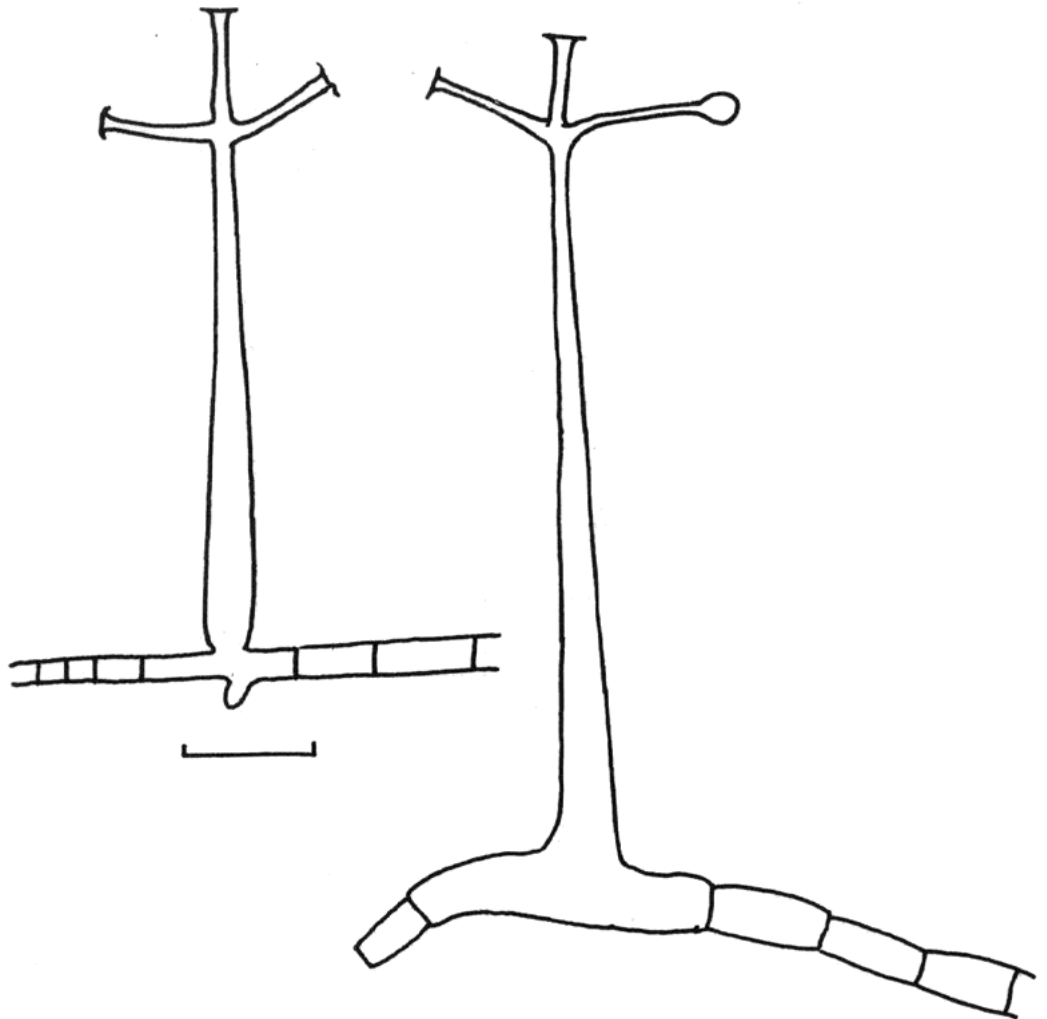
7



8



9



10

