

2022 年度

修士論文

北海道の二次林におけるギンリョウソウ個体群の
サイズ構造と空間分布の年変動

Annual fluctuations on size structure and spatial distribution of
Monotropastrum humile population
in secondary forests in Hokkaido

22131010 永末 透威

TOI NAGASUE

指導教員 地球環境保全学 教授 保原 達

酪農学園大学大学院酪農学研究科

目次	頁
1. 緒言	1
2. 材料と方法	3
2.1 対象種	3
2.2 調査地	4
2.3 調査区の設置	4
2.4 サイズ構造	5
2.4.1 個体数および地上茎数の記録	
2.4.2 個体サイズの計測および頻度分布図の作成	
2.5 繁殖成功における個体サイズの影響	5
2.5.1 形質計測と受粉および結実状況の記録	
2.6 空間分布	5
2.6.1 ギンリョウソウ個体の位置測量および空間分布図の作成	
2.7 ギンリョウソウの分布と生育地における環境要因との関係	5
2.7.1 調査区内における林床植生の記録	
2.7.2 樹木との関係性	
2.7.3 光環境との関係	
2.7.4 土壌環境との関係	
2.8 統計解析	7
2.8.1 調査地内間および調査年間における個体サイズの変動性	
2.8.2 個体サイズのばらつきが繁殖成功に与える影響	
2.8.3 ギンリョウソウの空間構造解析	
2.8.4 ギンリョウソウの分布と生育環境における環境要因との関係性	

目次	頁
3. 結果	9
3.1 開花・結実フェノロジー	9
3.2 サイズ構造	9
3.2.1 個体数と地上茎数の年変動	
3.2.2 各調査地および調査区における調査年ごとの平均植物高	
3.2.3 調査地内間および調査年間におけるサイズ構造の変動性	
3.3 個体サイズのばらつきが繁殖成功に与える影響	12
3.4 空間分布	13
3.4.1 空間分布様式の推定	
3.4.2 調査年間における空間分布の変動性	
3.4.3 個体サイズおよび個体内の地上茎数と空間分布の関係	
3.5 ギンリョウソウの分布と環境要因の分布との関係	17
3.5.1 林床植生	
3.5.2 ギンリョウソウ周辺の樹木構成比	
3.5.3 ギンリョウソウの分布と光環境および土壌環境との関係性	
4. 考察	23
4.1 ギンリョウソウ個体群におけるサイズ構造の年変動	23
4.2 ギンリョウソウ個体群における空間分布の年変動	24
4.3 菌従属栄養植物における生物多様性の保全に向けて	26
4.4 今後の展望	26
要約	27
謝辞	28
引用文献	29

1. 緒言

菌従属栄養植物は、進化の過程で植物にとって生長に必要な炭素資源獲得の基盤である光合成機能を完全にあるいは部分的に失うことを選択し、菌類に依存することで資源を獲得する植物である(Leake 1994, Smith and Read 1997). 植物体における共生菌の機能が明らかではなかった時代には、菌従属栄養植物は腐生植物 *Saprotrophic plants* と呼ばれており、現在でもその名残がある. しかし、Leake (1994)が *Myco-heterotrophic plants* と呼称したことで、日本でも菌従属栄養植物という植物学用語が使われるようになった(山田 2003). 菌従属栄養植物は、12 科 90 属 530 種が熱帯から亜寒帯の湿潤な地域に分布しており(Merckx 2013), ツツジ科, ラン科, ヒメハギ科, リンドウ科, ヒナノシャクジョウ科, コルシア科, アヤメ科, サクライソウ科, ホンゴウソウ科の幅広い植物分類群で確認されている(Leake 1994, Bidartondo 2005). 日本ではおよそ 70 種が分布しており(遊川 2014), 近年においても、菌従属栄養植物の新産地や未記載種が数多く報告されている(Suetsugu 2014, 福永ら 2015, Suetsugu et al. 2016, 末次・加島 2019, 末次ら 2020). 生育特性上、菌従属栄養植物が依存する菌類は、落葉や木材を分解する腐生菌(Yamato et al. 2005)と緑色植物と共生する菌根菌(Leake 1994, Merckx 2013)の 2 種類が挙げられる. 特に後者へ依存する菌従属栄養植物は、菌従属栄養植物－菌根菌－緑色植物から構成される 3 者間のネットワークの構築が生育上欠かせない(Leake 1994). そのため、菌従属栄養植物に関する研究は、植物の炭素獲得機能の解明や種あるいは生物多様性の保全における生物間相互作用の重要性を示す上で注目されている(Whitfield 2007, Selosse and Roy 2009).

国内において菌従属栄養植物は、自然公園法 20 条第 3 項第 11 号の規定に基づき、「特殊な栄養摂取を行う種」として指定植物に選定され、生物多様性の保全上重要な生物と位置付けられている(環境省 2015). これまで、菌従属栄養植物を対象に種の保全および生態情報の蓄積を目的として野外播種試験を用いた取り組みがいくつか報告されているが(辻田・遊川 2008, Hashimoto et al. 2012, Johansson et al. 2017, 伊藤ら 2015, 伊藤ら 2019), 菌従属栄養植物の保全を行うためには、菌類との関係あるいは菌類・樹木との関係に基づいた経年的な種の発生状況の生活史を理解することが重要である. そのため、菌従属栄養植物を対象とした経年的なモニタリングに基づいた個体群構造および個体群動態に関する研究は、菌従属栄養植物の種の保全上重要な生態学的知見を提示できるだろう.

ギンリョウソウは白色の外部形態が特徴的なツツジ科の菌従属栄養植物である(Leake 1994, 大橋ら 2017^a). 本種は、ベニタケ科菌類との特異的な関係が報告されており(Matsuda and Yamada 2003), 根にベニタケ科菌類との共生器官であるモノトロポイド菌根を形成し(Matsuda and Yamada 2003), 森林植生下で樹木と菌類による地下部ネットワークに菌糸を介してアクセスすることで資源の獲得を行う(Smith and Read 1997). 本種は菌従属栄養植物の中でも比較的研究が行われている種であり、生態学的知見の蓄積が見られる. 本種と樹木との関係(Matsuda and Yamada 2003, Yamada et al. 2008), 菌類との関係(Matsuda and Yamada 2003), 送粉者(田中 1978)や種子散布者との関係(Uehara and Sugiura 2017, Suetsugu 2018, Yamada et al. 2021)が中心に報告されており、他生物との生物間相互作用から生活史戦略について様々な議論がされてきた. しかし、直接的かつ経年的なモニタリングに基づいた個体群構造や個体群動態に関する報告はない.

ギンリョウソウと共生関係にある樹木の資源生産量や資源分配は年変動することが知られており(Silvertown 1980, 水井 1991, Kitajima 1994, 寺澤ら 1995, Seiwa 2007, Imaji and Seiwa 2010), ギンリョウソウの発生数(個体数, 地上茎数)や個体サイズに影響することが予想される。また, ギンリョウソウはベニタケ科菌類との特異的な関係(Matsuda and Yamada 2003)が報告されており, ベニタケ科菌類をはじめとした菌根菌の分布は, 土壌環境の変化に強く影響を受けるとされる(Tedersoo et al. 2012)。ギンリョウソウと共生関係にある樹木や菌類の資源量や分布が環境に依存することを考えると, 本種の空間分布は間接的に環境の影響を受けて変動することが予想される。

菌従属栄養植物は個体間で花のサイズや花数にばらつきを示すことが多い(Leake 1994, Wolfe and Krstolic 1999)。Ushimaru and Imamura (2002)と Imamura and Ushimaru (2007)は, ギンリョウソウの花のサイズと受粉成功, 結実成功に有意な正の相関が見られることを示した。植物の花の形態やサイズ, 色, 香りなどの特徴は, 花粉媒介選択により進化したと考えられている(Darwin 1859, Stebbins 1970)。多くの植物種で個体群内における花のサイズは, 大きくばらつくことが知られており(Conner and Rush 1996), 花のサイズが大きい個体はより多くの送粉者を誘引する(de Jong and Klinkhamer 1994, Conner and Rush 1996)。菌従属栄養植物は栄養器官への資源分配が少なく, 繁殖器官に資源の大部分を割り当てるとされるが(Leake 1994), ギンリョウソウの個体サイズが共生する樹木や菌類の資源状況に依存して変動すると仮定した場合, 本種の繁殖成功は花のサイズだけでなく, 個体サイズによっても制限され, ギンリョウソウ生育地における資源状況が個体群維持に影響すると予想される。

ギンリョウソウは特定の樹木や菌類に対して特異性を示す。菌従属栄養植物の希少性は, 送粉共生や種子散布, 菌根共生などの生物的要因の影響を強く受けるとされる(Merckx et al. 2013)ことから, 本種の個体分布は生育地における樹木あるいは菌類の分布に依存すると考えられる。Yamato et al. (2016)は, サクライソウの分布が共生菌の豊富さによって決まることを, ライン状調査区を放射状に設置し, 土壌中の菌根菌群集を定量化することで示した。Yamato et al. (2016)の調査方法は, 調査区内における菌類の分布状況をライン状調査区を独立して複数設置するよりも円形に評価することが可能である。菌根菌の科・属レベルの同定には, 分子生物学的手法を用いる必要があり, 野外調査のみから土壌中の菌根菌の分布を正確に把握することは難しい。しかし, 菌根菌の分布は, 非生物的环境要因の影響を強く受ける(Tedersoo et al. 2012)ことから, ギンリョウソウ生育地において, 放射状調査区を設置し, 光・土壌条件を測定することでギンリョウソウの個体分布における菌根菌の分布の影響を概ね推定できると考えられる。

本研究では, ギンリョウソウ個体群を3年間経年的にモニタリングした記録から, 本種の発生数(個体数, 地上茎数), 個体サイズ, 空間分布の変動性を調べた。加えて, 個体サイズのばらつきが繁殖成功にどのように影響するのか, 個体の空間分布と環境要因の分布にどのような関係があるかを調べ, ギンリョウソウの個体群維持機構を考察した。

2. 材料と方法

2.1 対象種

ギンリョウソウ *Monotropastrum humile* を調査対象種とした(Fig.1). 本種は、ツツジ科ギンリョウソウ属に分類される菌従属栄養性の多年生草本植物である(Leake 1994). ヒマラヤから日本までの東アジア広域に分布しており(大橋ら 2017^a), 国内では全国的に自生が確認されている. 葉緑素を持たないため白色の外部形態が特徴的であり, 茎部は退化した鱗片葉に包まれる. 3月から8月にかけて単一の地上茎を形成し(Tsukaya 1998), 花は地上茎の先に1つ下向きに付ける(大橋ら 2017^a). 個体は単一の地上茎で形成される場合と複数の地上茎で形成される場合があり, 本論文では便宜上, それぞれ“単生個体”“叢生個体”として記載した(Fig.1a, 1b).

ギンリョウソウは, 葉緑素をもたないことから光合成を完全にやめた絶対的菌従属栄養植物である(Leake 1994). 森林植生下では, 地下部でモノトロポイド菌根(ベニタケ科菌類との共生器官)を形成し(Fig.1d; Matsuda and Yamada 2003, Smith and Read 1997), 菌糸により周辺の本木植物と間接的に繋がることで(Smith and Read 1997), 菌根菌を経由して樹木が生産した資源を獲得し, 生育している(Matsuda and Yamada 2003, Bidartondo and Bruns 2002). ギンリョウソウは, ブナ科やマツ科, カバノキ科等の外生菌根を形成する樹木と間接的に繋がる可能性(Yamada et al. 2008)が報告されている.

ギンリョウソウの花は, マルハナバチによる虫媒(田中 1978)の可能性があり, また, 種子はモリチャバネゴキブリ *Blattella nipponica*(Uehara and Sugioura 2017)やカマドウマ類(Suetsugu 2018), アリ類(Yamada et al. 2021)によって散布されているとの報告がある.

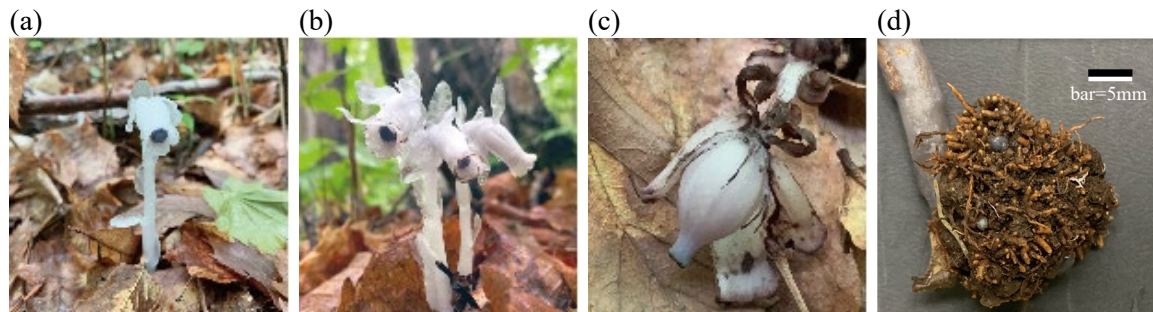


Fig.1 調査対象種であるギンリョウソウ *Monotropastrum humile* の地上部およびモノトロポイド菌根(ベニタケ科菌類との共生器官)の外部形態. (a)単生個体, 2021/5/28 平岡公園, (b)叢生個体, 2021/5/28 西岡公園, (c)結実期の果実部周辺, 2022/6/22 平岡公園, (d)モノトロポイド菌根

2.2 調査地

調査は北海道札幌市にある平岡公園と西岡公園で行った(Fig.2). 平岡公園は清田区に位置する緑地(43° 00' 05" N, 141° 27' 57" E)であり, 1982 年から整備された総合公園である. 公園の周囲は住宅街で囲まれており, 周辺の森林からは分断されている. また, 公園は道央自動車道を挟んで東地区と西地区に分かれており, 本調査は西地区で行った(Fig.2a). 西地区で見られる自然林は, コナラやミズナラを主体とする落葉広葉樹林である. 一方, 西岡公園は豊平区に位置する緑地(42° 59' 15" N, 141° 22' 45" E)であり, 1977 年から整備された特殊公園である. 園内には明治期に月寒川を堰き止めて造られた水源地が見られる(Fig.2b). 公園は焼山(42° 58' 42" N, 141° 23' 41" E)を隔てて白旗山(42° 56' 56" N, 141° 25' 23" E)と連結しており, 自然林はミズナラを主体とする落葉広葉樹林である.

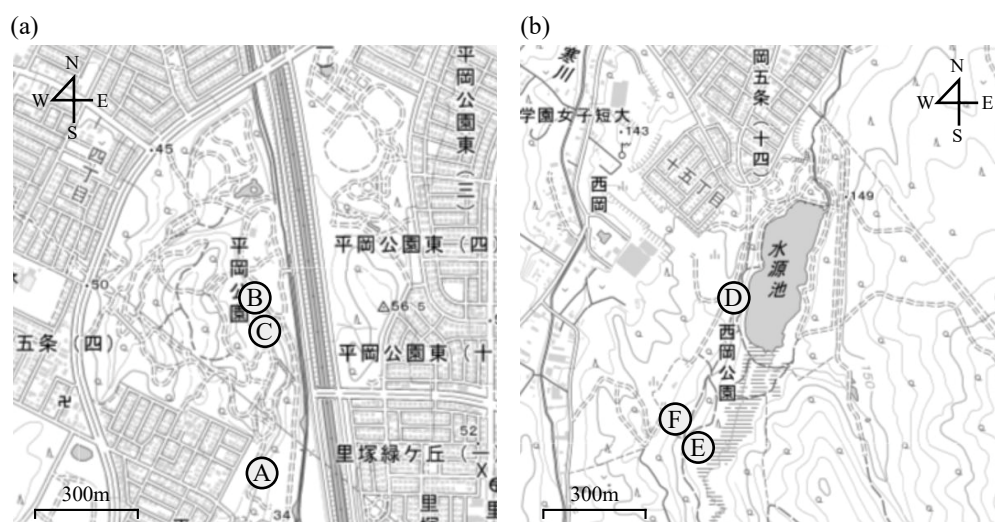


Fig.2 平岡公園(a)と西岡公園(b)における調査区の位置. 図中の A~F は各調査地に設置した調査区の位置を示す. 地理院地図 電子国土 Web (国土地理院 2022)を加工して作成した.

平岡公園と西岡公園は札幌気象台の観測記録によると, 過去 10 年間の年平均気温(mean \pm SE)は $9.57\pm0.12^{\circ}\text{C}$ であり(気象庁 2022), 年平均降水量(mean \pm SE)は $1187.7\pm55.2\text{mm}$ であった(気象庁 2022).

2.3 調査区の設定

2020 年に調査地内を踏査し, 平岡公園と西岡公園いずれも 3 地点でギンリョウソウの群生が確認された. 各調査地の 3 地点において自生するギンリョウソウ個体がすべて含まれるように調査区を設置した(Fig.2). なお, 平岡公園の調査区を調査区 A, B, C, 西岡公園の調査区を調査区 D, E, F とし, それぞれの調査区サイズは, 調査区 A $25\text{m}\times25\text{m}$, 調査区 B $40\text{m}\times15\text{m}$, 調査区 C $10\text{m}\times10\text{m}$, 調査区 D $35\text{m}\times15\text{m}$, 調査区 E $35\text{m}\times15\text{m}$, 調査区 F $40\text{m}\times25\text{m}$ である.

平岡公園と西岡公園のすべての調査区は, ツタウルシが多くみられ, 平岡公園ではコナラとミズナラ, 西岡公園ではミズナラの実生が多い林床植生だった. 平岡公園の調査区 A, B と西岡公園の調査区 E(一部), F はチシマザサが密生しており, 林床の被覆の大部分を占めていた.

2.4 サイズ構造

2.4.1 個体数および地上茎数の記録

各調査地において調査区内に自生するギンリョウソウ個体に標識を付けた。地上茎が単一の場合は単生個体として、複数の地上茎が密生する場合、叢生個体として扱った(Fig.1b)。なお、叢生個体については、地上茎数を別途記録した。

2.4.2 個体サイズの計測および頻度分布図の作成

個体サイズとして、標識を付けた個体の地上茎の植物高を計測した。植物高は、生育地点のリターを避けた状態の地表から地上茎の湾曲部までの長さとし、折れ尺を用いて計測した。本調査は、各年ともにギンリョウソウの開花が確認された6月から7月中旬にかけて行った。

ギンリョウソウ個体群における個体のサイズ分布を調査地間および調査区間で比較するため、3調査区の記録を合わせた調査地全体と調査区ごとの頻度分布図を作成した。

2.5 繁殖成功における個体サイズの影響

2.5.1 形質計測と受粉および結実状況の記録

2022年に調査区内で確認されたすべての地上茎を対象に、個体サイズ、花サイズおよび繁殖成功の指標として受粉成功、結実成功を調べた。個体サイズとして植物高、茎幅、花サイズとして柱頭幅、花柱長、花弁長、萼片長を計測した。受粉成功は柱頭部における花粉粒の付着の有無で判別した。本種は結実期に花糸あるいは花弁が落ちることで花柱部がむき出しの状態になり(Fig.1c)、その後、果実の熟成に伴って花柱部が膨張する(Fig.1c)。そのため、花柱部の膨張の有無を結実成功の指標として記録した。

2.6 空間分布

2.6.1 ギンリョウソウ個体の位置測量および空間分布図の作成

調査区内のすべての個体について、調査区内での水平位置を、牛方式レベルトラコンを用いて測量し、調査区内におけるギンリョウソウの空間分布図を作成した。測量は、2020/7/15、2021/6/10 および 7/2 から 7/3、2022/6/29 に行い、3年ともに同じ基準点を使用した。

2.7 ギンリョウソウの分布と生育地における環境要因との関係

2.7.1 調査区内における林床植生の記録

すべての調査区について、調査区内に出現した林床植物種を記録した。草本植物および樹木の実生を対象とした。調査は2022/6/1から2022/6/15に行った。

2.7.2 樹木との関係性

ギンリョウソウの分布と樹木との分布の関係を明らかにするため、調査区内に生育する胸高直径(以下、DBH) 4.0cm以上の樹木を対象に種同定およびDBH測定、牛方式レベルトラコンを用いた水平位置の測量を行った。調査は2020/11/6から11/8にかけて行ったが、調査時は既に落葉時期であり種同定の精度が低かったため、2021年7月に再度、種同定した。

調査区内の樹木構成比と各ギンリョウソウ個体から半径 2m 以内の樹木構成比を樹種ごとの立木数および胸高断面積(以下, BA)合計より算出した。

2.7.3 光環境との関係

ギンリョウソウの分布と非生物的環境要因との関係を明らかにするため, 2022 年の調査時, すべての調査区内に新たに放射状調査区を設置した(Fig.3). 任意の点を中心として 2.5m~20m のラインを 5 本設置し, 各ラインで等間隔に 5 点の記録地点を設定した。

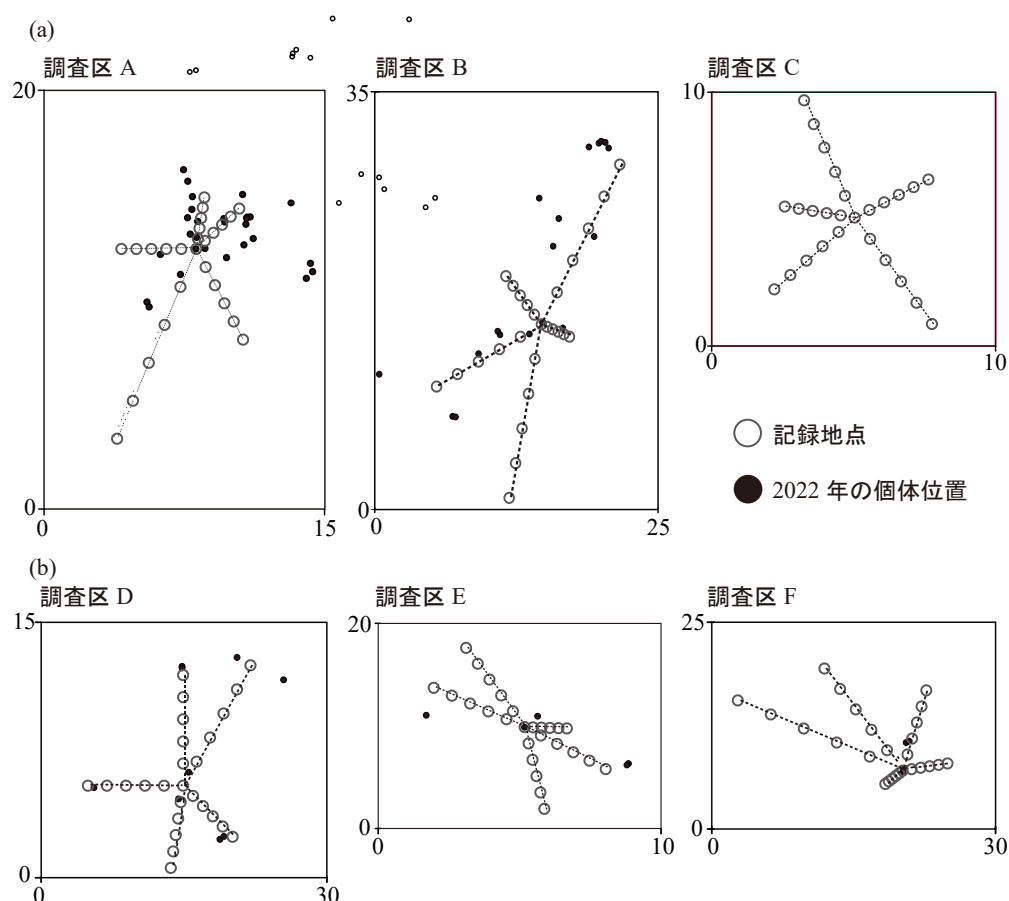


Fig.3 2022 年に平岡公園(a)和西岡公園(b)における放射状調査区の位置. x, y 軸は設置範囲(単位: m)を示し, 破線はライントランセクトを示す. 図中の白抜き点はライントランセクト上に設定した記録地点, 黒塗りの点は 2022 年のギンリョウソウ個体の分布位置を示す。

光環境を定量化するため, 放射状調査区内に設置した記録地点について, 光量子センサー (Quantum Flux MQ-200, Apogee 社)を用いて地表レベルの光量子束密度を測定した。測定時, 樹木の枝葉等による制限を受けない開放的な地点の瞬間値を対照値として同時に測定し, 各記録地点における相対光量子束密度(relative photosynthetically active photon flux density, 以下, rPPFD)を算出した。測定は平岡公園 2022/7/12, 西岡公園 2022/7/13 に行った。

2.7.4 土壌環境との関係

土壌環境を定量化するため、すべての記録地点で土壌試料のサンプリングを行った。土壌試料は平岡公園 2022/7/12、西岡公園 2022/7/16 に採取した。測定項目は、土壌含水率および土壌 pH(H₂O)の 2 項目とした。土壌試料は地表面に堆積したリターを除去し、土壌缶(直径 5cm×深さ 5cm)を用いて土壌表面 A0 層から A 層にかけて採取した。採取した土壌試料は研究室へ持ち帰った後、篩(2mm メッシュ)にかけて植物根や植物遺骸を除き、-30℃下で冷凍保存した。

土壌含水率は乾燥前土壌試料およそ 15g を 50℃で 7 日間乾燥させ、乾燥前後の試料重量を元に算出した。また、土壌 pH(H₂O)は乾燥後土壌 4g と超純水 10ml を遠心管に入れ、150rpm で 30 分間振盪し、60 分間静置した後、pH メーター(D-51, 株式会社堀場製作所)で測定した。

2.8 統計解析

2.8.1 調査地内間および調査年間における個体サイズの変動性

ギンリョウソウの個体サイズの分布における調査地の違いを明らかにするため、調査年ごとに、線形混合モデル(Liner mixed model, LMM)を用いたモデル選択により、説明変数が有意かどうかを調べた。調査地を説明変数、植物高を目的変数、調査区の違いをランダム変数としてモデルを作成し、説明変数を除いたモデルと尤度比検定で比較した。同様に、個体サイズの分布における調査区の違いを明らかにするため、調査年ごとに、線形混合モデルを用いたモデル選択により、説明変数が有意かどうかを調べた。調査区を説明変数、植物高を目的変数、調査地の違いをランダム変数としてモデルを作成し、説明変数を除いたモデルと尤度比検定で比較した。

ギンリョウソウの個体サイズが年変動するのかを明らかにするため、線形混合モデルを用いたモデル選択により、調査年の違いが有意かどうかを調べた。調査年を説明変数、植物高を目的変数、調査地の違い、調査区の違いをランダム変数としてモデルを作成し、説明変数を除いたモデルと尤度比検定で比較した。

これらの解析には、R version 4.1.1(R Core Team 2021)を用いた。線形混合モデルを用いたモデル選択には、R の lme4 (Bates et al. 2015)と Matrix (Bates et al. 2022)パッケージを使用した。

2.8.2 個体サイズのばらつきが繁殖成功に与える影響

ギンリョウソウの繁殖成功における個体サイズの影響を明らかにするため、植物高と繁殖成功(受粉成功、結実成功)の関係を一般化線形混合モデル(generalized linear mixed model, GLMM)を用いたモデル選択により調べた。植物高、茎幅、柱頭幅、花柱長、花弁長、萼片長を説明変数、繁殖成功を目的変数とし、地上茎の違い、調査地の違いをランダム変数として、目的変数の分布に二項分布を仮定したモデルを作成し、説明変数を 1 つずつ除いたモデルとの比較を行った。受粉成功のデータは観察期間に被食や折損が見られなかった 171 個体のデータを用い、結実成功のデータは受粉成功が確認された後、結実に至るまで被食あるいは折損が見られなかった 170 個体のデータを用いた。解析には、R version 4.1.1(R Core Team 2021)を用い、一般化線形混合モデルを用いたモデル選択には、R の lme4 パッケージ(Bates et al. 2015)を使用した。

2.8.3 ギンリョウソウの空間構造解析

調査区内におけるギンリョウソウの空間分布様式を推定するために、Ripley の K 関数を用いて空間分布のランダム性を検定した。すべての個体について、各個体を中心とした半径 r m の円内に生育する同種他個体数 $K(r)$ と r の関係进行分析し、調査区内における本種の空間分布様式を推定した。 $\sqrt{K(r)/\pi}$ の推定値がランダム分布する場合の期待値(r)よりも高い場合、対象が集中分布することを示し、期待値(r)よりも低い場合、対象が一様分布することを示す。なお、有意性の検定には Clark Evans 検定を用い、モンテカルロ・シミュレーションを 999 回実行した。

調査区内における本種の空間分布が年変動するのかを明らかにするため、Diggle and Chetwynd (1991) により提案された D 関数を用いて、各年の $K(r)$ 値の差分から調査年間における空間的相互作用の有無を調べた。なお、モンテカルロ・シミュレーションを 999 回実行し、95%信頼区間の上限値と下限値を得た。推定値が信頼区間から逸脱する場合、対象年間の個体分布に空間的相互作用があることを示す。

調査区内におけるギンリョウソウの空間構造を明らかにするため、マーク付点過程(marked point process)を用いた解析を行った。各調査年のすべての調査区を対象に、個体の位置情報に個体サイズ(植物高)あるいは個体内の地上茎数を属性データとして加え、個体の属性の分布様式を示す mark correlation($Kmm(r)$)を推定した。なお、対象が叢生個体の場合は個体内の最大植物高を付与した。 $Kmm(r)$ は 2 個体間の距離と付与した個体属性間に相関がない場合、 $Kmm(r) \equiv 1$ となり、仮に小さい半径 r に対して $Kmm(r) > 1$ ならば、近接する個体はともに植物高が高いあるいは個体内の地上茎数が多いことを示す。

これらの解析には、R version 4.1.1(R Core Team 2021)を用いた。 $K(r)$ および $Kmm(r)$ の推定には、R の spatstat パッケージ(Baddeley and Turner 2005)を用い、 $D(r)$ の推定には、R の splancs パッケージ(Rowlingson and Diggle 2022)を使用した。

2.8.4 ギンリョウソウの分布と生育環境における環境要因との関係性

ギンリョウソウの分布と樹木の分布との関係を明らかにするため、樹種ごとの立木数および BA 合計のそれぞれについて、調査区内の樹木構成比とギンリョウソウ周辺の樹木構成比をカイ二乗検定により比較した。

rPPFD、土壌含水率、土壌 pH がギンリョウソウの分布に与える影響を明らかにするため、ギンリョウソウの生育有無と 3 変数との関係について、一般化線形混合モデルを用いたモデル選択により調べた。rPPFD、土壌含水率、土壌 pH を説明変数、ギンリョウソウの生育有無を目的変数、調査区間の違いをランダム変数として、目的変数の分布に二項分布を仮定したモデルを作成し、説明変数を 1 つずつ除いたモデルとの比較を行った。なお、ギンリョウソウの生育有無については、放射状調査区上の各記録地点を中心に半径 1.0m の円内にギンリョウソウが生育していた場合、その記録地点をギンリョウソウが生育した地点、在データとして扱った。これらの解析には R version 4.1.1(R Core Team 2021)を用いた。一般化線形混合モデルを用いたモデル選択には、R の lme4 パッケージ(Bates et al. 2015)を用いた。

ギンリョウソウの生育有無における rPPFD、土壌含水率、土壌 pH の特徴を抽出するため、3 変数について主成分分析(principal component analysis, PCA)を行った。

3. 結果

3.1 開花・結実フェノロジー

ギンリョウソウは平岡公園、西岡公園ともに5月下旬から7月中旬にかけて開花していた。平岡公園では、2020/5/28~7/17, 2021/5/26~7/15, 2022/5/30~7/10の期間に開花が確認された(Fig.4)。また、2020/6/22, 2021/6/23, 2022/6/20頃から果実の形成が見られた(Fig.4)。一方、西岡公園では、2020/5/31~7/12, 2021/5/28~7/12, 2022/5/31~7/16の期間に開花が確認された(Fig.4)。また2020/6/20, 2021/6/26, 2022/6/22頃から果実の形成が見られた(Fig.4)。

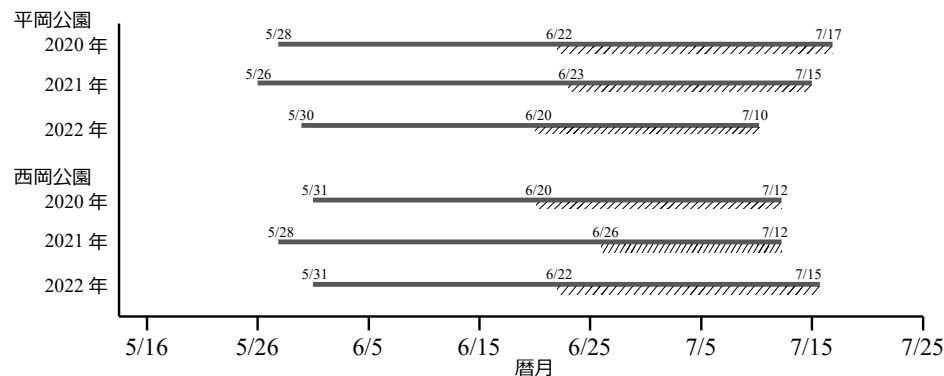


Fig.4 平岡公園と西岡公園におけるギンリョウソウの開花期間と結実期間。図中の実線は開花期間、斜線は結実期間を示す。

3.2 サイズ構造

3.2.1 個体数と地上茎数の年変動

平岡公園と西岡公園で確認されたギンリョウソウの個体数および地上茎数は、調査年間に亘って変動していた。

平岡公園では、2020年56個体(単生個体:叢生個体=24:32)、地上茎150本、2021年54個体(36:18)、地上茎84本、2022年63個体(38:25)、地上茎116本のギンリョウソウが確認された(Table 1)。各調査区の個体数と地上茎数は、調査区Aで2020年35個体(13:22)、地上茎105本、2021年34個体(22:12)、地上茎55本、2022年48個体(28:20)、地上茎95本、調査区Bで2020年16個体(8:8)、地上茎34本、2021年20個体(14:6)、地上茎29本、2022年15個体(10:5)、地上茎21本、調査区Cで2020年5個体(3:2)、地上茎11本であった(Table 1)。2021年および2022年の調査区Cでは、ギンリョウソウの地上茎は確認されなかった(Table 1)。

西岡公園では、2020年57個体(単生個体:叢生個体=29:28)、地上茎222本、2021年141個体(77:64)、地上茎324本、2022年30個体(8:22)、地上茎72本が確認された(Table 1)。各調査区の個体数と地上茎数は、調査区Dで2020年38個体(20:18)、地上茎117本、2021年83個体(44:39)、地上茎180本、2022年9個体(2:7)、地上茎29本、調査区Eで2020年11個体(8:3)、地上茎26本、2021年39個体(22:17)、地上茎89本、2022年14個体(4:10)、地上茎22本、調査区Fで2020年8個体(1:7)、地上茎79本、2021年19個体(11:8)、地上茎55本、2022年7個体(2:5)、地上茎21本であった(Table 1)。

Table1 平岡公園と西岡公園における 2020 年~2022 年の 3 年間のギンリョウソウ発生状況

調査地	調査区	2020 年		2021 年		2022 年	
		個体数*	地上茎数	個体数*	地上茎数	個体数*	地上茎数
平岡公園	A	35(22)	105	34(12)	55	48(20)	95
	B	16(8)	34	20(6)	29	15(5)	21
	C	5(2)	11	—	—	—	—
	全体	56(32)	150	54(18)	84	63(25)	116
西岡公園	D	38(18)	117	83(39)	180	9(7)	29
	E	11(3)	26	39(17)	89	14(10)	22
	F	8(7)	79	19(8)	55	7(5)	21
	全体	57(28)	222	141(64)	324	30(22)	72

*() 内の数字は、叢生個体数を示す。

3.2.2 各調査地および調査区における調査年ごとの平均植物高

平岡公園と西岡公園のギンリョウソウは、平均植物高が調査地間および調査年間で異なり、個体サイズにばらつきが見られた。

調査地全体における調査年ごとの平均植物高(mean±SE)は、平岡公園で 2020 年 6.72 ± 0.29 cm, 2021 年 11.3 ± 0.26 cm, 2022 年 8.35 ± 0.23 cm であり、西岡公園で 2020 年 7.42 ± 0.15 cm, 2021 年 7.62 ± 0.13 cm, 2022 年 6.65 ± 0.23 cm であった(Fig.5)。

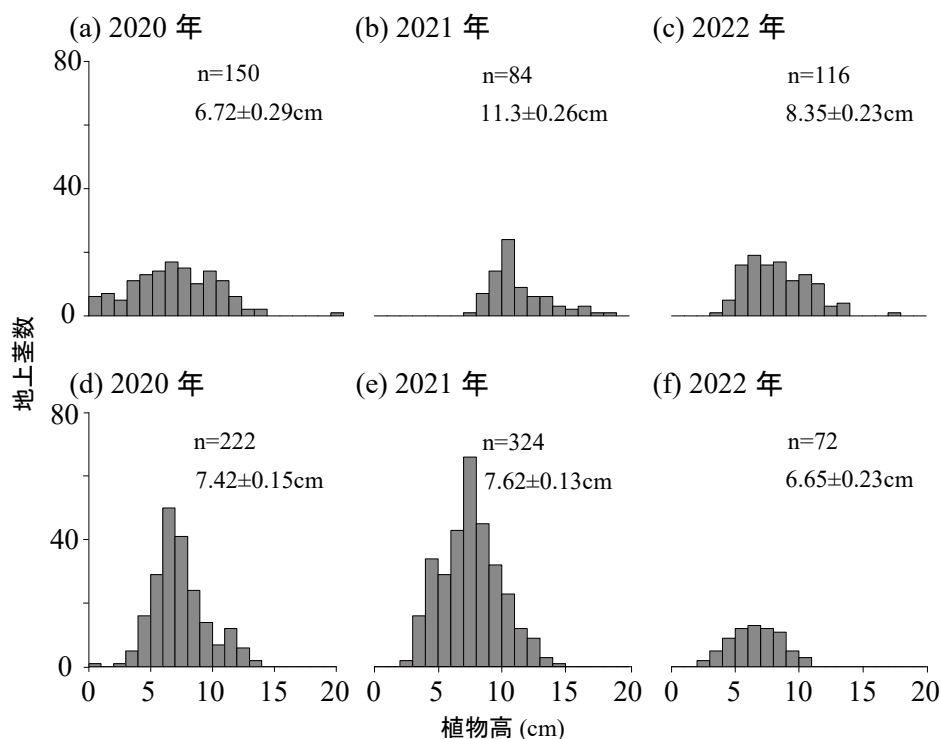


Fig.5 平岡公園(a, b, c)と西岡公園(d, e, f)における調査年別のギンリョウソウの植物高に基づいた頻度分布。図中に各調査年のサンプル数(n)および平均植物高(mean±SE)を記した。

平岡公園の各調査区における調査年ごとの平均植物高(mean±SE)は、調査区 A で 2020 年 $6.13 \pm 0.32\text{cm}$, 2021 年 $11.6 \pm 0.33\text{cm}$, 2022 年 $8.30 \pm 0.26\text{cm}$ であり、調査区 B で 2020 年 $8.78 \pm 0.62\text{cm}$, 2021 年 $10.5 \pm 0.35\text{cm}$, 2022 年 $8.57 \pm 0.45\text{cm}$ であった。調査区 C は 2020 年 $5.63 \pm 0.77\text{cm}$ であり、2021 年および 2022 年は地上茎が確認されなかった(Fig.6a)。

西岡公園の各調査区における調査年ごとの平均植物高(mean±SE)は、調査区 D で 2020 年 $7.38 \pm 0.23\text{cm}$, 2021 年 $7.81 \pm 0.17\text{cm}$, 2022 年 $7.09 \pm 0.33\text{cm}$ であり、調査区 E で 2020 年 $8.50 \pm 0.44\text{cm}$, 2021 年 $6.96 \pm 0.25\text{cm}$, 2022 年 $6.33 \pm 0.48\text{cm}$, 調査区 F で 2020 年 $7.15 \pm 0.20\text{cm}$, 2021 年 $8.06 \pm 0.31\text{cm}$, 2022 年 $6.39 \pm 0.39\text{cm}$ であった(Fig.6b)。

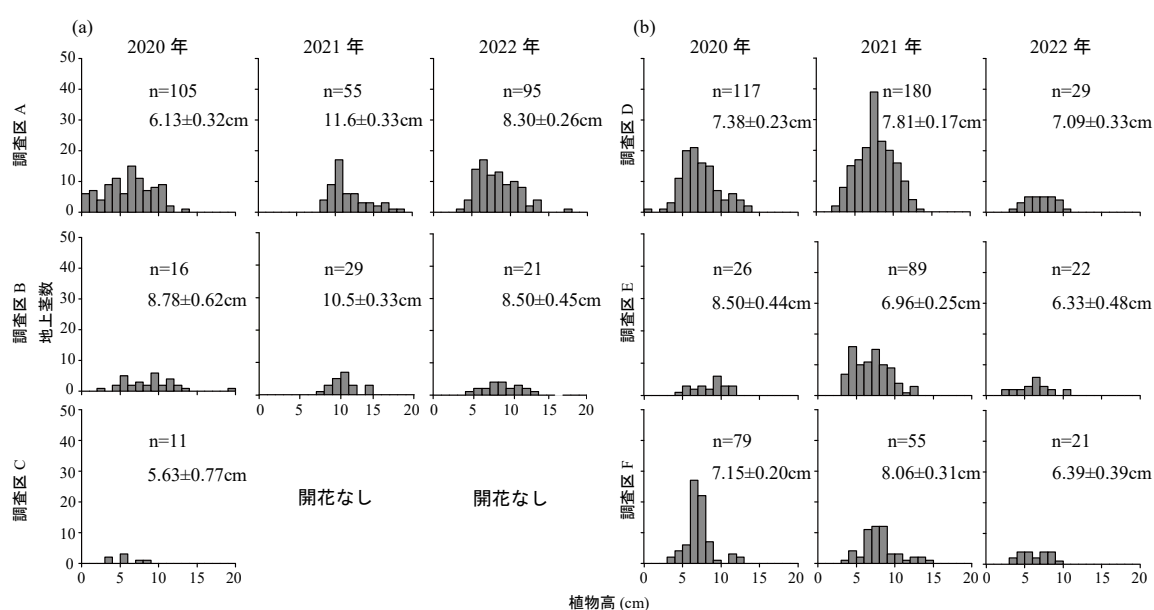


Fig.6 平岡公園(a)と西岡公園(b)の各調査区におけるギンリョウソウの植物高に基づいた頻度分布。図中にサンプル数(n)および平均植物高(mean±SE)を記した。

3.2.3 調査地内間および調査年間における個体サイズの変動性

ギンリョウソウの個体サイズにおける調査地の違いを明らかにするために、平岡公園全体と西岡公園全体の平均植物高を調査年ごとに調査地間で比較したところ、2020 年では植物高に有意差が見られなかった(Fig.7, $\text{df}=1$, $\chi^2=0.587$, $p=0.44$)。しかし、2021 年および 2022 年では平岡公園－西岡公園間で植物高に有意差が見られ(2021 年: $\text{df}=1$, $\chi^2=12.448$, $p<0.001$, 2022 年: $\text{df}=1$, $\chi^2=11.188$, $p<0.001$)、いずれも平岡公園で植物高が有意に高かった(Fig.7)。

ギンリョウソウの個体サイズは年変動するのかを明らかにするため、調査地ごとに平均植物高を調査年間で比較したところ、西岡公園の 2020－2021 年間を除いて、植物高に有意差が見られた(Fig.7, 平岡公園: $\text{df}=2$, $\chi^2=109.83$, $p<0.001$, 西岡公園: $\text{df}=2$, $\chi^2=10.772$, $p<0.01$)。平岡公園では、ギンリョウソウの植物高が 2022 年 < 2021 年 < 2020 年の順で有意に高かった($p<0.001$)。一方、西岡公園では、2021－2022 年間および 2020－2022 年間で有意差が見られ、ギンリョウソウの植物高はいずれも 2022 年で有意に低かった(2020－2021: $p=0.55$, 2021－2022: $p<0.01$, 2020－2022: $p<0.05$)。

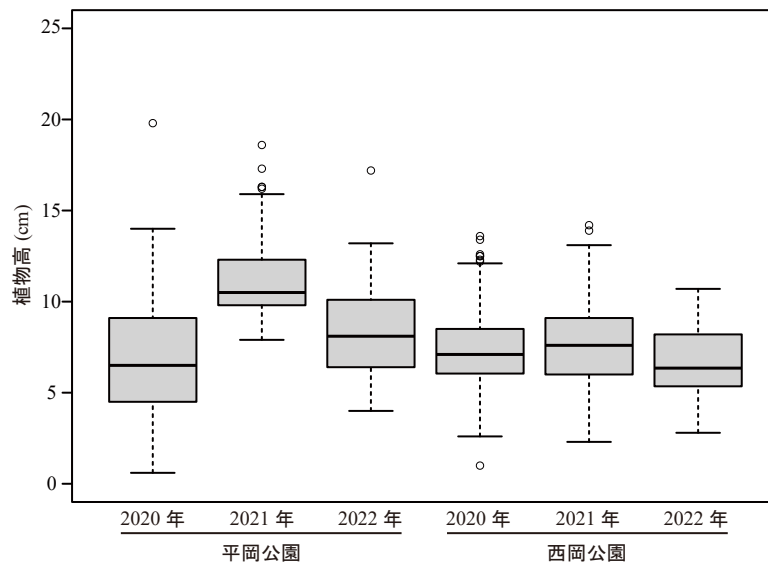


Fig.7 調査地間および調査年間におけるギンリョウソウの植物高の比較. 図中のバーは最小値, 最大値を示し, 箱の上端と下端, 中央線はそれぞれ四分位値, 中央値を示す. バー上部のプロットは外れ値である.

3.3 個体サイズのばらつきが繁殖成功に与える影響

植物高と受粉成功の間には有意な相関は認められなかった(Fig.8a, $df=1$, $\chi^2=0.713$, $p=0.40$). 一方で, 植物高と結実成功には有意な正の相関が認められ(Fig.8b, $df=1$, $\chi^2=14.907$, $p<0.001$), 個体サイズが大きいほど結実率が高かった. また, 植物高-結実成功間に調査地の違いは影響しなかった($df=1$, $\chi^2=0.328$, $p=0.56$).

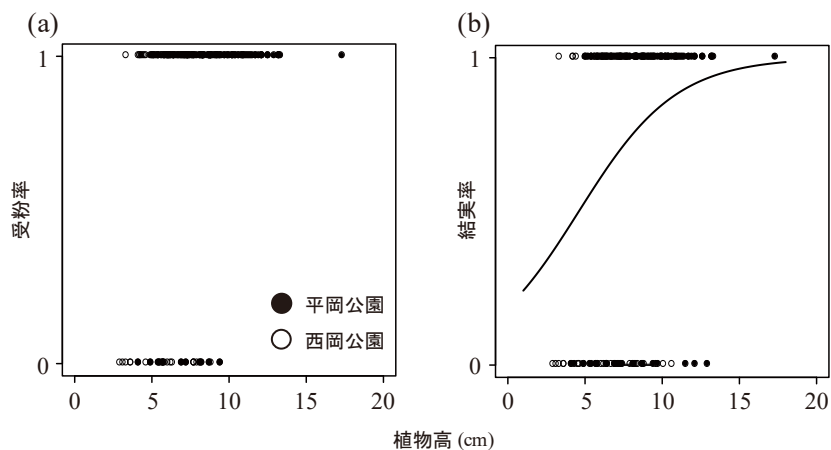


Fig.8 2022 年におけるギンリョウソウの植物高と受粉率(a), 結実率(b)の関係. 図中の黒塗りの点は平岡公園, 白抜きの点は西岡公園のサンプルを示す.

3.4 空間分布

3.4.1 空間分布様式の推定

平岡公園と西岡公園のギンリョウソウは、2020年の西岡公園の調査区Fを除いて、調査年に関わらず、調査区内で集中分布していた。

2020年では、西岡公園の調査区Fを除いたすべての調査区で $\sqrt{K(r)}/\pi$ の値がランダム分布する場合の期待値(r)より有意に高かった(Fig.9, 2020年;平岡公園 調査区 A: $R=0.369$, $p<0.001$, 調査区 B: $R=0.251$, $p<0.001$, 調査区 C: $R=0.281$, $p<0.01$, 西岡公園 調査区 D: $R=0.387$, $p<0.001$, 調査区 E: $R=0.131$, $p<0.001$). 西岡公園の調査区Fは $p=0.08$ であり, わずかに有意であった(Fig.9, 2020年;西岡公園 調査区 F: $R=0.677$, $p=0.08$). 2021年および2022年では, すべての調査区で $\sqrt{K(r)}/\pi$ の値が期待値(r)より有意に高く(Fig.9, 2021年;平岡公園 調査区 A: $R=0.411$, 調査区 B: $R=0.400$, 西岡公園 調査区 D: $R=0.219$, 調査区 E: $R=0.231$, 調査区 F: $R=0.393$, 2022年;平岡公園 調査区 A: $R=0.419$, 調査区 B: $R=0.378$, 西岡公園 調査区 D: $R=0.381$, 調査区 E: $R=0.182$, 調査区 F: $R=0.270$ | $p<0.001$), 調査区内における集中分布が示された。

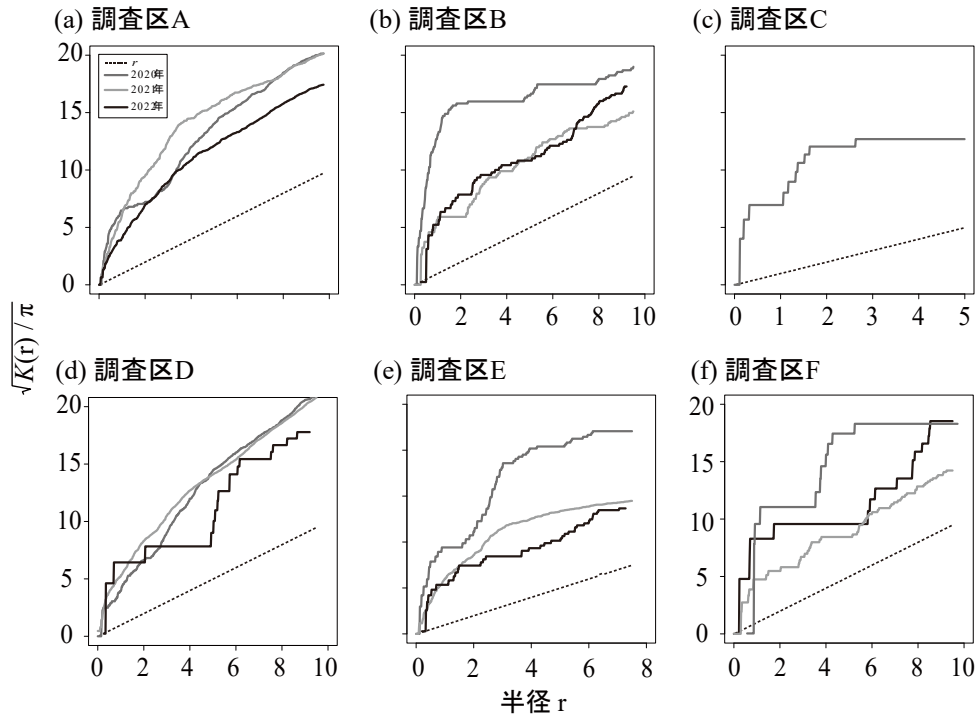


Fig.9 平岡公園(a, b, c)と西岡公園(d, e, f)の各調査区における各年の $\sqrt{K(r)}/\pi$ の関係. $K(r)$ 値は, ギンリョウソウの各個体を中心とした半径 r_m の円内に生育する同種他個体数である. 図中の実線は推定値, 破線はランダム分布する場合の期待値を示す.

3.4.2 調査年間における空間分布の変動性

平岡公園および西岡公園の調査区内におけるギンリョウソウの個体分布は、2021 年と 2022 年に開花が確認されなかった平岡公園の調査区 C を除いて、経年的に類似していた(Fig.10).

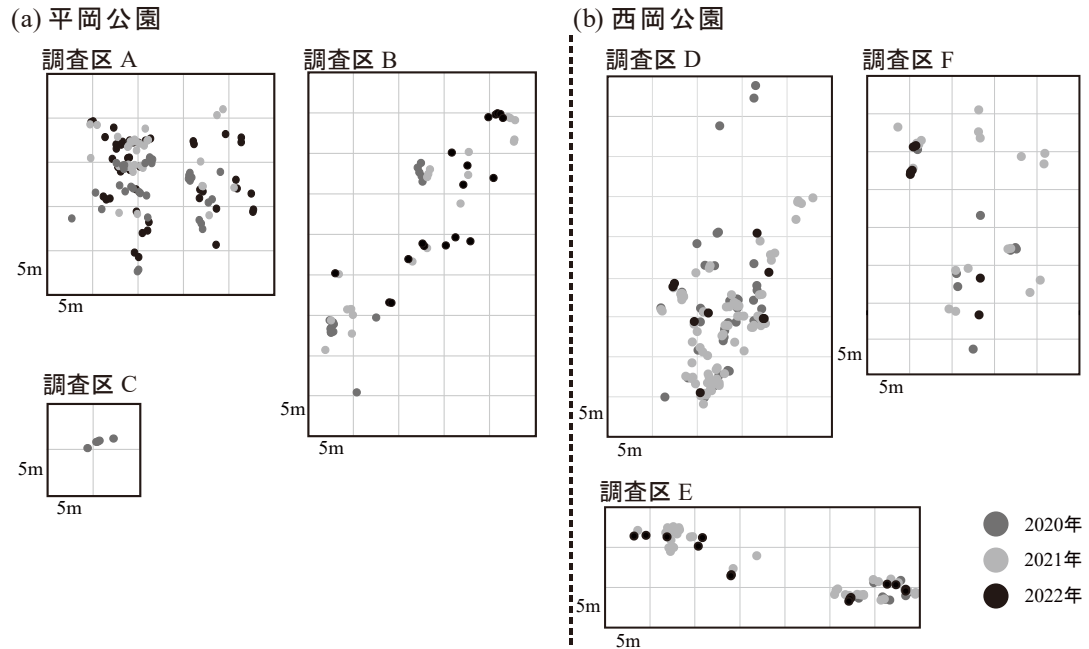


Fig.10 平岡公園(a)と西岡公園(b)の各調査区におけるギンリョウソウ個体の空間分布図(1 メッシュ=5m × 5m).

調査区内におけるギンリョウソウの空間分布は年変動するのかを明らかにするため、D 関数を用いて、調査年間における空間的相互作用の有無を調べたところ、平岡公園の調査区 A, B, 西岡公園の調査区 F で $0 < r < 5m$ の小さい空間スケールで空間的相互作用は見られなかったが(Fig.11, $p > 0.05$), 西岡公園の調査区 D, E では $0 < r < 5m$ の小さい空間スケールで有意な空間的相互作用が見られた(Fig.11, $p < 0.05$).

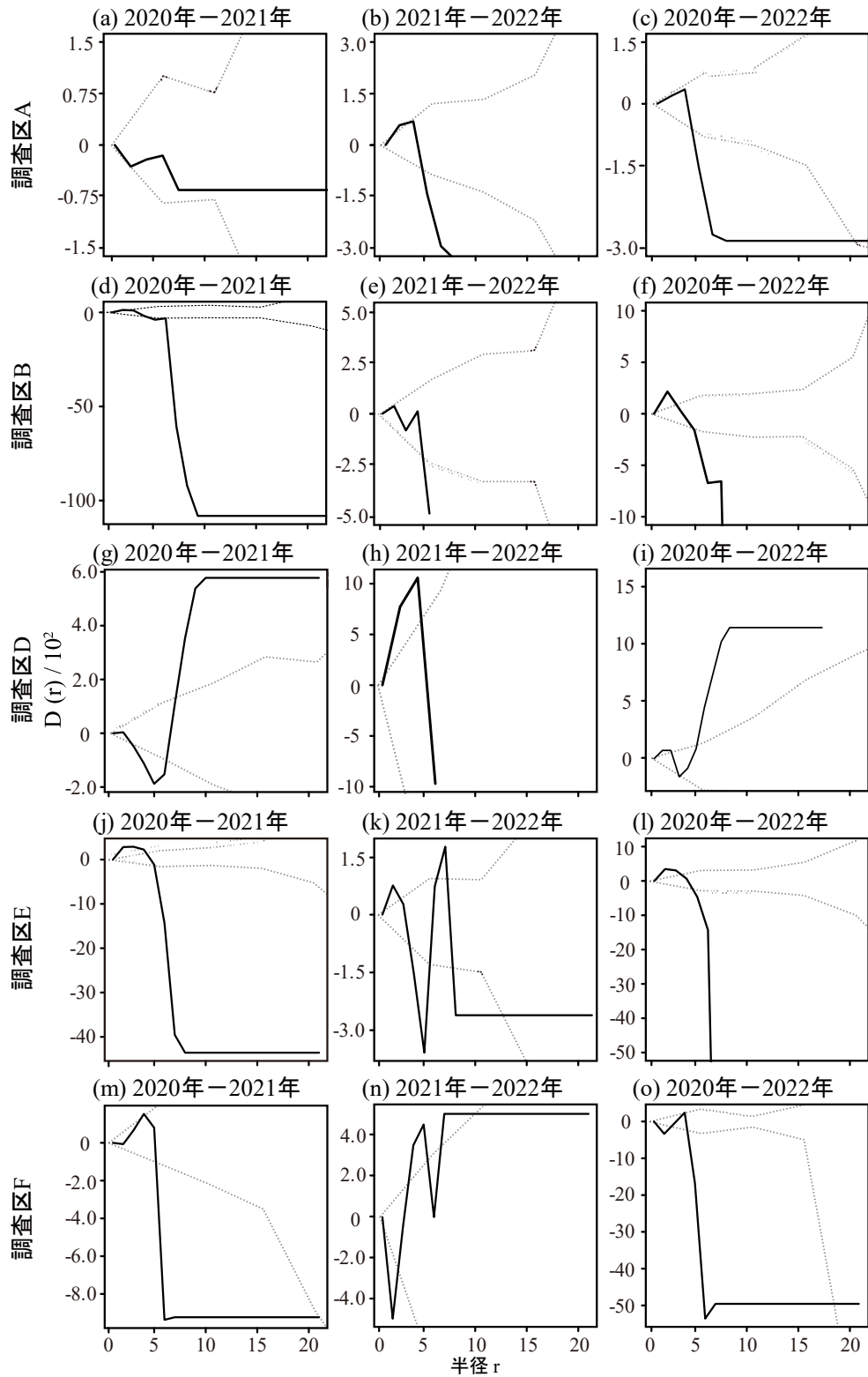


Fig.11 平岡公園(a~f)と西岡公園(g~o)の各調査区における調査年間の $D(r)/10^2$ の関係。 $D(r)$ 値は、各年の $K(r)$ 値の差分であり、信頼区間から推定値が逸脱する場合、対象間に空間的相互作用があることを示す。図中の実線は推定値、破線はモンテカルロ・シミュレーションを 999 回 ($nsim=999$) 行った 95% 信頼区間の上限値と下限値を示す。

3.4.3 個体サイズおよび個体内の地上茎数と空間分布の関係

個体の属性(植物高, 個体内の地上茎数)の分布様式を表す $Kmm(r)$ を, 平岡公園および西岡公園の調査区ごとに示した(Fig.12, 13). ギンリョウソウの分布と植物高および個体内地上茎数の分布様式に一貫した相関はなく, 個体属性の分布様式はランダム分布する傾向を示した.

植物高を個体属性として付与し, $Kmm(r)$ を推定したところ, 平岡公園では 2020 年の調査区 A において $r = 2$ で $Kmm(r)$ が最大値となり, 植物高が高い個体が小さな半径 r で近接していた(Fig.12a). しかし, 同年の調査区 B では $2 < r < 4$ で $Kmm(r)$ が極小値を示し, 植物高が低い個体が小さな半径 r で近接していた(Fig.12b). 2021 年および 2022 年の調査区 A, B は $Kmm(r)$ が 1 に近い数値であり, 植物高と個体の分布に相関は見られなかった(Fig.12a, 12b). 一方, 西岡公園では, すべての調査区, 調査年で $Kmm(r)$ が 1 に近い数値を示し, 植物高と個体の分布に相関は見られなかった(Fig.12d, 12e, 12f).

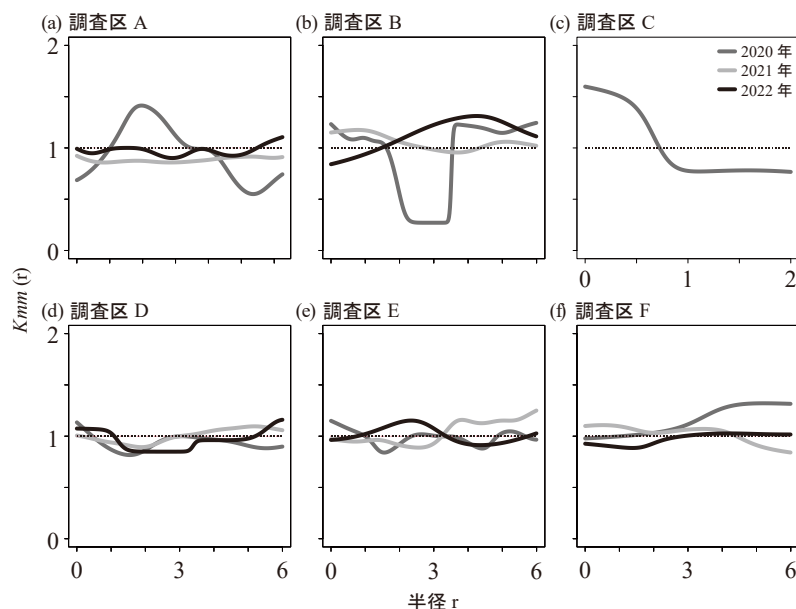


Fig.12 平岡公園(a, b, c)と西岡公園(d, e, f)の各調査区における各年の植物高(個体属性)に基づいた $Kmm(r)$ の関係. $Kmm(r)$ 値は個体の位置情報に属性データを付与した時の分布様式を示す. 図中の実線は推定値, 破線($Kmm(r)=1$)はランダム分布する場合の期待値を示す.

個体内の地上茎数を個体属性として付与し, $Kmm(r)$ を推定したところ, 平岡公園では調査区 A においてすべての調査年で $Kmm(r)$ が 1 に近い数値を示し, 個体内の地上茎数と個体の分布に相関は見られなかった(Fig.13a). 調査区 B では 2020 年に $0 < r < 1$ で $Kmm(r)$ が最大値であり, 個体内の地上茎数が多い個体が小さな半径 r で近接していたが, $r < 3$ にかけて $Kmm(r)$ が 1 に近い数値を示した(Fig.13b). 2022 年は $3 < r < 4$ にかけて, $Kmm(r)$ が最大値を示し 2020 年も同様に個体内の地上茎数が多い個体が小さな半径 r で近接していた(Fig.13b). しかし, 2021 年は $2 < r < 3$ にかけて $Kmm(r)$ が極小値を示し, 個体内の地上茎数の少ない個体が近接していた(Fig.13b). 一方, 西岡公園では 2020 年の調査区 F および 2022 年の調査区 D, F を除いて, $0 < r < 1$ で個体内の地上茎数が多い個体が近接していた(Fig.13d, 13e, 13f). しかし, $1 < r$ では $Kmm(r)$

値が調査区および調査年によってばらつきがあり、個体内の地上茎数と個体の分布との間に共通した相関は見られなかった(Fig.13d, 13e, 13f).

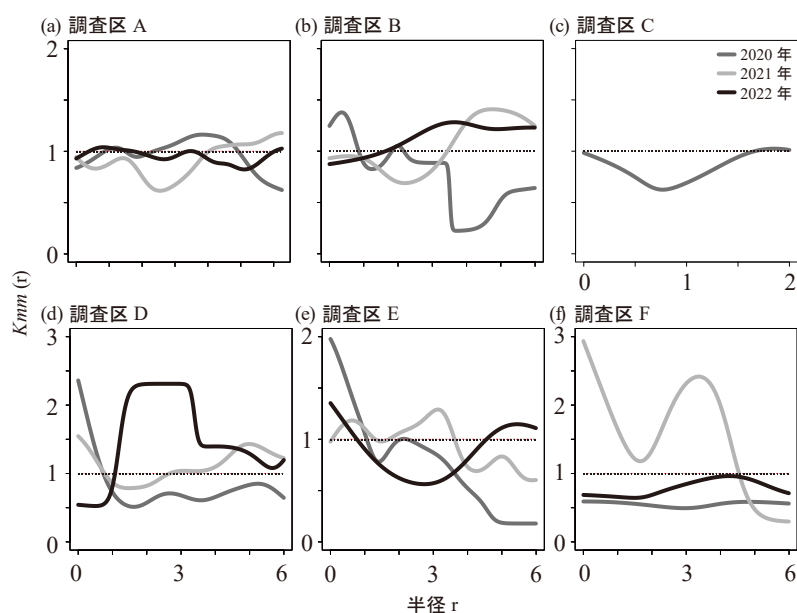


Fig.13 平岡公園(a, b, c)と西岡公園(d, e, f)の各調査区における各年の個体内地上茎数(個体属性)に基づいた $Kmm(r)$ の関係。 $Kmm(r)$ 値は個体の位置情報に属性データを付与した時の分布様式を示す。図中の実線は推定値、破線($Kmm(r)=1$)はランダム分布する場合の期待値を示す。

3.5 ギンリョウソウの分布と環境要因の分布との関係

3.5.1 林床植生

平岡公園の3つの調査区では27科39種、西岡公園の3つの調査区では28科39種の植物種が確認された(Table 2)。調査区ごとでは、平岡公園の調査区Aで16科22種、調査区Bで22科32種、調査区Cで17科19種、西岡公園の調査区Dで14科19種、調査区Eで21科26種、調査区Fで19科23種の植物種が自生していた(Table 2)。平岡公園の調査区A, Cと西岡公園の調査区D, Eにおいてウメガサソウが、平岡公園の調査区Bと西岡公園の調査区D, Eにおいてコイチャクソウが確認された(Table 2)。また、平岡公園の調査区B, Cにおいてジンヨウイチャクソウが確認され(Table 2)、ギンリョウソウと同じツジ科に分類される菌従属栄養植物が同所的に生育していた。西岡公園の調査区Dでは、絶滅危惧種に指定されるクゲヌマランが1個体のみ確認された。

Table2 2022 年に平岡公園および西岡公園の各調査区内で生育が確認された林床植物種

No.	和名	学名	調査区	平岡公園			西岡公園		
				A	B	C	D	E	F
		シダ植物 PTERIDOPHYTA							
		キジノオシダ科 Plagiogyriaceae							
1	ヤマソテツ	<i>Plagiogyria matsumureana</i>			○				
		オシダ科 Dryopteridaceae							
2	オシダ	<i>Dryopteris crassirhizoma</i>			○			○	○
		種子植物 SPERMATOPHYTA							
		イチイ科 Taxaceae							
3	ハイイヌガヤ	<i>Cephalotaxus harringtonia</i> var. <i>nana</i>			○	○	○	○	
		モクレン科 Magnoliaceae							
4	ホオノキ	<i>Magnolia obovata</i>		○	○				○
5	キタコブシ	<i>Magnolia Kobus</i> var. <i>borealis</i>		○	○	○		○	○
		サトイモ科 Araceae							
6	コウライテンナンショウ	<i>Arisaema perisulata</i>			○				
		シュロソウ科 Melanthiaceae							
7	ツクバネソウ	<i>Paris tetraphylla</i>			○	○	○	○	○
8	エンレイソウ	<i>Trillium apetalum</i>			○				
		イヌサフラン科 Colchicaceae							
9	ホウチャクソウ	<i>Disporum sessile</i> var. <i>sessile</i>					○	○	○
10	チゴユリ	<i>Disporum smilacinum</i>			○		○		
		ラン科 Orchidaceae							
11	クゲヌマラン	<i>Cephalanthera longifolia</i>					○		
		クサスギカズラ科 Asparagaceae							
12	マイヅルソウ	<i>Maianthemum dilatatum</i>		○	○	○	○	○	○
13	ミヤマナルコユリ	<i>Polygonatum lasianthum</i>		○	○	○			○
		イネ科 Poaceae							
14	チシマザサ	<i>Sasa kurilensis</i>		○	○	○	○	○	○
		ボタン科 Paeoniaceae							
15	ヤマシャクヤク	<i>Paeonia japonica</i>		○					○
		ブドウ科 Vitaceae							
16	サンカクヅル	<i>Vitis flexuosa</i> var. <i>flexuosa</i>		○	○	○	○	○	○
		クワ科 Moraceae							
17	ヤマグワ	<i>Morus australis</i>		○	○				○
		バラ科 Rosaceae							
18	アズキナシ	<i>Aria dnifolia</i>		○	○	○	○	○	
19	エゾヤマザクラ	<i>Cerasus sargentii</i> var. <i>sargentii</i>		○	○		○	○	○
20	ズミ	<i>Malus toringo</i> var. <i>toringo</i>					○	○	
21	ナナカマド	<i>Sorbus commixta</i> var. <i>commixta</i>		○	○				
		ブナ科 Fagaceae							
22	ミズナラ	<i>Quercus crispula</i> var. <i>crispula</i>		○			○	○	○
23	コナラ	<i>Quercus serrata</i> subsp. <i>serrata</i> var. <i>serrata</i>		○	○	○			
		カバノキ科 Betulaceae							
24	シラカンバ	<i>Betula platyphylla</i>						○	

Table2 (続き)

No.	和名	学名	調査区	平岡公園			西岡公園		
				A	B	C	D	E	F
		ニシギギ科 Celastraceae							
25	ツリバナ	<i>Euonymus oxyphyllus</i>		○		○			○
		ウルシ科 Anacardiaceae							
26	ツタウルシ	<i>Toxicodendron orientale</i> subsp. <i>orientale</i>		○	○	○	○	○	○
27	ヤマウルシ	<i>Toxicodendron trichocarpum</i>		○	○			○	
		ムクロジ科 Sapindaceae							
28	ヤマモミジ	<i>Acer amoenum</i> var. <i>matsumurae</i>			○			○	
29	ハウチワカエデ	<i>Acer japonicum</i>		○	○	○	○		○
30	イタヤカエデ	<i>Acer pictum</i>			○		○	○	○
		ミカン科 Rutaceae							
31	キハダ	<i>Phellodendron amurense</i> var. <i>amurense</i>							○
		アオイ科 Malvaceae							
32	シナノキ	<i>Tilia japonica</i> var. <i>japonica</i>		○					
		ジンチョウゲ科 Thymelaeaceae							
33	ナニワズ	<i>Daphnejezoensis</i>						○	○
		ミズキ科 Cornaceae							
34	ミズキ	<i>Cornus controversa</i> var. <i>controversa</i>			○		○		
		アジサイ科 Hydrangeaceae							
35	イワガラミ	<i>Schizophragma hydrangeoides</i>		○	○	○			
		エゴノキ科 Styracaceae							
36	ハクウンボク	<i>Styrax obassia</i>		○					
		ツツジ科 Ericaceae							
37	ウメガサソウ	<i>Chimaphila japonica</i>		○		○	○	○	
38	コイチヤクソウ	<i>Orthilia secunda</i>			○		○	○	
39	ジンヨウイチヤクソウ	<i>Pyrola renifolia</i>			○	○			
		アカネ科 Rubiaceae							
40	オククルマムグラ	<i>Galium trifloriforme</i>							○
		モクセイ科 Oleaceae							
41	ヤチダモ	<i>Fraxinus mandshurica</i>						○	
42	アオダモ	<i>Fraxinus serrata</i> var. <i>serrata</i>				○	○		
		オオバコ科 Plantaginaceae							
43	オオバコ	<i>Plantago asiatica</i> var. <i>asiatica</i>						○	
		シソ科 Lamiaceae							
44	ニシキゴロモ	<i>Ajuga ysoensis</i> var. <i>ysoensis</i>						○	
		モチノキ科 Aquifoliaceae							
45	イヌツゲ	<i>Ilex crenata</i> var. <i>crenata</i>		○	○	○			
		キク科 Asteraceae							
46	セイヨウタンポポ	<i>Taraxacum officinale</i>							○
47	アキタブキ	<i>Petasites japonicus</i> var. <i>giganteus</i>			○			○	○
		ウコギ科 Araliaceae							
48	コシアブラ	<i>Chengiopanax sciadophylloides</i>			○				
49	ハリギリ	<i>Kalopanax septemlobus</i> subsp. <i>septemlobus</i>			○	○		○	○
		ガマズミ科 Viburnaceae							
50	オオカメノキ	<i>Viburnum furcatum</i>			○	○		○	
				16科	22科	17科	14科	21科	19科
				22種	32種	19種	19種	26種	23種
				27科 39種			28科 39種		

(1)林床植生の調査は、2020年に設置したすべての調査区を用いて2022年に行った。平岡公園 2022/6/15、西岡公園 2022/6/7

(2)植物の分類および同定は、平凡社「日本の野生植物」(大橋ら 2015, 2016^a, 2016^b, 2017^a, 2017^b, 岩槻 1992), 北隆館「日本産テンナンショウ属図鑑」(邑田ら 2018)を主な資料として使用した。科の順序および学名は、原則として前掲の「日本の野生植物」に依拠し、一部の植物については前掲の「日本産テンナンショウ属図鑑」に掲載されている学名を採用した。資料の詳細は、本文中の引用文献を参照されたい。

3.5.2 ギンリョウソウ周辺の樹木構成比

ベニタケ科菌類と関係があるとされる樹種として、平岡公園でコナラ、ミズナラ、シラカンバの3種、西岡公園ではミズナラ、シラカンバの2種が調査区内で生育しており、すべての調査区で、平岡公園ではコナラが、西岡公園ではミズナラが優占した。

2020年から2022年の平岡公園と西岡公園のすべての調査区において、調査区内とギンリョウソウ周辺の樹木構成比(立木数、胸高断面積合計)に有意差は見られなかった(Table3, Fig.14, 15).

Table3 調査区内とギンリョウソウ周辺の樹木構成比をカイニ乗検定により比較した解析結果.

(a)立木数, (b)胸高断面積合計

(a)

調査地	調査区	2020 年			2021 年			2022 年		
		χ^2	df	p	χ^2	df	p	χ^2	df	p
平岡公園	A	28	24	0.26	21	18	0.28	32	28	0.27
	B	2.92	2	0.23	13.5	12	0.33	13.5	12	0.33
	C	5	2	0.08	—	—	—	—	—	—
西岡公園	D	24	20	0.24	20	16	0.22	15	15	0.24
	E	5	4	0.29	16.2	12	0.18	10.1	6	0.10
	F	6	4	0.20	6	4	0.20	0	1	1.00

(b)

調査地	調査区	2020 年			2021 年			2022 年		
		χ^2	df	p	χ^2	df	p	χ^2	df	p
平岡公園	A	42	36	0.23	42	36	0.23	56	49	0.23
	B	20	16	0.22	30	25	0.23	30	25	0.22
	C	20	16	0.22	—	—	—	—	—	—
西岡公園	D	30	25	0.22	20	16	0.22	20	16	0.22
	E	12	9	0.21	90	81	0.23	56	49	0.23
	F	6	4	0.20	6	4	0.20	0	1	1.00

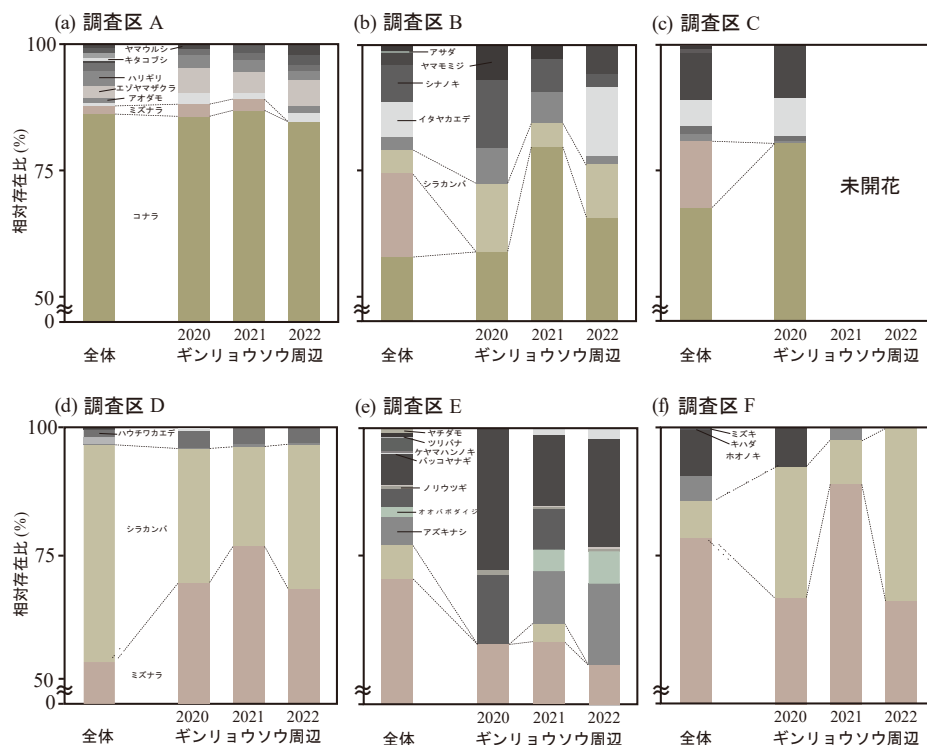


Fig.14 平岡公園(a, b, c)と西岡公園(d, e, f)の各調査区における樹種ごとの胸高断面積合計に基づいた調査区内および各年のギンリョウソウ周辺の樹木の相対存在比。図中の破線は、ベニタケ科菌類と関係があるとされるコナラ、ミズナラ、シラカンバの相対存在比の境界を示す。

3.5.3 ギンリョウソウの分布と光環境および土壌環境との関係性

ギンリョウソウの生育有無において、土壌 pH の主効果はわずかに正の効果が有意であったが(Fig.15c, 土壌 pH ; $df=1$, $\chi^2=3.016$, $p=0.08$), rPPFD, 土壌含水率の主効果は有意でなかった(Fig.15a, 15b, rPPFD; $df=1$, $\chi^2=1.339$, $p=0.25$, 土壌含水率; $df=1$, $\chi^2=0.018$, $p=0.89$). また、土壌含水率と土壌 pH の交互作用は有意であった($df=1$, $\chi^2=8.705$, $p<0.05$).

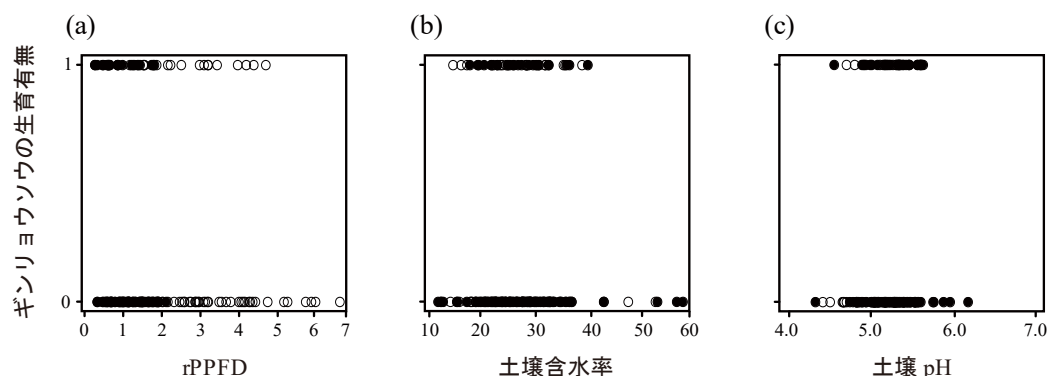


Fig.15 2022 年における rPPFD(a), 土壌含水率(b), 土壌 pH(c)とギンリョウソウの生育有無の関係。y 軸は放射状調査区に設定した記録地点におけるギンリョウソウの生育有無を示し、1 : ギンリョウソウが生育した地点, 0 : 生育しなかった地点である。図中の黒塗りの点は平岡公園, 白抜きの点は西岡公園の記録地点を示

rPPFD, 土壌含水率, 土壌 pH の3変数についてPCAを行ったところ, PCA 第1軸、第2軸の累積寄与率は, それぞれ 0.49, 0.77 であった. PCA 第1軸の負荷量が大きかった変数は, rPPFD であり, 第2軸の負荷量が大きかった変数は土壌含水率であった(Table4, Fig.16b). ギンリョウソウが生育した地点は, 3変数の平均的なスコアにプロットされた(Fig.16a). 一方で, rPPFD 値が高い地点あるいは, 土壌含水率が高く, 土壌 pH が低い地点では, ギンリョウソウが生育した地点はプロットされず, ギンリョウソウが生育しなかった地点のみがプロットされた(Fig.16a).

Table4 光・土壌環境3変数に関する主成分分析(PCA)によって算出された各変数の因子負荷量と累積寄与率

	主成分番号		
	第1	第2	第3
因子負荷量			
rPPFD	0.60	-0.45	-0.67
土壌含水率	-0.53	-0.84	0.09
土壌 pH	-0.59	0.30	-0.74
累積寄与率	0.49	0.77	1.00

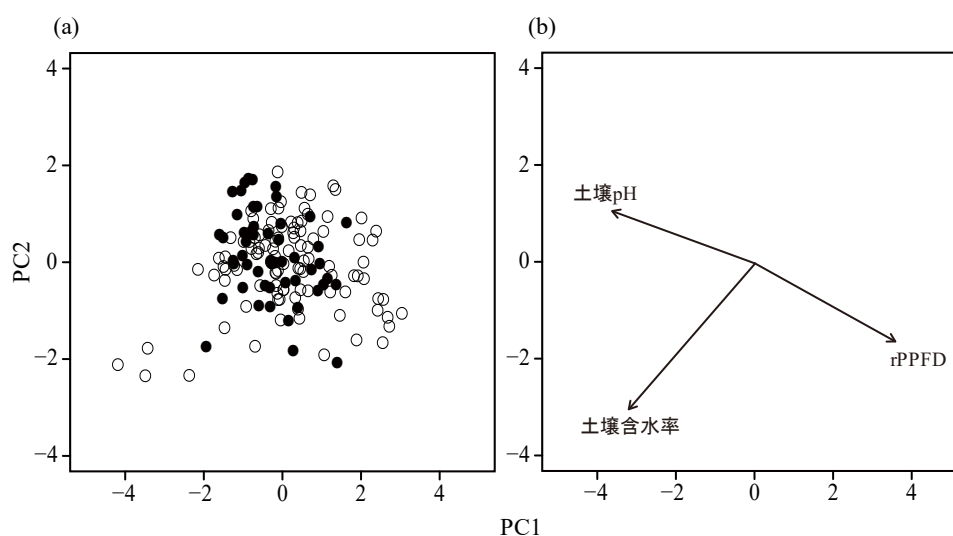


Fig.16 ギンリョウソウの生育有無における光・土壌環境の3変数に関する第1主成分と第2主成分のPCAスコア(a)と各変数の因子負荷量(b). PCAはrPPFD, 土壌含水率, 土壌pHの3変数について行った. 図中の黒塗りの点はギンリョウソウが生育した地点, 白抜きの点は生育しなかった地点を示す.

4. 考察

4.1 ギンリョウソウ個体群におけるサイズ構造の年変動

平岡公園と西岡公園の調査地間でギンリョウソウの植物高に 2020 年を除いて有意差が見られた。平岡公園と西岡公園はいずれも札幌市に位置する緑地であり、年平均気温や年平均降水量に大きな違いはない。また、調査区内の林床植生は、いずれの調査地もコナラやミズナラの実生が多く、平岡公園の調査区 C と西岡公園の調査区 D を除いてチシマザサが密生しており、気象条件だけでなく林床環境も概ね類似した。しかし、調査区内の樹木構成は、平岡公園ではコナラが優占し、ミズナラ、シラカンバが混生しており、西岡公園ではミズナラが優占して、シラカンバが混生していた。ギンリョウソウは森林植生下で菌糸を介して周辺の樹木、特にブナ科やマツ科、カバノキ科樹木と間接的に繋がることで資源を獲得することから (Smith and Read 1997, Bidartondo and Bruns 2002, Matsuda and Yamada 2003), 調査地間で本種の植物高に有意差が見られたことは、平岡公園と西岡公園のギンリョウソウ生育地における優占樹種の違いが影響している可能性がある。

3 年間の経年的なモニタリングによって、調査年間で平岡公園では地上茎数、西岡公園では個体数、地上茎数ともに増減が見られた。特に西岡公園では、2021 年に前年のおよそ 2.5 倍の個体が開花したが、2022 年は 30 個体しか確認されず、調査年間における個体数の増減が顕著であった。調査区レベルでは、平岡公園の調査区 C において 2021 年と 2022 年にギンリョウソウの開花が確認されなかった。また、ギンリョウソウの植物高は西岡公園の 2020–2021 年間を除いて、調査年間で有意に異なっており、本種の発生数(個体数、地上茎数)および個体サイズが年変動することが明らかとなった。ラン科の菌従属栄養植物 3 種(キンラン、ギンラン、ササバギンラン)を対象に 20 年間モニタリングした寺井(2018)は、3 種ともに個体の発生数が年によって変動することを示した。また、3 種の植物高が大きい順に個体の発生回数が多く、かつ発生期間が長かったことから、地上部の個体サイズが大きいほど、光合成によって多くの資源を獲得し、地下部の生長や貯蓄に充てている可能性に言及した (寺井 2018)。ギンリョウソウの資源の獲得源は、ブナ科やマツ科、カバノキ科といった樹木であり (Smith and Read 1997, Bidartondo and Bruns 2002, Matsuda and Yamada 2003), 樹木の資源生産量や資源分配は年変動する (Silvertown 1980, 水井 1991, Kitajima 1994, 寺澤ら 1995, Seiwa 2007, Imaji and Seiwa 2010)。また、本種は多年生草本植物で資源を蓄積する休眠期がある (Leake 1994, 大橋ら 2017^a) ことを考えると、本種が生育に利用可能な資源量が年によって異なる可能性がある。これらのことからギンリョウソウの発生数(個体数、地上茎数)、個体サイズは、コナラやミズナラ、シラカンバの資源状況や地下部に蓄積された資源の多寡に依存して年変動することが示唆された。

個体サイズの大きい個体の結実率が小さい個体の結実率よりも有意に高かったことは、ギンリョウソウの繁殖成功は資源量にも制限されていることを示唆した。ギンリョウソウの繁殖成功における花サイズの影響について Imamura and Ushimaru (2007) は、本種の受粉成功、結実成功が花弁長と有意な正の相関を示すことを明らかにした。ギンリョウソウの花は、マルハナバチによる虫媒の可能性が報告されている (田中 1978)。個体サイズを考慮した本研究において、本種の植物高と受粉成功間に有意な相関が見られなかったことから、個体サイズよりも花サイズが送粉者の誘引に寄与すると考えられる。個体サイズの指標として植物高を用いたが、計測

は堆積するリターを取り除いた地表面から行った。本調査においてリターの定量化はしていないが、リターの堆積量や厚さと本種の個体サイズに正の相関が見られる場合、リター層より上の開けた空間に花を形成し、送粉者を誘引するために、資源量に依存して個体サイズを変動している可能性がある。しかし、受粉成功の後、結実に至るまでは多くの繁殖コストを要するため(Stearns 1992, van Noordwijk and de Jong 1986, de Jong and van Noordwijk 1992), 資源量が豊富な個体サイズの大きい個体で結実率が高くなったと考えられた。本種の受粉成功過程(自動自家受粉, 他家受粉)の違いと個体サイズの関係の解明は今後の課題である。

4.2 ギンリョウソウ個体群における空間分布の年変動

平岡公園と西岡公園のギンリョウソウは、2020 年の西岡公園の調査区 F を除いて、集中分布していた。2020 年の西岡公園の調査区 F は有意でなかったものの、推定値がランダム分布する場合の期待値より高く、ギンリョウソウが集中分布する傾向を示した。一般的に植物の空間分布様式は、個体間の誘引や生物学的あるいは非生物的環境要因に強く依存する(Schulze et al. 2019). つまり、ある種が集中分布している場合、それは確率的な変動に加え、好適な環境の偏りや種子散布様式を反映していると考えられる。平岡公園と西岡公園のすべての調査区内は、林冠が閉鎖しており、林床にはリターが十分に堆積していた。本州での研究によると、ギンリョウソウの種子は、モリチャバネゴキブリ *Blattella nipponica* (Uehara and Sugiyama 2017)やカマドウマ類(Suetsugu 2018), アリ類(Yamada et al. 2021)によって散布されているとの報告がある。徘徊性昆虫による長距離種子散布の機会はかなり限られていると推測される。また、徘徊性昆虫による種子散布が望めない果実は、地上茎が倒れて散布されるため、分散距離は短い。これらのことから、ギンリョウソウは個体分布が集中しやすい種子散布様式であると推測される。また、菌従属栄養植物は植物種ごとに特定の菌類と共生することから(Smith and Read 1997), 種子分散された地点に共生菌が存在することが、定着するための前提条件である。ギンリョウソウと同じく菌従属栄養植物であるラン科やサクラソウ科のいくつかの種では、種の発生数や密度、分布に気象条件や関連する菌類の存在量が関係すると報告されている(McCormick et al. 2009, Verrier 2017, Yamato et al. 2016). ギンリョウソウは、ベニタケ科菌類と特異的な関係をもち(Bidartondo and Bruns 2001, Matsuda and Yamada 2003, Smith and Read 1997), モノトロポイド菌根は土壌表面から 10cm までの深さに形成される(Imamura and Kurogi 2003). ベニタケ科菌類はブナ科、マツ科樹木の周辺で頻出し(Matsuda and Hijii 1998), 土壌表面付近の有機物層に多く分布する(Courty et al. 2008)ことから、ギンリョウソウ個体群に見られた集中分布は、好適な環境の偏りに強く依存していると示唆される。

西岡公園の調査区 D, E の個体分布において、 $0 < r < 5\text{m}$ の小さい空間スケールに調査年間で空間的相互作用が見られたことは、ギンリョウソウの空間分布が年変動したことを示す。調査年に関わらず、すべての調査区でギンリョウソウが集中分布したことから、本種の集中分布を決定する環境要因と個体分布の経年的な変動に影響する環境要因が異なると考えられる。 $Kmm(r)$ の推定値から、植物高および個体内の地上茎数と個体分布に有意な相関が見られず、個体サイズと個体分布の関係を検出することはできなかった。本種はツツジ科の多年生草本植物であり (Leake 1994, 大橋ら 2017^a), 生育に必要な資源を蓄積するための休眠期が見られる。地

下部の根系で地上茎を形成する組織が残っていれば、ベニタケ科菌類を介して資源を獲得し、再び地上茎の発生が可能だろう。また、Suetsugu (2018)は、カマドウマ類の成虫が 5m ほど飛翔する様子を観察しており、排泄物 1 個当たりの種子数が少なかったことから、種子散布が散在になる可能性とともに発芽に好適な環境に種子が分散され、新規個体の定着成功の可能性が高まる可能性に言及している。既に定着した個体が蓄積された資源量の多寡に応じて繁殖期と休眠期を入れ替えながら生育し、その一方で、新規個体が定着・発生することで個体の分布が年によって変動するのかもしれない。

ギンリョウソウの分布と樹木との分布の関係において、すべての調査区で調査区内とギンリョウソウ周辺の樹木構成比に樹種ごとの立木数、BA 合計ともに有意差は見られなかった。樹種ごとの立木数に基づいた樹木構成比に有意差が見られなかったことは、コナラ、ミズナラ、シラカンバの占める割合が高かったことが影響していると考えられる。同様に、樹種ごとの BA 合計に基づいた樹木構成比において、先の 3 種の占める割合は 50%を超え、西岡公園の調査区 E を除いて、調査区内とギンリョウソウ周辺ともに 70%以上を占めていたため、有意差は見られなかったと考えられる。調査区内とギンリョウソウ周辺の樹木構成比に有意差が見られず、コナラ、ミズナラ、シラカンバの占める割合が同程度に高かったことは、ギンリョウソウの分布がブナ科、カバノキ科の樹木周辺に偏って分布する傾向を示す可能性がある。

ギンリョウソウの生育有無に対して土壌含水率と土壌 pH の交互作用が有意であったこと、PCA 解析において rPPFD 値が高い地点あるいは、土壌含水率が高く、土壌 pH が低い地点では、ギンリョウソウが生育した地点がプロットされず、ギンリョウソウが生育しなかった地点のみがプロットされたことは、本種がある範囲の土壌含水率、土壌 pH に分布することを示唆する。ギンリョウソウのモノトロポイド菌根を形成するベニタケ科菌類は、外生菌根性の担子菌類であるが(Bidartondo and Bruns 2001, Matsuda and Yamada 2003, Smith and Read 1997)、外生菌根菌の群集構造における環境要因の影響を推定することは、個々の環境要因が他の要因から独立して変化することがほとんどないため難しいとされる(Erland and Taylor 2002)。例えば、Dighton and Skeffington (1987)はヨーロッパアカマツの実生を土壌 pH3 の酸性雨土壌と非酸性雨土壌で生育し、低 pH 下で菌根形成が著しく減少したことを示した。一方で、ノルウェーのヨーロッパトウヒ林において酸性雨の増加が外生菌根菌の群集構造に及ぼす影響を報告した Agerer et al. (1998)は、酸性雨の増加による菌根菌の群集構造に負の影響は認められなかったものの、土壌を石灰化処理した場合、子実体の形成が対照区の 30 倍以上に増加し、土壌 pH がヨーロッパトウヒ林の外生菌根菌の群集構造の重要な決定要因である可能性に言及した。本研究における土壌 pH は 4.28 から 6.15 の範囲であり、ギンリョウソウが生育した地点の土壌 pH の最小値と最大値であった。また、植物は菌根菌と共生することで、水分ストレスへの耐性が高くなることが知られており(斎藤 2004)、他植物の生育が抑制されるような土壌含水率の低い土壌条件であっても、ギンリョウソウはベニタケ科菌類と共生することで生育できると考えられる。そのため、ギンリョウソウの生育有無において、土壌 pH にわずかに正の効果が見られたことを考えると、本種の個体分布は、土壌中のベニタケ科菌類の分布に強く依存することを示唆する。

4.3 菌従属栄養植物における生物多様性の保全に向けて

菌従属栄養植物は、国内において自然公園法 20 条第 3 項第 11 号の規定に基づき、「特殊な栄養摂取を行う種」として指定植物に選定され、生物多様性の保全上重要とされる(環境省 2015)。これらの種の生育には、特定の菌類との特異的な共生関係の形成が必要であり、野外での成熟個体の移植が困難とされている。しかし、菌従属栄養植物のような移植困難な植物種に有効な保全策として野外播種試験がある(辻田・遊川 2008)。既にベニバナイチヤクソウ(Hashimoto et al. 2012)、シヤクジョウソウやオオウメガサソウ(Johansson et al. 2017)を対象とした実践報告があり、国内でも野外播種試験による保全を目的とした取り組みがいくつか行われている(伊藤ら 2015, 伊藤ら 2019)。野外播種試験は、対象種を種子から保全することが可能であり、合わせて発芽状況を指標として移植地の関連菌類の分布を評価できる。そのため、成熟個体の移植時の課題である菌類を介した地下部ネットワークの分断を伴わないことから、菌従属栄養植物の保全に有効な手段として挙げられている。

菌従属栄養植物に関する生態研究は近年、増加傾向だが、依然として保全に必要な基本生態に不明な点が多い種がほとんどである。各種の個体群構造に関する理解が深まり、種の分布と環境要因との関係が明らかとなった場合、野外播種試験を用いた保全に有効な情報を提供できる可能性がある。先の通り、ギンリョウソウはブナ科やカバノキ科の樹木周辺に偏って分布し、rPPFD、土壌含水率、土壌 pH の 3 変数を用いた GLMM 解析および PCA 解析から、その個体分布は土壌中のベニタケ科菌類の分布に強く依存することが示唆された。ギンリョウソウの種子は、モリチャバネゴキブリやカマドウマ類、アリ類によって散布されるが(Uehara and Sugiyura 2017, Suetsugu 2018, Yamada et al. 2021)、昆虫類による分散が望めない場合、果実は提示された地点にそのまま残る。また、Ushimaru and Imamura (2002)は散布された種子が発芽能力を有したまま翌年も土壌中で存在することを示し、シードバンクの形成が示唆されている。そのため、森林植生下においてブナ科、マツ科、カバノキ科の樹木周辺に菌根菌の群集構造を考慮してギンリョウソウの種子を播種することは、個体群の再導入や強化のための有効な手段である可能性が高いと考えられる。しかし、ギンリョウソウの保全には、本種の分布とベニタケ科菌類の分布に関する定量的な評価や森林生態系におけるベニタケ科菌類の繁栄や衰退に関する更なる研究が必要である。

4.4 今後の展望

ギンリョウソウの個体群構造および個体群動態とブナ科樹木の資源量および資源分配との関係についても興味深い。例えば、ブナ科樹木の堅果生産量が豊作年は、果実生産に資源を多く分配するため、ギンリョウソウへの供給量が減少し、発生数の減少あるいは個体サイズが小さくなるといった関係性が見られるとギンリョウソウの個体群維持機構がより明らかになりそうである。また、本研究では調査区内の菌類の分布や存在量の定量化は行っていない。そのため、採取した土壌試料中の環境 DNA を用いて土壌中に存在する菌類の分子同定を行うことで、ギンリョウソウの個体分布と菌類の分布、樹木の分布とのより詳細な関係性が明らかになるのではないかと考えている。

要約

Monotropastrum humile (Ericaceae) is an achlorophyllous and myco-heterotrophic plants that obtains resources from trees through fungal mycelium on the monotropoid mycorrhizae (Russaceae). There have been no reports of monitoring the population structure and dynamics of this species over time, and the size structure and spatial distribution of *M. humile* population is unclear. However, the resource status of trees and mycorrhizal fungi that are symbiotically related to *M. humile* is known to fluctuate depending on environmental conditions, which is expected to affect the number of individuals, shoots, individual size, and spatial distribution of this species. In this study, we monitored the *M. humile* population over a three-year period from 2020 to 2022 to reveal the fluctuations on size structure (number of individuals, shoots, and plant height) and spatial distribution. We investigated using 6 study plots located in Hiraoka-park and Nishioka-park in Sapporo, Hokkaido, Japan. The number of individuals and shoots of *M. humile* at each site fluctuated among years. Analysis using LMM showed significant differences in plant height each site and among years, indicating annual fluctuations in individual size. Analysis using GLMM showed no significant correlation between plant height and pollination success, but significant positive correlation with fruiting success, indicating that reproductive success of *M. humile* may be limited by resources. Analysis using Ripley's K and D functions showed that *M. humile* was distributed intensively within all plots, and that its individual distribution tended to show spatial interaction between the years, indicating annual fluctuation on spatial distribution of this species. Comparisons using the chi-square test revealed no significant differences in tree composition rate (number of tree's individuals and total basal area) between the plot and the area around *M. humile*. Analysis using GLMM and PCA showed a slightly significant positive main effect of soil pH(H₂O) on the presence or absence of growth of *M. humile*, and the interaction between soil moisture and pH(H₂O) was significant. This study revealed that population structure of *M. humile* population in secondary forests in Hokkaido fluctuates from year to year. The results also suggest that the annual fluctuations may have strong influence on the resource status of the trees (Fagaceae and/or Betulaceae) and the distribution of the fungi (Russaceae).

謝辞

本研究の遂行において、酪農学園大学環境植物学研究室の松山周平准教授に終始多大なご指導を賜りました。酪農学園大学生態系物質循環研究室の保原達教授，ならびに神戸大学の末次健司卓越教授には，計画段階から調査設計について多くのご助言を頂きました。また，平岡公園管理事務所職員ならびに西岡公園管理事務所職員の皆様には，卒業論文時から3年間継続した調査を快く承諾して下さり，学位論文研究の他，課外での社会貢献活動として研究内容と関連した園内で開催される各種イベントの企画，参加にお声かけ頂きました。以上の方々のご協力により研究活動を進めることができました。ここに感謝の意を表します。酪農学園大学環境植物学研究室，同大学生態系物質循環研究室の学生ならびに大学院生には，日頃から調査等に御協力頂きました。お世話になった皆様に心から感謝申し上げます。

引用文献

- Agerer R, Taylor AFS, Treu R (1998)** Effects of acid irrigation and liming on the production of fruit bodies by ecto-mycorrhizal fungi. *Plant Soil* 199. 83-89
- Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S (2015)** Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software* 67 (1). 1-48
- Bates D, Maechler M, Jagan M (2022)** Matrix: Sparse and Dense Matrix Classes and Methods. R package version 1. 5-3
- Bidartondo MI (2005)** The evolutionary ecology of myco-heterotrophy. *New Phytologist* 167. 335-352
- Bidartondo MI, Bruns TD (2001)** Extreme specificity in epiparasitic Monotropoideae (Ericaceae) : widespread phylogenetic and geographical structure. *Molecular Ecology* 10. 2285-2295
- Conner JK, Rush S (1996)** Effects of flower size and number on pollinator visitation to wild radish, *Raphanus rephanistrum*. *Oecologia* 105. 509-516
- Courty PE, Frank A, Pierrat JC, Garbaye J (2008)** Temporal changes in the ectomycorrhizal community in two soil horizons of a temperate oak forest. *Applied and Environmental Microbiology* 74. 5792-5801
- De Jong TJ, Klinkhamer PGL (1994)** Plant size and reproductive success through male and female function. *Journal of Ecology* 82. 399-402
- de Jong G, van Noordwijk AJ (1992)** Acquisition and allocation of resources : genetic (co) variances, selection, and life histories. *American Naturalist* 139 (4). 749-770
- Darwin C (1859)** The origin of species by means of natural selection. 502pp. John Murray. London
- Diggle P, Chetwynd A (1991)** Second-order analysis of spatial clustering for inhomogeneous populations. *Biometrics* (47). 1155-1163
- Dighton J, Skeffington RA (1987)** Effects of artificial acid precipitation on the mycorrhizas of Scots pine seedlings. *New Phytologist* 107. 191-202
- Erland S, Taylor AFS (2002)** Chapter 7: Diversity of ecto-mycorrhizal fungal communities in relation to the abiotic environment. *Ecological Studies* 157. 163-200
- 福永 裕一, 末次 健司, 長谷川 匡弘, 澤 進一郎 (2015)** エンシュウムヨウラン(ラン科)を近畿に記録する. *日本植物分類学会誌. 分類* 15 (2). 191-194
- Hashimoto Y, Fukukawa S, Kunishi A, Suga H, Richard F, Sauve M, Selosse MA (2012)** Mycoheterotrophic germination of *Pyrola asarifolia* dust seeds reveals convergences with germination in orchids. *New Phytologist* 195 (3). 620-630
- Imaji A, Seiwa K (2010)** Carbon allocation to defense, storage and growth in seedlings of two temperate broad-leaved tree species. *Oecologia* 162. 273-281
- Imamura A, Ushimaru A (2007)** Flower orientation on slopes in the myco-heterotrophic species *Monotropastrum globosum*. *Plant Species Biology* 22. 161-166
- Imamura A, Kurogi S (2003)** Difference in monotropoid mycorrhiza formation between *Monotropastrum globosum* and its forma *roseum*. *Mycoscience* 44. 63-65

- 伊藤 彩乃, 庄司 顕則, 松本 竹吾, 赤崎 洋哉, 海道 智文, 松澤 宏, 山崎 旬, 遊川 知久 (2015) 埋立地の植栽林におけるキンラン (*Cephalanthera falcata* (Thunb. Blume.))の野外播種試験法による繁殖の試み. 日本緑化工学会誌 41 (1). 279-282
- 伊藤 彩乃, 庄司 顕則, 山下 由美, 遊川 知久 (2019) 野外播種試験はツツジ科にも有効 ～日本での分布南限地におけるオオウメガサソウ保全のための取り組み～. 日本緑化工学会誌 44 (3). 533-536
- 岩槻 邦男 (1992) 日本の野生植物 シダ. 516pp. 平凡社. 東京
- Johansson VA, Bahram M, Tedersoo L, Koeljalg U, Eriksson O (2017) Specificity of fungal associations of Pyroleae and *Monotropia hypopitys* during germination and seedling development. *Molecular Ecology* 26 (9). 2591-2604
- 環境省 (2015) 指定植物選定作業要領. https://www.env.go.jp/nature/np/plant_prot/mat01_2.pdf. 2022/11/11 閲覧
- 気象庁 (2022) 札幌気象台における気温および降水量の観測記録. https://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/view/annually_s.php?prec_no=14&block_no=47412&year=2022&month=&day=&view=a1. 2022/12/5 閲覧
- Kitajima K (1994) Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* 98. 419-428
- 国土地理院 (2022) 地理院地図 電子国土 Web. <https://maps.gsi.go.jp/>. 2022/12/9 閲覧
- Konietzschke F, Placzek M, Schaarshmidt F, Hothorn LA (2015) nparcomp: An R software package for nonparametric multiple comparisons and simultaneous confidence intervals. *Journal of Statistical Software* 64 (9). 1-17
- Leake JR (1994) Tansley Review No.69. The biology of myco-heterotrophic ('saprophytic') plants. *New Phytologist* 127. 171-216
- McCormick MK, Whigham DF, O'Neill JP, Becker JJ, Werner S, Rasmussen HN, Bruns TD, Taylor DL (2009) Abundance and distribution of *Corallorhiza odontorhiza* reflect variations in climate and ectomycorrhizae. *Ecological Monographs* 79 (4). 619-635
- Matsuda Y, Hijii N (1998) Spatiotemporal distribution of fruitbodies of ectomycorrhizal fungi in an *Abies firma* forest. *Mycorrhiza* 8. 131-138
- Matsuda Y, Yamada A (2003) Mycorrhizal morphology of *Monotropastrum humile* collected from six different forests in central Japan. *Mycologia* 95 (6). 993-997
- 水井 憲雄 (1991) 種子重－種子数関係を用いた落葉広葉樹の種子の結実豊凶区分. 日本森林学会誌 73 (4). 258-263
- Merckx V (2013) *Mycoheterotrophy : The biology of plants living fungi*. 367pp. Springer. New York
- 邑田 仁, 大野 順一, 小林 禰樹, 東馬 哲雄 (2018) 日本産テンナンショウ属図鑑. 360pp. 北隆館. 東京
- 大橋 広好, 門田 裕一, 木原 浩, 邑田 仁, 米倉 浩司 (2015) 改訂新版 日本の野生植物 1 ソテツ科～カヤツリグサ科. 666pp. 平凡社. 東京

- 大橋 広好, 門田 裕一, 木原 浩, 邑田 仁, 米倉 浩司 (2016^a) 改訂新版 日本の野生植物 2 イネ科～イラクサ科. 640pp. 平凡社. 東京
- 大橋 広好, 門田 裕一, 木原 浩, 邑田 仁, 米倉 浩司 (2016^b) 改訂新版 日本の野生植物 3 バラ科～センダン科. 604pp. 平凡社. 東京
- 大橋 広好, 門田 裕一, 木原 浩, 邑田 仁, 米倉 浩司 (2017^a) 改訂新版 日本の野生植物 4 アオイ科～キョウチクトウ科. 606pp. 平凡社. 東京
- 大橋 広好, 門田 裕一, 木原 浩, 邑田 仁, 米倉 浩司 (2017^b) 改訂新版 日本の野生植物 5 ヒルガオ科～スイカズラ科. 760pp. 平凡社. 東京
- R Core Team (2021)** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Ripley BD (1981)** Spatial Statistics. 252pp. John Wiley & Sons, Incorporated. New York
- Rowlingson B, Diggle P (2022)** splan: Spatial and Space-Time Point Pattern Analysis. R package version 2.01-43
- 斎藤 雅典 (2004) 新編 農学大事典. 養賢堂. 東京. 381-382
- Seiwa K (1998)** Advantages of early germination for growth and survival of seedlings of *Acer mono* under different overstory phenologies in deciduous broad-leaved forests. *Journal of Ecology* 86. 219-228
- Selosse MA, Roy M (2009)** Green plants that feed on fungi : facts and questions about mixotrophy. *Trends Plant Science* 14. 64-70
- Silvertown JW (1980)** The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biological Journal of the Linnean Society* 14. 235-250
- Smith SE, Read DJ (1997)** Mycorrhizal symbiosis 2nd edition. 605pp. Academic Press. San Diego
- Stearns SC (1992)** The evolution of life histories. 264pp. Oxford University Press. USA
- Stebbins GL (1970)** Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1. 307-326
- Suetsugu K (2014)** *Gastrodia flexistylodes* (Orchidaceae), a new mycoheterotrophic plant with complete cleistogamy from Japan. *Phytotaxa* 175 (5). 270-274
- Suetsugu K (2018)** Independent recruitment of a novel seed dispersal system by camel crickets in achlorophyllous plants. *New Phytologist* 217. 828-835
- 末次 健司, 加島 幹男 (2019) ツボミヤツシロラン(ラン科)を西表島に記録する. *植物地理・分類研究* 67 (2). 153-155
- 末次 健司, 田代 洋平, 原 千代子, 森田 秀一, 山室 一樹 (2020) ナンゴクヤツシロラン(ラン科)を奄美大島に記録する. *植物地理・分類研究* 68 (1). 43-45
- Suetsugu K, Tsukaya H, Ohashi H (2016)** *Sciaphila yakushimensis* (Triuridaceae), a New Mycoheterotrophic Plant from Yakushima Island, Japan. *Journal of Japanese Botany* 91. 1-6
- 田中 肇 (1978) ギンリョウソウの受粉. *植物研究雑誌* 57 (7). 201-202
- 寺井 学 (2018) コナラ二次林に生育するキンランとギンランとササバギンランの 20 年間個体モニタリング. *日本緑化工学会誌* 44 (1). 170-173

- 寺澤 和彦, 柳井 清治, 八坂 通泰 (1995) ブナの種子生産特性(I)北海道南西部の天然林における 1990 年から 1993 年の堅果の落下量と品質. 日本森林学会誌 77 (2). 137-144
- 辻田 有紀, 遊川 知久 (2008) ラン科植物の野外播種試験法 —土壌における共生菌相の探索を目的として—. 保全生態学研究 13. 121-127
- Ushimaru A, Imamura A (2002) Large variation in flower size of the myco-heterotrophic plant, *Monotropastrum globosum*: effect of floral display on female reproductive success. *Plant Species Biology* 17. 147-153
- van Noordwijk AJ, de Jong G (1986) Acquisition and allocation of resources: Their influence on variation in life history tactics. *American Naturalist* 128 (1). 137-142
- Verrier JT (2017) A mycoheterotrophic orchid. *Tomentelloid Fungi, and Drought in an Arizona Sky Island. Desert Plants* 33 (1). 3-9
- Whitfield J (2007) Fungal roles in soil ecology : underground networking. *Nature* 449. 136-138
- Wolfe LM, Krstolic JL (1999) Floral symmetry and its influence on variance in flower size. *American Naturalist* 154. 282-288
- 山田 明義 (2003) 菌根共生. 土壤微生物生態学 (堀越 孝雄, 二井 一禎編). 朝倉書店. 東京. 44-60
- Yamato M, Takahashi H, Shimono A, Kusakabe R, Yukawa T (2016) Distribution of *Petrosavia sakuraii* (Petrosaviaceae), a rare mycoheterotrophic plant, may be determined by the abundance of its mycobionts. *Mycorrhiza* 26. 417-427
- Yamato M, Yagame T, Suzuki A, Iwasa K (2005) Isolation and identification of mycorrhizal fungi associating with an achlorophyllous plant, *Epipogon roseum* (Orchidaceae). *Mycoscience* 46. 73-77
- 遊川 知久 (2014) 菌従属栄養植物の系統と進化. 植物科学最前線 5. 85-92