

Biodiversity of Tropical Rainforests in Australia

Takashi OSONO*

(Received July 27, 2020)

Wet tropics rainforests of north-eastern Australia are outstanding as a home for a wide range of plant and animal lineages and communities with ancient origins in Gondwana that are rare and threatened. This review introduces the biodiversity of tropical rainforests in Australia with special reference to vegetation and fungi. The taxonomic diversity and uniqueness of plants and the importance of tropical rainforests from the point of evolutionary history and conservation are briefly documented, and the dynamics of tropical rainforests is explored in terms of disturbances caused by cyclones and pathogens. Studies on the ecology and diversity of fungi associated with the decomposition of leaf litter are briefly summarized, and future research directions regarding the fungal diversity are discussed.

Key words : decomposition, evolutionary history, forest dynamics, fungi, plant

キーワード : 分解, 進化史, 森林動態, 菌類, 植物

オーストラリア熱帯降雨林の生物多様性

大園 享司

1. はじめに

オーストラリア大陸に固有生物が多いのはよく知られた事実だが、なかでも大陸北東部に位置する熱帯降雨林は豊かな生物多様性とその特異性、進化的な重要性の点で際立った特徴を有している (Fig. 1)。その学術的・普遍的な価値や保全の優先度の高さから、沿岸にあるグレートバリアリーフとあわせて国際連合教育科学文化機関 (ユネスコ) の世界自然遺産に登録されている。本稿では、オーストラリア大陸の地質・地形と気候について要約したのち、熱帯降雨林にみられる生物多様性の特徴について、植生と菌類に注目して概説する。植生については、植物の多様性と特異性、熱帯降雨林の進化的・保全的な

重要性、および森林動態について紹介する。菌類の多様性に関するまとまった情報は少ないが、落葉の分解に関わる菌類に関する一連の研究成果を中心に紹介する。

2. 地質と気候

オーストラリア大陸は南緯 10~44 度に位置し、世界で最も平坦で最も乾燥した大陸である¹⁾。大陸のほとんどが標高 300 メートル以下であり、最高峰はニューサウスウェールズ州に位置するコジオスコ山 (標高 2228m) である。地質は先カンブリア紀の堆積岩からなり第三紀を通じてほとんど変化していないが、大陸東部を南北に走る大分水嶺山脈は 4 億年

*Department of Environmental Systems Science, Doshisha University, Kyotanabe, Kyoto 610-0394
Telephone: +81-774-65-6688, E-mail: tosono@mail.doshisha.ac.jp



Fig. 1. Photos of wet tropics rainforests of north-eastern Australia. Photos by the author.

にわたり隆起し続けている。

オーストラリアは大部分が亜熱帯高圧帯の下にあるため、モンスーンやサイクロンの影響を受ける地域を除き、国土面積の 80 パーセントは年降水量が 600 ミリ以下の乾燥地である¹⁾。年降水量の変動が大きく、例えば 10~11 年周期で発生するエルニーニョにより降水量は減少する。年降水量が多く森林が発達するのは、大陸南西部と、大陸東岸部に位置する大分水嶺山脈の東斜面から海岸部までの範囲に限られる。この大分水嶺山脈に沿って、森林帯が南北に連なって、冷温帯域から熱帯域まで分布している。

本稿で対象とする熱帯降雨林 (wet tropics rainforests) は、大陸北東部の南緯 15~19 度、クイーンズランド州のタウンズビルからクックタウンにいたる、海岸沿いの低地や、標高 600~900m 程度の大分水嶺山脈上の高原、そして両者のあいだに存在

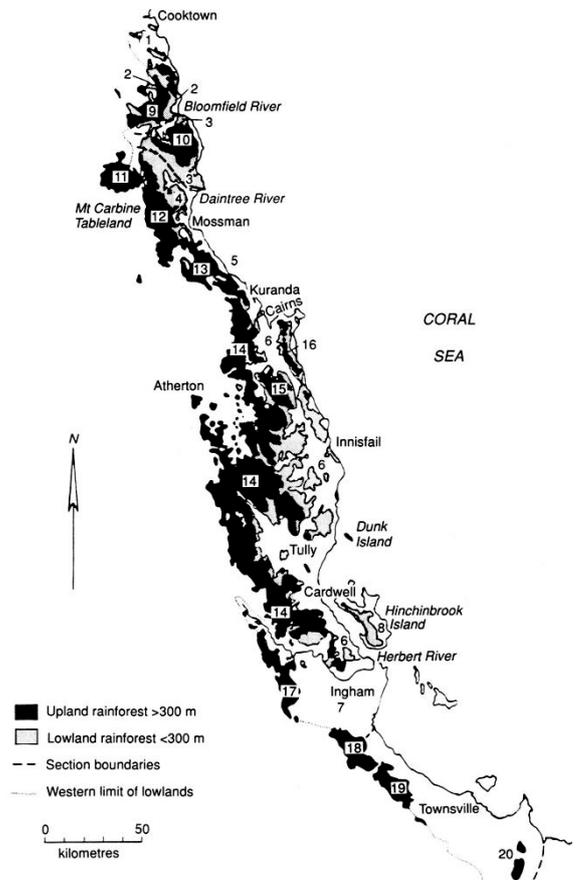


Fig. 2. Locations of wet tropics rainforests. Modified from Adams²⁾.

する Great Escarpment とよばれる崖部に分布する (Fig. 2)²⁾。この地域の年降水量は 1200~4000mm であり、場所によっては 4000mm 以上に達する。降水には季節的なパターンが認められ、年降水量の 6 割以上が 12 月から 3 月の夏期に集中する。赤道直下に位置する熱帯降雨林と異なり、気温の季節性が認められており、最暖月と最寒月とで 5°C 近い差がある。年平均気温は約 23~24°C である。

3. 植生

オーストラリア大陸の植物相には、他の大陸にみられない特徴がある³⁾。例えば、オーストラリア大陸にしか分布しない固有植物が多く含まれる。また、際立って種分化している植物群がみられ、フトモモ科のユーカリ属、ヤマモガシ科、ミモザ科のアカシア属がその例である。落葉樹はまれで、ユーカリ属

Table 1. Phytogeographic composition of the Australian vegetation³⁾.

Element and subelement	Description
1. Gondwanan	Derived directly from the original Gondwanan flora present in Australia
1a. Relict	Present-day survivors of the humid Gondwanan flora
1b. Autochthonous	Highly endemic, derived in response to climate cycles under geographic isolation
2. Intrusive	Reached Australia after separation from Gondwanaland
2a. Tropical	Malesian plants of post-Miocene inception, although probably ultimately of Gondwanan derivation
2b. Cosmopolitan	Widely distributed taxa of high dispersibility
2c. Neoaustral	Temperate species of northern hemisphere derivation

のように硬葉とよばれる常緑の硬い葉をもつ植物種が多いのも特徴である。

オーストラリア大陸にみられる植物は、2つの要素に大別される (Table 1)。ゴンドワナ大陸に由来し、南アメリカ大陸やアフリカ大陸との共通性が高いゴンドワナ要素 (要素 1) と、オーストラリア大陸がゴンドワナ大陸から分離した後に到達した植物群、すなわちマレシア植物区系区に由来する要素 2 である。要素 1 はさらに、要素 1a と要素 1b の2つの準要素に区別される。かつてのゴンドワナ大陸と同じ湿潤な環境条件下で存続してきた植物群で、現在でも湿潤なハビタートに限定して分布している遺存的 relict な準要素 (要素 1a) と、気候の乾燥化にともなうハビタートの拡大に対応して種分化・固有化したユーカリ属やアカシア属などを含む準要素 (要素 1b) である。

オーストラリア大陸の植物相にみられる特異性は、主に要素 1 に起因するが、特に熱帯降雨林を特徴づけるのは、かつてのゴンドワナ大陸と同じ温暖湿潤な環境下で存続してきた「生きた化石」ともいふべき、要素 1a の遺存的な植物群である^{4, 5)}。オーストラリア大陸の降雨林は第四紀の気候変動にともなって拡大と縮小を繰り返しており、現存する熱帯降雨林は 4000~12000 年生と考えられている。熱帯降雨林は硬葉樹林に取り囲まれるように、土壌が年中湿潤で、生産性の高い肥沃な立地に点在している。熱帯降雨林と硬葉樹林との境界は明瞭であり、樹種組成もユーカリ属の優占する硬葉樹林と明瞭に異なっている。熱帯降雨林は火災の影響を受けておらず林

冠が閉鎖しているが、この点でも、頻繁に火災が発生し林冠が不連続な硬葉樹林と対照的である。

3.1 植物の多様性と特異性

熱帯降雨林における植物の分類学的な多様性は、種レベルよりも属レベルで比較的高い⁶⁾。クイーンズランド州の植物標本を保管する Queensland Herbarium によると、この地域の熱帯降雨林には 119 科 516 属 1161 種もの高等植物が出現する。オーストラリアに分布する全植物属の約 4 分の 1 が、国土面積の 0.1 パーセントにも満たないこの熱帯降雨林に見出されることになる。この 516 属 1161 種のうち 68 属 710 種がオーストラリアに固有であり、さらに 36 属 435 種がこの地域においてのみ認められる。また、全 516 属の約 3 分の 2 に相当する 340 属では、この地域にそれぞれ 1 種のみが分布する。逆に、種数をもっとも多いフトモモ属はこの地域に 29 種が分布するが、インド-マレーシア地域の熱帯降雨林では同属の 200 種以上が分布する。

熱帯降雨林に分布する植物のうち、43 属は単型 monotypic、すなわち 1 種のみを含む属である⁶⁾。このうち 37 属はオーストラリアに固有の属であり、さらに 28 属はこの地域にのみ分布する。オーストラリアに固有の植物属に占める単型の属の割合は、オーストラリア全体でみると 8 パーセントに満たないが、熱帯降雨林にのみ出現する 36 属の 78% に当たる 28 属が単型である。これら単型の属は、進化の時間のなかで種分化しなかったか、あるいは絶滅により 1 種となったグループであり、近縁種が存在しないと

いう意味で遺伝的な重要性が極めて高く、保全の優先度が高いグループといえる。

原始的な被子植物が数多く分布するという点でも、この熱帯降雨林は特異的である⁶⁾。世界的にみると19科の被子植物が「原始的」とされているが、そのうち13科がこの地域に分布する。なかでもアウストロバイレヤ科とイディオスペルムム科の2科はこの地域にのみ分布しており、いずれも1属1種のみからなる。このほかにも希少種、絶滅危惧種、さらには分布域が極めて狭い植物種が数多く存在している。食虫植物であるドロセラ属、バショウ属のバナナの野生種などがその例である。

3.2 植生の進化的な重要性

熱帯降雨林の重要性が、地球の歴史と生物進化の観点から明らかにされている⁶⁾。熱帯降雨林には、地球上での生物の進化史における「4つの主要な段階」の特徴が認められている。

1つ目は、「被子植物の時代」とよばれる段階である。被子植物が地球上に出現したのは1億2500万年前頃と考えられており、出現場所は Gondwana 大陸だったとする説が有力である。被子植物は、Gondwana 大陸の温暖で湿潤な気候条件下で急激な多様化を遂げた。Gondwana 大陸はその後、南アメリカ、アフリカ、インド、オーストラリア、そして南極の各大陸に分裂したが、Gondwana 要素とよばれるこれらの被子植物が、現在の南半球に広く分布している。熱帯降雨林には、Gondwana 大陸が温暖で湿潤だった時期に出現した植物群が、現在でも遺存的に見出されている。

2つ目は、オーストラリア大陸が Gondwana 大陸から分離して赤道に向かって移動した、1億2千万年前から5千万年前頃の段階である。この時期は全球的な寒冷化の時期に相当し、オーストラリア大陸では乾燥化が進行した。ユーカリ属やバンクシア属、アカシア属などの樹木は新たな生育場所である乾燥地に分布を広げ、劇的な種分化を果たした。オーストラリア大陸を特徴付ける、硬葉樹林の出現である。しかし、このような時期にあっても、現在の熱帯降雨林が分布する地域では温暖で湿潤な環境が維持さ

れ、Gondwana 大陸の植物相が生存し続けた。こうして現在に至るまで、原始的な被子植物が遺存することになった。

3つ目は、オーストラリアプレートがアジアプレートに衝突し両大陸の生物相が混合した、5千万年前から1千5百万年前頃の段階である。この混合がどの程度、そしてどのように起こったのかについては詳細が不明だが、オーストラリア大陸の熱帯降雨林では、イチジク属、オオバギ属といった北半球の植物がみられるようになった。

4つ目は、更新世の氷河期である。2百万年前から1万年前頃には、全球的な寒冷化によりこの地域の降水量は現在の半分程度に減少した。これにともなう、熱帯降雨林は縮小し、硬葉樹林や、ナンヨウスギ属やナギ属からなる針葉樹林が分布を拡大した。しかし、もっとも寒冷で乾燥した時期においても、熱帯降雨林は谷部や山頂部などの湿潤な立地で存続し、熱帯降雨林を構成する植物のレフュージアとなった。1万年前に最終氷期が終わると気候は温暖化して、降水量が急激に増大した。するとレフュージアで生きのびた熱帯降雨林が再び分布を拡大し、現在の熱帯降雨林を形作ったと考えられている。現在、もっとも生物多様性の高い谷部や山頂部などが、この寒冷期にレフュージアとして機能したと推測されている。

以上のように、オーストラリア大陸の熱帯降雨林には、大陸移動や地球規模での気候変化という地球の歴史と生物進化のみちすじが刻まれている。この地域の熱帯降雨林は、太古の地球上に存在した森林の姿を現在に伝える、生きた証拠である。それは地球の歴史上の主要な段階を示す顕著な見本であり、進行しつつある重要な生態学的、生物学的プロセスを示す顕著な見本であり、生物多様性の保全にとってもっとも重要かつ意義深い自然生息地を含んでいる。これらの要件に基づき、この地域の熱帯降雨林は、1988年にユネスコの世界自然遺産に登録された。なお、1994年には登録地域が拡大し、2007年には名称が「オーストラリアの Gondwana 多雨林群」に改められている。

4. 森林動態

熱帯降雨林は、数千万年スケールで起こる大陸移動や数万年スケールで起こる気候変動に加えて、寿命や風倒・病害虫の発生にともなう樹木個体の枯死と種子や萌芽による新たな個体の加入が、数十年～数百年スケールでくり返されてきた。これらの比較的短期的なプロセスにより、森林は動的に維持されている。ここでは、熱帯降雨林の短期的な動態を引き起こす要因のうち、生態学的な知見が蓄積しているサイクロンによる風害とエキビョウキンによる立枯れ病の影響を取り上げる。

4.1 サイクロン

サイクロンが熱帯降雨林の構造や植生に及ぼす影響の重要性はよく認識されている。Webb⁷⁾はサイクロンが引き起こす風害の大きさを決める要因として、局所的な地形とサイクロンの頻度および強度の重要性を指摘した。また、風の強さの違いが植生の発達に影響することを明らかにした。例えば、風速45メートル以上の強風を頻繁に受ける立地では、林冠が低く、また林冠高が不均一な藪状の *cyclone scrubs* とよばれる植生がみられる。*Cyclone scrubs* では、幹折れした枯死木につる植物が絡まり塔状になった *vine tower* や、雑草の侵入が認められる。一方、風速27～36メートルの風を受ける立地では、林冠高は比較的均一だが林冠上部の葉が脱落し、それにより明るくなった下層でつる植物の繁茂が認められる。サイクロンが生態系に及ぼす影響は他の攪乱要因よりも大きいと、人間活動の影響がない場所であっても、熱帯降雨林が「安定した極相状態」に達することはほとんどないと考えられている⁷⁾。

2006年3月に、サイクロン・ラリーと名付けられたカテゴリ4（瞬間風速62.5～77.5メートル）のサイクロンが熱帯降雨林に襲来した。カテゴリ4のサイクロンは、過去150年の記録に照らしても50年に1度の頻度でしか襲来しない⁸⁾。このサイクロン・ラリーが熱帯降雨林の景観や群落に及ぼした影響と、風害に対する樹木の種レベルでの反応について、詳しい研究が行われた。

サイクロン・ラリーが熱帯降雨林の景観に及ぼす

影響が、サイクロン通過の2週間後に、ヘリコプターを使った上空からのセンサスにより調べられた⁸⁾。もっとも激しい森林被害は、サイクロンの中心部が通過した経路の周辺約30kmで認められた。被害の大きさは、サイクロン中心部の通過経路から離れるに従って低くなった。通過経路から75km以上離れた場所では、風が当たりやすい尾根部に限って軽微な被害が認められた。

サイクロン・ラリーが通過した熱帯降雨林に位置する長期モニタリング用の20ヶ所のプロット（各0.5ha）のうち、10ヶ所でサイクロンによる被害が認められた⁹⁾。サイクロン通過前後の森林の状況を比較することで、群落レベルでの森林被害が明らかにされている¹⁰⁾。プロットごとの損害本数などから求められた損害程度は、サイクロン中心部の通過経路に近いプロットほど大きく、ヘリコプターからの観察結果と一致した。プロット内では、樹種ごとに被害程度が異なっていたことを反映して、被害はパッチ状に発生していた。損害程度に差があるプロットでも、同じ種の樹木は比較的類似した損害程度を示していた。サイクロンの通過経路からの距離に加えて、森林を構成する樹種の強風に対する耐性が、群落レベルでの被害を特徴付けていた。

樹木のどのような機能的な特性が、強風に対する耐性に関連するのであろうか。樹木の個体レベルでの損害程度を、風による「幹の根返り」、「幹折れ」、「大枝の損失」、「被害なし」の4つのカテゴリに区分するとともに、樹冠からの落葉の割合を測定して評価した¹¹⁾。その結果、材密度が低いほど幹折れした個体の割合が高い傾向が認められた。また、材密度が高いほど被害なし個体の割合が高かった。これらの結果から、強風への耐性は種間での材密度の違いと関連していることが示された。また、幹折れの認められた樹種について、折れた幹からの萌芽の再生率が測定された¹²⁾。その結果、材密度の低い樹種ほど萌芽の再生率が高い傾向が認められた。

まとめると、材密度の高い樹種では強風による損失は小さいが、萌芽再生力は低く、その一方で、材密度の低い樹種は強風の被害を受けやすいが、萌芽再生力は高い傾向が認められた。森林を構成するさ

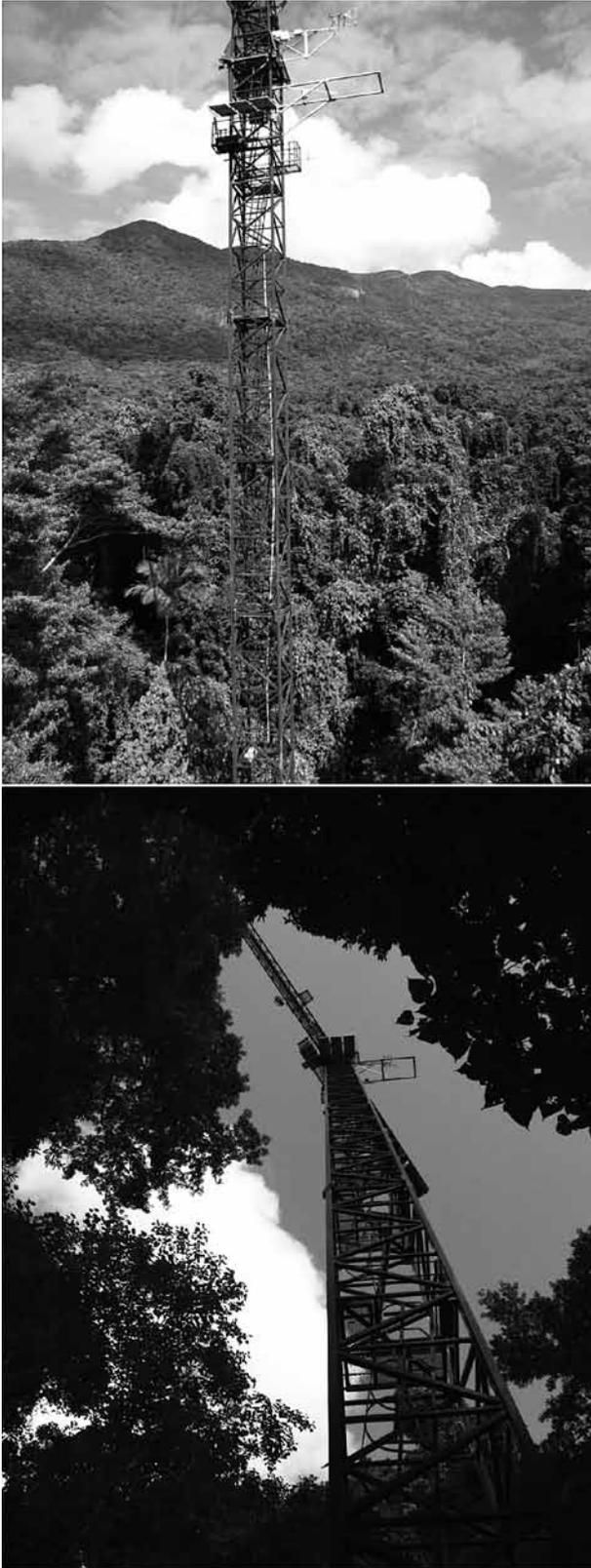


Fig. 3. Australian canopy crane at Daintree Rainforest Observatory. Photos by the author.

まざまな樹種は、この2型を両端とする軸上に、材密度に応じて位置づけられることがわかった。このように樹種間で攪乱からバイオマスを回復する能力すなわちレジリエンスと、攪乱（強風）への耐性が材密度に対して正反対の関係にあるのは、資源配分のトレードオフの点から説明することができる¹²⁾。材密度を高める方向で資源配分するように進化すると、機会的な損害に対応して再成長する方向に配分するための資源が少なくなり、逆も然りという関係である。樹種間に認められるこのような機能的な特性の違いもまた、森林樹木の種多様性の維持に貢献すると考えられる。

デインツリー国立公園の低地熱帯降雨林に、林冠研究のためのクレーンが設置されている（Fig. 3）。1998年11月に南半球で最初に作られたこの林冠クレーンは、高さ45メートルで、55メートルの長さのジブが描く円弧内の約0.95ヘクタールの面積をカバーし、34科63属82種の計680個体（胸高直径10cm, 設置時点）の樹木の、最大樹高35メートルの林冠に空中からアクセスすることができる¹³⁾。この場所では、クレーン設置直後の1999年2月にサイクロンが直撃した。樹木個体の約10%が風倒し、林冠ギャップが多数形成された。林冠クレーンを用いて、サイクロンによる攪乱後における植生の変化や樹木の成長に関する研究も進められている¹⁴⁾。

4.2 エキビョウキンによる立ち枯れ病

オーストラリア大陸の自然植生は、卵菌類に属する *Phytophthora cinnamomi*（以下、エキビョウキン）による立ち枯れ病の脅威にさらされている¹⁵⁾。エキビョウキンは土壌生であり、2本の鞭毛を持つ遊走子によって植物根に感染するが、感受性の高い植物種では根の成長停止や組織の壊死を引き起こし、やがて通道阻害により立ち枯れに至る¹⁶⁾。エキビョウキンは宿主特異性が低く、幅広い分類群の植物種に対して病原性を示すことが知られている。しかし、植物の種・属・科ごとに病原菌に対する感受性が異なっており、例えばヤマモガシ科、ツツジ科、マメ科などでは感受性の高い種の比率が高い。

立ち枯れ病の被害は、エキビョウキンの存在と、

植物種の感受性、そして病原菌に好適な環境条件の組み合わせに依存する。被害が甚大な場所では、森林の組成や構造、機能が致命的な打撃を受けることになる。例えば、西オーストラリア州南東部では、感受性の高いジャラ *Eucalyptus marginata* の優占する森林において、病原菌の感染した林分と、それに隣接する未感染の林分とで比較研究が行われた¹⁷⁾。両林分に出現する植物種数に差は認められないが、感染林分では未感染林分に比べて、高木と低木の種数が少なく、林冠の開空率が高く、林床の一年生植物の種数が多かった。立ち枯れ病の発生にともなって引き起こされるこのような自然植生の変化は、大陸南西部と南東部の温帯林において特に顕著に観察されており、被害地における植生の長期的な変化が記載されている^{18, 19)}。

熱帯降雨林においても、Dalrymple と Garrawalt の 2 ヶ所でエキビョウキンによると考えられる被害が発見され、土壌調査によりエキビョウキンが検出された²⁰⁾。それに続く広域的な土壌調査の結果、この病原菌が熱帯降雨林の広い範囲に分布していることが明らかにされた。しかし、まとまった立ち枯れ被害が認められたのは最初に発見された 2 ヶ所のみであり、その他の場所では小規模な立ち枯れか、あるいはほとんど被害が認められなかった。つまり、エキビョウキンが存在しているにも関わらず、立ち枯れ被害の徴候はほとんど認められてない。溶脱を受けた貧栄養の山地林などは、病原菌に対する感受性の高い立地と考えられる²¹⁾。しかし、病原菌が普遍的に存在し、温暖湿潤で病原菌の生育に好適な環境条件にあるにも関わらず、エキビョウキンによる顕著な大量枯死が認められていない。この点で、熱帯降雨林における被害の発生状況は、他の気候帯の森林と異なっていた。

立ち枯れ病が顕著に認められた Dalrymple と Garrawalt では、景観レベルでの被害林分の状態や、土壌や植生、植物種の感受性に関する調査が行われた²⁰⁾。空中写真から調べられた Dalrymple における立ち枯れ林分の面積は、1976 年の調査開始時にはこの地域の森林面積全体の 4.6%であったが、1978 年には 11.9%となり、1980 年には 19.3%に達した。1976

年から 1981 年までの調査期間中、調査区内の樹木個体は順々に枯死し、調査終了時には調査区内に存在した樹木個体の 12%が枯死した。死亡率が高かったのはエスカロニア科、ミカン科、ヤマモガシ科、クロウメモドキ科、クスノキ科の樹種であった。これらの樹種も含めて、様々な植物種の根からエキビョウキンが検出された。このように、立ち枯れとエキビョウキンの存在はよく対応するものの、その一方で、立ち枯れ林分の増加とエキビョウキンの分散とを因果的に結び付けるための直接的な証拠は得られていない。エキビョウキンの分散には、森林伐採やイノシシが関与することを示す状況証拠も得られているが、これらについても因果関係は明らかではない。熱帯降雨林にみられる樹木個体の立ち枯れの原因は、まだよく分かっていないのが現状である。

1999 年から 2002 年にかけて行われた再調査では、エキビョウキンによると考えられる立ち枯れ被害が新たに 4 ヶ所で発見され、うち 1 ヶ所の土壌からはエキビョウキンが検出された²²⁾。しかし前回の調査と同様、エキビョウキンは立ち枯れ林分以外でも検出されており、また周辺の健全な林分よりも立ち枯れ林分で病原菌の密度が高いという傾向は認められなかった。立ち枯れ林分では林冠の開空率が高くなっていったものの、林冠を構成する樹種数や立木密度の点で、立ち枯れ林分と健全林分との差は認められなかった。エキビョウキンと立ち枯れ被害との関連については依然として未解決のままであり、エキビョウキンが熱帯降雨林における樹木の種多様性に影響することを支持する証拠は、今のところ得られていない。

5. 菌類

オーストラリア大陸の土壌は風化が進んでおり、ラテライトが広範に分布する¹⁾。一般に栄養塩に乏しいが、リン、亜鉛、ヨウ素、コバルト、セレンが特に欠乏している。風化の進んだ貧栄養土壌への適応として、樹木の葉には、フェノール類(タンニン、樹脂、リグニン)やテルペン類(芳香族化合物、フトモモ科の精油)が多く含まれる。硬葉では、リンの含有量が低い傾向が認められている。また、硬葉

の硬さはリグニンの含有量の高さに由来する。これらのような葉の化学的な性質は、土壌における落葉の分解を遅くする要因と考えられる²³⁾。

熱帯降雨林では土壌における物質の蓄積量が少ないため、樹木は主に落葉から放出される栄養塩を利用する²⁴⁾。このため、林床に供給された落葉の分解プロセスと、分解に関わる菌類の多様性と分解機能についての情報が、土壌分解系の構造と機能を理解する上で不可欠といえる。熱帯降雨林における落葉の分解速度は、リターフォール量やリター層の集積量の測定^{25, 26)}、リターバッグを用いた分解実験²⁷⁻²⁹⁾により推定されている。オーストラリア大陸の熱帯降雨林における落葉の分解は、温帯域や乾燥地よりも速いが、オーストラリア大陸以外の熱帯林と比べると遅い傾向がみられている。

オーストラリアの菌類多様性は、土壌菌類³⁰⁻³²⁾、根内生菌³³⁾、葉面菌類³⁴⁾、葉内生菌^{35, 36)}、グラスエンドファイト^{37, 38)}などを対象に、大陸南部の温帯域で主に進められてきた。不完全菌類の多様性にみられる分類学的な特徴について総括的な研究が行われており³⁹⁾、ユーカリ属の葉に見出される菌類の分類学的な研究も多い^{40, 41)}。分子生物学的手法を適用した土壌菌類の多様性の評価も行われている^{42, 43)}。

5.1 落葉分解菌類の多様性

熱帯降雨林におけるまとまった菌類の研究事例は少ないが、2002年以降、落葉分解に関与する菌類の種多様性に関する研究が活発に行われた。その先駆けとなる研究では、13樹種の落葉を材料として、直接観察法により57分類群の菌類が類別された⁴⁴⁾。このうち75%にあたる36分類群は1樹種の落葉のみから出現していた。複数の樹種から出現した菌類の分類群の割合が低かったことから、この研究では、菌類の樹種特異性が高い可能性が示唆された。この先行研究をふまえて、一連の研究により落葉分解菌類の多様性のパターンが詳しく検討された。

方法論的な検討を目的として、クスノキ科の樹木 *Neolitsea dealbata* の落葉を材料に用いて、表面殺菌法とパーティクル・フィルトレーション法（以下、PF法）の2つの方法で菌類が分離された⁴⁵⁾。表面殺

菌法では、落葉をエタノールと次亜塩酸で処理することにより落葉の表面に存在する菌類を除去し、落葉の組織内に存在する菌類を分離する。一方のPF法では、落葉を流水で洗浄し、表面に付着した胞子や土壌などを除去してから落葉に存在する菌類を分離する。これらの方法により分離された菌類の微視的な形態の観察に基づいて、それぞれ112と141の分類群の菌類を特定した。表面殺菌法では、PF法に比べて出現する菌類の分類群数が少なかった。この研究では、採取した落葉を室温で4週間にわたって乾燥状態で保管したときの影響についても確かめられた。分離される菌株数は保存期間にともなって直線的に減少した。最初の3週間は分離される菌類の分類群数はほとんど変化しなかったが、4週間目には分類群数の低下が認められた。落葉から高頻度で出現する分類群ほど、落葉の保管にともなう出現数の低下が顕著であった。

樹種特異性、すなわち樹種間での菌類相の違いを定量的に評価するため、6樹種の落葉を材料として、PF法と湿室培養・直接観察法で菌類相を調べた⁴⁶⁾。対象とした6樹種は、クスノキ科の *Cryptocarya mackinnoniana*、ヤマモガシ科の *Darlingia ferruginea* と *Opisthiolepis heterophylla*、ホルトノキ科の *Elaeocarpus angustifolius*、クワ科の *Ficus destruens* と *Ficus pleurocarpa* である。PF法では全体で419形態分類群、樹種あたり111~203形態分類群を類別した。一方、直接観察法では全体で185種、樹種あたり31~81種の菌類を同定した。樹種間で菌類相を比較すると、種の重複は小さく、14~30%にとどまった。全ての落葉樹種から出現した種数は全体の2~3%にすぎなかった。2002年の先行研究⁴⁴⁾と同様、菌類の樹種特異性が高い可能性が示唆された。

Ficus pleurocarpa の落葉の分解を3ヶ月間にわたって野外で追跡し、分解にともなう菌類遷移を調べた⁴⁷⁾。PF法では、胞子形成の認められる53分類群と、胞子形成の認められない100形態分類群が特定された。直接観察法では104種が同定された。これらの菌類は分解にともなう出現パターンに基づいて、少なくとも4つの遷移群に区分された。

5.2 今後の研究課題

一連の研究により、熱帯降雨林では樹種ごとに落葉上の菌類の種多様性が高く、樹種特異性が比較的高く、分離法によって異なる菌類が得られることなどが明らかにされた。また、落葉の分解にともなう変化が菌類の種多様性の創出・維持に寄与していることが示された。しかし、これらの研究にも関わらず、オーストラリアの熱帯降雨林における落葉分解菌類の種多様性の全貌が明らかになったわけではない。熱帯降雨林に存在する樹種の豊かさを考えると、ここで引用した研究によって菌類の種多様性の一端が明らかにされたにすぎないとも言える。しかも、その菌類の多くが孢子未形成の種や未記載種である。

今後、落葉分解菌類の多様性の実態を解明するためには、未調査の落葉樹種を対象にさらに研究を進めていく必要がある。対象樹種の選定に際しては、この地域に固有のアウストロバイレヤ科やイディオスペルムム科、あるいは希少種、絶滅危惧種、分布域が極めて狭い植物種の優先度が高いといえる。孢子未形成の種や未記載種が多いことから、DNAを対象としてバーコーディングによる分類群の特定や、DNA メタバーコーディングによる網羅的な多様性評価が有効な研究手法として挙げられる。

加えて、複数の樹種が含まれるフトモモ属などに注目した樹種間の比較研究などを行えば、落葉樹種の系統関係と菌類相の類似性がどのように関連するのかを検証できる可能性がある。菌類の種多様性の地域的な変動を説明することを目的とした、降水量の傾度や斜面上の水分傾度に注目した比較研究も有効と考えられる。オーストラリア以外の熱帯地域にも分布が認められる植物分類群、たとえばマレーシアから本邦にかけて分布するクスノキ科の樹木落葉を対象とした菌類多様性の比較研究を行えば、この熱帯降雨林における菌類の多様性を相対的に評価することが可能と考えられる。

菌類の多様性と落葉の分解プロセスとの関連や、菌類の機能的多様性に着目した研究も必要である。例えば、リターバッグを用いた落葉分解実験を実施して、分解プロセスと菌類遷移を同時に記述する研究アプローチや、リグニン分解にともなって出現す

る落葉上の白色部（漂白部）に注目した研究アプローチが有効であろう。デインツリー国立公園の熱帯降雨林で行った予備的な調査では、20 樹種の落葉上で落葉の漂白が観察され、それら漂白部でリグニン分解菌の子実体が観察されている⁴⁸⁾。これらリグニン分解菌のなかには生葉由来の内生菌が含まれており、それらリグニン分解性内生菌は落葉の分解プロセスに大きな影響を及ぼすことが知られている⁴⁹⁾。ただし、デインツリー国立公園の林冠クレーンを使った予備実験では、林冠の生葉と林床の落葉の漂白部とで共通のリグニン分解菌は検出されていない⁵⁰⁾。この結果が他の樹種の葉にも当てはまるのかどうか、今後さらなる研究が必要である。

本稿の執筆に際して、ジェームズクック大学熱帯生物学部の Paul Gadek 博士と Sandra Abell 博士、マッコーリー大学生物学部（現、京都大学大学院農学研究科）の小野田雄介博士より貴重な助言をいただいた。本研究は、平成 20 年度日本学術振興会研究者交流（派遣（特定国派遣研究者））の助成を受けて実施した。

参考文献

- 1) G.H. Orians and A. V. Milewski, "Ecology of Australia: the Effects of Nutrient-Poor Soils and Intense Fires", *Biol. Rev.*, **82**, 393-423 (2007).
- 2) P. Adams, *Australian Rainforests*, (Oxford, New York, 1994), p. 308.
- 3) B.A. Barlow, Phytogeography of the Australian Region, in: R.H. Groves (ed.), *Australian Vegetation, Second Edition*, (Cambridge University Press, Cambridge, 1994), pp. 3-56.
- 4) L.J. Webb, J.G. Tracey and W.T. Williams, "A Floristic Framework of Australian Rainforests", *Aust. J. Ecol.*, **9**, 169-198 (1984).
- 5) D.M.J.S. Bowman, *Australian Rainforests, Islands of Green in a Land of Fire*, (Cambridge University Press, Cambridge, 2000), p. 360.
- 6) Rainforest Conservation Society of Queensland, *Tropical Rainforests of Northern Queensland, Their Conservation Significance. A Report to the Australian Heritage Commission. Australian Heritage Commission Special Australian Heritage Publication Series No. 3*, (Australian Government Publishing Service, Canberra, 1986), p. 195.

- 7) L.J. Webb, "Cyclones as an Ecological Factor in Tropical Lowland Rain-forest, North Queensland", *Aust. J. Bot.*, **6**, 220-228 (1958).
- 8) S.M. Turton, "Landscape-Scale Impacts of Cyclone Larry on the Forests of Northeast Australia, Including Comparisons with Previous Cyclones Impacting the Region Between 1858 and 2006", *Austral Ecol.*, **33**, 409-416 (2008).
- 9) A.W. Graham, *The CSIRO rainforest permanent plots of North Queensland - site, structural, floristic and edaphic descriptions. CSIRO and the Cooperative Research Centre for Tropical Rainforest Ecology and Management*, (Rainforset CRC, Cairns, 2006), p. 227.
- 10) D.J. Metcalfe, M.G. Bradford and A.J. Ford, "Cyclone Damage to Tropical Rain Forests: Species- and Community-Level Impacts", *Austral Ecol.*, **33**, 432-441 (2008).
- 11) T.J. Curran, R.L. Brown, E. Edwards, K. Hopkins, C. Kelley, E. McCarthy, E. Pounds, R. Solan and J. Wolf, "Plant Functional Traits Explain Interspecific Differences in Immediate Cyclone Damage to Trees of an Endangered Rainforest Community in North Queensland", *Austral Ecol.*, **33**, 451-461 (2008).
- 12) T.J. Curran, L.N. Gersbach, W. Edwards and A.K. Krockenberger, "Wood Density Predicts Plant Damage and Vegetative Recovery Rates Caused by Cyclone Disturbance in Tropical Rainforest Tree Species of North Queensland, Australia", *Austral Ecol.*, **33**, 442-450 (2008).
- 13) N.E. Stork, "The Australian Tropical Forest Canopy Crane: New Tools for New Frontiers", *Austral Ecol.*, **32**, 4-9 (2007).
- 14) M. Laidlaw, R.L. Kitching, K. Goodall, A. Small and N.E. Stork, "Temporal and Spatial Variation in an Australian Tropical Lowland Rainforest Plant Community", *Austral Ecol.*, **32**, 10-20 (2007).
- 15) D.M. Cahill, J.E. Rookes, B.A. Wilson, L. Gibson and K.L. McDougall, "*Phytophthora Cinnamomi* and Australia's Biodiversity: Impacts, Predictions and Progress Towards Control", *Aust. J. Bot.*, **56**, 279-310 (2008).
- 16) A.R. Hardam, "*Phytophthora Cinnamomi*", *Mol. Plant Pathol.*, **6**, 589-604 (2005).
- 17) K.L. McDougall, R.J. Hobbs and G.E. St J. Hardy, "Vegetation of *Phytophthora Cinnamomi*-Infested and Adjoining Uninfested Sites in the Northern Jarrah (*Eucalyptus Marginata*) Forest of Western Australia", *Aust. J. Bot.*, **50**, 277-288 (2002).
- 18) G. Weste, K. Brown, J. Kennedy and T. Walshe, "*Phytophthora Cinnamomi* Infestation - a 24-Year Study of Vegetation Change in Forests and Woodlands of the Grampians, Western Victoria", *Aust. J. Bot.*, **50**, 247-274 (2002).
- 19) G. Weste, "The Dieback Cycle in Victorian Forests: a 30-Year Study of Changes Caused by *Phytophthora Cinnamomi* in Victorian Open Forests, Woodlands and Heathlands", *Aust. Plant Pathol.* **32**, 247-256 (2003).
- 20) B. Brown, Occurrence and Impact of *Phytophthora Cinnamomi* and Other *Phytophthora* Species in Rainforests of the Wet Tropics World Heritage Area, and of the Makay Region, QLD, in P. Gadek (ed.) *Patch deaths in tropical Queensland rainforests*, (Rainforest Cooperative Research Centre, Cairns, 1999), pp. 41-76.
- 21) P. Gadek, Introduction and Overview, in P. Gadek (ed.) *Patch deaths in tropical Queensland rainforests*, (Rainforest Cooperative Research Centre, Cairns, 1999), pp. 1-7.
- 22) P. Gadek and S. Worboys, *Rainforest Dieback Mapping and Assessment: Phytophthora Species Diversity and Impacts of Dieback on Rainforest Canopies*, (Rainforest Cooperative Research Centre, Cairns, 2004), p. 96.
- 23) M.J. Swift, O.W. Heal and J.M. Anderson, *Decomposition in Terrestrial Ecosystems*, (Blackwell, Oxford, 1979), p. 372.
- 24) K.A. Vogt, C.C. Grier and D.J. Vogt, "Production, Turnover, and Nutrient Dynamics of Above- and Belowground Detritus of World Forests", *Adv. Ecol. Res.*, **15**, 303-377 (1986).
- 25) H.M. Brasell and D.F. Sinclair, "Elements Returned to Forest Floor in Two Rainforest and Three Plantation Plots in Tropical Australia", *Aust. J. Ecol.*, **71**, 367-378 (1983).
- 26) A.V. Spain, "Litterfall and the Standing Crop of Litter in Three Tropical Australian Rainforests", *J. Ecol.*, **72**, 947-961 (1984).
- 27) A. Spain and R. Le Feuvre, "Breakdown of Four Litters of Contrasting Quality in a Tropical Australian Rainforest", *J. Appl. Ecol.*, **24**, 279-288 (1987).
- 28) K.K. Sangha, R.K. Jalota and D.J. Midmore, "Litter Production, Decomposition and Nutrient Release in Cleared and Uncleared Pasture Systems of Central Queensland, Australia", *J. Trop. Ecol.*, **22**, 177-189 (2006).
- 29) S.A. Parsons and R.A. Congdon, "Plant Litter Decomposition and Nutrient Cycling in North Queensland Tropical Rain-Forest Communities of Differing Successional Status", *J. Trop. Ecol.*, **24**, 317-327 (2008).
- 30) H.Y. Yip and G. Weste, "Rhizoplane Mycoflora of Two

- Understory Species in the Dry Sclerophyll Forest of the Brisbane Ranges (Australia)", *Sydowia*, **38**, 383-399 (1985).
- 31) A.L. Markovina, J. Pitt, A.D. Hocking, D.A. Carter and P.A. McGee, "Diversity of the Trichocomaceae in the Katandra Nature Reserve, Central Coast, NSW, Australia", *Mycol. Res.*, **109**, 964-973 (2005).
- 32) M. Bronicka, A. Raman, D. Hodgkins and H. Nicol, "Abundance and Diversity of Fungi in a Saline Soil in Central-West New South Wales, Australia", *Sydowia*, **59**, 7-24 (2007).
- 33) S.M. Chambers, N.J.A. Curlevski and J.W.G. Cairney, "Ericoid Mycorrhizal Fungi Are Common Root Inhabitants of Non-Ericaceae Plants in a South-Eastern Australian Sclerophyll Forest", *FEMS Microbiol. Ecol.*, **65**, 263-270 (2008).
- 34) R.J. Lamb and J.F. Brown, "Non-Parasitic Microflora on Leaf Surfaces of *Paspalum Dilatum*, *Salix Babylonica* and *Eucalyptus Stellulata*", *Trans. Br. Mycol. Soc.*, **55**, 383-390 (1970).
- 35) G.A. Strobel, W.M. Hess, J.Y. Li, E. Ford, J. Sears, R.S. Sidhu and B. Summerell, "*Pestalotiopsis Guepinii*, a Taxol-Producing Endophyte of the Wollemi Pine, *Wollemia Nobilis*", *Aust. J. Bot.*, **45**, 1073-1082 (1997).
- 36) B. Wang, M. Priest, A.M. Davidson and C. Brubaker, "Fungal Endophytes of Native *Gossypium* Species in Australia", *Mycol. Res.*, **111**, 347-354 (2007).
- 37) R. Van Heeswijck and G. McDonald, "*Acremonium* Endophytes in Perennial Ryegrass and Other Pasture Grasses in Australia and New Zealand", *Aust. J. Agric. Res.*, **43**, 1683-1709 (1992).
- 38) C.O. Miles, M.E. di Menna, S.W. Jacobs, I. Garthwaite, G.A. Lane, R.A. Prestidge, S.L. Marshall, H.H. Wilkinson, C.L. Schardl, O.J.P. Ball and G.C.M. Latch, "Endophytic Fungi in Indigenous Australasian Grasses Associated with Toxicity to Livestock", *Appl. Environ. Microbiol.*, **64**, 601-606 (1998).
- 39) E.H.C. McKenzie, "Fungi Anamorphici in Australasia", *Aust. Syst. Bot.*, **14**, 485-500 (2001).
- 40) G.C. Hunter, W.B. Wingfield, P.W. Crous and M.J. Wingfield, "A Multi-Gene Phylogeny for Species of *Mycosphaerella* Occurring on *Eucalyptus* Leaves", *Stud. Mycol.*, **55**, 147-161 (2006).
- 41) B.A. Summerell, J.Z. Groenewald, A. Carnegie, R.C. Summerbell and P.W. Crous, "*Eucalyptus* Microfungi Known from Culture. 2. *Alysiidiella*, *Fusculina* and *Phlogicylindrium* Genera Nova, with Notes on Some Other Poorly Known Taxa", *Fungal Divers.*, **23**, 323-350 (2006).
- 42) S. Kasel, L.T. Bennett and J. Tibbits, "Land Use Influences Soil Fungal Community Composition Across Central Victoria, South-Eastern Australia", *Soil Biol. Biochem.*, **40**, 1724-1732 (2008).
- 43) D.J. Midgley, J.A. Saleeba, M.I. Stewart, A.E. Simpson and P.A. McGee, "Molecular Diversity of Soil Basidiomycete Communities in Northern-Central New South Wales, Australia", *Mycol. Res.*, **111**, 370-378 (2007).
- 44) M.M. Parungao, S.C. Fryar and K.D. Hyde, "Diversity of Fungi on Rainforest Litter in North Queensland, Australia", *Biodivers. Conserv.*, **11**, 1185-1194 (2002).
- 45) B. Paulus, P. Gadek and K.D. Hyde, "Estimation of Microfungal Diversity in Tropical Rain Forest Leaf Litter Using Particle Filtration: the Effects of Leaf Storage and Surface Treatment", *Mycol. Res.*, **107**, 748-756 (2003).
- 46) B. Paulus, J. Kanowski, P. Gadek and K.D. Hyde, "Diversity and Distribution of Saprobic Microfungi in Leaf Litter of an Australian Tropical Rainforest", *Mycol. Res.*, **110**, 1441-1454 (2006).
- 47) B. Paulus, P. Gadek and K.D. Hyde, "Successional Patterns of Microfungi in Fallen Leaves of *Ficus Pleurocarpa* (Moraceae) in an Australian Tropical Rainforest", *Biotropica*, **38**, 42-51 (2006).
- 48) T. Osono, "Bleached Leaf Litter of Forest Trees and Associated Fruiting Bodies of Fungi in Tropical Asia and Australia", *The Harris Science Review of Doshisha University*, **57**, 204-212 (2016).
- 49) K. Koide, T. Osono and H. Takeda, "Fungal Succession and Decomposition of *Camellia Japonica* Leaf Litter", *Ecol. Res.*, **20**, 599-609 (2005).
- 50) 大園享司・広瀬大, "内生菌が樹木落葉のリグニン分解に果たす役割", 同志社大学ハリス理化学研究報告, **61**, 41-51 (2020).