

平成 21年 4月 3日現在

研究種目：基盤研究（B）
 研究期間：2006～2008
 課題番号：18380086
 研究課題名（和文） 森林生態系における大型植食者による生物多様性維持機構の実験的解明
 研究課題名（英文） Ecological functions of large herbivore for bio diversity under forest ecosystem: A large scale field experiment.
 研究代表者
 揚妻 直樹（AGETSUMA NAOKI）
 北海道大学・北方生物圏フィールド科学センター・准教授
 研究者番号：60285690

研究成果の概要：森林環境においてシカ密度と林床植物の生産性（光条件・土壌栄養）を操作し、大型植食者の採食圧と林床植生、土壌動物の反応を調べた。3年間の実験で、シカ密度が林床植物の種数・種多様性・ミミズ密度に対し有意な影響を与えていないことが示された。また、シカが土壌微生物の多様性や活性に促進的な機能を持っていることが示唆された。なお、光条件向上のため択伐を行ったが、この択伐が林床植生・土壌動物ひいてはシカの採食行動に大きな影響を与えることが解った。

交付額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2006年度	6,200,000	1,860,000	8,060,000
2007年度	4,100,000	1,230,000	5,330,000
2008年度	2,600,000	780,000	3,380,000
年度			
年度			
総計	12,900,000	3,870,000	16,770,000

研究分野：農学

科研費の分科・細目：林学 ・ 林学・森林工学

キーワード：森林生態・保護・保全・種多様性

1. 研究開始当初の背景

(1)世界的にシカ類が森林植生を大きく改変することが報告されるようになり、植物の種多様性や森林生態系の保全上の大きな問題となっている。これまで一般的に言われてきたシカ類の影響としては、下層植生の減少、低木の消失、嗜好性種の消失と不嗜好性種の増加、更新阻害、植物種多様性の低下などが挙げられている。更に植物に依存する動物相や、物質循環（窒素・炭素）に与える影響も懸念されている。このようにシカ類は生物多様性を損ない森林生態系の破壊者としての

位置づけが日本では定着している。

(2)ところが一方で、植食者と植物種の多様性について概観すると、全く逆の関係が見い出されている。雨量が多いなど生産性が高い場所では、採食圧があった方が植物の種多様性はむしろ増加するという (Ploulx & Mazumder 1998)。この現象は他の植物種を被圧してしまう優占種が植食者の捕食により抑制され、その結果、植物の種間競争が緩和したため、多くの植物種が共存できたと解釈されている。つまり、植食者は捕食による間

接効果を通じて植物種間関係に影響を及ぼし、植物種多様性を高める役割を担っているわけである。また、このキーストン植食者によって引き起こされる植物種構成・生産性・質（被食防衛物質）の変化が、他の植食者や分解者の多様性（種構成・個体数）の維持に関わっている可能性がある。

(3) 以上の知見から、植食者と植物種多様性の間にはその場所の植物生産性と採食圧の双方が関与していることが示唆される。これらの関係性について、一般的な法則性を見出すためには、実験的に植物生産性と採食圧の双方を操作して検証することが必要であると指摘されてきた。しかし、残念ながら、これまで陸上生態系では、この二つの要因を操作した研究例は少ない。特に植食哺乳動物に関しては草原生態系に限定されている。より複雑な森林生態系において、採食圧と植物種多様性の関係や、それが他の生物に波及する影響を実験的に検証することが重要となっている。

2. 研究の目的

本研究の目的は、森林生態系において植物生産性と大型食植者の採食圧（シカ密度）を操作することで、採食圧と林床植生の関係、土壤分解系の反応、および林床植物生産性に対する植食者の反応を明らかにすることである。

3. 研究の方法

(1) 採食圧（シカ密度）の操作

北大・苫小牧研究林のミズナラ林の中にシカ柵を設置し 16haのシカ導入区、1.5haのシカ排除区および 20haの解放区を設定した。シカ導入区には苫小牧研究林内で捕獲した野生のシカを導入し、これまでの研究から植生が顕著に改変されると言われている約 20頭/km²の高密度になるように維持した。また、解放区のシカ密度はライトセンサスにより 5-10 頭/km²と推定された。

(2) 植物生産性の操作

各区に 20m x 20mのプロットを設定し、



図1 実験デザイン模式図(数字は調査プロット数)

その中の植物生産性を操作した。操作方法は、林冠木の伐採（プロットの胸高断面積合計の30%除去）による林床の光環境の向上と、施肥による栄養塩の付加によって行った。プロットごとに、林冠木の伐採、施肥、林冠木の伐採と施肥、対照の4条件を設定し、各区に2-4反復プロットをとった。

(3) 各プロットにおける林床植物の被食率、出現種数、多様度指数、被度を調査した。また、土壤生態系で重要な役割を果たしているミミズ密度を調査した。また、分解系へのシカの影響については、シカ糞がリター（落葉）分解に与える影響を検出するために、リターバック法により、リターのみとリターにシカ糞を混合した場合の分解速度を計測した。また、リターおよびシカ糞に含まれる微生物（細菌・真菌類）の多様性を T-RFLP法によって明らかにした。

4. 研究成果

(1) 林床植生の反応

表 1

Table 4-2. Species richness, cover, and Simpson index in deer density, logging and fertilization manipulation in 2007.

	df	p-value	Estimate	SE
Species richness				
Deer	2	0.428	Ex -0.08	0.13
			En -0.01	0.11
Logging	1	<0.001	0.09	0.10
Fertilization	1	0.015	-0.12	0.11
Deer × Logging	2	0.612	Ex 0.07	0.18
			En 0.06	0.15
Deer × Fertilization	2	0.603	Ex -0.13	0.20
			En -0.16	0.16
Logging × Fertilization	1	0.089	0.12	0.15
Deer × Logging × Fertilization	2	0.898	Ex 0.05	0.27
			En 0.10	0.22
Simpson index				
Deer	2	0.301	Ex 0.07	0.33
			En 0.04	0.33
Logging	1	0.684	0.43	0.38
Fertilization	1	0.710	0.35	0.38
Deer × Logging	2	0.719	Ex -0.33	0.46
			En -0.45	0.46
Deer × Fertilization	2	0.921	Ex -0.41	0.46
			En -0.41	0.46
Logging × Fertilization	1	0.560	-0.69	0.53
Deer × Logging × Fertilization	2	0.479	Ex 0.78	0.65
			En 0.60	0.65
Cover				
Deer	2	<0.001	Ex -0.11	0.13
			En -0.44	** 0.11
Logging	1	<0.001	0.17	0.10
Fertilization	1	0.320	-0.14	0.11
Deer × Logging	2	0.924	Ex 0.14	0.18
			En 0.18	0.15
Deer × Fertilization	2	0.854	Ex 0.05	0.20
			En 0.16	0.16
Logging × Fertilization	1	0.902	0.16	0.15
Deer × Logging × Fertilization	2	0.656	Ex -0.21	0.27
			En -0.24	0.22

Ex: enclosure En: enclosure (high deer density)

** : P < 0.01, significance of each deer density based on open (low deer density)

林床植物の種数に対して、施肥や伐採処理の効果は見られたが、シカ密度によっては有意な差は見られなかった（表 1）。また、種多様性にもシカ密度の効果は見られなかった。これは、調査対象種の全てが多年生植物であるため地上部の採食だけでは、個体の消滅にはすぐにはつながらず、シカの植食圧が種数を数年で変化させる程ではなかったと考え

られた。一方、シカ密度は植物のバイオマスを減少させ、また植物種構成も変化させていた。しかしながら、これまでのシカ類の植生への影響に関する研究と比較すると、本研究で見られたシカの影響は少ないと言わざるを得ない。

(2) 土壌動物の反応

シカ密度によってミミズ密度は影響を受けていなかった。ミミズ密度は林冠木の伐採および林冠木の伐採と施肥処理したプロットでは減少傾向にあった(図1)。特にこれらのプロットでは供給されるリター量が有意に少なく(図2)、そのためミミズにとって資源が減少していたため、ミミズ密度も低かったと考えられた。

図1

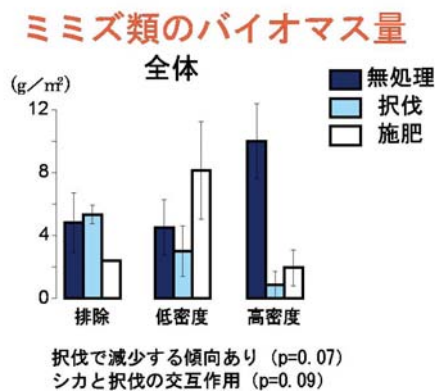
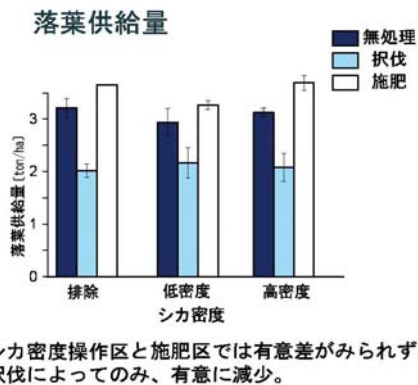


図2



(3) 分解系および微生物相の反応

落葉(リター)の分解速度は、シカの糞が混ざることによって有意に早くなることが解った。このことからシカの存在は土壌分解系の物質循環を促進することが示唆された。このようなリター分解に関わる微生物(細菌・真菌類)はT-RFLP法により690UT確認することができた。そのうち、落葉のみで見られたのが110UT、シカ糞のみで見られたものが270UT、双方に共通して見られたものが310UTであった。シカ糞は微生物相の多様性

が高める機能があることが示された。

(4) 大型植食者の反応

シカが植物体を採食していた割合は無処理区に比べ施肥区では変わらなかったが、伐採区で増加していた。林床植物のバイオマスは伐採区と伐採・施肥区で増加しており、林床植物の被度の増加に伴ってシカの処理区への利用頻度が増加し植食圧を増大させたと考えられた。林床植物9種について植食者の忌避物質と窒素量を測定した所、伐採操作により大半の種で忌避物質が増加し、また施肥操作で窒素量が増加していることが解った。このような生産性に対する植物体の反応に対して、シカのご食物選択性も変化していることが示唆された。

(5) これまでの研究報告に基づけば、シカ導入区におけるシカ密度であれば数年程度で植生が著しく改変されるはずであった。しかしながら、3年経過した時点では、高密度のシカが植生や土壌動物への著しい影響を与えていることは言えなかった。なぜ、本実験では影響が少なかったのかについては今後の検討課題である。なお、土壌分解系についてはシカの存在が微生物の多様性や活性に対して促進的な機能を果たしていることが示唆された。

今後、本研究の実験系を維持することができれば、長期的なシカの影響を明らかにすることが可能となろう。

(6) 本研究では、シカの影響より、むしろ森林の伐採の方が短時間のうちに林床植生やそれに依存する植食者、さらに土壌動物に対し大きな影響があることが判明した。本研究では、林冠木の伐採は総胸高断面積の30%程度の択伐に留め、伐採木の選定に当たっては木本種の種多様性になるべく低下しないように配慮した。しかし、この程度の択伐であっても森林生態系に大きなインパクトとなっていたことが解った。現状ではシカが森林生態系に与える影響に注目が集まっているが、生物多様性を保全するためには短期的には森林開発のあり方を調整した方が、より効果性が高いと考えられる。

5. 主な発表論文等

[雑誌論文] (計 5 件)

① Miyamoto, T. and Hiura, T. (2008)

Decomposition and nitrogen release from foliage litter of fir (*Abies sachalinensis*) and oak (*Quercus crispula*) under different forest canopies in Hokkaido, Japan. *Ecological Research* 23: 673-680, 査読有

② Agetsuma, N. (2007) Ecological function

losses caused by monotonous land use induce

crop raiding by wildlife on the island of Yakushima, southern Japan. Ecological Research 22(3): 390-402. 査読有

- ③ Okabe, F. Agetsuma, N. (2007) Habitat use by introduced raccoons and native raccoon dogs in a northern deciduous forest on Hokkaido Island, Japan. Journal of Mammalogy 88(4): 1090-1097. 査読有
- ④ 揚妻直樹・日野貴文・他 14 名 (2007) 北海道・胆振地方におけるエゾシカの再定着過程. 北海道大学演習林研究報告 64: 23-28. 査読有
- ⑤ Oguchi, R., K. Hikosaka, T. Hiura and T. Hirose (2006) Light acclimation of photosynthesis and leaf anatomy in woody seedlings in response to gap formation in a cool-temperate deciduous forest. Oecologia 149: 571-582. 査読有

[学会発表] (計 12 件)

- ① 豊田鮎・陀安一郎・藤巻玲路・金子信博・内田昌男・柴田康行・日浦勉 ミミズによる森林土壌の炭素蓄積パターンの変化 -14C天然存在比を用いた解析. 日本生態学会第 56 回全国大会. 2009 年 3 月 19 日. 岩手県立大学 (岩手郡滝沢村)
- ② 日野貴文・揚妻直樹・日浦勉 異なる光・栄養塩環境下におけるシカの林床植物への影響-大規模密度操作実験による検証-. 日本生態学会第 56 回全国大会. 2009 年 3 月 18 日. 岩手県立大学 (岩手郡滝沢村)
- ③ 川口達也・日浦勉・岩島範子・増永二之・大久保慎二・金子信博 ミミズが土壌の団粒量と窒素動態に与える影響 -苫小牧研究林におけるフトミミズ除去による効果-. 日本生態学会第 56 回全国大会. 2009 年 3 月 18 日. 岩手県立大学 (岩手郡滝沢村)
- ④ 日野貴文・揚妻直樹・豊田鮎・日浦勉 シカによる林床植生と土壌生態系への影響 日本生態学会第 56 回全国大会. 2009 年 3 月 17 日. 岩手県立大学 (岩手郡滝沢村)
- ⑤ 廣永拓男・日野貴文・揚妻直樹・日浦勉 環境の変化によるエゾシカの餌選択への影響. 第 55 回日本生態学会 2008 年 3 月 17 日. 福岡国際会議場 (福岡市)
- ⑥ 豊田鮎・荒木奈津子・日浦勉 ミズナラ林の発達段階に伴うミミズ類の分布と落葉分解の変化. 第 55 回日本生態学会 2008 年 3 月 17 日. 福岡国際会議場 (福岡市)
- ⑦ 揚妻直樹・揚妻一柳原芳美 エゾシカオスの交尾期に特異的に見られるマイグレーション. 第 55 回日本生態学会 2008 年 3 月 15 日. 福岡国際会議場 (福岡市)
- ⑧ 荒木奈津子・揚妻直樹 森林におけるエゾタヌキの季節的な土地利用変化とその要因. 第 55 回日本生態学会 2008 年 3 月 15 日. 福岡国際会議場 (福岡市)

- ⑨ 日浦勉・中村誠宏 ネットワーク研究の可能性: 大規模長期生態学研究の展開 (オーガナイザー) 第 55 回日本生態学会. 2008 年 3 月 14 日. 福岡国際会議場 (福岡市).
- ⑩ 豊田鮎・日野貴文・揚妻直樹・廣永拓男・揚妻一柳原芳美・日浦勉 択伐による落葉供給量の変化およびエゾシカの採食圧がミミズ類に及ぼす影響. 第 30 回日本土壌動物学会. 2007 年 5 月 19 日. 横浜国立大学 (横浜市).
- ⑪ 山本真弓・宮本敏澄・玉井裕・矢島崇 傾斜地の位置、方位が土壌微生物群集およびリター分解に与える影響. 日本森林学会第 118 回大会, 2007 年 4 月 3 日. 九州大学 (福岡市).
- ⑫ 日野貴文・日浦勉・揚妻直樹 林床植物の生産性勾配はシカの採食圧を変化させるか? -大規模操作実験による検証-. 第 54 回日本生態学会 2007 年 3 月 20 日. 愛媛大学 (松山市).

[図書] (計 4 件)

- ① 揚妻直樹・井鷲裕司・丑丸敦史・北村俊平・酒井章子・長池卓男・藤田渡・畑田彩 (2008) 生物多様性が減少すると何が起きるか? 「大学講義のためのプレゼン教材 生物多様性の未来にむけて」畑田彩・市川昌広・中静透編. (CD-ROM) 昭和堂.
- ② 日浦勉 (2006) 森林の構造と生産の応答. 「生態系-陸域生態系の科学」武田博清・占部城太郎編 pp57-67. 共立出版. 292p
- ③ 日浦勉 (2006) 生物多様性研究へのアプローチ. 「フィールド科学への招待」北海道大学北方生物圏フィールド科学センター編 pp156-163. 三共出版. 224p
- ④ 本間航介・日浦勉 (2006) 日本型の LTER を目指して. 「森林の生態学長期大規模研究から見えるもの」正木隆・田中浩・柴田鏡江編 pp279-289. 文一総合出版. 388p

[その他]

- ① 新聞記事 2008 年 10 月 25 日 苫小牧民報 「北大研究林の成果披露、エゾシカ生態・地球温暖化など」

6. 研究組織

(1) 研究代表者

揚妻直樹 (AGETSUMA NAOKI)
北海道大学・北方生物圏フィールド科学センター・准教授
研究者番号: 60285690

(2) 研究分担者 (平成 18・19 年度)

日浦勉 (HIURA TSUTOMU)
北海道大学・北方生物圏フィールド科学センター・教授
研究者番号: 70250496

宮本 敏澄 (MIYAMOTO TOSHIZUMI)
北海道大学・大学院農学研究院・助教
研究者番号：00343012

(3) 連携研究者(平成20年度)

日浦 勉 (HIURA TSUTOMU)
北海道大学・北方生物圏フィールド科学セ
ンター・教授
研究者番号：70250496

宮本 敏澄 (MIYAMOTO TOSHIZUMI)
北海道大学・大学院農学研究院・助教
研究者番号：00343012

(4) 研究協力者

村上 正志 (MURAKAMI MASASHI)
千葉大学・自然科学研究科・准教授

日野 貴文 (HINO TAKAFUMI)
北海道大学・大学院環境科学院・博士課程
大学院生

豊田 鮎 (TOYOTA AYU)
日本自然環境研究センター・研究員

荒木 奈津子 (ARAKI NATSUKO)
北海道大学・大学院環境科学院・修士課程
大学院生

廣永 拓男 (HIRONAGA TAKUO)
北海道大学・大学院環境科学院・修士課程
大学院生

山崎 明信 (YAMAZAKI AKINOBU)
北海道大学・農学部学部生

揚妻-柳原 芳美
(AGETSUMA-YANAGIHARA YOSHIMI)
苫小牧市博物館・友の会・理事