

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 22 日現在

機関番号：14301

研究種目：挑戦的萌芽研究

研究期間：2012～2014

課題番号：24658136

研究課題名(和文)シカ食害を排除しても森林生態系の窒素吸収能が回復しないのはなぜか？

研究課題名(英文) Nitrogen absorption in forested ecosystem is not always recovered by exclusion of feeding pressure of Japanese sika deer.

研究代表者

吉岡 崇仁 (Yoshioka, Takahito)

京都大学・フィールド科学教育研究センター・教授

研究者番号：50202396

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,200,000円

研究成果の概要(和文)： 今回の調査・研究により、シカの採食が植生の多様性・種構成・バイオマスの変化を介して、土壌溶液中の無機態窒素濃度や季節変化に影響を与えることが示唆された。植物の窒素栄養塩吸収能力は種によって異なり、土壌中での無機態窒素動態が複雑であることが明らかとなった。植生の多様性は、土壌無機態窒素濃度に直接影響を与えないにしても、その多様性がシカの嗜好種から成り立つか、不嗜好種によって成り立つかによって異なることを考えると、間接的に影響を及ぼしている可能性が示唆される。また、シカによる食害で植生に影響がでても、不嗜好種が繁茂する条件では、窒素栄養塩が多量に系外に流出することがないことが示唆された。

研究成果の概要(英文)： It was suggested that the feeding pressure by Sika deer affected nitrogenous nutrient concentrations and their seasonal changes in soil. Plant species with different nitrogen utilization capacity showed complex dynamics of inorganic nitrogen in soil. Diversity in the vegetation may not directly affect the soil nitrogen dynamics. However, if the dietary preference of the deer would determine the species composition and biomass, the feeding pressure by Sika deer might indirectly affect the nitrogen dynamics in the soil. Prevailing the unpalatable vegetation, the feeding pressure by Sika deer may suppress the leakage of nitrogenous nutrients from the soil.

研究分野：生物地球化学

キーワード：シカ食害 植生 窒素栄養塩 多様性

1. 研究開始当初の背景

生物多様性を保全する意義の一つに、「高い生物多様性は高い生態系機能を有する」という考えがある。これは、生物多様性が高い生態系では、系内のニッチの充足率が高く、より効率的に光や元素などの資源を保持する、という考えに基づいている (Isbell et al. 2011)。温帯の森林生態系では、植生が森林生態系の窒素を吸収し、系外に排出される量を低減することは複数の研究から明らかにされている (e.g., 福島&徳地、2008)。さらに、植物の成長は窒素に制限されていることから、森林植生は酸性雨などに含まれる窒素をさらに吸収、貯留する可能性がある。

我々のこれまでの研究から、シカに食害された森林では下層植生が失われると河川中の窒素濃度が高まり、窒素が植生に十分に吸収されないまま系外に流出する場合があることが示されている。芦生演習林研究林ではシカ食害による下層植生の種構成が変化している (Kato & Okuyama, 2004)。シカ食害による下層植生の種構成の変化や現存量の減少は、森林の窒素吸収量を低下させることが懸念されており (福島 & 徳地、2008) 森林の窒素吸収量は主に下層植生の現存量の影響を受けることが示唆されている (Fukuzawa et al., 2006; 岩井、2010)。

これらの結果は、下層植生の現存量が森林の窒素吸収量を決定する一次的な要因であることを示唆するが、種構成が無関係であることを示したわけではない。実際、シカの嗜好性の植生が繁茂した場合にも河川の窒素濃度は高いままで、植生による窒素貯留機能はシカ食害を受ける前ほど水質を調整することができないことが示唆されている。一方で、窒素を旺盛に吸収する時期は植物種間で異なることも示唆されている。

これらのことから、シカ食害を受けた森林においてシカ嗜好性植物からなる場合、植生による窒素貯留機能がそれほど高くない原因として、植生を構成する植物種の組み合わせが窒素流出量を規定している、ということが考えられる。

そこで本研究では、「温帯林では、植生を構成する種の組み合わせが窒素流出量を規定している」という仮説を苗畑と林地での野外実験により検討すると共に、2005年に京都大学フィールド科学教育研究センター芦生研究林内に設置されたシカ防護策プロット内の集水域において、植生と窒素吸収量の変化をモニタリングすることで検証することを目的とした。

本研究の学術的特色は、温帯の森林生態系において生態系機能の一つである窒素貯留機能を研究するシステムを開発する点である。苗畑での実験、森林での実験、森林でのモニタリング調査というスケールの異なる調査を組み合わせたシステムの構築を目指すことで、必要な情報を相互に補完しながら研究を進展させることができるであろう。

2. 研究の目的

生態系生態学の主要な課題の一つである森林

植生の窒素貯留機構を解明するため、植生の構成種の違いが森林生態系の窒素貯留機能に及ぼす影響を明らかにする。具体的には、植生の窒素吸収量を、異なる種構成の混植実験区間で比較する実験を行なうとともに、京都大学フィールド科学教育研究センター芦生研究林に設置されているシカ防護策プロット内の集水域内における植生と窒素吸収量の解析から明らかとする。

3. 研究の方法

京都大学フィールド科学教育研究センターの北白川試験地の苗畑での混植実験、芦生研究林の野田畑湿原に設置されているシカ柵内外での植生・土壌調査を行った。

(1) 植生の種構成や多様性が森林の窒素吸収能に及ぼす影響

スギ、ブナ、コハウチワカエデ、クロモジ、オオバアサガラ、アセビ、ヒサカキ、イヌツゲ、エゾユズリハ、ヤマアジサイ、コアジサイを4株ずつプラスチック製の植木鉢に植栽した。繰り返しは3鉢ずつ、合計で33鉢である。また、上記の11種からランダムに4種を選び、1株ずつ植栽した。ただし、シカの嗜好種(ブナ、コハウチワカエデ、クロモジ、イヌツゲ)の株数は、鉢毎で0、2、4株となるようにした。このような鉢を84鉢用意した。夏期に液肥を与え、3週間後に土壌の重力水を採取し、イオンクロマトグラフィにより重力水の硝酸態窒素、アンモニア態窒素濃度を測定した。

(2) シカ防護柵内外の土壌・植生調査

京都大学フィールド科学教育研究センター芦生研究林の野田畑湿原(135°20'N、135°45'E、標高640m)にてシカ食害の有無による草本植生の変化と土壌中の窒素栄養塩濃度、硝化速度などの調査を行った。野田畑湿原には2007年6月から高さ約2mのシカ柵が設置されている(合田・高柳2008)。その後、2011年にも新たなシカ柵が設置され、シカによる採食圧の効果を検証するために、柵の開放日数を異にするプロットが設定された。柵設置当時、野田畑湿原一帯はイグサ(*Juncus effusus* var. *decipiens*)が繁茂していた。2013年5月の調査開始時には、柵外では、イグサとイワヒメワラビ(*Hypolepis punctata*)が優占している状態であったが、シカ柵の開放日数の少ない柵内ではススキ(*Miscanthus sinensis*)、ヌマトラノオ(*Lysimachia fortunei*)、タチツボスミレ(*Viola grypoceras*)、アシボソ(*Microstegium vimineum*)等が生育していた。

今回の調査では、2006年設置の開放日数0日のプロット、同年設置の開放日数2日のプロット、2011年設置の開放日数2日のプロットを用い、順にF1、F2、F3と名付けた。また柵外にはイグサの繁茂するところに3×3mのプロットと、イワヒメワラビが繁茂するところに3×3mのプロットをそれぞれ設け、順にC1、C2と名付けた。各プロットはシカによる採食圧に注目すると、F1<F2<F3<C1、C2

という順で高くなる。

調査地では土壤溶液の採取、植物の出現種ごとに被度(%)・最大高(cm)の記録を行った。また調査最終日には土壤の採取も行った。土壤は各プロット内のランダムに3地点から、0-10cmのものを採取した。

土壤溶液は深度10cm、50cmから土壤溶液採取器(DIK-8392 ミズツール)を用いて採取した。これを本研究で調査した各プロットに深度10cmのものを3本、深度50cmのものを3本それぞれ埋設した。集めた土壤溶液を30mlポリボトルに回収し、保冷バックに保管して実験室へ持ち帰り、0.45 μ mのセルロースアセテート製フィルター(ADVANTEC社製、DISMIC CS045AS)を用いてシリンジ濾過を行い、分析までの間4℃で冷蔵保存した。窒素栄養塩濃度の分析にはオートアナライザー(BLTEC社製、AutoAnalyzer III)を用い、硝酸態窒素(NO₃-N)とアンモニウム態窒素(NH₄⁺-N)を測定した。

土壤の含水率、硝化速度の測定のために、採取した土壤を2mmメッシュの篩にかけた。まず含水率を調べるために、バイアルにふるった土壤を入れて秤量後、105℃にて2-3日乾燥させた。乾燥後に再び重量を測定し、前後の重量差から含水率を求めた。

硝化速度は、ふるった土(5g程度)を測りとり、100mlポリ瓶に入れた。2MのKCl溶液を50ml加え、1時間振盪したのち、懸濁液をセルロースフィルター(ADVANTEC, No.6)で濾過し、50mlポリ瓶に集め、これを土壤抽出液とした。また別に土壤約5gを測りとり、ガラスバイアルに入れてパラフィルムで蓋をした後、針で通気口をあけた。これを25℃で28日間暗所にて培養した。この間、1週間に一度MilliQ水を培養前の重量になるまで添加し、水分条件を保った。培養後、上述の手順で土壤抽出液を得た。土壤抽出液は分析までの間冷凍保存した。分析には土壤溶液同様、比色法でNH₄⁺-N、NO₃-N濃度の測定を行い、得られた結果から硝化速度を求めた。

種多様性の指標として、Shannon-Wienerの多様度指数H'を用いた。また、出現した種の被度と最大草高を測定し、これらに乗じたものをバイオマスの指標として用いた(小林ら2000)。植物の被度、最大草高は土壤溶液採取器の設置地点を中心とする1×1mの範囲をコドラートとして記録した。植物の被度は、コドラート全体が入るように撮影した写真をもとに実験室にて推定した。出現種の最大草高は、出現種の中で最も背丈の高い個体の地上部の高さを、折れ尺を用いて測定した。

4. 研究成果

(1) 植生の種構成や多様性が森林の窒素吸収能に及ぼす影響

1種を4株ずつ植栽したときの重力水の硝酸態窒素濃度では、オオバアサガラ(*Pterostyrax hispida*)とアセビ(*Pieris japonica*)との間に有意な差が見られた(図1)。この結果は、オオバアサガラが硝酸態窒素を吸収す

る能力が高いことを示唆している。ただし、他種の硝酸態窒素の吸収能が生態的に小さいことを直ちに示すものではない。というのは、一般に、同種内では資源をめぐる競争が激しく、同種他個体の資源獲得を抑制している可能性もあるためである。

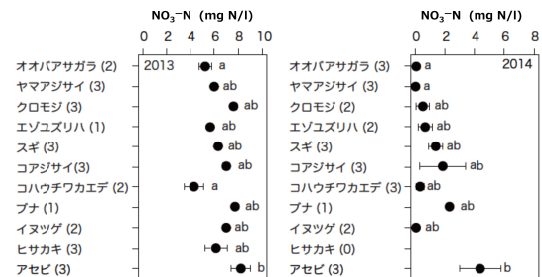


図1 土壤水(重力水)の硝酸態窒素濃度

一方、4種を1株ずつ植栽した場合は、2013年には、嗜好性種の割合や種数が重力水のNO₃-N濃度に対して有意な負の効果を示し、嗜好性種の割合は有意な正の効果を示した(表1)。2014年の場合は、ポットあたりの植物の乾燥重量や嗜好性種の割合と乾燥重量の交互作用に関して、有意な効果が見られた。また、単一種で植栽した場合と混植した場合とで、硝酸態窒素濃度に対する種の効果が異なっている可能性が見られ、窒素吸収特性が複雑な要因で決定されていることが示唆された。

表1 重力水のNO₃-N濃度に関するモデル選択で選ばれた最適モデルの係数

変数	硝酸態窒素濃度	
	2013年	2014年
(切片)	1.581***	-0.204 ^{NS}
嗜好性種の割合	0.317*	0.293 ^{NS}
種数	-0.271***	0.065 ^{NS}
ポットあたり乾燥重量		0.003***
嗜好性種の割合:ポットあたり乾燥重量		-0.002**
種数:ポットあたり乾燥重量		<-0.001 ^{NS}

^{NS}: P>0.05, *: P<0.05, **: P<0.01, ***: P<0.001

(2) シカ防護柵内外の土壤・植生調査

(2-1) 植物種多様性と植物種構成

シカ柵内では嗜好性植物が多く優占し、シカ柵外では不嗜好性植物の優占が見られた。シャノンの多様度指数に関しては、シカ柵外のC1-C2間のみ有意な差がなく(p>0.05)、その他のプロット間では有意な差が見られ(p<0.05)、シカ柵内で高く、シカ柵外で低かった(図2)。またシカ柵内では採食圧が高くなるほど多様度も高まる傾向が見られた。

(2-2) 土壤溶液の年間平均無機態窒素濃度

NO₃-N濃度はF3-C1間、F1-C2間で有意な差がなかったため(p>0.05)、F3、C1では年間を通して濃度が低く、次いでF1、C2、そしてF2では濃度が高いという結果になった(図3)。またNH₄⁺-N濃度はF3-C2間、C1-C2間で有意な差があったものの(p<0.05)、全体

的に濃度が 0.03 ~ 0.05mg/l と NO₃⁻-N 濃度に比べて低かった (図 4)

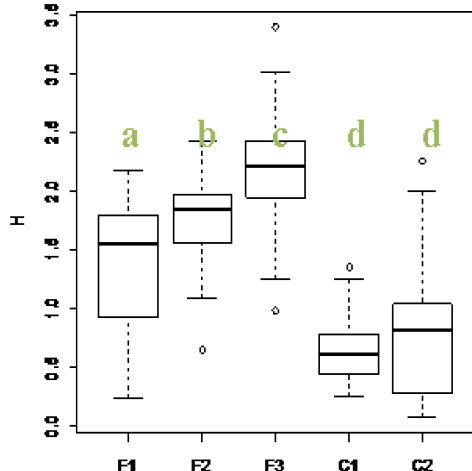


図 2 各プロットのシャノンの多様度指数 (異なるアルファベット間で有意差がある)

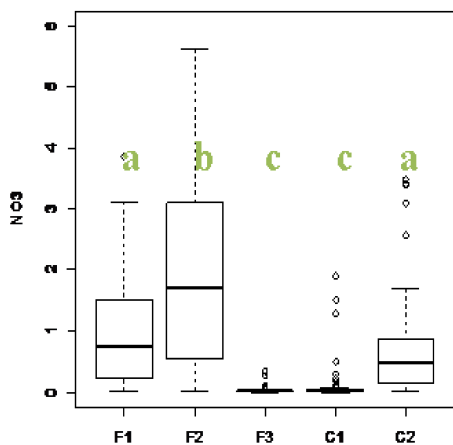


図 3 調査期間中の平均 NO₃⁻-N 濃度 (異なるアルファベット間で有意差がある)

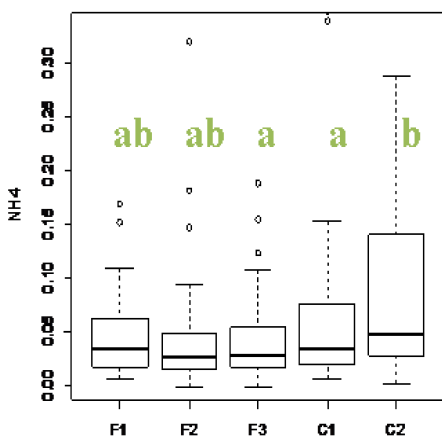


図 4 調査期間中の平均 NH₄⁺-N 濃度 (異なるアルファベット間で有意差がある)

(2-3) 土壌の含水率、硝化速度

土壌含水率は F3-C2 間、C1-C2 間で有意な差があり (p<0.05)、特に F3、C1 では含水率が高い傾向があった (表-2)。硝化速度は F1、F2 で高く、F3、C1、C2 で低かった。両者の間には有意な差が見られた (p<0.05)。

(2-4) 無機態窒素の季節変化

土壌溶液中の NO₃⁻-N 濃度、NH₄⁺-N 濃度の時間変化を見ると、深度 10cm における NO₃⁻-N 濃度は、F1、F2 のプロットにおいて大きな季節変化が見られた。また濃度は少し低くなるが、C2 のプロットにおいても季節変化が見られた。深度 50cm になると全体の NO₃⁻-N 濃度は低くなるものの、同様に季節の影響が見られた。また、NH₄⁺-N 濃度はいずれの深度においても、NO₃⁻-N 濃度に比べ全体的にかなり低かった。

また、季節変化の大きかった深度 10cm における NO₃⁻-N 濃度の季節変化と、優占する植物種のバイオマス指標の季節変化の間には対応関係が見られた。

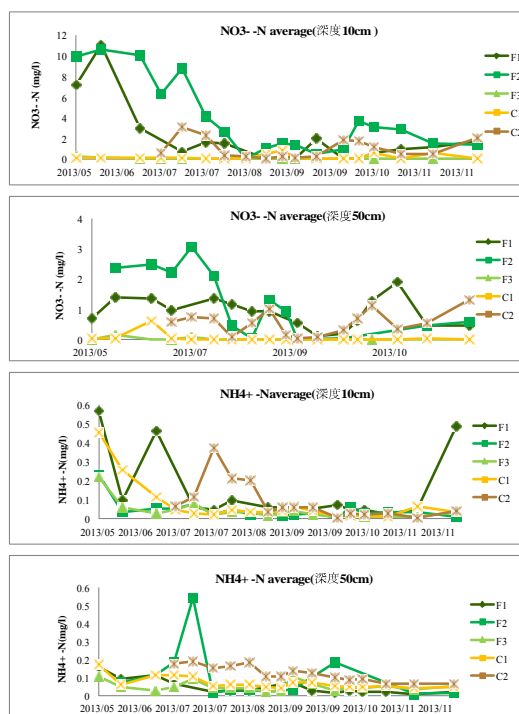


図 5 深度 10cm、50cm における NO₃⁻-N 濃度と NH₄⁺-N 濃度の季節変化

(2-5) 草本植物の種多様性と窒素動態

植物の種多様性と平均の NO₃⁻-N 濃度との結果を比較してみると、多様性の高い F3 と低い C1 でも NO₃⁻-N 濃度が低いという傾向が見られた。このことは、シカの採食によって調節された植物種の多様性は、直接的に土壌溶液中の NO₃⁻-N 濃度に影響を及ぼしていないということを示すものかもしれない。

また同様に F1、F2 と C2 についても見てみると、F1、F2 は硝化速度が大きく、含水率も低いいためか、上記の F3、C1 よりも土壌溶液中の NO₃⁻-N 濃度は高かった。一方で同じく濃度の高い C2 では含水率は低いものの硝化速度が小さいが、NO₃⁻-N 濃度は F1 と同程度である。ここで植生について考えてみると、F1 はススキが優占し、F2 はススキとダンドボロギクが、そして C2 はダンドボロギクが優占している。F2 のプロットがこの 3 つのプロット

トの中でもっとも NO₃-N 濃度が高いことから、これら優占種の影響で土壤溶液中の NO₃-N 濃度が決定しているということも考えられる。

本研究では各プロット間で土壤の違いが見られたため、植物の吸収による影響が土壤中の NO₃-N 濃度に影響したと一概に言うことはできないが、柵を設置して7年後のプロットである F1、F2 で硝化速度が大きく、柵設置2年後のプロット F3 と柵外の C1、C2 で硝化速度が小さいことから、柵を設置して数年が経つと、植生の影響を受け、土壤自体が変わるということも考えられる。このことから、本研究では植生の違うプロット間での植物の吸収による影響は直接的ではないものの、時間とともに蓄積された植物の吸収様式の違いが土壤自体を改変させ、間接的に影響がみられていると考えられる。

(3) まとめ

今回の調査・研究により、シカの採食が植生の多様性・種構成・バイオマスの変化を介して、土壤溶液中の無機態窒素濃度や季節変化に影響を与えることが示唆された。特に季節変化に関しては、バイオマスの大きな優占種による影響が大きいこと、また優占種の窒素利用や生活史にも影響が与えられることが分かった。草本植生の多様性は無機態窒素濃度に直接影響を与えないにしても、その多様性がシカの嗜好種から成り立つか、もしくは不嗜好種によって成り立つかによって異なることを考えると、間接的に影響を及ぼしている可能性が示唆される。シカによる食害で植生に影響がでて、不嗜好種が繁茂する条件では、窒素栄養塩が多量に系外に流出しない可能性のあることが、芦生研究林の野田畑湿原での調査結果から示唆された。植物バイオマスだけではなく、種毎の窒素吸収特性やフェノロジーの違いも大きく影響することが明らかとなった。シカ食害の生態系影響については、これらの点についても考慮して、今後更なる調査が必要である。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計 1 件)

- 1) 石原正恵・今西亜友美・阪口翔太・福澤加里部・向昌宏・吉岡崇仁, 2012. 芦生研究林におけるシカ排除柵によるススキ群落の回復過程, 森林研究 78:39-57.

〔学会発表〕(計 7 件)

- 1) Ishii, K., K. Fukushima, M. Ishihara, T. Yoshioka. 2012. Soil carbon and nitrogen dynamics changes associated with vegetation recovery in a deer enclosure at a heavy grazed *Miscanthus sinensis* grassland. Joint Meeting of the 59th annual meeting of Ecological Society of Japan (ESJ) and the 5th annual meeting of East Asian Federation of Ecological Societies (EAFES), March 17-21, Otsu, Shiga, Japan.
- 2) Fukushima, K., S. Suzuki, K. Fukuzaki, M. Ueno, N. Tokuchi and T. Yoshioka. 2012. Spatial pattern and its controlling factors of the nitrate

concentration in river water in the Yura River basin, Japan. ASLO 2012, July 8-13, Otsu, Japan.

- 3) Fukushima, K., M. Sakai, S. Sakaguchi, Y. Iwai, M. Sakai, A. Hasegawa, Y. Nishioka, H. Fujii, N. Tokuchi, T. Yoshioka and A. Takayanagi. 2013. Deer-induced degradation of understory vegetation affects N retention and loss in forested watershed. 日本地球惑星科学連合 2013 年大会, May 19-24, 幕張メッセ, 幕張.
- 4) 福島慶太郎・橋本智之・境優・西岡裕平・長谷川敦史・徳地直子・吉岡崇仁. 2014. シカによる森林下層植生の衰退が降雨出水時の窒素流出に与える影響. 日本生態学会第 61 回全国大会, March 14-18, 広島国際会議場, 広島.
- 5) 立岩沙知子・福島慶太郎・高柳 敦・吉岡崇仁. 2014. 異なるシカの採食圧下における植物の季節性・種多様性が土壤溶液中の硝酸態窒素濃度に及ぼす影響. 日本森林学会第 125 回大会, March 28-29, 大宮ソニックシティ, さいたま.
- 6) 福島慶太郎・福崎康司・日高涉・鈴木伸弥・大槻あずさ・池山祐司・白澤紘明・河本晴恵・西岡裕平・長谷川敦史・向昌宏・徳地直子・吉岡崇仁. 2014. 森林攪乱・土地利用変化が河口域の栄養塩濃度に与える影響. 生物地球化学研究会 2014 年度京都セッション, October 24-26, 京都大学フィールド科学教育研究センター舞鶴水産実験所, 舞鶴.
- 7) 松山周平・白澤紘明・館野隆之輔・今田省吾・吉岡崇仁. 2015. 植生の系統多様性はシカ排除柵により回復するか? 日本生態学会第 62 回大会, March 18-22, 鹿児島大学, 鹿児島.

6. 研究組織

(1) 研究代表者

吉岡 崇仁 (YOSHIOKA TAKAHITO)
京都大学・フィールド科学教育研究センター・教授、研究者番号：50202396

(2) 研究分担者

松山 周平 (MATSUYAMA SHUHEI)
大阪市立大学・研究員、研究者番号：30570048
徳地 直子 (TOKUCHI NAOKO)
京都大学フィールド科学教育研究センター・教授、研究者番号：60237071
福島 慶太郎 (FUKUSHIMA KEITARO)
首都大学東京・特任助教、研究者番号：60549426