

平成30年6月12日現在

機関番号：23602

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2014～2017

課題番号：26450203

研究課題名(和文) 林冠ギャップ創出者としてのツキノワグマをめぐる生物間相互作用ネットワークの解明

研究課題名(英文) Biological interaction networks across Japanese black bears as a canopy gap creator

研究代表者

高橋 一秋 (Takahashi, Kazuaki)

長野大学・環境ツーリズム学部・准教授

研究者番号：10401184

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,800,000円

研究成果の概要(和文)：本研究は、ツキノワグマが落葉広葉樹林と針葉樹人工林に創出する林冠ギャップの面積や空間分布の特徴を把握した。また、創出された林冠ギャップの下の光環境と植生構造の特徴を階層別に把握した。クマ棚由来の林冠ギャップの面積は、枯死や倒伏などの自然由来の林冠ギャップの約2倍、クマ剥ぎ由来の林冠ギャップの面積は、約1.3倍であった。クマ棚由来の林冠ギャップは、林冠層の光環境を改善し、木本種の種数や個体数を向上させた。クマ剥ぎ由来の林冠ギャップは、林床層の光環境を改善し、木本種の種数を向上させた。これらの結果をもとに、森林施業の一つの選択肢となる「野生動物の機能を活かした新しい森林管理の考え方」を提案した。

研究成果の概要(英文)：We grasped characteristics of the size and distribution of canopy gaps created by Japanese black bears in both a deciduous broad-leaved forest and a larch plantation forest, and also characteristics of light conditions and vegetation structures in each forest layers beneath the created canopy gaps. The size of canopy gaps created by forming of bear shelves and bear bark stripping was about two times and about 1.3 times as large as canopy gaps created by natural processes, respectively. The canopy gap created by forming of bear shelves improved light conditions, and also improved both the number of woody plants for all species and that of woody plant species in canopy layers. The canopy gaps created by bear bark stripping improved light conditions, and also improved the number of woody plant species in forest floor layers. According to the results, we suggested some new ideas on forest managements utilizing the function of wild animals.

研究分野：森林科学

キーワード：ツキノワグマ クマ棚 クマ剥ぎ 林冠ギャップ 生物間相互作用 森林生態学

1. 研究開始当初の背景

「林冠ギャップ (林冠層の物理的な空隙) の形成は、林床の光環境を改善し、実生や稚樹の生長を促進することによって、森林を構成する樹木の更新 (世代交代) に重要な役割を果たす」とするギャップダイナミクス理論は、1980年代以降、世界各国の森林で検証され、現在でも極相林や成熟した広葉樹林の維持メカニズムを説明する有力な学説として支持されている (真壁 2011)。しかしながら、この理論が対象とする林冠ギャップは、寿命・被圧による林冠木の枯死や、台風などの自然災害による林冠木の倒伏・幹折れ・枝落ちといった自然攪乱に起因とするものが中心であり、林冠木と森林に生息する野生鳥獣との間に働く「生物間相互作用」の結果として形成される林冠ギャップに着目されることは皆無であった。

ツキノワグマは果実を採食する際に樹木に登り、枝を折って枝先の果実を樹上で採食し、その枝を尻の下に敷き詰めてまとめる習性を持つ。この過程で形成される樹上の枝の塊は「クマ棚」と呼ばれ、この物理的破壊によって林冠ギャップが形成される。われわれが軽井沢町長倉山国有林 (25.5 ha プロット) で行ってきた研究によると (Takahashi and Takahashi 2013)、成熟した落葉広葉樹林 (樹齢 200~300 年) では、ミズナラ、クリ、コナラなどの広葉樹 10 種にクマ棚・林冠ギャップが形成されることが確認されてきた。また、ツキノワグマは、スギ、ヒノキ、カラマツなどの針葉樹人工林の植林木を対象に、樹皮を剥ぎ取って中の形成層を歯で削り取り採食する。この行動は「クマ剥ぎ」と呼ばれ、植林木の生長や生死に致命的なダメージを与え深刻な林業被害を引き起こす。しかしながら、樹皮剥ぎ面積が大きい場合、巻き枯らし間伐 (環状剥皮) と同様の効果もたらされ、樹木が枯死し林冠ギャップが形成される。

本研究は、ニホンツキノワグマが林冠木の果実や幹を採食する行動が原因となって形成された林冠ギャップに世界で初めて着目する。図 1 の仮説が示すように、ツキノワグマによる林冠ギャップ形成を契機とする生物間相互作用の連鎖の解明は、森林の生物群集の複雑な間接相互作用ネットワーク (大串ほか 2009) や種多様性の維持機構 (真壁 2011) を紐解く重要な視点を提供すると考えられる。

2. 研究の目的

本研究は、ツキノワグマが天然生落葉広葉樹林および針葉樹人工林に創出する林冠ギャップの構造や空間分布の特徴を明らかにすると同時に、林内の光環境の改善およびそれに対する動植物の反応を階層別に、かつ複数の生活史レベル (更新【実生発生、実生・稚樹の生長】・繁殖【開花・結実、種子散布】など) において分析する。以上の結果より、ツキノワグマによる林冠ギャップ形成を契機とする生物間相互作用ネットワークを解明し、「林冠

ギャップ創出者 (canopy gap creator) としてのツキノワグマの役割」を定量化する。以下に示す 4 つの課題について研究を進める。

(a) 林冠ギャップの構造: 創出された林冠ギャップの面積、空間分布、発生密度

(b) 光環境の改善: 林冠ギャップ下の林内光環境 (階層別)

(c) 植物の更新・繁殖: 林冠ギャップ下の光環境の改善が林内植物の更新 (実生発生、実生・稚樹の生長) および繁殖 (開花・結実・種子散布) に与える影響 (階層別)

(d) 動物 (花粉媒介者・果実食者・種子散布者) の誘引: 林冠ギャップ下の植物の開花・結実の促進が花粉媒介者 (昆虫) および果実食者・種子散布者 (鳥類・哺乳類) の誘引に与える影響

なお、研究課題 (c) の「繁殖 (開花・結実・種子散布)」と研究課題 (d) の「動物 (花粉媒介者・果実食者・種子散布者) の誘引」については、調査手法の開発に予想以上の時間がかかったことと、開発した手法を用いて試行調査を行ったが、十分なサンプル数を満たすデータ収集が難しく、調査を断念せざるを得なかった。



図 1 研究の仮説

3. 研究の方法

仮説 (図 1) を検証するために、長野県軽井沢町長倉山国有林の中で特にツキノワグマ (図 2) が高密度で生息する調査エリア A~C (図 3) の中に長期モニタリングサイトを設置し、調査を実施した。「クマ棚モニタリングサイト (1ha)」については、天然生落葉広葉樹林内のエリア A・B の中で特にクマ棚密度の高い尾根環境に計 10 個の固定プロット (20m×50m) を 2007 年 4 月~8 月に設置した。「クマ剥ぎモニタリングサイト (1ha)」については、針広混交林化が進むカラマツ人工林内のエリア C の中で 2012 年 6 月~7 月にクマ剥ぎ被害が多発した林分を中心に計 10 個の固定プロット (20m×50m) を 2012 年 9

月に設置した。



図2 長倉山国有林(軽井沢町)に生息するニホンツキノワグマ



図3 調査地(長野県軽井沢町長倉山国有林)

(a) 林冠ギャップの構造 :

「クマ棚モニタリングサイト(1ha)」と「クマ剥ぎモニタリングサイト(1ha)」の固定プロット内で、毎木調査(胸高直径 $\geq 15\text{cm}$ 、位置座標)を行った。クマ棚由来の小規模林冠ギャップの面積は、クマが折った枝のサイズと傾斜角度から推定した値(落下枝推定法)と全天空写真から算出した値から推定式を作成し、樹木1個体ずつ求めた(Takahashi and Takahashi 2013)。クマ剥ぎ由来の林冠ギャップの面積は、樹冠の短径と長径から楕円に近似し求めた。

(b) 光環境の改善 :

「クマ棚モニタリングサイト(1ha)」内において、クマ由来の小規模林冠ギャップを持つ・持たないミズナラ(計4本)およびクリ(計2本)の樹冠下の各階層(地上高0.5m、2m、5m、および樹冠下部[8m]、樹冠中部[9~12m]、樹冠の外[樹高+約1m:約13.8~18.3m])に、照度(単位:lumen/ft²)を自動で計測できるデータロガー(HOBOペンダントシリーズ温度/照度2ch[CO-UA-002-64])を設置し、15分~30分ごとの林内の光環境を階層別に計測した。

(c) 植物の更新 :

「クマ棚モニタリングサイト(1ha)」の固定プロット10個を20個のプロット(20×25m)に分割し、毎木調査(胸高直径 $\geq 15\text{cm}$ 、位置座標)と植生調査を行った。各プロットに6個の枠(5×5m)からなる小型プロット(10×15m)を1個ずつ設置し、出現する木

本種の種名、生活型、被度(6段階で数値化)を階層別(低木層:0.5-2m、亜高木層:2-5m、5-10m、林冠層:10m+)に記録した。林床層(0-0.5m)については、各枠を4個の小型枠(2.5×2.5m)に分割し、種名と生活型を記録した。また、各プロット内に出現したツル性木本(胸高直径3mm以上)の種名と樹上での優占面積(短径、長径)、ツル性木本が取りついていた樹木(ホストツリー)の種名と最高到達点の位置(樹冠下の幹、樹冠の下部、中部、上部)を記録した。

「クマ剥ぎモニタリングサイト(1ha)」の固定プロットで、毎木調査(胸高直径 $\geq 15\text{cm}$ 、位置座標)を行い、クマ剥ぎによる枯れの状況を記録した。林床の光環境を評価するために、各プロットを10個のグリッド(10m×10m)に分割し、その中心で全天空写真(高さ1m)を撮り、相対光量子束密度(rPPFD)を算出した。各グリッドを4個の植生枠(5m×5m)に分割し、出現する木本種の種数および被度(1:0-20%・2:20-40%・3:40-60%・4:60-80%・5:80-100%)を階層別(0-0.5m・0.5-2m・2-5m・5-10m・10m以上)に記録した。

4. 研究成果

(a) 林冠ギャップの構造 :

■クマ棚由来の林冠ギャップ(12年間)

出現した34樹種のうち、9樹種にクマ棚由来の小規模林冠ギャップが形成され(図4、5)、特にクリ・コナラ・ミズナラの3樹種で形成された林冠ギャップ面積は大きかった(図5)。クマ棚由来の林冠ギャップ面積は、12年間の平均で13.7m²/0.1ha・年であり、自然由来の林冠ギャップの約2.0倍であった(図6)。12年間で形成された林冠ギャップの分布・面積を図7に示す。林冠ギャップ面積の年次変動は、クリ・コナラ・ミズナラの3樹種で認められる傾向がみられた(図8)。

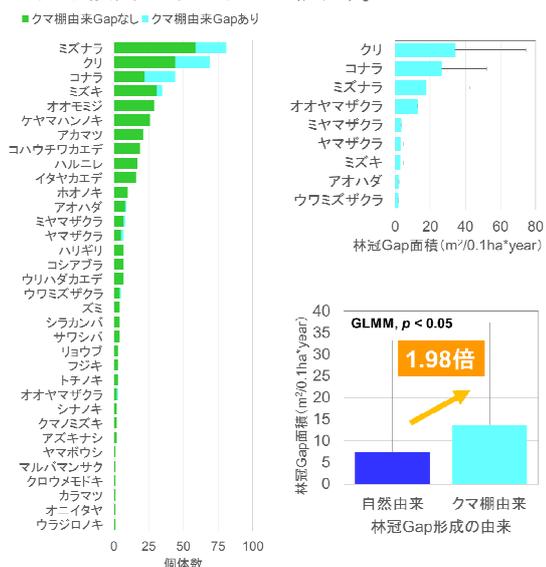


図4 1ha(0.1ha×10)に出現した樹種(左)

図5 各樹種の林冠Gap面積(右上)

図6 クマ棚由来と自然由来の林冠Gap面積(右下)

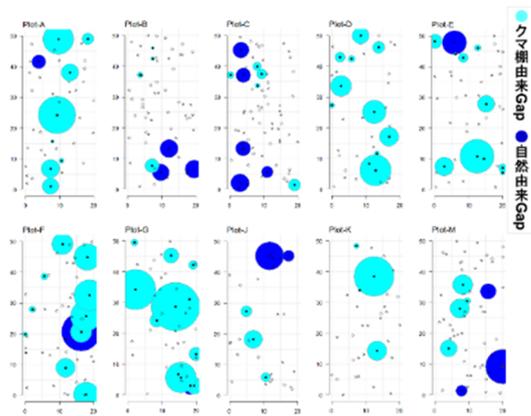


図7 林冠ギャップの分布・面積

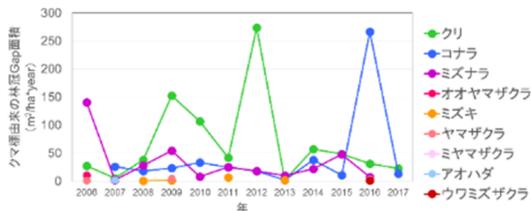


図8 各樹種の林冠Gap面積の年変動

■クマ剥ぎ由来の林冠ギャップ (5年間)
出現した17樹種のうち、唯一、カラマツのみがクマ剥ぎの被害を受け、クマ剥ぎ由来の小規模林冠ギャップが形成された(図9, 10)。中には、クマ剥ぎを受けた後に、台風による強風で倒れたとみられる個体もあった。クマ剥ぎ由来の林冠ギャップ面積は、5年間の平均で2.4m²/0.1ha・年であり、自然由来の林冠ギャップの約1.3倍であった(図11)。5年間で形成された林冠ギャップの分布・面積を図12に示す。林冠ギャップ面積の年次変動は認められる傾向がみられた(図13)。

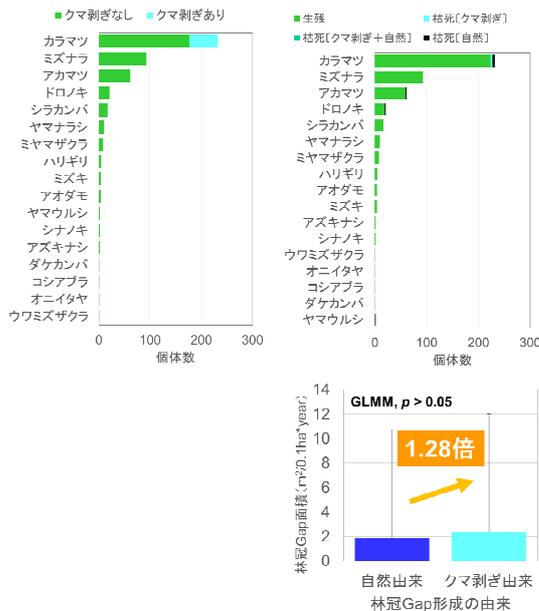


図9 1ha (0.1ha×10) に出現した樹種 (左)
図10 枯死した個体数と要因 (右上)
図11 クマ剥ぎ由来と自然由来の林冠Gap面積 (右下)

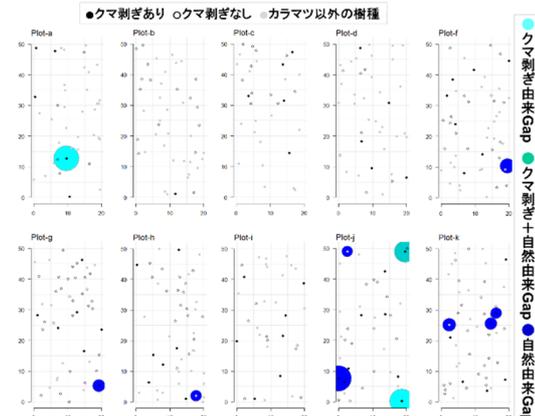


図12 林冠ギャップの分布・面積

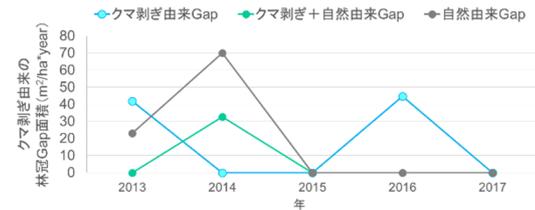


図13 各樹種の林冠Gap面積の年変動

以上の結果から、クマ棚由来、クマ剥ぎ由来ともに、林冠ギャップの形成に果たすツキノワグマの役割は大きいことが示された。

(b) 光環境の改善:

■クマ棚由来の林冠ギャップ

図14に調査対象木のミズナラとクリの樹冠下における各階層の相対照度の時間的な変化および小規模林冠ギャップの面積を示す。調査木のサンプル数が少ないながらも、クマ由来の小規模林冠ギャップによる光環境改善の効果は翌年の1年間程度であることが明らかになった。

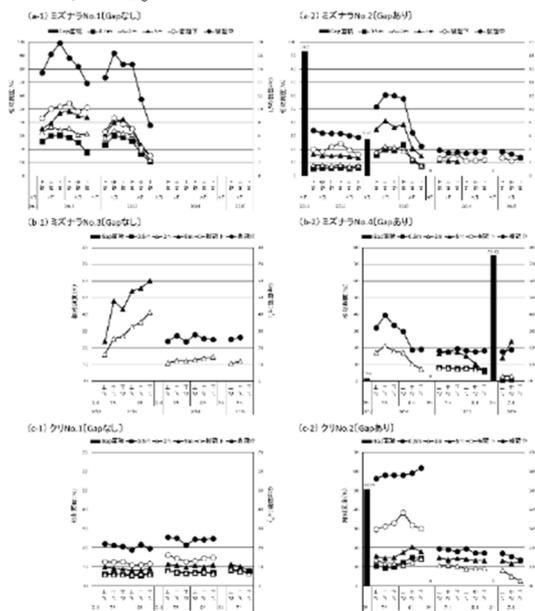


図14 クマ由来の小規模林冠ギャップを持つ・持たないミズナラとクリの樹冠下における各階層の相対照度の変化および形成された小規模林冠ギャップの面積

(c) 植物の更新:

■クマ棚由来の林冠ギャップ

一般化線形混合モデル (GLMM) (ランダム効果: 種名) と AIC によるモデル選択を行った結果 (表 1)、クマ由来と枯死木由来を積算したギャップ面積は、林冠層に出現した各種の幹数に正の効果を与えていた。一方、林床層では、ギャップ面積と上層被度の積算値が各種の出現幹数に負の効果を与えていた。中間層では、ギャップ面積と被度の効果は認められなかった。以上の結果から、両者の林冠ギャップは林冠層の植生構造を発達させる一方で、林床層での更新については負の影響を間接的に与えることが示唆された (図 15)。

林冠層に達していたツル木本のみを対象に、一般化線形混合モデル (GLMM) (ランダム効果: ホストツリーの種名) と AIC によるモデル選択を行った結果、林冠木 1 個体当たりの小規模林冠ギャップの面積および有無は、その林冠木をホストツリーとして選択していたツル性木本の個体数、種類数、優占面積に有意な正の効果を与えていた (表 2)。以上の結果から、クマ棚由来の小規模林冠ギャップが形成された林冠木は、ツル性木本の重要なホストツリーとしての役割を担っていることが明らかになった。

表 1 林冠ギャップ面積・上層被度・階層が木本種の出現頻度と与える効果

階層	AIC	応答変数	説明変数	係数	p
林冠層 (>10m)	198.8	出現幹数	林冠ギャップ面積(クマ由来+枯死由来)	0.0001	***
中間層 (0.5m-10m or 15m)	525.3	出現幹数	林冠ギャップ面積(クマ由来+枯死由来)	-0.0004	ns
			上層被度合計	-0.001	ns
			階層 (2m-5m)	-0.23	*
			階層 (5m-10m)	-0.20	ns
			階層 (10-15m)	-0.12	ns
林床層 (0m-0.5m)	2979	出現幹数	林冠ギャップ面積(クマ由来+枯死由来)	-0.001	**
			上層被度合計	-0.006	***
			生活型 (小高木)	-0.004	ns
			生活型 (高木)	0.25	ns
			生活型 (ツル)	0.80	**

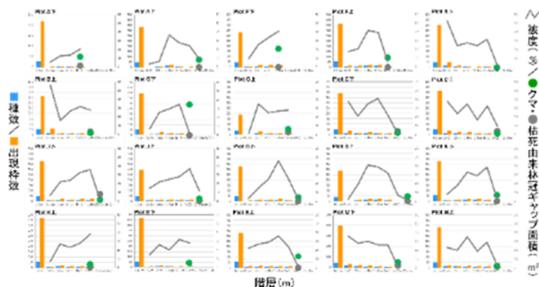


図 15 各プロット内に出現した木本種の種数・出現幹数・被度、クマ由来・枯死由来の林冠ギャップ面積

表 2 林冠ギャップ面積・有無がツル性木本の個体数・種類数・占有樹冠面積に与える効果

分析対象種	AIC	応答変数	説明変数	係数	p
全種 (n=118)	845.8	個体数	林冠Gap面積	0.010	*
	689.3	種類数	林冠Gap面積	0.011	**
	3969.5	占有樹冠面積	林冠Gap面積	0.216	**
クマヤナギ (n=74)	432.4	個体数	林冠Gap面積	0.002	ns
	3377.4	占有樹冠面積	林冠Gap面積	0.102	*
サルナシ (n=41)	280.7	個体数	林冠Gap面積	0.015	<0.08
	3110.8	占有樹冠面積	林冠Gap面積	0.006	ns
ヤマブドウ (n=25)	185.7	個体数	林冠Gap面積	0.012	ns
	2715.9	占有樹冠面積	林冠Gap面積	0.022	ns
ツルウメモドキ (n=20)	169.4	個体数	林冠Gap面積	0.019	<0.08
	2777.4	占有樹冠面積	林冠Gap面積	0.081	***
ツタウルシ (n=16)	147.3	個体数	林冠Gap面積	0.022	*
	1976.6	占有樹冠面積	林冠Gap面積	0.030	***

表 2 続き

分析対象種	AIC	応答変数	説明変数	係数	p
全種 (n=118)	812.5	個体数	林冠Gap(有)	1.109	***
	665.7	種類数	林冠Gap(有)	1.066	***
	3956.5	占有樹冠面積	林冠Gap(有)	9.674	***
クマヤナギ (n=74)	420.7	個体数	林冠Gap(有)	0.982	***
	3359.8	占有樹冠面積	林冠Gap(有)	5.340	***
サルナシ (n=41)	271.3	個体数	林冠Gap(有)	1.403	***
	3103.9	占有樹冠面積	林冠Gap(有)	0.115	ns
ヤマブドウ (n=25)	184.9	個体数	林冠Gap(有)	0.729	ns
	2708.4	占有樹冠面積	林冠Gap(有)	0.853	ns
ツルウメモドキ (n=20)	162.9	個体数	林冠Gap(有)	1.541	ns
	2774.9	占有樹冠面積	林冠Gap(有)	2.085	**
ツタウルシ (n=16)	136.3	個体数	林冠Gap(有)	2.150	***
	960.2	占有樹冠面積	林冠Gap(有)	1.246	***

■クマ剥ぎ由来の林冠ギャップ

一般化線形モデル (GLM) を用いて解析を行った結果、クマ剥ぎ枯死木の個体数は上層の被度に有意な効果を与えていなかったが、林床の相対光量子密度 (rPPFD) には有意な正の効果を与えていた (表 3)。rPPFD は 0-0.5m および 0.5-2m の階層に出現した木本の種数に有意な正の効果を与えていた (表 4)。以上の結果から、クマ剥ぎ由来の林冠ギャップは林床層から低木層にかけての光環境を改善し、木本種の種多様性の向上にも貢献することが明らかになった。

表 3 クマ剥ぎ由来の枯死木の個体数と上層の被度が相対光量子密度 (rPPFD) に与える効果

応答変数	モデル	AIC	説明変数	係数	p
rPPFD	NULL	397.9			
	FULL	395.5	枯死木の個体数	0.30	*
			被度 (0.5-2m)	0.01	ns
			被度 (2-5m)	-0.02	ns
			被度 (5-10m)	-0.01	ns
			被度 (>10m)	-0.01	ns

表 4 相対光量子密度 (rPPFD) が木本種の種数に与える効果

応答変数	モデル	AIC	説明変数	係数	p
種数 (0-0.5m)	NULL	543.37			
	FULL	529.54	rPPFD	0.06	***
種数 (0.5-2m)	NULL	484.77			
	FULL	482.65	rPPFD	0.05	*

<まとめ>

最後に、本研究によって得られた研究成果と、これまでにわれわれが明らかにしてきた研究成果をもとに、森林施業の一つの選択肢となる「野生動物の機能を活かした新しい森林管理の考え方」を提案する。

第一に、ツキノワグマが落葉広葉樹林の林冠層にクマ棚を作り、小規模林冠ギャップが創出されることによって、特に林冠層の植生構造が発達し、かつ木本種の種多様性や液果の結実 (Takahashi and Takahashi 2015) が促進される働きを落葉広葉樹林の管理に活かすことを提案する。すなわち、ツキノワグマを農林産物の単なる害獣として捉えるのではなく、「ツキノワグマを生物多様性向上の担い手」と捉える考え方である。クマ棚由来の林冠ギャップで結実した液果は、さまざまな野生動物の餌資源となり、生物多様性の向上にもつながると考えられる。

第二に、針葉樹人工林でクマ剥ぎを受けた植林木が枯死し、林冠ギャップが創出される

ことによって、林床層の木本種の種多様性が促進される働きを針葉樹人工林の管理に活かすことを提案する。すなわち、針広混交林化や広葉樹林への転換を計画している奥山の人工林では、クマ剥ぎを林業被害として捉えるのではなく、むしろ「ツキノワグマを広葉樹林化の担い手」として捉えようという考え方である。

このようなツキノワグマの役割が期待される地域の落葉広葉樹林や針葉樹人工林では、ツキノワグマの生息密度が極端に小さくならないよう、適切な個体数管理を行うことが必要になるだろう。日本の奥山では、生物多様性保全も含む多面的な機能が森林に求められている(林野庁 2016)。今後は、林冠ギャップ創出者としてのツキノワグマの役割を上手に活かした具体的な森林施業のあり方が現場で議論されることを願いたい。

<引用文献>

1. Kazuaki Takahashi, Kaori Takahashi (2013) Spatial distribution and size of small canopy gaps created by Japanese black bears: estimating gap size using dropped branch measurements. BMC Ecology 13:23. doi:10.1186/1472-6785-13-23.
2. 真壁徹 (2011) 森林のギャップダイナミクス. 「森林生態学」共立出版 p.122-135.
3. 大串隆之 ほか (2009) 「生物間ネットワークを紐とく」京都大学学術出版会 pp.328.
4. 林野庁 (2016) 森林の資源と多面的機能. 「平成 28 年度 森林・林業白書」全国林業改良普及協会 p.36-45.

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 2 件)

1. 高橋一秋・高橋香織. 2016. ニホンツキノワグマが作った小規模林冠ギャップは林内の光環境をどの程度改変するのか? —照度センサを使った階層別光環境のモニタリング手法の開発とその評価—. 長野大学紀要 37 号 3 巻 17-25. (査読無. 本学の研究推進室委員による点検有)
2. Kazuaki Takahashi, Kaori Takahashi (2015) Do small canopy gaps created by Japanese black bears facilitate fruiting of fleshy-fruited plants? PLoS ONE 10(7): e0130956. doi.org/10.1371/journal.pone.0130956 (査読有)

[学会発表] (計 4 件)

1. 高橋一秋・高橋香織. 林冠ギャップ創出者としてのツキノワグマの役割: クマ棚とクマ剥ぎの比較. 第 129 回日本森林学会大会 P2-177. 高知大学 (高知市) 2018 年 3 月 28 日
2. 高橋一秋・高橋香織. ツル性木本はツキノ

ワグマが作った小規模林冠ギャップを選択的に利用するか? 第 64 回日本生態学会大会 P2-I-287. 早稲田大学早稲田キャンパス (東京都) 2017 年 3 月 16 日

3. 高橋一秋・高橋香織・吉田英正. ツキノワグマが 9 年間に作った小規模林冠ギャップは階層別の植生構造にどのような変化をもたらしたか? 第 63 回日本生態学会大会 P2-189. 仙台国際センター (仙台市) 2016 年 3 月 24 日

4. 高橋一秋・高橋香織. ブナ科 3 種 (ミズナラ・コナラ・クリ) の雄花生産量と堅果生産量の関係: 軽井沢・長倉山国有林の 1 年間の事例. 第 126 回日本森林学会大会 P2B139. 北海道大学農学部 (札幌市) 2015 年 3 月 28 日

[図書] (計 1 件)

1. 高橋一秋・高橋香織. さまざまな散布手段と種子散布の調査法. 文一総合出版. 『木のタネ検索図鑑-同定・生態・調査法』(小南陽亮・田内裕之・八木橋勉 編集). 2016 年 8 月 31 日. 240-267. (執筆分担者同士による査読有)

[産業財産権]

○出願状況 (計 0 件)

○取得状況 (計 0 件)

なし

[その他]

高橋一秋の Website~クマ棚研究、クマ剥ぎ研究~:

http://www.nagano.ac.jp/education_research/kyouin/k-takahashi2/

6. 研究組織

(1) 研究代表者

高橋一秋 (Takahashi Kazuaki)

長野大学・環境ツーリズム学部・准教授

研究者番号: 10401184

(2) 研究分担者

なし

(3) 連携研究者

なし

(4) 研究協力者

高橋香織 (Takahashi Kaori)

クマ棚ネットワーク

(2014 年 4 月 1 日~現在)

信州大学遺伝子実験部門・研究支援推進員

(2014 年 4 月 1 日~2015 年 3 月 31 日)