

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 30 年 6 月 1 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2015～2017

課題番号：15K07471

研究課題名(和文) 上層木の管理は植生の被食耐性を高めるか？資源分配理論からの検証

研究課題名(英文) Does management of upper vegetation improve tolerance to herbivory? A test based on resource allocation theory

研究代表者

鈴木 牧 (Suzuki, Maki)

東京大学・大学院新領域創成科学研究科・准教授

研究者番号：40396817

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,900,000円

研究成果の概要(和文)：シカの影響で下層植生が消失した二次林において、上層木伐採と防鹿柵の設置による植生回復への効果を検討した。上層木を伐採すると林床の光環境が改善され、採食耐性の高い植物群落が形成されることにより、処理後10年以内で下層植被が45-98%まで増加した。上層木を伐採すると成長・光合成・防御などの形質値に大きな種間差、種内差が見られるようになり、群集内の機能形質値の多様化が生じた。林床の光環境が悪化している林分では、間伐や更新補助伐を通して、採食防御機能を有する多くの植物種の出現を促し、かつ元々生息していた植物個体の成長速度や防御物質含有量を増大させて、植生全体の採食耐性が高まる効果が期待される。

研究成果の概要(英文)：We examined effects of clearcutting and deer-exclosure installation on the forest floor vegetation of abandoned woodlands. Clearcutting improved light environment of forest floor helped germination of herbivory-tolerant or herbivory-resistant plants. Ground cover of understory vegetation increased to >45% by clearcutting even without installation of deer-exclosure; no significant recovery was found under closed canopy. Clearcutting increased inter- and intra-species variation in traits related to growth, photosynthesis and herbivory defence among forest-floor plants, increasing diversity of functional traits. Improvement of light environment of abandoned woodland would promote regeneration of many herbivory-tolerant species and also benefit growth and defence behaviour. These effects are expected to increase herbivory-tolerance of forest vegetation.

研究分野：森林生態学

キーワード：ニホンジカ 二次林 上層木管理 耐陰性 耐食害性 防御物質

1. 研究開始当初の背景

日本を含む先進諸国では 1990 年代以降、シカ類の密度増加による生態系への影響、特に森林植生の衰退が顕著となっている。しかし、衰退した森林植生を回復させるための管理指針を示した研究はなかった。特に、先進国の一部地域では、シカの捕殺や防鹿柵（以下、シカ柵）の施工などを行って採食圧を減じて森林植生が回復しない事例が報告され、その原因解明と克服が課題となっていた。

千葉県房総半島における過去の実験では、シカ柵を施工しても植生の回復がみられない老齢二次林において上層木を伐採すると、シカの在不在によらず急速に植被が回復した。この結果は、植物の利用可能な資源量とその利用の関係から以下のように説明可能である。管理放棄された暗い二次林の林床には、耐陰性が高く成長の遅い植物群のみが生育可能であり、それらは採食ダメージを受けると回復が困難となる。林床の光環境が改善すると、強光利用型で成長が早く、従って採食ダメージに強い植物が侵入することにより、速やかな植生回復が起こる。

上の説明が正しければ、シカの採食によって衰退した森林植生を回復させるために、人工林の間伐や二次林の更新補助伐が有効と考えられる。しかし、上層木管理の伐採前後において植物の種組成や各植物種の成長・防御形質にどのような変化が起こるのかは未解明であった。上層木管理と植生回復の因果関係を証明するには、これらの点を解明する必要があった。

2. 研究の目的

上層木管理と植生回復の因果関係について、以下二点の仮説を提示した。

管理放棄された二次林の林床では、資源制限により、シカの採食に対する植生の耐性が低下している。

シカに対する防御機能をもつ植物種は、採食圧の変化に応じて防御への資源配分量を調整できる。

の仮説の検証を通じ、上層木管理によって林床の光環境を改善することで、植生の耐性が向上し、採食ダメージから回復可能となるしくみを明らかにする。

3. 研究の方法

(1) 調査地概要

東京大学千葉演習林(千葉県鴨川市・君津市)に 2008 年に設置された広葉樹二次林の実験設備を利用した。当該地域のニホンジカは 1980 年代末までに高密度化し、1996 年のピーク個体数密度(推定約 40 頭/km²)から近年はやや減少傾向となり、実験期間中は推定 5-10 頭/km² 弱で推移していたものと考えられる。植生への影響は 1980 年代末までに顕

在化した。本実験設備が設置された 2007 年までには、少数のシカ不嗜好性植物を除いて実験区付近の林床植生はほぼ完全に消失していた。

各実験区は 10x10m の区画で、2007 年に設置され、2008 年 2-3 月に [上層木伐採 or 閉鎖林冠下] x [防鹿柵内 or 防鹿柵なし] の 4 パターンいずれかの処理が施された。その後、維持管理以外の処理は施さずに、経年変化が継続調査されていた。

(2) 植物の種組成と機能群構造

2015 年の夏期に各区画において植生調査を実施し、各出現種の被度を記録した。植生調査の結果を 2007~2012 年に実施した同様の調査結果とともに時系列多変量解析に供し、各実験パターンにおける種組成の年次推移傾向を分析した。次に、2015 年の調査で出現した各植物種を、生活型と被食防御機能によって分類した。各植物種の被食防御機能は、現地で観察した棘の有無、現地で採取した葉の防御物質(総フェノール量、縮合タンニン量、アルカロイド量、サポニン量)の定量結果、ならびに文献調査から総合的に判断した。この分類に基づき、実験処理開始後の年数経過に伴う各実験区の機能群構造の変化を分析した。もし仮説が正しければ、上層木伐採の区画では閉鎖林冠下に比して植被率が高く、かつ被食防御機能をもつ植物種が多く出現すると予想した。

2017 年夏季には各実験区中央で 5x5m の植生調査を実施し、上層植生を含む全植物種の被度と垂直構造を記録した。

(3) 生育環境の利用可能資源量と採食圧による防御物質生産量の変化

2016 年に現地で採取した葉の成分分析を行い、処理パターンによる防御物質(項目は上述)の変化を検討した。葉を採取した各個体について、2016 年と 2017 年に個体サイズの変化と SPAD 値(光合成速度の目安)を測定した。もし仮説が正しければ、防鹿柵内の個体は、柵のない区画に生育する同種個体よりも、防御物質量が少なく、成長は早いと予想した。

4. 研究成果

(1) 上層木を伐採した実験区は、閉鎖林冠下の実験区に比べて植被率が高かった(仮説 1 を支持)。閉鎖林冠下の区画では、防鹿柵の設置の有無によらず下層植被がほぼゼロのまま 2017 年まで推移した。対して、上層木を伐採し防鹿柵を設置した区画では、植被率が 60-98% となった。上層木を伐採し防鹿柵を設置しない区画でも植被率が 45-95% となったことから、**上層木伐採によって採食耐性の高い植物群落が形成される**ことが裏付けられた。これらの結果は**仮説と整合的**であった。

(2) 何等かの被食防衛機能をもつ植物種のうち半数以上が、上層木伐採区のみに出現し閉鎖林冠下には出現しなかった。(ここで『被食防衛機能をもつ種』とは、A. サポニンを高濃度に含有する、B. アルカロイド系の有毒物質を含有する、C. 縮合タンニンの含有率が5%(脊椎動物に有効とされる水準)以上である、D. 棘をもつ、のいずれかの性質を備える種である。)被食防衛機能を有する種のうち、閉鎖林冠下のみに出現し上層木伐採区にみられなかった種は1種のみであった。すなわち、**上層木伐採は、被食防衛機能をもつ多様な植物種の出現を可能にしたことが確かめられた。**この結果は**仮説 と整合的**であった。

興味深いことに、A~Dのうち複数の性質を併せ持つ植物は今回調べた限りでは存在しなかった。時間的な制約で調査対象種が限られ、一般的な傾向を論じることはできないが、何等かの因果関係が予想される。

(3) 4パターンの実験区すべてで出現が確認されたイズセンリョウとシロダモについて、各区画に生育する個体の葉の、防御物質(イズセンリョウはサポニン、シロダモはアルカロイド)含有量を調べ比較した。**結果は仮説 に反する**ものであったが、これらの種の防御戦略に関する新しい知見が得られた。

(3) - 1. イズセンリョウでは、生育地の処理パターンによってサポニンの含有量に有意差がみられなかった。サポニン以外の防御物質は化学分析によって検出されなかったため、本種の主要な防御物質はサポニンであると考えられる。サポニンは偶蹄類への有効性が知られる防御物質で、本調査地ではイズセンリョウのみが高濃度で含有していた。

炭素を主要構成元素とするサポニンの生成量が、光合成の制限された閉鎖林冠下で減少しなかった理由は、本種の耐陰性が非常に高いこと(個体サイズや SPAD 値に明所と暗所で差がない)などから説明されるかもしれない。**環境条件や採食圧によらず高濃度の防御物質を生成できる**ことは、本種に特異的な性質といえる。

偶蹄類による採食は、短期間に予測不能な頻度で発生し、致命的なダメージを与えるので、昆虫による採食と違い誘導防御では間に合わない恐れがある。**イズセンリョウは、暖温帯の林床ではよく知られたシカ不嗜好性植物だが、その強力な恒常的防御の機構は本研究の過程で初めて明らかとなった。**

(3) - 2. シロダモでは、上層木伐採区では防鹿柵内と柵なし区の個体間でアルカロイド含有量には差がなかった。一方、閉鎖林冠下の柵内において他の区画より若干、アルカロイド含有量が低下する傾向が認められた。この傾向は、資源制限下で採食圧が無ければ防御投資が抑制される可能性を示唆す

るとも考えられるが、サンプル数も十分ではなく、再検討が必要である。なお、アルカロイドのように窒素を含有する防御物質の生産は、むしろ光合成制限下で促進されるという予想もあるが(CNB 仮説)、今回の結果では支持されなかった。

(4) 2015年の調査で出現した代表的な種群を用いて、各実験処理に対する種間共通の反応傾向を分析した。

まず、葉の様々な形質値(総フェノール量、LMA、SPAD 値)および成長量(植物高)による主成分分析を行ったところ、PC1 スコアは植物高と総フェノール量、PC2 スコアは SPAD 値と LMA と対応した。これらの PC1 スコアまたは PC2 スコアを目的変数、実験処理を説明変数とし、種をランダム効果とする一般化混合線形モデルによる回帰分析を行った。

その結果、防鹿柵内の区画に生息する個体と柵のない区画に生息する個体間で、PC1 スコアの差は検出されず、PC2 スコアについても同様の結果が得られた。すなわち、**採食圧の有無によって、同種個体間における防御物質量や成長形質の差は生じなかった。**この結果により**仮説 の予想は棄却された。**

その一方、上層木を伐採した区画に生息する個体と閉鎖林冠下の個体では、PC1 スコアの平均値と PC2 スコアの平均値にそれぞれ有意な差が検出された。すなわち、**伐採区に生息する個体は閉鎖林冠下の個体と比べて、植物高が高く、総フェノール含有量が大きく、また SPAD 値や LMA も大きい**傾向があった。ただし、PC1 スコア・PC2 スコアの個体間の分散は、閉鎖林冠下で小さく上層木伐採区では大きかった。すなわち、**上層木伐採区では閉鎖林冠下とは対照的に、成長・光合成・防御などの形質値に個体間で大きな差が見られた。**

当初の仮説 では、採食圧の有無によって防御物質量や成長速度が変化する、と単純に予想した。しかし、**防御物質量や成長速度は、採食圧の有無に対して決まった方向の変化は示さなかった。**むしろ、上層木の伐採により光環境が改善されると、様々な形質値の種間差や個体間差が目立つようになった。すなわち、光環境が改善されたとき、防御や成長への資源投資の選択は、種によって異なっていた。植物群集全体でみると、上層木の伐採によって群集内の機能形質値の多様化が起こったと考えられる。

(5) **結論および管理への提言:**本研究から、仮説 「管理放棄された二次林の林床では、資源制限により、シカの採食に対する植生の耐性が低下している」が支持された。林床の光環境が悪化している林分では、間伐や更新補助伐を通して、採食防御機能を有する多くの植物種の出現を促し、また元々生息していた植物個体の成長速度や防御物質含有量を増大させて、植生全体の採食耐性が高まる効

果が期待される。

ただし、上層木を伐採した後に防鹿柵を設置しなかった区画では、処理後 10 年経過した現在でも、低木や草本が卓越する偏向植生が成立しており、高木種の侵入は限定的であった。本調査地ではシカ不嗜好性の高木種が殆ど存在せず、柵のない場所では嗜好性の高木が食べつくされたためである。シカ不嗜好性種には一般に、低木や草本など成熟時サイズの小さい植物が多いことから、高い採食圧の下で森林を再生させることは、多くの場合困難と考えられる。管理対象地が天然林で、伐採後に森林再生を目指す場合は、防鹿柵の設置が強く推奨される。

一方、仮説「シカに対する防衛機能をもつ植物種は、採食圧の変化に応じて防御への資源配分量を調整できる」は、多くの植物種では支持されなかった。一方、イズセンリョウの分析結果などから、偶蹄類の採食を防御するにはダメージを受けてから発動する誘導防御ではなく、常に発動している恒常的防御が必要と考えられた。これらの結果を考えると、シカ不嗜好性植物においては、採食圧の変化に応じて防御投資を減らす反応は必ずしも一般的ではなく、むしろ資源の余裕がある限り常に一定量の防御物質を生産している可能性がある。ただし、今回詳細に調査できた種数は限られており、今後より多くの種について分析を重ねていく必要がある。

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 0 件)

〔学会発表〕(計 8 件)

鈴木牧, 楠本大, 高木豊大, 久本洋子, シカ過密地域の二次林をどうするか? ~10 年の実験結果から~, 日本森林学会第 129 回大会, 2018, 高知

高木豊大, 楠本大, 鈴木牧, 放棄二次林における伐採とシカ柵の設置が植物の機能群特性に与える影響, 日本生態学会第 65 大会, 2018, 札幌

鈴木牧, 高木豊大, 三次充和, 軽込勉, 藤平晃司, 久本洋子, 楠本大, シカは二次遷移を止めるか? ~二次林伐採 + シカ柵実験の 8 年間の軌跡から~, 日本生態学会第 64 大会, 2018, 札幌

Suzuki M, Takagi T, Kusumoto D, Gap creation in post-coppice woodlands may increase both resilience and resistance of plant species against ungulate herbivory: an analysis based on life-history strategy theories. IUFRO 125th Anniversary Congress 2017, 2017, Freiburg

高木豊大, 鈴木牧, 楠本大, 旧薪炭林におけるシカの採食圧と林冠木の伐採が

不嗜好性植物の成長と防御に与える影響, 日本生態学会第 65 大会, 2017, 東京

〔図書〕(計 1 件)

宮下直, 瀧本岳, 鈴木牧, 佐野光彦, 朝倉書店, 生物多様性概論 自然のしくみと社会のとりくみ, 2017, 184

6. 研究組織

(1) 研究代表者

鈴木 牧 (SUZUKI, Maki)

東京大学・大学院新領域創成科学研究科・准教授

研究者番号: 40396817

(2) 研究分担者

楠本 大 (KUSUMOTO, Dai)

東京大学・大学院農学生命科学研究科・講師

研究者番号: 80540608

(3) 連携研究者

なし

(4) 研究協力者

高木豊大 (TAKAGI, Toyohiro)

久本洋子 (HISAMOTO, Yoko)

三次充和 (MITSUGI, Mitsukazu)

軽込勉 (KARUKOME, Tsutomu)

原田憲佑 (HARADA, Kensuke)