

学位論文題名

Mechanisms determining coexistence and exclusion
between two co-dominating species in subalpine
forests

（亜高山帯林における優占種 2 種の共存と排除のメカニズム）

学位論文内容の要旨

平衡論的立場から、安定した環境下において多種の共存を種間の生活史特性の相違から説明されている。しかしながら、非平衡論的立場から生活史特性のみから多種の共存は説明できないという反論もある。北海道の亜高山帯では、アカエゾマツが大規模攪乱の後、一斉林を形成するが、その後トドマツに置き換わることが知られている。しかし、実際には 2 種が優占した林もあり、環境条件によっては、安定共存できることが示唆される。そこで、本研究においては、アカエゾマツとトドマツの針葉樹 2 種を対象に、環境要因との関係から、共存および排除のメカニズムに関する平衡論、非平衡論両仮説の検討を行った。

遷移初期種と後期種の耐陰性の違いは、遷移に伴う優占種の変化の主な理由の一つであるので、2 種がどのように被圧に適應しているかを生長の可塑性から調べた。2 種は被圧に対して異なる可塑性を示した。被圧下では、トドマツは幹の高さ生長よりも枝の生長を可塑的に高めていたが、アカエゾマツは全体的に生長が抑制された。同時にトドマツの下枝の枯れ上がりはアカエゾマツに比べて、かなり高かった。このことは、トドマツは可塑的に枝の生長を高め、樹冠の発達を優先させるが、枝の回転率が高いため損失量も大きいことを示している。逆にアカエゾマツは全体の生長を抑制させ、枝の回転率を低めることにより、損失量を抑える戦略をとっていた。このことから、2 種はそれぞれ異なる方法で被圧に適應していると考えられ、アカエゾマツの排除は 2 種の耐陰性の違いからは説明できない。そこで次に、生長の前の段階である実生の定着期の研究を行った。

実生の定着には地表と倒木が重要な微地形であることが認められた。アカエゾマツは主に倒木から、そしてトドマツは地表と倒木の両方から更新していた。倒木上でもトドマツの方がアカエゾマツよりも個体密度は高かったが、アカエゾマツの長寿命を考慮すると、倒木上ではアカエゾマツの方がトドマツよりも有利であることが分かった。したがって、アカエゾマツ、トドマツの優占度は倒木、地表の占める面積割合によって考えられた。この面積割合にはササが大きく影響する。ササの優占度は土壌の厚さ

とその種類によって決まる。土壌が薄ければ、ササは侵入できず、また、ササは種類によってそのサイズが異なるからである。

トドマツは土壌が深いところでは個体数が減少したが、アカエゾマツは増加した。土壌が浅いところでは、立地が不安定なために攪乱を受けやすく、両種ともに個体サイズは減少した。倒木サイズは、個体サイズと対応して土壌が薄いところでは、減少していた。また、倒木面積当たりの倒木上稚樹の現存量は土壌の深さとともに増加した。これはより大きい倒木ほど、倒木更新が盛んであったためである。倒木に依存するアカエゾマツは、土壌が薄いと立地が不安定なため、攪乱を受けやすく、個体サイズと倒木サイズも小さくなる。さらに、小さい倒木は更新場所としては不適であるため、個体密度は減少する。したがって、アカエゾマツの個体密度の規定要因としては、立地の安定性、攪乱、そして個体サイズがともに関与していることが示された。

土壌が発達した森林で比較した場合、林床で優占するササは2種の更新に大きな影響を及ぼしていた。アカエゾマツの個体密度とササの被度との間には明瞭な関係が認められなかった。一方、トドマツの密度は地表面からの更新がササによって阻害されているためササの優占に伴い減少した。火山の噴火後に形成されたアカエゾマツ一斉林では、林床にササを欠いており、下層ではトドマツが優占していた。この結果は母樹密度に関係なく、微地形だけで2種の優占度が決まることを示唆している。微地形を考慮した力学系モデルの解析から、ササがなければアカエゾマツはトドマツによって排除されるが、ササがあれば相対的に倒木からの更新が有利になるため2種が共存することが分かった。

2種間の微地形の選択性の違いは種間よりも種内の負の相互作用を強め、それが2種の共存を容易にしていると予想された。これを一次元の連続の式によるサイズ構造動態モデルによって検証した。4年間のセンサスで得られたデータから、新規加入・生長・死亡速度のパラメータを推定した。種内・種間の相互作用を重要性を検討するために、2種類のモデルを作成し比較検討した。モデル1は種内・種間の相互作用を考慮しないもので、モデル2はそれを考慮したものである。モデル2によって推定されたパラメータは、2種とも新規加入は自種によって強く阻害されることを示した。シミュレーションの結果、モデル1ではトドマツはアカエゾマツによって排除されたが、モデル2では2種は共存した。モデル2で予想された林木サイズ構造は現在のサイズ構造とよく一致した。したがって、自種の新規加入における強い阻害効果が、2種の共存に重要であることが明らかとなった。

本研究は、アカエゾマツとトドマツの2種間での微地形の選択性の違いが種間の負の相互作用を弱めるため、時空間的な攪乱がない場合でも安定的な共存が可能であることを明らかにした。しかし共存はある限られた環境条件でのみ可能であり、特に薄い土壌や低いササの被度はアカエゾマツの排除を促すものと考えられた。以上のことから、2種の共存・排除のメカニズムの理解には、これまで提唱されていた平衡論対非平衡論の図式では説明されるものではなく、むしろ動的な環境要因の影響評価が重要であることを明らかにした。本研究により得られた知見は、2種系の共存・排除の理論に新たな視点を与え、さらに多種系への発展が可能であり、複雑な多種共存系のメカニズム解明も期待される。

学位論文審査の要旨

主査	教授	甲山隆司
副査	教授	原登志彦
副査	教授	東正剛
副査	助教授	福田弘巳
副査	助教授	露崎史朗

学位論文題名

Mechanisms determining coexistence and exclusion between two co-dominating species in subalpine forests

(亜高山帯林における優占種2種の共存と排除のメカニズム)

同じ資源をめぐって競合する植物種間の共存メカニズムの解明は、生態科学の重要な課題となっている。本申請論文は、北海道の亜高山帯に優占するトドマツとアカエゾマツという針葉樹2種について、実生の定着やその後の生長に及ぼす環境要因を野外調査と数理解析の両面から分析して、2種の共存と排除に関するメカニズムを明らかにすることを目的としている。

林床の微地形が植物の発芽定着に及ぼす影響についてはよく調べられているが、それを更新（世代交代）や共存メカニズムと対応させた研究例は少ない。本論文では、トドマツは地表、そしてアカエゾマツは倒木がその更新に不可欠であること、そして2種はともに被圧に適応した生長特性を示すことを指摘した上で、こうした微地形形成に関与する環境要因の影響に注目し、2種の更新と共存について分析を試みている。

本論文の結果は4節にまとめられている。植物個体は環境に応じて、各部分（幹の高さ、直径、枝など）を可塑的に変化させて、環境に適応している。第1節では、トドマツとアカエゾマツの稚樹の樹形の構築様式とその可塑性を周辺木の密度、サイズの関数として把握し、解析している。トドマツは密度が高くなると可塑的に高さ生長を抑え、枝の生長を高めていたが、一方で枝の損失量も多かった。反対にアカエゾマツは全体の生長を抑制させ、枝の損失量を低めていた。このように2種は対照的な方法で被陰環境へ適応していることがわかった。こうした2種間での生長特性の違いを寿命の違いと結びつけて議論した。第2節では、土壌の厚さに対応した2種の空間分布を、実生の定着に最適な微地形の2種間の違いと、土壌・攪乱・微地形の三者関係から解析している。土壌が浅い立地は不安定なため、攪乱頻度が高くなり、立木個体サイズ、さらには倒木

サイズが減少する。また、小さな倒木は更新には適さなくなるため、土壌の浅い場所では、倒木更新が減少し、結果的に倒木に依存するアカエゾマツも減少する。一方、浅い土壌にはササは侵入できないため、地表からの更新が旺盛になり、トドマツの個体数が増加する。このように、土壌環境が各微地形タイプの相対的な重要性に影響することによって、2種の空間分布が支配されていることを指摘した。第3節では、林床に分布するササの2種の更新と共存に及ぼす影響について論じている。ササは主に地表からの更新を阻害するため、相対的にアカエゾマツの更新を有利にする。しかし、倒木上でも個体密度はトドマツの方が高いため、実生の定着に最適な微地形の2種間の単純な違いだけでは、2種の共存は説明できない。地表と倒木の2タイプの更新場所を考慮した力学系モデルによって、アカエゾマツが倒木上での低い密度を補うだけ十分に長い寿命をもつこと、そして、更新場所に種差あることが共存には必要であることを明らかにした。また、2種間の微地形の選択性の違いは種間よりも種内の負の相互作用を強め、それが2種の共存を容易にしていると予想した。第4節では、この予想を流体力学の連続の式を流用したサイズ構造動態モデルによって検証している。定置調査地における4年間隔のセンサスで得られたデータから、新規加入・サイズ生長・死亡速度のパラメータを推定した。2種とも新規加入とサイズ生長は他種よりも自種によって強く阻害されていた。シミュレーションの結果、2種は共存し、また計算された定常状態のサイズ構造は現在のそれとよく一致した。一方、種間の非対照的な阻害効果を考えないモデルシミュレーションでは、トドマツが系から排除される結果となった。したがって自種の新規加入と生長における強い阻害効果の存在が、2種の共存に重要であることが明らかとなった。

以上のように、本論文は、樹形の可塑性と被圧への対応や、微地形を介した土壌と種組成の関係を解析して、微地形選好性の種差とササ層が2種の共存を可能にすることと、微地形選好性を反映した強い種内の負の相互作用の存在を明らかにし、さらには現在観察される2種の共存と排除のパターンを定量的に説明することに成功している。

申請者の本論文をまとめるに至る精力的な野外調査と膨大なデータの分析、そして数理モデルの適用と、生態科学の幅広い範囲での研究努力は高く評価できる。大学院では、原著投稿論文を速やかに取りまとめていく実力も培ってきた。一方で申請者は後進大学院生への助言・指導にも熱心であり、本申請論文の研究以外に国内外の共同研究にも加わって活動しており、今後、独立した研究者として高い能力を発揮していくことが期待できる。以上から、審査員一同は申請者が博士（地球環境科学）の学位に相当する、十分な資格を有するものと判定した。