

学位論文題名

Disturbance effect on diversity of understory  
vegetation through resource availability and herbivores

(攪乱が資源利用可能性と植食者を介して林床植物の多様性に与える影響)

学位論文内容の要旨

群集生態学の目的の一つは、種多様性が種間の相互作用や物理環境によりどのように決定されているかを明らかにすることである。攪乱は生物個体に死亡をもたらす資源の利用可能性を変化させるイベントで、多種共存を促すメカニズムの一つだと考えられている。また、攪乱後の変化した物理環境下での種間の相互作用も群集構造に影響を与える。落葉樹林の林床植物群集は、バイオマスは林冠木の数%だが林冠木の5-10倍の種数を持ち、多様な生活史を持つ種から構成されている。林床植物は、林冠木により光や土壤栄養塩といった資源量を大きく制限されている。そして、攪乱により林冠木が枯死して資源量が増加すると、林床植物は敏感に応答する。また植食者との相互作用も攪乱により変化して、間接的に林床植物の多様性に影響を与える可能性がある。落葉樹林帯の森林は台風や伐採等の複数の種類の攪乱を受けている。そこで、林床植物を対象に台風や伐採といった攪乱が、資源と植食者を介して多様性にどのような影響を与えるかを明らかにすることを目的とした。

同じ種プールをもつ同一地域において、林床植物の多様性や生産性は現在の環境と攪乱の履歴によって大きな影響を受けていると考えられるが、両者の相対的な重要性はあまり検証されてこなかった。また、自然攪乱と人為攪乱がそれぞれ林床植物の多様性や生産性に対してどのような影響を与えているかを同一地域で検証した例は少ない。これらを検証するために、台風、伐採、植林回数を組み合わせた異なる攪乱履歴をもつ9つ立地(計116p lot)を対象に種数、多様度指数、生産性の調査を行った。各プロットにおいて種数の計数と刈り取り調査による生産性の推定を行った。現在の環境として、林冠木の葉面積指数、土壤NH<sub>4</sub><sup>+</sup>、土壤C/N比、斜度、斜面方位を計測した。種数に対しては現在の環境よりも攪乱履歴がその分散の大部分を説明していた。植林回数が増加すると種数やシン普森指数は減少した。攪乱に伴う種の移入や排除が種数を定める大きな要因であると考えられた。一方で、生産性に対しては攪乱履歴よりも現在の環境がその分散の多くを説明し(82%)、資源量が大きな要因であると考えられた。攪乱の種多様性に対する効果は攪乱が20-80年経過しても残存していた。そのため、林床植物の多様性を維持しつつ森林管理を行う際にはこのような攪乱の長期に渡る影響を考慮する必要があるが示唆された。

台風攪乱によって林冠ギャップが形成されると、光や土壤栄養塩といった林床植物にとっての資源の利用可能性は変化する。このような林冠ギャップにおける資源の利用可能性の変化は、葉形質や植食者のアバンダンスの変化を通して林床植物の食害まで影響を与えるだろう。林床植物は開葉時期の異なる種から構成され、林冠木の開葉による林冠の閉鎖の前あるいは後に開葉する種が存在する。林冠ギャップ下における資源の利用可能性の変化に対して、開葉時期の違う林床植物はそれぞれ異なった応答を示し、さらにその応答の

違いは食害まで影響を与えると予測される。異なるギャップサイズ(28.3-607.6m<sup>2</sup>: 20plot)と対照区(4plot)において調査を行った。林床植物の資源としては光、土壌NO<sub>3</sub><sup>-</sup>・NH<sub>4</sub><sup>+</sup>、土壌水分、土壌温度を計測した。開葉時期の異なる林床植物6種に対して、縮合タンニン、総フェノール、leaf mass per area (LMA)、窒素、CN比といった葉形質を計測し、食害度を推定した。無脊椎動物の植食者をサンプリングすることでアバンダンスを明らかにした。光資源量と土壌栄養塩はギャップサイズとともに増加したが、土壌水分や土壌温度には変化が見られなかった。防御形質である縮合タンニン、総フェノール、LMAが開葉時期の遅い種においてギャップサイズとともに増加したが、開葉時期の早い種では防御形質に変化は見られなかった。鱗翅目や直翅目といった植食者のアバンダンスはギャップサイズに伴って増加した。食害度は開葉時期の早い種でギャップサイズとともに増加し、遅い種で逆に減少した。これらの結果から、開葉時期の遅い種ではギャップサイズに伴う防御形質が食害度に影響したと考えられた。一方、開葉時期の早い種ではギャップサイズに伴う植食者の増大が食害度に影響したと考えられた。

森林には林冠ギャップにより林床植物の生産性が高い場所や、林冠が鬱閉した生産性の低い場所が存在する。大型植食者の植物多様性に与える影響を考える上で有効な仮説として、「生産性が低い条件下では採食圧は植物多様性を減少させ、逆に高い条件下では増加させる」がある。このように、シカの林床植物の多様性への影響は生産性の違いによって異なる可能性がある。しかし、シカの植食圧と生産性の両方を制御する野外操作実験が難しいため、検証例はほとんどない。そこで1)林床植物の生産性勾配によってシカの植食圧は変化するか、2)生産性勾配とシカ密度によって林床植物の種数は変化するか、を明らかにすることを目的とし、シカの移動を制限するフェンスを用いてシカ密度と林床植物の生産性を操作する大規模野外操作実験を行った。シカ密度は高密度区・低密度区・排除区の3段階設定した。生産性の操作は高木の伐採と施肥(窒素添加)を行い、3つのシカ密度毎に4つの処理区(無処理、伐採、施肥、伐採・施肥)を設置した。そして林床植物の食害率、出現種数、多様度指数、被度を調査した。食害率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。一方、林床植物の種数に対しては、施肥や伐採処理の効果は見られたが、シカ密度間に有意な差はなかった。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。

本研究により、林床植物の種多様性を決める要因として現在の環境よりも攪乱履歴が相対的に大きいことが明らかになった。また、植食者は短期間では林床植物の種数へ影響を与えていなかったが、その相互作用は攪乱により変化した。長期間においては、攪乱が種多様性に与える影響のメカニズムの中には植食者との相互作用が介在している可能性が示唆された。

# 学位論文審査の要旨

主査	教授	日浦	勉
副査	教授	甲山	隆司
副査	准教授	植村	滋
副査	准教授	工藤	岳

## 学位論文題名

### Disturbance effect on diversity of understory vegetation through resource availability and herbivores

(攪乱が資源利用可能性と植食者を介して林床植物の多様性に与える影響)

群集生態学の目的の一つは、種多様性が種間の相互作用や物理環境によりどのように決定されているかを明らかにすることである。攪乱は生物個体に死亡をもたらす資源の利用可能性を変化させるイベントで、多種共存を促すメカニズムの一つだと考えられている。また、攪乱後の変化した物理環境下での種間の相互作用も群集構造に影響を与える。落葉樹林の林床植物群集は、バイオマスは林冠木の数%だが林冠木の5-10倍の種数を持ち、多様な生活史を持つ種から構成されている。林床植物は、林冠木により光や土壤栄養塩といった資源量を大きく制限されている。そして、攪乱により林冠木が枯死して資源量が増加すると、林床植物は敏感に応答する。また植食者との相互作用も攪乱により変化して、間接的に林床植物の多様性に影響を与える可能性がある。落葉樹林帯の森林は台風や伐採等の複数の種類の攪乱を受けている。そこで、林床植物を対象に台風や伐採といった攪乱が、資源と植食者を介して多様性にどのような影響を与えるかを明らかにすることを目的とした。

同じ種プールをもつ同一地域において、林床植物の多様性や生産性は現在の環境と攪乱の履歴によって大きな影響を受けていると考えられるが、両者の相対的な重要性はあまり検証されてこなかった。また、自然攪乱と人為攪乱がそれぞれ林床植物の多様性や生産性に対してどのような影響を与えているかを同一地域で検証した例は少ない。これらを検証するために、台風、伐採、植林回数組み合わせの異なる攪乱履歴をもつ9つ立地(計116plot)を対象に種数、多様度指数、生産性の調査を行った。各プロットにおいて種数の計数と刈り取り調査による生産性の推定を行った。現在の環境として、林冠木の葉面積指数、土壤 $\text{NH}_4^+$ 、土壤C/N比、斜度、斜面方位を計測した。種数に対しては現在の環境よりも攪乱履歴がその分散の大部分を説明していた。植林回数が増加すると種数やシンプソン指数は減少した。攪乱に伴う種の移入や排除が種数を決める大きな要因であると考えられた。一方で、生産性に対しては攪乱履歴よりも現在の環境がその分散の多くを説明し(82%)、資源量が大きな要因であると考えられた。攪乱の種多様性に対する効果は攪乱が20-80

年経過しても残存していた。そのため、林床植物の多様性を維持しつつ森林管理を行う際にはこのような攪乱の長期に渡る影響を考慮する必要があるが示唆された。

台風攪乱によって林冠ギャップが形成されると、光や土壤栄養塩といった林床植物にとっての資源の利用可能性は変化する。このような林冠ギャップにおける資源の利用可能性の変化は、葉形質や植食者のアバンダンスの変化を通して林床植物の食害まで影響を与えるだろう。林床植物は開葉時期の異なる種から構成され、林冠木の開葉による林冠の閉鎖の前あるいは後に開葉する種が存在する。林冠ギャップ下における資源の利用可能性の変化に対して、開葉時期の違う林床植物はそれぞれ異なった応答を示し、さらにその応答の違いは食害まで影響を与えると予測される。異なるギャップサイズ(28.3-607.6m<sup>2</sup>: 20plot)と対照区(4plot)において調査を行った。林床植物の資源としては光、土壤NO<sub>3</sub><sup>-</sup>・NH<sub>4</sub><sup>+</sup>、土壤水分、土壤温度を計測した。開葉時期の異なる林床植物6種に対して、縮合タンニン、総フェノール、leaf mass per area (LMA)、窒素、CN比といった葉形質を計測し、食害度を推定した。無脊椎動物の植食者をサンプリングすることでアバンダンスを明らかにした。光資源量と土壤栄養塩はギャップサイズとともに増加したが、土壤水分や土壤温度には変化が見られなかった。防御形質である縮合タンニン、総フェノール、LMAが開葉時期の遅い種においてギャップサイズとともに増加したが、開葉時期の早い種では防御形質に変化は見られなかった。鱗翅目や直翅目といった植食者のアバンダンスはギャップサイズに伴って増加した。食害度は開葉時期の早い種でギャップサイズとともに増加し、遅い種で逆に減少した。これらの結果から、開葉時期の遅い種ではギャップサイズに伴う防御形質が食害度に影響したと考えられた。一方、開葉時期の早い種ではギャップサイズに伴う植食者の増大が食害度に影響したと考えられた。

森林には林冠ギャップにより林床植物の生産性が高い場所や、林冠が鬱閉した生産性の低い場所が存在する。大型植食者の植物多様性に与える影響を考える上で有効な仮説として、「生産性が低い条件下では採食圧は植物多様性を減少させ、逆に高い条件下では増加させる」がある。このように、シカの林床植物の多様性への影響は生産性の違いによって異なる可能性がある。しかし、シカの植食圧と生産性の両方を制御する野外操作実験が難しいため、検証例はほとんどない。そこで1) 林床植物の生産性勾配によってシカの植食圧は変化するか、2) 生産性勾配とシカ密度によって林床植物の種数は変化するか、を明らかにすることを目的とし、シカの移動を制限するフェンスを用いてシカ密度と林床植物の生産性を操作する大規模野外操作実験を行った。シカ密度は高密度区・低密度区・排除区の3段階設定した。生産性の操作は高木の伐採と施肥(窒素添加)を行い、3つのシカ密度毎に4つの処理区(無処理、伐採、施肥、伐採・施肥)を設置した。そして林床植物の食害率、出現種数、多様度指数、被度を調査した。食害率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。一方、林床植物の種数に対しては、施肥や伐採処理の効果は見られたが、シカ密度間に有意な差はなかった。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。

本研究により、林床植物の種多様性を決める要因として現在の環境よりも攪乱履歴が相対的に大きいことが明らかになった。また、植食者は短期間では林床植物の種数へ影響を与えていなかったが、その相互作用は攪乱により変化した。長期間にお

いては、攪乱が種多様性に与える影響のメカニズムの中には植食者との相互作用が介在している可能性が示唆された。

以上の通り、申請者は林床植物の多様性に与える様々な影響を定量的に評価したものであり、攪乱の効果の理解に対して生態学的に貢献するところ大なるものがある。

よって審査委員一同は、これらの成果を高く評価し、また研究者として誠実かつ熱心であり、大学院博士課程における研鑽や修得単位などもあわせ、申請者が博士（環境科学）の学位を受けるのに十分な資格を有するものと判定した。