

菌類・植食者との相互作用が作り出す森林の種多様性

誌名	日本生態學會誌
ISSN	00215007
著者	清和, 研二 大園, 亨司
巻/号	61巻3号
掲載ページ	p. 291-295
発行年月	2011年11月

特集 菌類・植食者との相互作用が作り出す森林の種多様性

菌類・植食者との相互作用が作り出す森林の種多様性—要点と展望—

清和 研二¹・大園 享司²

¹東北大学大学院農学研究科・²京大学生態学研究センター

Roles of fungi and herbivore in creating species-diversity in forests — a perspective review —

Kenji Seiwa¹ and Takashi Osono²

¹Laboratory of Forest Ecology, Tohoku University, ²Center for Ecological Research, Kyoto University

要旨：森林生態系における生物多様性の減少は著しいが、一方では種多様性の復元が試みられている。本来、復元のシナリオは自然群集における種多様性維持メカニズムに沿ったものでなければならない。しかし、温帯林における種多様性維持メカニズムに関する研究は、熱帯に比べ少ない。とくに、温帯では、光・水分・養分などの非生物学的な無機的な環境の異質性を仮定したものが多く、生物間の相互作用が多様性を創り上げるといったパラダイムの研究は少ない。本特集では病原菌・菌根菌などの微生物や鳥類・シカ・ネズミなどと樹木との相互作用が森林の樹木群集および森林生態系全体の種多様性に大きな影響を与えることを具体的な事例から紹介する。とくに5つのキーワード（密度依存性、空間スケール、フィードバック、種特異性、生活史段階）を取り上げ、個体・個体群レベルでの相互作用から群集レベルでの種多様性維持メカニズムへのスケールアップを試みた。しかし、樹木の死亡や成長に及ぼす作用形態・重要度は個々の生物種によって大きく異なり、スケールアップは単純ではないことが示唆された。今後は、複数の生物種との相互作用を同時にかつ長期的に観察することによって種多様性の創出・維持メカニズムがより詳細に明らかになると考えられる。

キーワード：密度依存性、空間スケール、フィードバック、種特異性、生活史段階

種多様性の喪失と森林生態学

森林における生物多様性は地球レベルで急速に失われている。森林面積の減少によるものだけでなく、中身の単純化による場合も多い。特に日本では、戦後、森林面積はほとんど変わっていない。しかし、広葉樹天然林の伐採とその跡地への針葉樹植栽が、30年以上にわたり毎年20-40万haも行われた。その結果、日本の森林面積のほぼ40%、約1000万haが単一の針葉樹からなる単純林になってしまった。このような単純林へのシフトは、世界中で見られ、ヨーロッパではかなり前に終了したが、熱帯ではいまだ進行中である。このような単純林化は、森林が本来もつ多くの生態系機能を大きく低下させることが報告されるようになった (Hooper et al. 2005)。した

がって、近年、多くの森林管理者や林業経営者は、単純林を多くの樹種が混じり合う森林に復元し、健全な森林生態系管理や持続的な林業経営を目指そうとしている (Steffan-Dewenter et al. 2007)。その際、自然群集における多様性の維持メカニズムに沿った復元が最も合理的な方法だと考えられる (Utsugi et al. 2006)。

しかし、森林の現況を見ると、森林管理に森林生態学の研究成果が十分に生かされてきたとは言えない。多分、種多様性の維持メカニズムの解明が主要な研究課題になる以前に、森林の劣化が急激に進んだためであろう。特に温帯林では、熱帯林に比べ種多様性が低いこともあり、多様性維持機構に関する仮説のバリエーションも少なく、種多様性回復に関する認識が低かったことも大きな理由であろう。

しかし、近年、種多様性維持メカニズムの解明が森林生態学における最も重要なテーマの一つとなるにつれ、

2010年1月8日受付、2011年8月16日受理

¹e-mail: seiwakenji@gmail.com

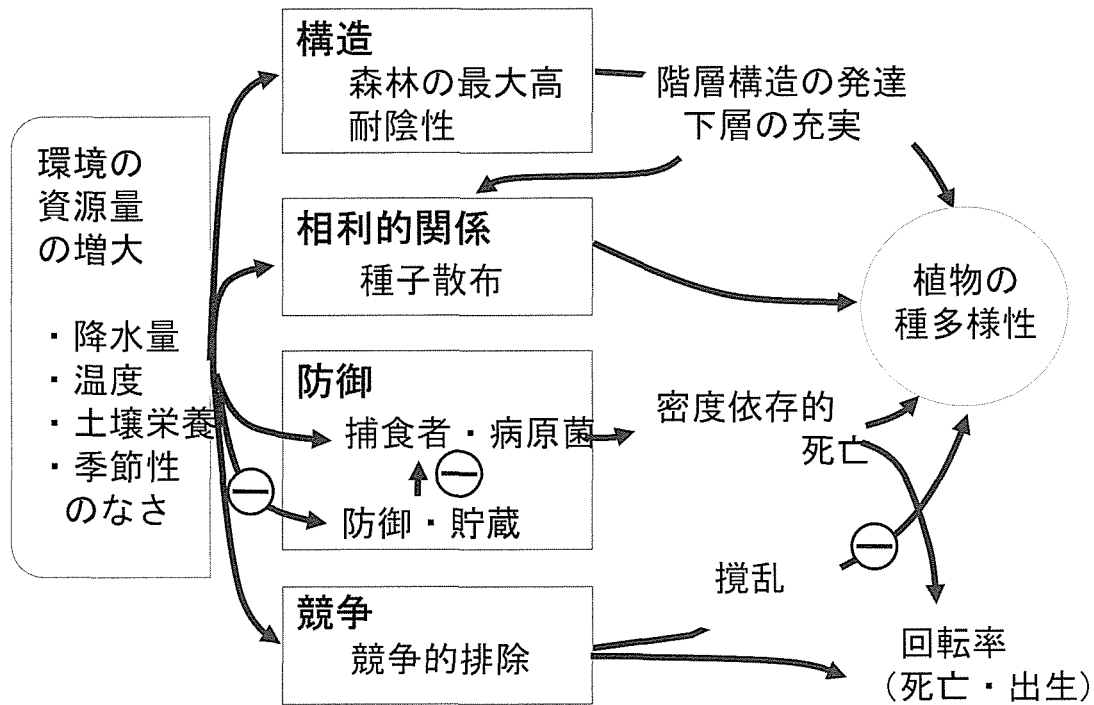


図1. 非生物的環境をベースとして作られる種多様性 (Givnish 1999)。

熱帯林・温帯林に関わらず共通のパラダイムが成立することが明らかになりつつある。したがって、自然度の高い天然林における種多様性維持メカニズムをより詳しく正確に知ることは生態学の理論的發展のみでなく、森林の持続的管理の重要な指標になりうる。ここでは、種多様性の維持メカニズムに関する研究から、温帯林ではあまり注目されてこなかった、菌類・植食者との相互作用に着目した研究を紹介し、個体・個体群レベルでの相互作用から群集レベルへのスケールアップを試みた。

森林の種多様性を説明する様々な要因とその連関

温帯林の種多様性維持メカニズムについてはこれまで、非生物的環境要因を仮定したものが主流であった。地形やギャップ形成にともなう水分量・土壌の栄養塩濃度・光量など環境の資源量のヘテロ性がニッチ分化を促し、多くの種が共存できるというものである。とくに更新ニッチ (Grubb 1977)、ギャップダイナミクス (Denslow 1987)、中規模攪乱仮説 (Connell 1978)、それにマイクロサイト・トレードオフ (Tilman 1988 ; Pacala et al. 1996) などは重要な仮説として、多くの研究者がこれらの検証を続けている。一方、生物的要因によって種多様性が形

作られるといった説は熱帯を中心に発展した。例えば病原菌や植食者による密度依存的死亡を仮定したジャンゼン-CONNELL仮説 (Janzen 1970; Connell 1971) などがある。しかし、非生物的要因と生物的要因を仮定したモデルは、それぞれ互いに相交わることなく、長い間それぞれの範疇で検証されてきた。

しかし、近年、非生物的要因・生物的要因それぞれは排他的なものではなく、両者が相互に影響し合った結果として多様性が出来上がると考えられ始めている (Nakashizuka 2001)。例えば、Givnish (1999) によると、環境の資源量 (降水量・温度・土壌栄養・季節性の欠如) の増大によって、森林の最大高が上がり、その結果、階層構造ができ、下層植生が充実し、種の多様性が実現する (図1)。また、階層構造の発達は鳥類の生息場所を提供し、それによって種子散布が促され種多様性が増す。さらに資源量の増加は多様な捕食者・病原菌の生存を保証し、そこで植物側の密度依存的な死亡が起り、また逆に樹木の防御・貯蔵機構も発達させ、結果的には植物種の種多様性を促す。このように非生物的環境を基盤とした生物間の相互作用の進化が種の多様性を促すことを示唆している。さらに、Chesson and Kuang (2008) は資源を巡る競争と天敵の効果は同等に種多様性を左右する

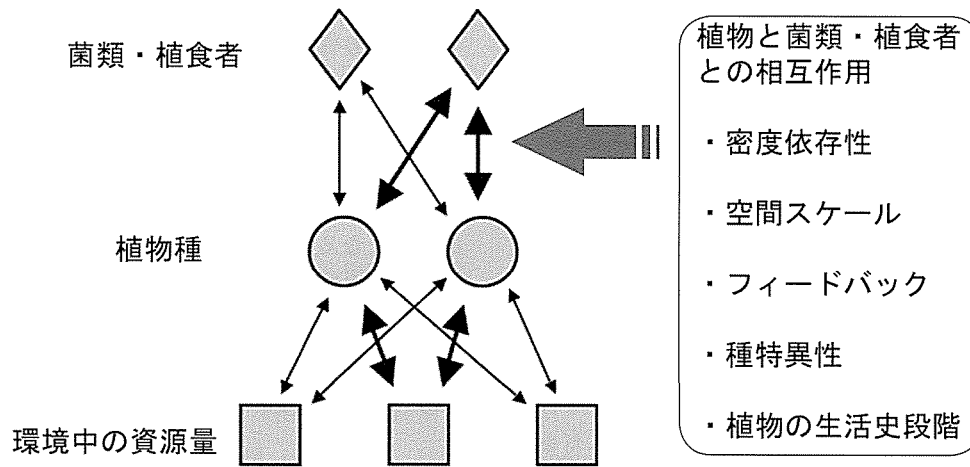


図2. 資源を巡る競争と菌類・植食者（天敵）の影響によって作られる植物の種多様性（Chesson and Kuang 2008 に今回の特集のキーワードを加筆）。

天敵と植物とを結ぶ矢印、および植物とその利用する資源とを結ぶ矢印は、両者のつながりが両方向性でありフィードバック関係にあることを示す。太い矢印で示すように、植物は種間で共通の資源、共通の天敵を共有している。例えば、ある植物種の個体群密度の増加は天敵の個体群密度の増加を通じて、その植物種と他の植物種に対する天敵の影響を増大させる（Chesson and Kuang 2008）。本特集では植物と、その天敵である菌類・植食者との相互作用に注目する。両者の相互作用を特徴づける密度依存性、空間スケール、フィードバック、種特異性、および植物の生活史段階を取り上げる。

といったモデルを示している（図2）。

生物間の相互作用と

群集レベルの種多様性を繋ぐもの

上記のように生物間の相互作用の重要性が認識されるようになってきた割には、実際の観測データはまだ少ない。したがって、種多様性の維持に生物的な要因がどこまで関わっているかに対する具体的なイメージが乏しい。特に温帯林では仮説検証型の研究が少なく、種多様性は非生物的な環境要因によって説明されているものがほとんどである。

しかしながら、近年、温帯林においても病原菌・菌根菌などの微生物や鳥類、シカ・ネズミなどの哺乳類など多様な生物種と樹木の間における相互作用について多くの知見が報告されるようになった。これらは個体および個体群レベルで相互作用を見たものがほとんどであるが、樹木の動態や空間分布に大きな影響を与えることを明らかにし、多様な生物種が森林における樹木の種多様性の維持・創出に大きく関わっていることを示唆している。そこで、本特集では、最近の生物間の相互作用に関する個体ないし個体群レベルの知見をもとに、5つの視点（キ

ーワード）から、群集レベルでの種多様性維持メカニズムへのスケールアップを試みた。以下にその要点を述べる。

密度依存性（Density dependency）

密度依存的な病原菌の感染は特定の樹木種の寡占を妨げる仕組みとして重要である（本特集論文、大園（2011）、今埜・清和（2011））。広食性の植食者による頻度依存的な捕食も、同様に、優占種の優位性を減らす仕組みとして重要である（本特集論文、島田（2011））。一方、菌根菌による養分供給などの正の効果が優占種に働く場合は種多様性を減らす方向に働くだらう（本特集論文、谷口（2011））。しかしながら、一つの樹木を巡っても様々な生物種が、正・負それぞれの影響を同時にまたは異なる生活史段階で及ぼしていることが推測される。したがって、種多様性の維持メカニズムを正確に明らかにするためには、個々の作用機序だけでなく、それらの相対的重要性を解明する必要があるだろう。

空間スケール（Spatial scale）

菌類・植食者・散布者は植物（樹木）に対し、どのような空間スケールで作用しているのだろうか。ジャンゼン-コンネルモデルは母樹からの距離依存的な天敵の活

動性を仮定している。活動性の高い天敵が分布する距離を知ることによって、樹木種の置き換わりの空間スケールが決定される（本特集論文、今埜・清和（2011））。しかし、ジャンゼン-コンネルモデルは閉鎖された森林環境を仮定しており、ギャップなど明るい場所では成立しない場合が多いと考えられている。一方、トレードオフモデルはギャップと林冠下という環境のヘテロ性を仮定しており、これまで蓄積されたギャップダイナミクスに関する知見との総合化・整合性が必要だ（本特集論文、今治・清和（2011））。また、アーバスキュラー菌根菌や外生菌根菌の菌糸ネットワークの広さは、多様性を作り上げる空間スケールを考える上で重要である（本特集論文、谷口（2011））。

フィードバック (Feedback)

大台ヶ原では、シカの食害によってトウヒが減少すると、林床が明るくなって、ササ地が拡大した。シカにとってエサが増えるのでシカはますます増えトウヒはますます減少し植生はどんどん単調になっていく。このような負のフィードバック機能は種多様性に大きく影響する（日野・柴田 2009）。

種特異性 (Specificity, Preference)

天敵（病原菌・植食者）や共生菌は特定の植物種だけをターゲットにするスペシャリストか、それとも複数種をカバーするジェネラリストか？例えば、ネズミ類はクリ、トチ、ブナ、ミズナラなど複数種の種子を散布・捕食する。この関係は一対一ではなく、互いに複数の相手を共有しており、防御投資量の違い（樹木側が種子散布者を選択する度合い）から種子散布者を巡る競争の緩和が図られ、多種の共存が促される可能性が示唆される（本特集論文、鳥田（2011））。また病原菌に種特異性がないと成木下で同種ばかりか他種の実生も死亡しジャンゼン-コンネル仮説は成立しなくなる（本特集論文、今埜・清和（2011））。病原菌に感受性のある種が森林群集における優占種か低位種かは、病原菌が樹種の多様性に及ぼす影響の大きさを左右する（本特集論文、大園（2011））。一方、アーバスキュラー菌根菌は菌糸ネットワークによって成木近傍で同種の実生更新を促進することが報告されており、この正の効果が森林群集の劣位種に働くと多様性が増すことが示唆されている（本特集論文、谷口（2011））。

生活史段階 (Ontogeny, Life history stage)

樹木に及ぼす生物的な環境の影響は種子・実生、せいぜい稚樹段階といった生活史の初期に限られ、樹木が大きくなるにつれて非生物的な環境の影響の方が相対的に大きくなるのではないかと考えられている（Nakashizuka 2001）。果たしてどうか？病原菌の負の影響は樹木が比較的大きくなるまで（稚樹段階）まで持続することが示唆された（本特集今埜・清和論文）。さらには、成木段階においても、病原菌の感染が森林における樹種の多様性に影響しうることを示す実証例が近年になって報告されている（本特集論文、大園（2011））。

おわりに

本特集の各論文は、生物間の相互作用が森林の種多様性に大きな影響を与えることを具体的な事例から強く示唆している。しかし、同時に種多様性維持メカニズムにスケールアップできる研究事例がまだ少ないことも示している。おそらく一種の樹木を巡っても、様々な生物種が、正・負それぞれの影響を同所的に及ぼしていると考えられ、それらを同時に解析して初めて種多様性創出・維持メカニズムが明らかになるだろう。また、個々の種の空間分布や優占度合いに大きく影響する相互作用の種特異性や空間スケールを明らかにすることで、種多様性維持のメカニズムがより詳細に解明されると考えられる。さらに、樹木は長い寿命をもつので、それぞれの相互作用の強さの程度が発達段階でどう変化するのか、といった生活史全般に渡った研究が望まれる。

このような生物間の相互作用については、一つの森林群集を構成するなるべく多くの樹木種で知見を増やすことが必要である。同所的に生育する樹種間の相互関係（系統的な関連性など）も考慮して初めて、種多様性の維持・創出メカニズムが全貌を表すと考えられる。そのためには、既存の多様性モデルを意識した観察や操作実験も必要であろう。さらに、個々の相互作用から生態系レベルでの多様性を説明する包括的なモデルの構築が必要だと考えられる。

なお本特集は 2009 年 3 月に盛岡で開かれた第 56 回日本生態学会生態学会企画集会に基づくものである。

引用文献

Chesson P, Kuang J (2008) The interaction between predation and competition. *Nature*, 456:236-238

- Connell JH (1971) On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: den Boer PJ, Gradwell GR (ed), *Dynamics of Populations*, 298-312. Center for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, The Netherlands
- Denslow JS (1987) Tropical rain-forest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18:431-451
- Givnish TJ (1999) On the causes of gradients in tropical tree diversity. *Journal of Ecology*, 87:193-210
- Grubb PJ (1977) Maintenance of species-richness in plant communities: the importance of regeneration niche. *Biological Reviews*, 52:107-145
- 日野 輝明, 柴田 叡弼 (2009) シカおよびササの相互作用の動態にもとづく森林生態系管理. (柴田 叡弼, 日野 輝明編) 大台ヶ原の自然史, 255-270. 東海大学出版会, 神奈川
- Hooper DU, Chapin FS, Ewel III JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad AJ, Vandermeer J, Wardle DA (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75:3-35
- 今治 安弥, 清和 研二 (2011) 物質分配から見た成長と生存のトレードオフモデル. *日本生態学会誌*, 61:329-333
- Janzen DH (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, 104:501-528
- 今埜 実希, 清和 研二 (2011) Janzen-Connell モデルの成立要因の検討. *日本生態学会誌*, 61:319-328
- Nakashizuka T (2001) Species coexistence in temperate, mixed deciduous forests. *Trends in Ecology and Evolution*, 16:205-210
- 大園 享司 (2011) 病原菌との相互作用が作り出す森林の種多様性. *日本生態学会誌*, 61:297-309
- Pacala SW, Canham CD, Saponara J, Silander JA, Kobe RK, Ribbens E (1996) Forest models defined by field experiments: estimation, error analysis and dynamics. *Ecological Monographs*, 66:1-43
- 島田 卓哉 (2011) 散布後種子捕食と森林の種多様性. *日本生態学会誌*, 61:335-340
- Steffan-Dewenter I, Kessler M, Barkmann J, Bos MM, Buchori D, Erasmi S, Faust H, Gerold G, Glenk K, Gradstein SR, Guhardja E, Harteveld M, Hertel D, Höhn P, Kappas M, Köhler S, Leuschner C, Maertens M, Marggraf R, Migge-Kleian S, Mogeja J, Pitopang R, Schaefer M, Schwarze S, Sporn SG, Steingrebe A, Tjitrosoedirdjo SS, Tjitrosoemito S, Twele A, Weber R, Woltmann L, Zeller M, Tschardtke T (2007) Tradeoffs between income, biodiversity, and ecosystem functioning during tropical rainforest conversion and agroforestry intensification. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104:4973-4978
- 谷口 武士 (2011) 菌根菌との相互作用が作り出す森林の種多様性. *日本生態学会誌*, 61:311-318
- Tilman D (1988) *Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities*. Princeton Univ. Press, Princeton
- Utsugi E, Kanno H, Ueno N, Tomita M, Saitoh T, Kimura M, Kanou K, Seiwa K (2006) Hardwood recruitment into conifer plantations in Japan: effects of thinning and distance from neighboring hardwood forests. *Forest Ecology and Management*, 237:15-28