



老齡天然林に生残する巨樹の生態学的視点からの保全価値の再評価 : 芦生研究林内保存木の維管束着生植物群集と林冠土壌

東, 若菜 ; 駒田, 夏生 ; 小川, 裕也 ; 龍見, 史恵 ; 中西, 晃 ; 野口, 結子 ; 石井, 弘明 ; 神崎, 護

(Citation)

地域自然史と保全, 43(1):71-82

(Issue Date)

2021-08

(Resource Type)

journal article

(Version)

Version of Record

(URL)

<https://hdl.handle.net/20.500.14094/90008677>



報 告

老齡天然林に生残する巨樹の生態学的視点からの保全価値の再評価
— 芦生研究林内保存木の維管束着生植物群集と林冠土壌 —

神戸大学大学院農学研究科・京都大学農学研究科	東 若 菜
京都大学農学研究科	駒 田 夏 生
京都大学農学研究科	小 川 裕 也
京都大学農学研究科・北海道大学農学研究院	龍 見 史 恵
京都大学農学研究科	中 西 晃
神戸大学大学院農学研究科	野 口 結 子
神戸大学大学院農学研究科	石 井 弘 明
京都大学農学研究科	神 崎 護

Recognizing conservation values of large, old trees in a temperate old-growth forest from an ecological context: a case study of a canopy vascular plant community and arboreal soils in Japan. Wakana A. Azuma* (*Graduate School of Agriculture, Kobe University and Graduate School of Agriculture, Kyoto University*), Natsuki Komada, Yuya Ogawa (*Graduate School of Agriculture, Kyoto University*), Chikae Tasumi (*Graduate School of Agriculture, Kyoto University and Research Faculty of Agriculture, Hokkaido University*), Akira Nakanishi (*Graduate School of Agriculture, Kyoto University*), Yuiko Noguchi, Hiroaki Ishii (*Graduate School of Agriculture, Kobe University*) and Mamoru Kanzaki (*Graduate School of Agriculture, Kyoto University*)

We investigated canopy vascular plants hosted on a large *Cercidiphyllum japonicum* tree in a temperate old-growth natural forest, Japan, in relation to their habitat characteristics, using rope climbing techniques. The canopy plant community was diverse with 39 vascular plant species, including eight obligate epiphytes (including five threatened species) and 31 accidental epiphytes (including one threatened species), i.e. epiphytic individuals of normally terrestrial species. In addition, the most of accidental epiphytes were deer preferred species. High numbers of canopy plant species, including most accidental epiphytes, were found where large reiterated trunks as well as on large horizontal branches with thick arboreal soils. Nitrogen availability in a given area of thick arboreal soil was a half as much as ground soil. Canopy soils could provide nitrogen to canopy plants partly through the functional redundancy within different microbial communities and constant population of ammonia-oxidizers. Canopy plants increased water-use efficiency in order to acclimate to environmental conditions of the upper crown where temperature was highest, daily temperature difference most variable, and the canopy soil was thin. Our findings reinforce the notion that the ecological functions of large old trees cannot be replaced once they are lost from an ecosystem and that large, long-lived trees should be conserved taking into account their ecological role for other organisms.

Keywords: Canopy biology, accidental epiphytes, nitrogen availability, water use efficiency, deer foraging

要旨：老齡天然林を有する京都大学芦生研究林の保存木の一つである樹高38m・胸高直径約355cmのカツラにツリークライミングによってアクセスし、着生する維管束植物群集とその環境特性を調査した。その結果、2017年時点で39種（高木24種、低木12種、つる植物4種、草本11種（うち7種がシダ類））が確認され、真性着生植物（obligate epiphytes）が8種（うち5種が希少種）、通常地生性を示す偶発的着生植物（accidental epiphytes）が31種（うち1種が希少種）であった。偶発的着生植物にはシカ嗜好性種が多く含まれていた。保存木のカツラの樹形は、地上から約5mまでは大径の単幹で、その上部で複数の大径の幹にわかれた樹形の周辺に厚さ10cm以上堆積した有機物層（厚層林冠土壌）が形成され、最も多くの着生植物種が出現した。そこで、着生植物に対する林冠土壌の窒素可給性について調査した結果、場所の違い（林冠・地上）よりも土層の違い（有機物層・鉱質土層）で規定された。表層から10cmまでの土壌に含まれる無機態窒素量の比較では、厚層林冠土壌は地上土壌（堆積有機物層と鉱質土層）の約半分を有し、硝酸態窒素量は少なかったが、アンモニウム態窒素は同等を有していた。分解作用を担う微生物の群集構造は林冠土壌と地上土壌間で異なっていたものの、微生物群集の機能的冗長性や硝化速度に関わるアンモニア酸化微生物の量が維持されることで、林冠土壌は維管束着生植物に利用可能な窒素を供給していることが示唆された。保存木のカツラの樹冠上部では日平均気温や気温の日格差が大きく、平均層厚が2cmの薄層林冠土壌が生育基盤となっていたが、着生植物は高い葉の水利用効率によってこのような環境に順応していると考えられた。長きにわたり生存する貴重な生物としての巨樹そのものの生物学的価値に加えて、巨樹の生態学的な役割についても把握し、それらを共に保全していくことが必要である。

キーワード：林冠生物学、偶発的着生植物、窒素可給性、水利用効率、シカ採食

はじめに

巨樹は長期間にわたり生存し続けてきた貴重な生物として、しばしば保全の対象となる（Lindenmayer et al., 2012）。さらに、こうした巨樹そのものの価値に加え、他の生物に対する生態学的な役割についても考慮することが重要である（Lindenmayer & Laurance, 2017）。巨樹の三次元的に発達した樹冠構造とそこに形成される環境、それを利用する生物との相互関係を明らかにすることは、林冠生物学のさらなる理解につながるとともに、巨樹をとりまく生態系も含めた保全価値の重要性が再評価されると考える。

樹齢1000年を超す屋久島のスギの巨樹では、1個体の樹冠上に、木本類だけで12種391個体が着生していたことが報告されている（南野ほか, 2015）。巨樹の樹冠に生育するこのような着生植物は、森林生態系の種多様性に寄与する重要な存在であり、樹上における物質循環を担い、他の生

物相のハビタットを形成するなどの生態学的役割も果たしている（Nadkarni, 1981；Nieder et al., 2001；Ellwood & Foster, 2004）。また、樹木サイズが大きくなるにつれて着生植物の種数やバイオマスが増加することが報告されている（服部ほか, 2009；Woods et al., 2015；Nakanishi et al., 2016）。すなわち、着生植物群集は長い年月をかけて生存し続けてきた巨樹との関係性が深いと考えられる。

老齡天然林を有する京都大学芦生研究林では、昭和の初期からいくつかの巨樹が保存木に指定され保護されてきた（芦生演習林演研グループ, 1987）。その幹や枝には多数の着生植物、すなわち蘚苔類や地衣類などの独立栄養性の非維管束隠花植物のほか、シダ類や草本・木本類などの維管束植物が生育しているが、具体的な群集組成や生態については明らかになっていない。着生植物群集の成立には巨樹の複雑な樹冠構造から生じる環境勾配（光環境、水分環境、林冠土壌など）が深

く関わっていると考えられる。特に、維管束着生植物にとって、樹冠上の堆積した有機物層（ここでは林冠土壌と呼ぶ）は水や栄養塩の供給源として重要であるが（Sillett & Van Pelt, 2007; Ishii et al., 2018）、巨樹上の林冠土壌において着生植物が利用可能な養分がどのように、どの程度供給されるかは明らかになっていない。

そこで、巨樹の樹冠内部の調査に適するロープを用いた木登り技術を駆使し（石井, 2000; 中西ほか, 2018）、保存木上に着生する維管束植物種と、それらの着生植物がどのように林冠の環境に順応しているかを調査した（Azuma et al., 2021; <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-164292/v1> 2021.7参照）。また、樹冠上における着生植物の生育に重要な窒素の利用可能性について、林冠土壌中の微生物群集との関係から明らかにした（Tatsumi et al., 2021; <https://doi.org/10.1007/s00248-021-01707-w> 2021.7参照）。本報告ではこれらの結果の一部を紹介し、巨樹の生態学的役割について考察する。

調査方法

調査は京都府南丹市にある京都大学芦生研究林で行い、保存木の一つであるカツラ（樹高38m、胸高直径350cm; 図1）を調査対象とした。2017年に、宿主木であるカツラの樹形測量を実施して三次元構造を定量し（手法はNakanishi et al., 2016を参照）、地表0mから樹上33mにかけて約5mおきに設置した温度センサーロープで1時間毎に気温を記録した。2017年5月～11月にかけて、カツラ上に出現したすべての維管束植物（以下、着生植物）について、種名および茎（幹）の基部の高さを記録した。つる植物については根元の確認が困難であったため、葉が確認された高さを記録した。着生植物と地表に生育している植物（以下、地生植物）の生理生態特性を比較するために、2017年8月および2018年6月に、着生植物および宿主木のカツラを含む周辺の地生植物の葉を採取し、炭素および窒素の安定同位体比（ $\delta^{13}\text{C}$ および $\delta^{15}\text{N}$ ）を測定した。以上の方法についての詳細はAzuma

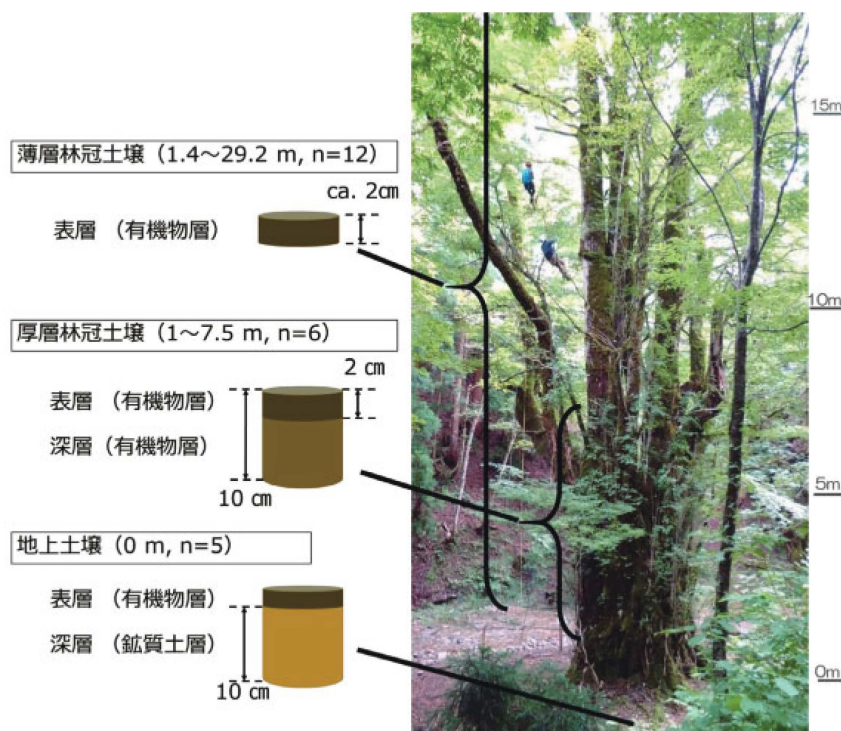


図1. 調査対象の保存木のカツラの外観（高さ15m付近まで）および採集した土壌の分類別の高さおよび数。薄層林冠土壌は着生コケ類等の下に薄く堆積し、平均層厚は2cmだった。厚層林冠土壌は10cm以上堆積した箇所において採集した。地上の土壌は堆積有機物層および鉱質層に分けて採集した。

et al., 2021 (73ページのURL参照)に参照する。

また、着生植物の基盤となる林冠土壌の窒素可給性を明らかにするため、2018年6月に、地上、10cm以上堆積した厚層林冠土壌、着生コケ類等の下に薄く堆積した薄層林冠土壌から土壌を採取し(図1)、含水率やpHといった物性および無機態窒素量や無機化・硝化速度といった窒素可給性を測定した。また、リアルタイムPCRおよび次世代シーケンサーを用いて土壌中の微生物群集の解析を行った。以上の方法についての詳細はTatsumi et al., 2021 (73ページのURL参照)に参照する。

結果と考察

保存木のカツラ樹冠上に着生する維管束植物は、2017年時点で39種(高木24種、低木12種、つる植物4種、草本11種(うち7種がシダ類))が確認された(表1, Azuma et al., 2021; 73ページのURL参照)。国内における樹冠上の維管束着生植物の報告には、屋久島の樹齢1000年以上のスギ1個体上で7~22種(ただし木本のみ; Ishii et al., 2018)、九州南部の照葉樹林において胸高直径が50cm以上の宿主木1個体あたりに平均7種(服部ほか, 2009)、岐阜県のブナ天然林のブナ29個体上に28種(近藤ほか, 2008)がある。これらと比較しても、芦生研究林の保存木のカツラ樹冠は多様な植物種を擁することが明らかとなった。

着生植物の研究は古くから、熱帯林の林冠を優占するラン科やブロメリア科のような通常の生活史が着生性を示す真性着生植物(obligate epiphytes)に注目したものが多(Zotz & Winkler, 2013)。日本では、九州南部の照葉樹林や高知県の常緑広葉樹林における着生植物群集に真性着生植物が一般的である(Tochimoto et al., 2008; 服部ほか, 2009; Seto et al., 2020)。保存木のカツラにおいては8種の真性着生植物が確認され、う

ち5種は京都府レッドデータブック2015および環境省第4次レッドリストに含まれる希少種であった(表1, Azuma et al., 2021; 73ページのURL参照)。日本に限らず世界的に、老齢天然林の減少や巨樹の消失がその地域固有の着生植物の長期的な保全の脅威につながると懸念されている(Kartzin et al., 2013; Lindenmayer & Laurance, 2017)。本研究の保存木のカツラ樹冠上では、希少種は大きな個体群を形成していた(駒田・東, 未発表)。また、芦生研究林内では2019年にもブナの樹冠上に新産地となる希少種が発見されるなど(阪口ほか, 2020)、原始的な森林に残された巨樹には希少植物のハビタットとしての潜在性が残っていると考えられる。巨樹とその樹冠環境の保護は、局所的な森林生態系の植物種の多様性にとって重要である。

一方、本研究で確認された維管束着生植物種数の8割(31種)は、通常地生性を示す偶発的着生植物(accidental epiphytes)であった(表1, Azuma et al., 2021; 73ページのURL参照)。偶発的着生植物は、欧州、チリ、ニュージーランドなどの温帯林において高頻度で出現し(Zotz, 2005; Hoeber et al., 2019)、日本ではブナの冷温帯林や屋久島の標高1000m以上のスギ林の着生植物群集において優占していたとの報告がある(近藤ほか, 2008; Ishii et al., 2018)。これらのブナ林やスギ林で出現した偶発的着生植物種の中のいくつかは、その林内で樹上にのみ出現しており、巨樹による種多様性への貢献は真性着生植物に限らないといえる。本研究では、保存木のカツラ上の偶発的着生植物に、芦生研究林のシカ嗜好性種(阪口ほか, 2012a)が多く含まれることが明らかとなった(表1, Azuma et al., 2021; 73ページのURL参照)。芦生研究林では、2000年頃からシカの過採食による植物群集の多様性の低下が危惧され、その影響は他の生物群集や物質循環

表1. 芦生研究林の保存木のカツラ樹冠上に出現した維管束着生植物の一覧（2017年時点）. 希少種は京都府レッドデータブック2015および環境省第4次レッドリストに対応. シカ嗜好性種は福田・高柳（2008）, 阪口ほか（2012a, b）に対応. 各種が出現した高さについて, 生活形別に塗り分けた（高木tree：黒色, 低木shrub：灰色, つる植物liana：斜線, 草本herb：縦縞）. Azuma et al.（2021：73ページのURL参照）のTable 2を改変.

和名	科	種名	希少種	偶発的着生植物	シカ嗜好性種	出現高 (m)					
						0～5	5～10	10～15	15～20	20～25	25～30
ヌルデ	Anacardiaceae	<i>Rhus javanica</i> L. var. <i>chinensis</i> (Mill.) T.Yamaz.		✓	✓						
ヤマウルシ	Anacardiaceae	<i>Toxicodendron trichocarpum</i> (Miq.) Kuntze		✓							
アオハダ	Aquifoliaceae	<i>Ilex macropoda</i> Miq.		✓	✓						
コシアブラ	Araliaceae	<i>Chengiopanax sciadophylloides</i> (Franch. et Sav.) C.B.Shang et J.Y.Huang		✓							
タラノキ	Araliaceae	<i>Aralia elata</i> (Miq.) Seem.		✓	✓						
アズキナシ	Rosaceae	<i>Aria alnifolia</i> (Siebold & Zucc.) Decne.		✓							
ウミズザクラ	Rosaceae	<i>Padus grayana</i> (Maxim.) C.K.Schneid.		✓							
ナナカマド	Rosaceae	<i>Sorbus commixta</i> Hedl.		✓							
ヤマザクラ	Rosaceae	<i>Cerasus jamasakura</i> (Siebold ex Koidz.) H.Ohba		✓							
ウリハダカエデ	Sapindaceae	<i>Acer rufinerve</i> Siebold et Zucc.		✓	✓						
オオモミジ	Sapindaceae	<i>Acer amoenum</i> Carrière		✓							
ヤマグルマ	Trochodendraceae	<i>Trochodendron aralioides</i> Siebold et Zucc.		✓							
ツノハシバミ	Alnaceae	<i>Corylus sieboldiana</i> Blume		✓	✓						
ウメモドキ	Aquifoliaceae	<i>Ilex serrata</i> Thunb.		✓							
コマユミ	Celastraceae	<i>Euonymus alatus</i> (Thunb.) Siebold var. <i>alatus</i> f. <i>striatus</i> (Thunb.) Makino		✓	✓						
ヒロハツリバナ	Celastraceae	<i>Euonymus macropterus</i> Rupr.		✓							
リョウブ	Clethraceae	<i>Clethra barbinervis</i> Siebold et Zucc.		✓	✓						
カンサイスノキ	Ericaceae	<i>Vaccinium smallii</i> A. Gray var. <i>versicolor</i> (Koidz.) T.Yamaz.		✓							
ネジキ	Ericaceae	<i>Lyonia ovalifolia</i> (Wall.) Drude var. <i>elliptica</i> (Siebold et Zucc.) Hand.-Mazz.		✓	✓						
ヤシャビシャク	Grossulariaceae	<i>Ribes ambiguum</i> Maxim.	✓, NT								
ハナイカダ	Helwingiaceae	<i>Helwingia japonica</i> (Thunb.) F.Dietr.		✓							
ムラサキシキブ	Lamiaceae	<i>Callicarpa japonica</i> Thunb.		✓	✓						
ハイイヌガヤ	Taxaceae	<i>Cephalotaxus harringtonia</i> (Knight ex Forbes) K.Koch var. <i>nana</i> (Nakai) Rehder		✓	✓						
カラスシキミ	Thymelaeaceae	<i>Daphne miyabeana</i> Makino	✓	✓							
マタタビ	Actinidiaceae	<i>Actinidia polygama</i> (Siebold et Zucc.) Planch. ex Maxim.		✓	✓						
オニツルウメモドキ	Celastraceae	<i>Celastrus orbiculatus</i> Thunb. var. <i>strigillosus</i> (Nakai) H.Hara		✓							
イワガラミ	Hydrangeaceae	<i>Hydrangea hydrangeoides</i> (Siebold et Zucc.) B.Schulz		✓							
ツルアジサイ	Hydrangeaceae	<i>Hydrangea petiolaris</i> Siebold et Zucc.		✓							
サワハコベ	Caryophyllaceae	<i>Stellaria diversiflora</i> Maxim.		✓	✓						
シノブ	Davalliaceae	<i>Davallia mariesii</i> T.Moore ex Baker									
オシダ	Dryopteridaceae	<i>Dryopteris crassirhizoma</i> Nakai		✓	✓						
スギラン	Huperzia	<i>Huperzia cryptomerina</i> (Maxim.) Dixit	✓, VU								
ウチワゴケ	Hymenophyllaceae	<i>Crepidomanes minutum</i> (Blume) K.Iwats.									
ツリシュスラン	Orchidaceae	<i>Goodyera pendula</i> Maxim.	✓, EN								
ヒナチドリ	Orchidaceae	<i>Hemipilia chidori</i> (Makino) Y.Tang, H.Peng et T.Yukawa	✓, VU								
ミヤマカタバミ	Oxalidaceae	<i>Oxalis griffithii</i> Edgew. et Hook.f.		✓	✓						
オシヤグジデンド	Polypodiaceae	<i>Polypodium fauriei</i> Christ									
ホテイシダ	Polypodiaceae	<i>Lepisorus annuifrons</i> (Makino) Ching	✓								
ミヤマイラクサ	Urticaceae	<i>Laportea cuspidata</i> (Wedd.) Friis		✓							

過程へも及ぶと危惧されている（藤木・高柳，2008）。防鹿柵の設置によって林床の植生回復が確認されているものの更新可能な種に偏りがあることや（阪口ほか，2012b），長期間にわたるシカの過採食があった森林では土壌中の埋土種子の再生が望めない可能性が指摘されている（Tamura，2016）。偶発的着生植物は必ずしも着生状態で生活史を完結させるとは限らないが（Zotz，2013），豊富な林冠土壌を擁する屋久島のスギ巨樹上では偶発的着生植物であっても繁殖し個体群を維持できている（Ishii et al.，2018）。本研究のカツラにおいても，樹高5m以上になる個体や毎年花を咲かせる個体がある。巨樹の樹冠は，地生性の植物がシカ過採食から逃れるための一時的な避難地となるだけでなく，シカ採食圧が低下した後に林床で再び植物群集が回復する際の種子供給源としての役割を担うことが期待される。

偶発的着生植物の定着においては，生育基盤を構築する宿主の樹冠構造の重要性が指摘されている（Hoeber & Zotz，2021）。本研究のサイズの異なるカツラ8個体における着生維管束植物群集の比較では，保存木のカツラは，地上から約5mまでは大径の単幹（高さ4mにおける胸高直径は279cm）で，それより上部は複数の幹にわかれ，いくつかの大径の横枝や高さ20mを超す4つの幹（高さ15mにおける各幹の胸高直径は33～77cm）から構成されていた（図2，Azuma et al.，2021：73ページのURL参照）。高さ5～10m付近の複数の幹が林立し，大径の横枝周辺には厚さ10cm以上の厚層林冠土壌が形成されており，ほとんどの偶発的着生植物を含む最も多くの着生植物種数が出現した。高さ15m以上では4つの幹から横枝が多数発生するにともない薄層林冠土壌が形成され，偶発的着生植物が出現したが，樹冠上部では真性着生植物の分布が多くなっていた。また，つる植物や一部のシダ類は幹に沿って15m以上にわたり

垂直に分布した。これらの結果は，維管束着生植物の生育に適した基質や環境が，長い時間をかけて巨樹の複雑な三次元的樹冠構造と共に形成され，着生植物群集が構築されてきたことを示している。

本研究において，維管束着生植物の生育基盤である林冠土壌の窒素可給性について調べたところ，地上の有機物層と同等の無機態窒素量を有するこ

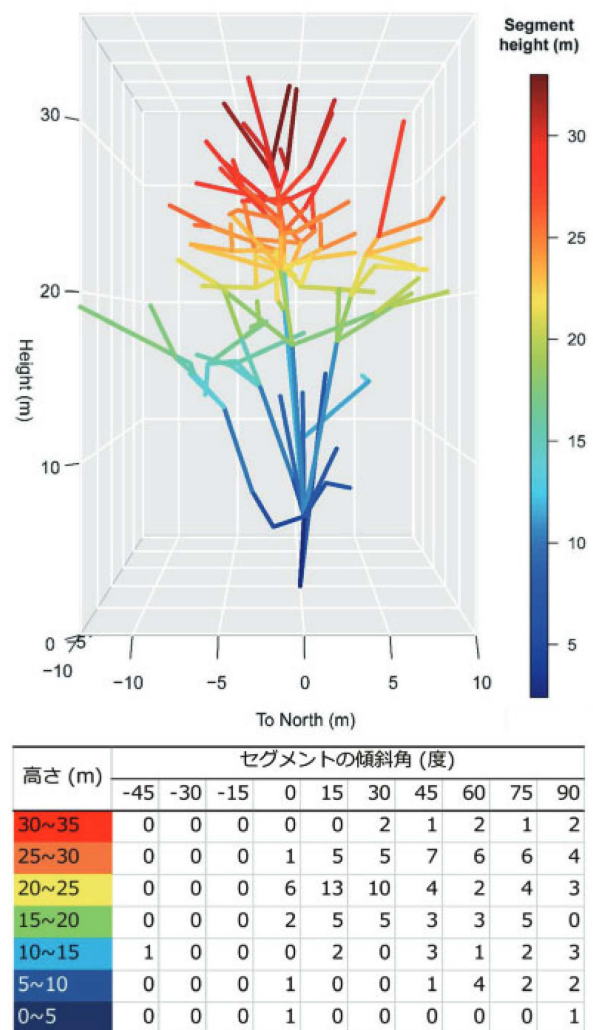


図2. 樹形測量によって構築された保存木のカツラ三次元構造および高さにともなう各セグメントの傾斜角別の頻度分布。ヒートマップはセグメントの高さを表しており，表1の着生維管束植物の出現高と対応する。Azuma et al. (2021：73ページのURL参照)のFig. 1a, Table. 1を改変。

表2. 芦生研究林の保存木のカツラ樹冠上に10cm以上堆積した厚層林冠土壌，着生コケ類等の下に薄く堆積した薄層林冠土壌，および樹冠下の地上の土壌の窒素可給性および微生物群集構造についての結果（平均値±標準偏差）。表中の5つの土壌分類は図1に対応。異なる小文字アルファベットは，各測定項目において土壌分類間に有意な違いがあることを示す（Tukey-Kramer多重比較検定またはSteel-Dwass多重比較検定； $P < 0.05$ ）。Tatsumi et al. (2021：73ページのURL参照)のTable. 1, 2を改変。

	表層			深層	
	地上 有機物	厚層林冠 有機物	薄層林冠 有機物	地上 鉱質	厚層林冠 有機物
体積密度 (kg m^{-3})	191 ± 82 b	165 ± 74 b	122 ± 69 b	1086 ± 165 a	234 ± 146 b
単位重量当たりの硝酸態窒素 (mg kg^{-1})	4.31 ± 0.09 a	4.17 ± 0.20 ab	4.29 ± 0.49 ab	4.03 ± 0.13 ab	3.97 ± 0.08 b
単位重量当たりのアンモニウム態窒素 (mg kg^{-1})	245 ± 61 c	426 ± 83 b	457 ± 14 a	36 ± 15 d	451 ± 29 ab
単位体積当たりの硝酸態窒素 (g m^{-3})	11.8 ± 3.7 b	17.8 ± 1.7 a	22.3 ± 2.3 a	3.70 ± 1.3 c	19.1 ± 1.5 a
単位体積当たりのアンモニウム態窒素 (g m^{-3})	587 ± 137 bc	1063 ± 374 a	932 ± 218 ab	182 ± 62 c	905 ± 202 ab
単位重量当たりの硝化速度 ($\text{mg kg}^{-1} \text{ day}^{-1}$)	10.1 ± 9.6	6.0 ± 8.4	11.6 ± 7.9	1.6 ± 1.0	3.2 ± 5.1 a
単位重量当たりの無機化速度 ($\text{mg kg}^{-1} \text{ day}^{-1}$)	1.35 ± 2.04	4.98 ± 8.67	8.06 ± 6.04	1.68 ± 0.97	2.97 ± 4.90 a
単位体積当たりの硝化速度 ($\text{g m}^{-3} \text{ day}^{-1}$)	1.93 ± 1.73	1.22 ± 1.83	1.31 ± 0.93	1.57 ± 0.72	0.65 ± 1.13
単位体積当たりの無機化速度 ($\text{g m}^{-3} \text{ day}^{-1}$)	0.21 ± 0.26	0.98 ± 1.80	0.93 ± 0.76	1.70 ± 0.67	0.67 ± 1.16 b
真菌 ITS領域遺伝子コピー対数 (g^{-1})	9.0 ± 0.1 ab	9.2 ± 0.2 a	8.8 ± 0.1 b	7.9 ± 0.1 c	9.1 ± 0.2 a
細菌 amoA領域遺伝子コピー対数 (g^{-1})	6.9 ± 0.3 ab	7.2 ± 0.4 a	6.9 ± 0.2 ab	6.5 ± 0.2 b	7.2 ± 0.2 ab
古細菌 amoA領域遺伝子コピー対数 (g^{-1})	6.3 ± 0.3 a	6.6 ± 0.3 a	6.7 ± 0.4 a	7.1 ± 0.4 a	6.7 ± 0.5 a
真菌多様性	5.75 ± 0.78 ac	4.58 ± 0.67 c	5.97 ± 0.78 ab	6.83 ± 0.27 a	4.87 ± 1.64 bc
細菌・古細菌多様性	8.43 ± 0.14	8.33 ± 0.31	8.28 ± 0.26	8.02 ± 0.18	8.10 ± 0.11

とが明らかとなった（表2, Tatsumi et al., 2021：73ページのURL参照）。一方，地上の鉱質土層と比較すると，体積密度の違いに起因して単位重量当たりでは多く，単位体積当たりでは少なかった。このような有機物層と鉱質土層の違いから林冠における養分供給能が特徴づけられることは，これまでも温帯林や熱帯低地林でいくつか報告されている（Nadkarni et al., 2002；Pérez et al., 2005）。一方，着生植物にとっては，根をはった空間にどれだけ利用可能な養分があるかが重要である。薄層林冠土壌の単位面積当たりの無機態窒素量は，平均層厚が2cmと小さいことから，表層から10cmまでの地上土壌および厚層林冠土壌と比較して著しく少なかった（図3a, Tatsumi et al., 2021：73ページのURL参照）。厚層林冠土壌では，表層から10cmまでの土壌に含まれる無機態窒素量は地

上土壌の約半分を有し，硝酸態窒素量は少なくなったが，アンモニウム態窒素は同等であることが明らかとなった。

一方，分解作用を担う微生物群集構造は，林冠土壌と地上土壌間で大きく異なり，それぞれの有機物層間の比較であっても異なった（図3b, Tatsumi et al., 2021：73ページのURL参照）。しかし，単位重量および体積当たりの無機・硝化速度という分解機能には大きな違いがなかった（表2, Tatsumi et al., 2021：73ページのURL参照）。高所の薄層林冠土壌では，真菌の全遺伝子量は減少したものの，硝化速度に関わるアンモニア酸化微生物の遺伝子量は地上土壌と同等であった。また，セルロース分解に関わる真菌群や貧栄養条件を好む細菌群など，地上とは異なる特定の構成種が優占して微生物群集の多様性が維持されていた。

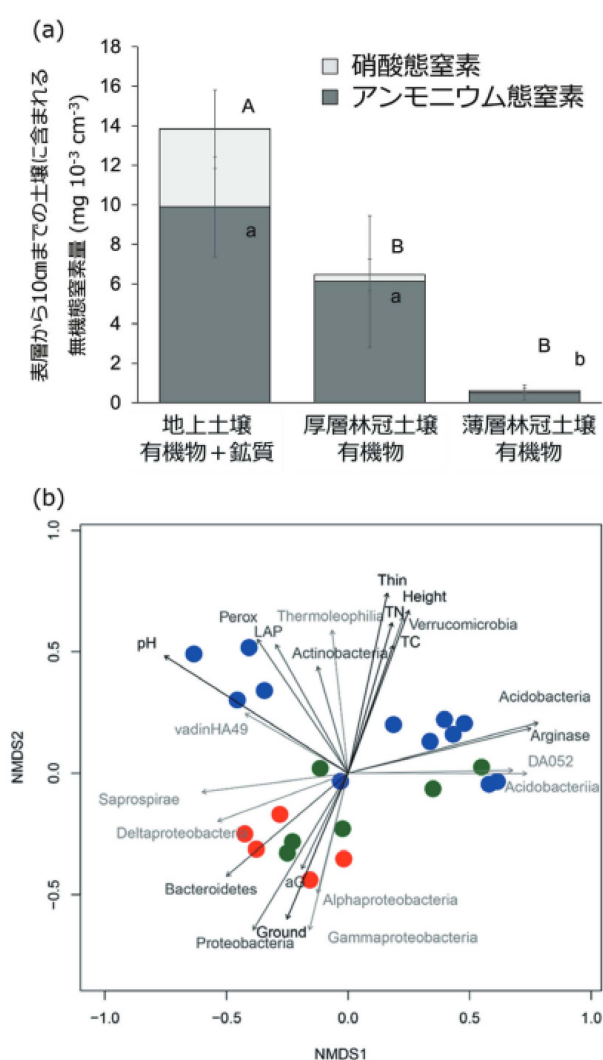


図3. (a) 表層から10cmまでの単位面積当たりの硝酸態窒素およびアンモニウム態窒素の含有量. 異なる小文字アルファベットは、各測定項目において土壌分類間に有意な違いがあることを示す (Tukey-Kramer多重比較検定またはSteel-Dwass多重比較; $P < 0.05$). (b) 表層土壌 (地上土壌: 赤色, 厚層林冠土壌: 緑色, 薄層林冠土壌: 青色) における細菌・古細菌群集のBray-Curtis非類似度指数に基づく非計量多次元尺度法 (NMDS) による空間配置. 各矢印は有意な説明変数 (環境要因: 黒色, 機能群別の相対量: 濃灰色, 綱別の相対量薄灰色) を表す. Tatsumi et al. (2021: 73ページのURL参照) のFig. 2c, 3bを改変.

このように、林冠土壌は、地上土壌と異なる微生物群集構造によって構成されるものの、同等の機能を有した微生物が群集内で入れ替わること (微生物群集の機能的冗長性) やアンモニア酸化微生物の量が維持されることで、維管束着生植物に利用可能な窒素を供給していることが示唆された。

また、林床から樹冠外層にかけては気温や日射などの微気象条件が垂直的に変化し (Shaw, 2004), 特に水分条件は着生植物の成長や生存の主要な制限要因と考えられている (Laube & Zotz, 2003; Hoeber et al., 2019)。本研究において、着生植物の葉の $\delta^{15}\text{N}$ は、高さおよび $\delta^{13}\text{C}$ の上昇にともない低下した (図4a, b, Azuma et al., 2021: 73ページのURL参照)。着生植物では樹冠上部ほど $\delta^{15}\text{N}$ が低くなり、これには降雨や大気降水の影響が推測されているが (Bergstrom & Tweedie, 1998), 本研究における着生植物の葉の $\delta^{15}\text{N}$ は、保存木の大カツラの林冠土壌や林内雨の $\delta^{15}\text{N}$ よりもさらに低い値を示した。乾燥条件下の植物では、植物体の炭素同化速度の低下と窒素需要の減少が、 $\delta^{13}\text{C}$ の上昇および $\delta^{15}\text{N}$ の低下として反映され、 $\delta^{15}\text{N}$ の強い同位体分別が誘導されたとの報告がある (Robinson et al., 2000)。乾燥によるこのような $\delta^{15}\text{N}$ の同位体分別は、熱帯雨林の着生植物においても示唆されており (Wania et al., 2002), 本研究における着生植物でみられた $\delta^{13}\text{C}$ の上昇にともなう $\delta^{15}\text{N}$ の低下も、同じく乾燥に起因した結果であると考えられた。

葉の $\delta^{13}\text{C}$ から推定された潜在的な水利用効率 (蒸散速度に対する光合成速度) は、着生植物および地生植物ともに高さにとまなう増加しており、特に樹冠上部に分布の多かったシダ類で高かった (図4c, Azuma et al., 2021: 73ページのURL参照)。保存木のカツラでは高さ25mより上部では特に日平均気温や気温の日格差が大きく、樹冠上部の着生植物の生育基盤は薄層林冠土壌で単位面

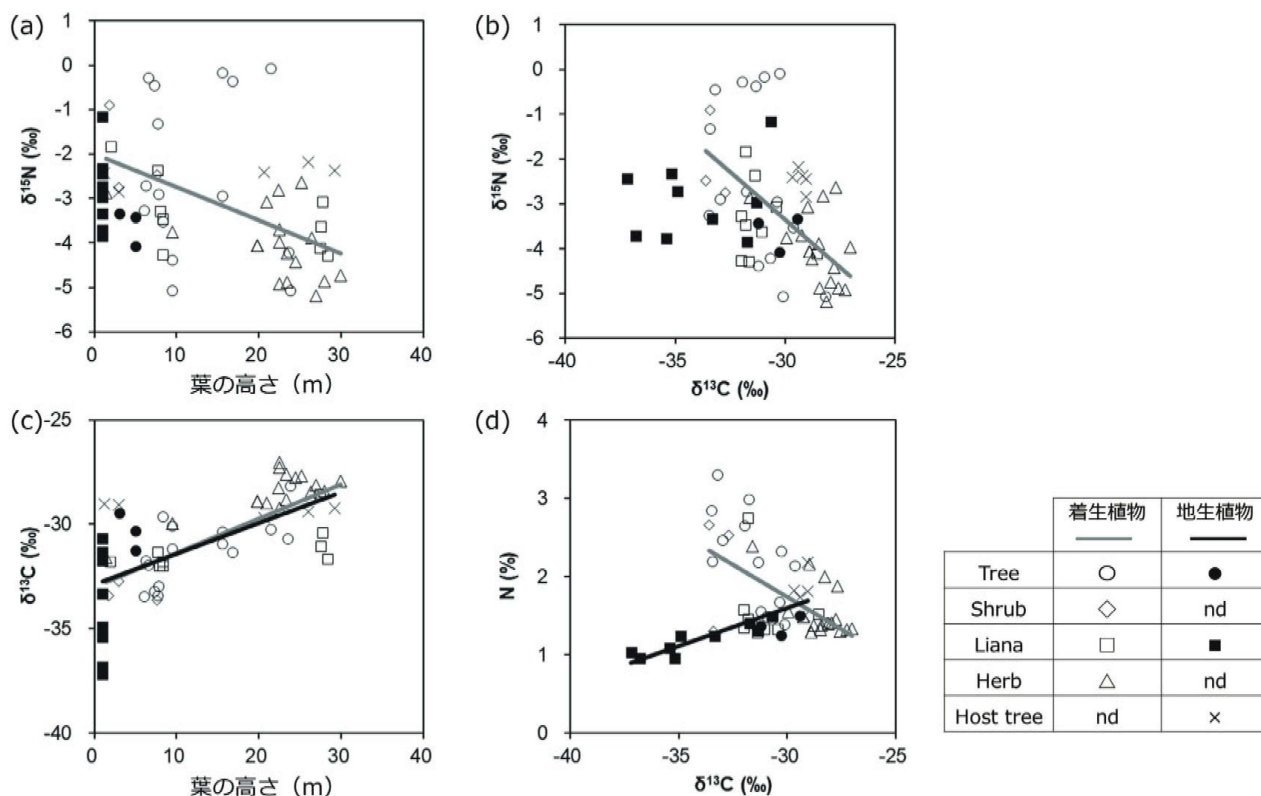


図4. 着生植物および宿主木のカツラを含む周辺の地生植物の葉における、(a) (c) 葉の高さにともなう炭素および窒素の安定同位体比 ($\delta^{13}\text{C}$ および $\delta^{15}\text{N}$) の変化、(b) $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ の関係性、(d) $\delta^{13}\text{C}$ と葉の窒素量の関係性。直線は各関係性において回帰直線の傾きが有意であったことを示す ($P < 0.05$)。Azuma et al. (2021 : 73ページのURL参照) のFig. 3を改変。

積当たりの許容水量が少ないと推測されるが、着生植物は高い葉の水利用効率によってこのような環境に順応していると考えられる。一方で、着生植物の葉は地生植物よりも窒素濃度が高かった (図4d, Azuma et al., 2021 : 73ページのURL参照)。つまり、地生植物と比較した着生植物の水利用効率の高さは、葉の高い窒素濃度に関連した光合成機能の高さ (Hikosaka et al., 1998 ; Takashima et al., 2004) も反映していると考えられた。ただし、 $\delta^{13}\text{C}$ の上昇にともない、地生植物では特につる植物において葉の窒素濃度が増加

した一方で、着生植物では特に高木や草本において逆の傾向を示した (図4d, Azuma et al., 2021 : 73ページのURL参照)。したがって、高さにともない水利用効率が高くなるメカニズムは、地生植物と着生植物で異なる可能性があり、着生植物では蒸散量の調節によって実現していると考えられた。

以上のことから、老齢天然林に生残する巨樹には、長きにわたり構築されてきた複雑な三次元的樹冠構造と共に、維管束着生植物の生育可能なハビタットが形成され、そのような巨樹はいわば森

林生態系における植物種のホットスポットとして機能しうることが明らかとなった。希少種の生育基盤に巨樹の樹冠が欠かせないことに加えて、シカの過採食の被害が顕著な森林においては、巨樹上は通常は地生性の植物種が生育可能な林冠土壌が形成されることでシカ採食からの逃避地となり、将来的な林床への種子供給源としても機能する可能性がある。巨樹による生態系機能は、その森林から巨樹が消失してしまうと他で代替することが難しい (Lindenmayer & Laurance, 2017)。そのため、長きにわたり生存する貴重な生物としての巨樹そのものの生物学的価値に加えて、巨樹の担う生態学的な役割についても把握し、それらを共に保全していくことが必要である。

謝辞

野外調査では高橋華江氏、西田圭佑氏、平井岳志氏、笹部雄作氏、および芦生研究林職員の皆様にご協力を頂いた。安定同位体分析では京都大学生態学研究センターの共同利用施設（安定同位体比質量分析計）を使用し、京都大学の木庭啓介氏および福島慶太郎氏に助言を頂いた。本研究の一部は、国際花と緑の博覧会記念協会の平成29年度花博自然環境助成、関西自然保護機構の2018年度研究助成、京都大学フィールド科学教育研究センター芦生研究林の若手研究者助成金制度を受けて遂行された。ここに記し深く御礼申し上げる。

引用文献

芦生演習林演研グループ. 1987. 芦生演習林の保存木, 保存林 (1). 京都大学農学部演習林集報, 17: 21–24.

Azuma, W. A., N. Komada, Y. Ogawa, H. Ishii, A. Nakanishi, Y. Noguchi & M. Kanzaki. 2021.

One large tree crown can be defined as a local hotspot for plant species diversity in a forest ecosystem: a case study in temperate old-growth forest. PREPRINT (Version 1) available at Research Square. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-164292/v1>

Bergstrom, D. M. & C. E. Tweedie. 1998. A conceptual model for integrative studies of epiphytes : nitrogen utilisation, a case study. Australian Journal of Botany, 46: 273–280.

Ellwood, M. D. F. & W. A. Foster. 2004. Doubling the estimate of invertebrate biomass in a rainforest canopy. Nature, 429: 549–551.

服部 保・栃本大介・南山典子・橋本佳延・沢田佳宏・石田弘明. 2009. 九州南部の照葉樹林における維管束着生植物の種多様性および種組成. 植生学会誌, 26: 29–61.

Hikosaka, K., Y. T. Hanba, T. Hirose & I. Terashima. 1998. Photosynthetic nitrogen-use efficiency in leaves of woody and herbaceous species. Functional Ecology, 12: 896–905.

Hoeber, V., T. Weichgrebe & G. Zotz. 2019. Accidental epiphytism in the Harz Mountains, Central Europe. Journal of Vegetation Science, 30: 765–775.

—— & G. Zotz. 2021. Not so stressful after all : Epiphytic individuals of accidental epiphytes experience more favourable abiotic conditions than terrestrial conspecifics. Forest Ecology and Management, 479: 118529.

藤木大介・高柳 敦. 2008. 京都大学芦生研究林においてニホンジカ (*Cervus nippon*) が森林生態系に及ぼしている影響の研究—その成果と課題について. 森林研究, 77: 95–108.

石井弘明. 2000. 北米温帯針葉樹林における単ロープ法を用いた林冠研究—巨大樹木にどう登

- るか? —. 日本生態学会誌, 50 : 65–70.
- Ishii, H. R., T. Minamino, W. Azuma, K. Hotta & A. Nakanishi. 2018. Large, retained trees of *Cryptomeria japonica* functioned as refugia for canopy woody plants after logging 350 years ago in Yakushima, Japan. *Forest Ecology and Management*, 409 : 457–467.
- Kartzinel, T. R., D. W. Trapnell & R. P. Shefferson. 2013. Critical importance of large native trees for conservation of a rare neotropical epiphyte. *Journal of Ecology*, 101 : 1429–1438.
- 近藤大介・加藤正吾・小見山章. 2008. ブナ天然林における維管束着生植物の分布と種数. *森林立地*, 50 : 9–16.
- Laube, S. & G. Zotz. 2003. Which abiotic factors limit vegetative growth in a vascular epiphyte? *Functional Ecology*, 17 : 598–604.
- Lindenmayer, D. B. & W. F. Laurance. 2017. The ecology, distribution, conservation and management of large old trees. *Biological Reviews*, 92 : 1434–1458.
- , —— & J. F. Franklin. 2012. Global decline in large old trees. *Science*, 338 : 1305–1306.
- 南野拓也・高嶋敦史・吉田茂二郎・石井弘明. 2015. ヤクスギに着生する木本植物群落の構造. *植生学会誌*, 32 : 57–63.
- Nadkarni, N. M., D. Schaefer, T. J. Matelson & R. Solano. 2002. Comparison of arboreal and terrestrial soil characteristics in a lower montane forest, Monteverde, Costa Rica. *Pedobiologia*, 46 : 24–33.
- . 1981. Canopy roots : Convergent evolution in rainforest nutrient cycles. *Science*, 214 : 1023–1024.
- 中西 晃・東 若菜・田中美澄枝・宮崎祐子・乾陽子. 2018. 林冠生物学におけるツリークライミングの適用と展望. *日本生態学会誌*, 68 (2) : 125–139.
- Nakanishi, A., W. Sungpalee, K. Sri-ngernyuang & M. Kanzaki. 2016. Large variations in composition and spatial distribution of epiphyte biomass on large trees in a tropical montane forest of northern Thailand. *Plant Ecology*, 217 : 1157–1169.
- Nieder, J., J. Prosperi & G. Michaloud. 2001. Epiphytes and their contribution to canopy diversity. *Plant Ecology*, 153 : 51–63.
- Pérez, C. A., R. Guevara, M. R. Carmona & J. J. Armesto. 2005. Nitrogen mineralization in epiphytic soils of an old-growth *Fitzroya cupressoides* forest, southern Chile. *Écoscience*, 12 : 210–215.
- Robinson, D., L. L. Handley, C. M. Scrimgeour, D. C. Gordon, B. P. Forster & R. P. Ellis. 2000. Using stable isotope natural abundances ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) to integrate the stress responses of wild barley (*Hordeum spontaneum* C. Koch.) genotypes. *Journal of Experimental Botany*, 51 : 41–50.
- 阪口翔太・福本 繁・長澤耕樹・増田和俊・高橋大樹・瀬戸口浩彰・古田 卓・岸本泰典・平塚健一・船津 慧・石原正恵. 2020. 京都府芦生にてフガクスズムシソウ (ラン科) を記録する. *植物地理・分類研究*, 68 (2) : 81–87.
- ・藤木大介・井上みずき・山崎理正・福島慶太郎・高柳 敦. 2012a. 日本海側冷温帯性針広混交林におけるニホンジカの植物嗜好性. *森林研究*, 78 : 71–80.
- ・——・——・——・——・——. 2012b. ニホンジカが多雪地域の樹木個体群の更新過程・種多様性に及ぼす影響. *森林研究*, 78 : 57–69.
- Seto, M., M. Higa & S. Ishikawa. 2020. Host size

- preferences of vascular epiphytes are reflected in their spatial distributions : a study of a mature broadleaf evergreen forest in Kochi, Japan. *Journal of Forest Research*, 25 : 358-363.
- Shaw, D. C. 2004. Vertical organization of canopy biota. In: Lowman M. D, & Rinker H. B., eds. *Forest Canopies*. San Diego: Elsevier, 73-101.
- Sillett, S. C. & R. Van Pelt. 2007. Trunk reiteration promotes epiphytes and water storage in an old-growth redwood forest canopy. *Ecological Monographs*, 77 : 335-359.
- Takashima, T., K. Hikosaka & T. Hirose. 2004. Photosynthesis or persistence : Nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species. *Plant, Cell and Environment*, 27 : 1047-1054.
- Tamura, A. 2016. Potential of soil seed banks in the ecological restoration of overgrazed floor vegetation in a cool-temperate old-growth damp forest in eastern Japan. *Journal of Forest Research*, 21 : 43-56.
- Tatsumi, C., W. A. Azuma, Y. Ogawa & N. Komada. 2021. Nitrogen availability and microbial communities of canopy soils in a large *Cercidiphyllum japonicum* tree of a cool-temperate old growth forest. *Microbial Ecology*. <https://doi.org/10.1007/s00248-021-01707-w>
- Tochimoto, D., T. Hattori, K. Iwakiri, N. Minamiyama & Y. Sawada. 2008. Species richness and species compositions of epiphytes in a lucidophyllous forest in Mt. Omoridake, Aya, Miyazaki Prefecture. *Vegetation Science*, 25 : 63-72.
- Wania, R., P. Hietz & W. Wanek. 2002. Natural ^{15}N abundance of epiphytes depends on the position within the forest canopy : Source signals and isotope fractionation. *Plant, Cell and Environment*, 25 : 581-589.
- Woods, C. L., C. L. Cardelús & S. J. DeWalt. 2015. Microhabitat associations of vascular epiphytes in a wet tropical forest canopy (F Piper, Ed.) . *Journal of Ecology*, 103 : 421-430.
- Zotz, G. 2005. Vascular epiphytes in the temperate zones - A review. *Plant Ecology*, 176 : 173-183.
- . 2013. The systematic distribution of vascular epiphytes - a critical update. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 171 : 453-481.
- & U. Winkler. 2013. Aerial roots of epiphytic orchids: The velamen radicum and its role in water and nutrient uptake. *Oecologia*, 171 : 733-741.