

学位論文の概要

木津川砂州の地下間隙水および地上小水域における生元素動態

安佛かおり

環境動態学専攻

河川水は、表流水域とともに砂州などの近隣地下間隙水域を行き来し、流下する。このため、河川の水質は、これら両水域で起こる作用により影響を受けて決定される。河川の砂州は、従来、水質浄化の場として働くとされてきた。本研究では、砂州がもつ機能を水域の富栄養化と関わりの深い栄養塩等の物質循環から提示することを試みた。

本研究では、砂州内間隙水域と流路から隔離された小水域“たまり”を対象とした。本論文は4章から構成されており、概要は以下のとおりである。

第1章 緒言

河川の水質形成機構、表流水と近隣間隙水の水交換とそれともなう物質交換、間隙水域で起こる作用について、これまでの研究例をあげて概説した。とくに、これらの研究の流れにおいて、本研究を位置付けすることに重点をおいた。本研究を行った木津川では、長さ1 km 規模の砂州が形成される。この規模の砂州における間隙水域の研究例は少ない。流域からの汚濁負荷が大きな区域では同程度の砂州がよくみられる。これらのことから、比較的大きな砂州における物質循環を明らかにすることは水質保全を考える上で有意義であると考えられる。

また、本研究で対象とした、“たまり”の特徴についても述べた。この水域は、砂州景観を構成する要素のひとつである。たまりは、河川の表流水域と異なり止水的環境にあり、間隙水域と異なり藻類の増殖が可能である。本研究では、“たまり”を砂州内水域のひとつとして扱った。

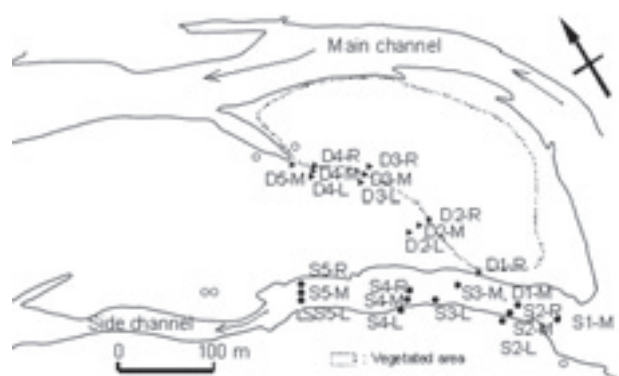


図1 調査地概要。●は側流路沿い(S)の、▲は干出した流路沿い(D)の間隙水採水定点を示す。

第2章 砂州内地下間隙水域における生元素動態

地下間隙水域の調査では、最初に、分布調査を行った。砂州の側流路と干出した流路に沿って間隙水採取定点を設け(図1)、物理化学因子および栄養塩と溶存有機炭素の水平・鉛直分布を調べた。各定点では、地下水水面より160 cm までの深度の間隙水を採取した。また、この砂州の下流に位置する裸地砂州において、砂州の上流端部(すなわち河川水の砂州への浸透口)から伏流水の流下方向に沿って10 m のラインを設けて同様の調査を行った。この調査では、地下水水面より10 cm までの深度の間隙水を採取した。なお、このとき測定された間隙水の流速は、およそ60 cm/h であった。

本調査地の間隙水の水温や主要イオン成分濃度は河川水のそれと区別されなかった。このことは、これらの間隙水域に河川水が浸透していることを示唆している。これらの間隙水域は、植生域の一部を除いて、好気的な環境にあった。

間隙水のアンモニア態窒素と亜硝酸態窒素の濃度は、ほとんどすべての間隙水において、河川水より低かった。図2に示した砂州上流端部での濃度変化は、これらの化合物の濃度減少が、ごく短い距離(と時間)で起きていることを示している。硝酸態窒素の濃度は、側流路および干出した流路の間隙水とも

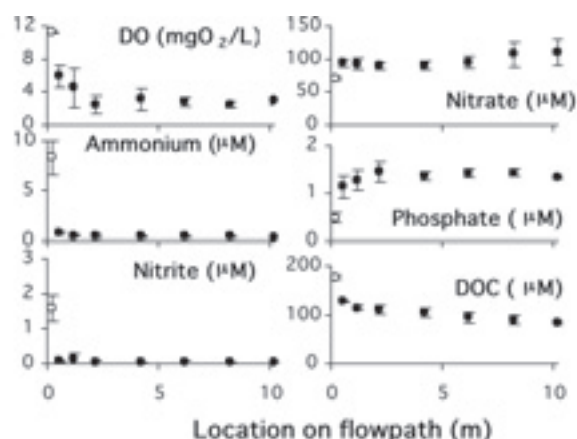


図2 砂州内間隙水における溶存酸素(DO)、溶存無機窒素化合物(アンモニア、亜硝酸、硝酸の各態窒素)、リン酸態リン、溶存有機炭素濃度。横軸は砂州上流端からの距離を示す。0 m の値は河川水を示す。値は平均値±標準偏差。

に、河川水との間に差異はみられなかった。一方、上流端部の調査では、間隙水域において硝酸態窒素濃度の増加が見られた(図2)。これら無機窒素化合物の濃度変動から、間隙水域ではアンモニア態、亜硝酸態窒素から硝酸態窒素への変化(すなわち硝化)が起きていると推測される。付け加えると、干出した流路の植生域の浅層間隙水では硝酸態窒素濃度の著しい低下がみられた。硝酸態窒素は木津川の河川水において、無機窒素の大部分を占める。このことから、植生域の間隙水は窒素の損失先(シンク)として働くと言える。

間隙水のリン酸態リン濃度は、側流路側では河川水との間に差異はなかった。一方、干出した流路の間隙水では、これらよりリン酸態リン濃度が低かった。干出した流路では、流路から離れた定点でリン酸態リン濃度がより低下していた。このことから、リン酸態リンは間隙水域を移動する間に徐々に除去されると考えられる。一方、砂州上流端部の調査では、間隙水のリン酸態リン濃度は河川水より高かった(図2)。この結果は、同様に河川水の浸透部である側流路の結果とは異なる。これらの調査間で異なる結果が得られた要因を解明することは今後の課題である。

溶存有機炭素の濃度は、河川水、側流路の間隙水、干出した流路の間隙水の順に低下した。河川の上流端部でも徐々に濃度が減少した(図2)。間隙水域は溶存有機炭素の損失先として働くと推測される。

野外調査でみられた生元素化合物の濃度変化を生み出した要因について、詳細を明らかにするために室内実験を行った。表1は、上流端の調査地付近から採取した堆積物をといに充填し、そこに河川水を流下させたときの流下前後の各化合物の濃度を示し

表1 人工砂州実験における原水(tank)と流出水(treatments)の、硝酸態・亜硝酸態・アンモニア態窒素、リン酸態リン(溶存反応性リン:SRPと表記)、溶存有機炭素(DOC)の現存量。流出水は未処理(uninbited)と滅菌処理(sterilized)の堆積物を用いた時の値を示す。異なる記号は各処理間において統計的な差異がみられたことを示す(Tukey HSD $\alpha = 0.05$)。

	Tank	Treatments	
		Uninbited	Sterilized
Nitrate (μM)	98 ± 2 ^a	105 ± 2 ^b	99 ± 5 ^a
Nitrite (μM)	1.2 ± 0.1 ^a	0.1 ± 0.02 ^b	1.3 ± 0.2 ^a
Ammonium (μM)	4.1 ± 0.4 ^a	0.3 ± 0.03 ^b	4.1 ± 0.3 ^a
SRP (μM)	1.1 ± 0.03 ^a	1.9 ± 0.2 ^b	2.0 ± 0.2 ^b
DOC (μM)	116 ± 5 ^a	100 ± 3 ^b	111 ± 4 ^a

ている。この表では、堆積物をそのまま用いた場合と滅菌した場合の値を併記した。堆積物をそのまま用いたとき、いずれの化合物でも上流端部の調査と同じ濃度変化がみられた。一方、滅菌したときは、リン酸態リンを除いて、流下前後の濃度差はみられなくなった。このことから、アンモニア態・亜硝酸態・硝酸態の各態窒素と溶存有機炭素の濃度変化には生物的作用、リン酸態リンの濃度変化には非生物的作用が関わっていると推測される。

野外調査では、窒素化合物の濃度変化は流路のごく近くで大きかった。そこで、堆積物を河川水とともに培養し、流路から1 mと5 mの位置にある堆積物のもつ作用の活性を比較した。その結果、堆積物あたりの硝酸態窒素の生成速度は1 m地点でより高く、一方、アンモニア態窒素の消費速度はいずれの地点も同程度であった(図3)。堆積物の吸着態アンモニウム量は1 mの堆積物で多く、これを用いた硝化が両化合物の結果に差異を生み出したと考えられる。堆積物の硝化活性は1 m地点でより高かった。まとめると、1 m地点の高い硝酸態窒素の生成速度は、高い硝化活性と河川水と堆積物からの高いアンモニア供給により支持されていたと言える。これらのことは、生物的要因と非生物的要因とが複合的に、現場で起こる作用の活性に変化をもたらすことを示している。

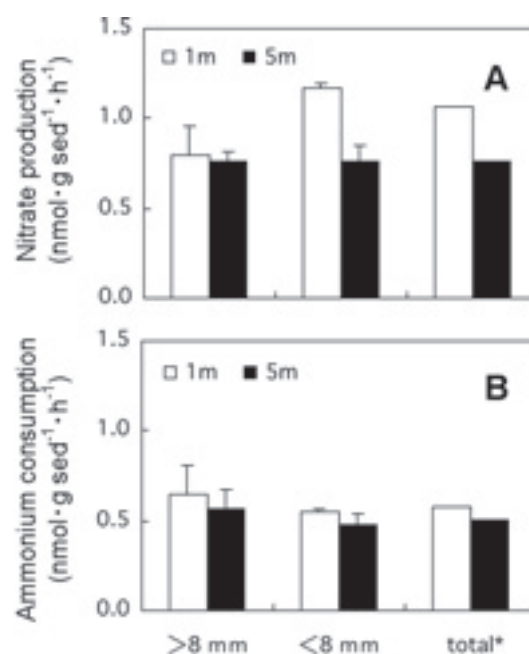


図3 砂州上流端から1 mと5 mの位置から採取した堆積物における、硝酸態窒素生成量(A)とアンモニア態窒素消費量(B)。粒子径8 mm以上と8 mm以下の堆積物での値を示す。total*は各地点の堆積物の粒度組成もとに算出した。縦棒は標準偏差を示す。

第3章 砂州上小水域における生元素動態

たまりの調査においては、最初に、砂州内に点在するたまりにおいて、物理・化学・生物因子と生元素化合物の分布変動を調べた。この調査では、これらの分布変動と河川の水位変動や季節との関係に注目した。

たまりは水位変動とともに出現と消失を繰り返した。つまり水の主要イオン成分濃度は、河川水のそれと区別されなかった。また、つまり水に投入された臭化物イオンは時間の経過とともに希釈された。これらの結果より、つまり水へ異質な性状をもつ地下水からの湧水がないこと、砂州内間隙水域からつまり水域への湧水が存在することが推測される。

つまり水の溶存無機窒素とリン酸態リンの濃度は、増水直後は河川水と同程度であった(図4)。それから時間が経つと河川水との間に差異を生じ、多くのたまりで河川水より低い値が示された(図4)。各たまりにおける栄養塩濃度の変動様式はつまりごとに様々であった(図5)。1年間を通してみると、溶存無機態窒素、リン酸態リン濃度ともに、約半数のたまりにおいて、河川水より有意に低かった。図5に示したうち、aからcのたまりは人工的に砂州を掘削して作られたものである。これらのたまりでは、河川水との間に栄養塩濃度の差異はみられなかった。自然たまりと人工たまりでは物質循環機構が異なるのかもしれない。

つまり水の溶存無機窒素とリン酸態リンの濃度は、たまりが形成された場所によっても差異がみられた。植生域のたまりでは硝酸態窒素濃度が低く、流路近くのたまりではリン酸態リンが高かった。これらの結果は、前述した地下間隙水の結果と類似している。このことから、つまり水の栄養塩濃度は、

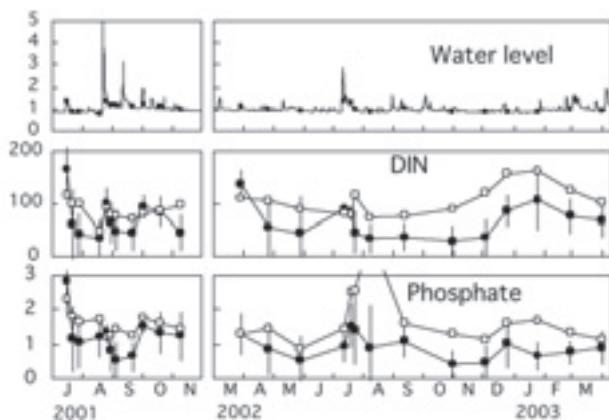


図4 調査期間における木津川の水位(●は調査日を示す)と、タマリ水(●)と河川水(○)における溶存全無機窒素(DIN)とリン酸態リンの濃度変動。値は平均値±標準偏差。

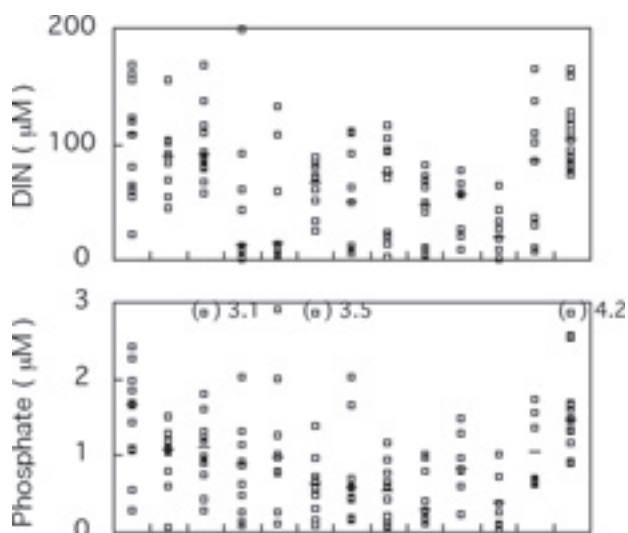


図5 各たまり(a - c、1 - 9)と河川(R)における溶存無機窒素(DIN)とリン酸態リンの現存量。(一)は中央値を示す(2002年3月-2003年3月)。

間隙水からの湧水の影響を受けていると推測される。

つまり水域では、増水からの時間経過とともに浮遊・底生藻類の現存量に増加がみられた(図6)。この変動パターンは、栄養塩現存量の変動とは逆である。増水が比較的頻繁に起こる7月から10月において、栄養塩と藻類の現存量の間に有意な負の相関がみられた。また、一年間を通して、栄養塩濃度と藻類現存量の季節変動はおおよそ逆の増減を示した。しかしながら、秋季と冬季を比べると、藻類現存量に大きな差異がないにも関わらず、栄養塩濃度は冬季の方が高かった。藻類は増殖にともない栄養塩を摂取する。このため、藻類と栄養塩の現存量変動が連動したと推測される。ただし、秋季から冬季にかけては、この関係が成り立たなかった。秋季から冬季にかけては長期間攪乱が起きなかった。藻類群集の遷移とともに、藻類群集がつまり水域の栄養塩濃度に与える影響も変化する可能性が指摘される。

以上のことより、つまり水の栄養塩濃度は、たま

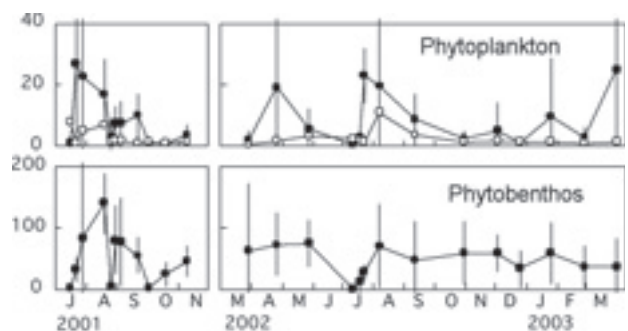


図6 たまり(●)と河川(○)における浮遊藻類と底生藻類の現存量の季節変動。たまりの値は平均値を示す(縦棒は標準偏差)。

り水と間隙水との水交換とたまり内の藻類群集による栄養塩の取り込みにより影響を受けていると考えられる。そこで、増水直後から時間を追って野外実験を行い、たまり水の栄養塩動態に対するこれらの寄与を検討した。

藻類群集が未発達な増水直後に、たまり水とその周囲の間隙水における栄養塩化合物の濃度を比較したところ、ほとんど同じ値であった。藻類の現存量と生産量に増加がみられるようになると、たまり水の硝酸態窒素やリン酸態リンの濃度はその上流側の間隙水と比べて低くなった。たまり水の平均滞留時間を測定したところ、増水後の河川水位の低下とともに長くなることがわかった。つまり、増水直後は、たまり系内で起こる作用が小さく、滞留時間も短いため、間隙水域からたまり水域へと流入した水塊はほとんど変化を受けずに間隙水域へと流出すると推測される。一方、増水からの時間とともにたまり系内で藻類群集が発達すると、たまり系内で起こる作用が大きくなり、同時にたまり水の滞留時間も長くなるため、間隙水との間に栄養塩濃度の差異を生じると考えられる。

たまり水の栄養塩濃度は時空間的に様々に変化した。たまり水域の栄養塩動態は、図7に示したように、間隙水域との水交換と藻類による取り込みなどたまり系内外での作用が関与して形成されると考えられる。これらの要因が時空間的に多岐に変化するため、結果として、栄養塩濃度に多様性が生み出されると考えられる。

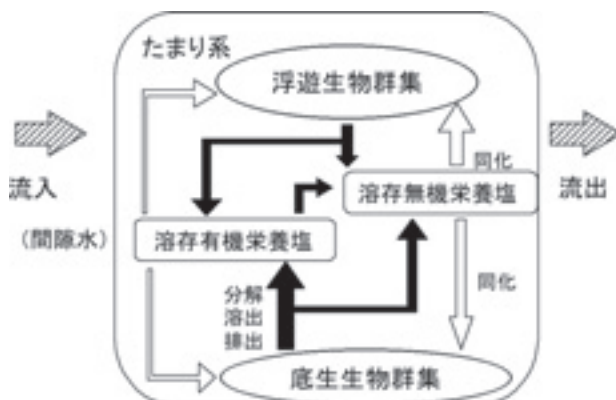


図7 たまりにおける栄養塩動態の模式図

第4章 総合考察

以上の結果から、砂州の水域の栄養塩保持機能、砂州の物質循環における両水域の役割、砂州内水域の物質循環からみた木津川の特徴、について考察した。

砂州内間隙水は、溶存有機炭素とリン酸態リンの損失先として働くことが示唆された。砂州内の間隙水域にはこれらの化合物の濃度を減じた水塊が多く貯蔵されていることになる。また、砂州上の植生域の間隙水域では窒素が除去されていることが示唆された。同様に、砂州上に点在するたまりも、栄養塩の損失先として働くことと推測される。これらの水域のもつ栄養塩の保持・除去機能は、砂州水域と表流水域との間の水交換を通して河川の水質へと反映されると予測される。

本研究により、木津川の砂州における間隙水域やたまりは栄養塩に関わる様々な過程の働く場として機能していることが明らかになった。砂州における上流端や植生域、たまりなどの構造は、砂州における生元素化合物の動態に多様性をもたらしめていると言える。大きな砂州では河川水の出入り口以外の場は活性が低いと言われてきた。これに対して、本研究で明らかになった植生域やたまりの特徴は、砂州の内部に活性の高い場が点在することを示している。

木津川の間隙水の特徴は、間隙水域のほとんどが好氣的に保たれることにある。これはおそらく間隙水域における酸素消費量が少ないためと考えられる。この特徴は、硝化が起こり、リン酸態リンや溶存有機炭素を保持するという間隙水域の特徴を生み出している。一方で、この特徴は、窒素を除去する過程である脱窒が起きにくい状況を作り出している。木津川の砂州で窒素の損失先として働くのは、植生域とたまりのみである。このことは、木津川は窒素の負荷に対して脆弱であることを暗示している。木津川は窒素負荷の多い河川である。各河川の特徴をふまえた流域管理が必要とされるだろう。

タイ・カオヤイ国立公園の季節性熱帯林における地上性果実食動物による果実利用パターンと小型哺乳類の個体群動態

鈴木 俊介

環境動態学専攻

本博士論文は第1章の序論から第7章の総合考察までの7章で構成されており、概要は以下の通りである。

第1章の「序論」では、研究の背景について、関連する過去の研究の概要をまとめ、本論文の目的を述べている。

熱帯林における森林の断片化により、種の多様性が減少し、それに伴い生物間相互作用の衰退が危惧されている。熱帯林では、果実と果実食脊椎動物(以下果実食動物)の相互作用は、最も発達している生物相互作用系のひとつである。この果実と果実食動物の相互作用は、多種対多種の関係で起こるので、攪乱されていない生物群集において相互作用の全体像を理解することが不可欠であるが、特に夜行性の動物や小型の哺乳類を含めた林床での相互作用に関する情報は限られる。

また、地上性の果実食動物のうち、小型哺乳類は森林の断片化に耐性があるものの、主要な種子捕食者であると考えられている。したがって、植物種に与える影響を評価するためには、それらの種構成や個体群動態を正確に推定する必要があり、そのために餌となる果実資源量と関連付けて調査を行う必要がある。しかし、攪乱されていない季節性熱帯林において、個体群動態と果実資源量の季節的・年次的変化との関係については、長期的な調査は行われていない。

以上のような背景のもと、本研究は、豊かな植物相と動物相がまだ存在する季節性熱帯林において、地上性の果実食動物種間や動物種と植物種との間の相互作用を評価すること、断片化に耐性があり森林の更新過程において重要な役割を果たす可能性があると考えられる小型哺乳類に着目し、生息環境や果実資源がそれらの群集構造や個体群動態に与える影響を明らかにすることを目的としておこなわれた。

第2章の「調査地」では、調査地であるカオヤイ国立公園(以下カオヤイ)の地理的概要、気候、動物相について述べている。

一般に、カオヤイの気候は5月～10月までの顕著な雨季と11月～4月までの比較的乾燥した季節に分けられるが、雨季の始まる時期については、やや年

次変化があった。カオヤイでは、これまで73種の哺乳類(そのうち主な地上性果実食哺乳類は23種)と358種の鳥類(そのうち主な地上性果実食鳥類は4種)が記録され、多種多様な果実食動物が生息している。本研究を通して、多くの調査は原生の湿潤常緑林に設けた4ha(200m × 200m)の調査区(以下4-ha プロット)で行なった。

第3章の「森林構造と植物の繁殖フェノロジー」では、果実食動物の群集構造や個体群動態に影響すると考えられている生息環境の構造や植物群集の種構成、植物の開花結実フェノロジーについてまとめている。

植物の開花結実フェノロジーは、餌資源として植物に依存する動物の種数や個体数に影響するので、直接観察とシードトラップトラップによって開花結実種数と落下果実量を記録した。カオヤイでは、乾季の後半に開花種数の明確なピークが認められた一方、結実種数の明確なピークは認められず、乾季の前半にやや減少した。しかし、乾季においてもイチジクを中心とした数種の結実によって果実資源が供給された。その結果、カオヤイでは、餌資源供給量は季節的・年次的に安定しており、餌を花や果実に依存する動物にとって好適な環境であると考えられる。

第4章の「果実食動物の利用する果実形態の特徴」では、地上性の果実食動物による果実利用における果実の形態的特徴について、林冠での特徴と比較しながらまとめた。

果実形態の特徴は、果実食動物による餌選択において重要であるとされている。そこで61種の落下果実について、それらを利用する18種の果実食動物(ツパイ1種、サル1種、マメジカ1種、シカ2種、リス2種、ネズミ4種、ヤマアラシ1種、キジ科3種、ハト1種、スズメ目2種)による果実選択における果実形態の特徴を明らかにし、林冠での樹上性の果実食動物による果実選択の特徴と比較した。

林床では、最も小型のネズミである *Niviventer fulvescens* だけが、明確な果実形態に対する選好性を示し、小さなサイズの種子が多く含まれる *Ficus* 属のような果実を選択した。その他の果実食動物で

は、果実形態の特徴に依存した果実選択は認められなかった。一方、林冠では、小型の鳥類、大型の鳥類、哺乳類のそれぞれで、果実形態に明確に対応した果実選択が認められた。果実サイズは、林冠での小型の鳥類による果実利用を制限したが、林床では、齧歯類による幅広い果実サイズの利用や鳥類による二次的な消費のため、果実選択に影響しなかった。また、果実の色は林冠での果実選択において重要な特徴であったが、地上性の哺乳類は色覚が発達していないため、それらの果実選択にとっての重要性は低いようだった。

第5章の「果実食鳥類・哺乳類の共存」では、林床で果実を採食するという同じギルドに属する動物種間について、餌資源利用におけるニッチ分割を明らかにするために、上記の18種の果実食動物種間における時間的なすみ分けと果実資源分割の可能性について検討した。

果実食動物による餌の探索時間は、昼行性(サル1種、リス1種、スズメ目およびハト目の鳥類3種)、薄明薄暮性(ツパイ1種、リス1種、キジ科の鳥類3種)、夜行性(ネズミ4種、ヤマアラシ1種)、日中と夜間の両方に活動的(ウシ目3種)の4つのパターンに分類された。異なる餌探索時間を持つ種間では、訪問する果実種の類似性は高い場合があったが、同じ餌探索時間を持つ種間では、訪問する果実種の類似性は低かった。特に、同じ餌探索時間をもつ動物種間では、各動物種が頻繁に訪問する果実種は異なる傾向にあった。以上のことから、カオヤイの林床に生息する多種の果実食動物は、果実を利用する時間を違えることと、頻繁に訪れる果実種を違えることによって、同じ時間帯に同じ餌資源をめぐる干渉型の競争を軽減させることで共存を維持しており、その結果カオヤイにおける果実食動物種の種多様性が保たれていると考えられた。

第6章の「地上性小型哺乳類の空間的分布と個体群動態」では、断片化に耐性があると考えられている小型哺乳類の群集構造を明らかにし、個体群動態と果実資源供給量との関連性について検討した。

4-ha プロットにおいて、シャーマントラップによる生け捕り調査を3年9カ月にわたり毎月1回連続5日間行った。全調査期間で、3日5科8種に属する951個体が捕獲された。全個体群平均密度は 20.7 ± 7.3 個体/haであり、これまでアジアの熱帯林で報告されてきた密度に比べて高い値を示した。優占する3種の個体数変動は、いずれも年一山型の変動を示したが、その季節的変化は、落下果実量とは関係

しなかった。また個体群密度における年次的変化は認められなかった。以上のことから、カオヤイにおける季節的・年次的に安定した果実資源供給量が、カオヤイにおける小型哺乳類の高い個体群密度に寄与している可能性が示唆された。また、優占する3種の繁殖期は、3種ともほぼ年1回のピークがあることが明らかになったが、その時期は動物種間で異なった。体サイズの大きい*Maxomys surifer*と*Rattus remotus*は雨季に繁殖した一方、体サイズの小さい*Niviventer fulvescens*は乾季に繁殖を行なった。これらの繁殖期の違いは、それぞれの動物種が主に消費する果実種の結実量と関係がある可能性が示唆された。

第7章の「総合考察」では、本研究の結果を総括し、カオヤイの季節性熱帯林において落下果実資源が地上性果実食動物群集に与える影響と、地上性の果実食動物の果実選択による植物群集への影響について議論した。

断片化による森林群集の衰退は、地上性の果実食動物が利用できる果実種数の減少につながる。果実食動物の利用できる果実資源の多様さは、利用できる果実種数の減少後も、他の果実種で餌資源を補える可能性を示唆する。しかし、その様な餌資源の転換は、残った果実種での動物種間の食性の重なりを高め、地上性の果実食動物種間の共存が維持されなくなり、地上性の果実食動物の種多様性の減少につながるかもしれない。したがって、地上性の果実食動物の種多様性を維持するためには、多様な植物群集を維持することが不可欠と思われる。

また、大型の果実食動物は森林の断片化に脆弱であるため、それらの動物に種子散布を依存していた植物種の果実は、散布されずに母樹周辺の林床に残ることになる。一方、ネズミを含む地上性の小型哺乳類は断片化に耐性があると言われており、他の果実食動物種が減少した後も生き残る。カオヤイにおける小型哺乳類群集は、多様な果実種を利用しており、特に*Maxomys surifer*はサイチョウ散布型植物であると言われており、*Aglaia spectabilis*(センダン科)や*Canarium euphyllum*(カンラン科)の落下果実を頻繁に捕食していた。一般にネズミは種子捕食者であるので、高密度で生息するカオヤイの小型哺乳類による果実利用は、散布者を失った植物種の母樹周辺の林床での捕食圧を高め、森林の衰退につながると予想される。したがって、樹冠の果実食動物群集を含めた多様な果実食動物群集の維持が、森林全体の相互作用系を維持するために不可欠であると考えられる。