

綾照葉樹林における台風攪乱後の更新稚樹に対するニホンジカの選択性^{*1}

小南 陽亮^{*2} ・ 小泉 透^{*2} ・ 佐藤 保^{*2} ・ 齊藤 哲^{*2}
永松 大^{*2} ・ 矢部 恒晶^{*2} ・ 関 伸一^{*2}

I. はじめに

樹木の更新や森林の維持・動態には様々な動物が植食者、花粉媒介者、種子散布者として関与している。特に照葉樹林では多様な動植物間の関係がみられ、その生態系を保持するためには動植物間の相互作用を解明する必要がある。

ニホンジカの採食活動も樹木の更新に強く作用するため、適正な森林の育成・保全を行うためには、ニホンジカと樹木との相互作用を知ることは重要である。照葉樹林の更新機構を把握する上でもニホンジカの作用解明は重要であるが、照葉樹林の樹木に対するニホンジカの選択性についてはまだ十分知られていない。

宮崎県綾町の綾北側流域には原生状態の照葉樹林が多く残っており（綾照葉樹林）、1993年に来襲した大型台風（13号）によって形成された林冠ギャップとその攪乱を利用して樹木が更新する過程が観察できる（5, 6, 7）。この森林では樹木の更新に関する長期的な観測が行われており（II）、台風攪乱後に急速に成長した稚樹がニホンジカによる採食を強く受けることが最近になって観察されはじめた。

綾照葉樹林のような原生状態の林分におけるニホンジカの採食活動を把握することによって、照葉樹林を保全する上でニホンジカをどのように管理すべきかを知る手がかりが得られるはずである。そこで、本研究では、照葉樹林において攪乱後に樹木が更新する初期過程に対してニホンジカが及ぼす作用を解明する目的で、綾照葉樹林における稚樹に対するニホンジカの選択性を定量的に把握する。

II. 調査地と方法

調査を綾照葉樹林内に設定した固定試験地（200m × 200m）において行った。固定試験地を設定した林分

（宮崎営林署綾事務所管内93林班）では伐採された記録が無く、調査林分を含め周辺300ha以上が原生状態がよく保たれた林分である（II）。試験地は標高380m～520m、北緯32°04′、東経131°09′に位置し、年平均気温は14.2℃、暖かさの指数は111、年降水量は3070mmである。北向きの急峻な斜面にあり、土壌は褐色森林土が主である。林冠高は25～32mであり、主な林冠構成種は、イスノキ、タブノキ、アカガシ、ウラジロガシ、ホソバタブ、スダジイ、イチイガシである。亜高木層では、サカキ、ヤブツバキ、バリバリノキ、イヌガシ、ヒサカキが多くみられる。植生全体は主にウラジロガシ・イスノキ群集とイチイガシ・ルミノキ群集の出現種から構成されており、九州の内陸低山地帯と山地の照葉樹林の特徴を併せ持つ。

試験地内に400個の方形区（4m × 4m）を等間隔（10m）の格子状に配置し、方形区内に生育する高木樹種の稚樹（樹高30cm以上）を1998年11月に計数した。各方形区を台風13号で形成された林冠ギャップ内に位置するものと閉鎖林冠下に位置するものに分け、それぞれの方区における稚樹数から林冠ギャップ内と閉鎖林冠下に生育する稚樹密度を算出した。

試験地内の林冠ギャップ内と閉鎖林冠下にそれぞれ2か所の調査区域（各10m × 10m、計4か所）を設け、区域内でニホンジカに採食された稚樹を1999年6月に計数した。稚樹の被食状態には、新葉など当年枝の先端（新葉部位）のみが採食された場合とニホンジカが届かない高さの新葉が幹を折られて食べられた場合がみられたため、それぞれ「新葉のみ」と「幹折れ」に類別して計数した。

以上の記録から、生育稚樹の構成と被食稚樹の構成を比較し、ニホンジカの選択性を解析した。また、1993年の台風攪乱以後に発生した稚樹については、試験地内に規則配置した263個の方形区（2m × 2m）において毎月

^{*1} Kominami, Y., Koizumi, T., Sato, T., Saito, S., Nagamatsu, D., Yabe, T. and Seki, S.: Selective browsing by sika deer for saplings after a typhoon disturbance in Aya evergreen broad-leaved forest

^{*2} 森林総合研究所九州支所 Kyushu Res. Center. For. and Forest Prod. Res. Inst., Kumamoto 860-0862

センサスを行い、動物による被食の有無を記録した。

Ⅲ. 結果

(1) 常緑樹稚樹に対する選択性

ニホンジカによる常緑広葉樹の稚樹に対する顕著な採食は、1998年(台風攪乱から5年後)以前はみられなかったが、1999年には春の新葉に集中した採食がみられはじめ、新葉を食べるために幹を折られる稚樹も多かった(表-1)。

照葉樹林における代表的な分類群であるクスノキ科の稚樹に対するニホンジカの採食には、明瞭な選択性があった(図-1)。試験地内で稚樹が1000個体 ha⁻¹以上蓄積されている樹種はヤブニッケイ、イスガシ、ホソバタブ、バリバリノキであり、これら4種はいずれもクスノキ科であった。また、500~1000個体 ha⁻¹蓄積されている6樹種では、タブノキがクスノキ科であった。これらのクスノキ科樹種のうち、ヤブニッケイとホソバタブでは500個体 ha⁻¹以上の被食稚樹がみられ、特にヤブニッケイでは稚樹の大部分が採食された。タブノキでも被食がみられたが、その数は50個体 ha⁻¹に満たなかった。イスガシとバリバリノキでは被食稚樹は無かった。このように、ヤブニッケイとホソバタブはニホンジカに好んで採食されたが、タブノキでは被食数は少なく、イスガシやバリバリノキ稚樹は多数あるにもかかわらずほとんど採食されなかった。

クスノキ科に次いで稚樹が多いツバキ科樹種ではどの種でも被食がみられた(図-1)。稚樹が500~1000個体 ha⁻¹蓄積されている6樹種のうちヤブツバキ、ヒサカキ、サカキはツバキ科であった。これらのツバキ科樹種では、サカキとヒサカキで100個体 ha⁻¹以上、ヤブツバキで50個体 ha⁻¹以上の被食稚樹がみられた。

最優占種であるイスノキの稚樹は500個体 ha⁻¹以上蓄積されていたが、ほとんど採食されなかった。ユズリハの稚樹も500個体 ha⁻¹以上あったが、被食数は50個体 ha⁻¹未満であった。

主要な林冠構成種であるシイ・カシ類の稚樹については蓄積量が少ないために被食量を定量的に把握することはできなかったが、被食稚樹は随所で観察された。

(2) 落葉樹稚樹の被食

台風攪乱前から林内に蓄積されていた常緑広葉樹稚樹は1999年になって顕著に採食されはじめたのに対して、攪乱後に発生した落葉広葉樹の稚樹は発生直後から採食された。落葉広葉樹のうち最も稚樹発生数が多かったカラスザンショウの場合、2年以上生存した稚樹の80%で被食がみられた(表-2)。本報の調査時(1999年)まで生き残った稚樹(327個体 ha⁻¹)では新たな被食は少なかった(25個体 ha⁻¹)が、樹高が2 m以上になるまで成長した個体がニホンジカによって樹皮が剥がされて

枯死する場合もみられた。

(3) 林冠下と林冠ギャップ内の被食率

閉鎖した林冠下と林冠ギャップ内の稚樹のどちらかがより強い採食圧を普遍的に受けるという傾向はみられなかった(図-2)。ホソバタブでは林冠下と林冠ギャップ内の稚樹蓄積量は同程度であったが、被食稚樹数は林冠下でより多かった。しかし、ヒサカキやサカキでは逆に林冠下よりギャップ内で被食稚樹が多かった。最も多く採食されたヤブニッケイでは、林冠下とギャップ内の被食稚樹数に大きな差は無かった。

表-1 調査区内でニホンジカに採食された稚樹のうち、新葉の被食のみがみられた稚樹(新葉のみ)と幹も折られた稚樹(幹折れ)の数

	全被食数	新葉のみ	幹折れ
ヤブニッケイ	69	38	31
ホソバタブ	21	9	12
サカキ	10	7	3
ヒサカキ	7	6	1

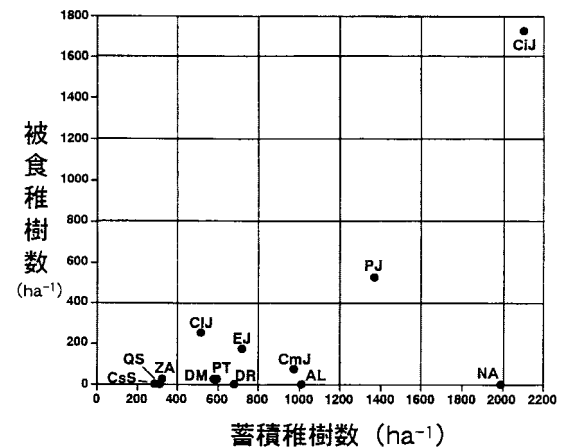


図-1 綾照葉樹林において1998年に観測された蓄積稚樹数と1999年に観測された被食稚樹数。種名は、AL:バリバリノキ, Cij:ヤブニッケイ, Cj:サカキ, Cmj:ヤブツバキ, CsS:スダジイ, DM:ユズリハ, DR:イスノキ, EJ:ヒサカキ, NA:イスガシ, PJ:ホソバタブ, PT:タブノキ, QS:ウラジロガシ, ZA:カラスザンショウ

表-2 カラスザンショウ稚樹の生存年数と被食個体の割合

生存年数	観測した稚樹数		計	被食個体の割合(%)
	被食無	被食有		
1年未満	877	146	1023	14
1年以上2年未満	187	260	447	58
2年以上3年未満	41	180	221	81
3年以上	79	332	411	81

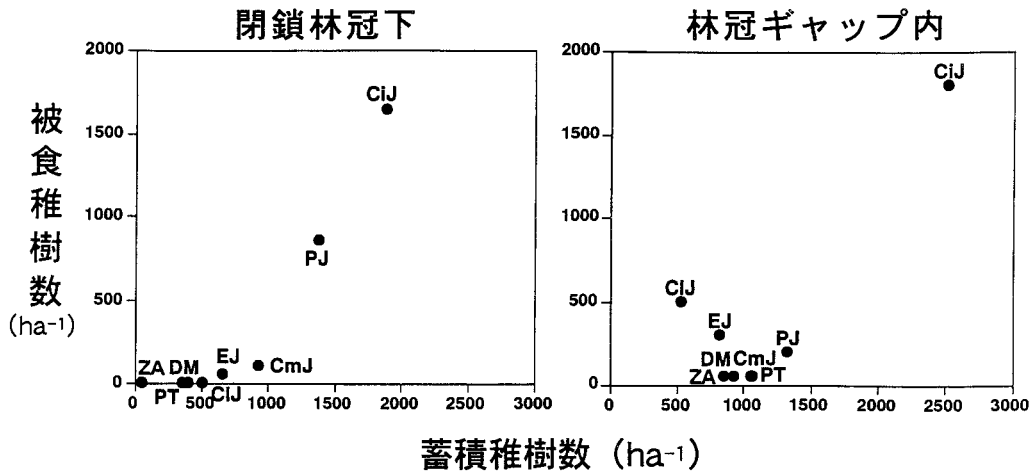


図-2 閉鎖林冠下と林冠ギャップ内における蓄積稚樹数と被食稚樹数。種名は図-1参照

IV. 考察

(1) ニホンジカの稚樹選択性

ニホンジカの不嗜好植物は化学的防衛および物理的防衛を行っているものに分けられ、複数の不嗜好種を含むいくつかの系統群では化学的防衛が発達した可能性が指摘されている(14)。ヤブニッケイを含むクスノキ属はこうした属のうちの一つであり、ニホンジカによる不採食の報告が多い(2, 9, 12, 17)。

しかし、不嗜好とされる植物が採食される例も報告されている。四国の伊予鹿島における採食実験(13)では、ヤブニッケイなど不嗜好性とされるいくつかの樹種にも採食痕が報告されている。五島列島野崎島では1983年頃にはシロダモヤブニッケイなどには顕著な食痕がみられず不嗜好とされていたが、現在ではこれらの種もニホンジカによる著しい採食を受けていることが報告されている(3)。野崎島では、草本群落に面した場所のタブノキが剥皮されているなど、嗜好性が食物不足だけで規定されるのではないことが示唆されている(3)。

本報の結果は、台風攪乱後の照葉樹林において、他地域でも好んで採食されているカラスザンショウ等の落葉広葉樹類がまず採食され、次いでヤブニッケイなど不嗜好とされる植物のいくつかが採食されるという過程があったことを示した。台風攪乱によって形成された林冠ギャップにはカラスザンショウ等の落葉樹実生が多数発生し(6)、それらが急速に成長してできた稚樹の集団はニホンジカにとって良好な食物となったはずである。常緑樹稚樹の被食が1999年になって顕著になった理由としては、落葉樹稚樹が個体間競争や採食圧によって減少した後に、旺盛に新葉を出し始めた常緑樹稚樹に採食が移行したためであると考えられる。

閉鎖した林冠下と林冠ギャップ内での被食稚樹数を比較した結果は、ニホンジカによって食物として選択され

ると、ギャップ内で多数の新葉を展開している稚樹だけでなく、新葉の量が少ない林冠下の稚樹も採食圧を受けることを示す。但し、ヤブニッケイは林冠下でもギャップ内と同程度、ホソバタブは林冠下でより多く、サカキとヒサカキはギャップ内でより多く採食されるというように、樹種による違いがみられた。これらの樹種では林冠下と林冠ギャップ内の稚樹密度に大きな差は無かったため、密度から被食の違いを説明することはできない。林冠下と林冠ギャップ内での被食の差を説明するためには、新葉の量や質、新葉を出す枝の高さなどの違いも含めて解析する必要がある。

照葉樹林内の稚樹に対するニホンジカの選択性を規定している要因は明らかになっていないが、綾照葉樹林における観測結果は、攪乱後の時間経過とともにニホンジカの選択性が変動し、ニホンジカが様々なタイミングと強さの採食圧を稚樹に与えることを示した例といえる。

(2) 樹木の更新への影響

ニホンジカが稚樹の新葉部位(成長点)を集中的に採食し、その採食圧が樹種によって著しく異なったことから、照葉樹林における樹木の更新にニホンジカが以下のような様々な影響を及ぼすと考えられる。

照葉樹林樹木の代表的な分類群であるクスノキ科内でニホンジカに好まれる樹種と好まれない樹種が明瞭に分かれたことは、クスノキ科樹木間の競争における有利不利がニホンジカの選択性によって大きく変わる可能性を示す。特に、ヤブニッケイとイヌガシは、ともに亜高木であり、同所的に生育していることが多く、稚樹の蓄積量も同程度であるため、本報の結果が示したようなニホンジカ採食圧の著しい違いは両者の競争関係に強い影響を及ぼす可能性が高い。

最優占種であるイヌノキの稚樹が全く採食されなかったことは、イヌノキが草食動物の採食圧を受けにくいという更新上有利な特性をもっている可能性を示す。イヌ

ノキは綾照葉樹林における胸高直径5 cm以上の立木の中で最も密度が高い樹種であり(16)、九州南部の照葉樹林ではしばしば優占的な林冠木となる(10)。イスノキには強い耐陰性がある一方で成長が遅く、そのため稚樹の補充速度が遅い(10)。従って、蓄積されている稚樹が強い採食圧によって減少すると、その回復は容易ではないと考えられる。しかし、本報の結果は、イスノキに対するニホンジカによる採食圧が極めて低いことを示した。イスノキが照葉樹林において優占する理由として強い耐陰性が指摘されている(10)が、低い採食圧も優占する理由のひとつとして今後検討すべきである。

台風攪乱後に発生した落葉樹稚樹がニホンジカの強い採食圧を受けたことは、ニホンジカの密度によっては落葉樹種の更新が完全に阻害される場合もありうることを意味する。うっ閉した照葉樹林下では更新できない落葉樹種にとっては、稀に発生する大きな攪乱が唯一の更新機会である(5)。カラスザンショウは、長期的に蓄積した埋土種子を攪乱時に一斉に発芽させることによって更新機会を獲得している(1, 6, 15)。また、埋土種子の寿命が短くても種子の供給頻度を高めることで埋土種子バンクを維持する樹種もある(8)。これらいずれの戦略をとっても照葉樹林では落葉樹の更新機会が極めて限定的である点は同じであり、稀な更新機会に発生した稚樹への採食圧が落葉樹種の更新に与える影響は重大であるといえる。

V. おわりに

綾照葉樹林において本報の調査で観察したニホンジカは全て単独個体であり、林内の糞量も少なかったことから、少数の単独個体による活動によっても一部の樹種は強い採食圧を受けたと考えられる。近年九州においても

ニホンジカの増加が報告されており(4)、今後照葉樹林において本報の結果以上に多くの樹種が強い採食圧を受ける可能性がある。孤立・断片化がすすむ照葉樹林を保全する上で適正なニホンジカ密度を知るためには、照葉樹林の樹木に対するニホンジカの選択性についてさらに調査を継続するとともに、本報の結果が示唆した樹木の更新に対するニホンジカの影響を定量的に検証する必要がある。

引用文献

- (1) 保坂武宣ほか：日林九支研論, 48, 73~74, 1995
- (2) 蒲谷肇：東大農演報, 78, 67~82, 1988
- (3) 川原弘：長崎総科大地科研紀要, 15, 61~71, 1997
- (4) 小泉透：森林総研九支年報, 11, 31~32, 1999
- (5) 小南陽亮：日林九支研論, 52, 75~76, 1999
- (6) 小南陽亮：日林九支研論, 53, 91~92, 2000
- (7) 小南陽亮ほか：森林総研九支年報, 11, 13~14, 1999
- (8) Masaki, T. *et al.* : Seed Sci. Res., 8, 53~63, 1998
- (9) 中島道郎：東帝大農演報, 8, 95~114, 1929
- (10) Sato, T. *et al.* : J. Plant Res., 107, 331~337, 1994
- (11) Sato, T. *et al.* : Bull. Kitakyushu Mus. Nat. Hist., 18, 157~180, 1999
- (12) Takatsuki, S. : Ecol. Rev., 19, 123~144, 1980
- (13) Takatsuki, S. : Ecol. Rev., 20, 15~28, 1982
- (14) 高槻成規：日生態会誌, 39, 67~80, 1989
- (15) 竹下慶子：日林九支研論, 44, 93~94, 1991
- (16) Tanouchi, H. & Yamamoto, S. : Vegetatio, 117, 51~60, 1995
- (17) 上山泰代：日林関西支講, 36, 275~278, 1985