草食性哺乳類がミヤコザサの地上部と地下部に与える影響 採食排除後 4 年目の調査から

寺井裕美¹⁾・柴田昌三²⁾・日野輝明³⁾

1) 京都大学大学院農学研究科 Graduate School of Agriculture, Kyoto University

2) 京都大学フィールド科学教育研究センター Field Science Education and Research Center, Kyoto University

3) 森林総合研究所関西支所 Kansai Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute

摘要：西日本最大級の自然林の一つである大台ヶ原では、現在、高密度に生息するニホンジカの食害による森林衰退が報告されている。その自然再生の方向性を探るために、大台ヶ原の主たる林相の一つであるブナ ウラジロモミ ミヤコザサ群落において、ニホンジカとネズミ類の有無を組み合わせた野外操作実験を 3 年 10 ヶ月間行い、両者がミヤコザサの地上部と地下部に与える影響を調査した。ニホンジカによる採食を受け続けたミヤコザサは地上部が矮小化し、現存量も小さかった反面、地下部現存量は大きく、地下茎は細長かった。結果として、ニホンジカによる採食を受けたミヤコザサは相対的に地下部への投資を増大し、地下部で広がることによりニホンジカによる採食に適応していることが示唆された。一方、ネズミ類によって地下部の採食を受けることにより、ミヤコザサの地下茎は節間が詰まっていた。シカ排除区では 3 年 10 ヶ月間でミヤコザサ地上部の回復がみられたが、完全な回復までにはさらに期間を要することが示唆された。

キーワード：ミヤコザサ、ニホンジカ、ネズミ、排除実験、大台ヶ原、自然再生

TERAI, Yumi, SHIBATA, Shozo and HINO, Teruaki: **Effects of herbivorous mammals on aboveground and underground parts of *Sasa nipponica* The results of the 4th year after the enclosure.**

Abstract : Ohdaigahara, one of the largest natural forests in south-western Japan, is now facing to the danger of vegetation collapse because of high density of deer. In the *Fagus crenata* *Abies homolepis* *Sasa nipponica* community, one of the main vegetation communities in Ohdaigahara, we conducted field experiments with manipulations of deer and mice, and studied the influence of deer and mice on aboveground and underground parts of *S. nipponica*. Under browsing pressure by deer, the aboveground part of *S. nipponica* was dwarfed and the biomass was small. On the contrary, the underground biomass was larger and the rhizome was longer. It seems that *S. nipponica* under browsing pressure by deer relatively invests to the underground part to spread under ground. Under browsing pressure by mice, on the other hand, *S. nipponica* produced a rhizome with lots of short internodes. In deer exclosures, the aboveground biomass of *S. nipponica* showed an increase over a three-year-and-ten-month period. However, the recovery during that period seemed not enough. More investigations about the interactions among other creatures and factors will help us to reveal the network of the lower part of the forest, and to present effective proposals for restoring the Ohdaigahara forest.

Key words : *Sasa nipponica*, *Cervus nippon*, mice, exclusion experiment, Ohdaigahara, nature restoration

1. はじめに

ニホンジカ (*Cervus nippon* Temminck) は我が国の多様で豊かな生態系を構成する重要な要素の一つであり、森林植生に対して大きな影響力を持っている。その影響力は様々な地域において、実生や稚樹の生存や更新、あるいは樹皮剥皮といった点から研究されてきた^{11, 22, 25)}。我が国では、近年ニホンジカの増加による様々な影響が大きな問題になっており、各地で農林業被害が起こっている他、北海道洞爺湖中島、宮城県金華山島、奈良県大台ヶ原など、森林植生がニホ

ンジカの採食によって大きく変わってしまった地域もある^{10, 17)}。

それらの地域の一つである、紀伊半島南東部に位置する吉野熊野国立公園内の大台ヶ原では、周辺地域の天然林が人工林化や開発によって失われていった中で、北方系の温帯性落葉広葉樹と亜寒帯性針葉樹からなる原生林が孤立して残されてきた。しかしながら近年、大台ヶ原の森林は著しく衰退し、存続が危ぶまれている⁶⁾。環境省自然環境局近畿地区自然保護事務所⁶⁾によると、この森林衰退は、1960 年前後に起こった 3 つの主要な出来事に起因すると推測されている。

一つ目は、1959年の伊勢湾台風により倒木が発生して林冠が開放された結果、林床が乾燥化してコケ類が衰退する一方で、ミヤコザサ (*Sasa nipponica* Makino et Shibata) が侵入して分布域を広げたこと。二つ目は、1961年にドライブウェイが開通したことで、観光客による林床の踏み荒らしや植物の盗採が増えたこと。三つ目は、1960年代前半に周辺地域でスギ・ヒノキの大規模造林が行われた結果、ニホンジカ（以下シカ）にとって好適な採食環境が生み出され個体数を増加させたことである。周辺地域の植林木の成長とともに餌の少なくなったシカは、ミヤコザサの分布が広がりつつあり、かつ禁猟区であった大台ヶ原に集中するようになり個体数を増加させることとなった。シカはミヤコザサを主食としながらも樹皮を採食することにより樹木の立ち枯れを、実生や幼稚樹を採食することにより更新阻害をもたらしており、大台ヶ原の森林の存続が危ぶまれるに至っている^{6,15)}。

最近ではこのような問題に対し、自然再生が検討されている。ひと口に自然再生といっても、目標を衰退前の森林の状態・シカ密度・観光利用強度に設定するのか、あるいはシカと森林の「共存」²⁸⁾、つまり生物多様性の高い森林生態系を目指し、かつ両立可能な観光利用を検討するのかによって、再生手法は異なるであろう。しかし、どのような目標に対し自然再生を検討するにせよ、シカによる被害の調査だけでは不十分である。仮に、シカと樹木の二者だけの関係に着目して自然再生手法を検討したとしよう。シカの密度を低く維持すれば樹皮採食の被害は減り、樹木の立ち枯れは減少するであろう。しかし、シカ密度の低下によりササ類は繁茂し、樹木実生とササ類との競争は激化するであろう⁵⁾。また、ササが増えるとネズミが増え、ネズミによる樹木種子の採食が増えることも予想される^{18,26)}。その結果、大台ヶ原の森林では、森林の天然更新が順調に維持されなくなる可能性が危惧される。これらのことは大台ヶ原の自然再生手法を検討するとき、シカと樹木の二者だけの関係に着目しては充分でないことを示唆している。

大台ヶ原では、シカは森林植生に対して大きな影響力を持つ草食獣であるが、シカ以外の主要草食哺乳類にネズミ類（以下ネズミ）が挙げられる。当地の林床植生の主要構成種であるミヤコザサには、春先にネズミによるものと判断される新稈の食痕が多数観察され³⁾、その影響は小さくないと考えられる。シカはミヤコザサに対し、地上部へは葉、稈を採食することにより直接的な影響を、地下部へは地上部を介して間接的な影響を与えと考えられる。一方、ネズミは地上部のみならず新稈の地下部や地下茎上の冬芽も採食するため、地上部、地下部の両方に直接的な影響を与えと考えられる。一般にネズミの採食量はシカに比べてはるかに小さいと考えられるが、地上部がシカの採食を受けている状態では、ネズミの採食による影響も無視できなくなる可能性がある。反対に、シカの採食を受けているためにネズミの影響を受けにくい可能性もある。以上の理由から、本研究は、さまざまな生物間相互作用の中から影響が大きいと考えられる、シカおよびネズミとミヤコザサの相互作用に着目した。

これまでに行われたシカとミヤコザサとの関係を調査した研究では、ミヤコザサ地上部への影響のみが調査対象とされてきており、シカの採食を受けることによりミヤコザサの地上部現存量は減少すること、それに対して稈数を増加させることで採食に積極的に適応することなどが示されてきた²⁹⁾。しかし、一般に植物では T-R 率を求めることにより地上部と地下部への投資バランスを計ることができ、この値はほぼ決まった値を取ることが知られている。つまり、種ごとに地上部・地下部の最適バランスが存在する¹⁴⁾ため、地下部の状況次第では必ずしも地上部現存量の多いミヤコザサのほうが健全な状態にあるとは言えず、反対に、採食を受けて地上部現存量の低下したミヤコザサが地下部とのバランスを保っている可能性もある。春から夏にかけて通常みられる地下茎からの出筈と、それらを利用して地上部で生産されるエネルギーを用いた夏以降の地下茎の伸長は、ササ群落が群落を維持する上できわめて重要な特性であり、それを評価する一つの値として T-R 率の測定は重要であると考えられる。また、ミヤコザサの特徴の一つとして、生育場所を拡大させるために地下茎を伸ばすという性質がある。常にシカの採食にさらされるという状況に大台ヶ原のミヤコザサが適応しているならば、その適応は地上部だけでなく地下部にもみられる可能性がある。これらの可能性を明らかにするために、本研究は、ミヤコザサ地下部も調査対象にした。

以上のことを踏まえて、本研究では、常に採食にさらされる状況にあるミヤコザサの適応力と、その採食圧が取り除かれた際の回復過程を明らかにすることを目的に、シカとネズミによる採食がそれぞれミヤコザサの地上部・地下部の現存量や形態に及ぼす影響を、操作実験によって調べた。

2. 調査地および調査方法

2.1 調査地と実験区の設定状況

大台ヶ原は、奈良県、三重県の県境をなす台高山脈に位置する広大な準平原状の台地である。標高は 1,300–1,695 m、年平均気温は約 6.4℃、年間降水量は約 4,800 mm と冷涼多雨な地域である。大台ヶ原の森林は相観的に 2 種類に大別される。標高の高い東部ではトウヒ (*Picea jezoensis* Sieb. et Zucc.) を優占種とする亜高山性針葉樹林が、標高の低い西部ではブナ (*Fagus crenata* Blume) を優占種とする冷温帯性広葉樹林が発達している⁶⁾。

本研究は、大台ヶ原西部のブナとウラジロモミ (*Abies homolepis* Sieb. et Zucc.) が優占する針広混交林内に、シカ、ネズミ 2 要因の影響の有無を組み合わせた 4 実験小区（以下処理区）からなる実験区 (20 m × 20 m) (図-1) を、1996 年 11 月に 5 セット（実験区 A～E）設営して行った⁴⁾。実験区 A～E の設置箇所は、傾斜角 6° から 9° の凹凸の少ない緩斜面で、斜面方位は北である²⁾。表層地質は泥岩、土壌は適潤性褐色森林土で、その性質は強酸性で塩基が乏しい¹²⁾。林床はミヤコザサが優占し、実験開始前に計測はしていないが、分布は一樣で、外観的には有意な差は無いと思われる状態であった。シカを排除するために地上高さ約 2 m までを

図-1 実験区概要。シカとネズミの有(○)と無(×)を組み合わせた4処理区からなる。

Fig. 1 Experimental site. Each experimental site contains four treatment plots corresponding to the treatments. The mark of ○ means the presence of deer or mice and × does the absence.

ネットで、ネズミを排除するために地上部分高さ約40cm、地下部分深さ30cmまでを覆う塩ビ板で分画した。4つの処理区を、それぞれシカ排除・ネズミ排除区、シカ排除・ネズミ非排除区、シカ非排除・ネズミ排除区、シカ非排除・ネズミ非排除区とした。処理区間での地下部におけるミヤコザサの養分移動を遮断するために、毎年春には各処理区の境界線に沿って、根切り用のチェーンソーを用いてミヤコザサの地下茎を切断した。

実験区A～Eにおいて実験区設置後3年10ヶ月を経た2000年9月末に、それぞれ4ヶ所(後述のササ掘り上げ用コドラート内)で、照度計を用いて相対照度を5回ずつ、測定した。測定は胸高で行ったため、ミヤコザサ群落の上の相対照度を測定したことになる。

2.2 材料

ミヤコザサは地下茎を一方向に伸ばし、地下茎から稈を出す。葉はタンパク質に富み、春には乾燥重量の約20%、そのほかの季節でも15%がタンパク質である²⁹⁾。地上部が被食された場合にも、地下茎上に9月以降に形成される冬芽が翌年には出芽するため¹⁾、ミヤコザサはシカの餌植物として優れており、シカの主食となっている地域も多い²⁴⁾。シカなどによる採食を受けない場合のミヤコザサの一般的特徴は、稈高が50～80cmで地上部では枝を分岐しないこと²³⁾、稈寿命が通常1年あまりで毎年地上部を更新することなどが挙げられる。葉は長楕円状で、長さは15～25cmである²³⁾。通常、「稈」という場合、地下茎から出た稈を指すのか、分岐した各枝を指すのかがあいまいである。シカなどによる採食を特に受けないミヤコザサは地上部で分岐することはまれであるので、地上部のみを調査した研究では分岐した枝、つまり地上部でみられる一本一本の枝を、「稈」としてしている場合が多い。今回の調査地ではミヤコザサはシカによる採食を受けており、地上部でも分岐がみられた。本論文では

柴田²⁰⁾と同様に、地下茎から出た稈を「稈」とし、その「稈」から分岐したものは「枝」と表現することにする。

ニホンジカは、日本海側の多雪地域を除く全国に分布している。シカの食性は地域や環境条件によって変わるが、今回の調査地である大台ヶ原ではミヤコザサが主食であり、大台ヶ原のシカの個体数はミヤコザサの高い生産量によって支えられている³⁾。大台ヶ原におけるシカの個体群密度は、1996～97年の区画法による調査から、1平方キロ当たり22.3～34.1頭であると推定されている⁹⁾。

本論文でネズミと総称しているネズミ類には、アカネズミ(*Apodemus speciosus* Temminck)、ヒメネズミ(*A. argenteus* Temminck)の2種がある。両種とも国内全域の山林に生息し、食性は種子・昆虫が中心であるが、植物根茎、緑体部も食べる¹⁶⁾。大台ヶ原におけるヒメネズミの個体群密度は、1995年4月～1999年6月の調査から1ha当たり4～34匹²¹⁾、アカネズミの個体群密度は、1997年10月、1998年10月の調査から1ha当たり0～13匹と推定されている(島田卓哉、未発表データ)。

2.3 調査方法

調査は実験区設置後3年10ヶ月を経た2000年9月末に行った。A～Eの実験区内それぞれの4処理区に50cm四方のササ掘り上げ用コドラートを1ヶ所ずつ設け、合計20ヶ所でササを掘り上げた。コドラート設定の際にはエッジ効果を受けないように、実験区の縁辺部は避けた。ササの掘上げは、地下茎が分布しなくなる深さ20cm以下まで行った(写真-1)。掘り上げたサンプルは土をほぐし、枯死地下茎、旧地下茎、新(当年生)地下茎に分類した。当年生地下茎は、脆弱さが残り、節部に茎鞘が残っているか否かによって判断した。

旧地下茎は、長さ、直径、生稈数を測定した。直径は、測定地下茎の中央部の節間で測定した。地下茎内部に起こりうる質的变化をみるために密度(ここでは質量密度とする)を用いることとし、直径から断面積を求め、それに長さをかけることで体積を推定し、後述する現存量を体積で割って求めた。さらに各サンプルからランダムに90の節間を選び、節間長を測定した。地下茎から出た稈については、全ての生存稈(主稈)の長さ(稈長)と葉数を測定した。また稈から分岐した枝がある場合には、すべての生存枝について、分岐点からの長さを測定し、それに稈基部から分岐点までの長さを加えて枝長とした。本論文では、上に述べた稈長と枝長の両方を枝長として扱った。測定後サンプルを、地下茎、稈(枝)、葉に分け、乾燥させた。乾燥は80℃で48時間以上行い、それぞれの乾燥重量(現存量)を測定した。本研究では地下茎の分岐点からを稈としたため、稈(枝)現存量には地下部分も含まれる。当年生地下茎はサンプル数が少なかったため、80℃で48時間以上の乾燥を行い、乾燥重量のみを測定した。稈現存量と葉現存量を合計した地上部現存量を、旧地下茎現存量と当年生地下茎現存量を合計した地下部現存量で割って、T-R率を求めた。

採食による葉の面積、重さ、厚さへの影響を見るため、各

写真-1 掘り上げたミヤコザサ。

a) シカ排除・ネズミ排除区, b) シカ排除・ネズミ非排除区, c) シカ非排除・ネズミ排除区, d) シカ非排除・ネズミ非排除区

Photo 1 *Sasa nipponica* at a) Deer and mice excluded site, b) Deer excluded site, c) Mice excluded site, d) Control site

サンプルからランダムに 10 枚ずつ、シカによる採食を受けていない葉を採取した。完全に成熟した葉を比較するために各枝の上から 2 番目の葉を選んだ。採取した葉の面積を測定し、80℃で 48 時間以上乾燥させて乾燥重量を測定した。葉面積と葉重から葉の厚さの指標である比葉面積 (SLA, 葉面積 / 葉重) を求めた。

実験区 A~E での結果を、4 処理区での 5 回繰り返しサンプリングとみなし、解析した。外れ値判定のためにすべての項目について Thompson の棄却検定を行った結果、実験区 A のシカ排除・ネズミ排除区の地下部現存量、旧地下茎総延長、旧地下茎現存量、実験区 B のシカ排除・ネズミ非排除区の T-R 率、実験区 D のシカ排除・ネズミ非排除区の地下部現存量、旧地下茎総延長、旧地下茎現存量、稈数、の各項目が有意に棄却されたので解析から除外した。解析の結果、実験区間での有意な差は検出できなかったため、5 つの実験区で得られた結果を 5 回の繰り返しサンプリングとみなし、上記各測定項目についてシカとネズミの排除の有無に基づく 2 元配置の分散分析を行った。

3. 結 果

地上部と地下部の形態と、シカとネズミがそれらに及ぼす影響に関する 2 元分散分析結果を表-1 に示す。地上部の結果から、シカ非排除・ネズミ排除区の地上部現存量 186.20 g/m^2 は、シカ排除・ネズミ排除区の 504.90 g/m^2 の 37% である。また、シカ非排除・ネズミ非排除区の 147.10 g/m^2 は、シカ排除・ネズミ非排除区の 370.83 g/m^2 の 40% である。両者をまとめて、シカ非排除区の値は排除区の平均 39% になる。同様に、稈現存量は平均 43%、葉現存量は平均 27% になり、地上部現存量、稈現存量、葉現存量すべてにおいてシカ排除による有意な影響が認められた。さらに、枝の形態では、枝長が平均 36% であったのに対して、枝数と稈数はそれぞれ平均 304%、186% であった。すなわち、枝長、枝数、稈数のすべてでシカ排除による有意な影響がみられたが、その影響は枝長とそれ以外で逆であった。葉の形態では、葉数が平均 234% であったのに対して、葉の重さと葉面積はそれぞれ平均 27%、32% であった。一方、ネズミ非排除区の葉数は排除区の平均 162% であったのに対して、葉の重さと面積はそれぞれ平均 78%、79% であった。このことから、葉数、1 葉当たりの重さ、葉面積のすべてでシカ排除とネズミ排除の有意な影響が認められたが、その影響は葉数とそれ以外で逆であった。葉の厚さの指標である比葉面積は、シカ非排除区で排除区の平均 115% となり、シカ非排除区の葉は薄くなっていた。その結果、シカ排除が葉の厚さに与える有意な影響が認められたが、ネズミ排除による有意な影響はみられなかった。また、葉数では、シカとネズミの排除・非排除の交互作用がみられた。

地下部の結果から、地下部現存量はシカ排除区と非排除区間で、またネズミ排除区と非排除区間で変わらず、シカ排除、ネズミ排除による有意な影響はみられなかった。しかし、当年生地下茎、旧地下茎の現存量を個々にみると、シカ非排除区の旧地下茎の値は排除区に比べ平均 163% であったのに対して、当年生地下茎の値は平均 18% であった。以上から、旧地下茎、当年生地下茎の両方でシカ排除の有意な影響が認められたが、その影響は逆であった。旧地下茎の形態では、シカ非排除区の総延長は排除区の平均 199%、直径は平均 90% となり、シカ排除による有意な影響がみられた。しかし、これを質量密度でみると、シカ排除による影響は認められなかった。一方、シカ排除の状態ではネズミの存在によって節間長が約 80% になるのに対して、シカ非排除の状態では節間長は約 98% であった。このことから、ネズミ排除による有意な影響と、シカとネズミの交互作用がみられた。

地上部と地下部への投資のバランスの指標となる T-R 率は、シカ排除区では非排除区に比べ平均 2.1 倍であり、シカ排除による有意な影響がみられた。しかし、ネズミ排除による影響、シカとネズミの交互作用はみられなかった。

なお、実験区 A~E の各処理区における平均相対照度は、シカ排除・ネズミ排除区で $36.48 \pm 8.45\%$ 、シカ排除・ネズミ非排除区で $28.34 \pm 2.76\%$ 、シカ非排除・ネズミ排除区で

表-1 各処理区における地上部・地下部の形態（平均±標準偏差，左），T-R 率と，それらに及ぼすシカとネズミの影響に関する 2 元分散分析結果（F 値，右）

Table 1 Comparison of aboveground, underground parts (mean±sd, left) and T-R ratio at each treatment plot and the results of two way ANOVA(F value, right).

Main effect included deer (exist vs. not-exist), mice (exist vs. not-exist) and a deer-by-mice interaction.

		シカ排除・ ネズミ排除 Deer and mice excluded	シカ排除・ ネズミ非排除 Deer excluded	シカ非排除・ ネズミ排除 Mice excluded	シカ非排除・ ネズミ非排除 Control	シカ Deer	ネズミ Mice	シカ× ネズミ Deer- by-Mice
地上部 Aboveground parts								
地上部現存量 Aboveground biomass	(DW g/m ²)	504.90 ± 397.89	370.83 ± 77.13	186.20 ± 72.76	147.10 ± 40.24	8.59**	0.88	0.26
稈現存量 Biomass of culms	(DW g/m ²)	352.34 ± 298.05	240.84 ± 51.22	148.90 ± 47.51	107.42 ± 30.88	5.99*	1.24	0.26
葉現存量 Biomass of leaves	(DW g/m ²)	151.20 ± 100.31	128.72 ± 29.58	35.42 ± 28.10	38.32 ± 9.17	18.00***	0.16	0.27
枝長 Branch length	(cm)	56.43 ± 8.59	53.27 ± 10.67	22.77 ± 2.21	17.19 ± 2.81	121.33***	1.91	0.15
枝数 No. of branches	(no./m ²)	263.20 ± 201.07	287.20 ± 159.36	726.40 ± 228.99	952.00 ± 335.14	27.59***	1.35	0.88
稈数 No. of culm	(no./m ²)	121.60 ± 121.94	76.00 ± 11.78	153.60 ± 39.05	186.40 ± 50.33	4.70*	0.04	1.42
葉数 No. of leaves	(no./m ²)	899.20 ± 830.35	937.60 ± 485.48	1349.60 ± 939.33	2977.60 ± 991.06	11.12**	4.98*	4.53*
1 葉当たりの重さ Single leaf weight	(g)	0.191 ± 0.033	0.164 ± 0.033	0.057 ± 0.016	0.040 ± 0.009	1316.47***	42.60***	1.83
1 葉当たりの面積 Single leaf area	(cm ²)	35.97 ± 4.81	31.72 ± 4.73	12.66 ± 3.14	8.82 ± 2.01	1786.11***	57.99***	0.13
比葉面積 SLA	(cm ² /g)	190.35 ± 17.76	196.75 ± 18.00	222.11 ± 14.85	222.57 ± 15.67	148.90***	2.31	1.58
地下部 Underground parts								
地下部現存量 Underground biomass	(DW g/m ²)	73.47 ± 6.24	70.71 ± 22.56	91.90 ± 36.83	83.27 ± 23.20	1.97	0.28	0.07
当年生地下茎現存量 Biomass of current rhizome	(DW g/m ²)	22.81 ± 13.10	27.62 ± 22.23	6.21 ± 5.53	2.56 ± 3.03	12.30**	0.01	0.51
旧地下茎現存量 Biomass of old rhizome	(DW g/m ²)	51.82 ± 15.76	49.96 ± 6.29	85.69 ± 34.87	80.72 ± 22.78	8.33*	0.09	0.02
旧地下茎総延長 Length of old rhizome	(m/m ²)	11.37 ± 3.76	13.69 ± 0.91	23.95 ± 8.57	25.78 ± 10.37	12.32**	0.35	0.01
旧地下茎平均直径 Mean diameter of old rhizome	(mm)	2.69 ± 0.62	2.70 ± 0.56	2.46 ± 0.70	2.41 ± 0.68	14.74***	0.56	0.15
旧地下茎質量密度 Weight density of old rhizome	(DW g/cm ³)	0.655 ± 0.050	0.633 ± 0.113	0.662 ± 0.065	0.598 ± 0.024	0.19	1.84	0.44
旧地下茎節間長 Internode of old rhizome	(cm)	3.55 ± 0.92	2.87 ± 0.50	3.37 ± 0.60	3.29 ± 0.73	2.54	26.04***	16.43***
T-R 率 T-R ratio		4.42 ± 1.23	4.05 ± 1.94	2.15 ± 0.70	1.82 ± 0.43	14.87***	0.55	0.00

* : p<0.05, ** : p<0.01, *** : p<0.001

自由度は 1

33.48±7.08%，シカ非排除・ネズミ非排除区で 26.23±4.78 % となり，有意差はみられなかった（一元分散分析， $F_{16}^9 = 2.89$ ， $p = 0.07$ ）。

4. 考 察

4.1 シカの採食に対するミヤコザサの反応

シカ，ネズミの採食がミヤコザサに与える影響を図-2 に

示した。地上部では，シカの採食を受け続けているミヤコザサの現存量は小さく，枝長は短く，枝数，稈数，葉数は多くなった。その結果，ミヤコザサはほうき状の様相を呈していた。シカ非排除区で稈数が多かったことから，大台ヶ原では長期間にわたって採食を受けることにより，地下茎にある潜伏芽の多くを稈として地上に出し，さらに分岐を盛んにすることによって枝数を増やし，葉数を稼いでいると考えられ

図-2 シカ, ネズミの採食がミヤコザサに与える影響

Fig. 2 The effects of browsing by deer and by mice on *Sasa nipponica*

る。主に葉を採食するシカが枝にも採食痕を残していることから, こうした刺激が葉の展開だけでなく枝の分岐も促進している可能性を示唆している。同様の形態の特徴は, Yokoyama & Shibata²⁹が大台ヶ原東部のトウヒ-ミヤコザサ群落で行った研究でも観察されている。このような採食による物理的な刺激が枝数, および葉数の増加をもたらしていると考えられるが, 結果として, 枝をほうき状にして枝数を増やし, 葉を小型にして多数つけることによってリスクを分散し, シカによる地上部採食の損失を最小限にする, ミヤコザサの自己防衛機能が働いていると考えられる。

地下部では, シカ非排除区のミヤコザサの地下茎は細く, その総延長は長かった。結果として, 現存量はシカ非排除区で多かった。質量密度には差がみられず, また地下茎内部のC/N比(炭素含有量を窒素含有量で割ったもの)も4処理区間で差が見られなかった(古澤仁美, 私信)ため, 地下茎内の質的な変化はないと考えられる。ササ類が地下茎によって繁殖するという特徴を考えると, 長い地下茎は群落を拡大できるという点で有利である。

以上の結果から, ミヤコザサは地上部では小型化と稈密度増加によって, 地下部では地下茎を伸ばすことによってシカの採食に適応していると考えられる。

4.2 シカ排除後のミヤコザサの回復過程

シカを排除した2処理区では, 過度の採食を受けていた状態からのミヤコザサの回復が認められた。シカ排除区のT-R率は, 苅住⁷がOshima^{12,13}を元に算出した値(1.1~1.5)に比べると大きく, 地上部への投資量の大きいことが示された。同じ実験区で行われた調査では, シカ排除後半年で地上部現存量に処理区間の有意差が認められていることから⁵), 採食圧が取り除かれた場合, ミヤコザサは回復のためにまず

地上部へのエネルギー投資を開始することが示唆された。しかし, 今回測定した地上部現存量, 稈現存量, 葉現存量は, Oshima^{12,13}や河原ほか⁸などの過去の研究例と比べると少なく, 本調査を行った時点, すなわち採食圧が取り除かれてから3年10ヶ月の間に地上部が完全に回復したとは言い難い。同じ実験区での継続的な調査では, 採食圧の排除後, シカ排除区のミヤコザサ地上部現存量は直線的に増え, 5年後には増加が止まったことが報告されている⁵)。シカ排除区で当年生地下茎が有意に多かったことから, シカの採食を受けなくなって3~4年後, ようやくミヤコザサが地下部への本格的な投資を開始したとみられる。地下部の調査は調査地を攪乱するため経年的には行えないが, エゾシカの採食によってミヤコザサの減退が観察されている北海道白糠町でも同様の傾向が報告されており²⁷)ミヤコザサは回復する際, まず地上部への投資を行い, ある程度地上部が回復した段階で地下部への投資を開始するという過程を推定することができる。

一方, シカ非排除・ネズミ非排除区では1996年11月の実験区設置以降, 地上部現存量では変化がみられなかった⁵)。一般的にミヤコザサが採食を受けた場合, 地上部現存量の極度の減少により, T-R率は一時的であっても小さい値をとると考えられる。しかし, 今回の結果では最も採食を受けているシカ非排除・ネズミ非排除区のT-R率はOshima^{12,13}が求めた値に近く, 地上部と地下部がバランスしていた。これは, 長年にわたって採食を受け続けたことへの一種の適応であると考えられる。上述のように, ミヤコザサは地下部への投資を増大させ, 地下茎を発達させて広がることで, シカによる地上部採食に適応していると考えられる。

4.3 ネズミの採食がミヤコザサに及ぼす影響

ネズミの採食量はシカに比べてはるかに小さいが, 採食す

る部分が異なるため、シカとは異なる影響が認められた。シカがミヤコザサ地上部を採食するのにに対し、ネズミは地上部のみならず、地下部、とくに新稈（タケノコ）や地下茎先端の柔らかい部分を採食する。表-1 に示したとおり、ネズミの採食を受けたミヤコザサの地上部は小型化した葉を多数つけていた。シカの採食を受けたミヤコザサでも同様の結果が出たが、葉を小さくする効果、葉を増やす効果ともにネズミの方が小さかった。一方、地下部では、ネズミの採食を受けたミヤコザサは地下茎の節間長が短くなっていた。地下茎の節間長についてクマザサで季節変化を追った研究例¹⁹⁾から、乾期には節間伸長が小さくなり、節の詰まった地下茎を生産することが報告されている。また、新稈を出す時期には、地下茎が新しい節を生産することはほとんどなく、既存の節間を単に伸長させるだけであることも報告されている¹⁹⁾。これらのことから、クマザサでは、地下茎の節間長が短くなるのは生育条件が適さない時期であり、反対に節間長が長くなるのは生育条件が良い時期、または地上部への投資を行う時期であることがわかる。クマザサとミヤコザサは自生地が異なるものの、ともにササ属で、なおかつ林床植生を形成する種群であることを考慮し、クマザサでみられた傾向をミヤコザサに当てはめて考えてみる。今回、ネズミ非排除区のミヤコザサ地下茎の節間長が短かったことから、ネズミの存在がミヤコザサの生育条件を悪化させ、節間の短い地下茎の生産を促している可能性がある。地下茎の本格的な伸長は新稈が成熟する初夏以降である¹⁹⁾ことを考慮すると、特に、夏以降のネズミの地下部採食は、ミヤコザサの群落維持に悪影響を与えたと考えられる。

4.4 シカとネズミの交互作用

葉数と地下茎節間長の結果からは、シカとネズミの交互作用が認められた。葉数は、シカとネズミの両者の存在によって単独で想定される数以上に増加していた。シカ排除によってミヤコザサが地上部で活発に拡大している場合に、新稈を採食するネズミの影響が出やすくなると思われる。また、ネズミが地下茎の節間長に与える影響は、シカ排除の場合に顕著に認められた。上述のように、シカが地上部を採食するシカ非排除の場合には、ミヤコザサは地下茎を伸長させるため、ネズミの密度が一定であるならば、ネズミの採食が地下茎に与える影響は相対的に小さくなるであろう。したがって、ネズミの採食がミヤコザサの地上部と地下部に及ぼす影響は、シカの存否に対するミヤコザサの反応によって決まることを示している。

4.5 大台ヶ原の自然再生におけるミヤコザサの存在

大台ヶ原の自然再生において、シカ・ネズミとミヤコザサとの関係は、樹木実生の出現・生残という点で重要な検討事項の一つである。シカ非排除区では、ミヤコザサ現存量が少なく地表面が明るいために実生の発生が容易であり、また水分、養分、光をめぐる競争が少ないために実生の生残率が高くなると考えられる。反面、シカによる踏み付けや採食の影響も無視できず、地表面が空いているために気象条件の影響を受けやすい。つまり、シカは実生に対し、ミヤコザサ現存

量を少なく保つことで間接的にプラスの影響を、同時に、採食と踏み付けによって直接的にマイナスの影響を与えている。逆に、シカ排除区では、ミヤコザサが繁茂するために地表面は暗く、また水分、養分をめぐる競争は激しい。そのため、実生の発生、生残にとっては不利な条件であるが、実生がシカによる踏み付けや採食を受けることはない。一方、ネズミがミヤコザサに与える影響はシカに比べて小さいが、ネズミは地下部も採食するため、実生に対し、シカとは異なる影響をミヤコザサを介して間接的に与える。また、ネズミは実生に対し、種子採食を通じて直接的にマイナスの影響を与えると同時に、種子散布を通じて直接的にプラスの影響を与えている。

今回の調査の結果、シカ非排除・ネズミ非排除区のミヤコザサ T-R 率は、従来一般的な値として考えられてきた Oshima^{12,13)}の値に近く、地上部と地下部のバランスが取れていることを示した。これはミヤコザサが長年にわたるシカによる採食適応した結果であり、大台ヶ原のシカ密度とミヤコザサは、現在、相互作用によって平衡状態にあると考えられた。一方、シカ排除区では、ミヤコザサ地上部現存量はその生産力の高さによって回復が認められた。同実験区で採食圧を排除した 5 年後に当たる 2001 年には、シカ排除区でのミヤコザサ現存量の回復が止まったことが報告されており⁵⁾、その後、地下部の回復もいずれは止まり、シカ密度とミヤコザサが新たな平衡状態に達すると考えられる。シカ密度を変化させればミヤコザサ密度も変化することから、あるミヤコザサ密度を維持するための特定のシカ密度が存在すると考えられる。樹木実生の発生・生残にとって最適なミヤコザサ密度がわかれば、そのミヤコザサ密度を維持するためにシカ密度をコントロールすることも可能となる。さらに、シカ、ネズミ、ミヤコザサと他の生態系構成要因、具体的にはシカ、ネズミ以外の草食哺乳類、肉食哺乳類、昆虫類、鳥類、低木類、草本類、気象条件、土壌条件との間に及ぼしあう影響を調べることで、大台ヶ原森林下層部における生態系の相互作用が解明でき、自然再生に向けて各構成要因をどうコントロールすべきかの指針が得られるであろう。

5. まとめ

大台ヶ原のブナ-ウラジロモミ-ミヤコザサ群落において、ニホンジカとネズミ類が、ミヤコザサ地上部、地下部の形態、現存量に与える影響を野外操作実験によって調査した。その結果、以下のことが示された。

- 1) シカの採食を受けているミヤコザサは地上部が矮小化し、現存量が小さかった。一方、地下茎は細長く、現存量は大きかった。その結果、シカの採食を受けたミヤコザサは、地上部では稈数を増やすことで、また地下部では投資を増大して地下茎を広げることで、シカの採食に積極的に適応していると考えられた。
- 2) ネズミの採食を受けているミヤコザサは、地下茎の節間長が短かったが、ネズミがミヤコザサに与える影響はシカほど大きくなかった。

- 3) 採食を受けていたミヤコザサは、採食圧の排除によって回復する際に、まず地上部に投資すると考えられた。しかし、地上部の回復は、3年10ヶ月では十分に行われないことが示唆された。継続調査からは、採食圧を排除した5年後にミヤコザサ地上部現存量の回復が止まったことが報告されている。今回の研究からは、ミヤコザサが、採食圧排除後3~4年で地下部への投資を開始したことが示唆されたが、以後の地下部の動向については、地下部の継続調査の報告を待ちたい。
- 4) 本論文で調査したニホンジカ、ネズミ類がミヤコザサに与える影響に加え、今後、大台ヶ原森林下層部の生態系を構成する各生物間、各要因間の相互作用を調査することが必要である。それらの結果を合わせることにより、森林下層部の生態系動態についてのシミュレーションモデルを構築することが可能であり、自然再生に有効な生物管理技術についての提案を行えるであろう。

謝辞：本研究の実施にあたっては、森林総合研究所関西支所の伊東宏樹氏、古澤仁美氏（当時）をはじめとするみなさまにご理解、ご協力をいただいたほか、調査にあたっては京都大学大学院生の青木達司氏、寺井厚海氏等多数の大学院生諸氏に、解析にあたっては京都大学大学院農学研究科の長谷川尚史助手にご協力をいただいた。ここに厚くお礼申し上げる。

引用文献

- 1) 県和一・鎌田悦男 (1979) 数種在来イネ科野草の生態特性と乾物生産 I. ミヤコザサ群落の生育環, 日本草地学会誌, 25(2): 103-109.
- 2) 古澤仁美・日野輝明・金子真司・荒木誠 (2006) 大台ヶ原においてニホンジカとミヤコザサが表層土壌の温度・水分環境に及ぼす影響. 森林立地, 48: 91-98.
- 3) 日野輝明・古澤仁美・伊藤宏樹・上田明良・高畑義啓・伊藤雅道 (2003) 大台ヶ原における生物間相互作用にもとづく森林生態系管理. 保全生態学研究, 8: 145-158.
- 4) Ito, H. and Hino, T. (2004) Effects of deer, mice and dwarf bamboo on the emergence, survival and growth of *Abies homolepis* (Piceaceae) seedlings. Ecological Research, 19: 217-223.
- 5) Ito, H. and Hino, T. (2005) How do deer affect tree seedlings on a dwarf bamboo dominated forest floor? Ecological Research, 20: 121-128.
- 6) 環境省自然環境局近畿地区自然保護事務所 (2005) 大台ヶ原自然再生推進計画, 環境省自然環境局近畿地区自然保護事務所, 121 pp.
- 7) 苅住昇 (1969) ササ類の地下部の構造. 富士竹報, 14: 27-40.
- 8) 河原輝彦・佐藤明・只木良也 (1977) ササ群落に関する研究 (II) ミヤコザサの現存量および生産構造の季節変化. 日本林学会誌, 59: 253-254.
- 9) Maeji, I., Yokoyama, S. and Shibata, E. (1999) Population Density and Range Use of Sika Deer, *Cervus nippon*, on Mt. Ohdaigahara, Central Japan. Journal of Forest Research, 4: 235-239.
- 10) 三浦慎悟 (1997) 偶蹄目 ARTIODACTYLA. 「レッドデータ 日本の哺乳類」(川道武男 編), 文一総合出版, 129, 132 pp.
- 11) Okuda, T. and Nakane, K. (1990) Effects of Deer Browsing on the Early Stage of Pyrogenic Succession on Miyajima Island, Southwestern Japan. Ecological Research, 5: 353-366.
- 12) Oshima, Y. (1961 a) Ecological Studies of Sasa Communities I Productive Structure of some of the Sasa Communities in Japan. Botanical Magazine, Tokyo, 74: 199-210.
- 13) Oshima, Y. (1961 b) Ecological Studies of Sasa Communities II Seasonal Variations of Productive Structure and Annual Net Production in Sasa Communities. Botanical Magazine, Tokyo, 74: 280-290.
- 14) 佐藤大七郎・堤利夫 (1978) 樹木 形態と機能, 文永堂, 1079 pp.
- 15) 関根達郎・佐藤治男 (1992) 大台ヶ原山におけるニホンジカによる樹皮の剥皮. 日本生態学会誌, 42: 241-248.
- 16) 塩谷克典 (1996) アカネズミとヒメネズミ, 「日本動物大百科(1)ノ哺乳類 I」(川道武男 編), 平凡社, 95-97 pp.
- 17) 柴田勲弼・片山紀一・片岡晴夫 (1984) 大台ヶ原山でみられたニホンジカによる原生林の被害について. 奈良植物研究, 7: 1-6.
- 18) Shibata, E., Saito, M., and Tanaka, M. (2008) Deer-proof fence prevents regeneration of *Picea jezoensis* var. *hondoensis* through seed predation by increased woodmouse populations. Journal of Forest Research, 13: 89-95.
- 19) 柴田昌三 (1987) 植栽初期におけるクマザサとオカメザサの地下茎の伸長. 発達, 造園雑誌, 5: 84-89.
- 20) 柴田昌三 (1988) 小型竹笹類の相対照度の違いによる生育差に関する研究. 造園雑誌, 5: 138-143.
- 21) 島田卓哉 (2002) ヒメネズミの越冬と餌条件との関連. 森林総合研究所所報, 451: 6-7.
- 22) Shimoda, K., Kimura, K., Kanzaki, M. and Yoda, K. (1994) The regeneration of pioneer tree species of Sika deer in an evergreen oak forest. Ecological Research, 9: 85-92.
- 23) 鈴木貞雄 (1978) 日本タケ科植物総目録, 株式会社学習研究社, 206-207 pp.
- 24) 高槻成紀 (1996) シカと植生の関係. 「日本動物大百科(2)ノ哺乳類 II」(伊沢紘生・粕谷俊雄・川道武男 編), 平凡社, 117 pp.
- 25) Takatsuki, S. and Gorai, T. (1994) Effects of Sika deer on the regeneration of a *Fagus crenata* forest on Kinkazan Island, northern Japan. Ecological Research, 9: 115-120.
- 26) 田中美江・斎藤麻衣子・大井圭志・福田秀志・柴田勲弼 (2006) 大台ヶ原におけるササの繁殖とネズミ類の生息状況 特に防鹿柵の設置と関連づけて. 日本森林学会誌, 88: 348-353.
- 27) 寺井裕美・柴田昌三 (2002) ミヤコザサの維持と樹木実生の更新にエゾシカの採食が与える影響. 京都大学森林研究, 74: 77-86.
- 28) 横山昌太郎・柴田勲弼 (1997) ニホンジカと森林の共存をめざして 大台ヶ原の場合. 個体群生態学会会報, 54: 79-84.
- 29) Yokoyama, S. and Shibata, E. (1998) The effects of sika-deer browsing on the biomass and morphology of a dwarf bamboo, *Sasa nipponica* Makino et Shibata, in Mt. Ohdaigahara, central Japan. Forest Ecology and Management, 103: 49-56.

(2008. 10. 29 受理)