

特集 ニホンジカの森林生態系へのインパクト—芦生研究林

論 文

芦生研究林におけるニホンジカ (*Cervus nippon*) の採食による
チマキザサ (*Sasa palmata*) 群落の衰退について

田中 由紀*・高槻 成紀**・高柳 敦***

Decline of *Sasa palmata* community by grazing of Sika deer
(*Cervus nippon*) at Ashiu Research Forest Station

Yuki TANAKA, * Seiki TAKATSUKI** and Atsushi TAKAYANAGI***

ニホンジカ (*Cervus nippon*) の採食による植生変化が近年目立つようになった京都大学芦生研究林において、2002年から2003年にかけて、ニホンジカの採食とササ群落の衰退の関係を調査した。糞分析を行い、ニホンジカの餌資源としてのササの重要性を調べた。また、シカによる葉の被食、稈の枯死の程度を調べ、地形条件との関係を調べた。さらに、積雪期に踏査を行い、ササの衰退と積雪分布の関係を調べた。シカの糞内容物に占めるササの割合は年間を通じて20~50%であり、特に冬期に高かった ($54.12 \pm 16.73\%$)。ササの葉の被食と稈の枯死は、緩傾斜、高標高、尾根部において多かった。また、積雪が少なく融雪が早い地点でササ群落の衰退が進み、積雪が多く融雪の遅い地点で衰退の程度が小さい傾向が見られた。以上より、シカの採食によるササ群落の衰退地の分布は地形条件と積雪分布に強く影響を受けることが示唆された。その背景には、シカが緩傾斜の尾根部のような採食行動をとりやすい地形条件を選択してササ群落を採食すること、特にシカにとってササが重要である積雪期には、積雪の少ない地点を集中的に採食することが考えられた。

キーワード：ササ、シカ、採食、積雪、地形条件、GIS

Recently, the effects of Sika deer (*Cervus nippon*) grazing have changed vegetation in Ashiu Research Forest Station, Kyoto in western Japan. In this forest, we studied the relationships between Sika deer grazing and the decline of *Sasa* spp. distribution from 2002 to 2003. We investigated the food habits of Sika deer by fecal analysis method. We surveyed the relationships between the terrain attributes and the ratio of eaten *Sasa* leaves and dead culms, and the relationships between snow distribution and the decline in *Sasa* spp. distribution. The fecal analysis showed that the proportion of *Sasa* in the feces was great all year round and was highest during winter ($54.12 \pm 16.73\%$). This indicates that *Sasa* was an important food plant for Sika deer, particularly during winter. Heavy grazing of *Sasa* leaves and dead culms were observed in the gentle terrain at high elevation or on ridges. Further, *Sasa* decline was more marked at shallow snow places than deep snow places. We concluded that decline of *Sasa* was caused by Sika deer grazing and that grazing intensity on each community was strongly affected by topography and by the snow depth.

Key words: *Sasa palmata*, sika deer, grazing, snow, terrain attributes, GIS

1. はじめに

近年、日本全国でニホンジカ (*Cervus nippon*, 以下シカとする。) の採食による森林植生の変化が問題となっている (柴田ほか 1984, 梶 1993, TAKATSUKI and GORAI 1994, 北海道環境科学研究センター 1997, 山根 2003, 真田 2004, 矢原 2006, 藤木ほか 2006)。その中でも、シカの重要な食物であり、日本の林床に広く分布するササは、

シカの影響を大きく受けるとされる (Takatsuki 1983, 1986, Yokoyama et al. 1996)。例えば、神奈川県丹沢山地では、シカの採食の影響によるスズタケ (*Sasamorpha borealis*) 群落の大規模な衰退が報告されている (神奈川県 1997)。従来、こうした大規模なササ群落の衰退については、広範囲な衰退が目立つようになった後に調査が行われたものが多く、シカの採食によるササ群落衰退の過程はよく分かっていない。

本研究を行った京都大学フィールド科学教育研究セン

* 神奈川県環境農政部

** 麻布大学獣医学部

*** 京都大学大学院農学研究科森林科学専攻

* Environmental and Agricultural Department, Kanagawa Prefecture

** Department of Animal Science and Biotechnology, Azabu University

*** Graduate School of Agriculture, Kyoto University

ター芦生研究林（以下芦生研究林とする）でも、1990年代後半よりシカの採食による植生の衰退が見られるようになり、2000年頃からその影響が顕著となっている（福田 2001）。芦生研究林の林相は冷温帯林に属する落葉広葉樹林の天然林である（芦生研究林 HP）。林床には日本海側の多雪地に特徴的なチマキザサ (*Sasa palmata*) とチシマザサ (*Sasa kulirensis*) が広く分布しており、反芻動物による採食の影響を受け（田中 2002）、一部に衰退が観察されている。

ただし、2003年時点では芦生研究林内のササ衰退群落の分布は部分的に散在している状態であり、地域全体で面的に衰退が生じる段階にまで進んでいなかった。このことは、2003年時点の芦生研究林がササ群落の初期衰退過程であったことを示している。したがって、この時点における芦生研究林のササ群落の衰退状況を把握し、その衰退要因を分析しておくことは、シカの採食によるササ群落の衰退過程とそのメカニズムを解明する上で重要なことであると考えられた。

一般に、積雪はシカの行動を制限することが報告されている（梶 1981, 丸山 1981, Takatsuki 1992, Maeji et al. 1999, Nowicki et al. 2001）。しかし、積雪地におけるシカの生態に関する報告は少なく、積雪地における積雪分布とシカの採食によるササ群落の衰退の関係についてほとんど知られていない。芦生研究林は、日本海型気候下にあり、冬期の積雪が多いことから、本研究において、ササ群落の衰退分布様式と積雪との関係を検討する必要があると考えられた。そこで、積雪期における積雪分布とシカの生息状況を踏査によって調べた。

そこで、本研究では、芦生研究林内に生息するシカにとってのササの餌資源としての利用性を評価したうえで、芦生研究林内におけるササ群落の衰退分布様式を明らかにし、積雪条件や地形条件との関係からその分布様式を決定している要因について解明することを目的とした。

2. 材料と方法

2. 1. 調査地

調査は、京都府南丹市美山町にある京都大学フィールド科学研究教育センター芦生研究林（北緯 38° 18′ 東経 135° 43′；図 1）で行った。芦生研究林は面積 4185.6ha、研究林事務所構内（標高 365m）の年間降水量は 2,353mm、年間平均気温は 11.7°C である（京都大学フィールド科学研究教育センター 2007）。調査地は上谷と呼ばれる区域（133.75ha）にあり、北向き尾根が二つの谷（野田畑谷・枕谷）に挟まれた地形であり、標高 630m ~ 830m に位置する。積雪深は 2m 以上になることもあり、12 月半ば

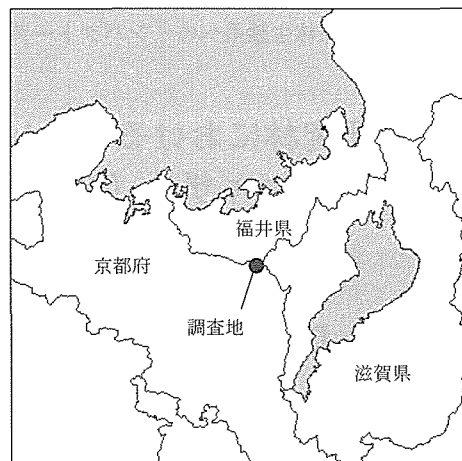


図 1 調査地位置図
Fig.1 Location of study area

から 4 月初めまで根雪に閉ざされている（京都大学フィールド科学教育研究センター 未発表）。調査地を含む 1,710ha は 1998 年から鳥獣保護区に指定され、現在狩猟や有害獣捕獲は行われていない。芦生研究林の林相は冷温帯林に属する落葉広葉樹林の天然林であり、主にブナ、ミズナラ、カエデ類等で構成されている。日本海型の冷温帯林に優占する林床植生のチマキザサ (*Sasa palmata*) とチシマザサ (*Sasa kulirensis*) が広く分布している。また、エゾユズリハ、ハイイヌガヤ等の多雪地域特有の植物が分布しており、日本海型の気候条件を反映している（京都大学フィールド科学教育研究センター HP）。

芦生研究林には、ニホンジカ (*Cervus nippon*, 以下シカとする) とニホンカモシカ (*Capricornis crispus*, 以下カモシカとする) が同所に生息している。2001 年から 2003 年にかけて毎年 12 月に行なわれた区画法によるシカ個体数調査では、シカの個体数は 2 ~ 10 頭 / km² と推定されている（高柳 未発表）。また、調査中にシカの日撃や痕跡は多く、一方でカモシカの痕跡等はなかった。このことから、芦生研究林の反芻獣による採食の影響は主にシカによるものと考えられる。

シカは多雪地には分布しないと言われてきたが（Takatsuki 1992）、芦生研究林では、1 年を通じて生息していることが確認されており（二村ほか 1997, 筆者ら観察）、年間を通じて採食による植生への影響を与えてきた。2000 年頃からは、低木類の衰退（福田 2001）や、樹皮剥ぎ、草本相の変化（石川 2003）など植生への影響が目立つようになっている。

2. 2. 方法

2. 2. 1. 糞分析による食性調査

シカにとってのササの利用性を評価するために、草食動物の食性分析の手法としてよく用いられる手法である

糞分析 (Stewart et al.,1967, 高槻 1983) を用いた。シカにとってのササの餌資源としての重要性は季節によって変化することが日本各地で報告されている (Takatsuki 1983, 矢部 1995, Yokoyama & Shibata 1998)。そこで糞分析は季節ごとに行い、季節間の比較を行った。本研究での糞分析は Takatsuki (1990) の手法に従って行った。

調査地において、シカの食痕のある植物の被食部位 (葉、茎、枝、樹皮等) を採取し、リファレンスプレバートを作成した。以後これを参考にして植物片の同定を行った。分析に供するシカの糞サンプルとして、2002年1月から12月にかけて、調査地で踏査中に発見した新しいシカの1糞塊から糞粒を20粒採取した。糞サンプルは各季節に20糞塊以上から採取を行い、分析まで-20℃で冷凍保存した。季節は4~6月を春、7~9月を夏、10~12月を秋、1~3月を冬として、4つに分け、各季節20糞塊ずつを糞サンプルとして分析に供した。各糞サンプルのうち10粒以上を0.5mmメッシュの篩の上で洗浄し、残った植物片を70%アルコールにつけて保存した。保存した植物片を適量取り出し、1mmメッシュの入ったスライドガラスにのせ、光学顕微鏡下で植物片が被った格子交点の数をカウンターで数え、分類群ごとに記録した。カウントは300点まで繰り返した。今回行なった分類の区分は「ササ」、「その他 (ササ以外)」の2区分である。これらの分類群は集計され、分類群毎の出現割合が算出された。

2. 2. 2. ササの衰退分布と地形条件の関係

調査地におけるササ群落の分布と衰退状況、地形条件を空間的に把握するため、調査地である北向き尾根全域 (133.75ha) を、地形図上で一辺50mグリッド535個に分割し (図2)、グリッド単位でササ群落の分布と衰退状況、傾斜角、方位、標高、累積流量について調べた。累積流量とは各グリッドに集積する雨量について計算したもので、その値が大きければ谷部、小さければ尾根部となる (村井 1991)。

ササ群落の分布と衰退状況については、2002年5月~12月にかけて、地形図と高度計で位置を確認しながら、全グリッドを見渡すことができるように踏査し、各グリッドにおいて目視により調査を行なった。調査項目は、ササの種類、ササの葉の被食程度、稈の枯死程度、ササの被度の4項目である。

ササの葉の被食程度は、調査グリッド内のササの葉半分以上に被食があるとき「多い」、それより少ない場合「少ない」とし、全て枯死していた場合「枯死」、分布がない場合「なし」とした。このササの葉の被食程度をシカによる採食強度の指標とした。シカの採食による稈の枯死程度を、シカの累積的な採食強度の指標とした。シ

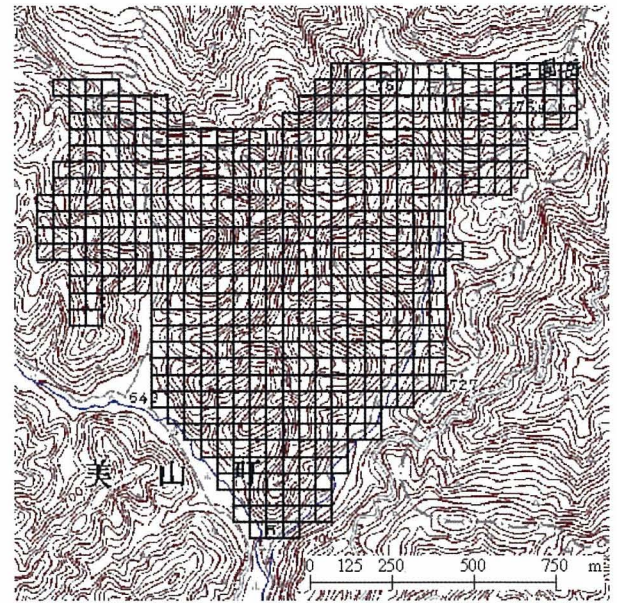


図2 踏査範囲

Fig.2 The Study area covered by 50m×50m grids

カの採食による稈の枯死程度は、調査グリッドで稈が半分以上枯死していた場合「多い」、それより少ない場合「少ない」、ササの分布がない場合「なし」とした。ササの被度については、調査グリッドで目視により50%以上をササが被覆している場合「多い」、50%より少ない場合は「少ない」とし、全ての稈が枯死もしくは分布していない場合は「なし」とした。

地形条件については、国土地理院の数値地図50mメッシュ (標高) データを用いた。このデータから、50m標高グリッドを作成して各グリッドについて傾斜角、方位、標高、累積流量を算出した。

以上のデータは、地図情報システム (GIS) 上でデジタル・マップ化された。デジタル・マップ化のために使用したソフトウェアは、ESRI社のArcGISエクステンション Spatial analystである。

2. 2. 3. 積雪分布とシカの生息状況の関係

調査地において、積雪期 (2003年1月22日・23日、2月13・14日、3月13・14日) と融雪期 (2003年4月15日) に、野田畑谷と枕谷の溪流沿いと尾根にルートを設定し積雪状況とシカの生息状況について踏査を行った。調査地内にある長治谷作業小屋での積雪観測データ (京都大学フィールド科学教育研究センター 未発表) から、2002年12月から2003年4月にかけての積雪状況は、過去12年間 (1991年から2003年) の平均と比較すると、積雪開始日は遅く、積雪が消えた日は早かった (表1 京都大学フィールド科学教育研究センター 未発表)。また最大積雪深はやや少なかった。しかし、シカの分布限界といわれている積雪深が50cm以上

表1 芦生研究林における積雪深データ (フィールド科学教育研究センター 未発表)
Table 1 Data of snow depth at Ashiu research forest (Field Science Education and Research Center Kyoto University unpublished).

年度 Year	積雪深50cm以上の日数 Days \geq 50cm of snow	最大積雪深 (cm) Maximum snow depth (cm)
1991-2003	79	172
2002-2003	97	131

(丸山 1981, Takatsuki 1992) だった期間は 97 日に渡り、過去 10 年間で大きな違いは見られなかった (図 3 京都大学フィールド科学教育研究センター 未発表)。このことから、調査期間における積雪によるシカへの影響は、過去 10 年間で比べて大きな違いはないと考えられた。1 月は野田畑谷沿い 1,924m で踏査を行った。2 月は 1 月のルートを含んだルートを設定し、野田畑谷沿い 2,408m, 枕谷沿い 2,591m で踏査を行い、踏査ルート上の任意の調査ポイントで記録した。3 月と 4 月については、1 月と 2 月のポイントを含んだほぼ同じルートで、それぞれ野田畑谷沿い 3,543m, 5,245m, 枕谷沿い 3,003m, 2,861m の踏査を行った。3 月と 4 月の調査は標高約 25m ごとにコンパスと地形図でポイントを記録し、同じポイントで調査を行った。踏査したルートの総延長は 21,575m であった。調査ポイントでは、2m の赤白ポールとコンバックスを用いて 5cm 括約で積雪深を測定し、ササが雪面上に現れているかどうか記録し、積雪深と各ポイントにおけるササ群落の状態を対応させた。各ポイントのデータから、ササの衰退と積雪深に関係があるかを検討した。

また、積雪期 (1 月～3 月) の踏査中に、シカを目撃、声、糞、足跡、食痕等の痕跡を発見した場合、地形図上

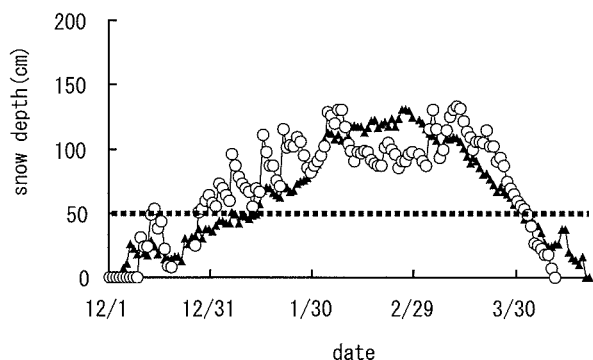


図3 気象観測地点における積雪深 (京都大学フィールド科学教育研究センター 未発表)

▲: 10年間の平均積雪深 (1991年-2003年), ○: 2002年-2003年の積雪深

Fig.3 Snow depth recorded at meteorological station (Field Science Education and Research Center Kyoto University unpublished).
▲: Mean annual snow depth between 1991 to 2003, ○: Snow depth from 2002 to 2003

にその位置を記録した。本調査中に発見された糞塊は全てシカのものであったことから、痕跡については全てシカのもののみとした。

2.2.4. 統計解析

糞分析によるササの出現割合に季節間変異の検定には、Kruskal Wallis 検定を用い、有意確率 5% で有意差が見られた場合には、引き続き Bonferroni 法を用い多重比較を行った。ササの衰退状況と地形条件との間の関係解析には、Mann Whitney U 検定を用いた。これらの統計解析に用いたソフトウェアは、SPSS 社の SPSS for Windows である。

3. 結果

3. 1. 糞分析による食性調査

2002 年の各季節においてササは約 20% 以上占めていた (表 2)。また、冬には 54.1% となり他の季節よりも有意に多かった (Kruskal Wallis 検定, $p < 0.05$)。

3. 2. ササ群落の衰退分布と地形条件の関係

ササは踏査を行なった 535 グリッド中 321 グリッドに分布していた (図 4a)。そのうち 319 グリッドにおいてチマキザサが優占していたが、チシマザサは 2 グリッドのみでしか優占していなかった。それゆえ以後の解析にはササの種の違いは考慮しなかった。

葉の被食割合、枯死稈の割合は調査地の北側の地域で多く、南側の地域で少ない傾向がみられた (図 4b,c)。被度はササが枯死していない 325 グリッドのうち、248 グリッドで被度が 50% 以上であり、ササが高い被度で分布していることが明らかになった (図 4d)。

葉の被食及び稈の枯死は、傾斜が緩やかで、標高が高く、累積流量が少ないところで有意に多いことが明らかになった (図 5, 6 Mann Whitney U 検定, $p < 0.05$)。ただし斜面方向との関連は認められなかった (図 5, 6 Mann Whitney U 検定, $p > 0.05$)。

3. 3. 積雪分布とシカの生息状況の関係

図 7 に 2003 年 1 月～4 月の積雪深の分布調査結果を

表2 2002年の各季節におけるシカの糞に含まれていた各植物片数割合(%平均値±標準偏差)
(異なる文字が付いている季節間はササの割合に有意差があったことをしめす.)

Table 2 The Proportion (means±S.D.) of *Sasa* in the deer feces in different seasons in 2002.
(Different letters within a category indicate significant differences among seasons.)

季節 season	植物片の割合 Proportion of <i>Sasa</i> fragment
	ササ <i>Sasa</i>
Winter (Jan. - Mar., 2002)	54.12±16.73 a
Spring (Apr. - Jun., 2002)	31.55±17.79 b
Summer (Jul. - Sep., 2002)	19.98±13.62 b
Autumn (Oct. - Dec., 2002)	35.19±17.92 b

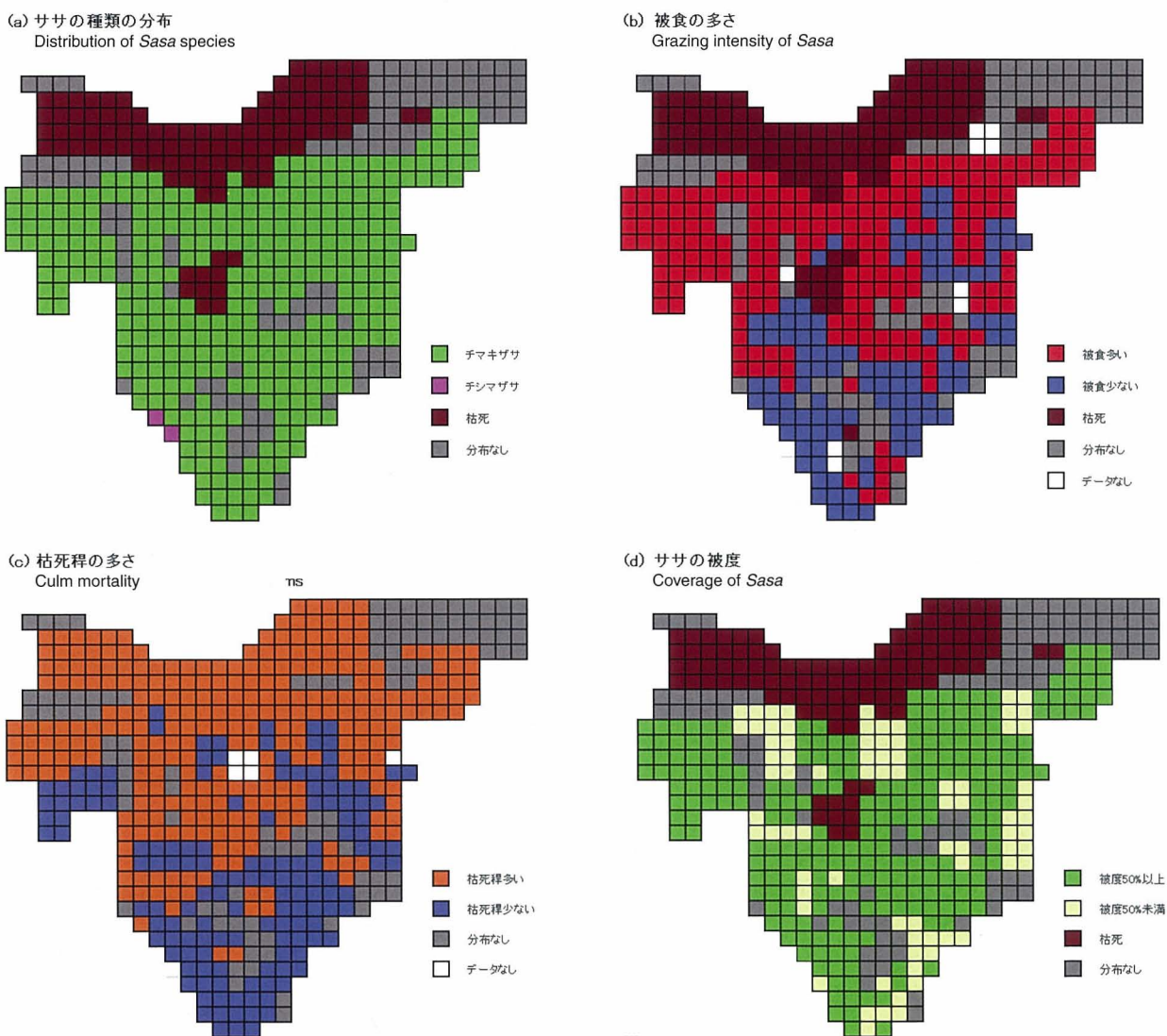


図4 踏査により得られた (a) ササの種類分布 (黄緑色:チマキザサ, 桃色:チシマザサ, 茶色:枯死, 灰色:分布なし), (b) 被食の多さ (赤色:被食多い, 青色:被食少ない, 茶色:枯死, 灰色:分布なし, 白色:データなし), (c) 枯死稈の多さ (オレンジ:枯死稈多い, 青色:枯死稈少ない, 灰色:分布なし, 白色:データ無し), (d) ササの被度 (黄緑色:50%以上, 黄色:被度50%未満, 茶色:枯死, 灰色:分布なし)

Fig.4 (a) Distribution of *Sasa* species (Yellow green : *Sasa palmata* peach : *Sasa kurilensis* brown : dead culms grey : no culms), (b) Grazing intensity of *Sasa* (red : more grazed leaves , blue : less grazed leaves, brown : dead culms grey : no culms, white : no data), (c) Culm mortality (orange: more dead culms , blue : less dead culms, grey : no culms, white : no data), (d) Coverage of *Sasa* (yellow green : $\geq 50\%$, yellow : $\leq 50\%$, black : dead or no culms, brown : dead culms, grey : no culms)

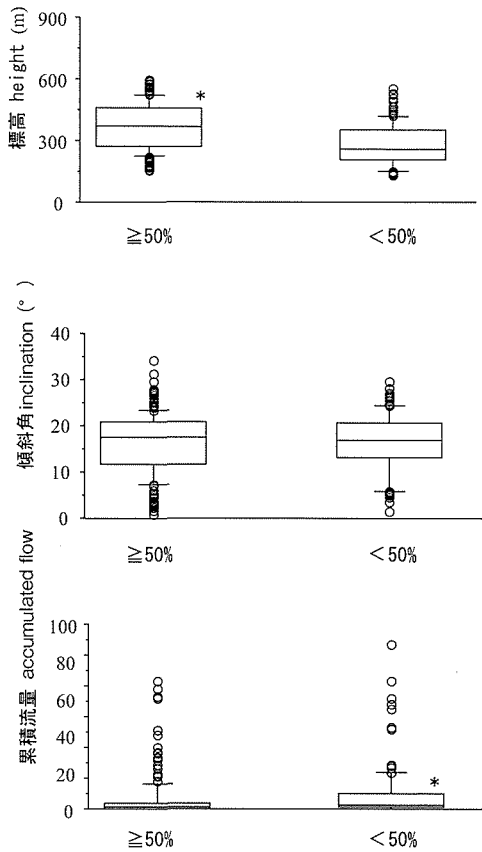


図5 ササ被食の多さの異なる群落間の地形条件の比較
 ≥ 50%はグリッド内の被食されている葉が50%以上あることを、< 50%はグリッド内の被食されている葉が50%未満であることを示す。*は有意差を示す (p < 0.05)
 Fig. 5 Relations between grazing intensity of *Sasa* and height (up), inclination (middle), and accumulated flow (down) * p < 0.05.

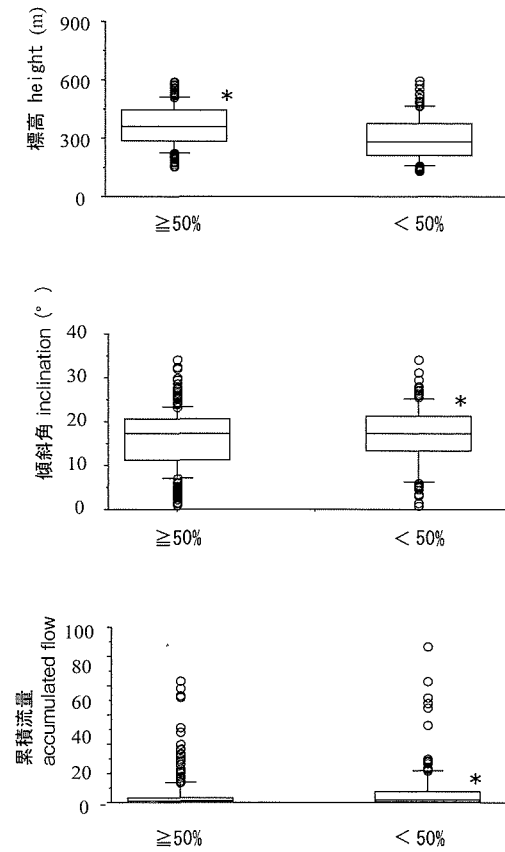


図6 枯死稈の多さの異なる群落間の地形条件の比較
 ≥ 50%はグリッド内の枯死している稈が50%以上あることを、< 50%はグリッド内の枯死している稈が50%未満であることを示す。*は有意差を示す (p < 0.05)
 Fig. 6 Relations between culm mortality and height (up), inclination (middle), and accumulated flow (down) * p < 0.05.

示す。1月は全調査ポイントである8カ所全てで積雪深が80~100cmあった。2月は積雪が増え、全調査ポイント40箇所のうち、積雪深が20cm以上50cm未満の箇所は1箇所、50cm以上100cm未満の箇所は23箇所、100cm以上の箇所は16箇所であった。調査地点が尾根部に偏っているため、簡単に比較はできないが、尾根部に積雪が少ない箇所の割合が多い傾向が見られた。3月は、全調査ポイント122箇所のうち、積雪が0cm以上20cm未満の箇所は12箇所、50cm以上100cm未満の箇所は23箇所、100cm以上の箇所は87箇所であった。積雪深が比較的浅い20~50cmの所はほとんどが尾根部であり、谷部ではほとんどのポイントで積雪深が100cm以上であった。4月は、全調査ポイント156箇所のうち、134箇所積雪がなかったが、枕谷の谷部(13箇所)と野田畑谷の一部(3箇所)に20cm以上の積雪が残っていた。1月から3月の調査では全てのポイントでササは雪に完全に埋もれていた。

図8に、1~3月におけるシカ生息痕跡調査の踏査ルート、発見した痕跡の種類と位置を示す。1月は調査範囲が狭いが足跡、食痕が多く見られ、シカの生息が確認された。2月は痕跡とともにシカの見撃もあった。3月は新雪のつもった直後であり、痕跡の発見は少なかった。1~3月を通じてシカの食痕が確認できたのは、樹皮、木本類の芽、ササの葉であった。ほとんどの痕跡は野田畑谷の溪流沿いで発見され、枕谷では積雪期における痕跡は発見されなかった。

4. 考察

4. 1. 糞分析による食性調査

シカの食性の調査方法としての糞分析法では、植物の種類やシカ個体の年齢・性別などによって植物の消化率が異なるため、必ずしも採食量を定量的に示しているとは言えない。しかし、ササは糞分析によりシカが採食す

る単子葉類、双子葉類及び針葉樹の葉や木質繊維などの内容物と確実に分類が可能であり、また糞分析では多くのサンプルを集めることができることから、糞の内容物における出現頻度から餌資源としての重要性や季節間における重要性の変化を調べるには妥当な手法だと判断されている (Takatsuki 1978). 糞分析の結果 (表 2) から、ササは年間を通じて採食されていることが明らかになった。出現割合をみるとササは全ての季節を通して約 20% を越えており、シカの餌資源としての重要性が示唆された。ササの出現割合を季節別に見ると、冬にその出現

割合が最大となり、シカにとってササは冬期に最も重要性が高いと言える。ササが一年を通してシカの餌資源となっていること、またその資源的重要性が冬期に高まることは、日本の他の冷温帯域の森林においても報告されている。例えば、東北地方の五葉山や近畿地方の大台ヶ原の冷温帯林では、糞分析の結果から、下層に優占するミヤコザサ (*Sasa nipponica*) が、他の餌植物が少ない春と冬に、糞中の出現割合が高いことが報告されている (Takatsuki 1986, Yokoyama et al. 1996). 関東地方の表日光の冷温帯林では、下層に優占するミヤコザサの糞中に

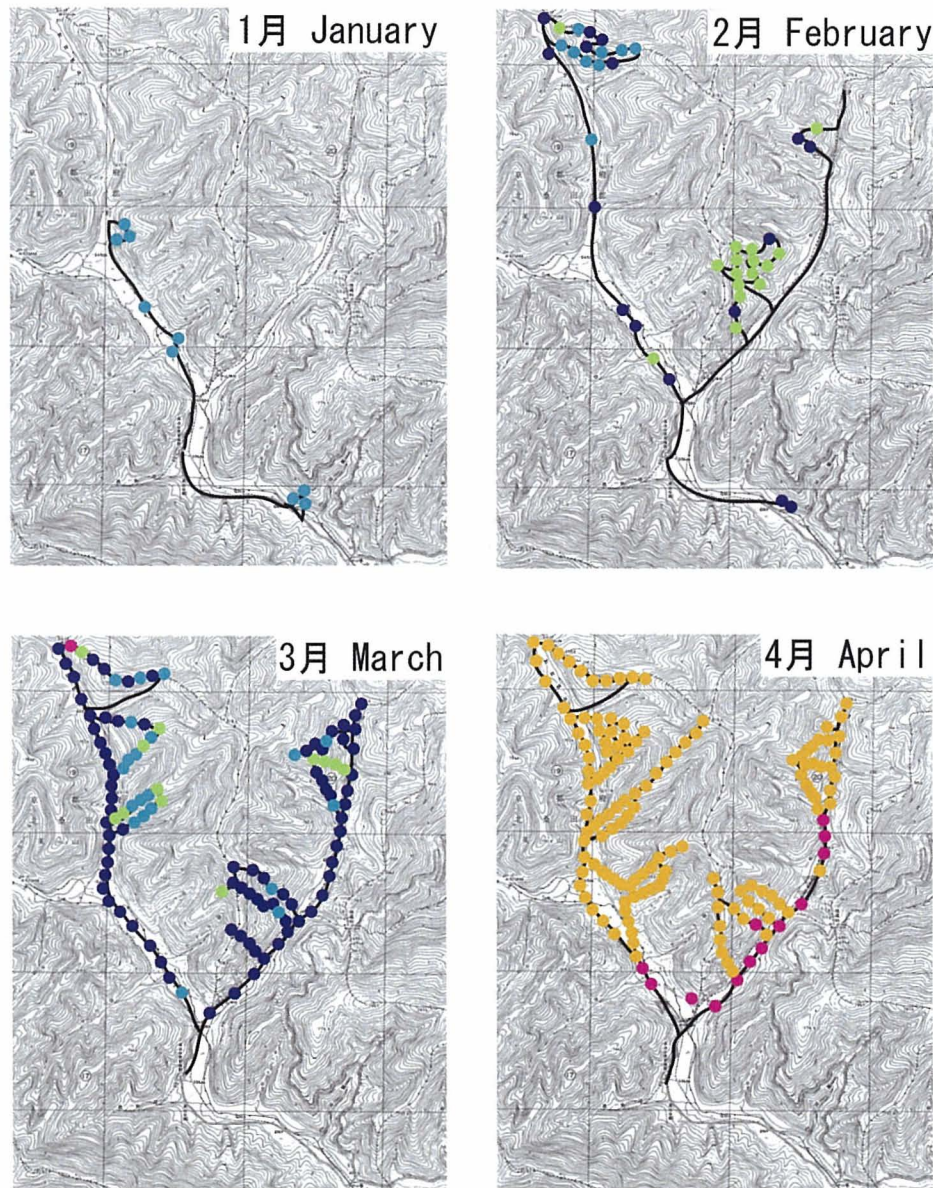


図7 1月から4月までの積雪深の分布
 実線は踏査ルートを示す。
 オレンジ色: 0cm 桃色: 20cm ≤ 黄緑色: from 20cm to 50cm 水色: from 50cm to 100cm 濃い青色: 100cm ≤
 Fig. 7 Distribution of snow depth from January to April, 2003. The solid lines are survey routes.
 Orange: 0 cm, peach: 20 cm ≤, yellow green: from 20 cm to 50 cm, light blue: from 50 cm to 100 cm, dark blue: 100 cm ≤

占める割合が、常に50%以上であり、特に冬期には80%近くであることが報告されている (Takatsuki 1983). また、北海道東部の針広混交林でも下層に優占するミヤコザサが年間を通じて採食され、冬期にその重要性が高まることが報告されている (Yokoyama et al. 2000).

これまでの研究では、冬期に餌資源としてササの利用度が増す理由としては以下のように考えられている。通常、シカはササより落葉広葉樹や双子葉草本類の枝葉に対する嗜好性が高い場合が多く、後者をより選択的に採食する傾向がある。しかし、冬期には落葉広葉樹の葉や

双子葉草本類の植物体は、落葉もしくは枯死してしまうため採食することができない。樹皮や枯れ葉、枝などは冬期でも採食することができるが、これらは栄養価が低いものが多く、餌資源としての価値は高くない。一方、ササの常緑の葉はこれらに比べて栄養価が高い (神奈川県 1997)。その結果、冬期の主要な餌資源としてササが選択されるものと考えられる (Takatsuki 1983)。

ところで、これまでの研究で冬期の餌資源としてのササの重要性が示されたのは、いずれも五葉山や大台ヶ原のような太平洋側の寡雪地域の冷温帯林であり、日本海

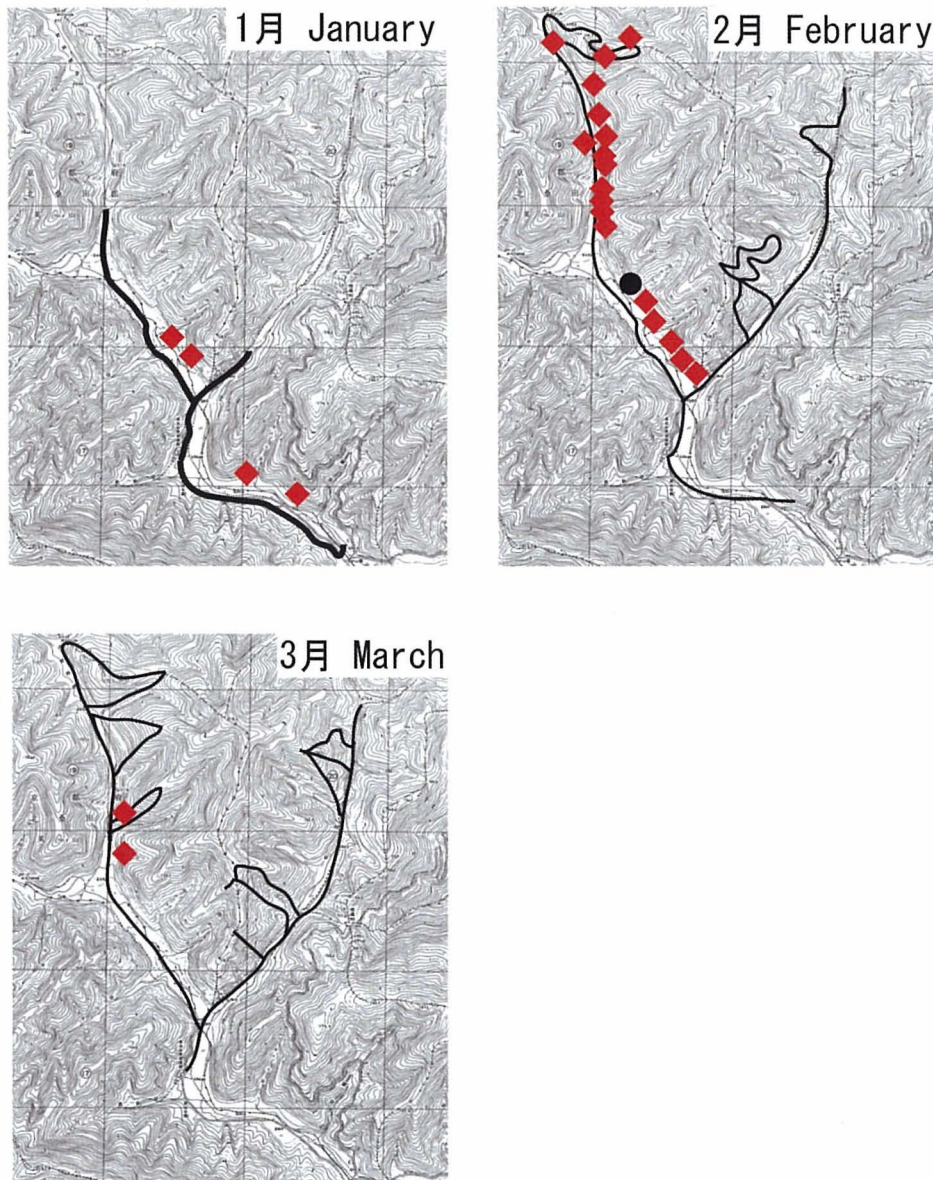


図8 1月から3月における発見できたシカの痕跡

◆：足跡・食痕・糞 ●：シカを目撃箇所

Fig. 8 Signs of sika deer found from January to March, 2003.

◆：footprints, bite marks or fecal pellets, ●：sighting of sika deer

側の多雪地域の冷温帯林に生息するシカの冬期の主要な餌資源について報告されたものはなかった。多雪地域では、積雪によりササが埋もれてしまうため、シカは冬期の餌資源としてササを利用することが困難になると考えられる。しかし、本研究の結果は、冬期に多量の積雪がある地域でも、冬期の餌資源としてササが重要な役割を担っていることを示唆している。

4. 2. ササの衰退分布と地形条件の関係

踏査の結果から、調査を行なった2003年時点ではササ群落の衰退分布はまだ部分的で、被度が50%以上の比較的健全な群落も相当面積存在したことが確認された。

調査地域の中で、ササ群落が面的に欠落していたのは北側の地域で、この地域では東西方向に帯状にササ群落が欠落した地域が広がっていた。これらの地域の中には、ササの枯死帯が広がっている地域とササ自体が確認されない地域が存在しているが、両地域は隣接しており、地形条件もよく似ていることから、両地域とも以前はササ群落が成立していたが、群落の枯死によりササ群落が消滅したものと推察された。

ササ群落の衰退分布と地形条件の関係についてみると、傾斜角が小さいところで被食が多い傾向があり、枯死が有意に多かった。また、標高が高いところでは、被食と枯死が多く、ササが衰退傾向を示した。調査地周辺の地形は幼年期地形であり、尾根部において緩やかな平原状の地形が広がっている。このような尾根部はシカにとって移動が容易であるため、好んで利用されやすいのかも知れない。また、調査地の低標高の谷部にはハイキングコースがあり、春から秋にかけて一般のハイカーや調査を行なう研究者の利用が多い。このようなハイカーや研究者と遭遇しやすい谷部を避けた結果、シカは無積雪期に高標高地域のササ群落を多く利用している可能性が考えられる。加えて、この地域の天然植生は尾根部を中心にアシウスギが高い優占度で出現する。アシウスギが優占する林分では、ブナが優占する林分に比べ林床の光環境が悪く、ササ群落の生産性が低いものと考えられる。そのため、シカの被食に対する耐性が低く、衰退しやすい可能性もある。

4. 3. 積雪期のシカの採食場所と積雪条件との関係

1月から4月に行なった調査地の踏査から、調査地の積雪期の積雪分布は谷部で多く、尾根部で少ない傾向があることが明らかとなった(図7)。一般にシカは積雪によって行動が制限されるとされている(Takatsuki 1992, Li et al. 2001)、特にニホンジカの場合、その形

態的特性から積雪が50cm以上存在する場合は、その行動は困難になることが推測されている(Takatsuki 1992)。調査地の踏査結果から、1月、2月の谷部の積雪は100cm以上の地点が多く、谷部を中心にシカの移動が制限されることが予想された。しかし、実際はこの期間におけるシカの食痕は野田畑谷の谷部を中心に観察された(図8)。

積雪期において食痕が観察された地点は、その大半が溪流沿いであった。1月、2月の調査から、野田畑谷や枕谷では、谷部を流れている溪流が冬期も凍結せずに水流が流れており、流路上には積雪がないことが観察された。野田畑谷では、谷部を中心に多数のシカの食痕が観察されたが、その多くは、流路の両側面に存在する積雪断面の下方に露出していたササで観察された。野田畑谷では、溪流沿いにシカの食痕が谷の出口から谷頭近くまで観察され、シカは積雪のない流路を上流に向かって移動することで谷の奥部まで移動し、ササを採食していることが推測された。

積雪期の調査において、傾斜角の大きい斜面ではシカの痕跡がまったく見られなかった。このような斜面では、溪流のような無積雪地も存在せず、積雪も50cm以上の場所が大半を占めるため、シカの利用は困難であり、積雪期のシカの採食場所としては不適であるものと推測された。一方、尾根の一部では2月、3月でも積雪深が20~50cmの所もあり、このような場所はシカが採食場所として利用しうる可能性があるものと考えられた。調査地周辺の地形は、尾根部と谷部の傾斜が緩やかであるが、それを結ぶ斜面は急傾斜である。また、谷部と尾根部の標高差は野田畑谷や枕谷の主谷の開口部に近づくほど大きく、したがって、主谷の開口部の近くにある尾根ほど、シカにとって谷部からのアクセスが困難であるものと予想された。一方、斜面の長さは、谷頭へ近づくほど短くなることから、シカが谷部の溪流の流路伝いに谷頭近くまで移動できる場合は、主谷の谷頭近くの尾根部は比較的アクセスが容易なものと推測される。実際に、積雪期の調査において、野田畑谷の谷頭近くの尾根部ではシカの食痕が観察された(図8)。このことから、シカは谷部の溪流を上流に向かって移動することで、積雪期において尾根部の積雪が少ない場所も採食場所として利用している可能性がある。

4. 4. 融雪期の積雪条件とササの衰退分布の関係

積雪は時間が経つにつれ積雪自身の重みによる沈降圧によって締まるため、融雪期になるとシカが雪面上を移動することは、新雪が断続的に降り積もる積雪期に比べ容易になるものと推測される。したがって、この期間に

なるとシカは積雪の深さによる行動の制限を受けにくくなるものと推測される。調査地近くの長治谷での観測から、調査地周辺の積雪が減少し消失に至ったのは、3月中旬から4月上旬の期間であった(図3)。したがって、この期間を調査地における融雪期と考えることができる。一方、調査地周辺において多くの植物が開葉を開始するのは4月中下旬以降である。融雪期にはまだシカの選好性の高い落葉広葉樹や枝葉や双子葉草本の植物体は開葉しておらず利用できない。それゆえ、融雪期には積雪期に引き続きササが主要な餌資源として選択されるものと考えられる。本研究における調査地での糞分析の結果から(表2)、融雪期を含む冬期と春期のシカの糞中に占めるササの割合は高く、融雪期における食物としての重要性が高いことが推察される。これらのことを考え合わせると、融雪期には融雪が早く進んでササ群落がいち早く雪面上に現れる場所が採食場所として優先的にシカに利用されるものと推測される。

融雪期に行なった踏査調査から、融雪は尾根部で早く、谷部の一部で遅いことが示唆された。3月中旬に行なった調査では、谷部では積雪深がまだ100cm以上の地点が大半であったが、尾根部では50cm未満の地点が2月に比べて大幅に増加していた。4月中旬に行なった調査では谷の一部ではまだ積雪が残っていたが、尾根部の全ての調査ポイントで積雪はなくなっていた(図7)。これは、例年よりも融雪期が早かったため、雪の融けやすい地形の積雪はほとんど消失したため考えられる。これらのことから調査地では、尾根部で融雪が早く進み、ササ群落がいち早く雪面上に姿を現す傾向を示すものと考えられた。一方、3月中旬に行なったシカの食痕分布調査は、新雪が積もった直後の調査であったため、シカの食痕を十分に見つけることができなかつた(図8)。したがって、調査地における融雪期のシカの食痕分布は明らかでない。しかし、無積雪期の踏査では、尾根部においてササ群落がシカの被食を強く受け、衰退あるいは消滅している場所が多くある傾向が認められたことは(図4)、シカが融雪期の尾根部においてササ群落を集中的に採食している可能性を示唆しているものと考えられる。

このようにシカが融雪の早い尾根部において融雪期にいち早く雪面上に現れたササを集中的に採食する現象は北海道でも観察されており(矢部 1995)、積雪地では、シカの採食による植生の衰退に融雪地の分布が大きく影響することが示唆された。

4. 5. まとめ

本研究によって、ササは多雪地域の冷温帯林においても冬期の主要な餌資源となっていることが明らかとなつ

た。また、積雪期のササの利用は、地形条件によって形成される積雪分布の影響を受けていることが示唆された。これは、シカは深い積雪によって行動を阻害されるため、積雪期にシカが利用可能なササ群落は、溪流沿いや積雪が少なく谷部からのアクセスのよい尾根部など局所的にしか存在しないためと考えられた。さらに、融雪期には尾根を中心に融雪がいち早く進んだところで、シカにとって利用可能なササ群落が広範囲に出現することから、他の餌植物が少ないこの時期に尾根部のササ群落がシカの集中的な採食を受けていることが考えられた。このように多雪地域の冷温帯林では、地形条件に応じた積雪分布の時間的・空間的変異がシカの採食行動に影響を及ぼし、ササ群落の衰退分布にも影響を与えていることが示唆された。

芦生研究林は、植生が大きく衰退しているシカの生息地である大台ヶ原(17.5~30.9頭/km², Maeji et al. 1999)、金華山島(60頭/km², Takatsuki 1994)、野崎島(40頭/km², 土肥 1998)、丹沢山(32.2頭/km², 神奈川県 1997)などと比べ、比較的シカの個体数密度は高くない。にもかかわらず、シカの利用しやすい条件下での植生の衰退が見られることが明らかになった。このことから、シカ個体数がそれほど多くない場所でも、シカの利用が集中するところから植生の衰退が拡大することが予測される。

北海道(梶ほか 1982)、岩手(高槻 2002)、丹沢(神奈川県 1997、山根ほか 1997)などでは、重要な食物であるササの大規模な衰退が観察され、それに伴うシカの食物不足やシカ個体群の質の低下が起こっている。また、そのような場所では同時に樹木の天然更新が阻害されるなどの大きな影響が見られている(Takatsuki and Gorai 1994, 北海道環境科学研究センター 2001)。芦生研究林では冬期にササが食物として重要な位置を占めていることから、芦生研究林においてもササの枯死の拡大が予想され、同様の問題が発生する可能性が高い。この意味で、本研究は、シカの生息密度数がそれほど高くない場所における植生の衰退のメカニズムの解明につながる可能性がある。

謝辞

本研究を進めるにあたり、石川県立大学生産資源環境学部環境科学科・菊澤喜八郎博士、京都大学大学院農学研究科森林生物学研究室・山崎理正博士に多大なご協力をいただいた。糞分析の手法については、元東京大学総合研究博物館のUdayani Rose Weerasinghe氏にご協力頂いたほか、ササ類について、京都大学大学院農学研究

科森林育成学研究室 柴田昌三博士にご指導いただいた。GISを用いた解析に際し、元京都府立大学大学院農学研究科森林計画学研究室の島崎浩二氏をはじめ学生諸氏には分析手法等についてご指導ならびにご助言をいただいた。京都大学芦生研究林の皆様には、調査に多大なるご協力を頂くとともに、芦生研究林内の積雪深データの提供にご協力頂いた。調査にあたっては、京都大学芦生研究林の皆様をはじめ、京都大学大学院農学研究科森林生物学研究室ほか多数の学生諸氏など多くの方のご協力を頂いた。本論文の執筆に当たっては、兵庫県立大学自然・環境科学研究所・藤木大介博士、九州大学大学院熱帯農学研究センター・宮沢良行博士、秋田県立大学生物資源科学部・井上みづき博士、京都大学大学院農学研究科森林生物学研究室・吉川徹朗氏に大変お忙しい中多くのご指導を頂いた。ここに感謝の意を表します。

引用文献

- 1) 土肥昭夫・遠藤晃・川原弘 (1998) 平成9年度小値賀地区野崎ダム影響評価調査報告書 九州大学
- 2) 藤木大介・鈴木牧・後藤成子・横山真弓・坂田宏志 (2006) ニホンジカ (*Cervus nippon*) の採食下にある旧薪炭林の樹木群集の構造について. 保全生態学研究 11: 21-34.
- 3) 福田淳子 (2001) 「大型植食動物の摂食がハイイヌガヤの生育に与える影響」 京都大学総合人間学部 卒業論文.
- 4) 北海道環境科学研究センター (1997) ヒグマ・エゾシカ生息実態調査報告書Ⅲ 北海道環境科学研究センター, 北海道.
- 5) 北海道環境科学研究センター (2001) 平成8~12年度重点研究報告書「エゾシカの保全と管理に関する研究」 北海道環境科学研究センター, 北海道.
- 6) 石川麻代 (2003) シカの採食下にある草本植生の現状-芦生演習林において- 京都大学農学部卒業論文
- 7) 梶光一 (1981) 根室標津におけるエゾシカの土地利用. 哺乳動物学雑誌, 8: 226-236.
- 8) 梶光一・矢島崇 (1982) 洞爺湖中島の植生とシカの食性 (II) -ササに注目した越冬地の評価-. 日本北支講, 31: 152-154.
- 9) 梶光一 (1993) シカが植生をかえる. 洞爺湖中島の例. (東正剛・阿部永・辻井達一編) 生態学からみた北海道. 北海道大学図書刊行会, 札幌. pp.242-249
- 10) 神奈川県 (1997) 「丹沢大山自然環境総合調査報告書」 神奈川県環境部.
- 11) 京都大学フィールド科学教育研究センター (2007) 演習林気象報告 (第14回) 2001-2005.
- 12) 京都大学フィールド科学教育研究センター森林ステーション芦生研究林ホームページ. <http://fserc.kais.kyoto-u.ac.jp/asiu/main.html>
- 13) Li, Y., Maruyama, N. and Koganezawa, M. (2001) Factor explaining the extension of the sika deer's range in Nikko, Japan. *Biosphere Conservation* 3: 55-69
- 14) Maeji, I., Yokohama, S., and Shibata, E. (1999) Population density and range use of sika deer, *Cervus nippon*, on Mt. Ohdaigahara, central Japan. *J. For. Res.* 4: 235-239
- 15) 丸山直樹 (1981) ニホンジカ *Cervus nippon* TEMMINCK の季節的移動と集合様式に関する研究. 東京農工大学農学部学術報告, 23:1-85.
- 16) 村井俊治 (1991) リモートセンシングデータと地形モデルを利用した洪水流出モデルの開発. 森林計画誌 17:113-120
- 17) Norwick, P., and Koganezawa, M. (2001) Densities and habitat selection of the sika deer and the Japanese serow in Nikko National Park, central Japan, as revealed by aerial censuses and GIS analysis. *Biosphere Conservation*, 3: 71-87.
- 18) 二村一男・中島皇・山中典和 (1997) 芦生演習林における野生動物の目撃記録. 京都大学演習林報告 30: 59-72
- 19) 真田勉 (2004) 平成16年夏 東京・奥多摩地域のシカ森林被害緊急調査. 森林技術 753: 12-17
- 20) 柴田徹式・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
- 21) Stewart, D. R. M (1967) Analysis of plant epidermis in faeces: a technique for studying the food preferences of grazing herbivores. *J. Appl. Ecol.* 4: 83-111
- 22) Takatsuki, S. (1978) Precision of fecal analysis: a feeding experiment with penned sika deer. *J. Mammal. Soc. Jap.* 7: 167-180.
- 23) Takatsuki, S. (1983) The importance of *Sasa nipponica* as forage for sika deer (*Cervus nippon*) in Omote-Nikko. *Jap. J. Ecol.* 33: 17-25
- 24) 高槻成紀 (1983) 草食獣のフン分析 (1) 他の食性分析法との比較. 哺乳類科学 第45号: 1-6
- 25) Takatsuki, S. (1992) Foot morphology and distribution of Sika deer in relation to snow depth in Japan. *Ecol. Res.* 7: 19-23
- 26) Takatsuki, S. and Gorai, T. (1994) Effects of sika deer on the regeneration of a *Fagus crenata* forest on Kinkazan Island, northern Japan. *Ecol. Res.* 9: 115-120
- 27) 高槻成紀 (2002) 五葉山のシカ調査報告書 (1998-2001)
- 28) 田中由紀 (2002) ニホンジカ (*cervus nippon*) の摂食が及ぼすササへの影響 京都大学農学部卒業論文.
- 29) 矢部恒晶 (1995) 野生動物の生息地管理に関する基礎研究-知床半島におけるエゾシカの生息地利用形態と食性変化- 北海道大学農学部演習林研究報告 52: 115-180
- 30) 矢原徹一 (2006) シカの増加と野生植物の絶滅リスク. (湯本貴和・松田裕之編) 世界遺産をシカが喰う: シカと森の生態学. 文一総合出版. 東京. pp168-187
- 31) 山根正伸, 古林賢恒, 羽太博樹 (1997) 丹沢山のズブケ退行地域におけるニホンジカの越冬期の生息地利用. *Wildlife Conservation Japan* 2: 185-193
- 32) 山根正伸 (2003) ニホンジカ被害問題に残されている課題. 神奈川県丹沢山地の経験から. *森林科学* 39: 35-40.
- 33) Yokoyama, M., Kaji, K., and Suzuki, M. (2000) Food habits of sika deer and nutritional value of sika deer diets in eastern Hokkaido, Japan. *Ecol. Res.* 15: 345-355.
- 34) Yokoyama, S. and Shibata, E. (1998) The effects of sika-deer browsing on the biomass and morphology of a dwarf bamboo, *Sasa nipponica*, in Mt. Ohdaigahara, central Japan. *For. Ecol. Manage.*, 103: 49-56.

(2008年6月26日受理)