

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

京都府の多雪地におけるニホンジカ *Cervus nippon* Temminck による
ハイイヌガヤ *Cephalotaxus harringtonia* var. *nana* の採食にみられる
積雪の影響

福田 淳子*・高柳 敦**

Influence of snow cover on browsing of *Cephalotaxus harringtonia* var. *nana* by *Cervus nippon* Temminck in heavy snow region in central Japan

Atsuko FUKUDA* and Atsushi TAKAYANAGI**

近畿地方の日本海側に位置する京都大学芦生フィールドステーションにおいて、ニホンジカ (*Cervus nippon* Temminck) の採食が常緑低木であるハイイヌガヤ (*Cephalotaxus harringtonia* var. *nana*) の生存に及ぼす影響と、採食と積雪の関係を調べた。調査地内の 87 地点を 5km に渡って踏査し、ハイイヌガヤの被度および分布を記録した。また、ハイイヌガヤ群落にコドラートを設け、地上茎の生死と食痕の地上高および被食時期を記録した。調査地におけるハイイヌガヤの分布と被度は 1984 年以降の 20 年間で劇的に低下していた。調査対象とした地上茎には多数の食痕が観察され、2000 年から 2004 年の間にほとんどの地上茎が枯死した。枝葉は無雪期にも積雪期にも採食されていたが、特に積雪期にニホンジカが通常採食できない高さの枝葉も採食されることが明らかになった。積雪期にハイイヌガヤが集中的に採食された原因は、常緑低木であること、地上茎が雪の重みでしなり低く下がっていたこと、分布地が谷部で、川沿いに移動するニホンジカの積雪期の行動ルートと重なっていたことだと考えられた。

キーワード：採食、常緑低木、積雪、ニホンジカ、ハイイヌガヤ

In Ashiu field station, Sea of Japan region in central Japan, we investigated the effects of deer browsing on the survival of evergreen coniferous shrub species, *Cephalotaxus harringtonia* var. *nana*, focusing on the relationship between deer browsing and snow cover. We monitored the distribution of *C. harringtonia* and recorded the coverage at 87 points along 5km transect. Further, we established five quadrats in the study site and recorded the survival of the ramets and periodically checked bite marks and its vertical height. Coverage of *C. harringtonia* drastically declined, or otherwise disappeared between 1984 and 2004. Many bite marks were observed on the study ramets and most ramets died between 2000 and 2004. Shoots were browsed both in snowless season and snowy season. Though shoots at high vertical positions were less browsed in snowless season, many of these shoots were browsed in snowy season. Based on our findings, we concluded that severe browsing during snowy season was attributed to the ecological feature of *C. harringtonia*; (1) they retained leaves during snowy season, (2) they bent down by snow pressure and shoot vertical height was low and (3) they were distributed along valleys which deers frequently visited by moving along the nearby streams.

Key words: Browsing, *Cervus nippon*, *Cephalotaxus harringtonia*, evergreen shrub, snow cover.

1. はじめに

冬期の積雪は、日本に生息するニホンジカ *Cervus nippon* Temminck (以下シカ) の生態に強く影響する。従来、シカは積雪深が 50cm を越えたと行動が制約されるため、積雪の多い地域には分布しにくい、あるいは冬季に積雪の少ない地域へ移動すると言われてきた (丸山

1981, TAKATSUKI 1992)。したがって、本州日本海側の多雪地域においてはシカが生息することは難しいといわれ、その生態や採食による植生への影響についてはこれまでほとんど報告がなかった。

しかし近年、積雪の多い地域にもシカの生息と越冬が複数年にわたって確認された (高柳, 未発表)。積雪期には、地上高の低い草本植物や低木が雪に覆われ、また

* 京都大学大学院農学研究科森林科学専攻／現在の所属：福岡県農林水産部森林保全課

** 京都大学大学院農学研究科森林科学専攻

* Graduate School of Agriculture Kyoto University Forest / Conservation Division, Department of Agriculture, Forestry and Fisheries, Fukuoka Prefecture

** Graduate School of Agriculture, Kyoto University

落葉性植物の葉がなくなるため、シカにとって採食可能な餌資源は極端に少なくなる。そのため、積雪地でのシカの越冬は、樹皮剥ぎなど高木への食害とともに、採食可能な特定の常緑植物への食害を引き起こすと考えられる。

本研究をおこなった京都大学芦生フィールドステーションでは、2000年～2003年の積雪期における現地調査の結果、標高が高く積雪が多い場所でもシカが越冬していることが確認された（筆者ら観察）。また、1990年代後半から大型食植動物によると考えられる植物の被食や樹皮剥ぎが顕著になった（筆者ら観察）。食害を受けた木本植物のうち、林床の優占種であったハイイヌガヤ（*Cephalotaxus harringtonia* var. *nana*）には著しい食害と枯死が観察されている。特にシカの採食可能な高さより高い部位にも食痕が観察される地上茎が数多く認められた。シカの採食可能な高さよりも高い部位までハイイヌガヤが食害を受け、群落全体が衰退した過程については不明な点が多い。

筆者らは、ハイイヌガヤが多雪地に適応したイヌガヤの生態変種の常緑低木であり（佐竹ら 1989）、積雪時には雪の重みで幹が倒伏するという性質に着目した。積雪期に倒伏したハイイヌガヤの地上高は、無雪期と比べて低くなると考えられる。そこで筆者らは仮説として、無

雪期にはシカが採食できない高さのハイイヌガヤの枝葉も、積雪期にはシカの採食可能な高さにまで低くなり、その結果採食されているのではないかと推察した。

本研究では、上記の仮説を検証するため、(1)過去と現在のハイイヌガヤの分布状況の比較、(2)ハイイヌガヤ個体の被食箇所の上高と被食時期の関係、の2点について調査・検証をおこない、ハイイヌガヤ群落の衰退と積雪期の被食との関連を調べた。

2. 材料と方法

2. 1. 調査地

本研究は京都府南丹市美山町にある京都大学芦生フィールドステーション（35°18' N, 135°43' E, 標高 355m～959m）内の標高 640m から 670m の谷で行われた（Figure 1）。林相はトチ、ミズナラ、ミズキなどの落葉広葉樹林で、一部に植栽されたスギが混じる。調査地から 5.3 km 離れた研究林事務所（標高 356m）における 1971 年～2002 年の年平均気温は 11.7℃、年間降水量は 2352.8mm である。調査地付近の年平均気温はこれより 2℃ ほど低く、降水量も 400 mm 程度多いと推測される（京都大学演習林気象年報 2002）。

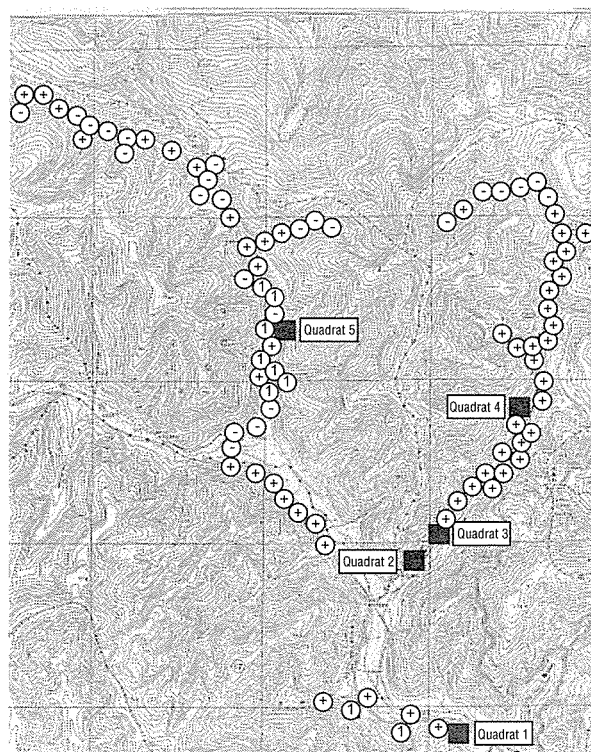


Figure 1. Map of this study site. Closed squares show the locations of five quadrats. Crosses, bars and numbers indicate the observation points and the coverage-levels of *C. harringtonia* var. *nana* in this study ($n=87$).

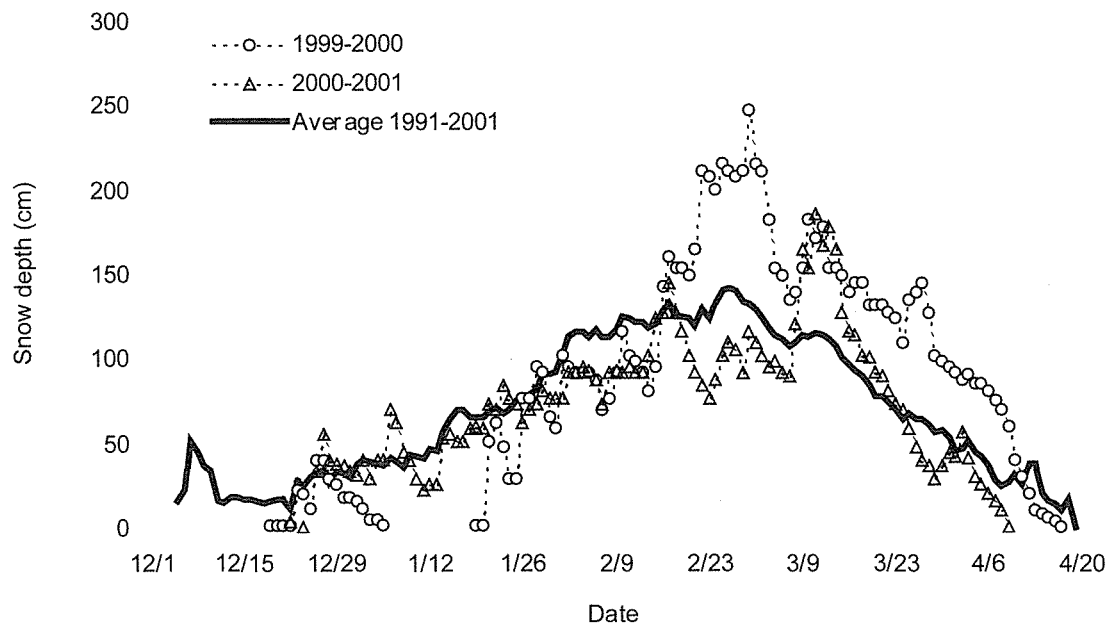


Figure 2 .Snow depth at the meteorological station of Ashiu Research Forest during two winter periods (1999-2000 and 2000-2001) and the average snow depth in recent 10 years (1991 to 2001).

調査地付近の気象観測点（長治谷）における積雪深の季節変化を Figure 2 に示した（芦生研究林気象観測データ）。1991 年～2001 年の平均で、最大積雪深は 181.3m, 50cm 以上の積雪があった日数は 70.1 日であった。調査を始めた直前の 1999 年から 2000 年にかけての積雪は平均より多く、2000 年から 2001 年にかけての積雪は平均より少なかった（Figure 2）。

本研究期間中に 3 回行った区画法（田中ら 2008）による大型植食動物の生息密度調査結果では、本調査地のシカ生息密度はそれぞれ 7.46～10.66 頭/km² (2001 年), 2.82～6.59 頭/km² (2002 年), 1.83～2.29 頭/km² (2003 年) であった（筆者ら 未発表）。また、ニホンカモシカ *Capricornis crispus*（以下カモシカ）の生息密度はそれぞれ観察なし（2001 年）, 0.94～1.83 頭/km² (2002 年), 0.92 頭/km² (2003 年) であった。カモシカの生息は確認されているものの、本調査期間中に調査地付近で発見された糞塊や目撃例は冬期も含めてほとんどシカのものであったことから、本調査で観察された食痕はほとんどシカのものであり、カモシカの採食による影響は微少であると仮定した。

2. 2. 材料

シカによる採食の影響を調査したのは、イヌガヤ科の常緑低木ハイイヌガヤ *Cephalotaxus harringtonia* var. *nana* である。ハイイヌガヤは本州、四国、北海道の日本海側に分布するイヌガヤ *Cephalotaxus harringtonia* の

生態変種であり、多雪地帯に適応して匍匐する性質をもつ（佐竹ら 1989）。葉にはアルカロイドを含み（MORITA et al. 2002）、シカに採食されにくい種であると考えられている（KOBAYASHI et al. 2002, ZHANG et al. 2000）。洞爺湖中之島では、ハイイヌガヤはエゾシカ *Cervus Nippon* var. *jessoensis* に採食されなかったため分布を拡大していたが、他の植物が食べ尽くされエゾシカの餌が欠乏するようになってからは採食されるようになったことが報告されている（TAKAHASHI and KAJI 2001）。なお、本種は萌芽更新するため個体（genet）の区別が困難であることから、本研究では地上茎（ramet）を観測の単位とした。

2. 3. 調査方法

2. 3. 1. 分布調査

長山が 1984 年に行ったハイイヌガヤ分布調査の方法を踏襲し、ハイイヌガヤの分布と被度を調べた（長山 1985）。二つの谷を計約 5km に渡って踏査し（Figure 1）、長山の調査地点のうち 87 地点において 50m × 50m の範囲内のハイイヌガヤの被度を 7 段階で記録した（Table 1）。分布調査は、2000 年 12 月 7 日及び 10 日と 2004 年 4 月 10 日におこなった。

2. 3. 2. 生存地上茎数調査

分布調査の範囲内外に存在するハイイヌガヤのまとまった群落 5 地点を対象に、それぞれ 100 m² のコドラート（No.1～5）を設け、コドラート内の地上茎の生死とサイズの記録をおこなった（Figure 1）。コドラート内

Table 1. The evaluation of 87 observation points (50 x 50m) along 5km valley of the study site. The criterion of the evaluation follow those in Nagayama (1985), which was carried out in the same observation points.

Symbol	被度
-	存在しない
+	被度が低い(0~1%)および個体数が少ない
1	個体数が多く被度が低い、または個体数が比較的少なく被度が高い(1~10%)
2	個体数が非常に多いまたは10%~20%の被度
3	20%~50%の被度
4	50%~75%の被度
5	75%以上の被度

で枯死した地上茎（以下枯死茎）数と生存地上茎（以下生存茎）数を2000年10月、2001年5月と10月、2002年8月、2004年4月に調査し、生存茎数の推移を調べた。また、それらの地上茎について、樹高（幹先端と地際との直線距離）、地上高（幹先端と鉛直下の地面との距離）を測定した。なお、コドラート内には多数の萌芽地上茎が認められたが、本調査は樹高50cm以上の地上茎を対象とした。

2. 3. 3. 被食状況調査

No.1~5の各コドラートにおける2000年以前のハイイヌガヤの被食の概況を把握するため、調査対象の地上茎の一次枝先端にみられる食痕数の記録をおこなった。ここで「一次枝の先端」とは、幹（主軸）から生えた枝を直線的に辿った先端を指す。上記コドラート内の生存茎について、一次枝先端の状態を「食痕あり」「食痕なしあるいは不明」に分類した。「食痕なしあるいは不明」とは、食痕がないものや自然に枯死したと思われるもの、先端部分が折れたものとした。

次に、ハイイヌガヤの被食の進行過程を明らかにするために、積雪期前後の11月と5月で地上茎あたりの当年枝の被食率を調べ、比較した。ある地上茎について2000年9月に確認された当年枝のうち、2000年11月または2001年5月に食痕が観察された当年枝の本数割合から被食率を求めた。なお、消失した当年枝については、シカによってまるごと採食されたと仮定し、食痕があった枝として数えた。

さらに、積雪期（12月~3月）に生じた食痕と、春期~秋期に生じた食痕の地上高を比較した。2000年11月に、積雪期を経験した1年生以上の枝と積雪期を経験していない当年枝について食痕の地上高を測定し、地上高ごとに最も高い位置にあった食痕の地上高を記録した。

2. 3. 4. 積雪深およびハイイヌガヤの倒伏状況

2002年2月22日にコドラートNo.1~5のうち3つ（No.1, 2, 3）において、積雪時における倒伏状態のハイイヌガヤの地上高を測定し、無雪期の地上高との比較をおこなった。コドラートNo.1, 2, 3それぞれの平均積雪深は84cm, 63.5cm, 62.75cm, 平均傾斜は3度, 34度, 28.5度であった。なお、それぞれ15本, 12本, 26本の地上茎を調査対象とした。

2. 3. 5. 被食による成長および繁殖への影響

被食のある地上茎とない地上茎について、2001年9月から10月に当年枝の数および繁殖器官形成の有無を記録し、被食がハイイヌガヤの成長と繁殖に及ぼす影響を調べた。調査対象は5つのコドラート内の生存茎（ $n=235$, すべて被食あり）と、調査地から約5.3km離れた研究林事務所横の地上茎（ $n=9$, すべて被食なし）である。

3. 結果

3. 1. 分布と被度

1984年には87地点全てにハイイヌガヤが分布していたが、2000年には25地点でハイイヌガヤが消失していた。また被度の最大値も“4”から“1”に低下していた（Figure 3）。さらに2000年から2004年にかけての4年間に、さらに41地点でハイイヌガヤが消失した。2004年に分布が確認された地点でも、シカが採食することが困難な崖などに地上茎が1, 2本生き残っているにすぎなかった。

3. 2. コドラート内の生存茎の数の推移

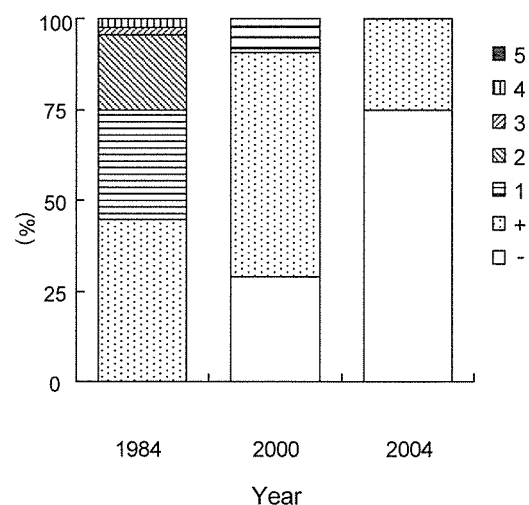


Figure 3. Proportion of the observation points at each coverage-level of *C. harringtonia* var. *nana* at 87 observation points. Symbols for coverage-levels follow Table 1. *Nagayama (1985)

2000年6月には5つのコドラート内の生存茎は合計481本であったのに対し、2004年には合計7本に減少した。コドラートNo.1以外では、全ての地上茎が枯死した (Figure 4)。なお、2000年から2004年に新たに50cm以上にまで成長した地上茎は、2002年8月にコドラート1で確認された1本のみであった。

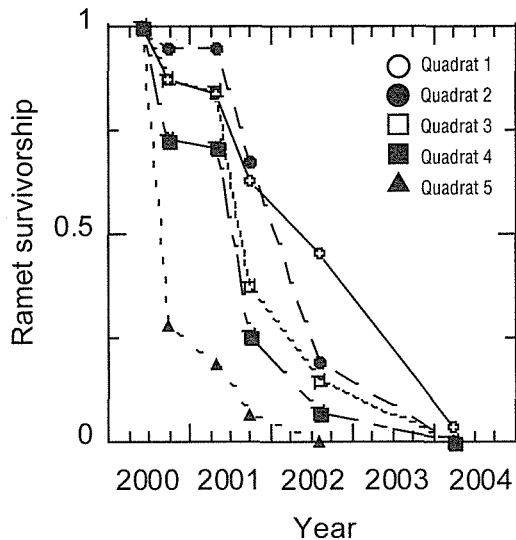


Figure 4. Time course of survivorship of ramets in each quadrat after spring 2000.

3. 3. 被食の状況

一次枝先端における被食は著しく多く、いずれのコドラートでも95%以上の一次枝に食痕が観察された (Table 2)。食痕が観察されなかった一次枝には、採食前に枯れたと考えられる枝が多く含まれた。

積雪期の前で当年枝の被食状況を比較したところ、積雪前の2000年11月には、地上茎の高さが増すにつれて被食率が低くなる傾向が観察され、地上高150cm以下の地上茎での被食率は40%前後であったのに対し、150cmより大きな地上茎での被食率は10%以下であった。 (Figure 5)。一方、積雪期を挟んだ翌2001年5月には、各地上茎の地上高とは無関係に、被食率が約80%

Table 2. Total number of browsed primary branches and not-browsed primary branches in each quadrat.

Quadrat number	Browsed (%)	Not browsed (%)
No.1	1711 (95.9)	73 (4.1)
No.2	1002 (95.7)	45 (4.3)
No.3	1218 (98.5)	18 (1.5)
No.4	689 (99.9)	1 (0.1)
No.5	172 (100.0)	0 (0)

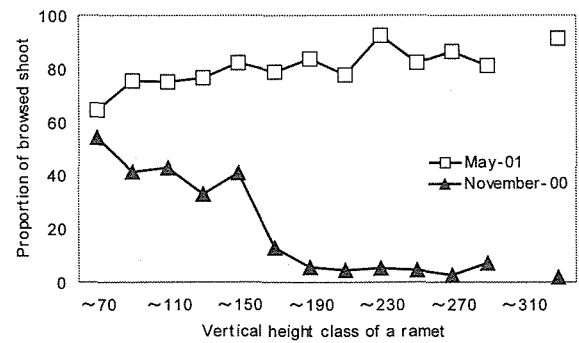


Figure 5. Means of the proportion of browsed current-year shoots for ramets of each vertical height class.

へと上昇していた。

各地上茎について、積雪期を経験した1年生以上の枝と、経験していない当年枝で食痕の最大地上高を比較した (Figure 6)。積雪期を経験した1年生以上の枝では、最も高い食痕は地上高342cmで観察された。一方、積雪期を経験していない当年枝でも最も高い食痕は地上高266cmで観察されたが、毛や泥が幹に付着するなど、大型動物が幹を押し倒したような形跡が観察されることが多かった。

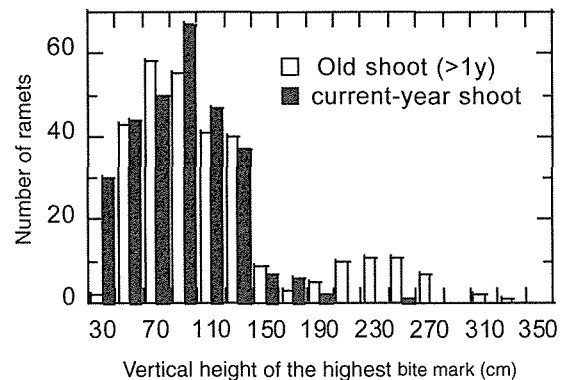


Figure 6. Vertical height of the highest bite mark in each ramet in November 2000.

3. 4. 積雪とハイヌガヤの倒伏の関係

コドラートNo.1, 2, 3において、それぞれ平均積雪深が84cm, 63.5cm, 62.75cmの時のハイヌガヤの地上高と無雪期の地上高を比較した (Figure 7)。積雪時におけるハイヌガヤの地上高は、無雪期と比較して5cm~152cm低くなっていた。倒伏による地上高の低下と樹高とに、あるいは地上高の低下と積雪深とに有意な相関は見られなかった (Pearson's correlation coefficient, $P>0.05$)。

3. 5. 被食が成長と繁殖に与える影響

調査地外で観察された被食のない地上茎9本では、比

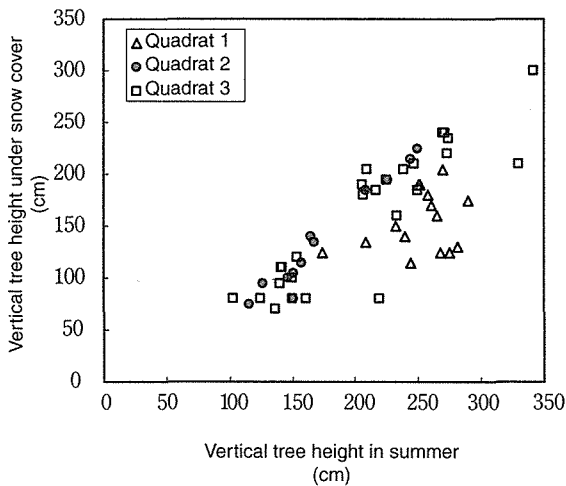


Figure 7. Relationship between vertical tree height in summer and that under ca. 69cm snow cover on February 22, 2002. $n = 15, 12$ and 26 for quadrat 1, 2 and 3, respectively.

較的地上高の小さい地上茎を除く7本で繁殖器官の形成が確認された。一方、各コドラート内の地上茎はすべて被食があり、どの地上茎でも繁殖器官の形成は確認されなかった。

4. 考察

本研究の結果から、1984年には調査地内の広い範囲で高密度に存在していたハイイヌガヤの分布と被度が、20年間で壊滅的に減少したことが明らかになった。また、2000年から2004年にかけて分布及び被度が急激に縮小し (Figure 3)、コドラート内でも多数の地上茎が枯死した (Figure 4)。これらの結果は、調査地におけるハイイヌガヤ群落の衰退が比較的近年に起きたことを示唆している。また、ハイイヌガヤは本調査の開始以前から調査期間中にかけ、シカからの激しい採食を受けていたことが明らかとなった (Table 2, Figure 5)。現在生存している地上茎は、シカが採食するのが困難な立地に成育するものばかりであることから、シカの被食がハイイヌガヤ群落の衰退の原因であると考えられる。

多雪地である本調査地におけるハイイヌガヤの被食状況の特徴は、通常シカの採食可能な上限であると考えられている地上180～200cm前後 (柴田ら1984, 三浦1999) よりかはるかに高い位置まで食痕が観察され (Figure 6)、また地上高の高い地上茎での被食が積雪期に多く観察された点である (Figure 5)。本調査地におけるハイイヌガヤの積雪期の被食の特徴である、高い被食率と地上高の高い枝への採食については、次の3点が原因として考えられる。第一に、常緑樹であるハイイヌガヤにシカの採食が集中したことである。落葉広葉樹林である本

調査地では、冬期のシカの餌資源は樹皮と冬芽、常緑樹の葉に限定されるため、採食可能な常緑低木のハイイヌガヤの葉が積雪期に集中的に採食されたと考えられる。

第二に、ハイイヌガヤの幹は雪の重みで倒伏する形態的性質をもつため、積雪期に枝葉がシカの採食可能な高さにまで下がったことである。シカの採食可能な範囲を地上180cm以下と仮定した場合、調査をおこなった53本の地上茎のうち、地上茎全体が採食可能な地上茎数は、無雪期に19本であるのに対し、69cmの積雪時には33本に増加していた (Figure 7)。本調査時の積雪は90cmに満たなかったが、調査地付近の年最大積雪深の平均は181.3cmであることを考慮すると、平年並みの積雪のあった年においては、本調査地のハイイヌガヤの枝葉の大部分がシカにとって採食可能な高さにあったと考えられる。

第三に、ハイイヌガヤの分布地が谷部であり、シカの行動ルートと重なっていたことである。筆者らは2月に本調査地で、シカが凍らない沢沿いを移動し、餌のある場所の近くで沢から上がり雪の中を歩いて餌を食べた痕跡を観察している。シカは比較的容易に、また頻繁に、沢から近い谷部に生育しているハイイヌガヤ群落に近づけたのではないかと考えられる。

今回の調査では、被食が観察されたハイイヌガヤ地上茎においては有性生殖が阻害されており、実生更新の可能性は低いと考えられた。ハイイヌガヤの生殖器官は当年枝の先端に形成され、翌年成熟するため、ほとんどの生殖器官が枝葉と一緒に食べられてしまったと考えられる。ハイイヌガヤは萌芽更新により群落を形成するが、調査期間中に調査対象となる樹高50cm以上まで成長した地上茎はわずか1本であった。被食による現存群落の衰退と相まって、実生・萌芽による更新も困難であることから、芦生ではハイイヌガヤが地域的に絶滅するおそれがある。

雪の重みによって折れないように幹がしなる形態的性質は、雪の多い地方に適応した植物種に多くみられる。本研究の結果から、今後、シカが多雪地で越冬するようになれば、このような形態的性質をもつ植物が芦生のハイイヌガヤのようにシカの採食から逃れられず、結果的に衰退、絶滅していく可能性がある。新たにシカが越冬するようになった地域では、生育する植物の形態的性質および常緑性・落葉性も考慮しながら、植生の変化を注意深く観察し、食害の予測および防除対策をおこなう必要があるだろう。

謝辞

本稿を発表する機会を提供していただいた藤木大介博

士と井上みずき博士に深く感謝します。また、本稿に貴重なコメントをいただいた安藤正規博士、適切な指摘をいただいた校閲者の方々、そして野外調査および研究の議論に協力していただいた森林生物学研究室と京大芦生フィールドステーションのスタッフの方々に深く感謝します。

引用文献

- 1) KOBAYASHI, J.I., YOSHINAGA, M., YOSHIDA, N., SHIRO, M. AND MORITA, H. (2002) Cephalocyclidin A, a novel pentacyclic alkaloid from *Cephalotaxus harringtonia* var. *nana*. J. Org. Chem. 67:2283-2286.
- 2) 京都大学大学院農学研究科付属演習林 (2002) 演習林気象年報 (第 13 回) 1996 - 2000
- 3) 三浦慎悟 (1999) 「野生動物の生態と農林業被害 共存の論理を求めて」 全国林業改良普及協会
- 4) 丸山直樹 (1981) ニホンジカ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
- 5) MORITA, H., YOSHINAGA, M. AND KOBAYASHI, J.I. (2002) Cephalozomines A-F, potent cytotoxic alkaloids from *Cephalotaxus harringtonia* var. *nana*. Tetrahedron 56: 2929-2934.
- 6) 長山泰秀 (1985) 環境条件に対する林木の適応について - ハイイヌガヤの土壌条件に対する反応 -. 京都大学農学研究科森林生態学研究室 卒業論文.
- 7) 佐竹義輔・原寛・亘理俊次・富成忠夫 (1989) 日本の野生植物木本 I・II, 平凡社, 東京.
- 8) 柴田敏隆 (1984) 鳥獣保護と林業. 林政. 38. 1-16.
- 9) TAKAHASHI, H. AND KAJI, K. (2001) Fallen leaves and unplatable plants alternative foods for sika deer under food limitation. Ecol. Res. 16:257-262.
- 10) TAKATSUKI, S. (1992) Foot morphology and distribution of Sika deer in relation to snow depth in Japan. Ecol. Res. 9:115-120.
- 11) 田中由紀・高槻成紀・高柳敦 (2008) 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. 森林研究 同号
- 12) ZHANG, D., DIRR, M.A., PRICE, R.A. (2000). Discrimination and genetic diversity of *Chphalotaxus* accessions using AFLP markers. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 125:404-412.

(2008 年 5 月 7 日受理)