関西自然保護機構会報（17）5－9，1989

シ カ と 植 物
—春日山を例にして，植物の側から—
（先駆性樹種の更新に及ぼすシカの被食圧）

下 田 勝 久
（大阪市立大学理学部植物生態学研究室）

はじめに

先駆性樹種とは，現在大変広い意味で使われているが，特徴として，生育には充分な陽光を必要とするため，親木の樹冠下を含む林床では更新することが出来ず，成長は非常に速いが寿命は短いものが多い。この様な先駆性樹種の中には，森林の伐採地や火災跡などの二次遷移の最初の段階で出現し，速やかに植生を回復させる役割を果しているものもある。先駆性樹種は，生育には十分な光が必要なことから，遷移の最終段階まである極相林では，一見先駆性樹種には更新の場はないように思われる。しかしJones（1945），Watt（1947）から近年のWhitmore（1975），Bray（1956），Williamson（1975）らに至るギャップ形成による極相林の更新の研究により，先駆性樹種は，ギャップという林冠を攪乱されたスポットを更新の場所として利用していることが知られている。この様に極相林内では，先駆性樹種は，ギャップからギャップへと，定着の場所を変えて更新している。Marks（1974）はこの様な更新方式をfugitive strategyと呼んでいる。

今日まで，極相林の更新に関する研究は多数知られている（Whitmre 1975，Runkle 1982，浅野 1983，神崎 1984，etc...）。これらの研究では，林冠を攪乱されたギャップと言うものが，多くの植物に取って更新の場であるという認識の上で，研究が進められている。しかしギャップが動物にとって採食の場としても重要であるという認識を持ち，その被食圧のためギャップ内での植物の更新がどの様な影響を受けているかを考慮にいれた研究は殆ど無い。

また動物による被食圧が植生に与える影響を調べた研究は古くから知られているDrew（1947）。しかしその研究の主眼は，草原や，被食圧が余りにも強過ぎて高木樹種が定着できないような環境におかれている。最近，森林が成立しうるような条件下での，被食圧が植物の更新に与える影響を調べた研究も知られている（Takatsuki 1971，Okuda 1984，Dickinson&Kirkpatriatrick 1986，Sork 1987）。しかし，一般的にこれらの研究は，被食圧によってどのような種が生存に有利・不利になっているかを調べることに重点がおかれており，定着木の齢にまで立ち入って，植物個体群の構造にどの様な影響が出ているかを詳細に調べたものはない。

今回は極相林内でやや特殊な地位を占めている先駆性樹種について，実生の定着と定着木の齢構成を調べることによって，その更新に及ぼす被食圧の影響を明らかにしようとするものである。

なお，ここで報告する事項は，この数年間神崎護らと共同研究してきた成果のうち先駆性樹種とシカがもたらした興味ある生態学的シンドロームに関するものである。

この研究は，大阪市立大学教授依田恭二の指導のもとに行った。同大学山倉拓夫博士にも多くの助言を頂いた。

関西自然保護機構業績第64号

大阪市立大学植物生態学研究室の諸氏には，研究室での討論などで多くの意見を頂いた。また現地調査においては，大阪市立大学植物生態学研究室・同大学理学部の皆様に御助力を頂いた。深く感謝の意を表す。

調査地

調査は，春日山原生林の花山（標高497m）の西斜面で行った。春日山原生林は，奈良市郊外に広がる数種の常緑広葉樹の優占するよく保護された極相林である。小清水ほか（1971）は，原生林とその回りに1277種の維管束植物が存在することを示しており，保護林が植物社会学的には，コジイークロバイ群集であると報告している。

Naka（1982）によると，林冠木はコジイ・ツクバネガシ・ウラジロガシ等の常緑広葉樹によって占められるが，アカシデ・ウリハダカエデ等の落葉広葉樹や，スギ・ツガ等の針葉樹も見られると述べている。また，先駆性樹種では，カラスザンショウ・アカメガシワ・カナクギノキ・ウリハダカエデ・ヤマザクラ・クロバイなどがあげられる。

原生林は春日大社の社寺林として千年以上も保護されてきており，面積にして243haになる。また，ここに生息するシカは，神獣として同様に保護されてきており，生息密度も高く，奈良公園のシンボルとして広く世間に知られている。シカの他にも，イノシシ・ムササビ・カスミサンショウウオなど森林性の動物も多い。奈良公園のシカに対する行動社会学的研究も多く（川村1957），シカと植生に付いての研究も行われており（高槻・朝日 1977，高槻 1980），今回の研究には最適の場所であった。

調査地の北西約2kmの測候所で，1954年から1980年にかけて記録された年平均気温と年平均降水量は，それぞれ14.3℃と1390mm/yearである。

結果と考察

カラスザンショウに代表される先駆生樹種は，光のよくあたる伐採地や，林内では林冠の攪乱されたギャップなどに出現してくるものである。しかし，林冠のうっぺいした，相対照度で2％以下の林床のサンスポットや，ギャップ内でシカの不嗜好植生として群落を形成するシダ植生（コバノイシカグマ群落）の下などの，ほとんど光の当たらない場所からも発芽している。これらの発芽個体は，光の照射が直接発芽の要因となったのではなく，それに伴う地温の上昇が要因となり出現したものと考えられた。Washitani & Takenaka（1986, 1987）は，典型的先駆性樹種であるヌルデとアカメガシワの種子の発芽には，両者では作用機構は違ったが，地温の上昇が発芽の条件であると報告している（ヌルデで50—70℃・アカメガシワで32—40℃）。今回の研究でもギャップ内のコバノイシカグマ群落を除去した所には多くの木本及び草本種の実生が出現したが，これらの実生は，大部分が埋土種子として休眠していたものに由来し，それが地上植生除去による地表面への光の照射と地温の上昇によって，休眠が打破され発芽したものと考えられる。一方，コバノイシカグマ群落内の方形区からも，少ないながら先駆性樹種の実生が発芽している。これらの実生は，貧弱な地上植生の除去による地温の上昇に依って最も発芽条件の揃っていた埋土種子が発芽したものであろう。

カラスザンショウに代表される先駆性樹種の当年生実生の柵内区での成長は，その陽光を要求する性質からも想像できるように光の強さに比例してよくなかった。カラスザンショウ・アカメガシワ・タラノキの当年生実生の1年間の最大成長個体は，実生高で，それぞれ39cm，53cm，23

cmで，この程度の明るさでも今後十分定着木にまで成長できると予想される。しかし，シカが自由に侵入し，採食できる柵外方形区内では，光の強さに関係なく，ほとんどの個体が死亡してしまい，生存していても平均実生高は8cmにも満たなかった。

この様な傾向にある種は，他に，ツタウルシ，ウドカズラ，カナクギノキ等の先駆生種があげられる。逆に，柵外方形区でも高い生存率を示すものに，ナンキンハゼ，ジャケツイバラ，イヌガシ等があり，ナンキンハゼでは，他の競争種がいなくなるせいか，柵外方形区の方が成長は良かった。

Sork（1987）は，パナマのBarro Colorado I slandで*Gustavia superba*という林冠構成種の当年生実生を使い，ほ乳類の被食圧と光の強さという2要因について，どちらの要因が実生の定着に重要かを実験的に調べた。その結果林冠構成種の密度には，明らかに被食圧の要因の方が重要であり，光の要因は，その後の生存個体の成長に関係するものであると述べている。今回の調査では被食圧のパラメーターは動かせなかったが，現在の状態の春日山では，被食圧が強過ぎて，光要因は，先駆性樹種の実生の発芽後の定着には，制限要因として働いていないと考えられる。

次に，現在既に定着しているカラスザンショウは，どのような時期に出現したのかを成長錐を使用して調べてみた。サンプルには，約10haに約100本存在した1.5m以上のカラスザンショウの中心を含んだコアを使用した。その結果カラスザンショウは，1912年の奈良県で最低気圧を記録した台風と，1961年の第二室戸台風が春日山に襲来した直後に定着した個体のみであった。この二大台風は春日山に最も被害を与えた台風であった（奈良県観光課 1964年）。Naka（1982）によると，春日山では平均6.57年に一度台風が襲い，一つの台風で712㎡/2.21haのギャップが出来，ギャップの面積は平均が50㎡—150㎡である。今回調査プロットを設置したギャップは平均的なサイズであり，方形区を明るい中心ではなく端に設置したことも考慮にいれるとNaka（1982）の求めた平均的なギャップでもカラスザンショウに代表される先駆性樹種は十分発芽定着可能と考えられた。それ故，本来なら6から7年間隔で更新しうるはずである。しかし今回の研究の結果では，2大台風の直後しか更新できていない。今回の研究から現状では，カラスザンショウに代表される先駆性樹種の実生はシカに被食され定着できないため，とても更新できないと思われた。これとは対照的に，ナンキンハゼ・イヌガシなどは，高い生存率を保ち，他の樹種に比べて優先的に更新でき，又コバノイシカグマ群落等のシカ不嗜好植物などが定着すると思われる。このことからも，大型台風による大面積ギャップのみが，春日山のような被食圧の高い条件下では，先駆性樹種の更新を可能にするものと考えられる。

上記の理由の一つに，大面積ギャップの成立は多量の先駆性樹種の実生を生じさせることがあげられる。

Naka（1984）は，春日山で林齢の異なる小林分から採取した土壌には，平均91（/㎡・5cm）のカラスザンショウの埋土種子があり，その内27（/㎡・5cm）の生種子が含まれていたと報告している。この大量の埋土種子から一斉に発芽した実生が被食圧を打ち破って先駆性樹種を定着させうると考えられる。

第二の理由に林冠木の根返りによるマウンドの存在がある。定着木の齢構成の中でピークから離れたもののうち，80年前に生じたものを除く3個体は全てマウンド上のものであった。Putz（1983）は，根返り倒木で生じた攪乱土壌の上に先駆性樹種が多く生じることを報告している。この様なマウンド上は，シカが登はん出来ないために被食圧のかからない特別な場である。この様に，シカの個体数密度が高く，被食圧が強くかかる森林では，根返りマウンドのような場所は，

種の多様性に大きく貢献していると考えられる。春日山でも第二室戸台風では非常に多くの根返りが報告されている（奈良県観光課 1964)。この２つのことが大ギャップでは同時に生じ，相乗効果で定着したものと思われる。

動物の被食圧は植生内の種を選択する。春日山でもイヌガシやジャケツイバラのシカの不嗜好植物は非常に多く，最近では外来種のナンキンハゼやナギの侵入が問題になっている（菅沼 1982)。この様な被食圧による種の選択は森林内の構成種数を少なくする。春日山では，この様な傾向を打破し，種の多様性を増加させるものとして，マウンドの形成を伴う大きな攪乱の存在が非常に重要であると思われる。

常緑広葉樹が極相林となっている春日山では，先駆性樹種は，ギャップを更新の場としてライフサイクルを繰り返している。今回の研究で，カラスザンショウに代表される先駆性樹種はシカに高率で被食され，餌として利用されていることが判った。極相林の更新過程を研究した論文は多数である。しかしこれらの研究はギャップを更新の場として捉え，動物の採食の場という捉えかたはせず，被食圧は無視されている。今回の研究は，先駆性樹種という極相林の中では特別な地位を占めるものが対象であったが，その更新には明らかに被食圧が影響している。今後極相林の更新の研究においても，この様な被食圧が与える影響を考慮することが必要であろう。

参 考 文 献

浅野　透. 1983. ブナ林の再生過程学位論文. 大阪市立大学，大阪.

BRAY, J.R. 1956. Gap phase replacement in a maple-basswood forest. Ecology, 37 : 598—600.

DICKNSON, K.J.M. & KIRKPATRICK, J.B. 1986. The impact of grazing pressure in ciear-felled,burned and undisturbed eucalypt forest. Vegetatio, 66 : 123—131.

DREW, W.B. 1947. Floristic composition of grazed and ungrazed prairie vegetation in north-central. Ecology, 28 : 26—41.

JONES, E.W. 1945. The structure and reproduction of the virgin forest of the North Temperate Zone. New Phytologist. 44 : 130—148.

神崎　護. 1984. 亜高山帯針葉樹林の再生過程と混交林の成立機構. 大阪市立大学，大阪.

川村俊蔵. 1957.「奈良公園のしか」日本動物記. 4. 163pp. 光文社，東京.

小清水卓二・岩田重夫・菅沼孝之・北川尚史・浜田　稔. 1971. 植物. 奈良市史. 自然編. p.109—260. 奈良市，奈良.

MARKS, P.L. 1974. The role of pin cherry (*Prunus pensylvanica* L.) in the maintenance of stability of northern hardwood ecosystem. Ecol. Monogr., 44 : 73—88.

NAKA, K. 1982. Community dynamics of evergreen broadleaf forests in southwetern Japan. I. Wind damaged trees and canopy gaps in an evergreen oak forest. Bot. Mag. Tokyo, 95 : 385—399.

NAKA, K. & YODA. K. 1984. Community dynamics of everygreen broadleaf forest in southwestern Japan. I I. Speceis composition and density of seeds buried in the soil of a climax evergreen oak forest. Bot. Mag. Tokyo, 97 : 61—79.

奈良県観光課. 1964. 奈良公園の第二室戸台風の被害について. 106pp. 奈良県.

OKUDA, K. 1984. Food habits of sika deer (*Cervus nippon*) and their ecological influence

on the vegetation of Miyajima Island. Hikobia Suppl., 9 : 93—102.

PUTZ, F.E. 1983. Tree fall pits and mounds, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorad Island, Panama. Ecology, 66 : 1069—1074.

RUNKLE, J.R. 1982. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America. Ecology, 63 : 1533—1546.

SORK, V.L. 1987. Effects of predation and light on seedling establishment in *Gustavia superba*. Ecology, 68 : 1341—1350.

菅沼孝之. 1982. 植生・植物相. 奈良公園史. 自然編. 13—48. 奈良県.

TAKATSUKI, S. 1971. The effect of Sika deer (*Cervus nippon*) on the growth of *Pleioblastus chino*. Jap. J. Ecol., 30 : 1—8.

高槻成紀・朝日 稔. 1977. 糞分析による奈良公園のシカの食性（I）予報. 昭和51年度天然記念物「奈良のシカ」調査報告, 129—141. 春日顕彰会, 奈良.

高槻成紀. 1980. 奈良公園の植生とシカの影響. 昭和54年度天然記念物「奈良のシカ」調査報告, 113—132. 春日顕彰会, 奈良.

WATT, A.S. 1947. Pattern and process in the plant community. J. Ecol., 35 : 1—22.

WASHITANI, I. & TAKENAKA, A. 1986. 'Safe sites' for the seed germination of *Rhus javanica* : a characterization by responses to temperature and light. Ecol. Res., 1 : 71—82.

WASHITANI, I. & TAKENAKA, A. 1987. Gap-detecting mechanism in the seed germination of *Mallotus japonicus* (Thunb.) Muell. Arg., a common pioneer tree of secondary succesion in temperate Japan. Ecol. Res., 2 : 191—201.

WHITMORE, T.C. 1975. Tropical rain forests of the Far East. Clarendon press, 352pp. Oxford.

WILLIAMSON, G.B. 1975. Pattern and seral composition in an old growth beech-maple forest. Ecology, 56 : 727—731.