

第IV章 シカの採食影響下で生育する植物の生活史特性

本章では、植物や植物群集に及ぼすシカの影響を総合的に考察する前段として、調査地域におけるシカの食性を明らかにするとともに、採食された植物の反応をシカの採食後の開花のしやすさと種の生育型などの生態的特性から検討する。

第1節 植物成長期におけるシカの食性の季節変化 1 はじめに

シカが植物群集の種組成に及ぼす影響は序章でみたように各地で報告されている。しかしながら、こうしたシカによる種組成の変化の説明理由は不十分である(高槻, 1989)。なぜなら、種組成はシカの採食圧だけでなく植生遷移や台風などの自然撓乱により常に変動しているため、単に時点間でシカの密度と植生の変化からシカの影響によるものと判断するには無理があるからである。したがって、シカによる植物種や植物群集への影響を把握するには、植生保護柵を使って柵内外および時点間で比較する方法や、群集内でシカの食性を明らかにしたうえで採食された植物の反応を調べるのが望ましい。

第II章において10年以上にわたってシカの密度が数10頭/km²と高い地域において、植物種の置換がおきることによって種の多様性は変化せず、種組成も大きく変わらないことを明らかにした。こうした林床型でシカの食性を把握して、シかに採食された後の植物の反応を明らかにすることは、植物種や群集に及ぼすシカの影響だけでなく、シカの採食影響下での植物種とシカとの相互作用の関係や、シカの採食圧の排除後における植物の回復の可能性の把握という意義をもつ。

そこで、本章では、柵外、すなわちシカの採食影響下で生育している植物種の維持機構の解明を目的として、まず第1節で2つの林床型におけるシカの食性の季節変化を食痕調査法により把握し、第2節で採食された植物の反応からシカの採食影響下に生育する植物種の生活史特性を明らかにする。

なおシカの食性を種レベルで明らかにするには、直接観察法か食痕調査法のいずれかを選択することになる。直接観察法では1頭ないし数頭の人慣れし

たシカを追跡することしかできない。本論ではシカに採食された植物の反応をみることに重点をおいたため、食痕調査法を採用した。

2 調査地と調査方法

(1) 調査地と方法

調査地は、短茎草本型とスズタケ型の林床とした。いずれの調査地も1993年に設置された1辺2m四方の植生保護柵が10か所ずつあり、その調査柵に隣接してシカの採食痕跡を調べる2m四方の調査柵がある。本章ではこの調査柵を食痕調査区とする。

調査は1999年の植物成長期に行った。植物が展葉する4月から落葉する11月までを対象として、食痕調査区で月に1回の頻度で出現植物種とその被度、茎高、食痕の有無を記録した。植物の被度階級はBraun-Blanquet (1964)に従い、5~+の6段階で記録した。茎高は種ごとにその調査区の最大高を測定した。食痕があった場合は採食植物種と個体数を記録し、次回以降の調査で区別可能なようにつまようじで作成した旗をたて個体識別した。なお、食痕の個体数は、食痕のあった茎の本数とした。この理由は、ラメットとジェネットの区別が難しいことによる。また、食痕はすべてシカとみなした。この理由は、調査地域のシカの密度が1997年時点で9.2頭~10.0頭/km²(丹沢大山自然環境総合調査団シカ班, 1997)、2000年代は23.1~40.8頭/km²(永田ほか, 2006)と高いこと、区画法によるシカの生息密度調査においてカモシカを発見した機会はほとんどないこと、植生保護柵内には小型哺乳類が進入可能であるが、食痕が無かったことから小型哺乳類は除外してもよいと判断したことによる。

(2) データの解析

各月における出現植物種の被度と茎高を乗じた値を優占度として、各月の値を合算して相対優占度を算出した。シかに採食された植物のうち10個体以上採食されたものについて採食時期と優占度との関係を調べた。生活型の記載はTakatsuki (1986)や高槻(2006)を参考にして、木本類、広葉草本類、シダ類、グラミノイド、ササに5区分した。この区分はシカの食性について既往文献と比較するためのもの

ので、前章までの区分と異なっている。

3 結果

(1) 出現植物とその生活型

短茎草本型とスズタケ型の出現種はそれぞれ 83 種と 104 種であった（付表 2）。短茎草本型における相対優占度はテンニンソウが 64.2% を占めて最も多く、次いでフタリシズカが 15.1% を占めた（表 4-1）。そのほかにオオバアサガラ、マツカゼソウ *Boenninghausenia japonica* Nakai、ムカゴイラクサ、ミヤマタニソバなどが相対優占度で上位を占めたが、数% 程度であった。これらを含む上位 10 種で全体の 97% を占めた。スズタケ型における相対優占度はホソエノアザミが 31.3% を占めて最も多く、次いでマルバダケブキが 25.6%、ヤマカモジグサが 20.5% という順番であった（表 4-1）。そのほかにスズタケ、モミジイチゴ、シロヨメナ、アセビ *Pieris japonica* (Thunb.) D. Don ex G. Don などが相対優占度で上位を占め、これらを含む上位 10 種で全体の 95% を占めた。

両林床型で出現植物の生活型別の比率をみると、短茎草本型では広葉草本類が 92.9% を占めて最も多く、次いで木本類が 6.3% を占めた（図 4-1）。スズタケ型では広葉草本類が 62.1% を占めて最も多く、次いでグラミノイドが 20.8%、木本類が 9.6%、

ササが 6.9% を占めた（図 4-1）。

(2) シカの採食植物

短茎草本型、スズタケ型ともに調査区に出現した植物種のうち 6～7 割の種に採食痕が認められた。すなわち短茎草本型では 50 種が、スズタケ型では 69 種がシカに採食されていた。最も多く採食された植物は、短茎草本型ではムカゴイラクサが 275 個体/40 m²、ミヤマタニソバが 267 個体/40 m²、テンニンソウが 217 個体/40 m² であり、スズタケ型ではモミジイチゴが 262 個体/40 m²、バライチゴが 216 個体/40 m² であった（表 4-2）。

全採食個体数の生活型別の比率は、短茎草本型では広葉草本類が 93% を占め、スズタケ型では木本類が 48.9%、広葉草本類が 46.6% と両者の合計で 90% を超えていた。両林床型ともにグラミノイドとササの比率は低かった（図 4-2）。

両林床型で出現植物の生活型別の比率（図 4-1）と全採食個体数の生活型別の比率（図 4-2）を比較すると、短茎草本型では両方の比率の構成はほぼ同じであったが、スズタケ型では異なった。すなわち、スズタケ型では採食個体数の比率は出現植物の比率と比較して広葉草本で少なく木本が 5 倍以上多かった。

表 4-1 2林床型の主要な出現植物種

短茎草本型				スズタケ型			
種名	生活型	RSD (%)	出現回数	種名	生活型	RSD (%)	出現回数
テンニンソウ	広葉草本類	64.2	3	ホソエノアザミ	広葉草本類	31.3	9
フタリシズカ	広葉草本類	15.1	6	マルバダケブキ	広葉草本類	25.6	7
オオバアサガラ	木本類	5.5	4	ヤマカモジグサ	グラミノイド	20.5	7
マツカゼソウ	広葉草本類	4.5	2	スズタケ	ササ	7.0	10
ムカゴイラクサ	広葉草本類	2.4	9	モミジイチゴ	木本類	3.8	9
ミヤマタニソバ	広葉草本類(一)	2.3	10	シロヨメナ	広葉草本類	2.5	4
マルバダケブキ	広葉草本類	1.3	1	アセビ	木本類	1.7	1
ミズ	広葉草本類(一)	1.1	9	バライチゴ	木本類	1.4	3
シコクスミレ	広葉草本類	0.4	6	ミヤマイボタ	木本類	1.1	8
イヌタデ	広葉草本類(一)	0.5	6	ゴヨウツツジ	木本類	0.7	2
その他		2.7		その他		4.4	
合計		100.0				100.0	

(一)は一年生草本を示す。

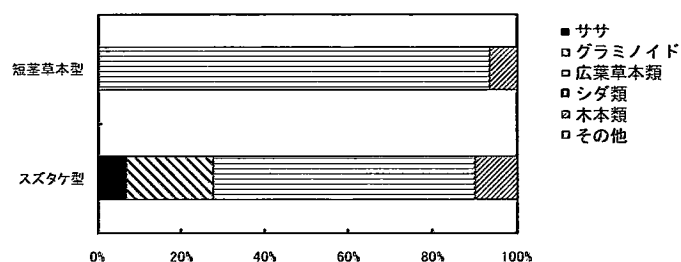


図4-1 2林床型の生活型別の相対優占度

(3) 採食された植物の月別の優占度と採食個体数との関係

短茎草本型とスズタケ型の植物には、植物の優占度が最大となる時期とシカの食痕率が最大となる時期がほぼ同調するタイプとずれるタイプがあった(付図1)。短茎草本型で両時期が同調するタイプは、ムカゴイラクサとミヤマタニソバ、ミズ、クワガタソウ、テバコモミジガサなどで、同調しないタ

表4-2 月別の食痕数(n/40m²)

(1) 短茎草本型

種 名	生活型	4月	5月	6月上	6月下	7月	8月	9月	10月	11月	12月	合計
ムカゴイラクサ	広葉草本類	0	20	36	35	56	99	16	13	0	0	275
ミヤマタニソバ	広葉草本類(一)	0	0	9	59	79	57	45	18	0	0	267
テンニンソウ	広葉草本類	0	7	0	0	1	66	15	128	0	0	217
ミズ	広葉草本類(一)	0	0	2	0	1	17	82	28	1	0	131
クワガタソウ	広葉草本類	0	1	48	19	8	17	25	8	1	0	127
テバコモミジガサ	広葉草本類	0	61	23	10	11	13	2	0	0	0	120
タニタデ	広葉草本類	0	0	15	33	2	7	17	4	0	0	78
ツルシロカネソウ	広葉草本類	0	25	29	1	9	0	2	0	0	0	66
ウマノミツバ	広葉草本類	0	4	5	5	20	4	4	9	0	0	51
イヌタデ	広葉草本類(一)	0	0	1	0	1	15	17	7	0	0	41
シコクスミレ	広葉草本類	0	6	6	8	8	1	1	0	0	0	30
シオジ	木本類	0	0	0	0	13	0	4	0	0	0	17
バライチゴ	木本類	0	0	5	2	2	3	0	1	1	0	14
サワハコベ	広葉草本類	1	2	1	1	3	2	0	1	0	0	11
アシボソ	グラミノイド(一)	2	0	0	0	0	0	5	2	1	0	10
その他35種		2	14	17	12	26	17	21	7	2	0	121
合計		5	140	197	185	240	318	256	226	6	0	1576

上：上旬、下：下旬、(一)：一年草。食痕が合計10個体以上の種を示した。

(2) スズタケ型

種 名	生活型	4月	5月上	5月下	6月	7月	8月	9月	10月	11月	12月	合計
モミジイチゴ	木本類	0	0	13	60	76	26	36	17	34	0	262
バライチゴ	木本類	0	1	3	46	47	30	47	28	14	0	216
ミズ	広葉草本類(一)	0	0	0	0	1	60	41	47	3	0	152
ホソエノアザミ	広葉草本類	0	29	23	7	7	2	2	14	18	1	103
イヌトウバナ	広葉草本類	0	0	3	16	14	19	12	5	11	0	80
ミヤマタニソバ	広葉草本類(一)	0	0	0	26	1	44	5	2	0	0	78
クワガタソウ	広葉草本類	0	0	6	12	4	6	5	22	21	0	76
タニタデ	広葉草本類	0	0	0	2	20	25	17	8	0	0	72
ヤマカモジグサ	グラミノイド	0	7	10	3	1	1	2	11	7	2	44
アオダモ	木本類	0	0	7	8	17	1	2	1	0	0	36
コミネカエデ	木本類	0	0	2	5	6	1	8	3	0	0	25
リョウブ	木本類	0	0	1	2	5	5	0	4	3	0	20
ミヤマイボタ	木本類	0	0	1	4	5	1	2	2	3	0	18
イワガラミ	木本類	0	0	0	4	5	2	0	2	0	0	13
オオバノヤエムグラ	広葉草本類	0	0	3	3	2	1	0	3	0	0	12
マメザクラ	木本	0	0	1	5	0	1	3	0	1	0	11
タニギキョウ	広葉草本類	0	0	4	2	4	0	0	1	0	0	11
その他50種		0	5	16	29	27	28	9	17	8	0	139
合計		0	42	93	234	242	253	191	187	123	3	1368

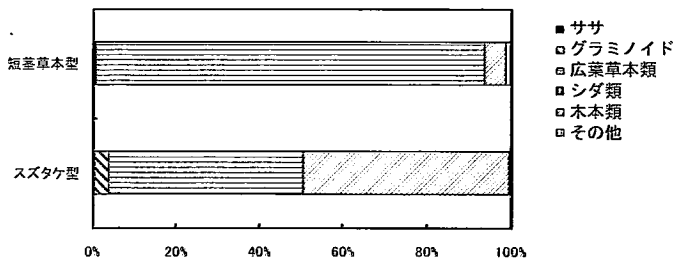


図4-2 シカに採食された植物の全食痕数に対する生活型別の比率

イブはテンニンソウとツルシロカネソウ、シオジであった。同調するタイプのうちアシボソは採食される時期が2回あり、4月に極大値をとり、その後8月まで採食されず、9月に最大値をとった。同調しないタイプのうちツルシロカネソウとシオジは優占度が高まる前に最も多く採食される時期があり、テンニンソウは逆に優占度が最大となった後に最も多く採食される時期があった。

スズタケ型で採食される時期と植物の優占度が同調したのはバライチゴとミズ、イヌトウバナ、ミヤマタニソバ、クワガタソウ、タニタデ *Circaea erubescens* Franch. & Sav. などであり、同調しなかったのはホソエノアザミとヤマカモジグサであった。同調しなかった2種には、短茎草本型のアシボソと同様に採食される時期に2度のピークがあり、それは春期と秋期であった。ホソエノアザミでは春にロゼット葉が採食され、秋には茎葉と成長点が採食される場合が観察された。

4 考察

短茎草本型とスズタケ型ともに生育する植物種の約6割がシカに採食されていた。採食された植物は、短茎草本型では広葉草本が9割以上を占め、スズタケ型では木本と広葉草本をあわせて9割以上を占めた(図4-2)。現存する植物種の相対優占度において、短茎草本型では広葉草本が9割以上を占め、スズタケ型では広葉草本が6割、グラミノイドが2割、木本が1割を占めた。これらのことから、短茎草本型では現存植生を反映してシカは広葉草本を多く採食していること、スズタケ型ではシカはグラミノイドをあまり採食せずに木本を多く採食していると考えられた。丹沢山地の暖温帯上部でシカの食性

を調べた古林・丸山(1977)や牧野・古林(1996)は、植物成長期の春と夏に草本と木本の当年生枝葉を採食することを報告しており、植生帯は異なるものの本節の結果と一致する。一方で、他地域の冷温帯自然林でシカの食性を調べた報告によると、岩手県五葉山(Takatsuki, 1986)や宮城県金華山島(Takatsuki, 1980)、栃木県日光(Takatsuki, 1983)ではササ(ミヤコザサ)やグラミノイド(ススキ、シバ)が通年で採食されており、本節の結果と異なっている。これは、対象とした林床植生とその構成種が丹沢山地と他地域で異なったことによると判断される。すなわち、本節で調査したところはシオジとサワグルミなどを主とした湿性林の林床である短茎草本型とブナ林下のスズタケが退行した林床のスズタケ型であるのに対し、岩手県五葉山や栃木県日光の調査地は、ミズナラなどの落葉広葉樹林下でミヤコザサが密生する林床と、宮城県金華山島はススキやシバが優占する植生タイプであるからである。また、丹沢山地にはミヤコザサはほとんど分布していないことも関係していると考えられる。

短茎草本型では生活型レベルで優占度と食痕の比率がほぼ同じであったのに対し、スズタケ型では異なった。スズタケ型では広葉草本類のうちホソエノアザミやマルバダケブキの優占度が高かった。マルバダケブキはシカの不嗜好性植物であるためシカに採食されず、代わりにモミジイチゴなどの木本類をシカは多く採食した結果、木本類の食痕の比率が高まったと考えられる。すなわち、シカは量的に多いホソエノアザミやマルバダケブキ、ヤマカモジグサよりも、モミジイチゴとバライチゴを好んで採食したと考えられる。モミジイチゴとバライチゴは刺をもつ木本であり、高槻(1989)は刺のある植物をシカの採食に対して物理的防衛手段であると報告し、これら2種もその例として記載した。しかし、本節の結果ではモミジイチゴとバライチゴともにシカの嗜好性の高い種であり、積極的にシカの採食に防衛しているとは考えられなかった。小南ほか(2001)も九州南部の暖温帯常緑広葉樹林において有刺植物のカラスザンショウのうち2年以上生存した稚樹の80%に採食痕がみられたと報告している。また、小南ほか(2001)はヤブニッケイなど高槻(1989)のいう化学的防衛の植物が好んで採食されていたこと

を報告している。したがって、シカの食性は時間と空間に応じて可変的であり、嗜好性と不嗜好性というのは時間と空間においてシカが利用できる植物の相対的な順位でしかないと考えられる。

短茎草本型とスズタケ型ともに季節によって採食される植物は異なっていた。この差異は基本的に植物の季節による量的変化と対応していた(付図1)。すなわち、シカはその季節に最も多くある種から採食していると考えられる。丹沢山地の暖温帯部でシカの食性を調べた古林・丸山(1977)も、季節ごとに利用頻度の高い植物が広い分布と高い優占度を示す植物であったことを報告している。

その一方で、短茎草本型におけるテンニンソウやスズタケ型におけるホソエノアザミとヤマカモジグサのように植物季節と関係なく、シカに採食された種もあった。テンニンソウは春先に少し採食されて、晩夏以降に集中して採食された。これは、春から夏にかけて他の植物も優占度を増加させるなかでテンニンソウの相対的な餌としての順位、すなわちその時期のシカの嗜好性が低下するのかもしれない。あるいは、テンニンソウは葉部の全窒素含量が最大になり、また花芽と茎の炭水化物量が増大する時期に採食されているという報告(丸山ほか, 1975: 本谷・山下, 未発表の引用による)があることから、他の種の優占度が低下する秋にそなえて温存している可能性がある。ホソエノアザミでは、春先と晩秋の2回にわたりシカに頻度高く採食されていた。これは、春先のピークはロゼットから展開するやわらかい新葉をシカが採食したこと、晩秋のピークは茎の成長点と新たなロゼット葉をシカが採食したことによると考えられる。ヤマカモジグサもホソエノアザミと同様に春先と晩秋の2回にわたりシカに頻度高く採食されており、その理由は、春には新葉を、秋にはそう生じた葉や新たに出現した葉を採食しているからと考えられる。

以上のことから、丹沢山地において林床植生が退行した地域に生息するシカは、植物群集を構成する植物種のフェノロジーにあわせて量的に多いものから採食することを主体とするものの、いくつかの植物種ではそれがあてはまらないことが明らかにされた。

第2節 シカに採食された植物の反応

1 はじめに

本章第1節では対象とした2林床型においてシカは出現植物の6~7割を採食していることや、その内容は草本や木本が主体であること、基本的には植物種のフェノロジーに応じて利用可能な種を採食していること、短茎草本型では出現種の優占度と食痕の優占度との対応関係があったがスズタケ型では異なったことを明らかにした。本節では、これら採食された植物の開花や枯死の可能性を把握して、植物の生育型などの生態的特性と関連づけることで、シカの採食影響下で生育する植物の生活史特性を明らかにすることを目的とする。

2 調査地と調査方法

(1) 調査地と方法

調査地は第1節と同様で、短茎草本型とスズタケ型林床の食痕調査区と、それに隣接した2m四方の植生保護柵内を対照区とした。食痕調査区においてシカの採食痕があった場合は採食植物種と個体数を記録し、翌月以降の調査で植物の反応を観察した。採食植物の反応は3区分、すなわち開花生存、非開花生存、枯死に区分した。開花生存の個体では茎高を測定した。採食痕の調査は8月まで、採食植物の反応の調査は9月まで実施した。採食植物の反応の調査を9月までとしたのは、10月以降になると成長を休止して落葉する個体がでてきて、採食に基づく枯死と区分できないと判断したことによる。対照区でも毎月種ごとに開花状況と、その種の個体のなかで最大の茎高を測定した。

なお、本節では、両林床型でシカの密度が同じであることと、両林床型の違いを議論しないことから、両林床型の植物を一緒にして解析した。対象とした植物は、両林床型においてシカに採食された植物のうち合計で10個体以上採食された植物28種である。

(2) データの解析

9月までに採食された全個体のうち開花した個体の比率を「開花生存率」、枯死した個体の比率を「枯死率」、開花も枯死もしなかった個体の比率を「非開花生存率」とした。開花時の茎高は、採食個体と

柵内の非採食個体の差異について Welch の二標本 t 検定を用いて検定した。

シカに採食された草本植物の生活史特性については、生活型は沼田ほか (1990) と宮脇ほか (1964) に従い、生育型は沼田ほか (1990) を参考にして、掲載されていない種については現地観察または標本により判断した。

3 結果

(1) 採食された植物の反応

シカに採食された植物には開花する種が 14 種あった (図 4-3)。そのなかでヤマカモジグサやミヤマタニソバ、ホソエノアザミなどの種は開花しやすかった (図 4-3)。これら 3 種とイヌタデ、イヌトウバナ、オオバノヤエムグラ、ミズの開花率は 14～52% で、枯死率よりも高かった。他にクワガタソウやムカゴイラクサ、ツルシロカネソウ、タニタデなどがシカに採食されても開花した。これらの開花率は 2～14% であったが、枯死率は 29～47% と開花率よりも高かった。

非開花だった種は、テンニンソウやテバコモジグサなどの草本類 5 種とリョウブやマメザクラ、モミジイチゴなど木本類 9 種であった。これらのうち、テンニンソウとリョウブ、イワガラミ、マメザクラは開花もしなかったが枯死もしなかった (図 4-3)。テバコモジグサは非開花で生存した比率が約 61% であり、枯死率は 39% であった。シオジやシコクスミレ、タニギキョウ *Peracarpa carnosus* (Wall.) Hook. f. & Thomson var. *circaeoides* (F. Schmidt ex Miq.) Makino は、非開花生存の比率よりも枯死率が高かった (図 4-3)。

(2) 採食された植物の茎高と開花時期

シカに採食された後に開花した 14 種について、採食個体と対照区の非採食個体で開花時の茎高を比較したところ、採食個体で茎高が有意に低い種が 8 種あった (表 4-3)。また、柵内の非採食個体と比較して開花時期が遅れる種があった (表 4-3)。ミヤマタニソバやミズ、イヌトウバナ、クワガタソウ、タニタデの 5 種は、採食個体の開花時の茎高が非採食個体よりも有意に低いだけでなく、開花時期もずれていた。一方で、ヤマカモジグサやホソエノアザ

ミは採食個体の開花時の茎高が非採食個体よりも低いだけで、開花時期のずれはなかった。イヌタデとアシボソ、ウマノミツバは採食個体と非採食個体の開花時の茎高に有意差は認められなかったが、採食個体の開花時期はずれていた。

(3) 採食された植物の生態的特性

シカに採食された後で開花率が高かった種はミヤマタニソバやイヌタデなどの一年生草本や、ヤマカモジグサやイヌトウバナなどの小型から中型の多年生草本がほとんどであった (表 4-4)。これら多年生草本の生育型は直立一分枝型や分枝一ほふく型、そう生型であった。しかし例外もあり、開花率が高かったホソエノアザミは大型の多年生草本で、生育型は単茎の一時ロゼット型であった。

枯死率よりも開花率が低かった種はムカゴイラクサやツルシロカネソウ、タニタデなどの直立型の生育型をもつ小型～中型の多年生草本であった (表 4-4)。

非開花だった種は、リョウブやマメザクラなどの木本や、テバコモジグサやタニギキョウのような生育型が直立型の多年生草本が主体であった。ロ

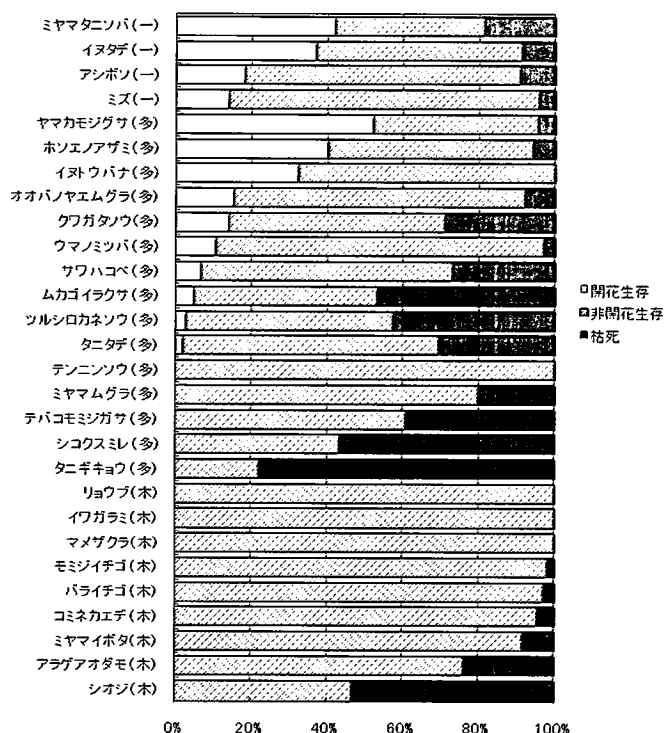


図 4-3 シカに採食された植物の反応

10 個体以上シカに採食された種を示す。カッコ内の一は一年生草本、多は多年生草本、木は木本を示す。

表4-3 シカに採食された草本植物の開花時の茎高と開花時期

種 名	開花時のサイズ		P 値	開花時期 (月)	
	採食個体	非採食個体		採食個体	非採食個体
ミヤマタニソバ	3.4 ± 1.3	13.3 ± 4.0	< 0.001	8-10	6-10
イヌタデ	4.3 ± 1.7	12.0 ± 5.3	0.13	9-10	8-10
アシボソ	9.3 ± 1.2	21.0 ± 11.3	0.38	10	9-10
ミズ	3.5 ± 0.9	11.8 ± 5.8	0.03	9-11	8-10
ヤマカモジグサ	32.5 ± 8.2	44.1 ± 11.8	0.04	7-8	7-8
ホソエノアザミ	37.6 ± 22.9	68.2 ± 13.7	0.001	9-10	9-10
イヌトウバナ	7.1 ± 3.0	21.0 ± 8.1	0.02	9-10	8-10
オオバノヤエムグラ	17.0	24.0 ± 22.7	—	7-8	8
クワガタソウ	3.8 ± 1.5	10.3 ± 4.5	0.01	8-10	6-9
ウマノミツバ	15.6 ± 7.8	34.3 ± 5.1	0.08	8-9	7-8
サワハコベ	3.0	5.0	—	5-6	5-6
ムカゴイラクサ	6.9 ± 1.4	23.7 ± 5.9	< 0.001	9-10*	7-9
ツルシロカネソウ	3.0	9.6 ± 0.9	—	6	4-5
タニタデ	7.5 ± 0.7	19.2 ± 7.4	0.002	8	7-8

*はすべてむかごである。

オオバノヤエムグラとサワハコベ、ツルシロカネソウは開花個体が少ないため統計的検定に供しなかった。

表4-4 シカに採食された草本植物の生態的特性

種 名	1964-1997 増減*1	1999 偏り*2	生活型	サイズ*3	生育型	採食後の 開花率(%) *4
ミヤマタニソバ	増加(ヤ)		一年生草本	小型	分枝-ほふく型	高
イヌタデ	増加(ヤ)	out	一年生草本	小型	分枝-ほふく型	高
アシボソ	増加(ヤ)	out	一年生草本	小型	ほふく-直立型	中
ミズ	増加(ヤ)	out	一年生草本	小型	直立-分枝型	中
ヤマカモジグサ	増加(ヤ)		多年生草本	中型	そう生型	高
ホソエノアザミ	増加(ヤ)		多年生草本	大型	一時(偽)ロゼット型	高
イヌトウバナ			多年生草本	中型	直立-分枝型	高
オオバノヤエムグラ			多年生草本	中型	分枝-ほふく型	中
クワガタソウ	増加(ヤ)		多年生草本	小型	直立-分枝型	中
ウマノミツバ			多年生草本	中型	直立-分枝型	中
サワハコベ	減少(イ)	out	多年生草本	小型	ほふく-分枝型	中
ムカゴイラクサ		in	多年生草本	中型	直立型	低
ツルシロカネソウ			多年生草本	小型	ほふく-直立型	低
タニタデ			多年生草本	中型	直立型	低
テンニンソウ	減少(オ)		多年生草本	中型	直立型	—
ミヤマムグラ			多年生草本	中型	分枝-ほふく型	—
テバコモミジガサ			多年生草本	中型	直立型	—
シコクスミレ			多年生草本	小型	ロゼット型	—
タニギキョウ			多年生草本	小型	ほふく-直立型	—

*1: 第Ⅱ章第1節の結果による。(ヤ)、(イ)、(オ)はそれぞれヤマボウシ-ブナ群集、イワボタン-シオジ群集、オオモミジガサ-ブナ群集を示す。

*2: 1999年における柵内区と柵外区の出現頻度が被度の偏りを解析した。
出現頻度はフィッシャーの正確確率検定で、被度はWelchのt検定で解析した。
in, outはそれぞれ柵内区、柵外区で有意に多かったものを示す。

*3: サイズの区分は沼田ほか(1990)と標本をもとに、小型は茎高30cm以下、中型は30cm~100cm、大型は100cm以上とした。

*4: 便宜的に次の4区分とした。高: 開花率30%以上、中: 5~30%、低: 5%未満、—: 開花しなかったもの。

ゼット型の生育型をもつ小形多年生草本のシコクスミレはシカに採食される前に開花するため、結果としてシカの採食後は非開花となった。

4 考察

シカに採食されても開花する種があり、これにはいくつかの特徴が認められた。すなわち、一年生草本か、生育型がほふく型や分枝型、そう生型の小型～中型の多年生草本であること（図4-3、表4-4）、小さなサイズでも開花可能なこと（表4-3）、開花時期が遅れること（表4-3）という特徴である。ただし、生活型については小型多年生草本でも開花しない種がある一方で、大型多年生草本でも開花した種があった（図4-3）。シカに採食されても開花する種のうちミヤマタニソバなどの一年生草本や、ヤマカモジグサとホソエノアザミ、クワガタソウの多年生草本は、調査地のヤマボウシ・ブナ群集域においてシカの採食圧が高まってから増加した種であった（第Ⅱ章第1節、表4-4）。したがってシカに採食されても開花可能な種はシカの影響下で増加しており、これらの種はシカの採食に対して耐性があると考えられる。

シカの採食と植物の生活型または生育型の関係を調べた報告はいくつかある。大橋ほか（2007）は、小型の草本種は中型～大型の草本種と比較してシカの採食に対して適応的であると考察した。Husheer *et al.*（2003）やKirby（2001）も小型の草本がシカ類の影響下で増加することを報告している。これらの報告は2時点間での変化から小型の草本が増加することを明らかにしたが、その理由の説明は不十分である。なぜなら、小型草本がシカに採食されないため増加するのか、あるいはシカに採食されても増加するのかについて言及していないからである。高槻（1989）はシカの採食と植物種の間接関係を総括して、イネ科植物のような短茎草本は被食戦略を採ることを報告した。すなわち、成長点が地表付近にあるため、採食により地上部が採食されてもあらたに成長することができ、他の種がシカの採食により除去されることで、相対的に優占性を増すという報告である。また、本節の結果から、生育型がほふく型や分枝型、そう生型であれば、植物体の一部をシカに採食されたとしても、それ以外の分枝した茎が生育できれば

開花でき、シカの影響下で増加していることが示された（第Ⅱ章第1節、表4-4）。したがって、イネ科草本に関わらず一年生草本や生育型がほふく型や分枝型、そう生型の小型から中型の多年生草本は高槻（1989）のいう被食戦略をとっている可能性がある。

シカの採食に伴う植物の形態の可塑性についてはいくつかの報告があるものの、それらはトゲが多くなるという報告（Takada *et al.*, 2001；高槻, 1989）であって、本節で示したような非採食個体よりサイズが小さくても開花可能というサイズの可塑性を報告した事例はない。Takada *et al.*（2001）は千葉県房総半島でシカの採食影響下でアリドオシ *Damnacanthus indicus* は葉が小さくトゲが太く、トゲの密度が高まることを報告した。高槻（1989）はニホンジカの生息地でキイチゴ属、バラ属などのトゲ植物が顕在化することを報告した。これらはいずれも有刺植物の可塑性についてであり、トゲのない植物がシカに採食されてもサイズが小さい状態で開花するという報告は本節において他にない。この点でシカに採食されてサイズが小さい状態で開花する植物があるという事実は、シカと植物の相互作用の解明において意義のある結果と判断される。

シカなどの草食動物（昆虫含む）によって採食された植物の開花時期が遅れることは、これまでに多くの報告がある。例えばTiffin（2000）は草食動物に対する植物側の耐性のメカニズムを総括し、植物側の反応として光合成の増加と補償成長、貯蔵物質の活用、フェノロジーの遅れにまとめた。Freeman *et al.*（2003）は、*Ipomopsis aggregata* が草食動物に採食されると開花のピークが2週間ずれることを報告している。これらの報告は本節の結果と一致する。ただし、開花時期のずれは花粉制限にもつながり、種子生産量が減少した事例もある（Freeman, 2003）ため、開花したからといって種子生産に至ったとは必ずしもいえないことに注意が必要である。

これら植物側の特性のほかに、シカに採食される時期も植物のその後の反応に影響を及ぼしていると考えられる。ホソエノアザミは大型の多年生草本であるにもかかわらずシカに採食されても開花しやすかった。この要因として、ホソエノアザミはサイズの可塑性があった（表4-4）だけでなく、採食される時期も影響して開花可能であった可能性があげら

れる。すなわち、ホソエノアザミはロゼット時に葉の先端が採食される場合と秋に茎の先端が採食される場合があり、前者の場合にのみ開花していた。これは、ロゼット時の葉の先端が採食されることで、茎の成長点は成長を継続することが可能であり、開花に至ったと考えられる。一方でテンニンソウのようにシカに採食されると開花もしないが枯死もしない種があった。この理由として、テンニンソウは秋に花茎の先端が採食されるため開花しないこと、一方でテンニンソウが最も採食されるのは秋以降のため、それ以前に光合成産物を獲得することで個体の維持が可能で枯死しなかったことが考えられる。

シカに採食されて開花しない種は木本と一部の多年生草本であった(図4-3)。木本は繁殖に長時間を要するため、シカの採食圧の高い地域では開花するサイズに到達できないと考えられる。開花しない多年生草本の生育型は直立型であり、茎の先端に成長

点をもつものであった。また、第Ⅱ章第1節の結果からも、中型～大型の多年生草本で生育型が直立型の種が本調査地域で減少していた。これらのことから、サイズに関らず直立型の生育型をもつ多年生草本の種はシカの採食に対して耐性がないと考えられる。アメリカでも直立型の生育型をもつエンレイソウはシカの採食に弱く、シカに採食されるとその年に成長することはないと報告されており(Augustine and Frelich, 1998)、本節の結果と一致する。ただし、多年生草本ならシカに地上部を採食されても地下部に貯蔵器官が残存していれば翌年以降も生育可能である。

以上のことから、シカの採食影響下で増加している種は、形態的な特性と、サイズと開花時期の可塑性をもつことでシカに採食されても開花可能であり、他の種が減少するなかで相対的に増加していると考えられる。