

屋久島・照葉樹林の構造とヤクシカの生態

揚妻直樹（北大・北方生物圏フィールド科学センター）・揚妻芳美（苫小牧市博物館友の会）・辻野亮（京大・生態研）・日野貴文（北大・農学研究科）

はじめに

屋久島にはシカやサルなどの草食獣を捕食する中～大型肉食獣がもともと生息してこなかった考えられている。しかしながら、屋久島には良好な森林が維持されてきた。このことは捕獲圧のかからない状況で草食獣と森林とが安定的な関係を維持するメカニズムが存在することを示唆している。もし、そのメカニズムを発見し、構築することができれば、人為的管理なしに安定した森林生態系を持続させることが可能であろう。そこで、本研究では屋久島の照葉樹林の動態と、それを利用するヤクシカの生態を把握し、それらの相互関係の安定性を評価することにした。

照葉樹林の構造とヤクシカ密度

屋久島西部の照葉樹林において1998年から2001年にかけて、シカの生息密度を推定した。林道および森林内にセンサスルートを設定し、探索面積とシカの発見頭数をもとに推定した。その結果、少なくとも見積もっても40-80頭/km²の密度でシカが生息していることが解った (Agetsuma, et al., 2003)。これは他のニホンジカの生息地と比べても、かなり高い値といえる。2002～04年に行った同様の調査でも、この地域のシカ密度は高いまま維持されていることが示された。

シカ密度が高い地域では、その採食圧のために森林の構造が著しく変わってしまうことが報告されている。通常、自然林内では小さな木の密度が高く、太い木の密度は低い傾向にあり、樹木のサイズと個体密度の関係はL字型となることが多い。しかし、シカが高密度になると、稚樹や小径木が減少してしまう (高槻, 1989など)。例えば、シカ密度が40-60頭/km²の宮城県・金華山島では小径木の密度が低く、むしろ太い木の密度が高い構造になっている (高槻, 1989; Maruhashi et al. 1998)。また、北海道・洞爺湖中島ではシカ密度が30頭/km²を超えてから、たった4、5年で小径木が激減したという (Kaji et al. 1991)。そこで、シカが高密度に生息する屋久島西部の照葉樹林について1990-92年と2002-03年に胸高直径5cm以上の木について毎木調査を行い、その10数年間の森林構造を比較した (揚妻・日野, 未発表データ)。その結果、1990-92年でも2002-03年でも森林の構造は小径木が非常に多く、大径木が少ないL字型になっていることが解った。ただし、2002-03年では、10数年前と比べると小径木がやや少なかった。これはシカの採食圧によるものか、この森林の林齢が約40年生から約55年生になったことによる遷移の進行のためかは不明である。しかし、総胸高断面積は増加しており、小径木の減少は森林が成熟していく遷移に伴った変化の可能性はある。

シカの食圧はより小さな木により強く効くとされる。そこでシカの首が届く範囲の高さである150cm以下の稚樹密度を1998年と2003年に調査し (揚妻, 2002; 揚妻・辻野, 未発表データ)、両者を比較した。しかしながら、5年の間に稚樹密度が減少していることは示せなかった。また、これら稚樹の密度は17万本/haに達しており、先の胸高直径5cm以上の木を全部あわせた2200本/haと比べても非常に高かった。

これらのことから、この照葉樹林ではシカ密度が非常に高いにも関わらず、この10数年間は森林構造がL字型に維持されており、それなりに安定していたことが示された。当然ながら、さらに時間が経過したならば、シカの採食圧により森林構造が変化してしまう可能性はある。しかし、

少なくともこの森林では他の地域に比べ、その影響は低く抑えられていることは確かなようである。

ヤクシカの食物品目構成

屋久島西部の照葉樹林においてヤクシカを直接観察し、彼らの採食品目を調査した。その結果、彼らは木や草の葉の他にも、果実、種子、花、根、シダ類、コケ類、菌類などを食べていることが解った。また、動物の白骨やサルの糞を食べるのも観察された。季節によらず、基本的に彼らの主食は落下した木の葉であった（揚妻・揚妻, 2003）。ただし、落葉には緑色のままのもの、紅葉したもの、それらが完全に乾燥して茶色くなったものが含まれる。シカは其中でハゼノキ (*Rhus succedanea*) やホルトノキ (*Elaeocarpus sylvestris*) などの赤や黄色に紅葉した葉を多く食べており、採食した落葉に占める紅葉、緑色葉、茶色葉の割合は、それぞれ52%、32%、16%であった。照葉樹林には長い期間にわたり紅葉し、落葉している樹種も多い。そのため紅葉はシカにとって季節的にも安定して利用できる食物となっているようである。落葉の次に多いのが落下した果実や種子、花などの再生産器官である。ハゼノキやマテバシイ (*Lithocarpus edulis*)、クスノキ (*Cinnamomum camphora*) などの他、林床に落ちたさまざまな種の果実・種子・花を採食していた。これに対し、生きている生産器官である樹木の葉や実生、草本類、シダ類の採食割合は低かった。全国的にはシカが樹皮を食い荒らし、木々を枯らすことが問題となっているが、ここでは樹皮が食物品目に占める割合もわずかであった。全体として落下物がヤクシカの食物に占める割合は7割に達していた。これらのことから、ヤクシカは草食動物 (herbivore) というよりは、果実食 (frugivorous) 傾向のある葉食者 (folivore) とみなした方がよさそうである。そして、森林生態系の中では一次消費者というよりも、むしろ分解者としての役割がずっと大きいことも解った。

ヤクシカとヤクシマザルの関係

屋久島西部の照葉樹林にはサルも高密度に生息している。当然ながら両者が森の中で出会うことも少なくない。こうした出会いでは、サルがシカの背中に飛び乗ったり、シカがサルを押しつけたりと、さまざまな交渉が見られる。その中でもシカにとって最も重要なのは、サルが食物を供給してくれる点であろう。サルは自分たちが木の上で採食する際に果実や葉を地面によく落とす。シカはこれらの食物をしばしば利用している。ただし、シカはサルの遊動についてまわることは観察されなかった。

サルが実際に落とすのを確認したり、サルの採食痕が残されているなど、サル由来であることがほぼ確実なものについて、シカの食物に占める割合を算出した（揚妻・揚妻, 2003）。当然ながら、サルが落とした物でも、それが明らかでないものは除外しているので、この推定は過少評価である。その結果、季節的に割合が変わるが平均するとシカの食物の1割がサルが落とした食物であった。サルが落とした食物の半分は果実や種子であり、栄養価が高い食物を供給してもらっているといえる。ついで、緑色落葉の割合が高かった。サルが落とした緑色葉が落下した紅葉などに比べて栄養価が優れているかどうかは熱量やタンパク質、二次代謝物などを分析しないとはっきりしたことは言えない。

ヤクシカの採食圧

屋久島西部の照葉樹林と一湊林道周辺のスギ植林地帯に残された広葉樹林分に毎木調査プロッ

トを設定した。高さ2m以下の樹木に関して、シカの採食痕を調査した。その結果、西部に比べ一湊ではシカの採食痕が見られた個体の割合は1/3程度であった。過去の様々な調査から、シカの生息密度は西部で一湊の数～数十倍高いことが示されている。そうすると、一湊では生息密度の割には強い採食圧がかかっていることが示唆された。

動物が他の生物に及ぼす影響は、numerical responseとfunctional responseとを分けて考えるべきと言われている。植林地ではシカ個体数が低いので、numerical responseとしては植生に対する影響は低いはずである。しかし、それを補償するようにfunctional responseとして1頭当たりの採食圧が増加しており、植生に対する影響は個体密度から単純に予測される以上であった可能性がある。非攪乱地と攪乱地で見られる食植動物による植生への影響を考える場合には、個体数だけでなくfunctional responseも重要であることが示唆された。

まとめ

ニホンジカが高密度で生息している地域では、シカによる森林破壊が多く報告されてきた。これに対し、屋久島西部の照葉樹林に生息しているヤクシカは高い生息密度の割には森林への影響が小さいようである。この理由の一つは、ヤクシカがニホンジカとしては小型であることが考えられる。食物供給量が同じであれば、当然ながら小さな動物の方がたくさん住める。さらに照葉樹林の生産性は落葉樹林に比べ高いようなので（堤, 1989など）、食物供給量も大きい可能性がある。しかし、ヤクシカの体サイズがホンジカの半分程度といっても、生きるためのエネルギー量は6割は必要となる。屋久島西部の照葉樹林には80頭/km²のヤクシカが生息しているが、必要エネルギーからするとホンジカ50頭/km²に匹敵する。植生への影響がほとんどでない生息密度は5（小金澤, 1998）から14頭/km²（北海道環境科学研究センター, 2001など）と言われており、だとするならば本調査地では著しい森林破壊が進行していなくてはならない。

ヤクシカが森林に対するインパクトが少ないのは、彼らが安定した生息環境にあつて、森林植生と安定的な相互作用を進化させてきた可能性がある。屋久島西部にはこの島のなかでも特に自然度の高い照葉樹林が広く残されており、人為的影響も少ない。そこに生息しているヤクシカは食物の大半をリターに依存し、植物が光合成を行う生産器官への採食が少ない。また、サルや鹿の落とした食物を利用しているのもその影響を低くする一因かも知れない。これらの他にも何らかのメカニズムによって森林への影響が緩和されていた可能性がある。

ニホンジカの森林破壊に関しては、捕食者であるオオカミが絶滅し、シカが異常増加したためと指摘する人も多い。しかし、さまざまな食植動物の個体群に対する肉食動物の影響を検証した研究成果をみると（Krebs, et al. 2001など）、捕食が食植動物の数を減らす強い効果が確認できることは少ない。さらに捕食者不在の状態でも屋久島のようにシカと種多様性の高い森林が共存している例もある。むしろ、シカがこの島の生物多様性を高めることに何らかの寄与をしてきた可能性もある。

しかしながら、ヤクシカ個体群が不安定となったり、植生破壊を起こすようであれば、ヤクシカの生態を変化させ、植生との関係を崩すインパクトがシカに作用したためと考えられよう。このとき植林地と自然林で見られたシカの採食圧に関するnumerical responseとfunctional responseの逆転という減少は重要な示唆を与えらると思われる。植生破壊がどんな攪乱をきっかけとして、どんなメカニズムを介して起きるのかは、生態系管理を考える上で将来的に重要な課題となるであろう。