

博士論文

ニホンジカ (*Cervus nippon*) のミヤコザサ (*Sasa
nipponica*)

への採食による土壌生態系の改変

Modification of soil ecosystem by deer (*Cervus nippon*)
browsing on dwarf bamboo (*Sasa nipponica*)

国立大学法人 横浜国立大学大学院
環境情報学府

丹羽 慈

Shigeru Niwa

2008年3月

目次

要旨.....	1
Abstract.....	5
1 章 序論.....	9
1-1 研究の背景と目的.....	9
1-2 土壌micro-foodwebと窒素無機化の関係.....	11
1-3 線虫群集構造による土壌環境の評価.....	15
1-4 草食獣が土壌生態系に及ぼす影響.....	20
1-5 ニホンジカが土壌生態系に及ぼす影響.....	30
1-6 森林におけるブラウザー型草食獣による土壌生態系改変の研究における課題.....	35
1-7 博士論文の構成.....	37
2 章 ニホンジカ導入実験区における土壌の調査.....	44
3 章 ミヤコザサ摘葉実験.....	60
3-1 摘葉がミヤコザサの生育に及ぼす影響.....	60
3-2 夏季の摘葉が土壌生態系へ及ぼす短期的影響.....	82
Effects of fine-scale simulation of deer browsing on soil micro-foodweb structure and N mineralization rate in a temperate forest	
3-3 冬季および春季の摘葉が土壌生態系へ及ぼす短期的影響.....	102
4 章 易分解性C添加実験.....	112
5 章 総合考察.....	125
5-1 ニホンジカ生息密度に応じたミヤコザサ植生，土壌生態系への影響の予測.....	125
5-2 根滲出量の変動を介した採食の効果.....	131
5-3 夏季の採食によるN無機化速度の改変が森林の窒素循環に及ぼす影響.....	134
5-4 まとめ.....	137

引用文献.....	143
謝辞.....	161

要旨

過去 20 年ほどの間に、日本各地の森林においてニホンジカの高密度化が起こり、採食圧の上昇による植生改変が問題化している。草食獣の生息は、地上部から供給される有機物の質と量を変化させることで、土壤生物の生息量や活性に影響し、しばしば生態系の一次生産を規定している窒素 (N) の無機化速度にも影響を及ぼすことが知られている。しかし、シカなどの森林性の草食獣による土壤生態系への影響が、生息密度や採食強度によってどのように変化するのかは明らかでない。

近年、土壤における N の無機化には、土壤 micro-foodweb (主に微生物、小型土壤動物からなる、代謝回転の速い食物網) の動態が密接に関係していることが明らかになってきており、根圏では根からの水溶性有機物の滲出 (根滲出) による micro-foodweb の活性化が、N 無機化を促進していることが指摘されている。草原性の草食獣が土壤生態系に影響を及ぼす主要な経路の一つとして、採食による根滲出量の変化が知られているが、採食強度による影響の違いや、森林性草食獣の採食による根滲出量の改変効果についてはほとんど調べられていない。

本研究は、ニホンジカの生息密度の変化が、森林の土壤生態系の構造と N 無機化機能とに及ぼす影響を明らかにすることを目的とした。特に、草食獣が土壤生態系に影響を及ぼす重要な経路として最近注目されている、採食直後の根滲出量の変動によると考えられる、短期的な N 無機化機能の改変効果の解明に重点を置いた。

2 章 ニホンジカ導入実験区における土壤の調査

シカの生息密度と、土壤生態系の構造と機能への影響との関係を明らかにするために、森林総合研究所のシカ導入実験区において、土壤 micro-foodweb および N 無機化機能についての調査を行った。シカ低密度区 (4 頭 km^2) の高密度区 (16 頭 km^2) のいずれにおいても、林床のミヤコザサの地上部リター量は減少していたと考えられたが、低密

密度区でのみ、シカの導入による細菌および糸状菌バイオマス、糸状菌食性線虫密度の低下が起き、高密度区では土壤生物に変化はみられなかった。排泄物の供給量や、ササ地下部、高木などのリター供給も考慮することが必要であると考えられた。いずれの区でも、シカの導入は、N無機化速度には影響を及ぼしていなかった。ミヤコザサの地上部リター供給の減少による負の効果が、排泄物や他の植物リターの質や量の変化によって、相殺された可能性がある。

3章 ミヤコザサ摘葉実験

シカによるミヤコザサへの採食の強度に応じた、ミヤコザサ植生の変化 (3-1)、および土壤生態系の構造と機能への短期的影響 (3-2, 3-3) を明らかにするために、林床のササ植生に対し季節ごとのシカの採食を模した摘葉実験を行った。

ミヤコザサに対する1年間のバイオマス除去は、シカ生息地でよくみられる地上部の高密度化はもたらさなかったものの、地上部の現存量には大きく影響し、その変化の程度は採食強度によって異なった (3-1)。弱度のバイオマス除去は地上部現存量を増加させる可能性が示唆された。バイオマス除去量の増大に対する現存量の低下傾向は、稈より葉の方が緩やかであった。採食が弱い場合、地上部の小型化と葉量の維持によって、林床のミヤコザサ植生はある程度の光合成生産を維持し、種々の生態系機能を維持し続けるのかもしれない。

夏季の摘葉は、土壤 micro-foodweb および N 無機化機能に対して、有意かつ複雑な短期的影響を及ぼした (3-2)。細菌食者である原生生物のバイオマスと Plectidae 科線虫の密度、および N 無機化速度は、弱度の摘葉で最大化する一山型の反応を示した。これは、摘葉強度に対して同様の一山型のパターンで根滲出量の増加が起きた可能性を示している。しかし、ミヤコザサの葉の N 濃度にはこのような傾向はみられず、N 無機化の促進が被食植物の再成長に貢献している可能性は示されなかった。

一方、冬季や春季の摘葉、摘稈は、N 無機化速度に対し短期的影響を及ぼさなかった

(3-3). 夏季とは異なり, 採食直後に根滲出量の大きな変動が起きないためであると推測された.

4章 易分解性 C 添加実験

有機物を豊富に含む森林土壌でも, 根滲出物のような易分解性 C 源の供給が N の無機化をもたらすのかを明らかにするために, 実験室内で森林土壌にグルコースを添加して培養する実験を行った. 添加されたグルコース C は初期数日間で消費され, 4 日目まで N の不動化が起きた. しかし, その後線虫 (主として微生物食者) の密度が急上昇し, N の無機化が進行した. その結果, 有機物が豊富な土壌でも, 易分解性 C の供給が微生物ループによる N 無機化の促進を引き起こすことが示された.

5章 総合考察

2~4 章の結果を基に, シカ生息密度に応じたミヤコザサ植生の変動 (5-1), 根滲出量の変動による土壌生態系への採食の間接効果の可能性 (5-2), シカの生息による森林生態系の N 循環への影響 (5-3) について, 考察を行った.

5-1 では, シカ生息密度からミヤコザサ採食強度を推定し, 3 章の結果を用いて林床のミヤコザサ植生の変化の予測を試みた. 2 章のシカ導入実験区における測定値を基に, 実測値との対応を検討したところ, 概ね傾向が一致した. 今後は, ミヤコザサや, 他のササ植生の長期的な採食への反応を明らかにすることで, 予測可能な範囲を広げていくことができると考えられる.

5-2 では, ミヤコザサの根滲出量および摘葉時の増加量を推定し, 3-2 と 4 章の結果と比較した. 推定された摘葉時の根滲出物の増加量は非常に少なく, 土壌 micro-foodweb の動態にはほとんど影響を及ぼさないと考えられた. しかし, 推定方法の問題の可能性も残ったため, 今後, 摘葉後の根滲出量を直接測定する必要があるだろう.

5-3 では, 3-2 で明らかになった, 夏季の採食による N 無機化速度の改変効果が, 森

林の N 循環にどのような影響を及ぼしうるか、考察した。実際の森林でどの程度の N の無機化の促進または低下をもたらしているのかは、シカの採食行動と強く結びついていると考えられた。また、夏季の採食による無機態 N 供給の変化がササの再成長に影響を及ぼしている可能性は低いと考えられた。この無機態 N 供給の変化が、森林の N 循環にどのような影響を及ぼすのかは、他の植物の N 吸収の活性と、土壌中から系外への N の流出の起こりやすさによるだろう。

また、3-2, 4 章で示された結果は、これまで室内実験から予想されている、地上部の植食や、易分解性 C の供給が、土壌 micro-foodweb の活性化を通じて N 無機化を促進するという、生態系の物質循環を考える上でも重要な現象の、自然生態系における検証として、重要な意義をもつと考えられる。

Abstract

In last two decades, population density of sika deer (*Cervus nippon*) has been increasing in many forests all over Japan, and the alteration of vegetation caused by the increasing browsing pressure has become a serious problem. Large mammal herbivores affect the abundance and activity of soil organisms through altering the quantity and quality of organic matter input from aboveground system and consequently affect nitrogen (N) mineralization rate which often regulates primary productivity. However, how the effects of mammal herbivore in forest, such as deer, on soil ecosystems change with their population density or browsing intensity is unknown.

Many studies have shown that N mineralization is closely linked with the dynamics of soil micro-foodweb (mainly consisting of microorganisms and microfauna with short turnover rate). And they also pointed out that labile soluble organic matter release from root (root exudation) enhances N mineralization by stimulating micro-foodweb in rhizosphere soil. Although the alteration of root exudation is considered as one of the important pathways through which mammal herbivores affect the structure and functioning of soil ecosystem in grassland, the effects of herbivory intensity and herbivory of browsing mammals in forest floor on soil ecosystems through changing root exudation is largely undetermined.

The objective of this study is to reveal the effects of density change of sika deer on structure and functioning of soil ecosystem in forests. The short-term effects of herbivory on N mineralization which were considered to be caused by the change in root exudation shortly after defoliation were especially focused on.

Chapter 2 Soil investigation in the experimental deer introducing site

Soil micro-foodweb structure and N mineralization rate in soil were determined in the

experimental deer introducing site of Forestry and Forest Products Research Institute (FFPRI) to reveal the relationships between sika deer density and the effects of deer on the structure and function of soil ecosystem. Although aboveground litter input from understory dwarf bamboo (*Sasa nipponica*) vegetation was considered to decrease by deer introduction in both of the low-density enclosure (4 deer km⁻²) and high-density enclosure (16 deer km⁻²), bacterial and fungal biomass and fungal feeding nematodes abundance decreased due to deer only in the low-density site. In both sites, N mineralization was not affected by introduction of deer. The potential negative effects of the decrease of aboveground litter fall of dwarf bamboo may be cancelled out by dung and urine deposition or the modification of quality and quantity of plant litter input from tree layer or belowground part of bamboo.

Chapter 3 *Sasa nipponica* defoliation experiment

Defoliation experiment with forest floor vegetation of *S. nipponica* was conducted to investigate the effects of browsing intensity on *S. nipponica* vegetation (3-1) and short-term effects of browsing intensity on the structure and function of soil ecosystem (3-2, 3-3). Defoliation was performed to realistically simulate sika deer browsing in each season.

The year-round simulated browsing had large impacts on aboveground biomass of *S. nipponica* differing with the intensity of biomass removal, although simulated browsing did not caused the increase of branching of *S. nipponica* which often observed in high-density deer habitats (3-1). It was suggested that low intensity of browsing increases aboveground biomass. The decreasing rate of leaf mass with increasing intensity of simulated browsing was slower than that of culm mass. When browsing pressure is low, *S. nipponica* in forest floor may maintain primary production and ecosystem functions by reducing the size of aboveground part and maintaining leaf mass.

In summer, the simulated browsing of *S. nipponica* had significant and complicated

short-term effects on soil micro-foodweb structure and N mineralization (3-2). The biomass of protozoa, the abundance of bacterivorous nematode of family Plectidae and N mineralization rate showed unimodal responses to defoliation intensity. These results suggest that root exudation had also responded in unimodal pattern shortly after the last defoliation event. As N concentration of new leaves of *S. nipponica* did not show a corresponding trend with N mineralization, the evidence suggesting that weak browsing has supportive effects on browsed plant regrowth through enhancing nutrient supply from soil was not obtained.

In winter and spring, the simulated browsing of *S. nipponica* had no significant short-term effects on N mineralization in soil (3-3). These results may be due to the lack of large response of root exudation to simulated browsing in those seasons.

Chapter 4 Labile C amendment experiment

Forest soil amended with glucose was incubated in laboratory to investigate whether the supply of labile C source, such as root exudates, can enhance N mineralization in C-rich forest soil. In the amended soil, much of the amended glucose was estimated to be consumed in 2 days, and inorganic N was decreased for 4 days after amendment but then kept on increasing more rapidly than unamended soil. Nematodes increased exponentially for 7 days after amendment and retain higher abundance than control soil throughout the experimental period. These results suggest that labile C supply can cause rapid growth of microorganisms resulting in N immobilization for several days, but also stimulate the release of the immobilized N by microbivores afterward and as a result, enhance N mineralization even in C-rich forest soil.

Chapter 5 General discussion

A prediction of the change of understory vegetation of *S. nipponica* was conducted on the basis of the results of chapter 3 by estimating the intensity of deer browsing from deer

density (5-1). The predicted values largely consisted with the observed values in the deer introduced plots. This prediction can be improved by determining the response of *S. nipponica* or other dwarf bamboo species to long-term browsing in further study.

The amount of root exudation of *S. nipponica* and the increase of it after defoliation in summer were estimated (5-2). Because being much lower than the amount of C amended as glucose in chapter 4, the estimated increase of C supply as exudates was considered to have no effects on soil micro-foodweb. Because this result contradicted those of 3-2 and there may be some problems in estimation, direct measurement of root exudation is needed to reveal whether the effects of defoliation in summer were caused by the change in root exudation.

How the alteration of N mineralization rate by summer browsing suggested in 3-2 can affect N cycling in a real forest inhabited by deer was discussed (5-3). Whether deer browsing enhance or deter N mineralization in soil was considered to closely link with the browsing behavior of deer. Whether the changes in N mineralization rate by summer browsing affect the regrowth of *S. nipponica* remained unclear. Therefore the impacts of the modification of N mineralization rate by browsing may depend on the activity of N uptake of other plants or the likeliness of N leaching from soil.

1 章 序論

1-1 研究の背景と目的

世界各地の温帯林, 亜寒帯林で, 大型草食獣の移入や高密度化による採食圧の増加が, 自然植生に悪影響を及ぼしている (e.g. Husheer et al., 2003; Rooney and Waller, 2003; Schütz et al., 2003). 大型草食獣は, 採食量が大きく, 行動範囲も広域に及び, しばしば高い自然増加率をもつため, 生態系全体にわたって様々な直接, 間接効果を及ぼし, その影響の大きさや影響の及ぶ時空間的範囲も大きい (Persson, 2000; Rooney and Waller, 2003). よって, 移入された, または高密度化した大型草食獣が生態系全体に及ぼす影響を把握し, 適切な管理方法を模索することが必要である (Weisberg and Bugmann, 2003).

陸域では, 地上部に生食連鎖系, 地下部に腐食連鎖系が発達する. これまでこの二つのサブシステムは, 個別に研究されることが多かったが, 地下部サブシステムの栄養基盤である有機物は, 地上部からの供給に依存しており, 一方で地上部サブシステムの基盤である一次生産には, 地下部からの無機養分の供給が必要不可欠である. すなわち, 地上部と地下部の両サブシステムは, 植物を仲介とした相互依存関係にあるということが出来る. 近年, この地上部—地下部サブシステム間の相互作用に大きな関心が向けられるようになり, 陸域における様々な生態現象の理解において, 両者の相互作用を考慮する必要性が認識されるようになってきている (Wardle et al., 2004). 特に, 過去 10 年ほどの間に, 地上部における植食が地下部サブシステムに与える影響について多くの研究がなされている (Bardgett and Wardle, 2003).

草食獣は, 採食や排泄などの活動を通じて, 土壌へ供給される有機物の質と量を変化させ, さらに土壌の物理環境を攪乱することで, 土壌生態系の構造と機能に様々な時空間スケールの間接効果を及ぼしている (図 1-1; Hobbs, 1996; Bardgett et al., 1998a; Bardgett and Wardle, 2003). 特に, しばしば植生や一次生産を規定する主な要因となる,

土壌の無機態窒素 (N) 供給量に対する草食獣の間接効果は、採食を受けた植物群落の再成長や、その後の種構成の遷移にも影響を及ぼしうる。しかし、草食獣が土壌生態系に及ぼす影響を調べた研究の多くは、草地におけるグレイザー型草食獣（ウシ、ヒツジなど）の影響に関するものであり、森林におけるブラウザー型草食獣（シカなど）の影響を調べた研究例は少ない。また、草食獣の管理を考える上では、草食獣の生息密度や採食強度と、土壌への影響との関係を理解する必要があるが、まだ十分明らかにされていない。

土壌中での有機物の分解、養分の無機化には、微生物の働きが必要不可欠であるが、微生物は無機化した養分の多くを自らのバイオマス成長に利用し、植物とは養分を巡る競争関係にある (Kaye and Hart, 1997)。原生生物や線虫などの小型土壌動物は、微生物を盛んに捕食し、無機態として排泄することで、微生物中に不動化された養分を植物に利用可能な状態に解放する働きが大きいことが明らかにされている (Clarholm, 1985; Ingham et al., 1985)。また、植物から土壌への有機物供給の経路としては、リターの供給とその分解プロセスについて多くの研究がなされてきたが、近年になって、光合成産物の一部が易分解性の有機物として細根から土壌に供給されていることが広く認識されるようになってきた (Lynch and Whipps 1990)。この根から供給される易分解性有機物 (rhizodeposition) は微生物に非常に利用しやすい炭素 (C) 源であるため、その供給は、根圏土壌中で微生物の成長や活性を大きく高め、さらに小型土壌動物による微生物食を促進することで、土壌の N 無機化機能に大きく貢献している可能性がある (Paterson, 2003)。草地では、草食獣の採食は根からの易分解性有機物の供給を高めることが知られ、草食獣による土壌の N 無機化機能改変の重要な経路の一つであると考えられている (Bardgett et al., 1998a; Bardgett and Wardle, 2003)。よって、草食獣による N 無機化機能への間接効果を理解するためには、土壌 micro-foodweb (主に土壌微生物、小型土壌動物からなる、代謝回転の速い食物網; Lavelle, 1997) の動態と N 無機化機能との関係を理解する必要がある。

近年日本各地において、森林性のブラウザー型草食獣であるニホンジカ (*Cervus nippon Temminck*) の高密度化が起こっており、採食圧の上昇による植生改変が問題化している (湯本・松田, 2006)。ニホンジカの高密度化は、土壤生態系の構造と機能にも大きな影響を与えている可能性があるが、研究例は少ない。

そこで本論文では、ブラウザー型草食獣であるニホンジカが、森林の土壤生態系の構造と N 無機化機能とに及ぼす影響を明らかにすることを目的とした。森林におけるニホンジカの管理に資する知見を得るために、特に生息密度や採食強度の影響に注目した調査、実験を行うこととした。また、ブラウザー型草食獣で研究が進んでいない、採食による根からの易分解性有機物供給の変化と、土壤 micro-foodweb の反応、N 無機化機能への影響について、詳細な実験、検討を行うこととした。

本章では、まず土壤中での N 無機化過程における microfood-web の重要性、土壤環境の指標としての線虫群集の有用性について概説する。次に草食獣による土壤生態系への影響について海外の研究例を総説した上で、ニホンジカが土壤生態系や N 循環に及ぼしうる影響について論じる。最後に、これらの先行研究の課題を整理し、本論文の構成を述べる。

1-2 土壤 micro-foodweb と窒素無機化の関係

1-2-1 土壤生物の機能群と N 無機化機能

陸域生態系では、地上部における一次生産物のほとんどが、リターや根滲出物として地下部の腐食連鎖系に流入する。腐食連鎖系では、地上部から供給される有機物を分解、無機化することで栄養、エネルギーを得ている。一方、植物は、N をはじめとする一次生産を行うために必要な無機態養分を、土壤中で作られる無機化産物に依存しており、

地上部の生食連鎖系と地下部の腐食連鎖系は、有機物と無機態養分のやりとりを通じた、相互依存関係にあるということが出来る。この土壌サブシステムの重要な機能である、有機物の分解、無機化は、土壌生物、すなわち、一次分解者である微生物と、高次の消費者である土壌動物の作用によって行われる。

土壌微生物は、主に細菌、糸状菌（真菌）からなる。微生物は体外酵素によって有機態の N をアンモニア態に無機化して体内に取り込み、バイオマス成長などに利用する (Paul and Clark, 1996)。このとき、過剰な N はアンモニア態として体外に放出される。アンモニア態 N は、さらに硝化細菌によって酸化され、亜硝酸態 N を経て硝酸態 N に変換される。

土壌動物には、微生物のみを直接捕食する微生物食者、微生物と有機物リターを共に摂食する落葉変換者、土壌を摂食し土壌の理化学性を改変する生態系改変者、他の動物を捕食する捕食者、植物根から栄養を得る根食者に大別される (Lavelle, 1997; 金子・伊藤, 2004)。微生物食者は、原生生物や線虫などの小型土壌動物、トビムシ、ササラダニなどの中型土壌動物が主である。微生物食者が微生物を捕食し、排泄することで、微生物のバイオマスとして同化（不動化）された N が、アンモニア態として解放される (Clarholm, 1985; Ingham et al., 1985)。微生物食者以外の土壌動物も、摂食した有機態 N の一部をアンモニア態など植物に容易に利用可能な形態に変換して排泄するが、微生物は、植物リターや土壌有機物に比べて N を高濃度に含み、消化効率も高いため、微生物食者による N 無機化の効率は、他の土壌動物群に比べて高いと考えられる。また、微生物食者の中でも特にバイオマスが大きく、代謝回転が速い原生生物や線虫は、無機化への貢献度が非常に高い (Bonkowski, 2004)。落葉変換者は、トビムシ、ササラダニなどの中型土壌動物、ヤスデ、ワラジムシなどの大型土壌動物を主とする。摂食した植物リターのかなりの部分は、未消化有機物として排泄されるが、この過程でリターが細かく粉碎されるために、微生物によるその後の分解、無機化が促進される。生態系改変者は、ミミズ、シロアリなどの土壌食の大型土壌動物を主とする。深層の土壌と、表層

の土壌、鉱質土壌と有機物層を、攪拌、混合したり、坑道や塚を形成したり、糞団粒を生成したりすることによって、土壌構造や理化学性を改変する。微生物や小型、中型土壌動物の生息環境を改変し、それらによる分解、無機化などの機能に大きな間接効果を及ぼす。捕食者は、線虫、クマムシなどの小型土壌動物から、トゲダニ、ケダニなどの中型土壌動物、クモ、ムカデ、甲虫などの大型土壌動物まで多岐にわたる。他の土壌動物機能群の活性を制御することで、分解や無機化の機能に間接的に影響していると考えられる (Santos et al., 1981; Mikola and Setälä, 1998a)。根食者としては、線虫や甲虫の幼虫がよく知られている。植生の遷移 (de Deyn et al., 2003) や食害による根渗出量の変化 (Yeates et al., 1999; Denton et al., 1999) を介して、養分の無機化機能に影響を及ぼしていると考えられる。さらに土壌動物は、消化管を通過させることで土壌微生物の活性を変えたり、微生物の移動分散に寄与したりすることで、土壌環境中における微生物の分解、無機化の効率に、間接的な影響を及ぼしている (金子, 2000)。

1-2-2 土壌 micro-foodweb の構造と機能

土壌微生物、微生物食者、捕食者からなる食物網を、土壌 micro-foodweb と呼ぶ (Lavelle, 1997)。微生物としては、細菌と糸状菌、微生物食者としては、原生生物と線虫が、バイオマスや活性の大きさから重要である。このような微生物、小型土壌動物からなる食物網は、南極から砂漠まで (Wall and Virginia, 1999) 至る所の土壌中に存在している。これらの micro-foodweb 構成者は、成長や代謝回転が速いため、環境の変化や資源の供給によりダイナミックな個体群変動を示し、強い被食—捕食相互作用がはたらく。その結果、微生物食による微生物バイオマス N の解放が盛んに行われるため、micro-foodweb 内では微生物食者の N 無機化への貢献が大きいと考えられる。細菌食者である原生生物や、細菌食性線虫、糸状菌食性線虫による N 無機化の促進は、多くのマイクロコズム実験によって確認されている (Clarholm, 1985; Ingham et al., 1985; Griffiths, 1986;

Kuikman and van Veen, 1989; Ferris et al., 1998; Chen and Ferris, 1999). 野外での観察では、降雨直後に細菌バイオマスが急激に増加したが、それを追うように細菌食者であるアメーバの個体数が急増したことによって、細菌バイオマスは数日間で元の水準に戻り、このとき植物中の N 量が増加した (Clarholm, 1989). この結果は、土壤中で細菌バイオマスが原生生物の強いトップダウン制御を受けており、その捕食によって、細菌中の N が植物に利用可能になることを示している. さらに捕食性線虫や捕食性ダニによる捕食は微生物食者の個体数の制御を通じて、N 無機化機能に影響を及ぼしうる. 微生物と微生物食性線虫を含む土壤マイクロコズムに、捕食性線虫を加えると、微生物食性線虫の個体数が低下し、それに伴って N 無機化速度も低下した (Mikola and Setälä, 1998a).

土壤 micro-foodweb には、有機物から細菌、細菌食者を經由する物質やエネルギーの流れ (細菌経路, bacterial-based energy channel) と、糸状菌、糸状菌食者を經由する流れ (糸状菌経路, fungal-based energy channel) とがある (Moore, 1988). このどちらの経路による物質の流れが相対的に重要かが、土壤 micro-foodweb の構造や機能の特徴を知る上で重要な要素となる (Wardle, 2002). これは、細菌と糸状菌の生態や有機物分解機能が大きく異なる上に、両経路における被食-捕食相互作用が大きく異なるためである. 細菌は、水で満たされた土壤中の細孔隙中や、土壤粒子表面の水膜中では移動が可能だが、一般にい動力は乏しい. 糸状菌は基質に固着し、菌糸を伸長させ、胞子で移動する. 細菌は易分解性の有機物が供給されると、素早く増殖することができ、一方糸状菌は、難分解性の有機物を時間をかけて分解することができる. 細菌バイオマスは、細菌食者によるトップダウン制御を受けやすいが、これは細菌では被食防御が発達しておらず、また C/N や C/P が低く、餌としての質が高いためと考えられる (Wardle, 2002). 一方、糸状菌バイオマスは、トップダウン制御を受けにくく、むしろ補償的成長を示す場合がある (Hanlon, 1981; Hedlund and Augustsson, 1995). その理由としては、糸状菌は細菌に比べ、形態的、化学的防御機構が発達していること、また種によって餌としての質が大きく異なるため、糸状菌食者にはジェネラリストが少ないことが考えられる (Wardle,

2002). よって, 一般に易分解性の有機物の供給は, 細菌経路への物質の流れを促進し, 細菌食者による捕食が盛んに行われて, 無機態 N の放出が促進されると考えられる. 一方, 難分解性の有機物の供給が増加すると, 糸状菌経路での分解が優占するようになり, 徐々に N の無機化が進む.

1-3 線虫群集構造による土壤環境の評価

1-3-1 土壤線虫群集の特徴と環境指標としての有用性

土壤中には, 通例数百万個体 m^{-2} , あるいは土壤 100 g あたり 3000 個体ほどの高い密度で線虫が生息しており, ランダムに 150 個体を調べると, 30-60 種が含まれほどの高い多様性が見られる場合が多い (Bongers and Bongers, 1998). 線虫は, 南極や砂漠などの極限的な環境の土壤にも生息することができる (Wall and Virginia, 1999). 土壤線虫の既知種数は 15000 種にも及び, 腐食食物網における一次分解者 (微生物) 以外のあらゆる栄養段階, および様々な生活史戦略を持つ種を含む. このように幅広い環境において, 少量の土壤サンプルから多様な分類群, 栄養段階にまたがる多数の個体を容易に得ることができる. また, 様々な栄養段階を含むため, 線虫群集の構造から, 土壤 micro-foeweb 全体の構造の推定が可能である. 食性や生活史特性の違いから, 土壤環境や資源供給の変化に対する個々の種の反応が異なるため, 線虫の群集構造は土壤環境の指標として利用することができる. さらに, 世代時間が数日から数ヶ月と短いため環境変化への反応が速く, 移動性が低いため生息土壤の環境を直接反映するなど, 土壤線虫群集は, 環境指標として好適な条件を備えている (Bongers and Bongers, 1998; 岡田, 2005).

1-3-2 土壤線虫の機能群

土壤線虫の群集構造の最も正確な記載は、種ごとの個体数を記録することであろう。しかし、個々の種の生態特性は明らかでない場合が多く、詳細で複雑な種構成のパターンは解釈が困難である。一方、食性や生活史特性に基づいて定義された機能群構成は、生態的意義が理解しやすく、土壤環境条件や、micro-foodweb の構造や機能について、有用な情報を提供してくれるだろう。また、土壤線虫には、未記載種が多い上、種レベルの同定には高度で専門的な知識が必要となるため、全ての個体を種レベルで同定することは現実的でない。しかし、食性や生活史特性は、科や属で一定である場合が多いと考えられることから、機能群構成を知るためには、科や属レベルの同定で十分である。このため、土壤環境の指標としての線虫群集構造の解析には、通常科レベルでの同定と、食性、生活史特性に基づく機能群分けが行われる。

Yeates et al. (1993) は、土壤線虫の各科、属の食性に関する既知の情報をまとめ、推定も含めて、大きく 8 つの食性群（植物食、糸状菌食、細菌食、基質摂取、動物捕食、真核単細胞生物食、動物寄生、雑食）に分類した（表 1-1）。実際には、科や属内で、食性の異なる種を含む場合や雑食性の種を含む場合、同じ種でも成長段階によって食性が変化する場合などの例外はあるものの、多くの科、属では食性は一定と考えられている。

Bongers (1990) は、陸生・淡水生線虫の各科を、生活史戦略に関する知見に基づいて colonizer-persister (cp) 軸上に位置づけた。Cp は、広義の r-K 戦略と対応した概念であり、最も増殖速度が速く攪乱に強い科の cp 値を 1、逆に最も増殖速度が遅く攪乱に弱い科の cp 値を 5 として、全ての科が 5 段階に分類される（表 1-2）。例えば、富栄養条件下では cp-1 の科が、重金属ストレス下では cp-2 の科が優占し、物理化学的ストレスや攪乱が小さく遷移の進んだ系では cp-3~5 の科が出現する（Bongers and Bongers, 1998）。Cp 軸は様々な生態的特性を総合したものであり、また全ての科についてそれらの特性が解明されているわけではないために、各科の cp 値の決定には十分な客観的基

準がないという問題点がある。しかし、cp 群組成や、cp 値を基にした各種の群集指数は、土壤環境の指標として有効であることが示されている (Bongers and Bongers, 1998; Ferris et al., 2001)。

さらに、上述の食性群と cp 群とを組み合わせた機能群組成 (表 1-3) を分析することで、次に述べるように多くの情報を得ることができる (Bongers and Bongers, 1998; Ferris et al., 2001)。

1-3-3 土壤線虫群集構造による環境の指標

これまでに、土壤線虫群集を用いた様々な環境評価法が検討されてきた (Bongers, 1990; Bongers and Bongers, 1998; Ritz and Trudgill, 1999; Ekschmitt et al., 2001; Ferris et al., 2001; Yeates, 2003; Mulder et al., 2005)。中でも、土壤環境の攪乱の程度の指標として考案された Maturity Index (MI) は、cp 値の定義に曖昧さはあるものの、攪乱などの環境傾向をよく表す (Bongers, 1990; Bongers and Bongers, 1998)。cp 値のみではなく食性も考慮に入れた機能群分けを行い (表 1-3)、MI を発展させた、Enrichment Index (EI)、Structure Index (SI) が、それぞれ土壤の富栄養化、安定性の指標として提案されている (Ferris et al., 2001)。また、土壤 micro-foodweb の機能を考える上で重要な、細菌経路と糸状菌経路の相対重要性を示す指標として、細菌食性線虫と糸状菌食性線虫の個体数比や、Channel Index (CI)、Nematode Channel Ratio (NCR) などが提案されている (Ferris et al., 2001; Yeates, 2003)。以下にこれらの群集指数および関連する指数を紹介する。

Maturity Index (MI; Bongers, 1990)

植物寄生性、動物寄生性線虫を除く、自由生活性線虫の各科の、相対優占度と cp 値の積の総和。値が低いほど、低 cp 群が優占する、すなわち土壤の物理的攪乱や重金属汚染、農薬施用などのストレスが大きい系、または易分解性資源が供給された直後など

微生物活性の高い系であることを示す。値が大きいほど、高 cp 群が優占する、すなわち土壌の物理的攪乱が少なく、汚染の影響の小さい系であることを示す。

Plant Parasite Index (PPI; Bongers, 1990)

植物寄生性線虫のみで計算した MI。N 施肥によって値が増加する場合がある (Bongers et al., 1997)。MI は施肥によって低下する傾向があるため、PPI/MI が土壌の肥沃度の指標となる可能性がある (Bongers, 1990; Bongers and Bongers, 1998)。

ΣMI (Yeates, 1994)

自由生活性、植物寄生性線虫を全て含めて計算した MI。

MI2-5 (Korthals et al., 1996)

cp-1 の科を除いて計算した MI。cp-1 の科は、施肥などの影響で大きく増加し、MI に影響するため、MI には土壌の攪乱の程度が表れない場合がある。MI2-5 は、cp-1 の科を計算から除外することで、肥沃な条件下でも攪乱やストレスの影響を示すことができる。

Enrichment Index (EI; Ferris et al., 2001) , Structure Index (SI; Ferris et al., 2001)

cp 軸という 1 つの軸を用いた土壌の攪乱度の指標として MI が提案されたが、cp の低い科は、肥沃化によっても増加するため、MI は単に攪乱度のみの指標としては解釈できない場合がある。そこで、土壌の肥沃化の程度と、攪乱の程度を別々に評価するために提案されたのが、EI と SI である。cp 群と食性群を組み合わせた機能群を定義し (表 1-3)、厳しい環境では Ba2, Fu2 しか生存できないが、肥沃度が上がると Ba1 が増加し、攪乱度が下がると、cp3, 4, 5 が増加するという仮定に基づいている。これらの指標を計算するには、まず各機能群の個体数の重み付け和である、土壌環境の基本状態、肥沃

度、安定度（食物網構造の発達度）に関係する3つの要素、b, e, sを算出する必要がある。機能群ごとに重み付け値が異なり、3つの要素ごとに計算に含める機能群が異なるので、各要素の計算式は以下のようになる。

$$b = 0.8 \times (\text{Ba2 の個体数}) + 0.8 \times (\text{Fu2 の個体数})$$

$$e = 3.2 \times (\text{Ba1 の個体数}) + 0.8 \times (\text{Fu2 の個体数})$$

$$s = 1.8 \times (\text{Ba3}) + 3.2 \times (\text{Ba4}) + 5.0 \times (\text{Ba5}) + 1.8 \times (\text{Fu3}) + 3.2 \times (\text{Fu4}) + 5.0 \times (\text{Fu5}) \\ + 0.8 \times (\text{Ca2}) + 1.8 \times (\text{Ca3}) + 3.2 \times (\text{Ca4}) + 5.0 \times (\text{Ca5}) + 3.2 \times (\text{Om4}) + 5.0 \times (\text{Om5})$$

これらの計算値を用いて、EI, SIは以下のように計算される。

$$EI = e / (e + b) \times 100$$

$$SI = s / (s + b) \times 100$$

EI, SIを2軸とする平面上での位置から、土壤環境をより具体的に推定することができると考えられる。

Channel Index (CI; Ferris et al., 2001)

増殖の速い細菌食者（Ba1）と糸状菌食者（Fu2）の個体数割合を基に、土壤食物網において細菌経路と糸状菌経路による分解のどちらが優占しているかを示す指標。値が大きいほど、糸状菌による分解が優占していることを示す。

$$CI = 0.8 \times (\text{Fu2}) / [3.2 \times (\text{Ba1}) + 0.8 \times (\text{Fu2})] \times 100$$

Nematode Channel Ratio (NCR; Yeates, 2003)

微生物食者個体数に占める細菌食者の割合 [細菌食者 / (細菌食者 + 糸状菌食者)]。土壤分解系における細菌経路と糸状菌経路の相対的貢献度の指標。値が大きいほど細菌による分解が優占していることを示す。

1-4 草食獣が土壤生態系に及ぼす影響

1-4-1 供給有機物の改変を介した土壤生態系への影響

草食獣は、消化を通じた植物組織の排泄物への変換、採食を受けた植物の個体レベルおよび群落レベルでの反応を通じて、土壤への供給有機物の質（分解されやすさ）と量を変化させる（図 1-1）。

排泄物

植物組織中の N は、植物リターとして土壤に供給される場合より、草食獣に摂食され、排泄物として供給される場合の方が、速く無機化されると考えられている（Hobbs, 1996）。尿中の N は主に尿素として存在し、土壤中ではすみやかに無機化される（Hobbs, 1996）。ウシ（*Bos taurus*）やトナカイ（*Rangifer tarandus*）の糞の直下の土壤中では、微生物バイオマスが増加し（Lovell and Jarvis, 1996 ; van der Wal *et al.*, 2004）、ヘラジカ（*Alces alces*）の糞を土壤上に置いて培養を行うと、土壤中の有機物分解が促進された（Pastor *et al.*, 1993）。草食獣の糞による分解系の活性化は、糞の C/N が落葉リターに比べて低く（Floate, 1970; Pastor *et al.*, 1993）、さらに糞が可溶性の有機物を多く含むためと考えられる。

根滲出物

採食に対する植物個体レベルの短期的な反応としては、根滲出物への C 配分の変化が挙げられる。Bardgett and Wardle（2003）は地上部の植食が土壤へ与える短期的影響を扱った研究を総説し、地上部への採食は、根からの水溶性有機物の滲出量を増やし、根圏土壤中の微生物や微生物食者の活動を活発化させ、N の無機化速度を高めるとしている。この結果、被食植物の N 濃度、光合成効率が高まり、再成長に正の効果が及ん

でいる可能性がある。

それらの研究がなされる以前は、植食に対する植物の反応と、根圏土壌中における N 無機化のプロセスとは別個に研究されてきた。植物は、光合成生産の内の相当量を、糖、有機酸、アミノ酸などの形で根の表面から滲出させている。これらの水溶性有機物は、総称して根滲出物と呼ばれ、トウモロコシ (*Zea mays*) では、その約 65%を糖類が、33%を有機酸が占めていた (Krafczyk et al., 1984)。根滲出物の量は、植物のバイオマス生産の数%から、多い場合には 40%にも達する可能性があることが報告されている (Lynch and Whipps, 1990)。根の周囲では、非根圏土壌に比べて、微生物バイオマスや、原生生物、自由生活性線虫の個体数が多いことが観察されている (Griffiths, 1990)。また、細菌と原生生物と植物を含む土壌マイクロコズムでは、易分解性有機 C 源であるグルコースの添加によって、植物の N 獲得量が増加した (Clarholm, 1985; Ritz and Griffiths, 1987)。根滲出物や根表面からの脱落細胞など、根から供給される易分解性の有機物の供給は、微生物や微生物食者の活性を高め、N の無機化を促進する効果があると考えられる (Robinson and Griffiths, 1989; Paterson, 2003; Bonkowski, 2004)。一方、植食を受けた植物は、種ごとに光合成産物の配分を様々に変化させることが知られている。中でも、Bokhari and Singh (1974) は、水耕栽培のウエスタンホイトグラス (*Pascopyrum smithii*) への摘葉によって、根からの有機物滲出が増大することを明らかにしている。

1995 年以降、ポットあるいは実験圃場で生育した、イネ科やマメ科の草本に対する、摘葉、植食実験が多数行われ、植食が土壌サブシステムに及ぼす影響が調べられてきた。トウモロコシの葉をバッタ (*Romalea guttata*) に採食させる実験では、採食後に固定された C の根滲出への配分が高まり (Holland et al., 1996)、微生物バイオマス (Holland, 1995)、および微生物食性線虫の個体数が増加した (Fu et al., 2001)。ホソムギ (ペレニアルライグラス; *Lolium perenne*) やオオウシノケグサ (レッドフェスク; *Festuca rubra*) への摘葉実験では、摘葉後 4~5 日間の根滲出の増加 (Paterson and Sim, 1999; Paterson and Sim, 2000)、微生物バイオマスの増加 (Mawdsley and Bardgett, 1997; Guitian and Bardgett,

2000) が確認されている。シロツメクサ (クローバー; *Trifolium repens*) への摘葉では、微生物バイオマス (Mawdsley and Bardgett, 1997), 細菌食性線虫の個体数の増加が確認されている (Hokka et al., 2004)。この他、ハルガヤ (*Anthoxanthum odoratum*), クシガヤ (*Cynosurus cristatus*) では、微生物バイオマスの増加が (Guitian and Bardgett, 2000), オオアワガエリ (チモシー; *Phleum pratense*) では、細菌食性線虫の個体数の増加が確認されている (Hokka et al., 2004)。またホソムギ, シロツメクサ, ヘラオオバコ (*Plantago lanceolata*) の群落 (Mikola et al., 2001) や, オオアワガエリ, シロツメクサ, ヘラオオバコの群落 (Mikola et al., 2005a) への摘葉は, 線虫, ワムシ, ヒメミミズの個体数を増加させた。Hamilton and Frank (2001) は, ナガハグサ (*Poa pratensis*) に摘葉を行い, 1 日後に根圏土壤中の水溶性 C, 微生物バイオマスの増加だけでなく, N 無機化速度の向上を確認し, さらに 7 日後には葉の N 濃度の上昇と, 光合成効率の向上を確認した。先述のように, Bardgett and Wardle (2003) はこれらの研究結果を総合し, 地上部への採食は, 根滲出を増やし, それが引き金となって土壤中の微生物, 微生物食者の活動を活発化させ, N の無機化速度を高め, 被食植物の再成長に正のフィードバックをもたらすという仮説を提案している。

しかし, N 無機化機能が地上部の植食や摘葉によって影響を受けていることを, 実際に調べた研究は少ない。土壤食物網構造の変化と, N 無機化機能の変化とを同時に測定した研究はないため, 植食によって生じる食物網構造の変化がどのように N 無機化に影響しているのかは確認されていない。また, これらの実験は, 実験圃場で行われたいくつかの例 (Holland, 1995; Fu et al., 2001; Bazot et al., 2005) を除くと, すべて実験室や温室内でのマイクロコズム実験であり, 自然生態系においてもこれらの効果が生じるかどうかは, 確かめられていない。さらにこの仮説が前提としている, 易分解性有機 C のみの供給による, 微生物, 微生物食者の活性化を介した N 無機化の促進についても, 実証例は多くない。特に, 有機物を豊富に含む土壌においても, 同様の効果が認められるのかは明らかでない。Guitian and Bardgett (2000) は, 植物種の違いによる, 土壤微

生物バイオマスへの摘葉の効果の違いを明らかにしている。これまで実験に用いられてきたのは、イネ科、マメ科の、比較的成長の速い草原性の草本種がほとんどであり、異なるタイプの植物でも同様の結果が得られるかは明らかでない (Dilkes *et al.*, 2004)。一方、これまでと同様の種を用いた実験でも、摘葉による根滲出の増加がみられない場合 (Ngyuen *et al.*, 2002; Mikola and Kytöviita, 2002) や、土壤微生物群集 (Macdonald *et al.*, 2004; Bazot *et al.*, 2005)、土壤線虫群集 (Bazot *et al.*, 2005, Mikola *et al.*, 2005b, Ilmarinen *et al.*, 2005) に影響がみられない場合もあり、植物種以外にも様々な実験条件によって植物の反応や土壌への影響が異なってくると考えられる。

植食の、植物や土壌への影響を左右する大きな要因の一つとして、植食強度がある。植食や摘葉の強度と、土壌への効果の関係については、研究によって異なる傾向がみられる。植食や摘葉が強いほど根滲出量 (Bokhari and Singh, 1974; Holland *et al.*, 1996) や、微生物食者 (Mikola *et al.*, 2001; Fu *et al.*, 2001) が増加する場合や、逆に摘葉が強いほど根滲出量が低下する場合 (Hamlen *et al.*, 1972) もある一方、植食が弱いと微生物バイオマスの増加がみられるものの、植食が強いと増加がみられないという場合もある (Holland, 1995)。研究例によって、植物種や様々な実験条件が異なるため、これらの研究における植食、摘葉強度を単純に比較することは難しいが、Holland *et al.* (1996)、Fu *et al.* (2001)、Holland (1995) は、いずれも初期成長段階のトウモロコシと、1種のバッタ (*Romalea guttata*) を用いた実験を行っており、植食強度の比較が可能である。Holland *et al.* (1996) では、24日齢のトウモロコシ1個体をバッタ1, 3頭に8時間採食させ、その際葉面積の減少率は25~50%であった。Fu *et al.* (2001) では、32日齢のトウモロコシ1個体を4, 8頭のバッタに2時間採食させ、葉面積の減少率は7~23%であり、Holland *et al.* (1996) の実験条件に近い。これに対し Holland (1995) では、30日齢のトウモロコシ1個体をバッタ5, 10, 20頭に5日間採食させている。葉面積の減少率については、バッタ頭数と正の相関がみられたという記述があるのみで、数値は不明であるが、実験条件から、他の2つの研究に比べて強度の採食であったと推定さ

れる。前2者では、植食が強いほど根滲出への資源配分や微生物食線虫個体数が増加したのに対し、後者では微生物バイオマスが植食強度に対して一山型の増加を示した。これらの結果は、ある程度の植食強度までは、土壤への易分解性有機物供給が高まり、土壤微生物、微生物食者の生息量に正の効果が及ぶが、さらに強度の植食では、易分解性有機物供給の増加が起こらず、土壤食物網への効果がみられなくなることを示唆している。よって N 無機化速度も摘葉強度に対して一山型の増加反応を示す可能性があり、弱い植食や摘葉での無機 N 供給の促進を背景とする植物の再成長への正のフィードバックが生じる場合でも、植食や摘葉が過度になるとフィードバックがはたらかなくなると予想される。しかし、幅広い摘葉強度を設定して摘葉強度の効果を検証した例はほとんどなく (Mikola et al., 2001)、また摘葉強度と N 無機化との関係を調べた例はない。

野外では、季節によって環境条件、植物の生育段階、生理状態や、土壤生物のバイオマスや活性が異なるだけでなく、植食者の採食様式や植食強度も異なることがある。よって、同種の植食者による植食を受ける場合でも、季節によって植物の反応が異なったり、有機物供給の変化に対する土壤生物の反応が異なることが予想される。しかし、これまでの摘葉実験の多くは、植物の成長期における採食のみを対象としており、生育段階や (Ilmarinen et al., 2005)、季節による影響の違いを調べた例はほとんどない。

リターの質

草食獣の生息は、しばしば植物体中の N 濃度を高めることが報告されている (Bardgett et al., 1998a)。その結果、リターの N 濃度が高まり、分解性が向上 (リターの質が向上) し、土壤での N 無機化速度が高まると考えられる。例えば、アラスカのヤナギ類を中心とする遷移初期の森林では、ヘラジカなどの採食によって *Salix alaxensis* の葉の N 濃度が向上し、落葉リターの分解速度が高まった (Kielland et al., 1997)。植物中の N 濃度が高まる理由としては、植物バイオマスが減少するものの土壤からの無機 N 吸収量が変化しないため、あるいは根滲出物の増加や排泄物の供給により土壤の無機 N 供給速

度が向上するため、などが考えられている (Bardgett *et al.*, 1998a). シカ (*Cervus sp.*) の糞パッチの周辺では、植物の N をはじめとする養分吸収量が大きく、成長量も大きかった (Williams and Haynes, 1995). ^{15}N で標識したヒツジ (*Ovis aries*) の糞を土壤に混合してオオムギを育てたところ、1年半で糞由来の N の 30%が植物体中に取り込まれた (Sørensen *et al.*, 1994). しかし、草食獣の排泄物パッチに覆われる地表面の割合は小さい (Afzal and Adams, 1992) ことから、草食獣の生息地で広く植物中の N 濃度の増大が観察されるのは、むしろ根滲出物の供給の増加が大きく影響しているのかもしれない. ナガハグサ (*Poa pratensis*) の摘葉実験では、摘葉1日後には土壤の水溶性 C 濃度、微生物バイオマス、N 無機化能が向上しており、7日後には摘葉による葉の N 濃度の増大が認められた (Hamilton and Frank, 2001).

落葉リターの質は、誘導防御反応や、防御物質への C 配分の変化を通じて、採食の影響を受ける可能性がある. カリフォルニアの海岸砂丘におけるミュールジカ (*Odocoileus hemionus*) の採食は、優占する灌木の *Lupinus chamissonis* の落葉の N 濃度を高め、樹冠下の土壤中での N 無機化速度を促進した (McNeil and Cushman, 2005). これは *Lupinus* 属では、植食に対して N を含む防御物質であるアルカロイドを生産するためであると推測された. スコットランドの *Betula pubescens* を中心とする再生二次林では、アカシカ (*Cervus elaphus*) の採食によって *B. pubescens* の落葉分解が遅くなった (Harrison and Bradgett, 2003). リターの C/N 比には採食の影響がみられなかったことから、誘導防御反応によって、葉中の二次代謝物質濃度が高まったことが原因であると推測された. ハダニによる食害によって *Populus deltoides* の葉中のポリフェノール濃度が高まった結果、落葉分解が遅くなることが報告されており (Findley *et al.*, 1996), 草食獣による採食に対しても同様の現象が起こることは十分に考えられる. 反対に、フィンランドの亜寒帯落葉樹林では、トナカイの採食によって *Betula pubescens ssp. czerepanovii* の葉中の縮合性タンニン濃度が減少し、落葉リターの分解速度が速まった (Stark *et al.*, 2007). これは、高い採食圧で失われた葉を再生産するために、二次代謝

物質への C 配分を低下させたためであると推測された。

植物の種組成

草食獣の採食は、植物の種組成の変化を通じても供給有機物の量と質に影響を及ぼす。草食獣の活動による植生変化の方向性と、それがもたらす土壌分解系への影響には、生態系の養分循環速度を向上させる場合と、低下させる場合の 2 通りのパターンが存在する (Ritchie *et al.*, 1998; Singer and Schoenecker, 2003)。温帯や熱帯の肥沃な草原では、採食耐性が高く再成長能力の高い植物種 (高槻 (1989) の言う「被食戦略」をとる種)、が優占するようになる。こうした種は、成長が速く組織の養分濃度が高い上に、再成長によって一次生産が維持または向上する (過補償) ため、草食獣の採食は、供給有機物の質の向上、量の維持または向上をもたらし、土壌における分解、無機化を促進するように作用すると考えられる。このような系では、多量の排泄物の供給や、根滲出物の増加、植物組織の N 濃度の増加によるリターの質の向上が相乗的にはたらき、N 無機化が促進されやすい (Bardgett and Wardle, 2003)。一方、貧栄養な草原や森林などでは、採食による嗜好性種の衰退が起きやすく、被食防御の発達した種 (高槻 (1989) の言う「防衛戦略」をとる種) や組織中の養分濃度の低い種などの不嗜好性種が優占するようになる。こうした種は、成長が遅く組織の養分濃度も低く、難分解な成分を多く含む場合が多いため、草食獣の採食は、供給有機物の質、量を低下させ、土壌における分解、無機化を停滞させる効果をもつと考えられる (Pastor *et al.*, 1993; Ritchie *et al.*, 1998)。このような系では、誘導防御物質による供給有機物の質の変化も同時に起こるかもしれない (Harrison and Bradgett, 2003, 2004)。北米の N 制限を受けたサバンナでは、オジロジカ (*Odocoileus virginianus*) を中心とする植食者によって、N 濃度の高いマメ科などの種が減少する代わりに N 濃度の低いイネ科の種が増加し、土壌中の利用可能な N 量が減少していた (Ritchie *et al.*, 1998)。スコットランドの *Betula pubescens* を中心とする再生二次林では、アカシカ (*Cervus elaphus*) の採食によって *B. pubescens* の成長が抑制さ

れ、土壌中の水溶性 C 濃度が減少し、N 無機化速度が低下した (Harrison and Bradgett, 2004). これは根滲出物などの易分解性 C の供給が減少したためと考えられた. また同時に、防御物質の蓄積によると推測される *B. pubescens* の落葉リターの分解速度の低下もみられた (Harrison and Bradgett, 2003). 北米の亜寒帯の針広混交林では、ヘラジカの選択的採食によってカンバなどの広葉樹が減少し、分解の遅い落葉リターを供給するトウヒ (*Picea glauca*, *P. mariana*) を主体とする森林への遷移が速められた結果、土壌中で有機物分解速度が低下した (Pastor *et al.*, 1993). このとき、リターの質の低下による分解系への負の効果は、糞の供給による正の効果を上回るものであった (Pastor *et al.*, 1993).

採食強度の影響

草食獣が生態系の N 循環速度を促進するか低下させるかが、生態系のどのような条件で決定されるのかについては様々な議論がある (Ritchie *et al.*, 1998; Bardgett and Wardle, 2003; Singer and Schoenecker, 2003; Sankaran and Augustine, 2004). 草食獣による N 循環への影響は、被食植物が再成長によって生産を維持できるかどうかに関係していると考えられるため、採食が行われる範囲の生産性と採食強度によって大きく規定されていると考えることができる (図 1-2). 主にインパラ (*Aepyceros melampus*) によって採食されるケニアの草原では、生産性の高い肥沃な地域でも、貧栄養な地域と同様な土壌微生物バイオマスの減少がみられた (Sankaran and Augustine, 2004). この肥沃な草原では、地上部生産の 73% もが採食されていたため、草食獣の呼吸による C 消費量が大きくなりすぎ、土壌への C 供給量が低下したためと推測された. 北米のウシの放牧地では、地上部生産の 45% が採食された中程度採食区では、リター分解速度や土壌の N 無機化速度が対照区に比べて有意に上昇したが、地上部生産の 77% が採食された強度採食区では有意な変化はみられなかった (Shariff *et al.*, 1994). スウェーデンの若い針葉樹林でヘラジカの採食と排泄物の供給を忠実に再現した実験では、カンバ (*Betula*

pubescens, *B. pendula*) やマツ (*Pinus sylvestris*) の実生の成長は、弱い摘葉では変化がなく、ある一定以上の強度になると減少した (Persson *et al.*, 2005a). よって、生産性の低いと考えられる亜寒帯林であっても、採食強度が十分低い場合には、植生の変化による落葉リターの質の低下は起きず (Persson *et al.*, 2005b), むしろ排泄物の供給や根滲出の増加による正の効果が、分解系に及んでいるかもしれない. ニュージーランドの30ヶ所の温帯林での調査では、アカシカやヤギ (*Capra aegagrus*) などの草食獣の採食が、分解しやすいリターを生産する双子葉植物を減少させ、分解の遅いリターを生産するナンキョクブナ (*Nothofagus spp.*) やシダ、単子葉植物の相対優占度を高める方向に、林床植物の群集構成に影響していることがわかった (Wardle *et al.*, 2002). 大型、中型土壌動物の生息数は、草食獣の生息によって減少する傾向があり、踏み付けなどによる地表の物理的攪乱の影響であると推測された (Wardle *et al.*, 2001). しかし、土壌微生物バイオマスや小型土壌動物への影響は、森林によって正負様々で、一定の傾向は認められなかった (Wardle *et al.*, 2001). 温帯林では、草食獣による、リターの質や量の低下を介した土壌生態系への負の効果と、その他の正の効果とのバランスが、採食強度や環境条件などの違いによって大きく左右されるのかもしれない.

1-4-2 土壌物理環境の改変を介した土壌生態系への影響

草食獣の採食は、地表面の植生被覆や林冠の閉鎖の程度を減少させることで、地表面への光の到達を良くし、地温の上昇や土壌の乾燥化をもたらす傾向にある (Ritchie *et al.*, 1998; Kielland and Bryant, 1998; Stark *et al.*, 2003; Harrison and Bardgett, 2004). こうした物理環境の変化は、下層植生の成長や、土壌の生物活性に影響を及ぼす可能性があり、亜寒帯林では土壌中での有機物分解を促進するかもしれない (Persson, 2000). しかし、一般には供給有機物の質・量の変化に比べると、物理環境の変化そのものの効果は小さいと考えられる (Ritchie *et al.*, 1998). また、草食獣は、植生被覆の減少を介して、雨滴や

河川による土壌の侵食を促進する場合がある。北米の Zion 国立公園では、ピューマ (*Puma concolor*) の減少によってミュールジカが高密度化し、過度な採食圧によって主要樹種の *Populus fremontii* や水生植物が衰退したために、河川による土壌侵食が飛躍的に進行した (Ripple and Beschta, 2006)。踏圧による土壌密度の上昇も、土壌の生物化学過程に何らかの影響を及ぼす可能性があるが、研究例はほとんどない。土壌の圧密は、微生物バイオマスの増加と N 無機化速度の低下をもたらすという実験結果があり、これは線虫が利用可能な孔隙量が低下し、微生物バイオマス N の解放が進まなかったためと推測された (Breland and Hansen, 1996)。フィンランドの針葉樹林では、トナカイの生息が土壌密度を上昇させたが (Stark *et al.*, 2003)、その密度変化は、Breland と Hansen (1996) が行った圧密に比べるとごくわずかであり、土壌生態系の構造や機能に影響を及ぼすほどではなかったかもしれない。

1-4-3 草食獣の生息が線虫群集構造へ及ぼす影響

草食獣の生息による土壌線虫の個体数増加が、温帯の草地や亜寒帯の針葉樹林から報告されている (Ingham and Detling, 1984; Merrill *et al.*, 1994; Bardgett *et al.*, 1997; Stark *et al.*, 2000)。草食獣の糞の土壌への混入や、植物地上部の採食や摘葉は、土壌中の微生物食性線虫の増加をもたらす場合がある (Bardgett *et al.*, 1998b; Fu *et al.*, 2001; Hokka *et al.*, 2004; Mikola *et al.*, 2001, 2005)。よって、草食獣の生息による、排泄物や根滲出物といった質の高い易分解性の有機物の供給や、植物組織の N 濃度の上昇によるリターの質の向上などが、土壌中での微生物バイオマスの成長を促し、線虫個体数の増加をもたらしていると考えられる。また、草食獣の採食による土壌の温度や含水率などの物理環境の変化が、線虫の生息密度に影響する場合もある (Freckman, 1979)。

堆肥や糞などの易分解性有機物の土壌への供給は、糸状菌よりも細菌の成長をより大きく促進し、その結果線虫群集内では、増殖の速い細菌食性の線虫の割合が高まる

(Bardgett et al., 1998b; Bongers and Bongers, 1998). 一般に、このような線虫群集構造の変化は、細菌食性線虫に対する糸状菌食性線虫の個体数比率の低下、r-戦略的種と K-戦略的種の割合から土壤環境の安定性を示す Maturity Index (Bongers, 1990) の低下、土壤の富栄養化の程度を示す Enrichment Index (Ferris et al., 2001) の増加などの群集指数の変化に反映される。Bardgett ら (1998a) は、草食獣の生息する草地では、供給有機物の質の向上によって、糸状菌よりも細菌を介した分解が促進されることを指摘しているが、家畜の放牧が線虫群集構造に及ぼす影響を調査した研究では、細菌食性と糸状菌食性線虫の比率が細菌食性に偏るという傾向はみられていない (Wall-Freckman and Huang, 1998; Wang et al., 2006; Zolda, 2006). また、Maturity Index の低下や、Enrichment Index の増加も認められなかった (Wang et al., 2006; Zolda, 2006). ニュージーランドの 30 ヶ所の温帯林での調査では、草食獣の生息は、しばしば細菌食性線虫と糸状菌食性線虫の個体数比率に有意な影響を及ぼしていたが、影響の正負は森林によって異なり、一定の傾向は認められなかった (Wardle et al., 2001).

1-5 ニホンジカが土壤生態系に及ぼす影響

1-5-1 ニホンジカの分布と生態

日本列島は、約 7 割が森林に覆われており、野生の大型草食獣としては、ニホンジカ (*Cervus nippon* Temminck ; 偶蹄目シカ科) とニホンカモシカ (*Capricornis crispus* Temminck ; 偶蹄目ウシ科) が生息している。ニホンジカは、ロシア沿海州、朝鮮半島、中国、日本、台湾、ベトナムの、亜寒帯から亜熱帯の森林や林縁部に生息し、14 ほどの亜種に区分されている (大泰司, 1986)。日本国内では、北海道、本州 (日本海側の多雪地帯は除く)、四国、九州と、対馬、屋久島、馬毛島、慶良間諸島などのいくつか

の島嶼に生息し、6 亜種（エゾシカ：*yesoensis*；ホンシュウジカ：*centralis*；キュウシュウジカ：*nippon*；ヤクシカ：*yakushimae*；マゲシカ：*mageshimae*；ケラマジカ：*keramae*）が知られている（大泰司，1986）。

成獣の体サイズは、性差や緯度による差が大きく、最小のヤクシカで、雄 50 kg、雌 25 kg、最大のエゾシカで、雄 130 kg、雌 80 kg ほどである。雌は 4～5 歳で最大体重に達するが、雄はさらに成長を続ける。行動圏は 20～300 ha ほどであり、通常単独、または数頭の群れで生活する。冬季には 10 頭以上の群れを作る場合もある。発情期（9～11 月）には、強い雄が縄張りを作り、多数の雌とハーレムを形成する。雌の妊娠率は高く、満 2 歳からほぼ毎年 6 月頃に 1 頭の仔ジカを出産する。死亡率は、幼獣で 40～60%、雄成獣で 20～30%、雌成獣で 15～20%ほどであり、特に厳冬期の幼獣の死亡率が高い。平均寿命は雄で 2 歳前後、雌で 4 歳前後で、最長では雄で 10～12 歳、雌で 16～18 歳と推定される（三浦，1991）。

ニホンジカは、他の反芻亜目の草食獣と同様、4 つの胃をもち反芻を行う。昼夜を問わず採食と休息・反芻を繰り返す。飼育条件下の個体では、1 日に体重の 2%（餌乾重／シカ生重）程度の餌を採食する（増子ら，1997）。主要な餌資源は、冷温帯林ではササを中心とするイネ科草本で、暖温帯林では常緑の広葉草本や常緑樹の葉である（高槻，1991；Jayasekara and Takatsuki, 2000）。しかし、ごくわずかな不嗜好性の植物種を除いてほぼすべての植物を採食し、樹皮や落葉も採食することが可能である。特に冷温帯では冬季に落葉や積雪のため餌不足に陥りやすく、餌に占める木本の枝や樹皮、落葉リターなどの割合が高まる（Jayasekara and Takatsuki, 2000）。ニホンジカは基本的にブラウザー型の草食獣であるが、冷温帯林においては、イネ科植物を主とするグレイザー的な食性を示し、採食生態に大きな可塑性をもつといえる（高槻，1991）。

1-5-2 ニホンジカ高密度化の問題

過去 20 年ほどの間にニホンジカの分布の拡大、捕獲数の増加が起き、シカによる農林業被害も急増している（湯本・松田，2006）。よって、多くの生息地でこうした傾向がみられることから、全国的にニホンジカの密度増加が起きていることが考えられる。その理由としては、主な捕食者であったオオカミの絶滅や狩猟圧の低下による死亡率の低下や、積雪量の減少による冬季の幼獣死亡率の低下が考えられる。さらに、拡大造林による伐採跡地の増加や、林道の発達による林縁環境の増加によって、森林内に良い餌場である草地的環境が増加したことも原因の一つであろう。ニホンジカは基本的に 1 産 1 子だが、弱齢から妊娠率が非常に高いため、増殖率は高い。そして、ほとんどの植物種を採食できる上、樹皮や落葉まで餌にできるため、植生を破壊しつくすまで個体群を拡大し続けることができる。また、カモシカと異なり厳密な縄張りを持たないことも、高密度化を可能にしている一因であろう。

近年のニホンジカの高密度化は、農林業被害のみならず、希少植物の消失や（田村ら，2005）、林床植生の衰退・消失（Nomiya et al., 2002）、不嗜好性植物の増加（蒲谷，1988）、高耐性植物の増加（Takatsuki, 1980）、稚樹への採食による更新阻害（Kumar et al., 2006）や樹皮剥ぎによる高木層の衰退（Yokoyama et al., 2001）および森林の草地化（Ando et al., 2006）、といった自然植生の大きな改変を引き起こし、問題となっている。こうした植生の変化は、動物群集や物質循環にも多大な影響を及ぼしている可能性がある（日野ら，2003）。このため、人為的な個体数調整による個体群管理が必要であるが、一方で、ニホンジカは乱獲によって絶滅しやすいことも知られ、また高密度化した個体群では各個体の栄養状態が悪化し、個体群がクラッシュしやすい場合もあるため、継続的なモニタリングに基づく順応的管理を行う必要があると考えられる（湯本・松田，2006）。

1-5-3 土壌への供給有機物の質・量の改変の可能性

牧草の乾草やサイレージを給餌したエゾシカの成獣は、摂食した N の 7~9 割を排泄し、その約半分ずつを、糞と尿として排泄した (増子ら, 1997). ニホンジカの糞は、福岡県の犬ヶ岳では、糞虫の活動が活発な春~夏には、設置後 1 ヶ月で 70~100% 消失するほど、速やかに分解消失する (池田ら, 2002). 一方、糞虫を排除した場合は、奈良県大台ヶ原では 4~10 月の 6 ヶ月間での分解率が約 49% と、糞虫を排除しない場合より低くなる (古澤ら, 2007). 餌植物が採食を受けずに落葉リターとなった場合の分解速度との比較は行われていない.

ニホンジカの生息による落葉リターの質の変化については、これまで報告がない. しかし、アリドオシ (*Damnacanthus indicus*), ガマズミ (*Viburnum dilatatum*), イラクサ (*Urtica thunbergiana*) では、シカの採食による物理的防御の発達が報告されており (Takada *et al.*, 2001; Shimazaki and Miyashita, 2002; Kato *et al.*, in press), リターの分解性に何らかの影響を与えているかもしれない. 植物種によっては、ニホンジカの採食によって、化学的防御物質の生産や、N 濃度の変化が起こり、リターの質を変化させているかもしれない.

多くのニホンジカの高密度生息地では、林床植生の衰退が報告され (e.g. Shimoda *et al.*, 1994; Nomiya *et al.*, 2002; Kumar *et al.*, 2006), 同時に不嗜好性種の増加も起きている (e.g. 蒲谷, 1988; Suzuki *et al.*, 2008). 不嗜好性種の生産性が高く、リターの質が高い場合や、林床植生の衰退を受けて高木の生産性が高まる場合を除いては、林床植生の大幅な衰退は生態系の N 循環速度の低下を招くだろう. 下層植生の保持していた N が、系外へ流出してしまう可能性もある. ギャップや林縁においてシカの嗜好性の木本が更新できない場合 (e.g. Takatsuki and Gorai, 1994), 不嗜好性種か、被食戦略型の草本のいずれかが分布を拡大する可能性がある. 神奈川県丹沢山地のブナ林では不嗜好性の木本であるオオバアサガラのみがギャップ更新を行う例が報告されている (二ノ宮・古林, 2003).

オオバアサガラは、成長が速く、リターの N 濃度が高く分解も速い (Osono and Takeda, 2005) ため、局所的に N 循環の速いホットスポットを形成している可能性がある。また、林床のミヤコザサ植生がギャップによって分布を拡大し、ミヤコザサ草原を形成する場合や (Ando *et al.*, 2006), 強度の採食によって、採食耐性の非常に高いシバのみの草地が形成される場合がある (Ito and Takatsuki, 2005)。このようなシバ草地では、採食を受けることによって N の循環が促進され、高い生産性が維持されているものと推測される。また、シカの高密度生息地では、樹皮食による高木の枯死も起こる。樹皮食における樹種の選好性は、高木層の種組成に影響を与える可能性があり (Ando *et al.*, 2003), 供給リターの質を変化を通じて、系の N 循環速度にも影響するかもしれない。

1-5-4 土壌への影響

実際にニホンジカが土壌生態系に及ぼす影響については、研究例が限られているが、シカが 22~34 頭 km^2 と高密度に生息する大台ヶ原の針広混交林では、シカ排除区の設置が土壌に及ぼす効果が調査されている (古澤ら, 2003; Furusawa *et al.*, 2005; 古澤ら, 2006)。長期間にわたる強度の採食圧によって矮小化していた林床のミヤコザサの地上部バイオマスは、シカの排除から 2 年半で 5.5 倍に増加した (Furusawa *et al.*, 2005)。土壌の温度や水分状態には、ササ植生の回復の影響がみられたが、土壌の生物化学的過程に明確な影響を及ぼすほどの変化ではないと推測された (古澤ら, 2006)。土壌イオン濃度にも変化が認められ、ササリターの供給の増加による N 無機化の促進の影響とみられる土壌中の NH_4^+ の増加、ササによる吸収の増加によるとみられる Ca^{2+} と Mg^{2+} の減少が生じたが、土壌の全 C, 全 N 量, 微生物バイオマスには変化がみられなかった (Furusawa *et al.*, 2005)。ササ植生の回復によるリター供給の増加が、土壌 C, N や微生物量に正の影響を及ぼすのには、より長い時間がかかるのかもしれない。また、林床のミヤコザサ植生の衰退は、表層土壌の流亡も促進していた (古澤ら, 2003)。シカによ

る表土の流亡は、丹沢山地でも深刻な問題となっており、土壌からの養分供給量や、森林の生産性に負の影響を及ぼすかもしれない。

1-6 森林におけるブラウザー型草食獣による土壌生態系改変の研究における課題

草食獣による土壌への供給有機物の質と量の改変を介した、土壌の N 無機化機能への間接的な作用は、生態系レベルで広く重大な影響を及ぼす可能性がある (Bardgett and Wardle, 2003)。しかし、先行研究を見渡すと、生態系保全の視点に立ったブラウザー型草食獣の管理を考えるにあたって必要とされる、ブラウザーの生息密度や採食強度と土壌生態系への影響との関係についての情報が不足している。森林における高密度のブラウザーの生息は、土壌の N 無機化機能を低下させると考えられる (Pastor et al., 1993)。しかし、温帯林におけるブラウザーの土壌生態系への影響は、状況によって様々であり (Wardle et al., 2001)、草地での先行研究や、森林でのいくつかの研究を踏まえると、低密度のブラウザーによる弱度の採食は、土壌の生物活性や N 無機化機能に正の影響を及ぼす可能性がある。

草食獣の生態系影響を調査した先行研究のほとんどは、生息地に排除区を設置し、その内外を比較することで行われていた。しかし、排除実験では、同じ地域内で異なる生息密度の区を設定できない点が、生息密度と生態系影響の関係を検証する上での制約となる。模擬実験は、この問題を解決する一つの有効な手法であるが (Persson et al., 2005b)、人為的摘葉と実際の採食は異なる効果をもつ場合があるので注意が必要である。導入実験は、特に低密度の区の場合大規模になるため繰り返しをとることが困難であるという制約は免れないものの、実際に草食獣の密度を制御した区を設けて比較を行うことができるため、生息密度と生態系影響の関係を調べるための有効な方法の一つと考えられる。しかし、野外での野生大型哺乳類の導入実験は、ほとんど前例がない。

草食獣が土壤生態系の構造と機能に影響を及ぼす主要な経路は、根滲出量の改変を介した短期的影響、排泄物の供給を介した中期的影響、植物リターの質・量の改変を介した長期的影響の3つと考えられる。森林のブラウザー型草食獣での先行研究では、排泄物や植物リターの改変の効果は扱われているが (Pastor et al., 1993; Harrison and Bardgett., 2003), 根滲出量の改変の効果については、ほとんど研究されていない。根滲出量の変化は、採食後数日間の短期的、局所的反応であるとされるため (Paterson and Sim, 1999; Hamilton and Frank, 2001), ブラウザーによる疎な採食の影響は、生息地でのランダムな土壤サンプリングでは検出しにくいことが予想される。そこで、根滲出量の変化を介した影響を確認するためには、グレイザー型草食獣について行われてきたような、人為的な摘葉実験が有効であろう。ただし、これまでの実験のほとんどは、室内でポット栽培した草原性の草本を用いており、野外の自然植生に対して行った場合、あるいは林床植物でブラウザーの採食を模した摘葉を行った場合に、どのような反応を示すのかは、明らかでない。さらに、根滲出物のような易分解性有機 C 源が供給された場合の、micro-foodweb や N 無機化機能の反応を調べた実験の多くは、元々 C 含有率が乏しく、強い C 制限を受けている可能性のある土壤を用いている (Clarholm 1985; Ritz and Griffiths, 1987)。森林土壤は一般的に有機物に富むため、易分解性 C 源の供給が N 無機化の促進効果をもたらすのかどうか、確認する必要がある。

ササ類は、冷温帯におけるシカの餌資源として重要であるだけでなく、しばしば林床で優占し、現存量も大きいために、養分元素の保持や (Takamatsu et al., 1997; Fukuzawa et al., 2006), 土壤物理環境の制御 (Takahashi et al., 2002, 2003; 古澤ら, 2006), 表層土壤の流出の阻止 (古澤ら, 2003), 動物へのハビタットの提供 (日野ら, 2003), 樹木の更新阻害 (岩本・佐野, 1998), 高木の成長阻害 (Takahashi et al., 2003) など、様々な機能を有するキーストーン種である。ニホンジカの高密度化による採食圧の増大は、林床のササ植生の衰退を介して、森林生態系全体に深刻な影響を及ぼすと考えられる。よって、シカの採食強度と、ササ植生の維持・衰退の可能性との関係を知ることが必要であ

ろう。ササ植生の維持・衰退は、直接的な採食のダメージだけでなく、土壌の養分供給能力の改変を通じて、シカの影響を受けている可能性がある。しかし、ニホンジカが土壌生態系の構造や機能に及ぼす影響は、まだ十分明らかにされていない。

1-7 博士論文の構成

ニホンジカが森林の土壌生態系の構造と N 無機化機能とに及ぼす影響を明らかにし、ニホンジカの管理に資する知見を得ることを目的として、以下のような野外実験および室内実験を行った (図 1-3)。ニホンジカの生息密度と、排泄物やリターの供給を介した土壌生態系への中長期的影響との関係を明らかにするため、シカ生息密度の異なる導入実験区において土壌 micro-foodweb 構造および N 無機化機能の調査を行った (2 章)。林床におけるシカの採食強度と、林床植物の現存量の変化、および根滲出量の変化を介した土壌生態系への短期的影響を明らかにするために、林床のミヤコザサ植生に対して、季節ごとのシカの採食を再現した摘葉を行い、ミヤコザサの現存量や形態の変化と、土壌 micro-foodweb 構造および N 無機化機能への短期的影響を調べた (3 章)。さらに、C 豊富な森林土壌における易分解性 C の供給が、micro-foodweb を介した N 動態にもたらす影響を明らかにするため、実験室内で森林土壌にグルコースを添加して培養し、土壌線虫密度や C, N の動態を測定した (4 章)。これらの結果を総合して、生息密度に応じた、ニホンジカによるミヤコザサ植生および土壌の N 無機化機能への影響の予測の可能性について考察し、ミヤコザサの根滲出量の変化を介した N 無機化機能の改変効果について検討し、最後に、ニホンジカの生息が森林の N 循環に及ぼす影響について考察した (5 章)。

表 1-1. 土壤線虫の食性群 (Yeates et al., 1993; Bongers and Bongers, 1998)

食性群	特徴
1. 植物食	口針や歯針を植物組織に突き刺し、養分を吸収
1a. 内部定着性	根の内部に侵入後、運動性が低下. 1ヶ所にとどまって採食
1b. 内部移動性	根の内部に侵入後、皮層組織を移動しながら採食
1c. 半内部寄生	根の内外を移動しながら採食
1d. 外部寄生	根の外側から採食
1e. 表皮細胞・根毛食	細い口針で、表皮細胞や根毛を外側から採食
1f. 藻・地衣・苔食	細い口針で藻類, 地衣類, 苔類を採食
1g. 茎葉部寄生	葉肉, 新芽, 茎などに寄生
2. 真菌食	口針や歯針を菌糸に突き刺し、養分を吸収
3. 細菌食	
4. 基質摂取	主たる食性とする属はない
5. 動物捕食	原生生物, 線虫, ワムシ, ヒメミミズを丸飲み (5a), または口針で体液を吸収 (5b)
6. 真核単細胞生物食	藻類や真菌の孢子, 酵母細胞を丸飲み
7. 動物寄生 (分散型幼虫・感染態幼虫)	無脊椎・脊椎動物の寄生性線虫の分散型幼虫・感染態幼虫
8. 雑食	Dorylaimida 目の内, 植物食, 真菌食, 動物捕食などに特化していない科・属.

表 1-2. 土壤線虫の cp (colonizer-persister) 群 (Bongers, 1990; Bongers and Bongers, 1998)

cp 群	特徴
cp-1	世代時間短い、小卵多産 餌資源豊富な条件下で爆発的個体数増加 餌資源が減少すると耐久態幼虫になる 汚染ストレスに比較的強い、代謝活性高い、昆虫などに便乗 細菌食 (全て Rhabditida 目)
cp-2	世代時間短い、増殖率高い 餌資源豊富な場合も乏しいときも現れる 耐久態幼虫にならない 汚染等の攪乱に非常に強い 細菌食、真菌食、根食
cp-3	世代時間比較的長い 攪乱に比較的弱い 細菌食、真菌食、根食、捕食
cp-4	世代時間長い 汚染物質に弱い (クチクラが透過性) 細菌食、真菌食、根食、捕食、雑食
cp-5	世代時間長い、大卵少産 汚染等の攪乱に非常に弱い (クチクラが透過性) 運動性低い 根食、捕食、雑食 (全て Dorylaimida 目)

表 1-3. 土壌線虫の食性と cp 値による機能群 (functional guild) 分け (Bongers and Bongers, 1998; Ferris et al., 2001). 括弧内は, EI, SI, CI を計算する際の重み付け値.

食性群	cp-1	cp-2	cp-3	cp-4	cp-5
細菌食	Ba1 (3.2)	Ba2 (0.8)	Ba3 (1.8)	Ba4 (3.2)	Ba5 (5.0)
真菌食		Fu2 (0.8)	Fu3 (1.8)	Fu4 (3.2)	Fu5 (5.0)
捕食		Ca2 (0.8)	Ca3 (1.8)	Ca4 (3.2)	Ca5 (5.0)
雑食		Om2 (0.8)	Om3 (1.8)	Om4 (3.2)	Om5 (5.0)

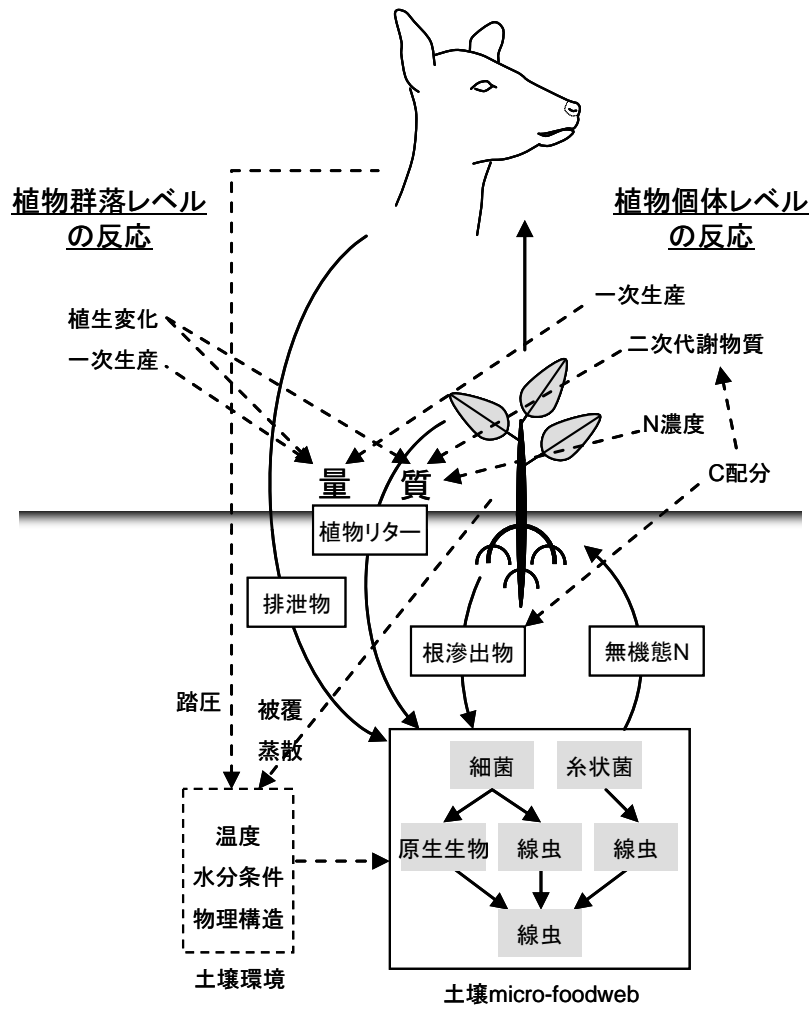


図 1-1. 植物—土壌間の窒素循環に及ぼす草食獣の間接効果. 実線矢印は窒素の移動, 点線矢印は間接効果を表す.

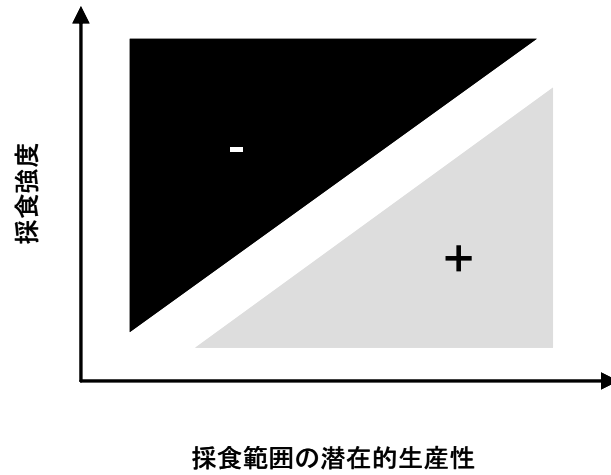


図 1-2. 草食獣による生態系の N 循環への影響の正負と、系の潜在的生産性、採食強度との関係の概念図。灰色の領域は、草食獣が生態系の N 循環を促進させることを、黒色の領域は、停滞させることを表す。

2章 シカ導入実験

3章 ササ摘葉実験

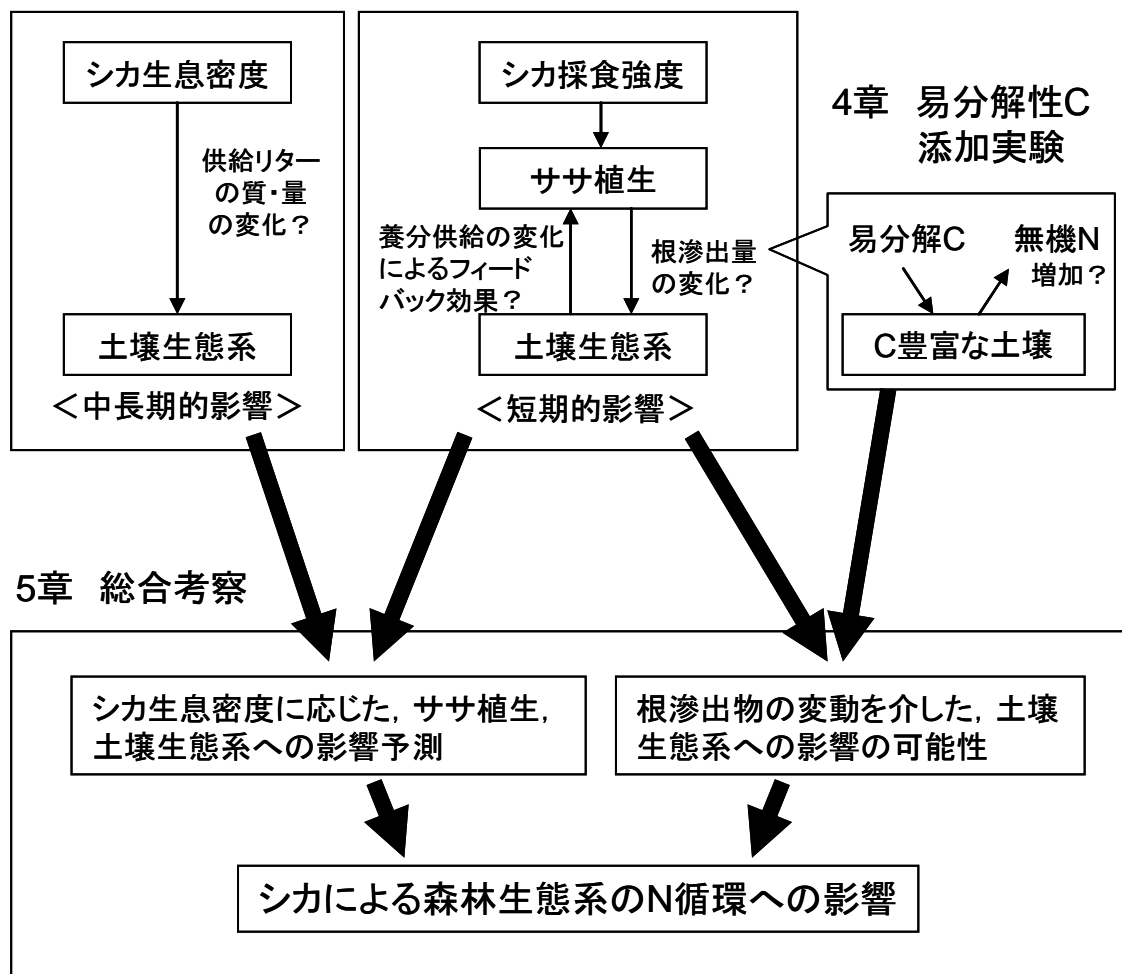


図 1-3. 博士論文の構成の概念図

2 章 ニホンジカ導入実験区における土壌の調査

2-1 はじめに

ブラウザー型草食獣の高密度化は、世界各地の温帯、亜寒帯の森林で、採食による深刻な自然植生の改変を引き起こしている (Husheer et al., 2003; Rooney and Waller, 2003; Schütz et al., 2003). ブラウザー型草食獣による植物の生理, 生産性, 種構成の改変は, 土壌への供給有機物の質や量の改変を通じて, 土壌中での窒素 (N) 動態に大きな間接効果をもたらし, さらに植物の一次生産にもフィードバック効果を及ぼしうることが知られている (Hobbs, 1996; Bardgett and Wardle, 2003). よって, ブラウザー型草食獣の密度と, 土壌生態系の構造や機能への影響との関係は, ブラウザー型草食獣の管理の基礎となる重要な情報である.

森林の遷移初期から草食獣による採食を受けている場合, ブラウザー型草食獣は植生の変化に大きな影響を及ぼす結果, 落葉リターの質や量の改変を通して土壌中の C, N 動態に大きな影響を及ぼすことが報告されている (Pastor et al., 1993; Kielland et al., 1997; Harrison and Bardgett, 2004). 一方, 既に成熟した森林内での, ブラウザー型草食獣による下層植生の採食が土壌生態系にもたらす影響の調査例は少ない. 成熟した森林内でブラウザー型草食獣が増加したり, 新たに移入された場合, 採食の範囲が下層に限られるため, 土壌生態系への影響は小さいかもしれない. Wardle et al. (2001) は, ニュージージーランドの 30 ヶ所の温帯林において, ブラウザー型草食獣の移入が土壌生態系に及ぼす影響を調査し, 土壌微生物バイオマスや小型土壌動物の生息量に対して, 草食獣の生息がしばしば有意な影響を及ぼしていることを明らかにした. しかし, その影響は, 森林によって正負様々で, 一定の傾向は認められなかった. これらの調査地は, 林相, 生息するブラウザー型草食獣の種が様々であり, 環境条件や採食強度, 植物の生産性なども

多様であった可能性がある。また、草食獣は様々な時空間スケールの間接効果によって土壤生態系に影響を及ぼすことが知られ (Bardgett and Wardle, 2003), 森林ごとにどの経路が重要になるかが異なっていたことが考えられる。

草食獣の生態系影響を調査した先行研究のほとんどは、生息地に排除区を設置し、その内外を比較することで行われていた。しかし、排除実験では、同じ地域内で異なる生息密度の区を設定できない点が、生息密度と生態系影響の関係を検証する上での制約となる。導入実験は、特に低密度の区の場合大規模になるため繰り返しをとることが困難であるという制約は免れないものの、実際に草食獣の密度を制御した区を設けて比較を行うことができるため、生息密度と生態系影響の関係を調べるための有効な方法の一つと考えられる。

本研究では、成熟した森林におけるブラウザー型哺乳類の高密度化が、土壤生態系の構造と機能に及ぼす影響を明らかにすることを目的とした。草食獣としては、近年日本各地の森林で高密度化に伴う植生変化が問題となっているニホンジカを用いた。なるべく多くの条件を揃えた上で、密度の違いの効果を比較するために、野外の大規模なニホンジカ導入実験区において土壤の調査を行った。植生への影響が十分小さいとされる密度と、より高密度化した状態との比較を行うことで、ブラウザー型哺乳類の高密度化が土壤生態系を通じて森林の物質循環に及ぼすリスクを明らかにすることを目指した。

2-2 方法

2-2-1 調査地

調査地は茨城県高萩市および常陸太田市 (36°47'N, 140°32'E) に位置する、森林総合研究所上君田上田代試験地である (図 2-1)。標高は 650~780m, 2002~2003 年の年平均

均気温は 9.1℃、年降水量は 1942mm (野宮ら 未発表) で、土壌は A 層が厚く (深いところでは 50cm 以上) 堆積した黒ボク土である。この地域には過去 100 年以上にわたり、シカの分布を示す記録がないため、低密度のイノシシによる採食を除けば、本試験地の森林は長く大型哺乳類による植食の影響を受けていないと考えられる。面積の異なる 2 つの大規模な囲い柵 (6.25ha, 25ha) が設置され、2002 年 6 月に 2~3 歳のメスジカが 1 頭ずつ導入されて、造林木や自然植生への影響が調査されている (野宮ら, 2003)。それぞれの柵内のシカ密度は、16 頭 km²、4 頭 km² となる (以下、シカ高密度区、シカ低密度区とよぶ)。導入区内の植生は、面積割合で約 90% が、下層植生に乏しい約 40 年生のスギ・ヒノキ人工林である。さらに約 10% が、コナラ、クリ、アカマツ、イヌシデ、オオモミジ、リョウブなどからなる落葉広葉樹林で、林床は主にミヤコザサ、スズタケ、アズマザサなどのササ類に覆われている。さらに約 1% は、幅 15~30m 程度の帯状の皆伐跡地で、2001 年にスギ・ヒノキの苗木が植栽され、毎年 6 月に下刈りが行われている。当試験地では、一続きの森林内に、シカの影響を全く受けていない対照区を含め、シカ密度のみ異なる調査区を設定できる上、植生やシカの生態などの種々のデータとの照合が可能である。さらに試験地内には、多くのシカ生息地の林床で優占し、年間を通じてシカの主要な餌資源となっている (Takatsuki, 1983; Yokoyama et al., 1996) ミヤコザサ (*Sasa nipponica* Makino et Shibata) が、林床を覆う森林が存在する。したがって、土壌に対するシカの影響を調べる上で、好適な調査地であるといえる。

シカ高密度区、低密度区内の、ミヤコザサが林床を覆う落葉広葉樹林において、調査を行った。両区内のミヤコザサが分布する林内には、シカ導入時よりシカ排除柵 (10m × 10m) が 3 ヶ所ずつ設置されている (図 2-2)。シカ導入から 3 年後の調査では、排除柵内外で林床植生の種構成には大きな違いはなく、バイオマスの 9 割以上をミヤコザサが占めていた (野宮ら, 未発表)。しかし、排除柵外のミヤコザサのバイオマスは、排除柵内に比べて、低密度区で 37%、高密度区で 50% 小さかった (野宮ら, 未発表)。排除柵外に、6 ヶ所ずつの調査プロット (2m × 2m) を設置し、シカ高密度区、低密度区

それぞれの排除柵内，排除柵外の，4 処理区，18 プロットにおいて，土壌およびササの調査を行った（図 2-2）。

2-2-2 サンプルングと測定

シカの導入開始から 3 年 4 ヶ月経過後の 2005 年 10 月に，各プロット内に 8 ヶ所を選び，内径 2.2cm の金属製円筒で A₀ 層の下 0~10cm の土壌を採取して，合わせて 1 サンプルとした（304cm³）。また各プロットからランダムに選んだ 6 本のミヤコザサの稈から，葉を採取した。この試験地では，9~10 月には，シカはミヤコザサをほとんど採食しないことが観察されている（堀野ら，未発表）。よって，本調査では，採食直後の根滲出物の増減による土壌生態系への短期的影響は，排除して考えることができる。

採取した土壌から，40g ww を線虫の抽出に用いた。抽出には，Whitehead and Hemming（1965）のトレイ法を改変した方法を用いた。12×8cm のトレイ中で，キムワイプにのせた土壌を水に浸した（25℃，3 日間）。抽出された線虫は，60℃で熱殺後，TAF 液で固定した。1/20 容量のサブサンプルを顕微鏡下（100 倍）で計数し，線虫総個体数を算出した。各プロットについてプレパラート上でランダムに 100 個体を選び，Bongers（1994）の検索表に従って科または属を同定した。さらに，Yeates et al.（1993）に従って，食性群（細菌食，菌食，捕食，雑食，根食，藻類食）に分類した。同定に際して，Tylenchidae と Anguinidae の判別が困難であったため，両者を分けずに 1 グループ（Tylenchidae/Anguinidae）として計数した。このグループは，糸状菌食と根食をともに行う（Okada et al., 2005）*Filenchus* 属の個体を多く含んでいたため，食性群ごとの個体数の計算に際しては，便宜的にこのグループの個体数の半数を糸状菌食者，半数を根食者とみなした。

得られた線虫の群集データを用いて，土壌生態系の状態を指標する以下の群集指数を求めた。土壌環境の安定度を示す，Maturity Index（MI）を算出した（Bongers, 1990）。

MI とは、自由生活性の全科について、cp 値と出現頻度との積を合計した値であり、MI が小さいほど攪乱の大きい系、MI が大きいほど長期間にわたって安定した系と考えられる。各科の cp 値は、科ごとの生理生態的特性によって決められており、増殖が速く、耐久態になることのできる細菌食性の科を cp1、大型で増殖が遅く攪乱に弱い Dorylaimida 目の科を cp5 とし、その中間の形質を持つ科を、cp2, 3, 4 とする (Bongers and Bongers, 1998)。さらに、植物寄生性の科に cp 値を割り振り、MI と同様に算出する Plant Parasite Index (PPI; Bongers, 1990) や、自由生活性、植物寄生性の科を合わせて計算する Σ MI (Yeates, 1994) も算出した。さらに、土壤生態系の富栄養化の程度と、生態系の安定化による土壤食物網構造の発達程度とを分けて評価するために、MI を発展させた指標である Enrichment Index (EI) と Structure Index (SI) を求めた (Ferris et al., 2001)。有機物分解が、主に細菌経路と糸状菌経路どちらによって行われているのかを示す指標として、糸状菌食性と細菌食性の線虫の個体数比 (F/B) と、Channel Index (CI; Ferris et al., 2001) を求めた。

残りの土壤は 4 mm 篩で篩い、以下の分析に用いた。土壤 3~5 g ww を 105°C で 48 時間乾燥させ、含水率を測定した。乾燥させたサンプルは細かくすりつぶし、全自動 CN 分析計 (NC アナライザー, 住化分析センター) を用いて C, N 含有率を測定した。易分解性 C 量の指標として水溶性 C 量を測定した。3 g dw の土壤に 36 ml のイオン交換水を加え、1 時間往復振盪し、濾過 (ADVANTEC No. 5C) 後、濾液を -30°C で凍結保存した。解凍したサンプルを 45 μ m のシリンジフィルターで濾過し、全有機体炭素分析計 (TOC-5000A, SHIMADZU) を用いて水溶性 C 量を測定した。土壤中の無機態 N 量を測定するため、3 g dw の土壤に 36 ml の 1M KCl 溶液を加え、1 時間往復振盪し、濾過 (ADVANTEC No. 5C) 後、濾液を -30°C で凍結保存した。サンプルを解凍後、全自動の連続流れ分析装置 (Futura, Alliance) を用いてアンモニア態および硝酸態 N 量を比色定量し、これらの合計を土壤中の無機 N 量とした。びん培養法により純 N 無機化速度を測定した。3 g dw の土壤を、含水率を最大容水量の 60% に調整し、25°C で 28 日間培

養した。先述の方法と同様にして、培養後の土壌から無機態 N を抽出、定量し、1 日あたりの無機態 N の純増加量を求めて、純 N 無機化速度とした。

リン脂質脂肪酸 (PLFA) 分析法により微生物群集構造を測定した。抽出法は Frostegård et al. (1991) に従った。凍結乾燥した土壌 1g 中の脂質をメタノール、クロロホルム混合液で抽出し、Si カラム (BOND ELUT LRC-SI, Varian, Palo Alto, CA, USA) でリン脂質のみを分画した上で、アルカリ条件下でメチルエステル化させ、Sherlock Microbial Identification System (MIDI, Newark, DE, USA) を用いて、脂肪酸の定量、同定を行った。全微生物バイオマスの指標として、全脂肪酸量を用い、細菌バイオマスの指標として 15:0, a15:0, i15:0, i16:0, 17:0, a17:0, i17:0, cy17:0, 18:1 ω 7, cy19:0 の合計量を、糸状菌バイオマスの指標として 18:2 ω 6 を用いた (Frostegård and Bååth, 1996)。また、糸状菌と細菌のバイオマス比の指標として、18:2 ω 6 と細菌 PLFA の比を用いた (Frostegård and Bååth, 1996)。

各プロットで採取したササの葉を乾燥、粉碎し、全自動 CN 分析計 (NC アナライザー、住化分析センター) を用いて C, N 含有率を測定した。ササの葉は灰分を多く (15~30%) 含むため、有機物 (灼熱減量) あたりの C, N 含有率を示す。

土壌やササの各測定値に対するシカの導入の効果を検証するために、各測定値について、導入区ごとに、Mann-Whitney の U 検定を行った。U 検定は R 2.2.1 (R Development Core Team, 2005) を用いて行った。

2-3 結果

シカ高密度区では、シカの導入により土壌の C/N 比が有意に上昇した (表 2-1)。その他の土壌特性については、シカの有意な効果は認められなかった。

土壌微生物バイオマスの指標となる、土壌中のリン脂質脂肪酸 (PLFA) の組成を、

表 2-2 に示す。総 PLFA 濃度, $589 \pm 21 \text{ nmol g}^{-1}$ 乾土 (平均 \pm 標準誤差) の 51% を, 細菌バイオマスの指標となる脂肪酸が占めていた。シカ高密度区では, シカの導入による有意な効果はみられなかったものの, シカ低密度区では, 総 PLFA, 細菌 PLFA, 糸状菌 PLFA のいずれも, シカの導入により有意に減少した (表 2-1)。

土壌線虫の食性群, 科ごとの個体数を表 2-3 に示す。31 科の線虫が確認され, その内で個体数の多い 10 科 (Tylenchidae/Anguinae, Aphelenchoididae, Pristionchidae, Alaimidae, Teratocephalidae, Rhabdolaimidae, Plectidae, Cephalobidae, Qudsiatidae, Hoplolaimidae) によって, 全個体数, 335 ± 28 個体 g^{-1} 乾土 (平均 \pm 標準誤差) の 80.5% が占められていた。食性群別に見ると, 細菌食者が全個体数の 52%, 糸状菌食者が 20%, 根食者が 16% を占めていた。cp-2 および cp-3 の科の個体数が多く, それぞれ全個体数の 41%, 39% を占めていた。cp-1 の科が, 全体の 2% と少なかったのに対し, cp-4 の科は, 14% と比較的大きな割合を占めていたため, 全体に MI, Σ MI, SI が高くなった。Cp-1 の細菌食者 (Ba-1) が少なく, cp-2 の細菌食者 (Ba-2) や糸状菌食者 (Fu-2) が多かったため, 全体に CI が高く, EI が小さくなった。調査を行った森林では, すべての処理区で $EI < 50$, $SI > 50$ であった。これは森林や自然草地など, 安定的で土壌食物網がよく発達した系で特徴的な値である (Ferris et al., 2001)。低密度区では, 糸状菌食性線虫の個体数がシカの導入によって有意に減少した (表 2-1)。

ササの葉の C, N 含有率, C/N 比のいずれの値にも, シカによる有意な効果は認められなかった (表 2-1)。

2-4 考察

本調査地のミヤコザサが林床を覆う落葉広葉樹林では, シカ低密度区, 高密度区ともに, 3 年半のシカの導入は植物種構成の大きな変化をもたらさず, ミヤコザサ地上部の

バイオマスの減少のみがみられており（野宮ら，未発表），ササの葉の C/N 比には，シカの導入による変化はなかった（表 2-1）．これらの結果より，シカは，ミヤコザサ地上部からのリター量を低下させたと考えられるが，採食による植物種構成の変化や（Pastor et al., 1993; Ritchie et al., 1998; Harrison and Bardgett, 2004），被食植物の葉の N 濃度の上昇（Kielland et al., 1997; McNeil and Cushman, 2005）などによるリターの質の変化はもたらさなかったと考えられる．

本調査地のシカ低密度区で，シカの導入により総 PLFA，細菌 PLFA，糸状菌 PLFA がそろって減少したのは（表 2-1），ミヤコザサからのリター供給量が減少したためかもしれない．ケニアのサバンナでは，インパラ（*Aepyceros melampus*）を中心とする草食獣の採食が，種構成の大きな変化を伴わない植物バイオマスの減少をもたらし，リター供給の減少によるとみられる土壤微生物バイオマスの減少を引き起こすことが報告されている（Sankaran and Augustine, 2004）．牧草地では，ウシなどの採食による有機物供給量の低下は，土壤線虫の個体数を低下させると考えられている（Freckman, 1979; Zolda, 2006）．全プロットを通じて，糸状菌 PLFA と糸状菌食性線虫の個体数（対数変換値）には有意な正の相関が見られ（ $r=0.572, P<0.05$ ），シカ低密度区ではシカによる糸状菌食性線虫個体数の減少がみられた（表 2-1）．しかし，線虫個体数の約半数を占める細菌食者は，細菌 PLFA と相関を示さず，細菌食性線虫個体数，および線虫の総個体数にはシカの有意な効果は認められなかった．これは，糸状菌経路の方が細菌経路よりボトムアップ制御を強く受けていることを示唆しているのかもしれない（Wardle, 2002）．また，低密度区でのシカによる微生物バイオマスの低下が，N 無機化速度の変化をもたらさなかったのは，微生物食性線虫全体の個体数に有意な変化がなかったためかもしれない．微生物食の小型土壤動物は，N の無機化に大きな影響を及ぼしており（Clarholm, 1985; Ingham et al., 1985），N 無機化速度は，微生物バイオマスよりも，むしろ微生物食者バイオマスと対応する場合がある（Mikola and Setälä, 1998a）．

一方，シカ高密度区では，微生物バイオマス，線虫個体数，N 無機化速度のいずれに

もシカ導入の有意な影響がみられなかった（表 2-1）。これは、シカによるミヤコザサ地上部のリターフォール量の減少の効果が、供給有機物の質の向上によって打ち消されてしまったためかもしれない。いくつかの植物種では、地上部が採食や摘葉を受けた直後に、根からの水溶性有機物の滲出量が増加し、土壤微生物バイオマス、微生物食性線虫の個体数や、N 無機化速度が短期的に増大する場合があることが知られている（Holland et al., 1996; Hamilton and Frank, 2001; Fu et al., 2001）。一般に、草食獣の排泄物中の N は、採食がなかった場合に供給されるはずだった植物リター中の N に比べて、無機化しやすいため、草食獣による植物組織の排泄物への変換は、土壤中における N の無機化を速める効果があるとされる（Hobbs, 1996）。ウシやヒツジの糞の周辺の土壤中では、微生物バイオマス（Lovell and Jarvis, 1996）や微生物食性線虫の個体数（Bardgett et al., 1998b）が増大する。供給有機物の質が変化した場合、微生物や線虫の群集構造が変化しうる。易分解性の有機物（根滲出物や、排泄物など）の供給が増加した場合は、糸状菌経路よりも細菌経路による有機物の分解が盛んになることが予想され（Bardgett et al., 1998a）、糸状菌と細菌の PLFA 比、糸状菌食性線虫と細菌食性線虫の個体数比、CI が低下する可能性がある。また、この時増殖の速い cp1 や cp2 の微生物食者が反応しやすいため、EI の増加や MI, Σ MI の低下が予想される（Bongers and Bongers, 1998; Ferris et al., 2001）。しかし、どの群集指数にも、シカ導入による有意な変化がみられず（表 2-1）、供給有機物の質の変化を示す証拠は得られなかった。排泄物はパッチ状に分布し、その影響が及ぶ範囲は狭く（Afzal and Adams, 1992）、根滲出量の増加は採食から数日間しか継続しない（Paterson and Sim, 1999）ために、限られたプロットにおける 1 回の調査では、それらの影響は評価できなかつたのかもしれない。

シカ高密度区で、土壤サブシステムに対するササ地上部リターの減少の効果が現れなかつたのは、地下部リターの供給増加によって、有機物供給量が補償されたためかもしれない。ミヤコザサは、強度の採食を受けると地下部バイオマスを大きく低下させるため（寺井・柴田, 2002）、このバイオマス減少が起こる際、地下部リターの供給が一時

的に増加すると考えられる。一方、弱い採食を受ける場合は、地下部バイオマスの減少は起きないため（寺井・柴田，2002），地下部リターの供給は大きく変化しないかもしれない。これらの知見は，シカ低密度区では地上部リター減少の効果が相殺されなかったことという我々の結果と，矛盾しない。また，高密度区におけるシカ導入による土壌 C/N 比の有意な増加も（表 2-1），地下部リターの供給増加の可能性を示唆している。また，高密度区で土壌サブシステムへのシカの効果が認められなかった原因としては，高木からのリター供給量の増加も考えられる。林床のササ植生は高木と養水分を巡る競合関係にある場合があり，北海道のダケカンバ (*Betula ermanii*) 林では，林床のチシマザサ (*Sasa kurilensis*) の刈り取りによって，樹冠を構成するダケカンバの成長が促進された（Takahashi et al., 2003）。高密度区では，シカによるササの衰退が，高木層のリター生産を高めた可能性がある。

4 頭 km^{-2} という低密度のシカによる林床での 3 年間の採食が，土壌生態系の構造に有意な影響を及ぼしうることが分かった。これは，採食による林床植生の衰退により，土壌への有機物供給量が減少したためと推測された。しかし，高密度区ではシカの導入による土壌生態系構造への影響がみられなかったのは，ササの地下部リター供給の一時的増加や，高木リターの質，量の変化，排泄物の供給などが原因だったのかもしれない。また，いずれの区でも N 無機化機能にはシカの導入の影響は及んでいなかった。採食が，有機物供給量の変化を通じて N 無機化機能にまで影響を及ぼすのには，より長い時間がかかるのかもしれない。あるいは，4~16 頭 km^{-2} 程度のシカ密度の場合，ササ地上部の衰退がもたらすであろう N 無機化への負の効果は，他の有機物供給の変化（e.g. ササ地下部リター，高木リター，排泄物）や分解系の活性化によって相殺され，N 無機化機能には影響が現れないのかもしれない。一方で，採食直後の根圏や排泄物パッチの周辺などでの，短期的，局所的な供給有機物の質の変化がどの程度生じているのか，それらが森林全体の N 循環にどの程度影響しうるのは，今後明らかにする必要がある。また，シカの影響をより長期間受け続けた場合，植生や一次生産の長期的変化による，

土壌生態系の構造，機能の変化，および森林の N 循環の変化が起こるのかも，今後の研究によって明らかにする必要がある。

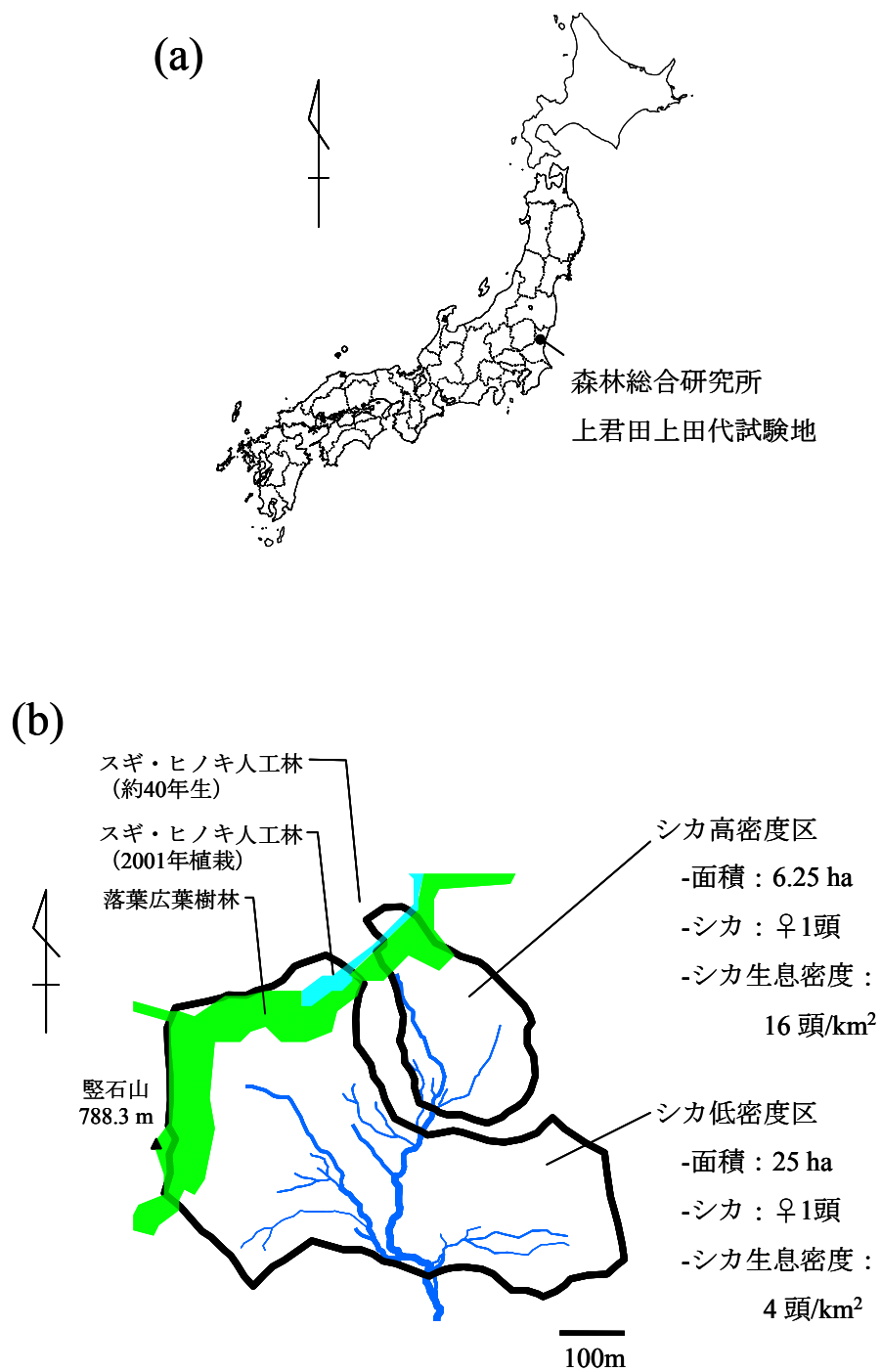
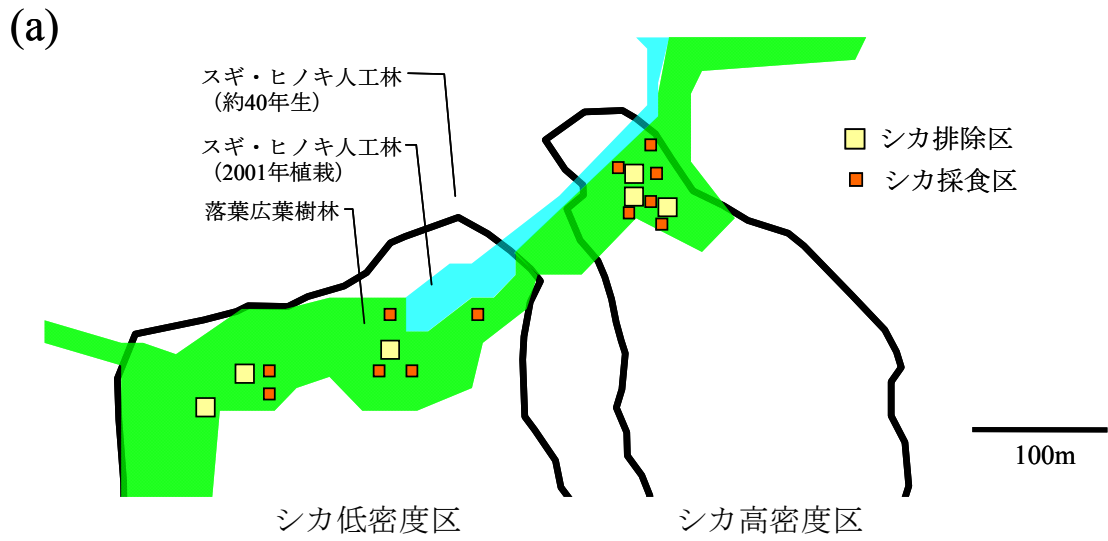


図2-1. シカ導入実験区（森林総合研究所上君田上田代試験地）の位置 (a) と概略図 (b) .



(b)

シカ排除区内 (2004年5月撮影)

シカ排除区外 (2004年5月撮影)



図2-2. シカ導入実験区内の調査区の配置 (a) と調査区の様子 (b) .

Table 2-1
Mean value of each measure of soil and leaf properties, PLFA, and nematode (\pm S.E.).

	Low density		High density	
	Unbrowsed	Browsed	Unbrowsed	Browsed
Soil properties				
Water content g g^{-1}	1.40 \pm 0.17	1.55 \pm 0.08	1.52 \pm 0.07	1.57 \pm 0.05
Water soluble organic C $\mu\text{g C g}^{-1}$	142 \pm 19	125 \pm 9	167 \pm 15	166 \pm 23
Inorganic N $\mu\text{g N g}^{-1}$	26.4 \pm 1.9	29.8 \pm 1.3	29.6 \pm 3.6	28.3 \pm 2.0
N mineralization rate $\mu\text{g N g}^{-1} \text{d}^{-1}$	5.06 \pm 1.04	5.96 \pm 1.10	4.91 \pm 0.37	5.39 \pm 0.69
Total C mg C g^{-1}	172 \pm 23	178 \pm 10	190 \pm 16	198 \pm 7
Total N mg N g^{-1}	11.7 \pm 1.3	12.3 \pm 0.7	12.5 \pm 0.9	12.4 \pm 0.5
C/N	14.7 \pm 0.4	14.5 \pm 0.3	15.3 \pm 0.2	15.9 \pm 0.2 *
PLFA				
All PLFAs nmol g^{-1}	645.0 \pm 20.1	513.5 \pm 30.7 *	616.3 \pm 35.9	623.1 \pm 38.2
Bacterial PLFAs nmol g^{-1}	326.2 \pm 5.1	264.7 \pm 16.4 *	318.5 \pm 19.6	317.2 \pm 19.3
Fungal PLFA nmol g^{-1}	12.2 \pm 1.8	7.3 \pm 0.8 *	9.6 \pm 0.9	11.2 \pm 1.6
Fungal/bacterial PLFAs	0.037 \pm 0.006	0.027 \pm 0.002	0.030 \pm 0.004	0.035 \pm 0.004
Nematode				
All nematode g^{-1}	330.1 \pm 41.6	282.0 \pm 40.2	330.3 \pm 59.8	393.6 \pm 62.3
Bacterivore g^{-1}	174.9 \pm 22.5	157.0 \pm 21.7	187.0 \pm 25.1	185.4 \pm 21.5
Fungivore g^{-1}	65.3 \pm 4.1	37.0 \pm 8.7 *	64.9 \pm 16.5	103.8 \pm 28.2
Root feeder g^{-1}	58.4 \pm 15.1	51.5 \pm 9.6	41.0 \pm 15.2	58.5 \pm 14.3
Algal feeder g^{-1}	7.0 \pm 4.7	4.8 \pm 1.0	7.1 \pm 3.2	19.4 \pm 6.1
Predator g^{-1}	4.4 \pm 1.2	3.7 \pm 0.6	3.9 \pm 2.1	7.8 \pm 2.8
Omnivore g^{-1}	13.1 \pm 3.8	16.5 \pm 5.0	20.1 \pm 5.7	11.9 \pm 3.1
Insect parasite g^{-1}	3.1 \pm 2.0	8.1 \pm 3.1	4.8 \pm 3.7	2.4 \pm 1.7
MI	2.68 \pm 0.08	2.92 \pm 0.07	2.77 \pm 0.01	2.72 \pm 0.06
PPI	2.41 \pm 0.14	2.37 \pm 0.10	2.48 \pm 0.03	2.42 \pm 0.15
Σ MI	2.63 \pm 0.08	2.81 \pm 0.04	2.73 \pm 0.01	2.69 \pm 0.06
EI	44.1 \pm 2.4	38.9 \pm 4.0	45.8 \pm 5.2	43.5 \pm 2.2
SI	77.1 \pm 4.2	84.7 \pm 2.3	81.1 \pm 0.9	76.5 \pm 2.2
CI	74.8 \pm 5.0	73.9 \pm 11.2	66.6 \pm 9.4	80.5 \pm 9.1
Fungivore/bacterivore	0.38 \pm 0.03	0.24 \pm 0.05	0.34 \pm 0.06	0.55 \pm 0.11
Leaf properties				
C content mg C g^{-1} OM	500.2 \pm 2.4	500.2 \pm 4.5	510.2 \pm 10.7	520.7 \pm 14.8
N content mg N g^{-1} OM	33.0 \pm 1.0	33.9 \pm 0.5	33.7 \pm 0.6	34.4 \pm 1.1
C/N	15.2 \pm 0.4	14.8 \pm 0.2	15.2 \pm 0.5	15.2 \pm 0.4

* $P < 0.05$ (U-test for the difference between inside and outside deer enclosure in each of two enclosures)

Table 2-2

Composition of phospholipid fatty acids in soil. Mean \pm S.E. (%mol).

PLFA	Low density		High density	
	Unbrowsed	Browsed	Unbrowsed	Browsed
14:0	1.2 \pm 0.1	1.1 \pm 0.1	1.3 \pm 0.1	1.3 \pm 0.1
i15:0	8.7 \pm 0.1	9.1 \pm 0.2	8.4 \pm 0.1	9.0 \pm 0.4
a15:0	3.6 \pm 0.2	3.7 \pm 0.2	3.8 \pm 0.2	3.5 \pm 0.1
15:0	0.3 \pm 0.2	-	0.2 \pm 0.2	0.3 \pm 0.1
i16:1	0.6 \pm 0.3	-	0.3 \pm 0.3	0.7 \pm 0.2
i16:0	3.0 \pm 0.2	3.0 \pm 0.0	2.7 \pm 0.2	3.2 \pm 0.1 *
16:1 ω 9c/11c	1.1 \pm 0.0	1.3 \pm 0.1	1.1 \pm 0.1	1.2 \pm 0.1
16:1 ω 7c	4.3 \pm 0.1	4.6 \pm 0.1	4.4 \pm 0.1	4.8 \pm 0.1
16:1 ω 5c	2.3 \pm 0.0	2.6 \pm 0.0 *	2.4 \pm 0.0	2.5 \pm 0.1
16:0	11.5 \pm 0.5	11.3 \pm 0.2	11.3 \pm 0.2	11.3 \pm 0.1
10Me16:0	6.9 \pm 0.1	7.6 \pm 0.4	6.8 \pm 0.0	7.2 \pm 0.1 *
3OH15:0	1.6 \pm 0.1	1.8 \pm 0.1	1.7 \pm 0.0	1.8 \pm 0.1
i17:0	2.4 \pm 0.0	2.4 \pm 0.1	2.3 \pm 0.0	2.3 \pm 0.1
a17:0	1.6 \pm 0.2	1.5 \pm 0.1	1.3 \pm 0.1	1.4 \pm 0.1
i17:1 ω 8c	0.7 \pm 0.7	-	-	-
cy17:0	1.9 \pm 0.1	1.8 \pm 0.1	1.7 \pm 0.1	1.9 \pm 0.1
2OH16:1	1.6 \pm 0.1	1.7 \pm 0.1	1.7 \pm 0.1	1.6 \pm 0.1
10Me17:0	0.7 \pm 0.1	0.7 \pm 0.0	0.6 \pm 0.0	0.8 \pm 0.0
18:2 ω 6,9c	1.9 \pm 0.3	1.4 \pm 0.1	1.6 \pm 0.2	1.8 \pm 0.2
18:1 ω 9c	7.1 \pm 0.3	6.8 \pm 0.2	7.0 \pm 0.1	7.0 \pm 0.2
18:1 ω 7c/9t/12t	11.4 \pm 1.1	12.6 \pm 0.3	11.6 \pm 0.2	11.1 \pm 0.3
18:0	2.4 \pm 0.0	2.5 \pm 0.1	2.5 \pm 0.1	2.4 \pm 0.1
11Me18:1 ω 7c	1.3 \pm 0.1	1.6 \pm 0.1	1.4 \pm 0.0	1.4 \pm 0.1
10Me18:0	1.5 \pm 0.1	1.5 \pm 0.2	1.5 \pm 0.5	1.6 \pm 0.3
cy19:0	17.7 \pm 0.7	17.4 \pm 0.3	19.8 \pm 1.5	18.4 \pm 0.6
2OH18:1	0.3 \pm 0.2	-	0.2 \pm 0.2	0.1 \pm 0.1
2OH18:0	0.7 \pm 0.1	0.5 \pm 0.2	0.9 \pm 0.1	0.5 \pm 0.2
20:4 ω 6c	0.7 \pm 0.4	0.4 \pm 0.3	0.9 \pm 0.2	0.6 \pm 0.2
20:1 ω 5c	0.4 \pm 0.4	0.8 \pm 0.4	-	-
20:0	0.6 \pm 0.0	0.4 \pm 0.1	0.9 \pm 0.2	0.5 \pm 0.2

* $P < 0.05$ (U-test for the difference between inside and outside deer enclosure in each of two enclosures)

Table 2-3

Mean abundance of each family of soil nematode (/g dry soil), and mean ratio of fungivorous-to-bacterivorous nematode abundance. Mean \pm S.E. Percentages of total are shown in parentheses.

Family	<i>c-p</i>	Low density		High density	
		Unbrowsed	Browsed	Unbrowsed	Browsed
Bacterivore					
Bunonematidae	1	1.3 \pm 1.3 (0.4)	0.4 \pm 0.4 (0.1)	4.1 \pm 0.6 (1.2)	4.1 \pm 2.1 (1.0)
Rhabditidae	1	2.2 \pm 1.2 (0.7)	1.9 \pm 1.0 (0.7)	1.5 \pm 1.5 (0.4)	2.4 \pm 1.5 (0.6)
Diplogasteridae	1	2.0 \pm 1.0 (0.6)	- (-)	2.4 \pm 2.4 (0.7)	- (-)
Monhysteridae	2	10.2 \pm 3.5 (3.1)	3.5 \pm 0.4 (1.2)	4.1 \pm 0.6 (1.2)	12.0 \pm 3.6 (3.1)
Leptolaimidae	2	0.8 \pm 0.8 (0.3)	0.4 \pm 0.4 (0.1)	4.7 \pm 2.6 (1.4)	1.2 \pm 1.2 (0.3)
Plectidae	2	21.2 \pm 6.5 (6.4)	22.6 \pm 9.9 (8.0)	29.4 \pm 7.7 (8.9)	16.2 \pm 4.1 (4.1)
Cephalobidae	2	12.5 \pm 1.5 (3.8)	12.5 \pm 3.4 (4.5)	9.2 \pm 4.5 (2.8)	17.0 \pm 5.0 (4.3)
Prismatolaimidae	3	42.3 \pm 9.7 (12.8)	32.1 \pm 6.3 (11.4)	27.6 \pm 4.4 (8.4)	37.5 \pm 5.6 (9.5)
Bastianiidae	3	2.7 \pm 2.7 (0.8)	8.3 \pm 2.3 (2.9)	- (-)	2.9 \pm 1.1 (0.7)
Rhabdolaimidae	3	20.9 \pm 9.5 (6.3)	13.8 \pm 4.9 (4.9)	27.2 \pm 16.3 (8.2)	31.1 \pm 4.3 (7.9)
Teratocephalidae	3	39.3 \pm 13.6 (11.9)	23.0 \pm 5.8 (8.2)	44.3 \pm 3.6 (13.4)	25.9 \pm 5.6 (6.6)
Alaimidae	4	19.6 \pm 6.4 (5.9)	38.5 \pm 7.3 (13.6)	32.6 \pm 4.6 (9.9)	35.0 \pm 8.4 (8.9)
Fungivore					
Tylenchidae/Anguinae	2	28.0 \pm 3.9 (8.5)	16.3 \pm 4.8 (5.8)	20.9 \pm 7.4 (6.3)	32.4 \pm 11.8 (8.2)
Aphelenchoididae	2	36.0 \pm 7.5 (10.9)	19.7 \pm 6.4 (7.0)	41.4 \pm 10.5 (12.5)	65.6 \pm 17.9 (16.7)
Diphtherophoridae	3	1.3 \pm 1.3 (0.4)	1.0 \pm 0.6 (0.3)	1.6 \pm 1.6 (0.5)	3.3 \pm 1.8 (0.8)
Leptonchidae	4	- (-)	- (-)	1.0 \pm 1.0 (0.3)	2.5 \pm 2.5 (0.6)
Root feeder					
Paratylenchidae	2	5.3 \pm 5.3 (1.6)	17.7 \pm 7.6 (6.3)	- (-)	- (-)
Tylenchidae/Anguinae	2	28.0 \pm 3.9 (8.5)	16.3 \pm 4.8 (5.8)	20.9 \pm 7.4 (6.3)	32.4 \pm 11.8 (8.2)
Criconematidae	3	16.0 \pm 8.3 (4.9)	8.4 \pm 5.8 (3.0)	1.8 \pm 0.9 (0.6)	2.5 \pm 1.6 (0.6)
Hoplolaimidae	3	5.1 \pm 2.9 (1.5)	7.3 \pm 3.7 (2.6)	16.5 \pm 9.6 (5.0)	18.7 \pm 7.5 (4.7)
Paratylenchidae	3	2.7 \pm 2.7 (0.8)	1.6 \pm 1.3 (0.6)	1.8 \pm 0.9 (0.6)	3.7 \pm 3.0 (0.9)
Longidoridae	3	1.3 \pm 1.3 (0.4)	0.2 \pm 0.2 (0.1)	- (-)	- (-)
Trichodoridae	4	- (-)	- (-)	- (-)	0.6 \pm 0.6 (0.2)
Belondiridae	5	- (-)	- (-)	- (-)	0.6 \pm 0.6 (0.2)
Algal feeder					
Achromadoridae	3	7.0 \pm 4.7 (2.1)	4.8 \pm 1.0 (1.7)	7.1 \pm 3.2 (2.1)	19.4 \pm 6.1 (4.9)
Predator					
Tripylidae	3	0.8 \pm 0.8 (0.3)	0.5 \pm 0.5 (0.2)	- (-)	1.2 \pm 1.2 (0.3)
Anatonchidae	4	- (-)	0.4 \pm 0.4 (0.1)	0.8 \pm 0.8 (0.2)	3.0 \pm 1.9 (0.8)
Mononchidae	4	3.6 \pm 2.0 (1.1)	2.8 \pm 0.8 (1.0)	3.1 \pm 1.6 (0.9)	3.7 \pm 1.7 (0.9)
Omnivore					
Qudsianematidae	4	9.6 \pm 1.5 (2.9)	14.1 \pm 4.4 (5.0)	17.8 \pm 4.5 (5.4)	9.0 \pm 2.8 (2.3)
Aporcelaimidae	5	1.3 \pm 1.3 (0.4)	1.2 \pm 0.8 (0.4)	2.3 \pm 1.3 (0.7)	1.7 \pm 1.2 (0.4)
Thornematidae	5	2.2 \pm 1.2 (0.7)	1.1 \pm 0.8 (0.4)	- (-)	1.2 \pm 1.2 (0.3)
Insect parasite					
Steinernematidae		3.1 \pm 2.0 (0.9)	8.1 \pm 3.1 (2.9)	4.8 \pm 3.7 (1.5)	2.4 \pm 1.7 (0.6)
Unidentified					
		3.9 \pm 2.2 (1.2)	3.4 \pm 1.4 (1.2)	1.5 \pm 1.5 (0.4)	4.4 \pm 1.4 (1.1)

^a Half of the Tylenchidae/Anguinae was designated root feeders and half fungivores, as the feeding habits of this group included both root and fungal feeding.

3 章 ミヤコザサ摘葉実験

3-1 摘葉がミヤコザサの生育に及ぼす影響

3-1-1 はじめに

シカの高密度化がもたらす、林床植生の衰退は、餌不足による樹皮剥ぎの増加 (Ueda et al., 2002), 表層土壌の流出 (古澤ら, 2003), 他の動物群のハビタットの喪失 (日野ら, 2003) などによって森林生態系全体に大きな悪影響を及ぼすと考えられるため, シカによる採食強度と, 林床植生の現存量変化との関係を明らかにすることが必要である. 採食に対する林床植生の反応は, 土壌への供給有機物の質や量の変化, 土壌物理環境の変化を通じて, 土壌生態系の構造と機能にも影響を及ぼしうる.

草食獣による採食は, 一般的には植物の生産量に負の影響を及ぼすが (Milchunas and Lauenroth, 1993; Ferraro and Oesterheld, 2002), 正の効果も及ぼす場合 (過補償) もある (McNaughton, 1979; Frank et al., 2002). しかし, これらの研究の多くは, 草地生態系におけるグレイザー型草食獣の影響を調べたものであり, 森林でのブラウザー型草食獣による植物生産への影響はあまり調べられていない (Persson et al., 2005a).

ササ類は, 日本の落葉広葉樹林における代表的下層植生であり, 特にミヤコザサは, シカの採食選好性が高く (小林・濱道, 2001), 冷温帯の多くのシカ生息地において林床に優占し, 年間を通じた主食となっていることが知られている (Takatsuki, 1983; Yokoyama et al., 1996). また, 林床のササ植生は, 森林生態系における N などの養分元素の保持 (Takamatsu et al., 1997; Fukuzawa et al., 2006) や, 土壌物理環境の安定化 (Takahashi et al., 2002) にも寄与している. よって, シカの採食に対する林床植生の反

応を調べるにあたっては、ミヤコザサが最も適した材料といえる。

ミヤコザサの生態

ミヤコザサは、イネ科タケ亜科ササ属の多年生草本で、北海道と本州の太平洋側、および四国、九州の積雪の少ない（概ね 50 cm 以下）山地に自生する。ミヤコザサのフェノロジーは、河原ら（1977）や、梶・鎌田（1979）が詳細に観察している。地下茎で水平方向に広がり、地上に向かって稈を伸長させる。冬芽は主に地下茎や稈の地下部に形成されるため、稈は地上部であまり分枝しない。稈の寿命は平均 14 ヶ月で、毎年新しい稈と入れ替わる。4～5 月に新しい稈を発生させ、8 月まで伸長する。最大高は地域によってばらつくが、50～140 cm ほどである。この間に葉が順次展開し、平均 6～7 枚の葉を着ける。その後翌春まで稈数はほとんど変化しないが、葉数は漸減を続けて半数程度にまで減り、さらに 5 月から 8 月にかけてほとんどの稈が枯死する。地下部のバイオマスは、6～7 月に急減し、9～11 月にかけて回復する。地下部の貯蔵養分による地上部の急成長と、成長した地上部による光合成産物の地下部への貯蔵の影響と考えられる。新しい地下茎は 6～8 月に発生し、冬芽は 9～11 月（主に 9 月）に形成される。

ニホンジカによるミヤコザサの採食パターン

ミヤコザサは多くのシカ生息地で、年間を通じて採食されていることが確認されている（足寄：Yokoyama et al., 2000；白糠丘陵：Campos-Arceiz and Takatsuki, 2005；五葉山：Takatsuki, 1986；Takatsuki and Ikeda, 1993；表日光：Takatsuki, 1983；高原山：Ueda et al., 2003；大台ヶ原：Yokoyama et al., 1996）。林床に複数種のササが生育する奥日光の森林では、ミヤコザサはササ類の中でもシカの選好性が高いことが確認されている（小林・濱道, 2001）。シカ導入実験区において、以下のような、ミヤコザサのフェノロジーに対応したシカの採食パターンが観察されている（堀野ら, 未発表）。ミヤコザサは 4 月に新しい稈の伸長を始める。シカは、4～5 月にまだ丈の低い新稈を、丸ごと採食する。

稈の伸長，葉の展開が進んだ 6～7 月には，稈の先端に突き出した軟らかい未展開葉のみを，引き抜くようにして採食する．一方，ササ以外の草本の葉や落葉樹の葉が豊富な期間は，展開したササの葉はあまり採食されないため，展葉の終了した 8～10 月には，ササはほとんど採食を受けない．1 年生，落葉性の植物の葉が利用できなくなる 11～3 月は，ササの葉が主に採食される．ただし，ミヤコザサの優占度の高いシカの高密度生息地では，夏季もミヤコザサを多量に採食しており，展開葉への採食圧も高いと考えられる (Takatsuki, 1983; Takatsuki, 1989; Yokoyama and Shibata, 1998b)．ミヤコザサは主に地下部に冬芽を形成するが，地上部にも若干の冬芽をつけるため，これも冬～春季にシカの採食を受ける．

採食に対するミヤコザサの形態変化と採食耐性

Yokoyama and Shibata (1998a) は，シカが非常に高い密度 (>60 頭 km⁻²) で生息する奈良県大台ヶ原の針葉樹林において，防鹿柵の損壊によって秋からシカの採食を受け始めたミヤコザサの，地上部の形態変化を調べた．その結果，翌年生の地上部は，常にシカの採食にさらされている柵外のササと同様に稈，葉ともに小型で，分枝が多くなった．また，寺井・柴田 (2002) は，北海道白糠郡の針広混交林において，ミヤコザサに対するシカの採食強度が異なる地点間で，ミヤコザサの形態および現存量を比較した．その結果，シカの採食強度が高い地点ほどミヤコザサの稈，葉の小型化，現存量の低下が進むが，単位面積当たりの株，葉の数は，中程度の採食を受ける地点で最大となり，極端に強い採食を受ける地点で，最小となった．さらに，ミヤコザサの地下茎の長さ，現存量は，中程度の採食によって増加するが，極端に強度の採食を受けると減少するため，地上部と地下部の現存量比は，採食強度が高いほど低下していた．このように，採食を受けると地上部の現存量は減少するが，葉よりも稈の方が減少の程度が大きいため，葉と稈の現存量比は大きくなる．

ミヤコザサと分布域の重複の大きいスズタケは，シカ高密度地域で衰退，消失する場

合が多いのに対し（山根ら，1997; Nomiya et al., 2002; 小泉ら，2006），ミヤコザサは採食耐性が高いと考えられている（Takatsuki, 1983）．これは，ミヤコザサでは冬芽が主に地下部に形成され，採食を回避できるためと考えられている（小林・濱道，2001）．また，ミヤコザサのシカの採食への耐性は，採食を受けた際の各器官への資源配分の変化，形態の変化にも由来するのかもしれない．地下部への資源配分の増加は，採食による資源の損失を低減し，地上部の小型化，高密度化は，採食を受けにくくする効果があるかもしれない（Yokoyama and Shibata., 1998a）．さらに，葉と稈の現存量比が大きくなる結果，光合成量の減少が最小限に抑えられていると考えられる．また，採食圧から解放されたミヤコザサの急激な地上部の回復は（Itô and Hino, 2005），高い地下部の蓄積が可能にしているのかもしれない．

目的

上述のように，ニホンジカの採食によるミヤコザサの形態や現存量の変化はよく調べられているが，具体的な採食強度と形態・現存量変化との関係は明らかでない．ミヤコザサは比較的シカの採食への耐性が強く（Takatsuki, 1983），採食量の増加に対する葉の現存量の減少は，稈の減少より鈍いことが予想される（Yokoyama and Shibata., 1998a）．よって現存量や同化器官の量は，採食強度に対して単調に減少するのではなく，採食が弱い時には減少せず，閾値となる採食強度を超えると減少に転じるのかもしれない．そこで，落葉広葉樹林の林床を覆うミヤコザサに対し，シカの採食を模した，様々な強度の摘葉を1年間にわたって施し，シカによる林床のミヤコザサの採食強度と，ミヤコザサの現存量や形態の変化との定量的関係を調べた．

3-1-2 方法

3-1-2-1 調査地と実験設定

2005年7月から2006年9月にかけて、2章の調査地と隣接する、標高770mの傾斜の緩やかな尾根上の落葉広葉樹林において、実験を行った。高木層は、コナラ、イヌシデ、クリ、オオモミジ、アカマツなどからなり、林床はミヤコザサが密に覆っている。林内の10m×30mの範囲内に、2m×2mの実験プロットを18個設け、6段階の強度の摘葉処理区(D0~D5)を、3反復ずつランダムに配置した(図3-1-1)。シカによるミヤコザサの採食様式を模し、夏季(7月)、冬季(11~12月)、春季(5月)に、それぞれ摘葉を行った。摘葉は、夏季は手で未展開葉を引き抜く、冬季は剪定ばさみを用いて葉を基部から切除、春季は剪定ばさみを用いて新稈を地際から切除することとした(図3-1-2)。各季節とも3回の摘葉を6~14日間隔で実施した(夏季:7月14日, 22日, 29日; 冬季:11月15日, 29日, 12月6日; 春季:5月5日, 16日, 22日)。夏季の摘葉は成長期の終期にあたった。摘葉は、茎頂の成長点もともに除去することになるので、その後は葉が出ない。冬季の摘葉後は、翌春の新稈の発生まで、地上部の成長は行われない。春季の摘葉は、新稈の発生期の終期にあたったため、摘葉開始後の新たな稈の発生はわずかであった。D0~D5の各摘葉段階ごとの摘葉強度は、夏季は全稈数に対する未展開葉を除去した稈の割合で、0, 10, 20, 30, 40, 60% (摘葉率(3回の摘葉数の合計/全葉数) ±SD で表すと、 $0, 2.5 \pm 0.11, 5.7 \pm 0.11, 10.2 \pm 0.55, 11.1 \pm 0.8, 15.9 \pm 2.43\%$ であった)とし、冬季は全葉数に対する摘葉数の割合で0, 20, 40, 60, 80, 100%とし、春季は摘葉終了時までの全出現稈数に対する摘葉数の割合で0, 20, 40, 60, 80, 100%とした。各季節に除去した葉、稈の乾重を、それぞれ摘葉量、摘稈量と呼び、全季節の摘葉量、摘稈量の合計を、年バイオマス除去量と呼ぶことにする。

3-1-2-2 サンプルングと測定

1年目と2年目の、ミヤコザサ地上部の成長が終了している秋季（2005年10月31日、2006年9月26日）にサンプリングを行った。1年目のサンプリング時には、各プロットの稈数を数え、さらにランダムに6本の稈を選んで、地際から刈り取り、葉と稈に分別した。稈あたりの平均着葉数に単位面積あたりの稈数を乗じて、単位面積あたりの葉数を求めた。さらに単位面積あたりの稈数、葉数に、稈と葉それぞれの平均乾重に乗じて、稈と葉の単位面積あたりの現存量を推定した。2年目のサンプリング時には、プロットを中心1m×1m枠内のササ地上部を地際から刈り取り、さらに0.5m×0.5m枠内の深さ0.3mまでのササ地下部を掘り取った。採取したササの地上部は葉、稈に、地下部は地下茎、細根に分別して、それぞれの乾重を測定した。また全自動CN分析計（NCアナライザー、住化分析センター）を用いて、葉のC、N含有率を測定した。

この他に、夏季の摘葉前の2005年7月11日、春季の摘稈時の2006年5月5日、5月16日、5月22日に、稈数の計数を行った。各測定時において、越年生の稈は少数であったため、当年稈のみを測定の対象とした。

3-1-2-3 統計解析

摘葉強度に対する、ササ地上部の現存量や形態の反応を明らかにするために、地上部全体および葉、稈の各現存量、単位面積あたりの葉・稈数、葉1枚・稈1本あたりの乾重の、1年間での変化量を目的変数(y)、年バイオマス除去量を説明変数(x)とする回帰分析を行った。また、地下部現存量については1年目のデータがないため、実験終了時の地上部現存量、地下部現存量、および地上部と地下部の合計と比とを目的変数(y)とする回帰分析を行った。回帰分析では、1～2次回帰モデルの内、当てはまりが有意かつ赤池の情報量基準(AIC)が最小のモデルを採用した。

3-1-3 結果

シカによるミヤコザサの採食パターンを、季節ごとに忠実に模倣した結果、夏季の摘葉量は $0.6\sim 6.8\text{ g m}^{-2}$ 、冬季の摘葉量は $6\sim 53\text{ g m}^{-2}$ 、春季の摘稈量は $4\sim 20\text{ g m}^{-2}$ となり、年バイオマス除去量は $11\sim 78\text{ g m}^{-2}$ となった (図 3-1-3)。

対照区における、1年目と2年目の秋の各測定値を、表 3-1-1 に示す。2年目には、1年目に比べて稈の本数密度がやや低下したため、地上部の現存量が3割ほど低下した。葉の現存量は、稈の現存量の7~8割であり、地上部は地下部の7割ほどであった。地下部現存量の95%は地下茎が占めており、細根の割合はわずかであった。

ササ地上部の各計測値の年変化量と、年バイオマス除去量との関係を、図 3-1-4 に示す。単位面積当たりの葉現存量、単位面積当たりの稈現存量、単位面積当たりの地上部現存量、単位面積当たりの稈本数、葉1枚当たりの乾重(葉サイズ)、稈1本当たりの乾重(稈サイズ)それぞれの年変化は、いずれもバイオマス除去量に対して単調減少し、除去量 $0\text{ g m}^{-2}\text{ yr}^{-1}$ を頂点とする上に凸の2次関数で回帰された。単位面積当たりの葉数、稈1本当たりの着葉数、葉と稈の現存量比の年変化は、それぞれバイオマス除去量 $17.4\text{ g m}^{-2}\text{ yr}^{-1}$ 、 $31.1\text{ g m}^{-2}\text{ yr}^{-1}$ 、 $36.7\text{ g m}^{-2}\text{ yr}^{-1}$ を頂点とする上に凸の2次関数で回帰された。

冬季の摘葉量と、翌春の摘稈開始前(5/5)までの新稈の発生数には、有意な関係はみられなかった(図 3-1-5)。摘稈前後(5/5, 5/22)での単位面積当たりの稈本数や稈現存量の変化の内、摘稈による直接の減少分を除いた残りは、摘稈処理以外の要因(新稈の発生、成長、枯死など)による自然な増減と考えられる。摘稈期間中における稈本数や稈現存量の自然増減を、摘稈前の値で相対化し、摘稈量との関係を検討した(図 3-1-6, 8)。摘稈期間中には、新たな稈の発生は少なく(図 3-1-6)、個々の稈のサイズ成長(図 3-1-7)、および単位面積当たりの現存量の増加(図 3-1-8)が進んだが、これらの変化と摘稈量との間には、有意な関係は認められなかった。一方、春季の摘稈後(5/22~9/26)

の稈数の増減は、摘稈量と正の、摘稈終了時(5/22)の稈数と強い負の相関を示した(図 3-1-9).

2年目の秋のササ地上部、地下部の現存量と、バイオマス除去量との関係を、図 3-1-10 に示す。地上部現存量は、バイオマス除去量に対して直線的に減少したが、地下茎および地下部現存量は逆に単調増加した。その結果、地上部と地下部の合計現存量には、除去の効果がみられなかったが、地上部と地下部の現存量比は、除去量に対して単調減少した。

バイオマスの除去は、ササ生葉の C, N 含有率および C/N 比には影響を及ぼさなかった(図 3-1-11)。

3-1-4 考察

1年を通じたミヤコザサへの模擬採食は、概ね地上部現存量の低下、葉や稈の小型化をもたらした。これは、実際のシカ生息地でのミヤコザサの観察や、ミヤコザサの人為的刈り取り実験でみられる傾向と同様である(河原, 1978; 県ら, 1979; Yokoyama and Shibata, 1998; 寺井・柴田, 2002)。しかし、バイオマス除去の強度によって、地上部現存量の低下や小型化などの形態変化の程度には、違いがみられた(図 3-1-4)。

バイオマス除去が非常に弱い場合(10~15 g m⁻² yr⁻¹)、稈のサイズや密度がわずかに増加し、稈および地上部現存量が増加する傾向がみられた。非常に弱度の採食は、地上部現存量の増加をもたらすのかもしれない。実際のシカ生息地では、採食によるササ地上部現存量の増加は報告されていないが、これは通常シカの影響調査が、高密度生息地で行われているためかもしれない。

弱度(15~40 g m⁻² yr⁻¹)のバイオマス除去は、稈の密度を低下させたが、稈当たりの着葉数を増加させることで、単位面積当たりの葉数の低下を抑制した。また、葉のサイ

ズの低下は、稈のサイズの低下に比べて小さかった。この結果、葉、稈とも単位面積当たりの現存量は減少したが、葉と稈の現存量比は増加した。つまり、現存量の減少の程度は、葉の方が小さかったといえる。このように、地上部現存量そのものは減少しつつも、葉と稈の現存量比の増加によって葉量の減少が抑制されるという形態変化は、実際にシカの採食を受けているミヤコザサでも観察される (Yokoyama and Shibata, 1998; 寺井・柴田, 2002)。

一方、バイオマス除去量が大きい場合 ($>40 \text{ g m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$) には、葉数の減少は顕著になり、着葉数や葉と稈の現存量比も減少に転じた。これは、これらのプロットでは春季に大半の当年稈が切除された後、再生した稈の数が少なく、そのサイズや着葉数も非常に小さかったことが大きく影響している。上層木のないミヤコザサ純群落では、5~6月にミヤコザサ地上部を刈り取ると、地下茎での冬芽の形成が促進され、8月までに多くの再生稈が発生することが知られている (県ら, 1979)。本研究でも、春季の摘稈が強い場合には稈の再生が促進されたが (図 3-1-9)、県ら (1979) の刈り取り実験と比べると再生稈の数やサイズが非常に小さかった。これは林内であるために利用できる光や養分の量に制限があったことや、夏季、冬季の摘葉による累積的な影響があったためであろう。

ニホンジカの生息地では、ミヤコザサの分枝が増加して葉や稈が高密度化することが知られている (Yokoyama and Shibata, 1998; 寺井・柴田, 2002)。大台ヶ原では、防鹿柵の損壊によってミヤコザサが秋から採食を受け始めたとき、翌年には稈、葉の小型化、高密度化が認められた (Yokoyama and Shibata, 1998)。また、本実験区と隣接するシカ導入実験区でも、16頭 m^{-2} の高密度区では、シカが導入された年の冬季から林床のミヤコザサが採食を受け始め、翌年には稈や葉の小型化、高密度化が確認された (丹羽ら, 未発表)。このように1年に満たない採食によっても、地上部の高密度化は起こりうる。しかし、今回の模擬採食実験では、 $10\sim 15 \text{ g m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ の弱いバイオマス除去を行った場合にのみ、わずかに葉や稈の密度が上昇する傾向がみられたものの、稈密度は基本的には

バイオマス除去量に対して単調に減少する傾向を示した。冬季までの摘葉は新稈の発生数に影響を与えておらず（図 3-1-5）、また春季の摘稈はその後の稈の発生には正の影響を及ぼしていたものの（図 3-1-9）、その効果は小さかった。これらの結果は、過去の人為的なミヤコザサの刈り取り実験において、前年の 8～12 月および当年の 1～8 月のいずれかの月に刈り取りを行った場合は、当年の 8 月時点で稈密度の低下が起きた（河原, 1978; 県ら, 1979）という結果と一致する。人為的な摘葉や刈り取りが、シカの採食によるササの反応を再現しない理由としては、バイオマス除去の強度や時期の違いや、冬季の冬芽の採食を行っていないことが考えられる。刈り取り実験では、年間を通じ各月の刈り取りの効果が検討されているが、常に全ての稈を地際から切除するため、植物へのダメージが強すぎたのかもしれない。本実験では、様々な強度の摘葉、摘稈を行っているが、特に稈の形態に影響すると考えられる春季の摘稈の時期が、遅過ぎたのかもしれない。摘稈は、稈高が 20cm 程度に成長していた 5 月初旬に開始したが、シカ導入実験区では、新稈の出始める 4 月から、シカによる盛んな稈（筍）の採食が観察されている。稈の発生が盛んな 4 月に採食を受けることで、稈の分枝が促進されるのかもしれない。ミヤコザサは、主に地下に冬芽を形成するが、地上部にも一定数の冬芽を形成する。シカの導入実験区では、冬季に地上の冬芽を採食したり、リター層中に隠れている冬芽を探って採食することが観察されている。冬芽への採食がもたらす刺激は、さらに多くの冬芽の形成を誘導するのかもしれない。

北海道の白糠丘陵の針広混交林での調査では、シカのミヤコザサへの採食強度が高まるにつれて、ササの全現存量および地上部の現存量が低下したが、地下部の現存量や当年生の地下茎の現存量は、採食強度が中程度の地点で最も大きかった（寺井・柴田, 2002）。ミヤコザサは採食を受けると地下部への資源配分を高める性質があるのかもしれない。ミヤコザサ地下部の現存量変化は、主に、地上部成長への資源配分に伴う 6～7 月の急減と、成長を終えた地上部からの光合成産物の配分による 9～11 月の増加による（県・鎌田, 1979）。地上部のバイオマスは、毎年枯死によって失われる上、シカの採食を受

ける危険性もある。採食を受けたミヤコザサでは、地上部への配分の低下によって、資源の損失が抑制され、また地上部内で葉への配分が高まることで、ある程度の光合成量が維持される結果として、地下部への光合成産物の蓄積が高まっている可能性がある。しかし、過度の採食を受けると、一次生産が著しく低下し、地下部の蓄積も徐々に減少していくだろう。本実験では、地下部への蓄積期である1年目の秋には、どの区も比較的十分な葉量が保たれ、一方2年目の初夏には、バイオマス除去量の大きい区ほど成長させるべき地上部が少なく、その分地下部の資源量が温存された可能性がある。2年目秋における、地下部現存量のバイオマス除去量に対する単調増加傾向は、この地下部資源の温存の結果を示していると考えられる（図 3-1-10c, f）。葉現存量の減少の地下部現存量への負の影響は、2年目秋の地下部への蓄積期以降に現れると考えられる。よって、何年にもわたってバイオマス除去を継続した場合、白糠で観察されたような、バイオマス除去量に対する地下部現存量の一山型のパターンがみられるかもしれない。

地下部と地上部をあわせたミヤコザサの全現存量には、バイオマス除去の影響は認められなかった（図 3-1-10e）。2年目のみのデータしかないため、プロット間での初期条件のばらつきが影響している可能性もあるが、1年間のバイオマス除去は全現存量に大きな影響を及ぼさなかったと考えられる。

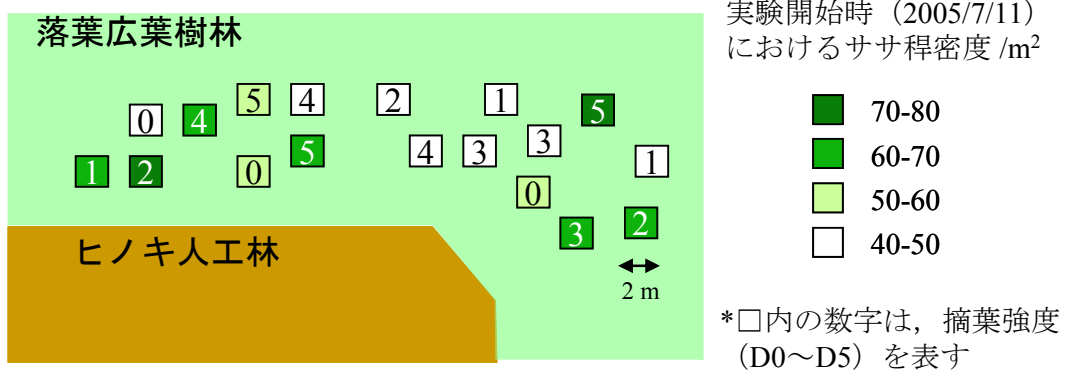
本実験では、シカの採食を模した1年間のバイオマス除去は、ミヤコザサ地上部の現存量に大きく影響し、その変化の程度は採食強度によって異なった。10~15 g m⁻² yr⁻¹の非常に弱いバイオマス除去では、地上部現存量の増加が起こる可能性があり、40 g m⁻² yr⁻¹以下の弱いバイオマス除去では、地上部現存量は低下するものの、葉現存量の減少は小さかった。採食によるバイオマス除去量が40 g m⁻² yr⁻¹程度以下の場合、地上部の小型化と葉量の維持によって、林床のミヤコザサ植生はある程度の地上部現存量を維持し、養分元素の保持や（Takamatsu et al., 1997; Fukuzawa et al., 2006）、土壌物理環境の安定化（Takahashi et al., 2002）、表層土壌の流出の阻止（古澤ら, 2003）、動物へのハビタットの提供（日野ら, 2003）などの機能を維持し続けられるのかもしれない。しかし、

実際のシカ生息地でよくみられる、地上部の高密度化は、本実験では再現されなかった。高密度化は、多くの稈に資源を分散させることになるため、本実験でみられたよりも顕著な小型化を伴うだろう。ミヤコザサ植生の機能は、現存量だけでなく、高密度化や小型化といった形態の変化にも影響される可能性がある。また、長期間にわたる継続的な採食は、1年間のみの採食とは異なる影響をササにもたらすだろう。よって、冬芽への採食や早春の採食の影響や、継続的な採食の影響を考慮に入れた実験を行うことで、より現実に近い、シカの採食強度とミヤコザサ植生の変化の関係を明らかにすることができるだろう。さらに、今後シカの生息密度とミヤコザサの採食量や採食パターンとの関係、ミヤコザサ現存量や形態の変化と機能の変化との関係を、明らかにしていくことが必要である。

表3-1-1. 対照区(D0)におけるミヤコザサの計測値(平均値±標準偏差).

		2005年	2006年
		10月31日	9月26日
葉数	leaves / m ²	139.83 ± 43.63	109.33 ± 20.60
葉1枚あたり乾重	g / leaf	0.25 ± 0.02	0.24 ± 0.01
葉現存量	g / m ²	35.79 ± 12.63	26.83 ± 5.98
稈数	culms / m ²	35.42 ± 6.77	25.67 ± 6.03
稈1本あたり乾重	g / culm	1.38 ± 0.21	1.20 ± 0.15
稈現存量	g / m ²	49.69 ± 16.60	30.45 ± 6.04
稈1本あたり葉数	leaves / culm	3.89 ± 0.63	4.29 ± 0.20
葉/稈 現存量	g/g	0.72 ± 0.10	0.88 ± 0.09
地下茎現存量	g / m ²	n.d.	84.79 ± 11.30
細根現存量	g / m ²	n.d.	4.55 ± 1.12
地上部現存量	g / m ²	85.49 ± 28.85	57.28 ± 11.54
地下部現存量	g / m ²	n.d.	89.33 ± 11.74
総現存量	g / m ²	n.d.	146.61 ± 1.55
地上部/地下部 現存量	g/g	n.d.	0.66 ± 0.20
葉C含有率	mg/g	405.81 ± 5.50	403.58 ± 11.33
葉N含有率	mg/g	27.26 ± 0.74	26.43 ± 1.45
葉C/N	g/g	14.89 ± 0.45	15.28 ± 0.41

(a)



(b)



図3-1-1. ミヤコザサ摘葉実験区における実験プロットの配置 (a) と、実験区内の様子 (b) .

(a) 夏季の摘葉



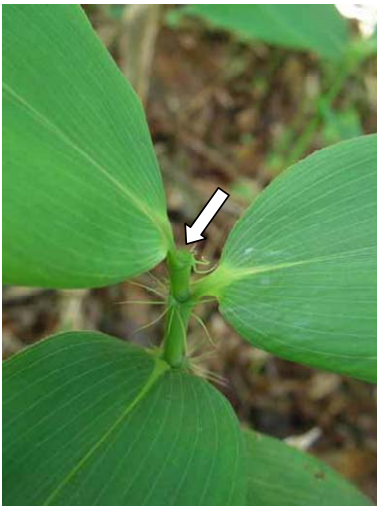
(b) 冬季の摘葉



(c) 春季の摘葉



(d) 夏季の採食痕



(e) 冬季の採食痕



図3-1-2. 夏季 (a) , 冬季 (b) , 春季 (c) における摘葉の様子と, シカ導入実験区内で夏季 (d) , 冬季 (e) に観察された, シカによるミヤコザサの採食痕.

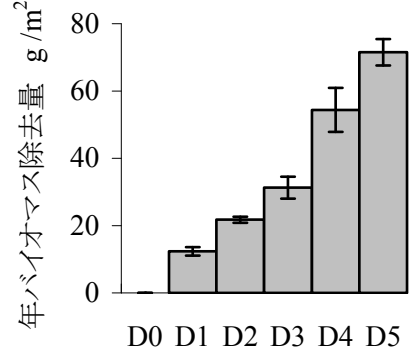
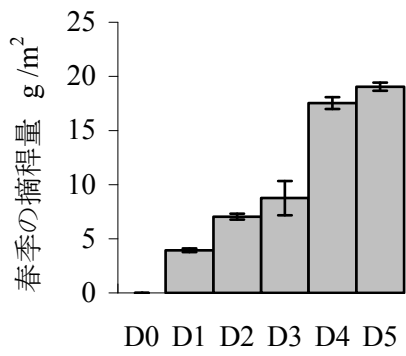
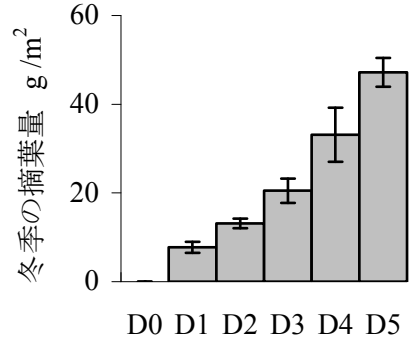
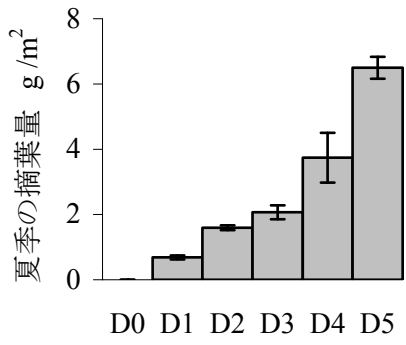


図3-1-3. 夏季(a), 冬季(b), 春季(c)に, 除去したササの葉または稈の乾重, およびそれらの合計(d). エラーバーは標準誤差を表す.

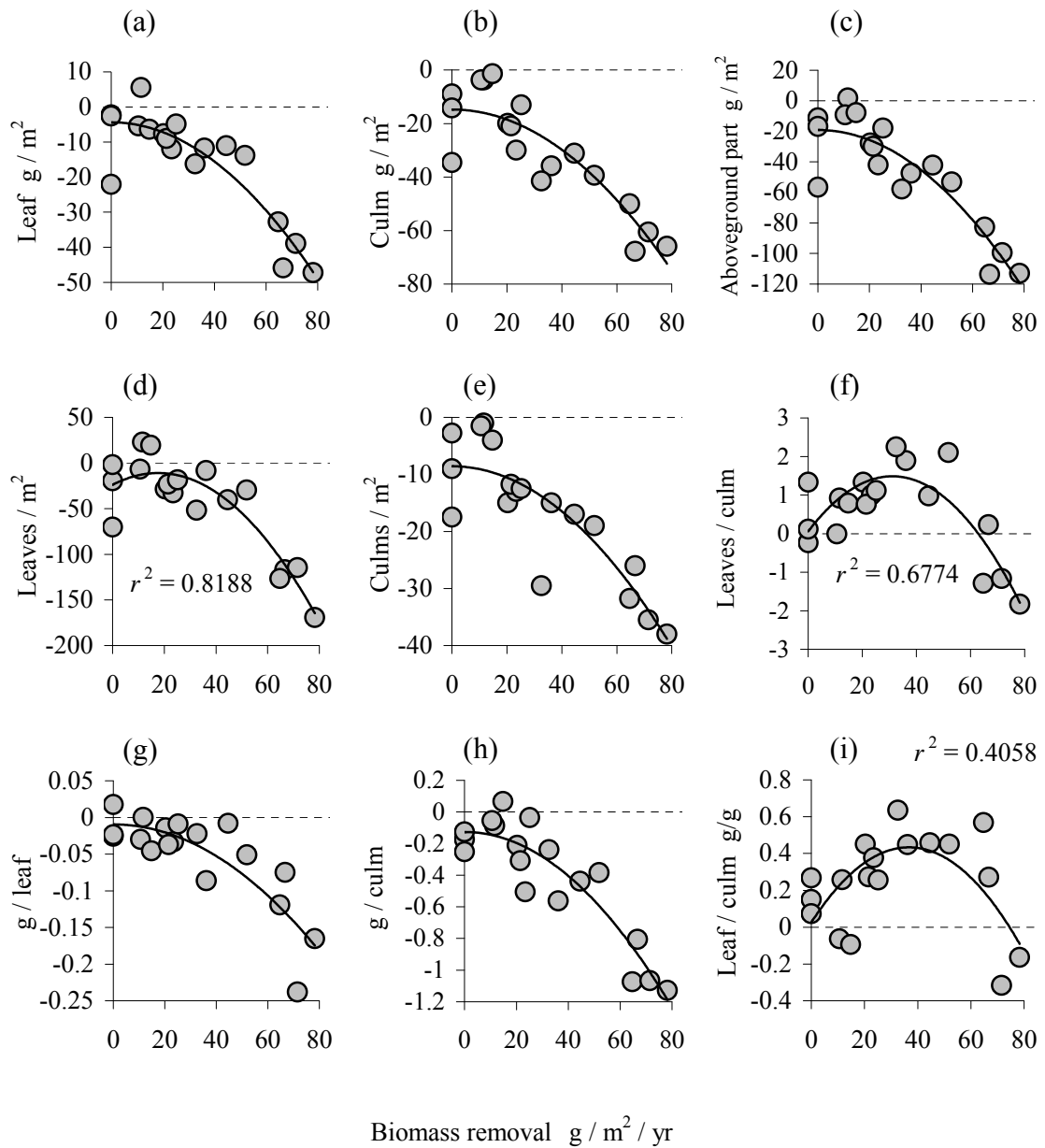


図3-1-4. 年バイオマス除去量と、ミヤコザサ地上部の現存量, 形態の年変化との関係. 縦軸は1年目秋(2005/10/31)と2年目秋(2006/9/26)の測定値の差を表す. 葉(a), 稈(b), 地上部全体(c)の現存量. 単位面積あたりの葉(d), 稈(e)の数. 稈1本あたりの着葉数(f). 葉1枚あたり(g), 稈1本あたり(h)の乾重. 葉と稈の現存量比(i). 図中の実線は, 1~2次回帰モデルの内, あてはまりが有意($P < 0.05$)かつAIC最小のモデルを表す.

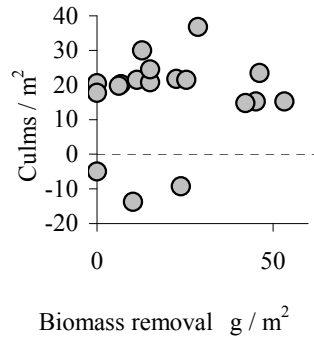


図3-1-5. 2年目のミヤコザサ稈の発生数に対する冬季の摘葉の効果. 横軸は, 冬季の摘葉量, 縦軸は1年目秋(10/31)の当年稈数と2年目春(5/5:摘稈開始前)の当年稈(新生稈)数の差を表

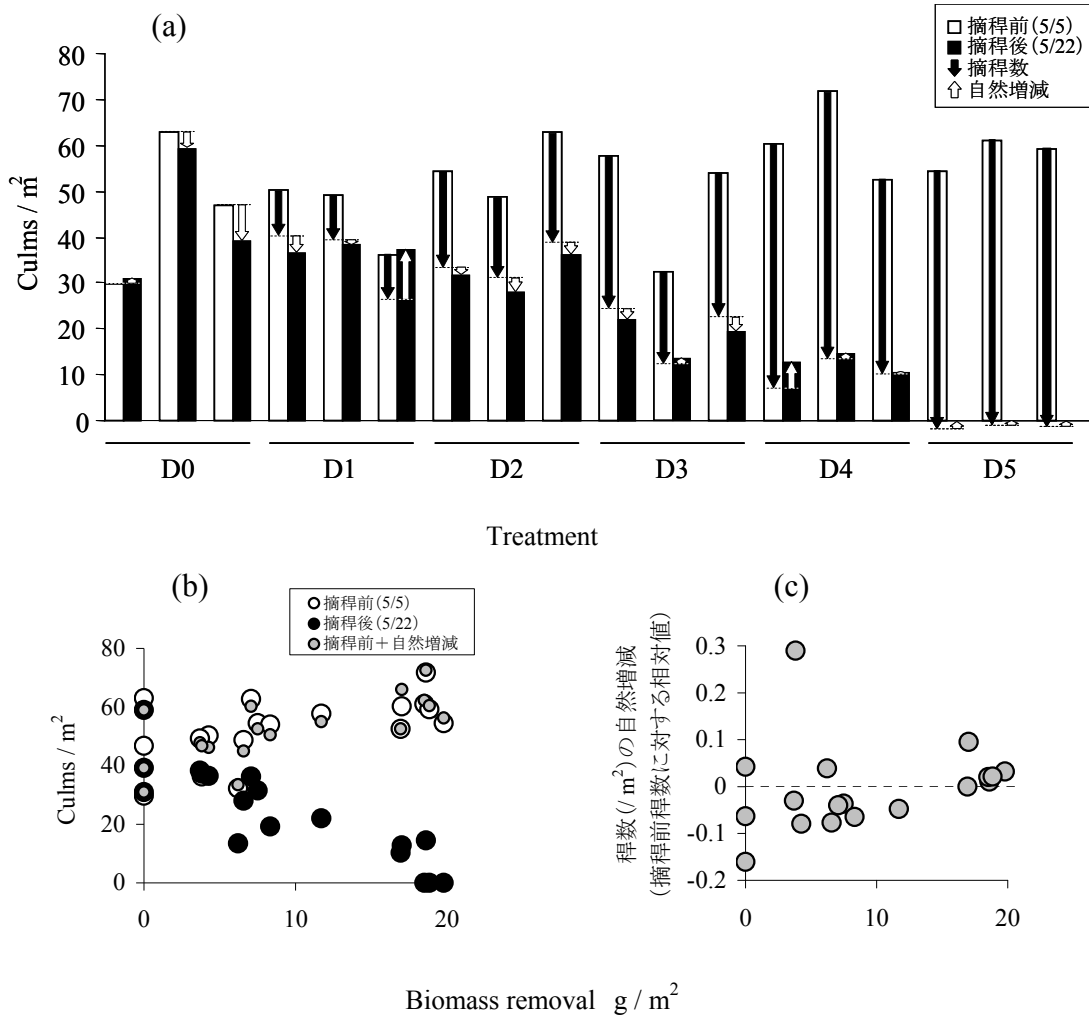


図3-1-6. 春季の摘稈期間中(5/5~5/22)のミヤコザサ稈の密度変化に対する摘稈の効果. (a) 各プロットにおける摘稈前後の稈数. (b)摘稈前後の稈数と, 摘稈量との関係. (c)摘稈期間中の稈数の自然増減(摘稈前の稈数に対する相対値)と, 摘稈量との関係.

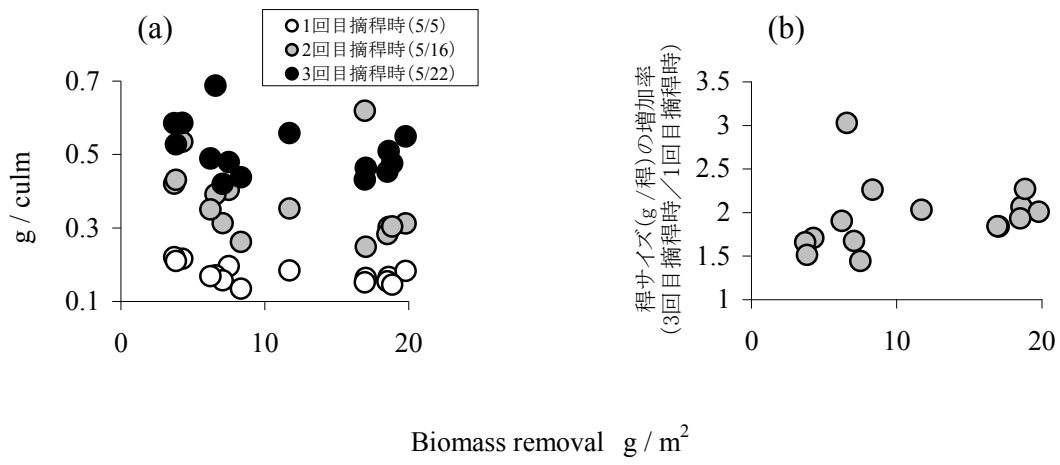


図3-1-7. 春季の摘稈期間中(5/5~5/22)のミヤコザサ稈の成長に対する摘稈の効果. 切除した稈のサイズ(a), 切除した稈のサイズの増加率(b)と, 摘稈量との関係.

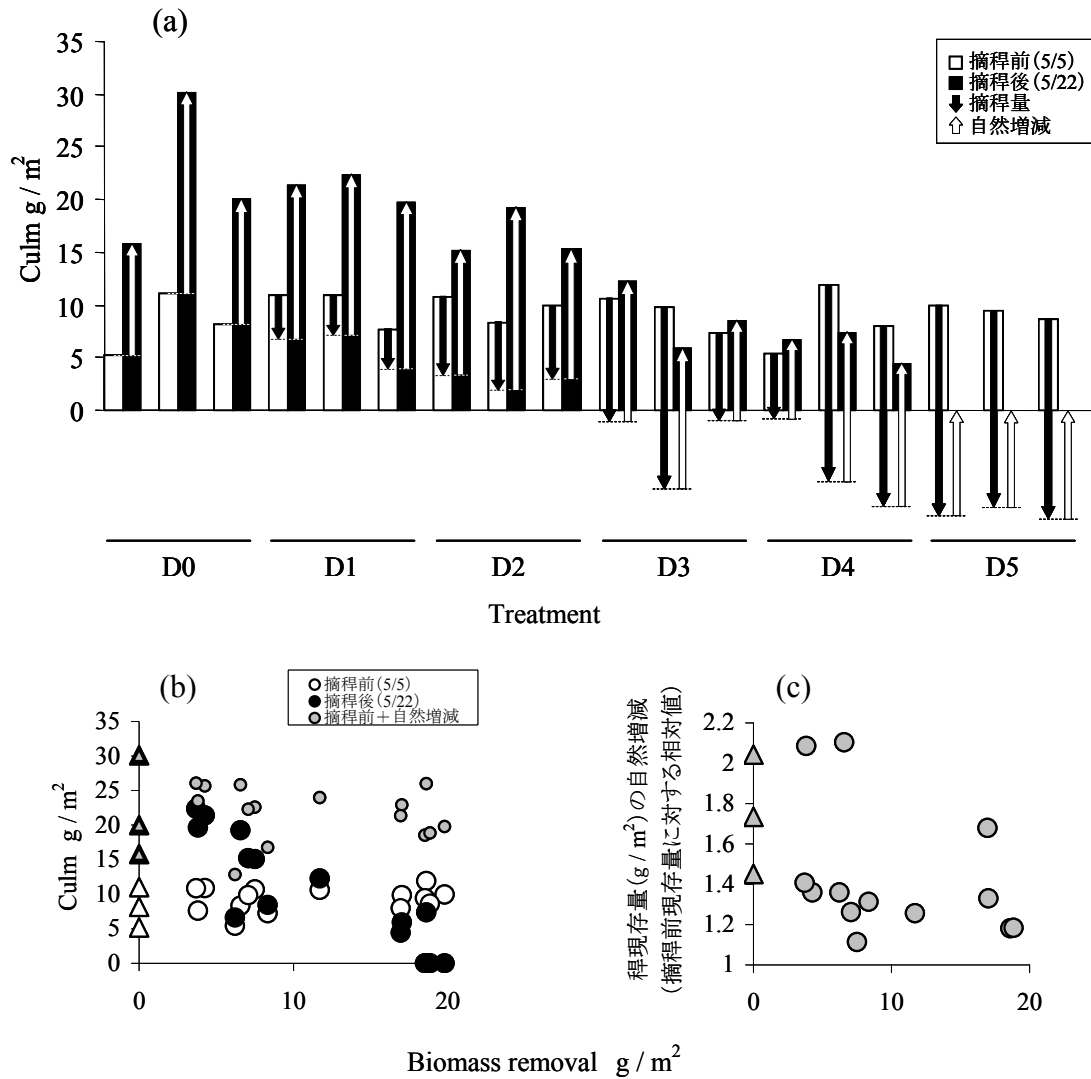


図3-1-8. 春季の摘穂期間中(5/5~5/22)のミヤコザサ稈の現存量変化に対する春季の摘穂の効果。(a)各プロットにおける摘穂前後の稈現存量。(b)摘穂前後の稈現存量と、摘穂量との関係。(c)摘穂期間中の稈現存量の自然増減(摘穂前の稈現存量に対する相対値)と、摘穂量との関係。ただし、対照区(D0)における稈現存量は、稈サイズが全プロットの平均稈サイズに等しいと仮定して計算した。(b)(c)における三角は、対照区(D0)を表す。

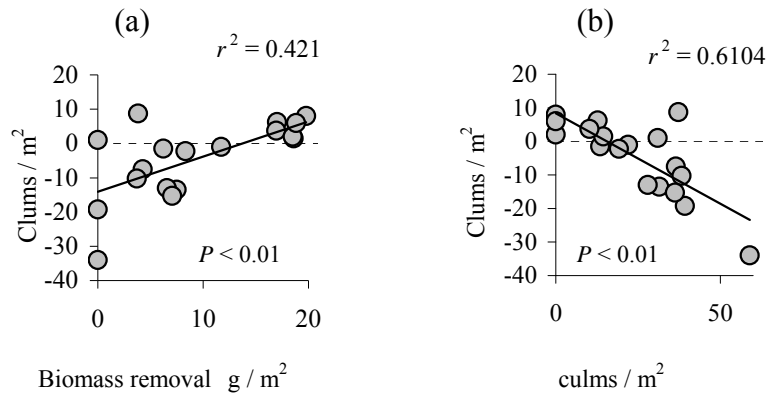


図3-1-9. 春季の摘稈後(5/22)～秋(9/26)のミヤコザサの稈数変動に対する春季の摘稈の効果. 春～秋の稈数の増加量と, (a)春季の摘稈量, (b)摘稈終了時の稈数, との関係.

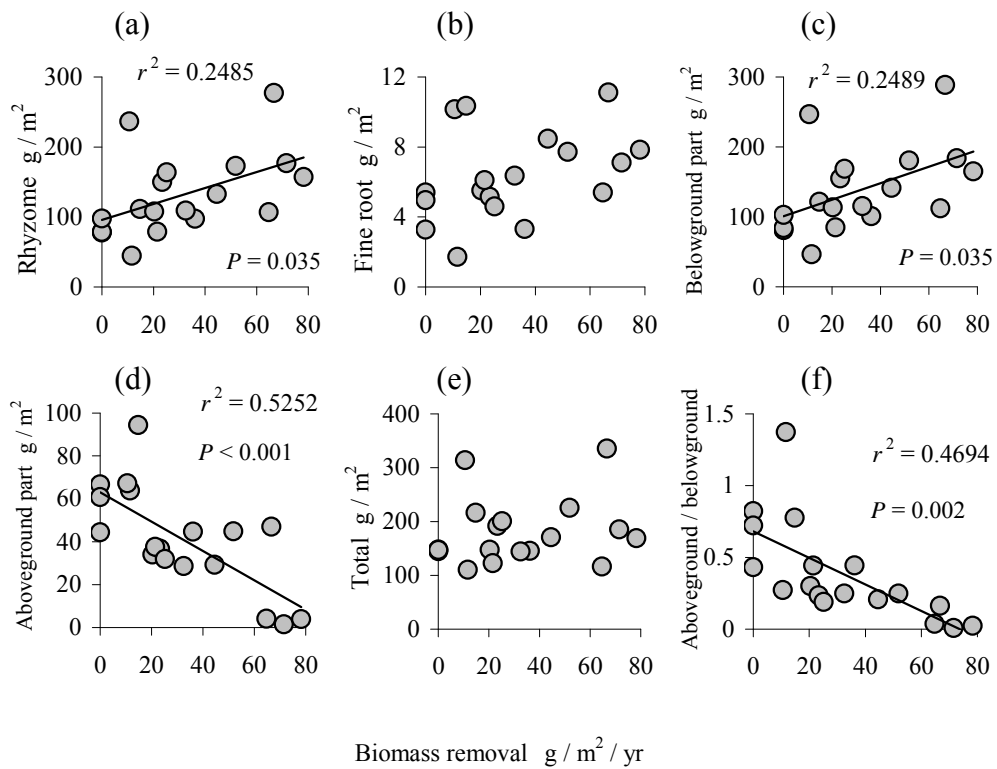


図3-1-10. 年バイオマス除去量と, 2年目秋(2006/9/26)のミヤコザサの現存量との関係. 地下茎(a), 細根(b), 地下部全体(c), 地上部(d), 全体(地上部+地下部)(e)の現存量と, 地上部と地下部の現存量比(d). 図中の実線は, 1～2次回帰モデルの内, あてはまりが有意($P < 0.05$)かつAIC最小のモデルを表す.

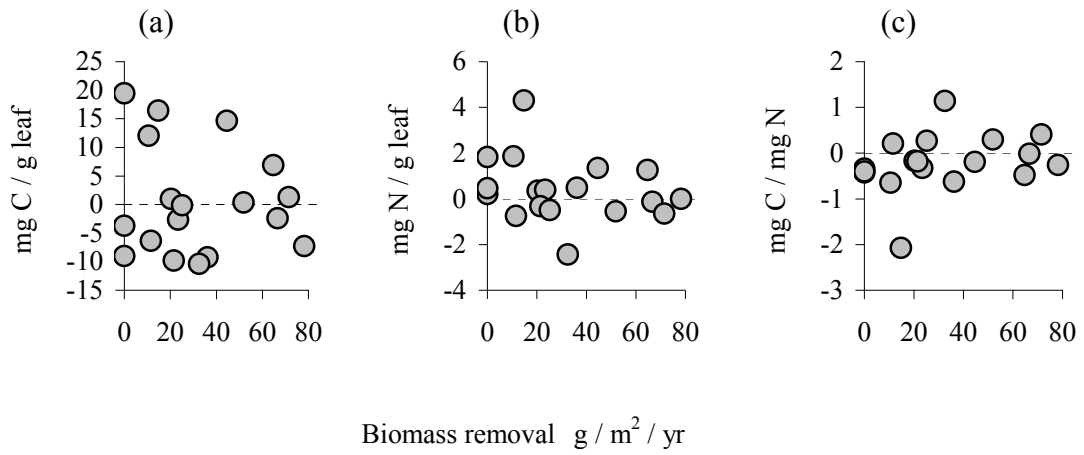


図3-1-11. 年バイオマス除去量と、ミヤコザサ生葉のC, N含有率の年変化との関係. 縦軸は1年目秋と2年目秋の測定値の差を表す. C(a), N(b)含有率, およびC/N比(c).

3-2 夏季の摘葉が土壤生態系へ及ぼす短期的影響

(Effects of fine-scale simulation of deer browsing on soil micro-foodweb structure and N mineralization rate in a temperate forest¹)

3-2-1. Introduction

Aboveground herbivory by large mammals can modify the structure and functioning [e.g., nitrogen (N) mineralization] of belowground system due to alteration of quality and quantity of organic matter input, and affect nutrient cycling in the terrestrial ecosystem (Bardgett and Wardle, 2003). In forest ecosystems, intense browsing by dense ungulate populations alters plant community structure and affects nutrient cycling in forests by changing plant litter quality (Pastor et al., 1993). However, in natural forests, it is uncertain how native browsing mammals, which are often originally present at low densities, affect nutrient cycling. Nutrient cycling may be gradually modified by increasing population densities of browsing mammals, even if the vegetation has not been greatly affected.

In grassland ecosystems, aboveground herbivory by insects or artificial defoliation is likely to alter the resource allocation patterns of plants to increase root exudates (Holland et al., 1996; Paterson and Sim, 1999), and consequently, soil microbial biomass (Mawdsley and Bardgett, 1997; Guitian and Bardgett, 2000) and abundance of microbivores (nematodes, rotifers, enchytraeids; Mikola et al., 2001, 2005). Furthermore, Hamilton and Frank (2001) found that aboveground herbivory also enhances N mineralization, and thus positively affects the regrowth of defoliated plants. Although labile organic carbon (C) supply causes N

¹ Niwa, S., Kaneko, N., Okada, H., Sakamoto, K. Effects of fine-scale simulation of deer browsing on soil micro-foodweb structure and N mineralization rate in a temperate forest. *Soil Biology & Biochemistry* (2008) 40(3): 699-708

immobilization by microorganisms, it is considered to stimulate N mineralization through the release of immobilized microbial N by microfaunal grazing (Clarholm, 1985; Ingham et al., 1985). However, some other studies found that defoliation had no or even negative effects on C partitioning to root exudation (Mikola and Kytöviita, 2002; Dilkes et al., 2004). These inconsistent responses of plants to defoliation may be partly attributed to the difference in plant species (Guitian and Bardgett, 2000), defoliation intensity (Holland, 1995), or elapsed time since defoliation (Macdonald et al., 2004). The responses of forest floor plant species to defoliation and the consequences for soil subsystem are undetermined.

How the responses of plants and soil subsystems vary with browsing intensity needs to be investigated to determine the effects of browser mammal population density on nutrient cycling in forest ecosystems. Several studies reported that browsing-tolerant grass exhibit monotonous increase of root-derived organic matter input to soil with increase of defoliation intensity (Bokhari and Singh, 1974; Guitian and Bardgett, 2000), while the intensification of defoliation could monotonically decrease root production and reduce organic matter input from roots in long term defoliation experiment (Mikola et al., 2001). Some other studies suggests that maize (*Zea mays*) show a unimodal increase of organic matter input from roots with aboveground herbivory increase. Weak herbivory by grasshoppers was found to increase maize resource allocation to root exudates (Holland et al., 1996), soil microbial biomass (Holland, 1995), and microbial-feeding nematode abundance (Fu et al., 2001). However, more intensive herbivory did not cause an increase in microbial biomass (Holland, 1995). Increased root-derived organic matter input can be considered as an adaptive response for herbaceous species with a high tolerance to browsing and a rapid growth rate (Bardgett and Wardle, 2003) because it leads to enhanced N mineralization in the rhizosphere and potentially supports plant regrowth (Hamilton and Frank, 2001). However, stimulating N mineralization by releasing photosynthates from roots may be costly but offer little advantage to the less tolerant plants (e.g., maize) which were

browsed severely, because it is difficult for them to restore photosynthetic ability by regrowth.

Sika deer (*Cervus nippon* Temminck) populations have been expanding in forests across Japan in the past two decades. Although alterations to forest vegetation resulting from the heavy browsing pressure of the deer have become a serious problem (Takatsuki and Gorai, 1994; Yokoyama et al., 2001; Tsujino and Yumoto, 2004), little is known about the effects of the deer on the structure and the N mineralization functioning of soil subsystems. *Sasa nipponica* Makino et Shibata (Poaceae: Bambusoideae), an evergreen perennial semiwoody plant, often forming dense understory vegetation in cool-temperate forests in Japan (Oshima, 1961; Agata and Kamata, 1979), is the major food of sika deer in many habitats (Takatsuki, 1983; Yokoyama et al., 1996). Because *S. nipponica* does not have as much tolerance to browsing as pasture plants, in forests with high deer population densities, understory stands consisting mainly of *S. nipponica* have declined or disappeared because of high browsing pressure (Yokoyama and Shibata, 1998; Terai and Shibata, 2002). *S. nipponica* may exhibit a unimodal response of labile organic matter release from roots to defoliation intensity as maize is expected to do, although whether C allocation to rhizodeposition changes when *S. nipponica* is browsed by deer has not been determined.

We investigated the effects on soil subsystems of sika deer browsing on *S. nipponica* under conditions similar to those of natural habitats with low deer densities by defoliating *S. nipponica*, realistically simulating the behavior and intensity of deer browsing. The following hypotheses were tested: the labile organic C supply from roots responds to defoliation intensity in a unimodal pattern (i.e., increasing at low intensity, and decreasing at high intensity); the biomass or the abundance of soil micro-foodweb constituents (bacteria, fungi, protozoa, and nematodes) is increased by moderate defoliation, reflecting the labile organic C supply from roots; the N mineralization rate is affected by changes in the soil micro-foodweb structure; and the N content of *S. nipponica* leaves is positively correlated with the N mineralization rate.

3-2-2. Materials and methods

Site description

The experiment was conducted in a broad-leaved deciduous forest in the northern part of Ibaraki Prefecture, Japan (36°47'N, 140°32'E; 770 m altitude), from July to August 2005. The mean temperature and annual precipitation in 2002–2003 at the study site were 9.1°C and 1942 mm, respectively (Nomiya et al., unpublished data). The soil was a typical Andosol, which is a highly porous soil developed from volcanic parent material, such as volcanic ash. The A layer at this site was >50 cm thick, and the C and N contents at 0–10 cm depth were $21.6 \pm 1.9\%$ and $1.41 \pm 0.10\%$ (mean \pm SD), respectively. The tree layer included *Quercus serrata* Thunb. ex Murray, *Carpinus tschonoskii* Maxim., *Castanea crenata* Sieb. et Zucc., *Acer amoenum* Carr., and *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc., and the understory layer was dominated by *S. nipponica* (56 ± 11 culms m^{-2} , 220 ± 51 leaves m^{-2} ; mean \pm SD). Sika deer were extirpated from this area by hunting more than 100 years ago, and no other large mammals feeding on dwarf bamboo were present. Thus, large herbivore disturbance, including that by sika deer, was not a factor, while the climate and vegetation of the site were very similar to many natural deer habitats in Japan.

Sasa nipponica shoots live 18–20 months. They emerge from rhizomes in April, grow up to 1 m in height, and sprout six to seven leaves by August or September (Oshima, 1961; Agata and Kamata, 1979). In the experimental deer enclosures adjacent to our site, deer were observed eating *S. nipponica* even when food resources were not limited, selecting new rolled leaves from the tops of culms in June and July (Horino et al., unpublished data). After deer eat the unexpanded leaves, the shoots cannot resprout because the apical meristems have been

removed.

Experimental design

We established 18 2 × 2-m plots within a 10 × 30-m area in the forest, and performed six levels of defoliation treatments (D0–D5), with three replicates each. At each plot, the dwarf bamboo covering the forest floor was defoliated in July 2005. To realistically simulate deer browsing, we picked unexpanded leaves by hand. Defoliation was performed three times, at approximately 1-week intervals (day 1, 14 July; day 9, 22 July; day 16, 29 July). Zero, 10%, 20%, 30%, 40%, and 60% of culms were defoliated during the three defoliation events, resulting in the removal of 0%, $2.5 \pm 0.11\%$, $5.7 \pm 0.11\%$, $10.2 \pm 0.55\%$, $11.1 \pm 0.8\%$, and $15.9 \pm 2.43\%$ (mean ± SD) of leaves for defoliation treatments D0, D1, D2, D3, D4, and D5, respectively. Because the experimental period coincided with late-phase shoot growth, each of the removed leaf was often the last leaf sprouting on each shoot about one week before full expansion, and had almost the same biomass as the expanded leaf. We did not measure photosynthetic rate of *S. nipponica*, but we can expect that more intense defoliation caused *S. nipponica* to have less number of expanded leaves and lower ability of photosynthesis during the experimental period.

Soil and leaf sampling

Soil samples were taken 1 day before the first defoliation event (day 0) as the “pre-browsing” treatment, and 8 days after the last defoliation event (day 24) as the “post-browsing” treatment. For the measurement of *S. nipponica* leaf properties, the leaves removed at the first defoliation event (day 1) were used as the “pre-browsing” treatment, and

those removed at the last defoliation event (day 16) were used as the “post-browsing” treatment. To avoid edge effects, soil sampling was conducted within a 1 × 1-m quadrat in the center of each plot. At each plot and sampling time, eight soil cores (i.d. 2.2 cm, 0–10 cm under the A₀ layer) were collected and thoroughly mixed. A 40-g (fresh mass) aliquot of each sample was used for nematode extraction, and the remainder was sieved (<4 mm mesh) to measure soil properties and microbial profiles.

Nematodes

Free-living soil nematodes were extracted using the modified tray method of Whitehead and Hemming (1965). Soil was placed on Kimwipes (Nippon Paper Crexia, Tokyo, Japan) laid on stainless mesh (1.5 mm opening) and soaked in water in polypropylene trays (12 × 8 cm) for 3 days at 25°C. Extracted nematodes were killed by heat, fixed in cold TAF, and then counted and identified on glycerol slides at 100× and 100–1000× magnifications, respectively. For each sample, 100 individuals were randomly chosen, identified to family level, and classified into seven feeding groups (bacterivores, fungivores, predators, omnivores, root feeders, algal feeders, and insect parasites), according to Yeates et al. (1993). Because species of Tylenchidae and Anguinidae were sometimes difficult to distinguish morphologically, the two families were combined as Tylenchidae/Anguinidae. The feeding habits of this group include both root and fungal feeding (Yeates et al., 1993; Okada et al., 2005). Our samples contained several individuals of the genus *Filenchus*, whose fungal-feeding habits were recently confirmed (Okada et al., 2005), in addition to its root-feeding habits (Yeates et al., 1993). For convenience, half of the individuals in the Tylenchidae/Anguinidae group in each sample were assumed to be root feeders and half were assumed to be fungal feeders.

Soil and leaf properties

Soil aliquots (3–5 g fresh mass) were oven-dried at 105°C for 48 h and weighed to estimate water content. To measure water-soluble C in the soil, an 8-g (fresh mass) subsample of each soil sample was shaken (160 rev min⁻¹) in 36 ml of deionized water for 1 h, and the suspension was stored at –30°C after filtration with a filter paper (No. 5C; Advantec, Tokyo, Japan). The dissolved C content of the suspension was determined using an organic carbon analyzer (TOC 5000-A; Shimadzu, Kyoto, Japan) after further filtration through a PVDF membrane filter (0.45 µm, Millex-HV; Millipore, Billerica, MA, USA). In a preliminary assessment, we confirmed that these filtrations with the filter paper and membrane filter have no measurable effects on dissolved C concentration in deionized water. To measure inorganic soil N, an 8-g (fresh mass) subsample of each soil sample was shaken (160 rev min⁻¹) in 36 ml of 1 M KCl solution for 1 h, and the suspension was stored at –30°C after filtration with No. 5C filter paper. Ammonium and nitrate N contents of the suspension were determined colorimetrically using a continuous flow analyzer (Integral Futura; Alliance Instruments, Frépillon, France), and the totals were considered to represent the inorganic N content. The net N mineralization rate was estimated by laboratory incubation. The water content of an 8-g (fresh mass) subsample was adjusted to 60% of its water-holding capacity, and the soil was incubated at 25°C for 28 days. After incubation, inorganic N was extracted and determined as above. Inorganic N content was also measured after 10 days of incubation to separately estimate the mineralization rates during the initial 10 days and the succeeding 18 days. The net N mineralization rate was estimated by dividing the net increase in inorganic N during the incubation period by the number of incubation days.

The removed unexpanded leaves were dried, weighed, and ground. The C and N contents were determined using a Sumigraph NC analyzer (Sumigraph NC-95A; Sumika Chemical

Analysis Service, Osaka, Japan).

Phospholipid fatty acids

To assess the biomass and structure of the soil microbial community, the phospholipid fatty acid (PLFA) composition of the soil was analyzed. Lipid extraction was carried out using the modified method of Frostegård et al. (1991). Lipids in 1 g of freeze-dried soil were extracted in a chloroform and methanol mixture, and the phospholipid content was fractionated on silicic acid columns (BOND ELUT LRC-SI; Varian, Palo Alto, CA, USA). Fatty acid methyl-esters were separated from phospholipids by mild alkaline methanolysis and were identified and quantified using the Sherlock Microbial Identification System (MIDI, Newark, DE, USA). The abundance of total fatty acids was used as an indicator of the soil microbial biomass. The fatty acids 15:0, a15:0, i15:0, i16:0, 17:0, a17:0, i17:0, cy17:0, 18:1 ω 7, and cy19:0 were used to estimate bacterial biomass, and 18:2 ω 6 was used to estimate fungal biomass (Frostegård and Bååth, 1996). The ratio of fungal to bacterial PLFAs was used as an indicator of the ratio of fungal to bacterial biomass (Frostegård and Bååth, 1996). Fatty acid 20:4 was used as an indicator of protozoan biomass (Frostegård et al., 1997).

Statistical analyses

A one-way analysis of variance (ANOVA) was performed to compare each variable in the control plots “pre-” and “post-browsing.”

In field experiments, it is often difficult to provide sufficient replicates or equalize initial conditions in all plots, and treatment effects may not be detected because of variations in initial conditions. To eliminate these possibilities, we determined defoliation effects on the difference

between the two measurements at each plot [$D_{post-pre} = (\text{post-browsing}) - (\text{pre-browsing})$], or the difference rate between them [$D_{post/pre} = (\text{post-browsing})/(\text{pre-browsing})$] for the variables in the ratio (e.g., leaf C and N content, leaf C-to-N ratio). A linear or quadratic function of the defoliation rate (= number of leaves removed/total number of leaves) fitted to $D_{post-pre}$ or $D_{post/pre}$ for each variable was derived using the least squares method. For each variable, the regression model that significantly explained the variance and had the smallest Akaike information criterion (AIC) was adopted. When a convex quadratic function with a peak in the range of the actual defoliation rate was adopted for a certain variable, we considered that the variable showed a unimodal response to defoliation rate.

Principal components analysis (PCA) was conducted with microbial PLFA and nematode family composition data to detect the effects of defoliation on the overall structure of microorganisms and nematodes.

ANOVA and regression analysis were performed using R 2.2.1 (R Development Core Team, 2005), and PCA was performed using CANOCO 4.5 (Microcomputer Power, Ithaca, NY, USA).

3-2-3. Results

The mean value of each measure of leaf and soil properties and PLFA for all plots at pre- and post-browsing is shown in Table 3-2-1, and that of each nematode measure is shown in Table 3-2-2. All the significant relationships found in the regression analysis are shown in figure 3-2-1.

Properties of removed leaves

The dry mass of removed leaves from each defoliation treatment (D0–D5) was 0, 0.68 ± 0.06 , 1.59 ± 0.08 , 2.07 ± 0.21 , 3.74 ± 0.76 , and 6.50 ± 0.27 g m⁻² (mean \pm SD), respectively. The C and N contents of pre-browsing leaves were $42.4 \pm 0.7\%$ and $2.33 \pm 0.15\%$ (mean \pm SD), respectively. The $D_{post/pre}$ of C content of removed leaves was linearly regressed with the defoliation rate with a negative coefficient, whereas those of N content and C-to-N ratios were not correlated with defoliation rate (Fig. 3-2-1a).

Water-soluble C in soil

The concentration of water-soluble C in control plot soil significantly decreased by 37% between pre- and post-browsing ($P = 0.0005$). In the same period, the $D_{post-pre}$ of water-soluble C in all plots was significantly regressed using a quadratic function with the peak at 0% of defoliation rate, and monotonically decreased as defoliation rate increased (Fig. 3-2-1b).

Phospholipid fatty acids

Bacterial PLFAs accounted for 52% of all PLFAs. In control plots, fungal PLFAs increased 34% between pre- and post-browsing ($P = 0.028$), whereas no changes were detected in the abundance of bacterial and protozoan PLFAs. The $D_{post-pre}$ of protozoan PLFAs in all plots was best regressed by a convex quadratic function peaking at a defoliation rate of 7.15%, although the P -value was slightly $>5\%$ (Fig. 3-2-1c). The regressions of the $D_{post-pre}$ of total, bacterial, and fungal PLFA(s) and the $D_{post-pre}$ of the ratio of fungal-to-bacterial PLFA were not significant.

PCA of microbial PLFA profiles showed no consistent effects of browsing on changes to

the microbial community structure in each plot, while indicating increased fungal biomass regardless of defoliation intensity, as found in the control plots.

Nematodes

The total nematode fauna consisted of 30 families, and the mean individual density of nematodes in all samples was $270 \pm 22 \text{ g}^{-1}$ dry soil (mean \pm SE) (Table 3-2-2). Microbivores accounted for 77% of all nematodes, and bacterivores and fungivores comprised 53% and 25%, respectively. The abundance of nematodes in the total fauna, each feeding group, and each family did not vary significantly between pre- and post-browsing in the control plots. At the same time, the abundance of nematodes in the total fauna and bacterivores and fungivores increased in the defoliated plots up to three-, three-, and sixfold, respectively. However, the $D_{post-pre}$ of nematodes in the total fauna or each feeding group was not significantly regressed by defoliation rate. Among all the nematode families, the $D_{post-pre}$ of only the Plectidae, the second-most abundant family overall and the most abundant bacterivore family, was significantly regressed by a convex quadratic function, peaking at a defoliation rate of 8.56% (Fig. 3-2-1d). The $D_{post/pre}$ of the ratio of fungivorous-to-bacterivorous nematodes was not significantly related to defoliation rate.

PCA of nematode family compositions indicated no consistent effects of browsing on changes in nematode community structure in each plot.

Inorganic N concentration and N mineralization rate in soil

The inorganic N concentration in the control plots increased threefold between pre- and post-browsing ($P = 0.0002$). The $D_{post-pre}$ of inorganic N concentration in all plots was not

significantly regressed by a linear or quadratic function of defoliation rate. The N mineralization rate in the first 10 days of incubation did not vary significantly between pre- and post-browsing in the control plots, whereas those in the latter 18 days and the total 28-day incubation period increased significantly, two- and threefold, respectively ($P = 0.024, 0.0017$). The $D_{post-pre}$ of N mineralization rate over the 28-day incubation period in all plots was significantly regressed by a convex quadratic function, with a peak defoliation rate of 4.90% (Fig. 3-2-1e). The $D_{post-pre}$ for the initial 10 days of incubation was also significantly regressed by a convex quadratic function, with a peak defoliation rate of 7.58% and an intercept that did not significantly differ from 0 (Fig. 3-2-1f). For the latter 18 days of incubation, the $D_{post-pre}$ was regressed by a linear function with a negative slope (Fig. 3-2-1g). The $D_{post-pre}$ of N mineralization rate for the initial 10 days of incubation significantly correlated with the $D_{post-pre}$ of protozoan PLFA ($r = 0.668, P < 0.01$) and the abundance of Plectidae ($r = 0.506, P < 0.05$), while that for the latter 18 days correlated with the $D_{post-pre}$ of the concentration of water-soluble C ($r = 0.583, P < 0.05$) and the abundance of omnivorous nematodes ($r = 0.487, P < 0.05$) and Qudsianematidae ($r = 0.484, P < 0.05$).

3-2-4. Discussion

Changes in protozoa and plectid nematode abundance suggest that a moderate intensity of defoliation (i.e., a defoliation rate <15%) stimulated rhizodeposition of C (Paterson and Sim, 1999) and N (Ayres et al., 2007) and enhanced bacterial biomass growth (Fig. 3-2-1c, d). The lack of increase in water-soluble C and bacterial PLFAs by moderate defoliation was probably a result of the high degradability of root-derived soluble organic matter, such as root exudates, which consist mainly of sugars (Krafczyk et al., 1984), and the likely control of bacterial biomass by predation (Wardle, 2002). In defoliation experiments with perennial ryegrass

(*Lolium perenne*) and red fescue (*Festuca rubra*), root exudates increased for up to 4 or 5 days after defoliation (Paterson and Sim, 1999, 2000). In another experiment, water-soluble C and microbial biomass C in the rhizosphere increased 24 h after defoliation of *Poa pratensis*, but showed no increase after 7 days (Hamilton and Frank, 2001). Similarly, in our study, water-soluble C and bacterial biomass may have shown pulse-like increases just after moderate defoliation, but were restored to original levels by the time they were sampled, 8 days after defoliation.

Our results that some bacterivores increased by a moderate intensity of defoliation but fungivores and fungal PLFA showed no consistent responses to defoliation intensity were supportive of the hypothesis of Bardgett et al. (1998) that the increase of root exudation caused by defoliation is likely to stimulate the bacterial-based energy channel. Under moderate dwarf bamboo defoliation, among the bacterivorous nematode families, only the Plectidae increased in abundance, possibly because the plectid generation time approximates the length of the experimental period. The 3–4-week generation time at 20°C of the plectid *Plectus acuminatus* (Kammenga et al., 1996) is longer than that of fast-growing bacterivorous species in the Cephalobidae, Rhabditidae, and Bunonematidae (4–14 days at 18°C) (Vancoppenolle et al., 1999).

High-intensity defoliation (a defoliation rate >15%), however, did not affect soil biota abundance or biomass (Fig. 3-2-1c, d), suggesting that no changes in resource availability for microorganisms were induced by intensive defoliation. These findings are consistent with our hypothesis that labile organic matter supply from roots of *S. nipponica* responds to defoliation intensity in a unimodal pattern. Although many studies have shown increased root exudation after defoliation (e.g., Paterson and Sim, 1999, 2000), herbaceous plants do not always increase labile organic C output (or exudation) from roots in response to defoliation (e.g., Mikola and Kytöviita, 2002; Dilkes et al., 2004). Our results suggest that the variations of plants response to

defoliation among previous studies may be partly explained by the difference in defoliation intensity.

The water-soluble C in soil monotonically decreased with increasing defoliation intensity (Fig. 3-2-1b). The temporal variation of water-soluble C in each plot during the experimental period can be accounted for by the variation of microbial activity as well as that of labile organic matter input from roots. Water-soluble C concentration would be decreased by microbial consumption and increased by microbial lysis and decomposition of solid organic matter (Kaiser et al., 2001). The positive correlation between $D_{post-pre}$ of water-soluble C and that of total PLFAs ($r = 0.605$, $P < 0.01$) suggests that $D_{post-pre}$ of water-soluble C reflected the fluctuation of root exudates or microbial activity of solid organic matter decomposition. Therefore, the decrease pattern of water-soluble C suggests the monotonous decrease of root exudation or microbial activity with increasing defoliation intensity 1 week after the last defoliation. Even on the latter hypothesis, it is reasonable to assume that the decrease of microbial activity was caused by the negative effects of defoliation on rhizodeposition. These results that moderate defoliation supposedly increased root-derived labile organic matter supply shortly after defoliation whereas decreased it 1 week after defoliation are in line with those studies suggesting increased root exudation shortly after defoliation (Holland et al., 1996; Paterson and Sim, 1999, 2000; Hamilton and Frank, 2001) and decreased exudation 1 week after defoliation (Macdonald et al., 2004). The $D_{post-pre}$ of water-soluble C was significantly correlated with the $D_{post/pre}$ of C content in unexpanded leaves ($r = 0.831$, $P < 0.01$). These changes in water-soluble C and leaf C content were probably due to the decline in primary production caused by the removal of photosynthetic organs or the decrease in resource allocation to leaves and rhizodeposition. The effects of defoliation on resource allocation patterns are known to differ with plant species, in relation to browsing tolerance (Briske et al., 1996) and are reflected in the defoliation effects on soil subsystems (Guitian and Bardgett,

2000). Although the short-term response of resource allocation in *S. nipponica* to browsing has not been determined, in areas that have been under high browsing pressure by sika deer for years, the aboveground part of *S. nipponica* has become smaller and more resources have been allocated to rhizomes, which are the major reserve organs in dwarf bamboo (Terai and Shibata, 2002). As *S. nipponica* is a perennial plant, it may be more advantageous in the long term to increase reserves in rhizomes when browsed, rather than to increase organic matter release from roots.

In the initial 10 days of laboratory incubation, the $D_{post-pre}$ of N mineralization rate increased with defoliation intensity in a unimodal pattern (Fig. 3-2-1f), significantly correlating with the $D_{post-pre}$ of abundance of plectid nematodes and protozoa. This result suggests that in the initial 10-days incubation period, bacterial N was released into soil in inorganic form by grazing of these bacterivores (Clarholm, 1985). However, the $D_{post-pre}$ of N mineralization rate in the latter 18 days of the incubation decreased monotonically with defoliation intensity correlating with the $D_{post-pre}$ of water-soluble C (Fig. 3-2-1g). This result suggests that the concentration of water-soluble C indicated the amount of easily available organic C resource for microorganisms, and its concentration at the beginning of the incubation was reflected in the activity of microorganisms and their grazers in the latter 18 days of the incubation period. If the N mineralization rate in the initial 10 days and the latter 18 days reflected the water-soluble C concentration shortly after and 1 week after the last defoliation, respectively, it can be assumed that about 1–3 weeks were required for the change in soil water-soluble C concentration to affect N mineralization under the conditions of this experiment. This assumption largely agrees with the findings of Ritz and Griffiths (1987) that glucose amendment decreased plant N uptake in the first 2 weeks after amendment but increased it in the following 2 weeks.

Thus, we found that the effects of browsing on the belowground subsystem depended on browsing intensity and time since browsing. In summary, the release of labile organic matter

from roots of moderately defoliated bamboo (<15% leaf removal) may have shown a pulse-like increase immediately after defoliation, but then decreased below the level of a non-defoliated plant because of reduced photosynthesis or allocation to root exudation. An enhancement of N mineralization 1–2 weeks after defoliation because of the activation of soil microbial loops was supposedly caused by the response of labile organic matter supply to moderate defoliation. This was followed by a decline in N mineralization 3–5 weeks after defoliation. At the same time, intensive defoliation (15–20% leaf removal) probably may have not induced a pulse-like release of organic matter from roots immediately after defoliation, but then largely reduced labile organic matter release. Possibly due to the changes in labile organic matter supply, intensive defoliation caused no effect on micro-foodweb structure or N mineralization rate in the earlier phase, although it caused a large decrease in N mineralization rate in the latter phase. As a result, the N mineralization rate over 28 days of incubation slightly increased with moderate defoliation (<10% leaf removal) and decreased with intense defoliation (>10% leaf removal; Fig. 3-2-1e). The reduction in N mineralization induced by defoliation in short term has not been reported elsewhere.

Hamilton and Frank (2001) found that leaf N content and photosynthetic efficiency were enhanced 1 week after defoliation and suggested that plants could partly compensate for defoliation damage by increasing root exudation, thereby improving the inorganic N supply in the soil. In our study, however, both the N content and C-to-N ratio of unexpanded leaves did not change correspondingly with soil N mineralization potential, suggesting that dwarf bamboo growth was not limited by N availability in this forest during the experimental period. Alternatively, it may take more time for leaf N content to reflect the change in inorganic N supply caused by defoliation. Thus, we found no evidence supporting the idea that facilitation of N mineralization by moderate defoliation positively affects regrowth in dwarf bamboo. To identify the overall impacts of deer browsing on the forest ecosystem resulting from changes to

N mineralization in the soil, it must be determined whether the increase in mineralized N induced by moderate browsing is taken up by dwarf bamboo or trees or is lost by leaching, and whether the change in supply rate of inorganic N contributes to the persistence or decline of dwarf bamboo under browsing pressure in the long term.

3-2-5. Conclusions

We revealed that simulated browsing of *S. nipponica* by a low density population of sika deer in summer modifies the soil micro-foodweb structure, and consequently the N mineralization potential under field conditions similar to those of natural deer habitats with C-rich soil. And these defoliation effects changed highly depending on defoliation intensity and elapsed time since defoliation. To understand the impacts of browsing by large mammals on soil subsystem in real forests, their population density and browsing behavior, such as heterogeneity of browsing intensity and browsing frequency, should be taken into consideration. Further study is required to reveal the effects of changes in N availability on the regrowth and decline of forest floor vegetation. However, our present findings suggest that the change in browsing intensity on forest floor plants caused by the change in browser mammal population density may affect the maintenance and decline of forest vegetation, not only through direct herbivory, but also through indirect effects on the inorganic N supply.

Table 3-2-1

Mean value of each measure of leaf and soil properties and PLFA for all plots at pre- and post-browsing.

	mean \pm SE
Properties of unexpanded leaf	
C content mg C g ⁻¹	425.61 \pm 1.15
N content mg N g ⁻¹	23.13 \pm 0.24
C/N	18.45 \pm 0.17
Soil properties	
Water soluble C μ g C g ⁻¹	248.8 \pm 15.6
Inorganic N μ g N g ⁻¹	62.32 \pm 5.59
N mineralization rate μ g N g ⁻¹ d ⁻¹	
28 days incubation	6.10 \pm 0.39
Initial 10 days	4.48 \pm 0.55
Later 18 days	7.07 \pm 0.50
PLFAs	
Total PLFAs nmol g ⁻¹	959.45 \pm 25.92
Bacterial PLFAs nmol g ⁻¹	500.63 \pm 12.87
Fungal PLFA nmol g ⁻¹	14.29 \pm 0.83
Fungal:bacterial PLFAs	0.028 \pm 0.001
Protozoan PLFA nmol g ⁻¹	7.16 \pm 0.51

Table 3-2-2

Mean abundance of total nematodes, each feeding group, and each family and mean ratio of fungivorous-to-bacterivorous nematode abundance for all plots at pre- and post-browsing.

	mean \pm SE
Bacterivores	
Alaimidae	15.76 \pm 2.00
Monhysteridae	8.23 \pm 0.95
Prismatolaimidae	25.97 \pm 2.87
Bastianiidae	2.25 \pm 0.50
Halaphanolaimidae	0.09 \pm 0.09
Plectidae	29.13 \pm 2.67
Rhabdolaimidae	12.08 \pm 2.04
Bunonematidae	2.56 \pm 0.56
Cephalobidae	15.49 \pm 1.48
Araeolaimida	0.53 \pm 0.33
Rhabditidae	2.31 \pm 0.76
Teratocephalidae	26.80 \pm 3.19
Diplogasteridae	1.24 \pm 0.41
total	142.55 \pm 11.12
Fungivores	
Diphtherophoridae	0.18 \pm 0.10
Tylenchidae/Anguinae†	13.39 \pm 2.47
Aphelenchidae	0.18 \pm 0.18
Aphelenchoididae	52.66 \pm 7.08
total	66.40 \pm 7.99
Root feeders	
Belonidiridae	0.46 \pm 0.23
Longidoridae	0.12 \pm 0.09
Criconematidae	5.05 \pm 1.33
Hoplolaimidae	1.99 \pm 1.11
Pratylenchidae	1.87 \pm 0.79
Tylenchidae/Anguinae†	13.39 \pm 2.47
total	22.87 \pm 3.66
Algal feeder	
Achromadoridae	9.33 \pm 1.98
Predators	
Tripylidae	0.45 \pm 0.26
Mononchidae	2.68 \pm 0.47
Anatonchidae	0.17 \pm 0.12
total	3.30 \pm 0.57
Omnivores	
Aporcelaimidae	0.41 \pm 0.16
Qudsianematidae	14.86 \pm 1.49
Thornematidae	0.24 \pm 0.14
total	15.51 \pm 1.42
Insect parasite	
Steinernematidae	6.61 \pm 0.96
Unidentified nematodes	3.65 \pm 1.15
Total nematodes	270.23 \pm 21.85
Fungivores:bacterivores	0.464 \pm 0.046

†Half of the Tylenchidae/Anguinae was designated root feeders and half fungivores, as the feeding habits of this group included both root and fungal feeding.

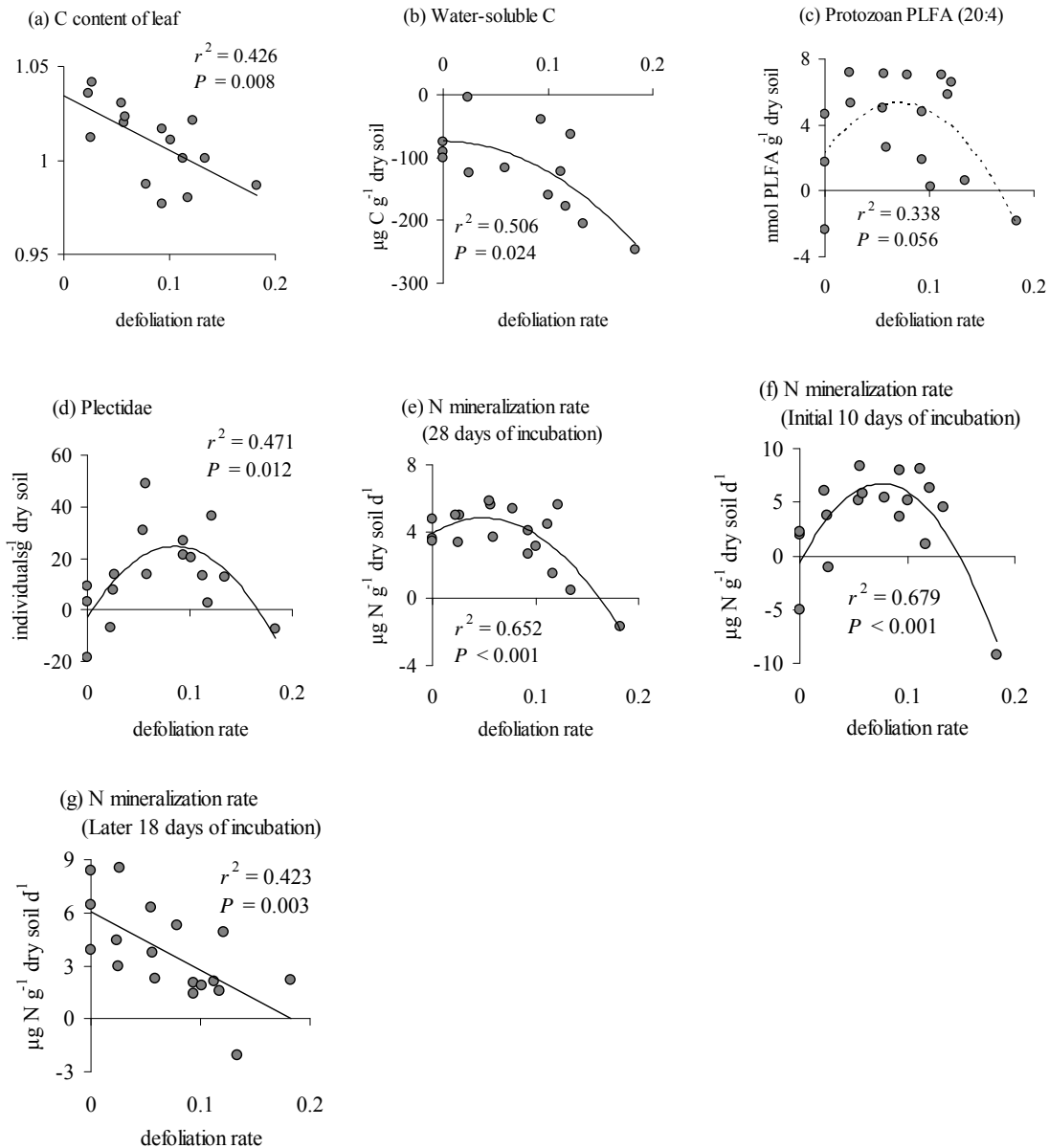


Fig. 3-2-1. Relationships between the defoliation rate and the $D_{post/pre}$ (rate of increase before and after defoliation) of (a) C content of removed *S. nipponica* leaves, and the $D_{post-pre}$ (increase before and after defoliation) of (b) water-soluble C in soil, (c) protozoan phospholipid fatty acids (PLFAs), (d) plectid nematode abundance, and N mineralization rate in (e) the 28 days, (f) the initial 10 days, and (g) the later 18 days of incubation. Each solid regression line represents the function with a significant coefficient of determination ($P < 0.05$) and the lowest AIC of all linear and quadratic regression models. The regression model with the lowest AIC is represented by a dotted line if its coefficient of determination was marginally nonsignificant ($0.05 < P < 0.06$).

3-3 冬季および春季の摘葉が土壤生態系へ及ぼす短期的影響

3-3-1 はじめに

夏季にニホンジカがミヤコザサを採食した直後、ササの根滲出量の変化によると推測される土壤 **micro-foodweb** の構造の変化が生じ、その結果 N 無機化速度に影響が及ぶことが明らかになった (3-2)。シカは、多くの生息地において、ほぼ年間を通じてミヤコザサを主食としていることが知られており (Takatsuki, 1983; Yokoyama et al., 1996)、季節ごとのササの生育段階に応じて採食部位や採食強度を変えることが、観察されている (堀野ら, 未発表)。夏季の摘葉実験で明らかにされたような、採食直後のミヤコザサの根からの易分解性有機物供給パターンの変化は、ササの生育段階によって異なるかもしれない。また、季節による土壤環境や **micro-foodweb** 構造の違いによって、易分解性有機 C 源の供給に対する土壤 **micro-foodweb** の反応が異なるかもしれない。その結果、ミヤコザサ採食直後の土壤生態系への間接効果は、季節によって異なっている可能性がある。Ilmarinen et al. (2005) は植物の生育段階によって、摘葉に対する資源配分の変化や、土壤線虫への影響が異なることを示したが、地上部の植食が土壤生態系に及ぼす影響を調べた他のほとんどの摘葉実験は、植物の成長期における採食を想定しており、季節や生育段階による影響の違いは調べられていない。

植物は、気温、光強度、二酸化炭素濃度、土壤養分条件、土壤水分条件、土壤 pH などの環境条件に応じて、根から分泌する物質の種類や量を変化させることが知られている (Grayston and Jones, 1996; Cheng and Gershenson, 2007)。Hamilton and Frank (2001) が示唆するように、地上部を採食された後の短期的な根滲出量の変化が、再成長に必要な無機態 N を獲得するための、被食植物の能動的反応であるとしたら、フェノロジーや環境条件に応じて採食後の根滲出量に変化することが考えられる。多年生植物の場合

には、葉の再生産が可能、あるいは残された葉の光合成効率の上昇が一次生産に大きく貢献しうるような季節には、採食後に根滲出を増やして根圏土壤中での N 無機化を促進させるが、一方新たな葉の生産ができず、光合成活性も低い季節には、根滲出を増やさず、次の成長期まで資源を温存させる、という応答を示すかもしれない。ミヤコザサの場合では、春季や夏季には、採食直後に根滲出量を増大させ、一方冬季に採食直後に根滲出を増加させないことが考えられる。また、根滲出には、光合成によって最近固定された C が振り向けられることも示されており (Dilkes et al., 2004)、光合成量の少ない低温期や新葉の展開前には、採食後の根滲出の増加が起きないことも考えられる。ミヤコザサでは、夏季には、採食後に根滲出物が増大するが、冬季や春季には、採食後の根滲出の増大が起こらないかもしれない。

また、土壤微生物や小型土壤動物の群集構成や生息量の季節変動も、易分解性有機 C 源の供給に対する反応に違いをもたらす可能性があるため、ササ地上部の採食が N 無機化に及ぼす影響に季節変化をもたらす要因となりうる。

そこで、ニホンジカに採食されたミヤコザサの採食直後の反応、および短期的な土壤生態系の構造、機能への影響が、季節によってどのように異なるのかを明らかにすることを目的として、落葉広葉樹林林床を覆うミヤコザサに対して、冬季、春季に、それぞれの季節におけるシカの採食を模した摘葉実験を行い、土壤中の水溶性 C 量、線虫個体数密度、および N 無機化速度への影響を調査した。

3-3-2 方法

3-1, 3-2 と同一の実験区において、冬季および春季の摘葉の前後に、土壤を採取した (冬季：10月21日, 12月13日；春季：5月4日, 29日)。土壤の採取方法は、3-2 と同様である。

3-2 と同様に土壌線虫の抽出，固定を行った．TAF 液で固定したサンプルから，1/20 容量のサブサンプルを採り，顕微鏡下（100 倍）で計数し，線虫総個体数を算出した．残りの土壌は 4mm 篩で篩い，3-2 と同様にして，土壌含水率，水溶性 C 濃度，無機態 N 濃度，N 無機化速度（28 日間培養）を測定した．

季節ごとに，各測定値に対する摘葉強度の効果を検証するため，各測定値の摘葉前後の変化量 ($D_{post-pre}$) に対し，摘葉率（摘葉数/全葉数）または摘稈率（摘稈数/全新稈数）を説明変数とする一次または二次回帰を行い，あてはまりが有意で，かつ AIC が最小の回帰モデルを選択した．上に凸の二次曲線が選択された場合，摘葉率または摘稈率に対する一山型の増加反応とみなした．

3-3-3 結果

3-3-3-1 冬季の摘葉の土壌への効果

土壌の水溶性 C 濃度，無機態 N 濃度，N 無機化速度，線虫個体数密度のいずれの $D_{post-pre}$ も，摘葉率による回帰は有意にならなかった（図 3-3-1，3-3-2）．

3-3-3-2 春季の摘葉の土壌への効果

土壌の水溶性 C 濃度，N 無機化速度，線虫個体数密度のいずれの $D_{post-pre}$ も，摘稈率による回帰は有意にならなかった（図 3-3-3，3-3-4）．一方，無機態 N 濃度は，摘葉率に対して単調増加した（図 3-3-3f）．

3-3-4 考察

冬季, 春季ともに, 夏季にみられたような摘葉後の短期的な N 無機化速度の変化は, 認められなかった (図 3-3-1h, 3-3-3h). N 無機化速度の測定のための培養は, 夏季の実験と同じ温度, 水分条件で行っているので, N 無機化速度に夏季のような摘葉強度との関係がみられなかったのは, 培養開始時の利用可能な有機物量や食物網構造に, 摘葉強度との関係がなかったことが, 直接の原因と考えられる. さらに, 水溶性 C 濃度や線虫個体数密度に摘葉の影響がみられなかったことから (図 3-3-1d, 3-3-2b, 3-3-3d, 3-3-4b), 冬季, 春季ともに摘葉直後に根滲出量の増減が起きなかったことが推測される.

春季には, N 無機化速度には摘葉強度との関係がなかったものの, 無機態 N 濃度が摘葉強度に対して単調増加した (図 3-3-3f). これは, ササ地上部の切除によって, ササの N 吸収量が低下したことが原因と考えられる. 無機態 N は, 土壤微生物にとって容易に利用可能な N 資源であるが, 微生物を主な餌資源とする線虫の個体数密度に摘葉の効果がみられなかったことから, 摘葉による N の利用可能性の増大は微生物のバイオマス成長に結びつかなかったと推測される. これは, 微生物の成長が N による制限を受けていなかったことを示唆している.

夏季とは異なり, 冬季, 春季ともに, 摘葉後の根滲出量の増加を示唆する結果は, 摘葉強度によらず得られなかった. この結果は, 稈の再生産が可能な春季や, 光合成効率の上昇によって一次生産を向上させられる可能性のある夏季では, N 無機化を向上させるために採食直後に根滲出量を増大させ, 一方無機 N 供給を増大させても再成長や補償的生産が期待できない冬季には, 採食直後に根滲出を増加させないという仮説を支持せず, むしろ摘葉後の根滲出量の増加は, その季節における光合成量を反映しているのかもしれない. つまり, 夏季の摘葉後に根滲出が増大したのは, 夏季の光合成量が大きかったため, 冬季や春季の摘葉後に根滲出が増大しなかったのは, 低温で光合成活性が低かった, あるいは葉がまだ展開しきらず光合成量が少なかったためなのかもしれない.

い。あるいは、季節間での摘葉の効果の違いには、摘葉強度の違いが関係しているのかもしれない。夏季は、他の餌資源が豊富に存在するため、ミヤコザサへの採食強度が低いことから、摘葉強度も弱く設定した。他の季節でも、今回の実験よりも弱い摘葉は、土壤のN無機化速度に対して正の効果을及ぼすかもしれない。

本実験で再現した採食強度の範囲では、シカによる冬季および春季におけるミヤコザサの採食は、土壤のN無機化速度に影響を及ぼさないことが明らかになった。これは、夏季とは異なり、採食直後の根滲出量の大きな変動が起きないためであると推測された。

Table 3-3-1
Seasonal variation of each soil measure in control plots (D0). Mean \pm S.E.

	2005					2006		
	July 13	August 6	October 21	December 13	May 4	May 4	May 29	May 29
Water content	1.86 \pm 0.06	1.60 \pm 0.06	1.82 \pm 0.09	1.71 \pm 0.08	1.77 \pm 0.06	1.77 \pm 0.06	1.77 \pm 0.03	1.77 \pm 0.03
Water soluble C	243.04 \pm 8.35	153.92 \pm 3.01	177.29 \pm 20.56	106.68 \pm 8.53	216.55 \pm 13.42	216.55 \pm 13.42	188.03 \pm 10.78	188.03 \pm 10.78
Inorganic N								
NH ₄ -N	4.65 \pm 0.50	4.00 \pm 0.47	4.23 \pm 0.18	8.05 \pm 0.20	5.51 \pm 0.32	5.51 \pm 0.32	3.25 \pm 0.06	3.25 \pm 0.06
NO ₃ -N	24.76 \pm 3.02	86.97 \pm 2.70	38.98 \pm 2.80	54.62 \pm 4.02	30.31 \pm 1.21	30.31 \pm 1.21	23.62 \pm 0.72	23.62 \pm 0.72
Total	29.41 \pm 3.43	90.97 \pm 3.16	43.21 \pm 2.97	62.67 \pm 4.17	35.83 \pm 1.46	35.83 \pm 1.46	26.86 \pm 0.70	26.86 \pm 0.70
N mineralization rate								
5-day incubation								
NH ₄ -N	0.22 \pm 0.12	0.86 \pm 0.40	no data	no data	-0.06 \pm 0.09	-0.06 \pm 0.09	0.69 \pm 0.16	0.69 \pm 0.16
NO ₃ -N	0.37 \pm 1.28	2.94 \pm 5.34	no data	no data	5.33 \pm 0.29	5.33 \pm 0.29	3.40 \pm 0.03	3.40 \pm 0.03
Total	0.59 \pm 1.31	3.80 \pm 4.97	no data	no data	5.27 \pm 0.20	5.27 \pm 0.20	3.98 \pm 0.17	3.98 \pm 0.17
10-day incubation								
NH ₄ -N	-0.04 \pm 0.05	0.06 \pm 0.01	no data	no data	0.04 \pm 0.08	0.04 \pm 0.08	-0.07 \pm 0.05	-0.07 \pm 0.05
NO ₃ -N	3.71 \pm 0.57	3.35 \pm 2.17	no data	no data	5.18 \pm 1.25	5.18 \pm 1.25	4.88 \pm 0.18	4.88 \pm 0.18
Total	3.67 \pm 0.60	3.41 \pm 2.17	no data	no data	5.22 \pm 1.18	5.22 \pm 1.18	4.80 \pm 0.13	4.80 \pm 0.13
28-day incubation								
NH ₄ -N	0.03 \pm 0.04	0.07 \pm 0.01	-0.03 \pm 0.02	-0.27 \pm 0.02	0.04 \pm 0.01	0.04 \pm 0.01	0.16 \pm 0.02	0.16 \pm 0.02
NO ₃ -N	3.41 \pm 0.50	7.28 \pm 0.11	14.88 \pm 1.32	6.47 \pm 0.52	5.92 \pm 0.56	5.92 \pm 0.56	5.37 \pm 0.34	5.37 \pm 0.34
Total	3.44 \pm 0.51	7.35 \pm 0.11	14.85 \pm 1.33	6.19 \pm 0.52	5.96 \pm 0.55	5.96 \pm 0.55	5.53 \pm 0.34	5.53 \pm 0.34
Nematodes	215.01 \pm 52.26	181.88 \pm 38.50	416.81 \pm 38.99	329.46 \pm 35.65	314.75 \pm 32.20	314.75 \pm 32.20	183.27 \pm 11.85	183.27 \pm 11.85

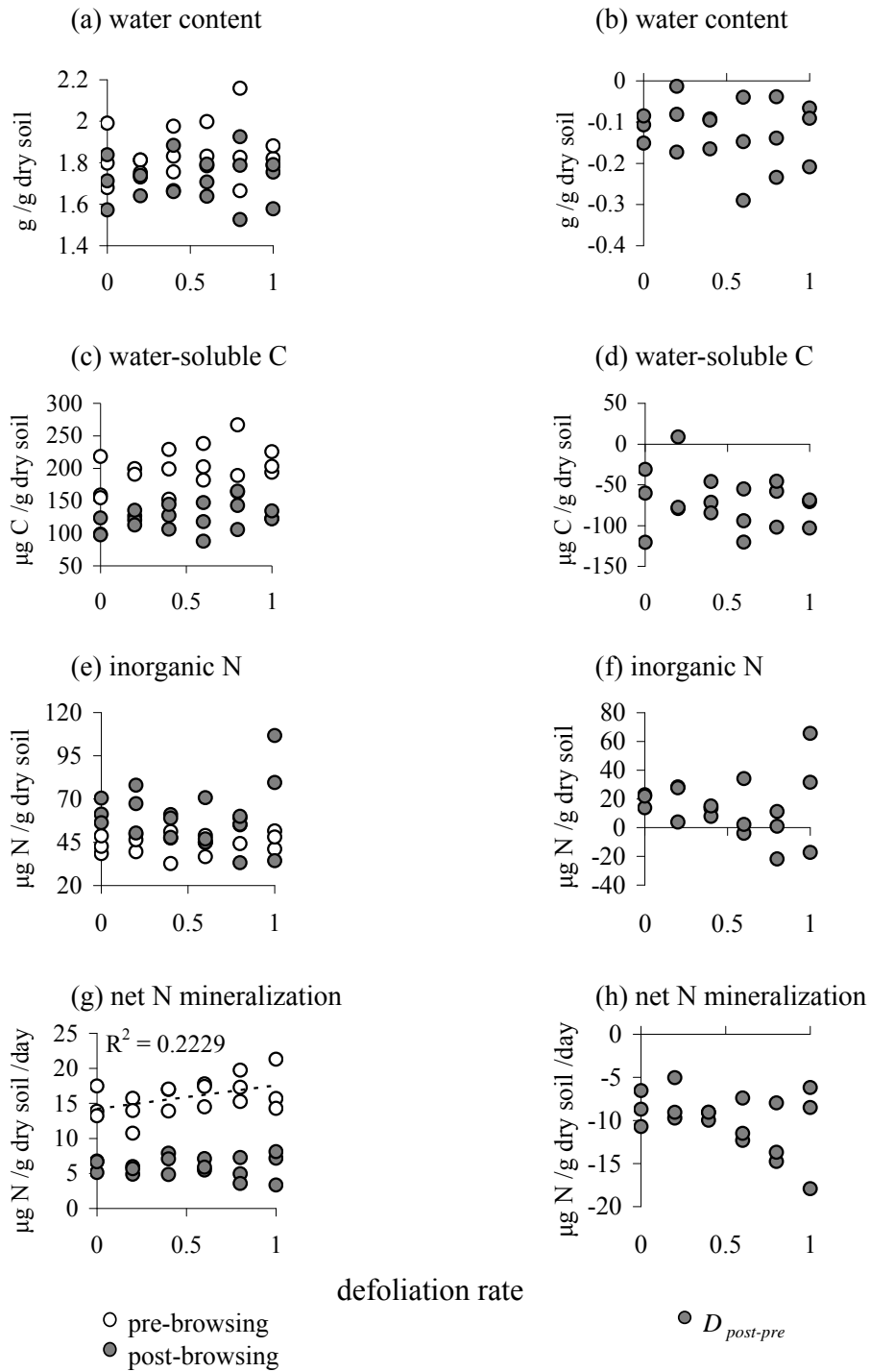


図3-3-1. 冬季における、摘葉強度と土壤の含水率(a) (b), 水溶性C濃度(c) (d), 無機態N濃度(e) (f), 純N無機化速度(g) (h)との関係. (a) (c) (e) (g) 白抜き丸は摘葉前, 黒抜き丸は摘葉後の測定値を表す. (b) (d) (f) (h) 摘葉前後での変化量($D_{post-pre}$)を表す. 図中の点線は、摘葉前の値についての有意な1～2次の回帰曲線を表す($p < 0.05$).

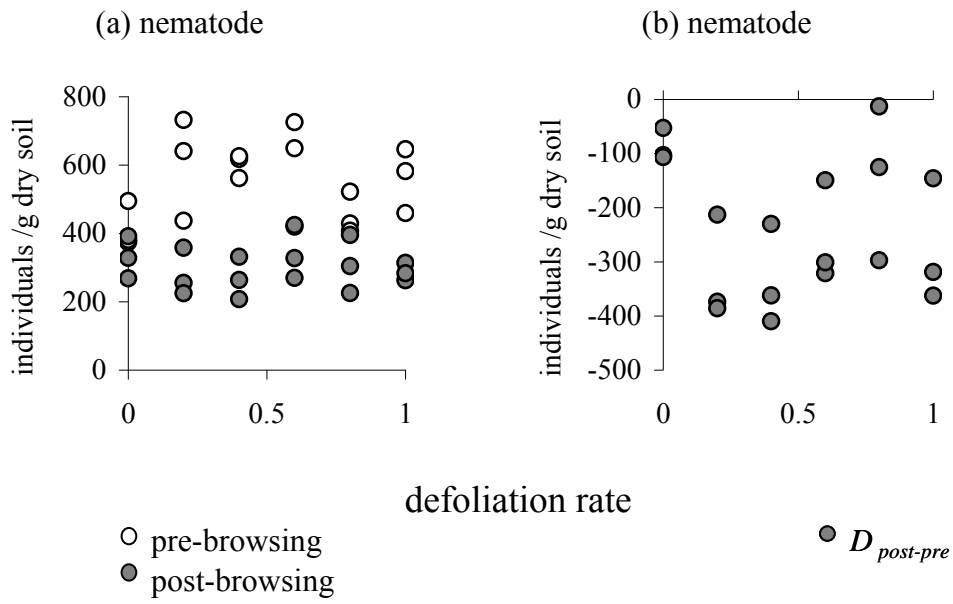


図3-3-2. 冬季における, 摘葉強度と土壤中の線虫総個体数との関係. (a)白抜きの丸は摘葉前, 黒抜きの丸は摘葉後の測定値を表す. (b)摘葉前後での変化量($D_{post-pre}$)を表す.

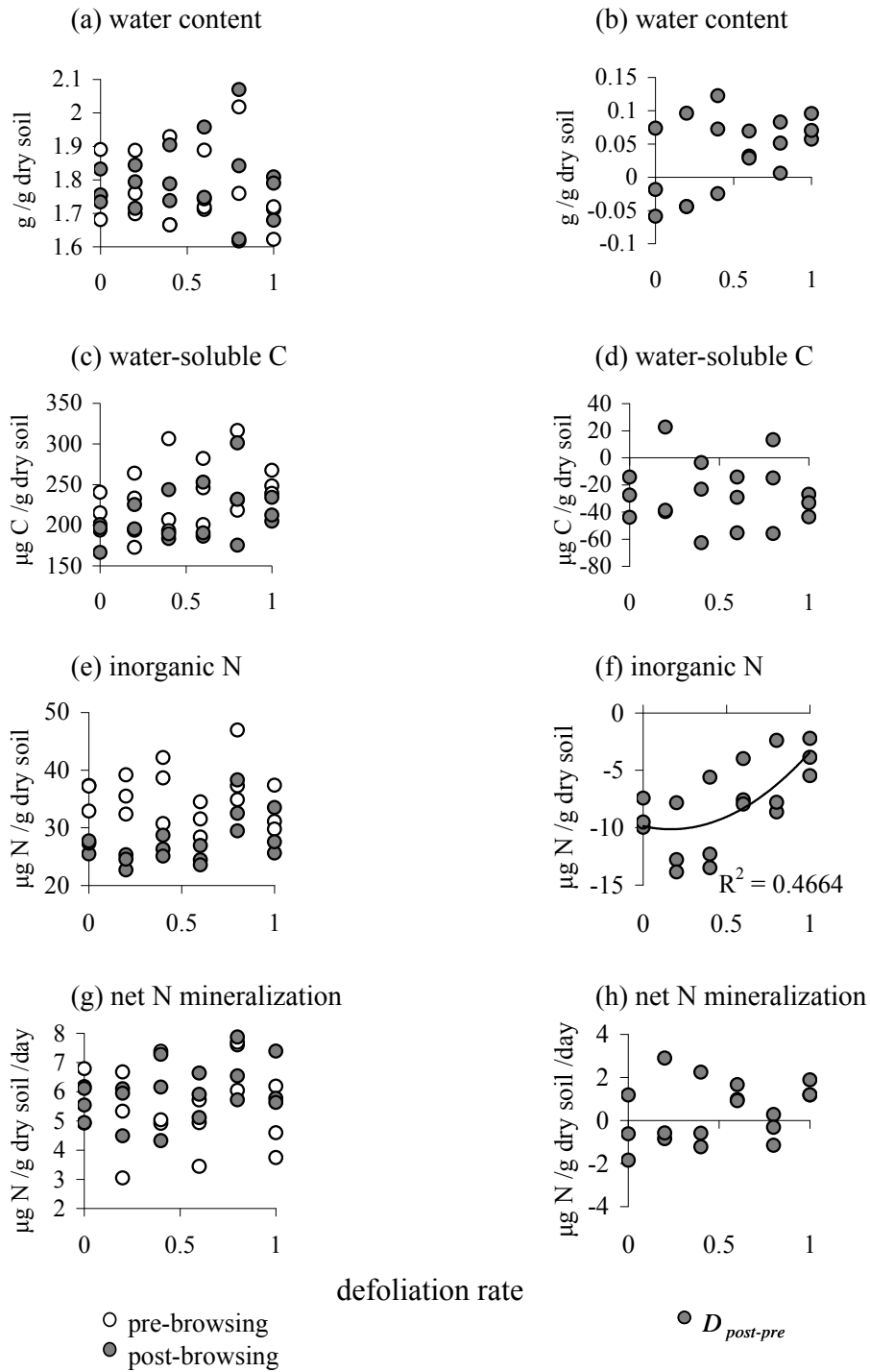


図3-3-3. 春季における、摘葉強度と土壤の含水率(a) (b), 水溶性C濃度(c) (d), 無機態N濃度(e) (f), 純N無機化速度(g) (h)との関係. (a) (c) (e) (g) 白抜き丸は摘葉前, 黒抜き丸は摘葉後の測定値を表す. (b) (d) (f) (h) 摘葉前後での変化量($D_{post-pre}$)を表す. 図中の実線は, 有意な1~2次の回帰曲線を表す ($p < 0.05$).

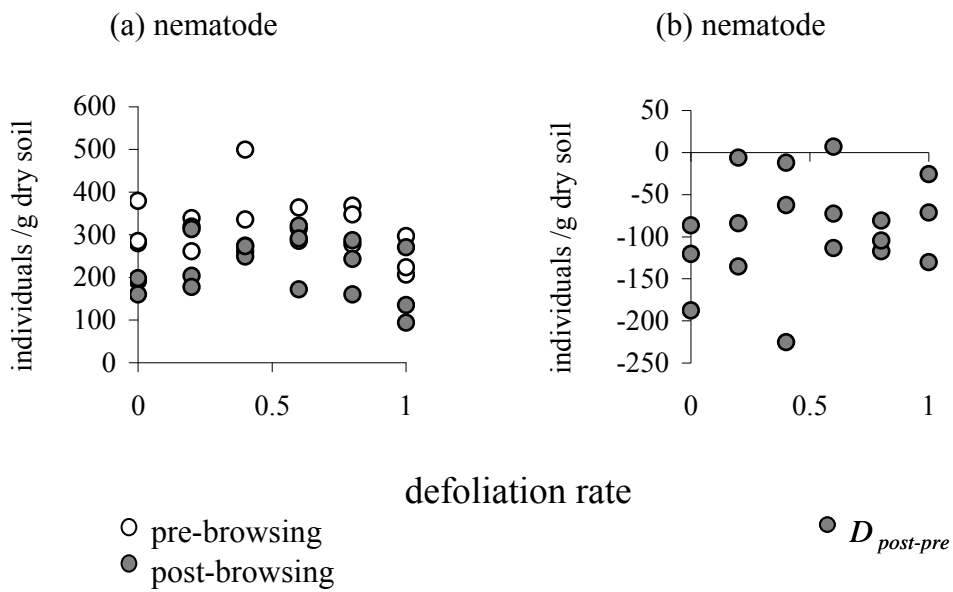


図3-3-4. 春季における, 摘葉強度と土壤中の線虫総個体数との関係. (a)白抜きの丸は摘葉前, 黒抜きの丸は摘葉後の測定値を表す. (b)摘葉前後での変化量($D_{post-pre}$)を表す.

4 章 易分解性 C 添加実験

4-1 はじめに

陸域生態系の基盤である植物の一次生産は、土壌からの無機養分の供給によって支えられている。特に窒素 (N) は、植物の生産、成長に多量に必要な元素であり、しばしば土壌中の N の利用可能性が、一次生産の制限要因となることが知られている。N は、主に有機物リターの形で土壌に供給され、土壌生物による分解、無機化の過程を経て初めて植物に利用可能となる。よって、N の無機化は、一次生産に大きく影響しうる、土壌生物の重要な生態系機能の一つであるといえる。

N の無機化は、微生物が土壌中の有機態 N を分解、吸収し、過剰な N を無機態として放出することによって起きる (Paul and Clark, 1996)。しかし、微生物はバイオマス成長の過程で多くの有機態、無機態 N を取り込むため、植物とは N を巡る競合関係にある (Kaye and Hart, 1997)。一方、小型土壌動物を中心とする微生物食者は、微生物を捕食し排泄することで、微生物バイオマス中の N を無機態として解放し、植物に利用可能な無機態の N の供給を促進することが知られている (Clarholm 1985, Ingham et al., 1985)。

植物と土壌の境界域である根圏は、根から根滲出物や脱落細胞などの易分解性有機物 (rhizodeposition) が供給される場であるため、土壌における生物活性のホットスポットとなっていると考えられている (Paterson, 2003)。実際に、根圏土壌中では、水溶性炭素 (C) 量が多く (Cheng et al., 1996)、微生物のバイオマスや活性が高く (Wheatley et al., 1990)、小型土壌動物も多い (Griffiths, 1990) ことが観察されている。また、C 同位体を用いた研究から、光合成によって固定した C のかなりの部分が、土壌微生物のバイオマスに取り込まれたり、微生物の呼吸に費やされることが確かめられている

(Warembourg and Estelrich, 2000; Ostle et al, 2003). 中でも根滲出物は、単糖類や有機酸を主成分とする (Krafczyk et al., 1984) ため微生物に非常に利用されやすく、しかも一次生産の 5~30%を占めると推定されている (Lynch and Whipps, 1990) ことから、根圏における微生物の活性に大きな影響を及ぼしていると考えられている (Paterson, 2003).

一般に、根滲出物などの、C/N が高く、分解しやすい有機物資源を元に、微生物バイオマスが成長する際には、土壌中の無機態および有機態の N が微生物体内に取り込まれる、すなわち N の不動化が起きると考えられている (Paterson, 2003). 実際、根圏土壌中では N の不動化活性も高いことが報告されており (Merckx et al., 1987), グルコースなどの易分解性 C の添加は、微生物バイオマスの増加や (Sparling, 1981; Mikola and Setälä, 1998b), N の不動化 (Kaneda and Kaneko, 2004), 小型土壌動物の増加 (Mikola and Setälä, 1998b) をもたらすことが確かめられている. しかし、Clarholm (1985) は、細菌と植物のみのマイクロコズムでは、グルコースの添加が細菌による N の不動化をもたらす、植物中の N 濃度には影響しないが、原生生物を加えたマイクロコズムでは、グルコースの添加は、N の不動化をもたらさず、植物の N 濃度を高めるという結果を得た. これは、一度細菌に不動化された N が、原生生物の捕食、排泄によって無機態として解放されたため、と考えられた. これらの結果から、Clarholm (1985) は、根圏での易分解性有機物の供給は、微生物による N の不動化をもたらした後、微生物食者を増加させ、N の無機化が起こると推測した. Ritz and Griffiths (1987) も同様に、土壌マイクロコズムへのグルコースの添加が、原生生物の個体数を増加させ、初期 2 週間は植物の N 獲得を低下させたが、その後 2 週間での N 獲得量を高めるという結果を得た.

このような、易分解性 C の供給が植物の N 獲得に貢献するという実験結果は、土壌の微生物ループによる N の無機化が促進されるためと推測されている. しかし、ニホンジカが生息しミヤコザサが生育する森林によく見られる、黒ボク土や褐色森林土のような C 含有率の高い土壌において、易分解性 C の添加が土壌 micro-foodweb や N 無機

化過程に同様の効果を及ぼすのかは、検討されていない。そこで、有機物含有率の高い土壤に、グルコースを添加する実験を行い、添加後の線虫、および無機態 N の経時変化を明らかにすることで、有機物含有率の高い土壤でも、易分解性 C の供給が土壤の微生物ループを活性化して N 無機化を促進する、という仮説を検証した。

4-2 方法

4-2-1 実験用土壤

実験に用いた土壤は、2006年9月26日、茨城県高萩市の落葉広葉樹林の、 A_0 層下0～10cmより採取した。土壤型は黒ボク土で、C、N含有率はそれぞれ、 $22.2 \pm 0.4\%$ 、 $1.46 \pm 0.02\%$ （平均±標準誤差）であった。土壤は、実験に用いるまでの4～5ヶ月間、常温にて保存した。

4-2-2 実験1

16個の容器（内径77mm、高さ44mm、ポリスチレン製）に土壤50g（湿重；乾重17.18g相当）を入れ、純水5mlに溶解したグルコース0, 50, 100, 200, 500, 1000, 2000 $\mu\text{g C g}^{-1}$ 乾土を添加する処理区を、2反復ずつ設けた。各処理の土壤1反復ずつは、初期の養分条件および線虫個体数密度の測定に用いた。残り1反復ずつの土壤は、水マノメーター式BOD（生物化学的酸素要求量）測定器（内径90mm、高さ96mm、タイテック、越谷市）内に置き、測定器を沈水させて、25°C、暗条件で7日間培養した。土壤から発生するCO₂の吸収剤として、1M NaOH（約4ml）を各測定器内に設置した。土壤含水率は、67%（最大容水量の60%）に調整した。土壤を入れないBOD測定器1つ（ブ

ランク)も、同様に培養した。培養開始から 2, 4 日目に、土壤水分の調整と、NaOH の交換、および空気の入替えを行った ($83 \text{ cm}^3 \text{ s}^{-1} \times 10 \text{ s}$)。7 日目に培養を終了し、水溶性 C、無機態 N、線虫個体数の測定を行った。

4-2-3 実験 2

土壤 50 g (湿重 ; 乾重 17.18 g 相当) を、120 個の容器 (内径 77 mm, 高さ 44 mm, ポリスチレン製, 9 個の空気穴を空けた蓋付) に入れ、25°C, 暗条件で培養した。3 日おきに水分調整を行い、含水率 66% に保った。3 週間の前培養後、0.32 ml の純水に溶解したグルコース 0, 100, 1000 $\mu\text{g C g}^{-1}$ 乾土を、添加し、それぞれ対照区、糖少量区、糖多量区とした (40 反復)。グルコースの添加直後、および、1, 2, 4, 7, 12, 19, 29 日後に、各処理 5 反復ずつを回収し、水溶性 C、無機態 N、線虫個体数の測定を行った。ただし、添加直後には、N および線虫の測定は対照区のみで行い、1, 2 日後には、線虫の測定は行わなかった。

4-2-4 測定

土壤呼吸

各 BOD 測定器内に置かれた NaOH が、土壤から発生する CO_2 を吸収するため、測定器内の気体体積の減少量は、 O_2 の消費量を反映する。0.5–12 時間おきに各 BOD 測定器内の気体体積の変化量を読み取った。大気圧の変化などを補正するために、各測定器の読み取り値からブランクの測定器の読み取り値を引いて、 O_2 消費量 (= 土壤呼吸量) とした。糖を添加しない対照区との差をとって、糖添加処理の効果を検討した。

線虫

土壌中の自活性線虫を，Whitehead and Hemming (1965) のトレイ法を改変した方法にて抽出した．湿重 30g の土壌を，ステンレス製網の上に敷いたキムワイプ（日本製紙クレシア，東京）に載せ，ポリプロピレン製のトレイ（12×8 cm）中の水に浸した．温度を 25°C に保ち，3 日間静置して線虫を抽出した．抽出した線虫は，熱殺後，TAF 液で固定し，顕微鏡下（100 倍）で個体数を計数した．

水溶性 C と無機態 N

水溶性 C を抽出するため，乾重 2g 相当の土壌に 20ml の純水を加え，1 時間往復振盪（160 rev min⁻¹）を行った．得られた懸濁液を濾過（No. 5C, Advantec, 東京）し，濾液を測定まで -30°C で保存した．解凍後，さらに PVDF メンブランフィルター（0.45 μm; Millex-HV, Millipore, Billerica, MA, USA）で濾過し，濾液中の溶存態有機 C 濃度を全有機体炭素分析計（TOC 5000-A, 島津製作所, 京都）を用いて測定した．無機態 N を抽出するため，乾重 2g 相当の土壌に 20ml の 1M KC1 溶液を加え，1 時間往復振盪（160 rev min⁻¹）を行った．得られた懸濁液を濾過（No. 5C, Advantec, 東京）し，濾液を測定まで -30°C で保存した．濾液中のアンモニア態および硝酸態 N 濃度を，全自動流れ分析装置（Integral Futura, Alliance Instruments, Frépillon, France）を用いて比色定量し，その合計を無機態 N 量とした．

4-2-5 統計解析

各実験において，累積土壌呼吸量（実験 1 のみ），水溶性 C 濃度，無機態 N 濃度，線虫個体数密度（常用対数変換値）に対する糖添加処理の効果を検討するために，GLM 分析を行った．実験 1 では，糖添加量（連続変数），添加後日数（連続変数），糖添加量と添加後日数の交互作用を，実験 2 では，処理区（カテゴリー変数），添加後日数（連

続変数), 処理区と添加後日数の交互作用を説明変数とした. 統計計算は, 統計解析ソフト R2.2.1 (R Development Core Team, 2005) を用いて行った.

4-3 結果

4-3-1 実験 1

グルコース添加土壌と対照土壌の呼吸量の差の時間変化を, 図 4-1 に示す. $50 \mu\text{g C g}^{-1}$ 乾土添加区では, グルコース添加による土壌呼吸の明確な変化はみられなかった. 100, 200, 500, 1000, 2000 $\mu\text{g C g}^{-1}$ 乾土添加区では, グルコース添加による土壌呼吸の活性化は, それぞれ, 12, 12, 24, 48, 120 h 継続した. 7 日間の累積土壌呼吸量は, グルコース添加量による正の影響を受け, 添加した C 量の 19.8% に相当する呼吸量の増加がみられた (表 4-1, 図 4-2a). グルコース添加直後の水溶性 C には, 50, 100 $\mu\text{g C g}^{-1}$ 乾土添加区では, グルコース添加の効果はみられなかったものの, 全体ではグルコース添加量の正の効果が認められ, 添加したグルコースの約 80% が水溶性 C として検出された (表 4-1, 図 4-2b). しかし, 7 日目には, 全ての区で水溶性 C に対するグルコース添加の効果はみられなくなった (表 4-1, 図 4-2b). 7 日目の線虫個体数密度は, 50 $\mu\text{g C g}^{-1}$ 乾土添加区では, 対照区と大きな違いがみられなかったが, 全体にはグルコース添加量の正の効果が認められた (表 4-1, 図 4-2c). 無機態 N 濃度には, グルコース添加直後にはグルコースの影響はほとんどみられなかったのに対し, 7 日目には, 全体にグルコース添加の負の効果が顕著にみられた (表 4-1, 図 4-2d). ただし, 50, 100 $\mu\text{g C g}^{-1}$ 乾土添加区では, 対照区との違いは明確でなかった (図 4-2d).

4-3-2 実験 2

全ての測定項目について、 $100 \mu\text{g C g}^{-1}$ 乾土のグルコースの添加の効果は、有意でなかった (表 4-2). 水溶性 C は、全ての区において、4 日目まで減少し、その後増加を続けた. そこで、4 日目までと、4 日目以降の各フェーズで、GLM 分析を行った (表 4-2). 糖多量区では、グルコース添加直後には、添加量の 54% が水溶性 C として検出されたが、4 日後までに急減し、他の区との差がなくなった (表 4-2, 図 4-3a). 無機態 N は、4 日目までとそれ以降とで変動パターンが異なったため、4 日目までと、4 日目以降の各フェーズで、GLM 分析を行った (表 4-2, 図 4-3b). 初期 4 日間の無機態 N の変動は、対照区では変動が小さく、一定の増減の傾向を示さなかったのに対し、糖多量区では変動の傾向は対照区と有意に異なり、1 日あたり $7.48 \mu\text{g N g}^{-1}$ 乾土の割合で減少した (表 4-2, 図 4-3b). 4 日目以降は、対照区では 1 日あたり 7.66 N g^{-1} 乾土の無機態 N の増加がみられた (表 4-2, 図 4-3b). 糖多量区では、無機態 N の増加はグルコースの添加によって有意に高まり、 10.95 N g^{-1} 乾土 日^{-1} の増加が起こった (表 4-2, 図 4-3b). 線虫個体数密度は、各区とも 4~7 日目まで増加し、その後漸減を続けた (図 4-3c). 糖多量区では、7 日目まで線虫個体数密度が 1 日あたり 1.27 倍ずつの高い割合で増加した (表 4-2, 図 4-3c). 7 日目以降は漸減したが、常に対照区の 3~5 倍の高い個体数密度を維持した (表 4-2, 図 4-3c). 一方、対照区では、4 日目まで 1 日あたり 1.07 倍の割合で増加し、7~12 日目から減少をはじめ、29 日目には、実験開始時の水準にまで戻った (図 4-3c).

4-4 考察

実験 1 では、グルコースの添加は土壌微生物の呼吸活性を高め (図 4-1), 7 日間の総呼吸量は、C 添加量に比例した (図 4-2a). 7 日目には、呼吸量、水溶性 C 量ともに処

期間での差がなくなっており (図 4-2b), 添加したグルコースは, 7 日の間にほとんど消費されたものと考えられる. 一方, 7 日目の無機態 N 量は C 添加量と負の相関を示したことから (図 4-2d), 7 日間の培養期間中, グルコース由来の C と無機態 N を取り込んで土壤微生物バイオマスが急成長したものと考えられる. これは, 実験に用いた土壤が, 無機態の N は多量に含んでいたものの, グルコースのような易分解性の C が不足しており, 微生物の成長が C による制限を受けていたことを示している. その結果, この土壤では, 易分解性の C の添加は, 短期的には微生物バイオマスの成長による N 不動化を引き起こすといえる. 7 日目には, 線虫個体数も C 添加量と比例関係にあった (図 4-2c). 増殖の速い細菌食性線虫の世代時間は, 25°C で 3~10 日であり (Vancoppenolle et al., 1999), Zelenev et al. (2004) のマイクロコズム実験では, 細菌の増殖から 5 日ほど遅れて線虫の増殖がみられたことから, 実験 1 においても 7 日目までに, 微生物の増加を追うように線虫が増加したと考えられる.

実験 2 の対照区では, 4 日目まで水溶性 C が減少 (図 4-3a) し, 無機態 N の増減は小さく (図 4-3b), 線虫が増加した (図 4-3c). すなわち, この期間に微生物バイオマスが成長し, その際成長に伴う N の不動化量が無機化量と同程度であったと考えられる. 4 日目以降は, 一貫して正味の N 無機化が継続しており (図 4-3b), 再び C 制限となったと考えられる. $100 \mu\text{g C g}^{-1}$ 乾土を添加した糖少量区では, 各測定値について対照区との差はほとんどみられなかった. 一方, $1000 \mu\text{g C g}^{-1}$ 乾土のグルコースを添加した糖多量区では, 実験開始時には糖添加により水溶性 C が高い値を示したが, 2 日目には水溶性 C 量に対照区との差がなくなり, 4 日目まで減少が続いた (図 4-3a). この期間には無機態 N も減少していることから (図 4-3b), グルコース C と無機態 N を消費して微生物バイオマスが急成長したと考えられる. 線虫もこれを追うように 7 日目まで増加し, その後漸減しつつ高密度を保った (図 4-3c). 原生生物もグルコースの添加後数日~数週間高密度になることが知られ (Ritz and Griffiths, 1987), 4 日目以降の N 無機化の促進 (図 4-3b) は, 増加した線虫や原生生物の微生物食による微生物 N の解放による

と考えられる。その結果、糖多量区での無機態 N 量は、初期の N 不動化により対照区より少なかったが、20 日目にはほとんど差がなくなり、28 日目には対照区より多くなった (図 4-3b)。これは、 $2400\mu\text{g C g}^{-1}$ 乾土のグルコース添加処理が、添加後 2 週間は植物の N 獲得に負の影響を及ぼしたが、その後 2 週間での N 獲得には正の効果を及ぼし、添加から 4 週間目の植物中の N 濃度で対照区を上回ったという、Ritz and Griffiths (1987) の実験結果と一致する。

これらの結果は、有機物を豊富に含む森林土壌 (C 含有率 22%) においても、供給された易分解性有機 C 源は初期数日間で消費され、その際 N の不動化が起きるものの、その後微生物食者の増加によって N 無機化が促進されることを示している。その結果、供給後 1 ヶ月間の無機 N 供給量は、易分解 C 源の供給によって促進された。これらの知見は、有機物に乏しい土壌を用いて植物の N 獲得に対するグルコース添加の効果を調べた先行研究 (Clarholm, 1985 (土壌有機物含有率 6.6%) ; Ritz and Griffiths, 1987 (土壌 C 含有率 0.62%)) の知見と一致した。本実験によって、有機物を豊富に含む森林土壌中でも、根滲出物の供給が根圏での微生物ループを活性化し、無機態 N の供給を促進する効果があることが示唆された。

Table 4-1. Results of GLM analysis for each soil parameter in Experiment 1.

coefficient	period	Cumulative respiration $\mu\text{g C g}^{-1}$		Water soluble organic C $\mu\text{g C g}^{-1}$		Nematode \log_{10} (individuals g^{-1})		Inorganic N $\mu\text{g N g}^{-1}$	
		day 7	day 7	day 0-7	day 0-7	day 7	day 7	day 0-7	day 0-7
(Intercept)		428.58 ***		106.22 ***		1.9130 ***		323.40 ***	
Glucose		0.20 ***		0.80 ***		0.0001 **		-0.005 *	
Day		-		3.16		-		3.835 ***	
Glucose*Day		-		-0.11 ***		-		-0.003 ***	
fitness	<i>P</i>	<0.001		<0.001		0.001		<0.001	

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$

Table 4-2. Results of GLM analysis for each soil parameter in Experiment 2.

coefficient	(Intercept) Low High Day Low*Day High*Day	Water soluble organic C $\mu\text{g C g}^{-1}$		Nematode \log_{10} (individuals g^{-1})		Inorganic N $\mu\text{g N g}^{-1}$	
		period		log ₁₀ (individuals g ⁻¹)		Inorganic N	
		day 0-4	day 4-29	day 0-7	day 7-29	day 0-4	day 4-29
		196.54 ***	102.89 ***	2.4669 ***	2.705 ***	470.71 ***	444.92 ***
		-1.73	7.41	-0.0158	0.172	-1.90	-18.80
		513.57 ***	7.63	-0.0466	0.517 ***	-4.48	-60.01 **
		-21.19	2.13 ***	0.0282 **	-0.015 ***	1.00	7.66 ***
		-0.48	-0.38	0.0039	-0.007	0.65	2.46
		-151.91 ***	-0.10	0.0765 ***	0.006	-8.48 **	3.29 *
fitness	<i>P</i>	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$

Low: 100 $\mu\text{g glucose-C g}^{-1}$, High: 1000 $\mu\text{g glucose-C g}^{-1}$ amendment.

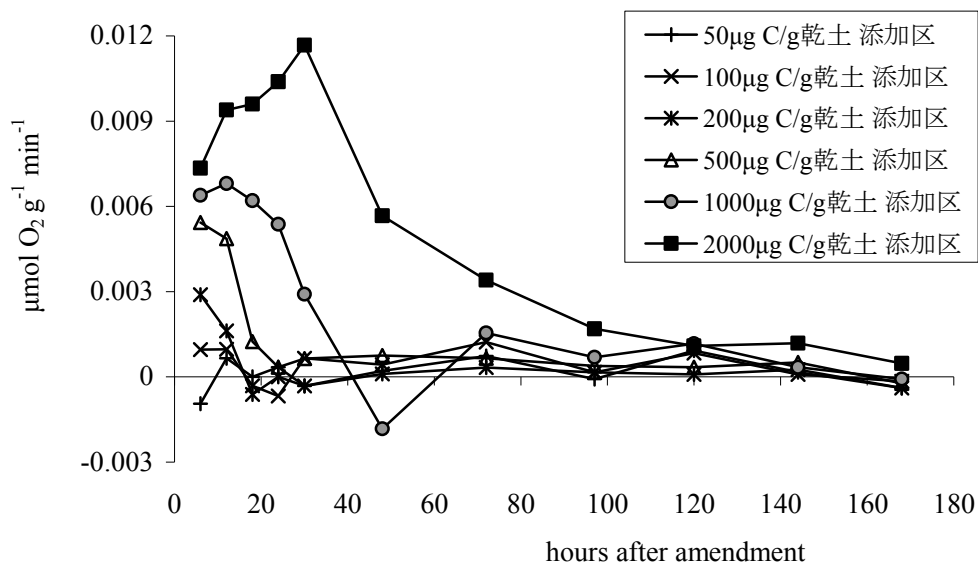


図4-1. 実験1における, 土壌呼吸速度の, グルコース添加後の時間変化. 縦軸は, 50(+), 100(x), 200(*), 500(Δ), 1000(●), 2000(■) μ g C/g乾土添加区それぞれの測定値と, 対照区との差を表す.

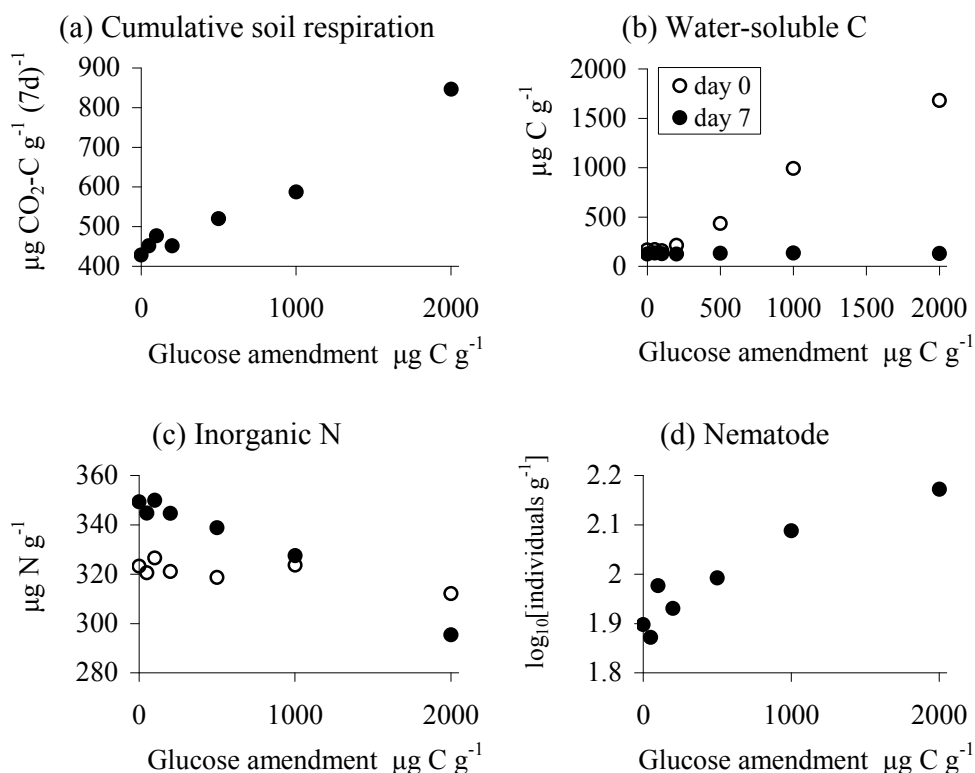


図4-2. 実験1における, 7日間の累積土壌呼吸量(a), 水溶性C濃度(b), 無機態N濃度(c), 線虫個体数密度(常用対数値)(d)と, グルコース添加量との関係. 白丸はグルコース添加直後(0日目), 黒丸は添加から7日目の測定値を表す.

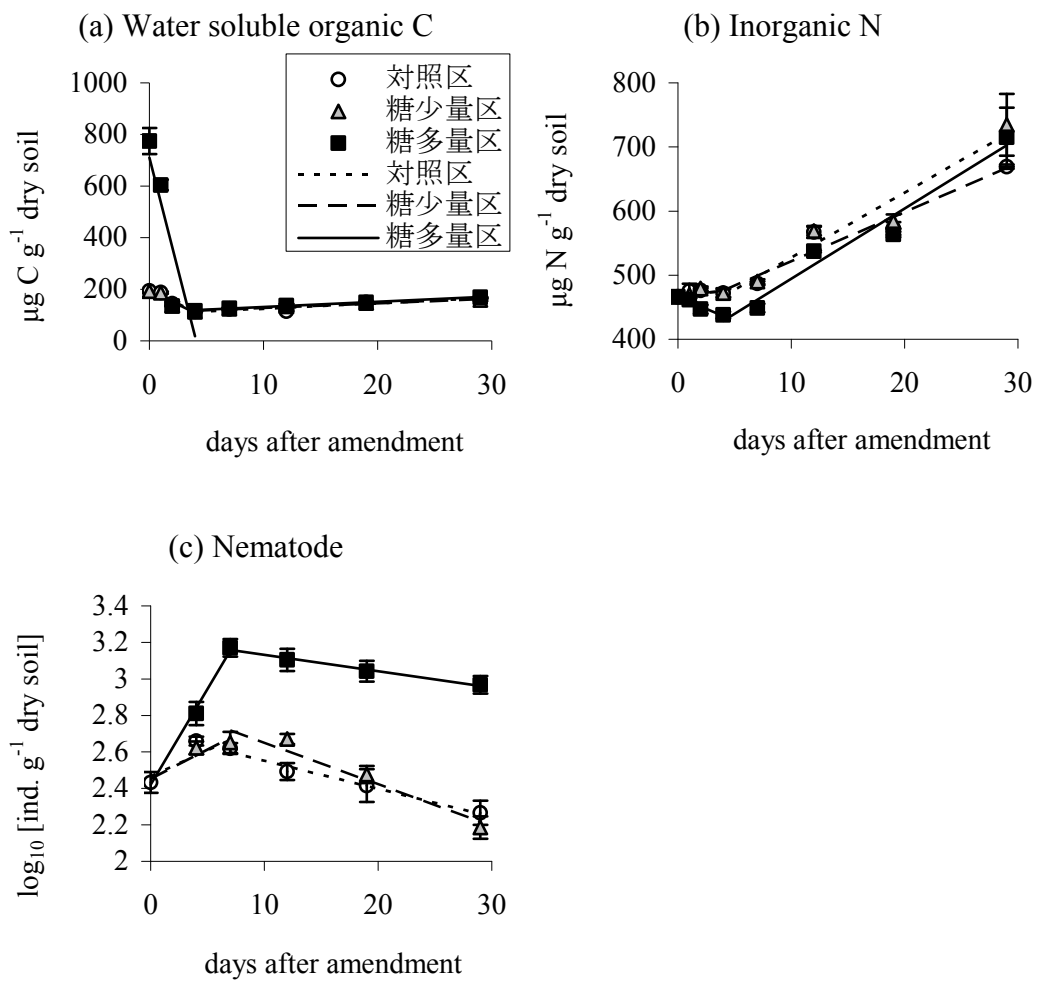


図4-3. 実験2における, 土壌中の水溶性C濃度(a), 無機態N濃度(b), 線虫個体数密度(常用対数値)(c)の, グルコース添加後の時間変化. 白丸, 灰色三角, 黒四角は, それぞれ対照区(0 $\mu\text{g C/g}$ 乾土), 糖少量区(100 $\mu\text{g C/g}$ 乾土), 糖多量区(1000 $\mu\text{g C/g}$ 乾土)での測定値を表す. 点線, 破線, 実線は, それぞれ対照区, 糖少量区, 糖多量区での, フェーズごとの回帰直線を表す. エラーバーは標準誤差を表す.

5 章 総合考察

5-1 ニホンジカ生息密度に応じたミヤコザサ植生，土壤生態系への影響の予測

ミヤコザサ摘葉実験（3章）では，ササ植生や土壤生態系への摘葉の効果が，摘葉強度によってどのように変化するかを明らかにした．この結果を基に，所与のシカの生息密度におけるササ植生，土壤生態系への影響を予測するためには，シカ生息密度からササ採食強度を推定する必要がある．さらに，摘葉実験の結果から推定される効果が，対応する密度のシカによる実際の採食がもたらす効果と一致するかどうかを，検証する必要がある．そこで，シカやササに関する様々なデータが揃い，環境条件も明らかな，シカ導入実験区（2章）のデータを用いて，シカ生息密度からのササ採食強度の推定，シカ生息密度に応じたササ植生の変化の予測を行い，実測値との対応を調べた．また，シカ生息密度と，夏季の土壤 N 無機化速度への影響の予測についても検討し，最後に本節で行ったシカ影響予測の課題について考察した．

5-1-1 ニホンジカ生息密度とミヤコザサ採食強度との関係の推定

ミヤコザサ採食強度は，シカ生息密度を用いて以下の式で表されるだろう．

$$\begin{aligned} \text{ササ採食強度 (g m}^{-2} \text{ yr}^{-1}) &= \text{シカ生息密度 (頭 m}^{-2}) \times \text{総採食量 (g yr}^{-1} \text{ 頭}^{-1}) \\ &\quad \times \text{ササ依存率} / \text{ササ面積率} \end{aligned} \quad (5-1)$$

総採食量とはシカ 1 頭が 1 年に食べるすべての植物バイオマスのことである．増子ら（1997）は，飼育下の雄のエゾシカの，夏季の乾草等の採食量を調べたところ，1 歳の

個体でも3歳の個体でもほぼ同様に、シカ体重1kgあたり1日あたり乾重 $20 \text{ g d}^{-1} \text{ kg}^{-1}$ であった。ホンシュウジカ成獣の平均体重を50kgとすれば、1頭あたりの年間の総採食量は、 $365 \text{ kg yr}^{-1} \text{ 頭}^{-1}$ となる。ササ依存率とは、採食物中に占めるミヤコザサの割合である。地域や季節によって大きく変動するが、年平均のササ依存率は、足寄では16.3% (Yokoyama et al., 2000)、白糠丘陵では42.2% (Campos-Arceiz and Takatsuki, 2005)、五葉山では $61.6 \pm 6.11\%$ (7地点の平均±標準誤差; Takatsuki, 1986; Takatsuki and Ikeda, 1993)、表日光では $56.3 \pm 8.32\%$ (5地点の平均±標準誤差; Takatsuki, 1983)、大台ヶ原では51.1% (Yokoyama and Shibata, 1996) であり (表 5-1)、これらを平均すると $45.5 \pm 7.99\%$ となった。ササ面積率とは、シカの生息地に占めるミヤコザサ植生の面積割合である。

2章の調査を行ったシカ導入実験区では、シカ生息密度は、低密度区で 4 頭 km^{-2} 、高密度区で 16 頭 km^{-2} である。両区ともに区内の面積の10%を落葉広葉樹林が占め、その林床のほとんどは、高密度区ではミヤコザサ、低密度区ではミヤコザサとアズマザサによって占められていた。シカがミヤコザサとアズマザサを同等に採食するものと仮定すれば、ササ面積率は両区とも10%となる。両区でのササ依存率は不明であるが、様々な生息地での値の平均値45.5%を用いると、式 5-1 より、ミヤコザサ採食強度は、低密度区で $6.64 \text{ g m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ 、高密度区で $26.6 \text{ g m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ と推定される。次に、3章での摘葉方法に従った場合の摘葉率 (摘葉前の全葉量に対する摘葉量の割合) として、夏季、冬季の採食率 (採食による葉量の減少割合) を推定する。年バイオマス除去量と各季節の摘葉率との関係から採食率を推定し (図 5-1)、食痕調査から推定されたミヤコザサの採食率 (丹羽ら、未発表) と比較したところ、両者は概ね一致した (表 5-2)。低密度区での冬季の採食率が過大評価となったが、その原因としては、冬季のミヤコザサの利用可能性が低かったことや、シカの行動圏の変化のために、ミヤコザサへの採食圧が低下した、あるいは、採食の空間的なばらつきが大きかったために食痕調査による推定が過小になったことが考えられる。シカ導入実験区では、毎年12月～3月にはしばしばミヤコザサが

積雪に埋まっていた。低密度区では、雪解けが遅く、ミヤコザサが利用できない期間が長かったのかもしれない。また低密度区のシカは、冬季、ミヤコザサの優占する地域よりもアズマザサの優占する地域をよく利用していたため、ミヤコザサへの採食圧が弱まったのかもしれない（堀野ら、未発表）。食痕調査は、両区のミヤコザサ林床にて、0.5 または 1 m²のプロット 6 ヶ所ずつで行った。五葉山では、シカによる冬季のミヤコザサの採食圧は空間的に一様であることが示されているものの（高槻，2005），面積の広い低密度区の方が相対的に採食の空間的ばらつきが生じやすいだろう。また，日照の空間的ばらつきによって積雪期間にばらつきが生じるため，冬季の方が夏季よりも採食圧の空間変異が大きくなる可能性がある。

5-1-2 ニホンジカ生息密度に応じたミヤコザサ植生の変化の予測

推定された，各導入実験区におけるミヤコザサ採食強度と，実際に観測されたミヤコザサの葉量の変動との関係が，摘葉実験で得られた模擬採食強度と葉量の変動との関係と一致するかどうか，検証を行った。3-1 では，年バイオマス除去量と当年葉現存量の年変化量（1年目秋と2年目秋の差）との関係を調べたが，ここでは導入実験区との比較を可能にするために，年バイオマス除去率（1年目秋の地上部現存量に対する，年バイオマス除去量の割合）と，当年葉現存量の年変化率（1年目秋に対する2年目秋の割合）の関係を表した。ただし，バイオマス除去の効果のみを知るために，縦軸には，対照区での年変化率の平均値を引いた値を用いた（図 5-2a）。低密度区，高密度区の推定採食率は，それぞれ 6.8%，27.1%であり，当年葉量は 2.3%増加，1.9%減少すると推定された。すなわち，この程度の採食では，葉量ほとんど変化しないと考えられた。しかし，実際の導入区では，まだミヤコザサへの採食がみられなかったシカ導入1年目（2002年）の11月から，翌年の10月までの当年葉量の変化は，低密度区で 6.0%，高密度区で 21.9%の減少であった（丹羽ら，未発表）。このように，推定が実測と異なったのに

は、摘葉実験における当年葉現存量の変化率の求め方にも原因があると考えられる。摘葉実験での変化率は、1年目秋の値に対する2年目秋の値の割合としたが、1年目の秋は、既に夏季の摘葉を受けた後であり、2年目には夏季の摘葉を行っていない。そこで、減少率の分母は、1年目の秋の当年葉現存量に夏季の摘葉量を加えた値とし、分子は、2年目の秋の当年葉現存量から夏季の摘葉量を引いた値（マイナスになった場合は0とした）とすると、当年葉量の変化率は、低密度区で1.8%、高密度区で14.0%の減少となり、実測値の傾向に大きく近づいた（図5-2b）。まだ実測値と推定値に若干の開きがあるのは、3-1でも指摘したように、実験で行った摘葉が十分シカの採食を再現していないため、あるいは、採食強度の推定におけるパラメーター設定の問題により採食強度が過小評価されたためかもしれない。また実測データは、対照区の変動での補正は行っていないため、環境変化などの影響を含んでしまっている（例えば、導入2年目は気候条件の影響で全体的にササの葉量が少なかった、など）可能性もある。このように、摘葉実験結果からの当年葉量の変動の予測は、若干変動を過小に予測してしまう可能性があるものの、シカ導入実験区での実際の傾向をよく反映することが確認された。

多くの自治体では、シカの管理目標密度を、1～5頭 km^2 の間に置いている（宇野ら、2007）。シカ導入区においてシカ生息密度を5頭 km^2 にすると、ミヤコザサの年間採食率は8.5%（図5-1）、採食によるミヤコザサ地上部バイオマスの変動は0.9%の減少となり（図5-2d）、ササの存続には問題ないと思われる。シカ密度が40頭 km^2 になると、ササ採食率は68%となり、摘葉実験におけるD5区と同様の強度となるため、ササ植生の維持は困難になると思われる。ただし、この導入実験区よりもササの生産性やササ面積率の高い地域、あるいはササ依存率の低い場合には、40頭 km^2 のシカ密度でも、ササ採食率はそこまで高くなり、ササ植生は維持されるだろう。

5-1-3 ニホンジカ生息密度に応じた夏季のN無機化速度の変化の予測

表 5-2 より，シカ導入区の低密度区，高密度区における夏季のミヤコザサ採食率は，それぞれ 1.2%，4.8%と推定され，これは食痕調査による推定値とほぼ一致した．図 3-2-1 より，低密度区における夏季の採食は，micro-foodweb，N 無機化速度にほとんど影響を及ぼしていない可能性がある．一方で，高密度区での採食率は，28 日間培養期間を通して N 無機化速度をほぼ最大にする採食強度であった．この結果は，導入実験区での土壌調査（2 章）において，低密度区ではササの地上部リター供給量の減少によるとみられる土壌生物の減少がみられたのに対し，ササの地上部リター供給量がより大きく減少したはずの高密度区では土壌生物の減少がみられなかったという結果と関係があるのかもしれない．2 章では，高密度区の傾向は，ササの地下部リターの供給の一時的な増加が，地上部リター供給の減少を補償したためにもたらされたという可能性を指摘したが，夏季の採食に対するササの反応を介した土壌生物への正の効果も，地上部リター供給の減少による負の効果を弱める働きをしたのかもしれない．

次に，シカ導入区のシカ密度をさらに増大させた場合の，夏季の採食による土壌への影響の予測を試みた．夏季の採食直後の micro-foodweb の活性や N 無機化速度を最大化する 9%程度の採食強度を，シカ導入区で得るためには，30 頭 km^2 の密度が必要になる．しかしこの場合は，強い採食のためにその後の N 無機化速度が低下し，28 日間を通じた培養での N 無機化速度は促進されない．さらに，シカ生息密度が，大台ヶ原などのシカ高密度生息地に匹敵するほどの 50 頭 km^2 になると，夏季の採食強度は 15% 近くまで上昇する．これ以上の採食強度になると，採食直後であっても N 無機化速度の増大は生じないと考えられる．

5-1-4 影響予測における課題

本節でのシカ影響の予測の基になっているのは，1 年間の摘葉実験におけるササや土壌への影響のデータであるため，長期的，継続的な採食がもたらす影響の予測には適用

できない。ミヤコザサは、地上部はほぼ1年生であるが、地下部は生き続け、地下部の蓄積を利用して地上部のダメージを補償することができるため、反応が平衡に達するまで時間がかかると考えられる。シカの採食に対するササ植生の長期的な反応を明らかにすることが必要である。また、ササの反応を介した、土壤生態系への採食の影響も、ササが初めて採食を受けた場合と、継続的に採食を受けている場合とでは異なるかもしれない。

ササの生産量の変動は、リター供給量の変動を介して、土壤生態系の構造や養分の無機化速度に影響を与え、その後のササの生産性にフィードバック効果を及ぼすだろう。また、採食やササリター量以外にも、排泄物の供給による土壤生態系への影響も考慮する必要があるだろう。このような、土壤の養分供給機能の変化を介した効果も、ササ植生の長期的変動に関わってくると考えられる。

いくつかのパラメーターを設定することで、シカ生息密度からササ採食強度への変換を行ったが、それらのパラメーターは、常に一定ではなく、シカの生息密度によって変動しうる。また、年間のササ採食強度から各季節の採食強度を算出する際には、摘葉実験で行った季節ごとの摘葉強度の関係を用いた。摘葉実験での摘葉の季節パターンは、導入実験区でのササの採食パターンを模したもののだが、採食の季節パターンも様々な条件によって変動するだろう。シカの高密度化は、多くの生息地で林床植物の減少や植生の変化をもたらす(湯本・松田, 2006)。ミヤコザサは、採食耐性が比較的に強いこと(Takatsuki, 1983)、採食可能な餌資源に占めるミヤコザサの割合は、他の餌植物の消失に伴って高まっていくと考えられる。よって、シカ生息密度の上昇は、ササ依存率の上昇をもたらす可能性がある。さらに、他の利用可能な餌資源の減少は、ミヤコザサの採食の季節パターンも変化させるかもしれない。シカ導入区では伐採・新規造林地の草本類など、嗜好性の高い餌資源が比較的に豊富に存在していた夏～秋には、林床のミヤコザサは柔らかい未展開葉のみが選択的に食べられ、展開した葉はほとんど採食されていなかった。しかし、嗜好性の高い餌植物が減少すれば、夏～秋のミヤコザサへの採食圧が

高まり、展開葉も採食されるようになるだろう。実際、シカの高密度生息地では、夏、秋でもミヤコザサへの依存率は高く（表 5-1）、五葉山では夏に林内のミヤコザサの葉の約 6 割が採食を受けていた（Takatsuki, 1989）。よって、シカ密度の上昇は、相乗的にササへの採食圧を高める可能性がある。さらに、シカの高密度化が進み、樹皮剥ぎなどによる高木層の衰退が生じると、林床の光環境が好転し、ササ面積率高まる場合もある（Ando et al., 2006）。この場合は、利用可能なササの資源量が増加するため、採食率の上昇が抑制されるかもしれない。

ミヤコザサの長期的な採食への反応や、他のササでの反応などを明らかにすることにより、シカ生息密度に応じたササ植生の変動予測の可能な範囲を広げていくことができるであろう。ただし、環境条件が違う場合には、採食へのササの反応も異なる可能性があるので注意が必要である。また、ササ植生のより長期的な変動を正確に予測するには、シカの個体群動態や、土壌—ササ—シカ間の養分動態、ササ以外の餌植物の利用可能性の変化などを考慮に入れる必要があると考えられる。

5-2 根滲出量の変動を介した採食の効果

3-2 より、シカの夏季の採食を模したミヤコザサの摘葉は、摘葉強度が弱い場合には短期的な N 無機化速度の促進をもたらすことが明らかになった。これは、摘葉による根滲出量の増加による可能性が高いと考えられた。しかし、土壌中では根滲出物は速やかに分解されるため、直接定量することは困難である。そこで、夏季の摘葉の効果が、根滲出量の変動を介した効果であるという仮説の妥当性を検討するために、まず根滲出物の供給を模したグルコース添加実験（4 章）における土壌の反応と、夏季の摘葉実験で観測された摘葉に対する土壌の反応との、定性的な比較を行った。さらに夏季の摘葉によるミヤコザサからの根滲出物の増加量を推定し、グルコース添加実験の結果から推測

される反応の大きさと、実際に夏季の摘葉実験で観測された反応の大きさとを、量的な比較を行った。

5-2-1 夏季の弱度の摘葉の効果とグルコース添加の効果の定性的比較

夏季の摘葉実験では、最後の摘葉から 8 日後に土壤の測定を行った。摘葉が弱度の場合、水溶性 C、細菌・糸状菌バイオマスに増加はみられなかったものの、細菌食者である原生生物バイオマス、Plectidae 科線虫の個体数が増加していた。この細菌食者の増加が、根滲出量の増加に由来する変化だとするならば、水溶性 C の増加、細菌バイオマスの増加に伴う水溶性 C の減少、さらに細菌食者の増加による細菌バイオマスの減少、という一連の反応が、摘葉から 7 日間に起きていたはずである。グルコース添加実験では、多量のグルコースの添加から 2 日間で水溶性 C が対照区の水準まで低下し、4 日目まで N の不動化が起こり、7 日目まで線虫個体数増加が続いた。これらの結果は、グルコースの添加から 7 日間に、微生物バイオマスの増殖に伴う水溶性 C の減少、主に微生物食者である線虫の増加に伴う微生物バイオマスの消費が起きていたことを、示している。よって、夏季の弱度の摘葉がもたらした土壤細菌食者の変動は、根滲出物などの易分解性有機 C 源の供給の増加が原因であるか可能性が示唆される。

5-2-2 ミヤコザサの根滲出量の推定

ミヤコザサは毎年 5~8 月に地上部バイオマスの大部分を生産する。県・鎌田 (1979) の調査では、このときの地上部バイオマス生産の約 1/4 は地下部からの供給によってまかなわれていると考えられた。よって、5~8 月には、年地上部バイオマス生産の 3/4 を光合成によって生産していると推定される。よって、摘葉実験区における 5~8 月の 1 日あたり平均バイオマス生産量は、対照区の 1 年目秋の地上部バイオマス 85.5 g m^{-2} の

3/4 倍を 120 日で割った, $534 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ と推定される. これを C ベースに変換するため, 稈と葉の C 含有率に大きな差がないと仮定して, 1 年目秋の葉の平均 C 含有率 40.6% をかけると, $217 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ となる.

C 同位体を用いた研究から, 光合成固定した C の内, バイオマス生産への配分と, 根滲出への配分の比率は, コムギで 3.7% (Dilkes et al., 2004), ヒロハウシノケグサ (*Festuca pratensis*) で 2.4~8.5% (Johansson, 1992) という値が報告されている. ミヤコザサでの配分比は不明であるが, ここでは 5% を用いることにすると, 夏季の 1 日あたりの平均根滲出量は, $10.8 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ となる.

2 年目秋の摘葉実験区でのミヤコザサバイオマス調査の際に, 4 プロットにおいて, 深さ 0~10 cm と 10~30 cm に分けて地下部をサンプリングしたところ, ミヤコザサの細根の分布は, 0~10 cm で $0.172 \text{ g cm}^{-1} \text{ m}^{-2}$, 10~30 cm で $0.216 \text{ g cm}^{-1} \text{ m}^{-2}$ と深度によって大きく異ならなかった. 根滲出量は細根量に比例すると仮定すると, 深度 0~10 cm の土壌中への根滲出量は, 全体の 1/3 の $3.6 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ となる. さらに, $1 \text{ m}^2 \times 10 \text{ cm}$ 分の土壌の乾重で割ると $0.27 \text{ } \mu\text{g C g}^{-1} \text{ d}^{-1}$ となる.

ホソムギの摘葉実験では, 摘葉による根滲出量の増大は, 摘葉後約 5 日間続き, この間に滲出した C 量は, 摘葉しなかった植物の約 2.4 倍であった (Paterson and Sim, 1999). ミヤコザサの摘葉後にも, 同様の根滲出の増加が起きたと仮定すると, 合計で $3.24 \text{ } \mu\text{g C g}^{-1}$ の増加となる.

5-2-3 夏季の弱度の摘葉の効果とグルコース添加の効果の定量的比較

グルコース添加実験では, $1000 \text{ } \mu\text{g C g}^{-1}$ のグルコースの添加は, 微生物活性や線虫の動態に大きな影響を与えたが, $100 \text{ } \mu\text{g C g}^{-1}$ のグルコースの添加は, これらに対し有意な効果をもたなかった. 前節で推定された摘葉による根滲出の増加量 $3.24 \text{ } \mu\text{g C g}^{-1}$ は, C の供給量としては非常に小さく, 全てグルコースのような質の高い C 源であったとし

ても、土壌生物への影響は検出されないだろう。よって、夏季の摘葉による細菌食者の増加、およびそれがもたらした N 無機化速度の促進効果の原因が、根滲出物の増加であったとする仮説を、うまく説明することはできなかった。細菌食者の動態に影響を与えるには、推定された値の 100 倍以上の根滲出物の供給が必要であったと思われる。C 供給源としての根滲出量の増加が原因でないとすると、他の原因としては細根リターの供給量の増加が考えられる。あるいは、根滲出物の量ではなく組成が変化し、土壌の化学環境や微生物の活性に影響を及ぼすということもあるのかもしれない。ただし、易分解性 C 源としての根滲出量の増加の可能性は、類似の先行研究との比較からも十分に説得力のある仮説である。上述の根滲出量の推定にあたっては、光合成産物の根滲出への配分比率や、被摘葉時の根滲出量の増加割合などに、種や生育条件の異なる植物での測定値を用いなければならないなど、多くの制約があり、実際の林床土壌中での滲出量とはかけ離れた値を推定してしまった可能性もある。夏季の摘葉後に根滲出量の変動が起きているのかいないのかを明確にするには、同位体ラベリングを用いて摘葉後の C の移動を追跡するか、直接根滲出量を測定することが必要であろう。

5-3 夏季の採食による N 無機化速度の改変が森林の窒素循環に及ぼす影響

夏季の弱度の摘葉は、摘葉後数週間以内に短期的に N 無機化速度を促進することが確認されたが (3-2)、実際にシカの採食が森林での N の無機化にどのように影響しているのかは、シカの採食行動によっても、大きく変化すると考えられる。また、夏季のシカの採食による N 無機化の促進が、森林生態系の N 循環においてどのような意味をもつのかは、無機化された N がどのような動向を示すのかによるだろう。

冬季におけるミヤコザサへの採食圧は、集中分布せず、一様に分布することが報告されている (高槻, 2005)。シカ導入区での夏季の採食も、一ヶ所に留まって集中的に採

食することはなく、移動しながら少しずつ採食を行う様子が観察された。例えば、林床のササ植生を 1~2m ほどの間隔の格子状のパッチに分割してみると、シカは毎日ランダムにいくつかのパッチを訪れて採食を行うと考えることができる。生息密度が高まった場合、1 回あたりの採食量が変わるのではなく、1 日あたりに採食されるパッチ数が増え、同一のパッチが一夏に採食される回数が増え、各パッチにおける採食の起こる間隔が短くなる結果、パッチあたりおよび森林全体での一夏を通じた採食量が増大するのかもしれない。今回行った夏季の摘葉実験では、各プロットで摘葉の頻度や回数は変えずに（週 1 回×3 回）、1 回あたりの摘葉量を変えて、摘葉強度の効果を検討したが、さらに、摘葉頻度を変えた実験を行うことで、シカの採食強度の効果をより詳細に明らかにすることができるだろう。そして、シカが実際にどの程度の強度や頻度で採食を行っているのかを知ることが必要である。1 回あたりの採食量が、土壌中での N 無機化を促進するような強度であれば、シカが森林内を採食して回ることで、森林内のあちこちでパルス的な N 無機化の促進が起こっている可能性があるが、1 回あたりの採食量が強すぎれば、逆の効果をもたらすかもしれない。1 回の採食が N 無機化を促進しうる場合でも、その効果は短期的であり、植物にとってのメリットは小さいかもしれない。しかし、ある程度の頻度で採食が行われれば、N 無機化活性の高い状態がより長い期間継続するかもしれない。一方で、高密度のシカによる高頻度の採食は、ササの葉量を大きく損ない、ササの光合成量の低下による根滲出量の低下をもたらすと考えられるため、無機態 N の総供給量を最大化する採食頻度が存在する可能性がある。

実際のシカは、利用頻度の高いルート（シカ道）をもつことが知られており、その周辺ではある程度採食圧が高まることが予想される。排泄物供給のパッチ性だけでなく、採食強度の空間的変異も、森林内での養分動態の空間的変異を大きくしている可能性がある。このような採食強度のばらつきは、シカが低密度のときほど大きくなるだろう。

Hamilton and Frank（2001）は、ポット栽培のナガハグサの摘葉実験を行い、摘葉後による土壌の N 無機化速度の上昇が、葉の N 濃度の増大をもたらし、光合成活性を高

めることを明らかにした。このように、草地生態系では、採食が生態系の N 循環を速め、被食植物の再成長を促進するという正のフィードバック作用が存在している可能性がある。夏季の摘葉実験において、1 回目に摘葉した未展開葉と、3 回目に摘葉した未展開葉の N 濃度を比較したが、摘葉による濃度の変動は認められなかった。また、10 月の葉の N 濃度でも、摘葉強度との関係は認められなかった。よって、弱度の摘葉を受けた区では、無機態 N の利用可能性は高まったと考えられるものの、ミヤコザサによる N 獲得量の増加を示す証拠は得られなかった。摘葉による葉量の減少を、N 濃度増加による光合成活性の向上で補償するという、肥沃な草地で起こるとされているフィードバック効果は、働いていなかったのかもしれない。元々土壌の無機態 N の利用可能性が高く、ミヤコザサの成長が N 制限を受けていなかった、あるいは N の獲得量の変化がすぐに葉の N 濃度に反映されなかったのかもしれない。夏季以外には土壌の N 無機化速度に対する摘葉の有意な効果がなかったことから、採食へのササの反応を介した、短期的な土壌 N 無機化機能の改変が、ミヤコザサの維持、衰退に影響を及ぼしている可能性は低いと考えられる。

夏季の弱度の摘葉によって無機化が進んだ N は、ササによって吸収されなかった場合どうなるのだろうか。一つには高木によって吸収された可能性がある。林床のササと林冠構成木とは、養分や水分を巡る競合関係にあり、林床のササの除去が高木の成長を促進する場合がある (Takahashi et al., 2003)。土壌の N 無機化の促進は、高木の葉の N 濃度を高めて生産性を向上させ、高木層からの落葉リターの質や量を向上させるかもしれない。あるいは、増加した無機態 N は吸収されずに土壌中に残されたかもしれない。導入実験区周辺の土壌は、硝化活性が高いため、無機化によってアンモニア態となった N は、速やかに硝酸態に変換された (表 3-3-1)。硝酸態 N は、陰イオンなので土壌に吸着されにくく、降雨などによって流出しやすい。よって夏季の弱度の採食による N 無機化の促進は、系外への N の流亡を促進する可能性もある。よって、ササ以外の植物による無機態 N の吸収が盛んであったかどうかによって、N 無機化機能の向上が、森

林生態系の N 循環に及ぼす影響は大きく異なるといえる。シカによる樹皮剥ぎや人為的攪乱,あるいは他の環境要因によって,高木層の衰退が起きている系では, N の流亡が生じやすいかもしれない。

5-4 まとめ

本研究では,森林性のブラウザー型草食獣であるニホンジカが,林床のミヤコザサを採食することによって土壌生態系の構造や, N 無機化機能に及ぼす影響を調査した。

シカ導入実験区での調査により,シカの生息密度の違いは,土壌生物の生息量に違いをもたらしていたが, N 無機化機能への影響は認められなかった。また土壌への影響は,シカの採食によってもたらされた林床のミヤコザサ植生の地上部の状態とは,対応していなかった。高木層のリター供給や,植物地下部のリター供給なども含めて,シカによるリター供給量の改変を明らかにする必要があると考えられる。

ミヤコザサの摘葉実験により,ニホンジカの採食を模した夏季のミヤコザサの摘葉は,土壌食物網構造を改変し,短期的に土壌の N 無機化機能を改変することが示された。この効果は摘葉強度によって異なった。N 無機化の変化をもたらした原因は,他の草本種で知られているように採食直後の根滲出量の変動による可能性があるが,特定はされなかった。また,夏季の摘葉による N 無機化機能の改変が,ミヤコザサの成長に影響を与えていることは可能性は示されず,シカの採食を受ける林床のササ植生の維持・衰退に,採食直後の短期的な土壌 N 無機化機能の改変が影響を及ぼしているかどうかは明らかにできなかった。森林の N 循環に及ぼす影響を明らかにするには,無機化された N が他の植物に利用されるのか,系外へ流出するのかわ知る必要がある。

シカの生息密度に応じた,シカの採食が始まって 1 年間のミヤコザサ植生の変化の関係を予測した。シカの採食がもたらす植生の衰退や,植物種構成の変化は,供給される

リターの質や量を改変し、土壌を通じた養分供給速度が変化する可能性があるため、長期的なササ植生の変動には、土壌を介したシカの間接効果も影響しているかもしれない。

また、野外での摘葉実験や、室内での土壌培養実験により、主に微生物や小型土壌動物からなる土壌 micro-foodweb の動態が、土壌の N 無機化機能と密接に結びついていることが確認された。

今後は、実際の森林における夏季の採食の効果を理解するために、シカによる夏季の採食パターンをより詳細に明らかにし、採食頻度と N 無機化機能への影響の関係を明らかにすることが望まれる。シカによる森林性体系の N 循環への影響を明らかにするためには、短期的効果の解明と同時に、植生変化と結びついた供給リターの質・量の改変を介した、長期的な影響も明らかにする必要がある。

表5-1. ニホンジカの食物中に占めるミヤコザサの割合 (%) .

	4月	5月	6月	7月	8月	9月	10月	11月	12月	1月	2月	3月	年平均	出典
五葉山	75			56	55		66	60		69		46	} 62	Takatsuki, 1986
胃内容分析					46		39							
白糠		33			9		12	12			78	19	42	Campos-Arciz and Takatsuki, 2005
足寄	8										34		16	Yokoyama et al., 2000
大台ヶ原	56		48		43			56			53		51	Yokoyama et al., 1996
表日光			46	49				66			76		56	Takatsuki, 1983
(季節平均)	(春) 43		(夏) 44	(秋) 44	(冬) 54									

* 6地点の平均値

** 5地点の平均値

表5-2. シカ導入実験区におけるミヤコザサ採食率の推定値と実測値の比較.

シカ生息密度			ササ採食強度	ササ採食率		
			年間 g m ⁻² yr ⁻¹	年間 %	夏 %	冬 %
低密度区	4	推定値*	6.6	6.8	1.2	10.8
		実測値**	nd	nd	1.3	0.8
高密度区	16	推定値*	26.6	27.1	4.8	43.3
		実測値**	nd	nd	4.5	50.0

* 総採食量 365 kg 頭⁻¹ yr⁻¹, ササ依存率 45.5%, ササ面積率 10% として採食強度を計算し, 図5-1の関係から採食率を推定. 本文参照.

** 丹羽ら, 未発表

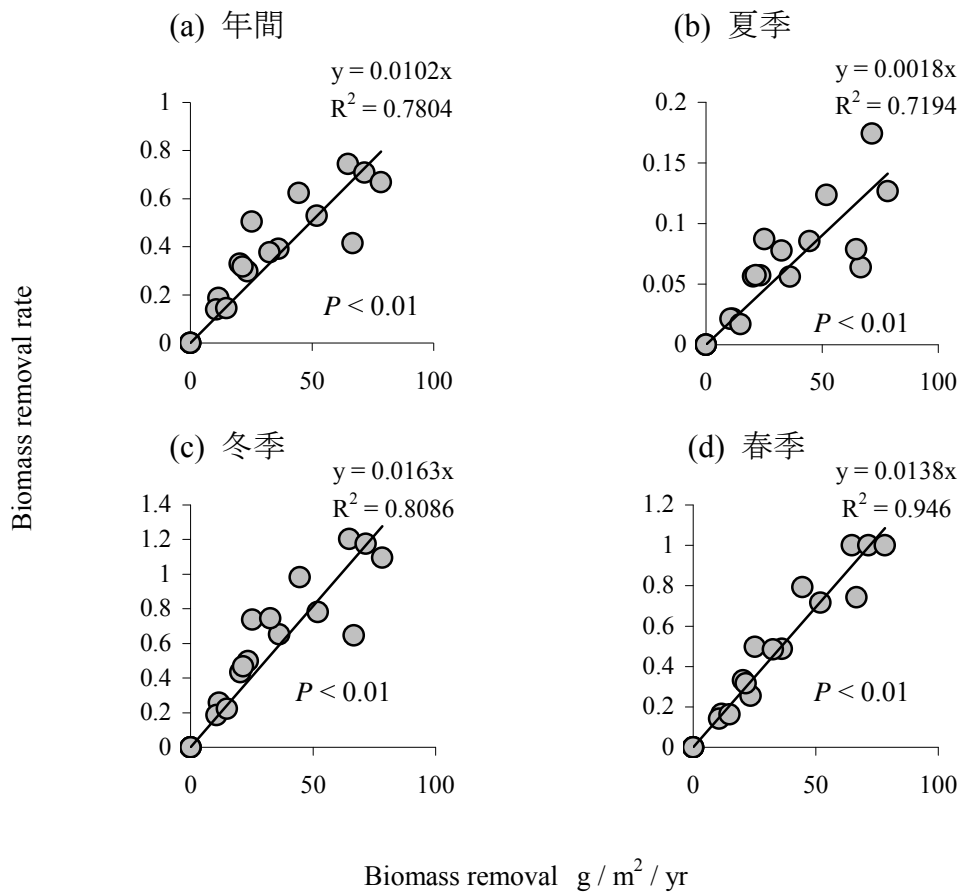
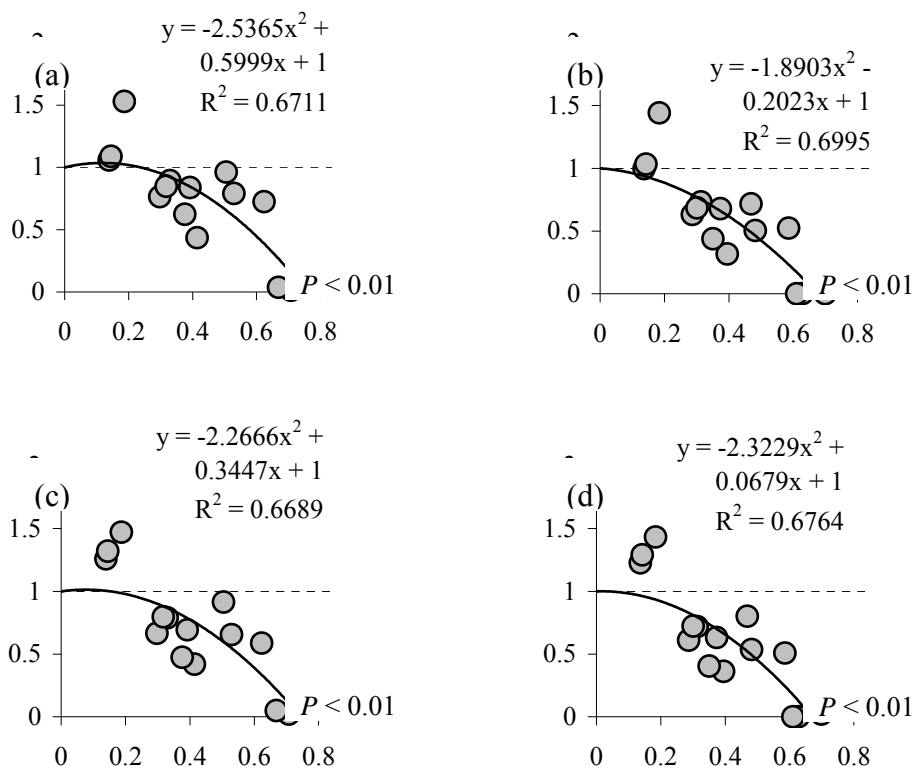


図5-1. 年バイオマス除去量と、年間または各季節のバイオマス除去率(バイオマス除去量/1年目秋の地上部現存量)との関係.



Biomass removal rate

図5-2. 年バイオマス除去率(年バイオマス除去量/1年目秋の地上部現存量)と、ミヤコザサの(a) (b)葉現存量, (c) (d)地上部現存量の補正年変化率(2年目秋の1年目秋に対する比を, 対照区(D0)での平均年変化率で割った値)との関係. ただし, (b) (d)の縦, 横軸の値の計算には, (1年目秋の現存量)の代わりに(1年目秋の現存量+夏季の摘葉量)を, (2年目秋の現存量)の代わりに(2年目秋の現存量-夏季の摘葉量)を用いた.

引用文献

- Afzal, M., Adams, W.A. (1992) Heterogeneity of soil mineral nitrogen in pasture grazed by cattle. *Soil Society of America Journal* 56:1160-1166
- 県和一・鎌田悦男 (1979) 数種在来イネ科野草の生態特性と乾物生産 I. ミヤコザサ群落の生活環. *日本草地学会誌*, 25:103-109
- 県和一・窪田文武・鎌田悦男 (1979) 数種在来イネ科野草の生態特性と乾物生産 II.刈取りの時期および回数がミヤコザサ群落の乾物生産に及ぼす影響. *日本草地学会誌*, 25:110-116
- Ando, M., Itaya, A., Yamamoto, S., Shibata, E. (2006) Expansion of dwarf bamboo, *Sasa nipponica*, grassland under feeding pressure of sika deer, *Cervus nippon*, on subalpine coniferous forest in central Japan. *Journal of Forest Research* 11:51-55
- Ayres, E., Dromph, K.M., Cook, R., Ostle, N., Bardgett, R.D. (2007) The influence of below-ground herbivory and defoliation of a legume on nitrogen transfer to neighbouring plants. *Functional Ecology* 21, :256-263
- Bardgett, R.D., Wardle, D.A. (2003) Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology* 84:2258-2268
- Bardgett, R.D., Leemans, D.K., Cook, R., Hobbs, P.J. (1997) Seasonality of the soil biota of grazed and ungrazed hill grasslands. *Soil Biology & Biochemistry* 29:1285-1294
- Bardgett, R.D., Wardle, D.A., Yeates, G.W. (1998a) Linking above-ground and below-ground interactions: how plant responses to foliar herbivory influence soil organisms. *Soil Biology & Biochemistry* 30:1867-1878
- Bardgett, R.D., Keller, S., Cook, R., Gilburn, A.S. (1998b) Dynamic interactions between soil animals and microorganisms in upland grassland soils amended with sheep dung: a microcosm experiment. *Soil Biology & Biochemistry* 30:531-539

- Bazot, S., Mikola, J., Nguyen, C., Robin, C. (2005) Defoliation-induced changes in carbon allocation and root soluble carbon concentration in field-grown *Lolium perenne* plants: do they affect carbon availability, microbes and animal trophic groups in soil? *Functional Ecology* 19:886-896
- Bokhari, U.G., Singh, J.S. (1974) Effects of temperature and clipping on growth, carbohydrates reserves, and root exudation of western wheatgrass in hydroponic culture. *Crop Science* 14:790-794
- Bongers, T. (1990) A maturity index, an ecological measure of environmental disturbance based on nematodes species composition. *Oecologia* 83:14-19
- Bongers, T. (1994) *De Nematoden van Nederland*. 2nd ed. KNNV Bibliotheekuitgave 46, Pirola, Schoorl, Netherlands
- Bongers, T., Bongers, M. (1998) Functional diversity of nematodes. *Applied Soil Ecology* 10:239-251
- Bongers, T., van der Meulen, H., Korthals, G. (1997) Inverse relationship between the nematode maturity index and plant parasite index under enriched nutrient conditions. *Applied Soil Ecology* 6:195-199
- Bonkowski, M. (2004) Protozoa and plant growth: the microbial loop in soil revisited. *New Phytologist* 162:617-631
- Breland, T.A., Hansen, S. (1996) Nitrogen mineralization and microbial biomass as affected by soil compaction. *Soil Biology & Biochemistry* 28:655-663
- Briske, D.D., Boutton, T.W., Wang, Z. (1996) Contribution of flexible allocation priorities to herbivory tolerance in C_4 perennial grasses: an evaluation with ^{13}C labeling. *Oecologia* 105:151-159
- Campos-Arceiz, A., Takatsuki, S. (2005) Food habits of sika deer in the Shiranuka Hills, eastern Hokkaido: a northern example from the north-south variations in food habits in sika deer.

Ecological Research 20:129-133

- Chen, J., Ferris, H. (1999) The effects of nematode grazing on nitrogen mineralization during fungal decomposition of organic matter. *Soil Biology & Biochemistry* 31:1265-1279
- Cheng, W., Gershenson, A. (2007) Carbon fluxes in the rhizosphere. In: Cardon, Z.G., Whitbeck, J.L. (Eds.) *The Rhizosphere. An Ecological Perspective*. Elsevier Academic Press, pp. 31-56
- Clarholm, M. (1985) Interactions of bacteria, protozoa and plants leading to mineralization of soil nitrogen. *Soil Biology & Biochemistry* 17:181-187
- De Deyn, G.B., Raaijmakers, C.E., Zoomer, H.R., Berg, M.P., de Ruiter, P.C., Verhoef, H.A., Bezemer, T.M., van der Putten, W.H. (2003) Soil invertebrate fauna enhances grassland succession and diversity. *Nature* 422:711-713
- Denton, C.S., Bardgett, R.D., Cook, R., Hobbs, P.J. (1999) Low amounts of root herbivory positively influence the rhizosphere microbial community in a temperate grassland soil. *Soil Biology & Biochemistry* 31:155-165
- Dilkes, N.B., Jones, D.L., Farrar, J. (2004) Temporal dynamics of carbon partitioning and rhizodeposition in wheat. *Plant Physiology* 134:706-715
- Ekschmitt, K., Bakonyi, G., Bongers, M., Bongers, T., Bostrom, S., Dogan, H., Harrison, A., Nagy, P., O'Donnell, A.G., Papatheodorou, E.M., Sohlenius, B., Stamou, G.P., Wolters, V. (2001) Nematode community structure as indicator of soil functioning in European grassland soils. *European Journal of Soil Biology* 37: 263-268
- Ferraro, D.O., Oosterheld, M. (2002) Effect of defoliation on grass growth. A quantitative review. *Oikos* 98: 125-133
- Ferris, H., Venette, R.C., van der Meulen, H.R., Lau, S.S. (1998) Nitrogen mineralization by bacterial-feeding nematodes: verification and measurement. *Plant and Soil* 203:159-171
- Ferris, H., Bongers, T., de Goede, R.G.M. (2001) A framework for soil food web diagnostics:

- extension of the nematode faunal analysis concept. *Applied Soil Ecology* 18:13-29
- Findley, S., Carreiro, M., Krischic, V., Jones, C.J. (1996) Effects of damage to living plants on leaf litter quality. *Ecological Applications* 6:269-275
- Floate, M.J.S. (1970) Decomposition of organic materials from hill soils and pastures II. Comparative studies on the mineralization of carbon, nitrogen and phosphorus from plant materials and sheep feces. *Soil Biology & Biochemistry* 2:173-185
- Frank, D.A., KunsM.M., Guido, D.R. (2002) Consumer control of grassland plant production. *Ecology* 83:602-606
- Freckman, D.W., Duncan, D.A., Larson, J.R. (1979) Nematode density and biomass in an annual grassland ecosystem. *Journal of Range Management* 32:418-422
- Frostegård, Å., Bååth, E. (1996) The use of phospholipid fatty acid analysis to estimate bacterial and fungal biomass in soil. *Biology and Fertility of Soils* 22:59-65
- Frostegård, Å., Tunlid, A., Bååth, E. (1991) Microbiological biomass measured as total lipid phosphate in soils of different organic content. *Journal of Microbiological Methods* 14:151-163
- Frostegård, Å., Petersen, S.O., Bååth, E., Nielsen, T.H. (1997) Dynamics of a microbial community associated with manure hot spot as revealed by phospholipid fatty acid analyses. *Applied and Environmental Microbiology* 63:2224-2231
- Fu, S., Kisselle, K.W., Coleman, D.C., Hendrix, P.F., Crossley, D.A. (2001) Short-term impacts of aboveground herbivory (grasshopper) on the abundance and ¹⁴C activity of soil nematodes in conventional tillage and no-till agroecosystems. *Soil Biology & Biochemistry* 33:1253-1258
- Fukuzawa, K., Shibata, H., Takagi, K., Nomura, M., Kurima, M., Fukazawa, T., Satoh, F., Sasa, K. (2006) Effects of clear-cutting on nitrogen leaching and fine root dynamics in a cool-temperate forested watershed in northern Japan. *Forest Ecology and Management*

225:257-261

古澤仁美・宮西裕美・金子真司・日野輝明 (2003) ニホンジカの採食によって林床植生の劣化した針広混交林でのリターおよび土壌の移動. 日本林学会誌, 85:318-325

Furusawa, H., Hino, T., Kaneko, S., Araki, M. (2005) Effects of dwarf bamboo (*Sasa nipponica*) and deer (*Cervus nippon centralis*) on the chemical properties of soil and microbial biomass in a forest at Ohdaigahara, central Japan. Bulletin of the Forestry and Forest Products Research Institute 4:157-163

古澤仁美・日野輝明・金子真司・荒木誠 (2006) 大台ヶ原においてニホンジカとミヤコザサが表層土壌の温度・水分状態に及ぼす影響. 森林立地, 48:91-98

古澤仁美・日野輝明・金子真司 (2007) フンカゴ法によるニホンジカの糞分解過程の定量評価. 日本林学会誌, 89:297-301

Grayston, S.J., Vaughan, D., Jones, D. (1996) Rhizosphere carbon flow in trees, in comparison with annual plants: the importance of root exudation and its impact on microbial activity and nutrient availability. Applied Soil Ecology 5:29-56

Griffiths, B.S. (1986) Mineralization of nitrogen and phosphorus by mixed cultures of the ciliate protozoan *Colpoda steinii*, the nematode *Rhabditis* sp. and the bacterium *Pseudomonas fluorescens*. Soil Biology & Biochemistry 18:637-641

Griffiths, B.S. (1989) Enhanced nitrification in the presence of bacteriophagous protozoa. Soil Biology & Biochemistry 21:1045-1051

Griffiths, B.S. (1990) A comparison of microbial-feeding nematodes and protozoa in the rhizosphere of different plants. Biology and Fertility of Soils 9:83-88

Guitian, R., Bardgett, R.D. (2000) Plant and soil microbial responses to defoliation in temperate semi-natural grassland. Plant and Soil 220:271-277

Hamilton, E.W., Frank, D.A. (2001) Can plants stimulate soil microbes and their own nutrient supply? Evidence from a grazing tolerant grass. Ecology 82:2397-2402

- Hamlen, R.A., Lukezic, F.L., Bloom, J.R. (1972) Influence of clipping height on the neutral carbohydrate levels of root exudates of alfalfa plants grown under gnotobiotic conditions. *Canadian Journal of Plant Science* 52:643-649
- Hanlon, R. D. G. (1981) Influence of grazing by Collembola on the activity of senescent fungal colonies grown on media of different nutrient concentration. *Oikos* 36:362-367
- Harrison, K.A., Bardgett, R.D. (2003) How browsing by red deer impacts on litter decomposition in a native regeneration woodland in the Highlands of Scotland. *Biology and Fertility of Soils* 38:393-399
- Harrison, K.A., Bardgett, R.D. (2004) Browsing by red deer negatively impacts on soil nitrogen availability in regenerating native forest. *Soil Biology & Biochemistry* 36:115-126
- Hedlund, K., Augustsson, A. (1995) Effects of enchytraeid grazing on fungal growth and respiration. *Soil Biology & Biochemistry* 27:905-909
- 日野輝明・古澤仁美・伊藤宏樹・上田明良・高畑義啓・伊藤雅道 (2003) 大台ヶ原における生物間相互作用にもとづく森林生態系管理. *保全生態学研究*, 8:145-158
- Hobbs, N.T. (1996) Modification of ecosystems by ungulates. *Journal of Wildlife Management* 60:695-713
- Hokka, V., Mikola, J., Vestberg, M., Setälä, H. (2004) Interactive effects of defoliation and an AM fungus on plants and soil organisms in experimental legume-grass communities. *Oikos* 106:73-84
- Holland, J.N. (1995) Effects of above-ground herbivory on soil microbial biomass in conventional and no-tillage agroecosystems. *Applied Soil Ecology* 2:275-279
- Holland, J.N., Cheng, W., Crossley, D.A. (1996) Herbivore-induced changes in plant carbon allocation: assessment of below-ground C fluxes using carbon-14. *Oecologia* 107:87-94
- Husheer, S.W., Coomes, D.A., Robertson, A.W. (2003) Long-term influences of introduced deer on the composition and structure of New Zealand *Nothofagus* forests. *Forest Ecology*

and Management 181:99-117

池田浩一・野田亮・大長光純 (2002) シカ糞の消失と糞の分解消失に及ぼす糞虫の影響.

日本林学会誌, 84:255-261

Ilmarinen, K., Mikola, J., Nieminen, M., Vestberg, M. (2005) Does plant growth phase

determine the response of plants and soil organisms to defoliation? Soil Biology &

Biochemistry 37:433-443

Ingham, R.E., Detling, J.K. (1984) Plant-herbivore interactions in a North American

mixed-grass prairie III. Soil nematode populations and root biomass on *Cynomys*

ludovicianus colonies and adjacent uncolonized areas. Oecologia 63:307-313

Ingham, R.E., Trofymow, J.A., Ingham, E.R., Coleman, D.C. (1985) Interactions of bacteria,

fungi, and their nematode grazers: effects on nutrient cycling and plant growth. Ecological

Monographs 55:119-140

Itô, H., Hino, T. (2005) How do deer affect tree seedlings on a dwarf bamboo-dominated forest

floor? Ecological Research 20:121-128

Ito, T.Y., Takatsuki, S. (2005) Relationship between a high density of sika deer and productivity

of the short-grass (*Zoysia japonica*) community: a case study on Kinkazan Island, northern

Japan. Ecological Research 20:573-579

岩本慎吾・佐野淳之 (1998) 落葉性広葉樹二次林におけるササ現存量と稚樹の成育様式.

日本林学会誌, 80:311-318

Jayasekara, P., Takatsuki, S. (2000) Seasonal food habits of a sika deer population in the warm

temperate forest of the westernmost part of Honshu, Japan. Ecological Research 15:153-157

Johansson, G. (1992) Release of organic C from growing roots of meadow fescue (*Festuca*

pratensis L.). Soil Biology & Biochemistry 24:427-433

蒲谷肇 (1988) 東京大学千葉演習林荒樾沢における常緑広葉樹林の下層植生の変化と

ニホンジカの食害による影響. 東京大学農学部演習林報告, 78:67-82

- Kaiser, K., Guggenberger, G., Haumaier, L., Zech, W. (2001) Seasonal variations in the chemical composition of dissolved organic matter in organic forest floor layer leachates of old-growth Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) stands in northeastern Bavaria, Germany. *Biogeochemistry* 55:103-143
- Kaji, K., Okada, H., Yamanaka, M., Matsuda, H., Yabe, T. (2004) Irruption of a colonizing sika deer population. *Journal of Wildlife Management* 68:889-899
- Kammenga, J.E., Busschers, M., van Straalen, N.M., Jepson, P.C., Bakker, J. (1996) Stress induced fitness reduction is not determined by the most sensitive life-cycle trait. *Functional Ecology* 10:106-111
- Kaneda, S., Kaneko, N. (2004) Growth of the collembolan *Folsomia candida* Willem in soil supplemented with glucose. *Pedobiologia*, 48:165-170
- 金子信博・伊藤雅道 (2004) 土壤動物の生物多様性と生態系機能 日本生態学会誌, 54:201-207
- Kato, T., Ishida, K., Sato, H. (in press) The evolution of nettle resistance to heavy deer browsing. *Ecological Research* DOI :10.1007/s11284-007-0387-7
- 河原輝彦 (1978) ササ群落に関する研究 (IV) ミヤコザサの刈取り時期と再生との関係. 日本林学会誌, 60:467-469
- 河原輝彦・佐藤明・只木良也 (1977) ササ群落に関する研究 (II) ミヤコザサの現存量および生産構造の季節変化. 日本林学会誌, 59:253-254
- Kaye, J.P., Hart, S.C. (1997) Competition for nitrogen between plants and soil microorganisms. *Trends in Ecology & Evolution* 12:139-143
- Kielland, K., Bryant, J.P. (1998) Moose herbivory in taiga: effects on biogeochemistry and vegetation dynamics in primary succession. *Oikos* 82:377-383
- Kielland, K., Bryant, J.P., Ruess, R.W. (1997) Moose herbivory and carbon turnover of early successional stands in interior Alaska. *Oikos* 80:25-30

- 小林幹夫・濱道寿幸 (2001) 奥日光・小田代原南側山地林におけるササ類の生態とニホンジカによる選択的食害. 宇都宮大学農学部演習林報告, 37:187-198
- 小泉透・矢部恒晶・井上晋 (2006) ニホンジカの採食がスズタケの動態に及ぼす影響 九州森林研究, 59:90-93
- Korthals, G. W., Lexmond, T., Kammenga, J. E., Bongers, T. (1996) Long-term effects of copper and pH on the nematode community in an agroecosystem. *Environmental Toxicology and Chemistry* 15:979-985
- Krafczyk, I., Trolldenier, G., Beringer, H. (1984) Soluble root exudates of maize: influence of potassium supply and rhizosphere microorganisms. *Soil Biology & Biochemistry* 16:315-322
- Kuikman, P.J., van Veen, J.A. (1989) The impacts of protozoa on the availability of bacterial nitrogen to plants. *Biology and Fertility of Soils* 8:13-18
- Kumar, S., Takeda, A., Shibata, E. (2006) Effects of 13-year fencing on browsing by sika deer on seedlings on Mt. Ohdaigahara, central Japan. *Journal of Forest Research* 11:337-342
- Lavelle, P. (1997) Faunal activities and soil processes: adaptive strategies that determine ecosystem function. *Advances in Ecological Research* 27:93-132
- Lovell, R.D., Jarvis, S.C. (1996) Effect of cattle dung on soil microbial biomass C and N in a permanent pasture soil. *Soil Biology & Biochemistry* 28:291-299
- Lynch, J.M., Whipps, J.M. (1990) Substrate flow in the rhizosphere. *Plant and Soil* 129:1-10
- Macdonald, L.M., Paterson, E., Dawson, L.A., McDonald, A.J.S. (2004) Short-term effects of defoliation on the soil microbial community associated with two contrasting *Lolium perenne* cultivars. *Soil Biology & Biochemistry* 36:489-498
- 増子孝義・相馬幸作・熊谷弘美・高崎興平・亀山祐一・石島芳郎 (1997) エゾシカ (*Cervus nippon yesoensis*) における乾草, ヘイキューブおよびサイレージの消化率と窒素出納. *Grassland Science*, 43:32-36

- Mawdsley, J.L., Bardgett, R.D. (1997) Continuous defoliation of perennial ryegrass (*Lolium perenne*) and white clover (*Trifolium repens*) and associated changes in the composition and activity of the microbial population of an upland soil. *Biology and Fertility of Soils* 24:52-58
- McNaughton, S.J. (1979) Grazing as a optimization process: Grass-ungulate relationships in the Serengeti. *American Naturalist* 113:691-703
- McNeil, S.G., Cushman, J.H. (2005) Indirect effects of deer herbivory on local nitrogen availability in a coastal dune ecosystem. *Oikos* 110:124-132
- Merckx, R., Dijkstra, A., Denhartog, A., van Veen, J.A. (1987) Production of root-derived material and associated microbial-growth in soil at different nutrient levels. *Biology and Fertility of Soils*, 5:126-132
- Merrill, E.H., Stanton, N.L., Hak, J.C. (1994) Responses of bluebunch wheatgrass, Idaho fescue, and nematodes to ungulate grazing in Yellowstone National Park. *Oikos* 69:231-240
- Mikola, J., Kytöviita, M.M. (2002) Defoliation and the availability of current assimilated carbon in the *Phleum pratense* rhizosphere. *Soil Biology & Biochemistry* 34:1869-1874
- Mikola, J., Setälä, H. (1998a) No evidence of trophic cascades in an experimental microbial-based soil food web. *Ecology* 79:153-164
- Mikola, J. (1998b) Effects of microbivore species composition and basal resource enrichment on trophic-level biomasses in an experimental microbial-based soil food web. *Oecologia* 117:396-403
- Mikola, J., Yeates, G.W., Barker, G.M., Wardle, D.A., Bonner, K.I. (2001) Effects of defoliation intensity on soil food-web properties in an experimental grassland community. *Oikos* 92:333-343
- Mikola, J., Nieminen, M., Ilmarinen, K., Vestberg, M. (2005a) Belowground responses by AM fungi and animal trophic groups to repeated defoliation in an experimental grassland community. *Soil Biology & Biochemistry* 37:1630-1639

- Mikola, J., Ilmarinen, K., Nieminen, M., Vestberg, M. (2005b) Long-term soil feedback on plant N allocation in defoliated grassland miniecosystems *Soil Biology & Biochemistry* 37:899-904
- Milchunas, D.G., Lauenroth, W.K. (1993) Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range. *Ecological Monographs* 63:327-366
- 三浦慎悟 (1991) 日本産偶蹄類の生活史戦略とその保護管理. (現代の哺乳類学. 朝日稔・川道武男編, 朝倉書店, 東京). pp. 244-273
- Mulder, C., Schouten, A., Hund-Rinke, K., Breure, A.M. (2005) The use of nematodes in ecological soil classification and assessment concepts. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 62:278-289
- Ngyuen, C., Henry, F. (2002) A carbon-14-glucose assay to compare microbial activity between rhizosphere samples. *Biology and Fertility of Soils* 35:270-276
- 二宮史絵・古林賢恒 (2003) ニホンジカの採食圧下にある太平洋型ブナ林の空間構造とオオバアサガラのギャップ更新 *Wildlife Conservation Japan*, 8:63-77
- Niwa, S., Kaneko, K., Okada, H., Sakamoto, K. (2008) Effects of fine-scale simulation of deer browsing on soil micro-foodweb structure and N mineralization rate in a temperate forest. *Soil Biology & Biochemistry* 40:699-708
- Nomiya, H., Suzuki, W., Kanazashi, T., Sibata, M., Tanaka, H., Nakashizuka, T. (2002) The response of forest floor vegetation and tree regeneration to deer exclusion and disturbance in a riparian deciduous forest, central Japan. *Plant Ecology* 164:263-276
- 野宮治人・堀野眞一・奥村栄朗・丹羽慈・柴田鏡江・田中浩・新山馨・北原英治 (2003) 大規模シカ柵を利用した、シカの採食が森林に与える影響の調査. 日本林学会大会 学術講演集, 114:446
- 大泰司紀之 (1986) ニホンジカにおける分類・分布・地理的変異の概要. *哺乳類科学*, 53:13-17

- 岡田浩明 (2005) 土壤生態系を評価するための線虫群集指数. 植物防疫, 59:17-20
- Okada, H., Harada, H., Kadota, I. (2005) Fungal-feeding habits of six nematodes isolates in genus *Filenchus*. Soil Biology & Biochemistry 37:1113-1120
- Oshima, Y. (1961) Ecological Studies of Sasa Communities I. Productive structure of some of the *Sasa* communities in Japan. Botanical Magazine, Tokyo 74:199-210
- Osono, T., Takeda, H. (2005) Decomposition of organic chemical components in relation to nitrogen dynamics in leaf litter of 14 tree species in a cool temperate forest. Ecological Research 20:41-49
- Ostle, N., Whiteley, A.S., Bailey, M.J., Sleep, D., Ineson, P., Manefield, M. (2003) Active microbial RNA turnover in a grassland soil estimated using $^{13}\text{CO}_2$ spike. Soil Biology & Biochemistry, 35:877-885
- Pastor, J., Dewey, B., Naiman, R.J., McInnes, P.F., Cohen, Y. (1993) Moose browsing and fertility in the boreal forests of Isle Royale National Park. Ecology 74:467-480
- Paterson, E. (2003) Importance of rhizodeposition in the coupling of plant and microbial productivity. European Journal of Soil Science 53:741-750
- Paterson, E., Sim, A. (1999) Rhizodeposition and C-partitioning of *Lolium perenne* in axenic culture affected by nitrogen supply and defoliation. Plant and Soil 216:155-164
- Paterson, E., Sim, A. (2000) Effect of nitrogen supply and defoliation on loss of organic compounds from roots of *Festuca rubra*. Journal of Experimental Botany 51:1449-1457
- Paul, E.A., Clark, F.E. (1996) Soil Microbiology and Biochemistry. 2nd ed. Elsevier Academic Press
- Persson, I.L., Danell, K., Bergström, R. (2000) Disturbance by large herbivores in boreal forests with special reference to moose. Annales Zoologici Fennici 37:251-263
- Persson, I.L., Danell, K., Bergström, R. (2005a) Different moose densities and accompanied changes in tree morphology and browse production. Ecological Applications 15:1296-1305

- Persson, I.L., Pastor, J., Danell, K., Bergström, R. (2005b) Impact of moose population density on the production and composition of litter in boreal forests. *Oikos* 108:297-306
- R. Development Core Team (2005) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>
- Ripple, W.J., Beschta, R.L. (2006) Linking cougar decline, trophic cascade, and catastrophic regime shift in Zion National Park. *Biological Conservation* 133:397-408
- Ritchie, M.E., Tilman, D., Knops, M.H. (1998) Herbivore effects on plant and nitrogen dynamics in oak savanna. *Ecology* 79:165-177
- Ritz, K., Griffiths, B.S. (1987) Effects of carbon and nitrate additions to soil upon leaching of nitrate, microbial predators and nitrogen uptake by plants. *Plant and Soil* 102:229-237
- Ritz, K., Trudgill, D.L. (1999) Utility of nematode community analysis as an integrated measure of the functional state of soils: perspectives and challenges. *Plant and Soil* 212:1-11
- Robinson, D., Griffiths, B., Ritz, K., Wheatley, R. (1989) Root-induced nitrogen mineralisation: A theoretical analysis. *Plant and Soil* 117:185-193
- Rooney, T.P., Waller, D.M. (2003) Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* 181:165-176
- Sankaran, M., Augustine, D.J. (2004) Large herbivores suppress decomposer abundance in a semiarid grazing ecosystem. *Ecology* 85:1052-1061
- Santos, P. F., (1981) The role of mites and nematodes in early stages of buried litter decomposition in a desert. *Ecology* 63:664-669
- Schütz, M., Rischa, A.C., Leuzinger, E., Krüsi, B.O., Achermann, G. (2003) Impact of herbivory by red deer (*Cervus elaphus* L.) on patterns and processes in subalpine grasslands in the Swiss National Park. *Forest Ecology and Management* 181:177-188
- Shariff, A.R., Biondini, M.E., Grygiel, C.E. (1994) Grazing intensity effects on litter

- decomposition and soil nitrogen mineralization. *Journal of Range Management* 47:444-449
- Shimazaki, A., Miyashita, T. (2002) Deer browsing reduces leaf damage by herbivorous insects through an induced response of the host plant. *Ecological Research* 17:527-533
- Shimoda, K., Kimura, K., Kanzaki, M., Yoda, K. (1994) The regeneration of pioneer tree species under browsing pressure of Sika deer in an evergreen oak forest. *Ecological Research* 9:85-92
- Singer, F.J., Schoenecker, K.A. (2003) Do ungulates accelerate or decelerate nitrogen cycling? *Forest Ecology and Management* 181:189-204
- Sørensen, P., Jensen, E.S., Nielsen, N.E. (1994) The fate of ¹⁵N-labelled organic nitrogen in sheep manure applied to soils of different texture under field conditions. *Plant and Soil* 162:39-47
- Stark, S., Wardle, D.A., Ohtonen, R., Helle, T., Yeates, G.W. (2000) The effects of reindeer grazing on decomposition, mineralization and soil biota in a dry oligotrophic Scots pine forest. *Oikos* 90:301-310
- Stark, S., Tuomi, J., Strömmer, R., Helle, T. (2003) Non-parallel changes in soil microbial carbon and nitrogen dynamics due to reindeer grazer in northern boreal forests. *Ecography* 26:51-59
- Stark, S., Junkunen-Tiitto, R., Kumplua, J. (2007) Ecological role of reindeer summer browsing in the mountain birch (*Betula pubescens* spp. *czerepanovii*) forests: effects on plant defense, litter decomposition, and soil nutrient cycling. *Ecosystem Ecology* 151:486-498
- Suzuki, M., Miyashita, T., Kabaya, H., Ochiai, K., Asada, M., Tange, T. (2008) Deer density affects ground-layer vegetation differently in plantations and hardwood forests on the Boso Peninsula, Japan. *Ecological Research* 23:151-158
- Takada, M., Asada, M., Miyashita, T. (2001) Regional differences in the morphology of a shrub *Damnacanthus indicus*: An induced resistance to deer herbivory? *Ecological Research*

16:809-813

Takahashi, K., Uemura, S., Hara, T. (2002) Effect of understory dwarf bamboo on seasonal changes in soil temperature in a *Betula ermanii* forest, northern Japan. Eurasian Journal of Forest Research 5:49-53

Takahashi, K., Uemura, S., Suzuki, J., Hara, T. (2003) Effect of understory dwarf bamboo on soil water and the growth of overstory trees in a dense secondary *Betula ermanii* forest, northern Japan. Ecological Research 18:767-774

Takamatsu, T., Kohno, T., Ishida, K., Sase, H., Yoshida, T., Morishita, T. (1997) Role of the dwarf bamboo (*Sasa*) community in retaining basic cations in soil and preventing soil acidification in mountainous areas of Japan. Plant and Soil 192:167-179

Takatsuki, S. (1980) The effects of Sika deer (*Cervus nippon*) on the growth of *Pleioblastus chino*. Japanese Journal of Ecology 30:1-8

Takatsuki, S. (1983) The importance of *Sasa nipponica* as a forage for Sika deer (*Cervus nippon*) in Omote-Nikko. Japanese Journal of Ecology 33:17-25

Takatsuki, S. (1986) Food habits of sika deer on Mt. Goyo, northern Honshu. Ecological Research 1:119-128

Takatsuki, S. (1989) Edge effects created by clear-cutting on habitat use by sika deer on Mt. Goyo, northern Honshu, Japan. Ecological Research 4:287-295

高槻成紀 (1989) 植物および群落に及ぼすシカの影響. 日本生態学会誌, 39:67-80

高槻成紀 (1991) 草食獣の採食生態. (現代の哺乳類学. 朝日稔・川道武男編, 朝倉書店, 東京). pp. 119-144

高槻成紀 (2005) シカの食性と採食行動. 哺乳類科学, 45:85-90

Takatsuki, S., Gorai, T. (1994) Effects of Sika deer on the regeneration of a *Fagus crenata* forest on Kinkazan Island, northern Japan. Ecological Research 9:115-120

Takatsuki, S., Ikeda, S. (1993) Botanical and chemical composition of rumen contents of Sika

- deer on Mt Goyo, northern Japan. *Ecological Research* 8:57-64
- 田村淳・入野彰夫・山根正伸・勝山輝男 (2005) 丹沢山地における植生保護柵による希少植物のシカ採食からの保護効果. *保全生態学研究*, 10:11-17
- 寺井裕美・柴田昌三 (2002) ミヤコザサの維持と樹木実生の更新にエゾシカの採食が与える影響. *森林研究*, 74:77-86
- Tsujino, R., Yumoto, T. (2004) Effects of sika deer on tree seedlings in a warm temperate forest on Yakushima Island, Japan. *Ecological Research* 19:291-300
- Ueda, H., Takatsuki, S., Takahashi, Y. (2002) Bark stripping of hinoki cypress by sika deer in relation to snow cover and food availability on Mt Takahara, central Japan. *Ecological Research* 17:545-551
- Ueda, H., Takatsuki, S., Takahashi, Y. (2003) Seasonal change in browsing by sika deer on hinoki cypress trees on Mount Takahara, central Japan. *Ecological Research* 18:355-364
- 宇野裕之・横山真弓・坂田宏志・日本哺乳類学会シカ保護管理検討作業部会 (2007) ニホンジカ個体群の保全管理の現状と課題. *哺乳類科学*, 47:25-38
- van der Wal, R., Brooker, R.W. (2004) Moss mediate grazer impacts on grass abundance in arctic ecosystems. *Functional Ecology* 18:77-86
- Vancoppenolle, B., Borgonie, G., Coomans, A. (1999) Generation times of some free-living nematodes cultured at three temperatures. *Nematology* 1:15-18
- Wall, D.H., Virginia, R.A. (1999) Controls on soil biodiversity: insights from extreme environments. *Applied Soil Ecology* 13:137-150
- Wall-Freckman, D., Huang, S.P. (1998) Response of the soil nematode community in a shortgrass steppe to long-term and short-term grazing. *Applied Soil Ecology* 9:39-44
- Wang, K.H., McSorley, R., Bohlen, P., Gathumbi, S.M. (2006) Cattle grazing increases microbial biomass and alters soil nematode communities in subtropical pastures. *Soil Biology & Biochemistry* 38:1956-1965

- Wardle, D.A. (2002) *Communities and Ecosystems: Linking the Aboveground and Belowground Components*. Princeton University Press, NJ
- Wardle, D.A., Barker, G.M., Yeates, G.W., Bonner, K.I., Ghani, A. (2001) Introduced browsing mammals in New Zealand natural forests: aboveground and belowground consequences. *Ecological Monographs* 71:587-614
- Wardle, D.A., Bonner, K.I., Barker, G.M. (2002) Linkages between plant litter decomposition, litter quality, and vegetation responses to herbivores. *Functional Ecology* 16:585-595
- Wardle, D.A., Bardgett, R.D., Klironomos, J.N., Setälä, H., van der Putten, W.H., Wall, D.H. (2004) Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science* 304:1629-1633
- Warembourg, F.R., Estelrich, H.D. (2000) Towards a better understanding of carbon flow in the rhizosphere: a time-dependent approach using carbon-14. *Biology and Fertility of Soils*, 30:528-534
- Weisberg, P.J., Bugmann, H. (2003) Forest dynamics and ungulate herbivory: from leaf to landscape. *Forest Ecology and Management* 181:1?12
- Wheathley, R., Ritz, K., Griffiths, B. (1990) Microbial biomass and mineral N transformations in soil planted with barley, ryegrass, pea or turnip. *Plant and Soil*, 127:157-167
- Whitehead, A.G., Hemming, J.R. (1965) A comparison of some quantitative methods of extracting small vermiform nematodes from soil. *Annals of Applied Biology* 55:25-38
- Williams, P.H., Haynes, R.J. (1995) Effect of sheep, deer and cattle dung on herbage production and soil nutrient content. *Grass and Forage Science* 50:263-271
- 山根正伸・古林賢恒・羽太博樹 (1997) 丹沢さんのスズタケ退行地域におけるニホンジカの越冬期の生息地利用. *野生生物保護*, 2:185-193
- Yeates, G.W. (1994) Modification and quantification of the nematode maturity index. *Pedobiologia* 38:97-101

- Yeates, G.W. (2003) Nematodes as soil indicators: functional and biodiversity aspects. *Biology and Fertility of Soils* 37:199-210
- Yeates, G.W., Bongers, T., de Goede, R.G.M., Freckman, D.W., Georgieva, S.S. (1993) Feeding habits in soil nematode families and genera - an outline for soil ecologists. *Journal of Nematology* 25:315-331
- Yokoyama, M., Kaji, K., Suzuki, M. (2000) Food habits of sika deer and nutritional value of sika deer diets in eastern Hokkaido, Japan. *Ecological Research* 15:345-355
- Yokoyama, S., Shibata, E. (1998a) The effects of sika-deer browsing on the biomass and morphology of a dwarf bamboo, *Sasa nipponica*, in Mt. Ohdaigahara, central Japan. *Forest Ecology and Management* 103:49-56
- Yokoyama, S., Shibata, E. (1998b) Characteristics of *Sasa nipponica* grassland as a summer forage resource for sika deer on Mt. Ohdaigahara, central Japan. *Ecological Research* 13:193-198
- Yokoyama, S., Koizumi, T., Shibata, E. (1996) Food habits of sika deer as assessed by fecal analysis in Mt. Ohdaigahara, central Japan. *Journal of Forest Research* 1:161-164
- Yokoyama, S., Maeji, I., Ueda, T., Ando, M., Shibata, E. (2001) Impact of bark stripping by sika deer, *Cervus nippon*, on subalpine coniferous forests in central Japan. *Forest Ecology and Management* 140:93-99
- 湯本貴和・松田裕之 (2006) 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
- Zelenev, V.V., Berkelmans, R., van Bruggen, A.H.C., Bongers, T., Semenov, A.M. (2004) Daily changes in bacterial-feeding nematode populations oscillate with similar periods as bacterial populations after a nutrient impulse in soil. *Applied Soil Ecology* 26:93-106
- Zolda, P. (2006) Nematode communities of grazed and ungrazed semi-natural steppe grasslands in Eastern Austria. *Pedobiologia* 50:11-22

謝辞

横浜国立大学大学院環境情報研究院の金子信博教授には、本研究の計画から論文のとりまとめに至るまでご指導いただいた。整った研究環境で、自由に研究をさせていただき、深く感謝申し上げます。また、野外調査にも数回ご同行下さり、重労働にご協力いただいたことにも併せて御礼申し上げます。

森林総合研究所のシカ導入実験区（上君田上田代試験地）に関係する方々には、実験区内の調査を許可いただくなど様々な便宜を図っていただいた。特に、森林総合研究所東北支所の堀野眞一氏、九州支所の野宮治人氏には、貴重な調査の機会を与えていただいた上、移動の便宜を図っていただいたり、快適な調査環境を提供していただくなど、野外調査全般にわたって大変なご助力をいただいた。さらに未発表データも提供していただいた。厚く感謝申し上げます。

農業環境技術研究所の岡田浩明氏には、線虫の研究手法について、基本から懇切にご指導いただいた。千葉大学大学院園芸学研究科の坂本一憲准教授には、リン脂質脂肪酸の分析装置の使用を快諾いただき、土壌微生物の分析法についてご助言いただいた。横浜国立大学大学院環境情報研究院の益永茂樹教授には、全有機体炭素分析計を使用させていただいた。横浜国立大学大学院環境情報研究院の藤巻玲路氏には、分析、測定手法についてご指導いただき、また研究を進めていく上で様々なご助言をいただいた。農業環境技術研究所の大場広輔氏には、リン脂質脂肪酸分析法についてご指導いただいた。横浜国立大学大学院環境情報研究院の伊藤雅道准教授には、研究全般についてご指導、ご助言いただいた。同大学院の土壌生態学研究室の諸兄姉には、研究全般にわたってご助言いただき、多くの場面でご協力いただいた。川口達也、藤井芳一の両氏には、金子教授とともに現地に同行していただき、悪天候の中、ササの刈り取り、掘り取りという重労働に協力していただいた。森林総合研究所の古澤仁美氏には、文献を提供していただいた。

また、研究の第一歩を踏み出すにあたって温かいご指導をいただき、シカと土壤生態系についての研究を行うきっかけを与えていただいた、東京大学大学院農学生命科学研究科の古田公人前教授、久保田耕平准教授、加賀谷隆助教に深く感謝申し上げます。

本研究を遂行する上で、以上の方々以外にも多くの方々のご助力、ご支援をいただきました。ここに心から感謝の意を表する。