

特集 ニホンジカの森林生態系へのインパクト—芦生研究林

論文

異なる光環境下における草本群落に対する防鹿柵の影響

石川 麻代*・高柳 敦**

Effects of Deer Exclosures on Herbaceous Communities under Different Light Conditions

Mayo ISHIKAWA* Atsushi TAKAYANAGI**

光環境の異なる閉鎖林冠下と開放地において草本群落に対する防鹿柵の影響は異なるのかを明らかにすることを試みた。開放地と閉鎖林冠下の各4箇所の実験区に、2003年春防鹿柵を設置し、2003年秋と2004年秋に植生の刈取り調査を行った。各調査区ではシカの糞塊調査と相対光量子束密度の測定も行った。2004年には開放地・閉鎖林冠下ともに群落現存量が柵外に比べて柵内で有意に大きくなった。群落構成種数は閉鎖林冠下においては柵外に比べて柵内で有意に多くなった。一方、開放地では群落構成種数に有意な差は認められなかった。開放地の柵内ではとくに群落内の階層構造が発達したため、植物種間で競争が生じた可能性が示された。防鹿柵は群落の現存量を維持する目的では光環境に関わらず有効であると考えられる。一方、草本群落の構成種数に関しては、優占種の生活型によっては負の影響を与える可能性も示唆された。

キーワード：光環境、防鹿柵、現存量、種数

We studied whether the effects of deer exclosures on herbaceous communities differ between in understory sites and in open sites. In May 2003, each four deer exclosures was established at two different light conditions, one was in open sites and another one was in understory sites. Vegetation sampling was conducted in October 2003 and 2004. Deer pellet group count and PPFD measurements were also conducted. Comparing biomass in understory sites (or in open sites) between inside and outside exclosures, biomass inside in both sites was more abundant in 2004. The differences of species richness between inside and outside exclosures were significant in understory sites. On the other hand, no significance of these species richness was found in open sites. It might imply that their community structure which developed well inside the exclosures could result in the decrease of species richness. In conclusion, a deer exclosure is supposed to be effective in the purpose of maintaining biomass. However, in the purpose of maintaining species richness, an exclosure could have a negative effect in open sites, depending on the morphological traits of dominant species.

Key words: light condition, deer exclosures, biomass, species richness

1. はじめに

近年日本各地で増えすぎたニホンジカ (*Cervus Nippon* 以下シカ) が植生にさまざまな影響を与えて問題となっている。芦生研究林においてもシカによると思われる林床植生の衰退が目立ってきている。芦生研究林の天然生溪畔林はかつて多様な草本植物種からなる植物群落が成立していたが、シカの採食により多くの植物種が消失し、単純な組成の植物群落へと変化したことが報告されている (KATO and OKUYAMA 2004)。芦生研究林の貴重な植物相を保全するためには、天然生溪畔植生の草本植物群集の保全が欠かせない。したがって、その植生保全のための方策について生態学的な見地から検討することが求められている。

一般に、植物群集に対する採食の影響は採食強度に強く依存することが報告されている (MITCHELL and KIRBY 1990, BOWERS 1997)。そこで、植物群集の保全のためにはシカの採食圧を軽減させる対策が取られる。その一つが狩猟等によりシカの個体数管理を行うことであり、もう一つが防鹿柵の設置である。例えば、大台ヶ原では天然更新を促進させるために、2001年までに約15haの地域に防鹿柵が設置された (環境省自然環境局 近畿地区自然保護事務所 2001)。

防鹿柵の効果について研究するにあたって、GILL and BEARDALL (2001) は、防鹿柵の影響はその植生がおかれている環境に依存することを指摘している。例えば、林冠の様子は重要な要因の一つである。セイヨウヤブイチ

* 京都大学大学院農学研究科森林科学専攻／現在の所属：群馬県前橋市在住

** 京都大学大学院農学研究科森林科学専攻

* Faculty of Agriculture, Kyoto University / Live in Maebashi-shi, Gunma prefecture

** Faculty of Agriculture, Kyoto University

ゴ *Rubus fruticosus* は閉鎖林冠下の柵内よりも開拓地の柵内の方が急速に増えた (MORECROFT *et al.* 2001). また CASTLEBERRY *et al.* (2000) は半径 7m – 40m の林冠ギャップにおいて、柵内外の草本種の相対出現頻度を比較し、相対出現頻度とギャップの大きさに関係があったと述べている。これらの研究からも、草本群落に対する防鹿柵の影響を評価する上で、光環境は考慮に入れるべき要因の一つであると考えられる。

異なる光環境における防鹿柵の影響の違いとして、まず考えられるのは群落現存量に対する影響である。群落生産量は群落の光環境に強く依存することが知られている (沼田 1969) ので、閉鎖林冠下と開放地では柵をしたときの現存量の増加速度が異なると予測される。

また、異なる光環境において、群落構成種数に対する防鹿柵の影響を評価するときに、群落の構造を決定するメカニズムを無視することはできないだろう。異なる光環境下では、生存できる種を決定するメカニズムが異なっていることがいくつかの研究によって示されているからである。例えば GRIME (2001) は、伐採地における高密度の草本群落では、草丈の少しの差が太陽光の強度や方向、質に大きな差を生み出し、光をめぐる競争力が生存に重要な影響を与えると述べている。一方、閉鎖林冠下では、光環境の垂直的な減衰は著しくなく、したがって光競争に対する能力よりも被陰耐性の方がより重要であると述べている。彼はまた、「生産量の増加を妨げる外的要因」を「ストレス」と呼び、ストレスの少ない環境下では厳しい競争が生じると予測している。したがって、ストレスが少ないと考えられる開放地では、群落内の種構成は競争によって大きく左右され、閉鎖林冠下では被陰というストレスへの耐性によって大きく左右されると予測される。

しかし、ある植物群落が被食圧にさらされているとき、群落構造を決定するメカニズムは変化する。草食動物による採食は各植物の競争力を変化させ、競争によって抑圧されていた種が大型の草食動物の導入によって増加する可能性がある (RELVA and VEBLEN 1998)。特に競争に強い優占種が好んで採食される場合、植物間の競争は採食によって緩和される (OLFF and RITCHIE 1998)。BOWERS (1993) も被食圧にさらされているプロットでは、柵内に比べて、植物は競争による制約が緩和されると述べている。

シカによって変化させられるこれらの競争バランスを考慮に入れると、防鹿柵を設置したときの影響は次のように予測される。ストレスが少ない開放地では、そもそも群落内の種構成を決定する重要な要因が競争力である。そこで、採食圧の排除は競争の激化をもたらし、競争力の高い種の優占と競争力の弱い種の排除がおり、結果的に種数の減少をもたらすだろう。一方、閉鎖林冠下では、

採食圧の排除により競争が多少厳しくなっても、競争は群落構造の決定に重要な意味を持たないため、種の排除がほとんど起こらないであろう。

そこで、本研究では群落現存量と群落構成種数に対する防鹿柵の影響に注目した。また、防鹿柵の影響を生じさせるメカニズムについて述べるために、特に地上部の光をめぐる競争に着目して研究を行なった。

2. 調査地

京都府の北東部に位置し、福井・滋賀両県に接した京都大学芦生研究林において、調査を行った。研究林内を流れる由良川の最上流部に位置する上谷流域のうち、野田畑谷集水域と枕谷集水域を調査地域とした (図 - 1)。

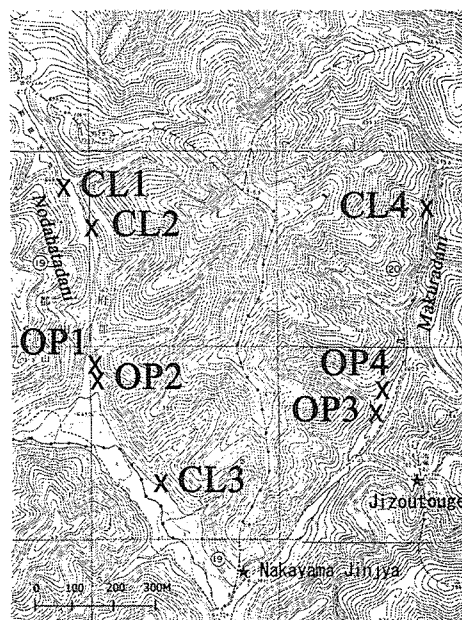


図 - 1 調査地概要

CL1, CL2, CL3, CL4 は閉鎖林冠下の実験区を表し、OP1, OP2, OP3, OP4 は開放地の実験区を表す。

Fig. 1 Locations of study sites

CL1, CL2, CL3 and CL4 indicate the sites under closed canopy; OP1, OP2, OP3 and OP4 indicate the open sites.

調査地の標高は約 630-815m で尾根部は穏やかな準平原状の地形が広がっている。斜面は急であるが、谷部は河川堆積物により平坦な谷底が発達している。調査地周辺の植生は、斜面上部から下部にかけてはブナ *Fagus crenata* またはアシウスギ *Cryptomeria japonica* var. *radicans* が優占する天然生の冷温帯針広混交林であり、斜面下部から谷底面にはトチノキ *Aesculus turbinata*・サワグルミ *Pterocarya rhoifolia* 等の落葉広葉樹を主体とした天然生溪畔林である。また、一部にスギの植林地が存在する。

調査地の気候は、冬期降水量の多い日本海型気候を示

す。調査地から約 1km 離れた長治谷作業所 (標高 640m) での気象観測 (1976-2005 年) によると、年平均気温は約 11.9℃、年平均降水量は約 2298mm であり (京都大学フィールド科学教育研究センター 2007)、積雪深は 2~3m 前後で、12 月半ばから 4 月初めにかけて根雪となる。

調査地周辺では、1990 年代の終わりごろから、シカの採食による下層植生の衰退が見られるようになった。シカの採食の影響を受けてハイヌガヤ *Chephalotaxus harringtonia* var. *nana* 群落が衰退し (福田・高柳 2008)、ササ群落の現存量も減少していることが報告されている (田中ほか 2008)。実験区を設定した野田畑谷集水域と枕谷集水域の谷底部の林床も、植生衰退前はチマキザサ *Sasa palmata* 群落やハイヌガヤ群落が多く見られたが、調査を開始した 2003 年時点では、これらの群落は衰退し、多年生草本やイネ科草本が疎らに生える植生へと変貌していた。

なお、2001 年から 2003 年にかけて 12 月に行われた区画法調査から、調査地周辺のシカの生息密度は 2-10 頭/km² と推定されている (田中 2004)。冬期は積雪に覆われるものの、越冬個体が存在していることが確認されている (田中ほか 2008)。

3. 方法

3. 1. 実験区の設定

2003 年 5 月に、野田畑谷集水域と枕谷集水域の主谷の谷底部 8 箇所に実験区を設定した。実験区のうち 4 つ (CL1, CL2, CL3, CL4) は落葉広葉樹からなる溪畔林の閉鎖林冠下に設定し、残りの 4 つ (OP1, OP2, OP3, OP4) は洪水段丘面上の開放地に設定した (図-1)。実験区内には、ナイロン製の網と支柱を用いた防鹿柵 (横 5m × 縦 10m 高さ 2m) を一基ずつ設置し、処理区とした (図

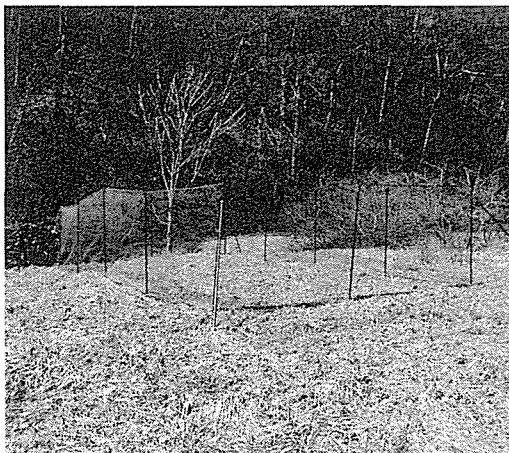


図-2 防鹿柵外観
Fig. 2 Layout of an enclosure

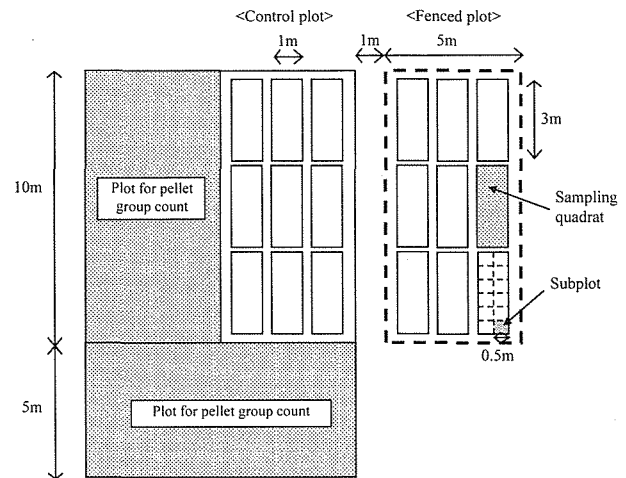


図-3 実験区内概要

防鹿柵に隣接して対照区を設置した。柵内処理区および対照区には 9 個のサンプリング区画を設置した。各サンプリング区画は 12 個のサブプロットから成る。対照区に隣接して、糞塊法の調査区画を設置した。

Fig. 3. Layout of control and fenced plots in a site
Control plot was established adjacent to each enclosure. Nine quadrates for vegetation sampling, composed of 12 subplots were set in each fenced and control plot. Two plots for pellet group count were set adjacent to each control plot.

2)。防鹿柵の縦側面沿い 1m 外側には、横 5m × 縦 10m の対照区を設置した (図-3)。対照区、処理区ともにその内部には横 1m × 縦 3m のサンプリング区画を横 3 区画 × 縦 3 区画、合計 9 区画設置した。また、それぞれサンプリング区画の内部は 12 個の 0.5m × 0.5m のサブプロットに分割した。対照区に隣接して糞塊調査を行うための調査区画 (5m × 10m) を 2 区画設置した。

3. 2. 草本植物群落の刈取り

実験区の設定から半年後の 2003 年 10 月と、その 1 年後の 2004 年 10 月に、各実験区の処理区と対照区内のサンプリング区画において、そこに生育する草本植物群落の地上部の刈取りを行った。

各サンプリング区画内には 12 個のサブプロット (面積 0.25m²) が存在するが、草本植物群落の刈取りの際には、それぞれのサンプリング区画から 1 つのサブプロットをランダムに一つ選び、そのサブプロット内に生育する草本植物、ツル植物、シダ植物の地上部全てを剪定ばさみで地際から刈取った。刈取りしたサンプルは種別に分類した後、80℃で 48 時間乾燥させ、乾燥重量を測定した。種の同定の際には YASUDA and NAGAMASU (1995) を参考にした。

なお、2003 年 10 月の草本植物群落の刈取りの際には、上記の刈取りに加えて層別刈取法による刈取りも実施した。それぞれのサンプリング区画において、3 つのサブプロットをランダムに選び、地表から垂直方向に階層を

分け、層毎に植物体を刈取りした。各階層の厚さは、地表に接した最下層では10cmとしたが、その他の層では、25cmとした。層毎に刈取りされた植物体は刈取り後、同化器官と非同化器官に分別し、乾燥重量を測定した。

各サンプリング区画内の1個のサブプロットをサンプリング区画の代表値とし、そこで刈取りされた乾燥重量を群落現存量、種数を群落構成種数と定義した。従って、処理区と対照区はそれぞれ、9個の群落現存量もしくは群落構成種数の値をもつ。

3. 3. 光環境の評価

実験区間の光環境の違いを評価するため、2003年9月中で曇天の日の中(10-15時)を選び、各実験区の地上高2m地点における相対光量子束密度の測定を行った。処理区および対照区の周囲から約1mの地点で地上高2mに測定器を設置してPPFD値を測定した。同時に周辺の開放地において地上高2mのPPFD値を測定し、相対光量子束密度(rPPFD)を算出した。各処理区と対照区においてはそれぞれ6地点ずつ計12地点で測定を行った。

次に、実験区内の処理区と対照区に生育する植物群落内の、光をめぐる地上部植物体の種間競争を評価するために、同化器官の現存量の垂直分布を測定した。この垂直分布を得るために2003年10月における層別刈取のデータを用いた。

3. 4. シカによる利用頻度の評価

各実験区におけるシカの利用頻度の評価をするために糞塊法を用いた。調査は2003年の7/20-8/4, 9/17-10/2, 10/29-11/13と、2004年6/1-16(それぞれ15日間ずつ)に各実験区内の対照区に隣接して設定された2つの調査区画(5×10m)で行った(図-3)。各調査期間の初日に、調査区画内にある全てのシカの糞を取り除いた。その後定期的に、調査区画内で新たに発見された糞塊の数を数えた。糞塊の定義は10粒以上の糞粒の塊とした。糞の分解速度は季節によって異なることが知られている(岩本・坂田2000)。そのため2003年7-8月期と2004年6月期は3日おきに5回、2003年9-10月期は5日おきに3回、10-11月期は15日間放置して糞塊数を数えた。利用頻度の比較は各調査期間(15日間)中に新たに発見されたのべ糞塊数によって行なった。

なお、実験区間の利用頻度を比較するにあたって、防鹿柵の設置から第1回刈取り(2003年10月)までの利用頻度は、2003年7-8月期と9-10月期のデータの平均値によって評価した。第1回刈取り調査から第2回刈取り調査(2004年10月)までの利用頻度は2003年10-11月期と2004年6月期のデータの平均値によって評価した。

3. 5. 統計的処理

群落全体の現存量(群落現存量)や群落構成種数が柵内外で異なるのかを判断するために、Mann-WhitneyのU検定を用いた。1光条件ごとに4処理区ずつあり、各処理区に9つずつのサブプロットがあるので、柵内(柵外)は36個の繰り返しである。光環境が、閉鎖林冠下に設置された実験区群と開放地に設置された実験区群で異なるのかを明らかにするために、相対光量子束密度の違いをMann-WhitneyのU検定を用いて検定した。シカの利用頻度が閉鎖林冠下と開放地で異なるかどうかを明らかにするために、糞塊数の違いをMann-WhitneyのU検定を用いて検定した。以上の統計解析にはR.2.6.0(R Development Core Team, 2007)を用いた。P値が0.05以下の時、有意な差があるとみなした。

4. 結果

4. 1. 防鹿柵内外の群落現存量

2003年5月の防鹿柵設置時には、いずれの実験区においても柵内外の植生に目立った違いは見られなかった。実験開始半年後の2003年10月時点では、閉鎖林冠下において、柵内外で有意な差は認められなかった。しかし、開放地においては柵外に比べ柵内で有意に現存量が大きかった(図-4: $p < 0.001$)。

実験開始1年半後の2004年10月には、閉鎖林冠下においても開放地においても柵外に比べ柵内で有意に現存量が大きかった(閉鎖林冠下: $p < 0.001$, 開放地: $p < 0.001$)。

各実験区において現存量が多かった種は、2004年の時点で、柵内において、CL1ではミヤマカタバミ *Oxalis griffithii* (現存量比43%, サブプロット出現頻度9/9), CL2ではナガバヤブマオ *Boehmeria sieboldiana* (現存量比41%, サブプロット出現頻度4/9), CL3ではチマキザサ *Sasa palmata* (現存量比41%, サブプロット出現頻度3/9), CL4ではミヤマタニソバ *Persicaria debilis* (現存量

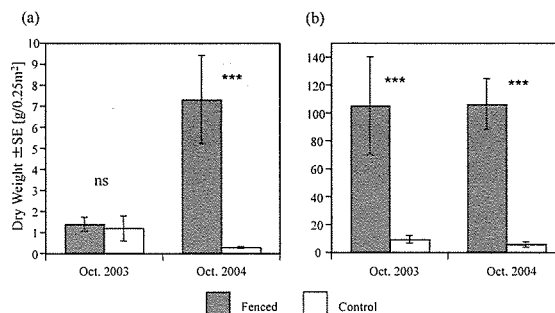


図-4 柵内外における群落現存量 (a) 閉鎖林冠下の実験区 (b) 開放地の実験区
Fig.4 Community biomass in the fenced/control plots (a) plots under closed canopy (b) plots in open sites

比 35%, サブプロット出現頻度 4/9), OP1 ではナガバヤブマオ (現存量比 85%, サブプロット出現頻度 8/9), OP2 や OP3 ではアシウアザミ *Cirsium ashuense* (OP2: 現存量比 46%; サブプロット出現頻度 2/9, OP3: 現存量比 39%; サブプロット出現頻度 3/9) やイタドリ *Reynoutria japonica* (OP2: 現存量比 33%; サブプロット出現頻度 7/9, OP3: 現存量比 18%; サブプロット出現頻度 8/9), OP4 ではミゾソバ *Persicaria thunbergii* (現存量比 89%, サブプロット出現頻度 9/9) であった (附表). 一方, 柵外においては CL1-4 ではミヤマカタバミ (CL1: 現存量比 84%; サブプロット出現頻度 9/9, CL2: 現存量比 36%; サブプロット出現頻度 7/9, CL3: 現存量比 52%; サブプロット出現頻度 9/9, CL4: 現存量比 54%; サブプロット出現頻度 9/9), OP1-3 ではトリカブト属 *Aconitum* sp (OP1: 現存量比 87%; サブプロット出現頻度 1/9, OP2: 現存量比 77%; サブプロット出現頻度 3/9, OP3: 現存量比 83%; サブプロット出現頻度 3/9), OP4 ではリョウメンシダ *Arachniodes standishii* (現存量比 32%, サブプロット出

現頻度 3/9) やイグサ *Juncus effuses* (現存量比 31%, サブプロット出現頻度 2/9) の現存量が多かった.

4. 2. 防鹿柵内外の群落構成種数

2003 年 10 月時点では閉鎖林冠下と開放地のいずれも柵内外において群落構成種数に有意な差は認められな

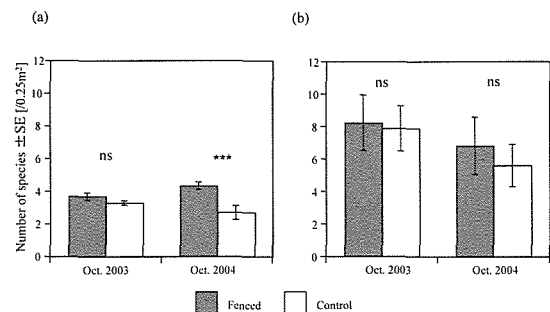


図-5 柵内外における群落構成種数 (a) 閉鎖林冠下の実験区 (b) 開放地の実験区
Fig.5 Species richness of in the fenced/control plots (a) plots under closed canopy (b) plots in open sites

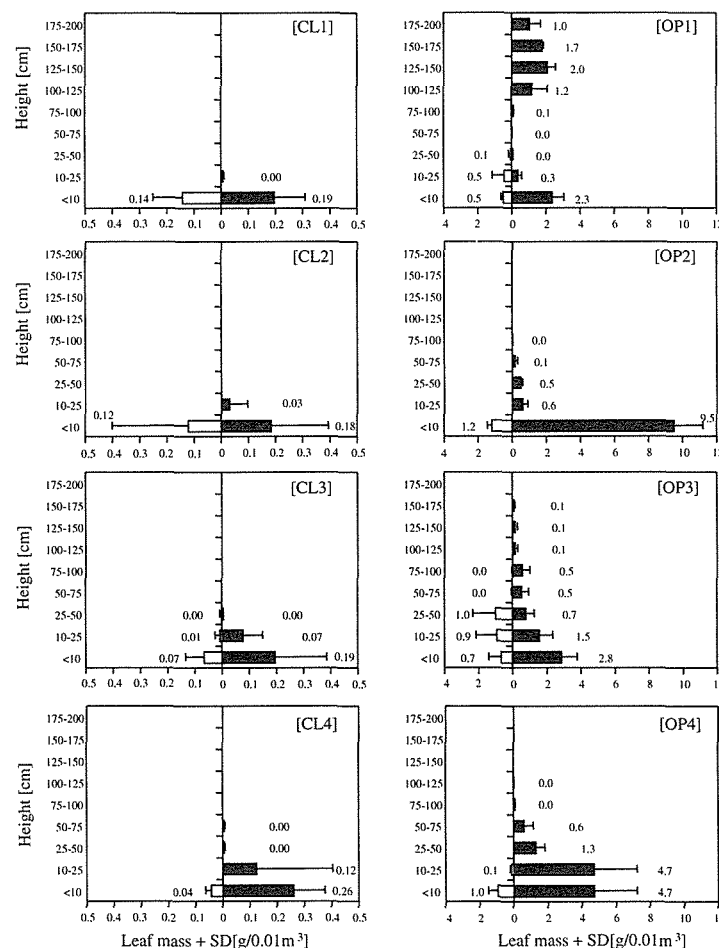


図-6 群落内の階層別葉量

□は対照区の葉量, ■は柵内処理区の葉量を表している. 数値は各高さでの平均値を示している. 0.00 は 0 以上であることを示している.

Fig.6 Vertical distribution of leaf biomass in each fenced and control plot

□ represents leaf biomass in a control plot, and ■ represents leaf biomass in a fenced plot. The values show the mean of each height. The value 0.00 shows > 0.

った (図-5). 2004 年 10 月時点において, 閉鎖林冠下では柵内の方が柵外に比べて有意に群落構成種数が多かった ($p < 0.001$). 一方, 開放地においては柵内外の種数に有意な差は認められなかった.

4. 3. 群落内の葉量の階層構造

2003 年 10 月の層別刈取における群落内葉量の階層構造は図-6 に示すようになった. 開放地の実験区において, 柵内では上層部にも葉が多く分布していたが, 柵外では上層部には葉がほとんど分布していなかった. 閉鎖林冠下の実験区では, 柵内外いずれにおいても上層部にほとんど葉は分布していなかった.

4. 4. 光環境の評価

各実験区で測定した地上 2m における相対光量子束密度の平均値は図-7 のようになった. 閉鎖林冠下と比較すると, 開放地の実験区群の相対光量子束密度は有意に高かった ($p < 0.001$).

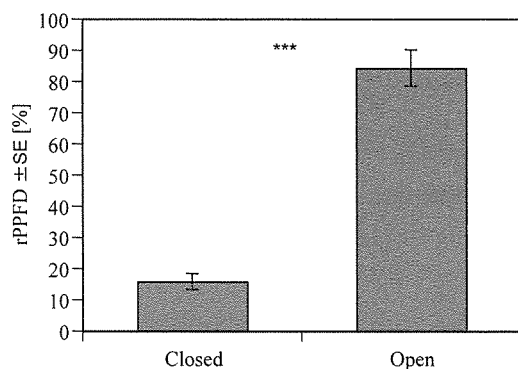


図-7 地上 2m における平均相対光量子束密度
Fig.7 Mean rPPFD value at 2m from the ground level

4. 5. シカによる実験区の利用頻度

2003 年 7 - 8 月期と 9 月 - 10 月期のそれぞれ 15 日間に各実験区で見つかったのべ糞塊数の平均値, および 2003 年 10 月 - 11 月期と 2004 年 6 月期のそれぞれ 15 日間に各実験区で見つかったのべ糞塊数の平均値は図-8 に示すとおりである. 閉鎖林冠下と開放地の実験区群間でいずれの期間も有意な差は認められなかった.

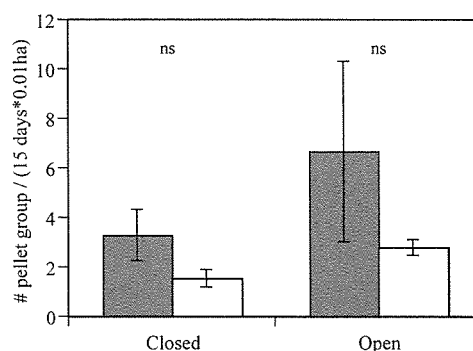


図-8 15 日間に追加された平均糞塊数
■は柵設置～1 回目刈取りの期間に行った 2 回の糞塊調査 (2003. 7/20-8/4, 9/17-10/2) の平均糞塊数である. □は 1 回目刈取り～2 回目刈取りの期間に行った 2 回の糞塊調査 (2003. 10/29-11/13, 2004. 6/1-6/16) の平均糞塊数である.

Fig.8 Mean number of pellet group collected in 15 days

■ shows the mean number of pellet group collected in two pellet group counts (2003. 7/20-8/4 & 9/17-10/2). □ shows the mean number of pellet group (2003. 10/29-11/13 & 2004. 6/1-6/16).

5. 考察

5. 1. 群落現存量に対する防鹿柵の効果

一般に群落生産量は, その群落が成立している立地の光環境に強く依存することが知られている (沼田 1969). 例えば, 北アメリカのミネソタ州中部において発達段階の異なる地上植生の群落純生産量を比較した研究では, 森林下層の群落生産量は草原の 1/10 以下と見積もられている (BRAY 1962). 本研究において, 開放地の実験区は林冠閉鎖下の実験区に比べて, 草本群落上の相対光量子束密度は有意に高かった (図-7). このような立地の光環境条件の違いを反映して, 群落現存量に対する防鹿柵設置の効果は閉鎖林冠下と開放地の実験区群間で大きく異なった. 実験開始時の 2003 年 5 月時点における各実験区の柵内の群落現存量はデータを採取しておらず不明であるが, 視覚的には 2003 年 10 月時点における柵外の群落と大きく異なることがなかった. したがって, 2003 年 5 月時点での柵内の群落現存量は 2003 年 10 月時点の柵外の群落現存量と同程度であると推察される. 2003 年 10 月時点における各実験区の柵内外の群落現存量を比較すると, 開放地では柵内の群落現存量が柵外より有意に大きくなった (図-4). 一方, 閉鎖林冠下では柵内外の群落現存量に有意な差は認められなかった. このことから, 開放地においては実験初年度から柵設置によって群落現存量の増加が生じたものと思われるが, 閉鎖林冠下では柵設置による群落現存量の増加が顕著でなかったものと推察される. 閉鎖林冠下では, 翌年になって柵内の群落現存量が柵外に比べて有意に大きくなった. つまり, 開放地より 1 年遅れてようやく実験区で柵内の群落現存量

が柵外より大きくなったといえる。

このような立地の光環境の違いによって、群落現存量の増加に防鹿柵の効果の差が現れることは他の研究でも報告されている。北海道環境科学研究センター (1997) も防鹿柵の効果を検討した結果、草地では群落現存量の増加が早い、林冠閉鎖した森林の下層では群落現存量の増加には2年かかったと報告している。群落現存量の増加という点での防鹿柵設置の効果の大きさは、立地の光環境条件によって大きく左右されるのであろう。草地と林冠閉鎖下の森林の下層という異なる生態系ではなく、森林下層という同一生態系内であっても、光環境の条件が異なれば群落現存量の増加に影響がでることを示した点で、本研究は、より光環境と防鹿柵設置の効果を明瞭に示せたといえるだろう。

5. 2. 群落構成種数に対する防鹿柵の影響

2003年10月時点では群落構成種数に対する防鹿柵の影響は開放地・閉鎖林冠下のいずれにおいても認められなかった。2004年10月には閉鎖林冠下において柵内の群落構成種数が柵外より有意に多くなった。この理由は柵外で群落構成種数が前年度に比べて減少するとともに、柵内において群落構成種数が増加したことに起因すると考えられる。一方、開放地では柵内外の群落構成種数に有意な差は認められなかった。2003年と2004年で柵内外ともに群落構成種数が減少したことに起因するのだろう。一般に、群落構造の発達にともなう群落内部での光環境の急激な悪化は、成長が遅い種や被陰耐性の低い種の生存率を大幅に低下させる (TILMAN 1993)。開放地の柵内における群落構成種数の減少は、このような光をめぐる群落内の種間競争の結果、成長の遅い種や被陰耐性の低い種が淘汰されたためである可能性がある。たとえば、OP4の柵内では群落構造の発達と群落下層での葉密度の増加が認められた (図-6)。OP4におけるこのような群落構造の変化は、ミゾソバの優占の影響が大きいであろう。GRIME (2001) によると、最高丈、横への広がり、生産量、リターの蓄積が大きい種は種間競争に強く、そのような種は群落内で優占するに従い群落内種数を減少させるという。ミゾソバは約100cmの位置にまで葉をつけ、地下ではランナーが広がり、枝分かれした匍匐型の成長をする (沼田・吉沢 1978)。OP4においてはミゾソバが群落上層まで成長したうえ、ランナーで広がったラメット群によって群落を面状に被覆した。その結果、スゲ属 *Carex* sp やアシウアザミ *Cirsium ashiiense* などの群落下層に生育していた種は、大きな被陰ストレスを受け、繁殖の成功が妨げられたり、翌年発芽するための栄養貯蓄が妨げられた可能性がある。他の開放地においては、生

育型が直立型で草丈が大きくなる多年生草本の優占が見られた。OP1ではナガバヤブマオが優占しており、OP2やOP3ではイタドリが優占していた。また、OP4と同様に群落構造の発達と群落下層での葉密度の増加が認められた (図-6)。したがって、これらの実験区において光をめぐる種間競争の激化により、群落構成種が減少する傾向になったものと思われる。HILL *et al.* (1992) がヒツジによる被食からの回復過程を研究した際に、その時間的変化がもとの植生に依存していると結論付けたように、光資源が豊富な立地における防鹿柵設置後の群落構成種数の変化には、一部の競争種が強い影響を及ぼすことがあるとともに、その影響はその種の生育型によって決定されることが示唆された。

閉鎖林冠下や開放地の柵外で群落構成種数が減少した要因としては上記のような一部の種の優占によるものだと考えにくい。たとえば、OP2ではトリカブト属 *Aconitum* sp が、OP4ではイグサ *Juncus effuses* とリョウメンシダ *Arachniodes standishii* が、現存量の大きな割合を占めていたが、これらの種は局所的に存在していた。柵外の種の減少は、それぞれの年の利用頻度ではなく、長期にわたる高い被食圧蓄積の結果の局所絶滅を示しているのかもしれない。

6. 結論

防鹿柵は群落の現存量を維持する目的では光環境に関わらず有効であると考えられる。ただし、開放地と比べて閉鎖林冠下では柵の効果が現れるのに時間がかかることが示唆された。一方、草本群落の種数を維持するという観点からは、光環境の違いにより異なる反応が見られた。閉鎖林冠下では防鹿柵は群落構成種数の低下を防ぐ効果が見られたが、開放地において柵は群落構成種数に有意な効果を与えなかった。開放地においては、優占種の生育型によって群落内の相対光量子束密度が著しく低下し、植物種間の競争によって種数が減少した可能性もあり、今後のさらなる研究が必要である。

7. 謝辞

本研究を進めるにあたっては京都大学大学院農学研究科森林生物学研究室 菊沢喜八郎前教授、山崎理正助教はじめ、芦生研究林の皆様、研究室の皆様には多大なご協力とご助言をいただきました。また論文の執筆にあたっては藤木大介様、井上みずき様、吉川徹朗様に変えてご協力いただきました。ここに心よりお礼申し上げます。

引用文献

- 1) Bowers, M.A. (1993) Influence of herbivorous mammals on an old-field plant community: years 1-4 after disturbance. OIKOS. 67: 129-141
- 2) Bowers, M.A. (1997) Influence of deer and other factors on an old-field plant community; an eight-year exclosure study. In The science of overabundance: deer ecology and population management. McShea, W.J., Underwood, H.B. and Rappole, J.H. (eds.), 402pp, Smithsonian Institution Press, Washington D.C., 310-326.
- 3) Bray, J.R. (1962) The primary productivity of vegetation in central Minnesota, U.S.A and its relationship to chlorophyll content and albedo. Die Stoffproduktion des Pflanzendecke p102.
- 4) Castleberry, S.B., Ford, W.M., Millar, K.V. and Smith, W.P. (2000) Influences of herbivory and canopy opening size on forest regeneration in a southern bottomland hardwood forest. Forest Ecology and Management. 131: 57-64.
- 5) 福田淳子・高柳敦 (2008) 京都府の多雪地におけるニホンジカ *Cervus nippon Temminck* によるハイイヌガヤ *Cephalotaxus harringtonia var. nana* の採食にみられる積雪の影響. 森林研究 77「ニホンジカの森林生態系へのインパクト - 芦生研究林」特集
- 6) Gill, R.M.A. and Beardall, V. (2001) The impact of deer on woodlands: the effects of browsing and seed dispersal on vegetation structure and composition. Forestry. 74 (3): 209-218.
- 7) Grime, J. P. (2001) Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. 417pp, Wiley, Chichester.
- 8) Hill, M.O., Evans, D. F. and Bell, S. A. (1992) Long-term effects of excluding sheep from hill pastures in North Wales. Journal of Ecology. 80 (1): 1-13.
- 9) 北海道環境科学研究センター (1997) ヒグマ・エゾシカ生息実態調査報告書Ⅲ.
- 10) 岩本俊孝・坂田拓司 (2000) 糞粒法によるシカ密度推定式の改良. 哺乳類科学. 40 (1): 11-17
- 11) 環境省自然環境局 近畿地区自然保護事務所 (2001) 大台ヶ原ニホンジカ保護管理計画.
- 12) Kato, M. and Okuyama, Y. (2004) Changes in the biodiversity of a deciduous forest ecosystem caused by an increase in the Sika deer population at Ashiu, Japan. Contr. Biol. Lab. Kyoto Univ. 29: 437-448.
- 13) 京都大学フィールド科学教育研究センター (2007) 演習林気象報告 第14回. 23pp.
- 14) Mitchell, F.J.G. and Kirby, K.J. (1990) The impact of large herbivores on the conservation of semi-natural woods in the British uplands. Forestry. 63 (4): 333-354.
- 15) Morecroft, M.D., Taylor, M.E., Ellwood, S.A. and Quinn, S.A. (2001) Impacts of deer herbivory on ground vegetation at Wytham Woods, central England. Forestry. 74 (3): 251-257.
- 16) 沼田真 (1969) 植物生態学. 286pp, 朝倉書店, 東京.
- 17) 沼田真・吉沢長人 (1978) 日本原色雑草図鑑 新版改訂. 414pp, 全国農村教育協会, 東京.
- 18) Olff, H. and Ritchie, M.E. (1998) Effects of herbivores on grassland plant diversity. Trends in Ecology and Evolution. 13 (7): 261-265.
- 19) Relva, M.A. and Veblen, T.T. (1998) Impacts of introduced large herbivores on *Austrocedrus chilensis* forests in northern Patagonia, Argentina. Forest Ecology and Management. 108: 27-40.
- 20) 田中由紀 (2004) ニホンジカの採食によるチマキザサ (*Sasa palmata*) 群落の衰退に関する研究. 修士論文 京都大学大学院農学研究科
- 21) 田中由紀・高槻成紀・高柳敦 (2008) 芦生研究林におけるニホンジカ (*Cervus nippon*) の採食によるチマキザサ (*Sasa palmata*) 群落の衰退について. 森林研究 77「ニホンジカの森林生態系へのインパクト - 芦生研究林」特集
- 22) Tilman, D. (1993) Species richness of experimental productivity gradients: How important is colonization limitation? Ecology. 74 (8): 2179-2191.
- 23) Yasuda, S. and Nagamasu, H. (1995) Flora of Ashiu, Japan. Contributions from the Biological Laboratory, Kyoto University. 28: 367-486.

(2008年6月30日受理)

附表 各実験区の柵内外に出現した植物種

Species		CL1				CL2				CL3				CL4			
		Fenced		Control		Fenced		Control		Fenced		Control		Fenced		Control	
		03	04	03	04	03	04	03	04	03	04	03	04	03	04	03	04
1 <i>Pilea mongolica</i>	アオミズ																
2 <i>Boehmeria tricuspis</i>	アカソ																
3 <i>Rubia akane</i>	アカネ																
4 <i>Salvia glabrescens</i>	アキギリ																
5 <i>Akebia quinata</i>	アケビ																
6 <i>Cirsium ashiiense</i>	アシウアザミ																
7 <i>Gynostemma pentaphyllum</i>	アマチャヅル																
8 <i>Juncus effusus</i>	イグサ																
9 <i>Reynoutria japonica</i>	イタドリ																
10 <i>Poa sphondyliodes</i>	イチゴツナギ																
11 <i>Clinopodium micranthum</i>	イストウバナ																
12 <i>Schizophragma hydrangeoides</i>	イワガラミ																
13 <i>Acystopteris japonica</i>	ウスヒメワラビ																
14 <i>Sanicula chinensis</i>	ウマノミツバ																
15 <i>Viola kusanoana</i>	オオタチツボスミレ																
16 <i>Dryopteris crassirhizoma</i>	オンダ																
17 <i>Glechoma hederacea</i> var. <i>grandis</i>	カキドオシ																
18 <i>Carpesium divaricatum</i>	ガンクビソウ																
19 <i>Compositae</i> sp	キク科*																
20 <i>Trigonotis peduncularis</i>	キュウリグサ																
21 <i>Ajuga decumbens</i>	キランソウ																
22 <i>Agrimonia pilosa</i> var. <i>japonica</i>	キンミズヒキ																
23 <i>Galium japonicum</i>	ククルマムグラ																
24 <i>Lysimachia japonica</i>	コナスビ																
25 <i>Rubus pectinellus</i>	コバノフユイチゴ																
26 <i>Mazus miquelii</i>	サギゴケ																
27 <i>Stellaria diversiflora</i>	サワハコベ																
28 <i>Smilax riparia</i> var. <i>ussuriensis</i>	シオデ																
29 <i>Zoysia japonica</i>	シバ																
30 <i>Polystichum tripterom</i>	ジューモンジシダ																
31 <i>Equisetum arvense</i>	スギナ																
32 <i>Carex</i> sp	スゲ属																
33 <i>Miscanthus sinensis</i>	ススキ																
34 <i>Viola vaginata</i>	スミレサイシン																
35 <i>Chamaele decumbens</i>	セントウソウ																
36 <i>Geum japonicum</i>	ダイコンソウ																
37 <i>Peracarpa carnososa</i>	タニギキョウ																
38 <i>Cardamine flexuosa</i> var. <i>flexuosa</i>	タネツケバナ																
39 <i>Disporum smilacinum</i>	チゴユリ																
40 <i>Opismenus undulatifolius</i> var. <i>undulatifolius</i>	チヂミザサ																
41 <i>Hydrocotyle sibthorpioides</i>	チドメグサ																
42 <i>Sasa palmata</i>	チマキザサ																
43 <i>Parthenocissus tricuspidata</i>	ツタ																
44 <i>Rhus ambigua</i>	ツタウルシ																
45 <i>Viola verecunda</i>	ツボスミレ																
46 <i>Impatiens textori</i>	ツリフネソウ																
47 <i>Scutellaria muramatsui</i>	デフノタツナミソウ																
48 <i>Aconitum</i> sp	トリカブト属																
49 <i>Boehmeria sieboldiana</i>	ナガバヤブマオ																
50 <i>Aster ageratides</i> var. <i>ovatus</i>	ノコンギク																
51 <i>Hydrocotyle maritima</i>	ノチドメ																
52 <i>Adenocaulon imalaicum</i>	ノブキ																
53 <i>Stellaria alsine</i>	ノミノフスマ																
54 <i>Persicaria yokusaiana</i>	ハナタデ																
55 <i>Bistorta tenuicaulis</i>	ハルルトラノオ																
56 <i>Clematis japonica</i>	ハンショウヅル																
57 <i>Petasites japonicus</i>	フキ																
58 <i>Duchesnea chrysantha</i>	ヘビイチゴ																
59 <i>Chrysosplenium fauriei</i> var. <i>fauriei</i>	ホクリクネコノメ																
60 <i>Circaea mollis</i>	ミズタマソウ																
61 <i>Antenopron filiforme</i>	ミズヒキ																
62 <i>Persicaria thunbergii</i>	ミゾソバ																
63 <i>Cerastium holosteoides</i>	ミミナグサ																
64 <i>Oxalis griffithii</i>	ミヤマカタハミ																
65 <i>Persicaria debilis</i>	ミヤマタニソバ																
66 <i>Laportea bulbifera</i>	ムカゴイラクサ																
67 <i>Torilis japonica</i>	ヤブジラミ																
68 <i>Carpesium abrotanoides</i>	ヤブタバコ																
69 <i>Elatostema laetevirens</i>	ヤマトキホコリ																
70 <i>Chrysosplenium japonicum</i>	ヤマネコノメソウ																
71 <i>Dioscorea japonica</i>	ヤマノイモ																
72 <i>Synurus palmatopinnatifidus</i> var. <i>indivisus</i>	ヤマボクチ																
73 <i>Pilea japonica</i>	ヤマミズ																
74 <i>Galium trachyspermum</i>	ヨツバムグラ																
75 <i>Artemisia princeps</i>	ヨモギ																
76 <i>Arachniodes standishii</i>	リョウメンシダ																
77 sp 1	sp1																
78 sp 5	sp5																
79 sp 23	sp23																
80 sp 25	sp25																
81 sp 26	sp26																
82 sp 39	sp39																

Scientific name	Japanese name	OP1				OP2				OP3				OP4			
		Fenced		Control		Fenced		Control		Fenced		Control		Fenced		Control	
		03	04	03	04	03	04	03	04	03	04	03	04	03	04	03	04
1 <i>Pilea mongolica</i>	アオミズ	2.26	0.10	0.33	0.05	2.79	0.87							0.59		2.96	0.08
2 <i>Boehmeria tricuspidis</i>	アカソ									121							
3 <i>Rubia akane</i>	アカネ	0.95		0.04													
4 <i>Salvia glabrescens</i>	アキギリ																
5 <i>Akebia quinata</i>	アケビ	5.37	14.1														
6 <i>Cirsium ashiiense</i>	アシウアザミ	8.22	41.4	0.71		16.5	459	1.92	0.03	17.2	372	0.32	+	0.05		0.10	1.50
7 <i>Gynostemma pentaphyllum</i>	アマチャヅル					12.4	9.99	0.23		0.72		0.39	0.55				
8 <i>Juncus effusus</i>	イグサ	0.76		0.39	0.41	4.49		5.45	1.74								3.44
9 <i>Reynoutria japonica</i>	イタドリ	2.62	20.1	0.25	0.04	143	329	3.81	0.32	31.2	172	1.19	0.16		0.96	0.09	
10 <i>Poa sphondyliodes</i>	イチゴツナギ		1.41		0.03	0.44	4.25		6.40					0.63			0.36
11 <i>Clinopodium micranthum</i>	イヌトウバナ		1.20				3.82			2.13	3.38						
12 <i>Schizophragma hydrangeoides</i>	イワガラミ				0.02			0.06	0.06			0.08	0.31			0.12	0.48
13 <i>Acystopteris japonica</i>	ウスヒメワラビ		1.41														
14 <i>Sanicula chinensis</i>	ウマノミツバ	0.09	0.92			1.41	1.01										
15 <i>Viola kusanoana</i>	オオタチツボスミレ	21.9	9.93	0.37	0.09	13.2	6.19	0.47	0.35	7.84	26.7	0.37	0.50				
16 <i>Dryopteris crassirhizoma</i>	オシダ					0.33	0.56				17.9						
17 <i>Glechoma hederacea</i> var. <i>grandis</i>	カキドオシ	0.68	3.06	0.09		6.70	14.5	0.05	0.15								
18 <i>Carpesium divaricatum</i>	ガンクビソウ																
19 <i>Compositae</i> sp	キク科*																
20 <i>Trigonotis peduncularis</i>	キュウリグサ							0.16									
21 <i>Ajuga decumbens</i>	キランソウ															0.04	
22 <i>Agrimonia pilosa</i> var. <i>japonica</i>	キンミズヒキ											1.49					
23 <i>Galium japonicum</i>	クルマムグラ											0.01					
24 <i>Lysimachia japonica</i>	コナスビ				0.03		+										
25 <i>Rubus pectinellus</i>	コバノフユイチゴ																
26 <i>Mazus miquelii</i>	サギゴケ	25.5	31.8	3.57	1.24	97.4	4.71	3.15	0.82	31.0	12.6	0.46	0.50				
27 <i>Stellaria diversiflora</i>	サワハコベ					+											
28 <i>Smilax riparia</i> var. <i>ussuriensis</i>	シオデ						0.69			0.80	7.32	0.02					
29 <i>Zoysia japonica</i>	シバ																0.55
30 <i>Polystichum tripteris</i>	ジュウモンジンダ									21.0	38.7	35.7	1.60				
31 <i>Equisetum arvense</i>	スギナ					0.07		0.64	0.37							0.03	0.17
32 <i>Carex</i> sp	スゲ属	2.92	18.3	0.50	0.10	41.0	40.3	5.27	0.62	0.04	0.18	0.28		250	55.1	38.5	0.56
33 <i>Miscanthus sinensis</i>	ススキ						0.65		1.83								
34 <i>Viola vaginata</i>	スマレサイシン											0.28					
35 <i>Chamaele decumbens</i>	セントウソウ																
36 <i>Geum japonicum</i>	ダイコンソウ		1.28	0.24	0.07	0.19	3.85	0.27	0.05	0.88	2.44						
37 <i>Pericarpa carnosus</i>	タニギキョウ			0.55			+	0.06	0.17			0.13	0.05			+	0.01
38 <i>Cardamine flexuosa</i> var. <i>flexuosa</i>	タネツケバナ				0.82			0.06	1.00								
39 <i>Disporum smilacinum</i>	チゴユリ	0.05								0.04	0.05						
40 <i>Oplismenus undulatifolius</i> var. <i>undulatifolius</i>	チヂミザサ																
41 <i>Hydrocotyle sibthorpioides</i>	チドメグサ							0.03		1.21							
42 <i>Sasa palmata</i>	チマキザサ																
43 <i>Parthenocissus tricuspidata</i>	ツタ	0.04		0.02				0.08									
44 <i>Rhus ambigua</i>	ツタウルシ					0.32											
45 <i>Viola verecunda</i>	ツボスミレ	32.4	46.3	0.38	0.14	6.26	15.6	0.16	+	11.0	33.8	0.10					
46 <i>Impatiens textori</i>	ツリフネソウ											17.5					
47 <i>Scutellaria muramatsu</i>	デウノツツナミソウ																
48 <i>Aconitum</i> sp	トリカブト属	18.2		1.26	37.8				72.7	45.0		50.4	26.3				
49 <i>Boehmeria sieboldiana</i>	ナガバヤブマオ	1700	1119	125	0.70	1.37	49.0	1.79									
50 <i>Aster ageratides</i> var. <i>ovatus</i>	ノコンギク					0.31	7.86										
51 <i>Hydrocotyle maritima</i>	ノチドメ																
52 <i>Adenocaulon imalaicum</i>	ノブキ																
53 <i>Stellaria alsine</i>	ノミノフスマ				0.02	2.28	+	1.78	3.00							0.11	0.09
54 <i>Persicaria yokusaiana</i>	ハナタデ																
55 <i>Bistorta tenuicaulis</i>	ハルトラノオ							0.03									
56 <i>Clematis japonica</i>	ハンショウヅル									14.6	25.1	0.43					
57 <i>Petasites japonicus</i>	フキ		0.04	+		8.48	0.08	0.10		2.50				0.04		0.14	
58 <i>Duchesnea chrysantha</i>	ヘビイチゴ	0.34		0.96	0.73	4.01	0.46	1.76									
59 <i>Chrysosplenium fauriei</i> var. <i>fauriei</i>	ホクリクネコノメ																
60 <i>Circaea mollis</i>	ミズタマソウ											1.65					
61 <i>Antenopron filiforme</i>	ミズヒキ	0.08								4.83							
62 <i>Persicaria thunbergii</i>	ミゾソバ		0.20			97.0	4.25	0.04		62.5	0.13			681	467	3.46	
63 <i>Cerastium holosteoides</i>	ミミナグサ	0.13		1.12	0.77	0.10		2.39	4.16								
64 <i>Oxalis griffithii</i>	ミヤマカタバミ	0.08	0.25									1.21	+				
65 <i>Persicaria debilis</i>	ミヤマタニソバ																
66 <i>Laportea bulbifera</i>	ムカゴイラクサ	1.28	1.08							21.1	6.19	0.09		3.25		0.75	
67 <i>Torilis japonica</i>	ヤブジラミ	0.54		0.08		0.37		0.16									
68 <i>Carpesium abrotanoides</i>	ヤブタバコ									120							
69 <i>Elatostema laetevirens</i>	ヤマトキホコリ			0.17						0.87	0.11	0.11					
70 <i>Chrysosplenium japonicum</i>	ヤマネコノメソウ	0.16	0.02	0.23	0.13	0.13	0.02	0.54	0.28								
71 <i>Dioscorea japonica</i>	ヤマノイモ	0.62	0.76			0.68	15.1			1.30	5.3	0.10					
72 <i>Synurus palmatopinnatifidus</i> var. <i>indivisus</i>	ヤマボクチ											0.88					
73 <i>Pilea japonica</i>	ヤマミズ																
74 <i>Galium trachyspermum</i>	ヨツバムグラ					0.27	0.02	1.28	0.10								
75 <i>Artemisia princeps</i>	ヨモギ					4.85		+									
76 <i>Arachniodes standishii</i>	リョウメンシダ	2.71	4.85	0.04	0.03	17.8	20.7			93.8	92.4	1.29	0.37				3.54
77 sp 1	sp1																
78 sp 5	sp5								0.12				+				
79 sp 23	sp23																
80 sp 25	sp25									12.6							
81 sp 26	sp26	0.30															
82 sp 39	sp39			0.13													

* キク科植物はベニバナボロギクまたはダンドボロギクと考えられる。Compositae sp must be *Crassocephalum crepidioides* or *Erechtites hieracifolia*.

表中の数字は、9個のサブプロット内に存在した各種植物の乾燥重量の合計[g/2.25m²]である。「+」は0.01g未満であることを示す。

Each figure indicates the dry weight of each species [g/2.25m²]. + shows the dry weight <0.01g/2.25m².