

論文

ニホンジカが多雪地域の樹木個体群の更新過程・種多様性に及ぼす影響

阪口 翔太*・藤木 大介**・井上みずき***・山崎 理正*・福島慶太郎****・高柳 敦*

The effects of deer browsing on forest regeneration processes and diversity of tree communities in a mountainous region with heavy snowfall of Central Japan

Shota SAKAGUCHI*, Daisuke FUJIKI**, Mizuki INOUE***, Michimasa YAMASAKI*,
Keitaro FUKUSHIMA****, Atsushi TAKAYANAGI*

ニホンジカ（シカ）の過採食圧下にある日本海側針広混交林において、防鹿柵内外での樹木個体群構造の5年間の変化を調査した。調査地では地形に対応して樹木群集の組成が変化するため、尾根地形に発達するアシウスギ変群集と谷地形に成立するサワグルミ群集で調査を実施した。地上高130cm以上の個体の直径階分布は、アシウスギとブナにおいて柵内外ともに負の指数分布型を示し、調査期間を通じて大きな変化はなかった。それに対し、低木層（50-130cm）では、両方の群集において柵外で構成種数が減少した。この結果は、低木層に分布する高木性種の稚樹や低木性種が、シカの影響によって消失していることを示唆している。シカの採食が今後も継続した場合、アシウスギ変群集では、不嗜好性種であるアシウスギが単優占する種多様性の低い林分へと移行すると考えられる。一方で谷地形上のサワグルミ群集では、オオバサガラやテツカエドといった不嗜好性種から成る疎林へ移行する可能性がある。柵外での樹木群集の種多様性を維持するためには、森林内のシカの生息密度をさらに減少させる努力が必要であると考えられる。また、柵内は森林下層の稚樹の個体密度と種数が増加したが、再生してきた群集には攪乱依存的な樹種が多く含まれ、気候的極相下での群集組成とは異なっていた。シカという攪乱要因に対する樹木群集の回復可能性を評価するためには、柵内の過渡的な群集がどれほどの時間スケールで極相状態に近づいていくのか、もしくは復帰できないのかを、長期観測していくことが重要と考えられる。

キーワード：防鹿柵、生活史特性、針広混交林、老齢林、嗜好性

Population structure of tree and shrub species within cool-temperate forests under high impacts of sika deer, *Cervus nippon*, was investigated in- and outside a deer enclosure fence over a five year period, Ashiu, Kyoto, Central Japan. The fixed plots were established in the *Cryptomeria*-dominated stands at ridgetop sites and *Pterocarya*-dominated stands at streamside sites. Size class distribution of the dominant tree species, *Cryptomeria japonica* var. *radicans* and *Fagus crenata*, in the upper layer (> 130 cm in height) displayed negative exponential class distributions both in the fenced and control plots. On the other hand, in the tree sapling and shrub species layer (50-130 cm in height), it was observed that the number of tree species decreased in the controls, except for the non-preferred species *C. japonica* var. *radicans*. The result would be most likely caused by severe deer browsing on tree saplings and shrubs. If deer browsing continues to be a selective force against many preferred species in this area, the ridgetop stands are projected to be mono-dominated by the *C. japonica* var. *radicans*. In streamside areas, deer overabundance could lead to the formation of steppe type vegetation consisting of unpalatable ferns and graminoids with scattered non-preferred trees, *Pterostyrax hispida* and *Acer nipponicum*. Deer enclosures such as a deer fence is shown to be effective in increasing plant species richness and stem density of tree species in the lower layer. However, the regenerated community within the deer fences differed from climatic climax vegetation of this area by the high abundance of disturbance-dependent species. In order to examine whether climax understory community can fully recover after deer exclusion, it is necessary to continue monitoring the future vegetation changes in the enclosures. Overall, this study shows the paramount importance of controlling the density of deer population in Central Japan to maintain the mixed diverse conifer-broadleaf forest stands that are still characteristic of this area.

Key words: Deer fence, Life-history trait, Mixed conifer-broadleaf forest, Old-growth forest, Species preference

* 京都大学大学院 農学研究科 森林科学専攻

** 兵庫県立大学自然・環境科学研究所 / 兵庫県森林動物研究センター

*** 秋田県立大学 生物資源科学部 生物環境科学科

**** 京都大学 フィールド科学教育研究センター

* Graduate School of Agriculture, Division of Forest and Biomaterials Science, Kyoto University

** Institute of Natural and Environmental Sciences, University of Hyogo / Wildlife Management Research Center, Hyogo Prefecture

*** Faculty of Bioresource Sciences, Department of Biological Environment, Akita Prefectural University

**** Field Science Education and Research Center, Kyoto University

1. はじめに

近年、日本各地でニホンジカ *Cervus nippon* Temminck (以下、シカ) の個体群が増加したことで、森林植生に過剰な影響が及んでいる (Takatsuki, 2009). 十分な面積をもつ分布好適地に分布する健全な樹木個体群では、幼齢の個体の頻度が最も高くなり、高齢の階級になるに従って頻度が減少するという、負の指数分布型の個体群構造を呈するのが通常である (Rubin et al., 2006). それに対して、シカの採食によって樹木個体群の更新が阻害されている状況では、その影響が個体群構造にまで反映されると予想される。実際、シカの嗜好性の高い樹種では、シカの高い採食圧が持続した場合に幼齢の個体の頻度が減少し、一山型の個体群構造へと変化することが知られている (Takatsuki and Gorai, 1994; 藤木ら, 2006). 一方、シカの嗜好性が低い種では更新が順次行われるため、負の指数分布型の個体群構造が維持される。シカの過採食圧が継続した地域では、不嗜好性樹種が更新に成功し、それまで林冠を構成していた樹種にとって代わり始めている例 (二ノ宮・古林, 2004) や、樹木個体群が崩壊して草原植生へと遷移している例 (Takatsuki and Gorai, 1994; Ando et al., 2006) などが報告されている。こうした森林環境の変化は、多様な樹木群集によって育まれている生物群集の多様性を連鎖的に低下させるほか、生態系機能にまで影響が波及する恐れをはらんでいる。したがって、シカの過採食圧がかかっている林分における樹木群集組成の変化を予測し、適切に管理するためには、群集を構成する各樹種に対するシカの嗜好性と、群集の種構成を把握することが第一に必要となる。

これまで、シカによる森林植生への影響が顕在化していたのは、主として冬季の積雪の少ない日本列島の太平洋地域であり、そうした森林植生において「シカ-植物群集相互作用」研究が展開されてきた歴史がある (藤木・高柳, 2008). 一般に、シカは積雪に対して脆弱であり、およそ 50cm 以上の積雪がある環境では、行動に支障をきたすことが知られている (Takatsuki, 1992). よって、多雪を経験する日本海側地域はシカにとっての分布不適地として従来考えられてきた。しかしながら、冬季積雪量の減少や、厳冬期にも凍結しない河川環境を行動圏として利用することによって、多雪地域の森林にまでシカが急速に分布を拡大していると考えられている (李ら, 1996; 田中ら, 2008; 藤木ら, 2011). 例えば近年、近畿地方北部の多雪地域においては、シカの分布域が京都府北部から滋賀県・福井県北部へと拡大していることが報告されている (Tsujino et al., 2010). これらの地域の山地帯には、ブナ *Fagus crenata* を交える冷温帯性の森林植

生が発達するが、その植物群集の組成は太平洋側地域との間で大きく分化している。したがって、太平洋側地域で蓄積されてきた、シカの過採食圧による樹木群集の改変プロセス並びに帰結に関する知見を、そのまま日本海側地域に適用することは困難である。また一般に、同じ地域内においても、樹木群集の種組成が地形依存的であることを考慮すれば、複数の立地条件においてシカが樹木群集に及ぼす影響を予測することが重要である。

森林植生に及ぼすシカの影響を検出するための方法論として、防鹿柵によってシカを排除した処理区と対照区を比較するという実験デザインがある。シカの採食圧によって植生が改変される以前から防鹿柵を設置し、柵の内外で植生の変化を観測することができれば、シカの影響を検出することができる。また、植生が衰退してしまった後に防鹿柵を設置した場合でも、同様にシカの影響を検出できるほか (Nomiya et al., 2003; Tsujino and Yumoto, 2004; Kumar et al., 2006), 一度改変された植生の回復可能性を柵内の変化から検証することも可能になる (田村, 2005; 田村, 2007). 日本各地でシカの過採食圧によって低質化した森林植生を再生するために、シカの生息密度の調整や防鹿柵の設置が求められているが、その効果を検証するためには様々な森林植生における試験が必要になる。なぜなら、シカの採食圧を低減させた後に回復してくる植物相は、植生タイプに依存するためである (田村, 2007). 加えて、シカによる植生の破壊という一時的な攪乱状況から更新できる能力には、植物の生活史特性に基づく種間差が存在すると予想される。しかし、このような状況の中で再生してくる樹木群集は、攪乱以前の種組成に復帰できるのかどうか、気候的極相下において林冠を優占する樹種が再び定着できるかどうか、といった点については、これまで十分に検証されているとはいえない。

以上の背景を受けて、本研究では、日本海側気候下において発達した老齢の冷温帯性針広混交林を調査地として、(i) シカが樹木個体群の更新過程に与える影響と (ii) シカの過採食圧によって衰退した林床において、防鹿柵設置後の樹種による更新の偏りを検証した。

2. 調査地と方法

本研究を実施した京都大学芦生研究林上谷地域は、京都府北東部の滋賀・福井県境域に位置し、由良川の源流部を形成している (図 1a). この地域には人為の影響が比較的小さいと考えられる老齢の冷温帯性針広混交林が広く発達している。この混交林は地形に対応して種組成が変化することが知られており (山中, 1993; 阪口ら,

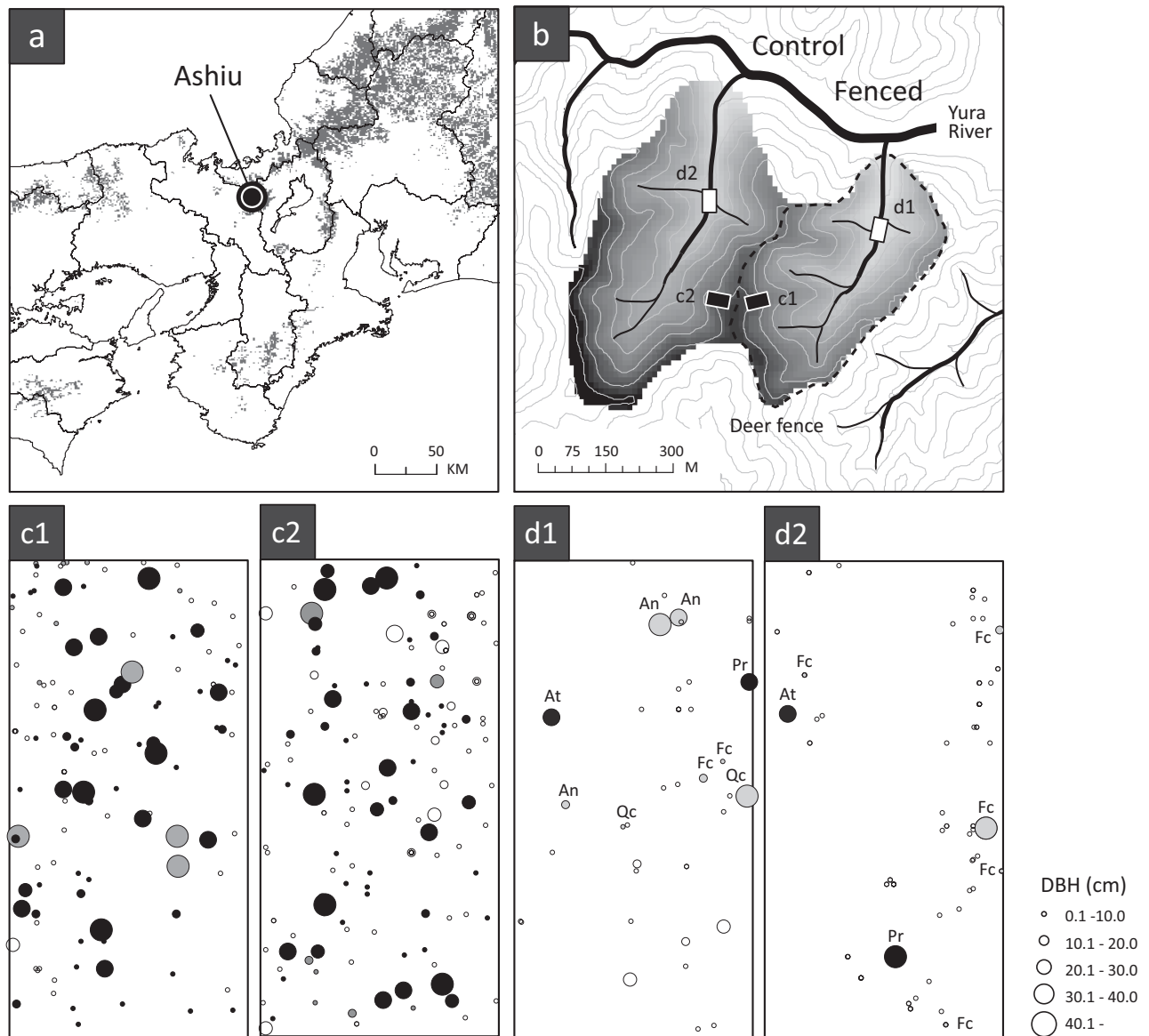


図1 (a) 本研究が行われた京都府南丹市芦生研究林の位置。地図には、ブナクラスの潜在分布が重ねて表示されている。ブナクラスの潜在分布域は、植生調査3次メッシュデータ（環境省自然環境局生物多様性センター提供）におけるブナクラス域自然植生及び代償植生に基づいて描画している。

(b) 樹木個体群の調査が行われた芦生研究林上谷地域の集水域と方形区的位置。方形区は、尾根上部のアシウスギ変群集（黒長方形）と溪流沿いのジュウモンジシダ-サワグルミ群集（白長方形）に設置されている。東側の集水域には、2006年から防鹿柵（破線）が設置されている。方形区の名称は以下の図1-c, dに対応している。

(c, d) 各方形区（20 × 40m）内での樹木の空間分布（c: 尾根上部のアシウスギ変群集, d: 溪流沿いのジュウモンジシダ-サワグルミ群集；1: 防鹿柵区, 2: 対象区）。図中のシンボルは、樹種を識別できるように以下の通り定められている（c: 黒丸 = アシウスギ, 灰色丸 = ブナ, 白抜き丸 = その他の樹種；d: An = テツカエデ, At = トチノキ, Fc = ブナ, Pt = サワグルミ, Qc = ミズナラ, 白抜き丸 = その他の樹種）。

Figure 1

(a) Location of Ashiu Forest Research Station, Nantan-city, Kyoto. The potential range of *Fagus crenata* forest is superimposed on the map. (b) Location of the fixed plots for demographic survey of tree species in the fenced and control watersheds of Kamitani, Ashiu Forest Research Station (black rectangles indicate ridgetop plots and white rectangles indicate streamside plots). The broken line indicates the fence that has been established since 2006 to exclude large mammals including sika deer.

(c, d) Spatial distribution of tree stems in the plots (20 × 40m). In the distribution plots of ridgetop community (c1: fenced; c2: control), the circles with different colors indicate different species (black: *Cryptomeria japonica* var. *radicans*, gray: *Fagus crenata*, open: other tree species) with the circle size proportional to stem diameter. In the distribution plots for streamside community (d1: fenced; d2: control), the dominant species are distinguished by species abbreviations (An = *Acer nipponicum*, At = *Aesculus turbinata*, Fc = *Fagus crenata*, Pt = *Pterocarya rhoifolia*, Qc = *Quercus crispula*).

2008), 由良川本流沿いや本流兩岸の集水域の溪流沿いにはサワグルミ *Pterocarya rhoifolia* やトチノキ *Aesculus turbinata* が林冠に優占するジュウモンジシダ *Polystichum tripterum*—サワグルミ群集 (以下, サワグルミ群集) (宮脇, 1984) が発達する一方で, 斜面上部から尾根にかけてはヒメアオキ *Aucuba japonica* var. *borealis*—ブナ群集 (もしくはアシウスギ—ブナ群落) (宮脇, 1984) が成立している。ただし, 本地域のヒメアオキ—ブナ群集は, 日本海側の多雪地に特有のアシウスギ *Cryptomeria japonica* var. *radicans* が最優占し, 林冠に突出していることから, 下位のハイイヌツゲ *Ilex crenata* var. *paludosa* 亜群集アシウスギ変群集に相当すると考えられている (阪口ら, 2008)。気候的極相状態では, アシウスギ変群集の草本層には, 大型のササ類 [チュウゴクザサ *Sasa veitchii* (Carr.) Rehder var. *hirsuta* (Koidz.) S.Suzuki を含む広義のチマキザサ *Sasa palmata* (Lat.-Marl. ex Burb.) E.G.Camus とチシマザサ *Sasa kurilensis* (Ruprecht) Makino et Shibata] が密生するとされる。実際, 2000 年以前の上谷地域, とくに由良川左岸地域では, これらのササ類によって林床が広く覆われていた (田中ら, 2008)。しかしながら, 2000 年前後を境にしてシカ個体群が増加したことで, この林床景観は短期間に大きく変化してしまった。田中ら (2008) と福田・高柳 (2008) はそれぞれ, 本地域の低木層で優占していた広義のチマキザサとハイイヌガヤ *Cephalotaxus harringtonia* (Knight) K. Koch var. *nana* (Nakai) Rehd の個体群の衰退過程を報告し, また藤井 (2010) は地域の開花植物種数が減少したことを指摘している。加えて, 2005 年前後には京都府北部を中心にしてチマキザサ類の一斉開花とそれに伴う枯死現象が発生したために (阿部・柴田, 2007), 上谷地域からはササ群落がほとんど消滅してしまい, 2011 年現在では幹高 10cm 以下に矮小化したササ類がごく稀に点在している状態である。よって 2005 年以降, 本地域のシカ個体群の餌資源は, ササ類以外の草本植物や木本植物に強く依存していることが予想される。

本研究は上谷地域の典型的な 2 つの集水域 (lat: 35°21'N, long: 135°44'E, alt: 654-796m) において行われた (図 1b)。これらのうちの一つの集水域 (約 13ha) には, 2006 年から防鹿柵が設置され, シカを含む大型動物が排除されている (処理区)。もう一方の集水域 (約 19ha) はその対照区として設定されており, 2 つの集水域間で植物相, 動物相, 生態系機能などの項目について, 継続的にモニタリングが実施されている (井上ら, 2008)。これらの集水域で優占する, アシウスギ変群集 [阪口ら (2008) の尾根上部群集に相当] とサワグルミ

群集 [阪口ら (2008) の谷下部群集に相当] における樹木個体群の更新過程を調査するために, 2006 年に面積 800m² (40m × 20m) の方形区を, 処理区と対照区の尾根部と谷部に 1 基ずつ, 計 4 基設置した。これらの方形区内に出現した, 全ての木本植物の種名, 胸高直径 DBH (垂直地上高 130cm よりも大きい全ての個体が対象) とプロット内での位置を記録した。なお本稿では, 地上高 130cm 以上の個体は上層木として定義する。また, 低木層に生育している樹木個体については, 種名と垂直地上高 (50-130cm の全ての樹幹が対象) の 2 項目について記録した。調査は, 防鹿柵設置と同時期の 2006 年 8-10 月と, 5 年後 (2011 年 8-11 月) の 2 期に渡って行った。本研究では, 1 期目に出現せず, 2 期目の調査において上層に新しく出現した樹幹のことを進界木と定義する。

木本植物のシカの嗜好性の程度については, 同地域での嗜好性調査 (阪口ら, 2012) を参照した。ただし, 方形区内に出現した木本植物のうち, 阪口ら (2012) で考慮されてない種については, 防鹿柵内外での個体サイズの違いや柵外でのシカ食痕の有無を観察することによって, 2 段階で嗜好性を評価した (嗜好性が高い, もしくは低い)。

3. 結果

3. 1. 森林上層群集の多様性と種組成

アシウスギ変群集では, 胸高断面積合計のほとんどをアシウスギが占めており [胸高断面積合計の 81.6% (処理区); 胸高断面積合計の 84.6% (対照区)] (表 1), アシウスギ個体群の中にブナ, ミズナラ *Quercus crispula*, タムシバ *Magnolia salicifolia* などが点在していた (図 1c1, c2)。アシウスギ変群集での優占樹種 (アシウスギとブナ) の直径階分布は, 防鹿柵設置から 5 年後の段階において処理区と対照区でよく類似していた (図 2a-d)。アシウスギでは, 明瞭な負の指数分布型の個体群構造を呈した (図 2a, b)。この結果は, アシウスギ個体群では順調に後継樹が供給されていることを示している。アシウスギに比べると出現幹数が少ないものの, ブナも成木に対する小径木の割合は低くなかった (図 2c, d)。また上層における出現種数は, 防鹿柵内外ともに大きく変化しなかった (柵内: 16 から 17 種; 柵外: 19 種から 17 種) (表 1)。

一方のサワグルミ群集では, ブナ, テツカエデ *Acer nipponicum*, ミズナラ, サワグルミ, トチノキ等の多様な高木性樹種が林冠を構成しており, それらの種の優占度はアシウスギ変群集に比べて均衡していた (図 1d1,

表1 アシウスギ変群集に設置された方形区 (800m²) の上層 (>130cm) に出現した木本植物のリスト。種別に調査区での出現個体数 (幹数) と胸高断面合計 (BA; cm²) を示した。

Table 1. List of tree species recorded in the upper layer (>130cm in height) of the ridgetop plots (each 800m²). Shown for each species are the number of stems (n) and the sum of basal area (BA; cm²).

Species	Family	Fenced				Control			
		2006		2011		2006		2011	
		n	BA	n	BA	n	BA	n	BA
<i>Cryptomeria japonica</i> (L. fil.) D. Don var. <i>radicans</i> Nakai	Cupressaceae	69	44294.7	94	47096.8	65	47094.5	87	50631.1
<i>Fagus crenata</i> Blume	Fagaceae	12	6385.1	14	6562.2	7	2479.9	7	2591.5
<i>Quercus crispula</i> Blume	Fagaceae	1	2660.3	1	2687.8	4	599.7	4	762.6
<i>Acer sieboldianum</i> Miq.	Aceraceae	4	570.6	4	578.8	1	918.6	1	951.1
<i>Magnolia obovata</i> Thunb.	Magnoliaceae	10	111.5	7	93.7	9	886.7	9	954.2
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i> Fr. et Sav.	Araliaceae					7	846.1	6	908.3
<i>Clethra barbinervis</i> Siebold et Zucc.	Clethraceae	5	48.6	5	54.0	20	1113.9	7	307.7
<i>Acer rufinerve</i> Siebold et Zucc.	Aceraceae					2	472.5	2	501.0
<i>Ilex macropoda</i> Miq.	Aquifoliaceae	1	0.8	1	3.1	7	377.1	5	384.1
<i>Styrax japonica</i> Siebold et Zucc.	Styracaceae					3	277.4	3	296.7
<i>Styrax obassia</i> Siebold et Zucc.	Styracaceae					1	179.1	1	179.1
<i>Lindera erythrocarpa</i> Makino	Lauraceae					3	161.6	3	172.7
<i>Symplocos coreana</i> (Lev.) Ohwi	Symplocaceae	9	38.1	12	49.2	23	125.3	32	118.4
<i>Lyonia ovalifolia</i> var. <i>elliptica</i>	Ericaceae	5	79.9	5	78.5				
<i>Hamamelis japonica</i> Siebold et Zucc. var. <i>obtusata</i> Matsumura	Hamamelidaceae	10	47.3	3	13.1	2	23.4		
<i>Acer micranthum</i> Siebold et Zucc.	Aceraceae					2	29.5	2	33.7
<i>Ilex pedunculosa</i> Miq.	Aquifoliaceae	1	8.0	3	43.7				
<i>Hydrangea paniculata</i> Siebold et Zucc.	Saxifragaceae					1	22.1	1	19.6
<i>Ilex sugeroki</i> Maxim.	Aquifoliaceae	5	35.1	1	4.5				
<i>Viburnum plicatum</i> Thunb. var. <i>plicatum</i> form. <i>glabrum</i> (Koidz. ex Nakai) Rehder	Caprifoliaceae	1	0.8	1	1.8	3	20.2	2	6.9
<i>Carpinus laxiflora</i> (Siebold et Zucc.) Blume	Betulaceae	2	8.6	2	11.3				
<i>Eurya japonica</i> Thunb.	Theaceae			3	18.2				
<i>Acer mono</i> Maxim.	Aceraceae	1	4.5	1	4.5				
<i>Menziesia cilicalyx</i> (Miq.) Maxim.	Ericaceae			1	1.0	2	4.7		
<i>Benthamidia japonica</i> (Siebold et Zucc.) Hara	Cornaceae					1	1.8	1	2.3
<i>Lindera umbellata</i> Thunb var. <i>umbellata</i>	Lauraceae	1	1.3						
Total		137	54295.2	158	57302.2	163	55634.1	173	58821.0
The number of species in total		16		17		19		17	

d2, 表2)。これらの林冠構成種の中で、処理区と対照区に共通して出現し、十分に種子生産できるサイズの個体が存在したのは、サワグルミとトチノキの2種であった。両種は、それぞれの方形区において成木が1本ずつ出現した；サワグルミ（処理区：DBH=33.8cm, 対照区：DBH=46.8cm）、トチノキ（処理区：DBH=37.5cm, 対照区：DBH=38.2cm）（図1d1, d2, 表2）。2011年の処理区内ではサワグルミの進界木が167本記録された（図2e）のに対し、対照区では個体群構造に変化がなかった。トチノキは2011年の段階でも、処理区（図2f）・対照区ともに進界木が記録されなかった。群集全体での出現種数は、対照区ではほとんど変化しなかった（20から18種）のに対し、防鹿柵内では18種（2006年）から30種（2011年）へと大きく増加した（表2）。

3. 2. 森林低木層群集の多様性と種組成

アシウスギ変群集の低木層では、高木性種と低木性種を含む計23種の木本植物が記録された（表3）。最も出現個体数が多かったのは高木性種のアシウスギであり、その後に低木性種のタンナサワフタギ *Symplocos coreana*、ウスギヨウラク *Menziesia cilicalyx* が続いた。アシウスギは、処理区・対照区ともに2011年の調査で個体数が減少したものの、低木層における個体群構造に大きな変化はなく、その変化分は個体成長に伴う低木層からの進界木数に相当していた（図3a-d）。処理区内では、2006年から2011年までの5年間で出現種数が2種類増加した一方、対照区では9種から4種へと減少していた（表3）。対照区で2011年に消滅した種は、シカの嗜好性が高いウスギヨウラク、クロモジ *Lindera umbellata* var. *umbellata*、リョウブ *Clethra barbinervis*、ハイイヌツゲ、ウリハダカエデ *Acer rufinerve*、ウラジロガシ *Quercus*

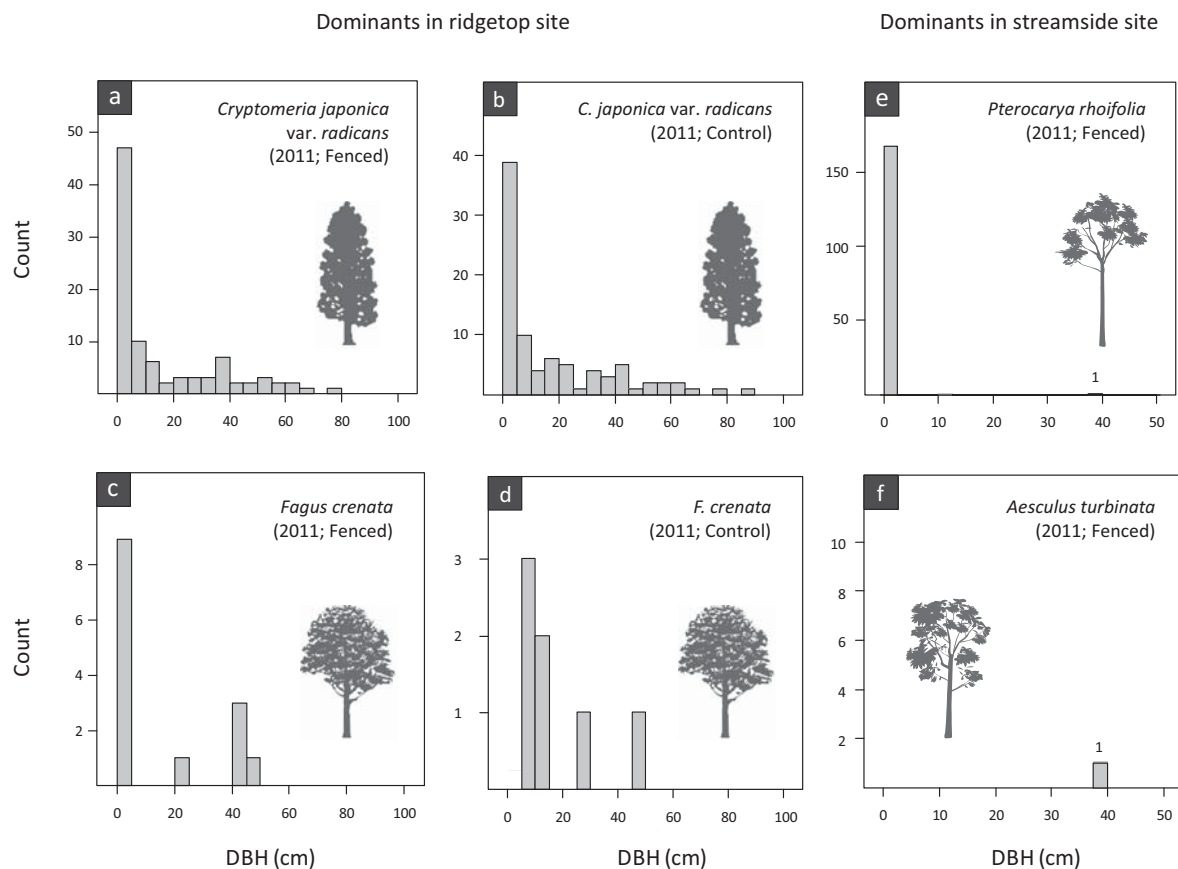


図2 直径階分布として示された主要樹種の個体群構造 (H>130cm) の5年間の変化。
Figure 2. Population demographics for dominant tree species are shown as the size class distributions.

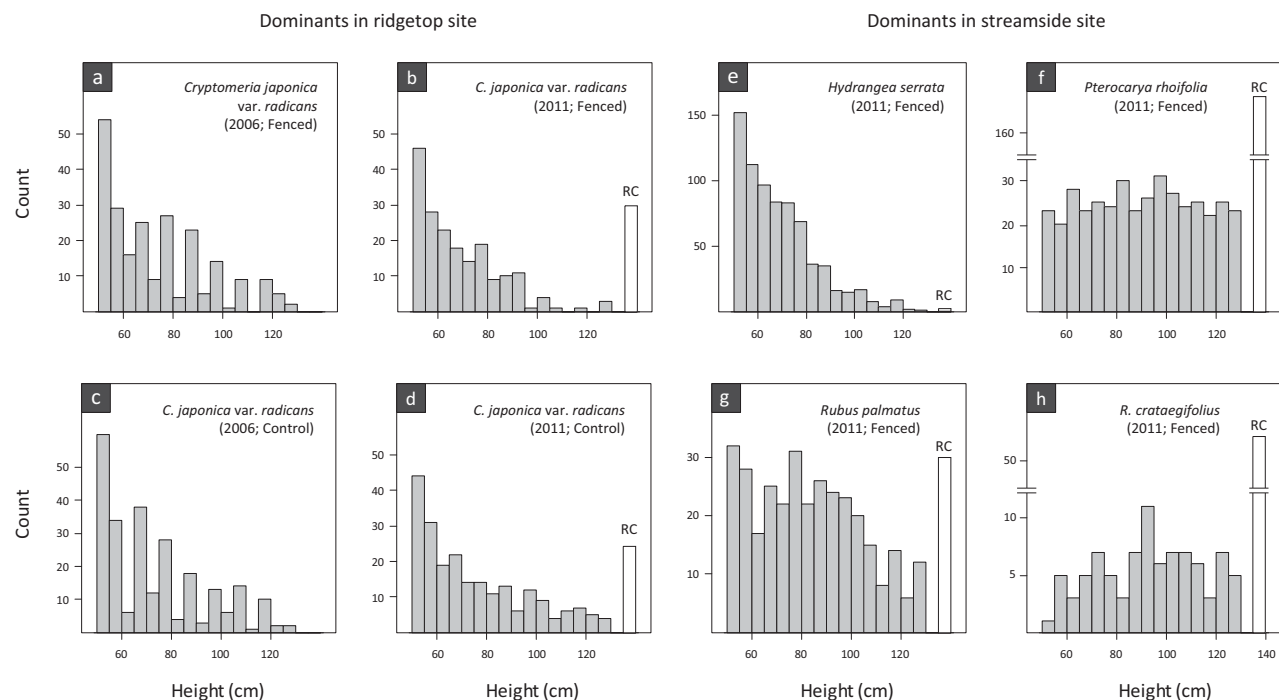


図3 低木層における主要樹種の個体群構造を直径階プロットとして示した (RC: 2011年に上層に進界した幹数)。
Figure 3. The size class distributions for dominant tree species in shrub layers. Note: RC = the number of tree stems recruited in the upper layer (>130cm in height) during the five years since 2006.

表2 サワグルミ群集に設置された方形区 (800m²) の上層 (>130cm) に出現した木本植物のリスト。種別に調査区での出現個体数 (幹数) と胸高断面積合計 (BA; cm²) を示した。

Table 2. List of tree species recorded in the upper layer (>130cm in height) of the streamside plots (each 800m²). Shown for each species are the number of stems (n) and the sum of basal area (BA; cm²).

Species	Family	Fenced				Control			
		2006		2011		2006		2011	
		n	BA	n	BA	n	BA	n	BA
<i>Fagus crenata</i> Blume	Fagaceae	2	137.3	2	250.1	8	2857.9	8	2988.9
<i>Quercus crispula</i> Blume	Fagaceae	2	5942.4	1	12.6				
<i>Pterocarya rhoifolia</i> Siebold et Zucc.	Juglandaceae	1	972.7	169	1369.1	1	1720.2	1	1847.5
<i>Acer nipponicum</i> Hara	Aceraceae	3	2640.0	6	2772.4				
<i>Aesculus turbinata</i> Blume	Hippocastanaceae	1	1104.5	1	1225.4	1	1146.1	1	1275.6
<i>Swida controversa</i> (Hemsl.) Sojak	Cornaceae	2	439.5	2	0.5	1	75.4		
<i>Sorbus commixta</i> Hedl. var. <i>commixta</i>	Rosaceae	1	326.9						
<i>Styrax obassia</i> Siebold et Zucc.	Styracaceae	1	227.0			1	35.3	1	55.4
<i>Acer micranthum</i> Siebold et Zucc.	Aceraceae	1	118.8	2	156.3				
<i>Symplocos chinensis</i> (Lour.) Druce var. <i>leucocarpa</i> (Nakai) Ohwi	Symplocaceae			6	6.1	35	100.8	32	139.8
<i>Styrax japonica</i> Siebold et Zucc.	Styracaceae	2	24.2	7	47.3	4	60.3	4	88.7
<i>Cryptomeria japonica</i> (L. fil.) D. Don var. <i>radicans</i> Nakai	Cupressaceae	4	111.7	3	81.3	2	1.0	4	20.6
<i>Acer sieboldianum</i> Miq.	Aceraceae	2	66.1	1	84.9				
<i>Viburnum plicatum</i> Thunb. var. <i>tomentosum</i> (Thunb. ex Murray) Miq.	Caprifoliaceae	1	4.2	1	9.1	4	57.1	4	58.9
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i> Fr. et Sav.	Araliaceae					1	33.2	1	63.6
<i>Acer amoenum</i> Carr. var. <i>matsumurae</i> (Koidz.) Ogata	Aceraceae					2	35.7	2	54.8
<i>Pterostyrax hispida</i> Siebold et Zucc.	Styracaceae	8	3.6	17	81.2				
<i>Hamamelis japonica</i> Siebold et Zucc. var. <i>obtusata</i> Matsumura	Hamamelidaceae					6	30.1	5	41.4
<i>Acer mono</i> Maxim.	Aceraceae	1	3.1			2	23.6	2	26.2
<i>Weigela hortensis</i> (Siebold et Zucc.) K. Koch	Caprifoliaceae			10	5.4	2	20.3	1	18.9
<i>Benthamedia japonica</i> (Siebold et Zucc.) Hara	Cornaceae	1	27.3	5	1.1	2	5.7	2	9.4
<i>Symplocos coreana</i> (Lev.) Ohwi	Symplocaceae	2	3.2	1	8.0	5	10.6	5	16.3
<i>Stewartia pseudocamellia</i> Maxim.	Theaceae					1	12.6	1	23.8
<i>Rubus crataegifolius</i> Bunge	Rosaceae			53	31.9				
<i>Viburnum plicatum</i> Thunb. var. <i>tomentosum</i> (Thunb. ex Murray) Miq.	Caprifoliaceae	6	11.9	5	6.6	3	2.4	2	9.1
<i>Euonymus oxyphyllus</i> Miq.	Celastraceae					4	15.8		
<i>Aralia elata</i> (Miq.) Seemann form. <i>elata</i>	Araliaceae			3	11.5				
<i>Acer japonicum</i> Thunb.	Aceraceae			1	11.3				
<i>Rubus palmatus</i> Thunb.	Rosaceae			30	9.2				
<i>Acer rufinerve</i> Siebold et Zucc.	Aceraceae					1	3.8		
<i>Mallotus japonicus</i> Muell. Arg.	Euphorbiaceae			1	2.5				
<i>Callicarpa japonica</i> Thunb.	Verbenaceae			10	2.2				
<i>Deutzia crenata</i> Siebold et Zucc.	Saxifragaceae			4	1.5				
<i>Carpinus laxiflora</i> (Siebold et Zucc.) Blume	Betulaceae							1	0.8
<i>Phellodendron amurense</i> Rupr.	Rutaceae			2	0.8				
<i>Corylus sieboldiana</i> Blume	Betulaceae			2	0.8				
<i>Lindera erythrocarpa</i> Makino	Lauraceae			1	0.5				
<i>Hydrangea serrata</i> (Thunb. ex Murray) Seringe	Saxifragaceae			2	0.3				
<i>Ligustrum tschonoskii</i> Decne.	Oleaceae			1	0.1				
<i>Sambucus racemosa</i> L. subsp. <i>sieboldiana</i> (Miq.) Hara var. <i>sieboldiana</i>	Caprifoliaceae			1	0.1				
Total		41	12164.4	350	6190.3	86	6247.7	77	6739.6
The number of species in total		18		30		20		18	

表3 アシウスギ変群集に設置された方形区 (800m²) の低木層に出現した木本植物の生活型, シカの嗜好性, 調査区での出現個体数 (幹数). 注釈: RC = 2006 年から 2011 年の間に低木層から上層へと進界した幹数.

Table 3. The list of tree species recorded in the shrub layer of the ridgetop plots (each 800m²). Shown for each species are life form, deer preference and number of stems. Note: RC = the number of tree stems recruited in the upper layer (>130cm in height) during the five years since 2006.

Species	Family	Life form	Preference	Fenced			Control		
				2006	2011	RC	2006	2011	RC
<i>Cryptomeria japonica</i> (L. fil.) D. Don var. <i>radicans</i> Nakai	Cupressaceae	Tree	Low	232	188	30	251	221	24
<i>Symplocos coreana</i> (Lev.) Ohwi	Symplocaceae	Shrub	Low	31	51	4	96	82	11
<i>Menziesia cilicalyx</i> (Miq.) Maxim.	Ericaceae	Shrub	High	52	40	1	19		
<i>Lindera umbellata</i> Thunb var. <i>umbellata</i>	Lauraceae	Shrub	High	5	25		4		
<i>Clethra barbinervis</i> Siebold et Zucc.	Clethraceae	Tree	High	1	15	1	9		
<i>Ilex pedunculosa</i> Miq.	Aquifoliaceae	Tree	High	9	7	2		1	
<i>Rhus tricarpa</i> Miq.	Anacardiaceae	Tree	High		10				
<i>Hamamelis japonica</i> Siebold et Zucc. var. <i>obtusata</i> Matsumura	Hamamelidaceae	Tree	High	8					
<i>Lyonia ovalifolia</i> (Wall.) Drude var. <i>elliptica</i> (Siebold et Zucc.) Hand.-Mazz.	Ericaceae	Tree	High	4	4				
<i>Hydrangea paniculata</i> Siebold et Zucc.	Saxifragaceae	Tree	High		7			1	
<i>Fagus crenata</i> Blume	Fagaceae	Tree	High	3	3	2			
<i>Ilex crenata</i> Thunb. var. <i>radicans</i>	Aquifoliaceae	Shrub	High	2			3		
<i>Carpinus laxiflora</i> (Siebold et Zucc.) Blume	Betulaceae	Tree	High	2	1				
<i>Eurya japonica</i> Thunb.	Theaceae	Shrub	High	3		3			
<i>Magnolia salicifolia</i> Maxim.	Magnoliaceae	Tree	High		3				
<i>Acer rufinerve</i> Siebold et Zucc.	Aceraceae	Tree	High				3		
<i>Styrax japonica</i> Siebold et Zucc.	Styracaceae	Tree	High		2				
<i>Castanea crenata</i> Siebold et Zucc.	Fagaceae	Tree	High		2				
<i>Quercus salicina</i> Blume	Fagaceae	Tree	High	1			1		
<i>Ilex macropoda</i> Miq.	Aquifoliaceae	Tree	High		1				
<i>Acer sieboldianum</i> Miq.	Aceraceae	Tree	High	1					
<i>Rubus crataegifolius</i> Bunge	Rosaceae	Shrub	High		1				
<i>Viburnum furcatum</i> Blume ex Maxim.	Caprifoliaceae	Tree	High				1		
Density of tree stems (/800m ²)				354	360	43	387	305	35
The number of species in total				14	16	7	9	4	2

salicina, オオカメノキ *Viburnum furcatum* であった。それに対して, タンナサワフタギ, クロモジ, リョウブ, ヤマウルシ *Rhus tricarpa*, ノリウツギ *Hydrangea paniculata* などの 10 種は, 処理区内で樹幹数を増加させた (表 3)。この群集構成種の中でシカの嗜好性が低い種 (阪口ら, 2012) としては, アシウスギとタンナサワフタギが出現した。

サワグルミ群集の対照区では, 2006 年に低木層で記録された 16 種の木本種は, 2011 年において個体数を減少させたか, もしくは変化がなかった (表 4)。一方, 処理区内では, 2006 年には 13 種が低木層で記録されたが, 2011 年には 38 種に大きく増加していた。とりわけ個体数 (樹幹数) の増加が著しかったのは, ヤマアジサイ *Hydrangea serrata* (1 から 740), サワグルミ (0 から 399), ナガバノモミジイチゴ *Rubus palmatus* (0 から 325), クマイチゴ *Rubus crataegifolius* (0 から 88) の 4 種であり (表 4), それぞれ相当数が低木層から進界したことも明らかになった (表 2, 図 3)。低木性種ではヤマアジサイが負の指数分布型の個体群構造 (図 3 e), ナ

ガバノモミジイチゴとクマイチゴはそれぞれゆるやかな一山型の分布を示していた (図 3 g, h)。高木性種のサワグルミは, 低木層において一様型の個体群構造を示した (図 3 f)。サワグルミ群集の低木層に出現した不嗜好性種 (阪口ら, 2012) は, オオバアサガラ *Pterostyrax hispida*, タンナサワフタギ, サワフタギ *Symplocos chinensis* var. *leucocarpa*, アシウスギ, テツカエデ, カラスシキミ *Daphne miyabena* の 6 種であった。

4. 考察

4. 1. 樹木個体群構造に及ぼすシカの影響の検出

本研究で調査対象とした 2 つの植物群集では, その大きく分化した種組成と立地特性のために, シカの分布と排除に対する樹木個体群の応答が異なっていた。

まず, 尾根上部に発達するアシウスギ変群集について述べると, 最も優占するアシウスギの個体群構造に調査期間を通して変化は見られず, 対照区の低木層にも多くの個体が育っていた (図 3)。変種アシウスギを含むス

表4 ジュウモンジシダ-サワグルミ群集に設置された方形区 (/800m²) の低木層に出現した木本植物の生活型, シカの嗜好性, 調査区での出現個体数 (幹数). 注釈: RC = 2006 年から 2011 年の間に低木層から上層へと進界した幹数.

Table 4. The list of tree species recorded in the shrub layer of the streamside plots (each 800 m²). Shown for each species are life form, deer preference and number of stems. Note: RC = the number of tree stems recruited in the upper layer (>130 cm in height) during the five years since 2006.

Species	Family	Life form	Preference	Fenced			Control		
				2006	2011	RC	2006	2011	RC
<i>Hydrangea serrata</i> (Thunb. ex Murray) Seringe	Saxifragaceae	Shrub	High	1	740	2			
<i>Pterocarya rhoifolia</i> Siebold et Zucc.	Juglandaceae	Tree	High		399	167	4		
<i>Rubus palmatus</i> Thunb.	Rosaceae	Shrub	High		325	30			
<i>Rubus crataegifolius</i> Bunge	Rosaceae	Shrub	High		88	53			
<i>Symplocos chinensis</i> (Lour.) Druce var. <i>leucocarpa</i> (Nakai) Ohwi	Symplocaceae	Shrub	High	1	14	6	29	25	1
<i>Pterostyrax hispida</i> Siebold et Zucc.	Styracaceae	Tree	Low	25	12	13			
<i>Symplocos coreana</i> (Lév.) Ohwi	Symplocaceae	Shrub	Low	8	1		23	4	
<i>Viburnum plicatum</i> Thunb.	Caprifoliaceae	Shrub	High	4	17	3	6	3	
<i>Betula grossa</i> Siebold et Zucc.	Betulaceae	Tree	High		27				
<i>Acer nipponicum</i> Hara	Aceraceae	Tree	Low	12	15	4			
<i>Ligustrum tschonoskii</i> Decne.	Oleaceae	Shrub	High	3	15	1	4	1	
<i>Swida controversa</i> (Hemsl.) Sojak	Cornaceae	Tree	High		22	2			
<i>Callicarpa japonica</i> Thunb.	Verbenaceae	Shrub	High	1	21	10			
<i>Cryptomeria japonica</i> (L. fil.) D. Don var. <i>radicans</i> Nakai	Cupressaceae	Tree	Low	4	4	1	10	2	2
<i>Styrax japonica</i> Siebold et Zucc.	Styracaceae	Tree	High	8	9	5	1	1	
<i>Weigela hortensis</i> (Siebold et Zucc.) K. Koch	Caprifoliaceae	Shrub	High		18	10			
<i>Benthamedia japonica</i> (Siebold et Zucc.) Hara	Cornaceae	Tree	High	7	5	5	5	1	
<i>Clethra barbinervis</i> Siebold et Zucc.	Clethraceae	Tree	High		16		1		
<i>Acer micranthum</i> Siebold et Zucc.	Aceraceae	Tree	High		14	1			
<i>Hamamelis japonica</i> Siebold et Zucc. var. <i>obtusata</i> Matsumura	Hamamelidaceae	Tree	High				6	4	
<i>Daphne miyabena</i> Makino	Thymelaeaceae	Shrub	Low	6	3				
<i>Aralia elata</i> (Miq.) Seemann	Araliaceae	Shrub	High		7	3			
<i>Corylus sieboldiana</i> Blume	Betulaceae	Shrub	High	2	4	2			
<i>Pourthiaea villosa</i> (Thunb.) Decne. var. <i>laevis</i> (Thunb.) Stapf.	Rosaceae	Shrub	High					5	
<i>Ilex macropoda</i> Miq.	Aquifoliaceae	Tree	High		3		1		
<i>Ilex crenata</i> Thunb. var. <i>radicans</i>	Aquifoliaceae	Shrub	High				4		
<i>Lindera erythrocarpa</i> Makino	Lauraceae	Tree	High		2	2	1	1	
<i>Stewartia pseudocamellia</i> Maxim.	Theaceae	Tree	High				3		
<i>Carpinus laxiflora</i> (Siebold et Zucc.) Blume	Betulaceae	Tree	High		2				1
<i>Euonymus alatus</i> Siebold form. <i>striatus</i> (Thunb.) Makino	Celastraceae	Shrub	High				2		
<i>Clerodendrum trichotomum</i> Thunb.	Verbenaceae	Shrub	High		2				
<i>Aesculus turbinata</i> Blume	Hippocastanaceae	Tree	High		2				
<i>Deutzia crenata</i> Siebold et Zucc.	Saxifragaceae	Shrub	High		2	4			
<i>Prunus grayana</i> Maxim.	Rosaceae	Tree	High		2				
<i>Mallotus japonicus</i> Muell. Arg.	Euphorbiaceae	Tree	High		1	1			
<i>Styrax obassia</i> Siebold et Zucc.	Styracaceae	Tree	High				1		
<i>Hovenia tomentella</i> (Makino) Nakai	Rhamnaceae	Tree	High		1				
<i>Prunus incisa</i> Thunb. ex Murray subsp. <i>kinkiensis</i> (Koidz.) Kitamura	Rosaceae	Tree	High		1				
<i>Hydrangea hirta</i> (Thunb. ex Murray) Siebold et Zucc.	Saxifragaceae	Shrub	High		1				
<i>Lindera umbellata</i> Thunb. var. <i>umbellata</i>	Lauraceae	Shrub	High		1				
<i>Fraxinus sieboldiana</i> Blume	Oleaceae	Tree	High		1				
<i>Sambucus racemosa</i> L. subsp. <i>sieboldiana</i> (Miq.) Hara var. <i>sieboldiana</i>	Caprifoliaceae	Shrub	High		1	1			
<i>Rhus javanica</i> L. var. <i>roxburghii</i> (DC.) Rehder et Wils.	Anacardiaceae	Tree	High		1				
<i>Viburnum furcatum</i> Blume ex Maxim.	Caprifoliaceae	Tree	High		1				
<i>Phellodendron amurense</i> Rupr.	Rutaceae	Tree	High			1			
<i>Acer japonica</i> Thunb.	Aceraceae	Tree	High			1			
<i>Fagus crenata</i> Blume	Fagaceae	Tree	High			1			
Density of tree stems (/800m ²)				82	1800	329	101	47	4
The number of species in total				13	38	25	16	10	3

ギは、シカの分布する地域で人工造林地に植栽した場合に、枝葉をシカに採食されることで植栽苗が生育不良に陥ることが報告されている(塚越・鶴見, 1995)。しかし、上谷地域ではアシウスギに対するシカの嗜好性は低く(阪口ら, 2012)、本調査区でも低木層に枝葉を配置している個体ですら、食痕はほとんど確認されなかった。また、対照区において、アシウスギに対するシカの樹皮剥ぎ採食の痕跡は全く見られなかった。こうした観察からも、本種に対するシカの採食の影響は小さく、2011年時点においてその更新はほとんど阻害されていないと考えられる。ブナに関しては、胸高以上に成長した小径の個体が防鹿柵内外のプロットに出現し、2011年の時点でも生存していた一方で、低木層の個体は処理区内のみ分布していた(表3)。上谷地域において低木層のブナの枝葉に対するシカの嗜好性は比較的高い(阪口ら, 2012)ものの、森林上層の稚樹の幹を折って採食するほど採食圧が高くなかった可能性が考えられる。実際、この期間に同地域で推定されたシカの推定密度は、平均3.6頭/km²であり(2006-2011年の12月に行われた区画法による推定値; 高柳, 未発表)、この密度レベルはシカによる植生の荒廃が問題化した地域に比べるとかなり低い(安藤・合田, 2009; 村田, 2009)。ただし、本地域において、夏から秋にかけてシカの日撃数が増加する傾向にある(Inoue et al., unpublished data)ことから、植物の成長期における密度レベルはこの推定よりも高い可能性は残されている。また、対照区における低木層の種構成の単純化は、アシウスギ以外の高木性樹種がシカの採食によって消失したことを意味しているのだろう。よって、シカの採食圧が調査期間と同等のレベルで推移した場合には、アシウスギだけが順調に更新を続けることで、林冠における本種の優占度が将来的に増加する可能性が高い。そして低木層では、嗜好性の低いアシウスギの稚樹やタンナサワフタギ、アセビ *Pieris japonica* (Thunb.) D.Don. (阪口ら, 2012)などの低木種のみから構成される種多様性の低い群集へと、移行していくものと考えられる。

谷下部に発達するサワグルミ群集では、アシウスギ変群集に比べて高木性種の成木密度が低く、多様な樹種から林冠が構成されているという特徴があった(図1d-1, d-2)。また、オオバアサガラ、テツカエデ、アシウスギを除けば、それら的高木性種のほとんどがシカの嗜好性の高い種類であった。2006年に対照区の低木層に分布した16種の本木種は、2011年において個体数を減少させたか、もしくは変化がなかった(表4)。この対照区内では、多くの樹種の稚樹にシカによる食痕が確認されたことから、複数の種間で共通した個体数の減少には、

シカによる採食がほぼ確実に影響したものと考えられる。よって、調査期間中と同等のシカの採食圧が高木性種の稚樹に対して作用する限り、シカ嗜好性種の後継樹が育たず、将来的には林冠を構成している成木が死亡すると考えられる。この状況は、林冠構成種の種数が減少するものの、森林構造は維持されると予想されたアシウスギ変群集での状況とは異なる。つまり、サワグルミ群集では林冠ギャップ率が増加して、疎林化(草原化)が進行する可能性が考えられる。また、成木密度が低いという本群集の特徴は、発達した構造をもつ森林が疎林へと短期間に変化しやすいことを意味している。その一方で、不嗜好性種の種子散布に分散制限が生じていない場合には、拡大するギャップを中心にして、特定の不嗜好性樹種が更新に成功すると予想される。30年以上に渡ってシカの過採食圧に晒されてきた神奈川県丹沢山地の太平洋側ブナ林では、ブナやサワグルミなどの高木種が更新することが困難となり、林冠に開いたギャップ下において、不嗜好性樹種であるオオバアサガラが種子更新に成功している(二ノ宮・古林, 2004)。同様に芦生研究林においても、シカの採食で下層植生が除去された後の溪畔林において、オオバアサガラが多く更新してきていることが報告されている(Kato and Okuyama, 2004; 藤井, 2010)。また、シカの過採食に加えて、2002年以降に芦生研究林で発生しているナラ枯れ現象も、ギャップ依存的に更新する不嗜好性樹種の拡大を促進する可能性がある。芦生研究林上谷地域では、特に大径のミズナラ個体がカシノナガキクイムシ *Platypus quercivorus* (Murayama) の集団穿孔を受けて枯死に至りやすい(Yamasaki and Sakimoto, 2009)ことから、斜面下部に生育するミズナラの枯死によって発生した林冠ギャップが、オオバアサガラやテツカエデといった樹種の更新好適サイトとして機能すると予想される。

4. 2. 防鹿柵内での樹木の更新

対照区の低木層では樹木の種数が減少した一方で、処理区の低木層ではシカの嗜好性種が個体数と種数の両方を増加させていた(表3, 4)。この対照的な結果は、シカが多く嗜好性種の更新を阻害していることを示しているのと同時に、防鹿柵処理によって樹木の更新が保証されることを示唆している。シカの採食圧が上谷地域で増大する以前、この地域の森林下層にはチシマザサもしくはチマキザサが密な群落を形成していた(田中ら, 2008)。高密度に繁茂したササ群落は、地表からの樹木実生の更新を阻害する(Nakashizuka, 1988)ため、適度なシカの採食圧がササに及ぶことで、樹木の更新が間接的に促進される可能性がある(寺井・柴田, 2002;

Nomiya et al., 2003; Ito and Hino, 2004). 神奈川県丹沢地域のブナ林では、シカの影響でスズタケ *Sasamorpha borealis* (Hackel) Nakai が退行した後に防鹿柵を設置したところ、樹木の稚樹が定着・成長に成功している(田村, 2008). 芦生研究林では、シカによる過採食と一斉開花・枯死現象がほぼ同時期に起きたことによって、2006年の時点で大型ササ類の群落はほぼ消滅していた。実際、2006年の処理区内(サワグルミ群集)の地表の85%が裸地であり、残りの15%の面積に不嗜好性植物であるコバノイシカグマ *Dennstaedtia scabra* (Wall. ex Hook.) Moore やミヤマカンスゲ *Carex multifolia* Ohwi などが点在する状態であった(Sakaguchi et al., unpublished data). したがって、本研究の処理区内で数多くの稚樹が更新・定着に成功したのは、シカによってササ類が除去された直後に柵を設置したことが影響したと考えられる。

ただし、2011年に処理区で増加した稚樹の種数及び個体数は、群集によって大きく異なっていた。つまり、尾根上部のアシウスギ変群集に比べると、谷下部に位置するサワグルミ群集で稚樹の種数と個体数が多かった。阪口ら(2008)は、本研究と同じ調査地において、低木層における高木種と低木種の種数(局所的な α 多様性)は、サワグルミ群集よりもアシウスギ変群集で高くなることを示した。このことから、群集にプールされている樹木の種数では、2011年時に加入していた稚樹種数の群集間でのばらつきを説明することはできない。一方で、サワグルミ群集とアシウスギ変群集の立地する地表の状態に着目すると、そこには群集間で大きな違いが存在している。芦生に分布する高木種リターの分解試験の結果によると、針葉樹であるアシウスギのリターの分解速度は、試験された樹種の中でも分解速度の遅いグループに属する(堤, 1956; 堤ら, 1961; Osono and Takeda, 2005)。また、尾根上部では有機物層の厚いモーダー型土壤が発達するのに対して、谷部では有機物層の薄いムル型土壤の特徴を有する(武田・金子, 1988)。実際、本調査地域においても、尾根上部のアシウスギ変群集では有機物層が厚く堆積しているのに対し、溪流沿いに立地するサワグルミ群集の林床は、有機物層の発達が悪く、鉍質土壤がむき出しになっていることが多く認められた(福島, 未発表)。多くの樹木、とくに種子サイズの小さな樹木では、リター層に比べると、鉍質土壤は実生の出現や定着に好適な環境となることが報告されている(Seiwa and Kikuzawa, 1996; Hirayama and Sakimoto, 2005)。したがって、本調査地におけるサワグルミ群集が発達する溪流沿いの地表環境は、樹木が更新する上でより好適であったことが、尾根上部のアシウスギ群集よりも数多く

の稚樹が定着に成功することに寄与した可能性がある。

シカの影響がごく限られていた1980年代、芦生研究林のサワグルミ群集の低木層で優占していたのは、ハイイヌガヤ、コマユミ *Euonymus alatus* (Thunb.) Sieb., ヤマアジサイ、ウリノキ *Alangium platanifolium* Harms などであった(宮脇, 1984; Kato and Okuyama, 2004)。それに対し、調査期間中に処理区内のサワグルミ群集で急増したのは、ヤマアジサイ、サワグルミ、ナガバノモミジイチゴ、クマイチゴなどであった。これらの種の中で、ナガバノモミジイチゴとクマイチゴキというイチゴ属2種の繁茂は、1980年代の報告には見当たらない。ナガバノモミジイチゴとクマイチゴは共に森林土壌中にシードバンクを形成し、林冠ギャップ形成などの攪乱に応答して発芽・成長する攪乱依存種であることが知られている(鈴木, 1993; Sakai et al., 2010)。こうした生活史特性を踏まえると、シカによって下層植生が除去されたという林床の攪乱が、これらのキイチゴ属植物の埋土種子を目覚めさせ、柵内での優占を促進したものと推察される。同様のパターンは、やはり埋土種子からの再生が可能なヤマアジサイ(小谷, 2007; 久保ら, 2008)についても観察された。それに対して、かつて優占していたハイイヌガヤやウリノキなどの低木種の出現頻度は、2006年の時点ですら極めて低かったことから(阪口ら, 2008)、防鹿柵内に残存していた個体からの分布拡大にはかなりの時間を要することが予想される。さらに、本研究においてこれらの種が防鹿柵内で全く再生しなかったという結果は、埋土種子からの再生が困難であることを意味しているのかもしれない。

サワグルミとトチノキは、上谷地域のサワグルミ群集を代表する林冠構成種である。この2種はしばしば同所的に分布しているものの、溪流沿いの物理的攪乱の大きさと頻度に応じた生活史特性を持っていることが知られている。大きな種子から耐陰性の高い実生を発生させるトチノキは、林床では低い成長速度を維持したままで、林冠にギャップが発生するのを待つ(Kaneko, 1999)。そして光環境が好転すると、一気に高い伸長速度と当年枝増加率にシフトすることで、他の樹種に先駆けて林冠を占有することができる(Kaneko, 1999)。一方のサワグルミが林冠を占めることができるのは、トチノキよりも大きな攪乱が起こった場合であることが知られており(Kaneko and Kawano, 2002)。同齢の個体群がパッチ状に林冠を占有するという分布パターンが見られることがある(Sakio et al., 2002)。処理区内の方形区において、サワグルミは数多くの稚樹(566本/800m²)を更新させ、そのうちの30%の個体は2011年において樹高が130cmを超えていた。また、低木層にある個体群の樹高階分布

は一様分布様であったことから、様々な成長段階にある稚樹が、稚樹バンクを形成していることが示唆された。このような結果は、サワグルミの更新にとって好適な裸地が実験開始時に準備されていたこと、そして大量の種子がそうしたセーフサイトで発芽して、急速に成長を遂げたことを反映しているのだろう。

5. 結論と展望

シカの採食の影響を強く受けたアシウスギ変群集とサワグルミ群集に対して防鹿柵処理を施した場合には、低木層における低木・高木性種の種数と個体密度を増加させる効果が認められた。しかしながら、とりわけ稚樹の供給に成功したのは、埋土種子を土壤中に形成したり、セーフサイトに素早く侵入・成長できるといった生活史特性をもつ、攪乱依存的な種に限られていた。この事実、防鹿柵処理を施した時点の初期条件（つまり、シカの不適好性植物の林床被覆率や、シカの採食が持続した経過年数）によって、更新に成功できる樹種構成が変化しうる可能性を示唆しているだろう。また、「シカによって低質化した樹木群集を元の種組成に回復させることができるのか」、という森林管理上の問題に答えるためには、例えば、サワグルミ群集の低木層に出現した過渡的な樹木群集が、今後どのように変化していくのかを観察し続けることに意味があるだろう。

森林の樹木群集の動態は非常に大きな時空間スケールで起こる事象であり、本研究で得られた更新初期過程に関する知見だけを基にして、群集組成の将来変化を議論するのは安全とはいえない。例えば、シカの植物に対する嗜好性は突如として変化しうることが知られており、本研究では不適好性種として扱った種であっても、将来はシカの負の影響を被る可能性があるかもしれない。また、2008年から始まった芦生研究林におけるシカの密度調整事業によって、シカの密度はある程度管理されており、今後さらにシカの生息密度が変化していく可能性が高い。本研究で評価できていないこうした不確実な要因の影響を検証するためには、芦生研究林において実施している本研究のような長期大面積モニタリング観測体制によって樹木個体群の動態を注視していくことが重要になるだろう。

謝辞

本研究を実施するにあたり、京都大学フィールド科学教育研究センター・芦生研究林職員の皆様には、調査を実施する上で便宜を図って頂きました。芦生生物相保全

プロジェクト、京都大学農学研究科・農学部、岐阜大学応用生物科学部にご所属の多くの皆様と布施健吾氏には、野外調査を手伝って頂きました。また、James R.P. Worth 氏には英文校閲を引き受けて頂きました。この場をお借りして厚く御礼申し上げます。

なお、本研究の一部は、文部科学省 21 世紀 COE プログラム「昆虫科学が拓く未来型食料環境学の創生」、並びに（財）日本自然保護協会 PRO NATURA FUND の支援を受けて行われました。

引用文献

- 1) 阿部佑平・柴田昌三 (2007) チュウゴクザサの部分開花の観察 - 花と種子の生産様式について. *Bamboo journal*, 24, 12-16.
- 2) 安藤正規・合田禄 (2009) 大台ヶ原のニホンジカ. 大台ヶ原の自然誌 森の中のシカをめぐる生物間相互作用 (柴田毅式・日野輝明 編), pp. 46-59. 東海大学出版会, 秦野市.
- 3) Ando, M., Itaya, A., Yamamoto, S.I. and 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.
- 4) 藤井伸二 (2010) 芦生研究林枕谷におけるシカ摂食にともなう林床開花植物相の変化. 保全生態学研究, 15, 3-15.
- 5) 藤木大介・高柳敦 (2008) 京都大学芦生研究林においてニホンジカ (*Cervus nippon*) が森林生態系に及ぼしている影響の研究 - その成果と課題について. 森林研究, 77, 95-108.
- 6) 藤木大介・岸本康誉・坂田宏志 (2011) 兵庫県氷ノ山山系におけるニホンジカ *Cervus nippon* の動向と植生の状況. 保全生態学研究, 16, 55-67.
- 7) 藤木大介・鈴木牧・後藤成子・横山真弓・坂田宏志 (2006) ニホンジカ (*Cervus nippon*) の採食下にある旧薪炭林の樹木群集の構造について. 保全生態学研究, 11, 21-34.
- 8) 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, 2008, 5-11.
- 9) Hirayama, K. and Sakimoto, M. (2005) Seedling demography and establishment of *Cryptomeria japonica* in a cool-temperate, old-growth, conifer hardwood forest in the snowy region of Japan. *Journal of Forest Research*, 10, 67-71.
- 10) 井上みずき・合田禄・阪口翔太・藤木大介・山崎理正・高柳敦・藤崎憲治 (2008) 「ニホンジカの森林生態系へのインパクト - 芦生研究林」企画趣旨. 森林研究, 77, 1-4.
- 11) Ito, H. and Hino, T. (2004) Effects of deer, mice and dwarf bamboo on the emergence, survival and growth of *Abies homolepis* (Piceaceae) seedlings. *Ecological Research*, 19, 217-223.
- 12) Kaneko, Y. (1999) Population biology of *Aesculus turbinata* Blume: A demographic analysis using transition matrices on a natural population along a riparian environmental gradient. *Plant species biology*, 14, 47-68.

- 13) Kaneko, Y. and Kawano, S. (2002) Demography and matrix analysis on a natural *Pterocarya rhoifolia* population developed along a mountain stream. *Journal of Plant Research*, 115, 341-354.
- 14) 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. *Contribution from Biological Laboratory, Kyoto University* 29, 433-444.
- 15) 小谷二郎 (2007) スギ人工林における木本種の埋土種子数と種構成. 石川県林試研報, 39, 59-64.
- 16) 久保満佐子・川西基博・島野光司・崎尾均・大野啓一 (2008) 秩父・大山沢溪畔林における埋土種子の種構成. 日本森林学会誌, 90, 121-124.
- 17) Kumar, S., Takeda, A. and 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.
- 18) 李玉春・丸山直樹・小金澤正昭・神崎伸夫 (1996) 日光におけるニホンジカの越冬地拡大, 個体群成長と地球温暖化との関係. 野生生物保護, 2, 23-35.
- 19) 宮脇昭 (1984) 日本植生史 - 近畿. 至文堂, 東京
- 20) 村田育恵・井上幸子・矢部恒晶・壁村勇二・鍛冶清弘・久保田勝義・馬淵哲也・椎葉康喜・内海泰弘 (2009) 九州大学宮崎演習林におけるニホンジカの生息密度と下層植生の変遷. 九州大学農学部演習林報告, 90, 13-24.
- 21) Nakashizuka, T. (1988) Regeneration of beech (*Fagus crenata*) after the simultaneous death of undergrowing dwarf bamboo (*Sasa kurilensis*). *Ecological research*, 3, 21-35.
- 22) ニノ宮史絵・古林賢恒 (2004) ニホンジカの過食圧下にある太平洋型ブナ林の空間的構造とオオバアサガラギャップ更新. 野生生物保護, 8, 63-77.
- 23) Nomiya, H., Suzuki, W., Kanazashi, T., Shibata, M., Tanaka, H. and Nakashizuka, T. (2003) 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.
- 24) Osono, T. and 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, 51-58.
- 25) Rubin, B.D., Manion, P.D. and Faber-Langendoen, D. (2006) Diameter distributions and structural sustainability in forests. *Forest Ecology and Management*, 222, 427-438.
- 26) 阪口翔太・藤木大介・井上みずき・高柳, 敦 (2008) 芦生上谷流域の植物多様性と群集構造 - トランセクトネットワークによる植物群集と希少植物の検出 -. 森林研究, 2008, 43-61.
- 27) 阪口翔太・藤木大介・井上みずき・山崎理正・福島慶太郎・高柳敦 (2012) 日本海側冷温帯性針広混交林におけるニホンジカの植物嗜好性. 森林研究, 78, 71-80.
- 28) Sakai, A., Sakai, T., Kuramoto, S. and Sato, S. (2010) Soil seed banks in a mature Hinoki (*Chamaecyparis obtusa* Endl.) plantation and initial process of secondary succession after clearcutting in southwestern Japan. *Journal of Forest Research*, 15, 316-327.
- 29) Sakio, H., Kubo, M., Shimano, K. and Ohno, K. (2002) Coexistence of three canopy tree species in a riparian forest in the Chichibu Mountains, Central Japan. *Folia Geobotanica*, 37, 45-61.
- 30) Seiwa, K. and Kikuzawa, K. (1996) Importance of seed size for the establishment of seedlings of five deciduous broad-leaved tree species. *Vegetatio*, 123, 51-64.
- 31) Suzuki, W. (1993) Germination of *Rubus palmatus* var. *coptophyllus* and *R. microphyllus* seeds buried in soil for 7.5 years. *Ecological Research*, 8, 107-110.
- 32) Takatsuki, S. (1992) Foot morphology and distribution of Sika deer in relation to snow depth in Japan. *Ecological Research*, 7, 19-23.
- 33) Takatsuki, S. (2009) Effects of sika deer on vegetation in Japan: A review. *Biological Conservation*, 142, 1922-1929.
- 34) Takatsuki, S. and 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.
- 35) 武田博清・金子信博 (1988) 森林の微地形と土壌堆積腐植の様式. 京大演習林報告, 60, 33-45.
- 36) 田村淳 (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.
- 37) 田村淳 (2007) ニホンジカの採食圧を受けてきた冷温帯自然林における採食圧排除後 10 年間の下層植生の変化. 森林立地, 49, 103-110.
- 38) 田村淳 (2008) ニホンジカによるスズタケ退行地において植生保護柵が高木性樹木の更新に及ぼす効果 - 植生保護柵設置後 7 年目の結果から -. 日本森林学会誌, 90, 158-165.
- 39) 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, 13-23.
- 40) 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.
- 41) Tsujino, R. and Yumoto, T. (2004) Effects of sika deer on tree seedlings in a warm temperate forest on Yakushima Island, Japan. *Ecological Research*, 19, 291-300.
- 42) Tsujino, R., Ishimaru, E. and Yumoto, T. (2010) Distribution patterns of five mammals in the Jomon period, middle Edo period, and the present, in the Japanese Archipelago *Mammal Study*, 35, 179-189.
- 43) 塚越剛史・鶴見康幸 (1995) 生息場所の異なるシカの幼齢造林木摂食選好性調査. 東京大学演習林技術職員等試験研究・研修会議報告, 平成 6 年度, 71-77.
- 44) 堤利夫 (1956) 林木落葉の分解について. 京大演習林報告, 26, 59-87.
- 45) 堤利夫・岡林巖・四手井綱英 (1961) 林木落葉の分解について (II). 京大演習林報告, 33, 187-198.
- 46) 山中典和・松本淳・大島有子・川那辺三郎 (1993) 京都大学芦生演習林モンドリ谷集水域の林分構造. 京都大学演習林報告, 65, 63-76.
- 47) Yamasaki, M. and Sakimoto, M. (2009) Predicting oak tree mortality caused by the ambrosia beetle *Platypus quercivorus* in a cool-temperate forest. *Journal of Applied Entomology*, 133, 673-681.

(2012 年 2 月 12 日受理)