九州地方における再造林放棄地の植生回復パターンとその要因： 再造林放棄地の管理にむけて

長 島 啓 子^{*1}・大 本 健 司^{2,3}・吉田茂二郎²

九州における再造林放棄地の植生回復は、埋土種子・前生樹・新たな種子供給の三つの再生資源の量や種類によって左右されていた。回復初期は3者が重要であるのに対し、回復初期から中期には新たな種子供給が重要となる。常緑樹の種子供給可能性が高い放棄地ほど照葉樹林を構成する樹木が優占する林分へ変化していた。シカの食害は本来回復するはずの植生の再生を阻害することで、回復パターンに影響を与えていた。特にシカの食害が中～重度の場合は初期に草地型植生になる場合が多く、植栽などの積極的な管理を行う必要性が示唆された。非先駆性の常緑樹や落葉樹の種子供給可能性が低く、埋土種子量が少ない放棄地では、先駆性樹種の植被率が低い先駆性樹種侵入型の植生となり、その後の非先駆性樹種の種子供給可能性も低いため、10～15年経過しても先駆性樹種が優占する可能性があるが、更なるモニタリングが必要である。その他の常緑樹／非先駆性落葉樹が優占するパターン、先駆性樹種の優占後、10～15年後に常緑樹／非先駆性落葉樹が混交するパターンを示す放棄地は早急な労力投入の必要性は低いが、照葉樹林に回復するか長期的なモニタリングが必要であろう。

キーワード：埋土種子、前生樹、種子供給可能性、シカの食害、再造林放棄地の管理

Keiko Nagashima,^{*1} Kenji Omoto,^{2,3} Shigejiro Yoshida² (2011) The Patterns and Factors of Vegetation Recovery at Abandoned Plantation Clearcut Sites in Kyushu Region: Implication for Management. J Jpn For Soc 93: 294–302
Forest recovery at abandoned plantation clearcut sites in Kyushu region depends on the amount and type of regeneration sources (buried seeds, advanced regeneration, and dispersed seeds). At the initial stage of recovery, all types of regeneration sources were important. On the other hand, the following successional process was reflected by possibility of seed dispersal. In particular, lucidophyllous species tended to recover at abandoned sites with a higher possibility of evergreen tree seed dispersal. Deer browsing was detected as the factor preventing vegetation development which was supposed to recover from these regeneration sources. Sites under moderate or serious deer browsing pressure were mostly covered by grasses and considered as the first priority sites for labor allocation. Sites without advanced regeneration, poor number of buried seeds or no adjacent broadleaved forest, tended to have low coverage of pioneer trees at the initial stage and the dominance of pioneer species predicted to continue even after 15 years. Decisions on labor allocation to these sites should be contingent on long-term tree species recoveries. Other vegetation recovery patterns which were dominated by evergreen trees or non-pioneer deciduous trees, or those mixed with pioneer trees, have low priorities for immediate labor allocation. Nonetheless, they will also require long-term monitoring to determine whether they will progress to the target lucidophyllous forest.

Key words: buried seeds, advanced regeneration, seed dispersal possibility, deer browsing, management of abandoned plantation clear-cut sites

I. は じ め に

木材価格の低迷、過疎化・高齢化に伴う労働力不足などの我が国の林業を取り巻く厳しい情勢により、人工林の皆伐跡地に再造林が行われない「再造林放棄地（以下、放棄地）」が各地で増加している（堺 2003；Sakai *et al.* 2006；Nagashima *et al.* 2009）。特に九州では1990年代に入ってから放棄地が確認されるようになり、その後年々増加し（岡森 2003）、現在では約600カ所の放棄地が存在する（村上ら 2007）。植生が回復しない場合、これらの放棄地の増加は水土保全機能の低下やそれに伴う土砂流出災害の危険性をもたらすとして危惧されている（吉田 2003）。

これらの放棄地を適切に管理するには、(1) 各放棄地の

植生回復の可能性を予測し、(2) 植生回復しないあるいは遅れる可能性がある放棄地について、植栽を含めた積極的な管理を行うことが考えられる。一般的に森林伐採後の二次遷移では、初期に遷移初期種の頻度および被度が増加し、その後、遷移後期種へと優占種が交代する（Ash and Barkham 1976；長池 2002）。自然植生が照葉樹林である九州の丘陵地や低山地の二次遷移は、攪乱直後に落葉性の先駆性樹種が優占する。遷移の中期（伐採後20年程度）には、照葉樹林の林冠を構成する樹種が優占ようになるが、特に高い萌芽再生力を有する高木性の常緑広葉樹が優占する単純な林分構造を示すこともある。更に遷移が進むと（伐採後60～80年後）、萌芽幹の枯死、新たな個体の侵入などにより種組成・階層構造が共に多様化する（井藤

* 連絡先著者 (Corresponding author) E-mail: nagakei@y.kpu.ac.jp

¹ 京都府立大学大学院生命環境科学研究科 〒606-8522 京都市左京区下鴨半木町 1-5 (Graduate School of Life and Environmental Science, Kyoto Prefectural University, 1-5 Nagaragi-cho, Shimogamo, Sakyo-ku, Kyoto 606-8522, Japan)

² 九州大学大学院農学研究科 〒812-8581 福岡市東区箱崎 6-10-1 (Faculty of Agriculture, Kyushu University, 6-10-1 Hakozaki, Higashi-ku, Fukuoka 812-8581, Japan)

³ 現所属：公益財団法人福岡市緑のまちづくり協会 〒814-0001 福岡市早良区百道浜 2-3-26 (Fukuoka City Greenery Town Planning Association, 2-3-26 Momochihama, Sawara-ku, Fukuoka 814-0001, Japan)

(2011年8月10日受付；2011年10月20日受理)

ら 2008)。一方、森林の公益的機能は、遷移が進行し森林の階層構造が発達するにつれて高まることが知られている(藤森 2004)。この遷移プロセスや森林の階層構造と公益的機能の関係に着目すれば、九州の放棄地に対する管理は(1) 木本樹種の成立が困難な放棄地、(2) 先駆性樹種が優占する放棄地、(3) 自然植生である照葉樹林に回復する可能性の高い、非先駆性樹種・遷移後期種によって構成されている放棄地の順で優先的に行われるべきであろう。

このような管理を行うには、放棄地の植生回復可能性を判断するための指標が不可欠となる。これまでいくつかの林分レベルの研究によって、伐採跡地の標高や斜面形状などの立地条件に加え、前生樹の量、人工林以前の土地利用、伐採時の林齢がその後の回復植生に影響を与えることが報告されている(勝木ら 2003; Sakai *et al.* 2006; Yamagawa *et al.* 2006)。しかし、九州のように広範囲に数多く分布する放棄地に対し上記の優先順位をもとにした管理を適用するには、九州全体における放棄地の植生回復状況とその規定要因を理解するとともに、長期的な植生変化をも考慮して指標を提示していく必要がある。

我々の研究グループは、九州における放棄後 5~10 年経過した遷移初期の植生回復状況(以下、放棄後初期の植生)を把握するため、2002 年から大分県で(Nagashima *et al.* 2009)、2005 年からは九州全域にわたって調査を行ってきた。前者は比較的详细に回復植生を把握する研究であるのに対し、後者は先の優先順位をもとに管理が必要な放棄地の選定に貢献する情報を得ることを目的に、樹種を先駆性樹種と非先駆性樹種に分類し、植生の把握を行っている。また大分県では、2008~2009 年に 2002 年に調査した放棄地を再調査し、11~15 年経過した遷移初期から中期にかけての植生変化(以下、放棄後初期から中期にかけての植生変化)の把握にも努めている(大本ら 2010)。本総説では、これらの調査から明らかになったことを総括することで、九州の放棄地における植生回復パターンとそれを規定する要因をまとめ、九州における放棄地の植生回復の可能性と積極的な管理の可否の判断に貢献することを目的としている。なお、九州全域の調査結果は本総説で初めて公表するものであるが、放棄後初期の植生を規定する要因を把握する上で有意義と考えられるので、本総説において取り上げ、議論を行っている。

II. 調査・解析概要

九州全域における調査は、1998~2002 年の間に伐採・放棄された放棄地 671 カ所より 187 カ所を抽出し、現地調査を行った。現地調査では 10 m×10 m のプロットを 1~2 個、合計 218 個設置し、林冠層および低木層における先駆性樹種と非先駆性樹種の植被率および草本層(草本類)の植被率を記載した。なお、林冠層および低木層については、現地の植生を概観した際に、樹高 1.5~2 m および 5 m 以上において明確な階層構造がみられる場合には、前者を低木層、後者を林冠層として植被率を記載した。一方、

明確な階層構造がみられず樹高 2~4 m 程度で林冠が形成されている場合は、林冠層として植被率の記載を行い、低木層は 0% とした。また、2 m 程度の樹木がプロット内に点在し林冠が形成されていない場合は、低木層として植被率を記載し林冠層は 0% とした。植生の違いを把握するため、現地調査で得た植被率のデータを用いてクラスター分析および除歪対応分析(DCA: detrended correspondence analysis)を行い、植生分類を行った。また、植生の違いを規定する要因を把握するため、DCA によって得られた各軸と立地条件との相関係数の算出を行うとともに、決定木分析を行った。なお、立地条件としては放棄年数(1~12 年; 中央値 6 年)、放棄面積(0.5~66.5 ha; 中央値は 3.35 ha)、伐採時の林齢(27~76 年; 中央値 40 年)、標高(50~1,050 m; 中央値 500 m)、傾斜(5~47 度; 中央値 30°)、斜面方位(8 方位)、斜面形状(凹, 平行, 凸)、シカの食害の程度(無: プロット内の総木本数に対し食害を受けた本数が 0%, 軽度: ≤25%, 中度: 26~75%, 重度: >75%)、近接広葉樹林の有無、そして過去の土地利用(非森林, 人工林, 広葉樹散在, 広葉樹林)を用いた。

大分県における調査(Nagashima *et al.* 2009)では、大分県が 1998 年に行った再造林放棄地実態調査によって放棄地とされた 200 カ所から、北西部と南部に分布する 37 カ所の放棄地をランダムに抽出した。2002~2004 年に行った第 1 回調査では、各放棄地に 4 m×4 m のプロットを 2~6 個ずつ、合計 76 個設置し、樹高 1.2 m 以上の木本樹種について種名を記載するとともに、毎木調査(種名・胸高直径・樹高)を行った。植生の違いを把握するため、毎木調査で得られた樹種を六つの樹種グループ(常緑高木, 常緑低木, 非先駆性落葉高木, 非先駆性落葉低木, 先駆性高木, 先駆性低木)に分類し、それぞれの胸高断面積合計割合を用いてクラスター分析を行った。また植生の違いを規定する要因を探るため、DCA を行い、得られた軸と立地条件との相関係数を求めた。立地条件としては、各放棄地の放棄年数(5~12 年; 中央値 8 年)、放棄面積(0.49~24.81 ha; 中央値 1.92 ha)、伐採時の林齢(30~50 年; 中央値 40 年)、標高(75~775 m; 中央値 300 m)、傾斜(4~44°; 中央値 33°)、斜面方位(東西南北)、近接広葉樹林までの距離(0~50, 50~100, 100~150, 150~200, >200 m)、近接広葉樹林のタイプ(常緑樹林, 落葉樹林, 混交林)を用いた。また、各プロットにおける六つの樹種グループの萌芽率(プロットにおける全幹数に対する萌芽幹数の割合)も算出した。なお、ここでの萌芽個体は地際での分枝が認められたものとしている。

2008~2009 年には 1 回目に調査を行った 37 カ所の放棄地から、当時優占していた植生タイプをもとに 24 カ所を抽出し、再調査を行った(大本ら 2010)。各放棄地に 10 m×10 m のプロットを 1~2 個ずつ、合計 35 個設置し、1 回目と同様、樹高 1.2 m 以上の木本樹種について毎木調査を行った。再調査を行った放棄地の放棄年数は調査時点で 11~15 年に達していた。植生の違いを把握するため、1 回

目および2回目の毎木調査で得られた樹種を五つの樹種グループ（常緑高木、常緑低木、非先駆性落葉高木、非先駆性落葉低木、先駆性樹種）に分類し、それぞれの胸高断面積合計割合を用いてクラスター分析を行った。また、植生の変化をDCAによって把握するとともに、植生の変化を規定する要因をDCAで得られた軸と立地条件との相関係数をもとに把握した。なお立地条件は、1回目調査のデータによる放棄後初期の要因解析と同様のデータを用いた。

III. 放棄後初期の回復植生

九州全域における調査の回復植生は、木本類がほとんどなく草本類が優占している草地（G、全プロットの34.25%）、アカメガシワ、カラスザンショウなどの先駆性木本樹種が植生率20%程度で侵入している先駆性樹種侵入群（FPT、18.98%）、先駆性木本樹種が優占する先駆性樹種群（PT、19.91%）、アラカシ、シロダモ、カナクギノキなどの非先駆性木本樹種が優占する非先駆性樹種群（NPT、26.85%）の4植生タイプに分類できた（表-1）。一方、大分県の第1回調査では、アラカシ、シロダモなどが優占

表-1. 九州全域調査でみられた植生タイプと各階層における平均植生率（%）

植生タイプ	林冠層			低木層			草本層
	先駆性樹種	非先駆性樹種	合計	先駆性樹種	非先駆性樹種	合計	
G	1.62	11.42	13.04	1.76	2.88	4.64	58.20
FPT	21.59	9.59	31.17	1.59	9.59	11.17	39.63
PT	43.81	14.03	57.84	25.78	16.29	42.08	62.52
NPT	10.28	37.64	47.93	8.08	34.91	42.99	49.74

G、草地；FPT、先駆性樹種侵入群；PT、先駆性樹種群；NPT、非先駆性樹種群。

図-1. 大分県調査による初期の植生タイプと六つの樹種グループの胸高断面積合計割合 Nagashima *et al.* (2009) を改変。

ET、常緑高木群；ET-DPS、常緑高木-先駆性落葉低木群；PTS、先駆性樹種群；DT：非先駆性落葉高木群；DS、非先駆性落葉低木群。

	草地型	木本型			
		先駆性		非先駆性	
		先駆性侵入型	先駆性優占型	常緑型	落葉型
九州	G	FPT	PT	NPT	
大分			ET-DPS PTS	ET	DT DS

図-2. 九州における放棄後初期の回復植生と九州全域および大分県調査で得られた植生タイプの関係

大分県調査は Nagashima *et al.* (2009) より。

する常緑高木群（ET、全プロットの22.67%）、アラカシなどの常緑高木とともにクサギ、ヌルデが混在する常緑高木-先駆性落葉低木群（ET-DPS、9.33%）、アカメガシワ、カラスザンショウなどが優占する先駆性樹種群（PTS、30.67%）、カナクギノキ、クマノミズキが優占する非先駆性落葉高木群（DT、24.0%）、アブラチャン、ケクロモジなどの非先駆性落葉低木群（DS、13.33%）の5植生タイプがみられた（図-1；Nagashima *et al.* 2009）。両者の結果から、九州の放棄地における放棄後初期の植生はまず木本樹種がみられない草地型植生と木本樹種が再生した木本型植生に分けられる。木本型植生は更に（1）主に先駆性樹種が優占する場合、（2）主に非先駆性樹種が優占の場合があり、前者はその植生率によって（a）先駆性樹種侵入型と（b）先駆性樹種優占型に、後者は優占樹種によって（c）常緑樹優占型、（d）落葉樹優占型に分類できるといえる（図-2）。

IV. 放棄後初期の植生回復要因

九州全域の調査データによるDCAの結果（図-3）、第1軸は草地Gが低い値を、その他のFPT、PT、NPTで高い値を示した。第2軸は非先駆性樹種が優占するNPTが高い値を、先駆性樹種が優占するPTが低い値を示した。したがって、植生回復を規定する要因は、第1軸で表される木本樹種の回復を左右する要因と第2軸で表される優占樹種（先駆性樹種/非先駆性樹種）を左右する要因の二つに分けられることがわかる。決定木分析でも、木本樹種の回復を規定する要因と優占樹種を規定する要因を分けて分析したものが最も高い正答率を示した。この点からいえば、大分県における調査はいずれも木本樹種が回復しているため、優占樹種を規定する要因を解析した研究として位置づけることができる。

1. 木本樹種の回復を規定する要因

九州全域の調査データによるDCAで得られた軸と立地条件との相関係数を算出した結果、木本樹種の回復を規定する要因としてシカ食害の程度と放棄年数があげられ、シカ食害の程度が軽く、放棄年数が長い放棄地で木本樹種が回復する傾向にあった（図-3）。また、木本樹種を規定する要因を解析するために、木本樹種が回復しているFPT、PT、NPTを「T」と再分類し、草地「G」との違いを決定木分析で解析したところ、DCA同様、シカの食害の程度

図-3. 九州全域調査データを用いたDCAによる序列化と初期の植生回復を規定する要因

G, 草地; FPT, 先駆性侵入群; PT, 先駆性樹種群; NPT, 非先駆性樹種群。

と放棄年数が重要な要因として抽出された(図-4, 正答率71%)。特にシカの食害が無い場合は放棄年数に関わらず「T」を示し、木本樹種が回復する(FPT, PT, NPTのいずれかの植生になる)ことから、シカの食害が木本樹種の回復に与える影響の大きさが伺える。シカの食害によって木本樹種の実生や稚樹が食べ尽くされ、森林の再生や更新が阻害されている事実は、人工林の伐採跡地を含んだ日本各地の様々な森林において報告されている(Takatsuki and Gorai 1994; Tsujino and Yumoto 2004)。特に、人工林の伐採跡地は草本類や木本樹種が低い樹高で繁茂し、最適な餌場としてシカを誘引することが知られている(Shimoda *et al.* 1994)。シカの個体数密度が高ければ高いほど、伐採地においてシカが実生や稚樹を食べる頻度が高くなり、木本樹種の再生への影響が大きくなると考えられる(Takatsuki and Gorai 1994; Tsujino and Yumoto 2004)。実際に、九州全域の調査で草地(G)に分類された放棄地の多くが、シカの個体数密度が高いとされる九州南部(常田 1998)に分布していた。

木本樹種は基本的に放棄年数が長くなればなるほど回復する傾向を示す。生残個体や萌芽個体、更には新たな種子供給による木本樹種の再生機会や量は、放棄年数が長くなればなるほど増加するため、放棄年数は再生機会および再生資源量に影響を与える要因と規定できる。シカの食害がみられる放棄地では、シカの食害の程度が軽ければ軽いほど、木本樹種が回復する(FPT, PT, NPTのいずれかの植生タイプに回復する)のに要する時間が短くなっている(図-4)。シカの食害が継続している場合、木本樹種の再生機会や量がシカの食害によって阻害される機会や量を上回る期間は、シカの食害が軽度であればあるほど短いと考えられ、その分木本樹種の回復が早まる。またシカの個体群密度の変化によってシカの食害が軽減した場合でも、シカ

の食害が重度であった場所ほど放棄地に残る再生資源量が少ないため、その分多くの種子供給が必要となり、植生回復に時間がかかると考えられる。実際、かつて重度のシカの食害を受けた場所において、食害圧が減少しても短期間では植生が回復しない事例も報告されている(Augustine and Frelich 1998; 合田・高柳 2008)。

2. 優占樹種を規定する要因

九州全域の調査結果において、優占樹種(先駆性樹種/非先駆性樹種)を左右する要因としてDCAでは近接広葉樹林の有無が挙げられ、広葉樹林が隣接する放棄地において非先駆性樹種が優占する傾向がみられた(図-3)。また、決定木分析で木本樹種の回復を規定した要因の解析の結果「T」を示したグループ(図-4中のシカの食害がない場合と軽度かつ放棄年数が5年より長い放棄地)について、FPT, PT, NPTになる条件を更に解析したところ、斜面形状が抽出され(正答率40~50%)、凸斜面で非先駆性樹種、凹斜面で先駆性樹種が回復する傾向がみられた。また、放棄面積が大きく(4.3 haより大きく)なるほど先駆性樹種の植被率が低下し、FPTの植生タイプが形成される傾向を示した。更にDCA同様、近接広葉樹林の有無が非先駆性樹種の回復に貢献することも示唆された(図-4)。

大分県における調査(Nagashima *et al.* 2009)ではDCAの結果、常緑高木が優占するETは常緑広葉樹林が近接し、放棄面積が小さく(平均1~2 ha)、かつ放棄年数が長い傾向を示した。一方、先駆性樹種が優占するPTSは全く逆の傾向を示し、非先駆性の落葉樹種が優占する植生タイプ(DS, DT)は両者の中間的な特性を示していた(図-5)。また、非先駆性の常緑高木や落葉高木が優占する植生タイプ(ET, DT)の萌芽率が先駆性樹種群より高いことが示された(表-2, Nagashima *et al.* 2009)。

以上のことから、先駆性樹種/非先駆性樹種を規定する要因としては、近接広葉樹林の有無、斜面形状、放棄面積、放棄年数、萌芽率が挙げられる。非先駆性樹種は凸斜面で、近接広葉樹林が存在する面積が比較的小さい放棄地で優占する傾向がある。また、先駆性樹種に比べて放棄年数が長い放棄地でみられ、萌芽率が高い傾向を示す。一方、先駆性樹種は逆の条件で優占する傾向を示す。非先駆性樹種が優占する放棄地において萌芽率が高いことは、非先駆性樹種の早期回復には更新材料としての前生樹が人工林伐採前から存在することが重要であることを示している(Yamagawa and Ito 2006; Yamagawa *et al.* 2008)。そして斜面形状は、人工林伐採前の前生樹の分布を規定していると考えられる。実際、人工林の下層において凸型斜面に非先駆性樹種が、凹斜面で先駆性樹種が分布することが報告されている(中川ら 1998)。近接広葉樹林の有無もまた、伐採以前から人工林内への非先駆性樹種の種子供給可能性を左右することから、前生樹の量に影響を与えると考えられる。と同時に、近接広葉樹林の有無が伐採後の放棄地への種子供給源として重要であるのはいうまでもない。放棄面積、放棄年数も放棄地への種子供給可能性を左右する要因

図-4. 九州全域調査データを用いた決定木分析による初期の植生回復を規定する要因

決定木分析ではまず、九州全域の調査で得られた植生タイプのうち FPT, PT, NPT を「T」と再分類し、草地「G」との違いを規定する要因を解析することで、木本樹種の回復を規定する要因の解析を行った。優占樹種を規定する要因は、木本樹種の回復を規定する要因解析の結果「T」を示したグループ（解析プロット数の関係から、シカの被害が無い場合とシカの被害が軽度で放棄年数が5年より長い場合のみ）について、FPT, PT, NPT になる条件の解析を行った。

表-2. 大分県調査（第1回目のみ）による各植生タイプの幹数と萌芽率

植生タイプ (プロット数)	ET (17)		ET-DPS (7)		PTS (23)		DT (18)		DS (10)	
樹種グループ	幹数	萌芽率(%)	幹数	萌芽率(%)	幹数	萌芽率(%)	幹数	萌芽率(%)	幹数	萌芽率(%)
常緑高木	6.6	41.6	4.3	20.0	0.9	0.0	1.8	40.6	1.0	0.0
常緑低木	1.1	26.3	5.7	55.0	1.6	40.5	0.4	42.9	1.8	33.3
落葉高木	0.9	40.0	0.6	0.0	0.8	11.1	5.9	39.6	3.9	53.9
落葉低木	3.9	58.2	2.6	33.3	2.7	27.4	2.4	36.4	15.2	39.5
先駆性落葉高木	0.2	25.0	1.3	11.0	2.5	22.0	1.5	29.0	1.9	0.0
先駆性落葉低木	0.6	9.1	6.0	26.2	5.7	20.0	2.1	21.1	3.0	43.3

Nagashima *et al.* (2009) を改変

と考えられる。放棄面積は放棄地の周縁部から中心部までの距離と解することもでき、近接広葉樹林があっても放棄面積が大きければ、周辺からの種子は放棄地の中心部まで届かない。そのため植生の回復は、人工林の伐採以前に鳥類の被食種子散布によって林内の土壤中に形成された埋土種子（佐藤・酒井 2003）に頼らざるを得ず、これらの埋土種子から発生する先駆性樹種（Sakai *et al.* 2005）が優占することになる。埋土種子もまた広葉樹林からの距離に伴い減少する傾向を示すため（西澤ら 2009）、放棄面積が非常に大きくなると、優占する先駆性樹種の植被率も低下し先駆性樹種侵入型の植生タイプを形成する。逆に放棄面積が小さければ近接広葉樹林から放棄地に種子が十分供給され非先駆性樹種が優占する（Sakai *et al.* 2006; Nagashima

et al. 2009）。同様に放棄年数が長くなればなるほど、多くの種子供給が成され、非先駆性樹種の再生機会が増加するだろう（Nagashima *et al.* 2009）。

大分県の調査結果から近接広葉樹林のタイプによって、回復植生は非先駆性樹種が優占する植生タイプの中でも常緑樹優占型植生と落葉樹優占型植生に分かれると言える。また両者ともに萌芽率が高いことから、前生樹の種類もその後の回復植生を規定していると考えられる。回復植生を予測する上での前生樹の種類的重要性は Yamagawa *et al.* (2010) においても指摘されている。この前生樹の種類は、種子供給源である近接広葉樹林のタイプの影響を受けるため、近接する広葉樹林と類似した構成樹種が形成されやすい（Yamagawa and Ito 2006）。もちろん、近接広葉

図-5. 大分県調査データを用いた DCA による序列化と初期の植生回復を規定する要因 Nagashima *et al.* (2009) を改変

樹林のタイプは伐採後の実生によって回復する植生のタイプを左右することも報告されており (Euskirchen *et al.* 2001), 種子供給源として前生樹, 種子という双方の再生資源材料の形成に貢献しているといえる。

3. 放棄後初期～中期にかけての植生変化

大分県における第1回調査 (2002～2004 年) および第2回調査 (2008～2009 年) の両者のデータを用いたクラスター分析の結果, 回復植生は, アカメガシワ, タラノキなどが優占する先駆性樹種群 (P) と先駆性樹種が優占しつつもアラカシなどの常緑樹もみられる先駆性樹種優占群 (Pd), 先駆性樹種にカナクギノキ, クマノミズキが混交する先駆性樹種-非先駆性落葉高木群 (P-DT), カナクギノキ, クマノミズキが優占する非先駆性落葉高木群 (DT), エゴノキなどが優占する非先駆性落葉低木群 (DS), アラカシ, シロダモ, タブノキなどが優占する常緑高木優占群 (ETd) と常緑高木群 (ET), そして常緑-非先駆性落葉樹種混交群 (E-DT) の8タイプに分類された (大本ら 2010)。

初期から中期にかけての植生の変化を DCA を用いて把握したところ (図-6), 第1回目調査で P であった放棄地は Pd または P-DT に, Pd または DS であった放棄地は ETd に, P-DT であった放棄地は DT に, DT であった放棄地は E-DT に, E-DT であった放棄地は ET へと変化する傾向を示していた。これらの動きを総合すると, 先駆性樹種が優占するタイプから常緑高木が優占するタイプへの変化と先駆性樹種から非先駆性落葉高木が優占するタイプを経て常緑高木が優占するタイプへの変化という二つの遷移パターンが存在すると考えられた。第1軸は植生の変化

図-6. 放棄後初期から中期における植生変化

P, 先駆性樹種群; Pd, 先駆性樹種優占群; P-DT, 先駆性樹種-非先駆性落葉高木群; DT, 非先駆性落葉高木群; DS, 非先駆性落葉低木群; ETd, 常緑高木優占群; ET, 常緑高木群; E-DT, 常緑-非先駆性落葉樹種混交群。矢印は, その始点の植生タイプが2回目の調査で矢印の終点の植生タイプに変化したことを示す。例えば, P→Pd は, 1回目の調査で P であった放棄地が2回目調査の結果 Pd に変化したことを表している。大本ら (2010) を改変。

を規定すると考えられ, いずれのパターンにおいても近接した常緑広葉樹林があり, 面積がより小さく, 放棄年数がより長い放棄地ほど常緑高木が優占する方向へと変化していた。これらの条件は回復初期の優占樹種を規定する要因 (図-5) と共通するものであり (Nagashima *et al.* 2009), 初期から中期にかけての植生変化においても種子供給源としての近接広葉樹林, 種子供給量と関わる放棄面積と放棄年数の重要性を指摘できる。また, 遷移パターンを規定すると考えられた第2軸は近接広葉樹林までの距離と負の相関を示し, 近接広葉樹林が近いほど先駆性樹種が優占するタイプから常緑高木が優占するタイプへ移行し, 遠い場合は先駆性樹種が優占するタイプから非先駆性落葉高木が優占するタイプを経て常緑高木が優占するタイプに向かう動きをとる傾向が示された (大本ら 2010)。これは近接広葉樹林から遠い放棄地は, 散布距離の短いアラカシなどの重力散布型の種子が侵入しにくく (中西 1994; Yamagawa *et al.* 2007), 比較的遠距離まで種子散布が可能な鳥散布型 (Dzwonko 1993; Matlack 1994; 中西 1994; Grashof-Bokdam and Geertsema 1998) のカナクギノキやクマノミズキなどの非先駆性の落葉高木が優占しやすいことを示している (大本ら 2010)。つまり, 回復初期において先駆性樹種や非先駆性の落葉高木が優占していた放棄地においても, より近いところに種子供給源である常緑広葉樹がなければ, その分常緑樹の回復には時間がかかることを示しているといえる。

一方、回復初期から常緑高木が優占していた放棄地(ETd, ET)の多くは、そのまま常緑高木が優占し、回復初期と変わらず高い萌芽率(60~70%)を示していた。これは、回復初期から萌芽再生により早期にアラカシを中心とした常緑高木が回復した放棄地では、10~15年経過しても高い萌芽率を維持した萌芽再生林を形成する傾向にあることを示す。萌芽は幹置換を行うことで、同じ個体が長い期間同じ空間を優占するため、新しい個体の侵入・定着の機会が減少することが知られている(Bond and Midgley 2001; 井藤ら 2008)。照葉樹林においても萌芽再生林の種組成や階層構造が単純化することが報告されていることから、(伊藤ら 1988; 伊藤 1996)、萌芽再生個体が優占する状態が今後も継続する可能性がある。

4. 放棄地の管理への示唆

これまで得られた知見をまとめると、九州における放棄地の植生回復はYamagawa *et al.* (2010)でも指摘されているとおり、三つの再生資源(埋土種子、前生樹および新たな種子供給)の量や種類によって左右されるといえる。特に回復初期は3者が共に重要であり、それぞれの再生資源量やタイプは斜面形状、近接広葉樹林の有無やタイプ、放棄面積、放棄年数などの要素によって規定されていた(図-7)。一方、初期から中期にかけての植生遷移には、放棄面積や放棄年数、近接広葉樹林のタイプや近接広葉樹林までの距離などによって規定される新たな種子の供給が重要となり、特に常緑樹の種子供給の可能性が高い放棄地ほど早く照葉樹林を構成する樹木が優占する林分へと変化する。各再生資源の量やタイプが直接的に回復する植生を規定する要因として重要な指標であるのに対し、斜面形状などの要素は再生資源量やタイプを規定する指標として間接的に回復植生を決定するといえる(Yamagawa *et al.* 2010)。一方、シカの食害はそれぞれの条件下で回復するはずの植生の再生を阻害するため、他の要因・要素とは質

の異なる直接要因であるといえる。これら直接・間接的に回復植生を規定する要因は、同時に放棄地の植生回復の可能性を判断するための指標としても有用であると考えられる。

さて、冒頭に述べた管理の優占順位をつけるには、どのような条件下でどのような植生が形成されるかを具体的に示すことが必要である。またこのような情報は、ある放棄地の植生が順調に回復する可能性があるかどうかを判断するためにも参考になる。図-8は、回復植生に直接影響を与えるシカの食害と三つの再生資源の量およびタイプに注目して、九州における15年にわたる植生回復パターンを条件別に示したものである。シカの食害が無い軽度で、前生樹の分布が少ない場合は、初期の植生回復は埋土種子に頼ることになり、回復初期には先駆性樹種が優占する(図-8、植生回復パターン①~③)。先駆性樹種が初期に優占した先駆性樹種優占型放棄地でも比較的近いところに常緑広葉樹林が存在するなどの常緑樹の種子供給可能性が高い場合は、徐々に下層に常緑樹が侵入し、放棄後10~15年で先駆性樹種と常緑樹が混交するようになる(図-8、植生回復パターン③)。一方、常緑樹の種子供給可能性が低い場合は、鳥散布を通してカナクギノキやクマノミズキが先駆性樹種とともに林冠を構成するようになる(図-8、植生回復パターン②)。常緑樹の種子供給可能性が低く、落葉広葉樹林も無いなど非先駆性落葉樹の種子供給可能性が低い放棄地で、かつ放棄面積が5 ha以上と非常に大きい場合は、初期に回復する先駆性樹種の植被率も少ない(先駆性樹種侵入型になる)傾向がある。先駆性樹種侵入型は大分県の調査ではみられなかったため、10~15年後の様子は明確にはわからない。しかし、初期においての植生回復が遅れ気味であることやその後の非先駆性樹種の種子供給可能性が低いことから、10~15年経過しても初期に回復した先駆性樹種が優占する可能性がある(図-8、植生回復パターン①)。シカの食害が無い軽度で、前生樹が多く存在する場合は萌芽再生が活発となるため、その前生樹の樹種によって初期に常緑樹や非先駆性の落葉樹が優占する(図-8、植生回復パターン④~⑥)。初期から常緑樹が優占する常緑樹優占型の放棄地は、10~15年を経過しても萌芽再生した常緑樹が優占する状況が継続する(図-8、植生回復パターン⑥)。初期に非先駆性の落葉樹が優占する落葉樹優占型放棄地で、より常緑樹の種子供給可能性の高い条件にある放棄地には、徐々に常緑樹が侵入し、10~15年後には混交する傾向にある(図-8、植生回復パターン⑤)。シカによる食害が中~重度になると、前生樹や埋土種子による初期の植生回復が大幅に遅れ、草地型植生になる(図-8、植生回復パターン⑦、⑧)シカの個体群密度の変化によるシカの食害圧の変化具合や継続期間などにも左右されるだろうが、放棄後7、8年経過して生残や萌芽再生、あるいは新たな侵入により木本樹種が回復する場合がみられる(図-8、植生回復パターン⑦)。その後の植生回復については今後のモニタリングが必要であるが、そ

図-7. 九州の再造林放棄地における初期および初期-中期の植生回復を規定する要因と各々の関係性

図-8. 九州の再造林放棄地における再造林放棄地の放棄後15年にわたる条件別植生回復パターン

図中の破線で示された矢印は、九州全域の調査のみでみられたパターンであり、中期までのデータがないことから、10～15年後の植生の可能性を示したものである。

の植生回復の遅れは他のパターンと比較しても一目瞭然だろう。

これらの九州における植生回復パターンの中で、導入において述べた(1)木本樹種の成立が困難な放棄地、(2)先駆性樹種が優占する放棄地、(3)自然植生である照葉樹林に回復する可能性の高い、非先駆性樹種・遷移後期種によって構成されている放棄地という優占順位を、放棄後5年程度経過した時点で判断したとすると、シカによる中～重度の食害を受けている放棄地(図-8、植生回復パターン⑦、⑧)が最も管理が必要な放棄地であるといえる。九州全域における調査では5年経過しても草地である放棄地は全調査プロット(218)のうち28%(61プロット)あり、この植生回復パターンをたどる可能性のある放棄地だけで

も相当な労力が必要となることが予想される。そのため、10～15年経過しても先駆性樹種が優占する可能性のある放棄地(図-8植生回復パターン①)への労力の投入は長期的モニタリングを行った上で吟味する必要がある。その他の植生回復パターンをたどる可能性のある放棄地は、早急な労力の投入の必要性は低いが、長期的に照葉樹林に回復していくかをモニタリングする必要があるだろう。また、回復初期から常緑樹優占型の放棄地の多くはアラカシで構成されている。アラカシは植生回復の比較的早い段階で優占することが知られており(田内1990)、アカガシ、ウラジログシ、イチイガシ、イスノキなどの照葉樹林の極相構成樹種(永松ら2002)とは異なる。萌芽再生した常緑高木群の種組成・階層構造の単純化(伊藤ら1988;伊藤

1996)を防ぎ、早期に照葉樹林の極相構成樹種による多様な森林を形成するには、林冠の鬱閉状況や下層植生の状況をモニタリングし、将来的に管理の検討が必要となる可能性も示唆される。

本研究を遂行するにあたり、多くの方のご協力をいただいた。特に、九州全域の調査でご協力をいただいた九州大学の保坂武宣氏、福岡県森林林業技術センターの佐々木重行氏、福岡県朝倉農林事務所の桑野泰光氏、大分県農林水産部の佐保公隆氏、長崎県農林技術開発センターの清水正俊氏、佐賀県林業試験場の宮崎潤二氏、宮崎県林業技術センターの福里和朗氏・小田三保氏、鹿児島県森林技術総合センターの下園寿秋氏に感謝申し上げる。なお、本研究は農林水産省新たな農林水産政策を推進する実用技術開発事業 (no.1614)、および日本学術振興会特別研究員奨励費 (no.198314) の補助を受けた。

引用文献

- Ash JE, Barkham JP (1976) Changes and variability in the field layer of a coppiced woodland in Norfolk, England. *J Ecol* 64: 697-712
- Augustine DJ, Frelich LE (1998) Effects of white-tailed deer on populations of an understory forb in fragmented deciduous forests *Conserv Biol* 12(5): 995-1004
- Bond WJ, Midgley JJ (2001) Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends Ecol Evol* 16: 45-51
- Dzwonko Z (1993) Relationships between the floristic composition of isolated young woods and their proximity to ancient woodland. *J. Veg. Sci.* 4: 693-698
- Euskirchen ES, Chen J, Bi R (2001) Effects of edges on plant communities in a managed landscape in northern Wisconsin. *For Ecol Manag* 148: 93-108
- 藤森隆郎 (2004) 森林と地球環境保全. 丸善
- 合田 緑・高柳 敦 (2008) シカの利用頻度が草本群落に及ぼす影響. *森林研究* 77: 35-41
- Grashof-Bokdam CJ, Geertsema W (1998) The effect of isolation and history on colonization patterns of plant species in secondary woodland. *J Biogeogr* 25: 837-846
- 井藤宏香・伊藤 哲・塚本麻衣子・中尾登志雄 (2008) 照葉樹二次林における林冠構成萌芽株集団の動態が林分構造の変化に及ぼす影響. *日林誌* 90: 46-54
- 伊藤 哲 (1996) 樹木の萌芽の生理的機能の解明による森林の動態制御に関する研究. *宮崎大演報* 13: 1-122
- 伊藤 哲・須崎民雄・矢幡 久・岡野哲郎 (1988) 北部九州沿岸のマテバジイ林に関する生態学的研究. *九州大学農学部学芸雑誌* 42(3・4): 163-186
- 勝木俊雄, 島田和則, 西山嘉彦 (2003) 関東南部の人工林跡地に成立した放棄二次林における高木種組成の変化. *日林誌* 85: 265-272
- Matlack GR (1994) Plant species migration in a mixed-history forest landscape in Eastern North America. *Ecology* 75: 1491-1502
- 村上拓彦・太田徹志・加治佐剛・溝上展也・吉田茂二郎 (2007) 時系列 LANDSAT/TM データから得た抽出伐採地と再造林放棄地の分布. *九州森林研究* 60: 173-175
- 長池卓男 (2002) 森林管理が植物種多様性に及ぼす影響. *日生態誌* 52: 35-54
- 永松 大・小南陽亮・佐藤 保・齋藤 哲 (2002) 綾照葉樹林の個体群構造と更新. *九州森林研究* 55: 50-53
- Nagashima K, Yoshida S, Hosaka T (2009) Patterns and factors in early-stage vegetation recovery at abandoned plantation clearcut sites in Oita, Japan: possible indicators for evaluating vegetation status. *J For Res* 14: 135-146
- 中川正勝・伊藤 哲・野上寛五郎 (1998) スギ人工林の地形と森林配置が低木層の組成に及ぼす影響. *日林九支研論集* 51: 63-64
- 中西弘樹 (1994) 種子ひろがる: 種子散布の生態学. 平凡社
- 西澤敦彦・戸田浩人・石川信吾・生原喜久雄 (2009) 多摩地域の針葉樹人工林内における広葉樹埋土種子: 広葉樹林からの距離による埋土種子への影響. *東京都農林総合研究センター平成 21 年度成果報告*. <http://www.tokyo-aff.or.jp/center/kenkyuseika/> (2011.06.14.)
- 岡森昭則 (2003) 大分県南部流域: 森林施業担い手の存在と再造林放棄の併存. (森林資源管理の社会化. 堺 正紘編, 九州大学出版会). 76-88
- 大本健司・長島啓子・吉田茂二郎・保坂武宣・溝上展也 (2010) 長期経過再造林放棄地における植生回復とその要因. *九州森林研究* 63: 46-49
- Sakai A, Hirayama T, Oshioka S, Hirata Y (2006) Effects of elevation and postharvest disturbance on the composition of vegetation established after the clear-cut harvest of conifer plantation in southern Shikoku, Japan. *J For Res* 11: 253-265
- Sakai A, Sato S, Sakai T, Kuramoto S, Tabuchi R (2005) A soil seed bank in a mature conifer plantation and establishment of seedlings after clear-cutting in southwest Japan. *J For Res* 10: 295-304
- 堺 正紘 (2003) 森林資源管理の社会化. 九州大学出版会
- 佐藤重徳・酒井 敦 (2003) 鳥類による種子散布が針葉樹人工林伐採跡地の植生回復に果たす役割. *森林応用研究* 12: 23-28
- 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. *Ecol Res* 9: 85-92
- Takatsuki S, Gorai T (1994) Effects of Sika deer on the regeneration of a *Fagus crenata* forest on Kinkazan Island, northern Japan. *Ecol Res* 9: 115-120
- 田内裕之 (1990) コジイぼう芽林内の光環境とそこに植栽したアラカシ、イチイガシ、コジイ稚樹の成長変化: 耐陰性からみた遷移系列への位置づけ. *日林誌* 72: 435-440
- Tsujino R, Yumoto T (2004) Effects of sika deer on tree seedlings in a warm temperate forest on Yakushima Island, Japan. *Ecol Res* 19: 291-300
- 常田邦彦 (1998) . 九州のシカ事情. *林業技術* 680: 27-30
- Yamagawa H, Ito S (2006) The role of different sources of tree regeneration in the initial stages of natural forest recovery after logging of conifer plantation in a warm-temperate region. *J For Res* 11: 455-460
- Yamagawa H, Ito S, Mitsuda Y, Fukuzato K (2006) Effects of topography and management history on natural forest recovery in abandoned forest after clear-cutting in Miyazaki, Japan. *J For Res* 11: 99-106
- Yamagawa H, Ito S, Nakao T (2007) Edge effects from a natural evergreen broadleaved forest patch on advanced regeneration and natural forest recovery after clear-cutting of a sugi (*Cryptomeria japonica*) plantation. *Jpn. J For Environ* 49: 111-122
- Yamagawa H, Ito S, Nakao T (2008) Early establishment of broadleaved trees after logging of *Cryptomeria japonica* and *Chamaecyparis obtuse* plantations with different understory treatments. *J For Res* 13: 372-379
- Yamagawa H, Ito S, Nakao T (2010) Restoration of semi-natural forest after clearcutting of conifer plantations in Japan. *Landscape Ecol Eng* 6: 109-117
- 吉田茂二郎 (2003) 再造林放棄地の立地条件と植生の回復状況. (森林資源管理の社会化. 堺正紘編, 九州大学出版会). 46-61