シカによりスズタケが退行したブナ林において植生保護柵の設置年の 差異が林床植生の回復と樹木の更新に及ぼす影響

田 村 淳^{*1}

ニホンジカの採食圧で1980年代後半からスズタケが退行したブナ林において、同一斜面上で1997年と2002年に隣接して設置された植生保護柵（以下、1997柵、2002柵）内で、スズタケの回復と高木性樹種の更新のしやすさを、柵を設置して7年後のデータから考察した。スズタケの程高は1997柵内と2002柵内の両方で56~75 cmであり同程度であった。スズタケの被度は1997柵内では経年的に増加する傾向を示したが、2002柵内では増加しなかった。相対優占度でみると1997柵内ではスズタケと高木、低木が18~35%で競合したのに対して、2002柵内では低木が82%を占めていた。スズタケ程高よりも高い更新木の密度は両柵ともに1,250本/haであった。以上のことから、スズタケの回復を目的として柵を設置するならば、退行しはじめた段階で設置することが望ましいと考えた。一方、樹木の更新にとっては柵を早期に設置する必要はないと結論づけた。どの樹種が林冠の後継樹となるかは引き続き追跡調査が必要である。

キーワード：シカ、スズタケ、ブナ林、植生保護柵、更新

Atsushi Tamura^{*1} (2013) Effects of Time Lag in Establishment of Deer-proof Fences on Recovery of Floor Vegetation and Regeneration of Tall Trees in a Beech Forest Diminished by Sika Deer Browsing in the Tanzawa Mountains of Central Japan. J Jpn For Soc 95: 8-14 Recovery of dwarf bamboo (*Sasamorpho borealis*) and regeneration of tree species were investigated inside and outside two deer-proof fences in a beech forest diminished by sika deer. One fence was installed in 1997 (1997F) and the other was installed next to it in 2002 (2002F). The time lag in installing the deer-proof fences was evaluated from the data 7 years after the installation of the fences. The height of the *S. borealis* protected by 1997F was equal to that protected by 2002F. Coverage of *S. borealis* inside 1997F grew wider with progress of time, but that inside 2002F did not increase. Floor vegetation inside 1997F consisted of *S. borealis* (21%), trees (18%), and shrubs (35%) in relative dominance, while that inside 2002F consisted solely of shrubs (82%). The density of regenerated trees higher than *S. borealis* was 1,250/ha in both 1997F and 2002F. These findings demonstrated that the early establishment of deer-proof fences enables the best possible recovery of *S. borealis*. In contrast, our evaluation suggested that early establishment of deer-proof fences is not necessary for the regeneration of tall trees. Further monitoring is required to predict the future regeneration of trees.

Key words: beech forest, deer-proof fence, regeneration, *Sasamorpho borealis*, sika deer

I. は じ め に

温帯諸国でシカ類の高密度化により樹木の更新阻害や草本の減少、森林生態系への影響が報告されている (Kirby 2001; Rooney 2001; Russell *et al.* 2001; Cote *et al.* 2004)。日本の太平洋側のブナ等冷温帯自然林においても、ニホンジカ（以下、シカ）の影響でスズタケが退行したり (Nomiya *et al.* 2003; 猿木ら 2004; 大橋ら 2007; 松井ら 2011)、稚幼樹の定着や成長が阻害されている (Takatsuki and Gorai 1994; Nomiya *et al.* 2003; Kumar *et al.* 2006)。そこで樹木の更新の対策として各地でシカの個体数管理が行われたり、植生保護柵（以下、柵）が設置されたりしている。柵が設置されたところでは、樹木の更新木は成長することがわかっている (Nomiya *et al.* 2003; Kumar *et al.* 2006)。

しかしながら、ササ類を伴う林床では柵の設置によるササ類の回復が更新木の定着ないし成長と競合するため、更新木は成長しない可能性もある。Ito and Hino (2004) は、奈良県大台ヶ原でミヤコザサ (*Sasa nipponica*) とシカがウラジロモミ (*Abies homolepis*) の更新に及ぼす影響につ

いて調査して、柵を使ってシカの採食圧を取り除いてもミヤコザサがすぐに回復して、被陰により更新を阻害すると推定した。Nomiya *et al.* (2003) は、ササ類を退行させるほどシカの密度が高くて、樹木の稚幼樹を採食するほどシカの密度が高くなければ、シカの採食は樹木の更新を促進するだろうと予想した。Ito and Hino (2005) も、シカの適度な採食はササ類の現存量を減少させ、稚樹の成長を促すだろうと報告した。しかし、いずれの報告においてもシカの採食圧が強すぎて、ササ類の退行に伴う樹木の更新を促進する効果は認められていない。一方、神奈川県丹沢山地の事例では、スズタケの退行が認識されて10年程度が経過したところに柵を設置して7年後に、スズタケと樹木稚樹の両方が成長することがわかっている (田村 2008)。このようにシカとササ類と樹木の更新木の相互作用は興味深いテーマであるにも関わらず、スズタケを伴う太平洋側ブナ林で3者の関係を調査した事例はない。これら3者の相互作用の解明は、森林の更新に及ぼすシカの役割の理解に貢献するだけでなく、シカの影響を受けている自然林の再生にも役立つだろう。

^{*} 連絡先著者 (Corresponding author) E-mail: tamura.7qh1@pref.kanagawa.jp

¹ 神奈川県自然環境保全センター 〒243-0121 厚木市七沢657 (Kanagawa Prefecture Natural Environment Conservation Center, 657 Nanasawa, Atsugi 243-0121, Japan)

(2012年5月1日受付; 2012年11月5日受理)

太平洋側のブナ林の林床に生育するスズタケはシカの採食圧に弱い（古林・山根 1997）シカの影響で退行すると、その後に柵をつくっても回復しないことが予想される。一方、高木性樹種の稚幼樹（以下、更新木）はシカの影響を受けてきた時間に関わらず、柵をつくればシカの影響で成長阻害されていた更新木や、新たに種子から発芽した更新木が成長するようになることが予想される。このように、シカを介したスズタケの退行とその後の植生の回復は、シカの採食圧を受けてきた時間の長さによって異なる可能性がある。

神奈川県丹沢山地のブナ林にはスズタケが退行して約 10 年経過後および 15 年経過後に設置された柵が同一斜面上に隣接してある。前報（田村 2008）では、この柵のうち先に設置された柵の内外の更新状況とスズタケの回復を調査した。本研究では、このデータとスズタケが退行して 15 年後に設置された柵におけるスズタケと更新木のデータをまとめ直し、柵の設置年の違いによるスズタケの回復と樹木の更新について検討した。具体的な検討項目は、第 1 に柵の設置年の差異でスズタケの回復が異なることを明らかにすること、第 2 に柵の設置年の差異により林床植生の回復過程が異なることを明らかにすること、第 3 に柵の設置年の差異が樹木の更新に及ぼす影響を明らかにすることである。なお、本研究においてスズタケの退行とは、スズタケの枯死率が増えて被度が低下したり稈高と葉が小型化したりする状態と定義した。

II. 調査地と方法

1. 調査地

調査は、神奈川県愛甲郡清川村内の丹沢大山国定公園特

別保護地区かつ鳥獣保護区特別保護地区内のブナが優占する冷温帯自然林の同一斜面上の柵 2 箇所（北緯 35°28'57"、東経 139°10'26"）で行った。柵は、植生の回復を目的として神奈川県の事業により 1997 年と 2002 年に設置されたものである（以下、それぞれ 1997 柵、2002 柵とする）。柵の構造は、設置年によらず高さ 1.8 m の鋼製で、1997 柵は 1 辺 40 m 四方、2002 柵は 30 m×50 m である。1997 柵と 2002 柵は 10 m 離れている。調査地は標高 1,300～1,330 m の範囲にある。1997 柵と 2002 柵でそれぞれ 2004 年 9 月と 2008 年 9 月に毎木調査したところ、主要な構成樹種はブナ (*Fagus crenata*)、イヌシデ (*Carpinus tschonoskii*)、イタヤカエデ (*Acer pictum*)、シナノキ (*Tilia japonica*) などであり、立木密度は 1997 柵と 2002 柵で大差なかった（表-1）。胸高断面積合計値は 1997 柵が 2002 柵よりも約 20 m² 高かった。相対優占度では両方の柵ともに高木種が 95% 以上を占めた。また、1997 柵と 2002 柵でそれぞれ 2004 年 8 月と 2009 年 8 月に 3 地点で地面から高さ 1 m の位置で全天空写真を撮影したところ、開空度は 1997 柵で 12.1 ± 0.5%、2002 柵で 13.6 ± 1.5% であり、両柵は同程度であった。開空度の解析には、国立環境研究所の竹中明夫氏の作成プログラム CanopOn2 (<http://takenaka-akio.org/etc/canopon2/index.html>, 2012 年 10 月 15 日確認) を用いた。調査地は 1980 年代までは稈高 1.5 m のスズタケが密生していたが、1980 年代後半からシカの強い採食圧によってスズタケが退行した場所である。柵設置時点の林床の状態は 1997 年と 2002 年ともに植被がうすく、稈高 10 cm 程度に矮小化したスズタケがまばらにある程度であった。

調査地域のシカ密度は、1996 年は 9.2 頭/km²（丹沢大山自然環境総合調査団シカ班 1997）、2001 年は 30.0 頭/km²、

表-1. 調査地の林分構造

種 名	学 名	生活型	立木密度 (本/ha)		胸高断面積合計 (m ³ /ha)		相対優占度 (%)	
			1997 柵	2002 柵	1997 柵	2002 柵	1997 柵	2002 柵
ブナ	<i>Fagus crenata</i>	高木	300	167	40.57	14.92	65.5	34.8
オオイタヤメイゲツ	<i>Acer shirasawanum</i>	高木	40		5.40		98.9	
イヌシデ	<i>Carpinus tschonoskii</i>	高木	20	71	4.54	3.76	7.3	8.8
イタヤカエデ	<i>Acer pictum</i>	高木	20	48	2.83	4.45	4.6	10.4
アラゲアオダモ	<i>Fraxinus lanuginosa</i>	高木	80	24	1.90	0.22	3.1	0.5
シナノキ	<i>Tilia japonica</i>	高木	20	24	1.53	5.97	2.5	13.9
ウラジロモミ	<i>Abies homolepis</i>	高木	20	119	1.39	6.81	2.2	15.9
ヤマボウシ	<i>Benthamidia japonica</i>	高木	60	48	0.39	1.78	0.6	4.2
サワシバ	<i>Carpinus cordata</i>	高木	20		0.36		0.6	
オオモミジ	<i>Acer amoenum</i>	高木		24		0.59		1.4
クマシデ	<i>Carpinus japonica</i>	高木		48		0.88		2.1
コハウチワカエデ	<i>Acer sieboldianum</i>	高木		119		0.97		2.3
ミズメ	<i>Betula grossa</i>	高木		24		1.41		3.3
リョウブ	<i>Clethra barbinervis</i>	高木		48		0.43		1.0
アブラチャン	<i>Lindera praecox</i>	低木	220		0.36		0.6	
ゴヨウツツジ	<i>Rhododendron quinquefolium</i>	低木	40		0.16		0.3	
トウゴクミツバツツジ	<i>Rhododendron wadanum</i>	低木	40		0.09		0.1	
カマツカ	<i>Pourthiaea villosa</i> var. <i>villosa</i>	低木		143		0.10		0.2
サラサドウダン	<i>Enkianthus campanulatus</i>	低木		71		0.30		0.7
ツクバネウツギ	<i>Abelia spathulata</i> var. <i>spathulata</i>	低木		48		0.05		0.1
枯死木			220	48	2.31	0.19	3.7	0.4
合 計			1100	1074	61.92	42.83	100.0	100.0

1997 柵では 2004 年 9 月に、2002 柵では 2008 年 9 月に、いずれも 10 m×50 m の方形区で樹高 1.5 m 以上の樹種を対象に毎木調査した。

2004 年は 23.1 頭/km² (永田ら 2006), 2009 年は 16.5 頭/km² (末次ら 2011) と報告されている。そのため調査地域は現在も強い採食圧がかかっている。

2. 調査方法

1997 柵では柵を設置して 7 年後に, 2002 柵では 1 年後に両柵の内外に 2 m×2 m の方形区を各 10 個設置して, 方形区ごとに高さ 1.5 m までの植被率, 出現種の種名と被度, スズタケの最大稈高と被度を測定した。被度は 6 段階(+ , 植物体の地表投影面積の比率 1% 以下; 1, 同 1~10%; 2, 同 10~25%; 3, 同 25~50%; 4, 同 50~75%; 5, 同 75~100%) で測定した。また当年生実生を含めて樹高 5 cm 以上の更新木について樹種名と樹高を記録した。対象とした更新木は, 神奈川県植物誌調査会 (2001) で高木または小高木とされている樹種である。1997 柵では柵を設置して 10 年後と 12 年後に, 2002 柵では 5 年後と 7 年後に追跡調査した。なお, 1997 柵では 2000 年に 1 m×20 m の帯状区を設置して, スズタケの被度と稈高を調べており, これも 3 年後のデータとして合わせて解析した。また, 比較のために丹沢山地内でシカの採食影響を受けずにスズタケが密生したブナ林 2 箇所 (神奈川県足柄上郡山北町世附, 北緯 35°27'38", 東経 138°58'58", および北緯 35°27'18", 東経 138°59'32")。以下, 健全区 1, 2) においても, 10 個の 2 m×2 m の方形区で高さ 2 m までの植被率, 出現種の種名と被度, スズタケの最大稈高と被度を測定した。健全区 1 と 2 でシカの密度が低い理由は, 1999 年まで猟区であったからである。2000 年からは鳥獣保護区になったものの, 調査した 2004 年時点のシカ密度は 1.5 頭/km² (永田ら 2006) であった。本研究では便宜的に 30 cm 以上の更新木を幼樹, それ未満を稚樹とした。

3. 解析方法

1997 柵と 2002 柵ともに得られた植生データのうち柵を設置して 7 年後のものを解析対象として, 柵内と柵外の平均植被率, 単位面積当りの種数 ($n/4 \text{ m}^2$), Shannon-Wiener の多様度指数 H' , Pielou の均等度指数 J' を算出した。 H' と J' は出現種の被度を百分率の中央値に換算した Coverage Value をもとに算出した。1997 柵では設置して 7 年後と 12 年後のデータを, 2002 柵では 7 年後のデータを用いて, 柵内と柵外における出現種の生活型を高木, 低木, 多年草, 一年草, つる, ササ (スズタケ) に 6 区分し, 各出現種の Coverage Value を合計して生活型別の相対優占度を算出した。次に各調査時点の柵内と柵外におけるスズタケの平均被度と平均稈高を算出した。平均被度

の算出にも Coverage Value を用いた。更新木については柵を設置して 7 年後のデータを用いて密度と最大樹高を算出した。柵内と柵外の植被率と単位面積当りの種数, H' と J' については ANOVA を用いて有意差が認められた際は Scheffé 検定で多重比較した。生活型別の相対優占度の検定には χ^2 検定を用いた。スズタケの被度と稈高の差異については Welch の t 検定を用いた。更新木の密度では Mann-Whitney の U 検定を用いた。いずれの検定においても有意水準を 5% とした。

III. 結 果

1. 林床植生の種多様性

植被率は 1997 柵と 2002 柵ともに柵外よりも柵内で有意に高かったが, 1997 柵内と 2002 柵内で有意差は認められなかった (表-2)。単位面積当りの種数は 4 試験区ともに 18.2~25.5 種であり, 有意差は認められなかった (ANOVA with Scheffé test, $p>0.05$)。1997 柵内の H' と J' はともにもっとも高く, 1997 柵内と 2002 柵内とは有意差が認められた (ANOVA with Scheffé test, $p<0.01$)。

2. 林床植生の相対優占度

1997 柵と 2002 柵の柵内外における 7 年後の林床植生の相対優占度は, 1997 柵内では多い順に低木が 35%, スズタケが 21%, 高木が 18% であり, これら 3 生活型で 74% を占めた (図-1)。2002 柵内では低木が 82% を占めてもっとも多く, ほかの生活型は多年草が 8%, 高木が 6%, スズタケは 4% であった。低木ではモミジイチゴとウツギの優占度が高かった (JSTAGE 電子付録付表-1)。両方の柵内の優占度に有意差が認められた (χ^2 検定, $p<0.01$)。1997 柵外では多い順に多年草が 68%, 一年草が 22% であり, 合計で 90% が草本であった。2002 柵外でも多い順に多年草が 56%, 一年草が 27% であり, 合計で 83% が草本であった。このように両方の柵外で草本の優占度が高いことが特徴であった。1997 柵内でスズタケの優占度は 10 年後に約 50%, 12 年後に 60% に達した。対照とした健全区でのスズタケの優占度は 98~99% であった (図-1)。

3. スズタケの被度と稈高の変化

1997 柵内のスズタケ被度は柵を設置して 3 年後に 5% あり, その後, 時間が経過するにつれて増加する傾向を示し, 12 年後には 56.5% に達した (図-2)。2002 柵内のスズタケ被度は当初 0.1% と低く, 7 年経過しても 3.3% で, 当初ないし柵外と比較して増加していなかった。両方の柵外のスズタケ被度は 1% 未満で変化しなかった (図-2)。

表-2. 調査地の林分構造

	1997 柵		2002 柵		p			
	柵内 ± SE	柵外 ± SE	柵内 ± SE	柵外 ± SE	1997 柵内- 1997 柵外	1997 柵内- 2002 柵内	2002 柵内- 2002 柵外	1997 柵外- 2002 柵外
植被率 (%)	73.0 ± 13.4	42.5 ± 20.3	84.5 ± 6.9	26.5 ± 7.1	**	NS	**	NS
単位面積当りの種数 ($n/4 \text{ m}^2$)	22.0 ± 1.3	18.2 ± 1.1	25.5 ± 0.7	21.9 ± 0.8	NS	NS	NS	NS
多様度指数 H'	0.95 ± 0.03	0.52 ± 0.06	0.51 ± 0.05	0.62 ± 0.03	**	**	NS	NS
均等度指数 J'	0.71 ± 0.03	0.41 ± 0.04	0.36 ± 0.03	0.03 ± 0.02	**	**	NS	NS

**, $p<0.01$; NS, $p>0.05$; ANOVA with Scheffé test.

図-1. 各試験区における生活型別の相対優占度 (%)
ササはすべてスズタケである。

図-2. スズタケの被度と稈高の経年変化
異なる文字間で有意差があることを示す。

表-3. 更新木の密度

種名	全個体の密度 (本/ha)				判定*	幼樹の密度 (本/ha)			
	1997 柵		2002 柵			1997 柵		2002 柵	
	柵内	柵外	柵内	柵外		柵内	柵外	柵内	柵外
イヌシデ	7500	3500	17000	5250	1997 柵内	1500 (250)	0	9750 (250)	0
ブナ	10750	750	9750	500		0	0	0	0
シナノキ	20000	0	500	0		0	0	250	0
アラゲアオダモ	12000	750	3250	0		1250	0	250	0
ミヤマザクラ	4750	0	5000	250	1997 柵内	1500 (250)	0	2750	0
ウリハダカエデ	8750	0	750	0		1750	0	500 (250)	0
リョウブ	2750	0	4750	1000		2000 (250)	0	2750	0
ヤマボウシ	750	0	6750	250		0	0	2000 (250)	0
マメザクラ	1500	250	3250	0	2002 柵内	500 (250)	0	1750 (250)	0
コミネカエデ	3250	0	0	250		1000 (250)	0	0	0
ウラジロモミ	1000	0	1000	1250		0	0	0	0
アオハダ	0	0	1500	0		0	0	0	0
オオバアサガラ	1500	0	0	0	2002 柵内	1000	0	0	0
イタヤカエデ	500	250	500	0		0	0	0	0
オオモミジ	1250	0	0	0		0	0	0	0
ミズメ	500	0	500	0		0	0	500	0
サワシバ	750	0	0	0	2002 柵内	0	0	0	0
ミズキ	500	0	250	0		500	0	250 (250)	0
アカシデ	250	0	0	0		0	0	0	0
イロハモミジ	0	0	0	250		0	0	0	0
エゴノキ	0	0	250	0	2002 柵内	0	0	250	0
キハダ	0	0	250	0		0	0	250	0
クマシデ	0	0	250	0		0	0	0	0
コシアブラ	250	0	0	0		0	0	0	0
ニシキウツギ	250	0	0	0	2002 柵内	0	0	0	0
ハウチワカエデ	0	0	250	0		0	0	0	0
ホオノキ	250	0	0	0		0	0	0	0
ホソエカエデ	250	0	0	0		0	0	0	0
合計	79250	5500	55750	9000		11000 (1250)	0	21250 (1250)	0

*1997 柵内と 2002 柵内の 2 m×2 m 方形区当りの密度の有意差検定 (Mann-Whitney の *U* 検定) による。密度が有意に高かった柵名を示した。カッコ内はスズタケ平均稈高よりも高い更新木の密度を示す。

表-4. 更新木の樹高

種名	最大樹高 (cm)			
	1997 柵		2002 柵	
	柵内	柵外	柵内	柵外
イヌシデ	58.0	6.5	85.0	8.5
ブナ	17.0	7.0	22.0	10.5
シナノキ	28.0		31.0	
アラゲアオダモ	49.0	6.0	30.0	
ミヤマザクラ	66.0		59.5	17.5
ウリハダカエデ	48.0		87.0	
リョウブ	97.0		74.0	7.0
ヤマボウシ	19.0		89.0	5.0
マメザクラ	59.0	5.0	152.0	
コミネカエデ	67.0			7.0
ウラジロモミ	8.5		28.0	6.0
アオハダ			27.0	
オオバアサガラ	50.0			
イタヤカエデ	8.0	6.5	27.0	
オオモミジ	14.0			
ミズメ	12.0		61.5	
サワシバ	24.0			
ミズキ	42.0		124.0	
アカシデ	26.0			
イロハモミジ				10.0
エゴノキ			34.0	
キハダ			36.0	
クマシデ			13.0	
コシアブラ	7.0			
ニシキウツギ	27.0			
ハウチワカエデ		11.0		
ホオノキ	26.0			
ホソエカエデ	17.0			

1997 柵内のスズタケ稈高は時間が経過するにつれて有意に高くなり (ANOVA with Scheffé test, $p < 0.05$), 柵を設置して7年後には 55.9 cm, 10 年後には 84.1 cm に増加した。2002 柵内のスズタケ稈高も時間が経過するにつれて高くなる傾向を示し, 柵を設置して1年後に 9.4 cm, 5 年後に 51.4 cm, 7 年後には 74.6 cm になった。1997 柵内と 2002 柵内の7年後におけるスズタケ稈高を比較すると有意差は認められなかった (ANOVA with Scheffé test, $p > 0.05$)。両方の柵外のスズタケ稈高は 10 cm 程度で推移して, 有意な増加は認められなかった (ANOVA with Scheffé test, $p > 0.05$)。なお対照とした健全区の稈高は 147.8~184.8 cm, 被度は 55.9~61.8% であった。

4. 更新木の密度と樹高

更新木全体の密度は 1997 柵内では 79,250 本/ha, 2002 柵内では 55,750 本/ha であり, 1997 柵の方で 1.4 倍多かった (表-3)。もっとも多かった樹種は 1997 柵内でシナノキ, アラゲアオダモ, ブナであり, 2002 柵内ではイヌシデ, ブナ, ヤマボウシであった。ただし, 30 cm 以上の更新木は 1997 柵内では 11,000 本/ha, 2002 柵内では 21,250 本/ha であり, 2002 柵で 2 倍多かった (表-3)。また, 1997 柵内と 2002 柵内のスズタケ平均稈高である 55.9 cm と 74.6 cm よりも高い更新木の密度は, 1997 柵内と 2002 柵内ともに 1,250 本/ha であり, その樹種は 1997 柵内ではリョウブ, イヌシデ, コミネカエデ, ミヤマザクラ, マメザクラであり, 2002 柵内ではマメザクラ, ヤマボウシ,

ミズキ, イヌシデ, ウリハダカエデであった。一方, 両方の柵外ともに更新木の密度は 10,000 本/ha 未満であった。

各樹種の密度を 1997 柵と 2002 柵で比較すると, シナノキとウリハダカエデは 1997 柵内で有意に多く, ヤマボウシは 2002 柵内で多かった (表-3)。同じ試験区の柵内外の比較では, アラゲアオダモとミヤマザクラは 1997 柵と 2002 柵の両方で柵内に多く, ウリハダカエデは 1997 柵内で多く, イヌシデ, ブナ, ヤマボウシは 2002 柵内で多かった。

柵外で 10 cm を超える樹種は 2002 柵外のブナとミヤマザクラのみで, 最大樹高はそれぞれ 10.5 cm と 17.5 cm であった (表-4)。

IV. 考 察

1. 柵の設置年の違いによるスズタケの回復

シカの採食圧により 1980 年代後半からスズタケが退行したブナ林において, 1997 柵内と 2002 柵内ともに時間の経過につれてスズタケの稈高は高くなったが, 被度の変化には違いが認められた (図-2)。すなわち, 1997 柵内では時間の経過につれて被度が増加する傾向を示したが, 1997 柵の5年後に設置された 2002 柵内では7年を経過しても被度は 3% 未満であった。このことは, 2002 柵内ではスズタケの稈高は高くなっているものの, 被度は 1997 柵内ほどには増加していないことを示している。

2002 柵内で被度の増加がみられなかった理由として, スズタケは単軸分枝であり, 枯死したラメットが多いことによる地下茎の分断と, 生育するラメットには地下茎を伸長させるほど物質生産に余裕がないことがあると考える。齋藤ら (2000) は本研究と同じ調査地域で退行したスズタケの地上部および地下部の形態を調べ, スズタケはシカの強い採食圧を受けると葉を小型化させるだけでなく, もとの地下茎や株から細い地下茎を伸長させ, そこから転々と小型の地上部を出していくことを指摘した。また, 齋藤ら (2000) は衰退したスズタケには地下茎を伸長させない個体が2割あることを報告し, 単軸分枝である地下茎の特徴が他のササ類に比較して密度の大幅な低下を及ぼしていると考察した。これらの指摘は, シカの採食圧を受けてきた時間差でその後のスズタケの回復が異なる可能性があることを示している。

一方で, スズタケの回復に及ぼす要因としてシカの採食圧を受けてきた時間差のみでなく, 光環境もあげられる。しかし 1997 柵内と 2002 柵内では立木密度はほぼ同じであり胸高断面積合計値は 1997 柵内で大きいものの (表-1), 開空度はほぼ同じであった。したがって, スズタケの回復に違いをもたらした要因として光環境は小さいと考える。

1997 柵と 2002 柵はスズタケが退行してからそれぞれ約 10 年後と 15 年後に設置された。この5年という採食圧を長く受けてきた時間差が両柵におけるスズタケの成長の違いを示したのであろう。2002 柵内においてもさらに時間が経過すればスズタケの被度が増加する可能性もあるが,

低木が密生している状況ではその可能性は低いと考える。

両柵の柵外のスズタケは、いずれも稈高 10 cm 程度で被度も 1% 未満であった。調査地では 1980 年代後半からスズタケが退行したことから、2009 年時点で退行後約 20 年が経過したことになる。このことは、調査地ではスズタケが退行して約 20 年が経過しても完全に消失しなかったことを示している。しかし、柵外のスズタケは稈高も葉も小さく物質生産上不利であり、今後もシカの強い採食圧がかかるかと枯死して消失する可能性がある。

スズタケがシカの採食圧に弱いのはその種特性を理解すればわかる。シカの採食に強いミヤコザサは地際部に芽があるのに対して、スズタケの芽は地上部にあるためシカの採食に弱い。また、スズタケの稈の寿命は 4~6 年（沙木・荒上 1984）と長く、葉の寿命もミヤコザサは 1~数年である（神奈川県植物誌調査会 2001）のに対し、スズタケは平均 6 年（Yuruki and Aragami 1987）である。さらに、スズタケは刈り払い後 10~11 成長期を経過しても刈り払い前の 6~7 割の回復にとどまる（沙木・荒上 1984）。

以上のことから、退行したスズタケはシカの採食圧を長期間受けると、その後に柵を設置しても回復しにくいと考える。スズタケの回復を目的として柵を設置するなら、退行しはじめた段階で設置することが望ましい。

2. 柵の設置年の違いによる林床植生の回復

本研究の結果から、シカの採食を受けた時間の長さに関係なくスズタケが退行すると林床の植被率が低下して（表-2）、多年草や一年草の林床型になることがわかった（図-1）。この状態で柵を設置すると高木や低木、スズタケが成長するようになるが、その優占度は柵設置の時期によって異なった（図-1）。すなわち、スズタケが退行して早い段階で柵を設置した 1997 柵内では、スズタケは稈高と被度が増加して 7 年後の段階で低木と高木、スズタケが競合した林床になった。さらに 12 年後のスズタケの相対優占度は 60% になった。これらのことから、1997 柵内はシカの採食圧が弱かった当時のスズタケの密生した状態に回復する可能性がある。

一方、1997 柵内よりもシカの採食圧を 5 年長く受けた 2002 柵内では、スズタケは稈高のみの増加で優占度は増加せず、代わりに低木の優占度が増加した（図-1）。これには前節でみたようにスズタケの回復の遅れが影響していると考えられる。このことは、シカの採食圧を受けてきた時間によって、柵設置後の植生回復の過程が異なることを示している。

シカの影響を受けた植生変化の可逆性についてはいくつかの議論がある。Kirby (2001) や Husheer *et al.* (2003) は、シカの不嗜好性植物が一度森林内に成立すると、採食圧を取り除いても種組成は元の状態に戻らないと推定した。Webster *et al.* (2005) は、長い期間シカの採食圧を受けた後ではシカの採食圧を排除した後でさえ採食に敏感な種はほとんど再移入しないかもしれないと報告した。田村 (2010) も、柵の設置が遅れるとハルナユキザサのように

回復しにくい多年草があることを示した。一方で、Furedi and McGraw (2004) は、シカのオーバーポピュレーションの初期段階では、シカの個体群が減少すれば植生が完全に回復することが期待できると報告した。

本研究のスズタケのように群落の優占種がシカの採食に耐性のない種であれば、植生変化の可逆性は採食圧を受けてきた時間の長さにより異なると考える。すなわち、シカの採食圧を長く受けると不可逆的な植生変化が生じる可能性が高い。

3. 柵の設置年の違いによる樹木の更新

全更新木の密度は 1997 柵内で多かったものの幼樹段階の密度は 2002 柵内で 2 倍多かった（表-3）。しかし、ササ稈高よりも高い更新木は両方の柵内ともに 1,250 本/ha であった。一方、スズタケは 1997 柵内では回復していたのに対し、2002 柵内では稈高のみの増加で水平方向への回復は認められなかった。代わりに低木が繁茂していた（図-1）。これらの結果は、更新木はスズタケの回復の程度に関わらず両柵内でスズタケないし低木と競合しながら生残、成長していることを示している。Nakashizuka and Numata (1982) は、かなりの数のブナ幼樹 (sapling) がササの中で成長していたことを見出し、ササの密生下でもブナ実生の成立の可能性があるとして報告した。本研究のブナ林においてブナ稚樹は両柵にあるもののブナの最大樹高は 17 cm と 22 cm でありスズタケ稈高よりも低かったこと（表-4）、およびスズタケや低木の優占度が高かったこと（図-1）から、ブナ稚樹がスズタケや低木を抜けて成長する可能性は低いだろう。

一般に、ササ類が繁茂しているブナ林ではブナ稚樹は少ない（Nakashizuka 1988）。また、高木性樹種の更新木にとってはササ類がない方がよい。そのためシカがササ類を採食して林床植生が退行することは樹木の定着を促進するだろう。Nomiya *et al.* (2003) や Ito and Hino (2005) は、シカの適度な採食はササ類の現存量を減少させ、稚樹の成長を促すだろうと報告したが、シカの採食圧が強すぎて更新木の成長を確認できていない。本研究では、2002 柵内でスズタケの回復が遅れても代わりに低木が繁茂することで、1997 柵内と更新木の密度と樹高に差異はなかった。低木が繁茂したのは、シカの採食圧で成長できなかった個体が柵の設置により成長できるようになったことと、埋土種子から発芽、成長したことによると考える。すなわち、スズタケの回復が遅れても低木の繁茂が高木性樹種の更新木の阻害要因になる。

ブナ林の天然更新については施業の立場からいくつかの基準がある。谷本 (1990) は天然更新完了の目安として、樹高 30 cm 以上のブナが 3,000 本/ha 以上あること、前田 (1988) は施業後 10 年程度の段階で 50,000 本/ha 以上あることとした。また、田内 (2010) は国有林における天然林施業の更新完了基準が施業後 2~6 年の段階で樹高 30~60 cm の高木性樹種が 2,000~10,000 本/ha 以上あることと総括した。正木ら (2003) や杉田ら (2006) は、ブナ天然更

新施業地において更新完了と判断された場所がその後の追跡調査によりブナが優占していないことを明らかにして、更新完了の判断が時期尚早であった可能性を示し、将来の優占木の判定には更なる長期の継続調査が必要であることを指摘した。また正木ら（2012）は、過去の天然更新試験地における現状の総括から、高木性樹種の更新の成功率は、稚樹の密度が200,000本/ha以上かつ植生が除去された場合に8割を超えると報告した。本研究において30cm以上の幼樹は、1997 柵で11,000本/ha、2002 柵で21,250本/haあったものの、競合種であるスズタケ稈高よりも高い更新木は両方の柵内で1,250本/haであった（表-3）。このことは、谷本（1990）や田内（2010）の基準を満たすレベルの更新木がスズタケや低木に混生して生育しているものの、正木ら（2012）の基準よりも低いことを示している。

以上のことから、高木性樹種の更新では、スズタケの回復とは異なって柵を早期に設置する必要はないと結論づけた。どの樹種が林冠の後継樹となるかは引き続き追跡調査が必要である。また、森林の再生を考えるには競合種の下刈りや除伐を検討するべきである。

本論文のとりまとめにあたり、齋藤央嗣氏と谷脇徹博士には草稿に対して有意義なコメントをいただいた。現地調査においては、中山博子、本田由美、中西のりこ、山本幸子、村上美奈子、長澤展子、三樹和博、金井和子、梅木俊子、山本絢子、佐々木あや子の各氏のご協力をいただいた。また、一部の調査では、（株）地域環境計画の中武禎典氏と遊緑地設計（有）の高橋寛和氏にお世話になった。以上の方々に深く感謝する。

引用文献

- Cote SD, Rooney TP, Tremblay J, Dussault C, Waller DM (2004) Ecological impacts of deer overabundance. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 35: 113-147
- Furedi MA, McGraw JB (2004) White-tailed deer: Dispersers or predators of American ginseng seeds? *Am Midl Nat* 152: 268-276
- 古林賢恒・山根正伸（1997）丹沢山地長尾根での森林皆伐後のニホンジカとスズタケの変動。野生生物保護 2: 195-204
- Husheer SH, Coomes DA, Robertson AW (2003) Long term influences of introduced deer on the composition and structure of New Zealand *Nothofagus* forests. *For Ecol Manage* 181: 99-117
- Ito H, Hino T (2004) Effects of deer, mice and dwarf bamboo on the emergence, survival and growth of *Abies homolepis* (Piceaceae) seedlings. *Ecol Res* 19: 217-223
- Ito H, Hino T (2005) How do deer affect tree seedlings on a dwarf bamboo-dominated forest floor? *Ecol Res* 20: 121-128
- 神奈川県植物誌調査会（2001）神奈川県植物誌 2001. 神奈川県立生命の星・地球博物館
- Kirby KJ (2001) The impacts of deer on the ground flora of British broadleaved woodland. *Forestry* 74: 219-229
- Kumar S, Takeda A, Shibata E (2006) Effects of 13-year fencing on browsing by sika deer on seedlings on Mt. Ohdaigahara, central Japan. *J For Res* 11: 337-342
- 前田禎三（1988）ブナの更新特性と天然更新技術に関する研究。宇都宮大学農学部学術報告特輯 46: 1-79
- 正木 隆・杉田久志・金指達郎・長池卓男・太田敬之・櫃間 岳・酒井暁子・新井伸昌・市栄智明・上迫正人・神林友広・畑田 彩・松井 淳・沢田信一・中静 透（2003）東北地方におけるブナ林天然更新施業地の現状—二つの事例と生態プロセス—. *日林誌* 85: 259-264
- 正木 隆・佐藤 保・杉田久志・田中知行・八木橋勉・小川みふゆ・田内裕之・田中 浩（2012）広葉樹の天然更新完了基準に関する一考察—苗場山ブナ天然更新試験地のデータから—. *日林誌* 94: 17-23
- 松井 淳・堀井麻美・柳 哲平・森野里美・今村彰生・幸田良介・辻野 亮・湯本貴和・高田研一（2011）大峯山脈前鬼地域における森林植生の現状とニホンジカによる影響。保全生態学研究 16: 111-119
- 永田幸志・小林俊元・山根正伸・田村 淳・瀧井暁子（2006）2004 年度ニホンジカ（*Cervus nippon*）保護管理に関する調査報告。神奈川県自然環境保全センター報告 3: 28-36
- Nakashizuka T (1988) Regeneration of beech (*Fagus crenata*) after the simultaneous death of undergrowing dwarf bamboo. *Ecol Res* 3: 21-35
- Nakashizuka T, Numata M (1982) Regeneration process of climax beech forests I. Structure of a beech forest with the undergrowth of sasa. *Jpn J Ecol* 32: 57-67
- Nomiya H, Suzuki W, Kanazashi T, Shibata M, Tanaka H, 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 Ecol* 164: 263-276
- 大橋春香・星野義延・大野啓一（2007）東京都奥多摩地域におけるニホンジカ（*Cervus nippon*）の生息密度増加に伴う植物群落の種組成の変化。植生学会誌 24: 123-151
- Rooney TP (2001) Deer impacts on forest ecosystems: North American perspective. *Forestry* 74: 201-208
- Russell FL, Zippin DB, Fowler NL (2001) Effects of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) on plants, plant populations and communities: A review. *Am Midl Nat* 146: 1-26
- 齋藤央嗣・藤森博英・北村系子（2000）丹沢山地におけるスズタケのアイソザイム変異と衰退スズタケの形態。神奈川県森林研究所研究報告 27: 1-14
- 猿木重文・井上 晋・椎葉康喜・長澤久視・大崎 繁・久保田勝義（2004）九州大学宮崎演習林においてキュウシュウジカの摂食被害を受けたスズタケ群落の分布と生育状況 2003 年調査結果。九大演報 85: 47-54
- 末次加代子・池谷智志・永田幸志・山根正伸・藤森博英（2011）2008 年度、2009 年度神奈川県ニホンジカ保護管理事業における丹沢山地のニホンジカ個体群調査報告。神奈川県自然環境保全センター報告 8: 9-26
- 杉田久志・金指達郎・正木 隆（2006）ブナ皆伐母樹保残法施業試験地における 33 年後、54 年後の更新状況：東北地方の落葉低木型林床ブナ林における事例。日林誌 88: 456-464
- 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—. 日林誌 90: 158-165
- 田村 淳（2010）ニホンジカの採食により退行した丹沢山地冷温帯自然林における植生保護柵の設置年の差異が多年生草本の回復に及ぼす影響。保全生態学研究 15: 255-264
- 丹沢大山自然環境総合調査団シカ班（1997）丹沢大山鳥獣保護区におけるシカの生息密度調査結果。丹沢大山自然環境総合調査報告書別冊。神奈川県環境部
- 谷本丈夫（1990）広葉樹施業の生態学。創文
- 田内裕之（2010）広葉樹林化の目標林型と更新基準。森林科学 59: 22-25
- Webster CR, Jenkins MA, Rock JH (2005) Long-term response of spring flora to chronic herbivory and deer exclusion in Great Smoky Mountains National Park, USA. *Biol Conserv* 125: 297-307
- 汰木達郎・荒上和利（1984）スズタケの生態に関する研究（II）。九大演報 54: 105-123
- Yuruki T, Aragami K (1987) Ecological studies of Suzutake (*Pseudosasa purpurascens*) age structure of culm population. *J Jpn For Soc* 69: 277-280