

第Ⅱ章 植生保護柵による植物群集の回復

本章では、第1節で調査地における過去の2時点の群落調査データをメタ解析することにより階層植被率と草本層植物の変化を述べる。第2節では、冷温帯自然林の4タイプの林床型において植生保護柵設置前後の群集構造の変化、すなわち階層植被率と種組成、種の多様性の変化に着目して、植生保護柵設置後の林床植生の回復について検討する。

第1節 調査地における過去2時点の植生の変化

1 はじめに

本論で対象とした調査地において、植生保護柵設置後の種組成と構造の変化を次節以降で検討するうえで、既往文献を活用してシカの採食圧による植生劣化が顕在化していない時点と、顕在化した時点での植生変化を明らかにしておくことは重要である。そこで、本節ではこれについて検討した。

2 方法

調査地におけるシカの影響の顕在前と顕在後の群落分類学的データを比較した。シカの影響の顕在前は宮脇ほか(1964)を、顕在後は大野・尾関(1997)を用いた。いずれも本論の調査地に含まれる地名の「堂平」や「西峰(太礼ノ頭)」「丹沢山」「檜洞丸」のデータを抽出して解析した。対象とした群集は、調査地の自然植生である3群集、すなわちイワボタンーシオジ群集とヤマボウシーブナ群集、オオモミジガサーブナ群集である(表2-1)。イワボタンーシオジ群集は本論の林床型でいう短茎草本型に、ヤマボウシーブナ群集はスズタケ型に、オオモミジガサーブナ群集は、高茎草本型とミヤマクマザサ型に対応する。

各群集の調査年で階層の植被率を算出し、Welchの二標本t検定を用いて時点間の植被率の変化について有意性を検定した。また、種ごとに時点間の出現頻度の変化をカイ二乗検定またはフィッシャーの正確確率検定で解析し、有意差が認められたものを増加種または減少種とした。なお、被度については、調査時期によって同一種でも異なるため解析の対象としなかった。

表2-1 解析の対象とした群集の標本数

群 集	1964 年	1997 年
イワボタンーシオジ	9	4
ヤマボウシーブナ	27	11
オオモミジガサーブナ	5	14
合 計	41	29

3 結果

(1) 階層植被率の変化

シカの採食影響が顕在化する前の1964年とその影響が顕在化した1997年で階層植被率の変化を解析したところ、2時点で統計的な有意差が認められたのはヤマボウシーブナ群集の低木層とオオモミジガサーブナ群集の亜高木層であった(Welchの二標本t検定, $p < 0.01$)。前者では低木層の植被率が71%から28%に減少し、後者では亜高木層の植被率が43%から73%に増加した(図2-1)。

(2) 草本の出現頻度の変化

3群集において2時点で増加種あるいは減少種とされた草本は合計26種あった(表2-2)。

2時点の出現頻度の変化を各群集でみると、イワボタンーシオジ群集ではサワハコベ *Stellaria diversiflora* Maxim. が減少し、フタリシズカが増加した。ヤマボウシーブナ群集では一年生草本のミヤマタニソバやイヌタデ *Persicaria longiseta* (De Bruyn) Kitag., ミズ *Pilea hamaoi* Makino, ヒメアシボソ *Microstegium vimineum* (Trin.) A. Camus f. *willdenowianum* (Nees) Osada, 小型多年生草本のクワガタソウやミヤマチドメ *Hydrocotyle yabei* Makino var. *japonica* (Makino) M. Hiroe など、中型～大型多年生草本のシロヨメナやホソエノアザミ *Cirsium tenuipedunculatum* Kadota, マルバダケブキ、そしてスズタケなど合計15種が増加した。一方でこの群集に減少した種はなかった。オオモミジガサーブナ群集では中型～大型多年生草本のイヌヤマハッカ *Isodon umbrosus* (Maxim.) H. Hara, オオバショウマ, オオモミジガサなどが減少し、代わりに一年生草本のミヤマタニソバが増加した。

これら増加した種のうち、1964年時点で3群集に全く、あるいは低頻度にしか出現しなかった種が

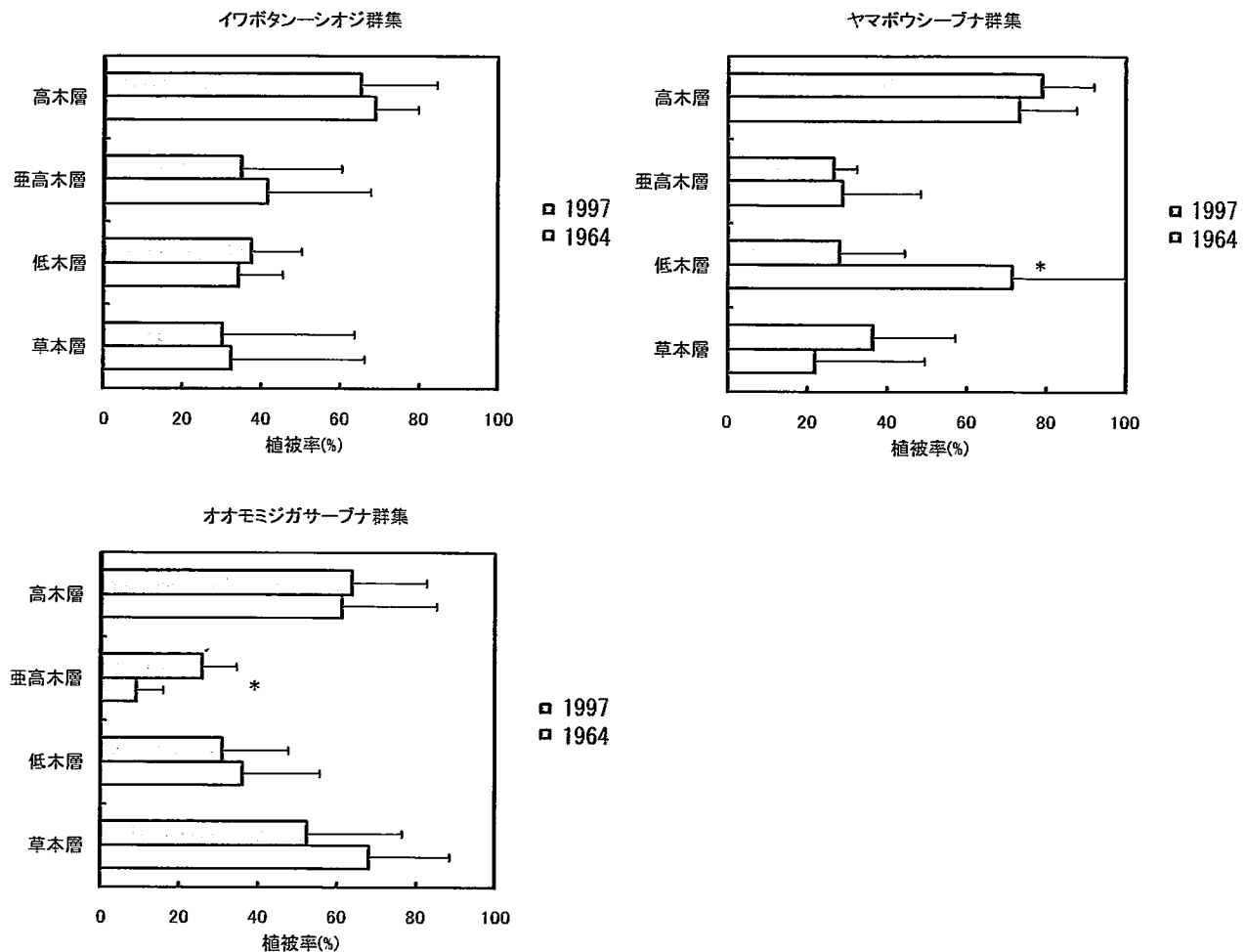


図2-1 2時点の階層植被率の変化

*は2時点で有意差があったことを示す($p < 0.01$)。

ある一方で、高頻度に出現した種があった。ヤマボウシブナ群集とオオモミジガサブナ群集で増加したミヤマタニソバや、ヤマボウシブナ群集で増加したクワガタソウとミズは1964年当時にこれらの群集にほとんど出現しなかったが、イワボタンシオジ群集では高頻度に出現していた。また、ヤマボウシブナ群集で増加したイヌタデやヒメアシボソ、ミヤマチドメなどは1964年時点で3群集に全く出現していなかった。

4 考察

シカの採食圧が顕在化する前と後で階層植被率を比較したところ、ヤマボウシブナ群集の低木層の植被率はシカの影響の顕在化後に低下していた(図2-1)。このことは、大野・尾関(1997)や村上・中村(1997)が指摘するように低木層に優占していた

スズタケがシカの採食圧により退行したことを示している。一方、オオモミジガサブナ群集の亜高木層の植被率は増加していたが、これは低木層構成木が亜高木層に進階したことを示している可能性がある。しかし、3群集ともに2時点で調査地点は同一ではないため、サンプリングの誤差が生じた可能性も否定できない。

草本類における2時点の出現頻度の変化は、ヤマボウシブナ群集で一年生草本や小型多年生草本が増加し、オオモミジガサブナ群集では中型～大型の多年生草本が減少した(表2-2)。前者でこれらの草本が増加したのは、スズタケが退行して林床の光環境が改善したためと考えられる。一方、後者で中型～大型の多年生草本が減少したのは、シカの採食によって減少した可能性を示している。大橋ほか(2007)も、奥多摩においてシカの影響により中型

表2-2 2時点における草本の出現頻度の変化

群集名 発行年 調査区数	生活型	イワボタンーシオジ		判定	ヤマボウシーブナ		判定	オオモミジガサーブナ		判定
		1964	1997		1964	1997		1964	1997	
		9	4		27	11		5	14	
サワハコベ	多年草	0.8	0.0	減少 増加	0.0	0.1	増加	0.0	0.0	減少
フタリシズカ	多年草	0.0	1.0		0.0	0.5		0.0	0.0	
イヌヤマハッカ	多年草	0.0	0.0		0.0	0.0		0.8	0.0	減少
ウマノミツバ	多年草	0.2	0.0		0.0	0.0		0.6	0.1	減少
オオバショウマ	多年草	0.0	0.0		0.0	0.0		1.0	0.0	減少
オオモミジガサ	多年草	0.0	0.0		0.0	0.0		0.6	0.0	減少
オシダ	多年草	0.1	0.0		0.0	0.0		0.6	0.0	減少
コウモリソウ	多年草	0.0	0.0		0.0	0.0		0.8	0.0	減少
テンニンソウ	多年草	0.4	0.0		0.0	0.0		0.6	0.0	減少
オオバイケイソウ	多年草	0.1	0.3		0.0	0.0		1.0	0.4	減少
モミジガサ	多年草	1.0	0.5		0.0	0.0		0.8	0.0	減少
ミヤマタニソバ	一年草	0.7	0.5		0.0	0.5	増加	0.0	0.6	増加
イヌタデ	一年草	0.0	0.0		0.0	0.3	増加	0.0	0.1	
クワガタソウ	多年草	0.9	0.5		0.1	0.8	増加	0.8	0.9	
シロヨメナ	多年草	0.0	0.0		0.1	0.6	増加	0.8	0.9	
スズタケ	ササ	0.6	0.0		0.3	0.8	増加	0.2	0.4	
バライチゴ	低木	0.3	0.3		0.0	0.6	増加	0.0	0.5	
ヒメアシボソ	一年草	0.0	0.0		0.0	0.3	増加	0.0	0.0	
ヘビノネゴザ	多年草	0.0	0.3		0.1	0.5	増加	1.0	0.6	
ホソエノアザミ	多年草	0.2	0.3		0.1	0.8	増加	0.8	0.7	
ホソバシケンダ	多年草	0.0	0.3		0.0	0.4	増加	0.0	0.1	
マルバダケブキ	多年草	0.0	0.3		0.0	0.5	増加	1.0	0.9	
ミズ	一年草	0.9	0.5		0.0	0.6	増加	0.2	0.4	
ミヤマタニタデ	多年草	0.0	0.3		0.1	0.5	増加	0.2	0.6	
ミヤマチドメ	多年草	0.0	0.5		0.0	0.6	増加	0.0	0.1	
ヤマカモジグサ	多年草	0.0	0.0		0.0	0.5	増加	0.2	0.3	

数字は出現頻度(割合)を、囲み線は2時点で増加または減少した種であることを示す。

草本や大型草本が減少したことを報告している。ただし、2時点の変化には、群集の遷移によるものや、調査時期や調査地点のサンプリングによる誤差が含まれている可能性もある。これらのことを解決するためにも、植生保護柵を設置して柵内外の同一地点で経時の変化を追跡する必要がある。そうすることでシカによる影響のみを抽出できる。

イワボタンーシオジ群集における草本類の2時点の変化は、サワハコベが減少してフタリシズカが増加しただけであった(表2-2)。フタリシズカは一般に不嗜好性植物である(高槻, 1989)。そのため、フタリシズカが増加したことはシカの影響が高まったことを示していると考ええる。この群集では他の2群集と比較して出現頻度の変化した種は2種のみと少なかった。これは、群集を構成する種組成の違いと、その構成種のシカの嗜好性と採食耐性を反映した結果と考えられる。大野・尾関(1997)もイワボタンーシオジ群集ではオオモミジガサーブナ群集ほどの大きな林床の変化は見られなかったことを報告して

いる。しかし、奥多摩のシオジーミヤマクマワラビ群集ではシカの影響により種組成が大きく変化した(大橋ほか, 2007)。この丹沢と奥多摩のシオジ群集におけるシカによる種組成の変化の差異は、地域性の違いもあるが、丹沢では宮脇ほか(1964)の時点ですでにシカの採食がみられ、林床の植被も乏しかった(宮脇ほか, 1964)ことから、この時点でシカの影響を受けた種組成に変化していた可能性がある。これについては、シカの影響を受けていない他地域のイワボタンーシオジ群集の構造や種組成と比較することで検討する必要がある。

オオモミジガサーブナ群集とヤマボウシーブナ群集で出現頻度が増加したミヤマタニソバは、シカの影響が顕在化する前にイワボタンーシオジ群集で高頻度に出現していた。このことは、ミヤマタニソバの本来のハビタットがイワボタンーシオジ群集の立地であることを示している。同様に考えると、クワガタソウとミズもイワボタンーシオジ群集の立地が本来のハビタットと推察される。オオモミジガサー

ブナ群集を本来のハビタットとする種はシロヨメナとヘビノネゴザ *Athyrium yokoscense* (Franch. & Sav.) H. Christ、ホソエノアザミ、マルバダケブキであり、これらの種は本来のハビタットから、林床植生の衰退したヤマボウシ・ブナ群集の立地に移動分散して増加したと考えられる。

以上のことから、調査地域において3群集ともにシカの影響が高まる前後で構造と種組成の変化がみられたが、その変化は群集によって異なることがわかった。この知見は植生保護柵設置後の変化を検討するうえで必要不可欠と判断される。

第2節 植生保護柵設置後10年間の種組成と構造の変化

1 はじめに

序章第3節でみたように世界の温帯諸国だけでなく日本国内においてもシカ等による森林の種組成と構造の変化が報告されている（大野・尾関，1997；大橋ほか，2007など）。こうしたシカの採食による影響を低減するためにシカの保護管理事業が各地で進められている。その事業ではシカを捕獲するか、あるいは物理的に植生保護柵で林地を囲うことで植生が回復することを期待している。

これまでの植生保護柵を使った研究では、希少植物の回復（長谷川，2000）や樹木の更新の兆し（Ito and Hino, 2004；2005；Kumar *et al.*, 2006）が報告されている。しかしながら、シカの採食圧を取り除くことで種組成が採食圧を強く受ける前の状態に変化する可能性については十分に検討されていない。数年程度の変化を調査した例（Morecroft *et al.*, 2001；Nomiya *et al.*, 2003）があるものの、調査期間が短いこともあって予測の段階に留まっている。Kirby（2001）は、採食圧に耐性のある種が一度定着すると、採食圧が低下しても森林に長く生育し続けるかもしれないと報告している。また、Husheer *et al.*（2003）も、シカにより嗜好性の植物が衰退した後には不嗜好性植物が優勢になったとしたら、シカの採食圧を取り除いても種組成の変化はほとんど不可逆的であろうと推定した。これらのことから、シカの採食圧を排除しても、種組成が元の状態に戻らない可能性がある。

一方で、シカの採食圧が同程度でも植物群集に

よってその種組成と構造の変化も異なる（大橋ほか，2007）。そのため、シカの採食圧排除後の変化も、植物群集によって異なることが想定される。

シカの採食圧排除後における林床植生の種組成の変化を明らかにすることは、シカと植物の相互作用の理解が進むとともに今後のシカ保護管理事業の効果測定に役立つことが予想される。そこで、本節では、シカによる採食の影響を受けてきた冷温帯自然林の4林床型に植生保護柵を設置してシカの採食圧を排除し、柵設置の時点と10年後の時点において同一地点で林床植生の種組成を調べた。そして、シカの採食圧を排除した後に林床植生がシカの採食圧が高まる前の状態に変化する可能性を考察した。

2 調査地および方法

(1) 調査地

調査地は、丹沢山（標高1,567 m）と檜洞丸（標高1,601 m）とした。調査地における冷温帯夏緑広葉樹の自然林の4林床型、すなわち短茎草本型、高茎草本型、スズタケ型、ミヤマクマザサ型において、1994年に各タイプの典型と考えられる箇所に合計6か所の調査地を設置した。その内訳は、丹沢山周辺に5か所と檜洞丸に1か所で、短茎草本型2か所、高茎草本型2か所、スズタケ型1か所、ミヤマクマザサ型1か所である（表2-3）。丹沢山の5か所は直線距離で約1,600 mの範囲にあり、標高は1,100 m～1,510 mの範囲にある。檜洞丸の1か所は標高1,590 mである。短茎草本型の2か所は約100 m離れており、斜面上部と下部の差異はあるものの、標高、斜面方位ともに同じである。高茎草本型の2か所は丹沢山と檜洞丸で約5,400 m離れているが、両方とも頂部緩斜面に位置しており、斜面方位も同じである。調査地の林分の上層は6か所ともにブナが優占あるいは出現し、調査区によってはオオイタヤメイゲツやイタヤカエデ（イトマキイタヤ）*Acer pictum* Thunb. subsp. *savatieri* (Pax) H. Ohashi、ミズメ *Betula grossa* Siebold & Zucc. が混生している。

(2) 調査方法

各調査地に10 m×10 mの調査区を隣接して2個配置し、一方にシカの採食圧を排除するための植生

保護柵(高さ1.8 m)を設置してシカ柵内区(以下、柵内区)とし、もう一方を採食圧が維持される調査区(以下、柵外区)とした。

1994年6月に全調査区で、高さ3.0 m以下の林床植生を対象として低木層および草本層の植被率および出現種とその被度を調べた。低木層は便宜的に1.0 m以上3.0 mの範囲とし、草本層は1.0 m未満とした。被度階級は6段階(+ : 植被率1%以下、1 : 同1~10%、2 : 同10~25%、3 : 同25~50%、4 : 同50~75%、5 : 同75~100%)で記録した。1年後の1995年と10年後の2004年6~7月に同様の調査を行った。

なお、この調査で設置された植生保護柵は開目26 mmの亀甲金網製で、調査期間において破損等はなくシカの侵入は見られなかった。また、いずれの調査区も林冠が閉鎖しており、調査期間において立ち枯れや倒木等によるギャップの形成はなかった。

(3) データの解析

調査開始時点(1994年)および10年後(2004年)の柵内区と柵外区における低木層と草本層の種組成表を作成した。本研究では、二時点間で調査区に種が新たに出現することを「新規加入」、調査区から種がなくなることを「消失」と定義した。生活型は、『神奈川県植物誌2001』(神奈川県植物誌調査会、2001)の記載に基づいて、木本、ササ、つる、多年生草本(多年草)、一年生草本(一年草)に5区分した。

得られたデータから低木層と草本層の種の多様性を算出した。種の多様性は、100 m²あたりの種数(以下、種数)、Shannon-Wienerの多様度指数 H' 、均等度指数はPielouの J' で示した。 H' と J' は出現種の被度階級を百分率の中央値に換算して算出した。

なお、植生保護柵設置時点の1994年と1年後の1995年では柵内外ともに結果がほぼ同様であったため、1994年と2004年の2時点の結果を以下に示して論議する。

3 結果

(1) 植被率の変化

4林床型の柵内区、柵外区ともに調査開始時点(1994年)では低木層の植被率は0~10%であった。

10年後(2004年)の低木層植被率は4林床型ともに柵内区では1~90%に増加する傾向があり、とくに短茎草本型とスズタケ型で低木層植被率の増加幅は大きかった(図2-2)。柵外区では0~20%とほとんど変化しなかった。草本層の植被率は調査開始時点から林床型によって異なり、短茎草本型では5~40%、高茎草本型では70~95%、スズタケ型では50%、ミヤマクマザサ型では70~80%であった。10年後の草本層植被率は柵内区と柵外区ともに短茎草本型、高茎草本型、ミヤマクマザサ型では大きく変化しなかった。スズタケ型の柵内区では草本層植被率は5%に低下した。

(2) 種組成の変化

調査開始時点において4林床型の柵内区と柵外区ともに低木層の出現種はほとんどなく、短茎草本型でアブラチャン *Lindera praecox* (Siebold & Zucc.) Blume やサンショウ、スズタケ型でブナ、ミヤマクマザサ型でアラゲアオダモが出現する程度であった(表2-4)。10年後には4林床型ともに柵内区で多くの木本が新規加入していた。とくに短茎草本型では他の3林床型よりも木本が多く出現し、その内訳はアラゲアオダモやユモトマユミ *Euonymus sieboldianus* Blume var. *sanguineus* Nakai、オオミヤマガマズミ *Viburnum wrightii* Miq. var. *stipellatum* Nakai、タンナサワフタギ *Symplocos coreana* (H.Lev.) Ohwi、ムラサキシキブ *Callicarpa japonica* Thunb. var. *japonica* form. *japonica* などであった(表2-4)。スズタケ型の柵内区では当初は低木層にブナのみが出現したが、10年後にはスズタケが被度4で出現した。一方、柵外区では4林床型ともに木本の新規加入はなく、逆に短茎草本型ではサンショウとオオバアサガラ *Pterostyrax hispida* Siebold & Zucc. が低木層から消失した。

草本層の種組成は4林床型ともに柵内区と柵外区の区別なく、また二時点間の区別なくそれぞれ特有の種群をもつことで他の林床型と区分された(表2-4)。すなわち、短茎草本型はイヌシデ、ツルマサキ *Euonymus fortunei* (Turcz.) Hand. - Mazz. var. *radicans* (Siebold ex Miq.) Rehder、アブラチャン、フタリシズカなど11種が出現することで他の3林床型から区分され、高茎草本型はオオバイケイソウ、シロヨメナ、ヤマトリカブト、テバコモミジガサなど7

表2-3 調査地の概況

No.	林床型	場所	地形	標高 (m)	斜面傾斜 方位(°)	調査区	面積 (㎡)	高木層構成木 (被度1以上)
1	短茎草本1	丹沢山	斜面上部	1100	S 6	柵内区	100	ブナ(4), イヌシデ(1), オオバ ノキハダ(1), ミズメ(1)
						柵外区	100	ブナ(5)
2	短茎草本2	丹沢山	斜面下部	1100	S 10	柵内区	100	オヒョウ(4), ブナ(2) オオイタヤメイゲツ(1)
						柵外区	100	オオイタヤメイゲツ(3) ブナ(2)
3	高茎草本1	丹沢山	頂部緩斜面	1510	E 8	柵内区	100	ブナ(3), オオイタヤ メイゲツ(2)
						柵外区	100	ブナ(4)
4	高茎草本2	檜洞丸	頂部緩斜面	1590	E 13	柵内区	100	ブナ(3), イタヤカエデ(3)
						柵外区	100	オオイタヤメイゲツ(4)
5	スズタケ	丹沢山	尾根	1470	NE 14	柵内区	100	ブナ(4)
						柵外区	100	ブナ(4), ミズメ(3) アラゲアオダモ(1)
6	ミヤマクマザサ	丹沢山	斜面上部	1410	NE 20	柵内区	100	ブナ(3), オオイタヤ メイゲツ(2)
						柵外区	100	ブナ(4), オオイタヤ メイゲツ(2)

カッコ内は被度階級を示す。

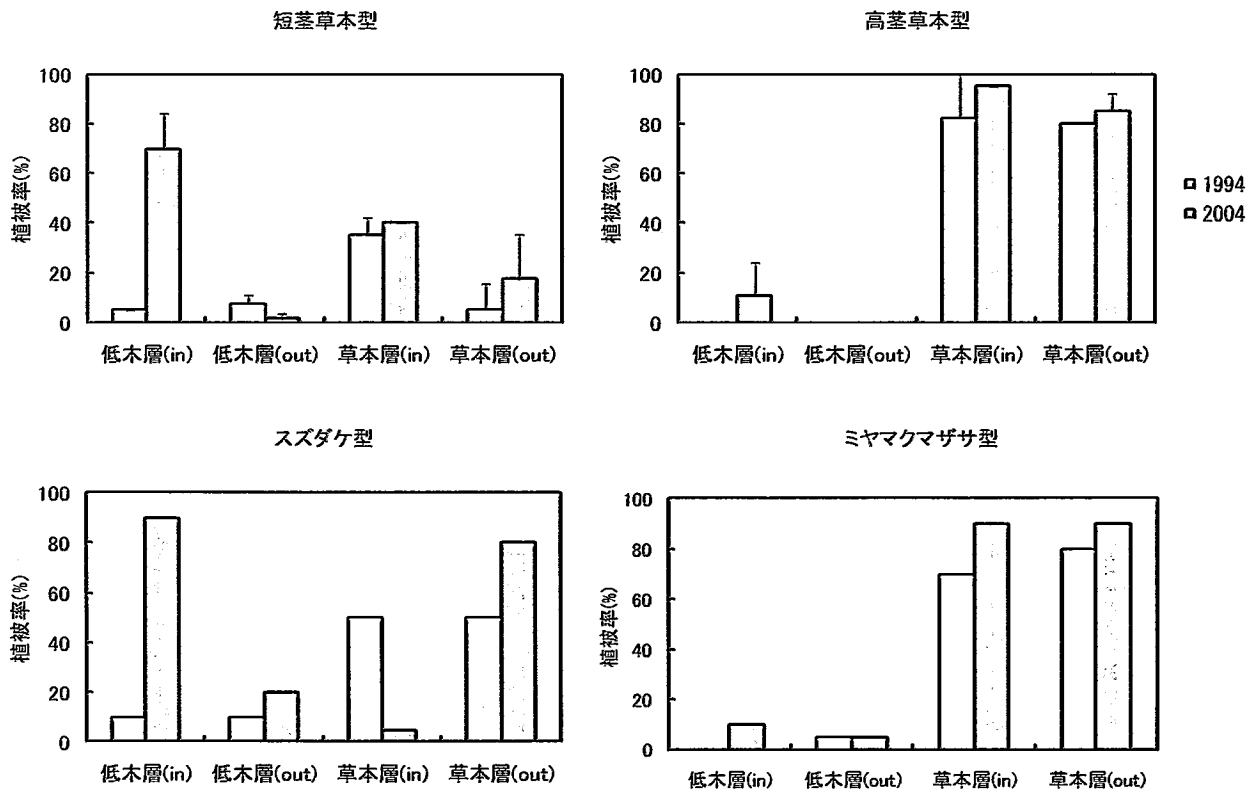


図2-2 4林床型の低木層および草本層植被率の変化

縦棒は標準偏差、inは柵内区、outは柵外区を示す。

種が出現することで、他の3林床型と区分された。スズタケ型およびミヤマクマザサ型は特有の種群をもたず、それぞれスズタケとミヤマクマザサが優占することを特徴としていた。

草本層の種組成の変化は林床型ごとに異なり、各林床型で注目すべき変化があった(表2-4)。すなわち、短茎草本型では柵内区でスズタケは残存し、ヤブデマリ *Viburnum plicatum* Thunb. var. *tomentosum* (Thunb.) Miq. やウラジロモミなど木本5種が2つの調査区で新規加入した。柵外区では2つの調査区ともにスズタケが消失し、それに対してイネ科のヤマカモジグサやアシボソ *Microstegium vimineum* (Trin.) A. Gamus、小型の多年生草本であるケマルバスミレ *Viola keiskei* Miq. form. *okuboi* (Makino) F. Maek. が新規加入した。高茎草本型では柵内区で2つの調査区ともにユリ科の高茎多年生草本のハルナユキザサとウバユリ *Cardiocrinum cordatum* (Thunb.) Makino、シソ科のテンニンソウが新規加入した。また、1つの調査区では高茎多年生草本のクルマユリやサラシナショウマ *Cimicifuga simplex* (DC.) Wormsk. ex Turcz.、オオバショウマ、ヤマタイミンガサも新規加入した。柵外区では一年生草本のミズや小型の多年生草本であるイヌトウバナが2つの調査区で新規加入した。スズタケ型とミヤマクマザサ型では、柵内区で大型多年生草本のマルバダケブキと小型多年生草本のイヌトウバナが消失し、マイヅルソウ *Maianthemum dilatatum* (A. W. Wood) A. Nelson & J. F. Macbr. が新規加入した。スズタケ型とミヤマクマザサ型の柵外区では顕著な変化はなかった。

草本層の新規加入種と消失種の変化をみると、4林床型のうちスズタケ型を除く3林床型では、柵内区と柵外区ともに消失種よりも新規加入種が上回り、柵外区では一年生草本が新規加入していた(図2-3)。短茎草本型では柵内区、柵外区ともに消失種と新規加入種は木本と多年生草本が多く、両者で8割以上を占めた。高茎草本型では柵内区と柵外区ともに消失種が少ない一方で多年生草本の新規加入種が多かった。スズタケ型およびミヤマクマザサ型では柵内区で消失種は多年生草本が5割以上を占め、新規加入種は木本が多かった。柵外区でも新規加入種は木本が多かった。

(3) 種の多様性の変化

低木層の100 m²あたりの種数は調査開始時点ではどの林床型も0~3種と少なかったが、10年後は柵内区で10~36種に増加した(図2-4)。柵外区では変化しないか、あるいは減少した。

草本層の種数は、調査開始時点において4林床型ともに柵内区と柵外区ともに30~40種の範囲にあった。10年後の柵内区ではスズタケ型を除く3林床型で種数が増加し、特に高茎草本型で最も増加した。柵外区では種数が35~40種に微増していた(二標本t検定, $p < 0.05$; 図2-4)。

Shannon-Wienerの H' とPielouの J' とともに種数と同様の傾向を示し、4林床型ともに柵内区では10年後に増加し、柵外区では微増、あるいは微減していた(図2-4)。4林床型のうちスズタケ型とミヤマクマザサ型は柵内区と柵外区ともに、調査開始時点で他の林床型よりも H' と J' は低く、10年後も低かった。

4 考察

シカの採食圧が強いと、高木や低木の樹皮はざや枝葉の採食により階層構造が変化し、シカの嗜好性植物が減少して不嗜好性植物やシカの採食に耐性のある植物が優占するようになる(三浦, 1999)。本研究を開始した1994年時点において、調査地のシカの密度は9.2~32.2頭/km²であり(丹沢大山自然環境総合調査団シカ班, 1997)、4林床型ともに低木層がないか、あっても低木層の植被率が10%以下であった(図2-2)。このことは、調査を開始した時点で調査地はすでにシカの採食影響を強く受けていたことを示している。

4林床型ともにシカの採食圧を10年間排除することで、低木層の出現種と植被率が増加した(図2-2, 表2-4)。とくに短茎草本型で木本の種数が増加し、スズタケ型ではスズタケの被度が増加した。低木層で木本が増加したのは、シカの採食圧を10年間排除したことで、調査開始時点で草本層にすでにあった稚樹やその後に新たに出現した稚樹が低木層に進界したのであろう。Kumar *et al.* (2006)も奈良県大台ヶ原で13年間にわたり採食圧を排除することで、20 cm未満の樹木が最大で120 cmに成長したことを報告している。スズタケ型でスズタケが低

表2-4 4林床型における10年間の種組成の変化

林床型 柵内外	短茎草本型		高茎草本型		スズダケ型		ミヤマクマザサ型	
	柵外区	柵内区	柵外区	柵内区	柵外区	柵内区	柵外区	柵内区
調査年	1994	2004	1994	2004	1994	2004	1994	2004
調査区数	2	2	2	2	2	2	1	1
低木層								
アブラチャン	1 ¹	1 ¹	2 ¹	2 ¹				
サンショウ	1 ⁺			2 ⁺				
オオバアサガラ	1 ¹			1 ¹				
アラゲアオダモ				2 ⁺ 1			1 ¹	1 ¹
ユモトマユミ				2 ⁺ 1				1 ⁺
ミヤマイボタ				2 ¹			1 ⁺	
サワグルミ				2 ⁺				
マメザクラ				2 ⁺ 1				
ブナ				1 ⁺			1 ¹	1 ¹
コミネカエデ				1 ⁺			1 ¹	1 ¹
ニワトコ				1 ⁺			1 ¹	1 ¹
イトマキイタヤ				2 ⁺				1 ⁺
ゴヨウツツジ								1 ⁺
スズタケ								1 ⁺
ニシキウツギ								1 ⁺
ヒコサンヒメシャラ								1 ⁺
リョウブ								1 ⁺
オオミヤマガマズミ				2 ⁺				
カジカエデ				2 ⁺				
タンナサワフタギ				2 ⁺				
ミズキ				2 ⁺ 1				
ムラサキシキブ				2 ⁺				
モミジイチゴ				21				
ヤマボウシ				2 ⁺ 1				
アズマイバラ				1 ⁺				
イヌシデ				1 ⁺				
オヒョウ				1 ¹				
オオバノキハダ				1 ⁺				
ケヤキ				1 ⁺				
サワシバ				1 ⁺				
シオジ				1 ⁺				
シナノキ				1 ⁺				
チドリノキ				1 ⁺				
ハクウンボク				1 ⁺				
メグスリノキ				1 ⁺				
ホソエカエデ								
ウリハダカエデ								
コシアブラ								
ミズメ								
ヤマアジサイ								
ウツギ								
ナナカマド								
ノリウツギ								
草本層								
イヌシデ	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺				
ツルマサキ	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺				
アブラチャン	2 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	2 ⁺				
フタリシズカ	2 ⁺	1 ¹	2 ⁺	21				
ムラサキシキブ	2 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	2 ⁺				
オオバアサガラ	1 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	2 ⁺				
サンショウ	1 ⁺		2 ⁺	2 ⁺				

林床型 柵内外	短茎草本型				高茎草本型				スズダケ型				ミヤマクマザサ型			
	柵外区		柵内区		柵外区		柵内区		柵外区		柵内区		柵外区		柵内区	
	1994	2004	1994	2004	1994	2004	1994	2004	1994	2004	1994	2004	1994	2004	1994	2004
調査年 調査区数	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1
シオジ		2 ⁺	1 ⁺	2 ⁺¹												
ミツバコンロンソウ	1 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	1 ⁺												
ヤマボウシ	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺									1 ⁺			
サワシバ	2 ⁺		2 ⁺	2 ⁺												
オオバイケイソウ					2 ⁺³	2 ⁺³	2 ⁺³	2 ⁺²	1 ⁺						1 ⁺	1 ⁺
シロヨメナ				1 ⁺	2 ¹²	2 ¹⁴	2 ¹²	2 ¹²		1 ⁺		1 ⁺				
ヤマトリカブト					2 ⁺²	2 ⁺¹	2 ⁺²	2 ¹²	1 ⁺	1 ⁺						
テバコモミジガサ					1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	2 ⁺								
エンレイソウ					1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺						1 ⁺	
オオナルコユリ					1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	2 ⁺								1 ⁺
イワギボウシ					2 ⁺		1 ⁺	2 ⁺					1 ⁺		1 ⁺	
スズダケ	2 ⁺		2 ⁺	2 ⁺			1 ⁺	1 ⁺	1 ³	1 ⁴	1 ³	1 ¹				
ミヤマクマザサ							1 ³						1 ⁴	1 ⁵	1 ⁴	1 ⁴
タニタデ	2 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	2 ⁺		1 ⁺	1 ⁺	2 ⁺								1 ⁺
サワグルミ		1 ⁺		2 ⁺		1 ⁺	1 ⁺	2 ⁺								
マルバダケブキ	2 ⁺	2 ⁺¹		1 ⁺	2 ³⁴	2 ³	2 ³	2 ²	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺				1 ⁺	
ヘビノネゴザ					2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺			1 ⁺		1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
ワチガイソウ					2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	1 ⁺		1 ⁺		1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
ナナカマド					1 ⁺		1 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	1 ⁺		1 ⁺		1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
サラサドウダン					1 ⁺		1 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺				1 ⁺
ハルナユキザサ																
ウバユリ								2 ⁺¹								
テンニンソウ								2 ⁺								
クルマユリ								2 ⁺¹		1 ⁺						
サラシナショウマ								1 ⁺								
オオバショウマ								1 ⁺								
ヤマタイミンガサ								1 ⁺								
シナノキ	1 ⁺	2 ⁺		2 ⁺				2 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺					1 ⁺
ツルアジサイ				1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺		2 ⁺		1 ⁺			1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
ヤブデマリ				2 ⁺				1 ⁺								
ウラジロモミ				2 ⁺												
マイヅルソウ						1 ⁺		1 ⁺								1 ⁺
ミズ						2 ⁺										
ミヤマチドメ	1 ⁺	2 ¹	2 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺						1 ⁺		
ヤマカモジグサ		2 ⁺¹		1 ⁺	2 ⁺	2 ⁺		2 ⁺					1 ⁺		1 ⁺	
アシボン		2 ⁺														
ケマルバスミレ		2 ⁺														
ヤマアジサイ								1 ⁺		1 ⁺				1 ⁺		
イヌトウバナ				1 ⁺		2 ⁺	1 ⁺	2 ⁺			1 ⁺				1 ⁺	
タニギキョウ	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺		1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
ヒコサンヒメシヤラ		1 ⁺		2 ⁺			1 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	1 ⁺		1 ⁺		1 ⁺		1 ⁺
イワボタン	2 ⁺		1 ⁺		1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺								
エイザンスミレ				1 ⁺		1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺								
シコクスミレ					1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺								
ツルキンバイ					1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺								
オオバノヤエムグラ	2 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺					1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
ツルシロカネソウ	2 ⁺		2 ⁺		1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺							
クワガタソウ	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺		1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
ブナ	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺		1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
ミヤマタニソバ	2 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	1 ⁺				1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
オオイタヤメイゲツ	1 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺		1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
ホソエノアザミ	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	1 ⁺			1 ⁺			1 ⁺			
モミジイチゴ		2 ⁺	2 ⁺													

以下省略

数字は出現回数を表し、右肩数字は被度階級を示す。

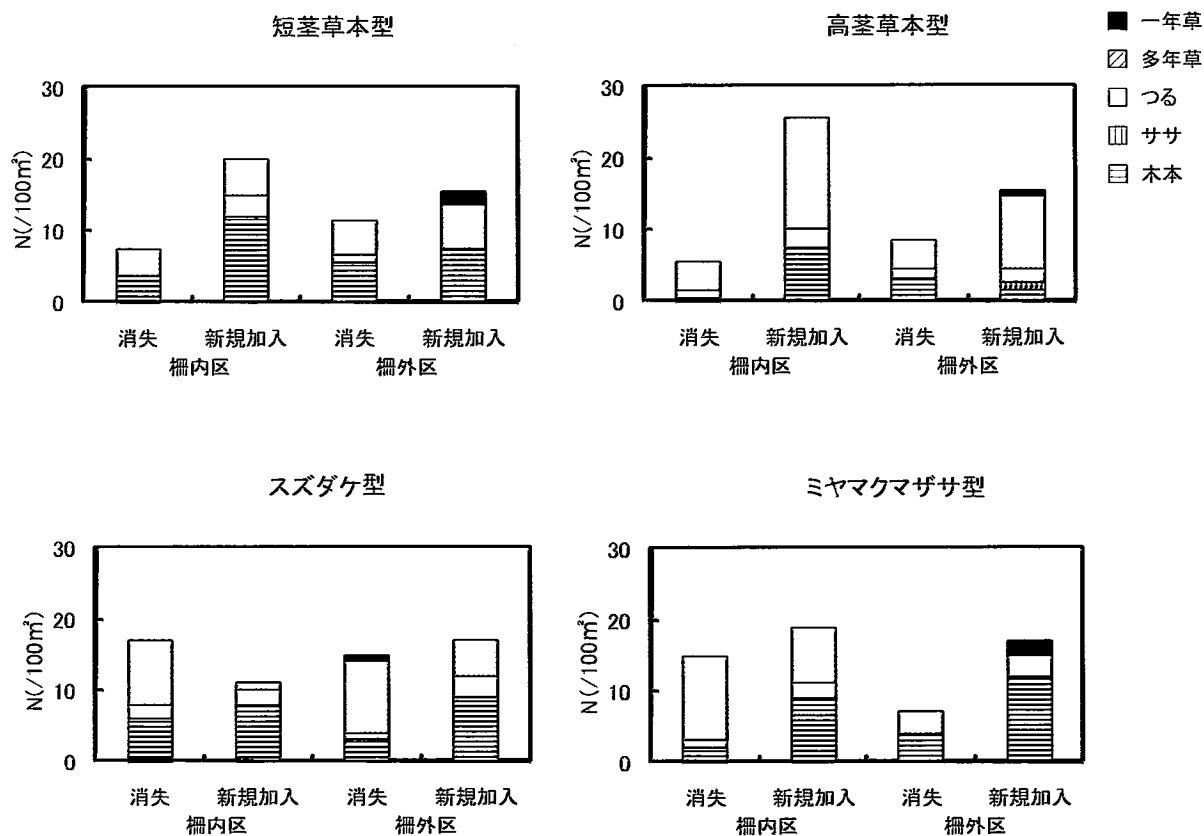


図2-3 4林床型の10年間における消失種と新規加入種の生活型の構成

木層を形成するようになったことは、シカの採食圧が高まる以前の状態に移行していることを示している。なぜなら、スズダケ型の全層群落に相当するヤマボウシ・ブナ群集は、スズダケが密生することを特徴としている（宮脇ほか，1964）からである。

採食圧を排除すると草本層の種数などの種多様性も増加する傾向を示した（図2-4）が、草本層の種組成の変化は林床型で異なった（表2-4）。高茎草本型では、ハルナユキザサやクルマユリ、ウバユリ、テンニンソウ、サラシナショウマ、オオバショウマ、ヤマタイミンガサ、イヌヤマハッカ *Isodon umbrosus* (Maxim.) H. Hara var. *umbrosus* などの高茎の直立した生育型をもつ多年生草本が調査を開始した時点では出現しなかったが、採食圧を10年排除したところ出現した（表2-4）。これらのうち、ハルナユキザサとクルマユリはシカ採食を減少要因とする県絶滅危惧種である（神奈川県レッドデータ生物調査団，1995；勝山ほか，2006）。また、サラシナショウマ、オオバショウマ、ヤマタイミンガサ、イヌヤマハッカはシカの採食圧の低かった時代に群落分類学で記

載されたオオモミジガサ・ブナ群集の群集標徴種・区分種であり（宮脇ほか，1964）、オオバショウマとイヌヤマハッカは調査地域で減少した種に区分された（本章第1節）。これらの種が調査開始時点には出現せず、採食圧を10年排除して出現したことは、種組成がシカの採食圧が高まる以前と同じ状態に変化したことを示している。

シカの採食圧を排除して高茎の多年生草本が新たに出現した理由として、シカに採食されて矮小化した株や地下部の貯蔵器官が調査区に残存していた可能性をあげることができる。すなわち植生保護柵を設置してシカの採食圧を排除したことにより、地上部が再生したのであろう。長谷川（2000）は、日光白根山でシカの採食圧下で消失したミソガワソウ、シラネアザミが柵設置後に復活してきたことを観察し、これらは目につきににくいごく小さな形で生き残っていた可能性を指摘している。なお、埋土種子の存在も否定できないが、調査地近傍で本研究より3年後の1997年に設置された植生保護柵内では、設置後4年という短期間でハルナユキザサやクルマ

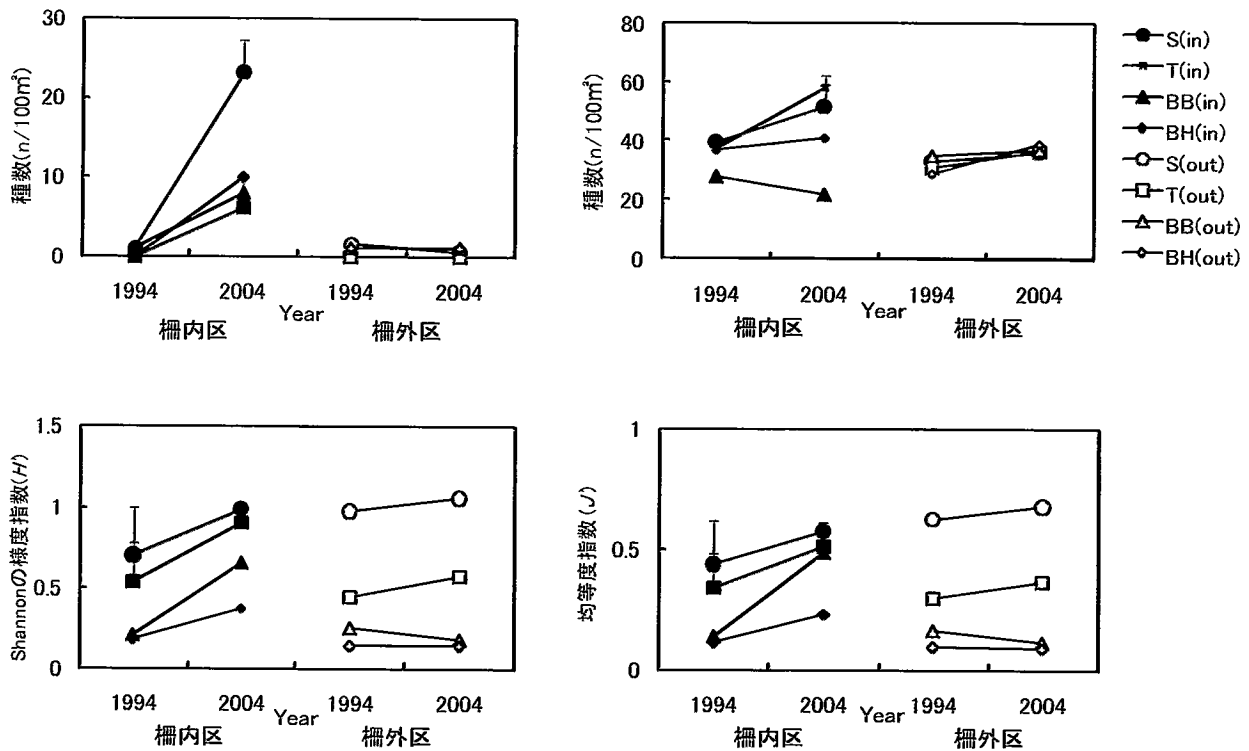


図2-4 4林床型の種多様性の変化

S: 短茎草本型、T: 高茎草本型、BB: スズタケ型、BH: ミヤマクマザサ型、in: 柵内区、out: 柵外区。
縦棒は標準偏差を示す。

リなどの高茎多年生草本の開花が観察された。この理由として植物体の地上部・地下部が残存していた可能性が高いと考えられている（第Ⅲ章第1節）。

スズタケ型とミヤマクマザサ型ともに採食圧を排除すると草本層ではマイヅルソウが出現する一方で、イヌトウバナとマルバダケブキが減少した（表2-4）。このことは、林床植生がシカの採食圧の低いところで成立する種組成に移行したことを示唆している。すなわち、マイヅルソウ属植物はアメリカにおいてシカの採食に対して耐性が低い種であることが知られている（Augustine and Frelich, 1998）。一方、イヌトウバナは丹沢でシカに採食されても開花結実に至ることが観察されている（第Ⅳ章第2節）。これはイヌトウバナが地際部から分枝した生育型をもつことで、一部の茎が採食されても他の茎が成長し開花することで個体を維持できることによると考えられる。また、マルバダケブキは丹沢でシカの不嗜好性植物であり、調査地域で増加している種である（本章第1節）。こうしたシカの採食に耐性のある種や不嗜好性植物がスズタケ型とミヤマクマザサ

型でシカの採食圧を排除して減少したのは、低木層におけるスズタケの被度の増加など低木層の形成や草本層の他の植物が増加したことによる被圧の影響と考えられる。

短茎草本型の草本層ではシカの採食圧を排除しても木本のウラジロモミとヤブデマリなどが増加した程度であった（表2-4）。他の3林床型と比較して短茎草本型で種組成が大きく変化しなかったのは、この林床型の構成種が木本や小型の草本を主体とすることによると考える。すなわち、採食圧を排除してもササや高茎草本に覆われることなく、木本が定着できるようになったのであろう。

一方、本研究でシカの採食圧が10年持続しても、4林床型ともに低木層および草本層の植被率や種数は二時点間で変化しなかった（図2-2, 図2-4）。この理由として、調査を開始した時点ですでにシカの採食によって植被率や種数が下限まで低下していたことが考えられる。シカの採食圧下では森林の林床植生の種数が減少する場合（Rooney, 2001; Rooney and Waller, 2003）と変化しない場合（Kirby and

Thomas, 2000; Morecroft *et al.*, 2001)が報告されている。これらの結果の違いは、Rooney and Waller (2003) がシカの密度が低かった時点とシカの採食圧が高まった時点と比較しているのに対して、Kirby and Thomas (2000)、Morecroft *et al.* (2001) は、一度シカの採食圧によって衰退した時点とそれ以降で比較したことによると考えられる。本研究においても、調査開始時点でシカの採食圧を強く受けていたことから、種数はすでに低下しており、10年後も大きな変化はなかった可能性がある。同様なことは日光の事例でNomiya *et al.* (2003) も報告している。

シカの採食圧下で10年間に種数の変化がなかった要因としては、上記の採食圧の履歴の他に、種が消失する一方で新規加入が同等かそれ以上にあった(図2-3)こと、すなわち種の置換が起きていたこともあげられる。これには、木本の場合は上層や周辺からの種子の供給、草本の場合はシカに採食されても開花できる生育型といった種特性が関与しているであろう。なぜなら、シカの影響下で増加した一年生草本のミズヤアシボソ、小型多年生草本のミヤマチドメやケマルバスミレは地際部からそう生じた生育型をもつため、直立した茎をもつ高茎多年生草本と比較してシカに採食されても生育できる可能性があるからである。実際に丹沢山地では、これらの種がシカに採食されても開花・結実まで至っていることが観察されている(第IV章第2節)。

シカの採食圧下での種組成は短茎草本型で顕著な変化を示した(表2-4)。すなわち、短茎草本型ではスズタケが消失して、イネ科の一年生草本のアシボソや同じくイネ科で多年生草本のヤマカモジグサ、セリ科で小型多年生草本のミヤマチドメなどの増加が認められた。これらの種は、宮脇ほか(1964)の

種組成データにおいて短茎草本型に相当するイワボタン・シオジ群集や、あるいはヤマボウシ・ブナ群集に全く出現していないこと(本章第1節)から、シカの採食圧の高まりによって増加した種であろう。シカの影響下でイネ科草本や小型の多年生草本が増加することは、イギリスでKirby (2001)、アメリカでRooney and Waller (2003)、ニュージーランドでHusheer *et al.* (2003) が報告しており、一般的な傾向といえる。

植生保護柵を使ってシカの採食圧を排除した後の種組成を調べた事例は少ない。Morecroft *et al.* (2001) は、イギリスでシカの採食圧を受けてきた森林下に植生保護柵を設置して2年間の種組成の変化を調べ、シカの影響で減少した広葉草本が柵内で増加傾向を示したと報告している。本研究では、高茎草本型で絶滅危惧種などが出現し、スズタケ型やミヤマクマザサ型では不嗜好性植物が減少するなど、シカの採食圧が高まる前の植生状態に変化することが示された。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に戻らないと推定したが、植生の回復のしやすさはシカの採食圧を排除する前の採食圧の履歴によるのであろう。

以上のことから、丹沢山地の冷温帯自然林においては、シカの採食影響により衰退した林床植生でもシカの採食圧を10年間排除すると低木層の形成が進み、種組成がシカの採食圧が高まる前の状態に変化することが示された。それに対して、シカの影響が10年続いた場合には低木層と草本層の植被率は変化しないが、草本層で種の消失と新規加入という置換がおきて、種の多様性は変化しないと結論づけた。