

第V章 植生保護柵の設置年の違いが土壌中の埋土種子と地下器官に及ぼす影響

本章では、シカによる強い採食圧が長期間持続すると、シカの採食に耐性のない種の地下器官や埋土種子が消失して、植生保護柵を設置しても植物種と群集組成が回復しない可能性があることを明らかにするために、同一場所で設置年が異なる植生保護柵2か所とそれに隣接した柵外で土壌を採取し、発芽試験を行った。

第1節 植生保護柵の設置年の違いが多年生草本の埋土種子と地下器官に及ぼす影響

1 はじめに

近年、シカの強い採食圧により植物種の絶滅が危惧されている（井上，2003）。序章で記述したように、絶滅が危惧されている植物種の多くは、高茎または広葉をもつ直立型の多年生草本である。

丹沢山地においてシカの強い採食圧によりクガイソウやクルマユリ、オオモミジガサなど10種がシカの採食を減少要因とする神奈川県内の絶滅種と絶滅危惧種に区分され（神奈川県レッドデータ生物調査団，1995）、第Ⅲ章第1節でみたように、その後の調査によってこれらの種が回復していることが示された。その回復の理由として、植物体の地上部または地下部が残存していたため、シカの採食圧を排除した後に回復した可能性が高いことを指摘した。その一方で、埋土種子の可能性も否定できないとした。しかし、根茎や鱗茎などの地下器官はシカの採食圧を受け続けると消失する可能性がある。また、埋土種子も新たな供給がないかぎり、長時間が経過すると枯渇する可能性がある。すなわち、シカの強い採食圧を長く受けてきた地域に植生保護柵を設置しても、かつてあった植物種が回復しない可能性もある。実際に、第Ⅲ章第1節でみたように、同一場所における設置年の異なる植生保護柵において、両柵ともに設置して5年後に高茎草本の出現状況を調べたところ、先に設置した柵内では対象とした高茎草本11種がすべて出現したのに対し、6年遅れて設置した柵内では9種が出現したものの、出現頻度と個体数はいくつかの種を除いて先に設置した柵の方で多かった。

そこで、本節では設置年の異なる植生保護柵内2か所と柵外1か所で、高茎多年生草本を対象として土壌中の埋土種子と地下器官の種組成と個体数を調べた。本節の目的は、シカの採食圧が長期間持続すると高茎多年生草本が地上部のみならず地下部からも消失しやすいという仮説を検証することである。

2 調査方法

(1) 調査地

調査は、丹沢山（標高1,567 m）周辺のオオイタヤメイゲツやサワグルミ、イタヤカエデ、ブナなどが林冠を構成する夏緑広葉樹林下の高茎草本型の林床で行った（表5-1）。この林床型は群落分類学でいうオオモミジガサ・ブナ群集に相当し、調査地において1980年代からシカの強い採食圧を受けてきた。この林床型において1997年に設置された植生保護柵（45 m×45 m）とそれから2 m離れて2003年に設置された植生保護柵（40 m×40 m）、両方の柵に隣接した柵外、以上3か所を調査区とした（図5-1）。本章では、これらの調査区をそれぞれ1997年柵、2003年柵、柵外とする。

(2) 調査方法

土壌中の埋土種子と地下器官の組成の推定には発芽試験法（露崎，1990）を用いた。一般に発芽試験法は埋土種子の種組成の推定に用いられているが、土壌中には種子だけでなく根茎や鱗茎などの地下器官が含まれており、これらの組成の推定も可能である。本章では当年生の実生を埋土種子由来とし、当年生ではないものを地下器官由来とした。また、両者をあわせて地下部の植物体とした。なお、本章では、以下に述べるように植物成長期前に土壌を採取したため、前年に散布された種子も埋土種子として扱った。

各調査区に20 m×25 mの方形枠を設置して5 m格子で区切り、各交点（20か所）で土壌サンプルを採取した。土壌サンプルは面積20 cm×20 cmで、L層を除いた表層からの深さ5 cm（容量約2 L）とし、シャベルを用いて注意深く掘り取った。土壌サンプルの採取は、当年の種子が発芽する直前の2008年4月16日と21日に実施した。採取した土壌サンプルを神奈川県自然環境保全センター（厚木市七沢

表5-1 調査区の林分構造

種 名	1997 柵			2003 柵			柵外		
	立木密度 (n/ha)	胸高断面積合計 (m ² /ha)	(%)	立木密度 (n/ha)	胸高断面積合計 (m ² /ha)	(%)	立木密度 (n/ha)	胸高断面積合計 (m ² /ha)	(%)
オオイタヤメイゲツ	180	26.95	83.3				20	4.66	21.7
イタヤカエデ				40	19.73	45.2			
サワグルミ				380	19.73	45.2			
ブナ	20	0.01	< 0.1				60	11.13	51.8
ヒコサンヒメシヤラ	120	1.80	5.6	60	2.07	4.7	140	2.19	10.2
アラゲアオダモ	80	0.84	2.6	40	1.04	2.4	40	0.22	1.0
ナナカマド				20	0.63	1.4	20	0.44	2.0
アサノハカエデ							80	0.68	3.2
ニシキウツギ	40	< 0.01	< 0.1						
マメザクラ	20	< 0.01	< 0.1						
タンナサワフタギ	120	0.81	2.5	40	0.39	0.9			
ミヤマイボタ	40	0.52	1.6						
トウゴクミツバツツジ				20	0.05	0.1			
ヤマブドウ							20	0.07	0.3
枯死木	20	1.41	4.4				60	2.11	9.8
合計	640	32.34	100.0	600	43.64	99.9	440	21.50	100.0

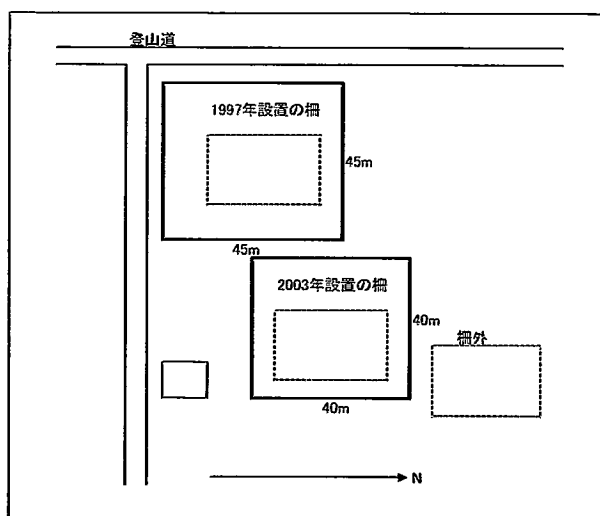


図5-1 調査区の配置図

破線が土壌を採取した調査枠(20m×25m)。

657) に持ち帰り、一斉にまき出すため冷暗所に保存した。4月23日に、プラスチック製の育苗箱(ヤマトC型)に鹿沼土とパーミキュライトを敷き、その上に土壌サンプルを入れ均等な厚さ(約2cm)に広げ、温室内に置いた。育苗箱はすべて外から種子が混入しないように白色の寒冷紗で覆った。

発芽試験は4月28日から開始し、発芽が集中す

る6月までは1週間おきに、それ以降は2週間おきに行った。発芽した植物にはつま楊枝とナンバーリングテープで作成したタグを立て、同定できた段階で植物体とタグを取り除いた。この作業を2008年9月まで続けた。

地上部の林床植生は、各調査区において5m格子の交点から1m離れたところを基点として2m×2mの小方形枠を合計20個設置して調べた。各小方形枠で高さ1.5mまでの林床植生を対象として全体の植被率と出現種の被度を記録した。

(3) 解析方法

発芽試験において同定できた種のうち高茎または広葉の多年生草本を解析に供した。一般に、シカなどの草食獣の採食に対する植物の耐性には植物高が指標になることが示唆されており(Diaz *et al.*, 2001)、またシカの採食により高茎草本は消失しやすい(Kirby, 2001)ことから、本節では便宜的に茎高30cm以上に成長する多年生草本を対象とした。これらの種について発芽個体数を算出し、種組成表を作成した。

3 結果

(1) 土壌中の種組成と個体数

発芽試験の結果、対象とした茎高 30 cm 以上に成長する多年生草本は合計 27 種が発芽した。1997 年柵では 20 種 470 個体/m²、2003 年柵では 16 種 672 個体/m²、柵外では 12 種 379 個体/m²が発芽し、種数は 1997 年柵で最も多く、発芽個体数は 2003 年柵で最も多かった (表 5-2)。

埋土種子と地下器官と比較すると、1997 年柵と 2003 年柵では埋土種子の方が種数と発芽個体数は多かったが、柵外では種数は地下器官で多く、発芽個体数は埋土種子で多かった (表 5-2)。

種組成でみると、ハルナユキザサやウバユリなど 9 種は 1997 年柵からのみ発芽した。これらのうち、ハルナユキザサとウバユリ、オオヤマサギソウ、シラスゲ *Carex doniana* Spreng. の 4 種は地下器官から、オオナルコユリとモミジガサ *Parasenecio delphinifolius* (Siebold & Zucc.) H. Koyama、オオルリソウ *Cynoglossum zeylanicum* (Vahl ex Hornem.) Thunb. ex Lehm、イワアカバナ *Epilobium cephalostigma* Hausskn.、ヒヨドリバナ *Eupatorium makinoi* Kawahara & Yahara var. *oppositifolium* (Koidz.) Kawahara & Yahara の 5 種は埋土種子からの発芽であった (表 5-2)。これらのうちシラスゲを除く 8 種はいずれも直立型の多年生草本である。9 種のなかでハルナユキザサが 9 個体/m²と最も多く発芽した。アオホオズキ *Physaliastrum japonicum* (Franch. & Sav.) Honda とウマノミツバ *Sanicula chinensis* Bunge の 2 種は 2003 年柵からのみ発芽し、いずれも埋土種子からの発芽であった。これら 2 種は直立型の多年生草本である。タンザワヒゴタイとヤマカモジグサの 2 種は柵外からのみ発芽し、いずれも地下器官からの発芽であった。タンザワヒゴタイは直立型の多年生草本であるが、ヤマカモジグサはそう生型の多年生草本である。ノコンギク *Aster microcephalus* (Miq.) Franch. & Sav. var. *ovatus* (Franch. & Sav.) Soejima & Mot. Ito とムカゴイラクサ、アカショウマ *Astilbe thunbergii* (Siebold & Zucc.) Miq. var. *thunbergii*、ダイコンソウ *Geum japonicum* Thunb. var. *japonicum* の 4 種は 1997 年柵と 2003 年柵の両方から発芽した。ノコンギクは 1997 年柵では埋土種子と地下器官の両方から発芽し

たが、2003 年柵では埋土種子からのみの発芽であった。ムカゴイラクサは 1997 年柵と 2003 年柵ともに埋土種子と地下器官の両方から発芽した。アカショウマとダイコンソウは両柵ともに埋土種子からのみ発芽した。ケゴンアカバナ *Epilobium amurense* Hausskn. とオオバイケイソウ、テンナンショウ sp. の 3 種は 2003 年柵と柵外の両方から発芽した。ケゴンアカバナは両柵ともに埋土種子からの発芽であった。オオバイケイソウは両柵ともに地下器官から、テンナンショウ sp. は 2003 年柵では地下器官から、柵外では埋土種子からの発芽であった。ヤマトリカブトとホソエノアザミ、マルバダケブキ、シロヨメナ、イヌトウバナ、トボシガラ *Festuca parvigluma* Steud.、ミヤマカンスゲ *Carex multifolia* Ohwi var. *multifolia* の 7 種は 3 調査区すべてから発芽し、埋土種子と地下器官の両方から発芽した種が多く、とくに埋土種子からの発芽個体数が多かった。ヤマトリカブトやホソエノアザミ、マルバダケブキ、シロヨメナ、イヌトウバナは他の出現種と比較しても、埋土種子からの発芽個体数が多かった。

(2) 土壌中の種組成と地上部植生の関係

地下部および地上部を合計した多年生草本の種数は、1997 年柵では 29 種、2003 年柵では 26 種、柵外では 18 種であり、1997 年柵で多かった (表 5-3)。地下部と地上部の両方に存在した種数の比率は 3 調査区ともに 38～44% の範囲にあった。1997 年柵では地下部のみに存在する種の比率が 2003 年柵と柵外よりも約 2 倍高かった。2003 年柵と柵外の構成比には差異はなかった (カイ二乗検定, $p < 0.05$)。

1997 年柵では、イワアカバナ、オオルリソウ、ヒヨドリバナ、アカショウマ、ミヤマカンスゲの 5 種が埋土種子にのみ、オオヤマサギソウとシラスゲ、トボシガラの 3 種が地下器官にのみ、ノコンギクは埋土種子と地下器官の両方にのみ存在し、地上部にはなかった (表 5-4)。これらのうち、直立型の多年生草本はイワアカバナとオオルリソウ、ヒヨドリバナ、オオヤマサギソウ、ノコンギクの 5 種である。

2003 年柵では、アカショウマとアオホオズキ、ケゴンアカバナ、ノコンギクの 4 種が埋土種子にのみ存在し、地上部にはなかった (表 5-4)。これらのうち直立型の多年生草本はアオホオズキとケゴンアカ

表5-2 発芽した多年生草本の種類と個体数(n/m²)

種 名	生育型 ^{※1}	1997年柵(11年経過)			2003年柵(5年経過)			柵外		
		埋土種子	地下器官	合計	埋土種子	地下器官	合計	埋土種子	地下器官	合計
ハルナユキザサ	e		8.8	8.8						
ウバユリ	e		3.8	3.8						
オオヤマサギソウ	e		1.3	1.3						
シラスゲ	r		2.5	2.5						
オオナルコユリ	e	1.3		1.3						
モミジガサ	e	2.5		2.5						
オオルリソウ	e	1.3		1.3						
イワアカバナ	e	1.3		1.3						
ヒヨドリバナ	e	1.3		1.3						
アオホオズキ	e				1.3		1.3			
ウマノミツバ	e				10.0		10.0			
タンザワヒゴタイ	e							1.3		1.3
ヤマカモジグサ	t							6.3		6.3
ノコンギク	e	1.3	22.5	23.8	1.3		1.3			
ムカゴイラクサ	e	1.3	8.8	10.0	1.3	46.3	47.5			
アカショウマ	ps	3.8		3.8	2.5		2.5			
ダイコンソウ	ps	1.3		1.3	36.3		36.3			
ケゴンアカバナ	e				2.5		2.5	1.3		1.3
オオバイケイソウ	e					3.8	3.8		6.3	6.3
テンナンショウ sp.	e					1.3	1.3	1.3		1.3
ヤマトリカブト	e	31.3	2.5	33.8	26.3	10.0	36.3		11.3	11.3
ホソエノアザミ	ps	38.8	2.5	41.3	56.3	8.8	65.0	10.0	1.3	11.3
マルバダケブキ	r	8.8	6.3	15.0	5.0		5.0	31.3	1.3	32.5
シロヨメナ	ps	105.0	88.8	193.8	175.0	138.8	313.8	170.0	100.0	270.0
イヌトウバナ	t	106.3	8.8	115.0	83.8	50.0	133.8	16.3	2.5	18.8
トボシガラ	t	1.3	2.5	3.8	6.3	2.5	8.8	1.3	15.0	16.3
ミヤマカンسゲ	r	3.8		3.8		2.5	2.5		2.5	2.5
種 数		16	12	20	13	9	16	7	10	12
個体数		310.7	159.1	469.5	407.9	264.0	671.7	231.5	147.8	379.2

※1：生育型においてeは直立型、rはロゼット型、tはそう生型、psは一時ロゼット型を示す。
 囲み線は調査区により特徴的な出現を示した種群を示す。

バナの2種である。柵外では、ケゴンアカバナ1種が埋土種子にのみ存在し、タンザワヒゴタイとミヤマカンスゲの2種が地下器官にのみ存在した。これらのうちケゴンアカバナとタンザワヒゴタイの2種は直立型の多年生草本である。

4 考察

同一場所において設置年の異なる植生保護柵2か所と柵外で土壤中に含まれる多年生草本の埋土種子と地下器官の種組成を実生出現法により調べたところ、シカの採食に耐性のないと考えられる直立型の多年生草本は、埋土種子と地下器官の種数ともに先に設置した柵で多く、次いで後に設置した柵、柵外

という順であった(表5-2)。また、地下部と地上部との関係においても、地下部にのみ存在した直立型の多年生草本の種は先に設置した柵で多かった(表5-3、表5-4)。これらの結果は、シカの採食圧が長期間持続すると高茎多年生草本が地上部のみならず地下部からも消失しやすいという仮説を支持している。

シカの採食圧による多年生草本の消失について調べた報告はあるものの(Augustine and Frelich, 1998; Knight, 2003; Rooney and Gross, 2003)、それらはエンレイソウ類 *Trillium* spp. の地上部の消失についてであって、土壤中の埋土種子や地下器官との関係を含めて調べた例はない。それらの報告では、エン

表5-3 土壌から発芽した種と地上部の
対応関係に基づく種数

区 分	1997 年柵		2003 年柵		柵外	
	種数	比率 (%)	種数	比率 (%)	種数	比率 (%)
地下部のみ	9	31.0	4	15.4	3	16.7
両方	11	37.9	11	42.3	8	44.4
地上部のみ	9	31.0	11	42.3	7	38.9
合 計	29	99.9	26	100.0	18	100.0

レイソウ類はシカに採食されると、その年に再成長することはないとされ、同様の例はユリ科のマイヅルソウ属、アマドコロ属、ユキザサ属、サルトリイバラ属にもあてはまる可能性が示唆された (Augustine and Frelich, 1998)。また、エンレイソウの成熟個体がシカに採食されると次年度は未成熟個体に移行する、すなわち開花しなくなる傾向があると報告された (Knight, 2003 ; Rooney and Gross, 2003)。さらにシカの高密度が 15 ～ 20 年以上続け

表5-4 3調査区における土壌中と地上部の関係

種 名	1997 年柵			2003 年柵			柵外		
	埋土種子	地下器官	地上部	埋土種子	地下器官	地上部	埋土種子	地下器官	地上部
オオヤマサギソウ			5						
シラスゲ			5						
イワアカバナ		5							
オオルリソウ		5							
ヒヨドリバナ		5							
アカショウマ	15			10					
ミヤマカンズゲ	15				5	5		5	
タンザワヒゴタイ								5	
アオホオズキ				5					
ケゴンアカバナ				10			5		
ノコンギク	5	5		5					
ウバユリ		15	10			30			
ハルナユキザサ		5	30						
オオナルコユリ	5		65			10			15
モミジガサ	5		15			5			
ダイコンソウ	5		20	15		20			
ウマノミツバ				10		30			
ホソエノアザミ	70	5	65	65	15	80	35	5	85
ヤマトリカブト	50	10	75	50	20	90		25	85
マルバダケブキ	20	10	95	15		85	75	5	100
シロヨメナ	80	65	100	90	40	95	95	80	100
イヌトウバナ	55	15	45	75	35	80	25	5	40
ムカゴイラクサ	5	25	55	5	10	55		25	
オオバイケイソウ			90		10	100		20	90
トボシガラ		10		5	10	15	5	35	25
ヤマカモジグサ			10					15	80
ヘビノネゴザ			80			40			75
テンニンソウ			50			5			35
タテヤマギク			10			5			15
ヤマイヌワラビ			10			15			15
エンレイソウ			10			5			
オオバショウマ			20						
イヌヤマハッカ			5						
クサコアカソ						5			
ヒカゲミツバ						5			
フタリシズカ						5			
クサアジサイ									5

数字は出現頻度(%)を示す。

ば、エンレイソウの局所的な絶滅がおきるだろうと報告された (Augustine and Frelich, 1998)。これらのことは、多年生草本はシカに採食されてもすぐに枯死するわけではないが開花個体が減少していき、シカの採食圧を長期間受け続けると絶滅する可能性があることを示している。シカの採食圧が長期間持続すると高茎多年生草本が地上部のみならず地下部からも消失しやすいという本節の結果は、既往の指摘を裏付けるものである。

シカの採食圧を受け続けることで高茎多年生草本の埋土種子や地下器官が少なくなるのは次の過程をたどるからであろう (図5-2)。すなわち、シカに採食されることで成熟個体は減少し、未成熟個体が増加する。このことは種子供給源の減少を意味するため、埋土種子の減少につながる。埋土種子が存在する限り、発芽して未成熟個体に加入される機会はある。未成熟個体はシカに採食されても地下器官が維持される限り生育可能であるが、連年シカに採食されることで枯死すると、地下器官が減少する。このような過程を通して、シカの採食圧を受けている地域では高茎多年生草本が減少していくと考えられる。

以上のことから、第Ⅲ章第1節第2項でも指摘したように、高茎多年生草本を保護するには地下器官が残存するうちに植生保護柵を設置する必要がある、早期に設置することが望まれる。

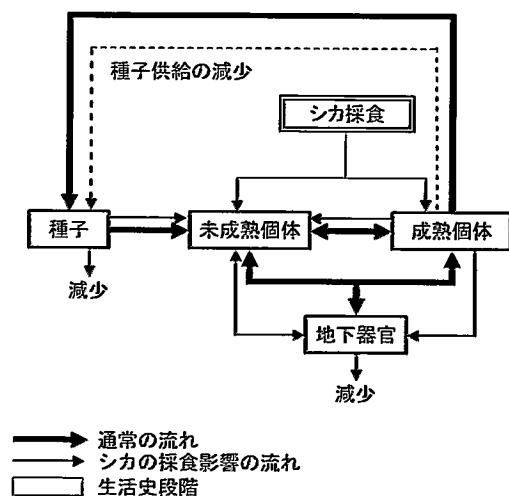


図5-2 多年生草本がシカの採食により減少する過程

第2節 土壌中の埋土種子と地下器官からみた植生回復の可能性

1 はじめに

第Ⅲ章第1節第2項において、シカの採食圧を受けてきた時間が長いと植生保護柵を設置しても高茎多年生草本が回復しにくいことを明らかにした。その要因として、埋土種子や地下器官が消失しやすいことと予想し、本章第1節でこの仮説を検討した。その結果、高茎多年生草本がシカに採食され続けると、埋土種子と地下器官が消失する可能性が高くなることを示した。また、第Ⅱ章第2節では、植生の回復のしやすさはシカの採食圧の履歴によるのであろうと考察した。これについても植生保護柵の設置年の違いによる土壌中の植物体の組成を調べることで検証することができる。

一般に、埋土種子は地上部の環境の変化に応じて多様な植物群集を成立させる潜在的な能力として植物群集の維持や再生、すなわち遷移に重要な役割を果たしている (林, 1977)。例えば埋土種子は、自然林や二次林など様々な植物群集において山火事や火山の噴火などの自然撓乱がおきた後の植生回復に貢献している (Tsuyuzaki, 1989; Valbuena and Trabaud, 2001)。しかしながら、シカの採食影響下において植生回復の観点から土壌中の埋土種子を調べた例は、北海道中島で行われた山口ほか (1997) の報告があるのみである。

埋土種子のほかに、地下茎や鱗茎などの地下器官も植生回復に貢献していると考えられるが、これについて埋土種子と区分して検討した事例はみあたらない。山口ほか (1997) の報告は、埋土種子と散布種子に絞ったため土壌中の地下器官は調べていない。シカの影響下において土壌中の埋土種子や地下器官を調べることは、シカの植生退行地における植生回復の可能性を判断するうえで重要である。

そこで、本節では土壌中に含まれる埋土種子と地下器官の両方から、設置年の異なる植生保護柵内と柵外の植生回復の可能性を検討した。

2 調査地と方法

(1) 調査地と調査方法

調査地および調査方法は第1節と同一である。第1節では中型と大型の多年生草本種を対象としたが、

本節では、すべての種を対象とした。

(2) 解析方法

発芽試験において同定できた種と現地における林床植生を生活型ごとに分類してそれぞれ組成表を作成した。生活型は『神奈川県植物誌 2001』（神奈川県植物誌調査会, 2001）を参考にして、高木、低木、大型多年生草本、中型多年生草本、小型多年生草本、一年生草本、つるに7区分した。一般に多年生草本は一つに括られるが、シカなどの草食獣の採食に対する植物の耐性には植物高が指標になることが示唆されており（Diaz *et al.*, 2001）、またシカの採食により高茎草本は消失しやすい（Kirby, 2001）ことから、多年生草本を次のように便宜的に3区分した。すなわち、100 cm以上に成長するものを大型多年生草本、30 cm～100 cm程度に成長するものを中型多年生草本、30 cm未満を小型多年生草本とした。

林床植生の種組成では、被度による積算優占度（SDR; 沼田, 1969）を算出した。積算優占度は、各調査枠の出現種の被度階級を百分率の中央値に換算して種ごとに20調査枠分を合計し、その合計値が最大となる種の値を100として、各種の優占比数を求めた。

3 結果

(1) 生活型別の種数と個体数

土壤中から発芽した植物体の総数は、1997年柵で49種1,478個体/m²、2003年柵で55種2,617個体/m²、柵外では44種1,218個体/m²であり（表5-5）、2003年柵で種数と個体数が最も多く、次いで1997年柵、柵外という順であった。埋土種子からの発芽個体数は、1997年柵で1,205個体/m²、2003年柵で1,818個体/m²、柵外では870個体/m²であり（表5-5）、全植物体に対する埋土種子由来の個体の比率は1997年柵で81.5%、2003年柵で69.5%、柵外では71.4%であった。

3調査区における生活型別の種数は、高木では柵外で最も多く11種、次いで2003年柵で9種、1997年柵では7種であった（図5-3）。低木と大型多年生草本、中型多年生草本では1997年柵で最も多く、次いで2003年柵、柵外という順であった。一方で、小型多年生草本と一年生草本、つるでは2003年柵で

最も多く、小型多年生草本と一年生草本は1997年柵で最も少なかった。

3調査区における生活型別の発芽個体数は、低木では1997年柵で666個体/m²あって、他の2調査区よりも多かった（図5-3）。高木と大型多年生草本、中型多年生草本、小型多年生草本、一年生草本では、いずれも2003年柵で最も発芽個体数が多かった。小型多年生草本と一年生草本は1997年柵で最も少なかった。

(2) 土壤中の植物体の種組成

生活型ごとに種組成をみると、高木類ではアラゲアオダモ、イタヤカエデ、ミズメ、フサザクラ *Euptelea polyandra* Siebold & Zucc.、ニシキウツギの5種が3調査区に共通して出現した（表5-5）。ミズメとフサザクラ、ニシキウツギの3種は3調査区ともに埋土種子からのみの発芽であった。コミネカエデは1997年柵からのみ、マユミ *Euonymus sieboldianus* Blume var. *sieboldianus* とナナカマド *Sorbus commixta* Hedl. は2003年柵からのみ、ミズキとリョウブ、ハリギリ *Kalopanax septemlobus* (Thunb.) Koidz. var. *septemlobus* は柵外からのみ出現した。

低木類ではバライチゴとクマイチゴが3調査区に共通して出現し、とくにバライチゴの個体数はこの生活型全体の80～90%以上を占めていた。バライチゴは1997年柵で586個体/m²が埋土種子から、68個体/m²が地下器官から発芽した（表5-5）。一方で、柵外におけるバライチゴの個体数は1997年柵の1/30以下、2003年柵の1/6以下であった。サラサドウダンツツジとフジウツギ *Buddleja japonica* Hemsl.、ヤマアジサイ *Hydrangea serrata* (Thunb.) Ser. var. *serrata* の3種は1997年柵からのみ、ミヤマイボタは2003年柵からのみ出現した。

大型多年生草本ではホソエノアザミとマルバダケブキ、ヤマトリカブトの3種が3調査区に共通して出現し、とくにホソエノアザミは1997年柵と2003年柵で埋土種子から多く発芽して、マルバダケブキは柵外で埋土種子から多く発芽していた。ハルナユキザサとウバユリ、オオナルコユリの3種は1997年柵からのみ発芽し、ハルナユキザサとウバユリは地下器官からの発芽であった（表5-5）。オオバイケイソウは2003年柵と柵外から出現し、いずれも地

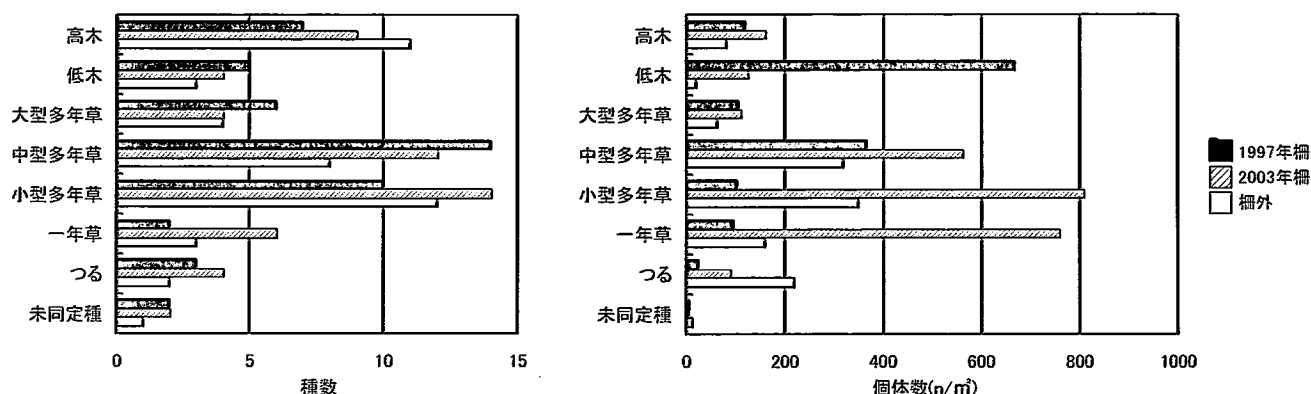


図5-3 生活型別の種数と発芽個体数

下器官からの発芽であった。

中型多年生草本ではシロヨメナとイヌトウバナ、トボシガラ、ミヤマカンスゲの4種が3調査区に共通して出現し、シロヨメナとイヌトウバナは埋土種子と地下器官の両方から発芽した個体が多かった。オオヤマサギソウとシラスゲ、モミジガサ、オオルリソウ、イワアカバナ、ヒョドリバナの6種は1997年柵からのみ出現し、アオホオズキとウマノミツバは2003年柵からのみ出現し、タンザワヒゴタイとヤマカモジグサは柵外からのみ出現した。ノコンギクとムカゴイラクサ、アカショウマ、ダイコンソウの4種は1997年柵と2003年柵に共通して出現し、ケゴンアカバナとテンナンショウsp.は2003年柵と柵外に共通して出現した。

小型多年生草本ではクワガタソウ、タニタデ、ミツバコンロンソウ *Cardamine anemonoides* O. E. Schulz. など8種が3調査区に共通して出現し、とくにクワガタソウやミヤマチドメは2003年柵と柵外では埋土種子から発芽した個体が多かった (表5-5)。キクザキイチゲ *Anemone pseudo-altaica* H. Hara は1997年柵からのみ出現し、イワボタンは2003年柵からのみ出現した。ワチガイソウ *Pseudostellaria heterantha* (Maxim.) Pax は1997年柵と2003年柵から出現し、オオバノヤエムグラとコフウロ *Geranium tripartitum* R. Knuth、タニギキョウ、オオバコ *Plantago asiatica* L. の4種は2003年柵と柵外から出現した。

一年生草本ではミズとミヤマタニソバが3調査区に共通して出現し、とくにミズの個体数はこの生活型全体の90%以上を占めて多かった (表5-5)。イ

スタデとタニソバ *Persicaria nepalensis* (Meisn.) H. Gross、ヌカキビ *Panicum bisulcatum* Thunb. は2003年柵からのみ出現し、ヤマミズ *Pilea japonica* (Maxim.) Hand-Mazz. は2003年柵と柵外から出現した。

つるはツルアジサイ *Hydrangea petiolaris* Siebold & Zucc. とイワガラミが3調査区に共通して出現した。トリガタハンショウヅル *Clematis tosaensis* Makino は1997年柵からのみ出現し、サルナシ *Actinidia arguta* (Siebold & Zucc.) Planch. ex Miq. var. *arguta* とミヤママタビ *Actinidia kolomikta* (Rurp & Maxim.) Maxim. は2003年柵からのみ出現した。

(3) 林床植生の種組成

林床植生の種数は1997年柵で61種、2003年柵で62種、柵外で67種であり、3調査区で同程度であった。

3調査区のSDRは、高木類と低木類では1997年柵で高い傾向を示した種が多かった。高木類では1997年柵でSDRが1%以上あった種が12種のうち6種あったのに対し、2003年柵では10種のうち2種、柵外では16種のうち0種であった (表5-6)。3調査区に共通して出現したのは、アラゲアオダモ、ブナ、マユミなど6種だった。低木類では、1997年柵でSDRが1%以上あった種が9種のうち6種あったのに対し、2003年柵では6種のうち2種、柵外では7種のうち1種のみだった。ミヤマイボタとマメザクラ、モミジイチゴ、バライチゴの4種は3調査区に共通して出現し、バライチゴを除いた3種は1997年柵でSDRが高い傾向を示した。クマイチゴとサラサドウダン、タンナサワフタギは1997年柵

表5-5 土壌から発芽した植物体の種組成 (n/m²)

生活型	種名	生育型*1	種子*2 散布型	1997年柵(11年経過)			2003年柵(5年経過)			柵外		
				埋土種子	地下器官	合計	埋土種子	地下器官	合計	埋土種子	地下器官	合計
高木	コミネカエデ	e	W		1.3	1.3						
	マユミ	e	F					1.3	1.3			
	ナナカマド	e	F				1.3		1.3			
	ミズキ	e	F							1.3		1.3
	リョウブ	e	G							3.8		3.8
	ハリギリ	e	F							1.3		1.3
	オオイタヤメイゲツ	e	W	13.8	2.5	16.3				1.3		1.3
	サワグルミ	e	W				31.3		31.3		2.5	2.5
	ヒコサンヒメシヤラ	e	G					3.8	3.8		1.3	1.3
	アラゲアオダモ	e	W	1.3	1.3	2.5	1.3	2.5	3.8	1.3	1.3	2.5
	イタヤカエデ	e	W	1.3	1.3	2.5	11.3		11.3		1.3	1.3
	ニシキウツギ	e	G	92.5		92.5	103.8		103.8	61.3		61.3
	フサザクラ	e	W	1.3		1.3	2.5		2.5	2.5		2.5
	ミズメ	e	W	1.3		1.3	2.5		2.5	1.3		1.3
	種数			6	4	7	7	3	9	8	4	11
	個体数			111.5	6.4	117.7	154.0	7.6	161.6	74.1	6.4	80.4
低木	フジウツギ	t	G	1.3		1.3						
	ヤマアジサイ	t	G	1.3		1.3						
	サラサドウダンツツジ		G	5.0		5.0						
	ミヤマイボタ	e	F				1.3		1.3			
	ウツギ	e	G				1.3		1.3	2.5		2.5
	バライチゴ	b	F	586.3	67.5	653.8	47.5	68.8	116.3	11.3	3.8	15.0
	クマイチゴ	e, b	F	5.0		5.0	6.3		6.3	1.3		1.3
	種数			5	1	5	4	1	4	3	1	3
	個体数			598.9	67.5	666.4	56.4	68.8	125.2	15.1	3.8	18.8
大型 多年草	ハルナユキザサ	e	G		8.8	8.8						
	ウバユリ	e	W		3.8	3.8						
	オオナルコユリ	e	F	1.3		1.3						
	オオバイケイソウ	e	G					3.8	3.8		6.3	6.3
	ヤマトリカブト	e	G	31.3	2.5	33.8	26.3	10.0	36.3		11.3	11.3
	ホソエノアザミ	ps	W	38.8	2.5	41.3	56.3	8.8	65.0	10.0	1.3	11.3
	マルバダケブキ	r	W	8.8	6.3	15.0	5.0		5.0	31.3	1.3	32.5
	種数			4	5	6	3	3	4	2	4	4
	個体数			80.2	23.9	104.0	87.6	22.6	110.1	41.3	20.2	61.4
中型 多年草	オオヤマサギソウ	e	G		1.3	1.3						
	シラスゲ	r	G		2.5	2.5						
	モミジガサ	e	W	2.5		2.5						
	オオルリソウ	e	G	1.3		1.3						
	イワアカバナ	e	G	1.3		1.3						
	ヒヨドリバナ	e	W	1.3		1.3						
	アオホオズキ	e	G				1.3		1.3			
	ウマノミツバ	e	G				10.0		10.0			
	タンザワヒゴタイ	e	W								1.3	1.3
	ヤマカモジグサ	t	G								6.3	6.3
	ノコンギク	e	W	1.3	22.5	23.8	1.3		1.3			
	ムカゴイラクサ	e	G	1.3	8.8	10.0	1.3	46.3	47.5			
	アカショウマ	ps	G	3.8		3.8	2.5		2.5			
	ダイコンソウ	ps	G	1.3		1.3	36.3		36.3			
	ケゴンアカバナ	e	G				2.5		2.5	1.3		1.3
	テンナンショウ sp.	e						1.3	1.3	1.3		1.3

生活型	種名	生育型*1	種子*2 散布型	1997年柵(11年経過)			2003年柵(5年経過)			柵外		
				埋土種子	地下器官	合計	埋土種子	地下器官	合計	埋土種子	地下器官	合計
	シロヨメナ	ps	W	105.0	88.8	193.8	175.0	138.8	313.8	170.0	100.0	270.0
	イヌトウバナ	t	G	106.3	8.8	115.0	83.8	50.0	133.8	16.3	2.5	18.8
	トボシガラ	t	G	1.3	2.5	3.8	6.3	2.5	8.8	1.3	15.0	16.3
	ミヤマカンスゲ	r	G	3.8		3.8		2.5	2.5		2.5	2.5
	種数			12	7	14	10	6	12	5	6	8
	個体数			230.5	135.2	365.5	320.3	241.4	561.6	190.2	127.6	317.8
小型 多年草	キクザキイチゲ	e	G		6.3	6.3						
	イワボタン	p-ps	G					6.3	6.3			
	ワチガイソウ	e	G		1.3	1.3	1.3		1.3			
	オオバノヤエムグラ	b	G				7.5	18.8	26.3	2.5		2.5
	コフウロ	b	G				1.3	3.8	5.0	1.3		1.3
	タニギキョウ	e	G				1.3		1.3	1.3		1.3
	オオバコ	r	G				1.3		1.3	1.3		1.3
	クワガタソウ	t	G	37.5	6.3	43.8	136.3	7.5	143.8	93.8	15.0	108.8
	タニタデ	e	G	15.0	13.8	28.8	8.8	61.3	70.0	5.0		5.0
	ツルシロカネソウ	e	G		1.3	1.3	1.3	82.5	83.8	1.3	105.0	106.3
	ミツバコンロンソウ	e	G	7.5	3.8	11.3	15.0	10.0	25.0	7.5	6.3	13.8
	ミヤマムグラ	b	G		3.8	3.8		6.3	6.3	7.5	13.8	21.3
	ミヤマタニタデ	e	G	1.3	2.5	3.8	11.3	16.3	27.5	12.5	2.5	15.0
	ミヤマチドメ	p	G	1.3		1.3	163.8	243.8	407.5	36.3	35.0	71.3
	イワギボウシ	r	F	1.3		1.3	2.5		2.5	2.5		2.5
	種数			6	8	10	12	10	14	12	6	12
	個体数			63.9	39.1	103.0	351.7	456.6	807.9	172.8	177.6	350.4
一年草	イヌタデ	b-p	G				2.5		2.5			
	タニソバ	b-p	G				13.8		13.8			
	ヌカキビ	t	G				1.3		1.3			
	ヤマミズ	e,b	G				3.8		3.8	1.3		1.3
	ミズ	e,b	G	83.8		83.8	698.8		698.8	156.3		156.3
	ミヤマタニソバ	b-p	G	10.0		10.0	38.8		38.8	1.3		1.3
	種数			2	0	2	6	0	6	3	0	3
	個体数			93.8	0.0	93.8	759	0.0	759	158.9	0.0	158.9
つる	トリガタハンショウヅル	l	W		1.3	1.3						
	サルナシ	l	F					1.3	1.3			
	ミヤママタタビ	l	F				1.3		1.3			
	ツルアジサイ	l	G	16.3		16.3	46.3		46.3	143.8	1.3	145.0
	イワガラミ	l	G	6.3		6.3	40.0		40.0	73.8		73.8
	種数			2	1	3	3	1	4	2	1	2
	個体数			22.6	1.3	23.9	87.6	1.3	88.9	217.6	1.3	218.8
未同定	ユリ科 spp. (単子葉)	e		2.5		2.5	1.3		1.3			
	ユリ科 sp.	e						1.3	1.3			
	スゲ sp.	r	G							11.3		11.3
	木本不明種1			1.3		1.3						
	種数			2	0	2	1	1	2	0	1	1
	個体数			3.8	0.0	3.8	1.3	1.3	2.6	0.0	11.3	11.3
種数合計				39	26	49	46	25	55	35	23	44
個体数合計				1205.2	273.4	1478.1	1817.9	799.6	2616.9	870.0	348.2	1217.8

*1: 生育型において、eは直立型、bは分枝型、lはつる型、rはロゼット型、psは偽ロゼット型、p-psはロゼット型にほふく茎をもつものを示す。

*2: 散布型において、Wは風散布型、Fは動物被食散布型、Gは重力散布型を示す。

にのみ出現した。大型多年生草本では、1997年柵で7種、2003年柵で6種、柵外で5種が出現し、オオナルコユリ、オオバイケイソウ、マルバダケブキなど5種が3調査区に共通して出現した(表5-6)。ハルナユキザサは1997年柵にのみ出現し、ウバユリは1997年柵と2003年柵に出現した。中型多年生草本では、1997年柵で13種、2003年柵で16種、柵外で12種が出現し、シロヨメナ、ヘビノネゴザ、テンニンソウなど7種が3調査区に共通して出現した(表5-6)。オオバショウマとイヌヤマハッカは1997年柵にのみ出現し、モミジガサとエンレイソウは1997年柵と2003年柵に出現した。一方、クサアジサイとツクバネソウ *Paris tetraphylla* A. Gray、ホソバシケンダ *Deparia conilii* (Franch. & Sav.) M. Kato の3種は柵外のみ出現したが、SDRは0.1%未満であった。小型多年生草本では1997年柵で14種、2003年柵で15種、柵外で17種が出現し、クワガタソウ、ツルシロカネソウ、タニタデなど10種が3調査区に共通して出現した。これらには出現頻度の高い種が多かったが、SDRは1%未満の種が多かった。一年生草本では、3調査区で1~2種が出現し、1997年柵ではミヤマタニソバのみの出現で、2003年柵と柵外ではそれに付け加えてミズが出現した。つるでは、1997年柵で4種、2003年柵で6種、柵外で6種が出現し、ツルアジサイ、イワガラミ、サルナシの3種が共通して出現した。トリガタハンショウヅルは1997年柵と2003年柵にのみ出現し、そのSDRは1997年柵で11.0%と高かった。

4 考察

同一場所において設置年の異なる植生保護柵2か所と柵外で林床植生の種数は同程度であったものの、種組成は異なった(表5-6)。すなわち、先に設置された柵では、アラゲアオダモやミヤマアオダモ、ミヤマイボタ、マメザクラなどのSDRが相対的に高かった。また、ハルナユキザサやオオバショウマ、イヌヤマハッカは先に設置した柵でのみ確認できた。ハルナユキザサは県絶滅危惧ⅠB類であり(勝山ほか, 2006)、オオバショウマとイヌヤマハッカはシカの採食圧が高まって減少した種であった(第Ⅱ章第1節)。これらのことは、先に設置した柵内では木本類が定着・成長しているとともに、多年

生草本類はシカの強い採食圧を受ける前の状態に変化しつつあることを示している。

後に設置された柵内の林床植生は、先に設置された柵ほど健全な状態にまで回復していないと考えられた。この理由は、高木類や低木類のSDRが低く、オオバショウマやイヌヤマハッカが出現しなかったこと、その一方で一年生草本のミヤマタニソバやミズのSDRが高かったことによる。ただし、シカの採食に耐性のない生育型をもつウバユリやオオナルコユリ、モミジガサ、ウマノミツバ、県絶滅危惧ⅠB類のヒカゲミツバが出現したことは、柵でシカの採食圧を排除した効果であると判断できる。柵外の林床植生は、高木類や低木類のSDRが低いだけでなく、シカの採食に耐性のあるヤマカモジグサなどが出現しているため、現状ではシカの影響を受け続けた種組成といえる。

埋土種子と地下器官から発芽した種数と個体数は後で設置した柵で最も多く、次いで先に設置した柵、柵外という順番であった(表5-5)。それでも柵外では埋土種子からは870個体/m²、地下器官からは348個体/m²、合計1,218個体/m²が発芽した。埋土種子の検出方法は異なるものの、日本の温帯林では一般におよそ1,000~3,700個体/m²の埋土種子が抽出されている(山口ほか, 1997)。山口ほか(1997)は、北海道中島のシカの高密度生息地において比重選別法で埋土種子を調べ、柵外で平均959粒/m²、柵内で平均1,094粒/m²を抽出した。酒井ほか(2006)は、高知県のモミ・ツガ天然林の埋土種子数を発芽試験法により158~386個体/m²と推定した。比重選別法や直接検鏡法では、発芽試験法よりも多くの埋土種子を検出する(露崎, 1990)。これらのことから、本論の調査地である柵外にも量的には土壤中の植物体が十分にあるといえる。

土壤中の種組成は3調査区で大きく異なった(図5-3、表5-5)。先に設置した柵ではバライチゴなどの低木類や、シカの採食に耐性のないハルナユキザサなどの高茎多年生草本の埋土種子や地下器官の種数と個体数ともに他の2調査区よりも多かった(図5-3、表5-5)。また、先述のとおり地上部の林床植生もシカの採食圧を受ける前の状態に回復していると考えられた。これらのことは、先に設置した柵では、生活史が循環して種子生産に至る種が多いこと

表5-6 林床植生の種組成

生活型	種 名	SDR		
		1997年柵	2003年柵	柵外
高木	ミヤマアオダモ	9.4		
	ミヤマザクラ	0.1		
	シナノキ	<0.1		
	アラゲアオダモ	15.1	0.2	0.2
	マユミ	3.3	1.2	0.1
	ブナ	1.6	<0.1	0.1
	イタヤカエデ	0.5	0.2	0.1
	オオイタヤメイゲツ	0.5	1.4	0.2
	ヒコサンヒメシヤラ	0.4	0.2	0.2
	ニシキウツギ	6.2		0.1
	ナナカマド	1.6		0.1
	オオモミジ	0.1		<0.1
	サワグルミ		0.4	0.1
	ミズキ		<0.1	0.1
	ホオノキ		<0.1	<0.1
	オオバノキハダ		<0.1	
	アサノハカエデ			<0.1
	イヌシデ			<0.1
	ウラジロモミ			<0.1
	サワシバ			<0.1
種数		12	10	16
低木	クマイチゴ	11.6		
	サラサドウダン	5.4		
	タンナサワフタギ	3.2		
	マメグミ	0.1	<0.1	
	カマツカ	<0.1	0.1	
	ミヤマイボタ	20.4	4.5	2.5
	マメザクラ	13.3	0.1	0.1
	モミジイチゴ	1.6	<0.1	<0.1
	バライチゴ	0.6	14.2	0.2
	コウグイスカグラ			<0.1
	メギ			<0.1
	スズタケ			<0.1
種数		9	6	7
大型 多年草	ハルナユキザサ	3.2		
	ウバユリ	0.1	0.1	
	オオナルコユリ	5.0	<0.1	<0.1
	オオバイケイソウ	100.0	100.0	74.0
	マルバダケブキ	84.5	44.6	100.0
	ヤマトリカブト	83.8	75.3	14.1
	ホソエノアザミ	32.7	22.1	6.3
種数		7	6	5
中型 多年草	オオバショウマ	3.2		
	イヌヤマハッカ	1.6		
	モミジガサ	13.2	3.8	
	エンレイソウ	0.1	<0.1	
	ダイコンソウ	0.1	0.1	
	シロヨメナ	26.6	54.4	42.5
	ヘビノネゴザ	21.1	1.2	0.2
	テンニンソウ	17.2	<0.1	0.1
	ムカゴイラクサ	1.9	5.0	0.1
	イヌトウバナ	0.3	0.3	0.1
	タテヤマギク	0.1	<0.1	<0.1
	ヤマイヌワラビ	0.1	1.1	<0.1
	ヤマカモジグサ	3.1		3.9
	クサコアカソ		<0.1	
	ヒカゲミツバ		<0.1	
	フタリシズカ		<0.1	
	ミヤマカンスゲ		<0.1	
	ウマノミツバ		4.3	
	テンナンショウ sp.		<0.1	<0.1
	トボシガラ		0.1	0.7
	クサアジサイ			<0.1
	ツクバネソウ			<0.1
	ホソバシケシダ			<0.1
種数		13	17	13
小型 多年草	イトスゲ	3.3		
	イワギボウシ	<0.1		
	クワガタソウ	0.5	1.5	0.3
	ツルシロカネソウ	0.4	11.0	5.6
	タニタデ	0.3	0.3	0.1
	オオバノヤエムグラ	0.2	1.3	0.1
	ミツバコンロンソウ	0.2	0.3	0.2
	ミヤマタニタデ	0.2	0.3	0.2
	ワチガイソウ	0.1	<0.1	<0.1
	コフウロ	0.1	1.2	<0.1
	ミヤマムグラ	0.1	0.2	0.1
	ミヤマチドメ	<0.1	2.5	0.1
	マイヅルソウ	0.1		<0.1
	ニイタカスゲ	<0.1		0.1
	タニギキョウ		<0.1	<0.1
	キクザキイチゲ		<0.1	
	ヨツバムグラ		<0.1	
	イワボタン		0.2	
	オオバコ			<0.1
	ミヤマワラビ			<0.1
	ネズミガヤ			0.1
種数		14	14	16
一年草	ミヤマタニソバ	0.6	1.4	0.2
	ミズ		1.2	0.2
種数		1	2	2
つる	トリガタハンショウヅル	11.0	<0.1	
	ツルアジサイ	4.8	2.4	0.9
	イワガラミ	1.7	0.1	0.1
	サルナシ	0.1	0.2	0.1
	タンザワイケマ		<0.1	<0.1
	ツルウメモドキ		<0.1	<0.1
	ツタウルシ			<0.1
種数		4	6	6
その他	イネ spp.		<0.1	<0.1
	スゲ sp.			<0.1
	ユリ sp.	0.1		
種数		1	1	2
種数合計		61	62	67

数字は相対優占度SDR(%)を示す。

を示している。後に設置した柵では、シカの採食に耐性のない高茎多年生草本の種数が先に設置した柵よりも少なく、しかも地下器官からの発芽はムカゴイラクサの1種のみであった(表5-5)。一方でシカの採食に耐性のある小型の多年生草本や一年生草本が他の2調査区よりも多く発芽した(表5-5)。これらのことは、後に設置した柵では、シカの採食圧を長く受けてきたことで、シカの採食に耐性のない種の地下器官が消失し、その一方でシカの採食に耐性のある種の埋土種子と地下器官が蓄積されていることを示している。柵外では、他の2調査区と比較して、シカの採食に耐性のない高茎多年生草本の種数と個体数は少なかった。また、シカの採食に耐性のある小型多年生草本や一年生草本の個体数は後に設置した柵よりも少なかったものの先に設置した柵より多かった。これらのことは、柵外には他の2調査区ほど種組成の回復力がないことを示している。ただし、高木類とつる類の種数が他の2調査区よりも上回ったことと、低木類の埋土種子と地下器官もわずかながらあったことから、今後、シカの採食圧を排除すれば、森林の階層構造は維持される可能性が

残されている。

シカの採食圧を排除した後の植生の回復のしやすさ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に戻らないと推定した。一方、本論文の第Ⅱ章第2節において植生が以前の種組成と構造に変化することを示し、植生の回復のしやすさは採食圧の履歴によると考察した。本節の結果から、シカの採食圧を受ける時間が長いと、シカの採食可能な範囲内にある低木類や高茎多年生草本の地下器官や埋土種子が減少することが示された。したがって、シカの採食圧を排除した後の植生の回復のしやすさは、地下器官と種子供給源の存在によって異なるといえ、それらがあれば植生は元の状態に回復しやすく、それらがなくなれば、回復せずに別の状態に移行すると考えられる。

以上のことから、シカの強い採食圧を長く受け続けると、その後に植生保護柵を設置するなどシカの採食圧を排除しても、シカの採食圧を受ける前の種組成には回復しづらいと結論づけた。