

## シカの採食により退行した冷温帯自然林における 植生保護柵による林床植生の回復

田村 淳\*

### Recovery of understory vegetation using deer - proof fences in cool temperate natural forests damaged by sika deer browsing in the Tanzawa Mountains

Atsushi TAMURA\*

#### 要 旨

田村 淳：シカの採食により退行した冷温帯自然林における植生保護柵による林床植生の回復  
神自環保報7：1-108 本研究の目的は、神奈川県丹沢山地の冷温帯自然林において、シカの採食  
圧により退行した林床植生の回復を目指して設置された植生保護柵(以下、柵)の効果を検証する  
ことである。主に林床植生としての群集レベルと、高茎多年生草本とスズタケ、木本の種レベ  
ルで回復とその仕組みを生態学的な見地から解明した。群集レベルでは、対象とした4林床型ともに  
柵を設置して10年経過すると柵内で低木層の植被率と種数が増加した。草本層の種組成は全体と  
して柵内で直立型の多年生草本が増加する一方で、小型の多年生草本や不嗜好性植物が減少する  
傾向がみられた。種レベルでは、高茎草本は、退行後10年程度経過した柵内で神奈川県の新産種  
と絶滅危惧種など合計12種と神奈川県新産種の1種の生育が確認された。しかし退行後16年程度  
経過した柵内では絶滅危惧種の種数と個体数は少なかった。スズタケでは、退行して10年程度経過  
した地域に設置された柵内では、植被率と稈高ともに成長していることを確認できた。一方で、  
退行後15年程度経過して設置された柵内では稈高は高くなっていたが、植被率は低いままであ  
った。木本では、スズタケが退行して10年程度経過して設置された柵内と柵外で、設置して7年後  
に高木性木本の稚幼樹の密度と樹高を比較したところ、稚幼樹の密度は柵内で高く、その差は6倍  
以上であった。樹高は柵内で40~60cmの範囲にあったが、柵外では10cm程度であった。次に、シカ  
に採食された植物の反応をシカの採食後の開花のしやすさと種の生育型などの生態的特性から検  
討したところ、採食されても開花しやすい種は、一年生草本や、生育型が分枝型やほふく型、そ  
う生型の小型から中型の多年生草本であり、非開花ないし開花しにくい種は、直立型の生育型をも  
つ多年生草本であった。また、設置年の異なる柵2か所と柵外で土壌を採取して発芽試験を行った  
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。以上の結果から、  
シカの採食影響下において林床植生の衰退した自然林を再生する手段として柵の設置は有効であ  
るが、高茎多年生草本とスズタケを保護するためには早期の設置が望ましいと結論づけた。

キーワード 自然林再生、植生回復、植生保護柵、ニホンジカ、モニタリング

#### 序章 研究の背景と目的

##### 第1節 研究の背景

近年、世界中の温帯諸国でシカ類 (deer) など草  
食獣による自然林への影響が問題となっている

(Cote *et al.*, 2004)。例えば、北アメリカではオジ  
ロジカが個体数を増加させ、森林生態系に大きな影  
響を及ぼしている (Rooney, 2001 ; Russell *et al.*,  
2001 ; Augustine and DeCalesta, 2003 など)。イギリ  
スではシカ類の過度の採食圧により植物相に変化が

\* 神奈川県自然環境保全センター研究部 (〒243-0121 厚木市七沢 657)

おきている (Gill and Beardall, 2001 ; Kirby, 2001 など)。ニュージーランドでは導入されたシカ類により上層木および林床植生の種組成が変化している (Husheer *et al.*, 2003)。

日本でも北海道から九州屋久島までの太平洋側の自然林でニホンジカ (以下、シカ) の強い採食圧による植物種の減少や絶滅、および植物群集の変化が起きている。北海道の知床や栃木県日光、神奈川県丹沢山地、静岡長野県境の南アルプス、奈良県大台ヶ原、徳島県剣山、宮崎県霧島、鹿児島県屋久島などでは、共通する問題として高木種の樹皮剥ぎや後継の木本稚樹の更新阻害、多年生草本の減少、不嗜好性植物の増加が報告されている (常田ほか, 2004 ; 南谷, 2005 など)。これらの地域は国立公園か国定公園に指定されており、そこには各地域を代表する冷温帯自然林が残存している。そうした国土における原生的な自然環境に及ぼすシカの強い影響は生物多様性の保全のうえで、あるいは自然公園の管理のうえで大きな脅威である。

シカは植物種や植物群集への影響を通して、間接的に森林生態系や他の生物に影響を及ぼしている。奈良県大台ヶ原 (古澤ほか, 2003) や神奈川県丹沢山地 (石川ほか, 2007) ではシカの強い採食圧により林床植生が衰退して土壌の流出が発生している。土壌の流出は、土壌への雨水の浸透能を低下させ、また、溪流の水質の低下などをもたらして水源環境の劣化にも関係している。奈良県大台ヶ原では昆虫 (佐藤, 2008) や鳥類 (Hino, 2000)、千葉県房総半島ではクモ (宮下, 2008) へのシカによる間接的影響が観察されている。

シカが自然林や森林生態系に及ぼす影響の問題が発生してきた背景には、多くの要因が関係している。それらの要因は、主にシカの生息地の改変と捕食圧の低下、狩猟圧の低下、自然環境の変化などにまとめられる。シカの生息地の改変は、明治時代 (1868~1912年) 以降にシカが生息していた平野部を宅地や農地に改変してシカの生息地を山地にせばめてきたことや、1960年代からの拡大造林に伴う森林伐採などによって餌植物を増加させたこと (古林ほか, 1997) である。捕食圧の低下は、明治時代以降でオオカミを絶滅させたこと (丸山, 1993 ; 古林, 2003) である。狩猟圧の低下は、低標高域を可

猟区としてシカなど野生動物を管理してきた一方で、高標高域の自然林地帯を自然公園特別地域や鳥獣保護区に指定してシカを保護してきたことである。自然環境の変化は、近年の暖冬小雪化による越冬可能地域の拡大とそれに伴うシカの死亡率の低下 (小金澤, 1998 ; 山根, 1999) である。これらの他に人間活動の退潮によるシカの生息圏の拡大とメスジカの密猟の減少との相乗効果 (古田, 2002) などシカが増加した要因である。これらの要因の多くは人為的なものである。

このようなシカの強い採食圧による自然林を保護する対策としては、シカの個体数を減少させる方法 (以下、個体数管理) と林地を植生保護柵で囲う方法がある (三浦, 1999)。個体数管理は通常の狩猟のほか、1999年から開始された環境省所管の「特定鳥獣保護管理計画制度」に基づくものがある。しかし、個体数管理が成功している事例は極めて限られている (梶, 2006)。その理由は、当初予測したシカ密度が過小評価であった場合や、シカの捕獲が困難であること、事業の実行期間が短いことなどによって目標の密度に低減できていないことなどによる。将来的に狩猟者をはじめ個体数管理の担い手人口が減少していく (環境省, 2007) ことから、今後の自然林の保全では植生保護柵の設置が必要不可欠になることが予想される。

自然林における植生保護柵の設置は、試験研究を目的として始まったものが多い。北海道の中島では1984年 (山口ほか, 1997) から、宮城県金華山島では1971年 (宮城県, 1999) から、栃木県日光では1993年 (Nomiyama *et al.*, 2003) から、神奈川県丹沢山地では1993年から、奈良県大台ヶ原では1997年 (古澤ほか, 2003 ; 日野ほか, 2003 など) から行われている。しかしながら、植生保護柵の設置により消失した植物種が回復し、種組成と構造がシカの影響が顕在化する前の状態に戻るのか、あるいは別の状態に変化するのかは不明である。なぜなら、植生保護柵の設置期間が長い地域で10~20年程度経過しているものの追跡調査がなされていないことや、植生保護柵設置前の植生の状態によってその後の回復状況が異なると推測されるからである。また、新たな植生管理の目標を掲げるにしても植物群集の変化を予測することは難しい。

一方、行政の事業で自然林の保護の対策で植生保護柵を設置した地域は少ない。先述の特定鳥獣保護管理計画においてシカの保護管理事業を実施している県は2006年時点で31都道府県にのぼるが、管理目標に自然植生を含む生態系保全を掲げているのは14都道府県と1地域(大台ヶ原)である(宇野ほか, 2007)ものの、実際に森林生態系などの保全対策を実施している都道府県は少ないようである。宇野ほか(2007)は、森林生態系や自然植生・希少植物への影響調査が不十分であるという認識にたち、科学的知見を基にした生態系管理が緊急の課題と指摘している。そうした中で、栃木県日光戦場ヶ原では2001年から(環境省, <http://www.env.go.jp/park/nikko/effort/deer.html#001>, 2008年9月1日確認)、奈良県大台ヶ原では2001年から(環境省, 2005)、いずれも環境省により植生保護柵が設置されている。神奈川県丹沢山地では特定鳥獣保護管理計画に基づくシカ保護管理事業に先立ち、1997年から自然林の回復を目的として植生保護柵の設置が県の事業で開始され、それ以降継続して丹沢大山国定公園特別保護地区のほとんどが含まれる冷温帯部の自然林で植生保護柵が設置されている。その実績は、2008年3月時点で総延長31.9km、総面積24.7haに達している。このように、1990年代から大規模にかつ継続して植生保護柵を設置している地域は丹沢山地において他にない。

以上のことから、自然林の林床植生を保全することは生物多様性や森林生態系の健全性のために意義がある。そのため、自然林において衰退した林床植生の回復やシカの保護管理事業の積極的な推進に向けて、植生保護柵による植物の保護と回復の効果を検証する研究は必要不可欠であり、その場所として丹沢山地は最も適しているといえる。

## 第2節 研究の目的

本研究の目的は、シカが高密度に生息する自然林において、植生保護柵による植物種およびその集団である植物群集の回復の効果を検証することと、自然林を保全する植生保護柵の設置方法を検討することである。そこで、丹沢山地の冷温帯自然林において事例研究を行った。

なお、本研究ではシカの影響を最も受けやすい高さ

2 m以下の林床植生を対象とした。本研究ではシカによる負の影響を排除することを「保護」、シカの採食圧を排除することで消失した植物種が地上部に出現することや、シカの採食圧が低かった時代の植生状態に変化することを「回復」と定義した。また、シカの「嗜好性」について、ある時期と場所においてシカの採食頻度が高い種を「嗜好性」が高いとし、全く採食されないか採食頻度が低い種を「不嗜好性」と定義した。

## 第3節 研究史

### 1 シカが植物種と植物群集、生態系に及ぼす影響

シカなどの草食獣が植物種や植物群集、森林生態系に及ぼす影響は世界中でよく知られている(Kirby, 2001; Rooney, 2001; Russell *et al.*, 2001; Cote *et al.*, 2004)。オジロジカによって種多様性が低下したり、ユリ属やエンレイソウ属植物が減るなど種組成が変化している(Fletcher *et al.*, 2001; Rooney, 2001; Knight, 2003)。また、シカの選択的採食は、相対優占度と植生動態を変えながら多くの草本や低木、高木の成長と生残に影響を及ぼしている(Cote *et al.*, 2004)。その結果、カスケード効果により昆虫や鳥類、他の哺乳類にまで影響が広がる(Cote *et al.*, 2004)。さらには栄養塩類と炭素の循環を変えてしまう(Cote *et al.*, 2004)こともある。こうしたことからシカは生態系のキーストン種や生態系エンジニアといわれている(Rooney and Waller, 2003; Cote *et al.*, 2004)。

日本でも太平洋側の各地域でシカによる自然林への影響が報告されている。その影響を種レベル、群集レベル、生態系レベルで整理すると、種レベルでは高木層構成木から低木層構成木の各樹種の樹皮剥ぎとしてあらわれ、林床ではササ類の消失や木本稚樹の更新阻害、多年生草本の減少といった影響がある。群集レベルでは種レベルの影響を通して、階層構造の変化や、嗜好性植物が減少する一方で不嗜好性植物が増加するという種組成の変化、さらには種多様性の変化としてあらわれる。生態系レベルでは種レベル、群集レベルを通じた生物間相互作用の結果、ウグイスなどの藪を好む鳥類の減少や土壌の流出という影響としてあらわれる。具体的には次のような事例が報告されている。

シカによる高木種から低木種までの樹皮剥ぎは、各地の多様な樹種で報告されている。北海道の知床ではオヒョウ *Ulmus laciniata* (Trautv.) Mayr、ハルニレ *Ulmus davidiana* Planch. var. *japonica* (Rehder) Nakai、オオバボダイジュ *Tilia maximowicziana* Shiras.、アラゲアオダモ *Fraxinus lanuginosa* Koidz.、イチイ *Taxus cuspidata* Siebold & Zucc.、ノリウツギ *Hydrangea paniculata* Siebold、ヤマグワ *Morus australis* Poir. (阪部ほか, 1998)、同じく北海道の中島でハルニレ、ミズキ *Swida controversa* (Hemsl. ex Prain) Soják、ハクウンボク *Styrax obassia* Siebold & Zucc.、イチイ (梶, 1993)、静岡長野県境の南アルプスでは亜高山性針葉樹のシラビソ *Abies veitchii* Lindl. (中部森林管理局, 2007)、奈良県大台ヶ原でウラジロモミ *Abies homolepis* Siebold & Zucc.、トウヒ *Picea jezoensis* (Siebold & Zucc.) Carrière var. *hondoensis* (Mayr) Rehder、リョウブ *Clethra barbinervis* Siebold & Zucc.、アラゲアオダモ (関根・佐藤, 1992)、ムシカリ *Viburnum furcatum* Blume ex Maxim.、ナツツバキ *Stewartia pseudocamellia* Maxim.、フウリンウメモドキ *Ilex geniculata* Maxim. (Akashi and Nakashizuka, 1999)、徳島県剣山でヒロハノツリバナ *Euonymus macropterus* Rupr. (徳島県, 2007) など、地域の樹木フロラを反映して多くの樹種で樹皮剥ぎが報告されている。

木本の稚樹への影響、すなわち採食による稚樹の更新阻害も各地でおきている。宮城県金華山島でブナ *Fagus crenata* Blume (Takatsuki and Gorai, 1994) とモミ *Abies firma* Siebold & Zucc. (Takatsuki and Hirabuki, 1998)、栃木県日光でハルニレやキハダ *Phellodendron amurense* Rupr. var. *amurense* など (Nomiyama et al., 2003)、奈良県大台ヶ原でウラジロモミ (Ito and Hino, 2004) などがシカの採食によりある一定の高さ以上に成長できないと報告されている。

シカによるササ類への影響はササの種類によって異なることが知られている。北海道の知床ではクマイザサ *Sasa senanensis* (Franch. & Sav.) Rehder が減少したとされている (常田ほか, 2004)。スズタケ *Sasamorpha borealis* (Hack.) Nakai var. *borealis* の退行も栃木県日光 (Nomiyama et al., 2003) や奈良県大台ヶ原 (日野ほか, 2003) で報告されている。

ミヤコザサ *Sasa nipponica* Makino & Shibata は北海道 (寺井・柴田, 2002) や岩手県五葉山 (Takatsuki, 1986)、栃木県日光 (Takatsuki, 1983)、奈良県大台ヶ原 (Ito and Hino, 2004 ; 2005) などでシカの強い採食を受けているものの、前の2種ほどの衰退は報告されていない。これは、ミヤコザサの冬芽が地際部にあるためシカの採食に耐性があること (Takatsuki, 1983) や、ミヤコザサの稈は毎年更新する (小林・濱道, 2001) という生態的特性によると推察される。しかし、その耐性には限界があることが示唆されている (寺井・柴田, 2002)。一方、スズタケでは休眠芽が地上部にあるためシカの採食に弱く (古林・山根, 1997)、稈の寿命は4~6年程度である (汰木・荒上, 1984) ため、一度退行すると再生しにくい。

シカによる多年生草本の減少も1990年代以降各地で報告されるようになった。こうした多年生草本の多くはもともと地域固有種や希少種であったものが、近年のシカの採食圧の高まりによって絶滅が心配されている (井上, 2003)。北海道の知床ではシレトコトリカブト *Aconitum maximum* var. *misaoanum* (Tamura & Namba) Tamura f. *album* Ken Sato (常田ほか, 2004) が、栃木県群馬県境の日光白根山では1科1属1種で日本固有種のシラネアオイ *Glaucidium palmatum* Siebold & Zucc. がシカの採食により消失している (長谷川, 2000 ; 辻岡, 1999)。東京都奥多摩ではオオヤマハコベ *Stellaria monosperma* Buch.-Ham. var. *japonica* Maxim.、カメバヒキオコシ *Isodon umbrosus* (Maxim.) H. Hara var. *leucanthus* (Murai) K. Asano f. *kameba* (Okuyama) K. Asano、テバコモミジ *Parasenecio tebakaensis* (Makino) H. Koyama、ヤマトラノオ *Pseudolysimachion rotundum* (Nakai) Holub var. *subintegrum* (Nakai) Holub、シオガマギク *Pedicularis resupinata* L. var. *oppositifolia* Miq. などが出現頻度ないし優占度を低下させている (大橋ほか, 2007)。静岡長野県境の南アルプスでは、ミヤマシシウド *Angelica pubescens* Maxim. var. *matsumurae* (Y. Yabe) Ohwi、ミヤマキンボウゲ *Ranunculus acris* L. subsp. *nipponicus* (H. Hara) Hultén、シナノキンバイ *Trollius japonicus* Miq. などの高山高茎草本がシカの採食により絶滅が危惧されている (中部森林管理局, 2007)。また、国内では長野県と神奈川県、山梨県の一部に

生育するヤシヤイノデ *Polystichum neolobatum* Nakai がシカの採食により個体数の減少と葉の小型化が報告されている (大塚, 2007)。徳島県剣山ではソハヤキ要素植物のキレンゲショウマ *Kirengeshoma palmata* Yatabe に対するシカの採食圧の増大が問題となっている (徳島県, 2007)。宮崎県霧島ではキリシマワカナシダ *Dryopteris × pseudohangchowensis* Miyam. やタカチホイワヘゴ *Dryopteris × takachihoensis* Miyam.、ミイケイワヘゴ *Dryopteris × miyazakienis* Miyam. が絶滅した可能性がある (南谷, 2005)。鹿児島県の屋久島ではシカの採食によりコスギイタチシダ *Dryopteris yakusilvicola* Sa.Kurata が小型化し、ヤクシマタニイヌワラビ *Athyrium yakusimense* Tagawa が食いつくされて減少している (矢原, 2006)。このように各地におけるシカによる多年生草本の減少は、高茎または広葉の大型多年生草本で生じていることが共通の特徴である。

以上のような種レベルの変化を通して群集レベルへの影響、すなわち、階層構造の変化や種組成の変化、種多様性の変化が各地でおきている。階層構造の変化は、林冠木の環状剥皮によるギャップ形成や、低木の樹皮剥ぎや枝葉採食によるディアラインの形成 (三浦, 1999) で林内の見通しがよくなることで発生する。こうした階層構造の変化は林床の光環境にも影響を及ぼし、非森林性の種の進入を促し (Kirby, 2001)、林床の種組成の変化をもたらす。また、シカの嗜好性植物が増加することでも種組成が変化する (Kirby, 2001; Rooney, 2001)。種の多様性についてはシカの採食影響下で林床植生の単位面積あたりの種数が減少する場合 (Rooney, 2001; Rooney and Waller, 2003) と変わらない場合 (Kirby and Thomas, 2000; Morecroft *et al.*, 2001) が報告されている。さらには生態系レベルとしてシカによるミヤコザサの採食の影響でリターと土壤の移動量の増加が奈良県大台ヶ原で示唆されている (古澤ほか, 2003)。

神奈川県丹沢山地においても、他地域と同様にシカによる影響が種レベルから生態系レベルまでみられる。そのことが報告されるようになったのは1990年代からで (羽山ほか, 1994)、実際には1980年代からシカの強い影響を受けてきたことが知られている (古林・山根, 1997)。種レベルでは、オオモミ

ジガサ *Miricacalia makinoana* (Yatabe) Kitam. などの多年生草本の減少 (神奈川県レッドデータ生物調査団, 1995) やスズタケの退行 (古林・山根, 1997; 矢ヶ崎ほか, 1997)、木本稚樹の減少 (星ほか, 1997) などが報告されている。群集レベルでは低木層のスズタケが退行したところで、バライチゴ *Rubus illecebrosus* Focke などの低木種やイヌトウバナ *Clinopodium micranthum* (Regel) H.Hara var. *micranthum* などの草本の出現頻度が高まった例や嗜好性植物の優占度が高まった例が報告されている (大野・尾関, 1997; 村上・中村, 1997)。生態系レベルでは、林床植生がなくなったところで土壤が流出している (石川ほか, 2007)。さらにはカスケード効果で土壤動物や昆虫、鳥類、両生類への影響が指摘されている (丹沢大山総合調査団, 2007)。

以上のように、シカによる植物種、植物群集、生態系への影響は各地で詳細に調べられている。

## 2 シカにより衰退した植物種の回復

植生保護柵を使って植物種や群集の回復をねらいとした研究では木本稚樹の更新に関する事例が国内外を問わず多く、ササや草本についての報告は少ない。木本稚樹の更新については、いずれの報告でも木本の更新の兆しが報告されている (Ito and Hino, 2004; 2005; Kumar *et al.*, 2006)。また、ササと木本稚樹の更新の関係を調べた報告がある (Ito and Hino, 2004; 2005; 寺井・柴田, 2002) もの、そのササはシカの採食に強いといわれるミヤコザサ (Takatsuki, 1983) との関係であり、太平洋側の冷温帯自然林の代表的な林床植生であるスズタケとの関係で木本の更新を研究した報告はない。

草本に関しては植生保護柵設置後にイギリスで広葉草本が増加傾向を示したという報告 (Morecroft *et al.*, 2001) やアメリカでエンレイソウ属植物が増加したという報告 (Augustine and Frelich, 1998) がある。日本ではミソガワソウ *Nepeta subsessilis* Maxim.、シラネアザミ *Saussurea nikoensis* Franch. & Sav. といった多年生草本が柵の設置後2年程度で回復したことが観察された事例 (長谷川, 2000) や、カタクリ *Erythronium japonicum* Decne. が柵の設置後3年目以降で開花個体が増加する事例が報告されている (山瀬ほか, 2005) 程度である。

群集レベルでの報告もいくつかあり、その主要な議論は、植生保護柵を設置してシカの採食圧を取り除くことで種組成や種多様性が以前の状態に変化する可能性についてである (Kirby, 2001; Husheer *et al.*, 2003)。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は元に戻らないと推定した。これらのことから、シカの採食圧を排除しても種組成が回復しない可能性がある。しかし、Kirby (2001) や Husheer *et al.* (2003) の研究は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。

いずれにしても、植物種や群集の回復にはシカの採食圧を受けてきた時間やその強度、そして植物種の生活史特性が関係していることが推測されるため、同じ地域で植生保護柵の設置時期をずらすことや継続調査することで、シカの採食圧の経過時間に応じた植物種や植物群集の回復の可能性を検証していく必要がある。

以上のことから、シカの影響を受けた植物種および植物群集の回復についての研究は、木本の更新についてはスズタケとの関連において、草本についてはそれぞれの地域に特有の種について研究する必要がある。また、群集レベルでも種組成と種の多様性、階層構造の変化について検討する必要がある。

### 3 丹沢山地におけるシカが植物種と植物群集に及ぼす影響

丹沢山地においてシカの採食圧の高まりによる植物種と植物群集への影響が指摘されるようになったのは1980年代以降からである (古林・山根, 1997; 羽山ほか, 1994)。その背景にはいくつかの要因が重なっており、1950年代後半から1970年代にわたって広範囲に行われた森林伐採によってシカの餌植物を増加させ、シカの栄養状態を改善させたこと、それに加えて1955年から1970年にわたり、シカの狩猟禁止政策がとられたことが相乗してシカの個体数を爆発的に増加させた (以上、古林ほか, 1997) ことなどをあげることができる。

しかし、1960年代まではシカによる冷温帯自然林の問題は指摘されていない。1960年代にシカの採食植物を調べた柴田・村瀬 (1964) は、ウワバミソウ *Elatostema umbellatum* Blume var. *majus* Maxim.、ミヤマクマワラビ *Dryopteris polylepis* (Franch. & Sav.) C.Chr.、ジュウモンジシダ *Polystichum tripterum* (Kunze) C.Presl、オシダ *Dryopteris crassirhizoma* Nakai、ヤグルマソウ *Rodgersia podophylla* A.Gray、シモツケソウ *Filipendula multijuga* Maxim. var. *multijuga*、テンニンソウ *Leucosceptrum japonicum* (Miq.) Kitam. & Murata、タテヤマギク *Aster dimorphophyllus* Franch. & Sav.、ヤマトリカブト *Aconitum japonicum* Thunb. subsp. *japonicum*などをシカの食草としてあげており、ヤマタイミンガサ *Parasenecio yatabei* (Matsum. & Koidz.) H. Koyama、ヤマシロギク (シロヨメナ) *Aster ageratoides* Turcz. var. *ageratoides*、テンニンソウ、タテヤマギクをシカが好んで採食する草本と報告している。また、同時期に丹沢山地の植生を調べた宮脇ほか (1964) は丹沢山周辺でヤマタイミンガサとテンニンソウがシカの選択的採食により減少して、代わりにオオモミジガサが量的に増大していると指摘している。当時はブナ林の低木層にスズタケが密生していたことが報告されている (林ほか, 1961; 宮脇ほか, 1964)。

1962年と1963年にわたって国定公園の管理計画を立てるための学術調査が行われ、宮脇ほか (1964) は丹沢山地の森林について初めて群落分類学的調査を行い、冷温帯自然林の植物群集としてオオモミジガサーブナ群集とヤマボウシーブナ群集、イワボタンーシオジ群集を記載した。オオモミジガサーブナ群集は標高1,400 m以上の山頂部の平坦面で常に霧の影響下に成立する群集で、群落分類学的にはオオモミジガサ、コウモリソウ *Parasenecio maximowiczianus* (Nakai & F. Maek. ex H. Hara) H. Koyama、ヤマタイミンガサなどの多年生草本が標徴種・区分種とされている (宮脇ほか, 1964)。ヤマボウシーブナ群集は、標高1,400 m以下の比較的緩斜面に成立し、高さ1.5 m以上のスズタケが優占することを特徴として、群落分類学的にはヤマボウシ *Benthamedia japonica* (Siebold & Zucc.) H. Hara、サンショウ *Zanthoxylum piperitum* (L.) DC.、イヌシデ *Carpinus tschonoskii* Maxim. などが標徴種・区分種とされている (宮脇ほか, 1964)。イワボタンーシオジ群集

は冷温帯の沢沿いに成立し、草本層の植被は少なく、とくにスズタケを欠くことを著しい特徴としている(宮脇ほか, 1964)。その草本層にはシコクスミレ *Viola shikokiana* Makino、イワボタン *Chrysosplenium macrostemon* Maxim. var. *macrostemon*、ミツバコンロンソウ *Cardamine anemonoides* O.E.Schulz、ツルシロカネソウ *Dichocarpum stoloniferum* (Maxim.) W. T. Wang & Hsiao などの小型の多年生草本が生育しているが、シカの採食にあつて量的には多くないと報告されている(宮脇ほか, 1964)。

このように1960年代までは冷温帯自然林にシカは生息していたものの、シカの強い採食圧による樹皮剥ぎや木本稚樹の更新阻害、スズタケの退行、多年生草本の絶滅危惧化といった植物種と植物群集への顕著な影響は報告されていない。

しかしながら、1980年代からシカによる自然林の問題が発生してきた。すなわち、1980年代からスズタケが退行しはじめ(古林・山根, 1997)、1990年代には木本稚樹の減少(星ほか, 1997)や、クガイソウ *Veronicastrum japonicum* (Nakai) T. Yamaz.、オオモミジガサ、クルマユリ *Lilium medeoloides* A. Gray、ハルナユキザサ *Smilacina robusta* Makino & Honda などの多年生草本10種がシカの採食を減少要因とする県の絶滅種と絶滅危惧種に区分された(神奈川県レッドデータ生物調査団, 1995)。

また、1964年に丹沢山地で初めて群落分類学的に記載されたオオモミジガサーブナ群集とヤマボウシーブナ群集、イワボタンーシオジ群集では、シカの採食影響で種組成と構造の変化がおきた(村上・中村, 1997; 大野・尾関, 1997)。すなわち、オオモミジガサーブナ群集では、宮脇ほか(1964)が標徴種・区分種としたコウモリソウやオオバショウマ *Cimicifuga acerina* (Siebold & Zucc.) Tanaka、ヤマタイミンガサの出現頻度が減少して、ミヤマタニソバ *Persicaria debilis* (Meisn.) H. Gross やバライチゴ、ヤマカモジグサ *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) P.Beauv. var. *miserum* (Thunb.) Koidz. などの小型草本の出現頻度が高くなり(大野・尾関, 1997)、シカの不嗜好性植物であるマルバダケブキ *Ligularia dentata* (A. Gray) H. Hara が優占するなど林床を中心とした構造・種組成の変化が進みつつあると報告された(村上・中村, 1997)。ヤマボウシーブナ群

集では、スズタケの植被率が低下して量的な変化がおき、代わりにヤマカモジグサなどの出現頻度が高くなった(大野・尾関, 1997)。イワボタンーシオジ群集では、低い植被率で生育していたスズタケが消失し(村上・中村, 1997; 大野・尾関, 1997)、フタリシズカ *Chloranthus serratus* (Thunb.) Roem. & Schult. などのシカの不嗜好性植物の出現頻度が増加した(大野・尾関, 1997)。また、遠山・坂井(1993)はオオモミジガサーブナ群集とヤマボウシーブナ群集がシカの過度の採食圧により変化した群集としてクワガタソウーブナ群集を記載している。しかしながら、大野・尾関(1997)はシカなどの大型動物の過度の採食による林床植生の貧化などの生態的要因に基づいた種組成の変化は、群集動態における一時的な変動であり、群集規定にかかわる本質的なものではないと指摘している。

以上のような1980年代以降のシカによる冷温帯自然林の植物種と植物群集の劣化の問題には、冷温帯におけるササ群落を主体とする餌植物の偏在と、近年の暖冬小雪化の進行とその影響による冬季のササの利用可能空間の拡大、さらには鳥獣保護区であったことから冷温帯域にシカが集中したことが関係していると考えられている(山根, 1999)。

こうしたことから、自然公園の魅力と冷温帯自然林の生物多様性の保全を目的として、1997年から丹沢大山国定公園特別保護地区に植生保護柵が神奈川県により設置されるようになった。2008年3月時点で総延長31.9 km、総面積24.7 haの実績がある。植生保護柵はブナ林の林床植生の回復とブナの実生の成長も保障し、高木が立ち枯れしたところでのブナ林の再生の効果を持つと期待された(丹沢大山自然環境総合調査団, 1997)が、その効果については検証されていない。

一方、1980年代からはシカによる自然林への影響だけでなく、ブナ上層木などの立ち枯れも報告されている。この要因としては3要因、すなわち、大気汚染物質のオゾンによる光合成障害とブナハバチの大発生、水分ストレスに絞込まれ、これらの要因と立地環境などが複合的に影響し、ブナを衰弱、枯死させていると考察された(山根ほか, 2007 b)。

以上のことから、丹沢山地の冷温帯自然林ではシカと植物種、植物群集といった生物学的な問題だけで

はなく、生態系全体の問題として捉えられるようになっており、保全対策の効果についての実証的な研究と科学的なモニタリングに基づく順応型管理が求められている。

## 第I章 研究の対象と方法

### 第1節 研究の構成

本研究は、シカにより退行した林床植生において植生保護柵を設置することで植物種とその集団である植物群集の回復を、丹沢山地において事例的に検証することを目的として、以下の各章により進めた。

第I章「研究の対象と方法」では、調査対象地域である丹沢山地の地形、気象、森林の特徴とともに、調査した自然林の特徴と対象とした林床植生を述べる。

第II章「植生保護柵による植物群集の回復」では、第1節で調査地におけるシカの採食圧が高まる前後の種組成の変化について既存資料を用いてメタ解析する。第2節で、冷温帯自然林下の4タイプの林床型において、植生保護柵の設置時点と10年後の2時点の柵内外で階層植被率や種組成、種の多様性を比較することで、柵内外それぞれの林床植生の状態を評価する。

第III章「植生保護柵による植物種の回復」では、まず第1節で地域絶滅した、または絶滅が危惧される多年生草本が植生保護柵の設置によって出現することを検証する。また、植生保護柵の設置年の違いによる多年生草本の回復の差異を検討する。第2節では、スズタケが退行した林床において植生保護柵の設置によるスズタケの回復の可能性を検証する。また、植生保護柵の設置年の違いによるスズタケの回復の差異を検討する。第3節では、スズタケが退行した林床において、植生保護柵の設置による高木性木本の更新と成長の可能性を検証する。また、植生保護柵の設置年の違いが木本の更新に及ぼす影響について検討する。

第IV章「シカの採食影響下で生育する植物の生活史特性」では、第1節で調査地の植物成長期におけるシカの食性を明らかにして、第2節でシカに採食された後の植物の反応から、シカに採食されても増

加している種があることを示し、その生活史特性を明らかにする。

第V章「植生保護柵の設置年の違いが土壤中の埋土種子と地下器官に及ぼす影響」では、設置年の異なる植生保護柵2か所と柵外1か所の計3か所において土壤中の植物体の種組成と個体数を比較することで、シカの採食圧を受けてきた時間に対する植生の回復のしやすさを検討する。

第VI章「植物種の多様性に配慮した植生保護柵の大きさの検討」では、4林床型の柵内外において出現種数と面積の関係を解析することで、植生保護柵の大きさについて検討する。

第VII章「総合考察」では、第II章から第VI章までの結果を総合的に考察して、(1)シカが丹沢山地の冷温帯自然林の植物種と植物群集に及ぼす影響、(2)植生保護柵が冷温帯自然林の林床植生の回復に及ぼす効果、(3)丹沢山地の自然林再生に向けた植生保護柵の設置、(4)モニタリングへの植生保護柵の活用、について検討する。

なお、本論文のうち、すでに学会誌に掲載された論文は次の3本であり、それらは次の章節項に対応する。

1. 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(2): 103-110.

・・・第II章第2節

2. 田村 淳・入野彰夫・山根正伸・勝山輝男 (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.

・・・第III章第1節第1項

3. 田村 淳 (2008) ニホンジカによるスズダ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.

・・・第III章第3節第1項

### 第2節 調査地の概要

調査は、神奈川県丹沢山地東部に位置する丹沢山(標高1,567m)周辺の冷温帯自然林を主として、一