

## 九州山地におけるモミ・ツガ林の長期動態にシカが及ぼす影響

榎木, 勉  
九州大学大学院農学研究院環境農学部門森林環境科学講座

久保田, 勝義  
九州大学農学部附属演習林北海道演習林

鍛冶, 清弘  
九州大学農学部附属演習林宮崎演習林

長, 慶一郎  
九州大学農学部附属演習林宮崎演習林

他

<https://doi.org/10.15017/1804318>

---

出版情報：九州大学農学部演習林報告. 98, pp.17-24, 2017-03. 九州大学農学部附属演習林  
バージョン：  
権利関係：

## 九州山地におけるモミ・ツガ林の長期動態にシカが及ぼす影響

榎木 勉\*<sup>1)</sup>, 久保田勝義<sup>2)</sup>, 鍛冶清弘<sup>3)</sup>, 長 慶一郎<sup>3)</sup>, 山内康平<sup>3)</sup>  
椎葉康喜<sup>3)</sup>, 緒方健人<sup>3)</sup>, 菱 拓雄<sup>1)</sup>, 田代直明<sup>1)</sup>

九州大学宮崎演習林内の冷温帯針広混交林に1971年に設定した調査地を2013年に復元し、森林構造と種組成を再調査した。1971年に林床を被覆していたスズタケは2013年には完全に消失した。その他の下層の木本も、シカが摂食しないシキミとアセビ以外は消失した。樹高2m以上の木本も種数、幹数とも大きく減少した。特に胸高直径5cm未満の木本は幹数が20%程度まで減少した。胸高直径5cm以上の針葉樹は、同サイズの広葉樹よりも成長速度が速かった。死亡率は落葉広葉樹が常緑針葉樹や常緑広葉樹よりも低かった。モミはツガよりも成長速度が速く、死亡率が高かった。モミの優占度はツガよりも大きかったが、今後はツガの優占度が増加するかもしれない。しかし、シキミとアセビ以外の新規加入がみられないため、さらに長期的にはシキミとアセビが優占する林分になる可能性がある。

キーワード：下層植生、スズタケ、シカ、偏向遷移、長期モニタリング

In 2013, we reestablished study plots established in 1971 in a cool temperate mixed forest in the Shiiba Research Forest, Kyushu University. We identified the trees measured in the former study, and measured stand structure and species composition again. The understory had mostly been denuded by sika deer browsing in 2013, while *Sasa borealis* covered the forest floor thickly in 1971. The number of species and stems of trees taller than 2m in height also decreased largely. Especially, the stem numbers of trees smaller than 5cm in diameter at breast height (DBH) decreased up to 20%. The growth rate of conifer larger than or equal to 5cm in DBH was larger than those of broad-leaved trees. The mortality of deciduous trees was smaller than those of evergreen trees. The larger growth rate of *Abies firma* corresponded to the larger dominance of *A. firma* than *Tsuga sieboldii*. The low mortality of *T. sieboldii* suggested that the dominance of *T. sieboldii* would increase in the future. Further, the stand would be dominated by two species sika deer cannot consume, *Illicium anisatum* and *Pieris japonica* subsp. *japonica*, because no species other than the two species regenerated in the stands.

Keywords: deflected succession, long-term monitoring, *Sasa borealis*, sika deer, understory

## 1. はじめに

モミ・ツガ林は日本の暖温帯上部から冷温帯下部にかけて分布し、主に西日本の太平洋側に見られる(吉良ら1976)。モミ、ツガと常緑広葉樹および落葉広葉樹との混交割合は多様であり(中尾1985)、数百年を要する更新過程が樹木一個体から数十ヘクタールのスケールでモザイク状に起きる(鈴木1979)。モミ・ツガ林における更新(鈴木1980, 1981a,b; Suzuki and Tsukahara 1987; Agetsuma 1998)は、台風などの自然攪乱のほか、伐採などの人為攪乱(Suzuki and Tsukahara 1987; 鈴木・薄田1989)によっても引き起こされる。

九州山地におけるモミ・ツガ林は、スギ・ヒノキ人工林の拡大により、山岳奥地に限定されるようになった(中尾1985)。これまでの研究で、九州山地のモミ・ツガ林は、地形による立地環境の違いや、林冠ギャップに依存した空

間パターンを示すことが明らかとなっている(中尾1985; 荒上1987)。モミ・ツガ林の更新パターンに関しては、種子生産量と稚樹密度の関係(汰木1973; 荒上1987; 水永ら1998)や下層植生のスズタケと森林動態の関係(荒上1987)などが調べられている。モミ、ツガと常緑広葉樹および落葉広葉樹の共存には、それらの空間分布と生育形の違いによるギャップ攪乱後の更新パターンの違いが寄与することが示されている(Kubota 2006)。

モミ・ツガ林の長期森林動態の研究として、階層構造に着目した12年間の林分構造の変化を解析した事例(岡野・荒上1999)などがあるが、近年では、日本各地でニホンジカ(以下、シカ)の個体数増加(Takatsuki 2009)に伴う下層植生の消失など森林生態系への大きな影響が観察されており(Akashi and Nakashizuka 1999; Tsujino and Yumoto 2004; Murata et al. 2009)、モミ・ツガ林の更新動態はこれ

Enoki, T., Kubota, K., Kaji, K., Cho, K., Yamauchi, K., Shiiba, Y., Ogata, T., Hishi, T., Tashiro, N., Effects of sika deer on long-term stand dynamics of *Abies* - *Tsuga* forest in the Kyushu mountain range

\* 責任著者 (corresponding author) : E-mail: enoki@forest.kyushu-u.ac.jp 〒811-2415 福岡県糟屋郡篠栗町津波黒394

<sup>1)</sup>九州大学大学院農学研究院環境農学部門森林環境科学講座

Division of Forest Environmental Sciences, Department of Agro-environmental Sciences, Faculty of Agriculture, Kyushu University

<sup>2)</sup>九州大学農学部附属演習林北海道演習林

Ashoro Research Forest, Faculty of Agriculture, Kyushu University

<sup>3)</sup>九州大学農学部附属演習林宮崎演習林

Shiiba Research Forest, Faculty of Agriculture, Kyushu University

までの研究による予測とは異なる方向で進み始めた可能性がある。しかし、シカの個体数の増加前から増加過程を含めた長期間にわたる森林動態を観測した研究はない。

そこで、シカによる森林への影響が顕著ではなかった過去の毎木調査記録から調査地を再現し、再調査をおこなうことで、森林の構造と種組成をシカによる被害が増加する前後で比較した。本報告では1971年と2013年にモミ・ツガ林で実施された毎木調査の結果を比較し、シカの影響を含めた長期の森林動態を検討した。

## 2. 調査地と方法

### 2.1. 調査地の概要

調査地は、九州山地中央部の宮崎県東臼杵郡椎葉村大河内に位置する九州大学農学部附属演習林宮崎演習林（以下、宮崎演習林）内の冷温帯針広混交林で行った。調査地は、標高約1,100mに位置する35林班である。標高600mに位置する宮崎演習林庁舎横露場における2003年から2011年の記録では、平均気温は13.2℃、年平均降水量は2,750mmで、多い年には4,000mmに達する（榎木ら2013）。

調査地付近に2006年に設定された100m×100mの森林動態モニタリングプロットでは、モミとツガが優占し、それぞれ胸高断面積合計の23%、26%を占めた（榎木ら2013）。その他、針葉樹ではアカマツ、落葉広葉樹ではミズナラ、クリ、ミズメなど、常緑広葉樹ではアカガシ、ソヨゴ、ヤブツバキなどが見られた。調査地が位置する三方岳団地では、1980年代からシカの個体数の増加および下層を被覆していたスズタケの密度低下が観察され、1990年代には下層植生の衰退が進み、スズタケは2000年代にはほとんど消失した（猿木ら2004；村田ら2009；長ら2014）。

### 2.2. 調査プロットの再設定と毎木調査

1971年に宮崎演習林内の冷温帯針広混交林で実施された調査結果（荒上1987）が、方眼紙に記録されていた。既存の樹木個体位置と、当時の調査プロットおよび調査対象木の位置のすり合わせを、方眼紙上の樹木の位置、種、サイズ情報をもとに、当時の調査に参加していた職員の証言と合わせて行った。その結果、1971年当時設定された幅4mのベルトトランセクト3本（85m、83m、67m）の位置を2013年に復元した。調査対象はベルトトランセクト内の樹木およびスズタケである。スズタケは1m株ごとの稈数が計測されていた。ただし、1971年の記録にあった「カシ」、「カエデ」、「ガマズミ」、「シデ」、「ツツジ」、「トネリコ」、「マツ」は樹種を特定することができなかった。

2013年、生育する樹木の種同定ならびに位置の測定を行った。樹高2m以上の樹木は胸高直径を測定し、樹高2m未満の樹木は樹高を測定した。1971年測定時における樹高1.5m未満の個体の記録は種名と位置のみであったため、樹高は不明であった。2013年の再調査では樹高30cm以上の個体を対象にした。また、樹幹の直径は胸高位置（1.3m）としたが、1971年における測定部位は樹木にマークがなかったため正確に再現することはできなかった。したがっ

て、直径成長量の値には測定部位の違いにより生じる誤差が含まれる。

### 2.2. 統計解析

樹高2m以上の木本の成長速度と死亡率の胸高直径との関係を生活型およびモミとツガで比較した。モミとツガ以外の樹種は解析に十分な個体数が得られなかったため種ごとの解析は行わなかった。胸高直径の成長速度（ $G$ ）は、2013年と1971年の胸高直径の差（cm）を調査間隔の42年で除したもの（cm/year）とした。成長速度と胸高直径の関係は、線形モデル、指数モデル、Nullモデルを用いて検討した。

$$G = a \text{ DBH} + b \quad (1)$$

$$G = a \text{ DBH} \exp(-\text{DBH} / b) \quad (2)$$

$$G = a \quad (3)$$

ただし、DBHは胸高直径（cm）、 $a$ と $b$ は回帰係数である。モデルの選択は赤池情報基準量（AIC）を用いて、値が最小となるモデルを最適モデルとした。死亡率（ $M$ ）と胸高直径の関係はロジスチックモデルとNullモデルを用いて検討した。

$$M = 1 / (1 + \exp(-a + b \text{ DBH})) \quad (4)$$

$$M = a \quad (5)$$

ただし、 $a$ と $b$ は回帰係数である。モデルの選択は成長量の解析と同様にAICが最小となるモデルを最適モデルとした。これらの統計解析にはR.3.2.1（R Development Core Team 2014）を用いた。

## 3. 結果と考察

### 3.1. 種組成

1971年には調査ベルトトランセクト内（合計940m<sup>2</sup>）に、胸高直径5cm以上の木本が常緑針葉樹3種99本、常緑広葉樹7種70本、落葉広葉樹25種142本の合計36種311本が観察された（表1）。2013年では、常緑針葉樹3種67本、常緑広葉樹6種54本、落葉広葉樹17種56本の合計26種177本と全ての生活型で種数本数とも減少した。胸高直径5cm以上の木本の胸高断面積合計は、1971年では66.1 m<sup>2</sup>/ha（常緑針葉樹：42.7 m<sup>2</sup>/ha、常緑広葉樹：7.3 m<sup>2</sup>/ha、落葉広葉樹：16.1 m<sup>2</sup>/ha）であったが、2013年では61.1 m<sup>2</sup>/ha（常緑針葉樹：39.7 m<sup>2</sup>/ha、常緑広葉樹：6.2 m<sup>2</sup>/ha、落葉広葉樹：15.3 m<sup>2</sup>/ha）と減少した。

樹高2m以上、胸高直径5cm未満の木本は、1971年には常緑針葉樹2種125本、常緑広葉樹9種145本、落葉広葉樹21種132本および不明種1種1本の合計33種403本が観察された（表2）。2013年では、常緑針葉樹2種12本、常緑広葉樹9種53本、落葉広葉樹5種26本の合計15種91本であり、全ての生活型で本数が大きく減少した。樹高2m未満の木本は、1971年には常緑針葉樹3種1,425本、常緑広葉樹10種2,571本、落葉広葉樹18種789本および不明種3本の合計32種4,688本が観察された（表3）。2013年では常緑広葉樹2種のみ25本が観察された。スズタケは1971年には3,047本観察されたが、2013年には1

表1 ベルトトランセクトに出現した胸高直径5 cm 以上の木本の胸高断面積合計, 立木密度, 生活型  
(C: 針葉樹, E: 常緑広葉樹, D: 落葉広葉樹)

樹 種	学 名	1971 年		2013 年		生活型
		胸高断面積 (m <sup>2</sup> /ha)	立木密度 (/ha)	胸高断面積 (m <sup>2</sup> /ha)	立木密度 (/ha)	
モミ	<i>Abies firma</i>	28.92	447	26.65	255	C
マツ	<i>Pinus</i> spp.	7.34	32	4.48	11	C
ツガ	<i>Tsuga sieboldii</i>	6.47	574	8.53	447	C
カシ	<i>Quercus</i> spp.	3.15	74	3.11	64	E
シデ	<i>Carpinus</i> spp.	2.53	160	0.84	32	D
ミズナラ	<i>Quercus crispula</i>	2.44	138	3.64	74	D
リョウブ	<i>Clethra barbinervis</i>	2.09	298	0.18	21	D
カエデ	<i>Acer</i> spp.	1.66	43	1.75	43	D
ソヨゴ	<i>Ilex pedunculosa</i>	1.72	171	0.25	21	E
ブナ	<i>Fagus crenata</i>	1.09	64	3.33	64	D
ネジキ	<i>Lyonia ovalifolia</i>	1.06	160	0.21	21	D
ミズメ	<i>Betula grossa</i>	0.99	21	1.25	11	D
イヌツゲ	<i>Ilex crenata</i> var. <i>crenata</i>	0.81	266	0	0	E
シキミ	<i>Illicium anisatum</i>	0.76	43	1.03	85	E
アカシデ	<i>Carpinus laxiflora</i>	0.62	21	0.84	21	D
アオハダ	<i>Ilex macropoda</i>	0.59	32	0.96	32	D
ハイノキ	<i>Symplocos myrtacea</i>	0.51	106	1.02	266	E
シラキ	<i>Neoshirakia japonica</i>	0.43	106	0.54	74	D
コシアブラ	<i>Chengiopanax sciadophylloides</i>	0.36	32	0	0	D
ツツジ	<i>Rhododendron</i> spp.	0.36	128	0.53	128	D
エゴノキ	<i>Styrax japonica</i>	0.35	43	0	0	D
コハクウンボク	<i>Styrax shiraiana</i>	0.29	64	0	0	D
アセビ	<i>Pieris japonica</i> subsp. <i>japonica</i>	0.25	43	0.39	53	E
コハウチワカエデ	<i>Acer sieboldianum</i>	0.21	11	0.31	11	D
イタヤカエデ	<i>Acer pictum</i>	0.19	11	0.26	11	D
ハゼノキ	<i>Toxicodendron succedaneum</i>	0.18	43	0	0	D
ホオノキ	<i>Magnolia obovata</i>	0.16	11	0.36	21	D
ヒメシャラ	<i>Stewartia monadelphica</i>	0.12	11	0.16	11	D
シロモジ	<i>Lindera triloba</i>	0.1	53	0	0	D
ヒサカキ	<i>Eurya japonica</i> var. <i>japonica</i>	0.1	43	0.4	85	E
ノリウツギ	<i>Hydrangea paniculata</i>	0.1	11	0	0	D
カマツカ	<i>Pourthiaea villosa</i> var. <i>villosa</i>	0.08	21	0.04	11	D
タムシバ	<i>Magnolia salicifolia</i>	0.05	11	0.08	11	D
ウツギ	<i>Deutzia crenata</i>	0.03	11	0	0	D
トネリコ	<i>Fraxinus</i> spp.	0.02	11	0	0	D
合 計		66.11	3,309	61.14	1,883	

表2 ベルトランセクトに出現した樹高2m以上、胸高直径5cm未満の木本の立木密度と生活型  
(C: 針葉樹, E: 常緑広葉樹, D: 落葉広葉樹)

樹種	学名	立木密度 (/ha)		生活型
		1971年	2013年	
ツガ	<i>Tsuga sieboldii</i>	1,064	117	C
ハイノキ	<i>Symplocos myrtaea</i>	606	138	E
ツツジ	<i>Rhododendron</i> spp.	415	128	D
イヌツゲ	<i>Ilex crenata</i> var. <i>crenata</i>	404	0	E
シロモジ	<i>Lindera triloba</i>	351	43	D
モミ	<i>Abies firma</i>	266	11	C
シラキ	<i>Neoshirakia japonica</i>	191	74	D
ヒサカキ	<i>Eurya japonica</i> var. <i>japonica</i>	181	181	E
サカキ	<i>Cleyera japonica</i>	138	43	E
ガマズミ	<i>Viburnum</i> spp.	117	0	D
ソヨゴ	<i>Ilex pedunculosa</i>	74	11	E
シキミ	<i>Illicium anisatum</i>	64	138	E
ネジキ	<i>Lyonia ovalifolia</i>	53	0	D
カシ	<i>Quercus</i> spp.	53	11	E
カエデ	<i>Acer</i> spp.	43	0	D
シデ	<i>Carpinus</i> spp.	32	0	D
リョウブ	<i>Clethra barbinervis</i>	32	0	D
ミズナラ	<i>Quercus crispula</i>	21	0	D
エゴノキ	<i>Styrax japonica</i>	21	0	D
ヒメシャラ	<i>Stewartia monadelphica</i>	21	0	D
コブシ	<i>Magnolia kobus</i>	21	0	D
ウラジロガシ	<i>Quercus salicina</i>	21	21	E
ブナ	<i>Fagus crenata</i>	11	0	D
アオハダ	<i>Ilex macropoda</i>	11	0	D
コハクウンボク	<i>Styrax shiraiana</i>	11	0	D
ナナカマド	<i>Sorbus commixta</i>	11	0	D
マユミ	<i>Euonymus sieboldianus</i>	11	0	D
ヤブムラサキ	<i>Callicarpa mollis</i>	11	0	D
ヤマウルシ	<i>Toxicodendron trichocarpum</i>	11	0	D
カマツカ	<i>Pourthiaea villosa</i> var. <i>villosa</i>	11	21	D
イヌブナ	<i>Fagus japonica</i>	0	11	D
アセビ	<i>Pieris japonica</i> subsp. <i>japonica</i>	0	21	E
不明	Unknown	11	0	
合計		4,277	968	

表3 ベルトトランセクトに出現した樹高2m未満の木本の立木密度およびスズタケの稈密度と生活型  
(C: 針葉樹, E: 常緑広葉樹, D: 落葉広葉樹)

樹種	学名	立木密度 (/ha)		生活型
		1971年	2013年	
イヌツゲ	<i>Ilex crenata</i> var. <i>crenata</i>	19,447	0	E
モミ	<i>Abies firma</i>	13,511	0	C
カエデ	<i>Acer</i> spp.	6,181	0	D
ハイノキ	<i>Symplocos myrtacea</i>	3,968	0	E
シキミ	<i>Illicium anisatum</i>	3,277	213	E
ツガ	<i>Tsuga sieboldii</i>	1,606	0	C
シデ	<i>Carpinus</i> spp.	713	0	D
シロモジ	<i>Lindera triloba</i>	574	0	D
ガマズミ	<i>Viburnum</i> spp.	340	0	D
アセビ	<i>Pieris japonica</i> subsp. <i>japonica</i>	213	53	E
カシ	<i>Quercus</i> spp.	170	0	E
ミズナラ	<i>Quercus crispula</i>	117	0	D
ソヨゴ	<i>Ilex pedunculosa</i>	117	0	E
ヒメシャラ	<i>Stewartia monadelphica</i>	107	0	D
サカキ	<i>Cleyera japonica</i>	96	0	E
ミズメ	<i>Betula grossa</i>	64	0	D
エゴノキ	<i>Styrax japonica</i>	64	0	D
シラキ	<i>Neoshirakia japonica</i>	53	0	D
マツ	<i>Pinus</i> spp.	43	0	C
ツツジ	<i>Rhododendron</i> spp.	43	0	D
タンナサワフタギ	<i>Symplocos coreana</i>	43	0	D
ヤブツバキ	<i>Camellia japonica</i>	32	0	E
リョウブ	<i>Clethra barbinervis</i>	21	0	D
ハゼノキ	<i>Toxicodendron succedaneum</i>	21	0	D
シロダモ	<i>Neolitsea sericea</i>	21	0	E
ネジキ	<i>Lyonia ovalifolia</i>	11	0	D
カマツカ	<i>Pourthiaea villosa</i> var. <i>villosa</i>	11	0	D
ウメモドキ	<i>Rhamnus</i> sp.	11	0	D
シラカシ	<i>Quercus myrsinifolia</i>	11	0	E
ナナカマド	<i>Sorbus commixta</i>	11	0	D
ヤブムラサキ	<i>Callicarpa mollis</i>	11	0	D
不明	Unknown	32	0	
合計		50,936	266	
スズタケ	<i>Sasa borealis</i>	32,415	0	

2013年は樹高30cm以上の木本を対象とした。1971年の対象木の最小樹高は不明。



本も観察されなかった。

### 3.2. サイズ分布

1971年の直径頻度分布は、常緑針葉樹、常緑広葉樹、落葉広葉樹とも小径木が多いL字型を示し、歪度は3.80であった。2013年ではいずれの生活型も小径木が減少し、歪度は2.34に減少した(図1)。

1971年から2013年にかけての木本のサイズ構造の変化を図2に示す。胸高直径5cm以上の木本は、311本のうち173本が死亡し、5本が胸高直径5cm以下になった。樹高2m以上、胸高直径5cm未満の木本は、403本のうち325本が死亡し、28本が胸高直径5cm以上に成長した。樹高2m未満の木本は、4,788本のうち4,759本が死亡し、21本が2m以上胸高直径5cm未満に、6本が胸高直径5cm以上に成長した。また、各サイズクラスへの新規加入本数は、胸高直径5cm以上に10本、樹高2m以上胸高直径5cm未満に15本、樹高2m未満に23本であった。なお、

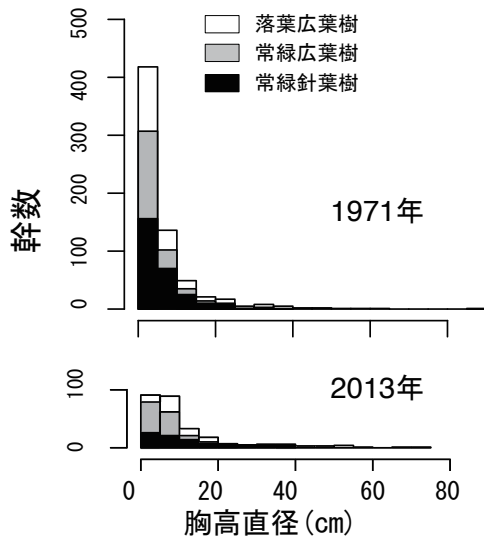


図1 ベルトトランセクトに出現した樹高2m以上の木本の胸高直径頻度分布。

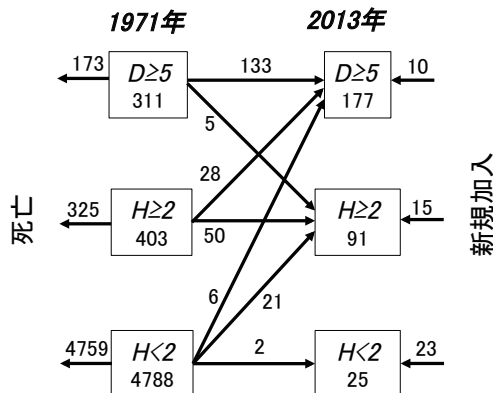


図2 ベルトトランセクトに出現した木本のサイズクラスごと ( $D \geq 5$ : 胸高直径5cm以上,  $H \geq 2$ : 樹高2m以上, 胸高直径5cm未満,  $H < 2$ : 樹高2m未満)の幹数の変化。矢印と添字はサイズクラス間の移行ならびに新規加入, 死亡数を示す。

樹高2m未満の新規加入はシキミとアセビによるものであった。

### 3.3. 直径成長速度と枯死率

樹高2m以上の木本の直径成長速度にはサイズ依存性が見られた(図3)。サイズの大きな個体では、針葉樹が広

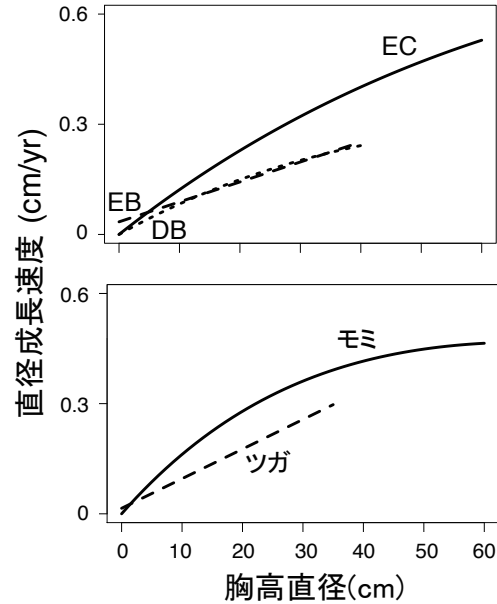


図3 樹高2m以上の木本の直径成長速度のサイズ依存性。EC:常緑針葉樹, EB:常緑広葉樹, DB:落葉広葉樹, モミ, ツガの結果を示す。EC:  $G = 0.013 \text{ DBH} \exp(-\text{DBH} / 154.4)$ , EB:  $G = 0.0054 \text{ DBH} + 0.0343$ , DB:  $G = 0.00921 \text{ DBH} \exp(-\text{DBH}/0.953)$ , モミ:  $G = 0.019 \text{ DBH} \exp(-\text{DBH} / 67.9)$ , ツガ:  $G = 0.00806 \text{ DBH} + 0.015$ 。

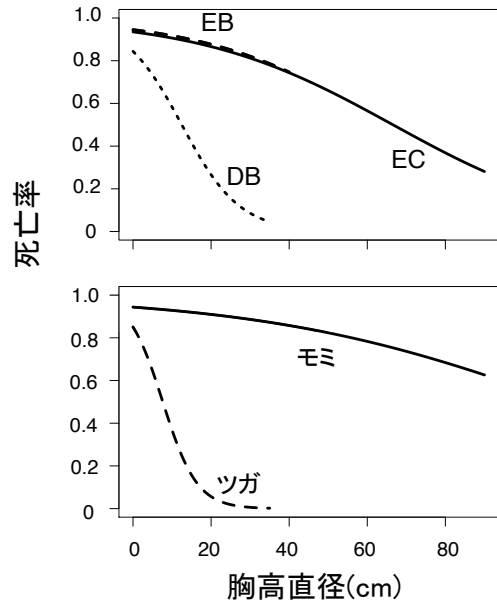


図4 樹高2m以上の木本の死亡率のサイズ依存性。EC:常緑針葉樹, EB:常緑広葉樹, DB:落葉広葉樹, モミ, ツガの結果を示す。EC:  $M = 1 / (1 + \exp(-2.67 + 0.040 \text{ DBH}))$ , EB:  $M = 1 / (1 + \exp(-2.85 + 0.044 \text{ DBH}))$ , DB:  $M = 1 / (1 + \exp(-1.69 + 0.135 \text{ DBH}))$ , モミ:  $M = 1 / (1 + \exp(-2.82 + 0.026 \text{ DBH}))$ , ツガ:  $M = 1 / (1 + \exp(-1.74 + 0.228 \text{ DBH}))$ 。

葉樹よりも直径成長速度が速い傾向があった。モミはサイズに対して直径成長の頭打ちが見られたが、ツガよりも直径成長速度が速かった。ツガは胸高直径40cmを越える大径木はなかったが、直径成長速度と胸高直径は線形の関係を維持した。落葉広葉樹の死亡率は常緑針葉樹、常緑広葉樹よりも低かった(図4)。モミはツガよりも死亡率が高かった。

#### 4. 考察

1971年に林床を被覆していたスズタケは2013年には完全に消失した。これは個体数の増加したシカによる摂食の影響を強く受けた結果と考えられている(猿木ら2004, 長ら2016)。その他の下層植生も同様に、1971年には様々な種の本木が観察されたが、2013年にはシカが摂食しないシキミとアセビ以外は消失した(中島1929)。神奈川県丹沢で行われた調査では、シカの生息密度に伴うエサの嗜好性の変化として、シキミの摂食が増加したという報告がある(古林1977)。本調査地においても、摂食様式の変化などの可能性を継続的に観察していく必要があると考えられる。

シカが葉を直接摂食することが困難な樹高2m以上の木本も、調査期間の42年間で種数、幹数とも大きく減少し、特に胸高直径5cm未満の木本は個体数が20%程度まで減少した。胸高直径5cm未満の木本の死亡要因には、他個体との競争や、強風、冠雪などの攪乱も挙げられるが、シカによる樹皮剥ぎによる影響(Akashi and Nakashizuka 1999; Ando et al. 2003)も考えられる。また、エサ資源量の減少に伴い、枝を折って葉を摂食するという採餌行動(古林1977)が発現することも指摘されている。シキミとアセビを除くと、出現幹数の減少の生活型による明確な違いは見られなかったが、ヒサカキは1971年に観察された17個体全てが2013年にも生存していた。ヒサカキはシカの嗜好性植物とされる(中島1929)が、シカの樹種選択性には地域間変異が存在する(Gill 1992)。ヒサカキは本調査地では摂食されにくかった、もしくは摂食されても枯死にいたらなかったと考えられる。胸高直径5cm以上の成木も、1971年に観察された個体の半数以上が死亡した。とりわけリョウブとイヌツゲの死亡率は大きく、90%以上が死亡した。リョウブはシカに好んで剥皮されることが報告されており(Ando et al. 2003)、イヌツゲは本調査地付近での観察では顕著に食害を受けやすい樹種の一つと見られている。リョウブとイヌツゲの幹数の減少にはシカの影響が大きいと考えられた。その他にも死亡率の高い樹種はあるが、いずれも調査対象の個体数が少ないために検討は困難であった。

胸高直径が5cmよりも大きな常緑針葉樹は、同じサイズの常緑広葉樹や落葉広葉樹よりも直径成長速度が大きかった。この結果はモミ、ツガの針葉樹が優占している理由の一つと考えられるが、この解析には個体間の競争関係が考慮されていないため、調査期間において林冠を優占している針葉樹が広葉樹の成長を抑制している効果も含まれていると考えられる。一方、死亡率は落葉広葉樹が常緑針葉樹や常緑広葉樹よりも低かった。直径成長速度の大きな針葉

樹が優占する林分に落葉広葉樹が共存できる理由の一つと考えられる。直径成長速度が遅く、死亡率も高い常緑広葉樹が、常緑針葉樹および落葉広葉樹と共存するためには、速い更新速度などの要因が働いていたと考えられるが、今後はシキミとアセビが高い更新速度と低い死亡率により優占度を増加させるであろう。

本調査地ではモミの優占度がツガよりも大きかった。モミがツガよりも直径成長速度が速いという結果はこのことと対応していた。一方、死亡率はツガの方が低いため、今後はツガの優占度が増加するかもしれない。しかし、現時点ではシカの影響によりシキミとアセビ以外の新規加入個体が見られないため、さらに長期的にはモミもツガも優占度を下げ、シキミとアセビが優占する林分になる可能性がある。ただし、本報告は小面積での調査結果に基づいており、今後は枯死要因も含めた長期モニタリングデータの集積と解析が待たれる。また、すでにシカの個体数は増加していることから、これまでのプロセスを検討するためには年輪をはじめとする過去の状況が分かるデータの解析が有効であろう。

今回のベルトランセクトの復元には、荒上(1987)による詳細な樹木個体位置図の存在が不可欠であった。しかし近年の森林調査でこのような樹木位置図が作成されることは稀である。多数の森林観測点を長期的に比較可能な形で保持していくためには、その労力を最小化する工夫が必要である。調査地の設置に際しては、今回のような復元に最低限不可欠な情報、つまり調査方法およびプロット形状、起点・終点の位置情報などを、計測データと合わせてメタデータとして記録・保存していくことが、演習林の学術的な意義を高める上で重要となるだろう。

#### 謝辞

本報告は1971年に行われた調査結果に基づいて行われた。当時の調査やその後のデータ管理に携わっていただいた宮崎演習林の職員の皆様にお礼申し上げる。

#### 引用文献

- Agetsuma N (1992) Distribution pattern and age structure of *Abies firma* saplings in a mature mixed forest of *A. firma* and *Fagus japonica*. *Ecol Res* 7: 387-389
- Akashi N, Nakashizuka T (1999) Effects of bark-stripping by Sika deer (*Cervus nippon*) on population dynamics of a mixed forest in Japan. *For Ecol Manage* 113: 75-82
- Ando M, Yokota H, Shibata E (2003) Bark stripping preference of sika deer, *Cervus nippon*, in terms of bark chemical contents. *For Ecol Manage* 177: 323-331
- 荒上和利(1987)九州中部山岳地帯におけるモミ・ツガ天然林の成立過程に関する研究. 九大演報 57: 17-108
- 長慶一郎・榎木勉・鍛冶清弘・山内康平・緒方健人・椎葉康喜(2016)ニホンジカの摂食圧増加にともなうスズタケの動態—九州大学宮崎演習林における2003年と2014年の比較. 九大演報. 97: 7-10



- 榎木勉・久保田勝義・鍛冶清弘・壁村勇二・椎葉康喜・井上幸子・内海泰弘 (2013) 九州大学宮崎演習林の長期森林動態モニタリングプロット. 九大演報 94 : 40-47
- 古林賢恒・丸山直樹 (1977) 丹沢山塊札掛におけるシカの植生. 哺乳動物学雑誌 7 : 55-62
- Gill RMA 1992 A review of damage by mammals in north temperate forests: 1 Deer. *Forestry* 65 : 145-169
- 吉良竜夫・四手井綱英・沼田真・依田恭二 (1976) 日本の植生—世界の植生配置のなかでの位置づけ—. 科学 : 46 : 235-247
- Kubota Y (2006) Spatial pattern and regeneration dynamics in a temperate *Abies-Tsuga* forest in southwestern Japan. *J For Res* 11: 191-201
- 水永博己・石井弘・辻野聡・原口曜江・川畑佳子 (1998) 霧島モミ・ツガ林における種子生産量と稚樹密度の年変動. 鹿大演報 26 : 23-31
- 村田育恵・井上幸子・矢部恒晶・壁村勇二・鍛冶清弘・久保田勝義・馬淵哲也・椎葉康喜・内海泰弘 (2009) 九州大学宮崎演習林におけるニホンジカの生息密度と下層植生の遷移. 九大演報 90 : 13-24
- Murata I, Saruki S, Kubota K, Inoue S, Tashiro N, Enoki T, Utsumi Y, Inoue S (2009a) Effects of sika deer (*Cervus nippon*) and dwarf bamboo (*Sasamorpha borealis*) on seedling emergence and survival in cool-temperate mixed forests in the Kyushu Mountains. *J For Res* 14: 296-301
- 中尾登志雄 (1985) 九州におけるモミ、ツガ林の生態学的研究. 宮大演報 11 : 1-165
- 中島道郎 (1929) 千葉演習林に於ける日本鹿飼育試験報告. 東大演報 8 : 95-114
- 岡野哲郎・荒上和利 (1999) 九州山地のモミ・ツガ天然林における 12 年間の林分構造の変化. 日林誌 81 : 1-9
- 榎木重文・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ケ群落の分布と生育状況 2003 年調査結果. 九大演報 85 : 47-54
- 鈴木英治 (1979) ツガ天然林の更新 I. 樹幹解析によって推定した成熟林分の動態. 日生誌 29 : 375-386
- 鈴木英治 (1980) ツガ天然林の更新 II. 約 260 年前および 50 年前におこった 2 回の更新過程. 日生誌 30 : 333-346
- 鈴木英治 (1981a) ツガ天然林の更新 III. 針葉樹稚樹が少ない林冠ギャップ下の更新とギャップ形成時の一推定法. 日生誌 31 : 307-316
- 鈴木英治 (1981b) ツガ天然林の更新 IV. 久保谷山周辺の温帯針葉樹林植生. 日生誌 31 : 421-434
- 鈴木英治・薄田二郎 (1989) 屋久島瀬切川流域の温帯針葉樹林の齢構成と更新過程. 日生誌 39 : 45-51
- Suzuki E, Tsukahara J (1987) Age structure and regeneration of old growth *Cryptomeria japonica* forests on Yakushima Island. *Bot Mag Tokyo* 100: 223-241
- Takatsuki S (2009) Effects of sika deer on vegetation in Japan: A review. *Biol Conserv* 142: 1922-1929
- 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
- 汰木達朗・荒上和利 (1973) モミ、ツガの天然林に関する研究 (I). 九大演報 47 : 77-124

(2016 年 10 月 7 日受付 : 2017 年 2 月 6 日受理)