

論文

ニホンジカ採食と森林伐採がタニウツギ属2種の種間競争に及ぼす影響

山瀬敬太郎

Keitaro YAMASE

Effect of sika deer (*Cervus nippon*) herbivory and deforestation on interspecific competition of *Weigela* species

要旨：山瀬敬太郎：ニホンジカ採食と森林伐採がタニウツギ属2種の種間競争に及ぼす影響。兵庫農林水産技総セ研報（森林林業）58号：1～6, 2013 兵庫県中部の峰山～砥峰高原地域におけるニホンジカの高密度生息域において、兵庫県レッドデータブック記載種（RDB種）であるニシキウツギの保全方法を明らかにするために、ニホンジカの採食による自然攪乱と伐採による人為攪乱が、競合種タニウツギとの種間競争に及ぼす影響を解析した。その結果、採食圧のない条件下では、ニシキウツギの萌芽本数と萌芽伸長量がタニウツギのそれを上回った。一方、採食圧のある条件下では、タニウツギの萌芽本数と萌芽伸長量が上回り、ニシキウツギの再生に不利な条件下にあり、採食圧を2年間受けた後にその採食圧を排除しても、ニシキウツギの再生には有利に働かなかった。今回の結果から、採食圧のある条件下でニシキウツギを保全するためには、その採食圧を排除するだけでなく、競合種であるタニウツギの除去も必要であることが示唆された。

キーワード：採食、種間競争、タニウツギ属、ニホンジカ、萌芽再生

I はじめに

ニシキウツギは、スイカズラ科タニウツギ属の落葉小高木で、本州中部の太平洋型気候の山地にふつうに生育し、北は宮城県南西部に及んでタニウツギと置き換わり、西は中国山地東部・四国・九州の山地に点々と分布している(1)。このニシキウツギは、兵庫県では、存続基盤が脆弱な種(Cランク)として兵庫県のレッドデータブック種(RDB種)(2)に指定されており、その他の都道府県でも、要注目種(宮城県)、地域個体群(新潟県)、準絶滅危惧種(岡山県、鹿児島県)、絶滅危惧II類(熊本県)として記載されている種である。

兵庫県中部の雪彦峰山県立自然公園内に位置する神河町の峰山～砥峰高原地域は、ニシキウツギの生育地の一つであり、同属のタニウツギと接して生育している。これらタニウツギ属2種の生育環境は類似しており、ニシキウツギは山地の崩壊地などに多く、タニウツギは大木が生育できないような崩れた谷筋や伐採跡地に生育しており(3)、いずれも光資源が良好な林縁環境を好んでいる。このことから、ニシキウツギとタニウツギの2種は、種間競争の関係にあるものと考えられる。

ところで、この地域は1965年以降にスギやヒノキの植林がなされているが、近年の林業活動の低迷に伴い、

植林後に必要な枝打ちや間伐等の管理作業は十分に行われていない。かつてタニウツギ属2種は、自然条件下で発生する荒廃地と、薪炭利用や植林時に生じる伐採地を生育地として利用していたと思われるが、これらの攪乱が極端に減少していることから、タニウツギ属2種の生育に適した林縁環境は減少しているものと考えられる。

また、この地域は古くから兵庫県内におけるニホンジカの生息の中心地とされ、1982年にはすでにヒノキ壮齡林の樹皮摂食害が確認されており(4)、ニホンジカの生息密度の高い状態が長期にわたって続いている(5, 6)。ニホンジカの個体数増加は、全国各地で農林業被害を引き起こしている(7)だけでなく、森林の更新(8)、植物群落(9)、希少植物の生育(10, 11)、種多様性(12)やススキとシバの種間競争(13)にも影響を及ぼしていることが報告されており、ニホンジカの採食が、タニウツギ属2種の種間競争にも影響を及ぼしている可能性がある。

そこで本研究では、まず峰山～砥峰高原地域におけるタニウツギ属2種の種間競争の現状を分析した。次に、ニホンジカの採食圧の有無によるタニウツギ属2種の萌芽再生の特性を比較し、さらに、一定期間ニホンジカの採食条件下に晒した後その採食圧を排除し、萌芽お

よび実生由来による再生状況を解析した。以上の考察を踏まえて、RDB種であるニシキウツギの保全方法の検討を行った。

II 調査地

調査地は、兵庫県神戸市の峰山～砥峰高原地域に開設された林道峰山太田池線沿いである（北緯 35 度 7 分、東経 134 度 41 分）。平成 2 年度（1990 年）の林道開設時に造成された盛り土面で、斜面下方はスギ植林地に接する場所である。準裏日本気候区に位置しており、海拔 900m 前後で斜面方位は西向き、傾斜 20° で、母材は安山岩、年平均気温は 9.7°C、年間降水量は 2,100 mm、冬期の積雪量は最大 100 cm 前後であり、調査地周辺はスギ植林地のほか、クリーミズナラ群集が分布している。

調査地を含む 5km メッシュの出猟 1 人 1 日当たりのニホンジカ目撃効率（2008 年）は 2.0 頭以上 3.0 頭未満であり（6）、調査地およびその周辺では、ニホンジカの糞やリョウブなどの樹皮剥ぎが多数確認されている。ニホンジカの目撃効率が 2.0 頭/人・日を超えると、森林の下層植生の衰退は顕在化することが指摘されており（14）、本調査地においてもニホンジカの目撃効率が高いことから、植生および植物個体群に与える影響が大きい地域であると考えられる。

III 調査方法

1. 自然条件下での生育状況

本調査地におけるニシキウツギとタニウツギの自然条件下での生育状況を把握するために、これらタニウツギ属 2 種が優占する場所に 5×5 m² の試験区を 4 区設定し、2003 年 10 月に試験区内に出現した樹高 1.3m 以上の樹木種を対象に、その種名、樹高および胸高直径を測定した。

2. 種子重と発芽率

2005 年 11 月に、試験区内およびその周辺に生育するニシキウツギとタニウツギの種子を、異なる 10 個体（計 20 個体）から採取し、100 粒当たりの種子重を測定した。また、兵庫県立農林水産技術総合センター森林林業技術センター（兵庫県宍粟市山崎町、北緯 35 度 20 分、東経 134 度 33 分）のガラス室内で寒冷紗を用い、相対光量子束密度（RPPFD）を 0.7%（以下、1% 区）、4.8%（5% 区）、11.6%（12% 区）、29.2%（29% 区）、60.4%（60% 区）の 5 段階に調整した。毎日の灌水条件下で、種子 100 粒当たり（10 回反復）の発芽率を調査した。後述す

る既報のデータと比較するために、相対照度（RI）を同時に測定し、 $RI = 1.001 \times RPPFD$ ($r = 0.978$) の関係式を得た。なお、光量子束密度の測定は光量子計（藤原製作所製 QMSS 型）を、相対照度はデジタル照度計（ミノルタ T-1H）を使用した。

3. ニホンジカ採食下での萌芽再生特性

5×5 m² の 4 試験区において、2003 年 12 月に、すべての植物種を伐採した。次に、ニホンジカ採食の有無による萌芽再生の特性を比較するために、4 試験区のうち 2 試験区については、2003 年 12 月から 2007 年 11 月までの 4 年の間、鹿排除柵（ステンレス入りポリエチレン製ネット、高さ 1.8m、網目 150mm）を設置してニホンジカの採食圧を排除した区（以下、全期排除区）とした。また、残りの 2 試験区については、2003 年 12 月から 2006 年 4 月までの 2 年 5 カ月の間はニホンジカの採食を受ける条件に晒した区（採食区）とし、2006 年 4 月 30 日に鹿排除柵を設置した後、2007 年 11 月までの 1 年 7 カ月の間はニホンジカの採食圧を排除した区（後期排除区）とした。各試験区に位置するニシキウツギとタニウツギの伐採個体ごとに、2004 年から 2007 年までの毎年 11 月に萌芽本数および萌芽伸長量を測定した。また、後期排除区において、2006 年から 2007 年までの毎年 7 月と 11 月に実生個体数および樹高成長量を測定した。さらに、タニウツギ属 2 種の樹齢を把握するために、伐採直後の 2003 年 12 月にすべての伐根の年輪を数えた。

IV 結果

1. 自然条件下での個体サイズと樹齢分布

林道開設から 13 年経過後に成立していたタニウツギ属 2 種の優占林分で毎木調査（樹高 1.3m 以上）を行った結果、ニシキウツギの立木密度は 29 個体/100 m²、平均樹高は 3.5m、平均胸高直径は 2.6 cm、タニウツギは 41 個体/100 m²、2.7m、1.7 cm、スギやカナクギノキ、クロモジ、ノリウツギ、タラノキ、エゴノキのその他樹種は 43 個体/100 m²、3.5m、2.7 cm であった（図 1）。立木密度は、タニウツギの方がニシキウツギよりも多かったものの、樹高と胸高直径は、ニシキウツギがタニウツギよりも有意に大きかった（student の t 検定、ともに $P < 0.01$ ）。樹齢分布（毎木調査の対象（樹高 1.3m 以上）とならなかった 4 個体（いずれもタニウツギ）を含む）は、ニシキウツギの最多樹齢が 8 年、最低樹齢 5 年、最高樹齢 12 年であったのに対し、タニウツギの最多樹齢は 6 年、最低樹齢 1 年、最高樹齢 10 年で、ニシキウツギがタニウツギよりも高齢の傾向がみられ

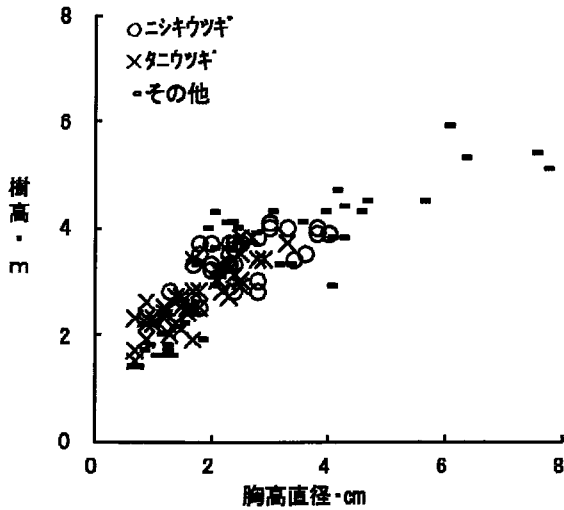


図1 タニウツギ属2種の胸高直径と樹高との関係

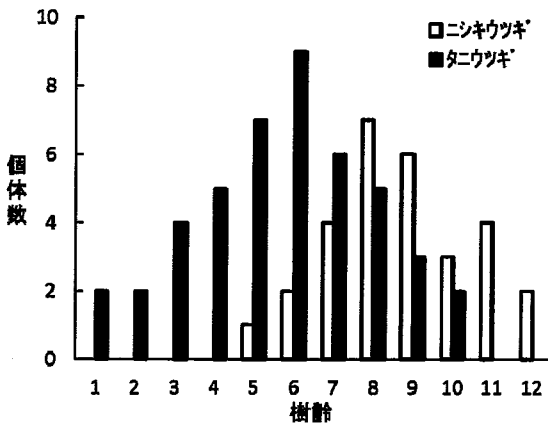


図2 タニウツギ属2種の樹齢分布

た(図2)。

2. 種子重と発芽特性

種子重(1粒当たり)は、ニシキウツギが0.135 mg、タニウツギが0.159 mgであり、ニシキウツギの種子が有意に軽量であった(studentのt検定、 $P < 0.001$) (図3)。

また、ニシキウツギ、タニウツギとも、RPPFDが高い場合には発芽率は低く、RPPFDが低い場合には発芽率は高かった。また、RPPFDが1%の場合に、ニシキウツギの発芽率がタニウツギよりも有意に低かった(studentのt検定、 $P < 0.05$) (図4)。

3. ニホンジカ採食の有無による萌芽再生特性の比較

全期排除区の萌芽本数(1個体あたり)は、伐採1年後(2004年11月)でニシキウツギの平均が21.8本、タニウツギが10.1本、2年後(2005年11月)で10.8本、4.6本、3年後(2006年11月)で8.1本、3.2本、4年後(2007年11月)で5.6本、2.3本であり(図5)、

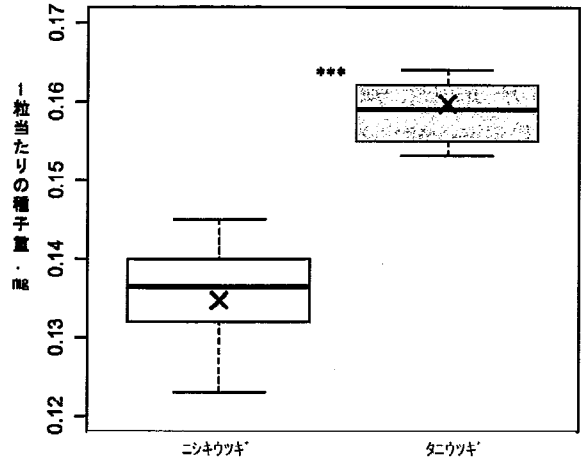


図3 タニウツギ属2種の種子重

×印は平均値、太線は中央値、箱は25-75%点、ひげの両端は箱の長さの1.5倍以内にある最小(大)値を示す。以下同様。

(***: $P < 0.001$, Studentのt検定)

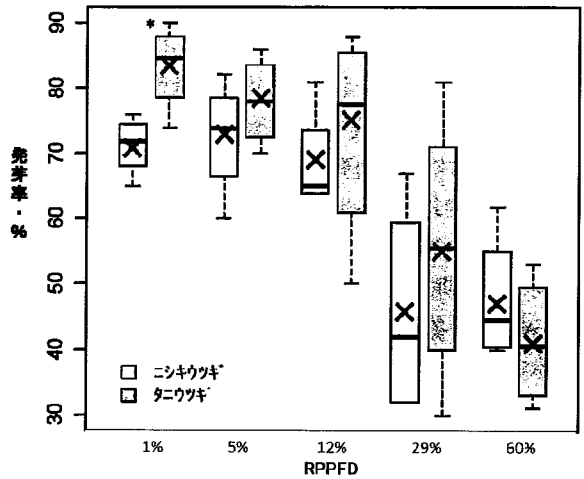


図4 異なる光環境下でのタニウツギ属2種の発芽率

(*: $P < 0.05$, Studentのt検定)

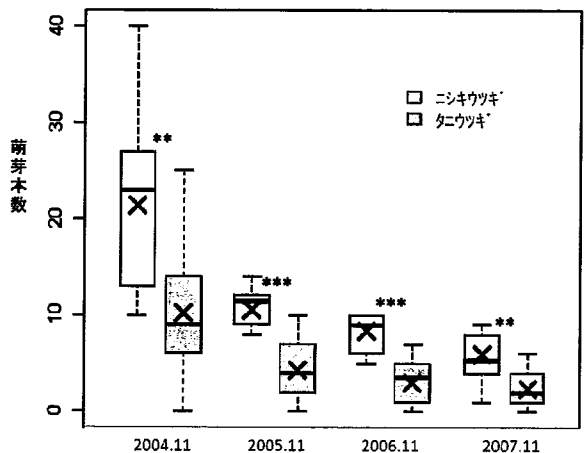


図5 シカ採食圧を排除した条件下での萌芽本数の変化

(***: $P < 0.001$, **: $P < 0.01$, Studentのt検定)

いずれの調査時期とも、ニシキウツギがタニウツギよりも有意に多かった (student の t 検定、 $P < 0.001$ あるいは $P < 0.01$)。萌芽伸長量も、伐採 1 年後 (2004 年 11 月) でニシキウツギの平均が 84.3 cm、タニウツギが 55.0 cm、2 年後 (2005 年 11 月) で 150.0 cm、113.7 cm、3 年後 (2006 年 11 月) で 186.6 cm、142.1 cm、4 年後 (2007 年 11 月) で 224.5 cm、168.3 cm であり (図 6)、いずれの調査時期とも、ニシキウツギがタニウツギよりも有意に大きかった (student の t 検定、 $P < 0.001$ あるいは $P < 0.01$)。

一方、採食区では、萌芽本数は、いずれの調査時期 (2004 年 11 月と 2005 年 11 月) ともタニウツギがニシキウツギよりも有意に多かった (Mann-Whitney の U 検定、 $P < 0.001$ あるいは $P < 0.05$) (図 7)。萌芽伸長量も、伐採 2 年後 (2005 年 11 月) でタニウツギがニシキウツギよりも有意に大きかった (Mann-Whitney の U 検定、 $P < 0.05$) (図 8)。

4. 採食圧排除後の萌芽および実生による再生特性

後期排除区における排除 1 年 7 カ月後 (2007 年 11 月) の萌芽本数は、ニシキウツギとタニウツギの間で有意の差はみられず (Mann-Whitney の U 検定、 $P = 0.56$) (図 7)、萌芽伸長量も、両種の間で有意の差はみられなかった (Mann-Whitney の U 検定、 $P = 0.23$) (図 8)。

また、全期排除区での実生再生の特性をみると、排除 2 年後以降 (2005 年 11 月から 2007 年 11 月) の実生個体数は、ニシキウツギがタニウツギよりも有意に多かったが (student の t 検定、 $P < 0.05$) (図 9)、実生の樹高成長量は、ニシキウツギとタニウツギの間で有意の差はみられなかった (student の t 検定、 $P = 0.16$) (図 10)。

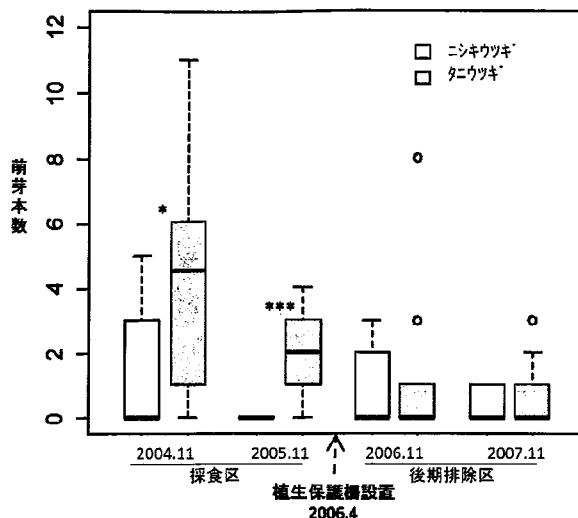


図 7 鹿排除柵設置前後の萌芽本数の変化

ひげより外側の値は外れ値を示す。以下同様。

(***: $P < 0.001$, *: $P < 0.05$, Mann-Whitney の U 検定)

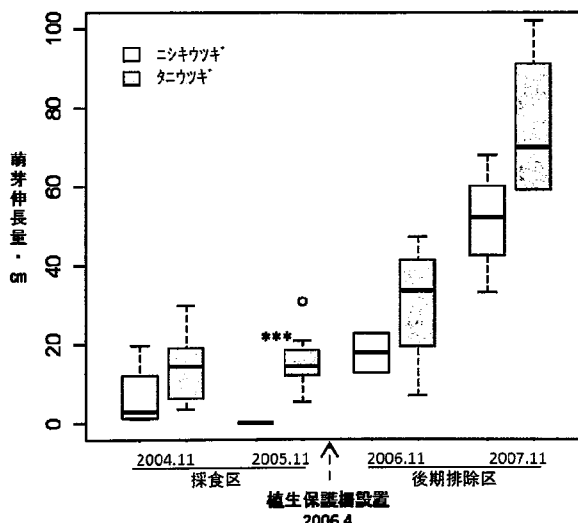


図 8 鹿排除柵設置前後の萌芽伸長量の変化 (***) : $P < 0.001$, Mann-Whitney の U 検定)

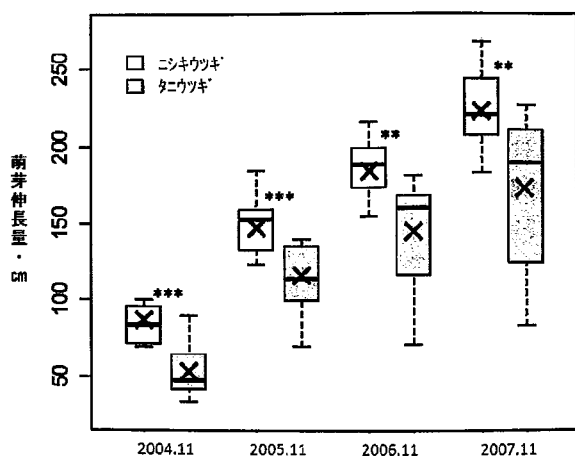


図 6 シカ採食圧を排除した条件下での萌芽伸長量の変化 (***) : $P < 0.001$, **: $P < 0.01$, Student の t 検定)

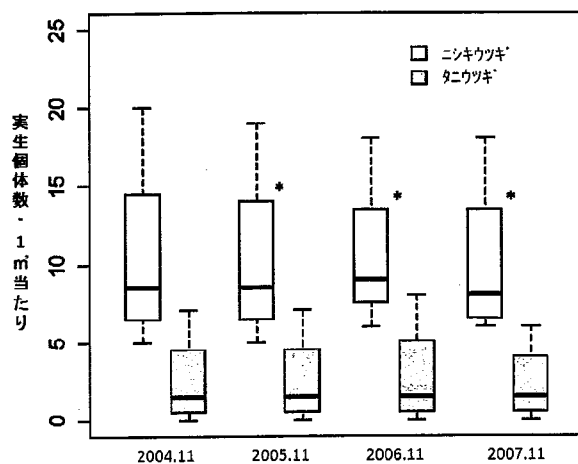


図 9 シカ採食圧を排除した条件下での実生個体数の変化 (*: $P < 0.05$, Mann-Whitney の U 検定)

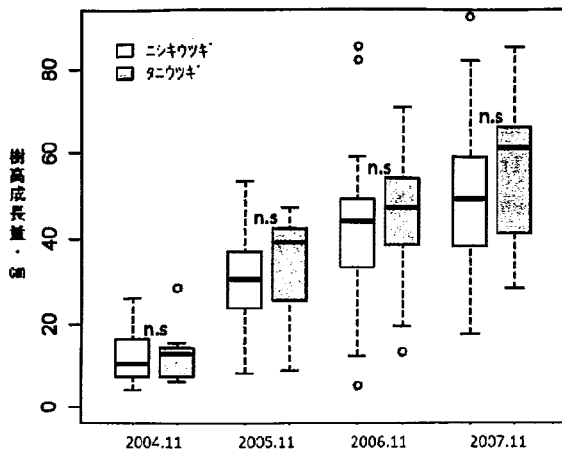


図 10 シカ採食圧を排除した条件下での実生の樹高成長量の変化 (n. s. : $P > 0.05$, Student の t 検定)

V 考察

1. 自然条件下でのタニウツギ属 2 種の種間競争

タニウツギ属 2 種の個体サイズ(樹高、胸高直径)は、ニシキウツギの方がタニウツギよりも大きかった(図 1)。樹齢分布も、ニシキウツギがタニウツギよりも大きく、ニシキウツギの最高樹齢は 12 年であり(図 2)、林道開設後の経過年数(13 年)ともほぼ一致していた。ニシキウツギの樹齢が大きかったのは、この種子がタニウツギよりも有意に軽いことから(図 3)、新たに創出された発芽に好適な場所(セーフサイト)に、風散布によって素早く到達することができ、ニシキウツギの発芽と定着により有利に働いたためと考えられる。

一方、立木密度は、タニウツギの方がニシキウツギよりも高かった。新たなセーフサイトに多くの植物が定着し成長してくると、林冠は閉鎖し森林内の林床は暗くなる。林冠が閉鎖した林床近くの相対照度は 2~3% (15) であり、林内の光環境が低下した条件下では、タニウツギの発芽率がニシキウツギよりも有意に高い現象(RPPFD = 1%、図 4) がみられた。これらのことから、林床の光環境が低下した条件下でも、タニウツギは発芽に有利であるため、その個体数を増加させたものと考えられる。以前であれば、これら 2 種は、森林伐採や林道開設などの人為攪乱によって創出された林縁環境を、生育に好適な場所として利用していたのであろう。しかし、近年は、林業活動の低迷によってこうした人為攪乱は減少しており、林床の光環境が低下した条件下では、ニシキウツギよりもタニウツギの実生の発芽と定着に有利に働くようになってきているものと推察される。

2. ニホンジカの採食がタニウツギ属 2 種の種間競争に及ぼす影響

ニホンジカの採食圧を排除した条件下において、伐採後の萌芽再生の特性は、ニシキウツギがタニウツギよりも伐採後の萌芽本数が多く(図 5)、萌芽伸長量も大きかった(図 6)。このことは、ニホンジカの採食圧がない条件下で、地上部のみを損失するといった適度な攪乱が起こると、萌芽による再生が促進され、特にニシキウツギの萌芽再生に有利に働くことを示している。

しかし、ニホンジカの採食圧がある条件下において、伐採後の萌芽再生の特性は、タニウツギがニシキウツギよりも伐採後の萌芽本数が多く(図 7)、萌芽伸長量も大きく(図 8)、ニホンジカの採食圧の有無によって、ニシキウツギとタニウツギの地上部の補償生長は、その優劣が逆転する結果となった。以上の結果は、ニホンジカの採食圧がある条件下では、適度な攪乱が起こったとしても、ニシキウツギの萌芽再生には有利に働かず、タニウツギの萌芽再生に有利に働く可能性が高いことを示している。

3. ニホンジカ採食圧の排除に伴う種間競争の変化

伐採後 2 年間はニホンジカの採食圧を受ける条件に晒し、その後採食圧を排除した条件下での萌芽再生の特性は、萌芽本数(図 7) および萌芽伸長量(図 8)とも、ニシキウツギとタニウツギで差はみられなかった。また、採食圧を排除した条件下での実生発芽の特性は、周辺にはタニウツギ母樹の方が多かったものの、実生個体数はニシキウツギがタニウツギよりも多かった(図 9)。一方、樹高成長量に差はみられなかった(図 10)。鹿排除柵の設置が遅れると長期間にわたってニホンジカの採食圧を受け、回復しにくい植物種があることが指摘されている(16)。今回の結果から、ニホンジカの採食圧を一定期間受けたニシキウツギは、その後採食圧を排除したとしても、タニウツギと比較して萌芽再生力が高くなる傾向はみられなかった。また、これらタニウツギ属 2 種の種子がほぼ同時に発芽、定着した場合には、その樹高成長量がほぼ等しいことから、伐採直後から採食圧を排除した場合と比較して、ニシキウツギには有利に働かないことがわかった。

4. 峰山~砥峰高原地域における RDB 種ニシキウツギの保全方法

峰山~砥峰高原地域において、タニウツギ属 2 種の種間競争の優劣は、近年のニホンジカ採食圧の増加と、新たなセーフサイトの創出や萌芽再生を促進する適度な攪乱の減少によって、RDB 種であるニシキウツギの生育

にとっては、必ずしも有利に働いていないことが明らかとなった。今回の調査結果から、ニシキウツギが生き残るための戦略は、①いち早く新たなセーフサイトに到達し、実生更新する、②伐採などの人為攪乱にいち早く反応し、萌芽再生する、ことであると結論づけた。これらのことから、兵庫県のRDB種であるニシキウツギを峰山～低峰高原地域で保全するためには、ニホンジカの採食圧を排除した条件下で、新たなセーフサイトを創出し、また、適度に地上部の伐採を行う必要がある。さらに、すでにタノウツギと競合している生育地においては、タノウツギの選択的刈り取りによる管理が必要と考えられる。

ところで、大台ヶ原の研究では、ニホンジカを排除しても予測どおりに植生が回復しなかった事例が報告されている(17)。ここで取り上げたタノウツギ属2種の種間競争についても、採食圧の評価やタノウツギ属2種以外の植物の個体群動態など不確実な要因を伴っており、今回提案した管理効果の正確な予測は困難である。そこで、管理後のモニタリングを継続しながら定期的に評価を行い、当初の手法を修正していく順応的管理が必要であろう。

引用文献

- (1) 佐竹義輔・原寛・亙理俊次・富成忠夫 (1989) 日本の野生植物木本Ⅱ. 平凡社, 東京.
- (2) 兵庫県 (2010a) 兵庫の貴重な自然-兵庫県版レッドデータブック-(植物・植物群落). 財団法人ひょうご環境創造協会, 兵庫.
- (3) 奥田重俊(編) (1997) 生育環境別日本野生植物館. 小学館, 東京.
- (4) 尾崎真也 (2004) 兵庫県におけるニホンジカによるスギ壮齢林の樹皮摂食害の実態. 森林応用研究 13:69-74.
- (5) 藤木大介・鈴木牧・後藤成子・横山真弓・坂田宏志 (2006) ニホンジカ (*Cervus nippon*) の採食下にある旧薪炭林の樹木群集の構造について. 保全生態学研究 11:21-34.
- (6) 兵庫県 (2010b) 第3期シカ保護管理計画(第2次変更). 兵庫.
- (7) 三浦慎悟 (1999) 野生動物の生態と農林業被害. 全国林業改良普及協会, 東京.
- (8) Ito H and 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.
- (9) 高槻成紀 (1989) 植物および群落に及ぼすシカの影響. 日生態会誌 39: 67-80.
- (10) 長谷川順一 (2000) ニホンジカの食害による日光白根山の植生の変化. 植物地理・分類 48:47-57.
- (11) 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: 11-18.
- (12) 石田弘明・黒田有寿茂・橋本佳延・澤田佳宏・江間薫・服部保 (2010) ニホンジカが暖温帯夏緑二次林の種多様性と種組成に与える影響. 保全生態学研究15:219-229.
- (13) 高槻成紀 (2006) シカの好きな植物. (高槻成紀著) シカの生態誌. pp295-323. 東京大学出版会, 東京.
- (14) Kishimoto Y, Fujiki D, Sakata H (2010) Management approach using simple indices of deer density and status of understory vegetation for conserving deciduous hardwood forests on a regional scale. Journal of Forest Research15:265-273.
- (15) 山瀬敬太郎 (2000) 異なる伐採強度下での出現植物の生育環境区分と種子散布様式. 日本緑化工誌 25: 547-550.
- (16) 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.
- (17) 日野輝明・古澤仁美・伊東宏樹・上田明良・高畑義啓・伊藤雅道 (2003) 大台ヶ原における生物間相互作用にもとづく森林生態系管理. 保全生態学研究8:145-158.