

フィールドシンポジウム：大台ヶ原の森は蘇るのかー長期モニタリングから森とシカの生態系保全を考える

大台ヶ原ブナ林の変化を読み解く

森林総合研究所

中 静 透

Forest dynamics during 35 years in Odaigahara, particularly in terms of interactions among canopy trees, tree seedlings, dwarf bamboos and deer. Tohru Nakashizuka* (*Forestry and Forest Products Research Institute*)

キーワード：シカ，長期変化，ブナ－ウラジロモミ林，防鹿柵，ササ類

はじめに

樹木は人間よりも長い寿命を持つ場合が多い。したがって、樹木の成長や森林全体の動きは緩やかな変化となり、大きな変化傾向を短期間でとらえるのは研究者にとっても難しい。加えて、長い時間のなかで稀に起こる出来事がその後の樹木や森林に大きな影響を及ぼす場合がある。ある年にたまたま起こったことの影響が100年後、200年後の森林の姿を左右することもあるだろう。その出来事（エピソード・イベント）を知らずに現在の姿だけを見ても、変化を引き起こしたメカニズムには迫れない。

大台ヶ原のブナ－ウラジロモミ林の動態に関する研究は、もともとそうした意図も含んで研究を開始した。1981年、当時大学院博士課程の1年目であった私は、指導教員であった吉良竜夫先生の助言で、それまで東北や信州でやっていたブナ林の研究を、大台ヶ原でも行うことになった。当時は、林冠ギャップや自然かく乱と森林の更新の研究が盛んになってきたところで、私もブナ林を対象として、倒木や枯死木によってつくられる林冠ギャップの時空間的ばらつきや、かく乱後の稚

樹の成長、更新に影響するササ類のなどの解析を手法として、森林の更新動態を研究していた（Nakashizuka, 1987, 1988）。

当初の興味は、広葉樹のブナと針葉樹のウラジロモミの更新や動態にどのような差があるのか、またそれにかかわる要因は何かという点であった。そのため、両種のサイズごとの死亡率、実生の生残、繁殖開始サイズといったデモグラフィの差とそれにかかわる要因（自然かく乱、ササ類など）を比較できるように調査を計画した。学位論文には、主として森林構造の解析が使われているが、学位取得後も、個体をマークして再測したデータを使って、ブナとウラジロモミのデモグラフィの違いを明らかにしている（Nakashizuka, 1991）。

1985年に職を得たり、その後職場が変わったりしたが、長い時間の変化を見ることが重要と考えていたので、以降5年ごとに筑波から、あるいは京都から、あるいは仙台から大台ヶ原に通い、再測を続けてきた。そのうち、1991年ころから樹木の樹皮剥ぎやササ類の被害など、ニホンジカ（以下、シカと表記）の影響が目立つようになり、森林の様相が一変する。そして、森林生態系の衰

退を懸念した環境省が防鹿柵を設置すると、また別の変化が起こった。この35年間（1981年ー2016年）の変化をみると、シカと林冠木、稚樹、ササ類の4者の相互作用によって、森林のダイナミクスが大きな影響を受けたことがわかる。この論文では、その概要を述べてみたい。

3つの調査地

1981年に大台ヶ原で研究を開始するにあたり、主として西大台のブナーウラジロモミ林を一通り歩いて、そのバリエーションを把握することにした（表1）。1981年当時の標高の低い場所では、林冠木にブナが多く、ウラジロモミは比較的少ない森林が多く、スズタケが林床に優先する森林が多かった。すこし標高が高くなると、ウラジロモミの割合がやや高くなり、ミヤコザサ（イトザサと呼ばれることもあるが、ここではミヤコザサで統一）の優占する森林が多くなる。この2つを主要なブナーウラジロモミ林のタイプとみなし、それぞれにベルト状のプロットを作っている（前者がBelt-1、後者がBelt-3）。もう一つ、七つ池と呼ばれる場所に、ササ類のほとんどない森林があった（Belt-2）。当時の私は、ササ類と樹木の相互作用

表1. 調査地の概要.

	Belt-1	Belt-2	Belt-3
標高 (m)	1450	1530	1600
プロット面積 (ha)	0.2	0.2	0.2
初期密度			
ブナ (ha ⁻¹)	140	155	165
ウラジロモミ (ha ⁻¹)	340	515	345
森林全体 (ha ⁻¹)	1090	1135	765
胸高断面積合計			
ブナ (m ² ha ⁻¹)	26.4	29.8	15.7
ウラジロモミ (m ² ha ⁻¹)	8.2	9.1	15.6
森林全体 (m ² ha ⁻¹)	48.4	52.0	38.5
林床タイプ	スズタケ	ササ類ほとんどなし	ミヤコザサ
プロット設定年	1981	1982	1982
シカ排除柵設定年	2003	2004	2005
シカ排除柵面積 (ha)	5.62	4.00	1.02

用が重要と考えていたので、この3つのタイプの森林に調査地を設けることにした。

なお、大台ヶ原においては1955年にミヤコザサが一斉に開花・枯死したことが知られているが、具体的な場所や規模は不明である。また、この年には台風によって、とくに針葉樹林が大きな被害を受けたこともわかっている。スズタケの開花や枯死については特に報告はない。

Belt-1は1981年、Belts-2, 3は1982年に幅10m、長さ200mで設置し（Belt-1のみは最初400m長で設置したが後年200mとした）、樹高2m以上の樹木すべてを個体識別し、その後1986年、1991年、1996年、2001年とほぼ5年ごとに再測してきた。また、林床植生の調査として、ベルト内の各5m×5m枠の中心に1m×1mの小枠を置き、その中に生育するササ類の高さ、出現した植物の種名を記録した。1981年（Belts-2, 3は1982年）、2006年（防鹿柵設置直後）、2011年には各樹木種の高さ（枠内で最大のもの）を記録した。

1990年代の前半までは初期の状態から大きな変化がなかった。1990年代後半になって、シカの影響が顕著になり、2000年代前半に環境省が防鹿柵を設置する。私のプロットはすべて、この防鹿柵の内側になって、シカの影響が排除された。なお、黒崎（2009）の区画法によるセンサスでは、大台ヶ原におけるシカ生息密度は、1982年には22頭/km²であったが、1990年代には30頭/km²に増加した。その後、個体数コントロールもあり、2005年には14.4頭/km²に減少したと推定されている。

林床植生の変化

1981年から2016年の間で、目に見えて変化の大きかったのは、ササ類をはじめとする林床植

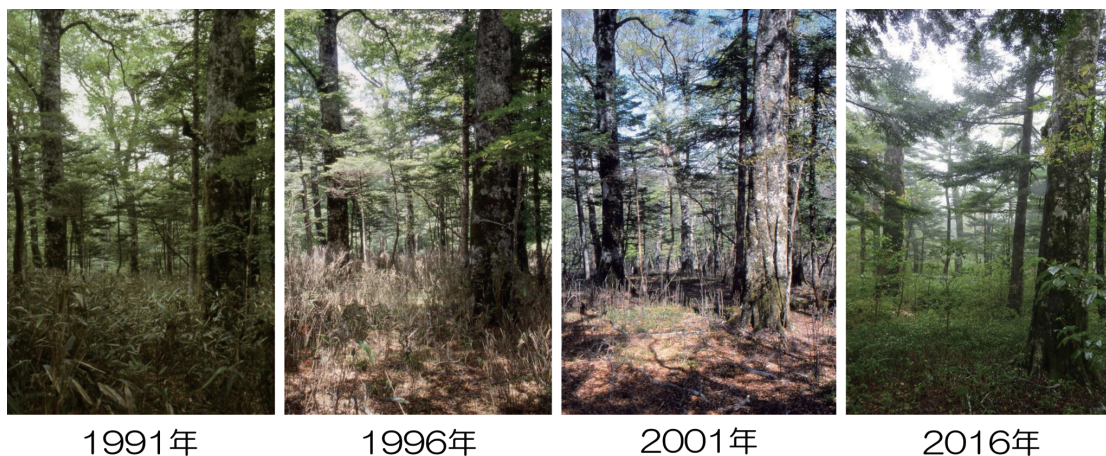


図 1. Belt-1 の森林変化. 1991 年ころまでは、林床にスズタケが繁茂していたが、その後シカの食害により大きく衰退し、2003 年に防鹿柵が設置されると、さまざまな植物が回復してきた。ただし、スズタケの回復は遅い。



図 2. Belt-2（七つ池）の森林変化. 当初からササ類や林床植生の少ない森林であったが、シカの食害でさらに植生は衰退した。2004 年に防鹿柵が設置されると、ミヤコザサを含む林床植生が急速に増加した。

物や樹木の実生・稚樹であった。Belt-1 では 1991 年まではスズタケの繁茂する状態で、林内を歩くのも一苦労であったが、その後シカの食害により衰退がはじまり、2001 年にはスズタケがほとんどなくなってしまう。その後、2003 年に防鹿柵が設置されると、植生が再生する（図 1）。その中には樹木の稚樹や実生もあるが、スズタケの再生はあまり速くない。一方、Belt-2 では、最初ほ

とんど林床植生がなかった状態で、防鹿柵が設置される 2004 年前後にはさらに植生が薄くなる。しかし、防鹿柵設置後にはササ類や林床植生が急速に復活している（図 2）。当初からミヤコザサの林床だった Belt-3 では、シカの個体数が増加するとミヤコザサはやや衰退したが、その程度は大きくなく、防鹿柵が 2005 年に設置されると顕著に回復した（図 3）。

以上の結果は数値的にも顕著であり、当初平均植物高で 160cm 程度あった Belt-1 のスズタケは、シカの食害により 20 – 30cm 程度にまで衰退し、防鹿柵設置後 10 年経過しても 50cm 程度にしか回復していない（図 4）。一方、Belt-3 では、当初



図 3. Belt-3 の植生。最初からミヤコザサが一面に優先する森林であった。シカの食害でササの高さは減少したものの植被は保たれ、2005 年に防鹿柵が設置されると、ミヤコザサの高さは 1980 年代よりも高くなった。

60cm 程度だったミヤコザサの植物高がシカの食害によって衰退するが、それでも高さ 40cm 程度と少し低くなっただけで、スズタケほどの大きなダメージは受けていない。また、防鹿柵が設置されて 10 年経過すると、むしろ当初より高い高さ 70cm 程度まで茂るようになった。当初、ササ類の被覆が薄かった（植物高 20cm 程度）Belt-2 では、シカの食害でさらに衰退するが、防鹿柵の設置によりミヤコザサは急速に高さを増加させ、もともとミヤコザサのあった Belt-3 とほぼ同じ 70cm に近い高さになっている。つまり、Belt-2 で最初から林床植生がなかった理由は、土壌条件などではなく、シカの食害が効いていた可能性が示唆される。

樹木個体群の変化

上のように、Belt-2 の動態には当初からシカの影響が考えられるが、この点はまだ推測にすぎない。樹木個体群の長期変化を見るため、ここから

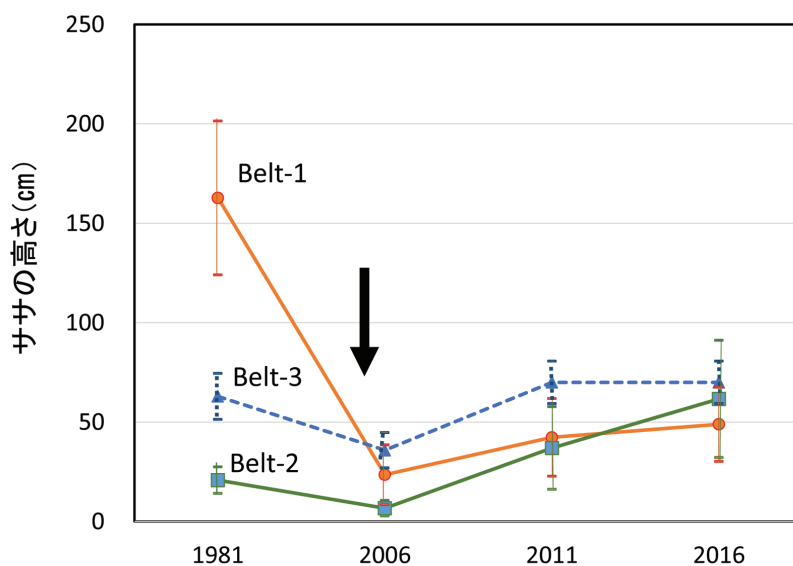


図 4. ササ類の高さの変化。平均値と標準偏差で示す。Belt-1 はスズタケ、Belts-2, 3 はミヤコザサ。Belt-2 では、最初ササの高さは小さく植被も少なかったが、防鹿柵設置約 10 年後で、Belt-3 とほぼ同様の高さに増加した。スズタケの回復は遅い。

は変化の要因がわかりやすい、Belt-1 と Belt-3 の対比で話を進める。

胸高断面積（BA）で見ると、Belt-1 では 35 年間で若干減少しているものの、大きな変化はない。一方、Belt-3 では、BA が顕著に減少していて、その減少は主としてウラジロモミの減少によるものであることがわかる（図 5）。変化を森林全体の樹木個体数で見ると、Belt-1 では 2000 年ころまで樹木個体数が減少し、防鹿柵が設置された年（矢印）以降は、急速に個体数が増加している。減少期にはウラジロモミの個体数減少がブナより大きい。ただ、森林全体の変化はこの 2 種より

りは他の樹種の減少が大きく効いている。一方、Belt-3 では、同じように 2000 年ころまで大きく個体数が減少するが、その後の急速な回復はない。この場合には、ウラジロモミの減少が森林全体にもかなり効いている。ウラジロモミは、かなり大径の個体でも樹皮剥ぎによって枯死する場合があった。そのため、Belt-2 の林内は少しずつ明るくなった。なお、個体数の減少に対して BA の減少が緩やかに見えるのは、比較的小径の樹木が食害などを受けやすいためである。

個体数の変化を新規加入と死亡に分割して見ると現象はもっと明確である。Belt-1 でも Belt-3 で

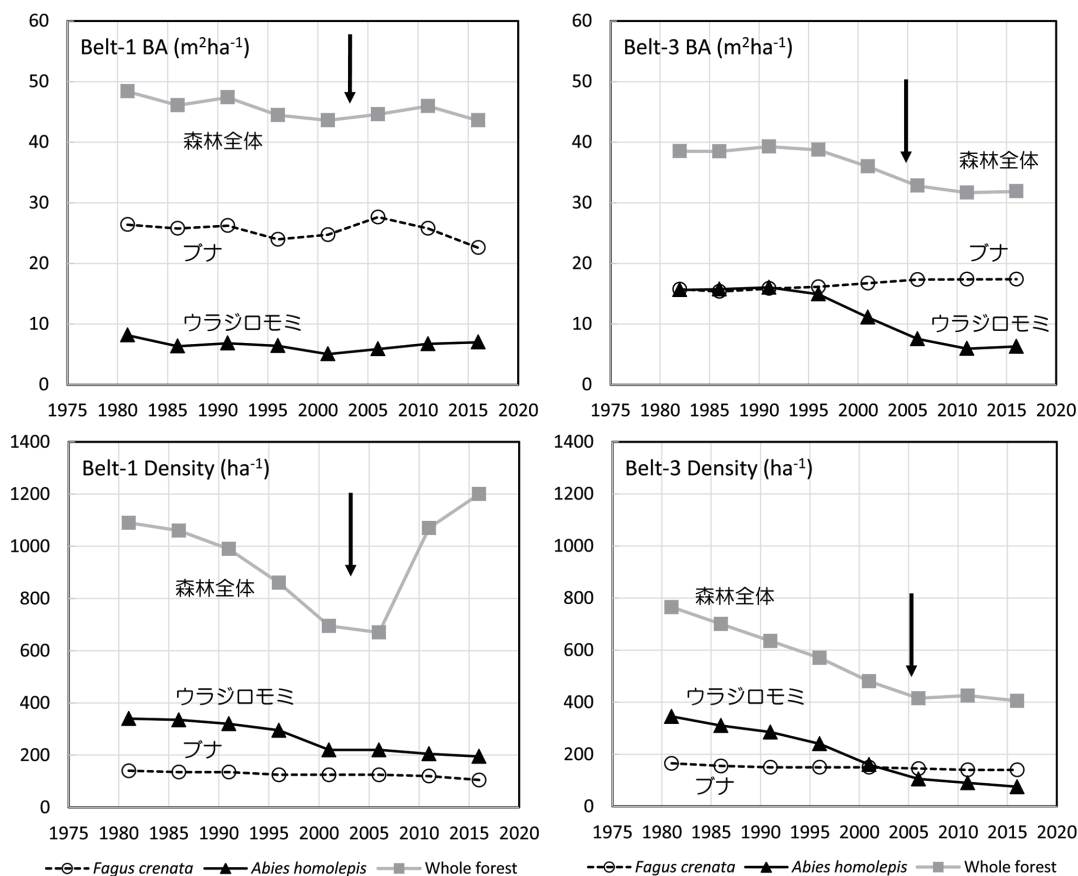


図 5. Belts-1, 3 における森林の変化。樹高 2m 以上の樹木を対象とした胸高断面積（BA，上段）と樹木密度（下段）で示す。矢印は防鹿柵の設置時期。

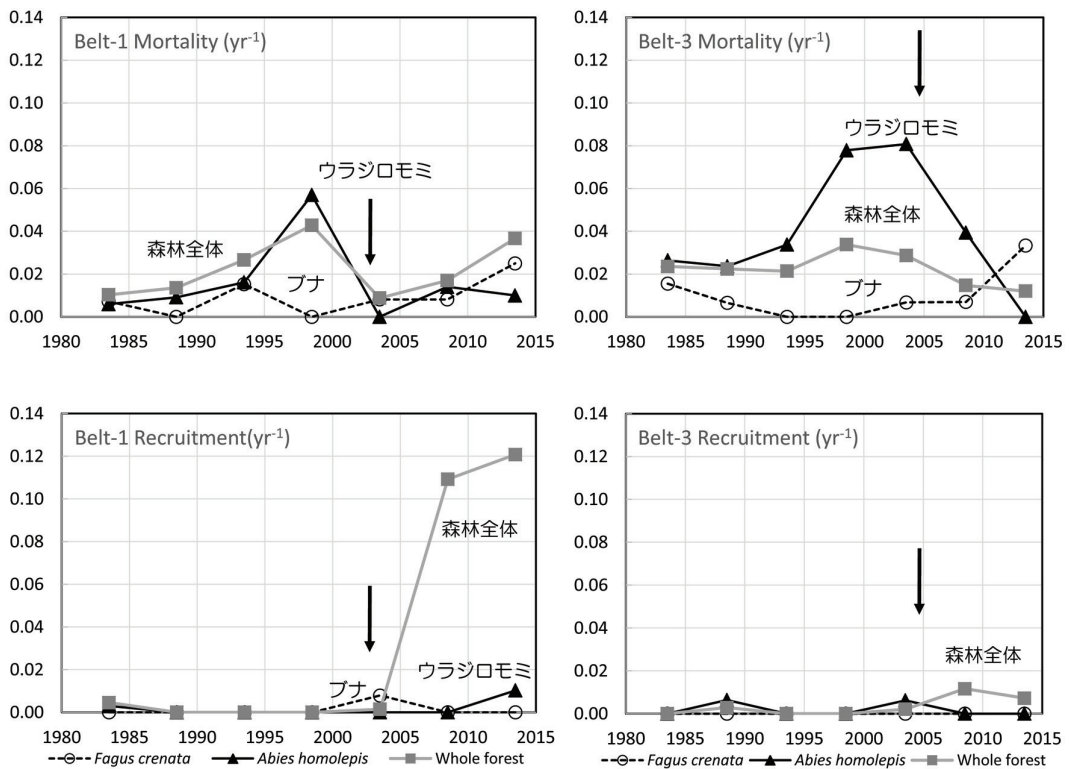


図 6. Belts-1, 3 における樹木の死亡率（上段）と新規加入率（下段）．矢印は防鹿柵の設置時期．

も、1990 年代初めまでの死亡率は年 1 – 2%と低いですが、1990 年代後半から 2000 年代前半に死亡率が 2 – 3 倍に増加し、防鹿柵設置後に再び死亡率が下がった（図 6）。この変化は、ウラジロモミについては顕著であるが、ブナではそれほど明確ではない。新規加入率でみると、Belt-1 では防鹿柵を設置して 5 年後以降に急速に増加するが、Belt-3 では、こうした増加は防鹿柵設置 10 年後でも顕著にみられない。また、ブナもウラジロモミも期間全体を通じて新規加入率は低いままであった。

1980 年代から 1990 年代前半の樹木個体群の変化は、台風などによる枯死やより大きな樹木の被圧による小個体の枯死に加えて、ササ類が優占することによって新規加入が抑制されていることに

よる。しかし、1996 – 2005 年は、シカの密度が最も高い時期であり、1980 年代のような自然枯死に加えて、シカの樹皮剥ぎにより死亡率が 2 – 3 倍高くなった。樹皮剥ぎの影響の受けやすさは樹種によって異なっており、ウラジロモミ、オオカメノキ、リョウブ、ナツツバキなどが特に影響を受けやすい一方、ブナはほとんど影響を受けていない（Akashi & Nakashizuka, 1999）。また、Belt-1 の防鹿柵設置後に見られた急速な新規加入は、キハダ、ミズメ、リョウブ、タラノキなど、ブナ、ウラジロモミ以外のより成長の早い樹種であり、後に述べるように、ブナ、ウラジロモミはより小さいサイズでは新規加入しているものの、10 年間で樹高 2m に達する個体がほとんどなかった（中静・阿部, 2015）。

実生・稚樹の変化

樹高 2m 未満の木本種は個体識別していないので、各ベルトに 80 個ずつ設置してある小枠 (1m × 1m) における各樹種の出現頻度で変化を見る。調査開始時 (1981 年あるいは 1982 年) と最もササが衰退した状態に近い 2006 年 (防鹿柵設置直後) とで樹種の出現頻度を比較すると、Belt-1 ではスズタケの出現頻度が 100% から 36% に減少しているのに対して、多くの樹木種の出現頻度は逆に増加している (図 7)。一方、Belt-3 では、1981 年と 2006 年とでミヤコザサの出現頻度は 100% で変化せず、逆に多くの樹木種の出現頻度が大きく減少している。つまり、Belt-1 ではスズタケの

衰退に伴って樹木の実生が増加したのに対して、Belt-3 ではミヤコザサの衰退は大きくなく、おそらくシカの食害もあって樹木の実生が減少したと考えられる。

さらに、1981 (1982) 年と防鹿柵が設置されて 10 年以上経過した 2016 年の出現頻度の関係をみると、両ベルトで関係は変化しておらず、防鹿柵を設置した直後の状態がそのまま保たれている。Belt-1 でも Belt-3 でも、防鹿柵の設置以前に定着した実生が増加しているというわけではない。しかし、Belt-1 では、樹高 2m を超える稚樹が急増していること (図 6) から、防鹿柵設置前後までに定着した実生が、防鹿柵によってシカの採食を免れ、とくに林冠ギャップのような明るい場所で

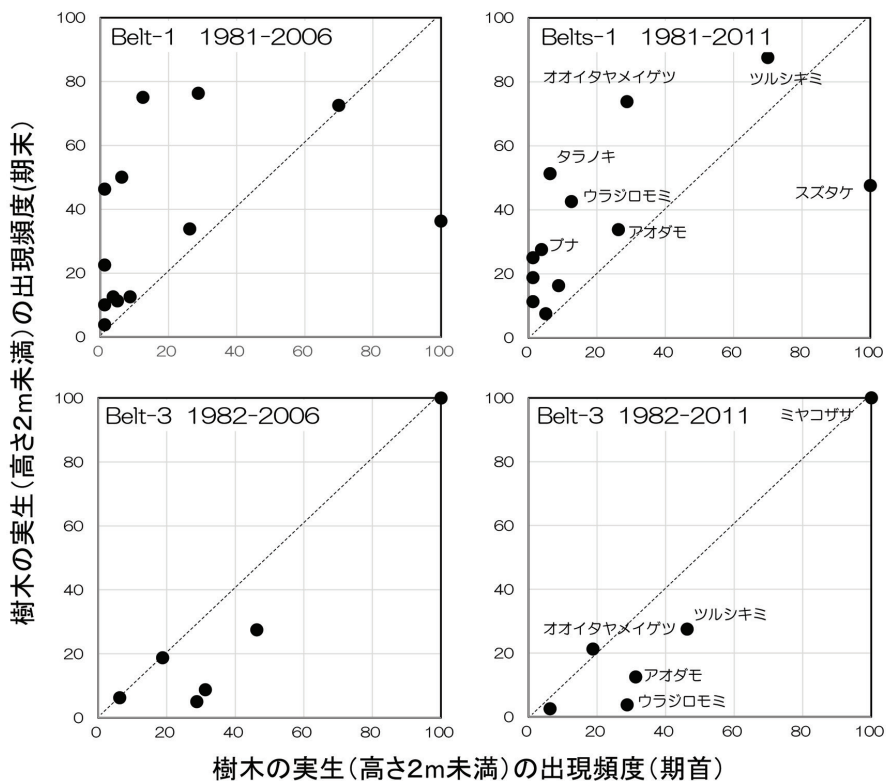


図 7. 樹高 2m 未満の樹木の稚樹・実生の出現頻度. 調査開始当初 (1981 年, あるいは 1982 年) と 2006 年 (防鹿柵設置直後), および 2016 年 (防鹿柵設置約 10 年後) の比較で示す.

成長したものと考えられる。実際に、2m以上に達した樹木は、ブナやウラジロモミではなく、もっと成長速度の高い樹種であり、その多くは林冠ギャップに集中している。

林冠木ーササーシカー実生・稚樹の相互作用

以上のような35年間の変化は、林冠木ーササーシカー実生・稚樹間の相互作用としてまとめられる。基本的には、林冠木が茂るとその庇陰によって下層の実生や稚樹の発生・成長、そしてササ類も成長も抑制される。ササ類は林冠木には大きな影響力を持たないが、優占すると樹木の実生の発生や成長を抑制する。シカは林冠木を樹皮剥ぎによって林冠木を枯死させる一方、ササ類や実生・稚樹を採食する（図8）。

Belt-1の初期の森林は、もともとスズタケが優占することで林床に実生・稚樹が少なく、新規加入も抑えられていた状態であった。その後シカの個体数が増加したが、ブナが多かったので樹皮剥ぎは多くなかった。林冠木への影響は小さかったものの、スズタケは被害を受け、壊滅的に減少した。スズタケが衰退することによって林床には樹木の実生が増えたが、シカの採食を受けていたため、成長することができなかった。その後防鹿柵

が設置されたが、スズタケの回復が遅かったために、成長の早い樹種はとくにギャップで急速に成長し、樹高2m以上のクラスへの新規加入を増加させた。ブナやウラジロモミの実生も増加したが、成長速度は遅く、まだ樹高2mには達していない。

一方、Belt-3でも、もともとミヤコザサが優占していたため、Belt-1と同じように林床に実生や稚樹は少なかった。シカの個体数が増加したとき、ウラジロモミの林冠木が樹皮剥ぎによって多数枯死し、林内が明るくなった。シカはミヤコザサも採食したが、その影響はスズタケほど顕著ではなく、ミヤコザサの高さは低くなったものの、優占状態が続いた。したがって、樹木の実生も増加せず、むしろ減少した。そのような状態で防鹿柵が設置されたため、ミヤコザサは林内が明るくなったことも影響して急速に回復し、樹木の実生の発生や成長はより抑制されることになった。

こうして、シカの食害を防ぎ森林を更新させる目的で設置された防鹿柵の効果が、Belt-1では効果的に働いたのに対して、Belt-3では更新を抑制するという逆の方向に変化を引き起こした。Belt-3では、引き続き自然状態での林冠木の枯死も続いているため、このまま推移すれば森林全体の衰退に至る可能性もある。

ここでカギとなるのは、シカの樹皮剥ぎに対す

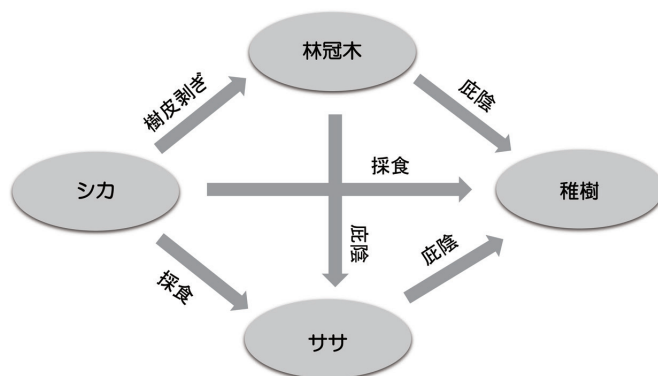


図8. 林冠木、稚樹・実生、ササ類、シカの相互作用。

る林冠木の感受性とシカの採食に対するササ類の反応の違いである。ブナが樹皮剥ぎを受けにくいのに対して、ウラジロモミは樹皮剥ぎを受けやすい。また、スズタケはシカの採食の影響を受けやすく、回復も遅いが、ミヤコザサはシカの採食の影響を受けにくく、回復も早い。スズタケとミヤコザサのこうした違いは、両者の生育型の違いによる。スズタケは高さ 2m を超すササで、ひとつの茎の寿命も長い。新しい茎が出て数年間は地上部で枝分かれをし、葉を展開する。しかし、分枝の芽を採食されると分枝できなくなる。それに対して、ミヤコザサは幹の寿命が短く、植物高が低く分枝はほとんどしない。毎年新しい茎が地表面近くにある芽から出てくる。おそらく、分枝や新しい茎を形成するための貯蔵物質も、ミヤコザサでは地下部に、スズタケは地上部により貯蔵している。したがって、食害の影響はミヤコザサで小さい。

また、余談ではあるが、当初ササ類がほとんどなかった七つ池 (Belt-2) は、防鹿柵の設置によって、ミヤコザサの優先する森林へと変化しつつある。つまり、1980 年当時、仮説的に考えられていた土壌条件などでササ類を欠くということではなく、何らかの条件、特にシカとの関係でササ類が一時的に消失していたと考えることができる。考えられるのは 1955 年のミヤコザサの一斉開花・枯死の影響で、その後の回復過程の初期にシカの採食によってササ類の回復が著しく遅れたという可能性である。局所的にシカの集中する場所があったのかもしれないが、想像の域を出ない。

おわりに

こうした 35 年間の変化は、単純に防鹿柵を設置することが森林の回復に結び付くわけではないことを示している。林冠木、実生・稚樹、ササ類

との相互作用の中でシカの影響を考える必要がある。今回は、樹皮剥ぎに弱い林冠木と採食に強いササのセットと、樹皮剥ぎに強い林冠木と採食に弱いササのセットとの比較で極端な結果に至った。他の組み合わせで起こることについては、予測が難しい。伊東・日野 (2009) は、ブナとミヤコザサのセットで、ミヤコザサが衰退し、樹木実生の生残率が向上したことを報告しているが、林冠木が生存して林床が暗いために、ミヤコザサも衰退したのかもしれない。このように、林冠木やササ類の衰退がどの程度起こった時に防鹿柵を設置するのかによっても、異なった結末に至る可能性がある。

仮に、現在の森林の姿だけを見たとき、ここまで述べたようなプロセスが想像できただろうか？ おそらく、Belt-1 のスズタケはなぜ小さいのか、なぜギャップに樹木の稚樹があふれているのか、また Belt-3 はなぜ森林が衰退しているのか、という問いに対して答えることは難しいし、Belt-2 の特殊性に気づくこともないのではないかと思う。約 200 年という樹木の更新サイクルのなかで 35 年間はごく一部に過ぎないが、それを見ていなければ、森林の成り立ちを理解することは難しいだろう、と改めて思うのである。

引用文献

- Akashi, N. & T. Nakashizuka, 1999. Effect of bark-stripping by Sika deer (*Cervus Nippon*) on population dynamics of a mixed forest in Japan. *Forest Ecology and Management*, 113 : 75-82.
- 伊東宏樹・日野輝明. 2009. シカとササは樹木の更新にどのように影響するか. 「大台ヶ原の自然—森の中のシカをめぐる生物間相互作用—」(柴田亅弑・日野輝明編), pp. 154 — 163. 東海大学出版会, 平塚.

- 黒崎敏文．2009．シカの保護管理計画．「大台ヶ原の自然－森の中のシカをめぐる生物間相互作用－」（柴田叡弍・日野輝明編），pp. 245－254．東海大学出版会，平塚．
- Nakashizuka, T. 1987. Regeneration dynamics of beech forests in Japan. *Vegetatio*, 69 : 169-175.
- , T. 1988. Regeneration of Beech (*Fagus crenata*) after the simultaneous death of undergrowing dwarf bamboo (*Sasa kurilensis*). *Ecological Research*, 3 : 21-35.
- , T. 1991. Population dynamics of coniferous and broad-leaved trees in a Japanese temperate mixed forest. *Journal of Vegetation Science*, 2 : 413-418.
- 中静 透・阿部友樹．2015．大台ヶ原のブナ林の30年．「シカの脅威と森の未来 シカ柵による植生保存の有効性と限界」（前迫ゆり・高槻成紀編），pp. 137－145．文一総合出版，東京．