

宮崎大学大学院

博士学位論文

シカ生息環境下での人工林の更新作業に関する研究

令和5年（2023年）3月

宮崎大学大学院農学工学総合研究科

資源環境科学専攻

野宮治人

目次

	ページ
1章：序論	2
1-1 研究の背景	2
1-2 既往の研究	3
1-3 研究の目的と方法	6
2章：自然林の更新に対するシカ採食の影響	8
3章：スギに対するシカ被害の発生とその高さ	23
3-1 シカの食害高と斜面傾斜の影響	23
3-2 シカによる折損被害	33
3-3 シカによる樹皮損傷	42
3-4 キュウシュウジカの体格	53
4章：シカ生息環境下における人工林の更新作業	58
4-1 大苗植栽	58
4-2 単木保護	67
5章：総合考察	76
5-1 植栽個体へのシカの採食被害の発生	76
5-2 シカ生息環境下における人工林更新作業への提言	77
5-3 今後の課題	79
謝辞	81
引用文献	82

1 章：序論

1-1 研究の背景

草食動物は植物を採食することで森林の動態に影響を与える（Cote et al. 2004；Mysterud 2006；Takatsuki 2009a など）が、森林が人工林であれば林木の経済的価値を損なうので被害として認識される（Ward et al. 2004；Gerhardt et al. 2013；Wallgren et al. 2013；Pfeffer et al. 2021 など）。日本において被害を発生させる主な草食動物は、ニホンジカ（以下シカ）・カモシカ・ノウサギ・ネズミである（三浦 1999；小泉 2007）。その中でも、人工林を含む森林生態系への影響が現在最も大きい草食動物はシカである（金森 2012；稲本 2018 など）。シカの分布が限定的だった 1960～1970 年代には奈良公園や宮城県金華山などのシカ生息密度が高く観察しやすい地域で、動物行動学などを含む一連の調査報告（春日顕彰会 1975、1976、1977、1978、1980）や、自然林の植物組成や嗜好性に関する報告（丸山ら 1975；Takatsuki 1977；高槻 1978a、b など）があるが、林業被害に関する報告（飯村 1965、1967 など）は少ない。シカが生息分布を拡大し個体数が増加し始めた 1980 年代以降に、全国各地の自然林や人工林で被害が顕在化している。

シカ生息環境下で再造林を行うためには、シカ被害を回避または軽減する措置が必要となる。一般的なシカ被害対策として、造林地からシカを排除してシカ被害を発生させないよう防鹿柵（Ver Cauteren 2006；農林水産省生産局 2007）が設置されるが、シカの侵入を完全に防ぐことは難しい（Burkholder et al. 2020）。造林地の隣接林分からの倒木や落枝、または谷筋や法面で発生した小規模な土砂崩壊によって、しばしば防鹿柵は破損して機能しなくなる（高柳・吉村 1988；大島ら 2014）。加えて、イノシシなどはネットを噛み破って侵入可能だが、その破損箇所を使ってシカも造林地に侵入してくる（田村ら 2018）。防鹿柵は設置した後も維持管理作業が必要不可欠である。

一方で、防鹿柵でシカを造林地から排除し続ければ、造林地の外でシカ生息密度が高くなりシカとの軋轢が強くなることが懸念される（山根 2003）。そのため、造林地へのシカの侵入を許容しながらシカ被害を軽減させるシカ被害対策は、シカと共存が可能な被害対策となるかもしれない。防鹿柵を使わないシカ被害対策として、忌避剤（化学的防除）、単木保護（物理的防除）、大苗植栽（主軸先端への食害回避）、無下刈（植栽木よりも嗜好性の高い餌資源の確保）などがあるが、いずれの被害対策も防鹿柵に比べれば適用例は少ない。比較的古くから使われている忌避剤を除け

ば、被害対策の特性が明らかになっていない。そのため、防鹿柵を使わないシカ被害対策の特性を理解して、適切に使えるよう準備しておく必要がある。

1-2 既往の研究

シカの採食高

シカに限らず草食動物の食害は採食行動によるものであるから、被害が発生する高さには、草食動物の口が届く範囲という制限がある（DuToit 1990；Motta 2003；Nichols et al. 2015；Renaud et al. 2003；米山ら 2010 など）。シカが採食可能な高さまでを資材で物理的に保護するのが単木保護であり、採食可能な高さを超える大苗を使って主軸先端への食害回避を期待するのが大苗植栽である。いずれの被害対策でも、必要十分な高さの保護資材や大苗を利用する必要があるため、シカの採食可能な高さおよび高さ別の採食強度（食害リスク）を明らかにすることは、効果的な被害対策のために重要である。

シカは森林と草地が入り込んだ森林地帯の動物（三浦 2008）であり、植物種に対する食性の可塑性は高く（Takatsuki 2009b）、地表近くの草本から樹木の葉まで採食する（Takatsuki 1980、高槻 1989）。シカが高密度で生息する環境下では、林内の 180～200cm 程度の高さまでの枝葉がシカの採食で消失した見通しの良い独特の景観が見られることがある（飯村 1984；樋口・豊島 1987；梶 1986；三浦 1999 など）。その上端の高さはブラウズライン（またはディアライン）と呼ばれ、シカの採食可能な高さの上限と考えられる。地表近くからブラウズラインまでの範囲がシカの採食の影響がおよぶ範囲となるが、ブラウズラインよりも下では枝葉が消失しているので、高さ別の採食強度を知ることはできない。

枝葉もしくは主軸先端の食害痕の高さ（食害高）を直接測定した事例では、最大の食害高が 140～180cm（Akashi 2006；古野・渡辺 1989；池田 1998；Nichols et al. 2015；尾崎 2005；佐々木ら 2013；上山 1990 など）と報告されているが、これらの数値もブラウズラインと同様に食害を受ける可能性のある最大値だけを示すものである。また、既報で示されている食害高の最大値はばらつきが大きく、これには斜面傾斜の違いによる斜面上方からの採食（古野・渡辺 1989；佐々木ら 2013 ほか）が影響している可能性がある。しかし、急斜面で食害痕の高さがより高くなることについて定量的に評価した研究例はない。

また、シカの口が届かない上部の枝葉に対しても、主軸を口で折り曲げて低くしてから採食することがあり、これに伴う主軸や側枝の折損被害が生じる。このような折損被害は、シカが高密度に生息する自然林の広葉樹などで記載的に報告されているが（浅

田ら 1991；古林・丸山 1977；Heroldovaetal.2003；梶ら 1980；丸山 1975；森 2013；高槻 1978a）、針葉樹人工林における折損被害の実態や、折損によって個体の生残や樹高成長にどのような影響があるのかは明らかでない。

防鹿柵以外のシカ被害対策

現在はシカ被害対策として防鹿柵が一般的に使われており、その他の被害対策がとられることは少ない。比較的多く用いられているシカ被害対策としては、忌避剤、単木保護、大苗植栽、無下刈などがある。以下にそれぞれの概要をしめす。

・忌避剤：化学的防除

忌避剤とは、天然または人工の物質をベースにした草食動物が忌避する化合物（de las Mercedes Guerisoli 2020）であり、化学的な防除（小泉 1994）の一つである。日本においては、ノウサギ被害に対して使われることが多い（例えば 井幡 1956；野平・二村 1975；豊島 1988；鶴川ら 2020 など）。シカやカモシカの食害が報告されるようになった頃から、シカ被害に対しても様々な物質が試されてきた（石原 1985；松本 1993；和口 1999；明石ら 2012；田戸 2020 など）が、適用できる忌避剤は少ない（小泉 1994）。薬剤登録の関係から現在も適用できるのは、2018年に製造が中止となったヤシマレントを除くと、コニファーとランテクターの2種だけである（柳澤 2020）。

忌避剤によるシカ被害対策は、コストは安い（Ward and Williams 2010；柳澤 2020）が、効果の持続する期間が最大でも数ヶ月程度（松本 1993；和口 1999；金森ら 2000 など）と短く、忌避剤の散布後に伸長した枝には忌避効果がない（松本 1993；鶴川ら 2020 など）ことが明らかとなっている。忌避剤は、散布を複数回実施するか、効果的な散布時期を慎重に見極めることが推奨される（雲野ら 2015）など、すでに対策の特性が明らかであることから、本研究では忌避剤を扱わない。

・単木保護：物理的防除

単木保護とは、植栽した個体を個別にネットやシートなどの資材で物理的に保護して、草食動物による採食の被害を防ぐことである（Potter 1991；Redick and Jacobs 2020；Abe 2022）。日本では1990年代後半に、シカによる食害や角擦り被害を防ぐ目的で単木保護資材が使われ始めたが、その適用に関する初期の報告は少ない（中村・網倉 1998；広沢 2002；住吉・田實 2002；明石・福地 2003 など）。また、初期の単木

保護資材はシートが劣化しやすかったため、研究期間も3年程度と短かった（中村・網倉 1998；広沢 2002；住吉・田實 2002 など）。しかし、その後、シートの原料が改善され、野外で長期間使用できるようになった。九州では大分県が2013年から獣害対策の補助事業に適用しており、施工地も少しずつ増えているようである。

これらの新しい単木保護資材を用いた研究では、一般に単木保護資材を取り付けた苗木の初期成長は良好（丸山・鈴木 2002）であると報告されているが、苗木の枯死（齋藤ら 2019）の問題が報告されることもある。積雪による資材の破損（岡本ら 2015；矢部 2015）が指摘されていることから、多雪地での施工には注意が必要である。試験研究以外で単木保護資材の施工例がまだ少ないことから、事業ベースでの単木保護の成績や植栽木の成長などが、まだ明らかになっていない。

・大苗植栽：主軸先端への食害回避

大苗には定義がなく、一般的には、普通苗とされる山行き規格苗のサイズを超えた苗のことを指す。そのため、およそ苗高が70cmを超える苗はすべて大苗と呼んで差し支えないが、苗のサイズによって利用の目的が異なっている。1960年代以降には、下刈作業の省力を目的として、育苗を延長して苗高が70～100cmになった大苗を利用した多くの試験が行われた（例えば、清田 1966；蔀 1973；亀甲 1974；楠原・溝口 1978 など）。また、1990年代に入ると、苗木の主軸先端をシカに食害されないよう、苗高が100cmを超える大苗を利用した試験が報告されるようになった（例えば、大石 1994；武藤 1998；川村ら 2003；佐々木ら 2003；大塚ら 2008；佐々木ら 2013 など）。植栽した苗は、主軸先端に被害を受けなければ、樹高成長の低下は少ない（野宮ら 2013）。しかし、植栽した大苗に対してオスジカが角を擦りつける「角擦り」や樹皮を剥ぎ取って採食する「剥皮採食」といった被害が報告（藤井 2014；川村ら 2003）されることがある。

本研究において大苗は、シカ被害対策としての利用が多かった、苗高が100cmを超える苗と定義する。近年、九州森林管理局では、苗高70～100cmの苗を中苗（山下 2019）と独自に定義して、苗高70cm以下の普通苗と区別している。苗高70cmと100cmで苗サイズを三分区して、普通苗・中苗・大苗と呼ぶのが適当であろう。

大苗の効果を求めて苗長を大きくすれば、育苗や植栽の経費が増大する（堀江 1980；伊東・夏目 1974）ことに加えて、植栽後の倒伏（竹内 1987；全国山林種苗協同組合連合会 2010）や活着不良（加茂 1979；川村ら 2003）といった、大苗のデメリットも大きくなると危惧される。倒伏や活着不良の原因は植栽直後の苗の不安定さにあり、大苗は根系が定着するまでは風の影響を受けやすいこと（渡辺ら 2015）が指摘さ

れている。また、苗の主軸が傾くと樹高は主軸長よりも短くなり、主軸先端へのシカ被害回避という大苗の効果は、苗が完全に倒れなくても目減りすることとなる。

そうしたことから、近年使用されるシカ被害対策としての“より大きな苗”の植栽には、支柱で補助することが多い（佐々木ら 2003；佐々木ら 2013）。しかし、支柱の併設や立て方の違いが活着率の向上や倒伏防止にどの程度の効果があったかを検証されたことはほとんど無い。また、植栽後の大苗の傾きやすさと苗の形状の関係についても明らかにされていない。

・無下刈：植栽木よりも嗜好性の高い餌資源の確保

下刈を省略（無下刈）すればシカ被害が軽減することが知られている（上山 1990；工藤ら 1994；下園 2011；野宮ら 2013；渡邊ら 2013 など）。造林地に生育する植物は、シカの嗜好性の高い植物から順に採食される。造林樹種であれば、スギよりもヒノキへの嗜好性が高く、ヒノキは食害されやすい（北原 1987；宮島・草野 2003；Sano 2017）。林地に多様な植物を維持できれば植栽木に対するシカ被害を軽減できる可能性がある。

一方で、競合植生を刈り払わなければ、植栽木が強い被圧を受けて成長が停滞する（妹尾・黒木 1977；佐倉ら 1984；平田ら 2012 など）ことは明らかであり、生残率に影響（吉野ら 1997）することもある。下刈を省略したままでも植栽木が成林する可能性はあるが不確実性が高く、いつかは雑草木を刈り払って被圧を解除する必要がある。シカ被害は下刈作業の直後に発生しやすいことが指摘されている（藤井 2014）ため、刈払い時期は慎重に検討する必要がある。

1-3 研究の目的と方法

本研究では、シカ生息環境下で人工林の更新作業を行う際に、一般的に行われている防鹿柵以外のシカ被害対策について、その特性を明らかにすることを目的としている。特にシカが採食する高さに着目して、自然林の広葉樹の更新稚樹および人工林に植栽されたスギに対するシカ採食の影響について調査・解析を行った。

まず、2章で自然に散布された種子からの広葉樹の更新稚樹に対するシカ採食の影響を明らかにする。林床にササが優占する山地河畔林ではササが木本実生の更新を阻害していた。そのササがシカの採食で衰退したタイミングで林内に小型の防鹿柵を設置して木本実生の動態を調査し、多様な樹種に対するシカの嗜好性および採食が実生の成長や生残に与える影響を解析した。

3章では、シカが採食しやすい高さを明らかにして、高さ別の食害リスクを明らかにする。3章1項において、シカの採食圧が高い林分に、シカが採食可能な高さ範囲に十分な枝葉をつけた苗高 160cm のスギ大苗を植栽し、シカの採食した痕跡である食害痕の高さを測定することで、食害強度の高さ分布を明らかにするとともに、斜面傾斜の影響を解析した。さらに3章2項では、シカの口が届かない高さの枝葉に対して、主軸や枝を折ってから採食する折損被害について被害の特徴および被害後の樹高成長を解析した。3章3項では、植栽した大苗の樹皮へのシカによる損傷を角擦り被害と剥皮食害に分けて、被害の特徴を明らかにした。加えて、3章4項では、捕獲シカの体サイズを計測した九州4県のシカ保護管理計画に関わる資料を集めて解析し、九州本島に生息するシカの平均的な体サイズを明らかにした。

4章では、防鹿柵以外の被害対策として「大苗植栽」「単木保護」の特性を明らかにする。大苗に対する食害の特徴は前章の1項と2項にまとめたが、4章1項では大苗が自立するために必要となる支柱の効果を解析した。4章2項では、九州と四国で単木保護資材を施工した造林地を調査し、保護資材の状態とスギへの食害の状況を解析した。

5章では以上のことを総合し、シカが採食する高さに着目してシカの採食被害を整理した。そして、造林地内へのシカの侵入を許容するシカ被害対策を適用した場合の人工林の更新作業のあり方を考察するとともに、今後の課題を整理する。

2章：自然林の更新に対するシカ採食の影響

I. はじめに

大型草食動物の個体数の増加は、時に森林群集の構成と構造に重大な変化をもたらす (Pettit et al. 1955 ; Koh et al. 1996) 例えば、大型草食動物による激しい採食は樹木の更新を阻害し、一部の不嗜好性植物の優占率を高める (Gill 1992b)。また、選択的な剥皮は一部の樹種の死亡率を高める (Mitchell and Kirby 1990 ; Gill 1992a ; 関根・佐藤 1992)。

シカは一般的な草食動物であり、その採食による植生への影響は世界各地でよく報告されている (Takatsuki 1989 ; Gill 1992a ; Kuiters et al. 1996)。日本の多くの地域では、過去数十年間にニホンジカ (*Cervus nippon* : 以下シカ) の個体数が大幅に増加し (柴田ら 1984 ; 加治ら 1988 ; 栃木県 未発表)、近年、樹木や植生に深刻な影響を与えている (高槻・五来 1994 ; Akashi and Nakashizuka 1999)。調査した日光地区でもシカが激増し、林床植生に大きな影響を与えている。特に、これまで林床を覆い樹木の更新を阻害していたササの個体数が激減している。

森林動態への採食の影響は、単に樹木の更新を阻害するだけでなく、他の生物学的・動物学的要因と相互に、より複雑な形で作用している可能性がある。樹木実生の採食に対する反応は、林冠の攪乱によって生じる可変的な光条件によって異なる

(Shimoda et al. 1994 ; Ammer 1996)。また、樹冠の間隙は、餌と安全で開けた生息地を持つ草食動物を引き寄せることによって、採食の強度に正の影響を与える可能性もある (Tilghman 1989 ; Takatsuki 1992)。ササなどの林床植物は樹木更新を阻害する重要な要因であるが (Nakashizuka and Numata 1982)、その存在量も樹冠の攪乱や草食動物による採食に関連して変動する。これらの要因の変化に対する反応は植物種によって異なるため (Linhart and Whelan 1980 ; Hester et al. 1996 ; Van Hees et al. 1996)、採食が森林の植生動態に及ぼす影響については、これらの要因の相互作用の特徴を評価する必要がある。

本研究では、植生回復後の林床植生と樹木更新に及ぼすシカの採食の影響を、シカ排除柵実験で把握することを目的とする。特に、以下のような疑問点を解決する。1) シカの採食が林床植生に与える影響の大きさはどの程度か？ 2) シカによる採食は林床植物と樹木実生の回復に種特異的な影響を与えるか？また、3) シカの採食と林床植生の攪乱が樹木更新に及ぼす相互作用はあるのか？これらの疑問に答えるため、河畔林の林冠と林床の条件が異なる様々な場所に実験用のシカ排除柵を設置した。現在の森林で最も一般的な攪乱は、倒木ギャップと河川の氾濫である (Sakai et al. 1999)、そこで、

森林構造（倒木や河岸浸食の影響）、土壌基質（河川攪乱の影響）、ササの生育状況の異なる地点で、植生の変化と実生動態を観察した。

II. 方法

1. 調査地

調査地は、栃木県中禅寺湖畔のハルニレ：*Ulmus davidiana* var. *japonica* が優占する河畔林の成熟林である（36° 45' N、139° 45' E；標高 1270～1300 m）。最寄りの気象台（標高 1292m、日光市）の年平均気温は 6.6℃、年降水量は 2075mm（気象庁 1996）である。この森林は河川攪乱の影響を受け、氾濫の頻度に応じて低位段丘（LT）と高位段丘（HT）の 2 つの主要な生育環境を形成している。低位段丘はリターや有機物の蓄積が少ないが、高位段丘には毎年落ち葉が供給され蓄積される。低位段丘面には小径木（オノエヤナギ：*Salix sachalinensis*、ヤマハンノキ：*Alnus hirsuta* var. *sibirica*、ドロノキ：*Populus maximowiczii*）が優占し、高位段丘面には 330 年前と 90 年前の大きな氾濫の後に成立した大木（ミズナラ：*Quercus crispula*、ハルニレ）が存在する（酒井ら 1999）。この森林の構成、構造、動態に関する詳細な解析は酒井ら（1999）によって報告されている。

1988 年以前は、HT の区域ではチマキザサ：*Sasa palmata* とスズタケ：*Sasamorpha borealis* の 2 種のササが地面を完全に覆っていた（薄井 1958；長谷川 1994；田中浩 個人的観察）。チマキザサが広く分布し、スズタケは小面積のパッチ状に分布していた（中静透 個人的観察）。しかし、この 10 年間に野生のシカが急増し（小金沢 1989；小金沢 私信；栃木県 未発表データ）、1988 年から集中的にササを採食するようになった。そのため、調査を開始した 1993 年には、すでにチマキザサは完全に衰退し、多くの枯れた稈だけが残されていた。スズタケだけが、主に林冠下に小さくパッチ状に残っていた。

2. 調査方法

2 回の反復で、4 つの異なる立地について、シカ排除区（シカ排除柵：目合い 10×10cm の金網製、4m 四方、高さ 1.8m）と対照区（4m 四方、シカ排除柵に隣接）からなる実験区を設定した。実験区は、1) 閉鎖林冠下のササ区（DB）、2) ササのない林冠下（CL）、3) 高位段丘の開放地（林冠ギャップ）（OP）、4) 低位段丘の開放地（水辺ギャップ）（LT）に設置した。4 つの立地は、光条件、林床植生またはリターと有機物の堆積量の点で異なっている（表-1）。

表-1. シカ排除柵区と対照区が設置された4立地の特徴

Conditions	HT			LT
	DB	CL	OP	
Under closed canopy	yes	yes	no	no
Within dwarf bamboo patches	yes	no	no	no
Accumulation of litter or organic matter	yes	yes	yes	no
Light (Canopy openness %)*	3.9 ± 1.3	5.7 ± 2.1	33.0 ± 14.6	49.4 ± 3.2

略号 HT：調査を開始する数年前までササ（チマキザサ）が密生していた高位段丘、DB：高位段丘の林冠下のササ（スズタケ）パッチ内、CL：高位段丘のササがない林冠下、OP：高位段丘のササがない開放地、LT：水辺の低位段丘の開放地（ササがなくリターや有機物の堆積もほとんどない）、*：全天写真から算出した開空度。

1993年の生育期末に合計8基のシカ排除柵を設置した。柵内（シカ排除区）と柵外（対照区）のそれぞれに、1m×1mの方形枠を3つ連続した1m×3mの調査枠を2つ作成した。光条件については、全天写真により推定した。写真は、1994年6月の曇天の日に、全てのシカ排除柵の内側と外側の地上1mの位置で撮影した。撮影には魚眼レンズ（Fisheye-Nikkor 8 mm F2.8）付きNikonカメラ（FE2）を用い、コンピュータソフト（石塚森吉、私信）による画像解析で林冠の開空度を算出した。

1994年、1995年、1996年の各8月に林床植生を調査した。各調査では、1m×1mの方形枠内に生育する維管束植物の種名とその最大高を方形枠ごとに記録した。地上部バイオマスを推定するため、毎年各シカ排除柵の内側と外側に2箇所ずつ0.25m²の刈取枠を設定し、刈取枠内の維管束植物の地上部を採取した。このとき、1m×3mの調査枠を乱さない場所に刈取枠を毎年新規で設定した。

1994年は、6月から11月まで毎月、実生の生残調査を実施した。1994年6月時点で生存していた実生にはすべてタグ付けし、調査毎に生死を確認した。また、1994年から1996年の調査期間中に新規に発生した実生にもタグ付けした。実生の高さは、毎年11月の成長期末に測定した。

3. 解析

3-1. 林床植生

シカ排除柵の外で平均最大高が10cm以上を記録した主要15種について、平均最大高とシカ排除柵の内外での出現頻度の差から、嗜好性種と不嗜好性種に統計的に分類した。平均最大高の差はt検定で、出現頻度の差はカイニ乗検定およびフィッシャーの正

確検定で分析した。シカ排除柵の外側で平均最大高が有意に小さい、あるいは出現頻度が有意に低い種は、シカの採食の影響を受けていると判断されるため、嗜好性が高いと分類された。それ以外の種は不嗜好性種とした。

次に、生活形の違い（木本、広葉草本、イネ科型草本）や嗜好性の違い（嗜好性、不嗜好性）について、地上部バイオマスの経年変化を分析した。これについては、3年間のデータで反復測定分散分析を行った。また、シカ排除柵の効果はU-検定で分析した。次に、各年の出現頻度から種多様性について、つまり種数（S：3 m²あたりの種数）、多様度（H'：シャノン指数）、均等度（J'：Pielou 1969）の3つの指標を算出した。これらの指標について、3年間のデータで反復測定分散分析を行った。林床植生を分類するために、毎年各立地の1m×1mの方形枠（合計は各12枠）での植物種の出現頻度から主成分分析（PCA）を行った。

3-2. 樹木実生の更新

実生数が十分に多い主要な9樹種について、更新に影響を与えうる要因を分析した。主要な9種とは、キハダ：*Phellodendron amurense*、ハリギリ：*Kalopanax pictus*、ズミ：*Malus toringo*、ミズナラ、ドロノキ、オノエヤナギ、ヤマハンノキ、ハルニレ、カンバ類：*Betula* spp. である。シラカンバ：*Betula platyphylla* var. *japonica* とダケカンバ：*B. ermanii* は、実生が成長するまで現地で正確に識別できないため、まとめて取り扱った。

実験計画が完全に入れ子構造になっていないため、シカ排除柵（内側、外側）とその他の要因（立地、林冠、ササ、リター）の効果を総合的に分析することはできなかった。そこで、まず、立地（4要因）とシカ排除柵（2要因）の効果を分析した。その後、4つの立地の特徴を分けて、さらに詳細な分析を行った（表-1）。CLとOPのデータについて、林冠（閉鎖、開放）とシカ排除柵の相互効果を分析した。DBとCLについては、閉鎖林冠下のシカ排除柵の内側でササの効果を分析した。また、OPとLTについては、開放地でのリターや有機物の蓄積の効果を分析した。

実生の発生と成長（最初の生育期末の高さ）に対する立地とシカ排除の効果について分散分析を行った。実生の生存率に対する影響は、三元配置の対数線形モデルで分析した。次に、実生の発生数と生存数の密度データに対して主成分分析を行い、立地とシカ排除に対する種の反応を分類した。解析には、コンピュータソフト SYSTAT（Wilkinson 1989）を使用した。

III. 結果

1. 林床植物への嗜好性

実験区では合計 142 種（木本 38 種、草本 78 種、イネ科草本 19 種、ササ 2 種、シダ 5 種）が記録された。統計解析に十分な出現頻度があり、シカ排除柵の外での平均最大高が少なくとも 10 cm であった頻出の 15 種（木本 1 種、草本 6 種、イネ科草本 7 種、ササ 1 種）のうち、8 種は嗜好性があると分類された（表-2）。不嗜好性種のうち、サワギク：*Senecio nikoensis*、キオン：*Senecio nemorensis*、イケマ：*C. caudatum*、トモエソウ：*Hypericum ascyron*、シロヨメナ：*Aster ageratoides* subsp. *leiophyllus* は、CL と OP ではシカ排除柵の外で林床を著しく優占していたが、DB と LT ではあまり優占的ではなかった。これらの不嗜好性種を除き、すべての木本類を含む他の主要な植物種にシカ採食の痕跡が見られた（野宮治人 個人的観察）。

表-2. シカ排除柵の外側の平均最大高が 10cm より大きい主要 15 種の嗜好性評価

Species	Mean maximum height (cm)			Frequency of occurrence			
	out ± sd	in ± sd	t-test	out	in	Chi-squared test	Palatability [†]
<i>Sasamorpha borealis</i>	125.0 ± 10.3	163.8 ± 4.4	0.004**	7.3	12.0	0.035*	+
<i>Cynanchum caudatum</i> ‡	50.6 ± 14.7	113.6 ± 23.7	0.017*	15.7	15.0	0.910	-
<i>Hypericum ascyron</i>	49.9 ± 23.2	49.0 ± 20.3	0.961	12.7	10.3	0.671	-
<i>Senecio nikoensis</i>	49.2 ± 13.1	64.6 ± 15.8	0.263	37.0	33.0	0.680	-
<i>Senecio nemorensis</i>	35.4 ± 8.9	58.0 ± 11.7	0.057	13.3	15.3	0.501	-
<i>Juncus effusus</i> var. <i>decipiens</i>	25.8 ± 7.1	36.6 ± 7.2	0.137	6.3	6.7	0.887	-
<i>Carex japonica</i>	22.8 ± 5.1	27.0 ± 1.5	0.241	5.7	8.0	0.504	-
<i>Juncus tenuis</i>	21.3 ± 4.5	30.2 ± 1.4	0.031*	8.3	9.0	0.854	+
<i>Agrostis clavata</i>	20.7 ± 4.6	37.6 ± 9.4	0.048*	14.3	13.3	0.917	+
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	14.6 ± 6.9	34.6 ± 2.0	0.009**	9.3	13.0	0.353	+
<i>Spodiopogon sibiricus</i>	13.8 ± 4.2	46.5 ± 4.8	0.001**	10.7	14.0	0.427	+
<i>Calamagrostis hakonensis</i>	13.3 ± 3.5	24.9 ± 6.4	0.052	12.3	9.7	0.590	-
<i>Galium trifloriforme</i>	13.0 ± 4.4	30.3 ± 8.6	0.037*	12.7	15.3	0.612	+
<i>Ligustrum tschonoskii</i>	12.6 ± 2.0	40.5 ± 14.5	0.030*	4.0	8.0	0.120	+
<i>Teucrium japonicum</i>	12.3 ± 4.3	31.9 ± 2.9	0.003**	9.3	6.7	(0.129)	+

柵の内側と外側で最大高と出現頻度の違いを検証した。*は $p < 0.05$ 、**は $p < 0.01$ の有意水準であることを示す。括弧内の数値はフィッシャーの正確検定を示す。†シカ排除柵の内側で最大高や出現頻度が有意に高い種を嗜好性が高い種とした。+は嗜好性の高い種を示す。-は非嗜好性種を示す。‡イケマ：*Cynanchum caudatum* はシカ排除柵の金網の助けによってのみ、内部で有意に高く成長することができた。

2. 林床植生の地上部バイオマス

地上部バイオマスは、立地間 ($p < 0.01$) およびシカ排除柵の内外 ($p < 0.05$) の両方で変化した。バイオマスの増加に最も寄与したのはササであったため、DB が最もバイオマス量が多く、次いで OP、CL、LT の順であった（図-1）。また、シカ排除柵外の不嗜好性種の地上部バイオマスは、CL と OP では嗜好性の高い種よりも大きかった

が、ササが他の種を被圧した DB や、河川攪乱の影響が顕著だった LT では大きくな
 なかった。実際に 1994 年 9 月に小さな氾濫が LT の地表を攪乱している。この氾濫によ
 り、低位段丘面に厚さ 10~50cm の土砂が堆積した。

シカは木本類を含む嗜好性の高い種を採食するため、各立地においてシカ排除柵の
 外側のバイオマス量はシカ排除柵の内より有意または僅かに小さくなっていった（図-
 1）。特に、1994 年以前にはほとんど採食されていなかったササは、シカ排除柵の外側
 で頻繁に採食されたため、DB のバイオマス量は大きく減少した（図-1）。また、木本
 種のバイオマスは、シカ排除柵の内側では急激に増加したが、外側では変化がないか、
 むしろ減少した（図-1）。

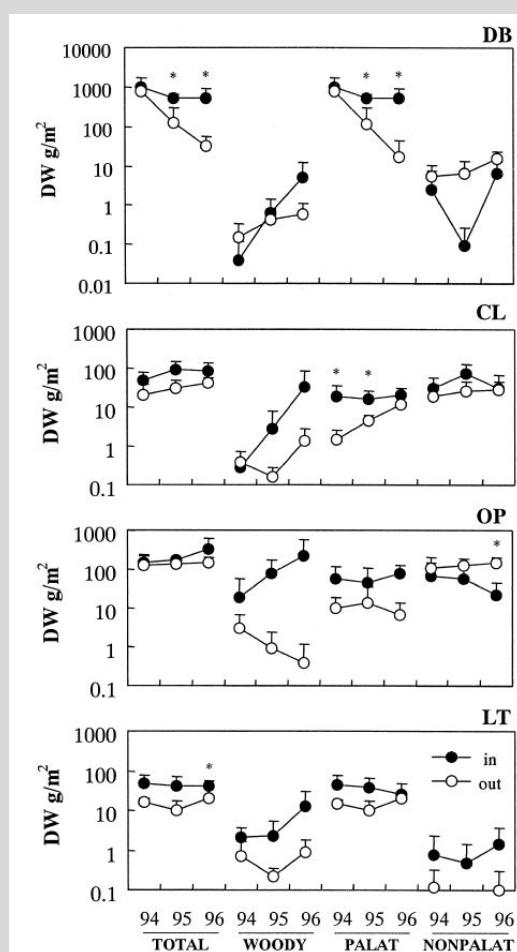


図-1. 各立地の地上部バイオマス（乾燥重量 $g\ m^{-2}$ ）の3年間の変化

*はシカ排除柵の内側と外側で有意な差（ U 検定、 $p < 0.05$ ）があることを示す。略語
 TOTAL：全種（WOODY + PALAT + NONPALAT）、WOODY：木本種、PALAT：嗜好性
 種、NONPALAT：不嗜好性種。立地の略称（DB、CL、OP、LT）は表-1と同じ。

3. 林床植生の種多様性と種組成

H' (repeated measures ANOVA、 $p < 0.05$) と J' (同、 $p < 0.01$) には立地間で有意差があったが (図-2)、シカ排除柵の内外には有意差はなかった。これは、DB ではササが密生しているため、ササの被圧下で他の植物の生育が阻害されるためである。LT では、1994年9月の小さな氾濫による攪乱によって S (ANOVA、 $p < 0.05$) と H' (同、 $p < 0.01$) の両方が1994年から1995年にかけて減少している。

すべての調査区のフロラデータの主成分分析による順序付けは、シカ排除柵の効果よりも、立地の違いがより明確であることを示した (図-3)。第1軸のスコアは、各区画の種数と高い相関 ($r = 0.65$) を示した。ウシノケグサ : *Festuca ovina*、ヤマカモジグサ : *Brachypodium sylvaticum*、ヒメノガリヤス : *Calamagrostis hakonensis* などのイネ科型草本は第2軸と負の値を示していた。これらの結果は、第1軸が種の豊富さを示し、第2軸が河川攪乱に由来する種組成の違いである可能性を示唆している。最初の2軸はそれぞれ全分散の11.8%と9.9%を占めた。LTとOPでは他の2つの立地に比べると、調査年によって大きな変動が見られた。

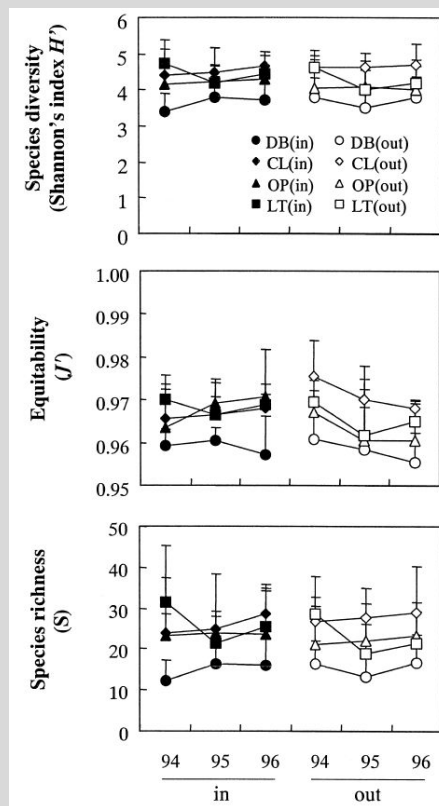


図-2. 調査枠 (1m×3m) あたりの種多様度 (H')、均等度 (J')、種数 (S) の3年間の変化

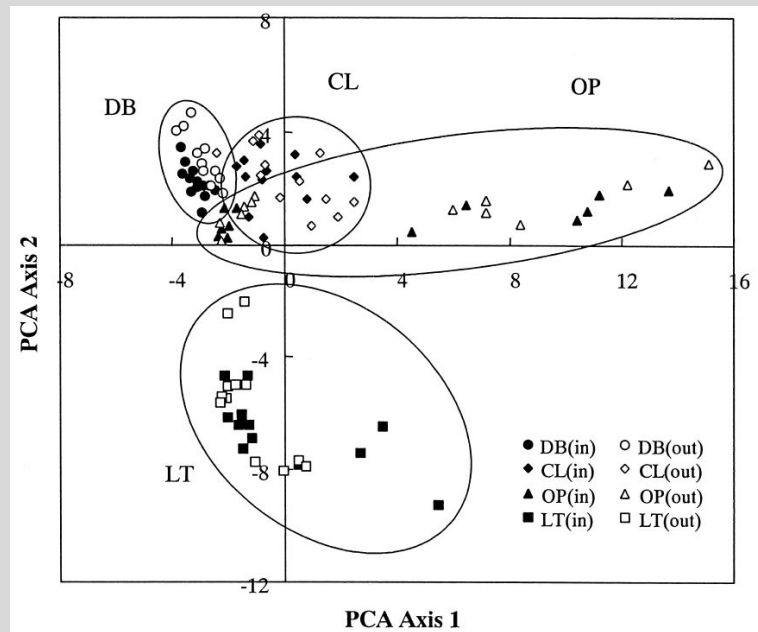


図-3. 各年における全種の出現頻度からなるフロラデータの主成分分析

第1軸と第2軸は、それぞれ全分散の11.8%と9.9%を占めた。

4. 実生の発生

キハダ、ハリギリ、ズミ、オノエヤナギ、ハルニレなどの実生の発生は立地によって大きな影響を受けたが、シカの排除によって影響を受けた種はなかった（表-3）。詳細な解析では、キハダ、ハリギリ、ズミ、ミズナラ、ヤマハンノキ、ハルニレは開けた場所よりも林冠下での発生が多く、オノエヤナギとカンバ類は開けた場所で多く発生した（表-3）。さらに、ミズナラ、ヤマハンノキ、ハルニレ、カンバ類の実生発生は、ササの存在で負の影響を受けていた。カンバ類は不安定な砂地である低位段丘よりも、土壌が発達した高位段丘の裸地で多く発生したが、反対に、オノエヤナギとハルニレは低位段丘でより多く発生した（表-3）。

表-3. 各立地の実生密度（平均数±標準偏差 3m⁻²）および分散分析の結果

Species	Exclosure	Density of the emerged seedlings at each site (mean no. ±s.d./3 m ⁻²)				Factors		Detailed factors											
		DB	CL	OP	LT	Site	Exclosure	Canopy				Dwarf bamboo				Litter			
								S×E	C	E	C×E	D	E	D×E	L	E	L×E		
<i>Phellodendron amurense</i>	in	34.5 ± 35.5	21.0 ± 10.3	0.5 ± 1.0	2.8 ± 3.6	0.001**	0.072	ns	++	--	**	ns	--	ns	ns	ns	ns	ns	
	out	80.0 ± 67.1	50.0 ± 14.6	0.8 ± 0.5	1.5 ± 1.3														
<i>Kalopanax pictus</i>	in	3.5 ± 2.4	2.3 ± 1.9	0.0 ± 0.0	0.3 ± 0.5	0.002**	0.860	ns	++	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	
	out	3.8 ± 3.5	2.8 ± 3.1	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0														
<i>Malus toringo</i>	in	3.0 ± 2.9	2.3 ± 2.1	0.3 ± 0.5	0.5 ± 0.6	0.044*	0.509	ns	+	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	
	out	4.0 ± 4.2	1.8 ± 1.3	0.8 ± 1.0	1.5 ± 1.3														
<i>Quercus crispula</i>	in	1.0 ± 0.8	18.0 ± 21.2	0.3 ± 0.5	1.5 ± 1.9	0.025*	0.428	ns	++	ns	ns	-	ns	ns	ns	ns	ns	ns	
	out	5.0 ± 4.5	6.3 ± 7.2	0.0 ± 0.0	0.3 ± 0.5														
<i>Populus maximowiczii</i>	in	2.0 ± 2.0	5.8 ± 5.4	29.0 ± 39.6	32.3 ± 37.7	0.165	0.280	ns	ns	ns	ns	ns	--	ns	ns	ns	ns	ns	
	out	13.0 ± 12.5	25.8 ± 19.4	36.0 ± 31.6	37.0 ± 37.6														
<i>Salix sachalinensis</i>	in	5.0 ± 5.3	2.0 ± 2.2	7.8 ± 8.7	47.8 ± 50.5	0.010*	0.925	ns	-	ns	ns	ns	ns	ns	-	ns	ns	ns	
	out	8.5 ± 10.0	4.8 ± 5.6	13.5 ± 17.6	39.0 ± 39.4														
<i>Alnus hirsuta</i> var. <i>sibirica</i>	in	0.3 ± 0.5	3.3 ± 5.9	0.5 ± 1.0	3.5 ± 4.4	0.072	0.292	ns	+	ns	ns	--	ns	ns	ns	ns	ns	ns	
	out	0.5 ± 1.0	14.3 ± 17.1	1.0 ± 2.0	2.0 ± 3.4														
<i>Ulmus davidiana</i> var. <i>japonica</i>	in	1.0 ± 1.2	2.0 ± 1.4	0.8 ± 0.5	3.0 ± 2.2	0.027*	0.927	ns	++	ns	ns	--	ns	ns	-	ns	ns	ns	
	out	0.3 ± 0.5	4.3 ± 4.0	0.5 ± 1.0	2.0 ± 1.8														
<i>Betula</i> spp.	in	1.8 ± 1.5	4.3 ± 5.3	23.5 ± 28.9	2.0 ± 1.8	0.069	0.352	ns	-	ns	ns	-	-	ns	++	ns	ns	ns	
	out	4.5 ± 4.4	13.8 ± 6.5	36.3 ± 52.5	6.0 ± 7.7														

注：立地とシカ排除柵の効果に関する分散分析はデータ全体に対して行った。次に、CLとOP、DBとCL、OPとLTの組み合わせでそれぞれ比較し、詳細な因子（林冠、ササ、リター）とシカ排除柵の効果に関する分散分析を行った。（+、-、*）および（++、--、**）はそれぞれ $p < 0.05$ および $p < 0.01$ の有意水準であることを示す。+は正の効果、-は負の効果、nsは効果なしを示す。立地の略称（DB、CL、OP、LT）は表-1と同じ。

5. 実生の生残率

対数線形モデルによる全体解析の結果、キハダ、ドロノキ、オノエヤナギ、ミズナラの4種の実生生残率は立地とシカ排除柵の両方に大きく影響されたが、カンバ類はシカ排除柵にのみ影響された（表-4）。要因を個別に考慮した詳細な分析では、すべての種が特定の条件下またはシカ排除柵の内側のいずれかでより良い生残率を示した（表-4）。キハダ、ハリギリ、ズミ、ミズナラは、高位段丘のシカ排除柵の内側では有意に高い生残率を示したが、林冠下のシカ排除柵では有意な効果が見られなかった。ササの存在はキハダ、ミズナラ、ドロノキ、オノエヤナギ、ハルニレの死亡率を有意に増加させた。ドロノキとオノエヤナギは低位段丘で、カンバ類は高位段丘で多く生残していた。

実生の高さサイズは、シカの採食圧下での生残率に重要な影響を与えた。高さ5cm以上の実生の生残率はシカ排除柵の外側で有意に低かったが（U検定、 $p < 0.05$ ）、高さ5cm未満の実生では有意差が認められなかった（図-4）。さらに、高さ10cm以上

の実生は、シカ排除柵の内側では多く見られた（全シカ排除区で 210 個体）が、シカ排除柵の外側にはほとんど存在しなかった（全対照区で 7 個体）。

表-4. 各立地の 1 年目の成長期末の実生出現数および生存率 (%) および実生の生存率に関する対数線形モデル (Log-Linear Model) の結果

Species	Excl.	Number of emerged seedlings and survival rate at the end of the first growing season at each site								Detailed factors											
		DB		CL		OP		LT		Factor			Canopy			Dwarf bamboo			Litter		
		No	%	no	%	no	%	no	%	Site	Excl.	SxE	C	E	CxE	D	E	DxE	L	E	LxE
<i>Phellodendron amurense</i>	in	138	68.1	84	88.1	2	100.0	11	54.5	*	+	*	ns	+	ns	-	+	*	ns	ns	ns
	out	320	44.4	200	45.5	3	33.3	6	66.7												
<i>Kalopanax pictus</i>	in	14	78.6	9	100.0	0	-	1	0.0	ns	ns	ns	ns	+	ns	ns	+	ns	ns	ns	ns
	out	15	66.7	11	36.4	0	-	0	-												
<i>Malus toringo</i>	in	12	33.3	9	55.6	1	100.0	2	100.0	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	+	ns	ns	ns	ns
	out	16	12.5	7	0.0	3	66.7	6	33.3												
<i>Quercus crispula</i>	in	4	50.0	72	72.2	1	100.0	6	0.0	*	+	*	ns	+	ns	-	+	*	ns	ns	ns
	out	20	55.0	25	4.0	0	-	1	0.0												
<i>Populus maximowiczii</i>	in	8	0.0	23	13.0	116	5.2	129	76.0	*	-	*	+	-	ns	-	ns	ns	-	-	*
	out	52	3.8	103	35.9	144	20.8	148	70.9												
<i>Salix sachalinensis</i>	in	20	10.0	8	25.0	31	12.9	191	57.6	*	+	ns	+	ns	ns	-	ns	ns	-	+	ns
	out	34	8.8	19	31.6	54	13.0	156	26.3												
<i>Alnus hirsuta</i> var. <i>sibirica</i>	in	1	100.0	13	84.6	2	50.0	14	100.0	ns	ns	ns	ns	-	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	out	2	100.0	57	94.7	4	100.0	8	100.0												
<i>Ulmus davidiana</i> var. <i>japonica</i>	in	4	0.0	8	50.0	3	66.7	12	83.3	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-	ns	ns	ns	ns	ns
	out	1	0.0	17	58.8	2	50.0	8	37.5												
<i>Betula</i> spp.	in	7	0.0	17	41.2	94	50.0	8	25.0	ns	+	ns	ns	+	ns	ns	ns	ns	+	+	ns
	out	18	16.7	55	27.3	145	17.2	24	8.3												

注：対数線形モデルは、まず立地とシカ排除柵の効果について適用し、次に CL と OP、DB と CL、OP と LT の組み合わせをそれぞれ比較した詳細要因（林冠、ササ、リター）とシカ排除柵の効果について適用した。数字は試験期間中の実生発生数、%は 1 年目の成長期末の生存率。記号 +、-、*は、受け入れたモデルを適合させるために必要であることを示す。また、+、-はそれぞれ、その要因の存在下で多数または少数が生存したことを示す。部位の略称 (DB、CL、OP、LT) は表-1 と同じ。

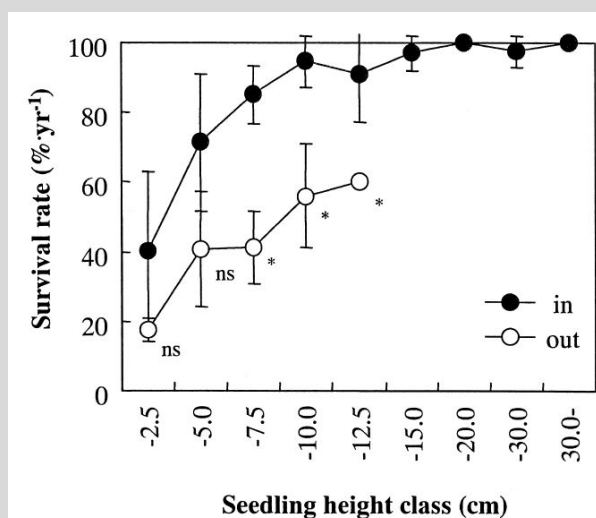


図-4. 木本実生の発生当年の成長期末から翌成長期末までの生残率

シカ排除柵の内外の生残率を木本実生の高さ別に示す。*はシカ排除柵の内外で有意な差 (U 検定、 $p < 0.05$) があることを示す。ns は有意差なし。

6. 実生の成長

立地とシカ排除の両方が、一部の種の成長に大きな影響を与えた (図-5)。ドロノキ、オノエヤナギ、ハルニレは高位段丘の林冠下よりも開放地で良く成長し、高位段丘よりも低位段丘の裸地で良く成長した (分散分析、 $p < 0.05$)。ドロノキ、ハルニレ、キハダ、カンバ類は、シカ排除柵の内側で良く成長した (分散分析、 $p < 0.05$)。しかし、ハリギリ、ズミ、ヤマハンノキの実生の成長には、立地とシカ排除柵のいずれの要因にも影響されなかった。

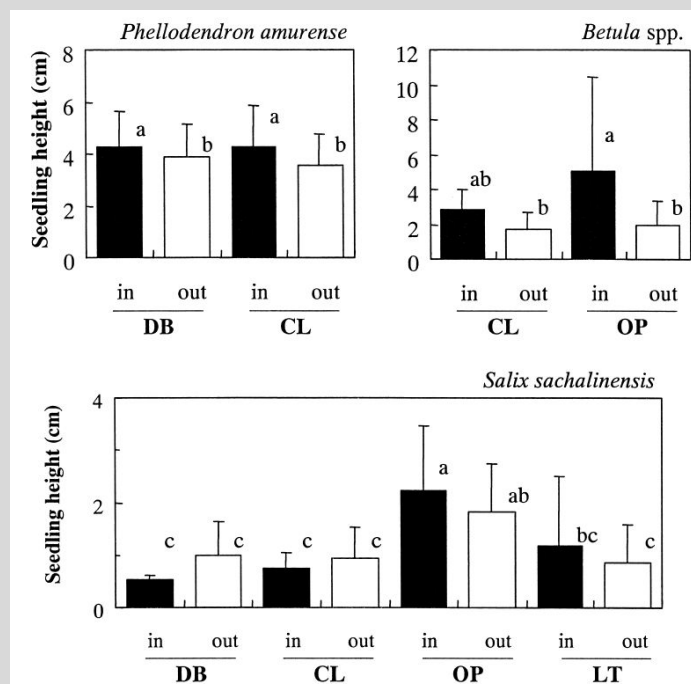


図-5. キハダ：*Phellodendron amurense*、カンバ類：*Betula spp.*およびオノエヤナギ：*Salix sachalinensis*の1年目の成長期末の平均の実生の高さ。棒グラフのバーは1SDを示す。同じ文字で示された処理には、 $p < 0.05$ (Tukey's HSD test) で有意な差はない。

7. 種の反応の分類

立地とシカ排除柵の処理間の実生の発生と生存のパターンに基づく主成分分析では、樹種の特徴が示唆された。おそらく、これらの樹種に対してシカの嗜好性に違いがないため、シカ排除柵に対する反応よりもむしろ立地特性に基づいて、3つのグループに分類することができた（図-6）。第1軸は定着に適した光条件を示し、第2軸は適応できる攪乱のタイプを示すと考えられる。第1軸と第2軸で全分散のそれぞれ44.5%と22.2%を占めた。ハリギリ、キハダ、ミズナラ、ズミ（グループ1）は主に高位段丘の林冠下で発生し、一般に生残率が高い。カンバ類、ヤマハンノキ、ハルニレ、ドロノキ、オノエヤナギ（グループ2、3）は主に開放地に発生して、グループ1と比較して生残率は低かった。開放地で多く発生したの種群のうち、カンバ類（グループ2）は高位段丘に多く発生したが、その他（グループ3）は低位段丘に比較的多く発生していた（表-4）。

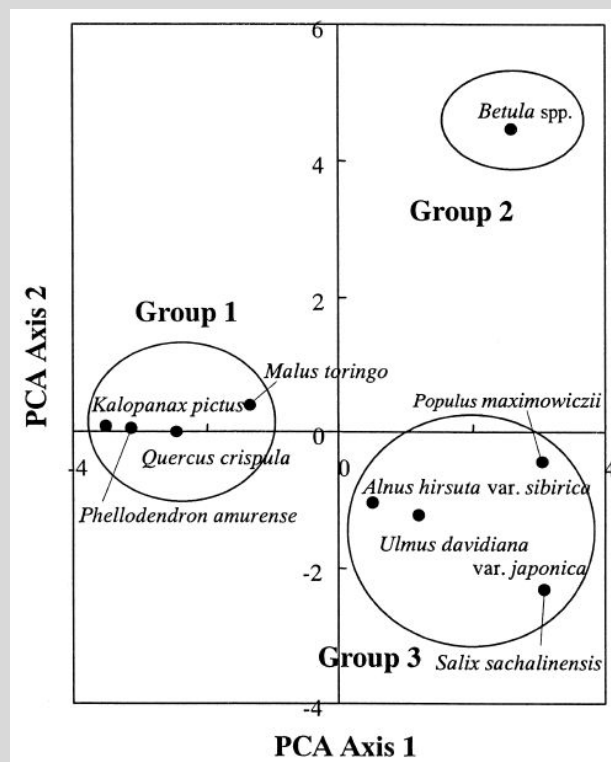


図-6. 主要樹種9種の実生の発生数と生存数による主成分分析

第1軸と第2軸は、それぞれ全分散の44.5%と22.2%を占めている。

IV. 考察

1. 植生に対するシカ排除柵の効果

採食圧の強度は大型草食動物の密度に比例する (Gill 1992a)。調査地域では、1995年から1997年にかけてシカ生息密度がかなり高かった (29.3 頭 km⁻²; 栃木県 未発表データ)。低木層の存在、林床植生の高さ、優占種の嗜好性に基づく Mitchell and Kirby (1990) の分類によれば、調査地における調査期間中のシカの採食圧レベルは高放牧レベルに相当する可能性がある (Mitchell and Kirby 1990)。

このような高い採食圧の下では、総バイオマスはシカ排除柵の外側よりも内側の方が大きくなった (図-1)。木本種のバイオマスは、すべての立地でシカ排除柵の内側ではっきりと増加し (図-1)、特に高位段丘の林冠ギャップで非常に速く成長したカンバ類で顕著であった。このことから、シカを排除できれば、木本類の更新を期待できることが示唆された。

3年間で最も特徴的な変化は、DBのシカ排除柵の外側でササが年々減少し、総バイオマス量と嗜好性種のバイオマスが激減したことである (図-1)。常緑の葉を持つササは、落葉樹林に生息するシカの重要な餌である (丸山ら 1975; Takatsuki 1980)。スズタケはチマキザサほどシカに好まれていなかったようであるが、チマキザサが消失した後にはスズタケが激しく採食された。調査期間終了時には全てのササがほぼ完全に減少し、高位段丘のCLやOP (図-3) などでは不嗜好性の草本が林床全体を覆っていた。

調査期間中にシカの採食で失われた種はなく、シカ排除柵の内外ともに林床植生の多様性に変化はほとんど見られなかった (図-2)。これは、ササから不嗜好性種へと林床植生の優占種が大きく変化した後に調査を開始したことが一因であると思われる。そのため、シカの採食に脆弱な種の絶滅や不嗜好性種の群落形成が、調査開始以前に起こっていた可能性がある。しかし、我々の結果は、河川や倒木による攪乱によって作られた不均質な環境が、シカの採食よりも地域の種の多様性に大きな影響を与えることを示している。Stohlgrenら (1999) もロッキー山脈の草原を対象とした長期的な研究において、大型草食動物の適度な放牧によって多様性は大きく変化せず、空間的なばらつきがかなりあることを報告している。一方、Pettitら (1995) は、残存林においてシカを排除した後、植物の多様性が速やかに回復することを観察している。このような植物多様性の変動パターンを決定する要因として、採食の強度や期間が重要である可能性がある。

また、ササが減少した範囲（CL と OP）では林床植物の多様性が高いことから、シカの採食が植物種の多様性に正の影響を及ぼしていることがわかった。このように、シカの採食は優占するササを選択的に排除することで、間接的に植物種の多様性を調節する重要な要因となっている。

2. シカ採食に対する植物のいろいろな反応

シカの採食に耐性のある種や好まれていない種は、シカの激しい採食圧下でも生き残ることができるはずである。高槻（1989）は、北日本から南日本にかけて、シカが好んでは食べない種を 145 種（木本 67 種、草本 60 種、イネ科草本 1 種、シダ 17 種）報告している。我々の結果は彼の分類を概ね支持しているが、本調査地では彼の不嗜好性植物リストには含まれていないサワギク、キオン、イケマ、トモエソウ、シロヨメナなどが林床に優占していて、これらの種も不嗜好性種と判断された。このように、シカ生息地周辺の局所的な環境の中で、シカの嗜好性がどのような要因で決定されるのか、興味深いところである。

調査林分で発生した全ての木本実生は、シカによる激しい採食を受けていた。Gill（1992a）は、「ヨーロッパでは通常、ヤナギ類：willows、ヤマナラシ：*Populus tremula* およびヨーロッパモミ：*Abies alba* が、アカシカ：red deer やノロジカ：roe deer に最も好まれ、シトカトウヒ：Sitka spruce、ヨーロッパアカマツ：*Pinus sylvestris* およびヨーロッパクロマツ：*P. nigra* への嗜好性は低い」と記載しているが、調査林分の樹種間ではそのような嗜好性の違いは見いだすことができなかった。また、実生の高さサイズによって採食の強さが異なるようであった。調査林分において、シカは高さ 5cm 以上になった実生を採食対象としているようである（図-5）。5cm 未満の実生は、シカにとって小さすぎて採食できないか、林床植生に紛れて識別できない可能性がある。しかし、周囲の植生高以上に成長した木本実生は選択的に採食されるようだ（Miller et al.1982；Welch et al. 1991；高槻・五来 1994）。また、林床植生が春になって発達する前や、秋になって衰退した後でシカが実生を採食する、季節的なパターンもあるかもしれない（野宮、個人的観察）。

3. 森林の更新に対するシカ排除と攪乱の相互作用

調査林分での樹木更新には、シカの採食に加えて、環境要因が最も大きな影響を及ぼしていた。多くの樹種には、実生の発芽や生残に適した立地がある。その中でも光条件（林冠ギャップや閉じた林冠の下）は最も重要な要素であった（図-5）。加えて、

キハダ、ハリギリ、ズミなどの鳥散布種子は開放地への種子散布が制限されており (Masaki et al. 1994)、実生の発生数は閉じた林冠下に多かった。

環境要因に加えて、シカ排除は全般的に樹木更新に正の影響を与え、実生の死亡率が減少し (表-4)、成長速度が増加した (図-5)。樹木実生に対するサイズ依存的な採食効果 (図-4) を考慮すると、シカ排除は樹木の更新にとって重要な条件であることがわかる。一方で、キハダ、ドロノキ、カンバ類などは、シカ排除柵の外側で実生の発生数が多かった (表 3)。このことは、ドロノキやカンバ類の小型で軽量の種子 (Pigott 1983) や、キハダの休眠種子 (森 1991) に対して、シカが土壌表層を踏み荒すことで良い発芽場所が形成されたことを示唆している。さらに、調査林分を含む森林において、シカが数種の樹木を剥皮して枯らしており (田中ら 未発表データ)、新しい林冠ギャップが形成されている。このことは、光要求性の高い種に適した発芽サイトをシカが間接的に作り出したことになる。

このような反応の違いは、採食とササの相互作用においても観察された。ササは樹木の更新を強く阻害する (Nakashizuka 1987) ことから、ササが減少すれば、林床の光条件が改善し、樹木実生の更新に好ましい立地が形成される。したがって、シカの個体数がササを減少させるのに十分であり、樹木実生を過度に採食するほどでなければ、シカの採食は樹木の更新を促進する効果がある。しかし、本研究で見られるように、日光のシカ個体数は、樹木の更新を許容できないほど現状では多すぎる。

図-6にまとめたように、シカの排除と攪乱、そして環境が樹木の更新に相互的に影響することが観察された。グループ 1 は、比較的耐陰性が強くて鳥や動物によって種子散布される種からなり、他のグループは光要求性の高い種である。後者のうち、グループ 2 のカンバ類は倒木の攪乱で形成される光ギャップに適応し、グループ 3 は流路に沿って裸地面を形成する河川攪乱に適応する種である (Fujita and Kikuchi 1986; 新山 1987; 有賀ら 1996; Nakamura et al. 1997; Sakai et al. 1999)。シカの排除の影響は、これら 3 つのグループで異なっていた。グループ 1 の種はシカの採食で実生の生残率に大きな影響を受けたが、他の 2 グループの生残率は光条件に大きく依存しており、シカの採食は実生の成長に悪影響を及ぼした。

本研究で調査対象としたこの森を再生するためには、今後、シカの個体数を減らす必要がある。Nakashizuka and Numata (1982) は、ササを衰退させたブナ林で牛馬の林内放牧をしたところ、ブナ林の更新に成功したことを報告している。シカの個体数が減少すれば、光や土壌の条件に対応した種特性を持つ樹種によって、この森林の更新プロセスが進行していくことになる。

3章：スギに対するシカ被害の発生とその高さ

2章では、シカの採食は樹高が5cm程度の実生の生存率にも影響しており、シカの生息密度が高い状況下では、自然林の更新を妨げていることを示した。人工林の更新作業では、高さ40cm程度に育った苗を植栽するが、樹高がどのくらいになれば主軸先端への相対的な食害リスクが低下するのか明らかにした事例はない。本項では、スギに対する高さ別の食害リスクを明らかにすることを目的とした。

3-1 シカの食害高と斜面傾斜の影響

I はじめに

本研究では、大苗を植栽した試験地（4章1項）を利用して、シカによる潜在的な食害高の分布と、食害率及び食害高に与える斜面傾斜の影響を明らかにすることを目的とした。4章1項で設定した試験地は植栽後の下刈を完全に省略する目的で大苗の高さを平均160cmとしたことで、植栽当初はシカがおよそ採食可能な高さ範囲にシカの食害痕が全く無い枝葉が十分に存在しており、また、斜面傾斜が平坦から急傾斜まで含むように設定されている。本研究では、この試験地の食害状況を調査し斜面傾斜別に解析することで、食害高の分布を定量的に明らかにするとともに、スギ大苗の主軸先端への食害リスクに対する斜面傾斜の影響を明らかにした。

II 方法

1. 調査地

調査は、大分県佐伯市の茅野国有林1031林班に1小班（北緯 $32^{\circ}49'$ 、東経 $131^{\circ}35'$ 、標高200m）の、小規模な河川を挟んだ南向きの急斜面（図-1A：平均傾斜 35° ）と、平坦な谷底を含んだ緩斜面（図-1B：平均傾斜 5° ）の2つの植栽試験区で行った。周辺の森林にはシカが高密度で生息しており、調査地から2km離れた地点で2011年に実施した糞粒法により 22.6 頭 km^{-2} と推定されている（大分県2012）。調査地では2010年にシカ被害対策を全くとらずに40cm程度の普通苗を植栽したが、2年後にはシカ被害で80%が枯損し、残りの個体も形状が盆栽状になった（大分森林管理署 私信）。

2013年2月25～26日に、オビスギ系品種の挿し木スギ3年生のポット大苗300本を準備し、2つの植栽試験区にそれぞれ半数ずつ2.2m間隔で植栽した。大苗は平均苗高が160cmと非常に高かったため、倒伏防止の目的で支柱を設置した。調査期間内に枯

損した個体やシカによる枝折り被害を受けた個体を除いた合計 250 個体を解析に用いた（表-1）。

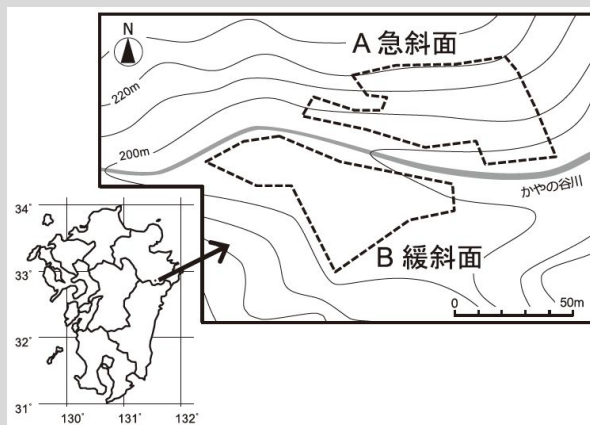


図-1. 試験区の位置と地形

表-1. 植栽された斜面傾斜区分ごとの植栽個体の樹高と植栽当年における1年間の枝葉被害

斜面傾斜区分	≤ 5°	10°	15°	20°	25°	30°	35°	40°	45°	50°	全体
調査個体数	65	18	13	10	13	9	43	51	25	3	250
期首平均樹高 (cm)	155.1	149.7	152.8	159.3	155.5	151.1	150.8	150.6	155.5	156.0	153.0 ^{ns}
期末平均樹高 (cm)	172.9 ^a	172.6 ^{ab}	166.3 ^{ab}	171.2 ^{ab}	169.2 ^{ab}	175.1 ^{ab}	186.1 ^b	177.8 ^{ab}	180.4 ^{ab}	202.3 ^{ab}	176.7*
食害個体数	59	16	11	10	10	6	27	24	15	1	179
主軸食害個体数	0	0	0	0	0	0	1	2	3	0	6
総食害痕数 [†]	512	151	132	85	118	38	<u>121</u> 26	<u>131</u> 22	<u>125</u> 12	<u>18</u> 0	1491
食害高中央値 [†] (cm)	96	94	95	107	98	107	<u>121</u> 93	<u>146</u> 101	<u>155</u> 117	<u>158</u> —	103

は斜面傾斜区分間で有意差があることを示す（一元配置分散分析， $p < 0.05$ ）。異なるアルファベットは斜面傾斜区分間で平均値に有意差があったことを示す（Tukey, $p < 0.05$ ）。† 樹冠の斜面上側と下側を区別して食害痕数および食害高を測定した 35°～50°区については、数値を上段（斜面上側）と下段（斜面下側）に分けて示す。

2. 現地調査および解析方法

植栽直後（期首）と1年後（期末）にスギの樹高を測定した。シカの食害高を測定することが目的であるので、樹高は地上からの自然高とした。植栽したスギの枝葉が分布する高さを把握するため、緩斜面（図-1 B）に植栽したスギは枝下高を測定した。植栽の1年後に、シカがスギの枝葉を採食した痕跡である食害痕を確認し、すべての食害痕の地上高を測定した。急斜面（図-1 A）においては、食害痕の位置を樹冠の斜面

上部側と下部側に区分して記録した。また、調査期間中に食害痕が確認されたスギ個体の割合を食害率とした。

斜面傾斜角 (θ) は、調査した全てのスギの植栽位置で測定した。斜面の傾斜方向のライン上で、水準器を取り付けた長さ 150cm のポールの上端を接地させて水平に保ち、ポールの中央がスギの植栽位置にくるようにしたときのポール下端の高さ (H) を測定し、次式で斜面傾斜角 (θ) を計算した。

$$\theta = \arctan (H/150)$$

斜面傾斜の影響がない平坦地における食害強度の高さ分布を次のように求めた。まず、斜面傾斜 5° 以下の地点に植えられたスギ 65 個体について、各個体の枝下高から樹高までの全ての高さ階級に葉が着生しているとみなし、10cm の高さ階級ごとに着葉個体の割合を求めて、これを枝葉の高さ分布とした。高さ階級ごとに、65 個体で確認された食害痕数を着葉個体数で除して、各高さ階級の食害強度 (着葉個体あたりの食害痕数) を算出した。

斜面傾斜区分ごとの樹高の比較には一元配置分散分析の後で Tukey の多重比較を、食害率の比較には比率の検定の後で多重比較補正を伴う対毎の比率の比較を、食害痕数および食害高の比較には Kruskal-Wallis 検定の後で Benjamini & Hochberg 法による多重比較をそれぞれ用いた。全ての統計解析は、ソフトウェアパッケージ R 3.4.1 (R Core Team 2017) で行った。

III 結果

1. 食害率と食害痕数

試験に用いたスギ大苗の平均樹高 (地上からの自然高) は植栽時で 153.0cm、植栽 1 年後で 176.7cm であった (表-1)。斜面傾斜角を 5° 区切りで階級化して区分し、期末の平均樹高を比較したところ、斜面傾斜が 5° 以下の地点 (5° 区) では 30° を超えて 35° までの地点 (以下、 35° 区のように記述する) より有意に樹高が低かったが (それぞれ 172.9cm および 186.1cm) (Tukey, $p < 0.05$)、それ以外では斜面傾斜区間で有意な差は認められなかった。

調査期間中に 179 個体 (全調査個体の 71.6%) に合計で 1491 個の食害痕を確認した (表-1)。斜面傾斜が急なほど食害率は低い傾向があり (図-2)、 5° 区の食害率 (90.8%) に対して $35^\circ \sim 45^\circ$ 区の食害率は有意に低かった (それぞれ 62.8%、47.1%、60.0%) (比率の検定、 $p < 0.05$)。

個体あたりの食害痕数で20個を超えて集中したのは10個体（食害個体のうち5.6%）であったが、被害個体の半数以上（同54.2%）で6個以上の食害痕を確認した（図-3）。食害率と同様に食害痕数も斜面傾斜が急なほど少ない傾向（図-4）にあり、5°区の食害痕数（中央値は6個）に対して35°と40°の区では有意に少なかった（中央値はそれぞれ1個、0個）（Benjamini & Hochberg、 $p < 0.05$ ）。

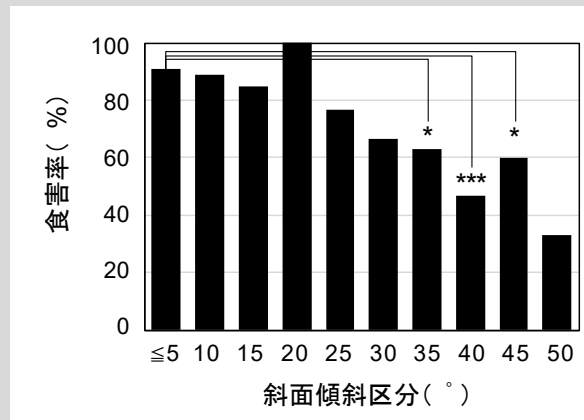


図-2. 斜面傾斜区分ごとの食害率

線でつないだ区間には食害率に有意差があったことを示す（比率の検定、* $p < 0.05$ 、*** $p < 0.001$ ）。

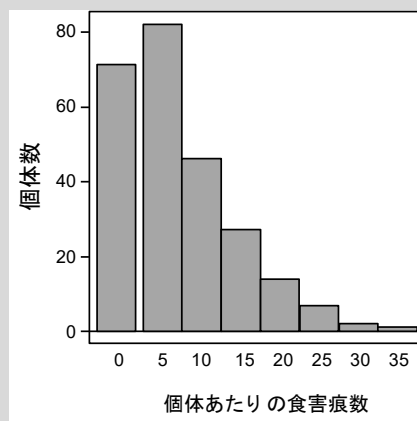


図-3. 個体あたりの食害痕数

食害痕数0は無被害個体、それ以外は食害痕数5ずつの階級幅で示す。

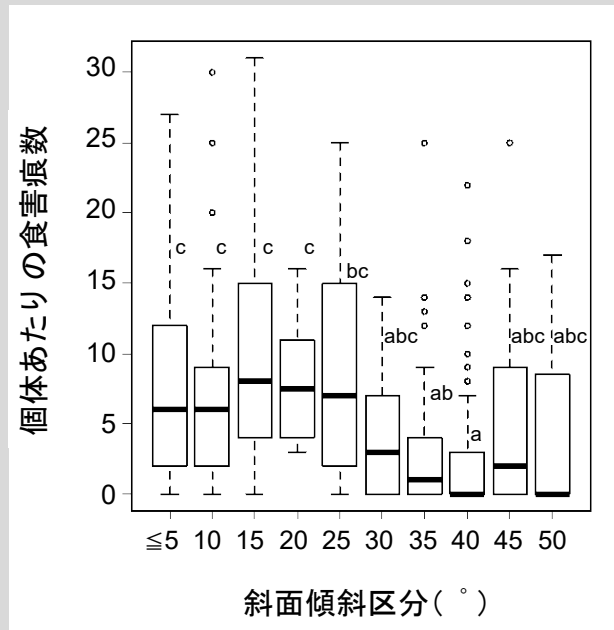


図-4. 斜面傾斜区分ごとの個体あたりの食害痕数

箱中の横線が中央値、箱の下端が第一四分位（25%）、箱の上端が第三四分位（75%）、ひげは箱の上下端から箱の長さの 1.5 倍内にある最大値および最小値、ひげの外の白丸が外れ値を示す。異なるアルファベットは斜面傾斜区分間で食害痕数の中央値に有意差があったことを示す（Benjamini & Hochberg、 $p < 0.05$ ）。

2. 食害高の分布

斜面傾斜がほとんどない 5° 区で確認した 512 個の食害痕（表-1）は、75cm を超えて 110cm までの高さ範囲に 67.4% が集中しており（食害高の中央値は 96cm）、この範囲を外れると食害痕の数は減少した（75cm 以下が 23%、110cm 超が 9%：図-5A）。一方、同区における枝葉の高さ分布として算出した 10cm の高さ階級ごとの着葉個体の割合をみると、期末の時点で 60cm を超えて 160cm までの広い範囲で 70% 以上の個体に着葉がみられた（図-5B）。その結果、着葉個体数あたりの食害痕数として算出した食害強度は、高さ 80cm から 110cm までの範囲に 1.5 を超える高い値が集中していた（図-5B）。

図-6 に示すように、斜面傾斜が少し大きい 10~25° 区までは、20° 区を除いて 5° 区の食害高中央値と有意な差は認められなかった（Benjamini & Hochberg、 $p > 0.05$ ）。斜面傾斜が 25° を超えると、斜面が急になるにつれて食害高の中央値が高くなり、樹冠の斜面上側の食害痕については 50° 区までその傾向が続き、食害高の中央値は

50°区で最大（158cm）となった（表-1、図-6：Benjamini & Hochberg、 $p < 0.05$ ）。主軸の先端が食害されたのは6個体で、いずれも斜面傾斜が30°以上の場所に植栽された個体であった（表-1）。一方で、樹冠の斜面下側の食害痕については、35°～45°区のいずれも斜面上側の食害痕の高さより有意に低く（表-1、図-6：Benjamini & Hochberg、 $p < 0.05$ ）、斜面傾斜が急になってもそれほど高くはならず、5°区の中央値と比較しても有意な差は認められなかった（Benjamini & Hochberg、 $p > 0.05$ ）。

斜面傾斜が30°を超えた急傾斜の区においては、35°～45°区で食害痕は樹冠の斜面上側に多く分布しており（それぞれ80.3%、85.7%、95.8%）、50°区では食害痕数が少ないものの18個全てが樹冠の斜面上側に分布していた（表-1、図-6）。

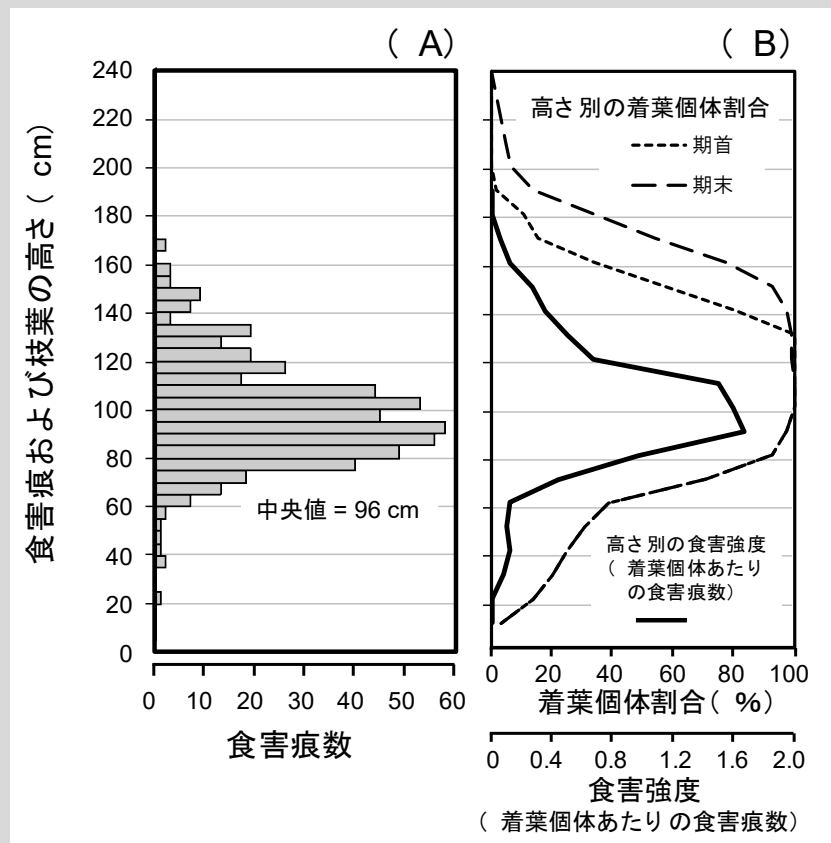


図-5. 斜面傾斜5°以下の地点に植えられたスギ65個体の高さ別の食害痕分布（A：5cm 間隔）および高さ別の着葉個体割合*と食害強度の高さ分布（B：10cm 間隔）

* 65個体全体の枝葉の高さ別分布の指標として、各スギ個体で枝下高から樹高までの全ての高さに個体の枝葉が分布するとみなし、着葉個体の割合を10cmの高さ階級ごとに、植栽直後の期首と1年後の期末に分けて示した。

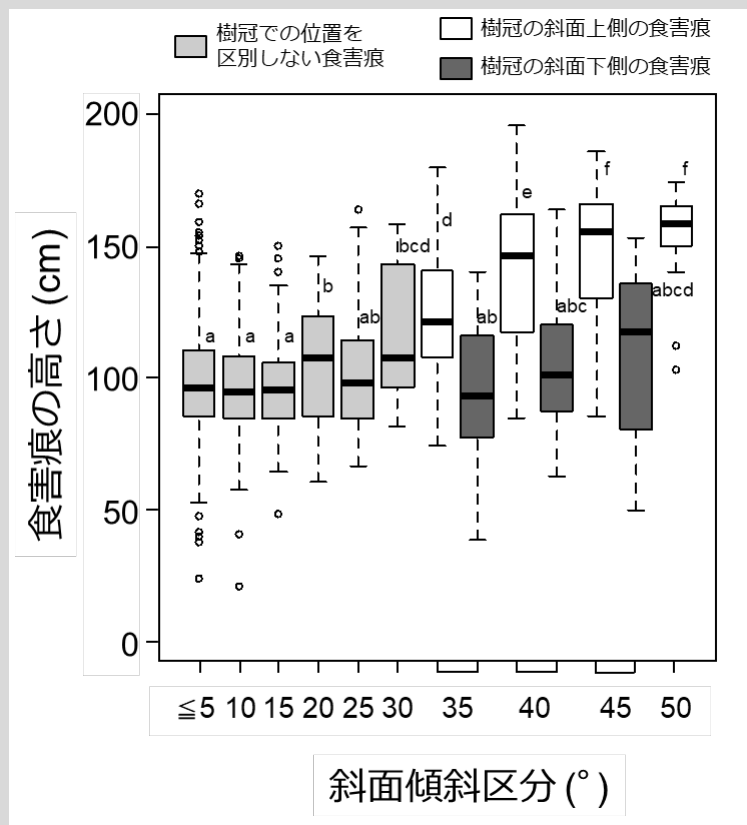


図-6. 斜面傾斜区分と食害痕の高さ

斜面傾斜区分 35°～50°では食害痕を樹冠の位置（斜面上側または下側）で区別した。箱ひげ図の読み方は図-4と同じ。異なるアルファベットは斜面傾斜区分間で食害痕の高さの中央値に有意差があったことを示す（Benjamini & Hochberg, $p < 0.05$ ）。

IV 考察

1. シカが食害しやすい高さ

植栽したスギに残る食害痕は、斜面傾斜が5°以下であれば、96cmを中央値にして75～110cmの範囲に集中していることが明らかになり（図-5A）、この傾向は食害強度（着葉個体あたりの食害痕数）でも同じであった（図-5B）。これは、シカには採食しやすい高さの範囲があり、そこにある枝先から優先的にシカが食害した結果と考えられる。このときの食害痕の高さ分布は、斜面傾斜の影響を受けない状態でシカが枝葉を食害する潜在的な確率分布と言えるだろう。

食害痕が特定の高さ範囲に集中することはシカの体格に関係すると考えられる。Renaud（2003）は25～205cmまでの7段階の高さに餌を置きアカシカに自由に採食さ

せて、最も食べられた高さがアカシカの肩の高さに近いことを示した。過去に捕獲されたキュウシュウジカの体格データ（3歳以上の239個体：野宮 未発表）によれば、足先から肩までの高さが80cm、肩から口先までの長さが40cmと推定される。食害痕が集中していた75～110cmという地上高はキュウシュウジカの肩から口先までの高さにはほぼ相当する。すなわち、本研究で食害痕が集中して確認された高さの範囲は、キュウシュウジカが地面に足をつけて無理なく口が届く範囲であったことが示唆される。したがって、キュウシュウジカとは体格が異なるエゾシカやヤクジカであれば、食害し易い高さは体格に応じて異なると予想される。

2. 傾斜地での食害の特徴

斜面傾斜が急なほど、より高い位置に食害痕が分布すること（表-1、図-6）が明らかになった。これまで、急斜面では緩斜面に比べてより高い枝先まで食害されることが経験的に知られているが（Akashi 2006；古野・渡邊 1989；池田 1998；Nichols et al. 2015；佐々木ら 2013）、斜面傾斜によって食害高がどのくらい高くなるかは、ほとんど示されていなかった。本研究では、斜面傾斜が15°を超えると5°区よりも食害高が高くなることが検出され、35°を超えると35°以下での食害高の分布とは明らかに区別できた（図-6）。斜面傾斜が15°もしくは35°を超えるということは、シカがスギから60cm離れて斜面上方に立ったと仮定したとき、スギの地際位置からおよそ16cmもしくは42cm高い位置に立つことになり、より高い位置の枝先にシカの口が届くことを意味する。それぞれの傾斜角を超える20°区と40°区の斜面上側の食害高の中央値はそれぞれ107cmと146cmであり（表-1）、5°区の96cmに16cmもしくは42cmを加えた値（それぞれ112cmと138cm）に近かった。

さらに本研究では、斜面傾斜が35°を超えて急になればなるほど、食害痕が樹冠の斜面上側に集中する傾向も認められた（表-1、図-6）。このことを指摘した報告は少ないが、古野・渡邊（1989）は斜面傾斜30°以上の急斜面で食害痕の最大高が高くなることと、そのときの食害痕のほとんどが斜面上側に分布したことを記録している。斜面傾斜が急になると、シカがスギから斜面下方に立てば、斜面上方に立った場合とは逆にシカの口が届く高さが低くなり採食可能な枝先が減ることで樹冠下側の食害痕が減ると考えられる。

一方で、スギへのダメージの大きさを考えると、どこを食害されるかに加えて、食害率や被害個体あたりの食害痕数が重要になる。食害率（図-2）と食害痕数（図-4）には、斜面傾斜が急になるほど減少する傾向がみられた。いずれも30°を超えると5°

区に対して有意に低い値を示したが、有意差が認められなかった斜面傾斜区分についてはサンプル数の少なさやばらつきが大きさが差の検出を妨げた可能性がある。剥皮被害（野口 2001；井上ら 2005）や林地への侵入頻度（島田 2007）でも斜面傾斜が急になると被害や頻度が低下することが示されている。食害率や食害痕数で示される食害強度はシカの滞在時間に比例すると考えられるため、シカは斜面傾斜が緩い場所の利用頻度が高いといえるだろう。

3. シカ被害対策としてのスギ大苗植栽の可能性

本研究によって、平坦地では 100cm 前後の高さ（およそ 75～110cm）が、シカにとって最も採食し易い高さであるとともに、スギにとってみれば枝葉への食害リスクが高い危険な高さ（危険高）であることが示された。このことは、平坦地においてスギの樹高がこの高さを超えた場合には、主軸先端を食害されるリスクが低下することを示すと同時に、この高さ（およそ 75cm）よりも樹高が低い場合には、最も食害されるリスクが高いのは主軸先端であることを示している。九州においてスギの山出し苗の苗高は 70cm までが規格苗（普通苗）であるため、シカの生息密度が高い地域で対策をしないまま造林した場合には、激しい被害が発生する可能性が高い。食害を受けたスギ大苗に対する 1 年間の食害痕が 1 個体あたり 6 個以上確認できたが（図-3）、仮に植栽直後のスギ普通苗が必ず主軸先端を含めて 6 ヶ所以上を食害されたとしたら枯損する可能性もあるだろう。実際に、この調査地では試験開始の 3 年前に苗高 40cm 程度の普通苗で造林されたが、植栽直後から主軸先端を含めて多くの枝先を食害されて壊滅的な被害を受けている（大分森林管理署 私信）。

植栽時の樹高が危険高よりも高くなるような大苗を利用するなら、防護柵などのシカ被害対策を必要としない造林が可能かもしれない。斜面傾斜が 15° もしくは 25° までの緩傾斜地であれば、5° 区で確認された 100cm 前後の危険高を超えた苗高の大苗を使うことが最低条件となり、苗高は高ければ高いほど主軸先端への食害リスクは低くなる。斜面傾斜が 35° を超えた急傾斜になれば、40° 区で確認された食害痕の中央値が 140cm であることから、少なくとも苗高が 140cm 以上の大苗を使う必要がある。本研究で利用した 160cm のスギ大苗が斜面傾斜 35° を超える急傾斜地においても主軸先端に対する食害をほぼ回避できたという点で成功したとするならば、キュウシュウジカ対策としてスギ大苗に求められる最大の苗高は 160cm で十分かもしれない。しかし、九州外においては地域のシカ個体サイズを踏まえた検討が必要となる。また、大きすぎる苗を利用すると育苗や植栽作業に余分なコストが掛かることから、必要十分な苗高は経営的な視点からも検討されるべきである。

大苗とはいえ、シカの餌にもなるスギをシカが生息する状況下で植栽する大苗植栽は、万能なシカ被害対策ではないことも忘れてはいけない。大苗で被害を回避しているのは主軸先端への食害であるため、危険高にある枝先は無防備である。そのような枝先まで保護するためには単木保護資材のような保護資材が必要となる。一般的な単木保護資材の資材高は 140cm のため、緩傾斜地で十分に機能することは明らかである。しかし、本研究の結果からは斜面傾斜が 35° を超えると食害強度が低下する傾向にあるとはいえ、140cm の資材高では機能しない可能性があるため、急傾斜地での単木保護資材の適用には注意が必要だろう。

大苗植栽が成功する条件の一つは、スギに対するシカの食害強度がある程度低いことであると推察される。そのため、植栽前には食害強度を正しく評価する必要がある。今後は、シカ生息密度や植栽地の植生といった斜面傾斜以外の要因についても食害強度に与える影響を明らかにしていく必要がある。また、スギが幼齢木の段階であれば、枝葉への食害以外にも角擦りや枝折りといった別のシカ被害が発生する可能性があるということも、最後に指摘しておきたい。

3-2 シカによる折損被害

I. はじめに

本研究では、平均苗高 160cm のスギ (*Cryptomeria japonica*) 大苗を植えた試験地 (4 章 1 項) で発生した、主軸と側枝に対する折損被害について調査した。折損部位の高さや太さの特徴と斜面傾斜の影響、および被害後の樹高の回復経過を明らかにし、造林地における折損被害の発生原因について考察した。なお、本研究においてスギ幼齢木に折損被害を発生させたのは、ニホンジカの亜種で四国と九州に分布するキュウシュウジカ (*Cervus nippon nippon*、以下、シカ) である。

II. 方法

1. 試験地および現地調査

試験は、大分県佐伯市の茅野国有林 1031 林班に 1 小班 (北緯 32° 49'、東経 131° 35'、0.5ha、標高 200m) で行った。試験地周辺のシカ生息密度は 2011 年に 2km 離れた地点で糞粒法により 22.6 頭 km² と推定されている。試験地では 2010 年にスギ普通苗を植栽したが、8 割が枯損して残ったスギも盆栽状となる激害となった前歴がある (大分森林管理署私信)。試験地の林床はタケニグサやワラビが優占する植生であった。2013 年 2 月に防鹿柵を設置しないで植栽した平均苗高 160cm (最小 130cm、最大 203cm) のスギ大苗 500 本について、3 章 1 項と同様の方法で植栽位置の斜面傾斜を記録した (傾斜範囲 0~50°)。その後、2013 年から 2016 年 12 月までの 4 年間、成長停止期にスギの主軸先端の状態と、シカによる食害と折損被害の有無を確認して樹高を測定した。折損被害は主軸折りと側枝折りに区別して記録した。主軸折りの場合は、被害部位の高さ (折損高) と直径 (折損径) を記録し、折られた主軸が残存していれば、折られた部分の主軸長を消失長として記録した。折れていないが主軸にシカの歯形が残っている場合には、主軸折りの失敗として歯形位置の直下で高さ と直径を記録した。側枝折りの場合は折損高のみを記録した。折損被害を受ける直前の樹高は、折損高に消失長を加えて復元した。なお、植栽当年の倒伏 (4 章 1 項) やシカによる剥皮 (野宮ら 未発表) などによって試験期間中に枯損した個体は解析から除外した。

2. 解析方法

主軸折りに成功および失敗した高さ と側枝折りの高さを Kruskal-Wallis 検定で比較した。主軸折り部位の直径については、1 年目と 2 年目および主軸折り成功と失敗間で Wilcoxon 検定による比較を行った。被害個体の植栽位置の斜面傾斜角と被害部位の高さ

および被害を受ける直前の樹高の関係、主軸折り被害部位の直径と主軸先端の消失長および被害部位の高さの関係については、それぞれ Spearman の順位相関係数を求めて無相関の検定を行った。無被害個体と1年目および2年目に主軸折り被害を受けた個体の測定年ごとの樹高の比較には、一元配置の分散分析を行い、Tukey の多重比較を行った。全ての統計解析には、ソフトウェアパッケージ R 3.6.1 (R Core Team 2019) を用いた。

III. 結果

植栽後4年間で発生した主軸先端への障害および折損被害の内訳は、主軸先端への障害は食害18個体と先枯れ1個体を確認し、うち4個体は主軸折り被害と重複していた。折損被害は、主軸折り(図-1)70個体(うち8個体は1年目と2年目の2回折損)、側枝折り19個体(24枝)であり、確認できた主軸折りの失敗は13個体であった(表-1)。折損被害を受けた主軸および側枝のほとんどは落下せず、折れ曲がった上部の枝葉には多くの採食痕が認められた。主軸折りの発生は植栽1年目と次いで2年目に集中したが、側枝折りは4年目に多く発生していた(表-1)。調査期間中に折損被害による枯損は確認されず、生存個体中の主軸折り被害率は16.9%だった(表-1)。



図-1. 折損被害部位(主軸)の様子

三角印はシカの歯形痕（傷の間隔はおよそ 4 cm）。写真の折損部の直下の主軸径は 12.3 mm。ナンバーテープ短辺の幅は 2.5 cm。

表-1. 調査年ごとに調査対象としたスギ生存個体数と折損被害個体数

	植栽時	2013年	2014年	2015年	2016年	合計個体数 (%)
スギ生存個体数	500	442	431	421	413	413
主軸折り被害個体数	—	52	25*	0	1	70 (16.9)
主軸折り失敗個体数	—	7	4	2	0	13 (3.1)
側枝折り被害個体数 [枝数] †	—	0 [0]	0 [0]	2 [2]	17 [22]	19 (4.6)

*：2014年の主軸折り被害の25個体のうち8個体は2013年と2014年の2年連続で被害を受けた。†：1個体で複数の枝を折損されたケースがあるので、折損枝の数を [] で示す。

失敗を含めた折損高の中央値は、主軸折り（116.5cm）と主軸折り失敗（120cm）および側枝折り（122cm）のいずれも 120cm 前後に集中し（図-2（A））、それぞれの高さに有意な差は認められなかった（Kruskal-Wallis 検定、 $p = 0.834$ ）。植栽1年目と2年目の主軸折りについても、折損高に有意な差は認められなかった（Wilcoxon 検定、 $p = 0.987$ ）（図-2（B））。

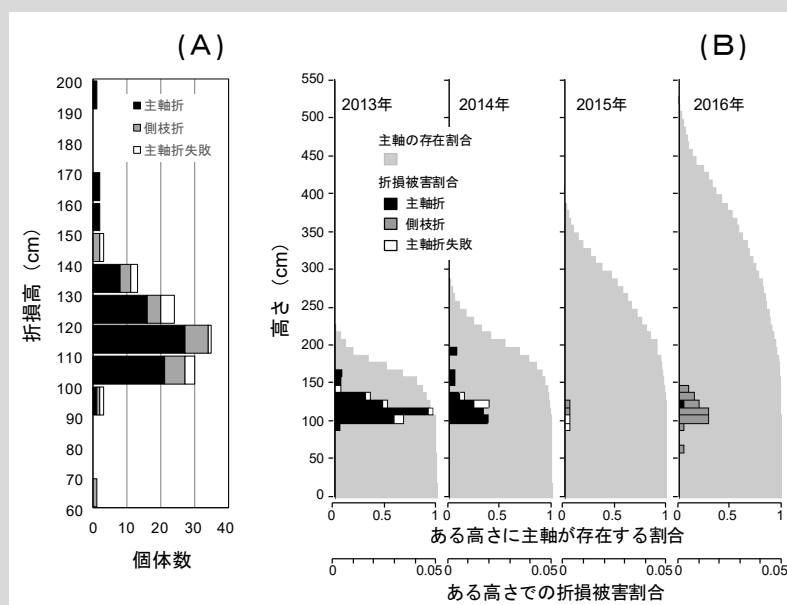


図-2. 試験期間中に確認した折損被害部位の高さ分布（A）および毎年のスギの主軸分布に対する高さ別の折損被害割合（B）

折損被害割合は、その高さに存在する主軸本数を母数として計算した。高さクラスは 10 cm 幅とし、例えば 120 cm クラスだと 110 cm を超えて 120 cm 以下の範囲を示す。

折損高は、斜面傾斜が最も大きな地点（ $> 40^\circ$ ）に植栽された被害個体で最大値196cmを記録したが、斜面傾斜の大きさと折損高に有意な相関関係はみられなかった（Spearman 順位相関、 $r = 0.208$ 、 $p = 0.068$ ）（図-3）。折損被害個体の樹高については、斜面傾斜が大きくなると、より樹高の高い個体が被害を受ける傾向（Spearman 順位相関、 $r = 0.456$ 、 $p < 0.001$ ）がみられたが、折損被害を受けた個体の94%は樹高2m以下であった（最小144~最大241cm、中央値168cm）（図-3）。

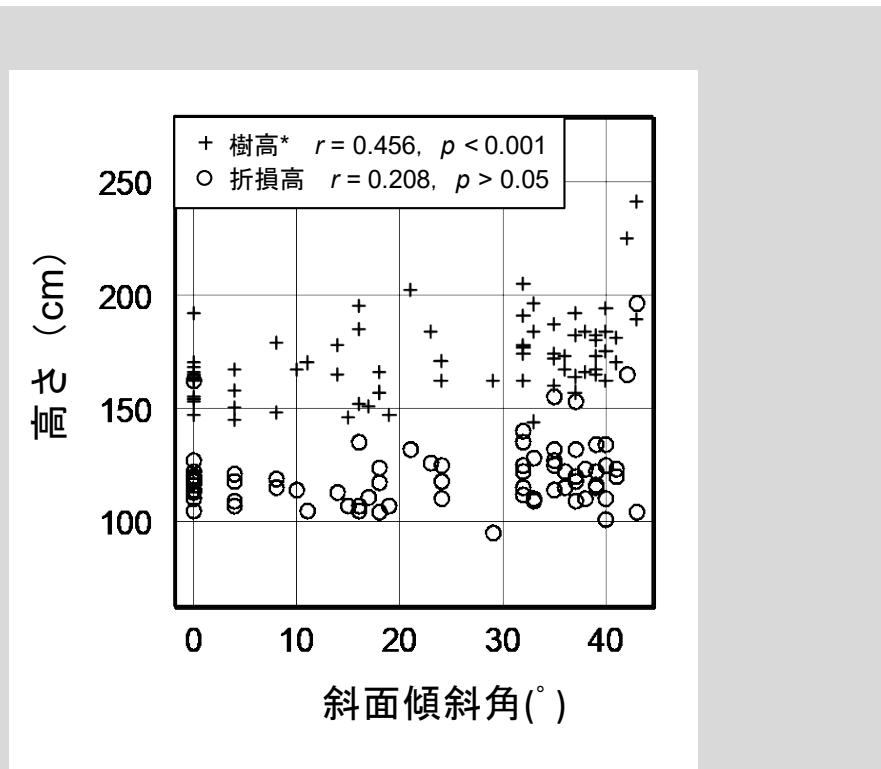


図-3. 斜面傾斜角に対する主軸折り被害の高さ（折損高）および折損直前の樹高
* 折損直前の樹高（+）は、折損高（O）に消失長を加えて復元した。

全期間に発生した主軸折りとその失敗の被害部位の直径分布を図-4（A）に示した。被害部位直径の範囲は、主軸折りとその失敗でそれぞれ最小6.5~最大15.8mm（中央値12.2mm）と最小9.2~最大19.1mm（中央値13.2mm）であり、被害部位の直径に有意な差は認められなかった（Wilcoxon 検定、 $p = 0.214$ ）（図-4（A））。折損高が胸高位置（130cm）に近いことが明らかになったことから（図-2（A））、失敗を含めた被害部位の直径分布を、年別の全生存個体の胸高直径分布と重ねて図-4（B）に示した。生存個体の胸高直径が毎年成長していく一方で、植栽1年目と2年目の折損径の太さに有意な差は認められなかった（Wilcoxon 検定、 $p = 0.325$ ）。

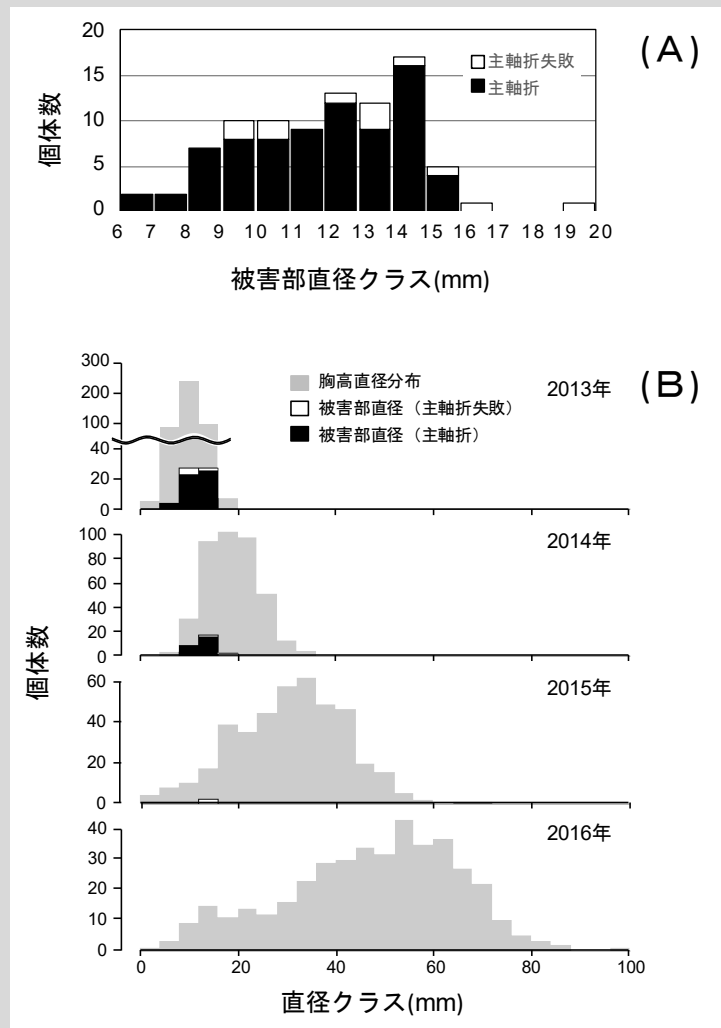


図-4. 試験期間中に確認した主軸折り被害部の直径分布 (A) と毎年の被害部の直径分布およびスギの胸高直径分布 (B)

主軸折り被害部の高さは 120 cm 前後に集中し (図-2 (A))、胸高位置 (130 cm) に近いことが明らかとなったので、被害部直径と胸高直径の分布を重ねて示した (B)。直径クラスは (A) 1 mm 幅および (B) 4 mm 幅とし、例えば (A) 16 mm クラスだと 15 mm を超えて 16 mm 以下の範囲を示す。

主軸折り被害部位の直径が大きくなると、被害部位よりも先の主軸長 (消失長) が長くなり (Spearman 順位相関、 $r = 0.795$ 、 $p < 0.001$)、最大で 85cm (最小 17cm、中央値 53cm) を記録した (図-5 (A))。また、被害部位の直径が小さくなると折損高が低くなる傾向がみられた (Spearman 順位相関、 $r = -0.229$ 、 $p < 0.05$) が、100cm よりも下で主軸を折られたのは 1 個体だけであった (図-5 (B))。

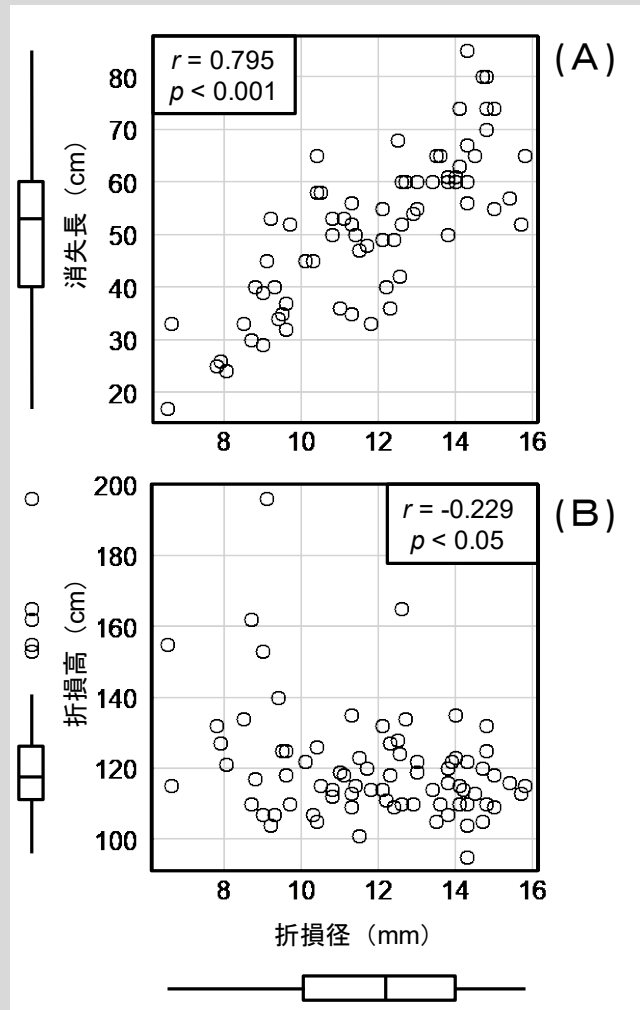


図-5. 主軸折り被害部の直径（折損径）に対する主軸折り被害部位より上部の主軸長（消失長）（A）および被害部の高さ（折損高）（B）

グラフの左側には消失長（A）および折損高（B）を、グラフの下側には折損径（B）の周辺分布を箱ひげ図で示す。箱中の横線が中央値、箱の下端が第一四分位（25%）、箱の上端が第三四分位（75%）、ひげは箱の上下端から箱の長さの1.5倍内にある最大値および最小値、ひげの外に白丸が外れ値を示す。

植栽時から2016年12月までの4年間の樹高成長について、折損被害年で区分して図-6に示した。その際、主軸先端を食害された18個体と先枯れした1個体のデータ（主軸折り被害4個体を含む）は除外し、試験期間中に枯損した個体のデータは生存年までは含めた。2016年主軸折り被害1個体（折損高125cm、折損直前の樹高180cm）はサンプル数が少ないので作図しなかった。1年目もしくは2年目に主軸を折られたス

ギは、被害を受けなかった側枝が伸長することで、翌年には折損高より樹高が高くなってはいたが、無被害であったスギの樹高に比べて明らかに劣っていた（図-6：Tukey、 $p < 0.05$ ）。

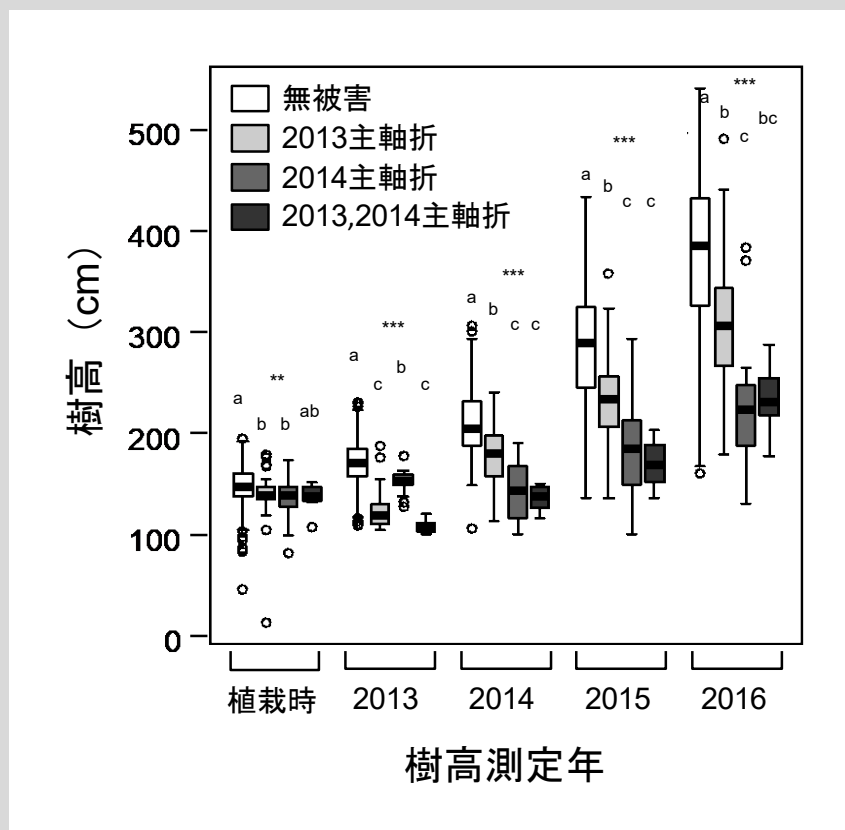


図-6. スギの樹高成長

樹高は地表からの高さを示すので、傾いた場合には樹長よりも小さくなる。主軸先端を食害された 18 個体と先枯れした 1 個体のデータ（主軸折り被害 4 個体を含む）は除外した。主軸折り無被害 334 個体（白）、2013 年主軸折り被害 41 個体（薄灰）、2014 年主軸折り被害 15 個体（灰）、2013 年および 2014 年の 2 回主軸折り被害 8 個体（濃灰）の 4 区分で示す。2016 年主軸折り被害 1 個体（折損高 125 cm、折損直前の樹高 180 cm）はサンプル数が少ないので作図していない。* は測定年の中で樹高に有意差があることを示す（一元配置分散分析、** $p < 0.01$ 、*** $p < 0.001$ ）。異なるアルファベットは樹高測定年の中で樹高の平均値に有意な差があったことを示す（Tukey、 $p < 0.05$ ）。

IV. 考察

1. 折損被害の特徴

3章1項では、本試験地でスギに対する採食痕の高さを測定し75～110cmに採食痕が集中することを報告した。今回観察した折損被害の高さは120cm前後に集中してほとんどが100cm以上(図-2)であり、折られた先の枝葉はシカの口が直接届きにくい高い位置にあったことが示された。チェコ共和国のアカシカ(*Cervus elaphus*)でも同様の折損行動が報告されており、アカシカの体高(立った状態での肩までの高さ)にほぼ等しい150cm前後でセイヨウナナカマド(*Sorbus aucuparia*)の枝が折られていた

(Heroldova et al. 2003)。本試験地ではシカの体高およそ80cm(3章4項)よりも高い120cm前後の位置でスギの主軸および側枝が噛み折られていた(図-2)ので、アカシカに比べると体サイズの割に高い位置で折損しているといえる。

主軸折りについて、失敗したものは成功したものと被害部位の直径の太さに有意な差は認められなかったが、失敗した12個体のうち3個体は主軸折りに成功した最大径15.8mm以上の太さ(図-4(A))であったことから、シカがスギの梢端部を採食しようとして折損可能なスギの枝の太さの限界は16mm程度と推察される。折損径が太ければ、採食可能になる枝葉の量は増える(図-5(A))が、主軸径の成長により3年目以降に主軸折りが発生しなかったことと、4年目には側枝だけに折損被害が発生したこと(図-2(B)、図-4(B))からも、折損被害を受けやすい直径の範囲(図-4(A))があり、折損被害の発生はスギの成長に伴った幼齢段階の一時的なものであることが示唆される。

折損高に対する斜面傾斜の影響は小さかった(図-3)。シカが枝葉を採食した際の痕跡が急傾斜地ほど高く分布(3章1項)することから、急傾斜地でシカが斜面の山側に立って採食する傾向が強いと推察している。本研究で斜面傾斜と折損高の相関が低かった(図-3)ことは、多くの場合に急傾斜地ではシカがスギの斜面上方からではなく横から折損した可能性を示唆している。本試験地で観察された折損部位にはシカの歯形がはっきりと残ることが多く(図-1)、少なくともスギの主軸に対しては臼歯でしっかりと固定して折り曲げていると考えられた。Heroldovaら(2003)は、アカシカの枝折りには歯形が残る率が低いことから、顎の犬歯と臼歯の間の歯の無い部分で枝を固定して折り曲げていると推定している。アカシカに比べれば、シカはより高い位置の枝を臼歯でしっかりと噛むことになるため、安定した足場が必要なのかもしれない。

2. 折損被害後のスギの成長

古野・渡辺（1989）は、苗畑に定植した 70cm 程度のスギに対して、梢端を 30cm 切断する摘芯実験を行い、1 年後の樹高は無処理個体と大きな差がなかったことを示している。このことから、スギは主軸を食害されても側枝が成長して主軸を補償する能力が高いと考えられる。しかし、160cm を超すスギ幼齢木において梢端を 50cm もしくはそれ以上折られた本研究の事例では、幼齢木が枯れることはなかったものの、被害後の樹高は折損高（120cm 前後：図-2（A））となるため、被害後の伸長成長の遅れは顕著であった（図-6）。さらに、樹形異常や主軸折れの部分が樹幹内に残ることで材質の劣化も懸念されることから、実際の造林地で主軸の折損被害が多発した場合には、元玉の A 材率低下や材に腐朽が残ることで林業的に大きなダメージを受ける可能性がある。

3. 針葉樹人工林における折損被害

これまで、スギ・ヒノキ・カラマツといった主要造林樹種がシカに折損された報告はほとんどないが、本試験地では比較的高い被害率で折損被害が確認された。これは本試験地では大苗を植栽したことにより、植栽直後から折損を誘発する樹高であったためと考えられる。シカが主軸に限らず枝を折る行動は、直接口が届かない高い位置の枝葉を採食するためと考えるのが妥当であり、折損被害が発生するのは周辺の植生と比べて造林木への嗜好性が相対的に高い場合（例えば、他の餌資源が少ない場合）と考えられる。そのような状況下で通常の高の苗を植えた場合、造林木は主軸だけでなく樹冠全体の枝葉が激しく採食され、折損被害を受ける樹高にまで成長することが困難になり、結果的に折損被害の発生にまで至らないのではないかと推察される。実際に、2010 年に本試験地に植栽されたスギの生存個体は 2016 年時点でも盆栽状のままである。

本研究の結果は、防鹿柵を利用していても、造林木が折損被害を受けやすい樹高に成長したときにシカの侵入を許した場合には、平均苗高 160cm のスギ大苗を植栽した今回の調査と同様の折損被害が発生する可能性があることを示している。被害の程度によっては補植や改植になるため、シカが高密度で生息する地域であれば、スギが折損被害を受けなくなるサイズ（樹高 2m 程度、胸高位置の直径が 16mm 程度）に成長するまでの間は、シカが防鹿柵内に侵入しないよう十分な注意を払う必要がある。

3-3 シカによる樹皮損傷

I. はじめに

ニホンジカ（以下、シカ）の生息域は 1978 年から 40 年間で 2.7 倍に拡大し（環境省 2021）、特に 1990 年代以降はシカによる林業被害が全国的な問題となっている（稲本 2018）。シカによる主な被害形態は、植栽木の枝葉を採食する「枝葉食害（browsing）」と樹皮を傷つける「樹皮損傷（damaging tree bark）」であるが、樹皮の損傷は、幹の内樹皮を採食するために樹皮を剥ぐ「剥皮食害（bark stripping）」と、オスジカのマーキング行動として角で樹皮を傷つける「角擦り被害（fraying または antler rubbing）」の 2 タイプに区分される（Gill 1992、飯村 1984、金森 2012 など）。枝葉食害はシカの口が枝葉に届く植栽直後から数年の間の小径木（飯村 1984）に限定して発生するが、樹皮の損傷は植栽から数年経過して樹高が 1~2m くらいの植栽木（飯村 1965、吉本・吉岡 2001）に発生する場合と、ある程度成長した植栽木（野口 2003、尾崎 2004、佐野 2009 など）に発生する場合がある。

樹皮損傷のタイプが、角擦り被害か剥皮食害のどちらであるかは、傷つけられた樹皮の形態的な特徴から判別が可能である（関 1991b、津布久 1991）が、どちらの被害タイプかを記載していない報告（川村ら 2003、野口 2003 など）も多い。角擦り被害では、樹皮が剥げた被害部にある側枝が折れていたり被害部に隣接する樹皮に擦り切れたような痕跡が残ることが多い。それに対して、剥皮食害では被害部にある側枝が残ることも多く、被害部周辺の樹皮に角で擦った痕跡がないことや、食べ残された樹皮だけでは被害部を復元できないことが特徴となる。このとき、内樹皮にシカの歯痕（歯形）が残っていれば剥皮食害と確定できるが、樹皮が剥がれやすい夏季には歯痕が残りにくい（尾崎 2004、佐野 2009）ことや、ナイフで削ったような半月状の傷はノウサギの歯痕である（京都府 1982、関 1991a）ことには注意が必要である。

シカの被害を防ぐには、造林地に防鹿柵を設置してシカを排除することが一般的（小泉 2017、林野庁森林保護対策室 2012）であるが、防鹿柵の設置や撤去のコストに加えて、防鹿柵の効果を維持するには日常的なメンテナンスが必要になる（三枝・井上 2019）。そのため、大規模な資材を使わないシカ被害対策として、苗高が 100cm を超える大苗を使った植栽が試みられている（4 章 1 項、藤井 2014、川村ら 2003、武藤 1998、大石 1994、大塚ら 2008、佐々木ら 2013）。大苗に対する樹皮損傷の危険性が指摘されており（藤井 2014、川村ら 2003）、樹皮損傷の特徴を明らかにすることは被害対策を検討するためにも重要である。

本研究では、平均苗高 160cm のスギ大苗を植えた試験地（4 章 1 項）で植栽後 4 年間に発生したスギの主軸に対する樹皮損傷を、角擦り被害と剥皮食害に区分して調査

し、剥皮部の高さや剥皮強度（周囲長に占める剥皮部の割合）などの形態的な特徴を明らかにした。樹皮損傷の受けやすさや枯死率に対するスギの個体サイズの影響と樹皮損傷後の成長経過を明らかにし、樹皮損傷の影響について考察した。なお、本研究において被害を発生させたシカは、九州と四国に分布するキュウシュウジカである。

表-1. シカによる主な被害形態とその説明

被害形態の名称	被害の説明
枝葉食害 browsing	<p>植栽木の枝葉をシカが採食することで発生する林業被害。そのため、シカの口が届く範囲で被害が発生する（3章1項）が、シカの口が届かない高さの枝葉を採食するために植栽木の主軸や枝を折ることもある（折損被害：3章2項）。激しく採食されると植栽木の樹形が盆栽状になることもある。植栽直後から激しく採食されると植栽木の枯死につながる。</p> <p>（英語では、草原の草を採食するような食べ方には grazing を使うが、どちらか区別しないときは feeding も使われる。）</p>
剥皮食害 bark stripping	<p>植栽木の樹皮をシカが採食することで発生する林業被害。地際径が2～3cm くらいから被害が発生するが、小径木の場合にはノウサギの剥皮食害との区別に注意が必要となる。冬季の餌資源が少ない寒冷地・多雪地では、胸高直径 20cm を超えるような成木の幹や根張り部分の樹皮を剥いで採食することがある。この場合、幹の樹皮を剥皮採食する端緒はオスジカの角擦りであることが多い。発生例は少ないようだが、夏季にも成木で剥皮食害が発生することもある（佐野 2009）。成木でも幹の全周が剥皮されることもあり、そうなると被害木は枯死する。</p> <p>（英語では、debarking よりも bark stripping がよく使われる。この用語には「食べる」というニュアンスが含まれていないようだが、海外の文献でも剥皮の目的は採食だと推察される。）</p>
樹皮損傷* damaging tree bark	<p>オスジカが、おそらくはマーキングのために、角で植栽木の樹皮を傷つけることで発生する林業被害。そのため、オスジカの角が完成して落角するまでの期間（日本では9～4月くらい）に発生する。小径木での角擦り被害は、角が完成する直前に袋角の皮を落とす目的で角を擦りつけることから発生するとも言われるが、被害の発生時期が長く続くことから、主な目的はそれ以外にあると推察される。また、大径木に対しても角擦り被害は発生する。この場合には、角の先端を幹に突き立てて傷をつけることから、角研ぎ被害と呼ばれることもある。被害痕は線状になる部分を含んでおり、このような線状の傷跡となるのは二ホンジカの特徴（Larner 1977）との記載もある。</p> <p>（英語では、fraying という専門用語の他に、antler rubbing もよく使われている。）</p>
角擦り被害 fraying または antler rubbing	

* 樹皮を傷つける被害を指して「樹皮損傷」とした。一般的には、剥皮被害や樹皮被害とされることが多いが、決まった用語はない。英語も対応する専門用語がないため、本論では「damaging tree bark」とした。

II. 方法

1. 試験地および現地調査

調査は、大分県佐伯市の茅野国有林 1031 林班に 1 小班（北緯 32° 49′ 、東経 131° 35′ 、標高 200 m）で行った。この林分では 2013 年 2 月に防鹿柵を設置しないで平均 160cm のスギ大苗 500 本が植栽された。

植栽して 1 年以内に枯れたり倒伏して樹高が 100cm 以下になったスギを除いた 449 個体について、2013 年から 2016 年までの 4 年間、成長停止期にスギの樹高と地際直径を測定した。また、シカによる樹皮損傷を角擦り被害と剥皮食害に区別して、剥皮被害部の下端と上端の高さを測定して差分を剥皮長とした。角擦り被害と剥皮食害のそれぞれについて、5cm 間隔で高さ別に被害を集計して被害部の高さ分布とした。さらに、被害部のうち内樹皮が傷つけられた最大幅を被害部の周囲長で除した値（0~100%）を剥皮強度として記録した。本研究においては、くり返し剥皮被害を受けた場合は反復被害として記録した。

なお、植栽時には大苗の主軸下部を不織布で簡易に覆ったが効果を確認できなかった（野宮 2017）。1 年後には不織布を外したことから、植栽年の不織布処理は考慮せずに解析した。

2. 解析方法

角擦り被害、剥皮食害および反復被害における剥皮被害部の下端と上端の高さおよび剥皮長について一元配置の分散分析を行い、Tukey の多重比較を行った。角擦り被害と剥皮食害の被害部の高さ分布および、調査年ごとの樹皮損傷個体と無被害個体の地際直径のサイズ分布について 2 標本 Kolmogorov-Smirnov 検定（以下、KS 検定）で分布の形が有意に異なるかどうかを確認した後に Wilcoxon 検定で中央値を比較した。剥皮強度とスギの枯死の関係について、誤差が二項分布、リンク関数に logit 変換を用いた一般化線型モデルをあてはめ、50%が枯死する剥皮強度を推定した。測定年ごとの樹高および地際直径の比較には、一元配置の分散分析を行った。全ての解析には統計パッケージ R 4.1.0（R Core Team 2021）を用いた。

III. 結果

1. 剥皮被害タイプと被害部の形態的特徴

調査したスギ 449 個体のうち、4 年間で 1 度でもシカの影響で樹皮に損傷を受けたのは 38.3% の 172 個体で、被害タイプで分けると、角擦り被害が 140 個体（樹皮損傷個体の 81.4%）、剥皮食害が 32 個体（同 18.6）であった（表-2）。そのうち 19 個体（樹皮損傷個体の 11.0%）は 2 回損傷されていたことから、2 回目の損傷を反復被害とした（表-2）。

表-2. 調査年ごとのスギ調査個体数と無被害のスギ平均サイズおよび樹皮損傷を受けた個体数

	2013 年	2014 年	2015 年	2016 年	被害個体数
スギ調査個体数	449	428	411	402	—
スギ平均樹高* cm	177 ± 23	216 ± 31	295 ± 52	384 ± 77	—
スギ平均地際径* cm	2.1 ± 0.3	3.6 ± 0.9	5.7 ± 1.6	7.7 ± 2.1	—
樹皮損傷					
角擦り被害個体数	36 (21)	70 (17)	20 (6)	14 (0)	140 (44)
剥皮食害個体数	0 (0)	0 (0)	2 (2)	30 (2)	32 (4)
反復被害個体数	0 (0)	1 (0)	5 (2)	13 (2)	19 (4)
樹皮損傷総個体数	36 (21)	71 (17)	27 (10)	57 (4)	172† (52)
被害率 %	8.0 (4.7)	16.6 (4.0)	6.6 (2.4)	14.2 (1.0)	38.3 (11.6)

± は標準偏差、括弧内は被害個体のうち枯死数。* 剥皮および主軸折損（3 章 2 項）の被害を受けていない 239 個体の平均値と標準偏差。† 2 回目の被害を記録した反復被害の個体数は加えていない。

剥皮被害部の形態的特徴について、剥皮被害部の下端と上端の高さおよび剥皮長を表-3 に示す。被害タイプが異なっても剥皮被害部の上端の平均高は 79~85cm で有意差はない（Tukey, $p > 0.05$ ）が、下端の平均高は剥皮食害（19cm）が他の被害タイプ（31~32cm）に比べて 10cm 程度低い（Tukey, $p < 0.05$ ）ことを反映して、剥皮長は剥皮食害（66cm）が 10cm 程度長くなっていた（表-3）。

樹皮損傷を受けやすい高さを剥皮被害部の高さ分布で示す（図-1）。角擦り被害と剥皮食害の被害部の高さの中央値はそれぞれ 60cm と 55cm であったが、中央値に有意差はなく（Wilcoxon 検定, $p = 0.311$ ）、分布の形も違うとはいえなかった（KS 検定, $p = 0.482$ ）。剥皮被害部の最大高は、角擦り被害と剥皮食害でそれぞれ 143cm と 122cm だった。

表-3. 剥皮被害部の形態的特徴

	剥皮被害部		
	下端高 cm ***	上端高 cm	剥皮長 cm ***
角擦り被害	31.9 ± 16.7 ^a	78.9 ± 20.0 ^a	47.0 ± 20.3 ^b
剥皮食害	18.6 ± 17.7 ^b	84.3 ± 21.7 ^a	65.8 ± 27.1 ^a
反復被害	30.6 ± 19.2 ^a	85.0 ± 23.0 ^a	54.4 ± 29.5 ^b

数値は平均値。±は標準偏差。*は樹皮損傷タイプによって平均値に有意差があることを示す（一元配置分散分析、*** $p < 0.001$ ）。異なるアルファベットは樹皮損傷タイプの間で平均値に有意差があったことを示す（Tukey、 $p < 0.05$ ）。

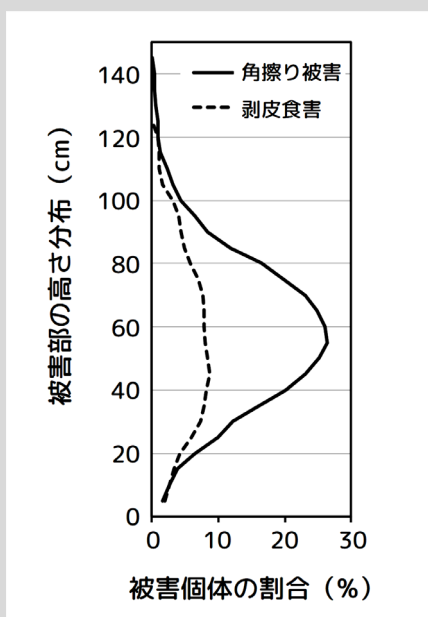


図-1. 角擦り被害と剥皮食害による剥皮被害部の高さ分布

2. 地際直径と樹皮損傷

樹皮損傷個体を調査各年の地際直径分布に重ねて図-2に示す。樹皮に損傷を受けた個体と全体の地際直径分布は、各年ごとに分布の形に差があるとはいえず（KS検定、 $p > 0.357$ ）、地際直径の中央値にも有意差はなかった（Wilcoxon検定、 $p > 0.096$ ）。

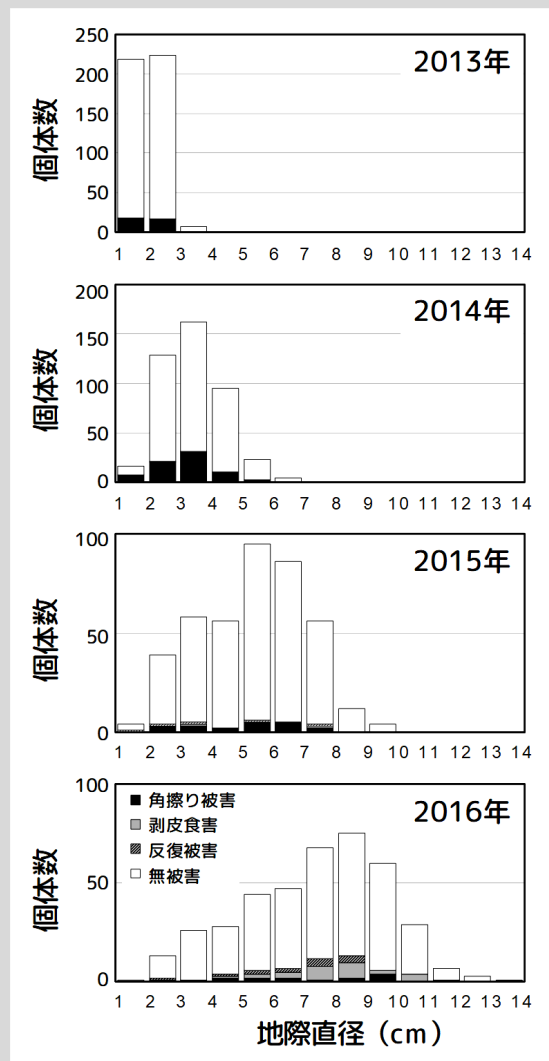


図-2. 調査期間中のスギ地際直径のサイズ分布

調査各年のデータをプールして樹皮に損傷を受けた個体の地際直径分布および被害率を図-3に示す。母数となる無被害を含む個体数は10cm以下の階級でそれぞれ50本以上が含まれた（最多は2< ; ≤3cmの階級で403個体）。角擦り被害は4cm以下の階級で被害率が高く、剥皮食害は7cmを超える階級で被害率が高くなる傾向がみられたが、発生数の少なかった反復被害では明瞭な傾向はみられなかった（図-3）。角擦り

被害と反復被害では、それぞれ 3cm 以下と 4cm 以下の階級で、被害を受けた個体の枯死率が 50%を超えた（図-3）。

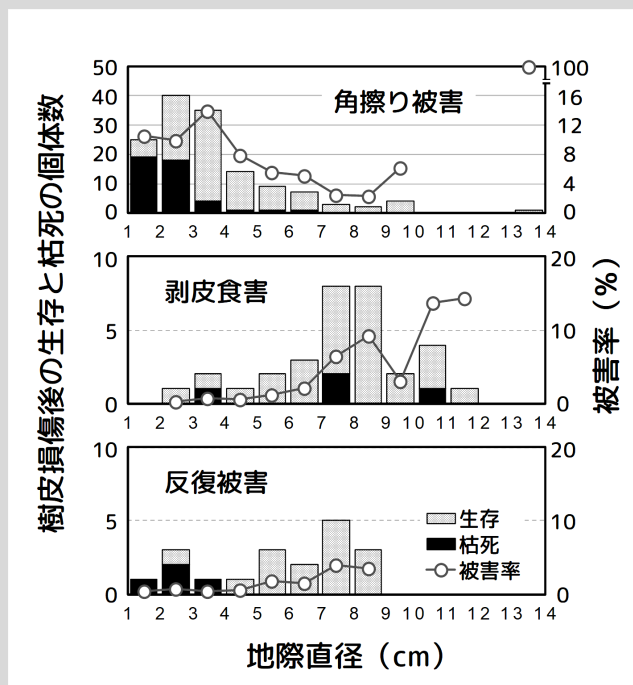


図-3. 地際直径別の剥皮個体の個体数と被害率

地際直径と剥皮強度（被害部のうち内樹皮が傷つけられた最大幅を被害部の周囲長で除した値）の関係を図-4 に示す。角擦り被害では地際直径が小さいほど剥皮強度が高い傾向が明瞭であった。剥皮食害では 10cm を超える被害個体 5 本のうち 4 本が 50% を超える剥皮強度を示した。地際直径が 4cm 以下で反復被害を受けた 5 個体のうち 4 個体の剥皮強度は 100%であった。

3. 剥皮強度と枯死率

被害タイプを区別せず、剥皮強度とスギ枯死率との関係を一般化線形モデルで推定し、剥皮強度が高くなると枯死しやすいことが示された（図-5）。剥皮強度が 30%および 50%のとき、推定される枯死率はそれぞれ 2.1%と 11.1%であった。剥皮強度が 73.8%のとき、被害個体の半数が枯死すると推定された。

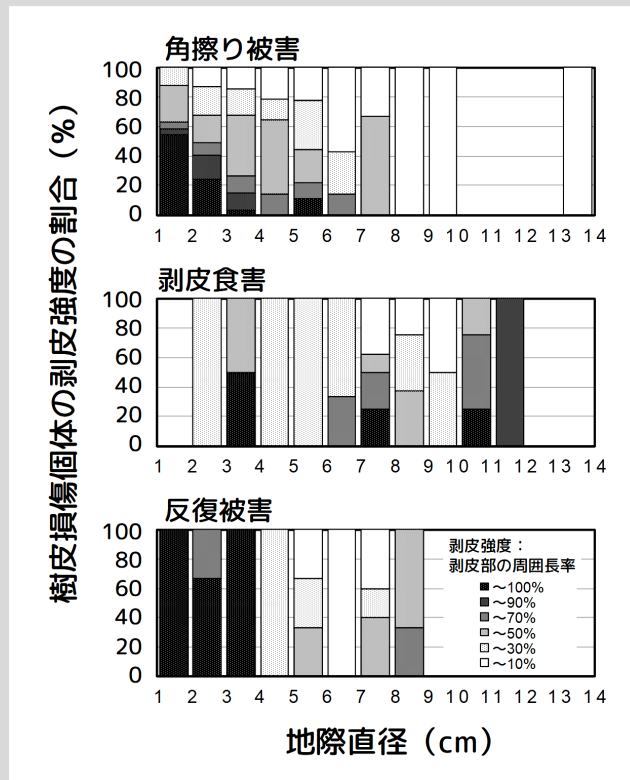


図-4. 地際直径別の剥皮強度の割合

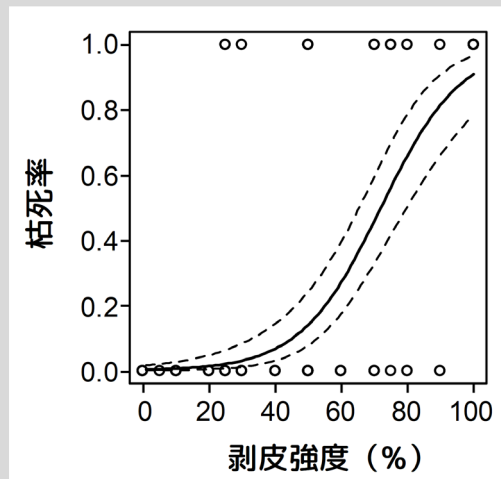


図-5. 一般化線形モデルで推定された剥皮強度とスギ枯死率との関係を示す曲線
点線は推定曲線の95%信頼区間を示す。

4. 被害後のスギの成長

樹皮損傷を受けた年ごとに、スギの樹高と地際直径の成長を追跡した（図-6）。樹皮に損傷を受けた年に関わらず、無被害のスギ（表-2、図-6）と比べて、いずれの年も樹高と地際直径には有意差がみられなかった（図-6）。

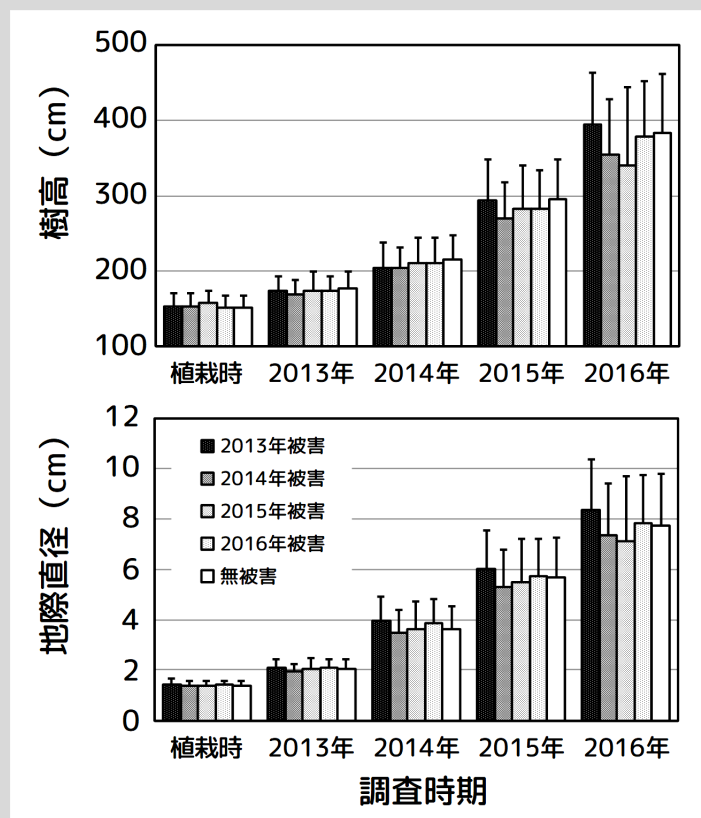


図-6. 樹皮損傷個体および無被害個体の樹高および地際直径の成長

いずれの年も樹高と地際径には処理間で有意差はなかった（一元配置の分散分析）。

IV. 考察

1. 樹皮損傷の特徴

角擦り被害に比べて剥皮食害は少し低い位置から被害が発生した（表-3）が、樹皮が損傷した高さ範囲はどちらの被害タイプでも同程度であった（図-1）。本研究で対象としたスギは平均地際径が8cm程度以下であったが、宮島・草野（2003）が熊本県のスギ成木（11～41年生以上）で260本の樹皮損傷の被害部を調べた結果（下端：32～37cm、上端：98～104cm、長さ：66cm）と比べて、被害部上端が20cm程度低かったこと以外は同程度であった。本研究を含めて、キュウシュウジカによる樹皮損傷の被

害部最大高は、およそ 150cm 以下（宮島・草野 2003；谷口 1993）であったが、キウシュウジカよりも体格の大きいエゾシカによるトドマツ成木の樹皮損傷の最大高は 168～177cm（折橋ら 2002）が記録されており、本研究に比べて高い傾向にある。樹皮が損傷される高さにおいても、枝葉採食被害（3 章 1 項）と同様にシカの体サイズの影響が推察される。

シカの仲間による樹皮の損傷が小径木に集中するとの報告は多い（Akashi and Nakashizuka 1999；Akashi and Terazawa 2005；Jiang et al. 2005；Johansson 1995；鈴木ら 2011；Vila et al. 2004；Vospernik 2006 など）。片平（2018）は、幼齢林での角擦り被害は高さ 70cm の幹径が 5cm 以下の個体で発生することを報告している。本研究でも、調査期間中の角擦り被害の発生数をまとめて示すと、地際径が 4cm 以下の小径木に角擦り被害が集中している（図-3）。しかし、植栽して 1 年目から 4 年目まで毎年の被害個体のサイズ分布をみると、その時の平均的な幹サイズの個体が角擦りされており、4 年目には 4cm 以下の個体がある程度存在しているにも関わらず、それらの個体に被害が集中することはなかった（図-2）。このことから、角擦り被害が小径木に多く発生してはいるけれども、最適なサイズの個体を選択した結果ではない可能性もある。

一方で、剥皮食害は調査 1～2 年目には被害の発生がなく、4 年目に多く被害が発生した（表-2）。4 年目の時点でも、調査対象のスギは小径木に該当するサイズ（表-1：平均樹高 384cm、平均地際径 7.7cm）であるため、剥皮食害の発生が小径木に集中するのかどうかは、今後の調査を待つ必要がある。

2. 樹皮損傷個体の生残と成長

幹の全周で樹皮が損傷すれば、それは巻枯しと同じく個体の枯死につながる。全周でなくとも、剥皮強度が幹周囲長のおよそ 2/3 を超えると半数以上（飯村 1965）または、ほとんど（Akashi and Nakashizuka 1999）が枯死するとの報告がある。本研究では、樹皮の損傷が幹周囲長のおよそ 3/4 を超えると枯死率が 50%を超えると推定され（図-5）、小径木に枯死が多かった（図-3）。角擦りや剥皮採食で樹皮が損傷したときに、小径木の樹皮は剥皮抵抗が小さく（Klich 2017）、被害強度が高くなりやすいことが、小径木の枯死率の高さに影響したと推察される。

樹皮を損傷しても個体の成長（Shibata 2007；Welch and Scott 1998）や種子生産（Shibata 2007）にほとんど影響がないとされる。本研究でも、研究期間内においては、樹皮を損傷しても生存している個体の、その後の樹高成長に大きな影響はなかった（図-6）。しかし、樹皮を損傷した個体が成長して、損傷部位の周縁が肥大して剥皮

部分を巻き込んだとしても、材に傷が残ったり腐朽が広がる可能性はある（陶山ら 2005；谷口 1993 など）ので、材の劣化が心配される。強風の影響で腐朽した損傷部位から折損する（片平 2018；Shibata and Torazawa 2008）ことも報告されている。

3. スギ人工林における樹皮損傷の発生

スギ大苗を植栽して4年間に、172個体（調査個体の38.3%）が樹皮に損傷を受けたが、複数回の損傷を受けたのは被害個体の11.0%と少なかった（表-2）。このことは、毎年のように樹皮損傷の被害が発生する林分でも、くり返し何度も被害を受ける個体は少ない（廣石ら 2009；宮島・草野 2003）という報告と矛盾しない。

今後、スギが成木になってからも、角擦り被害や剥皮食害が発生する可能性もある。樹皮の損傷を防止するためには、成木の幹にテープ（金森ら 1998；佐野・金田 2010）や、枝打ちや除間伐などで発生した枝条（吉本・吉岡 2001）を巻き付けたり、根元に枝条を積み上げてシカが近づきにくくする（高宮 2009；臼田 2009）などの方法が考案されている。しかし、歩行しやすい緩傾斜地で被害が多く発生する可能性が指摘されている（廣石ら 2009）ものの、どこで樹皮損傷の被害が発生するかを正確に予測することは難しい。

樹皮への損傷は、スギよりもヒノキで被害が発生しやすい傾向にあることが知られている（池田ら 2009；井上ら 2005；宮島・草野 2003）。近年、九州のシカ生息地域の造林地では、ヒノキよりも樹皮損傷を受けにくいスギを植栽する事例が増えているという。シカが深刻な林業被害を発生させないよう、シカの個体数を管理していくことも重要である。

3-4 キュウシュウジカの体格

I. はじめに

シカが枝葉を摂食する高さはシカの体格との関連が推定されるが、シカは性別や生息地域によって体格に大きな差がある（三浦 2008）。しかし、全国的に見ても、シカの体格に関する数値情報は少ない。1999年に鳥獣保護法が改正されると同時に特定鳥獣保護管理計画制度が創設された。長崎県、大分県、宮崎県、鹿児島県の九州4県が、特定鳥獣保護管理計画を作成する目的で、捕獲ジカの体格について計測データを資料（表-1）として残している。その文献情報から、九州本島に生息するキュウシュウジカの体格を明らかにする。

表-1. 調査資料

番号	県	発行年 月	報告書名	頁	捕獲頭数	公表項目								
						性	妊 娠	角	齢	体 重	頭 胴 長	体 長	体 高	胸 高
1	長崎	1996年 8月	野生生物生息調査報告書	79pp	42 長崎市八郎 岳で捕獲	○	○	○	○	○	○	○	○	-
2	大分	1997年 3月	平成8年度野生動物保護管理システム調査事業報告書	94pp	138	○	○	○	○	○	○	○	○	-
3	宮崎	1998年 3月	平成9年度鳥獣保護管理対策調査報告書 -宮崎県におけるニホンジカの保護管理計画-	62pp	362	○	○	○	○	○	○*	○	○	-
4	鹿児島	1999年 3月	平成10年度シカ生息実態調査報告書	83pp 資料 29pp	106 ヤクシカ 9頭を除く	○	○	○	○	○	-	○	-	-
5	鹿児島	2000年 3月	シカの生息密度と被害調査報告書	33pp 資料 8pp	83 ヤクシカ 8頭を除く	○	○	○	○	○	-	○	-	-
6	鹿児島	2001年 3月	平成12年度シカの生息密度と被害調査報告書	40pp 資料 10pp	68	○	○	○	○	○	-	○	-	-
7	鹿児島	2002年 3月	平成13年度シカの生息密度と被害調査報告書	38pp 資料 10pp	88	○	○	○	○	○	-	○	-	-
8	鹿児島	2003年 3月	平成14年度シカの生息密度と被害調査報告書	33pp	75	○	○	○	○	○	○	○	○	○

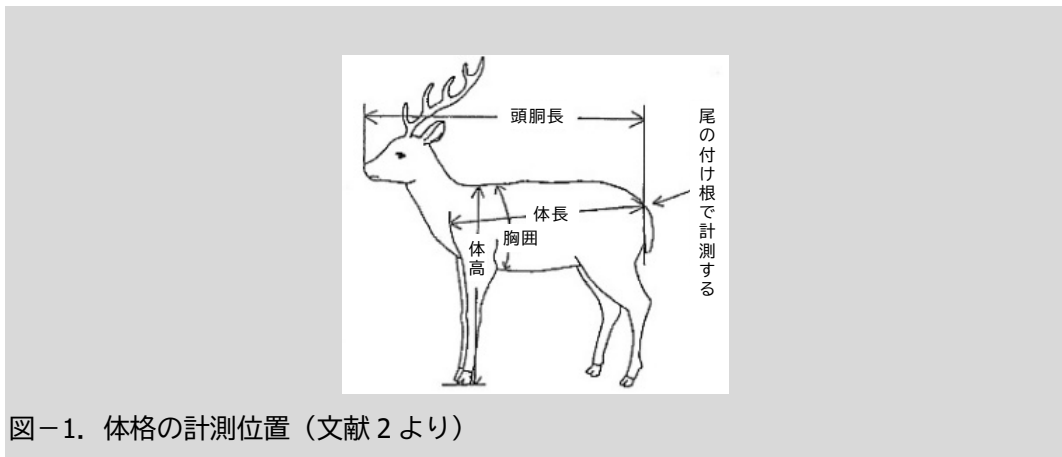
報告書の作成者は、財団法人自然環境研究センター（出典1~7）および財団法人鹿児島県環境技術協会（出典8）。+ 出典4の頭胴長は、首と背中がまっすぐになるように測定している。

II. 方法

九州4県の8資料（表-1）から、有害鳥獣駆除および狩猟によって九州本島で捕獲されたシカ962個体の体格データを確認した。8資料とも、年齢は門歯の歯根部に形成されるセメント層の数による齢推定を行い、全ての個体を6月生まれと仮定（大泰司1980）して6月時の満年齢で示している。体長および体高の計測は図-1に示すように測定している。体重は一部の個体で推定値または内臓抜きの実測値だったが、内臓込みの実測値だけをデータとした。頭胴長は首の曲げ方で測定誤差が大きい上に宮崎県だけ

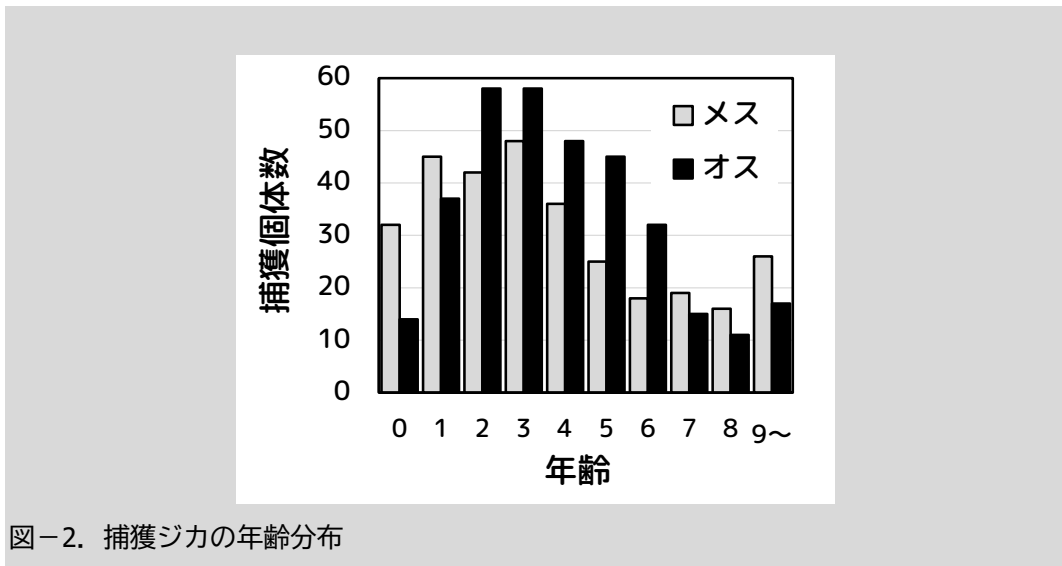
は首を伸ばした状態で計測されていること、胸囲は計測個体が少ないことから、本研究では扱わない。

8 資料に含まれる体格データのうち、年齢と体重の記載があり、かつ、性別と角や妊娠の記載が矛盾しないことなどを確認したオス 335 個体、メス 307 個体（合計 642 個体）の計測値（体重・体長・体高）を解析対象とした。



III. 結果と考察

捕獲ジカの年齢分布を図-2 に示す。0~1 歳が約 20%を占めていた。年齢の高いオスを多く捕獲したように見えるが、有意差は無かった（Wilcoxon 検定、 $p = 0.23$ ）。



計測値（体重・体長・体高）を、それぞれ性別に分けて図-3 に示す。いずれもオスがメスより大きく、その傾向は体重で顕著だった。

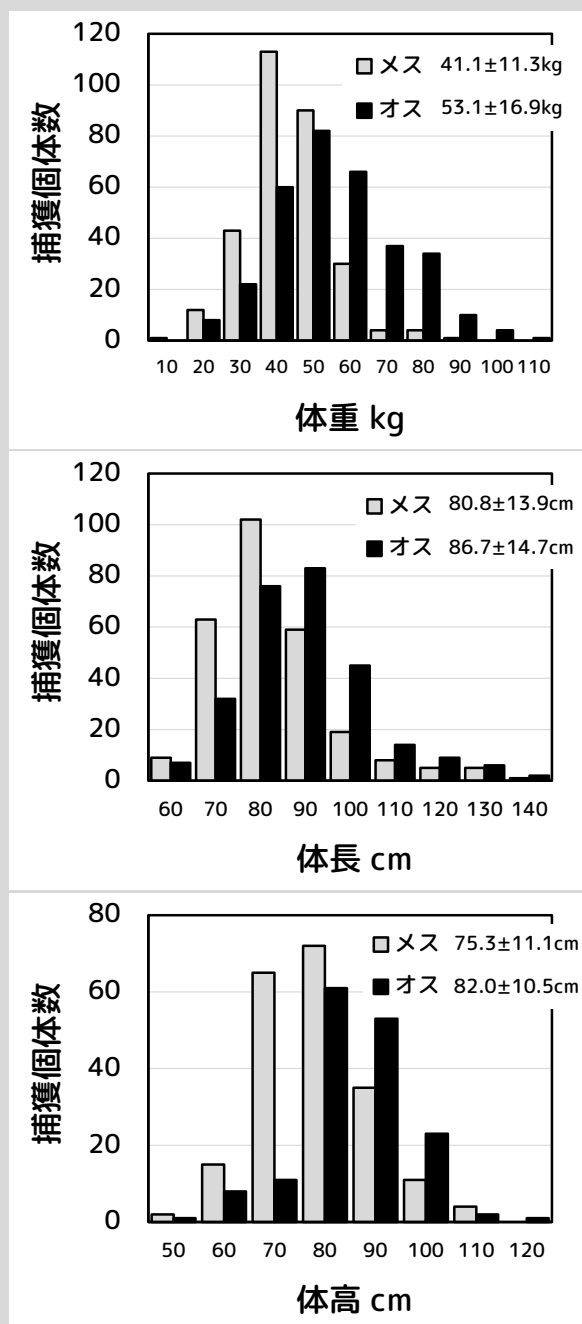


図-3. 捕獲ジカの体格（体重・体長・体高）

グラフ中の数字は平均値±標準偏差

さらに、それぞれの計測値を年齢別に分けて図-4 に示す。1 歳までは性別で体重に差がなかった。オスの体重は年齢とともに増加する傾向にあるが、メスの体重は 1 歳以降で大きな変化がなかった。体長と体高もオスがメスより大きい傾向はあるが、体重ほど明瞭ではなかった。

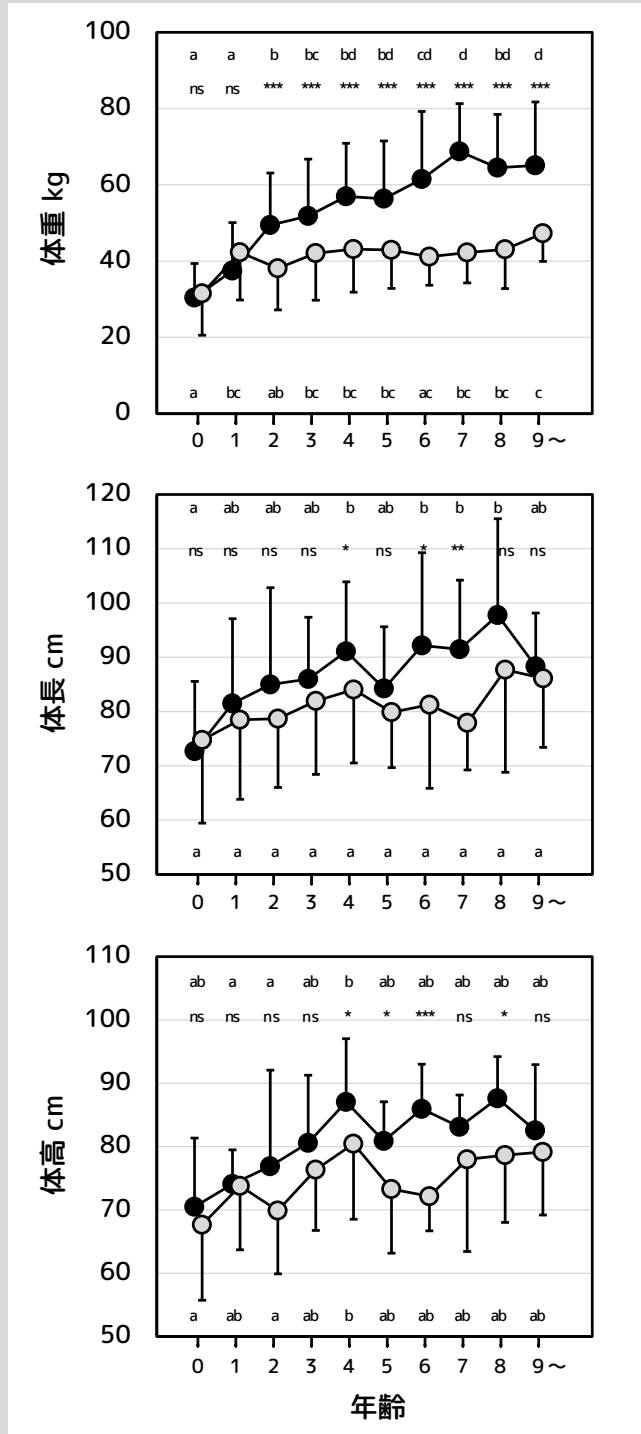


図-4. 捕獲ジカの年齢別の体格（体重・体長・体高）
 青はオス、赤はメス、丸印は平均値、バーは標準偏差を示す。グラフ中の黒字は同齡のオスとメスを比較した t 検定結果（ns：有意差なし、*：5%、**：1%、***：0.1%）。グラフ内の上下端のアルファベットは、それぞれオスとメスの値を多重比較した結果（異なるアルファベットは有意差があることを示す）。

いずれの計測値でも、0～1歳の体格は小さく、性差もみられなかった。成獣としての体格の代表値は1歳以下の計測値を除外して求めるのが妥当だと考えられる。2歳以上と比較すると、体重はオス（56kg）がメス（42kg）よりも10kg以上重く、メスの1.33倍であった。体長と体高ではオスがメスより大きく、それぞれ1.07倍と1.09倍であった。

シカが採食する高さに関連すると考えられる体高（肩までの高さ）について、キュウシュウジカの平均的な値は、0歳で70cm、1歳で74cm、2歳以上で76～83cm（メス～オス）であった（表-2）。

表-2. 捕獲ジカの計測によるキュウシュウジカの体格

	性別	0歳	1歳	2歳以上
体重 kg	オス	30.4± 9.0	37.5±12.6	56.2±15.7
	メス	31.5±11.0	42.3±12.5	42.2±10.5
体長 cm	オス	72.7±12.8	81.5±15.6	88.0±14.3
	メス	74.8±15.3	78.5±14.6	82.1±13.4
体高 cm	オス	70.5±10.8	74.1± 5.4	82.8±10.4
	メス	67.7±11.9	73.8±10.1	76.1±11.0

数字は平均値と標準偏差

まとめ

齢とともに体格は大きな値を示したが、0～1歳では性差が無く、2歳以降ではオスがメスより大きい傾向を示した。特に体重の差が顕著で、2歳以上と比較するとオス（56kg）はメス（42kg）の1.33倍で10kg以上重い。体重に比べると体長と体高の性差は小さく、オスはメスのそれぞれ1.07倍と1.09倍であった。シカが採食する高さに関連する体高（肩までの高さ）について、キュウシュウジカの平均的な値は、0歳で70cm、1歳で74cm、2歳以上のメスとオスでそれぞれ76cmと83cmであった。

4章：シカ生息環境下における人工林の更新作業

3章では、被害を受けていない大苗を植えることで、新たに発生したシカ食害痕の高さ分布から、高さ別の食害リスクを明示するとともに、シカの体高との関連性を指摘した。本項では、3章で明らかとなった食害リスクを考慮しながら、防鹿柵以外のシカ被害対策の特徴と限界について明らかにすることを目的とした。

4-1 大苗植栽

I. はじめに

本研究では、平均苗高が 160 cm を超えるスギポット大苗を用いた現地植栽実験を実施し、支柱の立て方と1年間の活着率、成長、主軸の傾きを比較することにより、大苗植栽における支柱の必要性和植栽後の苗の傾きに影響する大苗の形状について考察した。

II. 方法

1. 調査地および試験設定

調査地は、大分県佐伯市の茅野国有林 1031 林班に1小班である（北緯 32° 49′、東経 131° 35′）。周辺にはシカが高密度で生息している。当該林小班は2009年に主伐されてタケニグサやワラビが優占する植生となっている。2013年5月と8月の平均植生高はそれぞれ 108 cm と 221 cm であった。調査地にある斜面下部の平坦地（標高 190 m、平均傾斜 5°）に 0.25 ha の植栽試験区を設定した。試験区の土壌は褐色森林土で 15 cm 程度の礫が多く混じる。

大苗はオビスギ系品種の2年生スギ挿し木苗を不織布ポット（径 18 cm、高さ 20 cm）に移植し1年間育苗したものを利用した。2013年2月25～26日に大苗 250 本を不織布ポットを外して 2.2 m 間隔で植栽した。植栽後に図-1のような3種類の支柱処理を無作為に行った。支柱を立てなかった 100 個体を無支柱区、180 cm の細い竹の支柱 1 本を 30 cm 程度地面に挿し立てて 30 cm と 70 cm の高さに麻紐で固定した 100 個体を 1 本支柱区、90 cm の細い竹の支柱 3 本と 50 cm の高さに麻紐で固定した 50 個体を 3 本支柱区とした。調査期間内に植栽木のおよそ 20% でシカによる剥皮や枝折りが発生し、被害を受けた個体の一部は枯死や樹形異常を起こした（3章2項）ため、これらのシカ被害を受けた個体を除外した 176 個体を解析に用いた（表-1）。なお、2月26

日の植栽当日には少量の降雨があり、10 km 離れたアメダス観測地点で 12 mm の日雨量を記録した。

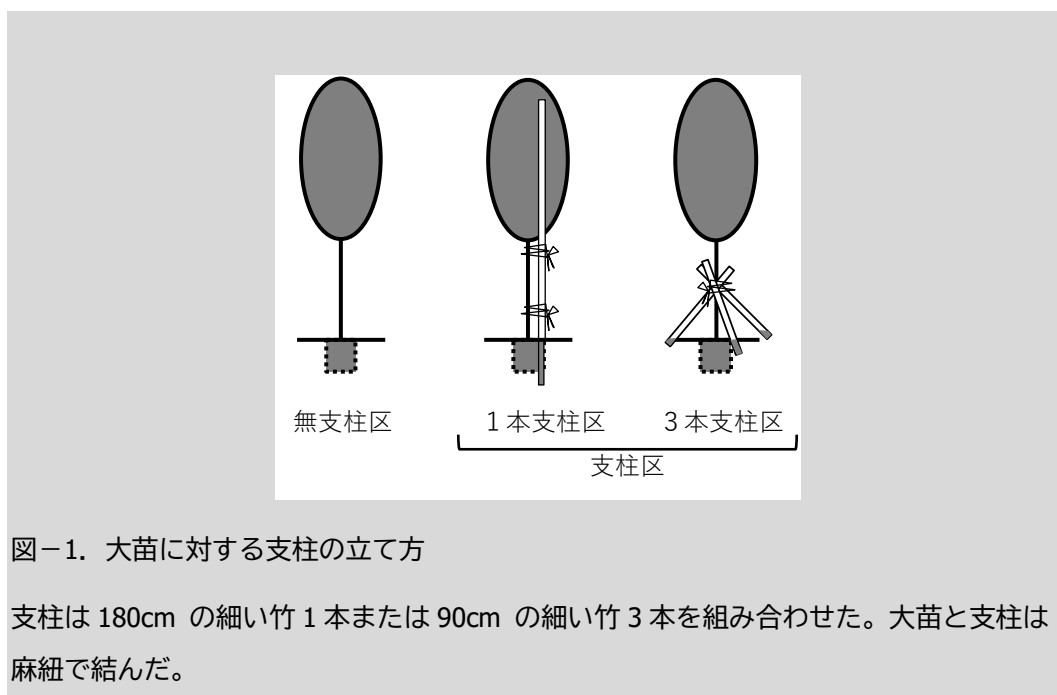


図-1. 大苗に対する支柱の立て方

支柱は 180cm の細い竹 1 本または 90cm の細い竹 3 本を組み合わせた。大苗と支柱は麻紐で結んだ。

表-1. 支柱の立て方と大苗の活着率

支柱処理	調査本数	枯死本数	生残本数	活着率 (%)**
無支柱区	63	11	52	83 ^a
1本支柱区	76	5	71	93 ^a
3本支柱区	37	0	37	100 ^a
全体	176	16	160	91

アスタリスクは処理間で有意差があることを示す（一元配置分散分析, ** $p < 0.01$ ）。同じアルファベットは処理間に有意差がなかったことを示す（Tukey, $p > 0.05$ ）。活着率について無支柱区と3本支柱区の差が最も大きかった（ $p = 0.054$ ）。

2. 現地調査

調査期間は、植栽した 2013 年 2 月 26 日を期首、1 生育期後の 2014 年 1 月 21 日を期末として、植栽個体の地際から主軸先端までの主軸長 (L) と樹高 (H) および地際直径 (D0) を測定した。植栽から 2 ヶ月後 (2013 年 4 月 30 日) および 5 ヶ月後 (8 月 1 日) にも植栽個体の樹高 (H) を測定した。期首と 2 ヶ月後および期末には、地際位置から植栽個体の主軸先端位置までの水平距離である樹冠偏位量 (CD) を測定した (図-2)。

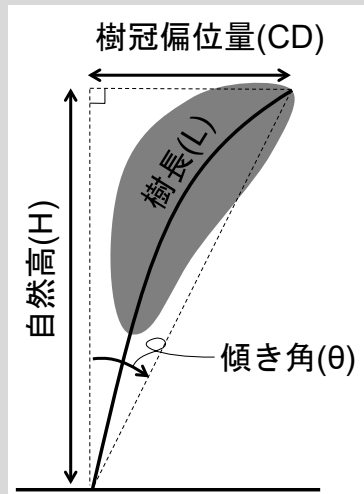


図-2. 植栽した大苗の傾き角の求め方

樹高 (H) と樹冠偏位量 (CD) を測定して傾き角 (θ) は計算で求めた。

3. 解析方法

対象個体について、各測定時期の主軸長 (L) を地際直径 (D0) で除して形状比 (L/D0) を求めた。なお、本研究では期首と期末のデータを扱うことから、比較苗高でなく形状比と表記した。また、期首と期末の主軸長の差を伸長成長量 (GrL) として求めた。さらに、植栽個体の主軸の傾き (図-2) を直立状態からの傾き角 (θ) として次式で計算した。

$$\theta = \arctangent (CD/H)$$

植栽個体の活着率または枯死率の比較には比率の差の検定を用いた。また、植栽個体の形状や伸長成長量および樹高の比較には一元配置分散分析を用い、主軸の傾き角の比較には Kruskal-Wallis 検定を用いた。全ての統計解析は、ソフトウェアパッケージ R 3.2.2 (R Core Team 2015) で行った。

III. 結果

1. 大苗の活着と成長

大苗植栽から1年間に枯死した個体は16個体で、活着率は91%であった(表-1)。支柱の立て方で分けると、支柱を立てなかった無支柱区での活着率(83%)に比べて1本支柱区(93%)と3本支柱区(100%)の活着率はより高くなった(比率

の差の検定、 $p = 0.008$) が、多重比較ではいずれの処理間の活着率にも有意な差はみられず、最も差が大きくなったのは無支柱区と3本支柱区の間であった (holm、 $p = 0.054$)。

大苗の形状は、植栽時の平均 (\pm SD) で主軸長 (L) が 160.9 ± 14.9 cm、地際直径 (D0) が 13.8 ± 1.7 mm、形状比 (L/D0) が 117.5 ± 11.5 であったが、1年後の期末時には主軸長が 173.8 ± 17.7 cm、地際直径が 19.5 ± 2.6 mm に成長し、形状比は 90.0 ± 10.6 となった (表-2)。これらの測定項目のうち形状比で期末時の支柱処理間に有意な差が認められた (一元配置分散分析、 $p = 0.041$) が、多重比較ではいずれの処理間でも有意な差が認められなかった (Tukey、 $p > 0.05$)。1年間の伸長成長量 (GrL) は3本支柱区 (18.5 ± 12.2 cm) が無支柱区 (10.7 ± 9.0 cm) よりも有意に大きくなった (Tukey、 $p = 0.005$) (表-2)。

表-2. 支柱の立て方と期首・期末の植栽木の形状と伸長成長量

支柱処理	期首 (2013.2.26)				期末 (2014.01.21)				
	個体数	主軸長 (L)cm	地際直径 (D ₀)mm	形状比 (L/D ₀)	個体数	主軸長 (L)cm	地際直径 (D ₀)mm	形状比 (L/D ₀)*	伸長成長量 (GrL) cm**
無支柱区	63	161.4 ± 15.7	13.9 ± 1.7	117.3 ± 11.9	52	171.5 ± 15.8	20.0 ± 3.2	86.9 ± 11.9 ^a	10.7 ± 9.0 ^b
1本支柱区	76	161.6 ± 16.8	13.9 ± 1.8	117.6 ± 11.9	71	175.4 ± 19.3	19.3 ± 2.5	91.4 ± 9.8 ^a	14.3 ± 12.0 ^{ab}
3本支柱区	37	155.5 ± 13.7	13.4 ± 1.2	116.2 ± 11.0	37	174.0 ± 16.9	19.1 ± 2.1	91.5 ± 9.1 ^a	18.5 ± 12.2 ^a
全体	176	160.9 ± 14.9	13.8 ± 1.7	117.5 ± 11.5	160	173.8 ± 17.7	19.5 ± 2.6	90.0 ± 10.6	14.2 ± 11.5

アスタリスクは処理間で有意差があることを示す (一元配置分散分析、* $p < 0.05$ 、* * $p < 0.01$)。同じアルファベットは処理間に有意差がなかったことを示す (Tukey、 $p < 0.05$)。

2. 樹高の変化

活着個体の樹高の推移を図-3に示した。植栽直後に主軸の傾きが発生したため樹高は同時期の主軸長よりも低くなった。無支柱区では植栽時の平均樹高が143.2 cmであり、同じく平均主軸長の161.8 cmより18.6 cm低くなった。1本支柱区と3本支柱区の平均樹高はそれぞれ157.7 cmと151.7 cmであり、それぞれの平均主軸長より3.3 cmと3.8 cm低くなった。

植栽から2ヶ月後の4月には無支柱区の平均樹高がさらに40.4 cm低下して102.8 cmになったが、それに比べて1本支柱区と3本支柱区の平均樹高の低下はそれぞれ6.7 cmと0.3 cmであった (図-3)。

平均樹高が低下した無支柱区の個体の多くで、植栽から5ヶ月後の8月には植栽時程度 (140.1 cm) に平均樹高が回復しており、その後も1年後の期末測定時まで次第に

回復する傾向にあった。しかし、無支柱区には大きく傾いた個体が含まれており、その個体の周辺で繁茂した雑草が絡みつく事例もみられた。

植栽から1年後には、無支柱区の個体の平均樹高（ 153.9 ± 39.1 cm）は、1本支柱区（ 172.3 ± 21.5 cm）と3本支柱区（ 173.4 ± 17.4 cm）に近づいてきたが、どの調査時点においても無支柱区の個体の平均樹高は支柱区の個体に比べて有意に低かった（Tukey、 $p < 0.029$ ）（図-3）。

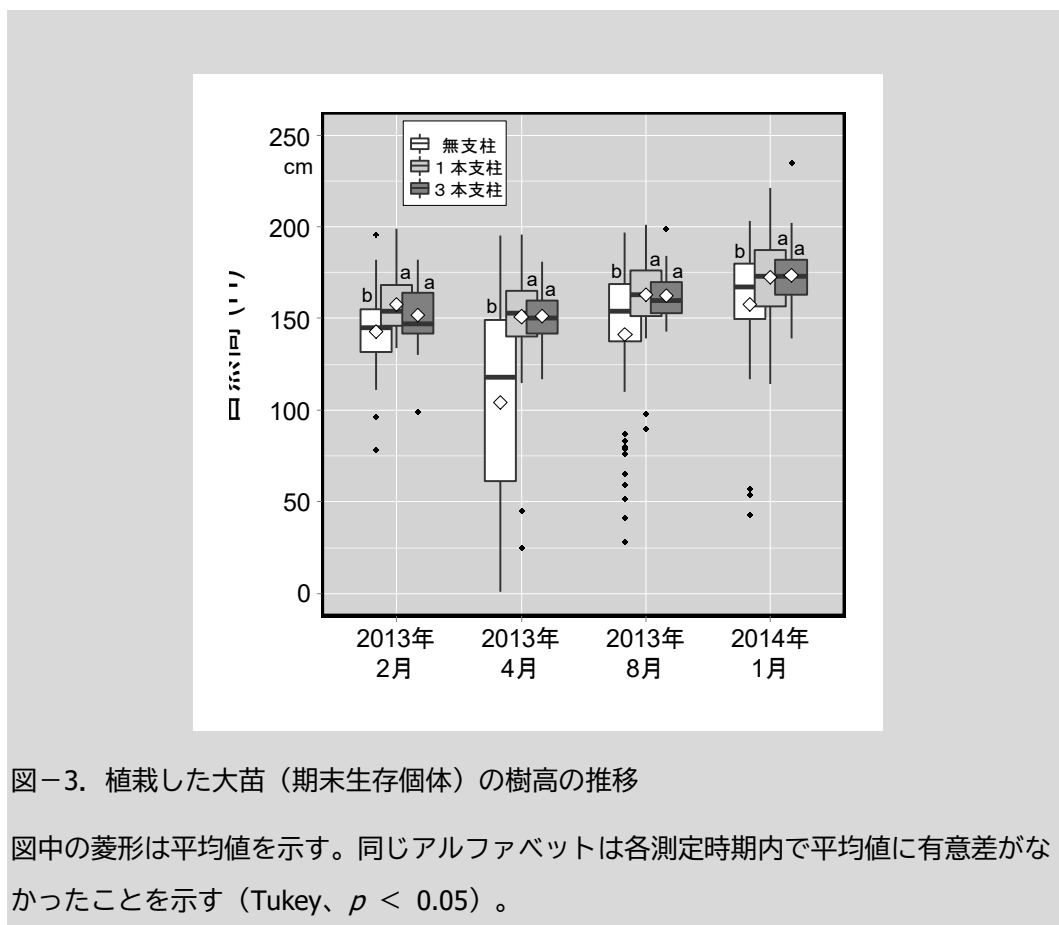


図-3. 植栽した大苗（期末生存個体）の樹高の推移

図中の菱形は平均値を示す。同じアルファベットは各測定時期内で平均値に有意差がなかったことを示す（Tukey、 $p < 0.05$ ）。

3. 主軸の傾きと枯死

植栽木の主軸の傾き角の分布を、期首と2ヶ月後および期末に分けて図-4に示した。ほとんどの個体には植栽直後からある程度の主軸の傾きが認められた（図-4上段）。無支柱区では67%の個体は傾き角が 30° 以内であり、 20° から 30° の傾き角の個体が32%と最も多かった。支柱区では97%以上の個体の傾き角が 30° 以内であり、そのうち50%以上の個体の傾き角は直立に近い 10° 以内であった。

植栽から2ヶ月後には期首の状態よりも大きく傾いた個体が増加した（図-4中段）。無支柱区では32%の個体は 30° 以内の傾きにとどまったが、44%の個体が 60°

より大きく傾いた。しかし、3本支柱区では95%の個体が30°以内の傾きに収まっていた。同様に、1本支柱区でも83%の個体が30°以内の傾きに収まっていたが、7%の個体は60°より大きく傾いた。根鉢が浮いた完全な倒伏が1本支柱区の1個体で発生していた。

期末時には無支柱区、1本支柱区および3本支柱区の個体のそれぞれ70%、89%および97%が30°以内の傾きであり、支柱区では傾きの小さい個体が多かった(図-4下段)。期末時に傾きの大きい個体の多くは枯れていたが、枯死個体のほとんどは植栽から2ヶ月後にはすでに主軸が60°より大きく傾いていた(図-4中段)。植栽から2ヶ月後に傾き角60°を超えたとき、無支柱区では39%が枯死したが、1本支柱区では60%が枯死した。

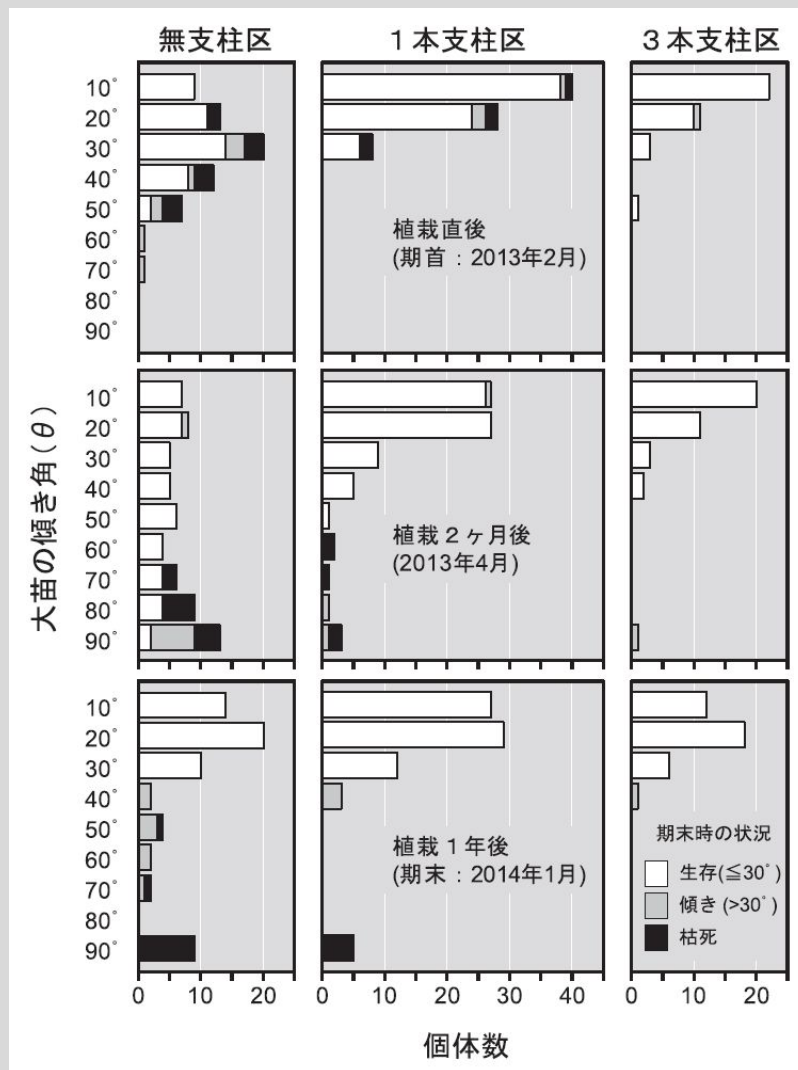


図-4. 植栽した大苗の傾き角分布の推移と1生育期後の状況

上段は植栽時（2013年2月），中段は植栽2カ月後（2013年4月），下段は植栽1年後（2014年1月）。凡例に示した「生存（ $\leq 30^\circ$ ）」，「傾き（ $> 30^\circ$ ）」および「枯死」は期末時の状況であり，その個体が期首および2カ月後の時点でどの傾き角階級に含まれていたかを示している。

4. 形状比と主軸の傾き

無支柱区の63個体について、植栽時の形状比（最小94.5、最大144.1）を100から150までの6階級に区分して、主軸の傾きが最大となった植栽から2ヶ月後の傾き角の分布を示した（図-5）。形状比の階級が大きくなるに従って傾きの大きな個体が増えた（Kruskal-Wallis検定、 $p = 0.040$ ）。形状比120を超えた階級になると 60° より大きく傾いた個体が50%以上になると同時に、 30° 以内の傾きの個体が20%以下になった。形状比が140を超えると個体の傾きは 70° を超えた。形状比の階級と枯死率の関係は明瞭でなかった（比率の差の検定、 $p = 0.545$ ）が、形状比が140を超えると枯死率は50%であった。

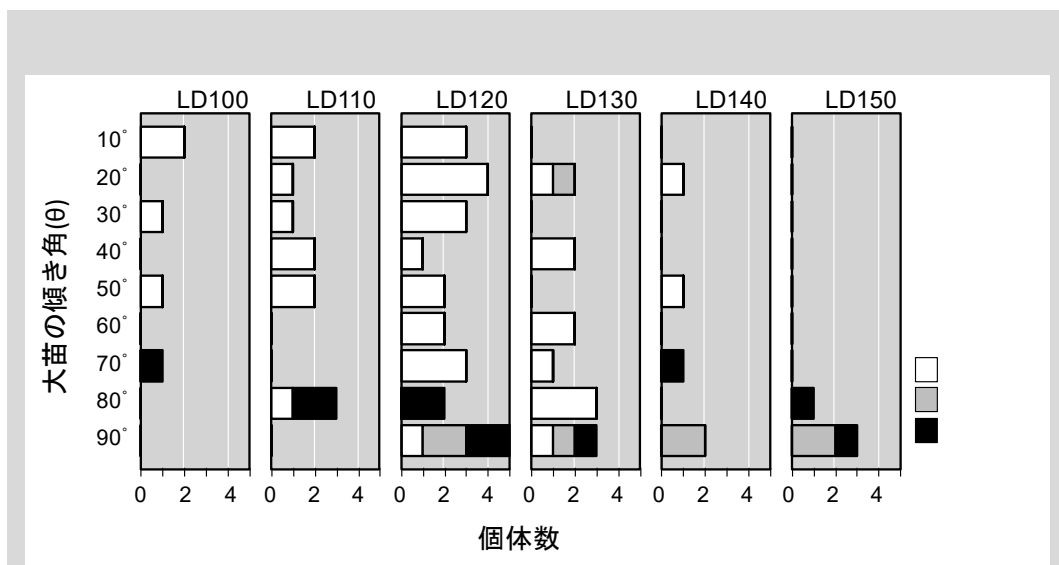


図-5. 期首形状比の違いと植栽2カ月後の無支柱区の大苗の傾き角分布と1生育期後の状況

図中の「LD」は形状比を示し、階級に含まれる期首形状比の上限値を階級名とした。凡例に示した「生存（ $\leq 30^\circ$ ）」，「傾き（ $> 30^\circ$ ）」および「枯死」は期末時の状況であり，その個体が期首および2カ月後の時点でどの傾き角階級に含まれていたかを示している。

IV. 考察

1. 大苗の傾き

伸長成長途中の柔らかい苗（全国山林種苗協同組合連合会 2010）や密植で育苗された形状比の大きい苗（近藤ら 2014；竹内 1987）では、自重により植栽後に自立できない事例が報告されている。本研究で利用した大苗も形状比が大きく、支柱を立てなかった個体の多くは植栽した直後から樹冠上部が傾いて曲がった状態であり、植栽から2ヶ月後には個体の傾きがさらに大きくなり樹高は低下した（図-3）。大苗は葉量が多いために風の影響を受け易く、しばしば強風により倒伏することが指摘されている（渡辺ら 2015）。根系が定着していない植栽初期には、雨風によって樹冠上部に負荷が掛かることで個体の傾きが大きくなったと考えられる。

形状比の大きな個体ほど大きく傾く傾向にあり（図-5）、形状比の大きさは傾き易さの指標と考えられる。形状比が120を超えると一時的に大きく傾く個体の割合が大きくなった。形状比が140を超えると半数が枯死したが、形状比の大きい個体ほど枯死する割合が高いとは限らなかった。大きく傾いた個体の一部は周辺の雑草に埋もれて強い被圧を受けたことで枯死したものと推察されるが、枯死した個体には傾いている間に雑草が絡まってしまい起き上がれなくなった個体も含まれていた。植栽個体の周辺で雑草の発生状況が不均一だったことが、形状比と枯死率の関係を不明瞭にしたと考えられる。一方で、傾いた個体の多くは伸長成長が盛んな8月までに樹高を回復していた（図-3）。多雪地で積雪による苗の倒伏が発生した場合にも、樹高2mまでのスギは4月下旬以降の伸長成長に伴い、アテ材を形成しながら7月中旬までに起き上がる（平 1987）ことから、雑草に覆われなければ、潜在的には支柱の支えがなくても成長によって個体の傾きは回復可能だといえる。

2. 支柱の効果

支柱を立てると伸長成長を促進し地際成長を抑制する効果が指摘されている（海老根ら 2002）。本研究において、支柱を設置したことによる個体の傾きの抑制（図-4）や伸長量の増加（表-2）は明らかであり、有意差は検出できなかったものの活着率向上（表-1）の効果もあったと考えて良いだろう。これらのことから、大苗に支柱を立てることは十分に合理的であることが確認された。

また、支柱の立て方で比較してみると、3本支柱は安定しており個体の傾きをおよそ30°以内に抑えていた。1本支柱も個体の傾きを同様に抑えていたが、5個体（7%）が支柱ごと大きく傾いたまま起き上がれずに枯死した。このことが1本支柱区での生残率

を低下させていた。このように、支柱の立て方によって植栽個体が共倒れになる可能性もあるので、支柱を立てる場合には十分な強度を持たせて設置する必要がある。

一方で、傾いた個体も成長期には起き上がることが示されたことから、実質的に植栽個体を支える必要のある期間は、根が活着してシュートが伸長を開始するまでの期間だと考えられる。したがって、この期間に個体が倒伏したり傾くことを抑制できれば、支柱の効果は十分発揮できるだろう。

3. 大苗植栽の可能性

大苗を植栽することの目的は、下刈省略とシカ被害対策に貢献することである（鹿又 2014；川村ら 2003；野宮ら 2013）。調査地に優占していたタケニグサやワラビから完全な被圧を受けている個体は少なく、スギ樹冠の上部が少しタケニグサの葉群から抜け出ている場合がよく見られた。このような競合状況であればスギの成長量の著しい低下は少ない（山川ら 2013）ので、競合植生が高木性樹種でない現状においては下刈作業は必要ないと判断できる。また、調査期間中に主軸先端へのシカ食害はほとんど無かった（3章1項）ことから、支柱の併設によって佐々木ら（2013）が指摘する 160 cm の樹高が維持され、枝葉採食型のシカ被害対策として十分な効果を発揮したといえる。

支柱による支持が必要となるのは、風当たりの強い林地などの倒伏リスクが高い場合のほか、今回の結果からは、植栽初期の傾きが大きくなる大苗の形状比が 120 を超える場合が考えられた。実際には、育苗を含めて植栽から下刈までを含めた初期の造林コストの大きさが経営的な問題となるので、本稿で示した結果に加えて、植栽密度や苗サイズなども考慮して支柱の設置を判断することになるだろう。

また、本研究で利用した 160 cm を超えるスギ大苗は造林用としては非常に大きいですが、支柱を立てなくても活着率は高く（83%）、植栽初期に大きく傾いたとしても一時的で、活着した個体の 85%（植栽個体の 70%）は 1 年後の傾きが 30° 以内に収まっていた。形状比の小さい大苗を利用して植栽初期の傾きを抑えることができれば支柱を設置しない造林が可能になるかもしれない。今後の実用化に向けては、育苗と植栽のコスト削減が重要であることから、形状比の小さい大苗を効率よく生産する育苗方法や、下刈省略やシカ被害軽減の効果を維持しながら大苗としての大きさをどこまで小型化できるかを明らかにする必要がある。

4-2 単木保護

I. はじめに

日本で単木保護資材が使われはじめたのは、1990年代後半からである（中村・網倉 1998；広沢 2002；住吉・田實 2002；明石・福地 2003 など）。現在においても単木保護資材の施工地は少ないが、2012年に安価な単木保護資材が発売されてから少しずつ施工地が増えている。

この研究の目的は第一に、設置した単木保護資材の経時的な状態を現地で評価することである。また、西南日本の温暖でシカ密度が高い地域において、シカの食害からスギ苗木を守るための単木保護資材の有効性を検討した。

II. 調査地と方法

調査地は、西南日本の九州・四国地方（北緯 30° 59′ ~ 北緯 34° 40′、東経 129° 33′ ~ 東経 134° 44′）に点在している（図-1）。九州・四国ではシカの生息密度が高く、山間部では 30 頭 km² を超える地域もある（環境省 2015）。そのため、これらの地域の商業林で植林を行う際には、防鹿柵の設置が必須となっている。四国の標高の高い地域では、シカによって林床植生が大きく変化していることが知られている（高槻ら 2021）。調査地点が集中する地域に近い九州の日田市と四国の池田市では、年平均気温が 15.8℃と 14.3℃、8月平均気温が 27.4℃と 31.6℃、1991年から2020年の年降水量（気象庁 2021）が 1876mmと 1498mm、気象観測所の標高がそれぞれ 83mと 214m であり、このうち、日田と四国池田では、年平均気温がそれぞれ 15.7℃と 14.8℃で、8月平均気温が 27.4℃と 31.5℃である。現地調査は、スギ苗木の植栽時に単木保護資材を設置して 2~7年経過した、標高 200~1220m の 42 地点で実施した。調査時のスギ苗木の高さは約 30cm から 300cm 以上であったが、便宜上このサイズの幼木はすべて苗木と呼ぶことにする。設置した単木保護資材（ハイトシェルターS、ハイトカルチャ株式会社、大阪）は、ポリプロピレン製で、直径 10cm、高さ 140cm の円筒形で、下段には換気用の小穴が 3 つ開いている。単木保護資材は、2 本の中空の鋼管杭（園芸用イボ竹）にプラスチック製の結束バンドで固定されている。調査地点数は、2年から7年までの林齢ごとに 5、9、19、4、3、2 地点とした。7年目の植林地は、このタイプの単木保護資材が発売されて間もなく設置された場所である。



図－1. 日本南西部の九州地方と四国地方の地図

黒丸は調査した 42 地点、白四角は参考にした気象観測地点を示す。

各調査地では、単木保護資材 50 本を含む 2～4 本のトランセクト（合計 100～200 本）を使用し、単木保護資材そのものの状態、苗木の生存率、苗木の採食被害の程度、苗木の高さを記録した。単木保護資材の状態は、垂直方向からの傾きが 30° 以内のものを「正常」、 30° 以上のものを「傾斜」（苗木の幹は単木保護資材の傾きに沿って成長するしかなく、幹下部が大きく曲がることになる）、資材が倒壊したり資材の途中で折れたり元の筒状の形状を保っていないものを「破損」と判断した。傾きや破損の原因は、強風や落石などの自然攪乱であった。また、単木保護資材が破損した原因がシカによるものである場合を「破壊」として記録した。「破壊」は、単木保護資材にシカの噛み跡やシカの角による擦過傷があることで自然倒壊と区別が可能であった。苗木の状態は、資材の中で枯れているもの、健全なもの、資材の高さを超えて上に出ている新芽が食害を受けているもの、資材の崩壊後に食害を受けたものの 4 つに分類された。地形条件については、クリノメーターを用いて、各トランセクトごとに傾斜方向（東西南北に各 30 本以上が得られた）と傾斜角度（ $0^\circ \sim 48^\circ$ 、平均 26° ）を測定した。

単木保護資材を設置した苗木に対する「深刻なシカ被害」を、スギの通常の成長に支障をきたすような被害と定義した。すなわち、シカの食害で枯死したり、主幹が変形してまっすぐな材木が得られないなどの被害を深刻な被害として記録した。

単木保護資材の内部の微気象条件が苗木の生存に影響するかどうかを明らかにするため、各トランセクトに沿った通常の単木保護資材における苗木の死亡率に対する環境要因などの影響を一般化線形モデル（GLM）を用いて分析した。モデルにおいて、独立変数は傾斜方向、傾斜角度、標高、植樹後の年齢とし、従属変数は苗木が枯れたか生きているかを含むものとした。誤差構造は二項分布とした。

すべての統計解析には、ソフトウェアパッケージ R 4.1.0（R Core Team 2021）を使った。

III. 結果

調査した 42 地点のうち 35 地点（83.3%）では、80%以上の単木保護資材が直立し、損傷を受けていなかった（つまり正常な状態、図-2）。残りの 7 地点では、正常な単木保護資材が 80%未満であり、20%以上の単木保護資材がシカによって破壊され（6 地点）、19%の単木保護資材が急斜面で倒壊していた（1 地点）。倒壊した単木保護資材と傾斜した単木保護資材を合わせると、全体の 4%を占めた。また、10%以上の単木保護資材が倒壊している地点が 3 箇所あり、傾斜した単木保護資材が最も多かった地点は 9%であった。

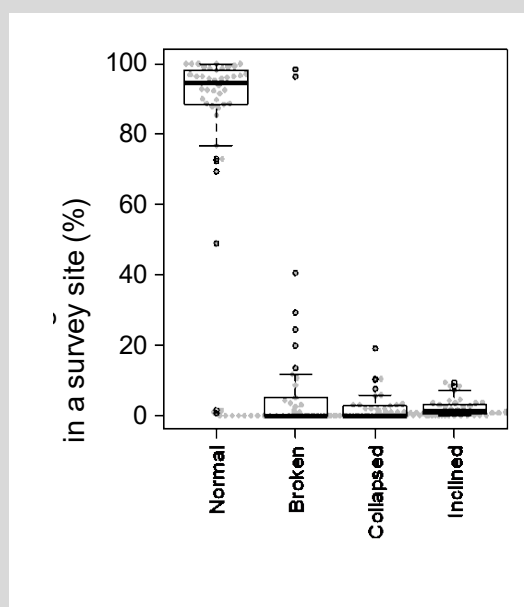


図-2. 調査地点における樹木の庇護状況の割合

正常（Normal）：直立して筒状の形状を維持している資材、破壊（Broken）：シカによる被害を受けた資材、破損（Collapsed）：自然攪乱による被害を受けた資材、傾斜

(Inclined) : 自然攪乱の影響で 30° 以上傾いている資材。灰丸は各調査地点で得られた値を示す。

通常の単木保護資材では、植栽後 2~3 年でスギの苗木が単木保護資材上部から突出し、5 年後には 2m を超える高さまで成長した (図-3)。植栽後 3 年目に生存している苗木の 70%以上が単木保護資材の高さから突き出ていた (図-3)。

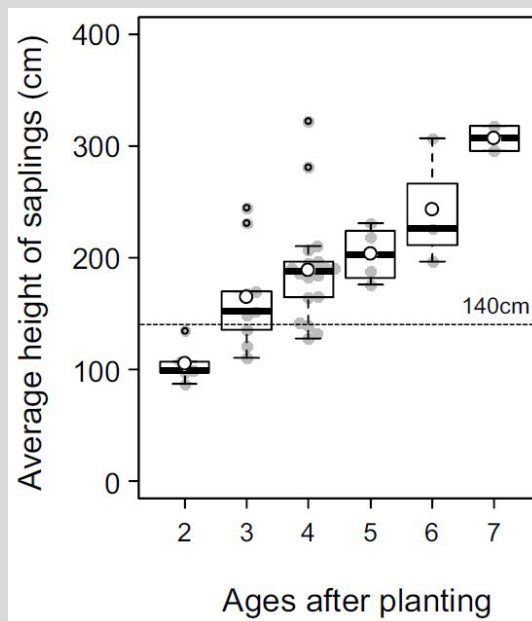


図-3. 正常な単木保護資材の中で生存しているスギ苗木の平均樹高と林齢の関係
単木保護資材の高さは 140cm。白丸は全調査地点の苗木の平均樹高、灰丸は各調査地点で得られた値を示す。

通常のシルターにおける苗木の死亡率は低く (1 トランセクトあたり平均 9.0%)、133 トランセクト中 26 トランセクトで枯死した苗木は観察されなかった。また、枯死率と植栽後の年齢には関係がなかった (Kruskal-Wallis、 $p = 0.62$)。通常の単木保護資材で枯れた苗木の 71.7%は高さ 70cm 以下で、植えた苗木とほぼ同じ高さだったことから、植樹後すぐに枯れたと思われる (図-4)。

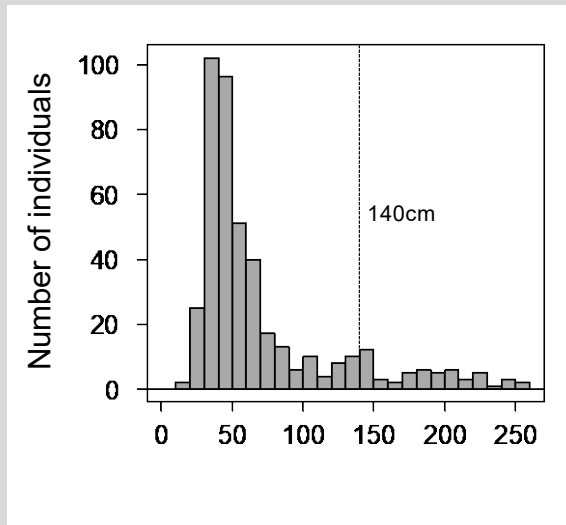


図-4. 正常な単木保護資材の中で枯れたスギ苗木の高さ分布
 単木保護資材の高さは 140cm。

GLM 解析によりトランセクトごとの死亡率を調べたところ、斜面方向と標高はともに死亡率に有意な影響を及ぼし、斜面角度と植栽後の経過年数はそのような影響を示さなかった（表-1）。斜面方向については、北向き斜面が他の斜面よりも有意に死亡率が低く、標高が高いほど死亡率が高かったが、その差は微小であった（表-1）。

表-1. 苗木の死亡率に対する立地条件の影響を評価するために使用した一般化対数線形モデルの結果。

	Estimate	Std. error	Odds ratio	95% confidence interval		p value
				Lower	Upper	
Intercept	-3.542	0.324	0.015	0.015	0.055	< 0.001
Slope direction						
East	0.391	0.153	1.480	1.090	2.000	0.011
South	0.707	0.149	2.030	1.510	2.710	< 0.001
West	0.662	0.151	1.940	1.440	2.610	< 0.001
Direction of standard north						
Slope angle	0.008	0.005	-	-	-	0.127
Altitude	0.001	0.000	-	-	-	< 0.001
Ages after planting	-0.041	0.049	-	-	-	0.402

AIC (Akaike's Information criterion): 810.98, Null deviance: 572.18 (df: 117), Residual deviance: 524.24 (df: 111), McFadden's pseudo R-squared: 0.084

シカによる深刻な被害は2種類あった。一つはシカによる単木保護資材の破壊で、16地点（平均8.9%）で発生し、資材の中の苗木に大きな被害を与えた（図-5(a)）。単木保護資材が破壊された事例では、苗木が激しく食害（38.4%）されたり、苗木の枯損（40.3%）や、苗木の消失（21.3%）が確認された。単木保護資材が破壊された割合は、四国の2地点で最も高く（96%以上）、他の4地点では20%を超えていた（図-2：破壊）。また、もう一つの深刻な被害として、単木保護資材が正常であっても、資材から伸び出した枝が激しく食害されて幹が変形してしまうような被害（図-5(b~d)）が29地点で発生した（平均20.4%）。シカによって単木保護資材から引っ張り出された枝は、枝葉を食害される他、枝の途中で折れたり、資材の噛み合わせ部分に引っかかって元に戻らないことがあった（図-5(b)）。資材から引き出されて元に戻らなかった枝がそのまま成長すると、幹がクランク状に曲がった樹形になることが予想された（図-5(c)）。また、単木保護資材から外に伸び出した枝がくり返し食害され続けた場合、苗木はそれ以上成長できなくなると考えられた（図-5(d)）。このような深刻なシカ被害は、四国の1地点では苗木の99%に達し、別の15地点では20%以上を記録した（図-6）。シカによる単木保護資材の破壊（Kruskal-Wallis, $p = 0.88$ ）や、幹が変形するような深刻な食害（ $p = 0.71$ ）には、いずれも植栽後の経過年数との関連は検出されなかった。

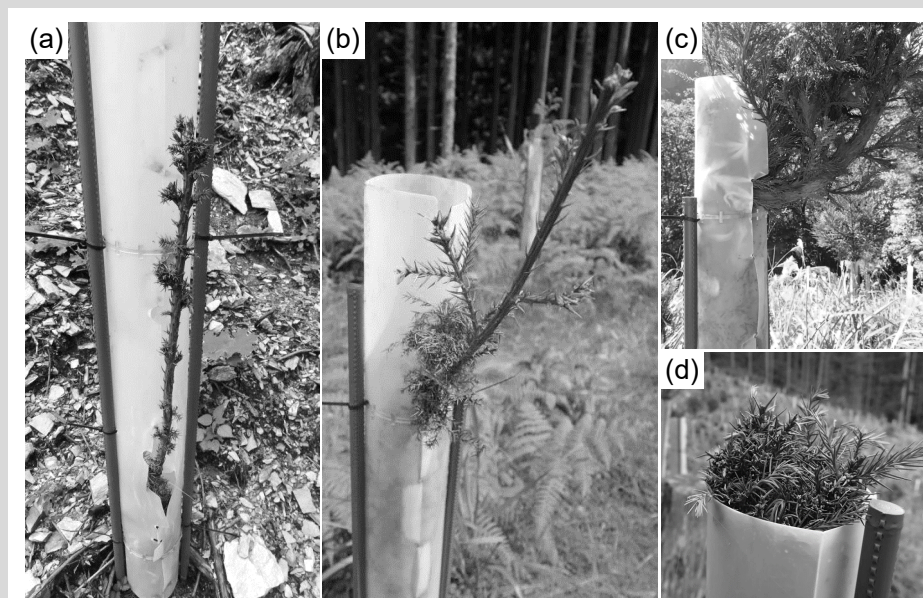


図-5. シカによるスギ苗木への深刻な被害

(a) 破壊された単木保護資材：シカが苗木を食害するために資材を壊すことがある。資材が破壊されると苗木は枯死することが多い。(b) 引き出し被害：単木保護資材の

高さを超えた枝が引き出されて食害される。資材から引き出された枝は、枝の途中で折れたり、資材の噛み合わせ部分に引っかかって元に戻れなくなることが多い。(c) クランク状に曲がった幹：資材の噛み合わせ部分に引っかかった枝がそのまま成長すると、幹には折れ曲がったような強い曲りが残る。(d) 繰り返しの食害：資材の高さを超えた枝先が頻繁に食害されると、苗木は資材の上端で盆栽状の樹冠を形成し、食害が繰り返される限り成長できなくなる。

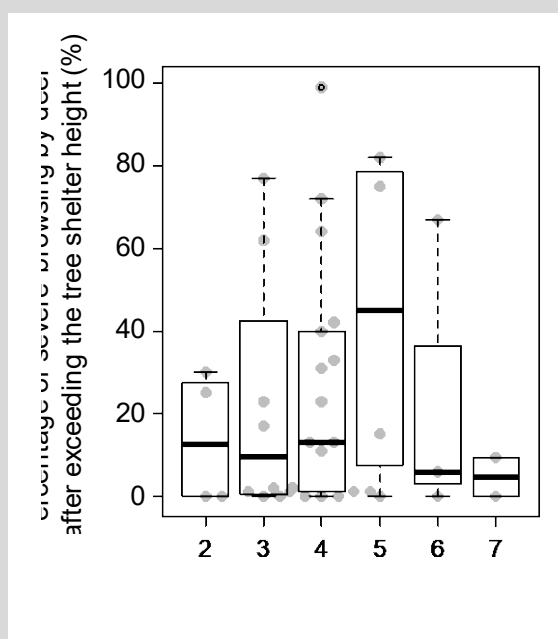


図-6. 植栽後の林齢に対して幹が変形するような深刻な食害が発生した割合
灰色の点は各調査地点の値を示す。単木保護資材が破壊された被害は含んでいない。

IV. 考察

1. 単木保護資材が失敗する原因

多地点調査の結果、単木保護資材が苗木を保護できない理由には3つあることが明らかとなった。第一の理由は、自然条件による単木保護資材の破損である。今回の調査では被害割合は平均4%と総じて低い値だった(図-2: 倒壊と傾斜を含む)。支柱をしっかり打ち込んで単木保護資材を安定的に支え、定期的に管理すれば、苗木の損失はもっと少なくなるはずである。

第二の理由は、単木保護資材内で苗木が定着に失敗したことである。苗木の定着失敗は、単木保護資材が安定的に維持されていても発生していた。枯死した苗木の高さは、日本で植栽に使用されている標準サイズの苗木の高さとほぼ同じであったことから、ほとんどの苗木は植栽後比較的すぐに枯死したと推測される。苗木の平均枯死率は9%と低かったが、枯死苗木の71.7%は樹高が70cm以下であり定着失敗が枯死の原因と推定される。高標高や北向きでない斜面で枯死率がやや高く、寒冷地で報告されているように、単木保護資材内の温度環境が植栽直後の苗木の定着に影響した（廣澤2002）可能性が示唆される。

第三の理由は、シカによる食害であり、単木保護資材が失敗する最も大きな理由である。シカが単木保護資材を破壊すると、単木保護資材で守られていた苗木は無防備となり、通常では考えられないほどの激しい食害を受けてしまう。さらに、単木保護資材が正常な状態であっても、苗木が資材の高さを超えてしまうと、シカによる食害を受ける危険性がある。高さ140cmの単木保護資材を超えて伸び出した苗木の枝に対するシカの食害を記録した報告（たとえば、住吉・田實2002；池田2006；Maltoni et al. 2019）は比較的少ないが、資材で保護していなければ同程度のサイズの苗木が激しく食害されることは十分に予想される。

2. 被害が発生する期間

今回の調査では、植栽後の年数と深刻な食害の発生率には明確な関係がみられなかった。すなわち、深刻なシカ食害は長期間にわたる累積的な結果ではなく、苗木が単木保護資材を超えて伸び出て間もなく発生したものと考えられる。調査した地点のスギ苗木の多くは、植栽後2～3年で単木保護資材の高さを超し始め、植栽後4年目には平均180cmの高さに達していた（図-3）。シカは約180cmの高さまで採食が可能（九州のデータ：池田1998、3章1項）であることを考えると、植栽後3～4年目の苗木が最も被害を受けやすいと考えられる。

3. 単木保護資材の資材高の効果

日本で使用されている単木保護資材は高さが140cmのタイプが多いが、ニホンジカを含む中型のシカの被害を防ぐには、高さ180cmの単木保護資材がより効果的であると提案されている（Hodge and Pepper 1998；Trout and Brunt 2014）。スギの苗木に対して、九州のシカは高さ75～110cmの枝葉を採食しやすいことが明らかになっているが、急傾斜地などでは高さ160cm近い枝葉に対しても採食が可能であった（3章1項）。し

たがって、本研究で明らかにされたように、苗木が単木保護資材の上端を超えた後で発生する深刻なシカ食害をシカの採食圧が高い地域で完全に防ぐには、高さ 140cm の単木保護資材では十分でない可能性がある。

シカの採食圧に関係なく、資材高が 140cm よりも高い単木保護資材を使用することでシカ食害を減らすことはできるだろう。しかし、シカの食害から苗木を守ることができる一方で、資材高の高い単木保護資材は、風による資材の傾きや倒伏の影響を受けやすい（明石・福地 2003）。また、資材費や施工費もより高価になる可能性がある。そのため、資材高が高い単木保護資材を台風の多い西南日本で利用するためには、資材の耐久性と設置コストを明らかにする必要がある。

5章：総合考察

5-1 植栽個体へのシカの採食被害の発生

一般的には、シカの採食の影響が大きいのは植物体がより小さい時期である。植物体が小さいと枝葉の数が少なく、わずかな採食によっても枯死するリスクが高い。自然林の実生更新では、実生の高さが5cmでもシカの採食影響が検出され、実生の生存は困難であった(2章)。人工林の更新作業においては、苗高が少なくとも30cm以上の苗が植栽されることから、種子からの実生に比べればシカの採食影響は小さいが、それでも植栽された苗にとって、植栽直後に受けるシカ採食の影響が最も大きい。

大分県で平坦な土地に植栽した160cmのスギ大苗を自由に採食させた場合、シカが植栽木を最も食害しやすい高さは96cmであり、75~110cmの高さに食害痕の67.4%が集中していた(3章1項)。シカの採食影響は地面近くから強く効いている(2章)ので、植栽木の樹高が100cm程度になるまでは、主軸先端を食害されるリスクが高い(3章1項)といえる。この高さはシカの体サイズ、特に体高(前脚の先から肩までの高さ)との関係が強く示唆される(3章4項)。九州本土のシカ(キュウシュウジカ)と体サイズの異なるエゾシカやヤクジカ(三浦2008)などでは、それぞれ高さに対する食害リスクは異なることが予想される。

したがって、九州においては、植栽個体の樹高が110cmを超えれば被害確率が下がると期待されるが、斜面傾斜の影響は無視できない(3章1項)。斜面傾斜が35°を超えれば、平坦地に比べて相対的に被害確率は低くなる傾向にあるが、植栽木の樹冠に対して斜面の上部から接近が可能となるため、植栽個体の樹高が少なくとも140cm程度を超えるまで主軸先端への食害リスクが残る(3章1項)。

さらに、シカの口が届かない高さの枝葉を採食する目的で、シカが主軸を折損したり(3章2項)枝を引き下げる被害(4章2項)を発生させることが明らかとなった。主軸の折損被害による樹高成長の遅れ(3章2項)や樹形異常のリスクは無視できない。折損被害は高さ120cm付近の主軸や枝で発生し、発生部位の最大径は15.8mmであった(3章2項)。そのため、平均的なスギであれば樹高が2m程度になれば、胸高位置(高さ130cm)の主軸直径が16mm程度になるので、折損被害は発生しなくなると期待される。また、スギ・ヒノキ・カラマツといった主要造林樹種への折損被害はほとんど報告されていないので、被害の発生頻度は低いと推定されるが、このような被害が発生するときには、林地の餌資源量に比べてシカ生息数が多過ぎることが背景にあると推測される。

5-2 シカ生息環境下における人工林更新作業への提言

1970年代以降、シカが生息域を拡大し個体数を増加させている。日本では20年以上もシカの個体数管理を進めているが、想定通りには個体数が低減していない（小泉2019）。シカの採食は多くの地域で人工林の更新作業の阻害要因となっており、シカ被害対策が必須となっている（農林水産省生産局2007）。北海道を含め積雪の影響で防鹿柵を設置できない地域を除けば、防鹿柵が最も普及している。造林地が広ければ、防鹿柵が最も低コストなシカ被害対策（柳澤2020；北原・野宮2021）となるが、防鹿柵の保守管理をしなければ被害対策の期待する効果を発揮させることは難しい（三枝・井上2019）。

本研究で対象としたスギの大苗植栽や単木保護は、大苗の苗木代や単木保護の資材費が掛かり増しとなるので植栽密度を低くしないと造林コストは高くなる（北原・野宮2021）が、造林地からシカを排除する防鹿柵のように周辺のシカ生息密度を高める危険性（山根2003）がないのは利点である。しかし、大苗植栽や単木保護はシカが植栽木に近づくことを許容するので、植栽木への食害を完全に防ぐことは難しく、樹高成長への影響が大きい主軸先端への食害を防ぐことが目標となる。

大苗植栽であれば、シカの食害を受けやすい高さを超えた、少なくとも苗高が110cm以上の大苗が必要で、傾斜地への植栽であれば140cm程度の苗高が求められる（3章1項）。堀野（1989）は、ある時点で樹高が1mを超えたヒノキだけがシカ採食圧下で継続的に成長したことを報告しており、初期樹高の影響は大きい。大苗は育苗の制約から形状比が高く、真っ直ぐに植栽しても少しの雨風の影響で樹冠が斜めに傾く（4章1項）。スギの成長とともに樹冠の傾きは回復可能だが、傾いている間はシカの食害を受けるリスクがあり、傾いた樹冠に草や蔓が絡まると回復は難しい。そのため、樹冠が傾かないよう植栽当年の成長期までは支柱が必要となる（4章1項）。

大苗植栽は、まだ試験的な植栽がほとんどで植栽事例は少ないが、苗木価格が高いので下刈省略と組み合わせて実施されることが多い。本研究では、平均苗高160cmのスギ大苗を利用して、急傾斜地においても主軸先端への食害をほぼ回避できた（3章1項）。競合する雑草は、タケニグサやワラビなどが優占して植生高が150cmとなったが、下刈を省略しても問題なかった（4章1項）ことから、シカの採食圧が一定程度以下であれば大苗を利用した植栽も有効かもしれない。一方で、本研究ではシカによる折損被害が発生し、植栽したスギの16.9%で主軸が折られた（3章2項）ことは、低密度植栽を想定した場合には大きな損失となる。折損被害を回避できる可能性の高い2mの大苗を植栽することは現実的ではないので、折損被害の発生条件の解明や折損被害を抑制する対策が必要である。

さらに、シカが大苗の樹皮に対して損傷を与える可能性もある。どのような条件下であれば被害の発生リスクが高いのか、まだ明らかにはできていないが、大苗を植栽してから主軸の地際径が 8cm 程度に成長するまでは、オスジカによる角擦り被害を受ける可能性があり、地際径が 4cm 程度より小径のときに被害を受けると枯死するリスクが高いとは言えそうである（3 章 3 項）。角擦り被害や剥皮食害は、小径木に限らず成木サイズになっても被害が発生する（小泉 2009）。被害が発生する高さ範囲は、地際から 150cm 程度までだが、植栽木の枯死や材の劣化につながる被害であるので、発生原因や被害防止の方法を明らかにしていく必要がある。植栽木が小径である期間の被害防止には、単木保護は有効な対策になるだろう。

単木保護であれば、一般的に使われる資材の高さは 140cm のタイプが多い。そのため、高さの点からは平坦地でも傾斜地でもシカ食害を防ぐことは十分に思える。本研究で調査した 42 地点の多くでスギは順調に生育していたが、一方で、資材高を超えたスギの主軸や枝をシカが引き出して食害することが稀ではなかった（4 章 1 項）。本研究でシカの食害高を調査した結果でも、割合は低い平坦地でも 160cm の高さまで食害痕を記録している（3 章 1 項；図-5）。シカが最も採食しやすい高さに枝葉がなければ、シカの口が届く高さにある枝葉までは採食の対象になるという、当然の結果であった。本研究で対象とした単木保護資材はシートを噛み合わせて円筒状にするタイプであったため、シカが引き出したスギの主軸や枝は、シートの噛み合わせ部分に引っかかることが多く、そのまま成長した主軸がクランク状の樹形異常を起こして被害を大きくしていた。

また、シカ被害対策として単木保護が選択される林地は、防鹿柵を設置してもシカを防ぎきれずに激しい被害が発生するような林地であることが多い。そのような林地では、先に述べたシカがスギの枝を引き出す被害の他に、保護資材そのものを壊して資材の中にあるスギ苗を食べ尽くすといった激しい被害になることがあった。このような激しい被害が発生する地域は限られるかもしれないが、単木保護資材による物理的な保護にも限界があることは知っておく必要がある。

本研究（4 章 2 項）で調査した 42 地点は多雪や寒冷な環境下ではなく、その限りにおいては、スギは保護資材の中で成長しても特に問題はないようである。ヒノキに関しては保護資材の中で樹形異常が発生するリスク（中村・網倉 1998；池田 2006）が指摘されているが、スギではほとんど確認されなかった。また、施工不良による単木保護資材の傾きや倒れは少なく、保護資材の強度は保たれていた。ただし、礫質の立地で支柱の打ち込みが不十分な場合や台風などの強風によると思われる資材の傾きが一部でみられた。また、資材の中に雑草木が入り込んで混生してしまった場合には、スギよりも先

に資材高を超えて成長し、スギの成長を阻害する状況もみられた。単木保護資材の施工から数年間は、これらの資材の不具合の補修や混生した雑草木の除去が必要となり、保守管理を実施しないのは危険である。さらに、保護資材が生分解しない素材で構成されていれば、最終的には資材の撤去を見込む必要がある。防鹿柵の保守管理に比べれば簡単かもしれないが、単木保護は保護資材さえ取り付ければ更新作業が完了するという安易なシカ被害対策ではないことの認識が必要である。

最後に、大苗植栽と単木保護のどちらにおいても、下刈を省略できる可能性はあるが、植栽木が強度に被圧されるようであれば、雑草木の刈払いが必要になることは言うまでもなく、植栽後も数年間は定期的に現地確認が必要であることと、早めの除伐が必要となる可能性があることは記しておきたい。

5-3 今後の課題

大苗植栽や単木保護は、まだ適用事例が少なく、林業関係者にも広く認知されているわけではない。本研究においても、それぞれのシカ被害対策について的一端を解明したのみである。今後は以下のような課題について研究を進めていく必要がある。

まずは、シカの被害リスク（または採食圧）のレベルを評価する必要がある。大苗植栽や単木保護では、造林地にシカの侵入して植栽木に近づくことを許容することになる。シカが近づいても植栽木に対して重大な被害を与えないレベルであれば、その被害対策を選択しても問題ないと判断できる。良い評価方法が得られれば、将来的にはシカ被害対策の要不要の判断が可能になるかもしれない。

被害リスクの評価ほど大きな課題でなくとも、大苗植栽では急傾斜地で苗の高さの効果が低減する問題がある。より大きな大苗を利用する方法もあるが、大苗を谷側に少し傾けて植えることで、斜面上部から植栽木の主軸先端にシカの口が届きにくくすることができるかもしれない。

単木保護については、本研究で 140cm の資材高では不十分である可能性を指摘したが、より高い 170～180cm の資材を使うならば、資材コストの評価を別にしても、台風などの強風に対する資材の頑健性や、資材内でスギが 140cm の資材の場合と同程度に問題なく成長するかどうかの検証が必要である。さらに、保護資材の中で発生した活着不良の原因究明が求められる。本研究では平均で 9%程度の枯損率であったが、本州の高標高で施工した事例では植栽した半数以上が枯損したことが報告（齋藤ら 2019）されている。保護資材内の微気象が影響したと推測されているので、詳細な検証が必要である。

いずれにしても、現在のシカ被害対策は、ほぼ防鹿柵だけが選択されており、九州森林管理局管内だけでも 2011～2020 年度の 10 年間で設置された防鹿柵の総延長は 1500km を超している（九州森林管理局 2022）。将来的には役目を終えた資材を回収しなくてはならないことを考慮すると、防鹿柵以外にシカ被害対策の選択肢を増やして、適材適所の対策を選択していく必要がある。シカ被害を完璧に防御する必要はなく、ある程度のシカが生息する状況は許容しながら更新作業ができるような方策を考えていきたい。

謝辞

本研究の実施にあたり、長い間、多くの方のご指導およびご支援を頂いた。以下に記して心よりお礼を申し上げます。

宮崎大学農学部 伊藤 哲教授には、論文審査の主査をして頂いただけでなく、執筆が滞りがちになったときにも、常に励ましと新しい視点を与えて頂いた。森林総合研究所の鈴木和次郎氏、故金指達郎氏には森林総合研究所に採用されてから、野外調査の初歩から多くのご指導を頂いた。同じく、堀野眞一氏には野外での調査観察を含めて二ホンジカの生態についてご教授いただき、本研究の基礎となっている。

また、田中優哉氏、渡辺行直氏、植薄和彦氏、武原龍行氏をはじめとする大分森林管理署の全面的なご協力によって、シカ被害対策としてのスギ大苗の植栽試験が可能となった。藤川内森林事務所の堀田信広氏、園田清隆氏、引地修一氏、伊東初男氏、夏田豪介氏には現地調査で大変お世話になった。

さらに、単木保護資材の調査では、山国川流域森林組合の河野賢二氏、日本製紙木材株式会社（後に株式会社南栄に異動）の山本敏博氏、住友林業株式会社日向山林事業所的那須留治氏、マルマタ林業の合原万貴氏、九州森林管理局森林技術・支援センターの山下義治氏、釜 稔氏をはじめとして、多くの方に現地調査の便宜を図って頂いた。

その他にも、九州森林管理局普及課の甲斐博文氏、森本 明氏、濱田辰広氏、熊本南部森林管理署の工藤 孝氏、渡辺浩司氏、小薄政弘氏、森林整備センター九州整備局の山中廣敏氏、梶 大八氏、中林博之氏、佐田武信氏、松村伸治氏、森 秀紀氏など多くの方に調査地の設定などご協力頂いた。加えて、苗木生産者の方々や現場での植栽や下刈をして頂いた作業者の方々には、それぞれ育苗作業や造林作業の実際をご教示頂いた。

森林総合研究所つくば勤務の12年間と九州支所勤務の18年間には、埜田 宏氏、中静 透氏、新山 馨氏、田中 浩氏、佐藤 保氏、柴田銃江氏、矢部恒晶氏、齊藤 哲氏、重永英年氏、安部哲人氏、山川博美氏、大谷達也氏、米田令仁氏、金谷整一氏、八木貴信氏、荒木眞岳氏、香山雅純氏をはじめ多くの同僚および宮崎大学農学部の平田令子准教授の協力を得て研究を進めることができた。

以上の方々並びにここに書き切れなかった多くの方々のご協力がなければ、本研究を遂行することはできなかった。改めて心より感謝申し上げます。

引用文献

- Abe T (2022) Effects of treeshelters on seedling performance: a meta-analysis. *J For Res* 27: 171-181 (1章)
- Akashi N (2006) Height growth of young larch (*Larix kaempferi*) in relation to the frequency of deer browsing damage in Hokkaido, Japan. *J For Res* 11: 153-156. (1章; 3章1項)
- 明石信廣 (2007) カラマツ幼齡林におけるエゾシカ食害の影響. *光珠内季報* 146: 9-12 (3章2項)
- 明石信廣・福地 稔 (2003) エゾシカによる幼齡木食害の防除資材. *日林北支論* 51: 89-91 (1章; 4章2項)
- Akashi N, Nakashizuka T (1999) Effects of bark-stripping by Sika deer (*Cervus nippon*) on population dynamics of a mixed forest in Japan. *Forest Ecol Manag* 113: 75-82 (2章; 3章3項)
- Akashi N, Terazawa K (2005) Bark stripping damage to conifer plantations in relation to the abundance of sika deer in Hokkaido, Japan. *Forest Ecol Manag* 208: 77-83 (3章3項)
- 明石信廣・雲野 明・対馬俊之・鈴木春彦・長田雅裕・大野 葵 (2012) 広葉樹のエゾシカ食害に対する忌避剤の効果的な適用時期. *北海道林試研報* 49: 97-107 (1章)
- Ammer C (1996) Impact of ungulates on structure and dynamics of natural regeneration of mixed mountain forests in the Bavarian Alps. *Forest Ecol Manag* 88: 43-53 (2章)
- 有賀 誠・中村太士・菊池俊一・矢島 崇 (1996) 十勝川上流域における河畔林の林分構造および立地環境-隣接斜面との比較から-. *日林誌* 78: 354-362 (2章)
- 浅田正彦・蒲谷 肇・山中征夫 (1991) 房総丘陵におけるニホンジカによるアオキの採食状況. *森林防疫* 476: 206-210 (1章)
- Burkholder EN, Jakes AF, Jones PF, Hebblewhite M, Bishop CJ (2018) To jump or not to jump: Mule deer and white-tailed deer fence crossing decisions. *Wildlife Society Bulletin* 42: 420-429 (1章)
- Cote SD, Rooney TP, Tremblay JP, Dussault C, Waller DM (2004) Ecological impacts of deer overabundance. *Annu Rev Eco. Ecol Syst* 35: 113-147 (1章)
- de las Mercedes Guerisoli M, Pereira JA (2020) Deer damage: a review of repellents to reduce impacts worldwide. *J Environ Manage* 271: 110977 (1章)
- DuToit JT (1990) Feeding-height stratification among African browsing ruminants. *Afr J Ecol* 28: 55-61 (1章)
- 海老根晶子・藤井英二郎・三島孔明 (2002) ユリノキの生育に及ぼす風の影響と支柱の効果に関する実験的研究. *ランドスケープ研究* 65: 475-478 (4章1項)
- 藤井 栄 (2014) 再造林対策を目的としたスギボット大苗の植栽後の成長とシカ被害. *現代林業* 579: 30-35 (1章; 3章3項)
- Fujita H, Kikuchi T (1986) Differences in soil condition of alder and neighboring elm stands in a small tributary basin. *Jpn J Ecol* 35: 565-573 (2章)
- 古林賢恒・丸山直樹 (1977) 丹沢山塊札掛におけるシカの食性. *哺乳動物学雑誌* 7: 55-62 (1章)

- 古野東洲・渡辺弘之 (1987) ホンシュウジカ・ニホンカモシカに食害されたスギの生育. 日林関西支論 38: 347-350 (3章2項)
- 古野東洲・渡辺弘之 (1989) ホンシュウジカ・ニホンカモシカに食害されたスギ若齢木の生育について. 京大農演報 61: 1-15 (1章; 3章1項)
- Gerhardt P, Arnold JM, Hacklander K, Hochbichler E (2013) Determinants of deer impact in European forests - A systematic literature analysis. For Ecol Manage 310: 173-186 (1章)
- Gill RMA (1992a) A review of damage by mammals in north temperate forests: 1 Deer. Forestry 65: 145-169 (2章; 3章3項)
- Gill RMA. (1992b) A review of damage by mammals in north temperate forests: 3 Impact on trees and forests. Forestry 65: 363-388 (2章)
- 長谷川順一 (1994) 鹿により荒廃する日光の自然. フロラ栃木 3: 1-10 (付図4pp) (2章)
- Heroldova M, Homolka M, Kamler J (2003) Breakage of rowan caused by red deer: an important factor for Sorbetto-Piceetum stand regeneration? For Ecol Manag 181: 131-138 (1章; 3章2項)
- Hester AJ, Mitchell FJG, Kirby KJ (1996) Effects of season and intensity of sheep grazing on tree regeneration in a British upland woodland. Forest Ecol Manag 88: 99-106 (2章)
- 樋口輔三郎・豊島重造 (1987) 「造林地における獣害とその対策」わかりやすい林業研究解説シリーズ No85. 財団法人林業科学振興所 東京 125pp (1章)
- 平田令子・伊藤 哲・山川博美・重永英年・高木正博 (2012) 造林後5年間の下刈り省略がヒノキ苗の成長に与える影響. 日林誌 94: 135-141 (1章)
- 廣石和昭・野口琢郎・近藤洋史・小泉 透 (2009) ニホンジカによる人工林剥皮害の時間的・空間的な分布の推移. 森林防疫 675: 212-219 (3章3項)
- 廣澤正人 (2002) シカ食害の常習地域におけるツリーシェルターを用いた造林技術の検討. 栃木県林業センター研報 15: 1-27 (1章; 4章2項)
- Hodge S, Pepper H (1998) The prevention of mammal damage to trees in woodland. Forestry Commission Practice Note 3: 1-12 (4章2項)
- 堀江哲三 (1980) 大苗造林による育林作業の省力化に関する研究. 山口林指セ試験報告 8: 1-25 (1章)
- 堀野真一 (1989) ニホンジカの食害を受けたヒノキの樹高変化. 日林関東支論 41: 143-144
- 井幡清生 (1956) メタセコイアの造林地に於けるノウサギ害とその防除成果. 森林防疫ニュース 5(4): 89-90 (1章)
- 飯村 武 (1965) 丹沢山塊のシカに関する調査. 神奈川県林業指導所報告 13: 1-44 (目次まえがき 2pp; 付資料 11pp) (1章; 3章3項)
- 飯村 武 (1967) 丹沢山塊のシカと造林地の被害. 森林防疫ニュース 184: 154-159 (1章)
- 飯村 武 (1984) シカによる森林被害とその防除(I)シカとその被害. 森林防疫 389: 132-135 (1章; 3章3項)
- 池田浩一 (1998) 福岡県豊前市における夏と冬の植物利用可能量. 日林九支論 51: 99-100 (1章; 3章1項; 4章2項)

- 池田浩一 (2006) スギ・ヒノキ造林木の成長に及ぼすシカ食害防止用シエルターの影響. 九州森林研究 59: 299-301 (4章2項)
- 池田浩一・小泉 透・桑野泰光 (2009) スギ、ヒノキ人工林におけるシカによる角こすり害の発生要因. 森林防疫 675: 206-211 (3章3項)
- 妹尾兼文・黒木整孝 (1977) 下刈の省力試験－無下刈と下刈方法別作業について－. 熊本営林局 第8回業務研究発表集録 (昭和51年度): 83-88 (1章)
- 稲本龍生 (2018) シカによる森林被害の現状と対策. 林経協季報杉径 48: 7-13 (1章; 3章3項)
- 井上友樹・宮島淳二・村上拓彦・光田 靖・吉田茂二郎・今田盛生 (2005) 熊本県におけるニホンジカによる人工林剥皮害の発生確率予測モデル. 日林誌 87: 111-116 (3章1項; 3章3項)
- 石原委可 (1985) 忌避剤によるシカの林木被害防止について. 森林防疫 405: 231-234 (1章)
- 伊東泰男・夏目寿雄 (1974) ポットによる大苗の育苗と造林について. 東京営林局 業務研究発表集 6: 19-25 (1章)
- Jiang Z, Ueda H, Kitahara M, Imaki H (2005) Bark stripping by sika deer on veitch fir related to stand age, bark nutrition, and season in northern Mount Fuji district, central Japan. J For Res 10: 359-365 (3章3項)
- Johansson A, Liverg O, Wahlstrom LK (1995) Temporal and physical characteristics of scraping and rubbing in roe deer (*Capreolus capreolus*). J Mammal 76: 123-129 (3章3項)
- 鹿児島県環境技術協会 (2003) 鹿児島県委託調査 平成14年度 シカの生息密度と被害調査報告書. 鹿児島県環境技術協会 鹿児島 33pp (3章4項)
- 梶 光一 (1986) 洞爺湖中島のエゾシカの個体群動態と管理. 哺乳類科学 53: 25-28 (1章)
- 梶 光一・小泉 透・大泰司紀之 (1980) 洞爺湖中島におけるエゾシカの個体群構成. 哺乳動物学雑誌 8: 160-170 (1章)
- 加茂久雄 (1979) 苗木の形質に関する研究－スギ苗木の形質が植栽後の活着および生長におよぼす影響－. 島根林試研報 29: 51-67 (1章)
- 金森弘樹 (2012) 人工林におけるニホンジカの問題. 森林科学 66: 36-40 (1章; 3章3項)
- 金森弘樹・井ノ上二郎・周藤靖雄 (1998) 島根半島弥山山地におけるニホンジカの角こすり剥皮害回避試験. 森林防疫 552: 48-52 (3章3項)
- 金森弘樹・錦織 誠・大国隆二 (2000) ツリーシエルターと忌避剤を用いたスギ幼齢木のニホンジカによる摂食害回避試験. 島根林技研報 51: 39-46 (1章)
- 環境省 (2015) 資料1 ニホンジカ密度分布図 (全国)
<http://www.env.go.jp/press/files/jp/28230.pdf> [参照 2022-3-4] (4章2項)
- 環境省 (2021) 報道発表資料「全国のニホンジカ及びイノシシの個体数推定及び生息分布調査の結果について (令和2年度)」.
<http://www.env.go.jp/press/109239.html> [参照 2021-5-24] (3章3項)
- 鹿又秀聡 (2014) 再造林の低コスト化を進めていくために－国産材の安定供給を目指して－. 木材情報 283: 13-16 (4章1項)

- 春日顕彰会 (1975) 昭和 49 年度 天然記念物「奈良のシカ」調査報告. 春日顕彰会 奈良 56pp (1 章)
- 春日顕彰会 (1976) 昭和 50 年度 天然記念物「奈良のシカ」調査報告. 春日顕彰会 奈良 123pp (1 章)
- 春日顕彰会 (1977) 昭和 51 年度 天然記念物「奈良のシカ」調査報告. 春日顕彰会 奈良 182pp (1 章)
- 春日顕彰会 (1978) 昭和 52 年度 天然記念物「奈良のシカ」調査報告. 春日顕彰会 奈良 101pp (1 章)
- 春日顕彰会 (1980) 昭和 54 年度 天然記念物「奈良のシカ」調査報告. 春日顕彰会 奈良 179pp (1 章)
- 片平篤行 (2018) 幼齡人工林における獣害発生状況の把握. 群馬県林試研報 21-22: 25-35 (3 章 3 項)
- 川村英人・堺 俊彰・吉村武志 (2003) 大苗造林によるシカ食害対策に関する研究. 徳島森研報 2: 1-4 (1 章; 3 章 3 項; 4 章 1 項)
- 亀甲昭次 (1974) 大苗 (2 年生) 植栽による下刈省力化について. 熊本営林局 第 5 回林業技術研究発表集録 (昭和 48 年度) : 163-168 (1 章)
- 気象庁 (1996) 気象庁年報 平成 7 年 (CD-ROM) . 気象業務支援センター 東京 (2 章)
- 気象庁 (2021) 過去の気象データ検索
<https://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php> [参照 2022-6-22] (4 章 2 項)
- 北原英治 (1987) カモシカとシカによる造林木食害の発生機構について. 森林防疫 426: 159-165 (1 章)
- 北原文章・野宮治人 (2021) シカ被害対策を考慮した林業の採算性. 森林研究・整備機構森林総合研究所編 西日本の若齡造林地におけるシカ被害対策選択のポイント～防鹿柵・単木保護・大苗植栽～. 34-35 (5 章)
- 清田敏典 (1966) 大苗植栽による下刈の省力と雑草木類の量の推移について. 熊本営林局 造林技術研究発表集録 (昭和 40 年度) : 144-148 (1 章)
- 小金沢正昭 (1989) 栃木県における中大型哺乳類の分布(1988) – とくに 10 年間の分布の変動について. 栃木県立博物館研究紀要 6: 49-63 (2 章)
- Koh S, Watt TA, Bazely DR, Pearl DL, Tang M, Carleton TJ (1996) Impact of herbivory of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) on plant community composition. *Aspects of applied Biology* 44: 445-450 (2 章)
- 小泉 透 (1994) ニホンジカによる造林木被害とその防除. 林業技術 633: 11-14 (1 章)
- 小泉 透 (2007) 森とけもの(1)移り変わる獣害. 山林 1475: 50-53 (1 章)
- 小泉 透 (2009) 拡大する「沈黙の被害」: ニホンジカによる剥皮害. 森林防疫 675: 204-205 (5 章)
- 小泉 透 (2017) シカ被害防止技術の開発. 林経協季報 44: 6-9 (3 章 3 項)
- 小泉 透 (2019) 新たな局面を迎えたシカ管理の課題. 森林技術 932: 2-6 (5 章)
- 近藤 晃・伊藤 愛・山本茂弘・望月靖郎 (2014) 高密度で育苗したスギ培地付き大苗の形態と初期成長. 中部森林研究 62: 25-28 (4 章 1 項)

- 工藤邦春・大西知芳・辻谷達雄 (1994) シカ等の食害防止を目的とした林業的手法の一考察. 大阪営林局 業務研究発表集 (平成 5 年度) : 60-64 (1 章)
- Kuiters AT, Mohren GMJ, Van Wieren SE (1996) Ungulates in temperate forest ecosystems. *Forest Ecol Manag* 88: 1-5 (2 章)
- Klich D (2017) Selective bark stripping of various tree species by Polish horses in relation to bark detachability. *Forest Ecol Manag* 384: 65-71 (3 章 3 項)
- 楠原正治・溝口 力 (1978) 造林の初期管理における省力技術の最適化-大苗生産の育苗についての一考察- 熊本営林局 第 9 回業務研究発表集録 (昭和 52 年度) : 17-21 (4 章 1 項)
- 京都府 (1982) ノウサギの防除: 病害虫獣防除技術指針. 京都 26pp (3 章 3 項)
- 九州森林管理局 (2022) 野生鳥獣と向き合う九州森林管理局の取組～シカ被害対策の実施～. 6pp, https://www.rinya.maff.go.jp/kyusyu/koho/koho_si/index.html [参照 2022-7-17] (5 章)
- Larner JB (1977) Sika deer damage to mature woodlands of southwestern Ireland. 13th IUGB Congress, Dublin. Wildlife Management Institute, Washington: 192-202 (直接参照できなかったが、Gill RMA 1992a p.159 に引用あり) (3 章 3 項)
- Linhart YB, Whelan RJ (1980) Woodland regeneration in relation to grazing and fencing in Coed Gorswen, North Wales. *J Appl Ecol* 17: 827-840 (2 章)
- Maltoni A, Mariotti B, Tani A, Martini S, Jacobs DF, Tognetti R (2019) Natural regeneration of *Pinus pinaster* facilitates *Quercus ilex* survival and growth under severe deer browsing pressure. *For Ecol Manag* 432: 356-364 (4 章 2 項)
- 丸山直樹・遠竹行俊・片井信之 (1975) 表日光に生息するシカの食性の季節性. *哺乳動物学雑誌* 6: 163-173 (1 章 ; 2 章)
- 丸山哲也・鈴木誠一 (2002) ツリーシェルターによるシカ食害防除試験. *野生鳥獣紀要* 27: 9-11 (1 章)
- Masaki T, Kominami Y, Nakashizuka T (1994) Spatial and seasonal patterns of seed dissemination of *Cornus controversa* in a temperate forest. *Ecology* 75: 1903-1910 (2 章)
- 松本 勇 (1993) 安価で作業が簡単な忌避剤. *現代林業* 327: 14-15 (1 章)
- Miller GR, Kinnaird JW, Cummins RP (1982) Liability of browsing on a red deer range in the Scottish Highlands. *J Appl Ecol* 19: 941-951 (2 章)
- Mitchell FJG, Kirby KJ (1990) The impact of large herbivores on the conservation of semi-natural woods in the British uplands. *Forestry* 63: 333-353 (2 章)
- 三浦真悟 (1999) 野生動物の生態と農林業被害 共存の論理を求めて. 林業改良普及双書 132 全国林業改良普及協会 東京 174pp (1 章)
- 三浦慎悟 (2008) 偶蹄目 ニホンジカ. 日本の哺乳類 改訂 2 版 阿部永 監修 東海大学出版会 秦野 110-111 (1 章 ; 3 章 4 項 ; 5 章 1 項)
- 宮島淳二・草野静代 (2003) 熊本県におけるシカ被害の実態. *九州森林研究* 56: 222-224 (1 章 ; 3 章 3 項)
- 森 徳典 (1991) 北方落葉広葉樹のタネ 取扱いと造林特性. 北方林業会 札幌 139pp (2 章)
- 森 生枝 (2013) 岡山県東部の自然保護地域におけるニホンジカによる採食の記録-痕跡が見られた植物から. 岡山県自然保護センター研究報告 20: 7-20 (1 章)

- Motta R (2003) Ungulate impact on rowan (*Sorbus aucuparia* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) height structure in mountain forests in the eastern Italian Alps. *For Ecol Manag* 181: 139-150 (1章)
- 武藤敏雄 (1998) 大苗植栽によるカモシカ被害防止対策試験 (最終報告). 名古屋営林局 業務研究発表集 (平成9年度): 53-56 (1章; 3章3項)
- Mysterud A (2006) The concept of overgrazing and its role in management of large herbivores. *Wildlife Biol* 12: 129-141 (1章)
- 中村誠幹・網倉和弘 (1998) チューブ法によるシカの食害防止についてーシカと林業の共存を目指してー. *森林応用研究* 7: 75-78 (1章; 4章2項)
- Nakamura F, Yajima T, Kikuchi S (1997) Structure and composition of riparian forests with special reference to geomorphic site conditions along the Tokachi River, northern Japan. *Plant Ecology* 133: 209-219 (2章)
- Nakashizuka T (1987) Regeneration dynamics of beech forests in Japan. *Vegetatio* 69: 169-175 (2章)
- Nakashizuka T, Numata M (1982) Regeneration process of climax beech forests II. Structure of a forest under the influences of grazing. *Jap J Ecol* 32: 473-482 (2章)
- Nichols RV, Cromsigt JPGM, Spong G (2015) DNA left on browsed twigs uncovers bite-scale resource use patterns in European ungulates. *Oecologia* 178: 275-284 (1章; 3章1項)
- 新山 馨 (1987) 石狩川に沿ったヤナギ科植物の分布と生育地の土壌の特性. *日生態会誌* 37: 163-174 (2章)
- 野口琢郎 (2001) 熊本県水上村におけるニホンジカによる剥皮害の実態. *日林九支論* 54: 129-130 (3章1項)
- 野口琢郎 (2003) ニホンジカによる剥皮害の実態. *九州森林研究* 56: 225-227 (3章3項)
- 野平照雄・二村宜次 (1975) ノウサギによる被害防止試験 (第1報)ーアスファルト乳剤の忌避効果についてー. *森林防疫* 274: 17-20 (1章)
- 野宮治人・重永英年・矢部恒晶 (2013) 無下刈りによるシカ食害の軽減とスギ苗の成長低下. *九州森林研究* 66: 54-56 (1章; 4章1項)
- 野宮治人・山川博美・重永英年・園田清隆 (2017) ニホンジカの角こすり対策としての支柱設置と不織布巻きつけの効果. *森林総研九州支所年報* 28: 9 (3章3項)
- 農林水産省生産局 (2007) 野生鳥獣被害防止マニュアルー実践編ー. 農林水産省生産局 農産振興課技術対策室 東京 130pp (1章; 5章)
- 大泰司紀之 (1980) 遺跡出土ニホンジカの下顎骨による性別・年齢・死亡季節査定法. *考古宅と自然科学* 13: 51-74 (3章4項)
- 岡本卓也・渡邊仁志・和多田友宏・田中伸治 (2015) 多雪地域におけるツリーシェルター型資材の融雪後の状況. *中部森林研究* 63: 27-30 (1章)
- 大石成人 (1994) シカ食害地における更新及び保育方法について. 熊本営林局 第25回業務研究発表集録 (平成5年度): 58-61 (1章; 3章3項)
- 大分県 (2012) 特定鳥獣 (ニホンジカ) 保護管理計画 [第4期] 添付資料 (表11 ニホンジカ生息密度調査結果一覧表): 26-29 (3章1項)

- 大島千和・滝口 潤・佐藤尚弘・山田 守・大澤 学 (2014) 全国の治山事業におけるシカ被害対策の実態と侵入防止柵の変状原因. 日緑工誌 39: 406-411 (1章)
- 大塚明宏・塚越剛史・山田利博・佐々木潔州・山本博一 (2008) スギ、ヒノキ大苗によるシカ食害防止の試み. 関東森林研究 59: 235-238 (1章; 3章3項)
- 折橋 健・安井洋介・小島康夫・寺沢 実・大賀祥治・岡野哲郎 (2002) エゾシカによるトドマツ人工林の被害-九州大学北海道演習林のVI 齢級及びIX 齢級人工林における事例-. 北大演習林研報 59: 45-59 (3章3項)
- 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: 69-73 (3章3項)
- 尾崎真也 (2005) 兵庫県におけるニホンジカによる幼齢造林木被害調査. 森林応用研究 14: 111-116 (1章)
- Pettit NE, Friend RH, Ladd PG (1995) Grazing in remnant woodland vegetation: changes in species composition and life form groups. J Veg Sci 6: 121-130 (2章)
- Pfeffer SE, Singh NJ, Crowsigt JPGM, Kalen C, Widemo F (2021) Predictors of browsing damage on commercial forests - A study linking nationwide management data. For Ecol Manage 479: 118597 (1章)
- Pielou EC (1969) An Introduction in Mathematical Ecology. Wiley-Interscience, New York (2章)
- Pigott CD (1983) Regeneration of oak-birch woodland following exclusion of sheep. Jour Ecol 71: 629-646 (2章)
- Potter MJ (1991) Treeshelters. London: HMSO. Forestry Commission Handbook 7 48pp (1章)
- R Core Team (2015) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, <http://www.R-project.org> [参照 2015-9-8] (4章1項)
- R Core Team (2017) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/> (3章1項)
- R Core Team (2019) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/> (3章2項)
- R Core Team (2021) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna (Austria) <https://www.R-project.org/> (3章3項; 4章2項)
- Redick CH, Jacobs DF (2020) Mitigation of deer herbivory in temperate hardwood forest regeneration: a meta-analysis of research literature. Forests 11: 1220 (1章)
- Renaud PC, Verheyden-Tixier H, Dumont B (2003) Damage to saplings by red deer (*Cervus elaphus*): effect of foliage height and structure. For Ecol Manag 181: 31-37 (1章; 3章1項)
- 林野庁森林保護対策室 (2012) 森林における鳥獣被害対策のためのガイド-森林管理技術者のためのシカ対策の手引き- (平成 24 年 3 月版). 林野庁森林保護対策室 46pp https://www.rinya.maff.go.jp/j/hogo/higai/pdf/gaide_all.pdf [参照 2022-7-20] (3章3項)

- 三枝道生・井上真吾 (2019) 防鹿柵の効果的な維持管理方法の検討. 水利科学 368: 111-123 (3章3項;5章)
- 齋藤隆実・壁谷大介・矢崎健一・宇都木玄・中下留美子・香山雅純・才木真太郎・飛田博順 (2019) シカ食害に対する保護用具の内部でのスギ幼木の突然の枯損. 日生態学会大会講演要旨 66: F01-02 (1章)
- Sakai T, Tanaka H, Shibata M, Suzuki W, Nomiya H, Kanazashi T, Iida S, Nakashizuka T (1999) Riparian disturbance and community structure of a *Quercus-Ulmus* forest in central Japan. Plant Ecology 140: 99-109 (2章)
- 大石成人 (1994) シカ食害地における更新及び保育方法について. 熊本営林局 第25回業務研究発表集録(平成5年度): 58-61 (1章)
- 佐野 明 (2009) ニホンジカによるスギ, ヒノキ若・壮齡林の剥皮害の発生時期と被害痕の特徴. 哺乳類科学 49: 237-243 (3章3項)
- Sano A (2017) Bark-feeding damage of sugi and hinoki cypress caused by sika deer, *Cervus nippon*: Does the sika deer prefer bark of hinoki cypress to sugi? Mammal Study 42: 105-110 (1章)
- 佐野 明・金田英明 (2010) ニホンジカによるスギ剥皮害に対するテープ巻きの防除効果: 処理後20カ月目の評価. 三重県林業研報 2: 29-33 (3章3項)
- 佐々木潔州・大塚明宏・塚越剛史 (2003) 千葉演習林のスギ植栽地におけるニホンジカの食害対策について. 平成14年度技術官等試験研究・研修会議報告. 3-6 (1章;3章3項)
- 佐々木重行・宮原文彦・大塚英隆・野田 亮・今村勝明 (2013) スギ大苗植栽によるシカ食害対策の事例. 九州森林研究 66: 147-149 (1章;3章1項;3章2項;4章1項)
- 関 勝 (1991a) 森林に加害する獣類とその被害防除(3)-ノウサギ-. 山林 1284: 37-47 (3章3項)
- 関 勝 (1991b) 森林に加害する獣類とその被害防除(7)-獣害の判別-. 山林 1289: 40-47 (3章3項)
- 関根達郎・佐藤治雄 (1992) 大台ヶ原におけるニホンジカによる樹木の剥皮. 日生態誌 42: 241-248 (2章)
- Shibata E (2007) Effects of deer debarking on mastling and trunk radial growth of Hondo spruce, *Picea jezoensis* var. *hondoensis*, in a subalpine forest of central Japan. For Ecol Manag 252: 159-164 (3章3項)
- 柴田勲弼・片山紀一・片岡晴夫 (1984) 大台ヶ原でみられたニホンジカによる原生林の被害について. 奈良植物研究 7: 1-6 (2章)
- Shibata E, Torazawa Y (2008) Effects of bark stripping by sika deer, *Cervus nippon*, on wind damage to coniferous trees in subalpine forest of central Japan. J For Res 13: 296-301 (3章3項)
- 島田博匡 (2007) ウラジロに覆われた再造林放棄地内の坪刈地に植栽したヒノキに対するシカ食害. 日緑工誌 33: 122-127 (3章1項)
- Shimoda K, Kimura K, Kanzaki M, Yoda K (1994) The regeneration of pioneer tree species under browsing pressure of Sika deer in an evergreen oak forest. Ecol Res 9: 85-92 (2章)
- 下園寿秋 (2011) スギ (*Cryptomeria japonica*) 造林地における下刈り省力試験. 九州森林研究 64: 53-55 (1章)

- 部 正勝 (1973) 高崎営林署における無下刈造林のためのポット大苗生産について (中間報告). 熊本営林局 第4回林業技術研究発表集録 (昭和47年度) 169-182 (1章)
- 自然環境研究センター (1997) 大分県委託調査 平成8年度 野生動物保護管理システム調査事業報告書. 自然環境研究センター 東京 94pp (3章4項)
- 自然環境研究センター (1996) 長崎県委託調査 野生生物生息調査報告書. 自然環境研究センター 東京 79pp (3章4項)
- 自然環境研究センター (1998) 宮崎県委託調査 平成9年度 鳥獣保護管理対策調査報告書-宮崎県におけるニホンジカの保護管理計画-. 自然環境研究センター 東京 62pp (3章4項)
- 自然環境研究センター (1999) 鹿児島県委託調査 平成10年度 シカ生息実態調査報告書. 自然環境研究センター 東京 83pp (付資料31pp) (3章4項)
- 自然環境研究センター (2000) 鹿児島県委託調査 平成11年度 シカの生息密度と被害調査報告書. 自然環境研究センター 東京 33pp (付資料8pp) (3章4項)
- 自然環境研究センター (2001) 鹿児島県委託調査 平成12年度 シカの生息密度と被害調査報告書. 自然環境研究センター 東京 40pp (付資料10pp) (3章4項)
- 自然環境研究センター (2002) 鹿児島県委託調査 平成13年度 シカの生息密度と被害調査報告書. 自然環境研究センター 東京 38pp (付資料10pp) (3章4項)
- Stohlgren TJ, Schell LD, Heuvel BV (1999) How grazing and soil quality affect native and exotic plant diversity in Rocky Mountain Grasslands. *Ecol Appl* 9: 45-64 (2章)
- 住吉博和・田實秀信 (2002) 鹿児島県におけるシカ被害防除資材の検討. 鹿児島県林試研報 7:23-29 (1章; 4章2項)
- 陶山大志・周藤成次・金森弘樹 (2005) ニホンジカの角こすり剥皮に伴うスギ材の変色と腐朽. 島根中山間七研報 1: 33-44 (3章3項)
- 鈴木 牧・藤原章雄・鴨田重裕・前原 忠・齋藤暖生・松井理生・井口和信・梶 幹男・鎌田直人 (2011) エゾシカ低密度生息域の天然生林における剥皮発生リスク要因: シカの生息地利用特製と樹木個体の特性に基づく分析. 日林誌 93: 213-219 (3章3項)
- 田戸裕之 (2020) ニホンジカと忌避剤. 林業と薬剤 219: 1-6 (1章)
- 平 英彰 (1987) スギ根元曲りの形成機構と制御方法に関する研究. 富山林試研報 12: 1-80 (4章1項)
- 高宮立身 (2009) モデル集落におけるシカ被害軽減対策に関する研究 (I) - 枝条等寄せ積みによる樹皮剥ぎ防止効果 -. 大分県農林水研七林試年報 51: 9-10 (3章3項)
- Takatsuki S (1977) Ecological studies about effect of sika deer (*Cervus nippon*) on vegetation I. Evaluation of grazing intensity of sika deer on the vegetation in Kinkazan Island, Japan. *Eco Rev* 18: 233-250 (1章)
- 高槻成紀 (1978a) シカと植物(1)シカが植物に与えるさまざまな影響. 宮城の植物 5・6: 37-43 (1章)
- 高槻成紀 (1978b) シカ生息地の植生-金華山島と奈良公園の比較-. 吉岡邦二博士追悼植物生態論文集 (吉岡邦二博士追悼論文集出版会編) 356-372 吉岡邦二博士追悼論文集出版会 仙台 (1章)

- Takatsuki S (1980) Food habits of sika deer on Kinkazan Island. *Sci Rep Tohoku Univ, Ser IV (Biol)* 38: 7-31 (1章; 2章)
- 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 (1章)
- Takatsuki S (1992) A case study on the effects of a transmissionline corridor on sika deer habitat use at the foothills of Mt. Goyo, northern Honshu, Japan. *Ecol Res* 7: 141-146 (2章)
- Takatsuki S (2009a) Effects of sika deer on vegetation in Japan: a review. *Biol Conserv* 142: 1922-1929 (1章)
- Takatsuki S (2009b) Geographical variations in food habits of sika deer: the northern grazer vs. the southern browser. *Sika deer Springer Tokyo* 231-237 (1章)
- 高槻成紀・石川慎悟・比嘉基紀 (2021) 四国三嶺山域のシカの食性—山地帯以上での変異に着目して. *日本生態会誌* 71: 5-15 (4章2項)
- 高柳 敦・吉村健次郎 (1988) カモシカ・シカの保護管理論に関する一試論—防護柵の効果と機能—. *京大農演報* 60: 1-17 (1章)
- 竹内郁雄 (1987) 密仕立て大苗養苗の実際. *林業技術* 546: 11-12 (1章; 4章1項)
- 田村典子・竹下実生・高山夏鈴・岡 輝樹・小泉 透 (2018) 都市近郊林におけるシカ・イノシシ侵入防止柵の設置効果と維持管理作業の1事例. *森林防疫* 728: 153-161 (1章)
- 谷口 明 (1993) シカによる造林木の被害防除に関する研究 (III) —スギ・ヒノキ造林木の剥皮被害—. *日九支論* 46: 155-156 (3章3項)
- Tilghman NG (1989) Impacts of white-tailed deer on forest regeneration in northwestern Pennsylvania. *J Wildl Manage* 53: 524-532 (2章)
- 豊島重造 (1988) 野兎被害防止について—"ヤシマレント"と"HA-32"の忌避効果判定試験に関する報告—. *野兎研究会誌* 15: 23-44 (1章)
- Trout R, Brunt A (2014) Protection of trees from mammal damage. *For Res Best Pract Guidance Note* 12: 1-7 (4章2項)
- 津布久隆 (1991) シカ・カモシカによる造林木被害の形態. *森林野生動物研究会誌* 18: 37-41 (3章3項)
- 上山泰代 (1990) シカの被害防除に関する試験 (VII) 下刈り省略による造林木のシカ被害軽減効果. *日林関西支講* 41: 23-26 (1章)
- 鶴川 信・藤澤義武・大塚次郎・近藤禎二・生方正俊 (2020) ニホンノウサギによる食害とその防除がコウヨウザン1年生苗の生残および成長に与える影響. *日林誌* 102: 317-323 (1章)
- 雲野 明・明石信廣・対馬俊之・中田圭亮・長田雅裕・森 浩信 (2015) 広葉樹に対するエゾシカ忌避剤の効果的な適用時期の検証. *北海道林試研報* 52: 1-10 (1章)
- 臼田寿生 (2009) 枝条集積による野生獣類剥皮被害防除手法の効果. *中部森林研究* 57: 279-280 (3章3項)
- 薄井 宏 (1958) 太平洋—日本海気候域境界における森林植生—男体山をのぞく奥日光の山岳森林—. *日林誌* 40: 332-342 (2章)
- Van Hees AFM, Kuiters AT, Slim PA (1996) Growth and development of silver birch, pedunculate oak and beech as affected by deer browsing. *For Ecol Manag* 88: 55-63 (2章)

- VerCauteren KC, Lavelle MJ, Hygnstrom S (2006) Fences and deer-damage management: a review of designs and efficacy. *Wildlife Society Bulletin* 34: 191-200 (1章)
- Vila B, Guibal F, Torre F, Martin JL (2004) Assessing spatial variation in browsing history by means of fraying scars. *J Biogeogr* 31: 987-995 (3章3項)
- Vospersnik S (2006) Probability of bark stripping damage by red deer (*Cervus elaphus*) in Austria. *Silva Fennica* 40: 589-601 (3章3項)
- 和口美明 (1999) 草食動物に対する忌避剤効果判定の一方法. *森林防疫* 570: 169-170 (1章)
- Wallgren M, Bergstrom R, Bergqvist G, Olsson M (2013) Spatial distribution of browsing and tree damage by moose in young pine forests, with implications for the forest industry. *For Ecol Manage* 305: 229-238 (1章)
- Ward AI, White PCL, Smith A, Critchley CH (2004) Modelling the cost of roe deer browsing damage to forestry. *For Ecol Manage* 191: 301-310 (1章)
- Ward JS, Williams SC (2010) Effectiveness of deer repellents in Connecticut. *Hum-Wildl Interact* 4: 56-66 (1章)
- 渡邊仁志・茂木靖和・岡本卓也 (2013) 2年生ヒノキ造林地の樹高と下刈り省略がシカ食害に及ぼす影響. *日緑工誌* 39: 264-267 (1章)
- 渡辺直史・北原文章・酒井 敦 (2015) 大苗低密度植栽、下刈り省力でコスト減(1). 近畿・中国四国の省力再造林事例集 38-39 (1章; 4章1項)
- Welch D, Scott D (1998) Bark-stripping damage by red deer in a Sitka spruce forest in western Scotland IV. Survival and performance of wounded trees. *Forestry* 71: 225-235 (3章3項)
- Welch D, Staines BW, Scott D, French DD, Catt DS (1991) Leader browsing by red deer on young Sitka spruce trees in Western Scotland. 1 Damage rates and incidence. *Forestry* 64: 61-82 (2章)
- Wilkinson L (1989) SYSTAT: The System for Statistics. SYSTAT Inc, Evanston, IL, USA. (2章)
- 矢部 浩 (2015) 積雪地におけるツリーシェルター実証試験. *雪と造林* 16: 24-27 (1章)
- 山川博美・重永英年・荒木眞岳 (2013) 下刈りを省くとスギの成長はどうか? 低コスト再造林の実用化に向けた研究成果集 26-27 (4章1項)
- 山根正伸 (2003) ニホンジカ被害問題に残されている課題、神奈川県丹沢山地の経験から. *森林科学* 39: 35-40 (1章)
- 山下義治 (2019) 「中苗」を用いた低コスト再造林の試行. 低コスト再造林への挑戦 一貫作業システム・コンテナ苗と下刈り省力化 日本林業調査会 東京 p135 (1章)
- 柳澤賢一 (2020) 獣害忌避剤の最新情報と可能性. *林業と薬剤* 232: 9-16 (1章)
- 米山ひかる・城田徹央・岡野哲郎 (2010) 信州大学西駒演習林におけるブナ植栽木の15年間の成長経過. *信大農 AFC 報* 8: 17-28 (1章; 5章)
- 吉本貴久雄・吉岡信一 (2001) ツシマジカの被害実態と生息密度の推定. *長崎総農林試研報* 31: 1-14 (3章3項)

吉野 豊・前田雅量・乾 雅晴 (1997) 下刈りを省略したヒノキ人工造林地の森林構造と成長. 兵庫森林技研報 44: 40-44 (1章)

全国山林種苗協同組合連合会 (2010) コンテナ苗の取り組みの現状と課題について. 緑化と苗木 151: 3-7 (1章; 4章1項)