

## 樹種選択性, 選好性樹木の分布および土地利用頻度からみた大台ヶ原におけるニホンジカによる樹木剥皮の発生

釜田 淳志<sup>1</sup>・安藤 正規<sup>2</sup>・柴田 叡弼<sup>\*1</sup>

釜田淳志・安藤正規・柴田叡弼：樹種選択性, 選好性樹木の分布および土地利用頻度からみた大台ヶ原におけるニホンジカによる樹木剥皮の発生 日林誌 90: 174~181, 2008 高密度に生息するニホンジカによる樹木剥皮が森林衰退の大きな原因となっている大台ヶ原において, 植生の異なる東大台地域と西大台地域における剥皮害の地域的分布の違いおよびその要因を明らかにすることを目的とし, 樹木剥皮の程度, ニホンジカによる樹種選択性, シカの選好性が認められた樹木の分布状況およびニホンジカの土地利用頻度に関する調査を行った。その結果, 針葉樹ではウラジロモミ, トウヒ, ヒノキ, 広葉樹ではヒメシャラ, リョウブ, コバノトネリコがニホンジカによって選択的に剥皮を受けていることが明らかになった。この6種をニホンジカによる選好性樹木と定義し, 東大台と西大台間で選好性樹木における剥皮強度を比較した。その結果, 西大台よりも東大台で, 樹木剥皮が激しいことが明らかになった。また, 東西でニホンジカの樹種選択性およびニホンジカの選好性樹木であるウラジロモミ, ヒノキおよびリョウブの分布状況はほぼ同一であった。一方, ニホンジカの生息密度を反映する土地利用頻度は西大台よりも東大台で有意に高かった。以上のことから, ニホンジカの土地利用頻度が高いため, 東大台で剥皮害が激しいと考えられた。またその背景には, ニホンジカが主要な餌としているミヤコザサの存在が関係していることが示唆された。

キーワード：大台ヶ原, 樹種選択性, 土地利用頻度, ニホンジカ, 剥皮

A. Kamata, M. Ando, and E. Shibata : **Bark Stripping by Sika Deer (*Cervus nippon*) on Mt. Ohdaigahara in Terms of Selection of Tree Species, Distribution of Palatable Trees, and Frequency of Habitat Use.** J. Jpn. For. Soc. 90: 174~181, 2008 To clarify differences in the frequency of bark stripping and its causes, we established 16 transects in the eastern and western areas of Mt. Ohdaigahara, and examined the intensity of bark stripping, deer selection of tree species, available bark with palatability to deer, and frequency of habitat use by deer. Deer selectively debarked some tree species. While the intensity of bark stripping in the eastern area was significantly higher than in the western area, the deer-preferred species and their available bark area were not significantly different. The usage frequency of the eastern area was significantly higher than the western area. These results suggest that the high usage frequency, and in turn the high deer density in the eastern area due to the presence of *Sasa nipponica*, the main forage of deer, results in more severe bark stripping.

**Key words:** debarking, habitat use, Mt. Ohdaigahara, sika deer

### I. はじめに

シカ類は, その採食生態により生息地の森林植生に大きな影響を及ぼすことが知られている(高槻, 1989; Gill, 1992)。Gill (1992)によると, シカ類による樹木への被害は, 実生や枝および葉などの採食(browsing), 樹木剥皮(bark stripping)および角とぎ(flaying)の三つに分類される。近年, 日本ではニホンジカ(*Cervus nippon*, 以下, シカ)の生息分布の拡大にともない, 人工林における枝葉採食や樹木剥皮による多くの林業被害が発生している(大井, 1999; 小泉, 2002)。また, 天然林においても実生の採食, 林冠木への剥皮によって天然更新の阻害や森林植生の衰退を引き起こしており(Kaji *et al.*, 1984; Takatsuki and Gorai, 1994; 阪部ら, 1998; 神崎ら, 1998; Akashi and Nakashizuka, 1999; Yokoyama *et al.*, 2001; Kumar *et al.*, 2006), それらの被害防除およびシカの保護管理が

各地で行われている。

紀伊半島に位置する大台ヶ原においても, 高密度化したシカによる実生の採食や樹木剥皮によって森林植生が衰退している。とくに問題となっているのが針葉樹に対する樹木剥皮である(横山・柴田, 1997; Akashi and Nakashizuka, 1999; Yokoyama *et al.*, 2001; Ando *et al.*, 2006)。このようななかで, 環境省は大台ヶ原トウヒ林保全対策事業および大台ヶ原ニホンジカ保護管理計画を策定し, その一環として1987年からシカの食害防止対策(防鹿柵の設置, 金網を巻きつける単木保護), また2002年からシカの個体数調整が継続的に行われている。さらに2005年には目標を明確化し, 中長期的な視点で森林生態系の保全再生を図る大台ヶ原自然再生推進計画が策定された(環境省, 2005)。それによると, 緊急に植生の保全対策をとるべきとした地区が約700haに及んでいる。この緊急対策地区全域において被害状況を整理しシカによる剥

\* 連絡・別刷請求先 (Corresponding author) E-mail: shibatae@agr.nagoya-u.ac.jp

<sup>1</sup> 名古屋大学大学院生命農学研究科 (464-8601 名古屋市千種区不老町)

Laboratory of Forest Protection, Graduate School of Bioagricultural Sciences, Nagoya University, Chikusa-ku, Nagoya 464-8601, Japan.

<sup>2</sup> 京都府林業試験場 (629-1121 京都府船井郡京丹波町本庄土屋)

Kyoto Prefectural Forestry Experimental Station, Honjyo-Tsuchiya, Kyotanba-cho, Kyoto 629-1121, Japan.

(2007年5月14日受付; 2008年2月5日受理)

皮発生要因を明らかにすることは、被害防除およびシカの個体数調整のために有効な情報となると考えられる。

これまでの大台ヶ原における樹木剥皮に関する研究としては、剥皮がトウヒ (*Picea jezoensis* var. *hondoensis*) 群落に及ぼす影響 (柴田ら, 1984; 菅沼・浜垣, 1989), 剥皮がトウヒの球果生産と肥大成長に及ぼす影響 (Shibata, 2007), 剥皮発生年に関する研究 (丸山ら, 1984), シカの利用頻度と剥皮発生頻度の関係 (関根・佐藤, 1992), 剥皮が樹木の枯死へ及ぼす影響 (Akashi and Nakashizuka, 1999; Yokoyama *et al.*, 2001), 剥皮行動における樹種選択性 (Ando *et al.*, 2003), 剥皮発生の季節変化と剥皮発生の至近要因 (Ando *et al.*, 2004), 剥皮とササ草原拡大の関係 (横田・中村, 2002; Ando *et al.*, 2006) などが行われてきた。しかしながら、これまで緊急対策地区を網羅した剥皮発生状況についての詳細な調査は行われていない。

シカによる剥皮行動には樹種選択性が存在することが知られており (阪部ら, 1998; 神崎ら, 1998; 前迫・鳥居, 2000), 大台ヶ原でも同様の報告がされている (関根・佐藤, 1992; Akashi and Nakashizuka, 1999; Yokoyama *et al.*, 2001; Ando *et al.*, 2003, 2004)。関根・佐藤 (1992) は、大台ヶ原において、植生環境が異なる3林分で剥皮発生頻度が異なると報告しており、その要因の一つとして林分による剥皮選択性の高い樹木の出現率の違いを挙げている。一方、阪部ら (1998) は、北海道知床半島において、隣接した針葉樹林、針交混交林および広葉樹林の3林分での剥皮調査から、同じ樹種でも樹種構成により剥皮を受ける頻度が変動する可能性があるとして指摘している。また、松村ら (2004) は、奈良公園での樹木剥皮行動の直接観察による調査結果から、剥皮発生頻度はシカの土地利用頻度に依存することを示唆している。これまで大台ヶ原では、ある特定の樹種において、シカの土地利用頻度によって剥皮強度にどのような差が出るかを詳細に研究した例はみあたらない。

本研究では、大台ヶ原の緊急対策地区内において、植生の異なる東大台地域と西大台地域における剥皮強度の地域的分布の違いおよびその要因を明らかにすることを目的とし、樹木剥皮の程度、ニホンジカによる樹種選択性、シカの選好性が認められた樹木の分布およびニホンジカの土地利用頻度に関する調査を行った。

## II. 材料と方法

### 1. 調査地

大台ヶ原は紀伊半島中央部の東寄り、奈良・三重両県の県境に位置する高原状の山地であり、吉野熊野国立公園に属している。標高 1,300 ~ 1,600 m にかけて台状の準隆起平原を呈し、周辺は準平原の残丘といわれる日出ヶ岳 (1,695 m) をはじめとする峰々や、滝、絶壁、深い谷に囲まれている。年間降水量は 4,800 mm, 年間平均気温は 6°C の冷涼多雨な地域で、冬季には積雪が 1 m を越えることもある (環境庁, 1989)。

大台ヶ原周辺地域の山林はほとんどスギ・ヒノキの植林地と落葉広葉樹の二次林であるのに対し、大台ヶ原の特別保護区には、日本における分布の南限にあたるトウヒ林と西日本最大級の広大なブナ (*Fagus crenata*) 林が存在している。またその植生は地域によって大きく二分される (土永ら, 1989)。林冠にトウヒ・ウラジロモミ (*Abies homolepis*), 林床にはミヤコザサ (*Sasa nipponica*) が優占する針葉樹林の東大台地域 (以下, 東大台) と、林冠にブナ・ウラジロモミ, 林床にはスズタケ (*Sasamorpha borealis*) が優占する針広混交林の西大台地域 (以下, 西大台) である。東大台では日本の分布のほぼ南限に位置するトウヒの純林状群落形成がみられ (土永・菅沼, 1987), また西大台のブナ林も太平洋型のブナ林としては最大規模であるため (井手・亀山, 1972), 学術研究上の価値は非常に高い。動物相は、紀伊半島に生息するほとんどの大・中型哺乳類, 鳥類など, 多種多様な生物が生息している (環境省, 2005)。

大台ヶ原では、区画法によるシカ生息密度調査が 1982 年から行われてきた。2005 年の夏季および秋季における生息密度は 17.3 ~ 18.0 頭/km<sup>2</sup> であり (Goda *et al.*, 印刷中), 1980 年代以降高密度で維持されている (Ando *et al.*, 2006)。また、1997 年, 1998 年および 2000 年のテレメトリ法によるニホンジカの行動圏調査から、メスの周年行動圏は 76.0 ~ 126.2 ha, オスは 211.3 ha に及ぶ (前地ら, 2000; 谷島ら, 2002)。東大台のミヤコザサ草原が広がっている地域のメス成獣は、その周辺に定住する傾向があるが、オス成獣は行動圏が季節的に変化する個体と、ほとんど変化しない個体がいる (前地ら, 2000)。また、糞分析および胃内容物分析の結果から、大台ヶ原のニホンジカは 1 年を通じてミヤコザサを主食としており、また樹皮も 1 年を通して採食していることが確認されている (Yokoyama *et al.*, 1996; 環境省, 2005)。

### 2. 調査方法

#### 1) 樹木剥皮調査

本研究では、樹幹と根張り部にある剥皮痕のうちシカが樹皮を採食したものを樹木剥皮とした。この場合、オスジカが角で幹部に傷をつける角とぎとは傷の形から識別した。

シカによる樹木剥皮の発生状況を明らかにするため、2005 年 7 月に、大台ヶ原全域 (上層木がみられないササ草原を除く) を網羅するように、東大台と西大台に調査トランセクト (10 × 50 m) を各 8 カ所 (計 16 カ所) 設置した (図-1, 付表-1)。調査トランセクト内に出現したすべての生立木および枯死木について樹種名を記録した。また、生立木については胸高周囲および幹と根張り部で剥皮の有無を記録し、剥皮があればその面積を測定した。剥皮面積については Ando *et al.* (2003) を参考に、剥皮痕の形にしたがって楕円近似もしくは長方形近似により算出した。本研究ではこれらの剥皮を累積剥皮とした。また、剥皮痕の周囲にガンタッカーを用いてマーキングを行い、その後新

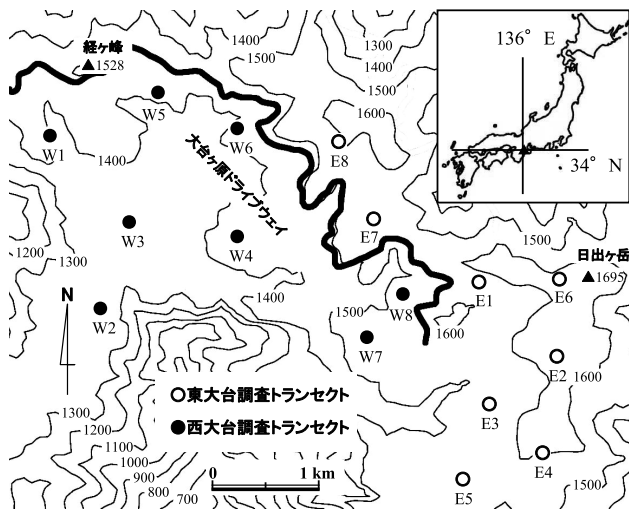


図-1. 大台ヶ原山の概要および調査トランセクトの位置

しく発生した剥皮痕が古い剥皮痕と識別できるようにした。

大台ヶ原ではシカが利用可能な高さの上限が約 1.6 m であり (柴田ら, 1984), 今回の調査で出現したすべての生立木が樹高 1.6 m 以上であった。そこで, 生立木の胸高周囲に 1.6 m をかけあわせたもの (円柱近似) を幹においてシカが利用可能な樹皮面積, 根張り部については楕円近似もしくは方形近似により樹皮面積を算出し, その合計値をシカが利用可能な樹皮面積 (以下, 利用可能樹皮面積) と定義した。本研究では, この利用可能樹皮面積を樹木分布の指標とした。そして, 剥皮強度を以下のように定義し, 剥皮の激しさの指標とした。

$$\text{剥皮強度} = \text{剥皮面積} / \text{利用可能樹皮面積}$$

利用可能樹皮面積の構成は時間的に大きく変化しないと仮定し, シカの剥皮における樹種選択性を評価するために, Ivlev の選択性指数を用いた (Ivlev, 1965)。これは各樹種の利用可能樹皮面積と剥皮面積の値から, 以下の式によって算出される (Ando *et al.*, 2003)。

$$E = (r_i - P_i) / (r_i + P_i)$$

ここで,  $E$ : 選択性指数,  $r_i$ : 全樹種の剥皮面積合計に対する樹種  $i$  の剥皮面積の割合,  $P_i$ : 全樹種の利用可能樹皮面積合計に対する樹種  $i$  の利用可能樹皮面積の割合である。この選択性指数は -1 から 1 の間の値をとり,  $E > 0$  で嗜好,  $E < 0$  で忌避,  $E = 0$  でランダムな採食 (嗜好・忌避の傾向なし) を示す。

2006 年 9 月もしくは 11 月に, 各トランセクトにおいて追跡調査を行い, 新たに発生した剥皮 (以下, 新規剥皮) について, 累積剥皮と同様に剥皮面積を算出した。また, 利用可能樹皮面積から累積剥皮面積を差し引いたものを新規利用可能樹皮面積として算出し, 2005 年 7 月から 2006 年 9, 11 月における各樹種の選択性指数を算出した。なお

表-1. 全調査トランセクトに出現した樹木と累積剥皮状況

樹種	出現本数	剥皮本数 <sup>a</sup>	利用可能樹皮面積 (m <sup>2</sup> )	剥皮面積 (m <sup>2</sup> )	剥皮強度	選択性指数 <sup>b</sup> (E)
<b>針葉樹</b>						
ウラジロモミ	153	104(68.0%)	157.00	11.95	0.08	0.18
トウヒ	34	32(94.1%)	71.29	12.26	0.17	0.53
コメツガ	2	2(100%)	0.88	0.07	0.08	—
ヒノキ	53	50(94.3%)	94.57	7.65	0.08	0.21
イチイ	2	2(100%)	2.28	0.25	0.11	—
<b>広葉樹</b>						
ミズメ	17	0(0%)	18.04	0	0	-1
ブナ	95	0(0%)	136.18	0	0	-1
ミズナラ	15	2(13%)	29.81	0.13	0.00	-0.85
ヒメシャラ	10	9(90%)	6.75	1.92	0.28	0.69
ナナカマド	5	5(100%)	5.00	1.36	0.27	0.68
マンサク	13	4(30.8%)	11.17	0.16	0.01	-0.58
カマツカ	100	16(16%)	30.66	0.65	0.02	-0.43
アオハダ	7	0(0%)	5.59	0	0	-1
キハダ	2	0(0%)	1.57	0	0	—
オオイタヤメイゲツ	148	17(11.5%)	110.05	0.21	0.00	-0.93
コハウチワカエデ	41	4(9.8%)	32.40	0.15	0.00	-0.84
ハウチワカエデ	2	0(0%)	1.02	0	0	—
アサノハカエデ	4	2(50%)	1.03	0.02	0.02	-0.52
フウリンウメモドキ	2	2(100%)	1.25	0.29	0.23	—
シナノキ	9	1(11%)	7.33	0.05	0.01	-0.77
コシアブラ	4	2(50%)	3.54	0.13	0.04	-0.18
ハリギリ	2	0(0%)	3.50	0	0	—
リョウブ	38	34(89.5%)	19.59	3.35	0.17	0.53
タンナサワフタギ	41	15(36.6%)	13.03	0.19	0.01	-0.57
コバノトネリコ	25	23(92%)	16.22	1.83	0.11	0.36
オオカメノキ	1	0(0%)	0.20	0	0	—
ゴヨウツツジ	97	11(11%)	30.37	0.08	0.00	-0.90
シャクナゲ	3	0(0%)	0.53	0	0	—
<b>小計</b>						
針葉樹	244	190(78%)	326.02	32.18	0.10	—
広葉樹	681	147(22%)	484.83	10.51	0.02	—
<b>合計</b>	<b>925</b>	<b>337(36.4%)</b>	<b>810.85</b>	<b>42.69</b>	<b>0.05</b>	

<sup>a</sup> カッコ内の数字は出現本数に対する剥皮本数が占める割合を示す。<sup>b</sup> 出現本数 3 本以下の樹種は選択性指数の算出から除外した。

本研究では, 生立木本数が 10 本以上で選択性指数が正の値をとった樹種をシカによる選好性樹木と定義した。

### 2) 土地利用頻度調査

本研究では, 1 頭のシカが 1 回に排泄した糞塊の出現数をシカの土地利用頻度とした。また, 大台ヶ原におけるシカの排糞数と糞の消失速度を考慮し, 糞 10 粒以上の塊を 1 糞塊と定義した (佐藤ら, 2005)。

2005 年 7 月に各トランセクト内にシカの糞塊調査プロット (10 m<sup>2</sup> を 6 カ所, 計 60 m<sup>2</sup>) を設置し, プロット内にあった糞をすべて取り除いた。東大台トランセクトと西大台トランセクトでそれぞれ 2005 年 9, 11 月および 2005 年 8, 9, 11 月に実施した。1 回の調査ごとにプロット内に出現した糞塊数を記録し, プロット内のすべての糞を除去した。

### 3) 統計解析

東大台, 西大台の地域間におけるシカによる剥皮強度を比較するために, 東大台, 西大台それぞれに出現した全選好性樹木 1 本あたりの剥皮強度の違いを Mann-Whitney の U 検定を用いて比較した。東大台, 西大台におけるシ

カの土地利用頻度の違いを検討するために、東大台、西大台間で月あたり・100 m<sup>2</sup>あたりのシカの糞塊数を Mann-Whitney の U 検定を用いて比較した。

### III. 結 果

#### 1. 大台ヶ原全域における樹木剥皮の状況

全トランセクトに出現した樹種とその剥皮状況を表-1 に示す。全トランセクト内で生立木が28種(針葉樹5種、広葉樹23種)出現した。そのうち20種(針葉樹5種、広葉樹15種)がシカによる剥皮を受けていた。剥皮はすべてのトランセクトで観察された。ウラジロモミ、トウヒ、ヒノキ、ヒメシャラ、ナナカマド、リョウブおよびコバノトネリコなどは、出現した生立木のうち68~100%が剥皮されていた。シカの利用可能樹皮面積は、ウラジロモミが全樹種中最も多く、ついでブナ、オオイタヤメイゲツ、ヒノキ、トウヒの順となった。一方で、剥皮面積はトウヒが最も多く、ついでウラジロモミ、ヒノキとなった。

シカによる樹種選択性の指標となる選択性指数(E)を表-1に示す。ヒメシャラとナナカマドは選択性指数がそれぞれ0.69と0.68と高い値を示した。ついでトウヒ

表-2. 全調査トランセクトに出現した樹木と新規剥皮(2005年7月~2006年9,11月)状況

樹種	出現本数	剥皮本数 <sup>a</sup>	利用可能樹皮面積(m <sup>2</sup> )	剥皮面積(m <sup>2</sup> )	剥皮強度	選択性 <sup>b</sup> 指数(E)
<b>針葉樹</b>						
ウラジロモミ	153	40(26.1%)	145.05	1.2784	0.01	0.30
トウヒ	34	17(50%)	59.03	0.7852	0.01	0.48
コメツガ	2	2(100%)	0.81	0.151	0.19	—
ヒノキ	53	18(34%)	86.92	0.7488	0.01	0.29
イチイ	2	1(50%)	2.03	0.0268	0.01	—
<b>広葉樹</b>						
ミズメ	17	0(0%)	18.04	0	0	-1
ブナ	95	0(0%)	136.18	0	0	-1
ミズナラ	15	0(0%)	29.68	0	0	-1
ヒメシャラ	10	1(10%)	4.83	0.2802	0.06	0.85
ナナカマド	5	0(0%)	3.64	0	0	-1
マンサク	13	0(0%)	11.01	0	0	-1
カマツカ	100	1(1%)	30.01	0.0008	0.00	-0.99
アオハダ	7	0(0%)	5.59	0	0	-1
キハダ	2	0(0%)	1.57	0	0	—
オオイタヤメイゲツ	148	1(0.7%)	109.84	0.0086	0.00	-0.97
コハウチワカエデ	41	0(0%)	32.25	0	0	-1
ハウチワカエデ	2	0(0%)	1.02	0	0	—
アサノハカエデ	4	0(0%)	1.01	0	0	-1
フウリンウメモドキ	2	0(0%)	0.96	0	0	—
シナノキ	9	1(11.1%)	7.28	0.0008	0.00	-0.95
コシアブラ	4	0(0%)	3.41	0	0	-1
ハリギリ	2	0(0%)	3.50	0	0	—
リョウブ	38	11(28.9%)	16.24	0.405	0.02	0.68
タンナサワフタギ	41	5(12.2%)	12.84	0.0872	0.01	0.18
コバノトネリコ	25	0(0%)	14.39	0	0	-1
オオカメノキ	1	0(0%)	0.20	0	0	—
ゴヨウツツジ	97	5(5.2%)	30.29	0.0389	0.00	-0.57
シャクナゲ	3	0(0%)	0.53	0	0	—

<sup>a</sup> カッコ内の数字は出現本数に対する剥皮本数が占める割合を示す。<sup>b</sup> 出現本数3本以下の樹種は選択性指数の算出から除外した。

(E=0.53), リョウブ(E=0.53), コバノトネリコ(E=0.36), ヒノキ(E=0.21), ウラジロモミ(E=0.18)の順となった。このうち、出現本数が10本以上あったウラジロモミ、トウヒ、ヒノキ、ヒメシャラ、リョウブおよびコバノトネリコの計6種を選好性樹木と定義した。一方で、上記以外の広葉樹は、ブナ(E=-1)をはじめ負の値をとり、樹種間で選択性の違いがみられた。

2005年7月から約1年間の新規剥皮についての選択性指数(E)を表-2に示す。約1年間のうちに発生した剥皮についても、ヒメシャラ(E=0.85), リョウブ(E=0.68), トウヒ(E=0.48), ウラジロモミ(E=0.30)およびヒノキ(E=0.29)は累積剥皮調査と同様の傾向を示した。ただし、累積剥皮で選好性指数が正の値をとった樹種とされたナナカマドおよびコバノトネリコは、この期間中にはまったく剥皮を受けていなかった(ともにE=-1)。また、タンナサワフタギ(E=0.18)は累積剥皮と異なり正の値をとった。

#### 2. 東大台、西大台における樹木剥皮の状況

東大台トランセクトと西大台トランセクトに出現した樹種とその累積剥皮状況をそれぞれ表-3と表-4に示す。東大台トランセクトと西大台トランセクトでは、それぞれ20種(針葉樹4種、広葉樹16種)と22種(針葉樹3種、広葉樹19種)の生立木が出現した。そのうち東大台で17種(針葉樹4種、広葉樹13種)、西大台で13種(針葉樹3種、広葉樹10種)がシカによる剥皮を受けていた。両地域とも、

表-3. 東大台調査トランセクトに出現した樹木と累積剥皮状況

樹種	出現本数	剥皮本数 <sup>a</sup>	利用可能樹皮面積(m <sup>2</sup> )	剥皮面積(m <sup>2</sup> )	剥皮強度	選択性 <sup>b</sup> 指数(E)
<b>針葉樹</b>						
ウラジロモミ	40	37(92.5%)	46.02	7.07	0.15	0.34
トウヒ	34	32(94.1%)	71.29	12.26	0.17	0.38
コメツガ	2	2(100%)	0.88	0.07	0.08	—
ヒノキ	30	30(100%)	44.32	5.36	0.12	0.22
<b>広葉樹</b>						
ブナ	38	0(0%)	60.64	0	0	-1
ミズナラ	4	2(50%)	5.83	0.13	0.02	-0.56
ヒメシャラ	2	2(100%)	1.05	0.14	0.13	—
ナナカマド	5	5(100%)	5.00	1.36	0.27	0.56
カマツカ	47	7(14.9%)	16.89	0.10	0.01	-0.86
オオイタヤメイゲツ	86	10(11.6%)	68.47	0.08	0	-0.97
コハウチワカエデ	10	0(0%)	7.92	0	0	-1
フウリンウメモドキ	2	2(100%)	1.25	0.29	0.23	—
シナノキ	2	1(50%)	3.03	0.05	0.02	—
コシアブラ	1	1(100%)	1.16	0.05	0.04	—
リョウブ	19	18(94.7%)	8.98	1.04	0.12	0.20
タンナサワフタギ	11	7(63.6%)	3.37	0.12	0.03	-0.38
コバノトネリコ	20	18(90%)	12.88	1.63	0.13	0.25
ゴヨウツツジ	97	11(11.3%)	30.37	0.08	0	-0.93
シャクナゲ	3	0(0%)	0.53	0	0	—
<b>小計</b>						
針葉樹	106	101(95.3%)	162.51	24.75	0.15	—
広葉樹	347	84(23.2%)	227.37	5.06	0.02	—
合計	453	185(40.8%)	389.88	29.82	0.08	—

<sup>a</sup> カッコ内の数字は出現本数に対する剥皮本数が占める割合を示す。<sup>b</sup> 出現本数3本以下の樹種は選択性指数の算出から除外した。

表-4. 西大台調査トランセクトに出現した樹木と累積剥皮状況

樹種	出現本数	剥皮本数 <sup>a</sup>	利用可能樹皮面積 (m <sup>2</sup> )	剥皮面積 (m <sup>2</sup> )	剥皮強度	選択性 <sup>b</sup> 指数 (E)
<b>針葉樹</b>						
ウラジロモミ	113	67(59.3%)	110.97	4.88	0.04	0.18
ヒノキ	23	20(87.0%)	50.25	2.29	0.05	0.20
イチイ	2	2(100%)	2.28	0.25	0.11	—
<b>広葉樹</b>						
ミズメ	17	0(0%)	18.04	0	0	-1
ブナ	57	0(0%)	75.54	0	0	-1
ミズナラ	11	0(0%)	23.98	0	0	-1
ヒメシャラ	8	7(87.5%)	5.70	1.78	0.31	0.82
マンサク	13	4(30.8%)	11.17	0.16	0.01	-0.37
カマツカ	53	9(17.0%)	13.77	0.55	0.04	0.13
アオハダ	7	0(0%)	5.59	0	0	-1
キハダ	2	0(0%)	1.57	0	0	—
オオイタヤメイゲツ	62	7(11.3%)	41.58	0.13	0.00	-0.82
コハウチワカエデ	31	4(12.9%)	24.48	0.15	0.01	-0.67
ハウチワカエデ	2	0(0%)	1.02	0	0	—
アサノハカエデ	4	2(50%)	1.03	0.02	0.02	-0.29
シナノキ	7	0(0%)	4.30	0	0	-1
コシアブラ	3	1(33.3%)	2.38	0.08	0.03	—
ハリギリ	2	0(0%)	3.50	0	0	—
リョウブ	19	16(84.2%)	10.61	2.31	0.22	0.75
タンナサワフタギ	30	8(26.7%)	9.66	0.07	0.01	-0.60
コバノトネリコ	5	5(100%)	3.34	0.20	0.06	0.33
オオカメノキ	1	0(0%)	0.20	0	0	—
<b>小計</b>						
針葉樹	138	89(64.5%)	163.50	7.41	0.05	—
広葉樹	334	63(18.9%)	257.49	5.45	0.02	—
合計	472	152(32.2%)	420.98	12.86	0.03	—

<sup>a</sup> カッコ内の数字は出現本数に対する剥皮本数が占める割合を示す。<sup>b</sup> 出現本数3本以下の樹種は選択性指数の算出から除外した。

表-5. 東大台, 西大台における選好性樹木のシカによる利用可能樹皮面積

樹種	東大台 (m <sup>2</sup> /ha)	西大台 (m <sup>2</sup> /ha)
ウラジロモミ	115.1	277.4
トウヒ	178.2	0.0
ヒノキ	110.8	125.6
ヒメシャラ	2.6	14.2
リョウブ	22.4	26.5
コバノトネリコ	32.2	8.4
選好性樹木合計	461.3	452.2

ウラジロモミ, ヒノキ, ヒメシャラ, リョウブおよびコバノトネリコの各樹種は, 生立木の半数以上が剥皮を受けていた。東大台のみに出現した樹種では, トウヒとナナカマドの90%以上が剥皮を受けていた。

全選好性樹木 (6種の合計), 東大台, 西大台ともに10本以上出現したウラジロモミ, ヒノキおよびリョウブの各樹種, および東大台のみに出現したトウヒを除いた選好性樹木 (5種の合計) について, 東大台と西大台の地域間における剥皮強度を比較した結果を図-2に示す。全選好性樹木 (計6種), ウラジロモミ, ヒノキおよびトウヒを除いた選好性樹木 (計5種) については剥皮強度が西大台よりも東大台で有意に高い値を示した。一方で, リョウブ

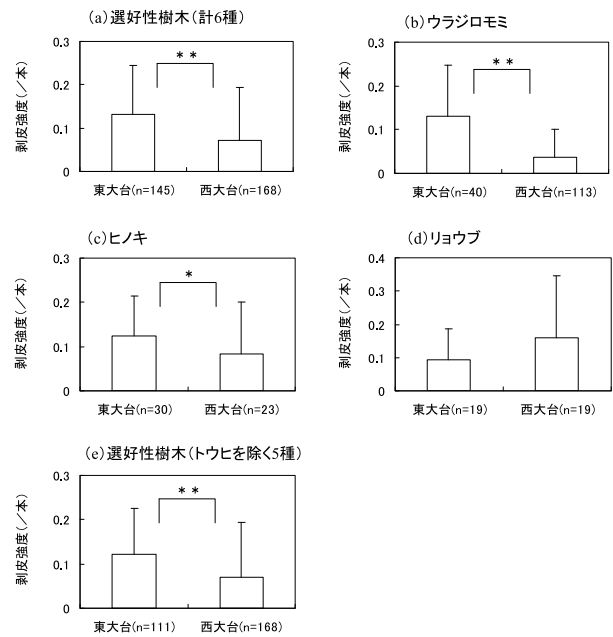


図-2. 東大台・西大台における選好性樹木 (a), ウラジロモミ (b), ヒノキ (c), リョウブ (d) およびトウヒを除いた選好性樹木 (e) の剥皮強度

縦棒は+標準偏差を示す。\*, \*\*はMann-WhitneyのU検定 (\* $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$ ) において地域間で有意差が認められたことを示す。

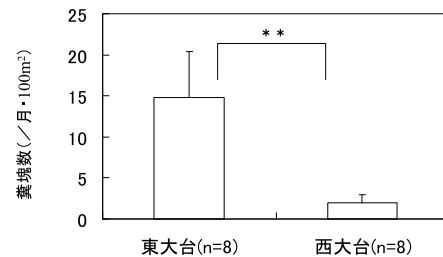


図-3. 東大台・西大台におけるシカの糞塊数

縦棒は+標準偏差を示す。\*\*はMann-WhitneyのU検定 (\* $p < 0.01$ ) において地域間で有意差が認められたことを示す。

については東大台, 西大台間で有意な差はみられなかった。また出現した全樹種の累積剥皮面積合計を東西でみると東大台で29.82 m<sup>2</sup>に対し, 西大台では12.86 m<sup>2</sup>となり, 東大台で西大台よりも2倍以上の樹皮が採食されていた (表-3, 表-4)。また2005年7月から2006年9, 11月に観察された新規剥皮面積合計は東大台で3.08 m<sup>2</sup>, 西大台で0.73 m<sup>2</sup>であった。

東大台および西大台に成立し, 累積剥皮調査で4本以上出現した樹種の選択性指数 (E) は, 東大台と西大台それぞれで, ウラジロモミで0.34と0.18, ヒノキで0.22と0.20, ブナで-1と-1, ミズナラで-0.56と-1, オオイタヤメイゲツで-0.97と-0.82, コハウチワカエデで-1と-0.67, リョウブで0.20と0.75, タンナサワフタギで-0.38と-0.60, コバノトネリコで0.25と0.33を示した (表-3,

4)。各樹種においては東西でシカによる選択性は同じ傾向であった。

### 3. 東大台、西大台におけるシカによる選好性樹木の分布

東大台、西大台における ha あたりのシカによる選好性樹木の利用可能樹皮面積を表-5 に示した。全選好性樹木(計6種)のシカによる利用可能樹皮面積は、東大台で  $461.3 \text{ m}^2/\text{ha}$ 、西大台で  $452.2 \text{ m}^2/\text{ha}$  とほぼ同程度であった。ウラジロモミについては、西大台で東大台の2倍以上、ヒノキ、リョウブについては東西同程度のシカによる利用可能樹皮面積が存在していた。なお、トウヒは東大台のみに分布し、西大台には分布していなかった。

### 4. 東大台、西大台におけるシカの土地利用頻度

2005年7月から11月までのシカの土地利用頻度を東大台と西大台で比較した結果を図-3 に示す。東大台では平均糞塊数が  $14.8 \text{ 塊/月} \cdot 100 \text{ m}^2$ 、西大台では  $1.9 \text{ 塊/月} \cdot 100 \text{ m}^2$  となり、東大台の糞塊数は西大台よりも有意に多かった。

## IV. 考 察

### 1. 大台ヶ原全域における樹木剥皮の概況

大台ヶ原全域のトランセクト内で28種の樹種が出現し、そのうち20種がシカによる剥皮を受けていた(表-1)。また、全トランセクトでシカによる剥皮が観察され、大台ヶ原では全域にわたって多くの樹種に剥皮が発生していることが確認された(付表-1)。

本研究の結果からシカによる樹種選択性が確認された(表-1, 2)。針葉樹ではウラジロモミ、トウヒおよびヒノキなどが選択的に剥皮を受けていた。広葉樹ではヒメシャラ、ナナカマド、リョウブおよびコバノトネリコが選択的に剥皮を受けていた。一方で、上記以外の広葉樹はほとんど剥皮を受けていなかった。この結果は、針葉樹が選択的に剥皮を受けているという過去の報告の結果と一致した(柴田ら, 1984; 関根・佐藤, 1992; Akashi and Nakashizuka, 1999; Yokoyama *et al.*, 2001; Ando *et al.*, 2003)。このことは針葉樹が選択的に剥皮されるという傾向は変化していないことを示唆している。

1987年に大台ヶ原全域で樹種ごとの剥皮程度を調査した関根・佐藤(1992)と本研究の剥皮調査の結果を比較すると、選択性が高い樹種すべてにおいて、被剥皮木の割合が増加しているのがわかる(付表-2)。それだけでなく、本研究では1987年時点で剥皮が確認されていなかったミズナラとヒメシャラが剥皮を受けており、シカにとっての剥皮対象樹種も増加していると考えられる。一方で、ブナについては1987年時点の調査では剥皮を受けていたが、本調査では剥皮がみられなかった。このように、シカによる剥皮樹種は経年的変化がみられるものの、選択性の高いトウヒ、ウラジロモミ、ナナカマド、リョウブなどの樹種では継続的に強度の剥皮を受けていることが明らかになった。大台ヶ原において林冠を構成する主要樹種であるトウ

ヒおよびウラジロモミは、環状剥皮を受けると枯死する(Akashi and Nakashizuka, 1999; Yokoyama *et al.*, 2001)。そのため、現状のままではシカにとっての嗜好性樹木であるトウヒ、ウラジロモミなどが減少し、不嗜好性樹木であるブナ、オオイタヤメイゲツなどの優占度が相対的に増加するといった、森林構造の変化が着実に進んでいくと考えられる。

### 2. 剥皮強度とシカによる樹種選択性の関係

シカは東大台および西大台のどちらにおいても、同様の樹種に対して選択的に剥皮していた(表-3, 4)。一方、剥皮強度については西大台よりも東大台で高かった(表-3, 4)。したがって、地域間における剥皮強度と樹種選択性の間に直接的な関係はなく、林分間でシカの樹種選択性はほぼ一定であることを示している。北海道知床半島では、同じ樹種でも林分間で選択性が異なる例が報告されている(阪部ら, 1998)。この違いは、シカが樹皮を採食する原因が知床半島では餌の欠乏である(阪部ら, 1998)のに対して、大台ヶ原では餌の欠乏でない(Ando *et al.*, 2004)という違いによる可能性も考えられる。

### 3. 剥皮強度とシカによる選好性樹木分布の関係

シカの全選好性樹木(6種の合計)における剥皮強度は、西大台よりも東大台で高いことが明らかになった(図-2(a))。一方、シカの選好性樹木の利用可能樹皮面積は地域間で同程度であった(表-5)。この結果から、シカの地域的な剥皮強度の差と樹皮の利用可能量の間に直接的な関係性はなく、剥皮強度を決定する要因は別にあることが示唆された。このことは、出現頻度の高いウラジロモミおよびヒノキと、トウヒを除いた選好性樹木(5種の合計)に注目しても同様の結果となったことから支持される(図-2(b), (c), (e), 表-5)。

### 4. 剥皮強度とシカの土地利用頻度の関係

シカの土地利用頻度は西大台よりも東大台で高かった(図-3)。このことは関根・佐藤(1992)やGoda *et al.* (印刷中)と一致しており、大台ヶ原の一般的な傾向であるといえよう。この傾向は剥皮強度と同様であることから、シカによる土地利用頻度が高い地域ほど剥皮が激しいと考えられる(図-2(a), 図-3)。東大台、西大台ともに10本以上出現したウラジロモミおよびヒノキに注目しても、東大台で剥皮強度が高く、シカの土地利用頻度と剥皮強度は正の相関関係があることが示唆される(図-2(b), (c))。

シカの土地利用頻度は、生息密度を反映すると考えられている(関根・佐藤, 1992)。1982年から継続的に実施されている区画法によるシカの生息密度調査から、東大台で西大台よりも生息密度が高いということが明らかとなり(福島ら, 1984; Maeji *et al.*, 1999; Goda *et al.*, 印刷中)、生息密度が高い地域で剥皮害が激しいことが推察される。これはKaji *et al.* (1984)やYokoyama *et al.* (2001)の結果と一致する。また、大台ヶ原におけるシカの行動圏調査において、東大台でシカの定着性は高いことが明らかとなっている(前地ら, 2000; 谷島ら, 2002)。東大

台にはシカの主要な餌であるミヤコザサが広がっており (Yokoyama *et al.*, 1996), とくに東大台では, シカはミヤコザサの栄養価の高い夏季にササ草原に集中する傾向がある (Yokoyama and Shibata, 1998)。これらの餌資源に依存する形で東大台におけるシカの土地利用頻度が高くなり, その結果東大台で剥皮が激しくなったと考えられる。

ところで, リョウブについては東西での剥皮強度に違いがみられなかった (図-2(d))。リョウブは本研究で示した選好性樹木の中で最も選好性が高く, シカの土地利用頻度が低くてもほとんどの個体が剥皮を受けるためではないかと考えられる。本調査地でシカによる樹種選択性が生じる要因については, 樹皮の含有成分との関係を検討した報告があるが, 明瞭な結果は得られていない (Ando *et al.*, 2003)。観察ではリョウブは剥皮されても樹皮が容易に再生しており, このような樹皮の生理的特性がシカの樹種選択性に影響している可能性も考えられる。

## 5. ま と め

以上のことから, 大台ヶ原におけるシカの剥皮強度を決定する要因は, シカの樹種選択性やシカの選好性樹種の分布よりも, シカの生息密度に依存しているのではないかと考えられる。大台ヶ原では, 今後大規模な防鹿柵の設置や捕獲による攪乱によってシカの生息密度および地域分布に変化が生じることも予想される。したがって大台ヶ原の生態系の保全・回復を進めるためには, 被害の激しい東大台だけでなく, 今後シカが移動する可能性のある西大台を含め, その生息密度を継続的に調査していく必要がある。

本研究の野外調査にご協力をいただき, また取りまとめに貴重なご意見をいただいた名古屋大学大学院生命農学研究科森林保護学研究分野の皆様へ感謝します。なお, 本研究は環境省自然保護局近畿地区自然環境保護事務所の許可を得て実施しました。関係各位にお礼申し上げます。また, 本研究は日本学術振興会科学研究費補助金 (No. 14206019, No. 18380090, No. 18380097) に基づいて行われました。

## 引用文献

- Akashi, N. and Nakashizuka, T. (1999) Effect of bark-stripping by Sika deer (*Cervus nippon*) on population dynamics of a mixed forest in Japan. *For. Ecol. Manage.* 113: 75-82.
- Ando, M., Yokota, H., and Shibata, E. (2003) Bark stripping preference of sika deer, *Cervus nippon*, in terms of bark chemical contents. *For. Ecol. Manage.* 177: 323-331.
- Ando, M., Yokota, H., and Shibata, E. (2004) Why do sika deer, *Cervus nippon*, debark trees in summer on Mt. Ohdaigahara, central Japan? *Mammal Study* 29: 73-83.
- Ando, M., Itaya, A., Yamamoto, S., and Shibata, E. (2006) Expansion of dwarf bamboo, *Cervus nippon*, on subalpine coniferous forest in central Japan. *J. For. Res.* 11: 51-55.
- 土永知子・菅沼孝之 (1987) 大台ヶ原山におけるトウヒ林の動態について (1). *奈良植物研究* 10: 31-35.
- 土永知子・土永浩史・菅沼孝之 (1989) 大台ヶ原山, 山上域の植物相 I. *南紀生物* 31: 13-18.
- 福島成樹・三浦慎悟・菊池ゆり子・丸山直樹・田中 均 (1984) 大台ヶ原山山頂一帯におけるニホンジカの生息密度. (大台ヶ原原生林における植生変化の実態と保護管理手法に関する調査報告書. 奈良自然環境研究会, 奈良). 29-37.
- Gill, R.M.A. (1992) A review of damage by mammals in north temperate forests: 1. Deer. *Forestry* 65: 145-169.
- Goda, R., Ando, M., Sato, H. and Shibata, E. (in press) Application of fecal pellet group count to sika deer (*Cervus nippon*) population monitoring on Mt. Ohdaigahara, central Japan. *Mammal Study*.
- 井手久登・亀山 章 (1972) 大台ヶ原の植生. *応用植物社会学研究* 1: 1-48.
- Ivlev, V. S. (1965) 魚類の生態学. 261 pp, たたら書房, 米子.
- Kaji, K., Ohtaisi, N., and Koizumi, T. (1984) Population growth and its effect upon the forest used by Sika deer on Nakanoshima Island in Lake Toya, Hokkaido. *Acta Zool. Fenn.* 172: 203-205.
- 環境庁 (1989) 大台ヶ原トウヒ林保全対策事業実績報告書. 75 pp, 環境庁.
- 環境省 (2005) 大台ヶ原自然再生推進計画. 115 pp, 環境省自然環境局近畿地区自然保護事務所.
- 神崎信夫・丸山直樹・小金澤正昭・谷口美洋子 (1998) 栃木県日光のニホンジカによる樹木剥皮. *野生生物保護* 3: 107-117.
- 小泉 透 (2002) 九州におけるニホンジカによる森林被害の現状. *日林九支研論* 55: 162-165.
- Kumar, S., Takeda, A., and Shibata, E. (2006) Effects of 13-year fencing on browsing by sika deer on seedlings on Mt. Ohdaigahara, central Japan. *J. For. Res.* 11: 337-342.
- 前地育代・黒崎敏文・横山昌太郎・柴田毅式 (2000) 大台ヶ原におけるニホンジカの行動圏. *名大森研* 19: 1-10.
- Maeji, I., Yokoyama, S., and Shibata, E. (1999) Population density and range use of sika deer, *Cervus nippon*, on Mt. Ohdaigahara, central Japan. *J. For. Res.* 4: 235-239.
- 前迫ゆり・鳥居春己 (2000) 特別天然記念物春日山原始林におけるニホンジカ *Cervus nippon* の樹皮剥ぎ. *関西自然保護機構会誌* 22: 3-11.
- 丸山直樹・治田則男・星野義延・三浦慎悟・朝日 稔 (1984) ニホンジカ・ニホンツキノワグマが大台ヶ原の森林に及ぼす影響. (大台ヶ原原生林における植生変化の実態と保護管理手法に関する調査報告書. 奈良自然環境研究会, 奈良). 39-46.
- 松村みちる・和田恵次・前迫ゆり (2004) 行動観察からみたニホンジカの樹皮剥ぎの特徴. *野生生物保護* 9: 1-7.
- 大井 徹 (1999) ニホンジカによる林業被害防除のための生態学的研究. *東北森林科学会誌* 4: 25-28.
- 阪部智子・矢部恒晶・矢島 崇・渋谷正人・高橋邦秀 (1998) 知床半島岩尾別地区におけるエゾシカ越冬地の樹木被害. *北大演報* 55: 113-122.
- 佐藤宏明・神田奈美・古澤仁美・横田岳人・柴田毅式 (2005) 奈良県大台ヶ原における糞粒法によるニホンジカの生息密度推定とその問題. *保全生態学研究* 10: 185-193.
- 関根達郎・佐藤治雄 (1992) 大台ヶ原山におけるニホンジカによる樹木の剥皮. *日生態会誌* 42: 241-248.
- Shibata, E. (2007) Effects of deer debarking on mastings and trunk radial growth of Hondo spruce, *Picea jezoensis* var. *hondoensis*, in a subalpine forest of central Japan. *For. Ecol. Manage.* 252: 159-164.
- 柴田毅式・片山紀一・片岡晴夫 (1984) 大台ヶ原山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.
- 菅沼孝之・浜垣立子 (1989) 大台ヶ原における森林の現状と問題点. (大台ヶ原トウヒ林保全対策事業実績報告書. 環境庁). 13-30.
- 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.
- Takatsuki, S. and Gorai, T. (1994) Effects of Sika deer on the regeneration of a *Fagus crenata* forest on Kinkazan Island, northern Japan. *Ecol. Res.* 9: 115-120.
- 谷島薫子・山本裕子・前地育代・黒崎敏文・横田岳人・佐藤宏明・柴田毅式 (2002) 大台ヶ原におけるメスのニホンジカ (*Cervus nippon*) 行動圏の季節的変化. *名大森研* 21: 1-7.
- 横田岳人・中村紗映 (2002) 大台ヶ原山山上域のササ草地拡大の時間推移. *奈良植物研究* 24/25: 15-18.
- 横山昌太郎・柴田毅式 (1997) ニホンジカとの共存をめざして—大

台ヶ原の場合— 個体群生態学会会報 54: 79–84.  
 Yokoyama, S. and Shibata, E. (1998) Characteristics of *Sasa nipponica* grassland as a summer forage resource for sika deer on Mt. Ohdaigahara, central Japan. Ecol. Res. 13: 193–198.  
 Yokoyama, S., Koizumi, T., and Shibata, E. (1996) Food habitat of sika

deer as assessed by fecal analysis in Mt. Ohdaigahara, central Japan. J. For. Res. 1: 161–164.  
 Yokoyama, S., Maeji, I., Ueda, T., Ando, M., and Shibata, E. (2001) Impact of bark stripping by sika deer, *Cervus nippon*, on subalpine coniferous forests in central Japan. For. Ecol. Manage. 140: 93–99.

付表-1. 各調査トランセクトの概要

地域	トランセクト	選好性樹木	選好性樹木	選好性樹木	標高 (m)	傾斜 (°)	斜面方位 (°)	糞塊数 (/月・100 m <sup>2</sup> )	ミヤコザサ*
		剥皮面積 (m <sup>2</sup> )	利用可能樹皮面積 (m <sup>2</sup> )	剥皮強度					
東大台	E1	7.78	44.86	0.173	1600	11.9	273	10.0	○
	E2	3.94	18.40	0.214	1630.5	23.3	212	20.8	○
	E3	4.89	35.28	0.139	1600.5	15.4	202	18.3	○
	E4	0.98	13.21	0.074	1585	16.5	190	14.2	○
	E5	0.63	4.73	0.133	1572.5	13.4	176	6.3	○
	E6	3.96	21.14	0.187	1650	6.7	260	24.2	○
	E7	2.22	21.50	0.103	1578	11.7	199	11.3	○
	E8	3.07	25.39	0.121	1609.5	6.4	184	13.3	○
西大台	W1	1.52	32.33	0.047	1407.8	15.3	142	0.4	—
	W2	2.76	25.77	0.107	1353	13.8	313	2.9	—
	W3	0.80	9.12	0.088	1319.5	3.5	203	2.5	—
	W4	1.00	14.46	0.069	1409	12.5	288	1.3	—
	W5	0.83	22.41	0.037	1430	8	209	0.4	—
	W6	1.76	33.29	0.053	1409	7.2	300	2.1	—
	W7	0.98	15.74	0.062	1525	5.1	300	2.5	—
	W8	1.80	27.76	0.065	1537.5	22.5	312	3.3	+

\* ○は優占, +は出現, —は出現なしを示す。

付表-2. 1987年(関根・佐藤, 1992 改変)と2005年(本研究)における各樹種の剥皮本数割合

樹種	東大台		西大台		全体	
	剥皮本数割合 (%)		剥皮本数割合 (%)		剥皮本数割合 (%)	
	1987年	2005年	1987年	2005年	1987年	2005年
針葉樹						
ウラジロモミ	63	93	37	59	57	68
トウヒ	90	94	—	—	90	94
ヒノキ	64	100	0	87	50	94
広葉樹						
ミズメ	—	—	0	0	0	0
ブナ	14	0	0	0	0	0
ミズナラ	0	50	0	0	0	13
ヒメシャラ	0	100	0	88	0	90
ナナカマド	100	100	—	—	100	100
マンサク	56	—	0	31	45	31
カマツカ	0	15	17	17	11	16
アオハダ	—	—	0	0	0	0
オオイタヤメイゲツ	45	12	0	11	37	11
コハウチワカエデ	25	0	20	13	22	10
フウリンウメモドキ	21	100	0	—	20	100
シナノキ	0	50	0	0	0	11
ハリギリ	0	—	0	0	0	0
リョウブ	64	95	44	84	48	89
タンナサワフタギ	25	64	12	27	16	37
コバノトネリコ	74	90	33	100	69	92
オオカメノキ	0	—	—	0	0	0
ゴヨウツツジ	19	11	12	—	16	11

剥皮本数割合 = (剥皮本数) / (出現生立木本数)。