

2019 年度

博士論文

洞爺湖中島におけるエゾシカの

個体数密度の推移に伴う生態系地下部の変遷

Changes in belowground soil system with the transition of sika deer density in
Nakanoshima Island of Lake Toya

2173002

金子 命

指導教員 植物資源生産学 教授 保原 達
酪農学園大学大学院酪農学研究科

目次

序論	1
第1章 エゾシカが高密度化した洞爺湖中島における土壌および植物の諸特性	4
1-1. はじめに	4
1-2. 方法	5
1-3. 結果	12
1-4. 考察	14
第2章 エゾシカの減少に伴う洞爺湖中島土壌の変遷	23
2-1. はじめに	23
2-2. 方法	24
2-3. 結果	29
2-4. 考察	31
総括	41
謝辞	44
引用文献	46
図表	65
付表・付図	84

序論

近年,世界的に有蹄類を含む大型草食動物の個体数が大きく増加している(Leopold *et al.* 1947 ; McCabe and McCabe 1984 ; Jedrzejewska *et al.* 1997 ; Knox 1997 ; McShea *et al.* 1997 ; Solberg *et al.* 1999 ; Mysterud *et al.* 2001 ; Fuller and Gill 2001)。有蹄類は,嗜好性植物の採食を通じて,森林および草地生態系内においてしばしばキーストーン種として働くことや,その個体数密度が高まることによって生態系の構造や機能に大きく影響を及ぼすことが報告されている(McShea and Rappole 1992 ; Stromayer and Warren 1997 ; Waller and Alverson 1997)。

有蹄類の生態系への影響としては,主として高い採食圧に起因する植生攪乱が挙げられる。長期かつ持続的な採餌行動は,植物の成長や繁殖・生存に直接的に影響を及ぼすことが指摘されており(Côté *et al.* 2004),実際,有蹄類の高密度化が進んだ生態系では,樹皮剥ぎや幼木の食害による樹木個体群の更新阻害や林床の裸地化,草本植物種構成の単純化といった植生への劇的な変化を与えることが世界的に広く報告されている (Curtis and Rushmore 1958 ; Harlow and Downing 1970 ; Ross *et al.* 1970 ; Hanley and Taber 1980 ; Pastor *et al.* 1993 ; McShea *et al.* 1997 ; Augustine and Mcnaughton 1998 ; Collins *et al.* 1998 ; Horsley *et al.* 2003 ; Nomiya *et al.* 2003 ; Abrams and Johnson 2012 ; 坂口ら 2012 ; Perea *et al.* 2014 ; Habeck and Schultz 2015)。また,有蹄類は嗜好性植物に対して選択的採食(Hornberg 2001 ; Mansson *et al.* 2007)を行うことが知られており,形態的防御(例:木質化・棘・硬葉)ないしは化学的防御機構(例:忌避物質,低い消化性,低栄養)などの何らかの摂食率を下げる特性を有する植物(以下,不嗜好性植物)の優占を招くこと

もある(Wardle *et al.* 2001 ; Tsuji and Takatsuki 2004 ; Takatsuki and Ito 2009 ; Beguin *et al.* 2011 ; Barrios-Garscia *et al.* 2012)。さらに、食害を受けた植物は損傷の代替的補償として、植物は形態{草丈・新芽数(Den Herber *et al.* 2004) ; 葉数(Takagi and Miyashita 2012) }や韌性(Coley 1983 ; Lambers and Poorter 1992)といった物理的な変化に加えて、化学的特性を変化させることも報告されている(Danell and Huss-Danell 1985 ; Ohgushi 2005 ; Karban 2011)。Coppock *et al.* (1983) や Takagi and Miyashita (2012)は、重度の食害にあった植物個体シュートの窒素含有量の増加や消化性の低下を報告したほか、葉中のタンニン濃度の上昇を論じた報告もある(Shimazaki and Miyashita 2002 ; Barret and Stiling 2007)。

上記の様な植生の劇的な変化や植物個体の形質および性質の変化は、カスケード効果的に生態系食物網についても影響を与え得ることが指摘されており(Côté *et al.* 2004 ; Cardinal *et al.* 2012 ; Foster *et al.* 2014 ; Davalos *et al.* 2015), 有蹄類による生態系攪乱に関連する広範な問題として、様々な生物種(大型哺乳類 : Tsuji and Tkatsuki 2004, 節足動物 : Katagiri and Hijii 2015, 草食性昆虫 : Suominen *et al.* 1999, Tabuchi *et al.* 2010, 草食動物 : Shimazaki and Miyashita 2002 ; Lind *et al.* 2012 ; Takagi and Miyashita 2012 ; Stephan *et al.* 2017, 鳥類 : Casey and Hein 1983)に焦点をあてて多角的に有蹄類の影響を評価しようという取り組みも行われている。

有蹄類が生態系に与える影響は、こうした地上部のみに限定されず、生態系地下部にも広く波及することが知られている。例えば、土壌の踏み付けによる土壌硬度の上昇や土壌保水性の低下(柳ら 2008 ; Gass and Binkley 2011), 下層植生の食害や根圏の衰退による

土壌リター供給量および炭素貯留量の減少(Richards 1984 ; Persson *et al.* 2005 ; 若林ら 2008)などが地下部への影響として報告されている。また、シカの排泄物や植物残渣が土壌に供給されることで土壌の窒素無機化速度が上昇することも報告されている(Holland and Detling 1990 ; Molvar *et al.* 1993 ; Frank *et al.* 2000)。さらに、シカが植物を減少させたことにより、生態系外への栄養塩流出量の増加や、植物の必須元素である窒素の土壌貯留量が低下することもある(Pastor *et al.* 1993 ; Furusawa *et al.* 2005 ; Furusawa *et al.* 2016 ; 福島・徳地 2008 ; 福島ら 2014 ; Stritar *et al.* 2010)。さらに、シカによる土壌栄養塩への影響は、シカの餌資源の変化や生息地移動などによって時間的・空間的に大きく変動する可能性がある(Singer and Schoenecker 2003)。

こうしたシカの生態系影響に関する研究の大部分は、国内外問わずシカの行動圏が制限されていない開放的な生態系において行われてきたが、閉鎖的な生態系での事例は少ない。そこで本研究では、閉鎖的な島嶼生態系においてエゾシカ(*Cervus nippon yesoensis*)が高密度化し、生態系に大きな影響を与えていると考えられる洞爺湖中島を研究対象地とし、土壌や植物の諸環境にシカが与える影響を解明することを目的とした。第1章では、シカの高密度化状態時における洞爺湖中島の土壌を中心とした諸物理・化学特性の把握・影響度合いの検証を行う。続く第2章では、中島島内におけるシカの密度調整に伴う、個体数の減少後の土壌環境の変化の把握を行い、過去の高密度状況下における各種土壌パラメータの回復状況を考察していく。そして、これらの知見を元にさらなる総括討論を行う。なお、本研究の第1章は、森林立地において掲載される金子ら(2020)「エゾシカが高密度化した洞爺湖中島における土壌および植物の諸特性」の内容を基に作成した。

第1章 エゾシカが高密度化した洞爺湖中島における土壌および植物の諸特性

1-1.はじめに

北海道の洞爺湖中島は、島嶼という閉鎖的環境において、エゾシカが1957年に初めて導入されて以後、その個体数を大きく増やし、2001年のピーク時には434頭(83.5頭/km²)に上ったとされているシカ高密度地域である(梶 1986 ; 梶 2018)。この83.5頭/km²というシカ密度は、他のシカが過密化した開放的生態系(Maeji *et al.* 1999 : 大台ヶ原 17.5~30.9頭/km², 柳ら 2008 房総半島>30頭/km², Nishizawa *et al.* 2016 : 知床半島 5~10頭/km², Stephan *et al.* 2017 : 日光国立公園 13~22頭/km²)と比較しても非常に高密度状態であると言える。エゾシカの個体数が、島嶼に40年以上に渡って高密度に維持されたことにより、中島島内の生態系は様々な地上部に影響を受けたことが報告されている。例えば、島内ではエゾシカの嗜好性植物の消失とハンゴンソウ(*Senecio cannabifolius*)やフッキソウ(*Pachysandra terminalis*)といった不嗜好性植物の増加、植物種組成の単純化、後継樹の更新阻害(宮木ら 1997 ; 助野・宮木 2007 ; Miyaki and Kaji 2009)などの植生影響や、無脊椎動物や鳥類相の単純化(村井・吉田 2013 ; 赤羽ら 2014・上原 2015)が起きていることも報告されている。また、エゾシカの増加に伴い島内の餌資源が枯渇し、シカの体重減少や、初産齢の遅延化といった負の密度効果が現れていることが確認されている(Kaji *et al.* 1988 ; 宇野 2006)。

このように、洞爺湖中島の生態系は島嶼という閉鎖的環境にあり、シカの大規模な時間的・空間的移動を伴わないままシカ高密度化の影響を受け続けている。そこで本研究では、

エゾシカが閉鎖的に高密度化した中島島内において、土壌や植物の諸環境にシカが与える影響を解明することを目的とした。そして、島内に設置された防鹿柵を用い、柵の内外で土壌の物理的・化学的特性および、植物－土壌間における窒素動態に関して行われた調査(落合 2009)の結果に基づいて考察した。

1-2. 方法

1-2-1. 調査地および調査の概要

調査は、北海道南西部に位置する洞爺湖の中島 5 島(総面積 5.24km²)の内、最も多くのエゾシカが生息する大島(4.97km², 北緯 42 度 36 分, 東経 140 度 50 分)において行われた。大島の植生の大部分(93.8%)は、ミズナラ(*Quercus crispula*), イタヤカエデ(*Acer pictum* subsp. *mono*), シナノキ(*Tilia japonica*), ウダイカンバ(*Betula maximowicziana*), アサダ(*Ostrya japonica*)を主体とした落葉広葉樹林で、一部にトドマツ(*Abies sachalinensis*)やカラマツ(*Larix kaempferi*)の人工針葉樹林(3.7%)や草原地帯(1.4%)などが存在する(梶 1993 ; 宮木ら 1997)。

調査は、2009 年の 7 月から 10 月にかけて行われた。なお、2009 年の島内のエゾシカ個体数は約 250 頭(約 47.6 頭/km²)で(Takeshita *et al.* 2015), これは De Calesta and Stout (1997)の密度区分において高密度状態に該当する(梶 2006)。島内には、1984 年および 2004 年に設置された防鹿柵があり、この内 1984 年設置の防鹿柵 2 つ(A1, A2)と 2004 年設置の防鹿柵 4 つ(B1, B2, B3, B4)を用いた(図-1)。防鹿柵の高さは 250 cm で、広さは 1984 年設置の防鹿柵が 10 m×20 m, 2004 年設置の防鹿柵が広さ 30 m×33 m であった。

これらの防鹿柵内の区域を防鹿柵に囲われた柵内のプロットとし、各防鹿柵の外に柵と同じ大きさのプロット(柵外のプロット)を設けた。このようにして、シカの影響のある柵外と保護された柵内とで、土壌および植物の諸特性を比較した。

各防鹿柵周辺の諸環境を表-1 に示す。A1 は、広葉樹が優占する森林で、林冠は部分的に開放していた。柵外では、木本植物としてホオノキ(*Magnolia obovata*)が多くみられ、下層植生はフッキソウ、ハンゴンソウなどが優占していた。林床は裸地が顕著に目立ち、所々で鉍質土壌が裸出していた。柵内は、木本植物としてはカツラ(*Cercidiphyllum japonicum*)やヤマグワ(*Morus australis*)が、下層植生としてはシダ類、ハイイヌガヤ(*Cephalotaxus harringtonia* var. *nana*)などが密度高く生育していた。A2 は、広葉樹が密に樹冠を構成するやや急な斜面上に位置していた。柵外では、アサダやミズナラなどの上層木がみられ、下層植生にはフタリシズカ(*Chloranthus serratus*)やハンゴンソウがまばらに成育していた。柵内では、下層植生はトクサ(*Equisetum hyemale*)やハイイヌガヤのほか、ミズナラやシナノキ、サンショウ(*Zanthoxylum piperitum*)などの稚樹がみとめられた。B1 は、広葉樹が閉鎖的な樹冠を構成する平坦な林内に位置していた。柵外では、キハダ(*Phellodendron amurense*)やミズナラなどの上層木が確認出来、下層植生にはハンゴンソウやフタリシズカがまばらに生育していた。鉍質土壌の裸出した箇所が多く、裸地上には蘚苔類が確認できた。一方 B1 の柵内では、タラノキ(*Aralia elata*)、ミズキ(*Cornus controversa*)、ヤマグワ、ハクウンボク(*Styrax obassia*)などの中低木が高密度に生育していた。柵内の林床では、イタヤカエデ、ホオノキ、キハダ、カツラなどの高木の稚樹の更新が見られた。B2 は、多様な広葉樹が樹冠を構成する平坦な土地に位置する。B2 の柵外

では、上層木としてイタヤカエデ、ウダイカンバ、ハリギリ(*Kalopanax septemlobus*)、ホオノキがみられ、下層植生はフッキソウが優占的に被覆していた。また、まばらに広がる裸地には、蘚苔類がみとめられた。B2の柵内は、上記の高木種に加えて、ミズキ、ヤマグワ、エゾニワトコ(*Sambucus sieboldiana* var. *miquelii*)などの中低木が生育しており、樹冠はやや閉鎖的であった。下層植生はオオウバユリ(*Cardiocrinum cordatum* var. *glehni*)、コンロンソウ(*Cardamine leucantha*)、シダ類などが密に生育していた。B3は、広葉樹が生育する斜面地に位置している。柵外ではシラカンバ、ホオノキなどがみられ、下層はフッキソウが優占しており、ハンゴンソウ、フタリシズカ、マムシグサ(*Arisaema serratum*)などの種もみられた。柵内は、フタリシズカ、フッキソウ、アオミズ(*Pilea pumila*)が優占する他、ジュウモンジシダ(*Polystichum tripterum*)やハイイヌガヤなどがまばらに生育していた。B4は、島内のほぼ中央部に位置し、上層木の存在しない平坦で見通しの効く草原地帯であった。ここでは、防鹿柵内外での植生の違いがひととき大きく異なっていた。柵外では、蘚苔類の優占する裸地が大きく広がり、一部ではハンゴンソウやフッキソウが小規模に群落を形成していた。一方で、柵内ではイタヤカエデやシナノキを中心とした若木の更新が盛んで、樹冠はやや閉鎖的な環境となっていた。B4柵内の下層植生は、ハイイヌガヤやクサソテツ(*Matteuccia struthiopteris*)、フタリシズカなどが優占していた(図-2)。そのほか、B4の柵外ではエゾシカの糞塊が多数確認できた。

これらの調査プロットにおいて、土壌および植物の試料を採取された。また、現地では土壌硬度を測定した。採取した土壌は、持ち帰った後に、含水率、全炭素濃度および全窒素濃度、無機態窒素濃度、純窒素無機化速度、純硝化速度の測定に用いられた。採取した

植物については、全炭素濃度および全窒素濃度の測定の測定に用いられた。これら試料採取、土壌硬度の測定、土壌や植物の化学分析などの方法については、以下の項で順に示す。

1-2-2. 試料採取

調査対象とした防鹿柵の内外それぞれにおいて、土壌および植物の試料採取を行われた。

土壌は 2009 年 7 月、8 月、9 月、10 月の各月に計 4 回採取し、植物は 2009 年 7 月に採取された。

土壌は火山性未熟土で、各防鹿柵の内外のプロットそれぞれにおいて、ランダムに設定した 5 地点から採取された。試料採取は、各地点においてリター層を除き、鉍質土壌層の深さ 0~5 cm の A 層土壌を採取された。採取した土壌試料は、目開き 2 mm の篩に通し、試料中に含まれる粗大有機物や小礫などを取り除いた後、一部を無機態窒素濃度の測定および土壌培養試験用に供試し、残りを定温乾燥器(DO-600FA, AS ONE)にて 60°C の条件下で 100 時間以上乾燥処理を加えた。

植物は、低木および草本類の調査対象は、シカの不嗜好性植物で中島内に多く生育するフッキソウ、フタリシズカ、ハンゴンソウとし、高木の調査対象は、島内で多く見られるイタヤカエデ、シナノキ、ミズナラとした。試料採取においては、低木および草本類については、植物 1 個体の葉を全て採取し、それらをまとめて 1 試料とした。高木については、植物 1 個体から葉を 10 枚程度採取し、それらをまとめて 1 試料とした。上記の各調査対象種について、各防鹿柵内外でそれぞれ 3 試料ずつとなるように採取を行い、調査区内に 3 個体分が存在しない場合は、存在していた個体分を全て採取した。採取後の植物試料は、

定温乾燥器にて 60°Cの条件下で 100 時間以上乾燥処理を加えた。

1-2-3. 土壤試料の分析

1-2-3-1. リター堆積量の測定

リター堆積量は、全ての調査対象地において、土壤試料採取時に同時に測定を行った。

リター堆積量の結果は、土壤試料採取時に掘った断面を観察し、鈹質土壤層の直上に堆積しているリターの厚さを折れ尺を用いて測定し、それらを 4 段階(ーリター堆積無し, + : リター堆積 0~1cm, ++ : リター堆積 1~2cm, +++ : リター堆積 2cm 以上)に分けて評価することで得られた。

1-2-3-2. 土壤硬度の測定

土壤硬度は、全ての調査対象地において、土壤試料採取時に同時に測定を行った。土壤硬度の計測は、土壤試料採取時に掘った断面に対して、プッシュコーン(DIK-5553, 大起理化工業社製)を垂直となるように貫入して行った。貫入試験は、リター層を除いた鈹質土壤層の深さ 0~5 cm を対象とし、おおよそ 2.5cm 深の箇所での測定された。測定値は、それぞれの断面の 3 壁面で計測した値の平均を各地点の値とし、各防鹿柵内外それぞれで 5 地点(5 反復)ずつ計測した。

1-2-3-3. 土壤含水率の測定

土壤含水率は、採取した新鮮土壤約 10 g をアルミ缶に入れ、定温乾燥器にて 60°Cの条

件下で 1 週間以上乾燥させた後、乾燥前後の試料重量の差を元に算出した。

1-2-3-4. 土壌全炭素濃度および全窒素濃度の測定

土壌の全炭素濃度および全窒素濃度は、乾燥土壌試料を粉末化した後、NC アナライザー(NC-22F, 住化分析センター社製)を用いて、乾式燃焼により測定した。また、求めた全炭素濃度および全窒素濃度の比から C/N 比を算出した。

1-2-3-5. 無機態窒素濃度, 純窒素無機化速度, 純硝化速度の測定

土壌中の窒素動態に関わる微生物活性を比較するため、定温培養による純窒素無機化速度および純硝化速度の測定(Hart *et al.* 1994 ; Robertson *et al.* 1999)を行った。培養は、100 mL のポリ瓶に新鮮土壌を 10 g 入れ、空気穴を開けたパラフィルムで蓋をし、これを 25°C で 28 日間静置して行った。そして、培養前後の土壌を用いて無機態窒素の抽出を行った。抽出は、100 mL のポリ瓶に土壌試料 2 g と 40 mL の 2 M KCl を加え、200 rpm で 60 分間振盪し、濾紙(No.5B, Advantec)により濾過して抽出液を得た。その後、抽出液中のアンモニア態窒素($\text{NH}_4^+\text{-N}$)および硝酸態窒素($\text{NO}_3^-\text{-N}$)濃度をオートアナライザー(Auto Analyzer III 型, BLTEC 社製)により測定した。土壌の無機態窒素濃度は、培養前の土壌の値を用いた。純窒素無機化速度については、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 濃度と $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 濃度の合計について、培養前後の差分を求め、その値を培養日数で除することで求めた。純硝化速度についても同様に、培養前後の $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 濃度の培養前後の差分を求め、その値を培養日数で除することで求めた。

1-2-4.植物試料の分析

1-2-4-1. 植物体全炭素濃度および全窒素濃度, 植物体 C/N 比

土壌と同様に, 乾燥させた植物葉を粉末化し, これを植物体試料として NC アナライザーを用いて全炭素および全窒素濃度を測定した。また, 求めた全炭素濃度および全窒素濃度の比から C/N 比を算出した。

1-2-5. 統計解析

上記の分析項目(土壌硬度, 土壌含水率, 土壌全炭素濃度, 土壌全窒素濃度, 土壌 C/N 比, $\text{NH}_4^+\text{-N}$, $\text{NO}_3^-\text{-N}$, 純窒素無機化速度, 純硝化速度, 植物体全炭素濃度, 植物体全窒素濃度, 植物体 C/N 比)について, 各防鹿柵における柵内外での有意差の検定にはスチューデントの t 検定を用いた。また, 各防鹿柵の柵内外全ての水準間における有意差については, 多重比較(Scheffe's F test)を用いて求めることとした。同様に森林内に位置する調査区を対象に設置年代の異なる柵間における有意差についても, 多重比較(Scheffe's F test)を用いて求めた。柵の効果や調査時期(月)の影響について, 柵内外および月を要因とした二元配置分散分析を行った。さらに, 窒素無機化特性と無機化に関連する土壌諸特性(土壌硬度, 土壌含水率, 土壌全炭素濃度, 土壌 C/N 比)の相関性を Pearson の相関係数解析により求めた。これらの統計解析は, 統計ソフト R Ver.3.5.3(R Development Core Team 2008)を用いて行った。

1-3. 結果

土壌のリター堆積量、硬度、含水率、全炭素濃度、全窒素濃度、全炭素／全窒素比(C/N)の全調査月での平均を表-2に示す。リター堆積量については、全調査区共通して、柵外と比べて柵内でより多くなる傾向がみられた。特に、A1・B1・B2の柵内では2cm以上のリター堆積があり、明確なリター層の発達がみとめられた。他方、B4の柵外の土壌表層は、植物遺骸の細片はまばらにみられるものの、リター堆積はほとんどみとめられなかった。土壌硬度については、柵内土壌では87～237 KPa、柵外土壌では182～310 KPaの範囲を示し、草原のB4を除いて、柵外土壌で有意に高かった。特に柵外において裸地が広範囲にみられるB1およびB2では、他調査区の値と比較しても有意に硬度が高くなる傾向にあった(表-2)。また、こうした防鹿柵内外の違いは、防鹿柵内外における土壌硬度の月による変化と比して大きかった(附表-1・附表-2)。加えて、1984年設置柵と2004年設置柵の柵内外の土壌硬度をそれぞれ比較すると、長期間シカの排除を行った1984年設置柵の柵内で有意に値が低くなることが明らかとなった(表-3)。土壌含水率は、概ね柵内外で大きな違いはみとめられなかったが、B4では柵外で有意に高かった。土壌の全炭素および全窒素濃度は、A1やB3では柵内で特に高く、B4では逆に低い傾向にあった。なお、両項目ともに、1984年設置柵の柵内で有意に値が高くなることが分かった(表-3)。土壌のC/N比は、調査月によっては様々な違いが見られたが、平均するとA1およびB4では柵内でやや高く、A2では逆に柵内よりも柵外で有意に高くなった。

次に、土壌中の無機態窒素濃度(培養前)および窒素無機化特性の全調査月の平均を表-4に示す。土壌NH₄⁺-N濃度は、柵内外で有意な違いはほとんどみられず、B3のみ柵内で

有意に高かった。土壌 NO_3^- -N 濃度も防鹿柵内外で有意な違いがほとんどみられなかったが、B4 においてのみ柵外で有意に高かった。 NO_3^- -N が B4 の柵外で有意に高くなる傾向は、調査月ごとに見ても一貫していた(附表-1)。また、多くの調査区で窒素無機化における硝化の割合が高くなっており、この傾向は各調査月の結果においても同様だった(図-3)。二元配置分散分析の結果、A1 と B4 では柵内外で有意な差がみとめられ、全ての調査区において月による有意な違いがあった(表-5)。純窒素無機化速度および純硝化速度ともに、A1 では柵内が柵外より高く、この傾向は調査月によらなかった(図-3)。B4 では、逆に純硝化速度が柵内より柵外で高い傾向にあった。また、純窒素無機化速度および純硝化速度は、土壌全炭素濃度と高い正の相関($p < 0.001$)がみとめられた(図-4)ほか、土壌含水率との間にも有意な正の相関(純窒素無機化: $r = 0.4574$, $p < 0.001$ ・純硝化速度: $r = 0.4574$, $p < 0.01$)がみとめられた。一方で、土壌硬度および土壌 C/N 比との間には、有意な相関関係はみとめられなかった。また、上記の窒素無機化特性と土壌全炭素および土壌含水率の相関関係において、処理間(柵内と柵外)毎の差異はみられなかった。なお、森林内の調査区(A1, A2, B1, B2, B3)における諸土壌窒素特性(NH_4^+ -N・ NO_3^- -N 濃度・純窒素無機化速度・純硝化速度)については、土壌硬度の場合とは傾向が大きく異なり、防鹿柵の設置年数や処理間による有意な差はみとめられなかった(表-3)。

植物体の全炭素濃度、全窒素濃度、C/N 比を表-6 に示す。ほとんどの植物種で、これらの値について柵内外での違いはみとめられなかった(附表-3)。しかしながら、フッキソウについては、B4 においてのみ柵内に比べ柵外で全炭素濃度および全窒素濃度が有意に高く、C/N 比は有意に低くなった。特に、全炭素濃度は柵内 44.9%、柵外 49.7%と大きく変わら

なかったのに対し、全窒素濃度は柵内 2.0%に対し柵外は 4.1%と倍ほどであり、その他の調査区において採取されたフッキソウの全窒素濃度と比しても高くなる傾向にあった。

1-4. 考察

本研究結果より、エゾシカが高密度となった洞爺湖中島では、柵内に比べ柵外において土壤硬度が高いことや、リター堆積量が少ないことが明らかとなった。また、土壤中の窒素動態は、防鹿柵内外での違いは調査区によって異なる傾向を示したほか、いずれの調査区においても窒素無機化に対する硝化の割合が高かった。植物の化学性については、特に草原の柵外においてフッキソウの窒素濃度が高かった。これらのことから、洞爺湖中島においてエゾシカが導入された 1956 年以後、50 年以上にも渡る長期スケールでシカの環境攪乱の影響を受け続けたことによって、土壤の物理性や化学性に様々な影響が及んでいると考えられた。

1-4-1. エゾシカが土壤の物理性に与える影響

土壤硬度は、B4 を除く全調査区において、柵内よりもシカのいる柵外で高かった(表-2・付表-1)。また、20 年以上に渡ってシカの侵入を制限した 1984 年設置柵である A1 および A2 は、設置した年数の浅い 2003 年柵よりも、柵内の土壤硬度が低くなる傾向を示した(表-3)。先行研究でも、シカをはじめとする大型有蹄類は、採餌活動に伴う土壤の踏み固めを通して土壤密度や間隙率などの土壤物理性の改変をもたらすことが知られている(Flenniken *et al.* 2001 ; Binkley *et al.* 2003 ; Kauffman *et al.* 2004 ; 柳ら 2008)。また、

過去に有蹄類による土壌の踏み固めを経験した地域に対して長期間に渡って有蹄類の出入りを制限した場合、土壌密度が低下した報告(Gass and Binkley 2011 ; Kardol *et al.* 2014 ; Kolstad *et al.* 2018)もある。これらのことから洞爺湖中島においても、シカによると見られる土壌への踏み固めの影響が多くの地域で顕在化している一方、シカの侵入を制限した防鹿柵内では、シカを排除した年数と共に踏み固めの影響が徐々に軽減していることが考えられる。Duncan and Holdaway (1989)は、有蹄類の四肢が他の動物と比して、地面との接地面積が小さくなること指摘し、それらが土壌物理性に対して大きな影響を及ぼすことを報告している。また、有蹄類の蹄の構造が土壌表層への剪断効果を生じさせる可能性も指摘されている(Ssemakula 1983)。土壌硬度が増加することで、植物は根圏の伸長阻害などの様々な生育阻害を受ける(Taylor and Brar 1991 ; Lipiec *et al.* 2003)ほか、土壌硬度が上昇した地域では樹木実生の定着率や成長量が減少する報告もある(Bassett *et al.* 2005 ; Kyle *et al.* 2007 ; Kardol *et al.* 2014)。中島島内において、A1 や B1, B2 といった柵外で特に土壌硬度が高くなる地域(表-2)では、裸地が多く確認することが出来るが、これもエゾシカの踏み固めによって土壌や植生に間接的に影響を及ぼした結果である可能性も考えられる。

こうした傾向とは反対に、草地に位置する B4 では、柵外よりも柵内で有意差はみられないが土壌硬度が高くなった。上述の通り、B4 の柵外は、上層木が存在しないことや裸地上に蘚苔類が広範に生育することなど、同調査区の柵内や森林内に位置する他調査区と比しても大きく異なる植生環境であった(表-1・図 2)。土壌の炭素濃度も B4 のみ柵外で有意に高いことから(表-2)、ここでは鉱質土壌への有機物の混入が他の調査区と比して大き

いことが示唆される。このことから、B4では、土壤表層に生育する蘚苔類などが鈹質土壤に混入したことによってシカによる踏み固めによる影響が他地域と比して抑えられたことも予想されるが、本研究結果からはその論拠に乏しい。そのため、B4の土壤硬度の特異性に関しては、今後さらなる研究により明らかにする必要がある。

土壤表層のリター堆積は、シカのいる柵外で少なく、柵内で発達する傾向がみとめられた(表-2)。この傾向は、有蹄類の土壤攪乱を受けた地域から有蹄類を長期間排除したことで有機質土層の明瞭な発達がみとめられた報告(Ellis and Leroux 2017)とも一致する。また、シカによる土壤の物理的な攪乱に加えて、柵内外の植生状況の差異も関係しているかもしれない。調査区の多くでは、柵外では下層植生の被覆自体が減少し裸地化が進行しているのに対し、柵内ではシカの嗜好性植物であるハイイヌガヤやシダ類などの下層植生が広く高密度に繁茂していた。そのため、柵内では植生からのリターの供給量自体が柵外に比べ高かったと考えられる。さらに、Miyaki and Kaji (2004)によると、中島島内においてはシカの高密度化に伴う慢性的な餌資源不足のため、シカのリター食が通年的に行われている可能性が報告されている。有蹄類にとって餌が不足する冬季は、特に落葉樹林下におけるリターが重要な食糧となり得ることが知られている(Crawford 1982)。このように、土壤のリター堆積には、シカによる土壤攪乱、植食、リター食などが複合的に影響したものと考えられる。森林生態系の林床に堆積するリターは、土壤表層を被覆することで降雨による土壤侵食や間隙構造の破壊を防止する役割を持つことが知られている(三原 1951; 恩田・山本 1998; Miura *et al.* 2003; 五味 2006)。そのため、エゾシカによる土壤のリター堆積減少効果は、さらに土壤の流出や植物根の発達阻害などにも影響するかもしれない。

以上のことから、エゾシカが高密度状態で維持された中島島内においても、多くの先行研究(Habeck 1960 ; Duncan and Holdaway 1989 ; Frank and Groffman 1998 ; Holt *et al.* 1996 ; Binkley *et al.* 2003 ; Kauffman *et al.* 2004 ; Gass and Binkley *et al.* 2011)と同様に、シカによる土の踏み固めや採餌という行動を通して土壌硬度が顕著に増加し、土壌物理性が直接的に改変された可能性が考えられた。

1-4-2. エゾシカが土壌および植物の化学性に与える影響

土壌の無機態窒素現存量は、多くの調査区で柵内外の有意差がみとめられなかったが、草地の B4 柵外においてのみ NO_3^- -N 濃度が柵内よりも有意に高くなる傾向を示した(表-4・付表-1)。また、純硝化速度の値についても有意に柵外で高くなり、これらの傾向は通年的に変わることが無かった(表-4・付表-1)。シカなどの大型草食哺乳類による、排泄物や採餌の際に生じる植物残渣などの有機物が土壌に添加されると、土壌微生物の活性が促進され、土壌中の無機態窒素や無機態リンの濃度が特異的に上昇することが知られる(Ruess and McNaughton 1987 ; Molvar *et al.* 1993 ; Bardgett *et al.* 1998 ; Van der Wal *et al.* 2004)。また、いくつかの草地生態系において、草食動物の食害を受けた植物の資源再分配を通して土壌微生物活性が刺激され、窒素循環速度が高まった事例が報告されている(Frank 1998 ; McNaughton *et al.* 1988 ; Holland and Detling 1990)。本研究における B4 はシカが多く出没するポイントでもあり、地上部には多くの糞塊を確認することができた。これらのことから、シカの利用性が高い草地では、シカのこうした影響によって窒素循環速度が早まっている可能性が考えられた。

森林に位置する 5 つの調査区の内、A1 や B3 の柵内では、土壌中の全炭素濃度、 $\text{NH}_4^{+}\text{-N}$ 、純窒素無機化速度、純硝化速度がほぼ通年的に柵外に比べ有意に高かった(表-2・表-4・付表-1・図 3)。また、土壌の全炭素濃度は純窒素無機化速度と正の相関を示した(図 4)。同様に森林内にて防鹿柵を用いて長期間シカを排除したことで、防鹿柵内の土壌有機物量およびアンモニア態窒素が増加した事例(Stephan *et al.* 2017)も報告されていることから、A1 や B3 では柵内における有機物層が発達したことによって微生物活性が増加したものと考えられた。

このように、これらの調査区では、柵内外での窒素無機化特性の傾向が異なっていた。また、その他の調査区においては、柵内外間での無機態窒素現存量や窒素無機化特性の月ごとの変動が大きく(表-4・付表-1・図 3)、一定の傾向はみられなかった。加えて、防鹿柵設置年数および柵内外による無機態窒素現存量や窒素無機化特性の違いもみられなかった。地上部生産性の低い森林生態系では、シカの高密度化によって地上部生産量やリター量が草地生態系と比して少なくなる場合があり(Ritchie *et al.* 1998)、それに起因して生態系内の窒素循環速度が低減する可能性が指摘されている(Côté *et al.* 2004)。実際に、国内外問わずシカの高密度化が森林生態系内の窒素循環を低下させているという報告もある(Pastor *et al.* 1993 ; Ritchie *et al.* 1998 ; 古澤 2015)。草食動物による環境攪乱が、土壌の窒素無機化に対してどのように影響を及ぼすのかについては、その生態系間における気候条件、植物種構成、純一次生産、土壌の栄養レベル(McNaughton *et al.* 1988 ; Wardle *et al.* 2001 ; Bradgett and Wardle 2003 ; Côté *et al.* 2004 ; Olsen *et al.* 2011)や攪乱強度(Shariff *et al.* 1994)の違いによって大きく変動することが指摘されているほか、Bradgett

and Wardle (2003)は、局所的な変動を伴う土壌の空間構造(Schlesinger *et al.* 1996)自体が草食動物による土壌への影響度合いを変動させる可能性について言及している。島嶼の様な閉鎖的生態系においてシカが高密度状態で長期間維持された場合、環境収容力を超えるシカの採食圧に起因する土壌化学性の変動が予想される。しかしながら、洞爺湖中島の森林に位置する調査区の土壌無機態窒素現存量や窒素無機化特性は、防鹿柵内において有意に増加する場合もあれば、柵内外間における違いがほとんどみられない場合もあり、シカの高密度化が必ずしも土壌化学性に一方向的な影響を及ぼしているとは考えられないものであった。このような地域毎の土壌化学性の違いは、元々の植生や土壌環境、それに微気象の違いなど、様々なことが影響していると考えられるが、本研究ではそれらについては十分に検討できなかった。今後、洞爺湖中島におけるシカの高密度化による生態系地下部への影響を正確に把握していくためには、それらの事項についても調査していくことが課題となるだろう。

防鹿柵の設置年数による土壌化学性の変化については、本研究結果からは土壌物理性とは異なり変化が現れにくいことが予想された。土壌の窒素貯留量は、短いスケールでの草食動物の排除では影響が現れにくいとする報告もある (Stark *et al.* 2010 ; Wardle *et al.* 2001 ; Köster *et al.* 2015)。そのため、今後も引き続き調査を行うことで、防鹿柵の設置年数によりどのような違いが生じ得るのか、経過を注視する必要があると考えられる。

土壌中に存在する無機態窒素の形態については、多くの調査区で柵内外に関わらずアンモニア態と硝酸態の存在量が同程度であった。また、窒素無機化速度については、室内培養後の無機態窒素の形態がほぼ全て硝酸態であり、硝化率が高くなる傾向にあった。(図-

3)。本研究における窒素無機化特性の値は、純窒素無機化速度 0.75~6.39 mg/kg/day, 純硝化速度 0.76~6.24 mg/kg/day の範囲にあったが、これらの値は日本の他の表層土壌について測定した平井ら(2006)(純窒素無機化速度:0.90~8.05 mg/kg/day)や Urakawa *et al.* (2015)(純窒素無機化速度:0.40~5.88 mg/kg/day, 純硝化速度:0.24~5.85 mg/kg/day, ただし結果より 25°C培養時の値を推定)の値と比べ、同等か、やや高かった。このことから、洞爺湖中島においては、エゾシカの導入後それらが高密度化したことによって全域的に土壌の窒素無機化特性が高まり、防鹿柵によってシカを排除してもなお依然としてその高密度化に伴う影響が緩和されていない可能性も考えられた。これらのことについては、洞爺湖中島内のみの結果では未だ論拠に乏しく、今後はシカの高密度化の影響を受けていない周辺地域との比較や島内における長期的な土壌の窒素無機化特性の把握を行う必要性が考えられる。

ただし、本研究の定温培養により測定した純窒素無機化速度および純硝化速度の値は、あくまで土壌の無機化ポテンシャルを測定しているものであり、実際の現地環境下におけるこれらの速度とは異なる可能性があることに留意されたい。

土壌中の全炭素濃度は、A1 では柵外で有意に低く、逆に B4 では有意に高かった(表-2)。これには、物理性の項においても述べたように、土壌への有機物の混入の度合いが影響していると考えられる。上述の通り、本調査地における純窒素無機化速度や純硝化速度は、土壌炭素濃度および土壌含水率と有意な正の相関を示した(図-4)。土壌炭素濃度や土壌含水率は、土壌中の有機物量によって変化する(Hudson 1994)ことから、中島島内における窒素無機化速度の大小は、土壌有機物の含量に大きく影響を受けていることが示唆され

る。そのため、シカがリター堆積や鈹質土壌への土壌有機物の混入に与える影響は、土壌中の窒素無機化特性へも影響している可能性が考えられる。

植物体窒素濃度は、木本種および草本種関係なくほとんどの種で柵内外の有意差はみとめられなかったが、フッキソウについては B4 の柵外において全窒素濃度が有意に高く、C/N 比が有意に低くなることが分かった(表-6)。Ritchie *et al.* (1998)は、有蹄類の植生攪乱や排泄物の堆積を通じて土壌の窒素無機化が促進されたことで、植物体の窒素濃度が上昇する過程を報告している。本研究においても、B4 の柵外において低木種であるフッキソウの窒素濃度が高くなったのは(表-6)、柵外の土壌 NO_3^- -N 濃度や純硝化速度が高かったためであると考えられ、高密度化したシカによる土壌への影響に間接的に起因するものと考えられる。一方で、多くの調査区の柵内外で葉の窒素濃度の差が見られなかったのは、土壌の窒素無機化特性が柵内外で大きく変わらなかったことと関係する可能性がある。また、フッキソウ中の窒素濃度のみに変化が現れた理由としては、本種が他の調査対象種とは異なり、下層の常緑多年性植物であるため、土壌中の窒素濃度が高い影響を積年的に受けやすかったことが一因かもしれない。

以上のことから、エゾシカの高密度下における中島の土壌化学特性は、地域毎の植生タイプやシカの利用性の違いによって変化し得ることが明らかとなった。一方で、いくつかの調査区においては柵内外における無機態窒素現存量や窒素無機化特性の差異がみとめられず、土壌硬度などに大きな差が見られた土壌の物理性の傾向とは異なっていた。そのため、土壌の化学性は物理性に比べ、長期間に渡るシカ排除の効果が現れにくい可能性が示唆された。

1-4-3. 結論

以上のことから、エゾシカが高密度化した洞爺湖中島島内では、シカが土壤の物理性や化学性に様々な影響を及ぼしていることが考えられた。特に、土壤の物理性にはシカの踏み固めによる土壤硬度の上昇が調査区にかかわらず広く見られた。また、シカを長期間排除した柵内においては土壤硬度が低くなる傾向にあり、徐々にシカの踏圧効果が低減している可能性が示唆された。一方で、土壤の化学性については、シカの往来が多い草地の柵外に限り、土壤の純硝化速度および硝酸態窒素濃度が高くなる傾向がみられ、そこに自生する植物体中の窒素濃度についても高くなることが明らかとなった。こうした様々な土壤環境の特性は、本調査地が島嶼という閉鎖的生態系においてシカが高密度で存在していたことが一因であると考えられる。有蹄類は季節に応じて、大規模な生息地の移動を行う場合があり、Singer and Schoenecker (2000)は、そのような有蹄類の生息地間の移動に伴う窒素栄養素の時間的・空間的移動の可能性を指摘している。本研究結果より、島嶼である洞爺湖中島においてもシカの高密度化が土壤物理性や化学性の変化を通して、生態系に大きな影響を与えている可能性が示唆された。

第2章 エゾシカの減少に伴う洞爺湖中島土壌の変遷

2-1.はじめに

エゾシカ高密度状況下における 2009 年時の洞爺湖中島では、防鹿柵外における顕著な土壌硬度の増加やリター量の減少に加えて、シカの利用性の高い地域においては土壌中の NO_3^- -N 濃度および窒素無機化特性の上昇がみとめられた。また、土壌物理性に関しては、シカを長期間排除した防鹿柵内にて土壌硬度が低くなる傾向が明らかとなり、シカの侵入を制限した年数と共に踏圧効果が低減している可能性が示唆された。以上のことから第 1 章では、閉鎖的生態系である洞爺湖中島においても、先行研究と同様に、シカが高密度化したことに加えて長期間その個体群密度が維持されたことで、生態系地上部のみならず、地下部においても影響が顕在化してきている可能性を言及してきた。

洞爺湖中島では、その後 2011 年度から 2013 年度にかけて環境研究総合推進費(D-1103「支笏洞爺国立公園をモデルとした生態系保全のためのニホンジカ捕獲技術の開発」)により、大規模な個体数密度調整捕獲が行われた(吉田 2013)。捕獲作業を通して、一時は推定 277 頭(52.8 頭/km²)と考えられていたシカ個体数の 78.7%に相当する 218 頭が捕獲され、事業終了時点での推定個体数は 56 頭(10.8 頭/km²)にまで減少し(図 5)、その後の島内のシカ個体数は低い状態で推移している(伊吾田 私信)。

草食動物の放牧影響が生態系において正の効果あるいは、負の効果をもたらすのかについては、その草食動物の個体数や攪乱強度によって大きく変動することが指摘されている(Shariff *et al.* 1994)。このことから、洞爺湖中島内においてもシカ個体数密度の減少に伴

う、放牧影響の緩和およびそれに伴う生態系の回復が予想されるが、生態系地下部における経年的なモニタリング調査は2009年時を最後に実施されていない。

そこで第2章では、洞爺湖中島においてエゾシカが生態系地下部に与える長期的影響を解明することを目的として、島内に存在する植生防護柵を用い、柵内外で土壌の物理的特性(土壌含水率・土壌体積、リター量、土壌硬度)・化学的特性(全炭素・全窒素、純窒素無機化速度および純硝化速度)に関する調査・分析等を行い、エゾシカの高密度時との現状を比較した。

2-2. 方法

2-2-1. 調査地および調査の概要

調査は、2009年時に引き続き北海道洞爺湖の大島を対象地とした。調査は、2018年～2019年の8月および10月に行った。

先述の通り洞爺湖中島内においては、2011年度から2013年度にかけて行われたシカの個体数密度調整により、大幅に個体数が減少したが、その後、緩やかな増加傾向を見せ、2018年度の調査時には約135(25.7頭/km²)までに回復したとされている(伊吾田 私信)。なお、De Calesta and Stout (1997)の密度区分において当該個体数密度は、低・中密度状態に該当(梶 2006)し、2009年調査時の高密度状態(約250頭・約47.6頭/km²)と比してもシカ個体数は大きく低減したといえる。

調査対象区についても島内に設置された1984年設置の防鹿柵2つ(A1, A2)と2004年設置の防鹿柵4つ(B1, B2, B3, B4)を2009年度の調査に継続する形で用いることとし

た(図-1)。これらの防鹿柵内の区域を防鹿柵に囲われた柵内のプロットとし、各防鹿柵の外に柵と同じ大きさのプロット(柵外のプロット)を設けた。各防鹿柵周辺の諸環境についての詳細は表-1を参照としたい。以上の6つの調査区において、土壌およびリター試料を採取し、採取後に、含水率、全炭素濃度および全窒素濃度、無機態窒素濃度、純窒素無機化速度、純硝化速度の測定を行った。なお、現地調査としては土壌硬度、土性、土色、層位記載を行った。以上の試料採取および現地調査、各種化学分析などの方法については、以下の項で順に示す。

2-2-2. 試料採取

調査対象とした防鹿柵の内外それぞれにおいて、土壌および植物の試料採取を行った。土壌試料は2018年8月および10月に採取を行った。土壌は有珠山由来の火山放出物未熟土で、各防鹿柵の内外のプロットそれぞれにおいて、ランダムに設定した5地点から採取した。試料採取は、各地点においてリター層を除き、鈹質土壌層の深さ0~5cmのA層土壌を採取した。採取した土壌試料は、目開き2mmの篩に通し、試料中に含まれる粗大有機物や小礫などを取り除いた後、一部を無機態窒素濃度の測定および土壌培養試験用に供試し、残りを定温乾燥器(DO-600FA, AS ONE)にて60℃の条件下で100時間以上乾燥させた。

植物試料は、2019年8月および10月に採取を行った。採取対象種は、シカの不嗜好性植物で中島内に多く生育し、かつ2009年度のエゾシカ高密度時にシカの利用性の高い地域において特異的な植物体窒素濃度の上昇がみとめられたフッキソウとした。試料は各防

鹿柵内外でそれぞれ3個体ずつとなるように採取を行った。採取後の植物試料は、定温乾燥器にて60℃の条件下で100時間以上乾燥させた。

2-2-3. 土壌試料の分析

2-2-3-1. 土壌層位記載・土色・土性

各防鹿柵内外で土壌試料を採取する際に作成した土壌断面の内、3ヶ所をランダムに選び、土壌断面からA・AB・B層のそれぞれの土層厚を記載、同時に土色および土性の把握を行った。なお、これらの作業は8月の調査のみ行った。

2-2-3-2. リター堆積厚および乾燥重量

リターの堆積厚の測定および乾燥重量の測定は、2018年度および2019年度において全ての調査対象地で行った。リター堆積厚の評価は、土壌試料採取時に掘った断面を観察し、鉱質土層の直上に堆積しているリターの厚さを折れ尺を用いて測定し、それらを4段階(ーリター堆積無し,+:リター堆積0~1cm,++:リター堆積1~2cm,+++:リター堆積2cm以上)に分けて評価することで得た。その後、各調査区の防鹿柵内外において1ヶ所ずつ、土壌最表層部に30cm四方の方形区をランダムに設置し方形区内に存在するA0層(リター)を全て採取した。採取したリター試料は、定温乾燥器にて60℃の条件下で100時間以上乾燥させた後、4つのクラスに分別し(1.木本葉リター・2.木本枝リター・3.草本リター・4.判別不能リター<1mm)それぞれの乾燥重量を測定した。また、求めた総乾燥重量から単位面積あたりに存在するリター乾燥重量へと換算した。

2-2-3-3. 土壌含水率・土壌密度

各防鹿柵内外で土壌試料を採取する際に作成した土壌断面に対して、AB 層土壌をステンレス試料円筒 100mL(DIK-1801/大起理化工業株式会社製)を用いて土壌密度計測用試料を採取した。その後、土壌密度計測用試料については、定温乾燥器にて 60°C の条件下で 100 時間以上乾燥させた後、重量の測定を行い、乾燥前後の試料重量の差を元に土壌含水率を算出した。それと並行して、乾燥後の試料重量から 1cm³あたりの試料重量を求め、その値を土壌密度とした。

2-2-3-4. 土壌硬度の測定

土壌硬度は、全ての調査対象地において、土壌試料採取時に同時に測定を行った。土壌硬度の計測は、土壌試料採取時に掘った断面に対して、プッシュコーン(DIK-5553, 大起理化工業社製)を垂直となるように貫入して行った。貫入試験は、リター層を除いた鉱質土壌層の深さ 0~5 cm を対象とし、おおよそ 2.5cm 深の箇所での測定された。測定値は、それぞれの断面の 3 壁面で計測した値の平均を各地点の値とし、各防鹿柵内外それぞれで 5 地点(5 反復)ずつ計測した。

2-2-3-5. 土壌全炭素濃度および全窒素濃度の測定

土壌の全炭素濃度および全窒素濃度は、乾燥土壌試料を粉末化した後、NC アナライザー(NC-22F, 住化分析センター社製)を用いて、乾式燃焼により測定した。また、求めた全

炭素濃度および全窒素濃度の比から C/N 比を算出した。

2-2-3-6. 無機態窒素濃度, 純窒素無機化速度, 純硝化速度の測定

培養は, 100 mL のポリ瓶に新鮮土壌を 10 g 入れ, 空気穴を開けたパラフィルムで蓋をし, これを 25°C で 28 日間静置して行った。そして, 培養前後の土壌を用いて無機態窒素の抽出を行った。抽出は, 100 mL のポリ瓶に土壌試料 2 g と 40 mL の 2 M KCl を加え, 200 rpm で 60 分間振盪し, 濾紙(No.5B, Advantec)により濾過して抽出液を得た。その後, 抽出液中のアンモニア態窒素($\text{NH}_4^+\text{-N}$)および硝酸態窒素($\text{NO}_3^-\text{-N}$)濃度をオートアナライザー(Auto AnalyzerⅢ型, BLTEC 社製)により測定した。土壌の無機態窒素濃度は, 培養前の土壌の値を用いた。純窒素無機化速度については, $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 濃度と $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 濃度の合計について, 培養前後の差分を求め, その値を培養日数で除することで求めた。純硝化速度についても同様に, 培養前後の $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 濃度の培養前後の差分を求め, その値を培養日数で除することで求めた。

2-2-4. 植物試料の分析

2-2-4-1. 植物体全炭素濃度および全窒素濃度, 植物体 C/N 比

土壌と同様に, 乾燥させた植物葉を粉末化し, これを植物体試料として NC アナライザーを用いて全炭素および全窒素濃度を測定した。また, 求めた全炭素濃度および全窒素濃度の比から C/N 比を算出した。

2-2-5. 統計解析

上記の分析項目(土壌硬度, 土壌含水率, 土壌全炭素濃度, 土壌全窒素濃度, 土壌 C/N 比, $\text{NH}_4^+\text{-N}$, $\text{NO}_3^-\text{-N}$, 純窒素無機化速度, 純硝化速度, 植物体全炭素濃度, 植物体全窒素濃度, 植物体 C/N 比)について, 各防鹿柵における柵内外での有意差の検定には Student's t-test を用いた。また, 各防鹿柵の柵内外全ての水準間における有意差については, 多重比較(Scheffe's F test)を用いて求めることとした。同様に森林内に位置する調査区を対象に設置年代の異なる柵間における有意差についても, 多重比較(Scheffe's F test)を用いて求めた。柵の効果や調査時期(月)の影響について, 柵内外および月を要因とした二元配置分散分析を行った。さらに, 窒素無機化特性と無機化に関連する土壌諸特性(土壌硬度, 土壌含水率, 土壌全炭素濃度, 土壌 C/N 比)の相関性を Pearson の相関係数解析により求めた。これらの統計解析は, 統計ソフト R Ver.3.5.3(R Development Core Team 2008)を用いて行った。

2-3. 結果

付図 1 に各調査区における層位判別結果を示す。中島の土層は, 表層 0cm から地下 15cm 以内に A 層・AB 層・B 層の 3 層が分布しており, これらの形態は全ての調査区に共通していた。また, A 層は全ての調査区に共通して, 柵外よりも柵内でより厚く発達する傾向にあった。

次に, 各調査区における土色, 土性, リター堆積量, 土壌 pH, 土壌含水率, 土壌体積を表-7 に示す。土色については, 表層の A 層は黒～黒褐色を呈し, B 層は黒褐色や暗灰黄

色、またはオリーブ黒を呈する傾向を示し、表層土では深層土よりも黒色味を帯びることが明らかとなった。土性については、多くの調査区に共通して埴壤土(CL)あるいは砂質埴壤土(CL)であった。また、草原に位置する B4 柵外においてはシルト質を多く含む土壌(SiL)であった。

リター堆積量については、依然として防鹿柵外よりも柵内でより多くの堆積がみられる傾向にあったものの、2009 年時の結果と比較するとほぼ全域的に堆積量が増加していた。一方で、B4 柵外の土壌表層では、シカ密度の低下後においてもリター堆積はみとめられなかった。土壌含水率は月毎に異なる傾向を示し、8 月では A1, A2, A3, B3 が柵外で低く B1, B2, B4 が柵外で高い結果となったが A1, A2, B2, B4 では 10 月に結果が逆転した。土壌体積の柵内外の傾向は A1, B2 の 10 月を除いたすべてのプロットで土壌水分率と逆の傾向を示した。各調査区におけるリター乾燥重量の推移を図 6 に示す。表層リター乾燥重量は、調査月や調査年度に関わらず草原に位置する調査区よりも森林に位置する調査区で、防鹿柵外よりも柵内で多くなる傾向を示した。また、10 月においては、各調査区の柵外リター量が増加する傾向にあった。また、各調査区の表層に堆積するリターの種別をみると、リターの堆積がほとんどみとめられない草原の柵外土壌を除くと、全ての調査地域で共通して木本由来の葉リターが全乾燥重量の 45.5~92.7%を占め、次いで木本枝リターが多くなっていた(付図 2)。

土壌の硬度、全炭素濃度、全窒素濃度、全炭素/全窒素比(C/N)の全調査月での平均を表 8 に示す。土壌硬度については、柵内土壌では 73~124 kPa、柵外土壌では 122~395kPa の範囲となり、全ての調査区において柵外が柵内よりも有意に値が高くなることが分かっ

た。2009年時と比較すると、A1およびB4の柵外を除く全ての地域で、硬度が減少していた。また1984年設置柵および2004年設置柵の違いについては、両年度の柵内共に柵外よりも有意に値が低くなったが、1984年柵内と2004年柵内間には有意差はみとめられなかった(表-10)。土壌全炭素および全窒素は、それぞれ柵内で4.3~11.3%・0.4~0.9%、柵外で3.3~10.4%・0.3~1.0%の範囲を示し、多くの調査区で柵内の値が柵外よりも高くなった。特に草原に位置するB4の柵内外は、他の調査区と比して両項目の値が有意に低くなった。2009年時と比較すると、調査区毎に異なるものの土壌全炭素濃度は減少しており、土壌全窒素濃度は増加している傾向にあった。土壌C/N比に関しては、柵の内外間での違いはみとめられなかったものの、全地域共通して2009年時よりも値が減少していた。

次に、各調査区における土壌中の無機態窒素濃度(培養前)および窒素無機化特性の平均を表-9に示す。土壌 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 濃度は、A2を除く全ての調査区において柵の内外での有意な差はみられなかった。2009年時と比較すると、防鹿柵の内外に関係なく全域的に増加していた。土壌 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 濃度は、調査区により柵内外の大小は異なるものの、A1では柵内でA2では柵外でそれぞれ有意に値が高くなった。また、2009年時と比較しても調査区によって異なる傾向を示し、A2・B2・B3地域のように増加する地域もあれば、A1やB4のように減少する地域もあった。純窒素無機化速度と純硝化速度についても、調査区によって柵内外の大小関係の傾向が異なったが、ほとんどの地域で2009年時よりも値が減少していた。

2-4. 考察

本研究の結果、洞爺湖中島ではエゾシカの個体数密度が大きく低減したことに伴って、島内全域的にリター堆積量の増加や土壌硬度の増加がみとめられた。また、2009年時において、特異的に土壌中の硝酸態窒素現存量や窒素無機化速度が高かった草原地域では、シカ密度の低下と共に大きく減少することが明らかとなった。このように、洞爺湖中島においては、シカの個体数密度の推移に応じて生態系地下部の土壌物理性および化学性に変化が生じていると考えられた。以下に、シカ個体数密度の推移に伴う長期的変化に着目して、中島における土壌環境の現状について、物理特性と化学性とに分けてその詳細を述べる。

2-4-1. 2018年調査時の土壌物理特性の現状とシカ個体数の推移に伴う長期的変化

本研究結果より、洞爺湖中島では、高密度状態だったエゾシカの個体数が大幅に減少し、それらが長期間維持されたことで、特に島内全域的にリター堆積量と土壌硬度が大きく変化していることが考えられた。他方で、草原地域では2009年時と同様にリター堆積はほとんどみとめられなかった。

まずリター堆積については、島内のシカ個体数密度の増減に伴って変化する傾向がみとめられた。具体的には、シカ個体数が高密度状態だった2009年時には土壌表層のリター堆積量は少なかったが、シカ個体数密度が低くなった2018年にはリター堆積量が増加していた。しかし、草原地域のようなリター供給のポテンシャルが少ない一部地域においては、シカ密度が低下してもなお、リター堆積量が増加することはなかった。2018年および2019年時における土壌表層のリター堆積厚は、2009年時と比して柵内外共に多くの地域で増加していたものの、シカのいる柵外よりも柵内で発達するという傾向は維

持っていた(表 7)。また、中島島内におけるリター乾燥重量は、土壌表層のリター堆積厚が高い地域で多くなり(図 6・付図 2)、草原よりも森林で、柵外よりも柵内でそれぞれ多かった。防鹿柵内においてリター堆積厚や乾燥重量が多くなるという傾向は、有蹄類の排除によって有機質土層が発達したという先行研究(Suzuki and Ito 2014 ; Ellis and Leroux 2017)においても同様の結果が示されている。また、Suzuki and Ito (2014)では、有蹄類排除区における有機物層の発達と植物被度および植生高の増加がほぼ同調していることが報告されている。そのため、中島島内においてもシカ密度の低下に伴う植生回復によって、防鹿柵外にてリター堆積が発達したことが考えられる。一方で草原に位置する B4 柵外土壌では、2009 年時と同様にシカ個体数密度が低下してもなお、リターの堆積はほとんどみとめられなかった。これには、草原では木本葉リターが少ないことが関係しているかもしれない。リター堆積が発達していた森林の調査区では、リター構成の大半が共通して木本葉由来のリターに依存していた(付図 2)。草原では上層木からのリター供給量がほとんどなく、土壌へのリター供給が元々乏しい。そのため、草原植生下などでは、今後シカ個体数密度がさらに低下したとしてもリター層の発達が顕現しにくい可能性がある。また、上述の防鹿柵内外におけるリター堆積量の違いには、シカによるリターの採食も影響しているかもしれない。実際に Takahashi and Kaji (2001)では、中島島内のエゾシカが慢性的な餌資源の不足により通年的にリターを採食(全食物に対して 31.7~49.1%に相当)していることを報告している。しかしながら、シカ個体数低下後のシカのリター消費量定量的な把握は行われておらず、その影響の程度は不明である。そのため、密度減少後のシカによる採食のリター堆積への影響を正確に把握するに

は、シカのリター食についても改めて調べる必要性があると考えられた。

土壌硬度については、リター堆積量と同様に、シカの個体数密度の増減に応じて値が推移する傾向がみとめられ、高密度だったシカ個体数が減少することで、広域的に土壌硬度が低下していた。これは、シカの個体数密度が減少した後の2018年時の土壌硬度がほぼ全ての調査区の柵内外において2009年時のものよりも有意に低下していることから分かる(表-8)。この低下は、シカの排除・非排除に関係なくほぼ全域的に生じていることから、シカ個体数密度の減少によって土壌の踏み付け効果が緩和されている可能性が考えられる。通常、有蹄類の排除によって土壌物理性の変化が確認できるようになるまでには、長い年月が必要とされており、家畜の放牧していた草原地における事例では、7～18年(Orr 1960 ; Kauffman *et al.* 2004)や25年以上(Steffens *et al.* 2008 ; Zhou *et al.* 2010)と研究対象地によって大きな開きがある。このことから、島内のシカを完全に排除していないにも関わらず、洞爺湖中島における土壌硬度の回復に要する期間は他の草原生態系と比較しても、早いか、同程度であり、今後島内のシカ個体数がさらに低減すると、その期間はさらに早まる可能性が考えられた。また、上述の広域的な土壌硬度の低下は、先述のリター堆積の増加やそれによる土壌表面の物理的な保護、下層植生の回復に伴う土壌中の植物根の増加(Zhou *et al.* 2010)などにも起因するかもしれない。

また、防鹿柵によるシカの除去によって、土壌硬度は効果的に低くなった。これは、特に2018年時における土壌硬度が2009年時の結果と同様に全ての調査地域で柵内よりも柵外で高かった(表-8・付表-4)ことが象徴的に示している。シカの侵入を制限した柵内よりも柵外で土壌硬度が高くなるという傾向は、シカの土壌の踏み固めや掘り返しとい

った物理的攪乱(Flenniken *et al.* 2001 ; Binkley *et al.* 2003 ; Kauffman *et al.* 2004 ; 柳ら 2008)によるとされるが、密度減少後も柵外ではシカの影響が依然としてあるためにこのような差が見られるものと考えられる。また、A1 および B4 の柵外においては、逆に 2009 年時よりも土壌硬度が上昇していた(表-10)。このことは、A1 および B4 柵外のリター堆積量が他地域と比しても少ないこと(表 7)に加え、植生が回復傾向にある中島島内において、同地域は依然として裸地が広がっていることが大きく影響している可能性が考えられ、そのような土壌表層における有機物層の発達が不十分だったことでシカの踏み付けの影響を強く受けていたのかもしれない。

また、各防鹿柵内土壌における土壌硬度の経年変化に着目すると、シカの完全排除によって土壌物理性がシカの過密化の影響を受ける以前の状態にまで回復している可能性も考えられた。2009 年時の調査結果より、1984 年柵内と 2004 年柵内間の土壌硬度を比較すると、2004 年柵内において有意に値が高くなることがわかったが(表 3)、2018 年時の調査結果では、それらの柵内間での有意な差はみられなくなっていた(表 10)。このことから、2004 年に設置した防鹿柵内の土壌は、約 14 年間の長期間に渡ってシカの侵入を排除することで、1984 年に設置した防鹿柵内の土壌とほぼ同程度にまで土壌硬度が回復したことが考えられた。

以上のことから、シカ個体数の高密度時において、柵外土壌におけるリター減少や顕著な硬度増加がみとめられていた中島島内では、シカ密度が低下しそれらが長期間維持されたことによって、広域的なりター堆積量の増加、踏み付け効果の緩和による土壌硬度の低減が生じていることが考えられた。また、設置年数の異なる防鹿柵間における土壌硬度の

結果もこれを支持していた。一方で、一部地域では、シカによる土壤物理性へのさらなる影響が確認され、密度低下によってシカの土壤物理性への影響が必ずしも緩和されるわけではないと考えられた。

2-4-2. 2018 年調査時の土壤化学特性の現状とシカ個体数の推移に伴う長期的変化

シカ密度の低下に伴う中島島内の土壤化学特性の長期的変化として、土壤有機物の分解性の変化やそれに伴う無機化特性の低下が考えられた。特に草原地域のようなシカの利用率の高い地域においては、シカ密度が低下したことによって土壤中の硝酸態窒素や純硝化速度が大きく低減する可能性が示唆された。

シカ個体数密度が低下した 2018 年時には、高密度時の 2009 年時と比して土壤中に存在する有機物の量や質が変化したことが考えられた。2018 年時においては、多くの調査区に共通して、土壤全炭素濃度は減少し、全窒素濃度は増加していた。また、C/N 比についても大きく減少していた。先行研究においては、有蹄類の攪乱強度に伴って、植物体中の化学組成が変化することや(Barrgett and Stiling 2007 ; Takagi and Miyashita 2012), それに伴うリターおよび土壤有機物の C/N 比が変化する可能性が指摘されている(Pastor *et al.* 1993 ; Brandner *et al.* 1990 ; Van Wijnen *et al.*1999)。これらのことから、洞爺湖中島島内では、シカの密度低下によって、土壤への有機物供給源であるリターの性質あるいは供給量に変化し、間接的に土壤中の炭素および窒素濃度の動態に変化が生じさせた可能性が考えられた。

シカ個体数密度が低下した後の洞爺湖中島では、シカの排除・非排除に関わらず広域的

に純窒素無機化速度および純硝化速度の低下がみられた。まず、2018年時における純窒素無機化速度および純硝化速度は、シカ高密度時の2009年と比較するといずれも全域的に減少しており(表-9)、これはシカの侵入を制限していた防鹿柵内においても同様であることが分かった。また、土壌の窒素無機化特性と炭素濃度の相関関係に着目すると、2018年時は単位炭素当たりの窒素無機化速度が2009年時よりも大きく低減していることが明らかとなった(図8)。土壌中の炭素濃度が上昇すると、微生物による無機化活性が上昇することが報告(Stephan *et al.* 2017)されていること、洞爺湖中島の窒素無機化特性は土壌中に存在する有機物量に大きく依存する可能性が示されていることから(図4)、洞爺湖中島では、先述のシカの密度低下に伴う土壌有機物の量が減少したことによって、窒素無機化特性が減少している可能性が考えられた。

一方で、2018年時調査における調査区別の窒素無機化特性と土壌全炭素の傾向をみると、B1およびB2柵内やB3柵外においては、2009年時と比して土壌全炭素が上昇しているにも関わらず純窒素無機化速度や純硝化速度は大きく低下していた。このような土壌有機物の量に必ずしも影響を受けない窒素無機化特性の動態には、リターに含まれる難分解性成分も関係している可能性が考えられた。先行研究では、植食者による攪乱を受けることで、植物体中に含まれるタンニンやフェノール化合物が増加することや(Barret and Stiling 2007; Shimazaki and Miyashita 2002; Silva *et al.* 2012)、そうした微生物分解を妨げる成分を多く含む分解性の低いリターが供給されることで、土壌中の有機物分解速度が大きく低下することが指摘されている(Singer and Schoenecker 2003)。このことから、中島においてもシカ密度の低下に伴って、土壌微生物の分解を妨げる忌避物質が植

物体中に増加し、それらがリターとして土壤に多く投入されたことで特異的に窒素無機化特性が低下していたのかもしれない。本研究においては植物体中のポリフェノールやタンニンといった忌避物質についての調査は行っていないが、今後はさらにこのような視点を交えた化学分析を行っていく必要があると考えられる。

また、B3 地域の防鹿柵内における土壤炭素濃度と窒素無機化特性の関係性に着目すると、同地域では土壤全炭素濃度が 2009 年時と比して低下しているにも関わらず、窒素無機化特性については他の調査区と比べても特に高くなる傾向を示し、その値は 2009 年時よりも増加していた(表-8・表-9)。この特異的な窒素無機化特性の動態は、同地域に多く堆積しているリターに影響を受けた可能性が考えられた。通常、土壤表層のリター層や A 層などには、易分解性有機物である DOC (溶存有機態炭素) が大量に含まれており(林・須藤 1997; 和穎 2007)、これらは微生物活動に密接な関わりを持つとされている(Sato and Seto 1999)。実際に、同地域におけるリター乾燥重量は他地域と比しても高くなる傾向(付図 2)があり、リター堆積厚も 2009 年時よりも増加していた(表-7)。以上のことから、洞爺湖中島における窒素無機化特性は、土壤中に存在する易分解性有機物の現存量によって変動する可能性があることが考えられ、それらは土壤表層のリター堆積量に大きく依存することが示唆された。今後、シカの高密度化地域における土壤の無機化特性の動態を議論する場合は、無機化に直接的に影響を及ぼす因子として、全土壤炭素濃度などの炭素の総量だけでなく、土壤に存在する炭素画分にも留意していく必要があると考えられた。

中島島内における土壤の窒素無機化特性は、先述のようなリターを介した間接的な要因に加えて、シカの排泄物や食べ残しなどの易分解性有機物の土壤への投入量が減少したこ

とで直接的に影響を受けた可能性も考えられた。2009年時にシカの利用率が高くそれらの影響を大きく受けていたことが予想された草原に位置するB4地域に着目すると、特異的にシカ密度の低下による影響が表れていることが示唆された。B4柵外の無機態窒素現存量の経年変化に着目すると、2009年時と比してアンモニア態窒素は増加しているものの、硝酸態窒素は有意に減少していた(表-9)。純硝化速度についても、2009年時には2.8 mg/kg/dayと他地域と比較しても特に高い値を示した(表-4)のに対して、2018年度においては0.04 mg/kg/dayにまで低減し、他地域と比しても有意に低くなる傾向にあった(表-9・図7)。また、B4柵外に生育するフッキソウの全炭素濃度および全窒素濃度は、2009年時と比して有意に減少しており、C/N比については有意に増加していた(表-11)。2009年時の調査結果より、シカの利用率の高い草原地域(B4)では、シカの排泄物や採餌の際に生じる植物残渣といった有機物が土壌に添加されたことで、土壌中の炭素および窒素濃度が上昇した可能性を述べたが、2018年時は島内におけるシカ個体数密度が大きく低下した状態であった。そのため、こうした土壌中の硝酸態窒素現存量や純硝化速度の減少はシカによる施肥効果が緩和されたことに伴って生じたと考えられる。本研究における草原地帯では、シカ密度の低下に付随して土壌の窒素動態が変化したことによって、フッキソウの植物体全炭素および全窒素濃度も同調して変化していったのかもしれない。

以上のことから、シカの個体数密度が低下したことによって洞爺湖中島では、リターの質や分解性の変化、それに伴う窒素無機化特性の低下が生じている可能性が考えられた。特にB4のように2009年時にシカの利用率が高かった地域においては、シカ個体数密度の低下に伴って純硝化速度や自生するフッキソウの窒素濃度の低下などの影響がみとめ

られた。また、洞爺湖中島においては、B3 柵内のように、リター中に存在する DOC などの易分解性有機物の現存量が、土壌中の無機化特性の方向性に大きく影響を与える可能性が考えられた。

総括

本研究では、閉鎖的な島嶼生態系である洞爺湖中島において、エゾシカの高密度化によってもたらされる生態系地下部への影響を解明することを目的とし、島内のシカ密度の異なる年度において土壌の物理性および化学性の経年変化をモニタリングすることとした。まず、島内のシカ個体数が高密度状態で長期間維持されたことで、生態系地上部にも顕著な影響が確認されていた 2009 年時において、島内の防鹿柵内外土壌を中心とした諸物理・化学特性の把握・影響度合いの検証を行った。その結果、シカの侵入を排除した防鹿柵内に比べて柵外土壌では、シカの踏み付けやリター採食の影響を通年的に受け続けたことで、ほとんどの調査地域に共通して土壌硬度が高く、土壌表層のリター堆積量が少なくなっていることが明らかとなった。一方で、土壌の窒素諸特性については、植生タイプや調査地域によって傾向が大きく異なっていた。なお、シカの利用性が特に高いと考えられる草原地域では、シカの排泄物や植物残渣による施肥効果を受けたことで特異的に土壌の硝酸態窒素濃度や純硝化速度が上昇している可能性が考えられた。また、同地域に自生するフッキソウについても、植物体窒素濃度が顕著に高くなる傾向にあった。以上のことから、閉鎖的環境である洞爺湖中島では、シカの移動可能範囲が限られているため、高密度なシカの影響が島内全域的に顕在化し、土壌の物理性や化学性に様々な変化が生じている可能性が考えられた。また、特にシカの利用性が高い地域においては、高密度化の影響で土壌-植物間の窒素循環速度が変化している可能性が示唆された。

次に、シカの個体数密度調整捕獲に伴って、島内におけるシカ個体数密度が大きく低減した 2018 年時の中島島内において、2009 年時と同様に防鹿柵内外土壌の物理性および化

学特性の検証を行い、シカ個体数の変動に伴う土壌諸環境の変化をモニタリングした。その結果、シカ密度が低減した島内においては、柵外土壌の土壌硬度が2009年時と比較して、ほぼ全域的に有意に減少していること、さらには土壌表層のリター堆積量が増加していることが明らかとなり、シカ高密度時と比して、シカの踏み付けやリター採食の影響が大幅に緩和されたことが予想された。しかしながら、依然として柵内よりも柵外で土壌硬度が高く、リター堆積量が少なくなる傾向は変わらなかった。土壌の窒素無機化特性については、2009年時と比較するとシカの排除・非排除に関わらず全域的に低減する傾向にあった。このことは、中島島内における土壌有機物量の減少やリター中に含まれる難分解性成分に強く影響されたことが考えられた。また、2009年時において、シカの高密度化に伴って土壌-植物間の窒素循環速度に大きな変化があると考えられた草原地域では、シカ密度低下後の2018年時では土壌中の硝酸態窒素現存量や純硝化速度が大幅に低減していた。以上のことから、シカの個体数調整後の洞爺湖中島では、シカによる土壌攪乱の頻度が低減したことに伴って、広域的に土壌物理性が改善されていることが示唆され、シカの高密度化時の影響が緩和されてきていることが分かった。また、土壌化学性については、2009年時にシカの高密度化の影響を大きく受けていた草原地域を含む全調査地域で無機化速度が低下しており、それらは土壌有機物の質や量に大きく影響を受けている可能性が考えられた。

本研究結果より、閉鎖的生態系においても、シカの高密度化が進行しそれらが長期間維持されると、生態系地上部のみならず生態系地下部である土壌の物理・化学特性が大きく改変される可能性が明らかとなった。また、そうしたシカの高密度化に伴う土壌への諸影

響は、シカ個体数密度が低減されると緩和される可能性が示唆された。

現在、日本国内においても全国的にシカの個体数は増加傾向にある。現時点では、生態系に大きな影響がみられない地域でも、将来的にシカの増加が起こることで生態系への影響が表れる可能性も考えられる。今後、そのようなシカが高密度化した地域において、正確なシカの影響評価を行う上では、調査区内における地域毎のシカ密度やその利用性の把握に努める必要があるだろう。本研究においては、広域的な視点で洞爺湖中島をシカ高密度地域として扱うこととしたが、実際には高密度地域とされる島内の中でもシカが特に利用する地域と、そこまで利用頻度が高くない地域があり、そうしたシカ密度の異なる地域間において土壌の物理性や化学性に大きな差異がみとめられた。こうした地域毎のシカ利用性を通年的に把握するためには、個体数センサスや追い出しカウントによる直接的なシカ個体数の計測に加えて、糞粒などのフィールドサインによる地域別の推定数を把握していく必要があると考えられた。

加えて、土壌の窒素無機化に影響を与える要因についても、さらに多角的な理解が必要である。本研究中で測定は行っていないが、土壌の地温は有機物の無機化を制限する重要な因子である(Sierra 1997 ; Theodose and Martin 2003)。先行研究においては、有蹄類による植生攪乱やリター層の破壊が、土壌の温度や間隙率を変化させるという報告(Kielland and Bryant 1998)があることから、中島島内の土壌窒素無機化に関連する項目として地温の測定が必要になってくるだろう。また、先述の通り、土壌の窒素無機化を抑制する因子として、リター中のポリフェノールやタンニンといった化学物質の定量についても視野に入れなければいけない。

本研究においては、シカの個体数密度の増減に伴って、土壤表層の有機物の質や量が変わり、土壤の窒素循環速度に間接的に大きな影響を及ぼしている可能性が示された。先行研究においては、有蹄類の高密度化がリター蓄積や有機物の性質を変化させる報告があるが(例えば Crawford 1982 ; Pastor *et al.* 1993 ; Barrgett and Stiling 2007 ; Ellis and Leroux 2017 ; Kolstad *et al.* 2018), 土壤有機物の中でも特に微生物活動に密接に寄与する DOC などの易分解性有機物との関連性について言及した事例はほとんど存在しない。また、土壤表層に堆積した有機物層は、土壤無脊椎動物相に対して餌資源や住環境として重要な役割を持つこと(Mueller *et al.* 2015)からも、生態系地下部のみならず地上部にも直接的に影響を及ぼすことが予想される。

以上のことから、今度、シカの高密度化が引き起こす生態系地下部への影響評価を行う上では、土壤物理性と化学性の関連に着目するのは勿論のこと、特にシカ個体数密度が土壤有機物に及ぼす影響を包括的に把握していく必要性があると考えられた。

謝辞

本研究を実施するにあたり、酪農学園大学大学院 生態系物質循環研究室教授 保原達博士には、研究に関する丁寧で的確なご助言を多くいただいた。また、約 10 年に及ぶ私の大学生活において、学部 1 回生の時分より指導教員として、公私にわたり様々な教えを頂いた。また、同大学院の水質化学研究室教授 中谷暢丈 博士には、副査として多くの有益なご助言を頂くと共に、公私において多くのお力添えを頂いた。同大学院の狩猟管理学研究室准教授 伊吾田宏正 博士には、副査として多くのご助言を頂き、洞爺湖

中島におけるエゾシカ個体数密度の変遷に関するデータについて仔細な解説をご教授頂いた。同大学院の環境植物学研究室准教授 松山周平 博士には、副査として多くのご助言を頂くと共に、洞爺湖中島の各防鹿柵内外における植生データを頂いた。UW クリーンレイク洞爺湖代表 室田欣弘氏には、フィールドにおける宿泊施設や汽船の手配など調査において様々な便宜を図って頂いた。酪農学園大学 生態系物質循環研究室 博士課程一年 畑中朋子氏には、現地調査にはじまり各種土壌試料の分析など多岐に渡るご協力を頂いた。また、同研究室 原ゆかり氏、梶浦立樹氏、高橋梨帆氏には、本研究への調査協力ならびに各調査年度の卒業論文データを使用させていただいた。また、酪農学園大学生態系物質循環研究室の皆様には野外調査や各種分析に協力していただいた。これらの方々に、心から厚くお礼申し上げます。

引用文献

- Abrams, M.D., and Johnson, S.E. (2012) Long-term impacts of deer exclosures on mixed-oak forest composition at the Valley Forge National Historical Park, Pennsylvania, USA. *The Journal of the Torrey Botanical Society* 139:167-180.
- 赤羽俊亮・日野貴文・吉田剛司(2014)エゾシカの高密度化が食糞性コガネムシ群集に与える影響. *日本応用動物昆虫学会誌* 58(3):269-274.
- Augustine, D.J., and McNaughton, S.J. (1998) Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: herbivore selectivity and plant tolerance. *The Journal of Wildlife Management* 62:1165-1183.
- Bardgett, R.D., Wardle, D.A., and Yeates, G.W. (1998) Linking above-ground and below-ground interactions: how plant responses to foliar herbivory influence soil organisms. *Soil Biology and Biochemistry* 30:1867-1878.
- Bardgett, R.D., and Wardle, D.A. (2003) Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology* 84:2258-2268.
- Barrett, M.A., and Stiling, P. (2007) Relationships among Key deer, insect herbivores, and plant quality. *Ecological Research* 22:268-273.
- Barrios-Garcia, M.N., Relva, M.A., and Kitzberger, T. (2012) Patterns of use and damage by exotic deer on native plant communities in northwestern Patagonia. *European Journal of Wildlife Research* 58:137-146.
- Bassett, I.E., Simcock, R.C., and Mitchell, N.D. (2005) Consequences of soil compaction

- for seedling establishment: Implications for natural regeneration and restoration. *Austral Ecology* 30(8):827-833.
- Beguin, J., Pothier, D., and Côté, S.D. (2011) Deer browsing and soil disturbance induce cascading effects on plant communities: a multilevel path analysis. *Ecological Applications* 21:439-451.
- Binkley, D., Singer, F., Kaye, M., and Rochelle, R. (2003) Influence of elk grazing on soil properties in Rocky Mountain National Park. *Forest Ecology and Management* 185:239-247.
- Brandner, T.A., Peterson, R.O., and Risenhoover, K.L. (1990) Balsam Fir on Isle Royale: Effects of Moose Herbivory and Population Density. *Ecology* 71:155-164.
- Cardinal, E., Martin, J.L., Tremblay, J.P., and Côté, S.D. (2012) An experimental study of how variation in deer density affects vegetation and songbird assemblages of recently harvested boreal forests. *Canadian Journal of Zoology* 90:704-713.
- Casey, D., and Hein, D. (1983) Effects of heavy browsing on a bird community in deciduous forest. *Journal of Wildlife Management* 47:829-36.
- Coley, P.D. (1983) Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53:209-233.
- Collins, S.L., Knapp, A.K., Briggs, J.M., Blair, J.M., and Steinauer, E.M. (1998). Modulation of diversity by grazing and mowing in native tallgrass prairie. *Science* 280:745-747.

- Coppock, D.L., Detling, J.K., Ellis, J.E., and Dyer, M.I. (1983) Plant herbivore interactions in a North American mixed grass prairie. Part I. Effects of black-tailed prairie dogs on intraseasonal plant biomass and nutrient dynamics and plant species diversity. *Oecologia* 56:1-9.
- Côté, S.D., Rooney, T.P., Tremblay, J.P., Dussault, C., and Waller, D.M. (2004) Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35:113-147.
- Crawford, H.S. (1982) Seasonal food selection and digestibility by tame white-tailed deer in central Maine. *Journal of Wildlife Management* 46(4):974-982.
- Curtis, R.O., and Rushmore, F.M. (1958) Some effects of stand density and deer browsing on reproduction in an Adirondack hardwood stand. *Journal of Forestry* 56(2):116-121.
- Danell, K., and Huss-Danell, K. (1985) Feeding by insects and hares on birches earlier affected by moose browsing. *Oikos* 44:75-81.
- Davalos, A., Simpson, E., Nuzzo, V., and Blossey, B. (2015) Non-consumptive effects of native deer on introduced earthworm abundance. *Ecosystems* 18:1029-1042.
- De Calesta, D.S., and Stout, S.L. (1997) Relative deer density and sustainability: A conceptual framework for integrating deer management with ecosystem management. *Wildlife Society Bulletin* 25(2):252-258.
- Den Herder, M., Virtanen, R., and Roininen, H. (2004) Effects of reindeer browsing on

- tundra willow and its associated insect herbivores. *Journal of Applied Ecology* 41:870-879.
- Duncan, K., and Holdaway, R. (1989) Footprint pressures and locomotion of moas and ungulates and their effects on the New Zealand indigenous biota through trampling. *New Zealand Journal of Ecology* 12:97-101.
- Ellis, N.M., and Leroux, S.J. (2017) Moose directly slow plant regeneration but have limited indirect effects on soil stoichiometry and litter decomposition rates in disturbed maritime boreal forests. *Functional Ecology* 31:790-801.
- Flenniken, M., Mceldowney, R.R., Leininger, W.C., Frasier, G.W., and Trlica, M.J. (2001) Hydrologic responses of a montane riparian ecosystem following cattle use. *Journal of Range Management* 54(5):567–574.
- Foster, C.N., Barton, P.S., and Lindenmayer, D.B. (2014) Effects of large native herbivores on other animals. *Journal of Applied Ecology* 51:929-938.
- Frank, D.A. (1998) Ungulate regulation of ecosystem processes in Yellowstone National Park: direct and feedback effects. *Wildlife Society Bulletin* 26:410-418.
- Frank, D.A., and Groffman, P.M. (1998) Ungulate vs. landscape control of soil C and N processes in grasslands of Yellowstone National Park. *Ecology* 79:2229-2241.
- Frank, D.A., Groffman, P.M., Evans, R.D., and Tracy, B.F. (2000) Ungulate stimulation of nitrogen cycling and retention in Yellowstone Park grasslands. *Oecologia* 123:116-121.

福島慶太郎・徳地直子(2008)シカの食害が森林生態系の物質循環に与える影響：渓流水質の予備調査から. 森林研究 77:77-87.

福島慶太郎・阪口翔太・井上みずき・藤木大介・徳地直子・西岡裕平・長谷川敦史・藤井弘明・山崎理正・高柳敦(2014) 特集「シカの採食圧による植生被害防除と回復」シカによる 下層植生の過採食が森林の土壤窒素動態に与える影響. 日本緑化工学会誌 39(3):360-367.

Fuller, R.J., and Gill, R.M.A. (2001) Ecological impacts of increasing numbers of deer in British woodland. *Forestry* 74:193-99.

Furusawa, H., Hino, T., Kaneko, S., and Araki, M. (2005) Effects of dwarf bamboo (*Sasa nipponica*) and deer (*Cervus nippon centralis*) on the chemical properties of soil and microbial biomass in a forest at Ohdaigahara, central Japan. *Forestry and Forest Products Research Institute* 4:157-165.

古澤仁美 (2015)ニホンジカシリーズ ニホンジカが森林土壤に及ぼす影響. 水利科学 58(6):78-96.

Furusawa, H., Hino, T., Takahashi, H., and Kaneko, S. (2016) Nitrogen leaching from surface soil in a temperate mixed forest subject to intensive deer grazing. *Landscape and Ecological Engineering* 12:223-230.

Gass, T.M., and Binkley, D. (2011) Soil nutrient losses in an altered ecosystem are associated with native ungulate grazing. *Journal of Applied Ecology* 48: 952–960.

五味高志(2006)Ⅱ章 土壤侵食と森林 -森林斜面から流域の視点へ-. 森林科学 47:10-14.

- Habeck, J.R. (1960) Winter deer activity in the white cedar swamps of Northern Wisconsin. *Ecology* 41:327-333.
- Habeck, C.W., and Schultz, A.K. (2015) Community-level impacts of whitetailed deer on understorey plants in North American forests: a meta-analysis. *AoB Plants* 7:plv119.
- Hanley, T.A., and Taber, R.D. (1980) Selective plant species inhibition by elk and deer in three conifer communities in western Washington. *Forest Science* 26:97-107.
- Hart, S.C., Stark, J.M., Davidson, E.A., and Firestone, M.K. (1994) Nitrogen mineralization, immobilization, and nitrification. In: *Methods of Soil Analysis Part 2 -Microbiological and Biochemical Properties*. Weaver, R.W., Angle, J.S., and Bottomley, P.S. (eds) Soil Science Society of America, 985-1018.
- Harlow RF, Downing RL (1970) Deer browsing and hardwood regeneration in the southern Appalachians. *Journal of Forestry* 68:298-300.
- 林誠二・須藤隆一(1997)森林域の酸緩衝能におけるリターの役割. *環境科学会誌* 10(1):11-19.
- 平井敬三・阪田匡司・森下智陽・高橋正通(2006)スギ林土壌の窒素無機化特性とそれに及ぼす環境変動や施業の影響. *日本森林学会誌* 88:302-311.
- Holland, E.A., and Detling, J.K. (1990) Plant response to herbivory and belowground nitrogen cycling. *Ecology* 71(3) :1040-1049.
- Holt, J.A., Bristow, K.L., and Mcivor, J.G. (1996) The effects of grazing pressure on soil

- animals and hydraulic properties of two soils in semi-arid tropical Queensland. Australian Journal of Soil Research 34(1):69-79.
- Hörnberg, S. (2001) The relationship between moose (*Alces alces*) browsing utilisation and the occurrence of different forage species in Sweden. Forest Ecology and Management 149:91-102.
- Horsley, S.B., Stout, S.L., and DeCalesta, D.S. (2003) White-tailed deer impact on the vegetation dynamics of a Northern Hardwood forest. Ecological Applications 13(1):98-118.
- Hudson, B.D. (1994) Soil organic matter and available water capacity. Journal of Soil and Water Conservation 49(2):189-194.
- Jedrzejewska, B., Jedrzejewski, W., Bunevich, A.N., Milkowski, L., and Krasinski, Z.A. (1997) Factorsshaping population densities and increase rates of ungulates in Bialowieza Primeval Forest (Poland and Belarus) in the 19th and 20th centuries. Acta theriologica 42:399-451.
- Kauffman, J.B., Thorpe, A.S., and Brookshire, E.N.J. (2004) Livestock exclusion and belowground ecosystem responses in riparian meadows of Eastern Oregon. Ecological Applications 14(6):1671-1679.
- 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.
- Kaji, K., Koizumi, T., and Ohtaishi, N. (1988) Effects of resource limitation on the physical and reproductive condition of sika deer on Nakanoshima. Acta

Theriologica 33(13) : 187-208.

梶光一(2006)高密度化がエゾシカに及ぼす影響. (エゾシカの保全と管理, 梶光一・宮木雅美・宇野裕之編, 北海道大学図書刊行会, 札幌). 43-62.

梶光一(2018)科学的な野生動物管理を目指して : シカの爆発的増加と個体群管理. 哺乳類科学 58(1):125-134.

金子命・原ゆかり・保原達(2020)エゾシカが高密度化した洞爺湖中島における土壌および植物の諸特性. 森林立地 印刷中.

Karban, R. (2011) The ecology and evolution of induced resistance against herbivores. *Functional Ecology* 25:339-347.

Kardol, P., Dickie, I.A., St. John, M.G., Husheer, S.W., Bonner, K.I., Bellingham, P.J., and Wardle, D.A. (2014) Soil-mediated effects of invasive ungulates on native tree seedlings. *Journal of Ecology* 102:622-631.

Katagiri, N., and Hijii, N. (2015) Effects of sika deer browsing on the arthropod communities on understory vegetation in a thinned Japanese cypress plantation. *Journal of Forest Research* 20:347-356.

Kielland, K., Bryant, J.P. (1998) Moose herbivory in taiga: effects on biogeochemistry and vegetation dynamics in primary succession. *Oikos* 82:377-83.

Knox, W.M. (1997) Historical changes in the abundance and distribution of deer in Virginia. In: *Science of overabundance: deer ecology and population management*. McShea, W.J., Underwood, H.B., and Rappole, J.H. (eds) Smithsonian Institution

Press, 27-36.

- Kolstad, A.L., Austrheim, G., Solberg, E.J., Venete, A.M.A., Woodin, S.J., and Speed, J.D.M. (2018) Cervid Exclusion Alters Boreal Forest Properties with Little Cascading Impacts on Soils. *Ecosystems* 21:1027-1041.
- Köster, K., Berninger, F., Köster, E., and Pumpanen J. (2015) Influences of reindeer grazing on above- and below-ground biomass and soil carbon dynamics. *Arct Antarct Alp Res* 47:495-503.
- Kyle, G.P., Beard, K.H., and Kulmatiski, A. (2007) Reduced soil compaction enhances establishment of non-native plant species. *Plant Ecology* 193:223-232.
- Lambers, H., and Poorter, H. (1992) Inherent variation in growth-rate between higher-plants—a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research* 23:187-261.
- Leopold, A., Sowls, L.K., and Spencer, D.L. (1947) A survey of overpopulated deer range in the United States. *Journal of Wildlife Management* 11:162-77.
- Lind, E.M., Myron, E.P., Giaccai, J., and Parker, J.D. (2012) White-tailed deer alter specialist and generalist insect herbivory through plant traits. *Environmental Entomology* 41:1409-1416.
- Lipiec, J., Medvedev, V.V., Birkás, M., Dumitru, E., Lyndina, T.E., Rousseva, S., and Fulajtár, E. (2003) Effect of soil compaction on root growth and crop yield in Central and Eastern Europe. *International Agrophysics* 17(2)61-69.

- Maeji, I., Yokoyama, S., and Shibata, E. (1999) Population density and range use of sika deer, *Cervus nippon*, on Mt. Ohdaigahara, central Japan. *Journal of Forest Research* 4:235-239.
- Månsson, J., Kalén, C., Kjellander, P., Andrén, H., and Smith, H. (2007) Quantitative estimates of tree species selectivity by moose (*Alces alces*) in a forest landscape. *Scandinavian Journal of Forest Research* 22:407-14.
- McCabe, R.E., and McCabe, T.R. (1984) Of slings and arrows: an historical retrospection. In: Hall, L.K. (eds) *White-tailed deer: ecology and management*. Stackpole Books Press, 19-72.
- McNaughton, S.J., Ruess, R.W., and Seagle, S.W. (1988) Large mammals and process dynamics in African ecosystems. *Bioscience* 38:794-800.
- McShea, W.J., Underwood, H.B., and Rappole, J.H. (1997) *The Science of Overabundance: Deer Ecology and Population Management*. Smithsonian Institution Scholarly Press.
- McShea, W.J., and Rappole, J.H. (2000) Managing the abundance and diversity of breeding bird populations through manipulation of deer populations. *Conservation Biology* 14:116-170.
- 三原義秋(1951)雨滴と土壤侵蝕. 農業技術研究所報告 A 第 1 号:1-59.
- Miura, S., Yoshinaga, S., and Yamada, T. (2003) Protective effect of floor cover against soil erosion on steep slopes forested with *Chamaecyparis obtusa* (hinoki) and other

species. Journal of Forest Research 8(1):27-35.

宮木雅美・西川洋子・堀繁久・梶光一・矢島崇(1997)洞爺湖中島の植生。(ヒグマ・エゾシカ生息実態調査報告書Ⅲ野生動物分布等実態調査(エゾシカ：1991～1996年度)。北海道環境科学研究センター，北海道)。63-74.

Miyaki, M., and Kaji, K. (2004) Summer forage biomass and the importance of litterfall for a high density sika deer population. Ecological Research 19:405-409.

Miyaki, M., and Kaji, K. (2009) The dynamics of forest stands affected by Sika deer on Nakanoshima Island -change of size structure similar to the thinning effect-. In: Sika deer: biology and management of native and introduced populations. McCullough, D.R., Takatsuki, S., Kaji, K. (eds) Springer, 181-191.

Molvar, E.M., Bowyer, R.T., and Ballenberghe, V.V. (1993) Moose herbivory, browse quality, and nutrient cycling in an Alaskan treeline community. Oecologia 94:472-479.

Mueller, K.E., Hobbie, S.E., Chorover, J., Reich, P.B., Eisenhauer, N., Castellano, M.J., Chadwick, O.A., Dobies, T., Hale, C.M., Jagodziński, A.M., Kałucka, I., Kieliszewska-Rokicka, B., Modrzyński, J., Rozen, A., Skorupski, M., Sobczyk, Ł., Stasińska, M., Trocha, L.K., Weiner, J., Wierzbicka, A., Oleksyn, J., (2015) Effects of litter traits, soil biota, and soil chemistry on soil carbon stocks at a common garden with 14 tree species. Biogeochemistry 123:313-327.

村井隆晃・吉田剛司(2013)エゾシカ *Cervus nippon yezoensis* 高密度と中密度地域におけ

る糞虫の多様性と季節消長の比較. 酪農学園大学紀要 37(2):161-166.

Mysterud, A., Stenseth, N.C., Yoccoz, N.G., Langvatn, R., and Steinheim, G. (2001)

Nonlinear effects of large-scale climatic variability on wild and domestic herbivores.

Nature 410:1096-1099.

Nishizawa, K., Tatsumi, S., Kitagawa R., and Mori, A.S. (2016) Deer herbivory affects

the functional diversity of forest floor plants via changes in competition-mediated

assembly rules. Ecological Research 31:569-578.

Nomiya, H., Suzuki, W., Kanazashi, T., Shibata, M., Tanaka, H., and Nakashizuka, T.

(2003) The response of forest floor vegetation and tree regeneration to deer

exclusion and disturbance in a riparian deciduous forest, central Japan. Plant

Ecology 164(2):263-276.

Ohgushi, T. (2005) Indirect interaction webs: herbivore-induced effects through trait

change in plants. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 36:81-105.

Olsen, Y.S., Dausse, A., Garbutt, A., Ford, H., Thomas, D.N., and Jones, D.L. (2011)

Cattle grazing drives nitrogen and carbon cycling in a temperate salt marsh. Soil

Biology and Biochemistry 43: 531-541.

恩田裕一・山本高也(1998)リターに被覆された土壌表面におけるクラスト形成プロセスの

解明. 日本林学会誌 80:302-310.

Orr, H.K. (1960) Soil porosity and bulk density on grazed and protected kentucky

bluegrass range in the Black Hills. Journal of Range Management 13:80-86.

- Pastor, J., Dewey, B., Naiman, R.J., McInnes, P.F., and Cohen, Y. (1993) Moose browsing and soil fertility in the boreal forests of Isle Royale National Park. *Ecology* 74(2):467-480.
- Persson, I.L., Pastor, J., Danell, K., and Bergström, R. (2005) Impact of moose population density on the production and composition of litter in boreal forests. *OIKOS* 108(2):297-306.
- Perea, R., Girardello, M., and San Miguel, A. (2014) Big game or big loss? High deer densities are threatening woody plant diversity and vegetation dynamics. *Biodiversity and Conservation* 23:1303-1318.
- Richards, J.H. (1984) Root growth response to defoliation in two *Agropyron* bunchgrasses : field observations with an improved root periscope. *Oecologia* 64:21-25.
- Ritchie, M.E., Tilman, D., and Knops, J.M.H. (1998) Herbivore effects on plant and nitrogen dynamics in oak savanna. *Ecology* 79:165-177.
- Robertson, G.P., Wedin, D., Groffman, P.M., Blair, J.M., Holland, E.A., Nadelhoffer, K.J., and Harris, D. (1991) Soil carbon and Nitrogen Availability –Nitrogen mineralization, Nitrification, and soil respiration potentials-. In: Standard soil methods for long-term ecological research. Robertson, G.P., Coleman, D.C., Bledsoe, C.S., Sollins, P. (eds) Oxford University Press, 258-271.
- Ross, B.A., Bray, J.R., and Marshall, W.H. (1970) Effects of long-term deer exclusion on

- a *Pinus resinosa* forest in north-central Minnesota. *Ecology* 51:1088-1093.
- Ruess, R.W., and McNaughton, S.J. (1987) Grazing and the dynamics of nutrient and energy related microbial processes in the Serengeti grasslands. *Oikos* 49:101-110.
- 阪口翔太・藤木大介・井上みずき・山崎理正・福島慶太郎・高柳敦(2012)ニホンジカが多雪地域の樹木個体群の更新過程・種多様性に及ぼす影響. *森林研究* 78:57-69.
- Sato, A., and Seto, M. (1999) Relationship between rate of carbon dioxide evolution, microbial biomass carbon, and amount of dissolved organic carbon as affected by temperature and water content of a forest and an arable soil. *Comm. Soil Sci. Plant Ana.* 30:2593-2605.
- Schlesinger, W.H., Raikes, J.A., Hartley, A.E., and Cross, A.F. (1996) On spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. *Ecology* 77:276-282.
- Shariff, A.R., Biondini, M.E., and Grygiel, C.E. (1994) Grazing intensity effects on litter decomposition and soil nitrogen mineralization. *J Range Manage* 47:444-449.
- Shimazaki, A., and Miyashita, T. (2002) Deer browsing reduces leaf damage by herbivorous insects through an induced response of the host plant. *Ecological Research* 17:527-533.
- Sierra, J. (1997) Temperature and soil moisture dependence of N mineralization in intact soil cores. *Soil Biology and Biochemistry* 29:1557-1563.
- Silva, JO., Espírito-Santo, MM., and Melo, GA. (2012) Herbivory on *Handroanthus ochraceus* (Bignoniaceae) along a successional gradient in a tropical dry forest.

Arthropod-Plant Interactions 6:45-57.

Singer, F.J., and Schoenecker, K.A. (2003) Do ungulates accelerate or decelerate nitrogen cycling? *Forest Ecology and Management* 181:189-204.

Solberg, E.J., and Saether, B.E. (1999) Hunter observations of moose *Alces alces* as a management. *Wildlife Biology* 5(1):107-117.

Ssemakula, J. (1983) A comparative study of hoof pressures of wild and domestic ungulates. *African Journal of Ecology* 21(4):325-328.

Stark, S., Männistö, M.K., and Smolander, A. (2010) Multiple effects of reindeer grazing on the soil processes in nutrient-poor northern boreal forests. *Soil Biol Biochem* 42:2068-77.

Steffens, M., Kölbl, A., Totsche, K.U., Kögel-Knabner, I. (2008) Grazing effects on soil chemical and physical properties in a semiarid steppe of Inner Mongolia (P.R.China). *Geoderma* 143: 63-72.

Stephan, J.G., Pourazari, F., Tattersdill, K., Kobayashi, T., Nishizawa, K., and De Long, J.R. (2017) Long-term deer exclosure alters soil properties, plant traits, understory plant community and insect herbivory, but not the functional relationships among them. *Oecologia* 184:685-699.

Stritar, M.L., Schweitzer, J.A., Hart, S.C., and Bailey, J.K. (2010) Introduced ungulate herbivore alters soil processes after fire. *Biological Invasions* 12(2):313–324.

Stromayer, K.A.K., and Warren, R.J. (1997) Are overabundant deer herds in the eastern

- United States creating alternate stable states in forest plant communities? *Wildlife Society Bulletin* 25:227-34.
- Suominen, O., Danell, K., and Bergstrom, R. (1999) Moose, trees, and ground-living invertebrates: indirect interactions in Swedish pine forests. *Oikos* 84:215-226.
- 助野実樹郎・宮木雅美(2007)エゾシカの増加が洞爺湖中島の維管束植物相に与えた影響. *野生生物保護* 11(1):43-66.
- Suzuki, M., and Ito, E. (2014) Combined effects of gap creation and deer exclusion on restoration of belowground systems of secondary woodlands: A field experiment in warm-temperate monsoon Asia. *Forest Ecology and Management* 329(1):227-236.
- Tabuchi, K., Ueda, A., and Ozaki, K. (2010) Contrasting effects of deer browsing on oviposition preference, neonate survival and potential fecundity of a galling insect. *Ecoscience* 17:379-386.
- Takagi, S., and Miyashita, T. (2012) Variation in utilization of young leaves by a swallowtail butterfly across a deer density gradient. *Basic and Applied Ecology* 13:260-267.
- Takahashi, H., and Kaji, K. (2001) Fallen leaves and unpalatable plants as alternative foods for sika deer under food limitation. *Ecological Research* 16:257-262.
- Takatsuki, S., Itô, T.Y. (2009) Plants and plant communities on Kinkazan Island, northern Japan, in relation to sika deer herbivory. In: *Sika Deer: Biology and Management of Native and Introduced Populations*. McCullough, D.R., Takatsuki,

- S. and Kaji, K. (eds) Springer, 125-143.
- Takeshita, K., Ishizaki, M., Mitsuya, R., Takahashi, H., Yoshida, T., Igota, H., Ikeda, T., Kubo, M.O., and Kaji, K. (2015) Temporal changes in molar wear speeds rate of a sika deer population under the density-dependent food limitation. *Journal of Zoology* 297:139–145.
- Taylor, H.M., and Brar, G.S. (1991) Effect of soil compaction on root development. *Soil and Tillage Research* 19:111-119.
- Theodose, T.A., and Martin, J. (2003) Microclimate and substrate quality controls on nitrogen mineralization in a New England high salt marsh. *Plant Ecology* 167:213-221.
- Tsuji, Y., and Takatsuki, S. (2004) Food habits and home range use of Japanese macaques on an island inhabited by deer. *Ecological Research* 19:381-388.
- 上原裕世(2015)森林・草地景観におけるニホンジカによる鳥類への影響-エゾシカの個体数密度調整地域(洞爺湖中島,知床岬)における鳥類相の変化-. 酪農学園大学大学院 博士論文.
- 宇野裕之(2006)高密度化がエゾシカに及ぼす影響. (エゾシカの保全と管理.梶光一・宮木雅美・宇野裕之編, 北海道大学出版). 43-62.
- Urakawa, R., Ohte, N., Shibata, H., Tateno, R., Hishi, T., Fukushima, K., Inagaki, Y., Hirai, K., Oda, T., Oyanagi, N., Nakata, M., Toda, H., Tanaka, K., Fukuzawa, K., Watanabe, T., Tokuchi, N., Nakaji, T., Saigusa, N., Yamao, Y., Nakanishi, A., Enoki,

- T., Ugawa, S., Hayakawa, A., Kotani, A., Kuroiwa, M., and Isobe, K. (2015) Biogeochemical nitrogen properties of forest soils in the Japanese archipelago. *Ecological Research* 30:1-2.
- Van der Wal, R., Bardgett, R.D., Harrison, K.A., and Stien, A. (2004) Vertebrate herbivores and ecosystem control: cascading effects of faeces on tundra ecosystems. *Ecography* 27:242-252.
- Van Wijnen, H.J., and Bakker, J.P. (1999) Nitrogen and phosphorus limitation in a coastal barrier salt marsh: the implications for vegetation succession. *Journal of Ecology* 87(2) 265-272.
- 和穎朗太 (2007) 土壌中の溶存有機炭素の動態と炭素蓄積との関わり. 土・水研究会資料 24:31-38
- 若原妙子・石川芳治・白木克繁・戸田浩人・宮 貴大・片岡史子・鈴木雅一・内山佳美(2008) ブナ林の林床植生衰退地におけるリター堆積量と土壌侵食量の季節変化-丹沢山地堂平地区のシカによる影響-. 日林誌 90 : 378~385.
- Waller, D.M., and Alverson, W.S. (1997) The whitetailed deer: a keystone herbivore. *Wildlife Society Bulletin* 25:217-26.
- Wardle, D.A., Barker, G.M., Yeates, G.W., Bonner, K.I., and Ghani, A. (2001) Introduced browsing mammals in natural New Zealand forests: aboveground and belowground consequences. *Ecol Monogr* 71:587-614.
- 柳洋介・高田まゆら・宮下直(2008)ニホンジカによる森林土壌の物理環境の改変：房総半

島における広域調査と野外実験. 保全生態学 13 : 65-74.

吉田剛司(2013)平成 25 年度 環境研究総合推進費 終了成果報告集「4D-1103 支笏洞爺
国立公園をモデルとした生態系保全のためのニホンジカ捕獲の技術開発」.環境省 東
京 104pp

Zhou, Z.C., Gan, Z.T., Shangguan, Z.P., and Dong, Z.B. (2010) Effects of grazing on soil
physical properties and soil erodibility in semiarid grassland of the Northern Loess
Plateau (China). *Catena* 82:87-91.

表-1. 各防鹿柵周辺の諸環境（出典：金子ら 2020）

保護柵	植生タイプ	立地	主な下層植生	
			柵外	柵内
A1	森林	斜面地	ハンゴンソウ・フタリシズカ・ツッキソウ	オシダ・クサソテツ・ハイイヌガヤ
A2	森林	斜面地	ハンゴンソウ・フタリシズカ	トクサ・ハイイヌガヤ・ツッキソウ
B1	森林	平坦	ハンゴンソウ・フタリシズカ	ハイイヌガヤ・フタシズカ・ミヤマトウバナ
B2	森林	平坦	ツッキソウ	オオウバユリ・ハイイヌガヤ・ツッキソウ
B3	森林	斜面地	ハンゴンソウ・フタリシズカ・ツッキソウ	アオミズ・フタリシズカ・ツッキソウ
B4	草原	平坦	ハンゴンソウ・ツッキソウ・カタバミ	クサソテツ・ハイイヌガヤ・フタリシズカ

表-2. 土壌のリター堆積量, 硬度, 含水率, 全炭素濃度, 全窒素濃度, C/Nの全調査月での平均 (2009年時)

*は各防鹿柵内外で有意差がみとめられたことを示す(Student's t-test, * : $p < 0.05$ ** : $p < 0.01$ *** : $p < 0.001$)。異なるアルファベット間には, 有意水準 5%で有意差がみとめられたことを示す。(出典 : 金子ら 2020)

保護柵	処理間	リター堆積 ^{※1}	土壌硬度 (KPa)	土壌含水率 (%)	土壌全炭素濃度 (%)	土壌全窒素濃度 (%)	土壌C/N比
A1	柵外	+	250 (41)	44.6 (4.4)	8.7 (2.6)	0.6 (0.2)	13.2 (0.8)
	柵内	+++	87 (22)	48.4 (3.4)	14.7 (1.9)	1.0 (0.1)	14.2 (0.4)
A2	柵外	+	209 (40)	27.1 (3.5)	6.7 (1.0)	0.4 (0.1)	16.0 (0.4)
	柵内	++	113 (16)	27.3 (4.1)	7.9 (2.0)	0.5 (0.1)	15.3 (0.3)
B1	柵外	+	302 (40)	39.2 (5.4)	8.0 (1.7)	0.6 (0.1)	14.2 (0.5)
	柵内	+++	224 (52)	33.8 (2.5)	6.7 (0.9)	0.5 (0.1)	13.9 (0.5)
B2	柵外	+	310 (38)	37.2 (3.3)	8.1 (1.7)	0.5 (0.1)	14.7 (0.5)
	柵内	+++	237 (40)	35.6 (2.9)	6.7 (1.2)	0.4 (0.1)	14.9 (0.4)
B3	柵外	++	200 (29)	44.5 (4.6)	8.1 (2.7)	0.6 (0.2)	13.4 (1.0)
	柵内	++	104 (24)	49.4 (4.4)	12.3 (3.7)	0.9 (0.2)	13.3 (1.0)
B4	柵外	-	182 (37)	37.0 (2.2)	7.7 (1.3)	0.7 (0.1)	11.6 (0.4)
	柵内	++	225 (34)	32.5 (2.0)	5.8 (0.9)	0.5 (0.1)	12.3 (0.2)

※1 「+」の数はリター堆積量を表す(- : リター堆積無し, + : リター堆積 0~1cm, ++ : リター堆積 1~2cm, +++ : リター堆積 2cm 以上)。

表-3. 設置年代の異なる柵間における各土壌諸特性の違い(2009 年時)

異なるアルファベット間には、有意水準 5% で有意差がみとめられたことを示す。(出典：金子ら 2020)

処理間	土壌硬度 (kPa)	土壌全炭素濃度 (%)	土壌全窒素濃度 (%)	土壌C/N比	NH ₄ ⁺ -N (mg N/kg soil)	NO ₃ ⁻ -N (mg N/kg soil)	NH ₄ ⁺ -N + NO ₃ ⁻ -N (mg N/kg soil)	純窒素無機化速度 (mg N/kg soil/day)	純硝化速度 (mg N/kg soil/day)
1984柵外	232 (85) ab	7.7 (4.2) b	0.5 (0.3) b	14.6 (1.9) a	8.6 (4.8) a	6.4 (6.4) a	15.0 (9.3) a	1.8 (1.1) a	1.8 (1.1) a
1984柵内	100 (41) c	11.8 (5.3) a	0.8 (0.4) a	14.7 (0.9) a	10.1 (5.7) a	5.9 (5.5) a	16.2 (10.1) a	2.7 (1.9) a	2.6 (1.8) a
2004柵外	268 (89) a	8.1 (4.3) b	0.6 (0.3) b	14.1 (1.5) a	8.8 (7.7) a	8.9 (8.8) a	17.8 (14.1) a	2.3 (1.3) a	2.1 (1.3) a
2004柵内	189 (102) b	8.7 (5.5) b	0.6 (0.4) b	14.1 (1.6) a	9.6 (7.0) a	8.9 (8.7) a	18.5 (13.2) a	2.3 (1.2) a	2.2 (1.2) a

表-4. 土壌中の無機態窒素(NH₄⁺-NおよびNO₃⁻-N)濃度(培養前)および土壌の窒素無機化特性の全調査月の平均(2009年時)

*は各防塵柵内外で有意差がみとめられたことを示す(Student's t-test, * : p<0.05 ** : p<0.01 *** : p<0.001)。異なるアルファベット

間には、有意水準 5%で有意差がみとめられたことを示す。各調査月の値は付表-1を参照のこと。(出典：金子ら 2020)

保護柵	処理間	NH ₄ ⁺ -N (mg N/kg soil)	NO ₃ ⁻ -N (mg N/kg soil)	NH ₄ ⁺ -N + NO ₃ ⁻ -N (mg N/kg soil)	純窒素無機化速度 (mg N/kg soil/day)	純硝化速度 (mg N/kg soil/day)
A1	柵外	10.4 (2.5)	10.4 (3.3)	21.3 (3.2)	2.3 (0.6) **	2.5 (0.6) **
	柵内	13.7 (2.8)	10.2 (2.2)	23.0 (3.7)	3.8 (0.9)	4.0 (0.8)
A2	柵外	6.9 (1.8)	2.6 (1.2)	9.5 (2.2)	1.2 (0.2)	1.2 (0.1)
	柵内	7.2 (1.7)	2.0 (1.2)	9.2 (1.2)	1.5 (0.5)	1.5 (0.5)
B1	柵外	9.1 (5.4)	10.6 (6.2)	23.9 (11.3)	1.8 (0.5)	1.9 (0.5)
	柵内	5.7 (1.2)	7.8 (2.5)	13.7 (2.0)	1.9 (0.5)	1.9 (0.5)
B2	柵外	7.1 (2.2)	5.3 (2.3)	12.3 (3.5)	2.2 (0.7)	2.1 (0.7)
	柵内	7.4 (2.5)	5.2 (2.4)	13.2 (3.1)	1.7 (0.4)	1.6 (0.4)
B3	柵外	10.4 (3.0) *	11.0 (2.8)	22.3 (3.2)	2.4 (0.7)	2.6 (0.7)
	柵内	15.6 (3.8)	13.6 (5.8)	28.5 (5.9)	3.1 (0.7)	3.3 (0.6)
B4	柵外	7.6 (1.4)	13.1 (3.0) ***	20.7 (2.5) *	2.7 (0.6)	2.8 (0.6) **
	柵内	7.3 (1.6)	3.9 (1.6)	11.3 (1.8)	1.6 (0.5)	1.7 (0.5)

表-5. 土壌の純窒素無機化速度および純硝化速度の二元配置分散分析結果(2009年時)

「*」は有意差がみとめられたことを示す(*: $p<0.05$ **: $p<0.01$ ***: $p<0.001$)。「N.S.」

は各要因間において有意差がみとめられないことを示す。(出典：金子ら 2020)

保護柵	純窒素無機化速度			純硝化速度		
	処理間	月間	処理×月	処理間	月間	処理×月
A1	***	***	N.S.	***	***	N.S.
A2	N.S.	**	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
B1	N.S.	**	N.S.	N.S.	***	N.S.
B2	N.S.	**	N.S.	N.S.	***	N.S.
B3	N.S.	**	N.S.	N.S.	*	N.S.
B4	**	*	N.S.	N.S.	*	N.S.

表-6. 調査時の各調査区における低木・草本植物の全炭素および全窒素濃度, C/N 比

(2009 年時)

括弧内は標準偏差を示し, 「-」は繰り返しが 2 以下で値が得られなかったものを示

す。「*」は柵内外で有意差がみとめられたことを示す(Student's t-test, *: $p < 0.05$

** : $p < 0.01$ ***: $p < 0.001$)。異なるアルファベット間には, 有意水準 5%で有意差

がみとめられたことを示す。(出典 : 金子ら 2020)

植物種	保護柵	処理間	全炭素濃度		全窒素濃度		植物体C/N比					
			(%)	(%)	(%)	(%)						
ハンゴンソウ	A1	柵外	60.1	(13.9)	a	4.0	(1.1)	a	15.6	(0.8)	ab	
		柵内	46.1	(2.7)	a	3.3	(0.4)	a	14.5	(1.3)	ab	
	B1	柵外	43.3	(0.7)	a	2.8	(0.1)	a	15.6	(0.9)	ab	
		柵内	44.3	(1.1)	a	3.5	(0.3)	a	13.0	(0.9)	ab	
	B2	柵外	44.3	(0.8)	a	3.7	(0.2)	a	11.9	(0.6)	b	
		柵内	43.9	(0.7)	a	3.3	(0.1)	a	13.2	(0.7)	ab	
	B3	柵外	44.6	(0.6)	a	3.3	(0.3)	a	13.6	(1.4)	ab	
		柵内	44.8	(-)	-	2.9	(-)	-	15.4	(-)	-	
B4	柵外	45.3	(0.6)	a	2.6	(0.1)	a	17.3	(0.9)	ab		
	柵内	45.8	(0.5)	a	2.6	(0.2)	a	18.0	(1.0)	a		
フタリシズカ	A1	柵外	44.3	(0.9)	a	3.6	(0.3)	a	12.5	(0.9)	a	
		柵内	41.8	(0.3)	a	2.9	(0.2)	a	14.7	(1.0)	a	
	B1	柵外	43.8	(0.5)	a	3.1	(0.3)	a	14.5	(1.5)	a	
		柵内	43.4	(0.0)	a	3.6	(0.5)	a	12.7	(1.7)	a	
	B2	柵外	45.8	(0.5)	a	2.6	(0.2)	a	18.2	(1.0)	a	
		柵内	44.6	(0.7)	a	3.4	(1.0)	a	17.7	(7.5)	a	
	B3	柵外	45.1	(-)	-	4.1	(-)	-	11.2	(-)	-	
		柵内	44.1	(-)	-	2.6	(-)	-	17.0	(-)	-	
B4	柵外	44.4	(0.3)	a	2.9	(0.1)	a	15.1	(0.6)	a		
	柵内	44.4	(0.3)	a	2.9	(0.1)	a	15.1	(0.6)	a		
フッキソウ	A1	柵外	48.9	(2.5)	a	2.0	(0.1)	b	25.1	(3.0)	a	
		柵内	46.5	(-)	-	1.6	(-)	-	29.1	(-)	-	
	B2	柵外	48.1	(0.2)	a	2.6	(0.2)	ab	18.8	(1.3)	a	
		柵内	47.4	(0.5)	a	2.2	(0.2)	b	21.4	(1.3)	a	
	B3	柵外	45.7	(1.5)	a	3.0	(0.6)	ab	17.5	(5.1)	a	
		柵内	47.0	(-)	-	1.8	(-)	-	26.0	(-)	-	
	B4	柵外	49.7	(0.7)	*	4.1	(0.1)	***	a	12.1	(0.4)	***
		柵内	44.9	(1.3)	a	2.0	(0.2)	b	23.4	(2.2)	a	

表-7. 各調査区における土色, 土性, リター堆積量, 土壌 pH, 土壌含水率, 土壌体積 (2018年時および一部 2019年時)

調査区	処理間	土色		土性 ^{※1}	リター堆積 ^{※2}		土壌 pH(H ₂ O)			土壌含水率 (%)		土壌体積 (g/cm ³)	
		A層	B層		'18年8月	'19年8月	8月	10月	8月	10月	8月	10月	
A1	柵外	オリーゾ黒 (5Y2/2)	オリーゾ黒 (5Y2/2)	SC	+	++	6.8	6.1	23.4	36.5	1.2	0.7	
	柵内	黒 (10Y R1.7/1)	黒褐 (2.5Y3/2)	SCL	+++	+++	6.5	6.8	32.1	31.4	0.6	0.6	
A2	柵外	黒褐 (2.5Y3/2)	黒褐 (2.5Y3/2)	CL	+++	+++	6.4	6.3	29.6	38.2	1.1	0.5	
	柵内	黒褐 (10Y R2/2)	暗灰黄 (2.5Y4/2)	CL	+++	+++	6.3	6.1	37.0	21.7	0.4	0.9	
B1	柵外	黒褐 (2.5Y3/1)	灰オリーゾ (5Y4/2)	SCL	++	+++	6.4	6.4	30.7	23.2	0.8	0.9	
	柵内	オリーゾ黒 (5Y2/2)	黒褐 (2.5Y3/2)	SCL	+++	+++	6.4	6.4	22.2	19.0	0.9	1.0	
B2	柵外	オリーゾ黒 (5Y2/2)	暗オリーゾ褐 (2.5Y3/3)	CL	+++	+++	6.5	6.3	26.1	18.9	0.7	0.9	
	柵内	黒褐 (2.5Y3/2)	暗灰黄 (2.5Y4/2)	CL	+++	+++	6.5	6.4	23.8	22.1	0.9	0.9	
B3	柵外	黒 (2.5Y2/1)	オリーゾ黒 (5Y3/2)	SL	++	+	6.5	6.5	50.2	23.6	0.4	0.9	
	柵内	黒褐 (10Y R1.7/1)	暗灰黄 (2.5Y4/2)	SCL	+++	+++	6.4	6.0	54.7	34.4	0.4	0.5	
B4	柵外	黒褐 (10Y R3/1)	黒褐 (2.5Y3/2)	SIL	-	-	6.0	6.0	28.9	27.0	1.2	1.0	
	柵内	黒褐 (10Y R2/2)	暗灰黄 (2.5Y4/2)	CL	++	+	6.6	6.1	19.8	28.0	1.2	0.8	

※1 結果は各調査区におけるA層のもの。

※2 「+」の数はリター堆積量を表す(-: リター堆積無し, +: リター堆積 0~1cm, ++: リター堆積 1~2cm, +++: リター堆積 2cm 以上)。

表-8. 土壌の硬度, 全炭素濃度, 全窒素濃度, C/Nの全調査月での平均 (2018年時)

は各防鹿柵内外で有意差がみとめられたことを示す(Student's t-test, (:p<0.05 **;p<0.01 ***;p<0.001)。異なるアルファベツ

ト間には, 有意水準 5%で有意差がみとめられたことを示す。2009年時と比して2018年時において値が増加した場合は「↑」を, 減少した場合は「↓」を, ほとんど変化していない場合は「→」で示した。「+」は, 2009年時と2018年時との間に有意差がみとめ

られたことを示す(Student's t-test, +:p<0.05 ++:p<0.01 +++:p<0.001)。各調査月の値は付表-4を参照のこと。

保護柵	処理間	土壌硬度 (KPa)	土壌全炭素濃度 (%)	土壌全窒素濃度 (%)	土壌C/N比
A1	柵外	349 (212) ***	8.7 (4.2) abc →	0.7 (0.3) abcd ↑ +	11.7 (1.7) a ↓ ++
	柵内	73 (34) b ↓	11.3 (4.3) a ↓ ++	0.9 (0.2) ab ↓ ++	11.4 (1.3) a ↓ ++
A2	柵外	156 (59) ***	5.8 (2.9) * abc ↓ +	0.4 (0.2) *** bcd →	11.7 (1.7) a ↓ +++
	柵内	80 (17) b ↓	9.1 (2.4) abc ↑	0.8 (0.2) abcd ↑ +++	12.4 (1.9) a ↓ +++
B1	柵外	122 (35) ***	6.4 (1.8) abc ↓	0.5 (0.1) abcd ↑	11.7 (1.1) a ↓
	柵内	85 (22) b ↓	8.1 (2.5) abc ↑	0.7 (0.2) abcd ↑	11.8 (1.4) a ↓
B2	柵外	178 (52) ***	6.0 (4.0) abc ↓	0.5 (0.3) abcd →	12.7 (1.4) a ↓ +++
	柵内	117 (47) b ↓	7.1 (2.4) abc ↑	0.5 (0.2) abcd ↓	12.3 (1.3) a ↓ +++
B3	柵外	125 (45) **	10.4 (5.1) ab ↑	1.0 (0.4) a ↑ ++	10.8 (1.6) a ↓ +++
	柵内	82 (44) b ↓	9.2 (3.0) abc ↓	0.9 (0.2) abc →	10.6 (0.8) a ↓ ++
B4	柵外	395 (156) ***	3.3 (1.9) c ↓ +++	0.3 (0.1) d ↓ +++	10.2 (0.6) a ↓ ++
	柵内	124 (65) b ↓	4.3 (1.6) bc ↓ ++	0.4 (0.1) cd ↓ ++	9.8 (1.6) a ↓ +++

表-9. 無機態窒素(NH₄⁺-NおよびNO₃⁻-N)濃度(培養前)および土壌の窒素無機化特性の全調査月の平均(2018年時)

*は各防塵柵内外で有意差がみとめられたことを示す(Student's t-test, * : p<0.05 ** : p<0.001)。異なるアルファベット間には、

有意水準 5%で有意差がみとめられたことを示す。2009年時と比して2018年時において値が増加した場合は「↑」を、減少した

場合は「↓」を、ほとんど変化していない場合は「→」で示した。「↑」は、2009年時と2018年時との間に有意差がみとめられたこ

とを示す(Student's t-test, †:p<0.05 ††:p<0.01 †††:p<0.001)。各調査月の値は付表-4を参照のこと。

保護柵	処理間	NH ₄ ⁺ -N (mg N/kg soil)	NO ₃ ⁻ -N (mg N/kg soil)	NH ₄ ⁺ -N+NO ₃ ⁻ -N (mg N/kg soil)	純窒素無機化速度 (mg N/kg soil/day)	純硝化速度 (mg N/kg soil/day)
A1	柵外	12.4 (3.9)	3.9 (2.9)	16.3 (1.0)	0.5 (0.0)	0.3 (0.0)
	柵内	14.6 (4.6)	7.9 (2.6)	22.5 (7.2)	0.3 (0.1)	0.1 (0.0)
A2	柵外	12.2 (1.3)	5.5 (3.0)	17.7 (1.7)	0.9 (0.6)	0.8 (0.5)
	柵内	15.8 (1.9)	13.4 (2.3)	29.2 (4.2)	1.8 (0.7)	1.8 (0.5)
B1	柵外	10.4 (0.5)	10.3 (0.9)	20.6 (1.5)	1.7 (0.4)	1.5 (0.3)
	柵内	11.3 (1.6)	5.0 (0.4)	16.2 (2.0)	0.2 (0.1)	0.1 (0.0)
B2	柵外	8.9 (2.1)	10.2 (1.8)	19.1 (3.8)	2.0 (1.1)	1.8 (1.1)
	柵内	10.8 (1.8)	6.9 (1.3)	17.7 (0.5)	0.6 (0.3)	0.5 (0.2)
B3	柵外	18.6 (9.1)	14.5 (7.5)	33.2 (16.7)	0.9 (0.4)	0.7 (0.3)
	柵内	14.5 (6.6)	28.1 (10.4)	42.6 (3.8)	5.3 (0.6)	4.0 (1.6)
B4	柵外	10.1 (1.5)	2.1 (0.3)	12.2 (1.8)	0.1 (0.0)	0.0 (0.0)
	柵内	8.7 (2.2)	0.9 (0.9)	9.6 (3.0)	0.3 (0.1)	0.1 (0.1)

表-10. 設置年代の異なる柵間における各土壌諸特性の違い(2018年時)

異なるアルファベット間には、有意水準 5%で有意差がみとめられたことを示す。

処理間	土壌硬度 (kPa)	土壌全炭素濃度 (%)	土壌全窒素濃度 (%)	土壌C/N比	NH ₄ ⁺ -N (mg N/kg soil)	NO ₃ ⁻ -N (mg N/kg soil)	NH ₄ ⁺ -N + NO ₃ ⁻ -N (mg N/kg soil)	純窒素無機化速度 (mg N/kg soil/day)	純硝化速度 (mg N/kg soil/day)
1984柵外	252 (186) a	7.3 (4.0) a	0.6 (0.3) a	11.7 (1.7) a	12.3 (3.9) a	4.7 (3.6) a	17.0 (3.2) a	0.4 (0.3) a	0.5 (0.8) a
1984柵内	76 (27) b	10.2 (3.8) a	0.9 (0.2) a	11.9 (1.7) a	15.2 (5.1) a	10.7 (6.4) a	25.9 (9.1) a	1.1 (1.1) a	1.0 (1.0) a
2004柵外	205 (143) a	6.5 (4.3) a	0.7 (0.4) a	11.7 (1.6) a	12.6 (7.4) a	11.7 (8.6) a	24.3 (14.0) a	1.5 (1.7) a	1.3 (1.7) a
2004柵内	102 (51) b	7.2 (3.1) a	0.7 (0.2) a	11.5 (1.4) a	12.2 (5.4) a	13.3 (16.2) a	25.5 (17.5) a	2.0 (2.9) a	1.5 (2.4) a

表-11. 各調査区におけるフッキソウの全炭素および全窒素濃度, C/N 比(2019 年時)

括弧内は標準偏差を示す。「*」は柵内外で有意差がみとめられたことを示す

(Student's t-test, *: $p<0.05$ **: $p<0.01$ ***: $p<0.001$)。異なるアルファベット間

には, 有意水準 5%で有意差がみとめられたことを示す。2009 年時と比して 2018

年時において値が増加した場合は「↑」を, 減少した場合は「↓」を, ほとんど変

化していない場合は「→」で示した。「†」は, 2009 年時と 2018 年時との間に有

意差がみとめられたことを示す(Student's t-test, †: $p<0.05$ ††: $p<0.01$

†††: $p<0.001$)。

保護柵	処理間	全炭素濃度			全窒素濃度			植物体C/N比		
			(%)		(%)					
A1	柵外	46.5	(0.3)	↓	2.7	(0.3)	↑	18.2	(2.3)	↓
	柵内	47.0	(0.5)	↑	3.0	(0.1)	↑	15.8	(0.7)	↓
B2	柵外	47.6	(0.2)	↓*	2.6	(0.3)	↑	19.4	(2.3)	↓
	柵内	47.0	(0.1)	↓	3.0	(0.2)	↑†	16.3	(1.6)	↓
B3	柵外	45.9	(0.4)	↑	2.5	(0.3)	↓	19.3	(2.4)	↑
	柵内	46.1	(0.2)	↓†	2.8	(0.2)	↑††	17.3	(1.7)	↓†
B4	柵外	47.9	(0.4)	↓†††	2.2	(0.2)	↓†††	23.1	(2.4)	↑†
	柵内	47.1	(0.5)	↑	2.4	(0.3)	↑	21.3	(3.0)	↓

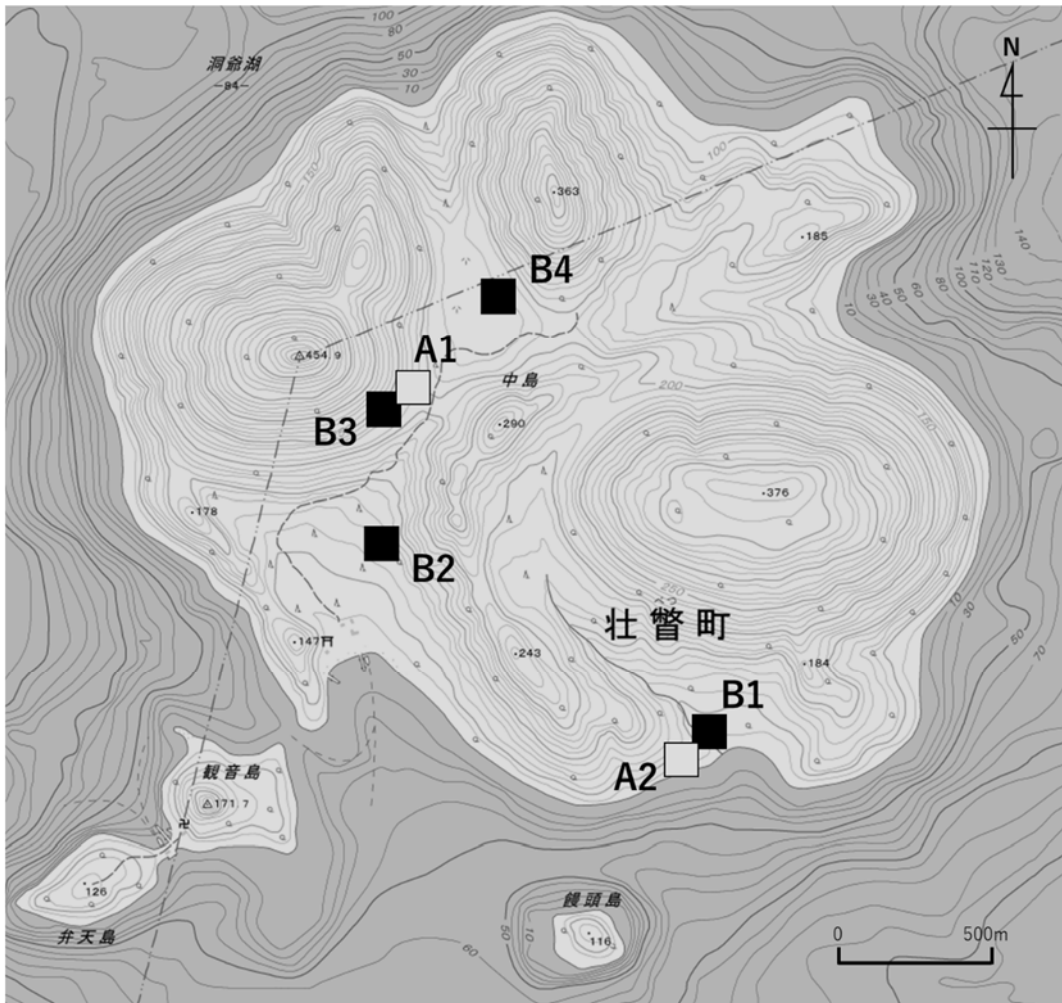


図-1. 洞爺湖中島大島内における調査区位置図（出典：国土地理院）

地図中に示す□は 1984 年設置防鹿柵，■は 2004 年設置防鹿柵の位置を表す。



図-2. 島内の防鹿柵(2004年設置の B4)と内外の植生状況

柵内ではイタヤカエデやシナノキの若木やハイイヌガヤがみられるが、柵外では植物がほとんど無く裸地が広がっている。(出典：金子ら 2020)

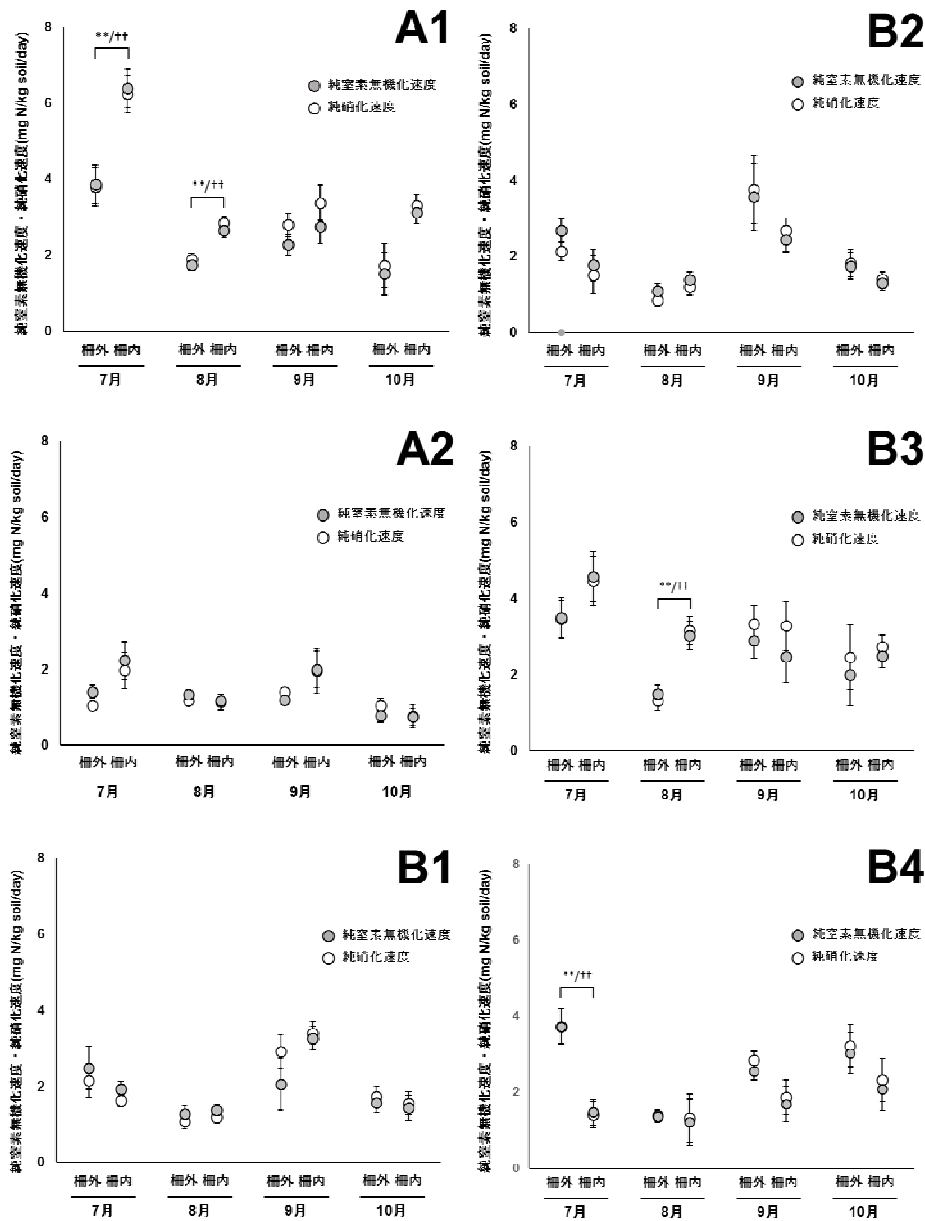


図-3. 各調査区における月毎の純窒素無機化速度および純硝化速度(2009年時)

図中の「*」は棚内外の純窒素無機化速度の値において有意差がみとめられたことを示す(Student's t-test, *: $p < 0.05$ **: $p < 0.01$ ***: $p < 0.001$)。同様に「†」は棚内外の純硝化速度の値において有意差がみとめられたことを示す(Student's t-test, †: $p < 0.05$ ††: $p < 0.01$ †††: $p < 0.001$)。(出典：金子ら 2020)

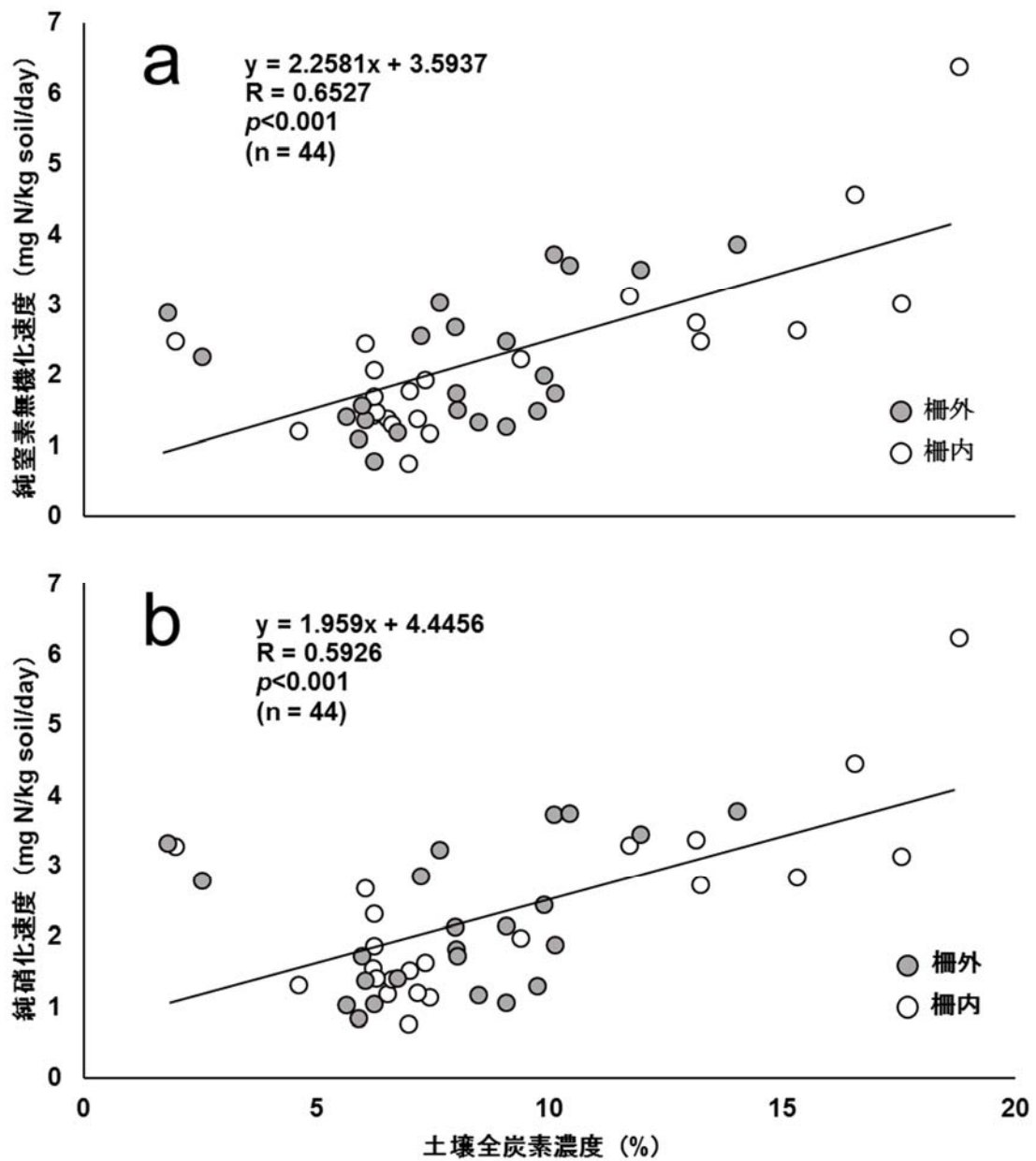


図-4. 2009 年時における窒素無機化特性と土壤全炭素濃度の相関関係(a:純窒素無機化速度, b:純硝化速度) (出典:金子ら 2020)

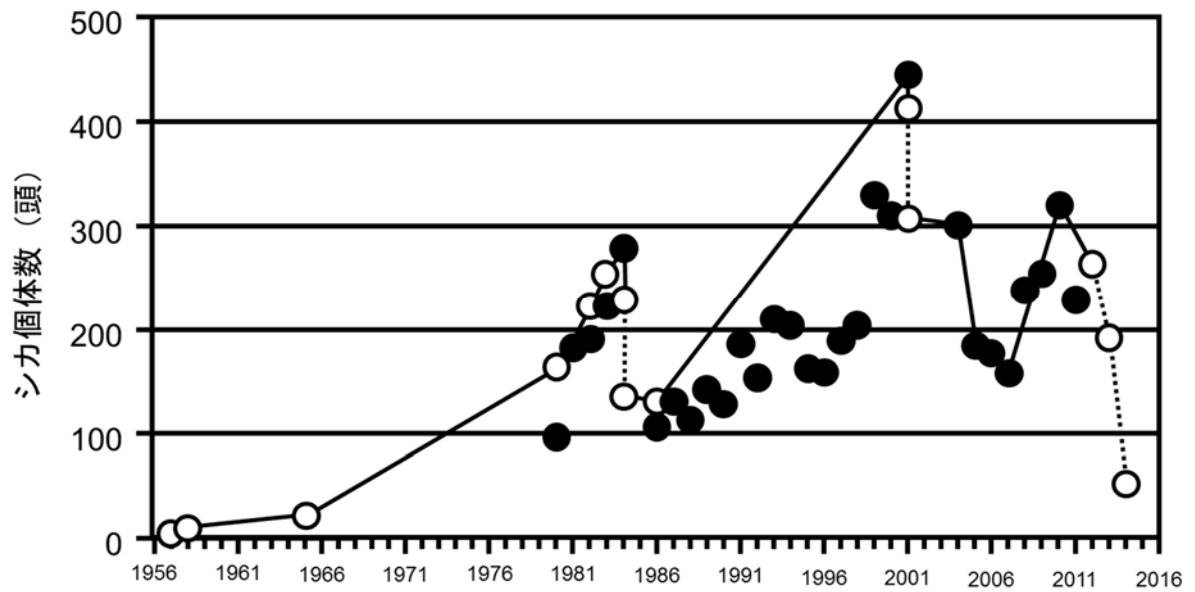


図-5. 洞爺湖中島におけるエゾシカ個体数密度の推移(宇野 2006,吉田 2013, Takeshita *et al.* 2015 を参考に作成)

表中の「●」は地上からの追い出しカウントによる個体数, 「○」は推移個体数をそれぞれ表す。破線は間引きによる個体数の減少を示す。

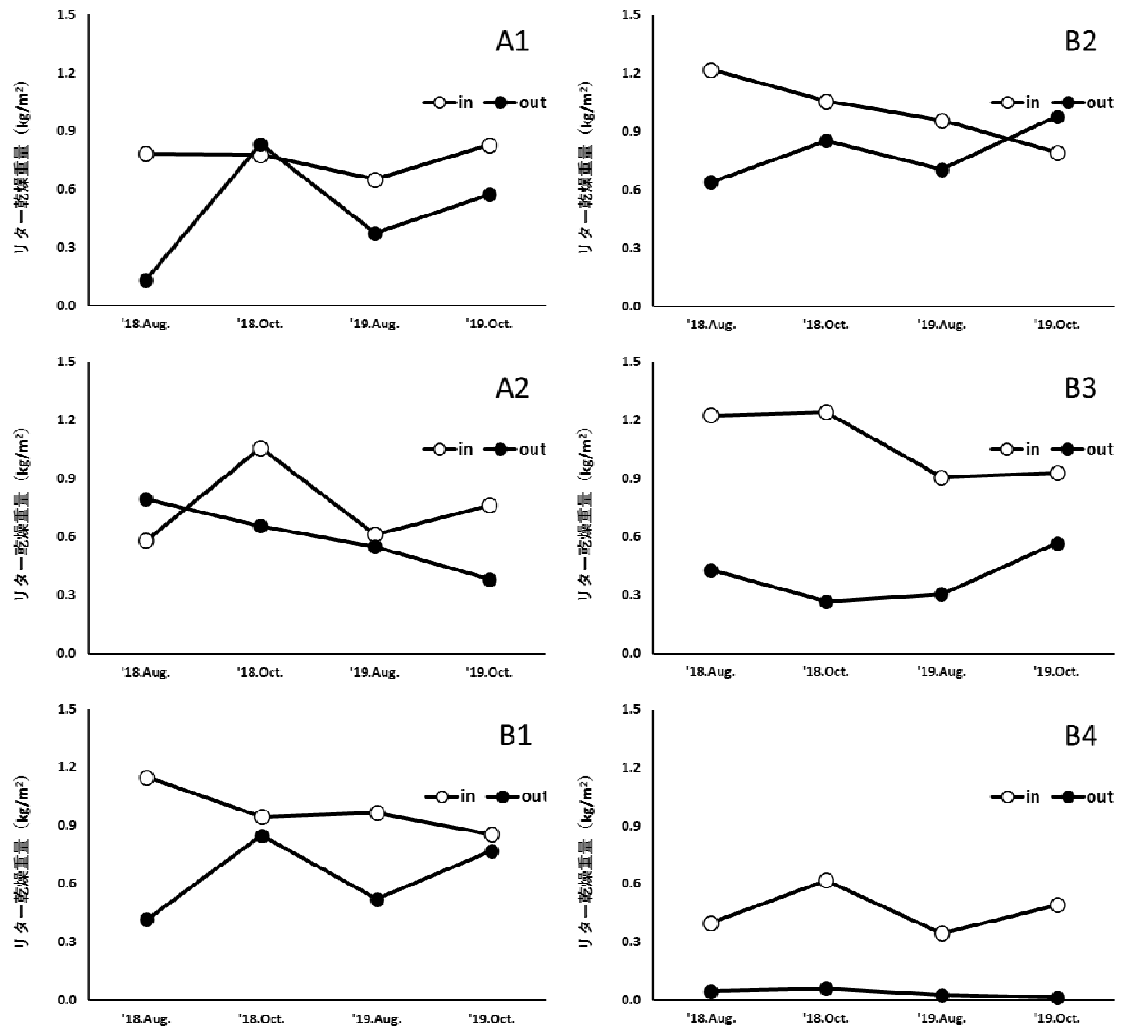


図-6. 各防鹿柵内外におけるリター乾燥重量の推移

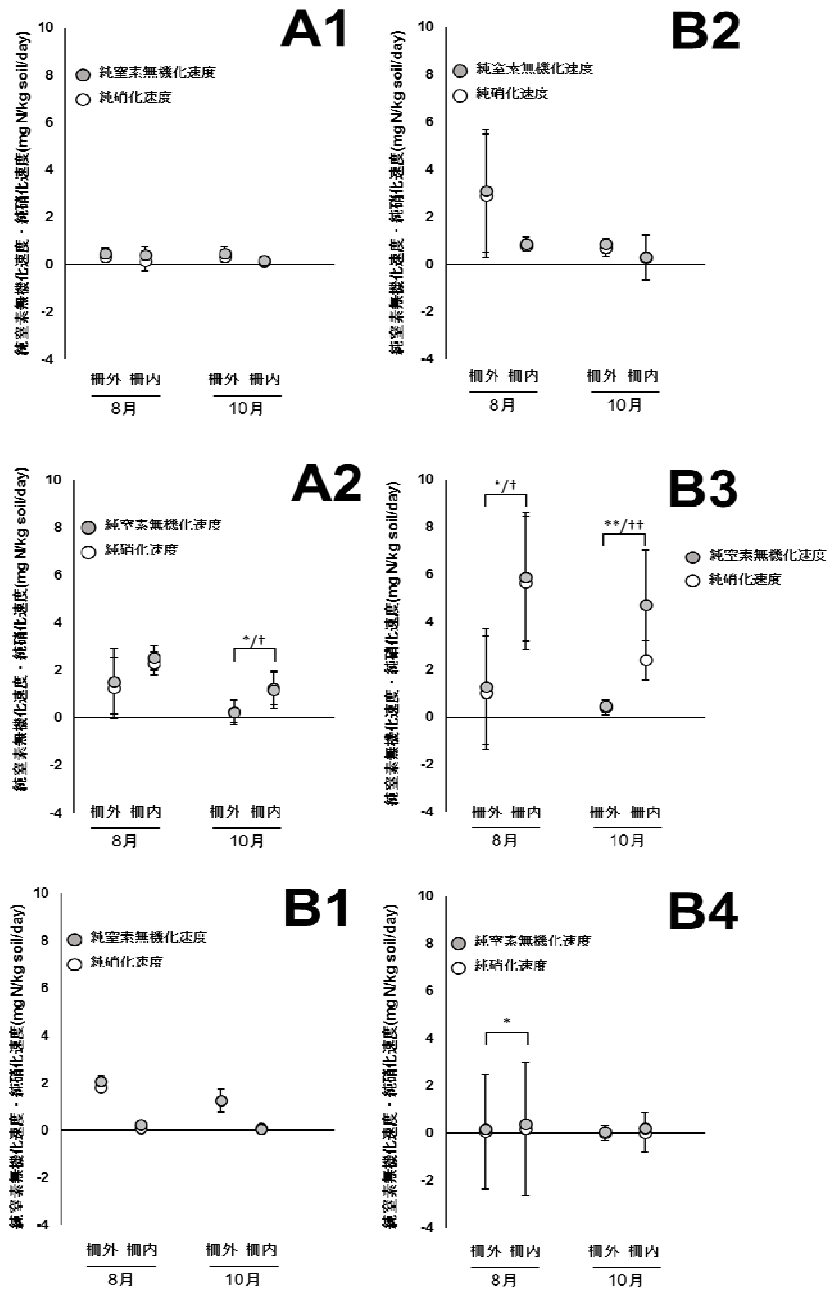


図-7. 各調査区における月毎の純窒素無機化速度および純硝化速度(2018年時)

図中の「*」は棚内外の純窒素無機化速度の値において有意差がみとめられたことを示す(Student's t-test, *: $p < 0.05$ **: $p < 0.01$ ***: $p < 0.001$)。同様に「†」は棚内外の純硝化速度の値において有意差がみとめられたことを示す(Student's t-test, †: $p < 0.05$ ††: $p < 0.01$ †††: $p < 0.001$)。

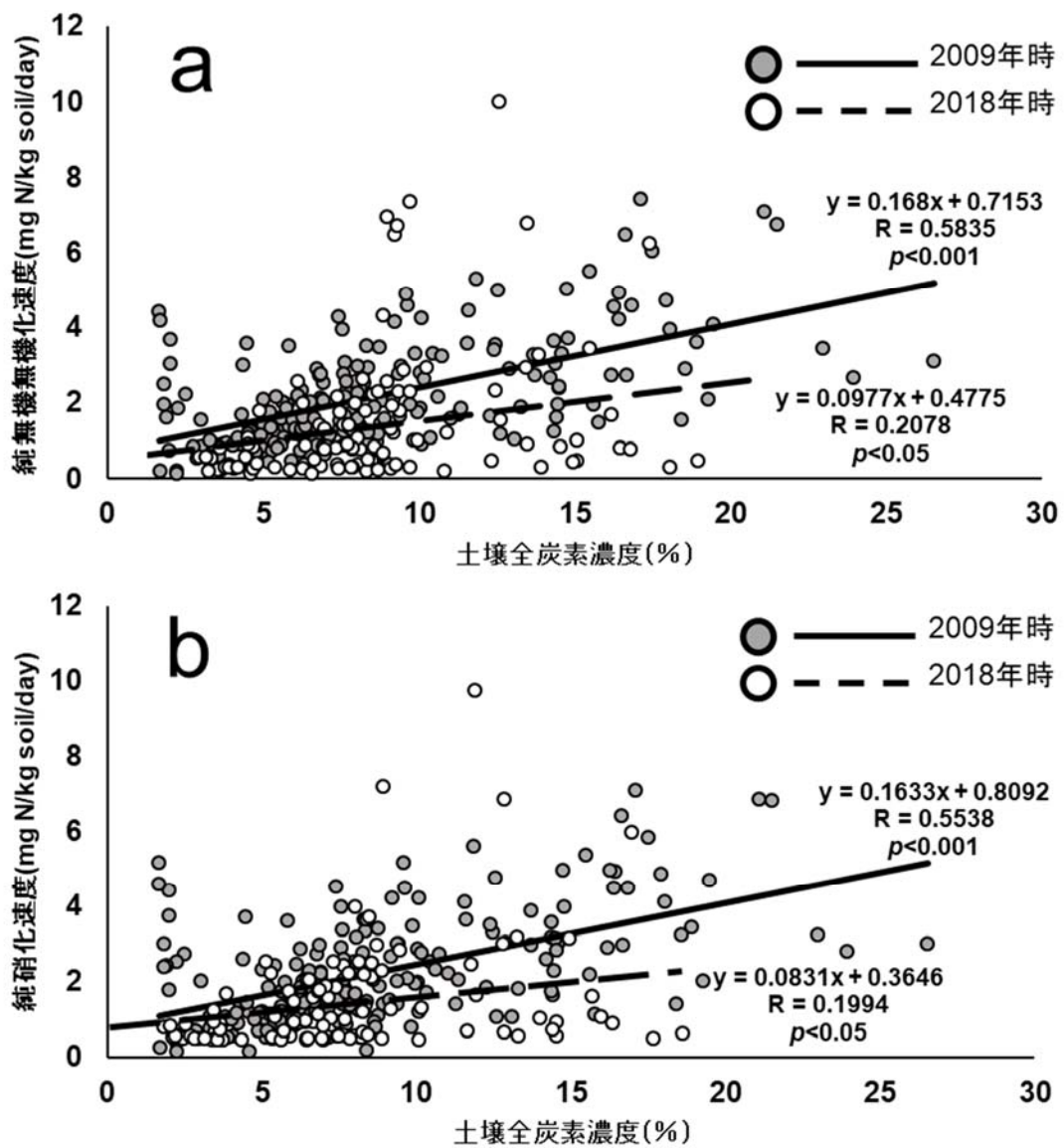


図-8. 2018年時における窒素無機化特性と土壤全炭素濃度の相関関係(a:純窒素無機化速度, b:純硝化速度)

付表-1. 各調査区における月毎の土壌物理性および土壌全炭素・全窒素濃度, 土壌 C/N 比,

各無機態窒素濃度(2009 年時)

「-」は測定値が無いことを示す。「*」は柵内外で有意差がみとめられたことを示す

(Student's t-test, *:p<0.05 **:p<0.01 ***:p<0.001)。(出典:金子ら 2020)

保護柵	月	処理間	土壌硬度 (KPa)	土壌水分率 (%)	土壌全炭素濃度 (%)	土壌全窒素濃度 (%)	土壌C/N比	NH ₄ ⁺ -N (mg N/kg soil)	NO ₃ ⁻ -N (mg N/kg soil)	NH ₄ ⁺ -N + NO ₃ ⁻ -N (mg N/kg soil)	
A1	7月	柵外	217 (9.5)	49.7 (4.6)	14.0 (2.4)	1.0 (0.2)	14.7 (0.4)	4.9 (0.5)	15.6 (3.8)	20.6 (4.0)	
		柵内	69 (13.4)	54.6 (1.3)	18.8 (1.0)	1.3 (0.1)	14.1 (0.3)	6.9 (0.8)	9.1 (0.5)	16.0 (1.0)	
	8月	柵外	217 (7.7)	46.2 (1.8)	10.1 (0.7)	0.7 (0.0)	14.2 (0.2)	11.8 (0.6)	9.8 (1.2)	21.6 (1.8)	
		柵内	90 (10.9)	53.6 (1.1)	15.3 (0.6)	1.1 (0.0)	14.6 (0.3)	15.6 (0.4)	12.3 (0.9)	27.9 (1.2)	
	9月	柵外	252 (11.7)	42.0 (4.9)	2.5 (0.2)	0.2 (0.0)	10.6 (0.1)	17.6 (1.8)	13.0 (2.8)	30.6 (4.4)	
		柵内	70 (8.3)	41.4 (2.8)	13.1 (1.8)	0.9 (0.1)	14.1 (0.2)	20.7 (1.0)	11.9 (3.3)	32.6 (3.9)	
	10月	柵外	273 (7.0)	40.6 (4.3)	8.0 (1.9)	0.6 (0.1)	13.4 (0.1)	8.6 (0.9)	3.8 (0.7)	12.4 (1.5)	
		柵内	99 (5.8)	44.1 (1.9)	11.7 (1.9)	0.8 (0.1)	14.1 (0.6)	10.2 (0.9)	5.4 (0.9)	15.6 (1.1)	
	A2	7月	柵外	215 (11.7)	22.9 (1.2)	5.6 (0.6)	0.4 (0.0)	15.4 (0.2)	2.2 (0.1)	0.7 (0.1)	2.9 (0.1)
			柵内	117 (8.8)	28.2 (4.0)	9.4 (1.8)	0.6 (0.1)	15.5 (0.2)	5.7 (1.3)	1.0 (0.4)	6.7 (1.6)
		8月	柵外	158 (5.6)	37.2 (2.7)	8.5 (1.7)	0.5 (0.1)	16.6 (0.5)	5.7 (0.9)	3.6 (0.9)	9.3 (1.7)
			柵内	99 (4.6)	33.4 (2.7)	7.4 (1.8)	0.5 (0.1)	15.2 (0.3)	5.9 (0.9)	2.0 (0.5)	7.9 (1.0)
9月		柵外	- (-)	23.6 (1.4)	6.7 (0.6)	0.4 (0.0)	16.0 (0.3)	10.3 (0.9)	4.9 (1.1)	15.2 (1.8)	
		柵内	132 (3.9)	24.4 (3.0)	- (-)	- (-)	- (-)	8.9 (0.5)	4.4 (1.8)	13.2 (1.9)	
10月		柵外	228 (5.9)	24.6 (1.9)	6.2 (0.7)	0.4 (0.0)	16.1 (0.2)	9.4 (1.1)	1.0 (0.4)	10.4 (1.3)	
		柵内	95 (6.0)	23.2 (4.3)	7.0 (2.1)	0.5 (0.1)	15.3 (0.5)	8.3 (2.7)	0.7 (0.3)	9.0 (3.0)	
B1		7月	柵外	364 (6.2)	32.2 (2.7)	9.1 (0.8)	0.6 (0.1)	15.1 (0.2)	3.3 (0.3)	2.8 (0.8)	6.1 (1.0)
			柵内	271 (9.1)	35.4 (1.6)	7.3 (1.1)	0.6 (0.1)	13.1 (0.2)	2.7 (0.2)	9.2 (2.5)	11.9 (2.7)
		8月	柵外	281 (5.6)	43.0 (5.7)	9.1 (2.5)	0.6 (0.1)	13.7 (0.4)	6.0 (1.0)	10.5 (2.4)	16.5 (2.7)
			柵内	160 (5.3)	35.3 (3.3)	6.5 (0.6)	0.5 (0.0)	14.3 (0.2)	4.8 (0.8)	5.8 (1.2)	10.7 (1.3)
	9月	柵外	- (-)	45.8 (6.1)	- (-)	- (-)	- (-)	28.7 (7.4)	34.0 (6.4)	62.7 (2.3)	
		柵内	289 (8.3)	34.0 (2.0)	- (-)	- (-)	- (-)	8.7 (0.3)	11.8 (2.1)	20.5 (1.9)	
	10月	柵外	242 (6.5)	36.0 (3.0)	6.0 (0.9)	0.4 (0.1)	13.7 (0.3)	6.1 (0.7)	4.4 (0.4)	10.4 (0.9)	
		柵内	132 (13.7)	30.4 (2.0)	6.2 (0.9)	0.4 (0.1)	14.3 (0.7)	6.4 (0.5)	5.4 (2.7)	11.8 (2.4)	
	B2	7月	柵外	326 (6.1)	37.7 (2.5)	8.0 (1.2)	0.5 (0.1)	15.1 (0.4)	3.9 (0.5)	2.8 (0.5)	6.7 (0.8)
			柵内	223 (10.9)	35.1 (2.0)	7.0 (1.1)	0.5 (0.1)	15.2 (0.4)	8.8 (3.2)	4.2 (1.1)	13.0 (3.0)
		8月	柵外	275 (5.1)	34.6 (3.5)	5.9 (1.1)	0.4 (0.1)	14.6 (0.3)	6.6 (1.1)	5.1 (1.0)	11.6 (1.7)
			柵内	175 (6.4)	39.6 (3.8)	7.2 (1.7)	0.5 (0.1)	15.4 (0.4)	5.1 (0.7)	3.8 (1.1)	8.8 (1.3)
9月		柵外	307 (11.5)	36.3 (3.8)	10.4 (2.1)	0.7 (0.1)	15.3 (0.4)	14.3 (1.2)	9.5 (3.8)	23.9 (4.5)	
		柵内	239 (7.4)	32.7 (2.3)	6.0 (0.4)	0.4 (0.0)	14.1 (0.2)	12.0 (2.5)	11.3 (3.4)	23.3 (3.8)	
10月		柵外	294 (6.4)	40.3 (2.7)	8.0 (1.4)	0.6 (0.1)	13.8 (0.5)	4.4 (0.6)	4.4 (1.0)	7.0 (2.2)	
		柵内	277 (7.2)	34.8 (2.0)	6.6 (1.1)	0.4 (0.1)	15.0 (0.2)	4.9 (0.5)	2.7 (0.2)	7.6 (0.5)	
B3		7月	柵外	216 (6.8)	47.6 (1.9)	12.0 (1.7)	0.8 (0.1)	14.6 (0.3)	4.6 (1.0)	12.2 (2.9)	16.8 (3.3)
			柵内	94 (12.2)	52.0 (3.5)	16.6 (2.6)	1.1 (0.2)	14.3 (0.3)	7.3 (1.0)	6.1 (0.8)	13.4 (1.7)
		8月	柵外	181 (3.7)	43.6 (4.7)	9.7 (2.8)	0.7 (0.2)	14.3 (0.4)	7.2 (1.4)	8.2 (2.6)	15.4 (3.2)
			柵内	68 (8.7)	53.6 (4.5)	17.6 (2.6)	1.2 (0.2)	14.4 (0.4)	15.3 (2.0)	8.6 (1.6)	23.9 (3.5)
	9月	柵外	200 (13.8)	43.1 (3.0)	1.8 (0.0)	0.2 (0.0)	10.5 (0.3)	16.5 (0.6)	14.1 (3.3)	30.6 (3.1)	
		柵内	121 (6.7)	43.2 (4.4)	2.0 (0.1)	0.2 (0.0)	10.2 (0.4)	26.4 (1.5)	19.4 (3.0)	45.8 (2.8)	
	10月	柵外	176 (4.8)	43.9 (6.9)	9.9 (2.4)	0.7 (0.2)	14.4 (0.6)	15.7 (2.2)	10.6 (1.6)	26.3 (3.1)	
		柵内	112 (8.5)	48.7 (3.3)	13.2 (1.6)	0.9 (0.1)	14.4 (0.4)	11.8 (1.2)	19.0 (9.0)	30.8 (9.1)	
	B4	7月	柵外	173 (6.6)	37.0 (2.3)	10.1 (1.7)	0.8 (0.1)	12.1 (0.7)	4.2 (0.4)	15.3 (2.9)	19.6 (3.1)
			柵内	223 (7.5)	32.8 (0.8)	6.3 (0.7)	0.5 (0.0)	12.6 (0.2)	2.8 (0.1)	2.4 (1.3)	5.2 (1.3)
		8月	柵外	190 (4.9)	35.3 (2.2)	6.0 (0.7)	0.5 (0.1)	11.4 (0.2)	7.3 (0.4)	8.3 (1.1)	15.6 (1.4)
			柵内	219 (7.9)	31.9 (2.4)	4.6 (1.0)	0.4 (0.1)	12.1 (0.1)	9.1 (1.3)	3.8 (1.5)	12.9 (2.6)
9月		柵外	102 (9.7)	36.4 (1.8)	7.2 (0.4)	0.6 (0.0)	11.6 (0.1)	10.6 (1.2)	18.4 (1.6)	29.1 (2.6)	
		柵内	152 (6.6)	32.3 (2.6)	6.2 (1.0)	0.5 (0.1)	12.4 (0.3)	7.8 (0.3)	6.8 (1.9)	14.6 (1.8)	
10月		柵外	240 (9.4)	39.4 (1.7)	7.6 (1.0)	0.7 (0.1)	11.3 (0.1)	8.3 (0.7)	10.3 (2.8)	18.6 (3.2)	
		柵内	285 (4.4)	33.1 (1.7)	6.2 (0.5)	0.5 (0.0)	11.9 (0.2)	9.6 (0.7)	2.7 (0.2)	12.3 (0.8)	

付表-2. 土壌の各測定項目の二元配置分散分析結果(2009年時)

「*」は有意差がみとめられたことを示す(*: $p<0.05$ **: $p<0.01$ ***: $p<0.001$)。

「N.S.」は有意差がみとめられないことを示す。(出典：金子ら 2020)

測定項目	保護柵	処理間	月間	処理×月
土壌硬度	A1	***	N.S.	N.S.
	A2	***	N.S.	N.S.
	B1	**	***	N.S.
	B2	**	N.S.	N.S.
	B3	***	N.S.	N.S.
	B4	*	***	N.S.
土壌水分率	A1	N.S.	**	N.S.
	A2	N.S.	***	N.S.
	B1	*	N.S.	N.S.
	B2	N.S.	N.S.	N.S.
	B3	N.S.	N.S.	N.S.
	B4	*	N.S.	N.S.
土壌全炭素濃度	A1	***	***	N.S.
	A2	N.S.	N.S.	N.S.
	B1	N.S.	N.S.	N.S.
	B2	N.S.	N.S.	N.S.
	B3	**	***	N.S.
	B4	**	*	N.S.
土壌全炭素濃度	A1	***	***	N.S.
	A2	N.S.	N.S.	N.S.
	B1	N.S.	N.S.	N.S.
	B2	N.S.	N.S.	N.S.
	B3	**	***	N.S.
	B4	**	*	N.S.
土壌C/N比	A1	***	***	***
	A2	*	N.S.	N.S.
	B1	N.S.	N.S.	**
	B2	N.S.	N.S.	*
	B3	N.S.	***	N.S.
	B4	*	N.S.	N.S.
NH ₄ ⁺ -N	A1	***	***	N.S.
	A2	N.S.	***	N.S.
	B1	N.S.	***	**
	B2	N.S.	***	N.S.
	B3	***	***	***
	B4	N.S.	***	*
NO ₃ ⁻ -N	A1	N.S.	**	N.S.
	A2	N.S.	***	N.S.
	B1	N.S.	***	***
	B2	N.S.	**	N.S.
	B3	N.S.	N.S.	N.S.
	B4	***	**	N.S.

付表-3. 各調査区における木本植物の全炭素および全窒素濃度, C/N比(2009年時)

括弧内は標準偏差を示し, 「-」は繰り返し数が2以下で値が得られなかったものを示す。(出典:金子ら 2020)

植物種	保護柵	処理間	全炭素濃度 (%)	全窒素濃度 (%)	植物体C/N比
イタヤカエデ	A1	柵外	45.2 (-)	2.2 (-)	20.4 (-)
		柵内	45.7 (-)	2.4 (-)	19.2 (-)
	B2	柵内	45.8 (-)	2.2 (-)	21.1 (-)
		柵外	45.2 (-)	2.5 (-)	18.4 (-)
	B3	柵内	45.8 (0.6)	2.4 (0.2)	19.4 (2.1)
		柵外	46.0 (-)	2.5 (-)	18.6 (-)
	B4	柵内	46.0 (0.3)	1.7 (0.1)	27.1 (1.9)
	シナノキ	A2	柵内	47.1 (-)	2.9 (-)
B3		柵内	45.6 (0.5)	2.7 (0.1)	17.1 (0.7)
		柵外	49.8 (2.8)	3.2 (0.3)	15.6 (0.8)
ミズナラ	A2	柵内	46.3 (1.7)	2.3 (0.1)	20.0 (0.6)
		柵外	45.1 (0.8)	2.3 (0.0)	19.3 (0.2)
	B2	柵内	47.6 (-)	2.6 (-)	18.7 (-)
		柵外	47.5 (0.3)	2.4 (0.1)	20.1 (1.2)
	B3	柵内	48.4 (-)	2.7 (-)	18.1 (-)
		柵外	47.7 (-)	2.2 (-)	22.1 (-)

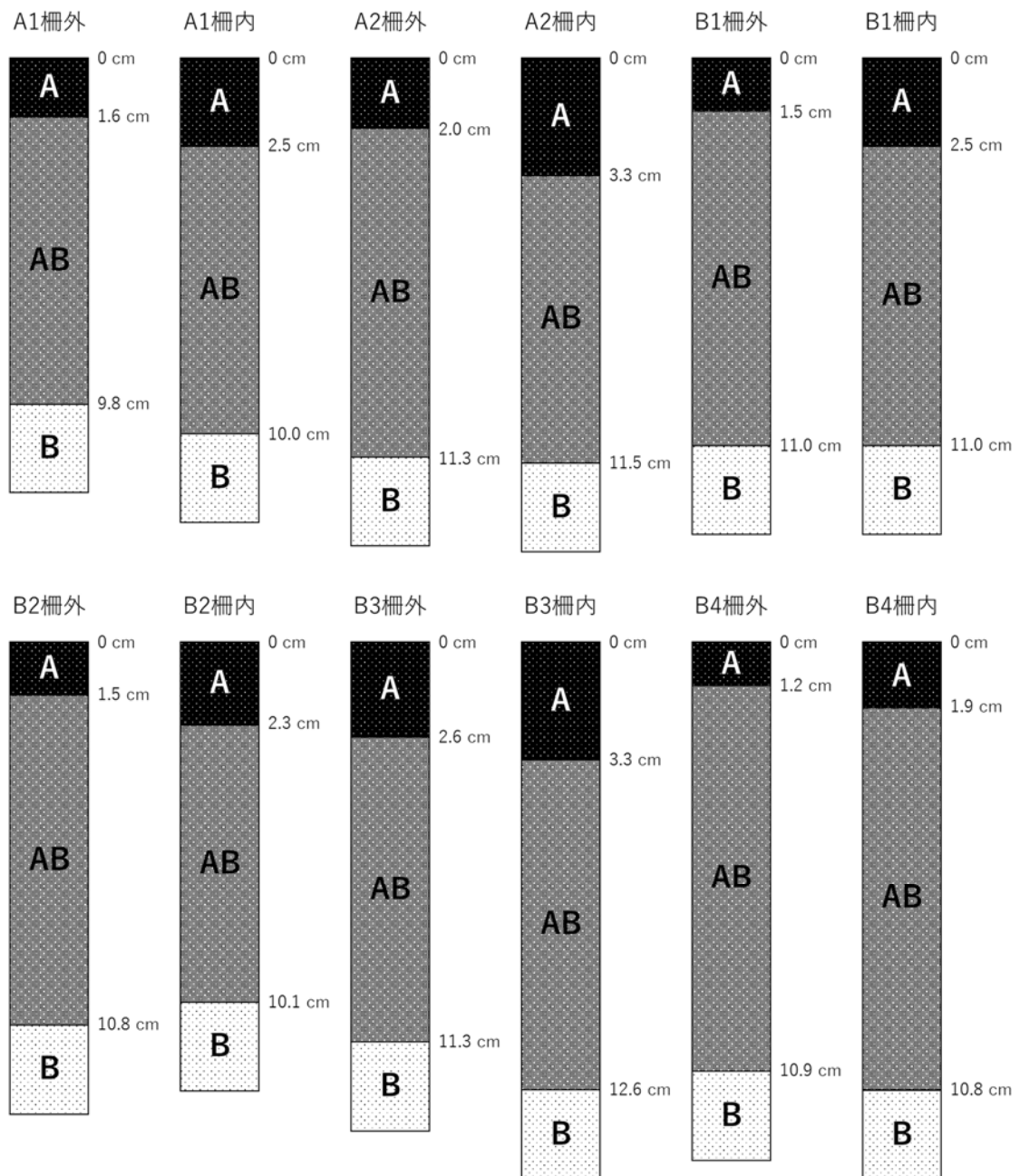
付表-4. 各調査区における月毎の土壌物理性および土壌全炭素・全窒素濃度, 土壌 C/N 比,

各無機態窒素濃度(2018 年時)

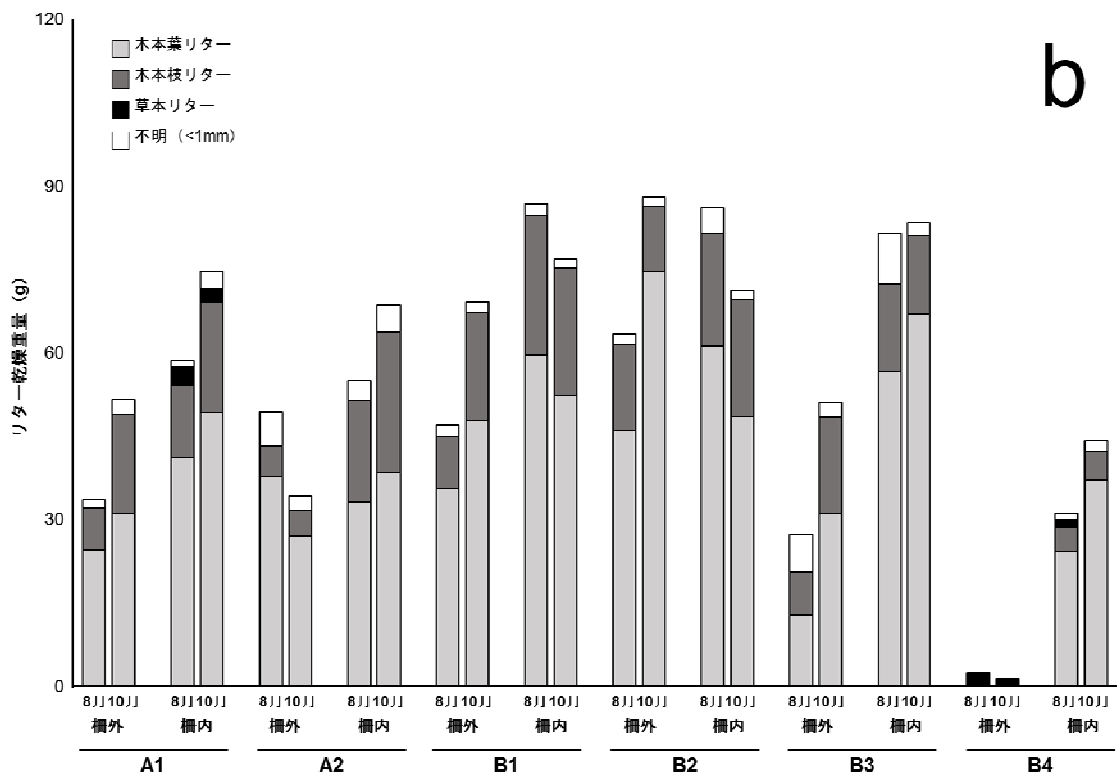
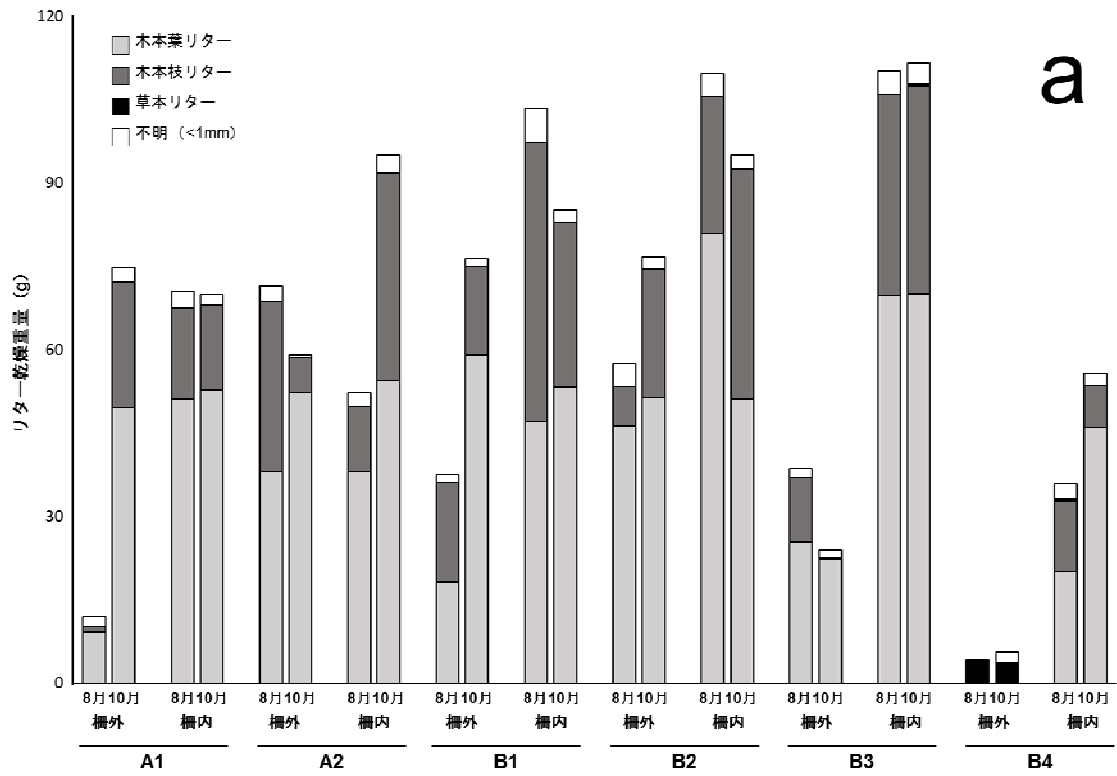
「-」は測定値が無いことを示す。「*」は柵内外で有意差がみとめられたことを示す

(Student's t-test, *: $p < 0.05$ **: $p < 0.01$ ***: $p < 0.001$)。

保護柵	月	処理間	土壌硬度 (KPa)	土壌全炭素濃度 (%)	土壌全窒素濃度 (%)	土壌C/N比	NH ₄ ⁺ -N (mg N/kg soil)	NO ₃ ⁻ -N (mg N/kg soil)	NH ₄ ⁺ -N + NO ₃ ⁻ -N (mg N/kg soil)
A1	8月	柵外	425 (129.7) ***	11.0 (2.4)	0.9 (0.2)	12.5 (0.5)	16.3 (1.7)	1.0 (1.8) **	17.4 (1.6) ***
		柵内	53 (5.4)	15.2 (1.3)	1.2 (0.1)	13.1 (0.6)	19.2 (4.2)	10.5 (5.3)	29.7 (3.7)
	10月	柵外	273 (32.2) ***	6.4 (0.3) *	0.6 (0.0)	10.3 (0.1)	8.5 (2.6)	6.8 (2.6)	15.3 (4.1)
		柵内	93 (17.2)	7.5 (0.3)	0.7 (0.0)	10.2 (0.2)	9.9 (3.5)	5.3 (1.9)	15.3 (4.8)
A2	8月	柵外	112 (11.4) ***	7.8 (0.9)	0.5 (0.0) *	14.1 (0.5)	10.9 (2.0) **	8.5 (3.0) *	19.3 (2.7) *
		柵内	82 (8.3)	10.8 (1.1)	0.8 (0.1)	13.2 (0.5)	17.7 (2.8)	15.7 (7.5)	33.4 (8.3)
	10月	柵外	199 (24.4) ***	3.9 (1.3)	0.3 (0.1) *	10.7 (0.3)	13.5 (3.3)	2.5 (1.9) *	16.0 (1.6) *
		柵内	77 (7.4)	7.3 (0.4)	0.7 (0.1)	10.3 (0.4)	13.8 (3.0)	11.1 (6.2)	25.0 (4.9)
B1	8月	柵外	121 (20.2) ***	6.9 (0.6)	0.5 (0.0)	13.0 (0.5)	10.9 (1.6)	11.2 (4.8)	22.1 (4.5)
		柵内	71 (6.9)	9.7 (1.3)	0.8 (0.1)	12.6 (0.3)	12.9 (3.3)	5.3 (1.7)	18.2 (4.2)
	10月	柵外	123 (12.7) *	5.9 (1.0)	0.6 (0.1)	10.6 (0.2)	9.8 (1.4)	9.3 (4.4)	19.2 (4.9)
		柵内	99 (9.7)	6.5 (0.5)	0.6 (0.1)	10.8 (0.3)	9.7 (1.4)	4.6 (1.6)	14.2 (2.2)
B2	8月	柵外	168 (21.8) ***	7.2 (2.5)	0.7 (0.2)	10.6 (2.7)	11.0 (1.8)	11.9 (8.2)	22.9 (8.2)
		柵内	86 (8.1)	8.5 (0.9)	0.6 (0.1)	14.0 (0.2)	12.6 (3.2)	5.6 (2.9)	18.2 (6.1)
	10月	柵外	189 (26.6)	4.8 (0.8)	0.4 (0.1)	11.4 (0.3)	6.9 (4.5)	8.4 (4.6)	15.3 (8.5)
		柵内	148 (22.1)	5.6 (1.0)	0.5 (0.1)	11.4 (0.2)	9.0 (2.6)	8.3 (5.6)	17.2 (5.5)
B3	8月	柵外	106 (21.3) ***	14.6 (1.9)	1.3 (0.2)	11.2 (0.1)	27.8 (1.6)	22.1 (12.5)	49.8 (10.6)
		柵内	53 (12.9)	11.3 (1.3)	0.9 (0.1)	12.2 (0.4)	21.1 (2.5)	17.7 (9.8)	38.8 (8.8)
	10月	柵外	144 (17.9)	6.2 (0.8)	0.6 (0.1)	10.0 (0.3)	9.5 (2.4)	7.0 (2.5) *	16.5 (2.4)
		柵内	110 (18.8)	7.2 (0.9)	0.8 (0.1)	9.5 (0.4)	8.0 (4.2)	38.5 (23.8)	46.5 (26.4)
B4	8月	柵外	459 (88.3) ***	3.6 (1.3)	0.3 (0.1) *	10.2 (1.1)	11.6 (1.4)	2.4 (1.1)	14.0 (1.6)
		柵内	66 (12.2)	4.9 (1.0)	0.5 (0.1)	10.2 (0.4)	10.9 (2.6)	1.7 (1.3)	12.6 (3.1)
	10月	柵外	331 (38.1) ***	3.1 (0.2) *	0.3 (0.0)	9.4 (0.2) *	8.6 (4.9)	1.7 (1.5)	10.4 (5.8)
		柵内	182 (16.4)	3.7 (0.2)	0.4 (0.0)	10.1 (0.2)	6.5 (2.4)	0.0 (1.8)	6.5 (2.1)



付図-1. 各防鹿柵内外における層位判別結果(2018年時)



付図-2. 各防鹿柵内外におけるリター乾燥重量(a:2018年時, b:2019年時)