

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

金子 命^{1,*}・原 ゆかり²・保原 達^{1,2}

¹酪農学園大学大学院酪農学研究科・²酪農学園大学農食環境学群

シカなどの大型動物は、生態系の地上部および地下部に様々な影響を与え得る。シカの生態系影響に関する研究は、主に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いるが、閉鎖的な生態系において行われた例は非常に少ない。本研究では、閉鎖的な生態系でエゾシカが高密度化した洞爺湖中島において、シカが土壌および植物に与える影響を解明することを目的として研究を行った。島内に設置された6ヶ所の防鹿柵を使用し、土壌については物理性と化学性、植物については化学性を調べた。その結果、シカの侵入を排除した防鹿柵内に比べて柵外では、顕著に土壌硬度が高く、土壌表層のリター堆積量が少なかった。また、土壌の窒素諸特性については、植生タイプによって傾向が大きく異なり、特にシカの利用率の高い草原では柵内に比べ柵外で硝酸態窒素濃度が顕著に高かった。植物についても、草原の柵外に生育するフッキソウにおいて窒素濃度が顕著に高かった。これらのことから、閉鎖的な洞爺湖中島においてシカの高密度化によって、土壌の物理性や土壌および植物の化学性に様々な変化が生じており、そうした変化はシカの利用率や植生のタイプにより異なることが示唆された。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、それらの影響が長期間に渡って維持されている可能性があると考えられた。

キーワード：エゾシカ、植生攪乱、閉鎖的生態系、土壌、窒素無機化速度

Mikoto Kaneko, Yukari Hara, and Satoru Hobara : Characteristics of soils and plants in Nakanoshima Island of Lake Toya, with a high density of sika deer. *Japanese Journal of Forest Environment* 62:1-16, 2020.

Large animals such as sika deer are considered to have diverse impacts on the aboveground and belowground processes in terrestrial ecosystems. Previous studies on the ecological impacts of deer grazing have been mostly conducted in open ecosystems where the home ranges of the deer are not restricted; however, few studies have been conducted in closed ecosystems. The present study was carried out to investigate the impact of deer on soils and plants in Nakajima Island in Lake Toya, where sika deer populations are dense within the closed ecosystem. We used six deer fences on the island and examined the physical and chemical properties of soils along with the chemical properties of plants. The thickness of litter layer on the soil surface was smaller and the surface soil hardness was larger outside the fences than inside. In addition, the soil nitrogen characteristics inside and outside the fence varied with the locations, especially the grassland soil outside the fence had higher nitrate-N than the forests. Similarly, nitrogen concentrations in Japanese spurge leaves were significantly higher outside the fences in the grassland than inside. These results suggest that in Nakajima Island, increased density of deer variously changes the physical properties of the soils and the chemical properties of the soils and plants, and these changes vary based on deer abundance and vegetation type. Because ranges for the movement of deer are limited in Nakajima Island, the effects of high deer density could be observed over the island, and stabilized for long time.

Keywords : Sika deer, vegetation disturbance, closed ecosystem, soil, net nitrogen mineralization rate

1. はじめに

大型の草食哺乳類であるシカは、採餌行動による植生攪乱などを通して生態系に様々な影響を与え得る。例えば、シカが高密度化した地域では、高い採食圧に起因する樹木個体群の更新阻害、林床の裸地化や植物種構成の単純化を招くことなどが数多く報告されている (McShea *et al.*, 1997; Horsley *et al.*, 2003; Nomiya *et al.*, 2003; 阪口ら, 2012)。また、植生の変化に伴って、カスケード効果的に無脊椎動物や鳥類、その他の哺乳類に対して影響を及ぼす可能性も指摘されている (Côté *et al.*, 2004; Allombert *et al.*, 2005)。

シカは、こうした生態系の地上部に影響を及ぼすだけでなく、生態系の地下部へも影響を及ぼす。例えば、土壌の踏み

固め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; 若原ら, 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

* 連絡・別刷請求先著者 (Corresponding Author) : 〒069-8501 北海道江別市文京台緑町582番地 : 582 Midorimachi, Bunkyououdai, Ebetsu 069-8501, Japan
E-mail : mikotokaneko@gmail.com

1 Graduate School of Dairy Science, Rakuno Gakuen University

2 College of Agriculture, Food and Environment Sciences, Rakuno Gakuen University

(2019年8月6日受付, 2019年11月19日受理)

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多くは、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。

北海道の洞爺湖中島では、島嶼という閉鎖的環境においてエゾシカ(*Cervus nippon yesoensis*)が高密度化している。中島では、エゾシカが1957年に初めて導入されたのをきっかけに、以後その個体数を大きく増やし、2001年のピーク時にはその数は434頭(83.5頭/km²)に上った(梶, 1986; 梶, 2018)。なお、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(大台ヶ原: 17.5~30.9頭/km²(Maeji *et al.*, 1999), 房総半島: >30頭/km²(柳ら, 2008), 知床半島: 5~10頭/km²(Nishizawa *et al.*, 2016), 日光国立公園: 13~22頭/km²(Stephan *et al.*, 2017))と比較して著しく高密度な状態であった。エゾシカの個体数が、島嶼に40年以上に渡って高密度で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への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(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、シカの高密度化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・化学的特性及び、植物—土壌間における窒素動態に関する調査を行った。

2. 方法

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5.24 km²)の内、最も多くのエゾシカが生息する大島(4.97 km², 北緯42度36分, 東経140度50分)において行った。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月にかけて行った。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(梶ら, 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生育していた。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

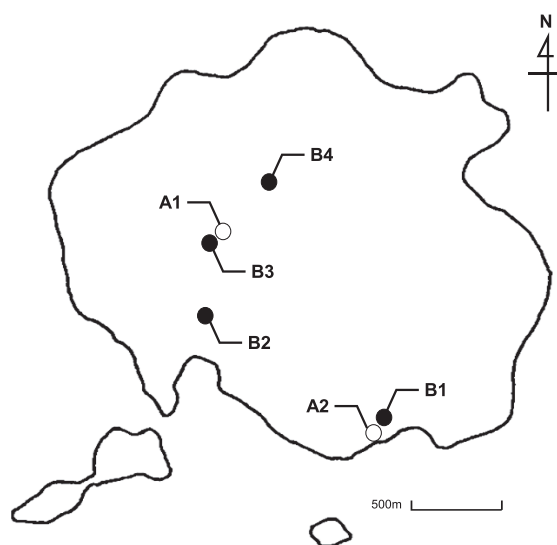


図-1. 大島における調査区位置図

地図中の○は1984年設置柵, ●は2004年設置柵をそれぞれ表す。

表-1. 各防鹿柵周辺の諸環境

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・フッキソウ	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・フッキソウ
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	フッキソウ	オオウバユリ・ハイイヌガヤ・フッキソウ
B3	森林	斜面地	ハンゴンソウ・フタリシズカ・フッキソウ	アオミズ・フタリシズカ・フッキソウ
B4	草原	平坦	ハンゴンソウ・フッキソウ・カタバミ	クサソテツ・ハイイヌガヤ・フタリシズカ

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*), ヤマゲワ, 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, ヤマゲワ, 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. *glehnii*), 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した。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、純硝化速度の測定を行った。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を行った。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



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。

に示す。

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月に採取した。

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、鉍質土壌層の深さ0~5 cmのA層土壌を採取した。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℃の条件下で100時間以上乾燥させた。

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℃の条件下で100時間以上乾燥させた。

2.3 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。リター堆積量の評価は、土壤試料採取時に掘った断面を観察し、鈣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(−リター堆積無し, +:リター堆積0~1 cm, ++:リター堆積1~2 cm, +++:リター堆積2 cm以上)に分けて評価することで得た。

2.4 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、リター層を除いた鈣質土壤層の深さ0~5 cmを対象とし、おおよそ2.5 cm深の箇所にて測定された。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。

2.5 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℃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。

2.6 土壤全炭素濃度および全窒素濃度の測定

土壤の全炭素濃度および全窒素濃度は、乾燥土壤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。

2.7 無機態窒素濃度、純窒素無機化速度、純硝化速度の測定

土壤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のポリ瓶に新鮮土壤を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℃で28日間静置して行った。そして、培養前後の土壤を用いて無機態窒素の抽出を行った。抽出は、100 mLのポリ瓶に土壤試料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(NH₄⁺-N)および硝酸態窒素(NO₃⁻-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。土壤の無機態窒素濃度は、培養前の土壤の値を用いた。純窒素無機化速度については、NH₄⁺-N濃度とNO₃⁻-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NO₃⁻-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。

2.8 植物体全炭素濃度および全窒素濃度、植物体C/N比

土壤と同様に、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。

2.9 統計解析

上記の分析項目(土壤硬度, 土壤含水率, 土壤全炭素濃度, 土壤全窒素濃度, 土壤C/N比, NH₄⁺-N, NO₃⁻-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壤諸特性(土壤硬度, 土壤含水率, 土壤全炭素濃度, 土壤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。

3. 結果

土壤のリター堆積量, 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2 cm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の柵外の土壤表層は、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。土壤硬度については、柵内土壤では87~237 KPa, 柵外土壤では182~310 KPaの範囲を示し、草原のB4を除いて、柵外土壤で有意に高かった。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壤硬度の月による変化と比して大きかった(付表-1・付表-2)。加えて、1984年設置柵と2004年設置柵の柵内外の土壤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)。土壤含水率は、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。土壤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)。土壤の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、土壤中の無機態窒素濃度(培養前)および窒素無機化

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

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) *** ab	44.6 (4.4) abc	8.7 (2.6) *** b	0.6 (0.2) *** bc	13.2 (0.8) * cde
	柵内	+++	87 (22) d	48.4 (3.4) ab	14.7 (1.9) a	1.0 (0.1) a	14.2 (0.4) bc
A2	柵外	+	209 (40) *** abc	27.1 (3.5) f	6.7 (1.0) b	0.4 (0.1) c	16.0 (0.4) * a
	柵内	++	113 (16) cd	27.3 (4.1) f	7.9 (2.0) b	0.5 (0.1) bc	15.3 (0.3) ab
B1	柵外	+	302 (40) * a	39.2 (5.4) abcde	8.0 (1.7) b	0.6 (0.1) bc	14.2 (0.5) bc
	柵内	+++	224 (52) ab	33.8 (2.5) def	6.7 (0.9) b	0.5 (0.1) bc	13.9 (0.5) bcd
B2	柵外	+	310 (38) ** a	37.2 (3.3) bcdef	8.1 (1.7) b	0.5 (0.1) bc	14.7 (0.5) abc
	柵内	+++	237 (40) ab	35.6 (2.9) cdef	6.7 (1.2) b	0.4 (0.1) c	14.9 (0.4) abc
B3	柵外	++	200 (29) *** bc	44.5 (4.6) abcd	8.1 (2.7) b	0.6 (0.2) bc	13.4 (1.0) cde
	柵内	++	104 (24) cd	49.4 (4.4) a	12.3 (3.7) ab	0.9 (0.2) * ab	13.3 (1.0) cde
B4	柵外	-	182 (37) bcd	37.0 (2.2) ** cdef	7.7 (1.3) * b	0.7 (0.1) *** abc	11.6 (0.4) ** e
	柵内	++	225 (34) ab	32.5 (2.0) ef	5.8 (0.9) b	0.5 (0.1) c	12.3 (0.2) de

括弧内は標準偏差を示す。*は各防鹿柵内外で有意差がみとめられたことを表す(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表す。各調査月の値は付表-1を参照のこと。

※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 ~ 1 cm, ++ : リター堆積1 ~ 2 cm, +++ : リター堆積2 cm以上)。

表-3. 設置年代の異なる防鹿柵間における各土壌諸特性の違い

	処理間			
	1984柵外	1984柵内	2004柵外	2004柵内
土壌硬度 (kPa)	232 (85) ab	100 (41) c	268 (89) a	189 (102) b
土壌含水率 (%)	35.8 (12.0) a	37.9 (13.2) a	40.3 (9.7) a	39.6 (9.8) a
土壌全炭素濃度 (%)	7.7 (4.2) b	11.8 (5.3) a	8.1 (4.3) b	8.7 (5.5) b
土壌全窒素濃度 (%)	0.5 (0.3) b	0.8 (0.4) a	0.6 (0.3) b	0.6 (0.4) b
土壌C/N比	14.6 (1.9) a	14.7 (0.9) a	14.1 (1.5) a	14.1 (1.6) a
NH ₄ ⁺ -N (mg N/kg soil)	8.6 (4.8) a	10.1 (5.7) a	8.8 (7.7) a	9.6 (7.0) a
NO ₃ ⁻ -N (mg N/kg soil)	6.4 (6.4) a	5.9 (5.5) a	8.9 (8.8) a	8.9 (8.7) a
NH ₄ ⁺ -N + NO ₃ ⁻ -N (mg N/kg soil)	15 (9.3) a	16.2 (10.1) a	17.8 (14.1) a	18.5 (13.2) a
純窒素無機化速度 (mg N/kg soil/day)	1.8 (1.1) a	2.7 (1.9) a	2.3 (1.3) a	2.3 (1.2) a
純硝化速度 (mg N/kg soil/day)	1.8 (1.1) a	2.6 (1.8) a	2.1 (1.3) a	2.2 (1.2) a

表中の数字は平均値(標準偏差)を示す。異なるアルファベット間には、多重比較により有意水準5%で有意差がみとめられたことを表す。

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NO₃⁻-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。NO₃⁻-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(付表-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

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

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)	ab	10.4	(3.3)	abc	21.3	(3.2)	abc	2.3	(0.6) **	abc	2.5	(0.6) **	abc
	柵内	13.7	(2.8)	ab	10.2	(2.2)	abc	23.0	(3.7)	abc	3.8	(0.9)	a	4.0	(0.8)	abc
A2	柵外	6.9	(1.8)	b	2.6	(1.2)	c	9.5	(2.2)	bc	1.2	(0.2)	c	1.2	(0.1)	c
	柵内	7.2	(1.7)	b	2.0	(1.2)	c	9.2	(1.2)	c	1.5	(0.5)	c	1.5	(0.5)	bc
B1	柵外	9.1	(5.4)	ab	10.6	(6.2)	abc	23.9	(11.3)	abc	1.8	(0.5)	bc	1.9	(0.5)	bc
	柵内	5.7	(1.2)	b	7.8	(2.5)	abc	13.7	(2.0)	bc	1.9	(0.5)	bc	1.9	(0.5)	bc
B2	柵外	7.1	(2.2)	b	5.3	(2.3)	abc	12.3	(3.5)	bc	2.2	(0.7)	abc	2.1	(0.7)	bc
	柵内	7.4	(2.5)	b	5.2	(2.4)	abc	13.2	(3.1)	bc	1.7	(0.4)	bc	1.6	(0.4)	bc
B3	柵外	10.4	(3.0) *	ab	11.0	(2.8)	a	22.3	(3.2)	abc	2.4	(0.7)	abc	2.6	(0.7)	abc
	柵内	15.6	(3.8)	a	13.6	(5.8)	abc	28.5	(5.9)	a	3.1	(0.7)	ab	3.3	(0.6)	ab
B4	柵外	7.6	(1.4)	b	13.1	(3.0) ***	ab	20.7	(2.5) *	abc	2.7	(0.6)	abc	2.8	(0.6) **	abc
	柵内	7.3	(1.6)	b	3.9	(1.6)	bc	11.3	(1.8)	bc	1.6	(0.5)	bc	1.7	(0.5)	bc

括弧内は標準偏差を示す。*は各防鹿柵内外で有意差がみとめられたことを表す(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表す。各調査月の値は付表-1を参照のこと。

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(NH₄⁺-N · NO₃⁻-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(付表-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。

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壌硬度が高いことや、リター堆積量が少ないことが明らかとなった。また、土壌中の窒素動態は、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、土壌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。

4.1 エゾシカが土壌の物理性に与える影響

土壌硬度は、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、柵内の土壌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、採餌活動に伴う土壌の踏み固めを通して土壌密度や間隙率などの土壌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

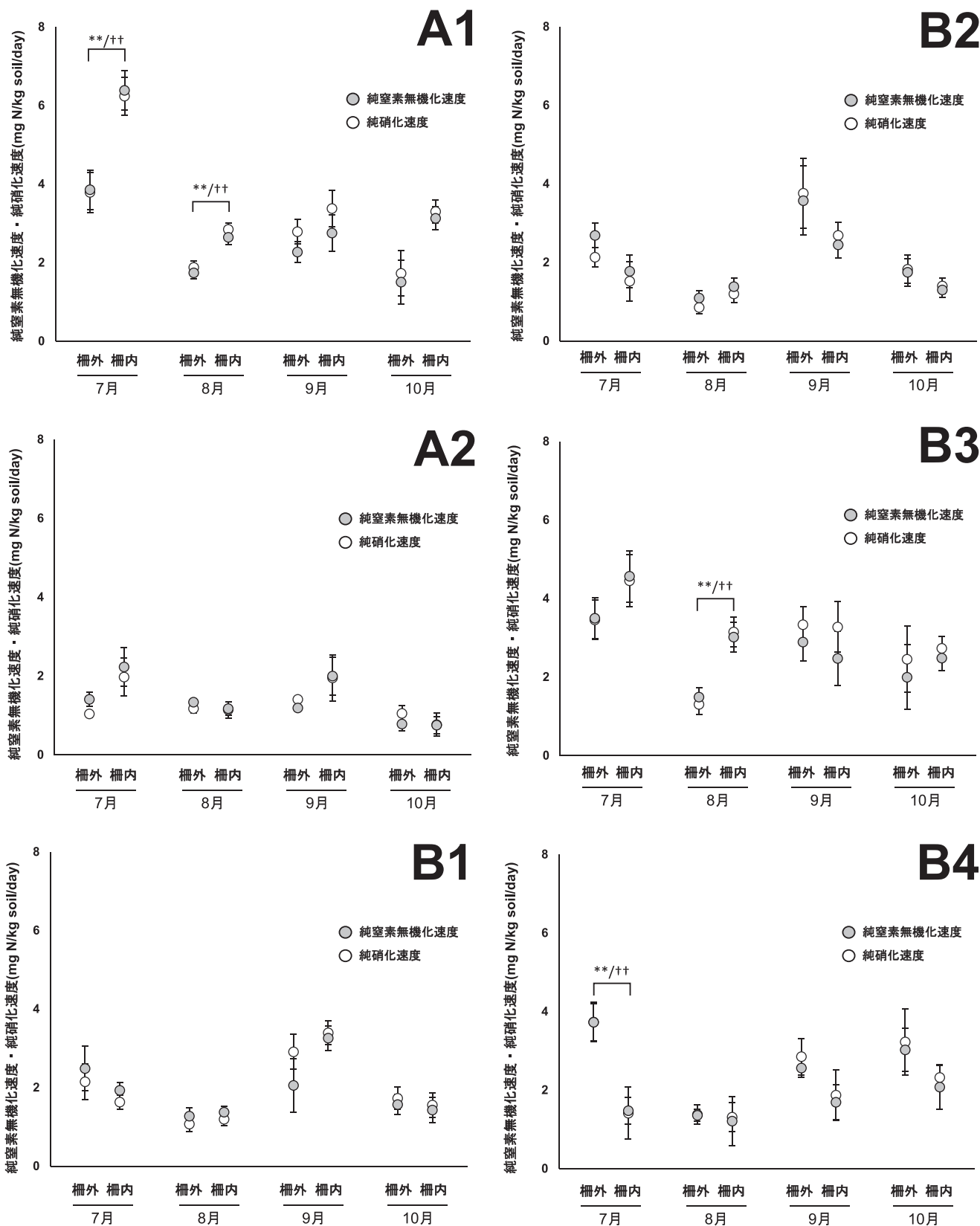


図-3. 各調査区における月毎の純窒素無機化速度および純硝化速度

図中の「*」は各防鹿柵内外の純窒素無機化速度の値において有意差が認められたことを表す(Student's t-test, * : $p < 0.05$, ** : $p < 0.01$, *** : $p < 0.001$)。同様に「†」は各防鹿柵内外の純硝化速度の値において有意差が認められたことを表す(Student's t-test, † : $p < 0.05$, †† : $p < 0.001$, ††† : $p < 0.001$)。

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

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.

*は各要因間で有意差がみとめられたことを表す(二元配置分散分析, *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$)。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。

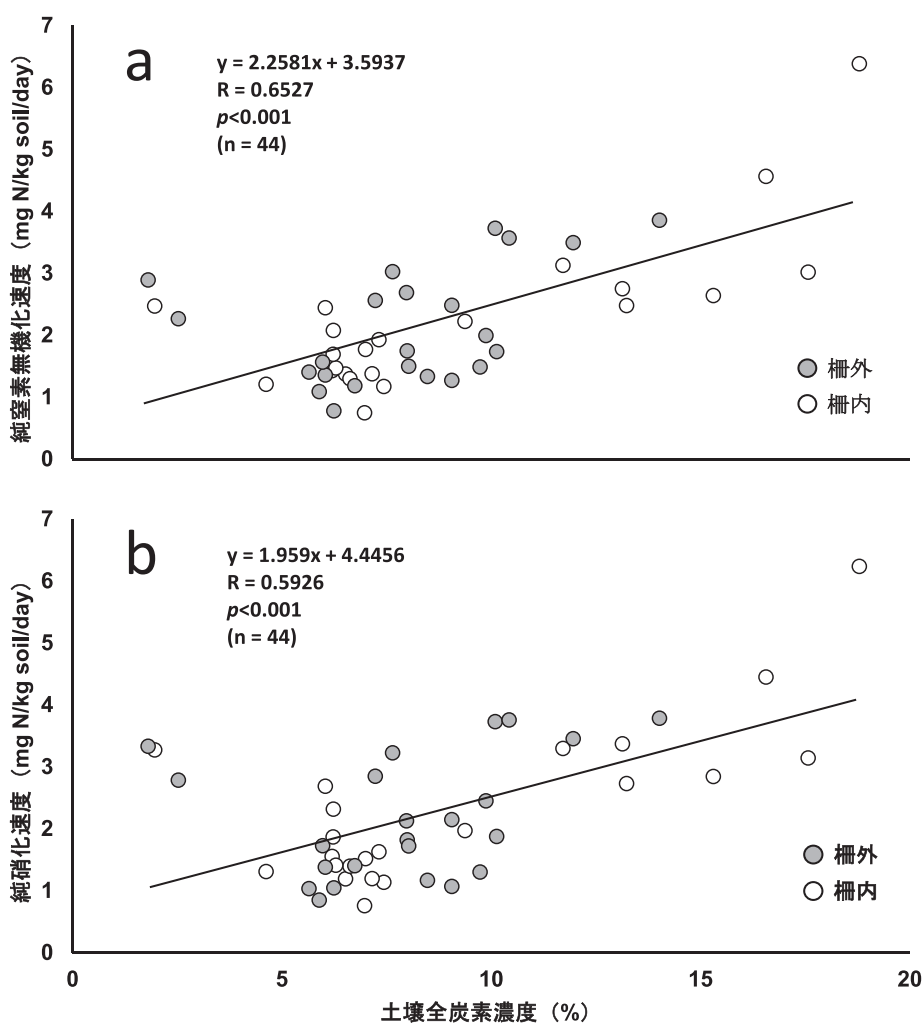


図-4. 窒素無機化特性と土壌全炭素濃度の相関関係(a: 純窒素無機化速度, b: 純硝化速度)

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)、ここでは鈹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、土壌表層に生育する蘚苔類などが鈹質土壌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

表-6. 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比の平均

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)	*	a	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		

括弧内は標準偏差を示し、「-」は繰り返し2以下で値が得られなかったものを示す。*は各防鹿柵内外で有意差がみとめられたことを表す(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表す。

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壤硬度が顕著に増加し、土壤物理性が直接的に改変された可能性が考えられた。

4.2 エゾシカが土壤および植物の化学性に与える影響

土壤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NO₃⁻-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、シカの利用率が高い草地では、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つの調査区内の、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 mgN/kg/day、純硝化速度0.76~6.24 mgN/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 mgN/kg/day)やUrakawa *et al.* (2015)(純窒素無機化速度: 0.40~5.88 mgN/kg/day、純硝化速度: 0.24~5.85 mgN/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鉍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NO₃⁻-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。

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、シカが土壌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、土壌の物理性にはシカの土の踏み固めによる土壌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壌硬度が低くなる傾向にあり、徐々にシカの踏み固めによる影響が低減している可能性が示唆された。一方で、土壌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、土壌の純硝化速度およびNO₃⁻-N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。こうした様々な土壌環境の特性は、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 (2003)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壌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。

謝 辞

本研究を実施するにあたり、室田欣弘氏には調査において様々な便宜を図っていただいた。また、伊吾田宏正博士および松山周平博士には論文作成時にアドバイスをいただいた。さらに、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る。

引 用 文 献

- 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.
- Allombert, S., Gaston, A.J., and Martin, J-L. (2005) A natural experiment on the impact of overabundant deer on songbird populations. *Biological Conservation* 126:1-13.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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・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壌窒素動態に与える影響. 日本緑化学会誌39(3):360-367.

- 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.
- 古澤仁美 (2015) ニホンジカシリーズ ニホンジカが森林土壌に及ぼす影響. 水利科学58(6):78-96.
- 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.
- 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 土壌侵食と森林—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.
- 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, Madison, 985-1018.
- 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肥の影響. 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 Mcivior, 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.
- 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.
- 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.
- 梶 光一 (1993) シカが植生をかえる—洞爺湖中島の例—. (生態学からみた北海道, 東正剛・阿部永・辻井達一編, 北海道大学図書刊行会, 札幌). 242-249.
- 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.
- 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・宮木雅美・寺澤和彦・明石信廣・宇野裕之 (2006) 適正密度とは. (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). 199-207.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 三原義秋 (1951) 雨滴と土壌侵蝕. 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 村井隆晃・吉田剛司 (2013) エゾシカ *Cervus nippon yesoensis* 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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帯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.
- 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. *Journal of Range Management* 47:444–449.
- Singer, F.J., and Schoenecker, K.A. (2003) Do ungulates accelerate or decelerate nitrogen cycling? *Forest Ecology and Management* 181:189–204.
- 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 Biology and Biochemistry* 42:2068–77.
- Stephan, J.G., Pourazari, F., Tattersdill, K., Kobayashi, T., Nishizawa, K., and De Long, J.R. (2017) *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.
- 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.
- 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.
- 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, 札幌). 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.
- 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. *Ecological Monographs* 71:587–614.
- 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—. *日本森林学会誌*90:378–385.
- 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.

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, 各無機態窒素濃度の平均

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 (2.6) **	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)	

括弧内は標準偏差を示す。「—」は測定値が無いことを示す。*は各防鹿柵内外で有意差がみとめられたことを表す(Student's t-test, * : p < 0.05, ** : p < 0.01, *** : p < 0.001)。

付表-2. 土壌の各測定項目の二元配置分散分析結果

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.
土壌全窒素濃度	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.

「*」は各要因間において有意差がみとめられたことを示す(二元配置分散分析, *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$)。
 「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。

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比の平均

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 (-)

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。