

東京大学大学院新領域創成科学研究科

環境学研究系自然環境学専攻

生物圏機能学分野

令和 2 年度 修士論文

ニホンジカとイノシシの共存環境における生態系への影響

Ecological impacts of sika deer and wild boar in their coexisting environments

2021 年 1 月 20 日提出

2020 年度 3 月修了

指導教員 鈴木牧 准教授

47-196623 宮本航雅

目次

第一章. はじめに.....	2
第二章. 調査地と方法.....	5
2-1. 調査地	5
2-2. 自動撮影カメラと密度指標.....	6
2-3. 調査方法.....	7
植生調査	7
土壌動物調査.....	7
埋土種子調査.....	7
2-4. DDI の計算方法.....	8
2-5. 統計分析.....	8
植生への影響.....	8
土壌動物への影響	10
埋土種子への影響	12
第三章. 結果	13
3-1. 動物撮影数と季節変化.....	13
3-2. 植生調査.....	13
3-3. 土壌動物調査	16
土壌動物全体への影響	16
土壌動物機能群間の関係と環境要因	18
3-4. 埋土種子調査	19
埋土種子の発芽状況.....	19
先駆樹種に関する分析結果.....	19
先駆樹種以外の種に関する結果.....	21
第四章. 考察	22
4-1. 植生への影響	22
4-2. リター・土壌への影響.....	24
4-3. 土壌動物への影響	26
4-4. 埋土種子への影響	27
4-5. まとめ	28
謝辞.....	29
参考文献	30
付録.....	33

第一章. はじめに

近年、日本ではニホンジカ (*Cervus nippon*, 以下シカ) とイノシシ (*Sus scrofa*) の個体数が増加し、生息地を拡大させ、農業や生態系、人間の生活環境に影響を及ぼしている。環境庁と農林水産省 (2013) は、日本での農作物の被害総額は 200 億円前後であり、さらにこれに伴う営農意欲の低下や耕作放棄地の増加などが深刻な状況となっていると報告している。また、希少植物をはじめとする下層植生の消失や植生の単純化等が進み、多くの生物の生息環境を劣化・減少させ、生物多様性の維持に支障をきたすおそれがあると述べている。このような状況を受け、国は抜本的な鳥獣捕獲強化策として、平成 25 年にシカとイノシシを 10 年後までに半減させるという対策を実施している (環境省・農林水産省 2013)。

では、具体的にどのような影響があるのか。シカの生態系への影響については、下層植生の採餌や樹皮剥ぎ、歩行による土壌の踏み固めなどによる下層植生の衰退や林業被害、土壌状態の悪化などが日本でも多数報告されている (Takatsuki 2009)。特に、下層植生への影響については古くから研究がなされており、シカの嗜好植物が食い尽くされ、不嗜好種だけが多く生存する環境になってしまうことや (Yoshii and Yoshioka 1949)、実生の採餌により、森林の再生が妨げられること (Takatsuki and Ito 2009) などが知られている。また、シカの過去の生息密度が現在の下層植生やリター層の深さに負の影響を及ぼすという知見 (Harada *et al.* 2020) もあり、シカの影響を受けた森林が元に戻るのにかなりの時間を要するようである。森林再生には土壌中で休眠している埋土種子が重要な役割を果たすが、シカの採食で下層植生が衰退すると埋土種子量が減少したという報告もあり (相澤・木平 2006)、シカが森林へ与える影響は大きい。さらに、シカが植生を減らすことの影響はリターや土壌にも表れることがある。ヒノキ林でシカが下層植生を減らすと、リターの減少や土壌硬度の上昇を招くことや、広葉樹林ではシカの直接的影響で土壌硬度を増やすことなどを示した研究がある (柳ほか 2008)。さらに、リターの消失や植生の衰退の影響によって、ササラダニなどが減少することも報告されている (伊藤ほか 2007)。以上のように、シカは下層植生や土壌に対し、長期に亘り大きな影響をきたす生物であることが、日本の研究からも多数報告されている。

イノシシについては、特に掘り返しの影響に関する調査が、海外を中心になされている。掘り返しとは、地中の食物を得るためや寝屋として利用するために行われる、土壌を深さ 5~30 cm 程度掘り返す行動である (高橋, 1978)。この土壌の掘り返しにより、下層植生被度が 8 割ほど減ったという報告がある (Bratton 1974, Howe *et al.* 1981, Singer *et al.* 1984)。反対に、掘り返しの後、植物種数の増加や新芽の成長が促進されるなどの、正の影響を報告している例もある (Lacki and Lancia 1986, Welander 1995, 高橋・鷺谷 2008)。また、Howe *et al.* (1981) や Mohr *et al.* (2005) は、イノシシが土壌の掘り返しや捕食によって土壌動物を減らしていると報告している。その反面、掘り返しによって土壌硬度が低下するとの報告もあり (Cuevas *et al.* 2012)、イノシシが土壌硬度の減少を通じて土壌動物を増やす働き

も予想される。また、埋土種子については Bueno *et al.* (2011) が、イノシシは掘り返しにより、土壌深部の種子を浅部に移動させるので、深部の埋土種子の発芽を促進する働きがあると述べている。その一方、イノシシが植物を減らすとすれば、それによってシカと同様に埋土種子を減少させる可能性もある。このように、植生や土壌動物、埋土種子に対してイノシシが与える影響には、正・負両方の知見や予想がある。さらに、以上のような知見のほとんどは海外の研究によるものであり、日本での知見は高橋・鷺谷 (2008) が実生発生に関する研究を行っているのみである。

日本では主に西日本や中部地方でシカとイノシシの二種の生息地が重複しており (環境省 2015)、そのような地域では 2 種の生態系への影響に何らかの交互作用が想定される。イノシシが生態系に正の影響を与えうるのだとすれば、その影響はシカの負の影響を打ち消すように働くかもしれない。例えば、イノシシが植物を増やす効果を持つとすれば、それによってシカによる植物への負の影響が打ち消されるのではないかと考えられる。また、シカが土壌硬度を高めたとしても、イノシシが掘り返しによって土壌硬度を低くし、シカの影響を相殺するかもしれない。さらに、シカが下層植生を減少させることで埋土種子の新規供給が減少するとしても、イノシシが深部土壌の種子を掘り起こしてその発芽を促進するならば、森林の更新への影響は限定的となるかもしれない。しかし、イノシシは糞が残りづらいなどの理由により正確な生息密度の算出が困難なことから、現在まで、以上のような予想を検証できるような調査の例はない。

そこで、本研究ではシカとイノシシの共存環境において、植物や土壌動物、埋土種子がどのような影響を受けるか評価することを目的とする。そして、①これらの各要素に対するイノシシの影響が正と負どちらなのか、②シカとイノシシが両方とも存在していればどのような影響になるのか、③日本では海外での先行研究と比較してどの程度、共通の傾向が見られるのか検討する。そのために、シカやイノシシが高密度～低密度で生息している地域で調査を行い、これらの動物の生態系への影響を検出する。

本研究を遂行するには、シカとイノシシが共に生息している地域で、かつこれらの正確な密度指標が得られる調査地が必要である。日本の都道府県では個体数推定に糞密度のデータを用いている所が多く、千葉県では糞粒法を採用している (宇野ほか 2007)。千葉県房総半島では 1996 年から糞粒法によるモニタリングが実施されており (千葉県・房総のシカ調査会 2005)、データの蓄積量が多い。ただ、糞粒数に基づくシカ個体数のモニタリングポイントの空間密度は 3-5 km 間隔であり、空間解像度は高くない。また、イノシシは糞が残りにくいため、シカのような糞密度に基づく密度推定法は適用できず、市町村ごとの捕獲実績以外に公式な生息密度データが存在しない。そこで本研究では、自動撮影カメラを使用し、カメラに写っていた動物の滞在時間をそのまま動物の密度指標として使用する。この方法ではカメラの前に限り、正確な動物密度が得られ、その密度に対応する動物の影響が検出できるだろう。合わせて、動物の行動など、生態的な情報も入手できるという利点がある。房総半島には 100 以上の自動撮影カメラが設置されている。従って、房総半島は糞粒法に基

づく個体数データの蓄積と多数の自動撮影カメラのデータが共に利用可能であるという点で調査地として最適である。

また、本研究ではシカとイノシシを分離し、また、イノシシの影響が正と負のいずれであるかを検討するため、複雑な相互作用を扱えるモデルを検討する必要がある。そのため、構造方程式モデリング (SEM) を用いて、動物密度や環境要因などの変数間の因果関係を分析する。

第二章. 調査地と方法

2-1. 調査地

千葉県房総半島（北緯 35 度，東経 140 度）の富津市，君津市，鋸南町，南房総市に設置された 24 か所の自動撮影カメラの地点を調査地とした（図 1）．この地域に近い鴨川市の気象観測点における 2020 年の日平均気温は 16.9℃，日平均最高気温は 21.3℃，日平均最低気温は 13.1℃，2020 年の年間降水量は 1768.5 mm であった（出典：気象庁ホームページ http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/view/annually_a.php?prec_no=45&block_no=0384&year=&month=&day=&view=）．調査地の植生はコナラやスダジイ，ヤブニッケイなどで構成された二次林か，スギやヒノキを中心とする人工林である．

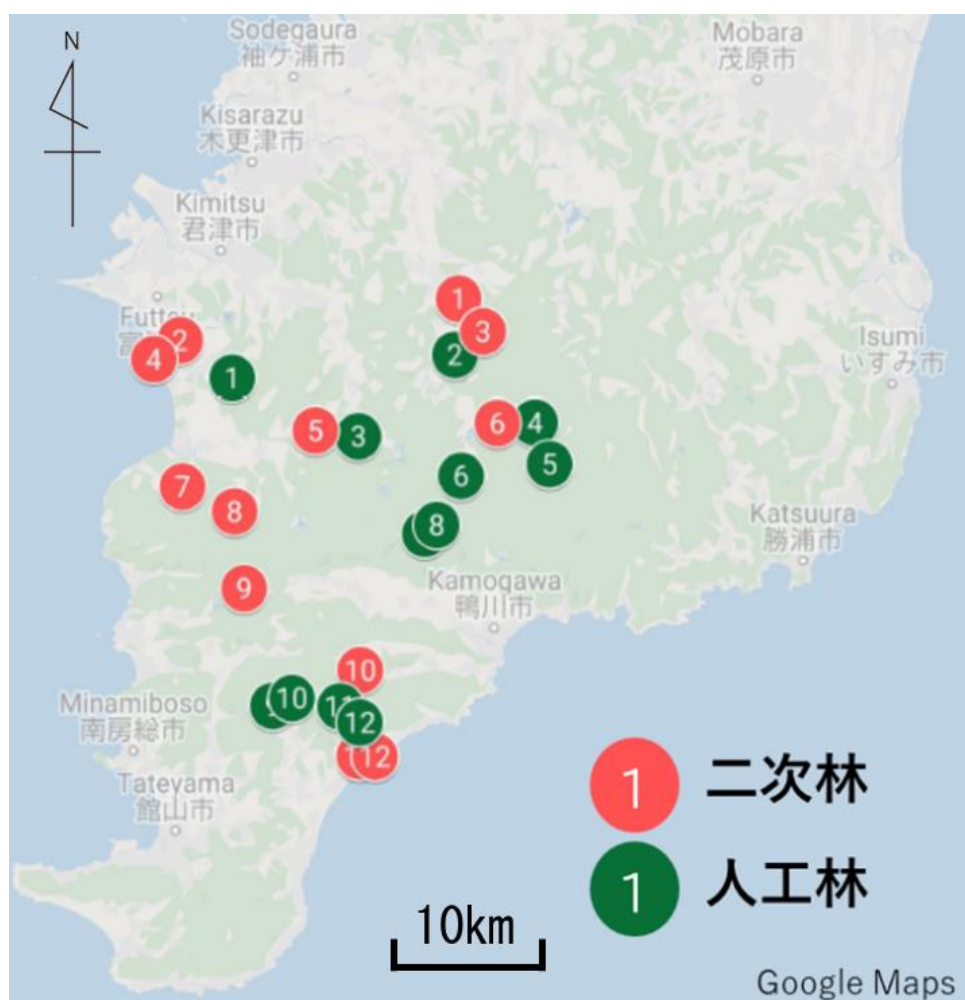


図 1. 調査地の位置（Google My Maps 地図データ©2021）．数字は地点名を示す．赤の地点は二次林，緑の地点は人工林である．

千葉県が行っている管理ユニット単位のシカ密度推定結果によると、平成 29 年度の調査地付近の推定生息密度は 3~60 頭/km² であり地域差が大きかった。また、平成 29 年度のイノシシの捕獲数は市町村あたりで約 700~3000 頭であり、こちらも地域差が大きかった。これらのデータは千葉県庁自然保護課より提供していただいた。

人工林と二次林では植被率やリター、土壌硬度などに対し、シカの影響の程度や影響経路が異なるとの指摘があるため（柳ほか 2008, Harada et al. 2020）、両者は分析時に区別する必要がある。このため、調査地のうち半数の 12 か所を人工林、もう半数は二次林とした。100 地点以上の自動撮影地点の中から、カメラが設置された 2018 年 5~7 月からの約半年間に撮影されたカメラデータに基づき、シカが高密度な地点、イノシシが高密度な地点、両種が高密度な地点、両種が低密度な地点をすべて含むように調査対象地を選定した。

2-2. 自動撮影カメラと密度指標

自動撮影カメラのデータは、カメラの設置・管理者である日本大学生物資源科学部森林資源科学科中島研究室と東京大学大学院農学生命科学研究科生圏システム学専攻宮下研究室に提供いただいた。カメラは 2018 年 5~7 月から連続で設置されており、各地点で調査日までに撮影された動物の撮影時間（以下、滞在時間）を稼働日数で割った「撮影効率」を、動物の密度指標として用いた。同時に複数の個体が撮影された場合は、それぞれの個体の滞在時間を別々に計測し、合計した。

房総半島にはキョンも生息しており、この地域のキョンは体重が約 9 kg（浅田 2014a）、シカは冬のメスで約 40 kg（浅田 2014b）と大きな体格差がある。そこで、キョンのシカに対する体格差を体重より 1/5 程度と見積もり、影響の大きさはシカの 1/5 程度と仮定し、滞在時間を 5 で割った上で、シカの滞在時間に足し合わせた。また、イノシシの幼獣と成獣でも体格差がある。カメラを確認し、平均的な成獣の体格と比較して、半分以下の体格である個体は幼獣とみなした。幼獣の影響は成獣の半分程度であると仮定し、幼獣の滞在時間を 2 で割った上で成獣の滞在時間に足し合わせた。

$$\text{シカ撮影効率 [秒/日]} = (\text{シカ滞在時間 [秒]} + \text{キョン滞在時間 [秒]} / 5) / \text{稼働日数}$$

$$\text{イノシシ撮影効率 [秒/日]} = (\text{イノシシ成獣滞在時間 [秒]} + \text{イノシシ幼獣滞在時間 [秒]} / 2) / \text{稼働日数}$$

なお動物のインパクト指標として、滞在時間そのものでなく実際に現場で採餌や掘り返しを行っていた時間に基づく撮影効率も検討した。しかし、採餌時間はシカの滞在時間と（ $r = 0.85^{***}$ ）、掘り返し時間はイノシシの滞在時間とそれぞれ高い相関を示したため（ $r = 0.96^{***}$ ）、以下の分析では滞在時間から算出した撮影効率を使用した。

本研究では正確な撮影効率が必要であるが、自動撮影カメラではしばしば不具合や電池切れによって撮影漏れ期間が生じる。イノシシやシカは季節によって撮影数が増えるという報告があり (Yokoyama *et al.* 2020), その場合、撮影漏れ期間の違いによって、撮影効率が動物密度を正確に反映しなくなる恐れがある。この可能性を排除するため、春 (3~5 月), 夏 (6~8 月), 秋 (9~11 月), 冬 (12~2 月) の撮影効率を算出し、Kruskal-Wallis の検定を行った。その結果、人工林と二次林でシカとイノシシの両種とも季節間の差がないことを確認した (統計解析ソフト R を使用)。

2-3. 調査方法

2019 年 9 月 30 日~10 月 10 日にかけて、各カメラの撮影範囲 5m×5m の地表に設置した枠の中で、以下の現地調査を実施した。

植生調査

5 m×5 m の範囲内の上層の植被率 (開空度), 下層の植被率を測定した。下層はシカが採餌可能な高さである 2 m 以下とし、それ以上を上層と定義した。上層と下層に出現した全ての植物種について、種ごとの最大高と被度を測定し、食痕の有無も確認した。上層の植被率は、枠中央の地上 2 m の高さで撮影した全天写真を用いて、全天写真解析プログラム CanopOn 2 (<http://takenaka-akio.org/etc/canopon2/>) で算出した。分析では 100% から上層の植被率を引いた開空度を使用した。また、その他の環境指標として斜度と土壌硬度を測定した。土壌硬度は山中式硬度計を用いて 5m×5m の範囲を網羅するように各調査地につき 30 回測定し、平均値を算出した。斜度は測定者の目の高さに合わせたポールを範囲内の上端に置き、下端からクリノメーターで視認し、測定した。

土壌動物調査

5 m×5 m の範囲内で土壌とリターを 3 反復採取した。まず、25×25 cm の木枠を地表に置き、その中のリターを全て採取した。リター採取後の地表から、100 cc の採土円筒を用いて枠内で深さ 0~5 cm の土壌を採取した。以上のサンプリングを 3 回繰り返した。

採取したサンプルを持ち帰り、リターからはハンドソーティングで、土壌からはツルグレン装置で 48 時間以上抽出することで、土壌動物を採集した。採集した土壌動物は 70% エタノールに浸して固定・保存した。作成した標本を実体顕微鏡下で同定し、金子ほか (2007) に基づき、主な機能群ごとに分類した。

埋土種子調査

採土円筒を用いて深さ 0~10 cm の土壌を 5 回反復採取した。この際、0~5 cm と 5~10 cm で別々に採取した。リターは 3-2 で採取したものをを用いた。これらを実験室に持ち帰り、土

壤からは植物の根や石などを取り除いた。リターは実験室にて自然乾燥後、25×25 cmの枠内にリターを入れ、3 反復それぞれのリター層の深さ(cm)を測定し、平均値を算出した。イノシシの掘り返しによってリターと土壌が攪拌され、リター中にも種子が存在する可能性があると考え、リターからも発芽試験を行った。2020 年 1 月に、0~5 cmと 5~10 cmの土壌それぞれ 300 ccずつ、リターは全体の三分の一をそれぞれ別のプランターに撒き、東京大学柏キャンパス環境棟屋上（我孫子市の気象観測点における 2020 年のデータ：日平均気温 15.1°C，日平均最高気温 20.1°C，日平均最低気温 10.9°C。出典：気象庁ホームページ；http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/view/annually_a.php?prec_no=45&block_no=0376&year=&month=&day=&view=）に設置した。二日に一度灌水し、発芽した植物を種同定した。プランターには外部からの種子の混入を防ぐため不織布で覆いをかけた。発芽試験は 2020 年 11 月まで継続した。発芽した実生は乾燥標本にして保存した。

2-4. DDI の計算方法

植被率が過去のシカ密度（Deer Density Index；以下、DDI）の影響を受けるという知見（Harada *et al.* 2020）に基づき、DDI を説明変数に加えた。千葉県庁自然保護課より 2006～2014 年のシカ糞粒調査のデータの提供を受けた。糞粒調査のラインは 3~5 km間隔で房総半島中に配置されており、各ライン上の糞密度が 2 または 3 年に一度、計測されている。この糞粒数データを使用し、以下の式で DDI を算出した（Harada *et al.* 2020）。各ラインの調査が実施されなかった年の糞数は前後年のデータの算術平均値として算出した。

$$\text{DDI} [\text{粒} \cdot \text{年}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}] = 2006 \sim 2014 \text{ 年のシカ糞数の和} / \text{調査年数} / \text{ラインの調査面積} (\text{m}^2)$$

キョンに対してもシカと同様に、ラインごとの糞粒数を計算した上で、シカとの体格差を補正するため糞粒数を 5 で除して DDI に足し合わせた。本研究の調査地における各 DDI は、ArcGIS 10.7.1 の Spatial Analyst ツールを用いて、逆距離荷重法（Philip and Watson 1985）により調査地から最も近い 12 点のモニタリングポイントから算出した。

2-5. 統計分析

植生への影響

植生調査の測定項目のうち、下層（2 m 以下）の植被率がシカやイノシシの影響を大きく受けると判断し、下層の植被率を中心に分析を行った。植被率とシカやイノシシの撮影効率との関係を探るため、構造方程式モデリング（SEM）を実施した。分析には R (ver. 4.0.2) の sem パッケージ（Fox *et al.* 2020）を使用した。観測変数は、下層の植被率（logit 変換したもの）、自動撮影カメラで得られたシカとイノシシの撮影効率、地形湿性度指数（以下、

TWI ; Sørensen *et al.* 2006), 開空度 (logit 変換したもの), DDI である. TWI は国土地理院の 10 m メッシュ標高データ (国土地理院ウェブサイト <https://fgd.gsi.go.jp/download/mapGis.php?tab=dem>) をもとに, ArcGIS Pro ver. 2.5.1 の Spatial Analyst を使用して算出した. なお, Harada *et al.* (2020) は利用できる糞粒数データのうち最近の 9 年とそのさらに過去の 9 年の DDI をそれぞれ算出し, どの期間の DDI が植被率などに影響するか調べている. これにならい, 本研究でも糞粒数データを 3~9 年ごとに区切って様々な期間の DDI を算出し, AIC に基づき植被率を最もよく説明できる期間の DDI を調べ, モデルに組み込んだ.

まず, これらの観測変数間の期待される関係をすべて組み入れたモデル (フルモデル; 図 2) を構築し, モデルにデータを当てはめ, χ^2 値, GFI, CFI, AIC などの適合度指標に基づくモデル評価を行なった. そして, あてはまりの悪いパスや生物学的に説明がつかないパスを逐次除いてモデルを改良していき, 最適なモデルを採択した.

後述するように, 予備解析の結果, 下層の植被率とシカ撮影効率には正の相関が確認された. しかし, シカが下層植生を増やすとは考えにくいいため, 植被率と動物撮影効率や環境要因についての SEM を実行するにあたり, 植被率がシカやイノシシの撮影効率に影響するパスを組み込んだ (図 2).

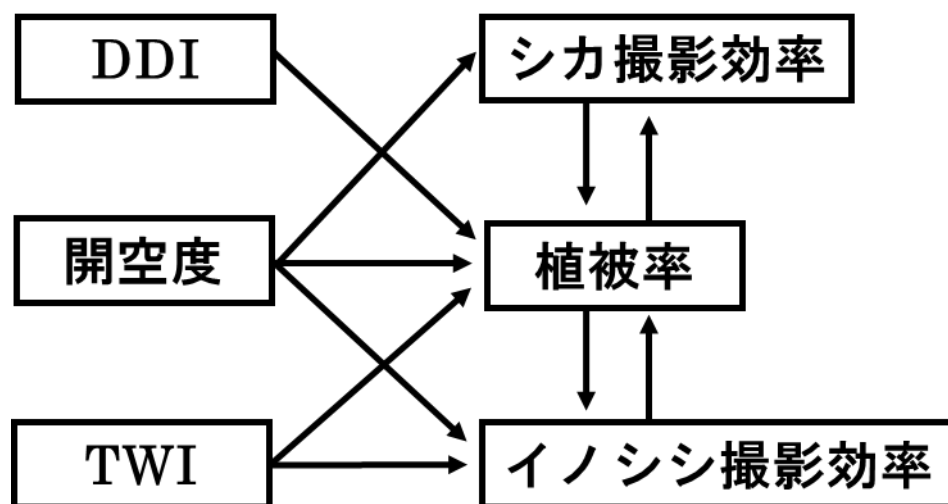


図 2. 植生への影響に関するフルモデル. シカ撮影効率やイノシシ撮影効率と植被率は正の相関があったが、動物（特にシカ）が植被率を高めている可能性は低いと考え、植被率から動物へ向かうパスを組み込んだ. DDI は植被率に対して、最もよく説明できた期間を使用.

土壌動物への影響

土壌動物群集と環境要因の関係を SEM により検討した. ここでは環境要因として、リター層の深さ、土壌硬度、2 m 以下の植被率、TWI、斜度、DDI、イノシシとシカの撮影効率を用いた. 土壌硬度とリター層の深さは、動物の踏圧や掘り返しの影響や植生などの環境の影響を受けている可能性があるため内生変数として扱い、それらを介した他の環境要因の間接効果もモデルに含めた (図 3A). ここでは、2006～2014 年の 9 年間の DDI を分析に使用した.

まず、土壌動物群集全体の量と環境要因との関係を表すモデルを構築した (図 3B). バイオマス変数 (Biomass, BM [cm]) を以下のように算出し、土壌動物群集全体量の指標とした. BM は、各土壌動物群の個体数に各群の動物の標準的な体長の最小値と最大値 (青木 1973, 武田 2002 に基づく) の平均値をかけ、全動物群あたりの総和をとったものである.

次に、アリ、捕食者 (クモ・ムカデ・カニムシ)、捕食ダニ (トゲダニ・ケダニ)、ササラダニ、トビムシ、リター粉碎者 (ヒメフナムシ・ヤスデ・ワラジムシ・ダンゴムシ)、ミミズ (ヒメミミズ・ミミズ) の 7 機能群それぞれの個体数を内生変数とするモデルを構築し (図 3C)、機能群間の関係を調べた. 本研究では個々の動物群のサンプル数が少ないため、機能が似ている土壌動物の個体数を上記の機能群ごとに合計して分析に用いた. また、これらの機能群と環境要因の関係を探るため、BM に最も影響していた環境要因からのパスをそれぞれの機能群に追加し、SEM を実行した.

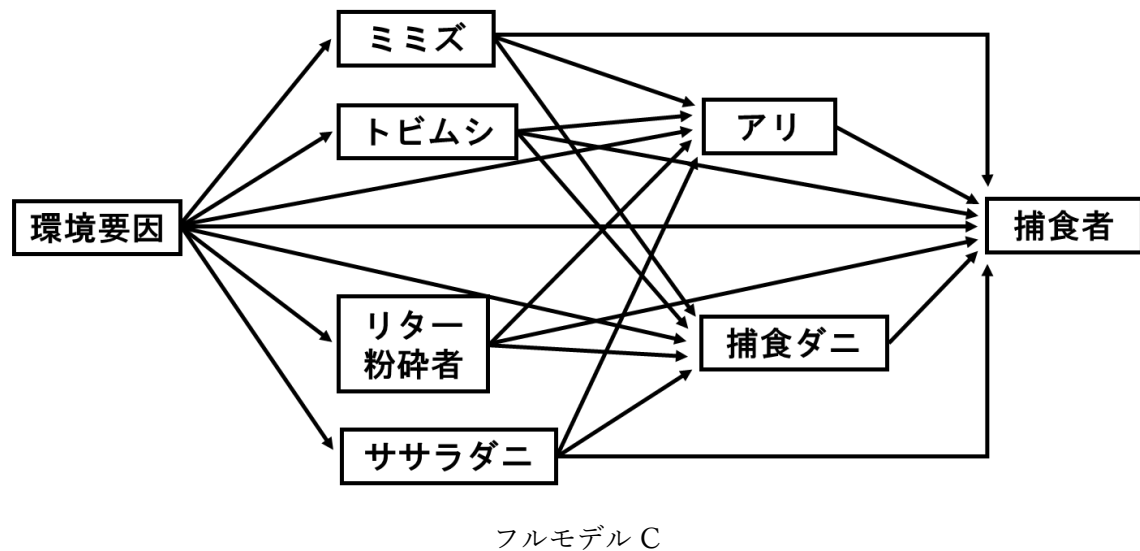
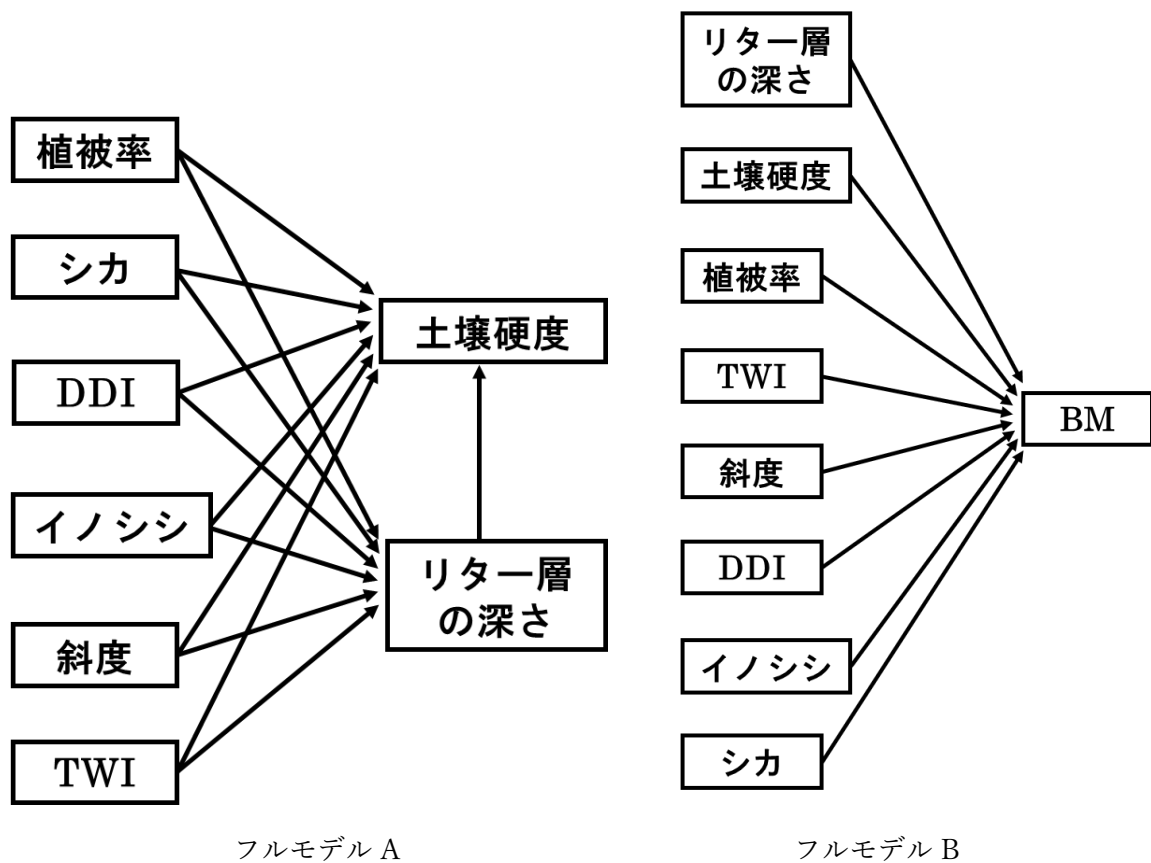


図 3. 土壌動物への影響に関する 3 つのフルモデル。シカ：シカ撮影効率，イノシシ：イノシシ撮影効率。各土壌動物機能群に影響する環境要因は BM に対して最も強く影響を与えていた変数を入れた。

埋土種子への影響

埋土種子の発芽数の分析では、リターと 0~5 cmの浅部土壌、5~10 cmの深部土壌からの発芽数を区別した。埋土種子の中で先駆樹種は攪乱後の森林再生に大きく寄与するため、まず発芽した植物種の中に先駆樹種が含まれるかどうか注目した。先駆樹種の有無に影響する要因を調べるため、先駆樹種が発芽した調査地と発芽しなかった調査地の動物密度や環境要因を U 検定で比較した。動物密度としてはシカの撮影効率とイノシシの撮影効率と DDI、環境要因としては TWI、下層の植被率、開空度、斜度、リター層の深さ、土壌硬度をそれぞれ比較した。また、先駆樹種以外の種の発芽数に影響する要因を調べるため、一般化線形モデルによる解析を行った。従属変数は浅部土壌もしくは深部土壌の先駆樹種以外の発芽数、説明変数は上記に述べた動物密度と環境要因とし、以下の要領で手動でモデルを選択した。まず、単回帰分析をし、回帰係数が有意に 0 と異なる説明変数を選択した。次に、それらの説明変数で重回帰モデルを作成し、モデルの AIC や説明変数の p 値などを参考にモデル選択した。サンプル数を考慮すると ($n=12$)、3 個以上の変数を含むモデルは過剰適合の可能性が高いため、重回帰モデルに含める説明変数は 2 個までに限定した。

第三章. 結果

3-1. 動物撮影数と季節変化

カメラ設置から調査日までの地点ごとの撮影効率と稼働日数を表 1 に示す. シカとイノシシは 21/24 地点で両種とも 1 度以上確認された.

人工林と二次林の両方でシカとイノシシのいずれについても季節による撮影効率の有意な違いは見られなかった (人工林: シカ, $p=0.82$; イノシシ, $p=0.46$. 二次林: シカ, $p=0.46$; イノシシ, $p=0.32$). 従って, カメラが不具合等で停止した期間があり, データが一部欠損していた場合でも, 撮影効率は調査地の動物密度の多寡を反映していると判断した. この判断に基づき, 分析にはカメラ設置から調査日までの全期間あたりの撮影効率を使用することにした.

表 1: カメラ稼働日数と動物撮影効率

人工林 地点	稼働日数	シカ 撮影効率 (秒/日)	イノシシ 撮影効率 (秒/日)	二次林 地点	稼働日数	シカ 撮影効率 (秒/日)	イノシシ 撮影効率 (秒/日)
1	406.9	14.3	7.9	1	334.8	12.9	0.5
2	280.7	39.0	2.1	2	430.6	0.0	17.6
3	348.1	3.4	5.1	3	184.9	3.0	1.0
4	431.2	2.2	0.8	4	376.3	0.0	5.8
5	315.8	7.8	3.5	5	384.7	24.3	4.0
6	445.6	10.9	0.8	6	432.9	4.8	0.9
7	358.0	4.4	0.2	7	137.1	11.3	5.6
8	343.0	7.8	0.0	8	228.0	14.3	0.2
9	410.4	0.1	4.6	9	417.1	0.4	7.5
10	498.7	0.3	0.3	10	415.2	1.0	7.3
11	426.2	0.3	2.9	11	433.0	8.1	0.3
12	108.2	4.0	12.9	12	261.9	2.1	38.5

※稼働日数はカメラ設置時間から最後に撮影された時間を引いて算出しているため, 小数点以下が存在する.

3-2. 植生調査

人工林ではスギ林 (8 地点) とヒノキ林 (4 地点) が混在していたが, 二つの林相の間でシカ撮影効率 (U 検定, 以下同: $p=0.71$) やイノシシ撮影効率 ($p=0.82$), 下層植被率 ($p=0.95$), リター量 ($p=0.33$), 土壌硬度 ($p=0.27$) に顕著な差は認められなかったため,

ひとまとめにして分析した。植被率の高い地点ではアオキやアズマネザサ、ヒサカキなどのシカの採食植物がよく見られた。シカの不嗜好性植物はイヌマキやマンリョウなどが一部の調査地で見られた程度だった。下層の植被率と動物密度との関係についての散布図をみると、二次林ではイノシシ撮影効率と植被率に負の相関が見られたが、それ以外では、シカやイノシシの撮影効率が高い地点で植被率が高かった（図4）。

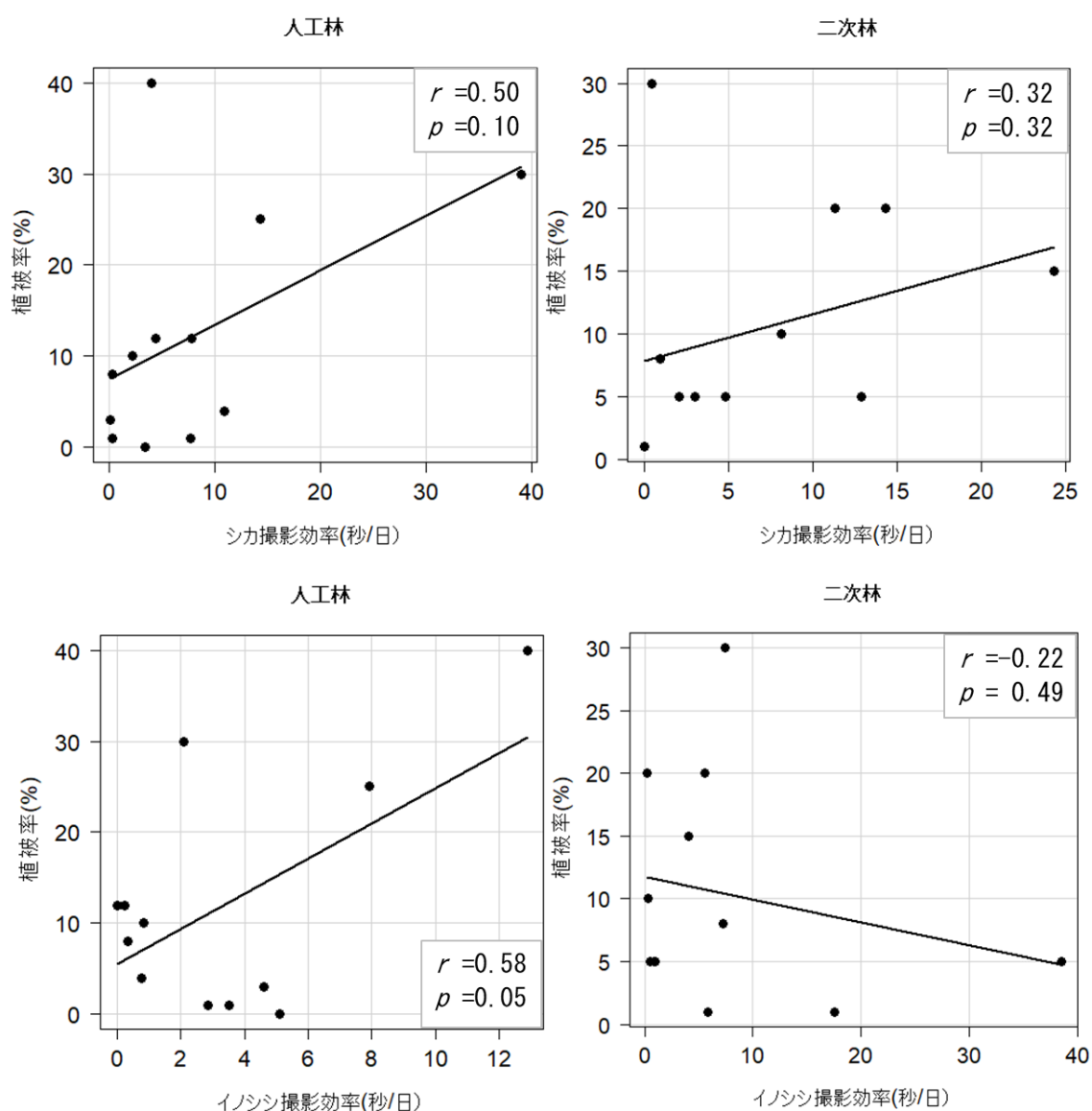


図4. 植被率とシカ・イノシシの撮影効率，開空度の関係。

植被率と動物密度に関する SEM の結果を図5に示す。人工林と二次林のいずれにおいても、事前に予想していた、植被率に対するシカの負の影響は検出されなかった。一方、どちらの林相でも選択されたモデルでは、係数は0と有意に異ならなかったものの、植被率に

よるシカへの正の影響パスが採択された。植被率に対して、人工林のモデルでは開空度からの正の影響が採択されたが、二次林のモデルではいずれの環境要因からの影響も採択されなかった。

人工林と二次林の両方のモデルで、イノシシの撮影効率と植被率の間のパスは採択されなかった（図5）。一方、TWI からイノシシの撮影効率には有意な強い正の効果パスがひかれ、イノシシが TWI の高い場所、すなわち、水の集まりやすい地形に長時間滞在しやすい傾向が検出された。また、人工林のモデルでは、開空度からイノシシの撮影効率への負の効果パスも検出され、イノシシが開空度の低い場所に滞在しやすかった可能性が示された。

過去のシカ密度（DDI）と植被率との相関を調べたところ、人工林では DDI と植被率の間に統計的に有意ではないが負の相関が見られた一方（ $r=-0.36$, $p=0.54$ ）、二次林ではこの傾向が見られなかった。人工林について、植被率を最もよく説明する期間の DDI を調べた結果、人工林では 2010~2012 年の 3 年間の DDI を用いた場合に AIC が最小になった（AIC の推移は付録 1 に記載する）。そこで 2010~2012 年の 3 年間の DDI を組み込んだ SEM モデルを検討した。しかし、結果的に 2010~2012 年の DDI から植被率へのパスを含むモデルは、含まないモデルより AIC が大きく、このパスは採択されなかった。

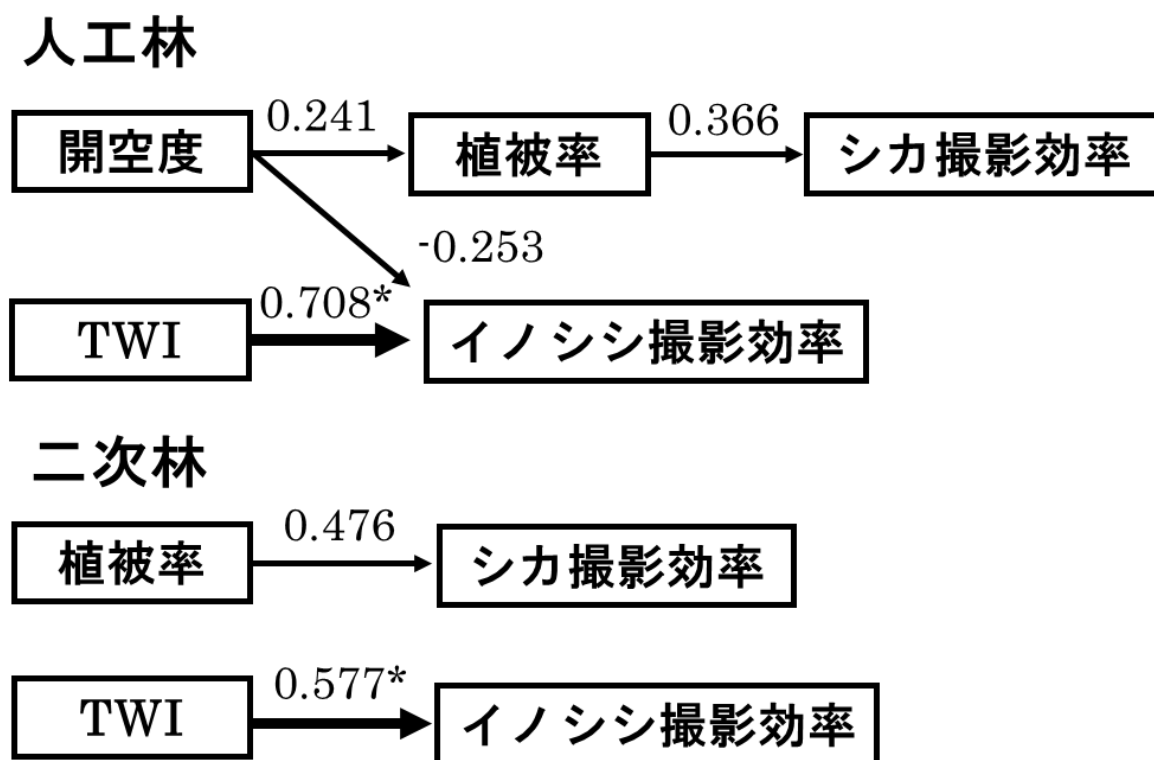


図 5. 植被率と動物密度に関するパス図。数字はパス係数を表し、太線矢印とアスタリスクは統計的に有意であることを示す（*, $p<0.05$ ）。パス係数の絶対値が大きいほど影響が大きく、符号はその影響が正の影響か負の影響かを示す。

3-3. 土壌動物調査

個別の土壌動物個体数は付録 2 に示す。人工林地点 1 では土壌からの採取の際に多量の砂が入り、土壌動物が採取できなかったため、分析に用いないこととした。

土壌動物全体への影響

土壌硬度とリターへ影響している要因についての分析結果を図 6 に示す。まず、人工林と二次林の両方のモデルで、土壌硬度に対する DDI からの正の効果パスが採択されており、すなわち、2006 - 2014 年にシカが多数生息していた場所では土壌硬度が上昇していた。加えて、土壌硬度に対するリター層の深さからの負の効果パスも採択されており、リター層の深さが土壌硬度を低下させる働きが検出された。ただし、二次林では人工林よりリターの土壌硬度に対するパス係数が小さく、有意に 0 と異ならなかった。リター層の深さは人工林では、斜度から正の、DDI とイノシシの撮影効率から負の影響を受けていた。また人工林では、DDI から土壌硬度への直接効果とは別に、DDI からリターを介して土壌硬度へ向かう正の間接効果も検出された。二次林では斜度のみがリターに対し正の影響を与えており、両林相とも急斜度の地点ほどリターが深い傾向があった。

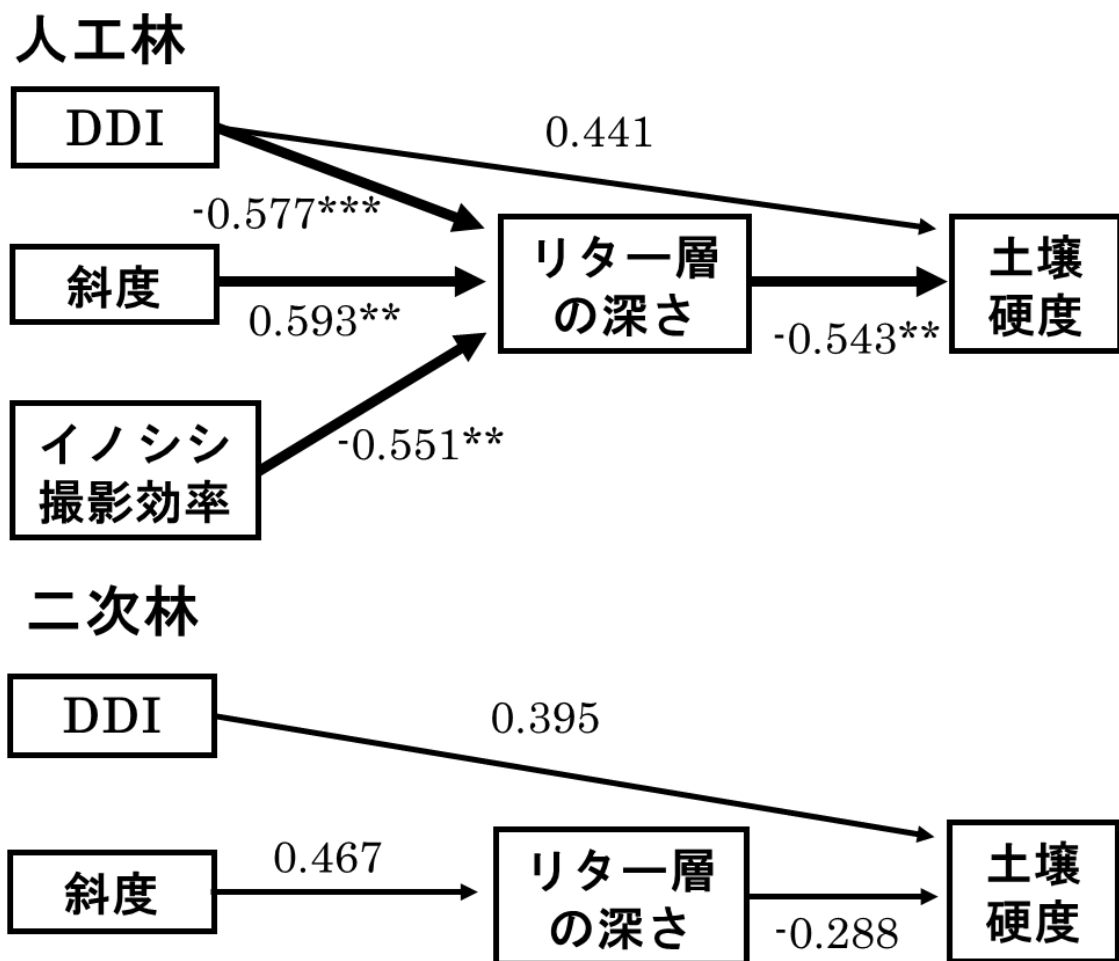


図 6. 土壌硬度とリター層の深さに関するパス図. 数字はパス係数を表し, 太線矢印とアスタリスクは統計的に有意であることを示す (**, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$).

環境要因と土壌動物のバイオマス指数の関係についての検討結果は図 7 に示す. バイオマスは, 人工林では土壌硬度から負の, 二次林ではリター層の深さから正の影響を受けていた. また, 二次林では DDI が強く影響していたが, DDI が直接, BM に影響するとは考えにくいため, 次節の解析では土壌動物機能群に影響する要因として採用しなかった.

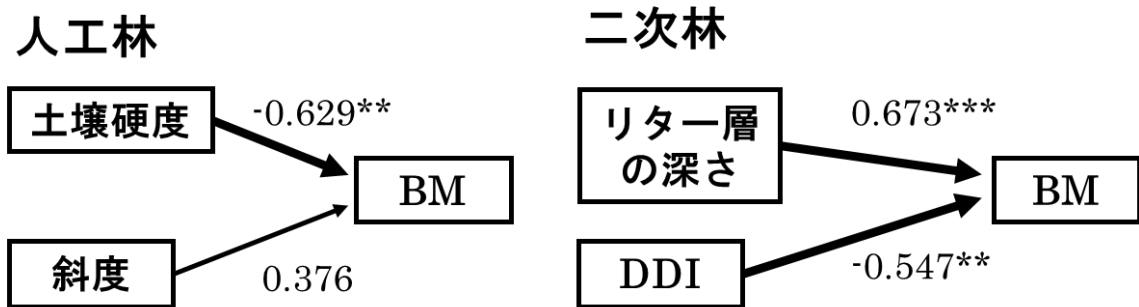
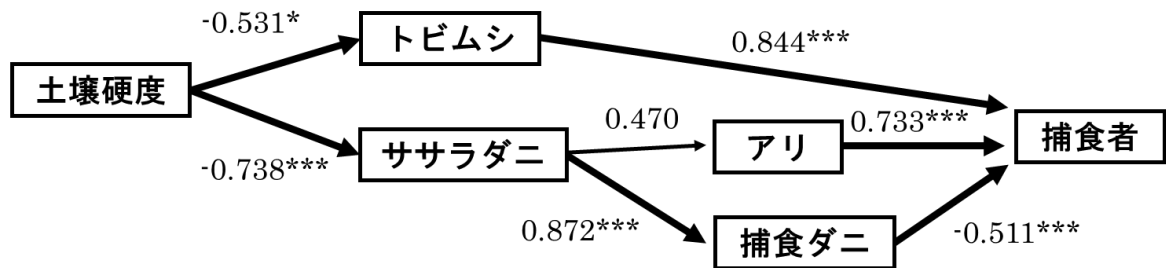


図 7. BM に影響する環境要因に関するパス図. 数字はパス係数を表し, 太線矢印とアスタリスクは統計的に有意であることを示す (**, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$).

土壤動物機能群間の関係と環境要因

図 7 で抽出した環境要因 (土壤硬度, リター層の深さ) が土壤動物に与える影響と, 機能群間の関係を分析した結果を図 8 に示す. 人工林では土壤硬度がササラダニやトビムシの個体数, 二次林ではリター層の深さがトビムシや捕食者の個体数に影響を与えていた. また両林相とも, 土壤動物の機能群間の関係は環境要因から受ける影響と同程度かそれ以上に強く結びついており, 土壤硬度やリターからの影響は機能群間の関係を通じて土壤動物全体に波及していた. 機能群間の関係に注目すると, 人工林での捕食ダニが捕食者に負の影響を与えていた以外は, 全て正の関係であった.

人工林



二次林

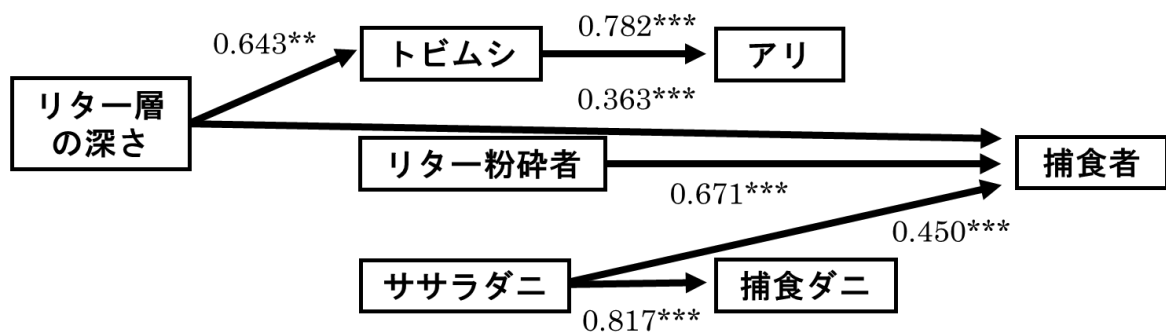


図 8. 環境要因が土壌動物に与える影響と種間関係を示すパス図。数字はパス係数を表し、太線矢印とアスタリスクは統計的に有意であることを示す（*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$ ）。

3-4. 埋土種子調査

埋土種子の発芽状況

各調査地における埋土種子の発芽数を付録 3 に示す。発芽した種のうちヒサカキは、調査地の上層植生に出現しており、埋土種子の寿命も長くないことから（小澤, 1950）、埋土種子ではなく上層から供給された種子由来と判断し、以下の分析では除外した。先駆種は、人工林では二地点の 0~5 cm の深さより発芽した。二次林の方が人工林より先駆樹種の発芽数が多く、7 地点のサンプルから発芽が確認された。このうち、浅部土壌のみで発芽が確認された地点は 5 地点、深部土壌のみは 1 地点、浅部土壌と深部土壌の両方から確認された地点は 1 地点であった。発芽した先駆樹種はカラスザンショウ・アカメガシワ・タラノキ・エノキの 4 種であり、ほとんどの地点では一種のみが発芽した。

先駆樹種に関する分析結果

先駆樹種はほとんどが二次林の浅部土壌から発芽したため、ここに絞って分析した。先駆樹種が発芽した調査地では、発芽しなかった調査地より TWI が有意に高かった（図 9）。ま

た、統計的に有意ではなかったものの、先駆樹種が発芽した地点の方がイノシシの撮影効率が高い傾向があった。一方、これも有意ではなかったが、先駆樹種が発芽した調査地は DDI が低い傾向が見られた。シカの撮影頻度は群内のばらつきが大きく群間の有意差は認められなかったが、平均値は先駆樹種が発芽しなかった調査地の方が高かった。下層の植被率 ($p=0.51$)、開空度 ($p=0.34$)、斜度 ($p=0.34$)、リター層の深さ ($p=0.42$)、土壌硬度 ($p=0.69$) には、いずれも先駆樹種の発芽の有無による有意な違いは見られず、見た目にも差が認められなかった。

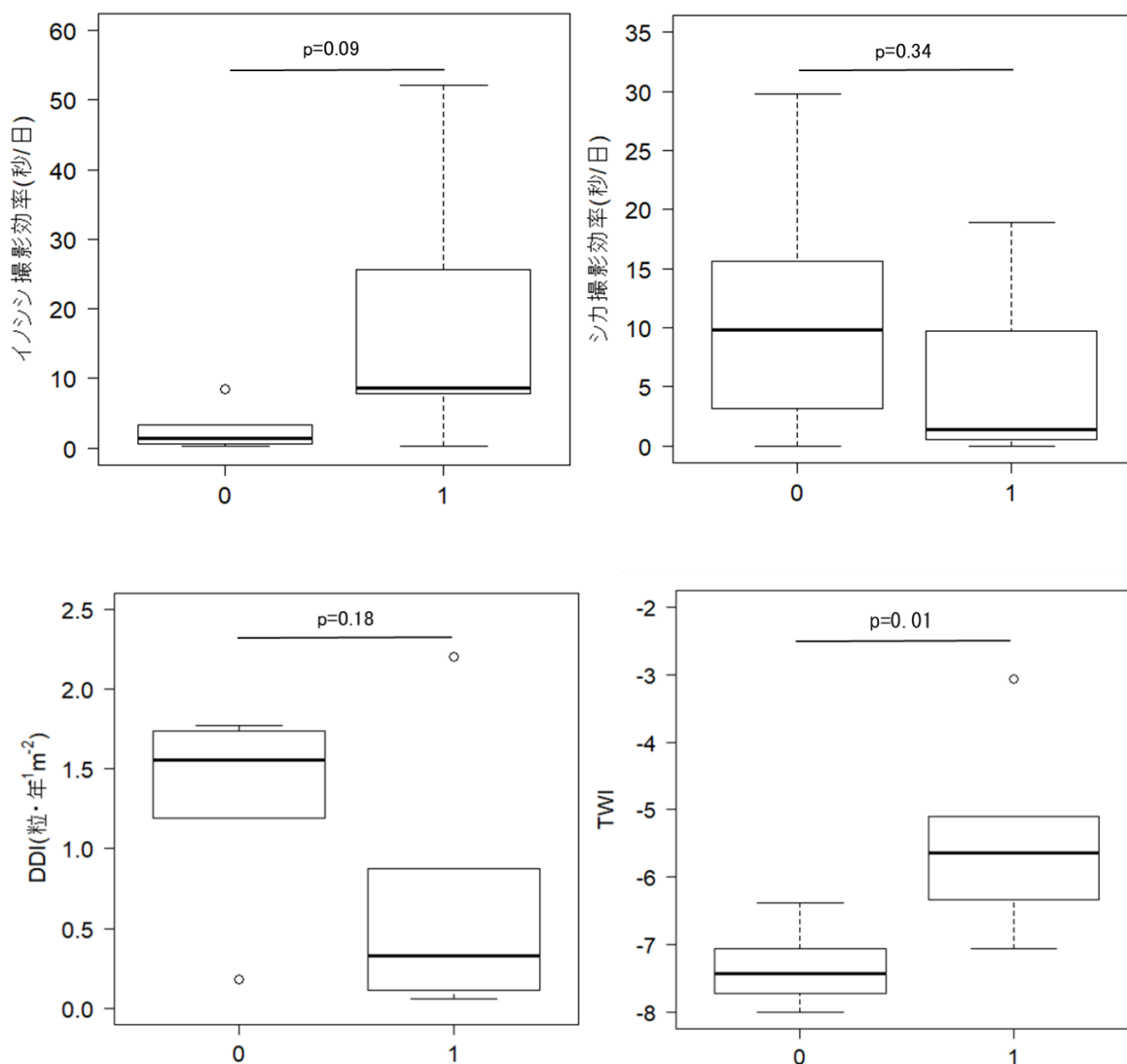


図9. 先駆樹種の発芽した地点 (1) と発芽しなかった地点 (0) の環境条件の比較.

先駆樹種以外の種に関する結果

有意な説明変数を二つまで含むようにモデルを選択した結果、人工林の浅部土壌では植被率、深部では DDI と土壌硬度が、二次林の浅部土壌では斜度、深部土壌では DDI が選択された。これらの説明変数を用いた一般化線形モデルによる回帰結果を表 2 に示す。両林相とも DDI が深部土壌の埋土種子発芽数に対して影響を与えていたが、人工林では負の、二次林では正の影響となっていた。また、人工林の浅部土壌からの発芽数は、下層植生が多い地点ほど少なかった。深部土壌からの発芽数は、土壌硬度が高いほど多かった。二次林の浅部土壌からは斜度が高い地点ほど多くの発芽が見られた。

表 2：先駆樹種以外における一般化線形モデルの結果

人工林 浅部		AIC: 63.23			
説明変数	標準化偏 回帰係数	回帰係数	標準誤差	z値	
切片	0.00	-0.24	0.71	-0.34	
植被率	-0.41	-0.61	0.21	-3.00 **	

二次林 浅部		AIC: 60.66			
説明変数	標準化偏 回帰係数	回帰係数	標準誤差	z値	
切片	0.00	0.17	0.58	0.29	
斜度	0.59	0.05	0.02	2.14 *	

人工林 深部		AIC: 56.97			
説明変数	標準化偏 回帰係数	回帰係数	標準誤差	z値	
切片	0.00	0.38	0.87	0.44	
DDI	-0.82	-1.32	0.33	-3.98 ***	
土壌硬度	0.61	0.39	0.16	2.48 *	

二次林 深部		AIC: 50.12			
説明変数	標準化偏 回帰係数	回帰係数	標準誤差	z値	
切片	0.00	-0.57	0.75	-0.76	
DDI	0.45	1.12	0.54	2.07 *	

(*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$)

第四章. 考察

予想と反し、シカやイノシシの影響は植生に対しては明確ではなかったが、土壌硬度やリターへの影響は確認され、間接的に土壌動物を減少させる影響も見られた。また、過去のシカの履歴効果が埋土種子を減らすことやイノシシが先駆樹種を増やす傾向が確認されるなど、森林の更新への影響も示された。本研究の結果より、一見植生に関しては影響がないように見えても、シカが生態系へ負の影響を与えている場合があることや、イノシシはシカより影響が小さく、特に埋土種子に対しては有用な影響を与えうることが示唆された。以下、植生、土壌動物、埋土種子への影響についての詳細な考察を示す。

4-1. 植生への影響

当初の考えでは、シカやイノシシの植物の採餌やイノシシの掘り返し行動により下層植生が減少すると考えていたが、全く逆の結果が得られた。SEMの結果によれば、植被率がシカの滞在時間に影響している可能性があり、シカが植物に寄ってきている可能性が考えられる。この結果を動物の生息地拡大から考えると、自然環境下では、シカが下層植生を衰退させ餌資源が不足してくると、より好適な植物の多い場所を求めて移動すると予想できる。もしくは、下層植生の衰退した環境下では資源不足により子孫を残しづらいが、植生が豊富な地域に生息する個体は資源が潤沢で子孫を残しやすくなり、個体数が植生の衰退した地域で減少し、植生が豊富な地域では増加するという現象も予想される。このような要因により、植物が多い場所で個体数の増加が発生し、シカの滞在時間が長くなったという説明が考えられる。

本研究ではシカによる植物への影響を両林相で確認できなかったが、その原因は何だろうか。DDI とシカの撮影効率との関係（図 9）を見ると、シカが多く撮影された地点では DDI が高い傾向があった。しかし、過去の研究例によれば（Yoshii and Yoshioka 1949, Harada *et al.* 2020）、DDI が増加しても下層植生が減少しないことや不嗜好性植物が優占していないことは考えにくい。一つの可能性として、近年シカが増えた地域はシカが侵入する以前の植被率が元々高く、シカの採餌を受けて現在の植被率まで減少したという説明が考えられる。この説明は、本調査で得られた植被率が高い地点でも 40%程度であり、房総半島の中では比較的低い水準であったことと矛盾しない。今回の調査地では過去の植生調査結果が存在しないため推測の域をでないが、今回の調査では高水準の植生がシカの影響を受けて徐々に衰退している途中で、未だシカの影響が小さく検出できなかった可能性がある。もしそうならば、今後、本調査地でも Yoshii and Yoshioka (1949) や Takatsuki and Ito (2009), Harada *et al.* (2020) の知見のような植生の衰退が見られていくのではないかと考えられる。

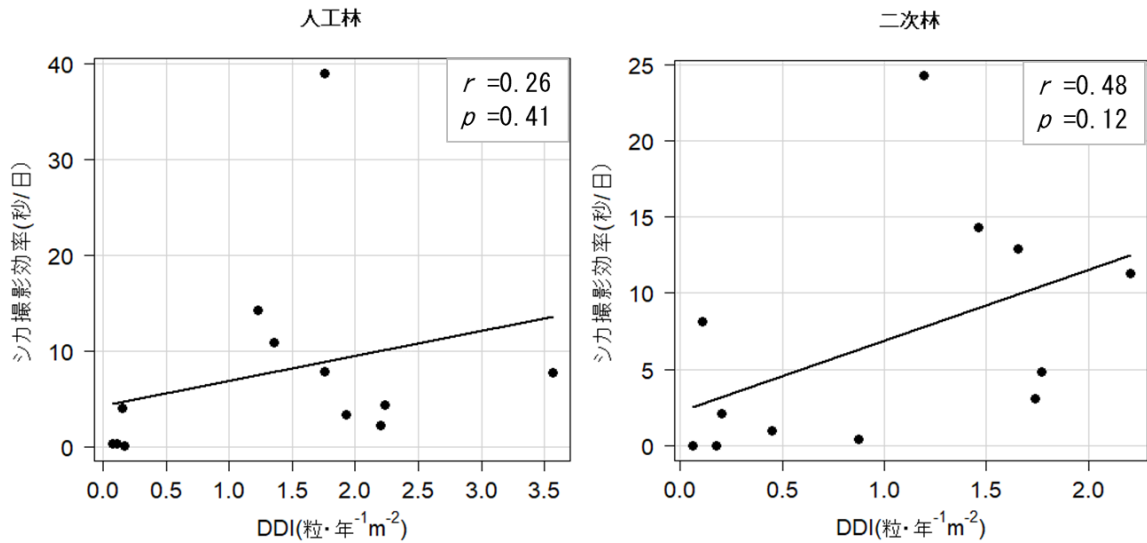


図 10. シカの撮影効率と DDI の関係. DDI は 2006～2014 年のもの.

SEM の結果より、イノシシは TWI から強い影響を受けており、水分のたまりやすい地形で撮影されやすいことが示されたが、これはイノシシがヌタうちを行うために頻繁に水の集まりやすい地形を利用した結果であると考えられる。ヌタうちとは所謂、水浴びのことであり、この行為をする場所をヌタ場と呼ぶ。イノシシはヌタ場を通年に渡って利用していることが分かっており、定期的にヌタ場を利用しているようである (佐野ほか 2019)。今回の結果はこの現象を反映したものだと考えられる。

本研究では、イノシシの掘り返しにより植生が衰退したり、その一方で植物の発芽が促され、植生が増えたりするなどの、当初予想していた関係性を確認することはできなかった。この理由としては、2つの可能性が考えられる。第一に調査地間における TWI 値や上層の樹種などの環境の違いによる影響が動物の影響よりも大きく、動物の影響がマスクされて検出されなかった可能性が挙げられる。例えば、今回訪れたイノシシの多い地点には、TWI が高かったり上層がマテバシイ林であったりと、下層植生の生育を大きく左右する要因が存在していた。また、イノシシの多い人工林では開空度が低い傾向があった。これらの環境要因によって植被率が強い正または負の影響を受けてしまい、イノシシの影響が明確に検出できなかった可能性がある。視点を変えれば、イノシシが植被率に与える影響は TWI や開空度、上層樹種の影響にかき消されてしまうほど小さいのではないかと推測する。第二に、イノシシは植生へ負の影響を与えることと (Bratton 1974, Howe *et al.* 1981, Singer *et al.* 1984)、植物への正の影響を与えることが (Lacki and Lancia 1986, Welander 1995, 高橋・鷺谷 2008) 両方起こりうるので、両者の影響が相殺しあって検出できなかった可能性が考えられる。すなわち、イノシシによる植生への負の影響が正の影響に打ち消されてしまった

ということである。このように、イノシシの植生に対する影響は環境の違いにマスクされる、もしくはそれ自体で相殺してしまうので、ほとんど表れないのではないかと考えられる。

4-2. リター・土壌への影響

シカやイノシシが土壌硬度やリターを介して土壌動物を減少させていたことについて、これらの動物が土壌硬度やリターに影響した過程から、環境要因が土壌動物へ影響する過程までを順に考察していく。まず、土壌硬度に対しては DDI が影響を与えており、以前からシカが多数生息していたことが土壌硬度を上昇させた。両林相とも、DDI が植物へ与える影響は検出できなかったにも関わらず、土壌硬度に対しては直接的なパスが選択されたことから、シカの踏圧が土壌硬度増大の原因であると考えられる。柳ほか (2008) は、シカは広葉樹林では土壌硬度に直接影響を与えていたとしており、これは本研究の結果と一致する。一方、柳ほか (2008) は、ヒノキ林ではシカが下層植生を減らすことで土壌硬度を間接的に高めたと報告しているが、本研究の人工林での結果はこれとは異なっていた。柳ほか (2008) は、ヒノキ林のほうが広葉樹林より下層植生の被度が高いため、下層植生の減少を介した正の間接効果が強く働き、弱い正の直接効果をマスクしたと考察している。本研究ではこれと異なり、人工林と二次林で植被率に大きな差がなかったことで、どちらの林相でもシカの直接効果が確認されたと考えられる。また、DDI が土壌硬度に影響していた一方、シカの撮影効率から土壌硬度への影響は検出されなかったことから、土壌硬度に対するシカの影響は、ある程度継続的に発生し続けないと検出されないと考えられる。

土壌硬度に対する過去のシカ密度はどの時期のものが最も影響を与えているのだろうか。これを検討するため、植被率に影響する DDI を調べた際と同様に 3~9 年ごとに区切って様々な期間の DDI を算出し、AIC を用いて土壌硬度に対して最もよく説明できる期間の DDI を調べた (付録 4 に AIC の推移を示す)。その結果、人工林では 2007~2009 年の 3 年平均の DDI、二次林では 2006~2008 年の 3 年平均の DDI を用いた場合の AIC が最も小さかった。すなわち、入手できたモニタリングデータのうち、最も古い期間のデータが選択されたことになる。この結果から、土壌硬度に最も影響を与えるのは 10 年以上前の DDI で、シカが過去に高密度で生息していた影響が 10 年以上、残存している可能性が示唆される。

人工林で DDI がリターに負の影響を与えていたことは、Harada *et al.* (2020) の知見と合致していた。加えて、リター層の深さは土壌硬度を低下させていた。リターが土壌硬度を低下させる要因として、リターが分解され新しい土壌として機能したり、動物の踏圧を和らげる緩衝材として機能したりするなどの効果が考えられる。人工林では過去のシカ密度の高さがリターを減らし、土壌硬度を高めるという間接的な影響が検出された。まとめると、シカは踏み固めにより直接、土壌硬度を高めるだけではなく、人工林ではリターの減少を通して土壌硬度を高めていると考えられる。

一方、Harada *et al.* (2020) は広葉樹林でも DDI の増大に伴うリターの減少を報告しているが、これは本研究では確認できなかった。このことは、本地域の二次林では DDI の増

加に伴う下層植生の衰退傾向が検出されなかったことによると考えられる。SEM では植生への影響は検出されなかったが人工林では DDI が植被率を減らす傾向にあり、下層植生の衰退によってリターが減少したと予想される。しかし、二次林では DDI が高くても植被率が低いわけではないことから、リターの減少が見られなかったと推測する。

イノシシは人工林でリター層を浅くする効果を持っていた。実際に、イノシシがリターを減らす現象は Singer *et al.* (1984) や Mohr *et al.* (2005) によってヨーロッパのブナ林で確認されている。リターが減少する原因は、掘り返しによりリター層が破壊される

(Singer *et al.* 1984) ほか、イノシシが谷側に向かって土壌をよく掻き出すことで (高橋 1978)、斜面下方にリターを移動させてしまうことなどが考えられる。リター層の深さは土壌硬度に影響することから、イノシシはリターの減少を介して土壌硬度を高める働きをしていると推察される。

一方、イノシシの掘り返しによって土壌硬度が低下するのではないかと予想していたが、SEM では土壌硬度に対する直接の影響は見られず、イノシシと土壌硬度の関係は不明瞭だった。この原因として、イノシシがリターを減らすことによる土壌硬度への間接効果を打ち消すように土壌硬度への直接効果が存在していた可能性が挙げられる。人工林におけるイノシシの撮影効率はリターとは負の相関を示したが、土壌硬度との相関は示さなかった。これはイノシシがリターを減らしたことで、土壌硬度が高まったが、土壌の掘り返しによって土壌硬度が減少し、両方の効果が打ち消し合った結果ではないかと考える。実際に、アルゼンチンのモンテ砂漠ではイノシシの掘り返しが土壌硬度を低下させたという知見がある (Cuevas *et al.* 2012)。一方、二次林では、マテバシイなどの常緑樹とコナラなどの落葉樹が混在しており、上層の植物種やその植被率によってリターの性質や量が異なっていた結果、イノシシの影響がかき消されたのではないかと考えられる。

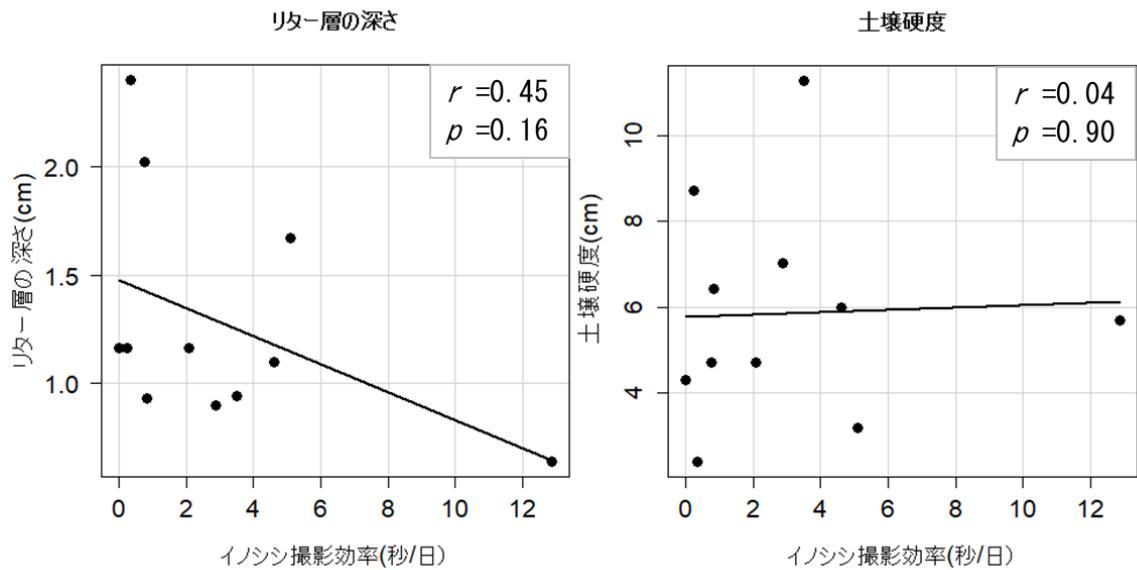


図 11. 人工林でのイノシシ撮影効率とリター層の深さおよび土壌硬度の関係。

4-3. 土壌動物への影響

人工林では土壌硬度が上昇すると土壌動物が減少し、二次林ではリターが増えると土壌動物が増加することが示された。人工林と二次林で選択された環境要因が異なった原因はリターの性質と考えられる。スギやヒノキ等の針葉樹のリターは土壌動物の餌としての質が広葉樹のリターに劣り、分解されにくいことや (Takeda et al. 1987, 堤 1987), リターの多いスギ植林地でも林床の土壌動物相は貧弱だったことが示されている (頭山・中越 1994)。このように、人工林ではリターが重要ではなく、リター層の深さが土壌動物の個体数を決定する要因ではなかったことにより、土壌硬度の影響が大きく検出されたと考えられる。

一方、二次林ではリターの質が高く、餌資源や住処として頻繁に利用されることから、土壌動物への影響が強かったと考えられる。クモやトビムシにとって、林床の A_0 層は餌資源であると同時に生活空間であり、個々の森林内での土壌動物の分布は A_0 層の量に影響される (Bultman・Uetz 1982, Takeda 1987)。同じことが本研究でも確認され、特にトビムシと、クモなどの捕食者が最も影響を受けていた。また、伊藤ほか (2007) も神奈川県丹沢山地のブナ天然林において、シカがリターの減少を通して土壌動物を減少させていることを報告している。

人工林ではシカの踏圧やイノシシによるリターの排除によって、土壌硬度が高まることで、一部の土壌動物が減り、土壌動物群集間の関係に伝播していくと考えられる。このように、シカやイノシシの影響は環境要因を通して一部の土壌動物を減らし、その後、土壌動物全体を減少させていると考えられる。また、イノシシはリターを減少させるが、その分掘り

返しにより土壌硬度を低下させている可能性があり、イノシシが土壌硬度に対して与える影響はシカの影響に比べると小さいと考えられる。二次林では、リターに対するシカやイノシシの影響は見られなかったが、DDI の高さが土壌硬度を高めることから、土壌を主な生息場とする土壌動物にはシカの影響があると予想される。

4-4. 埋土種子への影響

二次林の浅部土壌からの先駆樹種の発芽は、TWI の高い場所やイノシシの多い場所で多い傾向があった。植生調査で上層にカラスザンショウが確認された地点の土壌からはカラスザンショウの発芽はなく、それ以外の地点では上層に先駆樹種が存在していなかったことから考えて、発芽した先駆樹種の種子は上層から供給されたのではなく、土の中で休眠していた埋土種子であった可能性が高い。TWI やイノシシとの関係は先駆樹種以外の植物では見られなかった。すなわち、TWI やイノシシは先駆樹種のみを浅部土壌で増加させる傾向があった。この理由として以下の二つの可能性が挙げられる。まず、一つの可能性は、他の場所から水流やイノシシによって、TWI が高くイノシシの多い地点に多くの先駆樹種の種子が流入し、この結果がもたらされたというものである。実際に、イノシシは、捕食や擦り付けによって、他の地域から種子を運搬することがあることが報告されている (Heinken et al. 2006, Dovrat et al. 2012)。しかし、もし TWI の高い地点に先駆樹種の種子が流入し続けているなら、深部土壌からも、もっと多くの種子が発芽したはずである。先駆樹種であるカラスザンショウやアカメガシワは、地下で少なくとも 10 年以上は生存し (小澤, 1950)、深部土壌に埋没し長時間が経過しても発芽する能力を維持するからである。

もう一つの可能性は、イノシシの掘り返しによって深部土壌より先駆樹種の種子が移動したというものである。実際に、イノシシの掘り返しが深部の種子を浅部土壌に移動させているという報告がある (Bueno et al. 2011)。そして、イノシシが TWI の高い場所を頻繁に利用した結果、TWI と種子量にも関係が見られたと推測できる。

残念ながら、今回は埋土種子の発芽数が少なかったため、どちらの可能性が正しいのか今回の結果からは断言できない。いずれにせよ、TWI やイノシシの作用によって浅部土壌に多くの先駆樹種の種子が存在するようになれば、攪乱後の森林再生に有用に働くのではないかと考えられる。

先駆樹種以外の種の発芽量は、DDI が高い人工林の深部土壌では少なかった。人工林では DDI が植被率を減少させる傾向も見られたことから、過去にシカが植生を減らした結果、種子数が減少したのではないかと考えられる。相澤・木平 (2006) は、ヒノキ人工林でシカの採食圧などによって林床植生が長期間裸地状態になると埋土種子の蓄積量が減少したと述べており、これは今回の結果と合致している。二次林でこれとは逆の傾向が見られたのは、二次林では DDI が植被率を減少させず、従って、植生の衰退による種子の減少が起らなかったものと考えられる。

人工林の浅部土壌では、植被率が高いと埋土種子の発芽数が減少した。これは、浅部土壌

の種子が発芽したことで、土壌中の埋土種子数が減少した結果と考えられる。人工林の深部土壌からの発芽数は DDI の他に土壌硬度の高さによっても増加した。三田村ほか (1982) は土壌硬度の低い区でシバの発芽数が多かったことを報告している。今回、発芽した種子はシバと異なるが、本研究でも土壌硬度が高い土壌中では種子の発芽が抑制され、休眠状態になった種子が保存されていた可能性がある。そして、動物の踏圧によって、種子が深部へと移動し、高密度化していたのではないかと予想される。

二次林の浅部土壌では急傾斜であるほど発芽量が増加した。しかし、斜度が埋土種子に影響し、重力効果により緩傾斜や谷地形であるほど種子量が増加するという報告はあるが (山瀬・関岡 2006)、急傾斜地で種子量が増加することを示した報告はない。今回はサンプル数が少なく、偶然このような結果が得られてしまった可能性は高い。また、二次林では斜度が高いほどリター層が深くなる傾向があった。これは重力効果により、他所のリターが斜面の上部から落下し、堆積していたことが原因と考えられる。種子も同様に、斜面上部から他所の種子が流入し蓄積した結果、急傾斜地で多くの発芽が確認された可能性が考えられる。

4-5. まとめ

本研究により、日本でもイノシシが生態系に対し正と負の両方の影響を及ぼしている可能性が示された。日本でほとんど報告のない、イノシシの生態系への影響を調査した結果、埋土種子や土壌硬度などに正の効果を与えている可能性が確認できた一方、リターを減少させるなどの負の効果も示唆された。イノシシの掘り返し効果は人工林でリターを減少させ土壌硬度を高める反面、土壌硬度を減少させるなどの正の影響をもたらす可能性がある。また、埋土種子に関しては、イノシシが二次林で先駆樹種の種子を浅部土壌に移動させている可能性があり、かつイノシシが TWI の高い場所を頻繁に利用することで、水分条件の良い場所において先駆樹種の発芽が促されると予想される。このことから、イノシシの作用は攪乱後の森林再生に有用に働くのではないかと考えられる。イノシシに関するこれらの結果は、Singer et al. (1984) や Bueno et al. (2011), Cuevas et al. 2012) などの海外の知見と概ね一致していた。日本とヨーロッパ、南米といった地域差があってもイノシシの影響は同じように検出されるといえ、日本でもイノシシは生態系に正の効果と負の効果をもたらすと考えられる。

シカとイノシシの共存環境では、イノシシの影響がどう表れるのかも検討した。シカは履歴効果によって、土壌動物や埋土種子を減少させていたが、これを打ち消すほど大きなイノシシの正の影響は見られなかった。このことより、シカはイノシシの密度によらず、長期に亘って環境に大きな影響を及ぼしており、イノシシはシカの影響を打ち消すほどの働きをしていないことが分かった。さらに、シカは生息地を拡大する際にシカの影響が未だ及んでいない植被率の高い場所に集まると予想されることから、シカが土壌や植物に影響を与える地域は今後も拡大していくと考えられる。

謝辞

本研究を進めるにあたり，終始熱心なご指導をいただいた本分野の指導教官である鈴木牧准教授に感謝申し上げます。

日本大学生物資源科学部森林資源科学科中島啓裕准教授と同矢島豪太氏，東京大学大学院農学生命科学研究科生圏システム学専攻宮下直教授，同横山雄一氏にはカメラデータの提供や調査地の共有，研究準備の際の助言をいただきました。心より感謝いたします。

千葉県庁自然保護課の村井貴幸氏にはシカ糞粒数やシカの推定個体数などのデータを提供していただきました。

東京大学千葉演習林の先生方や技術職員の方々には調査の際の宿泊拠点や調査器具，実験場所を提供いただきました。

また，日頃から助言をいただきました奈良一秀教授や久保麦野講師をはじめとする自然環境学専攻の先生方に感謝申し上げます。調査の手伝いや助言をしていただいた生物圏機能学研究室の松山紘之氏，Jeffery Ang Meng Ann 氏，榊帆希氏，鳥海夏葉氏，藤岡薫子氏をはじめとする学生の皆さんに感謝いたします。

参考文献

- 相澤 幸大・木平 勇吉 (2006) シカの食圧を受けた丹沢ヒノキ人工林における埋土種子と林床植生の関係. 日本森林学会大会学術講演集. 117th, PA07.
- 青木 淳一 (1973) 「土壌動物学」, 北隆館.
- 浅田 正彦 (2014a) 千葉県におけるキョンの体重と繁殖状況－2008～2012 年度 県試料回収事業のまとめ－. 千葉県生物多様性センター研究報告. 8 : 37-40.
- 浅田 正彦 (2014b) 千葉県におけるニホンジカの捕獲状況および栄養状態モニタリング (2012 年度). 千葉県生物多様性センター研究報告. 8 : 15-21.
- Bratton, S. (1974) The effect of the European wild boar (*Sus scrofa*) on the high-elevation vernal flora in Great Smoky Mountains National Park. Bulletin of Torrey Botanical Club. 101: 198-206.
- Bueno, C.G., Reiné, R., Alados, C.L., Gómez-García, D. (2011) Effects of large wild boar disturbances on alpine soil seed banks. Basic and Applied Ecology. 12(2) : 125-133.
- Bultman, T. L.・Uetz, G. W. (1982) Abundance and community structure of forest floor spiders following litter manipulation. Oecologia. 55 : 34-41.
- Cuevas, M.F., Mastrantonio, L., Ojeda, R.A., Jaksic, F.M. (2012) Effects of wild boar disturbance on vegetation and soil properties in the Monte Desert, Argentina. Mammalian Biology. 77 : 299-306.
- Dovrat, G. Perevolotsky, A. Ne'eman, G. (2012) Wild boars as seed dispersal agents of exotic plants from agricultural lands to conservation areas. Journal of Arid Environments. 78 : 49-54.
- Fox, J., Nie, Z., Byrnes, J., (2020) sem: Structural Equation Models. R package version 3.1-11. <https://CRAN.R-project.org/package=sem>
- Harada, K., Ang Meng Ann, J., Suzuki, M. (2020) Legacy effects of sika deer overpopulation on ground vegetation and soil physical properties. Forest Ecology and Management. 474, 118346.
- Heinken, T., Schmidt, M., Von Oheimb, G., Kriebitzsch, W-U., Ellenberg, H. (2006) Soil seed banks near rubbing trees indicate dispersal of plant species into forests by wild boar. Basic and Applied Ecology . 7(1) : 31-44.
- Howe, T.D., Singer, F. J., Ackerman, B. B. (1981) Forage relationships of European wild boar invading northern hardwood forest. Journal of Wildlife Management. 45: 748-754.
- 伊藤 雅道, 辰田 秀幸, 尾崎 泰哉 (2007) 第 5 節 土壌動物と菌類 I 丹沢山地におけるシカによる環境変化が土壌動物群集へ及ぼす影響. 丹沢大山総合調査学術報告書. p.353-356.
- 金子 信博, 布村 昇, 長谷川 元洋, 渡辺 弘之, 鶴崎 展巨 (2007) 「土壌動物学への招待 ― 採集からデータ解析まで」 日本土壌動物学会編, 東海大学出版会.

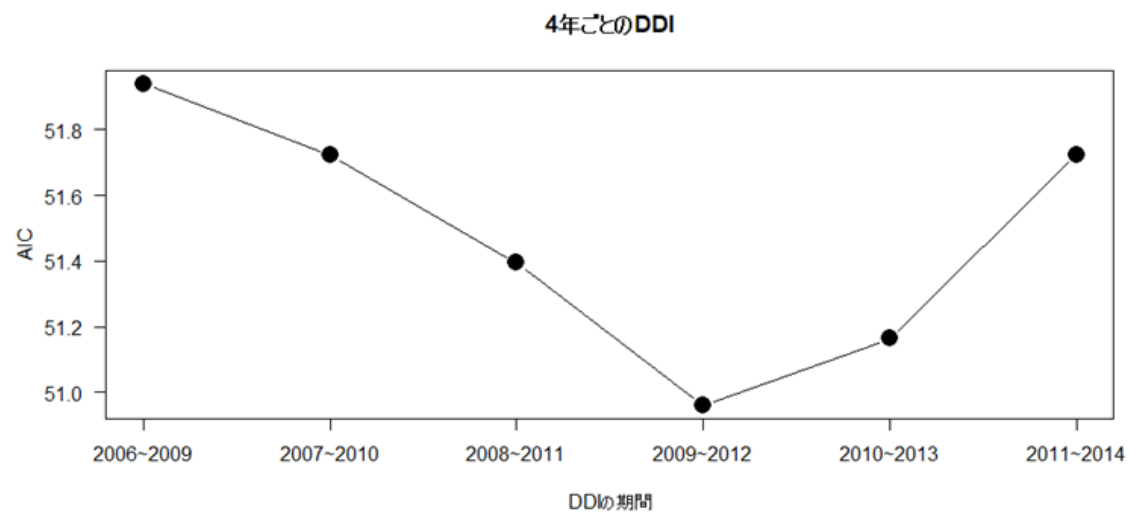
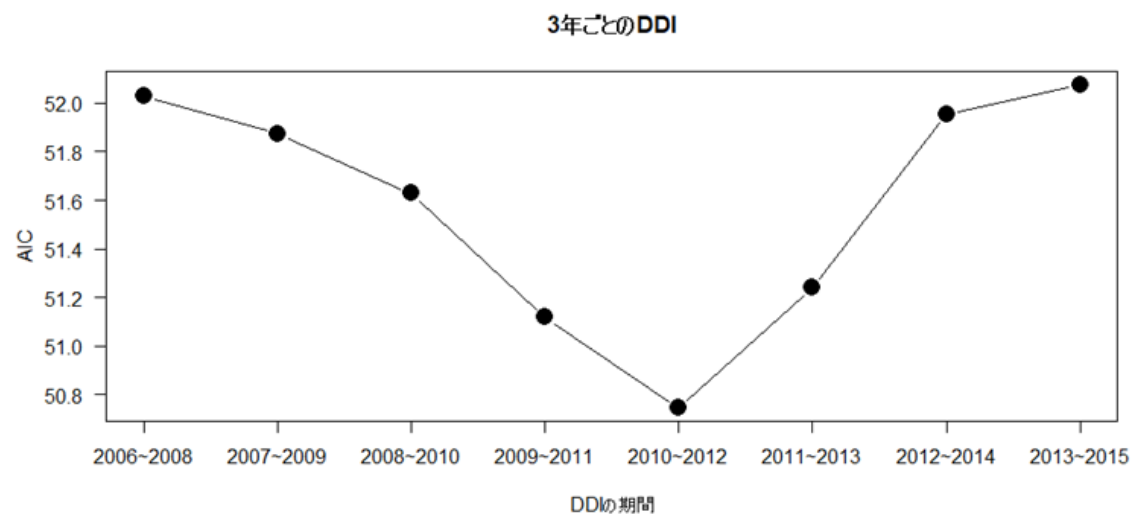
- 環境省（2015）全国のニホンジカ及びイノシシの生息分布拡大状況調査。
<https://www.env.go.jp/press/files/jp/26915.pdf>（2021-1-18）
- 環境省・農林水産省（2013）抜本的な鳥獣捕獲強化対策。
<https://www.maff.go.jp/j/seisan/tyozyu/higai/pdf/kyouka.pdf>（2021-1-14）
- Lacki, M. J.・Lancia, R. A.,（1986）Effects of wild pigs on beech growth in Great Smoky Mountains. *Journal of Wildlife Management*. 50: 655-659.
- 三田村 強, 小川 恭男, 鎌田 悦男（1982）シバ草地に関する研究：III.シバの発芽・定着・生存に及ぼす土壌硬度,土壌改良資材および肥料の影響. *日本草地学会誌*. 28（1）:82-88.
- Mohr, D., Cohnstaedt, L.W., Topp, W.（2005）Wild boar and red deer affect soil nutrients and soil biota in steep oak stands of the Eifel. *Soil Biology and Biochemistry*. 37：693-700.
- 小澤 準二郎（1950）土中に埋もれた林木種子の発芽力. *林業試験集報*. 58: 25—43.
- Philip, G., Watson, D.F.（1985）A precise method for determining contoured surfaces. *The APPEA Journal*. 22：205-212.
- 佐野 千尋, 大川 智也, 鹿島 惇平, 米地 梨紗子, 糟屋 奈津実, 黒澤 亮, 松林 尚志（2019）神奈川県東丹沢地域における中大型哺乳類のヌタ場利用. *哺乳類科学*. 59（1）:37-48.
- Singer, F. J., W. T. Swank and E. E. C. Clebsh（1984）Effects of wild pig rooting in a deciduous forest. *Journal of Wildlife Management*. 48: 464-473.
- Sørensen, R., Zinko, U., Seibert, J.（2006）On the calculation of the topographic wetness index: evaluation of different methods based on field observations. *Hydrol. Journal of Earth System Science*. 10：101-112.
- 高橋 春成（1978）スギ植林地内にみるイノシシの生態 —掘り跡より— . *東北地理*. 30-4：199-203.
- 高橋 一秋・鷺谷 いづみ（2008）イノシシによる土壌攪乱が実生発生に与える影響. *日本生態学会全国大会 ESJ55 講演要旨*. P3-140.
- Takatsuki, S.（2009）Effects of sika deer on vegetation in Japan: A review. *Biological Conservation*. 142：1922-1929.
- Takatsuki, S., Ito, T.Y.（2009）Plants and plant communities on Kinkazan Island, northern Japan, in relation to sika deer herbivory. In: McCullough, D.R., Takatsuki, S. and Kaji, K. (Eds.) , *Sika Deer: Biology and Management of Native and Introduced Populations*, p. 125-143.
- Takeda, H.（1987）Dynamics and maintenance of collembolan community structure in a forest soil system. *Researches on Population Ecology*. 29：291—346.
- 武田 博清（2002）「トビムシの住む森」, 京都大学学術出版会.
- 千葉県・房総のシカ調査会（2005）千葉県房総半島におけるニホンジカの保護管理に関する調査報告書 13, 千葉県.
- 頭山 昌郁・中越 信和（1994）植林地と二次林における土壌動物相の比較. *日本生態学会*

- 誌. 44 : 21・31.
- 堤 利夫 (1987)「森林の物質循環」, 東京大学出版会.
- 宇野 裕之, 横山 真弓, 坂田 宏志, 日本哺乳類学会シカ保護管理検討作業部会 (2007) ニホンジカ個体群の保全管理の現状と課題. 哺乳類科学, 47(1) : 25-38.
- Welandar, J. (1995) Are wild boar a future threat to the Swedish flora? *Journal of Mountain Ecology*. 3 : 165-167.
- 山瀬 敬太郎, 関岡 裕明 (2006) 兵庫県下 3 地域における埋土種子相の比較. 日本緑化工学会誌. 31 (1) : 159-162.
- 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. 保全生態学研究. 13 (1) : 65-74.
- Yokoyama, Y., Nakashima, Y., Yajima, G., Miyashita, T. (2020) Simultaneous estimation of seasonal population density, habitat preference and catchability of wild boars based on camera data and harvest records. *Royal Society*. 7, 8.
- Yoshii, Y., Yoshioka, K. (1949) Plant communities on Kinkazan Island. *Ecological Review Sendai*. 12 : 84-105.

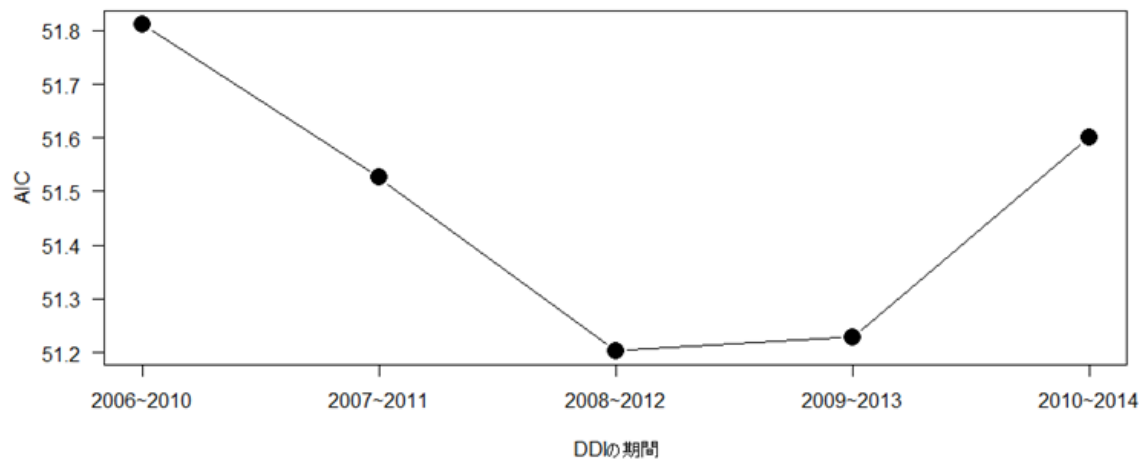
付録

付録 1

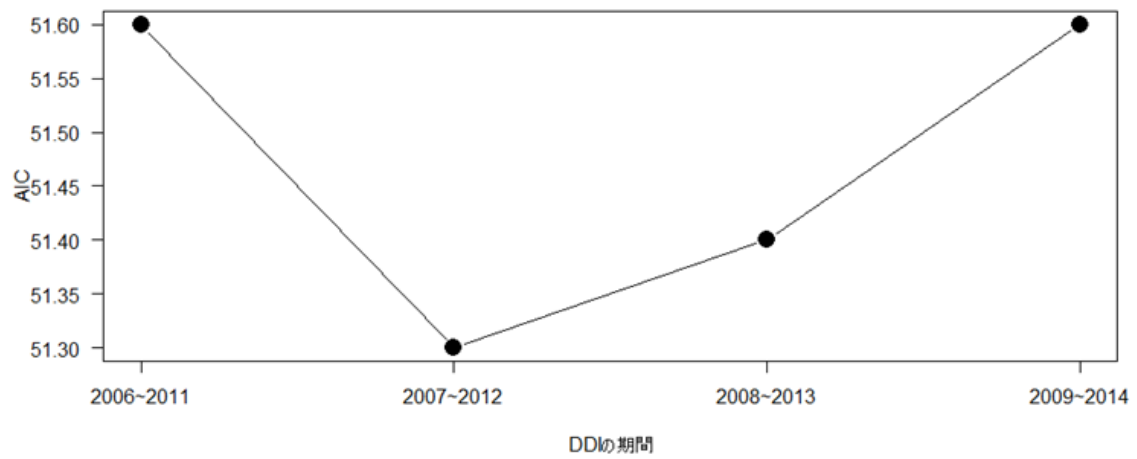
植被率と様々な期間の DDI との単回帰分析における AIC 値の推移



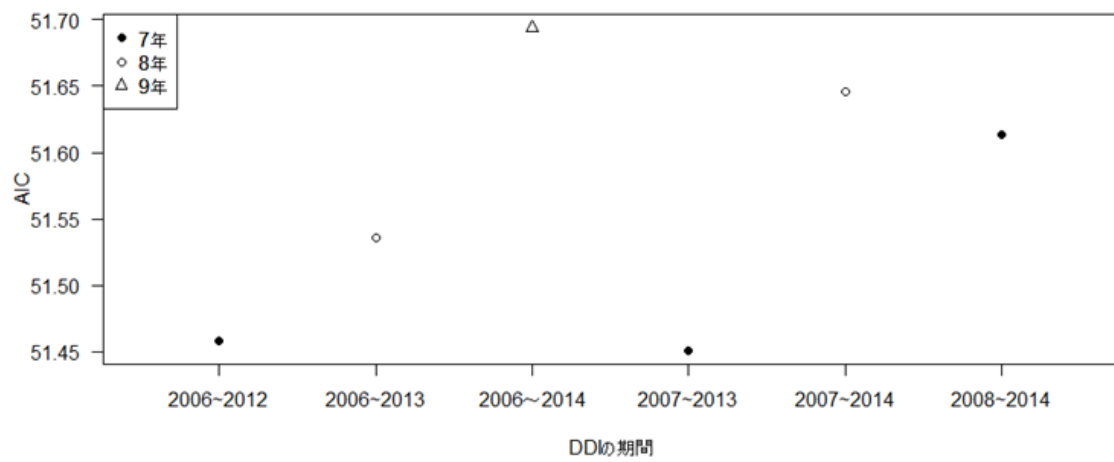
5年ごとのDDI



6年ごとのDDI



7年・8年・9年ごとのDDI



付録 2

各調査地の土壌動物の個体数

人工林

土壌動物群一覧	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
ミミズ		3			1						
ヒメミミズ	21	2	10		17	21	5		3	1	
ハエ幼虫	3	2			5				2	1	6
甲虫幼虫(足無し)											
ジムカデ									1		
イシムカデ					3	1	1				
ヤスデ	1		1		3		2		2	1	2
ヒメフナムシ	4	1	1		16		1	1	1		16
ワラジムシ							2				
ダンゴムシ											
ヨコエビ	4	10			4		2	2	3		6
クモ	18	6	5	2	5		1	1	3		3
カニムシ		1		1	2		5				
ササラダニ	4				1						
トゲダニ	3	1	2	1	9	2	1	1	1		2
ケダニ											
コナダニ											
ガ幼虫	1		1	1	9						
甲虫幼虫(足有り)	2					2					
トビムシ	8	41	13	6	70	10	14	2	5		4
アリ	30	13	3	3	5	7	5	1			5
カイガラムシ											
アザミウマ											1
甲虫成虫	2	6	1		6		2		1	1	
チビシデムシ											
マダニ類											
オオムカデ							1				
ユスリカの幼虫								24			
ヒル											
リクガイ					1						

二次林

土壌動物群一覧	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
ミミズ												
ヒメミミズ	25	5	12	70	13	34	35	21	5	22	1	7
ハエ幼虫	2	6		6	1	14	2	6	2	8	1	3
甲虫幼虫(足無し)								2	1			
ジムカデ					1	1			1			
イシムカデ	5	3	1	5	1	1	1	5	3		4	
ヤスデ	3	2	1	10	6	3		4	9	8	3	2
ヒメフナムシ	7			16		10		7	2	3	1	
ワラジムシ					7					7	1	1
ダンゴムシ		3			1					11		
ヨコエビ	11	2		3	8	8	3	8	3		27	42
クモ	12		2	14	9	4		6	9	7	8	3
カニムシ	3					1						
ササラダニ	6	6		4		4		1	1			
トゲダニ	8	10	2	4	19	15	1	12	6	5	4	9
ケダニ						2			1		1	
コナダニ												31
ガ幼虫	7			5	2	12		2		1	3	1
甲虫幼虫(足有り)	5			3	2			7	1	6		15
トビムシ	41	141	6	185	56	81	10	99	20	37	13	69
アリ	21	106	9	42	12	14	5	48	2	12	8	18
カイガラムシ								1				
アザミウマ	1				1	1		2				
甲虫成虫	12	3	3	6	5	5	1	9	6	9	7	20
チビシデムシ					1							
マダニ類							1	1				
オオムカデ									1			
ユスリカの幼虫						2						
ヒル										1		
リクガイ	1			3		2			1			

付録 3

各調査地の埋土種子の発芽数。* は先駆樹種を示す。

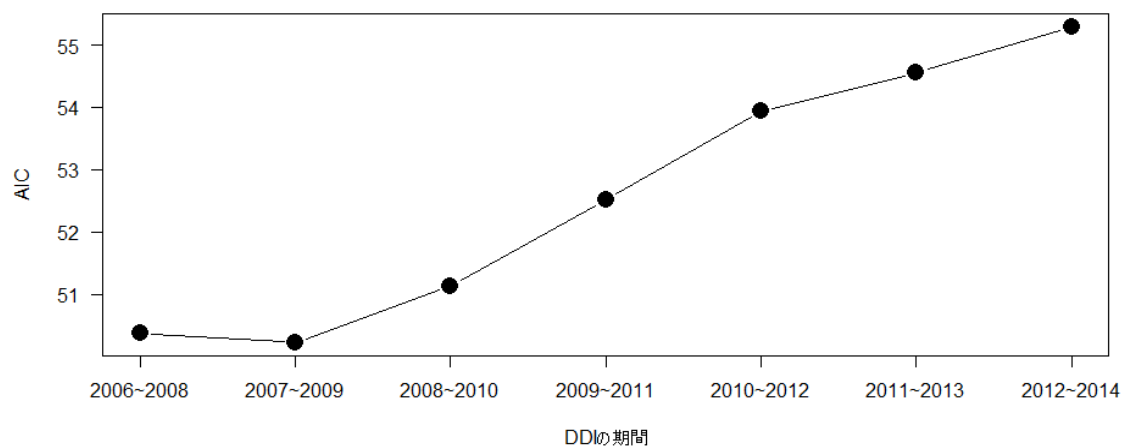
浅部土壌 発芽種一覧		人工林地点												二次林地点											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
アカメガシワ *																									1
アキメヒシバ																									1
イズセンリョウ					1																				
イズホオズキ											1							1		1	1				
オオアレチノギク																									1
オオバチャドメ											2														
オニノゲシ									2																
カクレミノ											1														
カラスザンショウ *									1										1		2	1			6
カラムシ												1							12						
カンスゲ					1	3	2				30							1							
クズ																	1								
コナスビ									2		1														
サルトリイバラ																			1						
タケニグサ									1		1														
タチツボスミレ																				3					
タラノキ *											1														
ヒサカキ								1												1					
ヒメオドリコソウ																								1	
ヒメムカシヨモギ											1													1	
フユイチゴ						1																1			
ミチタネツケバナ								3				1		1		1		1							
ヤマグルマ																									
バラ科sp		1			1	1	2															1	1	1	
イネ科sp								1									1	1							
ウコギ科sp									1																
キク科sp										1	2			1					1	1	1				
ニレ科sp																									
ラン科sp																2						1			
グラミノイダ									1																
不明				2		1	1		1					1						1	3	2		1	
合計		1	0	2	1	4	7	1	7	9	0	41	2	3	9	0	2	2	14	4	9	8	3	1	14

深部土壌	人工林地帯												二次林地帯											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
アオツツラフジ																				1				
アカメガシワ	*																			1				
アゼナ																			1					
エノキ	*																				1			
カヤツリグサ																						1		
カラスザンショウ	*																				2		1	
カラムシ												2						12	3					
カスゲ						1	1				20	1			1									
コナスビ											2	2												
タノキ	*																							
ヒサカキ											1			1	2					1	5			
ヒデリコ											5													
ヒヨドリジョウゴ																						1		
フユイチゴ						1																		
ヘビイチゴ							1																	
ミチタネツケバナ											2										1	1		
バラ科sp								2			1										1			
イネ科sp																								
キク科sp						1														1				
グラミノイドA									6															
グラミノイドB									4															
不明						3		1			1									1	2			
合計	0	0	0	1	0	5	2	3	10	0	32	5	1	2	1	0	0	13	4	5	11	3	2	0

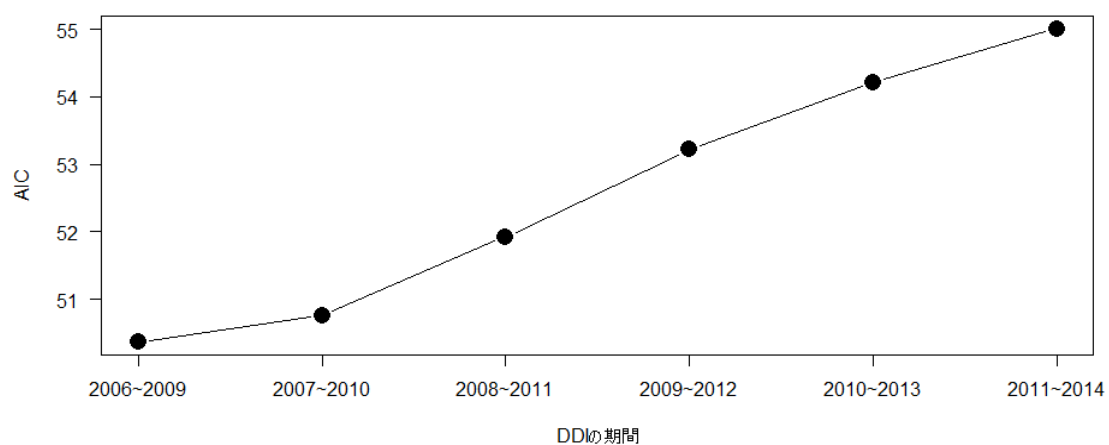
付録 4

土壌硬度と様々な期間の DDI との単回帰分析における AIC 値の推移

人工林 3年ごとのAIC



人工林 4年ごとのAIC



人工林 5年ごとのAIC

