



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	Ecological function losses caused by monotonous land use induce crop raiding by wildlife on the island of Yakushima, southern Japan
Author(s)	Agetsuma, Naoki; 揚妻, 直樹
Description	From the issue entitled "Special Feature on Sustainability and Biodiversity of Forest Ecosystems: An Interdisciplinary Approach"
Citation	Ecological Research, 22(3), 390-402 https://doi.org/10.1007/s11284-007-0358-z
Issue Date	2007
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/47080
Rights	The original publication is available at www.springerlink.com
Type	journal article
File Information	es22_j.pdf, 本文和訳



HUSCAP 利用者のための本文和訳

<注意事項>

この和訳は原文の内容理解を補助する目的で作成した。日本語に合わせて多少表現を変えた部分がある。従って、引用等をする場合には原文で確認する必要がある。あくまで、審査のうえ雑誌に公開されているのは原文のみであるので、この和訳自体を引用することはできない。和文の引用文献も英語表記のままにしてある。図および図番号など、本文中にあったいくつかの誤りは訂正した。

画一的土地利用が生態系機能を失わせ野生動物による農業被害を発生させた

揚妻直樹

北海道大学・北方生物圏フィールド科学センター

針葉樹植林と生態系機能の劣化

資本主義経済にあつて、物資の大量生産は当然の帰結である。そのため第一次産業では集約的かつ画一的な土地利用、すなわち大規模な森林伐採による土地の開発と商品作物の栽培が求められてきた。その典型としてコーヒー、パームやし、ゴム、さとうきびのモノカルチャー（プランテーション）が挙げられ、これらは熱帯・亜熱帯地域で広くみられる（Nagata et al. 1994; Hartemink 2005 など）。しかしながら、このような画一的な土地利用は森林生態系から公共の利益としてもたらされる生態系機能・サービスを損なわせてきた（McNeely et al. 1990; Lugo 1997 など）。

日本で見られる画一的な土地利用は、主に大規模な自然林伐採と針葉樹植林による森林開発によるものである。これは木材生産量を向上させるために林野庁が 1958 年から拡大造林政策を進めた結果である（Japan Federation of Bar Associations 1991 など）。もともと日本の森林は主として様々な種類の広葉樹（夏緑林および常緑広葉樹林：Miyawaki and Okuda 1978）で構成されていた。しかし、1986 年までにその半分が伐採され、スギやヒノキの植林地に転換された。そのような大規模な開発にも関わらず、林野庁が経営する国有林の財政は外国産材の大量輸入などにより、1973 年以降悪化の一途をたどった（Japan Federation of Bar Associations 1991 など）。民有林の経営も同様か、もっとひどい状態であった。そして、1998 年の段階で林野庁の累積赤字は 3 兆円まで膨らんだ。この拡大造林政策は国民に多大な負債を抱えさせたばかりでなく、様々な環境問題も引き起こした。一般にプランテーションは森林生態系に対し多くの悪影響を及ぼす。日本でも、針葉樹植林は植物の種多様性を減少させ（Nagaike 2002 など）、動植物の種構成も攪乱すること（Saitoh and Nakatsu 1997; Maeto et al. 2002 など）が解っている。また、物質循環も影響を受け（Nakane 1995 など）、伐採地や植林地では地すべりが起きる頻度も高まる（Inagaki 1999 など）。さらにスギ花粉症にかかる人々も増加した（Inoue et al. 1986 など）。これらは大規模な単一樹種の植栽によ

り、生態系機能とサービスが傷つけられたための悪影響といえる。

自然林の伐採と針葉樹植林は多くの動物の生息地も改変した。植食動物の食物供給量は森林伐採および植林のあとの 20 年間で非常に大きく変動する (Koizumi 1988; Sone et al. 1999; Hanya et al. 2005 など)。伐採は食物生産機能を失わせるが、林床への日当たりを良くするため、すぐに生産性は高まる。しかし、樹木の成長に伴って、急激に生産性は落ち込み、自然林だった頃よりも低いレベルにとどまる (図 1)。これら一連の食物供給量の激しい変動は伐採後約 20 年の間に起きる。その後は、たとえ植林されなかったとしても、数十年からそれ以上の年月をかけて、供給量はゆっくりとしか回復しない (図 1a)。つまり野生動物は、伐採によって食物量の極めて大きな変動に長期間さらされ続けるのである。シカ・サル・カモシカなどいくつかの動物種では様々な生態的側面 (食物選択・土地利用・日周リズム・移出・繁殖・生活史・社会行動など) を新しい環境 (伐採地・植林地、およびそれらに隣接した農地) に対して、積極的に適応させているようだ。そして、新しい環境への適応に伴い、これらの動物は農業被害を起こすようになったと考えられる (Agetsuma 1999b, 2006)。この意味において、動物による農業被害も画一的なプランテーションの悪影響の一つと言える。

この典型的な事例は 1993 年に世界自然遺産に登録された屋久島で起きていた。この島でも他の地域と同様に大規模な自然林伐採と人工針葉樹林への転換が様々な環境問題を引き起こしていた。植林が多い地域の森では木本植物種やその埋土種子の多様性が低下した (相場, 未発表データ)。また、ある分類群の昆虫も伐採後の二次林で低下、植林地では著しく減った (湯本, 未発表データ)。さらに、森林を採食場所に利用するコウモリ類の種多様性も植林地で低下した (Hill, 未発表データ)。伐採地や若い植林地では土砂崩れがより頻繁に発生したことも解ってる (Japan Institute of Land and Environmental Studies 1981)。これらの事実は屋久島でも人工針葉樹林への転換が生態系機能を損なわせたことを表している。この島の固有亜種であるヤクシカとヤクシマザルは島全域に生息している。これらの動物は人工針葉樹林への転換により深刻な生息地の攪乱を受けた。そして、大規模な人工針葉樹林転換 (1960 から 70 年代) のあと、これらの動物は農作物被害を出し始めることになる (1980 から 1990 年代)。この論文では日本の他地域の事例も踏まえながら、屋久島の野生動物による農作物被害の発生過程とその原因について、森林開発との関係から解説する。そして、損なわれた生態系機能を回復させ、農作物被害を防ぐと同時に、野生動物の保護管理を実現させるため、土地利用の管理の重要性について検討する。

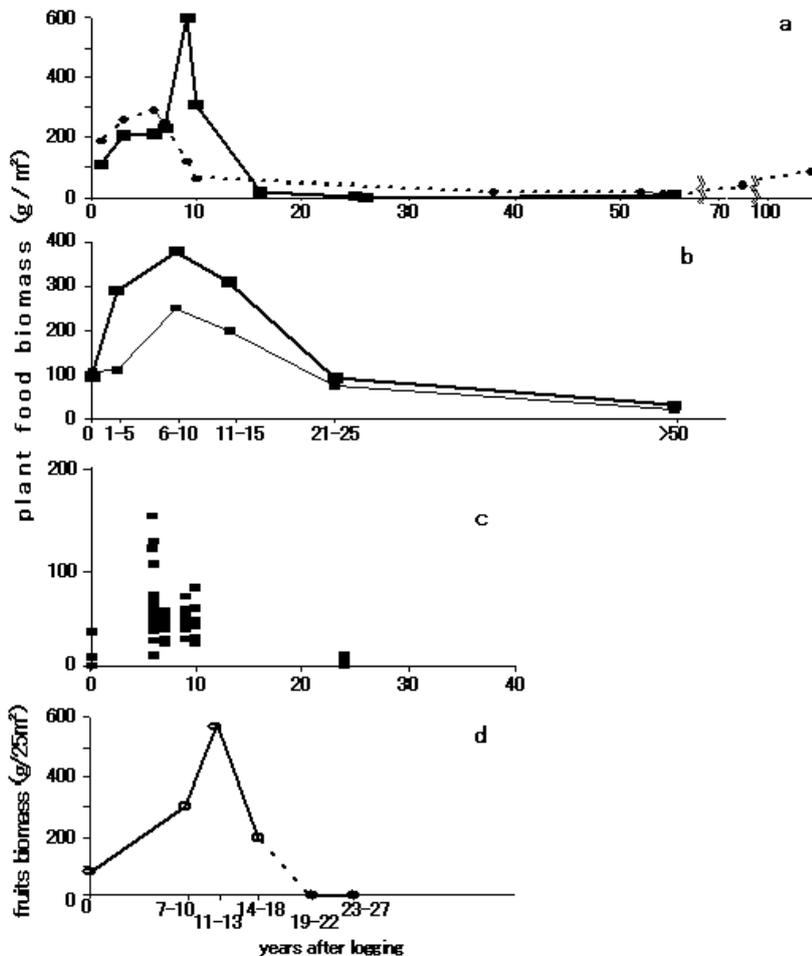


図1 広葉樹林皆伐後の動物の食物となる植物のバイオマス（乾燥重量/m²）の経年変化。a, 針葉樹植林地でのシカの食物となる植物のバイオマス（太線）と二次林でのバイオマス（点線）Takatsuki (1992)を改変。b, 針葉樹植林地でのカモシカの食物となる植物の11月のバイオマス（太線）と8月のバイオマス（細線）Sone et al. (1999)を改変。c, 針葉樹植林地でのカモシカの食物となる植物のバイオマス（■）Ochiai (1996)を改変。d, 一次林と二次林（○）および針葉樹植林地（●）におけるサルにとって重要な食物である果実のバイオマス。Hanya et al. (2005)を改変。

森林開発

屋久島は山がちな丸い形の島で日本南部に位置する（北緯 30 度、東経 130 度）。およそ 14000 人の人々が二つの町にわかれて住んでいる（2007 年に二町合併した）。ほとんどの集落は標高 100m 以下にあり、その他の大部分は森林に覆われている（図 2）。森林の 80%は国有林である。標高 0-800m までにある自然林は主に常緑広葉樹で構成される。標高 800-1800m では広葉樹と針葉樹が混交する。特に 1200m 以上では天然のスギが多く見られる（Tagawa 1994）。樹齢 1000 年以上のスギは“屋久杉”と呼ばれ非常に高価な木材となる（Kamiyaku Town 1984）。年間降水量は低地で 2500-5000mm、標高が高くなると 7000mm、場所によっては 10000mm に達する（Kagoshima Prefecture 1992）。海岸付近の年平均気温は約 20 度で、気候は暖温帯と亜熱帯の境界に位置する（Tagawa 1994）。一方、標高 1000m 以上の気候はより寒冷で、冬期には積雪がある。

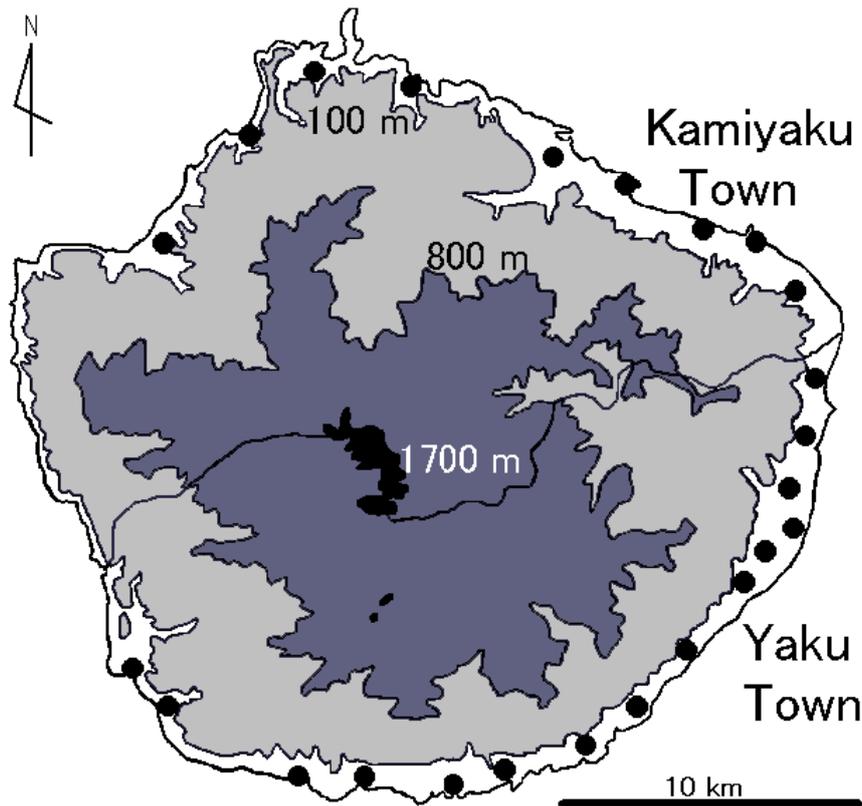


図2 屋久島。集落は点で示した。等高線は標高 100m、800m、1700m である。線は二つの町の境界を示す（2007 年に二町合併した）。

屋久島での大規模な森林伐採は屋久杉を求めて高標高地域で始まった。針葉樹伐採量は 1950 年頃に増加し、1960 年代には資源枯渇のため減少した。1955-73 年はちょうど高度経済成長期にあたり（年平均成長率は 9.1%）、木材とパルプの需要が増加していた時期である（Japan Federation of Bar Associations 1991）。そこで、屋久島での伐採地は中標高の広葉樹林帯に移っていった。広葉樹の伐採量は 1963 年から急増したものの、1973 年には減少に転じた（図 3a）。それは木材の市場価格が低下し（Japan Federation of Bar Associations 1991）、また自然保護の思想が社会に定着したためと言われている（Kamiyaku Town 1984）。広葉樹の伐採のあとには、本来はそこに生えることのないスギが広く植栽された（図 3b）。

図 4 は 1983 年までに伐採された国有林の場所を示している。伐採は 1983 年以降も継続したので（図 3a,b）、実際の伐採地はこれよりも広い。ただし、そのほとんどは 1960 年以降の 20-30 年間に伐採されたものである。そして、その 1/4 が針葉樹林に転換された（Kagoshima Prefecture 1992）。植林地は島の特に低標高地から中標高地に多い。

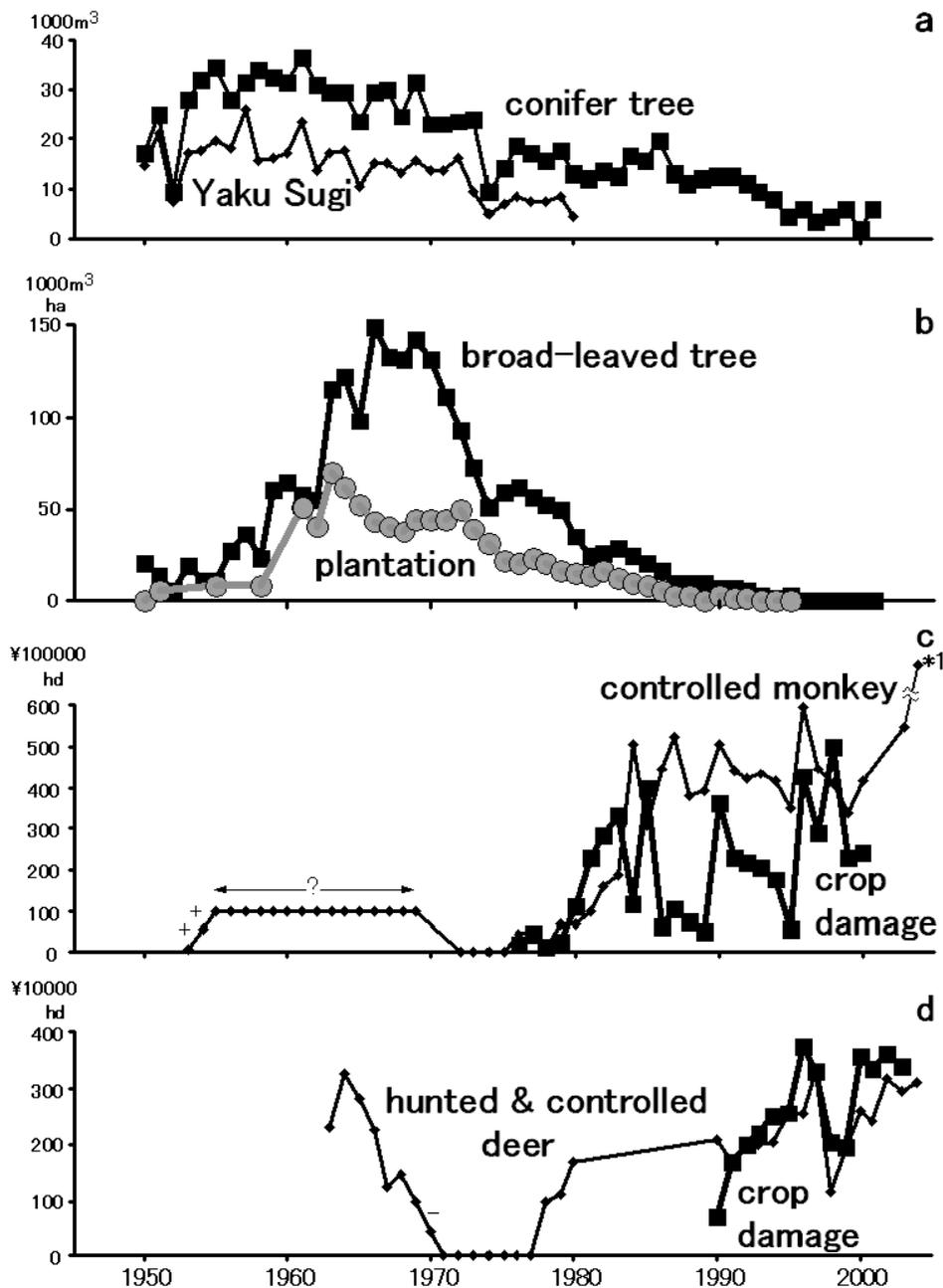


図3 屋久島における年間伐採材積、針葉樹植林面積、野生動物による農業被害額、動物捕獲数の推移。
 “+”は過小評価、“-”は過大評価の可能性を示す。また“?”は概数。a, 太線は針葉樹伐採材積（諏訪, 未発表データ）、細線はスギ伐採材積。Miura (1984)、Fujimura (1971)を改変。これらの樹種は屋久島の高標高地域で伐採された。b, 太線は広葉樹伐採材積（諏訪, 未発表データ）、灰色線は針葉樹植林面積（鹿児島県および林野庁資料）。広葉樹伐採は高標高地域、中標高地域どちらでも行われた。ただし、1963年以降は主に中標高地域で行われた。c, 太線はサルによる農業被害額（ $\times 10$ 万円）、細線はサルの駆除数（Agetsuma 1998; Azuma 1984; Hirose 1984; 鹿児島県資料）。*1の値は833頭。1950年から60年代はサルは実験用に捕獲された。1972年以降はすべて有害駆除によるもの。d, 太線はシカによる農業被害額（ $\times 1$ 万円）、細線はシカの狩猟・駆除数（Kagoshimaken Shizen Aigo Kyokai 1981; Sueyoshi 1992; 鹿児島県資料）。1971-1977年はシカは禁猟となっていた。1999年からシカの駆除は農地周辺だけで行われるようになった。

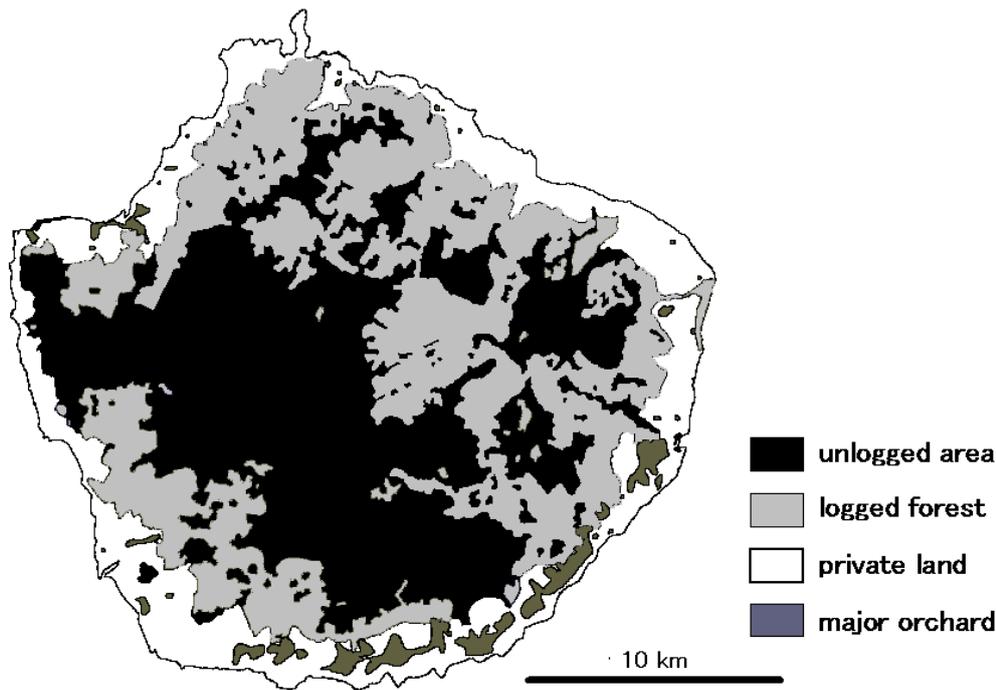


図4 1983年までの伐採地域と主要な果樹園（Agetsuma 1996を改変）。大きな伐採地に残る微小な伐り残し部分は伐採地に含めた。黒い部分は伐採されていない森林、薄緑部分が国有林での伐採地、白抜き部分は私有地、濃い灰色部分は主要な果樹園を示す。

低標高地域の土地利用の変遷

地域の社会や経済構造は、国全体の社会経済構造と同様に、地域の土地利用に極めて深く関わっている（Agetsuma 1999a）。屋久島の標高 300m 以下では、人々は森林を切り開き、焼畑や薪炭用の木の採集などの伝統的利用が行われていた（Sprague,未発表データ）。緑肥や肥料のための落ち葉の採集も行われていたと思われる。その結果、1920年代までには“荒地”と称する無立木地が広がることになった（Sprague,未発表データ）。屋久島の自然林に住むサル（Agetsuma 1995a, 1995b, 2001; Hanya et al. 2004）やシカ（Agetsuma and Agetsuma-Yanagihara 2006）は高木から供給される食物に大きく依存している。確かにシカは草本を食べるし（Takatsuki 1990）、サルも低木の果実を食べるものの（Hanya et al. 2005）、やはり高木の生えていない土地は動物にとって利用価値の乏しい場所と考えられる。また、活発な人間活動も動物の利用を制限していたことだろう。ところが戦後、燃料革命・肥料革命が起こった。加えて、産業構造も変化し、屋久島の農家人口と農地面積は 1950年から 1975年の間に激減した（図 5a）。さらに、無立木地や農地の一部は行政の指導もあって 1970年ごろにミカン（ポンカン・タンカン）園に変わっていった（図 5b : Agetsuma 1998）。この時、広葉樹林の一部もミカン園に転換された。しかし、ほとんどの無立木地は放置され、次第に広葉樹林に移行していったため（Sprague,未発表データ）、1970年代以降、動物にとっての多くの資源を供給することになった。つまり、低地の無立木地は減少し、広葉樹林とミカン園はともに増加する結果となって。ミカンの生産量が増加してくるのは 1980年以降であるが（図 5b）、それに伴って野生動物の被害を受けるようになった。

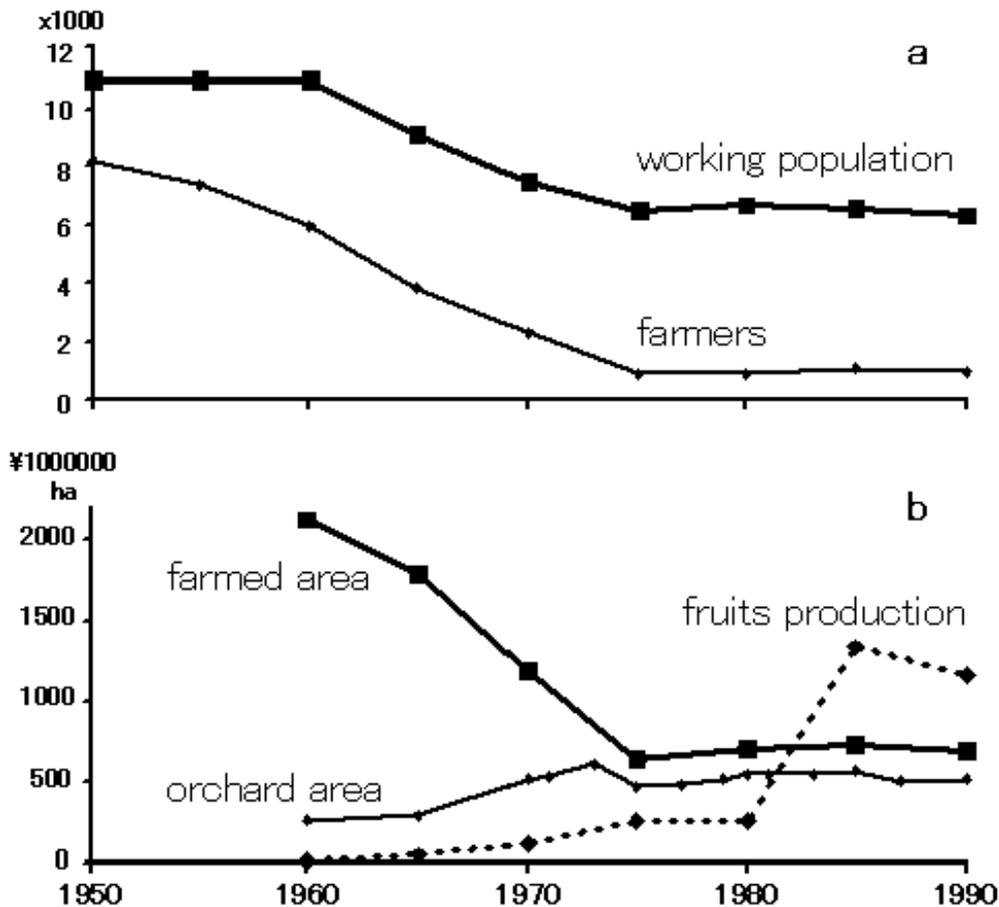


図5 屋久島の労働人口、農地面積と果樹生産額 (×100 万円)。a, 太線は総労働人口、細線は農業従事者数を示す (Kagoshima Prefecture 1992)。b, 太線は主要 5 品目の耕作面積、細線は果樹園面積、点線は果樹生産額を示す (Agetsuma 1998; Kagoshima Prefecture 1992)。

農作物被害の発生と有害駆除

農業被害を起こしているサルの個体数は 1991-92 年の時点で大雑把に 1600-3100 頭と推定されている (Yoshihiro et al. 1998 の表 1 参照。ただし Area 7 は農地がないために除外した)。ただし、その他多くのサルは農作物とは関係なく生活していると考えられている (Hanya et al. 2004 など)。サルは主にミカンなどの果実や、サツマイモなどに被害を与えている (上屋久町資料)。屋久島でのサルによる農作物被害は 1950 年以前からも起きていた (Itani 1994)。しかし、広葉樹林伐採のピークから 15 年後の 1980 年以降になってから (図 3b,c) 被害が拡大した。従って、サルが農作物に深刻な被害を与え始める前の段階で、彼らは伐採と植林による生息地の著しい攪乱を受けていたことになる。

サルの有害駆除は少なくとも 1910 年代には行われていた (Kagoshima Dairinkusho 1916 など)。しかし、1978 年以降、行政は駆除数を急激に増加させることになる。しかしながら、1978 年から 1983 年にかけて駆除数を増やしていったにも関わらず、農業被害は拡大した (図 3c)。その後 1984 年以来、年間 300-600 頭のサルの駆除を続けてきたが、被害のレベルは高いままとなった。年間 300-600 頭の駆除によってサルの個体数増加を抑制できたと考えることもできる。しかし、当時サルの駆除頭数は科学的に決めていたわけではなく、

また被害の大きさに決めていたわけでもなかった。駆除頭数は猟友会のボランティア精神と行政からの補助金額によって決まっていたと考えられる。従って、もしサル個体群の増加を抑える分だけの駆除が行われていたのだとしたら、それはたまたま幸運に一致していただけといえよう。そう考えるよりもむしろ、サルの方が駆除数に応じて個体数を増やしており、その結果、個体群サイズが概ね安定していたと考える方が自然だ。なお、サルの被害額は年によって非常に大きく変動していた（野間,未発表資料）。その変動はサルにとって年間を通じて重要な食物である自然林内の果実（Agetsuma 1995b, 2001; Hanya 2004 など）の生産量が年によって大きく変化する現象によって説明できるかもしれない。

屋久島において、シカによる深刻な農業被害は少なくとも 18 世紀には起きていた（Kamiyaku Town 1984）。また、Matsuda (1997)は 1950 年代のシカ被害についても報告している。しかしながら、シカの被害が急増したのは 1990 年頃である（図 3d）。この時期は広葉樹林伐採のピークから 25 年後にあたる（図 3b）。主な被害作物はミカン類（樹皮剥ぎ）やサツマイモ、稲である（Sueyoshi 1992）。これに対し、植林木への被害は 1990 年代から減少傾向にある（鹿児島県資料）。これは単純に 1970 年代以降、新たな植林地が作られなくなり（図 3b）、被害を受けやすい若い植林木が少なくなったからだと考えられる。

屋久島ではシカ猟が伝統的に行われてきた。1950 年頃には年間 1000 頭を超えるシカが捕獲されていた（Kamiyaku Town 1984）。ところが、捕獲数は 1964 から 70 年にかけて急速に減少する（図 3d）。そして、1971 年から、ついに禁猟措置がとられた。1978 年からは有害駆除を名目とした捕獲が再開されたが、この時期はまだシカによる農林業被害は深刻なものでなかったようだ（Tagawa 1987）。屋久島では有害駆除といっても、農地のない中～高標高地域を含む島全域が対象となっており、禁猟以前の狩猟とほぼ同様の捕獲形態がとられていたと考えられる。従って、農業被害を起こしていないシカも駆除されていた。しかし、1999 年になってからは、有害駆除は農地周辺に限定して行われるようになり、被害を与えている個体が対象となった。1980 年以降、駆除されるシカの数には年間 200-300 頭で推移しているが（図 3d）、1999 年以降、駆除されるのは実際に被害を与えている可能性の高い個体で占められるようになったわけである。それにも関わらず、1999 年以降も農業被害は減少していない。サルと同様に、被害地のシカも駆除圧に合わせて個体群サイズを維持しているようだ。

被害を起こしているこれらの動物が経てきた経緯から、二つの共通する傾向が読み取れる。一つは被害拡大の時期であり、広葉樹林伐採のピークから 20 年前後に起きていることである（図 3b-d）。もう一つは、駆除は農業被害を減少させるのに効果を発揮していないということである。これまでも、サルに関しては有害駆除が農作物被害防除に有効でないと指摘されてきた（Ministry of the Environment 2000; Hakusan Nature Conservation Center 1995 など）。屋久島ではシカでも同様に駆除が有効に機能してこなかったようだ。

森林開発が野生動物の生態に与える影響

自然林が人工針葉樹林に転換されると、野生動物は採食する食物種や土地利用パターンなど、その生態の様々な面に影響を受ける（Gill et al. 1996）。つまり、この生息地の改変によって、いくつかの生態系機能も損なわれたと考えられる。その影響を知る指標として個

体密度を使うことができよう。

屋久島ではサルの群れ密度は植林地が増えると減少する傾向にある (Hill et al. 1994; Hanya et al. 2005)。サルにとって若い二次林 (約 20 年生未満) の食物生産は一次林より多い。しかし、20 年以上経つと、食物生産は著しく低下する (Hanya et al. 2005)。屋久島ではサルの群れ密度はこうした森林の生産量に対応している (Hanya et al. 2004; 2005)。サルに対する針葉樹植林の様々な悪影響については他の地域でも報告されている。サルの群れは行動域内の植林地を避ける傾向にある (Shirai 1993; Hakusan Nature Conservation Center 1995 など)。そのため、植林地が行動域内にできてしまうと、低下した食物生産量を補うために、行動域を拡大しなくてはならなくなる (Furuichi et al. 1982)。スギが植林される地形も状況をより悪化させている。スギは基本的に谷部や斜面の下部に植栽されるが

(Yamabayashi 1962 など)、屋久島の場合ではそういった地形には多様な植物種が生えている (Agetsuma and Noma 1995)。春先の最も食物環境が乏しい時期、サルは谷部に生えるそれら多様な植物種に依存するのだが、植林によりそれが失われてしまう。

屋久島の標高 1500m 以下では、シカは場所によりグラミノイドを集中的に食べることもあるが (Takatsuki 1990)、多くの場所では様々な木本の葉と果実に依存している (Agetsuma and Agetsuma-Yanagihara 2006)。つまり、自然林の中のシカは林冠を形成するような高木から落ちてくる広葉樹の落ち葉に強く依存しているのだ。しかしながら、針葉樹植林地では広葉樹の高木はあまり生えることはできない (Hanya et al. 2005 など)。そう考えると、一般に言われているような伐採後の数年間における食物供給量の増加 (図 1) は屋久島のサルやシカにとっては顕著でないのかもしれない。もちろん、伐採地のシカは食物を草本に切り替えることは可能ではあろう。

Ohsawa et al. (1995) と Agetsuma et al. (未発表データ) は 1994 年と 2004 年に異なる植林率の 4 ヶ所の植林地域においてシカ密度を調査している。さらに Agetsuma et al. (2003) は 2001 年に植林がほとんどない広い自然林内でのシカ密度を調べている。これらの研究結果から、植林が多い地域ほどシカの生息密度が低いことが明らかにされている (図 6)。つまり、強度の植林はシカ密度を低下させるのだ。その影響は数十年経った後でも解消されてはいない。シカの狩猟・駆除数の統計から、シカ個体数は大規模な伐採のすぐあとに減少したことが解る。シカの捕獲数は 1960 年代に激減しているからだ (図 3d)。この捕獲数の減少は、シカ個体数の減少を示していると解釈できる。鹿児島県自然愛護協会 (1981) も 1960 年代にシカ個体数は著しく減少したという見解を示している。ただし、それは屋久島の社会的・経済的環境の変化によるものだと考えている住民もいる。一方、それより前の 1925-40 年頃はシカは集落周辺でも普通に見られていたという (Kamiyaku Town 1984; Miyamoto 1974)。これらのことから、やはり 1960 から 70 年代にはシカは激減していたと考えるとよさそうだ。1990 年代になって、シカは再び集落周辺でも見られるようになっており、個体数が回復してきたと考えられる (図 3d)。

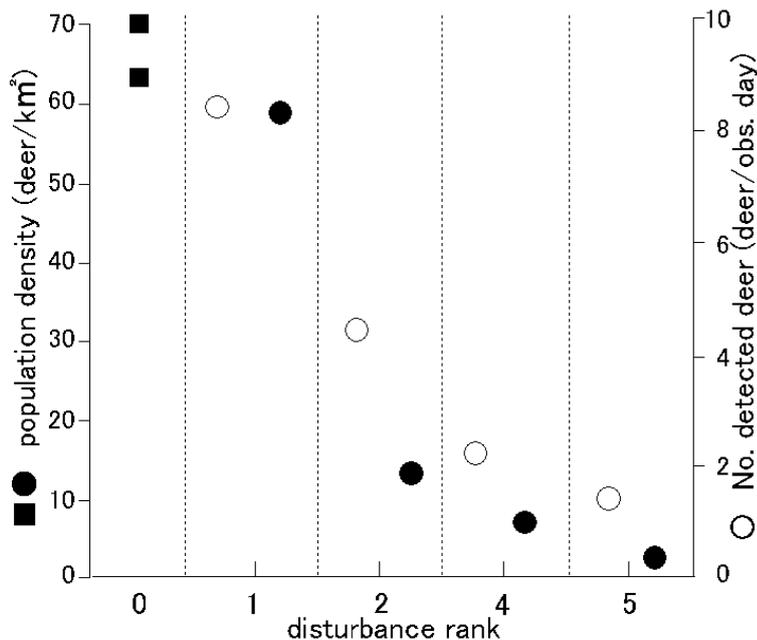


図6 屋久島の6つの地域での相対的なシカ生息密度。■はほとんど植林のない低地（標高 50–200 m）の自然林における 2001 年の推定生息密度（Agetsuma et al. 2003）。●は中標高（300–700 m）で植林率の異なる 4 地域における 2004 年の生息密度（Agetsuma et al.,未発表データ）、○は同 4 地域における 1994 年の 1 調査日あたりのシカ発見数（Ohsawa et al. 1995）。disturbance ranks が高いほど若い植林地の割合が高い。なお disturbance ranks の詳細は Hill et al. (1994)を参照のこと。

針葉樹植林による食物枯渇によってシカ個体数が減少するという事例はほかの場所でも知られている（Gill et al. 1996）。ノロジカの個体数は植林後の 15 年間は少しずつ増加するものの、それを過ぎると、ほんの数年のうちに大きく減少する。そして、非常にゆっくりとしか個体数は回復していかない（図 7）。この一連の個体数変化は植林後の食物の大きな変動に対応したものである（Gill et al. 1996）。似たような事例はカモシカでも見られる。カモシカにとっての食物は植林後 15 年で激減してしまう（図 1b）。カモシカ密度はその食物量に対応して変化しているという（Sone et al. 1999）。しかしながら、食物量の変化に対応した「数の反応」にはタイムラグがあると考えられている（Gill et al. 1996）。

屋久島ではシカ密度の回復は高標高地域の方が早かったようだ。Asahi et al. (1984)は 1981 年に行った短期間の痕跡調査から、低地よりも標高 1000m 近辺の方がシカ密度が高いのではと推測している。高標高地域の大規模な森林伐採は中標高よりも早く始まっている

（Kamiyaku Town 1984：図 3a,b）。加えて、高標高地域では伐採されなかった林分も多く、また針葉樹植林もあまり行われなかった（図 4）。そのため、食物生産の回復は高標高地域で早かったのかもしれない。

森林伐採と植林によってサルやシカが減少したことは確かだろう。その後、1980 年代から主に自然更新した森林の中で食物生産が回復してきた。しかし、もとのレベルまでは回復してはいないと思われる。なぜなら、2000 年代になっても植林地での食物生産は低いままであり、実際の生息密度も自然林と比べ植林地ではかなり低いからである（Hanya et al. 2005 など：図 6）。

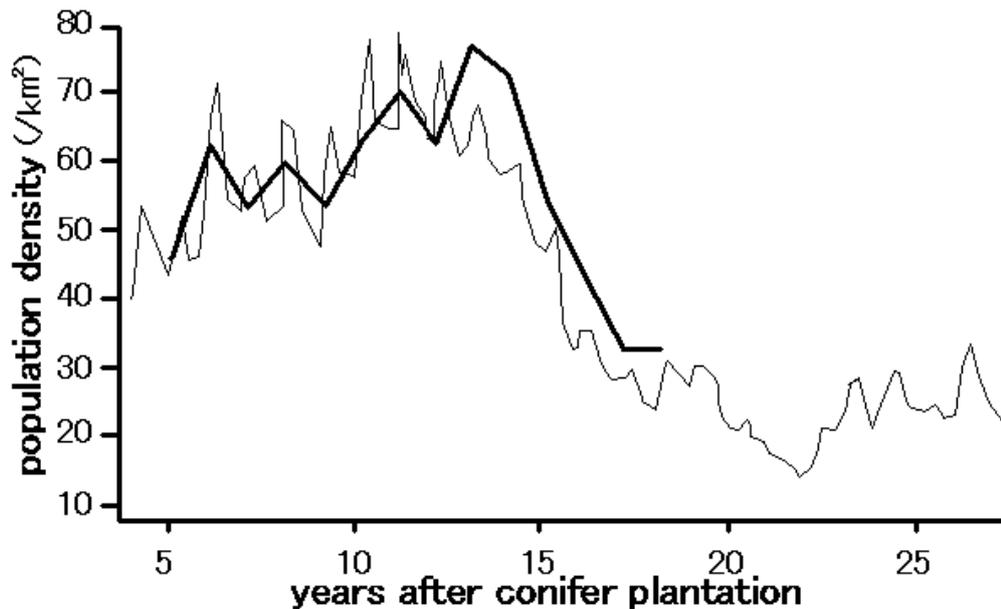


図7 針葉樹植林後のノロジカの個体数変化。Gill et al. (1996)を改変。太線は hypergeometric maximum likelihood method による推定密度、細線は確認できた最低生息個体数をもとに算出した生息密度。植林後の年数は概数。生息密度は針葉樹植栽後 15 年程度で激減している。

農作物被害の原因

日本では野生動物が農業被害や自然植生の改変を引き起こした要因として、天敵絶滅・野犬減少・降雪量減少・草地拡大・狩猟者減少などが指摘されてきた (Matsuda et al. 1999; Miura 1999; Tsuji 1999; Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council et al. 2003; Hakusan Nature Conservation Center 1995 など)。これらの要因により加害動物の個体数が爆発的に増加したと考えられている。この考え方が農業被害対策として有害駆除を実施する根拠にもなっている。では、これらの要因の妥当性と、それらが屋久島の場合にも当てはまるのか検討してみよう。

・オオカミ絶滅と野犬減少

植食動物の天敵だったオオカミは日本では 1905 年に絶滅した。日本では一般にオオカミの捕食によって、シカやサルの個体数が“適正”に調節されてきたと思われている。それが正しいければ、オオカミが農作物や自然植生への植食動物の影響を抑制するのに役立っていたことになる。逆にオオカミがいなくなれば植食動物は爆発的に個体数を増やし、やがて植生を完全に破壊してしまうだろう (Stockton 2005; Peterson 1999 など)。しかしながら、植食動物の個体群に対するオオカミの影響は単純ではない。Skogland (1991)は大型植食動物の個体群に対する捕食者の影響について多くの長期研究例を検証しなおした。その結果、捕食者はめったに植食動物個体群を調節することはないと結論づけた。オオカミはシカ個体群が小さいか、あるいは減少中の場合には、個体数を抑制するかもしれないが、個体群が大きい、あるいは増加中の場合には、個体数を制限することができないのだ (Skogland 1991; Messier 1991 など)。北海道ではオオカミが健在だった 1870 年頃に毎年 10 万頭以上

のシカを捕獲することができていた (Kaji 1995)。そのことはつまり当時のシカ個体群は 10 万頭の何倍かの大きさがあったに違いないことを示している。その個体群レベルは北海道 (2002) が考えている“大発生”水準を遥かに越えるものである。

絶滅後に再導入されたオオカミがシカの自然植生への採食圧を低下させた事例がいくつか報告されている (Ripple and Beschta 2004 など)。しかし、それはオオカミがシカの土地利用様式を変化させたため (Dussault et al. 2005)、特定の場所への強い採食圧を緩和させたことによるようだ。つまり、オオカミによるシカの行動の変化 (いわゆる「機能の反応」) が、捕食によるシカ個体数の減少 (「数の反応」) よりもより重要なようだ。さらに、オオカミや狩猟がない場合であっても、シカ個体群が自然に調節されており、しかも、それほど植生への不自然な影響を与えず、むしろ土壤栄養循環を促進している例もあるようだ (Singer et al. 1998; Boyce 1998 など)。

日本に生息するもう一種類の大型植食動物であるカモシカも天敵を失った状態にある。その上、1934 年以降、ほとんどの地域でカモシカの捕獲は禁止されてきた。それならば、天敵と狩猟圧のないカモシカは爆発的に増加してはならない。確かに 1990 年代までカモシカは増加していた。ところが、それ以降、様々な地域でカモシカは減少してしまっている (Nawa and Takayanagi 2001; Koganezawa 1999 など)。カモシカが減ったのは増加してきたシカとの強い競争のためだと推測もあるが (Koganezawa 1999 など)、それは考えにくい。なぜなら、カモシカの減少傾向はシカが生息しない地域でも顕著に見られるからだ (Wildlife Workshop 2003; Miyazawa, 未発表データなど)。

屋久島には、そもそも中大型肉食動物が生息しない (Environment Agency 1984)。しかし、シカとサルは固有種を含む非常に種多様性の高い森林 (Tagawa 1994) の中で個体群を維持してきた。従って、なんらかの自然作用による個体数制御メカニズムが機能してきたはずである。以上のように、日本ではオオカミ絶滅が加害動物の個体数を爆発的に増加させたことは自明ではない。屋久島のシカとサルの体サイズが小さいことは示唆的である。屋久島のシカとサルはどちらも日本の他地域に比べ体サイズが小さいのだが (Izawa et al. 1996)、これは捕食者が不在で、栄養制限がかかっている場合に進化する特徴である (Kay 1998)。

これまで野犬の減少によってシカ個体数の抑制が効かなくなったと逸話的に言われてきた。しかし、もし野犬がオオカミと似たような機能を果たしていたのなら、同様にシカ個体群を調節していなかったといえる。また、屋久島の自然林ではシカ個体群の回復に伴い、1990 年代後半からむしろ野犬が増加しているようだ (Agetsuma, 私信)。そうだとすると、野犬の個体群はシカ個体群によって支えられており、野犬個体群は単にシカ個体群の増減を後追いしているに過ぎないのかもしれない。

・地球温暖化による降雪の減少

ほかの要因としては地球温暖化による降雪の減少が挙げられている。降雪は植食動物個体群の制限要因になりえる (Skogland 1991)。特に大雪は個体群サイズを著しく減少させる。もし、降雪が地球温暖化により減ったのなら、植食動物はすぐにも増加するだろう。しかし、地球温暖化は年平均気温を上昇させるが、極端な気象現象の発生も増加させるので (Sanchez et al. 2004 など)、厳しい冬をもたらすかもしれない。事実、北海道の多くの気象観測点では 2000 年以降に最大積雪深を記録している。とりわけ 2004 年初めには 36 の観測

点のうち 17 で観測史上最深の積雪を記録した（観測期間は観測点によって 20 年から 110 年のばらつきがある）。その結果、シカ個体数は 2004 年に減少したように見える（図 8）。ただ、北海道庁は 2004 年の推定個体数は過小評価だとしている。いずれにせよ、シカ個体数は 2005 年には 2003 年レベルまで回復してしまった。拡大した人工針葉樹植林地がシカにとって雪からの避難所になることが指摘されている（Kaji 1995）。つまり、シカ個体群にとって雪の影響を考える際にも、生息地構造が重要となるようだ。2005 年から 2006 年にかけての冬では、今度は本州各地で観測史上最大の積雪深が記録された。今後、本州で収集されるシカ個体群のデータによって、野生動物に対する雪の影響を確認することができるだろう。

さらに降雪の減少では、近年のカモシカ個体群の減少を説明することができない。彼らは雪深い地域に生息するので、シカよりも降雪減少の影響はずっと強く受けるはずである。そもそも大雪は屋久島の低～中標高など、暖かな地域では期待できない。しかも、屋久島の低地での年間の降雪日数は 1939 年から 2005 年まで変化しておらず（0.36 日/年: 1939–1949; 0.70 日/年: 1950–1959; 2.33 日/年: 1960–1969; 0.56 日/年: 1970–1979; 0.60 日/年: 1980–1989; 0.20 日/年: 1990–1999; 1.00 日/年: 2000–2005）、その間の最大積雪深も 2cm である。屋久島の中標高地域でも傾向は似たようなものだろう。

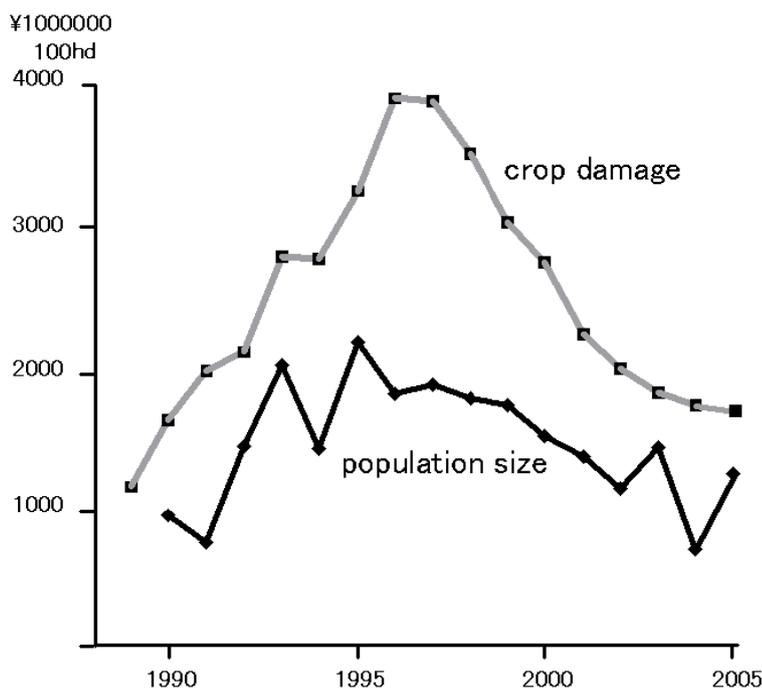


図 8 北海道東部地域におけるシカ個体数と農業被害額。太線はシカ推定生息数、灰色線は農業被害額を示す。1994 年の個体数は 20 万頭と推定されている（Hokkaido Prefecture 2002）。その他の年の個体数は 4 つの相対的な密度指数を平均して求めた：狩猟努力量あたりの発見数（SPUE）、主要越冬地での空中からのセンサス（1993 年と 1996–2001 年は 3 ヶ所、2002–2004 年は 1 ヶ所）、ライトセンサスルート 10 km あたりの発見数、主要越冬地におけるライトセンサスルート 10 km あたりの発見数（北海道資料）。欠損データは無視した。なお、1995 年から防鹿柵が徐々に延長されている（2003 年までに総延長 3000 km 以上: Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council et al. 2003; 北海道資料）。

・草地の拡大

人工草地の拡大も個体群爆発の要因と考えられている。草地は大規模な伐採の跡に成立する。そのような草地は自然林内よりも多くの植食動物の食物を生産する。それが個体群爆発を引き起こしたというものだ。しかしながら、生産量が多いのはせいぜい 10-15 年間である。そして、生産性は急激に低下し、その後の相当な期間、自然林内よりも少ないレベルで推移する (図 1)。そうすると、食物条件は悪化し、低い生産性のため個体群サイズはむしろ抑制されるはずである。

林道は森林開発にあわせて建設されるが、そうした林道周辺にも草地が発生する。ただ一方で、林道表面やコンクリートで固めた擁壁・のり面には植物は生えなくなる。従って、林道建設は食物生産について正負両面の効果がある。さらに、林道周辺でも植生遷移が進行するので正の効果も時間と共に減少してしまう。このようなことから、林道がシカ個体群に対して大きな効果を持つとは考えにくい。ただし、個々の動物の土地利用に関しては何らかの影響があるかもしれない。

植食動物にとっての食物生産量は牧草地では多いただろう。しかし、北海道を除く日本のほとんどの場所については森林面積と比べると牧草地は極めて少ない (牧草地面積割合 : 北海道、7%、その他の地域、0.7%、森林面積割合 : 北海道、71%、その他の地域、66% : 農林水産省資料)。特に屋久島では、牧草地面積割合が 0.1%未満なのに対し (Kagoshima Prefecture 2005)、森林面積は 91%に達する (Kagoshima Prefecture 1992)。このことから解るように、牧草地の効果は牧草地が集中した地区に限定的にしか現れないだろう。たとえそのような地区であっても、近くで森林伐採と針葉樹植林による生息地の劣化が起きていたのなら、その効果は差し引いて考えなくてはならない。

農地周辺にも意図的にではないにせよ草地が出来上がることが多い。そのような草地は野生動物を誘引し、農業被害を引き起こさせるとされる。ただ、そのような草地は限られた範囲で個体密度の上昇を招くかもしれないが、それよりも生息地の構造や動物の土地利用に強く影響するだろう。

・狩猟者の減少

社会風潮の変化によって、狩猟者登録数は減少してきている (Internal Affairs and Communications Agency 1992)。シカやサルの増加がそれで説明できると考えられている (e.g., Tsuji 1999; Hakusan Nature Conservation Center 1995)。屋久島では 1950 年頃には約 30 人の職業狩猟者がいたとされているが (Kamiyaku Town 1984)、今では職業狩猟者はほとんどいない。屋久島の猟友会員数も減少してきた (鹿児島県資料)。しかしながら、狩猟圧は狩猟者数で単純に測れるものではない。狩猟用具や移動手段 (銃・トランシーバー・林道網・自動車) はこの 50 年で目覚しく進歩した。一方、狩猟者の狩猟技術や経験は低下したかもしれない。また、狩猟に関わる制限は改正され続けている。これまで日本では過去の捕獲圧についてきちんと検証されてこなかった。確かに、屋久島も含め (図 3c,d)、日本各地で捕獲数のデータを得ることができる。しかし、その捕獲数の解釈は単純にはいかない。捕獲数が多いことは必ずしも高い狩猟圧がかかっていることを意味しないからだ。なぜなら捕獲数よりもはるかに多くの動物が生息しているかもしれないからだ。ただ言えることは、長期間に渡り捕獲数が多かったのなら、それだけ多数の動物を捕獲できるほど、大

きく安定的な個体群が存在していたということである。

18世紀の屋久島では狩猟は厳しく制限されていた。シカは島津藩の統制下にあったため、人々は自由にシカを捕ることができなかったのだ (Kamiyaku Town 1984)。ある集落では、シカ猟は毎冬年3回だけ行われていたという。その結果、現代でも人々はシカ肉を年数回しか口にしないとされる (Kamiyaku Town 1984 など)。そうした事実からも、屋久島のシカやサルの個体群が捕獲圧によって調節されてきたという証拠は見当たらない。過去の狩猟圧の評価は、地域の様々な情報を集めた上でもっと慎重に検討すべきである。

その他の要因を見つける必要性

多くの日本の研究者や行政関係者は、これまで紹介したことが原因で加害動物が“異常増加”したために農作物被害が発生したと考えている。そのため、農業被害対策だけでなく自然生態系保全のためにも、人間が彼らの個体数を“自然”で“適正”なレベルに調整することに賛同している。しかしながら、有害駆除は日本各地において様々な動物種を対象に行われてきたものの、現実には農業被害を軽減させられなかった。野生動物を直接駆除しても農作物を守ることができていないことから、単純に加害動物の数が問題を引き起こしているわけではないと考えられる。哺乳類の個体群爆発が強調されてきたにも関わらず、その他の要因や対策の妥当性が十分に検証されてきたわけではない。この辺で、全く異なる視点から、被害発生要因とメカニズムを検討してみることに意味があるだろう。

狩猟者減少を除き、これまで紹介してきた要因は日本の一部の地域、あるいは一部の動物種にしか当てはまらないものである。しかしながら、農業被害は様々な動物種によって日本の亜熱帯から冷温帯までの広い範囲で、しかも1980-90年代に急増している。従って、様々な動物種と地域に共通して当てはまる原因を探さなくてはならない。

農業被害と生息地改変

自然林の大規模伐採と針葉樹の単一種植栽は日本中で似たような時期に行われた (Japan Federation of Bar Associations 1991)。さらに、日本の産業構造の変化に伴い森林と農地景観の再構成が進み、野生動物の資源分布も変化した。このような土地利用の変化は長期間に渡って野生動物の生息環境を攪乱し続け、彼らの生態を変化させるきっかけとなったはずである。つまり、この要因は日本のすべての地域のさまざまな動物種に該当している。事実、兵庫県のシカによる農業被害は地域の植林地面積と正の相関が見られている (Sakata et al. 2001)。また、植林地面積が40-50%の地域においてサルの農業被害が多いことが示されている (Japan Society for Preservation of Birds 1988)。こうした事実は農業被害に植林が悪影響を与えていることを暗示している。

屋久島でのサルの被害は1980年代半ばに、シカの被害は1990年頃に増加した (図 3c,d)。しかしながら、伐採と針葉樹植林により食物条件は悪化していたために、これらの動物の個体群サイズは伐採前より小さかったかもしれない。従って、個体群の増加が農業被害を激化させた理由にはならない。農業被害の発生にあたり、何らかの生態と行動の変化が起きていたと考えてよさそうだ。もしそうでなかったのなら、動物が数多く生息し、農地面

積も広がった1950年代の方が1980年代よりもずっと農業被害は多くなければならない(図5)。さらに、単なる加害動物の個体数増加では初期の被害額の増加率を説明できない。1976-81年のサルの被害額の年増加率は平均65%、1990-93年のシカの被害額の年増加率は平均46%(図3c,d)である。これに対し、十分な餌付けを行ったサルの群れの年間増加率でも10-14%程度である(Oita City 1977)。また、天敵がおらず、捕獲もされていないシカ個体群の年増加率もせいぜい10-20%と言われている(e.g., Hokkaido Prefecture 2002)。ただし、金華山のシカ個体群では個体群崩壊の後の1年間で36%の増加したこともある(The Nature Conservation Society of Japan 1991)。

一般的に被害は動物の生息密度に比例して増加すると想定されているが(Suda and Koganezawa 2002; Hokkaido Prefecture 2002 など)、実際には植食動物の生息密度と農業被害、林業被害あるいは自然植生への採食圧の関係はしばしば明確でなかったり、むしろ負の相関がみられることもある(Oi and Suzuki 2001; Ochiai 1996; Sakata et al. 2001 など)。屋久島の自然植生に対するシカ1個体あたりの採食圧の大きさは、自然林内よりも植林の多い場所の方がはるかに高いことが報告されている(Mupemo et al. 1999; Agetsuma et al. 2004 など)。北海道東部地域でも1993-98年において農業被害が急激に増加したが、その間、生息個体数はあまり変わっていない(図8)。坂田ら(2001)はシカ個体密度が低くても農業被害が多い場所があることを報告している。落合(1996)もカモシカによる植林木への被害は生息密度が上がる以前に始まるとしている。これらの研究やその他の事例から、何からの「機能の反応(生態戦略のシフト)」が農業被害や自然植生への影響に重要な役割を果たしていることが解る。野生動物を理解し、その被害を軽減するためには、単純に生息密度に着目するのではなく、動物が見せる「機能の反応」・生態の可塑性の重要性を認識しておかなければならない。さらに、単に今の動物の状態だけを気にするのではなく、生息地と野生動物の歴史的な変遷にも注意を払う必要がある(Gill et al. 1996)。

動物がなぜ生態戦略を変えるのか、どのように変えるのかについては、これまできちんとした検討が全くされて来なかったが、それが生息地の変動への適応のためだと考えると、ある程度理解できよう。異なる生態戦略が採られるのは、生息地の安定性と不確実性が異なっていることへの適応だと理解されてきた(Begon et al. 1986 など)。ただし、これまでそのような適応性の違いは、種間の生態の違いを説明するものであった。しかし同様に、同じ種であっても、あるいは同じ個体であっても、その能力の範囲内で生息地の変化に反応して生態を変えているはずである。哺乳類は高い学習能力と生理的順応性を持つため、行動のレパートリーが多く、大きな可塑性を持っている。こうした特徴により、生息地に大きな攪乱が起きた際にすばやく戦略を変化させることができよう。変動環境下ではジェネラリストの特徴を持っていた方がスペシャリストの特徴を持っているよりも有利である。そのため、動物は食べる食物の種類と幅を広げ、予測不能な環境変動への対策として新しい場所へ移出しやすくなるだろう。その結果、農地(新しい土地)に侵入し、農作物(新しい食物)を食べ始めるだろう。さらに不確実な環境下では、将来的に確実に得られる利益の見込みがないので、動物は適応度を短い時間スケールで最大化することになる

(Timberlake et al. 1987 など)。そして、最適採食理論(Charnov 1976 など)や実験研究の成果(Kacelink and Cuthill 1987; Agetsuma 1999c など)からは、食物が少なかったり食物が分散している環境では、動物は一つの食物源に固執するのが有利であることも示されてい

る。こうした戦略の特徴が、特定の食物種を集中的に食べるようにしたり、特定の場所で集中的に採食を行うようにさせている。その結果、大きな農業被害や植生改変を引き起こすのだと考えられる。この生態戦略の変化は、大規模な生息地攪乱に伴う大スケールでの生息地構造の改変によって誘発されるであろう。

有害駆除も野生動物にとって生息環境の攪乱の一因になるはずである。ただし、屋久島の動物に対しては、この 20-30 年間ほぼ一定の駆除圧がかけられており、動物もそれに適応しているようだ。というのも、そうした駆除圧にあって、農業被害を継続することができているからだ (図 3c,d)。1980 年代以降、サルに対して同じような駆除の努力がかけられ、そして同じような頭数が駆除されてきたことから、サルの個体数は維持されてきたとも考えられる。もし、被害を出しているサルの個体数が 1984 年以来ほぼ一定であるとする (1600-3100 頭: Yoshihiro et al. 1998)、駆除された頭数 (年 300-600 頭) を補償するためには、かなり高い個体群増加率が必要となる。生息個体数の推定値が過少評価だったとしても、集中的に餌付けをされたサルの群れと比べて (年 10-14% per year; Oita City 1977)、その増加率はかなり高い値となるだろう。Muroyama (2003) は一年中農作物に依存しているサルの場合、出産率は集中的に餌付けをしたサルと同等になるとしている。しかし、屋久島での被害の多くは限られた時期に実るミカンに発生しており、被害が年中多いわけではない。

これまで見てきたように、森林と農地周辺における景観構造の改変が農業被害を引き起こしたと考えられる。屋久島の中標高地域では、高い生産性があった広葉樹林が生産性の低い植林地に転換された (図 3b)。その一方で、低標高地では無立木地が広葉樹林と農地に変わっていった (Sprague, 未発表データ)。これにより標高による生産性は低標高から中標高にかけて高くなっていったのが、逆に中標高から低標高にかけて高くなることになった。似たような景観構造の変化は他の農業被害に苦しんでいる地域でも見られる (Agetsuma 2006)。こうした景観構造の変化は農業被害を助長させ、被害防除を困難なものとしている。Morino and Koike (2006) は屋久島のサルによる被害とミカン園周辺の環境要因の関係を分析している。その結果、サルによる被害は広い森林からの距離と負の相関があり、広い道路からの距離と正の相関があることが示された。このことから、適切に景観構造を管理すれば野生動物の被害は軽減できる可能性がある。ただし、それで農地周辺の生態系機能が向上するかどうかは解らない。

動物に「機能の反応」を引き起こさせる生息地攪乱と景観構造変化は農業被害発生の重要な要因であろう。場所によっては個体群爆発も起きているかもしれない。もっとも、個体群が回復しているだけなのか、不自然に個体数が爆発的に増加しているのかを区別するのは非常に困難である。いずれにせよ、それは大規模な攪乱に伴う動物の生態戦略の変化に伴ったものであることを理解しなくてはならない。Takatsuki (1996) は有害駆除は一時的な対策に過ぎず、根本的な対策としての生息地回復が非常に重要であると指摘している。

生息環境の攪乱に対する生態戦略の変化、「機能の反応」を理解するには、野生動物が被ってきた攪乱の歴史を農林業被害や植生改変との関連から詳細に分析する必要がある。大規模な森林開発と農業被害は日本のいたるところで起きてきたので、完全ではないにせよ、それに関する情報は多いはずである。さらに、攪乱に対して個体がどのように反応するかを研究することで、生態戦略の変化についてより詳しく知ることができるであろう。

土地利用管理に基づく生態系機能の回復

自然林は開発された場所と比べ、多くの野生動物に対し、時間的・空間的に安定的で多様な資源を供給する。そうした生態系機能は野生動物本来の生態を維持するのに役立つといえる。それが失われると、野生動物は食物選択・土地利用・移出頻度・デモグラフィーなどを変化させ、攪乱に適応した“パイオニア型”の生態に変化する。この生態戦略の変化は攪乱に対する「機能の反応」を引き起こす。逆に、生態戦略を変えることができない種は個体数を減らすか消滅するであろう。事実、絶滅危惧種にとって最も深刻な脅威は生息地の改変とされている (Hilton-Taylor 2000)。このことからそれが解る。この意味において、農業被害と生物多様性喪失は同じ生態系機能の喪失の異なる側面を示しているのだ。生息地管理（生態系機能の回復と景観の再構成）はどちらの問題にとってもよい施策となるだろう (Agetsuma 1995c, 1998, 2006)。しかしながら、この観点からの研究は全く行われてこなかった。森林生態系の中で野生動物を保全するために必要な生態系機能と作用を特定し、農業被害対策に役立てなくてはならない。

屋久島を含め、シカによる自然植生の破壊は日本各地で報告され、深刻な環境問題と位置づけられている (Yumoto and Matsuda 2006)。この問題を考えるにあたっては、ほとんどの自然植生は既に開発によって攪乱されている事実を踏まえておく必要がある。大規模な森林開発は直接的に多くの植物の本来の生息地を奪った。そして、その開発は副作用としてシカに自然植生を改変させた。従って、自然植生や生態系の保全のためにも生息地の回復が不可欠なのである。

野生動物と植生と人間における“理想的な”あるいは“期待される”関係を想定する場合、我々は大規模伐採と植林を行う前に存在していた関係に注意を向ける必要がある。ただし、野生動物や森林の動態に関するほとんどの知見は大規模な森林開発の後から得られたものでしかない。森林開発以降から現在に至るまで、野生動物と植物は長期間の攪乱に耐え続け、また適応してきた。もし、もっと安定した環境であったならば、あるいはもともとの環境であったなら、動物と植物は今とは異なる動態を見せ、異なる関係を築いていたはずである。生態系の保全、生態系機能およびサービスの維持に取り組む場合には、大規模な森林開発以前の野生動物－自然植生－人間活動の関係を多いに参考にしなくてはならない。

ここでは日本における農業被害発生のプロセスを紹介することに主眼を置いた。しかしながら、この問題を解決するためには、人間社会（社会・経済・政治をとおして）の対応が重要となることは言うまでもない (Agetsuma 1999b)。