

指標種を利用したニホンジカ生息密度の低下に伴う
森林植生への影響評価に関する研究

2023.3

稲富 佳洋

目次

第 1 章	緒言	1
第 2 章	阿寒摩周国立公園におけるニホンジカ生息密度の低下に伴う林床植生の変化	
2-1	はじめに	12
2-2	方法	13
2-3	結果	17
2-4	考察	20
第 3 章	阿寒摩周国立公園のエンレイソウ属個体群に及ぼすニホンジカとクマイザサの影響	
3-1	はじめに	37
3-2	方法	39
3-3	結果	42
3-4	考察	43
第 4 章	ニホンジカ生息密度の時間的・空間的な変化に対する指標種オシダの反応	
4-1	はじめに	55
4-2	方法	58
4-3	結果	64
4-4	考察	65
第 5 章	総合考察	
5-1	ニホンジカ生息密度の低下に伴う植生変化のプロセス	82
5-2	ニホンジカ管理のための指標種の利用方法	87
	引用文献	97
	謝辞	114
	要旨	115

第 1 章 緒言

シカ科動物 *Cervidae* (シカ類) は、世界各地に 3 亜科 19 属 51 種が生息するとされており (川田ほか 2018)、熱帯から寒帯域まで広く分布する。このうちニホンジカ *Cervus nippon* は、ベトナムから中国、韓国、ロシアのウスリー地域までのアジア大陸北東部や台湾、そして日本に分布するシカ類である (大泰司 1986 ; 三浦 2005 ; McCullough 2009)。ニホンジカは、体や角の大きさ、毛皮の色に基づき、14 の亜種に分けられており、そのうち日本国内には、エゾシカ *C. n. yezoensis*、ホンシュウジカ *C. n. centralis*、キュウシュウジカ *C. n. nippon*、マゲシカ *C. n. mageshimae*、ヤクシカ *C. n. yakushimae*、ケラマジカ *C. n. pulchellus* の 6 亜種が生息している (大泰司 1986)。常緑広葉樹林や落葉広葉樹林、常緑針葉樹林、湿原など多様な環境に生息するが、森林から完全に離れて生息することはなく、パッチ状に草地が入り込んだ森林地域に多く生息する (三浦 2005)。

環境省が実施したニホンジカの分布調査によると、1978 年度から 2018 年度の約 40 年間で日本国内におけるニホンジカの分布域は約 2.7 倍に拡大し、総メッシュの約 7 割で生息が確認されている (Oka et al. 2022)。このような分布拡大に伴い、日本国内では、ニホンジカと人とのあつれきが深刻化している。農林水産省によると、ニホンジカによる農業被害は毎年約 54 億円発生しており、野生鳥獣被害全体の約 34%を占めていること、林業被害は約 4,200ha の森林で発生しており、野生鳥獣被害全体の約 72%を占めていることが報告されている (Oka et al. 2022)。また、ニホンジカと自動車や列車による衝突事故も多発している。北海道の交通事故件数は 2012 年の 1,809 件から 2021 年の 4,009 件まで 10 年間で倍増し、列車運行支障件数は 2000 年度の 703 件から 2019 年度の 3,951 件の 20 年間で 5 倍以上に増加したことが報告されている (北海道ホームページ、<https://www.pref.>

hokkaido.lg.jp/ks/skn/est/hokakutaisaku.html、2022年9月22日確認；稲富2021)。さらに、ニホンジカによって下層植生が衰退し、土壌侵食が発生するなど国土保全上のリスクも指摘されている（Gomi et al. 2022）。

シカ類は、人とのあつれきを生むだけでなく、キーストーン種として生態系にも直接的・間接的に様々な影響を及ぼすことが知られており（Rooney 2001）、世界各地でシカ類の過増加とそれに伴う生態系への深刻な影響が報告されている（McShea et al. 1997 など）。Mysterud（2006）は、シカ類の生息密度の増加に伴って植物高など個体レベルの形態的な特性に変化が生じた後、開花率など個体群レベルの変化が生じ、さらに種組成など群落レベルの変化が生じるという植生変化のプロセスを提示した。日本国内では、常緑広葉樹林や落葉広葉樹林、常緑針葉樹林、高山植生、湿原植生など様々な植生型でニホンジカの増加に伴う植生の変化が発生している（大橋2017；Ohashi 2022）。スズタケ *Sasa borealis* の稈高低下や草本層の植物高低下といった個体レベルの形態の変化は、九州大学宮崎演習林（宮崎県）や丹沢山地（神奈川県）、奥多摩地域（東京都・埼玉県）、大台ヶ原（奈良県・三重県）などの冷温帯、亜高山帯及び亜高山帯で報告されている（表 1-1）。また、スズタケ稈密度の低下や下層植生の被度減少、開花株数の減少といった個体群レベルの植生変化は、屋久島（鹿児島県）や京大芦生研究林（京都府）、白根山（栃木県・群馬県）、南アルプス（山梨県・長野県・静岡県）など温帯から高山帯までの幅広い気候帯で報告されている（表 1-1）。さらに、出現種数の減少や種組成の変化といった群落レベルの変化も、綾町（宮崎県）や秩父山地（埼玉県）、尾瀬ヶ原（新潟県・群馬県・福島県）など温帯から高山帯までの幅広い気候帯で報告されている（表 1-1）。2009年～2011年と2018～2019年に実施された植生への影響に関する全国的なアンケート調査（植生学会企画委員会 2011；前迫ほか 2020）によると、周

辺地域で長期にわたってニホンジカが生息している地域や積雪期間の短い地域、都市域の少ない地域で植生への影響は強い傾向を示した (Ohashi et al. 2014)。また、ニホンジカによる植生への影響は 2009～2019 年の約 10 年間で強まり、内陸部や日本海側に拡大したことが指摘されている (前迫ほか 2020)。

このようなシカ類の増加によって衰退した植生を回復させ、保全していくためには、植生保護柵によってシカ類を排除した場合や捕獲によって生息密度を低下させた場合に、どのようなプロセスで植生が変化するかを評価することが重要である。生態系が大きな攪乱を受けた後、その攪乱を止めても元には戻らず、別の安定した生態系に遷移した状態のことを代替安定状態 (alternative stable states) という (Scheffer & Carpenter 2003; Beisner 2012)。植物の現存量と草食動物の生息密度との関係を予測した動態モデルによると、生息密度がある閾値を超えた場合、不連続な現存量の減少を引き起こし、代替安定状態に植生が変化するとともに、代替安定状態まで変化した植生は、生息密度が劇的に低下しても、それまでの累積的な影響によって元の植生に回復することが困難になると予測されている (Schmitz & Sinclair 1997; Côté et al. 2004; Akashi 2009)。植生保護柵によってニホンジカを排除した丹沢山地では、幼稚樹の更新やスズタケの増加、不嗜好性植物の減少、出現種数の減少、希少植物の回復 (田村ほか 2005; 田村 2007; 田村 2008)、大台ヶ原では幼稚樹の更新やミヤコザサ *S. nipponica* の増加 (Itô & Hino 2005; Kumar et al. 2006)、京都大学芦生研究林ではススキ *Miscanthus sinensis* 群落の回復 (石原ほか 2012)、船越山のコナラ *Quercus serrata* 二次林ではカタクリ *Erythronium japonicum* 個体群の回復 (山瀬ほか 2005) がみられるなど、様々な地域で植生保護柵の設置による植生回復が報告されている。一方で、柵の設置が遅れると、埋土種子の消失等によっ

て、回復が困難になる植物種も存在する(田村 2010; Tamura 2019)。梶(2017)は、シカ類が及ぼす生態系への影響を評価するためには、植生保護柵を用いた調査が効果的であるが、次のステップとして個体数の削減を実現した上で調査することが重要であることを指摘している。しかし、シカ類の個体数を削減できた地域は限られているため、生息密度の低下に伴う林床植生の変化を評価した研究事例は、国内外を問わず極めて少ない(Royo et al. 2010)。

北海道東部に位置する阿寒摩周国立公園の阿寒湖周辺は、森林植生に及ぼすニホンジカの影響が国内の他地域よりも早く顕在化した地域であり、1970~80年代にかけてニホンジカの生息密度が増加した結果、1990年代前半には樹皮剥ぎによる枯死木が増加し、小径木が欠落した森林構造になったことが報告されている(宇野ほか 1995)。このようなことから、阿寒摩周国立公園の周辺町村では、1994年度からメスジカの狩猟が解禁され(宇野ほか 2007; Kaji et al. 2010)、1999年度からは阿寒湖周辺の森林を所有する(一財)前田一步園財団が、ニホンジカの個体数調整を開始した(新井田 2011)。また、道有林(北海道が管理する森林)釧路管理区の南西部は、鳥獣保護区に指定されており、長期間ニホンジカの狩猟が禁止されていたが、2012年に北海道が鳥獣保護区の一部の指定を解除したため、狩猟を行うことが可能になった。このような狩猟規制の緩和や個体数調整によって、阿寒湖周辺と道有林釧路管理区のニホンジカの生息密度は低下した可能性があるものの、これらの地域における局所的な生息密度の動向は明らかになっていない。さらに、これらの地域において生息密度が低下していた場合、林床植生の変化を明らかにすることで、生息密度の低下に伴う植生変化のプロセスを評価できる可能性がある。

シカ類の影響による林床植生の変化は、「個体レベルの特性」、「個体群レ

ベルの特性」及び「群落レベルの特性」に分けることができる。このうち
個体レベルの特性は、植物個体に対する採食の有無を示す「被食強度」と、
植物個体の植物高や茎長、葉長などを示す「形態的な特性」に細分化する
ことが可能である。「個体群レベルの特性」は、ある植物種の個体密度や被
度、開花率などを示し、「群落レベルの特性」は、ある植物群落の種数や種
組成などを示す特性である。ニホンジカの増加に伴う群落レベルの植生変
化は日本各地で多数報告されているものの、個体レベルの植生変化を報告
した事例は少ない（表 1-1）。また、個体レベルの特性と個体群レベルの特
性は、生息密度の変化に対して群落レベルの特性よりも早く反応するため
（Mysterud 2006 ; Royo et al. 2010）、データの取得年数が限られている場合
や生息密度が大きく低下していない場合でも植生の変化を検出できる可能
性がある。さらに、群落レベルの特性を調査する場合、ある調査地に生育
する全ての植物種が調査対象となるため、植物種の同定に関する専門的な
知識や大きな調査労力が必要とされるのに対して、個体レベル及び個体群
レベルの特性は、シカ類の生息密度の変化に敏感な特定の植物種（指標種）
を調査対象とすることで測定が可能である。これらのことから、指標種に
着目して個体レベルの特性及び個体群レベルの特性を調査することは、生
息密度の低下に伴う植生変化を短期間で効率的に評価するのに適している
と考えられる。

シカ類の影響を軽減し、植生を保全するためには、影響の変化をモニタ
リングし、対策にフィードバックすることが重要である。しかし、予算や
人員が限られる中、多岐にわたる植生への影響を全てモニタリングするこ
とは困難である。指標種の利用には、このようなモニタリングにかかる労
力を低減できるという利点がある（Anderson 1994; Augustine & Frelich 1998;
Côté et al. 2004）。指標種としての有効性を評価するためには、シカ類の生

息密度の時間的・空間的な変異に対し、その種が敏感に反応するのか明らかにすることが重要である。指標種を通じて明らかにした影響の空間的な変異は、管理者がどこで重点的に対策すべきなのか決定するのに貢献し、時間的な変化は、対策の効果を評価するのに役立つだろう。北米では、オジロジカ *Odocoileus virginianus* の影響を示す様々な草本種の指標種が提案されている（表 1-2）。指標種として最初に提案されたのは、*Trillium grandiflorum* というエンレイソウ属の一種で、平均茎長が多年生草本に対するオジロジカの採食圧と負の相関を示すことが報告された（Anderson 1994）。*T. grandiflorum* に関しては、その後も繁殖個体の割合がオジロジカの高密度地域で低かったこと（Augustine & Frelich 1998）や平均茎長がオジロジカの生息密度と相関を示したこと（Augustine & DeCalesta 2003; Koh et al. 2010）など多数の事例が報告されている。*T. grandiflorum* 以外では、*Aralia nudicaulis*（タラノキ属の一種）や *Clintonia borealis*（ツバメオモト属の一種）、*Maianthemum canadense*（マイヅルソウ属の一種）、*Laportea canadensis*（ムカゴイラクサ属の一種）、*Actaea pachypod*（レイヨウショウマ属の一種）の被度や頻度、植物高、花茎長などがオジロジカの生息密度と相関を示したことが報告されている（表 1-1）。このような国外の豊富な研究事例に対して、日本国内ではミヤコザサの被度や植物高をニホンジカの影響を評価するための指標として利用した事例（Takatsuki 1983; Yokoyama & Shibata 1998; Takatsuki 2009）、林床植生の高さや被食強度、木本類の樹皮剥ぎ率とニホンジカの生息密度との関係性を評価した事例が報告されている（Iijima & Nagaike 2015）ものの、指標種と生息密度との関係を解析し、その有効性を評価した研究事例は少ない。

指標種を利用したモニタリング手法を検討するためには、有効な種を選定するだけでなく、その種のどのような特性を測定するのかを決定する

必要がある。個体群レベルの特性に比べ、形態的な特性は、シカ類の生息密度の変化に対して早く反応することが指摘されている (Royo et al. 2010)。また、直近の生育期につけられた指標種の食痕のみを測定する被食強度は、形態的な特性よりも生息密度の変化に対して敏感に反応するかもしれない。しかし、このような特性の違いによってどのように指標種の反応が異なるのかを比較した研究は少ない。

林床植物の分布や現存量は、植物間の競争に影響される (Maguire & Forman 1983 ; Collins & Good 1987) ため、シカ類の影響を示す指標種の有効性は、他種との競争によって変化する可能性がある (Kirschbaum & Anacker 2005 ; Royo et al. 2010)。Atsatt & O'Dowd (1976) は、草食動物に対して機能的に相互依存関係にある植物種のグループを「植物防衛ギルド」と定義した。北日本においてササ類は、多くの林床植物に対して光をめぐる競争で優位な優占種である (Nakashizuka 1988; Nagaike et al. 1999 ; Itô & Hino 2007 ; Itô et al. 2014)。一方で、ササ類の被覆によって、同所的に生育する他の植物が草食動物に発見されにくくなる可能性がある。したがって、指標種とササ類が同所的に生育する場合、両種で植物防衛ギルドを形成し、指標種の有効性が不明確になる可能性がある。日本国内では、稚樹への採食に対するササ類の防御効果が報告されているが (Uno et al. 2019 ; Akashi et al. 2021)、指標種と競争種との関係を評価した研究事例は限られている。

本研究では、狩猟規制の緩和や個体数調整によってニホンジカの生息密度が低下した可能性がある阿寒摩周国立公園と道有林釧路管理区を調査地域とし、①ニホンジカの生息密度が低下することによって林床植生がどのようなプロセスで変化するのか生息密度の変化に敏感な指標種を通じて評価すること、②ニホンジカ管理のための指標種の利用方法を提案することを目的とした。これらの目的を達成するために、以下の章立てで本論文を

構成した。

第 2 章「阿寒摩周国立公園におけるニホンジカ生息密度の低下に伴う林床植生の変化」では、阿寒湖周辺の個体数調整等によってニホンジカの生息密度が低下したことを明らかにした。また、先行研究から嗜好性植物と不嗜好性植物を指標種として選定し、生息密度の低下に伴うこれらの種の植物高（形態的な特性）と被度（個体群レベルの特性）の変化を評価した（稲富ほか 2012）。

第 3 章「阿寒摩周国立公園のエンレイソウ属個体群に及ぼすニホンジカとクマイザサの影響」では、国外で指標種としての研究事例が豊富なエンレイソウ属のサイズクラスとニホンジカの利用頻度、クマイザサの被度との関係を明らかにし、日本国内におけるエンレイソウ属の指標種としての有効性を評価した。また、競争種であるクマイザサが指標種に及ぼす影響を考察した（Inatomi et al. 2017）。

第 4 章「ニホンジカの生息密度の時間的・空間的な変化に対する指標種オシダの反応」では、道有林釧路管理区の鳥獣保護区においてニホンジカの生息密度が狩猟の解禁後に低下したことを明らかにした。また、指標種としてミヤコザサとオシダを選定し、生息密度の低下に伴いミヤコザサ及びオシダのどのような特性が短期間で変化したのかを評価した。さらに、オシダの被食強度、形態的な特性及び個体群レベルの特性が、生息密度の空間的な変異に対して、どのように反応したのかを評価した（Inatomi et al. 2022）。

第 5 章「総合考察」では、第 2 章から第 4 章までの結果を踏まえ、ニホンジカの生息密度が低下した場合、林床植生がどのようなプロセスで変化するか評価するとともに、ニホンジカ管理のための指標種の利用方法について考察し、提案を行った。

表 1-1 ニホンジカの増加に伴う下層植生の変化の例。

気候帯 ^a	場所	変化の種類 ^b	影響の内容	引用
暖温帯～ 温帯	屋久島	個体群レベル	林床植生の被度減少	幸田（2017）
		群落レベル	林床植生の種数減少	幸田（2017）
	綾町	個体群レベル	草本層の植被率減少	服部ほか（2010）
		群落レベル	多年生草本の種数減少、種組成の変化	服部ほか（2010）
	前鬼地域	個体群レベル	スズタケの稈密度低下	松井ほか（2011）
	猪名川	個体群レベル	草本層の被度減少	石田ほか（2010）
		群落レベル	草本層の種数減少、種組成の変化	石田ほか（2010）
	春日山	群落レベル	出現種数の減少、不嗜好性種の分布拡大	前迫（2015）
	東大千葉 演習林	個体群レベル	嗜好性種の被度減少、不嗜好種の被度増加	蒲谷（1988）
	冷温帯	丹沢山地	個体レベル	スズタケの草高低下
個体群レベル			スズタケの稈密度低下	古林・山根（1997）
群落レベル			スズタケの分布縮小、種組成の変化	古林・山根（1997） 田村（2007）
九大宮崎		個体レベル	スズタケの稈高低下	小泉ほか（2006）
演習林		個体群レベル	スズタケの稈密度低下	小泉ほか（2006）
京大芦生		個体群レベル	開花株数の減少	藤井（2010）
研究林		群落レベル	チマキザサの分布縮小、開花種数の減少	田中ほか（2008） 藤井（2010）
			氷ノ山	個体群レベル
秩父山地		個体群レベル	草本層の被度減少	崎尾ほか（2013）
		群落レベル	出現種数の減少	崎尾ほか（2013）
冷温帯～ 亜高山帯	奥多摩地 域	個体レベル	草本層の高さ減少	大橋ほか（2007）
		個体群レベル	草本層の被度減少	大橋ほか（2007）
		群落レベル	出現種数の減少、種組成の変化	大橋ほか（2007）

表 1-1 の続き

気候帯 ^a	場所	変化の種類 ^b	影響の内容	引用
冷温帯～ 亜寒帯	秩父多摩 甲斐地域	群落レベル	種組成の変化	大津ほか（2011）
	走古丹	個体群レベル	ガンコウラン被度低下	宮木ほか（2003）
亜寒帯～ 亜高山帯	大台ヶ原	個体レベル	スズタケの稈高と葉長 低下	Yokoyama & Shibata (1998)
		個体群レベル	スズタケの稈密度増加	Yokoyama & Shibata (1998)
		群落レベル	ミヤコザサ草原の分布 拡大	安藤（2009）
	洞爺湖中 島	群落レベル	出現種数の減少	助野・宮木（2007）
	知床岬	個体レベル	クマイザサの稈高低下	常田ほか（2004）
		個体群レベル	クマイザサの被度低下	常田ほか（2004）
		群落レベル	在来種の減少、外来種 の増加	常田ほか（2004）
	白根山	個体群レベル	嗜好性植物の被度減 少、不嗜好植物の被度 増加	長谷川（2000）
		群落レベル	出現種数の減少	長谷川（2000）
	釧路湿原	個体群レベル	矮性低木・コケ植物の 被度低下	村松・富士田 (2015)
		群落レベル	裸地の形成、代償植生 の形成	富士田ほか（2012）
	尾瀬ヶ原	群落レベル	裸地の形成、種組成の 変化	Igarashi & Takatsuki (2008)
				吉川ほか（2021）
高山帯	南アルプ ス	個体群レベル	高山植物の被度低下	増澤（2015）
		群落レベル	裸地の形成	増澤（2015）

^a 大橋（2017）及び Ohashi（2022）をもとに区分した。

^b 「個体レベル」は、植物高など植物個体の形態的な変化、「個体群レベル」は、ある植物種の個体数や被度、開花率などの変化、「群落レベル」は、当該植物群落の種数や種組成などの変化を示す。種数の増減を伴わない群落構成種の量的な変化（優占種の変化など）は個体群レベルの変化に含めた。

表 1-2 北米における指標種の例。Augustine & DeCalesta(2003)及び Kirschbaum & Anacker (2005) をもとに作成した。

指標種	測定した特性	文献
<i>Trillium grandiflorum</i>	茎長、開花密度、被食強度、 繁殖能力、葉面積	Anderson (1994) Augustine & Frelich (1998) Kirschbaum & Anacker (2005) Royo et al. (2010) Koh et al. (2010)
<i>Aralia nudicaulis</i>	頻度、被度	Balgooyen & Waller (1995)
<i>Clintonia borealis</i>	繁殖能力、被度、葉数/個 体、花茎長、大きさ、小花柄/ 花序	Balgooyen & Waller (1995)
<i>Maianthemum canadense</i>	頻度、被度、葉長、シュート密 度、開花数	Balgooyen & Waller (1995) Rooney (1997) Kirschbaum & Anacker (2005) Royo et al. (2010)
<i>Laportea canadensis</i>	個体密度	Augustine & Jordan (1998)
<i>Actaea pachypoda</i>	植物高	Webster & Parker (2000) Webster et al. (2001)
<i>Arisaema triphyllum</i>	植物高、繁殖能力、茎密度	Webster & Parker (2000) Webster et al. (2001) Fletcher et al. (2001)
<i>Aster divaricatus</i>	採食されたユニットの割合	Williams et al. (2000)
<i>Aster prenanthoides</i>		
<i>Chelone glabra</i>	採食されたユニットの割合 被食された茎の割合	Williams et al. (2000)
<i>Impatiens capensis</i>	採食されたユニットの割合	Williams et al. (2000)
<i>Osmorhiza claytonii</i>	植物高	Webster & Parker (2000)
<i>Orchis spectabilis</i>	茎密度、繁殖能力	Fletcher et al. (2001)
<i>Smilacina spp.</i>	茎密度、繁殖能力	Fletcher et al. (2001)
<i>Uvularia & Polygonatum</i>	茎密度、繁殖能力	Fletcher et al. (2001)

第 2 章 阿寒摩周国立公園におけるニホンジカの生息密度の低下に伴う林床植生の変化

2-1 はじめに

シカ類などの草食獣は、植物との強い相互作用を持ち、森林生態系に大きな影響を及ぼすことが知られている (Rooney 2001 ; Rooney & Waller 2003)。日本国内では、ニホンジカ *Cervus nippon* の生息数が増加したことによる樹皮剥ぎ (Akashi & Nakashizuka 1999 ; Yokoyama et al. 2001) やササ類の退行 (Yokoyama & Shibata 1998 ; Nomiya et al. 2002 ; 松井ほか 2011)、希少植物への食害 (南谷 2005 ; 藤井 2007 ; 藤木ほか 2011)、種多様性の低下 (石田ほか 2010) などが報告されている。北海道においてもニホンジカの一亜種であるエゾシカ *C. nippon yesoensis* の生息数が増加し、洞爺湖中島では絶滅危惧植物を含めた維管束植物の減少や不嗜好性植物の増加 (助野・宮木 2007)、知床半島では嗜好性樹種の消失や不嗜好性植物の増加 (常田ほか 2004)、野付風蓮道立自然公園では小径木の欠如やガンコウラン *Empetrum nigrum var. japonicum* の衰退 (宮木ほか 2003) などが生じており、生物多様性を保全する上で、早急な対策を講じることが求められている。

シカ類から植物を保全する対策としては、シカ類を捕獲し、生息密度を低下させる個体数管理と植物を物理的に保護する植生保護柵の設置が挙げられる (田村 2010)。このうち植生保護柵を設置した丹沢山地では、幼稚樹の更新やスズタケ *Sasa borealis* の増加、不嗜好性植物の減少、希少植物の回復 (田村ほか 2005 ; 田村 2007 ; 田村 2008)、大台ヶ原では幼稚樹の更新やミヤコザサ *S. nipponica* の増加 (Itô & Hino 2005 ; Kumar et al. 2006) がみられるなど、柵の設置による様々な効果が報告されている。しかし、ニホンジカの捕獲による生息密度の低下が、植生の回復につながった事例は報告されていない。

阿寒摩周国立公園の阿寒湖周辺は、ニホンジカの代表的な越冬地であり、冬期になるとニホンジカが集中する（近藤ほか 1994；Uno & Kaji 2000）ため、ニレ属を中心とした木本類の樹皮食いが高頻度で発生し、小径木が欠落した森林構造になっている（宇野ほか 1995）。しかし、シカ類の採食による影響が高木種よりも大きいと考えられる林床植物（宮木 2011）が、どのような採食の影響を受けているのかはわかっていない。また、阿寒摩周国立公園周辺の町村では、他の市町村に先行して 1994 年度からメスジカの狩猟が解禁された（Kaji et al. 2010）ほか、1999 年 9 月からは阿寒湖周辺の森林を所有する（一財）前田一步園財団が、ニホンジカの個体数調整を開始した（新井田 2011）。しかし、これらの取り組みがニホンジカの生息密度の推移に与えた影響は明らかにされていない。

阿寒湖周辺では、1993 年～2002 年に航空機調査が実施され、ニホンジカの生息密度が推定されている（Uno et al. 2006）。本研究ではさらに 2003 年～2004 年及び 2008 年～2009 年に航空機調査を実施するとともに、1995 年～2010 年にシカ排除区と対照区の林床に生育する植物の被度及び植物高を測定し、柵の設置によるニホンジカの排除や捕獲による生息密度の低下に伴って林床植生がどのように変化したのか明らかにすることを目的とした。

2 - 2 方法

2 - 2 - 1 調査地域の概要

本研究の調査地域は、北海道の東部地域に位置する阿寒摩周国立公園の阿寒湖周辺の森林で、このうち航空機調査を実施した総面積は約 87.1km²である（図 2-1）。調査地域内にある気象庁の阿寒湖畔アメダス観測所（北緯 43.43 度、東経 144.09 度、標高 430m）の記録によると、1995 年～2010 年の年平均気温は 4.1℃、年平均降水量は 1228mm、年平均最深積雪深は 129.1cm

だった（気象庁ホームページ、<http://www.jma.go.jp/jma/index.html>、2011年8月24日確認）。阿寒摩周国立公園では、下部針広混交林が最も広い面積を占めており、トドマツ *Abies sachalinensis* やエゾマツ *Picea jezoensis* などの針葉樹にハルニレ *Ulmus davidiana* var. *japonica*、ミズナラ *Quercus crispula*、イタヤカエデ *Acer pictum* ssp. *mono*、シナノキ *Tilia japonica* など落葉広葉樹が混交する場合が多い（鮫島ほか 1994）。また、植物相調査により、シダ植物 64 種、種子植物 728 種、合計 792 種の維管束植物が認められている（五十嵐 1994）。

本調査地域は、鳥獣保護区に指定されているため、ニホンジカの狩猟は禁止されているが、1999年9月からは阿寒湖周辺の森林を所有する（一財）前田一歩園財団が、罠いワナ等を用いたニホンジカの個体数調整を調査地域内で開始し、2010年3月までに合計 3563 頭が捕獲された（新井田 2011）。また、メスジカの狩猟については、1994年度～1996年度に、調査地域周辺の 10 町村（1996年度は 8 町村）で、他の市町村に先行して 10 日間限定で解禁されるとともに、1997年度には、調査地域周辺を含む 61 市町村に拡大、31 日間に延長され、1998年度には、可猟期間が 92 日に延長、1 日当たりの捕獲制限頭数が 1 頭から 2 頭に緩和された（宇野ほか 2007; Kaji et al. 2010）。

2-2-2 航空機調査

Uno et al. (2006) は、1993年～1994年及び 1997年～2002年の 2 月若しくは 3 月に阿寒摩周国立公園及び白糠丘陵において航空機調査を実施し、ニホンジカの生息密度を推定しているが、本研究では、2003年～2004年及び 2008年～2009年の 2 月若しくは 3 月に Uno et al. (2006) と同じ方法によって航空機調査を実施した。すなわち、阿寒摩周国立公園内の調査範囲（約 87.1km²）を 7.2km²～11.4km² の 9 ユニットに分割し（図 2-1）、各ユニット

で標準調査を実施するとともに、一部の調査ユニットで見落とし率を算出するための強度調査を実施した。また、見落とし率を算出するために、白糖丘陵（約 137.1km²）のデータも追加した。

標準調査では、飛行速度 80km/h、対地高度 100m を目安とし、1km² 当たり約 3 分の努力量をかけて上空から発見したニホンジカの頭数を記録した。強度調査では、各ユニットの面積のうち半分以下の部分について、標準調査の約 2 倍の努力量（約 6 分/km²）をかけて調査を実施した。強度調査によるニホンジカの観察頭数と強度調査と同範囲における標準調査の観察頭数との比を求め、小サンプルサイズの補正を行った上で、2003 年～2004 年及び 2008 年～2009 年の見落とし率（SCF₀）を以下の式に従い算出した（Gasaway et al. 1986 ; Uno et al. 2006）。

$$SCF_0 = \frac{\sum_k w_k}{\sum_k v_k} + \frac{n_0 s_{wv}^2}{(\sum_k v_k)^2} - \frac{n_0 (\sum_k w_k) s_v^2}{(\sum_k v_k)^3}$$

$$s_{wv}^2 = \frac{\sum_k w_k v_k}{n_0 - 1} - \frac{\sum_k w_k (\sum_k v_k)}{n_0 (n_0 - 1)}$$

$$s_v^2 = \frac{\sum_k v_k^2}{n_0 - 1} - \frac{(\sum_k v_k)^2}{n_0 (n_0 - 1)}$$

ここで、 n_0 は強度調査を実施したユニット数、 w_k は k 番目のユニットの強度調査によるニホンジカの発見頭数、 v_k は標準調査による発見頭数、 s_{wv}^2 は強度調査と標準調査を合わせた発見頭数の分散、 s_v^2 は標準調査における発見頭数の分散を表している。本研究では、まず、阿寒摩周国立公園及び白糖丘陵のデータを用いて見落とし率を算出した。次に、阿寒摩周国立公園の 9 ユニット（図 2-1）における発見頭数を見落とし率によって補正し、ユニットごとに補正した発見頭数の平均値を阿寒摩周国立公園におけるニホンジカの生息密度とした。

2-2-3 林床植生調査

1995年8月、阿寒湖周辺の針広混交林に3か所（A、B及びD区）、落葉広葉樹林に3か所（E、F及びG区）、開放環境（土場跡の無立木地）に1か所（C区）の囲い柵を設け（図2-1）、ニホンジカを排除した10m×20mの「シカ排除区」と、隣接する同面積の「対照区」を設置した。1995年及び2009年における針葉樹の胸高断面積合計は、対照区、シカ排除区ともにB区で最も高く、C区、E区、F区及びG区の胸高断面積合計は、いずれも3m²/ha未満で低かった（表2-1）。1995年における広葉樹の胸高断面積合計は、対照区ではE区、シカ排除区ではG区で最も高く、2009年の胸高断面積合計は、対照区、シカ排除区ともにA区で最も高かった（表2-1）。また、広葉樹の胸高断面積合計は、両年ともC区で最も低く、次いでB区で低かった（表2-1）。

林床植生調査は、対照区とシカ排除区にそれぞれ1か所ずつ設置した2m×2mの方形区で実施した。方形区を1m×1mに分割した小区画ごとに全ての出現種の被度（%）及び植物高（cm）を測定し、小区画の被度の平均値をその方形区における出現種の被度とした。ただし、被度の平均値が0.1%未満だった出現種については、0.1%に切り上げた。また、小区画における植物高の最大値をその方形区の植物高とした。調査は、1995年～2002年、2004年～2005年及び2007年～2010年の7月下旬若しくは8月上旬に実施した。なお、出現種のうち同定が困難だった種については、科や属など同定が可能な分類群までの記録にとどめた。

ニホンジカの嗜好性植物及び不嗜好性植物の経年変化を明らかにするために、出現種のうち以下の条件に合致する種を嗜好性植物及び不嗜好性植物として選択した。嗜好性植物は、梶（1981）において6月～10月の食痕数

が 10%以上を示した草本類、若しくは矢部（1995）において春～秋の食痕数が「普通」または「多い」を示した草本類とするとともに、不嗜好性植物は、助野・宮木（2007）に記載された不嗜好性植物の草本類とした。林床植生の変化に注目するため、主に雪の表面より高い部位が冬期に採食される木本類は、嗜好性植物及び不嗜好性植物から除外した。また、ハンゴンソウ *Senecio cannabifolius* とワラビ *Pteridium aquilinum* は、嗜好性植物と不嗜好性植物のどちらにも該当するが、ハンゴンソウは枯死した地上部のみが採食される（助野・宮木 2007）ため、ここでは不嗜好性植物とし、ワラビは解析から除外した。嗜好性植物のアキカラマツ *Thalictrum minus var. hypoleucum* 及びオオバナノエンレイソウ *Trillium camschatcense* は、他に出現した同属植物（カラマツソウ属：ハルカラマツ *Thalictrum baicalense* 及びエゾカラマツ *Thalictrum sachalinense*、エンレイソウ属：ミヤマエンレイソウ *Trillium tschonoskii*）と生育特性が似ており、ニホンジカの嗜好性もほぼ同じであると考えられるため、それぞれカラマツソウ属 *Thalictrum* spp. 及びエンレイソウ属 *Trillium* spp. の集計値を解析に利用した。

本研究では、メスジカ狩猟に関する規制の緩和や個体数調整の経緯から、林床植生調査の調査年をメスジカ狩猟が解禁・規制緩和された期間（I期：1995年～1999年）、個体数調整が開始された期間（II期：2000年～2005年）及び個体数調整が開始されてから7年以上経過した期間（III期：2006年～2010年）の3期間に区分した。

2-3 結果

ニホンジカの生息密度の推移

強度調査の結果、推定された各調査年の見落とし率は、1.3952～2.0580で年によって大きく異なった（表2-2）。各年の見落とし率を用いて算出した

阿寒摩周国立公園におけるニホンジカの生息密度は、1993年の 27.1 ± 10.7 頭/ km^2 （平均値±標準誤差）をピークに減少傾向がみられ、1999年は 9.2 ± 5.0 頭/ km^2 に急減した（図2-2）。2000年は、 22.4 ± 8.8 頭/ km^2 に急増したが、その後、2001年～2004年は 12.2 頭/ km^2 ～ 13.4 頭/ km^2 で横ばい傾向を示し、2008年及び2009年は、それより低い水準の 6.6 ± 2.0 頭/ km^2 及び 9.5 ± 2.5 頭/ km^2 だった（図2-2）。

林床植生の変化

各方形区における合計被度、クマイザサ *Sasa senanensis* の被度及び調査期間中少なくとも1回、最も高い被度を示した出現種（優占種）の被度の推移を図2-3に示す。シカ排除区で1995年のクマイザサの被度が最も低かったA区（3.8%）と2番目に低かったF区（18.0%）では、I期からクマイザサが増加傾向を示した一方で、他のシカ排除区では、同時期に顕著な増加傾向を示さなかった。対照区とシカ排除区の推移を比較すると、A区の対照区では、クマイザサがI期及びII期とも5%未満の低い被度で推移し、III期（2009年）に消失した（図2-3）のに対し、シカ排除区では、I期からクマイザサが増加傾向を示し、II期以降は優占種となった。また、A区の対照区では、サハリナイトスゲ *Carex sachalinensis* var. *sachalinensis* がI期から増加傾向を示し、III期には50%以上の高い被度で優占した（図2-3）のに対し、シカ排除区のサハリナイトスゲには増加傾向がみられなかった。D区及びE区のシカ排除区では、I期にクマイザサが横這い若しくは増加傾向を示したのに対し、対照区では同時期に減少傾向を示した。対照区のクマイザサは、F区でI期から、B区、D区及びE区でIII期から増加傾向を示した（図2-5）。B区及びD区では、II期に対照区、シカ排除区ともにクマイザサが減少傾向を示した。B区の対照区では、クマイザサが減少したのと同時期に、

クマイザサ以外の種の被度も減少する傾向がみられたのに対し、シカ排除区では、合計被度とクマイザサの被度との差に顕著な変化はみられなかった。また、D区では、クマイザサが減少したのと同時期に、対照区でフッキソウ *Pachysandra terminalis*、シカ排除区でサッポロスゲ *Carex pilosa* が増加傾向を示した。C区の対照区では、I期にクマイザサ及びサハリンイトスゲが増加傾向を示したが、II期にアキタブキ *Petasites japonicus subsp. giganteus* の被度が50%を越えると、両種の被度が急減したほか、シカ排除区においてもII期にアキタブキが増加すると、I期に高い被度で優占していたクマイザサが急減した。G区では、対照区、シカ排除区ともに、一貫してクマイザサが高い被度で優占した。

梶（1981）、矢部（1995）及び助野・宮木（2007）の基準より、嗜好性植物及び不嗜好性植物を出現種から選択したところ、15種の嗜好性植物と2種の不嗜好性植物が選択された（表2-3）。このうちクマイザサは、すべての方形区に出現し、他の嗜好性植物に比べて最大被度が高かった。また、カラマツソウ属（F区及びG区）、エンレイソウ属（A区）、キツリフネ *Impatiens noli-tangere*（E区）、チシマアザミ *Cirsium kamtschaticum*（C区）及びハンゴンソウ（E区及びF区）は、対照区とシカ排除区の双方に出現し、いずれかで5%以上の最大被度を示した。

対照区とシカ排除区の双方に出現し、いずれかの最大被度が5%以上を示した嗜好性植物の被度及び植物高の推移を図2-6に示す。シカ排除区では、カラマツソウ属（F区及びG区）、チシマアザミ（C区）、キツリフネ（E区）及びエンレイソウ属（A区）の被度及び植物高がI期に増加傾向を示したという点で共通していた。チシマアザミ（A区）は、シカ排除区でII期に被度及び植物高の増加傾向がみられたのに対し、対照区では、低い水準のまま推移し、II期（2005年）に消失した。対照区におけるカラマツソウ属（G区）

の被度及びエンレイソウ属（A区）の植物高は、それぞれII期及びIII期に増加傾向を示したものの、シカ排除区より増加の開始時期は遅かった。また、I期の対照区とシカ排除区におけるカラマツソウ属（F区）の被度、III期の対照区とI期のシカ排除区におけるエンレイソウ属（A区）の植物高の増加幅は、対照区に比べてシカ排除区で大きかった。対照区におけるエンレイソウ属（A区）は、III期に植物高が増加傾向を示した一方で、被度に顕著な変化はみられなかった。

対照区とシカ排除区の双方に出現し、どちらかの最大被度が5%以上を示した不嗜好性植物の被度及び植物高の推移を図2-7に示す。ハンゴンソウ（E区）は、シカ排除区の被度が非常に小さかったのに対し、対照区では、1996年に22.5%に達した後、減少傾向を示し、2000年に消失した（図2-5）。ハンゴンソウ（F区）は、シカ排除区で2002年、対照区で2001年に消失した。

2-4 考察

メスジカ狩猟の解禁と個体数調整がニホンジカの生息密度に与えた影響

航空機調査の結果、阿寒摩周国立公園における2008年と2009年におけるニホンジカの生息密度は、2001年～2004年より低い傾向を示した（図2-2）。電波発信機を用いたニホンジカのテレメトリ調査では、積雪条件によって越冬地を変える個体の存在が確認されている（Uno & Kaji 2000）が、2008年の阿寒湖アメダス観測所における最深積雪深は1993年以降で最も少ない75cm（気象庁ホームページ、<http://www.jma.go.jp/jma/index.html>、2011年8月24日確認）だったため、多くの個体が越冬地を変え、生息密度が低くなった可能性が考えられる。その一方で、2000年の生息密度は、前後年に比べて極端に高かった（図2-2）。夏の生息地の一つである津別周辺（Uno

& Kaji 2000) の 2000 年における最深積雪深は、1993 年以降で 2 番目に多い 107cm だった (気象庁ホームページ、<http://www.jma.go.jp/jma/index.html>、2012 年 5 月 6 日確認) ため、越冬個体が阿寒摩周国立公園に集中し、生息密度が高くなった可能性が考えられる。

阿寒摩周国立公園を含む北海道東部地域 (約 31,000km²) のニホンジカは、1997 年をピークに一時期減少したものの、2002 年頃から再び増加に転じたことが明らかになっている (Kaji et al. 2010)。しかし、阿寒摩周国立公園におけるニホンジカの生息密度は、1993 年の 27.1 頭/km² をピークに減少傾向がみられ、1999 年に 9.2 頭/km² まで急減した後、2001 年～2004 年は 12.2 頭/km²～13.4 頭/km² で横ばい傾向を示し、2009 年は、それより低い水準の 9.5 ±2.5 頭/km² まで減少したため、東部地域全域よりも生息密度の減少した時期が早く、2002 年頃からの再増加は抑えられていることが明らかになった。Uno & Kaji (2006) は、狩猟や駆除による捕獲がニホンジカのメス成獣の主な死亡要因であるため、メスの成獣を捕獲することが個体数管理に有効であることを指摘している。メスジカの狩猟は、他の市町村に先行して阿寒摩周国立公園の周辺で 1994 年度から解禁されるとともに、1998 年度には、可猟期間の延長や 1 日当たりの捕獲制限頭数の引き上げなどの規制緩和が実施された (宇野ほか 2007 ; Kaji et al. 2010)。また、1999 年 9 月からは、調査地域内において冬期に囲いワナ等を用いたニホンジカの個体数調整が継続的に実施されている (新井田 2011)。このように、阿寒摩周国立公園では、1994 年度のメスジカ狩猟の解禁後に、生息密度が減少し始め、1998 年度のメスジカ狩猟の規制緩和に伴って生息密度が急減し、1999 年 9 月の個体数調整開始以降は、北海道の東部地域で見られるような生息密度の再増加が生じていないことから、1993 年のピーク時に比べて低い水準の生息密度が維持されているのは、メスジカ狩猟の解禁と規制緩和並びに個体数調整による

効果が大きいと考えられる。

ニホンジカの生息密度の低下に伴う林床植生の変化

航空機調査の結果は、越冬期におけるニホンジカの生息密度を示しているが、ニホンジカが夏期の生息地に移動する際、越冬地にとどまる定住個体の存在も確認されている (Igota et al. 2004)。夏期の生息地に移動する個体と定住個体の比率が年によって大きく変わらないと仮定すると、阿寒摩周国立公園では、越冬期だけではなく、林床植生調査を実施した夏期においても1993年以降にニホンジカの生息密度は低下したと考えられる。

1995年にクマイザサの被度が最も低かったA区と2番目に低かったF区のシカ排除区では、柵を設置した直後のI期に被度が増加した一方で、1995年にクマイザサの被度がA区やF区よりも高かったシカ排除区では、採食圧の除去後も顕著な増加傾向はみられなかった(図2-3)。このことは、採食圧の除去に対するクマイザサの反応が、元々の現存量によって異なることを示唆しており、クマイザサの衰退が顕著でない地域では、被度によって植生の回復を評価することが困難になると考えられる。

D区及びE区のシカ排除区では、I期にクマイザサの被度が横這い若しくは増加傾向を示したのに対し、対照区では同時期に減少傾向を示した(図2-3)ため、メスジカ狩猟が解禁・規制緩和された期間もこれらの方形区のクマイザサは、ニホンジカの採食圧によって衰退していたことが示唆された。

F区の対照区ではI期から、B区、D区及びE区ではIII期からクマイザサの被度が増加傾向を示した(図2-3)。これらの対照区では、ニホンジカの生息密度の低下に伴い採食を免れた結果、現存量が増加したと考えられる。

B区及びD区では、II期に対照区、シカ排除区ともクマイザサの被度が減少傾向を示した(図2-3)。Noguchi & Yoshida (2004)は、針広混交林に

において針葉樹の胸高断面積合計が大きな林分ほどクマイザサの優占度が低くなることを報告している。B区は、針葉樹の胸高断面積合計が他の方形区に比べて高く、1995年から2009年にかけての増加幅も大きかった（表2-1）ため、上層木を通じた光環境の変化によってクマイザサが衰退したと考えられる。また、B区の対照区では、II期にクマイザサ以外の種も減少傾向を示したのに対し、シカ排除区で同様の傾向はみられなかった（図2-3）ことから、対照区では光環境の変化を要因とする植生変化に加え、ニホンジカの採食圧による植生変化が同時に起こっていたことが示唆された。一方、D区の対照区とシカ排除区では、クマイザサの被度が減少した時期と同時期に、それぞれフッキソウとサッポロスゲの被度が増加した（図2-3）ことから、これらの種との競争の結果、クマイザサが衰退した可能性がある。

このように、クマイザサの被度の変化は調査区によって異なっており、これにはニホンジカの採食圧のほか、元々の現存量、上層木を通じた光環境、他の林床植物との競争などが影響を及ぼしていると考えられる。

シカ排除区では、カラマツソウ属（F区及びG区）、エンレイソウ属（A区）、キツリフネ（E区）及びチシマアザミ（C区）の被度及び植物高も、I期に増加傾向を示し（図2-6）、これらの嗜好性植物は、採食圧の除去によって現存量が増加したと考えられる。

F区の対照区では、I期からカラマツソウ属の被度及び植物高が増加傾向を示したほか、G区では、II期からカラマツソウ属の被度が増加傾向を示した（図2-6）。対照区におけるエンレイソウ属（A区）の被度は、低い水準で推移したため、顕著な変化はみられなかったものの、III期から植物高が増加傾向を示した（図2-6）。カラマツソウ属（G区）の被度及びエンレイソウ属（A区）の植物高は、シカ排除区ではI期に増加傾向を示しており、対照区における増加の開始時期は遅かった（図2-6）。また、I期のカラマ

ツソウ属（F区）の被度やエンレイソウ属（A区）の植物高の増加幅は、対照区に比べてシカ排除区で大きかった（図2-6）。これらのことから、対照区におけるニホンジカの生息密度の低下に伴う変化の速度は、シカ排除区の変化に比べて遅いことが示唆された。

生息密度の低下に伴い対照区で嗜好性植物の現存量が増加した時期は、F区（カラマツソウ属）ではI期だったのに対し、G区（カラマツソウ属）ではII期、A区（エンレイソウ属）、B区、D区及びE区（クマイザサ）ではIII期だった。田村（2010）は、採食圧を排除しても、それまでの累積的な採食の影響によって、林床植生の回復に差が生じることを報告しており、植物種の違いや調査区ごとのニホンジカの採食圧に加えて、それまでの累積的な採食圧が増加時期の違いをもたらしていることが考えられる。

エンレイソウ属の植物高は、オジロジカ *Odocoileus virginianus* の生息密度や採食圧と相関があることが報告されており（Anderson 1994 ; Augustine & Frelich 1998 ; Koh et al. 2010）、被度の変化に乏しい種でも植物高を用いて採食の影響を評価できることが示唆された。今後、このような指標植物を用いて、植生に与えるニホンジカの影響評価手法を開発することが重要である。

クマイザサ（A区）及びキツリフネ（E区）は、I期にシカ排除区で増加傾向を示したのに対し、対照区では調査期間中に増加傾向を示さなかった（図2-3、図2-6）ため、これらの嗜好性植物を回復させる水準までニホンジカの生息密度が低下していないことが示唆された。今後、対照区の生息密度が、低い水準で維持された場合、若しくはさらに低下した場合に、シカ排除区と同様の植生変化を示すのか検証する必要があるだろう。

E区とF区の対照区では、II期に不嗜好性植物のハンゴンソウが消失した（図2-7）。そのうちF区では、クマイザサ及びカラマツソウ属が増加した

時期にハンゴンソウが消失したため、嗜好性植物との競争の結果、不嗜好性植物が衰退したことが示唆された。ニホンジカの生息密度の低下に伴う不嗜好性植物の減少は、丹沢山地の植生保護柵内で確認されており(田村 2007)、阿寒湖周辺においてもニホンジカの生息密度の低下に伴って不嗜好性植物が衰退していると考えられる。

C 区の対照区では、増加した嗜好性植物や減少した不嗜好性植物がみられなかったため、生息密度の低下に伴う植生の変化を検出できなかった。C 区は、1993 年に土場として利用された開放環境のギャップに設定された方形区であり、他の方形区に比べて非常に明るい林床である。一般的に、ギャップには明るい環境を好む先駆種が侵入・定着するが、弱光条件下での生育は著しく阻害されるため、遷移の進行に伴い優占度は次第に低下する(巖佐ほか 2003)。C 区は、ギャップが形成されてから 3 年目以降の植物相を示しており、この間に先駆種であるアキタブキが繁茂し、その被圧によってクマイザサやサハリンイトスゲなどが衰退した(図 2-3)。このようなギャップにおける先駆種の繁茂とそれに伴う植生の変化によって、生息密度の低下による植生の変化を C 区では十分に検出できなかったと考えられる。

本研究の結果、阿寒摩周国立公園の阿寒湖周辺では、メスジカ狩猟の解禁と個体数調整によって、ニホンジカの生息密度の再増加が抑えられ、ピーク時の 50% 以下に低下したことが明らかとなった。また、開放環境下に設置された C 区を除いて、生息密度の低下に伴う嗜好性植物の増加や不嗜好性植物の衰退がみられたことは、メスジカ狩猟の解禁と規制緩和並びに個体数調整によって、阿寒湖周辺の林床植生が採食圧の影響が低下したために変化したことを示唆している。ここでは、生息密度のピーク時より前の林床植生を示すデータがないため、生息密度の増加前と同じ状態に林床植生が回復しているのかを直接検証することは困難である。Akashi (2009) は、一定の採

食圧下において不嗜好性の草本植物が存在した場合、嗜好性の木本植物との競争によって森林維持が困難になることを予測している。また、Husheer et al. (2003) は、嗜好性植物が衰退して、不嗜好性植物が優勢になった場合、採食圧を排除しても種組成の変化が不可逆的になる可能性を指摘している。一方で、シカを排除した後、不嗜好性植物が減少した丹沢山地では、採食圧が高まる前の植生に回復したことが報告されている（田村 2007）。従って、E区やF区のように嗜好性植物が増加し、不嗜好性植物が消失した対照区では、生息密度の増加前と同じ状態に林床植生が回復する可能性が高いと考えられる。しかし、A区の対照区では、生息密度の低下後もサハリナイトスグが高い被度で優占し、嗜好性植物のクマイザサやチシマアザミが消失した（図2-3、図2-6）ことから、元の植生に回復しない可能性がある。

以上のことから、ニホンジカを捕獲し、生息密度を低下させることは、高密度化によって衰退した林床植生を回復させるために有効な一つの手段であると考えられる。対照区は、生息密度の低下に伴う植生変化の速度が、シカ排除区に比べて遅いため、今後とも個体数調整を継続し、回復の程度をモニタリングしていくことが重要である。阿寒摩周国立公園周辺における過去の植生研究と比較を行いながら目標とすべき植生の検討をするとともに、捕獲数と生息密度のデータを収集することによって、目標とすべき植生を実現するための適正な生息密度を設定することが今後の課題になるだろう。

表 2-1 1995 年及び 2009 年における針葉樹と広葉樹の胸高断面積直径合計 (m²/ha)。

	針葉樹		広葉樹	
	1995年	2009年	1995年	2009年
A区				
対照区	20.3	23.1	30.4	38.9
シカ排除区	5.0	4.9	48.8	54.9
B区				
対照区	51.4	70.3	11.0	11.7
シカ排除区	40.3	49.3	12.8	15.9
C区				
対照区	0.0	0.0	0.0	0.1
シカ排除区	0.0	0.0	5.4	10.0
D区				
対照区	5.5	6.9	35.6	38.7
シカ排除区	6.3	9.1	21.2	23.9
E区				
対照区	0.0	0.0	42.7	32.3
シカ排除区	0.5	2.6	38.8	40.7
F区				
対照区	0.0	0.0	26.3	18.5
シカ排除区	2.7	1.5	34.4	43.2
G区				
対照区	0.0	0.1	31.6	22.9
シカ排除区	0.0	0.6	55.4	36.2

表 2-2 強度調査を実施したユニット数、見落とし率、標準調査及び強度調査によるニホンジカの発見頭数（2002年までのデータは Uno et al. 2006 による）。

調査年	強度調査 実施ユニッ ト数(n_0)	見落とし 率(SCF ₀)	標準調査によるシカの発見頭数(v_k)									強度調査によるシカの発見頭数(w_k)								
			$k=1$	$k=2$	$k=3$	$k=4$	$k=5$	$k=6$	$k=7$	$k=8$	$k=9$	$k=1$	$k=2$	$k=3$	$k=4$	$k=5$	$k=6$	$k=7$	$k=8$	$k=9$
1993/94	5	1.3952	<u>49</u>	<u>22</u>	<u>59</u>	<u>80</u>	<u>111</u>	-	-	-	-	<u>66</u>	<u>40</u>	<u>81</u>	<u>140</u>	<u>126</u>	-	-	-	-
1997	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1998	2	-	34	<u>38</u>	-	-	-	-	-	-	-	71	<u>95</u>	-	-	-	-	-	-	-
1999	5	1.7733	8	<u>60</u>	<u>45</u>	<u>25</u>	<u>13</u>	-	-	-	-	10	<u>128</u>	<u>59</u>	<u>42</u>	<u>25</u>	-	-	-	-
2000	7	1.7632	54	26	<u>56</u>	<u>53</u>	<u>35</u>	<u>23</u>	<u>18</u>	-	-	75	26	<u>122</u>	<u>96</u>	<u>67</u>	<u>55</u>	<u>25</u>	-	-
2001	9	2.0216	43	40	28	<u>37</u>	<u>44</u>	<u>55</u>	<u>41</u>	<u>21</u>	<u>26</u>	91	91	72	<u>70</u>	<u>114</u>	<u>76</u>	<u>77</u>	<u>48</u>	<u>40</u>
2002	8	1.6570	60	15	24	<u>32</u>	<u>36</u>	<u>22</u>	<u>32</u>	<u>46</u>	-	93	27	53	<u>48</u>	<u>74</u>	<u>56</u>	<u>44</u>	<u>51</u>	-
2003	7	1.9869	107	4	28	21	2	11	32	-	-	216	25	48	35	12	16	57	-	-
2004	6	1.3922	144	25	16	44	19	63	-	-	-	186	51	34	62	26	84	-	-	-
2008	5	2.0580	22	23	6	<u>8</u>	<u>7</u>	-	-	-	-	52	23	18	<u>8</u>	<u>42</u>	-	-	-	-
2009	8	1.5162	49	89	23	<u>28</u>	<u>57</u>	<u>20</u>	<u>53</u>	<u>21</u>	-	105	89	51	<u>62</u>	<u>97</u>	<u>44</u>	<u>56</u>	<u>21</u>	-

下線を引いた数値は白糠丘陵のデータであることを示す。

表 2-3 梶 (1981)、矢部 (1995) 及び助野・宮木 (2007) により選択した各方形区における嗜好性植物と不嗜好性植物の被度。上段の数値は、対照区における調査期間中の最大被度を示し、下段の数値は、シカ排除区における最大被度を示す。網掛け数値は、対照区とシカ排除区の双方に出現し、いずれかの被度が 5%以上だった種を示す。

和名	学名	A区	B区	C区	D区	E区	F区	G区
嗜好性植物								
カラマツソウ属	<i>Thalictrum</i> ssp.	3.5		0.8			4.0 10.8	10.0 20.0
コンロンソウ	<i>Cardamine leucantha</i>		0.6			0.1	1.1 1.0	
シロツメクサ	<i>Trifolium repens</i>						0.1	
キツリフネ	<i>Impatiens noli-tangere</i>	2.3 1.0	0.8	0.1 0.3	0.1 0.1	0.5 17.0	0.3 0.5	
エゾノヨロイグサ	<i>Angelica sachalinensis</i> var. <i>sachalinensis</i>	0.3				8.8		
オオカサモチ	<i>Pleurospermum uralense</i>							1.3
ウマノミツバ	<i>Sanicula chinensis</i>	0.3				1.3	3.3 0.3	
オオヨモギ	<i>Artemisia montana</i>			11.8			0.1	
チシマアザミ	<i>Cirsium kamtschaticum</i>	0.3 5.0		1.3 7.5	0.3 0.3	1.5		7.5
コウゾリナ	<i>Picris hieracioides</i> subsp. <i>japonica</i>			0.3			0.1 0.1	
オオウバユリ	<i>Cardiocrinum cordatum</i> var. <i>glehnii</i>					0.3		
オオアマドコロ	<i>Polygonatum odoratum</i> var. <i>maximowiczii</i>					0.5		0.3 0.8
エンレイソウ属	<i>Trillium</i> ssp.	0.3 14.8	0.1 1.0		0.5 1.3		1.3	1.5
イワノガリヤス	<i>Calamagrostis langsdorffii</i>			3.0				
クマイザサ	<i>Sasa senanensis</i>	4.5 46.3	57.5 50.0	60.0 68.8	72.5 70.0	22.5 66.3	77.5 68.8	82.5 78.8
不嗜好性植物								
イケマ	<i>Cynanchum caudatum</i>			3.5 0.1			0.5	
ハンゴンソウ	<i>Senecio cannabifolius</i>	0.5		2.5 3.0	2.5	22.5 0.3	5.0 2.5	

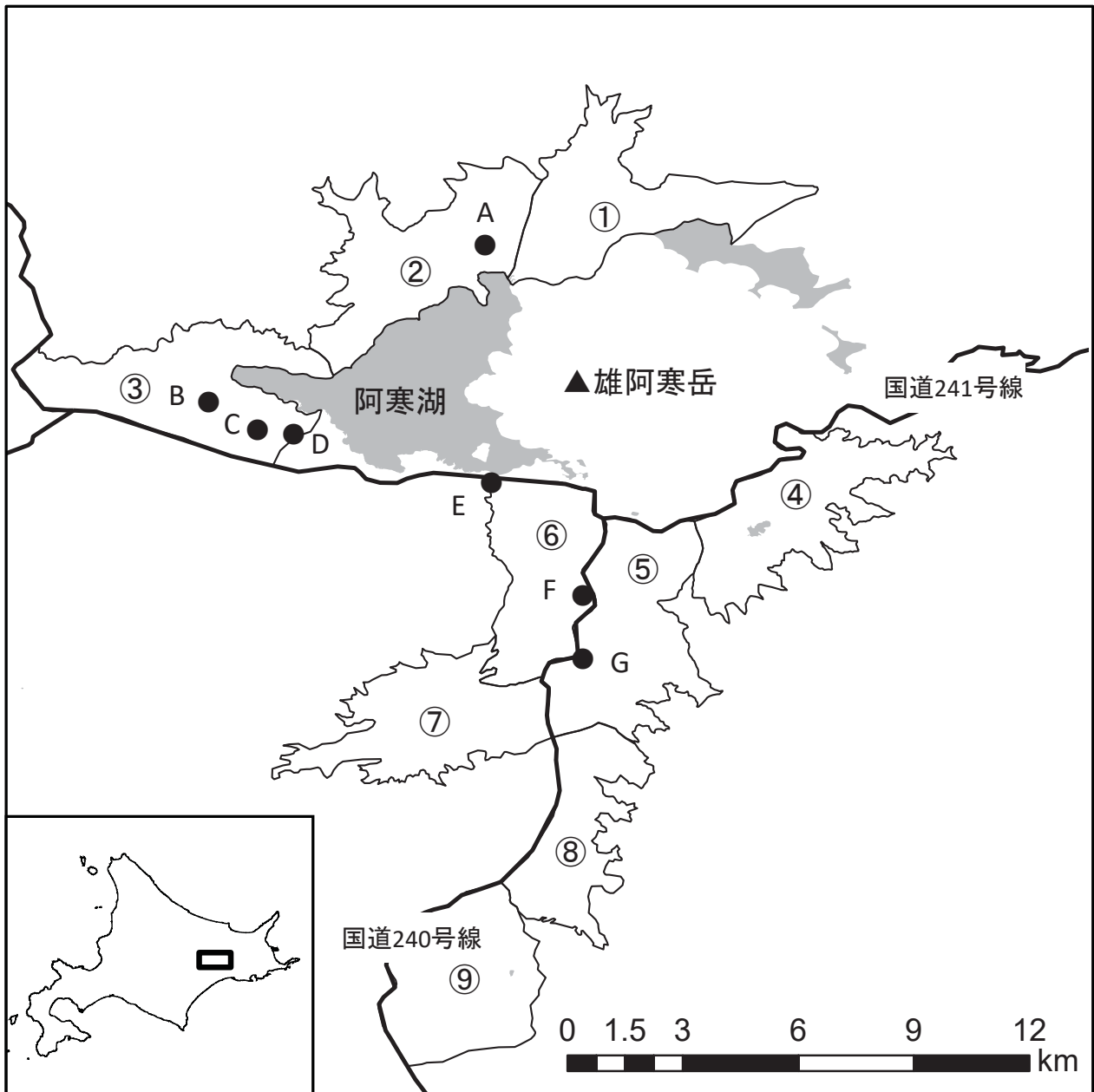


図 2-1 調査地域の位置。図中の数値は航空機調査におけるユニット番号（①～⑨）、アルファベットは方形区名を示す。

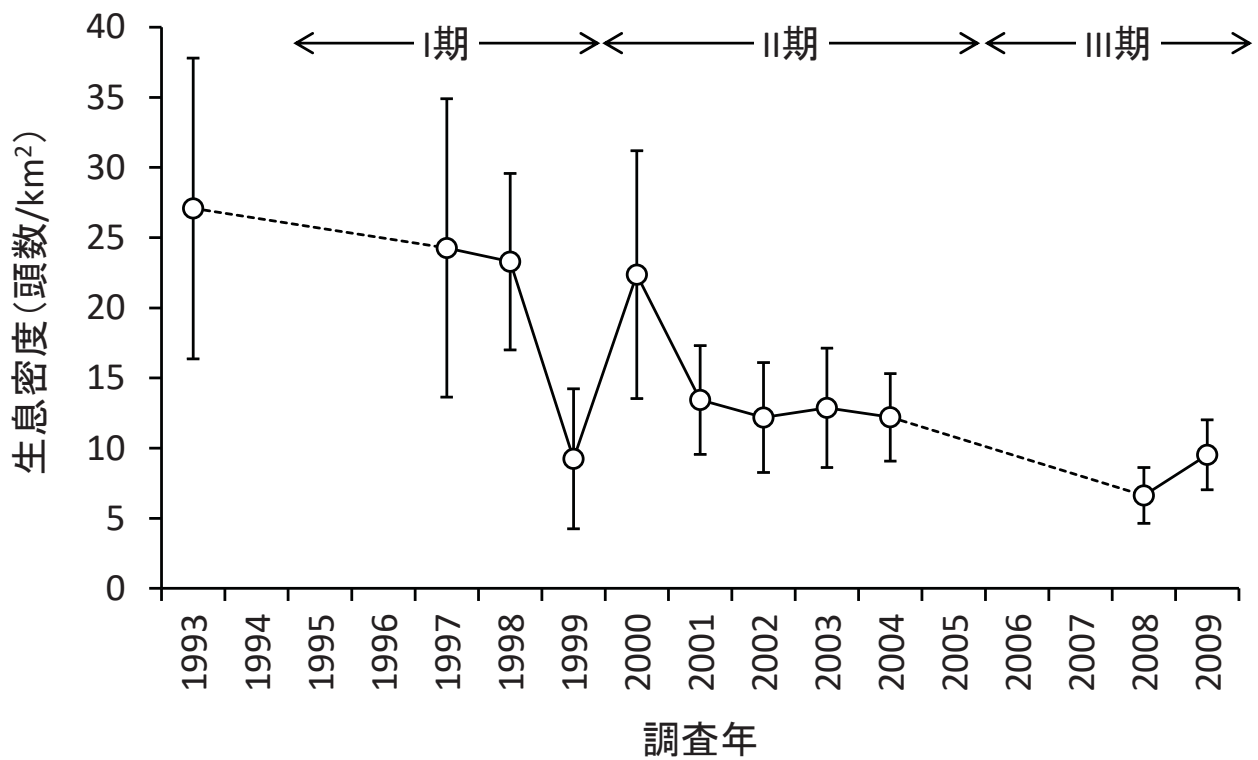


図 2-2 阿寒摩周国立公園で実施された航空機調査によるニホンジカの生息密度の推移（2002年までのデータは Uno et al. 2006 による）。エラーバーは標準誤差を示す。I期は、メスジカ狩猟が解禁・規制緩和された期間（1995年～1999年）、II期は、個体数調整が開始された期間（2000年～2005年）、III期は、個体数調整が開始されてから7年以上経過した期間（2006年～2010年）を示す。

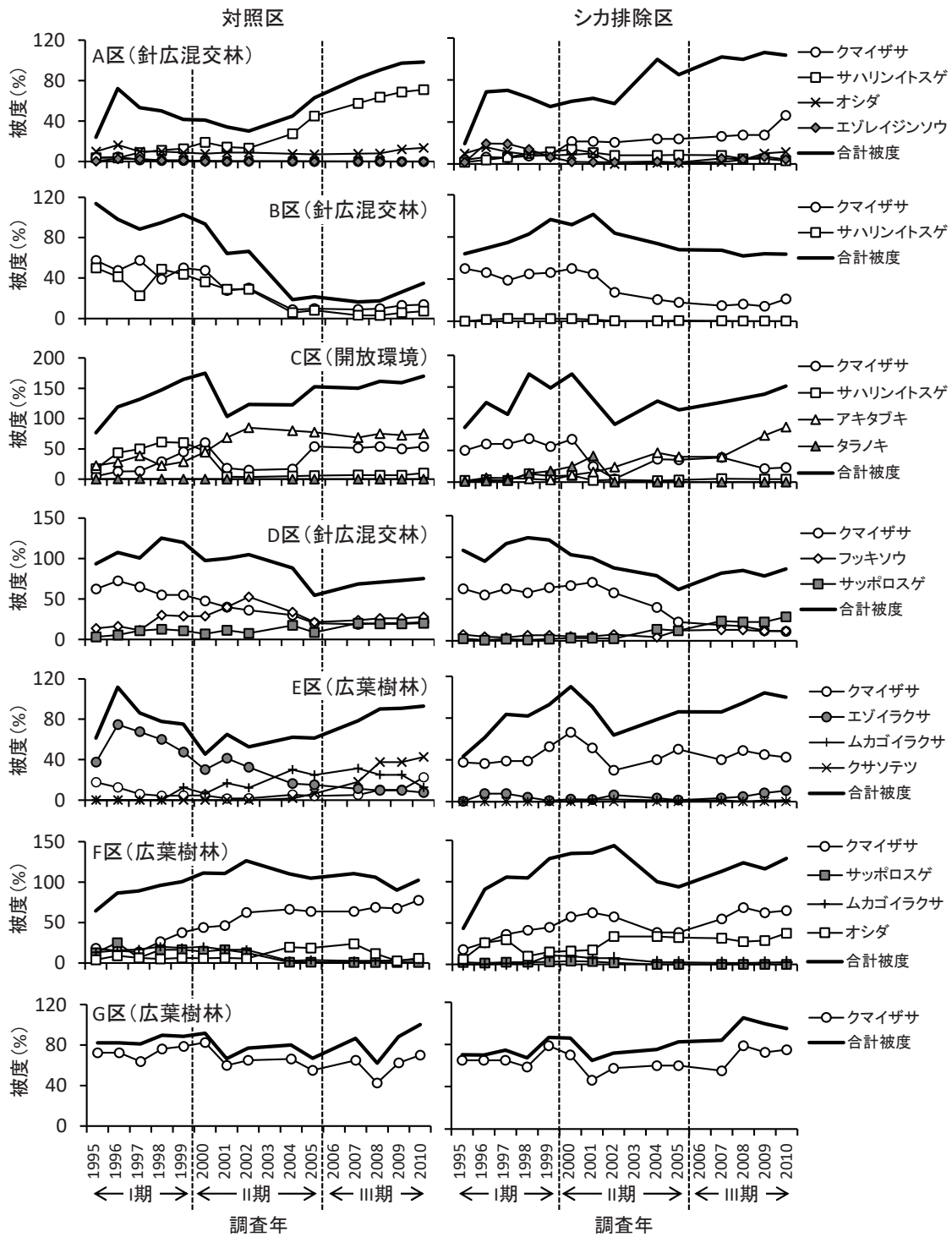


図 2-3 各方形区における合計被度、クマイザサの被度及び調査期間中少なくとも 1 回、最も高い被度を示した出現種（優占種）の被度の推移。I 期は、メスジカ狩猟が解禁・規制緩和された期間（1995 年～1999 年）、II 期は、個体数調整が開始された期間（2000 年～2005 年）、III 期は、個体数調整が開始されてから 7 年以上経過した期間（2006 年～2010 年）を示す。



図 2-4 A 区の対照区における林床植生の変化。(a) クマイザサとオシダが優占し、全体の植被率は低かった (1995 年 8 月撮影)。(b) サハリンイトスゲが高い被度で優占する林床に推移し、クマイザサは消失した。また、トドマツの稚樹もみられた (2009 年 8 月撮影)。



図 2-5 E 区の対照区における林床植生の変化。(a) エゾイラクサや不嗜好性植物のハンゴンソウが優占していた (1998 年 8 月撮影)。(b) クサソテツとクマイザサが増加し、ハンゴンソウは消失した (2009 年 8 月撮影)。

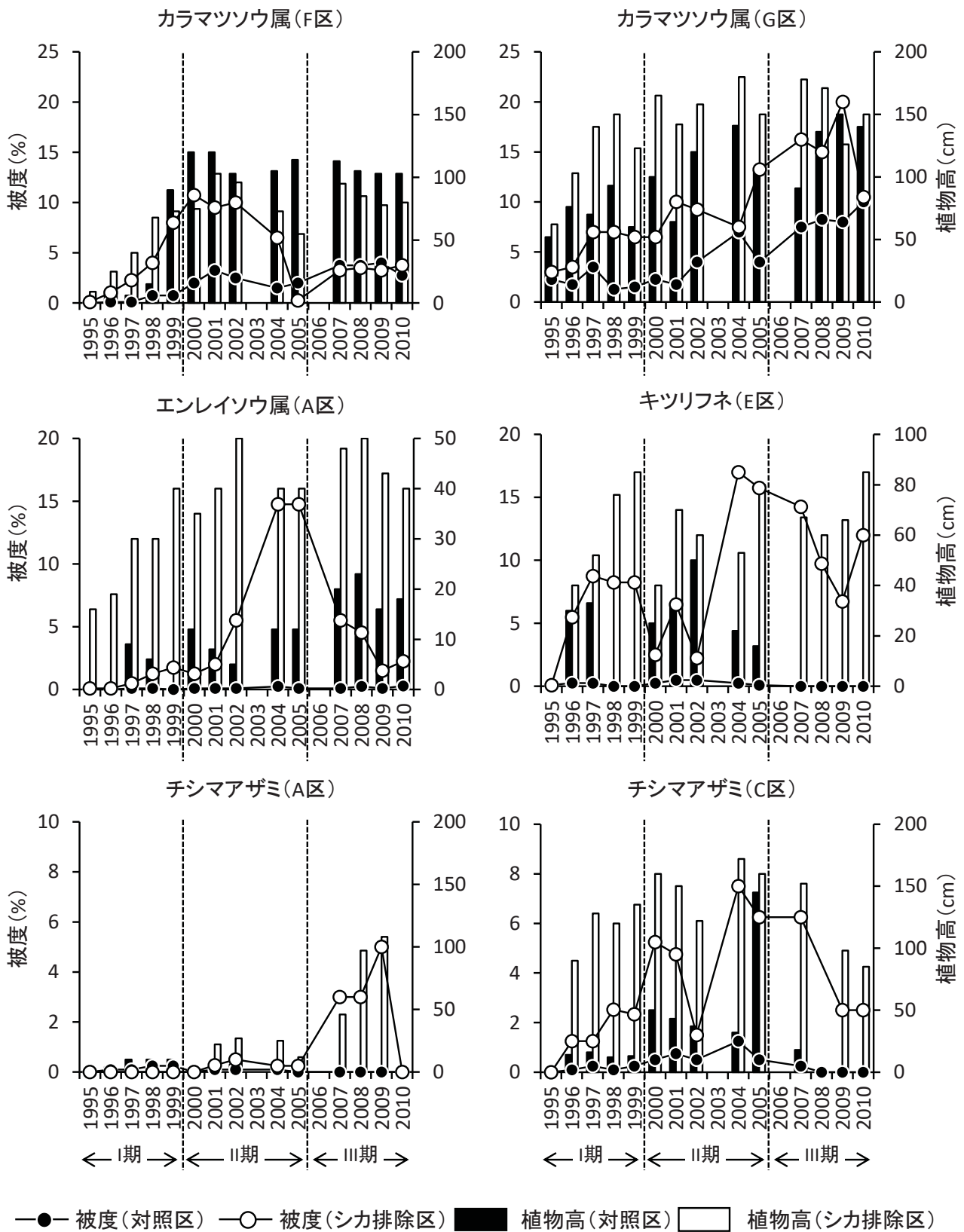


図 2-6 対照区とシカ排除区の双方に出現し、いずれかの最大被度が 5%以上を示した嗜好性植物（クマイザサを除く）の被度及び植物高の推移。

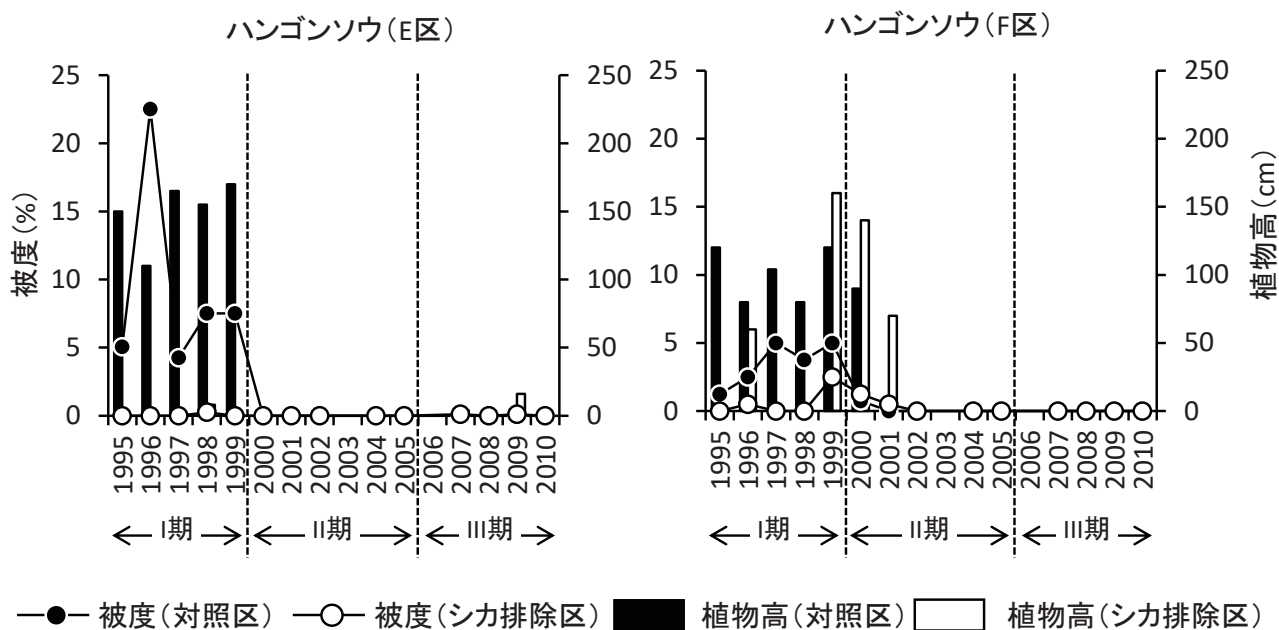


図 2-7 対照区とシカ排除区の双方に出現し、いずれかの最大被度が 5%以上を示した不嗜好性植物の被度及び植物高の推移。

第3章 阿寒摩周国立公園のエンレイソウ属個体群に及ぼすニホンジカとクマイザサの影響

3-1 はじめに

有蹄類は、直接的あるいは間接的なメカニズムによって森林植生の構造を大きく変化させる可能性がある (Rooney & Waller 2003)。樹皮剥ぎ (Akashi & Nakashizuka 1999 ; Iijima & Nagaike 2015) や幼稚樹への食害 (Kumar et al. 2006 ; Akashi et al. 2011)、林床植生の衰退 (Yokoyama & Shibata 1998 ; Nomiya et al. 2002)、土壌侵食 (Beguin et al. 2011) などシカ類の過増加や採食圧は森林生態系に様々な影響を及ぼすことが知られている。シカ類の生息密度と同様、森林植生に及ぼす影響をモニタリングすることは重要である (Morellet et al. 2007)。また、適切な指標種を利用することによって効率的にモニタリングを実施できる可能性がある (Anderson 1994)。

エンレイソウ属は、北米や日本を含む東アジアに生育する多年生の春植物であり (Ohara & Kawano 1986a)、生育状況に応じて「実生段階」、「一葉段階」、「三葉段階」、「開花段階」という四つの生育段階に区分することができる (Ohara et al. 2001 ; Knight 2003 ; Rooney & Gross 2003 ; Ohara & Kawano 2005 ; Ohara & Kawano 2006)。エンレイソウ属の大きな生育段階 (三葉段階と開花段階) の平均茎長は、オジロジカ *Odocoileus virginianus* の採食圧や生息密度と相関があるため、森林植生に及ぼすオジロジカの影響を示す指標種として利用されている (Anderson 1994 ; Koh et al. 2010)。林床植物の分布や現存量は、植物間の競争に影響される (Maguire & Forman 1983; Collins & Good 1987) ため、シカ類の影響を示す指標種としてのエンレイソウ属の有効性は、他種との競争によって変化する可能性がある (Kirschbaum & Anacker 2005 ; Royo et al. 2010)。しかし、エンレイソウ属に及ぼす競争種の影響を評価した研究例はほとんどない。

ニホンジカ *Cervus nippon* は、1978年から2003年にかけて日本の約70%まで分布を拡大した（環境省自然環境局生物多様性センター 2004）。ニホンジカの採食圧は、森林構造を変化させ、森林更新を妨げる（Takatsuki 2009）。北海道におけるニホンジカは、1950年代のボトルネックから回復した後、1990年代までには潜在的な生息地の全域に分布を拡大し、爆発的に増加した（Kaji et al. 2000; Matsuda et al. 2002）。北海道の天然林に及ぼすニホンジカの影響は、個体数の増加に伴って強くなっている（明石 2009; 明石ほか 2013）。エンレイソウ属は、北海道全域の落葉広葉樹林に生育する普通種であるにもかかわらず、ニホンジカの影響を示す指標種としての有効性を研究した事例はほとんどない。

北日本においてササ類は、多くの林床植物との間で光を競合する優占種である（Nakashizuka 1988; Nagaike et al. 1999; Itô & Hino 2007; Itô et al. 2014）。しかし、ササ類の被覆によって、同所的に生育する他の植物が草食動物に発見されにくくなる可能性がある。Atsatt & O'Dowd (1976) は、草食動物に対して機能的に相互依存関係にある植物種のグループを「植物防衛ギルド」と定義した。ササ類の一種であるクマイザサ *Sasa senanensis* と同所的に生育するエンレイソウ属個体群は、お互いに競争するだけでなく、クマイザサがニホンジカの採食からエンレイソウ属を守るという植物防衛ギルドを形成しているかもしれない。しかし、エンレイソウ属とクマイザサの関係に関する研究事例はほとんどない。

我々は、エンレイソウ属の競争種であるクマイザサが生育する場合に、エンレイソウ属がニホンジカの影響を評価するための指標種として有効なのか評価することを目的とした。研究は、北海道東部の阿寒摩周国立公園における「シカ排除区」と隣接する「対照区」で実施した。まず、4つの生育段階（実生段階、一葉段階、三葉段階及び開花段階）の個体密度とニホンジカ

に採食された各生育段階の特性を 2009 年から 2012 年にかけて調査した。次に、大きな生育段階のエンレイソウ属のサイズクラスとニホンジカの利用頻度、クマイザサの被度を 2014 年に調査した。

3-2 方法

3-2-1 調査地域の概要

調査は、阿寒摩周国立公園の阿寒湖周辺（北緯 43 度 26 分、東経 145 度 05 分）に広がる針広混交林で実施した（図 3-1）。針広混交林は、トドマツ *Abies sachalinensis*、エゾマツ *Picea jezoensis* などの常緑針葉樹やハルニレ *Ulmus davidiana* var. *japonica* やイタヤカエデ *Acer pictum* subsp. *mono*、シナノキ *Tilia japonica* などの落葉広葉樹で構成される。また、典型的な林床植物として、クマイザサやサハリンイトスゲ *Carex sachalinensis* var. *sachalinensis*、サッポロスゲ *Carex pilosa*、アキタブキ *Petasites japonicus* subsp. *giganteus*、エゾイラクサ *Urtica platyphylla*、ムカゴイラクサ *Laportea bulbifera* などが生育する。本地域におけるニホンジカの生息密度は、1993 年の 27.1 ± 10.7 頭/km² から 2009 年の 9.5 ± 2.5 頭/km² まで低下した（稲富ほか 2012【第 2 章参照】）。

3-2-2 調査種

オオバナノエンレイソウ *Trillium camschatcense* とミヤマエンレイソウ *Trillium tschonoskii* は、北海道の落葉広葉樹林に生育する多年生の春植物である（Ohara & Kawano 2005, 2006）。その年に発芽した実生段階は、翌年に一葉段階となった後、数年経ってから三葉段階になり、開花段階になるまでは 10 年以上かかる（Ohara & Kawano 2005, 2006）。

オオバナノエンレイソウとミヤマエンレイソウは、北海道の低地でしばし

ば同所的に生育し (Ohara & Kawano 2006)、我々の調査地においても同所的な個体群がみられた。開花していない場合、両種を区別するのは困難である。両種の生活史は非常に類似している (Ohara & Kawano 1986b, 2006) ため、本研究ではこれらの種を区別しないで調査した

3-2-3 データの収集

本調査地には、7か所のシカ排除区 (1995年にニホンジカを排除) と隣接する対照区が設置されている (稲富ほか 2012【第2章参照】)。我々はこれらの調査区のうち、無立木地のC区を除く6か所において調査を実施した (図3-1)。2009年6月、各調査区に1m×1mの固定した方形区を4か所ずつ設置した。方形区に生育するエンレイソウ属の個体全てを標識付けした後、4つの生育段階に区分し、三葉段階と開花段階 (大きな生育段階) では各個体の茎長を測定した。三葉段階では地際から葉までの長さを茎長とし、開花段階では地際から花の頂点までの長さを茎長とした。茎長を測定してから3~6週間後、対照区において標識付けした個体が、ニホンジカによって採食されていないかを調査した。

次に、エンレイソウ属個体群に及ぼすニホンジカとクマイザサの影響を評価するため、2014年6月、各調査区に10m×10mの大きな方形区を1か所ずつ設置した。方形区内における大きな生育段階の茎長を測定し、各個体を茎長に応じて4つのサイズクラス、short (10cm未満の三葉段階)、medium (20cm未満の三葉段階)、tall (20cm以上の三葉段階)、flowering (開花段階) に区分した。2014年8月、各調査区におけるクマイザサの被度 (the coverage of dwarf bamboo : CDB) を目視で測定した。観察者による測定誤差を避けるため、一人の調査経験者が被度を測定した。

2008年から2014年の7月若しくは8月、対照区周辺に1m×1mの方形区

をランダムに 60 か所設定し、方形区内におけるニホンジカ糞粒の有無を調査した。糞粒の出現頻度 (the frequency of the presence of deer fecal pellets per site : FDP) を各調査区におけるニホンジカ利用頻度の指標として利用した。

3-2-4 データの解析

エンレイソウ属のサイズクラス、個体密度及び茎長の解析には、統計解析ソフト R version 3.2.1 を利用した (R Core Team 2015)。

2014 年に調査したシカ排除区と対照区のサイズクラスは、4 つのカテゴリー (short、medium、tall、flowering) からなる順序尺度で評価するため、目的変数を各個体のサイズクラスとする累積ロジット混合モデル (CLMMs、R パッケージ「ordinal」を使用) によって解析した (Christensen 2015)。CLMM はラプラス近似に適合し、調査区をランダム効果として利用した。シカ排除区における CLMM の説明変数は「CDB」とし、対照区における CLMM の説明変数は「CDB」、「FDP」、「CDB と FDP の交互作用項 (CDB×FDP)」とした。サイズクラスは、その年の生育期間におけるニホンジカの利用頻度だけではなく、過去の利用頻度を含む累積的な利用頻度によって影響を受ける可能性があるため、調査年に応じて 7 つの FDP のデータセット、2014 年の FDP (FDP₁)、2013~2014 年の FDP (FDP₂)、2012~2014 年の FDP (FDP₃)、2011~2014 年の FDP (FDP₄)、2010~2014 年の FDP (FDP₅)、2009~2014 年の FDP (FDP₆)、2008~2014 年の FDP (FDP₇) を準備した。最適な予測モデルを選定するために、赤池情報量基準 (AIC) を利用した。

2009~2012 年におけるシカ排除区と対照区間の個体密度及びニホンジカによって採食された個体 (被食個体) と採食されなかった個体 (非被食個体) 間の茎長の違いは、Welch の t 検定によって評価した。

3-3 結果

2009年と2010年における実生段階の個体密度は、対照区に比べてシカ排除区で有意に高かった（図3-2a）。シカ排除区における一葉段階と開花段階の個体密度は、対照区に比べてすべての調査年で有意に高かった（図3-2b；図3-2d）。一方、三葉段階の個体密度は、いずれの調査年もシカ排除区と対照区間で有意な違いを認められなかった（図3-2c）。

我々は、2009年と2010年、2011年、2012年に大きな生育段階の被食個体を1m×1mの方形区でそれぞれ17個体、10個体、21個体、22個体確認した。一方、実生段階と一葉段階（若い生育段階）の被食個体はいずれの調査年でも確認できなかった。2009年、2010年及び2012年における大きな生育段階の被食個体は、非被食個体に比べて有意に茎長が高かったが、2011年の茎長に顕著な違いは認められなかった（図3-3）。

シカ排除区におけるCLMMの結果、CDBは大きな生育段階のサイズクラスに顕著な影響を及ぼしていることが明らかとなった（表3-1）。推定されたCDBの係数は正の値だったことから、floweringの割合はCDBの増加に伴い上昇することが示された（図3-4）。

対照区におけるCLMMの結果、AICが低い6つのモデルには、CDBとFDP、交互作用項が含まれていたため、これらの変数は大きな生育段階のサイズクラスに有意な影響を及ぼしていたことが明らかとなった（表3-2）。これらのモデルにおいて推定されたCDBと交互作用項の係数は、正の値を示した一方で、FDPの係数は負の値を示した（表3-2）。FDP₃を含むモデルが最も高い予測能力を持ち、単年の調査データから算出されたFDP₁を含むモデルは、複数年の調査データから算出されたFDPを含むモデルに比べて当てはまりがよくなかった（表3-2）。最適な予測モデルにおいてCDBが

0%や50%の場合、tallとfloweringの割合は、FDPの増加に伴い減少すると予測された(図3-5)。しかし、CDBが100%場合、FDPによる負の影響は不明確になった(図3-5)。

3-4 考察

エンレイソウ属の個体密度を調査した結果、ニホンジカの採食圧によってエンレイソウ属の繁殖個体が著しく減少することが明らかとなった。北米に生息するオジロジカは、エンレイソウ属の小さい個体よりも大きい個体を好むことが報告されている(Anderson 1994; Knight 2004; Koh et al. 2010)。本研究において、若い生育段階の被食個体は確認できず、大きな生育段階における被食個体の茎長は、非被食個体よりも有意に高かった(図3-2)。これらの結果は、エンレイソウ属に対するニホンジカの選択性が、オジロジカと同様であることを示唆している。この選択性は、エンレイソウ属の繁殖個体が衰退する直接的な原因になったと考えられる。

シカ排除区におけるCLMMの結果、大きな生育段階のサイズクラスは、シカ類の採食がなくても競争種による影響を受けていることが示唆された。ササ類は、葉面積指数や地上部のバイオマスによって林床を暗くし(Itô & Hino 2004)、他の林床植物と強く競合する(Nakashizuka 1988; Tomimatsu et al. 2011)。したがって、クマイザサによる遮光は、三葉段階の茎長を低下させ、その結果として、開花段階を三葉段階に退行させてしまう可能性がある。しかし、本研究では、大きな三葉段階や開花段階の割合が、クマイザサの被度の上昇に伴い増加した(図3-4)。この原因の一つに、三葉段階の新規加入に及ぼすクマイザサの負の影響が、茎長に及ぼす影響よりも強かった可能性があげられる。大きな生育段階の生存率は、個体群に関係なく一般的に高いが、若い生育段階の生存率は顕著に低く、個体群によって異なる

(Tomimatsu & Ohara 2010)。したがって、クマイザサによる遮光が、若い生育段階の生存率を低下させたのかもしれない。もう一つの原因として、大きいクマイザサと光をめぐる競争した結果、エンレイソウ属個体がより長い茎になった可能性がある。エンレイソウ属の生存率に及ぼすクマイザサの影響について、さらなる研究が必要である。

対照区における CLMM の結果、ニホンジカは大きな生育段階のサイズクラスに負の影響を及ぼしているが、クマイザサの被度が増加するにつれてその影響は弱まることが示唆された。いくつかの先行研究では、隣接する不嗜好性植物によって、嗜好性植物が草食動物から守られたことが報告されている (Atsatt & O'Dowd 1976 ; Callaway et al. 2005 ; 高槻 2006)。ササ類は、北海道におけるニホンジカの重要な冬の餌資源である (Yokoyama et al. 2000) が、他の餌資源が豊富にあるエンレイソウ属の生育期間は、ニホンジカにあまり採食されない。したがって、ニホンジカによるエンレイソウ属の発見を困難にする相対的な不嗜好性植物として、ササ類が機能した可能性がある。ニホンジカによる負の影響が弱まったことは、植物防衛ギルドの存在を証明しているのかもしれない (Atsatt & O'Dowd 1976)。

若い生育段階の個体密度は、シカ排除区よりも対照区で有意に低かった (図 3-2a ; 図 3-2b)。実生段階の新規加入は、種子生産量の影響を受ける (Ohara & Kawano 1986b, 2005) ため、ニホンジカの採食による繁殖個体の衰退が、実生段階に負の影響を及ぼしたと考えられる。さらに、一葉段階は実生段階よりもサイズが大きく、三葉段階から一葉段階への退行はほとんど発生しない (Ohara & Kawano 1986b ; Ohara et al. 2001 ; Rooney & Gross 2003 ; Knight 2004) ため、実生段階の衰退は、一葉段階に負の影響を及ぼしたと考えられる。したがって、若い生育段階に及ぼすニホンジカの負の影響は、大きな生育段階よりも間接的で時間を要する影響であることが示唆された。

我々は長期間シカ類を排除したシカ排除区を利用したので、若い生育段階における個体密度の違いを簡単に把握することができたと考えられる。

Augustine & DeCalesta (2003) は、シカ類の影響をモニタリングできる指標種を選定するための三つの基準を提案し、多くの森林における有効な指標種として北米に生育するエンレイソウ属 (*T. cernuum*、*T. undulatum* 及び *T. grandiflorum*) を選定した。一つ目の基準は、採食耐性に影響する植物個体の形態と生理機能である。北米産のエンレイソウ属は、シカ類に一噛みされただけで、繁殖活動や光合成活動が停止する採食耐性のない形態をしている。二つ目の基準は、シカ類の嗜好性が高いことである。三つ目の基準は、長期間生存する植物種を利用することである。日本産のエンレイソウ属は、北米産と同様の形態をしており、ニホンジカの嗜好性が高く (梶 1981 ; 橋本・藤木 2014)、成熟するまで 10 年以上かかる (Ohara & Kawano 2005, 2006) ため、北米産と同様の基準を満たし、シカ類の影響をモニタリングするのに有効な種であると考えられる。さらに、日本産のエンレイソウ属は、北海道全域の落葉広葉樹林に生育する普通種であり (Ohara & Kawano 2005, 2006)、大きな生育段階の個体は他種との区別がしやすいため、サンプリングの効率性や広域的な評価がしやすいという点で優れている。

大きな生育段階の平均茎長は、オジロジカの採食圧や生息密度を示す指標として利用できることが報告されている (Anderson 1994 ; Koh et al. 2010)。対照区における CLMM の結果、クマイザサの少ない林床では、大きな生育段階のサイズクラス構造もニホンジカの利用頻度を示す指標として利用できることが示唆された。サイズクラスは茎長に基づいて分類したので、大きな生育段階の平均茎長とニホンジカの利用頻度との関係は、先行研究と同様の結果になるだろう。しかし、クマイザサ被度の増加に伴い、大きなエンレイソウ属の割合も増えるため、クマイザサの豊富な林床では、ニホンジカの

利用頻度は過小評価される可能性がある。さらに、クマイザサの豊富な林床では、大きな生育段階の茎長に及ぼすニホンジカの負の影響が弱まるため、サイズクラス構造の分析によってシカ類の利用頻度を評価するのは難しくなる。したがって、ニホンジカの影響を評価するためにエンレイソウ属を利用する場合、管理者はクマイザサのような競争種がエンレイソウ属に及ぼす影響を考慮すべきである。例えば、クマイザサの多い林床では、シカ類の影響を評価する指標として、エンレイソウ属のサイズクラスを利用するのは困難になる可能性がある。

複数の生育期間にわたる累積的な被食の影響は、繁殖成功の長期的な低下の原因になる可能性がある (Augustine & Frelich 1998)。単年の調査データから計算した FDP_1 を含むモデルは、複数年の調査データから計算した FDP を含むモデルに比べて当てはまりが悪かった (表 3-2)。CLMM の結果、対照区では、シカ類の利用頻度が 0 になったとしても、長期間ニホンジカを排除したシカ排除区に比べて開花個体の割合はずっと低くなることが予測された (図 3-4 ; 図 3-5)。これらの結果は、大きな生育段階のサイズクラスが、その年の生育期間だけでなく、複数年の累積的なシカ類の利用頻度の影響を受けていることを示唆している。調査地域におけるニホンジカの生息密度は、1993 年の 27.1 ± 10.7 頭/ km^2 から 2009 年の 9.5 ± 2.5 頭/ km^2 まで低下した (稲富ほか 2012【第 2 章参照】) が、被食の累積的な影響がエンレイソウ属個体群の回復を遅らせる可能性を考慮すべきである。エンレイソウ属個体群を短い期間で回復させるために、我々はニホンジカの個体数調整に加えて、クマイザサの刈り取りを融雪期に行うことを推奨する。クマイザサが優占している林床には、ニホンジカの採食から守られていたエンレイソウ属の繁殖個体が生存している可能性があることと、クマイザサの刈り取りによって三葉段階の新規加入が改善する可能性があること、融雪期はクマイザサ以

外の林床植物が少なく、エンレイソウ属が生育を始める時期だからである。

以上のことから、エンレイソウ属のサイズクラスは、クマイザサの少ない林床においてニホンジカの利用頻度を示す指標として有効であると結論付けた。ただし、クマイザサの多い林床では被食による負の影響が弱まるので、指標としての利用は難しくなるだろう。

表 3-1 累積ロジット混合モデルによって解析したシカ排除区におけるエンレイソウ属のサイズクラスに対するパラメーターの推定値(±標準誤差)と最適な予測モデル。

Model parameters	Coefficient	AIC	Δ AIC
CDB	0.028 ± 0.007	1577.7	0
Null model	-	1584.7	6.97

AIC, Akaike's information criterion; CDB, coverage of dwarf bamboo (*S. senanensis*)

表 3-2 累積ロジット混合モデルによって解析した対照区におけるエンレイソウ属のサイズクラスに対するパラメーターの推定値（±標準誤差）と最適な予測モデル。

Model parameters	Coefficients			AIC	ΔAIC
	CDB	FDP	CDB×FDP		
CDB, FDP ₃ , CDB×FDP ₃	0.011 ± 0.009	-32.8 ± 6.7	0.352 ± 0.111	276.2	0
CDB, FDP ₄ , CDB×FDP ₄	0.012 ± 0.009	-37.5 ± 7.8	0.393 ± 0.133	276.5	0.32
CDB, FDP ₆ , CDB×FDP ₆	0.010 ± 0.01	-33.6 ± 7.1	0.338 ± 0.121	276.8	0.54
CDB, FDP ₅ , CDB×FDP ₅	0.011 ± 0.01	-34.2 ± 7.3	0.357 ± 0.125	277.1	0.84
CDB, FDP ₇ , CDB×FDP ₇	0.010 ± 0.003	-24.3 ± 2.3	0.237 ± 0.003	277.8	1.59
CDB, FDP ₂ , CDB×FDP ₂	0.008 ± 0.012	-43.1 ± 10.6	0.460 ± 0.179	278.4	2.22
CDB, FDP ₇	0.032 ± 0.012	-13.7 ± 4.3	-	280.4	4.18
CDB, FDP ₆	0.034 ± 0.012	-18.1 ± 5.7	-	280.6	4.35
CDB, FDP ₁ , CDB×FDP ₁	-0.001 ± 0.019	-52.9 ± 19	0.676 ± 0.3	280.8	4.58
CDB, FDP ₄	0.036 ± 0.012	-19.3 ± 6.3	-	280.9	4.66
CDB, FDP ₅	0.036 ± 0.012	-17.5 ± 5.9	-	281.1	4.85
CDB, FDP ₃	0.036 ± 0.012	-15.7 ± 5.5	-	281.3	5.04
CDB, FDP ₂	0.034 ± 0.013	-20.5 ± 7.6	-	281.5	5.28
CDB, FDP ₁	0.038 ± 0.015	-11.9 ± 5.7	-	282.9	6.67
FDP ₇	-	-17.2 ± 6.8	-	283.8	7.55
CDB	0.044 ± 0.019	-	-	284.2	7.95
FDP ₆	-	-22.1 ± 9.5	-	284.3	8.09
FDP ₂	-	-25.6 ± 11.6	-	284.6	8.38
FDP ₅	-	-20.8 ± 10	-	285.0	8.73
FDP ₄	-	-22.6 ± 11	-	285.0	8.79
FDP ₃	-	-18.4 ± 9.2	-	285.1	8.92
FDP ₁	-	-15.0 ± 8.4	-	285.6	9.35
Null model	-	-	-	286.2	9.97

CDB, coverage of dwarf bamboo (*S. senanensis*); FDP, deer (*C. nippon*) fecal pellet presences per site; AIC, Akaike's information criterion

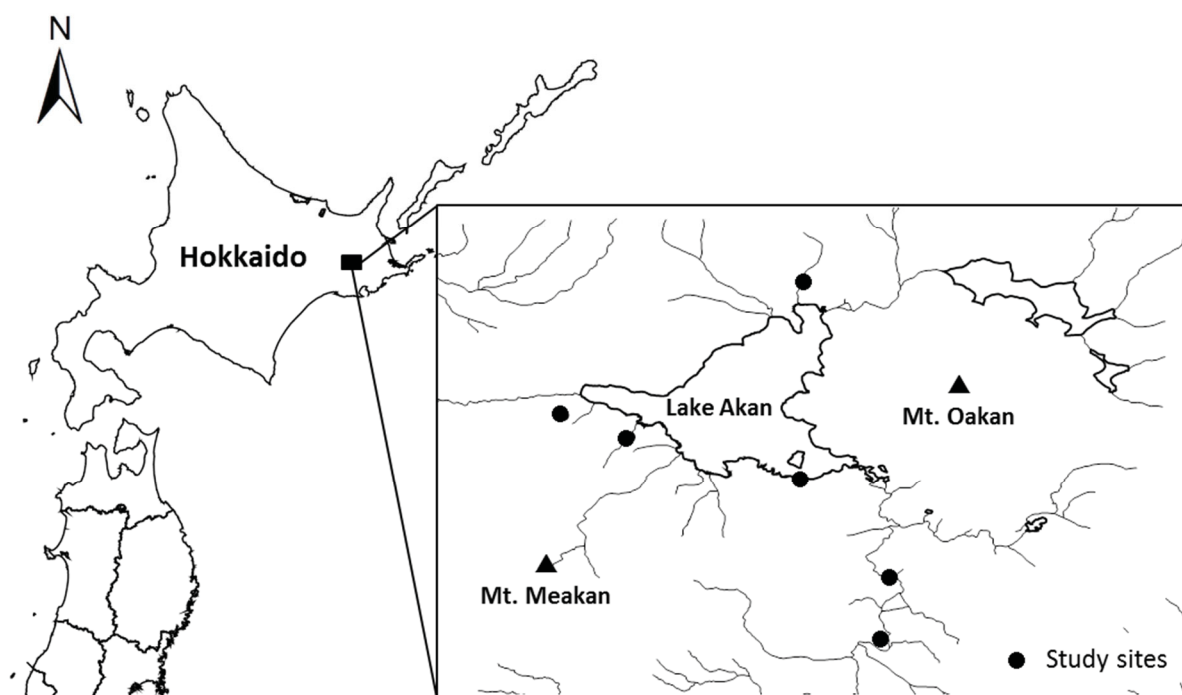


図 3-1 調査地域と調査区の位置。

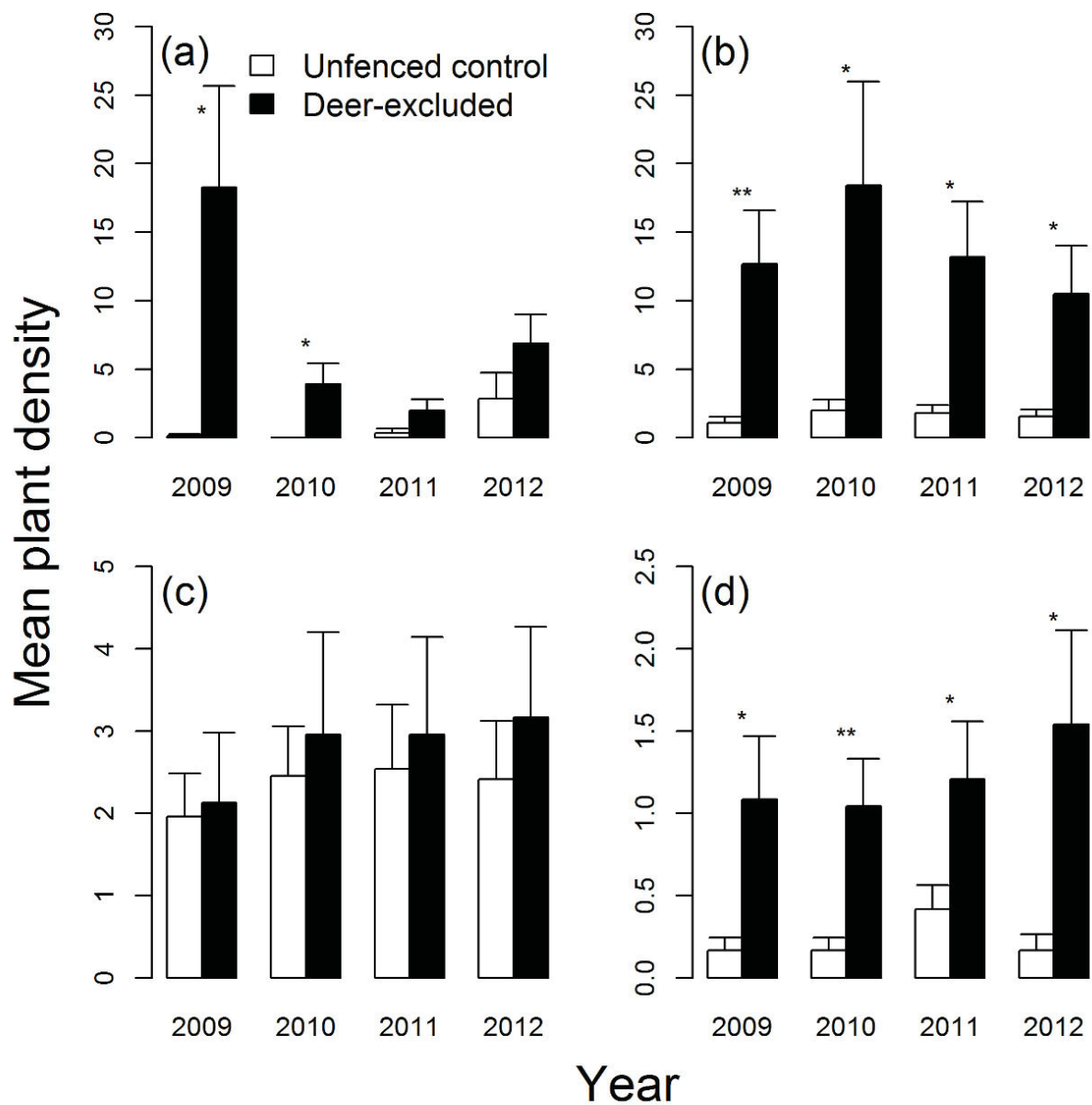


図 3-2 2009～2012 年の対照区とシカ排除区におけるエンレイソウ属の 1m²当たりの平均個体密度 (±標準誤差)。(a)～(d)はそれぞれ実生段階、一葉段階、三葉段階、開花段階の結果を示す。アスタリスクは対照区とシカ排除区の有意差を示す (* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$)。

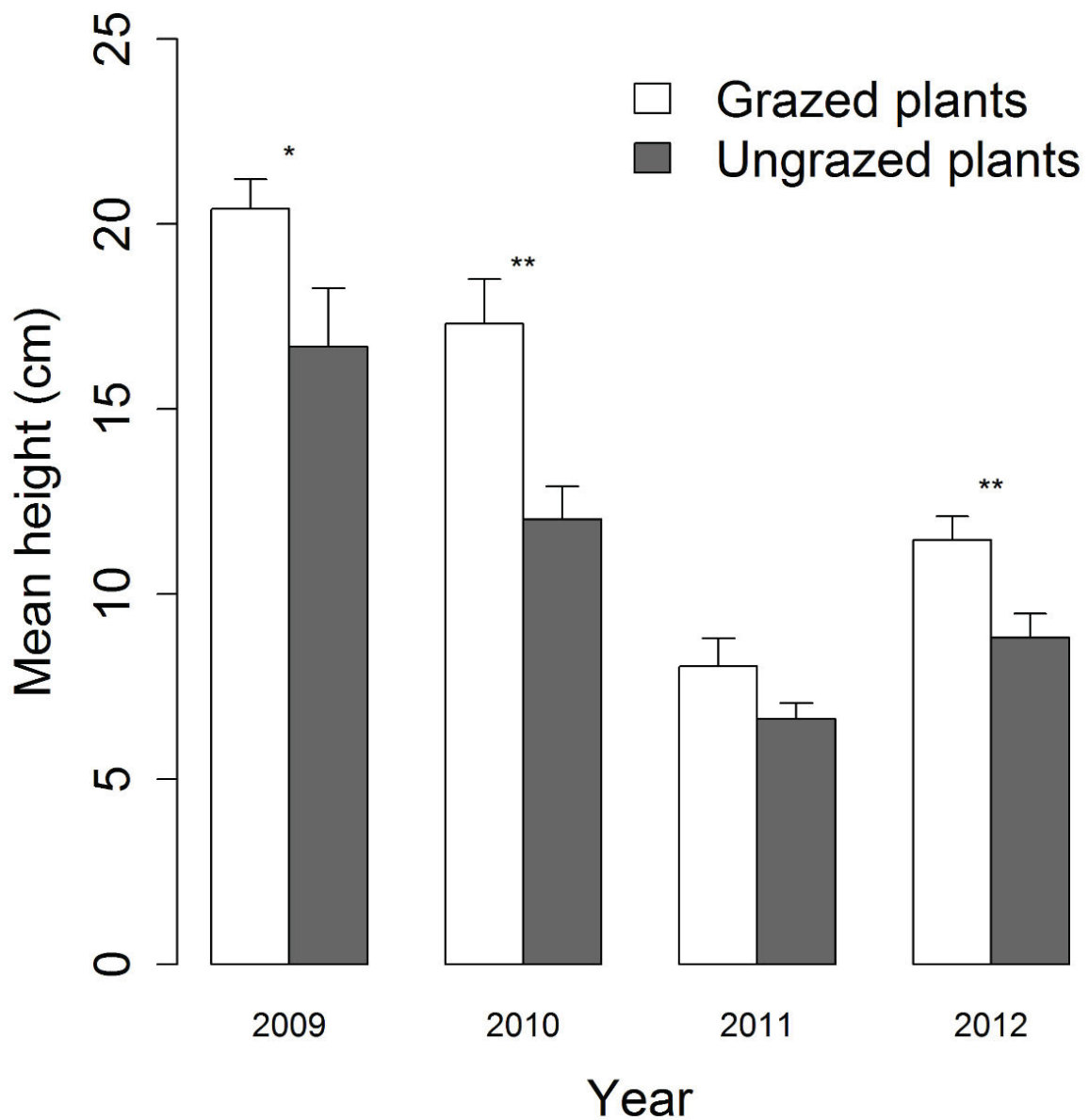


図 3-3 2009~2012 年の対照区におけるエンレイソウ属の大きな生育段階（三葉段階と開花段階）の平均茎長（±標準誤差）。アスタリスクは被食個体と非被食個体の有意差を示す（* $P < 0.05$ ；** $P < 0.01$ ）。

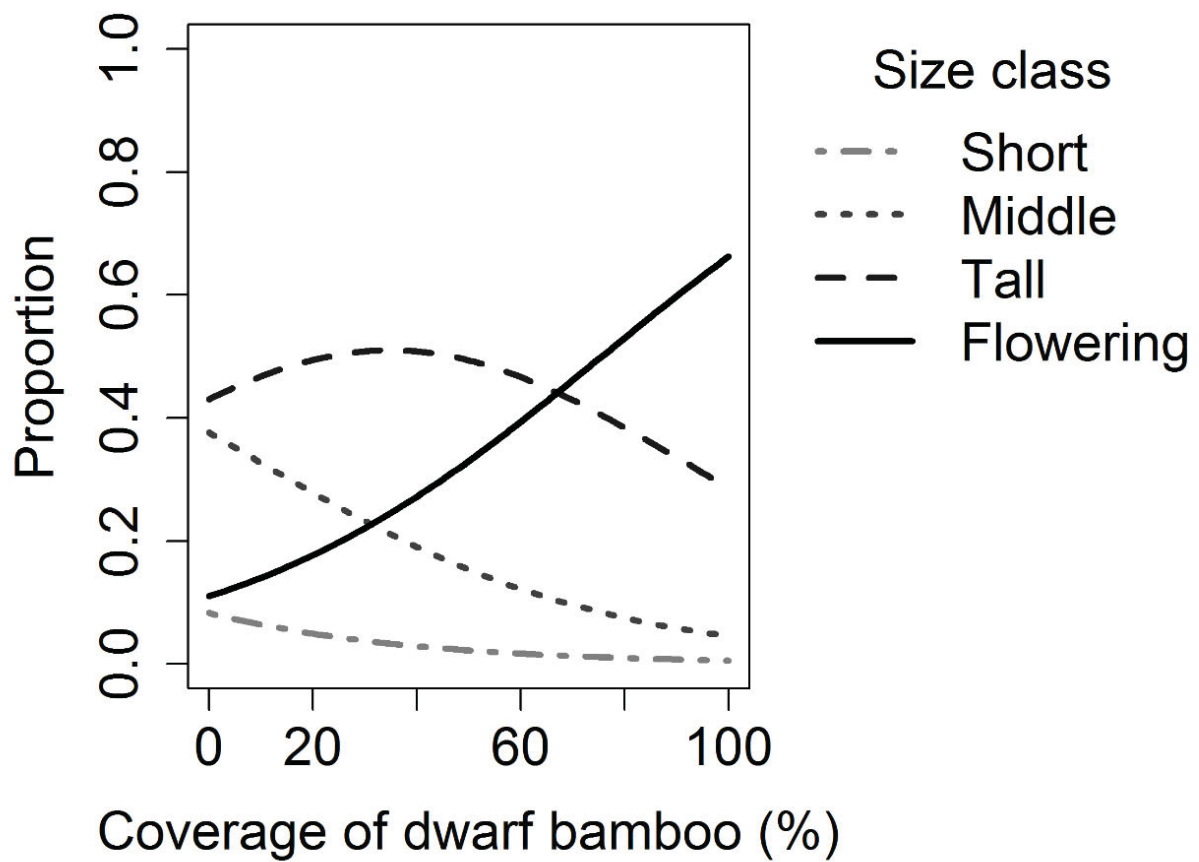


図 3-4 シカ排除区における最適な累積ロジット混合モデルから予測されたエンレイソウ属の大きな生育段階のサイズクラスの割合とクマイザサの被度（CDB）との関係。

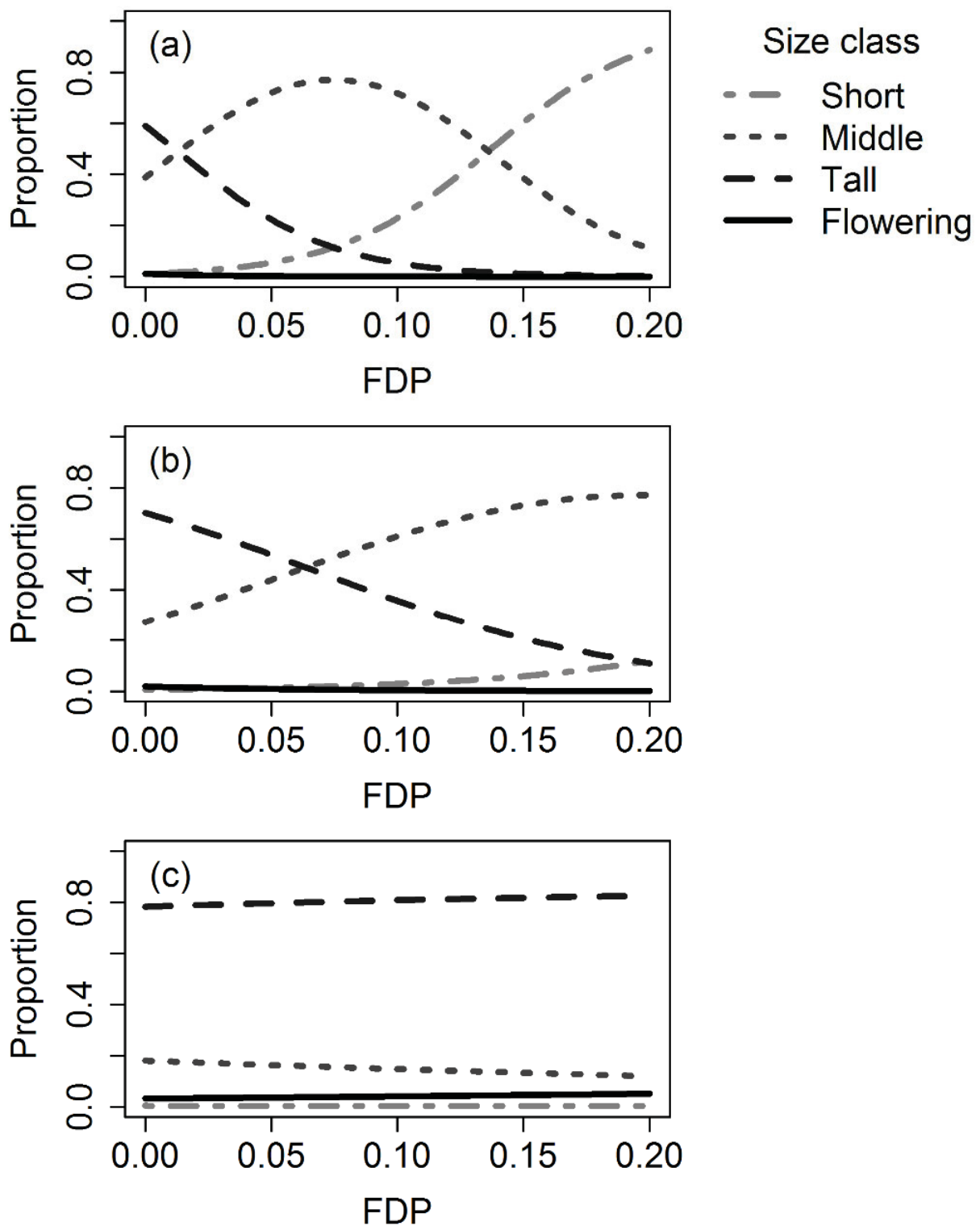


図 3-5 対照区における最適な累積ロジット混合モデルから予測されたエンレイソウ属の大きな生育段階のサイズクラスの割合とニホンジカの糞粒の出現頻度 (FDP) との関係。(a) ~ (c) は、それぞれクマイザサの被度が 0%、50%、100%だった場合の結果を示す。

第4章 ニホンジカの生息密度の時間的・空間的な変異に対する指標種オシダの反応

4-1 はじめに

シカ類は、採食活動を通じて森林構造を変化させる (Rooney & Waller 2003)。シカ類の過増加は、林床植生の衰退 (Yokoyama & Shibata 1998 ; Takatsuki 2009) や樹皮剥ぎ (Akashi & Nakashizuka 1999 ; Iijima & Nagaike 2015)、幼稚樹への食害 (Kumar et al. 2006 ; Akashi et al. 2011 ; Uno et al. 2019)、シードバンクの衰退 (Tamura 2016)、土壌侵食 (Beguin et al. 2011) など森林生態系に様々な影響を及ぼす。シカ類の生息密度と同様、これらの影響をモニタリングすることは、影響を低減させ、シカ類の管理を推進するために重要である。

指標種の利用には、シカ類の影響を評価するためのモニタリングにかかる労力を低減できるという利点がある (Anderson 1994 ; Augustine & Frelich 1998 ; Côté et al. 2004)。先行研究では、シカ類の生息密度や被食強度と相関を示す指標種として、*Trillium grandiflorum* (Anderson 1994 ; Koh et al. 2010) や *Maianthemum canadense* (Rooney 1997 ; Kirschbaum & Anacker 2005 ; Royo et al. 2010)、*Laportea canadensis* (Augustine & Jordan 1998)、*Chelone glabra* (Williams et al. 2000) など様々な種が提案されている。しかし、採食耐性がない種は、シカ類の強い影響を受けた森林で希少となり、モニタリングするためのサンプルサイズが不十分になる可能性がある。シカ類と植生の関係は、いくつかの段階に区分することができる。すなわち、最初の段階で嗜好性の高い植物だけが衰退した後、樹皮剥ぎが発生し、最後の段階で不嗜好性植物が優占するという関係である (Takatsuki 2009)。シカ類の嗜好性が高いだけでなく、これらの段階を通じて十分な量を確保でき、採食耐性を有する種がよい指標種である (Takatsuki 2009 ; Royo et al. 2010)。しかし、森林植

生に及ぼすシカ類の影響を評価するための指標種として、採食耐性のある種を利用した研究事例は、採食耐性のない種を利用した事例に比べて少ない。

指標種は、シカ類の生息密度の時間的・空間的な変異に対して敏感に反応することが求められる。なぜなら、これらの変異を検出することは、管理者がエフォートを集中する場所や管理の方針を迅速に決定するのに役立つからである。指標種の個体群レベルの特性（被度や個体密度）、個体レベルの形態的な特性（植物高や葉長）及び被食強度が、森林植生に及ぼすシカ類の影響を評価するための指標としてしばしば利用される（Augustine & DeCalesta 2003 ; Kirschbaum & Anacker 2005）。形態的な特性と比較すると、個体群レベルの特性は、生息密度の変化に対してゆっくりと反応することが指摘されている（Royo et al. 2010）。しかし、エンレイソウ属の茎長のような形態的な特性は、その年の生育期におけるシカ類の利用頻度だけでなく、累積的なシカ類の利用頻度の影響を受けることがある（Inatomi et al. 2017【第3章参照】）。その年の生育期における食痕だけを利用する被食強度は、形態的な特性や個体群レベルの特性より生息密度の時間的な変化に対してより敏感に反応するかもしれない。しかし、生息密度の時間的な変化に対して、個体群レベルの特性と形態的な特性、被食強度の反応を比較した研究事例はほとんどない。ニホンジカ *Cervus nippon* は、様々な植物種を採食する。日本では、900種のうち646種がニホンジカに採食されたことが先行研究で報告されている。しかし、餌資源が制限されていると、ニホンジカは柔軟に食性を変化させるため、同じ植物種であっても異なる地域ではニホンジカの嗜好性が異なる場合がある（Takahashi & Kaji 2001 ; Miyaki & Kaji 2004 ; 橋本・藤木 2014）。もしそうであれば、指標種を異なる地域間で利用することによって、シカ類の影響をミスリードしてしまう可能性がある。したがって、地域内だけでなく、地域間で指標種の有効性を評価することが重要である。

ミヤコザサ *Sasa nipponica* は、ササ類の一種であり、日本の多くの地域で優占する常緑の林床植物である（村田 1989）。ミヤコザサは、ニホンジカの重要な餌資源で、採食耐性を有するため、その被度や植物高が、森林植生に及ぼす影響を評価する指標としてしばしば利用される（Takatsuki 1983 ; Yokoyama & Shibata 1998 ; Takatsuki 2009）。しかし、密集した稈の当年葉と越冬葉に新旧の食痕が混ざるため、ミヤコザサの被食強度を定量化するには多大な労力を要する。オシダ *Dryopteris crassirhizoma* は、日本やロシア東部、中国北部に生育する半常緑性で多年性の大きなシダ植物であり、日本北部の落葉広葉樹林でしばしば優占する（平林 1985 ; 岩槻 1992）。北海道のオシダは、円形に配列された新しい葉身を5~6月に成長させた後、何枚かの越冬葉を除いて10月~11月に枯死する（佐藤・酒井 1980 ; Tani & Kudo 2003）。オシダの新しい葉身は、しばしばニホンジカに採食される（橋本・藤木 2014 ; Yokoyama et al. 2000 ; Kawanishi et al. 2020）。オシダは他の林床植物よりも大型であり、生育期間中は採食された葉身が林床に残るため、見つけやすく、ミヤコザサよりも被食強度を測定しやすい。したがって、オシダが採食耐性を有し、シカ類の生息密度の時間的・空間的な変異に対して敏感に反応するのであれば、シカ類の影響を示す適切な指標種として利用できる可能性がある。しかし、これまでにニホンジカの生息密度や他の環境要因、地形要因に対するオシダの反応を評価した研究事例はない。

相対的なシカ類の生息密度は、時間や空間で異なるため、植生指標と生息密度との関係性を評価する場合、絶対密度を推定することが重要である（Iijima & Nagaike 2015）。例えば、シカ類の生息密度は、鳥獣保護区における禁猟の解除など狩猟規制の変更に伴い短期間で局所的に変化する可能性があるため、指標種もそのような短期的な変化に反応するかもしれない。したがって、狩猟規制が変更された場所は、生息密度の時間的・空間的な変異に対する指

標種の反応を調査するのによい機会を提供するだろう。

本研究では、ニホンジカの生息密度の時間的・空間的な変異に対する指標種の個体群レベルの特性、形態的な特性及び被食強度の反応を評価することを目的とした。この目的を達成するために、我々は、実証済みの指標種（ミヤコザサ）と新たな指標種の候補（オシダ）を選定した。なぜなら、ミヤコザサの被度と植物高は先行研究で利用されており（Takatsuki 1983; Yokoyama & Shibata 1998; Takatsuki 2009）、オシダの個体密度や葉長、被食強度は測定しやすいからである。まず、狩猟が解禁された調査サイトにおいて個体群レベルの特性（ミヤコザサの被度とオシダの個体密度）、形態的な特性（ミヤコザサの植物高とオシダの葉長）、オシダの被食強度の時間的な変化を調査するとともに、ライントランセクト調査によってニホンジカの絶対密度を推定した。次に、シカ類の生息密度の変異が大きい調査地域内と生息密度が異なる調査地域間において生息密度の空間的な変異に対するオシダの反応を調査した。

4-2 方法

4-2-1 調査地域の概要

調査は、温帯混交林の2地域、道有林釧路管理区（KMD）と胆振管理区（IMD）で実施した。KMDは144km²の面積で、気象庁の太田アメダス観測所（北緯43度05分、東経144度47分）の記録によると、2012～2014年における平均気温は5.9℃、平均降水量は1,329mm、最深積雪深は88cmだった（気象庁ホームページ、<http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php>、2021年12月9日確認、図4-1）。森林はトドマツ *Abies sachalinensis* やカラマツ *Larix kaempferi* などの針葉樹とアオダモ *Fraxinus lanuginosa* やシナノキ *Tilia japonica*、イタヤカエデ *Acer pictum* などの落葉広葉樹で構成され

ており、林床にはミヤコザサやスズタケ *Sasamorpha borealis* などが生育する (Uno et al. 2017)。森林面積の約 32%は、トドマツとカラマツの人工林である。2014 年の KMD におけるニホンジカの生息密度は、 15.6 ± 2.3 頭/km²と推定された (Uno et al. 2017)。KMD の南西部には、1964～2012 年まで鳥獣の保護及び管理並びに狩猟の適正化に関する法律 (鳥獣保護管理法) に基づき狩猟が禁止される鳥獣保護区があったが、2012 年 10 月に北海道が鳥獣保護区の一部で狩猟を解禁した (図 4-1)。

KMD から 200km 以上離れた場所に位置する IMD は、334km² の面積で、気象庁の穂別アメダス観測所 (北緯 42 度 46 分、東経 142 度 09 分) の記録によると、2012～2014 年における平均気温は 6.6℃、平均降水量は 1,123mm、最深積雪深は 75cm だった (気象庁ホームページ、<http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php>、2021 年 12 月 9 日確認、図 4-1)。主な植物群落は、トドマツやミズナラ *Quercus crispula*、オオバボダイジュ *Tilia maximowicziana*、イタヤカエデなどが優占する針広混交林であり、林床にはクマイザサ *S. senanensis* やミヤコザサが生育する (Uno et al. 2017)。森林面積の約 22%は、トドマツやカラマツの人工林である。2014 年の IMD におけるニホンジカの生息密度は、KMD よりも低い 4.4 ± 0.8 頭/km²と推定された (Uno et al. 2017)。

4-2-2 指標種に対する時間的な調査

2011 年 8 月、KMD に 2 か所の調査サイトを設定した。一つは鳥獣保護区内に設定した調査サイト (WPA) で、もう一つは WPA に隣接する保護区外の調査サイト (NUA) である (図 4-1)。WPA と NUA に 10m×10m の調査区を 6 か所ずつ設置した。これらの調査区は、お互いに水平距離で 50m 以上離して設置した。各調査区において樹高 1.5m 以上の木本類の胸高直径

(DBH) をソフトメジャーで記録するとともに、シカ類によって樹皮剥ぎがされていないかを調査した。各調査サイトの全立木本数のうち樹皮剥ぎされた立木本数の割合を樹皮剥ぎ率として算出した。全立木本数に占める広葉樹本数の割合は、WPA (53.8%) と NUA (62.4%; $p = 0.3181$, χ^2 検定) で大きく異ならなかったため、広葉樹(イタヤカエデ、オガラバナ *Acer ukurunduense*、ダケカンバ *Betula ermanii*、ウダイカンバ *B. maximowicziana*、アオダモ、ノリウツギ *Hydrangea paniculata*、ハリギリ *Kalopanax septemlobus*、シウリザクラ *Prunus ssiori*、ミズナラ、ナナカマド *Sorbus commixta*) と針葉樹(トドマツ) を合わせて樹皮剥ぎ率を算出した。また、各調査区における樹高 0.5 ~ 1.5m の落葉広葉樹(サルナシ *Actinidia arguta*、ツルウメモドキ *Celastrus orbiculatus*、アオダモ、ノリウツギ、ベニバナヒョウタンボク *Lonicera maximowiczii*) の稚樹本数も記録した。針葉樹の稚樹はシカ類の嗜好性が低い(明石 2009; Akashi et al. 2015) ため、調査をしなかった。各調査区に 1m×1m の小区画 4 つで構成された 2m×2m の方形区をランダムに 1 か所ずつ設置した(図 4-2)。樹冠の開空率を算出するため、魚眼レンズ(FC-E8、ニコン社製)を装着したデジタルカメラ(Coolpix 4500、ニコン社製)を利用し、地上高 1.0m から小区画ごとに 1 枚全天写真を撮影した。開空率は、ソフトウェアの CanopOn2 (<http://takenaka-akio.org/etc/canopon2/>、2021年11月2日確認)を利用して全天写真から算出した。小区画における開空率の平均値をその調査区の開空率として利用した。

2012年8月と2013年9月、WPAとNUAの小区画においてミヤコザサの最大植物高と被度を測定した。ミヤコザサの最大植物高は、コンベックスを利用して各小区画で1回ずつ測定し、小区画における最大植物高の平均値をその調査区の植物高として利用した。ミヤコザサの被度(0%、1%、5%以上の場合は5%刻みで分類)は、観察者によるバイアスを防ぐため、経験豊

富な研究者によって視覚的に測定し、小区画における被度の平均値をその調査区の被度として利用した (Akashi et al. 2021)。ミヤコザサは、長く這う地下茎を持つクローン植物 (村田 1989) で、調査区内でほぼ均等に出現するため、各調査区に設置された 1 か所の方形区でミヤコザサの被度と植物高を調査した。WPA と NUA の調査区内でシカ類によって採食されたオシダの個体数と採食されなかったオシダの個体数を記録した (図 4-3)。北海道にニホンジカ以外の大型草食動物は生息していないこと、調査地域の森林では家畜の放牧が行われていないこと、カメラトラップによってニホンジカの食痕を確認したことから、採食されたオシダの個体を同定することができた。ある調査区におけるオシダの全個体数のうち採食された個体数の割合をその調査区の被食強度として算出した。また、地表から葉身の頂点までの長さをオシダの葉長として個体ごとに測定し、ある調査区の葉長の平均値をその調査区の葉長として利用した。

4-2-3 指標種に対する空間的な調査

2014 年 8 月、KMD に 10 か所 (WPA と NUA を含む)、IMD に 11 か所の調査サイトをランダムに設定し、各調査サイトに 2 か所ずつ 10m×10m の調査区を設置した (図 4-1)。それぞれの調査区は、水平距離で 50m 以上離れた位置に設置した。各調査区でオシダの採食された個体数と採食されなかった個体数、各個体の葉長を記録した。オシダの採食耐性を評価するため、食べられた葉身の枚数に応じて、被食個体を「一部の葉身の被食」と「全ての葉身の被食」という二つの被食強度のカテゴリーに区分した (図 4-3)。また、各調査区における草本類の種数と標高を記録した。標高は、携帯型の GPS 受信機 (GPSmap 62SCJ、ガーミン社製) によって測定した。

4-2-4 ライントランセクト調査

ライントランセクト調査は、2012～2014年にKMDとIMDで実施した。2013年と2014年の11月におけるKMDとIMDの地域的な生息密度は推定されている(Uno et al. 2017)が、我々はそれらの期間と2012年9月のKMDとIMDにおける局所的な生息密度を追加的に推定した。KMDの10か所とIMDの11か所の調査サイトに1つずつライントランセクトのルートを設定した。各ルートの長さは2.3～5.4kmとした。調査は、時速10～20kmの自動車で行き、各ルートで4回ずつ日没後に実施した。二人の観察者がシカ類の群れサイズ、自動車と群れとの最短距離、進行方向と群れとの角度を記録し、調査ルートと群れとの垂直距離を算出した。

4-2-5 データの解析

WPAとNUA間におけるミヤコザサの被度と植物高、オシダの個体密度と葉長、被食強度の時間的な変化は、一般化線形モデル(GLM)を利用して解析した。目的変数は、個体密度をポアソン分布、被度、植物高及び葉長を正規分布、被食強度を二項分布と仮定して解析した。説明変数は、各調査年における調査サイト(①2012年のWPA、②2013年のWPA、③2012年のNUA、④2013年のNUA)とした。GLMのデータ解析には、統計解析ソフトウェアR version 4.0.5(R Core Team 2021)を利用するとともに、RのmulticompパッケージにおけるTukeyのHSD検定によって推定された係数を多重比較した(Hothorn et al. 2021)。

各調査地域(KMDとIMD)におけるオシダの個体密度、葉長、被食強度とシカ類の生息密度、草本類の種数、標高との関係は一般化線形混合モデル(GLMM)を利用して解析した。目的変数は、個体密度と葉長を正規分布、被食強度を二項分布と仮定して解析した。説明変数は、ライントランセクト

調査から推定した各調査サイトにおける 2014 年の生息密度 (DD)、各調査区における 2014 年の草本類の種数 (NHS) と標高 (ALT) とし、調査サイトをランダム効果とした。係数の有意性を評価するため、Wald の χ^2 検定を利用した。GLMM のデータ解析には、統計解析ソフトウェア R version 4.0.5 (R Core Team 2021) と R の lme4 パッケージ (Bates et al. 2015) を利用した。

ディスタンスサンプリング (CDS) エンジンのソフトウェア Distance version 6.0 (Thomas et al. 2010) を利用し、2012~2014 年の KMD と IMD における局所的なニホンジカの生息密度を推定した。CDS エンジンでは、モデル定義のプロパティを使用して、生息密度や発見率、検出関数、群れサイズの推定スケールを選択することができる (Thomas et al. 2010)。調査地は類似した景観だったため、検出関数は広域的に推定したが、生息密度と発見率、群れサイズは調査サイトごとに分けて推定した。我々は DD の推定前に、検出関数 $g(x)$ を推定した。ここで x は垂直距離、 $g(x)$ はシカ類の群れがラインから垂直距離に存在する確率である。最も遠い観測値の 5% を削除するために、データを一部切り捨てた (Thomas et al. 2010)。切り捨てた垂直距離 w は 120m とした。垂直距離のデータは、10m 間隔でグループ化した。検出関数の half-normal モデルと hazard rate モデル、uniform モデルは、cosine や Hermite 多項式、simple 多項式の拡張条件を順番に使用することによって、データに適合させた (Buckland et al. 1993)。最良モデルと拡張条件は、赤池情報基準量 (AIC) に基づき選定した (Akaike 1973)。生息密度は、次の一般式に基づいて推定した。

$$DD = \frac{n \times E(s)}{2 \times L \times ESW}$$

ここで n は観察されたシカ類の群れ数、 $E(s)$ は推定された群れサイズ、 L は調査距離の合計値、 ESW は有効観察幅を示す。 ESW は、 $g(0)$ が 1 であ

る場合、0 と w との間にある検出関数の総面積として推定した (Buckland et al. 1993)。

群れサイズの推定で考慮すべきバイアスは、推定された検出関数と対数変換した群れサイズとの回帰分析によって評価した。回帰分析の結果、 $p < 0.1$ で有意だった場合、群れサイズの調整をした (Gill et al. 1997)。有意でなかった場合は、群れサイズの平均値を利用した。2012年と2013年のデータ解析には、WPA と NUA 二つの調査サイトの DD だけを利用した。なぜなら、本研究では WPA と NUA の違いにだけ興味があったからである。2014年のデータ解析には、二つの調査地域における全調査サイトの DD を利用した。なお、2012～2014年における全調査サイトの DD は、付表 4-1 に示した。

4-3 結果

指標種の時間的な調査

木本類のサイズ構造は、WPA と NUA 間で有意に異なり ($p < 0.001$ 、 χ^2 検定)、NUA よりも WPA で小径木 (DBH が 20cm 以下の木本類) が少なかった (図 4-4)。トドマツとアオダモ、シウリザクラが、ニホンジカに樹皮剥ぎされた。WPA の樹皮剥ぎ率は 33.8%、NUA は 9.0% で、調査サイト間で有意に異なった (図 4-5 ; $p < 0.001$ 、 χ^2 検定)。NUA に比べて WPA における広葉樹の稚樹密度は有意に低かった (表 4-1 ; $p = 0.045$, Mann-Whitney の U 検定) が、WPA と NUA 間で開空率に顕著な違いは認められなかった (表 4-1 ; $p = 0.589$, Mann-Whitney の U 検定)。

ミヤコザサの被度は、いずれの年も調査サイト間で顕著な違いを認められなかった (図 4-6)。ミヤコザサの植物高は、2012年と2013年の両年とも NUA に比べて WPA で有意に低かったが、調査年の間に有意な差は認められ

なかった(図 4-6)。オシダの個体密度は、2012 年と 2013 年の両年とも NUA に比べて WPA で有意に低かったが、調査年の間に有意な差は認められなかった(図 4-7)。オシダの葉長は、いずれの年も調査サイト間で顕著な違いが認められなかった(図 4-7)。オシダの被食強度は、2012 年と 2013 年の両年とも NUA に比べて WPA で有意に高く、WPA では 2012 年から 2013 年にかけて有意に減少した(図 4-7)。

指標種の空間的な調査

GLMM の結果、KMD と IMD の両地域ともに、オシダの個体密度と葉長に及ぼすシカ類の生息密度の空間的な変異の影響を確認できなかった(表 4-2)。オシダの被食強度は、KMD と IMD の両地域において生息密度の空間的な変異と正の相関を示した(表 4-2; 図 4-8)。草本類の種数と標高は、KMD でのみ被食強度に影響を及ぼしたが、両地域の個体密度と葉長に及ぼす顕著な影響は認められなかった(表 4-2)。KMD と IMD で全ての葉身が被食された個体は、それぞれ 6 個体と 16 個体だったのに対し、一部の葉身だけ被食された個体は、それぞれ 97 個体と 137 個体だったことから、採食によって全ての葉身を消失した個体は、非常に少なかった。

ライントランセクト調査

95%信頼区間を含めた 2012 年のシカ類の生息密度は、NUA より WPA で有意に高かったが、WPA の生息密度が急減に低下した結果、二つの調査サイトにおける 2013 年の生息密度に顕著な差は認められなかった(表 4-3)。

4-4 考察

先行研究では、シカ類の生息密度の増加に伴って、ミヤコザサの植物高が

低くなること、小径木に対する樹皮剥ぎのリスクが高まるため、小径木や広葉樹の稚樹が少なくなることが報告されている (Takatsuki 1983 ; Akashi & Terazawa 2005 ; Takatuski 2009 ; Uno et al. 2019)。ミヤコザサの植物高や木本類のサイズ構造、樹皮剥ぎ率、広葉樹の稚樹密度が、WPA と NUA で異なったことは、WPA の森林植生がニホンジカによる強い影響を受けていたことを示唆している。WPA では、鳥獣保護管理法に基づき 1964～2012 年までニホンジカの狩猟が禁止されていたが、2012/2013 年の狩猟期 (2012 年 10 月～2013 年 3 月) から解禁された。我々は、狩猟の解禁後、WPA の生息密度が顕著に低下したことを明らかにした。したがって、長期間にわたる狩猟の禁止は、森林植生の衰退を招いたことが示唆された。また、狩猟の解禁は、生息密度を低下させるのに寄与した可能性がある。

WPA では、2012 年にほとんど全てのオシダがシカ類に採食されたにもかかわらず、個体群レベルの特性 (個体密度) は、翌年に減少しなかった。Augustine & DeCalesta (2003) は、シカ類の一噛みで失う葉面積と生育期間中の再成長能力に基づき、広葉草本種の採食耐性を「耐性」、「一部耐性」、「非耐性」に区分した。シダ植物も広葉草本種と同じ方法で分類することが可能である。オシダの地上部は、円形に配列された多数の葉身で構成されているので、シカ類の一噛みで全ての葉身を失うことは起こりにくいだろう。実際、本研究において全ての葉身を採食されたオシダは非常に少なかった。また、早春に採食された後、オシダの葉身は再成長することが可能である (前迫・高槻 2015)。したがって、シカ類によって採食されたオシダの葉身がすぐに枯れることはないと考えられる。広葉樹の稚樹に対する食痕率は、森林の被食強度を推定するのに利用できる (Iijima & Nagaike 2015 ; Akashi et al. 2021) が、WPA では、オシダのように被食強度を推定するのに十分な稚樹のデータを得ることができなかった。以上のことから、オシダには採食耐性

があり、WPA のようにシカ類の影響を強く受けた森林であっても、モニタリングのための十分なサンプルサイズの確保が期待できる種であることが示唆された。

植物高や葉長のような形態的な特性は、シカ類の生息密度の変化に対して、被度や個体密度のような個体群レベルの特性よりも短期間で反応することが指摘されている (Royo et al. 2010)。本研究では、生息密度の低下に対して、個体群レベルの特性 (ミヤコザサの被度とオシダの個体密度) だけでなく、形態的な特性 (ミヤコザサの植物高とオシダの葉長) の反応も確認できなかった。指標種としてしばしば利用されるエンレイソウ属の茎長は、その生育期のシカ類による影響だけでなく、それまでの累積的な影響も受ける (Inatomi et al. 2017 【第 3 章参照】)。形態的な特性の変化を検出するには、WPA で生息密度が低下した期間が短すぎた可能性がある。個体群レベルの特性や形態的な特性とは対照的に、オシダの被食強度は、生息密度の低下に伴って WPA で有意に低下した。被食強度は直近の生育期につけられた新しい葉身の食痕のみを利用して算出するため、生息密度の短期的な変化に対して敏感な特性であることが示唆された。

先行研究では、いくつかの指標種の被食強度がシカ類の生息密度と相関を示したことが報告されている (Augustine & DeCalesta 2003 ; Kirschbaum & Anacker 2005)。本研究では、調査サイトの生息密度が高くなるにつれて、オシダの被食強度も上昇した。このことは、地域内の被食強度が生息密度の空間的な変異を示す指標として利用できることを示唆している。しかし、KMD と IMD どちらの地域においても、生息密度は個体密度と葉長に顕著な影響を及ぼしていなかった。上述したように、個体群レベルの特性や形態的な特性は、短期的な生息密度の変化に敏感ではないので、生息密度との関係を検出するのが難しいのかもしれない。一般的に、植物の個体密度や葉長は、生

息密度だけでなく、気象や土壌資源、競争種の存在など様々な要因による影響を受けると考えられる。本研究において草本類の種数や標高は、個体密度や葉長に顕著な影響を及ぼしていなかったが、我々が測定しなかった他の環境要因や地形要因が影響しているのかもしれない。個体群レベルの特性や形態的な特性と生息密度との関係を適切に評価するためには、これらの要因を考慮して解析する必要があるだろう。

ニホンジカの嗜好性は、同じ植物種に対しても地域間で異なることがある（橋本・藤木 2014）。本研究において推定された被食強度の係数は地域間で異なった。このことは、オシダに対するニホンジカの嗜好性が地域によって違う可能性があることを示唆している。KMD では、草本類の種数がオシダの被食強度に正の影響を及ぼしていることが明らかとなった。オシダよりも魅力的な植物種の存在が KMD と IMD における嗜好性の違いの原因になったのかもしれない。指標種へのシカ類の嗜好性に及ぼす他種の影響に関してさらなる研究が必要である。

Royo et al. (2010) は、草食動物の嗜好性が高く、量を確保するのに十分な採食耐性のある種を指標種とすることを推奨している。本研究において、オシダはニホンジカに採食されるが、採食耐性のあることを示した。また、オシダの被食強度は地域内におけるシカ類の生息密度の時間的・空間的な変異に対して敏感であることも明らかにした。さらに、オシダは、他の種よりも大型であり、採食された葉身は生育間中に林床に残るため、発見しやすく、被食強度を測定しやすい種である。これらのことから、オシダは日本の森林植生に及ぼすニホンジカの影響を評価するための指標種として有効であると考えられた。我々は、①シカ類の嗜好性が高い種であること、②採食耐性を有する種であること、③林床で発見しやすい種であること、④被食強度を測定しやすい種であることを指標種を選定する際の基準として提案したい。

本研究によって、指標種の被食強度は、個体群レベルの特性や形態的な特性に比べて、シカ類の生息密度の時間的・空間的な変異に対して敏感であることが証明された。被食強度の短期的な変化を検出することは、管理者が対策の効果を迅速に評価することや管理の方針を決定するのに役立つと考えられる。一方、個体群の特性や形態的な特性を利用してシカ類の累積的な影響を検出することは、管理の目標達成に向けた進捗状況を評価するのに適していると思われる。効率的にモニタリングを実施するため、これらの特性の時間的な反応に応じて、モニタリング間隔を変えることを推奨する。被食強度は、個体群レベルの特性や形態的な特性よりも短い間隔でモニタリングを実施すべきである。また、我々は被食強度が地域内の空間的なシカ生息密度の変異にも敏感であることを証明した。管理者は、空間的な変異を推定することによって、管理区域のどこに労力を集中すべきなのか決めることができるだろう。ただし、地域間で被食強度を利用する場合は注意すべきである。なぜなら、同一種に対する嗜好性の違いによって、シカ類の影響を誤って評価してしまう可能性があるからである。また、土壌資源や管理の歴史、累積的なシカの影響などの様々な要因が、指標種の有効性を不明確にする可能性がある（Kirschbaum & Anacker 2005）。森林に及ぼすシカ類の影響を頑健に測定するためには、指標種とそれらの測定値（個体群の特性と形態的な特性、被食強度）をモニタリングの目的に応じて適切に選定すべきである。

以上のことから、オシダは森林植生に及ぼすシカ類の影響を評価するための指標種として有効であり、その被食強度は、個体群レベルの特性や形態的な特性よりも地域内のシカ類の生息密度の時間的・空間的な変異に対して敏感であると結論付けた。一方、同一種に対する嗜好性の違いによってシカ類の影響を誤って評価してしまう可能性があるため、地域間で比較する際に、被食強度を測定値として利用するのは注意すべきである。

表 4-1 2011 年の鳥獣保護区 (WPA) と隣接する鳥獣保護区外 (NUA) における落葉広葉樹の稚樹 (樹高 0.5~1.5m) の平均個体密度と平均開空率 (±標準誤差)。

Site	Density of Seedlings (/100 m²)	Canopy Openness (%)
WPA	0.33 ± 0.21	8.33 ± 2.13
NUA	5.00 ± 2.59	6.48 ± 1.72

表 4-2 2014 年の道有林胆振管理区 (IMD) と釧路管理区 (KMD) におけるオシダの個体密度、葉長及び被食強度を目的変数 (RV) とする一般化線形混合モデル (GLMM) で推定されたパラメーターの推定値 (±標準誤差)。説明変数 (EV) は、シカ類の生息密度 (DD)、草本類の種数 (NHS) 及び標高 (ALT) とした。

RV	EV	IMD			KMD		
		Estimate ± SE	χ^2	<i>P</i>	Estimate ± SE	χ^2	<i>P</i>
	Intercept	3.000 ± 0.450	44.364	<0.001	3.337 ± 0.621	28.857	<0.001
Plant density	DD	0.012 ± 0.046	0.072	0.789	-0.026 ± 0.033	0.640	0.424
	NHS	-0.005 ± 0.008	0.3445	0.557	0.009 ± 0.012	0.567	0.452
	ALT	2.619 ± 1.697	2.380	0.123	-2.177 ± 4.333	0.252	0.615
	Intercept	83.309 ± 17.434	22.832	<0.001	52.198 ± 20.510	6.477	0.011
Leaf length	DD	0.277 ± 0.984	0.079	0.778	-0.462 ± 0.788	0.344	0.557
	NHS	-0.300 ± 0.369	0.665	0.415	0.912 ± 0.486	3.525	0.060
	ALT	-32.768 ± 61.780	0.281	0.596	-93.067 ± 174.068	0.286	0.593
	Intercept	-2.089 ± 1.151	3.291	0.070	-6.250 ± 0.733	72.724	<0.001
Grazing intensity	DD	0.257 ± 0.103	6.197	0.013	0.110 ± 0.026	18.055	<0.001
	NHS	0.018 ± 0.021	0.747	0.387	0.059 ± 0.016	12.996	<0.001
	ALT	-5.562 ± 4.812	1.336	0.248	24.539 ± 5.593	19.247	<0.001

RV, Response variables; EV, Explanatory variables

表 4-3 鳥獣保護区（WPA）と隣接する鳥獣保護区外（NUA）で推定された 2012～2013 年のシカ類の生息密度と信頼区間。

Site	Length (km)	Deer Density (deer/km ²) (95% Confidence Interval)	
		September 2012	November 2013
WPA	4.0	82.1 (62.1–108.6)	36.5 (31.3–42.5)
NUA	4.5	19.9 (13.3–29.7)	26.2 (21.7–31.6)

付表 4-1 Distance sampling を利用して推定された道有林釧路管理区 (KMD) と胆振管理区 (IMD) の各調査サイトにおける 2012~2014 年のシカ類の生息密度と信頼区間 (Site の位置は図 4-1 を参照)。

Region	Site	Length (km)	Deer density (deer/km ²) (95% Confidence Interval)		
			September 2012	November 2013	November 2014
KMD	WPA	4.0	82.1 (62.1-108.6)	36.5 (31.3-42.5)	22.4 (20.2-24.9)
	NUA	4.5	19.9 (13.3-29.7)	26.2 (21.7-31.6)	13.1 (11.8-14.6)
	TKT	4.5	11.4 (8.5-15.4)	57.0 (48.3-67.4)	21.1 (19-23.5)
	RRN	4.4	5.5 (4.0-7.6)	35.2 (29.5-42.2)	19.4 (17.4-21.5)
	ITO1	4.3	9.5 (6.5-14)	43.1 (35.2-52.7)	15.5 (14.0-17.3)
	FKN	4.3	11.3 (8.1-15.7)	53.4 (45.5-62.6)	19.5 (17.5-21.7)
	ITO2	4.6	7.4 (1.2-44.7)	24.4 (19.8-30.1)	9.5 (8.5-10.6)
	KMI	4.0	17.3 (12.8-23.4)	32.3 (26.5-39.2)	10.4 (9.4-11.6)
	SAN	3.7	15.6 (11.6-20.9)	15.5 (12.8-18.7)	13.3 (12.0-14.8)
	YON	5.4	14.1 (9.3-21.6)	59.0 (51.4-67.8)	8.3 (7.4-9.2)
IMD	NWN	3.2	42.7 (24.1-75.6)	11.3 (8.6-14.8)	8.5 (6.3-11.6)
	HRK	4.4	4.2 (3.6-5.0)	6.1 (4.2-8.7)	1.8 (1.5-2.0)
	TYT	4.4	80.8 (47.0-139.0)	16.8 (13.2-21.4)	3.6 (2.1-6.0)
	SMG	2.3	55.3 (38.7-79)	15.3 (11.3-20.6)	9.2 (6.1-13.9)
	KHB	3.3	10.6 (6.1-18.6)	5.4 (2.6-11.1)	4.8 (3.3-7.1)
	OSW	4.0	6.8 (2.9-16.1)	3.2 (1.6-6.1)	1.6 (1.2-2.1)
	KOB1	3.5	9.4 (6.3-14.2)	3.7 (1.8-7.6)	3.9 (1.1-14.1)
	KOB2	4.0	17.3 (11.8-25.3)	16.2 (13.5-19.4)	6.1 (3.1-11.7)
	HAB	5.0	9.2 (5.9-14.3)	4.9 (4.0-6.1)	2.7 (2.3-3.2)
	SAB	4.7	10.0 (6.4-15.7)	1.5 (0.4-6.0)	3.3 (1.9-5.7)
	KWB	2.8	-	9.7 (6.4-14.7)	6.9 (5.9-8.0)

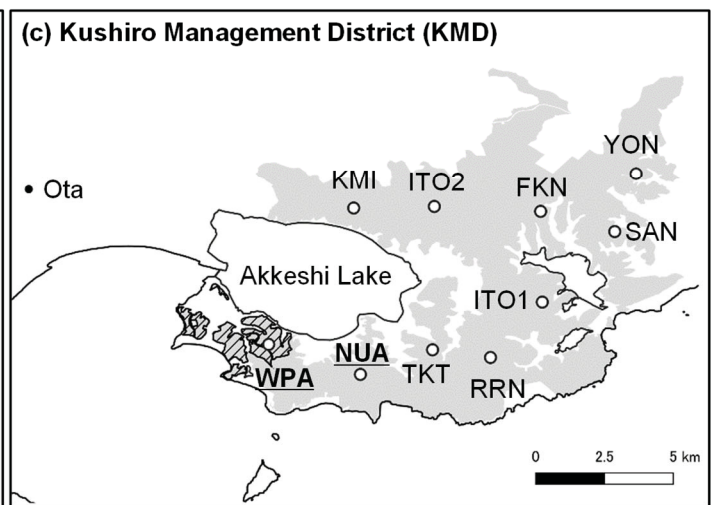
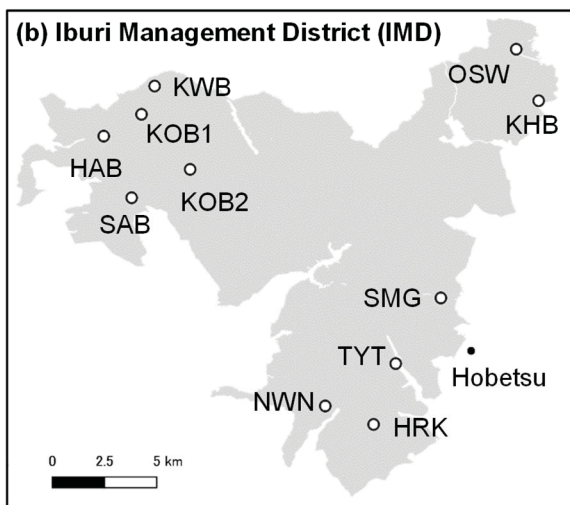
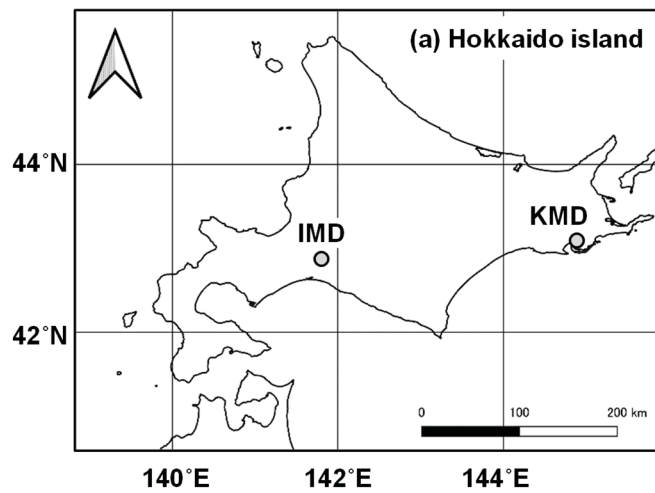


図 4-1 調査地域及び調査サイトの位置。(a) は、調査地域を含む北海道全域、(b) は道有林胆振管理区 (IMD)、(c) は道有林釧路管理区 (KMD) を示す。灰色で示した地域は道有林、黒いハッシュで示した地域は鳥獣保護区、文字はそれぞれの調査サイト名を示す。

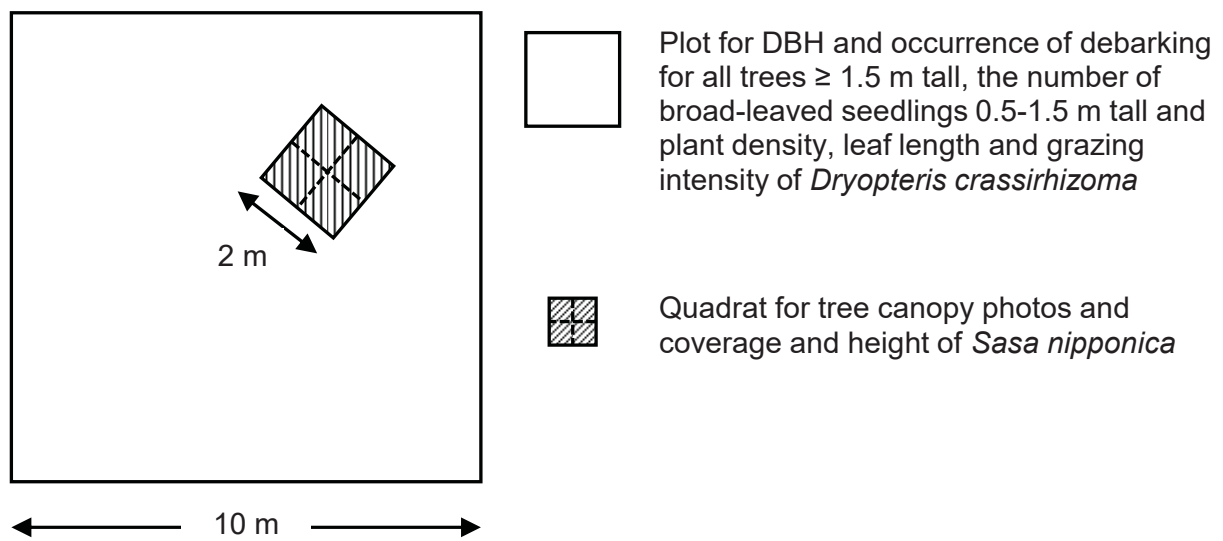


図 4-2 各調査区における方形区と小区画の配置図。樹高 1.5m 以上の木本類の胸高直径 (DBH) と樹皮剥ぎの有無、樹高 0.5~1.5m の広葉樹稚樹の本数、オシダの個体密度と葉長、被食強度は調査区内で測定した。各調査区に 2m×2m の方形区を一つずつランダムに配置し、全天写真、ミヤコザサの被度と植物高は 1m×1m の小区画で記録した。

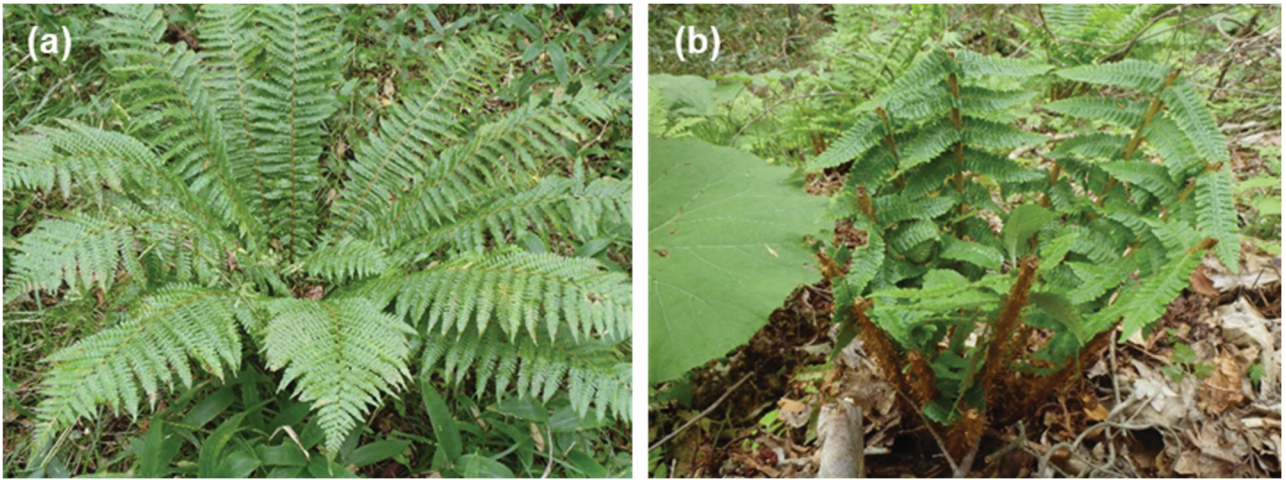


図 4-3 ニホンジカによって (a) 採食されなかったオシダと (b) 全ての葉身が採食されたオシダの写真。

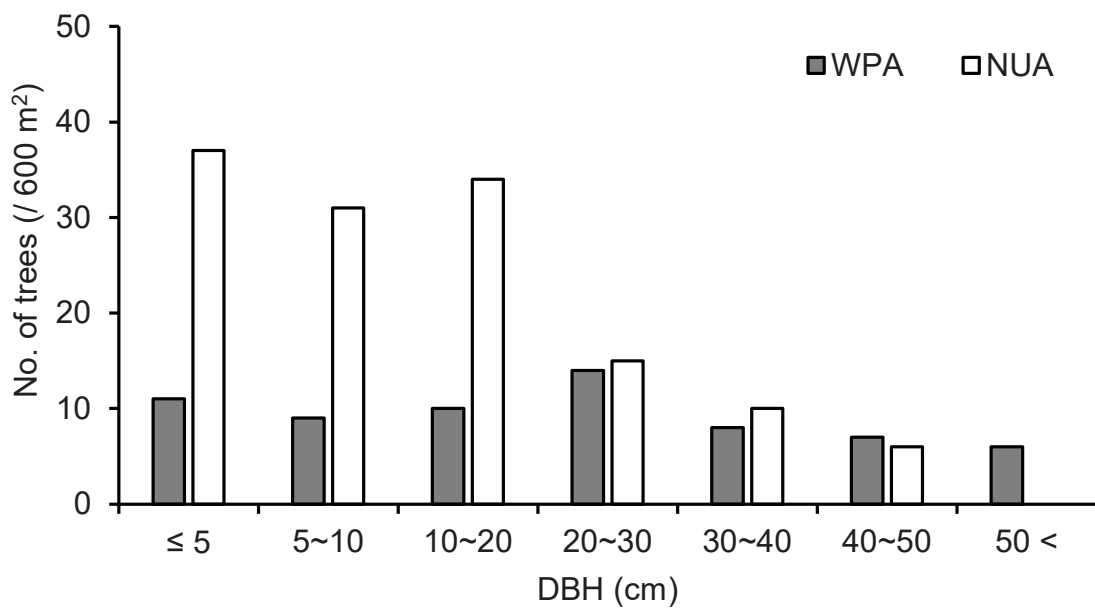


図 4-4 2011 年の鳥獣保護区 (WPA) と隣接する鳥獣保護区外 (NUA) における樹高 1.5m 以上の木本類のサイズ構造。

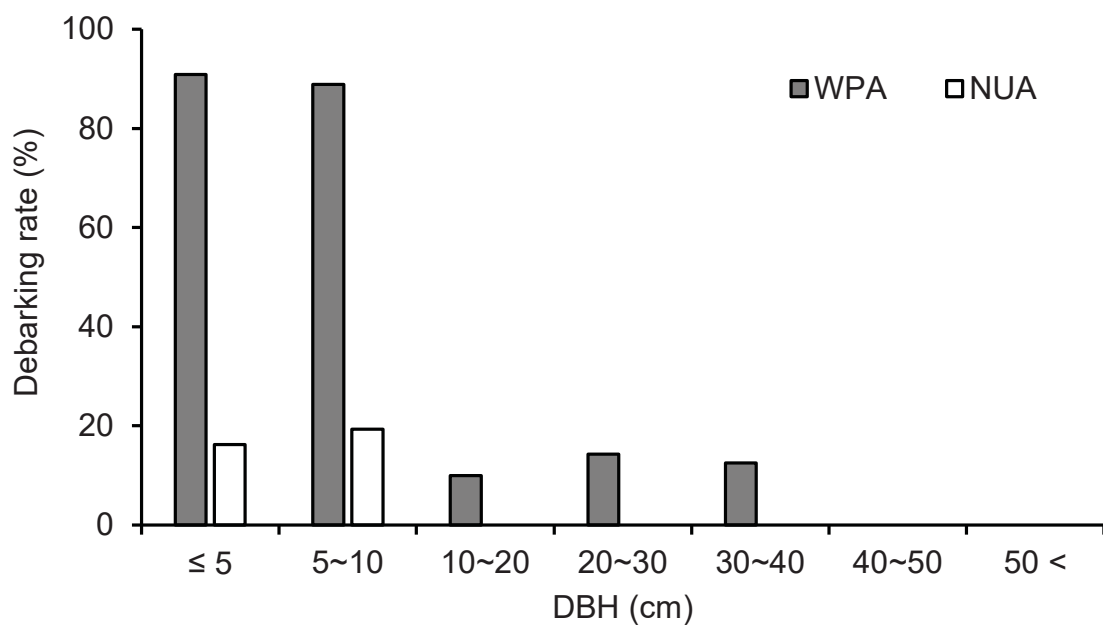


図 4-5 2011 年の鳥獣保護区 (WPA) と隣接する鳥獣保護区外 (NUA) における樹高 1.5m 以上の木本類の樹皮剥ぎ率。

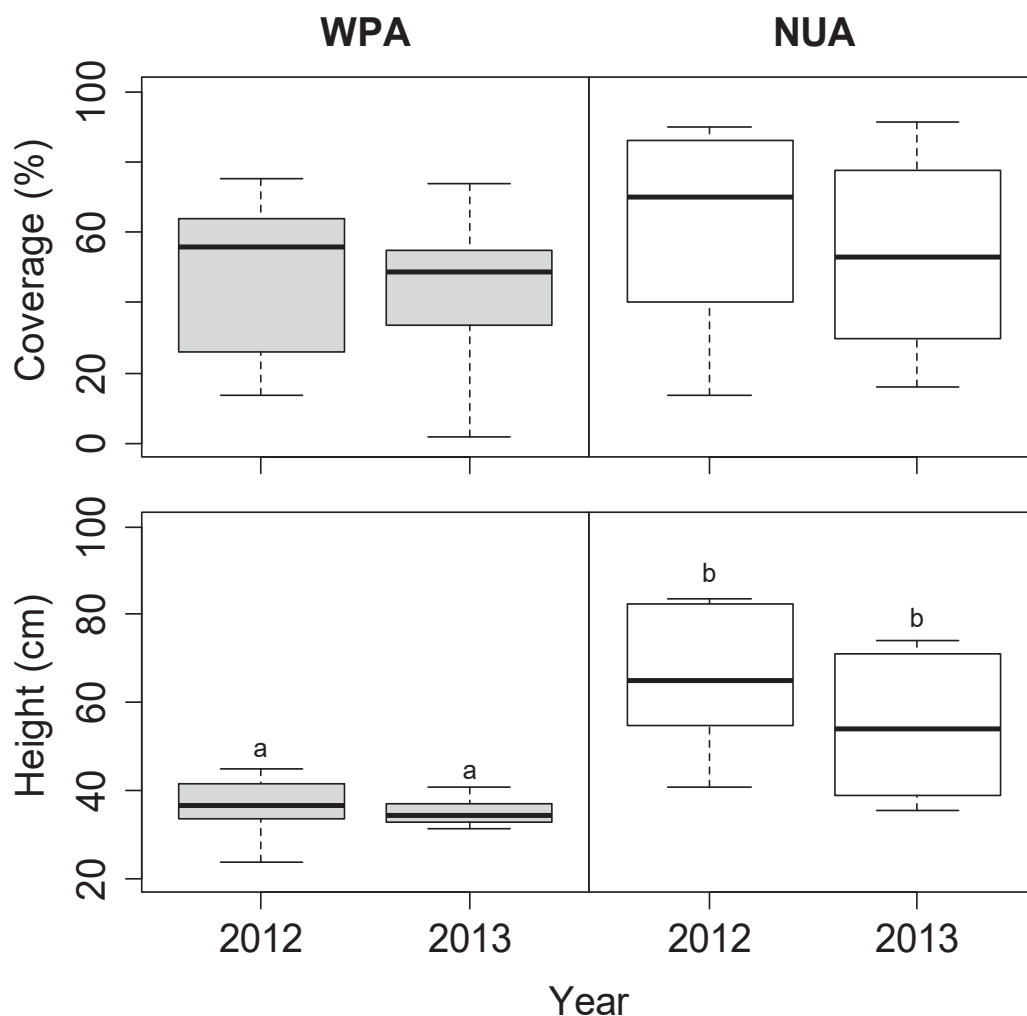


図 4-6 2012～2013 年の鳥獣保護区(WPA)と隣接する鳥獣保護区外(NUA)との間におけるミヤコザサの被度と植物高の比較。WPA では 2012 年の調査まで狩猟が禁止されていたが、2013 年の調査前に解禁された。箱ひげ図は、第 1 四分位、中央値、第 3 四分位を示す。異なるアルファベットは、各調査年の調査サイト間で有意に差があることを示す ($\alpha = 0.05$)。

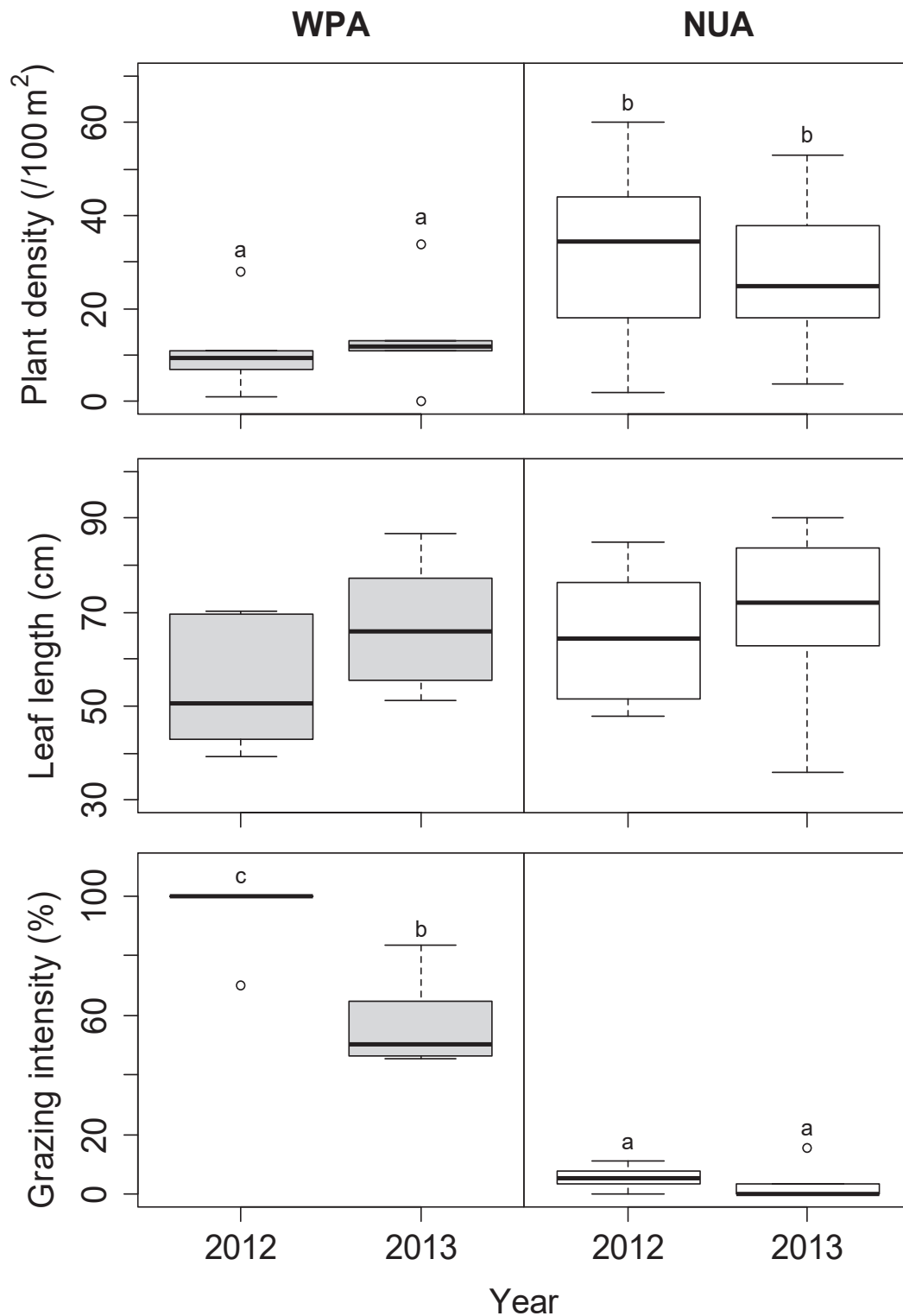


図 4-7 2012～2013 年の鳥獣保護区(WPA)と隣接する鳥獣保護区外(NUA)との間におけるオシダの個体密度と葉長、被食強度の比較。WPA では 2012 年の調査まで狩猟が禁止されていたが、2013 年の調査前に解禁された。箱ひげ図は、第 1 四分位、中央値、第 3 四分位を示す。異なるアルファベットは、各調査年の調査サイト間で有意に差があることを示す ($\alpha = 0.05$)。

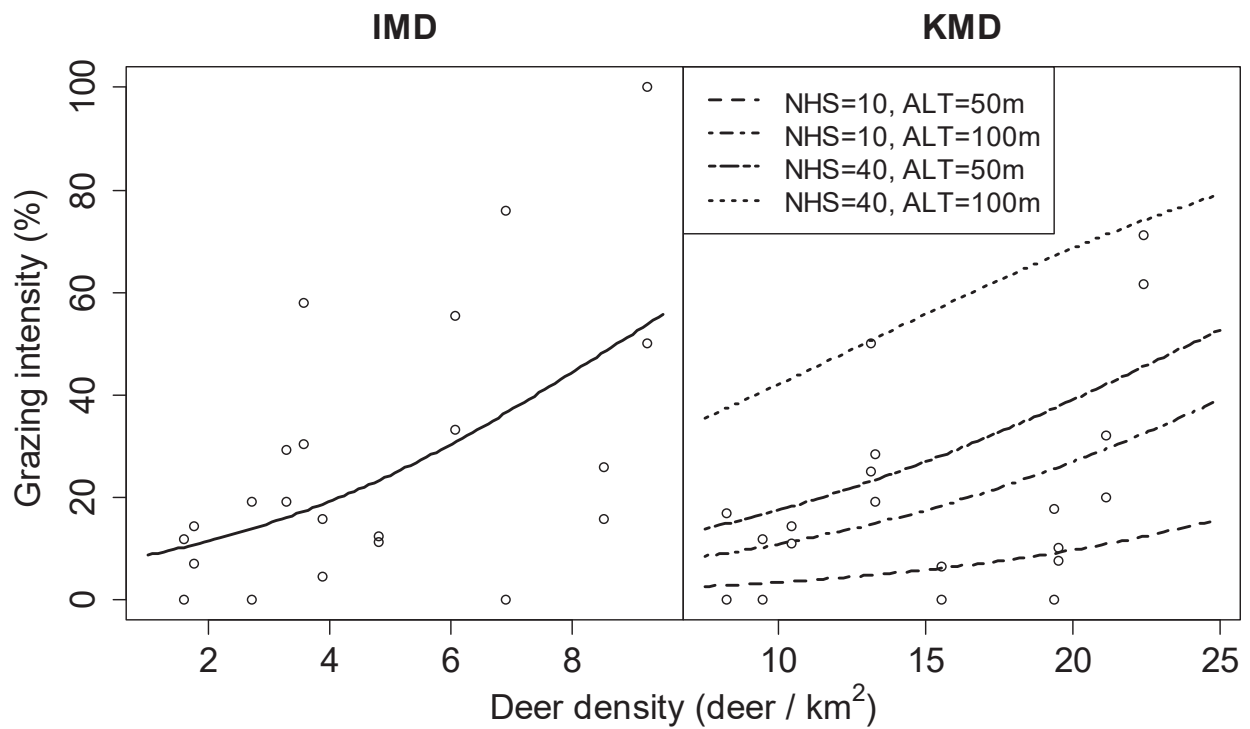


図 4-8 道有林胆振管理区 (IMD) と釧路管理区 (KMD) におけるオシダの被食強度とシカ類の生息密度との関係。曲線は一般化線形混合モデル (GLMM) による有意な関係の予測を示す ($p < 0.05$)。KMD の予測曲線は、草本類の種数 (NHS) が 10 種若しくは 40 種、標高 (ALT) が 50m 若しくは 100m である場合を示す。

第5章 総合考察

5-1 ニホンジカ生息密度の低下に伴う植生変化のプロセス

シカ類の増加は、植物高の低下や嗜好性植物の衰退、出現種数の減少など林床植生に様々な負の影響を及ぼす。シカ類によって衰退した林床植生を回復させ、保全していくためには、植生保護柵によってシカ類を排除した場合や捕獲によって生息密度を低下させた場合に、どのようなプロセスで植生が変化するのかを評価することが重要である。植生保護柵の設置による林床植生の変化を報告した事例は豊富にある（田村ほか 2005 など）。一方で、シカ類の個体数を削減できた地域は限られているため、生息密度の低下に伴う林床植生の変化を評価した研究事例は極めて少ない（Royo et al. 2010）。第2章における航空機調査の結果、阿寒摩周国立公園では、1994年度のメスジカ狩猟の解禁後に生息密度が減少し始め、1998年度のメスジカ狩猟の規制緩和に伴って急減し、1999年9月の個体数調整開始以降、生息密度の再増加が生じていないことが明らかとなった。また、第4章におけるライントランセクト調査の結果、道有林釧路管理区のWPAでは、2012年10月鳥獣保護区の一部で狩猟が解禁された後、生息密度が顕著に低下したことが明らかとなった。したがって、これらの地域は、生息密度の低下に伴う植生変化のプロセスを評価するのに適した調査地域であると考えられる。ここでは、シカ類によって影響を受ける林床植生の変化を「個体レベルの特性（被食強度及び形態的な特性）」、「個体群レベルの特性」、「群落レベルの特性」に分けて、生息密度の低下に伴う植生変化のプロセスを評価する。

被食強度は、植物個体に対するシカ類の採食の有無を示す特性である。第4章において、WPAで生息密度が低下した後、形態的な特性（ミヤコザサの植物高とオシダの葉長）や個体群レベルの特性（ミヤコザサの被度とオシダの個体密度）は変化しなかったのに対し、オシダの被食強度は短期間で顕著

に低下した。したがって、生息密度の低下に伴って最初に変化する特性は、被食強度であることが示唆された。直近の生育期につけられた新しい食痕のみを被食強度の測定に利用するため、被食強度は他の特性よりも生息密度の変化に対して敏感に反応すると考えられる。

形態的な特性は、個体レベルの植物高や茎長、葉長などの変化を示す特性である。第2章において、生息密度の低下に伴いエンレイソウ属の被度（個体群レベルの特性）は大きく変化しなかった一方で、植物高（形態的な特性）は増加傾向を示した。また、第3章において、エンレイソウ属のサイズクラス（形態的な特性）は、単年ではなく、複数年のニホンジカの利用頻度による負の影響を受けていることが明らかとなった。さらに、第4章でWPAの生息密度が低下した年は、オシダの被食強度が顕著に低下したのに対し、形態的な特性（ミヤコザサの植物高とオシダの葉長）は変化しなかった。これらのことから、形態的な特性は、生息密度の低下に対して個体群レベルの特性よりも早く反応するものの、被食強度に比べて時間を要することが示唆された。エンレイソウ属のように地下貯蔵器官をもつ多年生草本（Lubbers & Lechowicz 1989）は、一度の採食だけで枯死することではなく、採食を免れる期間が長くなるほど、成長しやすくなることが影響していると考えられる。

個体群レベルの特性は、個体密度や被度、開花率などを示す特性で、上述したように被食強度や形態的な特性よりも生息密度の低下に対して変化に時間を要することが示唆された。長期間被食を免れた個体が開花・結実し、ようやく個体数の増加に至る（Knight 2004）ことが、形態的な特性よりも時間を要する原因の一つだと考えられる。また、第3章において、エンレイソウ属の個体密度は、若い生育段階と大きな生育段階のいずれもシカ類の影響を受けていることが明らかとなったが、大きな生育段階は採食による直接的な影響を受けるのに対し、採食の対象にならない若い生育段階は、大きな生

育段階の衰退後に種子生産量が減少してから衰退することになるため、大きな生育段階に遅れて影響を受けることが示唆された。このように、個体群を構成する植物の生育段階によって生息密度の変化に対する反応は異なると考えられる。

群落レベルの特性は、種数や種組成などを示す特性である。本研究では、群落レベルの特性が生息密度の低下に伴ってどのように変化したのか評価していない。北米の Kinzua Quality Deer Cooperative では、オジロジカ生息密度の低下に伴って、指標種（エンレイソウ属及びマイヅルソウ属）の茎長や個体密度、被度、開花率が上昇したものの、種数や多様度指数は変化しなかったため、生息密度の低下に伴う群落レベルの変化は、個体群レベルよりさらに時間を要する可能性が指摘されている（Royo et al. 2010）。群落レベルの回復に時間がかかる要因として、不嗜好性種や採食耐性種の繁茂による新たな植物種の侵入・定着の阻害（Nuttall et al. 2014）、埋土種子の消失による局所的な種の絶滅（Tamura 2016；Shinoda et al. 2022）などが挙げられる。今後、阿寒湖周辺や道有林釧路管理区においても植物社会学的なデータを長期的に蓄積し、生息密度の低下に伴う群落レベルの変化を評価する必要があるだろう。

シカ類の過剰な増加によって、代替安定状態にまで植生が変化した場合、生息密度を低下させても、それまでの累積的な影響によって元の植生に回復させるのは困難になることが指摘されている（Schmitz & Sinclair 1997；Côté et al. 2004；Akashi 2009）。第 2 章において、生息密度の低下に伴い嗜好性植物の増加や不嗜好性植物の衰退を確認できた対照区は、代替安定状態まで至っていないことが示唆された。一方、第 2 章では生息密度の低下後も嗜好性植物が消失したままの対照区が存在し、第 3 章では対照区におけるシカ類の利用頻度が 0 になったとしても、エンレイソウ属の開花個体が、シカ排除

区に比べてずっと低い割合になることが予測された。したがって、阿寒湖周辺では、ニホンジカの増加によって代替安定状態にまで植生が変化している地域が局所的に存在し、捕獲によって生息密度を低下させたとしても、それまでの累積的な影響によって林床植生の回復が大きく遅れる、あるいは回復しない可能性もあることが示唆された。代替安定状態となった林床植生を回復させるためには、低密度の期間を長く保ち、植生の回復を促すような介入をすることが重要である (Côté et al. 2004)。例えば、第3章で提案したように、エンレイソウ属個体群を回復させる場合、シカ類の個体数調整に加えて、クマイザサによって守られていた大きな生育段階の新規加入と種子繁殖を促進するために、クマイザサの刈り取りを行うことが有効だと考えられる。代替安定状態になっていない植生であっても、累積的な影響が大きくなるといううちに、植生保護柵によるレフュージア（避難場所）の確保や低密度の維持を目的とした持続的な捕獲などの予防的な対策を実施することが重要である (Côté et al. 2004)。

採食による影響を低減させる方法には、植生保護柵の設置によるシカ類の排除と捕獲による個体数調整が挙げられる (田村 2010)。第2章では、生息密度の低下に伴い一部の対照区で嗜好性植物の形態的な特性や個体群レベルの特性が増加傾向を示したが、いずれの対照区もシカ排除区より遅い時期に増加した。また、第3章では、生息密度が低下した後の対照区で調査したにもかかわらず、エンレイソウ属の実生段階、一葉段階及び開花段階の個体密度は、シカ排除区よりも対照区で顕著に低かった。同様に、対照区の稚樹密度は、生息密度が低下した後もシカ排除区に比べて少なかったことが報告されている (Uno et al. 2019)。これらのことから、シカ類の生息密度の低下による林床植生の回復速度は、植生保護柵の設置によるシカ類の排除に比べて遅いことが示唆された。植生保護柵は、衰退した植生を早く回復させる

のに有効なだけでなく、希少種のレフュージアや種子の供給源としての機能も期待できる (Shinoda et al. 2022)。一方、広範囲に設置することによる維持管理の難しさ、回復を期待した植物ではない種が増加することによる在来種の抑制、生息地の分断による他の動物種への影響など、植生保護柵の限界も指摘されている (前迫・高槻 2015)。したがって、シカ類の影響から植生を保全するためには、植生保護柵の設置と個体数調整を両輪で推進することが重要である。

本研究の結果、シカ類の生息密度が低下した場合、まず植物個体の被食強度が変化し、次の段階で植物高や茎長などの形態的な特性が変化した後、個体密度や開花率などの個体群レベルの特性が変化することが明らかになった。また、群落レベルの特性は、個体群レベルの特性よりも変化に時間を要する可能性が指摘されている (Royo et al. 2010)。生息密度が増加する場合も形態的な特性に変化が生じた後、個体群レベルの変化が生じ、群落レベルの変化が生じるという植生変化のプロセスが提示されている (Mysterud 2006) ことから、これらの変化は、生息密度の増加時と低下時で同様であると考えられる。しかし、シカ類の累積的な影響によって、生息密度を低下させても植生の回復が大きく遅れる、あるいは回復しない可能性もあるため、植生変化のプロセスが継続する期間やプロセスを経て到達する植生の状態は、生息密度の増加時と低下時で大きく異なる可能性が示唆された。このような不連続な変化の存在を明らかにしたことは、シカ類の影響を受けた森林植生の保全策を検討する上で重要な知見になるだろう。林床植生を保全するためには、シカ類の影響を迅速に把握し、予防的な対策を実施するとともに、対策後は、植生の回復に至るまで長期的なモニタリングを実施することが必要不可欠であると考えられる。

5-2 ニホンジカ管理のための指標種の利用方法

シカ類は、森林植生に様々な負の影響を及ぼす可能性があるため、その影響をモニタリングすることは、森林植生を保全する上で非常に重要であるが、多岐にわたる影響を全てモニタリングするには、莫大な予算と労力が必要となる。指標種の利用には、シカ類の影響評価にかかる労力を低減できるという利点がある（Anderson 1994；Augustine & Frelich 1998；Côté et al. 2004）。日本各地の森林植生においてニホンジカの分布拡大と増加による影響が危惧されていることから、指標種を選定し、効率的なモニタリングを実行することが必要とされている。

シカ類の影響を検知するため、指標種はシカ類の生息密度や利用頻度の変異に対して敏感であることが求められる。第2章では、ニホンジカ生息密度の低下に伴い、対照区におけるクマイザサの被度、カラマツソウ属の被度及び植物高、エンレイソウ属の植物高が増加した。また第3章では、エンレイソウ属のサイズクラスが、ニホンジカの利用頻度と負の相関を示すことが明らかとなった。さらに第4章では、オシダの被食強度が、生息密度の低下に伴い短期間で変化するとともに、生息密度の空間的な変異に対して正の相関を示すことが明らかになった。これらの種は、ニホンジカの生息密度や利用頻度の時間的・空間的な変異に対して敏感に反応したことから、指標種として有効であると考えられた。

第3章では、競争種のクマイザサが豊富になるにつれて、エンレイソウ属に及ぼすニホンジカの影響が不明確になることが明らかとなった。指標種と競争種が同所的に生育する場合、両種で植物防衛ギルド（Atsatt & O'Dowd 1976）を形成し、指標種の有効性が低下する可能性があるため、指標種を利用したモニタリングは、できる限り競争種の少ない林床で実施することが重要である。また、第2章では、採食圧の除去に対するクマイザサの反応が、

元々の現存量によって異なることが示唆された。さらに、土壌資源や光環境、管理の歴史など、競争種の存在以外にも様々な要因が指標種の有効性を不明確にする可能性がある（Kirschbaum & Anacker 2005）。今後、これらの要因を考慮した解析によって、指標種とシカ類の生息密度との関係をより適切に評価することが可能になるだろう。

本研究では、有効な指標種として、クマイザサ、エンレイソウ属、カラマツソウ属及びオシダを選定した。しかし、これらの指標種の分布域は限られているため、分布しない地域では、シカ類の生息密度や利用頻度の変異に敏感な指標種を地域ごとに選定する必要がある。指標種を選定するためには、シカ類の生息密度や利用頻度の調査も合わせて実施し、指標種が生息密度等の変異に敏感に反応するのか評価することが有効である。本研究では、ニホンジカの生息密度や利用頻度を把握するために、航空機調査（第2章）、糞粒調査（第3章）及びライントランセクト調査（第4章）を実施したが、新たな指標種を選定するたびに、これらの調査を実施することは、効率的とはいえない。したがって、効率的に指標種を選定するためには、これらの調査を実施せずに、生息密度の変化に対して敏感である可能性が高い候補を選定することも必要となるだろう。本研究の結果を踏まえ、新たな指標種を選定するための基準を以下のとおり4点提案したい。

1点目の基準は、シカ類の嗜好性が高い種または属を選定することである。第2章で有効な指標種としたクマイザサやカラマツソウ属、エンレイソウ属は、いずれも先行研究で嗜好性が高いとされた種または属である。また、第4章で選定したオシダは食痕が目立つ種で、ニホンジカの影響が大きい森林では、ほとんどの個体が採食されていた。このように先行研究で嗜好性が高いとされた種や調査地域で食痕が目立つ種は、シカ類の生息密度の変異に対して敏感に反応する可能性が高いため、重要な選定基準だと考えられる。

2点目の基準は、同定しやすい種または属を選定することである。広い調査地域で効率的にモニタリングを実施するためには、多くの調査者が携わることを想定し、植物の同定に関する調査者間のバイアスをできるだけ少なくすることが重要である（稲富ほか 2018）。また、同定しやすい種は林床での発見も容易になるため、調査にかかる労力を低減できるという利点もある。同属間での同定が困難な種であっても、生育特性が似ている場合は、属レベルでまとめて調査しても問題ないと考えられる。実際、第2章及び第3章では、生育特性が似ているオオバナノエンレイソウとミヤマエンレイソウをエンレイソウ属に、ハルカラマツとエゾカラマツをカラマツソウ属にまとめて調査したが、両属ともにニホンジカの生息密度の変化に対して敏感に反応した。

3点目の基準は、モニタリングの対象とする地域に広く分布する種または属を選定することである。指標種を利用した調査では、その種が生育していない場所のデータは取得できないので、希少な種よりも広い範囲に分布する普通種を指標種とすべきだと考える。実際、本研究で有効な指標種としたクマイザサ、エンレイソウ属、カラマツソウ属及びオシダは、いずれも調査地域内に広く分布する普通種だった。ただし、希少種の保全を管理の目標とする場合は、希少種も指標種として利用すべきだろう。広く分布する普通種は、2点目の基準と同様、林床で発見しやすくなるため、調査にかかる労力を低減できるという利点も含まれる。

4点目の基準は、被食強度や形態的な特性、個体群レベルの特性が測定しやすい種または属を選定することである。第4章で指標種としたオシダは、他の林床植物よりも大型であり、採食された葉身が林床に残るため、被食強度を測定しやすい種だった。一方で、ミヤコザサは、密集した稈の当年葉と越冬葉に新旧の食痕が混ざるため、被食強度を測定するのに時間を要する。

また、第3章で指標種としたエンレイソウ属は、個体群レベルの特性（個体密度）や形態的な特性（茎長）を測定しやすい一方で、採食された個体は、茎だけになり、種の同定が困難になることに加えて、発見が困難になるため、被食強度を測定するのは難しい。このように、それぞれの種でどのような特性が測定しやすいのかを判断し、指標種を選定することが重要である。また、2点目の基準と同様、調査者間のバイアスを少なくするためにも、測定しやすい種を選定することが重要である。

ニホンジカによる影響の強さが大きく変化した場合、選定できる指標種は変わる可能性がある。Augustine & DeCalesta (2003) は、シカ類の嗜好性が高く、採食耐性のない種が指標種として適していることを述べている。採食耐性のない種は、影響の変化に対して敏感に反応するため、影響を測定しやすいという利点がある。しかし、第4章で述べたように、採食耐性のない種は、影響が過度に強くなった場合、指標種自体が希少となり、十分なサンプルサイズを確保できなくなる可能性がある。その場合、シカ類の嗜好性がより低く、サンプルサイズを確保しやすい種に指標種を変更する必要があるだろう。一方、オシダのように採食耐性があり、嗜好性も高い種は、影響が強くなってもサンプルサイズを十分に確保できるため、採食耐性のない種よりも適用できる影響の範囲が広いと考えられる（図5-1）。したがって、ニホンジカの影響が弱い初期の段階でモニタリングを実施する場合は、まず嗜好性の高い種を指標種として選定し、ニホンジカの影響が強くなるにつれて、より嗜好性の低い種や採食耐性のある種に変更していくことが推奨される（図5-1）。一方、ニホンジカの影響が強い段階からモニタリングを開始する場合は、影響が強い状況下でも生存している嗜好性が低い種や採食耐性のある種を指標種として選定し、影響の低下に伴い嗜好性の高い種や採食耐性のない種に変更していくことになるだろう（図5-1）。ただし、5-1で述べ

たように、ニホンジカの生息密度が低下しても元の植生に回復しない場合があることから、本来生育していた種とは異なる種が、影響が弱まった際の指標種として選定される可能性もあることに留意すべきである。以上のことから、指標種を選定する際は、植物の嗜好性及び採食耐性を考慮し、複数の候補を選定しておくことが重要だと考えられる（Williams et al. 2000 ; Webster et al. 2001 ; Royo et al. 2010）。

ニホンジカの嗜好性は、同じ植物種に対しても地域間で異なることがある（橋本・藤木 2014）。実際、第4章ではオシダの嗜好性が釧路管理区と胆振管理区で異なることが示唆された。したがって、複数の自然公園や森林管理区にまたがる広い空間スケールでニホンジカの影響を評価できる共通の指標種を選定するのは難しいと考えられる。一方で、それぞれの自然公園や森林管理区の管理者が、地域内におけるニホンジカの影響を評価する場合、指標種を利用した調査は、効率的で有効なモニタリングのツールとなるだろう。各管理者には、上述した指標種の選定基準を活用した上で、それぞれの地域に特徴的な指標種を選定することを推奨する。例えば、自然公園法では、自然公園の風致の維持上重要な植物の保全や生物多様性の確保を目的として、「指定植物」を選定している（環境省ホームページ、<https://www.env.go.jp/content/900492757.pdf>、2023年1月22日確認）。このような指定植物に着目した指標種の選定は、自然公園の保全状況を評価するのに役立つと考えられる。

植物の生育時期やニホンジカに被食される時期は、植物種によって異なる。例えば、夏季になると枯死する春植物のエンレイソウ属（Ohara & Kawano 2005, 2006）は、ニホンジカの影響を受ける時期も春季に限定されることが考えられる。また、春季に成長した後、秋季まで生育するオシダ（佐藤・酒井 1980）は、春季から秋季の生育期間にニホンジカの影響を受けることになるだろう。

さらに、ニホンジカの重要な冬季の餌資源となるクマイザサ (Yokoyama et al. 2000) は、主に冬季の影響を反映した指標種になると考えられる。したがって、調査対象となる指標種ごとに、生育時期やニホンジカの影響を受ける時期を踏まえた調査時期の設定が必要となる。本研究では、春季と夏季に1回ずつ指標種の調査を実施することを提案したい。春季の調査は、クマイザサなど冬季に被食される植物種とエンレイソウ属などの春植物が調査対象となり、夏季の調査は、オシダなど夏季までニホンジカの影響を受ける植物種が調査対象になるだろう。

指標種を利用したモニタリングを実施するためには、指標種を選定するだけでなく、指標種のどのような特性を測定するのか決定する必要がある。本研究では、指標種の特性として、ニホンジカの食痕数から算出した「被食強度」、茎長や葉長など個体レベルの「形態的な特性」、被度や個体密度などの「個体群レベルの特性」を利用した。5-1で述べたように測定する特性によって影響の変化に反応する速度が異なるため、指標種を利用したモニタリングの間隔は特性ごとに変えることが効率的だと考える(図5-2)。すなわち、短期的な影響の変化を測定できる被食強度は、できる限り毎年モニタリングし、中長期的で累積的な影響の変化を測定できる形態的な特性と個体群レベルの特性は、一部の調査サイトをローテーションしながら、複数年をかけて全域を調査するという手法である(図5-2)。また、ある植物群落の種数や種組成を測定する「群落レベルの特性」は、指標種だけで把握することはできないため、植物社会学的な調査が必要となる。群落レベルの変化は、個体群レベルより変化に時間を要することが予想される(Royo et al. 2010)。さらに、植物種の同定に関する専門的な知識や調査労力も必要とされるため、形態的な特性や個体群レベルの特性よりも調査間隔を長く設定することが効率的だと考えられる(図5-2)。短期的な影響の変化を測定することは、

管理者が植生保護柵の設置や個体数調整など対策の効果を迅速に評価することに役立ち、累積的な影響を測定することは、管理の目標に向けた進捗状況を評価するのに貢献するだろう。

シカ類の影響が弱い初期の段階では、嗜好性の高い種や採食耐性のない種が指標種として選定される（図 5-1）。このような段階において指標種の時間的な変化を把握することは、植生の衰退を早期に検出することにつながるため、レフュージアとしての植生保護柵の新規設置や低密度の維持を目的とした予防的な捕獲の実施に貢献すると考えられる。一方、シカ類の強い影響を受け、植生が衰退してしまった段階では、嗜好性の低い種や採食耐性のある種が指標種として選定される（図 5-1）。このような段階において指標種の時間的な変化を把握することは、植生の回復を短期間で検出することにつながるため、上述したように個体数調整などの対策による目標の達成状況を迅速に評価することに役立つと考えられる。また、影響の強い段階で植生保護柵を設置することは、シカ類を排除した場合の植生変化を明らかにできるため、生息密度の低下後に目標とすべき植生を提案することによって貢献するだろう。さらに、影響の段階にかかわらず、指標種の空間的な変異を把握することは、植生保護柵の優先的な設置場所や捕獲適地の選定に活用することができると考えられる。環境省は、10 か所の国立公園において「生態系維持回復事業計画」を策定し、ニホンジカの影響低減に向けた対策を実施している（環境省ホームページ、<https://www.env.go.jp/park/about/protect/ecosystem.html>、2022 年 9 月 15 日確認）。このうち阿寒摩周国立公園及び釧路湿原国立公園では、植生への影響を評価するためのモニタリング手法として、本研究で提案した指標種による調査を取り入れている（環境省釧路自然環境事務所 2021, 2022）。これらの国立公園の植生は、シカ類の影響を強く受けているため、指標種を利用したモニタリングを実施することによって、生態系維

持回復事業の効果を迅速に評価することが期待できる。一方で、事業の実施による群落レベルの変化を評価するため、種数や種組成に関する長期的なデータを蓄積し、解析することが今後の課題である。

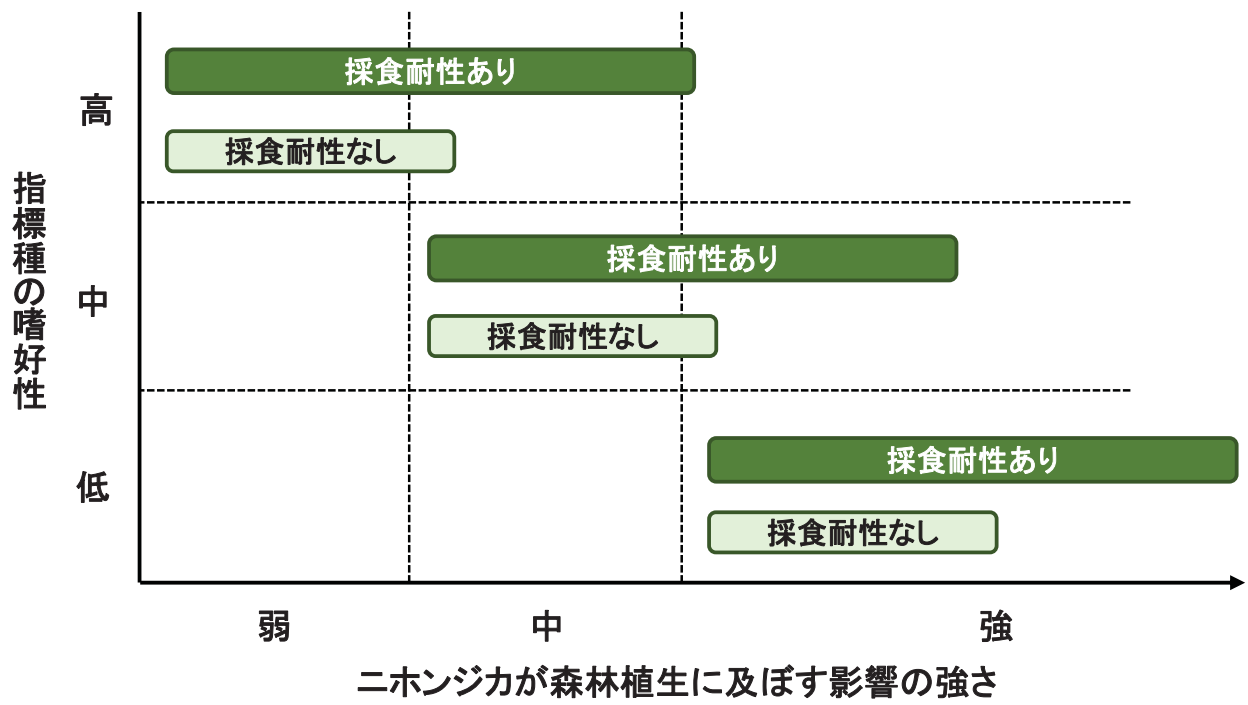


図 5-1 ニホンジカによる影響の強さと指標種の嗜好性、採食耐性との関係を示した概念図。

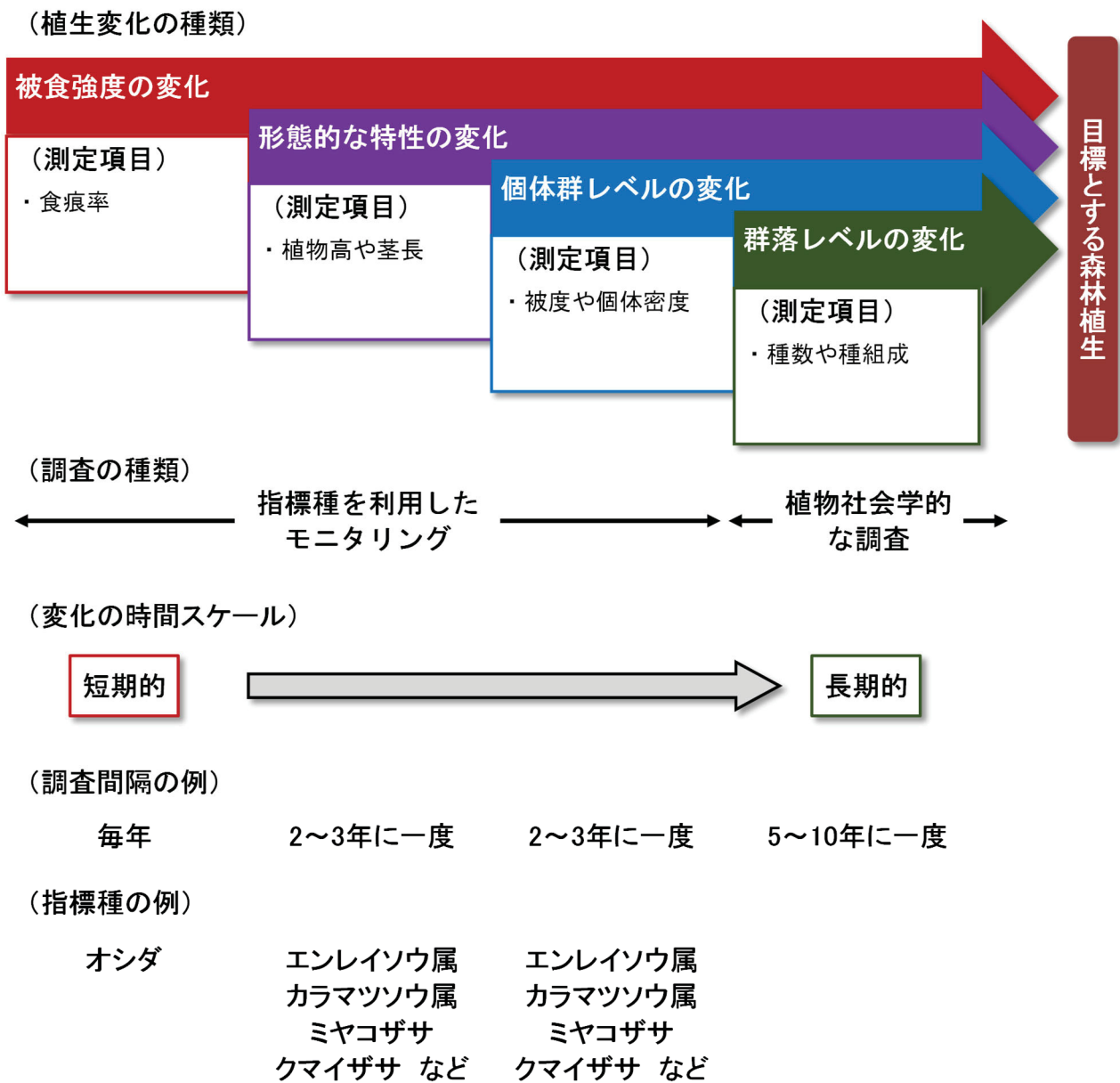


図 5-2 指標種の特성에応じた時間スケールとモニタリング手法の概念図。

引用文献

- Akaike H. (1973) Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In 2nd International Symposium on Information Theory; Petrov, B.N., Csaki, F., Eds.; Academiai Kiado: Budapest, Hungary, pp. 267–281.
- 明石信廣 (2009) 幼齡人工林におけるエゾシカ食害の発生状況とエゾシカ生息密度指標との関係. 日本森林学会誌 91 : 178-183.
- Akashi N. (2009) Simulation of the effects of deer browsing on forest dynamics. Ecol. Res. 24: 247–255.
- 明石信廣・藤田真人・渡辺 修・宇野裕之・荻原 裕 (2013) 簡易なチェックシートによるエゾシカの天然林への影響評価. 日本森林学会誌 95 : 259–266.
- Akashi N., Nakashizuka T. (1999) Effects of bark-stripping by Sika deer (*Cervus nippon*) on population dynamics of a mixed forest in Japan. For. Ecol. Manag. 113: 75–82.
- Akashi N., Terazawa K. (2005) Bark stripping damage to conifer plantations in relation to the abundance of sika deer in Hokkaido, Japan. For. Ecol. Manag. 208: 77–83.
- Akashi N., Unno A., Terazawa K. (2011) Effects of deer abundance on broad-leaf tree seedling establishment in the understory of *Abies sachalinensis* plantations. J. For. Res. 16: 500–508.
- Akashi N., Unno A., Terazawa K. (2015) Significance of woody browse preferences in evaluating the impact of sika deer browsing on tree seedlings. J. For. Res. 20: 396–402.
- Akashi N., Unno A., Uno H. (2021) The protective effect of dwarf bamboo on broad-leaved seedlings against deer browsing. For. Ecol. Manag. 494: 119273.

- Anderson R.C. (1994) Height of white-flowered trillium (*Trillium grandiflorum*) as an index of deer browsing intensity. *Ecol. Appl.* 4: 104–109.
- 安藤正規 (2009) ミヤコザサ草原の拡大 (柴田叡弼・日野輝明 編著) 大台ヶ原の自然誌, 東海大学出版会, 神奈川県, pp.128–133.
- Atsatt P.R., O’Dowd D.J. (1976) Plant Defense Guild. *Science* 193: 24–29.
- Augustine D.J., DeCalesta D. (2003) Defining deer overabundance and threats to forest communities: From individual plants to landscape structure. *Ecoscience* 10: 472–486.
- Augustine D.J., Frelich L.E. (1998) Effects of white-tailed deer on populations of an understory forb in fragmented deciduous forests. *Conserv. Biol.* 12: 995–1004.
- Augustine D.J., Jordan P.A. (1998) Predictors of white-tailed deer grazing intensity in fragmented deciduous forests. *J. Wildl. Manag.* 62: 1076–1085.
- Balگوoyen C.P., Waller D.M. (1995) The use of *Clintonia borealis* and other indicators to gauge impacts of white-tailed deer on plant communities in Northern Wisconsin, USA. *Nat. Areas J.* 15:308–318.
- Bates D., Mächler M., Bolker, B., Walker S. (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *J. Stat. Softw.* 67: 1–48.
- Beguin J, Pothier D., Côté S.D. (2011) Deer browsing and soil disturbance induce cascading effects on plant communities: A multilevel path analysis. *Ecol. Appl.* 21: 439–451.
- Beisner B.E. (2012) Alternative stable states. *Nat. Educ. Knowl.* 3: 33.
- Buckland S.T., Anderson D.R., Burnham K.P., Laake, J.L. (1993) *Distance Sampling: Estimating Abundance of Biological Populations*; Springer Science and Business Media: Berlin, Germany, p.446.

- Callaway R.M., Kikodze D., Chiboshvili M., Khetsuriani L. (2005) Unpalatable plants protect neighbors from grazing and increase plant community diversity. *Ecology* 86: 1856–1862.
- Christensen R.H.B. (2015) Ordinal: Regression models for ordinal data. R package version 2015. pp.1–21.
- Collins S.L., Good R.E. (1987) Canopy-ground layer relationships of oak-pine forests in the New Jersey Pine Barrens. *Am. Midl. Nat.* 117: 280–288.
- Côté S.D., Rooney T.P., Tremblay J., Dussault C., Waller D.M. (2004) Ecological Impacts of Deer Overabundance. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35: 113–147.
- Fletcher, J.D., McShea, W.J., Shipley, L.A., Shumway, D.L. (2001) Use of common forest forbs to measure browsing pressure by white-tailed deer (*Odocoileus virginianus* Zimmerman) in Virginia USA. *Nat. Areas J.* 21: 172–176.
- 藤井伸二 (2007) 滋賀県西部におけるカツラカワアザミ (キク科) へのニホンジカの食害状況. *保全生態学研究* 12 : 66–71.
- 藤井伸二 (2010) 芦生研究林枕谷におけるシカ摂食にともなう林床開花植物相の変化. *保全生態学研究* 15 : 3–15.
- 藤木大介・岸本康誉・坂田宏志 (2011) 兵庫県氷ノ山山系におけるニホンジカ *Cervus nippon* の動向と植生の状況. *保全生態学研究* 16 : 55–67.
- 富士田裕子・高田雅之・村松弘規・橋田金重 (2012) 釧路湿原大島川周辺におけるエゾシカ生息痕跡の分布特性と時系列変化および植生への影響, *日本生態学会誌* 62 : 143–153.
- 古林賢恒・山根正伸 (1997) 丹沢山地長尾根での森林皆伐後のニホンジカとスズタケの変動. *野生生物保護* 2 : 195–204.
- Gasaway W.C., DuBois S.D., Reed D.J., Harbo S.J. (1986) Estimating moose population parameters from aerial surveys. *Biological Papers of University of*

Alaska, 22, p.108.

Gill R.M.A., Thomas M.L., Stocker D. (1997) The use of portable thermal imaging for estimating deer population density on forest habitats. *J. Appl. Ecol.* 34: 1273–1286.

Gomi T., Oohira M., Hiraoka M., Miyata S., Uchiyama Y. (2022) Impact of sika deer on soil properties and erosion. In: Kaji K., Uno H., Iijima H. (eds) *Sika deer: life history plasticity and management*. Springer, Singapore, pp399–413.

長谷川順一 (2000) ニホンジカの食害による日光白根山の植生の変化. *植物地理・分類研究* 48 : 47–57.

橋本佳延・藤木大介 (2014) 日本におけるニホンジカの採食植物・不嗜好性植物リスト. *人と自然* 25 : 133–160.

服部 保・栃本大介・南山典子・橋本佳延・藤木大介・石田弘明 (2010) 宮崎県東諸県郡綾町川中の照葉原生林におけるニホンジカの採食の影響. *植生学会誌* 27 : 35–42.

平林春樹 (1985) オシダ (倉田悟・中池敏之 編) *日本のシダ植物図鑑 分布・生態・分類* 4, 東京大学出版会, 東京, pp.344–361.

Hothorn T., Bretz F., Westfall P., Heiberger R.M., Schuetzenmeister A., Scheibe S. (2021) Package ‘multcomp’. *Simultaneous Inference in General Parametric Models*. R Package Version 1.4-17. Available online: <http://multcomp.R-forge.R-project.org> (accessed on 4 November 2021).

Husheer S.W., Coomes D.A., Robertson A.W. (2003) Long-term influences of introduced deer on the composition and structure of New Zealand Northofagus forests. *For. Ecol. Manag.* 181: 99–117.

五十嵐恒夫 (1994) 阿寒の高等植物相 (勝井義雄・鮫島惇一郎・阿部 永・久万田敏夫・須田照生・片岡秀郎編) *阿寒国立公園の自然* 1993. 前田一步

園財団, 阿寒. pp581–660.

Igarashi T, Takatsuki S. (2008) Effects of defoliation and digging caused by sika deer on the Oze mires of central Japan. *Biosphere Conserv.* 9: 9–16.

Igota H., Sakuragi M., Uno H., Kaji K., Kaneko M., Akamatsu R., Maekawa K. (2004) Seasonal migration patterns of female sika deer in eastern Hokkaido, Japan. *Ecol. Res.* 19: 169–178.

Iijima H., Nagaike T. (2015) Appropriate vegetation indices for measuring the impacts of deer on forest ecosystems. *Ecol. Indic.* 48: 457–463.

稲富佳洋 (2021) 列車支障件数によるエゾシカの生息動向評価. エネルギー・環境・地質研究所研究報告 1 : 83–88.

稲富佳洋・日野貴文・島村崇志・長 雄一・宇野裕之・吉田剛司 (2018) 釧路湿原国立公園の異なる植生タイプにおけるニホンジカの採食の影響評価. *湿地研究* 8 : 17–32.

Inatomi Y., Uno H., Iijima H. (2017) Effects of sika deer (*Cervus nippon*) and dwarf bamboo (*Sasa senanensis*) on trillium populations in Akan National Park, Eastern Hokkaido, Japan. *Plant Species Biol.* 32: 423–431.

稲富佳洋・宇野裕之・高嶋八千代・鬼丸和幸・宮木雅美・梶 光一 (2012) 阿寒国立公園におけるエゾシカ生息密度の低下に伴う林床植生の変化. *保全生態学研究* 17 : 185–197.

Inatomi Y., Uno H., Ueno M., Takafumi H., Osa Y. (2022) Response of an indicator species, *Dryopteris crassirhizoma*, to temporal and spatial variations in sika deer density. *Biology* 11: 302.

石田弘明・黒田有寿茂・橋本佳延・澤田佳宏・江間 薫・服部 保 (2010) ニホンジカが暖温帯夏緑二次林の種多様性と種組成に与える影響. *保全生態学研究* 15 : 219–229.

- 石原正恵・今西亜友美・阪口翔太・福澤加里部・向 昌宏・吉岡崇仁 (2012) 芦生研究林におけるシカ排除柵によるススキ群落の回復過程. 森林研究 78 : 39–56.
- Itô H., Hino T. (2004) Effects of deer, mice and dwarf bamboo on the emergence, survival and growth of *Abies homolepis* (*Piceaceae*) seedlings. *Ecol. Res.* 19: 217–223.
- Itô H., Hino T. (2005) How do deer affect tree seedlings on a dwarf bamboo-dominated forest floor? *Ecol. Res.* 20: 121–128.
- Itô H., Hino T. (2007) Dwarf bamboo as an ecological filter for forest regeneration. *Ecol. Res.* 22: 706–711.
- Itô H., Hino T., Takahashi H. (2014) Optimum density of sika deer for tree seedling survival. *J. Wildl. Manag.* 78: 739–746.
- 巖佐 庸・松本忠夫・菊沢喜八郎・日本生態学会 (編) (2003) 生態学事典. 共立出版, 東京.
- 岩槻邦男 (1992) オシダ科 (岩槻邦男 編) 日本の野生植物 シダ, 平凡社, 東京, pp.161–206.
- 蒲谷 肇 (1988) 東京大学千葉演習林荒檜沢における常緑広葉樹林の下層植生の変化とニホンジカの食害による影響. 東大農学部演習林報告 78 : 67–82.
- 梶 光一 (1981) 根室標津におけるエゾシカの土地利用. 哺乳動物学雑誌 8 : 226–236.
- 梶 光一・飯島勇人 (2017) 現代のシカの科学と管理 (梶 光一・飯島勇人 編) 日本のシカ. 東京大学出版会, 東京. pp1–7.
- Kaji K., Miyaki M., Saitoh T., Ono S., Kaneko M. (2000) Spatial distribution of an expanding sika deer population on Hokkaido Island, Japan. *Wildl. Soc. Bull.*

28: 699–707.

Kaji K., Saitoh T., Uno H., Matsuda H., Yamamura K. (2010) Adaptive management of sika deer populations in Hokkaido, Japan: Theory and practice. *Popul. Ecol.* 52: 373–387.

環境省釧路自然環境事務所(2021)阿寒摩周国立公園エゾシカ対策実施計画。環境省釧路自然環境事務所，14pp.

環境省釧路自然環境事務所(2022)釧路湿原国立公園釧路湿原生態系維持回復事業実施計画(第2期)。環境省釧路自然環境事務所，19pp.

環境省自然環境局生物多様性センター(2004)第6回自然環境基礎調査種の多様性調査 哺乳類分布調査報告書。環境省自然環境局生物多様性センター，213pp.

川田伸一郎・岩佐真宏・福井 大・新宅勇太・天野雅男・下稲葉さやか・樽創：姉崎智子・横畑泰志(2018)世界哺乳類標準和名目録。哺乳類科学 58(別冊): 1–53.

Kawanishi M., Kudo M., Higa M., Sakio H. (2020) Changes in vegetation in Ooyamazawa riparian forest. In *Long-Term Ecosystem Changes in Riparian Forests*; Sakio H., Ed.; Springer: Singapore, pp.139–161.

Kirschbaum C.D., Anacker B.L. (2005) The utility of *Trillium* and *Maianthemum* as phyto-indicators of deer impact in north-western Pennsylvania, USA. *For. Ecol. Manag.* 217: 54–66.

Knight T. (2003) Effects of herbivory and its timing across populations of *Trillium grandiflorum* (*Liliaceae*). *Am. J. Bot.* 90: 1207–1214.

Knight T. (2004) The effects of herbivory and pollen limitation on a declining population of *Trillium grandiflorum*. *Ecol. Appl.* 14: 915–928.

幸田良介(2017)屋久島世界自然遺産のシカ管理(梶 光一・飯島勇人編)

日本のシカ. 東京大学出版会, 東京. pp203–223.

Koh S., Bazely D.R., Tanentzap A.J., Voigt D.R., Silva E.D. (2010) *Trillium grandiflorum* height is an indicator of white-tailed deer density at local and regional scales. *For. Ecol. Manag.* 259: 1472–1479.

小泉 透・矢部恒晶・井上 晋 (2006) ニホンジカの採食がスズタケの動態に及ぼす影響. 九州森林研究 59 : 90–93.

近藤憲久・宇野裕之・阿部 永 (1994) 阿寒の哺乳類 (勝井義雄・鮫島惇一郎・阿部 永・久万田敏夫・須田照生・片岡秀郎編) 阿寒国立公園の自然 1993. pp841-908. 前田一步園財団, 阿寒.

Kumar S., Takeda A., Shibata E. (2006) Effects of 13-year fencing on browsing by sika deer on seedlings on Mt. Ohdaigahara, central Japan. *J. For. Res.* 11: 337–342.

Lubbers A.E., Lechowicz M.J. (1989) Effects of leaf removal on reproductions vs. belowground storage in *Trillium grandiflorum*. *Ecology* 70: 85–96.

前迫ゆり (2015) 春日山原始林と奈良のシカ—照葉樹林を未来につなげるために (前迫ゆり・高槻成紀 編) シカの脅威と森の未来 シカ柵による植生保全の有効性と限界, 文一総合出版, 東京, pp.93–108.

前迫ゆり・幸田良介・比嘉基紀・松村俊和・津田 智・西脇亜也・川西基博・吉川正人・若松伸彦・富士田裕子・井田秀行・永松 大 (2020) シカの影響に関する植生モニタリング調査と地域の生物多様性保全研究—シカと植生のアンケート調査 (2018～2019) 報告—. 自然保護助成基金助成成果報告書 29 : 14–26.

前迫ゆり・高槻成紀 (2015) シカ柵の有効性と限界 (前迫ゆり・高槻成紀 編) シカの脅威と森の未来 シカ柵による植生保全の有効性と限界, 文一総合出版, 東京, pp.221–233.

- Maguire D.A., Forman R.T.T. (1983) Herb cover effects on tree seedling patterns in a mature hemlock-hardwood forest. *Ecology* 64: 1367–1380.
- 増澤武弘 (2015) 南アルプスの高山植生とシカ (前迫ゆり・高槻成紀 編) シカの脅威と森の未来 シカ柵による植生保全の有効性と限界, 文一総合出版, 東京, pp.173–184.
- Matsuda H., Uno H., Tamada K., Kaji K., Saitoh T., Hirakawa H., Kurumada T., Fujimoto T. (2002) Harvest-based estimation of population size for sika deer on Hokkaido Island, Japan. *Wildl. Soc. Bull.* 30: 1160–1171.
- 松井 淳・堀井麻美・柳 哲平・森野里美・今村彰生・幸田良介・辻野 亮・湯本貴和・高田研一 (2011) 大峯山脈前鬼地域における林床植生の現状とニホンジカによる影響. *保全生態学研究* 16 : 111–119.
- McCullough D.R. (2009) Sika deer in Taiwan. In: McCullough DR, Takatsuki S, Kaji K (eds) *Sika deer: biology and management of native and introduced populations*. Springer, Tokyo, pp549–560.
- McShea W.J., Underwood H.B., Rappole J.H. (1997) Deer management and the concept of overabundance. In: Mcshea W.J., Underwood H.B., Rappole J.H. (eds) *The science of overabundance: deer ecology and management*. Smithsonian Institution Scholarly Press, Washington, DC., pp.1–7.
- 南谷忠志 (2005) 南九州の新分類群の植物とその保全. *分類* 5 : 67–84.
- 三浦慎吾 (2005) 偶蹄目 (阿部 永監修) 日本の哺乳類. 東海大学出版会, 神奈川. pp107–114.
- 宮木雅美 (2011) 高密度エゾシカ個体群が植生に与える影響と植生回復の目標 – 洞爺湖中島の植生モニタリングからわかったこと –. *森林科学* 61 : 11–16.
- Miyaki M., Kaji K. (2004) Summer forage biomass and the importance of litterfall

for a high-density sika deer population. *Ecol. Res.* 19: 405–409.

宮木雅美・高嶋八千代・助野実樹郎（2003）野付風蓮道立自然公園走古丹地区におけるエゾシカによる植生変化．北海道環境科学研究センター所報 30 : 49-53.

Morellet N., Gaillard J.M., Hewison A.J.M., Ballon P., Boscardin Y., Duncan P., Klein F., Maillard D. (2007) Indicators of ecological change: new tools for managing populations of large herbivores. *J. Appl. Ecol.* 44: 634–643.

村松弘規・富士田裕子（2015）エゾシカが釧路湿原の高層湿原植生に及ぼす影響．植生学会誌 32 : 1-15.

村田 源（1989）イネ科（佐竹義輔・原 寛・亘理俊次・富成忠夫 編）日本の野生植物 木本，平凡社，東京，pp. 254–261.

Mysterud A. (2006) The concept of overgrazing and its role in management of large herbivores. *Wildl. Biol.* 12: 129–141.

Nagaike T., Kubota Y., Watanabe N. (1999) The effects of selective logging on stand structure and the regeneration of subboreal forests in Hokkaido, northern Japan. *J. For. Res.* 4: 41–45.

Nakashizuka T. (1988) Regeneration of beech (*Fagus crenata*) after the simultaneous death of undergrowing dwarf bamboo (*Sasa kurilensis*). *Ecol. Res.* 3: 21–35.

新井田利光（2011）前田一步園財団におけるエゾシカ対策の取り組み（全国林業改良普及協会編）獣害対策最前線．全国林業改良普及協会，東京．pp29–71.

Noguchi M., Yoshida T. (2004) Tree regeneration in partially cut conifer-hardwood mixed forests in northern Japan: Role of establishment substrate and dwarf bamboo. *For. Ecol. Manag.* 190: 335–344.

- Nomiya H., Suzuki W., Kanazashi T., Shibata M., Tanaka H., Nakashizuka T. (2002) The response of forest floor vegetation and tree regeneration to deer exclusion and disturbance in a riparian deciduous forest, central Japan. *Plant Ecol.* 164: 263–276.
- Nuttle T., Ristau T.E., Royo A.A. (2014) Long-term biological legacies of herbivore density in a landscape-scale experiment: forest understoreys reflect past deer density treatments for at least 20 years. *J. Ecol.* 102: 221–228.
- Ohara M., Kawano S. (1986a) Life history studies on the genus *Trillium* (*Liliaceae*) I. Reproductive biology of four Japanese species. *Plant Species Biol.* 1: 35–45.
- Ohara M., Kawano S. (1986b) Life history studies on the genus *Trillium* (*Liliaceae*) IV. Stage class structures and spatial distribution of four Japanese species. *Plant Species Biol.* 1: 147–161.
- Ohara M., Kawano S. (2005) Life-history monographs of Japanese plants. 2: *Trillium camschatcense* Ker-Gawl. (*Trilliaceae*). *Plant Species Biol.* 20: 75–82.
- Ohara M., Kawano S. (2006) Life-history monographs of Japanese plants. 5: *Trillium tschonoskii* Maxim. (*Trilliaceae*). *Plant Species Biol.* 21: 53–60.
- Ohara M., Takada T., Kawano S. (2001) Demography and reproductive strategies of a polycarpic perennial, *Trillium apetalon* (*Trilliaceae*). *Plant Species Biol.* 16: 209–217.
- 大橋春香 (2017) 自然植生への影響 (梶 光一・飯島勇人編) 日本のシカ. pp28–45. 東京大学出版会, 東京.
- Ohashi H. (2022) The impact of sika deer on vegetation in Japan. In: Kaji K., Uno H., Iijima H. (eds) *Sika deer: life history plasticity and management*. Springer, Singapore, pp25–42.

- 大橋春香・星野義延・大野啓一（2007）東京都奥多摩地域におけるニホンジカ（*Cervus nippon*）の生息密度増加に伴う植物群落の種組成変化．植生学会誌 24：123–151.
- Ohashi H., Yoshikawa M., Oono K., Tanaka N., Hatase Y., Murakami Y. (2014) The impact of sika deer on vegetation in Japan: setting management priorities on a national scale. *Environ. Manage.* 54: 631-640.
- 大泰司紀之（1986）ニホンジカにおける分類・分布・地理的変異の概要．哺乳類科学 53：13–17.
- Oka T., Iijima H., Kamata A., Ishida A., Eguchi N., Aikawa T., Takahashi H., Kondoh H., Yayota C., Hayakawa M., Koizumi T. (2022) The process of population expansion of sika deer. In: Kaji K., Uno H., Iijima H. (eds) *Sika deer: life history plasticity and management*. Springer, Singapore, pp11–23.
- 大津千晶・星野義延・末崎 朗（2011）秩父多摩甲斐地域を中心とする山地帯・亜高山帯草原に与えるニホンジカの影響．植生学会誌 28：1–17.
- R Core Team (2015) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- R Core Team. (2021) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Rooney T.P. (1997) Escaping herbivory: refuge effects on the morphology and shoot demography of the clonal forest herb *Maianthemum canadense*. *J. Torrey Bot. Soc.* 124: 280–285.
- Rooney T.P. (2001) Deer impacts on forest ecosystems: A North American perspective. *Forestry* 74: 201–208.

- Rooney T.P., Gross K. (2003) A demographic study of deer browsing impacts on *Trillium grandiflorum*. *Plant Ecol.* 168: 267–277.
- Rooney T.P., Waller D.M. (2003) Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems. *For. Ecol. Manag.* 181: 165–176.
- Royo A.A., Stout S.L., DeCalesta D.S., Pierson T.G. (2010) Restoring forest herb communities through landscape-level deer herd reductions: Is recovery limited by legacy effects? *Biol. Conserv.* 143: 2425–2434.
- 崎尾 均・久保満佐子・川西基博・比嘉基紀 (2013) 秩父山地におけるニホンジカの採食が林床植生に与える影響. *日本緑化工学会誌* 39: 226–231.
- 鮫島惇一郎・佐藤 謙・塩崎正雄・岸田昭雄・真田 勝・鮫島和子 (1994) 阿寒の植生 (勝井義雄・鮫島惇一郎・阿部 永・久万田敏夫・須田照生・片岡秀郎編) *阿寒国立公園の自然* 1993. 前田一步園財団, 阿寒. pp455–580.
- 佐藤利幸・酒井 昭 (1980) 北海道のシダ植物の葉の生物季節. *日本生態学会誌* 30: 369–375.
- Scheffer M., Carpenter S.R. (2003) Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends Ecol. Evol.* 18: 648–656.
- Schmitz O.J., Sinclair R.E. (1997) Rethinking the role of deer in forest ecosystem dynamics. In: Mchesha W.J., Underwood H.B., Rappole J.H. (eds) *The science of overabundance: deer ecology and management*. Smithsonian Institution Scholarly Press, Washington, DC., pp.201–223.
- Shinoda Y., Uno H., Akasaka M. (2022) Conserving the plant community and its resilience using deer-proof fences in Japan. In: Kaji K., Uno H., Iijima H. (eds) *Sika deer: life history plasticity and management*. Springer, Singapore, pp359–373.

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 : 43–66.

植生学会企画委員会 (2011) ニホンジカによる日本の植生への影響—シカ影響アンケート調査 (2009~2010) 結果. 植生情報 15 : 9–96.

Takahashi H., Kaji K. (2001) Fallen leaves and unpalatable plants as alternative foods for sika deer under food limitation. Ecol. Res. 16: 257–262.

Takatsuki S. (1983) The importance of *Sasa nipponica* as a forage for sika deer (*Cervus nippon*) in Omote-Nikko. Jpn. J. Ecol. 33, 17–25.

高槻成紀 (2006) シカの生態誌. 東京大学出版会, 東京.

Takatsuki S. (2009) Effects of sika deer on vegetation in Japan: A review. Biol. Conserv. 142: 1922–1929.

田村 淳 (2007) ニホンジカの採食圧を受けてきた冷温帯自然林における採食圧排除後 10 年間の下層植生の変化. 森林立地学会誌 49 : 103–110.

田村 淳 (2008) ニホンジカによるスズタケ退行地において植生保護柵が高木性樹木の更新に及ぼす効果—植生保護策設置後 7 年目の結果から—. 日本森林学会誌 90 : 158–165.

田村 淳 (2010) ニホンジカの採食により退行した丹沢山地冷温帯自然林における植生保護柵の設置年の差異が多年生草本の回復に及ぼす影響. 保全生態学研究 15 : 255–264.

Tamura A. (2016) Potential of soil seed banks in the ecological restoration of overgrazed floor vegetation in a cool-temperate old-growth damp forest in eastern Japan. J. For. Res. 21: 43–56.

Tamura A. (2019) Potential of soil seed banks for vegetation recovery following deer exclusions under different periods of chronic herbivory in a beech forest in eastern Japan. Ecol. Res. 34: 160–170.

- 田村 淳・入野彰夫・山根正伸・勝山輝男 (2005) 丹沢山地における植生保護柵による希少植物のシカ採食からの保護効果. 保全生態学研究 10: 11–17.
- 田中由紀・高槻成紀・高柳 敦 (2008) 芦生研究林におけるニホンジカ (*Cervus nippon*) の採食によるチマキザサ (*Sasa palmata*) 群落の衰退について. 森林研究 77: 13–23.
- Tani T., Kudo G. (2003) Storage ability of overwintering leaves and rhizomes in a semi-evergreen fern, *Dryopteris crassirhizoma* (*Dryopteridaceae*). Ecol. Res. 18: 15–24.
- Thomas L., Buckland S.T., Rexstad E.A., Laake J.L., Strindberg S., Hedley S.L., Bishop J.R.B., Marques T.A., Burnham K.P. (2010) Distance software: Design and analysis of distance sampling surveys for estimating population size. J. Appl. Ecol. 47: 5–14.
- 常田邦彦・鳥居敏男・宮木雅美・岡田秀明・小平真佐夫・石川幸男・佐藤 謙・梶 光一 (2004) 知床を対象とした生態系管理としてのシカ管理の試み. 保全生態学研究 9: 193–202.
- Tomimatsu H., Ohara M. (2010) Demographic response of plant populations to habitat fragmentation and temporal environmental variability. Oecologia 162: 903–911.
- Tomimatsu H., Yamagishi H., Tanaka I., Sato M., Kondo R., Konno Y. (2011) Consequences of forest fragmentation in an understory plant community: Extensive range expansion of native dwarf bamboo. Plant Species Biol. 26: 3–12.
- 宇野裕之・高嶋八千代・富沢日出夫 (1995) エゾシカと森林. 森林保護 249: 36–38.
- Uno H., Inatomi Y., Ueno M., Iijima H. (2019) Effects of sika deer (*Cervus*

- nippon*) and dwarf bamboo (*Sasa senanensis*) on tree seedlings in a cool-temperate mixed forest on Hokkaido Island, Japan. *Eur. J. For. Res.* 138: 929–938.
- Uno H., Kaji K. (2000) Seasonal movement of female sika deer in eastern Hokkaido. *Mamm. Stud.* 25: 49–57.
- Uno H., Kaji K. (2006) Survival and cause-specific mortality rates of female sika deer in eastern Hokkaido, Japan. *Ecol. Res.* 21: 215–220.
- 宇野裕之・梶 光一・車田利夫・玉田克巳 (2007) エゾシカ個体群の個体数管理とモニタリング. *哺乳類科学* 47: 133–138.
- Uno H., Kaji K., Saitoh T., Matsuda H., Hirakawa H., Yamaura K., Tamada K. (2006) Evaluation of relative density indices for sika deer in eastern Hokkaido, Japan. *Ecol. Res.* 21: 624–632.
- Uno H., Ueno M., Inatomi Y., Osa Y., Akashi N., Unno A., Minamino K. (2017) Estimation of population density for sika deer (*Cervus nippon*) using distance sampling in the forested habitats of Hokkaido, Japan. *Mamm. Stud.* 42: 57–64.
- 矢部恒晶 (1995) 野生動物の生息地管理に関する基礎的研究：知床半島におけるエゾシカの生息地利用形態と植生変化. *北海道大学農学部演習林研究報告* 52: 115–180.
- 山瀬敬太郎・吉野 豊・上山泰代・前田雅量 (2005) カタクリ群落の保全管理における鹿防護柵の設置と落葉除去の影響. *保全生態学研究* 10: 195–200.
- Yokoyama M., Kaji K., Suzuki M. (2000) Food habits of sika deer and nutritional value of sika deer diets in eastern Hokkaido, Japan. *Ecol. Res.* 15: 345–355.
- Yokoyama S, Maeji I, Ueda T, Ando M, Shibata E (2001) Impact of bark stripping by sika deer, *Cervus nippon*, on subalpine coniferous forests in central Japan. *For. Ecol. Manag.* 140: 93–99.

Yokoyama S., Shibata E. (1998) The effects of sika-deer browsing on the biomass and morphology of a dwarf bamboo, *Sasa nipponica*, in Mt. Ohdaigahara, central Japan. For. Ecol. Manag. 103: 49–56.

吉川正人・星野義延・大志万菜々子・大橋春香 (2021) 尾瀬ヶ原の湿原植物群落に生じたシカ増加前後 50 年間の種組成変化. 植生学会誌 38: 95–117.

Webster C.R., Jenkins M.A., Parker G.R. (2001) A field test of herbaceous plant indicators of deer browsing intensity in mesic hardwood forests of Indiana, USA. Nat. Areas J. 21: 149–158.

Webster C.R., Parker G.R. (2000) Evaluation of *Osmorhiza claytonia* (Michx.) CB Clarke, *Arisaema triphyllum* (L.) Schott, and *Actaea pachypoda* Ell. as potential indicators of white-tailed deer overabundance. Nat. Areas J. 20: 176–188.

Williams C.E., Mosbacher E.V., Moriarity W.J. (2000) Use of turtlehead (*Chelone glabra* L.) and other herbaceous plants to assess intensity of white-tailed deer browsing on Allegheny Plateau riparian forests, USA. Biol. Conserv. 92: 207–215.

謝辞

本論文の執筆にあたり、研究計画の立て方や現地調査の心得、論文執筆の方法などあらゆる面でご指導いただいた本研究の指導教官であり、かつ職場の上司でもあった東京農工大学の宇野裕之特任教授に深く感謝の意を表するとともに、心から御礼申し上げます。

現地調査の実施にあたって、長年におたりシカ排除柵の管理をしていただいた（一財）前田一步園財団の皆さま、現地調査や論文執筆のサポートをしていただいた（地独）北海道立総合研究機構エネルギー・環境・地質研究所の上野真由美氏、長雄一氏、亀井利活氏、日野貴文氏、北海道立総合研究機構林業試験場の明石信廣氏、国立開発研究法人森林研究・整備機構森林総合研究所の飯島勇人氏、兵庫県森林動物研究センターの梶光一氏、美幌博物館の鬼丸和幸氏、元酪農学園大学教授の宮木雅美氏（故人）、元北海道教育大学釧路校の高嶋八千代氏、環境省阿寒湖自然保護官事務所の皆さま、北海道釧路総合振興局の皆さまに深く感謝申し上げます。

最後に、本論文の執筆にあたって、精神面で支えてくれた妻、そして子供たちに感謝の意を表します。

要旨

シカ類によって衰退した林床植生を回復させ、保全していくためには、捕獲によって生息密度を低下させた場合、どのようなプロセスで植生が変化するのかを評価することが重要である。また、シカ類の生息密度の変異に対して敏感な指標種を利用することは、シカ類の影響評価にかかる労力を低減できるという利点がある。本研究では、①ニホンジカの生息密度が低下することによって林床植生がどのようなプロセスで変化するのか指標種を通じて評価すること、②シカ管理のための指標種の利用方法を提案することを目的とした。これらの目的を達成するため、狩猟の規制緩和や個体数調整が実施された阿寒摩周国立公園において、生息密度が低下したことを明らかにするとともに、生息密度の低下に伴う林床植生の変化を評価した。次に、エンレイソウ属のサイズクラスとニホンジカの利用頻度、クマイザサの被度との関係を示し、エンレイソウ属の指標種としての有効性を評価するとともに、クマイザサが指標種に及ぼす影響を評価した。さらに、狩猟が解禁された道有林釧路管理区の鳥獣保護区において、生息密度が低下したことを明らかにするとともに、生息密度の低下に伴うオシダの変化を評価した。また、生息密度の空間的な変異に対してオシダがどのように反応したのかを明らかにし、指標種としての有効性を評価した。

航空機調査の結果、阿寒摩周国立公園では、メスジカ狩猟の解禁と規制緩和後に生息密度が減少し、個体数調整の開始以降は生息密度が低く維持されていた。したがって、阿寒摩周国立公園における生息密度の低下は、メスジカ狩猟の解禁と規制緩和並びに個体数調整による効果が大きいことが示唆された。15種の嗜好性植物及び2種の不嗜好性植物について被度や植物高の変化を解析した結果、嗜好性植物であるクマイザサやカラマツソウ属、エンレイソウ属の被度若しくは植物高が対照区で増加傾向を示し、不嗜好性植

物であるハンゴンソウが消失したため、生息密度の低下によって、林床植生が変化したことが示唆された。一方、生息密度の低下後に嗜好性植物が消失したままの対照区もみられた。

シカ排除区においてエンレイソウ属とクマイザサとの関係を解析した結果、シカ類の採食圧がなくても、エンレイソウ属のサイズクラスは、競争種であるクマイザサの影響を受けていることが示唆された。また、シカ排除区に隣接する対照区においてエンレイソウ属とニホンジカ、クマイザサとの関係を解析した結果、エンレイソウ属のサイズクラスは、ニホンジカによる負の影響を受けているものの、その影響はクマイザサの被度が上昇するにつれて弱まることが示唆された。

ライントランセクト調査の結果、道有林釧路管理区の鳥獣保護区では、狩猟の解禁後、ニホンジカの生息密度が顕著に低下したことが明らかとなった。鳥獣保護区においてオシダの被食強度、葉長及び個体密度を調査した結果、葉長と個体密度は、生息密度が低下しても顕著な変化を示さなかったのに対し、被食強度は短期間で顕著に低下した。また、道有林釧路管理区と胆振管理区においてオシダの被食強度と生息密度の空間的な変異との関係を解析した結果、両地域ともに調査地域内の被食強度と生息密度は正の相関を示した一方で、その関係は地域間で異なることが示唆された。

本研究の結果、シカ類の生息密度が低下した場合、まず被食強度が変化し、次の段階で植物高などの形態的な特性が変化した後、個体密度などの個体群レベルの特性が変化するという植生変化のプロセスを経ることが明らかになった。しかし、シカ類の累積的な影響により、代替安定状態まで植生が変化した場合は、生息密度を低下させても林床植生の回復が大きく遅れる、あるいは回復しない可能性もあることが示唆された。したがって、林床植生を保全するためには、シカ類の影響を迅速に把握し、予防的な対策を実施する

ことが重要であると考えられる。

ニホンジカの生息密度の時間的・空間的な変異に対して敏感に反応したクマイザサ、カラマツソウ属、エンレイソウ属及びオシダは、指標種として有効であると考えられた。本研究の結果を踏まえて、「シカ類の嗜好性が高い種または属」、「同定しやすい種または属」、「モニタリングの対象とする地域に広く分布する種または属」、「被食強度や形態的な特性、個体群レベルの特性が測定しやすい種または属」を指標種の選定基準として提案した。被食強度を利用して短期的な影響の変化を測定することは、管理者が柵の設置や個体数調整など対策の効果を迅速に評価することに役立ち、形態的な特性や個体群レベルの特性を利用して累積的な影響を測定することは、管理の目標に向けた進捗状況を評価するのに貢献するだろう。