

特集 ニホンジカの森林生態系へのインパクト—芦生研究林

## 総 説

京都大学芦生研究林においてニホンジカ (*Cervus nippon*) が  
森林生態系に及ぼしている影響の研究—その成果と課題について

藤木 大介\*・高柳 敦\*\*

Researches and Surveys on impacts of sika deer (*Cervus nippon*) on forest ecosystem in  
Ashiu Forest Research Station, Kyoto University

Daisuke, FUJIKI\* and Atsushi, TAKAYANAGI\*\*

これまでに行われた研究から、現在の芦生研究林はシカの強い採食下にあり、過去10年間に森林下層のチマキザサ群落やハイヌガヤ群落が劇的に衰退したことが明らかとなった。また、過去の植生との比較から、現在成立している植生はシカの採食によって植物多様性が低下していることが示唆された。天然林内は現在も多くの希少種を含む豊かなフロラが維持されているが、多くの植物種は森林下層で生活環を完結させる種であるため、潜在的にシカの採食によって絶滅の危機にさらされる恐れがある。また、シカの採食による負の影響は、植物群集だけに留まらず、昆虫群集や土壌動物相にも及んでいることが示唆された。窒素循環といった生態系過程への影響も疑われる。

シカによる負の影響が多様な分類群の生物群集に及んでいることが明らかとなった一方、それらの変化がどのような機構で生じたかについては極めて不十分な理解しかできていない。また、基盤情報であるシカの生息状況もよくわかっていない。今後は群集生態学的な基礎研究とシカの生息状況のモニタリングをもっと行う必要があるだろう。

キーワード：森林生態系、ニホンジカ、高密度化、植生変化

Many studies on the impact of sika deer (*Cervus nippon*) grazing on the forest ecosystem have been conducted over the past decade in Ashiu Forest Research Station, Kyoto, in central Japan. Result of those studies have shown that the effects of sika deer grazing have declined communities of the understory shrub *Cephalotaxus harringtonia* var. *nana* and in communities of the dwarf bamboo *Sasa palmata* in natural forests. It has also been shown by comparison with past vegetation that the biodiversity of herbaceous plants has been reduced by sika deer grazing. Although a rich flora with many endangered plants has been maintained in natural forests, sika deer grazing might result in extinction in the near future of the species with the life cycles in the understory of forests. Results of studies suggest that sika deer grazing also has negative effects on insect communities and soil macrofauna as well as on nitrogen cycling in the forest ecosystem.

Although it has been shown that sika deer grazing has changed the composition and structure of communities in broad biota, little is known about the mechanisms of those changes. Little is also known about the temporal and spatial population dynamics of sika deer. We conclude that it is necessary to clarify the interactions among the population of sika deer and other communities and to monitor population dynamics of sika deer for preserving the forest ecosystem and biodiversity of Ashiu Forest Research Station.

Key words: forest ecosystem, sika deer, overpopulation, vegetation change

## 1. はじめに

京都大学芦生研究林は、冷温帯下部に属する天然性の針広混交林が約2000haに及ぶまとまった面積で保存されており、西日本の標高1000m以下では他に例をみない貴重な森林域となっている。ここには原生的自然に生息する動植物相が大変豊かで、芦生で発見された種や生物

地理学上、分類学上重要な種も多く、生物の多様性も非常に高いことが多くの研究者によって指摘されている(中井, 1941; 竹内, 1962; 寺内・加藤, 1992; YASUDA and NAGAMASU, 1995)。特に、サワグルミ *Pterocarya rhoifolia*、トチノキ *Aesculus turbinata*、カツラ *Cercidiphyllum japonicum* の大径木が林冠を構成する山地溪畔林は貴重で、学術的にも価値が高いといえる(溪畔林研究会

\* 兵庫県立大学自然・環境科学研究所 / 兵庫県森林動物研究センター、

\*\* 京都大学大学院農学研究科森林科学専攻

\* Institute of Natural and Environment Science, University of Hyogo / Wildlife Management Research Center, Hyogo,

\*\* Graduate School of Agriculture, Kyoto University

2001). また、西日本では絶滅が危惧されているツキノワグマ *Ursus thibetanus japonicum* やニホンカモシカ *Capricornis crispus*, ホンシュウモモンガ *Pteromys momonga*, ヤマネ *Glirulus japonicus* 等の稀少哺乳類の生息も確認されている(渡辺, 1970; 二村ほか, 1997).

しかし近年、芦生研究林において、ニホンジカ *Cervus nippon* (以下、シカと呼ぶ) が急増し、これらのシカが森林の下層植生を採食することで、森林景観に大きな変化が生じている。このような森林変化は、日本各地で生じており、知床(梶, 2003) や日光(NOMIYA, et al., 2003), 丹沢(村上ほか, 2007; 田村・勝山, 2007), 大台ヶ原(関根・佐藤, 1992; AKASHI and NAKASHIZUKA, 1999), 屋久島(矢原 2006) といった原生的自然環境を抱える多くの地域からも報告がなされている。また、海外でも北米(TILGHMAN, 1989; ROONEY, 2001; RUSSEL et al., 2001; WEBSTER et al., 2005) やヨーロッパ(GILL, 1992; KUITERS et al., 1996; FULLER and GILL, 2001; KIRBY, 2001), ニュージーランド(HUSHEER et al., 2003; WILSON et al., 2006) などから森林生態系にシカ類が強い影響を及ぼしていることが報告されている。このように、シカ類の過採食による森林生態系の改変は近年世界的スケールで生じている現象といえる。

シカの過採食による森林生態系の改変としては、シカの直接的な採食の結果としての植物群集の種組成と構造の変化が一般的に注目される。しかし、より重要な点は、その影響が植物群集のみにとどまらず、食物網や生物間相互作用網をとおして、他の生物群集や生態系過程にまで及ぶことにある(MOSER and WITMER, 2000; BAILEY and WHITHAM, 2002)。例えば、シカとニッチェを同じくする食植性昆虫(BAINES et al., 1994; SHIMAZAKI and MIYASHITA, 2002) やシカ糞を餌とする糞虫(KANDA et al., 2005) が直接的にシカの影響を受けることが報告されている。また、訪花昆虫相(KATO and OKUYAMA, 2004) や鳥類群集(McSHEA & RAPPOLE, 2000) などにも植物群集の変化をとおして間接的にシカの影響が及ぶことが報告されている。窒素循環や炭素循環といった生態系過程へのシカの影響も指摘されている(WARDLE et al., 2002; BARDGETT and WARDLE, 2003)。

このようにシカは生態系の改変に強い影響力をもつことから、近年、保全生態学の分野では、シカの過採食を受けた森林生態系の復元性が問題となっている。SCHEFFER et al. (2001) は、外部環境の変化が徐々に進行した場合、生態系の復元力は低下し、外部環境の変化がある閾値を超えたところで生態系は不可逆的変化を起こす理論モデルを提案している。北米では、シカの過採食を長期間受けた地域においてシカの採食圧を排除した

場合、植生の回復は主として生き残った種によって行われ、消失した種の再生はほとんど生じなかった事例が報告されている(WEBSTER et al., 2005)。このような事例から、シカによる森林生態系の改変は生態系の不可逆的変化を引き起こしている可能性が指摘されている(COOMES et al., 2003; CÔTÉ et al., 2004)。

以上のように、過去に多くの地域で行われた研究から、シカの採食は森林生態系の改変に強い影響力をもつことはほとんど疑う余地がなく、森林生態系を不可逆的に変化させる可能性すら存在する。したがって、芦生研究林の森林生態系や生物多様性の保全の見地からは、現在のシカの採食による森林景観の変化が、そこに棲む生物群集や生態系にどのような影響を及ぼしているかを早急に把握する必要があるといえる。その上で、シカが研究林の森林生態系に不可逆的な負の影響を及ぼしているようであれば、森林のもつ生態系機能と生物多様性を守るために、なんらかの管理的措置を講ずる必要があろう。芦生研究林では、過去10年近くにわたってシカが森林植生に及ぼす影響に関する調査研究が行われてきた。しかし、現在までにその成果が公表されたものは一、二の例しかなく(KATO and OKUYAMA, 2004; 藤井, 2007)、一般の人々のみならず研究者や研究林関係者間にすら情報が行き渡っていないのが現状である。2006年度から、芦生研究林の生態系機能と生物多様性を保全するためにABC(Ashiu Biological Conservation, 芦生生物相保全)プロジェクトが発足し(井上ほか, 2008)、多くの研究者や研究林関係者(以下、研究者らと呼ぶ)が協働して研究林の森林生態系にシカが及ぼしている影響の解明に取り組むようになった。ABCプロジェクトが掲げている目的は一人や二人の研究者らによって達成できるようなものではなく、その目的の達成には多くの研究者らの参加が不可欠である。また、研究者ら間でうまく連携しながら効率的に研究が進められなければならない。このためには、これまでに行われた研究の成果を整理し、現在の到達点や今後の課題に関する情報を研究者ら間で広く共有化する必要があろう。

今回、森林研究77号において企画特集「ニホンジカの森林生態系へのインパクト—芦生研究林」(以下、特集とよぶ)が組まれることになり、新たに8編の報告(福田・高柳, 2008; 福島・徳地, 2008; 合田ほか, 2008; 合田・高柳, 2008; 石川・高柳, 2008; SAITOH et al., 2008; 阪口ほか, 2008; 田中ほか, 2008)がなされることになった。そこで本稿では、過去に公表された報告と新たな報告によって得られた成果を整理して示し、現時点におけるシカ研究の到達点を示したい。また、整理の結果、浮き彫りになった課題について言及し、今後の目

指すべき研究の方向性について示唆したい。

## 2. シカの採食による森林植生の衰退状況の把握

芦生研究林において、シカの採食による森林植生の変化が過去のいつの時点から生じたかについては、正確なことはわかっていない。公表されているデータとしては、特集の福田・高柳 (2008) による 2000 年の時点で上谷支流の野田畑谷と枕谷においてハイイヌガヤ群落で衰退していたことが最初の確認であると思われる。また、2002 年には田中ほか (2008) によって、枕谷から野田畑谷にかけての地域 (面積 133.75ha) のチマキザサ群落の衰退状況が調査されている。調査面積の中には、チマキザサ群落が 79.75ha 存在していたが、このうち約 2/3 の群落は半分以上の葉がシカの採食を受けている状態であった。また、これとは別に、ササ群落が枯死した跡地が 26.25ha 存在していた。これらの報告から、2000 年から 2002 年頃には既に、森林の下層植生に変化が生じていたことがわかる。

これ以前の状態についてはデータが採られておらず正確なことはわからない。しかし、筆者の一人が 1996 年に上谷地域を踏査した時には、森林の林床には健全なチマキザサ群落やハイイヌガヤ群落が広がっており、シカの採食による下層植生の衰退は全く観察されなかった。ABC プロジェクトではホームページ (<http://www.forestbiology.kais.kyoto-u.ac.jp/~abc/>) 上で芦生研究林内の上谷地域において過去に撮影された森林景観の画像を多数公開しているが、これらの画像をみても少なくとも 1999 年以前の画像ではシカの採食によって下層植生が顕著に退行しているような状況を認めることはできない。芦生研究林に入林する研究者の多くも、上谷地域において植生にシカの影響が顕著に現れ出したのは、1990 年代後半頃と指摘していることから、シカによる顕著な植生変化は恐らくこの時期から始まったものと推測される。

2002 年以降の植生の状況報告としては、KATO and OKUYAMA (2004) と阪口ほか (2008) が存在する。KATO and OKUYAMA (2004) では、1980 年代後半から 1990 年代前半に芦生研究林内のトチ谷、ヒツクラ谷、上谷で行った植生調査記録を基に、2003 年に同一地点を再調査することで、その間の植生変化について報告している。彼らの報告によると、トチ谷のトチノキが優占する天然性溪畔林では、1987 年時点では多種多様な植物種によって林床の植物群落は形成されていたが、2003 年の時点では、リョウメンシダ *Arachniodes standishii* が優占する単純な組成の群落へと変化していた。また、出現種数も

20 種から 5 種へと激減していた。調査地には 1987 年時点には地域固有種のタイミンガサ *Cacalia peltifolia* とアシウアザミ *Cirsium ashienense* (YOKOYAMA et al., 1996) が生育していたが、これらの種は 2003 年時点では全く確認できなくなっていた。

一方、ヒツクラ谷の山地河畔林では、1992 年時点では、ネコヤナギ *Salix gracilistyla* とツルヨシ *Phragmites japonica* が優占する群落が成立していたが、2003 年時点にはシカの不嗜好性樹木であるオオバアサガラ *Pterostyrax hispida* とクサギ *Clerodendrum trichotomum* が疎らに生える植生へと変化していた。上谷の探索路沿いでは、1986 年時点ではキク科やシソ科、セリ科、イラクサ科などからなる草本植物群落とチマキザサ群落がみられたが、2003 年にはこれらの群落は衰退していた。かつて豊富にあったフキ *Petasites japonicus*、ヨモギ *Artemisia princeps*、ゴマナ *Aster glehnii* var. *hondoensis*、アカツ *Boehmeria sylvestris*、アキチヨウジ *Rabdosia longituba*、シシウド *Angelica pubescens* などの植物は 2003 年時点では消失していた。出現種数も 39 種から 13 種へ減少していた。

KATO and OKUYAMA (2004) が比較的狭い範囲の植生の状況を報告しているのに対し、集水域スケールという大面積の植物群集と種多様性の現況を報告したのが阪口ほか (2008) である。阪口ほか (2008) は、流域総面積 32ha の 2 つの集水域に総延長 3390m にも及ぶベルトトランセクトを設定し、このトランセクトを合計 339 個のトランセクトサイト (面積 40m<sup>2</sup>/個) に分割し、各トランセクトサイト内に出現する全ての維管束植物種を記録した。その結果、275 種の維管束植物の分布を確認した。このうち種子植物は 245 種で、この値は YASUDA and NAGAMASU (1995) が報告している芦生研究林全体 (面積約 4000ha) の種子植物フロラの 30.5% にあたる。また、記録された植物種の中には 24 種もの RDB 記載植物種が含まれており、京都府 RDB (京都府環境部環境企画課, 2002) で絶滅種に指定されているツリシュスラン *Goodyera pendula* も発見された。これらの結果は、研究林内の天然林植生は、現在においても依然として高い植物多様性を維持していることを示唆している。しかし、その一方で記録された種の約 2/3 がシカの可食範囲である森林下層で生活環を完結させる種であることも判明した。これらの種は潜在的にシカの採食によって絶滅の危機にさらされている。実際、阪口ほか (2008) では RDB 記載種のモミジチャルメルソウ *Mitella acerina* がシカの採食を受け個体の矮小化が生じていることが報告されている。また、環境省 RDB (環境省自然保護局野生生物課, 2000) で絶滅危惧 I B 類指定を受けているサ

ルメンエビネ *Calanthe tricarinata* が、ここ数年、研究林内の複数の自生地で株の消失が相次いでいることも観察されている(藤木, 未発表)。ある自生地では2004年には数十株が確認されていたが、2007年には一つの株も発見することができない状況となっている。サルメンエビネの消失の理由は、現段階では特定できないが、サルメンエビネの葉上にシカの採食痕がよく見られることから、シカによるものである可能性が疑われる。いずれにせよ阪口ほか(2008)が指摘しているように、芦生研究林の植物多様性を保全するためには、下層植生構成種、とりわけ希少種の保全の取組みが重要となろう。

### 3. 日本海側多雪環境におけるシカと植生の関係

日本海側多雪環境に成立する森林生態系は、その分布構造や種組成、森林を取り巻く環境などいくつかの点で太平洋側と異なっている点に特徴がある。

第一に冬季に多量の降雪をみる日本海側気候下に成立している森林生態系であることである。日本海側気候とは、シベリア寒気団の張り出しに伴い日本海で発生した背の低い対流性の雲が、季節風により本州脊梁山地にぶつかり発達することで、冬季に多量の降雪をみる気候である(小倉, 1994)。冬期間は曇天や降雪をみる日が多く、晴天になることは少ない。このため太平洋側のような放射冷却現象による夜間の冷え込みが少なく、高標高域を除いて河川が凍結するほどの冷え込みが少ないことも特徴といえよう。

また、この気候下では、積雪環境に適応進化した常緑地這性低木(日本海要素の植物)が多く混交した特異な植生が発達することが知られている(福島・岩瀬, 2005)。代表的なものとしては、ハイイヌガヤ *Cephalotaxus harringtonia* var. *nana* やヒメアオキ *Aucuba japonica* var. *borealis*、ユキツバキ *Camellia japonica* var. *decumbens* などが挙げられる。また、チシマザサ *Sasa kurilensis* とチマキザサ *Sasa palmata* という大型のササが森林下層でしばしば優占するのも本気候下に発達する植生の特徴といえる(鈴木, 1996)。

このような日本海側の森林生態系は、太平洋側の森林とは異なるシカの生息環境を形成するものと考えられるが、具体的にシカの生息分布や行動、個体群動態に及ぼす影響の違いについてはほとんど判っていないのが現状といえる。

また、シカの過採食が森林植生へ及ぼす影響についても、その現れ方や機構が太平洋側と異なることが予想されるが、シカの採食による森林植生の改変は、これまで主に太平洋側の森林域で報告されてきており(TAKATSUKI,

1980; TAKATSUKI, 1982; 蒲谷, 1988; 関根・佐藤, 1992; TAKATSUKI and HIRABUKI, 1998; 真田, 2004; 藤木ほか, 2006; 矢原, 2006; 門脇・遠藤, 2007; 村上ほか, 2007; 田村・勝山, 2007)、日本海側多雪山地での報告はほとんどない。

しかし、近年、芦生以外の日本海側の多雪山地においてもシカが増加していることが相次いで報告されていることから(KAJI et al., 2000; 加藤・小金澤, 2007)、日本海側多雪山地のシカの生息環境としての特性や、シカの過採食による植生変化のパターンや機構を解明することは、今後この地域の生態系管理を適切に行っていく上で不可欠なものと考えられる。

一般にシカ類は積雪によって行動が制限されるとされており(TAKATSUKI, 1992; Li et al., 2001)、特にニホンジカの場合は、その形態的特性から積雪が50cm以上存在する場合は、その行動は困難になることが推測されている(TAKATSUKI, 1992)。実際、日本列島におけるニホンジカの分布は、最深積雪量で50cm未満の地域に偏っており、最深積雪100cm以上の地域ではほとんど分布がみられない。このことはシカが積雪に弱いことを裏付けていると考えられている(TAKATSUKI, 1992)。また、太平洋側の積雪地域では、シカが積雪期に積雪を避け、低標高域や積雪量が少ない地域へと季節移動する傾向があり(丸山 1981; MAEJI et al., 1999; TAKATSUKI et al., 2000)、特に積雪が多い場所ではそのような傾向が強まることが知られている(本間 1995)。芦生研究林内の上谷地域は冬季の最深積雪量が2mにも達することから、従来の考え方ではシカの生息分布に不適な地域であるといえる。また、積雪期には積雪を避け、シカは低標高域や雪が少ない地域へ移動しているものと予想される。

しかし、田中ほか(2008)が冬季に踏査した結果では、最深積雪が2mに達する厳冬期においても上谷地域においてシカが越冬していることが確認された。田中ほか(2008)によると2003年1月、2月の調査地域の積雪量は、大半の調査地点で50cm以上であった。特に谷部では100cm以上の積雪量となっており、谷部を中心にシカにとって不適な生息環境が形成されているものと考えられた。しかし、実際は、この時期におけるシカの食痕は大半が積雪の多い谷部の溪流沿いに集中して存在しており、残りの一部は谷からのアクセスのよい尾根部の中で局所的に積雪の少ない地点でみられた。

田中ほか(2008)の観察によると、上谷地域の溪流は、厳冬期にも凍結していないという。そこで彼らは、シカは積雪期も凍結しない溪流内を移動経路として利用しており、溪流沿いに露出したササや溪流からのアクセスが近く積雪が少ない尾根部のササを採食して越冬している

ものと推測している。

田中ほか (2008) の発見の一つは、積雪が必ずしもシカの分布の制限要因とならない可能性を示した点であろう。前述したように本州の日本海側の多雪地帯は、冬季間曇天が多く、このため厳しい冷え込みが少なく河川が比較的凍結しにくい。このような気候下では最深積雪量で 1m 以上の地域でも、シカの行動圏の中に河川によって無積雪地が形成されることで、シカの生息分布が困難になるような積雪環境が形成されない可能性がある。また、冬季の餌資源の乏しい時期にでも、常緑のササが餌資源として利用可能なことが、シカの越冬を容易にしている可能性も見逃せない。このように田中ほか (2008) の成果は、本州日本海側の多雪山地が潜在的にシカの越冬が可能な地域であることを示唆したことであるといえる。今後の課題としては、研究林を利用しているシカのうち、どの程度の数のシカが越冬しているのかを明らかにすることがまず挙げられる。また、このような積雪環境がシカの冬季個体群維持にどの程度寄与する環境収容力を持っているかを解明することであろう。

田中ほか (2008) が冬季のシカの餌資源としてササに着目したのに対し、日本海側要素の常緑地適性低木の一つであるハイヌガヤに着目したのが福田・高柳 (2008) の研究である。

福田・高柳 (2008) は、1984 年に芦生上谷地域で行われたハイヌガヤ群落の分布調査 (長山, 1985) を、2000 年と 2004 年に同様の手法で再調査することによって、過去 20 年間に 75% の地点でハイヌガヤが消失したことを明らかにしている。残りの 25% の地点においても、ハイヌガヤは単木状にしか残存しておらず、群落の存在は全く確認できなかった。

福田・高柳 (2008) ではさらに 2000 年の時点で残存していたハイヌガヤ群落を調査した結果、積雪期にハイヌガヤが集中的に採食を受けること、積雪期の採食は地上高 3m 以上の枝葉にまで及んでいることを示した。

このような積雪期の採食について、福田・高柳 (2008) は、ハイヌガヤの葉は常緑性であるため、餌資源の乏しい冬季にシカに好まれて採食されるものと推測している。また、ハイヌガヤの幹は積雪により倒伏するため、無積雪期には採食の及ばない地上高 2m 以上の枝葉も食べられるものと考察している。

福田・高柳 (2008) の研究は、単にハイヌガヤ群落がシカの採食を受け衰退したことを示しているのではなく、日本海側の多雪山地においては冬季の利用可能な餌資源として豊富な常緑地適性低木の存在がシカの個体群維持にプラスの効果を与えるであろうことを示唆してい

る。さらに彼らは、日本海側の多雪山地にシカが分布を広げた場合、常緑地適性低木は冬季にシカの集中的な採食を受け、群落の退行が生じやすいことを示した。今回の特集では報告されなかったが、実際、芦生研究林においては、ハイヌガヤ以外にもヒメアオキ、ムラサキユミ *Euonymus lanceolatus* といった常緑地適性低木もシカの採食によりほとんど見られなくなっている (阪口ほか, 2008, 付表参照)。

#### 4. シカの採食圧による植物群集の変化機構の解明

シカ類の採食が植生を変化させることは世界各地で数多く報告されている (KIRBY, 2001; ROONEY, 2001; RUSSEL, et al. 2001; ROONEY and WALLER, 2003; CÔTÉ, et al. 2004)。これらの採食により植物群集が変化する機構については、従来の生態学では、直接的な被食—植食関係の把握をとおして理解することに主眼が置かれてきた。しかし、近年、生物群集の成り立ちや変化機構の解明のためには、捕食や競争といった 2 種間の直接的な相互作用だけではなく、3 者以上の生物が織りなす間接的な相互作用の把握も重要であることが明らかになってきている (大串, 2001; 岩崎, 2001; WOOTTON, 2002; 宮下・野田, 2003)。

シカの採食による植物群集の変化についても、単にシカと植物の 2 者関係で理解されうるものではなく、植物群集内の種間競争に及ぼすシカの間接効果の理解が重要であることが最近指摘されている (Itô and HINO, 2005)。例えば Itô and HINO (2005) では、シカの採食による間接効果を明らかにするため、大台ヶ原のブナ—ウラジロモミ群落において、森林下層のミヤコザサ群落に防鹿柵を設置し操作実験を行っている。その結果、シカを排除した防鹿柵内部のササ群落より、シカの採食下にある防鹿柵外のササ群落の方が、広葉樹の実生の生存率が高かった。

シカは採食によって (SHIMODA et al., 1994; TSUJINO and YUMOTO, 2004)、ササは被陰によって (NAKASHIZUKA, 1988)、広葉樹の実生の生存に負の直接効果をもたらすことはよく知られている。しかし、Itô and HINO (2005) では、ササの被陰があるだけの場合より、ササの被陰に加えてシカの採食圧がかかっている環境において、広葉樹の実生の生存率がよいことを示した。彼らはこの結果の解釈として、シカがササを採食することによって、広葉樹実生と競争関係にあるササの現存量が減少し、それが広葉樹実生の生存に正の直接効果をもたらせた。つまり、シカは 2 種間の競争の力関係を変化させることにより、広葉樹の実生の生存に正の間接効果を働かせたのだと説明している。同様の間接効果は、エゾシカとミヤコ

ザサ *Sasa nipponica* および樹木実生の関係を研究した寺井・柴田 (2002) によっても観察的に報告されている。こうした間接効果は、キーストン採食に相当する効果であると考えられる。キーストン採食 (MENGE, 1995) とは、捕食者がある被食者を採食することにより、その被食者と競争関係にある他者に間接的に正の効果を及ぼすことをいう。

特集においても、石川・高柳 (2008) による防鹿柵を用いた操作実験によって、シカによるキーストン採食効果が示唆されている。石川・高柳 (2008) では、芦生研究林の上谷地域の谷部平坦地に発達する草本植物群落に防鹿柵を設置し、柵内外の群落組成の現存量変化について調査している。その結果、防鹿柵の外側では、調査期間を通して、背丈の低い多年生草本が群落現存量に占める割合が多かったが、防鹿柵内部では、柵設置2年で群落組成が大きく変化し、イタドリ *Reynotria japonica* やミゾソバ *Persicaria thunbergii* などの成長速度が速く、成熟個体のサイズが大きい多年生草本が優占する群落へと変化した。

石川・高柳 (2008) はこの理由として、イタドリやミゾソバなどの背丈が大きくなる種は群落内での種間競争に強いので、シカの採食のない環境では種間競争の結果、これらの種が優占するのであろうと考察している。それに対して、柵の外部ではこれらの植物は群落上部へ拡張させた植物体の多くをシカの採食により失い、成長速度が低下する。このため群落組成の決定には種間競争よりもシカの食物選択性の方が強く働く結果となり、シカの嗜好性の低い植物種や成熟サイズが物理的に小さくシカの採食を免れやすい植物種を主体とした群落組成になるものと推測している。

一方、合田・高柳 (2008) は、このような間接効果は作用の「構造」が同じでも、「インプット」としてのシカの採食頻度が変われば、「アウトプット」として生じる群落は全く別の組成となることを示している。

合田・高柳 (2008) は、開閉式の防鹿柵を用いて、月当たりの防鹿柵の設置日数が0-31日間の範囲で段階的に異なる処理区を設定し、処理区毎にシカの月当たりの利用可能日数を調節することで、シカの利用頻度の違いによる植物群落の組成変化について調査した。その結果、群落内の植物種は、シカの利用頻度の程度に応じて、その優占度が非線形的な変化を示すものがいくつか存在し、その変化のパターンも複数種類存在することが明らかになった。

このことは、シカの採食による植物群集の変化を予測するためには、単に生物間相互作用網の「構造」の把握だけでは不十分であり、シカの採食圧という「フロー」

に応じた群集内部の種間関係の変化が定式化される必要があることを示唆している。

では、どのように定式化すればよいのか、残念ながらその答えは述べられていない。しかし、答えに至るためのいくつかの鍵は存在する。一つは、石川・高柳 (2008) と合田・高柳 (2008) も示唆しているように、植物の成長様式やその背景にある生活史戦略の理解を深めることである。植物はそれぞれ種間競争を勝ち抜くために特定の環境に適応した成長様式を発達させている。このような表現形式を一般に生活史戦略という。これまでの植物生態学の研究から、特定の立地条件下での群落組成の決定には、この生活史戦略が強く働いていることが示されている (GRIME 1979)。群落を構成している個々の植物種の成長様式や生活史戦略の把握は、群落内の基本的な種間関係を明らかにするために不可欠であろう。2つ目は、シカの食物選択性を明らかにすることである。シカの採食は群落内の構成植物に均一に及ぼわけではない。シカの食物選択性に応じて、植物種毎にかかる採食圧が異なる。このような採食の選好性は当然、群落内の種間関係を大きく変えることになる。3つ目は、植物個体がシカの被食を受けた場合の影響である。動物と動物の食う一食われる関係では、被食者は捕食者に襲われることによってただちに死に至る。これに対して、植物の場合は、種子や稚樹を除けば、シカの被食によって必ずしも死に至るわけではなく、むしろ植物体の一部を失うことによって成長パターンに変更を迫られることとなる。このような成長パターンの変更が、その種のその後の成長に及ぼす影響を明らかにする必要がある。これらの3つのことを明らかにすれば、シカの採食圧に応じた群落内の種間関係の力学変化の機構が見えてくるだろう。

## 5. 植物群集以外の生物群集と生態系過程への影響

シカが森林生態系へ及ぼす影響は、採食による植物群集への直接的影響だけに留まらない。採食によって競争関係にある他の植食者の餌資源を減少させたり、森林環境の組成や物理的構造を改変することによって間接的に他の生物群集にも影響を及ぼしていく (FULLER, 2001; STEWART, 2001)。例えば、森林下層植生の被度や構造の複雑さを損なうような過度の採食は、下層植生を餌資源や住み場所として利用している多くの無脊椎動物や鳥類、小型哺乳類の個体群や群集構成を変化させることが報告されている (McSHEA and RAPPOLE, 2000; MOSER and WITMER, 2000; MIYASHITA et al., 2004)。このような食物網や生物間相互作用網を通して他の生物群集へのシカの影響の波及は、最終的には物質循環過程にも影響を及ぼし、

さらにはその影響が生物群集へフィードバックすることで生態系の質的変化が進んでいくものと推測されている (CÔTÉ et al., 2004). この辺りの生態系レベルでのシカの影響の把握は、生態系の復元性や不可逆変化を理解するうえで非常に重要であるが、ほとんどよくわかっていないのが現状である。

日本では大台ヶ原において、このような課題に対する取り組みが、比較的精力的に行われている。大台ヶ原では防鹿柵を用いた野外操作実験によって、シカの利用の有無によって地表徘徊性昆虫や土壌動物群集の種組成や密度が大きく変化することが確認されている (日野ほか 2003)。また、シカの採食により下層植生の衰退が進んだ林分では、下層植生が豊かな林分に比べて、ウグイス *Cettia diphone* や小型ツグミ類 Turunidae などの下層植生を住み場所としている鳥の種数が少なくなることが観察されている (HINO, 2006)。シカが森林土壌の特性を変化させることも明らかになりつつある。前述の防鹿柵を用いた実験では、シカの採食が林床植生の現存量を変化させることにより、土壌の温度、水分、土壌に保持される無機態窒素の量、土壌とリターの移動量が影響を受けることが明らかになっている (FURUSAWA et al., 2005)。

芦生研究林においては、このような分野に関する研究は KATO and OKUYAMA (2004) と、特集における SAITOH et al. (2008) と福島・徳地 (2008) の研究が存在する。

KATO and OKUYAMA (2004) では、林床植生や溪流沿いの多年生草本群落が生食により衰退した結果、多くの昆虫類に負の影響が生じていることが示唆されている。彼らは 1983 年から 2003 年にかけて 7 回、いずれも秋季に上谷本流沿いの探索路を踏査し、多年生草本類に訪花しているマルハナバチ類 Bombidae を記録したところ、1980 年代から 1990 年代にかけては多種類の多年生草本種でマルハナバチ類の訪花を観察することができたが、2003 年になると大半の多年生草本種で開花個体が消失したうえ、訪花しているマルハナバチも一頭しか確認できなくなったことを報告している。また、同じ探索路でリーフマイナー 6 種の生息調査を 1984 年と 1999 年、2003 年の 3 回にわたって行ったところ、1986 年時点では 9 種の植物種上で全てのリーフマイナーが確認されたが、2003 年になるとリーフマイナーが寄生していた多くの植物種は消失し、一種のリーフマイナーのみしか確認できなくなったことを報告している。加えて、上谷流域では、1970 年代にはアシウアザミを食草とするヤマトアザミテントウ *Henosepilacha pustulosa* が豊富にいたことが記録されているが (NAKAMURA and OHGUSHI, 1979)、シカの採食によってアシウアザミが激減した結果、現在この地域でヤマトアザミテントウはほとんど確

認できない状態となっていることも指摘している。

一方、SAITOH et al. (2008) では、芦生研究林における過去 30 年間の土壌動物相の変化を報告している。彼らはシカの増加が始まる以前である 1976 年～1977 年の期間に芦生研究林で行われていた土壌動物相の調査 (塚本, 1977, 1985, 1986a, 1986b; TSUKAMOTO, 1996) に着目し、これらと同一の調査を同地点において 2006 年～2007 年の期間に行い、シカの増加が始まる以前と、現在の土壌動物相の変化について示した。

その結果、腐植食者のミミズ類、等脚類、端脚類、倍脚類と、捕食者であるイシムカデ類、ジムカデ類、クモ類、ザトウムシ類の個体数や現存量が有意に低下しており、複数の栄養段階に位置する幅広い土壌動物分類群に対して、シカが負の影響を及ぼしていることが示唆された。その一方で、尾根部においては一部の地表徘徊性甲虫類が増加していた。

SAITOH et al. (2008) が示した土壌動物相の変化とシカとの因果関係は必ずしも明らかではないが、類似の結果は、大台ヶ原においても示されている (日野ほか, 2003)。大台ヶ原では防鹿柵を設置し、柵内外の全土壌動物密度を 5 年間追跡調査した結果、柵内において全土壌動物密度は直線的に増加し、飽和状態に達したのに対し、柵外では変化がみられなかった。一方、地表徘徊性のオサムシ科甲虫や徘徊性クモ類については防鹿柵の内側より外側で個体数、種数、種多様性がより高くなった。

このようにシカの増加に伴う土壌動物群集の変化パターンには、異なる森林生態系でもある一定の共通性があるのかも知れない。これらのパターンを明らかにするとともに、土壌環境変化や土壌養分動態のパターンを把握していくことは、そこに介在する生態系過程や生物間相互作用の理解につながるものと思われる。さらには生態系過程へのシカの影響の解明にも繋がっていきそうである。

SAITOH et al. (2008) が土壌動物群集の調査を行った調査地では、土壌環境調査の結果、2007 年時の鉍物質土壌中の C/N 比は 1983 年に比べて有意に低下していることが明らかとなっている。彼らの研究ではこの理由は明確になっていないが、シカが植物体に固定されていた窒素を採食し糞尿として土壌に投入することで、鉍物質土壌中の窒素含有量が押し上げられている可能性が考えられる (FRANK and GROFFMAN, 1998)。

ところで、芦生研究林の上谷と下谷において 1990-1991 年に行われた水質調査では、渓流水の  $\text{NO}_3^-$  濃度は  $0.004 - 0.009 \text{ meq L}^{-1}$  であった (徳地ほか, 1991; 辻, 1993)。しかし、2000 年代に採取したデータと比較すると、約 10 年間で渓流水の  $\text{NO}_3^-$  濃度は 3 倍から 4 倍に上昇していることが観測されている (福島・徳地, 未発表)。

このことは芦生研究林の上谷流域の森林生態系において、近年、水溶性の無機態窒素の流出量が増加していることを示唆している。この理由としては、植物体に固定されていた有機態窒素をシカが採食し糞尿として土壤に投下することによって、移動性の高い無機態窒素が増加していることが推測される。また、シカの採食によって下層植生が喪失したことが、森林生態系の中で植生が窒素をプールする量を低下させ、土壤から系外への窒素流出量を高めている可能性もある (FURUSAWA et al., 2005)。芦生研究林では、田中ほか (2008) が報告しているように、この 10 年間でササ群落の著しい退行が進んでいる。森林生態系におけるササの N 蓄積量は比較的大きいことが報告されていることから (FUKUZAWA et al., 2006)、ササ等の下層植生の減少によって森林生態系の窒素保持能力が損なわれている可能性は十分ありえそうである。

現在進められている ABC プロジェクトでは、福島慶太郎氏らの研究グループが、この仮説の検証に取り組んでいる。福島氏らの実験は、防鹿柵で囲ってシカを排除した集水域 (処理区) と、柵で囲わない集水域 (対照区) を設定し、2つの集水域の渓流水質の経年変化をモニタリングし比較するというものである。彼らの作業仮説に従えば、防鹿柵の設置により下層植生のバイオマスや多様性が回復すれば、防鹿柵で囲った処理区では渓流水中の N 濃度は低下し、対照区に比べて低くなると考えられる。

特集の福島・徳地 (2008) では、このような実験設定が仮説検証に有効かどうか検討するため、2集水域の柵設定時の渓流水質の比較と集水域内部での水質形成要因の分析を行っている。その結果、2つの集水域間では渓流水質に差はみられなかった。その一方で、各集水域内部の面積 3ha 未満の小集水域間では渓流水質が異なっていた。これらの結果から彼らは、水質形成要因は空間的に不均一であり、小集水域スケールではこれらの不均一性により、近接している小集水域間でも渓流水質が異なっているものと考えた。一方、複数の小集水域が集まった集水域スケールになると一定の水質へと収束するため、集水域間で渓流水質に差がなくなるものと考えられている。つまり、集水域全体でみたときの水質形成機構は処理区と対照区の2つの集水域で概ね等しいと言ってよく、仮説検証のための実験設定としてこのスケールの集水域を選んだことは妥当であったといえる。

今後、福島氏が実験設定した集水域では、防鹿柵の有無による集水域レベルでの渓流水質の変化が追跡調査されるとともに、阪口翔太氏らのグループにより下層植生量変化の追跡調査もなされていく。渓流水の  $\text{NO}_3^-$  濃度を上昇させている要因としては窒素降下物の増加も疑わ

れており (OHROI and MITCHELL, 1997; SHIBATA et al., 2001; 木平ら, 2006)、福島らは窒素降下物の観測も行っている。したがって、今後の観測によりこれらのデータが総合的に解析されれば、上記の仮説が検証されることが期待できる。また、上記の仮説が検証されれば、現在の芦生研究林の森林生態系の窒素循環過程にシカが及ぼしている影響の理解が進み、その理解は、シカによる土壤生物群集の変化機構の解明にも役立つであろう。

## 6. シカの生息状況の把握について

全国的にシカの生息頭数の増加が止まらない状況となっている (湯本・松田, 2006)。シカが増加する理由については、捕獲量の減少 (高柳, 2000a,b)、森林伐採 (小泉, 1994; 丸山, 1994)、暖冬 (三浦, 1998)、中山間地域からの人間活動の後退 (三浦, 1998; 古田, 2002) など挙げられているが、よくわかっていない。下層植生が消失し、シカにとっての餌環境が悪化した地域でもシカの生息密度は必ずしも減少していない (梶, 2006)。北海道の洞爺湖中島では下層植生が消失し餌資源が極端に乏しくなった後も、シカは落葉を主食とし個体数を増加させ続けたことが報告されている (TAKAHASHI and KAJI, 2001; MIYAKI and KAJI, 2004; 梶, 2006)。自然条件下でシカを放置しておいても増加が止まらない状況の中で、生態系や生物多様性に配慮した生態系管理を行っていくためには、狩猟等によって人為的にシカの個体数コントロールを行うほか手段がないのが現状である。このためシカの生息密度を的確に把握することが重要な課題となっている。

シカの生息状況の把握については、芦生研究林で行われているシカ関連の研究の中で最も遅れている分野といえる。今回の特集の執筆者の多くも指摘していることだが、芦生研究林のシカの生息密度に関するデータは、2001年からこれまでに6回、12月に上谷流域で行われた区画法によるものしか存在していない。それ以前のシカの生息密度についてはほとんど定量的なデータは取られていない。

唯一参考になる資料としては、二村ほか (1997) による研究林内での野生動物の目撃記録報告である。それによるとシカは 1990年7月から1996年9月の間に13回の目撃記録がある。他の動物種をみると、ツキノワグマが同期間で17回、ニホンカモシカが30回である。シカはこれら2種より目撃回数が少ないことから、この時点まではかなり目撃するのが稀な動物であったと思われる。

一方、シカによる植生の衰退が顕在化した2000年に降上谷地域で行われた区画法によると、上谷周辺にお

けるシカの生息密度は1.83 - 10.66 頭 /km<sup>2</sup>程度 (2001年—2003年)と推定されている(高柳, 未発表)。しかし, この数値は, 芦生と同様に下層植生の大規模な衰退が生じた他の地域におけるシカの生息密度の推定値と比べるとかなり低い値といえる。

例えば, 北海道の洞爺湖中島で下層植生やササ群落の全面的な退行が生じた時点(1983年頃)でのシカの推定生息密度は50 頭 /km<sup>2</sup>と見積もられている(梶, 1993)。神奈川県丹沢山地のなかで林床植生やスズタケ群落の消失または退行が生じている地域におけるシカの生息密度は3.2 - 99.4 頭 /km<sup>2</sup>と推定されている(神奈川県, 2007)。スズタケ群落の退行や樹皮剥ぎにより森林構造の衰退が生じている大台ヶ原における推定生息密度は10-30 頭 /km<sup>2</sup>である(MAEJI et al., 1999; 環境省近畿地方環境事務所, 2007)。

芦生研究林において他の地域より低い推定生息密度で植生の顕著な退行が生じていることをどう理解すべきか, 考えられる理由としては以下の2つがある。一つは, 推定生息密度が過少評価されている可能性である。積雪地帯である日光(丸山, 1981)や道東(UNO and KAJI, 2000), 五葉山(TAKATSUKI et al., 2000)では, シカが積雪を避け, 秋季から冬季にかけて周辺地域へ移動・分散することが確認されている。芦生研究林では, 冬季もシカが越冬していることが田中ほか(2008)によって確認されているが, その一方で一部のシカは冬季の積雪を避け, 秋季から冬季にかけて研究林外の積雪の少ない地域へ移動しているものと推測される。そのため, 12月の生息密度は年間の中で比較的低い時期となっている可能性がある。また, シカの生息密度は地形や植生等に応じて比較的狭い地域の中でも不均一であることが知られている(MAEJI et al., 1999)。区画法は通常1km<sup>2</sup>程度の狭い面積で行われるため, このような場合, 地域内の複数の場所での調査結果の平均値を用いないと, その地域の平均的な生息密度からかけ離れた値が得られてしまう可能性がある。しかし, これまでの調査は, 芦生研究林内の特定の箇所で行われているため, 研究林全体の平均的な生息密度を反映していない可能性がある。

2つ目の理由としては, シカの生息密度が比較的低レベルでも下層植生の衰退が生じる地域特性が存在する可能性がある。特に疑わしい要因を挙げることはできないが, 例えば針葉樹人工林の占める割合が多く, 一部の広葉樹林へ採食圧が集中してしまうなど, 何からの特殊な地域特性が存在するのかもしれない。

シカの生息密度の推定のために行われる調査は区画法以外にも, 糞塊調査や目撃効率, 捕獲効率, ライトセンサス調査など, さまざまな調査(玉田・車田, 2006; 浅田・

落合, 2007; 藤木ほか, 2007; 濱崎ほか, 2007)が行われているが, それぞれの利点・欠点は十分整理されておらず, 環境に応じたそれぞれの手法の適・不適はよく判っていない。このような状況の中で, シカの生息密度を正確に把握していくためには, UNO et al. (2006)が指摘しているように, 個々の手法の不確実性を考慮して複数の指標を用いてクロスチェックすることが現実的な対応であると考えられる。また, 特に芦生研究林の場合, シカの生息密度は季節変動していることが疑われることから, シカの生息密度の年次変動だけでなく, 季節変化も把握していく必要がある。

このような課題に対して, 合田ほか(2008)では, 芦生研究林の林道利用者から林道走行中のシカの日撃情報を収集することによって, シカの生息密度の年次変化や季節変化をモニタリングできないか検討している。合田ほか(2008)の用いた手法は, 研究林を利用する人の協力を得てデータを収集していくため, 調査のための特別な装備や労力がかからない。長期にわたって継続的なモニタリングが可能であり, その点で現実的といえる。

一方, 林道を走行する車両からの視野の広がり, 林道周辺の地形, 植生によって大きく左右されるため, ルートによってシカの「発見しやすさ」はバイアスがかかってしまう(小泉ほか 2004)。これらのバイアスがルート間で一定であれば, シカの日撃率を密度指標としてルート間で比較することができるが, 実際はルート間でバイアスのかかり方が異なるため, 単純にルート間の比較をすることはできない。また, このようなルート特異的なバイアスのかかり方を補正する方法は未だ確立されていない。そのため現段階ではこの手法を用いて, シカの生息密度の違いをルート間で比較できるわけではない。加えて, 林道周辺へのシカの出没は, シカの習性によって季節変化, 日周変化を起こしている可能性も考えられる。したがって, 林道上でのシカの日撃数の変動がその林道周辺のシカの生息密度の変動を反映していない可能性もある。

このようにシカの密度指標として用いるためには, ルート間や時系列間の比較を可能にするような補正方法を開発する必要があり, そのための方法論的課題をいくつかクリアする必要がある。しかし, ルート特異的なシカの「発見しやすさ」は, そのルート周辺の景観構造の大きな変化がない限り比較的安定していると考えられることから, シカの日周行動や季節行動の補正さえできれば, ある林道周辺のシカの生息密度の相対的な変化を時系列的にモニタリングするための手法として実用化が期待できるといえる。

## 7. 森林生態系の長期的変化の観測

森林生態系はゆっくりと時間をかけて変化する（小見山, 2000; 中静, 2004）。そのため森林生態系を長期観測する必要がある（種生物学会, 2006）。今回の特集において、長期的な生態系変化の観測フィールドとして芦生研究林が機能していることが示されたといえる。

例えば、シカが土壤動物相の及ぼす影響の研究については、これまで行われたほとんどの研究が、防鹿柵によりシカを数年間排除した後に柵内外の比較を行う手法（日野ほか 2003）か、シカ密度やシカの侵入年代が異なる場所間での比較による手法を用いる研究かであった。しかし、芦生研究林では、20年以上前に土壤動物相調査が行われており、そのデータが多数報告（TAKEDA, 1981; 塚本, 1977, 1985, 1986a, 1986b; TSUKAMOTO, 1996; KANEKO, 1985, 1988; KANEKO and TAKEDA, 1984）されていたため、ほぼ同一地点において再調査を行うことができた。これにより、シカの個体数増加前後の土壤動物相の変化の直接的なデータを示すことができたのである（SAITOH et al., 2008）。福田・高柳（2008）が、過去20年間のハイヌガヤ群落の変化を明らかにできたのも、20年近く以前にハイヌガヤ群落の分布調査（長山 1985）が行われており、かつそのデータが保存されていたからである。

このような研究を可能にしたのは、過去数十年にわたって芦生研究林が生態学の研究フィールドとして維持されてきたことに加えて、その間、多くの研究者が様々な生態現象を観測し、それらのデータをさまざまな記録媒体に記録し、現在まで蓄積してきたことによる。

その一方で、草本相を含めた植生構造や植物多様性構造がシカの個体数増加前後でどのように変化したかについては、十分明らかにすることができなかった。この理由は、芦生研究林では木本植物の群集構造や動態に関する調査（「天然林の生態」研究グループ, 1972; 荻野ほか, 1977; 山中・玉井, 1986; 大嶋ほか, 1990; 大島ほか, 1994; 山中ほか, 1999）は数多く行われてきたが、阪口ほか（2008）が行ったような草本植物をも対象とした定量的な植生調査データがほとんど存在しなかったためである。

これらのことは、長期的な生態系変化を観測するためには、研究フィールドが長期的に維持されることと、その時代時代の生態系の状態を記載するような地道な研究が行われ、かつそのデータが記録媒体に残されることが大切であることを示している。特集において、現在の芦生研究林内の森林生態系の各構成要素の観測データを数多く示すことができたのは、長期的な森林生態系の変化

を観測するうえで新たな一歩を築けたということになる。

## 8. おわりに

これまでの研究で、シカの増加に伴い多様な分類群の生物群集に変化が生じていることが明らかとなった。しかし、その一方で、そのような変化がどのような機構で生じたかについては極めて不十分な理解しかできていない。芦生研究林での植物や昆虫、土壤動物を対象とした一連の研究から、生物群集へのシカの影響を的確に把握するためには、生物間相互作用網の構造と間接効果の機能についての理解が必要不可欠であることが示唆された。生物群集の形成には「住み場所」である非生物的環境の構造も強く働く（武田, 2001）。したがって、シカの影響による非生物的環境の変化の把握と、そのような非生物的環境の変化が生物群集に及ぼす影響の理解についても深める必要がある。今後は群集生態学的な基礎研究をもっと推し進める必要があるだろう。

現在起こっているシカの過採食が、生態系機能や生物多様性に不可逆的な影響を及ぼしているか否かについては現段階では答えられていない。しかし、生態リスクの予防原則（松田, 2008）にしたがえば、答えはなくともリスクがあるならば、生態系機能や生物多様性の保全のための予防的な取り組みが講じられるべきである。現在考えられる現実的な取り組みとしては、森林下層植生の回復を可能にするシカの生息密度を明らかにし、そのような生息密度へシカの個体数コントロールを行うことを提案したい。そのためにはシカの生息状況の的確な把握ができる必要がある。したがって、シカの生息状況の把握のための観測手法の開発と、継続的な観測の実行が求められるであろう。

最後に一番重要な課題は、これら一連の研究が今後も継続して行われることである。このためには多くの人々に芦生研究林の森林生態系の価値とそこでのシカ研究の重要性を理解してもらい、協力してもらうことが欠かせない。関係者はそのための努力を払う必要があるだろう。また、新たに研究室に入る若い学生諸君が、この研究の取り組みに意義を感じ参加してくれることも大切である。本稿がそのきっかけになることを期待している。

## 9. 謝辞

本稿の執筆を助めてくれた井上みずきさんにまず感謝したい。本稿を執筆するにあたっては、特集の執筆者たちに原稿を読んでいただき、さまざまなコメントとご助

言をしていただいた。また、2名の匿名の査読者からも内容についていくつか有益なご指摘をいただいた。これらの方々にもお礼申し上げる。

### 引用文献

- 1) AKASHI N. and NAKASHIZUKA T. (1999) Effect of bark-stripping by Sika deer (*Cervus nippon*) on population dynamics of a mixed forest in Japan. *For. Ecol. Manag.* 113: 75-82.
- 2) 浅田正彦・落合啓二 (2007) 千葉県房総半島のニホンジカの個体数推定法と将来予測. *哺乳類科学* 47: 45-53.
- 3) BAILEY, J.K. and WHITHAM, T.G. (2002) Interactions among fire, aspen, and elk affect insect diversity: reversal of a community response. *Ecology* 83: 1701-1712.
- 4) BAINES, D., SAGE, R.B. and BAINES, M.M. (1994) The Implications of Red Deer Grazing to Ground Vegetation and Invertebrate Communities of Scottish Native Pinewoods. *J. Appl. Ecol.* 31:776-783.
- 5) BARDGETT, R.D. and WARDLE, D.A. (2003) Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology* 84: 2258-2268.
- 6) COOMES, D.A., ALLEN, R.B., FORSYTH, D.M. and LEE, W.G. (2003) Factors preventing the recovery of New Zealand Forests following control of invasive deer. *Conserv. Biol.* 17: 450-459.
- 7) CÔTÉ, S.D., ROONEY, T.P., TREMBLAY, J.P., DUSSAULT, C. and WALLER D.M. (2004) Ecological impacts of deer overabundance. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35: 113-147.
- 8) FRANK, D.A. and GROFFMAN, P.M. (1998) Ungulate vs. landscape control of soil C and N process in grassland of Yellowstone National Park. *Ecology* 79: 2229-2241.
- 9) 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.
- 10) 藤木大介・鮫島弘光・坂田宏志 (2007) 兵庫県における大・中型野生動物の生息状況と人との軋轢の現状. *兵庫県立人と自然の博物館 自然環境モノグラフ* 3号, 兵庫.
- 11) 藤木大介・鈴木牧・後藤成子・横山真弓・坂田宏志 (2006) ニホンジカ (*Cervus nippon*) の採食下にある旧薪炭林の樹木群集の構造について. *保全生態学研究* 11: 21-34.
- 12) 福田淳子・高柳敦 (2008) 京都府の多雪地におけるニホンジカ *Cervus nippon* Temminck によるハイイヌガヤ *Cephalotaxus harringtonia* var. *nana* の採食にみられる積雪の影響. *森林研究* 77: .
- 13) 福島慶太郎・徳地直子 (2008) シカの食害が森林生態系の物質循環に与える影響: 渓流水質の予備調査から. *森林研究* 77:
- 14) 福島司・岩瀬徹 (2005) 「図説」日本の植生. 153pp, 朝倉書店, 東京.
- 15) FUKUZAWA, K., SHIBATA, H., TAKAGI, K., NOMURA, M., KURIMA, N., FUKAZAWA, T., SATOH, F. and SASA, K. (2006) Effects of clear-cutting on nitrogen leaching and fine root dynamics in a cool-temperate forested watershed in northern Japan. *For. Ecol. Manag.* 225: 257-261.
- 16) FULLER, R.J. (2001) Responses of woodland birds to increasing numbers of deer: a review of evidence and mechanisms. *Forestry* 74: 289-298.
- 17) FULLER, R.J. and GILL, R.M.A. (2001) Ecological impacts of increasing numbers of deer in British woodland. *Forestry* 74 (3): 193-199.
- 18) FURUSAWA, H., HINO, T., KANEKO, S. and ARAKI, M. (2005) Effect of dwarf bamboo (*Sasa nipponica*) and deer (*Cervus nippon centralis*) on the chemical properties of soil and microbial biomass in a forest at Ohdaigahara, central Japan. *Bulletin of the Forestry and Forest Products Research Institute* 4: 157-165.
- 19) 古田公人 (2002) ニホンジカ個体数増加の背景と原因. *林業技術* 724: 2-7.
- 20) GILL, R.M.A. (1992) A review of damage by mammals in north temperate forests: 1. Deer. *Forestry* 65: 145-169.
- 21) 合田禄・井上みずき・高柳敦 (2008) 芦生研究林における林道走行中のシカ目撃数のモニタリング. *森林研究* 77:
- 22) 合田禄・高柳敦 (2008) シカの利用頻度が草本群落に及ぼす影響. *森林研究* 77:
- 23) GRIME J.P. (1979) *Plant strategy and vegetation processes.* 222pp, John Wiley & Sons, New York.
- 24) 濱崎伸一郎・岸本真弓・坂田宏志 (2007) ニホンジカの個体数管理にむけた密度指標(区画法、糞塊密度および目撃効率)の評価. *哺乳類科学* 47: 65-71.
- 25) HINO, T. (2006) The impact of herbivory by deer on forest bird communities in Japan. *Acta Zoologica Sinica* 52 (Supplement): 684-686.
- 26) 日野輝明・古澤仁美・伊東宏樹・上田明良・高畑義啓・伊藤雅道 (2003) 大台ヶ原における生物間相互作用にもとづく森林生態系管理. *保全生態学研究* 8: 145-158.
- 27) 本間和敬 (1995) 奥日光・足尾地域におけるニホンジカの移動様式とハビタット利用選択の解析. *上越教育大学大学院修士論文.*
- 28) HUSHEER, S.W., COOMES, D.A. and ROBERTSON, A.W. (2003) Long-term influence of introduced deer on the composition and structure of New Zealand *Nothofagus* forests. *For. Ecol. Manag.* 181: 99-117.
- 29) 井上みずき・合田禄・阪口翔太・藤木大介・山崎理正・高柳敦・藤崎憲治 (2008) ニホンジカの森林生態系へのインパクト—芦生研究林. *森林研究* 77:
- 30) 石川麻代・高柳敦 (2008) 異なる光環境下における草本群落に対する防鹿柵の影響. *森林研究* 77:
- 31) Irô, H. and HINO, T. (2005) How do deer affect tree seedling on a dwarf bamboo-dominated forest floor? *Ecol. Res.* 20: 121-128.
- 32) 岩崎啓二 (2001) 間接効果と種間相互作用のネットワーク—岩礁性潮間帯群集. (群集生態学の現在, 佐藤宏明・山本智子・安田弘法, 427pp, 京都大学学術出版会, 京都) . 51-72.
- 33) 蒲谷肇 (1988) 東京大学千葉演習林荒瀬沢における常緑広葉樹林の下層植生の変化とシカの食害による影響. *東大農学部演報* 78: 67-82.
- 34) 門脇正史・遠藤好和 (2007) 南アルプス静岡地域におけるイチイ *Taxus cuspidata* 人工林のニホンジカ *Cervus nippon* による被害. *森林立地* 48: 99-104.
- 35) 梶光一 (1993) シカが植生をかえる. 洞爺湖中島の例. (東正剛・阿部永・辻井達一編) *生態学からみた北海道. 北海*

- 道大学図書刊行会, 札幌.
- 36) 梶光一 (2003) エゾシカと被害: 共生のあり方を探る. 森林科学 39: 28-34.
- 37) 梶光一 (2006) エゾシカ個体群動態と管理. (世界遺産をシカが喰う シカと森の生態学, 湯本貴和・松田裕之, 212pp, 文一総合出版, 東京). 40-64.
- 38) KAJI, K., MIYAKI, M., SAITOH, T., ONO, S. and KANEKO, M. (2000) Spatial distribution of an expanding sika deer *Cervus nippon* population on Hokkaido Island, Japan. Wildl. Soc. Bull. 28: 699-707.
- 39) 神奈川県 (2007) 第2次神奈川県ニホンジカ保護管理計画. 神奈川県, 横浜.
- 40) KANDA, N., YOKOTA, T., SHIBATA, E. and SATO, H. 2005. Diversity of dung-beetle community in declining Japanese subalpine forest caused by an increasing sika deer population. Ecol. Res. 20:135-141.
- 41) KANEKO, N. (1985) A comparison of oribatid mite communities in two different soil types in a cool temperate forest in Japan. Pedobiologia 28: 255-264.
- 42) KANEKO, N. (1988) Feeding habits and cheliceral size of oribatid mites in cool temperate forest soils in Japan. Rev. Ecol. Biol. Sol. 25: 353-363.
- 43) KANEKO, N. and TAKEDA, H. (1984) A primary study on an oribatid mite communities in the cool temperate forest soils developed on a slope. Bulletin of the Kyoto University Forests 56: 1-10.
- 44) 環境省近畿地方環境事務所 (2007) 大台ヶ原ニホンジカ保護管理計画—第2期—.
- 45) 環境省自然保護局野生生物課 (2000) 改訂・日本の絶滅のおそれのある野生生物—レッドデータブック—8 植物 I (維管束植物). 660pp, 東京.
- 46) 加藤恵理子・小金澤正昭 (2007) 尾瀬にもシカ出現!—自然生態系が危ない. (オオカミを放つ 森・動物・人のよい関係を求めて, 丸山直樹・須田知樹・小金澤正昭編著, 193pp, 白水社, 東京). 52-73.
- 47) KATO, M. and OKUYAMA, Y. (2004) Change in the biodiversity of a deciduous forest ecosystem caused by an increase in the Sika deer population at Ashiu, Japan. Contributions from the Biological Laboratory, Kyoto University 29: 437-448.
- 48) 溪畔林研究会 (2001) 水辺林管理の手引き. 213pp, 日本林業調査会, 東京.
- 49) KIRBY, K.J. (2001) The impacts of deer on the ground flora of British broadleaved woodland. Forestry 74: 219-229.
- 50) 木平英一・新藤純子・吉岡崇仁・戸田任重 (2006) わが国の渓流水質の広域調査. 水文誌 36: 145-150.
- 51) 小泉透 (1994) ニホンジカによる造林木被害とその防除. 林業技術 633: 11-14.
- 52) 小泉透・矢部恒晶・椎葉康喜・井上晋 (2004) 距離標本法によるニホンジカの密度推定. 九州森林研究 57: 131-134.
- 53) 小見山章 (2000) 森の記憶 飛騨・荘川村六厘の森林史. 239pp, 京都大学学術出版会, 京都.
- 54) KUITERS, A.T., MOHREN G.M.J. and VAN WIEREN, S.E. (1996) Ungulates in temperate forest ecosystems. For. Ecol.Manag. 88: 1-5.
- 55) 京都府環境部環境企画課 (2002) 京都府レッドデータブック (上巻) 野生動物編, 935pp, 東京.
- 56) LI, Y., MARUYAMA, N. and KOGANEZAWA, M. (2001) Factor explaining the extension of the sika deer's range in Nikko, Japan. Biosphere Conservation 3 (2):55-69.
- 57) MAEJI, I., YOKOYAMA, S. and SHIBATA, E. (1999) Population density and range use of sika deer, *Cervus nippon*, on Mt. Ohdaigahara, central Japan. J. For. Res. 4: 235-239.
- 58) 丸山直樹 (1981) ニホンジカ *Cervus nippon* TEMMINCK の季節移動と集合様式に関する研究. 東京農工大学農学部学術報告 23: 1-85.
- 59) 丸山直樹 (1994) 動物による森林被害はなぜ起きるのか? 林業技術 633: 2-6.
- 60) 松田裕之 (2008) 生態リスク学. 共立出版, 東京.
- 61) MCSHEA, W.J. and RAPPOLE, J.H. (2000) Managing the abundance and diversity of breeding bird populations through manipulation of deer populations. Conserv. Biol. 14: 1161-1170.
- 62) MENGE, B.A. (1995) Indirect effects in marine rocky intertidal interaction webs: patterns and importance. Ecol. Monog. 65: 21-74.
- 63) 三浦慎吾 (1998) シカ問題の動向と個体群管理のポイント. 林業技術 680: 31-34.
- 64) MIYAKI, M. and KAJI, K. (2004) Summer forage biomass and the importance of litterfall for a high-density sika deer population. Ecol. Res. 19: 405-409.
- 65) 宮下直・野田隆史 (2003) 群集生態学. 東京大学出版会, 東京.
- 66) MIYASHITA, T., TAKADA, M. and SHIMAZAKI, A. (2004) Indirect effects of herbivory by deer reduce abundance and species richness of web spiders. Écoscience 11: 74-79.
- 67) MOSER, B.W. and WITMER, G.W. (2000) The effects of elk and cattle foraging on the vegetation, bird, and small mammals of the Bridge Creek Wildlife Area, Oregon. Int. Biodeter. Biodegrad. 45: 151-157.
- 68) 村上雄秀・鈴木伸一・林寿則・矢ヶ崎朋樹 (2007) 丹沢大山の植生—シカ影響下の植物群落—. (丹沢大山総合調査学術報告書, 丹沢大山総合調査団, 794pp, 財団法人平岡環境科学研究所, 相模原). 17-66.
- 69) 長山泰秀 (1985) 環境条件に対する林木の適応について—ハイイヌガヤの土壌条件に対する反応—. 京都大学農学部森林生態学研究室. 卒業論文.
- 70) 中井猛之進 (1941) 植物ヲ学ブモノハ一度ハ京大ノ芦生演習林ヲ見ルベシ. 植物研究雑誌 17: 273-283.
- 71) NAKAMURA, K. and OHGUSHI, T. (1979) Studies on the population dynamics of a thistle-feeding lady beetle, *Henosepilachna pustulosa* (Kono) in a cool temperate climax forest. I. The estimation of adult population parameters by the marking, release and recapture method. Res. Popul. Ecol. 20: 297-314.
- 72) NAKASHIZUKA, T. (1988) Regeneration of beech (*Fagus crenata*) after the simultaneous death of underground dwarf bamboo (*Sasa kurilensis*). Ecol. Res. 3: 21-35.
- 73) 中静透 (2004) 森のスケッチ. 236pp, 東海大学出版会, 秦野.
- 74) 二村一男・中島皇・山中典和 (1997) 芦生演習林における野生動物の目撃記録. 京大集報 30: 59-72.
- 75) NOMIYA H., SUZUKI W., KANAZASHI T., SHIBATA M., TANAKA H. and NAKASHIZUKA T. (2003) The response of forest floor vegetation and tree regeneration to deer exclusion and

- disturbance in a riparian deciduous forest, central Japan. *Plant Ecology* 164: 263-276.
- 76) 荻野和彦・小見山章・堤利夫 (1977) 芦生演習林の天然生スギ林の植生. 京大演報 49: 53-63.
- 77) 小倉義光 (1994) お天気科学 - 気象災害から身を守るために -. 226pp, 森北出版, 東京.
- 78) 大串隆之 (2001) ダイナミックな生物間相互作用 - 昆虫と植物との関係から考える. (群集生態学の現在, 佐藤宏明・山本智子・安田弘法, 427pp, 京都大学学術出版会, 京都). 25-50.
- 79) 大島誠一・山中典和・中島皇・枚田邦宏 (1994) 幽仙谷天然林試験地の概要と林分構造. 京大集報 26: 54-65.
- 80) OHRUI, K. and MITCHELL, M.J. (1997) Nitrogen saturation in Japanese forested watershed. *Ecol. Appl.* 7: 391-401.
- 81) 大嶋有子・山中典和・玉井重信・岩坪五郎 (1990) 芦生演習林の天然林における溪畔林優占高木種 - トチノキ・サワグルミー - に関する分布特性の種間比較. 京大演報 62: 15-27.
- 82) ROONEY, T.P. (2001) Deer impacts on forest ecosystems: a North America perspective. *Forestry* 74: 201-208.
- 83) ROONEY, T.P. and WALLER, D.M. (2003) Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems. *For. Ecol. Manag.* 181: 165-176.
- 84) RUSSELL, F.L., ZIPPIN, D.B. and FOWLER, N.L. (2001) Effects of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) on plants, plant populations and communities: a review. *Am. Midl. Nat.* 146: 1-26.
- 85) SAITOH, S., MIZUTA, H., HISHI, T., TSUKAMOTO, J., KANEKO, N. and TAKEDA, H. (2008) Impacts of deer overabundance on soil macro-invertebrates in a cool temperate forest in Japan: a long-term study. *Forest Research, Kyoto* 77:
- 86) 阪口翔太・藤木大介・井上みずき・高柳敦 (2008) 芦生上谷流域の植物多様性と群集構造 - トランセクトネットワークによる植物群集と希少植物の検出 -. 森林研究 77
- 87) 真田勉 (2004) 平成 16 年夏 東京・多摩地域のシカ森林被害緊急調査. 森林技術 753: 12-17.
- 88) SCHEFFER, M., CARPENTER, S., FOLEY, J.A., FOLKE, C. and WALKER, B. (2001) Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413: 591-596.
- 89) 関根達郎・佐藤治雄 (1992) 大台ヶ原におけるニホンジカによる樹木の剥皮. 日生態会誌 42: 241-248.
- 90) SHIBATA, H., KURAJI, K., TODA, H. and SASA, K. (2001) Regional comparison of nitrogen export to Japanese forest streams. *The Scientific World* 1 (S2): 572-580.
- 91) SHIMAZAKI, A. and MIYASHITA, T. (2002) Deer browsing reduces leaf damage by herbivorous insects through an induced response of the host plant. *Ecol. Res.* 17: 527-533.
- 92) SHIMODA, K., KIMURA, K., KANZAKI, M. and YODA, K. (1994) The regeneration of pioneer tree species under browsing pressure of Sika deer in an evergreen oak forest. *Ecol. Res.* 9: 85-92.
- 93) STEWART, A.J.A. (2001) The impact of deer on lowland woodland invertebrates: a review of the evidence and priorities for future research. *Forestry* 74: 259-270.
- 94) 鈴木貞雄 (1996) 日本タケ科植物図鑑. 271pp, 聚海出版, 千葉.
- 95) 種生物学会 (2006) 森林の生態学 長期大規模研究からみえるもの. 383pp, 文一総合出版, 東京.
- 96) TAKAHASHI, H. and KAJI, K. (2001) Fallen leaves and unpalatable plants as alternative foods for sika deer under food limitation. *Ecol. Res.* 16: 257-262.
- 97) TAKATSUKI, S. (1980) Ecological studies on the effect of sika deer (*Cervus nippon*) on vegetation, II. The vegetation of Akune Island, Kagoshima Prefecture, with special reference to grazing and browsing effect of Sika deer. *Ecological Review* 19: 123-144.
- 98) TAKATSUKI S. (1982) Ecological studies on the effect of sika deer (*Cervus nippon*) on vegetation, III. The vegetation of Iyokashima island, southwestern Shikoku, with special reference to grazing effect of sika deer. *Ecological Review* 20: 15-29.
- 99) TAKATSUKI S. (1992) Foot morphology and distribution of Sika deer in relation to snow depth in Japan. *Ecol Res* 7: 19-23.
- 100) TAKATSUKI, S. and HIRABUKI, Y. (1998) Effects of sika deer browsing on the structure and regeneration of the Abies firma forest on Kinkazan island, Northern Japan. *Journal of Sustainable Forestry* 6: 203-221.
- 101) TAKATSUKI, S., SUZUKI, K. and HIGASHI, H. (2000) Seasonal elevational movement of sika deer on Mt. Goyo. *Mammal Study* 25: 107-114.
- 102) 高柳敦 (2000a) ニホンジカによる農林業被害と狩猟 (1). 山林 1396: 35-41.
- 103) 高柳敦 (2000b) ニホンジカによる農林業被害と狩猟 (2). 山林 1397: 25-32.
- 104) TAKEDA, H. (1981) A preliminary study on collembolan communities in a deciduous forest slope. *Bulletin of the Kyoto University Forests* 53: 1-7.
- 105) 武田博清 (2001) 森林生態系における土壌分解者群集の構造と機能. (群集生態学の現在, 佐藤宏明・山本智子・安田弘法, 427pp, 京都大学学術出版会, 京都). 327-351.
- 106) 竹内敬 (1962) 京都府草木誌. 157pp, 宗教法人大本, 亀岡.
- 107) 玉田克己・車田利夫 (2006) 道路と空からシカを数える - 個体群の動向 (梶光一, 宮木雅美, 宇野裕之編) エゾシカの保全と管理. 北海道大学出版会, 札幌.
- 108) 田村淳・勝山輝男 (2007) シカの採食圧の異なる東西丹沢における林分構造と林床植生の差異. (丹沢大山総合調査学術報告書, 丹沢大山総合調査団, 794pp, 財団法人平岡環境科学研究所, 相模原). 101-118.
- 109) 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
- 110) 天然林の生態研究グループ (1972) 京都大学芦生演習林における天然林の植生について. 京大演報 43: 33-52.
- 111) 寺井裕美・柴田昌三 (2002) ミヤコザサの維持と樹木実生の更新にエゾシカの採食が与える影響. 森林研究 74: 77-86.
- 112) 寺内良平・加藤真 (1992) 芦生ヒツクラ谷の植物. 植物・分類地理 43: 81.
- 113) TILGHMAN, N.G. (1989) Impacts of white-tailed deer on forest regeneration in northwestern Pennsylvania. *J. Wildl. Manag.* 53: 524-532.
- 114) 徳地直子・辻明子・岩坪五郎 (1991) 山地小流域における降水と流出水の水質. 京大演報 63: 60-67.
- 115) 塚本次郎 (1977) 落葉広葉樹林内の斜面における大型土壌動物について: 1.2 種の陸棲等脚類: *Ligidium japonicum* 及

- び *L. paulum* について. 日生態会誌 27: 201-206.
- 116) 塚本次郎 (1985) 落葉広葉樹林内の斜面における大型土壤動物について: II. ツリミミズ科とフトミミズ科のミミズ類について. 日生態会誌 35: 37-48.
- 117) 塚本次郎 (1986a) 落葉広葉樹林内の斜面における大型土壤動物について: III. 斜面の上部と下部との間に見られた A<sub>0</sub> 層の違いに対するミミズの影響の間接的評価. 日生態会誌 35: 601-607.
- 118) 塚本次郎 (1986b) 我國の森林落葉消失に果たすミミズの役割評価について—ヨーロッパとの比較を中心に—. 森林立地 28: 1-10.
- 119) TSUKAMOTO, J. (1996) Soil macro-invertebrates and litter disappearance in a Japanese mixed deciduous forest and comparison with European deciduous forests and tropical rain forests. *Ecol. Res.* 11: 35-50.
- 120) 辻明子 (1993) 森林生態系における土壤溶液の移動に伴う森林土壌の物質移動. 京都大学修士論文. 68pp.
- 121) TSUJINO, R. and YUMOTO, T. (2004) Effects of sika deer on tree seedlings in a warm temperate forest on Yakushima Island, Japan. *Ecol. Res.* 19: 291-300.
- 122) UNO, H. and KAJI, K. (2000) Seasonal movements of female sika deer in eastern Hokkaido, Japan. *Mammal Study* 25: 49-57.
- 123) UNO, H., KAJI, K., SAITO, T., MATSUDA, H., HIRAKAWA, H., YAMAMURA, K. and TAMADA, K. (2006) Evaluation of relative density indices for sika deer in eastern Hokkaido, Japan. *Ecol. Res.* 21: 624-632.
- 124) 矢原徹一 (2006) シカの増加と野生植物の絶滅リスク. (世界遺産をシカが喰うシカと森の生態学. 湯本貴和・松田裕之, 212pp, 文一総合出版, 東京). 168-188.
- 125) 山中典和・松本淳・大島有子・川那辺三郎 (1999) 京都大学芦生研究林モンドリ谷集水域の林分構造. 京大演報 65: 63-76.
- 126) 山中典和・玉井重信 (1986) 京都大学芦生研究林のブナ天然林における低木の個体群構造について. 京大演報 57: 26-36.
- 127) YASUDA, S. and NAGAMASU, H. (1995) Flora of Ashiu. *Contr. Biol. Lab, Kyoto Univ.* 28: 367-486.
- 128) YOKOYAMA, S., YAMASHITA, M. and SHIMIZU, T. (1996) Taxonomic study on the Genus *Cirsium* (Compositae) in the Hokuriku district and its Adjacent area (2) *Cirsium ahiuense* a new species from Ashiu, Kyoto Prefecture. *J. Phytogeogr. & Taxon.* 44: 19-24.
- 129) 湯本貴和・松田裕之 (2006) 世界遺産をシカが喰うシカと森の生態学. 212pp, 文一総合出版, 東京.
- 130) WARDLE, D.A., BONNER, K.I. and BARKER, G.M. (2002) Linkages between plant litter decomposition, litter quality, and vegetation responses to herbivores. *Funct. Ecol.* 16: 585-595.
- 131) 渡辺弘之 (1970) 京都の秘境芦生一原生林への招待—. ナカニシヤ出版, 京都.
- 132) WEBSTER, C.R., JENKINS, M.A. and ROCK, J.H. (2005) Long-term response of spring flora to chronic herbivory and deer exclusion in Great Smoky Mountains National Park, USA. *Biological Conservation* 125: 297-307.
- 133) WILSON, D.J., RUSCOE, W.A., BURROWS, L.E., MCELREA, L.M. and CHOQUENOT, D. (2006) An experimental study of the impacts of understory forest vegetation and herbivory by red deer and rodents on seedling establishment and species composition in Waitutu forest, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology* 30 (2): 191-207.
- 134) WOOTTON, J.T. (2002) Indirect effects in complex ecosystems: recent progress and future challenges. *Journal of Sea Research* 48: 157-172.

(2008年5月12日受理)