

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

論 文

シカの利用頻度が草本群落に及ぼす影響

合田 禄*・高柳 敦**

Effects of deer habitat use on herbaceous communities

Roku GODA* and Atsushi TAKAYANAGI**

シカの利用頻度が草本群落のバイオマスと種構成に与える影響を明らかにすることを目的とした。京都大学フィールド科学研究センター芦生研究林上谷のイグサが優占する群落に3つの調査サイトを設置し、各サイトに6つの処理区を設けた。各処理区は周囲を柵で囲み、毎月、処理区ごとに柵を開閉してシカの利用頻度を変化させた。開放しているときにプロットに付加されたシカの糞塊数を利用頻度の指標とした。調査は2007年6月から9月におこない、9月末に各処理区の草本植物の乾燥重量を測定した。シカの利用頻度が減少しても、植物群落全体のバイオマスや種数に影響はなかったが、多様性指数は増加する傾向にあった。優占度を種ごとにみた場合、シカの利用頻度が減少すると、イグサは減少し、ヤノネグサなどで増加した。シカによる利用頻度が特に高いプロットでは、利用頻度が減少してもすぐには優占度に変化は見られず、対照区の3分の1程度にまで利用頻度が減少してから変化が検出できた。シカの利用頻度と草本群落のバイオマスや種構成は非線形的な関係にあり、この関係を考慮して生態管理をすることが重要であることが示唆された。

キーワード：ニホンジカ・利用頻度・生息密度・草本群落

To examine relationships between the intensity of deer habitat use and the biomass and species composition of herbaceous communities, three experimental sites were set on *Juncus effusus* dominated stands at the Ashiu Experimental Forest of Kyoto University on May 22th, 2007. In each site, six plots of different treatments, including control plot, were set. Plastic net fence surrounding each plot was opened in zero to 30-31 days per month to yield deer's habitat use gradient. Fecal pellet groups newly added to the plots were counted when any plot was opened or closed. Accumulated numbers of fecal pellet groups were regarded as the indices of the intensity of habitat use. At the end of September of the same year, we measured plant biomass of each treatment plot. Increasing habitat use of deer didn't affect total herbaceous biomass and species richness, but pushed up diversity index of herbaceous communities. In each plant species, decreasing habitat use intensity causes a decrease in dominance of *Juncus effusus* and an increase in dominance of *Persicaria nipponensis* and other minor species. In the site where deer heavily used, there was no clear change in herbaceous stand until habitat use intensity decreased to one-third of that in control. It suggested that relationships between the intensity of deer habitat use and the biomass and species composition of herbaceous communities were nonlinear. Therefore, it would be important to consider them when we planed ecological management.

Key words: sika deer, habitat use, density, herbaceous communities

1. はじめに

高い個体群密度になるまで増加したシカ類は、生態系に対して多大な影響を及ぼす (e.g. Cote et al. 2004)。しかし、シカ類による採食は、森林生態系において本来の食物連鎖の一部分でもあるので、防鹿柵を造ることによってシカを完全に排除してしまうことは生態系の管理という観点から十分ではなく、生息密度の目標値を設定した管理が重要である。このためには、シカ類の生息密

度の変化によって植物群落の構造機能がどのように変化するかを知ることが不可欠であり (Hester et al., 2000)、この意味で生息密度を人工的に調整した実験が有効であることが指摘されている (Hester, 2000; Hobbs, 1996; Wisdom et al., 2006)。しかし、このような実験を実施した例は少なく (Tremblay et al., 2006)、筆者らの知る限り5例しかない (Hobbs et al., 1996; Horsley et al., 2003; Persson et al., 2005; Tilghman, 1989; Tremblay et al., 2006)。温帯や寒帯の森林において草本植物が多

* 京都大学大学院農学研究科森林科学専攻／現在の所属：朝日新聞

** 京都大学大学院農学研究科森林科学専攻

* Department of Forest Science, Faculty of Agriculture, Kyoto University / The Asahi Shimbun

** Department of Forest Science, Faculty of Agriculture, Kyoto University

様性の大半を構成しているにも関わらずシカの影響の研究は木本植物に焦点を当てたものが多く (Rooney and Waller, 2003), これら生息密度の制御実験も, 木本植物を主に扱っており, 草本植物への影響の調査例は著しく欠落している。

目標とする生息密度は, 対象となる地域の状況や対象とするシカ種の種によって異なるため, その地域に応じた調査に基づいて考えなければならない (Tremblay et al. 2006; Wisdom et al. 2006). 日本において, 植生に被害を及ぼさないとされているニホンジカ (*Cervus nippon*; 以下, シカ) の生息密度は経験的に5頭/km²とされているが, 定量的に実証されているわけではなく, 環境条件や植生によっても変化する (日野ほか 2003). 芦生研究林では, 1990年代以降シカによる植生の衰退が懸念されている。しかし, 12月に区画法による生息密度の推定がおこなわれているだけで, 季節を通じた生息密度は分かっていない。地形が急峻で閉鎖した森林で覆われた芦生研究林においては, シカの生息密度を正確に把握することは困難であり, Hester (2000) や Hobbs (1996) が指摘するように生息密度を操作した実験がおこなわれたとしても, シカの生息密度と植物群落の関係に基づく生態系の管理に生かすことは容易ではない。しかし, 生息密度にこだわらなくても, シカの土地面積あたりの利用強度と植物群落の反応を解明できれば, これをもとに生態系管理を実施できるだろう。実際, 生息密度そのものではなく生息密度指標を基にシカの保護管理がおこなわれている例もある (坂田ほか, 2001; 坂田ほか, 2002). 本研究は, このような考え方にたって, 芦生研究林において, シカの利用頻度の制御実験を草本群落で実施し, 将来の生態系管理のために必要な基礎情報を提供する。

2. 材料と方法

2. 1. 調査地域と調査期間

本研究は, 京都府の北東部に位置する京都大学フィールド科学研究センター芦生研究林上谷周辺流域 (図-1) でおこなわれた。芦生研究林は気候区分では日本海型と太平洋型の気候帯の移行帯に位置し, 植生は標高600 m付近を境としてコナラ (*Quercus serrata* Thunb. ex. Murray), ウラジロガシ (*Quercus salicina* Blume) などの暖帯構成種からブナ (*Fagus crenata* Blume), ミズナラ (*Quercus crispula* Blume) を主とした冷温帯構成種がみられる (『天然林の生態』研究グループ1972)。

研究林内を流れる由良川の最上流部に位置する上谷流域のうち, 小中山から野田畑湿原にかけて広がる平坦な谷底を調査地とした (図-1)。調査地域の標高は640-

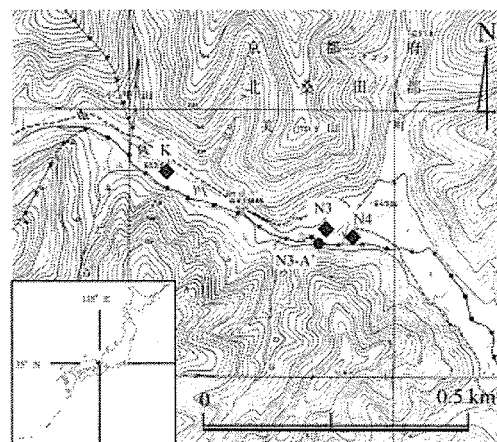


図-1 芦生研究林の位置と設置された3つの実験サイト (K, N3, N4) と代替プロット (N3-A)

Fig. 1. Location of Ashiu Experimental Forest of Kyoto university and three experimental sites (K, N3, N4) and A substitute plot (N3-A) set in the forest.

660 m で, 谷の中央に溪流が流れており, その周辺は河川堆積物により平坦な谷底が発達している。調査地周辺の植生は, 河川段丘面や沖積錘状にはトチノキ (*Aesculus turbinata*) やサワグルミ (*Pterocarya rhoifolia*) などの落葉広葉樹を主体とした天然性溪畔林が発達している。また, 一時的に冠水するような湿地では, イグサ (*Juncus effusus* L. var. *decipens* Buchen) やサワフタギ (*Symplocos chinensis* (Lour.) Druce var. *leucocarpa* (Nakai) Ohwi f. *pilosa* (Nakai) Ohwi) などの低木類からなる植生が存在する。特に, 野田畑湿原では, 後者の植生が谷部平坦地に大きく広がっている。

調査地から0.7-1.0 km離れた長治谷での観測によると, 調査地周辺の年平均気温は11.5℃, 年平均降水量が2821mmである (安藤ほか, 1989)。また, 12月半ばから4月初めにかけて根雪に閉ざされる。

調査地周辺では, 1990年代の終わりごろからシカの採食による下層植生の衰退が見られるようになった。2000年にはシカの採食による影響を受けてハイイヌガヤ (*Cephalotaxus harringtonia* var. *nana*) 群落は衰退し (福田・高柳, 2008), ササ群落の現存量も減少していることが報告されている (田中ほか, 2008)。調査地である小中山から野田畑湿原にかけての谷底部の湿原群落での衰退を記載した文献はないが, 調査を開始した2007年時点では, イグサが優占した群落となっていた。なお, 2000年から2007年にかけて12月におこなわれた区画法によるシカの生息密度調査から, 調査地周辺のシカの生息密度は2-10頭/km²と推定されている (高柳, 未発表)。

2. 2. 実験設定

調査地域である小中山から野田畑湿原にかけてのイグ

サが優占する草本群落に3ヶ所サイト (K, N3, N4) を2007年5月22日に設定した (図-1)。各サイトに6×6mの処理区を6個 (A-Fプロット) 設置し、それらの処理区の四方をネット製の防鹿柵で囲った。柵のネットは取り外しできるようになっており、ネットを着脱することによって、防鹿柵の囲いを開閉することができる。各サイト内の6個のプロット (A-F) において、防鹿柵の囲いを取り外す期間を月当たり0日 (処理区A)、2日 (処理区B)、4日 (処理区C)、8日 (処理区D)、16日 (処理区E)、30-31日 (処理区F) と異なる日数に設定し、シカが月当たり利用できる期間が段階的に変化するようにした (付表-1)。なお、プロットFは何の処理もせず現状のシカの影響を調査するために調査期間を通して利用できる対照区である。

2. 3. シカの利用頻度

各月でプロットに加わるシカの糞塊数を調査した。10粒以上の糞粒が固まって存在している場合に1糞塊とし、新たに発見した糞塊には竹串を使ってマークした。調査は、各処理区の開放直後と閉鎖直前におこない、その時点で開放しているすべての処理区で、新たに付加された糞塊をすべてカウントした。プロット内でカウントされたすべての糞塊数を開放していた処理区の数で除した値を、その開放期間中にそのプロットの各処理区に付加された糞塊数とし、新たに付加された糞塊数の処理区ごとの違いは無視した。処理区Fに関しては、処理区B-Eがすべて閉鎖している期間の最後の2日間の間に付加される糞塊数を調査し、その半分を1日当りに付加される糞塊数とした。この値に、処理区B-Eが閉鎖されている日数をかけることでその期間中の付加糞塊数とした。全調査期間中にそれぞれの処理区に新たに付加された糞塊数を合計したものをシカによる利用頻度の指標とした (表-1)。

表-1 処理区の開放日数と加入した糞塊数

Table 1. The number of fence-opened-days and total fecal pellet groups in treatment areas

Treatment area	The number of fence-opened-days (/ month)	The number of total fecal pellet groups		
		K	N3	N4
A	0	0	0	0
B	2	4.2	6.4	15.8
C	4	7.0	12.7	23.1
D	8	8.3	20.7	32.4
E	16	9.8	29.7	44.9

プロットN3の処理区Eに関しては、8月上旬のシカを排除する期間に柵の破損によって、シカが侵入したことが確認された。このため、この期間については、柵が開放されているとして扱い、加入した糞塊数をカウントし、利用頻度の指標に加えた。

2. 4. シカによる草本群落への影響

2007年9月23～26日にかけて、各プロットにおいて0.5×0.5mのコドラートを4個ランダムに設置し、その中に生育する草本植物の地上部植物体を地際から刈り取った。刈り取ったサンプルを実験室に持ち帰り、種ごとに分別し、80℃で48時間乾燥させた後、乾燥重量を測定した。コドラートに現存した植物の乾燥重量の処理区ごとの平均値、各コドラートに出現した草本植物の種数、コドラートごとの乾燥重量を基にしたShannon-Wienerの多様度指数 H' (底は自然対数) を求め、処理区間の差をKruskal-Wallis法で検定した。そして、横軸にシカによる利用頻度 (／処理区)、縦軸に種数、多様度指数を取って点を落とし、それらの点についてノンパラメトリック回帰曲線 (Lowessの非線形回帰) を引いた。

次に、各サイトに設置した24のコドラートのうち、出現したコドラートの数が多い植物種上位5種を選び、それぞれの種について各コドラートに現存した全ての植物種の乾燥重量の合計に占める割合 (優占度) を算出し、シカによる各処理区の利用頻度との関係を調査した。種数、多様度指数と同様に、横軸にシカによる利用頻度 (／処理区)、縦軸に優占度を取って点を落とし、それらの点についてノンパラメトリック回帰曲線 (Lowessの非線形回帰) を引いた。解析、回帰にはR 2.5.1 (R Development Core Team 2007) を用いた。

プロットN3の処理区Aは、調査期間を通じてシカが利用できないように設定されていたが、9月7日にシカが侵入しているのを発見し、現存していた植物の大半が食べられた。そのため、プロットN3の処理区Aの乾燥重量は、前年の7月から9月まで約20m離れた場所で、防鹿柵によりシカの影響を排除した草本群落で同様の手法で採取したデータを利用した。

3. 結果

3. 1. シカの利用頻度

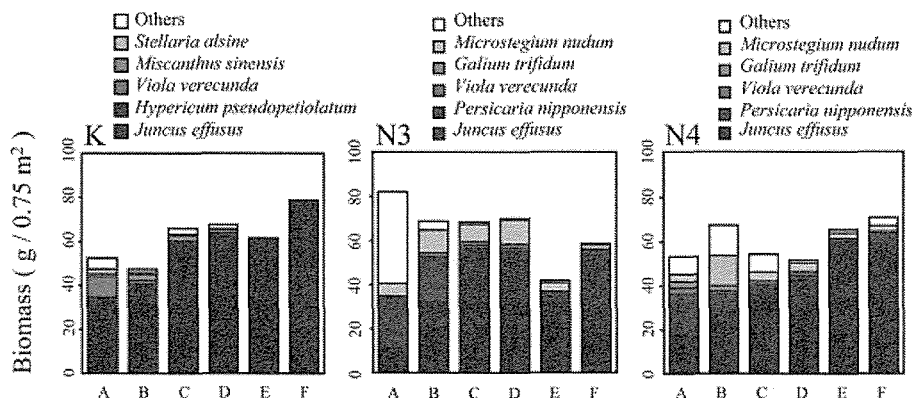
3ヶ所のサイト (N3, N4, K) の各処理区の加入された糞塊数の推定合計値 (土地利用頻度) を表-1に示した。加入した糞塊数は、どの処理区においても $K < N3 < N4$ の順に高くなった。3ヶ所のサイトは最大でも直線距離で500m以内の場所に存在するが、シカによる影響の大きさはサイト間で異なった。サイトKでは、シカが利用可能な日数が増えても、土地利用頻度はそれほど高くならなかった。サイトN3では、シカが利用可能な日数に応じて加入した糞塊数の合計値も増加していったが、サイトN4においては土地利用頻度が処理区Fで特に多かった。

3. 2. シカによる草本群落への影響

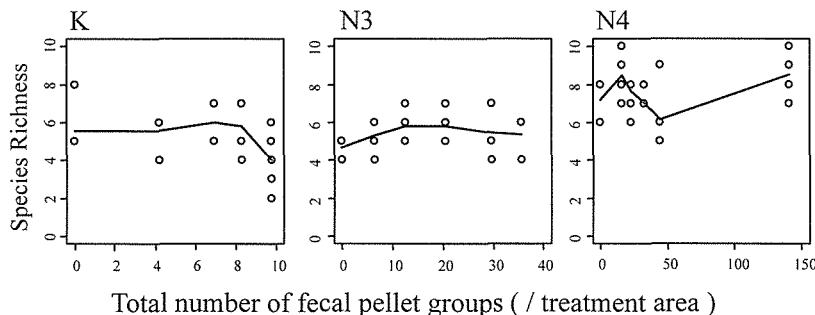
サイトごとの各処理区における草本植物の乾燥重量の平均値は、処理区間で有意な差がなかった (Kruskal-Wallis's rank test: サイト K: $H = 6.07$, $P = 0.30$. サイト N3: $H = 5.63$, $P = 0.34$. サイト N4: $H = 1.72$, $P = 0.89$. 図 - 2). 各コドラートの種数と各処理区の利用頻度の関係を図 - 3 に示した. 種数は利用頻度の違いによって明確な違いがなかった (K: $H = 6.06$, $P = 0.30$. N3: $H = 7.24$, $P = 0.20$. N4: $H = 7.72$, $P = 0.17$). Shannon - Wienwer の多様度指数 H' と利用頻度の関係は処理区間で異なった (K: $H = 18.72$, $P < 0.01$. N3: $H = 13.69$, $P = 0.02$. N4: $H = 17.29$, $P < 0.01$. 図 - 4). サイト K, N3 においては利用頻度が低

くなるほど多様度指数が増加した. 一方, サイト N4 では利用頻度が低くなくてもすぐには多様度指数が増加せず, 利用頻度が 40 以下になるあたりから増加し, 利用頻度が 0 になると減少した.

各サイトの出現頻度上位 5 種は, サイト K ではイグサ, サワオトギリ (*Hypericum pseudopetiolatum* R. Keller), ノミノフスマ (*Stellaria alsine* var. *undulata*), ススキ (*Miscanthus sinensis* Anderss.), ツボスミレ (*Viola verecunda*) であった. N3 と N4 は同じ種が上位 5 種を占め, それらはイグサ, ヤノネグサ (*Persicaria nipponensis* (Makino) H. Gross), ミヤマササガヤ (*Microstegium nudum* (Trin.) A. Camus), ホソバノヨツバムグラ (*Galium trifidum* subsp.

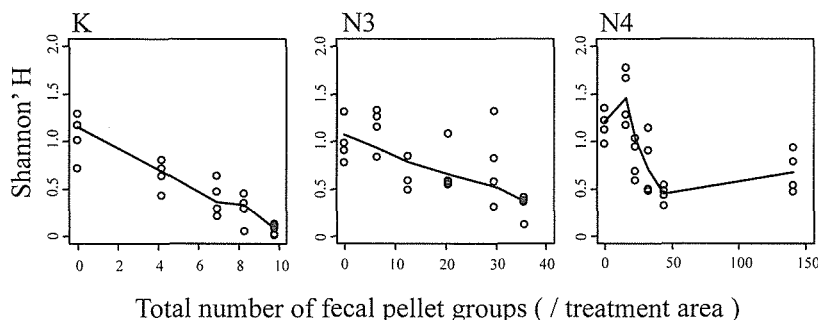


図—2 各処理区における草本植物のバイオマスの合計とその種構成
Fig. 2. Biomass of herbaceous plants and its species composition in each plot.



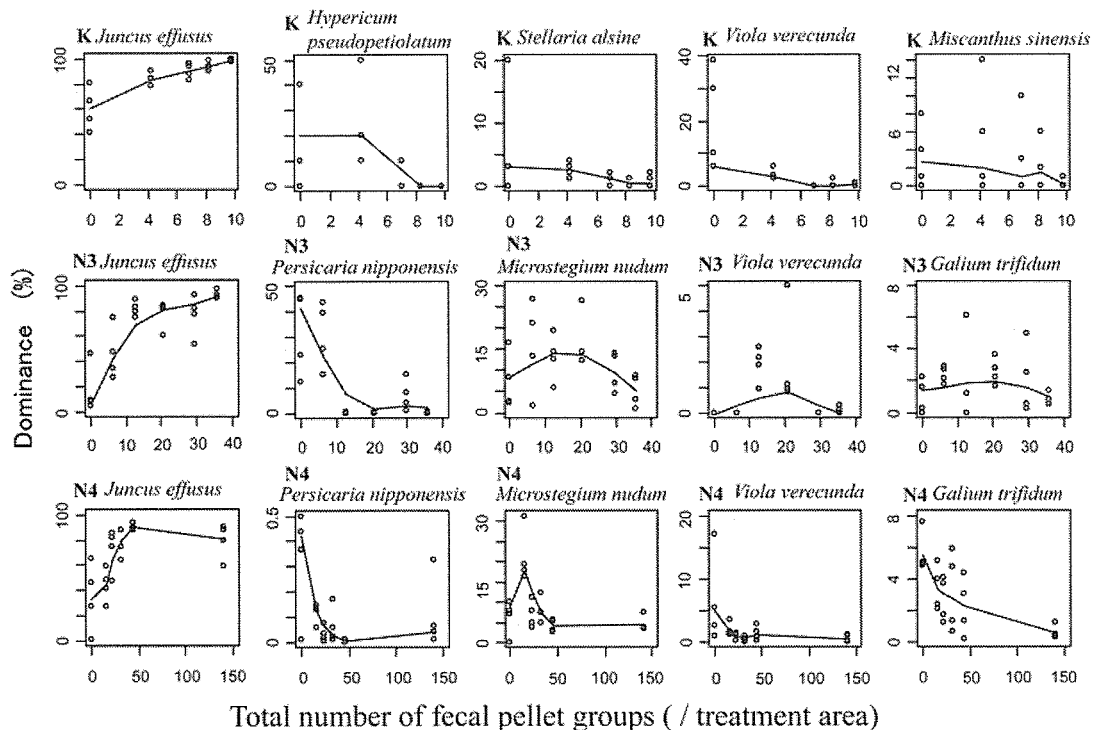
図—3 シカの利用頻度と草本群落の種数の関係. 曲線は Lowess の非線形回帰曲線.

Fig. 3. Relationships between the habitat use intensity of deer and species richness in herbaceous communities. Lines indicate nonparametric lowess regression curves.



図—4 シカの利用頻度と草本群落の Shannon-Wiener の多様度指数 H' の関係. 曲線は Lowess の非線形回帰曲線.

Fig. 4. Relationships between deer habitat use and Shannon' H' of herbaceous community. Lines indicate nonparametric lowess regression curves.



図—5 シカの利用頻度と出現頻度上位 5 種の草本植物の優占度の関係。曲線は Lowess の非線形回帰曲線。
 Fig. 5. Relationships between deer habitat use and dominant ratio of top five herbaceous species.
 Lines indicate nonparametric lowess regression curves.

columbianum), ツボスミレであった。出現頻度上位 5 種の合計優占度はサイト K では 92.6–99.9%, サイト N3 では 56.7–99.0%, サイト N4 では 82.3–98.1%, であった。

それらの種ごとの優占度と、シカの利用頻度の関係を図—5 に示した。すべてのサイトにおいてイグサは、利用頻度が高いほど、優占度が高くなった。その他、利用頻度が低いほど優占度が高くなる種、また利用頻度に関わらず優占度があまり変化しない種があった。シカの利用頻度が低くなるにつれ、K では、他の 4 種の優占度が増加した。N3 では、ヤノネグサの優占度が増加し、N4 では、ヤノネグサ、ツボスミレ、ホソバノヨツバムグラの優占度が増加した。ミヤマササガヤの優占度は途中まで増加したが、シカの利用頻度が 0 になると減少した。N4 においては、利用頻度が 40 以下になるあたりになると植物の優占度に影響があった。

4. 考察

シカの利用頻度が異なることによって、草本群落のバイオマスや種数が影響を受けることはなかったが（図—2、図—3）、利用頻度が減少すると多様度指数は増加した（図—4）。一般的に、シカによる影響が大きすぎると植物の多様性が減少する（Gill and Beardall, 2001; Horsley et al., 2003）。本研究におけるシカの利用頻度

と多様度指数の関係はそれに一致していた。これは、シカの利用強度の軽減によって、群落内で優占していたイグサの現存量が低下したのに対し、逆に他の植物の現存量が高くなったことによる。すべてのサイトにおいてイグサが優占していたが、利用頻度が低くなるとその優占度は減少し、サイト K ではサワオトギリやツボスミレなど複数の種が、サイト N3 や N4 ではヤノネグサなどの優占度が増加した（図—5）。ヤノネグサは、シカによる利用頻度が小さくなると急激に増加した（図—5）ことから嗜好性の種であると思われる。ヤノネグサは一年草であり、優占している多年草のイグサよりも成長が早く草丈もイグサより大きくなるため、シカの採食圧の低下によりイグサの上層に成長することが可能となり優占度を上昇させたと考えられる。シカの利用強度の減少により優占度を増加させるヤノネグサをはじめとする種は、シカによる採食の直接的な影響を受けていると思われる。一方、草食獣の強い採食圧下において、抵抗性、耐食性の種が植物間の競争で有利になり、優占するという例は多く報告されている（Cooke and Farrell, 2001; Horsley et al., 2003; Trembley et al., 2006; Rooney and Waller, 2003）。イグサは 3 サイトのいずれにおいてもシカによる利用頻度が低くなるにつれて著しい優占度の低下がみられ（図—5）、シカにとって不嗜好性の種であると言える。シカの利用頻度の減少で他の植物種がイ

グサの上層に繁茂し光を奪い、このことによりイグサの優占度が減少したと考えられる。そのため、イグサの減少はシカの間接的な影響といえる。また、Schmidt et al. (2004) はノロジカ (*Capreolus capreolus*) が *Juncus effusus* の種子を糞・付着散布することを報告している。本調査地においてもシカはイグサの種子散布を促進している可能性もある。

シカの利用頻度と主要種の優占度の関係はサイト間で異なった。サイト間では対照区の種構成も異なり、また同じ処理区においてもシカの利用頻度は大きく異なった。図-5のx軸のスケールに注目すると、利用頻度が最大で9.8だったサイトK(表-1)では、利用頻度が低くなるにつれイグサの優占度は減少し、サワオトギリやツボスミレの優占度は増加した。利用頻度が最大で35.7だったサイトN3ではシカの利用頻度が減少すると徐々に草本植物の優占度に影響があった。利用頻度が最大で140.9だったN4(表-1)では利用頻度が40以下(対照区の利用頻度の3分の1程度)になるまで草本植物の優占度に影響は現れないが、利用頻度がそれよりも減少したときに植物の優占度に対する影響がみられた。また、サイトN4では、シカの利用が全くなると多様性指数が減少し(図-4)、ミヤマササガヤの優占度も同様の傾向を示した。シカによる利用が全くない状態ではヤノネグサの極端な優占が多様性を低くする要因となっている可能性がある。加えて、シカによる利用が0である場合と0に近いプラスの場合とでは、多様性指数やそれぞれの植物種の優占度に違いがある可能性を示した点で、サイトN4は特筆できる。このような種構成の相対的な変化が顕著なのに対して、どのサイトにおいても種数の増加は見られなかった(図-3)。

シカ類の生息密度を調整することによって植物への影響がどのように変化するかについて、いくつかの研究がなされている。シカ類の生息密度と、植物の多様性との関係が直線的になる(Hersley et al., 2003)、草本植物のバイオマスとの関係は直線的で、低木やイネ科草本の被度との関係は二次関数になる(Hobbs et al., 1996)、木本植物やグラミノイドのバイオマスとの関係が指数関数的になる(Tremblay et al., 2006)など、場所や種の違いによって様々な線形関係が報告されている。一方、シカ類の生息密度と木本植物の実生の数は線形の関係でないという指摘もある(Hester, 2000)。Persson et al. (2005) は、スカンジナビアの北方林においてムース(*Alces alces*)の採食圧をシュミレーションした実験で、低い採食圧ではヨーロッパアカマツ(*Pinus sylvestris*)の成長量にあまり影響がないが、採食圧が閾値(thresholds)に達したとき、採食圧とヨーロッパアカマツの成長量

が線形の関係になることを報告している。森林が損なわれずに発達できるための、シカ類の生息密度と植物の量との関係には、シカ類の生息密度による閾値効果(thresholds effects)が存在し(Augustine et al., 1998)、それらは森林生態系によって異なるといわれ(Hester, 2000)、深刻な影響をあたえる閾値を特定することが今後の課題だと考えられている(Putman et al., 1996; Wisdom et al., 2006)。本研究では、閾値効果があるかどうかを検定するためのモデルには当てはめていないが、シカの利用頻度が特に高い場所では、その利用頻度をある程度軽減しても草本植物の多様性や優占度への影響は現れず、利用頻度をかなり低減させてから初めてその効果が現れることを示した(図-5)。利用頻度が大きいところ、つまり大きな採食圧がかかっているところでは、シカによる利用頻度を緩和させてもすぐには草本植物の多様性や優占度が影響を受けないとも考えられる。このような非線形な関係を見落とすと、生態系の管理を誤り、取り返しのつかないことにもなる可能性もあり(Scheffer et al., 2001)、シカによる植物群落への影響を実験的に把握することはきわめて重要である。

謝辞

京都大学大学院農学研究科森林生物学研究室の各位には有意義な助言を数多く頂いた。ここに深く感謝申し上げる。また、フィールド調査に協力していただいた、同研究科の等々力成史氏、一色美孝氏、安藤菜穂氏、同大学法学部の竹原真理氏にも感謝の意を示したい。

引用文献

- 1) 安藤信・登尾久嗣・窪田順平・川那辺三郎(1989) 芦小演習林の気象観測資料の解析(1)―事務所構内と長治谷の観測所の比較解析を中心に―。京都大学演習林報告. 61. 25-45
- 2) Augustine, D.J. and Frelich L.E. (1998) Effects of white-tailed deer on populations of an understory forb in fragmented deciduous forest. *Can. Biol.* 12. 995-1004
- 3) Augustine, D.J. and McNaughton (1998) Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: Herbivore selectivity and plant tolerance. *J. Wildl. Manage.*
- 4) Augustine, D.J., Frelich, L.E. and Jordan, P.A. (1998) Evidence for two alternate stable states in an ungulate grazing system. *Ecol. Appl.* 8. 1260-1269
- 5) Cooke, A.S. and Farrell, L. (2001) Impact of muntjac deer (*Muntiacus reevesi*) at Monks Wood National Reserve, Cambridgeshire, eastern England. *Forestry*. 74. 241-250
- 6) Cote, 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

- 7) Gill, R.M.A. and Beardall (2001) The impact of deer on woodlands : the effects of browsing and seed dispersal on vegetation structure and composition. *Forestry*. 74. 209-218
- 8) Grime, J.P. (2001) Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. 417pp, John Wiley & Sons, Chichester, UK
- 9) Hester, A.J., Edenius, L., Buttenschon, R.M. and Kuiters, A.T. (2000) Interactions between forests and herbivores: the role of controlled grazing experiments. *Forestry*. 73. 381-391
- 10) Hobbs, N.T. (1996) Modification of ecosystems by ungulates. *J. Wildl. Manage.* 60. 695-713
- 11) Hobbs, N.T., Baker D.L., Bear, G.D. and Bowden, D.C. (1996) Ungulate grazing in sagebrush grassland: Mechanisms of Resource competition. *Ecol. Appl.* 6. 200-217
- 12) Horsley S.B., Stout, S.L. and deCalesta, D.S. (2003) White-tailed deer impact on the vegetation dynamics of a north hardwood forest. *Ecol. Appl.* 13. 98-118
- 13) 日野輝明・古澤仁美・伊藤宏樹・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
- 14) Persson, I., Danell, K. and Bergstrom R. (2005) Different moose densities and accompanied changes in morphology and browse production. *Ecol. Appl.* 15. 1296-1305
- 15) Putman, R.J. (1996) Ungulates in temperate forest ecosystems: perspectives and recommendations for future research. *For. Ecol. Manage.* 88. 205-214.
- 16) Rooney T.P. and Waller, D.M. (2003) Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems. *For. Ecol. Manage.* 181. 165-176
- 17) 坂田宏志・濱崎伸一郎・三橋弘宗・横山真弓・三谷雅純 (2002) 兵庫県におけるニホンジカの個体数管理に向けた複数のシナリオの検討と将来予測. 人と自然 . 13. 21-28
- 18) 坂田宏志・濱崎伸一郎・三橋弘宗・三橋亜紀・横山真弓・三谷雅純 (2001) 兵庫県におけるニホンジカの生息密度指標と捕獲圧, 農業被害の関係. 人と自然 . 12. 63-72
- 19) Scheffer, M., Carpenter, S.M., Foley, J.A., Folke, C. and Walker, B. (2001) Catastrophic shift in ecosystems. *Nature*. 413. 591-596
- 20) Schmidt, M., Sommer, K., Kriebitzsch, W., Ellenberg, H. and von Oheimb, G. (2004) Dispersal of vascular plants by game in northern Germany. Part I: Roe deer (*Capreolus capreolus*) and wild boar (*Sus scrofa*). *Eur. J. Forest. Res.* 123. 167-176
- 21) Schütza, M., Risch, A.C., Leuzinger, E., Krüsi, B.O. and Achermann, G. (2003) Impact of herbivory by red deer (*Cervus elaphus* L.) on patterns and processes in subalpine grasslands in the Swiss National Park. *For. Ecol. Manage.* 181. 177-188
- 22) 「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生林の植生について. 京大演報 . 43. 33-52
- 23) Tilghman, N.G. (1989) Impacts of white-tailed deer on forest regeneration in northwestern pennsylvania. *J. Wildl. Manage.* 53. 524-532
- 24) Tremblay, J.P., Huot, J., Potvin, F. (2006) Divergent nonlinear responses of the boreal forest field layer along an experimental gradient of deer densities. *Oecologia*. 150. 78-88
- 25) Wisdom, M.J., Vavra, M., Boyd, J.M., Hemstrom, M.A., Ager, A.A. and Johnson, B.K. (2006) Understanding ungulate herbivory-episodic disturbance effects on vegetation dynamics: knowledge gaps and management needs. *Wildl. Soc. Bull.* 34. 283-292

(2008 年 9 月 22 日受理)

付表 - 1 各処理区の柵の開閉日程と糞塊を調査した日程
Appendix 1 The date of open and close the fences in each treatment area and of counts of fecal pellet groups

