

第 4 章

ニホンジカの採食による森林の下層植生衰退と 鳥類群集との関係を広域で評価する

関伸一¹・藤木大介²

¹国立研究開発法人森林総合研究所、²兵庫県森林動物研究センター

要 点

- ・森林の鳥類群集は植生の階層構造の違いに影響されやすく、シカ類の採食による下層植生の衰退が森林生物群集におよぼす間接的な影響を評価するための対象として適している。このため、シカ類の高密度化と鳥類群集との関係が各地で研究されてきた。
- ・ニホンジカ（以下、シカとする）の採食による森林への影響が全国で拡大しつつある現在、適切なシカ個体数管理を行うための影響指標として鳥類を有効に利用するには、鳥類群集への影響を広域で評価する必要がある。
- ・兵庫県北西部での調査により、鳥類群集の相違と省力的な現地調査によって指標化したシカの採食による下層植生衰退度（SDR）との関連性が示された。SDR の高い地点では営巣や採餌で下層植生を利用する鳥類の減少が顕著で、SDR が高くなってから 5 年以上経過すると鳥類群集の違いが大きくなった。
- ・下層植生への依存度が高く、さえずりによる種同定が容易なウグイスでは、鳥類観察経験のない調査者による記録でも SDR が高い地点の出現率低下が確認された。

key words: 鳥類群集の非類似度、植生の階層構造、下層植生衰退度（SDR）、指標種、ウグイス

4-1. はじめに

森林環境のモニタリングにおいて鳥類はしばしば重要な指標生物となる。これは、森林の種類、空間構造、鳥類以外の生物群集、群集内の種間関係など様々な要因が鳥類群集の形成と密接に関わっていることに加えて、鳥類の多くは外部形態や鳴き声の野外での観察により種の同定が可能のためである（日野 2002）。例えばイギリスでは、森林や農地において鳥類の個体数変動指数をもとにした環境指標を設定し、地域の自然環境保全のための公的な指標の一つとして利用している（植田 2009）。日本でも、環境省が行う重要生態系監視地域モニタリング推進事業（モニタリングサイト 1000）においては鳥類が主要な調査対象の一つとなっている（植田ほか 2014）。

近年、増えすぎたシカ類の採食による森林環境の急激で広範な変化が北半球の各地で報告されている（*e.g.* Fuller and Gill 2001; Rooney and Waller 2003; Côté *et al.* 2004; Takatsuki 2009）。シカ類による森林への影響は、長期的には剥皮による高木の枯損や更新阻害による森林の衰退を起こすものの、短期的には下層植生の衰退によって植生の階層構

造の変化のみが先行して拡大し（柴田・日野 2009）、人為的な影響とは異なり森林の面積や配置、高木の樹種構成などは変化しない。森林の鳥類群集は植生の階層構造の異質性に影響されやすいため（MacArthur and MacArthur 1961; 日野 2002）、シカ類の採食による森林生物群集への間接的な影響を評価する指標としても適しており、シカ類の高密度化にともなう鳥類群集の変化が各地で研究されるようになった（reviewed in Fuller *et al.* 2005; Tymkiw *et al.* 2013）。

本章ではまず、シカ類の採食による森林環境の改変が鳥類におよぼす影響について北半球各地の研究を概説する。それをもとに、兵庫県北西部のニホンジカ *Cervus nippon*（以下、シカとする）の高密度化地域を例に、シカ採食による下層植生の衰退状況を多地点で省力的に評価し、下層植生の衰退度と鳥類群集を関連づける試みについて紹介する。また、鳥類群集への影響を簡易的に認識するための指標として、種同定が容易で下層植生への依存度が高いウグイス *Horornis diphone* のさえずり調査の有用性について検討し、森林の生物多様性保全のためのシカ個体群管理のあり方について展望する。

4-2. シカ類の高密度化が鳥類群集におよぼす影響

北米における研究

シカ類の採食による森林の鳥類群集への影響がいち早く研究されたのは北米東部に分布する温帯落葉広葉樹林域である。給餌により局所的にシカ類が高密度化した野生動物保護区では、保護区外にくらべて森林の下層植生が衰退するとともに下層や中層の植生を利用する鳥類種が減少し、シカ類の高密度化が鳥類群集にも間接的に影響することが最も初期に報告された（Casey and Hein 1983）。森林を複数の大規模な（ ≥ 13 ha）柵で囲って異なるシカ密度を設定した実験区では、10年後には下層や中層で営巣する鳥類種の一部がシカ密度の上昇にともなって減少し、シカ密度が3.7頭/km²から約7倍に増えると種数は3割、個体数は4割減少することが明らかにされた（deCalesta 1994）。ただし、下層植生に依存する鳥類は直接観察での発見効率が低い傾向があり、生息状況をより確実に把握するためには捕獲調査の方が有効である（Bibby *et al.* 2000）。そこで、小規模なシカ排除区（4 ha）での捕獲調査による研究も行われ、直接観察による結果と同様に、シカ排除後の下層植生の回復にともない下層や中層で採餌する渡り鳥の個体数増加が確かめられた（McShea and Rappole 2000）。一方で、小面積のシカ排除区や短期間のみの研究では、鳥類の種多様性への有意な影響が認められなかったり、個体数にも影響が認められなかった事例もあった（McShea and Rappole 2000; Bressette *et al.* 2012）。また、択伐とシカ密度の複合的な影響を調べた例では、シカ高密度化による鳥類群集への影響は限定的で、択伐の影響の方が強いとの報告もある（DeGraaf *et al.* 1991）。下層植生衰退の影響は個別の鳥類種によっても異なり、下層植生や地上で営巣、採餌するムシクイ類では行動圏内の下層植生の残存状況に応じて行動様式が変化するとの報告がある一方で（MacShea *et al.* 1995; Kreans *et al.* 2006; Teichman *et al.* 2013）、同じ様な環境で営巣や採餌するツグミ類には影響が認められなかった例がある（Kreans *et al.* 2006）。

北米東部の亜寒帯針葉樹林域では、温帯の事例と同様にシカ類の高密度化により下層植生に依存する鳥類種が減少したのに加えて、シカ高密度化により地域全体で環境の多様性が低下して地点ごとの鳥類群集の相違が縮小する傾向が示された (Cardinal *et al.* 2012b)。また、連続した森林を好む鳥類種は減少するが植生遷移初期の環境を好む種は増加したとの報告もある (Rae *et al.* 2014)。亜寒帯の伐採地の鳥類群集についての研究でも、シカ密度が低い方が植生被覆が増加して鳥類の個体数と種数が増加することが示されている (Cardinal *et al.* 2012a)。一方で、シカ採食への耐性が高い樹種が更新しやすい環境条件の伐採地ではシカ密度によらず下層植生を利用する鳥類種と高木の林冠を利用する種がともに増加することが明らかになり、更新樹種の特性を考慮した伐採地の配置によってシカ高密度化による鳥類への影響を緩和できる可能性が示唆された (Cardinal *et al.* 2012a)。

北米西岸の温帯域の島々でも多くの研究が行われてきた。この地域には、在来のシカ類が生息する島と、人為的に移入された島やそこから新たに分散した島、シカのいない島が混在し、シカ類による影響を明らかにするための自然の実験場としての条件が整っている。狩猟圧の減少や捕食者の絶滅により在来のシカ類が高密度化した島では鳥類の生息密度の低下と種構成の変化が認められ、数十年以上かけて下層植生に依存する鳥類種が減少することが示された (Martin *et al.* 2011; Martin *et al.* 2013)。一方、シカ類が移入された島でも、移入後の経過年数と植生への影響が大きい島ほど鳥類の種数と生息密度の減少幅が大きく、鳥類全体の生息密度は、シカ類のいない島に対しシカ移入から 20 年未満の島で 16-26%、50 年以上の島では 55-70%減少し、下層植生への依存度が高い種の減少はさらに顕著だった (Gaston *et al.* 2002; Allombert *et al.* 2005a)。同じ島々で、より一層長期的な影響を調べるためにさらに 20 年後に行われた追跡調査では、下層植生に依存する鳥類種の生息密度はシカ移入後 70 年以降になっても継続して減少し続けたのに対し、下層植生に依存しない種はシカ移入後 20~40 年の島では一時的に増加していた (Chollet *et al.* 2015)。シカ類の移入や高密度化による鳥類群集への影響は経過年数とともに変化し、下層植生に依存する鳥類種への負の影響は 70 年以上の長期間にわたって深刻化すると考えられる。また、シカ類が約 35 頭/km² と高密度化した 2 つの島では、継続的なシカ個体数管理により島全体のシカ密度をおよそ 80%減らした状態に維持して森林生態系の回復過程を調べる実験も行われ、10 年後には採餌や営巣で下層植生を利用する鳥類の種数と生息密度が上昇することが示された (Chollet *et al.* 2016)。ただし、将来的にシカ移入前と同じ鳥類群集へと回復するのか、仮に元の状態に回復するとすれば何年かかるのかは明らかではなく、さらなる研究が必要とされる。

欧州における研究

イギリスでもシカ類の採食による鳥類群集への間接的な影響の研究が多く行われているが (Fuller *et al.* 2005)、イギリスの低地では自然林の面積が小さく、多くは萌芽更新により管理された孤立林として農地の中に散在している (Rackham 1986)。そのため、萌芽林の小規模な伐採地に設定したシカ排除区による研究が各地で行われ、防鹿柵外では柵内にくらべ下層植生を利用する夏鳥などが減少することが示された (Gill and Fuller 2007;

Holt *et al.* 2011)。また、下層で採餌する鳥類種へのシカ高密度化の影響は季節により異なる場合があることや、シカ密度だけでなく萌芽林の樹高成長や樹冠の閉鎖度にも影響されることが報告された (Holt *et al.* 2014)。個別の鳥類種への影響についても研究が行われ、小型ツグミ類やムシクイ類では下層植生の衰退が行動や栄養状態にも影響すること (Holt *et al.* 2010, 2013)、伐採地の小規模な防鹿柵により萌芽更新を促すことで個体数を維持できる鳥類種もあること (Fuller 2001)、地上採餌するヤマシギ類では防鹿柵の効果は認められないことなどが示された (Holt and Fuller 2013)。

一方で、欧州における高木林での研究は多くない。イギリスの落葉広葉樹林では高密度化したシカ類の採食とともに樹冠の鬱閉が影響してイバラなどの下層植生の衰退したことが、下層植生に営巣する鳥類種の減少と関連していると推測された例がある (Perrins and Overall 2001)。アイルランドの落葉広葉樹林では、シカ類の影響が大きい場所で鳥類の種多様性が低く、ムシクイ類が少ない傾向が認められた (Graham *et al.* 2014)。しかし、フランスの落葉広葉樹林では、シカ類の高密度化による鳥類への影響は認められなかったとの報告もある (Baltzinger *et al.* 2016)。ノルウェーの亜寒帯地域の針広混交林では、給餌により高密度化したシカ類が下層植生を衰退させ、下層に営巣する鳥類種や昆虫食の鳥類種の生息密度が低下することが示された (Mathisen and Skarpe 2011)。

日本における研究

日本ではシカの採食による森林の下層植生の衰退が 1980 年代以降に各地で報告され、それにとまう鳥類群集への影響も 1990 年代後半から報告され始めた (Hino 2000)。シカ密度の高い紀伊半島の台高山地の針広混交林では、シカ密度の低い他地域の針広混交林にくらべて下層や中層で営巣する鳥類の種数が少なく、その生息密度も低いことが示された (Hino 2000)。台高山地の地域内でシカ密度の異なる場所を比較すると、シカ密度が高く下層植生が衰退した場所では下層や中層で営巣や採餌を行う鳥類種が減少するものの、立ち枯れ木が増加することで樹洞営巣種や樹皮下の節足動物を捕食する種は増加していた (Hino 2006)。また、台高・大峰山地の多地点で 30 年間の変化を調べた研究では、アオバト *Treron sieboldii*、ウグイス、エゾムシクイ *Phylloscopus borealoides* などの下層や中層を営巣や採餌に利用する鳥類種の減少が認められ、コマドリ *Larviora akahige* の減少がとりわけ顕著であった (日本野鳥の会奈良 2011; 日本野鳥の会奈良支部 2011; 川瀬 2012)。

北関東の奥日光地域の落葉広葉樹林でも、シカ密度の異なる林分では鳥類群集に違いがあり、シカ密度が高く下層と中層の立木本数の少ない林分では下層を利用する鳥類種が少なく、開放的な環境を好む種が多く認められた (奥田ほか 2012)。また、この地域も過去 30 年間に森林の下層で営巣や採餌する鳥類種や、それらの種に托卵するカッコウ類が減少し、樹洞や樹上で営巣する種、樹幹や空中で採餌する種が増える傾向が認められた (奥田ほか 2013)。

そのほか、九州 (関・坂梨 2012; 植田 2014)、近畿 (Seki *et al.* 2014)、中部 (西 2014)、南関東 (山口 2004)、北海道 (上原ほか 2015) で、シカの高密度化による鳥類群集の変

化や、森林の下層や中層を営巣や採餌に利用するコマドリ、コルリ *Larvivora cyane*、ウグイス、ヤブサメ *Urosphena squameiceps*、ソウシチョウ *Leiothrix lutea* などの減少や繁殖行動の変化が報告されている。

共通した傾向と今後の課題

この様に北半球各地の温帯から亜寒帯におよぶ様々な森林で高密度化したシカ類の採食による下層植生の衰退が報告され、採餌や営巣で森林の下層を利用する鳥類の種数や生息密度が低下する傾向が広く認められた。一方で、樹幹や林冠、林内の開けた空間を利用する鳥類種は増加する場合があります、また、鳥類全体の生息密度や種多様性への影響は一様ではなかった。影響のばらつきには、シカ類の生息密度、高密度化した地域の分布、高密度化してからの時間経過、シカ不嗜好性植物の生育状況、採餌や営巣における鳥類種個別の生態特性などが関係していると推測されている。

しかし、下層植生の衰退が鳥類群集に影響する具体的な機構については十分には解明されていない。下層植生を主な生息空間として利用する鳥類種の減少には採餌や営巣に適した環境の消失が関係していることは確からしいが、それ以外に、植生被覆の減少による捕食の危険の増大 (Martin and Joron 2003) や餌資源量の減少 (Allombert *et al.* 2005b; Cardinal *et al.* 2012a; Mathisen *et al.* 2012) などにも影響すると推測されている。下層植生の衰退による鳥類群集への影響を理解するためには、これらの要因が地域や鳥類種によってそれぞれどの様に影響しているのかを明らかにする必要がある (Fuller *et al.* 2005, 2007)。

また、シカ高密度化と鳥類への間接的な影響に関するこれまでの研究の多くは、過去の記録がある地点におけるシカ高密度化前後の比較か、シカ高密度化が進行中の地域内で下層植生衰退状況の異なる近接地点間の比較により、鳥類群集の組成の変化を詳細に解明することを目的としていた。しかし、シカ高密度化による下層植生衰退はしばしば市町村よりも広い地域、県や地方、州あるいは国単位にまで拡大し (e.g. Côté *et al.* 2004; Takatsuki 2009)、鳥類を含む森林生物群集への影響も広域化していると考えられる。鳥類の種多様性や各鳥類種の個体群への広域での影響を評価し、シカ類の個体数管理計画にも反映するためには、鳥類への間接的な影響の地理的分布とその経時変化を広域で評価する研究も必要である。イギリスでは全国的な繁殖鳥類調査と主なシカ類の生息密度調査が毎年行われており、それにもとづいて小型ツグミ類やコガラ *Poecile montanus* などの広域的な減少傾向とシカ類の高密度化との関連が明らかにされた (Newson *et al.* 2012)。加えて、採餌や営巣で下層植生を利用する鳥類種が広域で減少したために全国的に鳥類群集が変化しつつあることも示された (Palmer *et al.* 2015)。北米では航空機センサスによるシカ密度の推定や、植生の一次生産力と捕食者の分布をもとにしたシカ類の現存量の推定が行われ、毎年行われる繁殖鳥類調査の結果と対応づけることで、シカ類の高密度化にともなう森林の下層や中層で採餌や営巣する渡り鳥の減少や、北米全体での森林性鳥類の個体数と種多様性の低下が明らかになった (Chollet and Martin 2013; Tymkiw *et al.* 2013)。

残念ながら、日本では欧米の繁殖鳥類調査に相当するデータはない。鳥類の繁殖分布調

査は 20 年周期でしか実施されておらず、シカ類による影響を即時的に把握するには調査頻度が不十分である（日本野鳥の会 2004）。環境省のモニタリングサイト 1000 事業では、鳥類調査が毎年行われている森林の調査地があり、ウグイスやコルリなど下層植生に依存する鳥類種の減少傾向が示唆されているが（植田ほか 2014）、鳥類群集の変化を広域で評価できる調査地点網とはなっていない。さらに、シカ類の密度を広域でモニタリングする体制も十分ではなく、全国的なシカの分布や下層植生の衰退については連携性のない状況報告があるに過ぎず（*e.g.* 自然環境研究センター 2004; 吉川ほか 2011）、多くの都道府県で行われている特定鳥獣保護管理計画に沿ったシカ密度のモニタリングは森林生物群集への影響と対応づけが可能な統一性のある指標とはなっていない（宇野ほか 2007）。そのため、仮に鳥類群集の変化が認められても、その要因をシカ高密度化の間接的な影響と特定することは困難である。シカの個体数管理によって鳥類をはじめとする森林生物群集を保全するためには、簡便に得られる少ない情報からでも広域で迅速にシカ高密度化の影響をモニタリングできる体制が必要とされている。

4-3. 兵庫県北西部地域における下層植生の衰退と鳥類群集の変化

関西地域では、シカの採食による下層植生への影響を省力的な現地調査によって把握するための指標として、落葉広葉樹林の下層植生衰退度 (Shrub-layer decline rank (SDR); Fujiki *et al.* 2010) が複数の府県で利用され、SDR の広域分布図も作成されている（藤木ほか 2014）。SDR は、シカの採食による下層植生衰退の度合いを、下層植生の被度に応じて衰退度の高い“D4”から衰退度の低い“D0”までの 5 ランクと、シカの影響のない“ND”の合計 6 ランクで評価する手法である（Fujiki *et al.* 2010）。また、兵庫県では SDR による 4 年周期の森林環境のモニタリングが行われており、シカ高密度化による植生への影響の分布を速やかにとらえる体制が整えられつつある（藤木 2012; 藤木 2017）。もし、SDR と鳥類群集の相違とを対応づけることができれば、鳥類群集の変化の要因としてシカの採食による下層植生の衰退の影響を SDR にもとづいて評価することが可能となる。

そこで、筆者らは SDR と鳥類群集との関係を明らかにするため、2012 年の 6 月に兵庫県北西部に位置する落葉広葉樹林の調査地点 42 ヶ所で SDR 調査と鳥類群集の定点調査を行なった（Seki *et al.* 2014）。鳥類の定点調査では各 4 回ずつ、1 回あたり 10 分間で半径 50m の範囲内に出現した種と個体数を記録した。調査地点はすべて氷ノ山東麓付近を中心とする半径 20km の地域で、標高 750m から 1500m の範囲に設定した。また、下層植生衰退後の時間経過の影響を検討するため、これらの調査地点は過去に SDR 調査が行われたことのある地点か、その近傍に設定し、2006～2007 年の SDR (Fujiki *et al.* 2010; 藤木ほか 2011 による) を過去の下層植生衰退状況として用いた。

鳥類調査では合計 36 種が記録された(表 4-1)。調査地点の SDR は 2006～2007 年と 2012 年のいずれの調査でも D0～D4 のいずれかに区分され、ND に区分される地点はなかった。各地点における 2 つの調査時期の SDR を比較すると、18 地点はランクが継続的に低く（いずれも D0～D1）、13 地点では継続的に高く（いずれも D3～D4）、残りは 11 地点では二段

階以上ランクが上昇した。SDR が 2 段階以上低下したり、衰退度が中程度の D2 前後で 1 段階以内の変化にとどまったりした調査地点はなかった。

表 4-1 鳥類調査で記録された種の出現地点数、SDR 履歴の異なる地点での平均生息密度、および出現率の高い SDR 履歴での指標値 (Seki *et al.* (2014) より許可を得て翻訳)。

種名†	出現地点数		生息密度 (n/ha±SD) §			指標値 (%)	
	鳥類調査で記録	調査外に生息確認‡	SDRが低い地点 (N=18)	SDRが上昇中の地点 (N=11)	SDRが高い地点 (N=13)		
ウグイス	<i>Horornis diphone</i>	23	10	2.05 ± 2.25	0.18 ± 1.08	0.06 ± 0.60	87.4 **
コルリ	<i>Larviora cyane</i>	19	1	1.32 ± 1.98	0.05 ± 0.58	—	87.0 **
ソウシチョウ	<i>Leiothrix lutea</i>	18	2	0.93 ± 2.70	0.08 ± 0.45	—	76.6 **
クロジ	<i>Emberiza variabilis</i>	11	6	0.57 ± 1.72	—	—	61.1 **
マミジロ	<i>Geokichla sibirica</i>	8	2	0.22 ± 0.95	—	—	44.4 **
カッコウ	<i>Cuculus canorus</i>	7	21	0.13 ± 0.61	—	—	38.9 **
メボソムシクイ	<i>Phylloscopus xanthodryas</i>	4	1	0.07 ± 0.42	—	—	22.2 -
ホトトギス	<i>Cuculus poliocephalus</i>	6	22	0.17 ± 0.96	0.05 ± 0.58	—	20.9
アカゲラ	<i>Dendrocopos major</i>	7	2	0.10 ± 0.58	0.03 ± 0.29	0.06 ± 0.60	16.0
ヒガラ	<i>Periparus ater</i>	37	3	1.15 ± 1.95	1.16 ± 2.27	0.63 ± 2.00	37.2
ジュウイチ	<i>Hierococcyx hyperythrus</i>	8	15	0.13 ± 0.69	0.16 ± 1.24	—	15.0
カケス	<i>Garrulus glandarius</i>	19	4	0.28 ± 0.94	0.18 ± 1.00	0.17 ± 0.82	20.1
シジュウカラ	<i>Parus minor</i>	38	2	1.05 ± 1.86	1.03 ± 1.66	0.75 ± 2.16	33.4
オオルリ	<i>Cyanoptila cyanomelana</i>	9	25	0.15 ± 0.90	0.05 ± 0.39	0.09 ± 0.65	10.4
ミノサザイ	<i>Troglodytes troglodytes</i>	19	11	0.50 ± 1.92	0.50 ± 1.78	0.43 ± 1.91	18.4
ツツドリ	<i>Cuculus optatus</i>	1	20	0.02 ± 0.23	—	—	5.6
ヒヨドリ	<i>Hypsipetes amaurotis</i>	26	6	0.20 ± 1.16	1.42 ± 2.32	0.98 ± 2.26	57.5 **
イカル	<i>Eophona personata</i>	13	8	0.18 ± 1.43	0.69 ± 2.72	0.03 ± 0.30	44.2 **
サンショウクイ	<i>Pericrocotus divaricatus</i>	4	3	0.02 ± 0.23	0.18 ± 1.16	—	25.1 *
クロツグミ	<i>Turdus cardis</i>	9	4	0.07 ± 0.54	0.40 ± 1.42	—	29.7 *
ゴジュウカラ	<i>Sitta europaea</i>	23	2	0.33 ± 1.27	0.90 ± 2.08	0.32 ± 1.73	29.8
アオバト	<i>Treron sieboldii</i>	5	24	0.02 ± 0.23	0.11 ± 0.65	—	12.2
ハシブトガラス	<i>Corvus macrorhynchos</i>	5	14	0.05 ± 0.50	0.08 ± 0.62	0.03 ± 0.30	9.6
アカショウビン	<i>Halcyon coromanda</i>	3	13	0.02 ± 0.23	0.05 ± 0.58	0.03 ± 0.30	5.3
アオゲラ	<i>Picus awokera</i>	27	4	0.25 ± 0.63	0.42 ± 0.89	0.29 ± 1.38	24.9
トラツグミ	<i>Zoothera aurea</i>	2	7	0.03 ± 0.46	0.03 ± 0.29	—	4.1
メジロ	<i>Zosterops japonicus</i>	14	0	0.02 ± 0.23	0.63 ± 2.34	0.58 ± 1.94	42.3 *
ヤマガラ	<i>Sittiparus varius</i>	19	2	0.13 ± 0.84	0.50 ± 1.56	0.72 ± 2.87	41.2 *
キビタキ	<i>Ficedula narcissina</i>	26	7	0.23 ± 1.05	0.50 ± 1.24	0.58 ± 1.25	42.7 *
キセキレイ	<i>Motacilla cinerea</i>	6	8	0.02 ± 0.23	0.05 ± 0.58	0.26 ± 1.33	22.9 -
カワラヒワ	<i>Chloris sinica</i>	8	1	0.02 ± 0.23	0.08 ± 0.62	0.26 ± 1.08	26.1 -
コゲラ	<i>Yungipicus kizuki</i>	31	1	0.38 ± 1.72	0.84 ± 1.67	0.72 ± 1.19	40.9 -
ホオジロ	<i>Emberiza cioides</i>	7	8	0.07 ± 0.54	—	0.20 ± 1.03	21.8
エナガ	<i>Aegithalos caudatus</i>	7	2	0.03 ± 0.46	0.34 ± 1.68	0.17 ± 1.29	15.5
キジバト	<i>Streptopelia orientalis</i>	1	8	—	—	0.03 ± 0.30	7.7
コガラ	<i>Poecile montanus</i>	17	3	0.23 ± 1.10	0.21 ± 0.89	0.23 ± 1.10	20.6
Total No/ha				11.13 ± 2.60	10.92 ± 2.39	7.59 ± 2.72	
Total Sp/site				12.53 ± 2.39	12.08 ± 1.44	9.45 ± 2.25	

** : P<0.01; * : P<0.05; - : P<0.1

† : 鳥類の学名はIOC World Bird List v6.4 (Gil and Donsker 2016) による

‡ : 4回各10分間の調査時間の前後や、調査地点から50m以遠でのみ観察された地点の数

§ : 各地点の生息密度は10分間あたりの平均出現個体数を調査範囲 (半径50m) の面積で除した値を用いた。

調査地点間の鳥類群集の非類似度 (Chao-Jaccard 指数; Chao *et al.* 2005) を非計量多次元尺度構成法 (NMDS) によって序列化して 2 次元に表示したのが図 4-1 である。非類似度は 0 から 1 の値を取り、1 に近い組ほど鳥類群集の組成が異なることを表す。42 地点

の組み合わせでは0.000から0.969まで値となった。SDRが継続的に低い調査地点同士と、継続的に高い地点同士とはそれぞれ鳥類群集の非類似度が小さく、図上では近傍に配置された。一方、SDRが継続的に低い地点と高い地点の間では鳥類群集の非類似度が大きく、それぞれのグループ間では図上で互いに重なりなく配置された。SDRが上昇した地点はグループ内でも鳥類群集の非類似度はばらつきが大きく、広い範囲に散布されて、SDRの低い地点と高い地点のいずれのグループとも重複して配置された。

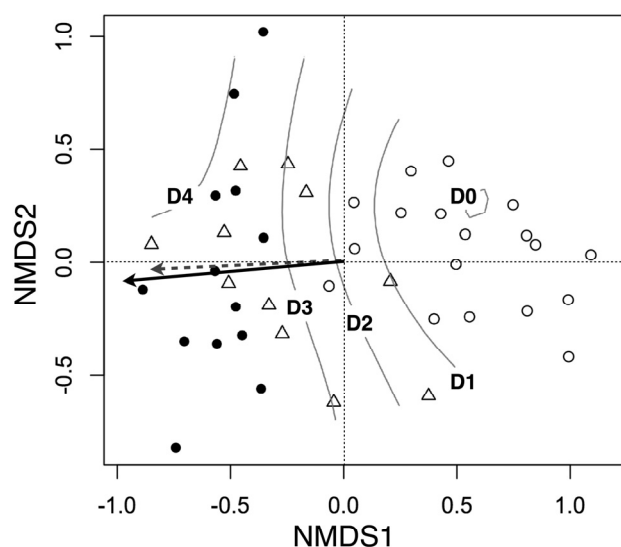


図 4-1. 鳥類群集の非類似度にもとづき非計量多次元尺度構成法 (NMDS) によって序列化された調査地点の分布。

各点は調査地点を示し、SDR 履歴によって異なる記号を用いた (○は SDR が継続的に低い地点、△は SDR が上昇した地点、●は SDR が継続的に高い地点)。等値線は仮想的な鳥類調査時点の SDR 傾度面を、実線の矢印は同じく鳥類調査時点の SDR ベクトルを、破線の矢印は過去の SDR のベクトルを表す。Seki *et al.* (2014) より許可を得て転載。

さらに、調査地点による鳥類群集の構造と SDR の関係を検討するために、森林タイプの影響を補正した偏正準対応分析 (partial canonical correspondence analysis; partial CCA) により調査地点を序列化して鳥類の種構成の違いを 2 次元に要約して示したのが図 4-2 である。鳥類調査時点と過去の SDR により第一軸と第二軸におけるばらつきの 11.6%が説明され、鳥類調査時点の SDR の効果は有意だったが ($F=3.2439$, $P=0.005$)、過去の SDR の効果はそれよりも限定的だった ($F=1.3949$, $P=0.056$)。

次に、SDR が継続的に低い地点、上昇した地点、継続的に高い地点のそれぞれの環境を特徴づける鳥類種の候補を抽出するために Dufrene and Legendre (1997) の方法により指標値を算出した (表 4-1)。SDR が継続的に低く下層植生が多い環境への指標性が高いのはウグイス、コルリ、ソウシチョウ、クロジ *Emberiza variabilis*、マミジロ *Geokichla sibirica*、カッコウ *Cuculus canorus* で、森林の下層植生を利用して営巣や採餌を行う鳥類

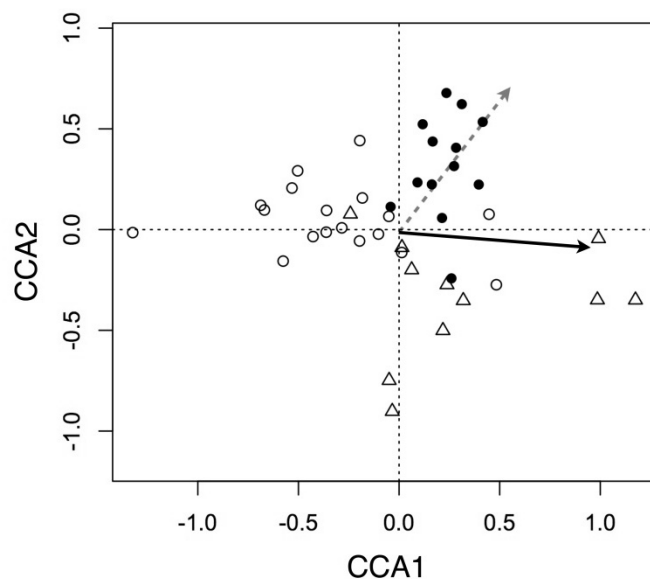


図 4-2. 鳥類群集と SDR の関係の偏正準対応分析 (partial CCA) の結果。

標高や気候区によって出現頻度に偏りが予想される鳥類種も含まれるが、シカの採食による鳥類群集への間接的な影響を広域で評価することが目的であり、調査地点はすべて氷ノ山東麓付近を中心とした半径 20km の範囲内に位置するため、分析では森林タイプをブナ林とそのほかの森林に区分して補正するだけに留めた。各点は調査地点を示し、SDR 履歴によって異なる記号を用いた (○は SDR が継続的に低い地点、△は SDR が上昇した地点、●は SDR が継続的に高い地点)。実線の矢印は鳥類調査時点の SDR ベクトルを、破線の矢印は過去の SDR のベクトルを表す。Seki *et al.* (2014) より許可を得て転載。

種と、それらに托卵する種であった。シカ採食の影響が高まり SDR が上昇した環境ではヒヨドリ *Hypsipetes amaurotis*、イカル *Eophona personata*、サンショウクイ *Pericrocotus divaricatus*、クロツグミ *Turdus cardis* などの指標値が有意で高く、下層植生が衰退して 5 年以上経過し SDR が継続的に高かった地点ではメジロ *Zosterops japonicus*、ヤマガラ *Sittiparus varius*、キビタキ *Ficedula narcissina* の指標値が高かった。下層植生の衰退した環境での指標値が高い鳥類種に共通する生態特性は明確ではなかったが、林冠や開けた林内空間で採餌する種、開けた林床を利用する種、果実や種子を餌とする種が含まれた。このような鳥類群集の変化の結果、鳥類の種数と生息密度は調査地点の SDR 履歴によって異なり (表 4-1, それぞれ $\chi^2 = 7.32, P < 0.03$; $\chi^2 = 8.94, P < 0.02$)、下層植生の衰退していない地点と衰退後 5 年以上経過した地点とでは有意な差があった (事後比較でいずれも $P < 0.01$)。

これらの結果から、調査地点間で観察された鳥類群集の違いの一部は SDR で指標化された下層植生の衰退状況によって説明できることが示された。SDR の高い地点では営巣や採餌で下層植生を利用する鳥類種の減少が顕著で、SDR が高くなってから 5 年以上経過する

と鳥類群集の違いが大きくなった。シカ高密度化地域における鳥類群集の変化の要因として、シカ採食による間接的な影響を評価するための指標としても、SDR は有効であると考えられた。

4-4. 下層植生衰退による鳥類群集への影響指標としての

ウグイスのさえずり調査の事例

繁殖期の鳥類群集の非類似度と SDR で指標化された下層植生の衰退状況には関連性があったが、広範な地域で多地点の鳥類調査を行うのには、SDR の調査にくらべて制約が大きい。鳥類調査では、鳥類種を識別できる調査者が、適切な季節、天候、時間帯を選んで各地点を複数回調査しなければならない。そのため、シカ高密度化の影響評価のみを目的とした鳥類調査を SDR 調査と同じ密度の調査網や同じ調査頻度で行うのは現実的ではない。本節では鳥類群集への影響をとらえる簡易指標として、ウグイスのさえずり調査の有用性を検討した。

ウグイスは低地から高山まで下層植生がよく茂った場所であれば全国に広く生息し、日本の 92% の地域で繁殖していると推定されている (日本野鳥の会 2004)。ウグイスはまた、SDR が継続的に低い森林への指標値がとりわけ高い種である (表 4-1, Seki *et al.* 2014)。さらに、ウグイスの特徴的なさえずりは広く知られており、聞き取りやすい音域で、繁殖期にはさえずりの頻度も高いことから、鳥類観察の経験がない調査者にも容易に識別できると考えられた。

そこで、まず、適切なウグイスのさえずり調査手法を検討するために、ウグイスの生息密度を表わす 4 つの指標を Seki *et al.* (2014) の鳥類調査の記録から抽出し、SDR 値との関係を示したのが図 4-3 である。図 4-3-a) では 4 回の調査中に各調査地点で記録されたさえずり個体数の最大値 (本章 4-3 節の方法を参照) と SDR との関係を示し、SDR 値が高い地点でさえずり個体数が少ない傾向があった。このウグイスの最大さえずり個体数の把握には、鳥類群集の定点調査と同じ調査労力を要するが、生息密度を最も反映しやすい指標である。図 4-3 b) ~ d) では鳥類を観察した経験のない調査者が SDR と同時に 1 回のみ調査することを想定し、ウグイスの個体数の記録や調査範囲 50 m の制限をしなかった場合の 3 つの密度指標を用いた。図 4-3 b) は初回の調査の 10 分間における調査範囲 50 m でのさえずりの有無、図 4-3 c) は初回調査 10 分間における定点調査の対象範囲外 (調査地点から 50 m 以遠) も含めた場合のさえずりの有無、図 4-3 d) は定点調査 4 回分の合計 40 分間 (SDR 調査中にずっとウグイスも記録する場合を想定) における調査範囲外も含めたさえずりの有無を生息密度の指標とし、SDR 値ごとに出現率で示した。いずれも SDR が D3 と D4 の地点では D0 から D2 の地点にくらべて出現率が低いが、調査範囲や調査時間の制約を緩和した図 4-3 c) や d) の想定では SDR の上昇に応じた出現率の漸次低下傾向は不明瞭になった。鳥類観察経験のない調査者による実際の調査では、調査者の負担と図 4-3 の傾向を考慮し、調査範囲は設定せず 10 分間の調査条件でウグイスのさえずり

の有無を記録し、SDR との関連性を検討することにした。

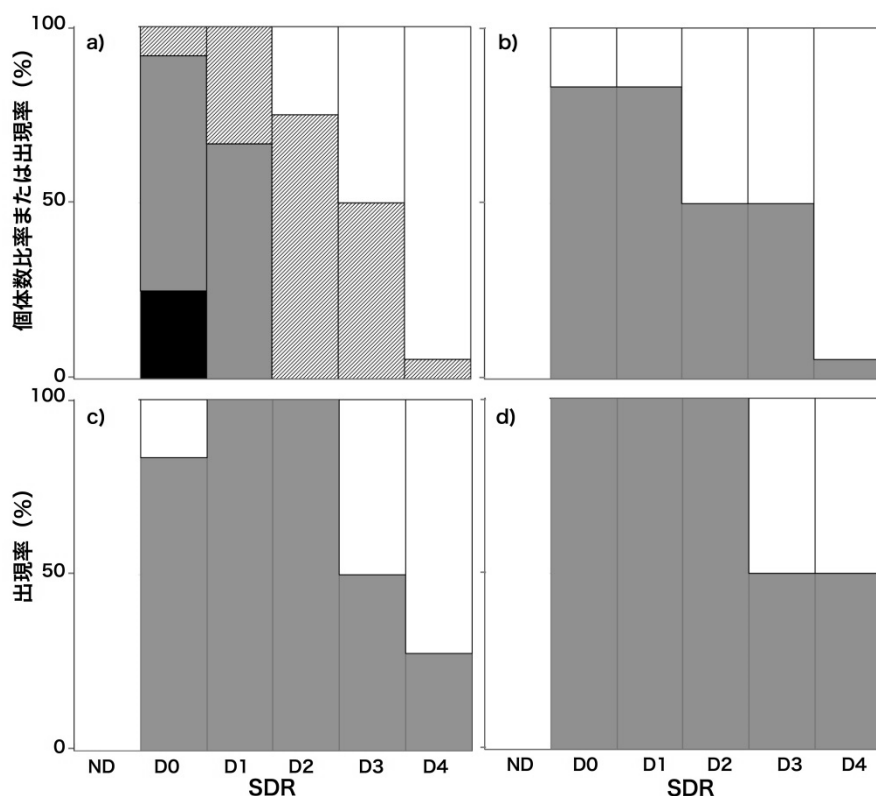


図 4-3. SDR とウグイスの生息密度指標の関係.

ウグイスの生息密度指標にはそれぞれ、a) 調査範囲 50m、10 分間の定点調査 4 回のうち 1 回あたりの最大さえずり個体数、b) 調査範囲 50m、10 分間の初回定点調査におけるさえずりの有無、c) 調査範囲無制限、10 分間の初回定点調査におけるさえずりの有無、d) 調査範囲無制限で 4 回の定点調査の合計 40 分間におけるさえずりの有無、を用いた。a) では■が 3 羽、■が 2 羽、斜線が 1 羽、□は記録なし、b) ~ d) では■が記録あり、□が記録なし、を示す。

ウグイスの調査は藤木 (2017) が用いた地点の内の 182 地点で、鳥類の繁殖期でさえずり活動が活発な 5 月から 7 月に行なった。鳥類観察経験のない調査者が、調査地点到着から 10 分間、SDR を調査しながら、観察範囲を定めずにウグイスのさえずりの有無を記録した。ウグイスのさえずりが記録された地点は 81 ヶ所で (図 4-4)、ウグイスの出現率は SDR 値が上昇するにつれて低下する傾向を示した (図 4-5, 多分相関係数 $r = 0.450$, $P < 0.001$)。しかし、図 4-5 の結果を、Seki *et al.* (2014) の記録から同じ調査条件を想定して抽出した図 3-c) とくらべると、いずれの SDR 値でも出現率が低かった。これは、鳥類観察経験のない調査者が SDR 調査の作業と同時にウグイスも記録するという調査条件によって、作業の物音で鳥の鳴き声が聞き取りにくかったり、調査者のさえずりへの注意が十分ではなかったり、調査の時間帯や天候の違いでさえずり活動にばらつきがあったり、

調査による攪乱で鳥の行動が変わったりしたことで、「攪乱の影響受けにくく、かつ、さえずりが聞き取りやすい中程度の距離で高頻度にさえずる個体」のみが記録され、結果として各調査地点周辺の生息密度を反映した指標となったのではないかと推測される。一方で、図 4-5 と図 4-3-c) との違いは、鳥類観察の経験が大きく異なる調査者では記録率に偏りが生じる可能性も示唆しており、経験が大きく異なる調査者による記録は混用すべきではない。

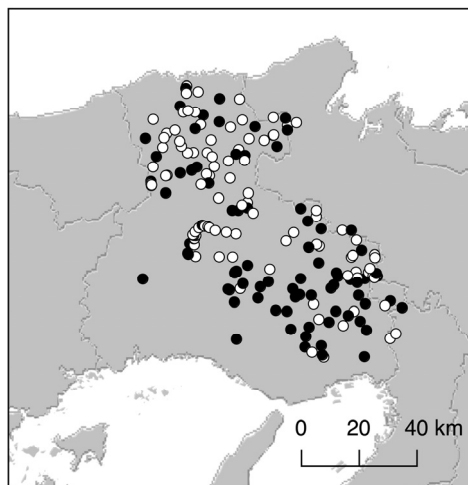


図 4-4. 2014 年の SDR 調査地点におけるウグイスの分布.

藤木 (2017) に示された調査地点のうち 182 ヶ所で、鳥類観察経験のない調査者が SDR を調査しながらウグイスのさえずりの有無を記録したデータをもとに描いた。●は調査地点到着後 10 分間にさえずりの記録あり、○は記録なし。

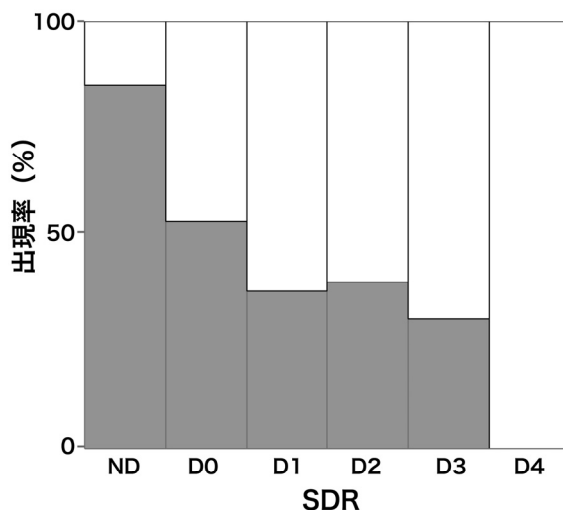


図 4-5. SDR とウグイスの出現率の関係.

出現率は、図 4-3c) と共通の 10 分間の調査におけるウグイスのさえずりの有無のデータにもとづく。

また、Seki *et al.* (2014) のデータからはウグイスが生息している可能性が高いと推測される SDR が D0~D2 の地点でも、本調査ではウグイスの出現率は 44%に留まり、単独の調査地点における記録の有無はウグイスの生息状況や鳥類群集の相違を必ずしも適切に反映していないと推測される。図 4-4 に示した地図上でウグイスが記録されない地点が連続していて、かつ、SDR 値が高い地域でのみ、下層植生衰退による鳥類群集への影響が示唆されると判断すべきである。シカ個体数管理における森林生態系への影響の指標として鳥類群集の相違を用いるのであれば、影響が示唆された地域では改めて鳥類調査を実施して影響を正確に把握する必要がある。また、重要野鳥生息地（日本野鳥の会 2010）など鳥類保全の必要性が高い地域でウグイスの出現率低下と SDR 値の上昇が認められた場合にも、鳥類群集への影響の調査を行うことが望まれる。

ウグイスのさえずり調査は、このようにシカ個体数管理への応用にあたっては一定の注意を要するが、特別な知識や経験を必要とせずシカ採食による森林生物群集への間接的な影響を簡易な調査方法で明示できる利点は大きい。ウグイスのさえずりの有無は、鳥類観察の経験がない調査者が下層植生衰退による鳥類群集への影響を認識するための簡便な初期指標として有効であると考えられた。また、シカ個体数管理にあたっては社会的合意形成の作業が不可欠である（横山・坂田 2007）。このような合意形成にあたって、シカ採食による森林生態系への影響を身近な問題として実感してもらうための教材としてもウグイスのさえずり調査は利用できる可能性がある。

4-5. おわりに

高密度化したシカの採食による下層植生の衰退は、低地の里山林から山地の森林まで日本全国に広がりつつある（Takatsuki 2009; 吉川ほか 2011）。今後、シカ個体数が抑制されたとしても、山地林の一部では植生の回復が困難か、回復までに長期間を要することが予想される（荒木・横山 2011; 田村 2013）。結果として下層植生に依存する鳥類種の個体数回復も容易には進まない可能性がある。様々な社会的要請によって決定される適正なシカ密度の議論とは別に、鳥類をはじめとする森林生物群集への回復困難な影響を防止するためのシカ個体数管理を速やかに実現する必要があるだろう。

関西地域を中心に広く用いられつつある SDR は、シカ採食による森林環境の改変が鳥類群集をはじめとする森林生物群集に対して間接的におよぼす影響を推定するためにも有効な指標であると考えられる。省力的に広範囲の情報を推定できる SDR は、影響を即時的に把握してシカ個体数管理に反映するための手法としても適している。今後は、SDR に加えてウグイスのさえずり調査のように鳥類への影響を簡易的に認識できる情報を利用するとともに、鳥類への影響が示唆された地域や鳥類の重要生息地などではより詳しい鳥類調査を実施することで、シカによる森林生物群集への間接的な影響もシカ個体数の管理計画に反映して行くことが望まれる。

謝辞

鳥類調査では佐藤重穂氏に、資料の収集では黒田治男氏と奥野俊博氏にご助力いただいた。この研究の一部は(研) 森林総合研究所一般研究費およびJSPS 科研費 JP23580220 によって行なわれた。本稿の図表の一部は Elsevier 社の許可 (3972360888468) のもとに Seki *et al.* (2014) より転載・翻訳した。ここにお礼申し上げる。

引用文献

- Allombert S, Gaston AJ, Martin J (2005a) A natural experiment on the impact of overabundant deer on songbird populations. *Biological Conservation* 126: 1-13.
- Allombert S, Stockton S, Martin J (2005b) A natural experiment on the impact of overabundant deer on forest invertebrates. *Conservation Biology* 19: 1917-1929.
- 荒木良太・横山典子 (2011) ニホンジカが森林生態系に与える影響. 森林科学 (61): 25-29.
- Baltzinger M, Mårell A, Archaux F, Pérot T, Leterme F, Deconchat M (2016) Overabundant ungulates in French Sologne? Increasing red deer and wild boar pressure may not threaten woodland birds in mature forest stands. *Basic and Applied Ecology* 17: 552-563.
- Bibby C, Burgess N, Hill D, Mustoe S (2000) Bird census techniques. Academic Press, London.
- Bressette JW, Beck H, Beauchamp VB (2012) Beyond the browse line: complex cascade effects mediated by white-tailed deer. *Oikos* 121: 1749-1760.
- Cardinal E, Martin J, Tremblay J, Côté SD (2012a) An experimental study of how variation in deer density affects vegetation and songbird assemblages of recently harvested boreal forests. *Canadian Journal of Zoology* 90: 704-713.
- Cardinal E, Martin J, Côté SD (2012b) Large herbivore effects on songbirds in boreal forests: lessons from deer introduction on Anticosti Island. *Ecoscience* 19: 38-47.
- Casey D, Hein D (1983) Effects of heavy browsing on a bird community in deciduous forest. *Journal of Wildlife Management* 47: 829-836.
- Chao A, Chazdon RL, Colwell RK, Shen T (2005) A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters* 8: 148-159.
- Chollet S, Bergman C, Gaston AJ, Martin J (2015) Long-term consequences of invasive deer on songbird communities: Going from bad to worse? *Biological Invasions* 17: 777-790.
- Chollet S, Martin J (2013) Declining woodland birds in North America: should we blame Bambi?. *Diversity and Distributions* 19: 481-483.
- Chollet S, Padié S, Stockton S, Allombert S, Gaston AJ, Martin J (2016) Positive plant

- and bird diversity response to experimental deer population reduction after decades of uncontrolled browsing. *Diversity and Distributions* 22: 274-287.
- Côté SD, Rooney TP, Tremblay J, Dussault C, & Waller DM (2004) Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 113-147.
- deCalesta DS (1994) Effect of white-tailed deer on songbirds within managed forests in Pennsylvania. *Journal of Wildlife Management* 58: 711-718.
- DeGraaf RM, Healy WM, Brooks RT (1991) Effects of thinning and deer browsing on breeding birds in New England oak woodlands. *Forest Ecology and Management* 41: 179-191.
- Dufrene M, Legendre P (1997) Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345-366.
- 藤木大介 (2012) 兵庫県本州部の落葉広葉樹林におけるニホンジカによる下層植生の衰退状況—2006年から2010年にかけての変化. 兵庫ワイルドライフモノグラフ 4: 17-31.
- 藤木大介 (2017) 兵庫県本州部の落葉広葉樹林におけるニホンジカの影響による下層植生衰退度の変動と捕獲の効果 (2010年～2014年). 兵庫ワイルドライフモノグラフ 9: 1-16.
- Fujiki D, Kishimoto Y, Sakata H (2010) Assessing decline in physical structure of deciduous hardwood forest stands under sika deer grazing using shrub-layer vegetation cover. *Journal of Forest Research* 15: 140-144.
- 藤木大介・岸本康誉・坂田宏志 (2011) 兵庫県氷ノ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.
- 藤木大介・酒田真澄美・芝原淳 (2014) 関西4府県を対象としたニホンジカの影響による落葉広葉樹林の衰退状況の推定. 日本緑化工学会誌 39: 374-380.
- Fuller R (2001) Responses of woodland birds to increasing numbers of deer: a review of evidence and mechanisms. *Forestry* 74: 289-298.
- Fuller RJ, Gill RM (2001) Ecological impacts of increasing numbers of deer in British woodland. *Forestry* 74: 193-199.
- Fuller RJ, Noble DG, Smith KW, Vanhinsbergh D (2005) Recent declines in populations of woodland birds in Britain. *British Birds* 98: 116-143.
- Fuller R, Smith K, Grice P, Currie F, Quine C (2007) Habitat change and woodland birds in Britain: implications for management and future research. *Ibis* 149: 261-268.
- Gaston AJ, Martin J, Allombert S (2002) Songbird banding in Laskeek Bay, 1998-2001. *Laskeek Bay Research* 11: 28-39.
- Gill F, Donsker D (2016) IOC World Bird List (v 6.4). doi: 10.14344/IOC.ML.6.4.
- Gill R, Fuller RJ (2007) The effects of deer browsing on woodland structure and songbirds in lowland Britain. *Ibis* 149: 119-127.
- Graham CT, Wilson MW, Gittings T, Kelly TC, Irwin S, Sweeney OFM, O'Halloran J

- (2014) Factors affecting the bird diversity of planted and semi-natural oak forests in Ireland. *Bird Study* 61: 309-320.
- Hino T (2000) Bird community and vegetation structure in a forest with a high density of sika deer. *Japanese Journal of Ornithology* 48: 197-204.
- 日野輝明 (2002) 森林性鳥類群集の多様性. In: これからの鳥類学. 樋口広芳・山岸哲編, pp.224-249. 裳華房, 東京.
- Hino T (2006) The impact of herbivory by deer on forest bird communities in Japan. *Acta Zoologica Sinica* 52: 684-686.
- Holt CA, Fuller RJ (2013) An experimental assessment of the effect of deer on use of young coppiced woodland by Eurasian Woodcocks *Scolopax rusticola* in winter. *Wader Study Group Bulletin* 120: 124-127.
- Holt CA, Fuller RJ, Dolman PM (2010) Experimental evidence that deer browsing reduces habitat suitability for breeding Common Nightingales *Luscinia megarhynchos*. *Ibis* 152: 335-346.
- Holt CA, Fuller RJ, Dolman PM (2011) Breeding and post-breeding responses of woodland birds to modification of habitat structure by deer. *Biological Conservation* 144: 2151-2162.
- Holt CA, Fuller RJ, Dolman PM (2013) Deer reduce habitat quality for a woodland songbird: evidence from settlement patterns, demographic parameters, and body condition. *Auk* 130: 13-20.
- Holt CA, Fuller RJ, Dolman PM (2014) Exclusion of deer affects responses of birds to woodland regeneration in winter and summer. *Ibis* 156: 116-131.
- 川瀬浩 (2012) 奈良県コマドリ調査 3 カ年を終えて. いかる (139) : 1-3.
- Kearns LJ, Silverman ED, Hall KR (2006) Black-throated Blue Warbler and Veery abundance in relation to understory composition in northern Michigan forests. *Wilson Journal of Ornithology* 118: 461-470.
- MacArthur RH, MacArthur JW (1961) On bird species diversity. *Ecology* 42: 594-598.
- Martin TG, Arcese P, Scheerder N (2011) Browsing down our natural heritage: deer impacts on vegetation structure and songbird populations across an island archipelago. *Biological Conservation* 144: 459-469.
- Martin TG, Arcese P, Kuhnert PM, Gaston AJ, Martin J (2013) Prior information reduces uncertainty about the consequences of deer overabundance on forest birds. *Biological Conservation* 165: 10-17.
- Martin J, Joron M (2003) Nest predation in forest birds: influence of predator type and predator's habitat quality. *Oikos* 102: 641-653.
- Mathisen KM, Pedersen S, Nilsen EB, Skarpe C (2012) Contrasting responses of two passerine bird species to moose browsing. *European Journal of Wildlife Research* 58: 535-547.

- Mathisen KM, Skarpe C (2011) Cascading effects of moose (*Alces alces*) management on birds. *Ecological Research* 26: 563-574.
- McShea WJ, McDonald MV, Morton ES, Meier R, Rappole JH (1995) Long-term trends in habitat selection by Kentucky Warblers. *Auk* 112: 375-381.
- McShea WJ, Rappole JH (2000) Managing the abundance and diversity of breeding bird populations through manipulation of deer populations. *Conservation Biology* 14: 1161-1170.
- Newson SE, Johnston A, Renwick AR, Baillie SR, Fuller RJ (2012) Modelling large-scale relationships between changes in woodland deer and bird populations. *Journal of Applied Ecology* 49: 278-286.
- 日本野鳥の会 編 (2004) 種の多様性調査: 鳥類繁殖分布調査報告書. 環境省自然環境局生物多様性センター, 富士吉田.
- 日本野鳥の会 編 (2010) IBA 白書. 日本野鳥の会, 東京.
- 日本野鳥の会奈良 編 (2011) コマドリ緊急調査報告書. 日本野鳥の会奈良, 奈良.
- 日本野鳥の会奈良支部 編 (2011) コマドリ大峰山系等生息調査報告書. 奈良県, 奈良.
- 西教生 (2014) スズタケの衰退によるソウシチョウの個体数の減少. *Bird Research* 10: F27-F32.
- 奥田圭・關義和・小金澤正昭 (2012) 栃木県奥日光地域におけるニホンジカの高密度化による植生変化が鳥類群集に与える影響. 日本森林学会誌 94: 236-242.
- 奥田圭・關義和・小金澤正昭 (2013) 栃木県奥日光地域における繁殖期の鳥類群集の変遷: 特にニホンジカの高密度化と関連づけて. 保全生態学研究 18: 121-129.
- Palmer G, Stephens PA, Ward AI, Willis SG (2015) Nationwide trophic cascades: changes in avian community structure driven by ungulates. *Scientific Reports* 5: 15061.
- Perrins C, Overall R (2001) Effect of increasing numbers of deer on bird populations in Wytham Woods, central England. *Forestry* 74: 299-309.
- Rackham O (1986) The history of the countryside: the classic history of Britain's landscape, flora and fauna. JM Dent, London (奥敬一・伊東宏樹・佐久間大輔・篠沢健太・深町加津枝 監訳 (2012) イギリスのカントリーサイド: 人と自然の景観形成史. 昭和堂, 京都) .
- Rae LF, Whitaker DM, Warkentin IG (2014) Multiscale impacts of forest degradation through browsing by hyperabundant moose (*Alces alces*) on songbird assemblages. *Diversity and Distributions* 20: 382-395.
- Rooney TP, Waller DM (2003) Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* 181: 165-176.
- Seki SI, Fujiki D, Sato S (2014) Assessing changes in bird communities along gradients of undergrowth deterioration in deer-browsed hardwood forests of western Japan. *Forest Ecology and Management* 320: 6-12.

- 関伸一・坂梨仁彦 (2012) 九州における繁殖期のコマドリ *Luscinia akahige* の分布. 九州森林研究 65: 39-43.
- 柴田叡弐・日野輝明 (2009) 大台ヶ原の自然誌: 森の中のシカをめぐる生物間相互作用. 東海大学出版会, 秦野.
- 自然環境研究センター 編 (2004) 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, 富士吉田.
- Takatsuki S (2009) Effects of sika deer on vegetation in Japan: a review. *Biological Conservation* 142: 1922-1929.
- 田村淳 (2013) シカによりスズタケが退行したブナ林において植生保護柵の設置年の差異が林床植生の回復と樹木の更新に及ぼす影響. 日本森林学会誌 95: 8-14.
- Teichman KJ, E Nielsen S, Roland J (2013) Trophic cascades: linking ungulates to shrub-dependent birds and butterflies. *Journal of Animal Ecology* 82: 1288-1299.
- Tymkiw EL, Bowman JL, Shriver WG (2013) The effect of white-tailed deer density on breeding songbirds in Delaware. *Wildlife Society Bulletin* 37: 714-724.
- 植田睦之 (2009) 広域長期モニタリングにもとづく鳥類分布の時間的空間的变化. In: 鳥の自然史: 空間分布をめぐる, 樋口広芳・黒沢令子編, pp.173-188. 北海道大学出版, 札幌.
- 植田睦之 (2014) シカの影響が見えてきた: 藪の鳥が減っている大山沢, 椎葉サイト. モニタリングサイト 1000 陸生鳥類調査情報 (6): 4.
- 植田睦之・岩本富雄・中村豊・川崎慎二・今野怜・佐藤重穂・高美喜男・高嶋敦史・滝沢和彦・沼野正博・原田修・平野敏明・堀田昌伸・三上かつら・柳田和美・松井理生・荒木田義隆・才木道雄・雪本晋資 (2014) 全国規模の森林モニタリングが示す 5 年間の鳥類の変化. *Bird Research* 10: F3-F11.
- 上原裕世・梶光一・吉田剛司 (2015) エゾシカ (*Cervus nippon yezoensis*) の高密度化により林床植生の改変した森林景観におけるヤブサメ (*Urosphena squameiceps*) の繁殖適応. 景観生態学 20: 131-142.
- 宇野裕之・横山真弓・坂田宏志 (2007) ニホンジカ個体群の保全管理の現状と課題. 哺乳類科学 47: 25-38.
- 山口喜盛 (2004) 丹沢産シカの高密度が鳥類群集に与えている影響. 神奈川自然誌資料 25: 1-4.
- 横山真弓・坂田宏志 (2007) 兵庫県におけるシカ保護管理計画の現状と今後の展望. 哺乳類科学 47: 73-79.
- 吉川正人・田中徳久・大野啓一 (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.