



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	自然生態系・生物多様性保全を目的とした生態系管理に基づくシカの保護管理
Author(s)	揚妻, 直樹
Citation	地球環境, 30(1), 13-27
Issue Date	2025-05-21
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/98931
Type	journal article
File Information	ChikyuKankyo_30(1)_2025_Ecosystem-based_management_of_deer.pdf



自然生態系・生物多様性保全を目的とした 生態系管理に基づくシカの保護管理

Ecosystem-based management of deer for biodiversity conservation

揚妻 直樹*

Naoki AGETSUMA*

北海道大学・北方生物圏フィールド科学センター
Field Science Center for Northern Biosphere, Hokkaido University

摘 要

自然生態系は自然撓乱体制によって非平衡状態にあり、それが生物多様性をもたらす源泉と考えられるようになった。それを踏まえて自然生態系や生物多様性の保全を進めるために生態系管理（生態系を基準とした管理：ecosystem-based management）が提案されている。この生態系管理における重要な指針として、自然変動幅（natural range of variability）がある。常に変動する生態系において、現状が自然現象として起こり得る状態か否かを、それまでの変動の大きさから判断するものである。そこで、過去から現在までのニホンジカの生息状況を日本各地で検証し、シカ個体群の自然の変動幅を把握した。その結果、一般に増え過ぎであると認識されている現状のシカの生息状況は、自然の変動幅に収まっている可能性が高いことが分かった。逆に、生息分布域と個体数が1970年代まで一時的に縮小していた原因は、大規模な生息地破壊などの人為的な悪影響にあると考えられた。つまり、日本列島にはシカが多く生息し、それが普通の自然生態系である状態が相当期間、維持されてきたことが示唆された。そのため、シカの生態系への影響は自然撓乱体制の1つとみなせると考えられた。これらのことは、日本本来の自然生態系と生物多様性を保全するためには、シカが多く生息するのが普通だった時期（状態）の自然生態系を一定規模で確保しなくてはならないことを意味している。

キーワード：撓乱体制、自然変動幅、生息地破壊、生態系プロセス、
生態系を基準とした管理

Key words：disturbance regime, natural range of variability, habitat destruction,
ecological process, ecosystem-based management

1. はじめに

ニホンジカ (*Cervus nippon*) の個体数増大は農林業被害にとどまらず、生態系に様々な影響をもたらす。森林や草原における生物多様性の減少を進行させている。その背景には、里地里山の管理不足や狩猟者の高齢化といった人間社会の変化と地球温暖化などの気候変動がある（前迫・高槻, 2015）。これが現在のシカの生息状況に対する一般的な認識といえる（揚妻, 2013a）。このシカ問題を解決するため、シカの個体数を“適正頭数”まで捕獲によって減らす事業、個体数管理が全国で実施されてきた。しかしながら、期待どおりの効果は得られていないようだ（前迫・高槻, 2015）。

農林業被害の軽減と自然生態系の保全は問題の本

質が大きく異なっており、当然ながら問題解決のための哲学や手法も同じにはならないため、あわせて検討すると混乱を招く（揚妻, 2013b）。そこで、ここでは自然生態系及び生物多様性の保全に絞り、生態系の中にシカをどのように位置づけて対応すべきかを検討する。

2. 自然生態系及び生物多様性の保全と個体数管理

生物多様性の重要性は社会的に共有されつつある。しかし、具体的にどのような状態を目標にするかは様々な考え方がある（森, 2018）。そのため、保全すべき生物多様性を一義的に決めることは困難といえる（揚妻ほか, 2008）。

シカ管理の目的には自然生態系や生物多様性の保

受付：2024年10月21日、受理：2025年2月12日

* 〒060-0811 北海道札幌市北区北11条西10丁目、E-mail: agetsuma@fsc.hokudai.ac.jp

全が盛り込まれている(環境省, 2021a)。そこでは、1960年から1970年代に見られた生態系の構造(構成種やその分布・個体数・年齢構成・体サイズ構成など)と、近年の生態系の構造が比較され、シカによる環境改変の大きさが強調されることが多い(環境省, 2019; 湯本・松田, 2006など)。そして、国立公園などではシカの影響がなかった頃の生態系に戻すことが目標に据えられている(環境省, 2019)。地方自治体が作成した特定鳥獣管理計画などでも生態系や生物多様性の保全が目的に含まれている。ただし、目標とする生態系の姿が明確ではなく、対策によって目標が達成できたかの判断が難しいものが多い。それでも、シカの影響が顕著になる前の状態が守るべき生態系であり、生物多様性であると想定していると考えてよいだろう。その何かしら望ましい生態系に戻すために、個体数管理によりシカを減らす事業が全国で進められてきた。

3. 生態系管理の潮流

自然生態系や生物多様性を保全するために生態系管理(ecosystem management)の考え方が提唱されるようになっていく。生態系管理は、人間が生態系から持続的に恩恵を得るため、資源採集などで生態系に手を加える際に、生態系の質を低下させないための方策として考え出されたものである(Chapin *et al.*, 2002)。陸上生態系・森林生態系については、より生物多様性保全の観点から、広域的な空間スケールを対象とし、生態系プロセス(ecological process)を重視した、生態系を基準とした管理(ecosystem-based management)に発展した(森, 2007)。自然生態系や生物多様性の劣化の原因は当然ながら人間活動にあるため(揚妻, 2013b)、生態系管理では人間の生態系への関わり方が管理対象となるので、生態系を基準とした人間活動管理(ecosystem-based management of human activities)とも称される(Slocombe, 1998)。つまり、管理対策の基本は問題となる人間活動を抽出し、排除・軽減することである。なお、生態系管理という用語は様々な使われているが、本稿ではこの生態系を基準とした管理を指すものとする。

これまでの自然生態系の保全では、保全すべき何かしら望ましい生態系の構造(構成種やその分布・個体数・年齢構成・体サイズ構成など)である「健全自然モデル」を想定し(揚妻, 2013b)、それを維持する、あるいはそれに近づけることが目標とされてきた。例えば環境省(2019)は国立公園について、それを設置した当時の状態を維持することを目標に掲げている。こうした考え方の根底には、生態系は人為攪乱がないまま長期間経過すれば極相という安定した状態に落ち着く、つまり平衡状態を迎えるという考え方がかつて主流であったこと(堤, 1989; ホイッター, 1979など)に起因すると考えられる。そのた

め、何らかの目指すべき生態系構造(自然生態系が健全に保たれている構造・生物多様性が豊かに保持されている構造など)が存在すると想定し、その構造を維持する、あるいは物理的にその構造へ近づけることが保全と捉えられてきたといえる。シカ管理の場面でも、“適正”な生息頭数や密度を数値目標に設定し、その値を目指して個体数管理が実施されているのは、望ましい生態系構造への誘導の一環といえる。

しかしながら、自然生態系は非平衡で常に変動しており、また特定の平衡状態にも至らないとの認識が広まっている(森, 2007)。そして、自然生態系や生物多様性の保全には、この非平衡の考え方を取り入れることが重要とされる。つまり、何か特定の生態系の構造は目標にはならず(Kay and Schneider, 1994)、むしろ逆に自然攪乱体制(natural disturbance regime)や生態系プロセス(ecological process)を機能させて、変動性を確保することで、生態系の健全性(ecosystem integrity)を担保しようとする(森, 2007)。結果として、各時点で現れる生態系の構造が自然生態系であり、生物多様性のありようとなる。これは、人間が望ましい生態系の構造を想定し、そこに誘導し、維持し続けようとする従来の保全の発想とは対極にあるといえるかもしれない。

生態系管理では、過去の一時点の生態系の構造を維持することが必ずしも目標にはならないが、過去に現れた様々な生態系の構造とその変動の大きさは重要視する(Swetnam *et al.*, 1999)。そのため、自然攪乱体制とともに自然変動幅(natural range of variability)を指針に据えている(森, 2007)。

3.1 自然変動幅

自然生態系や生物多様性の保全対策の必要性は、対象とする生態系の構造を見極めて判断されてきた。シカ管理では、数十年前(1960年～1970年代)からのシカの個体数や分布、そして生態系の構造の変化をもとに判断されることが多いようである。

生態系管理では、ある状態が、生態系本来に起こり得るものか、人為的悪影響によって逸脱しているかの判断に自然変動幅を用いる。生態系の構造は常に変動するものであり、当然ながら個々の生物種の個体数や分布も変化する。その変動がこれまでの自然変動幅(natural range of variability, range of natural variability, historic range of variabilityなどとも呼ばれる：森, 2007)の範囲に収まっているかどうかで判断する。自然の変動幅の把握には検討するタイムフレーム(時間枠)の設定の仕方が非常に重要である。数十年間程度の短いタイムフレームでは一見逸脱しているように見えても、より長期のタイムフレームでは自然変動幅に収まっていることもある。その判断に用いるタイムフレームは100年から500年程度(Poiani *et al.*, 2000)とするのがよさそうだ。ただし、人為的影響によって生態系の構造が大きく変化した

(個体数や分布の極端な減少や増加など)時期が含まれる場合は、それが歴史的変動幅(historic range of variability)の範囲であっても自然変動幅とはみなすべきではない。つまり、生態系にかけられた人為的なインパクトの大きさも勘案し、人為的なインパクトが少なかった時期の情報を基準にすべきとされる(Haeussler and Bergeron, 2004)。

この自然変動幅は、受け入れてもよい変化と避けるべき変化の見極めや、変化の不可逆性、生態系のレジリエンス(鷲谷, 1998)などを判断する根拠にもなる。現状の生態系の構造が自然の変動幅から逸脱していれば、回避すべき状態である可能性がある。その場合、原因となる人間活動の管理を考えなくてはならない。これに対し、自然の変動幅から逸脱していなければ、その生態系の構造は過去にも成立していたことから、可逆的変化であると推測できる。これまで、不可逆性やレジリエンスについて明確な判断基準がなかったが、自然変動幅を知ることにより科学的な判断材料を得ることができる。

3.2 自然変動幅を把握する重要性

人間が生態系の構造に直接介入して保全対策を行う場合、自然変動幅を把握しておかないと、過干渉によって生態系に悪影響を与える危険がある。例えば、かつて広い範囲に非常に多く生息していた生物種がいたとする。その種が減少し、極めて少なくなった状態がしばらく続き、近年になって分布域や個体数を回復したとする。ここでもし、その種のかつての生息状態を知らなければ、近年の増加は不自然だと判断してしまうだろう。しかし、タイムフレームを適切に設定し、減少以前の状態まで把握しておけば、直近の増加は自然変動幅の範囲に収まっていると理解され、必ずしも不自然ではないと判断できる。そして、直近の“見せかけの増加”(false population increase, misattributed trend; Collins *et al.*, 2020)に惑わされることもない。

同様に“見せかけの減少”にも注意が必要である。もともと個体数が少なく、分布も狭い種が、一時的に非常に増加していた場合である。最も増加していた時点以降しか把握できていない場合、個体数が元に戻る過程、つまり個体数の減少を不自然な減少と判断してしまうだろう。今のところ、絶滅危険性の判断はかなり短いタイムフレーム(10年あるいは3世代など)での個体数や分布域の変化を基準になされている(IUCN, 2012)。しかしながら、減少種の保全の必要性を検討する場合には、自然変動幅も判断材料に加えるのが適切といえる。

以上のように、“見せかけ”の個体数増加や減少によって誤った判断に陥らないためにも自然変動幅を把握しておくことが重要である。

3.3 自然撓乱体制

自然生態系は非平衡であるという認識が広まるにつれ、生態系の構造を静的に保つ(固定化する)よう

な管理をしないことが重要とされるようになった(Kay and Schneider, 1994)。そして、自然生態系に非平衡をもたらすのが自然撓乱体制である。撓乱体制とは生態系の生物的・非生物的構造を大きく改変させる事象である。陸上生態系における自然撓乱体制には、病虫害の大発生、台風、山火事、洪水、土砂崩れなどがあり、どれも植生を取り除き(Seymour *et al.*, 2002; Aszalos *et al.*, 2022; 森, 2010 など)、非生物的環境も改変する。様々な頻度と強度、そして空間スケールで発生する自然撓乱体制によって生態系の多様性が生み出される。つまり、生態系の健全性は自然撓乱によって創出されるといえる(森, 2007)。そのため、森林管理における生態系保全の成否は、どれだけ自然撓乱を模倣した取り組みができるかにかかっているとされる(Wright and Agee, 2004)。自然生態系の保全には、自然撓乱体制をどれだけ機能させられるかが鍵であり、人間が生態系に直接関わる場合には(資源採集であれ、保全対策であれ)、自然撓乱体制と生態系プロセスをどれだけ模倣した手法がとれるかが重要となる。

4. 生態系管理の視点を取り入れたシカの保護管理

これまでのシカ管理では、生態系管理の視点は取り入れられてこなかった。しかし、管理目的に自然生態系や生物多様性の保全を掲げるなら、その考え方を取り入れる必要がある。ここからはシカに関連して生態系管理をどのように適用できるか検討したい。それにはまず、シカに関する自然変動幅と生態系機能を検証しておかなければならない。検証作業を進める中で、生態系におけるシカの位置づけも見えてくる。

4.1 シカ個体群の自然変動幅

ニホンジカの個体群変動については、短いタイムフレーム(数十年)における変化に着目し、増え過ぎと判断されてきた(揚妻, 2013a)。しかし、先述のとおり、シカ個体群の自然変動幅を把握するには十分なタイムフレームではない。近年、様々な情報から数十年よりも更に前のシカ個体群の生息状態が分かってきた。それらの情報をまとめてみると、日本各地で過去のシカの分布や個体数は必ずしも現状と比べて少なかったとはいえないことが明らかになった(揚妻, 2013a)。

全国的にシカの増え過ぎが問題となっていた2000年頃でさえ、ニホンジカは東北から九州に至る8都県版のレッドリストに掲載されており(青森県: 青森県, 2020・秋田県: 秋田県, 2002・山形県: 山形県, 2019・東京都: 東京都環境保全局, 1998・島根県: 島根県, 2014・山口県: 山口県環境生活部自然保護課, 2019・佐賀県: 佐賀県環境生活部, 2004・大分県: 大分県, 2001)、保全が必要と認識されていたことが分かる。特に青森県・秋田県・山形県・佐

賀県ではシカは絶滅種とされていた。日本列島に広くまたがるこれらの都県では、かつてシカは普通に生息していたのに、2000年頃まで絶滅状態、あるいは生存が懸念される状態に陥っていたことになる。

様々な文献からも、日本各地で、かつて多かったシカが激減していった経過が読み取れる。1894年出版の日本風景論(志賀, 2014)では、陸前地方(宮城県から岩手県南部)の海岸部を紹介する記述に「昔時陸前に鹿の多く逍遥せしむも人口の繁殖と共にそう滅し」とあり、明治期の人口増加によってシカが激減したとされる。石川県と富山県では明治期に多くの鹿皮が生産されるほどのシカが生息していたが、大正時代までに絶滅したようだ(南部・石坂, 2001)。環境省の第2回自然環境保全基礎調査(1978年～1980年)(環境省自然環境局生物多様性センター, n.d.)では、どちらの県においてもシカの生息は確認できず、第4回(1988年～1993年)と第5回(1993年～1999年)でも両県あわせてわずか1メッシュ(5kmメッシュ)のみの生息に過ぎない(環境省自然保護局, 1993; 環境省自然環境局生物多様性センター, 2002)。両県とも複数メッシュでシカの生息が確認できるのは第6回(1999年～2005年)になってである(環境省自然環境局生物多様性センター, 2004)。長野県ではオオカミ(*Canis lupus*)が生息していた明治中期頃でもシカがかなり多かったが、それ以降、激減して生息地も狭めていった様子が記されている(小山, 2008)。その後、シカ分布は回復し、2019年時点で長野県の全市町村に広まっている(長野県, 2021)。千葉県・房総半島でもシカは江戸期まで広く分布していたが、その後、減少を始め、特に1940年代に激減し、1961年には禁猟措置までとられるに至った(北澤ほか, 2011; 高田ほか, 2010)。1980年代から分布域が戻り始め、房総半島の広い範囲に分布を回復させている(北澤ほか, 2011)。紀伊山地では古文書に1700年代にイノシシ(*Sus scrofa*)やシカの農作物被害が激しかったことが記されている(梅嶺, 2017)。また、1898年刊行の吉野林業全書(森, 1983)では、シカをはじめとする野生動物の林業被害はどこでも発生すると解説されている。つまり農林業被害はこの何十年かで新たに発生した問題ではなく、何百年も前から発生していた。紀伊山地の大塔山系では、1950年頃までシカが多かったものの、1960年代、1970年代と時を経るごとに激減していったとされる(揚妻ほか, 2010)。高知県・春野町は江戸期に藩のお狩場となっており、1674年には1日で100頭ほどのシカが捕獲されたという(高知県文化財団埋蔵文化財センター, 2000)。しかし、第6回自然環境保全基礎調査(1999年～2005年)においても(環境省自然環境局生物多様性センター, 2004)、その周辺でシカは確認できず、絶滅状態が続いていると考えられた。鹿児島県・屋久島でも1950年頃まではシカはかなり多かったが、その後、捕獲数が数十分の1と

なるまで激減し、1970年代には極めて少なくなった。その後、1990年代から回復し始めた(Agetsuma, 2007a; 揚妻, 2018)。これらの生息情報は1950年代よりも前まで遡れば、気候も植生も大きく異なる日本列島全域で、シカは広く分布し、生息数も多かったことを示している。

過去のシカの生息数についても推定が試みられている。北海道には1873年から1882年までの年間捕獲数の記録が残されていた。当時のシカの捕獲数はとても多く、特に1873年からの4年間は近年の年間捕獲数と同じく10万頭以上となっていた。年間捕獲記録を元に生息数を推定したところ、1873年当時のシカの生息数は50万頭から70万頭となった(Agetsuma, 2018)。実際の生息数はこの値に当時生息していたオオカミによる捕食数と温暖化前の厳しい冬季の死亡数を加えた値となる。したがって、シカが増え過ぎだと認識されていた2013年から2016年の推定生息数50万頭から60万頭よりも多くのシカが当時は生息していたと考えられた(Agetsuma, 2018)。1870年代まで多かった北海道のシカも1880年代に激減し、回復してくるのは100年以上も後のことである。北海道のシカ生息数については遺伝学的な手法での推定も行われている(Iijima et al., 2023)。その結果も、シカ個体群は一時的な激減を経験していたものの、その前は概ね現在と同レベルの個体数であり、1,000年ほど前まで遡ると、近年の数倍だったことが示唆された。同様に兵庫県のシカ個体群も、この約1,000年間はほぼ現状の個体数で維持されており、ただし、近代に一時的に激減した時期があったことが明らかにされている。

これらの定性的及び定量的情報が指し示すシカ個体群動態は、激減時期に地域的な差があるものの概ね一致している。そして、近年のシカの分布域や個体数がシカの自然変動幅を逸脱している根拠は見いだせず、むしろ、相当な長期間、現状と同等以上に多くのシカが生息していた生態系が、日本列島に広がっていたことを示している。今後も過去のシカの生息情報を蓄積し、シカの自然変動幅の推定精度を高めていく必要がある。

日本以外でも有蹄類の増え過ぎが問題視されている。しかしながら、増え過ぎ(over abundance)という用語が定義されずに使われる傾向にあり、ましてその有蹄類の自然変動幅を意識していないことが多い。しかし、北米大陸では過去数百年にわたる有蹄類の個体群動態の概要が把握されている。北米大陸ではヨーロッパ人が入植し始める1600年以前まで、オジロジカ(*Odocoileus virginianus*)・ミュールジカ(*O. hemionus*)など有蹄類の個体数は4,000万頭から4,500万頭ほどと推定されている。しかし、1800年代に激減し、1900年頃は極めて少なくなった(Webb, 2016)。この個体数の減少の原因としては捕獲圧が想定されている。しかしながら、ヨーロッ

パ人の開拓に伴う生息地改変の影響が考察されないなど原因について十分な検証はなされていないようだ。その後、有蹄類の個体数が急速に回復したことで、増え過ぎとみなされて駆除が進められ、2000年頃から再度減少してきた。しかし、オジロジカのみ概ね過去の個体数レベルにあるものの、ミュールジカ・ワピチ(*C. elaphus*)・アメリカバイソン(*Bison bison*)などの個体数はもとの数分の1まで再減少している(Webb, 2016; Hristov, 2012 など)。これらのことから、北米大陸の現在の有蹄類の個体数は歴史的な変動範囲にとどまっているとされている(Hanberry and Faison, 2023)。このように、北米大陸の有蹄類の個体群動態も日本列島と似通っており、もとは大きかった個体群が近現代で一時的に激減し、近年になって回復していた。

4.2 シカ個体群の変動要因

4.2.1 天敵絶滅・温暖化・狩猟者減少

シカの個体群を増減させる要因の考察についても短いタイムフレームの中で検討され、近年のシカの増加は天敵であるオオカミの絶滅、野犬や犬の放し飼いの減少、温暖化による降雪の減少、1970年以降の狩猟者減少などによるものとされてきた(依光, 2011; 三浦, 1999; 辻岡, 1999; 湯本・松田, 2006 など)。しかし、これらの事象が顕在化する前に日本列島にシカが広く多く生息していたこととつじつまが合わない(揚妻, 2013a)。さらに、各地での地域絶滅や分布域の縮小、個体数が激減した原因の考察も不十分であった。Iijima *et al.* (2023)は、かつて多かったシカが一時的に激減したのは捕獲圧が高まったため、近年の増加は捕獲圧の低下によると推測している。そうだとすると、シカの激減は人為的影響が一時的に過度に加わったことで起きたことになる。

4.2.2 軽視されてきた生息地破壊

一般に生息地の状態が野生動物個体群に与える影響は大きく、種の存続に対し、農耕地の拡充や都市開発などの生息地の改変が大きな脅威となっている(Maxwell *et al.*, 2016)。ところが、日本の野生動物の個体群動態について、生息地の改変を定量的に評価した研究(揚妻, 1998; Agetsuma, 1999; 2007a)は少ない。

日本列島において人間による自然生態系の改変は少なくとも5世紀には始まっていた。京都地方の花粉分析の結果では西暦500年頃に人為的環境改変を示すマツ属(*Pinus*)が増加し(高原・竹岡, 1986)、それ以降も増加し続けた(佐々木ほか, 2011)。これは人口増加に伴い農耕地が広がり、薪炭や原料収集も増加して、集落周辺で森林伐採が進行したこと、加えて肥料にする落葉落枝が森林から採集され地力も低下したことで、パイオニア種のマツ属が増えたためと考えられている(千葉, 1991)。さらに製塩や製鉄など工業に必要な燃料材の採集もあった(太田, 2012)。こうした影響は人口の増加とともに

大きくなり、無立木地(荒地)やマツなどの疎林が各地で拡大していった(Miyamoto and Sano 2008; Sprague, 2008; 小椋, 1996 など)。その結果、1900年から1910年頃には国土の1割以上が無立木地(荒地)で占められることになった(山本, 2001; 太田, 2012)。このような過度の環境負荷で生物多様性が劣化し、野生動物にとっての資源が失われ、シカをはじめとする野生動物の個体数と分布が狭められていったと考えられる(Agetsuma, 2007a; 揚妻, 2010; 2013a; 2021)。この傾向は、1960年頃まで農耕地や人口集中地域の周辺で拡大し続けたと考えられ、そこに住む人々が野生動物と接する機会も少なくなっていた。しかし、1960年代に入ると化石燃料の普及によって薪炭利用が減少し、更に化学肥料の利用が進むにつれ落葉落枝も採集されなくなった。そして、国全体の産業構造も大きく変化し、農業人口・農地面積も減少していった(Agetsuma, 1999)。それにより集落周辺の無立木地や疎林、放棄された田畑では植生遷移が進行し、広葉樹林へと発達していくことになる(Agetsuma, 2007a; 揚妻, 2010; 2013a; 2021)。つまり、1960年代までは集落の拡大(農耕地と人口の増加)に伴い生態系が劣化し、生物多様性が喪失したことで、野生動物の生息地が減少し続けていたといえる。それ以降、これらの地域では人為的影響の緩和が進行していく。

一方、山林の開発も遅くとも中世から活発化しており、過度の伐採により木材資源を減らさないよう、幕府や領主がたびたびお触れを出す事態となっていた(千葉, 1991; 太田, 2012)。明治期に入ると森林の保護政策は施行されたものの、むしろ森林伐採が進行していった(太田, 2012)。先に示したように石川県、富山県、長野県や房総半島などの地域では、この時期にシカの分布域が縮小している。しかし、生息地の破壊を決定的なものとしたのは戦中から高度経済成長期にあたる1940年前後から1970年代の大規模な森林伐採と人工針葉樹林への転換であった。林業統計要覧をもとに毎年伐採面積がまとめられている(森林文化協会, n.d.; Agetsuma, 1999)。1937年から1971年までの35年間の森林伐採面積を単純に足し合わせると累積伐採面積は約22.5万km²に達する。2017年時点の日本の森林面積は約25万km²なので(林野庁, 2021)、計算上の値ではあるが、たった35年で日本のほとんどの森林が伐採されたことになる(図1)。さらに、その約半分が野生動物にとって生産性の低い人工針葉樹林(Agetsuma, 2007a)に転換された。もちろん、その時期の前後も森林伐採は行われており(図2)、各地に広大なはげ山が出現した(国土緑化推進機構, 2009)。1953年の全国のはげ山面積は2.7万km²に上る(千葉, 1991)。生息地の大半が短期間で破壊・改変されたことが、シカが分布域や生息数を減少させた主な原因と考えるのが自然である。シカ個体群はその

間、伐採を免れた場所で孤立・分断化しながら生きながらえたと考えられる。房総半島でシカが最も減少していた1970年代には、鴨川市東部に孤立して残存したとされる(高田ほか, 2010)。房総半島ではその場所にのみ1880年代(小椋, 1996)から当時まで自然度の高い常緑樹林が残されており(環境庁, 1981)、伐採を逃れた森林がシカのレフュージアになっていたと推測できる。

生息環境の改変がシカの個体群動態に大きく影響していたことはシカの激減時期や回復時期の地域差からも示唆される。一般に降雨量が一定程度あれば植食動物に食物を供給する生態系の生産性は気温が低くなるにつれて低下する(堤, 1989)。また、積雪の多い寒冷地では冬季に野生動物の移動コストも高くなる。したがって、寒冷地は他の地域と比べて植食動物の生息環境が厳しいといえる。そこに生息地の破壊・改変が加われば、個体群への影響はより顕著になると考えられる。農耕地の拡大や森林開発などで疎林地化・無立木地化が進行すれば、食物条件が更に厳しくなるとともに、積雪もより深くなるため移動コストが増大する。また、疎林地化・無立木地化による遮蔽物の減少や、積雪による移動速度の

低下によって捕獲される危険が高まり、捕獲圧の影響をより受けやすくなっていたかもしれない。北海道・青森県・秋田県・山形県・石川県・富山県・長野県などの寒冷地で、比較的シカの激減時期が早かったのは、それらの理由が考えられる。

地域によっては捕獲圧がシカを減少させた場合もあったようだ。例えば、対馬島では1700年代に極めて多く生息していたシカを、農業被害対策のためにたびたび強度な捕獲圧をかけて激減させたようである(丸山, 2023; 豊玉町誌編纂委員会, 1992)。ただし、1800年代以降の捕獲数や個体群の状態はよく分らない。

対馬島のシカは1960年頃には姿を見せることがないほど少なく(常田ほか, 1998)、1980年頃まで推定生息数もかなり少なかった(長崎県, 2022)。生息数が少ない原因として戦後の高い捕獲圧が挙げられている(常田ほか, 1998)。しかし、2019年時点における対馬島の森林の6割が齢級10(50年生～54年生)から13(65年生～69年生)で占められていることから(長崎県, 2019)、1950年代から1960年代にかけての20年間で森林伐採と人工針葉樹林化が一気に進んだことが分かる。さらに集落周辺も1950年代まで焼畑や採草・薪炭利用などによる利用度が高かった(重原ほか, 2019)。これらのことから、少なくとも1950年代以降については対馬島でも他地域と同様にシカ個体群は急速な生息地改変の影響を受けていたことが分かる。

生息地の大規模破壊は、当然ながらシカ以外の野生動物の地域絶滅や分布縮小、個体数減少も招いたはずである。事実、ニホンザル(*Macaca fuscata*)は1923年に全国に50個体群が分布していたが、1978年までにそのうちの16個体群が絶滅している(Agetsuma, 2007b)。このように、1970年代は日本列島全域で多くの野生動物の分布域と個体数が最も退縮していた時代といえる。

その後、集落周辺ではげ山化・疎林化していた場所では植生遷移が進み二次林が形成され、生物多様

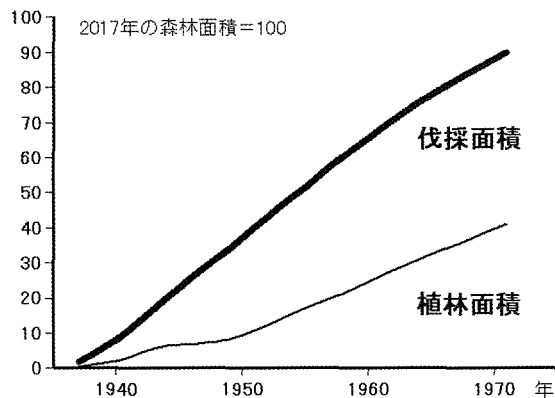


図1 1937年から1971年までの累積の森林伐採面積と植林面積。
2017年の全国の森林面積を100%として示した。

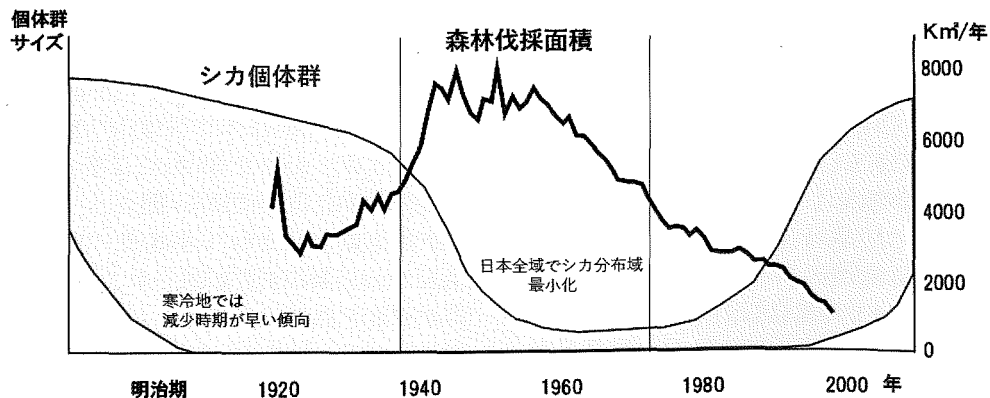


図2 年間の森林伐採面積とシカ個体群動態のイメージ図。

年間森林伐採面積は1931年から1998年までは森林文化協会(n.d.)とAgetsuma(1999)、1930年以前は山本(2001)をもとに改変。点線の間の期間だけで日本の全森林面積にほぼ相当する森林が伐採された計算になる(図1)。シカ個体群サイズの幅は地域による違いを表す。揚妻(2013a; 2021)をもとに改変。

性が豊かないわゆる里山環境が出現した。大規模に伐採された山地についても半分ほどが人工針葉樹林へと転換されたが、残りは放置されたため植生遷移が進行し、天然林へと回復していった。大規模伐採から数十年が経過した日本列島は、かつてないほどに森林が多い「森林飽和」とさえ称される状態となった(太田, 2012)。それらの過程で当然ながら自然生態系・生物多様性も回復してきた。それに合わせて野生動物の生息地としての質も回復してきたといえる。

こうした経緯を踏まえると、シカ個体群の激減と回復は、生息地の徹底的な破壊と、その後の再生過程で起きた現象と考えられる。地域によっては別の事情があったかもしれないが、近年、日本列島全体で見られるシカの生息状態は、何らかの人為的な悪影響によって引き起こされたというよりも、生態系に対する人為的悪影響が緩和されてきたことが主な原因であると考えるのが妥当だろう。天敵絶滅や温暖化、1970年以降の狩猟者の減少などは、シカ個体群の回復を早めた要因にはなった可能性がある。

4.3 シカの生息する景観面積の変遷

もともとの自然生態系におけるシカの個体数は、現状と同等かそれ以上だったとしても、当時はシカが生息できる面積が広がったのに対し、開発が進んだ現在は非常に狭まっていると感じる人もいるだろう。もしそうなら、個体数が回復したことで、生息地面積あたりのシカの数(生息密度)はかつてないほど高まっているかもしれない。

しかしながら、シカの主な生息地である森林の面積は、1910年頃で国土の66.5%、1950年頃は68.6%、1985年頃は69.0%(山本, 2001)であり、分析方法が異なるが2022年でも66.2%(林野庁, n.d.「森林資源の現況(令和4年3月31日現在)」)と大きな変化はない。ただ、野生動物にとって生産性の高い広葉樹林の面積は1910年頃、1950年頃、1985年頃で、それぞれ27.8%、26.0%、13.3%であり生息地の劣化が進行していたことが分かる(山本, 2001)。それが、2022年には広葉樹の天然林だけでも44.6%まで回復している(林野庁, n.d.「森林資源の現況(令和4年3月31日現在)」)。なお、無立木地(荒地)には、シカの生息地となり得る自然草原が一部に含まれていたと考えられているが、1910年頃でさえ国土の10.4%と、それほど大きな値ではない(1950年頃は6.5%、1985年頃は2.4%: 山本, 2001)。

シカの生息数が多い北海道では、1850年頃までは全てが自然植生に覆われていたと推測されており(佐藤, 2011)、その大半がシカの生息地だったと考えられる。その後、土地改変が進み、1900年頃には農地面積が11.3%、市街地面積は1.2%となり、1985年頃にはそれぞれ16.8%、4.2%(佐藤, 2011)まで増加したが、分析方法が異なるが2022年ではそれぞれ17.0%、1.6%とあまり変っていない(北海

道, n.d.「令和4年度市町村税の概要」)。現状では農地付近にもシカは生息しているが、農地と市街地をシカの生息地から除外して考えるとしても、シカが生息できる景観の面積が著しく減少しているとはいえない。

以上のように、近代以降、シカが生息可能な景観の面積はやや減少してはいるが、それによって著しく生息密度が高められているとは考えにくい。

4.4 シカ個体群の回復が意味するもの

過去にシカの分布や個体数が退縮していたのは、自然生態系のタイムスケールからすると一時的であったことから、大規模な生息地破壊であれ、高い捕獲圧であれ、人為的悪影響が強く加わったことが原因と考えられる。そのため、シカの自然変動幅を設定する場合は、その激減期のシカの分布や個体数を含めるのは不適切となる。また、その時期の生態系の構造を自然生態系・生物多様性保全の目標に据えるのも十分な注意が求められる。

近年のシカの生息状態が、生態系に対する人為的悪影響の緩和でもたらされたのなら、自然生態系保全のために何をどのように管理すべきか熟慮が必要である。絶滅していた生物種が再分布してくること、激減していた個体数が回復することは、通常は生物多様性の回復とみなされる。つまり、シカ個体群の回復も生物多様性の回復にほかならない。しかしながら、シカをはじめとする中・大型野生動物の個体群の回復は生物多様性の回復として評価しない風潮にある。その理由は、それらの動物の回復によって農業被害など人間社会との軋轢が生じたためだろう。一般に生物多様性は人間社会に利益(生態系サービス)をもたらすと流布されているが、現実には不利益をもたらす側面もある(負の生態系サービス, デイスサービス: 環境省, 2021b)と認識すべきである。しかしそこで、人間の利益になる部分だけを生物多様性とみなして保全し、そうでないものは生物多様性から除外して管理・改変しようとするなら、その発想は今日まで生物多様性を失わせてきた人間の利益中心の価値観に基づく志向性と同軸線上にあるといえる。しかも、現在の人間の価値観が将来も通用する保証はなく、不変・普遍ではない(揚妻, 2013b)。生物多様性と生態系サービスは必ずしも一致するものではないため(森, 2018)、それぞれ分けて考えるべきである。

4.5 シカが多かった頃の自然生態系を解明する重要性

シカの自然変動幅の検証により、シカが多いのが普通である生態系が日本列島に広がっていたことが分かってきた。そうすると自然生態系や生物多様性の保全を適切に行うには、その頃の生態系の成り立ちを深く理解することが不可欠となってくる。なぜなら、その時期は人為的悪影響が生態系に著しく及ぶより前の時期と重なっているからだ。恐らく、そ

の頃は従来の認識からすれば、風変わりな植生が存在していた可能性がある。

日本では自然の推移に任せておけば高山などを除き森林が成立すると考えられてきたようだ(林野庁, 2024; 環境省, 2009 など)。しかし、かつて日本列島各地に草原植生が広がっていたことが分かっている。例えば、北海道では開拓が始まる以前に原野(草地)が数多く存在していた。松浦武二郎によれば、1858年の北海道・十勝地方の美瑛から富良野にかけて東西約50 km、南北20 km余りの巨大な原野(草原)があったとされる(小椋, 2006; 山浦ほか, 2013)。さらに、戸蔭別川上流には40 km×60 kmの巨大なススキ(*Miscanthus sinensis*)原が広がっていたという。一方、四国・瓶ヶ森氷見二千石原では、花粉分析によって700年以上前からササ草原(ササ属: *Sasa*)が成立していたことが分かっている(佐々木, 2003)。一般的に草原が維持されるのは野焼きなどの人間活動によると考えられているが、300年前までは炭化物が含まれておらず人為的影響があった証拠は得られていない。九州の阿蘇は「千年の草原」として人間と自然が関わりあいながら維持されてきたといわれている。しかし、3万年以上も前からササ属や他のイネ科からなる草原が成立していたという(宮縁・杉山, 2008)。こうした草原が長期にわたって維持されるメカニズムは解明できていない。しかし、高い密度で有蹄類が生息していれば、採食圧によって森林へ移行せず、草原植生が維持されることはあり得る。農地などの大規模な開拓が進められる以前(幕末)の北海道には非常に多くのシカが生息していたことから、小椋(2006)はその大草原の成立には人為的影響だけでなく、シカの採食圧が関わっていたと考察している。

過去の森林構造についても、北海道でシカが多かった時期には、健全な森林構造と考えられている小径木の個体数が多く、太くなるにつれて減少する逆J字型ではなく、ベル型で維持されてきた可能性が指摘されている(揚妻, 2009; 2021)。また、渡邊(1994)はシカが多かった時期には、優占樹種の更新にシカの作用が重要だったと推測している。

これまで自然植生やその更新を検討する際に、有蹄類の存在が全く考慮されてこなかった。有蹄類の影響を含めて再検討することで、本来の植生維持メカニズムに関する理解を深められる余地がある。

4.6 自然生態系におけるシカの生態系機能

4.6.1 シカの生態系機能

シカが植物種や植生に及ぼす影響は“被害”や“食害”、すなわち悪影響とみなされ、その観点から非常に多くの研究が実施されてきた。シカの悪影響として、シカの嗜好種の減少と不嗜好種の増加、実生・稚樹の減少を通じた森林構造の改変、森林の更新阻害と草原化などが報告されている(Takatsuki and Gorai, 1994; Tsujino and Yumoto, 2004; 藤木ほか,

2006; Ando *et al.*, 2006 など)。

一方で、シカは自然生態系の一要素であり、当然ながらシカが植物を採食することは主要な生態系機能である。つまり、これまでシカの悪影響とされてきた一定部分は、本来シカが果たすべき機能である。もし、シカの悪影響を取り除くという発想でシカの管理を行うのであれば、どこまでがシカ本来の生態系機能であり、どこからが悪影響か区別して対処しなくてはならない。ところが、今のところ、そこを線引きすることはできていない(揚妻, 2021)。

さらに日本の森林のほとんどは100年以内に伐採されており(図1)、現状はそこからの回復過程にある。つまり、シカの影響が全くなくとも遷移の進行によって植生の構成種や構造は、これまでも、そしてこれからも変化が続いていく。我々は伐採後の遷移進行による変化とシカの生態系機能、それにシカの悪影響が合わさった変化を観察してきたわけである。それらのうちの悪影響部分が管理対象であり、それ以外の影響を減らすのは生態系への人為的攪乱となるため慎重さが要求される。

シカ類の生態系への影響については、国内では悪影響の視点からの研究がほとんどだが、もう少し視野を広げて評価するべきだろう。例えば、シカによる樹木密度の減少は生態系の劣化(ecological degradation)と捉えられているが、山火事が起きた際には燃料となる材が減ることで、強度の山火事を抑制する機能が生態系サービスとして評価されている(Bakker *et al.*, 2016)。また、有蹄類の採食圧は空間的に不均一にかかるため、長期間、有蹄類が生息してきた地域では植生に不均質性が生み出される。それにより景観スケールなど広い空間スケールでの植生の状態に差異、いわばベータ多様性をもたらす機能がある(Hanberry and Faison, 2023)。それが森林ギャップによって更に顕著になることも指摘されている。シカが27頭/km²で生息する北米大陸東部の森林では、閉鎖林冠下では稚樹がほとんどなくなっても、開放林冠下では高さ1 m以上の稚樹が3,200本/haも定着していたという(Hanberry and Faison, 2023)。日本でもシカ密度が100頭/km²から350頭/km²と推定され、下層植生の衰退と森林更新阻害が問題視されている屋久島西部海岸林では(環境省, 2021c)、土石流によって植生と土壌が完全に消失した跡地において、シカが頻繁に訪れていたにもかかわらず、シカの嗜好種を含めた森林植生が回復してきている(揚妻・揚妻-柳原, 2018)。その結果、広い空間スケールで見れば多様な植生が成立してきたとみなせる。

日本の森林のほとんどは、1955年前後の比較的短期間のうちに伐採された跡地(図1)から回復してきた一斉林に近い二次林の状態といえる。今後、時間経過とともに自然攪乱体制により大きなギャップが作られていくことになる。シカ類の下層植生への影

響は、光環境が良くなると緩和されるため(Takafumi *et al.*, 2010; 2023; Coley *et al.*, 1985; Rosenthal and Kotanen, 1994), 規模の大きなギャップでは植生更新パッチも増えていく可能性がある。

植物種は植食者の採食に対し、物理的・化学的防御など様々な被食防御形質を獲得しており、それは植物と植食動物の共進化の結果と考えられている(揚妻, 2005)。つまり、植食者は植物の進化のドライバーとして機能してきた。例えば、屋久島の高山(概ね標高 1,600 m 以上)に生育する植物 40 種について小型に進化した要因を分析したところ、シカの採食圧が最も重要な要因であることが明らかにされている(Takahashi *et al.*, 2024)。もし、本来かかるべきシカの採食圧を個体数管理などで低減してしまうと、シカと植物の共進化の関係を歪めることになる。

以上のほか、有蹄類の生態系機能として、種子散布(Jara-Guerrero *et al.*, 2018; Lee *et al.*, 2022 など)、採食圧による植物種間競争の緩和を通じた多種共存(Proulx and Mazumder, 1998)、外来植物の排除(Parker *et al.*, 2006)など、様々に指摘されているが、日本における研究(e.g., Takatsuki, 2009)は限られており、今後の解明が待たれる。シカの生態系機能を長い時間スケールと広い空間スケール、そして多角的観点から評価しなおす必要がある。

4.6.2 自然撓乱体制としてのシカの生態系機能

自然撓乱体制は非平衡な生態系を作り出し、生態系の健全性を維持するために不可欠だとされている(森, 2007)。一般に自然撓乱体制は植生を取り除く事象である。その点からすると、有蹄類による一見、破壊的な植生への影響は、そうした自然撓乱体制の 1 つとみなせる(Hanberry and Faison, 2023)。かつて有蹄類が多い生態系が長期にわたって成立していたのであれば、有蹄類の影響は自然撓乱体制として扱うべきだろう。他の自然撓乱体制が比較的短時間で起きるのに対し、有蹄類の影響は相対的に低い強度で、長期間作用するという特徴がある。そのため、これまで知られてきた自然撓乱体制とは異なる機序で生態系に作用すると考えられる。さらに、先の土石流の例のような自然撓乱体制と有蹄類による自然撓乱体制との相互作用によっても時空間的な生態系の異質性が生まれるだろう。自然撓乱体制としての有蹄類の機能が、生態系の中でどのような作用を及ぼすのか検証する必要がある。

5. シカを含めた生態系管理

何らかの生態系の構造(構成種やその個体数・分布・年齢構成・体サイズ構成など)を保全目標に設定し、そこに近づける、それを維持するという考え方は、多くの人にとって分かりやすい(揚妻, 2013b)。シカの個体数管理でも、その一要素であるシカにつ

いて“適正頭数”が数値目標に設定されている。また、目標とする生態系の構造が明示されることは少ないが、そのシカ個体数に誘導することで実現したい生態系の構造も想定されているといえる。たしかに、人間が設計する生態系も必要だろう。しかし、そうした手法は健全な自然生態系の保全に求められる自然撓乱体制と生態系プロセスを模倣した手法(Wright and Agee, 2004)とは大きく異なる。

かつては生態系プロセスが機能していた自然生態系が存在していたかもしれないが、現在の社会経済、土地利用やインフラ(人工構造物)からすると、もはや本来の自然生態系を回復させる余地はないとの意見があるかもしれない。だから、生態系を生態系プロセスに任せられず、人間が望ましい生態系の構造に導くべきという主張である。しかし、野生動物の分布域や生息地の質の回復は 1970 年代以降、継続している。逆に日本の人口減少は進行し、2050 年までに居住地の 2 割が無人口化すると予測されている(国土交通省, 2014)。人間活動が生態系に及ぼす影響は、無人口化や人口減少に伴い軽減していくことになるだろう。つまり、大局的には生態系プロセスに委ねられる範囲は拡充していくと考えられる。人工構造物による生息地の分断化などへの対処は必要になるが、それを真に望むなら技術的な緩和・解消は可能である。

シカ問題への対策の根底には、シカが不自然に増え過ぎたという暗黙の前提があるといえる。ところが、それと反する様々な知見・情報が集まってきた。それらは一貫して以下のことを示唆している。①現状のシカ個体数や分布域はシカの自然変動幅から逸脱しているとはいえない。②数十年から百数十年前に、シカは人為的影響によって一時的に激減し、近年、その人為的影響の緩和によって回復してきた。つまり、人間が自然生態系に大きな負荷を与えるまでは現状以上にシカが多い自然生態系が成立していた可能性がある。その場合、③シカは自然生態系の維持や、生物多様性を生み出す自然撓乱体制として機能してきたことになる。①から③についてのさらなる検証作業は必要だが、並行して自然生態系・生物多様性の保全対策にこれらの知見を取り入れていかなければならないだろう。

5.1 失われた生態系機能の修復

1970 年代までの森林の大規模開発以降、日本の中・大型野生動物の生息環境は改善してきた。生態系管理の観点からすれば、生態系に対する人為的悪影響が意図的でなかったにせよ緩和され続け、自然生態系・生物多様性の保全が図られてきたといえる。ただし、主な捕食者とされてきたオオカミを絶滅させた影響は残っている可能性はある。

屋久島のように捕食者が存在してこなくても(環境庁, 1984)、生物多様性が豊かな自然生態系もあることから、捕食者不在が生態系の崩壊を必ずしも引

き起こすわけではないことが分かる。そこで、1つの考え方として、オオカミ不在の生態系プロセスによって実現される“新しい”自然生態系を保全目標に設定することはあり得るだろう。それに対し、捕食者の生態系機能を人間が代替するという考え方もある。これまで、捕食者がエサ動物の数を減らすことにのみ着目して、捕獲によってエサ動物の個体数を減らす努力を続けてきた側面がある。しかし、先述のとおり、日本列島ではオオカミ個体群が健在だった時期でも、現状と同等以上のシカが生息していた可能性が高い。つまり、捕食者の生態系機能は、人間がシカ個体数を単に減らすことで代替できるといった単純なものではない。

2010年頃から、捕食者が捕食でエサ動物を減らすよりも、捕食者がもたらす恐怖の方が、エサ動物の行動や生態に大きな影響を与え、繁殖率、生存率、そして個体数を減少させることが報告されるようになった(Zanette and Clinchy, 2019; Suraci *et al.*, 2016 など)。それがいわゆる *ecology of fear* である。そして、*ecology of fear* によって生み出される恐怖の景観(landscape of fear)が、有蹄類による植生への影響を軽減することが示唆されている(Atkins *et al.*, 2019; 角田, 2019 など)。生態系管理では、人間が生態系に働きかける際に生態系プロセスを模倣することが重要とされるので(Wright and Agee, 2004)、捕食者がもたらす *ecology of fear* の機能を代替することは、自然生態系や生物多様性の保全に繋がる(角田, 2019)。

ecology of fear を機能させるために、海外からオオカミを移入するという考えもあるだろう。しかし、絶滅していたオオカミが自然回復したヨーロッパ各国では、間もなく家畜への被害を含め様々な社会問題が発生し、オオカミの駆除が始まっている(Reuters, 2019; The Guardian, 2018 など)。それらの国々ではオオカミは自ら分布を回復させた在来種だが、日本ではオオカミを海外から導入する必要がある、それを無主物である他の在来野生動物と同等に扱えるかは議論があるだろう。また、オオカミによる被害が発生した場合の責任の所在や補償、オオカミの個体群管理など、社会制度を事前に整備しておく必要がある。そのほかにも解決が難しい様々な課題が指摘されている(亀山ほか, 2005; 米田, 2006 など)。

天敵がもたらす *ecology of fear* の代替には必ずしも野生動物を導入する必要はない。イヌ(*C. l. familiaris*)はシカの行動を変容させることが示唆されており(Agetsuma *et al.*, 2016)、シカ類を追い払うのにも有効といわれている(Cromsigt *et al.*, 2013; 石川・北原, 2012)。日本ではすでに獣害対策犬が育成され、被害管理の現場に導入されているので(山口・山路, 2014)、*ecology of fear* を引き起こさせるようにそれらを運用するのが現実的である。狩猟行為も

野生動物にとっての恐怖の景観をつくる(Cromsigt *et al.*, 2013)。ただし、従来の狩猟や個体数管理の実施方法では効率的に *ecology of fear* を生起させられない。なぜなら、狩猟や個体数管理では、いかに多くの個体を捕獲できるかが重要であるのに対し、*ecology of fear* の効果を高めるには、どれだけ多くの個体に恐怖を学習させるかが焦点となるからだ。そのため、シカに恐怖が伝わりにくい罾猟やシャープシューティング(鈴木・八代田, 2014)、遠隔からの射撃では学習効果が薄い(Cromsigt *et al.*, 2013)。また、捕獲数に応じて行政から報奨金などが出る場合には、狩猟者は捕獲のしやすさで猟場を決める傾向があることは否めないだろう。しかし、それでは必ずしも保全すべき場所で恐怖の景観を形成させられない。自然生態系・生物多様性の保全のために狩猟行為を利用するなら、実施方法を大きく見直す必要がある。

ここまで動物に対して侵襲的な手法を見てきたが、様々な非侵襲的な人間活動でさえ、野生動物の行動変容や生理的変化を引き起こすことが分かっている(Zanette and Clinchy, 2019; Muehlenbein *et al.*, 2012; Stankowich, 2008; Anderson *et al.*, 2023 など)。野生動物に恐怖心をうえつける人間活動の種類と実施場所をうまく調整すれば、一般市民の日常的な活動でさえ恐怖の景観を作り出せる可能性がある。そのため、農作物被害や生活被害が発生している場所での被害管理対策にも応用できると考えられる。ただし、*ecology of fear* は新しい研究分野のため解明すべき点が多く、実際に野生動物の保護管理へ適用した事例も少ないため、研究と実践の進展が待たれる。

5.2 シカと人為的悪影響の複合効果

地球規模の気候変動や環境汚染などの人為的悪影響とシカの影響が相互作用することで生態系が脅かされている可能性がある。これまで温暖化(中静, 2009)や大気汚染物質など(酸性降下物・オゾン：酸性雨研究センター, 2005)による植生への悪影響が指摘されてきた。さらに、雨の降り方も変化しており、豪雨が増える一方で、異常少雨も増え、全体的に乾燥傾向が強まっている(文部科学省・気象庁, 2020; 農林水産省, 2002)。それは樹木の年輪の酸素同位体比($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$)にも表れており(Nakatsuka *et al.*, 2020)、植物が成長期に乾燥ストレスにさらされる傾向が強まってきたことから示唆される。今のところ酸素同位体比は自然変動幅の範囲内だが、将来的に気候変動の進行で範囲を超えるかもしれない。このような人為的な悪影響が強まる中でシカ個体群が回復したことで、それらの悪影響が強く現れている可能性がある。特に分布南限や高山帯など、そもそもその生物種の生育条件の限界域に生息している個体にとって、そうした人為的な悪影響はより顕著となるだろう。もとはシカの採食圧に耐えられてい

た植物種でも、それらの人為的悪影響が加わることで耐え切れなくなることはあり得る。その影響は成熟個体よりも実生や稚樹により強く及ぶと考えられ、植生更新の初期段階で顕在化しやすいだろう。地球規模の気候変動は今後も進行し、今世紀中に20世紀末のレベルに戻ることはない(文部科学省・気象庁, 2020)。シカの影響の有無にかかわらず、100年単位の存続可能性を勘案した対策が必要である。もとの生息域での維持が難しい場合には、生息域外保全が不可欠となる(楠本・久保田, 2020)。遺伝的多様性に配慮した生息域外保全やそのネットワークの整備などによって(瀬戸口, 2016)、将来的に人為的悪影響が緩和されるまでの人工的レフュージアを整備することが急がれる。

いかなる理由(人為的な悪影響、及びシカとの複合効果など)であれ、今後も強まる生息条件の悪化によって、これまでの生息域では人間の強い庇護がない限り生存できなくなる生物種は出てくる可能性がある。その対策として、労力とエネルギーを永続的あるいは長期間(100年単位)にわたってかけ続け、生息域内で生息条件を整備・維持することが適切かどうか、現実的かどうかは検討が必要である(揚妻, 2013b)。そうした対策は、一見、生息域内保全のように見えて、人工環境下で保存しているのと同じであり、生息域外保全と原理的に違いはない。どのような方策に比重をかけるかは、効果性・効率性・確実性で判断すべきである。

6. おわりに

ここでは自然生態系や生物多様性を保全するための生態系管理(生態系を基準とした管理)の考えをシカの保護管理に取り入れるための検討を行った。そこで実現される自然生態系や生物多様性のありようは、今の人々が望むものとは一致しないことは多分にありそうだ(揚妻, 2013b)。生態系が破壊され、生物多様性が失われていると感じる人も多いかもしれない。しかし、我々の自然生態系に対する知識が完全ではないこと、価値観は不変・普遍ではないことを認識しなければならない。シカが多かった自然生態系が日本列島の中で普通に存在していたのであれば、その生態系をどこかで確保しておかなければ、長期的には日本列島の自然生態系や生物多様性を保全できないことになる。新しい知見を取り入れ保全対策全体をリバイスする、いわゆる順応的管理(鷲谷, 1998)を包括的に実践(揚妻, 2012)できるか試されている。

自然生態系や生物多様性の劣化の原因は人間活動にあるが、野生動物に起因する様々な問題の原因もまた人間活動にある。そのため、生態系管理では基本的にそうした人間活動の管理(ecosystem-based management of human activities: Slocombe, 1998)が

重視される。これに対し、従来の野生動物管理の場面では、動物自体を管理することが中心となっており、原因を作った人間活動の管理にはあまり重きを置かない傾向にある。問題の捉え方について意識を大きく変えることが求められそうだ。

生態系管理による自然生態系及び生物多様性の保全は、従来のシカ管理のように全国一律に実施する必要は必ずしもない。そもそも複雑系で不確実性の高い自然生態系に対して、画一的な保全対策で対応できるものではない。それぞれの場所や地域には自然生態系・生物多様性の保全にとって異なる役割がある。地域の特性に応じたゾーニングを行い、多様な哲学に基づく手法が実行されることで、結果として多様な生態系を生み出すことができるはずである。しかしながら、現状では、例えば個体数管理は国立公園特別地域や特別鳥獣保護区(環境省, 2021c; 環境省自然環境局野生生物課長, 2017)などの保護区でも実施されるなど、既存のゾーニング制度の役割は薄れている。生態系保全に関するゾーニングを再設定し、生態系管理を行う地域を日本列島に一定割合で確保することを考えなくてはならないだろう。

有蹄類の管理に生態系管理の考えを組み込むことについては、海外を含めても十分な知見や適用例が蓄積されているわけではない。そのため、ここまで紹介してきたように解明すべき課題も多い。しかし、長期的な自然生態系や生物多様性の保全を目指すなら、それらの課題を乗り越えながら、得られた知見を保全対策に活かしていくことが求められる。

謝 辞

本論文の作成にあたり北海道大学・北方生物圏フィールド科学センターの揚妻-柳原芳美氏と中村弥生氏に協力していただきました。また、2名の匿名査読者からは建設的な意見をいただきました。ここに謝意を表します。

引用文献

- 揚妻直樹(1998)屋久島の野生ニホンザルによる農作物被害の発生過程とその解決策の検討. 保全生態学研究, 3(1), 43-55.
- Agetsuma, N. (1999) Present situation of Japanese wildlife reviewed from economic backgrounds: An introduction for young students. *The Journal of Economics Department of Akita University of Economics and Law*, 30, 11-23.
- 揚妻直樹(2005)食物網. 中村太士・小池孝良(編), 森林の科学, 80-85, 朝倉書店, 東京.
- Agetsuma, N. (2007a) Ecological function losses caused by monotonous land use induce crop raiding by wildlife on the island of Yakushima, southern

- Japan. *Ecological Research*, 22(3), 390–402.
- Agetsuma, N. (2007b) Minimum area required for local populations of Japanese macaques estimated from the relationship between habitat area and population extinction. *International Journal of Primatology*, 28(1), 97–106.
- 揚妻直樹 (2009) シカは森林の破壊者なのか？ 北方林業会 (編), 北方林業創立 60 周年誌 北の森づくり Q & A, 114–117, 北方林業会. 札幌.
- 揚妻直樹 (2010) 「シカの生態系破壊」から見る日本の動物と森と人. 池谷和信 (編), 日本列島の野生生物と人, 149–167, 世界思想社, 京都.
- 揚妻直樹 (2012) 野生シカに対する順応的管理のための戦略的スキーム. 保全生態学研究, 17(1), 131–136.
- 揚妻直樹 (2013a) シカの異常増加を考える. 生物科学, 65(2), 108–116.
- 揚妻直樹 (2013b) 野生シカによる農業被害と生態系改変：異なる二つの問題の考え方. 生物科学, 65(2), 117–126.
- 揚妻直樹 (2018) ヤクシカは屋久島でどのように暮らしてきたのか？：その生態・進化・過去から生態系保全を考える. 屋久島学, 5, 45–52.
- Agetsuma, N. (2018) A simple method for calculating minimum estimates of previous population sizes of wildlife from hunting records. *PLoS One*, 13(6), e0198794.
- 揚妻直樹 (2021) 野生動物と森林管理. 小池孝良・中村誠宏・宮本敏澄 (編), 森林保護学の基礎, 133–144, 農山漁村文化協会, 東京.
- 揚妻直樹・揚妻・柳原芳美 (2018) シカの高密度生息地で観察された土石流後の植生回復：屋久島西部照葉樹林での事例. 保全生態学研究, 23(1), 145–153.
- 揚妻直樹・井鷲裕司・丑丸敦史ほか (2008) ⑤ 生物多様性が減少すると何が起きるか？ 畑田 彩・市川昌広・中静 透 (編), 大学講義のためのプレゼン教材 生物多様性の未来にむけて (CD-ROM). 昭和田, 京都.
- Agetsuma, N., Koda, R., Tsujino, R., *et al.* (2016) Impact of anthropogenic disturbance on the density and activity pattern of deer evaluated with respect to spatial scale-dependency. *Mammalian Biology*, 81(2), 130–137.
- 揚妻直樹・前田 純・大西一弘ほか (2010) 北海道大学・和歌山研究林における春季のニホンジカ (*Cervus nippon centralis*) 分布パターン. 北海道大学演習林研究報告, 67(1), 1–5.
- 秋田県 (2002) 秋田県の絶滅のおそれのある野生生物 2002. 秋田県版レッドデータブック動物編. 秋田.
- Anderson, A. K., Waller, J. S. and Thornton, D. H. (2023) Partial COVID-19 closure of a national park reveals negative influence of low-impact recreation on wildlife spatiotemporal ecology. *Scientific Reports*, 13, 687.
- Ando, M., Itaya, A., Yamamoto, S. I., *et al.* (2006) Expansion of dwarf bamboo, *Sasa nipponica*, grassland under feeding pressure of sika deer, *Cervus nippon*, on subalpine coniferous forest in central Japan. *Journal of Forest Research*, 11, 51–55.
- 青森県 (2020) 青森県の希少な野生生物. 青森.
- Aszalos, R., Thom, D., Aakala, T., *et al.* (2022) Natural disturbance regimes as a guide for sustainable forest management in Europe. *Ecological Applications*, 32, e2596.
- Atkins, J. L., Long, R. A., Pansu, J., *et al.* (2019) Cascading impacts of large-carnivore extirpation in an African ecosystem. *Science*, 364, 173–177.
- Bakker, E. S., Gill, J. L., Johnson, C. N., *et al.* (2016) Combining paleo-data and modern exclosure experiments to assess the impact of megafauna extinctions on woody vegetation. *Proceeding of the National Academy of Sciences*, 113(4), 847–855.
- Chapin, F. S., Matson, P. A. and Mooney, H. A. (2002) *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Second edition. Springer. New York.
- 千葉徳爾 (1991) はげ山の研究. 株式会社そしえて, 東京.
- Coley, P. D., Bryant, J. P. and Chapin, F. S. (1985) Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 230, 895–899.
- Collins, A. C., Böhm, M. and Collen, B. (2020) Choice of baseline affects historical population trends in hunted mammals of North America. *Biological Conservation*, 242, 108421.
- Cromsigt, J. P. G. M., Kuijper, D. P. J., Adam, M., *et al.* (2013) Hunting for fear: innovating management of human–wildlife conflicts. *Journal of Applied Ecology*, 50(3), 544–549.
- 藤木大介・鈴木 牧・後藤成子ほか (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(1), 21–34.
- Haeussler, S. and Bergeron, Y. (2004) Range of variability in boreal aspen plant communities after wildfire and clear-cutting. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(2), 274–288.
- Hanberry, B. B. and Faison, E. K. (2023) Re-framing deer herbivory as a natural disturbance regime. *Science of the Total Environment*, 868, 161669.
- ホイッタカー R. H. (1979) 生態学概説. 生物群集と生態系 (第 2 版). 培風館, 東京.
- 北海道 (n.d.) 令和 4 年度市町村税の概要. 札幌. <https://www.pref.hokkaido.lg.jp/ss/scs/gaiyou.html>

(2025 年 1 月 16 日確認)

- Hristov, A. N. (2012) Historic, pre-European settlement, and present-day contribution of wild ruminants to enteric methane emissions in the United States. *Journal of Animal Science*, 90, 1371-1375.
- Iijima, H., Nagata, J., Izuno, A., *et al.* (2023) Current sika deer effective population size is near to reaching its historically highest level in the Japanese archipelago by release from hunting rather than climate change and top predator extinction. *The Holocene*, 33 (6), 718-727.
- 石川圭介・北原理作(2012)草地を活用したイヌ(*Canis familiaris*)によるニホンジカ(*Cervus nippon*)の捕獲技術と被害防止策の開発. 日本草地学会誌, 58(3), 193-199.
- IUCN (2012) *IUCN Red List Categories and Criteria*, version 3.1, second edition. Gland, Switzerland.
- Jara-Guerrero, A., Escibano-Avila, G., Espinosa, C. I., *et al.* (2018) White-tailed deer as the last megafauna dispersing seeds in neotropical dry forests: the role of fruit and seed traits. *Biotropica*, 50 (1), 169-177.
- 亀山明子・仲村 昇・宇野裕之ほか(2005)オオカミ(*Canis lupus*)の保護管理及び再導入事例について. 知床博物館研究報告, 26, 37-46.
- 環境庁(1981)第2回自然環境保全基礎地調査(植生調査)現存植生図. 東京.
- 環境庁(1984)屋久島の自然. 日本自然保護協会, 東京.
- 環境省(2009)人と自然の共生をめざして. 東京.
- 環境省(2019)ニホンジカにかかる生態系維持回復事業計画策定ガイドライン. 東京.
- 環境省(2021a)第二種特定鳥獣管理計画作成のためのガイドライン(ニホンジカ編)改訂版. 東京.
- 環境省(2021b)生物多様性及び生態系サービスの総合評価. 東京.
- 環境省(2021c)屋久島西部地域におけるヤクシカ管理実施計画について. 令和2度第2回屋久島世界遺産地域科学委員会ヤクシカ・ワーキンググループ及び特定鳥獣保護管理検討委員会合同会議資料. https://www.rinya.maff.go.jp/kyusyu/fukyu/shika/attach/pdf/yakushikaWG_R3_2-24.pdf(2024 年 10 月 15 日確認)
- 環境省自然保護局(1993)第4回自然環境保全基礎調査 動植物分布調査報告書(哺乳類). 環境省自然保護局. 東京.
- 環境省自然環境局生物多様性センター(2002)自然環境保全基礎調査 生物多様性調査 哺乳類分布調査報告書(哺乳類). 環境省自然環境局生物多様性センター, 富士吉田.
- 環境省自然環境局生物多様性センター(2004)第6回自然環境保全基礎調査 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, 富士吉田.
- 環境省自然環境局生物多様性センター(n.d.)自然環境調査 Web-GIS. <http://gis.biodic.go.jp/webgis/> (2024 年 9 月 3 日確認)
- 環境省自然環境局野生生物課長(2017)環自野発第1701234号 鳥獣保護区におけるニホンジカ等の被害の対応方法について. https://www.cao.go.jp/bunken-suishin/teianbosyu/doc/tb_h28fu_15env_166.pdf(2024 年 9 月 13 日確認)
- Kay, J. J. and Schneider, E. (1994) Embracing complexity: The challenge of the ecosystem approach. *Alternatives*, 20 (3), 32-39.
- 北澤哲弥・浅田正彦・東出 満(2011)里山における野生鳥獣の保護管理と生態系サービス. 千葉県生物多様性センター研究報告, 4, 105-123.
- 高知県文化財団埋蔵文化財センター(2000)八田奈路遺跡 I I 四国横断自動車道(伊野~須崎)建設に伴う埋蔵文化財発掘調査報告書. 南国.
- 国土交通省(2014)国土のグランドデザイン 2050. 東京.
- 国土緑化推進機構(2009)全国植樹祭 60 周年記念写真集. 東京.
- 小山泰弘(2008)長野県におけるニホンジカの盛衰. 信濃, 60, 559-578.
- 楠本聞太郎・久保田康裕(2020)日本における植物生息域外保全の強化に向けて. 日本生態学会誌, 70 (1), 105-111.
- Lee, S-K., Ryu, Y. and Lee, E. J (2022) Endozoochorous seed dispersal by Korean water deer (*Hydropotes inermis argyropus*) in Taehwa Research Forest, South Korea. *Global Ecology and Conservation*, 40, e02325.
- 前迫ゆり・高槻成紀(2015)シカの脅威と森の未来: シカ柵による植生保全. 文一総合出版, 東京.
- 丸山大輝(2023)元禄~宝永期における対馬藩の在村鉄砲と「猪鹿逐詰」. 長崎県対馬歴史研究センター所報, 3, 66-84.
- Maxwell, S., Fuller, R., Brooks, T., *et al.* (2016) Biodiversity: The ravages of guns, nets and bulldozers. *Nature*, 536, 143-145.
- 三浦慎悟(1999)野生動物の生態と農林業被害: 共存の論理を求めて. 全国林業普及協会, 東京.
- 宮縁育夫・杉山真二(2008)阿蘇火山南西麓のテフラ累層における最近約3万年間の植物珪酸体分析. 地学雑誌, 117(4), 704-717.
- Miyamoto, A. and Sano, M. (2008) The influence of forest resource use on forest landscapes in the Abukuma mountains are in the past 90 years. In: Ichikawa, M., Yamashita, S. and Nakashizuka, T. (eds.), *Sustainability and Biodiversity Assessment on Forest Utilization Options*, 49-55, Nakanishi Printing, Kyoto.

- 文部科学省・気象庁(2020)日本の気候変動 2020. 東京.
- 森 章(2007)生態系を重視した森林管理：カナダ・ブリティッシュコロンビア州における自然撓乱研究の果たす役割. 保全生態学研究, 12(1), 45-59.
- 森 章(2010)撓乱生態学が繙く森林生態系の非平衡性. 日本生態学会誌, 60(1), 19-39.
- 森 章(2018)生物多様性の多様性. 共立出版. 東京.
- 森 庄一郎(1983)吉野林業全書－完全復刻盤 原文・原画対照現代語訳付. 日本林業調査会. 東京.
- Muehlenbein, M. P., Ancrenaz, M., Sakong, R., *et al.* (2012) Ape conservation physiology: Fecal glucocorticoid responses in wild *Pongo pygmaeus morio* following human visitation. *PLoS One*, 7(3), e33357.
- 長野県(2021)長野県第二種特定鳥獣管理計画(第5期ニホンジカ管理). 長野.
- 長崎県(2019)対馬地域森林計画書. 長崎.
- 長崎県(2022)第二種特定鳥獣(ニホンジカ)管理計画. 長崎.
- 中静 透(2009)温暖化が生物多様性と生態系に及ぼす影響. 地球環境, 14(2), 183-188.
- Nakatsuka, T., San, M., Li, Z., *et al.* (2020) A 2600-year summer climate reconstruction in central Japan by integrating tree-ring stable oxygen and hydrogen isotopes. *Climate of the Past*, 16, 2153-2172.
- 南部久男・石坂雅昭(2001)北陸地方における明治時代のニホンジカの生息状況. 富山市科学文化センター研究報告, 24, 67-72.
- 農林水産省(2002)近年の気候変動の状況と気候変動が農作物の生育等に及ぼす影響に関する資料集. 東京.
- 小椋純一(1996)植生からよむ日本人の暮らし. 雄山閣, 東京.
- 小椋純一(2006)日本の草地面積の変遷. 京都精華大学紀要 30, 159-172.
- 大分県(2001)レッドデータブックおおいだ. 大分.
- 太田猛彦(2012)森林飽和 国土の変貌を考える. NHK 出版, 東京.
- Parker, J. D., Burkepile, D. E. and Hay, M. E. (2006) Opposing effects of native and exotic herbivores on plant invasions. *Science*, 311, 1459-1461.
- Proulx, M. and Mazumder, A. (1998) Reversal of grazing impact on plant species richness in nutrient-poor vs. nutrient-rich ecosystems. *Ecology*, 79(8), 2581-2592.
- Poiani, K. A., Richter, B. D., Anderson, M. G., *et al.* (2000) Biodiversity conservation at multiple scales: Functional sites, landscapes, and networks. *Bioscience*, 50(2), 133-146.
- Reuters (2019) *Who's afraid of the big bad wolf? German govt wants looser rules on shooting the predator.* <https://www.reuters.com/article/world/whos-afraid-of-the-big-bad-wolf-german-govt-wants-looser-rules-on-shooting-the-idUJ5KCN10X176/> (2024 年 9 月 13 日確認)
- 林野庁(2021)令和 2 年度森林及び林業の動向. 東京. <https://www.rinya.maff.go.jp/j/kikaku/hakusyo/R2hakusyo/attach/pdf/zenbun-64.pdf>. (2024 年 9 月 11 日確認)
- 林野庁(2024)森林総合監理士(フォレスター)基本テキスト. 東京.
- 林野庁(n.d.)森林資源の現況(令和 4 年 3 月 31 日現在). 東京. <https://www.rinya.maff.go.jp/j/keikaku/genkyou/r4/index.html> (2025 年 1 月 16 日確認)
- Rosenthal, J. and Kotanen, P. (1994) Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution*, 9, 145-148.
- 佐賀県環境生活部(2004)佐賀県レッドリスト. 佐賀.
- 酸性雨研究センター(2005)増えつつける対流圏オゾンの脅威. 新潟.
- 佐々木尚子(2003)瓶ヶ森氷見二千石原における過去 700 年間の植生景観と人間活動. 日本生態学会誌, 53(3), 219-232.
- 佐々木尚子・高原 光・湯本貴和(2011)積物中の花粉組成からみた京都盆地周辺における「里山」林の成立過程. 地球研究, 16(2), 115-127.
- 佐藤友美(2011)北海道の開拓に伴う地域気候の変化. 細氷, 57, 36-42.
- 瀬戸口浩彰(2016)希少植物・絶滅危惧植物の持続可能な域外保全ネットワーク. 森林遺伝育種, 5, 95-100.
- Seymour, R. S., White, A. S. and deMaynadier, P. G. (2002) Natural disturbance regimes in northeastern North America-evaluating silvicultural systems using natural scales and frequencies. *Forest Ecology and Management*, 155, 357-367.
- 志賀重昂(2014)日本風景論. 講談社, 東京.
- 重原奈津子・深町加津枝・柴田昌三(2019)長崎県対馬市志多留地区における 1950 年代以降の土地被覆変化. ランドスケープ研究, 82(5), 623-626.
- 島根県(2014)改訂しまねレッドデータブック 2014 動物編. 松江.
- 森林文化協会(n.d.)データ集. 東京.
- Slocombe, D. S. (1998) FORUM: Defining goals and criteria for ecosystem-based management. *Environmental Management*, 22(4), 483-493.
- Sprague, D. S. (2008) Historical GIS of Yakushima Island and the extent of human subsistence activities. In: Ichikawa, M., Yamashita, S. and Nakashizuka, T. (eds.), *Sustainability and Biodiversity Assessment on Forest Utilization Options*, 28-34, Nakanishi Printing, Kyoto.
- Stankowich, T. (2008) Ungulate flight responses to

- human disturbance: A review and meta-analysis. *Biological Conservation*, 141(9), 2159-2173.
- Suraci, J. P., Clinchy, M., Dill, L. M., *et al.* (2016) Fear of large carnivores causes a trophic cascade. *Nature Communications*, 7, 10698.
- 鈴木正嗣・八代田千鶴(2014)シカ捕獲事業における体制論と手法論: シャープシューティングをめぐる考え方の整理. 水利科学, 336, 9-20.
- Swetnam, T. W., Allen, C. D. and Betancourt, J. L. (1999) Applied historical ecology: using the past to manage for the future. *Ecological Applications*, 9(4), 1189-1206.
- 高田まゆら・鈴木 牧・落合啓二ほか(2010)景観構造を考慮したニホンジカによる水稻被害発生機構の解明とリスクマップの作成. 保全生態学研究, 15(2), 203-210.
- Takafumi, H., Agetsuma, N. and Hiura, T. (2023) Anthropogenic disturbances alter responses of understory plants to deer density: A 9-year deer density control experiment. *Forest Ecology and Management*, 537, 120928.
- Takafumi, H., Kawase, S., Nakamura, M., *et al.* (2010) Herbivory in canopy gaps created by a typhoon varies by understory plant leaf phenology. *Ecological Entomology*, 35, 576-585.
- 高原 光・竹岡政治(1986)京都市八丁平湿原周辺における最終氷期最盛期以降の植生変遷. 日本生態学会誌, 36(2), 105-116.
- Takahashi, D., Suyama, Y., Fukushima, K., *et al.* (2024) Deer grazing drove an assemblage-level evolution of plant dwarfism in an insular system. *Journal of Ecology*, 112, 1383-1396.
- Takatsuki, S. (2009) Effects of deer on vegetation in Japan: A review. *Biological Conservation*, 142(9), 1922-1929.
- Takatsuki, S. and Gorai, T. (1994) Effects of sika deer on the regeneration of a *Fagus crenata* forest on Kinkazan Island, northern Japan. *Ecological Research*, 9(2), 115-120.
- The Guardian (2018) *France to let wolf population grow by 40% despite anger from farmers*. <https://www.theguardian.com/world/2018/feb/20/france-wolf-population-grow-40-anger-farmers> (2024年9月13日確認)
- 常田邦彦・北浦賢治・須田和樹(1998)長崎県対馬におけるニホンジカコントロール. 哺乳類科学, 38(2), 334-339.
- 東京都環境保全局(1998)東京都の保護上重要な野生生物種. 東京.
- 豊玉町誌編纂委員会(1992)豊玉町誌. 豊玉.
- 梅嶺レイ(2017)誰も知らない熊野の遺産. 筑摩書房. 東京.
- Tsujino, R. and Yumoto, T. (2004) Effects of sika deer on tree seedlings in a warm temperate forest on Yakushima Island, Japan. *Ecological Research*, 19(3), 291-300.
- 辻岡幹夫(1999)シカの食害から日光の森を守れるか野生動物との共生を考える. 随想舎, 宇都宮.
- 角田裕志(2019)人口減少が進んだ社会に適応可能な野生動物管理を模索する. 日本生態学会誌, 69(1), 37-44.
- 堤 利夫(編)(1989)森林生態学. 朝倉書店, 東京.
- 鷲谷いづみ(1998)生態系管理における順応的管理. 保全生態学研究, 3(2), 145-166.
- 渡邊定元(1994)樹木社会学. 東京大学出版会. 東京.
- Webb, G. K. (2016) Public management decisions related to the decline of California deer populations: A comparative management approach. *Environment and Ecology Research*, 4(2), 63-73.
- Wright, C. S. and Agee, J. K. (2004) Fire and vegetation history in the Eastern Cascade Mountains, Washington. *Ecological Applications*, 14(2), 443-459.
- 山形県(2019)山形県レッドリスト(哺乳類). 山形. <https://www.pref.yamagata.jp/documents/2444/honyuruilist.pdf> (2024年8月22日確認)
- 山口 薫・山路永司(2014)野生サル追い払い犬事業の成果と課題: 西日本地区における積極的活用と中止した自治体の比較から. 農村計画学会誌, 33, 281-286.
- 山口県環境生活部自然保護課(2019)レッドデータブック山口2019. 山口.
- 山本勝利(2001)里地におけるランドスケープ構造と植物相の変容に関する研究. 農業環境技術研究所報告, 20, 1-105.
- 山浦悠一・岡 裕泰・沓掛徳宗ほか(2013)土地利用の歴史から見た林業と生物多様性: オーバーユースからアンダーユース, そしてwin-winへ. 北方森林研究, 61, 3-4.
- 米田政明(2006)知床に再導入したオオカミを管理できるか. 知床博物館研究報告, 27, 1-8.
- 依光良三(編)(2011)シカと日本の森林. 築地書館, 東京.
- 湯本貴和・松田裕之(編)(2006)世界遺産を鹿が喰うシカと森の生態学. 文一総合出版, 東京.
- Zanette, L. Y. and Clinchy, M. (2019). Ecology of fear. *Current Biology*, 29(9), R309-R313.



揚妻 直樹 / Naoki AGETSUMA

1966年, 宮城県生まれ。東北大学卒(植物生態学講座)・京都大学大学院修了(霊長類学専攻)。博士(理学)。北海道大学・北方生物圏フィールド科学センター・教授。専門は哺乳類生態学・野生動物保護管理学。