

北海道東部におけるエゾシカの日周活動と時空間分布の季節変化

北川陽一郎¹・松山周平²・太田健一¹・岡部芳彦¹・勝山智憲¹・
岸本泰典¹・佐藤修一¹・柴田泰征¹・中川智之¹・西岡裕平¹・
林大輔¹・古田卓¹・山内隆之¹・吉岡歩¹・館野隆之輔^{1*}

¹京都大学フィールド科学教育研究センター・²酪農学園大学

エゾシカの時空間的な行動特性はエゾシカの管理において重要な情報であり、自然植生の多い地域で調べられているが、牧草地など人間が利用する土地の多い地域での知見は多くない。本研究は、エゾシカの日周活動および空間分布の季節変化を明らかにすることを目的として、2010年から2014年に北海道東部の牧草地と隣接する森林においてカメラトラップ、ライトセンサス、目撃調査を行った。エゾシカの日周活動は日没・日の出の時間帯にピークが認められ、日中の活動性は春季に比べて秋季が低かった。日中の空間分布は、春季と夏季では牧草地に接する林縁で密度が高く、夏季よりも春季で特に高かった。これは、夏季にはエゾシカの利用場所が分散していることを示しているのかもしれない。日没後の空間分布は、春季と秋季に牧草地に接する林縁で密度が高かった。また、エゾシカは自動車の通行などの人間活動を避けるために、交通量の少ない道路が通る牧草地に接する研究林東側の林縁を選択的に利用していると推測された。

キーワード：北海道東部、エゾシカ、カメラトラップ、ライトセンサス、目撃調査

Yoichiro Kitagawa, Shuhei Matsuyama, Ken-ichi Oota, Yoshihiko Okabe, Tomonori Katsuyama, Yasunori Kishimoto, Shuichi Sato, Yasuyuki Shibata, Tomoyuki Nakagawa, Yuhei Nishioka, Daisuke Hayashi, Makoto Furuta, Takayuki Yamauchi, Ayumi Yoshioka, Ryunosuke Tateno : Seasonal changes of time and space distribution, and daily activity pattern of yeso sika deer (*Cervus nippon yesoensis*) in eastern Hokkaido, Japan. *Japanese Journal of Forest Environment* 59:1-11, 2017.

Time and space behavior characteristic of yeso sika deer (*Cervus nippon yesoensis*) in natural vegetation area is the important information for management of yeso sika deer and have reported previously. However there is little information in the human utilizing area such as pasture. In order to clarify the seasonal changes of time and space distribution, and daily activity pattern of yeso sika deer, infrared-triggered camera sighting, spotlight census and road census were conducted during 2010-2014 in the forest area surrounded by pasture on eastern Hokkaido. We found that the daily activity of yeso sika deer was the most around dusk and dawn compared to the other time. In spring and summer, the density distribution of yeso sika deer was high at the forest edge borders on the pasture. However the density distribution in summer was lower than in spring. These results indicate that the habitat selection of yeso sika deer was scattered in summer. Around dusk in autumn, the density estimation was high at the forest edge borders on the pasture. To avoid the human activities such as vehicle, yeso sika deer selectively use the east side forest edge borders on the pasture where traffic was fewest.

Key words : eastern Hokkaido, yeso sika deer, infrared-triggered camera sighting, light census, road census

1. はじめに

明治期の乱獲と豪雪により絶滅寸前まで減少したエゾシカ (*Cervus nippon yesoensis*) は、保護政策により徐々に生息数が増加し(犬飼, 1952), さらに1960年代から1980年代の平野部の農耕地化により急増した(梶ら, 2006; Kaji *et al.*, 2010)。2014年度の全道のエゾシカ生息数は約48万頭と推定され(北海道環境生活部, 2015), 北海道全体におけるエゾシカによる農林業被害金額は46億1千万円であり(北海道, 2015a), 農林業被害が深刻化している(梶ら, 2006; Takatsuki, 2009; Kaji *et al.*, 2010)。北海道ではエゾシカ管理計画を策定し、狩猟による捕獲や個体数調整を実施している(北海道, 2015b)。エゾシカの推定生息数は2012年度以降減少

してきているものの(北海道環境生活部, 2015), 依然として生息密度が高い(Uno *et al.*, 2009)。そのため、シャープシューティングの導入やわなによる捕獲の推進が進められているが(北海道, 2015b), 捕獲効率を向上させるためには、エゾシカの行動特性を把握する必要がある(濱崎ら, 2011)。特にエゾシカの活動時間帯に関する時間的な情報と活動範囲に関する空間的な情報を得ることは、捕獲効率の向上に向けて重要である。

エゾシカを含むシカ類については食性のみならず(梶, 1981; 矢部, 1995; Takatsuki and Padmalal, 2009), 生息場所、行動等に関しても様々な研究が行われてきた(梶, 1981; 二村ら, 2000; Igota *et al.*, 2004)。これらの研究では、シカ類は草地や牧草地と隣接する林縁でよく見られることや

* 連絡・別刷請求先 (Corresponding Author) : 〒088-2339 北海道川上郡標茶町多和553 京都大学北海道研究林 : Hokkaido Forest Research Center, 553 Tawa, Shibecha, Kawakami, Hokkaido 088-2339, Japan
E-mail : rtateno@kais.kyoto-u.ac.jp

1 Field Science Education and Research Center, Kyoto University

2 Rakuno Gakuen University

(2016年8月18日受付, 2017年2月23日受理)

(丸山・関山, 1976; 矢部, 1995; 尾崎・塩見, 1996; Miyashita *et al.*, 2007), シカ類の行動には姿を隠すための植生の有無(丸山, 1981), 繁殖期の生理学的な要因(南, 2009; 鈴木・小泉, 1993)などが影響していることが報告されている。

シカ類の行動特性を把握する調査は糞粒調査法(矢部, 1995; 揚妻ら, 2010), 食痕調査法(梶, 1981; 矢部, 1995), テレメトリ調査法(丸山, 1981; Carranza *et al.*, 1991; 矢部, 1995; 二村ら, 2000), GPS調査法(石塚ら, 2007)など様々な調査法があるが, これらの調査はサンプル数を増やすことが難しい場合もある。ライトセンサス法(梶, 1981; 片桐ら, 2007)や目撃調査法(檜山ら, 2001; Inoue *et al.*, 2013; 稲富ら, 2014)は自動車で林道等を走行中に野生動物の目撃を記録するため, シカ類の行動特性を空間的に把握することができるが, 実施する時間帯がそれぞれ日没後や日中と限定的であるため, 時間的な行動特性を把握するには不十分である。一方, カメラトラップ(塚田, 2012; 高橋ら, 2012)は連続的な観察が可能のため, エゾシカの時間的な行動特性を把握することができるが, 得られる情報は定点的であり, 相当数のカメラを準備しなければ空間的な行動特性を把握することは難しい。これまでライトセンサス法, カメラトラップ法, 目撃調査法による調査は個別に継続して行われることが多かったが, これらの調査方法を相補的に用いることで, エゾシカの時空間的な行動特性を高い精度で把握できる可能性がある。

北海道道東地域は道内でもエゾシカの主要な生息地であり, 近年はエゾシカ個体数の増加が著しく, 大きな森林被害, 農業被害を被っている(梶ら, 2006; Kaji *et al.*, 2010)。また, 国外では牧草地と森林が隣接する地域での野生動物の行動を把握することは, 家畜の感染症の管理の上でも重要な課題となっている(Berentsen *et al.*, 2014)。しかし, 道東地域においてエゾシカの行動調査を行った研究は知床(矢部, 1995), 釧路湿原(富士田ら, 2012; 稲富ら, 2014)など自然度の高い森林や湿地が広がる地域に限られており, 人間が利用する土地が多い地域におけるエゾシカの行動は十分に明らかになっていない。

そこで, 本研究では北海道東部の森林と牧草地が隣接した地域でのエゾシカの時空間的な行動特性を把握することを目的として, 京都大学フィールド科学教育研究センター北海道研究林標茶区(以下, 標茶研究林)で行われたライトセンサス, 目撃調査, カメラトラップのデータを解析して, エゾシカの春季から秋季にかけての日周活動と時空間的な密度分布を推定した。

2. 調査地

調査は標茶研究林で行った。標茶研究林は釧路湿原の北, 根釧台地の西に位置しており(北緯43度24~19分, 東経144度37~40分, 標高25~149m), 面積1,446ha, 西側に釧路川水系の南タワ川, イソチンベツ川と湿地が広がり, 東側は緩やかな台地となっている。調査地の標高は25~149mと標高差も小さく, 比較的ゆるやかな起伏の地形である。標茶研究

林の南側は町有林の人工林と接し, 他の三方は牧草地と接している。また標茶研究林の西側には交通量の多い道道13号線が, 東側には交通量の少ない道道951号線が通っており, 2本の道路は標茶研究林北端で交わっている(図-1)。

標茶研究林の約30%は人工林, 残りが天然林となっている。人工林は1940年代から1990年代前半にかけて植栽されたカラマツ(*Larix leptolepis*), トドマツ(*Abies sachalinensis*), アカエゾマツ(*Picea glehnii*)林が主体となっている。天然林は針葉樹を欠く落葉広葉樹林で, 主要な高木種はミズナラ(*Quercus crispula*), ハルニレ(*Ulmus davidiana*), ヤチダモ(*Fraxinus mandshurica*), イタヤカエデ(*Acer mono*), キハダ(*Phellodendron amurense*), ハリギリ(*Kalopanax pictus*)であり, 林床にはミヤコザサ(*Sasa nipponica*)が優占する。谷筋や湿地にはヤチダモ, ハルニレ, ヤナギ類(*Salix* spp.)が多く見られ, 林床にはヤチボウズが見られる(館野, 2015)。標茶研究林における, 林冠木の展葉期は, 年や樹種によっても異なるが, 5月中旬から始まり, 6月上旬にピークを迎え, 6月中旬にはほぼ完了する。また林冠木の落葉期も同様に年や樹種によっても異なるが, 9月上旬から始まり, 10月中旬から下旬にピークを迎え, 11月中旬には完了する。また標茶研究林では, 冬季の12月中旬から4月中旬まで50~80cm程度の積雪が見られる。冬季にも研究林内でエゾシカの足跡が見られるものの, 雪の少ない越冬地へ移動することが確認されている(二村ら, 2000)。そのため, 本研究では春季から秋季にかけて調査を行った。

標茶研究林は全域が鳥獣保護区に設定されているため, 標茶研究林内でのエゾシカの捕獲は一切行われていない。標茶研究林の周辺域では, 猟期である10月1日から3月31日の期間は狩猟が許可されており, また猟期外であっても有害鳥獣捕獲の申請を行えばエゾシカの捕獲を行うことができる。しかし, 地元住民の話では, 研究林には森林管理や研究教育で人の出入りが頻繁にあるため, 標茶研究林の林縁部での捕獲を行わないようにしているとのことで, 実際に標茶研究林の林縁部で捕獲を見かけることはない。

3. 調査方法

3.1 カメラトラップ

エゾシカの日周活動を把握するために, 赤外線反応式自動撮影カメラ(Yoyshot, 梅澤無線電機株式会社 札幌; 以下, カメラと記す)による観測を行った(平川, 2014)。調査は2010年から2014年にかけての春季(6月)と秋季(9月から11月)に, 1回の調査期間を14日間として実施した。ただし, 調査は2010年の秋季から開始し, 2010年秋季は試験的に2回実施した(表-1)。

カメラは研究林内6カ所(図-1)に, 林道付近の樹木に地上から150cmの高さで設置して, 林道を利用するエゾシカを撮影した。カメラを設置した林道は, 幅2.4mから3.5m程度で, カメラを設置した樹木個体は林道から0.4mから1.6m離れた木を選んだ。設置した場所の地形はいずれも傾斜の緩い場所で, 尾根や谷に近い場所や斜面地形などが含まれる。林

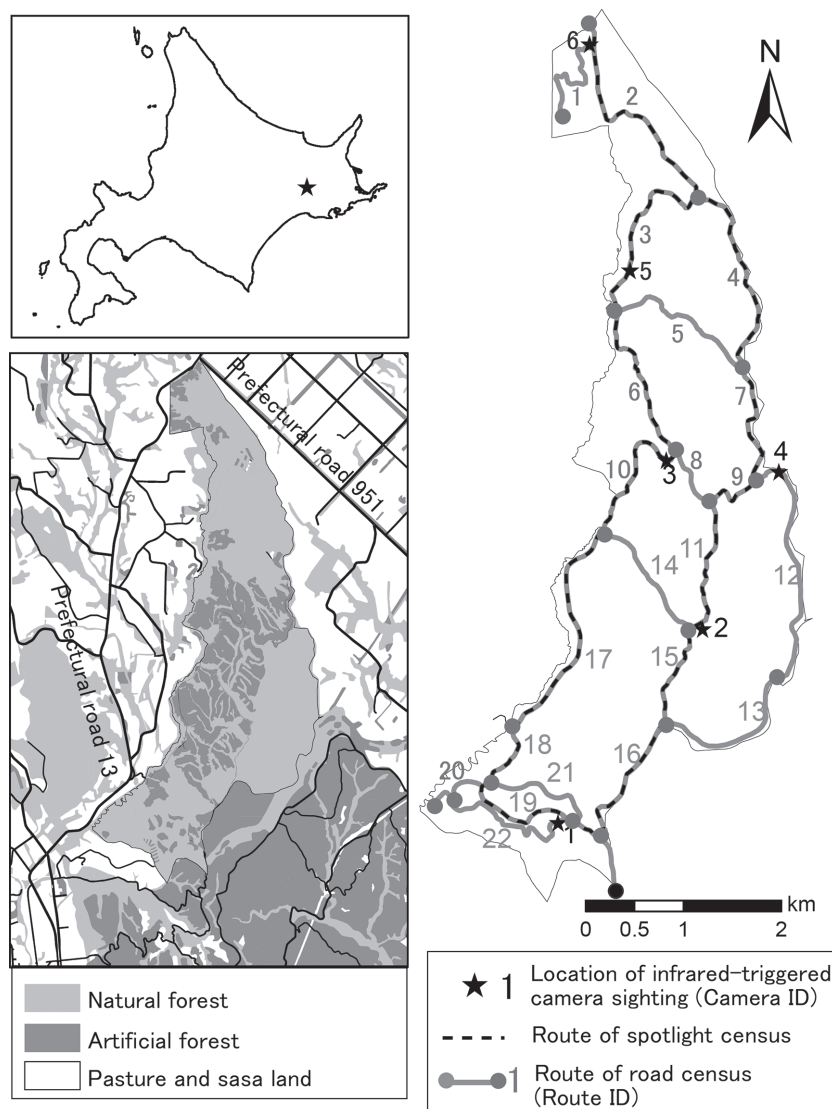


図-1. ライトセンサス、目撃調査の調査ルート及びカメラトラップの設置個所(右側)、標茶研究林周辺の現存植生図と主要道路(左下)
Figure 1. Routes of spotlight census and road census, and setting points of infrared-triggered camera (right side). Vegetation map and main road around Shibecha research forest (lower left side).

表-1. 調査実施日程

Table 1. Census Schedule

		2010	2011	2012	2013	2014
Infrared-triggered camera sighting	Spring		6/8-6/22	6/5-6/19	6/3-6/17	6/5-6/19
	Autumn	9/15-9/29 10/5-10/19	11/8-11/22	10/2-10/16	10/4-10/18	10/3-10/17
Spotlight census	Spring	5/17-19	5/16-18	5/21-22-24	5/27-5/29	5/19-5/21
	Autumn	11/15-17	10/31-11/1-2	11/5-6-8	11/5-11/7	11/4-11/6
Road census		6/1-11/30	5/2-11/30	5/7-11/30	5/1-11/30	1/21-11/30

道周辺の林相は、林冠高が15mから20m程度の落葉広葉樹天然林で、カメラID3のみが樹高15m程度の常緑針葉樹人工林である。ただし、カメラID3も林道沿いには、落葉広葉樹が見られる。

同じ個体の重複撮影を避けるために、一度撮影が行われた後、2分間反応がない場合のみ次の撮影が行われるように設定した。カメラの回収後、エゾシカが撮影された日時を判読した。エゾシカの撮影頻度はカメラごとに日ごとに0時

から23時の各時間の撮影回数をカウントし、実際に稼働していた時間帯のすべての撮影回数(稼働していたが撮影されていない場合は0とする)を合計することで時間帯ごとの総撮影回数を算出した。0時から23時の時間帯ごとの撮影頻度($N/14days$)は、実際にはカメラの設置と回収時刻のずれやフィルム式のカメラのためフィルム切れなどにより14日間フルに稼働していないものも含まれるため、実際のカメラ稼働時間を考慮して、以下の式により変換した。

$$\text{撮影頻度}(N/14days) = \frac{\text{総撮影回数}(N/14days) \times 24(hour) \times 14(day)}{\text{カメラ稼働時間}(hour)}$$

3.2 ライトセンサス

日没後にエゾシカが出現する地点の季節による違いを調べるため、標茶研究林内に20.7kmのセンサスルートを設定し、2010年から2014年の間、春季(5月)と秋季(10月から11月)の3日間にライトセンサスを行った(表-1)。調査ルートを図-1に示す。調査は、ルートID2, 4, 7, 9, 11, 15, 16, 19, 18, 17, 10, 6, 3の順に、標茶研究林の北端から時計回りに1周回る同じルートを毎回通った(図-1)。調査は、日没後、自動車でセンサスルートを時速10km前後で走行し、前方を自動車のヘッドライトで、左右を2個のスポットライト(QBeam SPOT/FLOOD 800-1301-0, Brinkman社製)で探索してエゾシカの発見に努めた。エゾシカを発見した場合は、目撃した地点と頭数、林道からの距離を目測で10m刻みで記録した。調査は、春季については、18時44分から19時15分に開始し、21時16分から21時54分に終了した。また秋季については、16時11分から18時16分に開始し、18時45分から20時18分に終了した。総走行時間は、2時間2分から2時間54分であった。これらをもとに、各ルート・日毎に10kmあたり観察個体数($N/10km$, 以下、観察頻度とする)を算出した。

3.3 目撃調査

日中にエゾシカが出現する地点の季節による違いを調べるため、標茶研究林内に33.2kmのセンサスルート(以下、ルートとする)を設定し、2010年から2014年の間春季(5月)から秋季(11月)にかけて目撃調査を行った(表-1)。ルートおよび調査回数をそれぞれ図-1および表-2に示す。調査は、日中、自動車でもルートを時速20から30km前後で走行し、エゾシカを発見した場合は、目撃した日時、地点、頭数を記録し、発見できなかった場合においても日時と通行したルートを記録した。ルートの始点から終点まで通過した場合に観測数1回とし、往復した場合は2回とした。さらにルートの半分の距離を走る前に引き返した場合には、観測回数0.5回とした。調査を簡略化するためライトセンサスで行った車両林道からの距離については、目撃調査では行っていない。

目撃記録は、通行したルートごとに日時、目撃頭数を集計し、通行したが目撃がなかった場合は目撃頭数0とした。これらをもとに、各ルート・日毎に10kmあたり観察個体数($N/10km$, 以下、観察頻度とする)を算出した。

3.4 統計解析

カメラトラップによるセンサスデータは、標茶研究林にお

表-2. 目撃調査での林道区画(ルートID)別の総走行回数

Table 2. Total number of road censuses for each route

Route ID	Number of censuses
1	97
2	695
3	324
4	316
5	175
6	340
7	249
8	290
9	266
10	506
11	100
12	37
13	36
14	462
15	275.5
16	352
17	702.5
18	530
19	374
20	133.5
21	54
22	30

けるエゾシカの撮影頻度の季節変化、日周変化を解析するために、撮影頻度を従属変数に、季節、時間帯、交互作用を説明変数として、一般化線形混合モデル(Generalized linear mixed model; GLMM)を用いたモデル選択によって解析した。ただし、撮影頻度は四捨五入して整数値として従属変数とし、全地点のデータをプールし、年による違いをランダム効果とした。交互作用が有意であった場合、季節ごとに時間帯の効果を調べた。撮影頻度を従属変数に、時間帯を説明変数に、年による違いをランダム効果として、回帰モデルを作成し、時間帯の効果を除いたモデルとの間で尤度比検定を行った。効果が有意であった場合には、モデル選択により時間帯を3群(「多い」, 「中程度」, 「少ない」)に分けた。これは多群の値の違いを解釈しやすくするためのものである。

ライトセンサスと目撃情報のデータは、それぞれ季節とルートがエゾシカの観察頻度に影響を及ぼす要因を明らかにするために、一般化線形混合モデル(Generalized linear mixed model; GLMM)を用いたモデル選択によって解析した。5月から6月は春季、7月から9月は夏季、10月から11月は秋季として、観察頻度は四捨五入して整数値として扱った。季節、ルート、交互作用を説明変数に、観察頻度を従属変数に、年による違いをランダム効果として回帰したフルモデルを作成した。次に、一つずつ説明変数を除いたモデルを作成し、これらとフルモデルの間で尤度比検定を行い、統計的に有意な効果を持つ説明変数を抽出した(Crawley, 2002)。交互作用が有意であった場合には、季節毎にルートの効果を調べた。

観察頻度を従属変数に、ルートを説明変数に、年による違いをランダム効果として回帰モデルを作成し、ルートの効果を除いたモデルとの間で尤度比検定を行った。効果が有意であった場合には、モデル選択によりすべての群(ルート)を三つ(「多い」, 「中程度」, 「少ない」)の群に分けた。これは多群の値の違いを解釈しやすくするためのものである。

統計解析にはR 3.2.1を用いた(R Core Team, 2015)。GLMMの回帰にはglmer関数(Bates and Maechler, 2015; Bates et al., 2015a, b)を用いて、familyはpoissonを指定した。

3.5 地理情報

調査を行った標茶研究林内とその周辺域の植生や道路などがエゾシカの時空間的な分布に与える影響を考察するために、地理情報の整備を行った(図-1)。標茶研究林外周と林道のシェープファイルはGISソフトに取り込んだ国土地理院の基盤地図情報(国土地理院, 2016)に、スキャンした造林図(1:5,000)(パシフィック航業株式会社調製)をジオリファレンス機能で位置合わせを行い、造林図をトレースして作成した。現存植生図のシェープファイルは、環境省自然環境保全基礎調査の第6回・第7回植生調査で整備された縮尺1/25,000植生図を使用した(環境省自然環境局 生物多様性センター, <http://gis.biodic.go.jp/webgis/sc-023.html>)。GISソフトはArcGIS for Desktop 10.2(Esri社, USA)を用いた。

標茶研究林内のエゾシカ観察個体の空間的な分布を予測するために、前述の季節ごとに観察頻度を従属変数に、ルートの違いを説明変数に、年による違いをランダム効果として回帰したモデルを用いて、ルートごとに最尤推定値を算出し、各ルートの中間点の緯度経度座標を与えた。季節ごとのデータについてvariog関数を用いて経験的バリオグラムを推定した。さらに、経験的バリオグラムから、重み付け最小二乗法によるパラメータ推定を行い(variogit関数)、観察頻度の空間分布を予測した。

グリッドの作成にはRのmaptoolsパッケージ(Bivand and Lewin-Koh, 2015)とgeoRパッケージ(Ribeiro and Diggle, 2015)を用い、作図にはQGIS 2.10.1-Pisa(QGIS Development Team, 2015)を用いた。

4. 結 果

4.1 カメラトラップ

春季と秋季の各時間帯のエゾシカの撮影頻度を図-2に示した。2011年から2014年の春季調査のカメラ総稼働時間は321.0時間で、エゾシカは312回撮影された。2010年から2014年の秋季調査のカメラ総稼働時間は487.7時間で、エゾシカは431回撮影された。撮影頻度(N/14days)に対する時間帯、季節、およびこれらの交互作用は統計的に有意であった(表-3)。春季、秋季のそれぞれにおいて撮影頻度は時間帯によって有意に異なっていた(春季: $df = 23$, $\chi^2 = 254.69$, $P < 0.001$, 秋季: $df = 23$, $\chi^2 = 481.1$, $P < 0.001$)。撮影頻度は、春季は4時台, 17, 18時台で有意に多く, 11, 13時台と20時台から2時台で有意に少なかった(図-2)。秋季は5, 6時台, 16, 17時台で有意に多く, 10, 11時台, 13, 14時

台, 19時台から3時台で有意に少なかった(図-2)。また、春季、秋季ともに日中の撮影頻度は中程度かまたは少ない結果が得られ、秋季の方がより撮影頻度の少ない時間帯が多かった(図-2)。

4.2 ライトセンサス

ライトセンサスにおける春季と秋季のルートごとの観察頻度を図-3に示した。春季調査では77回の発見件数があり、167頭のエゾシカを発見した。秋季調査では115回の発見件

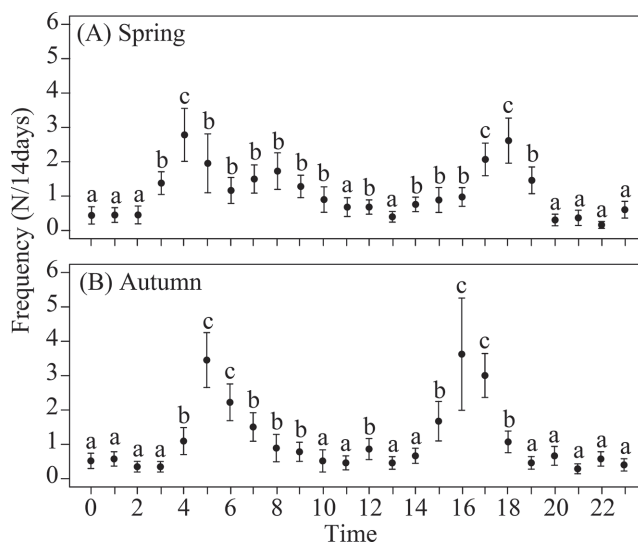


図-2. (A)春季と(B)秋季の各時間帯のエゾシカ撮影頻度
図中のアルファベットは、モデル選択を用いて分けた、観察頻度が少なかった(a), 中程度(b), 多かった(c)ルートを示す。

Figure 2. Shot frequency of yeso sika deer in each time zone per two weeks in (A) Spring and (B) Autumn.

Depend on model selection, frequency were categorized into three, (a) Low, (b) Medium and (c) High.

表-3. 2週間あたりの撮影頻度を従属変数に、撮影時間帯(Time)、季節(Season)および交互作用(Time × Season)を説明変数とした回帰モデル選択における尤度比検定の要約

Table 3. Summary in likelihood rate test for model selection on shot frequency per two weeks.

Variables	df	χ^2	P
Time×Season	23	166.982	< 0.001
Time	23	568.810	< 0.001
Season	1	6.413	0.011

表-4. ライトセンサスに基づく10 kmあたり個体数(観察頻度)を従属変数に、ルート(Route)、季節(Season)および交互作用(Route × Season)を説明変数としたモデル選択における尤度比検定の要約

Table 4. Summary in likelihood rate test for model selection on frequency per 10 km in light census.

Variables	df	χ^2	P
Route × Season	12	661.985	< 0.001
Route	12	1156.0	< 0.001
Season	1	2.196	0.138

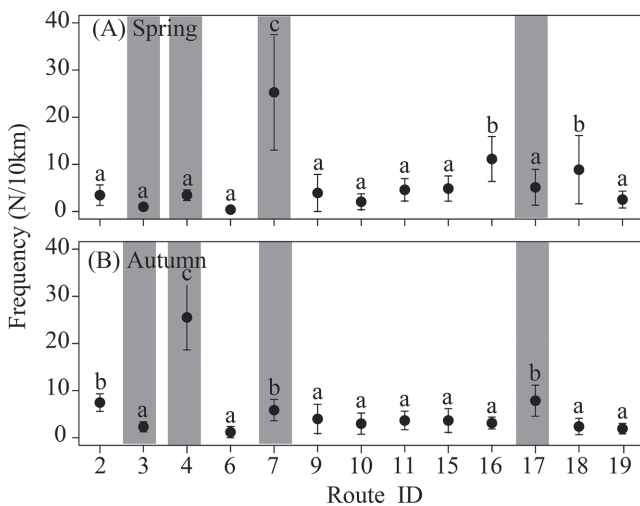


図-3. ライトセンサスに基づく13の林道区画(ルートID)ごとの(A)春季(5月)と(B)秋季(11月)の10 kmあたりエゾシカ観察頻度

図中のアルファベットは、モデル選択を用いて分けた、観察頻度が少なかった(a), 中程度(b), 多かった(c)ルートを示す。網掛けは林縁のルートを示す。

Figure 3. Frequency of yezo sika deer per 10 km of Route ID measured by spot light census in (A) Spring (May) and (B) Autumn (November).

Depend on model selection, frequency were categorized into three, (a) Low, (b) Medium and (c) High. Shading indicated forest edge route.

数があり、205頭のエゾシカを発見した。

ライトセンサスの観察頻度におけるルートおよびルートと季節の交互作用の効果は統計的に有意であった(表-4)。季節別の観察頻度は春季が5.38頭、秋季が6.60頭であり、季節の効果は有意ではなかった($df = 1, \chi^2 = 2.196, P = 0.138$)。なおエゾシカが発見された際の林道からの距離を春季と秋季で比較した結果、有意な差はなかったことから(二標本コルモゴロフ-ミルノフ検定, $P > 0.05$)、季節間の発見確率に顕著な違いはないことが考えられた。春季と秋季のそれぞれにおいて、観察頻度はルートによって有意に異なっていた(春季; $df = 12, \chi^2 = 964.8, P < 0.001$, 秋季; $df = 12, \chi^2 = 853.19, P < 0.001$)。ルート別の観察頻度は、春季調査ではルートID7での発見が有意に高く、秋季調査ではルートID4での発見が有意に高かった。ルートID7とルートID4はいずれも研究林東側の牧草地に沿ったルートであった。

4.3 目撃調査

目撃調査における日中の観察頻度を図-4に示した。また、目撃調査による観察個体数と位置情報により推定された各季節の観察頻度の空間分布を図-5に示した。2010年から2014年の調査における全ルート総走行距離は8,440.9 kmで、559件の目撃があり、1,368頭のエゾシカを目撃した。エゾシカが目撃された時間帯は、始業直後の8時台、昼休みの12時台、終業間際の17時台では走行機会が少ないため目撃回数も少なかった。それ以外の時間帯では9時台、10時台の目撃回数が多かったが、12時台を除く11時台から16時台では特に時間帯による偏りは見られなかった。

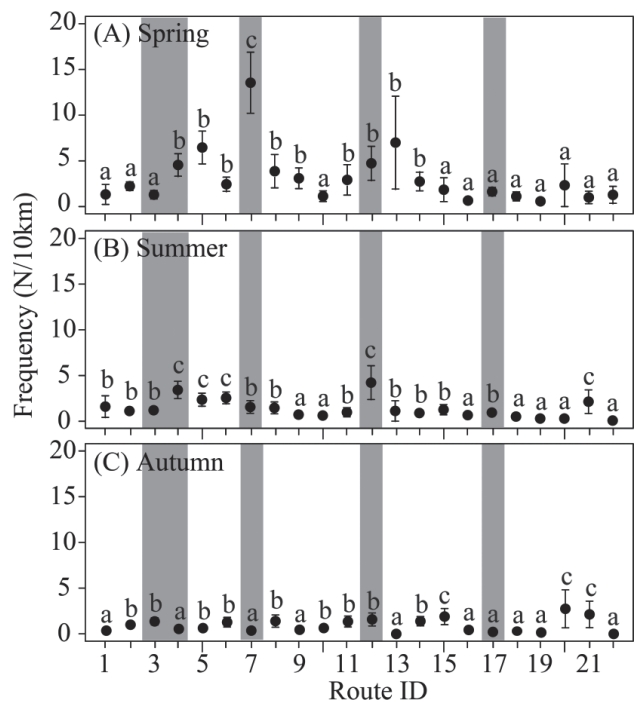


図-4. 目撃調査に基づく林道区間(ルートID)ごとの(A)春季(5月から6月), (B)夏季(7月から9月), (C)秋季(10月から12月)の10 kmあたりエゾシカ観察頻度

図中のアルファベットは、モデル選択を用いて分けた、観察頻度が少なかった(a), 中程度(b), 多かった(c)ルートを示す。網掛けは林縁のルートを示す。

Figure 4. Frequency per 10 km in forest roads (Route ID) measured by road census in (A) Spring (May-June), (B) Summer (July-September) and (C) Autumn (October-December).

Depend on model selection, frequency were categorized into three, (a) Low, (b) Medium and (c) High. Shading indicated forest edge route.

表-5. エゾシカ目撃記録に基づく10 kmあたり個体数(観察頻度)を従属変数に、ルート(Route), 季節(Season)および交互作用(Route × Season)を説明変数としたモデル選択における尤度比検定の要約

Table 5. Summary in likelihood rate tests for model selection on frequency per 10 km in road census.

Variables	df	χ^2	P
Route × Season	42	1717.3	< 0.001
Route	21	3163.5	< 0.001
Season	2	2048.3	< 0.001

目撃調査の季節別の観察頻度は春季が2.61頭、夏季が1.50頭、秋季が0.88頭であった。日中の観察頻度におけるルート、季節、およびこれらの交互作用の効果は統計的に有意であった(表-5)。春季、夏季、秋季のそれぞれにおいて、観察頻度はルートによって有意に異なっていた(春季; $df = 21, \chi^2 = 2,549.5, P < 0.001$, 夏季; $df = 21, \chi^2 = 1,128.2, P < 0.001$, 秋季; $df = 21, \chi^2 = 1,031.5, P < 0.001$)。春季における観察頻度の空間分布は、研究林東側の牧草地に面した林縁に多く分布し、研究林南部の分布は少なかった。また、夏季における観察頻度の空間分布は、研究林東側の林縁を中心に多く



図-5. 目撃調査に基づく(A)春季(5月から6月), (B)夏季(7月から9月), (C)秋季(10月から12月)の10 kmあたりエゾシカ観察頻度の空間分布
メッシュは1辺が500 m。

Figure 5. Spatial distribution in frequency of yezo sika deer per 10 km measured by road census in (A) Spring (May-June), (B) Summer (July-September) and (C) Autumn (October-December).

Each mesh is 500 m × 500 m.

分布する点で春季と同様だが、春季よりも少ない傾向が見られた。秋季の観察頻度の空間分布は、研究林全域で密度が低く、研究林南部がスポット的にやや高かった。

5. 考 察

5.1 活動性の日周変化

カメラトラップによる調査で、エゾシカの活動は春季、秋季ともに1日に2回のピークが認められ、ピークの時間帯は春季と秋季で異なっていることが明らかになった(図-2)。カメラトラップ調査期間中の標茶の日の出時刻は春季が3時40分頃、秋季が5時から6時20分頃、また日没時刻は春季が19時頃、秋季が15時50分頃から17時30分頃であることから(海上保安庁, 2014)、エゾシカの活動のピークは日没と日の出の時間帯と一致した。また、エゾシカの撮影頻度は日没と日の出の時間帯と比べて日中で少なく、秋季日中の撮影頻度は春季日中よりも少なかった(図-3)。これは、林内における日中のエゾシカの活動性は、日没と日の出の時間帯よりも低く、また春季日中よりも秋季日中の方が低いことを示唆している。

シカ類では日没と日の出の時間帯に活動性が高まる傾向が見られると報告されており(塚田, 2012; 高橋ら, 2012; Pagon *et al.*, 2013), 研究林内で見られるエゾシカの日周活動と一致している。これは人間の活動を避けるための行動であると考えられており(塚田, 2012), シカ類に広く見られる行動である。

秋季日中の撮影頻度が春季日中と比較して少ないことには、エゾシカの心理的または生理的要因が関与していると考えられる。丸山(1981)は落葉期である秋季の開放的な環境の出現が、シカの心理的不安定状態の原因になり、捕食者と結びついた潜在的危険に対応する行動をとると指摘している。さらにシカ類は狩猟期には、日中の活動が低下することが報告されている(Georgii, 1981)。研究林内では禁猟であり、また研究林周辺では狩猟は行われていないが、この地域では10月1日より可猟期となるため、研究林に隣接する町内では広く狩猟が開始されている。したがって、落葉により林内の見通しが良くなり、狩猟者から発見されやすい秋季の日中においてエゾシカの警戒心が高まり、活動性が低くなっていると考えられる。

一方で、秋季はシカ類の繁殖期であり、特に秋季のオス個体の行動は春季や夏季と異なることが知られている。すなわち、ニホンジカのオスは発情期に自分のなわばりと存在をアピールする音声を発する行動(南, 2009)や、ハーレムを形成して他のオスを排除する行動(鈴木・小泉, 1993)などエゾシカのオス個体の活動性が変化すると考えられる。本研究においては、少なくとも日中の活動性は、秋季には低くなっていることが示唆された。本研究の結果からは、林内の見通し、人間活動の影響やシカの繁殖行動の影響などの様々な要因を特定することはできないが、日中の撮影頻度の季節変化は、季節的な環境変化やエゾシカの生活環のいずれか、あるいは両方が反映しているものと考えられる。

5.2 エゾシカの空間分布

5.2.1 春季の空間分布

目撃調査によると春季日中のエゾシカの観察頻度は、研究林東側で多かった(図-4)。またライトセンサスによると日没後の観察頻度も同じエリアで多かった(図-3)。研究林東側は牧草地に接した林縁であり(図-1)、エゾシカの空間分布は一日を通して牧草地に近い林縁に集中していると考えられる。

道東地方美幌峠ではエゾシカが春季に牧草地で採食することが報告されており(檜山ら, 2001)、エゾシカは牧草地をよく利用することが知られている。草本類は木本類の若枝・芽・小枝よりも消化しやすく、タンパク質を多く含むためエゾシカはよく採食する(梶, 1981)。特に、牧草は標茶研究林で優占するミヤコザサや他の草本類と比較しても高栄養、高消化率であり、シカ類にとって重要なエサ資源となっていることが確認されている(高槻, 2001)。したがって、標茶研究林でのエゾシカの空間分布は、食料的価値の高いエサ資源を効率良く得られる牧草地の位置と対応している可能性がある。一方で、森林に隠れ場としての機能を求める報告は多く(丸山・関山, 1976; 矢部, 1995)、外敵から身を隠し、心理的な安心感を与える森林の影響もまた大きいと考えられる。牧草地と森林が接する林縁はエゾシカにとってエサ場と隠れ場がセットになった場所であり、空間分布もそこに集中すると推察できる。

しかし、標茶研究林は東側と同様に北側と西側も牧草地と接しているにもかかわらず、エゾシカの空間分布は東側の林縁ほど集中していなかった(図-5A)。Cathy and Gerald (1987)は、自動車の速い速度での走行や騒音がシロイワヤギ(*Oreamnos americanus*)に強い刺激を与え、警戒や引き返しといった行動をとらせることを明らかにした。また、Theodore (2008)は有蹄類を対象としたメタ解析から、徒歩や乗り物による人間の接近により、多くの有蹄類の行動が大きく攪乱されることを指摘している。これらのことから有蹄類の行動は一般的に自動車の走行によって攪乱されることが指摘できる。標茶研究林は南側を除いて近隣に道路が通っているが、交通量には大きな差があり、北側と西側を通る道道13号線と比較して東側を通る道道951号線の方が交通量は少ない。そのため交通量の少ない道路が通る研究林東側では、研究林北側や西側と比較してエゾシカの行動が攪乱される頻度も少ないと推察され、エゾシカが多く分布していた可能性がある。

5.2.2 夏季の空間分布

目撃調査によると夏季日中のエゾシカの観察頻度は、春季とほぼ同じで牧草地と接する研究林東側の林縁に多かったが、同エリアでの夏季の観察頻度は春季よりも少なかった(図-4)。

テレメトリ調査により標茶研究林内のエゾシカの動向を調べた二村ら(2000)は、夏季の9月にエゾシカが標茶研究林を主な生息域としながらも、研究林から1 km程度離れた別海町泉川地区の河畔林に高い頻度で移動することを明らかにした。標茶研究林と同じく比較的平坦な開けた酪農地帯における調査では、夏季のエゾシカの生息域は河畔林であり、河

畔の緑色草本を採食していると報告されている(梶, 1981)。夏季には河畔林のエサ資源を利用するために、エゾシカの生息域が分散したと推測できる。また、夏季の研究林内はエゾシカに被食されやすいキツリフネ(*Impatiens noli-tangere*)、エンレイソウ属(*Trillium* spp.)、オオウバユリ(*Cardiocrinum cordatum*)など(梶, 1981)が見られるようになる。したがって、夏季はエゾシカのエサ資源が多様になり、牧草の食料的価値が相対的に低下したことでエゾシカの生息域が分散し、牧草地に近い林縁の分布密度が低下した可能性がある。春季や冬季に草地などオープンなサイトを利用し、夏季には森林や低木林などを利用する行動は、他のシカ類でも報告されている(Carranza et al., 1991)。また夏季は採草などの農業活動が高まる時期であり、人間活動がエゾシカの牧草地での活動に影響を及ぼしていることも考えられる。さらにミヤコザサやハンゴンソウ(*Senecio cannabifolius*)、オオヨモギ(*Artemisia montana*)などの高茎草本が繁茂して、見通しが悪くなり、目撃調査のカウント精度が低下したことも可能性として挙げられる。

このように春季と夏季のエゾシカの空間分布の違いは、調査時の発見率の減少や人間活動の影響、森林内のエサ資源の増加による生息域の分散などの要因が複合的に影響している可能性がある。夏季の目撃調査の調査バイアスについては、ライトセンサスやカメラトラップを行っていないため、詳細な検討はできないが、今後は春季や秋季同様の調査を行っていく必要がある。さらに今後、食痕調査や糞分析などで標茶研究林内のエゾシカの食性がどのように季節変化するのかについても明らかにしていく必要があるだろう。

5.2.3 秋季の空間分布

目撃調査によると秋季日中のエゾシカの観察頻度は、春季や夏季日中のように研究林東側の林縁に生息域が集中する傾向は見られなかった(図-5)。また、秋季は春季や夏季と比較して日中の観察頻度が少なかった(図-4)。一方で、ライトセンサスによる日没後の観察頻度は研究林東側の林縁で多かった(図-3B)。エゾシカが発見された際の林道からの距離は、春季と秋季で有意な違いは見られず、日没後のライトセンサスによる発見確率に違いは見られなかったが、実際には林内の見通しは秋季の方がよく、エゾシカの日中と日没後の空間分布に何らかの影響を及ぼしているかもしれない。

標茶研究林内で行われたエゾシカのテレメトリ調査(二村ら, 2000)によると、10月の日中におけるエゾシカの行動は研究林内の一部にほぼ限定されることが報告されている。また、狩猟が行われていない研究林において、狩猟によってエゾシカの個体数が顕著に減少することは考えられない。実際に、本研究のカメラトラップによる調査で秋季に春季と比較して撮影頻度が極端に減少する傾向は見られなかった(撮影頻度: 春季 13.6回/14 days, 秋季 12.4回/14 days)。以上の結果を踏まえると、日中は研究林内の林道から離れた場所であまり活動せずに身を隠しており、日没後に牧草地に接する研究林東側の林縁で活動していると推察できる。

5.2.4 空間分布の推定における調査バイアス

本研究では、空間分布の把握には、日中の目撃調査と日没後のライトセンサスのデータを用いた。ライトセンサスについては、いずれの調査でも日没後に開始し、毎回同じコースを2から3時間かけて調査を行っており、調査開始と調査終了時刻には最大で3時間程度の時間差が発生する。本研究ではカメラトラップの調査も併用して活動性の日周変化を明らかにしているが、日没前後は撮影頻度が大きく変化する時間帯であるため(図-2)、観察時刻によるバイアスを考慮する必要がある。春季には、ライトセンサスの開始後間もないルートID7で目撃個体が多かったが、観察中盤や後半のルートID16や18でも高い値を示していた(図-3A)。また秋季には、開始後間もないルートID2や4で目撃個体が多かったが、観察後半のルートID17でも高い値を示していた(図-3B)。これらのルートは、目撃調査による日中の目撃頭数の多い場所とも重なっていた(図-4A, C)。このようにライトセンサスや目撃調査によって観察された個体数は、実際の目撃時刻のエゾシカの活動性によるバイアスを考慮する必要はあるものの、どの地点でエゾシカの観察個体数が多いのかを相対的に検討することには大きな問題はないと考える。

また目撃調査については、研究林内を技術職員や研究者が、様々な用務で林道を走行する際に行ったため、主要な用務先に含まれない、いくつかのルートでは観察数が少ない(表-2)。また観測時刻については、8時台から17時台までである。研究林内での用務の際に調査を行うことで、調査コストを抑えることができる半面、コースや観測時期、観測時刻に関してバイアスが生じる欠点もある。またコース内の林内の見通しや地形などによってもバイアスが生じる可能性がある。同様の調査を京都大学芦生研究林で行った研究では、データのバイアスについては観測数を増やすことである程度補える可能性を指摘している(合田ら, 2008)。

限られたコストの中で個体数推定を行う場合、複数の調査を併用し、それぞれの調査手法での観測数を増やすことでバイアスのある程度補えることができると考える。

5.3 人間活動の影響が少ない地域との比較

これまで述べてきたように、標茶研究林内に生息するエゾシカの空間分布に影響を与える環境条件は、主にエサ場となる牧草地の存在とエゾシカの行動の攪乱要因となる道路の交通量であると推測された。知床森林生態系保護地域に指定されており人間活動が制限されている知床国立公園の岩尾別地区で行われたテレメトリ調査によると、春季から秋季にかけてエゾシカは、エサ場として開拓地跡の草原や若齢の二次林を、隠れ場として林縁を利用していることが報告されている(矢部, 1995)。人間活動の影響を受ける標茶研究林では、交通量の少ない道路が近くを通る牧草地に隣接する林縁でエゾシカの密度が高かった。このことは、牧草地と草原・二次林の違いはあるものの、標茶研究林内に生息するエゾシカはエサ場として交通量の少ない道路沿いの牧草地を使い、それに隣接する林縁を隠れ場として使っているのではないかと推察される。一方で、エサ場と接する林縁であっても、交通量の

多い道路沿いの牧草地に隣接する林縁では、エゾシカの密度が低かったため、エゾシカの空間分布には、エサ場の存在だけでなく、人間活動も深く関与していることが示唆される。

6. 結 論

道東地方の標茶研究林で春季から秋季にかけてエゾシカの目撃調査、ライトセンサス、カメラトラップ調査を行い、以下のことを明らかにした。

1) エゾシカの日周活動は日没と日の出の時間帯が最も活発であった。また、日中の活動性は低く、特に春季よりも秋季で低かった。これは、落葉期の開放的な環境や繁殖期の生理的要因が関係していると考えられた。

2) 春季のエゾシカの空間分布は、1日を通して交通量の少ない道路が通る標茶研究林東側の牧草地に接する林縁に集中する傾向が見られた。標茶研究林内に生息するエゾシカの空間分布に影響を与える環境条件は、主にエサ場となる牧草地の存在とエゾシカの行動の攪乱要因となる道路の交通量であると推測された。

3) 夏季の日中におけるエゾシカの空間分布は標茶研究林東側の森林に集中するものの、分布密度は春季よりも低く推定された。これは、牧草に加えて森林内の緑色草本がエサ資源として利用できるため、エゾシカが林縁から森林内に分散したためと考えられる。また、農業活動の活発化や森林内に植物が繁茂することにより発見率が低下したことも原因と考えられる。

4) 秋季のエゾシカの空間分布は、少なくとも日没後は標茶研究林東側の牧草地に接する林縁に集中する傾向が見られた。

5) 本研究で行った目撃調査、ライトセンサス、カメラトラップ調査と既往のテレメトリ調査(二村ら, 2000)の結果を包括的に解釈することで、より詳細な時空間的分布や行動様式を明らかにすることが可能となった。

6) 牧草地に接しており人間活動の影響を受ける標茶研究林のエゾシカの空間分布は、人間活動の影響が小さい地域である知床国立公園内の岩尾別地区のエゾシカの空間分布と同じく、エサ場となる草地と隠れ場となる林縁に影響されていた。一方で、人間活動の影響が大きい地域である標茶研究林のエゾシカの空間分布は、自動車による行動の攪乱を受け、牧草地に接した林縁でも交通量の多い道路が通る場合には密度が低く、エゾシカの空間分布には、エサ場の存在だけでなく、人間活動も深く関与していることを示唆された。このような時空間的なエゾシカの分布や行動様式を把握することで、エゾシカの捕獲効率を高めることができると推察される。

謝 辞

本研究を実施するにあたり、森林総合研究所・北海道支所の平川浩文氏には自動撮影カメラの機材一式を貸していただいた。また、本研究は京都大学フィールド科学教育研究センター技術職員の浅野善和、渡辺恒大各氏にご支援いただいた。また担当編集員と2名の査読者の方々には、貴重なコメントをいただいた。ここに心より御礼申し上げますとともに、本

論文を発表する機会を与えてくださったことを感謝します。

引用文献

- 揚妻直樹・前田 純・大西一弘・土井一夫・前田昌作・鈴木清士・久保田省悟・浪花彰彦・浪花愛子・榎本浩志 (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 67:1-5.
- Bates, D. and Maechler, M. (2015) Matrix: sparse and dense matrix classes and methods. R package version 1.2-1. <http://CRAN.R-project.org/package=Matrix>.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., and Walker, S. (2015a) lme4: linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.1-8. URL: <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., and Walker, S. (2015b) Fitting linear mixed-effects models using lme4. Journal of Statistical Software URL: <http://arxiv.org/abs/1406.5823>.
- Berentsen, A.R., Miller, R.S., Misiewicz, R., Malmberg, J.L., and Dunbar, M.R. (2014) Characteristics of white-tailed deer visits to cattle farms: implications for disease transmission at the wildlife-livestock interface. European Journal of Wildlife Research, 60: 161-170.
- Bivand, R. and Lewin-Koh, N. (2015) mapproj: Tools for Reading and Handling Spatial Objects. R package version 0.8-36. URL: <http://CRAN.R-project.org/package=mapproj>.
- Carranza, J., SJH de Trucious, Medina, R., Valencia, J., and Delgado, J. (1991) Space use by red deer in a Mediterranean ecosystem as determined by radio-tracking. Applied Animal Behaviour Science, 30:363-371.
- Cathy, P. and Gerald, W. (1987) The Influence of Visitors on Mountain Goat Activities in Glacier National Park, Montana. Biological Conservation 39:1-11.
- Crawley, M.J. (2002) Statistical computing an introduction to data analysis using S-Plus. Chichester, John Wiley Sons.772pp, Wiley, Hoboken.
- 富士田裕子・高田雅之・村松弘規・橋田金重 (2012) 釧路湿原大島川周辺におけるエゾシカ生息痕跡の分布特性と時系列変化および植生への影響. 日本生態学会誌62:143-153.
- Georgii, B. (1981) Activity patterns of female red deer (*Cervus elaphus* L.) in the Alps. Oecologia 49:127-136.
- 合田 緑・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77:89-94.
- 濱崎伸一郎・小泉 透・山内貴義 (2011) 生物多様性保全に向けたニホンジカの個体数管理. 哺乳類科学51:181-185.
- 平川浩文 (2014) 野生動物観測システムの確立に向けて. 森林総合研究所第3期中期計画成果 8:1-4.
- 檜山知弘・増子孝義・石島芳郎 (2001) 美幌峠牧場における野性エゾシカの牧草地利用行動. 北海道畜産学会報43:63-67.
- 北海道 (2015a) 野生鳥獣被害調査結果(平成26年度分確定値). <http://www.pref.hokkaido.lg.jp/ks/skn/26higai.pdf>. (2016年 6月 16日閲覧)
- 北海道 (2015b) 北海道エゾシカ管理計画(第4期). <http://www.pref.hokkaido.lg.jp/ks/est/kannrikeikakuH27.5honnunn.pdf>. (2016年 6月 16日閲覧)
- 北海道環境生活部 (2015) 平成26年度エゾシカの推定生息数等について. <http://www.pref.hokkaido.lg.jp/ks/est/H26suiteiseisokusu.pdf>. (2016年 6月 16日閲覧)
- Igota, H., Sakuragi, M., Uno, H., Kaji, K., Kaneko, M., Akamatsu, R., and Maekawa, K. (2004) Seasonal migration pattern of female sika in eastern Hokkaido, Japan. Ecological Research 19:169-178.
- 稲富佳洋・宇野裕之・上野真由美 (2014) 釧路湿原国立公園における冬季のエゾシカの生息地選択. 哺乳類科学54:33-41.
- Inoue, M., Sakaguchi, S., Fukushima, K., Sakai, M., Takayanagi, A., Fujiki, D., and Yamasaki, M. (2013) Among-year variation in deer population density index estimated from road count surveys. Journal of Forest Research 18:491-497.
- 犬飼哲夫 (1952) 北海道の鹿とその興亡. 北方文化研究報告 7: 1-45.
- 石塚 謙・川井裕史・大谷新太郎・石井 亘・山本隆彦・八丈幸太郎・片山敦司・松下美郎 (2007) 季節, 時刻および植生が大阪のニホンジカ (*Cervus nippon*) の行動圏に及ぼす影響. 哺乳類科学47:1-9.
- 海上保安庁 (2014) 日日出没計算サービス. http://www1.kaiho.mlit.go.jp/KOHO/automail/sun_form3.html. (2016年 6月 16日閲覧)
- 梶 光一 (1981) 根室標津におけるエゾシカの土地利用. 哺乳動物学雑誌 8:226-236.
- 梶 光一・宮木雅美・宇野裕之 (2006) エゾシカの保全と管理. 247pp.,北海道大学出版会, 札幌.
- Kaji, K., Saitoh, T., Uno, H., Matsuda, H., and Yamamura, K. (2010) Adaptive management of sika deer populations in Hokkaido, Japan: theory and practice. Population Ecology 52:373-387.
- 片桐成夫・坂本妙子・金森弘樹 (2007) 島根県弥山山地におけるスポットライトセンサスによるニホンジカの頭数, 行動, 利用植生の季節変化および年変化の検討. 森林応用研究16:69-77.
- 国土地理院 (2016) 基盤地図情報サイト. <http://www.gsi.go.jp/kiban/>. (2016年 6月 16日閲覧)
- 丸山直樹 (1981) ニホンジカ *Cervus nippon* Temminckの季節的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.
- 丸山直樹・関山和敏 (1976) シカの通路林の効果. 哺乳動物学雑誌 7:9-15.
- 南 正人 (2009) ニホンジカは音声で何を伝えているか?. 哺乳類科学49:113-116.
- Miyashita, T., Suzuki, M., Fujita, G., Ochiai, K., and Asada, M. (2007) Landscape structure affects food quality of sika deer (*Cervus nippon*) evidenced by fecal nitrogen levels. Population Ecology 49: 185-190.
- 二村一男・中島 皇・馬渡和則・櫻木まゆみ・伊吾田宏正 (2000) 北海道演習林(標茶区)におけるエゾシカのテレメトリー調査(予報). 京都大学大学院農学研究科附属演習林 平成10年度演習林試験研究年報9-15.
- 尾崎真也・塩見晋一 (1996) ニホンジカの森林タイプ別利用状況について. 日本林学会関西支部論文集 5:161-164.
- Pagon, N., Grignolio, S., Pipia, A., Bongi, P., Bertolucci, C., and Apollonio, M. (2013) Seasonal variation of activity patterns in roe deer in a temperate forested area. Chronobiology International 30:772-785.
- QGIS Development Team (2015) QGIS geographic information system. Open Source Geospatial Foundation Project. URL: <http://qgis.osgeo.org>.
- R Core Team (2015) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org/>.
- Ribeiro, P.J.J. and Diggle, P.J. (2015) geoR: Analysis of Geostatistical Data. R package version 1.7-5.1. URL: <http://CRAN.R-project.org/package=geoR>.
- 鈴木正嗣・小泉 透 (1993) 日本哺乳類学会1992年度大会 自由集会の報告 1. ニホンジカの「生態」と「生理」をめぐって. 哺乳類科学33:9-31.
- 高橋聖生・東出大志・藤田昌弘・米田政明 (2012) 岩手県北上高地における自動撮影によるニホンジカ (*Cervus nippon*) の日周活動性の推定. 哺乳類科学52:193-197.
- 高槻成紀 (2001) シカと牧草—保全生態学的な意味について—. 保全生態学研究 6:45-54.
- Takatsuki, S. (2009) Effects of sika deer on vegetation in Japan: a review. Forest Ecology and Management 142:1922-1929.
- Takatsuki, S. and Padmalal, UKGK. (2009) Food habits of sika deer on Kinkazan island, northern Japan with reference to local vari-

- ations, size effects, and comparison with the main island. *In* McCullough, D.R., Takatsuki, S., Kaji, and K. (eds.), 666pp, Sika Deer: Biology and Management of Native and Introduced Populations, Springer, Tokyo, 113-123.
- 館野隆之輔 (2015) 野外研究サイトから(30)京都大学フィールド科学教育研究センター北海道研究林. 日本生態学会誌65:203-209.
- Theodore, S. (2008) Ungulate flight response to human disturbance: A review and meta-analysis. *Biological Conservation* 141:2159-2173.
- 塚田英晴 (2012) シカ (*Cervus nippon*) による草地利用と被害の実態. 日本草地学会誌58:187-192.
- Uno, H., Kaji, K. and Tamada, K. (2009) Sika deer population irruptions and their management on Hokkaido island, Japan. *In* McCullough, D.R., Takatsuki, S., and Kaji, K. (eds.), 666pp, Sika Deer: Biology and Management of Native and Introduced Populations, Springer, Tokyo, 405-419.
- 矢部恒晶 (1995) 野生動物の生息地管理に関する基礎的研究: 知床半島におけるエゾシカの生息地利用形態と植生変化. 北海道大学農学部 演習林研究報告52:115-180.