

平成 18 年度

知床における森林生態系保全・再生対策事業（広域調査）

報 告 書

平成 19 年 3 月

北 海 道 森 林 管 理 局

まえがき

北海道森林管理局は、知床半島におけるエゾシカの生息密度とそれが森林生態系へおよぼす影響を明らかにするとともに、天然林におけるエゾシカ採食圧の影響を広域的に把握し、同地域の森林の維持・更新におよぼす影響の評価をおこなうことを目的に、「知床半島における森林生態系保全・再生対策事業（広域調査）」を立ち上げた。このことは半島内の森林の維持・保続のみならずエゾシカの保護・管理にも資するものであり、また、二酸化炭素吸収源として繰り入れられる森林の確保に繋がるものとして期待されている。（社）日本森林技術協会は北海道森林管理局から本事業を委託されたので、この事業にもとづいて行われた広域調査の結果を本報告書としてまとめた。

本事業の取りまとめに当たっては、従前から助言・指導を頂いている専門家として、東京農工大学教授 梶 光一氏および専修大学北海道短期大学教授 石川幸男氏に総括と意見を頂いた。なお、現地調査については、知床での調査・研究等を行っている（財）知床財団および村上智子氏（村山ギソー株式会社）の協力を得て実行した。さらに、広域評価については知床財団の協力のもとに作成した。本事業遂行にあたり、ご協力を頂いたこれらの方々に、深甚なる謝意を表す。

平成19年3月

社団法人 日本森林技術協会
理事長 根橋 達三

目 次

I	知床半島の森林植生に与えるエゾシカ採食圧の広域的評価	1
1	背景と目的	1
2	調査方法	2
3	結果	4
4	考察	10
5	まとめ	12
6	参考文献	13
II	エゾシカ生息密度の許容限度検討手法	17
III	平成 18 年度知床シカ採食圧調査と今後の展開	20
	《参考資料》	25
	付図	26
	付表	31

I 知床半島の森林植生に与えるエゾシカ採食圧の広域的評価

小平真佐夫・中西将尚・葛西真輔・岡田秀明・山中正実(知床財団)

1 背景と目的

20世紀初頭の激減の後、全道的に増加したエゾシカは、農林業地のみでなく鳥獣保護区や国立公園等の植生へも採食圧を与えている。知床半島においても一時期エゾシカはほとんど見られなかったが、1970年代より個体群の移入と増加が見られ、現在は知床世界自然遺産地域(以下世界遺産地域)の植生への影響が懸念されている。世界遺産地域の生態系保全に関して助言する責務を持つ科学委員会は、平成16(2004)年に作業部会を設けて同地域内のエゾシカ管理計画を3ヵ年で策定し、平成19(2007)年度より実行に移すこととした(常田ほか2004)。同管理計画の方針は、シカ個体群の動態とその植生への影響をモニタリングし、必要最小限の人為的介入により生態系の動的な過程を保全することにある(環境省2006)。本調査は、上記計画の策定と実施の基礎となる、森林植生モニタリングの一環と位置づけられる。

シカの越冬に適した雪の少ない丘陵地帯が続く東北海道において、海に突出した急峻な山脈を持ち積雪量の多い知床半島はむしろ例外的にシカの越冬適地が少ない。過去の調査例によると、越冬個体は標高250m以下の海岸部に不連続に集結し、2002-2003年冬には羅臼側より斜里側に2倍以上多く見られた(山中ほか2003)。利用可能なエサが最も枯渇する冬期、知床岬台地の例では約2km²に最大600頭以上(山中ほか2003)という局所的な高密度状態となるシカは、積雪量が少ない時期・場所ではササ、多い場合は樹皮への採食圧を高めていく。越冬個体には無雪期に越冬地を離れる移動型と一年中越冬地周辺を利用する定着型が見られるが(小平ほか2006)、定着型は無雪期にも越冬地周辺の稚樹・草本に継続して採食圧を与え続ける。

同地におけるシカの植生への影響は、知床岬や幌別・岩尾別台地といったシカの主要な越冬地での調査が主流であった。これらの越冬地では、シカが好む樹種の稚樹が消失、樹皮食いを受けて枯死する中大径木も目立ち、林床植生の単純化が見られている(梶ほか2005)。さらに、冬期の強風のため積雪が少ない知床岬の海食台地上草原では、風衝地群落と高茎草本群落への影響も顕著である(佐藤・石川2003、石川ほか2004)。季節的なシカの高密度状態が起きない非越冬地(低標高の非越冬地と高標高地)では、越冬地に比較して植生への影響程度が低いと思われるものの調査例はほとんどない。知床半島全域を対象としたシカの管理を考える上で、シカ個体群動態のモニタリングと同様に、広域での採食圧状況を把握し、定期的なモニタリングを実施していくことが必要である。

上記の背景より平成15(2003)年度に行った予備調査(小平ほか2004)を元に、本調査では標本数を増加して採食圧の広域的評価を試みた。未だ半島全域を評価する規模には至っていないが、今回の調査は同地域内部での採食圧状況のばらつきを捉え、将来へ向けたモニタリングの基礎をつくることを目的とした。

2 調査方法

知床半島の基部から中央部にかけて、越冬地 2 ヶ所(斜里側オシコシン-真鯉地区、羅臼側ルサ-相泊地区)、低標高非越冬地 1 ヶ所(羅臼側陸志別川-羅臼灯台地区)、高標高非越冬地 1 ヶ所(斜里側知床連山標高 400 m 以上)の 4 地区に対し、梶ほか(2004)の手法を改変した混合ベルト調査区をそれぞれ 10 本×2、10 本×1、5 本×1 の計 35 本設置した(図 1)。斜里側越冬地はオシコシントンネル付近から金山川までの国道に沿って約 8.5 km の海岸線斜面で、国指定知床鳥獣保護区外だが希少猛禽類の生息地としてエゾシカ銃猟禁止区域に指定されている。2003 年 3 月のヘリコプターセンサスでは、この地域約 32 km² に約 500 頭の越冬個体が確認されている(山中ほか 2003)。羅臼側越冬地であるルサ川から相泊までの国道沿い約 8 km の海岸線斜面は、羅臼側でも比較的越冬個体の集中が見られた地域(山中ほか 2003)で、国指定知床鳥獣保護区内である。2003 年 3 月には、約 14 km² に約 140 頭が確認された(山中ほか 2003)。他の羅臼側地域では越冬数はまばらで、本調査で低標高非越冬地とした羅臼市街から陸志別川の地域(海岸線距離約 18km)における 2003 年 3 月での越冬確認数は約 43 km² に約 150 頭であった(山中ほか 2003)。上記ヘリセンサスで標高 300 m 以上に発見されたシカは全体の 0.6% に過ぎず(山中ほか 2003)、本調査での高標高非越冬地内での発見はなかった(山中ほか 2003)。

混合ベルト調査区は、始点(0 m)から終点(100 m)までの基線を 20 m ごとに区切った基準点を左下とした 6 つの方形区(1 m×1 m)、基準点を中心とする 6 つの円形区(半径 3 m)、基線の両側各 2 m 幅の長方形区(4 m×100 m)からなる(図 2)。方形区ではササの種別、高さ(最高値)、被度(%)を記録し、円形区では高さ 2 m までに出現する種毎の枝被度と枝被食度を 3 段階評価(<10%を中間値 5%と評価、10-50%を 30%、>50%を 75%)したうえで胸高(1.3 m)未満の稚樹本数を種毎に数え、シカの不食草 5 種(エゾユズリハ、シラネウラボ、ツタウルシ、ハンゴンソウ、ミミコウモリ)それぞれの被度を 10%刻みで記録した。長方形区内では出現した胸高以上の立木を毎木調査し、種別、生死、胸高周囲長、被食があればその新旧、被食最大幅、被食上端と下端の高さ等を記録した。樹皮の被食を比較するに当たり、本数比と樹皮面積比を用いた。いずれも被食の少ないトドマツ(角とぎは見られる)とダケカンバを除き、本数比では被食個体数(被食の程度を問わない)を可食個体数で除したものを被食率とした。面積比では、立木を胸高直径の太さを持つ円柱に近似し、地上高 2.5 m×胸高周囲長で得た可食面積を分母、被食最大幅×(被食上端-下端)の被食面積を分子としたものを被食率とした。それぞれの項目について分散分析と主成分分析を用い、地区内と地区間で比較した。解析の危険率は 0.05 とし、多重比較には Tukey-Kramer 法を用いた。

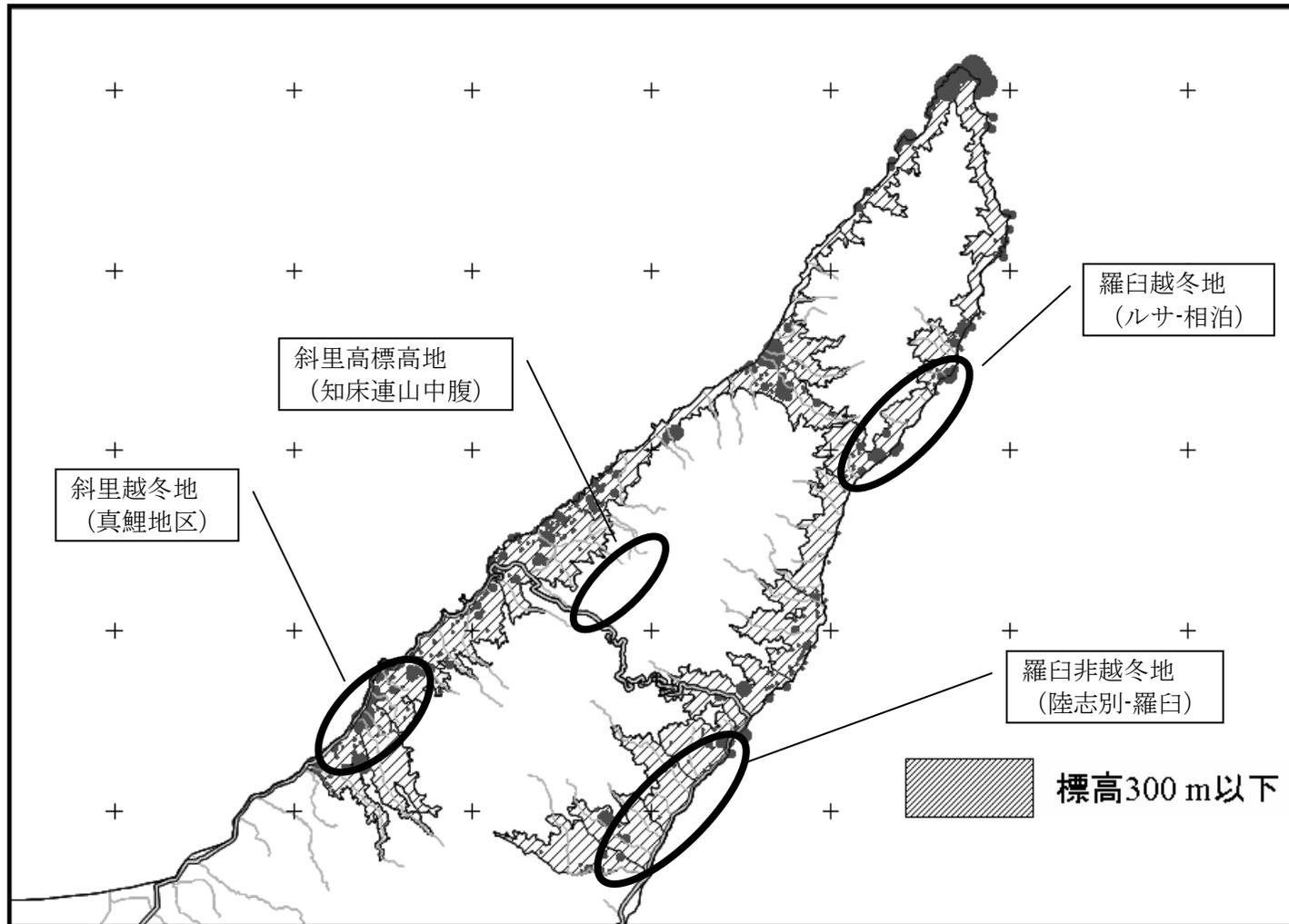


図1. 調査区位置図。黒丸は2003年3月のヘリセンサスによるシカ越冬群の分布（山中ほか2003を改変）。「羅臼非越冬地」内にも小数だが越冬個体が確認されている（本文参照）。

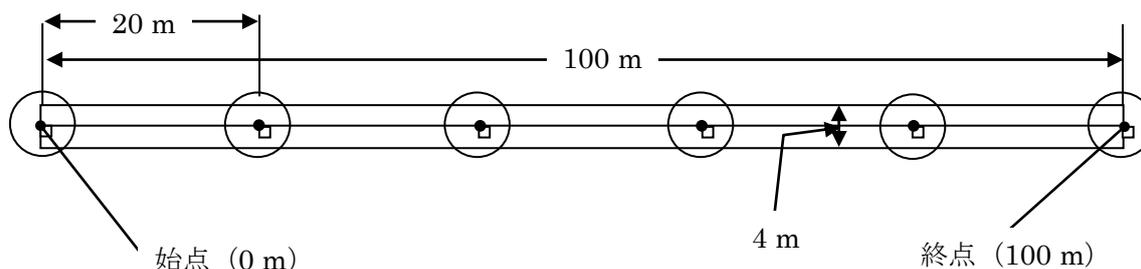


図 2. 混合ベルト調査区概念図。100 m の基線上に 20 m 間隔に 6 点の基準点を置き、その点を原点とした方形区 (1 m×1 m) を 6 ヶ所、基準点を中心とした円形区 (半径 3 m) を 6 ヶ所、基線両側それぞれに 2 m 幅を持つ長方形区 (4 m×100 m) を持つ。

3 結果

1. 概要

4 地区の植生概要を表 1 にまとめた(林相は写真 1-7 参照)。立木密度に地区間の差はなかったが(ANOVA- $F=1.506$, $P=0.232$)、胸高断面積は斜里側が羅臼側より多い傾向にあった(ANOVA- $F=3.276$, $P=0.034$)。出現種数は斜里越冬地に最も多かった。針葉樹の本数比では斜里側が羅臼側より有意に高く(ANOVA- $F=5.313$, $P=0.004$)、同じく針葉樹の断面積比では羅臼非越冬地が他の 3 地区より有意に小さかった(ANOVA- $F=4.429$, $P=0.01$)。被食率に関しては、本数比でも面積比でも斜里側越冬地で有意に高かった(本数 ANOVA- $F=5.612$, $P=0.003$; 面積 ANOVA- $F=6.126$, $P=0.002$)。

表 1. 知床半島におけるエゾシカ採食圧調査地の植生概要(2006 年)。斜冬=斜里越冬地(オシンコシン-真鯉)、斜高=斜里高標高、羅冬=羅臼越冬地(ルサ-相泊)、羅非冬=羅臼非越冬地(羅臼-陸志別)。n は混合ベルト調査区の数。dbh、BA はそれぞれ平均胸高直径と生存立木(胸高以上でつるを除く生存木本)の平均胸高断面積。混交率は生存立木の出現本数に含まれた針葉樹本数の比(本数)とその胸高断面積比(BA)で示す。また被食率は毎木調査対象木からトドマツとダケカンバを除いた本数(可食本数)に対する被食本数比と、可食個体について求めた可食面積(胸高周囲長×2.5 m)に対する被食面積比。ササの列でクマイはクマイザサ、チシマはチシマザサ。+は平均被度で 1-10%、無印はそれ以上を示す。

地区	n	標高 (m)	密度 (/ha)	dbh (cm)	BA (m ² /ha)	種	混交率		被食率 (本数)	被食率 (面積)	ササ
							本数	BA			
斜冬	10	116	1358	22.3	42.3	27	0.30	0.32	0.51	0.21	チシマ
斜高	5	452	2070	14.2	52.8	19	0.46	0.41	0.04	<0.01	クマイ+,チシマ+
羅冬	10	80	1410	16.1	30.1	14	0.26	0.32	0.16	0.06	クマイ>チシマ
羅非冬	10	138	1273	17.4	35.3	19	0.04	0.03	0.26	0.04	クマイ>>チシマ
全体	35	160	1450	17.9	38.3	38	0.24	0.25	0.30	0.09	

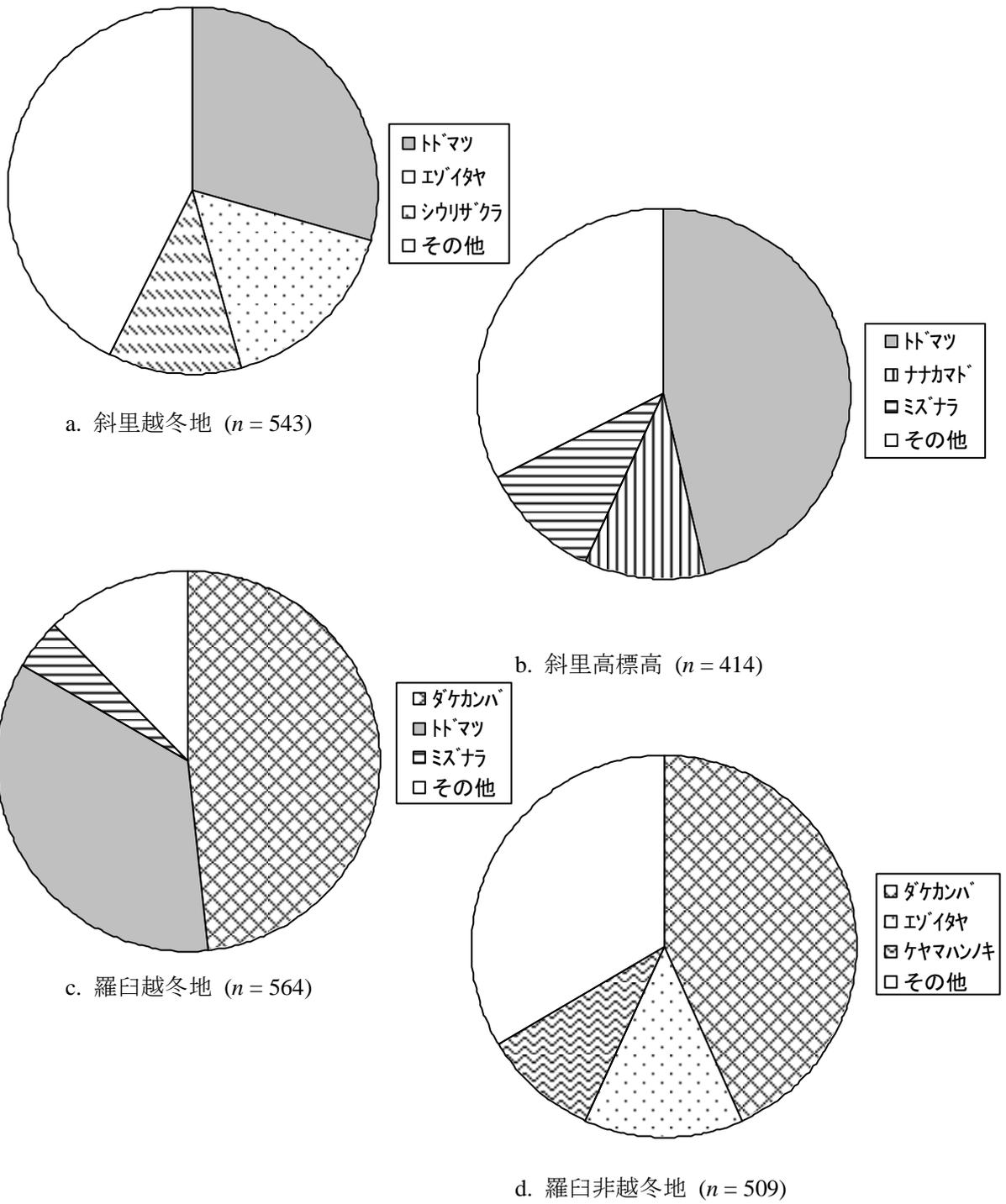


図3. 採食圧調査地区4ヶ所における胸高(1.3m)以上の本数別樹種構成。

樹種構成を見ると(図3)、斜里側は低標高も高標高もトドマツが優占する針広混交林と見なされるのに対し、羅臼側は低標高でありながらダケカンバが優占しており、越冬地では針葉樹(トドマツ)の比率が高まっている。つまり羅臼側にはトドマツ・ミズナラ・エゾイタヤに代表される低地針広混交林が見られず、斜里側では標高 500 m 以上でしか現れないダケカンバ林が海岸付近から発達していると言することができる。直径階分布はどの地区も基本的に小径木が多い L 型分布を示し(図4)、斜里側高標高以外では 10 cm クラス(5 cm 以上 10 cm 未満)が最も多かった。斜里側越冬地では小径から大径まで被食された個体が目立った。林床では、クマイザサが羅臼側で被度(ANOVA-F=162.5、 $P<0.001$)、地上高(ANOVA-F=119.9、 $P<0.001$)とも高く、斜里側は全体にササの被度が低い上にチシマザサの方がやや多かった。

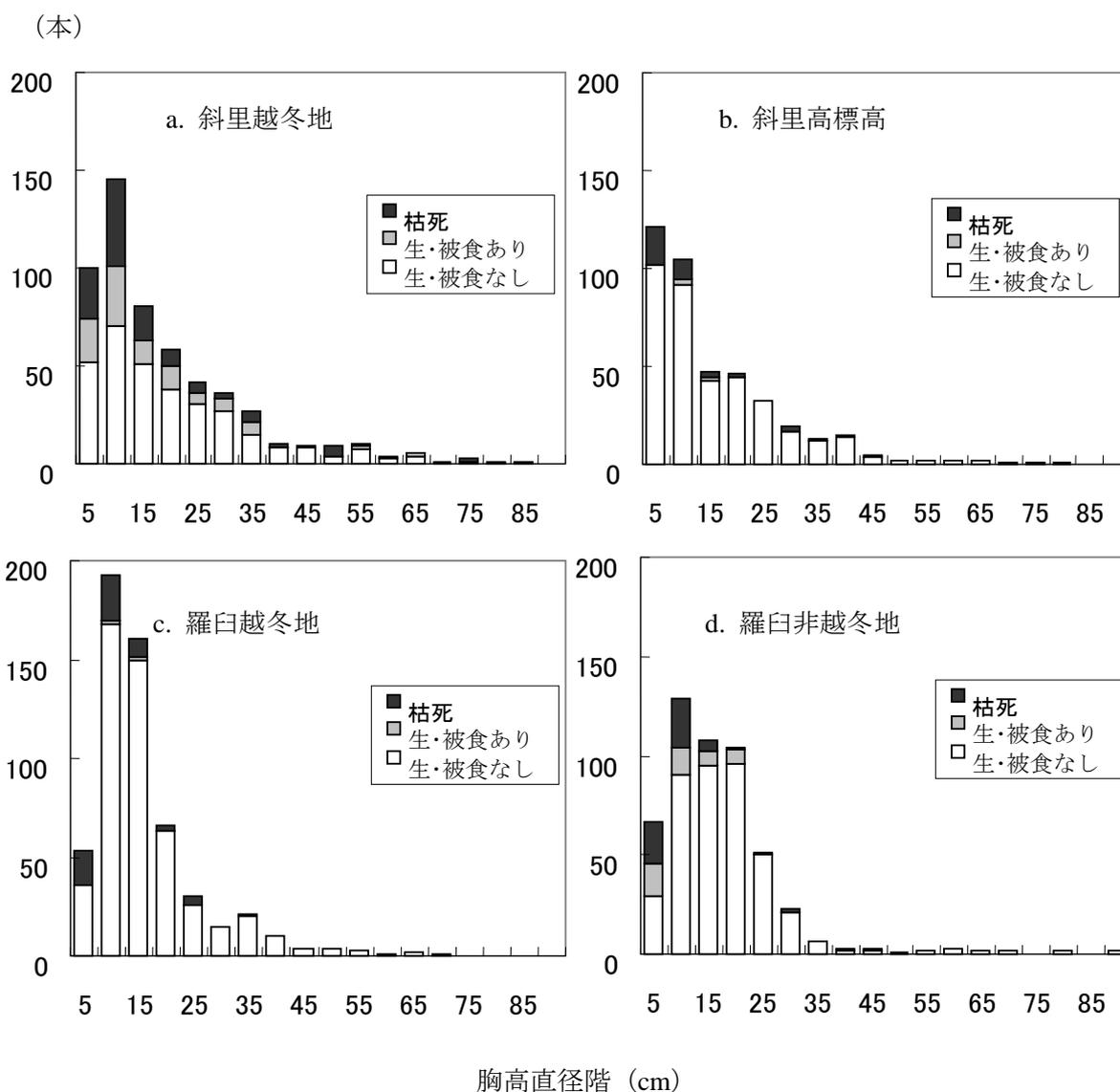


図4. 採食圧調査地区4ヶ所における胸高(1.3m)以上の木本直径階分布。横軸は5cm刻みの胸高直径階、縦軸は本数。白抜きは樹皮食いのない個体、灰色は樹皮食いがある生存個体、黒は枯死個体。枯死個体は死因不明(古くて樹皮食いが確認できないもの)を含む。

2. 採食圧の状況

概要で述べたように立木密度に関して地区間では差がないものの、シカ選好性の低いトドマツとダケカンバを除いた可食個体の量を見ると(表 2)、本数(ANOVA- $F=3.615$ 、 $P=0.024$)、樹皮面積(ANOVA- $F=7.051$ 、 $P=0.001$)ともに斜里越冬地が羅臼越冬地を有意に上回った。被食量では、本数・面積とも斜里越冬地が他の 3 地区すべてに対し有意に多かった(本数 ANOVA- $F=7.587$ 、 $P=0.001$; 面積 ANOVA- $F=14.42$ 、 $P<0.001$)。被食率でも同様に斜里越冬地と他地域の間に大きな差が生じた。一方、本数比の被食がやや多かった羅臼非越冬地が、面積比では斜里高標高・羅臼越冬地とほぼ変わらない値であった。稚樹本数ではササの被度が低い斜里高標高が圧倒的に多かったが(ANOVA- $F=14.90$ 、 $P<0.001$)、そこでは羅臼越冬地と同様に稚樹の混交率(針葉樹比)が高く(ANOVA- $F=12.47$ 、 $P<0.001$)、稚樹被食率では斜里越冬地が有意に高かった(ANOVA- $F=4.362$ 、 $P=0.011$)。全体に、斜里越冬地で最も採食圧が高く、斜里高標高は可食量が十分にあるが被食が最も少なく、羅臼側 2 地区では非越冬地に可食量が多いわりに被食率に差がないという傾向が見られた。樹皮被食の新旧を見ると、全調査立木 2030 本中旧被食 295 本に対し新規被食は 29 本、追加被食を除く初めて被食を受けた個体は 11 本であった。

表 2. 知床半島におけるエゾシカ採食圧調査地の採食圧状況(2006 年)。地区略称は表 1 を参照。値は全てベルト調査区 400 m² 当りの平均値。可食量の定義は本文参照。

地区	本数			樹皮面積(m ²)			稚樹		
	可食量	被食量	被食率	可食量	被食量	被食率	本数	混交率	被食率
斜冬	37.6 ^a	18.5 ^{abc}	0.509 ^{ab}	50.13 ^a	10.38 ^{abc}	0.211 ^{abc}	184 ^a	0.13 ^{ac}	0.13 ^{ab}
斜高	36.0	1.4 ^a	0.041 ^a	36.79	0.17 ^a	0.004 ^a	1150 ^{abc}	0.71 ^{ab}	0.05
羅冬	9.6 ^a	1.3 ^b	0.162 ^b	13.30 ^a	0.65 ^b	0.060 ^b	193 ^b	0.61 ^{cd}	0.00 ^a
羅非冬	26.1	6.8 ^c	0.260	30.90	0.54 ^c	0.044 ^c	2 ^c	0.0 ^{bd}	0.02 ^b
全体	26.1	7.8	0.272	32.2	3.3	0.091	272	0.31	0.05

数値右肩のシンボルは列内で Tukey-Kramer 法による有意差のあった組を示す。

枝被度の地区内平均は斜里高標高(11.7%)が最大で、以下羅臼越冬地(8.25%)、斜里越冬地(5.4%)、羅臼非越冬地(5%)であり、斜里高標高と下位 2 地区の間に有意差があった(ANOVA- $F=5.025$ 、 $P=0.006$)。しかし、対象となった枝の 9 割以上がトドマツであり、被食はほとんど見られなかった。不食草 5 種の被度合計の地区内平均を比較すると、斜里側(高標高 27.7%、越冬地 22%)が羅臼側(越冬地 4%、非越冬地 0.7%)より有意に多く、斜里内、羅臼内では変わらないという結果であった(ANOVA- $F=5.025$ 、 $P=0.006$)。

3. 主成分分析

調査結果から求めた 15 項目(1.立木混交率、2.被食本数、3.可食樹皮面積、4.被食面積、5.被食面積率、6.稚樹数、7.稚樹混交率、8. 稚樹被食数、9.クマイザサ被度、10.クマイザサ高、11.チシマザサ被度、12.チシマザサ高、13.不食草被度、14.枝被度、15.枝被食度)について 35 ベルト調査区それぞれに平均値を求め、35 行×15 列の行列を得た。これを列内(調査項目内)で平均 0、分散 1 に標準化した後、主成分分析を行った。その結果、総分散の 8 割の説明に、第 1 から第 5 成分ま

を必要とした(表 3)。2次元表示では総分散の 52%に留まるものの、図化により地区内、地区間相違を表現した(表 4、図 5)。

表 3. 知床半島におけるエゾシカ採食圧調査(2006)に関する主成分分析結果。相対分散値はそれぞれの成分が占める分散値の割合。

	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5
標準偏差	2.135	1.808	1.368	1.0919	1.054
相対分散値	0.304	0.218	0.125	0.0795	0.074
積算分散値	0.304	0.522	0.646	0.7259	0.8

表 4. エゾシカ採食圧調査(2006)により得られた 15 調査項目(1 から 15 は本文参照)に対する第 1(PC1)と第 2(PC2)成分の係数。下線は各成分での上位 3 項目。

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
PC1	.23	.29	.31	<u>.36</u>	.26	.15	.02	.26	<u>-.43</u>	<u>-.42</u>	-.02	.09	.33	.06	.06
PC2	-.31	.25	.14	.23	.22	<u>-.42</u>	<u>-.46</u>	.13	.09	.13	-.05	.06	-.05	<u>-.46</u>	-.25

4つの調査地区は2次元表示により比較的明瞭に分かれた(図 5)。斜里越冬地は第1成分(横軸)の右側に分布し、項目では被食樹皮面積が大きくクマイザサの被度・高さが小さい。第1成分左側によっているのが羅臼非越冬地であり、被食面積が小さくクマイザサ被度・高さとも大きい。羅臼越冬地は上記2者の中間やや左より(羅臼非越冬地側)に位置する。最後に斜里高標高は第1成分では中間やや右より(斜里越冬地側)で、第2成分(縦軸)では稚樹数、稚樹混交率(針葉樹率)、枝被度の値が大きい。斜里2地区対羅臼2地区が左右に、斜里地区内が上下に分かれ、羅臼地区内で重複が見られる分布は上記各結果と対応していた。

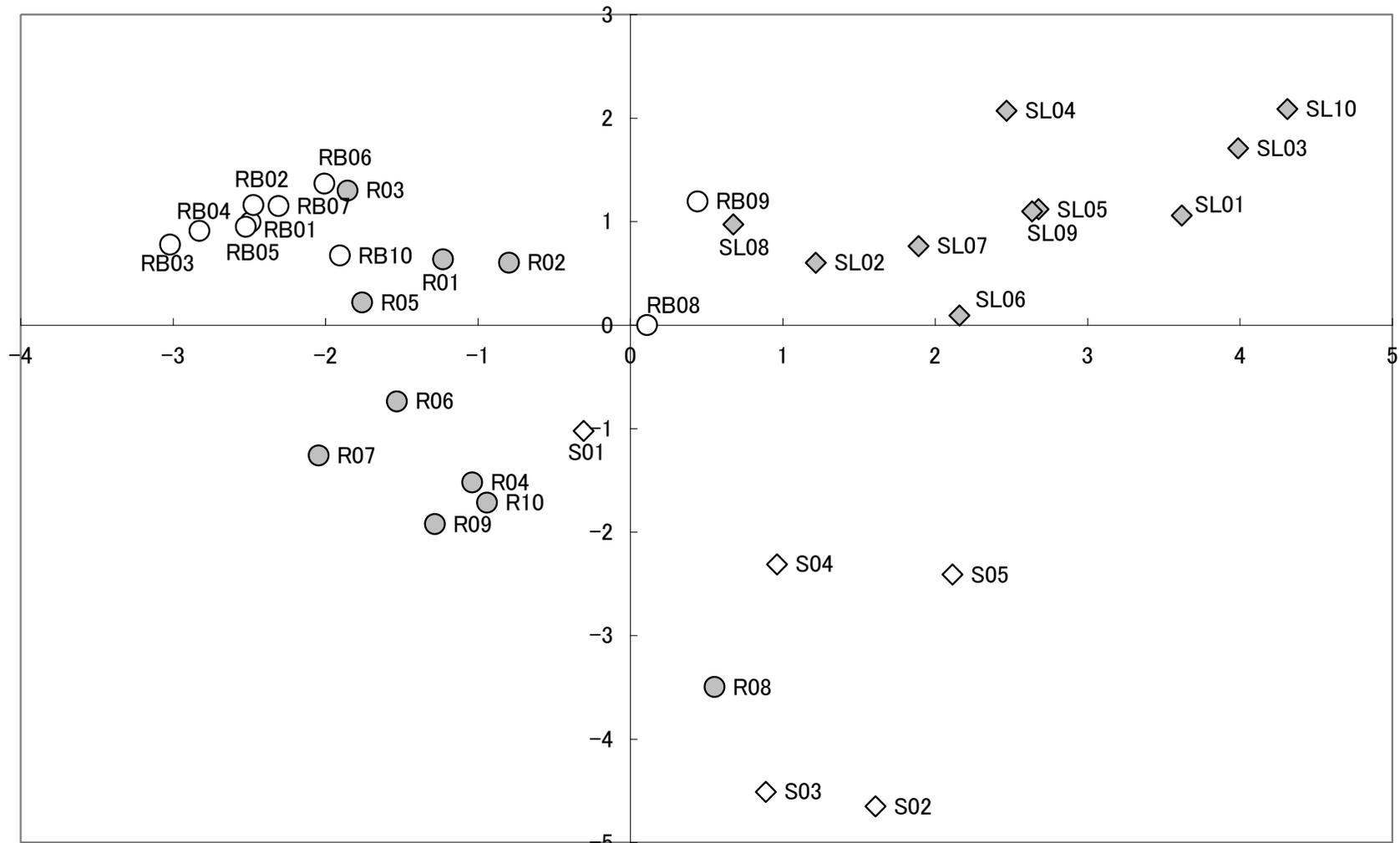


図5. 第1（横軸）と第2（縦軸）主成分により2次元表示した35調査区。2006年知床エゾシカ採食圧調査。灰色ひし形が斜里越冬地、白抜きひし形が斜里高標高、灰色円が羅臼越冬地、白円が羅臼非越冬地。

4 考察

1. エサ資源、混交率とシカの越冬

エゾシカが越冬地に求めるのは悪天時のシェルターと利用可能なエサ資源である。前者の機能は林床への積雪を遮る針葉樹の比率が高まるほど上がる。後者は冬期間の重要なエサであるササの量とその利用を制限する積雪量、補助的なエサである樹皮量が関係している。シカは樹皮に対して選好性があり、ノリウツギ、ニレ属、キハダ、ナナカマド、イチイなどを好み、ダケカンバ、トドマツなどを避ける。ササに関しても、チシマザサよりもクマイザサのほうがシカにとってエサの価値が高い(梶 2006)。つまり、シカは針葉樹の混交比率が高く、クマイザサを林床に持つ針広混交林を越冬地として選択する傾向がある。ここでもし越冬地にエサ資源が多く、その分布に比例して(補償的に)シカが集中するのなら、単に被食率の比較では越冬地と非越冬地の間に差がでない可能性がある。この前提では、エサ資源分布の濃淡を過剰補償してシカが分布した場合(エサ資源の多い場所に相対比を超えて過剰にシカが集中した場合、あるいはその逆)、被食率に差が出ることになる。被食率だけでなく、利用可能なエサ資源の分布を比較する必要がある。

これらの視点から斜里と羅臼の越冬地を比較すると、立木密度、混交率では明瞭な差が見られないが、選好性の低いトドマツ、ダケカンバを除いた可食本数と可食樹皮面積では斜里側の方が圧倒的に多い。そして斜里側の方が有意に被食率も高い。エサ資源は斜里越冬地に多く、それを過剰補償する形でシカも集中していることが示唆される。クマイザサが斜里より羅臼側に多いのは、気候要因による潜在的植生分布によるものとも、シカ採食圧が斜里側に蓄積した結果とも解釈できる。羅臼非越冬地、斜里高標高にはエサ資源が十分にあるが、前者は針葉樹比率が不足し、後者は標高に関係した気候要因のため越冬に適さず、採食圧も低いと考えられる。羅臼非越冬地では本数比の被食率が高いが、面積比の被食率が低いことから、単木当りの被食量が小さく、実際の影響は羅臼越冬地と大差ないと思われる。

2. 森林の動態とシカの影響

シカの採食圧が増加すると林床植生と枝の被食が進み、地上高約 2 m までの植生が減少し、見通しのよい森林となる(採食ラインの形成)。しかし、林床にササを持つ針広混交林では、もともと密なササが木本の更新を抑制し、稚樹が少なく枝下高も高い林相が多い。こうした森林ではトドマツやミズナラの老齢木の倒伏時に表土が露出し更新が促される更新様式が主流であり、一度きりの調査で稚樹が少なくてもただちに問題ありとは言えない。森林動態の把握には長期継続調査が必要である。本調査で得られた直径階分布を見る限り、森林全体として小径から大径への頻度分布に問題は見られない。種ごとに見ると、シカ選好性の高い樹種が特に斜里越冬地では減っている一方、羅臼非越冬地では斜里側で激減しているノリウツギが確認された。斜里側の低標高非越冬地でもこれら減少種の分布を調査するべきであるが、全道的に分布する木本普通種はエゾシカ越冬地の一部である時期激減しても再分布の可能性は常にある。ある木本種の激減がすなわち森林生態系にとって不可逆的な変化であるとは考えにくい。それよりも、特に斜里越冬地において懸念されるのは、被食枯死個体の増加による林床への影響だろう。面積被食率 21% は、トドマツ、ダケカンバを除く立木全てが仮に同じ胸高直径だとすると、5 本に 1 本が 2.5 m の高さまで全周被食

を受けていることになる。立ち枯れ個体は 121 本で同地区の 6%であるが、今後も増えるであろう。枯死木の増加により林床の光環境は改善されるが、さらに温度の上昇と変化量増大、乾燥化と湿度変化量増大につながる。これは林床の微気候の喪失であり、林床植生はシカ採食圧と気候変化の二重のストレスを受けることになるだろう。ちなみに羅臼側越冬地は疎林であり、微気候を作る林冠がもともと発達していない。立木密度の減少があっても林床植生への影響は見られないだろう。

3. 今後の予測

全体に共通して、今後採食圧状況をモニターする場合、新規の被食が調査対象になる。本調査で確認した新規被食 11 本(旧被食個体への追加被食を含むと 29 本)は少ない印象を受けるが、重複がなければ約 30 年で確認された旧被食 295 本を累積できる本数である。実際には被食で枯死した小径木があり、年による変動、さらに選好性の高いものから被食を受けることを考慮すると、単年度の被食量としては妥当な数字であろう。旧被食個体の古さから見た印象では、1998-1999 年に越冬数ピークと崩壊が見られた知床岬地区(Kaji et al. 2004)と同様に、樹皮食いの拡大期はすでに過ぎていると推察された。

ここで留意すべきは、樹皮は再生の困難な資源であり、選好性が低い樹種が残されることから、被食が進むにつれ利用可能な資源は量も質も落ちていく、つまり環境収容力も低下していくということである。さらにもうひとつ、樹皮は越冬期のシカにとって栄養に乏しい二次的なエサである上に、シカの生命線である切歯を痛める。2004-2005 年の冬に生体捕獲されたメスジカ 49 頭のほとんどは切歯がぐらついており、複数欠損した個体も多く見られた(知床財団 未発表)。これは個体群動態にもっとも影響のあるメスジカ生存率の低下を示唆する。本調査の結果からは逸脱するが、シカ個体群の将来を予測すると、今後は現状維持か漸減する可能性が高い。豪雪等により激減した場合のみ、増加率を回復しての急増が起きうるが、越冬環境の低下した今の知床で、現在の個体数を越えたレベルまで増えることは考えにくい。こうしたシカ個体群動態の傾向に従って調査地区別に今後を予測してみると、以下ようになる。

斜里側越冬地： 本調査対象地の中で最も採食圧の累積が大きく、林床に見られるシカ不食草の被度も最も高い。この地域は無雪期のシカ密度が低く、採食圧が問題となるのは積雪期、主にササと樹皮に対してである。現状が続けば、樹皮被食による立ち枯れ個体の増加、立木密度の低下が予測される。森林構造(直径階分布)は当面影響を受けないが、森林の微気候維持機能が低下し林床植生への影響が表面化するであろう。シカ越冬数の調整を検討すべきである。

斜里側高標高： 越冬標高限界(250-300 m)以上の森林には十分な針葉樹率と可食資源があるが、採食圧の累積が小さい。今後もシカがこの標高帯で越冬することはないであろう。無雪期にはシカの利用があるが(稚樹被食)、現在の林床植生とシカとの関係は不明である。しかし、この標高帯での無雪期シカ密度は越冬地のそれよりはるかに低く、林床植生に与える影響も同様に低いことが類推される。

羅臼側越冬地： 採食圧の累積は斜里側高標高と同程度に低い。トドマツ、ダケカンバの優占が強く樹皮可食量は少ないが、クマイザサは十分に残存している。立木密度に他地区との差はないが、同地区は立木の集中が点在する疎林でありシェルター機能は閉鎖林のそれより低いいため、

斜里側よりシカ越冬地としての質が低い。同じく、疎林ではクマイザサのほとんどが深い積雪下に埋もれてシカには利用できない。現状のシカ越冬数は、ほぼエサ資源量に釣り合ったレベルに留まっていると言える。小雪年が続いて越冬環境が向上しない限り、今後も採食圧が問題となることはないであろう。森林植生への影響に限って言えばシカ個体群への介入は不要と思われる。しかしこの地区のシカは無雪期の間、海岸に点在する在来植生群落を被食しており、そちらの危急度から個体数調整が必要と判断することは十分にあり得る。

羅臼側非越冬地：採食圧の累積は斜里側高標高と同程度に低い。樹皮可食量は全体平均程度にあるが、混交率が低く、越冬に適さない。羅臼越冬地と同様、小雪年が続かない限り、今後も採食圧が問題となることはないであろう。森林植生への影響に限って言えばシカ個体群への介入は不要と思われる。

5 まとめ

知床半島に分布するエゾシカに関し、越冬期の採食圧を評価するため、斜里町側(半島北西側)は越冬地(オシンコシン-真鯉地区)と高標高地(知床連山中腹標高 400-500 m)の2ヶ所、羅臼町側(半島南東側)は越冬地(ルサ-相泊地区)と低標高非越冬地(羅臼-陸志別地区)の2ヶ所、合計4ヶ所に混合ベルト調査区をそれぞれ10本、5本、10本、10本の35本設置し調査した。その結果、斜里側の越冬地が本数比でも樹皮面積比でも被食率が最大で、他の3地区間に有意差は出なかった。その理由として、斜里高標高地はシカの越冬標高を越えており冬期間の採食圧が低かったため、羅臼非越冬地は針葉樹比率が低く越冬に適していなかったため、羅臼越冬地は針葉樹比率は適当であったが利用可能なエサ資源量が少なかったためと考えられた。知床のシカ個体数が今後現状維持か漸減するという前提に立った場合、斜里越冬地では立木密度の減少から林床植生への不可逆的な変化が危惧され、シカ越冬数調整の必要ありと判断する。他の3地区における採食圧の累積は低いレベルに留まっており、今後これらの地域で越冬数が増加する見通しもなく、介入は不要と思われる。ただし、羅臼越冬地であるルサ-相泊地区で越冬するシカは、無雪期に森林植生よりもシカの影響が懸念されている海岸性の在来植生群落を利用しており、それらの群落を保全する観点からの越冬数調整を否定するものではない。

6 参考文献

- 石川幸男・佐藤謙・青井俊樹・内田暁友. 2004. 知床岬の植生に関する2004年度調査報告. (平成16年度知床国立公園適正利用検討調査)資料1. 環境省自然環境局、東北北海道地区自然保護事務所.
- Kaji, K., Okada, H., Yamanaka, M., Matsuda, H. and Yabe, T. 2004. Irruption of a colonizing sika deer population. *Journal of Wildlife Management* 68:889-899.
- 梶光一. 2006. 分布と生態. (梶光一・宮木雅美・宇野裕之. 編: エゾシカの保全と管理) pp.11-17. 北海道大学出版会. 札幌.
- 梶光一・岡田秀明・小平真佐夫・山中正実・磯野満里子. 2004. ヘリコプターを用いたエゾシカの生息数調査. (生物多様性調査 種の多様性調査(北海道)報告書2004) pp.84-99. 環境省自然環境局, 生物多様性センター.
- 環境省. 2006. 科学委員会とは?
<http://www.sizenken.biodic.go.jp/park/higashihokkaido/topics/8/kagakuinkai.html>
- 小平真佐夫・岡田秀明・山中正実. 2004. エゾシカの相対密度と天然林採食圧予備調査: 知床半島全域調査へ向けての手法検討. (知床における森林生態系保全・再生事業調査報告書) pp.29-36. 北海道森林管理局. 北見分局・帯広分局.
- 小平真佐夫・中西将尚・岡田秀明・山中正実. 2006. エゾシカ季節移動調査. (平成17年度知床半島エゾシカ保護管理計画検討調査事業報告書) pp.1-15. (財)知床財団.
- 佐藤謙・石川幸男. 2003. 2: 知床岬の植生の現況調査. (平成14年度自然公園における生態系特定管理施策検討調査(知床国立公園)) pp.7-32. 国立公園協会.
- 常田邦彦・鳥居敏男・宮木雅美・岡田秀明・小平真佐夫・石川幸男・佐藤謙・梶光一. 2004. 知床を対象とした生態系管理としてのシカ管理の試み. *保全生態学研究*. 9:193-202.
- 山中正実・仲村昇・小平真佐夫・岡田秀明. 2003. エゾシカ越冬地分布. (平成14年度知床国立公園生態系保全管理等充実に向けた基盤整備事業報告書) pp.195-222. (財)国立公園協会.



写真 1. 斜里側越冬地の林相。イチイ等の樹皮食いが見られる。林床にはササがほとんどなく、稚樹の発生が見られる。



写真 2. 斜里側越冬地の調査風景。



写真 3. 羅臼側非越冬地の林相。ダケカンバとクマイザサが優占。



写真 4. 斜里側高標高の林相。林床はエゾユズリハ。



写真 5. 斜里側高標高での調査風景。



写真 6. 羅臼側越冬地の林相。



写真 7. 羅臼側越冬地での作業風景。クマイザサが特に濃い場所。

II エゾシカ生息密度の許容限度検討手法

梶 光一(東京農工大)

シカが森林に与える影響は全国各地から報告されるようになった。しかし、多くの調査は、高密度地域でシカを排除した囲い区と対照区の比較を行うにとどまり、どの程度の生息密度でどのような影響を森林植生へ与えたのかを長期間追跡した事例は大変限られている。ここでは、生息数と植生の推移が比較的長期にわたって調べられている知床岬、洞爺湖中島、北海道東部での調査事例に基づき、森林にとってのエゾシカの許容限度密度を検討する。

知床岬

知床半島では 1979 年から 1980 年に北海道による知床半島自然生態系総合調査が実施された。当時、植物班は半島全域を精力的に調査したが、エゾシカが植生に与える影響についての記述は一つも残しておらず、知床全体のエゾシカの生息密度は極めて低かったと考えられる。1980 年当時の知床岬での越冬密度は約 5 頭/km²と推定され、越冬地ではわずかにオヒョウの小径木の樹皮食いが生じた。生息数の増加が与えた植生への影響を図 1 に示した。8 頭/km²に達すると、オヒョウの大径木まで樹皮が採食され、15 頭/km²に達すると枯死木が増加した。さらに個体数が増加すると、小径木の消失、採食ラインの形成、ササ群落の衰退が進行した。1996 年、越冬密度が 80 頭/km²を超えるほどの高密度となると、オヒョウ、シウリザクラ、ササ群落が消失し、ササがなくなり、裸地になったところにシカの不嗜好植物であるハンゴンソウが侵入しはじめた。1998 年、越冬密度が 118 頭/km²とピークに達し、ミズナラの大径木の樹皮が知床で初めて観察され、翌冬に群の崩壊が起こった。オヒョウの大径木の樹皮食いが生じる 8 頭/km²が、植生への影響が顕在化するひとつの目安の密度となろう。

洞爺湖中島

洞爺湖中島では調査が開始された 1980 年時点の生息密度が 30 頭/km²に達していた。その後の生息数の増加と植生への影響を図 2 に示した。越冬地ではすでに、採食によって小径木は消失しており、ササ群落の部分的な衰退も生じていた。その後個体数がピーク(約 60 頭/km²)に向かうにつれ、島全体から小径木の消失、採食ラインの形成、ササ群落の衰退、大径木への樹皮食いが進行した。そしてササ群落が消失し、例年よりも厳しかった翌年の冬に大量死亡が生じている。

洞爺湖中島の森林構造の長期的な変化は、1)小径木の消失による本数減少、2)樹皮食いによる中・大径木の枯死からなる本数と材積の減少、3)残存木の肥大成長による材積増加、4)枯死の継続による本数減少と材積増加、5)本数と材積の減少に至る(常田ほか 2004)。洞爺湖における約 20 年間の調査によって、多様な樹種が混在する落葉広葉樹林では、シカが高密度に生息する場合でも森林構造そのものは長期間継続しうることが示唆されている(常田ほか 2004)。

北海道東部

北海道立 6 研究機関によって 1996～2000 年度の 5 年間にわたり、北海道東部を中心にエゾシカの大発生の実態を明らかにするために「エゾシカの保全と管理に関する研究」が実施された。調査開始時は、北海道東部においてエゾシカの個体数がピークに達した時期であったが、その後北海道を進める「エゾシカ保護管理計画」によって個体数が減少していった。このような状況下で、生息密度が与えた生息地と天然林への影響に基づいて、適正密度の検討を行った(梶ほか 2006)ので紹介する。なおこの研究では絶対密度は測定しておらず、密度指標を用いている。

1. 生息地

生息地の森林の構造や餌植物などに大きな影響を及ぼさない「最小影響密度」は、個体群成長の上限値である「生存限界密度」に比べるとはるかに低い。エゾシカの生息密度が上昇すると最初に現れる植生への影響は、夏の主要な生息地である河畔の落葉広葉樹林の採食高内の樹木の葉が明らかに減少し、林内の見通しがよくなって、高さ約 2m の採食ラインが形成される。しかしこの段階では、林床植物が目立った減少がみられないところが多い。したがって河畔の落葉広葉樹林では採食ラインが形成される密度を最小影響密度とすることができる。採食ラインは知床岬や洞爺湖中島でもシカの生息密度上昇によって最初に現れた影響である。

2. 天然林

天然林の当年生実生と高さ 20cm 未満の稚樹は、シカの密度の影響をほとんど受けないが、この高さを越えた稚樹は、低密度から中密度への移行時に影響が現れ始め、高密度となるとこのクラスの小径木が消失する。中密度以上になると樹皮剥ぎが小径木から始まり、ついで大径木にまで及ぶ。ササへの影響は高密度となるまで現れない。したがって天然林においても採食ラインが増えすぎの目安となる。

まとめ

エゾシカの許容限界密度は管理目標の設定によって異なる。森林の構造は高密度でも長時間維持できる。知床岬では生息密度が 5 頭/km² に達するまでは、植生への影響が軽微であったので、生息密度 5 頭/km² は更新可能な密度といえる。15 頭/km² を超えると枯死木が増加し、植生が激変した。いずれの地域ともシカの生息数の増加による最初の植生変化は、枝葉が減少し採食ラインが形成されたので、採食ラインの形成の有無を許容限界密度の目安とすることも可能である。

参考文献

- 梶光一. 2003. エゾシカと被害: 共生のあり方を探る. 森林科学, 39:28-34.
梶光一・宮木雅美・寺澤和彦・明石信廣. 2006. 適正密度とは. (梶光一・宮木雅美・宇野裕之. 編: エゾシカの保全と管理) pp.199-217. 北海道大学出版会. 札幌.

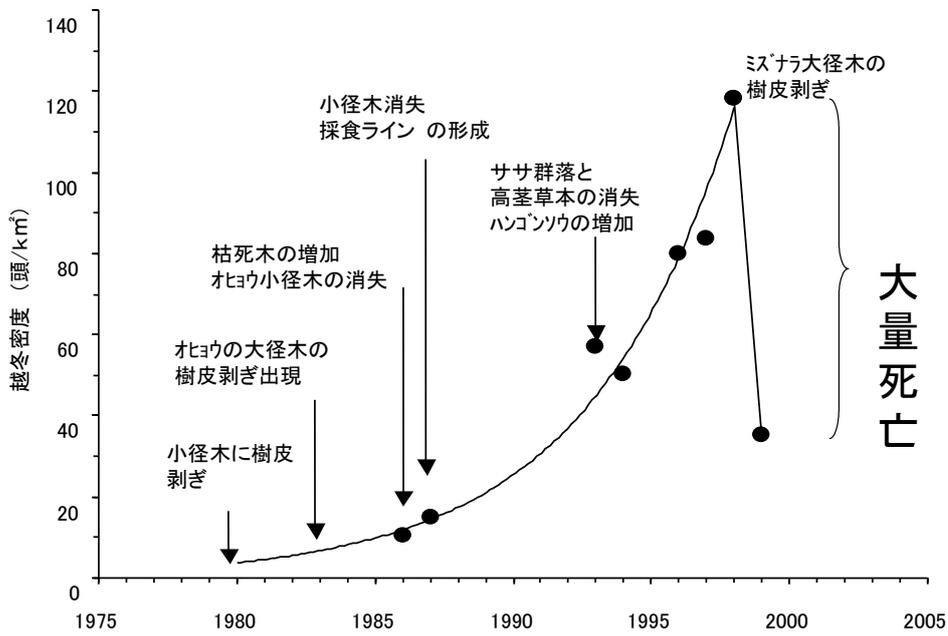


図 1. 知床岬のエゾシカの爆発的増加と崩壊、植生変化 (梶 2003)

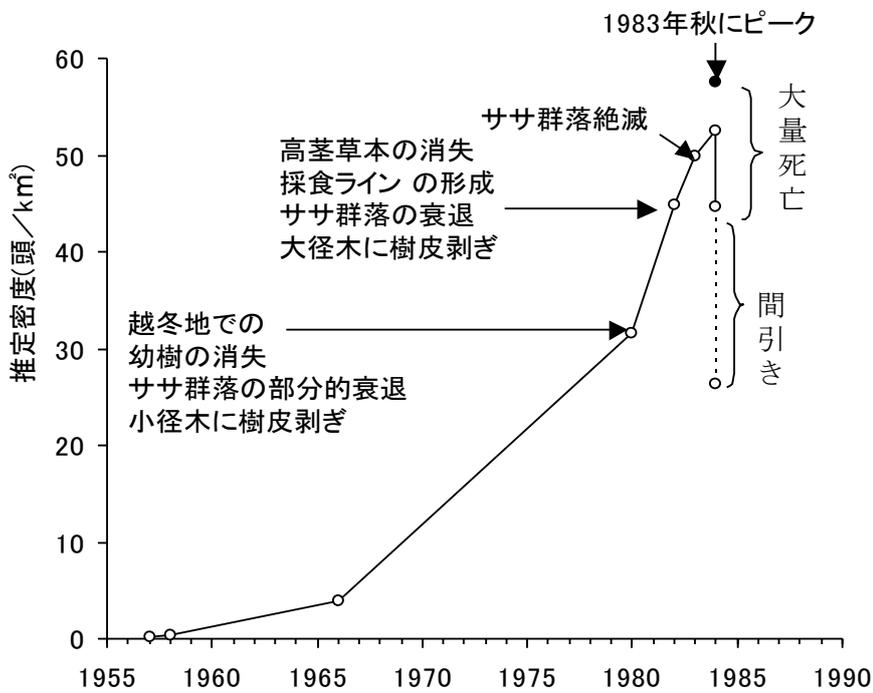


図 2. 洞爺湖中島のエゾシカの爆発的増加と崩壊、植生変化 (梶 2003)

Ⅲ 平成 18 年度知床シカ採食圧調査と今後の展開

石川幸男(専修大学北海道短期大学みどりの総合科学科)

今回の事業においては、全般に調査が困難な知床半島を対象として精力的に調査がなされていると評価する。所期の目的としたレベルにおいては、斜里側と羅臼側に区分してそれぞれ越冬地を包含し、採食圧の状況について一定の傾向が得られた。すなわち非越冬地では植物、特に樹木への採食圧は少なく、斜里側の越冬地でのみ、顕著な採食圧がかかっていることが明らかとなった。またこうした採食圧の違いは、標高の違いを主因とするそれぞれの地区の気候的な条件（特に積雪深）のみではなく、林分構造とも関わりがあることが示唆された。林分構造として重要な点は、立木密度、積雪からのシェルターとなる針葉樹の混交割合、エサ資源としてのササ類の優占度、およびエサ（樹皮）資源としては不利な針葉樹とダケカンバの優占性といつてよい。

さらに、今回の調査対象に含まれなかった地区においても、すでに採食圧の概要が判明している地区もある。特に重要な越冬地としては、すでに知床岬、幌別・岩尾別地区ではいくつもの調査が行われている。また昨年度に実施されて高山帯への進出状況調査（中西・熊本 2005）の際にもいくつかの地点で標高 400m を越える部分の概要は把握されている。これらの情報を整理することによって、今回の結果とあわせて、より広範囲における採食圧の概要は把握可能であろう。

したがって、今回の報告による確認結果にこれまでの既存の確認結果も加えて、採食圧の状況の面的広がりを整理することが第一の課題と言える。その作業の結果、これらの確認からもれている重要な地点があったとすれば、その洗い出しとその地区での追加的な確認が必要になる。高標高域では採食圧がごく低いことが明らかになったといえるので、洗い出しの候補としては、小規模の越冬地等が挙げられるであろう。そしてその後、シカ採食圧の質的变化や面的広がりの拡大を定期的に監視するモニタリング体制を確立することが必要である。短期的にはこれらの点が課題と言える。

ただし、調査項目が示すように、今回の調査はおもに冬季のシカによる採食圧に焦点を絞っていることには留意が必要である。すなわち、シェルターとしての針葉樹の分布や、エサ資源としての樹皮等は、いずれも冬季に重要な要素である。したがって、より包括的かつ長期的には、採食圧の実態解明とその評価に関しては依然として課題が山積している。この点に関して以下にコメントする。

1) 草本種の重要性

今回の調査対象がおもに冬季の採食圧といえるのに対して、植物の生育期には林床植生に採食圧がかかっていると推察される。植物の生育期には越冬期ほどにはシカが特定の地域に集中しないことから採食圧も分散すると推察されるが、実態は冬季以上に不明である。このため、林床植生の主体となる草本種の確認は不可欠である。

今回の調査においても、考察の第二項である「森林の動態とシカの影響」には林床

植生への影響が言及されているが、詳しい内容に触れられたものではない。森林生態学的には、森林植生という以上は上層の木本植物のみならず下層の草本植物も含まれることはいまでもないが、今回の調査ではこの点が含まれていない。寿命の長い木本植物に対する採食の影響は緩やかであることが示唆されているものの、個体サイズがより小さくて寿命もより短い種が多いと推察される林床の草本種に対しては、木本植物に対しては可逆的なレベルの採食圧も、不可逆的な影響をもたらすものかもしれない。この点に関する情報は非常に限られている。まとめの後半においては、特に斜里側越冬地において、林床植生への不可逆的な影響への懸念が示され、シカの越冬個体数の調整の必要性も言及されている。しかし、それをモニタリングする体制が整えられないことには、実状の検討は行えないことから、林床植生までも含めた現状把握とモニタリング体制の構築が不可欠である。

2) 植物の分布状況と採食圧の関連

考察の2. 森林動態とシカの影響 において、「本調査から得られた直径階分布を見る限り、森林全体として小径から大径への頻度分布に問題は見られない。... (中略) ある木本種の激減がすなわち森林生態系にとって不可逆的な変化であるとは考えにくい」とされている。しかし、種ごとに検討すれば、採食圧によってサイズ分布が自己維持的ではない、すなわち小径個体が激減している種、さらにはどのサイズの個体も激減して事実上消滅しかかっている種がないとは言えない。仮に、特定の種が消滅しかかっているとすれば、生物多様性保全の観点からは不可逆的な影響そのものである。その可能性のある種としては、個体数がかつとも少なく低頻度な種であり、なおかつ地理的、標高的に分布限界に近く、さらに採食圧が高い種が存在した場合、この種は極めて厳しい状況下にあると推察される。これらの点が全ての森林構成種に関して明らかという、実態はそうではない。この点を明らかにするためには、次の情報が必要である。すなわち、

- 1：種の地理的分布状況
- 2：種の地域内での本来の分布状況（おもに垂直帯上での位置づけ）
- 3：更新特性
- 4：現実の森林内における量的特長

第一点の地理的分布状況とは、この地域の森林を構成する個々の種の地理的位置づけを意味する。知床半島は冷温帯の北限近くに位置することに特徴があり、植物相的な境界線は択捉島とウルップ島間の宮部線とされている。したがって、知床半島に加えて国後と択捉の二島においては温帯性植物の木本植物、草本植物の多くが分布北限を迎える。このため、知床半島では生育していても、国後、択捉二島には生育しない種があり得る。また逆に、南限にある亜寒帯性植物が点在する可能性もあり得る。参考までに知床半島の低地に分布するいくつかの木本種を例にとって、その分布状況を

示す(表1)。分布情報は佐藤ほか(1985)、斜里町立知床博物館(2005)、Barkalov & Eremenko(2003)、および舘脇と吉村(1939)に拠っている。

表1 知床、国後島、および択捉島での木本植物の分布例

学名	和名	知床	国後島	択捉島
<i>Abies sachalinensis</i>	トドマツ	○	○	○
<i>Picea jezoensis</i>	エゾマツ	○	○	○
<i>Picea glehnii</i>	アカエゾマツ	○	○	○
<i>Larix gmelinii</i>	グイマツ		○	○
<i>Taxus cuspidata</i>	イチイ	○	○	○
<i>Juglans ailanthifolia</i>	オニグルミ	○	○	
<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	ミズナラ	○	○	○
<i>Morus bombycis</i>	ヤマグワ	○	○	
<i>Ulmus japonica</i>	ハルニレ	○	○	
<i>U. laciniata</i>	オヒョウ	○	○	
<i>Cercidiphyllum japonicum</i>	カツラ	○	○	
<i>Hydrangea paniculata</i>	ノリウツギ	○	○	
<i>H. petiolaris</i>	ツルアジサイ	○	○	○
<i>Schizophragma hydrangeoides</i>	イワガラミ	○	○	
<i>Picrasma quassioides</i>	ニガキ	○		
<i>Staphylea bumalda</i>	ミツバウツギ	○		
<i>Tilia japonica</i>	シナノキ	○		
<i>T. maximowicziana</i>	オオバボダイジュ	○	○	
<i>Schisandra chinensis</i>	チョウセンゴミシ	○	○	○
<i>Magnolia obovata</i>	ホオノキ	○	○	
<i>M. kobus</i> var. <i>borealis</i>	キタコブシ	○		
<i>Cornus controversa</i>	ミズキ	○	○	
<i>Actinidia arguta</i>	サルナシ	○	○	
<i>A. kolomikta</i>	ミヤママタタビ	○	○	○
<i>A. polygama</i>	マタタビ	○		

ここに挙げた種は適宜選んだものであって網羅的ではないが、知床半島で止まる種、国後島でとまる種、全地域に分布する種さまざまであることがわかる。また近縁種でも、たとえばサルナシ属の3種において、マタタビは知床半島で止まり、サルナシは国後島で止まる一方で、ミヤママタタビは全地域に分布するように、分布状況は微妙に異なっている。ここで例示した種の中では、分布上の希少性という面で、知床半島でとまるニガキ、ミツバウツギ、シナノキ、キタコブシとマタタビの重要性が他の種より高いといえる。

第二に、以上の種は生育する標高もそれぞれ相違しているはずであり、より南方でとまる種は知床半島でもより低地に限定されると想定される。しかし、個々の種がどの程度まで上昇しているかに関する詳細なデータはないことから、知床半島内における垂直帯上における分布情報が不可欠である。また同時に、同じ標高帯であってもハビタットの違いに関する情報も必要である。

さらに第三点として、世代交代の場としての更新場所と、更新を保障するメカニズムが確保されることが必要となる。一例を挙げれば、先に述べた地理的分布の項において知床でとまる種でも、シナノキは量的に比較的豊富な種であって森林内で時に優占する場合もあると思われるが、ニガキ、ミツバウツギ、キタコブシとマタタビは、本来的に出現頻度の低い種である。

最後に第四点として、以上に述べた本来の分布状況と生態的特性に加えて、シカの採食圧がかかった後の現状での分布実態として、本報告書の表1に示された密度、図3の本数別樹種構成、そして図4の直径階別頻度分布における、種ごとの内実が重要となる。これらの図表では主要な種以外に関しては種を区別しないで表示されているが、上で示したように種ごとの内実が不可欠である。逆に言うならば、本報告書で明らかにされた現況は、以上の第一から第四の項目のうちで、第四項目の、しかも概要ということになる。

さらに、上記諸点は、もちろん1)で言及した草本種についてもまったく同様に必要とされる。したがって、斜里町立知床博物館(2005)に記述されている在来種全種を対象に、分布情報の整理と世代交代に関わる生態的特性の解明が不可欠である。

これらの諸点を種ごとに検討することによって、はじめてその種の分布上の重要性が評価され、世代交代に及ぼすシカの採食圧の影響も明らかにされ、これらの点を対比することによって知床半島において絶滅の危機にさらされているかどうかを明らかにすることができるはずである。そして、本来的に分布する在来種全てにおいて、今後とも問題がなければ、シカの採食圧がかかっている状況下でも森林生態系には不可逆的な影響がない、と結論できることになる。

3) 関係諸機関との連携、協働

最後に、以上の点に関連して、関係各機関との連携、協働についてコメントする。ここで述べたように、種の本来の分布状況と世代交代の特性をスクリーニングしつつ、今回に報じられたサイトや既存のサイト等で、全ての木本と草本植物を対象にモニタリングを行うことは、不可欠とはいえ膨大な作業量となる。

知床世界自然遺産関連の調査事業としては、林野庁以外にも種々の機関が関連しており、著者の関係する分野においては、環境省と共同で、今回の調査と類似した趣旨でシカの採食圧実態のモニタリング地点の設定に取り組んでいる。この事業の調査デザインは、林床植生も含めていることを除けば今回の林野事業とほぼ同じ内容であるにも関わらず、両者の間で積極的に情報交換を行いながら、効率的に実態調査が行われているとは必ずしもいえない。限られた人的、物的資源を効率的に活用するためにも、両者の緊密な協力関係の構築が不可欠と考える。現状では、著者を含めた科学委員等が世界遺産関連の会議等において提言した調査項目に関して、関係省庁を主体に独自で対応しているのが実状といえる。ここで述べた植物とシカの採食圧の関連に関して言えば、林野庁と環境省がともに会して、調査課題をアドバイスする学識経験者

も加わって目標を設定し、調査デザインを協議する場を作り、さらに実施に当たる必要がある。

参考文献

- Barkalov, V. Y. & Eremenko N. A. 2003. Flora of Krilsky Nature Reserve and Small Kril Reserve, Sakhalinsky region. Dal’Nauka, Vladivostok. (in Russian)
- 佐藤 謙・西川恒彦・酒井聡樹・松井 淳・甲山隆司・小池文人・小林正寛・伊藤浩司. 1985. 遠音別岳原生自然環境保全地域と知床半島全域の維管束植物相. (遠音別岳原生自然環境保全地域調査報告書) pp.115-172. 環境庁.
- 斜里町立知床博物館. 2005. データブック知床・2005. 斜里町立知床博物館.
- 舘脇 操・吉村文五郎. 1939. 千島択捉島の森林植物. 北海道林業会報 37:1-9.
- 中西将尚・熊本将志. 2006. III. エゾシカの高山帯への進出状況調査. (平成 17 年度国立公園等民間活力活用特定自然環境保全活動(グリーンワーカー)事業「知床半島におけるエゾシカの植生への影響調査事業報告書」) pp.12-26. 知床財団.