

エゾシカの高密度化が食糞性コガネムシ群集に与える影響

赤羽 俊亮・日野 貴文・吉田 剛司*

酪農学園大学大学院酪農学研究科野生動物保護管理学研究室

Impacts of High Density of Sika Deer (*Cervus nippon yesoensis*) on Dung Beetle Community. Syunsuke AKABA, HINO Takafumi and Tsuyoshi YOSHIDA* Laboratory of Wildlife Management, Graduate School of Dairy Science, Rakuno Gakuen University; Bunkyo-dai-Midorimachi 582, Ebetsu, Hokkaido 069-8501, Japan. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 58: 269–274 (2014)

Abstract: We assessed the impact of sika deer (*Cervus nippon yesoensis*) density on the abundance, diversity and species composition of forest dung beetle communities. We used baited-traps to collect dung beetles in habitats with two different sika deer densities near Lake Toya, Hokkaido, Japan: Nakajima Island (high-density) and the nearby lakeshore forest (low-density). Overall, our results showed that dung beetle abundance was associated with higher deer density. Although differences in dung beetle species richness, diversity index and beta diversity were not statistically significant among deer densities. NMDS analysis showed that dung beetle community composition did vary with deer density. Our results indicate that, where deer density is high, the dung beetle community characterized by grassland species, including *Caccobius jessoensis*, *Aphodius pusillus* and *A. rectus*. Conversely, where deer density is low, the dung beetle community comprises forest species such as *Phelotrupes laevistriatus*. Our study suggests that deer density strongly influences dung beetle species abundance via the volume of deer dung. Additionally, we show that forest dwelling dung beetle species give way to grassland dwelling species at higher deer densities.

Key words: Dung beetle; deer density; species diversity; species composition

緒 言

食糞性コガネムシ (以下, 糞虫) の個体数や多様性は, 森林の分断化などの生息環境の変化に敏感に応答するため, 生態系変化の指標生物として用いられる (Davis et al., 2001; Halfpeter and Arellano, 2002; McGeoch et al., 2002). 例えば, 森林伐採や農地への転換は, 糞虫の個体数を減少させ (Estrada and Coates-Estrada, 2002; Shahabuddin et al., 2005; Andresen, 2008), 種数や多様性の減少 (Scheffler, 2005; Shahabuddin et al., 2005; Navarrete and Halfpeter, 2008) を招くと報告されている. また, 狩猟などによる哺乳類の減少は, 糞量の減少を介して, 糞虫の個体数や種数を減少させ種構成の変化をもたらす (Andresen and Laurance, 2007; Culot et al., 2013). 一方で, 有蹄類の個体数増大による糞量の増加や植生の改変が糞虫群集に及ぼす影響についての研究は少なく, 統一的な結論は得られていない. 例えば, イギリスの落葉樹林帯において, Stewart (2001) はシカ類の増加に伴う糞量の増加が糞虫群集の多様性を高めると指摘している. しかし, Kanda et al. (2005) は 1980 年

代以降にニホンジカ *Cervus nippon* Temminck (以下, シカ) が増加し, 植生への影響が顕著に認められる奈良県大台ヶ原の針広混交林およびミヤコザサ *Sasa nipponica* Makino et Shibata. 草地において, シカの増加に伴う糞量の増加は糞虫群集の多様性に影響がなく, シカによる植生改変が糞虫群集の多様性を低下させたと指摘している.

北海道南西部にある洞爺湖中島 (以下, 中島) では, 1950 年代後半から 60 年代半ばに導入された, シカの一種である, エゾシカ *C. n. yesoensis* Heude の個体数が増加し, 1983 年にはシカが採食できる範囲の草木が消失するディアラインが形成された (梶, 1993). 林床はササ群落が消失し, ハンゴンソウ *Senecio cannabifolius* Less. やフッキソウ *Pachysandra terminalis* Sieb et Zucc. 等のシカが好まない植物が残り, 植生構造が単一化している (梶, 1993; 助野・宮木, 2007). このように, 高密度に生息するシカにより中島内は植生改変が著しく, さらに大量の糞が供給されているため, 糞虫群集の個体数や多様性などに影響を与えている可能性が高い. また, 中島は 1980 年からほぼ毎年, 追い出し法により島内のエゾシカの生息数をカウ

*E-mail: yoshi-ty@rakuno.ac.jp

2014 年 1 月 28 日受領 (Received 28 January 2014)

2014 年 5 月 11 日登載決定 (Accepted 11 May 2014)

DOI: 10.1303/jjaez.2014.269

トしており、シカの生息密度を正確に把握できている。有蹄類が糞虫群集に与える影響を調べた研究例において、有蹄類の正確な個体数と有蹄類による植生改変の基礎情報がある研究事例は少なく、これらの情報の欠落が有蹄類と糞虫群集の相互作用の解明を妨げている。そのため、中島は高密度のシカとそのシカによって改変された植生が糞虫群集の個体数、種多様性、種構成をどのように変化させるのかを解明するのに適している。

中島の糞虫群集とシカの密度が中島ほど高くない北海道占冠村、むかわ町の糞虫群集を比較した村井・吉田(2013)は、中島の糞虫群集が他の地域とその組成が異なっていることを指摘しているが、この違いは気候要因や地誌的要因による可能性もあり、高密度のシカが糞虫群集に及ぼす影響を明らかにするには中島と同じ気候・地誌を持つ洞爺湖湖畔地域(以下、湖畔)内の糞虫群集と比較する必要がある。

本研究では、シカが高密度に生息する中島と低密度である湖畔の森林内で糞虫を採集し、シカの高密度化がもたらす糞虫群集の個体数、種多様性、種構成の変化について、その要因を糞量増加と植生改変に着目して、検証した。

本研究を遂行するに当たり、多くの方々にご協力頂いた。ここに深謝の意を表す。UW クリーンレイク洞爺湖の室田欣弘氏には現地調査にて様々な便宜を図って頂いた。中島のシカの個体数などに関する情報は東京農工大学野生動物保護管理学研究室の梶光一教授から提供して頂いた。また、湖畔の植生データは酪農学園大学地域環境保全学研究室の宮木雅美教授から頂いた。野外調査などには酪農学園大学野生動物保護管理学研究室の学生諸氏にご協力頂いた。なお、本研究は環境省環境研究総合推進費(D1103:支笏洞爺国立公園をモデルとした生態系保全のためのニホンジカ捕獲の技術開発)の一部として実施した。

材料および方法

調査地

北海道南西部に位置する支笏洞爺国立公園内にある、洞爺湖の中央に浮かぶ中島内3地点とその湖畔から3地点の計6地点で調査を実施した。洞爺湖地域は1年を通して北海道内では温暖な気象条件下にあり、冬でも気温がマイナス10°C以下になることは少ない。洞爺湖町の年間降水量は912.1mmで(2008~2012年までの平均; 気象庁 Web <http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php> 2013年6月12日確認)、夏から秋にかけ降雨は多いが冬場の降雪は少ない。中島内の植生は落葉広葉樹林が91.8%を占め、そのほかに針葉樹人工林が6.3%、草地在り1.6%を占め(Miyaki and Kaji, 2004)、下層植生はササが消失しシカ不嗜好性植物であるハンゴンソウやフッキソウが優占している。中島には1957年から1965年にかけて3頭のシカが導入され、

その後指数的に個体数が増加し(梶, 1986)、シカの採食可能範囲にある草木が消失するディアラインが形成された(梶, 1993)。2012年に実施された個体数センサスでは、約53.3頭/km²のシカが確認されている(梶ら, 未発表)。このようなシカの高密度化に伴い、剥皮による樹木密度の低下や林床のササの消失が引き起こされ、植生が大きく改変されている。なお、中島にはシカ以外の中・大型哺乳類は生息していない。

湖畔3地点(B1-B3)の植生について、高木相はシナノキ *Tilia japonica* (Miq.) Simonk. やイタヤカエデ *Acer pictum* Thunb. subsp. *mono* (Maxim.) H. Ohashi, ミズナラ *Quercus crispula* Blume が優占する落葉広葉樹林で、林床はB1: オシダ *Dryopteris crassirhizoma* Nakai やコンロンソウ *Cardamine leucantha* (Tausch) O. E. Schulz, B2: ハイイヌガヤ *Cephalotaxus harringtonia* (Knight ex J. Forbes) K. Koch var. *nana* (Nakai) Rehder とクマイザサ *S. senanensis* Rehder, B3: クマイザサがそれぞれ優占している。また、湖畔側にはシカ以外にもキタキツネ *Vulpus vulpus schrencki* Kishida やエゾタヌキ *Nyctereutes procyonides albus* Hornaday, アライグマ *Procyon lotor* Linnaeus 等が生息している。

調査手法

中島内の代表的な植生である下層植生がほぼ消失した裸地に近い環境およびハンゴンソウやフッキソウで下層が覆われた環境から3地点(A1-A3)を選定し、20m×20mの調査区を各地点に1カ所設けた。また、湖畔において中島と同様の林齢・森林管理履歴を持つ3地点(B1-B3)に対照区を設定した(Fig. 1)。

また、湖畔のシカの生息密度を把握するために、事前調査として湖畔3地点で糞粒法を実施して小野ら(1983)に従い生息密度を算出した。その結果、B1: 0.0頭/km²(シカ糞を発見できなかった)、B2: 3.1×10^{-2} 頭/km², B3: 6.9×10^{-4} 頭/km²と推定された。さらに、狩猟努力量当たりの目撃数(SPUE; Sighting per unit effort)は、洞爺湖畔を含む胆振周辺地域では0.1~2.0頭/人日であり、北海道内でシカの個体数が多いとされる東部地域の6.0頭/人日以上(宇野・玉田, 2012)と比べても低い。これらから、湖畔では中島と比べて著しくシカ密度が低いと予測できる。

糞虫調査は2012年6月から10月に実施した。糞虫の採集には、牛糞をベイトとした早川式ザルトラップを使用した(早川ら, 1976)。シカ糞と牛糞では形状や養分構成に相違があるが、異なる動物種の糞に対する糞虫の嗜好性を調べたDormont et al. (2007)では、牛糞とシカ糞に関して、糞虫の嗜好性に違いは見られなかった。そのため、糞の新鮮度等の条件を揃えることが容易な牛糞をベイトとして選択した。

トラップは直径22cm、深さ9cmのザルを地面と平行になるように縁まで埋め、園芸用の腐植土を8分目まで入れ

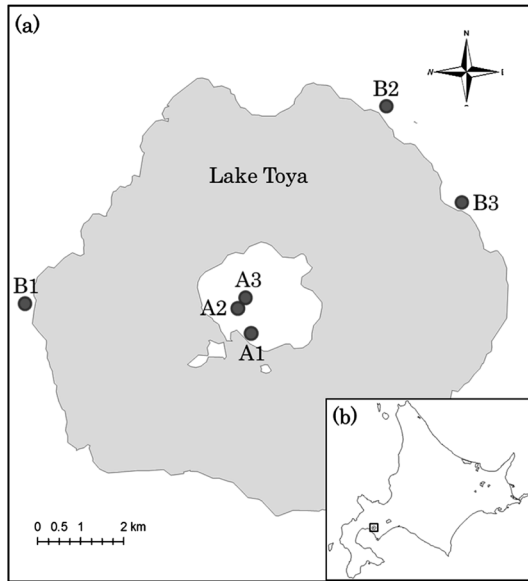


Fig. 1. (a) Study sites at Lake Toya (140°50' N, 42°36' E). The geodesic distance among study sites in Nakajima Island are A1–A2: 555 m, A1–A3: 780 m, A2–A3: 257 m. (b) The location of study sites in Hokkaido, Japan.

た上に牛糞を敷いた。バイトとなる牛糞の量は 300 g とした。このトラップを調査区の中央と四辺の中点、計 5 か所に置いた。糞虫には昼行性と夜行性の種が存在し(笹山ら, 1984), 糞設置後 1–2 日後に糞虫の飛来がピークを迎えるので(宮内・横山, 1983), トラップの設置から回収までを 24 時間に設定した。回収したサンプルはソーティングして、種同定と個体数の計数を行った。川井ら(2008)の「日本産コガネムシ上科図説第 1 巻 食糞群」の検索表を利用し、糞虫の同定および種を森林性・草地性に分類した。

データ解析

中島と湖畔で個体数, 種数, 多様度を比較するため, 調査期間中の調査区ごとの糞虫個体数の合計値, 出現種数および算出した多様度指数の値をもとに, Mann–Whitney の U 検定を行った。中島と湖畔の共通種に関しても, それぞれ同様の検定を行った。多様度指数は Simpson の多様度指数 (D : 式(1)) と Shannon–Wiener の多様度指数 (H' : 式(2)) を用いて, それぞれ求めた。また, 中島と湖畔の β 多様度を比較するため, Bray–Curtis の非類似度指数(式(3)) を求め, Mann–Whitney の U 検定を行った。

$$D=1-\sum_{i=1}^S p_i^2 \quad (0 \leq D \leq 1) \quad (1)$$

$$H'=-\sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i \quad (2)$$

$$\delta_{AB}=\frac{\sum_{n=1}^S |n_{Ai}-n_{Bi}|}{N_A+N_B} \quad (3)$$

S : 全種数

p_i : 種 i の個体数が群集全体の個体数に占める割合
 n_{Ai}, n_{Bi} : サンプル A (B) の i 番目の種の個体数
 N_A, N_B : サンプル A (B) の全個体数
 村井・吉田(2013) が, クロマルエンマコガネ *Onthophagus ater* Waterhouse (以下, クロマル) を含む数種は腐敗物も採食することから, 冬期に死亡したシカの腐肉が個体数増加につながっている可能性もあると指摘しているため, 本研究で採集された中から腐食性を有する種を除いて同様の解析を行った。

さらに, 両調査地における糞虫群集の種構成を比較するため, 調査地点ごとの糞虫群集の非類似度を距離測定値として, 非計量多次元尺度法 (NMDS) を用いて解析した。多次元尺度法は生物群集データの解析において, 非類似度のような距離測定値に基づき似たデータを近くに, 異なったデータを遠くに配置する次元縮小法の 1 つであり(土居・岡村, 2011), 多くの糞虫群集の研究において利用されている (Escobar et al., 2005; Carpio et al., 2009; Masís and Marquis, 2009; Filgueiras et al., 2011; Lopes et al., 2011)。調査区同士の非類似度は Bray–Curtis の非類似度指数をその尺度とし, 有意性の検証は 1,000 回の並び替え検定により行った。すべての統計解析は R (version 2.14.0, R Development Core Team, 2012) を用いた。

結 果

中島と湖畔合わせて 3 科 7 属 9 種 2,351 個体の糞虫が採集された (Table 1)。採集された糞虫の個体数は, 中島が湖畔に比べ有意に多かった ($U=2.3 \times 10^5, p < 0.001$)。中島では 7 種 (A1: 6 種, A2: 6 種, A3: 6 種), 湖畔では 5 種 (B1: 5 種, B2: 4 種, B3: 4 種) 採集され, 中島と湖畔で有意な違いはなかった ($U=111.0, p=0.82$)。多様度指数に関して有意な差はなかった (H' : $U=3.73, p=0.96$; D : $U=1.20, p=0.99$) 各調査区間の類似度は, 中島は A1–A2: 77.0%, A1–A3: 47.3%, A2–A3: 64.3% となり, 湖畔は B1–B2: 90.2%, B1–B3: 72.5%, B2–B3: 71.5% となった。中島と湖畔の各調査区間の β 多様度は有意に差があった ($U=45, p=0.004$)。腐食性の糞虫種を除外した場合でも同様の結果が得られた (個体数: $U=16452.0, p < 0.001$; 種数: $U=28.5, p=0.78$; 多様度指数: $[H'] U=0.22, p=0.86$; $[D] U=0.06, p=0.96$; β 多様度: $U=45, p=0.004$)。

NMDS を用いた中島と湖畔の糞虫群集の種構成解析の結果, 中島と湖畔の糞虫群集の種構成は互いに異なった ($p < 0.01$; Fig. 2)。中島の糞虫群集はマエカドコエンマコガネ *Caccobius jessoensis* Harold (以下, マエカド), コマグソコガネ *Aphodius pusillus* (Herbst) (以下, コマグソ), マグソコガネ *Aphodius rectus* (Motschulsky) (以下, マグソ) により特徴づけられ, 湖畔の糞虫群集はセンチコガネ *Phelotrupes laevistriatus* (Motschulsky) (以下, センチ) とツ

Table 1. The abundance (mean±SE, $N=3$) and main habitat of dung beetle species collected at Nakajima Island (High deer density area) and Lakeshore forest of Lake Toya (Low deer density area) from June to October, 2012. Mann–Whitney’s U test was used to compare the differences between common species abundance of two study sites.

Japanese common name Specific name	Habitat ^a	Nakajima Island	Lakeshore	p value
コブナシコブスジコガネ <i>Trox nohirai</i>	F	0.3±0.3	—	—
センチコガネ <i>Phelotrupes laevistriatus</i>	F	33.7±11.6	61.3±7.1	<0.001
ダイコクコガネ <i>Copris ochus</i>	G	2.0±0.8	—	—
ツノコガネ <i>Liatongus minutus</i>	G and F	—	3.3±1.5	—
マエカドコエンマコガネ <i>Caccobius jessoensis</i>	G and F	431.3±130.1	9.3±2.2	<0.001
クロマルエンマコガネ <i>Onthophagus ater</i>	G and F	212.0±36.3	22.7±4.8	<0.001
コマグソコガネ <i>Aphodius pusillus</i>	G	4.0±0.5	—	—
マグソコガネ <i>Aphodius rectus</i>	G	3.3±0.3	—	—
オオフタホシマグソコガネ <i>Aphodius elegans elegans</i>	G	—	0.3±0.3	—
合計		686.6±58.0	96.9±10.0	

^aBased on Kawai et al. (2008) [F : Forest, G : Glassland].

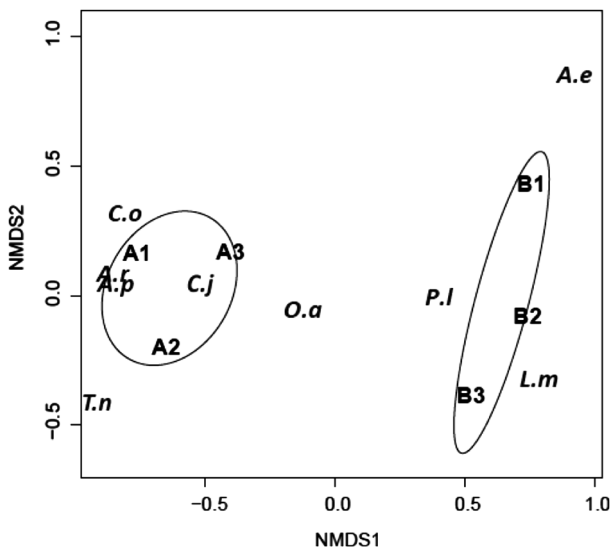


Fig. 2. Non-metric multidimensional scaling ordination of dung beetle community structure based on the abundance data in the forests of Nakajima Island (A1–A3, high deer density area) and lakeshore (B1–B3, low deer density area). 95% confidence interval ellipses for study sites (Nakajima Island, Lakeshore forest) are based on the standard error of point scores. *T.n*: *Trox nohirai*, *P.l*: *Phelotrupes laevistriatus*, *C.o*: *Copris ochus*, *L.m*: *Liatongus minutus*, *C.j*: *Caccobius jessoensis*, *O.a*: *Onthophagus ater*, *A.p*: *A. pusillus*, *A.r*: *Aphodius rectus*, *A.e*: *A. elegans elegans*.

ノコガネ *Liatongus minutus* (Motschulsky) (以下、ツノ) により特徴づけられた。

中島、湖畔ともに出現した上位3種は、センチ、マエカド、クロマルであり、これら3種で全採集個体数の98.6%を占めた。上位3種について、中島と湖畔でそれぞれ個体数に有意な差があった ($p < 0.001$; Table 1)。中島ではマエカドが最も多く採集され、各調査区の採集個体数の45%以上がマエカドであった。また湖畔ではセンチが最も多く、各調査区の採集数の45%以上を占めた。

中島では草地を好むマエカドと草地性のダイコクコガネ *Copris ochus* (Motschulsky)、コマグソ、マグソの個体数が全個体数の64%を占めた。一方で、湖畔ではマエカドやオオフタホシマグソコガネ *Aphodius elegans elegans* Allibert といった草地性の糞虫の個体数は10%に留まった。

考 察

中島で採集された糞虫の個体数は湖畔と比べて有意に多かった。一般に、糞虫の個体数と糞の供給者である哺乳類の種数や個体数は相関があり (Estrada et al., 1998; Estrada and Coates-Estrada, 2002; Harvey et al., 2006)、例えば、パナマの森林において狩猟圧の低い地域では高い地域に比べ中・大型の哺乳類が多いため、糞虫の個体数が多いことが報告されている (Andresen and Laurance, 2007)。本研究の

結果も同様に、シカが高密度に生息する中島では糞虫の餌や生息場所となる糞が常に多量に供給されているため、個体数が多いと推測できる。

中島と湖畔で β 多様度と種構成が異なり、中島の糞虫群集はマエカドとコマグソ、マグソにより特徴づけられ、湖畔の糞虫群集はセンチとツノにより特徴づけられた。先行研究において、森林性の糞虫がオープンランドに生息範囲を広げられず (Nummelin and Hanski, 1989; Estrada et al., 1998), また樹木の減少により森林性の種がオープンランドを好む種に取って代わられる (Halfiter and Arellano, 2002) ことが指摘されている。中島で個体数の多かったマエカドは、森林内にも生息するが放牧地などのオープンランドにも生息する (川井ら, 2008)。また、コマグソとマグソは主に放牧地で採集される (川井ら, 2008)。したがって、マエカドはシカにより森林植生が衰退した中島の環境に適應でき、その群集を特徴づけたと考えられる。一方で、センチは森林内の獣糞でよく採集されるため (川井ら, 2008), 中島よりも林冠・林床被度の高い湖畔の糞虫群集を特徴づけたと考えられる。つまり、シカの高密度化による植生改変が草地性・好光性の種には正の影響を、森林性の種には負の影響を与え、種構成に変化をもたらすことが示唆された。

本研究では糞虫の種数と多様度指数について、シカが高密度に生息する中島と低密度の湖畔では有意な差がなかった。Kanda et al. (2005) は奈良県大台ヶ原にて、高密度のシカの生息によりトウヒ林が消失したミヤコザサ草地、シカの影響が小さい原生林、ミヤコザサ草地と原生林の間の移行林で糞虫の種多様性を比較し、原生林よりもミヤコザサ草地と移行林で種多様性が低かったと報告している。一方で、中島でのシカによる生息地改変は林床植生のバイオマスや種構成の改変に留まり、森林から草地へといった極端な改変を伴っているわけではない。そのため Kanda et al. (2005) で扱われている生息地改変に比べて著しくなく、森林性の糞虫種を局所絶滅させるほどの大きな影響がなかったため、中島と湖畔の糞虫の種多様性に有意な違いが現れなかったと考えられる。

本研究において、中島におけるシカの高密度化に伴う糞量増加と採食による植生改変は、糞虫の個体数増加や種構成の違いをもたらす糞虫群集を変化させていることが示唆された。これらの結果は、糞虫群集はシカの高密度化に伴う生態系改変の指標生物として有用であることを示唆する。

中島では2012年より環境省環境研究総合推進費(D1103: 支笏洞爺国立公園をモデルとした生態系保全のためのニホンジカ捕獲の技術開発)の下で、生態系保全のためにシカの個体数を削減している。糞虫群集を指標としてシカの個体数削減の生態系保全への効果を検証するため、今後はシカの生息密度減少が中島の糞虫群集にもたらす変化を明らかにしていくことが重要である。

摘 要

エゾシカ(以下、シカ)が高密度に生息する洞爺湖中島と生息密度が低い洞爺湖湖畔地域の森林内で、糞虫群集の個体数、種数、多様度指数、種構成を比較してシカの高密度化が糞虫群集に与える影響について考察した。

糞虫の個体数は湖畔地域よりも中島で多かった。一方、中島と湖畔地域の糞虫群集の種数、Simpson 指数(D)と Shannon 指数(H')には有意な差はなかったが、 β 多様度には両調査地で差があった。また、NMDS(非計量多次元尺度法)を用いて中島と湖畔の糞虫群集の種構成を比較したところ、両調査地で有意に種構成が異なった。中島の糞虫群集はマエカドコエンマコガネと草地性のコマグソコガネ、マグソコガネにより特徴づけられ、湖畔の糞虫群集はツノコガネと森林性のセンチコガネにより特徴づけられた。

これらの結果から、シカの高密度化は多量の糞の供給により糞虫の個体数を増加させ、同時に植生改変により森林性から草地性の種が優占する群集へと種構成を変化させる可能性が高いと考えられた。また、糞虫群集が有蹄類の生息密度増加に伴う生態系改変の指標生物として利用できることが示唆された。

引用文献

- Andresen, E. (2008) Dung beetle assemblages in primary forest and disturbed habitats in a tropical dry forest landscape in western Mexico. *J. Insect. Conserv.* 12: 639–650.
- Andresen, E. and S. G. W. Laurance (2007) Possible indirect effects of mammal hunting on dung beetle assemblages in Panama. *Biotropica* 39(1): 141–146.
- Carpio, C., D. A. Donoso, G. Ramón and O. Dangles (2009) Short term response of dung beetle communities to disturbance by road construction in the Ecuadorian Amazon. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* 45(4): 455–469.
- Culot, L., E. Bovy, F. Z. Vaz-de-Mello, R. Guevara and M. Galetti (2013) Selective defaunation affects dung beetle communities in continuous Atlantic rainforest. *Biol. Conserv.* 163: 79–89.
- Davis, A. J., J. Holloway, H. Huijbregts, J. Kriksen, A. H. Kirk-Spriggs and S. L. Sutton (2001) Dung beetles as indicators of change in the forests of northern Borneo. *J. Appl. Ecol.* 38: 593–616.
- 土居秀幸・岡村 寛 (2011) 生物群集解析のための類似度とその応用: R を使った類似度の算出, グラフ化, 検定. 日生態会誌 61: 3–20. [Doi, H. and H. Okamura (2011) Similarity indices, ordination, and community analysis tests using the software R. *Jpn. J. Ecol.* 61: 3–20.]
- Dormont, L., S. Rapior, D. B. McKey and J-P. Lumaret (2007) Influence of dung volatiles on the process of resource selection by coprophagous beetles. *Chemoecology* 17: 23–30.
- Escobar, F., J. M. Lobo and G. Halfiter (2005) Altitudinal variation of dung beetle (Scarabaeidae: Scarabaeinae) assemblages in the Colombian Andes. *Global Ecol. Biogeogr.* 14: 327–337.
- Estrada, A. and R. Coates-Estrada (2002) Dung beetles in continuous

- forest fragments and in an agricultural mosaic habitat island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biodivers. Conserv.* 11: 1903–1918.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada, A. A. Dadda and P. Cammarano (1998) Dung and carrion beetles in tropical rain forest fragments and agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *J. Trop. Ecol.* 14: 577–593.
- Filgueiras, B. K. C., L. Iannuzzi and I. R. Leal (2011) Habitat fragmentation alters the structure of dung beetle communities in the Atlantic Forest. *Biol. Conserv.* 144: 362–369.
- Halfpiter, G. and L. Arellano (2002) Response of dung beetle diversity to human-introduced change in a tropical landscape. *Biotropica* 34: 144–154.
- Harvey, C. A., J. Gonzalez and E. Somarriba (2006) Dung beetle and terrestrial mammal diversity in forests, indigenous agroforestry systems and plantation monocultures in Talamanca, Costa Rica. *Biodivers. Conserv.* 15: 555–585.
- 早川博文・川崎金治・神長毎夫 (1976) 北日本病虫研報 27: 114. [Hayakawa, H., K. Kawasaki and T. Kaminaga (1976) *Annu. Rep. Plant Prot. North Jpn.* 27: 114.]
- 梶 光一 (1986) 洞爺湖中島のエゾシカの個体群動態と管理. 哺乳類科学 53: 25–28. [Kaji, K. (1986) Population dynamics and management of Sika deer introduced into Nakanosima Island in Lake Toya. *Honyurui Kagaku* (Mammalian Science) 53: 25–28.]
- 梶 光一 (1993) シカが植生を変える—洞爺湖中島の例—. 生態学から見た北海道 (東 正剛・阿部 永・辻井達一編). 北海道大学図書刊行会, 札幌, pp. 242–249. [Kaji, K. (1993) Sika deer modify vegetation structure—A case study of Nakajima island, Lake Toya, Hokkaido. In *Ecological Point View of Hokkaido* (S. Higashi, H. Abe and T. Tsuji, eds.). Hokkaido University Press, Sapporo, pp. 242–249.]
- Kanda, N., T. Yokota, E. Shibata and H. Sato (2005) Diversity of dung-beetle community in declining Japanese subalpine forest caused by increasing sika deer population. *Ecol. Res.* 20: 135–141.
- 川井信矢・堀 繁久・河原正和・稲垣政志 (2008) 日本産コガネムシ上科図説第1巻 食糞群. 昆虫文献 六本脚, 東京. 197 pp. [Kawai, S., S. Hori, M. Kawahara and M. Inagaki (2008) *Atlas of Japanese Scarabaeoidea Vol. 1. Coprophagous Group*. Roppon-Ashi Entomological Books, Tokyo. 197 pp.]
- Lopes, J., V. Korasaki, L. L. Catelli, V. V. M. Marçal and M. P. B. P. Nunes (2011) A comparison of dung beetle assemblage structure (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) between an Atlantic forest fragment and adjacent abandoned pasture in Paraná, Brazil. *Zoologia* 28 (1): 72–79.
- Masis, A. and R. J. Marquis (2009) Effects of even-aged and uneven-aged timber management on dung beetle community attributes in a Missouri Ozark forest. *Forest Ecol. Manag.* 257: 536–545.
- McGeoch, M. A., B. J. Van Rensburg and A. Botes (2002) The verification and application of bioindicators: a case study of dung beetles in a savanna ecosystem. *J. Appl. Ecol.* 39: 661–672.
- Miyaki, M. and K. Kaji (2004) Summer forage biomass and the importance of litterfall for a high-density sika deer population. *Ecol. Res.* 19: 405–409.
- 宮内信文・横山和平 (1983) 放牧地における牛糞および牛糞下の土壌動物相. 鹿大農学術報告 33: 135–139. [Miyachi, N. and K. Yokoyama (1983) An experimental study on the change of soil fauna under dropping cow dung in grazing pasture. *B. Fac. Agri. Kagoshima Univ.* 33: 135–139.]
- 村井隆晃・吉田剛司 (2013) エゾシカ *Cervus nippon yesoensis* 高密度と中密度地域における糞虫の多様性と季節消長の比較. 酪農学園大学紀要 37 (2): 161–166. [Murai, T. and T. Yoshida (2013) Comparing diversity and seasonal abundance of dung beetle at different levels of deer density. *J. Rakuno Gakuen Univ.* 37 (2): 161–166.]
- Navarrete, D. and G. Halfpiter (2008) Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) diversity in continuous forest, forest fragments and cattle pastures in a landscape of Chiapas, Mexico: the effects of anthropogenic changes. *Biodivers. Conserv.* 17: 2869–2898.
- Nummelin, M. and I. Hanski (1989) Dung beetles of the Kibale Forest, Uganda; comparison between virgin and managed forests. *J. Trop. Ecol.* 5: 349–352.
- 小野勇一・徳永章二・土肥昭夫 (1983) 糞粒法によるツシマジカの個体数調査報告. 長崎県教育委員会・対馬町村会, pp. 1–15. [Ono, Y., S. Tokunaga and A. Doi (1983) Report on Tsushima sika deer population with fecal-pellet counts. Bulletin of Education board of Nagasaki, Tsushima association of towns and villages, pp. 1–15.]
- R Development Core Team (2012) R version 2.14.0.
- 笹山清憲・中村清孝・萬田正治・黒肥地一郎 (1984) フン虫の日周飛来消長とその季節変化および気象要因との関係. 日草誌 29 (4): 362–367. [Sasayama, K., K. Nakamura, M. Manda and I. Kurohiji (1984) Diurnal prevalence and its seasonal change of dung beetles: relationships to weather elements. *J. Grassl. Sci.* 29 (4): 362–367.]
- Scheffler, P. Y. (2005) Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) diversity and community structure across three disturbance regimes in eastern Amazonia. *J. Trop. Ecol.* 21: 9–19.
- Shahabuddin, C. H. S. and T. Tschardtke (2005) Changes of dung beetle communities from rainforests towards agroforestry systems and annual cultures in Sulawesi (Indonesia). *Biodivers. Conserv.* 14: 863–877.
- Stewart, A. J. A. (2001) The impact of deer on lowland woodland invertebrates: a review of the evidence and priorities for future research. *Forestry* 74: 260–270.
- 助野実樹郎・宮木雅美 (2007) エゾシカの増加が洞爺湖中島の維管束植物相に与えた影響. 野生生物保護 11 (1): 43–66. [Sukeno, M. and M. Miyaki (2007) Impacts of an excessive sika deer population on vascular flora on Nakanoshima Islands, Toya Lake, Hokkaido, Japan. *Wildl. Cons. Japan* 11 (1): 43–66.]
- 宇野裕之・玉田克己 (2012) エゾシカの狩猟努力量当りの捕獲数及び目撃数. 環境科学研究センター所報 2: 35–40. [Uno, H. and K. Tamada (2012) Catch and sighting per unit effort of sika deer populations in Hokkaido, Japan. *RHROIES* 2: 35–40.]