

## シカの採食による植物へのフィードバック型間接効果 —花粉媒介と果実寄生を介して—

国武陽子<sup>\*1,2</sup>・寺田佐恵子<sup>3</sup>・宮下直<sup>4</sup>

国武陽子・寺田佐恵子・宮下直：シカの採食による植物へのフィードバック型間接効果—花粉媒介と果実寄生を介して— **日林誌 90: 342~347, 2008** 大型草食獣は生態系に直接的・間接的に影響を及ぼす。本論文では大型草食獣による直接的な影響が、植物と動物の相互作用を改変することにより、再び植物に影響する、フィードバック型間接効果について研究例を紹介し、この間接効果が生じるメカニズムについて考察を行った。房総半島ではニホンジカの採食によりアオキの個体密度が低下している。アオキの種子生産には、ジェネラリスト昆虫による花粉媒介と、アオキミタマバエによる種子寄生の、二つの生物的要因が関与する。シカの採食がアオキの個体密度、受粉、寄生に与える影響を野生個体群で調べたところ、花粉媒介と種子寄生は、アオキの個体密度の減少に対して異なった応答を示し、アオキ密度が低下する傾向にあったシカ分布域では、寄生率は低下していたが、受粉率は変化しなかった。つまり、生物間相互作用における密度依存性は、大型草食獣による植物へのフィードバック型間接効果を引き起こすメカニズムの一つであり、生物間相互作用における密度依存の応答の仕方によって、フィードバック型間接効果の帰結が決定されると考えられる。

キーワード：アオキ、花粉媒介、種子寄生、ニホンジカ、密度依存性

Y. Kawate-Kunitake, S. Terada, and T. Miyashita: **Feed Back Indirect Effects of Deer on the Plant-animal Interactions. J. Jpn. For. Soc. 90: 342~347, 2008** Mammalian herbivores can directly and/or indirectly affect ecosystems. Here, we review an indirect effect of mammalian herbivores, which affects plant reproduction by changing the relationships between plants and animals. As an example of this feed back indirect effect, we introduced a case study which detected the effect of *Cervus nippon* on the reproduction of *Aucuba japonica* Thunb. The success of seed production of *A. japonica* largely depends on the degree of pollination and seed parasitism. In the wild population of *A. japonica*, *C. nippon* decreased the density of *A. japonica* individuals causing the decrease in parasitism, but not in pollination. These result indicated that the effects of *C. nippon* on the plant animal interaction such as pollination and parasitism to seeds depended on the degree of decrease of *A. japonica* density. Such density dependent interactions can determine the degree of feed back indirect effect of mammalian herbivores on plants.

**Key words:** *Aucuba japonica*, density dependence, parasitism, pollination, sika deer

### I. はじめに

大型草食獣の個体数増加や分布拡大は、生態系の種構成や機能に大きな影響を与える要因の一つであり、生物多様性の減少および林業や農業における経済被害をもたらす深刻な生態リスクの一つとして認識されている。大型草食獣による嗜好性植物への過度な採食や踏圧は、特定樹種の個体数減少や更新阻害を引き起こし (Augustine and McNaughton, 1998; Vázquez, 2002; Tremblay *et al.*, 2007 など)、森林の構造や下層植生の草本群集にも影響を与える (Anderson and Loucks, 1979; Augustine and Frelich, 1998)。しかしながら、大型草食獣が生態系に及ぼす影響はこのような直接的な影響だけでない。直接的な影響が強いほど、それが物理的な環境改変や生物間相互作用のネットワークを介して波及的に生態系に影響が及ぶことが予想

される。したがって、大型草食獣の増加による生態系への影響の全貌を明らかにするためには、波及的に及ぶ間接的な効果を丁寧に解きほぐし、その発生プロセスを明らかにしていく作業が必要である。

大型草食獣による間接的な影響は、二つのパターンに分けることができる (図-1a)。まず一つは、大型草食獣が採食や踏圧で植物に与える影響がその植物を利用している生物に及ぼす影響である。たとえば、シカの樹木への採食によって、巢場所や餌資源が減少したり、捕食者からの発見確率が高まることで、森林性の鳥類種が減少することが知られている (Gill and Fuller, 2007)。また、大型草食哺乳類による採食が、植生の構造を単純化し、げっ歯類の隠れ場所を減少させることで、種構成に影響を与えたり (Smit *et al.*, 2001)、シカが高密度な環境では、網を張る足場の減少によってクモ類の個体数と種数が減少することなどが

\* 連絡・別刷請求先 (Corresponding author) E-mail: kunitake@ju.ac.jp

<sup>1</sup> (独)国立環境研究所環境リスク研究センター (305-8506 つくば市小野川16-2)

Center of Environmental Risk Study, National Institute for Environmental Studies, 16-2 Onogawa, Tsukuba 305-8506, Japan.

<sup>2</sup> 現所属：城西国際大学 (283-8555 東金市求名1)

Josai International University, 1 Gumyo, Tougan 283-8555, Japan.

<sup>3</sup> (独)国際協力機構 (151-8558 東京都渋谷区代々木 2-1-1)

Japan International Corporation Agency, 2-1-1 Yoyogi, Shibuya-ku, Tokyo 151-8558, Japan.

<sup>4</sup> 東京大学大学院農学生命科学研究科 (113-8657 東京都文京区弥生 1-1-1)

School of Agriculture and Life Sciences, The University of Tokyo, 1-1-1 Yayoi, Bunkyo-ku, Tokyo 113-8657, Japan.

(2008年3月24日受付; 2008年6月20日受理)

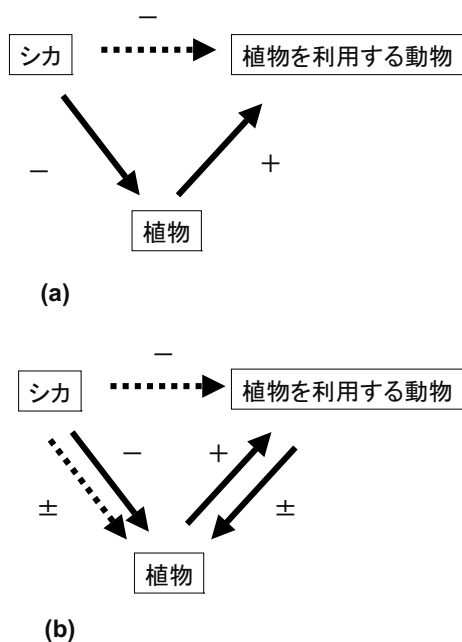


図-1. 大型草食動物の採食による間接効果  
 (a) は植物を使用する動物に対する間接効果。(b) はフィードバック型間接効果。実線は直接的な効果、点線は間接的な効果、符号はその影響を示す。

報告されている (Miyashita *et al.*, 2004)。以上のような間接効果は、大型草食獣による植物への影響が、植物を餌や棲み場所として利用する生物に二次的に及んでいる例である。

もう一つ、今まであまり注目されてこなかったタイプの間接効果として、動物を介して植物にフィードバックされる間接効果がある (図-1b)。つまり、植物への採食や踏みつけなどによる直接的な影響が、植物を取り巻く生物間相互作用を改変することで、植物に再び作用が戻ってくる間接効果である。ここで重要なのは、後で詳しく述べるように、影響を受ける相互作用によって、植物に及ぶ影響はプラスにもマイナスにもなりうることである。

以上のような2種類の間接効果は、植物を取り巻く生物間相互作用の発生メカニズムやその帰結の解明という、生態学における重要な研究課題に深く関る分野である。大型草食獣による採食という、いわば実験的な条件を利用することで、生物間相互作用のプロセスを理解する糸口になると考えられる。本稿では、これまであまり研究の進んでいない大型草食獣による植物へのフィードバック型間接効果に注目する。まずわれわれが房総半島のニホンジカ (*Cervus nippon*, 以下シカ) とアオキ (*Aucuba japonica* Thunb.) を対象に行った研究を紹介し、生物間相互作用の密度依存性によってフィードバック型間接効果が生じるメカニズムと、それに影響を与える要因について考えたい。

## II. シカによるアオキに対するフィードバック型間接効果

著者らが千葉県房総半島で行った研究は、アオキの種子

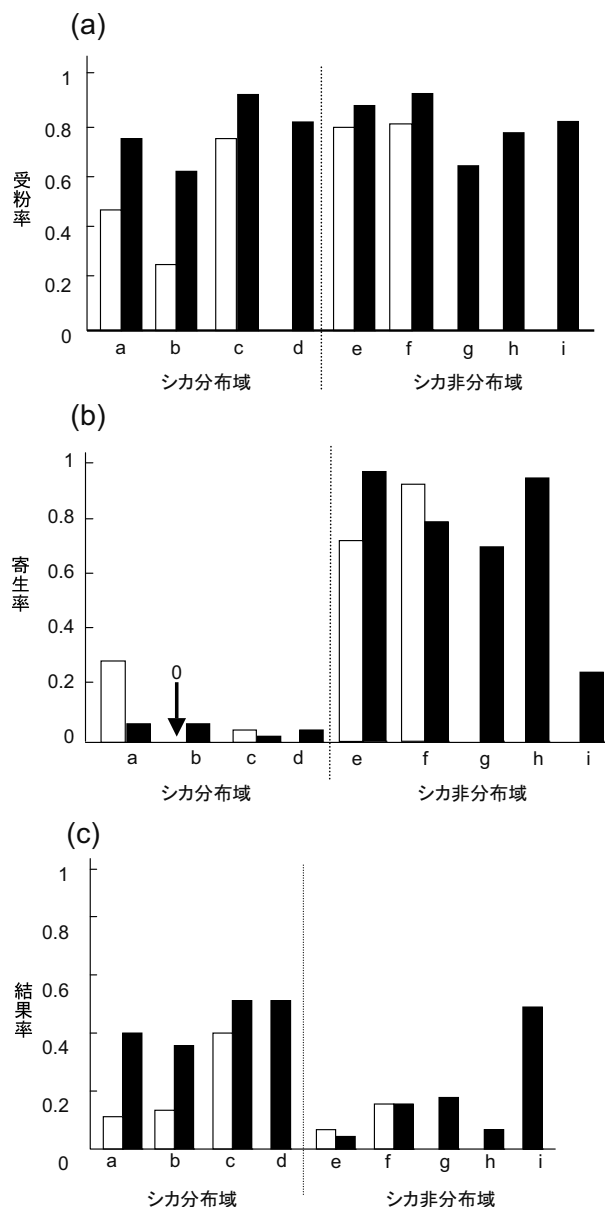


図-2. シカ分布域と非分布域におけるアオキの受粉率 (a)、アオキミタマバエによる種子への寄生率 (b)、結果率 (c)

白塗りは2004年、黒塗りは2005年。シカ分布域4カ所 (a, b, c, d)、非分布域5カ所 (e, f, g, h, i) について示す。調査地 d, g, h, I は2005年のみ調査を行った。

生産に影響する花粉媒介と種子寄生という二つの生物間相互作用に対するシカの影響について調べたものである。房総半島南部では、シカによって森林の群集構造が大きく変化するほど採食による影響が深刻である。アオキはこの地域においてシカの嗜好性が最も高い植物であるため、シカの高密度地域では、出現頻度が著しく低下している (房総のシカ調査会, 1993, 1999)。アオキの繁殖形態は雌雄異株である。雌雄間の花粉媒介が昆虫に依存しているのかを確かめるために、網目1mmと3mmのメッシュ網によって

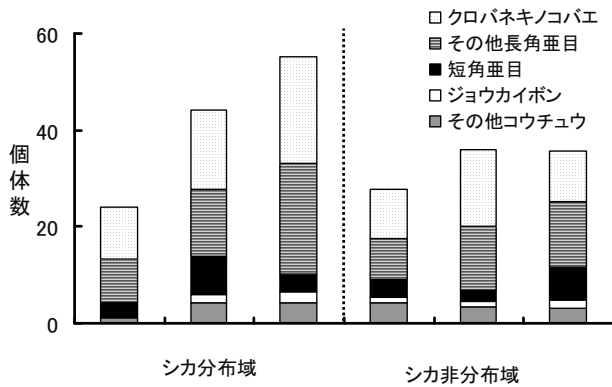


図-3. シカ分布域, 非分布域における訪花昆虫相の比較  
分布域・非分布域ともに3カ所について示す。

アオキの花への昆虫の訪花を排除する実験をしたところ、両サイズの排除区で開放区に比べて結果率が50%以下に低下した。また雌雄株の両方に訪花する昆虫を調べたところ、クロバネキノコバエ、ジョウカイボン、その他長角亜目、短角亜目、甲虫などさまざまな昆虫が訪れていた。したがって、アオキの花粉媒介は風媒介によるところも多少あるものの、これらさまざまな昆虫に強く依存していると考えられる。また、果実にはアオキミタマバエ (*Asphondylia aucubae* Yukawa et Ohsaki) が寄生し、寄生された果実は正常に成長せず発芽不能となる (Imai and Ohsaki, 2004)。こうした基礎情報をもとに、シカによるアオキへの採食がアオキの花粉媒介と種子寄生にどのような影響を与えるのか、またその結果としてアオキの種子生産がどうなっているのかを調べた。具体的には、シカ分布域と非分布域においてアオキの受粉、寄生、種子生産について2004年、2005年の2年間調査するとともに、アオキ雌個体を自生集団から3段階の距離に植樹する実験を行い、アオキの個体間の距離が受粉、寄生に与える影響を検証した。

その結果、アオキの種子生産に作用する花粉媒介と寄生という二つの相互作用に対して、シカは異なった影響を及ぼしていることが示された。まず、シカ分布域では非生息域と比較して、アオキの個体密度が低下する傾向にあった。しかし、アオキの受粉率にはシカ分布域と非分布域では有意な差がなかった (図-2a)。これに対して、種子へのアオキミタマバエの寄生率はシカ分布域では有意に低下していた (図-2b)。実験的に植樹した雌個体では、雄個体から近い実験区ほど受粉率が高かったことから、受粉成功には雄個体からの距離が影響するが、調査地でのシカによる野外個体数密度の低下の程度は、受粉率に違いがでるほどではなかったといえる。つまり、調査地において、シカによるアオキの個体密度の低下は、寄生者であるアオキミタマバエには強い影響を与えていたが、花粉媒介者にはそれほど強度な影響を与えていなかった。そのことはシカの分布域区と非分布域でのポリネーター昆虫の個体密度に差がな

かったことから確かめられた (図-3)。一方のアオキミタマバエはアオキにのみ寄生することから、寄生率の低下は、アオキミタマバエの個体群密度がシカによる宿主植物の密度の減少以上に低下したことを意味する。最終的に生産された個体の花数に対する健全果実数 (結果率) はシカ分布域と非分布域で統計的に差はなかった。しかし1カ所の調査地を除くと、明らかに非分布域の方で低下していることがみてとれる (図-2c)。この傾向は、シカによる影響が花粉媒介よりも寄生に強く効いたことから生じたと考えられる。もしシカによる受粉への影響が強ければ、シカ分布域では、種子生産率が低下するという結果になるかもしれない。このようにシカによるアオキの繁殖成功への影響は、花粉媒介と寄生という、二つの異なる生物間相互作用への影響のバランスによって決定されていたのである。

### III. アルゼンチンにおける林床植物の花粉媒介に対するウシの影響

大型草食獣による植物に対するフィードバック型間接効果を扱った研究例をもう一つ紹介する。アルゼンチンの常緑樹林に導入された家畜のウシが、林床植物群落の送粉系に与える影響である (Vázquez and Simberloff, 2004)。彼らは林床に生育する10種の昆虫媒介植物について、ウシによる採食がある環境とない環境で個体密度、ポリネーターの訪花頻度、柱頭への花粉の付着量、種子生産について比較した。その結果、10種中1種でのみ、ウシの存在下で種子生産の明らかな減少がみられた。この1種 *Alstroemeria aurea* に対して、ウシが種子生産の低下を引き起こしたメカニズムを明らかにするために、踏みつけと人工授粉の2種類の付加的な実験を行い、種子生産と花粉媒介への個体密度の影響をパス解析で解析した結果、種子生産の減少は以下のプロセスで生じていることがわかった。まずウシの踏みつけにより、群落内での *A. aurea* の相対個体密度が低下し、その結果、柱頭に受粉する同種花粉の量が減少し、種子生産が低下したのである。ウシの踏みつけによる植物の相対密度の減少によって、*A. aurea* に訪れるポリネーターの訪花頻度は低下しておらず、そのかわり送受粉される花粉の種構成に影響した。つまり、ウシはポリネーターの行動や個体数には影響を与えず、ポリネーターが運ぶ花粉の潜在量を変化させることで、種子生産にフィードバック型間接効果を及ぼしたのである。

### IV. フィードバック型間接効果が生じるメカニズム

以上、大型草食獣による植物へのフィードバック型間接効果の例を紹介してきたが、著者の知るかぎり、他にこのような研究例は見当たらない。それでは、こういった間接効果は特殊な現象なのだろうか？ここでは、フィードバック型間接効果がどのように生じているのか考えてみよう。メカニズムの一つとして考えられるのが、生物間相互作用における密度依存性である。紹介した二つの例はいずれも大型草食獣の採食が植物の個体密度を減少させたことで、

受粉率や寄生率が影響を受けていることが示された。古くから、植物の個体密度やパッチサイズ、孤立度などの分布パターンに対して、花粉媒介や寄生、植食などの密度依存的な応答が知られている (Kunin, 1997a)。このような傾向が普遍的であれば、大型草食獣による植物の個体密度の改変は、さまざまな生物間相互作用を介して植物にフィードバック型間接効果を生じさせている可能性が高い。以下、植物の繁殖や生存に大きな影響を与える生物間相互作用として、植物に正の影響を与える花粉媒介と、負の効果を与える寄生・植食に分けて、生物間相互作用と植物の個体密度との関係を整理したい。

### 1. 花粉媒介と植物の個体密度

生物間相互作用における密度依存性に関する研究は特に送粉系で多く、植物の個体群サイズの減少、個体密度の低下、パッチの孤立化に伴い結果率や結実率などが低下することが知られている (Rathcke and Jules, 1993; Ågren, 1996; Kunin, 1997b; Ghazoul *et al.*, 1998; Kery *et al.*, 2000 など)。さらに、そのような低密度での種子生産の低下には、送粉昆虫の種数・個体数の減少や行動の変化による、訪花頻度の低下と、1 訪花あたりの受粉効率の低下という二つのプロセスが介在していることがわかってきている。前者の例では、ハチドリ媒介のイワタバコ科の植物 1 種とアカネ科の植物 2 種に対して、相対密度を操作した野外実験を行ったところ、そのうち 2 種で、相対密度が低下するほどハチドリの訪花頻度が低下し、その結果種子生産が低下していた (Feinsinger and Tiebout III, 1991)。もう一つ、マルハナバチに受粉されるオオバギボウシの例では、個体密度が低い集団では訪花頻度の低下による花粉不足で種子生産が低下していた。調査地のオオバギボウシには 4 種のマルハナバチが訪れており、受粉成功はマルハナバチの訪花頻度に強く依存することが確かめられている。個体密度が異なるパッチ間で、オオバギボウシ個体への訪株頻度、パッチへの訪問頻度、パッチ内での訪問株数について調べたところ、個体密度の高いパッチほど、マルハナバチの 1) 訪株頻度が高く、2) パッチ内での訪株数が多かったが、3) パッチへの訪問頻度は変わらなかった。最終的に、訪株頻度が高いパッチでは、訪株頻度が低いパッチと比較して、花粉制限の程度 (花粉不足による種子生産の低下) が低いことも確かめられた。つまり、オオバギボウシの個体密度の変化によって、マルハナバチのパッチ利用行動が変化し、花粉媒介の成功度が影響を受けたのである (国武, 2005)。一般にポリネーターの訪花頻度が高いほど受粉成功は高くなることが多い。それは訪花される頻度が高いほど柱頭に付着される花粉数も多くなり、また遺伝的に組み合わせ可能な花粉を受粉できる確率も高くなるからである。したがって、何らかのメカニズムで植物の個体密度の低下によりポリネーターの訪花頻度が低下すれば、花粉媒介のパフォーマンスが低下するといえよう。

次に、植物の個体密度によって花粉媒介のパフォーマンスが影響を受けるもう一つのプロセスである一訪花あたり

の受粉効率の変化について述べる。一訪花あたりの受粉効率は、ポリネーターが訪花時に付着させている花粉量に依存する。植物の個体密度が低下すると、周辺に存在する同種の花粉量が減り、ポリネーターが付着させている同種他個体の花粉量が少なくなるため、ポリネーター 1 回訪花あたりの受粉効率が低下する。前述のアルゼンチンの例でウシによって結実が低下したケース (Vázquez and Simberloff, 2004) はこれにあたる。

以上のように、花粉媒介は植物の個体密度によってさまざまなプロセスで影響を受ける。したがって、大型草食獣の採食や踏みつけによって、植物の個体密度が低下すれば、花粉媒介のパフォーマンスが低下し、種子生産が減少するのである。これは植物を主体とすれば、アリー効果 (inverse density dependency) が働いているといえることができる。

### 2. 寄生・植食と植物の個体密度

植物の生存率や繁殖成功に負の影響を与える寄生や植食も、植物の分布に影響を受ける。寄主植物の個体群サイズの減少や孤立化などによって、寄生率や植食率、病原体の感染率などが変化する (Zabel and Tscharntke, 1998; Kruess and Tscharntke, 2000; Kery *et al.*, 2001; Carlsson-Graner and Thrall, 2002)。さらに、寄主植物の個体群サイズや孤立化によって、寄生者や植食者、病原菌の出現率、種数、個体数が変化している。このような植物の生存率や繁殖成功に負の影響を与える生物間相互作用では、多くの場合個体密度が高いほど負の影響が強まることが多く、これは植物にとっては先ほどの花粉媒介の場合とは逆の密度依存性、密度効果 (density dependency) が働いているといえる。

## V. フィードバック型間接効果の生じやすさに影響を与える要因

### 1. 生物の反応の違い

以上のように、植物の密度に対して、それを利用する生物の応答は様々ではない。アオキの例では、野外の密度勾配からは寄生率のみに差が検出され、植樹による野外操作実験では個体密度と受粉率の関係性のみが検出された。このことは、個体密度の変化の程度によって寄生者や花粉媒介者への影響が異なることを示唆している。生息地の分断化の影響は、栄養段階がより上位の種に強く影響するという仮説がある (Lowton, 1995; Holt *et al.*, 1999)。これは、栄養段階が上位の種ほど個体群サイズが小さいという直接的な理由に加え、上位種では下位の餌種の存在に依存するため、上位種ほど生存に必要な面積が大きいという理由によって説明される (Holt *et al.*, 1999)。また、餌資源の個体数減少や生息地の分断化は、それを利用する種の環境や餌への特殊化の度合いが高い生物ほど影響を強く受けると考えられる (Lawton, 1995; Tscharntke *et al.*, 2002)。シカによる個体密度の低下の影響が花粉媒介よりも寄生で強かったのは、アオキミタマバエは、アオキの種子に特殊化した寄生者であり、ジェネラリストな花粉媒介者よりもア

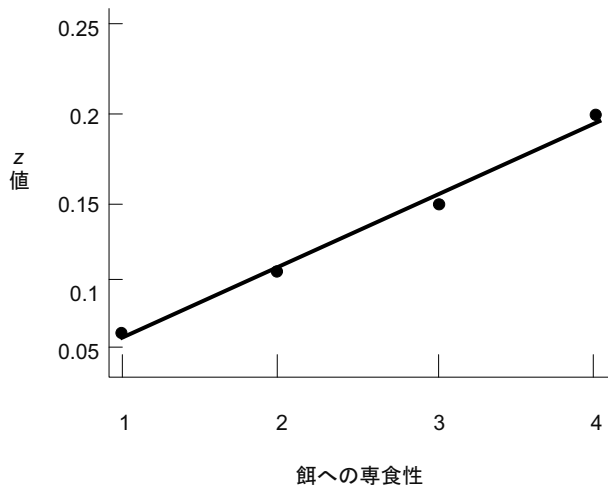


図-4. チョウ類 54 種から算出した種数面積曲線における傾き ( $z$  値,  $S=cAZ$ ;  $S$ , 種数;  $A$ , 面積;  $c$ , 定数) と食草への専食化の程度の関係

1, 広食性種; 2, 狭食性種; 3, 強い狭食性種; 4, 単食性種。Steffan-Dewenter and Tscharrntke (2000) を改変。

オキの個体密度の低下の影響を受けやすかったと考えられる。同様な例は蝶類群集 (Zabel and Tscharrntke, 1998) や種子食甲虫の群集 (Ostergard and Ehrlen, 2005) でも知られている。蝶類群集では、雑食性の種よりも単食性の種が草地のパッチ面積に対する種数-面積直線の傾きが大きく (図-4), また種子食甲虫群集では、スペシャリストの種ほど餌植物の個体密度に敏感に反応していた (Zabel and Tscharrntke, 1998; Ostergard and Ehrlen, 2005)。ある餌資源への依存度が大きいほど、その資源の密度や分布パターンから受ける影響は大きいのであろう。

以上のような、食物網における位置の違いや、資源への依存度の違いなど、生物の性質による植物の密度に対する異なる応答が、大型草食動物によるフィードバック型間接効果にさまざまな帰結をもたらすと考えられる。

## 2. 生物間相互作用の組み合わせ

植物の個体密度は、植物に対して異なる影響を与える生物との相互作用 (たとえば、寄生・植食と花粉媒介) を同時に変化させる。したがって、大型草食獣による密度の低下は、こうした複数の生物間相互作用の総和として植物に影響がフィードバックされる。そのため、直接的な影響のように、植物の適応度や増加率に対して一概にマイナスの影響を与えとは限らない。たとえば、個体密度の低下による寄生率の低下は、繁殖における花粉媒介へのマイナス効果と相殺しあって、植物の繁殖への密度の影響が検出されないこともある (Kery *et al.*, 2000; Steffan-Dewenter *et al.*, 2001; Colling and Matthies, 2004)。もちろん状況によっては、二つの影響が完全に相殺されることはなく、最終的な種子生産に正や負の影響が現れることもあるに違いない。したがって、相互作用の仕組みの理解なくして影響を正しく評価することはできない。

## 3. 生息地の環境

三つ目に、大型草食獣による間接効果の強度は、生息地における種や個体数の豊富さにも依存すると考えられる。アフリカのサバンナでは、有蹄類の採食による木本、草本、鞘翅目、トカゲ類の減少は、一次生産性が高い場所ほど緩和される (Pringle *et al.*, 2007)。採食などの影響が特定の植物種の減少を引き起こした場合、影響を受けにくいジェネラリストの生物であっても、代替餌となる種の豊富さによって、間接効果の強度は異なるだろう。このような、生息地での種の多さが攪乱の影響を緩和する機能を持つ (Elton, 1958; Tilman *et al.*, 1997; Ruijven *et al.*, 2003 など) ということは、「生物多様性-生態系機能」関係の重要な仕組みの一つであり、大型草食獣による攪乱を左右する要因の一つであると考えられる。

## VI. ま と め

以上大型草食獣による生態系への間接的な効果として、植物と相互作用する生物を介して、植物に影響がフィードバックされる間接効果の特徴と重要性について述べてきた。そこで生じていることは、植物の密度に依存した多様な生物の多様な反応の複合体として現れた現象であり、単に大型草食獣がもたらす影響のアウトプットをみていただけでは、のぞき見ることはできない。大型草食獣を起点とするダイナミックな相互作用連鎖のプロセスと、それが生じる仕組みの理解があって初めてみえてくる。

最後に、このような視点は、大型草食獣の個体数増加による深刻な生態系被害が世界中で報告されている昨今において、動物の個体数管理や、生態系レベルでの保全管理においていくつかの示唆を与えるものと考えられる。大型草食獣による生態リスク評価における影響が及びうる生物群集の把握や、個体数管理を行う際の目標個体数の設定においては、大型草食獣の個体群動態に関するパラメータに加えて、個体数の変化に対する生物群集の反応を知ることが必要とされるだろう。また、表面的に現れている影響のみに注目した個体数管理は、想定外の生物間相互作用を生じさせ、生物群集のバランスを崩してしまう可能性もある。さらに、特定の場所で得られた情報を他の生息地での管理計画に反映させる場合には、生息地の生産性や種構成による影響の違いを考慮に入れる必要があると考えられる。

本研究を遂行するにあたり、多くの方のご協力をいただいた。特に、高田まゆら、馬場友希、湯川淳一、今井健介氏の各氏、および東京大学千葉演習林の方々に感謝申し上げます。

## 引用文献

- Ågren, J. (1996) Population size, pollinator limitation, and seed set in the self-incompatible herb *Lythrum salicaria*. *Ecology* 77: 1779–1790.
- Anderson, R.C. and Loucks, O. (1979) White-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) influence upon structure and composition of *Tsuga*

- Canadensis* forests. *J. Appl. Ecol.* 16: 855–861.
- Augustine, D.J. and Frelich, L.E. (1998) Effects of white-tailed deer on populations of an understory forbs in fragmented deciduous forests. *Conserv. Biol.* 12: 995–1004.
- Augustine, D.J. and McNaughton, S.J. (1998) Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: herbivore selectivity and plant tolerance. *J. Wildl. Manage.* 62: 1165–1183.
- 房総のシカ調査会 (1993) 千葉県房総半島におけるニホンジカの保護管理に関する調査報告書 1.
- 房総のシカ調査会 (1999) 千葉県房総半島におけるニホンジカの保護管理に関する調査報告書 7.
- Carlsson-Graner, U. and Thrall, P.H. (2002) The spatial distribution of plant populations, disease dynamics and evolution of resistance. *Oikos* 97: 97–110.
- Colling, G. and Matthies, D. (2004) The effects of plant population size on the interactions between the endangered plant *Scorzonera humilis*, a specialized herbivore, and a phytopathogenic fungus. *Oikos* 105: 71–78.
- Elton, C.S. (1958) The ecology of invasion by animals and plants. 181 pp, Chapman and Hall, London.
- Feinsinger, P. and Tiebout, H.M., III (1991) Do tropical bird-pollinated plants exhibit density-dependent interactions? Field experiments. *Ecology* 72: 1953–1963.
- Ghazoul, J., Liston, K.A., and Boyle, T.J.B. (1998) Disturbance-induced density-dependent seed set in *Shorea siamensis* (Dipterocarpaceae), a tropical forest tree. *J. Ecol.* 86: 462–473.
- Gill, R.M.A. and Fuller, R.J. (2007) The effects of deer browsing on woodland structure and songbirds in lowland Britain. *IBIS* 149: 119–127.
- Holt, R.D., Lawton, J.H., Polis, G.A., and Martinez, N.D. (1999) Tropical rank and the species-area relationship. *Ecology* 80: 1495–1504.
- Imai, K. and Ohsaki, N. (2004) International structure of developing aucuba fruit as a defence increasing oviposition costs of its gall midges *Asphondylia aucubae*. *Ecol. Entomol.* 29: 420–428.
- Kery, M., Matthies, D., and Spillmann, H.H. (2000) Reduced fecundity and offspring performance in small populations of declining grassland plants *Primula veris* and *Gentiana lutea*. *J. Ecol.* 88: 17–30.
- Kery, M., Matthies, D., and Fischer, M. (2001) The effect of plant population size on the interactions between the rare plant *Gentiana cruciata* and its specialized herbivore *Maculinea rebeli*. *J. Ecol.* 89: 418–427.
- Kruess, A. and Tscharntke, T. (2000) Species richness and parasitism in a fragmented landscape: experiments and field studies with insects on *Vicia sepium*. *Oecologia* 122: 129–137.
- Kunin, W.E. (1997a) Population biology and rarity: on the complexity of density dependence in insect-plant interactions. *In* The biology of rarity. Kunin, W.E. and Gaston, K.J. (eds.), Chapman and Hall, London.
- Kunin, W.E. (1997b) Population size and density effects in pollination: Pollinator foraging and plant reproductive success in experimental arrays of *Brassica kaber*. *J. Ecol.* 85: 225–234.
- 国武陽子 (2005) オオバギボウシの種子生産における密度依存性とその発生機構の解明. 学位論文 東京大学.
- Lawton, J.H. (1995) Population dynamic principles. *In* Extinction rates. Lawton, J.H. and May, R.M. (eds.), Oxford University Press, New York.
- Miyashita, T., Takada, M., and Shimazaki, A. (2004) Indirect effects of herbivory by deer reduce abundance and species richness of web spiders. *Ecoscience* 11: 74–79.
- Ostergard, H. and Ehrlén, J. (2005) Among population variation in specialist and generalist seed predation—the importance of host plant distribution, alternative hosts and environmental variation. *Oikos* 111: 39–46.
- Pringle, R.M., Young, T.P., Rubenstein, D.I., and McCauley, D.J. (2007) Herbivore-initiated interaction cascades and their modulation by productivity in an African savanna. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104: 193–197.
- Rathcke, B.J. and Jules, E.S. (1993) Habitat fragmentation and plant-pollinator interactions. *Curr. Sci.* 65: 273–277.
- Ruijven, J., De Deyn, G.B., and Berendse, F. (2003) Diversity reduces invisibility in experimental plant communities: the role of plant species. *Ecol. Lett.* 6: 910–918.
- Smit, R., Bokdam, J., Ouden, J. den, Olf, H., Schot-Opschoor, H., and Schrijvers, M. (2001) Effects of introduction and exclusion of large herbivores on small rodent communities. *Plant Ecol.* 155: 119–127.
- Steffan-Dewenter, I., Munzenberg, U., and Tscharntke, T. (2001) Pollination, seed set and seed predation on a landscape scale. *Proc. R. Soc. London B.* 268: 1685–1690.
- Steffan-Dewenter, I. and Tscharntke, T. (2000) Butterfly community structure in fragmented habitats. *Ecol. Lett.* 3: 449–456
- Tilman, D., Wedin, D., and Knops, J. (1997) Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379: 718–720.
- Tremblay, J.P., Huot, J., and Potvin, F. (2007) Density-related effects of deer browsing on the regeneration dynamics of boreal forests. *J. Appl. Ecol.* 44: 552–562.
- Tscharntke, T., Steffen-Dewenter, I., Kruess, A., and Thies, C. (2002) Characteristics of insect populations on habitat fragments: A mini review. *Ecol. Res.* 17: 229–239.
- Vázquez, D.P. (2002) Multiple effects of introduced mammalian herbivores in a temperate forest. *Biol. Invasions* 4: 175–191.
- Vázquez, D.P. and Simberloff, D. (2004) Indirect effects of an introduced ungulate on pollination and plant reproduction. *Ecol. Monogr.* 74: 281–308.
- Zabel, J. and Tscharntke, T. (1998) Does fragmentation of *Urtica* habitats affect phytophagous and predatory insects differentially? *Oecologia* 116: 419–425.