

短 報

日本海側冷温帯性針広混交林におけるニホンジカの植物嗜好性

阪口 翔太*・藤木 大介**・井上みずき***・山崎 理正*・福島慶太郎****・高柳 敦**

Plant species preference of sika deer in cool-temperate mixed conifer-broadleaf forest of the Sea of Japan side of Central Japan

Shota SAKAGUCHI*, Daisuke FUJIKI**, Mizuki INOUE***, Michimasa YAMASAKI*, Keitaro FUKUSHIMA****, Atsushi TAKAYANAGI*

ニホンジカ（シカ）の森林植生への影響が懸念されている京都大学芦生研究林において、主要植物種に対するシカの嗜好性を調査した。嗜好性を把握できた90種の植物のうち、嗜好性が高いと判断された種は74種に上った。この結果は、本地域の植物群集の種のプールの大部分が、シカに嗜好されやすい種によって担われていることを示唆している。よって、シカの採食圧が本地域で持続する限り、多くの種で個体群が衰退し、地域のフロラが貧弱化する可能性がある。残りの16種については、シカの食痕をほとんど確認できず、かつ個体の矮小化現象が見られなかったことから、シカの嗜好性が低い種であると判断された。これらの種は、シカの採食によって嗜好性種が消失した後に分布を拡大し、種多様性・機能的多様性の低い群集を再構築する可能性が高い。しかし、シカの嗜好性が状況依存的に変化するという側面を考慮すれば、本論文で挙げた低嗜好性種も将来的にはシカに嗜好される可能性もある。今後、芦生地域の豊かなフロラを保全するためには、シカの生息密度と植物群集の変化をモニタリングしながら、シカの生息密度を適切なレベルで管理する努力が必要になるだろう。

キーワード：ニホンジカ、針広混交林、老齢林、嗜好性

The feeding preference of sika deer, *Cervus nippon* Temminck, was investigated in 90 native forest plants within the Ashiu Forest Research Station, Kyoto University where impact of deer has substantially altered forest structure over the last 10 years. Most species (74 species) were shown to be selectively browsed by deer resulting in structural damage and/or dwarfism. On the other hand, feeding impacts of deer were rarely observed on 16 species and thus were thought to be non-preferred species. If deer impacts are allowed to continue, these species may replace the ecological niche once occupied by preferred species by expanding their populations into the vacant forest-floor. However, because deer are known to have the capacity to change their feeding habits depending on the food resources available, it is possible that the species judged here to be the non-preferred could ultimately be targeted by deer in the future. To conserve the rich flora of Ashiu, it is urgently needed to decrease deer population below the density at which forest-floor vegetation can recover and tree regeneration processes can be maintained.

Key words: Mixed conifer-broadleaf forest, Old-growth forest, Sika deer, Deer preference

1. はじめに

京都府南丹市に位置する京都大学芦生研究林（図 1a）には、およそ 2000ha に及ぶ自然度の高い温帯性針広混交林が分布している。この森林は、日本列島の日本海側山地に特有のアシウスギ *Cryptomeria japonica* (L. fil.) D. Don var. *radicans* Nakai を主体として、ブナ *Fagus crenata* Blume やミズナラ *Quercus crispula* Blume, ウラ

ジロガシ *Quercus salicina* Blume などの樹木から構成されている（山中ほか, 1993; 大島ほか, 1994）。また、本地域は豊かなフロラをもつことで知られ、これまでに種子植物だけで 126 科 438 属 801 種が記録されている（Yasuda and Nagamasu, 1995）。フロラの構成要素の中には、日本海側と太平洋側で分化した姉妹群が本地域でともに見られる種 [例：ユズリハ *Daphniphyllum macropodum* Miq. var. *macropodum* とエブユズリハ var. *humille* (Maxim.)

* 京都大学大学院 農学研究科 森林科学専攻

** 兵庫県立大学自然・環境科学研究所 / 兵庫県森林動物研究センター

*** 秋田県立大学 生物資源科学部 生物環境科学科

**** 京都大学 フィールド科学教育研究センター

* Graduate School of Agriculture, Division of Forest and Biomaterials Science, Kyoto University

** Institute of Natural and Environmental Sciences, University of Hyogo / Wildlife Management Research Center, Hyogo Prefecture

*** Faculty of Bioresource Sciences, Department of Biological Environment, Akita Prefectural University

**** Field Science Education and Research Center, Kyoto University

Rosenthal, オオモミジ *Acer amoenum* Carr. var. *amoenum* とヤマモミジ var. *matsumurae* (Koidz.) Ogata] や、芦生地域を分布の南限とする亜高山性・冷温帯性の遺存種 [例：ニッコウキスゲ *Hemerocallis dumortieri* Morr. var. *esculenta* (Koidz.) Kitam., サンカヨウ *Diphylleia grayi* Fr. Schm., モミジカラマツ *Trautvetteria caroliniensis* (Walt.) Vail var. *japonica* (Siebold et Zucc.) T. Shimizu], 複数の地域固有種 (例：モミジチャルメルソウ *Mitella acerina* Makino, アシウアザミ *Cirsium ashiuense* Yokoyama & Shimizu) が含まれている (Yasuda and Nagamasu, 1995; 渡辺, 2008). 加えて、大規模な森林伐採を経験していないという歴史のために、多くの希少植物の生育地にもなっている (阪口ほか, 2008; 渡辺, 2008). さらに、近年の集団遺伝学的な解析によって、芦生地域のアシウスギ、ハリギリ *Kalopanax septemlobus* (Thunb.) Koidz., トチノキ *Aesculus turbinata* Blume などの樹木集団は高い遺伝的多様性、固有性を維持していることが明らかになってきた (Takahashi et al., 2005; Sakaguchi et al., 2011; Sugahara et al., 2011). このように、種多様性、遺伝的多様性という観点において、芦生が温帯性植物にとっての重要な分布地域となっていることは明らかである。

しかしながら、1990年代後半から芦生研究林において、ニホンジカ *Cervus nippon* Temminck (以下、シカ) の分布密度が増大し、その採食圧が森林植生の種多様性や種組成に大きな影響を及ぼしつつある (Kato and Okuyama, 2004; 福田・高柳, 2008; 田中ほか, 2008; 渡辺, 2008; 藤井, 2010). 一般に、植物群集の中には、シカに嗜好されやすい種 (嗜好性種) から、ほとんど採食の対象にならない種 (不嗜好性種) までが混在している (高槻, 1989; Takahashi and Kaji, 2001; Ando et al., 2003; Tsujino and Yumoto, 2004; 辻野ほか, 2007). 嗜好性種はシカからの強い採食圧によって減少する一方、不嗜好性種は嗜好性種が消失して空いた生態ニッチェに進出し、分布を拡大させる (高槻, 1989). さらにシカの採食の影響は森林下層植生だけではなく、森林構造の主体となっている樹木にも波及するおそれがある (Takatsuki and Gorai, 1994; Akashi and Nakashizuka, 1999; Nomiya et al., 2003; Ito and Hino, 2005). もしも、長期間に渡ってシカの強い採食圧が及んだ場合には、森林の林冠層が崩壊し、不嗜好性植物のみから構成される疎林、もしくは草原様の植生へと偏向遷移する可能性すらある。

芦生地域が担っている植物多様性ホットスポットを保全し、将来へと存続させるためには、植物群集の中でどのような植物種にシカの採食圧が及びやすいのか、どのような種が不嗜好性種として分布を拡大させる可能性があるのかを把握することが重要である。こうした情報は、

森林植生のモニタリング体制と結びつけられることで、シカの採食圧に対する植生変化を予測するために有用であると考えられる。そこで本研究では、芦生研究林上谷地域において、植物体上に残されたシカの採食痕に基づいて、主要植物種に対するシカの嗜好性の程度を評価することを研究目的とした。

2. 調査地と方法

シカの嗜好性調査は2007年10月に、京都大学芦生研究林上谷地域の冷温帯性針広混交林を踏査することで実施した (図1bの実線内部：約110ha; 標高650-824m). 調査対象とした植物種は、本地域の植物相をトランセクト法によって定量的に報告した阪口ら (2008) のリストの中で、出現頻度が高かった上位100種と、予備的な観察においてシカの採食痕がほとんど見当たらなかった5種 [サンヨウブシ *Aconitum sanyoense* Nakai, バイケイソウ *Veratrum album* L. subsp. *oxysepalum* Hulten, コウライテンナンショウ *Arisaema serratum* (Thunb.) Schott, アセビ *Pieris japonica* (Thunb.) D. Don, カラスシキミ *Daphne miyabena* Makino] を加えた、合計105種とした。これらの植物個体のうちで、森林下層 (地上高130cm未満) に分布している個体を観察し、シカによる食痕の程度を記録した。なお、野外調査の結果、調査対象種のうち15種についてはデータを取得できなかったため、以降の解析には残りの90種を用いている。本地域にはシカ以外の大型草食動物としてニホンカモシカ *Capricornis crispus* Temminck が分布しているが、2007年前後においてその生息密度はごく低いことから [2006-2008年における区画法による推定密度 (平均調査区面積 ca. 6.0ha) : 2.9頭/km² (シカ), 0.1頭/km² (ニホンカモシカ); 高柳, 未発表], 本調査で観察したシカ様の食痕は全てシカによるものとした。木本性植物 (高木性種と低木性種) とツル性植物については、個体 (樹高10-130cm) 内の当年性シュートを観察単位として、シカによる被食の程度を記録した。なお、10cm未満の樹木実生を調査の対象から外したのは、シカの採食対象になりづらく、種に対する嗜好性を過小評価する可能性があるためである。草本性植物とシダ植物については、個体もしくはラメットを観察単位とし、地上部が被食されている程度を記録した。被食程度は以下の4つの階級として記録した; 観察単位に全く食痕が見られない (クラス1), 観察単位の0-10%に食痕が観察される (クラス2), 観察単位の10-50%に食痕が観察される (クラス3), 観察単位の50-100%に食痕が観察される (クラス4). 以上の4つのクラスに配されたサンプル数を CLi, 観察サ

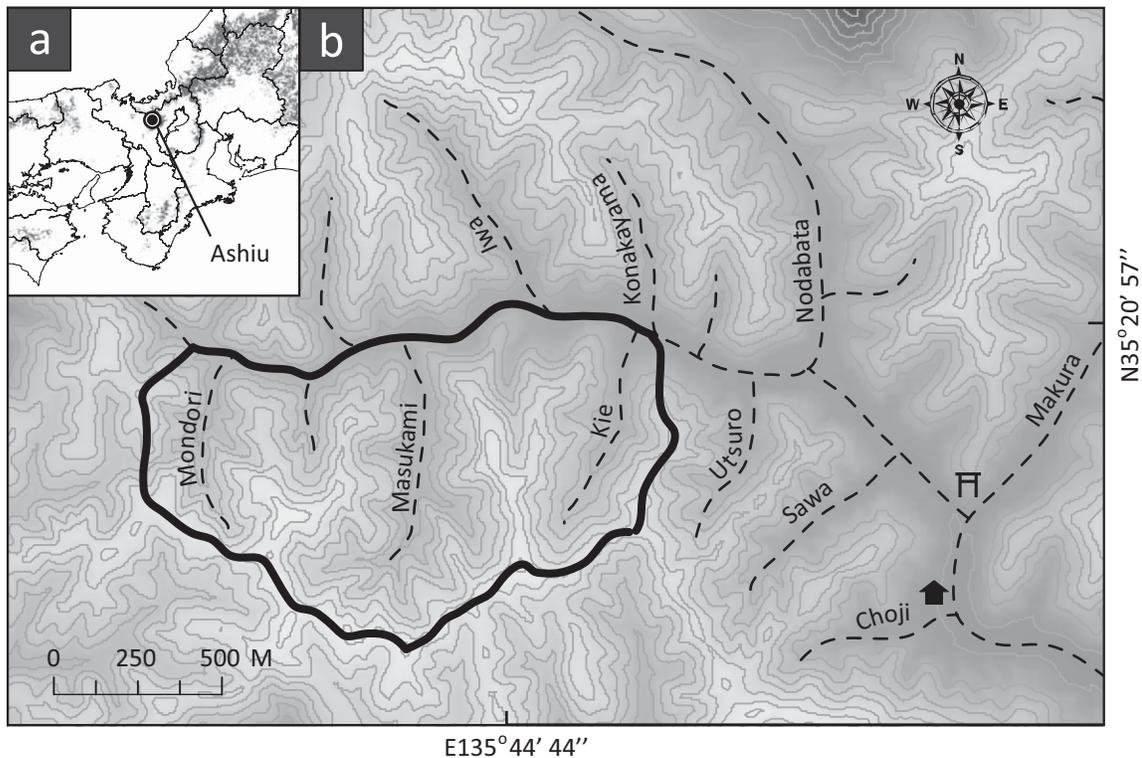


図1 (a) 近畿地方における芦生研究林の位置。地図には、ブナクラス植生の潜在分布が重ねて表示されている。ブナクラスの潜在分布域は、植生調査3次メッシュデータ（環境省自然環境局生物多様性センター提供）におけるブナクラス域自然植生及び代償植生に基づいて描画している。
 (b) 芦生研究林上谷地域の中で調査が行われた範囲（実線；約110ha）を示す。点線は由良川水系を示す。家の印は長治谷作業小屋を、鳥居は中山神社の位置を示す。

Figure 1. (a) Location of Ashiu Forest Research Station, Kyoto University in Kinki district, Japan. The potential range of *Fagus crenata* forest is superimposed on the map.
 (b) The study area (ca. 110ha) is bordered by a bold line, and the Yuragawa river system is indicated by broken lines.

サンプル数の合計を n とし、平均被食度 Mean Damage Grade (MDG) という嗜好性指数をここで定義し、各植物種について算出した。これまでシカの嗜好性を野外で評価する場合には、観察個体数に対する採食痕をもつ個体数の割合（採食痕個体率）が用いられる傾向にある（Tsujino and Yumoto, 2004; 辻野ほか, 2007; Koda et al., 2008）。しかし本調査地では、シカに嗜好される植物では、ほとんどの個体が採食痕をもっていたため、単純な採食痕個体率では十分に種間での嗜好性のばらつきを表現できないと考えられた。MDG は個体内での食痕の程度を反映した嗜好性指数であるため、本調査地のような状況においてより適した指数であると考えられる。なお、MDG の計算式は、以下に定義される通りである。

$$MDG = \frac{0 \times CL1 + 5 \times CL2 + 30 \times CL3 + 75 \times CL4}{n}$$

また、木本性以外の植物について、シカの採食を繰り返

返し受けたことにより個体サイズが矮小化している個体が観察された種 [佐竹ら (1999a, b, c) に報告のある植物体サイズの半分未満] と、草丈 10cm 未満の小型植物種については、現地観察に基づいて種名を記録した。後者について追加観察を行ったのは、小型の体サイズゆえにシカの採食を回避し、結果として採食耐性を示す種が存在するためである（田村・勝山, 2007）。

3. 結果と考察

MDG は 0 から 75 まで、種間でばらつきをもって推定された（表 1）。植物体にシカの食痕が確認された植物は、MDG を計算できた 90 種の内の 77 種に及んだ（表 1; 図 2a, b）。生活型ごとの MDG の分布に注目すると、木本性植物に比べて、草本性植物とシダ植物は小さな MDG 値を持つ種が多く存在した。例えば、草本性植物では 31 種について MDG が推定されたが、そのうちの 25 種が 20 未満という小さな MDG 値を示した。また、

表1 調査対象植物についての生活型, 調査地における出現頻度 (f) (阪口ほか, 2008), サンプルサイズ (n), 各被食段階における頻度 (CL), 平均被食度 (MDG), 植物個体サイズに関する観察記録 (Reduced: 矮小化, Dwarf: 小型植物). 灰色のマークは, 特に嗜好性の低い種として表2に抽出されている種を示す.

Table 1. Shown for each plant species are life form, frequency of occurrence in the study area (f) (Sakaguchi et al., 2008), sample size (n) and frequency assigned in each damage grade (CL), mean damage grade (MDG), and observations of plant size. The species with the lowest level of deer preference (summarized in Table 2) are marked in gray.

Family	Species	Japanese name	LF	f	n	CL1	CL2	CL3	CL4	MDG	Plant size
Davalliaceae	<i>Davallia mariesii</i> Moore ex Baker	Shinobu	Epiphyte	54	—	—	—	—	—	—	—
Dennstaedtiaceae	<i>Dennstaedtia scabra</i> (Wall. ex Hook.) Moore	Kobanoishikaguma	Fern	196	20	20				0.0	
Dennstaedtiaceae	<i>Hypolepis punctata</i> (Thunb.) Mett. Ex Kuhn	Iwahimewarabi	Fern	55	25	23	2			0.4	
Plagiogyriaceae	<i>Plagiogyria matsumureana</i> Makino	Yamasotetsu	Fern	145	21	18	3			0.7	Reduced
Cystopteridaceae	<i>Acystopteris japonica</i> (Lueruss.) Nakai	Usuhimewarabi	Fern	30	6	5	1			0.8	Reduced
Blechnaceae	<i>Blechnum nipponicum</i> (Kunze) Makino	Shishigashira	Fern	125	26	23	2	1		1.5	Reduced
Thelypteridaceae	<i>Thelypteris laxa</i> (Fr. et Sav.) Ching	Yawarashida	Fern	94	20	17	2	1		2.0	Reduced
Dryopteridaceae	<i>Arachniodes mutica</i> (Fr. et Sav.) Ohwi	Shinobukaguma	Fern	160	30	27		3		3.0	Reduced
Woodsiaceae	<i>Athyrium wardii</i> (Hook.) Makino	Hirohainuwarabi	Fern	81	25	15	6	4		6.0	Reduced
Athyriaceae	<i>Deparia pycnosora</i> (Christ) M. Kato	Miyamashikeshida	Fern	111	24	13	7	4		6.5	Reduced
Dryopteridaceae	<i>Dryopteris sabaiei</i> (Fr. et Sav.) C. Chr.	Miyamaitachishida	Fern	83	20	9	8	3		6.5	Reduced
Woodsiaceae	<i>Athyrium vidalii</i> (Fr. et Sav.) Nakai	Yamainuwarabi	Fern	94	20	11	5	4		7.3	Reduced
Woodsiaceae	<i>Athyrium iseanum</i> Rosenst.	Hosobainuwarabi	Fern	111	20	10	7	2	1	8.5	Reduced
Dryopteridaceae	<i>Polystichum tripterum</i> (Kunze) Presl	Juumonjishida	Fern	139	22	3	9	9	1	17.7	Reduced
Dryopteridaceae	<i>Arachniodes standishii</i> (Moore) Ohwi	Ryoumenshida	Fern	138	21	2	7	11	1	21.0	Reduced
Dryopteridaceae	<i>Dryopteris crassirhizoma</i> Nakai	Oshida	Fern	35	28	1	9	13	5	28.9	Reduced
Ranunculaceae	<i>Aconitum sanyoense</i> Nakai	San'youbushi	Herb	6	20	20				0.0	
Saxifragaceae	<i>Astilbe thunbergii</i> (Siebold et Zucc.) Miq.	Akashoma	Herb	44	5	5				0.0	Reduced
Compositae	<i>Erechtites hieracifolia</i> (L.) Raf.	Dandoborogiku	Herb	47	28	28				0.0	
Diapensiaceae	<i>Schizocodon soldanelloides</i> Siebold et Zucc. var. <i>magnus</i> (Makino) Hara	Ooiwakagami	Herb	29	20	20				0.0	
Labiatae	<i>Scutellaria muramatsui</i> Hara	Dewanotatsunami	Herb	78	23	23				0.0	Reduced
Liliaceae	<i>Tricyrtis affinis</i> Makino	Yamajinohototogisu	Herb	76	2	2				0.0	Reduced
Boraginaceae	<i>Trigonotis brevipes</i> (Maxim.) Maxim.	Mizutabirako	Herb	95	29	29				0.0	Dwarf
Liliaceae	<i>Veratrum album</i> L. subsp. <i>oxysepalum</i> Hulten	Baikeisou	Herb	0	20	20				0.0	
Violaceae	<i>Viola vaginata</i> Maxim.	Sumiresaishin	Herb	63	21	21				0.0	Reduced
Saxifragaceae	<i>Chrysosplenium fauriei</i> Franch. var. <i>fauriei</i>	Hokurikunekonome	Herb	41	22	21	1			0.2	Dwarf
Umbelliferae	<i>Spuriopimpinella nikoensis</i> (Yabe ex Hisauti) Kitag. form. <i>nikoensis</i>	Hikagemitsuba	Herb	34	20	19	1			0.3	Reduced
Diapensiaceae	<i>Shortia uniflora</i> (Maxim.) Maxim.	Iwauchiwa	Herb	38	33	31	2			0.3	
Campanulaceae	<i>Peracarpa carnosa</i> (Wall.) Hook. fil. et Thomson var. <i>circaeoides</i> (Fr. Schm.) Makino	Tanigikyou	Herb	66	24	22	2			0.4	Dwarf
Araceae	<i>Arisaema serratum</i> (Thunb.) Schott	Kouraitennanshou	Herb	14	24	21	2	1		1.7	
Orchidaceae	<i>Calanthe reflexa</i> Maxim.	Natsuebine	Herb	101	30	25	4	1		1.7	Reduced
Scrophulariaceae	<i>Veronica muratae</i> Yamazaki	San'inkuwagata	Herb	29	20	17	2	1		2.0	Reduced
Umbelliferae	<i>Hydrocotyle maritima</i> Honda	Nochidome	Herb	32	21	16	4	1		2.4	Dwarf
Caryophyllaceae	<i>Stellaria diversiflora</i> Maxim.	Sawahakobe	Herb	76	22	16	5	1		2.5	Dwarf
Oxalidaceae	<i>Oxalis griffithii</i> Edgew. et Hook. fil.	Miyamakatabami	Herb	173	47	37	7	3		2.7	Reduced
Cruciferae	<i>Cardamine flexuosa</i> With. var. <i>flexuosa</i>	Tanetsukebana	Herb	38	24	21		3		3.8	Dwarf
Juncaceae	<i>Juncus effusus</i> L. var. <i>decipiens</i> Buchen.	Igusa	Herb	34	20	19			1	3.8	
Urticaceae	<i>Elatostema laetevirens</i> Makino	Yamatokihokori	Herb	84	21	10	8	3		6.2	Reduced
Urticaceae	<i>Pilea mongolica</i> Wedd.	Aomizu	Herb	48	23	15	3	3	2	11.1	Reduced
Onagraceae	<i>Circaea erubescens</i> Franch. et Savat.	Tanitade	Herb	45	7	3	1	3		13.6	Reduced
Urticaceae	<i>Elatostema umbellatum</i> Blume var. <i>majus</i> Maxim.	Uwabamisou	Herb	99	22	9	1	12		16.6	Reduced
Cyperaceae	<i>Carex olivacea</i> Boott var. <i>angustior</i> Kukenth.	Miyamashirasuge	Herb	63	20	9	2	5	4	23.0	Reduced
Saxifragaceae	<i>Mitella furusei</i> Ohwi var. <i>subramosa</i> Wakabayashi	Charumerusou	Herb	42	26	7	6	9	4	23.1	Reduced
Poaceae	<i>Sasa kurilensis</i> (Rupr.) Makino et Shibata	Chishimazasa	Herb	36	23	3		20		26.1	Reduced
Cyperaceae	<i>Carex dolichostachya</i> Hayata var. <i>glaberrima</i> (Ohwi) T. Koyama	Miyamakansuge	Herb	118	53	12	15	12	14	28.0	Reduced
Saxifragaceae	<i>Mitella acerina</i> Makino	Momijicharumerusou	Herb	30	34	12	2	9	11	32.5	Reduced
Cyperaceae	<i>Carex morrowii</i> Boott var. <i>temnolepis</i> (Franch.) Ohwi	Hosobakansuge	Herb	46	21	4	5	5	7	33.3	Reduced
Saxifragaceae	<i>Cardiandra alternifolia</i> Siebold et Zucc.	Kusaajisai	Herb	33	0					—	Reduced
Solanaceae	<i>Physaliastrum japonicum</i> (Franch. et Savat.) Honda	Igahoozuki	Herb	29	0					—	Reduced
Labiatae	<i>Rabdosia longituba</i> (Miq.) Hara	Akichouji	Herb	38	0					—	Reduced
Polygonaceae	<i>Reynoutria japonica</i> Houtt.	Itadori	Herb	63	0					—	Reduced

Gentianaceae	<i>Tripterospermum japonicum</i> (Siebold et Zucc.) Maxim.	Tsururindou	Liana	64	20	20				0.0	Reduced
Saxifragaceae	<i>Hydrangea petiolaris</i> Siebold et Zucc.	Tsuruajisai	Liana	178	31	27	4			0.6	
Saxifragaceae	<i>Schizophragma hydrangeoides</i> Siebold et Zucc.	Iwagarami	Liana	157	20	19		1		1.5	
Actinidiaceae	<i>Actinidia polygama</i> (Siebold et Zucc.) Planch. ex Maxim.	Matatabi	Liana	146	3				3	75.0	
Anacardiaceae	<i>Rhus ambigua</i> Lavall. ex Dipp.	Tsutauroshi	Liana	98	0					-	
Vitaceae	<i>Vitis flexuosa</i> Thunb. var. <i>flexuosa</i>	Sankakuduru	Liana	31	0					-	
Ericaceae	<i>Pteris japonica</i> (Thunb.) D. Don	Asebi	Shrub	9	20	20				0.0	
Thymelaeaceae	<i>Daphne miyabena</i> Makino	Karasushikimi	Shrub	1	21	20	1			0.2	
Symplocaceae	<i>Symplocos chinensis</i> (Lour.) Druce var. <i>leucocarpa</i> (Nakai) Ohwi	Sawafutagi	Shrub	43	21	5	12	4		8.6	
Symplocaceae	<i>Symplocos coreana</i> (Lev.) Ohwi	Tannasawafutagi	Shrub	193	21	7	9	5		9.3	
Caprifoliaceae	<i>Weigela hortensis</i> (Siebold et Zucc.) K. Koch	Taniutsugi	Shrub	44	22	5	8	6	3	20.2	
Verbenaceae	<i>Callicarpa japonica</i> Thunb.	Murasakishikibu	Shrub	46	10	2	2	5	1	23.5	
Saxifragaceae	<i>Hydrangea serrata</i> (Thunb. ex Murray) Seringe	Yamaajisai	Shrub	147	20		5	15		23.8	
Rosaceae	<i>Rubus palmatus</i> Thunb.	Nagabanomomijichigo	Shrub	92	20	2	1	17		25.8	
Ericaceae	<i>Elliottia paniculata</i> (Siebold et Zucc.) Benth. et Hook.	Hotsutsuji	Shrub	30	20		6	12	2	27.0	
Daphniphyllaceae	<i>Daphniphyllum macropodum</i> Miq. var. <i>humille</i> (Maxim.) Rosenthal	Ezoyuzuriha	Shrub	32	34	4	11	8	11	32.9	
Theaceae	<i>Eurya japonica</i> Thunb.	Hisakaki	Shrub	54	13	4	1	3	5	36.2	
Lauraceae	<i>Lindera umbellata</i> Thunb. var. <i>umbellata</i>	Kuromoji	Shrub	163	31	7		9	15	45.0	
Oleaceae	<i>Ligustrum obtusifolium</i> Siebold et Zucc.	Ibotanoki	Shrub	38	20	2	1	8	9	46.0	
Ericaceae	<i>Menziesia cilioloba</i> (Miq.) Maxim.	Usugiyouraku	Shrub	125	26		5	8	13	47.7	
Aquifoliaceae	<i>Ilex crenata</i> Thunb. var. <i>paludosa</i> (Nakai) H. Hara	Haiinutsuge	Shrub	165	37	1	7	9	20	48.8	
Saxifragaceae	<i>Hydrangea hirta</i> (Thunb. ex Murray) Siebold et Zucc.	Koajisai	Shrub	59	20		2	8	10	50.0	
Rutaceae	<i>Skimmia japonica</i> Thunb. var. <i>intermedia</i> Komatsu form. <i>repens</i> (Nakai) Hara	Tsurumiyamashikimi	Shrub	39	21	1	2	5	13	54.0	
Verbenaceae	<i>Clerodendrum trichotomum</i> Thunb.	Kusagi	Shrub	40	25		2	7	16	56.8	
Caprifoliaceae	<i>Viburnum plicatum</i> Thunb. var. <i>tomentosum</i> (Thunb. ex Murray) Miq.	Yabudemari	Shrub	35	21			8	13	57.9	
Araliaceae	<i>Aralia elata</i> (Miq.) Seemann form. <i>elata</i>	Taranoki	Shrub	59	22		1	5	16	61.6	
Ericaceae	<i>Vaccinium japonicum</i> Miq.	Akushiba	Shrub	68	0					-	
Styracaceae	<i>Pterostyrax hispida</i> Siebold et Zucc.	Oobaasagara	Tree	30	21	21				0.0	
Aceraceae	<i>Acer nipponicum</i> Hara	Tetsukaede	Tree	67	20	18	2			0.5	
Cupressaceae	<i>Cryptomeria japonica</i> (L. fil.) D. Don var. <i>radicans</i> Nakai	Ashiusugi	Tree	299	35	23	12			1.7	
Araliaceae	<i>Acanthopanax sciadophylloides</i> Fr. et Sav.	Koshiabura	Tree	106	3	2		1		10.0	
Aquifoliaceae	<i>Ilex pedunculosa</i> Miq.	Soyogo	Tree	84	30	9	13	8		10.2	
Juglandaceae	<i>Pterocarya rhoifolia</i> Siebold et Zucc.	Sawagurumi	Tree	139	39	5	18	14	2	16.9	
Betulaceae	<i>Carpinus laxiflora</i> (Siebold et Zucc.) Blume	Akashide	Tree	103	11	1	6	3	1	17.7	
Hippocastanaceae	<i>Aesculus turbinata</i> Blume	Tochinoki	Tree	71	5		2	3		20.0	
Aceraceae	<i>Acer sieboldianum</i> Miq.	Kohauchiwakaede	Tree	70	20	4	5	7	4	26.8	
Cornaceae	<i>Benthamidia japonica</i> (Siebold et Zucc.) Hara	Yamaboushi	Tree	45	1			1		30.0	
Aceraceae	<i>Acer micranthum</i> Siebold et Zucc.	Kominekaede	Tree	143	14	3	5	1	5	30.7	
Fagaceae	<i>Quercus crispula</i> Blume	Mizunara	Tree	100	10	4	1	1	4	33.5	
Aceraceae	<i>Acer rufinerve</i> Siebold et Zucc.	Urihadakaede	Tree	56	22	2	7	4	9	37.7	
Ericaceae	<i>Lyonia ovalifolia</i> (Wall.) Drude var. <i>elliptica</i> (Siebold et Zucc.) Hand.-Mazz.	Nejiki	Tree	39	8		1	5	2	38.1	
Hamamelidaceae	<i>Hamamelis japonica</i> Siebold et Zucc. var. <i>obtusata</i> Matsumura	Marubamansaku	Tree	72	20		5	6	9	44.0	
Fagaceae	<i>Fagus crenata</i> Blume	Buna	Tree	271	29	3	4	8	14	45.2	
Styracaceae	<i>Styrax japonica</i> Siebold et Zucc.	Egonoki	Tree	109	10		2	1	7	56.5	
Clethraceae	<i>Clethra barbinervis</i> Siebold et Zucc.	Rhoubu	Tree	226	40		2	4	34	67.0	
Aquifoliaceae	<i>Ilex macropoda</i> Miq.	Aohada	Tree	83	4				4	75.0	
Magnoliaceae	<i>Magnolia salicifolia</i> Maxim.	Tamushiba	Tree	97	1				1	75.0	
Aceraceae	<i>Acer mono</i> Maxim.	Itayakaede	Tree	30	0					-	
Betulaceae	<i>Betula grossa</i> Siebold et Zucc.	Mizume	Tree	183	0					-	
Araliaceae	<i>Evodiopanax innovans</i> (Siebold et Zucc.) Nakai	Takanotsume	Tree	41	0					-	
Lauraceae	<i>Lindera erythrocarpa</i> Makino	Kanakuginoki	Tree	77	0					-	
Anacardiaceae	<i>Rhus tricarpa</i> Miq.	Yamaurushi	Tree	66	0					-	
Styracaceae	<i>Styrax obassia</i> Siebold et Zucc.	Hakuunboku	Tree	39	0					-	
Cornaceae	<i>Swida controversa</i> (Hemsl.) Sojak	Mizuki	Tree	66	0					-	

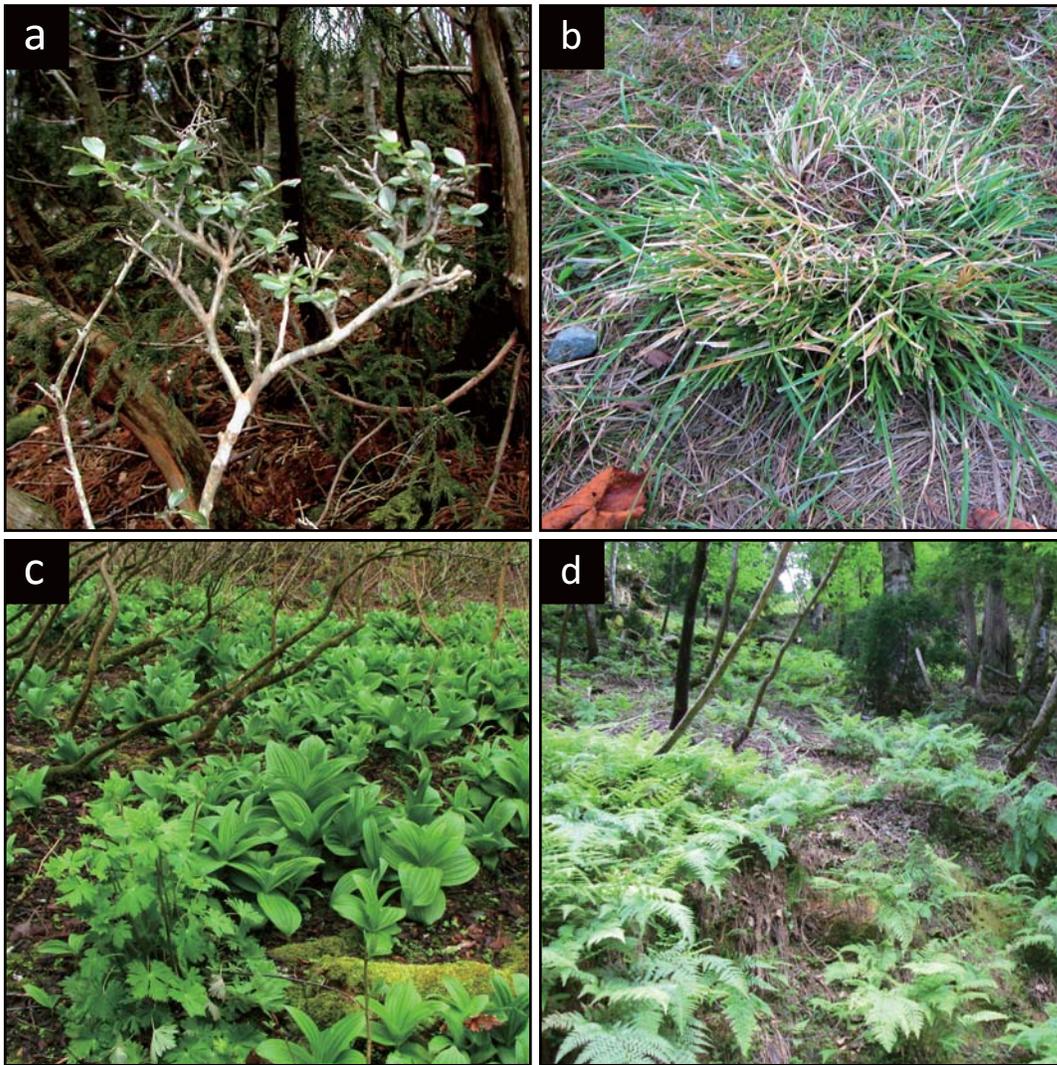


図2 調査地においてシカの食痕が確認された例 (a, b) と不嗜好性植物が森林下層に拡大している例 (c, d) (撮影：阪口翔太)。

- (a) シカによって枝葉を採食されたハイイヌツゲ (2006年11月)。
 (b) 長治谷作業小屋前の草地に生育していたミノボロスゲ *Carex albata* Boott ex. Franch. et Sav. におけるシカの食痕 (2006年11月)。本種は Flora of Ashiu (Yasuda and Nagamasu, 1995) に未記載の種であるが、2011年には確認できなくなっている。著者はこの草地以外での自生を把握していない。
 (c) 由良川本流沿いで見られた、不嗜好性植物のみから構成される植物群集 (2007年5月)。低木であるサワフタギの樹冠下には、多年性草本のサンヨウブシとバイケイソウが広がっている。
 (d) ブナとアシウスギが優占する林分の下層植生 (2010年8月)。斜面下部の林冠ギャップを中心にして、不嗜好性シダ植物であるコバノイシカグマが単優占している。

Figure 2. Deer damages to plant species (a, b) and understory vegetation dominated by non-preferred species (c, d). All the photographs were taken by Shota Sakaguchi in the Kamitani area.

- (a) Broken shoots of a evergreen shrub species, *Ilex crenata* Thunb. var. *paludosa* (Nov., 2006).
 (b) Deer browsing on a deciduous sedge species *Carex albata* Boott ex. Franch. et Sav., observed at the grassland around the Choji workshed (Nov., 2006). This species was not found in 2011, although it was not described in Flora of Ashiu (Yasuda and Nagamasu, 1995). The authors do not know any other localities for this species in Ashiu.
 (c) A plant community consisting of non-preferred plant species along the Yura River (May, 2007) with the perennial herb species *Aconitum sanyoense* and *Veratrum album* subsp. *oxysepalum* under the canopy of *Symplocos chinensis* var. *leucocarpa*.
 (d) Understory vegetation of a *Fagus-Cryptomeria* dominated forest stand (Aug., 2010). A non-preferred fern species, *Dennstaedtia scabra*, is mono-dominant under the canopy gaps generated on the lower slopes.

この25種のうちの12種では植物体の矮小化が起こっており、6種はそもそも草丈が10cm未満の小型種であった(表1)。

植物体の矮小化が観察された種群は、シカの採食の影響を強く受けていると考えられ、シカの嗜好性の低い種であるとはいえない。一方で、草丈の小さい種群については、小型種であるゆえにシカの採食に耐性を示している(高槻, 1989; 田村・勝山, 2007; Suzuki et al., 2009)と考えられ、MDG値が低いことだけでは嗜好性が低いとは結論できない。このようにMDG値が20未満の草本性植物の中には多くの嗜好性種が含まれている可能性が高いと考えられた。よって本研究では、草本性・シダ植物については、(1) MDG値が20よりも低く、(2) シカ不在下での草丈が10cm以上であり、(3) 矮小化が確認できなかった種をシカの嗜好性が低い種と判定し、それ以外の種は潜在的にシカに嗜好されやすい種であるとした。個体の矮小化が起こりにくい木本性種とツル性種については、MDG値が20未満であるという(1)のみを基準で、嗜好性の低い種・高い種を判定した。

この基準に照らし合わせると、MDG値が推定できた90種の82%にあたる74種はシカの嗜好性が比較的高い種と判定された。この結果は、2007年時点での上谷地域の植物群集を構成する種の大部分がシカによって採食され、個体群サイズが減少する可能性があることを示唆している。とくに、森林下層で生活環を完結させる草本性植物・シダ植物・低木性植物は、枝葉といった栄養器官のみならず、繁殖器官にもシカの採食が及ぶと予想される。これらの種は、高木性種よりも世代時間が短いという特性を持つことから、シカの採食が継続した場合には、比較的短期間で地域絶滅に至ってしまう可能性がある。

一方、上記の基準によりシカの嗜好性が低いと判定された16種をリスト化したものが表2である。これらの種について、まず分布の地形依存性に着目してみると、ほとんどの種で尾根もしくは谷地形へと分布が偏っていることがみとめられた。例えば、アセビ、オオイワカガミ *Schizocodon soldanelloides* Siebold et Zucc. var. *magnus* (Makino) Hara, イワウチワ *Shortia uniflora* (Maxim.) Maxim., タンナサワフタギ *Symplocos coreana* (Lev.) Ohwiなどは尾根地形に集中的に分布する一方で、イワヒメワラビ *Hypolepis punctata* (Thunb.) Mett. ex Kuhn, サンヨウブシ, テツカエデなどは谷地形への依存度が高かった。また、アシウスギは地形的な分布の偏りが小さい(表2)が、この結果は実生段階の個体も含めた阪口ほか(2008)の調査方法に起因するものであり、実際には本種の分布は尾根地形に大きく偏っている(山中ほか,

1993)。したがって、本調査地でシカの採食圧が継続した場合には、地域植物群集の種のプールの大半を占める嗜好性植物が減少すると同時に、限られた不嗜好性植物が地形依存的に分布をさらに拡大することが予想される(図2c, d)。その結果、本地域の植物群集は少数の不嗜好性植物によって構成され、種多様性が急激に低下する可能性が高いと考えられる。

次に系統関係に着目すると、コバノイシカグマ科からはコバノイシカグマ *Dennstaedtia scabra* (Wall. ex Hook.) Mooreとイワヒメワラビ, イワウメ科からはオオイワカガミとイワウチワ, そしてサワフタギ属からはサワフタギ *Symplocos chinensis* (Lour.) Druce var. *leucocarpa* (Nakai) Ohwiとタンナサワフタギというように、同じ科や属に属する近縁な植物種が複数含まれていることが分かる(表2)。またリスト中の少なくとも14種は、日本列島の異なる地域において、同種もしくは同属種がシカにとっての不嗜好性植物として報告例のある種であった(表2)。この結果は、シカに嗜好されないという植物の形質には系統的な自己相関が存在していることを示唆している。おそらくは、複数の系統で不嗜好性という形質が獲得された後に、系統内でそれが維持されたまま種分化が起きていると考えられる(高槻, 1989)。

その一方で、日本列島の異なる地域間で、シカの嗜好性に差異が存在するのも事実である。例えば、北海道洞爺湖中島ではシカの不嗜好性植物としてハイイヌガヤ *Cephalotaxus harringtonia* (Knight) K. Koch var. *nana* (Nakai) Rehdが報告されている(Takahashi and Kaji, 2001)が、芦生研究林ではシカの集中的な採食によって本種はほぼ消失してしまっている(福田・高柳, 2008)。また、シカの採食によって植生が荒廃していくと、シカの採食範囲が拡大し、それまでは不嗜好性植物として知られていた種が採食の対象になることがある(常田, 2004; 助野・宮城, 2007)。芦生研究林でも、2004年の時点ではシカにほとんど採食されずに、分布拡大傾向にあったリョウメンシダ *Arachniodes standishii* (Moore) Ohwi (Kato and Okuyama, 2004)は、本調査が実施された2007年にはシカの食痕をよく確認するようになり(MDG=21.0)、2011年では上谷地域で本種の群落はほぼ消滅してしまっている(Sakaguchi et al., unpublished data)。また、常緑性植物が林床に優占する本地域の針広混交林(宮脇, 1984)では、ササ類やハイイヌガヤなどが冬季のシカの食料として重要な役割を担っていた(福田・高柳, 2008; 田中ほか, 2008)。しかしながら、こうした常緑性優占種が本地域から消失した後は、夏緑期に嗜好されにくい常緑性植物が採食の対象になることが報告されている[イワウチワ (MIG=0.3)の採食例(渡

表2 芦生研究林上谷地域でのニホンジカの嗜好性（低嗜好性）植物（2007年時）の生活型、平均被食度、地形依存性（阪口ほか、2008）と、同種もしくは近縁種での嗜好性種としての報告例。種の分布の地形依存性は、阪口ほか（2008）で定義された2つの植物群集（尾根・谷群集）への出現頻度として計算されている。より依存度の高い地形での出現頻度は、太字で強調されている。なおバイケイソウについては、阪口ほか（2008）の中で地形依存性が記載されていないが、調査地における観察から谷地形に集中して出現することが分かっている。

Table 2. List of non-preferred plant species in the study area in 2007. Shown for each species are life form, mean damage grade (MDG), topographic preference (Sakaguchi et al., 2008) and the studies reporting the same species or congeneric species to be non-preferred by deer. Topographic preference of each species is defined as relative frequency of occurrence in ridgetop and streamside communities following Sakaguchi et al. (2008). Frequency of occurrence in the preferred topographic habitat is written in boldface. Note that although Sakaguchi et al. (2008) provided no information of topographic preference of *Veratrum album* subsp. *oxysepalum*, this species is observed to occur exclusively in streamside habitats of the study area.

Family	Species	Life form	MDG	Topographic preference		References
				Ridge	Valley	
Dennstaedtiaceae	<i>Dennstaedtia scabra</i>	Fern	0.0	0.25	0.75	<i>D. scabra</i> (高槻, 1989); <i>D. punctilobula</i> (Rooney, 2001) (北米)
Dennstaedtiaceae	<i>Hypolepis punctata</i>	Fern	0.4	0.08	0.92	<i>H. punctata</i> (高槻, 1989; 石田ほか, 2008) (兵庫県淡路島)
Ranunculaceae	<i>Aconitum sanyoense</i>	Herb	0.0	0.00	1.00	<i>A. japonicum</i> var. <i>montanum</i> (高槻, 1989; 村上, 2005) (神奈川県丹沢); <i>A. grossedentatum</i> var. <i>sikokianum</i> (山城・山城, 2007) (徳島県剣山)
Compositae	<i>Erechtites hieracifolia</i>	Herb	0.0	0.07	0.93	<i>E. hieracifolia</i> (高槻, 1989; Suzuki et al., 2009); <i>C. crepidioides</i> (高槻, 1989)
Diapensiaceae	<i>Schizocodon soldanelloides</i> var. <i>magnus</i>	Herb	0.0	1.00	0.00	
Diapensiaceae	<i>Shortia uniflora</i>	Herb	0.3	0.77	0.23	<i>S. uniflora</i> (高槻, 1989)
Liliaceae	<i>Veratrum album</i> subsp. <i>oxysepalum</i>	Herb	0.0	-	+	<i>V. stamineum</i> (高槻, 1989); <i>V. grandiflorum</i> var. <i>maximum</i> (田村・勝山, 2007; 安藤・持田, 2008) (神奈川県丹沢)
Araceae	<i>Arisaema serratum</i>	Herb	1.7	0.00	1.00	<i>A. serratum</i> (助野・宮城, 2007) (北海道洞爺湖); <i>Arisaema</i> spp. (高槻, 1989; 田村・勝山, 2007) (神奈川県丹沢); <i>A. ternatipartitum</i> (山城・山城, 2007) (徳島県剣山); <i>A. ringens</i> (早坂ほか, 2009) (長崎県八郎岳); <i>A. serratum</i> (服部ほか, 2010) (宮崎県綾町)
Juncaceae	<i>Juncus effusus</i> var. <i>decipiens</i>	Herb	3.8	0.00	1.00	<i>J. effusus</i> (Boughton et al., 2011) (アメリカ合衆国・フロリダ州)
Ericaceae	<i>Pieris japonica</i>	Shrub	0.0	1.00	0.00	<i>P. japonica</i> (高槻, 1989; Suzuki et al., 2008)
Thymelaeaceae	<i>Daphne miyabena</i>	Shrub	0.2	0.00	1.00	<i>Daphne</i> spp. (高槻, 1989); <i>D. kamschatica</i> var. <i>jezoensis</i> (助野・宮城, 2007) (北海道洞爺湖); <i>D. kiusiana</i> (早坂ほか, 2009) (長崎県対馬)
Symplocaceae	<i>Symplocos chinensis</i> var. <i>leucocarpa</i>	Shrub	8.6	0.15	0.85	<i>Symplocos</i> spp. (Tsujino and Yumoto, 2004; Koda et al., 2008) (鹿児島県屋久島)
Symplocaceae	<i>Symplocos coreana</i>	Shrub	9.3	0.69	0.31	<i>Symplocos</i> spp. (Tsujino and Yumoto, 2004; Koda et al., 2008) (鹿児島県屋久島)
Styracaceae	<i>Pterostyrax hispida</i>	Tree	0.0	0.00	1.00	<i>P. hispida</i> (二ノ宮・古林, 2004; 田村・勝山, 2007) (神奈川県丹沢)
Aceraceae	<i>Acer nipponicum</i>	Tree	0.5	0.08	0.92	
Cupressaceae	<i>Cryptomeria japonica</i> var. <i>radicans</i>	Tree	1.7	0.54	0.46	<i>C. japonica</i> (高槻, 1989)

辺, 2008)]. 2007年から2011年の間の観察では、冬季から春季にかけてのシカの採食によって、2007年の調査時には嗜好性が低かったナツエビネ *Calanthe reflexa* Maxim. (MIG=1.7), シノブカグマ *Arachniodes mutica* (Fr. et Sav.) Ohwi (MIG=3.0), ミヤマイトチシダ *Dryopteris sabaiei* (Fr. et Sav.) C. Chr. (MIG=6.5) などが、個体サイズと個体数を大きく減少させている。

以上により、2007年時における芦生研究林上谷の植物群集は、シカに嗜好されやすい種によってその多様性の大部分が担われていたことが明らかになった。この知見は、シカの採食圧が継続する限り、多くの植物種で個体群が衰退し、地域の植物相が貧弱化する可能性を示している。さらに、シカの植物への嗜好性は状況依存的に変化し、採食範囲が拡大しようという側面を考慮すれば、本論文で挙げた不嗜好性（低嗜好性）種も将来的には、シカに嗜好されるようになる可能性もある。芦生地域の豊かなフロラを保全し、将来に渡って維持するためには、

シカの生息密度と植物群集の両方をモニタリングしながら、シカの生息密度を適切なレベルで管理する努力が必要になるだろう。それと同時に、植物群集の多様性に依存する多くの生物群を維持していくためには、防鹿柵を用いた植生の保全や希少種の域外保全といった、短期的に有効な施策を講じることが急務である。

謝辞

本研究を実施するにあたり、京都大学フィールド科学教育研究センター・芦生研究林職員の皆様には、調査を実施する上で便宜を図って頂きました。また、京都大学農学研究科森林生物学研究室にご所属の多くの皆様には、野外調査を手伝って頂きました。James R.P. Worth氏には英文校閲を引き受けて頂きました。この場をお借りして厚く御礼申し上げます。

なお、本研究の一部は、文部科学省21世紀COEプ

プログラム「昆虫科学が拓く未来型食料環境学の創生」、並びに(財)日本自然保護協会 PRO NATURA FUND の支援を受けて行われました。

引用文献

- 1) Akashi, N. and Nakashizuka, T. (1999) Effects of bark-stripping by Sika deer (*Cervus nippon*) on population dynamics of a mixed forest in Japan. *Forest Ecology and Management*, 113, 75-82.
- 2) Ando, M., Yokota, H.O. and Shibata, E. (2003) Bark stripping preference of sika deer, *Cervus nippon*, in terms of bark chemical contents. *Forest Ecology and Management*, 177, 323-331.
- 3) 安藤友里子・持田幸良 (2008) 丹沢山地に生育するオオバケイソウの地上部個体密度とその生育立地との関係. 神奈川自然誌資料, 29, 17-26.
- 4) Boughton, E.H., Quintana-Ascencio, P.F. and Bohlen, P.J. (2011) Refuge effects of *Juncus effusus* in grazed, subtropical wetland plant communities. *Plant Ecology*, 212, 451-460.
- 5) 藤井伸二 (2010) 芦生研究林枕谷におけるシカ摂食にともなう林床開花植物相の変化. 保全生態学研究, 15, 3-15.
- 6) 福田淳子・高柳敦 (2008) 京都府の多雪地におけるニホンジカ *Cervus nippon Temminck* によるハイイヌガヤ *Cephalotaxus harringtonia* var. *nana* の採食にみられる積雪の影響. 森林研究, 2008, 5-11.
- 7) 服部保・栃本大介・南山典子・橋本佳延・藤本大介・石田弘明 (2010) 宮崎県東諸県郡綾町川中の照葉原生林におけるニホンジカの採食の影響. 植生学会誌, 27, 35-42.
- 8) 早坂大亮・榎木淳子・前田宣雄・江頭信一 (2009) シカの生息密度が常緑広葉樹林の健全性に及ぼす影響. こうえいフォーラム, 17, 97-102.
- 9) 石田弘明・服部保・小館誓治・黒田有寿茂・澤田佳宏・松村俊和・藤本大介 (2008) ニホンジカの強度採食下に発達するイワヒメワラビ群落の生態的特性とその緑化への応用. 保全生態学研究, 13, 137-150.
- 10) Ito, H. and Hino, T. (2005) How do deer affect tree seedlings on a dwarf bamboo-dominated forest floor? *Ecological Research*, 20, 121-128.
- 11) Kato, M. and Okuyama, Y. (2004) Changes in the biodiversity of a deciduous forest ecosystem caused by an increase in the Sika deer population at Ashiu, Japan. *Contribution from Biological Laboratory, Kyoto University* 29, 433-444.
- 12) Koda, R., Noma, N., Tsujino, R., Umeki, K. and Fujita, N. (2008) Effects of sika deer (*Cervus nippon yakushimae*) population growth on saplings in an evergreen broad-leaved forest. *Forest Ecology and Management*, 256, 431-437.
- 13) 宮脇昭 (1984) 日本植生史 - 近畿. 596 pp. 至文堂, 東京
- 14) 村上雄秀 (2005) 丹沢山地におけるシカ食害により偏向遷移について. 日本生態学会関東地区会報, 54, 7-19.
- 15) ニノ宮史絵・古林賢恒 (2004) ニホンジカの過食圧下にある太平洋型ブナ林の空間的構造とオオバアサガラのギャップ更新. 野生生物保護, 8, 63-77.
- 16) Nomiya, H., Suzuki, W., Kanazashi, T., Shibata, M., Tanaka, H. and Nakashizuka, T. (2003) The response of forest floor vegetation and tree regeneration to deer exclusion and disturbance in a riparian deciduous forest, central Japan. *Plant Ecology*, 164, 263-276.
- 17) 大畠誠一・山中典和・中島皇・枚田邦宏 (1994) 幽仙谷天然林試験地の概要と林分構造. 京都大学演習林集報, 26, 54-65.
- 18) Rooney, T.P. (2001) Deer impacts on forest ecosystems: a North American perspective. *Forestry*, 74, 201-208.
- 19) 阪口翔太・藤本大介・井上みずき・高柳敦 (2008) 芦生上谷流域の植物多様性と群集構造 - トランセクトネットワークによる植物群集と希少植物の検出 -. 森林研究, 2008, 43-61.
- 20) Sakaguchi, S., Takeuchi, Y., Yamasaki, M., Sakurai, S. and Isagi, Y. (2011) Lineage admixture during postglacial range expansion is responsible for the increased gene diversity of *Kalopanax septemlobus* in a recently colonised territory. *Heredity*, 107, 338-348.
- 21) 佐竹義輔・大井次三郎・北村四郎／亙理俊次・富成忠夫 (1999) 日本の野生植物 草本Ⅰ 単子葉類 (新装版). 305 pp. 平凡社, 東京
- 22) 佐竹義輔・大井次三郎・北村四郎／亙理俊次・富成忠夫 (1999) 日本の野生植物 草本Ⅱ 離弁花類 (新装版). 318 pp. 平凡社, 東京
- 23) 佐竹義輔・大井次三郎・北村四郎／亙理俊次・富成忠夫 (1999) 日本の野生植物 草本Ⅲ 合弁花類 (新装版). 259 pp. 平凡社, 東京
- 24) Sugahara, K., Kaneko, Y., Ito, S., Yamanaka, K., Sakio, H., Hoshizaki, K., Suzuki, W., Yamanaka, N. and Setoguchi, H. (2011) Phylogeography of Japanese horse chestnut (*Aesculus turbinata*) in the Japanese Archipelago based on chloroplast DNA haplotypes. *Journal of Plant Research*, 124, 75-83.
- 25) 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, 43-66.
- 26) Suzuki, M., Miyashita, T., Kabaya, H., Ochiai, K., Asada, M. and Tange, T. (2008) Deer density affects ground-layer vegetation differently in conifer plantations and hardwood forests on the Boso Peninsula, Japan. *Ecological Research*, 23, 151-158.
- 27) Suzuki, R.O., Kato, T., Maesako, Y. and Furukawa, A. (2009) Morphological and population responses to deer grazing for herbaceous species in Nara Park, western Japan. *Plant species biology*, 24, 145-155.
- 28) Takahashi, H. and Kaji, K. (2001) Fallen leaves and unpalatable plants as alternative foods for sika deer under food limitation. *Ecological Research*, 16, 257-262.
- 29) Takahashi, T., Tani, N., Taira, H. and Tsumura, Y. (2005) Microsatellite markers reveal high allelic variation in natural populations of *Cryptomeria japonica* near refugial areas of the last glacial period. *Journal of Plant Research*, 118, 83-90.
- 30) 高槻成紀 (1989) 植物及び群落に及ぼすシカの影響. 日本生態学会誌, 39, 67-80.
- 31) 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, 115-120.
- 32) 田村淳・勝山輝男 (2007) シカの採食圧の異なる東西丹沢における林分構造と林床植生の差異. 丹沢大山総合調査学術報告書, 101-118.

- 33) 田中由紀・高槻成紀・高柳敦 (2008) 芦生研究林におけるニホンジカ (*Cervus nippon*) の採食によるチマキザサ (*Sasa palmata*) 群落の衰退について. 森林研究, 77, 13-23.
- 34) 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.
- 35) 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, 291-300.
- 36) 辻野亮・松井淳・丑丸敦史・瀬尾明弘・川瀬大樹・内橋尚妙・鈴木健司・高橋淳子・湯本貴和・竹門康弘 (2007) 深泥池湿原へのニホンジカの侵入と植生に対する採食圧. 保全生態学研究, 12, 20-27.
- 37) 渡辺弘之 (2008) 由良川源流・芦生原生林生物誌. 169 pp. ナカニシヤ出版, 京都
- 38) 山中典和・松本淳・大島有子・川那辺三郎 (1993) 京都大学芦生演習林モンドリ谷集水域の林分構造. 京都大学演習林報告, 65, 63-76.
- 39) 山城考・山城明日香 (2007) 剣山における大型草食獣の希少植物に対する食害状況の把握. 阿波学会紀要, 53, 39-42.
- 40) Yasuda, S. and Nagamasu, H. (1995) Flora of Ashiu, Japan. *Contributions from the biological Laboratory, Kyoto University* 28, 367-486.

(2012年4月10日受理)