論　文

長治谷草地のシカ排除柵内外の植生変遷と柵の開放試験

松山　周平*[1]・谷　鑫**・立岩沙知子**・白澤　紘明*[2]・吉岡　崇仁*

Change of vegetation inside and outside deer exclosure and temporal opening of the exclosure at a grassland in Japan

Shuhei MATSUYAMA*[1] , Xin GU**, Sachiko TATEIWA**, Hiroaki SHIRASAWA*[2], Takahito YOSHIOKA*

シカ排除柵は植生復元に有効な方法であるが，従来とは異なる植生を生ずることがあり，十分ではない．柵を用いた植生復元方法の改善には一時的な柵の開放が有効かもしれない．そこで本研究では，柵の開放が植生に及ぼす影響を調べるため，5年前に柵を設置した長治谷草地において柵内外の植生の現状を把握すると共に一時的に柵を開放し，全種および種ごとの地上部バイオマス量を開放前後で比較した．

柵内ではススキが優占していたが，先の調査で報告されていた陽生植物は少なかった．柵外ではイグサに加え，イワヒメワラビが多かった．これらは，柵内では陽生植物が減少し，柵外ではシカ不嗜好性植物が増加したことを示唆しており，クラスター解析の結果も柵内外の植生遷移が異なる方向に進んだことを示した．柵開放の前後に調べた全種の地上部バイオマス量に有意な差はなかったが，オカトラノオ，バライチゴ，ドクダミの地上部バイオマス量は開放後に減少したことが示唆された．したがって，柵開放に伴うシカによる採食は植生量を減少させるが，採食は優占種のススキではなくシカ嗜好性の高い種に偏ることを示唆しており，開放時には嗜好性種の保護にも配慮が必要である．

キーワード：地上部バイオマス・柵の開放・シカ排除柵・非計量多次元尺度法・不嗜好性植物

Deer exclosure is not useful enough to restore previous vegetation, because the deer exclosure sometimes result in unexpected vegetation. Temporal opening of the exclosure may be effective to improve the way to restore previous vegetation. We investigated（1）species composition inside and outside the deer exclosure, which was constructed five years ago, and（2）aboveground biomass of total and each species before and after temporal opening of the exclosure at grassland in Japan, to examine the effect of opening of the exclosure on vegetation.

Miscanthus sinensis was dominant inside the deer exclosure. *Lysimachia clethroides, Potentilla freyniana,* and *Viola hondoensis* were also frequently found but *Carex ischnostachya, Hedyotis lindleyana, Agrostis clavata, Viola verecunda*, which were frequently found in previous survey, were not. Outside the deer exclosure, *Juncus effusus* were dominant and *Hypolepis punctanta* was frequent. These suggest that heliophyte decreased inside the exclosure, whereas non-preferred plants increased outside the exclosure. Results of cluster analysis also support that the succession inside and outside the exclosure have proceeded differently. In temporal opening of the exclosure, aboveground biomass after the opening were significantly smaller than those before opening in three forb species, despite that the total aboveground biomass was not different between before and after opening the exclosure. These results suggested that the preferred species would decrease whereas *M. sinensis* would be still dominant, if the exclosure was removed for short period. Therefore, protection for the preferred species may be required to open the deer exclosure, to improve the way to restore previous vegetation.

Key Words: aboveground biomass, deer exclosure, non-preferred species, nonmetric multi-dimensional scaling, temporal opening of the exclosure

* 京都大学フィールド科学教育研究センター
** 京都大学大学院農学研究科森林科学専攻
* Field Science Education and Research Center, Kyoto University
** Division of Forest and Biomaterials Science, Graduate School of Agriculture, Kyoto University
現在の所属：
[1] 酪農学園大学農食環境学群
[2] 信州大学農学部附属アルプス圏フィールド科学教育研究センター
[1] College of Agriculture, Food and Environmental Sciences, Rakuno Gakuen University
[2] Education and Research Center of Alpine Field Science, Faculty of Agriculture, Shinshu University

1. はじめに

日本ならびに世界各地においてシカの個体密度増加による植生の衰退が報告されてきており（e.g., Russell et al., 2001; Takatsuki, 2009），生態系管理における重要な課題の一つとなっている．近年，日本では，シカ排除柵による植生保護（e.g., Nomiya et al., 2002; Miyaki and Kaji, 2009a, b; 田村 , 2010; 阪口ら , 2012a）やシカの個体密度を減らす取り組み（濱崎ら , 2011）により，シカの個体密度と植生のバランスを取り戻す方法が模索されている．

シカの過採食による植生衰退に対してはシカ排除柵の設置が植生の回復に一定の効果があることが報告されている（e.g., Nomiya et al., 2002; Rooney and Waller, 2003; Miyaki and Kaji, 2009a, b; 田村 , 2010; 阪口ら , 2012a）．しかし，元来の生態系の構成要素であるシカを完全に排除することにより，従来とは異なる植生に遷移することが報告されていることから（Tremblay et al., 2006; Côté et al., 2014），シカ排除柵は植生を復元する方法として十分ではない．従来の植生に復元するためには排除柵を段階的に開放するなど，シカによる撹乱を植生に与える工夫が必要だと考えられる．

京都大学芦生研究林の長治谷小屋前には 2006 年までススキ *Miscanthus sinensis* の優占する草地が広がっていたものの（石原ら , 2012），シカによる採食が進んだために 2007 年にはススキ群落は衰退し，2008 年にはススキが一度姿を消してしまった（今西 , 2010）．これを受けて，2008 年 7 月にススキの優占する草地の回復を試みるためにシカ排除柵が設置された（今西 , 2010）．柵設置から 3 年目の時点で柵内ではススキが優占してきたことが報告されており，当初の目的を果たしたと見られたが（石原ら , 2012），その後もシカ排除柵は維持されている．ススキ草地は撹乱がないとやがては森林に遷移していくことが指摘されていることから（伊藤 , 1973），柵を長期間維持した場合には森林への遷移が進行することが予想されている（石原ら , 2012）．そのため，長治谷でススキ草地を維持するためにはシカによる撹乱も必要だと考えられるが，その方法の一つとして，柵を一時的に開放することが考えられる．シカには植物に対する嗜好性があることが知られているが，嗜好性は調査地や調査時期によっても異なるようであるから（橋本･藤木, 2014），柵を開放した際にどのような植物が採食されるのかを検討する必要がある．

そこで本研究では，柵設置から 5 年を経過した長治谷小屋前の草地において柵内外の植生の遷移を明らかにした後，現状で柵を開放した場合にシカによる採食圧が植生に及ぼす影響を調べるため，柵を短期間開放し，群落の地上部バイオマスを開放前後で比較した．

2. 材料と方法

2. 1. 対象地

調査は京都大学フィールド科学教育研究センター芦生研究林（京都府南丹市美山町）の長治谷作業小屋前の草地で行なった．調査地の概況は今西（2010）及び石原ら（2012）に記載されている．草地の西側は林冠をコナラ *Quercus serrata* が覆っているため下層はやや暗く，中央から東側にかけて林冠は開けている．

2. 2. シカ排除柵内外の下層植生の多様性と種構成

シカ排除柵内外には 5m × 5m のプロットが 3 つずつ設けられており，各プロット内にある植生調査コドラート（1m × 1m）3 つずつについて出現種とコドラート全体の植被率及び群落高を調べた．植被率はコドラートの直上からスケールと共に写真を撮影し，緑色が地上を覆っている部分の面積割合を画像解析により調べた．画像解析には Image J（Rasband, 2014）を用いた．ススキなどの大型草本が繁茂し，直上から写真を撮ることができない状態のコドラートの植被率は 100% とした．2012 年 10 月，2013 年 6 月，2013 年 8 月の 3 回の調査での総種数（重複含まず）を各コドラートの出現種数とした．2013 年 8 月にコドラートの四隅と中央に最も近い植物の地上高を測定し, 平均してコドラートの群落高とした．

種多様性に関する基礎的なデータとして，各植生調査コドラートについて種数，Shannon-Weiner H' を算出した．

2. 3. 短期間の柵開放試験

柵を開放したときに採食対象となる植物種を調べるため，柵の開放前後に地上部植生の刈り取り調査を行い，開放前後の全種および種ごとの地上部バイオマスを比較した．南北 2 つの 50cm × 50cm 区画を一組としたものを刈り取り区とした．シカ排除柵内の南北 2.5m 間隔で東西にのびる 3 本のライントランセクトをとり，各ラインについて 2.5m 間隔で刈り取り区を設置した（図 1）．開放前の地上部バイオマスを調べるために，2015 年 8 月 3 日に一方の区画（B 区，B は before の頭文字）を地際で刈り取り，2014 年 8 月 3 日から 8 月 26 日までの期間に柵の一部を開放した．次に，開放後の地上部バイオマスを調べるために，2014 年 8 月 26 日にもう一方の区画（A 区, A は after の頭文字）を同様に刈り取った（図 1）．各区画で刈り取った植物は種ごとに分け，70℃で 72 時間以上乾燥し，乾燥重量を測定した．

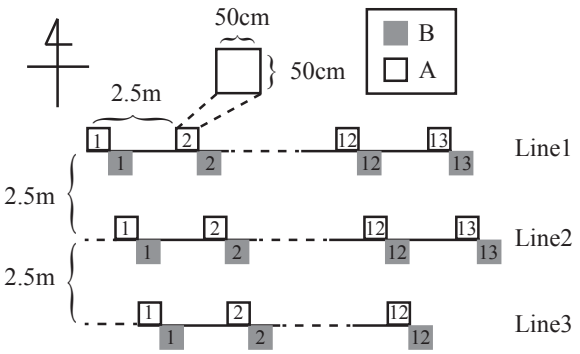

図 1　シカ排除柵開放前後の刈り取りにおけるトランセクトと刈り取り区画の配置（開放前 ; B, 開放後 ; A）.
Figure 1 Arrangement of line transect and quadrat for harvesting in before（B）and after（A）the opening of the deer exclosure.

柵開放試験では，まず，全ての刈り取り区のデータをプールして全種および各種の地上部バイオマスをＢ区とＡ区で比較した．これに加えて，刈り取り区内（Ｂ区とＡ区）の種構成の違いを考慮するため，Ｂ区とＡ区の両方に対象種が見られた刈り取り区に限定して，対象種の地上部バイオマスを開放前後（Ｂ区 vs. Ａ区）で比較した．３つ以上の刈り取り区で比較できたのは，11 種（ヒメシダ *Thelypteris palustris*，ドクダミ *Houttuynia cordata*，スゲの一種 *Carex* sp.，ススキ，ボタンヅル *Clematis appifolia*，ミツバツチグリ *Potentilla freyniana*，バライチゴ *Rubus illecebrosus*，アオイスミレ *Viola hondoensis*，ミゾソバ *Persicaria thunbergii*，オカトラノオ *Lysimachia clethroides*，クロバナヒキオコシ *Isodon trichocarpus*）であった．

2. 4. 統計解析

柵内外の植被率，群落高，種多様度指数に違いがあるかどうかを調べるために，コドラートあたり植被率，群落高，Shannon-Weiner *H'*，コドラートあたり種数について，柵の効果の有無を検討した．コドラートあたり植被率，群落高，Shannon-Weiner *H'* には線形混合モデル，コドラートあたり種数には一般化線形混合モデルを用いて，各指標値を従属変数，柵の効果（柵内，柵外）を説明変数，プロット間の差をランダム変数とし，柵の効果を除いた null モデルと柵の効果を入れた full モデルについて尤度比検定を行い，柵の効果の有無を分析した（Crawley, 2002）．植被率の分析では植被率をアークサイン変換して解析した．コドラートあたり種数についての一般化線形混合モデルによる回帰では対数をリンク関数としたポアソン回帰を行った．

柵内外の種構成が柵設置からの経過年によってどのように変化したかを考察するため，石原ら（2012）のデータと本研究のデータを用いて各コドラートの出現種の違いからコドラート間の非類似度指数を算出し，非計量多次元尺度法（Nonmetric multi-dimensional Scaling, NMDS）を用いて二次元の座標に変換して図示した．柵設置からの経過年は，石原ら（2012）の 2009 年 6 月～ 10 月の 3 回の植生調査データを柵設置 1 年後，2010 年 8 月～ 2011 年 6 月の 3 回の植生調査データを柵設置 2-3 年後，本研究で行った 2012 年 10 月～ 2013 年 8 月を柵設置 4-5 年後とした．すなわち，柵内 1 年後，柵内 2-3 年後，柵内 4-5 年後，柵外 1 年後，柵外 2-3 年後，柵外 4-5 年後（I1, I2-3, I4-5, O1, O2-3, O4-5）の 6 群の種構成を分析した．各コドラートの NMDS 座標の分布を分析するために，各コドラートの NMDS 座標を k-means 法によりクラスタリングし，クラスターを図示した．最適な k の値は Calinski-Harabasz 基準が最大となる k とした．また，各種の NMDS 座標について，原点から各種の NMDS 座標の距離を算出し，距離が上位 10 種と下位 10 種の座標を NMDS 座標平面に図示した．

地上部バイオマスが柵の開放前後で異なるかどうかを調べるために，地上部バイオマスをＢ区とＡ区で比較した．シカには嗜好性があることから（橋本・藤木，2014），開放の効果は種によって異なるものと仮定し，開放前と開放後（Ｂ区 vs. Ａ区）における全種および各種の地上部バイオマスを paired *t* - test を用いて検定した．Ｂ区とＡ区の両方に対象種が出現した刈り取り区に限定した場合についても，地上部バイオマスがＢ区とＡ区で異なるかどうかを paired *t* - test を用いて検定した．

以上の解析は R 3.0.2（R Core Team, 2013）を用いて行った．一般化線形混合モデルならびに線形混合モデルを用いた分析では，それぞれ R package の" lme4"（Bates et al , 2014）の glmer 関数，lmer 関数を用いて回帰し，尤度比検定には anova 関数を用いた．これらの関数を用いた分析には "Matrix" package（Bates and Maechler, 2014）も使用している．Paired *t* - test には t.test 関数を用い，paired=TRUE として分析した．NMDS では，R package の "vegan"（Oksanen et al , 2015）の metaMDS 関数を用いて，非類似度指数には Jaccard の指数を指定した．この解析の内部関数には"MASS" package（Venables and Ripley, 2002）も用いている．作図には" labdsv" package（Roberts, 2013）の ordispider 関数と ordiellipse 関数も用いた. k-means 法のクラスタリングには" "vegan" package（Oksanen et al , 2015）の cascadeKM 関数を用い，k=2 から k=6 として解析した．

3. 結果

3. 1. シカ排除柵内外の下層植生の多様性と種構成

柵内外合わせて 84 種が見られ，柵内で 61 種，柵外で 48 種であった．柵内のみで見られたのは 36 種，柵外のみで見られたのは 23 種，柵内と柵外の両方で見られたのは 25 種であった．柵内では，ススキ，オカトラノオ，ミツバツチグリ，アオイスミレが，柵外ではイグサ *Jubcus effsus* var. *decipiens*，ススキ，カタバミ *Oxalis corniculata* が全ての調査コドラートに出現していた（表 1）．柵内では一部を除きススキが優占しており，ススキの優占度が低い部分にはオカトラノオやクロバナヒキオコシが優占した．柵内のススキ群落の草丈は晩夏から初秋にかけて 2m を超えるが（松山ら，未発表データ），群落の中にはススキに匹敵する高さのタニウツギ *Weigela hortensis*，ノリウツギ *Hydrangea paniculata*，イタドリ *Fallopia japonica* の株が見られた．ミツバツチグリやスミレ類，つる性植物などはこれら大型草本や木本の下層に生育していた．柵外では，数株から成るイグサのパッチが複数分布しており，コバノイシカグマ *Dennstaedtia scabra*，イワヒメワラビ *Hypolepis punctata* の株が点在した．ただし，イワヒメワラビにおいては調査区の北～北東端から調査区の外にかけて優占しており，調査区の周囲では多かった．柵外では他種は実生や矮小化した個体が散在するといった状況であった．

植被率は柵内で 98.6 ± 0.8 %（平均 ± 標準誤差），柵外で 45.9 ± 8.2 % となっており，柵内で有意に高かった（df =1，χ^2 = 111.030, P = 0.003）．群落高は柵内で 155 ± 24 cm，柵外で 37 ± 5 cm となっており，柵内で有意に高かった（df =1，χ^2 = 17.342, P < 0.001）．出現種数は柵内で 19.8 ± 1.1 種，柵外で 16.7 ± 0.9 種であり，Shannon-Wiener H' は柵内で 2.97 ± 0.06，柵外で 2.80 ± 0.05 であり，いずれも柵内でわずかに大きかったが統計的に有意な差はなかった（種数 : df =1，χ^2 = 2.393, P = 0.122, Shannon-Wiener H': df =1，χ^2 = 3.787, P = 0.052）．

出現種構成の NMDS による変換値を k-means 法によってクラスタリングしたところ，最適な k は 4 であった．柵内 1 年後と柵内 2-3 年後（I1, I2-3）はクラスターⅠに，柵外 1 年後，柵外 2-3 年後（O1, O2-3）はクラスターⅡに，柵内 4-5 年後（I4-5）はクラスターⅢに，柵外 4-5 年後（O4-5）はクラスターⅣにそれぞれ分けられた（図 2a）．NMDS1 軸および 2 軸で大きな値を示したのは，ミズナラ *Quercus crispula*，キイチゴの一種 *Rubus* sp.，サルナシ *Actindia arguta*，イタドリ，ゴヨウアケビ *Akebia quinata*，ミヤマカタバミ *Oxalis griffithii*，リョウメンシダ *Arachniodes standishii*，ムカゴイラクサ *Laportea cuspidata*，エゾムギの一種 *Elymus* sp.，スギ *Cryptomeria japonica* であり，小さい値を示したのはミツバツチグリ，ドクダミ，カタバミ，スイバ *Rumex acetosa*，ウツギ *Deutzia crenata*，アシボソの一種

表 1　シカ排除柵内外（各 9 コドラート）における各種の出現頻度
Table 1 Frequency of each species in nine quadrats inside and outside of the deer exclosure.

Family	Species	Japanese name	Inside	Outside
Dennstaedtiaceae	*Dennstaedtia scabra*	Kobanoishikaguma	1	5
	Hypolepis punctata	Iwahimewarabi	6	5
Thelyptelidaceae	*Stegnogramma pozoi*	Mizoshida	4	1
Athyriaceae	*Athyrium clivicola*	Karakusainuwawrabi	2	4
	Diplazium squamigerum	Kiyotakishida	0	1
Dryopteridaceae	*Arachiodes standishii*	Ryoumenshida	1	0
Cupressaceae	*Cryptomeria japonica*	Sugi	0	1
Saururaceae	*Houttuynia cordata*	Dokudami	7	6
Dioscoreaceae	*Dioscorea tokoro*	Onidokoro	3	1
Commelinaceae	*Commelina communis*	Tsuyukusa	0	2
Juncaceae	*Juncus effusus*	Igusa	0	9
Cyperaceae	*Carex foliosissima*	Okunokansuge	6	0
	Carex japonica	Higokusa	3	0
	Carex mollicula	Miyamakansuge	1	0
	Carex sp. 1	*Carex* sp. 1	2	7
	Carex sp. 2	*Carex* sp. 2	3	3
	Carex sp. 3	*Carex* sp. 3	1	1
	Carex sp. 4	*Carex* sp. 4	0	1
	Carex sp. 5	*Carex* sp. 5	2	1
	Cyperus brevifolius	Himekugu	0	2
Poaceae	*Agrostis clavata* subsp *matsumurae*	Nukabo	0	1
	Calamagrostis arundinaceae	Nogariyasu	1	0
	Digitaria ciliaris	Mehishiba	3	2

	Elymus sp.	*Elymus* sp.	0	3
	Microstegium sp.	*Microstegium* sp.	0	3
	Miscanthus sinensis	Susuki	9	9
Lardizabalaceae	*Akebia quinata*	Goyouakebi	3	0
	Akebia trifolita	Mitsubaakebi	1	0
Ranunculaceae	*Clematis apiifolia*	Botanduru	6	0
	Ranunculus japonicus	Umanoashigata	1	0
	Thalictrum minus	Akikaramatsu	1	0
Rosaceae	*Potentilla freyniana*	Mitsubatsuchiguri	9	8
	Rosa multiflora	Noibara	2	0
	Rubus illecebrosus	Baraichigo	2	0
	Rubus parvifolius	Nawashiroichigo	5	0
	Rubus sp.	Rubus sp.	3	0
Urticaceae	*Laportea cuspidata*	Mukagoirakusa	1	0
Fagaceae	*Quercus crispula*	Mizunara	1	0
	Quercus serrata	Konara	0	1
Betulaceae	*Betula grossa*	Mizume	4	7
	Carpinus laxiflora	Akashide	2	6
Celastraceae	*Celastrus orbiculatus*	Tsuruumemodoki	1	1
	Euonymus fortunei	Tsurumasaki	2	1
	Euonymus oxyphyllus	Mayumi	1	0
Oxalidaceae	*Oxalis corniculata*	Katabami	4	9
	Oxalis griffithii	Miyamakatabami	1	0
Euphorbiaceae	*Mercurialis leiocarpa*	Yamaai	2	0
Violaceae	*Viola grypoceras*	Tachitsubosumire	5	3
	Viola hondoensis	Aoisumire	9	5
Hypericaceae	*Hypericum erectum*	Otogirisou	0	3
	Hypericum pseudopetiolatum	Sawaotogiri	0	1
Geraniaceae	*Geranium nepalense* subsp *Thunbergii*	Gennoshouko	1	0
Sapindaceae	*Acer micranthum*	Kominekaede	0	1
Polygonaceae	*Fallopia japonica*	Itadori	1	0
	Persicaria thunbergii	Mizosoba	1	0
	Polygonum longisetum	Inutade	2	1
	Rumex acetosa	Suiba	3	5
Caryophyllaceae	*Stellaria alsine*	Nominofusuma	1	5
Hydrangeaceae	*Deutzia crenata*	Utsugi	6	3
	Hydrangea hirta	Koajisai	0	1
	Hydrangea paniculata	Noriutsugi	4	0
	Hydrangea petiolaris	Tsuruajisai	0	4
	Hydrangea serrata	Yamaajisai	0	2
Primulaceae	*Lysimachia clethroides*	Okatoranoo	9	0
	Lysimachia japonica	Konasubi	0	3
	Primula japonica	Kurinsou	0	2
Symplocaceae	*Symplocos chinensis*	Tannasawafutagi	1	0
Actindiaceae	*Actindia arguta*	Sarunashi	2	0
Clethraceae	*Clethra barvinervis*	Ryoubu	0	1
Rubiaceae	*Galium trachyspermum*	Yotsubamugura	2	0
	Hedyotis lindleyana	Hashikagusa	0	3
Plantaginaceae	*Plantago asiatica*	Oobako	0	1
Lamiaceae	*Callicarpa mollis*	Tanetsukebana	1	0
	Isodon trichocarpa	Kurobanahikiokoshi	8	0
Mazaceae	*Mazus miquelii*	Sagigoke	2	0
Campanulaceae	*Peracarpa carnosa* var *circaeoides*	Tanigikyou	4	1
Asteraceae	*Artemisia princeps*	Yomogi	1	0
	Centipeda minima	Tokinsou	0	3
	Cirsium sp.	*Cirsium* sp.	1	0
	Kalimeris pinnatifida	Yuugagiku	1	0
Caprifoliaceae	*Lonicera japonica*	Suikazura	2	0
	Weigela hortensis	Taniutsugi	5	0
Araliaceae	*Aralia elata*	Taranoki	1	0
	Hydrocotyle sibthorpioides	Chidomegusa	0	1

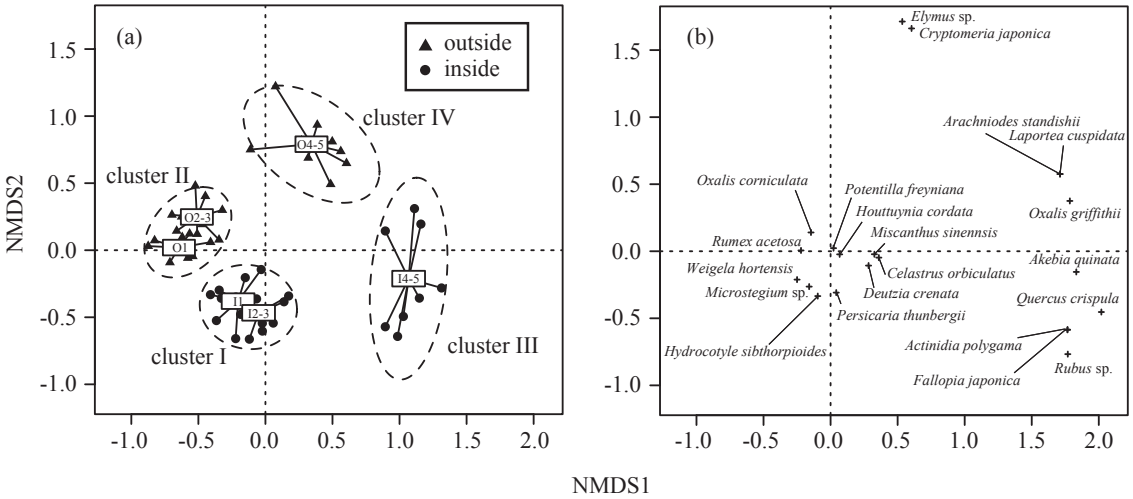

図 2　シカ排除柵設置 1 年後，2-3 年後，4-5 年後（x1, x2-3, x4-5, x = I or O）における柵内外（I，O）のコドラートごとの種構成を非計量多次元尺度法（Nonmetric Multi-dimensional Scaling, NMDS）により分析し，コドラート（a）と種（b）ごとの NMDS 座標をプロットした．柵内外の各年における NMDS スコアの重心と，k-means 法によるクラスタリングをそれぞれ長方形のラベルと楕円で表した．NMDS 座標平面において，NMDS ベクトルの大きさが上位 10 種，下位 10 種のものを図示した．

Figure 2 NMDS（Nonmetric Multi-dimensional Scaling）plots for each quadrate（a）and species（b）inside and outside deer exclosure（I, O）after 1, 2-3, and 4-5 years（x1, x2-3, x4-5, x = I or O）. Circles and triangles denote quadrats inside and outside deer exclosure. Rectangles and ellipses denote centers of NMDS scores inside and outside deer exclosure each year and clustering by k-means method. Species name with top 10 and bottom 10 ranking NMDS scores are also shown

表 2　シカ排除柵開放試験における B 区と A 区の各種および全種の地上部バイオマス（g / 0.25m^2）．B 区は柵開放前，A 区は柵開放後に刈り取り調査を行った．平均値，標準誤差と Paired *t* test による *t* 値と *P* 値を示した．括弧内の数字は各種が出現したコドラート数を表す．NA は対象種が出現しなかったことを示している．

Table 2 Aboveground biomass（g / 0.25m^2）for each and total species in B quadrat and A quadrat. Aboveground vegetation were harvested before and after opening of the deer exclosure in B and A quadrat, respectively. Means, standard erros, and *t* - and *P* - values from paired *t* - test were shown. Numbers in the parenthesis denotes numbers of quadrats that each species occured. NA shows that focal species did not occurred.

Species	Japanese name	B quadrat	A quadrat	*t* - value	*P* - value
Hypolepis punctata	Iwahimewarabi	0.02 ± 0.02（2）	0.09 ± 0.04（5）	1.339	0.189 NS
Thelypteris palustris	Himeshida	0.33 ± 0.15（12）	0.06 ± 0.03（7）	1.786	0.082 NS
Houttuynia cordata	Dokudami	0.80 ± 0.19（23）	0.36 ± 0.10（22）	3.189	0.003 **
Dioscorea tokoro	Onidokoro	0.15 ± 0.14（4）	0.83 ± 0.71（8）	0.947	0.350 NS
Juncus effuses var. *decipiens*	Igusa	0.00 ± 0.00（0）	NA（0）	-	-
Carex breviculmis	Aosuge	0.04 ± 0.04（1）	NA（0）	-	-
Carex sp.	*Carex* sp.	0.09 ± 0.06（6）	0.30 ± 0.11（21）	1.578	0.123 NS
Miscanthus sinensis	Susuki	28.01 ± 9.82（19）	31.04 ± 11.99（17）	0.330	0.743 NS
Clematis apiifolia	Botanduru	0.35 ± 0.15（8）	0.53 ± 0.25（8）	0.623	0.493 NS
Thalictrum minus var. *hypoleucum*	Akikaramtsu	0.07 ± 0.05（2）	0.03 ± 0.03（2）	0.870	0.390 NS
Potentilla freyniana	Mitsubatsuchiguri	0.40 ± 0.13（16）	0.19 ± 0.05（26）	1.943	0.060 NS
Rubus illecebrosus	Baraichigo	1.23 ± 0.50（10）	0.24 ± 0.10（8）	2.047	0.048 *
Rubus parvifolius	Nawashiroichigo	0.16 ± 0.09（6）	0.18 ± 0.09（11）	0.180	0.858 NS
Carpinus laxiflora	Akashide	0.02 ± 0.01（3）	0.39 ± 0.38（4）	0.976	0.336 NS
Euonymus sieboldianus	Mayumi	0.07 ± 0.05（3）	0.06 ± 0.05（2）	0.462	0.647 NS
Oxalis corniculata	Katabami	0.01 ± 0.00（4）	NA（0）	-	-
Viola hondoensis	Aoisumire	0.11 ± 0.03（20）	0.12 ± 0.04（26）	0.190	0.850 NS
Circaea quadrisulcata	Yamatanitade	0.15 ± 0.11（2）	NA（0）	-	-
Aesculus turbinate	Tochinoki	0.08 ± 0.08（1）	NA（0）	-	-
Persicaria thunbergii	Mizosoba	0.07 ± 0.03（9）	0.03 ± 0.20（7）	1.548	0.130 NS
Deutzia crenata	Utsugi	0.22 ± 0.12（7）	20.49 ± 20.14（5）	1.006	0.321 NS
Hydrangea paniculata	Noriutsugi	0.19 ± 0.18（2）	0.03 ± 0.02（2）	0.974	0.336 NS
Lysimachia clethroides	Okatoranoo	4.64 ± 0.97（29）	2.35 ± 0.47（27）	2.492	0.017 **
Hedyotis lindleyana var. *hirsuta*	Hashikagusa	NA（0）	0.00 ± 0.00（2）	-	-
Isodon trichocarpus	Kurobanahikiokoshi	4.20 ± 2.55（7）	4.51 ± 2.80（8）	0.143	0.887 NS
Artemisia princeps	Yomogi	0.64 ± 0.44（4）	0.57 ± 0.46（3）	0.121	0.904 NS
Cirsium sp.	*Cirsium* sp.	1.62 ± 1.61（2）	1.28 ± 1.17（3）	0.166	0.869 NS
Weigela hortensis	Taniutsugi	4.13 ± 3.80（3）	0.14 ± 0.09（4）	1.049	0.301 NS
Total aboveground biomass per quadrat		47.81 ± 10.52（38）	63.83 ± 23.58（38）	0.739	0.465 NS

NS; $P > 0.05$, *; $P < 0.05$, **; $P < 0.01$, from paired *t* - test.

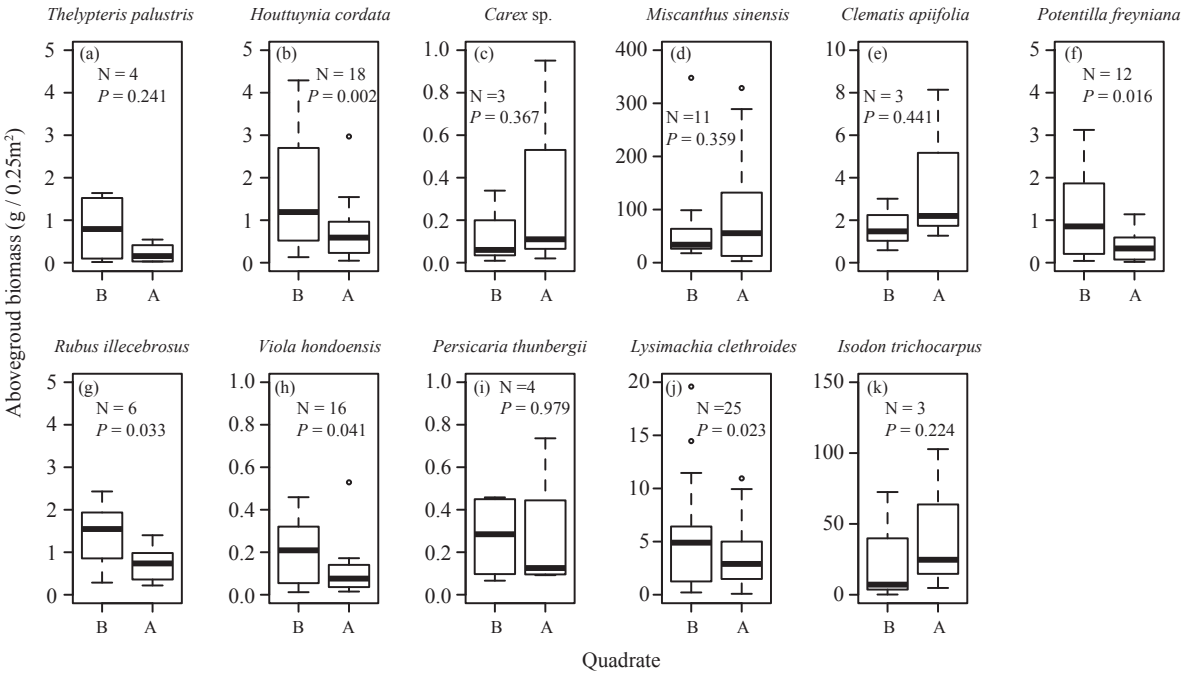

図 3　柵開放試験において，B 区と A 区の両方に出現した種（ヒメシダ（a），ドクダミ（b），Carex sp.（c），ススキ（d），ボタンヅル（e），ミツバツチグリ（f），バライチゴ（g），アオイスミレ（h），ミゾソバ（i），オカトラノオ（j），クロバナヒキオコシ（k），）のコドラートあたり地上部バイオマス．箱グラフのバーは外れ値を除いた最大値と最小値を表し，箱の上端，下端，内部の線はそれぞれ三位と一位の四分位数と中央値を表す．白抜きのプロットは外れ値を表す．また，サンプルサイズと Paired t test における P 値を示した．

Figure 3 Aboveground biomass per area（50 cm × 50 cm）in quadrate B and A for 11 species（*Thelypteris palustris*（a），*Houttuynia cordata*（b），*Carex* sp.（c），*Miscanthus sinensis*（d），*Clematis appifolia*（e），*Potentilla freniana*（f），*Rubus illecebrosus*（g），*Viola hondoensis*（h），*Persicaria thunbergii*（i），*Lysimachia clethroides*（j），*Isodon trichocarpus*（k））. Quadrate B and A were harvested before and after the opening the exclosure, respectively. Bars denote maximum and minimum values except for outlier. Top, bottom and inner lines of the box denote quatiles and medians, respectively. Circle denotes outliers. Sample size and *P*-values from paired *t*-test are shown.

Microstegium sp.，ミゾシダ *Persicaria thunbergii*，タニウツギ，ススキ，チドメグサ *Hydrocotyle sibthorpioides* であった（図 2b）．

3. 2. 短期間の柵開放試験

柵開放試験では，B 区および A 区においてススキの地上部バイオマスの割合が大きい刈り取り区が多かったが，オカトラノオ，クロバナヒキオコシ，アザミの一種 *Circium* sp. の割合が大きい刈り取り区も見られた．B 区にはタニウツギ，A 区にはウツギの割合が大きい刈り取り区も見られた．開放後，ススキにはシカによる摂食痕は見られなかったが，オカトラノオ，クロバナヒキオコシ，*Circium* sp. など直立型の広葉草本において食痕が観察された．

0.25 m^2 あたりの地上部バイオマスは開放前で 47.81 ± 10.52 g，開放後で 64.30 ± 23.58 g であり，統計的に有意な違いは認められなかった（表 2; df =1, t = 0.739, P = 0.465）．種ごとに見ると，ドクダミ，バライチゴ，オカトラノオにおいて，地上部バイオマスは開放前よりも開放後で有意に小さくなっていた（ドクダミ : df = 1, t = 3.189, P = 0.003 バライチゴ : df = 1, t = 2.047, P = 0.048, オカトラノオ : df = 1, t = 2.492, P = 0.017）．ミツバツチグリの地上部バイオマスも開放後に小さくなっていたが，統計的に有意な差はなかった（df = 1, t = 1.943, P = 0.060）．

B 区と A 区の両方に対象種が出現した刈り取り区に限定した場合では，ドクダミ，ミツバツチグリ，バライチゴ，アオイスミレ，オカトラノオの 5 種において，A 区の地上部バイオマスは，B 区よりも有意に小さくなっていた（図 3）．ヒメシダ，*Carex* sp.，ススキ，ボタンヅル，ミゾソバ，クロバナヒキオコシの 6 種では，A 区と B 区の地上部バイオマスの差は有意ではなかった（図 3）．

4. 考察

4. 1. シカ排除柵内外の下層植生の多様性と種構成

石原ら（2012）によると，長治谷の 6 月および 8 月の植被率は柵設置から 1 年後の柵内で 95 ～ 100%，柵外で 15 ～ 30% であり，2-3 年後の柵内で 75 ～ 95%，柵外で 35 ～ 55% であった．群落高は柵設置から 1 年後の柵内

で 55 ～ 80cm，柵外で 25 ～ 35cm であり，2-3 年後の柵内で 80 ～ 130cm，柵外で 35cm 前後であった（石原ら , 2012）．本研究（柵設置 4-5 年後）では，植被率は柵内で約 99%，柵外で 46%，群落高は柵内で 155cm，柵外で 37cm であり, いずれも柵内で有意に高かった. これらは，柵の設置から 2-3 年後の時点で柵内の植被率はほぼ頭打ちになっていたが，群落高は柵設置 4-5 年後まで増加を続けていたことを示していた．一方，柵外の植被率と群落高にはあまり変化がなかったことを示している．

また石原ら（2012）によると，柵設置後 1 年目では，全調査区で 70 種が見られ，種内で 67 種，柵外で 34 種であった．柵内のみで見られたのは 38 種，柵外のみで見られたのは 5 種，柵内と柵外の両方で見られたのは 29 種であった．柵設置後 2-3 年目では，全調査区で 87 種が見られ，種内で 66 種，柵外で 55 種であった．柵内のみで見られたのは 32 種，柵外のみで見られたのは 21 種，柵内と柵外の両方で見られたのは 34 種であった．柵内では柵設置 1 年後，柵外では柵設置 2-3 年後で出現種数が最も高く，柵設置 4-5 年後には，柵設置 2-3 年後と比べて柵内で 5 種，柵外で 7 種減少していた．とりわけ，柵内と柵外の両方で見られた種は柵設置 2-3 年後から 9 種減少していたことから，柵内外の種構成の違いが大きくなっていることを示唆していた．

柵内外の種構成を見てみると，柵内では，柵設置 2-3 年後にはススキが優占し，ついでオカトラノオ，ジュズスゲ *Carex ischnostachya*，ハシカグサ *Lysimachia clethroides*，ヌカボ *Potentilla freyniana*，ツボスミレ *Viola hondoensis*，カタバミ，タニウツギ，ドクダミ，ミツバツチグリが多くなっていたが（石原ら , 2012），柵設置 4-5 年後では, ススキが優占し, 次いでオカトラノオ，ドクダミ, ミツバツチグリが多いことは共通していたが，ジュズスゲ，ハシカグサ，ヌカボ，ツボスミレは出現頻度が減少し，クロバナヒキオコシの出現頻度が多くなっていた（表 1）．ジュズスゲ（佐竹ら , 1981）, カタバミ（佐竹ら , 1981），ヒメシダ（岩槻 , 1992），ヌカボ（桑原 , 2008）は比較的明るいところを好むことを考えると，これらの種の減少は，柵内ではススキが繁茂した影響で下層が暗くなり，陽生植物が減少してきたことを反映していると考えられる．

一方柵外では，柵設置 2-3 年後にはイグサ *Jubcus effsus* var. *decipiens*，ミツバツチグリ，トキンソウ *Centipeda minima* が多かった（石原ら , 2012）．柵設置 4-5 年後でもイグサは優占し，ミツバツチグリの出現頻度は高かったが，トキンソウは見られなくなり，イワヒメワラビ，カタバミの出現頻度が高かった（表 1）．トキンソウは一年草であることから（佐竹ら , 1981），シカによる採食も含め，なんらかの理由で更新に失敗したため消失したものと考えられる．イグサはシカの採食植物であるという報告されているが（阪口ら , 2012b），柵設置 2-3 年後および 4-5 年後に高い頻度で現れたことから，シカによる嗜好性は低い植物であると考えられる．既存の文献にはカタバミのシカ嗜好性についての報告はないが，小型の植物はシカの採食を免れやすい傾向にあることから（阪口ら , 2012b），増加したものと推察される．イワヒメワラビはシカ不嗜好性という報告が多いように（橋本・藤木 , 2014），本調査地でもシカの採食をあまり受けなかったため増加したと考えられる．これらのことから，柵外の種構成の変化はシカが不嗜好性植物およびシカ採食圧に対する耐性がある植物を主とする植生に遷移が進んだことを示唆している．

NMDS による出現種構成の分析では，柵内 1 年後と柵内 2-3 年後はクラスターⅠに，柵外 1 年後，柵外 2-3 年後はクラスターⅡに, 柵内 4-5 年後はクラスターⅢに，柵外 4-5 年後はクラスター－Ⅳにそれぞれ分けられ，クラスターⅢとⅣはクラスターⅠ，Ⅱから離れていた（図 2a）．これは，柵内と柵外の種構成の違いが大きくなっていることを示している．NMDS では高頻度で現れる種は原点近くに，低頻度で現れる種は原点から離れる傾向がある（図 2b）．柵設置 4-5 年後の柵内ではカタバミ，スイバ，*Microstegium* sp.，チドメグサが少なく，ミズナラ，サルナシ，ミヤマカタバミ，ムカゴイラクサが新たに出現し，柵外ではススキは出現頻度が増加したが，タニウツギが見られなくなり，スギ，*Elymus* sp.，チドメグサが新たに出現していた（表 1）．カタバミ, スイバ，*Microstegium* sp.，タニウツギは柵設置 2-3 年後までよく見られた種であり，ミズナラを始め，サルナシ，ミヤマカタバミ，ムカゴイラクサはこれまでに見られなかった種であることから（石原ら , 2012），クラスターⅢ，Ⅳがクラスター Ⅰ，Ⅱから離れたのは，これらの種の消長が影響したものと考えられる．柵内で出現頻度が減少していたカタバミ, スイバは明るいところを好み（佐竹ら , 1981; 1982），柵外で減少したタニウツギはシカの採食植物とみられる（橋本･藤木 , 2014）ことから，クラスターⅢとⅣの違いは柵設置 4-5 年後の柵内では陽生植物が減少したのに対し，柵外ではシカの採食植物が減少したという植生遷移方向の違いを反映していると考えられる．

シカ排除柵を設置して 5 年を経過した長治谷では，柵内ではススキの優占が続くものの陽生植物が減少し，柵外ではイグサに加えてイワヒメワラビが増加してきており，シカ不嗜好性植物を主とした植生が維持されていることが示唆された．シカの排除によって長期的には森林への遷移が進むという予測があるが（石原ら , 2012），

柵設置 4-5 年後の調査では，高木の加入など森林への遷移を示す兆候は認められなかった．ただし，柵内での陽生植物の減少は，柵内は陰生植物しか耐忍できない生育地へと変化してきたことを示唆しており，更に 10 年程度経過すると樹林化が進むかもしれない（e.g., Rooney, 2009）.

4. 2. 短期間の柵開放試験

4. 2. 1. 柵開放前の刈り取り区と柵開放後刈り取り区の地上部バイオマス

柵開放試験では，全種の地上部バイオマスはA区とB区で統計的に有意な違いは認められなかった（表 2）．そのため，柵の開放前後で全種の地上部バイオマスに差があるとは言えず，全種の地上部バイオマスでは柵開放の効果は検出できなかった．これは，柵内の優占種であるススキがシカの採食対象とならなかったことと，地上部バイオマス分布の空間的不均一性が大きかったこととが影響していると考えられる．ススキはシカの採食植物であるものの，好んで採食される植物ではないことが指摘されている（Stewart et al., 2009）．一時は長治谷で採食されつくしたススキであるが，今回の実験では採食痕は認められなかった．一方，種レベルでは 3 種において開放前後の地上部バイオマスに差が見られたが（表 2），これらの種はススキに比べると出現頻度が少なく，地上部バイオマスも小さいことから空間的不均一性の影響を受けやすい．これらのことが影響して，全種の地上部バイオマスには差が現れなかったと考えられる．

一方，種レベルでみると，ドクダミ，バライチゴ，オカトラノオにおいて，地上部バイオマスは開放前よりも開放後で有意に小さくなっていた（表 2）．また，B 区（間伐前刈り取り区）と A 区（間伐後刈り取り区）の両方に対象種が出現した刈り取り区に限定した場合では，ドクダミ，ミツバツチグリ，バライチゴ，アオイスミレ，オカトラノオの 5 種で開放後の地上部バイオマスは開放前よりも有意に小さくなっており（図 3），バライチゴやオカトラノオでは摂食痕が認められた．ドクダミ，ミツバツチグリ，アオイスミレではシカによる摂食痕かどうか定かではなかったが，ドクダミについては採食されることが他地域では報告されていることから（藤木，2012），ドクダミ，バライチゴ，オカトラノオの 3 種では，シカの採食によって地上部バイオマスが減少したと考えられる．このことは，短期間の柵開放であってもシカによる嗜好性の高い種の地上部バイオマスはシカの採食によって減少することを示唆している．

今回の柵開放試験では，3 ～ 5 種においてシカの採食による地上部バイオマスの減少を検出したが，他種では柵開放の影響は認められなかった．ただし，これは柵の短期間開放により他種が採食されないこと示しているのではない．クロバナヒキオコシや *Circium* sp. では，葉に摂食痕が認められたものの（谷ら, 2014 年 8 月の観察），地上部バイオマスの変化は有意ではなかった（表 2）．これらの種では柵内における各種の地上部バイオマス分布の空間的不均一性が大きかったことが影響していた可能性があり，柵開放の影響が十分に検出できていない可能性がある．クロバナヒキオコシや *Circium* sp. などでは葉に摂食痕が認められたことから（谷ら，2014 年 8 月の観察），葉と茎に分けて分析することでシカによる採食を定量的に検出できる可能性があるが，今後の検討課題である．

4. 2. 2. 柵開放試験における展望

柵開放試験では，採食影響の検出感度を高める必要はあるものの，短期間の柵開放により減少した地上部バイオマス量が得られた．この値は，例えば，自動撮影カメラを用いたシカの採食頻度や採食時間の測定と組み合わせることで，時間・シカ個体あたりの植物種の採食量の推定，シカ個体群密度に応じた最適開放期間の推定といった，植生の保全・復元およびシカ個体密度管理において有用な指標を推定できる可能性がある．開放試験を行った事例は限られており（合田・高柳 , 2008），今後，開放試験に関する方法論の検討や開放試験を組み込んだ野外試験研究が期待される．また，シカ排除柵の開放により撹乱を与えるという観点では，柵の短期間開放には種レベルでの撹乱効果があることが示唆されたが，シカによる採食は嗜好性の高い種に偏ることを示唆していた．もし長治谷で柵の開放を続けると，優占種のススキは採食されずにオカトラノオやバライチゴなど嗜好性の高い種が優先的に採食され尽くすものと予想される．したがって，柵の開放による撹乱を利用する場合には，開放の期間や範囲を制限するなどの方法により，嗜好性の高い種を保護することも考慮する必要がある．

5. 謝辞

試験地の維持管理に関し，京都大学芦生研究林に多大なご助力をいただいた．現地調査には京都大学農学研究科の森林育成学研究室，森林情報学研究室の学生にご協力いただいた．本研究は「森里海連環学による地域循環木文化社会創出事業（木文化プロジェクト）」（文部科学省特別教育研究経費）および JSPS 科研費 25292088 の助成を受けて行われた．

引用文献

1）Bates, D., Maechler, M.（2014）Matrix: sparse and dense matrix classes and methods. R package version 1.1-2. http://CRAN.R-project.org/package=Matrix

2）Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S.（2014）lme4: linear mixed-effects models using eigen and S4. R package version 1.0-6. http://CRAN.R-project.org/package=lme4

3）Côté, S. D., Beguin, J., de Bellefeuille, S., Champagne, E., Thiffault, N., Tremblay J-P.（2014）Structuring effects of deer in boreal forest ecosystems. Advances in Ecology: 917834. http://dx.doi.org/10.1155/2014/917834

4）Crawley, M. J.（2002）Statistical computing. an introduction to data analysis using S-plus. John Wiley & Sons Ltd, West Sussex, England

5）藤木大介（2012）ニホンジカの動向と森林下層植生の衰退 , 希少植物の食害状況 . 兵庫ワイルドライフモノグラフ 4: 48-68.

6）合田禄・高柳敦（2008）シカの利用頻度が草本群落に及ぼす影響 . 森林研究 77: 35-41.

7）濱崎伸一郎・小泉透・山内貴義（2011）生物多様性保全に向けたニホンジカの個体数管理 . 哺乳類科学 51: 181-185.

8）橋本佳延・藤木大介（2014）日本におけるニホンジカの採食植物・不嗜好性植物リスト . 人と自然 25: 133-160.

9）今西亜友美（2010）芦生研究林長治谷におけるシカスポット防除柵設置 1 年後の植生回復 . 森里海連環学による地域循環木文化社会創出事業（木文化プロジェクト）2009 年度報告書 : 38-45.

10）石原正恵・今西亜友美・阪口翔太・福澤加里部・向昌宏・吉岡崇仁（2012）芦生研究林におけるシカ排除柵によるススキ群落の回復過程 . 森林研究 78: 39-56.

11）伊藤秀三（1973）草地植生の構造と昨日群落構造 .（草地の生態学 . 嶋田饒・川鍋祐夫・佳山良正・伊藤秀三 , 287 pp, 築地書館 , 東京）. 49-74.

12）岩槻邦男（1992）日本の野生植物 シダ . 平凡社 , 東京 .

13）桑原義晴（2008）桑原義晴日本イネ科植物図譜 . 全国農村教育協会 . 東京 .

14）Miyaki, M., Kaji, K.（2009）Shift to litterfall as year-round forage for Sika deer after population crash.（eds）McCullough et al. In: Sika deer: biology and management of native and introduced populations. Springer. p171-180.

15）Miyaki M, Kaji K.（2009）The dynamics of forest stands affected by Sika deer on Nakanoshima Island -change of size structure similar to the thinning effect-.（eds）McCullough et al. In: Sika deer: biology and management of native and introduced populations. Springer. p181-191.

16）Nomiya H., Suzuki W., Kanazashi T., Shibata M., Tanaka H., Nakashizuka T.（2002）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）Oksanen, J., Blanchet, F. F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P R., O' Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Wagner, H.（2015）vegan: community ecology package. R package version 2.2-1. http://CRAN.R-project.org/package=vegan

18）R Core Team（2013）R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austraria. URL（http://www.R-project.org/）

19）Rasband W.（2014）ImageJ 1.46r. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA, http://imagej.nih.gov/ij/, 1997-2014.

20）Roberts, D. W.（2013）labdsv: ordination and multivariate analysis for ecology. R package version 1.6-1. http://CRAN.R-project.org/package=labdsv

21）Rooney, T. P., Waller, D. M.（2003）Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems. Forest Ecology and Management 181: 165-176. doi: 10.1016/S0378-1127（03）00130-0

22）Russell, F. L., Zippin, D. B., Fowler, N. L.（2001）Effects of white-tailed deer（Odocoileus virginianus）on plants, plant populations and communityes: a review. Am Midl. Nat. 146: 1-26.

23）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（2012）ニホンジカが多雪地域の樹木個体群の更新過程・種多様性に及ぼす影響 . 森林研究 78: 57-69.

24）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（2012）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 . 森林研究 78: 71-80.

25）佐竹義輔・大井次三郎・北村四郎・亘理俊次・冨成忠夫（1981）日本の野生植物 草本Ⅰ . 平凡社 , 東京 .

26）佐竹義輔・大井次三郎・北村四郎・亘理俊次・冨成忠夫（1981）日本の野生植物 草本Ⅲ . 平凡社 , 東京 .

27）佐竹義輔・大井次三郎・北村四郎・亘理俊次・冨成忠夫（1982）日本の野生植物 草本Ⅱ . 平凡社 , 東京 .

28）Stewart, J. R., Toma, Y., Fernández, F. G., Nishiwaki, A., Yamada, T., Bollero, G.（2009）The ecology and agronomy of *Miscanthus sinensis*, a species important to bioenergy crop development, in its native range in Japan: a review. GCB Bioenergy 1: 126-153. doi: 10.1111/j.1757-1707.2009.01010.x

29）Takatsuki, S.（2009）Effects of sika deer on vegetation in Japan: a review. Biol. Conserv. 142: 1922-1929. doi: 10.1016/j.biocon.2009.02.011

30）田村淳 .（2010）ニホンジカの採食により退行した丹沢山地冷温帯自然林における植生保護策の設置年の差異が多年生草本の回復に及ぼす影響 . 保全生態学研究 15: 225-264.

31）Tremblay, J-P., Huot, J., Potvin, F.（2006）Divergent nonlinear responses of the boreal forest field layer along an experimental gradient of deer densities. Oecologia 150: 78-88. doi: 10.1007/s00442-006-0504-2

32）Venables, W. N., Ripley B. D.（2002）Modern applied statistics with S. Fourth edition. Springer, New York.