

原 著

照葉樹林に生育する不嗜好植物クリンソウに対するニホンジカの採食

大阪産業大学大学院人間環境学研究科	前 迫 ゆ り
琉球大学理学部	鈴木 亮
大阪産業大学人間環境学部生態学研究室	平 芝 健
大阪産業大学人間環境学部生態学研究室	西 浦 大 智

Grazing pressure of sika deer (*Cervus nippon*) on an unpalatable species, *Primula japonica*, in a warm-temperate evergreen forest, Japan. Yuri Maesako* (*Osaka Sangyo University, Graduate School of Human Environment*), Ryo Suzuki (*Faculty of Science, University of the Ryukyus*), Ken Hirashiba and Daichi Nishiura (*Faculty of Human Environment, Osaka Sangyo University*)

A warm-temperate evergreen forest in Kasugayama Forest Reserve, Nara, Japan, designated as a World Heritage site, suffers from long-term grazing by a high-density sika deer population. We investigated the effects of deer grazing pressure on an unpalatable species, *Primula japonica*, at three plots with different altitude in the forest, using a 2-year enclosure experiment. Our results show that deer grazed on leaves of *P. japonica* in early spring and late autumn, but we observed no grazing on inflorescences. Degree of deer grazing varied among plots and years. Even *P. japonica* of which the entire aboveground parts were consumed was able to regrow in the following year. Although deer did not consume inflorescences, we nevertheless observed that unprotected plants tended to have shorter inflorescences and lower ratio of flowering than protected plants when sika deer were present at high densities. During the 2-year period of the study, no *P. japonica* populations were completely eradicated. Further studies are needed to quantify the effects of leaf grazing on the reproductive output of *P. japonica*.

Keywords : *Primula japonica*, *Cervus nippon*, anti-herbivory strategy, grazing pressure, unpalatable species

要旨：世界遺産春日山原始林の照葉樹林は、長期的にニホンジカの高密度個体群からの採食を受けている。本研究は、不嗜好植物である多年生草本クリンソウに対する生活史および生長に対するシカの採食影響を評価することを目的として、標高などが異なる3カ所の防鹿ケージ設置実験区で2年間、生長のモニタリング調査を行った。その結果、ケージ外ではとくに早春と晩秋に葉に対する採食が確認された。しかし繁殖器官に対する採食は確認されなかった。葉に対する採食の程度は、調査区および調査年によって異なった。地上部が完全に採食された個体においても翌年の生長を確認できた。ケージ内外で花茎長と開花率を比較した結果、1調査区ではケージ内で有意に花茎が高くなり、2調査区でケージ内の開花率が高くなる傾向がみられた。2年間の調査で、個体群が絶滅した調査区はなかったが、繁殖に対するシカの採食の影響を長期的にモニタリング調査し、定量化する必要がある。

キーワード：クリンソウ、ニホンジカ、対被食戦略、採食圧、不嗜好植物

はじめに

生態系に大きな影響を与えている（高槻，1989；湯本・松田，2006）。高密度シカ個体群によって

植物に対するシカの過剰な採食圧は、我が国の

森林植生から湿地植生および高山植生など、あら

ゆる地域植生に壊滅的な影響を与えており（長谷川, 2000；鶴飼, 2011；前迫・高槻, 2015）、植生学会企画委員会（2011）のアンケート調査によると、国土地理院 25000 分の 1 の地図を 1017 区画に区分して、シカの植生に対する影響度を評価した結果、47.7%にあたる 485 区画でシカの影響を受けていると評価された。そのうち、林床の低木や草本が著しく衰退するレベルの「強」以上と判断された区画は 20.2%にも及んでいた。

シカの採食影響に対して、一部の植物種は刺毛、有毒物質、小型化など様々な被食防衛戦略を備えることにより、動物からの採食を回避している（Coley & Barone, 1996；Kotani & Bergelson, 2000）。シカなどの大型草食動物にとって植物の二次代謝産物を分解できなければ、致命的に作用するため、植物が化学防衛戦略を備えることは極めて有効な戦略と考えられている（Freeland & Janzen, 1974；Coley & Barone, 1996）。物理的あるいは化学的防衛によってシカの採食影響を回避している植物は不嗜好植物と呼ばれている。

奈良市に位置する春日山原始林は植物の豊かさから特別天然記念物に指定された照葉樹林が成立しているが、照葉樹林と社寺からなる景観的・文化的理由によって世界遺産にも指定されている。しかし長期間にわたってシカが高密度で生息し、植物に対する強度の採食圧がかかっている（Shimoda et al., 1994；山倉, 2013；前迫, 2013）ため、照葉樹林の一部は、シカの不嗜好植物である外来種の常緑針葉樹ナギ *Nageia nagi* が群落を形成し、不可逆的な衰退が生じており（Maesako et al., 2007）、森林更新阻害によって文化的景観としての変容も危惧される。

奈良公園周辺では、可塑的・遺伝的に形態を小型化させたり（Suzuki, 2008；鈴木・前迫, 2012, 2013）、葉や茎に高密度に刺毛を蓄えるなど（Kato et al., 2008）、化学的あるいは物理的防

衛を備えていると思われる植物が生育している。その一方、イブセンリョウ *Maesa japonica*（前迫, 2001）をはじめ、イラクサ *Urtica thunbergiana*、アセビ *Pieris japonica* subsp. *japonica*、クリンソウ *Primula japonica* など、不嗜好植物に対する採食が観察されており、シカが植物側の防衛を突破した可能性が考えられる。

植物は化学的防衛や物理的防衛を発揮するが（高槻, 1989）、シカが突破し続ければ、春日山原始林の生物多様性が低下する傾向は加速すると考えられる。シカの植物に対する嗜好性は、それぞれの餌資源によっても変化するため（Harper, 1977）、シカの採食影響による植物種の生活史および開花・繁殖に対する影響は継続的に調査し、情報集積する必要がある。しかし地域植生における植物の生活史および生長に関する情報はきわめて少ない（Kato & Okuyama, 2004；藤井, 2010）。そこで春日山原始林の谷部に生育する不嗜好植物クリンソウを対象に、個体群の生活史とシカの採食影響について調査を行った。

クリンソウは、北海道から九州にかけて分布するサクラソウ属の多年生草本で、谷部や小河川の氾濫原などに生育するが、近畿地方全府県をはじめ、全国 18 の都道府県でレッドリスト絶滅危惧Ⅰ類あるいはⅡ類相当としてリストされている。鈴木（日本生態学会講演要旨集, <https://doi.org/10.14848/esj.EJ52.0.243.0> 2018.3 参照）によると、サクラソウ属植物の多くは自家不和合性を伴った異型花柱性を持つが、奈良県御蓋山のクリンソウ集団では異型花柱性と自家不和合性のどちらも認められないことから、等花柱花集団と考えられる。クリンソウは花茎の下側から段状に花を輪生するが、個体レベルでの開花はサイズの大きな個体から順次始まり、終花日はサイズと無関係で、多くの個体がほぼ同じ時期に終花を迎える（日本生態学会講演要旨集, URL および参照年月は

前述)。サクラソウ属の仲間は、サポニンなどの化学防衛物質を保有していることが知られている (Okršlar et al., 2007) が、クリンソウの化学物質についてはまだ十分な情報がない。

春日山原始林内谷部において 2008 年の調査で観察された総個体数は 3818 個体である (古田, 2009)。著者らの観察では、谷部や氾濫原でクリンソウ群落が成立しているが、2011 年ごろからいくつかの谷部でクリンソウの採食が確認されている (前迫, 2013)。

本研究では、シカのクリンソウに対する採食圧の季節性と生長および繁殖に対する影響に関する評価を試みた。クリンソウの地域個体群の維持とシカの影響に関する情報集積を行い、高密度シカ個体群の生息下における不嗜好植物に対する対被食防衛に関する基礎資料を得ることを目的とした。

調査地

特別天然記念物春日山原始林は奈良市に位置し、仁明天皇の承和 8 年 (841) に、春日神社山内の狩猟伐木を禁ずることが続日本紀に記されている。その後、秀吉時代に 10000 本のスギを植栽したとされるが、1000 年以上にわたって保護された照葉樹林が成立している (小清水・菅沼, 1971 ; 前迫, 2010, 2013)。奈良地方気象台

の 2012 年の年降水量は 1597.5mm, 1 月の平均気温は 3.3℃, 8 月は 27.5℃であった (気象庁デジタル資料, <http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php> 2015.7 参照)。

奈良公園一帯において、天然記念物「奈良のシカ」(ニホンジカ *Cervus nippon* 以後、シカ) もまた古くより保護され、春日山原始林に 20 – 30 頭 km⁻² (鳥居ほか, 2007), 春日山原始林周辺の奈良公園に 900 頭 km⁻² (立澤・藤田, 2001) という高密度で生育している。2007 年から 2008 年に春日山原始林で行ったカメラトラップ法の調査によると、ナギが侵入している群落でシカの出現頻度がもっとも低く (4.9 ± 3.9 / 100 日), シイ・カシ類の群落では 25.8 ± 10.1 頭 / 100 日であった (前迫, 2011)。

本調査では標高が異なるクリンソウ群落 3 カ所を選定した (Table 1)。プロット 1 は谷部ギャップで、ウリハダカエデ *Acer rufinerve* がクリンソウ群落周辺の林冠を形成し、イヌガシ *Neolitsea aciculata aciculata* が亜高木層や低木層に生育している。2015 年 4 月 11 日調査スタート時におけるクリンソウ総個体数は 34 個体、そのうちさまざまなサイズをランダムに選定し、14 個体にラベルをつけた。ほかのプロットにおいても、同様の規準でランダムに選定した。プロット 2 はスギ人工林に囲まれた谷部のギャップに設定した。2015 年 4 月 16 日の調査スタート時のクリンソウ

Table 1. Locality of study sites.

Plots	1	2	3
Vegetation type	<i>Acer rufinerve</i> - <i>Neolitsea aciculata</i> community	<i>Cryptomeria japonica</i> forest	<i>Neolitsea aciculata</i> - <i>Pteris wallichiana</i> community
Locality	valley	valley	valley
Canopy condition	gap	gap	gap
Altitude (m)	255	406	347
Decline degree (°)	5	10	27
Latitude	N34°40'55"	N34°40'44"	N34°40'44"
Longitude	E135°51'18"	E135°52'18"	E135°52'18"
Deer heads/ 100 days	8.3*	8.3	35.4

* Monitored from February to July in 2015. The others were monitored from May to December in 2016.

総個体数は 68 個体、そのうち 22 個体にラベルをつけた。プロット 3 はイヌガシ、スギ *cryptomeria japonica* およびムクロジ *Sapindus mukorossi* などに囲まれ、ナチシダ *Pteris wallichiana* が生育する谷部のギャップに設定した。2015 年 5 月 14 日の調査スタート時のクリンソウ総個体数は 57 個体、

そのうち 20 個体にラベルをつけた。

2015 年に自動撮影装置 (Fig. 1) により調査したシカの撮影頻度はプロット 1 とプロット 2 は、いずれも 8.3 頭 / 100 日 (2015 年調査)、プロット 3 のシカ撮影頻度 (2016 年調査) は 35.4 頭 / 100 日であった (Table 1)。

調査方法

各プロットは 2015 年 4 月から 2016 年 12 月までの期間、およそ 2 週間から 4 週間間隔でプロット内からランダムに選んだ個体にラベルを付け、葉数、採食葉数、個体サイズ、高さを測定した。葉の短径と長径の積を算出して、個体サイズとした。花茎を伸長した個体については、花茎長を記録した。ただし、プロット 1 はケージが外れ、追跡調査が困難だったため、2016 年 7 月で調査を中止した。

それぞれのプロットにおいて、調査個体の約半数にケージをかけてシカの採食を回避するケージ設置個体を設定した。ケージは、30cm × 30cm の金網 (編み目サイズ 5cm × 5cm) を用いて、横面 4 枚と上面 1 枚で立方体に組み、結束バンドで固定したものである。ケージはペグを用いて地面に固定した。

統計解析は R (3.3.3) を用いた。総葉数、食害率 (食害葉数 / 総葉数)、高さ、個体サイズそれぞれのケージ設置個体とケージ非設置個体間の違いを、一般化線形混合モデル (GLMM) で解析した。誤差分布として、総葉数のモデルはポアソン分布を仮定し、食害率、高さ、個体サイズのモデルは正規分布を仮定した。ケージ有無と最初の調査からの経過日数を固定要因とした。また、反復測定データであるため、個体番号をランダム要因に加えた。

花茎長については、2016 年の 5 月の花茎長を



Fig. 1. Sika deer monitored by camera traps in plot 1 (Nov, 2015), plot 2 (July, 2015), and plot 3 (May, 2016).

ケージ設置個体とケージ非設置個体間で比較した。花茎を出さなかった個体は、花茎長 0 として解析に含めた。ケージ設置個体と非ケージ設置個体間の違いは、Mann-Whitney U 検定によって行った。

結果

クリンソウの生長

ケージ非設置個体（以後、ケージ外個体と呼ぶ）で 2015 年 5 月に開花していた個体（プロット 2, 個体 no.611）を対象に、クリンソウの 1 年間の生活史を簡単に記す。2015 年 12 月に地上部が枯れ

た後、2016 年 2 月下旬まで地上部は消失していた。個体差はあるが、2 月下旬から生長を開始し、展葉を開始した。葉が 8－10 枚程度になる 4 月中旬から下旬に花芽を地表に出し、その後、花茎を伸ばし、2016 年 4 月下旬から開花した。花序は下方から上方に咲き上がる無限花序であり、開花後、順次、結実した。先に開花したものは 5 月中旬には結実し、6 月下旬にはほぼ結実が終了、7 月下旬には花茎が枯れた。8 月下旬から葉は衰退し、11 月下旬には黄変から褐変する葉がみられた。2016 年 12 月下旬には地上部が完全に消失した (Fig. 2)。

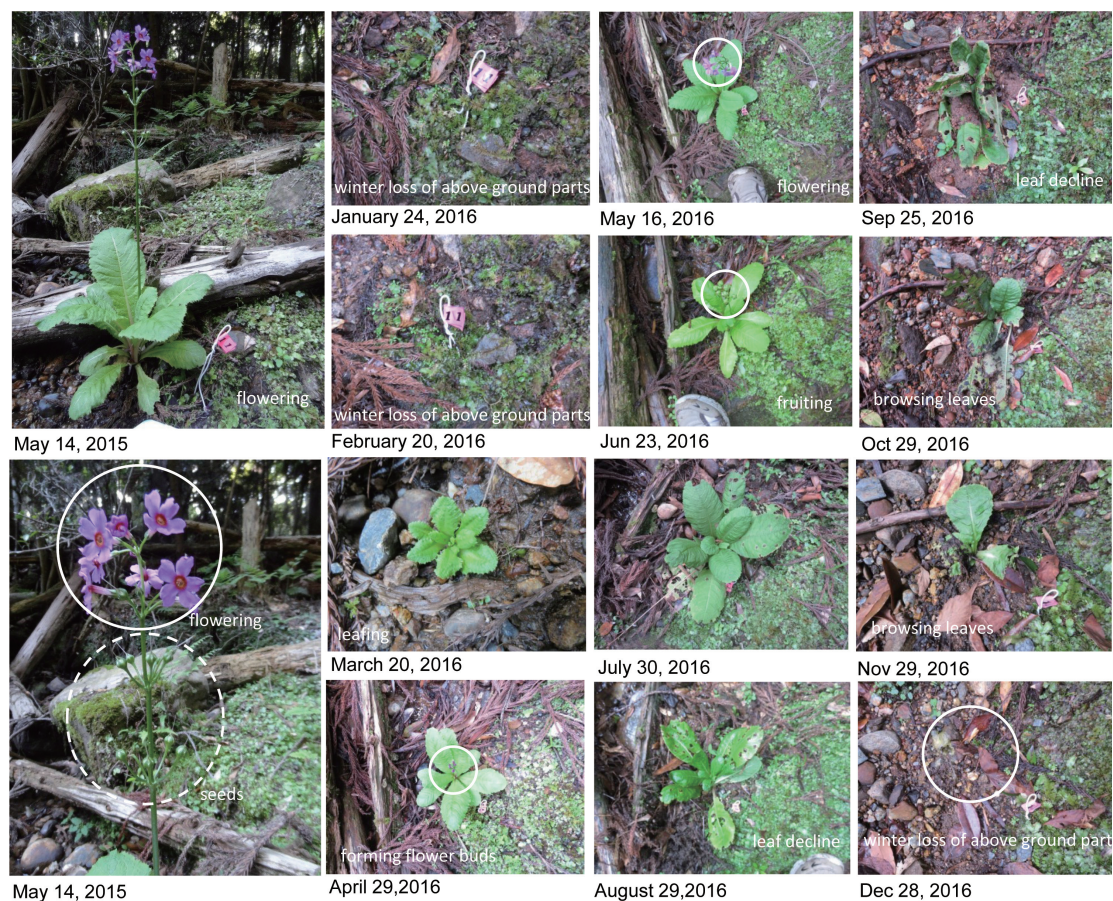


Fig. 2. Flowering of the perennial herb *Primula japonica* (No. 611- individual in plot 2) in May, 2015, and growth from January to December, 2016.

シカ採食の季節性と植物体への影響

2015年4月11日の調査開始前、いずれのプロットにおいても、多数の葉に対するシカの採食が確認された。その後、ケージ設置個体（以後、ケージ内個体と呼ぶ）への新たな採食は、調査終了時点まで一切見られなかった。一方、ケージ外個体に対して、主に春期（3－4月）と晩秋期（11月下旬）に葉に対する採食が頻繁に生じた（Fig. 3, Fig. 4）。ケージ外個体に対してプロット1では2015年4月に葉先をかじられる程度の採食だったが、5月から7月には葉の根元まで採食されていたことから、採食頻度は減少するものの、春以降にも採食された。プロット3では採食された葉の比率はケージ内個体と比較してケージ外個体では有意に低かった（Table 2）。

しかしながら3プロットにおいて2年の追跡調

査期間に葉数、高さ、葉サイズにおいて、ケージ内外での有意差は認められなかった（Table 2）。採食をうけた個体も翌年、地上部を確認することができ、消失した個体はなかった。

繁殖とシカの採食

プロット1からプロット3のケージ内外で、開花個体が存在した。ケージ内の個体では、ケージから外に花序を伸ばした個体もあったが、いずれの開花個体も、花序に対する採食はみられなかった（Fig. 5）。ケージ設置した翌年の2016年5月に開花したケージ内外において花茎長と開花率を比較した（Table 3）。

その結果、プロット3ではケージ内個体の花茎長がケージ外個体に比べて有意に高かったが、プロット1と2では有意差はなかった。また、開花



Fig. 3. Grazing pressure by sika deer on an unpalatable species, *Primula japonica*. By April 15, all the leaves of the plants recorded on March 20 had been grazed (shown in the circle). Plants grazed by sika deer were also found on November 29. See Fig. 4.

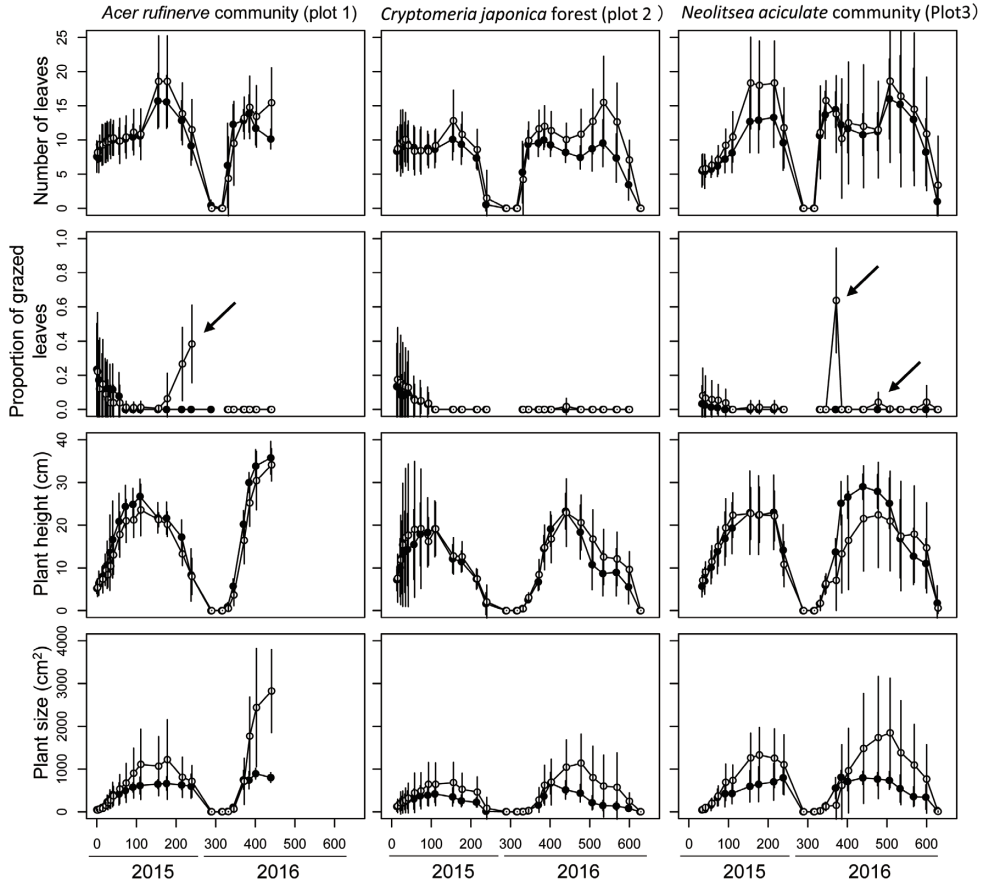


Fig. 4. Number of leaves, proportion of grazed leaves, plant height, and plant size of *Primula japonica* individuals inside (closed circles) or outside (open circles) fences from April, 2015, to December, 2016, (plots 2 and 3) and April, 2015, to July, 2016 (plot 1).

Table 2. Results of the generalized linear mixed-effects model testing the effects of cage treatment and days after first census (Days) on plant traits in three plots during 2015-2016. Models included individual identity as a random effect. Bold figures show each result is significant.

Traits	Variables	Plot 1			Plot 2			Plot 3		
		Estimate	t or z	P	Estimate	t or z	P	Estimate	t or z	P
Number of leaves	Fence (F)	0.14	0.92	0.3563	-0.01	-0.06	0.949	-0.09	-0.48	0.628
	Days (D)	0	3.33	0.0009	0	-0.52	0.6	0	5.78	0
	F : D	0	-2.32	0.0203	0	-5.1	0	0	-0.18	0.8600
Proportion of grazed leaves	Fence (F)	0.02	0.47	0.6437	-0.02	-1.1	0.28	-0.04	-2.25	0.0253
	Days (D)	0	-3.23	0.0014	0	-7.38	0	0	-1	0.3175
	F : D	0	-1.46	0.1463	0	1.26	0.208	0	0.19	0.8468
Height	Fence (F)	1.94	0.97	0.3376	-1.32	-0.72	0.4754	-0.12	-0.05	0.961
	Days (D)	0.02	3.33	0.001	-0.01	-3.1	0.002	0	0.31	0.758
	F : D	0	-0.19	0.847	0	-0.38	0.7059	0	0.64	0.525
Size	Fence (F)	165.94	1.02	0.316	-67.7	-0.75	0.4577	7.22	0.04	0.9664
	Days (D)	3.08	8.98	0	0.31	2.89	0.004	1.33	5.26	0
	F : D	-2.35	-4.86	0	-0.45	-2.91	0.0038	-1.03	-2.99	0.003

Table3. Inflorescence length in May, 2016 and flowering ratio of *P. japonica* individuals that were protected and unprotected before elongating inflorescence. Inflorescence length of non-flowering individual was treated as 0 cm.

plots	Inflorescence length (cm)				<i>p</i>	flowering ratio	
	protected	N	unprotected	N		protected	unprotected
1	63.5 ± 11.7	7	47.2 ± 39.9	9	NS	1.00	0.67
2	6.5 ± 15.4	11	14.9 ± 23.3	14	NS	0.18	0.36
3	46.9 ± 19.4	9	14.7 ± 24.3	10	<0.05	0.89	0.40



Fig. 5. Protected and unprotected flowering plants in plots 1, 2, and 3 (April 29, 2016).

率は、プロット1のケージ内個体が1.0に対して、ケージ外個体は0.67、プロット2ではそれぞれ0.18（ケージ内）、0.36（ケージ外）、プロット3ではそれぞれ0.89（ケージ内）、0.40（ケージ外）であった。

考察

ケージ外の個体において、シカの採食を受けた場合にも2015年4月から2016年12月までの期間に枯死にいたる個体は確認できなかった。2011年から2013年に予備調査を行ったときには、ケージ内外で植物サイズに有意差がみられ、さらに採食個体はその後死亡し、消失することが認められた（前迫・鈴木，2013）。今回の調査期間においてケージ内外の顕著な生長差は認められなかったが、この点については、2015年2月から7月までの期間にカメラトラップ法によるシカの出現頻度は8.3 / 100日に対して、前回調査期間の2012年1月から2013年6月までの期間に30.5 / 100日であった（前迫，未発表）。これらのことから、シカの出現頻度は年変動していると考えられることから、植物に対するシカの採食影響については長期的なモニタリング調査が必要と考えている。

ケージ内の個体が花茎をケージの外に伸長させていた場合もあるが、ケージ外の繁殖個体も含めて、繁殖器官への採食は調査期間中一度も観察されなかった。花茎が伸びていた時期に、ケージ外個体の葉は採食を受けていることから、シカは繁殖器官の採食を避けていた可能性がある。このことは、葉などの光合成器官と比べ、繁殖器官は化学的防御を強化している可能性を示唆している。植物の化学的防御物質は、葉の二次代謝産物に由来することが知られている（Laycock, 1978 ; Howe & Westley, 1988）。植物の最適防御理論によれば、最もコストのかかる器官に化学防御物質

を集中させると予測されており、葉より花の方が、また古葉より幼葉の方が、化学防衛物質の濃度が高い傾向が示されている (McCall & Fordyce, 2010)。二次代謝産物由来の化学防衛物質は、種子や果実などの繁殖器官で濃度が高いことが古くから知られている (Swain, 1977)。

ケージ内外の個体で花序形成にどのような差が生じるかに関して今回、一定の傾向がみられなかった。鈴木 (日本生態学会講演要旨集, URL および参照年月は前述) は個体の繁殖成功は、個体がつける総花数だけでなく、花あたりの成熟種子数にも影響され、ロゼット面積が 10 倍になると個体あたり総花数は約 60 倍に、花あたり種子数は約 20 倍になり、個体あたり成熟種子数はロゼット面積が 10 倍になると約 1000 倍に増えることを指摘している。このことは葉に対するシカの採食が繁殖に強く影響する可能性を示唆する。花芽形成には葉からの資源配分以外に日照などによる花成ホルモンの産生も関与していることから、葉の採食と繁殖成功との関係についてはサンプル数を増やして継続的に調査する必要がある。

不嗜好植物に対する採食は、照葉樹林全域の多様性劣化を示す一つの兆候であるとともに、シカの生息数に対してシカの餌資源が枯渇している可能性も示唆する。春日山原始林ではシカ個体群の密度が高く、林床の植物の多くが採食されている。2000 年には不嗜好植物イズセンリョウに対する採食と個体群の消失が確認されている (前迫, 2001)。本研究および既往研究から、シカの嗜好性の高い植物が先に採食し尽くされ、現在は不嗜好植物が採食される段階に至っていると考えられる。したがって、シカ密度がある上限を超えて高くなると、不嗜好植物も含めてあらゆる植物が採食の対象になる可能性が危惧される。

最近の理論的研究では、シカの採食圧が森林の許容レベルを超えて高くなった時には、林床植物

が消失し、森林植生の回復が困難になる可能性が指摘されている (Akashi, 2009)。春日山原始林ではイチイガシ林がナギ林に置き換わっているという不可逆的変化が生じている (Maesako et.al., 2007)。本研究の結果と理論的予測を合わせると、クリンソウのような不嗜好植物が採食を受けるようになっている事態は、森林植生の不可逆的衰退を表す前兆として捉えられる。

クリンソウ個体群は、谷部のギャップあるいは河川の氾濫原のようなテラスで生育している。これまでは、シカがほかの草本植物を採食することで光環境を改善し、クリンソウ個体群が維持されてきた側面もある。古田 (2009) は春日山原始林全域のクリンソウ個体群の個体数予測から、本種が減少傾向にあることを示唆している。シカの採食が生物多様性に与える影響を包括的に捉えるためには、本研究で示したように不嗜好植物への影響を把握することが極めて重要であると考えられる。

シカに対する植生管理の一手法として、植生保護柵の設置があげられる。シカの影響を排除することによって植物の生長を促し、種を一時的に保全するためのレフュージアとしての役割を果たすが、その一方、面積が限られた植生保護柵だけで森林生態系の生物多様性や植物と動物の関係性を保全するには限界がある (前迫・高槻, 2015)。さらに部分的な保護柵の設置は、嗜好植物と不嗜好植物の競争を強め、採食環境に適応した局所適応集団を消失しかねない。

本研究は不嗜好植物までも被食圧による影響を受けつつある現状を示唆するものであった。嗜好植物および不嗜好植物をも含めた多様性を維持するためには、採食圧を適度なレベルに管理するとともに、より根本的な森林保全の対策と長期的なモニタリング体制を確立する必要がある。

謝辞

本研究に際して、文化庁および奈良県奈良公園管理事務所に調査許可を、大阪市立大学名波哲博士と古田晴信氏には修士論文からの引用を許可いただいた。二人のレフェリーには貴重なご指摘をいただいた。各位に深謝する。なお本研究の一部は日本学術振興会学術研究助成科学研究費補助金(15K07231)の研究助成を受けたことを付記する。

引用文献

- Akashi, N. 2009. Simulation of the effects of deer browsing on forest dynamics. *Ecological Research*, 24: 247-255.
- Coley, P. D. & J. A. Barone. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Ecology*, 27: 305-335.
- Freeland, W. J. & D. H. Janzen. 1974. Strategies in herbivory by mammals: the role of plant secondary compounds. *The American Naturalist*, 108 : 269-289.
- 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.
- 古田晴信. 2009. 奈良県春日山のクリンソウの個体数変動予測. 63pp. (大阪市立大学理学研究科平成 21 年度修士論文).
- 長谷川順一. 2000. ニホンジカの食害による日光白根山の植生の変化. 植物地理分類研究, 48 : 47 - 57.
- Harper, J. L. 1977. *Population biology of plants*. 892pp. Academic Press, London.
- Howe, H. F. & L. C. Westley. 1988. *Ecological Relationships of Plants and Animals*. 273pp. Oxford Univ. Press, N.Y.
- Kato, T., K. Ishida & H. Sato. 2008. The evolution of nettle resistance to heavy deer browsing. *Ecological Research*, 23 : 339-345.
- Kato, M. & Y. Okuyama. 2004. Changes in the biodiversity of a deciduous forest ecosystem caused by an increase in the Sika deer population at Ashiu, Japan. *Contributions from the Biological Laboratory, Kyoto University*, 29 : 433-444.
- Kotani, P. M. & J. Bergelson. 2000. Effects of simulated grazing on different genotypes of *Bouteloua gracilis*: how important is morphology? *Oecologia*, 123 : 66-74.
- 小清水卓二・菅沼孝之. 1971. 特別天然記念物春日山原始林の植生. 「奈良市史 自然編」(奈良市史編集審議会編). pp. 109 - 137. 奈良市, 奈良.
- Laycock, W. A. 1978. Coevolutions of poisonous plants and large herbivores on rangelands. *Journal of Range Management*, 31: 335-342.
- 前迫ゆり. 2001. 奈良公園および春日山原始林におけるシカの採食に対する変化, 奈良植物研究, 23 : 21 - 25.
- . 2010. 世界遺産春日山照葉樹林におけるギャップ動態と種組成. 社叢学会誌, 8 : 60 - 70.
- . 2011. カメラトラップ法による春日山照葉樹林の哺乳類と鳥類. 大阪産業大学人間環境論集, 9 : 79 - 96.
- (編著). 2013. 世界遺産春日山原始林—照葉樹林とシカをめぐる生態と文化. 255pp. ナカニシヤ出版, 京都.
- Maesako, Y., S. Nanami & M. Kanzaki. 2007. Spatial distribution of two invasive alien species, *Podocarpus nagi* and *Sapium sebiferum*, spreading in a warm-temperate evergreen forest of the Kasugayama Forest Reserve, Japan. *Vegetation Science*, 24 : 103-112.
- 前迫ゆり・鈴木 亮. 2013. (A12) 不嗜好植物クリンソウとミヤコアオイの採食影響と可塑

- 性. 第 18 回植生学会大会要旨.
- ・高槻成紀 (編著). 2015. シカの脅威と森の未来—シカ柵の有効性と限界. 247pp. 文一総合出版, 東京.
- McCall, A. C. & J. A. Fordyce. 2010. Can optimal defence theory be used to predict the distribution of plant chemical defences? *Journal of Ecology*, 98 : 985-992.
- Okršlar, V., I. Plaper, M. Kovač, A. Erjavec, T. Obermajer, A. Rebec, M. Ravnikar. & J. Žel. 2007. Saponins in tissue culture of *Primula veris* L. *In Vitro Cellular & Developmental Biology – Plant*, 43 : 644-651.
- Shimoda, K, K. Kimura, M. Kanzaki & K. Yoda. 1994. The regeneration of pioneer of Sika deer in an evergreen oak forest. *Ecological Research*, 9 : 85-92.
- 植生学会企画委員会. 2011. ニホンジカによる日本の植生への影響—シカ影響アンケート調査 (2009 ~ 2010) 結果 —. 植生情報, 15 : 9 – 30.
- Suzuki, R. O. 2008. Dwarf morphology of the annual plant *Persicaria longiseta* as a local adaptation to a grazed habitat, Nara Park, Japan. *Plant Species Biology*, 23: 174-182.
- 鈴木 亮・前迫ゆり. 2012. 春日山原始林の林床草本ミヤコアオイの個体群生態. 地域自然史と保全, 31 : 39 – 45.
- ・——. 2013. 春日山原始林に生きる林床植物の適応戦略—大仏の足下で小さくなる植物たち. 「世界遺産春日山原始林—照葉樹林とシカをめぐる生態と文化」(前迫ゆり編). pp. 150 – 161. ナカニシヤ出版, 京都.
- Swain, T. 1977. Secondary Compounds as Protective Agents. *Annual Review of Plant Physiology*, 28 : 479-501.
- 高槻成紀. 1989. 植物および群落到に及ぼすシカの影響. 日本生態学会誌, 39 : 67 – 80.
- 立澤史郎・藤田 和. 2001. シカはどうしてここにいる—市民調査を通してみ見た「奈良のシカ」保全上の課題—. 関西自然保護機構会報, 23 : 127 – 140.
- 鳥居春己・高野彩子・景山真穂子・原沢牧子. 2007. 奈良公園春日山原始林におけるニホンジカ密度推定の試み. 関西自然保護機構会誌, 28 : 193 – 200.
- 鵜飼一博. 2011. 南アルプスにおけるニホンジカの影響とその対策. 森林科学, 61 : 21 – 24.
- 山倉拓夫. 2013. 春日山照葉樹林の行く末を危惧する. 「世界遺産春日山原始林—照葉樹林とシカをめぐる生態と文化」(前迫ゆり編). pp. 173 – 191. ナカニシヤ出版, 京都.
- 湯本貴和・松田裕之. 2006. 世界遺産をシカが喰うシカと森の生態学. 212pp. 文一総合出版, 東京.

