



Title	野生動物の生息地管理に関する基礎的研究：知床半島におけるエゾシカの生息地利用形態と植生変化
Author(s)	矢部, 恒晶
Citation	北海道大学農学部 演習林研究報告, 52(2), 115-180
Issue Date	1995-08
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/21390
Type	bulletin (article)
File Information	52(2)_P115-180.pdf



[Instructions for use](#)

野生動物の生息地管理に関する基礎的研究

—知床半島におけるエゾシカの生息地利用形態と植生変化—

矢部 恒 晶*

A Fundamental Study on Habitat Management for Wildlife: Habitat Use of Sika Deer and A Change in The Vegetation on Shiretoko Peninsula, Hokkaido

by

Tsuneaki YABE*

要 旨

本研究ではエゾシカを対象に生息環境の利用様式を把握し、野生動物の生息地管理を視点に入れた森林管理の基礎資料を得ることを目的とした。知床半島において、痕跡記録によるエゾシカの食性と個体分布、テレメトリー法による個体の生息地利用形態、センサス記録による個体群の動向、および越冬地における植物の被食状況の調査を行った。食性は全体としてイネ科植物などを中心とする北日本型を示した。痕跡分布からシカは年間を通じて低標高域を中心に行動していると考えられた。同じ流域で発信器を装着したメス5頭・オス6頭のうち季節的移動が確認されたのはオス1頭のみで、他の個体は定着的な傾向を示した。メス個体の行動域の多くは重複していたが、オス個体の行動域は散在する傾向があり、また積雪期には雌雄の越冬域にずれが認められた。生息地の利用頻度分布に関連する環境要因として、無雪期には植生、積雪期には地形の影響が大きいことが示唆された。越冬域内の利用頻度の高い場所では、個体数の増加に伴い、採食圧による主要な食物種への影響が周辺部より早期から起きており、林分構成の変化が予想された。また本研究結果をもとに、生息地管理上の留意点について考察した。

キーワード：エゾシカ、生息地管理、生息地利用、越冬地、採食圧

1995年3月31日受理 Received March 31, 1995

* 北海道大学農学部森林施業計画学講座

(現在) 農林水産省森林総合研究所鳥獣生態研究室

* Laboratory of Forest Management, Faculty of Agriculture, Hokkaido University

(Present Address) Wildlife Ecology Laboratory, Forestry and Forest Products Research Institute

目 次

緒 言	117
第1節 背 景	117
第2節 研究目的	118
第3節 研究小史	118
第1章 調査地および方法	120
第1節 調査地域の概要	120
(1) 位置と地形	120
(2) 気 象	120
(3) 土地 利用	120
(4) 植 生	121
第2節 調査方法	122
(1) 季節区分	122
(2) 個体分布調査	122
(3) 食性分析	123
(4) 個体の行動域および環境選択の調査	123
(5) 個体群密度指標および群れ構成の調査	124
(6) 植生調査	124
(7) 積雪深調査	125
第2章 食性および地域個体群の分布	125
第1節 食性とその季節変化	125
第2節 地域個体群の分布	127
(1) 痕跡分布からの利用頻度推定	127
(2) 糞塊の季節的分布	128
(3) 半島中部における個体の分布と季節的移動	130
第3章 追跡個体の移動と行動域配置および生息環境選択	130
第1節 移動と行動域	130
(1) テレメトリーの精度の検討および行動域の定義	130
(2) 捕獲された個体と使用データ	131
(3) メス個体の行動域	132
(4) オス個体の行動域	136
第2節 生息環境の選択性	139
(1) 環境要因の区分と利用可能度・利用頻度の指標	139

(2) 選択性の検討	140
第3節 生息地内の利用頻度に関わる各環境要因の影響	142
第4章 越冬域の構成と越冬環境の推移	145
第1節 積雪期における雌雄の行動域の関係	145
第2節 越冬域の構成要素	146
第3節 岩尾別地区の個体密度の傾向	147
第4節 植生の変化	148
(1) 越冬地内外の植生タイプ	148
(2) クマイザサの変化	149
(3) 樹木の変化	150
第5章 総合考察	161
第1節 生息環境の選択	161
第2節 個体の移動パターンと分布	163
第3節 移動型からみた個体群のタイプと変遷	165
第4節 利用域の性差	166
第5節 越冬環境	167
結 言	168
謝 辞	170
引用文献	171
付 表	176

結 言

第1節 研究の背景

森林環境の保全と資源の持続可能な利用は今日きわめて重要な課題であり、資源の再生産とともに生物群集の多様性や流域の保全などを含む包括的視点から森林管理を行うことが求められている。

森林の構成要素の中でいわゆる「野生動物」(wildlife)は、従来は主に狩猟鳥獣を指す言葉であったが、現在では場合によりあらゆる動物がその範疇に含まれる(Bailey 1984)。森林の野生動物は生態系の構造と機能の一部を担い、森林の成立にも深く関与している一方で、人類にとっては、資源や生活環境の一部として様々な価値を持つ。また野生動物の個体群は生息環境と相互の関連を持って変化するため、生息地の状態を示す環境指標と捉えることもできる。野生動物はこの他多くの価値観に基づいて保全、すなわち賢明な保護と利用が求められている代表的な要素のひとつである。

野生動物の保全に関する技術的・制度的体系は「管理」または「保護管理」(management)として捉えられる。野生動物が生息地に依存することを考慮すれば、それは究極的には土地管理の問題といえる。森林の野生動物の適正な管理を進めることの意義は、社会経済活動との調整を行いながら資源として個体群を維持することに加え、生息環境を保全あるいは形成することにより、様々な機能を発揮する森林空間ないし多様な森林生態系の維持に貢献することにある。特に行動圏が比較的広域にわたる大型動物の生息地保全を考慮することは、人間による森林利用行為と類似した空間的スケールで森林の取り扱いに関する判断材料を提出することになるため、野生動物管理を含む森林管理を体系化する端緒ともなり得る。

わが国の森林管理については、例えば流域管理システムに見られるように、近年多様な要請に対応した総合化の方向性が打ち出されているものの(林業制度研究会 1990)、森林環境保全に関する具体的施策はまだ進んでいないのが現状である。また各地域における大型動物の行動圏や生息環境の特性に関する情報の蓄積も未だ一般に少ない。

第2節 研究目的

日本の代表的な大型哺乳類としてニホンジカ(*Cervus nippon*)があげられる。このうち北海道亜種とされているエゾシカ(*C.n.yesoensis*)は、本州以南のニホンジカ生息域と比較して冬季の条件が厳しく植生帯も異なる環境に生息する。本亜種の行動圏や移動、生息環境の利用特性などを明らかにすることは、ニホンジカにおける環境適応の理解ならびに環境収容力など生息地条件の認識に当たり重要である。

一方でエゾシカは、農作物に対する害獣・狩猟対象・観光資源・環境教育の教材的価値など、様々な正負の社会的価値あるいはその可能性を持っている。積雪地帯である北海道では越冬環境がシカの生存を規定する要因として大きいことが予測され、それは森林の状態に依存すると考えられる。従って森林管理がシカの生息環境ならびにシカを通じた地域社会におよぼす影響は大きく、多義的な価値をもつ本種の生息地管理を考慮することは、包括的な森林管理へ向けて示唆を与えると考えられる。しかしながら本亜種による生息地の利用様式に関する情報はきわめて少ない。

そこで本研究ではこのエゾシカを取り上げ、エゾシカによる生息環境の利用様式を実証的に理解し、生息地管理のための基礎資料を得ることを目的とした。具体的には、地域個体群の分布と移動の様式を明らかにした上で個体による生息環境の選択性に着目し、生息地の利用形態および個体群密度の段階との関連から越冬地を中心に生息地の質について評価を行い、生息地管理の方向性を考察することとした。なお本論文は「北海道大学審査学位論文」を要約したものである。

第3節 研究小史

ニホンジカについて古くは川瀬(1923)が分布・分類に触れているが、研究の本格的な取り組みは河村(1957)による奈良公園のシカの動物社会学的観察にはじまった。1970年代まで

のニホンジカ全般の研究史については野崎 (1979), 丸山 (1981) に詳しい。ここでは近年の成果も含め研究が継続されてきた主要な地域におけるニホンジカの個体群と生息環境およびその利用に関わる研究について概観する。

奈良公園ではその後1970年代後半から総合的な調査が開始され、個体群構成と変動(大泰司 1976; 朝日 1976), 食性(高槻・朝日 1976)などに加えて、植生へのシカの影響(高槻 1980)や牧養力の検討(宮崎 1980)も行われた。神奈川県丹沢山地では地域分布・被害・個体群動態・環境解析(飯村 1965, 1980; 古林 1985; 神奈川県 1987)や、季節的移動および食性(三浦 1974; 古林・丸山 1977)などの調査研究が進められてきた。栃木県日光では猟区管理に関連して環境解析などが行われた(池田・飯村 1969)。その後1970年代を通じて食性・分布・季節移動・集合様式などの研究が行われ、包括的にまとめられてきている(丸山 1981; 丸山ら 1985 a, b)。宮城県金華山島では1960年代後半から群集生態学的な視点のもとにシカの個体群変動(*Ito*; 1967; 伊藤 1986)やその植生との関係(Takatsuki 1980 a; 高槻 1989), 食性(Takatsuki 1980 b), 生息地利用(高槻 1983)などが研究されてきた。岩手県五葉山では1980年代に入ってから本格的な研究が行われ、分布域と季節移動(伊藤・高槻 1986), 食性(Takatsuki 1986)のほか、シカの分布と主要な食物であるミヤコザサの分布および積雪分布の相互関係が研究されている(高槻 1992)。また近年では伐採による食物量の変化(Takatsuki 1990)や草地化された場所のシカによる利用 (Takatsuki & Nakano 1992; Takatsuki 1992), ハビタット解析法(高槻 1993)など、生息地管理に関連した報告もなされている。

北海道では犬飼(1952)が開拓以前の状態から明治・大正期の激減時に至る過程を推定した後、被害(松井 1958), 一般的生態(大泰司 1971)などの断片的報告があったにすぎない。個体群の本格的な研究は1970年代末から始まり(梶ら 1980; 梶 1981 a, b; 小泉 1980, 1981, 1983), エゾシカの個体群動態と森林環境との関連については梶(1986), Kaji et al. (1988), 個体群動態から狩猟管理および森林施業について言及したものに小泉(1988)の研究がある。その他食性(佐藤 1985), 農作物被害(熊谷・小野山 1988)などについて分析例がある。

このように個体群と生息環境に関する基礎的事項は一部で比較的研究が進み、たとえば食性については北日本から南西日本の個体群を含め植生環境との関連について総説も出されている(高槻 1991)。しかし生息地管理の視点からシカによる森林空間の利用様式を扱ったり(池田・飯村 1969; 丸山・関山 1976), 森林施業に言及した研究(飯村 1980; 小泉 1988)は少なく、資料の蓄積が必要である。シカの生息地利用や季節移動を直接周期的に把握した例は丸山(1981)以降出されていない。また食性に関して特に冬期の食糧としてササの重要性が指摘されているが (Takatsuki 1983), 北海道では食性についての定量的な解析例はまだ少ない。

第1章 調査地域および方法

第1節 調査地域の概要

エゾシカの生息環境に対する基本的な利用特性を明らかにするため、シカの行動への人為的影響が少ない地域として、知床国立公園内の岩尾別川流域を中心とした地区に調査地域を設定した。この地区は過去に開拓を受けた経緯があるものの、現在耕作や狩猟が行われておらず、原生的な天然林から二次植生まで様々な植生が存在するため、生息地の利用形態の観察に適していると思われた。

(1) 位置と地形

知床半島は第四紀の火山群によって形づくられた脊梁山脈が海から突き出した険しい地形を呈しているが、一部で緩やかな傾斜を持つ溶岩台地が山麓部に形成されている。半島中部の幌別・岩尾別地区(以下岩尾別地区とする)はそのひとつである(図1)。主な調査対象としたのは岩尾別川流域に加え、幌別川・イダシュベツ川流域の一部も含む地域である。岩尾別川を挟んで西側の台地は幌別台地、東側の台地は岩尾別台地と呼ばれており、それぞれを区別する場合はこの通称に従うことにする。台地の海岸部は高さ100m前後の海蝕崖、背後は標高1500-1600mの主稜線に至るまで急峻な山岳地形となっている。半島部では岩尾別川などいくつかの河川流域で、中・下流部に比較的緩やかな谷や尾根地形も分布しているが、このような山麓的な環境が半島全体の面積に占める割合は少ない。

(2) 気象

調査地域の西方約5kmに位置するウトロの気象記録では、年平均気温は約5℃、月平均気温は2月の約-7℃から8月の約18℃の範囲をとる。年平均降水量は約1000mmで、積雪は低地で1~2mに達し、知床半島は北海道東部の中では多雪地帯といえる。早春の低気圧による降雪のため、3月中旬が積雪深のピークとなることが多い。

(3) 土地利用

知床半島の多くは国有林で占められている。知床国立公園は私有地も含め1964年に指定され、全域が特別保護地区および特別地域とされている。なお1987年前後の伐採問題を契機として、国立公園内の国有林には知床森林生態系保全地域が設定され、基本的に林業の対象から外された。

岩尾別地区の台地には1914年、1938年、1950年などに開拓者が入植したが、営農条件が厳しく、1966年には通り営農のみとなり、間もなく全て離農した(斜里町史編さん委員会1970)。現在では斜里町が推進するナショナルトラスト「知床100平方メートル運動」により、私有地の買い上げと植林などの森林復元作業が行われている。一方夏期を中心に年間約100万人の観光客が訪れるため、調査地域内を通過する道路の交通量も一時的に増加する。

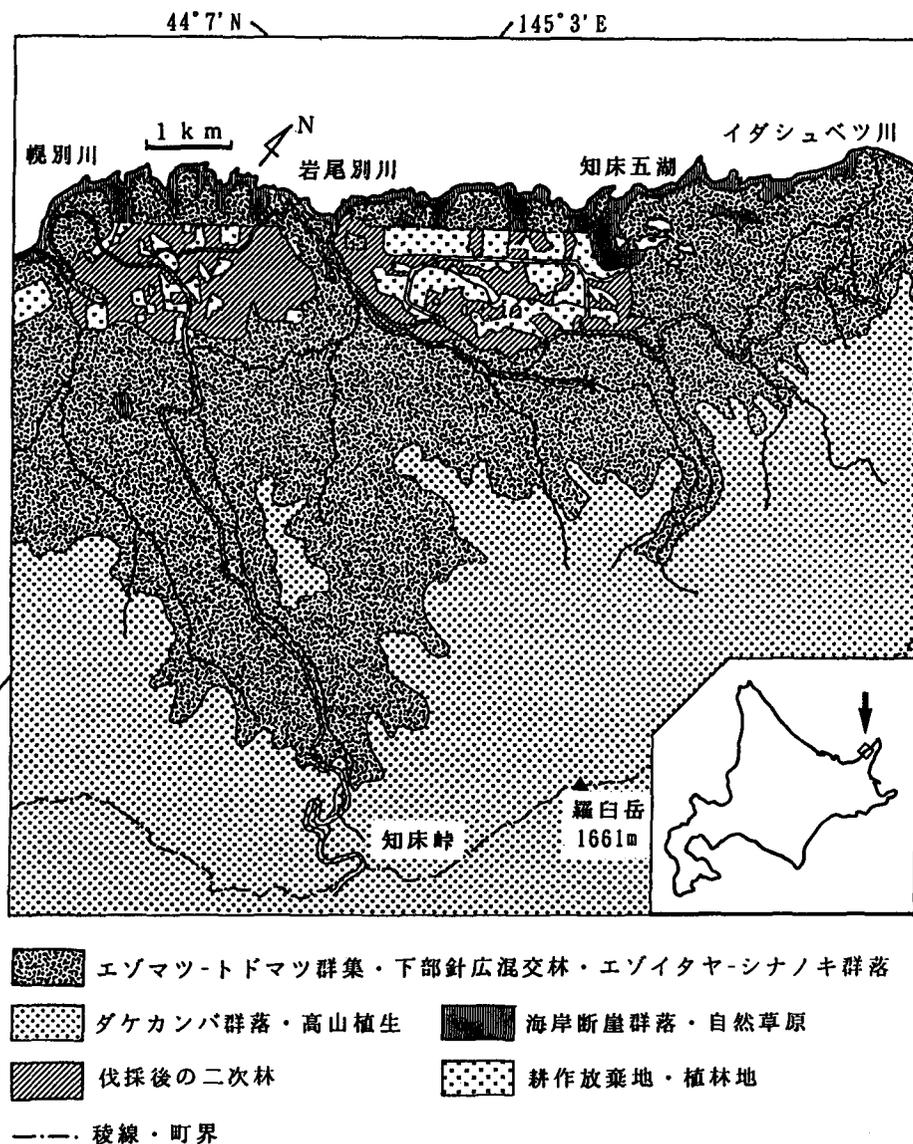


図1 調査地域および植生
(環境庁第3回自然環境保全基礎調査現存植生図をもとに作成)

(4) 植生

知床半島の植生については館脇 (1954, 1966), 北海道 (1981) などの報告があり, これらによると, 低標高域では冷温帯の針広混交林(以下「混交林」とする)の典型的な林相を示している。山麓から上部へ移行するに従い, エゾマツ・アカエゾマツなどの針葉樹林の割合が増加

するが、山岳性の半島であるため内陸に比べて森林限界が低く、標高600—700m からダケカンバ林、標高700—800m からハイマツ群落が出現する。

岩尾別地区の開拓跡地には、二次林、カラマツ防風林、ならびにクマイザサや牧草類を主体とする草原などがモザイク状に分布している。二次林の種組成は山麓部の成熟した混交林と類似しているが(市川・吉中 1987; 石川 1989), その林分構成は多様であり、林齢およそ20年から60年程度のものが混生していると考えられる。さらに台地周辺の海岸沿いと山麓部には、過去に弱度の伐採が行われたものの、それ以前からの林相が良好に保たれた自然生の混交林および広葉樹林が残されており、トドマツ・エゾマツ・ミズナラ・エゾイタヤ・オオバボダイジュなどの樹種で構成されている。

第2節 調査方法

(1) 季節区分

エゾシカの年周期活動と積雪による行動阻害を想定して、1年を4つの季節に区分した。エゾシカの行動を阻害する積雪深はおよそ50cm といわれているため(梶 1981a), 調査地域の低標高域における積雪深が50cm 以上であると推定される期間を「積雪期」とした。これは直接の測定ができなかったため、調査地西方約5km に位置し、積雪量はやや少ないと考えられるウトロ市街地のアメダスステーションの積雪深記録で、5日間の移動平均が40cm 以上になる最初の日と最後の日に挟まれる期間とした。春期は融雪期から植物の成長期に当り、出産のピーク期と考えられる6月中旬までとした。これに続く育児期から次の「秋期」の直前までを夏期とした。調査地域では9月後半から冬毛に換毛し枯れ角を持つオス個体が観察される。その後10月中旬から11月中旬までを活動のピークに交尾期を迎え、この時期から積雪がまだ多くない初冬にかけて、台地上では繁殖に関連したオスの社会行動が観察される。また斜里地方におけるオスの精巣重量は10月下旬から11月初旬をピークとして、9月から12月まで増加した状態にある(矢部ら 1990, Suzuki & Yamanaka 1991)。これらのことから9月中旬を境にオス個体の活動性の変化や移動が起きると想定して、9月後半から「積雪期」の直前を「秋期」と定義した。以上をまとめると、季節は次のように区分される。

積雪期：低標高域における積雪深の移動平均が50cm 以上となる期間

春 期：融雪期から出産ピーク期の前(便宜的に6月15日)まで

夏 期：出産育児期から交尾期直前(便宜的に9月15日)まで

秋 期：交尾期から積雪期の直前まで

(2) 個体分布調査

1) 痕跡分布調査

当地域のエゾシカの季節的分布を把握するため、1986年3月から1993年3月までの各季節に、岩尾別川・幌別川・イダシュベツ川流域と山岳地帯の一部を含む調査地域一円で任意のルート上を踏査し、痕跡の分布を記録した。痕跡の記録は北海道大学ヒグマ研究グループにも依頼し、

知床動物研究グループによる1986年の踏査記録も併せて分析した。

2) 標高別糞塊出現数調査

1988年8月に、標高100m・300m・500m・700m 地点の森林内および標高100m の草原内にそれぞれ1カ所ずつ100m のラインを設定し、その上に5m×5m のプロット5個を等間隔に配置した。その中に落ちていた糞塊を当年冬期のものと春期～夏期のものに区分して数えると共に取り除き、翌年9月に再度糞塊数を数え、シカの利用頻度分布の指標とした。

これと並行して毎月6個の新しい糞塊から5粒ずつ、計30粒の糞粒を台地上の草原と混交林の林床にそれぞれ設定した50cm×50cm のプロット内に置き、1カ月ごとに糞粒数の消失率と外観の変化を記録して、糞塊の排泄時期判断と糞塊数の補正に用いることとした。

(3) 食性分析

食性の季節変化を推定するため、痕跡分布調査の際に食痕については種類および頻度を記録した。利用される食物種によって食痕の形態や分布が違い、被食量の単純な比較は困難であるため、被食量を相対的に表すものとして次のような基準で食痕頻度を目視観察により判定した。

- + : 食痕が認められたが少なかったもの。
- ++ : 食痕が普通に見られるもの。
- +++ : 食痕が多く集中的に採食されているもの。

積雪期については、重要な食物の評価を行うため糞分析を行った。越冬地で1993年1月下旬から4月初旬にかけて採取した糞を70%アルコールで保存した。分析は Stewart(1967) および Takatsuki(1980)の方法に準じた。すなわち水中でいねいに崩して0.5mm メッシュ上で洗浄し、残った内容物を1mm 方眼を刻んだ計数スライドグラス上に広げた。そして方眼の交点に載っているそれぞれの内容物を、顕微鏡下にて40倍～200倍で植物標本と見比べて判定しながら、合計400になるまで計数し、識別できた食物タイプ別の割合を求めた。

(4) 個体の行動域および環境選択の調査

近接して生息する個体の生息地利用形態を把握するため、岩尾別川沿いまたは隣接する台地上でシカを捕獲して電波発信器を装着し、テレメトリー法による追跡を行った。

1988年3月から4月および同年12月から1989年2月にかけて、また1991年2月に、落し扉式の箱ワナ3基を設置して、エゾシカの生け捕りを試みた。誘引餌は牧草とヘイキューブ(牧草の細片を圧縮した飼料)を使用した。なおこの方法ではオス個体が捕獲されなかったため、1990年と1991年の11月から12月にかけて早朝および午後調査地域を見回り、比較的近距离で発見したオス個体を麻酔銃により捕獲した。

箱ワナでシカが捕獲された場合は、ケタミン・キシラジン混合麻酔薬を投与し、発信器つきの首輪とイヤタグ(耳標)を装着し、覚醒後その場で放逐した。麻酔銃による捕獲では逃走方向を確認し、その後探索して麻酔により横臥したシカを発見し、同様の作業を行った。また成

長が予測される小さな個体用の首輪については、ある程度首輪が伸び、また材質の劣化により脱落するように、合成皮革で作られているベルトの一部をゴムと綿糸で置き換えた。

携帯用の八木アンテナと受信機により発信器装着個体からの電波を受信し、個体の位置推定を行った。電波を捉えたらアンテナを水平方向に振り、信号が強く入る角度域を求め、その中心線を発信源のシカの方向として地図上に記入した。この作業を車および徒歩で移動しながら最低3地点ですばやく行い、地図上の線が一点で交わる場合にはその交点を、線によって三角形ができた場合その重心を、シカの位置として記録した。

テレメトリーの精度を検討するため、追跡個体の行動域内の岩尾別台地上および周辺部で受信実験を行った。あらかじめ受信者には地点を知らせずに、シカの肩高程度の位置に発信器を設置した。その後通常利用している受信定点から電波を受信し、1/10000の地図上に発信器の推定位置をプロットして、設置点との距離をエリアカーブメータで計測した。

(5) 個体群密度指標および群れ構成の調査

1) スポットライトセンサス

知床半島では1980年より知床動物研究グループなどが、春期(4月中旬～5月初旬)および秋期(10月中旬～11月初旬)の夜間に固定調査路を低速で走行する車からスポットライトを照射し、出現した個体の数と構成の調査を行ってきた(梶 1981, 1988; 矢部ら 1990; 知床自然センター未発表資料)。これらのうち岩尾別川流域に設定された調査路における記録を用い、また調査路周辺の主な植生タイプごとに探照幅を測定し、探査面積当たりの個体数を生息密度の指標として算出した。さらに1989年8月に同様のスポットライトセンサスを行い、春と秋における記録と比較した。

2) 直接観察

岩尾別川河口から上流約1km までの川に沿った南西向き斜面(以下「下流部斜面」とする)は落葉期間中の見通しがよく、対岸から出現個体を観察できた。そこでこの斜面を植生タイプと地形が複合したひとつの環境タイプとみなし、1989年～1992年の2月～3月に、各年度3～6回、出現個体数とその構成を記録した。

調査地域内で偶然目撃した個体または群れの構成についても随時記録し、テレメトリーによる追跡個体以外の個体分布の参考とした。

(6) 植生調査

1) 植生タイプの区分

現地踏査と既存の植生図および航空写真により、植生を成熟過程にある自然生の針葉樹林・混交林・広葉樹林、また二次林の針葉樹林分・広葉樹林分、カラマツ造林地、ならびに草原の7つのタイプに区分した。

2) 毎木調査およびササ調査

植物への採食圧を把握するため、1989年に越冬地およびその周辺の各植生タイプで任意に

100mのラインを設定した。ライン上に半径3.6m(40.7m²)の円プロットを5個ずつ設け、1989年と1992年に毎木調査を行うと共に、樹皮と枝が採食された樹木の本数を記録した。また1992年にはこれらの円プロットに加え、越冬地内で強度に利用された広葉樹林内に50m×30mの方形区を設置し、樹皮の消費過程を推定するための調査を行った。すなわちプロット内の被食樹種について、シカが採食可能な高さを2mと仮定し、潜在的に利用可能な樹皮の面積を胸高直径を底面とする円筒面積の合計として求め、樹幹の部分的な剥皮はその長径と短径による楕円の面積、樹幹全周にわたる剥皮はその高さ剥皮中央部での直径による円筒の面積として計算した。さらに生立木については周囲の樹皮の巻き込みの層から被食年度を推定した。枯死木については被食年度を確定できる樹木の剥皮部分の色や表面形状と比較しておよその年度を推定した。被食年度は当年冬のもの・比較的新しいもの(1~2年前)・古いもの(3~4年前)・非常に古いもの(4年以上前)の4段階に集計し、これらの新旧クラスにおける剥皮率を推定した。

各植生タイプの円プロット内ではクマイザサの桿高と食痕数も記録した。潜在的な餌量としてのササの現存量を計測するため、1992年には1m×1mまたは0.5m×0.5mの方形区内の刈り取りを行い、葉を80℃で48時間乾燥させて重量を測定した。

1988年11月、痕跡調査の結果から越冬地として利用されていると判断された混交林分の、クマイザサが優占する林床に、シカが入れないよう高さ2.4mの牧畜用フェンスをめぐるせた10m×20mの囲い区および同じ大きさでの開放区を近接して設定した。それぞれの区画の中に1m×1mの方形プロットを10カ所ずつ設定し、1991年までクマイザサの葉の枚数を記録した。開放区では食痕の数も記録した。

(7) 積雪深調査

植生タイプと斜面による典型的な積雪パターンを知るため、越冬地内または周辺のほぼ同じ標高に位置する針葉樹林・広葉樹林・草原それぞれにおける平坦地・南向き斜面・北向き斜面を選び、対象とした各林分または草地内の任意の50地点で1993年2月から4月にかけて定期的に積雪深を計測した。

第2章 食性および地域個体群の分布

第1節 食性とその季節変化

食痕調査の結果、被食植物は計40科80属109種が記録された(付表1)。

草本類がまだ少ない春期の始めには、融雪に伴って出現する前年のクマイザサの葉が採食された。草本類の新芽が伸長してくると、採食の中心はこれら多汁質の草本類に移行し、夏期にかけて採食種の幅は最も広がった。離農後の草地跡には現在でも牧草類(カモガヤ・オオアワガエリ)が優占しており、これらは融雪後から夏を通じ初冬の積雪深が浅い時期まで常に採食されていた。クマイザサについては夏期にシュートの採食が少量認められた。木本類ではノリ

表1 積雪期におけるエゾシカの糞分析結果
(1993, N=25)

内容物タイプ	割合(%)±S.D.
イネ科・カヤツリグサ科	60.0±11.9
双子葉植物葉 ¹	31.1±13.0
木質 ²	7.8±6.0
不明	1.2±1.4

1:主に落葉

2:樹皮・芽鱗・木質繊維

ウツギやエゾイタヤ、ダケカンパなどの葉や枝が採食された。

秋期には草本の枯死に伴い採食される草本の種類数は減少した。また草原や道路法面では遅くまで緑色で残っているシロツメクサやイネ科牧草類の根元近くの葉をシカが採食しているのが観察された。枯死したものでは、オオブキの葉柄やエゾヨモギの葉・茎、ワラビの葉・葉柄の食痕も比較的多くみられ、積雪深がまだ増加してない時期

にはこれらは掘り出されて採食された。クマイザサについては葉の採食が積雪直前の11月下旬から始まり、次第に食痕が増加した。

ニホンシカはミズナラやモンゴリナラなどの堅果も採食することが知られているが(丸山ら1975; 藤巻 1986 b; 高槻・鈴木 1990), 果実類は食痕としては検出されにくいため、調査地域では確認できなかった。しかし知床岬に番屋を持つ漁業者によると、エゾシカは前年に発芽して越冬したミズナラの堅果を春先に掻き出して採食していると言う(成田私信)。また1988年8月に知床半島基部の斜里町美咲地区で捕獲された個体(メス1歳)の胃内容にはハマナスの果実が含まれていた。このほか大雪山系南部ではヤマグワ・ツルウメモドキ・ヤマブドウ・コクワ・ミヤマタタビなどの果実類の採食が報告されている(佐藤 1985)。当地区にもこれらの植物が分布しており、その果実が採食されているものと推察される。

積雪期に入るとエゾシカは主に森林の内部または林縁部でクマイザサの葉や樹木の皮・小枝などを採食し、木本の採食種数が増加した。草本類の種数は枯死と積雪により限られたものになり、木本以外ではイネ科・カヤツリグサ科植物の種数に占める割合が増加した。岩尾別下流部の越冬地では12月から1月にかけてクマイザサの食痕が増加し、2月から3月にかけてオヒョウやキハダ、ノリウツギなどの広葉樹の樹皮や枝の食痕が増加した。冬期に最も採食頻度が高い樹種であるオヒョウは樹皮が採食される期間も長く、1988年には積雪が始まる頃の11月15日に剥皮が確認され、融雪が進み、周囲にササの葉が露出する翌年4月初旬になっても新たな食痕が発見された。針葉樹ではイチイの樹皮や枝が多く採食された。

積雪期の糞については25個の分析を行った(表1)。識別した食物のタイプは、イネ科・カヤツリグサ科、双子葉植物葉、木質の内容物、その他不明の内容物の4つに区分して集計した。内容ではイネ科・カヤツリグサ科の割合が最も高く、このうち多く(89.5%)はクマイザサであると判断された。次に多かったのは双子葉植物葉であるが、そのほとんどは落葉(木本と草本の区別は不能)であると判断された。糞中の食物残渣の比から食物種の重要度を考察する場合、消化率の検討を行う必要がある。Padmalal and Takatsuki (1993)によると、ミヤコザサの消化率は双子葉植物の葉に比べて低く、糞分析では食物構成におけるササの割合が過大評価とな

るため注意を要する。しかしながら、今回出現した食物タイプの中で考えた場合、クマイザサは栄養価が比較的高いと考えられ (大原 1956)、また常緑であるため、落葉や樹皮・枝よりも良質の食物であると考えられる。また積雪期に開放地で利用可能な草本の量が極端に少なくなる中で、クマイザサは採食地として利用可能な林縁または森林内にも分布し、食痕も多く、積雪期に採食される植物の中では量的に多くを占めると思われる。これらのことから、当地域においてクマイザサは冬期の餌として重要な位置を占めると考えられる。

食痕観察によるエゾシカの食性については、知床半島周辺で梶 (1981 a, b)、足寄町で小泉 (1988)、糠平で佐藤 (1985) の報告などがあり、それらと比較すると、岩尾別における結果でも採食種の多くは共通していた。一方、ハンゴンソウやワラビなど他地域で不嗜好性とされている植物の食痕も一時的に見られた。

ニホンジカの食性は日本列島の植生の南北変異とほぼ対応しており、北部ではイネ科植物を、西南部では木本植物の葉と種実類を主食とし、採食型類型は草本を主とする粗食型から木本を主とする濃厚食選択型まで可塑性に富むと考えられている (高槻 1991)。本州中部から北部における食性研究ではミヤコザサなどの重要性が示されている (Takatsuki 1983, 1986)。当地域でも、無雪期にはカモガヤやオオアワガエリなどイネ科植物は主要な食物のひとつと考えられ、積雪期にはクマイザサおよびイネ科やスゲ属の草本類が採食されていた。以上のことから、当地域におけるエゾシカの食性は全体としてイネ科などを中心とする北日本型であると言えよう。

第2節 地域個体群の分布

(1) 痕跡分布からの利用頻度推定

痕跡調査の結果、食痕、足跡などある種類の痕跡が点的に出現する場合と、単一または多種類の痕跡がある範囲に複数連続して出現する場合があった。しかしこのような種類と出現状況が異なる痕跡分布の量的比較は困難であるため、痕跡の種類を問わず、単独出現・連続出現共に発見地点1カ所として、踏査距離当たりの出現頻度を求め、これをエゾシカの利用頻度の指標とした。したがってこの指標では痕跡が単独出現した場所では連続出現した場所よりも利用頻度を過大評価することになるが、調査地域全体のスケールで見れば相対的な利用頻度を反映するものと考えた。

調査地域全域を対象とした痕跡調査から得られた結果を表2に示した。1986年から1993年までの総踏査距離は540.4kmとなり、延べ545カ所で食痕・足跡またはシカ道・糞・角研ぎ跡・寝跡・掘り跡・落角が痕跡として記録された。植生帯や積雪深などの環境条件は標高とある程度対応しているため、これら痕跡の出現頻度を標高クラス(200m幅、600m以上は合計)ごとに集計した。0—200m および200—400mの標高クラスの植生は、岩尾別川と幌別川流域では主に混交林と耕作放棄地の二次植生で構成され、イダシュベツ川流域では主に混交林で占められている。400—600mの標高クラスは主として混交林と針葉樹林であり、標高600m以上の標高クラ

スはダケカンバ林およびハイマツ群落・高山草原に相当する。

表2 幌別・岩尾別地区におけるエゾシカ痕跡の季節・標高クラス別発見頻度

標高 (m)	春期		夏期		秋期		積雪期	
	a	b	a	b	a	b	a	b
600≤	0	(7.1)	1.11	(7.2)	0.20	(10.0)	—	—
400-600	0.30	(13.1)	0.43	(11.7)	0.68	(4.4)	0	(10.9)
200-400	0.34	(59.0)	1.48	(16.2)	1.42	(12.7)	0.25	(88.1)
0-200	1.00	(74.7)	1.97	(53.8)	1.40	(56.5)	1.56	(115.0)

a : 踏査距離当たりの痕跡発見頻度 (発見地点数/km)

b : 踏査距離合計 (km) (1986-1993)

- : 踏査なし

(北海道大学ヒグマ研究グループ・知床動物研究グループ未発表資料を含む)

季節を通じて、痕跡の出現頻度は0—200m および200—400m の比較的低い標高クラスで高い傾向を示した。特に冬期には、0—200m クラスの河川下流部周辺や台地海岸部の成熟林に極めて多数の痕跡が集中している区域が認められた。標高600m 以上の標高クラスでは、夏期と秋期に痕跡が記録されたが、これらの多くは沢沿いや湿地の低木・草本群落で発見され、ハイマツ群落では見られなかった。なおこの標高クラスでは夏期に400m—600m の標高クラスよりも高い出現頻度を記録したが、これは踏査路がハイマツ群落を避けて低木・草本群落を多く含んでいるため、これら亜高山・高山環境全体としては痕跡の出現頻度はさらに低くなると考えられる。

(2) 糞塊の季節的分布

糞塊数記録プロットにおける1988年8月および翌年9月における糞塊数を図2に、糞塊の消失観察プロットにおける各月の糞塊残存数を表3に示した。冬期の糞粒は含有する落葉やササにより、褐色、硬質であり、春期から夏期にかけての糞粒は主に緑色草本の繊維で占められ、黒色、軟質であり、これらは容易に識別可能であった。したがって糞塊数記録プロットにおける糞塊の排泄時期(冬期かその後の春～夏期か)は、糞の特徴で判別した。また、糞の外観による排泄時期の判別は時間を経ても可能であることが、糞塊消失観察プロットで確認された。

前年秋から設置した森林内の糞粒は積雪期を経ても残存し(表3)、排泄後1年以内の糞の多くは糞塊として原形を保っていると考えられた。また積雪前に排泄された糞粒と融雪後に排泄された糞粒との区別は、表面の崩れなど外観から容易に判断された。そこで各標高の森林内に設定した糞塊数記録プロットで夏期の終りに存在した糞塊のうち、同年初頭の冬以降に排泄されたと判断された糞塊の数は、実際に排泄された糞塊数をほぼ反映しているものと考えた。なお草原に設定した糞塊消失観察プロットでは、森林内に比べて糞の分解が早い傾向があり、

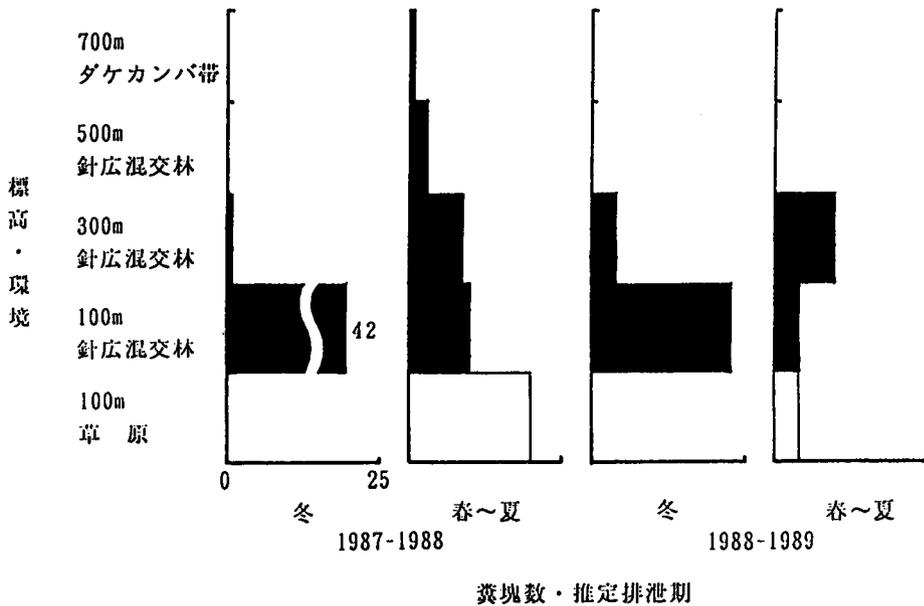


図2 エゾシカ糞塊の標高分布

表3 1989年9月における糞塊・観察プロット内の糞粒残存個数および残存率

	設置月											
	1988年				1989年							
	9月	10月	11月	12月	1月	2月	3月	4月	5月	6月	7月	8月
森林内												
残存個数	8	15	23	26	29	30	25	22	22	12	27	30
残存率(%)	26.6	50.0	76.6	86.6	96.6	100	83.3	73.3	73.3	40.0	90.0	100
草原												
残存個数	15	11	0	17	28	0	7	21	21	21	22	24
残存率(%)	50.0	36.7	0	56.7	93.3	0	23.3	70.0	70.0	70.0	73.3	80.0

*各月中旬に糞粒を30個ずつ設置

1年以内に完全に消失したサンプルもあった。このため草原の糞塊数記録プロットにおける糞塊の数は森林内に比べて過小に評価されると考えられた。

これらのことから、森林内の糞塊数記録プロットでは夏期の終り1回のカウントで前年から当年にかけての冬期および春～夏期に排泄された糞塊数の相対的比較が可能であると判断された。

図2によると、冬期の糞塊は1987年度・1988年度とも標高700mと500mの森林内プロットおよび100m草原プロットには出現せず、300mと100mの森林内プロットにのみ出現し、特に標高100mのプロットで多かった。また春～夏期の糞塊についてみると、1988年には全ての標高クラ

スのプロットに出現したが、標高700mと500mのプロットでは少なく、1989年には700mと500mのプロットの周囲で散見されたもののプロット内には出現せず、高標高域における糞の密度は低いと考えられた。一方標高300mと100mの森林内プロットおよび標高100m草原プロットには両年とも出現し、密度は比較的高いと考えられた。

糞塊の分布状態から、冬期から夏期にかけてシカの標高移動はあるものの、亜高山帯以上に移動する個体は比較的少なく、多くの個体は混交林が分布する低標高域に夏期でも留まるものと考えられた。また標高100mの森林内プロット設置点は越冬地の内部に含まれ、300mのプロット設置点は越冬地周縁部に当り、500m以上のプロットは越冬地外であると考えられ、草原の利用も冬期に減少することが示唆された。

(3) 半島中部における個体の分布と季節的移動

夏期においては1991年にハイマツ帯である知床峠(標高740m)で、また1988年に知床峠の南側に位置する羅臼湖周辺(標高750m)の湿地でも少数ながらメス成獣と若齢オスが目撃され(赤沢・阿部私信)、1988年には硫黄山山頂近くの沢の源頭(標高1450m)で足跡が発見されている(飯田私信)。羅臼湖岸の湿地では1982年9月に高茎草本やミツガシワなどの食痕が発見され(矢部・根本未発表)、1984年8月にも羅臼湖周辺で足跡と食痕が確認されている(梶・大泰司 1984)。

以上の調査結果および目撃情報から、当地域では高山帯と低標高の森林帯との間を季節的に移動するかまたは両区域を夏期の行動圏に含む個体が存在していると考えられる。しかし高山帯での痕跡頻度は低標高域の森林帯や草原に比べて少なく、また湿地や沢沿いに偏在しており、地域個体群における季節的移動個体の割合は少ないものと推定される。

また冬期から春期にかけて積雪の多い標高クラスについては、餌の埋没やエネルギー維持に不利な気象条件のため、そのほとんどはエゾシカの行動圏外にあるものと考えられ、夏期に高山・亜高山帯で個体または利用頻度が少ない理由のひとつには、餌として高質な緑色草本の群落が低標高域に広がる草原的環境に比べて小規模であることが考えられる。

一方、調査地の低標高域一帯では雌雄の目撃情報に流域的スケールでの偏りは特に認められず、個体の行動圏は重複しているかまたは連続的に分布していることが予想された。

第3章 追跡個体の移動と行動域配置および生息環境選択

第1節 移動と行動域

(1) テレメトリー精度の検討および行動域の定義

1) テレメトリーの精度

測定の誤差推定のための位置記録は台地周辺で33点が得られた。誤差分布は正規分布と考えられ(χ^2 検定, $\chi^2=0.099$, $df=2$, $P<0.05$)、発信器設置点と方探による測定位置のずれは平均102.4m、標準偏差40.005mで、95%信頼区間は 102.4 ± 78.4 mとなり、最大で180m程度の誤

差が予測された。この誤差を考慮し、調査地域を200m グリッドに区分し、追跡個体による行動域内の利用頻度を各グリッドにおける位置記録の数で表わすこととした。

2) 行動域

季節的ホームレンジの主要部とその配置を反映するものとして、位置記録地点の最外郭を囲んだ範囲を「行動域」と定義し、積雪期の行動域を「越冬域」とした。行動域をグリッドで表わす場合は、最外郭を囲む線が通過したグリッドおよびそのグリッド列の内側の面積とした。

(2) 捕獲された個体と使用データ

捕獲作業の結果、1989年2月以降メス5頭、1990年11月以降オス7頭が捕獲された(表4)。1988年2月から1989年2月までは、メス個体1頭につき1ヵ月当り最低10回の受信を行ったが、それ以後のメス個体の記録およびオス個体の記録はより不規則に行った。また受信の間隔は記録の独立性を維持するため、Swihart & Slade(1985)に従い最低1日以上とした。これらの方法により位置のサンプリングはほぼランダムに行われたものと仮定した。

表4 岩尾別地区における発信器装着個体

個体	捕獲日	性別	年齢 クラス	体重(kg) (推定値)	体長 (cm)	角の 尖数	角 左(cm)	角 右(cm)	本研究で 使用した データ数
AF-1	5 FEB. 1989	♀	0歳	(50)	71				206
AF-2	13 FEB. 1989	♀	成獣	72	86				247
AF-3	19 FEB. 1989	♀	成獣	64.5	89				179
AF-4	28 FEB. 1989	♀	成獣	(80+)	—				249
AF-5	16 FEB. 1991	♀	成獣	75	96				65
FM-1	13 FEB. 1989	♂	0歳	42	72				—
AM-1	16 NOV. 1990	♂	成獣	(120)	105	4	67.5	68	17
AM-2	29 NOV. 1990	♂	成獣	117	118	4	47	46	33
AM-3	1 DEC. 1990	♂	成獣	140	110	4	69	68.5	75
AM-4	2 DEC. 1990	♂	成獣	(130+)	111	4	61	63.5	81
AM-5	7 DEC. 1990	♂	成獣	135	101	4	65	64.5	59
AM-6	21 DEC. 1991	♂	成獣	(135)	122	L4R5	65.5	61	5

成獣：1歳を含む性成熟個体

放逐後1992年までには全てのメスが出産・育児を行ったことから、発信器の装着による行動への影響は少ないものと判断された。メスAF-1は捕獲時に切歯が全て乳歯であったことにより、大泰司(1980)の方法に従って0歳仔と判定したが、その位置記録は母親の位置を反映しているものとして分析に用いた。一方オスの0歳仔FM-1は、母親と考えられるAF-2と共に捕獲され、通常AF-2とほとんど同じ位置で記録されたため分析からは除いた。なおFM-1の発信器は放逐後半年で脱落した。

1989年2月から1992年3月にかけて1~3年間追跡した個体のうち、一時的にせよこの流域を

利用した個体の位置記録を分析に使用した。シカの位置が正しいグリッドに記録される率を高めるため、方探により地図上に引いた3本の線が1点で交わるかまたは三角形の最長の辺が200m以下となった場合のみ記録点として採用し、また調査中に追跡個体を目撃した場合も位置記録に加えた。合計は1216点となった。

(3) メス個体の行動域

追跡個体は雌雄とも全て標高400m以下の地域を利用し、低標高域で痕跡頻度が高い傾向と一致した。雌雄の全追跡個体の季節的行動域を重ねた範囲を図3に、各個体の季節的行動域を図4-1～4-4に示した。

1) 年間のホームレンジ

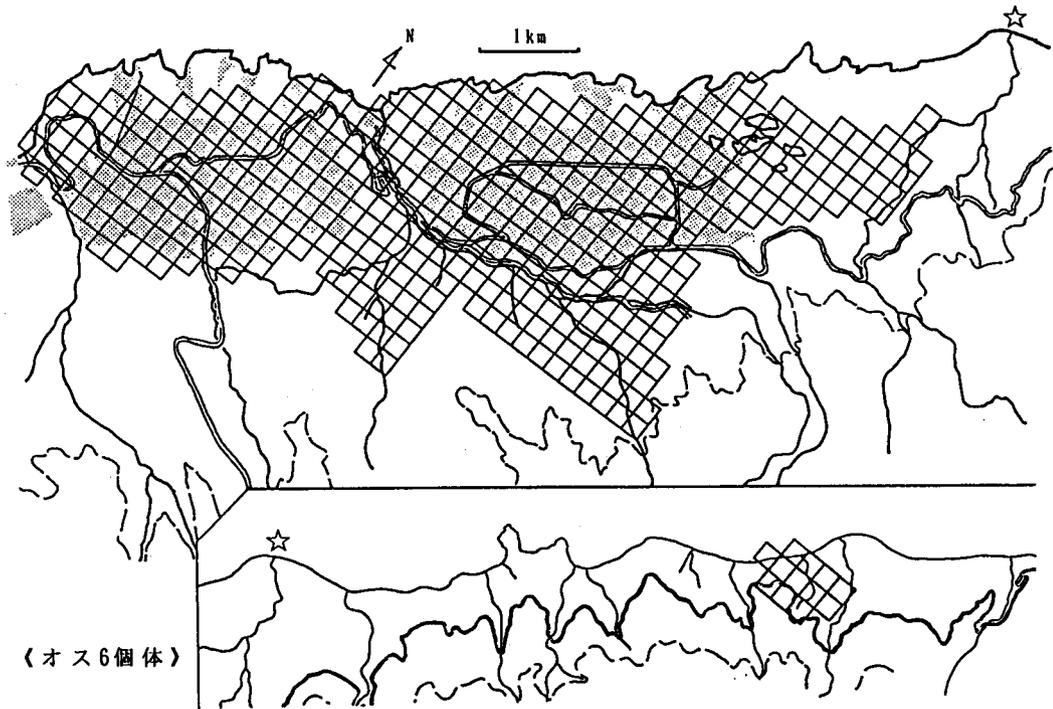
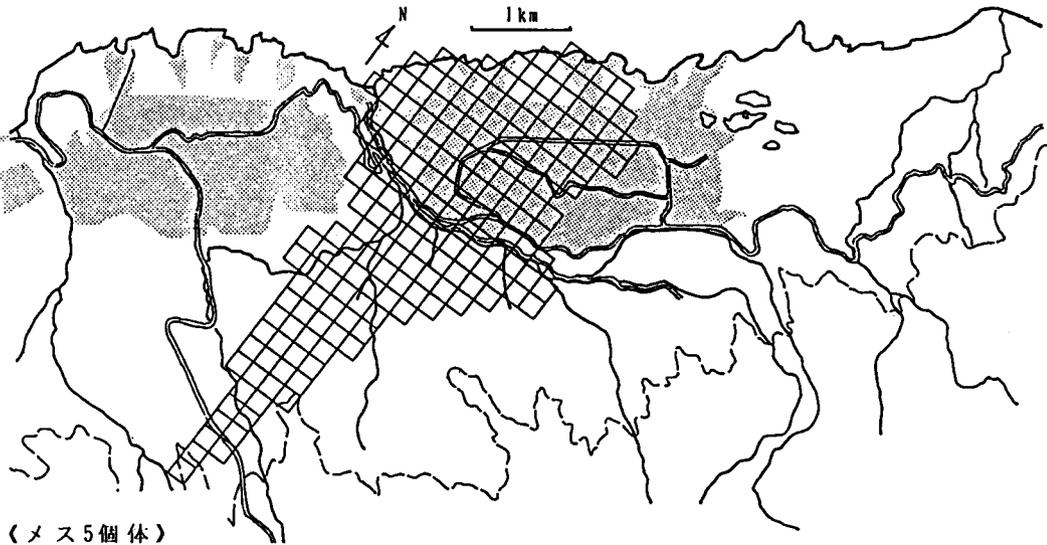
それぞれのメス個体はほぼ同じ季節的行動域を連年利用した。そのため図4-1～4-4では各年度の季節的行動域を重ね合わせた範囲を示した。互いの行動域の重複は大きく、5頭それぞれの年間ホームレンジと考えられる範囲(全ての位置記録の最外郭を囲んだ面積)は平均面積3.252km²、標準偏差0.806km²であった。追跡したメス個体のうち、複数個体が一時的に同じ場所で確認されたり、一部または全てのメス個体が互いに離れている場合があった。また追跡個体はしばしば発信器を装着していない他個体と共に直接観察された。このことから、これらの個体は行動を共にするメンバーが不規則に入れ替わる緩い結合状態のもとにある同一の集団に属しているものと考えられた。またこれらの追跡個体は幌別台地と、岩尾別台地の知床五湖寄りの半分には全く進出しなかったが、そのような区域でもメス個体を含む群れは頻繁に目撃されるため、年間の行動域を別にする他のグループが隣接して配置していると考えられ、追跡個体のほぼ一致した行動域の輪郭は、他の集団の年間ホームレンジと接する境界である可能性が高いと考えられた。

2) 季節的行動域

1988年度積雪期から追跡したA F-1～4の4頭は、岩尾別川河口から山間部の支流沿いの谷にかけて越冬域を持ち、それらは互いに重複した(図4-4)。利用頻度の高い区域は2カ所に認められ、一カ所は下流部の斜面および岩尾別台地海岸部、もう一カ所は河口から2～3km上流の山間部の谷や斜面であった。台地海岸部の一部および山間部は針広混交の成熟林、下流部は針葉樹・広葉樹の小林分を含む二次林で覆われ、台地上で草原と接していた。1991年2月に新たに捕獲されたA F-5の行動域も山間部の川沿いまたは下流部に位置し、前述の4頭と類似した。

春期の融雪に伴って、メス個体は積雪期の行動域と部分的な重なりを持って岩尾別台地上に行動域を拡大し(図4-1)、位置記録が集中した部分には、積雪期に利用していた下流部斜面の他に、岩尾別台地上の海蝕崖寄りの自然草原と、台地上二次植生域の草地跡および広葉樹二次林が細かく入り組んだ場所が含まれた。

夏期には引き続きこれら台地上の2カ所が行動域の中で高い頻度で利用された(図4-2)。1989年夏にはA F-2とA F-3が0歳仔を伴っているのを確認した。一方満1歳となったA F-



■ 草原・二次林
--- 標高400m

グリッドサイズ：200m

季節移動個体の移動路に当たると考えられる地域は含めなかった。

図3 発信器装着個体の年間行動範囲 (各個体の季節行動域を重ね合わせた範囲)

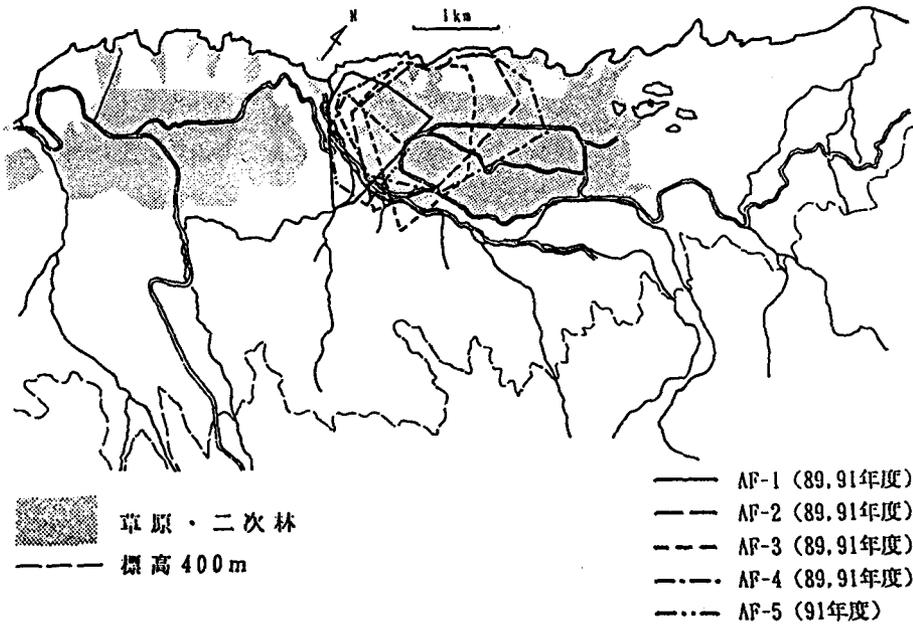


図4-1 メス発信器装着個体の行動域 (春期)

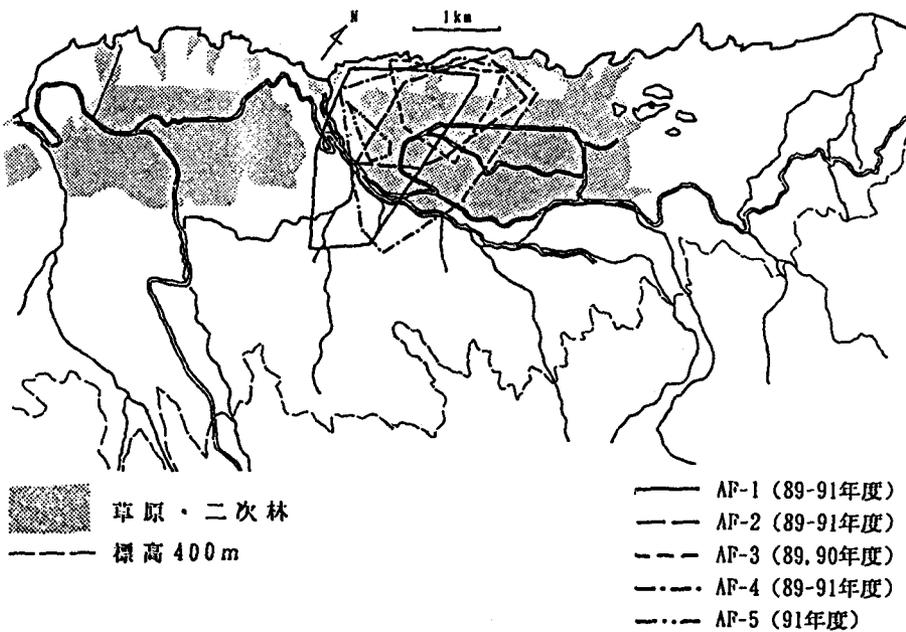


図4-2 メス発信器装着個体の行動域 (夏期)

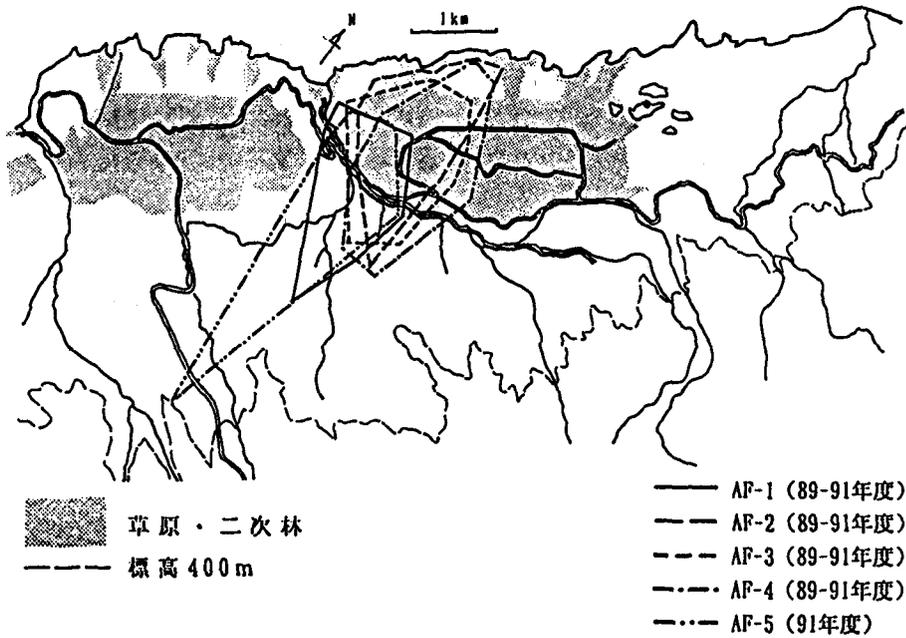


図4-3 メス発信器装着個体の行動域 (秋期)

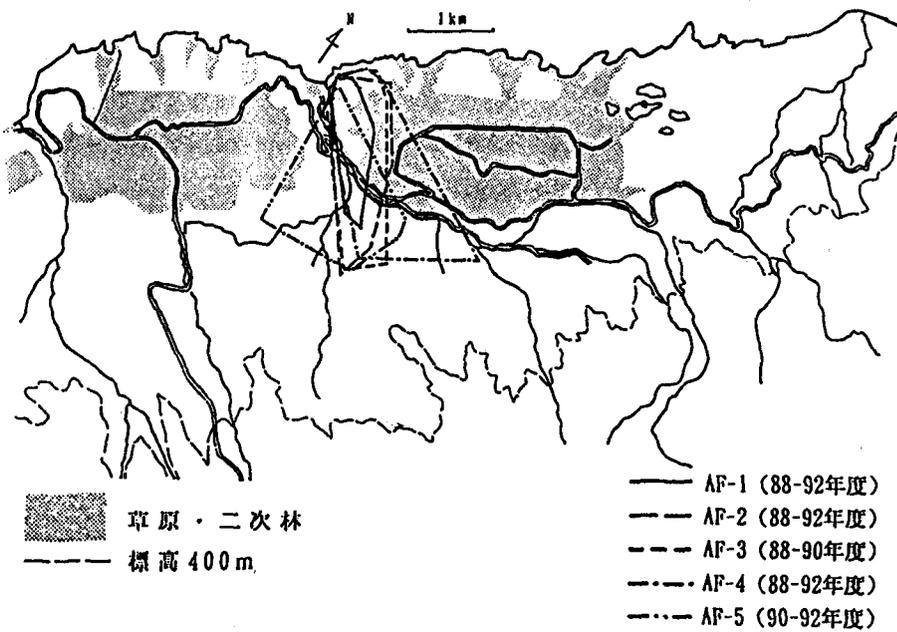


図4-4 メス発信器装着個体の行動域 (積雪期)

1と成獣のAF-4には仔はなかった。仔を持っているメスの行動域は仔を持っていないメスの場合よりも小さく、その中心は草地と二次林が入り組んだ場所におかれていた。これに対しAF-1とAF-4の行動域は台地上の二次植生に加えて山間部の混交林も行動域に含み、そこは利用頻度が比較的高い場所の一つでもあった。

秋期にはメスの行動域は共に夏期の位置から山間部方面へずれる傾向があったが(図4-3)、利用頻度は夏期と同様、台地上の二次植生がモザイク状に配置する場所で高かった。

(4) オス個体の行動域

図5-1~5-4にオス個体の季節的行動域を示した。追跡したオスでは、行動域のサイズや配置および移動パターンが個体により異なる場合があった。年間を通じて同様の範囲を行動域とする複数個体はなかった。

追跡を開始した1990年度秋期にはAM-1~AM-6はそれぞれ台地上に行動域を持っていたが、その配置はメス個体に比べて分散していた(図5-3)。このうち1991年度夏期以降位置が不明となったAM-1を除く4頭は次の1991年度秋期にも同様の区域で位置が記録された(知床自然センター未発表資料)。

1990年度積雪期には、AM-1、AM-3、AM-4、AM-5の4頭は秋期の行動域と一部重複するかまたは隣接する区域を越冬域とした(図5-4)。越冬域には、地形では台地の一部と河川流域の谷が、植生では二次植生と混交林が含まれた。越冬域の重複が大きかったのはAM-3とAM-4のみであった。

AM-2は1991年1月17日以前の2回のみ岩尾別川河口部で位置が記録されたが(図5-4)、2月・3月を通じて行った岩尾別川流域からカムイワッカ川(岩尾別から半島先端方向へ8.5km地点)流域までの探索では位置が不明であった。その後5月5日に岩尾別上空で航空機から受信を行ったところ半島先端方面から微弱な電波の入感があった。さらに7月から9月にかけてウブシノツ川(岩尾別から半島先端方向へ11km地点)流域での滞在が確認された(図5-2、知床自然センター未発表資料)。また1991年度(1992年初頭)の積雪期にも岩尾別を中心とした半島部沿岸約9kmの範囲では位置が確認できなかった。これらのことから、AM-2は秋期とそれ以外の季節の間では行動域を重ねることがなく、10km以上離れた区域を往復する季節移動(migration)を行ったと判断された。

このほか1991年度の積雪期には、AM-3の位置は不明となり、AM-4は前年度越冬した岩尾別川の東側に位置するイダシュベツ川流域に越冬域を移動した。これに対しAM-5の越冬域は前年度の越冬域と重複していた。AM-6は秋期と同様の区域で位置が記録された。

1990年度積雪期に続く1991年度春期には、河川沿いで越冬していた個体は台地上へ行動域を移した(図5-1)。個体により行動域の大きさに差があり、AM-3はメス個体の季節的行動域よりも明らかに大きな行動域を持っていた。夏期に得られた位置記録は少なかったが、季節的移動をしなかった個体は引き続き台地上を利用したと考えられた(図5-2)。

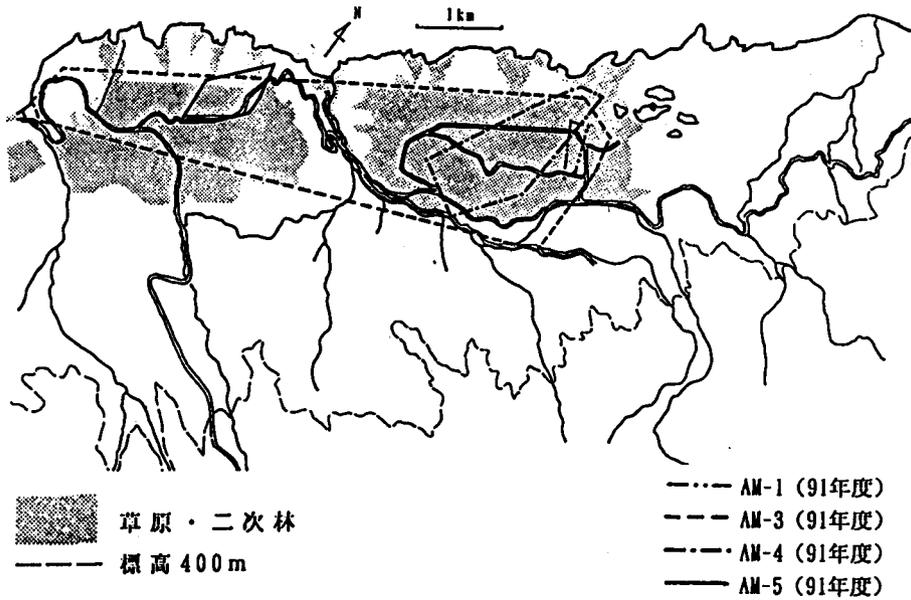


図5-1 オス発信器装着個体の行動域 (春期)

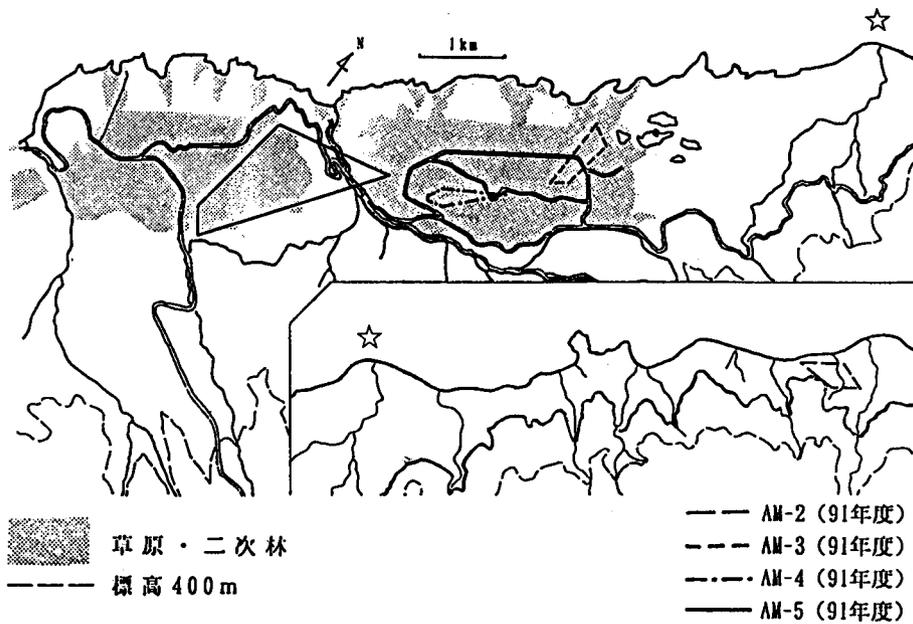


図5-2 オス発信器装着個体の行動域 (夏期)

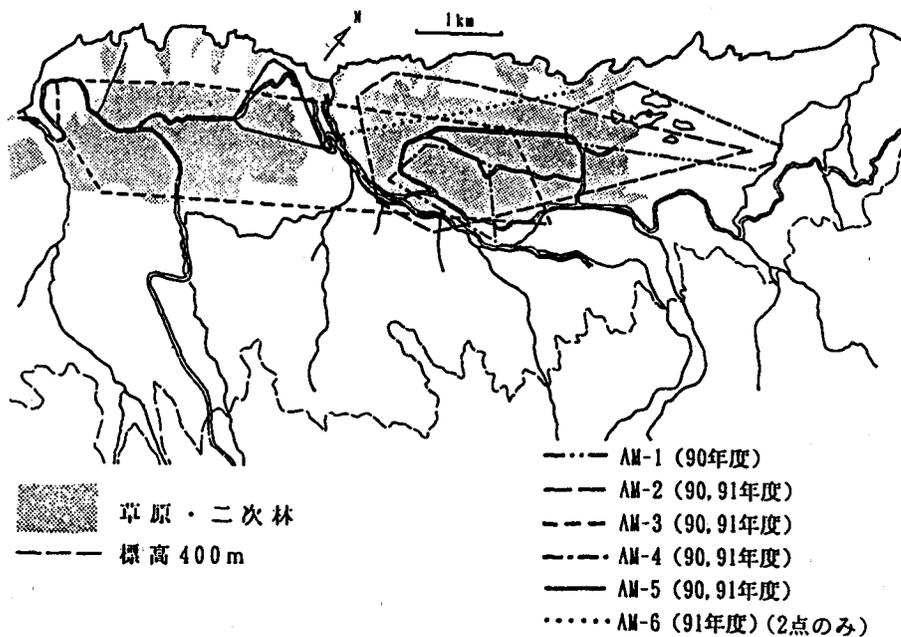


図5-3 オス発信器装着個体の行動域 (秋期)

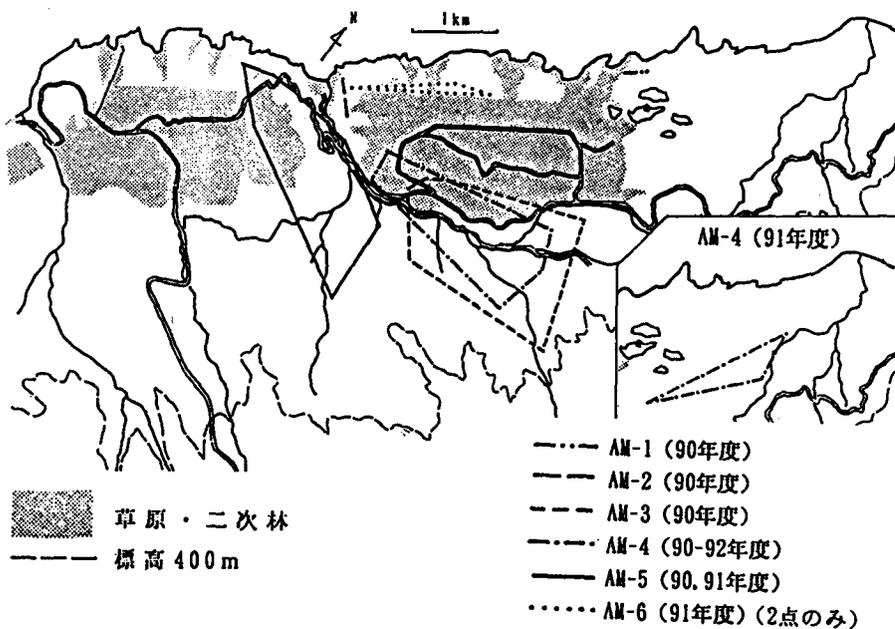


図5-4 オス発信器装着個体の行動域 (積雪期)

第2節 生息環境の選択性

(1) 環境要因の区分と利用可能度・利用頻度の指標

生息環境(habitat)は多面的な環境要因の複合体であると考えられる(Morrison et al. 1992)。そこで追跡個体の環境選択に影響する要因の季節や性別による差異について考察するため、利用可能地域における環境要因をそれぞれクラス区分し、その出現頻度を利用可能度の指標とし、これとエゾシカによる利用頻度の比較を行った。

全追跡個体の各季節における行動域となったグリッドを雌雄別に重ね合わせた地域を、潜在的に利用可能な領域の標本集団であると仮定した(図3)。また季節移動個体の移動経路に当たると考えられる地域については情報がなため利用可能領域からは除外した。利用頻度の指標は、それぞれの個体および季節における、各グリッド内の位置記録点の合計とした。

シカによるグリッドの利用頻度を説明する環境要因として、ここでは植生・植生の分布構造・地形・標高の4つを考え、グリッドごとに要因のクラス区分を行った。

植生については、種組成に加え構造が採食地や隠れ場などの機能に直接関連すると考えられるため、相観を要因として採用した。岩尾別地区を対象に作成された縮尺1/10000の植生図(斜里町 1992)とそれ以外の地域の記載がある1/50000の植生図(環境庁 1987)をもとに、補足的な現地踏査と航空写真判読も加え、グリッドの中で優占する植生タイプをそのグリッドの植生クラスとして代表させた。少数しか出現しなかった植生クラスは類似したクラスに含め、植生は結果的に針広混交林・広葉樹林・二次林・草原の4つのクラスに区分された。

さらに生息環境の機能に関連する構造として植生の分布構造が考えられ、グリッド内に森林と草原の境界を含むか否かで林縁環境の有無を区分した。200mグリッドのスケールでは草原のほとんどが林縁部または分断された樹群を含んでいたため、植生の分布構造クラスは林縁部と森林内部という2つの区分にまとめられた。

地形クラスについては渡辺(1987)を参考に、1/25000地形図上で各グリッドの内接円の内側の等高線形状から、平坦地(傾斜約9°以下、尾根上を含む)・谷(河岸を含む)・斜面に区別した。さらに斜面については、行動域内にシカの行動を阻害すると考えられるほどの急傾斜は少ないため斜度の区別はせず、特に冬期間に積雪がシカを選択に影響するという予想のもとに、斜面方位を集成したクラスを設定した。日照量の違いでは南向き斜面と北向き斜面に大きく分けられ、また現地踏査では、シカの越冬域が分布する海岸寄りの区域などでは北西の季節風が吹きつける西向き斜面よりも、むしろ風下の東向き斜面に雪の堆積が多い場合がみられたことから、南向き斜面と西向き斜面、および北向き斜面と東向き斜面を集成して2つに区分した。以上から地形クラスは、南/西斜面・北/東斜面・平坦地・谷の4つとした。

標高はグリッドの中心点で判読して100m毎のクラスに区分し、位置記録が少ない200m以上は一つのクラスにまとめ、計3つのクラスとした。

(2) 選択性の検討

選択性の判定には Neu et al. (1974)の方法を利用した。すなわち、4つの環境要因について、まず潜在的な利用可能領域における各クラスの出現頻度と、実際に個体の位置が記録されたグリッドにおける各クラスの利用頻度について、信頼限界95%で独立性の χ^2 検定を行った。これらが独立でない場合は、その環境要因に関して各クラスの実際の利用頻度は利用可能領域における出現頻度に従ったもので選択性があるとはいえないと考え、独立である場合に選択性が生じていると判断した。選択性がある場合、どのクラスを選択または回避しているかを、それぞれの環境要因について同時に判定するため、各環境要因の各クラスにおける実際の利用頻度に、以下の式による同時信頼区間を設定した。

$$\hat{p}_i - Z_{(1-\alpha/2k)} \left[\frac{\hat{p}_i - (1 - \hat{p}_i)}{n} \right]^{1/2} \leq p_i \leq \hat{p}_i + Z_{(1-\alpha/2k)} \left[\frac{\hat{p}_i - (1 - \hat{p}_i)}{n} \right]^{1/2}$$

ただし

\hat{p}_i : シカの位置記録数の合計におけるクラス i の出現頻度

n : 位置記録数の合計

α : 危険率

k : ある環境要因のクラスの個数

$Z_{(1-\alpha/2k)}$: $1 - \alpha/2k$ に対する標準正規分布のパーセント点

この区間が利用可能領域におけるクラス i の出現頻度値よりも大きかった場合には、エゾシカがクラス i を有意に多く利用し、小さかった場合には有意に少なく利用していることになる。また1つの環境要因における信頼区間の幅に比べていくつかの環境要因における同時信頼区間の幅は広くなるため、ここでは White and Garrott (1990) に従い信頼限界を90% ($\alpha=0.1$) とした。

データの不足によりこの分析ができなかった部分については、傾向を示すものとして以下の式による Ivlev の選択指数 (Ivlev 1961) を求めた。

$$E_{ij} = (P_{ij} - R_{ij}) / (P_{ij} + R_{ij})$$

E_{ij} : 環境要因 i のクラス j の選択指数

P_{ij} : 利用可能領域における環境要因 i のクラス j の出現頻度

R_{ij} : 利用されたグリッドの延べ回数における環境要因 i のクラス j の出現頻度

ここで選択指数は各クラスの選択性について相対的な順位は示すが、選択または回避が有意であるとは限らない。

その結果、表5のような選択性のパターンを得た。選択性には個体差があり、全ての個体が同じ選択性を示すとは限らなかった。そこで対象とする環境要因と季節、また性において、分

析された個体のうちの50%以上が同じ選択性(選好または回避)を示した場合に、調査地域の個体群の選択性が一定の傾向を示す可能性が高いものと判断した。

1) 春 期

植生クラスについては、メスは草原または二次林を選択し、混交林の利用は有意に少なかった。植生の分布構造クラス(表5で林縁の有無と表記)では林縁の利用が有意に高いという結果となったが、これは草原のほとんどと二次林の多くがこのクラスに含まれるため、その利用頻度の高さを反映したものである。5頭中3頭が、標高クラスでは100m—200mを、地形クラスで

表5 追跡個体による環境タイプの選択性 (90%同時信頼区間による判定)

季節	個体	記録 総数	植生クラス				林縁有無		地形クラス				標高クラス (m)		
			混交	広葉	二次	草原	有	無	北/東	南/西	平担地	谷	0- 100	100- 200	200-
春 期	AF-1	39	A	A	P	A	NS	NS	A*	P	A	NS	P	NS	A*
	AF-2	40	A	NS	NS	P	P	A	NS	NS	P	A*	NS	P	A*
	(メス) AF-3	28	A	A*	NS	P	P	A	NS	NS	P	A*	A*	P	A*
	AF-4	46	A	A*	P	P	P	A	A	NS	P	A	A	P	A*
	AF-5	8	-0.54	0.11	0.41	-0.03	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
(オス)	AM-1	4	-1	-1	-1	0.61	NS	NS	-1	-1	0.28	-1	-1	0.30	-1
	AM-3	20	A	A*	NS	P	P	A*	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
	AM-4	11	A*	A*	NS	NS	P	A*	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
	AM-5	8	-0.43	-1	0.44	-1	NS	NS	-0.08	-0.11	0.15	-1	-1	0.30	-1
	夏 期	AF-1	57	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
AF-2		60	A	A*	A	P	P	A	A*	A	P	A*	A	P	A*
(メス) AF-3		48	A	A*	NS	P	P	A	A	A*	P	A*	A*	P	A*
AF-4		60	A	A	NS	P	P	A	A	A	P	A*	A	P	A*
AF-5		7	-1	-1	0.33	0.17	P	A*	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
(オス)	AM-2	6	-0.31	0.64	-1	0.17	NS	NS	0.70	-1	-1	0.09	0.45	-0.03	-0.34
	AM-3	11	A*	A*	A*	P	NS	NS	NS	NS	NS	NS	A*	A	P
	AM-4	8	-1	-1	0.49	-1	P	A*	-1	-0.11	0.22	-1	-1	0.30	-1
	AM-5	6	-1	-1	0.33	0.17	NS	NS	-1	-1	0.28	-1	-1	-0.23	0.33
	秋 期	AF-1	59	P	NS	NS	A	NS	NS	NS	P	A	P	P	A
AF-2		85	A	A	NS	P	P	A	A	A	P	A	A	P	A
(メス) AF-3		49	A	NS	NS	P	P	A	A	NS	P	A	NS	P	A
AF-4		84	A	A	P	NS	P	A	A	NS	P	A	NS	P	A
AF-5		35	NS	NS	NS	NS	P	A	NS	NS	NS	NS	P	A	A
(オス)	AM-1	11	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	A*	A	P
	AM-2	25	NS	NS	NS	NS	P	A	NS	NS	NS	NS	NS	P	A
	AM-3	29	A	A*	P	NS	NS	NS	-1	0.22	0.13	-0.60	A*	P	A
	AM-4	40	A	A	P	NS	P	A	A*	NS	P	A*	A	P	A*
	AM-5	31	NS	NS	NS	A	NS	NS	0.34	-0.40	0.04	-0.61	NS	P	A*
積雪期	AF-1	51	NS	NS	P	A	P	A	A	P	A	NS	P	NS	A
	AF-2	62	NS	NS	P	A	P	A	A	P	A	NS	P	A	A
	(メス) AF-3	54	NS	NS	P	A	NS	NS	A	P	A	NS	P	NS	A
	AF-4	59	NS	NS	P	A	NS	NS	A	P	A	NS	A	NS	NS
	AF-5	15	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	P	A	NS	NS	NS	NS
(オス)	AM-2	2	-1	-1	0.49	-1	NS	NS	-1	0.73	-1	-1	0.59	-0.03	-1
	AM-3	15	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0.29	0.36	-0.25	-0.35	NS	NS	NS
	AM-4	22	NS	NS	NS	A	NS	NS	-0.53	0.45	-0.51	0.45	NS	P	A
	AM-5	14	NS	NS	NS	NS	A	P	0.19	0.39	-0.32	0.01	NS	P	A*

P: Prefer, A: Avoid, NS: No significant electivity
 数字: Ivlevの選択指数 (+prefer, -avoid)
 *, -1: 位置記録なし

は平坦地を選択したが、これは草原が分布している場所の条件であり、選択の直接的な要因は草原の存在であると考えられる。この標高クラスは秋期に至るまでメスに選択され、この間メスが台地上を主な行動域としていたことを反映している。また200m以上の標高クラスは全ての季節にわたって選択されない傾向が強かった。一方オスについては、地形と標高では有意な選択性はなく、植生クラスと分布構造クラスで一部の個体が草原と林縁の選択を示したのみで、各環境要因における選択の明確な傾向は認められなかった。

2) 夏 期

メスは植生クラスで引き続き草原を選択した。春期と同様に植生分布構造クラスでは林縁部を、地形クラスでは平坦地を、標高クラスでは100—200mを選択したが、これも二次植生の分布に関連したものであると考えられた。オスの位置記録数は少なく、一部の個体で草原および林縁部に対する選択性が示されたものの各環境要因の選択性について明瞭な傾向は認められなかった。

3) 秋 期

メスは分布構造クラスとして林縁部を、地形クラスとして平坦地を夏期と同様に選択したが、植生クラスについては選択性に傾向はなかった。これは利用した植生クラスが夏期と比べて相対的に多様であったことを示している。オスでは標高クラスのみ選択性がみられ、メスと同様100—200mクラスを多く利用していた。これは交尾期に台地上で定位していたことを反映するものである。その他の環境要因についてはオスの選択性は明瞭ではなく、行動域内を普遍的に利用していたことになり、これは交尾期の活動性を反映したものであると思われる。

4) 積雪期

植生クラスではメスは草原を避け、森林の中では二次林を選択した。林縁部の選択性は明瞭ではなかった。また地形タイプでは平地と北/東斜面を避け、南/西斜面を選択した。標高は他の季節に比べて100—200mクラスの選択性は明瞭でなくなり、代わって0—100mクラスが選択された。これは台地周縁部の斜面や山間部の谷の利用を反映したものである。一方オスは植生クラスについてメスの場合のような明瞭な選択性を示さなかった。地形クラスについてはこの方法では分析できなかったが、選択指数からはどの個体もメスと同様に南/西斜面を選択したことが示唆された。標高では200m以上のクラスが回避される傾向にあり、台地上または低標高地の山間部が利用の中心であったことが示された。

第3節 生息地内の利用頻度に関わる各環境要因の影響

上記の環境要因が生息環境の選択性に関与している程度を推定するため、季節別の各グリッドの利用頻度を目的変数(外的基準)とし、また各環境要因を説明変数(説明アイテム)として、雌雄別・季節別に重回帰分析を行った。ここでは説明変数が質的データであるため数量化I類を用いた。

まず逐次変数選択(増減法)により選択した要因が、グリッド利用頻度にある程度影響を及

ばすものと考えた。さらに数量化I類では、それぞれの説明アイテムが外的基準の予測に寄与する程度を表す指標として、説明アイテム中のカテゴリー数量の範囲を利用することができるため、これをグリッドの利用頻度への各環境要因の影響の相対的な大きさを表す指標と考え、性別と季節ごとのカテゴリー数量範囲を求めた。また同様な指標として偏相関係数も求めた。

結果は表6に示した。カテゴリー数量範囲と偏相関係数の大小関係は同じ傾向を示した。回帰式の寄与率は、メスの場合0.113から0.145、オスの場合0.018から0.089と全体に小さかったが、重相関係数は有意であったため、ここで採用した環境要因はグリッド利用頻度を部分的には説明しているものと考えられた。寄与率の残りを担う要因には、この分析のスケールでは捉えきれない環境要因(例えば食物や隠れ場の質や量の細かな分布など)や、個体間の社会的関係、また年齢や性あるいは仔の有無による行動の差異などが含まれると考えられる。また寄与率がメスの場合よりもオスの場合で低かった理由としては、オス間では社会関係など物理的環境以外の要因が行動に反映されていること、またメスの場合よりも利用可能領域が広くグリッド当りのデータが少ないため、変量の幅が狭いことが考えられる。

選択された説明変数でカテゴリー数量が危険率5%以下で有意であったものについてみると、春期および積雪期には雌雄共に同じ環境要因が、夏期および秋期には雌雄で異なる環境要因が影響しているものと考えられた。

春期には植生が要因として挙げられた。雌雄共に植生クラスとして草原または二次林、分佈構造クラスとして林縁を選択する個体が多く(表5)、このようなクラスでは植物の成長期に当たる春期に草本類など高質な餌の供給量が大きいと考えられ、利用場所は餌供給量を通じて植生タイプにある程度規定されているものと考えられる。

積雪期の生息環境利用に影響する要因は地形と標高であり、その中で地形の影響がより大きいと考えられた。メス個体は地形クラスで積雪深が少ないと考えられる南向きまたは西向き斜面を、さらに標高クラスでも積雪深がより少ないと考えられる100—200mまたは0—100mを選択している傾向が明瞭であった。また植生クラスでは潜在的な食物量が多くカバー機能もあると考えられる二次林が選択された。一方オス個体も、地形と標高に関してメスほど顕著ではないが同様の選択傾向を示した(表5)。地形や標高は、冬期に積雪深の差を通じて食物の利用可能量や行動の難易度に、また日当たりや風速の差などを通じてエゾシカのエネルギー維持に、植生以上に影響をもたらす場合があると考えられる。

植生タイプと斜面による積雪パターンの典型的な違いを示すため、図6に越冬地内および周辺部で測定した積雪深の推移を示した。斜面の存在または南向きの斜面方位により、風と日照の効果で積雪深は抑制され、行動が阻害されたり食物が埋没する期間が短くなるといえる。また積雪深に対する樹冠の効果は針葉樹林分では大きいですが、広葉樹林分では草地と比べて同等かまたはかえって雪を捕捉する場合もあると考えられ、地形に加えて植生タイプによっても積雪深の差が生じることが示された。

一方、雌雄でグリッド利用頻度に影響する環境要因が異なる夏期と秋期については次のような結果が得られた。メスの場合、夏期には林縁の有無と標高がグリッド利用頻度に寄与し、その中で標高の影響の方が大きいと推定された。秋期には地形と標高が変数として選択され、同様に標高の影響が大きいことが推定された。しかし標高のカテゴリー-数量レンジが広いのは、植生クラスの中で選択された二次林と草原、また植生分布構造クラスの中で選択された林縁の

表6 行動域全体における追跡個体の利用頻度分布と各環境要因の数量化I類による分析結果

性別	季節	カテゴリー-数量範囲				偏相関係数				回帰式の寄与率	
		植生	林縁	地形	標高	植生	林縁	地形	標高		
メス	春期	1.262*	—	—	—	0.335	—	—	—	0.335**	0.113
	夏期	—	1.258**	—	1.521**	—	0.261	—	0.281	0.379**	0.144
	秋期	—	0.947	1.598*	1.758*	—	0.171	0.196	0.206	0.381**	0.145
	積雪期	—	—	4.505**	3.303**	—	—	0.326	0.233	0.375**	0.141
オス	春期	0.180*	0.064	—	—	0.180	0.078	—	—	0.238**	0.057
	夏期	0.140**	—	—	—	0.136	—	—	—	0.136*	0.018
	秋期	0.407**	—	—	0.332**	0.193	—	—	0.177	0.285**	0.081
	積雪期	—	—	0.304**	0.132*	—	—	0.273	0.150	0.298**	0.089

目的変数：グリッド内位置記録数，説明変数：各環境要因

—：変数増減法 ($F_{IN} = F_{OUT} = 2.0$) で非選択

*：危険率5%で有意，**：危険率1%で有意 (カテゴリー-数量範囲はt検定，重相関係数はF検定)

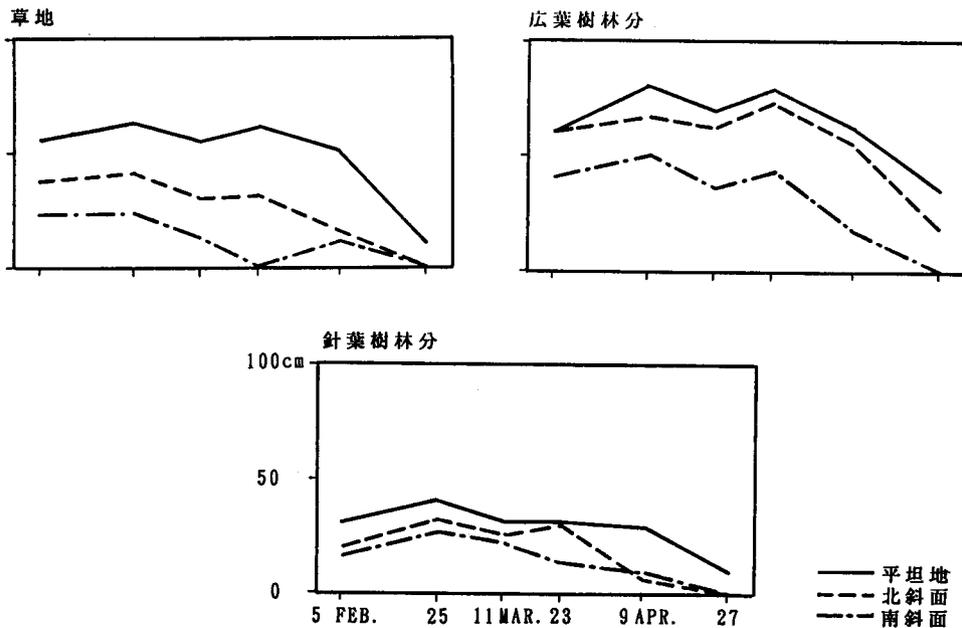


図6 植生タイプおよび平坦地・南向き斜面・北向き斜面による平均積雪雪深の変化 (N=50, 1993)

多くが台地上という同じ標高域の地形上に分布していることの反映であると考えられ、直接の要因は餌や隠れ場を提供する二次植生および林縁の存在であると考えられる。

オスの場合、グリッド利用頻度に影響する環境要因は、夏期には植生、秋期には植生および標高であると考えられた。夏期には二次林および草原を選択する傾向があり、直接の要因としては二次植生で得られる餌資源が関連していると思われる。また秋期に標高が影響要因に加わったのは交尾期にメスが選択した区域に定位したことを反映していると考えられる。

第4章 越冬域の構成と越冬環境の推移

第1節 積雪期における雌雄の行動域の関係

オス追跡個体AM-2は積雪期に入って2回のみ、岩尾別川下流部斜面で位置が記録された。しかし前述のように積雪が増加する前に他地域に移動したと考えられ、下流部で記録された点はむしろ秋期の行動域の一部と推定される。AM-6は記録が少ないものの、積雪期に下流部で1度記録され、残りの位置は河口から約2km離れた海岸寄りの成熟林内で記録された(図5-4)。1993年2月27日には、AM-6が91年度の積雪期に行動域としていた成熟林の林縁部で4尖角の個体4頭、3尖1頭、2尖2頭、1尖2頭、計9頭のオスグループを発見した。また2月22日には、この成熟林に隣接する草原でオスを主体とした10頭前後のグループがいくつか近接して計40頭から50頭が出現し、雪上に出ていたササなどを採食しているのが目撃された(塚田私信)。またこの成熟林内には泊まり場と思われる踏み固められた場所やその他の痕跡が多数発見された。これらのことから、岩尾別下流部斜面から離れた海岸部の成熟林地帯にオスの多くが分布していると考えられる。AM-6もこの付近を越冬域の中心とし、下流部斜面は行動域の周縁部に当たる可能性がある。AM-3~5の3頭は、積雪期には岩尾別川中~下流域の森林内に一部重複するかまたは隣接するそれぞれの行動域を持っていた。またこの区域はメス個体の積雪期における行動域とも一部重複していた。しかしこの区域と隣接して多くのメスが利用している下流部斜面で

表7 岩尾別川下流部斜面におけるエゾシカ観察頭数

年	観察回数	観察頭数		100メス当たり頭数		密度(頭/km ²)	
		平均	最大	オス	0歳仔	平均	最大
1989	6	13.7	37	57.3	56.0	76.6	207.3
1990	4	44.8	58	10.5	30.2	250.8	325.0
1991	4	21.8	32	7.2	34.9	121.9	179.3
1992	3	40.0	46	13.3	47.2	224.1	257.8
1993	6	30.8	64	8.6	70.5	172.8	358.6

観察時期：2-3月，観察面積：0.178km²

は、この3頭の出現は記録されなかった。一方下流部の斜面における目視カウントでは、オスの方がメス・仔に比べて観察率が低かった(表7)。これらのことは、越冬期における利用場所の性による分離 (sexual segregation)が、特定の条件を持つ場所(ここでは下流部)をめぐる存在することを示している。オス個体はやや山間部に入った河川流域か、または河口から離れた海岸部の成熟林内および林縁部を越冬域の中心とし、これらはメスの越冬域の中心を取り囲むような形で分布していると考えられる。

第2節 越冬域の構成

メス追跡個体に高い頻度で利用されていた下流部斜面では、採食・休息する他の個体も多数観察されたことから(表7)、追跡個体の利用頻度の分布はこの地区のメスを中心とする越冬集団の利用頻度をある程度反映していると考えられた。この斜面は広葉樹林分と針葉樹林分を含む比較的密な二次林に覆われていた。メス追跡個体に高い頻度で利用されたもう一つの区域である山間部は、閉鎖した針広混交の成熟林で覆われ、多くのシカが滞在したことを示す雪が踏み固められた場所や、個体の寝跡が散在しており、樹皮等の食痕も多く見られた。これらの植生は食物供給と隠れ場の機能がそれぞれ高いと考えられる小林分がモザイク状に隣接している構造を持っていた(矢部 1990)。

下流部と山間部はほぼ固定的な通路(シカ道)で結ばれ、毎年積雪深の増加に伴いその利用頻度が増え、踏み跡が明瞭となった。例えば1989年にはこのような通路の形成は1月初旬であり、ウトロの気象記録からこの時期に岩尾別では積雪深が50cmを越えたと考えられ、流域の個体群の越冬地への集中は積雪に対応していることが示唆された。追跡個体もこの時期以降積雪期に河川沿いの区域から離れず、その後4月初旬に急速に融雪が進むと行動域を拡大した。

オス個体AM-3およびAM-4の越冬域は、同じ岩尾別川沿いのメスの越冬域よりも上流側にずれた所に位置し、位置記録は主に河川沿いの斜面に分布していた(図5-4)。選択性の高かった南向き斜面は比較的密度が低い針広混交の二次林であり、樹皮などの食痕が多く利用中心の一つと考えられた。この緩斜面の林分には、岩尾別台地辺縁部の針葉樹を主体とした比較的密な二次林分が隣接しており、浅い谷地形を通路として複数個体の足跡が往復しているのが観察された。

またAM-5とAM-6が利用していた台地上海岸沿いの成熟林周辺では、樹冠が閉鎖した針葉樹大径木の樹群下に雪が踏み固められた泊まり場があり、周囲に多くの足跡が出入りしていると共に、海蝕崖の縁付近の林内および草原に通路が形成されていた。海岸部の草原では風で雪が吹き飛ばされてササや枯れたススキなどが露出するかまたは容易に掘り出せる場合があり、シカは林縁付近でそのような場所を採食地としていた。

このように調査地域の越冬域は、積雪深が比較的少ない地形に加え、泊まり場となるような針葉樹を主とする密な植生および餌の潜在的な利用可能度が大きな草原または広葉樹を主とする植生から構成されていた。これらが複合または隣接した場所が滞在区域となり、またその

ような区域間または区域内には多くの個体が移動路として利用する部分が存在し、通行し易い地形や植被の多い場所が選択されていると考えられた。

第3節 岩尾別地区の個体密度の傾向

岩尾別地区におけるスポットライトセンサスの記録から得た密度指数と性・年齢クラスの構成比を表8に示した。センサスルートは岩尾別台地上および岩尾別川から台地へ向かう斜面を通る道路を含み、周囲の植生タイプは草原と二次林が主体であった。現地では植生タイプ別に探照幅を5回ずつ実測し、その平均を用いて調査面積を算出して過去の記録にも適用した。数値は調査面積内の見落しかなかったと仮定した場合の密度を表しているが、バイアスの検討は行っていないため、必ずしも絶対密度を反映していない。また季節により数値の変動もあるため最近の詳細な傾向は断定できないが、1982年当時と比較して、近年相対的に個体群密度が増加しているのは明らかである。生産力の指標として100メス当りの仔の数を求めると、秋期で1982年からの平均が66.1、春期で1989年からの平均が56.7となった。これは生産力が高いとされている、知床半島基部で得られた値50(梶 1988)と同等かそれ以上の値であり、また秋期と翌年の春期における仔の比率が比較可能な1989年以降、越冬期の前後で仔の比率はあまり減少していないことから、仔の死亡率も低く、当地域でも高い繁殖率が維持されていることになる。これらのこ

表8 岩尾別地区におけるエゾシカのスポットライトセンサス結果

期 間	調査面積 (km ²)	発見頭数	発見頭数 /km ²	識別頭数	100メス当り頭数	
					オス	0歳仔
1989春	2.132	51	23.9	49	38.5	50.0
1990春	2.132	122	57.2	117	28.1	54.7
1991春	2.665	293	109.9	243	14.5	61.6
1992春	2.665	167	62.6	149	12.8	60.5
1989夏	2.132	33	15.5	32	13.6	31.8
1980秋	1.286	1	0.8	1	—	—
1982秋	1.286	7	5.4	5	33.3	33.3
1984秋	1.286	3	2.3	2	0.0	100.0
1987秋	2.245	33	14.7	30	316.6	83.3
1989秋	2.665	65	24.4	57	73.1	46.2
1990秋	2.665	82	30.8	68	45.5	60.6
1991秋	2.665	210	78.8	186	65.4	73.1

春：4月12日—5月1日のうち2—5日間

夏：8月7日—11日のうち4日間

秋：10月11日—11月3日のうち2—5日間

—：オス1頭のみ記録

(知床動物研究グループ・梶ら・矢部ら・山中ら未発表資料より作成)

とから調査地域における個体群の高密度化は進行中であると考えられる。

春期における100メス当りのオスの頭数は1989年から1992年までの間減少傾向にあった。一

方秋期には100メス当りのオス頭数には一定の増減傾向は見られなかった。シカ類では個体密度の過剰などにより食物の量や質が低下すると、オスの方が栄養不良に対する耐性が低いことから雌雄に死亡率の差が生じ、性比がメスに傾くことが知られている (Klein 1970)。しかしながら、シカの栄養状態が最も悪化する早春において岩尾別川の越冬域では1989年4月4日にオス成獣の自然死亡個体を1例発見したものの、特にオスの死亡を印象づける頻度での死体の発見はなかった。また秋期におけるオスの比率に一定の年次的な傾向がないことから、当地域では顕著なオスの死亡率増加は起きていないと考えられる。

スコットランドの Rhum 島では短茎草本群落を利用するアカシカの雌雄の分離が個体群密度の増加に伴って顕著になることが報告されており、これはメスに比べてオスの方が植物量の減少への耐性が低く、双方が選好する群落からは間接的な競争によりオスが排除されるためと考えられている (Clutton-Brock & Guinness 1987)。岩尾別でも春期におけるオスの観察率の減少傾向はむしろこのような行動の変化によるものと考えられる。すなわち高密度化に伴い、センサスルートとなっていた草原などの二次植生ではメスの利用頻度が相対的に増加したことが考えられる。しかし無雪期に利用される草本群落に顕著な衰退はなく、また台地上を利用していたオス追跡個体も春期から夏期にかけて草原や二次林を選択していることから (表5)、Rhum 島のような食物の減少は直接の原因とは考えられない。今のところ理由は不明であるものの、このような年次変化は密度依存的なものである可能性が高いといえよう。

1992年3月に、越冬域の中心の一つである岩尾別川下流部斜面および隣接する岩尾別台地辺縁部の林内を合わせた0.844km²の区画において、追い出し法による個体数調査が行われ、その結果 171頭(203頭/km²)という高い個体密度が報告された (梶ら1992)。このうちメスと仔は163頭であった。この越冬域を利用する個体の多くが調査の際にカウントされ (すなわち流域に少なくとも171頭が生息)、また電波追跡したメス個体は長距離の季節移動を行わず定着であったことから、流域のメス個体の多くが、メス追跡個体全ての年間行動域の合計で表現される範囲を年間行動域として定着的に利用し、さらにこのメスの年間行動域におけるオスの移出入の割合が一定であると仮定すると、この地域における個体群密度は最低で23頭/km²となる。梶 (1986) は洞爺湖中島の個体群の研究で、エゾシカによる植生への影響が顕著になる密度を30頭/km²と推定している。しかし当地域での結果は、越冬域中心部のように集中的に利用される区域が存在する場合、島のように閉鎖環境下でなく、年間の生息域の密度が30頭/km²より低い場合でも、植生に与える影響は局地的に大きなものになり得ることを示すものである。

第4節 植生の変化

(1) 越冬域内外の植生タイプ

越冬域内外に分布する主な植生タイプに、合計10カ所のプロットセット (40.7m²×5個) を設定した。すなわち、1989年時点で判明したメス個体の越冬域の中心部では、残存木を含む比較的密な二次林を構成する混交林分(A)、広葉樹林分(B)、針葉樹林分(C)、および成熟林の

混交林分(D)に、またこの越冬域の周縁部では広葉樹二次林分(E)、カラマツ植林地(F)、草原(G)にそれぞれプロットを設定した。これらの標高はいずれも100m前後であった。さらに糞塊の分布から流域の個体の越冬域の周縁部と考えられた混交林(標高300m, H)、冬期の糞が出現せず越冬域外と判断された混交林(標高500m, I)およびダケカンバ林(標高700m, J)についても、糞塊数記録プロットと同じ場所にそれぞれプロットを設定した。

(2) クマイザサの変化

越冬域内外の各植生タイプに設定した円プロットにおけるササ類の生育状況と被食率を表9に示した。このうちメス追跡個体の越冬域の中心付近のプロットA・B・C・Dでは、1992年に本数で14.2—28.1%の被食が認められた。一方越冬域の周縁部のプロットE・F・Gにおけるササの本数被食率は0—1.7%であった。すなわち被食率はエゾシカの越冬域内の利用頻度を反映していた。

表9 越冬域内外の植生タイプ別プロットにおけるササ類・生育状況と1991年度冬期の被食率

プロット	平均稈高(cm, N=50)		本数被食率 (%)	生稈密度	葉乾重量
	1989	1992	1991-1992冬期	(本/m ²)1992	(g/m ²)1992
A 越冬域内混交林 (二)	37.3	50.1	14.2	56.6	237.0
B 越冬域内広葉樹林 (二)	33.3	42.6	28.1	38.6	26.6
C 越冬域内針葉樹林 (二)	50.4	52.0	25.7	18.4	17.2
D 越冬域内混交林 (成・標高100m)	72.2	59.7	22.4	22.6	14.0
E 越冬域周縁部広葉樹林 (二)	91.9	113.3	0	120.8	254.4
F 越冬域周縁部カラマツ林	56.1	56.1	1.7	59.5	83.3
G 越冬域周縁部草原	56.2	66.0	1.2	336.8	396.1
H 越冬域周縁部混交林 (成・標高300m)	—	87.1	4.4	25.2	64.5
I 越冬域外混交林 (成・標高500m)	—	182.0	0	36.2	150.6
J 越冬域外ダケカンバ林 (標高700m)	—	116.3	0	76.0	226.9

(二)：二次林, (成)：成熟林

*プロットIではチシマザサ, それ以外のプロットではクマイザサ

積雪期におけるメスの行動域である岩尾別川下流部付近の混交林(二次林)に設定した、囲い区と開放区におけるクマイザサの本数と葉量の変化および被食率を表10に示した。開放区における葉枚数と食痕の数から推定した被食率は、多い年(1989年)で葉量の約23%であった。一方、積雪期前の10月または11月におけるササの葉枚数を冬期の潜在的な可食葉量の指標と考え、囲い区と開放区について1988年から1991年にかけて調査したところ、双方で葉枚数とその年次変化のパターンには差は見られなかった。また双方のプロットでササの本数は同様に増加したことから、ここではシカの採食によるササの生育への影響はほとんどないと考えられた。これはプロットが設置されていた場所が平坦地で積雪が比較的多く(図6)、雪による被覆で利用可能

量が制限されるためと考えられた。なおササの平均稈高には年により若干変動がみられたが、1988年から1991年の間にやや増加した。

また表9に示すように、プロットの多くで1989年から1992年までの間にササの平均稈高は変化しなかったかまたは漸増しているが、これはこのようなプロット設定場所におけるササは積雪の保護効果により採食による影響をほとんど受けなかったことによると考えられた。

しかし越冬域内の斜面や河岸、凸型の微地形のように、風や日照により雪が少なく、ササの葉が露出するかまたは少量の雪の掘り出しで採食できるような場所では、パッチ状に強度の採食跡が認められた。その一つである岩尾別川下流部河岸のクマイザサ群落内で、1991年から1992年にかけての冬またはそれ以前に上部が採食されて残存している立ち枯れた稈と、生稈の稈高を50本ずつ計測したところ、それぞれ平均101.3cm, 78.4cmと稈高の低下が見られた(t検定, $P < 0.01$)。すなわちこのような場所では稈高が高いササから採食を受け、また採食圧により新たな側生のシュートまたは主軸の生育が妨げられていると考えられた。また表9のプロットDで1989年から1991年までに稈高が低下していた(t検定, $P < 0.05$)ことも、そのような局地的採食を反映した結果であると考えられる。さらに1990年度以降の積雪期には、通路としても極めて頻繁に利用されている岩尾別川支流の河岸で、クマイザサが通常は採食されない稈の根元近くまで採食を受けていることが観察された。

表10 越冬地内のクマイザサ本数・稈高・葉枚数とエゾシカによる食痕数
(混交林内の200m²囲い区および開放区における1m²方形区各10個の平均)

	1988年11月	1989年5月	1989年11月	1990年10月	1991年10月
囲い区					
生稈本数	21.7	15.6	51.4	71.7	78.6
稈高(cm, n=50)	38.9	—	40.9	35.5	42.9
葉枚数	91.4*(9.4)	40.0(4.1)	242.3(25.0)	344.3(35.5)	245.9(25.3)
開放区					
生稈本数	20.8	17.7	56.7	69.6	81.5
稈高(cm, n=50)	57.3	—	46.7	51.5	65.4
葉枚数	80.9*(8.3)	43.9(4.5)	289.0(29.8)	281.0(28.9)	206.3(21.2)
食痕葉枚数	—	13.1(1.3)	3.4(0.3)	3.0(0.3)	0.4(0.04)
被食率(%)		23.0		21.3**	4.7**

()内は葉乾燥重量(g/m²)。プロット周辺で採取した葉1枚当りの乾燥重量0.103g(n=1789)で換算

* 1989年11月・1990年10月・1991年10月の生稈本数と葉枚数の比から推定。

** 1989年5月と11月の葉枚数の比をもとに、10月の葉枚数から推定した5月時点の被食率。

データなし

(3) 樹木の変化

越冬地内外の各プロットにおける樹木について直径階別の本数と枝および樹皮被食本数の

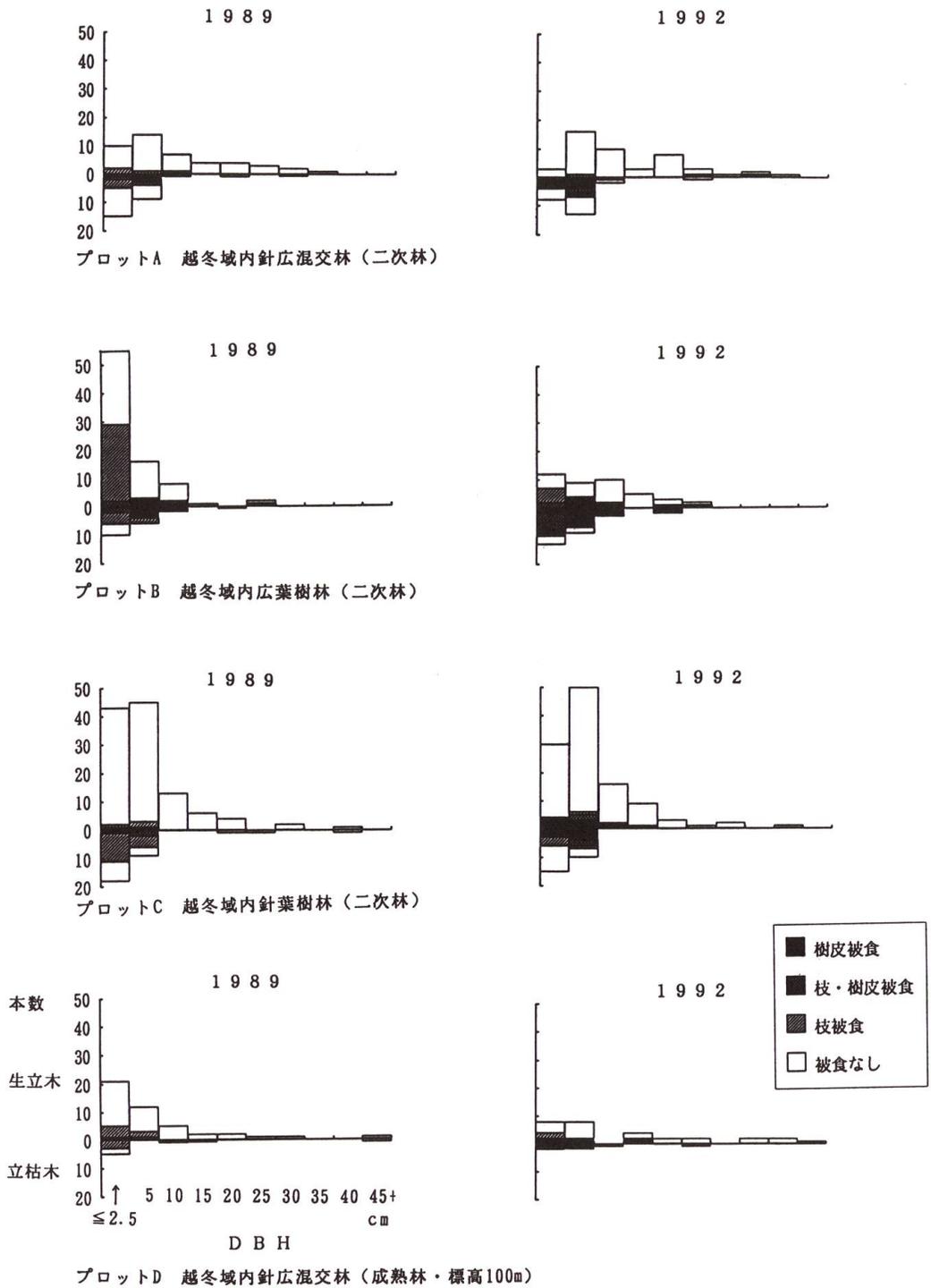


図7-1 越冬域内および周辺の各種生タイプにおける樹木の直径階別本数分布と剥皮本数

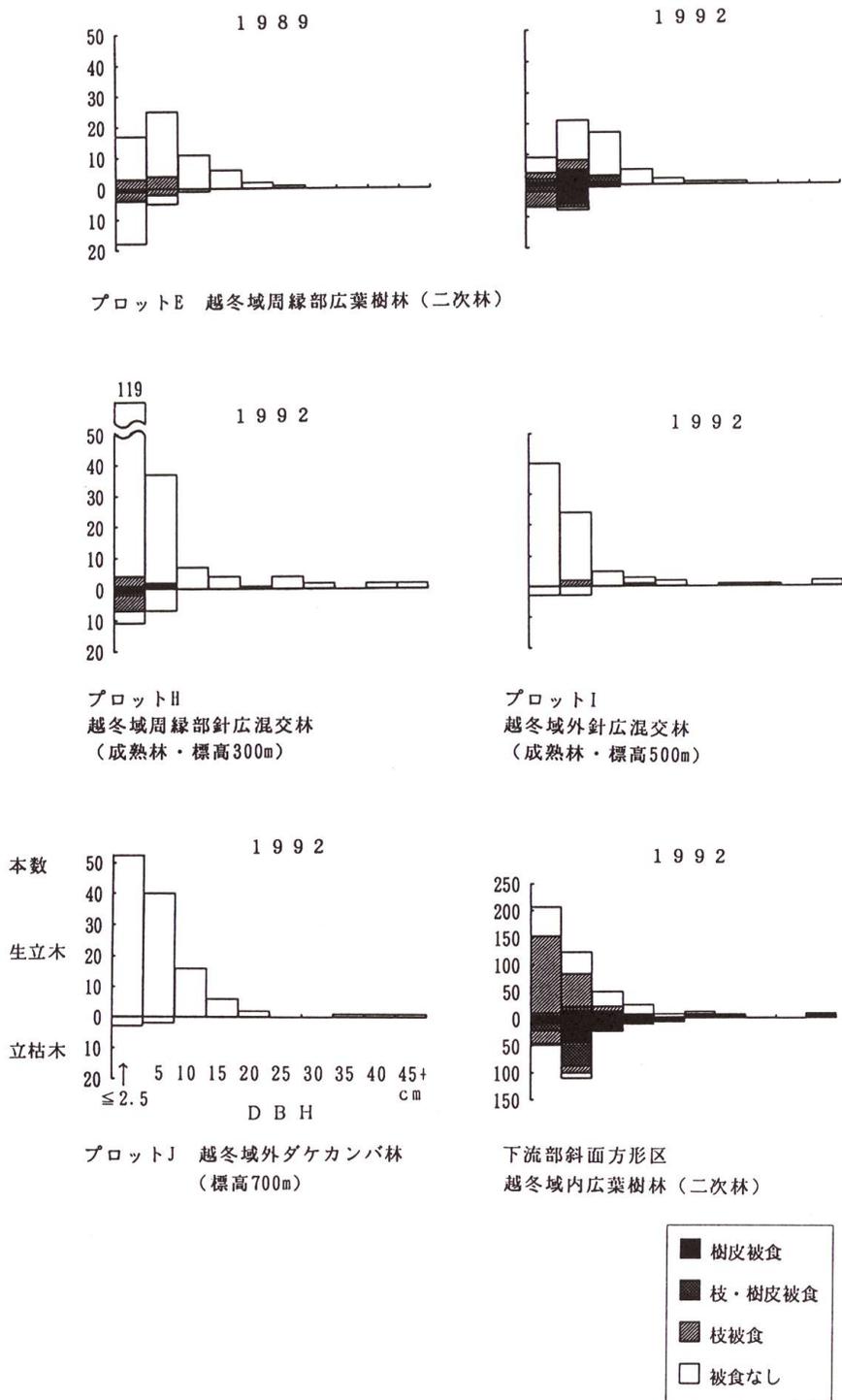


図7-2 越冬域内および周辺の各種生タイプにおける樹木の直径階別本数分布と剥皮本数

分布を図7-1,7-2に示した。草原とカラマツ林を除いた、1989年と1992年の比較が可能なプロットでは小径木で被食率が高く本数の減少が見られた。被食形態の中では小径木で枝の被食、大径木で樹皮の被食が多くみられた。

樹種を選択性の要因を明らかにするため、剥皮がみられた樹種について、調査時の剥皮の有無、生存・枯死に関わらず全立木の潜在的な樹皮面積(利用可能量)を1として、剥皮による樹皮面積の相対的な減少割合と選択指数を求めた(図8-1~8-3)。その際各プロットにおける種ごとの樹皮面積割合は潜在面積および4つの新旧クラス間で変化するため、選択指数は以下に示

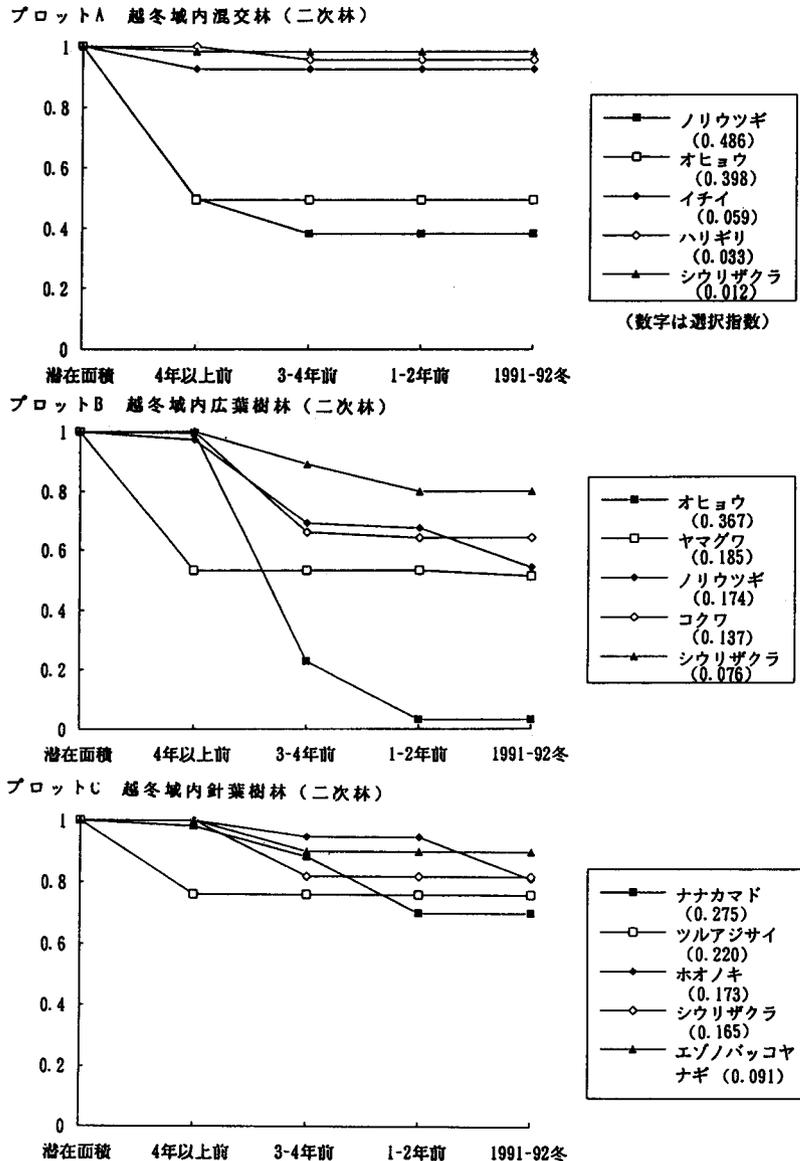


図8-1 越冬域の各種生タイプにおける剥皮の過程

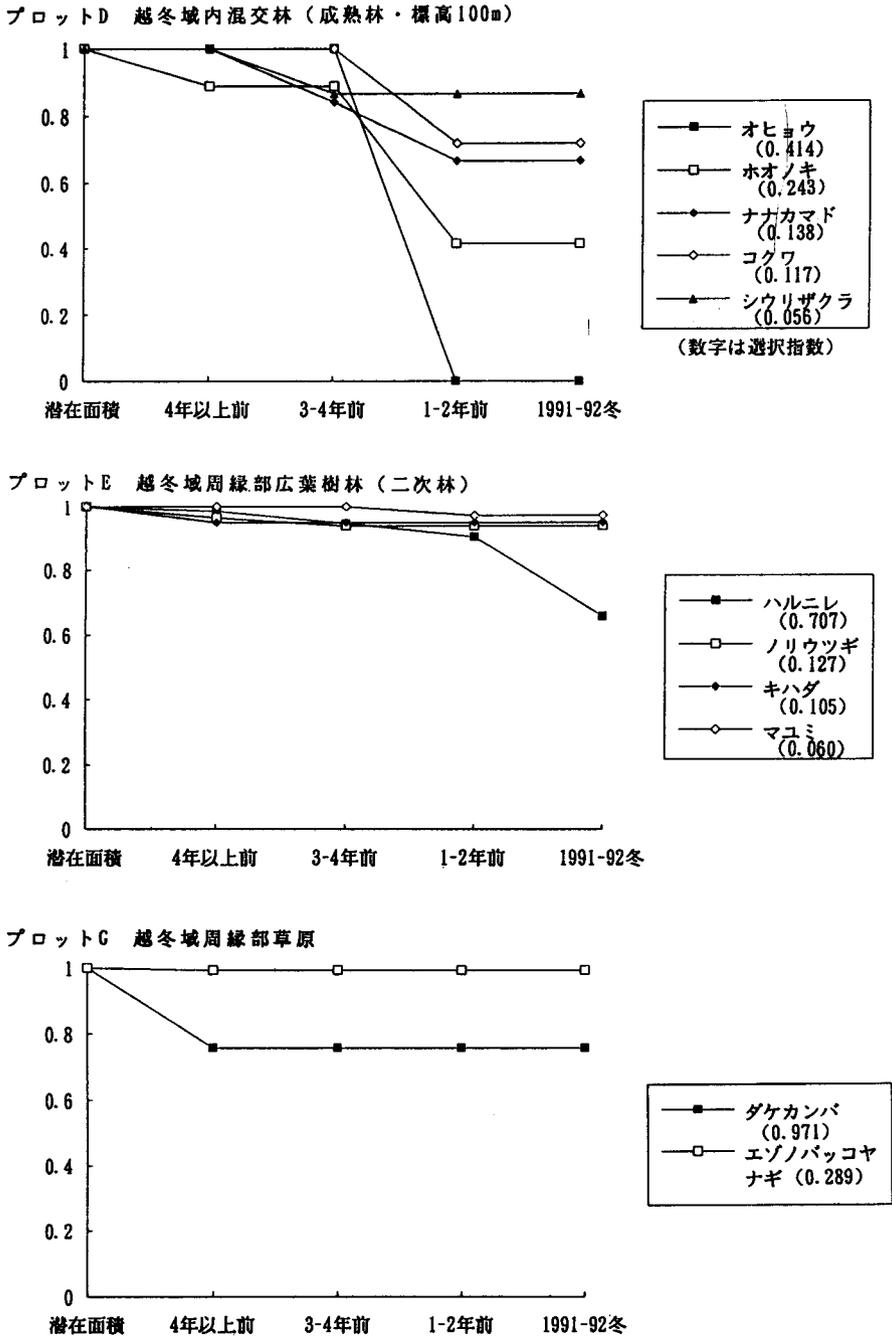
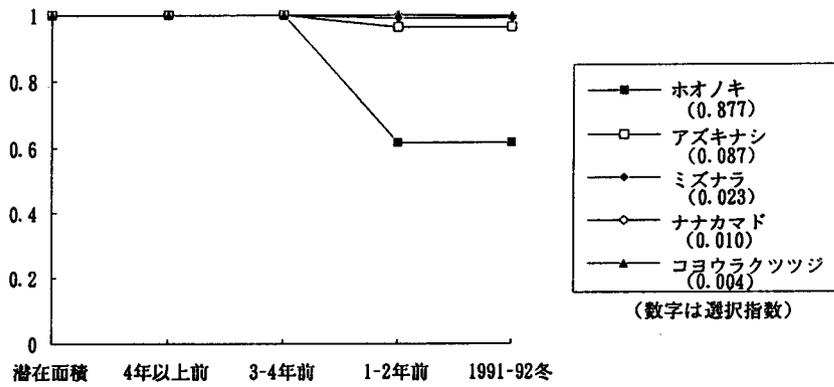
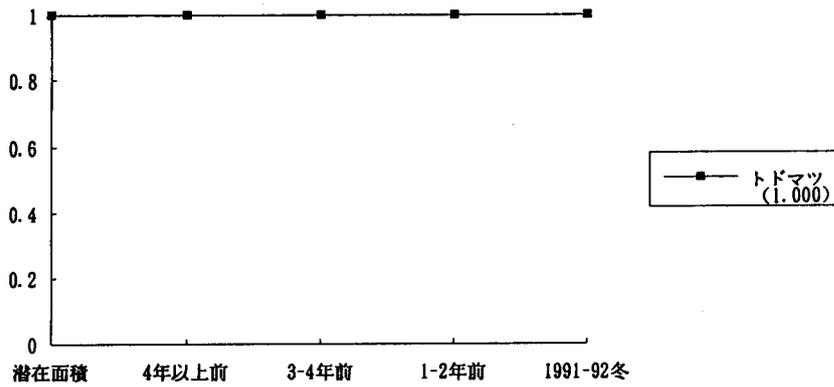


図8-2 越冬域の各種生タイプにおける剥皮の過程

プロットII 越冬域周縁部混交林 (成熟林・標高300m)



プロットI 越冬域外混交林 (成熟林・標高500m)



50×30mプロット 越冬域内広葉樹林 (二次林)

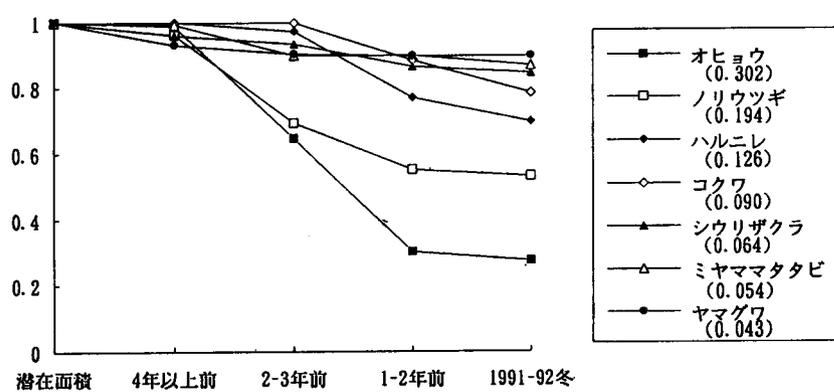


図8-3 越冬域の各種生タイプにおける剥皮の過程

すように、餌種の利用可能量の比率が変化しても比較可能な相対値である Chesson (1978) の α を利用した。

$$\alpha_i = (r_i/p_i) / \sum_{i=1}^n (r_i/p_i)$$

α_i : 被食樹種 i に対する選択指数

n : 被食樹種数

P_i : 被食樹種の現存樹皮面積合計における樹種 i の比率

r_i : 剥皮面積合計における樹種 i の比率

また餌樹種の多くを占める広葉樹について円プロットよりも多くのサンプルを得るため、50m×30mの方形区を岩尾別下流部斜面に設定して新旧クラス別の剥皮率を求めた(図8-3下段)。その結果17種がシカの採食による剥皮を受けており、オヒョウ・ノリウツギ・ハルニレなどが比較的早期から樹皮の減少率が高く、嗜好性の高い樹種と考えられた。なおここでは新旧クラス全体を通じた選択指数が1/17以上、すなわち Chesson の選択指数で正の選択を示した7種について表示した。

選択指数は新旧クラス別にも求めたが、各新旧クラスにおける被食樹種別の樹皮量と選択性との明らかな関連は認められず、樹種に対する選択性は樹皮の現存量を問わず生じていると判断された。なお図8-1~8-3の各円プロットについては、新旧クラス全体を通じた正負の選択を含む選択指数の上位5種(種数が少ない場合は全種)について新旧クラス別の剥皮率を示した。

越冬域の利用中心付近に位置するプロットA・B・Dでは、方形区と同様にオヒョウ・ノリウツギなどが比較的早期から剥皮を受けており、プロットBとDのオヒョウはほぼ消失したと考えられた。プロットCのように、嗜好性の低い樹種が多くを占める場所では利用頻度が高くとも樹木への剥皮率は少なかった。一方越冬域周縁部のプロットEでは、指数の上で上位の樹種でも相対的な剥皮率は少ない傾向があった。このほか1990年度積雪期には、極めて利用頻度が高かった岩尾別川支流沿いで前述のクマイザサの採食に加え、それまで剥皮があまり見られなかったケヤマハンノキの一部が一斉に剥皮され、また普通は剥皮されないダケカンバにも少量の剥皮が認められた。

これらのことから、樹皮量が極端に減少しない限りは、樹種を選択には量的な要因よりも質的な要因(例えば栄養価や味、忌避物質など)が働いていると考えられ、剥皮率については場所の利用頻度を反映していると考えられた。またオヒョウなど嗜好性が高い樹種については、近年では比較的大径木にも剥皮が及んでいることから、樹木の成長による利用可能部分の樹皮現存量の増加よりも明らかに速い速度で樹皮が消費され、越冬域の中心部では採食樹種の枯死率が高まっていると考えられた。

シカの採食圧による越冬域の植生の変化を予測するためには、稚幼樹へのシカによる採食の影響も把握する必要がある。しかし小さな稚樹ではシカによる食痕の判別が困難であり、一方で積雪期には雪上に出ている部分が採食を受け易いと考えられる。そこで、図7で示した胸高直径5cm および2.5cm 以下のクラスにおける樹高50cm 以上の木本を幼樹または低木として、これらの1989年から1992年までの本数の変化と被食率を表11-1~11-3にまとめた。これら小径木のクラスは被食率が比較的高いクラスでもある。

出現した樹種はエゾマツを除いて全て調査地域で食痕が確認されているものであり、潜在的に採食の影響下におかれる可能性があるといえる。調査の結果、それぞれのプロットの多くの樹種において3年の間に本数の減少が認められた。しかしこれには上層木による被圧や昆虫・げっし類による採食など、シカの採食以外の要因も働いていると考えられ、これらの要因の影響の程度を分離して推定することは困難である。そこで1989年時点における生立木に被食が認められた場合、または1992年に枯死していた樹木に食痕が認められた場合、その樹種の本数の減少に採食圧が相対的に大きく関連しているものと仮定し、このような場合に本数減少率が大きな樹種はより選択的に採食され、また採食による更新障害を受け易いものであると考えた。この採食による影響の受け易さは、1989年における被食率、1989年から1992年にかけての本数減少率、および1992年における枯死木の被食率の値を加えた指標(Vulnerability Index)で表現した。その結果、サンプル数が比較的多かった樹種の中では、ノリウツギ、シウリザクラ、エゾイタヤなどのV.I.値が高く、このような樹種の幼樹は高い採食圧を受けている場合が多いと考えられた。また観察されたシウリザクラやエゾイタヤの食痕は樹皮よりも枝が主体であったことから、このような樹種では、直径が大きな樹木よりもシカに噛み折られる程度の直径の幼樹に高い採食圧が加えられていると考えられる。

表11の本数データを越冬域中心部と周縁部について木本のタイプごとに集計し、表12に示した。広葉樹の高木類・低木類および蔓茎類は中心部の方が周縁部に比べて減少率が高く、大まかな利用頻度を反映していることが推測される。針葉樹についてはプロットによって3年間の本数減少率にばらつきがあるが、中心部全体で減少率は1.2%と僅かであった。越冬地周縁部のプロットには針葉樹の幼樹は出現しなかったが、利用頻度を考慮すると幼樹が存在したとしても被食率は低いものと考えられる。なお越冬域周縁部のプロットHでは、1992年に針葉樹の幼樹に対する食痕はなかった(図7-2)。

V.I.値が高い樹種の多くについて、越冬域の中心となっていた下流部斜面では、枝の採食に対する復元の結果としての変形樹が見られた(表13)。しかしノリウツギのように樹皮・枝ともに極めて強度に採食される樹種では変形樹の本数も少なく、ここでは既に衰退過程にあると考えられた。

表11-1 越冬地内および周縁部の各種生タイプに出現した幼樹・低木*と食痕の本数

プロット**樹種	1989生立木					1992生立木					1989 被食率 ⁽¹⁾	1989-1992 本数減少率 ⁽²⁾	1992枯死木 中の被食率 ⁽³⁾	V.I. (1)+(2)+(3)
	Bk	Tw	BT	U	Total	Bk	Tw	BT	U	Total				
A シウリザクラ				3	3					0		1	1	2.00
ヤマモミジ				6	6				3	3	0	0.50	—	—
ノリウツギ		3		2	5			1		1	0.60	0.80	1	2.40
コクワ				1	1				1	1	0	0	—	—
ミヤママタタビ				1	1					0	0	1	—	—
ツルアジサイ					0				1	1	—	—	—	—
ツルウメモドキ				1	1				1	1	0	0	—	—
エゾマツ				1	1				1	1	0	0	—	—
トドマツ				13	13				11	11	0	0.15	0.13	0.28
B エゾイタヤ		5		6	11		3		6	9	0.45	0.18	0.50	1.13
オオバボダイジュ				1	1					0	0	1	0.50	1.50
オヒョウ		1			1					0	1	1	—	2.00
シウリザクラ	2	15	2	3	22			2	1	3	0.86	0.86	1	2.72
ハリギリ				1	1					0	0	1	—	—
ホオ				1	1					0	0	1	1	2.00
ノリウツギ		5			5			1		1	1	0.80	1	2.80
ハシドイ				14	14		2			2	1	0.86	—	1.86
イワガラミ				3	3				2	2	0	0.33	0	—
コクワ	2	2		2	6	2			1	3	0.67	0.50	—	1.17
ミヤママタタビ		1		2	3					0	0.33	1	—	1.33
ヤマブドウ				1	1					0	0	1	—	—

Bk：樹皮被食，Tw：枝被食，BT：樹皮および枝被食，U：被食なし

* 樹高50cm以上，胸高直径7.5cm未満

**A：越冬域内混交林（二次林）

B：越冬域内広葉樹林（二次林）

V.I.：採食の影響指標

表11-2 越冬地内および周縁部の各種生タイプに出現した幼樹・低木*と食痕の本数

プロット**樹種	1989生立木					1992生立木					1989	1989-1992	1992枯死木	V.I.
	Bk	Tw	BT	U	Total	Bk	Tw	BT	U	Total	被食率 ⁽¹⁾	本数減少率 ⁽²⁾	中の被食率 ⁽³⁾	(1)+(2)+(3)
C アオダモ	1				1					0	1	1	—	2.00
エゾイタヤ				3	3	1				1	0	0.67	—	—
ハリギリ				1	1				1	1	0	0	—	—
ホオ				4	4				1	1	0	0.75	1	1.75
ノリウツギ			1		1					0	1	1	—	2.00
イワガラミ				2	2				1	1	0	0.50	—	—
コクワ				3	3	1			1	2	0	0.33	—	—
ツルアジサイ					0				1	1	—	—	1	—
イチイ		2		4	6	1	1	2	2	6	0.33	0	—	—
トドマツ				59	59	2	1	61	64	0	—	—	—	—
D エゾイタヤ				4	4				2	2	0	0.50	—	—
シウリザクラ		3	2	3	8	1			1	2	0.63	0.75	0.50	1.88
ナナカマド					0	2				2	—	—	1	—
ハルニレ		1			1					0	1	1	—	2.00
ホオ				2	2					0	0	1	—	—
ノリウツギ		1			1					0	1	1	—	2.00
イワガラミ			2	2				1	1	0	0.50	—	—	—
ツルアジサイ				1	1					0	0	0	—	—
ツルウメモドキ				2	2					0	0	0	—	—
ヤマブドウ				4	4				2	2	0	0.50	—	—
トドマツ				5	5				1	1	0	0.80	—	—

Bk：樹皮被食，Tw：枝被食，BT：樹皮および枝被食，U：被食なし

* 樹高50cm以上，胸高直径7.5cm未満

**プロット (40.7m²×5個)

C：越冬域内針葉林 (二次林)

D：越冬域内混交林 (成熟林，標高100m)

V.I.：採食の影響指標

表11-3 越冬地内および周縁部の各種生タイプに出現した幼樹・低木*と食痕の本数

プロット**樹種	1989生立木					1992生立木					1989 被食率 ⁽¹⁾	1989-1992 本数減少率 ⁽²⁾	1992枯死木 中の被食率 ⁽³⁾	V.I. (1)+(2)+(3)
	Bk	Tw	BT	U	Total	Bk	Tw	BT	U	Total				
E エゾイタヤ				6	6				8	8	0	—	1	—
キハダ				1	1	1				1	0	0	1	—
シラカンバ				2	2				1	1	0	0.50	—	—
ハリギリ				1	1				1	1	0	0	—	—
ハルニレ		2		5	7	4			1	5	0.29	0.29	0.86	1.44
ミズキ				1	1	1				1	0	0	—	—
ミズナラ				1	1				2	2	0	—	—	—
ノリウツギ		8		9	17		5	1		6	0.47	0.65	1	2.12
イワガラミ				7	7				3	3	0	0.57	—	—
コクワ				1	1				1	1	0	0	—	—
ツルアジサイ					0				3	3	—	—	—	—
ツルウメモドキ					0				1	1	—	—	—	—
F エゾイタヤ			1		1					0	1	1	—	2.00
G ダケカンバ		1		1	2		1		1	2	0.50	0	1	—
バッコヤナギ		2			2					0	1	1	0.33	2.33

Bk：樹皮被食，Tw：枝被食，BT：樹皮および枝被食，U：被食なし

* 樹高50cm以上，胸高直径7.5cm未満

**プロット (40.7m²×5個)

E：越冬域周縁部広葉樹林 (二次林)

F：越冬域周縁部カラマツ林

G：越冬域周縁部草原

V.I.：採食の影響指標

表12 越冬域中心部および周縁部における幼樹・低木*の本数減少率

プロット**	広葉樹高木			広葉樹低木			蔓茎類			針葉樹高木			
	1989	1992	減少率(%)	1989	1992	減少率(%)	1989	1992	減少率(%)	1989	1992	減少率(%)	
(中心部)	A	9	3	66.7	5	1	80.0	3	3	0.0	14	12	14.3
	B	37	12	67.6	19	3	84.2	12	5	58.3	—	—	—
	C	9	3	66.7	1	0	100	5	4	20.0	65	70	+
	D	15	6	60.0	1	0	100	9	3	66.7	5	1	80.0
合計	70	24	65.7	26	4	84.6	29	15	48.3	84	83	1.2	
(周縁部)	E	19	19	0.0	17	6	64.7	8	8	0.0	—	—	—
	F	1	0	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	G	4	2	50.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	合計	24	21	12.5	17	6	64.7	8	8	0.0	—	—	—

* 樹高50cm 以上, 胸高直径7.5cm 未満

D: 越冬域内混交林 (成熟林, 標高100m)

** A: 越冬域内混交林 (二次林)

E: 越冬域周縁部広葉樹林 (二次林)

B: 越冬域内広葉樹林 (二次林)

F: 越冬域周縁部カラマツ林

表13 エゾシカの採食により変形した幼樹・低木**の割合 (1992年岩尾別川下流斜面, プロットサイズ30m×50m)

変形が認められた 樹種	出現 本数	変形樹	
		本数	割合(%)
シウリザクラ	18	3	16.7
ナナカマド	71	11	15.5
ノリウツギ	93	4	4.3
エゾヒョウタンボク	68	15	22.1
ハシドイ	31	9	29.0

* 主軸交代または主軸や側枝の度重なる被食による
 箒状の樹形

** 樹高50cm 以上胸高直径7.5cm 未満

第5章 総合考察

第1節 生息環境の選択

Johnson(1980)は、動物による環境要素の選択プロセスを4つの段階で相対的に考察することを提唱した。すなわち第一の段階は種による物理的・地理的分布の選択、第二は個体または社会集団によるホームレンジの選択、第三はホームレンジ内のハビタットの選択、第四は採食地における食物の選択である。

この概念に従うと、当地域のエゾシカの環境選択を規定する第一段階の要因は、積雪と地形という物理的要因と餌分布を規定している植生であると考えられる。当地域のエゾシカは冬期

にササ類と樹木を主体とした食性を示した。ササ類はサハリン南部・日本列島・千島列島南部の冷温帯ないし汎針広混交林帯(館脇 1955)まで分布するが、アジア大陸極東部には分布しない(鈴木 1978)。またササ類は一般に草原または林縁的環境ならびに広葉樹林で繁茂し、針葉樹林の閉鎖した林床には少ない。知床半島では、冷温帯性の針広混交林と、亜寒帯以北の植生帯に対応するエゾマツ林・アカエゾマツ林およびダケカンバ林やハイマツ群落が分布しており、標高500m前後が冷温帯と亜寒帯の境界に相当すると考えられる。このように積雪に加えササ類の量的分布からも、比較的低標高に分布する混交林または広葉樹林が越冬可能な条件を提供していると推定される。

ニホンジカはアジア大陸東縁でも北海道とはほぼ同緯度まで分布するが、ロシア極東南部における東北亜種(*C.n. hortulorum*)の19世紀における自然分布は、海岸からあまり内陸方面に離れない少雪の落葉広葉樹林までであり、針広混交林には分布せず、ササ類が分布しないこの地方における冬期の食性は樹木の枝や樹皮を主とし、枯れ草や落葉なども採食するとされている(藤巻 1986 a, b)。このような食物は緑色の葉などに比べて一般的に栄養価は劣ると考えられ、この地方での越冬のためには秋の果実などによる体脂肪蓄積も重要であると考えられる。

一方、知床半島を含む北海道東部では、林内や林縁部における常緑のササ類の存在により、エゾシカの冬期の食物条件は東北亜種がおかれている条件よりも良好である可能性がある。このため大陸でニホンジカが分布しなかった針広混交林帯にも、エゾシカはササ類を利用することにより進出できたものと推察される。

第二の年間のホームレンジの選択については、当地域では垂直方向の分布は第一の段階による制約を受けているが、水平方向については同じ集団に属すると考えられるメス個体にほぼ共通な一定の広がりを持っており、この領域の選択にはメス個体の資源要求とメスを主とする他の集団との関係の双方が関係していると考えられる。オスの場合は年間ホームレンジの大きさや配置はメスの場合よりも多様であり、そのサイズや位置はメスの場合に比べて個体間の社会的関係や移動型により大きく影響されているものと考えられた。

第三のホームレンジ内のハビタット選択については、基本的な要因として地形や植生およびその構造が考えられ、それによって餌とカバーの利用可能性が規定され、採食地や交尾場所、隠れ場など生活史上の要求に応じた場所が選択されると考えられる。また環境要因の選択性の分析の結果から、物理的環境や社会的関係などを含めて雌雄で選択の要因が異なる場合があると考えられた。

第四は食性であるが、各季節で高い選択性が見られた主要な食物のうち、ササ類については栄養価が高いかまたは利用可能量が大きなことが特徴と考えられる一方、樹木については質的な要因が選択に関連していると考えられた。これらの要因の影響の大きさを知るには実験的操作が必要であり、今後の課題である。

第2節 個体の移動パターンと分布

ニホンジカの個体の移動パターンについて、丸山(1981)は日光における発信器装着個体の研究から次の4タイプに整理している。

「定住個体」：季節行動圏は互いによく重なっており、いずれの季節行動圏にも共通して含まれている部分があり、1年を通じてほぼ同じ場所に定住している。

「半定住個体」：季節行動圏は部分的に重なっており、季節行動圏の分離は認められないが高度移動を行っている。

「季節的移動個体」：夏と冬の季節行動圏が地理的に分離しており、その位置は年々大きく変化せず、これらの間を往復移動する。

「分散個体」：特定の地域への定住性が認められず、定住場所を求めて移動過程にある成熟前の個体。

この分類に従えば、メス追跡個体5頭は「半定住個体」に近いが、AF-1のように行動域の中心が年間を通じて大きく変わらない個体は「定住個体」に近い性格を有しており、またいずれも夏期に標高の高い地域に行動圏を拡大しない点では日光のニホンジカと異っているといえる。

一方オス個体の位置記録からは、季節的な移動パターンに関する個体の特徴として、

- 〈1〉 積雪期以外の行動域が積雪期の行動域と隣接または一部重複し、メスの行動域とあまり大きさが変わらない定着的な個体
- 〈2〉 積雪期以外の行動域が積雪期の行動域と隣接または一部重複し、メスの季節的行動域よりも大きく拡大する個体
- 〈3〉 秋期とそれ以外で離れたところに行動域を持ち、季節的移動を行う個体

の3タイプが考えられた。〈1〉にはAM-1・4・5、〈2〉にはAM-3、〈3〉にはAM-2が該当する。丸山(1981)の分類では〈1〉および〈2〉は「半定住個体」に含まれ、〈3〉は「季節的移動個体」となるが、日光の場合と違う点は、〈2〉・〈3〉で大きな高度移動をしないこと、〈3〉で移動の要因と季節が異なることである。

ここで定住個体と半定住個体が季節を通じてほぼ同じ植生で構成される低標高域に留まっていたこと、AM-2のような季節的移動個体のほか、後述するように広域を移動する個体が存在することを考えると、知床半島全域ないし北海道東部のスケールにおいては、今回把握できなかった「分散個体」を除く3つの移動型について、これを同列に区分するよりはむしろ定住個体および半定住個体を併せて「定着型個体」とし、「季節的移動個体」と「定着型個体」の2タイプに大別した方が解釈しやすいと考えられた。すなわちAM-2を「季節的移動個体」、その他の追跡個体を「定着型個体」とするタイプ分けである。

丸山(1981)は、季節的移動個体、定住個体、半定住個体への個体レベルでの分化は、社会的条件、遺伝的条件、環境条件等の影響を受けて、分散個体が定着し得た地理的位置に関連し

て決まると考えている。すなわち、分散個体の定着場所が冬期生活が不能となる多雪地域であれば積雪と共に越冬地へ移動することとなり、融雪後に帰還行動があればこれは季節的移動個体となり、また定着場所が越冬地内であればそのまま定住個体となり、積雪の影響をいくらか受けて越冬地辺縁部に定着した場合は半定住個体となるというものである。当地域におけるエゾシカの移動パターンの違いもおそらくこのような個体の分散が関連していると考えられ、また資源分布や積雪、さらに社会的関係などの制約が雌雄の行動へ与える影響も考えられる。

前述した個体の他に移動が確認された個体の例として次のようなものがある。1984年7月に、岩尾別から半島基部方面約25kmに位置する日の出地区でメス1頭が保護されたが、斜里町立知床博物館で約5年間飼育された後、1989年9月に岩尾別の台地上で標識放獣された(鈴木ら未発表)。その後この個体を1991年10月に元の保護地点に近い知布泊(岩尾別から半島基部方面に約23km)で発見し、帰還行動が示唆された。さらに1993年2月には放逐地点に近い岩尾別川河口部の斜面で発見した。この他にもこの2地点の間で目撃例があり(山中私信)、このメス個体は半島沿いに季節的移動を行っている可能性が強い。この個体は飼育期間を経ているため、その行動について単純な解釈はできないが、岩尾別地区におけるAM-2の季節的移動も考え合わせると、潜在的には他にもこのように半島に沿って水平移動するパターンを持つ個体が存在する可能性を予測させる。さらに最近半島中部の真鯉地区で行われた調査で、発信器を装着された5頭のうちメス個体3頭が、夏とそれ以外の季節との間で半島の稜線を越える移動を行っていることが確認されている(山中1994)。

これらのことから半島部では、夏期に高山帯へ移動・滞在する個体は少なく、越冬域からあまり離れずに低標高域を利用する定着型個体の割合が高く(第2章)、夏期の行動圏に移動する場合でも半島沿いに移動するか、むしろ脊梁山脈の低い場所を越えて反対側の山間地などに滞在する個体が多いものと思われる。これは山岳地の多くの部分で地形が急峻であることや、利用価値の高い植生が比較的低標高に分布することによると考えられる。

一方知床半島基部の斜里町市街周辺では、夏期には平野部や海岸部にまで若齢個体やメス個体を中心としてエゾシカが散見される。これらが分散個体か季節移動個体かは不明であるが、おそらく河川敷や防風林に沿って山間部から畑作地帯の平野部へ移動してきたものであろう。しかし冬期にはこれらのシカは全く見られなくなる。このことに関連して述べれば、斜里平野を囲む山間部で越冬地の存在が明らかなのは清里峠(斜里川上流)、サマツケヌブリ方面、幾品川上流、日の出地区以東の半島部で、いずれも斜里町市街から20kmから50km以上の距離にある。また地元のハンターによると、半島基部に隣接する小清水町でも平野部で夏期に多くのシカがみられるが、冬期には姿を消し、おそらく屈斜路湖方面(平野部の山麓沿いから約30km以上)へ移動していると言う(高木私信)。

さらに知床半島基部に隣接する内陸部の阿寒地区で行われた最近の調査では、阿寒湖畔で電波標識された9頭のメス個体のうち6頭が北東方向の夏期の行動圏へ直線で10km以上、最大

約39km 移動し、また初冬に2頭が阿寒湖付近に帰還したことが確認された(宇野 1994)。

これらのことから知床半島基部や内陸部では半島部に比べて季節的移動個体が半島部より多く存在し、また移動距離も長いことが予想される。これはかつての道東における分布の中心に近く、シカの高密度化に加え人為的な攪乱により分散が促進された結果と考えられる。また地形のスケールが大きく、開発により季節的な生息適地間の距離が広がったため、比較的長距離を移動する季節的移動個体が多い可能性も考えられる。

第3節 移動型からみた個体群のタイプと変遷

丸山(1981)はニホンシカの個体群の移動型についても以下のように類型化している。

「定住型」：季節的移動個体を含まず定住または半定住個体(すなわち本研究で定義した「定着型個体」)で構成される。

「季節的分散-集中移動型」：定住個体・半定住個体(定着型個体)に加え季節的移動個体も含み、越冬地とその周辺部の間で半定住個体と季節的移動個体の移動が行われる。

「季節的往復移動型」：個体群全体が地理的に離れた場所を季節的に移動する

そして本来これら3型は順に少雪地帯から多雪地帯にかけて分布したと考察している。

この区分に従うと、調査地域のエゾシカ個体群は「季節的分散-集中移動型」に属する。これは少雪地帯から多雪地帯への推移帯に分布する型と見なされている。しかし知床半島では高標高域は勿論、低標高域でも一般に多雪であるにもかかわらず半島中部の個体群には定着型個体の割合が高い。

この理由の一つとして、半島部では地形のスケールが内陸に比べて小規模で植生も多様性に富んでおり、このような地形要因およびパッチ状の二次植生が生息地の収容力のある程度引き上げてきたことが考えられる。また半島部の個体群は過去に絶滅した経緯があるが(梶 1981 a), 再分布してから現在までの個体群密度レベルでは、冬期に積雪が比較的少なく餌植物やカバーが接近している場所を中心に、あまり広域を利用しない個体が維持されてきたものと考えられる。これらの点から考えれば、半島部の生息環境は内陸と比べて半閉鎖的な性格を有していると言えよう。

一般に大型哺乳類の多くは、学習やそれまでに確立されていた伝統を通して世代から世代へ生息地の利用パターンを継承すると考えられている (Peek 1986)。そして個体群の中にはいくつかの移動型に属する個体が存在すると考えられるが、その割合は分散個体の定着場所や経験により徐々に変化し、また環境抵抗や人為的攪乱の時間的パターンや地域的分布によってそれらの個体の間に生存率の差が生じることも考えられる。エゾシカの場合、明治期の激減時から現在にかけて、そのような変化が起きてきたことが想像される。

明治期以前には道内の多雪地帯と少雪地帯の間で長距離の季節的移動が行われ、各地に「季節的往復移動型」個体群が存在していたと考えられているが(犬飼 1952)、明治12年の大雪後、まず多雪地方個体群の消滅が起きて激減し、その後の季節移動はみられなくなったとされてい

る(阿部 1978)。このことは生残した個体群でその後も低密度の状態が続いたことや耕地化が進行したことにより、個体にとっての資源状態が緩和されてあまり移動せずに生息が可能となったことを想定させるものである。そしてこのことによって定住または半定住型個体の割合が増加したことも想定されるが、一方近年では分散個体により分布域が拡大され、また個体群密度が増加するに伴い、様々な移動型をもつ個体が出現・混在する状態となっている可能性も指摘できるだろう。

現在では開発により移動可能な環境は大きく改変されており、移動個体の割合は開拓期以前のような規模にまで回復しないと予測されているが(犬飼 1952; 阿部 1978)、北海道東部のように個体群の分布拡大と高密度化が進行してきた地域では、山地や河畔林、防風林帯などが移動路として一定の機能を果たしてきたと考えられる。そして現在個体群密度が高まっている地域では、森林や休猟区の配置によっては今後数世代の時間経過でさらに季節的移動個体の割合の増加を見る場合もあると考えられる。

第4節 利用域の性差

当地域では雌雄は流域的スケールでは同所的に分布するものの、生息環境選択に性差が存在し、少なくとも冬期に流域内の地形や植生が複合した細かなハビタットタイプのスケールで雌雄の分離 (sexual segregation) があると考えられた。

交尾期以外の季節における sexual segregation は一夫多妻的で性的二型を伴う有蹄類の多くで知られている (McCullough 1979; Clutton-Brock et al. 1982, 1987; Main & Coblentz 1990)。また雌雄が同所的に生息する場所でも資源分割が存在する場合があります、性による分離は空間的なものだけではないとする報告もある (McCullough et al. 1989)。このように分離のパターンを説明する様々な仮説が古くから提唱されているが、未だ結論を見ていない (Verme 1988; Main & Coblentz 1990)。最近では Miquelle et al. (1992) がこれまでの仮説を9つに整理し、アラスカのヘラジカ (*Alces alces*) の研究でそれらを検証し、有蹄類の sexual segregation に関する一般モデルを提案した。すなわち性選択により体サイズや生態の二型が存在すると、雌雄に異なるコストや制約をもたらすため資源要求に差が生じ、競争や捕食も潜在的要因として働き、さらに環境の異質性が条件となり、雌雄の分離が起きるとしている。また冬期における分離については、体サイズとエネルギー投資の季節的パターンの違いが要因としてあげられている。すなわち、大きなオスほど1日当りのエネルギー要求の絶対量が大きく、また直前の交尾期に体脂肪を消耗し回復しないまま冬を迎えるため、より多くエネルギーを摂取するかまたは活動性を低くすることなどで体脂肪の消費を抑えなければならない。そこでハビタットにより食物やカバーの供給状態が違えば大きなオスはメスや小さなオスと異なるハビタットを選択するというものである。

岩尾別川流域で冬期にメスが高い頻度で利用していた下流部斜面は、針葉樹と広葉樹の小林分を含む二次林に覆われ、冬期の主要な食物であるクマイザサや小枝・樹皮などが隠れ場を

伴う形で提供されている。また同所は日当たりが良く部分的には風による雪の除去もあるため、下層植生が雪に埋没する期間も短く、採食地および体力の消耗を抑える場所として比較的良質であると考えられる。

このような場所以外では、雪をあまり掘らずに利用できる食物は広葉樹を中心とする小枝と樹皮であろう。これらは栄養価が草本類に比べて一般に低いものの、二次林または広葉樹林で利用可能量が大いことが予想され、テレメトリー調査の結果でもオスはそのようなハビタットを相対的に多く利用していた。オス追跡個体の越冬域の分布がメスの場合と比べて集中していなかったこともこのような餌の分布と関係している可能性があるが、これを確認するためには、さらに雌雄の栄養状態や食物内容についての生理学的・栄養学的分析が必要となる。

ニホンジカの雌雄の季節的分離は日本各地で報告されているが、このような分離がみられない場合もあり、その程度はハビタットの条件により変化すると考えられている (三浦 1977, 丸山 1981)。シカの食性については日本列島の植生環境の多様性に対応して可塑性が認められ (高槻 1991)、また個体の採食内容の質について体重や食物の供給状態との関連が指摘されており (Takatsuki 1988; 高槻ら 1991)、餌供給に関連する条件は分離の程度に影響するものと考えられる。

半島部ではホームレンジ内の部分的なスケールで分離が認められたが、一方ハンターによれば、狩猟期 (冬期) において半島基部の山麓部に位置する越川地区と山間部に位置する溜辺斯地区 (両地区の距離約30km) を比較すると、個体の構成におけるオスの割合は後者で高いという (清水私信)。これは雌雄の割合の違う越冬集団が地域的スケールで形成されている可能性を示すものであり、地形や植生タイプのスケールなど他の要因も分離の形態に影響する可能性があると考えられる。

第5節 越冬環境

植生の調査結果から、越冬域では選択的な採食圧のため局地的に広葉樹の選好樹種を中心として小径木や稚樹の消失が起きはじめており、林分が不嗜好性樹種を中心とした構成に変化しつつあると推定された。一方冬期の主要な食物であるクマイザサについては採食圧の影響がパッチ状に認められるが、積雪による保護でササ群落が維持されている場所が多い。したがって下層にササが繁茂している当地域では、シカによる稚樹の採食とササによる被圧で今後樹木の更新不良が続くと考えられる。嗜好樹種の樹皮現存量はこの数年の比較的短期のうちに大幅に減少し、また既存の個体の枯死も進んでいる。これらのことは越冬域で個体密度が増加した場合、食物資源としての樹木は減少し、シカはササに依存せざるを得なくなることを示している。一方ササの現存量は維持されているが、実際の利用可能量は積雪と採食の状態により絶えず変化しており、積雪が浅い場所のパッチではササ群落の衰退が起きている可能性がある。このように当地域のシカ個体群の繁殖率に変化は起きていないと推察される当地域でも、越冬域の利用中心部における植生には影響がはじまっていると考えられ、これらのことは近い将来、越

冬地の餌条件の劣化が顕著となることを示すものといえよう。

結 言

本研究ではエゾシカによる生息環境の基本的な利用様式を明らかにするため、調査地域全体および個体のホームレンジのそれぞれのスケールで利用範囲と利用頻度を調査し、個体の行動域内の利用頻度と複数の環境要因との関連を分析した。また積雪地帯のシカにとって生存上重要な越冬環境について、個体群密度指標と植生の状態から近年の変化を考察した。

得られた結果から、ケーススタディーではあるが、今後生息地管理を体系化してゆく際に示唆される点について以下に述べる。

- 1) 積雪地帯である当地域の越冬域分布から推定される越冬可能な条件は、低標高域の南向き斜面など積雪深がより少ない場所が存在すること、カバーとしての針葉樹林分と、餌を供給する広葉樹林や草原などが混合または隣接した配置になっていることなどがあげられ、それらが複合したハビタットのの一つとして河川沿いが考えられる。このような条件を持つ区域およびこれらの間を連絡してシカが移動可能な区域については森林管理上保全することに留意すべきである。また施業を生息地管理の視点から行い越冬可能な条件を整備を整備することも重要であろう。
- 2) 現在推定される繁殖率の相対的な高さから、岩尾別地区のメス追跡個体の年間行動域の構成要素は、少なくとも半定住型の個体の生活要求を満たしていると考えられる。これらの個体の年間のホームレンジを含む区域は当地域の森林復元事業を含めて生息地管理を考える際の最小単位となると考えられる。この単位は一般化することはできないが、今後行動域内の食物利用可能度の量的分析を行うと共に、当地域のシカの栄養状態との関連を見ることでハビタットの質の判定基準を考察することが可能になると考えられる。また季節移動個体の存在や雌雄による行動域の配置の違いを考えると、地域個体群の生息地管理に関わる単位としてはこのようなユニットではなく、一般に流域的規模以上のユニットが有効であると思われる。
- 3) 性による分離は地上センサスによる個体群動態の指標の解釈に影響を及ぼすと考えられる。センサス区域の環境別・スケール別の調査による出現個体構成やテレメトリーによる個体追跡結果から分離形態を推定し、センサスについて最適な調査範囲を決定する必要がある。
- 4) 行動圏内では特に食物量の分布が制限される越冬期に、ササ類などの相対的に良質な食物あるいは利用可能条件があれば、少なくともメス個体による利用はそのような場所に集中する。個体群密度の増加が続いた場合、植生への影響は個体群自体への直接的影響に先立って認められるため、行動圏の中での利用の中心を把握し、そこで起きている植生の変化を早期からモニターすることが重要である。すなわち植生変化のモニタリングは崩壊直前まで繁殖

率に密度依存的変化がみられない個体群特性を持つ場合がある、エゾシカの動態予測に有効であると考えられる。また採食種には選択性が認められるため、食性調査などからキー植物(高槻 1993)を識別して重点的に調査することも有効であろう。当調査地域ではクマイザサがキー植物となる。

- 5) 樹木への影響には樹種および個体群密度と行動域内の利用頻度が関連していた。従ってシカの集中的な利用による森林への影響を減少させるためには、利用可能な場所を分散させることが一つの手段となるであろう。越冬地では植栽を含む稚樹群や嗜好性の高い樹種の母樹を一時的に囲う一方で、林縁や給餌場の創出により採食地点を増やすなどの操作が考えられる。なお増加期の個体群の場合、給餌は行動のコントロールに利用すべきであって個体密度の著しい増加につながらないように注意する必要があるだろう。ここでは密度の増減の把握と個体数調整など複合的方法が必要となる。
- 6) 追跡個体の調査からは本種が奥地森林よりもむしろ林縁部を中心に生息していることが実証的に示された。現在北海道ではエゾシカによる農作物被害が深刻化しているが、被害が多い山間部の耕作地帯は多くの場合林縁的ハビタットを提供していると考えられ、加害個体群の行動域の中心となっている可能性がある。そのような場合駆除を継続し捕獲による効果を求めても、個体群自体が壊滅するまでは被害は続くという事態になりかねない。従って駆除のみでは被害問題は解決できず、例えば技術的な面では林内におけるシカ誘引用の草地の造成や防風林の分断的な配置、また防鹿柵の設置など、ここでも複合的な方法をとることが要求されよう。
- 7) 知床半島のように、国立公園などの保護区では管理目標として基本的に生物相を自然の推移にまかせる場合が多い。しかし周辺で分散個体を担う地域が開発などにより減少している現在では、保護区内でもシカ個体群の比較的大きな変動やそれに伴う植生への影響が起きる可能性がある。保護区は必ずしも最適なハビタットを多く内包しているとは限らず、特にエゾシカのように広域を移動する可能性がある大型動物の個体群を維持するためにはその大きさが不十分である場合が多いと考えられる。そこで特定の植生などを保護する必要性が生じた場合には、保護区内であっても柵などによる部分的なシカの排除や個体数コントロールが必要になる。保護区内の植生やシカ個体群に人為的なコントロールを加えない場合は特に、周辺地域における個体群管理は重要な意味を持つ。例えば現在知床半島では個体群増加が続いていると考えられる一方、捕獲数や農作物被害の増加から考えて半島基部や内陸各地でも半島部と同様の個体群増加が起きている可能性が高い。内陸に比べ潜在的な越冬地の規模が比較的小さいと考えられる知床半島では、越冬地の過剰利用が進行していることから今後大量死亡が起きる可能性もある。しかし周辺地域各地に越冬または移動可能な環境が確保され、かつ生産活動に支障がないレベルで適正な密度管理が行われていれば、半島部での激減が起きても周辺から個体の分散が行われ、また広域的な激減の危険性も減少させることが

できる。追跡個体のサンプルを蓄積することで個体群の移動型についての知見が得られるが、季節的移動個体の割合が高い地域では、滞在地域と移動経路の識別および保全は、土地管理上重要な課題となるであろう。エゾシカ個体群の保全には、保護区および周辺地域を含めた総合的な個体群および生息地の管理システムが必要である。

謝 辞

本研究は非常に多くの方々のご理解、ご援助がなければ遂行し得なかった。末筆ではありますが、ここに記して心より感謝の意を表します。

北海道大学農学部森林施業計画学講座和 孝雄教授には終始御指導を賜った。同造林学講座五十嵐恒夫教授、応用動物学講座阿部 永教授には本論文の御校閲を賜り、貴重な御助言を頂いた。同歯学部口腔解剖学第一講座大泰司紀之助教授、鈴木正嗣助手、知床自然センター山中正実研究員、北海道環境科学研究センター野生動物科梶 光一博士、美幌博物館学芸員宇野裕之氏には知床動物研究グループでの討論を通じて本研究の企画段階から終始有益な御示唆を頂き、また貴重な未発表資料を提供して頂いた。特に山中正実氏には現地調査にも多大なご協力を頂いた。森林総合研究所九州支所小泉 透博士、北海道大学農学部砂防学講座中村太士助教授、林政学講座栗山浩一助手、農林統計処理学研究室中田徹助教授、農林地情報研究室矢沢正士助教授、同文学部数理行動学講座大津起夫助教授、社会生態学講座池田 透助手には研究上様々な御教示を頂いた。

現地調査に当たり、大瀬 昇課長をはじめとする斜里町企画課、同環境保全対策室、中川元所長（当時）をはじめとする知床自然センター、金森典夫館長をはじめとする斜里町立知床博物館の皆様には様々な御援助・御協力を頂いた。猟友会斜里支部長高木寿一氏、同支部清水晴男氏にはシカに関して様々な御教示を頂いた。羅臼町の漁業者成田高松氏にはシカの食性に関する情報を提供して頂いた。地元ではこの他にも多くの方々にお世話になった。

次の方々には調査活動に直接御協力頂き、また有益な御意見も伺うことができた。濱 夏樹氏（現神戸市立王子動物園）をはじめとする北海道大学獣医学部学生・院生の皆様、岡田更世氏をはじめとする北海道大学ヒグマ研究グループの皆様、専修大学北海道短期大学造園林学科石川幸男助教授ならびに学生の皆様、北海道新聞山本 牧氏、朝日新聞橋本 卓氏、知床国立公園羅臼ビジターセンター田沢道広氏、根室市青木則幸氏、釧路高校浜田昌希氏、環境庁秀田智彦氏、岡部芳文氏、斜里町ボランティアレンジャーの皆様、知床自然教室リーダーの皆様、帯広畜産大学ゼニガタアザラシ研究グループ・北海道大学農学部林学科・同農学部応用動物学講座・同工学部・同理学部数学科・東北大学理学部生物学教室・東京大学農学部林学科・東京農工大学自然保護学科・日本獣医畜産大学野生動物研究室・明治大学地理学教室・京都大学農学部林学科の学生・大学院生の皆様。また研究生生活を支えてくれた妻藤子にも感謝したい。

なお本研究費は斜里町委託研究の一環として援助を受けた。

引用文献

- 阿部 永(1978) 各地のシカの現状.開拓に追われて.アニマ.66 30-31.
- 朝日 稔(1976) 奈良公園のシカの個体数に対する人口学的検討.天然記念物「奈良のシカ」調査報告.昭和50年度.春日顕彰会.15-23.
- Bailey,J.A.(1984) Principles of Wildlife Management. John Wiley & Sons. New York. 373pp.
- Chesson,J.(1978) Measuring preference in selective predation. Ecology.59(2): 211-215.
- Clutton-Brock,T.H., Guinness,F.E. & S.D.Albon(1982) Red Deer. Univ.Chicago Press. Chicago. 378pp.
- Clutton-Brock,T.H., Iason,G.R. & F.E.Guinness(1987) Sexual segregation and density-related changes in habitat use in male and female Red deer. J.Zool.,Lond.211: 275-289.
- 古林賢恒(1985) 森林伐採とシカの生息状況の動向ならびに食害の発生経緯について.森林環境の変化と大型野生動物の生息動態に関する基礎的研究.環境庁自然保護局, 261-296.
- 古林賢恒・丸山直樹(1977) 丹沢山塊札掛におけるシカの食性.哺乳動物学雑誌.7(2) 55-62.
- 北海道(1981) 知床半島自然生態系総合調査報告書(概説・植物編), 180pp.
- 藤巻裕蔵(1986 a) ソ連極東南部のニホンジカ(1), 北方林業.38(10): 24-26.
- 藤巻裕蔵(1986 b) ソ連極東南部のニホンジカ(3).北方林業.38(12): 23-26.
- 市川 聡・吉中厚裕(1987) 知床幌別台地開拓放棄地の植生.知床博物館研究報告.8 1-28.
- 飯村 武(1965) 丹沢山塊のシカに関する調査.神奈川県林業指導所報告13. 44pp.
- 飯村 武(1980) 丹沢山塊のシカ個体群と森林被害ならびに防除に関する研究.大日本山学会.東京.154pp.
- 池田真二郎・飯村 武(1969) 日光のシカ(*Cervus nippon centralis* KISHIDA)の生態と猟区に関する研究.農林省林試報告.200: 60-119.
- 犬飼哲夫(1952) 北海道の鹿とその興亡.北方文化研究報告.7 1-45.
- 石川幸男(1989) 知床岩尾別台地開拓放棄地の植生.知床博物館研究報告.10: 1-17.
- Ito,T.(1967) Ecological studies on the Japanese deer on Kinkazan Island I. The distribution and population structure. Bull.Mar.Biol.Stat. Asamushi, Tohoku Univ.,XIII(1): 57-62.
- 伊藤健雄(1986) 金華山島におけるニホンジカの個体数変動.哺乳類科学.53: 29-31.
- 伊藤健雄・高槻成紀(1986) 岩手県五葉山におけるニホンジカの生息動態 -特にニホンジカの分布域と季節移動について-.哺乳類科学53: 47-58.
- Ivlev,V.S.(1961) Experimental Ecology of the Feeding Fishes. translated from the Russian by Douglass Scott. Yale Univ.Press. New Heaven. 302 pp.
- Johnson,D.H.(1980) The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. Ecology.61(1): 65-71.
- 梶 光一(1981 a) 知床半島におけるエゾシカの保護管理に関する基礎的研究 -特に越冬地と生息密度について-.知床半島自然生態系総合調査報告書(動物編).145-164.
- 梶 光一(1981 b) 根室標津におけるエゾシカの土地利用.哺乳動物学雑誌.8(6): 160-170.
- 梶 光一(1986) 洞爺湖中島におけるエゾシカの個体群成長とそれが森林植生に与える影響.北海道大学博士論文.141pp.
- 梶 光一(1988) エゾシカ.大森司紀之・中川 元編著.知床の動物.北海道大学図書刊行会.札幌.155-180.
- Kaji,K., Koizumi,T. & N.Ohtaishi(1988) Effects of resource limitation on the physical and reproductive condition of Sika deer on Nakanoshima Island, Hokkaido. Acta Theriol. 33(13)187-208.
- 梶 光一・小泉 透・大森司紀之(1980) 洞爺湖中島におけるエゾシカの個体群構成.哺乳動物学雑誌.8(5): 160

- 170.
- 梶 光一・山中正実・矢部恒晶・間野 勉(1992) 知床半島で試みたエゾシカのドライブカウントと定点カウントの比較.北海道環境科学研究センター所報19:67-70.
- 神奈川県(1987) 丹沢山塊におけるニホンジカ生息実態調査報告.77pp.
- 環境庁(1987) 第3回自然環境保全基礎調査(植生調査)現存植生図.北海道6.知床岬.
- 環境庁(1987) 第3回自然環境保全基礎調査(植生調査)現存植生図.北海道7.羅臼.
- 河村俊蔵(1957) 奈良公園のシカ.日本動物記.光文社.163pp.1-166.
- 川瀬善太郎(1923) シカ.大日本山林会.303pp.
- Klein,D.R.(1970) Food selection by North American deer and their response to over-utilization of preferred plant species. in Watson,A.ed. Animal populations in relation to their food resources. Blackwell scientific publications. Oxford & Edinburgh. 25-46.
- 小泉 透(1980) エゾシカの保護と管理に関する基礎的研究 -現在の分布とその変動について-.日林北支講.29 106-109.
- 小泉 透(1981) エゾシカの保護と管理に関する基礎的研究(II) -足寄町東部地域の森林環境の変化とエゾシカの生息状況-.日林北支講.30:226-228.
- 小泉 透(1983) エゾシカの保護と管理に関する基礎的研究(IV) -生息地としての森林の機能-.日林北支講.32:74-76.
- 小泉 透(1988) エゾシカの管理に関する研究 -森林施業と狩猟がエゾシカ個体群に及ぼす影響について-.北海道大学農学部演習林研究報告.45(1):127-186.
- 熊谷幸民・小野山敬一(1988) エゾシカによる農作物被害の実態.帯大研報.16:75-85.
- Main,M.B.,& B.C.Coblentz(1990) Sexual segregation among ungulates: a critique. Wildl.Soc.Bull.18:204-210.
- 丸山直樹(1981) ニホンジカ *Cervus nippon* TEMMINCK の季節的移動と集合様式に関する研究.東京農工大学農学部学術報告.23:1-85.
- 丸山直樹・福島成樹・羽澄ゆり子・羽澄俊裕(1985) 生息密度分布からみた日光地域個体群の地理的分布構造.森林環境の変化と大型野生動物の生息動態に関する基礎的研究.226-231.
- 丸山直樹・羽澄ゆり子・森 暁(1985) ミヤコザサからみたニホンジカ越冬地.森林環境の変化と大型野生動物の生息動態に関する基礎的研究.232-247.
- 丸山直樹・関山和敏(1976) シカの通路林の効果.哺乳動物学雑誌.7(1):9-15.
- 丸山直樹・遠竹行俊・片井信之(1975) 表日光に生息するシカの食性の季節性.哺乳動物学雑誌.6(4):152-162.
- 松井善喜(1958) 鹿の食性と被害とその対策.北方林業.10:210-214.
- McCullough,D.R. (1979) The George Reserve Deer Herd. Univ. Michigan Press, Ann Arbor, 271pp.
- McCullough,D.R., D.H.Hirth & S.J.Newhouse(1989) Resource partitioning between sexes in white-tailed deer. J.Wildl.Manage.53(2):277-283.
- Miquelle,D.G., J.M.PEEK, & V.van Ballenberghe(1992) Sexual segregation in Alaskan moose. Wildl. Monogr.No.122.57pp.
- 三浦慎悟(1974) 丹沢松洞丸におけるシカ個体群の生息域の季節変化.哺乳動物学雑誌.6(2):51-56.
- 三浦慎悟(1977) 奈良公園シカ個体群の個体分布.行動からみた社会構造.天然記念物「奈良のシカ」調査報告.昭和51年度.春日顕彰会.3-41.
- 宮崎 昭(1980) シバ植生の牧養力に関する検討.天然記念物「奈良のシカ」調査報告.昭和54年度.春日顕彰会.145-148.
- Morrison,M.L., Marcot,B.G. & Mannan,R.W.eds.(1992) Wildlife-Habitat Relationships: Concepts & Applications. Univ. Wisconsin Press. Madison. 343pp.
- Neu,C.W.,Byers,C.R.& Peek,J.M.(1974) A technique for analysis of utilization-availability data. J.Wildl. Manage.38(3):541-545.

- 野崎英吉(1979) 日本の大型哺乳類研究の現状と課題. 哺乳類科学. 37: 83-124.
- 大原久友(1956) 北方野草の飼料的価値. 北方林業. 8(1): 279-282.
- 大泰司紀之(1971) エゾシカの生態 - 日高地方南部における聞き込み調査の覚え書き -. 哺乳類科学. 22: 9-18.
- 大泰司紀之(1976) 奈良公園のシカの生命表とその特異性. 天然記念物「奈良のシカ」調査報告. 昭和50年度. 春日顕彰会. 83-95.
- 大泰司紀之(1980) 遺跡出土ニホンジカの下顎骨による性別・年齢・死亡季節推定法. 考古学と自然科学. 13: 51-74.
- 大泰司紀之・中川 元編著(1988) 知床の動物 - 原生的自然環境下の脊椎動物群集とその保護 -. 北海道大学図書刊行会. 札幌. 394pp.
- Padmalal, U.K.G.K. & Takatsuki, S. (1993) Comparison of the botanical composition of the rumen and fecal contents of sika deer on Mt. Goyo. J. Mammal. Soc. Japan. 18(2): 99-104.
- Peek, J.M. (1986) A Review of Wildlife Management. Prentice-Hall. New Jersey. 486pp.
- 林業制度研究会編(1990) 森林の流域管理システム - 林政審議会中間報告「今後の林政の展開方向と国有林事業の経営改善」の解説 -. 日本林業調査会. 東京. 207pp.
- 佐藤孝則(1985) 大雪山南部におけるエゾシカの食性. 帯広百年記念館紀要3: 9-16.
- Stewart, D.R.M. (1967) Analysis of plant epidermis in faeces: a technique for studying the food preferences of grazing herbivores. J. Appl. Ecol. 4: 83-111.
- Suzuki, M. & M. Yamanaka (1991) Body size and reproductive status of Sika deer in the Shari district, Hokkaido. Wildlife conservation. Present trends and perspectives for 21st century. 209-210.
- 鈴木貞夫(1978) 日本タケ科植物総目録. 学習研究社. 東京. 384pp.
- Swihart, R.K. & N.A. Slade (1985) Influence of sampling interval on estimates of home-range size. J. Wildl. Manage. 49(4): 1019-1025.
- 斜里町(1992) しれとこ100m²運動森林復元計画林相図.
- 斜里町史編さん委員会編(1970) 斜里町史. 第2巻. 1053pp. : 449-479. 斜里町.
- 高槻成紀(1980) 奈良公園の植生とシカの影響. 天然記念物「奈良のシカ」調査報告書. 昭和54年度. 春日顕彰会. 113-132.
- Takatsuki, S. (1980a) The effects of Sika deer (*Cervus nippon*) on the growth of *Pleiblastus chino*. Jap. J. Ecol. 30: 1-8.
- Takatsuki, S. (1980b) Food habits of Sika deer on Kinkazan Island. Sci. Rep. Tohoku Univ. Ser. IV (Biol.). 38: 7-31.
- 高槻成紀(1983) 金華山島のシカによるハビタット選択. 哺乳動物学雑誌. 9(4): 183-191.
- Takatsuki, S. (1983) The importance of *Sasa nipponica* as a forage for Sika deer (*Cervus nippon*) in Omote-Nikko. Jap. J. Ecol. 33: 17-25.
- Takatsuki, S. (1986) Food habits of Sika deer on Mt. Goyo, Northern Honshu. Ecol. Res. 1: 119-128.
- Takatsuki, S. (1988) The weight contributions of stomach compartments of sika deer. J. Wildl. Manage. 52(2): 313-316.
- 高槻成紀(1989) 金華山島の自然と保護 - シカをめぐる生態系 -. 生物科学. 41(1): 23-33.
- Takatsuki, S. (1990) Changes in forage biomass following logging in a Sika habitat near Mt. Goyo. Ecol. Rev. 22(1): 1-8.
- 高槻成紀(1991) 草食獣の採食生態 - シカを中心に -. 朝日 稔・川道武男編. 現代の哺乳類学. 朝倉書店. 東京. 280pp. 119-144.
- 高槻成紀(1992) 北に生きるシカたち. 動物社. 東京. 262pp.
- Takatsuki, S. (1992) A case study on the effects of a transmission-line corridor on Sika deer habitat use at the foothills of Mt. Goyo, northern Honshu, Japan. Ecol. Res. 7: 141-146.

- 高槻成紀(1993) 五葉山のシカのハビタット解析とその応用. 哺乳類科学. 32(2) 135-137.
- 高槻成紀・朝日 稔(1976) 糞分析による奈良公園のシカの食性. 天然記念物「奈良のシカ」調査報告. 昭和50年度. 春日顕彰会. 129-141.
- Takatsuki, S. & Nakano, S. (1992) Food habits and pasture use of Sika deer at a foot hill of Mt. Goyo, northern Japan. *Ecol. Rev.* 33(3) 129-136.
- 高槻成紀・鈴木和男(1990) 大船渡市シカ対策事業平成元年度報告. 五葉山のシカ基礎調査報告 I. 大船渡市農林課. 44pp.
- 高槻成紀・鈴木和男・宮内福雄(1991) 房総のシカの食性にみられた性差とその意義. 日本哺乳類学会1991年度大会講演要旨集. p. 52.
- 館脇 操(1954) 知床半島(北見側)の植生. 北見営林局. 81pp.
- 館脇 操(1955) 汎針広混交林帯. 北方林業. 7: 240.
- 館脇 操編著(1966) 知床岬の植生 - 植物群落と土壌 -. 日本森林植生研究会. 札幌. 59pp.
- 字野裕之(1994) 阿寒地域のエゾシカの移動分散について. 自然度の高い生態系の保全を考慮した流域管理に関するランドスケープエコロジー的研究(平成5年度科学技術庁委託調査研究報告). 北海道森林技術センター. 90-98.
- Verme, L. J. (1988) Niche selection by male white-tailed deer: an alternative hypothesis. *Wildl. Soc. Bull.* 16: 448-451.
- 渡辺 宏(1987) 新森林航測テキストブック. 日本林業技術協会. 東京. 253pp.
- White, G. C. & R. A. Garrott (1990) *Analysis of Wildlife Radio-Tracking Data*. Academic Press. 383pp.
- 矢部恒晶(1990) エゾシカによる生息環境の利用と森林植生. 101回日林論. 561-563.
- 矢部恒晶・鈴木正剛・山中正実・大森司紀之(1990) 知床半島におけるエゾシカの個体群動態・食性・越冬地の利用様式および自然教育への活用法に関する調査報告(昭和63年度). 知床博物館研究報告. 11 1-20.
- 山中正実(1994) 知床半島におけるヒグマおよびエゾシカの生息環境とその規模に関する研究. 自然度の高い生態系の保全を考慮した流域管理に関するランドスケープエコロジー的研究(平成5年度科学技術庁委託調査研究報告). 北海道森林技術センター. 99-103.

Abstract

Feeding habits, habitat use and population trends of sika deer (*Cervus nippon yesoensis*) were investigated in a study area in the Shiretoko Peninsula, Hokkaido, which comprised of natural mixed forest and areas of secondary vegetation following the abandonment of cultivation. The following items were described:

1. Winter forage of sika deer was mainly gramineous plants and comprised largely of sasa bamboo (*Sasa senanensis*), which is a typical food type in northern Japan.
2. Five females and six males were radio-tracked for 1-3 years during 1989-1993. All animals ranged in low land (under 400m above sea level). The area in which the deer were most concentrated was covered by a mosaic of mixed forest and secondary forest and grassland, which provided food and cover for the deer, which was especially important in the snowy season.
3. Females did not migrate and all had similar home ranges both annually and seasonally in a valley and on an adjacent plateau. The male home range, however, followed a more scattered pattern. One male migrated between the autumn home range and the other seasonal ranges.
4. The effectiveness of habitat components (vegetation type including forest edge, topography and altitude) on the frequency with which each habitat type was used by

radio-tracked deer was investigated using multivariate regression analysis. The frequency of habitat use was mainly affected by vegetation during the non-snowy season but, during the snow-accumulated season, it was mainly affected by topography.

5. A spotlighting census during 1980-1992 indicated that the deer population in the study area has been increasing in recent years.
6. Winter forage (sasa bamboo, bark and twigs) were heavily utilized especially in the central part of the wintering area. In this area, populations of certain plant species were already depressed by herbivory, even when the total deer ranging area was not overpopulated.
7. The information received regarding movement of deer in the interior district adjacent to Shiretoko Peninsula indicated that there were more deer migrating within this area than in the peninsula. The low land of the peninsula may maintain more resources for deer because of high diversity of vegetation due to the complex topography.
8. Some management implications were derived from the results of the present study. These included: Importance of the quality of the forest in the lowland and valley areas; utilization of the movement of deer herds as an indicator of the management unit of a given range; use of the extent of plant damage in the concentrated areas of wintering deer as a sensitive indicator of population dynamics; and the need for future integration of habitat and population management planning for Shiretoko Peninsula and the adjacent interior district.

付表1-1 岩尾別地区におけるエゾシカの食痕

種 類	部位	食痕頻度			
		春	夏	秋	積雪
高木類					
ハリギリ <i>Kalopanax pictus</i>	T, L		+		
ヤマモミジ <i>Acer palmatum</i> var. <i>matsumurae</i>	T				+
エゾイタヤ <i>Acer mono</i>	B, T, L	+	+		+
ケヤマハンノキ <i>Alnus hirsuta</i>	B, T				++
ミヤマハンノキ <i>Alnus maximowiczii</i>	T, L		+		
ダケカンバ <i>Betula ermanii</i>	T, L		++	+	
ヤマグワ <i>Morus bombycis</i>	B, T				+
シナノキ <i>Tilia japonica</i>	B, T			+	
オオバボダイジュ <i>Tilia maximowicziana</i>	B, T, L				++
ハルニレ <i>Ulmus davidiana</i>	B, T				+++
オヒョウ <i>Ulmus laciniata</i>	B, T	+		++	+++
エゾヤマザクラ <i>Prunus sargentii</i>	B, T			+	
ミヤマザクラ <i>Prunus maximowiczii</i>	T, L		+		
シウリザクラ <i>Prunus ssiori</i>	B, T			+	
ナナカマド <i>Sorbus commixta</i>	B, T			+	
アズキナン <i>Sorbus alnifolia</i>	B			+	
ミズナラ <i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	T, L		+		+
カシワ <i>Quercus dentata</i>	T, L		+		+
キハダ <i>Phellodendron amurense</i>	B, T		+	+++	
ミズキ <i>Cornus controversa</i>	T, L	+	+		+
ヤチダモ <i>Fraxinus mandshurica</i> var. <i>japonica</i>	B, T			+	
アオダモ <i>Fraxinus lanuginosa</i>	B, T			+	

B : Bark, C : Culm, Fb : Friut body, Fl : Flower, Fr : Fruit, L : Leaf.

P : Petiole, S : Stem, T : Twig

+少ない, ++普通, +++多い

付表 1-2 岩尾別地区におけるエゾシカの食痕 (続き)

種 類	部位	食痕頻度			
		春	夏	秋	積雪
ホオノキ <i>Magnolia obovata</i>	B, T			+	
ナガバナナギ <i>Salix sachalinensis</i>	T, L	+	+		
タチヤナギ <i>Salix subfragilis</i>	T, L		+		
エゾノバッコヤナギ <i>Salix hultenii</i> var. <i>angustifolia</i>	B, T			++	
イチイ <i>Taxus cuspidata</i>	B, T, L			+	++
トドマツ <i>Abies sachalinensis</i>	B			+	
エゾマツ <i>Picea jezoensis</i>	B			+	
低木・灌木類					
タラノキ <i>Aralia elata</i>	B, T			+	
ヤマウルシ <i>Rhus trichocarpa</i>	T			+	
ミネカエデ <i>Acer tschonoskii</i>	T, L		+	+	
オガラバナ <i>Acer ukurunduense</i>	T, L	+	+	+	
オオカメノキ <i>Viburnum furcatum</i>	T		+		+
エゾヒョウタンボク <i>Lonicera alpigena</i> var. <i>glehnii</i>	T			+	
エゾニワトコ <i>Sambucus sieboldiana</i> var. <i>miquelii</i>	B, T, L		+		++
オオバスノキ <i>Vaccinium smallii</i>	T, L		+		
コヨウラクツツジ <i>Menziesia pentandra</i>	T, L		+		
エゾイチゴ <i>Rubus idaeus</i> var. <i>aculeatissimus</i>	T, L			+	
エゾヤマハギ <i>Lespedeza bicolor</i>	T, L		+	++	
ハシドイ <i>Syringa reticulata</i>	B, T				++
エゾスグリ <i>Ribes latifolium</i>	T, L	+			
ノリウツギ <i>Hydrangea paniculata</i>	B, T, L		+	++	+++
マユミ <i>Euonymus sieboldianus</i>	B			+	

付表1-3 岩尾別地区におけるエゾシカの食痕(続き)

種 類	部位	食痕頻度			
		春	夏	秋	積雪
蔓茎類					
ヤマブドウ <i>Vitis coignetiae</i>	T, L	+	+		+
コクワ <i>Actinidia arguta</i>	B, T, L		+	+	++
ミヤマタタビ <i>Actinidia kolomikta</i>	B, T		+	++	+
イワガラミ <i>Schizophragma hydrangeoides</i>	T		+		+
ツルアジサイ <i>Hydrangea petiolaris</i>	B, T, L		+		+
草本類					
オオアワガエリ <i>Phleum pratense</i>	L, S	+++	+++	+++	
カモガヤ <i>Dactylis glomerata</i>	L, S	+++	+++	+++	
イワノガリヤス <i>Calamagrostis langsdorffii</i>	L		++		
イトキンスゲ <i>Carex hakkodensis</i>	L			+	
キンチャクスゲ <i>Carex mertensii</i> var. <i>urostachys</i>	L		+		
メマツヨイグサ <i>Oenothera biennis</i>	L, S			++	
コンロンソウ <i>Cardamine leucantha</i>	L, S		+	++	
エゾイラクサ <i>Urtica platyphylla</i>	L, S	+	+	+	
ウド <i>Aralia cordata</i>	L, S, Fr		++		
オミナエシ <i>Patrinia scabiosaefolia</i>	L, S		++	++	
ツリガネニンジン <i>Adenophora triphylla</i> var. <i>japonica</i>	L, S		+		
ヨブスマソウ <i>Cacalia hastata</i> var. <i>orientalis</i>	L		+		
コウゾリナ <i>Picris hieracioides</i> var. <i>glabrescens</i>	L, S		+	+++	
セイヨウタンポポ <i>Taraxacum officinale</i>	L, S, F1	+			
ハンゴンソウ <i>Senecio cannabifolius</i>	L, S		+	++	
オオブキ <i>Petasites japonicus</i> var. <i>giganteus</i>	P	+	++	++	
エゾノコギリソウ <i>Achillea ptarmica</i> var. <i>macrocephala</i>	L, S		+	+++	

B : Bark, C : Culm, Fb : Friut body, F1 : Flower, Fr : Fruit, L : Leaf.

P : Petiole, S : Stem, T : Twig

+少ない, ++普通, +++多い

付表 1-4 岩尾別地区におけるエゾシカの食痕

種 類	部位	食痕頻度			
		春	夏	秋	積雪
チシマアザミ <i>Cirsium kamtschaticum</i>	L, S		++	++	
ヨツバヒヨドリ <i>Eupatorium chinense</i> var. <i>sachalinense</i>	L, S		+	++	
オオヨモギ <i>Artemisia montana</i>	L, S		+	+++	
ミミコウモリ <i>Cacalia auriculata</i> var. <i>bulbifera</i>	L, S		+		
コガネギク <i>Solidago virga-aurea</i> subsp. <i>leiocarpa</i>	L, S			+	
アキカラマツ <i>Thalictrum minus</i> var. <i>hypoleucum</i>	L, S		++	++	
アカミノレイヨウショウマ <i>Actaea erythrocarpa</i>	L, S		++		
エゾノリュウキンカ <i>Caltha palustris</i> var. <i>barthei</i>	L, P	+	+	+	
オオカサモチ <i>Pleurospermum kamtschaticum</i>	L, P		++		
エゾニュウ <i>Angelica ursina</i>	L, P	+			
ノラニンジン <i>Daucus carota</i>	L, S		+	++	
ミツバ <i>Cryptotaenia japonica</i>	L, S		+		
エゾノヨロイグサ <i>Angelica anomala</i>	L, S		+++		
オオバセンキュウ <i>Angelica genuiflexa</i>	L, P			++	
マルバトウキ <i>Ligusticum hultenii</i>	L, P		+		
オオハナウド <i>Heraclium dulce</i>	L, P	+	+		
オオイタドリ <i>Polygonum sachalinense</i>	L	+	+		
ナガボノシロワレモコウ <i>Sanguisorba tenuifolia</i>	L, S		+		
オニシモツケ <i>Filipendula kamtschatica</i>	L, P	+	+		
ヤマブキショウマ <i>Aruncus dioicus</i> var. <i>tenuifolius</i>	L, S		+	++	
シロツメクサ <i>Trifolium repens</i>	L, S		+++	+++	
チシマゲンゲ <i>Hedysarum hedysaroides</i>	L, S		+		
サンカヨウ <i>Diphylleia grayi</i>	L, S	+			

付表1-5 岩尾別地区におけるエゾシカの食痕

種 類	部位	食痕頻度			
		春	夏	秋	積雪
エゾノクロクモソウ <i>Saxifraga fusca</i>	L, P		+		
バイケイソウ <i>Veratrum grandiflorum</i>	L, S	+	+		
マイヅルソウ <i>Maianthemum dilatatum</i>	L, S		+		
ツバメオモト <i>Clintonia udensis</i>	L, S		+		
オオアマドコロ <i>Polygonatum odoratum</i> var. <i>maximowiczii</i>	L, S		+		
ギョウジャニンニク <i>Allium victorialis</i> var. <i>platyphyllum</i>	L	+			
オオウバユリ <i>Lilium cordatum</i> var. <i>glehnii</i>	L	+			
エゾスカシユリ <i>Lilium maculatum</i> var. <i>dauricum</i>	L, S, Fl		+		
ショウジョウバカマ <i>Heloniopsis orientalis</i>	L		+		
ミツガシワ <i>Menyanthes trifoliata</i>	L, P		++	+	
スゲ属 (不明) <i>Carex</i> spp.	L			+	++
イネ科 (不明) <i>Gramineae</i> gen. undet.	L			+	++
セリ科 (不明) <i>Umbelliferae</i> gen. undet.	L, S		+	+	
シソ科 (不明) <i>Labiatae</i> gen. undet.	L, S			++	
タデ科 (不明) <i>Polygonaceae</i> gen. undet.	L			+	
ササ類 クマイザサ <i>Sasa senanensis</i>	L, C	++	+	++	+++
シダ類 ワラビ <i>Pteridium aquilinum</i>	L, P		++	++	
トクサ <i>Equisetum hyemale</i>	S				++
オシダ科 (不明) <i>Dryopteridaceae</i> gen. undet.	L			+	
担子菌類 シイタケ <i>Lentinus edodes</i>	Fb			+	

B : Bark, C : Culm, Fb : Friut body, Fl : Flower, Fr : Fruit, L : Leaf.

P : Petiole, S : Stem, T : Twig

+ 少ない, ++ 普通, +++ 多い