

論文

ミヤコザサの維持と樹木実生の更新にエゾシカの採食が与える影響

寺井裕美*・柴田昌三**

Browsing effects of deer (*Cervus nippon yesoensis* Heude) on the growth of dwarf bamboo (*Sasa nipponica* Makino et Shibata) and the regeneration of tree seedlings

Yumi TERAI*, Shozo SHIBATA**

エゾシカによる森林衰退が報告されている北海道、白糠において、エゾシカがミヤコザサの形態、現存量に与える影響を調査した。またシードバンク、実生の調査を行うことにより、白糠の森林におけるエゾシカ、ミヤコザサ、樹木実生の関係を解明しようとした。エゾシカの採食を受けることによりミヤコザサの地上部は矮小化し、現存量も減少していた。一方、地下部現存量は軽度には採食を受けている区で多くなっており、地下茎は長くなっていた。しかし過度の採食を受けた場合には地下部現存量も極度に減少し、ミヤコザサの消滅が危惧された。ミヤコザサは採食耐性が高いと言われるものの、その耐性には限界があることが示唆された。過度の採食を受けていたミヤコザサでもエゾシカを排除することにより回復がみられ、その過程ではまず地上部に投資していた。また他植物種の実生調査では、ミヤコザサが軽度には採食を受けている区で実生数が多く、実生の生存のためには適度な現存量のササは好影響を与えたと考えられた。調査地では種子供給とシードバンクの発達が期待できるため、エゾシカの密度管理によってミヤコザサを適量に維持し、実生更新を促進できる可能性が示唆された。

キーワード：ミヤコザサ、エゾシカ、実生、採食、白糠

Browsing effects of deer on the growth of dwarf bamboo were studied at Shiranuka, Hokkaido where forest degradation caused by deer is reported. We also tried to reveal the relations among deer, dwarf bamboo and seedlings of tree species by investigation of seedbanks and seedlings. The aboveground part of dwarf bamboo was dwarfed and the biomass was reduced under browsing pressure. On the other hand, the underground biomass of dwarf bamboo increased and the rhizomes became longer under the light browsing pressure. However, the underground biomass was reduced seriously and seemed to vanish under the severe browsing pressure. Although dwarf bamboo is regarded to be tolerant to browsing pressure, the limit of its tolerance is shown. When the over-browsed dwarf bamboo was protected from browsing pressure, dwarf bamboo started to recover its aboveground part. The appearance of more seedlings at the site where dwarf bamboo is under the light browsing pressure suggests that the moderate biomass and density of dwarf bamboo gives a good influence on the survival of seedlings. Enough seed supply and developed seedbanks show that the seedling regeneration can be promoted by controlling the biomass of dwarf bamboo under the controlled deer density.

Key words: *Sasa nipponica* Makino et Shibata, *Cervus nippon yesoensis* Heude, seedling, browsing, Shiranuka

1. はじめに

我が国では近年ニホンジカ *Cervus nippon*, エゾシカ *Cervus nippon yesoensis* の増加が大きな問題になっており、各地で農林業被害、森林衰退が報告されている。岩手県金華山島、奈良県大台ヶ原などの地域では、高密度化したシカ類が森林植生を大きく変えてしまった。(柴田ほか 1984; TAKATSUKI & GORAI 1994)。また北海道では、近年エゾシカが分布域を拡大し生息数を増加さ

せてきた結果、農林業被害が急増し、特に生息の中心地である道東地域での平成 8 年度被害額は約 42 億円にまで達した。期間・地域を限定した可猟区の設定などにより有害駆除を含めた捕獲数は増加したものの農林業被害の軽減にはつながらず、さらには天然林の樹皮剥皮や林床植物の減少など生態系への悪影響も生じてきた(北海道のシカ管理計画)。

北海道東部に位置する京都大学北海道演習林白糠区では、1980 年代終わり頃より小径木のトドマツなどに剥皮

* 元京都大学大学院農学研究科森林科学専攻

** 京都大学農学研究科附属演習林

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

** Graduate School of Agriculture (University Forest), Kyoto University

被害が見られはじめたが、1993年頃にはオヒョウやハルニレなどの広葉樹への剥皮被害も確認され始めた。さらに、かつては植生高が1.2mほどあったミヤコザサもエゾシカの採食によって植生高が10cmほどに小さくなるなど、過去10年間で急激な植生の変化が認められている。特に1997年の春には、胸高直径30cm以上のオヒョウへの被害も顕著になり、1998年には被害木が急増した（柳ほか1998）。

このような問題に対して、最近ではよく「共存」が目指すべき目標とされる（横山・柴田 1997）。しかし実際にはシカ類と森林が何の摩擦もなく共存することは理想論に過ぎず、「共存」を目指すためには実状を正確に把握し、また、それらの間の相互作用を理解した上で対策を考えなくてはならない。

これまでに行われたエゾシカと森林に関する研究は、ほとんどが樹皮の剥皮に関するものであり（高橋ほか1997；高柳ほか 1991）、森林床部に焦点を当てたものは少ない（明石 2000）。また林床植物の中でも特にミヤコザサに注目したもの、とりわけミヤコザサの地下部までを研究した例はない。本研究では、エゾシカとミヤコザサの関係、またミヤコザサと樹木実生の関係を調べ、ミヤコザサを材料に森林床部における生物間相互作用を解明することを目的とした。また森林内での実験的制御により、ミヤコザサをエゾシカから保護した場合の動向についても調査した。

2. 調査地および調査方法

2. 1. 調査地と実験区の概況

京都大学北海道演習林白糠区は面積880.4ha、北海道東部釧路市の西約40km、白糠丘陵南部に位置する（図1）。標高は64～270m、地形はかなり急峻である。海岸線に近い気候は比較的温和であり、積雪深は60cm程

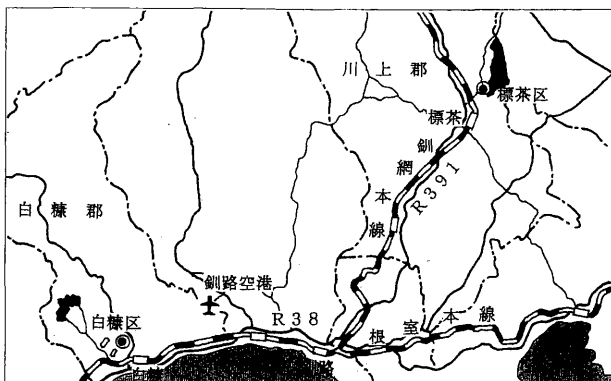


図1 京都大学北海道演習林白糠区位置図

Fig.1 Location of Shiranuka Division of Hokkaido Forest, Kyoto University Forests

度、年平均気温は6.7℃、年平均降水量は1096mmである。天然林は常緑針葉樹のトドマツと落葉広葉樹のハルニレ、ミズナラ、ヤチダモ、ダケカンバなどから構成される針広混交林である。

京都大学北海道演習林白糠区において、エゾシカによるミヤコザサの被食率を食痕、ミヤコザサの被度、群落高、シカ道の数などにより推定し、被食率が段階的になるよう20m×20mのプロットを4ヶ所に設定した。プロット1（写真1）は被食率90%以上、プロット3は被食率50～90%、プロット4は被食率10～50%、プロット5は被食率10%以下であった。またプロット1周辺にはエゾシカの被害が数年前から激しいため（写真2）、ミヤコザサの回復を観察する目的で1997年夏に、高さ2mの金網で囲い込んだ部分（写真3）が設置されている。本調査では、この囲い込み地内にプロット2（写真4）を設定した。なお、プロット1～4は5林班に、プロット5は8林班に設定した。

プロット1、2では胸高直径4cm以上、プロット3、4、5では全ての樹木を対象に、樹種、胸高直径、樹高を測定した。その結果、プロット1、2はトドマツが優占する林分、プロット3はハルニレとトドマツの優占林、プロット4はシナノキが、プロット5はミズナラが優占する広葉樹林であった。いずれの林分においても直径階が0～10cmに属する個体が多く、正常に稚樹が供給されていると言える。

各プロット内の任意の5ヶ所（後で述べる実生枠に対応）において相対照度を求めた（表1）。実生枠は光環境が異なる部分を5ヶ所選んで設定したため多少ばらつきはあったが、相対照度10%未満の環境が多かった。

2. 2. 調査方法

(1) ミヤコザサ、エゾシカについて

今回、調査の対象となった白糠の林床植生を形成しているササ類はミヤコザサ *Sasa nipponica* Makino et Shibata である。ミヤコザサは地下茎を一定方向に伸ばし、地下茎から稈を出す。稈は高さ50～80cm、細く単一で地上では枝を分岐しない（図2）。

ミヤコザサは毎年地上部を更新するため、草本のよう

表1 調査プロットにおける相対照度（平均±標準偏差%）
Table 1 Relative light intensity of each study site (mean±sd %)

	実生枠1 quadrat1	実生枠2 quadrat2	実生枠3 quadrat3	実生枠4 quadrat4	実生枠5 quadrat5
プロット5	6.55±3.28	4.19±2.25	31.94±13.49	2.99±1.97	2.52±0.97
プロット4	1.14±0.08	2.23±0.70	1.55±0.29	2.12±0.18	1.43±0.13
プロット3	1.39±0.06	1.28±0.04	17.88±4.37	2.04±0.06	7.74±4.46
プロット1	1.53±0.56	2.02±0.68	1.38±0.05	2.36±1.50	5.51±2.06
プロット2	1.65±0.06	1.52±0.06	61.87±4.16	1.25±0.05	1.61±0.34

* 2000年8月11日測定

* measured on 11. Aug. 2000

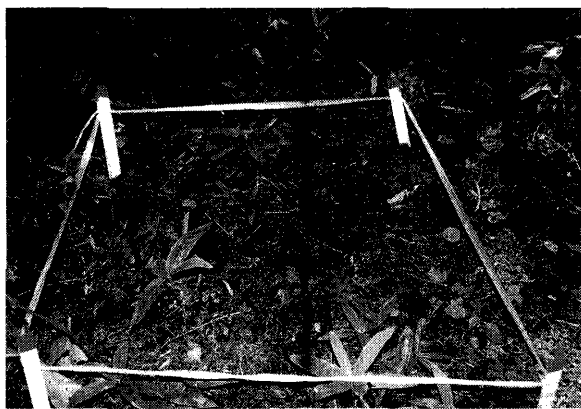


写真1 プロット1の調査時の状態
Photo 1 Appearance of Plot 1 on August, 2000



写真2 プロット2を設定した場所の柵で囲う前の林床状態
Photo 2 Condition of forest floor of Plot 2 site before fencing on July, 1998



写真3 1998年秋に設置された柵
Photo 3 Fence set for conservation in autumn, 1998



写真4 プロット2の調査時の状態
Photo 4 Appearance of Plot 2 on August, 2000

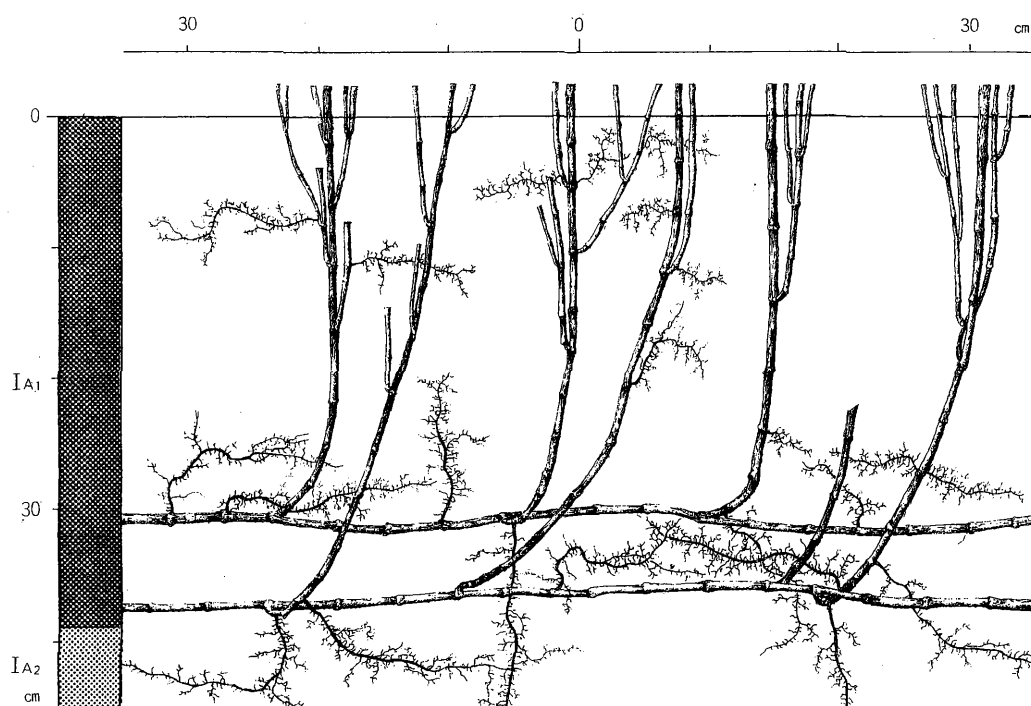


図2 ミヤコザサ根茎図 (荻住 昇「樹木根系図説」より)
Fig.2 Rhizome of *Sasa nipponica*

なふるまいをするとされる。葉は長楕円状で、長さは15～25cmである。ミヤコザサの葉はタンパク質に富み、春には乾燥重量の約20%、そのほかの季節でも15%を占める。しかも地上部の寿命が短く、食べられても翌年には地下茎から出芽してくる。このためミヤコザサはシカの食料として大変すぐれており、シカの主食となっている地域も多い(日高 1996)。

なお「稈」という場合、地下茎から出た稈を指すのか、分岐した各枝を指すのかがあいまいである。地上部のみを調査した研究では、分岐した枝を「稈」としている場合も多いが、本論文では地下茎から出た稈を「一株」とカウントし、その稈から分岐した、実際には枝にあたる部分を「稈」と表現することにする。

エゾシカ *Cervus nippon yesoensis* Heude は、北海道に生息するニホンジカの亜種で、亜種の中では最も大型である(日高 1996)。

(2) 調査方法

調査は2000年8月中旬に行った。プロット1～5それぞれの中に1m四方の実生枠を5個設け、その中にある実生の数を樹種ごとにカウントした。さらに実生枠の横に50cm四方のササ掘り上げ用コドラートを設け、掘り上げた。

掘り上げたサンプルは土をほぐし、枯死地下茎、古い地下茎、新(当年生)地下茎に分類した。古い地下茎、新地下茎の区別の基準としては、地下茎がまだ白くて柔らかく、節部に皮が残っている形態のものを新地下茎とした。

枯死地下茎、新地下茎は、長さ、太さ(地下茎の直径)を測定した。

古い地下茎は、長さ、太さ、推定齢、生株数、枯死株数、冬芽数を測定した。太さは平均的なデータをとるために、地下茎の中央部の節間で測定した。その後、太さから断面積を求め、それに長さをかけることで体積を推定した。さらに各プロットからランダムに100個の節を選び、節間長を測定した。なお、推定齢、枯死株数、冬芽数については特定の傾向が認められなかったため、本論文では言及しない。

地下茎からでた株については、分岐した稈のうち最も長いものの長さのみを測定し、株あたりの葉数を測定した。

測定後サンプルを、地下茎、稈、葉に分け、乾燥させた。乾燥は80℃で48時間以上行い、それぞれの乾燥重量を測定した。

採食による葉の面積、重さ、厚さへの影響を見るため、各プロットの実生枠周辺からランダムに10枚ずつ葉を採

取した。サンプリングの際は完全に成熟した葉で比較するために各稈の上から2番目の葉を選んだ。採取した葉はスキャナーで取り込んで面積を測定し、80℃で48時間以上乾燥させて乾燥重量を測定した。葉面積と葉重から葉の厚さの指標である比葉面積(SLA)を求めた。

上記各測定項目について、検定を行った。プロット1, 3, 4, 5間の比較には、等分散とみなされるものについては一元分散分析を、等分散とみなされないものについてはKruskal-Wallisの順位検定法を用い、有意確率5%で有意差がみられた場合には、引き続きTukey法を用いて多重比較を行った。プロット1, 2の比較には、F検定にて有意確率5%で等分散とみなされるものについてはt検定を、等分散とみなされないものについてはWelch法を用いた。

またシードバンク調査として、2000年6月雪解け後の土壌を採取し、また2000年8月中旬に掘り上げたササをほぐした際に出た土壌も一部採取し、京都大学演習林本部試験地のガラス室内に播きだして発芽状況を観察した。

3. 結果

3. 1. エゾシカがミヤコザサの生育に与える影響

(1) 現存量

プロット1, 3, 4, 5における1㎡当たりのミヤコザサの地下部、地上部の現存量を、乾燥重量を用いて、平均値±標準偏差で表2に示した。なお地下部、地上部ともに、枯死部分の重量は含んでいない。また同化産物が地下部、地上部にどのように配分されているかを見るためT-R率(地上部現存量を地下部現存量で割ったもの)を求めた。

地下部現存量はプロット5では $177.05 \pm 52.31 \text{ g/m}^2$ 、プロット4では $223.10 \pm 39.24 \text{ g/m}^2$ 、プロット3では $287.44 \pm 16.92 \text{ g/m}^2$ 、プロット1では $81.46 \pm 36.59 \text{ g/m}^2$ となり、軽度の採食を受けているプロット3で、他のいず

表2 ミヤコザサの地下部、地上部現存量、T-R率(平均±標準偏差)

Table 2 Comparison of under- and aboveground organs biomass of *Sasa nipponica* (mean ± sd)

	地下部 Underground organs (DW g/m ²)		*地上部 *Aboveground organs (DW g/m ²)		T-R率 T-R ratio
プロット5	177.05±52.31	c	321.26±76.90	c	1.81
プロット4	223.10±39.24	c	152.42±57.58	b	0.68
プロット3	287.44±16.92	b	115.59±22.30	b	0.40
プロット1	81.46±36.59	a	24.26±4.69	a	0.30

*地上部現存量には、地中部分の稈も含まれる

*These organs contain the underground culms

数値右の文字は、異なる文字がついているプロット間で有意差が見られたことを示す

Different letters denote significant differences among plots

れのプロットよりも有意に多かった。

地上部現存量は、プロット5で $321.26 \pm 76.90 \text{ g/m}^2$ 、プロット4で $152.42 \pm 57.58 \text{ g/m}^2$ 、プロット3で $115.59 \pm 22.30 \text{ g/m}^2$ 、プロット1で $24.26 \pm 4.69 \text{ g/m}^2$ となり、被害の程度が大きくなるにつれて減少する傾向が見られた。プロット5は他のいずれのプロットよりも有意に多く、プロット1は他のいずれのプロットよりも有意に少なかった。

T-R率は採食の程度が激しくなるにつれて小さくなっていた。荻住（1969）はミヤコザサ型のT-R率を1.1～1.5としているが、白糠ではプロット5のみが荻住の値に近く、プロット1、3、4ではかなり小さい値を示した。

(2) 地下茎

プロット1、3、4、5におけるミヤコザサの古い地下茎の1㎡当たりの総延長、体積、現存量（乾燥重量で表す）を求め、表3に示した。

古い地下茎の総延長はプロット5で 17.22 m/m^2 、プロット4で 26.92 m/m^2 、プロット3で 32.90 m/m^2 、プロット1で 9.30 m/m^2 となった。プロット3、4、5では採食圧が高くなるにつれて地下茎が長くなっており、軽度採食を受けているプロット3、4で有意に長かった。最も採食圧の高いプロット1の地下茎が有意に短いことは、地上部のダメージが大きすぎ、その影響が地下部に反映されている可能性を示している。

古い地下茎の体積はプロット5で $33011.74 \text{ cm}^3/\text{m}^2$ 、プロット4で $49926.42 \text{ cm}^3/\text{m}^2$ 、プロット3で $68903.51 \text{ cm}^3/\text{m}^2$ 、プロット1で $15616.46 \text{ cm}^3/\text{m}^2$ となり、全てのプロット間で有意差が見られた。採食圧が高くなるにつれて体積は増加しているが、最も採食圧の高いプロット1で急激に減っており、総延長の場合と同様、軽度採食を受けているプロット3、4で多かった。

表3 古い地下茎の総延長、体積、現存量
Table 3 Comparison of old rhizomes of *Sasa nipponica*

	総延長 length (m/m ²)		体積 volume (cm ³ /m ²)		現存量 biomass (DW g/m ²)
プロット5	17.22 ± 4.94	c	33011.74 ± 12984.44	d	164.63 ± 51.86
プロット4	26.92 ± 4.66	b	49926.42 ± 11943.47	c	213.06 ± 41.48
プロット3	32.90 ± 3.36	b	68903.51 ± 2970.62	b	270.70 ± 20.18
プロット1	9.30 ± 3.97	a	15616.46 ± 9691.59	a	74.46 ± 36.02

表4 古い地下茎の比重、平均直径
Table 4 Specific gravity and mean diameter of old rhizomes of *Sasa nipponica*

	比重 specific gravity (DW g/cm ³)		平均直径 mean diameter (mm)
プロット5	0.00458 ± 0.00076		5.29 ± 0.77
プロット4	0.00433 ± 0.00051	ns	4.65 ± 0.97
プロット3	0.00393 ± 0.00016		5.00 ± 0.85
プロット1	0.00520 ± 0.00124		4.45 ± 1.19

ns: not significant

古い地下茎の現存量も総延長、体積と同様の傾向を示し、軽度の採食を受けているプロット3で有意に多く、最も採食圧が高いプロット1で少なかった。

表4に古い地下茎の比重（現存量を体積で割ったも

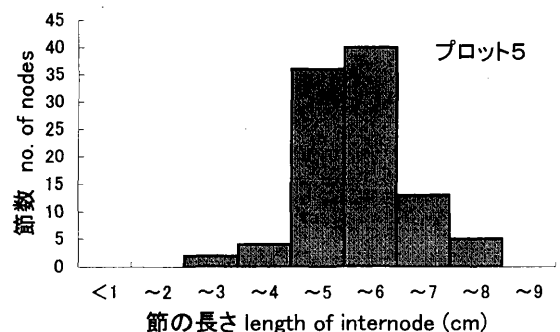
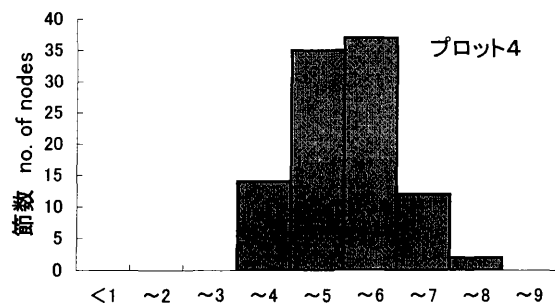
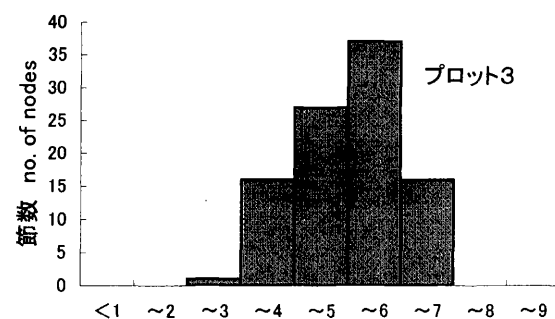
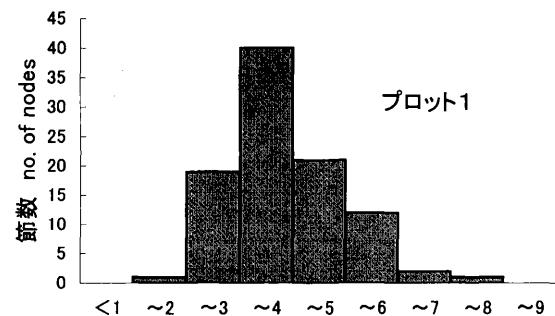


図3 古い地下茎の節間長の頻度分布
Fig.3 Histogram of the length of internode

表5 新地下茎の1㎡当たりの総延長, 体積, 現存量
Table 5 Comparison of current rhizomes of *Sasa nipponica*

	総延長 length (m/m ²)	体積 volume (cm ³ /m ²)	現存量 biomass (DW g/m ²)
プロット5	0.86±0.83	1497.06±1401.70	4.296±4.325
プロット4	2.11±1.76	1831.39±1435.59	10.048±9.194
プロット3	0.99±1.08	1295.60±1322.21	6.464±7.356
プロット1	0.13±2.97	26.70±59.71	0.272±0.608

表6 最大稈高, 1㎡当たりの株数 (密度)
Table 6 Max. culm height and no. of underground culms of *Sasa nipponica*

	最大稈高 max. culm height (cm)	株密度 no. of underground culms (no./m ²)
プロット5	89.17±9.24 c	36.8±10.73 a
プロット4	31.32±2.72 b	73.6±29.48 b
プロット3	27.18±1.66 a b	74.0±30.90 b
プロット1	22.95±5.93 a	18.0±2.31 a

表7 葉数, 葉現存量, 1葉当たりの重さ, 面積, 比葉面積
Table 7 Comparison of current leaves of *Sasa nipponica*

	葉数 no. of leaves (no./m ²)	葉現存量 weight of leaves (DW g/m ²)	1葉当たりの重さ single leaf weight (g)	1葉当たりの面積 single leaf area (cm ²)	比葉面積 SLA (cm ² /g)
プロット5	188.0±49.96 a	87.99±21.43 c	0.400±0.099 d	91.36±16.35 d	232.76±20.65 b
プロット4	572.8±246.50 b	56.10±27.25 b	0.223±0.042 c	52.84±8.18 c	239.16±17.63 b
プロット3	539.0±101.69 b	41.64±9.38 a b	0.132±0.036 b	34.15±7.52 b	263.36±25.38 a
プロット1	125.0±46.46 a	7.40±2.68 a	0.106±0.036 a	28.45±9.22 a	272.50±30.70 a

表8 稈現存量, 葉現存量, C-F比
Table 8 Comparison of biomass of culms and leaves of *Sasa nipponica*

	稈 culms (DW g/m ²)	葉 leaves (DW g/m ²)	C-F比 C-F ratio
プロット5	233.27±62.55 c	87.99±21.43 c	2.65
プロット4	96.33±34.12 b	56.10±27.25 b	1.72
プロット3	73.95±16.90 a	41.64±9.38 a b	1.78
プロット1	16.86±7.58 a	7.40±2.68 a	2.28

の), 地下茎の平均直径を示した。

古い地下茎の比重は, 4プロット間で差は見られなかった。

古い地下茎の平均直径は, プロット5で5.29mm, プロット4で4.65mm, プロット3で5.00mm, プロット1で4.45mmであり, プロット間で有意差がみられたところもあったが, 明瞭な傾向は見られなかった。

次に古い地下茎の節間長の頻度分布を1cmごとのヒストグラムで図3に示した。いずれのプロットにおいても, 節間長は一山分布を示した。プロット1では3~4cmの節が最も多かったが, プロット3, 4, 5では5~6cmの節が最も多かった。

新地下茎についても同様に, 1㎡当たりの総延長, 体積, 現存量 (乾燥重量で表す) を求め, 表5に示した。いずれの項目も, 有意差は見られなかった。

(3) 地上部

プロット1, 3, 4, 5の最大稈高 (地下茎からの株の高さ), 1㎡当たりの株数 (株密度) を表6に示した。

最大稈高は採食圧が高くなるにつれて低くなった。1㎡当たりの株密度はプロット5で36.8本, プロット4で73.6本, プロット3で74.0本, プロット1で18.0本となり, 軽度の採食を受けているプロット3, 4で有意に多かった。採食を受けることによって株密度が増加する傾向が見られたが, プロット1では地下茎同様, 株密度も

かなり低下していた。

次に, プロット1, 3, 4, 5における1㎡当たりのミヤコザサの葉数, 葉現存量, 葉1枚当たりの重さ, 面積, 比葉面積を表7に示した。なお, 葉1枚当たりの重さ, 面積, 比葉面積は, 各プロット50枚ずつの測定値から求めた。

葉数は, 軽度の採食を受けているプロット3, 4で有意に多くなっていた。

葉の現存量は, ほとんど採食を受けていないプロット5で, 他のいずれの区よりも有意に多く, 採食圧が高くなるにつれて減少していた。特にプロット1は, 他の3プロットの最小値に比べても6分の1程度まで減少しており, シカによる採食圧がかなり高いと考えられた。

1枚当たりの葉重, 葉面積はすべてのプロット間で有意差が見られ, シカの採食を受けることによりミヤコザサの葉は有意に小さくなっていた。比葉面積はプロット3, プロット1で大きく, 採食を受けることによって葉が薄くなることを示していた。

以上の結果を合わせると, ミヤコザサはシカの採食を受けることにより葉が明らかに小型化し, プロット1では葉数, 葉現存量ともかなり減少していた。

次に, プロット1, 3, 4, 5における稈, 葉の現存量を表8に示した。また稈, 葉への配分を見るためにC-F比 (稈の現存量/葉の現存量) を求めた。

稈の現存量と葉の現存量はいずれも, 採食圧が高くなるにつれて減少していた。C-F比はほとんど採食を受けていないプロット5, 最も採食を受けているプロット1で高く, 軽度の採食を受けているプロット3, 4で低かった。岩元 (1980) は, 放牧によって採食を受けたササは回復のために葉量が稈量に対して増えるとしており, プロット3, 4は軽度の採食を受けているため葉量の割合が増えたと考えられる。

3. 2. エゾシカからの保護後のミヤコザサの回復過程

本項ではプロット1, 2の調査結果をもとに, エゾシカから3年間保護した場合のミヤコザサの回復について検討する。

プロット1, 2における1 m²当たりのミヤコザサの地上部, 地下部の現存量を, 乾燥重量を用いて表9に示した。またT-R率も求めた。地下部には差がみられず, むしろプロット2で減少していたが, 地上部現存量はプロット2で有意に多くなっていた。T-R率もプロット2で顕著に大きく, プロット2では地上部への投資の割合が大きかった。

プロット1, 2における古い地下茎の総延長, 体積, 現存量, 比重, 平均直径を表10に示した。いずれの項目においても有意差はみられず, 3年程度のエゾシカからの保護では古い地下茎に変化は現れていなかった。

プロット1, 2における, 新地下茎, 古い地下茎, 枯死地下茎の割合を図4に示した。古い地下茎については変化が現れていなかったものの, 新地下茎はプロット2で多く, 枯死地下茎はプロット2で少なかった。

表9 プロット1, 2の比較: 地下部, 地上部現存量

Table 9 Comparison of under- and aboveground organs biomass of *Sasa nipponica* according to the existence of browsing

	地下部 Underground organs (DW g/m ²)		*地上部 *Aboveground organs (DW g/m ²)		T-R ratio
プロット2	78.76±17.71	ns	69.37±22.64	p<0.05	1.14
プロット1	81.46±36.59		24.26±4.69		0.30

*地上部現存量には, 地中部分の秆も含まれる

*These organs contain the underground culms

表10 プロット1, 2の比較: 古い地下茎の総延長, 体積, 現存量, 比重, 平均直径

Table 10 Comparison of old rhizomes of *Sasa nipponica* according to the existence of browsing

	総延長 length (m/m ²)		体積 volume (cm ³ /m ²)		現存量 biomass (DW g/m ²)		比重 specific gravity (DW g/cm ³)		平均直径 mean diameter (mm)	
プロット2	8.63±3.06	ns	14882.67±6499.21	ns	66.26±27.14	ns	0.00458±0.00076	ns	4.33±1.10	ns
プロット1	9.30±3.97		15616.46±9691.59		74.46±36.02		0.00520±0.00124		4.45±1.19	

表11 プロット1, 2の比較: 最大稈高, 株密度

Table 11 Comparison of culm max. height and no. of underground culms according to the existence of browsing
plot 1 is under browsing pressure, while plot 2 is free from it

	最大稈高 culm height (max) (cm/m ²)		株密度 no. of culm (no. /m ²)	
プロット2	32.41±2.44	p<0.05	27.2±18.20	ns
プロット1	22.95±5.93		18.0±2.31	

表12 プロット1, 2の比較: 葉数, 葉現存量, 1葉当たりの重さ, 面積, 比葉面積

Table 12 Comparison of current leaves of *Sasa nipponica* according to the existence of browsing
plot 1 is under browsing pressure, while plot 2 is free from it

	葉数 no. of leaves (no./m ²)		葉現存量 weight of leaves (DW g/m ²)		1葉当たりの重さ single leaf weight (g)		1葉当たりの面積 single leaf area (cm ²)		SLA SLA (cm ² /g)	
プロット2	211.2±163.96	ns	28.91±9.39	p<0.01	0.155±0.039	p<0.001	42.41±8.33	p<0.001	277.53±24.18	ns
プロット1	125.0±46.46		7.40±2.68		0.106±0.036		28.45±9.22		272.50±30.70	

プロット1, 2における最大稈高, 1 m²当たりの株数(株密度)を表11に示した。プロット2で稈は有意に高くなっていたが, 株密度は増加傾向はみられるものの有意な差ではなかった。

プロット1, 2における1 m²当たりのミヤコザサの葉数, 葉の現存量, 葉1枚当たりの重さ, 面積, 比葉面積を表12に示した。葉数には有意差がみられなかったが, 葉現存量はプロット2で有意に多かった。また, プロット2のミヤコザサの葉は有意に重く, 大きくなっていたが, 厚さは変わらなかった。

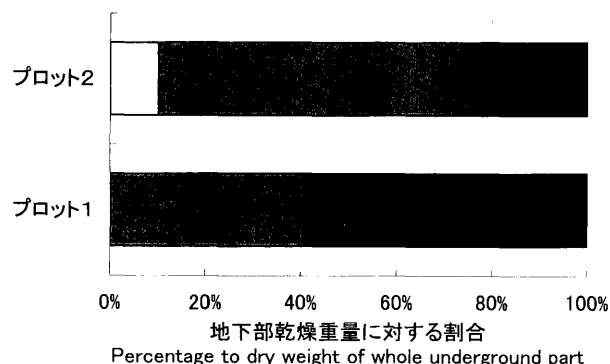


図4 プロット1, 2の比較: 新地下茎, 古い地下茎, 枯死地下茎の割合 (%)

Fig.4 Percentage of dry weight of current, old and dead rhizomes of *Sasa nipponica* according to the existence of browsing

plot 1 is under browsing pressure, while plot 2 is free from it
白: 新地下茎 灰色: 古い地下茎 黒: 枯死地下茎

white: current rhizome gray: old rhizome black: dead rhizome

プロット1, 2における稈, 葉現存量, C-F比を表13に示した. 稈現存量, 葉現存量ともにプロット2で有意に多く, プロット2の地上部の回復が認められた. C-F比はプロット2の方が小さい値をとっており, プロット2のミヤコザサの方が単位あたりの同化部分でまかなう非同化部分が少ないといえる.

3. 3. ミヤコザサと実生の関係

各プロットにおける樹木実生数を表14に示した.

実生数は, ほとんど採食を受けていないプロット5で他のいずれの区よりも有意に少なく, 次いで, 最も高い採食を受けているプロット1で少なかった. また, シカを排除したプロット2での実生数はプロット1, 5に比べると有意に多く, プロット3, 4とは有意差が見られなかった.

次に, ミヤコザサ地上部現存量と1m²あたりの平均の実生数の関係を図5に示した. 両者の間には相関関係が見られた ($r = -0.4686$, $p < 0.05$).

6月に採取した土壌のシードバンク調査では, ハルニレ, アズキナシなどの広葉樹の発芽がいくつか確認できたがそれほど多くはなかった. 草本類ではムカゴイラクサを始めとする数種が確認できた. しかしミヤコザサをほぐした際に出た土壌からの発芽は見られず, 8月の時点ではシードバンクは機能していないと考えられた.

表13 プロット1, 2の比較: 稈現存量, 葉現存量, C-F比
Table 13 Comparison of biomass of culms and leaves of *Sasa nipponica* according to the existence of browsing
plot 1 is under browsing pressure, while plot 2 is free from it

	稈 culms (DW g/m ²)		葉 leaves (DW g/m ²)		C-F比 C-F ratio
プロット2	40.46 ± 15.79	p < 0.05	28.91 ± 9.39	p < 0.01	1.40
プロット1	16.86 ± 7.58		7.40 ± 2.68		2.28

表14 各プロットにおける1m²あたりの実生数
Table 14 No. of seedlings per 1m² of each study site

	実生数 no. of seedlings
プロット5	2.20 ± 1.30 c
プロット4	62.60 ± 20.77 b
プロット3	92.25 ± 28.77 b
プロット1	34.20 ± 8.11 a
プロット2	74.20 ± 25.43 b

表15 エゾシカによる採食がミヤコザサに与える影響の総括
Table 15 Summary of deer browsing effects on *Sasa nipponica*

現存量 biomass			地下茎 rhizome						地上部 aboveground organs				T-R率 (地上部/地下部)	C-F比 (稈/葉)
地下部 underground organs	地上部 culm leaves		総延長 total length	体積 volume	乾重 dry	比重 specific gravity	直径 diameter	節間長 internode	稈高 culm height	稈密度 no. of	総葉数 no. of leaves	葉の形態 characteristics of leaves		
採食の度合いによる比較														
プロット5	多	多	短	少	少		太細		高	低	少	大型、厚い	大	
プロット4	多	↑	↓	↓	↓	ns	↓	ns	↑	高	多	↑	小	
プロット3	多	↑	長	多	多		↓		↑	高	多	↑	小	
プロット1	少	↓	短	少	少		太細		低	低	多	小型、薄い	小	
採食からの保護の有無による比較														
プロット2	ns	多	ns	ns	ns	ns	ns	—	高	ns	ns	大	大	小
プロット1		少							低			小	小	大

4. 考察

エゾシカによる採食を受けたミヤコザサは様々な影響を受けていた. それらの結果をまとめたのが表15である. 以下, 個々の結果について考察する.

4. 1. エゾシカがミヤコザサの生育に与える影響

(1) 現存量

地下部現存量は軽度の採食を受けているプロット3で多かったが, 地上部現存量は採食圧が高まるにつれて減少していた. このことから一般的に, ミヤコザサは軽度の採食を受けると地上部より地下部への投資が相対的に増えると言える. その結果, T-R率は採食を受けるにつれて小さくなる. しかし, 最も激しい採食を受けているプロット1では地上部, 地下部ともにかなり減少しており, ミヤコザサは採食耐性が高いと言われるものの, その耐性には限度があることが示された.

また今回の測定値は地下部, 地上部ともにOSHIMA (1961a) の結果に比べるとかなり少なかった. 地域的な差や, 食害の多少が場所によって大きく異なっているとはいえ, 白糠区においてエゾシカがミヤコザサの生育に与える影響は大きいと考えられる.

(2) 地下茎

軽度の採食を受けているミヤコザサの地下茎は長くなっており, 体積, 現存量ともに増加していた. 特に, プ

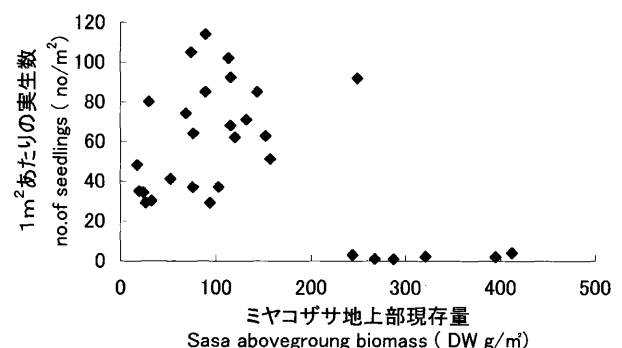


図5 ミヤコザサ地上部現存量と実生数の関係
Fig.5 The relationships between *Sasa* aboveground biomass and no. of seedlings of tree species

ロット 3, 4 で得られた結果は KAWAHARA (1987) の値に近かった。また、比重には差がみられず、地下茎内部での違いはないと推定される。節間長は最も採食圧が高いプロット 1 では短いものが多かったが、プロット 3, 4, 5 では差がみられなかった。このことから、軽度採食を受けているミヤコザサは地下茎が長くなると同時に多くの節を生産しており、多くのエネルギーを投資していることが示された。

これらの結果から、ミヤコザサは一般的に、地上部が採食を受けると地下茎が長くなると言える。しかも節間長や比重は変化していないため、地下茎の質が低下していることはないと考えられる。しかし過度の採食を受けた場合には地下部にも大きく影響が現れることが示唆された。

(3) 地上部

地上部現存量は稈、葉ともに採食の程度が大きくなるにつれて減少していた。採食を受けると稈高は低くなるが、株密度は高くなっていった。葉は小型化するが葉数は多くなっていた。しかしプロット 1 の結果からは、過度の採食を受けた場合には株数、葉数ともに減少することがわかる。

今回の測定値は、稈現存量、葉現存量ともにこれまでの報告に比べると少なかった。河原ほか (1977) によると葉が $0.26\text{kg}/\text{m}^2$ 、稈が $0.53\text{kg}/\text{m}^2$ 、OSHIMA (1961b) によると葉が $220\text{g}/\text{m}^2$ 、稈が $610\text{g}/\text{m}^2$ と報告されているが、今回の調査地では、それほど大きな食害の影響を受けていないプロット 5 でもこれらの値は小さかった。このことを考慮すると、プロット 1, 3, 4 のミヤコザサがエゾシカから受けている影響は、地下部同様に大きいものと考えられる。

4. 2. エゾシカからの保護後のミヤコザサの回復過程

プロット 1, 2 間で地下部現存量に差はなかった。しかし地上部現存量はプロット 2 で有意に多くなっており、プロット 2 の T-R 率は荏住 (1969) が求めた一般的な値の範囲内に入っていた。また、古い地下茎の各調査項目はプロット 1, 2 間で差がみられなかったが、地上部は項目ごとに差が見られた。プロット 2 では稈高は高くなり、稈現存量、葉現存量ともに多く、また葉も大きくなっていた。これらの結果から、強度の採食を受けているミヤコザサは回復する際、まず地上部に投資すると言える。プロット 2 では新地下茎の占める割合が高かったことから、プロット 2 では今後、地下茎への投資も開始していくものと考えられる。

3 年間で地上部には回復が見られたが、他のプロット

での測定値に比べるといまだに少なく、回復は不十分であると思われる。

プロット 1 の結果からは、ミヤコザサの採食耐性にも限界があることが示唆された。また平吉ほか (1968) によると、放牧を受けたクマイザサは放牧圧の増加に伴いまずは矮小化し、次いで数量的減退を来し、ついには枯死消滅、と段階的に衰退していくことが報告されているが、プロット 1 のミヤコザサは枯死消滅寸前の段階にあると推定される。

4. 3. ミヤコザサと実生の関係

ミヤコザサ地上部現存量と実生数の間には、負の相関が見られた。軽度の採食を受けているプロット 3, 4 では、ほとんど採食を受けていないプロット 5 に比べて実生数が有意に多く、シカの採食によってミヤコザサが矮小化することにより、実生の発生、生存が促されることが考えられた。しかしミヤコザサ地上部現存量が最も少ないプロット 1 では実生数がプロット 3, 4 より有意に少なく、シカによる実生の食害、踏みつけなどの別の要因が考えられる。

CORNETT らがアメリカ、ミネソタ州の 2 種類の針広混交林において行った播種実験からは、1. 種子捕食者と植食者を除去することにより実生の発生が増えること、2. 下層植生を除去することにより実生死亡率が低下すること、の 2 点が報告されている (CORNETT *et al.* 1998)。WADA が北海道においてササの被度と実生発生率について調査した結果からは、1. ササが耐陰性の低い種の実生の定着を妨げていること、2. ササは種子捕食者にすみかを与えることによって動物散布植物の更新を阻害していること、の 2 点が報告されている (WADA 1993)。また、CLINTON らがアメリカ、サウスカロライナ州の広葉樹林で、下層植生であるシャクナゲの一種、*Rhododendron maximum* L. を除去した実験からは、*R. maximum* が実生に対して与える影響は光条件だけではないことが示唆されている (CLINTON & VOSE 1996)。

今回の白糠での調査結果からも、実生の発生には様々な要因が関与している可能性が示唆された。シカ生息地において実生更新を促すには、シカ、ミヤコザサを適度に管理することが有効であると考えられる。

シードバンク調査からは 6 月には発芽能力のある種子が比較的多く含まれていることが示された。木本種は少なかったが草本種は比較的多くみられたことから、林冠が開いた場合には二次遷移が確実に起こると考えられる。

4. 4. まとめ

ミヤコザサはエゾシカの採食程度に対応して様々な反

応を示すことが示唆された。採食を受けることによって地下茎は長くなり、体積、現存量も増加していた。一方地上部では株密度は増加するが稈高は低くなり、現存量は減少していた。その結果、相対的に地下部への投資が増えていた。プロット1の結果からは、限界以上の採食を受けるとミヤコザサの存続が危うくなることが示唆された。しかしプロット1と同じ条件下で3年間エゾシカから保護するとミヤコザサの地上部は回復を始めており、適切な措置をとれば回復が望めると思われる。また実生とミヤコザサの関係からは適度な量のミヤコザサは実生の生育に対して好影響を与えたと考えられた。シードバンクも比較的発達しており、シカ、ミヤコザサを適度に管理すれば実生更新がスムーズに行われると考えられる。

本研究では2000年8月時点での採食圧をもとに調査・解析を行った。しかし、各プロットの生育状況・形態の違いは単に2000年8月時点での採食圧を反映しているのではなく、どの程度の採食圧をどの程度の期間受けてきたか、といった、いわば採食履歴を反映していると考えべきである。採食履歴がミヤコザサに及ぼす影響については、今後の課題としたい。

謝辞

本研究の実施にあたっては、京都大学農学研究科森林情報学研究室の竹内典之教授、高橋絵里奈氏のご理解をいただいたほか、調査にあたっては京都大学北海道演習林白糠区技官の古本浩望氏、柳直文氏、京都大学大学院生の青木達司氏、寺井厚海氏等多数の大学院生諸氏、鳥取大学の学生諸氏のご協力をいただいた。ここに感謝の意を表します。

引用文献

- 1) 明石信廣 (2000) エゾシカが林床植生におよぼす影響。日林北支論. **48**: 105-107
- 2) CLINTON B. D. & VOSE J. M. (1996) Effects of *Rhododendron maximum* L. on *Acer rubrum* L. Seedling Establishment. *CASTANEA*. **61(1)**: 38-45
- 3) CORNETT M. W., PUETTSMANN K. J. & REICH P. B. (1998) Canopy type, forest floor, predation, and competition influence conifer seedling emergence and early survival in two Minnesota conifer-deciduous forests. *Can. J. Res.* **28**: 196-205
- 4) 日高敏隆 (1996) 日本動物大百科 (2) / 哺乳類 II. 112-117pp, 平凡社, 東京
- 5) 平吉 功・岩田悦行・松村正幸・安藤辰夫 (1968) 混牧林地の生態学的研究 第1報 放牧がササの生育に及ぼす影響。岐阜大農研報. **26**: 182-193
- 6) 岩元守男 (1980) ササ草地の生態と取扱いに関する研究 (Ⅶ) - ミヤコザサ草地における放牧試験 -. 日林論. **91**: 341-342
- 7) 荻住 昇 (1969) ササ類の地下部の構造. 富士竹報. **14**: 27-40
- 8) 荻住 昇 (1979) 樹木根系図説. 1079pp, 誠文堂新光社, 東京
- 9) 河原輝彦・佐藤 明・只木良也 (1977) ササ群落に関する研究 (Ⅱ) ミヤコザサの現存量および生産構造の季節変化. 日林誌. **59**: 253-254
- 10) KAWAHARA T. (1987) Ecological Aspects and Production of Sasa Communities. *Bamboo Journal*. **4**: 81-96
- 11) OSHIMA Y. (1961a) Ecological Studies of Sasa Communities I. Productive Structure of some of the Sasa Communities in Japan. *Bot. Mag. Tokyo*. **74**: 199-210
- 12) OSHIMA Y. (1961b) Ecological Studies of Sasa Communities II. Seasonal Variations of Productive Structure and Annual Net Production in Sasa Communities. *Bot. Mag. Tokyo*. **74**: 280-290
- 13) 柴田叡弼・片山紀一・片岡晴夫 (1984) 大台ヶ原山でみられたニホンジカによる原生林の被害について. 奈良植物研究. **7**: 1-6
- 14) 高橋康夫・犬飼雅子・井口和信・高橋郁雄・山本博一 (1997) エゾシカの食害による森林被害 - 岩魚沢大型固定試験地の事例 -. 日林北支論. **45**: 84-86
- 15) TAKATSUKI S. & GORAI T. (1994) Effects of Sika deer on the regeneration of a *Fagus crenata* forest on Kinkazan Island, northern Japan. *Ecological Research*. **9**: 115-120
- 16) 高柳 敦・古本浩望・渡邊康弘・佐藤修一・伊藤太一・松下幸司 (1991) 北海道演習林白糠区におけるエゾシカによる樹皮剥離. 京大演習報. **22**: 13-27
- 17) WADA N. (1993) Dwarf bamboos affect the regeneration of zoochorous trees by providing habitats to acorn-feeding rodents. *Oecologia*. **94**: 403-407
- 18) 柳 直文・中島 皇・佐藤修一・古本浩望・川村 誠 (1998) エゾシカ食害調査区の設定. 演習林試験研究年報. 17-21 京大演習林
- 19) 横山昌太郎・柴田叡弼 (1997) ニホンジカと森林の共存をめざして - 大台ヶ原の場合 -. 個体群生態学会会報. **54**: 79-84
- 20) 北海道のシカ管理計画
<http://www.hokkaido-ies.go.jp/HIESintro/Natural/ShizenHP2/SIKA/DTdeerHP.htm>