

都市-農地景観において  
サケ残滓の腐食機能は  
腐食性脊椎動物を介して変化するか？

平成 29 年  
(2017 年)

帯広畜産大学大学院畜産学研究科  
修士課程 畜産生命科学専攻  
玉田 祐介

Dose the structure of vertebrate scavengers  
alter salmon scavenging function  
along urban-agricultural gradient?

2017

Yusuke Tamada  
Master's Program in  
Life Science and Agriculture  
Graduate School of Animal Husbandry  
Obihiro University of  
Agriculture and Veterinary Medicine

## 目次

1. 緒論	1
2. 方法	5
3. 結果	11
4. 考察	13
5. 結論	19
謝辞	20
引用文献	21
Abstract	34
図表	36

## 1. 緒 論

海洋-陸域間の資源供給は各系の機能および構造を維持し、個体レベルから生態系レベルまでその役割を果たしている (Polis et al. 1997; Power et al. 2004). 遡河回遊魚や海鳥、海洋生物の漂着による海洋から陸域への資源供給は河畔域や沿岸域へ海洋由来栄養塩を運搬し、陸域の食物網の安定化に貢献している (Power et al. 2004; Bauer and Hoye 2014). 例えば、遡河回遊魚による海洋から陸域へのリンの供給量は全世界で年間 560 万 kg に及ぶと推定されている (Doughty et al. 2016). 北半球においては遡河回遊性のサケ属魚類 *Oncorhynchus* spp. (以下、サケ) の産卵遡上に伴う海洋から陸域への海洋由来栄養塩 (MDN; Marine-Derived Nutrients) の運搬が海洋-陸域間の資源供給の一例として知られている (Gende et al. 2002; Helfield and Naiman 2006). 産卵後に死亡したサケの残滓は、哺乳類や鳥類などの腐食性脊椎動物による摂食や運搬を介して陸域生態系に MDN を散布している (Willson and Halupka 1995; Ben-David et al. 1998; Shardlow and Hyatt 2013). MDN は土壌の栄養状態 (Gende et al. 2007) や植物群落の種構成・系統関係 (Hocking and Reynolds 2011; Hurteau et al. 2016) を改変するだけでなく、動物の個体数密度や生活史 (Hilderbrand et al. 1999; Christie et al. 2008; Tonra et al. 2016) にまで作用することが知られている. そのため、多くの生物的・非生物的環境に作用し得る腐食性脊椎動物はサケ消費者の中でも重要

な役割を果たす機能群の一つである (Piccolo et al. 2009; Shardlow and Hyatt 2013).

人間活動はサケ個体群に大きな影響を与えており、乱獲やダムなどの河川工作物によりサケの産卵遡上は阻害されてきた (Dudgeon et al. 2006; Darimont et al. 2010). その結果、陸域へ供給される MDN は減少し、陸生動物の個体数密度や体サイズの低下を引き起こしている (Christie and Reimchen 2008; Tonra et al. 2016). しかし、近年サケの自然産卵に配慮した漁業管理や河川管理が進みつつあり (Service 2011; Nagata et al. 2012), 河川工作物の撤去や改良によってサケが再遡上する例が米国や日本で確認されている (Shuman 1995; Nakamura and Komiyama 2010; Hansen et al. 2016). 北米の河川ではダムの撤去により陸生鳥類に取り込まれる MDN が増加することことが報告され (Tonra et al. 2015), サケの再遡上が海洋-陸域間の連結性の復元に有効であることが示唆されている. 河川の自然再生は今後も世界的に実施されていくと考えられ (Speed et al. 2016), 生態学的・商業的・文化的価値の高いサケは様々な地域で再遡上することが期待される. しかし、世界的に多くの河川では周辺で都市化や農地化といった人為的な土地利用の改変が生じている (Martinuzzi et al. 2014; Speed et al. 2016). そのため、サケが再遡上したとしても人為的土地利用により腐食性脊椎動物などのサケ消費者が分布しなければ海洋-陸域間の連結性は失われる. 既に人為改変が生じた景観を再自

然化することは困難であるため、人為景観の中で海洋-陸域間の資源供給がどのような動態を示すかを把握し優先的に保全管理策を講じるべき箇所を抽出することは重要である。しかし、人為景観の中で海洋-陸域間の資源供給がどのように変化するかはほとんど明らかとなっていない。

都市化および農地化は世界的に生物多様性を脅かしている主な要因として挙げられる (Ricketts and Imhoff 2003; Newbold et al. 2015)。都市は人口が密集する地域であり最も攪乱の度合いが大きい土地利用である (Seto et al. 2012)。一方、農地は世界の陸地面積のおよそ 38.5%を占めており (FAOSTAT 2017)、世界で最も拡大している人為的土地利用である。一般に都市から農地にかけて人為的攪乱の度合いや人為的餌資源量、捕食者の密度などは変化するため、それに対応して種数や個体数は分類群によって減少、中間で最大、増加など様々な応答を示す (McDonnell and Hahs 2008)。そのため、都市から農地にかけてサケを摂食する腐食性脊椎動物の分布は変化し、種構成が変化する可能性がある (Beasley et al. 2015)。腐食性脊椎動物の種構成の変化は腐食による海洋-陸域間の資源供給を変化させることが知られているため (Huijbers et al. 2013; Huijbers et al. 2015)、都市-農地景観における腐食性脊椎動物の種構成の変化は腐食機能 (海洋-陸域間の資源供給) を変化させる可能性がある。都市や農地といったそれぞれの人為景観における腐食性脊椎動物の種構成や腐食機能については研究がなさ

れているが (DeVault et al. 2011; Inger et al.2016a), 都市-農地景観で段階的に土地利用が変化した場合にそれらがどのように変化するかは知られていない。

そこで本研究では、現在河川工作物によりサケの産卵遡上が阻害されているが今後再遡上が期待される河川において、河畔域に実験的にサケ残滓を設置し、自動撮影カメラを用いてサケ残滓を摂食する腐食性脊椎動物の種構成およびサケ残滓の腐食機能（消費率および消費時間）を調査する。それにより、都市-農地景観において、1) サケ残滓を摂食する腐食性脊椎動物の種構成がどのように変化するか、2) サケ残滓の腐食機能がどのように変化するか、を明らかにする。

## 2. 方法

### 2.1 調査地

北海道東部に位置する十勝地域において調査を行った (図 1). 十勝地域は日本国内で6番目に流域面積の広い十勝川 (流域面積9,010km<sup>2</sup>) が流れる日本有数の農業地帯であり, 2016年10月~12月における平均気温は1.8°C, 平均降水量は54.2mmであった (気象庁). 調査地全域は面積約1,255km<sup>2</sup> (35km×35km) である.

調査地の中心部には帯広市 (人口168,265人) の市街地が位置し, その周辺には音更町 (人口45,233人), 幕別町 (人口27,337人) および芽室町 (人口18,941人) の市街地が隣接している. さらに, それら市街地の周辺には小麦, 馬鈴薯, 甜菜および豆類などを生産する広大な農地が広がっている. 1883年からの居住地および農地の開発に伴う大規模な伐採により (Akasaka et al. 2010), 調査地内の森林の面積率は30%以下であり, 残存する森林は主に河畔林, 防風林および孤立林に限られる. 河畔林はドロノキ *Populus suaveolens* やヤナギ類 *Salix* spp. が, 防風林はカラマツ *Larix leptolepis* が, 孤立林はカシワ *Quercus dentata* やハルニレ *Ulmus davidiana* var. *japonica* が優占している (紺野 1993).

十勝川水系中流部の河川では, 1910年~1920年頃には十勝川, 札内川, 帯広川, 音更川および然別川などにおいてサケ (主にシロザケ *Oncorhynchus keta*) が遡



上していた (北海道さけ・ますふ化放流事業百年史編さん委員会 1988). しかし, 1935 年に農業用取水施設として十勝川中流部に千代田堰堤が建造され (山下 2005), 現在は千代田堰堤より上流でサケの産卵遡上は確認されていない (ト部ほか 2013).

## 2.2 設置実験

十勝川水系の河川 (十勝川, 札内川, 帯広川, 音更川, 然別川および美生川) において, 千代田堰堤より上流かつ標高 100m 以下のシロザケの潜在的な産卵区域 (ト部ほか 2013) に計 18 の調査地点を設定した (図 1). なお, 各調査地点を空間的に独立とするために, 調査地点間の最短距離が 4km 以上になるように調査地点を設定した (Brennan et al. 2002).

調査地域においてサケ遡上期にあたる 2016 年 10 月 30 日~12 月 21 日に設置実験を行った (ト部ほか 2013). 各調査地点において, 川岸に水際に沿って約 1m 間隔でサケ残滓を 4 尾設置した. サケ残滓にはシロザケ (重量  $2825.8 \pm 756.5\text{g}$  (SD)) のオスを用いた. また, サケ残滓を摂食する腐食性脊椎動物には昼行性種と夜行性種が存在し, 設置時刻が出現種やサケ残滓の腐食機能に影響を与える可能性があるため (Merz and Moyle 2006; Moleón et al. 2015), 各調査地点において 2 回ずつ設置実験を行い, それぞれ日の出後 2 時間以内および日没前 2 時間以

内にサケ残滓を設置した。設置期間は最長で2週間とし、2期間の間は最低10日間間隔を空けた。その後、自動撮影カメラ (Qwatch TS-WLC2, IODATA, 金沢市, 日本) を各調査地点に1台ずつ俯角30度、高さ70cmの位置で鉄製の棒に固定して設置し、腐食性脊椎動物によるサケ残滓の摂食行動を動画で撮影した。撮影された動画はタイムスタンプによって撮影された日時が記録される。また、夜間撮影を行うため自動撮影カメラとともに赤外線投光器 (YS-2106IR, Shenzhen as the British Intelligent Technology Co., Ltd, Shenzhen, China) を設置した。映像は動作を検知すると10秒間動画を撮影し、その後約3秒の休止時間を設定した。設置後は電力源であるバッテリーおよびmicroSDカードの交換を3~4日毎に行った。なお、その際の作業時間は30分未満である。動画が記録された脊椎動物のうち、サケ残滓と口吻が接し、摂食が確認された種を腐食性脊椎動物として記録した。なお、腐食性脊椎動物の記録はサケ残滓が利用可能な期間のみ行った (サケ残滓が全て消費された後は記録を行わなかった)。

サケ残滓の消費率 (完全に摂食もしくは持ち去られたサケ残滓の数) は撮影された動画および現地での確認によって算出した。サケ残滓の消費率は確認された腐食性脊椎動物種ごとに概算した。また、サケ残滓の消費時間 (サケ残滓を設置してから完全に摂食または持ち去られるまでの時間) は、サケ残滓を設置

した日時とサケ残滓が完全に摂食または持ち去られた日時の差によって算出した。

### 2.3 環境要因調査

腐食性脊椎動物の種構成およびサケ残滓の腐食機能に影響する景観要因を定量化するために、各調査地点周辺の土地利用を地理情報システム (ArcGIS 10.0; Environmental Systems Research Institute (ESRI), Redlands, CA 2011) を用いて算出した。航空写真および現地調査により補正した 1/25000 植生図 (環境省) を用いて土地利用を都市、農地、森林およびその他に分類した。都市には市街地、公園、工場地帯および造成地が、農地には畑地、水田、果樹園および牧草地が、森林には広葉樹林、針葉樹林および針広混交林が含まれる。その後、各調査地点を中心とした半径 1000m, 1500m, 2000m のバッファを発生させ、各バッファサイズの都市、農地および森林の面積 (ha) を算出した。なお、バッファサイズは、カラス類であるハシブトガラス *Corvus macrorhynchos* (約 1.5km<sup>2</sup>; 半径約 700m; Morishita et al. 2003), 中型食肉類であるアカギツネ *Vulpes vulpes* (約 1~6km<sup>2</sup>; 半径約 600~1400m; Cavallini 1992, Takeuchi and Koganezawa 1992, Šálek et al. 2015) の行動圏が収まるように段階的に設定した。全てのバッファサイズにおいて都市面積および農地面積は強い負の相関を示したため (相関係数<-0.9),

解析において農地面積は説明変数から除外し、都市面積を都市-農地景観の指標として扱った。

また、腐食性脊椎動物の種構成およびサケ残滓の腐食機能に影響する局所要因として、サケ残滓設置地点から林縁までの距離 (m) を現地で計測した。

## 2.4 統計解析

環境要因が腐食性脊椎動物の種構成に与える影響を検証するために、冗長性分析 (RDA) を行った。その際、目的変数を腐食性脊椎動物各種の出現の有無、説明変数を各バッファサイズの都市面積 (ha)、農地面積 (ha)、森林面積 (ha) および林縁までの距離 (m) とした。ステップワイズ法の変数増減法を用いて、各バッファサイズで最も説明力の高い説明変数の組み合わせを選択した。その後、バッファサイズ間でベストモデルの AIC を比較し、最も AIC の低いバッファサイズのモデルを選択した。

環境要因がサケ残滓の腐食機能に与える影響を調べるために、一般化線形混合モデル (GLMM) を構築した。その際、目的変数をサケ残滓の消費率 (%) またはサケ残滓の消費時間 (h)、説明変数を各バッファサイズの都市面積 (ha)、森林面積 (ha) および林縁までの距離 (m)、ランダム効果を調査地点 ID および調査回 (1 回目・2 回目) とした。ランダム効果は調査地点 ID が調査回を入れ子構

造とするように設定した。サケ残滓の消費時間には 144 尾のサケ残滓のうち、消費された日時が明確に確認可能であった 117 尾のサケ残滓の消費時間を用いた。説明変数間の相対的重要性を評価するため、説明変数は全て標準化した。全てのバッファサイズで説明変数の tolerance 値は 0.1 以上を示したため、説明変数間の共線性は解析結果に影響を与えないと判断した (Quinn and Keough 2002)。なお、誤差分布は多項分布 (消費時間) または負の二項分布 (消費時間)、リンク関数は log とした。バッファサイズごとに総当たり法を用いてモデルを構築し、最も AIC の低いモデルを選択した。さらにバッファサイズ間でベストモデルの AIC を比較し、最も AIC の低いバッファサイズのモデルを選択した。

以上のすべての解析は R (version 3.2.3, R Core Team 2015) を用いて行った。

### 3. 結果

#### 3.1 環境要因が腐食性脊椎動物の種構成に与える影響

サケ残滓を摂食する腐食性脊椎動物として、哺乳類ではアカギツネ、タヌキ *Nyctereutes procyonoides*, イヌ *Canis lupus familiaris*, アメリカミンク *Neovison vison* の 4 種が、鳥類ではオオセグロカモメ *Larus schistisagus*, オジロワシ *Haliaeetus albicilla*, クマタカ *Nisaetus nipalensis*, トビ *Milvus migrans*, ハシボソガラス *Corvus corone*, ハシブトガラスの 6 種が撮影された (図 2).

解析の結果、半径 2000m バッファの森林面積および林縁までの距離を説明変数に含むモデルが腐食性脊椎動物の種構成を最も良く説明していた (図 3). アカギツネは全ての調査地点において確認された。また、オジロワシは森林面積の多い調査地点ほど、ハシボソガラスは森林面積が少ない地点ほど多く確認された。タヌキは林縁までの距離が短い調査地点で、ハシブトガラスは林縁までの距離が長い調査地点で多く確認された。

#### 3.2 環境要因がサケ残滓の消費率および消費時間に与える影響

設置した 144 尾のサケ残滓のうち、141 尾 (97.9%) のサケ残滓が腐食性脊椎動物によって消費された (表 1). 消費された 141 尾のサケ残滓のうち、98.5 尾 (69.8%) はアカギツネにより消費された。サケ残滓を消費した種が不明である

もの (24 尾) を除くと, 84.1% (=98.5 尾/117 尾) がアカギツネにより消費された。次に多くサケ残滓を消費した種はオジロワシであったが, 消費されたサケ残滓の数は 6.2 尾とアカギツネが消費したサケ残滓の数よりもはるかに少なかった。

環境要因がサケ残滓の消費率に与える影響を解析した結果, 全てのバッファサイズにおいて null モデルがベストモデルとなり, サケ残滓の消費率は全ての環境要因に影響を受けなかった (図 4)。つまり, サケ残滓の消費率は都市から農地にかけて変化しなかった。

消費された 141 尾のサケのうち, 消費された日時が明確に確認可能であった 117 尾のサケ残滓の消費時間は  $58.6 \pm 67.1$  時間 (SD) であった。環境要因がサケ残滓の消費時間に与える影響を解析した結果, 半径 2000m バッファの都市面積および森林面積を説明変数に含めたモデルがベストモデルとして選択された (図 4)。なお, 選択されたベストモデルの AIC は null モデルに比べ十分に低かった ( $\Delta AIC=4.03$ )。サケ残滓の消費時間は, 半径 2000m バッファの都市面積および森林面積が多い地点において短くなった (図 4)。すなわちサケ残滓は, 農地よりも都市においてより早く消費され, かつ森林が多い地点でより早く消費された。

#### 4. 考 察

本研究では、都市から農地に変化するにつれて腐食性脊椎動物の種構成およびサケ残滓の消費率は変化しないが、サケ残滓の消費時間は変化することが明らかとなった。また、本調査地では腐食性脊椎動物として中型食肉類であるアカギツネが優占し、腐食機能の大部分を担っていた。そのため、都市化によるサケ残滓の消費時間の変化はアカギツネの個体数や利用頻度の違いによるものであることが示唆される。著者が知る限り、本研究は都市-農地景観において景観要因が腐食機能に与える影響を実証した初めての研究である。

腐食性脊椎動物の種構成は周囲 2000m の森林面積と林縁までの距離に影響を受けていた。景観レベルでの森林からの距離 (範囲: 0-24km) は腐食性脊椎動物の種構成に影響することが知られている (Killengreen et al. 2012)。そのため、森林環境は景観レベルで腐食性脊椎動物の種構成を決定する上で重要な要因であるかもしれない。今回森林に強く影響を受けていたと考えられるオジロワシと同属であるハクトウワシ *Haliaeetus leucocephalus* は森林環境を好むことが報告されている (Garrett et al. 1993)。また、サケ残滓の摂食行動を行うにあたって、ハクトウワシはカラス属やカモメ属の鳥類と比べて人間に対する警戒心の指標として用いられる逃避距離が長いことが知ら



れている (Skagen et al. 1991). 本調査地の景観構造は、森林以外のほとんどが人為景観（都市または農地）であるため、人間活動を忌避してオジロワシが森林環境を好んだ可能性がある。ハシブトガラスは林縁からの距離が長い地点で、タヌキは林縁からの距離が短い地点で多く確認された。腐食性鳥類はサケ残滓を含む腐肉を摂食する際に開放地を好む傾向にあることが知られている (Shardlow and Hyatt 2013; Henrich in press). 一方で、マツテン *Martes martes* などの腐食性哺乳類は腐肉を摂食する際に林内を好む傾向にあるが知られている (Selva et al. 2005). また、中型食肉類は森林からの距離が長くなるほど出現頻度が減少する傾向にあることが知られているため (Červinka et al. 2011, タヌキはサケ残滓の摂食において遮蔽効果が得やすい林縁に近い場所をよく利用したのかもしれない。しかし、林縁からの距離はタヌキには影響を与えていると考えられたが、アカギツネなどには影響を与えていないと考えられた。同じ中型食肉類であってもこのような違いが見られる原因は本研究では解釈することが難しかった。

サケ残滓の消費率はどの環境要因にも影響を受けておらず、サケ残滓を消費した腐食性脊椎動物は大部分がアカギツネであった。都市・農地景観ではアカギツネなどの中型食肉類やカラス類が腐食機能の大部分を担うことが知られている (DeVault et al. 2011; Inger et al. 2016a, b). また、都市・農地景観

では森林景観と比べてほとんど変わらない、もしくは森林景観以上の高い腐肉の消費率を維持することが報告されている (DeVault et al. 2011; Inger et al. 2016a). しかし一方で、砂浜周辺の都市化は腐食性脊椎動物による腐肉の消費率を低下させることが報告されている (Huijbers et al. 2015). この先行研究では都市化により猛禽類による腐肉の消費率が減少する一方で、アカギツネやイヌといった都市に適応可能な種による補償効果が得られなかったために、腐肉の消費率を維持できなかった. アカギツネなどの都市に適応可能な種は地域によって都市化に対する応答が異なるため (Randa and Yunger 2006; Červinka et al. 2014), 地域やそれに伴う人間活動の度合いなどの違いによって腐肉の消費率は異なる動態を示すのかもしれない.

サケ残滓の消費時間は周囲 2000m の都市面積および森林面積が高い地点ほど短かった. 前述のとおり、本研究での腐食機能は大部分をアカギツネが担っていたため、景観要因によるアカギツネの個体数や利用頻度の変化が腐食機能の変化を引き起こした可能性がある. アカギツネは都市化の進行に伴って個体数密度が増加することが知られており (Šálek et al. 2015), その理由としてはゴミなどの人為的餌資源の獲得が挙げられる (Contesse et al. 2004). 特に本研究の調査期間である秋～冬季は自然下の餌資源の利用可能性が低下するため、アカギツネは人為的餌資源を利用する割合が増加することが北

北海道における研究で示唆されている (近藤・白木 2013). 食肉類は冬季の餌資源の不足が餓死につながるが、都市環境では一年を通して餌資源量が安定しているため、餓死を避けることができると考えられる (Bateman and Fleming 2012). 実際に、本調査地域では冬季におけるアカギツネの河畔林の利用頻度は市街地の面積率が高い地点ほど高く、市街地周辺に分布が偏ることが報告されている (柳川 2015; 大熊ほか 印刷中). 森林面積の増加によるサケ残滓の消費時間の短縮は採餌場所および休息場所の増加に伴いアカギツネの個体数や利用頻度が増加したためかもしれない. 森林と農地が優占する地域においてアカギツネの個体数は景観スケール内 (7859ha) で森林面積が多いほど増加することが知られている (Kurki et al. 1998). また、食肉類の小規模樹林の利用頻度は餌資源量に左右されるため (Červinka et al. 2013), 森林性哺乳類などの餌資源量がアカギツネの利用頻度に影響した可能性がある. 例えば、北海道でアカギツネが選好すると考えられているネズミ類であるタイリクヤチネズミ *Myodes rufocanus* は森林パッチの面積や周辺の森林との連結性が増加するほど個体数が増加することが知られている (Abe 1975; Magnusson et al. 2013). また、アカギツネは営巣場所として草地と沢と近い森林を (Uraguchi and Takahashi 1998), 休息場所として森林を選好することが知られている (Janko et al. 2012). そのため、森林面積が多い環境ほど営巣・休

息場所をより多く提供することとなり、アカギツネが良く利用すると考えられる。

本研究において腐食性脊椎動物の種構成およびサケ残滓の消費時間に影響する景観要因の空間スケールは、半径 2000m のバッファサイズであった。これは主にオジロワシやアカギツネの行動圏を反映していると考えられた。半径 2000m は先行研究で報告されているアカギツネの行動圏 (約 1~6km<sup>2</sup>; 半径約 600~1400m; Cavallini 1992, Takeuchi and Koganezawa 1992, Šálek et al. 2015) と大きく変わらない。しかし、本研究ではオジロワシなどの猛禽類の行動圏を十分に考慮することができなかった。そのため、今後はより大きな空間スケールを考慮した調査研究が求められるだろう。

本研究におけるサケ残滓の消費時間は国内外の農地景観における研究で得られた値と大きく変わらなかった (平均 72.8 時間, Merz and Moyle 2006; <240 時間, 鎌内ほか 2012)。しかし、人為的な土地利用の改変がほとんどない自然条件下におけるサケ残滓の消費時間はおよそ 20-90 時間であり (Shardlow and Hyatt 2013), 本調査地の一部の地点では 90 時間以上消費時間がかかるものが存在した。ベストモデルから得られた予測値 (図 5) から算出すると、自然条件下と同程度のサケの消費時間 (90 時間未満) を得るためには半径 2000m 内に都市が 0ha (土地利用の大部分が農地) である場合には森

林が 137ha より多く必要となる。また、都市が約 625ha (都市および農地がおよそ半分ずつ) より多ければ、森林面積はどの面積であっても自然条件下と同程度の消費時間を維持することが可能である。そのため、特に農地景観において森林を一定面積保全することにより自然条件下と同様の海洋-陸域間の資源供給と維持することが可能であると考えられる。

現在世界の農地面積は  $5.66 \times 10^9$ ha (世界の陸地面積の 38.5%) を占めており (FAOSTAT 2017)、現在の増加率のままであると 2050 年には  $5.90 \times 10^9$ ha (世界の陸地面積の 40.1%) まで増加するとされている (Tilman et al. 2001)。

しかし、日本などの今後人口が減少する国や地域では耕作放棄地の増加により農業地帯において森林再生が期待される (Yamaura et al. 2012)。そのため、農地開発により森林が減少したとしても耕作放棄地からの森林再生を利用した受動的再生を行うことにより、その地域での森林面積の減少を緩和、もしくは維持・増加させることができるかもしれない。ただし、耕作放棄地の森林再生にはその土地の履歴 (開拓前の植生や土地管理の強度) や種子分散の可能性を変化させる周辺の景観構造に影響を受けると考えられており (Bowen et al. 2007)、それらの要因を十分に考慮したうえで利用することが望ましい。一方、森林再生があまり期待できない地域では植林などの能動的再生を進めていくことで森林面積を確保していくべきかもしれない。

## 5. 結 論

本研究では、都市から農地に変化するにつれてサケ残滓を摂食する腐食脊椎動物の種構成およびサケ残滓の消費率は変化しなかったが、サケ残滓の消費時間は短くなることが明らかとなった。また、サケ残滓の腐食機能を主に担っていた腐食性脊椎動物は中型食肉類であるアカギツネであった。本研究では腐食性脊椎動物の個体数や利用頻度は明らかにできなかったが、都市-農地景観では中型食肉類の個体数や利用頻度の変化が海洋-陸域間の連結性を変化させていることが示唆された。

サケ残滓の腐食機能は都市景観では安定的だが、農地景観では一定面積以上の森林を保持しなければ自然条件下と同程度に維持することができないと考えられた。そのため、都市-農地景観では、特に農地景観において今後生じうる耕作放棄地からの森林再生などを利用して森林環境を保全し、安定した海洋-陸域間の連結性を保持可能な景観構造を創出するべきであることを提言する。

## 謝 辞

本論文を執筆するにあたり多くの方々に支援していただきました。サケを提供していただきました十勝釧路管内さけ・ます増殖事業協会の亀田元教氏、後藤隆史氏には深く御礼申し上げます。

また、ご指導頂きました柳川久理事、押田龍夫教授、赤坂卓美助教に厚くお礼申し上げるとともに、様々な助言、励ましなどを頂いた帯広畜産大学野生動物研究グループの学生の皆様に深く感謝いたします。

最後に、これまで大学院生活を温かく見守り支援してくださった両親に深く感謝いたします。

## 引用文献

- Abe, H. 1975. Winter food of the red fox, *Vulpes vulpes schrencki* KISHIDA (*Carnivora* : *Canidae*), in Hokkaido, with special reference to vole populations. *Applied Entomology and Zoology* 10: 40-51.
- Akasaka, T., Akasaka, M. and Yanagawa, H. 2010. Relative importance of the environmental factors at site and landscape scales for bats along the riparian zone. *Landscape and Ecological Engineering*. 6: 247-255.
- Bateman, P. W. and Fleming, P. A. 2012. Big city life: carnivores in urban environments. *Journal of Zoology* 287: 1–23.
- Bauer, S. and Hoye, B. J. 2014. Migratory animals couple biodiversity and ecosystem functioning worldwide. *Science* 344: 1242552.
- Beasley, J. C., Olson, Z. H. and DeVault, T. L. 2015. Ecological role of vertebrate scavengers. In (Benbow, M. E. Tomberlin, J. K. and Tarone, A. M.) *Carrion Ecology, Evolution, and Their Applications*, pp. 107-121. CRC Press, London.
- Ben-David, M., Hanley, T. A. and Schell, D. M. 1998. Fertilization of terrestrial vegetation by spawning Pacific salmon: the role of flooding and predator activity. *Oikos* 83: 47-55.



- Bowen, M. E., McAlpine, C. A., House, A. P. N. and Smith, G. C. 2007. Regrowth forests on abandoned agricultural land: A review of their habitat values for recovering forest fauna. *Biological Conservation* 140: 273-296.
- Brennan, J. M., Bender, D. J., Contreras, T. A. and Fahrig, L. 2002. Focal patch landscape studies for wildlife management: optimizing sampling effort across scales. (In Liu, J. and Taylor, W. W.) *Integrating landscape ecology into natural resource management*, pp. 68-91. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Cavallini, P. 1992. Ranging behavior of the red fox (*Vulpes vulpes*) in rural southern Japan. *Journal of Mammalogy* 73: 321-325.
- Červinka, J., Šálek, M., Pavlůvčík, P. and Kreisinger, J. 2011. The fine-scale utilization of forest edges by mammalian mesopredators related to patch size and conservation issues in Central European farmland. *Biodiversity and Conservation* 20: 3459-3475.
- Červinka, J., Šálek, M., Padysakova, E. and Smilauer, P. 2013. The effects of local and landscape-scale habitat characteristics and prey availability on corridor use by carnivores: A comparison of two contrasting farmlands. *Journal for Nature Conservation* 21:105-113.

- Červinka, J., Drahníková, L., Kreisinger, J. and Šálek, M. 2014. Effect of habitat characteristics on mesocarnivore occurrence in urban environment in the Central Europe. *Urban Ecosystems* 17: 893-909.
- Christie, K. S., Hocking, M. D. and Reimchen, T. E. 2008. Tracing salmon nutrients in riparian food webs: isotopic evidence in a ground-foraging passerine. *Canadian Journal of Zoology* 86: 1317-1323.
- Christie, K. S. and Reimchen, T. E. 2008. Presence of salmon increases passerine density on Pacific northwest streams. *The Auk* 125:51–59.
- Contesse P., Hegglin D., Gloor S., Bontadina F. and Deplazes P. 2004. The diet of urban foxes (*Vulpes vulpes*) and the availability of anthropogenic food in the city of Zurich, Switzerland. *Mammalian Biology* 69: 81-95.
- Darimont, C. T., Bryan, H. M., Carlson, S. M., Hocking, M. D., MacDuffee, M., Paquet, P. C., Price, M. H. H., Reimchen, T. E., Reynolds, J. D. and Wilmers, C. C. 2010. Salmon for terrestrial protected areas. *Conservation Letters* 3: 379-389.
- DeVault, T. L., Olson, Z. H., Beasley, J. C. and Rhodes O. E. Jr. 2011. Mesopredators dominate competition for carrion in an agricultural landscape. *Basic and Applied Ecology* 12: 268–274.

- Doughty, C. E., Roman, J., Faurby, S., Wolf, A., Haque, A., Bakker, E. S., Malhi, Y., Dunning, J. B. Jr. and Svenning, J. 2016. Global nutrient transport in a world of giants. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113: 868-873.
- Dudgeon, D, Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z., Knowler, D. J., Lévêque, C., Naiman, R. J., Prieur-Richard, A., Soto, D., Stiassny, M. L. J. and Sullivan, C. A. 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews* 81: 163-182.
- FAOSTAT. 2017. FAOSTAT food and agriculture data, Food and Agriculture Organization of the United Nations. <http://faostat.fao.org/>.
- Gende S. M., Edwards, R. T., Willson, M. F. and Wipfli, M. S. 2002. Pacific salmon in aquatic and terrestrial ecosystems. *Bioscience* 52: 917-928.
- Gende, S., Miller, A. and Hood, E. 2007. The effects of salmon carcasses on soil nitrogen pools in a riparian forest of southeastern Alaska. *Canadian Journal of Forest Research* 37: 1194-1202.
- Helfield, J. M. and Naiman, R. J. 2006. Keystone Interactions: Salmon and Bear in Riparian Forests of Alaska. *Ecosystems* 9: 167-180.
- Hilderbrand, G. V., Schwartz, C. C., Robbins, C. T., Jacoby, M. E., Hanley, T. A., Arthur, S. M. and Servheen, C. 1999. The importance of meat, particularly salmon, to body

size, population productivity, and conservation of North American brown bears.

*Canadian Journal of Zoology* 77: 132-138.

北海道さけ・ますふ化放流事業百年史編さん委員会. 1988. 四,十勝・釧路地方.

北海道鮭鱒ふ化放流事業百年史. pp. 315-351. 北海道さけ・ますふ化放流百年記念事業協賛会, 札幌.

Huijbers, C. M., Schlacher, T. A., Schoeman, D. S. and Weston, M. A. 2013.

Urbanisation alters processing of marine carrion on sandy beaches. *Landscape and Urban Planning* 119: 1-8.

Huijbers, C. M., Schlacher, T. A., Schoeman, D. S., Olds A. D., Weston, M. A. and

Connolly, R. M. 2015. Limited functional redundancy in vertebrate scavenger guilds fails to compensate for the loss of raptors from urbanized sandy beaches. *Diversity and Distributions* 21: 55-63.

Inger, R., Per, E., Cox, D. T. C. and Gaston, K. J. 2016a. Key role in ecosystem

functioning of scavengers reliant on a single common species. *Scientific Reports* 6, 29641.

Inger, R., Cox, D. T. C., Per, E., Norton, B. A. and Gaston, K. J. 2016b. Ecological role

of vertebrate scavengers in urban ecosystems in the UK. *Ecology and Evolution* 6: 7015-7023.

Janko, C., Schröder, W., Linke, S. and König, A. 2012. Space use and resting site selection of red foxes (*Vulpes vulpes*) living near villages and small towns in Southern Germany. *Acta Theriologica* 57: 245-250.

鎌内宏光・佐藤修一・林大輔・岡部芳彦・勝山智憲・福島慶太郎・吉岡歩・佐藤拓哉・徳地直子・仲岡雅裕. 2012. 北海道東部における初冬のホッチャレ消費者. *森林研究* 78: 81-87.

Killengreen, S. T., Strømseng, E., Yoccoz, N. G. and Ims, R. A. 2012. How ecological neighbourhoods influence the structure of the scavenger guild in low arctic tundra. *Diversity and Distributions* 18: 563-574.

近藤慧・白木彩子. 2013. 北海道網走地域の農畜産環境におけるキタキツネの食性と餌資源との関係. *知床博物館研究報告* 35: 47-58.

紺野康夫. 1993. 十勝の森林と草原. 十勝の自然. pp. 100. 十勝大百科事典刊行会.

Kurki, S., Nikula, A., Helle, P., Linde'n, H. 1998. Abundances of red fox and pine marten in relation to the composition of boreal forest landscapes. *Journal of Animal Ecology* 67: 874-886.

Martinuzzi, S., Januchowski-Hartley, S. R., Pracheil, B. M., McIntyre, P. B., Plantinga, B. M., Lewis, D. J. and Radeloff, V. C. 2014. Threats and opportunities for

- freshwater conservation under future land use change scenarios in the United States. *Global Change Biology* 20: 113-124.
- Merz, J. E. and Moyle, P. E. 2006. Salmon, wildlife, and wine: marine-derived nutrients in human-dominated ecosystems of central California. *Ecological Applications* 16: 999-1009.
- Moleón, M., Sánchez-Zapata, J. A., Sebastián-González, E. and Owen-Smith, N. 2015. Carcass size shapes the structure and functioning of an African scavenging assemblage. *Oikos* 124(10): 1391-1403.
- Garrett, M. G., Watson, J. M. and Anthony, R. G. 1993. Bald Eagle Home Range and Habitat Use in the Columbia River Estuary. *The Journal of Wildlife Management* 57: 19-27.
- Hansen, A. G., Gardner, J. R., Beauchamp, D. A., Paradis, R. and Quinn, T. P. 2016. Recovery of Sockeye Salmon in the Elwha River, Washington, after Dam Removal: Dependence of Smolt Production on the Resumption of Anadromy by Landlocked Kokanee. *Transactions of the American Fisheries Society* 145: 1303-1317.
- Henrich, M., Tietze, D. T. and Michael Wink. in press. Scavenging of small bird carrion in southwestern Germany by beetles, birds and mammals. *Journal of Ornithology*: DOI 10.1007/s10336-016-1363-1.

- Hocking, M. D. and Reynolds, J. D. 2011. Impacts of salmon on riparian plant diversity. *Science* 331: 1609-1612.
- Hurteau, L. A., Mooers, A. Ø., Reynolds, J. D. and Hocking, M. D. 2016. Salmon nutrients are associated with the phylogenetic dispersion of riparian flowering - plant assemblages. *Ecology* 97: 450-460.
- Magnusson, M., Bergsten, A., Ecke, F., Bodin, Ö., Bodin, L. and Hörnfeldt, B. 2013. Predicting grey-sided vole occurrence in northern Sweden at multiple spatial scales. *Ecology and Evolution* 3: 4365-4376.
- McDonnell, M. J. and Hahs, A. K. 2008. The use of gradient analysis studies in advancing our understanding of the ecology of urbanizing landscapes: current status and future directions. *Landscape Ecology* 23:1143-1155.
- Morishita, E., Ito, K., Sasaki, K. and Higuchi, H. 2003. Movements of Crows in Urban Areas, Based on PHS Tracking. *Global Environmental Research* 7: 181-191.
- Nagata, M., Miyakoshi, Y., Urabe, H., Fujiwara, M., Sasaki, Y., Kasugai, K., Torao, M., Ando, D. and Kaeriyama, M. 2012. An overview of salmon enhancement and the need to manage and monitor natural spawning in Hokkaido, Japan. *Environmental Biology of Fishes* 94: 311-323.

Nakamura, F. and Komiyama, E. 2010. A challenge to dam improvement for the protection of both salmon and human livelihood in Shiretoko, Japan's third Natural Heritage Site. *Landscape and Ecological Engineering* 6:143-152.

Newbold, T., Hudson, L. N., Hill, S. L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R. A., Börger, L., Bennett, D. J., Choimes, A., Collen, B., Day, J., DePalma, A., Díaz, S., Echeverria-Londoño, S., Edgar, M. J., Feldman, A., Garon, M., Harrison, M. L., Alhusseini, T., Ingram, D. J., Itescu, Y., Kattge, J., Kemp, V., Kirkpatrick, L., Kleyer, M., Correia, D. L., Martin, C. D., Meiri, S., Novosolov, M., Pan, Y., Phillips, H. R., Purves, D. W., Robinson, A., Simpson, J., Tuck, S. L., Weiher, E., White, H. J., Ewers, R. M., Mace, G. M., Scharlemann, J. P. and Purvis, A. 2015. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature* 520: 45-50.

大熊勳・吉松大基・高田まゆら・赤坂卓美・柳川久. 印刷中. 北海道十勝地域の農地景観におけるニホンジカおよびアカギツネの河畔林利用頻度に影響する要因とその季節変化. 保全生態学研究.

Piccolo, J. J., Adkison, M. D. and Rue, F. 2009. Linking Alaskan salmon fisheries management with ecosystem-based escapement goals: a review and prospectus. *Fisheries* 34: 124-134.



- Polis, G. A., Anderson, W. B. and Holt, R. D. 1997. Toward an integration of landscape and food web ecology: The dynamics of spatially subsidized food webs. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 289–316.
- Power, M. E., Vanni, M. J., Stapp, P. T. and Polis, G. A. 2004. Subsidy Effects on Managed Ecosystems: Implications for Sustainable Harvest, Conservation, and Control. In (Polis, G. A., Power, M. E. and Huxel, G. R.) *Food webs at landscape level*, pp. 387-409. University of Chicago Press, Chicago.
- Quinn, G. P. and Keough, M. J. 2002. *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press, Cambridge, 537 pp.
- R Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>
- Ricketts, T. and Imhoff, M. 2003. Biodiversity, Urban Areas, and Agriculture: Locating Priority Ecoregions for Conservation. *Conservation Ecology* 8: 1.
- Šálek, M., Drahníková, L. and Tkadlec, E. 2015. Changes in home range sizes and population densities of carnivore species along the natural to urban habitat gradient. *Mammal Review* 45: 1-14.

- Selva, N., Jędrzejewska, B. Jędrzejewski, W, Wajrak, A. 2005. Factors affecting carcass use by a guild of scavengers in European temperate woodland. *Canadian Journal of Zoology* 83: 1590-1601.
- Seto, K. C, Güneralp, B. and Hutya, L. R. 2012. Global forecasts of urban expansion to 2030 and direct impacts on biodiversity and carbon pools. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109: 16083–16088.
- Service, R. F. 2011. Will busting dams boost salmon? *Science* 334: 888-892.
- Shardlow, T. F. and Hyatt, K. D. 2013. Quantifying associations of large vertebrates with salmon in riparian areas of British Columbia streams by means of camera-traps, bait stations, and hair samples. *Ecological Indicators* 27: 97-107.
- Shuman, J. R. 1995. Environmental considerations for assessing dam removal alternatives for river restoration. *Regulated Rivers: Research & Management* 11: 249-261.
- Skagen, S. K., Knight, R. L. and Orians, G. H. 1991. Human Disturbance of an Avian Scavenging Guild. *Ecological Applications* 1: 215-225.
- Speed, R., Li, Y., Tickner, D., Huang H., Naiman, R., Cao, J., Lei G., Yu, L., Sayers, P., Zhao, Z. and Yu, W. 2016. *River Restoration: A Strategic Approach to Planning and Management*. pp. 202. Paris, UNESCO.

- Takeuchi, M. and Koganezawa, M. 1992. Home range and habitat utilization of the red fox *Vulpes vulpes* in the Ashio mountains, central Japan. Journal of the Mammalogical Society of Japan 17: 95-110.
- Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D'Antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., Schindler, D., Schlesinger, W.H., Simberloff, D. and Swackhamer, D. 2001. Forecasting agriculturally driven global environmental change. Science 292: 281-284.
- Tonra, C. M., Sager-Fradkinc, K., Morleyd, S. A., Duda, J. J. and Marra P. P. 2015. The rapid return of marine-derived nutrients to a freshwater food web following dam removal. Biological Conservation 192: 130-134.
- Tonra, C. M., Sager-Fradkinc, K. and Marra P. P. 2016. Barriers to salmon migration impact body condition, offspring size, and life history variation in an avian consumer. Ecography 39: 001–010.
- ト部浩一・三島啓雄・宮腰靖之. 2013. 十勝川水系におけるサケ・サクラマスので産卵環境評価（資料）. 北海道水産試験場研究報告 84: 47-56.
- Uraguchi, K. and Takahashi, K. 1998. Den site selection and utilization by the red fox in Hokkaido, Japan. Mammal Study 23: 31- 40.
- Wilson, M. F. and Halupka, K. C. 1995. Anadromous fish as keystone species in vertebrate Communities. Conservation Biology 9: 489-497.

柳川久. 2015. 十勝平野の河畔林と防風林: シカ・キツネ・クマの通り道? 森林  
野生動物研究会誌 40: 35-39.

山下彰司. 2005. 大湿地帯から穀倉地帯へ生まれ変わった十勝平野の生き証人  
十勝川千代田堰堤(土木紀行). 土木学会誌 90: 58-59.

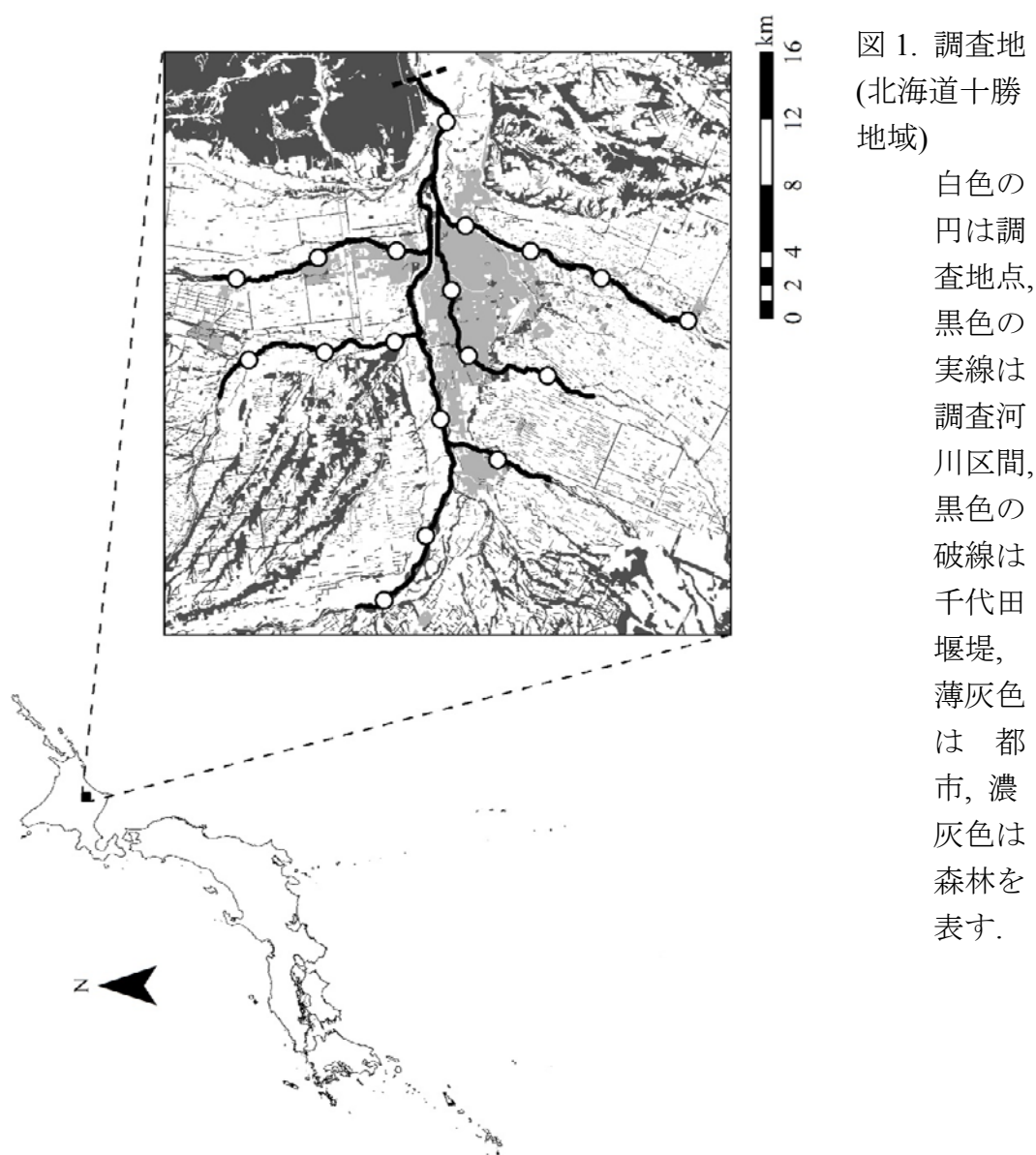
Yamaura, Y., Royle, J. A., Shimada, N., Asanuma, S., Sato, T., Taki, H. and Makino, S.  
2012. Biodiversity of man-made open habitats in an underused country: a class of  
multispecies abundance models for count data. *Biodiversity and Conservation* 21:  
1365-1380.

## Abstract

Allochthonous resource from sea into land supports terrestrial species and food webs. Throughout the North Pacific region, the annual migration of Pacific salmon *Oncorhynchus* spp. from sea into rivers and streams, where they spawn and die, is one of the example of allochthonous resource. Scavenging salmon carcass by vertebrate scavengers delivers marine nutrients to terrestrial ecosystems and supports the populations of many animal species. Moreover, Urbanization, which is one of the main causes of global biodiversity loss, may alter the structure of vertebrate scavengers. The alteration may also alter scavenging efficiently (gain or loss) or maintain the efficiently (because of functional redundancy or dominant species). However, how the structure of vertebrate scavengers and scavenging efficiently alter along urban-agriculture gradient is not revealed. I used 18 motion-triggered cameras and 144 salmon carcasses (8 salmons/camera) to examine urbanization and other factors affecting the structure of vertebrate scavengers and scavenging efficiently (rates of carcass removal and removal time) from October to December, 2016 in Tokachi river system, Northern Japan. The structure of vertebrate scavengers was not associated with urbanization, and red fox *Vulpes vulpes* is dominant in whole study sites. Moreover, rate of carcass removal was not altered, but removal time was decreased with urbanization and increase of forest

area. This result suggests the population dynamics of the dominant mesopredator associated with landscape factors would determine scavenging efficiently in urban-agriculture landscape. This study suggests the conservation of remnant forests in agriculture zone is useful method for maintaining land-sea connectivity.

図表



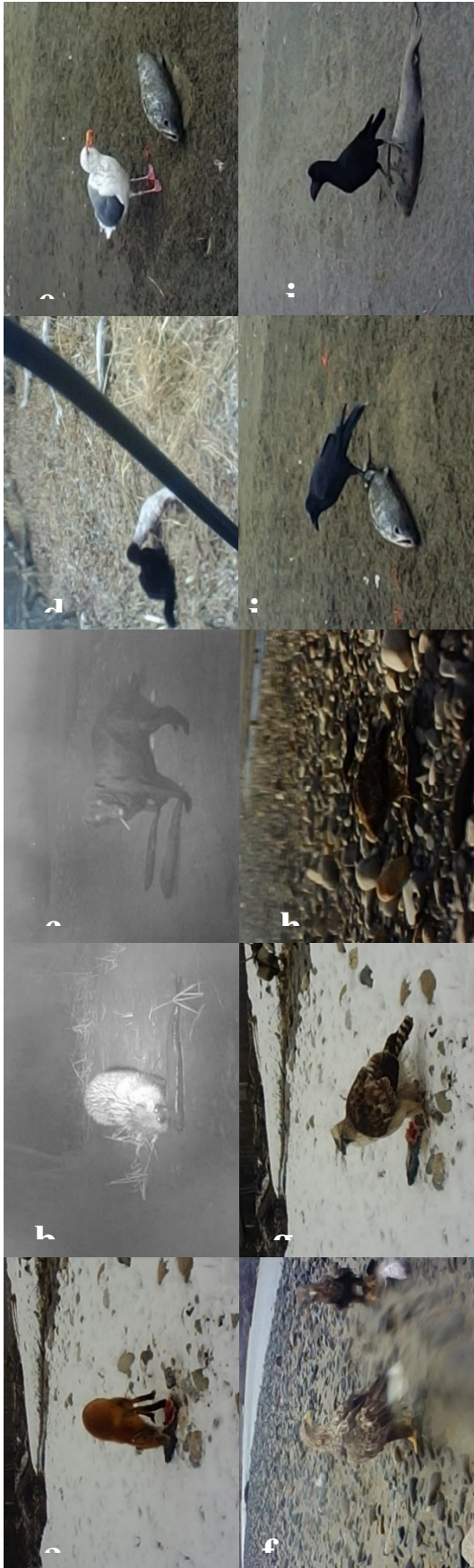


図2. 撮影された  
 腐食性脊椎動  
 物：(a)アカギツ  
 ネ *Vulpes vulpes*,  
 (b)タヌキ  
*Nyctereutes*  
*procyonoides*, (c)  
 イヌ *Canis lupus*  
*familiaris*, (d)ア  
 メリカミンク  
*Neovison vison*,  
 (e) オオセグロ  
 カモメ *Larus*  
*schistisagus*, (f)オ  
 ジロワシ  
*Haliaeetus*  
*albicilla*, (g)クマ  
 タカ *Nisaetus*  
*nipalensis*, (h)ト  
 ビ *Milvus*  
*migrans*, (i)ハシ  
 ボソガラス  
*Corvus corone*, (j)  
 ハシブトガラス  
*Corvus*  
*macrorhynchos*

表 1. 各腐食性脊椎動物に消費されたサケ残滓の数

	種名	学名	消費された サケ残滓の数
哺乳類	アカギツネ	<i>Vulpes Vulpes</i>	98.5
	タヌキ	<i>Nyctereutes procyonoides</i>	4
	イヌ	<i>Canis lupus familiaris</i>	1
	アメリカミンク	<i>Neovison vison</i>	5
鳥類	オオセグロカモメ	<i>Larus schistisagus</i>	0.2
	オジロワシ	<i>Haliaeetus albicilla</i>	6.2
	クマタカ	<i>Nisaetus nipalensis</i>	0.2
	トビ	<i>Milvus migrans</i>	0.2
	ハシボソガラス	<i>Corvus corone</i>	1.5
	ハシブトガラス	<i>Corvus macrorhynchos</i>	0.2
不明			24
合計			144



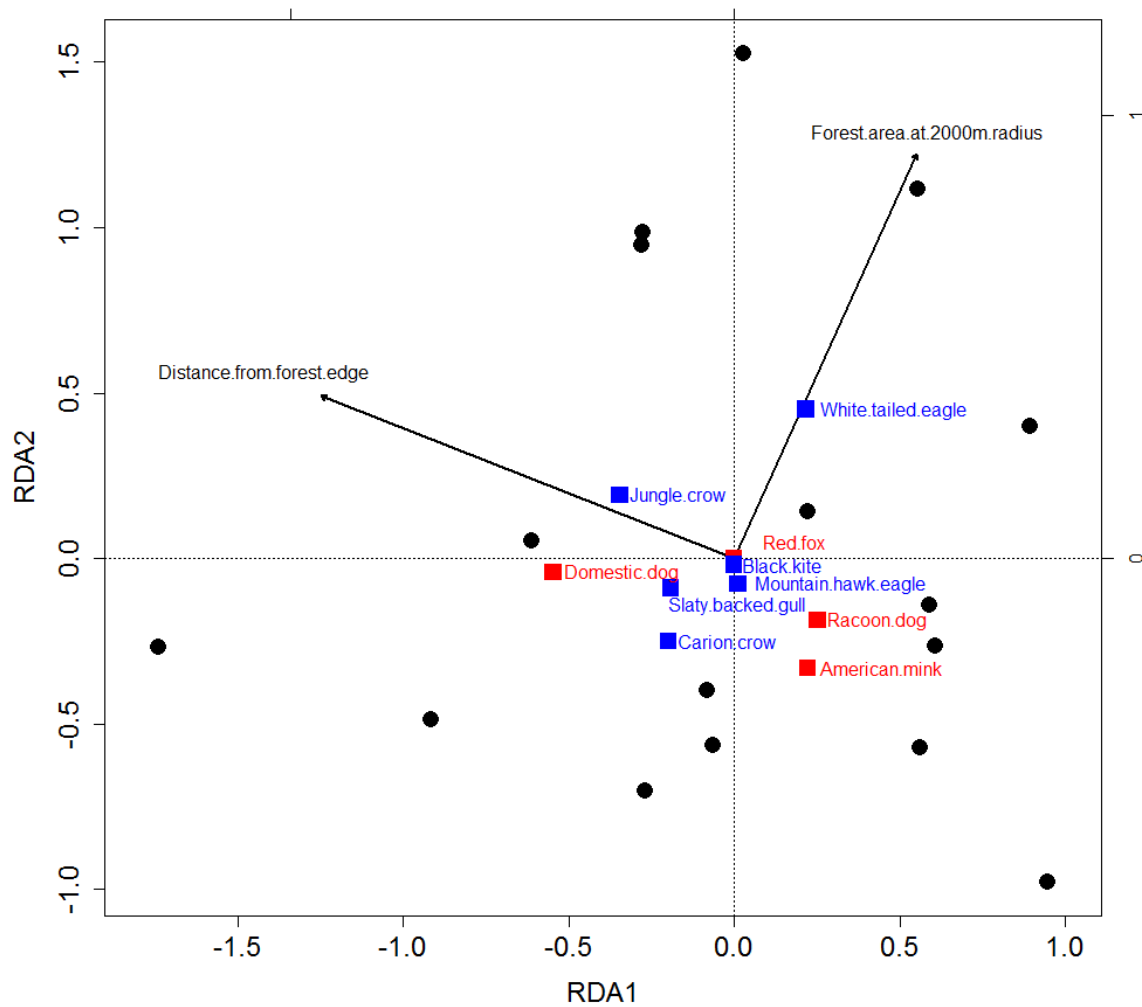


図 3. 冗長性分析により得られた腐食性脊椎動物の種構成（■；赤色は哺乳類，青色は鳥類を示す），調査地点（●）および各環境要因（矢印）の関係性を視覚化したプロット。

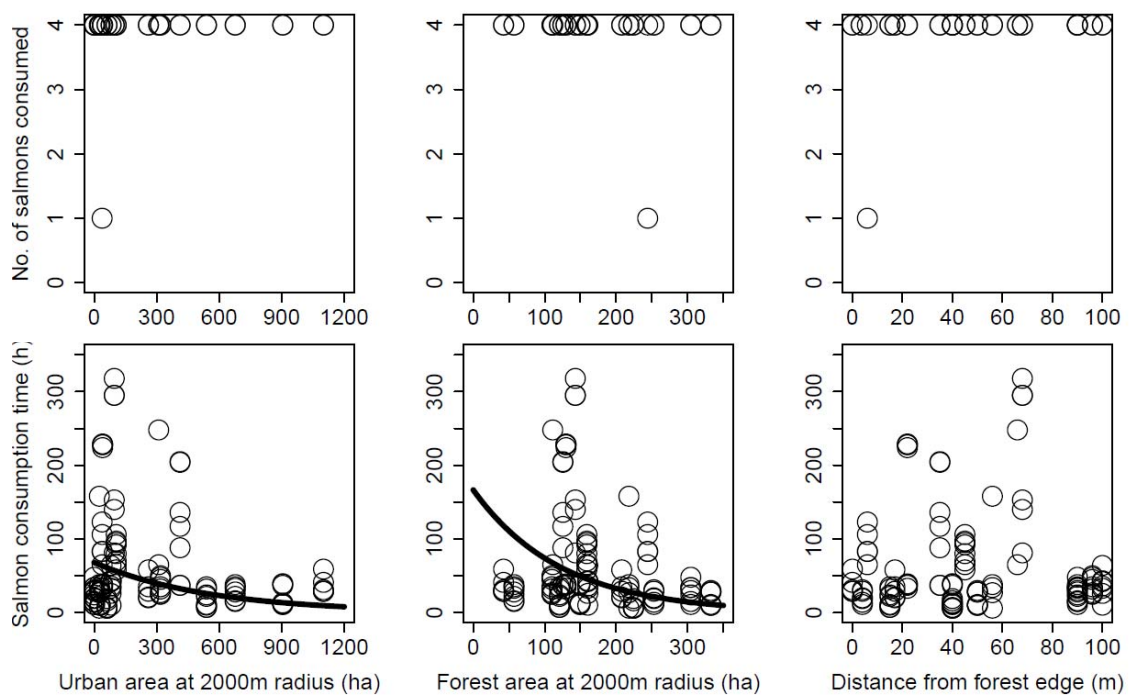


図 4. サケ残滓の消費率（上段）および消費時間（下段）と各環境要因との関係性。白色の円は実測値，黒色の実線はベストモデルから得られた予測値を表す。

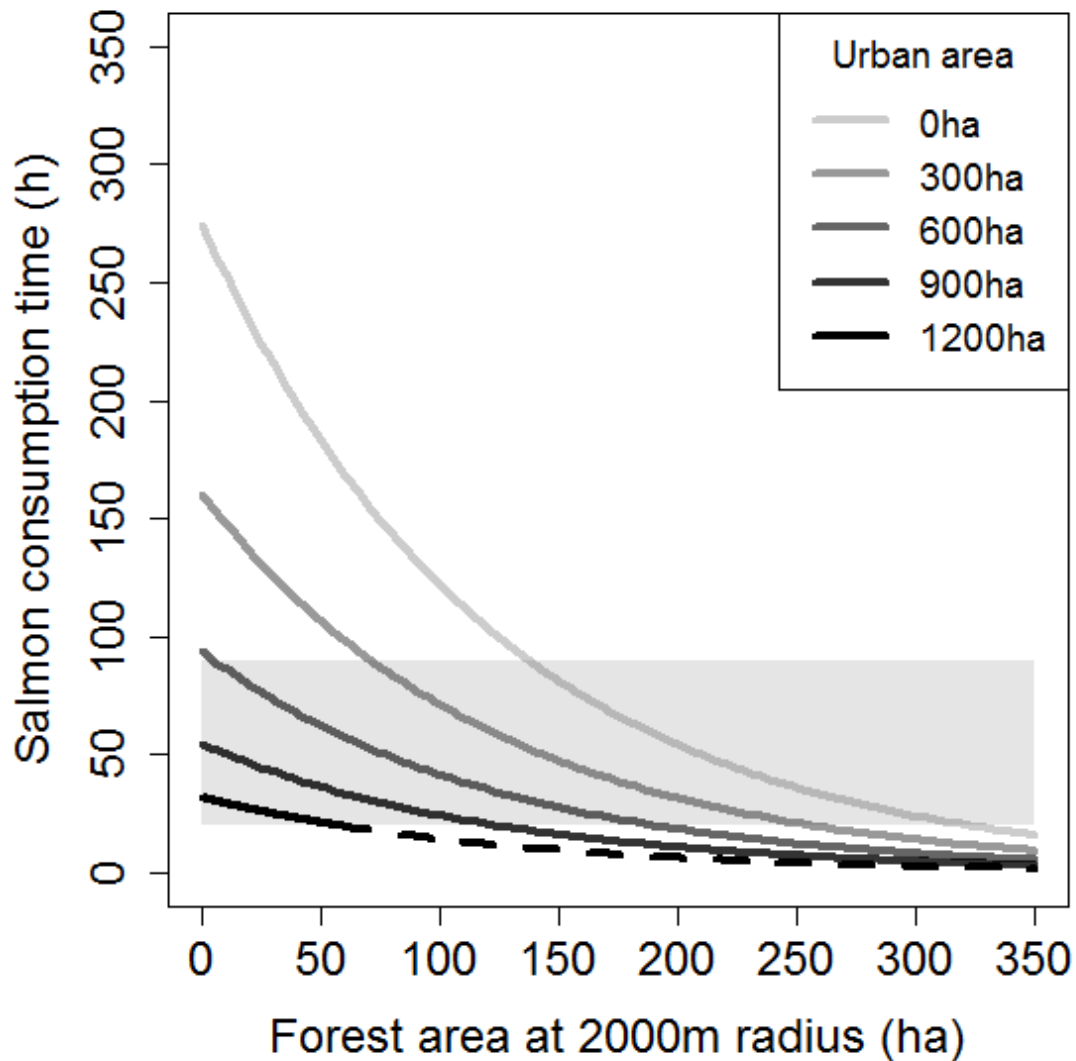


図 5. サケ残滓の消費時間と都市面積および森林面積との関係性. 各実線はベストモデルから得られた予測値を表す. 破線は土地利用割合の関係上存在し得ない土地利用下での予測値を表す (半径 2000m バッファ内の土地利用の合計面積は 1256ha であるため, 都市が 1200ha である場合, 森林は最大で 56ha までしか存在し得ない). 灰色で覆われた範囲は先行研究における自然条件下でのサケ残滓の消費時間 (20-90 時間; Shardlow and Hyatt 2013) を表す.