

安定同位体比分析に基づく農作物を採食する
大型哺乳類の生態学的特性に関する研究

令和3年
(2021)

秦 彩夏

**Studies on the ecological characteristics of
agricultural crop-foraging large mammals using
stable isotope analyses**

2021

HATA Ayaka

目次

第1章 序論	1
第2章 北海道東部におけるヒグマの農作物依存度の検討とその空間分布傾向の解明	
1. 緒言	6
2. 材料と方法	9
3. 結果	18
4. 考察	20
第3章 農作物採食がニホンジカの成長および繁殖に与える影響の検討	
1. 緒言	32
2. 材料と方法	35
3. 結果	42
4. 考察	44

第 4 章 中部地域の山間部におけるニホンジカの牧草地加害リスクの時空間変

化

1. 緒言・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 56

2. 材料と方法・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 59

3. 結果・・ 65

4. 考察・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 66

第 5 章 総合考察・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 75

引用文献・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 83

要約・・ 117

Summary・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 120

謝辞・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 124

第1章 序論

野生鳥獣による農作物への加害は世界各地で生じており、人間との軋轢が生じる主な原因のひとつとなっている（Thirgood et al. 2005）。特に大型哺乳類による農業被害は顕著であり、アジアやヨーロッパ、北米など多くの地域で甚大な経済被害をもたらしてきた（シカ類：Apollonio et al. 2010; McShea 2012, クマ類：Can et al. 2014, イノシシ：Amici et al. 2012, その他：Osborn and Hill 2005）。一方で、大型哺乳類は食物網における捕食者・被食者・雑食者として機能し、物質循環において多様な役割を担うことが知られている（Hilderbrand et al. 1999; Côté et al. 2004; Barton et al. 2019）。生物多様性の重要性は近年世界的に着目されており、2015年に国連サミットで策定されたSDGsでは、目標のひとつとして陸域生態系の保護や回復、生物多様性の損失阻止等が挙げられた（United Nations 2015）。このような背景から、大型哺乳類による農業被害の低減と個体群の保全の両立を目指した適切な管理手法の確立は重要な課題である。加えて、多くの先進国では少子高齢化による人口減少が進んでおり（Götmark et al. 2018）、今後も野生動物管理を持続的に行うためには、管理体制の効率化を進める必要がある。

大型哺乳類による農業被害を抑制する対策手法は、防護柵の設置や誘引物の除去といった被害防除（VerCauteren et al. 2006a; Honda et al. 2011; Can et al. 2014;

塚田ほか 2016), 緩衝帯の整備等の生息地管理 (Can et al. 2014; Rea 2003; 行川
ほか 2013), そして駆除等による個体数調整 (Sato et al. 2004; Woodroffe et al. 2005;
Can et al. 2014) に大別され, 今日までに世界各地でその手法が開発・改良されて
きた。しかしながら, 高齢化や人口減少が進む中山間地域を中心に, 被害防除や
生息地管理は, その導入・維持に係るコストの高さや意欲の減退により, 十分な
管理ができずに被害を抑止できないという問題が生じている (本田 2005; 武山
ほか 2006)。個体数調整では, 対象地域の生息個体数と被害量が関係することを
前提に (Bleier et al. 2012), 目標捕獲数に即して捕獲を行うため, 加害個体を特
定しない捕獲が全国的に数多く行われている。しかしながら, 個体数と農業被害
量は強く関係しない場合があるため (Mackin 1970; Mazzoni della Stella et al. 1995;
Honda et al. 2014), 個体数の抑制によって必ずしも被害が減少するとは限らない。
さらに, 繁殖スピードが遅い種 (たとえばクマ類) では, 農地やその周辺におけ
る過度な捕獲が, 地域個体群の存続を危険に晒す可能性が指摘されており
(Breitenmoser 1998; Sato et al. 2011), 種の保全に影響を与えるおそれがある。大
型哺乳類による農業被害は世界的に依然として数多く発生していることから
(Conover et al. 2018; 農林水産省 2018; United States Department of Agriculture
2018), 種や生態系の保全に配慮しつつ, 対策技術をより効果的・効率的に運用
するための新たな知見が求められている。

近年の研究から、大型哺乳類では1つの個体群内でも農作物への依存度に個体間で大きな差が存在することが明らかになってきた (Ditmer et al. 2016; Bonnot et al. 2018)。また、生息個体数と農業被害量は必ずしも関係しないことや (Mackin 1970; Mazzoni della Stella et al. 1995; Honda et al. 2014)、農作物を採食する個体を対象とした捕殺が非選択的な捕殺よりも効率的な農業被害の低減に繋がる可能性も示されている (Honda et al. 2016)。そのため、農作物を採食する個体に着目した被害対策や管理を行うための知見が必要である。しかしながら、農作物採食個体の行動や繁殖といった生態学的特性には不明な点が多い (Swan et al. 2017)。農作物採食個体は、自然下食物を採食して生息する個体とは異なる生態学的特性を持ち、さらに個体群動態を変動させる可能性がある。なぜなら、農作物は高栄養であり、コンスタントかつ大量に供給されるため (Oro et al. 2013)、動物個体の食性 (高槻 2001) や行動パターンを変化させ (VerCauteren and Hygnstrom 1998; Walter et al. 2009)、個体数や環境収容力を増加させる可能性が指摘されているからである (Iijima et al. 2013; Iijima and Ueno 2016)。そのため、農作物採食個体の生態学的特性を明らかにすることは、農地を含む複数の景観を広く移動しながら生息する大型哺乳類の個体群の維持機構の解明に繋がると考えられる。こうした知見は、大型哺乳類の農業被害の低減と個体群の保全を両立するために必要な管理体制を構築するにあたって、科学的な根拠をもとに必要な対策を

提示する上で重要になると考えられる。

大型哺乳類において、農作物採食個体の生態学的特性が殆ど分かっていない理由として、対象個体の直接観察や移動追跡が困難であるために、各個体の農作物採食履歴の定量的な評価が難しいことが挙げられる。こうした課題を克服する手法のひとつが安定同位体比分析である。動物の体組織に含まれる安定同位体比は、餌食物の安定同位体比を反映することから (DeNiro and Epstein 1978, 1981), 各体組織の代謝回転速度に応じて様々な期間の食性履歴を復元することができる (Tieszen et al. 1983; Narita et al. 2006; Hedges et al. 2007)。本手法は近年大型哺乳類でも適用されており、食性履歴の解明や安定同位体比が異なる餌食物が存在する生息地間の移動履歴の推定に用いられている (Mizukami et al. 2005; Cerling et al. 2006; Matsubayashi et al. 2014; Walter 2014; Hofman-Kaminska et al. 2018)。農作物と自然下で採食する餌食物の同位体比に差がある場合、採食程度の差が体組織の同位体比に反映されると想定されることから、対象個体の体組織を分析に供することで、各個体の農作物依存度を把握できる可能性がある。さらに、詳細な個体の捕獲位置や繁殖履歴などの属性情報と、安定同位体比分析から推定される農作物依存度の履歴を組み合わせることで、農作物を採食する個体の移動パターンや繁殖特性を明らかにできると考えられる。

本研究では、世界各地で農作物被害を引き起こし、問題となっている代表的な

大型哺乳類であるクマ類とシカ類を対象に、安定同位体比分析を利用して農作物依存個体の生態学的特性を解明すると共に、農地を含む複数の景観に広く生息する個体群を対象とした効果的かつ効率的な管理手法の検討を行う。第2章では、北海道においてトウモロコシをはじめとする農作物の食害が問題となっているエゾヒグマ *Ursus arctos yesoensis* (以下、ヒグマ) を対象とする。炭素安定同位体比による各個体のトウモロコシ依存度の推定を試みるとともに、依存個体が農地からどの程度離れた場所に分布するか、その空間分布傾向を明らかにする。第3章と第4章では、本州・中部地方において牧草や野菜類といった農作物への食害が問題となっているニホンジカ *Cervus nippon* (以下、シカ) を対象とする。第3章では、窒素安定同位体比によるシカ個体の農作物への依存度の推定を試みるとともに、農作物依存度と体サイズおよび妊娠率との関係を齢に考慮して検証することで、農作物採食による個体群動態への影響を推測する。第4章では、第3章で用いたシカ個体群を対象に、シカによる牧草地の時空間的な利用変化を明らかにし、牧草地における具体的な被害管理手法について検討する。第5章の総合考察では、上記で得られた知見をもとに、農地を含む景観に生息する大型哺乳類の個体群を対象とした、農作物被害の低減および個体群の保全の両立を目指した管理上の課題を整理する。

第2章 北海道東部におけるヒグマの農作物依存度の検討とその空間分布傾向

の解明

1. 緒言

クマ類による農作物の食害は世界各地で発生しており、人間との軋轢発生の主な原因となっている (Narita et al. 2011; Shivik et al. 2011; Can et al. 2014; Ditmer et al. 2016)。農地は、質の高い人為的食物である農作物を効率的に採食できることから、クマ類にとって好適な環境である (佐藤 2011; Ditmer et al. 2015)。しかし一方で、農業被害を抑止するために農地およびその周辺で駆除が頻繁に行われており、農作物を採食するクマ個体は高い死亡リスクに晒される可能性がある (Linnell et al. 2002; Schwartz et al. 2003; Sato and Endo 2006)。クマ類は、餌食物の利用可能性と分布に応じて移動するため (Amstrup and Beecham 1976; 野崎・水野 1983; Noyce and Garshelis 2011; Baruch-Mordo et al. 2014)、農作物を採食するクマ個体が必ずしも季節を通して農地付近に生息し続けるとは限らない。駆除が農地周辺で頻繁に行われることから、農地から遠く離れた山間部に生息するクマ個体であっても、農作物の収穫期に農地に移動することによって人為的な死亡リスクに晒され、個体群の存続可能性が低下するかもしれない (Breitenmoser 1998)。さらにクマ類の場合、行動圏サイズはメスよりもオスの

方がはるかに大きいことから (Mano 1994; Dahle and Swenson 2003), 人為的な死亡リスクに晒される行動範囲は性別によって異なると考えられる。そのため, 農作物を採食するクマ類の行動パターンとその移動スケールを明らかにすることは, 駆除が個体群に与える影響を評価する上で役立つだろう。

北海道では, 人間とヒグマの軋轢が深刻な問題となっており (北海道 2014), トウモロコシなど農作物への被害防止のために多くのヒグマが駆除されている (Mano 1995; Narita et al. 2011; 北海道 2014)。トウモロコシに代表される C₄ 植物は, 日本に生育する多くの自然下植物が属する C₃ 植物と比較して高い炭素安定同位体比 ($\delta^{13}\text{C}$) の値を持つことが知られている (Nakashita 2006; Narita et al. 2011)。動物の体組織に含まれる炭素・窒素安定同位体比は食性履歴を反映することから (DeNiro and Epstein 1978, 1981), クマ類の体組織の $\delta^{13}\text{C}$ 値は, トウモロコシへの採食依存度の推定に使用できる (DeNiro and Epstein 1978; Mizukami et al. 2005; Ditmer et al. 2016)。さらに, ツキノワグマ (*Ursus thibetanus*) を対象とした実験により, 体毛は特定時期に, 採食した餌食物の同位体比を記録しながら一定速度で成長することが知られている (Nakashita 2006)。そのため, 採取した体毛の長さに応じて等分し, 各体毛部位の $\delta^{13}\text{C}$ 値を測定することで, クマ類の食性の経時的変化を追跡することができる (Nakashita 2006)。本手法を用いることで, トウモロコシ結実期におけるクマ類の食性履歴を明らかにして, 各個体の

トウモロコシ依存度を推定することができる (Mizukami et al. 2005; Ditmer et al. 2016)。そこで本研究では、北海道東部に生息するヒグマ個体群を対象に、体毛を用いた炭素安定同位体比分析を行うことで各個体のトウモロコシ依存度を推定した。さらに、トウモロコシ依存度が高い個体が、季節を通して農地により近い場所に生息するかを検討した。

2. 材料と方法

調査地域

本研究では、北海道東部の阿寒・白糠地域に生息するヒグマ個体群を対象とした。個体群が生息する地域の南側辺縁部にある浦幌町周辺では、人間との軋轢が問題となっており (Sato et al. 2011; Itoh et al. 2012)、浦幌町で駆除されるヒグマの個体数は近年増加傾向にある (Sato et al. 2011)。本地域の年平均気温は 6.7°C であり、2011-2015 年の平均総降水量は 1043.6mm であった (気象庁 2015)。本地域の 65.8%が森林であり、14.3%が農地である (浦幌町 2015)。森林は 81.4%が天然林であり、12.6%が人工林である (Sato et al. 2008)。天然林はミズナラ *Quercus crispula*、イタヤカエデ *Acer mono*、シナノキ *Tilia japonica* などの広葉樹と、トドマツ *Abies sachalinensis* などの針葉樹が優占している (佐藤 1988)。人工林はトドマツとカラマツ *Larix leptolepsis* が優占している (Sato et al. 2008)。

集団遺伝学的解析の結果、本地域個体群は北海道東部に存在する遺伝的にユニークな地域個体群のひとつであり (Itoh et al. 2013)、農地や道路といった地理的要因が他の地域個体群との移動の障壁になっていることが明らかになった (Itoh et al. 2013)。本地域個体群は多くの農地に囲まれているため (図 1)、他の地域個体群やその他の地域への移動・分散、あるいは本地域への他の地域個体群からの侵入がこれらの農地によって阻害されている可能性があるが (Itoh et al.

2013), 地理的に完全に隔離されているわけではない。本地域個体群の中心部は森林地域で人里から離れている一方で, 周縁部は人里から近く, 多くの農地が存在する。先行研究において阿寒・白糠地域に生息するメスのヒグマの mtDNA ハプロタイプを調べたところ, 中心部と南の周縁部ではハプロタイプが異なることが明らかになっている (Sato et al. 2011; Itoh et al. 2012)。本地域個体群の個体群密度は減少傾向にあり, 餌食物としての農作物への依存度は増加傾向にある (Sato et al. 2004)。本地域に生息するヒグマは, 春には自然下の草本植物とニホンジカ, 夏には昆虫 (主にアリ科) と農作物, 秋には堅果類を主に採食する (Sato et al. 2004)。ヒグマによる農作物 (主にトウモロコシとテンサイ) の食害は晩夏から秋に発生し, 晩夏にピークを迎える (Sato et al. 2005; Sato et al. 2008)。

試料収集

トウモロコシ依存個体が季節を通してどこに生息するかを明らかにするために, 農地で熟したトウモロコシを採食できる 8 月下旬から 9 月上旬 (トウモロコシ収穫期) 以外の時期に, 本調査地域内でヒグマの体毛を採集した (図 1)。続いて本調査地内で, 景観上の特徴に偏りがなく, なおかつ農地からの距離が異なる 27 個のグリッドセル (5×5 km) を抽出した。各グリッドセル内の森林地域においてヘアトラップを 1 基ずつ, 計 27 基設置した。ヘアトラップは木製で(直

径 15 cm, 高さ 2 m), 二重の有刺鉄線を巻き, ヒグマを誘引するためにクレオソート油を塗布した (図 2; Karamanlidis et al. 2010; Dumond et al. 2015; 佐藤ほか未発表)。体毛は 2014 年の 6-7 月に週 1 回の頻度でトラップから採集した。また, 2011-2015 年の非トウモロコシ結実期に学術目的や駆除により捕獲された個体から体毛や筋肉片を採集した。体毛は乾燥剤と共に暗所で保管し, 筋肉片は分析を行うまで冷凍庫にて -30°C で保管した。

本調査地域においてヒグマが採食する自然下食物とトウモロコシの $\delta^{13}\text{C}$ 値に大きな差があるかを確認するために, ヒグマの餌食物を採集した。本調査地内でヒグマに採食されると想定される自然下食物 (植物および動物) と農作物 (トウモロコシ, ビート, 小麦), デントコーンと 2 種の牛用飼料 (1 種はトウモロコシを含む) を (佐藤 2011; 佐藤, 私信), 2013-2014 年の非積雪期 (4 月下旬から 11 月上旬; Sato et al. 2011) に採集した。農作物と牛用飼料は地元農家から提供を受けた。本調査地域では, 人間の食用に生産されるスイートコーンと, 牛用飼料用に生産されるデントコーンが多く栽培されており, どちらもヒグマに採食されると考えられたため (佐藤, 私信), これらをあわせてトウモロコシと定義した。シカの筋肉片は地元の猟師が捕獲した個体から採取した。全ての餌食物試料は分析を行うまで冷凍庫にて -30°C で保管した。

DNA 分析

DNA はヒグマの体毛の毛根部や筋肉片から DNeasy Blood & Tissue Kit (QIAGEN)を用いて抽出した。その際 DNA を十分量確保するため、1 サンプルにつき 5-30 本の上毛の毛根部を使用した。性別は、Yamamoto et al. (2002)に従い、アメロゲニン遺伝子の断片長多型を解析して判別するか、捕獲時の記録から判断した。アメロゲニン遺伝子の解析では、PCR 法を用いて以下のプライマーセットを用いて当該遺伝子領域の増幅を行った (SE47: CAGCCAAACCTCCCTCTGC および SE48: CCCGCTTGGTCTTGTCTGTTGC; Yamamoto et al. 2002)。反応液 50 μ l には、DNA 抽出産物 100ng, 各プライマー 0.25 μ M, dNTPs200 μ M, Tris-HCl (pH 8.3) 10mM, KCl 50mM, MgCl₂1.5mM, rTaq (Takara, Tokyo) 2.5 ユニットが含まれる。DNA を増幅するために、変性 95°Cで 1 分間, アニーリング 62°Cで 1 分間, 伸長 72°Cで 1 分間の条件で 50 回反応を行い, 最後に 72°Cで 10 分間伸長反応を実施した。増幅が確認できなかった場合は、反応液に 0.008%ウシ血清アルブミン (BSA, ロシュ・ダイアグノスティックス株式会社) を 0.5 μ l 添加して同様の反応を繰り返した。個体識別は、クマ科に共通のマイクロサテライト領域である UarMU23, UarMU50, UarMU51, G1A, G10B, G10L の全 6 座位を用いて行った (Paetkau et al. 1995; Taberlet et al. 1997; Paetkau et al. 1998)。反応液 50 μ l には、DNA 抽出産物 100ng, 各プライマー0.25 μ M,

dNTPs200 μ M, Tris-HCl (pH 8.3) 10mM, KCl 50mM, MgCl₂1.5mM, rTaq (Takara, Tokyo) 2.5 ユニットが含まれる。DNA を増幅するために、変性 95°Cで 1 分間、アニーリング 60°Cで 1 分間、伸長 72°Cで 1 分間の条件で 40 回反応を行い、最後に 72°Cで 10 分間伸長反応を実施した。PCR 産物は FastGene Gel/PCR Extraction Kit (NIPPON Genetics Co, Ltd) を用いて精製し、DNA フラグメントアナライザー (Qsep100, BiOptic Inc.) を用いて精製産物の遺伝子型を決定した。1-2 座位で遺伝子型のミスマッチが生じた際は、再分析を行った。DNA フラグメントアナライザーの特性上、同一個体であっても塩基数にわずかな違いが生じることがあったが、同一個体である場合は波形の形状が非常に類似していた。そのため、6 座位で類似した波形を持つサンプル同士を選抜し、DNA フラグメントアナライザーで再分析を行った。同様の波形が確認された場合、対象サンプルは同一個体と判断した。

安定同位体比分析

ヒグマの体毛の安定同位体比から対象個体の食性履歴を推定した。本研究では 1 サンプルにつき、約 30 本の上毛を使用した。体毛表面の皮脂や汚れを除去するために、Folch 液 (クロロホルム：メタノール=2:1) で洗浄後、ドラフト内で風乾した。体毛成長期間中の経時的な食性変化を知るために、毛根から毛先ま

で 5mm ずつ切り分けた。切り分けた各部位は再び Folch 液で洗浄し、風乾した。餌食物試料は、シカの筋肉片を除いて 60°C で 3-4 日間乾燥させ、粉末状にした。シカの筋肉片は約 5mm の厚さに切断して Folch 液に浸け、汚れがなくなるまで数日間 24 時間おきに Folch 液を交換した。続いて 40°C で 3-4 日間乾燥させ、粉末状にした。試料は錫箔に封入し、元素分析計 (FlashEA1112, ThermoFisher Scientific) を接続した質量分析計 (Thermo Scientific Delta V Advantage, Thermo Fisher Scientific) で燃焼させ、Nakashita (2006) に従って炭素安定同位体比を分析した。炭素安定同位体比は標準物質の安定同位体比からの差異を千分率で示す δ 値で定義され、以下の式で表される：

$$\delta (\text{‰}) = [(R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}}) - 1] \times 1000$$

$$R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$$

ここで R_{sample} は測定サンプルの比率、 R_{standard} は標準物質を表し、 $\delta^{13}\text{C}$ 値の標準物質は Pee Dee Belemnite (PDB) とする。 $\delta^{13}\text{C}$ の測定誤差は 0.1‰ 以内であった。

ツキノワグマの体毛は、6 月 (初夏) から 10 月 (秋) にかけての 5 か月間に一定の速度で成長し、前年に成長した体毛は 7 月から 9 月の間に抜けることが知られている (Nakashita 2006)。本研究では、ヒグマの体毛の成長速度と成長期間がツキノワグマと同様であると仮定した。5mm ずつ切断した体毛の部位数を、採集時期から推定したその体毛の成長季節の数 (3 季節：初夏・晩夏・秋) で割

り、各季節の食性履歴を反映すると考えられる体毛部分の平均 $\delta^{13}\text{C}$ 値を算出した。各体毛部位が必ずしも各季節に一致するとは限らないが、各季節の食性を反映するものとした。晩夏に該当する体毛部位の $\delta^{13}\text{C}$ 値が他の季節に該当する体毛部位の $\delta^{13}\text{C}$ 値よりも高かった場合、その個体はトウモロコシを採食した可能性が高いと考えられた。本調査地では、熟したトウモロコシを採食できるのは8月下旬から9月上旬までであるため (Sato et al. 2004)、晩夏に該当する体毛部位の平均 $\delta^{13}\text{C}$ 値をトウモロコシ依存度の指標として、以降の統計解析の目的変数とした。

統計解析

GIS (ArcGIS Desktop 10.0) を用いて、単位セルサイズが緯度 30 度・経度 45 度のグリッドシステムである「1×1 km メッシュ (3 次メッシュ)」ごとの農地面積を集計した。景観構造の分類には、第 5 回自然環境保全基礎調査 (環境省 1999) のデータを用いた。本調査地では近年牧草からデントコーンへの作付転換が進んでいること (北海道開発局 2008)、北海道内の牧草作付面積は減少傾向にある一方でデントコーンの作付面積は増加傾向にあることから (農林水産省 2016)、農地には牧草地も含めた。

トウモロコシ依存度が高いクマ個体が農地により近い場所に生息するか検討

するために、体毛の $\delta^{13}\text{C}$ 値（トウモロコシ依存度）と体毛採取地点から農地への接近容易性との関係を検証した。

農地への接近容易性として、Incidence function model (IFM, Hanski 1994)で定義される指標を用いた。IFM は利用可能なパッチ面積（例：1×1 km グリッドセルの農地）とパッチ間距離を組み込んだ、パッチ間の連結性を測る有用な指標である。IFM 指標は、よりシンプルな農地までの最短距離やバッファ内の農地面積とといった指標よりも、農地への接近容易性を考慮する上でより適した指標であると考えた。なぜなら、IFM 指標では、クマ個体が行動圏内の複数のグリッドセル単位の農地に移動するという現実的な想定を置いており、さらにクマ類の行動圏モデルで一般的に用いられるように、接近容易性に漸減的な距離減衰を仮定しているからである（Bourbonnais et al. 2013; Takahata et al. 2014; Dumond et al. 2015）。

$\delta^{13}\text{C}$ 値に農地への接近容易性を与える影響を調べるため、以下のモデルを作成した：

$$y_i = \beta_0 + \beta_1 \sum_j \exp(-\alpha d_{ij}) A_j + e_i$$

y_i は個体 i の晩夏の食性履歴を示す体毛部位の $\delta^{13}\text{C}$ 値を示す。この値は各個体のトウモロコシ依存度を示す。接近容易性の指標は $\sum_j \exp(-\alpha d_{ij}) A_j$ で表され、 α は距離に応じたヒグマの移動能力を表すパラメータである（例： α が小さいと距離

減衰が小さい)。 $\beta=1$ である場合、農地面積と調査地内の接近可能な資源量（例：トウモロコシ）には直線的な関係があると仮定した。個体 i の体毛採取地点とメッシュ j 間の直線的な距離は d_{ij} で表され、 j 番目のグリッドセル内の農地面積は A_j で表される。 β_0 と β_1 はそれぞれ切片と $\sum_j \exp(-ad_{ij})A_j$ の係数を表し、 e_i は誤差を表す。 $\ln(\alpha)$ 、 β_0 、 β_1 の値は最尤推定法により、尤度が最大となる値に決定すると共に、 $\alpha > 0$ となる対数変換した α を推定した。

ヒグマの行動圏は性別によって異なるため（Mano 1994; Dahle and Swenson 2003）、モデルは性別ごとに作成した。メスのモデルでは、複数の体毛試料が異なる場所や年に同一個体から採取されたため（結果を参照）、疑似反復への対処として個体 ID をランダム効果に設定した。オスでは同じ場所・年で採取された複数の体毛試料が DNA 分析から同一個体であると判断されたことから、これらの試料の平均 $\delta^{13}\text{C}$ 値を対象個体の $\delta^{13}\text{C}$ 値として用いた。そのため、オスのモデルにはランダム効果を設定しなかった。モデル選択は赤池情報量規準（AIC）を用いて行った（Burnham and Anderson 2002）。全ての統計解析には R for Windows 2.15.0 を用いた（R Development Core Team 2012）。

3. 結果

2011-2015年のトウモロコシ結実期を除く時期に、地域個体群からヒグマの体毛54サンプルと筋肉片3サンプルを収集した。収集した体毛サンプルのうち、DNAおよび安定同位体比分析を行うのに十分量の体毛が確保できたサンプルは36サンプルだった；このうち、DNA分析により28サンプルの個体識別に成功した。5サンプルについては6座位全ての増幅ができなかったが、これらは捕獲時の記録から同一個体であることが確認された。33サンプルのうち3組が同一個体であったことから、30個体を識別することができた（オス19個体、メス11個体）。図3は各個体の体毛が採取された位置を示す。

各個体の全ての体毛部位の $\delta^{13}\text{C}$ 値を測定したところ（図4）、晩夏に相当する体毛部位の $\delta^{13}\text{C}$ 値が他の季節に相当する体毛部位の $\delta^{13}\text{C}$ 値と比較して高い個体がみられた（図4）。一方で、初夏から秋を通して $\delta^{13}\text{C}$ 値が低い個体もみられた（図4）。スイートコーンとデントコーンの $\delta^{13}\text{C}$ 値は、自然下食物、他の農作物、牛用飼料Aと比較して高かった（表1）。トウモロコシが含まれる牛用飼料Bの $\delta^{13}\text{C}$ 値は高かった。

メスのモデルについては、農地への接近容易性と晩夏に相当する体毛部位の $\delta^{13}\text{C}$ 値に正の関係がみられた（係数=15.39, 標準誤差（SE）=5.07; 図5a）。モデルのAICは（AIC=50.22）、nullモデル（AIC=53.03）よりも低かった。対数

変換した $\ln(a)$ の推定値は、 -0.30 だった (SE=0.57)。 a は $\exp(-ad)$ で表される距離依存的な農地への接近容易性を決定し、メスのトウモロコシ採食可能性と農地までの距離の関係性を示す指標となる (d ; 図 6)。図 6 は、 d がゼロである場合、トウモロコシ採食可能性が完全に 1×1 km メッシュ内の農地面積に依存することを示している。トウモロコシ採食可能性は農地までの距離 (d) が大きくなるにつれ急激に減少し、 $3-4$ km 離れるとほぼゼロになった (図 6)。一方で、オスのモデルの AIC は (AIC=102.48)、null モデルよりも低く (AIC=98.53)、 $\delta^{13}\text{C}$ 値と農地への接近容易性の間に関係性は見られなかったことから、農地への接近容易性はトウモロコシ採食に影響しないと考えられた (係数=18.02, SE=182.7; 図 5b)。 $\ln(a)$ の最尤推定値は 4.09 だった (SE=7.38)。

4. 考察

本研究結果は、北海道東部におけるメスのヒグマのトウモロコシ採食において、農地への近接性が重要な要因であることを示唆した。さらに、メス個体のトウモロコシ依存度は農地から 3-4 km 離れると急激に減少したことから、メスの移動スケールを反映した可能性がある。本地域個体群のメスの年間行動圏 (34.3-59.0 km², $n=3$; Sato et al. 2008) を円形と仮定した場合、半径は 3.30-4.33 km で、推定されたスケールである 3-4 km と一致する。そのため、行動圏内に農地があるメスはトウモロコシを採食する可能性が高いと考えられた。ヒグマにおける体毛の成長パターンと、食性履歴が反映される速度との関係については更なる研究を行う必要が必要であるが、ヒグマの体毛の $\delta^{13}\text{C}$ 値はトウモロコシ依存度を反映したと考えられる。多くの体毛の $\delta^{13}\text{C}$ 値は季節によって変動した。体毛の晩夏に相当する部位の $\delta^{13}\text{C}$ 値が高く、晩夏にトウモロコシを採食した可能性が高いと考えられる個体がみられた一方で、体毛の $\delta^{13}\text{C}$ 値が季節を通して低く、トウモロコシを採食した可能性が低いと考えられる個体もみられた (図 4)。糞分析の結果から、本調査地においてヒグマは高い $\delta^{13}\text{C}$ 値を持つ残飯等のゴミはめったに食べないことが分かっているため (Sato et al. 2004)、 $\delta^{13}\text{C}$ 値の上昇はトウモロコシ採食によるものと考えられた。

トウモロコシ依存度が高いオスのヒグマは、個体群の周縁部にも中心部にも

生息していた。北海道において、行動圏はメスと比較してオスの方がはるかに大きい (Mano 1994; Sato et al. 2008; 青井 2011)。これらの結果は、本地域個体群のオスは周縁部と中心部を移動することを示唆している。トウモロコシ結実期以外に中心部にオスが生息していたとしても、こうした個体はトウモロコシ結実期に中心部から周縁部の農地に移動することで駆除リスクに晒される可能性がある。Sato et al. (2011) は、オスは農作物を食べるために中心部から周縁部に誘引され、農地近くや農地で駆除されることを指摘した。本地域個体群では、駆除されるヒグマの個体数は増加傾向である一方、個体数密度は減少傾向にある (Sato et al. 2004, 2011)。北海道東部では、地域個体群間の移動分散が農地などの地理的障壁によって制限されるため (Itoh et al. 2013)、周縁部でのオスの捕殺は、オスの死亡率を上げるとともに、以下のプロセスを通して個体群増加率に負の影響を与える可能性がある。周縁部におけるオスの捕殺が増加することで、新たに周縁部に移動してきたオスがメスとの交尾機会を増加させるために他のオスの子殺しを行い (Gosselin et al. 2014)、子の生存率の低下、ひいては周縁部における繁殖率の低下を誘発するかもしれない。ヒグマを対象とした有害駆除では箱罠が多く利用されている (佐藤ほか 2014; 橋本 2014)。銃猟の場合、捕殺を免れた個体は農作物採食の死亡リスクを学習する機会を得ることになるが、箱罠による駆除では逃走の可能性が低いため、リスクの学習が困難であると考え

られる。個体群成長率に駆除が与える影響を明らかにするためには、オスの捕殺が個体群に与える影響について更なる研究が必要だろう。

クマ個体の中には、農地付近に生息していたにも関わらずトウモロコシを採食した可能性が低いと考えられる個体が存在した。こうした個体はビートなど他の農作物を採食したか (Sato et al. 2005), あるいは農地でのトウモロコシ採食を慎重に避けた可能性が考えられた。質の高い餌食物を得られる生息地では、体サイズが大きいオスに出会うリスクがあることから、体サイズが小さい個体や育子期間中のメスはそのような生息地を避ける傾向があることが報告されている (Ben-David et al. 2004; Elfström et al. 2014; Ditmer et al. 2016)。

本研究で行った、DNA 分析による個体識別を併用した安定同位体比分析によるヒグマの食性解析は、非侵襲的にヒグマ個体のトウモロコシ依存度を推定すると共に、その移動スケールを明らかにした。これまでの研究は、人為的な餌食物に依存するクマ類の行動パターンを電波追跡や標識再捕獲法により明らかにしてきた (Shivik et al. 2011; Merkle et al. 2013; Cozzi et al. 2016; Ditmer et al. 2016)。こうした手法はクマ類の行動を直接調べることができる一方で、個体を捕獲する必要があり、更なるストレスを与える場合がある (佐伯・早稲田 2006)。本研究では各個体につき 1-2 サンプルしか体毛を採集することができなかったが、毎年多くの体毛を集めることができれば、農作物依存個体の行動パターンの年次

変動を追うことができると考えられる。自然下食物の利用可能量と分布は、クマ類の農作物採食や行動パターンに影響を及ぼすことが指摘されている (Sato and Endo 2006; Kozakai et al. 2011; Baruch-Mordo et al. 2014; Ditmer et al. 2016)。本研究で行った体毛採集手法で個体群内のヒグマから複数年にわたって大量の体毛を採集できれば、個体群の存続可能性に駆除が与える影響を推定できるかもしれない。近年世界各地で、ヘアトラップによりクマ個体の体毛を採集し、遺伝マーカーを用いて個体識別されたクマ個体の標識再捕獲法を行うことで、個体群サイズの推定が行われている (Woods et al. 1999; Mowat and Strobeck 2000; Belant et al. 2005; Gervasi et al. 2008; Royle et al. 2013; Lamb et al. 2017)。今後、ヘアトラップを用いて採集した体毛を用いて安定同位体比分析と DNA 分析を行うことで、ヒグマのトウモロコシ依存度を推定し、個体群サイズを推定することができるだろう。これにより、駆除される可能性があるトウモロコシ採食個体の個体数を明らかにできるかもしれない。トウモロコシのような質の高い餌食物の採食が栄養面で恩恵を与え、個体群の増加に寄与する可能性があることを考慮する必要があるが (Ditmer et al. 2015, 2016)、駆除記録と組み合わせることで、個体群増加率と生存率を評価でき、駆除が個体群の存続可能性に与える影響をより正確に評価することができると考えられる。

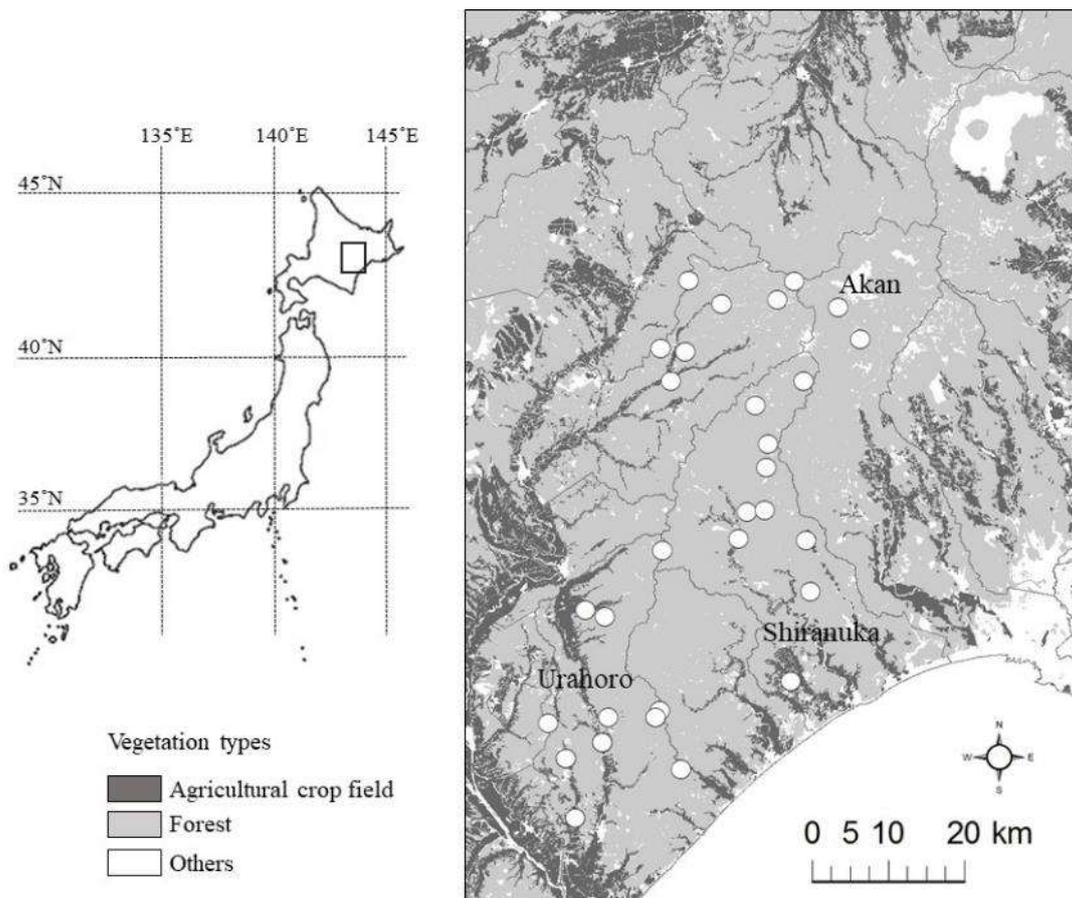


図1. 北海道東部・阿寒白糠地域における本調査地の位置を示す。ヒグマの体毛は2011-2015年に○の位置で採集した。



図 2. 体毛の採集に用いた高さ約 1.5m のヘアトラップ。ヒグマが本トラップに背擦りを行う際に体毛が有刺鉄線に絡めとられることを利用し、トラップに残された体毛を採集した。

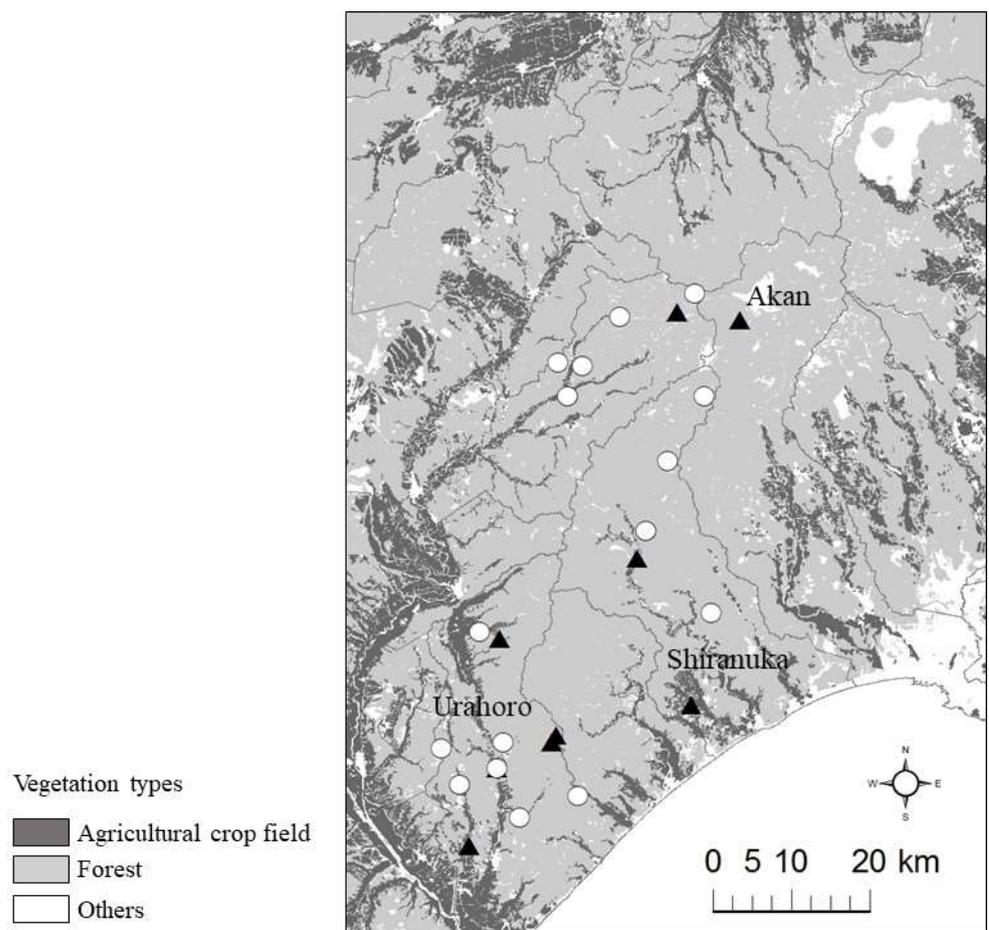
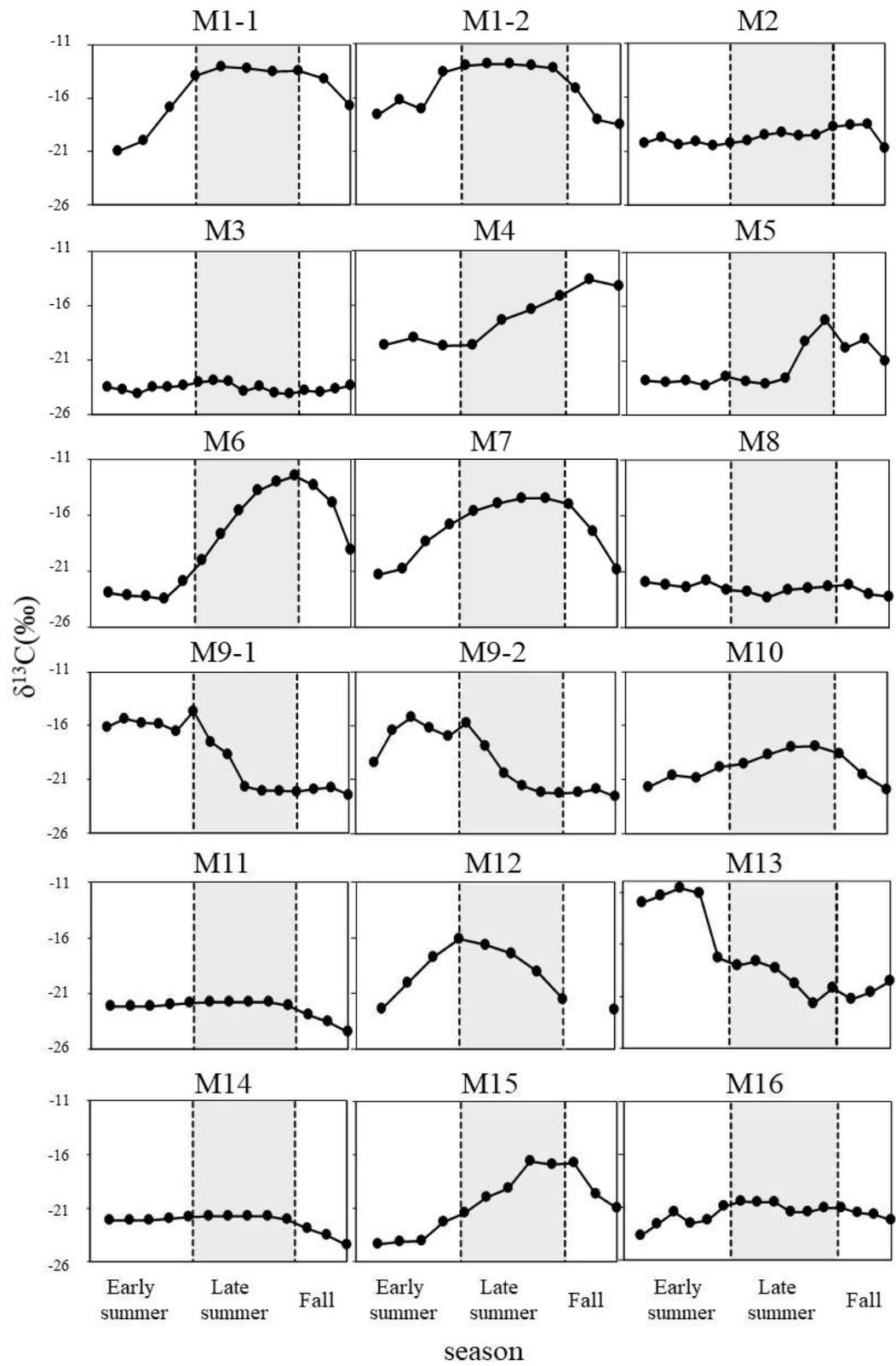


図3. 各ヒグマ個体の体毛が採集された位置を示す。○はメス、▲はオスを表す。



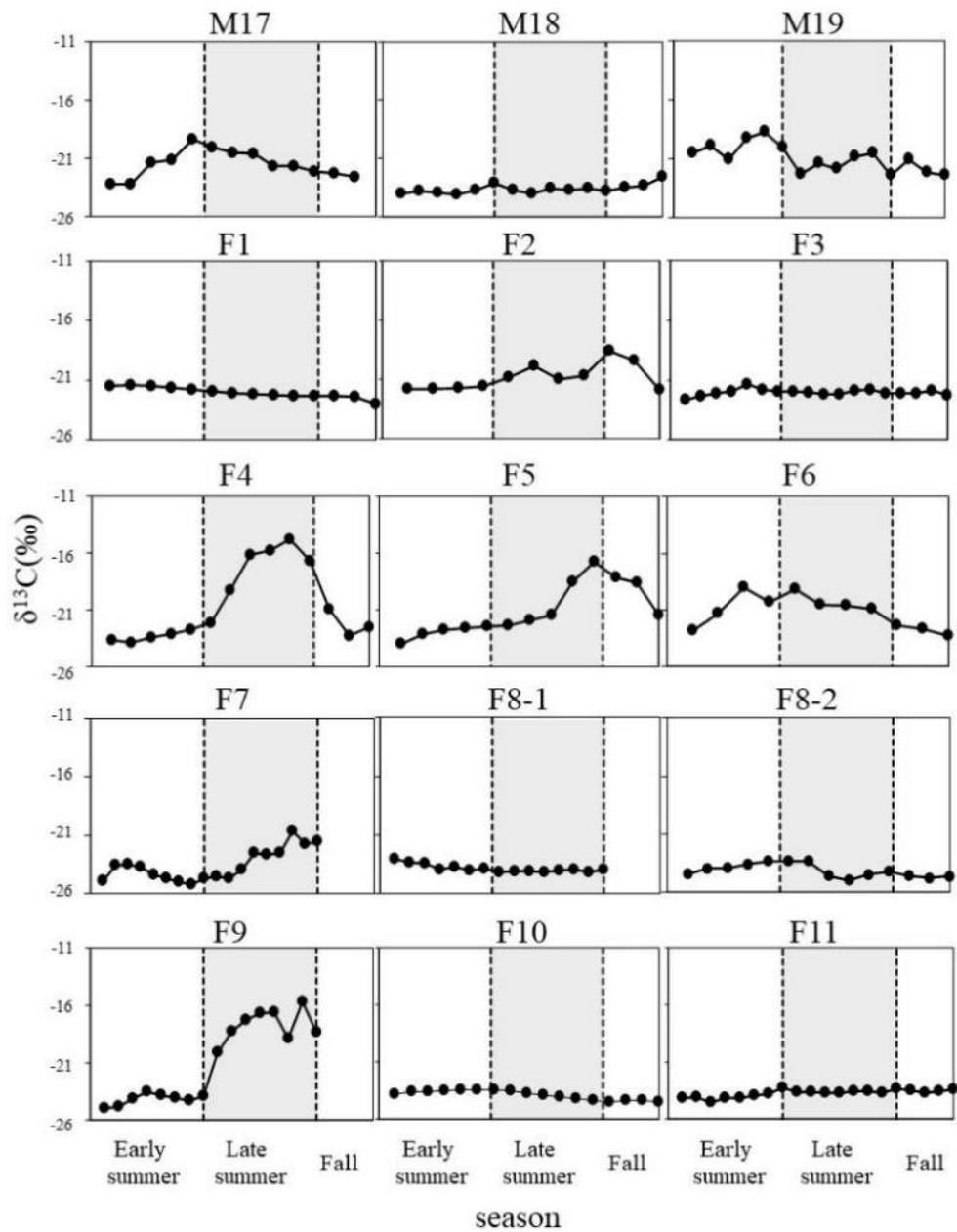


図4. 各個体の体毛部位ごとの $\delta^{13}\text{C}$ 値 (●) を示す。 $\delta^{13}\text{C}$ 値はトウモロコシ依存度の指標として用いた。濃い色は、晩夏の食性履歴を反映していると考えられる体毛部位を示す。各イニシャルと数字は個体 ID を表す (M:オス, F:メス)。ハイフンが付く個体 ID は同一個体の体毛であることを示す。

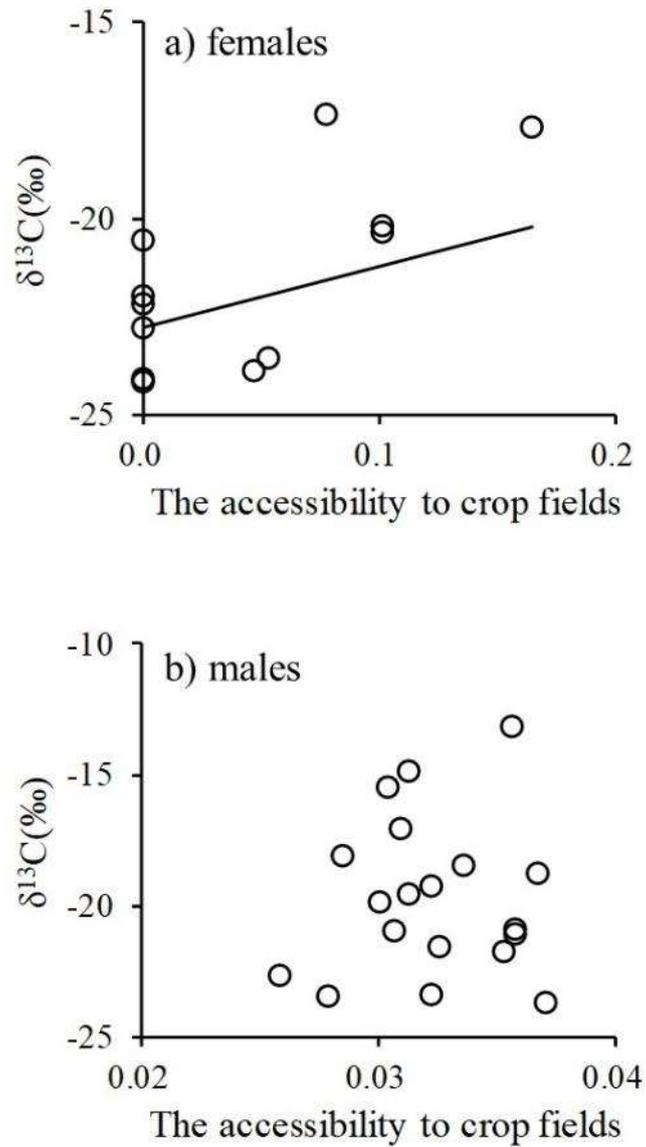


図 5. メス (a) とオス (b) の、晩夏に相当する体毛部位の $\delta^{13}\text{C}$ 値と農地までの接近容易性との関係を示す。農地までの接近容易性 $\sum \exp(-ad_{ij})A_j$ は、Incidence function model によって定義される指標で表される (Hanski 1994; 「統計解析」を参照)。メスのモデルのみ AIC 値がヌルモデルの AIC 値よりも低かったため、回帰直線をメスのグラフにのみ示した。

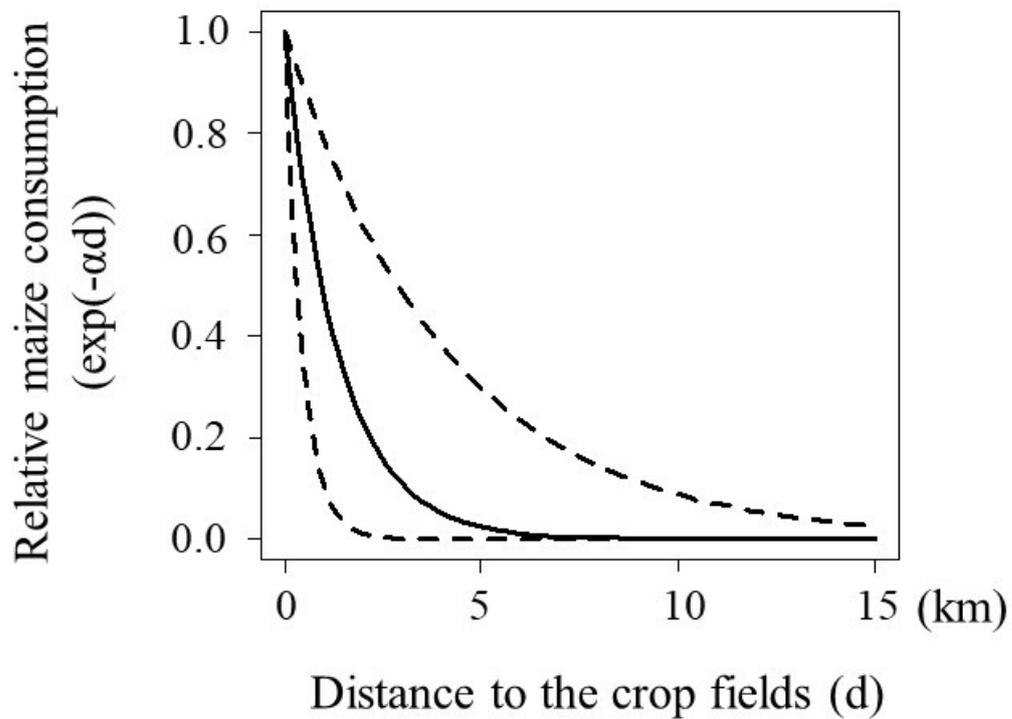


図 6. メスにおける体毛採取地点から農地までの距離 (d) と、トウモロコシ採食可能性 $\exp(-\alpha d)$ の関係を示す。 d がゼロの時、トウモロコシ採食可能性は各 1×1 km メッシュ内の農地面積に完全に依存し、 d が増加するにつれ急激に減少していく (結果を参照)。実線は平均値を示し、破線は 95 % CI を示す。

表 1. 本調査地でヒグマが採食すると想定される餌食物一覧。自然下食物，農作物が含まれる。いずれも 2013-2014 年に北海道東部で採集した。

Food Item	species	n	$\delta^{13}\text{C}(\text{‰})$ mean \pm SD	$\delta^{15}\text{N}(\text{‰})$ mean \pm SD	
C4-Plants	<i>Zea mays</i> (sweetcorn, dent corn)	7	-11.1 \pm 0.1	4.7 \pm 0.7	
C3-Plants	<i>Petasites japonicus</i>	6	-29.6 \pm 0.8	-1.6 \pm 0.7	
	<i>Urtica platyphylla</i>	5	-31.4 \pm 0.6	-3.1 \pm 0.4	
	<i>Swida controversa</i>	4	-30.4 \pm 0.7	-2.1 \pm 0.5	
	<i>Actinidia arguta</i>	4	-30.9 \pm 0.6	-1.4 \pm 0.3	
	<i>Aralia elata</i>	5	-30.5 \pm 0.6	-2.8 \pm 0.6	
	<i>Vitis coignetiae</i>	5	-30.3 \pm 0.6	-2.8 \pm 0.7	
	<i>Cerasus</i> spp.	3	-29.7 \pm 0.4	-2.7 \pm 0.6	
	<i>Sorbus commixta</i>	6	-30.0 \pm 0.6	-3.3 \pm 0.4	
	<i>Actinidia kolomikta</i>	5	-31.0 \pm 0.6	-2.1 \pm 0.3	
	<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	4	-26.7 \pm 0.3	0.2 \pm 0.9	
	<i>Juglans mandshurica</i> var. <i>sachalinensis</i>	5	-31.2 \pm 0.5	-1.3 \pm 0.7	
	Terrestrial animals	<i>Cervus nippon yesoensis</i>	2	-27.3 \pm 0.6	3.5 \pm 1.6
		<i>Lasius japonicus</i>	1	-27.9	3.1
Crops	<i>Beta vulgaris</i> ssp. <i>vulgaris</i>	5	-26.7 \pm 0.5	-0.1 \pm 1.9	
	<i>Triticum</i> spp.	2	-32.6 \pm 1.5	-4.9 \pm 1.0	
Livestock Feeds	Cow feed A	1	-28.5	0.9	
	Cow feed B (contain maize)	1	-16.1	2.1	

第3章 農作物採食がニホンジカの成長および繁殖に与える影響の検討

1. 緒言

野生動物による人為的食物の採食は、適応度の上昇を介して野生動物個体や個体群に影響をもたらす、個体群を増加させる可能性がある (Oro et al. 2013)。人為的 food の中でも、農作物は栄養価が高く大量に存在すること (Zweifel-Schielly et al. 2012; Lowry et al. 2013; Oro et al. 2013; Birnie-Gauvin et al. 2017)、断続的に供給されることから (Lowry et al. 2013; Oro et al. 2013)、野生動物に大きな影響を与える可能性がある。これまでの研究では、餌食物の栄養価が個体の生理状態や個体群動態に与える影響が明らかにされてきた (Hilderbrand et al. 1999; Cook et al. 2004; McLoughlin et al. 2007; Sorensen et al. 2009; Oro et al. 2013)。しかしながら、既存の知見では農作物の供給が野生動物個体や個体群にもたらす影響を完全には説明できない。

大型草食獣は、農作物の採食が個体や個体群に与える影響を調べる上で、以下の理由から最適な対象種であると考えられる。まず、大型草食獣による野菜や牧草といった農作物の採食は世界中で確認されている (Osborn and Hill 2005; Trdan and Vidih 2008; Marchiori et al. 2012; Lande et al. 2014; Hata et al. 2019)。また、シカをはじめとする大型草食獣の個体数は増加傾向にあり、個体群管理の大きな

懸念事項になっている (Conover et al. 1998; Takatsuki 2009; Warren 2011)。そのため、大型草食獣の個体群動態を理解する上で農作物採食は重要な要因であると考えられる。しかしながら、個体群動態に農作物採食がもたらす影響については依然として不明な点が多い。年齢は個体群動態において重要な要因のひとつであり、近年の研究から比較的長寿命な動物では繁殖成功度が体重や食物利用可能性の影響を受けて変化し、その影響の大きさは年齢によって変化することが明らかになってきた (Bowen et al. 2006; Oro et al. 2014; Borowik et al. 2016; Campbell et al. 2017; Flajšman et al. 2017; Johnson et al. 2020)。しかしながら、農作物採食が個体の繁殖成功や個体群動態にもたらす影響を検討する際に、その影響の変動要因として年齢に着目した研究はない。

シカ類では、栄養価の高い餌食物を採食することで体サイズが大きくなることが知られている (Cook et al. 2004)。また、体サイズが閾値を超えると繁殖を開始する (Solberg et al. 2002; Miura and Tokida 2009; Flajšman et al. 2017)。さらに、人工草地が多く優占する地域に生息するシカ個体群は、個体群成長率や環境収容力が高くなる (Iijima et al. 2013; Iijima and Ueno 2016)。しかしながら、農作物の採食が個体の身体・繁殖状態を改善し、個体群増加に寄与するかは不明である。さらに上述した通り、農作物の採食が個体の状態や個体群動態に与える影響が年齢によって変化するのかを調べた例はない。年齢を考慮して、農作物の採食が

身体・繁殖状態に与える影響を明らかにすることで、農地を含む景観に生息する大型哺乳類の個体群動態の予測精度向上に寄与できると考えられる。

本研究では、中部日本においてシカの身体・繁殖状態に農作物採食が与える影響を、年齢クラス（< 1歳，1-4歳， ≥ 5 歳）に考慮しながら明らかにすることを目的とした。仮説として、農作物に強く依存する個体ほど体サイズが大きくなり、妊娠率が高くなると考えた。また、若齢個体の体サイズや妊娠率は栄養条件に敏感に反応することから（Cook et al. 2004; Tollefson et al. 2011），この影響は若齢個体で強くなると予想した。これらの仮説を検証するために、農作物依存度の指標として骨コラーゲンの窒素安定同位体比分析を行った。身体状態に影響するのは、栄養価の高い餌食物の一時的な採食よりも、長期的な採食であると予想される。骨コラーゲンは代謝回転が遅く、数年から一生涯と比較的長期にわたる食性情報を保持していることから（Stenhouse and Baxter 1979; Hedges et al. 2007; Koch 2007），長期的な農作物依存度の指標として有用である。最後に、年齢クラスごとに農作物依存度と体サイズおよび妊娠率との関係を検証した。

2. 材料と方法

調査地域

本研究では、長野県および群馬県に生息し、野菜類や牧草の採食が確認されている 2 つのシカ個体群を対象とした（群馬県 2012; 長野県 2016）。一つの個体群は群馬県西部および長野県東部に生息している（以下、長野地域）（図 1）。もう一つの個体群は群馬県東部の赤城山に生息している（以下、群馬地域）（図 1）。本調査地周辺に生息するシカの行動特性として、季節移動傾向と定住傾向の両方が確認されている（Takii et al. 2012）。長野地域の景観は農地と森林のモザイク状となっており（図 1a）、クルミ *Juglans* sp., ミズナラ *Quercus crispula*, ミズキ *Cornus controvers* 等の広葉樹やスギ *Cryptomeria japonica* やヒノキ *Chamaecyparis obtusa* 等の針葉樹が存在している。農地では、シカによる野菜類の食害が頻繁に発生している（長野県 2016）。長野地域には山間部も含まれており、ミズナラやシラカバ *Betula platyphylla* 等の広葉樹や、カラマツ *Larix kaempferi* やオオシラビソ *Abies mariesii* 等の針葉樹、そして高山植物帯で構成されている（生物多様性研究所あーすわーむ 2014）。山間部には採草地や放牧地を含む牧草地が存在し、シカによる牧草採食が頻繁に確認されている（Tsukada et al. 2012; Hata et al. 2019）。長野地域におけるシカ個体密度は 2015 年で 31 頭/km² である（長野県 2016）。群馬地域はミズナラやダケカンバ *Betula ermanii* 等の広葉樹が多く、赤城山頂に

は牧草地が存在する (図 1b)。本地域でも、シカによる牧草採食が頻繁に確認される (群馬県 2012)。群馬地域における最大個体密度は 2011 年で 62-85 頭/km² である (群馬県 2012)。

データ収集

2012-2019 年の 12 月下旬から 5 月上旬にかけて、駆除および狩猟で捕獲されたメスのシカ個体の頭骨および子宮標本を収集した (附表 1)。シカの繁殖には、短期・長期両方の期間の栄養状態が影響しうると考えられる。しかしながら、脂肪などの短期的な栄養蓄積を示す指標は、極度な貧栄養条件下でない限り必ずしもシカの繁殖に影響を及ぼすとは限らない。横山ほか (2003) は、脂肪蓄積が少ないメスも妊娠し、胎子の発育成長に遅れがみられなかったことを報告している。本研究で対象とするシカ個体群の生息地では、シカにとって最も重要な餌資源のひとつであるササが豊富に生えているため、極度な貧栄養条件下ではないと考えられる (生物多様性研究所あーすわーむ 2014; 姉崎 2015)。一方でこれまでの研究から、シカが繁殖を開始するためには一定の体重の閾値を超える必要があることが知られている (Solberg et al. 2002; Miura and Tokida 2009; Flajšman et al. 2017)。本研究で収集した標本の 3 分の 1 は体重が未知であったため、体サイズの指標として頭骨最大長 (TL; von den Driesch 1976) を使用した。

本指標の頑健性を評価するために、体重と TL 両方の値が明らかなシカ標本を用いて ($n=100$), 両者の関係についてピアソンの相関係数を算出した結果、強い相関がみられた ($r=0.867$, $P<0.01$)。そのため、妊娠率に影響しうる長期的な栄養状態の指標として、本研究では TL を用いた。頭骨の長さはデジタルノギスで 0.01 mm 単位まで測定した。

妊娠状況は子宮内の胎子の有無を確認することで判定した。本調査地域の周辺では出産のピークが5月下旬から6月初旬にみられることが知られている(岩本 2009)。そのため、本研究で収集した標本は、いずれもメスの妊娠期間中に捕獲されたものであると考えられた。頭骨のみ収集した標本についても、捕獲時に妊娠状況が記録された場合はこれを参照し、妊娠判定に利用した。

標本の齢は歯の萌出・交換状況に基づき推定した(大泰司 1980)。この手法により 2 歳以上と判断した個体については、反芻獣を対象に高精度に齢を推定することができる、第1切歯 (I_1) の歯根部セメント層を参照するセメント質年輪法を用いることで、詳細な年齢を推定した(大泰司 1980; Hamlin et al. 2000)。セメント質年輪法による分析は Matson's Laboratory (Manhattan, MT) に委託した。

農作物は自然下植物よりも高い窒素安定同位体比の値を示すという仮説を検証するために、2017-2019年に2つの調査地でシカが採食する可能性がある餌食物を採集した(表1)。シカの餌食物として、自然下で頻繁に採食する植物と(生

物多様性研究所あーすわーむ 2014; 姉崎 2015; 鷺田, 私信; 表 1), 頻繁な採食が確認されている牧草や野菜といった農作物 (姉崎 2015; Hata et al. 2019; 柳澤, 私信; 表 1) を収集した。

安定同位体比分析

生物の体組織の炭素および窒素安定同位体比の値は, 生物の食性を反映することが知られている (DeNiro and Epstein 1978, 1981)。そのため, 安定同位体比分析は野生動物の採食場所や食性を再現するための方法として近年広く使用されるようになってきた。植物の窒素安定同位体は主に土壌と大気降水が供給源となる (和田・中村 1980; 米山 1987)。シカが採食する野菜類や牧草類 (群馬県 2012; Tsukada et al. 2012; 長野県 2016; Hata et al. 2019) の窒素安定同位体比 ($\delta^{15}\text{N}$) の値は, 土壌中の肥料の影響を受けることが知られている (米山 1987)。本調査地域では, 野菜類や牧草の栽培に化学肥料と有機肥料の両方が使用されている。一方で, 自然下の植物の $\delta^{15}\text{N}$ 値は主に大気降水に由来しており, 実質的に 0 ‰以下となる (和田・中村 1980)。従って, 農作物 (野菜類および牧草類) の $\delta^{15}\text{N}$ 値は自然下植物よりも高くなると考えられる。他の研究においても, 農作物は自然下植物と比較して高い $\delta^{15}\text{N}$ 値を示すことが報告されている (Halley et al. 2006)。そのため, 動物体組織の $\delta^{15}\text{N}$ 値は農作物への採食依存度

を反映すると考えられた。上述の通り、骨コラーゲンは長期にわたる農作物依存度を推定するのに適した組織である。これらの理由から、本研究ではシカの農作物依存度を推定するために、シカ骨コラーゲンの $\delta^{15}\text{N}$ 値を用いた。

骨コラーゲンは、頭骨標本の鼻甲介から骨片を採取し、ゼラチン抽出を行うことで得た。まず、脱脂処理を行うために骨片試料を Folch 液（クロロホルム：メタノール＝2：1）でリンスし、1 M 水酸化ナトリウム溶液に浸して -5°C で一晩静置した。その後水酸化ナトリウム溶液中から試料を取り出し、凍結乾燥処理を行ったのち粉末状に粉碎した。粉末は脱灰するために 1 M 塩酸溶液に一晩浸し、その後純水で中和した。酸前処理後に、残渣を 90°C 12 時間でゼラチン化し、得られたゼラチン断片を凍結乾燥した。

餌食物は 40°C で 3—4 日乾燥処理した後に、粉碎して粉末状にした。粉末化した骨コラーゲンおよび餌食物試料は錫箔に封入し、元素分析計（FlashEA1112; Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA）を接続した質量分析計（Delta V Advantage; Thermo Fisher Scientific）で燃焼させ、窒素安定同位体比を測定した。安定同位体比は、標準物質の安定同位体比からのズレを千分率で示す δ 値で定義され、以下の通り表現する：

$$\Delta (\text{‰}) = [(\text{R}_{\text{sample}}/\text{R}_{\text{standard}}) - 1] \times 1000$$

R_{sample} および $\text{R}_{\text{standard}}$ はそれぞれ試料および標準物質の $^{15}\text{N} / ^{14}\text{N}$ 比を示す。標

準物質は大気中の窒素ガスとしている。測定誤差は 0.1 ‰未満であった。

統計解析

農作物に依存するシカ個体ほど、より体サイズが大きく成長して妊娠率も高くなる、さらにこうした傾向は特に若齢クラスで強くなるという仮説を設定した。齢の影響を考慮するために、以下の理由から 3 つの齢クラスに分類した (< 1 歳, 1 – 4 歳, ≥ 5 歳)。< 1 歳クラスのシカが妊娠するのは稀であることから (Miura and Tokida 2009), 他の齢クラスとは異なる傾向を示すと考えられる。さらに、この齢クラスの $\delta^{15}\text{N}$ 値は授乳効果により他の齢クラスとは異なる値を示す可能性がある (Tsutaya and Yoneda 2015)。メスのシカの体重増加は 4 歳頃まで続き、その後平衡状態に達することから (Yokoyama 2009), 1 – 4 歳クラスでは体サイズや妊娠率にばらつきがある。5 歳以上のシカについては、他の齢クラスとは分けてひとつの齢クラスとした。

仮説を検証するために、齢クラスごとに 3 つのモデル (モデル A–C) を作成した。モデル A として、骨コラーゲンの $\delta^{15}\text{N}$ 値 (農作物依存度) が TL (体サイズ) に与える影響を検討するために、線形混合モデルを作成した。本モデルでは、TL を目的変数とし、 $\delta^{15}\text{N}$ 値および年齢を説明変数とした。ただし < 1 歳クラスでは年齢を説明変数から除去した。続いて、モデル B および C で妊娠率

へ農作物依存度が与える間接効果と、体サイズが与える直接効果をそれぞれ検証した。なぜなら、長期にわたる栄養蓄積は体サイズの成長を介して間接的に妊娠率に影響すると想定したからである。モデル B では、骨コラーゲンの $\delta^{15}\text{N}$ 値が妊娠率に与える影響を検討するために、負の二項分布を仮定した一般化線形混合モデルを作成した。妊娠の有無（1 は妊娠，2 は非妊娠）を目的変数とし、骨コラーゲンの $\delta^{15}\text{N}$ 値および年齢を説明変数とした。モデル C では、TL が妊娠率に与える影響を検討するために、負の二項分布を仮定した一般化線形混合モデルを作成した。妊娠の有無を目的変数とし、TL および年齢を説明変数とした。< 1 歳クラスでは 1 個体しか妊娠しておらず， ≥ 5 歳クラスでは大半の個体が妊娠していたため（図 2），モデル B および C の解析は 1 - 4 歳クラスのみを対象に行った。全てのモデルに対して，調査地（長野もしくは群馬地域）およびシカの捕獲年をランダム効果として加えた。最も良く説明するモデルを選択するために，全てのモデルに対して赤池情報量規準（AIC）を用いた（Burnham and Anderson 2002）。全ての解析は R for Windows 3.3.0（R Development Core Team 2012）を用いて行った。

3. 結果

2012-2019年の12月下旬から5月上旬にかけて、152頭分のシカ標本および繁殖に関するデータを得た（付表1）。各シカ個体の年齢は0–18歳とばらついた（図2）。全シカ個体のうち66.4%（101/152頭）が妊娠しており、<1歳クラスでは3.0%（1/33頭）、1–4歳クラスでは78.3%（54/69頭）、 ≥ 5 歳クラスでは92.0%（46/50頭）が妊娠していた（図2）。

農作物の $\delta^{15}\text{N}$ 値は自然下植物よりもはるかに高くなった（表1）。骨コラーゲンの $\delta^{15}\text{N}$ 値は-1.1‰から7.3‰と個体によって大きくばらついた（<1歳クラス：-0.4~6.4‰，1–4歳クラス：-1.1~7.3‰， ≥ 5 歳クラス：-0.5~6.0‰）。

表2に検討した3つのモデルの統計パラメータを示す。モデルAについて、<1歳クラスでは $\delta^{15}\text{N}$ 値を説明変数に含むモデルがヌルモデルよりも低いAIC値を示した（表2，図3a）。同様に、1–4歳クラスでは $\delta^{15}\text{N}$ 値および年齢を説明変数に含むモデルが全モデルで最もAIC値が低くなった（表2，図3b）。一方で、 ≥ 5 歳クラスではどの説明変数もベストモデルには含まれなかった（表2，図3c）。モデルBについて、1–4歳クラスでは $\delta^{15}\text{N}$ 値と年齢を説明変数に含むモデルのAIC値が最も低かったものの、年齢のみが全ベストモデルの説明変数に含まれていた（表2，図4a）。モデルCについて、1–4歳クラスではTLと年齢を説明変数に含むモデルのAIC値が最も低かったものの、TLのみが全ベ

ストモデルの説明変数に含まれていた（表 2，図 4b）。

4. 考察

農作物の $\delta^{15}\text{N}$ 値は自然下植物よりもはるかに高く (表 1), シカ個体の骨コラーゲンの $\delta^{15}\text{N}$ 値は個体によって大きくばらついていた。これらの結果は, 骨コラーゲンの $\delta^{15}\text{N}$ 値が農作物依存度を反映し, 農作物の採食状況には個体差が存在することを示唆している。本研究では, 農作物に依存するシカ個体ほど, より体サイズが大きく成長して妊娠率も高くなる, さらにこうした傾向は特に若齢クラスで強くなるという仮説を立てた。解析の結果, 農作物に依存した可能性が高いシカ個体ほど体サイズが大きくなることが分かった (図 3)。さらに, TL と妊娠率には正の関係がみられ (図 4), 農作物採食は体サイズの成長を介して妊娠率に間接的に影響したと考えられた。これらの傾向は若齢個体 (< 1 歳および 1 - 4 歳クラス) でのみ見られたことから, 仮説を支持する結果となった。本研究結果から, 若齢個体による農作物採食が栄養状態を改善し, 体サイズの成長を促進した結果, 妊娠率を上昇させることで, 早熟化を促進することが示唆された。Iijima et al. (2013) は, 人工草地が多く優占する場所ではシカの個体数増加率が上昇する傾向にあることを示した。このような現象が生じる理由のひとつとして, 牧草等の農作物を採食することによる若齢個体の妊娠率の上昇が考えられた。さらに, 農作物採食に伴う体サイズの増加は, 若齢個体の生存率も上昇させるかもしれない。なぜなら, 幼獣の生存率は体サイズと密接に関係しているから

である (Takatsuki and Matsuura 2000; Cook et al. 2004)。生存率も妊娠率も個体群動態において重要な要因である (Albon et al. 2000; Gaillard et al. 2003; Coulson et al. 2005)。さらに本研究でもみられるように、シカ個体群において若齢個体は齢構成の多くを占めている (Albon et al. 2000; Minami et al. 2009a; 図 2)。そのため、農作物採食はシカ個体群動態において重要な要因であると考えられた。農作物採食に起因する若齢個体の妊娠率や生存率の上昇が個体群動態にどの程度寄与するのかについては、更なる研究が必要だろう。

さらに、農作物採食は世代を超えて個体群動態に影響を及ぼす可能性がある。≧5歳クラスでは農作物依存度と体サイズや妊娠率との関係を検出できなかったものの、農作物採食が個体やその子孫の生涯繁殖成功率 (LRS) に影響を及ぼし得る可能性は棄却できない。McLoughlin et al. (2007) は、高栄養な餌が存在する牧草地に生息するメスのノロジカ (*Capreolus capreolus*) を対象に、LRS と栄養価の高い餌食物の利用可能性に正の関係があることを示した。さらに、高栄養な餌食物が採食可能な行動圏を持つメスのアカシカ (*Cervus elaphus*) の子供は、より重い体重で生まれ、早く性成熟し、LRS が高くなる傾向にあることを示した (McLoughlin et al. 2008)。生活史戦略が種間で異なるため (例えば、ノロジカは多胎性で income breeder)、同様の傾向がニホンジカでも見られるかは不明である。それでも、母親の農作物採食による栄養状態の改善は当該個体のみならず

子孫の LRS の向上に寄与する可能性はある。さらに、農作物採食を含む採食行動が次世代に受け継がれる可能性がある。メスのニホンジカは幼獣や 1 歳子と同じ家族グループで暮らすため、母親の採食行動は子孫に受け継がれるかもしれない。アメリカクロクマ (*Ursus americanus*) では、社会的な学習を通じて人為的な餌資源の採食行動が母親から子に受け継がれることが知られている (Hopkins 2013)。もしこのような採食行動がシカでも母親から子に受け継がれ、その結果、体サイズが大きく成長し、なおかつ妊娠率が高く維持される状態が複数世代続けば、個体群動態への影響は大きいだろう。しかしながら、農地周辺には狩猟や駆除による死亡リスクが存在するため、上記のような利点とのトレードオフを考慮する必要がある。

≧5 歳クラスでは、農作物依存度に応じて体サイズや妊娠率が変化しなかった。その理由として 2 つが考えられる。まず 1 つ目として、資源配分戦略が齢によって変化した可能性である。体重が妊娠率に与える影響の大きさは齢によって変化することが知られている (例えばノロジカ; Flajšman et al. 2017)。若齢個体では繁殖に参加するための重要な要因である体サイズの成長に獲得した資源を配分するが、成熟した個体は体サイズに関係無く妊娠するために獲得した資源を配分する (Flajšman et al. 2017)。ニホンジカの体サイズは、およそ 4 歳頃までに平衡に達することが知られている (Yokoyama 2009)。そのため、≧5 歳クラ

スのメスは、体サイズの成長よりも繁殖により多くの資源を配分した結果、体サイズに関係なく高い妊娠率を維持したのかもしれない。2つ目は、 ≥ 5 歳クラスで高い妊娠率を維持できる程度に、本調査地には十分な自然下餌資源があった可能性である。シカの高密度化による餌資源制限は、体サイズや妊娠率の低下を招くことが知られている (Kaji et al. 1988; Minami et al. 2009b)。本研究では、農作物採食に関係なく、非常に高齢だった15歳以上の個体を除いて97.9%の ≥ 5 歳個体が妊娠していた (図 2)。より貧栄養条件下では、若齢個体のみならず ≥ 5 歳の個体でも体サイズや妊娠率に農作物依存度が影響するかもしれない。

本研究では、大型草食獣による農作物依存度を定量的に評価する方法として、 $\delta^{15}\text{N}$ 値が有用であることを示した。これまで、安定同位体比分析を用いて大型草食獣の農作物採食を検討した研究は限られていた (Halley et al. 2006; Walter 2014)。本手法を用いることで、より多くの労力と資金を必要とするGPS追跡を行わずに、駆除位置から農作物に依存するシカ個体の空間分布傾向を明らかにできるかもしれない。本調査地周辺ではシカが季節移動を行うことが確認されているため (Takii et al. 2012)、森林や農地を含む複数の生息地間を移動していると想定される (Takada et al. 2002; Iijima and Nagaike 2017; Takarabe and Iijima 2019)。そのため、農作物依存個体の空間分布傾向を明らかにできれば、シカによる農作物採食が周辺生態系にもたらす影響を検討する上で有用であると考えられる。

長期にわたる農作物等の人為的食物の採食が大型草食獣の体サイズや妊娠率を向上させ、さらにその影響の大きさが齢によって異なったことは注目に値する。更なる詳細な研究が必要であるものの、本研究で得られた結果は農作物採食が大型草食獣の個体数を増加させる可能性があることを示唆している。野生動物による人為的な餌食物の採食がもたらす影響は、個体や集団、そして生態系全体と様々なレベルまで波及しうるため、その実態の解明は重要である (Oro et al. 2013)。本研究で行った通り、安定同位体比分析を用いて農作物依存度を定量的に評価することで、野生動物による農作物採食が個体、集団そして生態系に直接・間接的に与える影響を様々な時空間スケールで明らかにすることができるだろう。

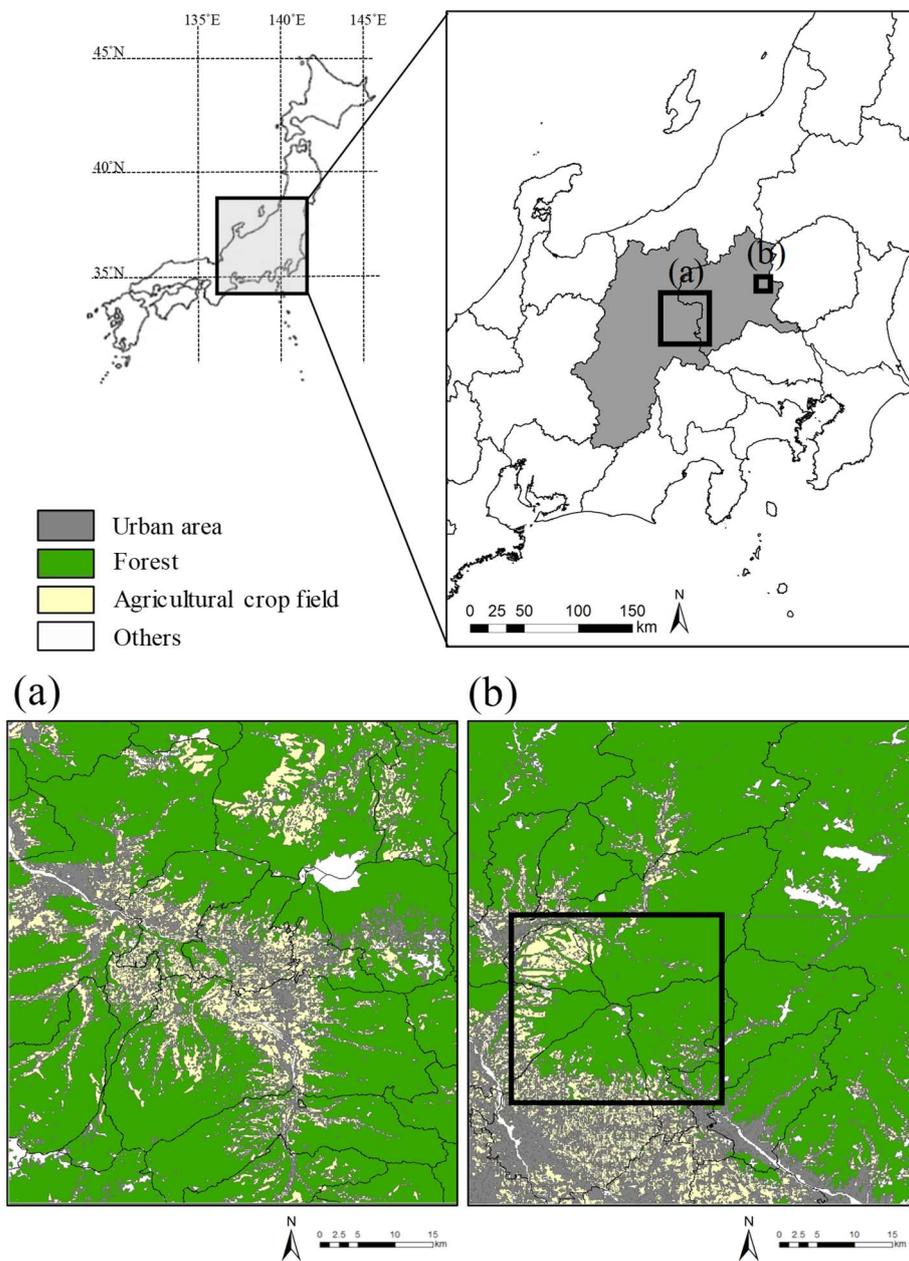


図1. 本研究の調査地である、中部日本の (a) 長野地域および (b) 群馬地域 (四角枠内部) の位置を示す。2012-2019年の12月下旬から5月上旬に、本調査地において駆除・狩猟・学術捕獲されたメスのシカ個体の標本を収集した。また、2017-2019年に本調査地においてシカの餌食物を収集した。

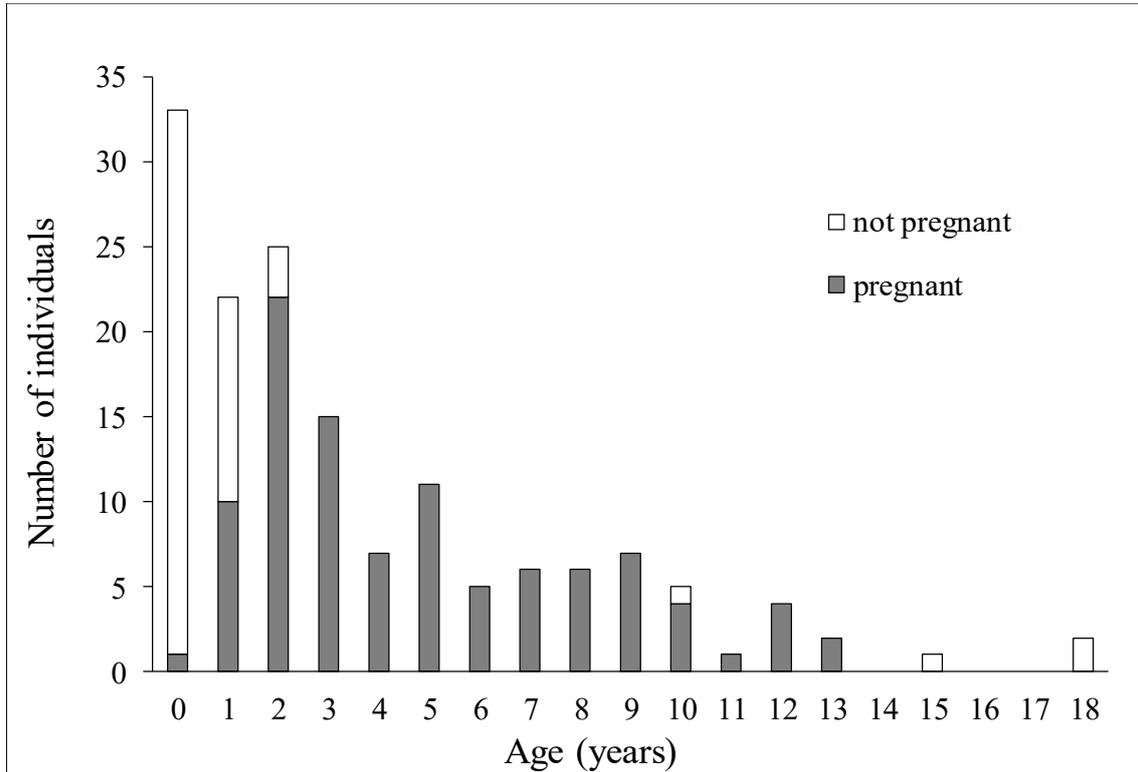


図2. 2012-2019年の12月下旬から5月上旬に調査地で捕獲・収集されたシカ個体の標本の年齢構成を示す。灰色は妊娠が確認された個体、白色は妊娠が確認されなかった個体を表す。各年齢クラスの妊娠率は、< 1歳クラスで3.0%(1/33個体)、1-4歳クラスで78.3%(54/69個体)、≧5歳クラスで92.0%(46/50個体)であった。

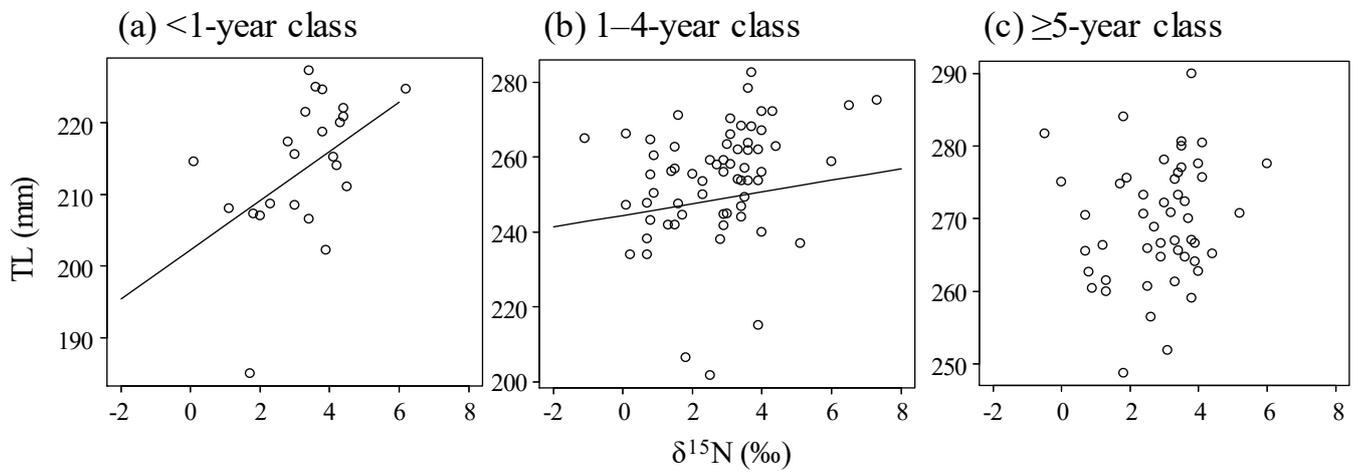


図 3. (a) <1 歳クラス, (b) 1 - 4 歳クラス, (c) ≧ 5 歳クラスの頭骨最大長 (TL; 体サイズの指標) と骨コラーゲンの $\delta^{15}\text{N}$ 値の関係を示す。回帰直線は最も適合したモデルに従って作成し, 体サイズの推定値を表す。

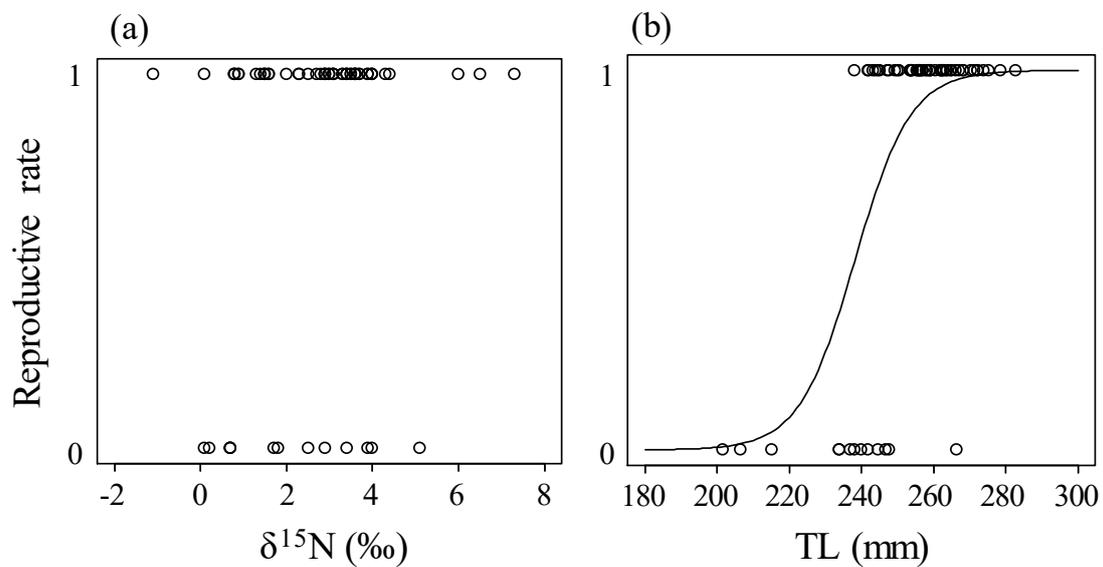


図4. 1 - 4 歳クラスのシカを対象に、妊娠率と (a) 骨コラーゲンの $\delta^{15}\text{N}$ 値および (b) 頭骨最大長 (TL; 体サイズの指標) との関係を示す。回帰線は最も適合したモデルに従って作成し、妊娠率の推定値を表す。(a) については、 $\delta^{15}\text{N}$ 値は全てのベストモデルに説明変数として含まれなかったため、回帰線を示さなかった。

表 1. 本調査地でシカが採食すると想定される餌食物の窒素安定同位体比の値。自然下食物および農作物が含まれる。いずれも 2017-2019 年に長野および群馬地域で採集した。

Category	Food item	Species	<i>n</i>	$\delta^{15}\text{N}(\text{‰})\text{mean} \pm \text{SD}$	
Agricultural crops	Pasture grasses		22	2.7 ± 2.1	
		<i>Dactylis glomerata</i>	2	2.8 ± 0.2	
		<i>Phleum pratense</i>	5	2.0 ± 0.8	
		<i>Lolium perenne</i>	4	3.6 ± 1.1	
		<i>Phalaris arundinacea</i>	3	3.4 ± 0.7	
		<i>Poa pratensis</i>	5	2.8 ± 1.4	
		<i>Agrostis gigantea</i>	3	-0.2 ± 2.3	
	Vegetables		5	3.0 ± 5.5	
		<i>Brassica rapa</i> subsp. <i>pekinensis</i>	2	0.2 ± 0.3	
		<i>Brassica oleracea</i> var. <i>capitata</i>	2	0.7 ± 0.7	
		<i>Brassica oleracea</i> var. <i>italica</i>	1	13.3 ± 0.3	
Wild plants	Woody plants		15	-8.6 ± 2.1	
		<i>Clethra barbinervis</i>	3	-8.2 ± 1.2	
		<i>Viburnum dilatatum</i>	4	-8.5 ± 2.7	
		<i>Acer rufinerve</i>	3	-10.9 ± 0.5	
		<i>Euonymus hamiltonianus</i>	2	-6.7 ± 0.8	
		<i>Sorbus commixta</i>	3	-8.2 ± 1.2	
	Herbs		18	-3.7 ± 3.1	
		<i>Sasa</i> sp.	14	-4.3 ± 2.7	
		<i>Vicia unijuga</i>	1	-1.8	
		<i>Boehmeria spicata</i>	1	-6.9	
		<i>Rubus palmatus</i> var. <i>coptophyllus</i>	1	-2.4	
		<i>Fallopia japonica</i>	1	3.2	
	Nuts		2	-2.7 ± 0.5	
		<i>Quercus crispula</i>	2	-2.7 ± 0.5	
	Other	Bait		1	0.2
			Hay cube	1	0.2

表 2. メスのニホンジカの頭骨最大長 (TL; 体サイズの指標) および妊娠率に与える影響を説明するモデル A-C について, 上位 4 つ (もしくは 2 つ) のモデル及び帰無モデルの情報理論統計量と各変数の係数を示す。括弧内の値は標準誤差を示す。モデル A では, 骨コラーゲンの $\delta^{15}\text{N}$ 値および年齢が TL に与える影響を検討した。モデル B では, 骨コラーゲンの $\delta^{15}\text{N}$ 値および年齢が妊娠率に与える影響を検討した。モデル C では, TL および年齢が妊娠率に与える影響を検討した。< 1 歳クラスでは 1 個体のみ妊娠しており, ≥ 5 歳クラスではほとんどの個体が妊娠していたため, モデル B および C の解析は 1 - 4 歳クラスのみを対象に行った。全てのモデルに調査地および捕獲年をランダム効果として入れた。

Dependent variable	age group	Model	AIC	ΔAIC	AICweight	Intercept	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	Total length of the skull (TL)	age	
(A) Total length of the skull (TL)	>1 year	1	165.80	0.00	0.96	202.30 (5.11)	3.43 (1.34)	N/A	-	
		Null	172.20	6.38	0.04	213.21 (3.38)	-	N/A	-	
	1-4 year	1	488.00	0.00	0.78	224.54 (7.38)	1.56 (0.87)	N/A	9.44 (1.27)	
		2	490.50	2.48	0.22	227.82 (8.39)	-	N/A	9.62 (1.31)	
		3	525.60	37.56	0.00	245.09 (7.59)	1.66 (1.19)	N/A	-	
		Null	527.70	39.63	0.00	248.71 (8.22)	-	N/A	-	
	≥ 5 year	Null	343.80	0.00	0.40	265.57 (5.74)	-	N/A	-	
		2	344.30	0.44	0.32	265.36 (6.08)	0.09 (0.87)	N/A	-	
		3	345.80	1.96	0.15	263.75 (6.43)	-	N/A	0.21 (0.33)	
		4	346.20	2.39	0.12	263.57 (6.74)	0.08 (0.88)	N/A	0.21 (0.34)	
	(B) Reproductive rate	1-4 year	1	50.30	0.00	0.54	-3.88 (1.47)	0.44 (0.30)	N/A	2.64 (0.84)
			2	50.70	0.35	0.46	-2.65 (1.08)	-	N/A	2.54 (0.80)
3			70.20	19.87	0.00	0.56 (0.59)	0.32 (0.22)	N/A	-	
Null			70.60	20.26	0.00	1.37 (0.31)	-	N/A	-	
(C) Reproductive rate	1-4 year	1	43.30	0.00	0.51	-33.37 (14.60)	N/A	0.13 (0.06)	1.14 (0.87)	
		2	43.30	0.09	0.48	-44.73 (13.90)	N/A	0.19 (0.06)	-	
		3	50.70	7.45	0.01	-2.65 (1.08)	N/A	-	2.54 (0.80)	
		Null	70.60	27.35	0.00	1.37 (0.31)	N/A	-	-	

付表 1. 本研究で使用したニホンジカの頭骨と子宮標本あるいは付随データを保管する機関と標本番号を示す。標本の取り扱いは、哺乳類標本の取り扱いに関するガイドライン（日本哺乳類学会 種名・標本検討委員会 2009）に従った。

Institution	Specimen number
National Agriculture and Food Research Organization, Tsukuba, Ibaraki, Japan	GMT060, GMT071, GMT075, GMT076, GMT078, GMT088, GMT089, GMT097, GMT106, GMT111, GMT112, GMT116, GMT117, GMT118, GMT119, GMT123, GMT124, GMT125, GMT148, GMT19-430, GMT119-435, GMT19-436, GMT19-446, GMT19-449, GMT19-457, GMT19-458, GMT19-459, GMT19-464, GMT19-465, GMT19-486, GMT19-487, GMT19-488, GMT19-492, GMT19-504, GMT19-506, GMT19-507, GMT19-508, GMT19-509, KARUKAN003, KARU003, KARU004, KARU007, KARU012, KARU014, KARU015, KARU023, KARU19-257, KARU19-258, KARU19-259, KARU19-261, KARU19-264, KARU19-266, KARU19-267, KARU19-269, KARU193, KARU194, KO005, KO006, KO0127, KO013, KO016, KO026, KO031, KO19-220, KO19-221, KO19-230, KO19-234, KO19-243, KO19-244, KO19-245, KO19-248, KO19-249, KO19-253, KO19-254, KO19-255, KO19-256, KO19-259, KO19-260, KO19-265, KO213, KO215, KO217, KO219, KO220, KO221, KO222, KO223, KO233, KO236, SA005, SA006, SA007, SA008
Azabu University, Sagami-hara, Kanagawa, Japan	NGA13-10, NGA13-12, NGA13-16, NGA13-18, NGA13-19, NGA13-20, NGA13-21, NGA13-25, NGA13-26, NGA13-28, NGA13-29, NGA13-7, NGA13-8, NGA15(16)-1, NGA15(16)-2, NGA15-1, NGA15-14, NGA15-17, NGA15-19, NGA15-2, NGA15-21, NGA15-22, NGA15-23, NGA15-25, NGA15-27, NGA15-29, NGA15-6, NGA15-9, NGA16-10, NGA16-11, NGA16-16, NGA16-17, NGA16-30, NGA16-6, NGA16-7, NGA16-8, NGA16-9
Gunma Museum of Natural History, Tomioka, Gunma, Japan	VM10-506, VM10-507, VM12-25, VM12-30, VM12-31, VM12-34, VM12-35, VM12-432, VM12-466, VM12-468, VM12-471, VM12-486, VM12-487, VM12-488, VM12-63, VM12-64, VM12-65, VM12-66, VM12-67, VM12-68, VM12-69, VM13-435

第4章 中部地域の山間部におけるニホンジカの牧草地加害リスクの時空間変化

1. 緒言

過去数十年にわたり、世界各地でシカ類の個体数は大きく増加すると共に (Côté et al. 2004; Ward 2005; Milner et al. 2006; Takatsuki 2009)、シカ類による牧草採食が牧草地の収量減少に繋がっている (Trdan and Vidrih 2008; Kamei et al. 2010a; Marchiori et al. 2012; 塚田 2012; Lande et al. 2014)。シカ類にとって、質が高く消化性が高い牧草を容易に食べられる牧草地は、魅力的な餌場となっている (高槻 2001; Zweifel-Schielly et al. 2012)。山間部に位置する牧草地は、シカにとって重要な餌資源の供給場所となる (Takatsuki and Nakano 1992; 高槻 2001; Zweifel-Schielly et al. 2012)。シカは粗たんぱく質含有量が高い植物部位を好んで食べることから (Marchiori et al. 2012)、シカによる牧草採食は牧草の生産量の低下のみならずその品質に負の影響をもたらす。さらに、シカによる牧草地への侵入は、シカと放牧牛間で肝蛭の寄生感染やマダニ属を介したピロプラズマ症といった感染症の媒介リスクを高める可能性がある (Tsukada et al. 2014; Ichikawa-Seki et al. 2017)。こうした結果、牧草生産を行う乳肉牛の生産農家の生産コストが大幅に増加し、経済的損失が発生している。

経済被害を減少させるためには、防護柵の設置や駆除といった被害対策手法の導入が必要である。防護柵は特に効果的で、様々な種類の柵が開発されてきた (VerCauteren et al. 2006a, b; 塚田ほか 2016)。特に電気柵は、シカによる被害を防ぐ上で高い効果をもたらすことが報告されている (Honda et al. 2009, 2011; 塚田ほか 2016)。望まない食害を防ぐためには、全ての採草地や放牧地に電気柵を導入するのが理想的である。しかしながら、電気柵の導入は高コストである場合が多いため、多くの生産者にとって自治体や行政からの補助金なしに導入することは現実的ではない場合が多い (Honda et al. 2011; 塚田ほか 2016)。また、駆除は直接シカ個体数を減らすだけでなく、駆除による死亡リスクを避けるためにシカが牧草地を回避して行動するといった、行動変化を促す効果もあることが確認されている (Kamei et al. 2010b)。

限られた費用や労力のもと、被害対策手法の効果を最大化するためには、シカの牧草地利用 (加害リスク) に影響しうる要因を明らかにする必要がある。季節や牧草の管理手法、環境要因といった時間的・空間的要因は、いずれもシカの牧草地利用に影響すると考えられ、これまでの先行研究において個別に検討されている (例えば、季節: Kamei et al. 2010a; 管理手法: Lande et al. 2014; 環境: Stewart et al. 2007)。しかしながら、これらの要因は複合的にシカによる牧草地利用に影響すると考えられることから、その実態を明らかにするためには同時に

考慮する必要があるだろう。さらに、牧草地の管理単位である牧区など小さなスケールでこれらの要因の影響を検討した研究はこれまでにない。牧区間におけるシカの牧草地利用の時空間変化は、駆除を行う時期や、駆除や柵の導入を行う牧区の優先順位の決定など、適切な管理手法を判断する際に役立つだろう。

本研究では、中部日本の山間部に位置する牧場において、シカによる牧草地利用の季節変化および利用に影響する要因を検証した。牧草地を利用するシカの個体数は、牧草地の被害量に相関するとの前提をもとに検証を行った (Marchiori et al. 2012)。ライトセンサス調査によって得られたデータを用いて、シカによる牧草地利用の増加に影響する季節の効果と牧草地の特性を明らかにするとともに、駆除を行うのに適したタイミングや被害対策を優先的に投入すべき牧区を明示した。

2. 材料と方法

調査地域

本研究は、中部日本の群馬県西部の山間部に位置する神津牧場（36°14′–36°16′N, 138°36′–138°37′E）で行った（図1）。牧場の約80%は県の鳥獣保護区（897ha）の一部であり、狩猟が規制されている（Tsukada et al. 2012）。しかし、県によって策定される特定計画のもと保護区内でもシカの捕獲を行うことができる。牧場の面積は387haであり、そのうち140haを占める牧草地は68個の牧区に分かれ、採草地や放牧地として利用されている。本牧場は海拔850-1,350mに位置しており、年平均気温は10.9°C、2012-2015年の平均総降水量は879.4mmであった（気象庁2017）。積雪は12月から3月まで続き、最大積雪深は10-30cmである（Tsukada et al. 2012）。牧区は森林に囲まれており、森林の大半はクルミ *Juglans* sp., ミズナラ *Quercus crispula*, ミズキ *Cornus controversa* 等の広葉樹林と、一部スギ *Cryptomeria japonica* やヒノキ *Chamaecyparis obtusa* 等の植林地で構成されている。森林施業は盛んではなく、若齢の樹林はほとんどない。森林の下層植生は主にササ類で構成されている（ミヤコザサ *Sasa nipponica* とスズタケ *Sasamorpha borealis* が優占し、一部にアズマネザサ *Pleioblastus chino* が存在する）。夜間は道路の往来など人間活動の影響が最小限となる。牧場では乳用牛と肉用牛、育成牛が飼養されている。乳用牛と肉用牛は4月から11月までの間は

複数の牧区で放牧され、他の季節は、牛舎や特定の地域に集められて飼養される。各牧区は有刺鉄線で囲まれている。施肥や放牧といった牧草地の管理作業は、各牧区に応じて行われる。堆肥や化学肥料等は毎年同じ牧区に撒かれる。なお、草地更新は調査期間中に行われなかった。主に優占する牧草種は、ケンタッキーブルーグラス *Poa pratensis* L., リードカナリーグラス *Phalaris arundinacea* L., オーチャードグラス *Dactylis glomerata* L., トールフェスク *Festuca arundinacea* Schreb., ペレニアルライグラス *Lolium perenne* L., シロクローバ *Trifolium repens* L. であり、構成比率や組成は牧区によって異なる。本調査地域に生息するシカは、非積雪期に主に牧草を採食し、積雪期にササ類を採食する（鷲田、未発表データ）。牧区は有刺鉄線で囲われているものの、シカは牧草を採食するために簡単に牧区内へ侵入可能であることが確認されている（塚田 2012）。本牧場では、シカによる牧草の食害被害が年間で 1,146-1,759 万円に及び、被害量は年間生産量の約 30%であった（塚田 2012）。

データ収集

2012-2015 年の毎月連続した 3 日間、本牧場においてライトセンサス調査を行った。ライトセンサス調査は世界各地でシカの生息確認手法として行われる一般的な調査方法である（例えば、Uno et al. 2006; Garel et al. 2010）。シカは主に夜

間に牧草地を利用するため、本調査手法によりシカの直接観察が可能となり、牧区など特定の範囲内に存在するシカの個体数を計測することができた。調査対象地として、地理的なばらつき、アクセスのしやすさ、視認性を考慮して、32個の牧区を選択した（図1）。ライトセンサス調査は、日没30分後に開始した。観測者は乗用車に乗り、スポットライト（Q-Beam, Brinkmann, Dallas, TX, USA）を用いて牧草地を照射し、各牧区ごとに存在するシカを観測し、その個体数を記録した。乗用車は ≤ 20 km/hで、牧区沿いの道路を走行した（図1）。乗車状態で牧区を全て見渡すことができない場合は、降車して歩きながら当該範囲を照射・観測した。こうした手法によって対象牧区を十分調査できたと考えられる。濃霧や豪雨といった悪天候下で行った調査で得られたデータは除外した。さらに、2012年の6月および8月は調査を行うことができなかったため、データが得られなかった。最終的に、計126日分のデータを得ることができた。

統計解析

全32牧区で観測されたシカの合計個体数が季節によって変化するかを明らかにするため、一般化線形モデルを構築した。シカ個体数が季節によって有意に異なる場合（ $P < 0.05$ ）、事後解析としてTukey-Kramer法により、どの月にシカ個体数が多くなったかを検討した。一般化線形モデルでは、目的変数として各調査

日の全 32 牧区における合計個体数を、説明変数として月を設定した。調査できた牧区の数には日によって異なったため、各日に調査できた牧区の合計面積をオフセット項に設定した。ポワソン分布を仮定した場合に過分散が生じたため、負の二項分布を仮定した。一般化線形モデルの実行には R パッケージ”MASS” (Venables and Ripley 2002) を使用し、Tukey-Kramer 法の実行には R パッケージ”multcomp” (Hothorn et al. 2008) を使用した。

続いて、どのような牧区の特徴がその牧区を利用するシカ個体数に影響するのかを明らかにするために、一般化線形混合モデルを構築した。積雪はシカの行動に影響を与えることが知られているため (Takatsuki and Nakano 1992; Tsukada et al. 2012), 4-11 月 (非積雪期; Tsukada et al. 2012) と 12-3 月 (積雪期; Tsukada et al. 2012) の 2 期にデータを分けてそれぞれモデルを構築した。両モデル共に負の二項分布を仮定して、各牧区の施肥の有無、牧区周長に占める林縁長の割合、平均標高、平均傾斜度を説明変数とした (表 1)。また、牛の放牧は非積雪期にのみ行われるため、非積雪期モデルにのみ説明変数として牛放牧の有無を追加した。いずれの説明変数もシカ類の農地侵入や採食行動に影響することが報告されている (施肥の有無: Lande et al. 2014; 林縁長: 金子・山川 2006; Stewart et al. 2007; 高田 2010; 標高: Mysterud et al. 2017; 傾斜度: Kifner et al. 2008; 牛放牧: Austin and Urness 1986; Kie et al. 1991)。同一個体が隣接した複数の牧区を利用す

る可能性があったため、牛舎等の障害物や、牧区間の距離 (≥ 0.3 km) を考慮して 32 牧区を 4 つのブロックに分けた。牧区間の距離の指標とした 0.3 km は本地域に生息するメスの平均行動圏を基準とした。本地域に生息するメスの行動圏は月あたり 39.7 ± 12.7 ha (mean \pm SD) であり (5-12 月; 塚田 未発表データ), 行動圏を円とした場合半径は約 0.3km となる。オスの行動圏はより大きいことが知られているが (カーネル法で 819 ha; Dvorák et al. 2014), カメラトラップ調査により本調査地に生息するシカの性比は大きくメ스에偏っていることが分かっている (塚田 未発表データ)。そのため、本調査地の多くの個体はそれぞれのブロック内の牧区を利用すると考えた。両モデルともに、ブロックと年をランダム効果に、牧区面積をオフセット項に設定した。各説明変数の算出方法について次に述べる。施肥の有無および放牧の有無は、牧場の管理記録を参照した。堆肥もしくは化学肥料、あるいは両方が撒かれた牧区を「施肥あり」とし、何も撒かれなかった牧区を「施肥なし」とした。牧区周長に占める林縁長の割合は、各牧区の周長と牧区に隣接する森林との境界長の比率を算出した。林縁長の割合を算出するために、衛星画像 (World Imagery, Esri, Redlands, CA, USA) をもとに森林に隣接する牧区をトレースし、森林との境界長と牧区周長をそれぞれ計測した。傾斜度は長野県 (2012) をもとに算出した。隣接する牧区間は類似した傾斜度と標高であったため、これらの値はブロックごとに平均値を算出した。説明変数間

の多重共線性を確認するためにピアソンの相関係数を算出した結果、 $r \geq |0.50|$ となる変数の組み合わせはみられなかった。最後に、各要因の影響を Wald 検定により検証した（有意水準 5%）。全ての景観に関する値は ArcGIS を用いて算出した（ArcMap 10.3.1, Esri, Redlands, CA, USA）。一般化線形混合モデルの解析には R パッケージ”glmmADMB”を使用した（Skaug et al. 2012）。全ての統計解析は R for Windows 3.3.0 を使用した（R Development Core Team 2012）。

3. 結果

全 32 牧区で観測されたシカの総個体数は月によって変化した（係数=0.12, SE=0.01, z 値=9.30, $P<0.01$ ）。シカ個体数は 2 月に有意に減少した（図 2；Tukey-Kramer 法, $P<0.01$ ）。一方で、シカ個体数は 11 月に有意に増加した（図 2；Tukey-Kramer 法, $P<0.01$ ）。最も多くの個体数が観測されたのは 2013 年 11 月で、539 頭が観測された。

各牧区を利用するシカ個体数に影響を与える要因は 2 つのモデル間で異なつた（表 2）。非積雪期モデルでは、施肥と放牧の有無が有意にシカ個体数に影響を与え（表 2）、施肥された牧区ほどシカの個体数が多く、牛が放牧された牧区ほど少なかった。一方で、積雪期モデルでは、傾斜度がシカ個体数に有意な影響を与え（表 2）、より急斜面の牧区ほどシカの個体数は多くなった。

4. 考察

中部日本の山間地域では、季節による変動はあるものの年間を通してシカによる牧草地利用がみられた。シカの牧草地利用は11月に最も多くなり、2月に最も少なくなった。11月に個体数が増加した理由として、越冬のためにシカのエネルギー要求量が増加することが考えられる。冬は山間部の餌食物が少なくなるため、シカは越冬のために冬前に脂肪を蓄積することが知られている (Yokoyama et al. 2001)。牧草は自然下の植物と比較して栄養価が高く消化性に富んでいるため、雪が降る前のシカによる牧草地利用を促進したのかもしれない。本調査地では11月中旬に猟期が開始することも、シカ個体数の増加要因となりうる。本牧場の大半は鳥獣保護区であるため (Tsukada et al. 2012)、猟期の開始とともに猟区から牧場に逃げこんだのかもしれない。先行研究では、シカが狩猟活動を避けるために行動や生息地利用を変化させることが報告されている (Kilgo et al. 1998; Kamei et al. 2010b; Lone et al. 2015; Little et al. 2016)。牧草地は採食の場所だけではなく繁殖場所としても使われることから、繁殖期が秋であることも、牧草地を利用するシカの個体数増加に影響した可能性がある (Kamei et al. 2010a)。一方で、2月にシカ個体数が減少した理由として積雪の影響が考えられる。Tsukada et al. (2012) は、本牧場の積雪は2月に10-30cmになると報告している。積雪量の多さはシカの移動を阻害する物理的障害となるため

(Takatsuki and Nakano 1992), 積雪した牧草地の利用は少なくなると考えられた。

非積雪期(4-11月)に、シカの個体数は施肥が行われた牧区で多くなり、牛の放牧が行われた牧区で少なくなった(表2)。Zweifel-Schielly et al. (2012) は、自然下の植物と異なり、牧草は年間を通してシカにとって質の高い餌食物(粗たんぱく質量が多く、リグニン含有量が少ない)であることを指摘している。そのため、施肥が行われる牧区の利用はシカにとって摂取効率が良いのかもしれない。牛の放牧が行われた牧区の個体数が少なかった理由として、シカが放牧牛との餌食物の競合を回避した可能性が考えられた。牧草量は牛が存在しない牧区の方が多いと思われる。これらの結果から、牧草の質と利用可能量が非積雪期におけるシカの牧区利用を左右する重要な要因であることが示唆された。積雪期(12-3月)には、シカの個体数は急斜面の牧区で多くなった。冬の間も雪の下には牧草が生育している。急斜面ほど雪解けは早いため(小川ほか 1986)、シカは急斜面の牧草地で雪を掘ることで、より効率的に牧草を露出させて採食することができたと考えられる(Kifner et al. 2008)。各牧区の積雪深は測定していないものの、実際にシカが牧草採食のために雪を掘った痕跡が確認されている(秦, 私信)。そのため、牧草の利用可能量のみが積雪期におけるシカの牧区利用を左右する要因であることが示唆された。

興味深いことに、牧区周長に占める林縁長の割合はシカの個体数に有意な影

響を与えなかった（表 2）。林縁は餌場となる農地と主に森林など自然の生息地を繋ぐことから（金子・山川 2006）、多くの先行研究が林縁をシカの農作物被害に影響する重要な要因として挙げている（坂田ほか 2001; 金子・山川 2006; Stewart et al. 2007; 高田ほか 2010）。それにも関わらず本研究では林縁がシカの牧草地利用に有意な影響をもたらさなかった理由として、先行研究が行われた地域との景観構造の違いが挙げられる。先行研究はいずれも森林や農地、人家や道路などの人工物が含まれるモザイク状の地域で実施された一方で、本研究は主に森林で構成される山間部に位置する牧場で実施した。そのため、景観構造の違いは、たとえ同種であっても農作物加害リスクに影響を及ぼす要因を変化させることが示唆された。

被害対策に投入可能な資金や労力は限られるため、牧草地の管理者はシカによる牧草被害を最小限にする最も効果的な被害対策技術を選択しなければならない。本研究は、牧区という小さなスケール単位で、シカの牧草地利用に影響する時間的・空間的な要因を同時に検討した初めての研究である。本研究で得られた知見は、駆除を行うのに適した時期や、防護柵や駆除といった被害対策技術を優先的に導入すべき牧区を選定する際に役立つだろう。非積雪期に多くのシカが施肥を行った牧区を利用したことから、こうした牧区は防護柵を導入する際の優先順位が高いと考えられた。狩猟期（非積雪期）にシカによる牧草採食を抑

制することで、効率的に牧草被害量を低減できるだろう。シカによる牧草地の利用は積雪期にも観察された。積雪期における牧草採食が翌シーズンの牧草生産量にどのような影響を及ぼすかは不明であるため、今後更なる研究が必要だと考えられる。駆除は直接シカ个体数を減らすだけではなく、駆除による死亡リスクを避けるためにシカが牧草地を回避して行動するといった、行動変化を促す効果もあることが確認されている (Kamei et al. 2010b)。本研究で対象とした牧場 (387 ha) は鳥獣保護区の一部となっているが (897 ha ; Tsukada et al. 2012), 特定計画のもと駆除を行うことが可能である。牧場で駆除を行うことで、駆除による死亡リスクが低い牧場外の鳥獣保護区にシカの移動を促すことが可能かもしれない。また、非積雪期には施肥される牧区で、積雪期には急傾斜な牧区で駆除を行うことも効果的であると考えられる。安土 (バックストップ) が無いなど、地理的な問題で駆除を行うことが困難な牧区は、防護柵の導入の優先順位が高いと考えられる。11 月は大量のシカが牧場に集まることから、集中捕獲の実施が効果的であろう。冬の栄養欠乏によるストレスはシカの死亡率を上げることから (宇野ほか 1998), 冬前や冬に高栄養な牧草を食べられなくなることで、个体数増加の更なる抑制効果が期待できる。シカによる牧草地利用は、栄養状態の改善や体重の増加、繁殖率の増加、そして死亡率の低下を通して个体数の増加に寄与するかもしれない (高槻 2001; Mysterud et al. 2002; 三谷ほか 2005; Kamei et

al. 2010a; Zweifel-Schielly et al. 2012; Iijima et al. 2013; Lande et al. 2014)。シカによる牧草地利用の抑制は、牧場の経済被害を低減するだけでなく、シカ個体数の爆発的増加を阻止することにも繋がるだろう。経済被害と個体数増加の抑制を両立する、山間部の牧草地におけるシカの理想的な被害管理技術を確立するためには、更なる研究が必要である。

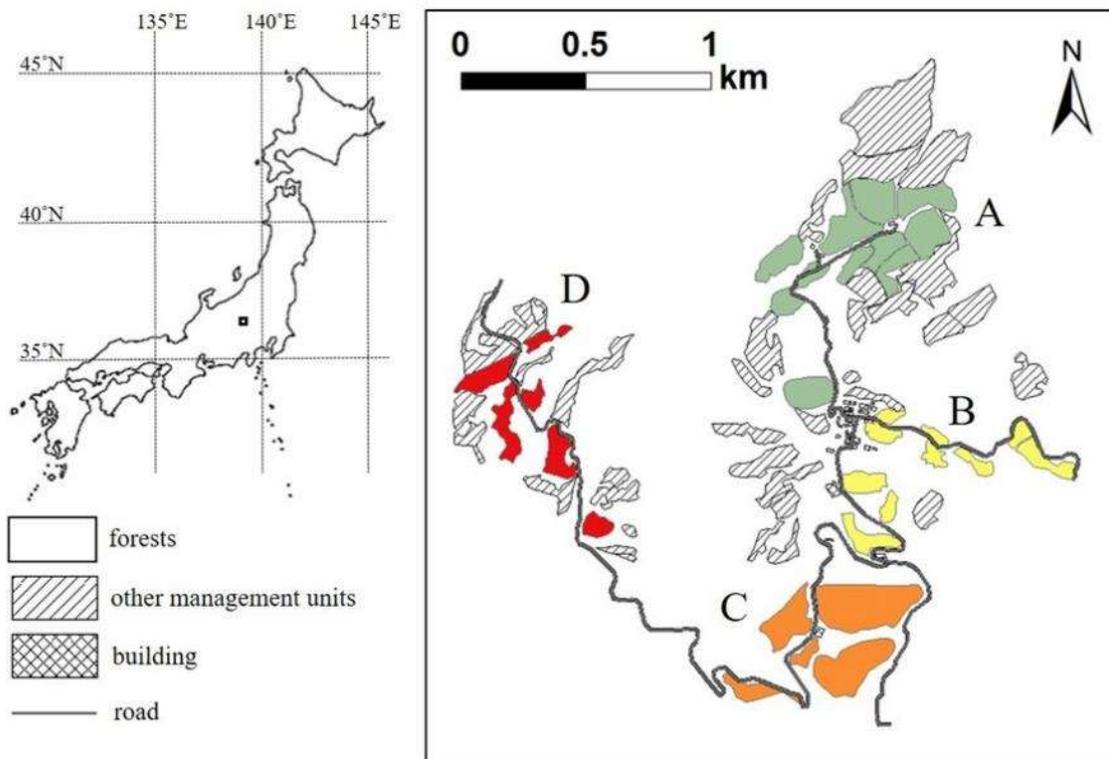


図 1. 本研究の調査地である神津牧場の位置を示す。ライトセンサス調査は色付きで示した 32 個の牧区で行った。牧区は人工物や牧区間の距離に応じて 4 つのブロックに分かれており、各ブロックに属する牧区はそれぞれ異なる色で示している。各牧区は有刺鉄線で囲まれているがシカは容易に侵入可能である。

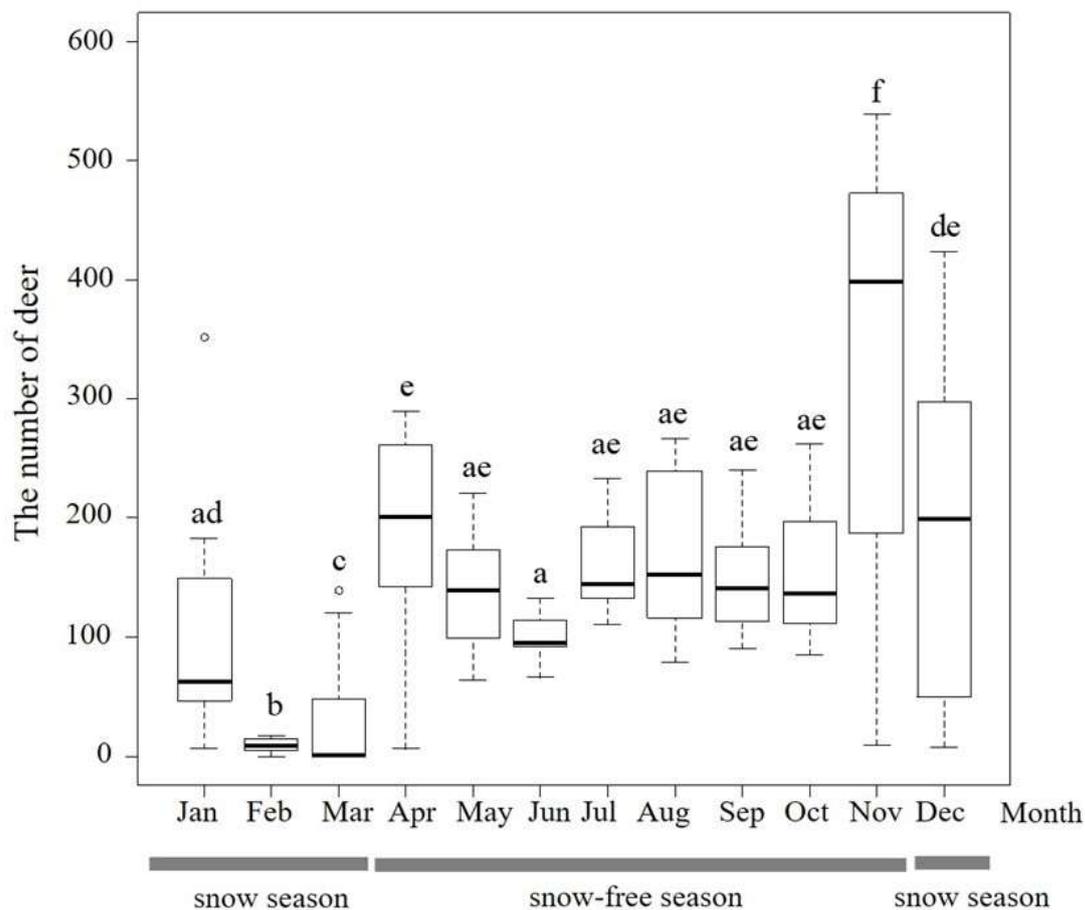


図2. 2012-2015年における、全32牧区の1日あたりのシカ総個体数の季節変化を示す。4-11月を非積雪期、12-3月を積雪期と定義した。箱ひげ内の水平線は中央値を示す。箱ひげの最上端と最下端はそれぞれ第3四分位数と第1四分位数を示す。異なる文字の組み合わせは、月の間で有意に個体数に差があることを示す ($P < 0.05$, Tukey-Kramer 法)。

表 1. 調査対象とした各牧区の基礎情報を示す。各要因は各牧区を利用するシカ個体数に与える影響を検証するモデルを構築した際に、説明変数として使用した。「牛の放牧の有無」もモデルの説明変数として使用したが、各牧区で年や月によって状況が異なったため、本表には掲載していない。

Management unit ID	Block ID	area (ha)	Factor				The number of deer			
			Fertilization	Forest edge (%)	Elevation (m)§	Slope(°)§	Snow-free season		Snow season	
							mean	SD	mean	SD
1. Kiridoshi	A	2.2	fertilized	39.6	1093	35.8	14.1	12.8	8.0	11.3
2. Kuwabatake-ue	A	1.0	fertilized	62.2	1095	26.6	2.9	4.7	1.4	4.9
3. Okegaya 16	A	0.8	fertilized	69.2	1080	19.8	1.1	3.2	0.8	3.0
4. Okegaya 2	A	1.9	unfertilized	87.2	1085	31.0	7.0	8.3	3.5	7.4
5. Okegaya 6	A	2.7	fertilized	40.6	1055	22.8	13.1	13.3	3.2	9.0
6. Okegaya 7	A	2.7	unfertilized	0.0	1042	26.6	5.2	7.4	0.7	2.3
7. Okegaya 13	A	2.2	unfertilized	21.4	1026	33.4	2.6	6.1	0.7	2.8
8. Obatake	A	2.5	fertilized	0.0	1048	24.7	35.1	30.8	2.0	5.0
9. Kitsune-shita	A	1.4	fertilized	0.0	1055	19.8	3.0	5.8	1.0	3.7
10. Kitsune-ue	A	1.4	fertilized	0.0	1066	19.8	1.6	3.1	0.2	0.8
11. Icchoittan	A	1.0	fertilized	56.4	1070	19.8	4.9	9.4	1.2	3.9
12. Michinoue 1	B	0.5	unfertilized	28.5	1060	38.7	1.1	4.4	2.7	5.8
13. Ikenoue 2	B	0.8	unfertilized	7.2	1040	21.8	0.4	2.0	2.1	5.8
14. Ikenoshita 1	B	0.6	unfertilized	51.2	1033	45.0	1.6	5.4	2.8	6.5
15. Michinoue 2	B	0.4	unfertilized	54.3	1038	40.7	1.6	5.9	1.3	2.7
16. Ikenoshita 2	B	0.7	unfertilized	59.9	1003	45.0	2.3	6.5	4.0	9.6
17. Ikenoshita 3	B	0.6	unfertilized	6.2	988	31.0	1.8	4.3	0.7	2.1
18. Oginodaira	B	1.5	fertilized	38.6	974	31.8	12.0	13.8	3.1	8.2
19. Kawamukou	B	1.3	fertilized	77.7	1063	32.6	4.6	9.0	7.4	13.2
20. Shitagarasusawa-mae	B	0.6	unfertilized	100.0	1060	26.6	2.2	5.0	1.9	5.0
21. Chudan	B	1.5	fertilized	66.9	1100	35.8	2.9	5.4	5.8	13.2
22. Fubukihara	C	6.5	fertilized	73.2	1151	26.6	18.6	27.1	11.4	24.4
23. Tougekawamukou	C	4.5	fertilized	98.7	1157	27.5	1.9	5.2	1.8	6.6
24. Ishida	C	2.7	fertilized	91.8	1163	31.0	10.6	11.9	2.2	5.1
25. Naka	C	0.6	fertilized	56.1	1163	31.0	1.9	4.8	1.7	4.2
26. Romansu	C	1.4	fertilized	55.2	1220	37.2	7.9	12.6	4.3	10.2
27. Touge 1a	D	0.9	fertilized	72.2	1268	35.0	8.7	9.6	3.6	7.9
28. Touge 3	D	1.7	unfertilized	26.6	1305	31.0	4.9	7.3	3.2	8.5
29. Touge 8a	D	0.7	unfertilized	69.9	1270	26.6	4.3	6.3	1.1	2.5
30. Touge 4	D	1.8	fertilized	92.2	1315	29.2	1.2	3.0	0.7	2.2
31. Touge 5	D	1.7	unfertilized	30.6	1290	21.8	4.4	5.7	3.2	5.3
32. Touge 9	D	0.7	unfertilized	64.1	1255	28.4	1.5	3.6	0.7	1.6

表 2. 各牧区を利用するシカ個体数に各説明変数が与える影響について検討したモデルの解析結果を示す。非積雪期・積雪期に収集したライトセンサデータは、それぞれ非積雪期・積雪期モデルに使用した。牛の放牧は非積雪期にのみ行われたため、非積雪期モデルでのみ説明変数として使用した。

Model	Factor	Coefficient	SE	<i>z</i>	<i>P</i>
snow-free model	Intercept	-0.92	3.56	-0.26	0.80
	Fertilization	0.45	0.12	3.94	< 0.01
	Cattle-Stocking	-0.44	0.11	-4.06	< 0.01
	Forest edge	0.00	0.00	0.82	0.41
	Elevation	0.00	0.00	0.20	0.84
	Slope	0.07	0.54	0.13	0.90
snow model	Intercept	-3.54	1.65	-2.15	0.03
	Fertilization	0.05	0.23	0.22	0.83
	Forest edge	0.01	0.00	1.79	0.07
	Elevation	0.00	0.00	-0.59	0.56
	Slope	1.09	0.23	4.74	< 0.01

第 5 章 総合考察

本研究では、大型哺乳類による農業被害の低減と当該種の個体群保全の両立を目指した適切な管理手法の確立に寄与するために、クマ類とシカ類を対象に農作物を採食する個体の生態学的特性を明らかにすることを目的に研究を行った。まず、安定同位体比分析を用いて農作物を採食するヒグマとシカの農作物依存度の推定手法を検討した結果、第 2 章では炭素安定同位体比を用いてヒグマのトウモロコシ依存度を、第 3 章では窒素安定同位体比を用いてシカの農作物依存度をそれぞれ推定することができた。第 2 章では、Incidence function model (IFM, Hanski 1994)を用いた空間解析を行うことで、ヒグマのトウモロコシ依存度と空間分布傾向の関係を検討した。その結果、メスでのみトウモロコシ依存度が高い個体ほど農地の近くに生息する傾向がみられ、農地から 3-4km 離れるとメス個体が農地に移動してトウモロコシを採食する可能性が急激に減少した。一方で、トウモロコシ依存度が高いオスは農地近くだけでなく農地から遠く離れた森林地域にも生息していた。第 3 章ではメスのシカの牧草や野菜類を含む農作物への依存度と体サイズや妊娠率との関係を年齢クラスごとに検討した。その結果、若齢個体では農作物依存度が高いほど体サイズや妊娠率が増加することが明らかになった。一方、これらの関係は 5 歳以上の個体では見られなかったことから、農作物採食はメスのシカの早熟化を促進すると考えられた。第 4 章

では、シカによる食害が深刻な牧草地を対象に、牧草地に侵入するシカ個体数の時空間変化を調べ、いつ・どのような牧草地により多くのシカが侵入するかを検討した。その結果、牧草地を利用するシカの個体数は季節によって変化し、11月に最も多く、2月に最も少なかった。また、非積雪期である4-11月は、施肥が行われる牧区を利用するシカが多かった一方で、積雪期である12-3月は、傾斜が急な牧区を利用するシカが多かった。総合考察である本章では、はじめに安定同位体比分析の活用によって得られた成果と本手法を用いた今後期待される研究展開を示す。続いて、本論文の成果と既往研究から示唆された農作物と野生動物の関係性をまとめるとともに、農作物被害の低減と種の保全の両立を目指した大型哺乳類の管理上の課題を整理する。

安定同位体比分析の有用性と今後の研究展開

ヒグマが自然下で採食する動植物と主な加害農作物であるトウモロコシの炭素安定同位体比には大きな差があり、各餌食物の採食依存度は体毛の同位体比に反映されたと考えられた。同様に、シカが自然下で採食する植物と主な加害農作物である野菜や牧草類の窒素安定同位体比には大きな差があり、各餌食物の採食依存度は骨コラーゲンの窒素安定同位体比に反映されたと考えられた。以上のことから、直接観察や移動追跡を行うことが困難な大型哺乳類を対象に、農

作物に依存する個体の生態学的特性を明らかにする上で安定同位体比分析は有用であることが示唆された。安定同位体比分析を利用することで、農作物を採食する大型哺乳類の被害低減と種の保全を目指した管理体制を構築するための更なる知見を提供できる可能性がある。例えば、第 2 章でトウモロコシ依存度の推定に用いたヒグマの体毛は、ヘアトラップの利用によって非侵襲的な採集が可能である。複数年にわたってある地域個体群内のヒグマから採集した体毛を用いて DNA 分析と安定同位体比分析を行うことで、個体識別したクマ個体の標識再捕獲法により、個体群サイズの推定を行うとともに (Woods et al. 1999; Mowat and Strobeck 2000; Belant et al. 2005; Gervasi et al. 2008; Royle et al. 2013; Lamb et al. 2017)、駆除により捕殺される可能性があるトウモロコシ依存個体の個体数を明らかにできる可能性がある。こうした情報は、対象とする地域個体群にどの程度の割合でトウモロコシ依存個体が存在するのかを検討するのに有用であり、農作物採食に伴う死亡リスクが個体群の存続に与える影響を評価する上で役立つと考えられる。また、第 2 章で行ったように、安定同位体比分析や DNA 分析といったマイクロなスケールの生理学的な動態を解析する手法と、空間解析といったマクロなスケールでの生態学的な動態を解析する手法を組み合わせることで、農作物依存個体の空間分布傾向など、野生動物管理に寄与する知見をさらに得ることができると考えられる。両者を組み合わせて個体の空間分布傾向や移動

パターンを探るアプローチは、近年海棲哺乳類や魚類 (Trueman et al. 2012; Matsubayashi et al. 2020)、鳥類 (Hobson et al. 2006; Yerkes et al. 2008)、昆虫 (Hobson et al. 1999; Quinby et al. 2020) を対象に行われるようになってきたが、陸生大型哺乳類への適用事例は限られており、特に農作物を採食する個体を対象とした例はほとんどないため、今後更なる研究展開の余地があるだろう。例えば、シカを対象に体組織の窒素安定同位体比から農作物依存度を推定し、駆除位置の情報を組み合わせることで、農作物に依存するシカ個体の空間分布傾向や移動パターンを明らかにできるかもしれない。農作物依存個体が分布する可能性が高い場所を予測することは、シカによる農業被害や個体数の増加を抑止するための被害対策や駆除を行う上で、管理努力量を優先的に投入すべき場所を選定する際に有用だろう。アミノ酸安定同位体比分析 (土居ほか 2006) や同位体混合モデルの開発等 (Parnell et al. 2010; Kadoya et al. 2012)、安定同位体比分析技術は日々進歩している。また、生物の分布や移動を予測する空間解析手法として状態空間モデルやベイズ推定等の技術が活用され、発展を続けている (Hobson et al. 2018; Matsubayashi et al. 2020)。技術進歩が続くこうした解析手法を併用することで、農作物を採食する大型哺乳類の生態学的特性や個体群動態を更に解明することができるだろう。

大型哺乳類による農業被害の低減と個体群保全の両立に向けた課題

本研究では、農作物が大型哺乳類に好適な餌食物として採食されている実態と共に、農作物採食個体の行動傾向や繁殖といった生態学的特性を明らかにした。得られた結果から示唆された、農業被害の低減と個体群の保全を両立するための大型哺乳類の管理上の課題を議論する。

ヒグマを対象とした第2章では、メスは農地から3-4km程度、つまり行動圏内に農地を含む個体がトウモロコシを採食する可能性が高いと考えられた一方で、オスは農地近くのみならず個体群の中心部である山間部からも農地に移動してきて、トウモロコシを採食し、駆除リスクに晒される可能性があることが明らかとなった。地域個体群間の移動分散は地理的障壁によって制限されることもあり (Itoh et al. 2013)、農地周辺でのオスの駆除は、地域個体群内のオスの死亡率を上げるとともに、新たに農地に移動したオスによる子殺しの発生と (Gosselin et al. 2014)、それに伴う子の生存率や農地付近での繁殖率の低下等により、個体群に負の影響をもたらす可能性がある。ヒグマを対象とした有害駆除では箱罠が多く利用されている (佐藤ほか 2014; 橋本 2014)。銃猟の場合、捕獲を免れた個体は農作物採食のリスクを学習する機会を得ることになるが、箱罠は一度入ると逃走の可能性が低いため、リスクの学習は困難であると考えられる。アメリカクロクマでは、人為的環境の利用が増加すると、人為的餌資源の利

用による繁殖率の増加等のメリットを生存率低下のデメリットが上回ることから、結果として個体群が減少することが指摘されている (Johnson et al. 2020)。本調査地域で農地に移入してくるオスの駆除が個体群成長率に与える影響を定量的に評価するためには更なる研究が必要であるが、農業被害の低減およびクマ類の地域個体群の保全を両立するためには、クマ個体に農作物採食が死亡リスクに繋がることを認識させ、農地を忌避する行動を促進する対策を行うことが重要である。具体的には、電気柵の設置による被害防除、緩衝帯の整備、農作物残渣の農地からの除去などといった生息地管理を中心とした対策への注力と、こうした対策の適切な維持管理体制の確立が必要であると考えられた。

一方でシカを対象とした第3・4章では、シカによる牧草採食は自然下餌資源が少なくなる季節を含め年間を通して確認された。また、牧草を含む農作物の採食により、若齢個体を中心に体サイズの成長や妊娠率の上昇といった早熟化が促進され、シカ個体群が増加する可能性があることが明らかとなった。これまでの先行研究においても、牧草地が多い地域でアカシカの体重が増加傾向を示すこと (Mysterud et al. 2002)、牧草地をはじめとする人工草地が多い地域では、環境収容力と (Iijima and Ueno 2016)、シカ個体群増加率が高くなることが示唆されてきた (Iijima et al. 2013)。こうした現象が生じる原因として、牧草地が好適な餌場となり、採食可能な餌食物が増加することが指摘されてきたが、どのよう

なメカニズムで個体群動態が変動するのかは不明のままであった。第 3 章で明らかにした、長期的な農作物の採食が若齢シカ個体の体サイズ成長や妊娠率の上昇を通して早熟化を促進するという結果は、これまでに示唆されてきた農作物採食とシカ個体群動態の関係について、具体的なメカニズムのひとつを初めて示したと言えるだろう。本研究結果から、シカの個体数や農業被害の増加を抑制するためには、シカによる農作物採食を防ぐ電気柵等による被害防除や、農作物を採食するシカ個体の駆除が重要であると考えられた。第 4 章で示したシカによる被害が生じやすい牧草地の特徴は、管理者が実際に被害防除や駆除といった対策を実施する際に、対策導入場所の優先順位を決定するための具体的な指針として活用できるだろう。

本研究では、異なる生活史を持つヒグマとシカを対象に、農作物採食個体の生態学的特性を検討した結果、農作物採食が個体群動態に負の影響（第 2 章）と正の影響（第 3, 4 章）をもたらす可能性が示唆された。これらの結果は、農地を含む景観で生息する大型哺乳類の個体群の維持機構を解明するためには、農作物の採食が個体群にもたらす正負の影響のトレードオフを総合的に理解する必要があることを示している。農業被害の低減と個体群の保全を両立するためには、個体群の維持機構を理解し、科学的な根拠に基づいた対策を行う必要がある。本研究で用いたアプローチは、農作物の採食が個体や集団、個体群にもたらす影

響を定量的に評価し、更なる知見を蓄積する上で有用であると考えられる。今後更に少子高齢化による人口減少が進むと予測されることから（Götmark et al. 2018）、大型哺乳類の管理にあたっては、より一層の効率的・効果的な対策運用が求められる。得られた知見から示唆された必要な対策を行い、その効果を定量的に評価して更なる管理手法の検討を進める、いわゆる順応的管理を推進することで、より効率的・効果的な管理体制を構築することができるだろう。また、個体がどのようなプロセスで農作物に依存するようになるのかといった、大型哺乳類における農作物採食行動の発生構造そのものの解明を進めることで、より効果的な管理体制を構築することができるかもしれない（Swan et al. 2017）。本研究で農作物依存度の推定に用いた安定同位体比分析は、こうした影響評価に取り組み、大型哺乳類の適切な保全管理体制に知見を還元していく上で、今後でも欠かせない手法になると考えられる。

引用文献

Albon SD, Coulson TN, Brown D, Guinness FE, Pemberton JM, Clutton-brock TH.

(2000) Temporal changes in key factors and key age groups influencing the population dynamics of female red deer. *Journal of Animal Ecology* 69: 1099–1110.

姉崎智子. (2015) 群馬県赤城山におけるニホンジカの食性の季節変化. 群馬県立自然史博物館研究報告 19: 5–9.

Amici A, Serrani F, Rossi CM, Primi R. (2012) Increase in crop damage caused by wild boar (*Sus scrofa* L.): the “refuge effect”. *Agronomy for Sustainable Development* 32: 683–692.

Amstrup SC, Beecham J. (1976) Activity patterns of radio-collared black bears in Idaho. *Journal of Wildlife Management* 40: 340–348.

青井俊樹. (2011) 行動圏と土地利用—トラジロウの追跡を中心に: 59–84. In: 坪田敏男, 山崎晃司 (編) 日本のクマ—ヒグマとツキノワグマの生物学—. 東京大学出版会, 東京, 日本.

Apollonio M, Andersen R, Putman R. (2010) European Ungulates and their management in the 21st Century. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

- Austin DD, Urness PJ. (1986) Effects of cattle grazing on mule deer diet and area selection. *Journal of Range Management* 39: 18–21.
- Barton PS, Evans MJ, Foster CN, Pechal JL, Bump JK, Quaggiotto MM, Benbow ME. (2019) Towards quantifying carrion biomass in ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 34: 950–961.
- Baruch-Mordo S, Wilson KR, Lewis DL, Broderick J, Mao JS, Breck SW. (2014) Stochasticity in natural forage production affects use of urban areas by black bears: implications to management of human-bear conflicts. *PLoS ONE* 9: e85122.
- Belant JL, Stappen JFV, Paetkau D. (2005) American black bear population size and genetic diversity at Apostle Islands National Lakeshore. *Ursus* 16: 85–92.
- Ben-David M, Titus K, Beier LR. (2004) Consumption of salmon by Alaskan brown bears: a trade-off between nutritional requirements and the risk of infanticide? *Oecologia* 138: 465–474.
- Birnie-Gauvin K, Peimen KS, Raubenheimer D, Cooke SJ. (2017) Nutritional physiology and ecology of wildlife in a changing world. *Conservation Physiology* 5: 1–18.
- Bleier N, Lehoczki R, U'jváry D, Szemethy L, Csa'nyi S (2012) Relationships between wild ungulates density and crop damage in Hungary. *Acta Theriologica* 57: 351–359.
- Bonnot NC, Goulard M, Mark Hewison AJ, Cargnelutti B, Lourtet B, Chaval Y, Morellet

- N. (2018) Boldness-mediated habitat use tactics and reproductive success in a wild large herbivore. *Animal Behaviour* 145: 107–115.
- Borowik T, Wawrzyniak P, Jędrzejewska B. (2016) Red deer (*Cervus elaphus*) fertility and survival of young in a low-density population subject to predation and hunting. *Journal of Mammalogy* 97: 1671–1681.
- Bourbonnais ML, Nelson TA, Cattet MRL, Darimont CT, Stenhouse GB. (2013) Spatial analysis of factors influencing long-term stress in the grizzly bear (*Ursus arctos*) population of Alberta, Canada. *PLoS ONE* 8: e83768.
- Bowen WD, Iverson SJ, Mcmillan JI, Boness DJ. (2006) Reproductive performance in grey seals: age-related improvement and senescence in a capital breeder. *Journal of Animal Ecology* 75: 1340–1351.
- Breitenmoser U. (1998). Large predators in the Alps: the fall and rise of man's competitors. *Biological Conservation* 83: 279–289.
- Burnham KP, Anderson DR (2002). *Model selection and inference: a practical Information-Theoretic Approach*. Springer, New York, USA.
- Campbell RD, Rosell F, Newman C, Macdonald DW. (2017) Age-related changes in somatic condition and reproduction in the Eurasian beaver: Resource history influences onset of reproductive senescence. *PLoS ONE* 12: e0187484.

- Can ÖE, D’Cruze N, Garshelis DL, Beecham J, Macdonald DW. (2014) Resolving human-bear conflict: a global survey of countries, experts, and key factors. *Conservation letters* 7: 501–513.
- Cerling TE, Wittemyer G, Rasmussen HB, Vollrath F, Cerling CE, Robinson TJ, Douglas-Hamilton I. (2006) Stable isotopes in elephant hair document migration patterns and diet changes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103: 371–373.
- Conover MR. (1998) Perceptions of American agricultural producers about wildlife on their farms and ranches. *Wildlife Society Bulletin* 26: 597–604.
- Conover MR, Butikofer E, Decker, DJ. (2018) Wildlife damage to crops: Perceptions of agricultural and wildlife leaders in 1957, 1987, and 2017. *Wildlife Society Bulletin* 42: 551–558.
- Cook JG, Johnson BK, Cook RC, Riggs RA, Delcurto T, Bryant LD, Irwin LL. (2004) Effects of summer-autumn nutrition and parturition date on reproduction and survival of elk. *Wildlife Monographs* 155: 1–61.
- Côte SD, Rooney TP, Tremblay JP, Dussault C, Waller DM. (2004) Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 113–147.

- Coulson T, Gaillard JM, Festa-bianchet M. (2005) Decomposing the variation in population growth into contributions from multiple demographic rates. *Journal of Animal Ecology* 74: 789–801.
- Cozzi G, Chynoweth M, Kusak J, Coban E, Coban A, Ozgul A, Sekercioglu CH. (2016) Anthropogenic food resources foster the coexistence of distinct life history strategies: year-round sedentary and migratory brown bears. *Journal of Zoology* 300: 142–150.
- Dahle B, Swenson JE. (2003) Home ranges in adult Scandinavian brown bears (*Ursus arctos*): effect of mass, sex, reproductive category, population density and habitat type. *Journal of Zoology*. 260: 329–335.
- DeNiro MJ, Epstein S. (1978) Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 42: 495–506.
- DeNiro MJ, Epstein S. (1981) Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 45: 341–351.
- Ditmer MA, Burk TE, Garshelis DL. (2015) Do innate food preferences and learning affect crop raiding by American black bears? *Ursus* 26: 40–52.
- Ditmer MA, Garshelis DL, Noyce KV, Haveles AW, Fieberg JR. (2016) Are American black bears in an agricultural landscape being sustained by crops? *Journal of*

Mammalogy 97: 54-67.

土居秀幸, 兵藤不二夫, 石川尚人. (2016) 安定同位体を用いた餌資源・食物網調査法. 占部城太郎, 日浦勉, 辻和希 (編) 共立出版, 東京, 日本.

Dumont M, Boulanger J, Paetkau D. (2015) The estimation of grizzly bear density through hair-snagging techniques above the tree line. *Wildlife Society Bulletin*. 39: 390–402.

Dvorák S, Barták V, Macháček Z, Matejů J. (2014). Home range size and spatio-temporal dynamics of male sika deer (*Cervus nippon*; Cervidae, Artiodactyla) in an introduced population. *Folia Zoologica* 63: 103–115.

Elfström M, Davey ML, Zedrosser A, Müller M, Barba MD, Støen O, Miquel C, Taberlet P, Hackländer K, Swenson JE. (2014) Do Scandinavian brown bears approach settlements to obtain high-quality food? *Biological Conservation* 178: 128–135.

Flajšman K, Jerina K, Pokorný B. (2017) Age-related effects of body mass on fertility and litter size in roe deer. *PLoS ONE* 12: 12–16.

Gaillard JM, Loison A, Toïgo C, Delorme D, Laere GV. (2003) Cohort effects and deer population dynamics. *Ecoscience* 10: 412–420.

Garel M, Bonenfant C, Hamann JL, Klein F, Gaillard JM. (2010) Are abundance indices derived from spotlight counts reliable to monitor red deer *Cervus elaphus* populations? *Wildlife Biology* 16: 77–84.

群馬県. (2012) 平成 23 年度地域生物多様性保全実証事業報告書 (群馬県ニホンジカ個体数調整) <https://www.env.go.jp/nature/choju/docs/docs6/docs6-4a.pdf> (最終アクセス日: 2021 年 3 月 1 日)

Gervasi V, Ciucci P, Boulanger J, Posillico M, Sulli C, Focardi S, Randi E, Boitani L. (2008) A preliminary estimate of the Apennine brown bear population size based on hair-snag sampling and multiple data source mark-recapture Huggins models. *Ursus* 19: 105–121.

Gosselin J, Zedrosser A, Swenson JE, Pelletier F. (2014) The relative importance of direct and indirect effects of hunting mortality on the population dynamics of brown bears. *Proceedings of the Royal Society B* 282: 1–9.

Götmark F, Cafaro P, O’Sullivan J. (2018) Aging human populations: Good for us, good

for the earth. *Trends in Ecology and Evolution* 33: 851–862.

Halley DJ, Kaji K, Minagawa M. (2006) Variation in stable isotope ratios of carbon and nitrogen in Hokkaido sika deer *Cervus nippon* during 1990-2000: possible causes and implications for management. *Wildlife Biology* 12: 211–217.

橋本操. (2014) 集落へのヒグマ出没の人的要因—北海道平取町を事例に—. *地理学評論* 87: 205–223.

Hata A, Tsukada H, Washida A, Mitsunaga T, Tamada MB, Suyama T, Takeuchi M. (2019) Temporal and spatial variation in the risk of grazing damage to sown grasslands by sika deer (*Cervus nippon*) in a mountainous area, central Japan. *Crop Protection* 119: 185–190.

Hamlin KL, Pac DF, Sime CA, DeSimone RM, Dusek GL. (2000). Evaluating the accuracy of ages obtained by two methods for Montana ungulates. *Journal of Wildlife Management* 64: 441–449.

Hanski I. (1994) A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology* 63: 151–162.

- Hedges REM, Clement JG, Thomas CDL, O'Connell TC. (2007) Collagen turnover in the adult femoral mid-shaft: modeled from anthropogenic radiocarbon tracer measurements. *American Journal of Physical Anthropology* 133: 808–816.
- Hilderbrand GV, Hanley TA, Robbins CT, Schwartz CC. (1999) Role of brown bears (*Ursus arctos*) in the flow of marine nitrogen into a terrestrial ecosystem. *Oecologia* 121: 546–550.
- Hobson KA, Wassenaar LI, Taylor OR. (1999) Stable isotopes (δD and $\delta^{13}C$) are geographic indicators of natal origins of monarch butterflies in eastern North America. *Oecologia* 120: 397–404.
- Hobson KA, Van Wilgenburg S, Wassenaar LI, Hands H, Johnson WP, O'Meilia M, Taylor P. (2006) Using stable hydrogen isotope analysis of feathers to delineate origins of harvested sandhill cranes in the central flyway of North America. *Waterbirds* 29: 137–147.
- Hobson KA, Doward K, Kardynal KJ, Mcneil JN. (2018) Inferring origins of migrating insects using isoscapes: a case study using the true armyworm, *Mythimna unipuncta*, in North America. *Ecological Entomology* 43: 332–341.

Hofman-Kamińska E, Bocherens H, Borowik T, Drucker DG, Kowalczyk R. (2018)

Stable isotope signatures of large herbivore foraging habitats across Europe. PLoS ONE 13: e0190723.

北海道. (2014) 北海道ヒグマ保護管理計画 (北海道環境生活部環境局生物多様性保全課資料).

北海道開発局. (2008) 下浦幌地区の事業実施効果について. <http://thesis.ceri.go.jp/db/giken/h20giken/JiyuRonbun/gt-29.pdf> (最終アクセス日: 2016年4月15日)

本田剛. (2005) イノシシ (*Sus scrofa*) 用簡易型被害防止柵による農業被害の防止効果: 設置及び管理要因からの検証. 野生生物保護 9: 93–102.

Honda T, Miyagawa Y, Ueda H, Inoue M. (2009) Effectiveness of newly-designed electric fences in reducing crop damage by medium and large mammals. Mammal Study 34: 13–17.

Honda T, Kuwata H, Yamasaki S, Miyagawa Y. (2011) A Low-Cost, Low-Labor-Intensity Electric Fence Effective Against Wild Boar, Sika Deer, Japanese Macaque and Medium-Sized Mammals. Mammal Study 36: 113–117.

Honda T, Miyagawa Y, Kuwata H, Yamasaki S, Iijima H. (2014) Behavioral Traits of Damage-Causing Sika Deer: Open Land Preference. *Mammal Study* 39: 27–32.

Honda T, Iijima H. (2016) Managing boldness of wildlife: an ethological approach to reducing crop damage. *Population Ecology* 58: 385–393.

Hopkins JBIII. (2013) Use of genetics to investigate socially learned foraging behavior in free-ranging black bears. *Journal of Mammalogy* 94: 1214–1222.

Hothorn T, Bretz F, Westfall P. (2008) Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical Journal* 50: 346–363.

Ichikawa-Seki M, Shiroma T, Kariya T, Nakao R, Ohari Y, Hayashi K, Fukumoto S. (2017) Molecular characterization of *Fasciola* flukes obtained from wild sika deer and domestic cattle in Hokkaido, Japan. *Parasitology International* 66: 519–521.

Iijima H, Nagaike T, Honda T. (2013) Estimation of deer population dynamics using a bayesian state-space model with multiple abundance indices. *Journal of Wildlife Management* 77: 1038–1047.

Iijima H, Ueno M. (2016) Spatial heterogeneity in the carrying capacity of sika deer in Japan. *Journal of Mammalogy* 97: 734–743.

Iijima H, Nagaike T. (2017) The factors that determine the intensities of deer browsing and debarking on broadleaf tree around artificial grasslands. *Journal of forest research* 22: 199–203.

Itoh T, Sato Y, Kobayashi K, Mano T, Iwata R. (2012) Effective dispersal of brown bears (*Ursus arctos*) in eastern Hokkaido, inferred from analyses of mitochondrial DNA and microsatellites. *Mammal Study* 37: 29–41.

Itoh T, Sato Y, Tsuruga H, Mano T, Kohira M, Yamanaka M, Kasai S, Kobayashi K, Iwata, R. (2013) Estimating the population structure of brown bears in eastern Hokkaido based on microsatellite analysis. *Acta Theriologica* 58: 127–138.

岩本千鶴, 松田奈帆子, 丸山哲也, 小金澤正昭. (2009) 奥日光におけるニホンジカの出産時期の推定. *野生鳥獣研究紀要* 36: 18–21.

Johnson HE, Lewis DL, Breck SW. (2020) Individual and population fitness consequences associated with large carnivore use of residential development. *Ecosphere* 11: e03098.

Kadoya T, Osada Y, Takimoto G. (2012) IsoWeb: a Bayesian isotope mixing model for diet analysis of the whole food web. *PLoS ONE* 7: e41057.

Kaji K, Koizumi T, Ohtaishi N. (1988) Effects of resource limitation on the physical and reproductive condition of sika deer on Nakanoshima Island, Hokkaido. *Acta Theriologica* 33: 187–208.

Kamei T, Takeda K, Koh K, Izumiyama S, Watanabe O, Ohshima K. (2010a) Seasonal pasture utilization by wild sika deer (*Cervus nippon*) in a sown grassland. *Grassland Science* 56: 65–70.

Kamei T, Takeda K, Izumiyama S, Ohshima K. (2010b) The effect of hunting on the behavior and habitat utilization of sika deer (*Cervus nippon*). *Mammal Study* 35: 235–241.

金子正美, 山川政明. (2006) 牧草地で飽食?—シカはどのような牧草地を好むか: 89–95. In: 梶光一, 宮木雅美, 宇野裕之 (編) エゾシカの保全と管理. 北海道大学出版会, 札幌, 日本.

環境省. (1999) 第5回基礎調査植生調査. <http://www.biodic.go.jp> (最終アクセス日: 2021年3月1日)

- Karamanlidis AA, Drosopoulou E, Hernando MG, Georgiadis L, Krambokoukis L, Pllaha S, Zedrosser A, Scouras Z. (2010) Noninvasive genetic studies of brown bears using power poles. *European Journal of Wildlife Research* 56: 693–702.
- Kie JG, Evans CJ, Loft ER, Menke JW. (1991) Foraging behavior by mule deer: the influence of cattle grazing. *Journal of Wildlife Management* 55: 665–674.
- Kifner C, Rößinger E, Trisl O, Schulz R, Rühle F. (2008) Probability of recent bark stripping damage by red deer (*Cervus elaphus*) on Norway spruce (*Picea abies*) in a low mountain range in Germany -A preliminary analysis. *Silva Fennica* 42: 125–134.
- Kilgo JC, Labisky RF, Fritzen DE. (1998) Influences of hunting on the behavior of White-tailed deer: implications for conservation of the Florida panther. *Conservation Biology* 12: 1359–1364.
- 気象庁. (2015) AMeDAS 観測データ. <http://www.jma.go.jp/jma/index.html> (最終アクセス日: 2016年10月17日)
- 気象庁. (2017) AMeDAS 観測データ. <http://www.jma.go.jp/jma/index.html> (最終アクセス日: 2021年3月1日)

Koch PL. (2007) Isotopic Study of the Biology of Modern and Fossil Vertebrates: Pages 99–154 In: R. Michener, K. Lajtha (eds) *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*. Second Edition. Blackwell, Oxford, UK.

Kozakai C, Yamazaki K, Nemoto Y, Nakajima A, Koike S, Abe D, Masaki T, Kaji K. (2011) Effect of mast production on home range use of Japanese black bears. *Journal of Wildlife Management*. 75: 867–875.

Lamb CT, Mowat G, McLellan BN, Nielsen SE, Boutin S. (2017) Forbidden fruit: human settlement and abundant fruit create an ecological trap for an apex omnivore. *Journal of Animal Ecology* 86: 55–65.

Lande US, Loe LE, Skjærli OJ, Meisingset EL, Mysterud A. (2014) The effect of agricultural land use practice on habitat selection of red deer. *European Journal of Wildlife Research* 60: 69–76.

Linnell JDC, Steuer D, Odden J, Kaczensky P, Swenson JE. (2002) *European brown bear compendium*. Virginia: Safari Club International Foundation.

Little AR, Webb SL, Demarais S, Gee KL, Riffell SK, Gaskamp JA. (2016) Hunting intensity alters movement behaviour of white-tailed deer. *Basic and Applied Ecology* 17: 360–369.

Lone K, Loe LE, Meisingset EL, Starnes I, Mysterud A. (2015) An adaptive behavioural response to hunting: surviving male red deer shift habitat at the onset of the hunting season. *Animal Behaviour* 102: 127–138.

Lowry H, Lill A, Wong BBM. (2013) Behavioural responses of wildlife to urban environments. *Biological Reviews* 88: 537–549.

Mackin R. (1970) Dynamics of damage caused by wild boar to different agricultural crops. *Acta Theriologica* 15: 447–458.

Mano T. (1994) Home range and habitat use of brown bears in the southwestern Oshima Peninsula, Hokkaido. *Ursus* 9: 319–325.

Mano T. (1995). Sex and age characteristics of harvested brown bears in the Oshima Peninsula, Japan. *Journal of Wildlife Management* 59: 199–204.

Marchiori E, Sturaro E, Ramanzin M. (2012) Wild red deer (*Cervus elaphus* L.) grazing may seriously reduce forage production in mountain meadows. Italian Journal of Animal Science 11:1 e9.

Matsubayashi J, Morimoto J, Mano T, Aryal A, Nakamura F. (2014) Using stable isotopes to understand the feeding ecology of the Hokkaido brown bear (*Ursus arctos*) in Japan. Ursus 25: 87–97.

Matsubayashi J, Osada Y, Tadokoro K, Abe Y, Yamaguchi A, Shirai K, Honda K, Yoshikawa C, Ogawa NO, Ohkouchi N, Ishikawa NF, Nagata T, Miyamoto H, Nishino S, Tayasu I. (2020) Tracking long-distance migration of marine fishes using compound-specific stable isotope analysis of amino acids. Ecology Letters 23: 881–890.

Mazzoni della Stella, R., Calovi, F., and Burrini, L. (1995) The wild boar management in a Province of the central Italy. Journal of Mountain Ecology 3: 213–216.

McLoughlin PD, Gaillard JM, Boyce MS, Bonenfant C, Messier F, Duncan P, Delorme D, VanMoorter B, Saïd S, Klein F. (2007) Lifetime reproductive success and composition of the home range in a large herbivore. Ecology 88: 3192–3201.

McLoughlin PD, Coulson T, Clutton-Brock T. (2008) Cross-generational effects of habitat and density on life history in red deer. *Ecology* 89: 3317–3326.

McShea WJ. (2012) Ecology and management of white-tailed deer in a changing world. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1249: 45–56.

Merkle JA, Robinson HS, Krausman PR, Alaback P. (2013) Food availability and foraging near human developments by black bears. *Journal of Mammalogy* 94: 378–385.

Milner JM., Bonenfant C, Mysterud A, Gaillard JM, Csanyi S, Stenseth NC. (2006) Temporal and spatial development of red deer harvesting in Europe: biological and cultural factors. *Journal of Applied Ecology* 43: 721–734.

Minami M, Ohnishi N, Okada A, Takatsuki S. (2009a) Reproductive ecology of sika deer on Kinkazan Island, Northern Japan: Reproductive success of males and multi-mating of females: Pages 193–205 In: McCullough DR, Takatsuki S, Kaji K (eds) *Sika Deer: Biology and Management of Native and Introduced Populations*. Springer, Tokyo, Japan.

Minami M, Ohnishi N, Higuchi N, Okada A, Takatsuki S. (2009b) Life-time reproductive success of female Sika deer on Kinkazan Island, northern Japan: Pages 319–326 In:

McCullough DR, Takatsuki S, Kaji K (eds) Sika Deer: Biology and Management of Native and Introduced Populations. Springer, Tokyo, Japan.

三谷奈保, 山根正伸, 早山伸一, 古林賢恒. (2005) ニホンジカ (*Cervus nippon*) の採食行動からみた緑化工の保全生態学的影響—神奈川県丹沢山地塔ノ岳での一事例. 保全生態学研究 10: 53–61.

Miura S, Tokida K. (2009) Management strategy of sika deer based on sensitivity analysis: Pages 453–472 In: McCullough DR, Takatsuki S, Kaji K (eds) Sika Deer: Biology and Management of Native and Introduced Populations. Springer, Tokyo, Japan.

Mysterud A, Langvatn R, Yoccoz NG, Stenseth NC. (2002) Large-scale habitat variability, delayed density effects and red deer populations in Norway. *Journal of Animal Ecology* 71: 569–580.

Mysterud A, Vike BK, Meisingset EL, Rivrud IM. (2017) The role of landscape characteristics for forage maturation and nutritional benefits of migration in red deer. *Ecology and Evolution* 7: 4448–4455.

Mizukami RN, Goto M, Izumiya S, Hayashi H, Yoh M. (2005) Estimation of feeding history by measuring carbon and nitrogen stable isotope ratios in hair of Asiatic black bears. *Ursus* 16: 93–101.

Mowat G, Strobeck C. (2000) Estimating population size of grizzly bears using hair capture, DNA profiling, and mark-recapture analysis. *Journal of Wildlife Management* 64: 183–193.

長野県. (2012) 長野県林内路網整備指針. <http://www.pref.nagano.lg.jp/ringyo/sangyo/ringyo/shisaku/rinnairomo.html> (最終アクセス日: 2021年3月1日)

長野県. (2016) 長野県第二種特定鳥獣管理計画 (第4期ニホンジカ管理) . https://www.pref.nagano.lg.jp/yasei/sangyo/ringyo/choju/hogo/documents/keikaku_honbun.pdf (最終アクセス日: 2021年3月1日)

Nakashita R. (2006) Reconstruction of the feeding history of Asiatic black bear (*Ursus thibetanus*) by carbon and nitrogen stable isotopes. PhD thesis, Tokyo University of Agriculture and Technology, Tokyo, Japan.

行川貴浩, 風間達也, 福島達哉. (2013) 家畜の放牧ゾーニングによるイノシシの農作物被害軽減効果の検証. *千葉県畜産総合研究センター研究報告* 13: 29–35.

Narita R, Sasaki K, Goda K, Maeda N, Takayanagi A. (2006) Turnover of stable isotopes in Hokkaido brown bear (*Ursus arctos yesoyensis*). *Mammal Study* 31: 59–63.

Narita R, Mano T, Yokoyama R, Takayanagi A. (2011) Variation in maize consumption by brown bears (*Ursus arctos*) in two coastal areas of Hokkaido, Japan. *Mammal Study* 36: 33–39.

日本哺乳類学会 種名・標本委員会. (2009) 哺乳類標本の取り扱いに関するガイドライン (2009 年度改訂版) . *哺乳類科学* 49: 303-319.

農林水産省. (2016) 作物統計調査. <http://www.e-stat.go.jp/SG1/estat/List.do?lid=000001141136> (最終アクセス日: 2021 年 3 月 1 日)

農林水産省. (2018) 全国の野生鳥獣による農作物被害状況について (平成 30 年度) . https://www.maff.go.jp/j/seisan/tyozyu/higai/hogai_zyoukyou/h_zyokyo2/h30_higai.html (最終アクセス日: 2021 年 3 月 1 日)

Noyce KV, Garshelis DL. (2011) Seasonal migrations of black bears (*Ursus americanus*): causes and consequences. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65: 823–835.

野崎英吉, 水野昭憲. (1983) ツキノワグマの行動域と日周期活動 (尾添川流域における例) . 石川県白山自然保護センター研究報告 9: 85–94.

小川正二, 亀井健史, 和田正, 橋本正樹. (1986) 融雪期における地すべり地の間隙水圧・地下水位・地温の変動特性. *地すべり* 23: 21–27.

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・脂肪季節查

定法. 考古学と自然科学 13: 51–74.

Oro D, Genovart M, Tavecchia G, Fowler MS, Abraín AM. (2013). Ecological and evolutionary implications of food subsidies from humans. *Ecology Letters* 16: 1501–1514.

Oro D, Hernández N, Jover L, Genovart M. (2014) From recruitment to senescence: food shapes the age-dependent pattern of breeding performance in a long-lived bird. *Ecology* 95: 446–457.

Osborn FV, Hill CM. (2005) Techniques to reduce crop loss: human and technical dimensions in Africa: Pages 72–85 In: Woodroffe R, Thirgood S, Rabinowitz A (eds) *People and Wildlife —Conflict or Coexistence? —*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Paetkau D, Calvert W, Stirling I, Strobeck C. (1995) Microsatellite analysis of population structure in Canadian polar bears. *Molecular Ecology* 4: 347–354.

Paetkau D, Shields GL, Strobeck C. (1998) Gene flow between insular, costal and interior populations of brown bears in Alaska. *Molecular Ecology* 7: 1283–1292.

Parnell AC, Inger R, Bearhop S, Jackson AL. (2010) Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PLoS ONE* 5: e9672.

- Quinby BM, Creighton JC, Flaherty EA. (2020) Stable isotope ecology in insects: a review. *Ecological Entomology* 45: 1231–1246.
- R Development Core Team. (2012) A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.
- Rea RV. (2003) Modifying roadside vegetation management practices to reduce vehicular collisions with moose *Alces alces*. *Wildlife Biology* 9: 81–91.
- Royle JA, Chandler RB, Sollmann R, Gardner B. (2013) Capture-recapture for modeling encounter probability: Pages 8–12. In: Royle JA, Chandler RB, Sollmann R, Gardner B. (eds) *Spatial capture-recapture*. Academic Press, San Diego, USA.
- 佐伯緑, 早稲田宏一. (2006) ラジオテレメトリを用いた個体追跡技術とデータ解析法. *哺乳類科学* 46: 193–210.
- 坂田宏志, 濱崎伸一郎, 岸本真弓, 三橋弘宗, 三橋亜紀, 横山真弓, 三谷雅純. (2001) 兵庫県におけるニホンジカの生息密度指標と捕獲圧, 農業被害の関連. *人と自然* 12: 63–72.
- 佐藤謙. (1988). 十勝・日高支庁の植生. 410–418. In: 宮脇昭 (編) *日本植生誌北海道*. 至文堂, 東京, 日本.
- Sato Y, Aoi T, Kaji K, Takatsuki S. (2004) Temporal changes in the population density and diet of brown bears in eastern Hokkaido, Japan. *Mammal Study* 29: 47–53.

Sato Y, Mano T, Takatsuki S. (2005) Stomach contents of brown bears *Ursus arctos* in Hokkaido, Japan. *Wildlife Biology* 11: 133–144.

Sato Y, Endo M. (2006) Relationship between crop use by brown bears and *Quercus crispula* acorn production in Furano, central Hokkaido, Japan. *Mammal Study* 31: 93–104.

Sato Y, Kobayashi Y, Urata T, Takatsuki S. (2008) Home range and habitat use of female brown bear (*Ursus arctos*) in Urahoro, eastern Hokkaido, Japan. *Mammal Study* 33, 99–109.

佐藤喜和. (2011) 採食生態—環境の変化への柔軟な反応: 37–58. In: 坪田敏男, 山崎晃司 (編)日本のクマ—ヒグマとツキノワグマの生物学—. 東京大学出版会, 東京, 日本.

Sato Y, Itoh T, Mori Y, Satoh Y, Mano T. (2011) Dispersal of male bears into peripheral habitats inferred from mtDNA haplotypes. *Ursus* 22: 120–132.

佐藤喜和, 高田まゆら, 園原和夏, 伊藤哲治, 小林喬子, 伊吾田宏正. (2014) ヒグマ個体群の空間構造—アトラクティブ・シンク現象の解明と被害管理への応用—. *哺乳類科学* 54: 161–163.

Schwartz CC, Miller SD, Haroldson MA. (2003) Grizzly Bear: Pages 556-586. In: Wild mammals of North America: biology, management, and conservation. Feldhamer GA, Thompson BC, Chapman JA (Eds.) Baltimore: The Johns Hopkins University Press.

生物多様性研究所あーすわーむ. (2014) 平成 25 年度浅間山地域ニホンジカ影響調査等業務報告書.

Skaug H, Fournier D, Nielsen A, Magnusson A, Bolker B. (2012) Generalized Linear Mixed Models Using AD Model Builder. <http://glmmadmb.r-forge.r-project.org>
(最終アクセス日: 2021 年 3 月 1 日)

Solberg EJ, Loison A, Ringsby TH, Sæther BE, Heim M. (2002) Biased adult sex ratio can affect fecundity in primiparous moose *Alces alces*. *Wildlife Biology* 8: 117–128.

Sorensen MC, Hipfner JM, Kyser TK, Norris DR. (2009) Carry-over effects in a Pacific seabird: stable isotope evidence that pre-breeding diet quality influences reproductive success. *Journal of Animal Ecology* 78: 460–467.

Stenhouse MJ, Baxter MS. (1979) The uptake of bomb ^{14}C in humans: Pages 324–341
In: R. Berger, and H. E. Suess (eds) *Radiocarbon dating*. University of California Press, Los Angeles, USA.

Stewart CM, Mcshea WL, Piccolo BP. (2007) The impact of white-tailed deer on agricultural landscape in 3 national historical parks in Maryland. *Journal of Wildlife Management* 71: 1525–1530.

Swan GJF, Redpath SM, Bearhop S, McDonald RA. (2017) Ecology of Problem Individuals and the Efficacy of Selective Wildlife Management. *Trends in Ecology and Evolution* 32: 518–530.

Shivik JA, Ruid D, Willging RC, Mock KE. (2011) Are the same bears repeatedly translocated from corn crops in Wisconsin? *Ursus* 22: 114–119.

Taberlet P, Camarra JJ, Griffin S, Uhres E, Hanotte O, Waits LP, Dubois-Paganon C, Burke T, Bouvet J. (1997) Noninvasive genetic tracking of the endangered Pyrenean brown bear population. *Molecular Ecology* 6: 869–876.

Takada M, Asada M, Miyashita T. (2002) Cross-habitat foraging by sika deer influences plant community structure in a forest-grassland landscape. *Oecologia* 133: 389–394.

高田まゆら, 鈴木牧, 落合啓二, 浅田正彦, 宮下直. (2010) 景観構造を考慮した
ニホンジカによる水稻被害発生機構の解明とリスクマップの作成. 保全生
態学研究 15: 203–210.

Takahata C, Nielsen SE, Takii A, Izumiyama S. (2014) Habitat selection of a large
carnivore along human-wildlife boundaries in a highly modified landscape. PLoS
ONE 9: e86181.

Takarabe K, Iijima H. (2019) Contrasting effect of artificial grasslands on the intensity
of deer browsing and debarking in forests. Mammal Study 44: 173–181.

Takatsuki S, Nakano S. (1992) Food habits and pasture use of sika deer at a foothill of
Mt. Goyo, northern Japan. Ecological Review 22: 129–136.

Takatsuki S, Matsuura Y. (2000) Higher mortality of smaller sika deer fawns. Ecological
Research 15: 237–240.

高槻成紀. (2001) シカと牧草 —保全生態学的な意味について—. 保全生態学研
究 6:45–54.

Takatsuki S. (2009) Effects of sika deer on vegetation in Japan: a review. Biological
Conservation 142: 1922–1929.

武山絵美, 九鬼康彰, 松村広太, 三宅康成. (2006) 山間農業集落における水田団地への有害獣侵入経路 —和歌山県龍神村におけるイノシシ侵入経路調査から—. 農業土木学会論文集 241: 59–65.

Takii A, Izumiyama S, Taguchi M. (2012) Partial migration and effects of climate on migratory movements of sika deer in Kirigamine Highland, central Japan. *Mammal Study* 37: 331–340.

Thirgood S, Woodroffe R, Rabinowitz A. (2005) The impact of human-wildlife conflict on human lives and livelihoods: Pages 13–26. In: Woodroffe R, Thirgood S, Rabinowitz A (eds) *People and Wildlife —Conflict or Coexistence? —*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Tieszen LL, Boutton TW, Tesdahl KG, Slade NA. (1983) Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: Implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. *Oecologia* 57: 32–37.

Tollefson TN, Shipley LA, Myers WL, Dasgupta N. (2011) Forage quality's influence on mule deer fawns. *Journal of Wildlife Management* 75: 919–928.

Trdan S, Vidrih M. (2008) Quantifying the damage of red deer (*Cervus elaphus*) grazing on grassland production in southeastern Slovenia. *European Journal of Wildlife Research* 54: 138–141.

Trueman CN, MacKenzie KM, Palmer MR. (2012) Identifying migrations in marine fishes through stable-isotope analysis. *Journal of Fish Biology* 81: 826–847.

塚田英晴. (2012) シカ (*Cervus nippon*) による草地利用と被害の実態. *日本草地学会誌* 58: 187–192.

Tsukada H, Ishikawa K, Shimizu N. (2012) Damage to round bale silage caused by sika deer (*Cervus nippon*) in central Japan. *Grassland Science* 5: 179–187.

Tsukada H, Nakamura Y, Kamio T, Inokuma H, Hanafusa Y, Matsuda N, Maruyama T, Ohba T, Nagata K. (2014) Higher sika deer density is associated with higher local abundance of *Haemaphysalis longicornis* nymphs and adults but not larvae in central Japan. *Bulletin of Entomological Research* 144: 19–28.

塚田英晴, 石川圭介, 喜田環樹, 清水矩宏, 竹内正彦, 福江佑子, 南正人, 中村義男, 花房泰子, 深澤充, 須山哲男. (2016) 4種類の電気柵による牧草地へのニホンジカ侵入防止効果の比較. *農作業研究* 51: 39–49.

Tsutaya T, Yoneda M. (2015) Reconstruction of breastfeeding and weaning practices using stable isotope and trace element analyses: A review. *American Journal of Physical Anthropology* 156: 2–21.

United Nations. (2015) Transforming our world: the 2030 Agenda for sustainable development. <https://sdgs.un.org/2030agenda> (最終アクセス日: 2021年3月1日)

United States Department of Agriculture. (2018) Program data report C-2018 threats to resources by wildlife & occurrence of damage reported by wildlife services. https://www.aphis.usda.gov/aphis/ourfocus/wildlifedamage/pdr/?file=PDR-C_Report&p=2018:INDEX: (最終アクセス日: 2021年3月1日)

宇野裕之, 横山真弓, 高橋学察. (1998) 北海道阿寒国立公園におけるエゾシカ (*Cervus nippon yesoensis*) の冬期死亡. *哺乳類科学* 38: 233–246.

Uno H, Kaji K, Saitoh T, Matsuda H, Hirakawa H, Yamamura K, Tamada K. (2006) Evaluation of relative density indices for sika deer in eastern Hokkaido, Japan. *Ecological Research* 21: 624–632.

浦幌町. (2015) 地目別土地面積 (統計資料) .

<https://www.urahoro.jp/profile/tokei/totimenseki.html> (最終アクセス日: 2021年3月1日)

Venables WN, Ripley BD. (2002) Modern Applied Statistics with S-PLUS. Springer, New York, USA.

VerCauteren KC, Hygnstrom SE. (1998) Effects of agricultural activities and hunting on home ranges of female white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management* 62: 280–285.

VerCauteren KC, Lavelle MJ, Hygnstrom S. (2006a) Fences and Deer-damage Management: A Review of designs and Efficacy, 99. USDA National Wildlife Research Center-Staff Publications, Fort Collins.

VerCauteren KC, Lavelle MJ, Hygnstrom SE. (2006b) A simulation model for determining cost-effectiveness of fences for reducing deer damage. *Wildlife Society Bulletin* 34: 16–22.

von den Doriesch A. (1976) A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites. Harvard University Press, Cambridge, USA.

和田英太郎, 中村孝一. (1980) 土壌中の窒素・炭素同位体組成—有機物の続成過程に関連して—. *地球化学* 14: 7–15.

- Walter WD, Vercauteren KC, Gilsdorf JM, Hygnstrom SE. (2009) Crop, Native Vegetation, and Biofuels: Response of White-Tailed Deer to Changing Management Priorities. *Journal of Wildlife Management* 73: 339–344.
- Walter WD. (2014) Use of stable isotopes to identify dietary differences across subpopulations and sex for a free-ranging generalist herbivore. *Isotopes in Environmental and Health Studies* 50: 399–413.
- Ward AI. (2005) Expanding ranges of wild and feral deer in Great Britain. *Mammal Review* 35: 165–173.
- Warren RJ. (2011) Deer overabundance in the USA: recent advances in population control. *Animal Production Science* 51: 259–266.
- Woodroffe R, Thirgood S, Rabinowitz A. (2005) The impact of human-wildlife conflict on natural systems: Pages 1–12. In: Woodroffe R, Thirgood S, Rabinowitz A. (eds) *People and Wildlife –Conflict or Coexistence? –*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Woods JG, Paetkau D, Lewis D, McLellan BN, Proctor M, Strobeck C. (1999) Genetic tagging of free-ranging black and brown bears. *Wildlife Society Bulletin* 27: 616–

627.

Yamamoto K, Tsubota T, Komatsu T, Katayama A, Murase T, Kita I, Kudo T. (2002) Sex identification of Japanese black bear, *Ursus thibetanus japonicus*, by PCR based on amelogenin gene. The Journal of Veterinary Medical Science 64: 505–508.

Yerkes T, Hobson KA, Wassenaar LI, Macleod R, Coluccy JM. (2008) Stable isotopes (δD , $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) reveal associations among geographic location and condition of Alaskan Northern Pintails. Journal of Wildlife Management 72: 715–725.

Yokoyama Y, Onuma M, Suzuki M, Kaji K. (2001) Seasonal fluctuations of body condition in northern sika deer on Hokkaido Island, Japan. Acta Theriologica 46: 419–428.

横山真弓, 坂田宏志, 濱崎伸一郎, 三谷雅純, 田中哲夫. (2003) 兵庫県におけるニホンジカ個体群の質的評価手法の検討—繁殖, 食性, 栄養状態の特性—. 人と自然 14: 21–31.

Yokoyama, M. 2009. Biology of Sika Deer in Hyogo: Characteristics of Reproduction, Food Habits, Growth, and Condition: Pages 193–205 In: McCullough DR, Takatsuki A, Kaji K. (eds) Sika Deer: Biology and Management of Native and Introduced Populations. Springer, Tokyo, Japan.

米山忠克. (1987) 土壤—植物系における炭素, 窒素, 酸素, 水素, イオウの安定同位体比自然存在比: 変異, 意味, 利用. 日本土壤肥料学雑誌 58: 252–268.

Zweifel-Schielly B, Leuenberger Y, Kreuzer M, Suter W. (2012) A herbivore's food landscape: seasonal dynamics and nutritional implications of diet selection by a red deer population in contrasting Alpine habitats. *Journal of Zoology* 286: 68–80.

要約

本研究では、世界各地で農作物被害を引き起こし、問題となっている代表的な大型哺乳類であるクマ類とシカ類を対象に、農作物を採食する個体の行動や繁殖といった生態学的特性を解明するとともに、農地を含む複数の景観に広く生息する個体群を対象とした効果的かつ効率的な保全管理上の課題を整理した。

第 2 章では、北海道東部のヒグマ個体群を対象に、ヒグマによる主な被害農作物であるトウモロコシへの採食依存度が高い個体の空間分布傾向とその移動スケールを検討した。体毛試料を用いて、DNA 分析により個体識別を行うとともに、炭素安定同位体比分析を用いて各個体のトウモロコシ依存度を推定した。その結果、メスではトウモロコシ依存度が高い個体ほど農地の近くに生息することが示唆された。また、農地から 3-4km 離れるとメス個体のトウモロコシ採食可能性が急激に減少し、本スケールはメスのクマの年間行動圏の半径に近かった。一方、トウモロコシ依存度が高いオスは農地近くにも農地から離れた森林地域にも生息していた。そのため、オスの場合トウモロコシの収穫期以外に森林地域に生息していたとしても、収穫期に農地に移動してくることで駆除リスクに晒される可能性があると考えられた。

第 3 章では、本州中部地域のシカ個体群を対象に、シカによる主な被害農作物である牧草や野菜類への採食依存度が、シカの成長や繁殖に与える影響を検

討した。骨コラーゲン試料を用いて、窒素安定同位体比分析により各個体の農作物依存度を推定した。成長の指標として頭骨最大長を、繁殖の指標として妊娠の有無を用い、齢ステージごと（0歳・1-4歳・5歳以上）に農作物依存度との関係を調べた。その結果、4歳以下の個体では農作物依存度が高いほど頭骨最大長が大きく、妊娠確率が高かった。一方で、5歳以上の個体ではいずれの関係も見られなかった。これらの結果から、農作物への依存はシカの早熟化を促進し、シカ個体群を増加させる可能性があることが示唆された。

第4章では、第3章と同じ本州中部地域のシカ個体群を対象に、山間部の牧草地におけるシカによる加害リスクの時空間変化を検討した。計32か所の牧区に出没するシカをライトセンサス法により調査し、出没個体数の季節変化および出没個体数と牧区の性状との関係を解析した。その結果、牧草地を利用するシカの個体数は季節によって変化し、11月に最も多く、2月に最も少なかった。非積雪期である4-11月は、施肥が行われる牧区を利用するシカが多かった一方で、牛を放牧する牧区の利用は少なかった。積雪期である12-3月は、傾斜が急な牧区を利用するシカが多かった。これらの結果から、非積雪期には牧草の質と利用可能量が、積雪期には牧草の利用可能量がシカによる牧草地利用を左右する重要な要因であることが示唆された。

本研究結果から、安定同位体比分析を用いることでヒグマおよびシカの加害

農作物への依存度をそれぞれ推定できたとともに、農作物採食によって移動や繁殖といった生態学的特性に生じる変化を明らかにした。得られた結果から、ヒグマでは、電気柵の設置による被害防除や緩衝帯の整備等、クマ個体に農地を忌避させる被害防除対策や生息地管理を中心とした対策とその維持管理体制の確立が重要であると考えられた。シカでは、農地侵入を防ぐ電気柵等の被害防除や農作物を採食するシカ個体の駆除が重要であると考えられた。また、こうした被害防除や駆除といった対策の導入時期や場所の優先順位を決定するための具体的な指針となりうる、シカによる被害が発生しやすい時期や牧草地の特徴を明示した。本研究で得られた知見は、農業被害の抑制と個体群の保全の両立を目的とした大型哺乳類の効果的な管理体制の確立と発展に寄与するだろう。

Summary

In this study, I examined the ecological characteristics of crop-foraging bear and deer individuals, as representative large mammals causing serious agricultural damage worldwide. Based on the findings, I summarize key issues for the effective and efficient management of populations that inhabit multiple landscapes, including agricultural crop fields.

In Chapter 2, I investigated the spatial distribution and scale of movement of brown bears (*Ursus arctos*) likely to consume maize in eastern Hokkaido. In this area, maize is the main agricultural crop damaged by bears. Using hair samples, I identified individuals by DNA analyses and estimated the relative dietary contribution of maize of each bear by carbon stable isotope analyses. The relative maize consumption of female bears decreased rapidly as the distance to crop fields increased to 3-4 km, similar to the radius of the annual home range of female bears. In contrast, male bears that were more likely to consume maize lived in both forested areas and near crop fields. Even if male bears live in forested areas except during the maize harvest period, they appeared to be at risk of being killed by lethal control because they can move from forested areas to crop fields during the maize harvest period.

In Chapter 3, I investigated the effect of agricultural crop consumption on the

physical characteristics and reproductive performance of sika deer (*Cervus nippon*) in central Japan according to three age classes: <1 year, 1-4 years, and ≥ 5 years. In the study area, agricultural crops such as vegetables and pasture grasses are damaged by deer. To investigate the relative dietary contribution of agricultural crops for each individual, I performed nitrogen stable isotope analyses of bone collagen. The results suggested that deer ≤ 4 years old that were more likely to consume agricultural crops tended to be larger and have a higher reproductive rate. In contrast, the body size and reproductive rate did not vary according to the relative dietary contribution of agricultural crops in individuals ≥ 5 years old. These results indicate that agricultural crop consumption can induce precocious maturity in younger individuals by improving their physical characteristics and reproductive performance and may thereby result in deer population growth.

In Chapter 4, I investigated temporal and spatial variation in the risk of grazing damage to sown grasslands by sika deer on a dairy farm located in a mountainous area in central Japan. I conducted spotlight counts of deer on the farm in 32 management units utilized as pastures and meadows. Using the spotlight count data, I assessed both seasonal effects and grassland characteristics associated with greater utilization of sown grassland by deer. The results showed that deer utilized the grasslands year-round, but their numbers fluctuated seasonally. Deer utilization was highest in November and lowest in February.

During the snow-free season (April to November), there were more deer in fertilized management units but fewer in cattle-stocked management units. During the snowy season (December to March), more deer were found in management units with steeper terrain. These results indicated that the factors affecting deer utilization differed among seasons: the quality and availability of pasture plants were the primary drivers of deer utilization in the snow-free season, and only the availability of pasture plants drove utilization in the snowy season.

The use of stable isotopes enabled the estimation of the relative dietary contribution of damaged agricultural crops of each bear and deer individual, revealing changes in ecological characteristics (e.g., movement behavior and reproduction) caused by agricultural crop consumption. Based on the findings, the conservation and management of bear populations requires damage prevention measures and habitat management strategies aimed at keeping bears from agricultural crop fields, such as the installation of electric fences and establishment of buffer zones. For deer management, both damage prevention measures, such as the installation of electric fences, and the removal of crop-foraging individuals are necessary to mitigate conflicts. The season and the grassland characteristics associated with increased utilization of sown grassland by deer will help to optimize the timing of deer harvesting and to prioritize grasslands for damage

prevention management. The results of these studies are expected to contribute to the establishment and development of an effective management system for large mammals to mitigate agricultural damage and conserve populations.

謝辞

中央大学の高田まゆら准教授には、本研究全般にわたり終始丁寧なご指導を賜りました。私の研究に関する相談に常に真摯に向き合ってください、研究の進め方から論文の書き方、そして研究者としての在り方を教えて頂きました。頂いた叱咤激励は研究者人生を形成していく上で大きな糧となりました。帯広畜産大学の押田龍夫教授には、学生時代から社会人に至るまで様々な局面で温かく心強い励ましを頂きました。博士号の申請にあたっては、的確なご指摘やご助言を頂くとともに、きめ細かいサポートをして頂きました。帯広畜産大学の熊野了州准教授には主査を、赤坂卓美助教には副査を務めていただき、鋭いご指摘を頂きました。ここに深く感謝申し上げます。農研機構中央農業研究センター鳥獣害グループのメンバーには、本研究の遂行にあたって多くのご理解を頂き、データ提供や調査、結果の解釈に関する議論など様々な場面で助けて頂きました。森林総合研究所の中下留美子主任研究員には、安定同位体の基礎から分析方法まで丁寧にご教示頂くとともに、データの解釈について共に議論して頂きました。帯広畜産大学野生動物研究グループの学生諸子には、数多くの調査を手伝って頂くとともに、日々の議論にお付き合い頂きました。

第 2 章の研究を行うにあたり、国立環境研究所の深澤圭太主任研究員には、空間解析の手法から解析結果の解釈にいたるまで終始ご指導およびご助言を頂

きました。酪農学園大学の佐藤喜和教授には、野外調査の基礎を教えるとともに、研究遂行に係る様々な便宜を図って頂きました。帯広畜産大学の柳川久教授には、ゼミなどの場において様々なご助言や情報を頂きました。ヒグマ試料の収集と情報提供、そして分析作業にご協力頂いた、島根県東部農林振興センターの石橋悠樹氏、ポーランド科学アカデミーの富安洵平氏、十勝地方の猟師の皆さま、浦幌ヒグマ研究会の皆さま、酪農学園大学の伊藤哲治講師、元日本大学の伊藤沙奈恵氏、株式会社エアブラウンの石川誠氏、浦幌町役場産業課林業係、白糠町役場経済課林業課係の皆さまには心から感謝申し上げます。

第3章の研究を行うにあたり、貴重なシカ試料や関連データをご提供頂いた小諸市の竹下毅氏、小諸市野生鳥獣商品化施設の鈴木卓彦氏および山本翔太氏、群馬県立自然史博物館の姉崎智子主幹、麻布大学の南正人准教授、生物多様性研究所あーすわーむの福江佑子氏および樋口尚子氏、猟師の皆さまに心より感謝申し上げます。農研機構農業環境変動研究センターおよび高度解析センターの中島泰弘主任研究員と鶴野光研究員には、安定同位体比分析手法および実験環境についてご助言頂くとともに、数多くの便宜を図って頂きました。真中幸子氏および小山彩由里氏には頭骨標本の作製にあたって多大なるサポートを頂きました。生物多様性研究所あーすわーむの池田雅子氏には野外調査を手伝って頂きました。東京大学の久保麦野講師には齢査定の手法について多くのご助言を

頂きました。Matson's lab には迅速な齢査定作業をサポートして頂きました。

第 4 章の研究を行うにあたり、麻布大学の塚田英晴准教授にはシカの生態や統計解析について数多くのご助言を頂きました。牧場での調査をサポート頂いた元麻布大学の鷺田茜氏、神津牧場の須山哲男氏およびスタッフの皆さまには心より感謝申し上げます。山梨県総合農業技術センターの本田剛主任研究員、農研機構中央農業研究センターの光永貴之上級研究員、同畜産草地研究部門の平野清上級研究員、同西日本農業研究センターの石川圭介研究員、同農業環境変動研究センターのデイビット・スプレイグ専門員、同動物衛生研究部門の山口英美特別研究員、長野県佐久農業改良普及センターの柳澤俊一氏には数多くの有益なご助言を頂きました。

なお、本研究の一部は科学研究費助成事業基盤 B (23380089) および若手研究 (19K20492)、農研機構中央農業研究センター平成 28 年度所長裁量経費および平成 30 年度研究センター長等裁量型目的基礎研究の助成を受けて実施しました。

最後に、学生時代から研究生活を心身ともに支えてくれた夫と実家の家族、そして癒しと示唆を与えてくれた愛犬・愛猫・愛魚たちに心より感謝します。