

都市緑地に生息するニホンリスの移動と遺伝子交流

Movement and gene flow of Japanese squirrel in urban habitat

岩手大学大学院連合農学研究科

地域環境創生学専攻 地域資源・環境管理学連合講座

大竹崇寛

目次

第1章	序論.....	1
第2章	都市緑地に生息するニホンリスの日内移動経路の環境選択と季節変化.....	6
第3章	ニホンリスの都市緑地間移動の季節変化と性差.....	35
第4章	都市緑地に生息するニホンリスの遺伝的關係.....	54
第5章	総合考察.....	68
	要約.....	73
	謝辞.....	76
	引用文献.....	77

第1章 序論

世界的に都市への人口集中が進行する中で、現在、全世界人口の約 55%が都市部で生活しており、2050年には68%にまで達すると予想されている (United Nations 2018, <https://www.un.org/development/desa/publications/2018-revision-of-world-urbanization-prospects.html>; 2021年7月1日確認)。都市化により、都市における様々な生物の生息地は改変・分断化される (土屋ほか 2013)。生息地の分断化は、生物の地域個体群に対して、局地的絶滅の可能性の増加 (Hill and Caswell 1999) や遺伝的構造の劣化 (Gaines et al. 1997) 等の負の影響を与えることが知られている。また、個体レベルでは、個体の移動の阻害を引き起こす (Bhattacharya et al. 2003)。

一方で、このような都市環境に適応し、生息数を維持あるいは拡大させている種の存在が知られており、哺乳類では、アカギツネ (*Vulpes vulpes*) (Scott et al. 2014) やアライグマ (*Procyon lotor*) (Randa and Yunker 2006) といった食肉目でこのような報告がされている。

樹上性齧歯類の都市適応については、国外を中心にいくつかの種で報告されている。例えば、海外に生息するリス属の事例では、アメリカ合衆国ワシントン DC の都市公園に生息するトウブハイイロリス (*Sciurus carolinensis*) の個体群は人為的な餌を利用することで、生息地適合モデルにより推定される個体数よりも高い密度で生息している (Parker and Nilon 2008)。アメリカ合衆国テキサス州に生息するキツネリス (*Sciurus niger*) では、農村部よりも都市部に生息する個体の方が行動圏サイズは小さ

く (McCleery and Parker 2011), コアエリア内で建物を利用し, 舗装された箇所を許容すること (McCleery et al. 2007), 出産数 (McCleery 2009) や生存率 (McCleery et al. 2008) にも違いはないことが報告されている. ポーランド共和国のキタリス (*Sciurus vulgaris*) では, 都市部の方が森林よりも個体数密度が高く, 緑地面積と緑地間の連結性が個体数密度に影響していること (Babińska-Werka and Żółt 2008 ; Kopij 2014), 分散時の障壁として道路は機能しておらず (Fey et al. 2016), 個体群レベルでは遺伝的流動が維持されていること (Hämäläinen et al. 2019), 都市公園が潜在的なレフュージアとなり得ること (Rézouki et al. 2014) が報告されている. 北海道では, キタリスは農村部よりも都市部の方が人からの逃避開始距離が短いことが報告されている (Uchida et al. 2015). また, 道路や住宅地を横断して移動していることも報告されている (濱田・柳川 2015).

ニホンリス (*Sciurus lis*: 以下リス) はリス科リス属に属する日本固有種であり, その生活の多くを樹上で行う (田村 2011). 生息地の分断化について, 森林の分断化に脆弱である (片岡 1998 ; 田村 2000) とされ, 森林面積や選好生息地面積が狭いこと, 20 ha 以上の森林からの距離が離れていることによって生息を制限されている (Kataoka and Tamura 2005). また, 20 ha 以下の森林では個体群の維持は困難で, 生息する可能性は低い (村田ほか 2000) とされている. そのため, 近縁種のキタリスとは異なり, リスは森林が分断され, 生息地面積が狭い都市への適応が困難な種と想定される. しかし, 一部の都市緑地では長年にわたってリスの生息が確認されており, 特に岩手県盛岡市では都市緑地にて, 行動圏や食性, 営巣生態, 分散, 生息地間の移動

に関する研究がされている（西ほか 2011；西ほか 2014a；西ほか 2014b；菊池ほか 2015；菊池ほか 2016；大竹ほか 2018）。行動圏について、関東地方の報告では、オスは約 20 ha、メスは約 10 ha の行動圏面積で、（矢竹・田村 2001）メスは排他的だった（田村 2000）のに対し、盛岡市の都市緑地では、オスは約 3.65 ha、メスは約 1.45 ha の行動圏面積と狭く、その行動圏は雌雄問わず重複し、この理由としてクルミ類の資源量の多さを挙げている（西ほか 2011）。食性について、その生息環境で大きく異なるがそのほとんどが植物質であり、一部の餌資源に依存する傾向がある（矢竹・田村 2001）。盛岡市の都市緑地では、1年を通じてクルミ類を好んで採食し、5月から7月にかけては多様な餌資源を好むことが報告されている（西ほか 2014b）。営巣生態について、営巣場所は林縁部を選好し、クルミ類の近くに営巣すること（西ほか 2014a）、季節で樹種と巣の形状を使い分けるが、1年を通じて常緑樹上の球状巣を頻繁に利用すること（菊池ほか 2016）が報告されている。そのため、都市においても主要な餌資源量が十分に存在することや営巣に適した場所が存在することで、都市緑地内で行動圏を確立し、リスの個体群を維持することが可能であると推測される。しかし、これらの研究は、リスの生存に関わる知見であり、リスの繁殖およびそれに伴う遺伝的構造に焦点を当てておらず、都市緑地でのリス個体群の維持に関わる遺伝的構造に関する十分な知見は得られていない。そのため、個体群の遺伝子交流が行われているか検討する必要がある。しかし、これまでリスの遺伝的構造に関する研究は少なく、東京都八王子市で行われた研究のみであり、山塊部と都市近郊林のミトコンドリア DNA のハプロタイプを比較したものに留まっている（Tamura and Hayashi 2007）。

生物の移動は餌や配偶者を探す，捕食者や寄生虫を避ける，ねぐらを探すなど何らかの目的をもって行う行為であり，個体の生存や適応度が左右されるだけでなく，個体の移動による繁殖が起これば個体群にも影響を及ぼす（依田 2012）．そのため，リスの移動に関する知見を得ることはリスの個体群維持に関する知見を得ることに繋がる．また，リスの移動は捕食者からの影響を強く受けるとされている（矢竹・田村 2001）が，移動に関しては人工放獣された環境下による事例（矢竹ほか 1999；矢竹 2016）と筆者らが過去に発表した生息地間の移動に関する事例（大竹ほか 2018）のみである．矢竹（2016）によると，リスにはある程度固定化された移動経路があり，個体間で重複しており，移動経路は採餌場所，就峙，休息場所などを結ぶものであったとしている．しかし，上述したリスの移動に関する既往研究は事例報告に留まっており，その選好性や季節変化，性差といった生態学的な基礎的知見が明らかになっていない．

本論文では，都市緑地に生息するリスの移動に関する基礎的知見を得るとともに，個体の移動によってもたらされる分断化された緑地間での遺伝子交流が行われているかどうかを検討することを目的とした．それに向けて，第2章では，岩手県盛岡市市街地に点在する小規模緑地とその周辺に位置する大規模緑地に生息するリスを対象に，直接観察によってリスの移動経路を特定し，季節毎の各植生への選好性を明らかにすることを目的とした．次に第3章では，第2章と同じ調査地に生息するリスを対象に，テレメトリー調査によってリスの緑地間移動の性差と季節変化を明らかにすることを目的とした．第4章では，第2，3章の調査地とその周辺に位置する緑地に生息するリ

スから DNA を採取し，次世代シーケンサーを用いた一塩基多型（Single nucleotide polymorphism；以下 SNP）による個体間関係を推定し，リスの遺伝子交流が緑地間で行われているか明らかにすることを目的とした．最後に総合考察として，リスの移動と遺伝子交流の関係について考察し，都市緑地でのリスの保全に向けた方策を検討した．

はじめに

リスの植生選択についてはこれまでにいくつかの研究事例がある。東京都八王子市では、リスはアラカシ (*Quercus glauca*), モミ (*Abies firma*) が優先している天然林と多くの種数が生育する混交林を頻繁に利用し、クルミの結実期にはクルミ域を含む落葉樹林を頻繁に利用したのに対し、針葉樹林と低木林・草地はほとんど利用されなかった (田村 1998)。また、富士山亜高山帯では、リスは餌資源として好んで利用していたゴヨウマツ (*Pinus parviflora*) が生育している箇所を頻繁に利用し、時期や個体によってカラマツ (*Larix kaempferi*) 優占林やシラビソ (*Abies veitchii*)・オオシラビソ (*Abies mariesii*) 優占林も選択的に利用したのに対し、コメツガ (*Tsuga diversifolia*) 優占林や林縁、開放地は回避した (小林ほか 2009)。更に、岩手県盛岡市での過去の報告では、オスの行動圏内の広葉樹林割合が高く、雌雄ともに非繁殖期に行動圏面積が狭くなるほど広葉樹林割合が高くなること、メスの行動圏は非繁殖期に針葉樹林割合が高くなることが報告されている (西 2012)。千葉県のパークに人工放獣されたリスでは、クロマツ (*Pinus thunbergii*)・アカマツ (*Pinus densiflora*) 林と給餌台が設置された広葉樹混交林を選好し、開放地、庭園植栽地、落葉樹林、マツ枯れによりマツ類が欠損あるいは結実量が低下したマツ・落葉樹混交林、マツ・スギ混交林は選好しなかった (矢竹ほか 1999)。いずれの研究においても植生の選好性は餌資源と捕食者回避によって説明されている。しかし、これらの研究は、直接観察ではなく発信機の電

波を基に位置を推定していたり（小林ほか 2009；田村 1998），測位間隔が長時間であったりする（小林ほか 2009；西 2012）．動物の移動は，本来，移動経路で示すのが最も正確であり，観察点は移動経路上の地点をある時間間隔でとったものにすぎない（尾崎・工藤 2002）との指摘もある．そのため，発信機の電波に基づいた一定時間間隔の位置点による選好性では，短時間に通過し，本来は曲がりくねっている移動経路の植生選択を正確に捉え切れていない可能性がある．また，矢竹ほか（1999）は，リスの発見が目視によるもののみであり，植生区分における発見効率が影響を及ぼしている可能性がある．以上のことから，これらの既往研究は本種の移動経路の環境選択性を十分に明らかに出来ていないとはいえず，滞在時間ではなく移動経路による解析が必要である．

リスの移動経路は同一個体である程度固定化されており，またその移動経路は複数個体でも重複していることが知られている（矢竹 2016）．この理由として，矢竹（2016）は仮説として，採食等の樹木利用の他に，捕食回避や個体間の社会性の影響を挙げている．またリスの行動の中でも移動は，リスにとって捕食リスクが高く捕食者からの影響を受けやすいとされている（矢竹・田村 2001）．一方，樹木の落葉によって森林内の視認性は大きく変化し，捕食者からの視認性およびそれに伴う捕食リスクは季節によって変化すると考えられる．これらのことから，リスの移動経路の選択は季節によって選好性が異なることが予想される．リスは捕食リスクを回避するために，樹冠開放期には上空からの視認性が低い常緑針葉樹を移動経路として選好することが予想される．また，餌資源として重要であるクルミ類（西ほか 2014b；瀬川

2019) では採食だけでなくその周辺への貯食や貯食物の回収に伴って多く移動することが想定されるため、滞在時間だけでなく移動経路としても選好されると予想される。

そこで、都市緑地に生息するリスの1日の詳細な移動経路を直接観察によって明らかにし、移動経路として選好する植生とその季節変化を明らかにすることを目的とした。そのために、リスの移動経路を直接観察によって明らかにし、得られた移動経路長の季節変化および性差を一般化線形混合モデルによって解析した。また、テレメトリー調査によって各追跡個体の行動圏を把握し、移動経路長との関係を明らかにした。更に、調査地の詳細な上層植生を把握するために調査地内の植生調査を行い、各追跡個体の各季節における移動経路の植生選択を明らかにするために Manly の方法 (Manly et al. 2002) によって解析した。

方法

1. 調査地

調査地は岩手県盛岡市中心部から北約 2 km に点在する小規模緑地 3 箇所 (以下、緑地 1, 2, 3; 面積はそれぞれ 5.75 ha, 0.24 ha, 1.71 ha) および周辺にある比較的大きな緑地 1 か所 (以下、緑地 8; 面積は 49.2 ha) とした (図 2-1)。本調査地ではリスによる緑地間移動がある程度行われている (2 年間で 47 回確認) ことが明らかになっている (大竹ほか 2018)。緑地の画定は樹冠の連続性を基に衛星画像 (Google Earth) と現地踏査にて 2020 年 4 月に行い、0.1 ha 以上の面積がある緑地を対象とした。緑地 1, 2, 3 は全て社寺林であり、緑地 8 は大部分が公園 (高松公園) で残りの部分は社寺林

となっている。緑地 1 と緑地 2, 3 は幹線道路（国道 4 号；幅約 19 m）によって南北に約 19 m 分断されている。緑地 1 と緑地 8 は生活道路（幅約 3 m）で分断されているが、街路樹〔詳細は大竹ほか（2018）を参照〕が植樹されており、林冠の分断距離は約 2 m になっている。緑地 2 と緑地 3 は住宅地で約 13 m 分断されている。緑地 8 と緑地 2, 3 はそれぞれ約 240 m と約 270 m 離れており、その最短経路上には緑地 1 と幹線道路がある。

本調査地でのリスの個体群動態は明らかになっていない。しかし、文献で確認できる限りでは西ほか（2011）の調査開始時期である 2006 年から生息している。また、調査地の所有者である寺社の住職や神主、近隣住民からの聞き取りでは、少なくとも数十年前からリスを目撃していた。更に、本調査地の社寺林は「北山寺院群地区」として盛岡市の環境保護地区の 1973 年に指定されており（盛岡市 2020, <https://www.city.morioka.iwate.jp/kurashi/kankyo/hogo/1010432.html>；2022 年 2 月 21 日確認）、緑地 8 の多くを占める高松公園は 1957 年に都市計画法に基づき都市公園に指定されている（盛岡市 2021, <https://www.city.morioka.iwate.jp/kurashi/midori/koen/1010492.html>；2022 年 2 月 21 日確認）。そのため、緑地面積や樹木の配置等が大規模に変化したとは考えにくい。以上のことから、本調査地のリス個体群について、数十年間（最低でも 2006 年から）は調査地で安定的に生息していたと考えられる。

2. 追跡調査

リスの移動経路を把握するために、発信機を用いた追跡調査を行った。捕獲は2018年から2020年にかけて行い、2018年は5～10月に、2019～2020年は5～7月および11～12月に実施した。捕獲日数は12月を除く各月において15日以上行い、12月は1～7日までの7日間行った。罠は市販のネズミ捕りを改造したものを使用し、餌には市販されている殻を剥いた生クルミとピーナッツクリームを使用した。罠の設置場所は人目につかない場所、もしくは、直接観察から明らかになったリスがよく利用していた場所を選び、高さ2～4 mに木の枝または幹に設置した。罠の設置個数は年で変動があったが、緑地1では10～12台、緑地3では4～6台、緑地8では3～4台だった(図2-1)。緑地2では捕獲を行わなかった。罠の見回りは1日に3～4回行い、リスが長期間罠内に放置されないように配慮した。捕獲したリスは麻酔薬(塩酸メドミジン 1.0 mg/mlと酒石酸ブトルファノール 5.0 mg/ml、ミダゾラム 5.0 mg/mlの1:2:3混合液)を体重100 gあたり0.01 ml大腿部の筋肉に投与し、不動化した後、体重を計測し、性別を確認した。その後、体重が200 gを超えた個体にのみ発信機(M1550, ATS社製; 4.2 g,あるいはLT-04-2, 株式会社サーキットデザイン, 長野県; 5 g)を首輪型に加工したものを装着してから、アンチセダンを投与して麻酔状態から覚醒させ、捕獲地点で放逐した。体重が200 gに満たなかった個体は識別用の綿製の首輪とビーズ(1.5 g)を装着し、発信機の装着後と同様の手順にて放逐した。2019年以降に捕獲した個体には、マイクロチップを背中皮下に挿入した。体重が200 g前後の個体のうち、外部生殖器が未発達な個体は亜成獣と判断した。また、体重が160 g以下の時にマイ

クロチップを挿入した個体は、その年の9月までは亜成獣と判断した。なお、捕獲および捕獲後の処置に関しては、境内での捕獲も含めて岩手県からの許可を得た（捕獲許可番号、2018年度、2019年度：第7078-82号、2020年度：第7078-79-1号）。また、発信機は出力が電波法に抵触しないように特注したものを使用した。

リスを放逐した後、2018年6月～2021年5月にかけて、1ヶ月に1～4回集中追跡調査を行った。集中追跡調査は、1個体を対象に、その個体の出巢から入巢までの移動経路を目視観察で追跡し、衛星画像（Google Earth）を用いた地図に記録した。ただし、亜成獣および育児中であることが明らかになっているメスは他の成獣個体とは移動を含む行動の多くが変化することが想定されたため、追跡対象個体から除外した。出巢は、受信器（FT290Mark IIあるいはFT817ND-R、八重洲無線株式会社、東京都）と4エレメントの八木アンテナ（H4EL、株式会社ハムセンター札幌、北海道）を使用して装着した発信機の電波を基に調査日の日の出30分前に巣の位置を特定し、巣から対象個体が出るのを目視することで見逃さないようにした。追跡中、見失った場合は速やかに受信機を用いて追跡個体の位置を特定し、目視するように努めた。リスは完全な昼行性であり、巣内で休息することもある（西垣・川道 1996）ことから、入巣後は巣を目視で観察して再度出巢した場合のみ追跡を再開し、目視観察は日没まで行った。

得られた移動経路は ArcGIS（ver10.5, Environmental Systems Research Institute, Inc., California）または QGIS（ver3.10.6, QGIS.org 2020）を用いて GIS データ化した。その際、見失っていた移動経路は見失った地点と再び発見した地点を線分で結んだもの

として補完した。その後、QGIS (ver3.10.6, QGIS.org 2020) で移動経路の長さを計測した。

また、リスの各個体の行動圏を把握し、植生の利用可能性を明らかにするために、長期間に渡る追跡調査（以下、長期追跡調査）を実施した。各個体の追跡は発信機を装着した次の日から行い、発信機が脱落する等によって追跡不能になるまで行った。

リスの測位は受信機（FT290Mark II あるいは FT817ND-R, 八重洲無線株式会社, 東京都）と4エレメントの八木アンテナ（H4EL, 株式会社ハムセンター札幌, 北海道）を使用し、悪天候時等を除くほぼ毎日追跡し測位した。各個体の測位は1日に1~5回行い、1日に複数回測位する場合は測位間隔を30分以上とした。また、各月においてリスの活動時間帯（日の出から日の入りまで）をすべて網羅し、時間帯に偏りが生じないように測位した。この際、個体間で測位間隔に差が生じないように、追跡可能な個体の1日の測位回数は可能な限り同じになるように測位した。リスの位置はホームイング法（White and Garrott 1990）もしくは直接観察により特定し、衛星画像（Google Earth）を用いた地図上に記録すると共に、ArcGIS (ver10.5, Environmental Systems Research Institute, Inc., California) または QGIS (ver3.10.6, QGIS.org 2020) によって GIS データ化した。得られた位置点を基に、R の「adehabitatHR」パッケージの「mpc」関数を用いて 100%最外郭行動圏（以下、100%MCP）を推定した。

季節は、リスの主な生息空間である樹冠部の変化と本調査地のリスの主要餌資源であるクルミ類（西ほか 2014b）の結実期（7月）を考慮して以下の4つに区分した。樹木が展葉し、クルミ類が結実する前の4~6月を「展葉期」、樹冠が閉鎖し、結実し

たクルミ類をリスが利用し始める7, 8月を「樹冠閉鎖期」, 樹木の落葉が始まり, リスによるクルミ類の貯食が多く確認される9, 10月を「落葉期」, 樹木の落葉が完了する11~3月を「樹冠開放期」とした.

3. 植生調査

調査地の詳細な上層植生を把握するために, 2020年の9, 10月にリスの行動範囲を網羅する範囲で緑地内の植生調査を行った. 上層植生は樹高10 m以上のものとし, 植生は毎木単位で区分できるように調査範囲をくまなく踏査して, 衛星画像(Google Earth)を用いた地図上に記録した. 植生区分は針葉樹, カラマツ域, 広葉樹, クルミ域, 開放地, 建築物等の5区分とした. 針葉樹は, スギ(*Cryptomeria japonica*), アカマツ, コウヤマキ(*Sciadopitys verticillata*)等の常緑針葉樹が生育している場所とし, 上層部で広葉樹の枝葉が入り交じっている場所も針葉樹とした. カラマツ域は, カラマツが生育している場所とし, 樹冠開放期に落葉することから針葉樹とは別の区分とした. アカマツについて, 関東地方ではマツ類は餌資源として重要であるとされている(矢竹・田村 2001)が, 本調査地周辺では8, 9月に採食されるのみである(西ほか 2014b)ことから, 本調査地では主要な餌資源ではないと判断し, その他の針葉樹と同等に扱った. 広葉樹は, コナラ(*Quercus serrata*), クリ(*Castanea crenata*), ケヤキ(*Zelkova serrata*), サクラ属(*Prunus* sp.)等の落葉広葉樹が生育している場所とした. ただし, 落葉広葉樹のうち, オニグルミ(*Juglans ailantifolia*), ヒメグルミ(*J. mandshurica* var. *cordiformis*)のクルミ類はリスの主要な餌資源である(西ほか 2014b)ことか

ら、クルミ域として別の植生区分とした。開放地は緑地内に存在する樹高 10 m 以上の樹木が存在しない場所とした。開放地の地上付近の環境は土壌がむきだしになっている場所や草本類が繁茂している場所、ササが繁茂している場所、人が通行できるようにコンクリート舗装してある場所等と様々であった。建築物等は、緑地内に存在する建築物（寺社の本堂等）や緑地外の住宅、道路等の他の 5 つに分類されない場所とした。

4. 統計解析

まず、季節毎の行動圏面積が 1 日の移動距離に影響しているか明らかにするために、各季節における雌雄別平均移動距離と 100%MCP との間のピアソンの相関係数を求めた。この際、各季節で複数回サンプリングした個体は、平均した移動距離をその個体の代表値として集計した。また、雌雄間で 1 日の平均移動距離について、R (version 4.0.3, R core Team 2020) の「exactRankTests」パッケージに含まれる「wilcox.exact」関数を用いて Wilcoxon の順位和検定で比較した。なお、以降の統計解析は特に明記しない限り R (version 4.0.3, R core Team 2020) を用いて行った。

本種の 1 日の移動距離に性別と季節が与える影響を評価するために、一般化線形混合モデルを用いた解析を行った。各調査日で得られた移動距離の長さを応答変数、調査した個体の性別、調査した日の季節、性別と季節の交互作用を説明変数とした。この際、季節はカテゴリカル変数として扱い、基準となる季節は落葉期とした。応答変数の確率分布はガンマ分布、リンク関数は log、変量効果は個体 ID とし、「lme4」パッ

ページの「glmer」関数を用いた。説明変数の取りうるすべての組み合わせでモデルを作成し、赤池情報量基準（以下、AIC）によるモデル選択を行い、最も AIC が低いものをベストモデルとした。ベストモデルで選択された説明変数の有意水準は 5% 基準で判断した。なお、季節に関連する要因として、日中時間や気温が挙げられるが、リスの餌資源利用や樹冠の状態は季節によって異なる一方、日中時間や気温は展葉期と落葉期で概ね同じになる。そのため、本研究では、季節による影響を解析するために、説明変数として季節を採用した。

移動経路の選択性に植生が影響を与えるかの検証として、Manly の方法（Manly et al. 2002）で評価を行った。解析は、個体毎に植生への反応が異なる可能性があることから、移動経路の選択性は季節ごと、個体ごとに検討した。まず、得られた移動経路の各植生区分の通過距離を算出した。次に、各季節で複数回サンプリングした個体は各植生区分の通過距離を平均した。この際、年については、年度ごとに分けて集計した。この値を各季節におけるその個体が利用した植生とした。各季節、各個体における利用可能植生として、100%MCP 内の各植生区分割合を算出し、これを利用可能植生割合とした。以上の分析は QGIS (ver3.10.6, QGIS.org 2020) を用いて行った。季節ごと、個体ごとの利用した植生と対応した利用可能植生割合から、Manly の方法（Manly et al. 2002）によって各植生区分の選好性を判断した。算出した各植生区分の 95% 信頼区間に 1 が含まれていなかった場合、有意性があると判断し、信頼区間が 1 より大きかった場合は選好、信頼区間が 1 より小さかった場合回避しているとみなした。なお、植生の選択性に関する解析では、個体差を反映した一般化線形混合モデル

や条件付きロジスティック回帰分析による解析では、収束しないあるいは一部の植生で完全分離が起きており、回帰分析の精度を正確に評価できなかったためにこれらの方法は用いなかった。

結果

植生調査の結果、リス調査個体の行動範囲の植生は図 2-2 のように区分された。緑地 4 箇所の調査範囲で最も多く確認されたのは広葉樹（53%）で、次いで針葉樹（19%）、開放地（11%）、クルミ域（10%）、カラマツ域（7%）だった。建築物（0.3%）はほとんど確認されなかった。

2018 年 6 月～2021 年 5 月にかけて捕獲した個体のうち、オス 7 頭、メス 7 頭の計 14 頭に集中追跡調査を行い（表 2-1）、計 85 回のデータを取得した。季節ごと、個体ごとの調査回数は表 2-2 に示した。樹冠閉鎖期のメス 1 頭（F5）では、調査中に幼獣と共に行動しているのを確認したが、移動距離および植生選択において他個体と大きく異なっていなかったため、同様に解析した。また、オス 1 頭（JM4）、メス 1 頭（JF5）は捕獲時点では亜成獣であったため、捕獲した年の 10 月からの追跡データを使用した。

各季節における各個体の行動圏と 1 日の移動距離を比較すると、相関関係はみられなかった（図 2-3、ピアソンの相関係数 $R=0.1$ ）。また、各季節における雌雄別平均移動距離を表 2-3 に示した。通年の平均移動距離について、オスの方が有意に移動距離は長かった（Wilcoxon の順位和検定、 $n=39$ 、 $W=113$ 、 $P=0.04$ ）。

移動距離の GLMM による解析の結果、ベストモデルは説明変数に季節のみを含むモデルだった（表 2-4）。ベストモデルの推定結果から、移動距離に対して樹冠開放期のみ有意に負の影響を与えていた。また、説明変数に季節と性別を含むモデル（モデル 2）はベストモデルとの AIC の差が 2 未満であった（表 2-4）。しかし、このモデルの推定結果でもベストモデルと同様に樹冠開放期のみが負の影響を与えており、性別では、オスが正の影響を与えていたが、有意性は確認されなかった。

各季節における各植生区分の通過移動距離と利用可能植生割合にあわせた期待される距離、95%信頼区間を表 2-5、2-6、2-7、2-8 に示した。また、各季節において、各植生区分への有意性が確認された個体数を表 2-9 に示した。解析した全個体は何らかの植生への選好あるいは回避が確認された。針葉樹について、展葉期の F10 を除いた全個体で季節を問わず有意に選好された。また、クルミ域も展葉期の F10 で有意に回避されたが、その他の個体では有意な回避は確認されず、選好あるいは有意性なしのいずれかの反応を示した。一方で、開放地と建築物等について、展葉期の一部個体（F10, M12）を除いた全個体で季節を問わず有意に回避されていた。カラマツ域は、季節、個体によって異なる傾向がみられ、展葉期では 66% の割合で回避されていたが、33% では選好されていた。その他の季節では、選好性に偏りはみられなかった。また、性別では、全季節において一貫した傾向がみられなかった。広葉樹では、展葉期に 53% の割合で選好されており、他季節（樹冠閉鎖期：33%、落葉期：29%、樹冠開放期：37.5%）と比較すると高い傾向がみられた。性別に着目すると、メスでは季節を

問わず広葉樹を選好する個体が多く、開葉期の F9, F10 と樹冠開放期の F10 を除いて選好していた。オスでは、一貫した反応はみられなかった。

考察

本調査地に生息するリスは移動経路として季節を問わず針葉樹とクルミ域を選好し、開放地と建築物等を回避していることが明らかになった。また、広葉樹では、性別によって異なる選好性を示し、メスは広葉樹を選好していた。

本調査地の主要な餌資源であるクルミ域を季節問わず利用していたことは餌資源が植生の選好性を説明する多くの既往研究（小林ほか 2009；西 2012；田村 1998；矢竹ほか 1999）を支持している。また、開放地や建築物等の上層植生がない場所を回避することも既往研究（小林ほか 2009；田村 1998；矢竹ほか 1999）と同様であった。既往研究では、滞在時間に焦点を当てて環境への選好性を調べたが、移動できる環境の選択性でも、これらの生存に重要な環境や樹上性動物である本種が本来利用不適な環境は選択的に通過あるいは回避していると考えられる。

本研究で針葉樹と区分した樹種には主にスギ、コウヤマキ、アカマツが含まれるが、他の調査地（矢竹ほか 1999）と異なり本調査地ではアカマツは餌資源としてあまり利用されない（西ほか 2014b；瀬川 2019）。そのため、本研究で針葉樹と区分された植生は餌資源が乏しい常緑針葉樹である。このような餌資源が乏しい針葉樹を選好した既往研究は西（2012）のメスの非繁殖期のみが報告されており、他研究（田村 1998；矢竹ほか 1999）では回避されている。しかし、本研究では1頭を除く全季節全

個体で選好していた。本種が針葉樹を利用する例として、摂食場所（出口ほか 2017）や営巣場所（菊池ほか 2016；西ほか 2014a；矢竹 2010）が挙げられ、捕食者回避のためと考えられている（出口ほか 2017；菊池ほか 2016）。リスの移動には捕食者に襲われるリスクに伴い、捕食者の影響を強く受ける（矢竹・田村 2001）。そのため、生存率を高めるためには移動経路に捕食者から襲われるリスクが低い場所を選択する必要がある。針葉樹は全季節で上空からの見通しが悪く、本種の主な天敵（矢竹・田村 2001）であるノスリ（*Buteo japonicus*）やオオタカ（*Accipiter gentilis*）等の猛禽類から襲われにくい環境といえる。そのため、本調査地のリスは捕食者回避を優先して全季節において針葉樹を選好して移動経路として利用していたと考えられる。

広葉樹の選好性は性別によって異なり、メスが比較的選好していたが、オスは個体によって選好性が異なっていた。また、展葉期では他季節と比較して選好する個体が多い傾向がみられた。メスが広葉樹を選好することは、既往研究（西 2012；田村 1998）でも報告されているが、ともに主要な餌資源であるクルミ類を求めて利用していると結論付けている。本研究ではクルミ類は別の植生区分としたため、クルミ類の影響によって広葉樹が選好されたわけではない。そのため、他の要因によって広葉樹が選好された可能性がある。展葉期のリスは広葉樹の葉や新芽、樹皮等の餌資源を採食している（西ほか 2014）。これらの餌資源を求めて本種は展葉期に広葉樹を移動した可能性がある。実際に、西ほか（2014）の報告と同様に調査中に広葉樹の葉や新芽、花、樹皮等を採食しているのを確認した。また、樹冠開放期は捕食者回避の観点から広葉樹の利用は低下すると予想されたが、広葉樹の選好性は性別によって異なってい

た。そのため、移動経路として選択する環境は性別によって異なる要因が関係している可能性がある。本研究では、広葉樹の選好性が性別によって異なる理由は明らかに出来なかった。今後、餌資源の利用や捕食者への反応が性別によって異なるか明らかにする必要がある。

本調査地では、リスの1日の移動距離は、樹冠開放期に短くなり、オスの方が長いことが明らかになった。リスの1日の移動距離について、関東地方では、連続した天然林ではオスの方が移動距離は長く、季節変化はみられなかったが、天然林と人工林がモザイク状に配置されている森林では、性差、季節変化ともにみられなかったこと、利用可能な天然林の面積割合によって移動距離は変化しなかったことが報告されている (Tamura 2004)。本調査地は、樹種がモザイク状に配置されているが、既往研究とは異なり性差と季節変化が認められた。Tamura (2004) は移動距離を制限する要因の可能性として、活動性を挙げている。本種の活動性は冬季に低下することが知られており、特に気温が低くなる東北地方ではその影響は大きくなると予想される。今回の結果は活動性に合わせて樹冠開放期に活動量が低下したことにより、移動距離も短くなったと考えられる。

リスの1日の移動距離の性差について、通年の平均移動距離ではオスの方が有意に長かったが、GLMMではベストモデルに選択されず、性別と季節が説明変数に含まれたモデルでも性別には有意性が確認されなかった。そのため、リスの1日の移動距離を決定する要因として、性別よりも季節が重要である可能性がある。

リスの1日の移動距離の長さについて、本研究で得られた結果（オス：1837.8±805.1 m, メス：1402.9±843.5 m, mean±SD）は、Tamura（2004）で報告された平均移動距離（オス：1405.1～1491.8 m, メス：1042.9～1122.7 m）よりも長い傾向がみられた。本調査地周辺のリスの行動圏面積はオスで平均 3.65 ha, メスで平均 1.45 ha（西ほか 2011）に対し、関東地方の調査地周辺のリスの行動圏面積はオスで平均 22.1 ha, メスで平均 12.1 ha（田村 1998）と関東地方の方が大きい。行動圏面積が大きいほど、より広範囲を動くことが可能になり、移動距離が長くなる（Webb et al. 2009）と予想されるが、本調査では行動圏面積と移動距離の間には相関関係が認められず、行動圏面積が小さい本調査地の方が関東地方の事例よりも移動距離は長くなった。この結果は2つの解釈が考えられる。1つは、調査方法の違いに起因するものである。本調査では、リスの移動経路を直接観察で追跡しているため、微小な移動（同一あるいは近隣の樹木を行き来する移動、ジグザグに折れ曲がりながら進む移動、突発的に数十 m 移動して即座に元の位置に戻る移動等）も移動距離に反映している。一方で、比較した研究（Tamura 2004）では、10分毎に位置を測位し、位置点を結んだ線分を移動経路としている。そのため、微小な動きによる積み重ねが本研究の移動距離を増加させた可能性が考えられる。この場合、本調査地と関東地方の移動距離に 400 m 近い差が生じるとは考えにくく、リスの1日の移動距離は行動圏面積に左右されず一定である可能性がある。もう1つの可能性として、移動に最適な環境が限定されていたために移動距離が増加した可能性が考えられる。本調査地のリスは移動経路として針葉樹を選好して利用していたが、前述したように植生はモザイク状に分布している。そのため、針

葉樹を主に利用して移動した場合に移動経路が限定されることで移動距離が増加した可能性がある。実際、本調査で追跡した個体の多くは1日の中で同じ箇所を何度も移動していることが確認されている。この場合、リスは移動するためにより多くのエネルギーを使用していることになり、都市緑地はリスの好適な生息環境とは言い難いかもしれない。本研究では、この2つの可能性について検討することが出来なかった。本種の移動生態に関する知見や都市緑地での保全を考える上で、針葉樹がモザイク状に分布していない場所で本研究と同様の調査を行うあるいは本調査地で関東地方と同等の調査を行うことでこれらの可能性について検討する必要がある。

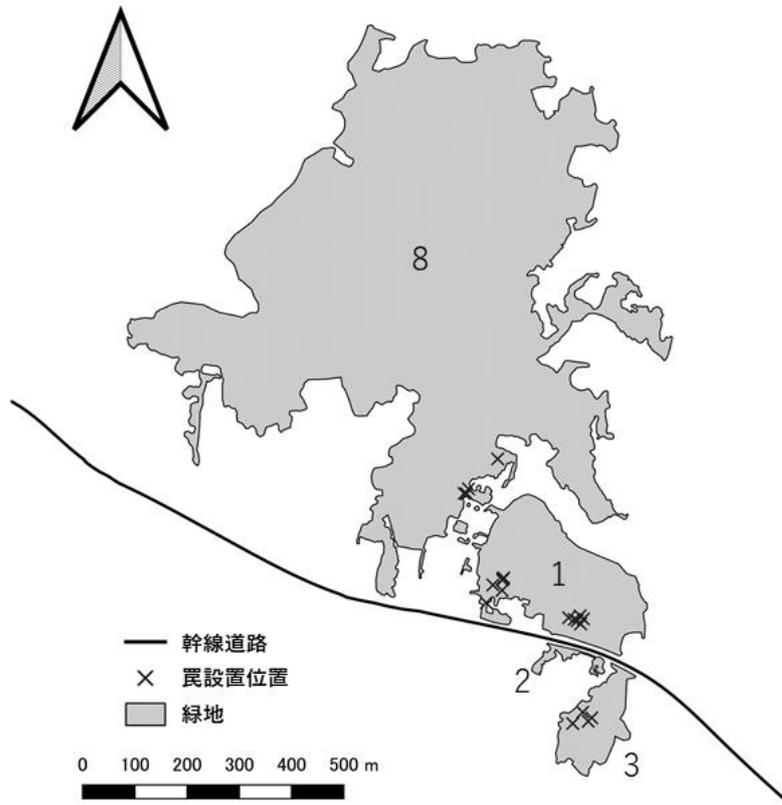


図 2-1. 調査地. 緑地 ID が割り振られていない緑地は面積が微小であったため、ID を割り振らなかった. 緑地以外の部分は住宅地や道路等である.

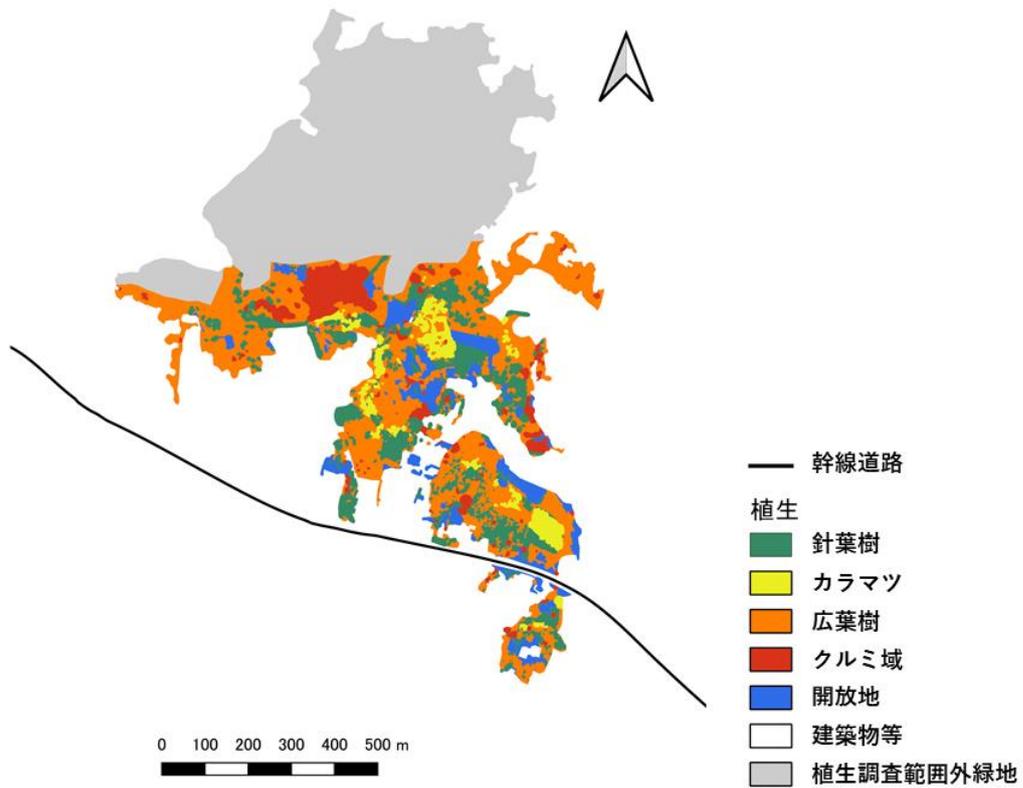


図 2-2. 調査地周辺の植生区分.

表 2-1. 調査対象個体の概要

性別	個体ID	捕獲緑地	体重 (g)	初回捕獲日	追跡期間	集中追跡調査日数
	F5	3	245	2018.05.10	2018.05.11~2019.02.14	8
	F6	1	260	2018.05.23	2018.05.24~2018.06.30	1
	F7	3	240	2018.05.26	2018.05.27~2019.05.09	10
メス	F8	3	270	2019.05.08	2019.05.09~2019.06.25	2
	F9	3	265	2019.06.08	2019.06.09~2019.07.18	2
	F10	1	220	2019.11.25	2019.11.26~2020.08.25	5
	JF5*	1	210	2020.06.10	2020.10.01~2021.05.31	6
	M1	1	215	2016.05.27	2016.05.28~2018.09.22	3
	M7	1	240	2018.07.07	2018.07.08~2018.08.08	1
	M9	1	225	2019.05.15	2019.05.16~2019.11.05	5
オス	M10	1	225	2019.11.27	2020.05.15~2021.05.31	13
	M12	8	230	2020.05.31	2020.06.01~2021.05.31	12
	M14	1	250	2020.06.04	2020.06.06~2020.07.26	1
	JM4*	1	205	2019.06.25	2019.10.01~2021.02.17	16

*はその個体が捕獲時点で亜成獣であったことを示し、これらの個体は追跡開始

日が捕獲年の10月1日となった。また、体重は発信機装着日の体重を示した。

表 2-2. 各季節におけるニホンリスの個体別集中追跡調査回数

個体ID	展葉期	樹冠閉鎖期	落葉期	樹冠開放期
F5	1	2	2	3
F6	1			
F7	1	2	2	5
F8	2			
F9	1	1		
F10	1			4
JF5	1			5
M1	1	2		
M7		1		
M9	1	2	2	
M10	4	2	2	5
M12	3	2	2	5
M14	1			
JM4	3	2	3	8
計	21	16	13	35

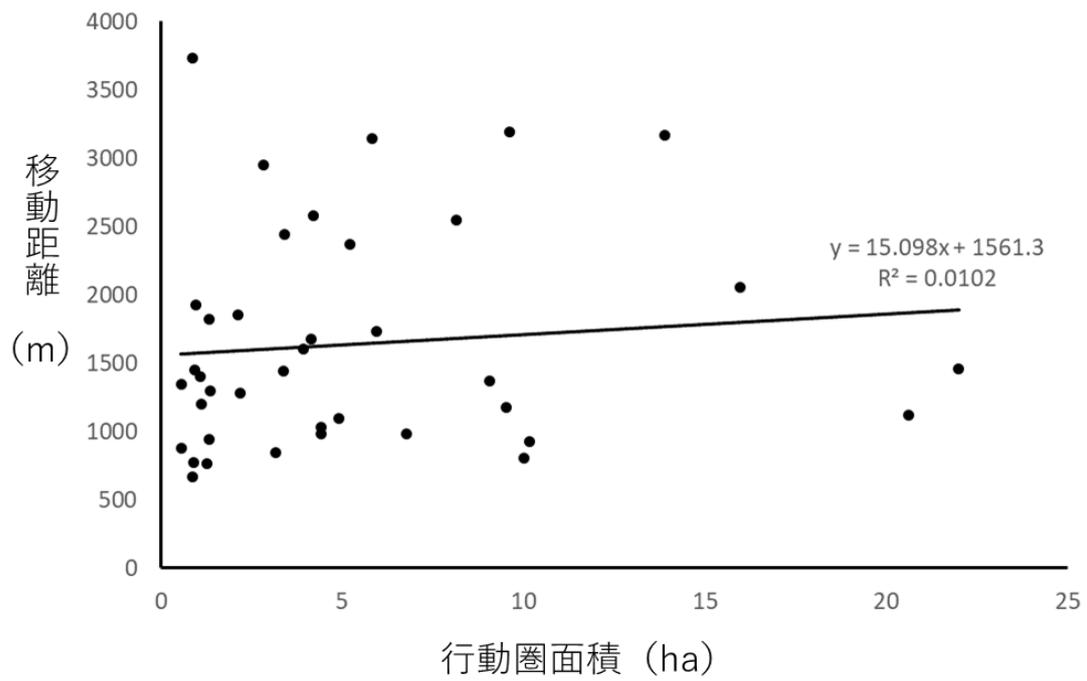


図 2-3. ニホンリスの 100%最外郭行動圏面積と 1 日の移動距離の関係

表 2-3. 各季節の雌雄別平均移動距離

性別	移動距離 (m, 平均 ± SD)				
	展葉期 (n=15)	樹冠閉鎖期 (n=9)	落葉期 (n=7)	樹冠開放期 (n=8)	通年 (n=39)
オス	2089.0 ± 789.9	1896.6 ± 725.7	1933.9 ± 1067.4	1127.2 ± 192.3	1837.8 ± 805.1 ^a
メス	1403.4 ± 1054.9	1523.0 ± 349.3	1612.7 ± 300.1	1040.0 ± 376.5	1361.1 ± 732.9 ^b

a, b の異種文字間で有意差が認められた ($p < 0.05$).

表 2-4. ニホンリスの 1 日の移動距離に性別と季節が与える影響の一般化線形混

合モデルによる各種推定値

		偏回帰係数	標準誤差	<i>t</i> 値	<i>p</i> 値	AIC	Δ AIC
モデル1	切片	7.405	0.169	43.735	<0.001	1357.3	0
	開葉期	0.005	0.164	0.033	0.97		
	樹冠閉鎖期	0.084	0.17	0.495	0.62		
	樹冠開放期	-0.571	0.151	-3.781	<0.001		
モデル2	切片	7.336	0.196	37.347	<0.001	1358.9	1.6
	性別：オス	0.15	0.218	0.688	0.49		
	開葉期	0.008	0.164	0.049	0.96		
	樹冠閉鎖期	0.073	0.171	0.429	0.67		
	樹冠開放期	-0.559	0.153	-3.658	<0.001		

ベストモデルにはモデル 1 が選択され、Δ AIC が 2 未満だったモデルはモデル 2

であった。

表 2-5. ニホンリスの展葉期における移動距離からみた個体別の植生選択性

植生区分	F5 (2018年)			F6 (2018年)			F7 (2018年)			F8 (2019年)			F9 (2019年)		
	実測値 (m)	期待値 (m)	95%信頼区間												
針葉樹	283.6	213.3	1.157-1.500	380.2	285.1	1.194-1.472	293.4	215.8	1.194-1.524	564.2	441.4	1.167-1.388	542.2	285.1	1.741-2.061
カラマツ	14.0	44.0	0.095-0.539	0.0	22.4	0-0	27.1	45.9	0.296-0.883	111.7	70.5	1.203-1.962	83.8	48.8	1.240-2.194
クルミ	141.2	78.8	1.426-2.155	98.6	93.3	0.791-1.322	88.0	54.5	1.186-2.041	136.8	63.5	1.690-2.614	47.8	43.0	0.696-1.528
広葉樹	408.4	274.0	1.347-1.632	428.8	373.0	1.041-1.257	309.0	266.3	1.025-1.295	562.5	472.6	1.086-1.292	477.8	457.4	0.946-1.142
建築物等	7.4	125.4	0.002-0.116	7.1	87.0	0.001-0.162	11.7	95.9	0.028-0.215	0.0	153.1	0-0	0.0	129.7	0-0
開放地	25.1	143.6	0.084-0.265	25.2	78.7	0.154-0.485	44.8	95.1	0.290-0.651	74.3	247.4	0.211-0.390	53.0	240.0	0.143-0.299

植生区分	F10 (2020年)			JF5 (2020年)			M1 (2018年)			M9 (2019年)			M10 (2020年)		
	実測値 (m)	期待値 (m)	95%信頼区間	実測値 (m)	期待値 (m)	95%信頼区間	実測値 (m)	期待値 (m)	95%信頼区間	実測値 (m)	期待値 (m)	95%信頼区間	実測値 (m)	期待値 (m)	95%信頼区間
針葉樹	143.3	242.8	0.472-0.708	1526.2	1245.6	1.161-1.288	486.6	145.5	3.455-3.905	486.6	145.5	3.042-3.644	1342.6	650.1	1.961-2.167
カラマツ	0.0	42.6	0-0	247.6	197.9	1.048-1.453	78.4	36.6	0.218-0.521	78.4	36.6	1.529-2.761	81.5	119.7	0.485-0.876
クルミ	24.6	49.3	0.237-0.761	324.4	158.4	1.760-2.333	150.0	87.8	0.652-1.282	150.0	87.8	1.366-2.051	166.8	176.4	0.759-1.132
広葉樹	254.6	386.8	0.567-0.749	1521.0	1193.5	1.207-1.340	349.6	407.7	1.003-1.208	349.6	407.7	0.757-0.957	940.9	1096.2	0.799-0.917
建築物等	272.2	68.4	3.452-4.499	31.9	356.2	0.048-0.131	19.2	376.5	0-0	19.2	376.5	0.021-0.081	20.4	366.9	0.023-0.088
開放地	148.5	53.0	2.250-3.350	81.9	579.3	0.101-0.182	35.9	65.2	0.068-0.250	35.9	65.2	0.312-0.789	28.1	169.9	0.084-0.247

植生区分	M10 (2021年)			M12 (2020年)			M12 (2021年)			M14 (2020年)			JM4 (2020年)		
	実測値 (m)	期待値 (m)	95%信頼区間												
針葉樹	1048.3	772.4	1.284-1.429	749.5	282.4	2.466-2.839	917.6	334.5	2.578-2.906	1653.8	589.3	2.679-2.931	1204.7	587.4	1.927-2.172
カラマツ	9.0	34.7	0.032-0.488	49.4	11.9	2.620-5.692	135.4	194.5	0.544-0.847	58.3	252.7	0.152-0.310	148.0	256.5	0.455-0.699
クルミ	135.1	130.5	0.809-1.261	153.4	85.4	1.432-2.159	99.6	86.6	0.854-1.444	217.4	191.9	0.937-1.328	298.1	132.0	1.928-2.584
広葉樹	640.5	844.6	0.694-0.822	452.6	393.2	1.030-1.271	354.0	574.1	0.539-0.693	1090.5	1007.6	1.012-1.152	1137.1	1140.8	0.934-1.059
建築物等	0.0	11.0	0-0	0.0	678.5	0-0	183.2	325.0	0.460-0.667	70.9	726.7	0.067-0.128	208.8	724.7	0.237-0.339
開放地	18.0	57.0	0.121-0.512	198.9	151.5	1.082-1.542	46.7	220.9	0.131-0.292	98.2	419.1	0.173-0.296	173.0	326.6	0.426-0.633

実測値は1日の移動経路がその植生を通過した距離を示し、期待値は100%最外郭行動圏に含まれる植生面積割合から算出した。

95%信頼区間に1が含まれているかで有意性を判断し、正に有意（選好）だった場合は赤、有意に負（回避）だった場合は青で色

分けした。

表 2-6. ニホンリスの樹冠閉鎖期における移動距離からみた個体別の植生選択性

植生区分	F5 (2018年)			F7 (2018年)			F9 (2019年)			M1 (2018年)			M7 (2018年)		
	実測値 (m)	期待値 (m)	95%信頼区間	実測値 (m)	期待値 (m)	95%信頼区間	実測値 (m)	期待値 (m)	95%信頼区間	実測値 (m)	期待値 (m)	95%信頼区間	実測値 (m)	期待値 (m)	95%信頼区間
針葉樹	679.9	567.2	1.100-1.2295	450.5	331.9	1.220-1.493	651.3	316.8	1.902-2.208	484.9	225.4	1.967-2.334	417.7	163.7	2.301-2.801
カラマツ	163.7	91.3	1.438-2.145	49.6	43.6	0.719-1.555	58.8	62.3	0.626-1.261	67.4	45.9	1.012-1.923	33.7	38.1	0.489-1.278
クルミ	174.7	93.9	1.506-2.214	156.8	71.6	1.758-2.623	67.8	16.6	2.801-5.345	72.3	52.6	0.964-1.785	88.7	56.0	1.159-2.004
広葉樹	790.4	668.2	1.097-1.267	582.8	507.6	1.055-1.241	507.9	458.4	1.005-1.210	331.8	436.9	0.670-0.849	330.0	366.3	0.794-1.007
建築物等	37.6	237.8	0.091-0.225	6.7	122.7	-0.001-0.11	19.1	217.9	0.035-0.140	0.0	154.1	0-0	53.3	311.2	0.111-0.232
開放地	78.8	265.6	0.210-0.383	47.6	216.0	0.138-0.303	45.0	277.1	0.100-0.225	29.0	70.0	0.214-0.613	59.8	47.4	0.843-1.677

植生区分	M9 (2019年)			M10 (2020年)			M12 (2020年)			JM4 (2020年)		
	実測値 (m)	期待値 (m)	95%信頼区間	実測値 (m)	期待値 (m)	95%信頼区間	実測値 (m)	期待値 (m)	95%信頼区間	実測値 (m)	期待値 (m)	95%信頼区間
針葉樹	966.2	303.9	2.981-3.373	1203.9	756.4	1.505-1.677	1026.1	451.1	2.133-2.415	1090.4	414.0	2.474-2.792
カラマツ	74.6	102.1	0.511-0.949	56.5	304.2	0.121-0.250	411.4	255.6	1.419-1.799	187.8	86.5	1.767-2.571
クルミ	194.8	83.6	1.910-2.748	267.2	141.0	1.606-2.183	113.3	108.2	0.793-1.299	260.6	139.1	1.583-2.163
広葉樹	668.8	616.5	0.994-1.175	840.8	1038.3	0.750-0.869	696.1	952.7	0.669-0.792	903.1	979.1	0.857-0.987
建築物等	72.1	819.9	0.061-0.115	20.5	96.4	0.089-0.336	27.8	221.4	0.063-0.188	67.6	705.0	0.065-0.126
開放地	75.6	124.9	0.425-0.785	50.3	101.9	0.312-0.675	98.6	383.1	0.190-0.324	37.0	221.6	0.095-0.239

実測値は1日の移動経路がその植生を通過した距離を示し、期待値は100%最外郭行動圏に含まれる植生面積割合から算出した。

95%信頼区間に1が含まれているかで有意性を判断し、正に有意（選好）だった場合は赤、有意に負（回避）だった場合は青で色分けした。

表 2-7. ニホンリスの落葉期における移動距離からみた個体別の植生選択性

植生区分	F5 (2018年)			F7 (2018年)			M9 (2019年)			M10 (2020年)			M12 (2020年)		
	実測値 (m)	期待値 (m)	95%信頼区間	実測値 (m)	期待値 (m)	95%信頼区間	実測値 (m)	期待値 (m)	95%信頼区間	実測値 (m)	期待値 (m)	95%信頼区間	実測値 (m)	期待値 (m)	95%信頼区間
針葉樹	735.9	493.9	1.377-1.601	504.8	379.9	1.203-1.453	420.6	140.6	2.724-3.256	1499.6	646.4	2.204-2.433	1655.0	635.5	2.491-2.715
カラマツ	125.5	73.9	1.312-2.084	64.7	59.4	0.740-1.438	19.0	24.7	0.309-1.230	176.2	185.2	0.767-1.134	398.6	556.4	0.628-0.804
クルミ	120.1	106.1	0.868-1.395	132.5	79.1	1.309-2.039	59.6	40.9	0.978-1.937	297.5	137.3	1.850-2.481	131.4	80.4	1.266-2.002
広葉樹	773.3	663.9	1.080-1.248	651.1	500.5	1.202-1.398	249.4	289.2	0.742-0.982	1059.1	1194.2	0.828-0.945	515.7	757.5	0.609-0.752
建築物等	1.8	173.6	-0.010-0.031	1.4	126.7	-0.014-0.036	47.5	250.9	0.119-0.259	1.9	697.9	-0.002-0.008	145.1	259.9	0.439-0.677
開放地	68.3	312.7	0.150-0.287	46.0	254.2	0.122-0.250	7.7	57.2	0.007-0.263	109.5	281.3	0.293-0.486	108.9	663.2	0.123-0.205

植生区分	JM4(2019年)			JM4 (2020年)		
	実測値 (m)	期待値 (m)	95%信頼区間	実測値 (m)	期待値 (m)	95%信頼区間
針葉樹	1046.0	319.9	3.105-3.431	641.6	174.5	3.429-3.921
カラマツ	52.2	94.4	0.354-0.751	37.1	39.4	0.541-1.342
クルミ	189.8	105.0	1.481-2.132	166.0	60.4	2.229-3.265
広葉樹	294.4	576.9	0.439-0.581	229.0	415.8	0.465-0.636
建築物等	27.9	351.0	0.040-0.119	7.4	314.9	0.001-0.046
開放地	63.9	226.1	0.191-0.374	11.8	87.3	0.032-0.238

実測値は1日の移動経路がその植生を通過した距離を示し、期待値は100%最外郭行動圏に含まれる植生面積割合から算出した。

95%信頼区間に1が含まれているかで有意性を判断し、正に有意（選好）だった場合は赤、有意に負（回避）だった場合は青で色

分けした。

表 2-8. ニホンリスの樹冠開放期における移動距離からみた個体別の植生選択性

植生区分	F5 (2018年)			F7 (2018年)			F10 (2019年)			JF5(2020年)			M10 (2020年)		
	実測値 (m)	期待値 (m)	95%信頼区間	実測値 (m)	期待値 (m)	95%信頼区間	実測値 (m)	期待値 (m)	95%信頼区間	実測値 (m)	期待値 (m)	95%信頼区間	実測値 (m)	期待値 (m)	95%信頼区間
針葉樹	273.5	216.3	1.106-1.422	317.0	215.0	1.307-1.641	510.1	297.4	1.561-1.868	711.7	203.0	3.277-3.732	547.3	194.5	2.615-3.011
カラマツ	53.0	36.9	0.934-1.934	43.6	42.6	0.626-1.419	12.5	32.0	0.100-0.679	119.5	36.5	2.525-4.028	0.0	34.4	0-0
クルミ	41.8	45.9	0.550-1.271	50.1	44.5	0.720-1.531	87.6	80.0	0.798-1.392	79.8	51.7	1.102-1.984	50.3	46.8	0.686-1.462
広葉樹	316.0	229.2	1.226-1.530	282.0	239.2	1.031-1.325	491.7	517.8	0.862-1.037	310.7	247.5	1.092-1.417	243.2	378.4	0.550-0.735
建築物等	0.7	76.0	-0.020-0.037	33.6	109.8	0.170-0.442	76.4	233.5	0.232-0.423	2.0	575.2	-0.003-0.010	17.3	172.3	0.037-0.163
開放地	22.6	102.9	0.100-0.339	34.3	109.1	0.176-0.453	53.4	70.5	0.490-1.025	26.3	135.5	0.095-0.293	38.5	69.8	0.322-0.781

植生区分	M12 (2020年)			JM4(2019年)			JM4(2020年)		
	実測値 (m)	期待値 (m)	95%信頼区間	実測値 (m)	期待値 (m)	95%信頼区間	実測値 (m)	期待値 (m)	95%信頼区間
針葉樹	802.8	335.1	2.225-2.563	566.1	175.8	2.968-3.470	531.2	143.0	3.435-3.989
カラマツ	107.8	184.0	0.441-0.730	29.9	84.1	0.187-0.525	57.6	28.2	1.352-2.725
クルミ	93.5	68.9	0.995-1.716	168.4	51.0	2.682-3.919	137.6	48.0	2.272-3.462
広葉樹	526.7	558.4	0.851-1.035	281.6	426.3	0.570-0.750	190.8	329.5	0.480-0.677
建築物等	228.2	543.5	0.351-0.488	28.2	284.9	0.050-0.147	0.0	308.0	0-0
開放地	129.2	197.2	0.508-0.801	46.3	97.9	0.293-0.653	8.8	68.7	0.014-0.240

実測値は1日の移動経路がその植生を通過した距離を示し、期待値は100%最外郭行動圏に含まれる植生面積割合から算出した。

95%信頼区間に1が含まれているかで有意性を判断し、正に有意（選好）だった場合は赤、有意に負（回避）だった場合は青で色

分けした。

表 2-9. 各季節における植生選好性が認められた植生別のニホンリス個体数

植生区分	展葉期 (n=15)			樹冠閉鎖期 (n=9)			落葉期 (n=7)			樹冠開放期 (n=8)		
	選好	回避	有意性なし	選好	回避	有意性なし	選好	回避	有意性なし	選好	回避	有意性なし
針葉樹	14	1	0	9	0	0	7	0	0	8	0	0
カラマツ	5	10	0	4	2	3	1	2	4	2	4	2
クルミ	7	1	7	7	0	2	5	0	2	3	0	5
広葉樹	8	5	2	3	4	2	2	5	0	3	3	2
建築物等	1	14	0	0	9	0	0	7	0	0	8	0
開放地	2	13	0	0	8	1	0	7	0	0	7	1

第3章 ニホンリスの都市緑地間移動の季節変化と性差

はじめに

生物の生息地を保全する際、単一の広い生息地を保全するべきか、小規模の生息地を複数保全した方が良いのか（Single Large Or Several Small reserves of equal area；SLOSS 議論と呼ばれる）についてはこれまでに多く議論されてきた（Diamond 1975；Atmar and Patterson 1993；Whittaker et al. 2005）。しかし、都市部ではそもそも大規模な緑地が残されているケースは少ない。また、土地利用を改変することが非常に困難であることから、既に点在する小規模緑地を生物の生息地として機能させることが重要である。岩手県盛岡市では、本地域で報告されているメスの平均行動圏面積（1.45 ha；西ほか 2011）と同等かそれより狭い小規模緑地でもリスの利用が確認されているが、このような緑地を利用するリスの生態に関する研究は非常に限られている。過去の筆者の研究において、岩手県盛岡市の小規模緑地に生息するリスの緑地間移動を報告し、街路樹や果樹園がコリドーとして機能している一方で、幹線道路は移動障壁となっている可能性を示した（大竹ほか 2018）。しかし、追跡個体数の少なさと追跡期間のばらつきから季節変化は明らかになっておらず、性差についても明らかになっていない。都市に生息するリス個体群の存続可能性を評価するためには、緑地間の個体の移動をより詳細に解析する必要がある。特に、緑地間移動頻度の雌雄による違いや季節性は、緑地間の分断が繁殖行動に与える影響を行動的側面から説明する上で重要といえる。

Sciurus 属では、メスはより餌資源と生息地の質が高いエリアを優先的に利用し、オスは複数のメスの行動圏を含むよう行動圏を確立するためにオスの行動圏はメスよりも広くなる (Mazzamuto et al. 2020)。同様に、本種でもメスよりもオスの方が広い行動圏を確立する (矢竹・田村 2001; 西ほか 2011)。そのため、メスよりもオスの方が複数の緑地に行動圏を確立することで緑地間移動頻度が高くなると予想される。また、リスの行動圏の季節変化は明らかになっていないが、長野県の調査では1~2月のリスの交尾期に他個体よりも優位なオス個体が行動圏を拡大させたことが報告されている (西垣 2001)。よって、オスの緑地間移動は交尾期に多く行われると予想される。

本章では、リスの緑地間移動における性差と季節変化の2点を明らかにすることを目的とした。そのために、第2章の行動圏推定に用いたデータから、リスの緑地間移動を明らかにし、その性差と季節変化について GLMM を用いて解析した。また、亜成獣期間も追跡することが出来た個体についても緑地間移動回数を集計した。

方法

1. 調査地

調査地は第2章と同じ都市緑地とした。本調査地周辺のリスの主要な餌資源であるクルミ類 (西ほか 2014b) の本数密度は第2章で行った植生踏査にて、緑地1, 2, 3の全域および緑地8の一部 (図2-2) でそれぞれ、6.3本/ha, 8.3本/ha, 6.4本/ha, 11.3本/haであることが明らかになっている。

2. リスの捕獲と追跡調査

リスの緑地間移動を把握するために、発信機を用いた追跡調査を行った。捕獲は2016年から2020年にかけて行い、2016～2018年は5～10月に、2019～2020年は5～7月および11～12月に実施した（捕獲許可番号、2016年度、2017年度：第7078-6号、2018年以降は第2章と同じである）。なお、捕獲方法や捕獲後の処置は第2章と同様であった。

リスの位置点を基に各個体の緑地間移動の回数を計測した。リスの位置点は第2章で実施した長期追跡調査で得られたデータを使用した。使用データは2020年12月31日までの追跡データを用いた。本章において移動は、捕獲地点から測位点を時系列順に結んだ線分を1回の移動とした。これらの移動のうち、線分の始点と終点が異なる緑地に含まれる線分を緑地間移動と判断した。また、緑地と定義していない場所（例えば、民家の庭木、住宅の屋根等）でリスの位置点を得られた場合、その前後の位置点が同一の緑地に含まれていた場合は緑地間移動をしていないと判断した。これらの判断基準に従い、各個体の全移動回数と緑地間移動回数をカウントし、緑地間移動回数/全移動回数を緑地間移動割合とした。更に、リスが主に利用した緑地（以下、主利用緑地）を明確にするために、追跡期間中に得られた位置点の過半数が含まれる緑地を主利用緑地、その他の緑地を移動先緑地と定義した。

3. 統計解析

本研究で追跡できた個体は成熟段階および追跡期間が異なっていたため、以下の処理を行って同様に比較できるようにした。まず、成熟段階について、本研究で追跡した亜成獣の追跡開始時期は7月であるが、本調査地周辺におけるリスの分散期は7~8月であり（菊池ほか 2015）、分散直後の9月も分散による影響があると考えられる。そのため、成獣個体のデータと同等には扱えないと判断し、発信機装着後から9月まで（亜成獣期間）の測位点を含む亜成獣個体の測位データは統計解析データから除外した。次に、追跡期間について、1ヶ月以上の追跡期間あるいは30点以上の測位点を得られなかった個体はその動態を十分に把握できなかつたとみなし、解析から除外した。亜成獣個体は亜成獣期間を除いた追跡期間が1ヶ月未満の個体を除外した。

リスの緑地間移動に関する性差を明らかにするため以下の統計解析を行った。なお、以降の解析はすべてR（version 4.0.3, R core Team 2020）を用いた。まず、緑地間移動の有無と性別の関係を明らかにするために、雌雄毎の緑地間移動を行った個体数について、「fisher.test」関数を用いてFisherの正確確率検定を行った。また、緑地間移動を行った個体の全緑地間移動割合（全緑地間移動回数/全移動回数）について、Rの「exactRankTests」パッケージに含まれる「wilcox.exact」関数を用いてWilcoxonの順位和検定で雌雄間の比較を行った。

リスの緑地間移動の季節変化を明らかにするために、一般化線形混合モデル（以下、GLMM）による解析を行った。メスでは十分なサンプル数が得られなかったため、オスによる緑地間移動のみを対象として解析を行った。GLMMの作成では、個体毎・季

節毎の緑地間移動頻度（緑地間移動回数と緑地内移動回数の行ベクトルとして与える）を目的変数，季節を説明変数とした．季節の区分は第2章と同様であり，モデル作成ではカテゴリカル変数として扱い，基準となる季節は樹冠閉鎖期とした．また，緑地間移動を行う頻度は個体による差も大きく影響すると考えられるため，個体 ID を変量効果としてモデルに加えた．モデルの確率分布は二項分布，リンク関数は logit とし，モデル作成には「lme4」パッケージの「glmer」関数を用いた．各季節の有意性は得られた推定値の 95%信頼区間が 0 をまたぐかどうかで判断した．95%信頼区間が 0 をまたがない場合，有意水準 5% で有意性があると判断した．また，季節がリスの緑地間移動に与える影響を評価するために，作成したモデルの説明変数の効果を，説明変数に季節を加えない切片のみのモデルとの間で「car」パッケージの「Anova」関数を用いて尤度比検定によって評価した．

結果

調査期間中にオス 14 頭，メス 11 頭に発信機を装着し，追跡調査を行った（表 3-1）．このうち，オス 6 頭（うち亜成獣 2 頭），メス 1 頭は成獣期間の追跡期間が 1 ヶ月未満あるいは測位回数が 30 回未満だった．また，オス 3 頭，メス 3 頭は発信機装着時には亜成獣だった．追跡期間が確保できなかった原因は全て発信機の脱落によるものだったことを脱落した発信機の回収によって確認した．今回得られた緑地と定義していない場所で得られたデータは，前後の位置点は必ず同じ緑地内に含まれていたため，全て緑地間移動には分類しなかった．

1ヶ月以上の追跡期間があり、30回以上測位が行えた成獣個体は、オス11頭、メス8頭だった。このうち、緑地間移動を行ったのはオス8頭、メス3頭の計11頭だった。性別と緑地間移動の有無の間には有意な連関がみられ（Fisherの正確確率検定、 $P=0.004$ ）、オスの方が緑地間移動をする個体が多い傾向が認められた。緑地間移動を行った11頭のうち10頭は2か所の緑地を利用しており、3か所以上の緑地を利用した個体は1頭（F1）のみだった（表3-1）。また、このうち9頭では主利用緑地で90%以上の位置点を占めた。オス2頭（M9、M14）では、主利用緑地で得られた位置点は75%以下であり、他個体よりも緑地間移動頻度が高かった。

緑地間移動は合計で204回確認された。緑地1と緑地8の間（緑地1-8間；以下、他の緑地間も同様に表記する）で緑地間移動のほとんどが確認され（196回、96%）、雌雄ともに移動したが、メスで移動したのは1頭のみで、オスの緑地間移動は全てこの緑地間の移動だった。また、緑地1-3間、緑地2-3間では緑地間移動はそれぞれ4回（2%）しか確認されず、メスによる移動のみだった。そのほかの緑地間では移動は確認されなかった。

緑地間移動を行った11頭の全追跡期間での緑地間移動割合は、オスでは平均 0.126 ± 0.131 （ $\pm SD$ 、中央値：0.078、 $n=8$ ）、メスは平均 0.013 ± 0.006 （ $\pm SD$ 、中央値：0.015、 $n=3$ ）であり、オスの方が有意に高かった（Wilcoxonの順位和検定、 $W=22$ 、 $P=0.048$ ）。季節別では、オスは展葉期が最も緑地間移動割合が高く（0.144）、落葉期（0.132）がそれに次いでいた。樹冠開放期では緑地間移動割合は低かった（0.061）。一方で

メスは樹冠閉鎖期では移動が確認されず、他の季節でも緑地間移動割合は 0.003~0.009 とオスの樹冠開放期よりも低かった (図 3-1)。

緑地間移動をしたオスは、展葉期は 7 頭、樹冠閉鎖期は 8 頭、落葉期は 6 頭、樹冠開放期は 5 頭だった。これらの個体の緑地間移動を基に GLMM によって作成したモデルの偏回帰係数、標準誤差、Wald 統計量を表 3-2 に示した。偏回帰係数から、緑地間移動頻度に対して展葉期は有意に正の影響を与えており、樹冠開放期は有意に負の影響を与えていた。ただし、落葉期は、有意ではなかったものの正の影響がみられた。また、尤度比検定の結果、季節は緑地間移動頻度に有意な影響を及ぼしていた ($P < 0.001$)。

亜成獣期間に測位出来た 6 頭 (オス 3 頭、メス 3 頭) は全て緑地間移動を行った (表 3-3)。緑地間移動割合はオスでは平均 0.125 ± 0.102 ($\pm SD$)、メスでは平均 0.055 ± 0.051 ($\pm SD$) だった。また、成獣期間においても追跡できた 5 頭のうち 4 頭は捕獲緑地とは異なる緑地を主利用緑地として利用していた。F1, JF5, JM1 は亜成獣期間に幹線道路の横断を行った。

各緑地に生息するリスの個体数について、本研究では推定等を行うことが出来なかった。しかし、調査地での直接観察および捕獲結果から、調査した全ての年において、緑地 1, 8 では雌雄ともに通年で複数の個体が生息していたことを確認した。また、緑地 3 ではメス個体のみが 1 頭または複数頭で通年を通じて生息していたことを確認しており、オス個体は確認されなかった。ただし、2019 年 2 月に未識別のオス個体と思われる個体が、追跡していたメス個体に対して交尾に伴うと考えられる追従行動を行

っていた。同様の個体を 2019 年 3 月以降に目撃することはなかった。緑地 2 では、緑地 3 から移動してきたメス個体が 2 頭利用していたが、継続的な利用は確認されなかった。

考察

1. リスの緑地間移動における性差

リスの緑地間移動はオスでより多くの個体で確認され、メスよりも高い頻度で行っていた。本種のメスは全ての個体が生息適地である天然林やクルミ林を頻繁に利用するが、オスは一部の個体が生息適地である天然林やクルミ林を優先的に利用する（田村 1998）。また、本種の行動圏面積はメスよりもオスの方が広いことが知られており（田村 2011；西ほか 2011）、メスは餌資源が行動圏を規定する重要な要因であるのに対し、オスは餌資源以外の要因で行動圏が規定されている可能性がある（西ほか 2011）。本種の近縁種であるキタリスでは、メスは餌資源と生息地の質が高いエリアを優先的に利用しており、オスは複数のメスの行動圏を含むように、メスより広い行動圏を設定する（Mazzamuto et al. 2020）。よって、本種においてもキタリスと同様にメスは餌資源や生息地の質が高いエリアを優先的に使用している可能性が高く、緑地間移動の性差は生息地選択および行動圏サイズの性差からもたらされていると考えられる。すなわち、オスは餌資源や配偶相手などの数多くの資源を含む広い行動圏を維持するために、緑地間に存在する利用不適地を含んで行動圏を確立したと考えられる。一方、メスは利用適地を優先してエネルギー効率の良い質の高いエリアを多く含むよ

うに行動圏を確立することで緑地間の生息不適地が行動圏に含まれていないと考えられる。

本研究では、メスの緑地間移動を解析するのに十分なデータを収集できなかった。雌雄間では繁殖に関わって行動も異なることが考えられることから、今後、雌雄間による緑地間移動を引き起こす要因の違いについて調査する必要がある。

2. オスのリスの緑地間移動頻度の季節変化

オスのリスの緑地間移動には明確な季節性が確認された。すなわち、樹冠開放期にはほとんど確認されず、展葉期から落葉期の樹木が着葉している時期（以下、着葉期とする）に多く移動した。また、展葉期では特に移動頻度が高くなった。

樹冠開放期の落葉広葉樹では、上空および地上からの視認性が高くなり、捕食者に発見されるリスクが高くなるため、緑地間移動頻度が低下すると予想された。得られた結果は予想された通り、オスのリスは樹冠開放期に緑地間移動頻度を低下させていた。また、緑地 1-8 間の最も林冠の距離が短くなる箇所は、多くが落葉広葉樹で構成される街路樹が植えられていた。リスは冬季になると落葉樹の球状巣を利用しなくなるが、その理由は捕食者回避のためと考えられている（菊池ほか 2016）。また、第 2 章で得られた結果でも、リスは移動経路として針葉樹を選好し、その理由として潜在的な捕食リスクの回避が考えられた。よって、今回確認されたリスの緑地間移動でも、樹冠開放期に潜在的な捕食リスクが高いと想定される街路樹周辺を移動することを避けていた可能性がある。

リスの交尾期は1~3月と6月の2回があるが、6月の交尾期は補完的なものであると考えられている(矢竹 2014)。本調査地での直接観察による行動調査でも同様の傾向がみられた(大竹崇寛 未発表)。そのため、本調査地でも1~3月が主な交尾期であると推察される。リスの繁殖について、オスは交尾にしか参加せず、メスのリスが育仔を行う。西垣(2001)は長野県の成獣オスの行動圏の季節変化について、行動圏を拡大させる個体は社会性が関係しており、優位個体は交尾期である2月に非交尾期である12月よりも行動圏面積を拡大させたが、劣位個体はほとんど変わらなかったとしている。よって、上述した通り、優位個体の成獣オスの交尾に伴う行動圏の季節変化は緑地間移動に繋がることが予想された。しかし、本研究では交尾期が含まれる樹冠開放期には雌雄ともに緑地間移動がほとんど確認されず、交尾期に確認された緑地間移動はJM4が緑地1-8間を2回移動(緑地1を1日のみ利用)したのみだった。また、本研究では全ての個体の優劣を明らかに出来なかったが、調査中に他個体と出会った場合に必ず他個体を追い払っていた他個体より優位と考えられる個体(JM4, M9)も緑地間移動を行っていた。本調査地において社会的に優位なこれらの個体(JM4, M9)も、着葉期には緑地間移動を行っていたが樹冠開放期にはその頻度を著しく低下させた季節変化が確認された。また、本研究では個体毎の行動圏は推定していないが、いずれの個体も大きく行動範囲を変化させていなかった。そのため、追跡個体に限っては、交尾行動に伴う行動圏の拡大は本調査地では確認されず、交尾期に緑地間移動が2回しか確認されていないことから、本調査地では成獣オスのリスの緑地間移動の多くは緑地間の遺伝的交流を促進する結果につながっていない可能性が高いと考えら

れる。菊池ほか（2015）は、同調査地で本種が分散移動で他緑地に移動していることを報告している。また、キタリスでは、都市での分散移動には道路が移動障壁になっていなかった（Fey et al. 2016）。更に、本研究で亜成獣期間と成獣期間ともに追跡できた5頭のうち4頭（80%）は成獣期間に捕獲緑地と異なる緑地を主利用緑地として利用していた。よって、本調査地における緑地間の遺伝的交流は成獣期の季節的な移動ではなく、亜成獣による分散移動によってもたらされているかもしれない。本章では本種の遺伝的交流の事実は明らかに出来なかったため、今後は各緑地に生息する本種の遺伝子を解析し、移動の実態と合わせて検討する必要がある。

樹冠開放期とは異なり、着葉期には緑地間移動頻度が高くなり、特に展葉期に最も高くなった。餌資源は *Sciurus* 属の生息地利用に影響を与える（Reher et al. 2016）。リスは季節に応じて様々な餌資源を利用するが、一部の餌資源を特に多く利用する（Kato 1985；矢竹ほか 1999；西ほか 2014b）。本調査地のリスの主要な餌資源はクルミ類であり、年間を通じて利用するが、5～6月にかけて利用量が減少する（西ほか 2014b）。本調査地のクルミ類は7月に結実し、9～10月にかけて成熟する。リスは7月から未成熟の堅果を採食し、成熟した堅果を分散貯食することで、冬季の餌資源が不足する時期を乗り切る。しかし、春にはこれらの貯食物が少なくなり、広葉樹の若葉や樹皮、キノコ類等の多様な餌資源を利用する。そのため、展葉期は餌資源であるクルミ類の堅果が自然下で最も少なく、他の餌資源によって補っている時期であるといえる。成獣オスのリスは多様な餌資源の確保が求められる展葉期に、多様な餌資源を確保するために行動範囲を拡大して複数の緑地を利用している可能性がある。本調査地

の緑地ではクルミ類が比較的多く生育しているが（第2章の植生を参照），展葉期に利用する多様な餌資源量を明確に出来ていない．今後，これらの餌資源量を定量的に評価し，リスの位置と餌資源の空間的分布の関係を明らかにする必要がある．

3. 移動に関わるその他の要因

幹線道路で分断されている緑地 1-3 間を成獣期間に移動したのはメス個体の F1 のみであり，主利用緑地は緑地 3 だった（表 3-1）．また，この移動が確認された時期は 6 月下旬だった．更に，F1 の追跡期間中に他個体による緑地 3 の利用は確認されなかった．各緑地の餌資源と緑地間距離について，主利用緑地の緑地 3 に生育する結実を確認したクルミ類の本数は 11 本（6.4 本/ha）に対して，移動先緑地の緑地 1 では 36 本（6.3 本/ha）と本数密度にすると概ね同様であったが，緑地 1-3 間の距離は離れていた（約 19 m）．また，緑地 2 ではクルミ類の本数は 2 本（8.3 本/ha）しかない．本調査地周辺のメスのリスの行動圏内のクルミ類の本数密度は平均 6.7 本/ha で，行動圏面積が平均 1.45 ha となったが，季節によって変動していた（西ほか 2011）．F1 は緑地 3 を概ね全て利用しており，緑地 3 のクルミ類の本数密度と本調査地周辺のメスの行動圏面積（約 1.45 ha）を考慮すると，クルミ類を求めて緑地 3 から距離が離れている緑地 1，クルミ類の本数が少ない緑地 2 に移動するとは考えにくい．また，緑地 3 では，メス 2 頭（F5，F7）が F1 とは別の時期に生息していたが，緑地間移動は行わなかった．特に F7 は 1 年近い追跡期間のうち緑地 3 以外の緑地の利用は確認されなかったことから，メスは単独あるいは 2 頭なら緑地 3 のみで生息することは可能であると考えられ

る。それにもかかわらず F1 は緑地 1-3 間の緑地間移動を行ったため、移動した時期も考慮するとメスの行動圏サイズ（西ほか 2011）と同程度の緑地では、クルミ類以外の何らかの資源が枯渇してしまい、オスと同様に多様な餌資源を求めて幹線道路の横断が促進された可能性がある。

緑地 1 を主利用緑地としていた個体は緑地 1-8 間を移動したが、緑地 1-3 間の移動は確認されなかった。交尾期の 1~3 月には、緑地 3 をオスが利用していたことを目視で確認したが、捕獲して発信機を装着することが出来なかった。そのため、幹線道路が与える影響を主利用緑地の違いでは比較できなかった。しかし、幹線道路を横断する可能性がある緑地 1, 3 で捕獲した個体 22 頭のうち、成獣期間に幹線道路を横断したのは上述したメス 1 頭 (F1) のみで他の個体は緑地 1-8 間の移動しか行わなかったことから、既往研究（片岡 1998 ; Kataoka and Tamura 2005）と同様に、幹線道路がリスの成獣個体の日常的な移動の障壁として機能している可能性が高いと考えられる。一方で、緑地 3 で目視したオスは非交尾期以外では緑地 3 で確認しておらず、亜成獣個体の分散移動では幹線道路の横断が確認されている。よって、交尾に伴う移動や亜成獣の分散では幹線道路を横断する可能性があると考えられる。また、緑地 1-8 間は、緑地間距離が短く、分断の程度が小さい。そのため、リスの移動に与える影響は他の緑地間と比較して小さかったため、多くの緑地間移動が確認されたと考えられる。

緑地間移動が促進される要因として、個体間関係が考えられる。*Sciurus* 属は一般に完全に排他的な行動圏を確立しないが、メスの方がより排他的な傾向がある（Pierro et al. 2007 ; Wauters and Dhondt 1992）。本種でも同様の傾向があり、関東地方の研究で

は、リスのオスとメス、オス同士の行動圏は重複するが、メスは互いに排他的であるとされている（田村 2000）。一方で、本調査地周辺ではメス同士の行動圏も重複することが知られている（西ほか 2011）。実際、本章で追跡した個体は性別に関わらずその行動範囲が重複していた。そのため、本調査地でもリスは雌雄共に明確な他個体を排除するようなわばり（territory）を確立していないと考えられ、個体間関係によって緑地間移動が引き起こされたとは考えにくい。実際に、本調査で F1 による幹線道路の横断が確認された。しかし、F1 の追跡期間とは異なる年度にメス 2 頭（F5, F7；この 2 頭は同時期に追跡している）を緑地 3 で追跡したが、2 頭とも緑地間移動を行わなかった。更に、上述したように F1 の追跡期間中に緑地 3 で他個体は調査中に確認できなかった。そのため、今回確認された F1 の幹線道路の横断は個体間関係によって促進されたとは考えにくく、個体間関係は緑地間移動を引き起こす要因ではないと考える。

リスが緑地間移動を行うその他の要因として、捕食者からの一時的な逃避行動も考えられる。しかし、緑地間移動をする際には地上を通る必要があるが、捕食者から逃避行動を行う際、本来の生息空間である樹上から、より捕食リスクの高い地上に移動するとは考えにくい。また、都市でのリスの捕食者はイエネコ（*Felis catus*）、オオタカ（*Accipiter gentilis*）等の猛禽類が挙げられる（矢竹・田村 2001；Jokimäkia et al. 2017）が、筆者らの観察では、調査地周辺で目撃したネコの大部分は緑地外での目撃であり、オオタカは 2 回しか目撃していない（大竹崇寛 未発表）。更に、リスがトビに襲われた際、リスは樹上で身を隠し、その後トビが居なくなってから普段と同様の行動を行った（大竹崇寛 未発表）。また、雌雄間で捕食される可能性は同様であるの

で、捕食者からの一時的な回避が緑地間移動を引き起こしている場合、雌雄差は生じないと考えられる。したがって、今回確認された緑地間移動は捕食者からの一時的な逃避行動ではないと考える。

今回の結果から、本調査地では緑地間移動はメスよりもオスで頻度が高く、オスにおいては主要な餌資源であるオニグルミが欠乏する展葉期に多く移動することから、この時期に多様な餌資源を確保するために行動範囲を拡大して複数の緑地を利用していると結論づけられた。

表 3-1. 追跡成獣個体の詳細と利用緑地別測位回数

性別	個体ID	体重 (g)	捕獲緑地	成獣追跡期間	総移動回数 (回)	緑地間移動回数 (回)	主利用緑地測位回数 (回) †	移動先緑地測位回数 (回) †
メス	F1**	200	1	2016.10.01~2017.08.02	347	6	338 (3)	9 (1, 2)
	F2	218	1	2017.05.30~2017.07.11	47	0	47 (1)	0
	F3*	250	1	2017.05.29~2017.06.11	11	0	11 (1)	0
	F5	245	3	2018.05.11~2019.02.14	267	0	267 (3)	0
	F6	260	1	2018.05.24~2018.06.30	47	0	47 (1)	0
	F7	240	3	2018.05.27~2019.05.09	367	0	367 (3)	0
	F8	270	3	2019.05.09~2019.06.25	60	0	60 (3)	0
	F9	265	3	2019.06.09~2019.07.18	44	0	44 (3)	0
	F10	220	1	2019.11.26~2020.08.25	343	2	342 (1)	1 (8)
	JF4* **	215	1	2020.10.01~2020.10.25	39	0	39 (1)	0
JF5**	210	1	2020.10.01~2020.12.31	134	2	133 (3)	1 (2)	
オス	M1	215	1	2016.05.28~2018.09.22	985	22	965 (1)	20 (8)
	M3*	230	1	2017.05.29~2017.06.02	6	0	6 (1)	0
	M4	225	1	2017.05.30~2017.10.02	162	14	155 (1)	7 (8)
	M5*	245	1	2017.06.10~2017.06.30	21	0	21 (1)	0
	M7	240	1	2018.07.08~2018.08.08	37	5	35 (8)	2 (1)
	M8* **	203	1	2018.10.01~2018.10.18	16	0	17 (8)	0
	M9	225	1	2019.05.16~2019.11.05	229	78	125 (8)	104 (1)
	M10	225	1	2020.05.15~2020.12.31	324	10	319 (1)	5 (8)
	M11*	215	1	2019.12.03~2019.12.09	6	1	6 (8)	0
	M12	230	8	2020.06.01~2020.12.31	279	2	278 (8)	1 (1)
	M14	250	1	2020.06.06~2020.07.26	67	21	50 (8)	17 (1)
	JM2*	220	8	2020.05.31~2020.07.01	29	0	29 (8)	0
	JM4**	205	1	2019.10.01~2020.12.31	613	42	585 (8)	28 (1)

* : 統計解析から除外した個体を示す.

** : 発信機装着時に亜成獣であった個体を示す.

† : 上段に測位回数を, 下段括弧内に利用緑地 ID を記した. なお, 移動先緑地が複数あった場合は全ての緑地 ID を記載した.

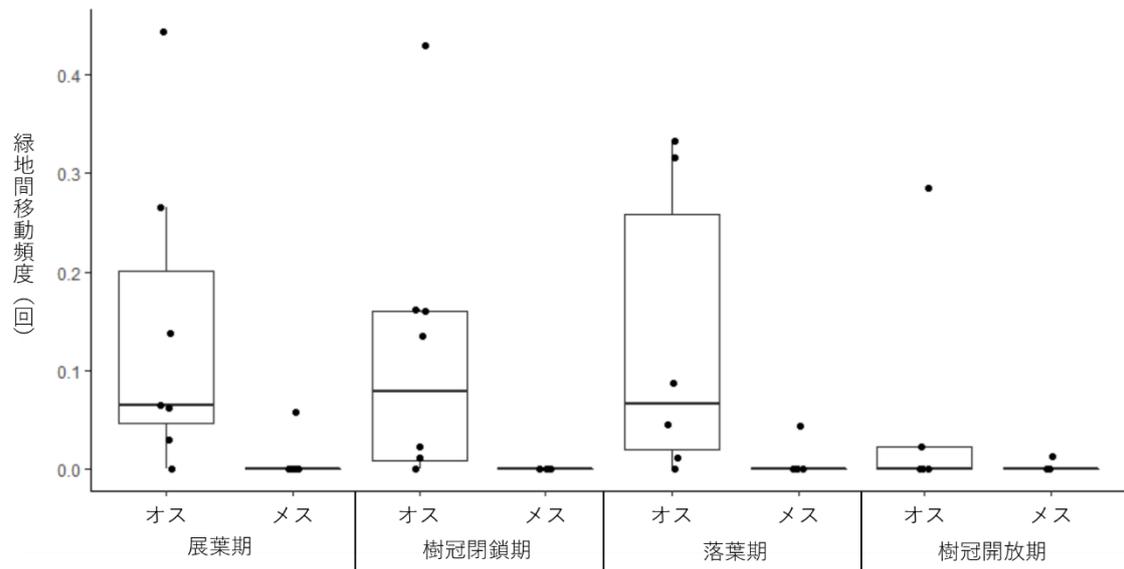


図 3-1. ニホンリスの雌雄別・季節別緑地間移動頻度

黒点は個体毎の実測値を示し、箱ひげ図内部の実線は中央値、各箱の上端と下端はそれぞれ第三四分位と第一四分位、縦線の両端は最大値と最小値を示す。

この範囲外にある黒点は外れ値を示す。

表 3-2. オスのニホンリスの緑地間移動頻度に与える季節の一般化線形混合モデル

による各推定値

	偏回帰係数	標準誤差	Wald統計量	<i>p</i> 値
切片	-2.5209	0.4528	-5.567	< 0.001
展葉期	0.4003	0.2027	1.975	0.048
落葉期	0.1265	0.2184	0.579	0.562
樹冠開放期	-1.639	0.3991	-4.107	< 0.001

表 3-3. 追跡亜成獣個体の詳細と利用緑地別測位点数

性別	個体ID	体重 (g)	捕獲緑地	追跡期間	移動回数 (回)	緑地間移動回数 (回)	成獣期間主利用緑地
メス	F1	200	1	2016.07.15~2016.09.30	110	1	3
	JF4	215	1	2020.07.03~2020.09.30	109	12	1
	JF5	210	1	2020.07.29~2020.09.30	66	3	3
オス	M8	203	1	2018.07.08~2018.09.30	85	1	8
	JM1	202	3	2019.06.28~2019.09.13	90	14	-
	JM4	205	1	2019.07.13~2019.09.30	91	19	8

第4章 都市緑地に生息するニホンリスの遺伝的關係

はじめに

生息地の分断化は生物個体群に様々な悪影響を及ぼす。生息地の分断化は個体の移動を阻害し、生息地面積の減少や質の低下による個体群サイズの減少を引き起こす。その結果、遺伝子レベルでは、遺伝子流動を妨げ、遺伝的浮動の効果が大きくなる。しかし、都市における生息地の分断化は、確かに遺伝子流動と遺伝的浮動に影響を与えているが、その影響は種間で異なっており、一般化できない (Miles et al. 2019)。

都市に生息する *Sciurus* 属の研究事例では、フィンランドのキタリスでは、都市部の個体群は周辺の農村部の個体群と遺伝的に分離していないが、遺伝的分化は高かった (Selonen et al. 2018)。また、アメリカ合衆国ロサンゼルスの子イリスでは、遺伝的多様性が低く、長期間にわたり小さな個体群で隔離され、遺伝的浮動の影響を受けていることが示唆された (DeMarco et al. 2021)。

日本固有種であるリスについて、これまで本種の遺伝子に関する研究はほとんど行われていない。本種の遺伝的構造に焦点を当てた研究は東京都の山塊部と都市近郊林のミトコンドリア DNA ハプロタイプ数を比較した研究 (Tamura and Hayashi 2007) のみである。本種は関東地方と東北地方において、行動圏面積、生息地分断化の影響について異なる実態を示している (Kataoka and Tamura 2005; 西ほか 2011; 大竹ほか 2018; Tamura 2004)。そのため、都市化が本種の遺伝的構造に与える影響も異なる可能性がある。特に、生物の遺伝的構造は個体群への個体流入が影響を与える。第

3章にて、本種の成獣の緑地間移動が遺伝的交流を促進する結果に繋がっていない可能性を示唆した。一般に哺乳類では、幼獣が出生地を離れる行動が主な分散移動である (Wolff 1994)。よって、本種においても亜成獣の分散移動が遺伝子交流を行っていると考えられる。また、本調査地周辺でも亜成獣が異なる緑地に分散移動していることが確認されたことから、緑地間で遺伝子交流が行われている可能性が高い。しかし、都市部に生息するリスの遺伝子交流を検証した事例はない。また、生息地間の遺伝子交流とは、生物個体が移動（あるいは分散）し、繁殖を行うことで次世代に遺伝子を引き継ぐ行為が行われることで生じるものである。そのため、遺伝子交流の有無を検証するためには、個体間の遺伝的関係を把握する必要がある。

従来の遺伝的構造を決定づける遺伝子マーカーとして、ミトコンドリア DNA、マイクロサテライト遺伝子座位が多く用いられてきた。これらの遺伝子マーカーは都市での遺伝的構造を解明するために広く用いられ、その遺伝的構造をある程度明らかにしてきた (Miles et al. 2019)。しかし、ミトコンドリア DNA は母系遺伝であり、父系系統に関する遺伝的構造を把握することが出来ない。また、マイクロサテライト遺伝子座位について、リスでは 11 座位が分子生態学的研究に利用可能 (Shibata et al. 2003) だが、座位が少ないことから、わずかな遺伝的分化や個体間関係を把握するのは困難である。

SNP を遺伝子マーカーとしたゲノムワイドな遺伝解析（例えば、RAD-seq）は、近年広く用いられるようになってきており、多くの遺伝子マーカーを使用できることから、従来の方法と比較して、細かい空間スケールで分化を検出できる可能性が高い (S

chell 2018). Double digest restriction site-associated DNA sequencing (以下, ddRAD-seq) 法はゲノムワイドな遺伝解析手法の1つであり, 非モデル生物にもリファレンスゲノム無しで適用可能で安価な手法である (Peterson et al. 2012). 本研究では, 都市部に点在する緑地に生息するリスの個体毎の遺伝的關係を明らかにし, 緑地間で遺伝子交流が行われているかどうか検討することを目的とした.

方法

まず, 盛岡市中心部北東部約 2 km に点在する都市緑地 (図 4-1) でリスの捕獲を行った. 各緑地間と山塊部の距離は表 4-1 の通りである. 捕獲方法は第 2 章で述べた方法と同様に実施し, 捕獲したリスを岩手大学に搬入してから第 2 章と同様に不動化を行い, 耳介片の採取を行った. 耳介片はリスの片耳あるいは両耳から, あらかじめ滅菌処理した医療用ハサミを用いて 1 辺が約 5 mm 程度の三角状に切除した. 切除した耳介片は直ちに 1.5 ml マイクロチューブに入れて約-20°C で冷凍保存した. 保存期間はサンプルによってばらつきはあるが, 最大でも 1 年だった.

次に, 採取した耳介片から DNA の抽出を行った. 切除した耳介片を 70% エタノールで洗浄した後, TE (10mM Tris-HCl と 1mM EDTA を混合したもの) を 500 ul, 0.5M EDTA を 10 ul, 10% SDS を 10 ul, 20ug/ml ProK を 6 ul を加え, 55°C で 12~24 時間加熱して耳介片を溶解させた. その後, 中性フェノールを 530 ul 加え激しく混合し, 遠心分離機を用いて 14,000rpm で 10 分遠心分離してフェノール層と水層に分離し, 水層のみを回収した. 回収した水層に PCI を 500 ul 加えて同様に遠心分離し, 水層を回

収した。更に、水層に CIA を 500 ul 加えて 5 分遠心分離し、再度水層を回収した。得られた水層に共沈剤を 3ul, 3M CH₃COONa を 16.7 ul, イソプロピルアルコールを 850 ul 加え混合し、遠心分離機を用いて 12,000rpm で 25 分遠心分離した。遠心分離後、デカンテーションし、70%エタノールを 1ml 加え、遠心分離機を用いて 12,000rpm で 10 分遠心分離した。再度デカンテーションを行い、風乾してエタノールを除去した。得られた DNA は TE を 45 ul 加えて液相にし、濃度を Nano drop を用いて測定した。電気泳動を行った結果、高分子が確認されず RNA が多く含まれていると判断したため、追加で RNase 処理を行った。

Peterson et al. (2012) に従い、得られたゲノム DNA に EcoR I および Msp I を用いて制限酵素処理を行い、各サンプルにインデックス配列およびバーコード配列を付加した ddRAD-seq ライブラリを作成した。1 個体あたり 2 つのライブラリを作成し、PCR 増幅を行った。作成したライブラリを Novaseq 6000 を用いて 150bp のペアエンドリードのシーケンスを行った。

FastQC v0.11.9 (URL : <http://www.bioinformatics.babraham.ac.uk/projects/fastqc> ; 2021 年 11 月 15 日確認) および MultiQC v1.9 (Ewels et al. 2016) を用いて、取得したリードのクオリティを算出した。シーケンス過程で得られるエラー率 p を $-10\log_{10}p$ としたクオリティスコアを基にシーケンス結果の品質を確認した。クオリティスコアが 28 以下のリードは信頼性が低いと判断され、20 以下のリードは解析から除外すべきデータと判断される。

Stacks v2.53 (Catchen et al. 2011; Catchen et al. 2013) のプログラム「process_radtags」を用いて、各サンプルに付与されたバーコード配列に基づき、サンプルの demultiplexing およびトリミングを行った。得られたリードペアを用いて、Stacks v2.53 のプログラム「denovo_map.pl」で de novo assembly による Stack の作成を行った。作成した Stack は Stacks v2.53 のプログラム「populations」を用いて SNP 情報を PLINK 形式でファイルを作成した。

サンプル間の同祖性および近縁性を明らかにするために、PLINK v1.07 (Purcell et al. 2007) を用いて以下の解析を行った。まず、得られた SNP から信頼性の高い SNP のみを抽出するために、(1) ジェノタイピング率が 40%以上の SNP、(2) Hardy-Weinberg Equilibrium (以下、HWE) の正確性検定を行い、p 値が 0.001 以下の SNP、(3) アレル頻度が 0.05 以下の SNP の 3 つの条件に該当した SNP を除外した。次に、フィルタリングした SNP を用いてサンプル間の IBD (Identity-by-descent) を推定した。この際、フィルタリングを行う前の SNP (すなわち、得られた全ての SNP) を用いて別途、IBD 推定を行い、同個体から得られたサンプル間での推定値のうち、IBS (Identity-by-state) = 2 である遺伝子座の数が 50 以下の個体はデータの信頼性が低いと判断し、解析から除外した。最後に、推定したペアワイズ IBS 距離を基に、pairwise population concordance 検定 (PPC 検定) を行い、p 値が 0.01 以下となるクラスターを 1 つのクラスターとして定義して、完全連結法によるサンプルのクラスター解析を行った。

結果

2019年および2020年に8か所の緑地、5か所の緑地群でオス19頭、メス17頭の計36頭捕獲し、全個体から耳介片を採取した。耳介片の採取によって、死亡あるいは身体的障害を負った個体はいなかった。このうち、一部のメス個体には子供がいたことを確認し、その子供も捕獲してDNA採取を行ったことを、育児中の巣周辺での直接観察による個体識別で確認した。

DNA抽出段階およびNovaseq 6000でのリード取得後のクオリティチェックでは、全サンプルで異常と判断されるサンプルはなかった。しかし、PLINK v1.07での同個体間でのIBD推定を行った結果、3頭(M13, SRM3, MYF4)はIBS=2である遺伝子座が50以下であったため、解析から除外した。よって、個体間の同祖性および近縁性の解析に使用した個体数は33頭となった(表4-2)。

得られたSNP数は70,126箇所だったが、ジェノタイピング率、HWE、アレル頻度によるフィルタリングを行った結果、34,690箇所のSNPがIBD推定およびクラスター解析に使用された。また、ジェノタイピング率が50%以上のSNPはなかった。

66サンプル(33個体×2ライブラリ)間のペアワイズIBS距離に基づいてクラスター解析を行った結果、13個のクラスターが形成され、同一個体から作成したサンプルは全て同一のクラスターに属した。また、直接観察で親子関係が認められていた個体間は同じクラスターに属した。各緑地で確認されたクラスター数は、高松緑地群で7個、愛宕山緑地で2個、白百合緑地で4個、新庄緑地で3個、岩手大学緑地で1個のクラスターに分類された(表4-2)。

高松緑地群を構成する7個のクラスターは多くがこの緑地群由来の個体だが、白百合緑地、新庄緑地で捕獲された個体が1頭ずつクラスターに含まれていた(表4-3)。白百合緑地では4頭が全て別のクラスターに属し、新庄と愛宕山由来の個体とクラスターを形成した。新庄緑地では、3つのクラスターに分類されたが、上記のように他の緑地由来の個体とクラスターを形成していた。愛宕山緑地では2個のクラスターに分類されたが、1頭が白百合緑地由来の個体とのみクラスターを形成した。岩手大学緑地では、この緑地で捕獲した個体のみでクラスターを形成し、他緑地群の個体とクラスターを形成しなかった。

考察

岩手県盛岡市の5か所の緑地群では、別緑地群間に生息するリスが同じクラスターに分類されたことから、異なる緑地に生息する個体間で遺伝的に近い関係であることが明らかとなった。最も解析頭数が多かった高松緑地群と白百合緑地、新庄緑地の間では解析個体が同一クラスターに属したことから、これらの緑地間には遺伝子交流があると考えられる。また、高松緑地群と愛宕山緑地の間では、同一クラスターに属した個体は確認されなかったが、愛宕山緑地と白百合緑地の間では同一クラスターに属した個体が確認され、個体間の遺伝的関係が認められた。緑地の空間的位置関係では、高松緑地群と白百合緑地の間に愛宕山緑地が位置している。また、筆者が2016年に行った調査で追跡した亜成獣と考えられたオスのリス1頭が緑地1から愛宕山緑地群に移動したことを確認している(大竹 2017)。このことから、高松緑地群と愛宕山緑地

の間にも遺伝的関係があると推察される。以上のことから、高松緑地群から山塊部にかけて分布している緑地間では遺伝子交流が行われていると考えられる。

岩手大学緑地の個体は他緑地群の個体と同じクラスターには属さず、岩手大学緑地に生息する2頭のみで1個のクラスターを形成した。解析頭数が少ない緑地群であるため、本研究で遺伝的交流が確認できなかった緑地間の関係性は正確に評価出来ていない可能性がある。しかし、岩手大学緑地に生息するリスは直接観察している限りでは捕獲した2頭以外は確認されず、捕獲期間中もこの2頭の再捕獲が頻繁に起きていた。よって、この緑地には他個体の生息は考えにくい。このことから、少なくとも今回捕獲した他個体と岩手大学緑地に生息するリスの間では遺伝的関係がなく、遺伝子交流が行われている可能性は低いと考えられる。

一方で、新庄緑地は岩手大学緑地と同様に、他緑地群と600 m以上分断されているにも関わらず他緑地群との遺伝子交流が示唆された。近縁種であるキタリスの分散距離は、農村部 ($1,014 \pm 925$ m; Wauters et al. 2010) よりも都市部の方が分散距離は短く、その距離は 400 ± 350 m、最大で1,320 mだった (Selonen et al. 2018)。本種の分散に関する研究は本調査地で行われた研究のみで、高松緑地群のみで分散し、その距離は最大で820 mだった (菊池ほか 2015)。また、本種の都市部での生息分布を調べた研究では、20 ha以上の緑地から200 m以上離れた緑地では本種の生息が確認されなかった (Kataoka and Tamura 2005)。新庄緑地と岩手大学緑地はともに最も近い緑地群までは600 m以上離れており、キタリスの平均分散距離よりも長い。岩手大学緑地と最も近い高松緑地群間の土地利用は主に住宅地と幹線道路であり、民家の単木や生

垣等が点在するのみで、まとまった樹林地はない。一方で、新庄緑地と最も近い愛宕山緑地間の土地利用は住宅地と河川であり、同様にまとまった樹林地は存在しない。

しかし、東側に山塊部が存在し、同じく山塊部に近い白百合緑地で捕獲された個体との間に遺伝的関係が認められた。そのため、山塊部を介して他緑地群との遺伝子交流が行われていると考えられる。

まとめると、岩手大学緑地はその他の緑地群から本種が分散することが困難であり、本種の遺伝子交流が妨げられていると考えられる。一方で、新庄緑地も岩手大学緑地と同様に他緑地群と直接個体が移動分散することは困難だが、近隣にある山塊部を介して本種の遺伝子交流が行われていると考えられる。この違いは、他緑地群と山塊部の空間的位置関係によって生じていると考えられる。その結果、調査地周辺の本種の遺伝子交流は、岩手大学緑地のみが他緑地群と孤立しており、他緑地群間では本種の遺伝子交流が行われている可能性が高い。

岩手県盛岡市の都市緑地に生息するリスは合計で13個のクラスターに分類され、そのクラスター数は緑地毎に異なっていた。本種の遺伝子に関する研究は限られており、生息地間での比較を行った事例は Tamura and Hayashi (2007) のみである。この研究では、ミトコンドリア DNA を用いて東京都の山塊部と都市近郊林1箇所の比較を行っており、山塊部で7種類、都市近郊林で5種類のハプロタイプが検出されたことを報告している。本研究とは使用した遺伝子マーカーが異なっており、調査地の面積や緑地数等も異なるため単純には比較できない。しかし、本研究で得られたクラスター数は

山塊部で報告された7種類のハプロタイプよりも多いことから、一定の遺伝的多様性は確保できていると考えられる。

本研究では緑地毎に解析できた個体数が異なっており、各緑地での遺伝的多様性は評価することは出来ない。また、都市では遺伝子交流が阻害されるだけでなく、遺伝的分化が進む (Selonen et al. 2018)。本研究では、遺伝子交流に焦点を当てたが、解析個体数が少なく、遺伝的分化について検討出来ていない。更に、一部の緑地ではリスの長期にわたる生息が確認されているが、生息が断続的になっている緑地もある。今後、都市でのリス保全を検討するうえで、本種の遺伝的分化と個体群の維持に必要な条件について明らかにする必要がある。また、十分なサンプルを入手することで、定量的に遺伝的交流について示すことが出来るだろう。

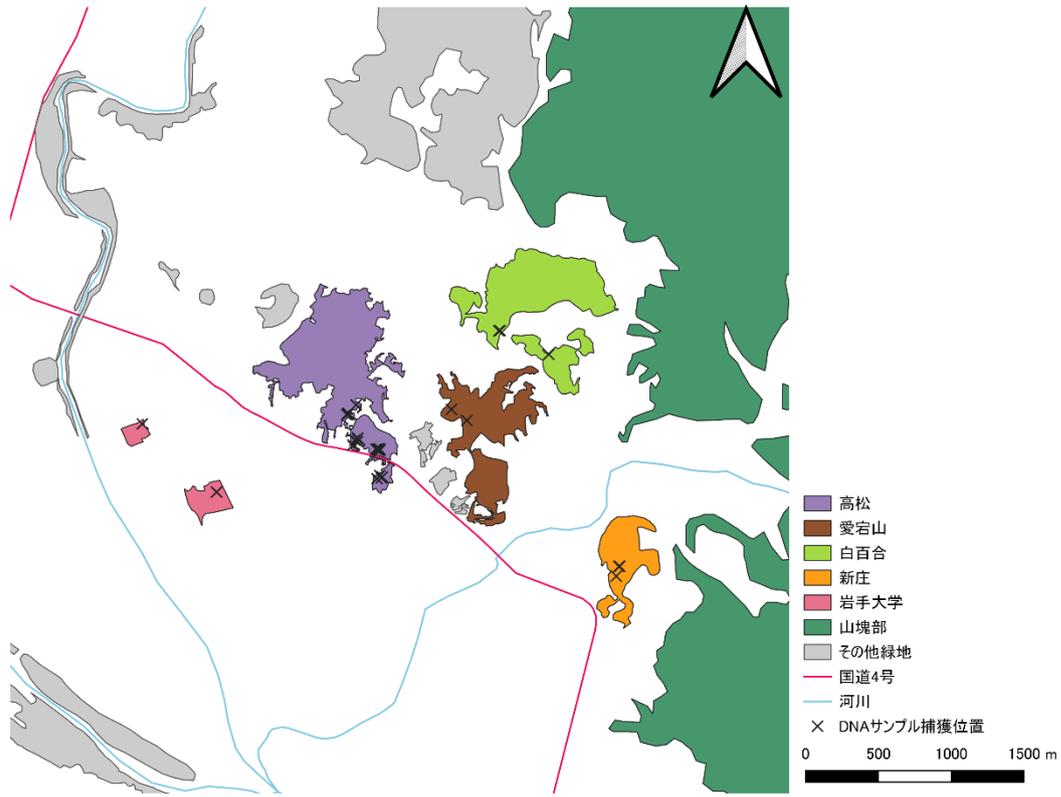


図 4-1. 調査地と捕獲位置. 高松緑地群の緑地 ID は他章と同様であるため, 省略した.

表 4-1. 各緑地間と山塊部までの距離 (m)

	山塊部	高松	愛宕山	白百合	新庄
高松	1171.0	—	—	—	—
愛宕山	501.6	222.1	—	—	—
白百合	123.7	425.5	39.2	—	—
新庄	103.5	1478.9	670.6	894.9	—
岩手大学	2687.2	623.8	1520.3	1969.9	2521.7

表 4-2. 各緑地の解析個体数とクラスター数

捕獲緑地	解析頭数 (頭)		クラスター数	
	オス	メス		
高松	緑地1	6	3	6
	緑地3	2	5	2
	緑地8	3	2	2
	小計	11	10	7
愛宕山	2	0	2	2
白百合	3	1	4	4
新庄	1	3	3	3
岩手大学	0	2	1	1

表 4-3. 各クラスターを構成する個体

クラスターNo.	個体ID					
0	M009	JM04				
1	M010	M012	JF05			
2	M011	JM01	JM02	F008	JF03	SRM2
3	M014	M015	JM05	JM06	F011	
4	JM03	F010				
5	F009	JF01	JF02			
6	JF04	MYF3				
7	SRM1	AGM2				
8	SRM4					
9	SRF1	MYF1				
10	MYM1	MYF2				
11	AGM1					
12	IWF1	IWF2				

個体 ID は、AG が愛宕山緑地、SR が白百合緑地、MY が新庄緑地、IW が岩手大学緑地での捕獲個体を示し、その他の個体は高松緑地群での捕獲個体である。

同じ緑地の個体は同色で示した。Jが含まれている個体は亜成獣で捕獲されたことを示す。

第5章 総合考察

本論文では、都市緑地に生息するリスの移動に関する知見を得るとともに、個体の移動によってもたらされる分断化された緑地間での遺伝子交流が行われているかどうかを検討することを目的に研究を行った。第2章では、リスの詳細な移動経路による環境選択性について調査し、本種は針葉樹とクルミ域を選好して移動し、開放地と建築物等は回避していることが明らかになった。特に針葉樹は、これまでの滞在時間に焦点を置いた研究（小林ほか 2009；西ほか 2012；田村 1998；矢竹ほか 1999）では回避される傾向が強かったが、捕食者から発見されるリスクを抑えることが可能であることから、本種の移動経路として重要であることが示唆された。第3章では、リスの緑地間移動に着目し、成獣についてその性差と季節変化を検討した。その結果、メスは緑地間移動をほとんど行わず、オスが緑地間移動を行うことが明らかになった。また、オスの緑地間移動頻度には季節変化がみられ、樹冠開放期には緑地間移動をほとんど行わないことが分かった。その理由として、捕食リスクを回避している可能性が考えられた。また、追跡調査の結果から亜成獣は他緑地に分散していることが明らかになり、既往研究（菊池ほか 2016）の結果と合致した。第4章では、第2章と第3章の調査地とその周辺緑地に生息するリスの遺伝的關係についてゲノムワイドな解析を行って検討した。その結果、岩手県盛岡市の都市緑地群は緑地間で遺伝子交流が行われていることが示唆された。しかし、長距離に分断されている緑地は他緑地と遺伝的關係が確認されず、一部の緑地間では遺伝子交流が行われていない可能性が考えら

れた。また、緑地全体では他研究 (Tamura and Hayashi 2007) よりも多くのクラスターを確認したことから、ある程度の遺伝的多様性が保たれていると考えられた。

以上の結果を基に、岩手県盛岡市における都市緑地に生息するリスの移動と遺伝的交流の関係について考察する。まず、リスの移動経路の選好性と緑地間移動の季節変化に着目すると、捕食者から発見されにくい針葉樹を移動経路として利用し、捕食リスクを回避するために樹冠開放期は緑地間移動を行わなかった。このことから、リスの移動には潜在的な捕食リスクが大きく影響していると考えられる。また、樹冠開放期はリスの交尾期にあたり、この時期に緑地間移動が行われないことは成獣個体の緑地間移動は繁殖行動に影響を及ぼしておらず、遺伝子交流を促進する結果には結びついていない可能性が考えられた (第3章)。しかし、実際には岩手県盛岡市の都市緑地群では遺伝的交流が行われていることが示唆された。また、亜成獣が他緑地に分散していたことも確認されている。これらのことから、都市緑地でのリスの遺伝子交流は成獣による移動ではなく、亜成獣の出生分散 (natal dispersal) によって促進されている可能性が高いと考えられる。

第2章では開放地や建築物等は移動経路として回避する環境であることが明らかになったが、第3章では、リスは展葉期にこれらの環境で分断されている緑地間を頻繁に移動していた。第2章の移動経路の選択性においても、展葉期には落葉樹を選好して移動する個体が増えた傾向がみられた。これらはともにリスの主要な餌資源であるクルミが不足する展葉期に餌資源を求めて移動していた可能性が考えられた。このことは、1箇所の都市緑地ではリスの生存に十分な餌資源を提供出来ていない可能性を

示しているかもしれない。リスが本来回避する環境である開放地や建築物を移動することは、地上を移動することによる捕食リスクを高めるだけでなく、ロードキルの増加にも繋がる可能性がある。このことは、都市緑地に生息するリスの個体数を減少させる要因となりうる。

以上のことを踏まえると、都市緑地に生息するリスの保全には、都市緑地での遺伝的多様性を維持するためには亜成獣の分散移動を考慮した都市緑地間距離の整備と、成獣個体が生息できる都市緑地面積の確保が重要であると考えられる。

緑地間での遺伝子交流を促進しているのは亜成獣の分散移動である可能性が高い。しかし、長距離に分断された緑地では、亜成獣の分散移動も行えていない可能性が考えられる。本種では都市部での分散移動に関する知見が不足しているが、同属のキタリスでの研究事例 (Selonen et al. 2018) では平均分散移動距離は約 400 m であった。今回の研究でも 400 m 未満の分断距離の緑地間では遺伝的交流が行われていると考えられた。そのため、都市での本種の保全には 400 m 毎にリスが生息可能な緑地を創出することが最低限必要だと考えられる。ただし、このような緑地創出は少なくともリスの行動圏が維持できる必要があり、大規模な土地利用の変更が必要となる。都市では土地利用を大幅に変更することは困難であるため、小規模な環境整備による保全策が求められる。今回の研究では、亜成獣のデータを十分に収集出来ていないが、成獣の移動経路の選好性は明らかになった。亜成獣の分散移動の方が成獣の日常的な移動よりも道路や建築物等の生息不適地でもより長距離移動できると考えられることから、成獣の移動経路で確認された針葉樹への選好性を考慮すると針葉樹による緑地間の移

動経路の創出が最も効果的である可能性が高い。本研究ではリスの分散移動に関する知見は得られておらず、緑地間に存在する民家の庭木等の微小な環境がリスの移動に与える影響は明らかに出来ていない。都市でのリスの保全を考えていく上で、都市での亜成獣の分散移動能力や緑地間の微小環境が本種の移動に与える影響を検討していく必要がある。

上記のような整備を行っても、移動した亜成獣が成獣に成長してもその緑地で生息できる緑地環境を整備しなければ、移動先緑地がエコロジカルトラップとなりかねない。第3章にて、緑地間移動頻度は緑地間の距離あるいは土地利用によって大きく異なっていた。成獣による緑地間移動は分断距離が約2 mと短く、交通量が少ない生活道路で分断された緑地間（緑地1-8間）でほとんどが確認された。一方、分断距離が約19 m、幹線道路で分断された緑地間では成獣による緑地間移動はほとんど確認されなかった。既往研究によると、公園の開放地であればリスは30 m程度の分断距離は移動できるが、地上環境によってその移動距離は大きく異なるとしている（矢竹 2016）。本調査地のように幹線道路や住宅で分断された場合、成獣リスが移動できる距離は大きく減少すると考えられる。また、緑地3（面積：約1.8 ha）では、本研究期間を通じて成獣メスの定着は確認できたが、成獣オスの捕獲および定着は確認できなかった。一方、緑地3では、リスの育児が確認されている。本調査地周辺の大規模緑地でのリスの平均行動圏面積はメスで1.45 ha、オスで3.65 haである（西ほか 2011）。このことから、メスは緑地3で行動圏を確立できた一方で、オスは何らかの資源が不足していることから緑地3程度の緑地面積では行動圏を確立できなかったと考えられる。こ

のことを踏まえると、都市でのリス保全を考える上で、少なくともオスが行動圏を確立できる緑地面積が必要であると考えられる。この緑地面積は、複数の緑地の合計であって良いが、オスが日常的に移動できる分断距離である必要があると考える。また、メスのリスは緑地間移動をほとんど行わないことから、少なくとも一つの緑地面積はその地域のメスのリスの行動圏面積以上である必要があると考える。更に、緑地には生存のために不可欠な餌資源のみでなく、移動経路、営巣場所として重要である常緑針葉樹が生育していることも重要であると考ええる。

最後に、あくまでもここで提言した内容は都市でのリスの保全を考える上での最低条件である可能性が高いことを付する。

要約

本論文では、都市緑地に生息するニホンリスの移動に関する知見を得るとともに、分断された緑地間での遺伝子交流が行われているかを検討した。

第2章では、岩手県盛岡市の都市緑地で、直接観察によってニホンリスの移動経路を特定し、植生の選択性を明らかにした。まず、リスを捕獲して発信機を装着し、2018年6月～2021年5月にかけて直接観察による追跡調査を行った。追跡調査は計85回行い、リスの出巢から入巢までの詳細な1日の移動経路を特定した。1日の移動距離はオスの方が長く、樹冠開放期には短くなった。また、性別による影響よりも季節による影響の方が大きいと考えられた。植生への選択性では、移動経路として全季節で針葉樹とクルミ域を嗜好し、開放地と建築物等を回避した。針葉樹は1年を通じて着葉しており、上空からの見通しが悪いことから、リスは捕食者から発見されるリスクを抑えるために針葉樹を選択的に利用していると考えられた。また、落葉樹の嗜好性は性別と季節によって異なり、メスは全季節で嗜好する傾向があった。季節では、展葉期に嗜好する個体の割合が他季節よりも高い傾向がみられた。これまでの研究では落葉樹を好む要因がクルミ類によるものとされていたが、本研究ではクルミ類以外の要因によって落葉樹が嗜好されている可能性が考えられた。

第3章では、成獣のリスの都市緑地間移動の性差と季節変化について明らかにした。2016年6月～2020年12月にかけて発信機を用いた追跡調査を行い、1日に1～5回リスの位置を測位した。その結果、合計で204回の成獣による緑地間移動を確認した。移動頭数はオスの方が有意に多く、移動個体の緑地間移動割合もオスが有意に高かつ

た。このことから、メスは緑地間移動をほとんど行わなかったが、オスは緑地間移動を行うことが明らかになった。性差は行動圏面積の違いや生息地利用によってもたらされていると考えられた。また、オスの緑地間移動頻度の季節変化について一般化線形混合モデルを用いて解析したところ、展葉期には緑地間移動頻度が増加し、樹冠開放期には低下することが分かった。展葉期は、主要な餌資源であるクルミ類が不足することから、クルミ類以外の餌資源を求めて緑地間移動していると考えられた。樹冠開放期は、オオタカやトビ等の猛禽類からの潜在的な捕食リスクを回避するために、緑地間移動を行わなかったと考えられた。また、樹冠開放期はリスの交尾期にあたるため、成獣の緑地間移動は遺伝子交流を促進する結果になっていない可能性が考えられた。

第4章では、第2章および3章の調査地周辺の緑地も調査地に加え、岩手県盛岡市の都市緑地に生息するリスの個体レベルでの遺伝的関係を明らかにし、緑地間で遺伝的交流が行われているか検討した。ゲノムワイドな解析手法である ddRAD-seq 法を用いて、一塩基多型 (SNP) による個体間の遺伝的類似性を解析した。その結果、調査地では13個のクラスターが確認され、第2章および第3章の緑地である高松緑地群から東側の山塊部までの間に点在している緑地で捕獲された個体は、他緑地の個体と同一のクラスターに分類された。高松緑地群から山塊部までの間に点在する緑地間では、遺伝子交流が行われていると考えられた。また、高松緑地群では21頭が7個のクラスターに分類された。このことから、ある程度の遺伝的多様性が維持されていると推察された。

リスの移動経路の選択性および緑地間移動の季節変化は、ともに捕食リスクを低下させるために生じたと考えられた。このことから、リスの移動は捕食者の影響を強く受ける可能性が考えられた。また、展葉期には落葉樹を移動経路として選好する傾向がみられ、同時期に緑地間移動頻度も増加した。このことから、展葉期は落葉樹に存在する餌資源が重要であると考えられ、1箇所の都市緑地では生息地としての質が不足している可能性が考えられた。

都市緑地に生息するリスの成獣による緑地間移動は遺伝子交流を促進しているとはいえなかった。一方で、遺伝子の解析によって調査地の緑地間では遺伝子交流が行われていると考えられた。亜成獣の追跡データでは多くの個体が他緑地に分散していた。これらのことから、都市緑地での遺伝子交流は亜成獣の出生分散によって行われていると考えられた。

都市緑地でのリスの保全を考える上で、亜成獣の分散に関する知見は個体群の維持に重要であると考えられるため、亜成獣の生態に関する知見を蓄積する必要があると考える。また、これに伴い亜成獣の分散を考慮した都市緑地の整備が求められる。

謝辞

本論文の調査，作成をするにあたり，岩手大学農学部動物科学科出口善隆博士，同学部食料生産環境学科原科幸爾博士，同学部森林科学科山内貴義博士，山形大学農学部食料生命環境学科江成広斗博士には終始ご指導いただいた。弘前大学農学生命科学部生物学科東信行博士には本論文の審査をして頂いた。また，岩手大学名誉教授青井俊樹博士，岩手大学農学部動物科学科松原和衛博士，同学部森林科学科小藤田久義博士，同学部共同獣医学科村上賢二博士には各種実験機材を貸して頂いた。西千秋博士には捕獲個体の不動化作業，現地調査に多大なご協力を頂き，様々な議論をさせて頂いた。現地調査をするにあたり，岩手大学農学部動物行動学研究室の皆様，同学部地域生態管理学研究室の皆様，同学部所属の諸後輩方にご協力頂いた。特に，岩手大学大学院総合科学研究科の中願寺加奈氏，元同大学共生環境課程の瀬川祥恵氏，松岡絢氏には数多くの調査にご協力頂いた。更に，岩手大学大学院総合科学研究科の同後輩の皆様には多角的なご意見と議論をさせて頂いた。調査地の所有者である皆様には私有地への立ち入りと罠の設置の許可を頂いた。特に，教浄寺，聖寿禅寺，東禅寺，法華寺，榊山稻荷神社の方々には数多くのご配慮を賜った。調査地の近隣住民の方々には早朝の調査にご理解を頂いた。以上の方々のご協力が無ければ本論文の作成には至らなかった。この場を借りて深く感謝申し上げます。

引用文献

Atmar, W. and Patterson, D. B. 1993. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia* 96 : 373–382.

Babińska-Werka, J. and Żółw, M. 2008. Urban populations of the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in Warsaw. *Annales Zoologici Fennici* 45: 270–276.

Bhattacharya, M., Primack, B. R. and Gerwein, J. 2003. Are roads and railroads barriers to bumblebee movement in a temperate suburban conservation area?. *Biological Conservation* 109 : 37–45.

Catchen, J., Hohenlohe, P. A., Bassham, S., Amores, A., & Cresko, W. A. 2013. Stacks: an analysis tool set for population genomics. *Molecular ecology* 22 : 3124–3140.

Catchen, J. M., Amores, A., Hohenlohe, P., Cresko, W., & Postlethwait, J. H. 2011. Stacks: building and genotyping Loci de novo from short-read sequences. *G3* 1 : 171–182.

出口善隆・神水彩花・西 千秋. 2017. 盛岡市高松公園におけるニホンリスの食物採取後の摂食場所選択. *岩手大学演習林報告* 48 : 41–46.

DeMarco, C., Cooper, S. D., Torres, E., Muchlinski, A. and Aguilar, A. 2021. Effects of urbanization on population genetic structure of western gray squirrels. *Conservation Genetics* 22: 67–81.

Diamond, M. J. 1975. The island dilemma: Lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biological Conservation* 7 : 129–146.

Ewels, P., Magnusson, M. Lundin, S. and Käller, K. 2016. MultiQC: summarize analysis results for multiple tools and samples in a single report. *Bioinformatics* 32 : 3047–3048.

Fey, K., Hämäläinen, S. and Selonen, V. 2016. Roads are no barrier for dispersing red squirrels in an urban environment. *Behavioral Ecology* 27: 741–747.

Gaines, S. M., Diffendorfer, E. J., Tamarin, H. R. and Whittam, S. T. 1997. The Effects of Habitat Fragmentation on the Genetic Structure of Small Mammal Populations. *Journal of Heredity* 88 : 294–304.

濱田瑞穂・柳川 久. 2015. 帯広畜産大学キャンパスにおけるエゾリスの生態 2. 帯広農業高等学校と帯広畜産大学間の道路横断. 帯広畜産大学学術研究報告 36 : 37-44.

Hämäläinen, S., Fey, K. and Selonen, V. 2019. The effect of landscape structure on dispersal distances of the Eurasian red squirrel. *Ecology and Evolution* 9:1173–1181.

Hill, M. F. and Caswell, H. 1999. Habitat fragmentation and extinction thresholds on fractal landscapes. *Ecology Letters* 2 : 121–127.

依田 憲. 2011. 移動・どこに住むのか. 行動生態学 (日本生態学会, 編) pp. 49–70. 共立出版. 東京.

Jokimäkia, J., Selonenb, V., Lehtikoinenc, A. and Kaisanlahti-Jokimäkia, M. 2017. The role of urban habitats in the abundance of red squirrels (*Sciurus vulgaris*, L.) in Finland. *Urban Forestry & Urban Greening* 27 : 100–108.

片岡友美. 1998. 森林の分断化によるニホンリス生息域の減少. *リスとムササビ* 4 : 1–4.

Kataoka, T. and Tamura, N. 2005. Effects of habitat fragmentation on the presence of Japanese squirrels, *Sciurus lis*, in suburban forests. *Mammal Study* 30: 131–137.

Kato, J. 1985. Food and hoarding behavior of Japanese squirrels. *Japanese Journal of Ecology* 35: 13–20.

菊池晏那・西 千秋・出口善隆. 2015. 都市孤立林におけるニホンリス幼獣の分散.
哺乳類科学 55 : 201–207.

菊池晏那・西 千秋・出口善隆. 2016. 盛岡市の都市近郊林に生息するニホンリスの
営巣生態の季節変化. 哺乳類科学 56 : 129–134.

小林亜由美・神崎伸夫・片岡友美・田村典子. 2009. 富士山亜高山帯に生息するニホンリス (*Sciurus lis*) の環境選択とゴヨウマツ (*Pinus parviflora*) 球果の選択性.
哺乳類科学 49 : 13–24.

Kopij, G. 2014. Distribution and abundance of the red squirrel *Sciurus vulgaris* in an urbanised environment. *Acta Musei Silesiae. Scientiae Naturales* 63: 255–262.

Manly, B. F. J., McDonald, L. L., Thomas, L. D., McDonald, T. L. and Erickson, P. W. 2002. Resource selection by Animals. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 221 pp.

Mazzamuto, M. V., Merrick, M. J., Bisi, F., Koprowski, J. L., Wauters, L. and Martinoli, A. 202

0. Timing of resource availability drives divergent social systems and home range dynamics in ecologically similar tree squirrels. *Frontiers in Ecology and Evolution* 8: 174–184.

McCleery, R. A. 2009. Reproduction, juvenile survival and retention in an urban fox squirrel population. *Urban Ecosystems* 12: 177–184.

McCleery, R. A., Lopez, R. R., Silvy, N. J. and Kahlick, S. N. 2007. Habitat use of fox squirrels in an urban environment. *The Journal of Wildlife Management* 71: 1149–1157.

McCleery, R. A., Lopez, R. R., Silvy, N. J. and Gallant, D. L. 2008. Fox squirrel survival in urban and rural environments. *The Journal of Wildlife Management* 72: 133–137.

McCleery, R. A. and Parker, I. D. 2011. Influence of the urban environment on fox squirrel range overlap. *Journal of Zoology* 285: 239–246.

Miles, S. L., Rivkin, R., Johnson, T. J. M., Munshi-South, J. and Verrelli, C. B. 2019. Gene flow and genetic drift in urban environments. *Molecular ecology* 28: 4138–4151.

- 村田晴子・金子弥生・日置佳之・亀山 章. 2000. 生態系ネットワーク計画のための
ニホンリスの生態調査 1. 水戸市周辺域における分布. 日本哺乳類学会 2000 年
度講演要旨集. P33.
- 西 千秋. 2012. 都市近郊林に生息するニホンリスの行動圏とそれを規定する要因に
関する研究. 岩手大学大学院連合農学研究科博士論文.
- 西 千秋・出口善隆・青井俊樹. 2011. 盛岡市の都市近郊林に生息するニホンリスの
雌雄別行動圏面積および行動圏重複率とオニグルミの資源量との関係. 哺乳類
科学 51 : 277-285.
- 西 千秋・出口善隆・青井俊樹. 2014a. 盛岡市の都市近郊林に生息するニホンリスの
営巣生態. 哺乳類科学 54 : 11-18.
- 西 千秋・只野由佳・出口善隆・青井俊樹. 2014b. 盛岡市の都市近郊林に生息するニ
ホンリスの食性. 岩手大学演習林報告 45 : 73-80.
- 西垣正男. 2001. 長野県の 2 地域におけるニホンリスの生態. リスとムササビ 9 : 2-
4.

西垣正男・川道武男. 1996. ニホンリス. 日本動物大百科 (川道武男, 編), p. 70-73.

平凡社, 東京.

大竹崇寛. 2017. 盛岡市市街地の小規模樹林地に生息するニホンリスの樹林地間移動.

岩手大学農学部学士論文.

大竹崇寛・原科幸爾・西 千秋・出口善隆. 2018. 都市部の小規模樹林地に生息する

ニホンリスの樹林地間移動. 哺乳類科学 58 : 227-235.

尾崎研一・工藤琢磨. 2002. 行動圏：その推定法, 及び観察点間の自己相関の影響.

日本生態学会誌 52 : 233-242.

Parker, S. T. and Nilon, H. C. 2008. Gray squirrel density, habitat suitability, and behavior in urban parks. *Urban Ecosystems* 11: 243-255.

Peterson, K. B., Weber, N., Kay, H. E., Fisher, S. H. and Hoekstra, E. 2012. Double Digest RAD seq: An Inexpensive Method for De Novo SNP Discovery and Genotyping in Model and Non-Model Species. *PLoS ONE* 7: e37135. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0037135>

Pierro, D. E., Molinari, A., Tosi, G., and Wauters, A. L. 2008. Exclusive core areas and intrasexual territoriality in Eurasian red squirrels (*Sciurus vulgaris*) revealed by incremental cluster polygon analysis. *Ecological Research* 23 : 529–542.

Purcell, S., Neale, B., Todd-Brown, K., Thomas, L., Ferreira, M. A., Bender, D., Maller, J., Sklar, P., de Bakker, P. I., Daly, M. J., & Sham, P. C. 2007. PLINK: a tool set for whole-genome association and population-based linkage analyses. *American journal of human genetics* 81 : 559–575.

QGIS.org. 2020. QGIS Geographic Information System. QGIS Association. <http://www.qgis.org> (2020年7月4日確認).

R Core Team. 2020. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <http://www.r-project.org/> (2020年10月10日確認).

Randa, L. A. and Yunker, J. A. 2006. Carnivore occurrence along an urban-rural gradient: A landscape-level analysis. *Journal of Mammalogy* 87: 1154–1164.

Reher, S., Dausmann, K. H., Warnecke, L. and Turner, J. M. 2016. Food availability affects habitat use of Eurasian red squirrels (*Sciurus vulgaris*) in a semi-urban environment. Journal of Mammalogy 97: 1543–1554.

Rézouki, C., Dozières, A., Le Cœur, C., Thibault, S., Pisanu, B., Chapuis, J. L. and Baudry, E. 2014. A viable population of the European red squirrel in an urban park. PLoS ONE 9(8): e105111. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0105111>

Schell, J. C. 2018. Urban Evolutionary Ecology and the Potential Benefits of Implementing Genomics. Journal of Heredity 109: 138–151.

Scott, D. M., Berg, M. J., Tolhurst, B. A., Chauvenet, A. L. M., Smith, G. C., Neaves, K., Lochhead, J. and Baker, P. J. 2014. Changes in the distribution of red foxes (*Vulpes vulpes*) in urban areas in Great Britain: findings and limitations of a media-driven nationwide survey. PLoS ONE 9(6): e99059. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0099059>

瀬川祥恵. 2019. 都市部の小規模樹林地に生息するニホンリスの日周行動の季節変化. 岩手大学農学部学士論文.

Selonen, V., Fey, K. and Hämäläinen, S. 2018. Increased differentiation between individuals, but no genetic isolation from adjacent rural individuals in an urban red squirrel population. *Urban Ecosystems* 21: 1067-1074.

Shibata, K., Bando, K., Yaekashiwa, N., Matsuzaka and Tamate, B. H. 2003. A simple method for isolation of microsatellites from the Japanese squirrel, *Sciurus lis*, without constructing a genomic library. *Molecular ecology notes* 3: 657–658.

田村典子. 1998. ニホンリスの植生選択. *日本生態学会誌* 48 : 123–127.

田村典子. 2000. 都市近郊における森林の分断化とリスの生息分布. *森林防疫* 49 : 24–28.

Tamura, N. 2004. Effect of habitat mosaic on home range of the Japanese squirrel, *Sciurus lis*. *Mammal Study* 29: 9–14.

田村典子. 2011. リスの生態学. 東京大学出版会. 東京, 211pp.

Tamura, N and Hayashi, F. 2007. Five-year study of the genetic structure and demography of two subpopulations of the Japanese squirrel (*Sciurus lis*) in a continuous forest and an isolated woodlot. *Ecological Research* 22: 261–267.

土屋一彬・斎藤昌幸・弘中 豊. 2013. 都市生態学序説：「まち」の社会生態プロセスを理解する. *日本生態学会誌* 63 : 179–192.

Uchida, K., Suzuki, K., Shimamoto, T. and Yanagawa, H. 2015. Seasonal variation of flight initiation distance in Eurasian red squirrels in urban versus rural habitat. *Journal of Zoology* 298: 225–231.

Wauters, AL., Verbeylen, G., Preatoni, D., Martinoli, A. and Matthysen, E. 2010. Dispersal and habitat cuing of Eurasian red squirrels in fragmented habitats. *Population Ecology* 52: 527–536.

Wauters, L. and Dhondt, A. A. 1992. Spacing behaviour of red squirrels, *Sciurus vulgaris*: variation between habitats and the sexes. *Animal Behaviour* 43 : 297–311.

Webb, L. S., Riffell, K., Gee, L. K. and Demarais, S. 2009. Using fractal analyses to characterize movement paths of White-tailed deer and response to spatial scale. *Journal of Mammalogy* 90: 1210–1217.

Whittaker, J. R., Araújo, B. M., Jepson, P., Ladle, J. R., Watson, E. M. J. and Willis, J. K. 2005. Conservation Biogeography: assessment and prospect. *Diversity and Distributions* 11 : 3–23.

White, G. C. and Garrott, R. A. 1990. *Analysis of Wildlife Radio-Tracking Data*. Academic Press, London, 383pp.

Wolff, O. J. 1994. Move on juvenile dispersal in mammals. *Oikos* 71: 349–352.

矢竹一穂. 2010. ニホンリスの巣と営巣特性. *森林野生動物研究会誌* 35 : 7–12.

矢竹一穂. 2014. 千葉県北部におけるニホンリスの繁殖期. *哺乳類科学* 54 : 265–268.

矢竹一穂. 2016. ニホンリスの林冠移動と地上移動. *森林野生動物研究会誌* 41 : 51–58.

矢竹一穂・秋田 毅・阿部 學. 1999. 人工放獣されたニホンリスの空間利用. 哺乳類科学 39 : 9-22.

矢竹一穂・田村典子. 2001. ニホンリスの保全ガイドラインつくりに向けて III. ニホンリスの保全に関わる生態. 哺乳類科学 41 : 149-157.