

都市部に生息するニホンリスの緑地間移動の性差と季節変化

大竹 崇寛¹, 西 千秋², 原科 幸爾^{3,4}, 出口 善隆^{3,4}

¹ 岩手大学大学院連合農学研究科

² 岩手野生動物研究所

³ 岩手大学農学部

⁴ 岩手大学次世代アグリイノベーション研究センター

摘 要

都市緑地は都市における生物の重要な生息地であるが、分断化が進むことにより多くの野生動物の生息に悪影響が及ぶことが知られている。樹上性動物であるニホンリス (*Sciurus lis*) は、これまで生息地の分断化に脆弱だと考えられてきたが、一部の都市では都市環境に適応し、都市緑地間を移動しながら生息している。本研究は岩手県盛岡市の都市緑地に生息するニホンリスの緑地間移動の性差と季節変化を明らかにするために、ラジオテレメトリー法による追跡調査を行った。オス8頭、メス10頭を追跡した結果、11頭が緑地間移動をし、計204回の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った。また、オスは展葉期に緑地間移動頻度が高く、樹冠開放期に著しく低下した。性差は雌雄間の生息地利用や行動圏サイズの違いから生じ、季節変化は餌資源の変化と捕食リスクの回避によるものと考えられた。交尾期に緑地間移動がほとんど確認されなかったことから、本調査においては、成獣の生息地移動によって遺伝的交流が行われている可能性は低いことが示唆された。

はじめに

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, URL : <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)。都市緑地は都市における生物の重要な生息地

であり、生息地の改変・分断は一般に遺伝的多様性の減少や地域個体群の絶滅を引き起こす。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 Yunger 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 (*S. 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 (*S. 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接続性が個体数密度に影響していること (Babińska-Werka and Żółt 2008 ; Kopy 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。また、北海道帯広市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)。

ニホンリス (*S. 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). 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). そのため近縁種のキタリスとは異なり、本種は森林が分断されている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行動圏(西ほか 2011)や食性(西ほか 2014b), 営巣生態(西ほか 2014a; 菊池ほか 2016), 分散(菊池ほか 2015)に関する研究がされている. しかし、これらの研究は 50 ha 以上の比較的大きな緑地を対象としている. 都市部では、大規模緑地が残されているケースは少なく、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. 大竹ほか(2018)は、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. 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、性差についても言及していない. 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.

本研究では、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.

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 か所(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(調査地中心付近は北緯 39°43'20"N, 東経 141°08'47"E; 図 1). 緑地のナンバリングは大竹ほか(2018)に合わせたが、伐採等により各緑地面積は異なっている. 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

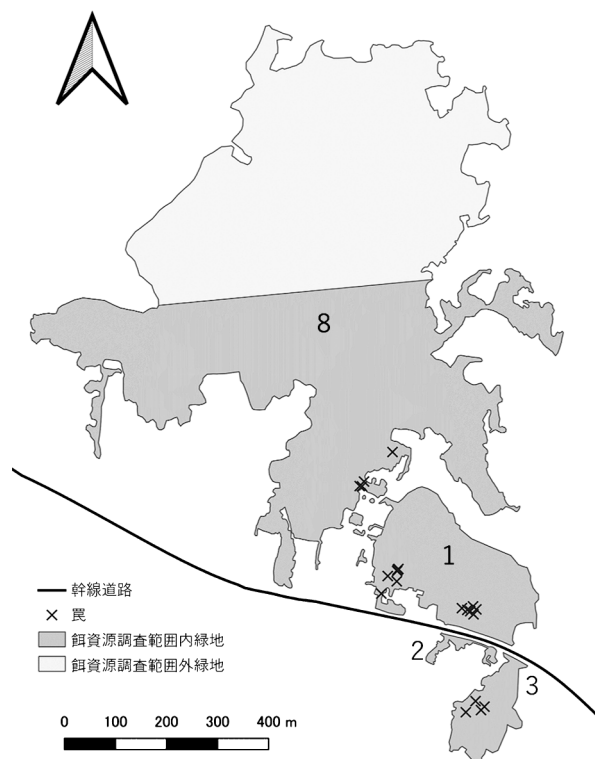


図 1. 調査地. ナンバリングのない緑地は面積が 0.1 ha に満たないものである.

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 は大部分が都市公園で残りの部分は社寺林となっている. 各緑地の植生は概ね共通しており、上層植生はスギ(*Cryptomeria japonica*), コナラ(*Quercus serrata*), クリ(*Castanea crenata*)を主とした針広混交林であり、下層植生はササ(*Sasa* sp.)や低木のアオキ(*Aucuba japonica*), ヤマブワ(*Morus australis*)等が繁茂する箇所と下層植生がない箇所がモザイク状に分布している. なお、都市公園と社寺林で植生に大きな違いはない. 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. 本調査地周辺のリスの行動圏面積がオスで約 3.65 ha(西ほか 2011)であることから、円

状と仮定した場合の直径約215 mよりも離れている緑地8と緑地2, 3は本種の生態的に直接移動できないものと推測される。

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2020年に行った現地踏査にて、緑地1, 2, 3の全域および緑地8の一部(図1)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(大竹崇寛 未発表)。

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の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。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と酒石酸ブトルフェノール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年に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, 2016年度, 2017年度: 第7078-6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、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った時あるいは2020年12月31日まで行った。リスの測位は受信機(FT290MarkII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ニング法(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。

得られた測位点を基に各個体の緑地間移動の回数を計測した。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回の移動とみなした。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。今回得られた緑地と定義していない場所得られたデータは、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。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。

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、4～6月を樹木が展葉し、クルミ類が結実する前の「展葉期」、7, 8月を樹冠が閉鎖し、結実したクルミ類をリスが利用し始める「樹冠閉鎖期」、9, 10月を樹木の落葉が始まり、クルミ類の貯食が多く確認される「落葉期」、11～3月を樹木の落葉が完了する「樹冠開放期」の4つに区分した。この4つの季節をカテゴリカル変数とした。その際、基準となる季節は樹冠閉鎖期とした。

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（以下、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点以上の測位点が得られなかった個体はその動態を十分に把握できなかったとみなし、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に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、緑地間移動をした個体の緑地間移動割合（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について、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 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。

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（Fischer 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。緑地間移動をした 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（JF1）のみだった（表 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。

移動した 11 頭的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 2）。

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 に示した。偏回帰係数から、緑地間移動頻度に対して展葉

表 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	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)
	JF1**	200	1	2016.10.01 ~ 2017.08.02	347	6	338 (3)	9 (1, 2)
	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.

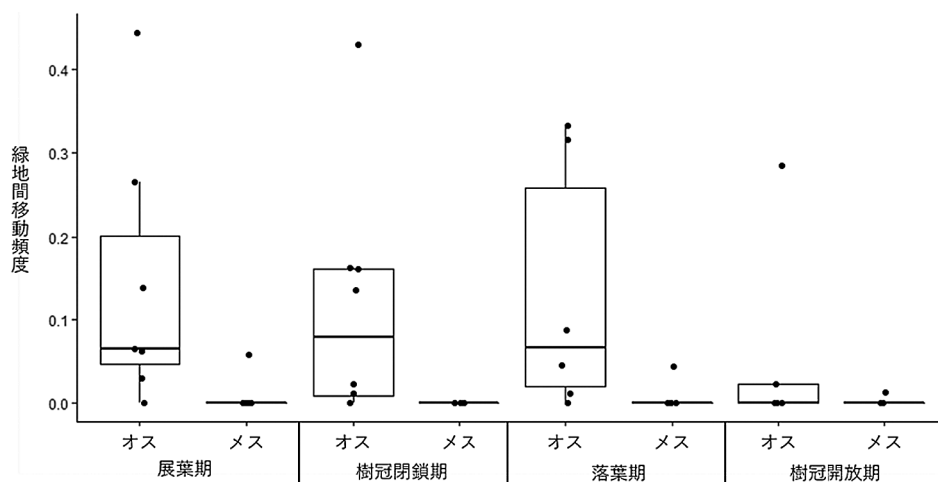


図2. 雌雄別・季節別緑地間移動頻度. 黒点は個体毎の実測値を示し, 箱ひげ図内部の実線は中央値, 各箱の上端と下端はそれぞれ第三四分位と第一四分位, 縦線の両端は最大値と最小値を示す. この範囲外にある黒点は外れ値を示す.

表2. 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	JF1	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

表3. オスのリスの緑地間移動頻度に与える季節の各推定値

	偏回帰係数	標準誤差	Wald統計量	P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	-1.6390	0.3991	-4.107	<0.001

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 ($P < 0.001$).

亜成獣期間に測位できた6頭 (オス3頭, メス3頭) は全て緑地間移動を行った (表2). 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. JF1, JF5, JM1は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できなかった. 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多く確認され, メスよりも高い頻度で行っていた. 本種の生息地利用の性差を検討した研究は少ない. 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大きいことが知られており(西ほか2011; 田村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に存在する利用不適地を含んで行動圏を確立する一方で、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行動圏を確立することで緑地間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)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。

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。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と想定される。リスは冬季になると落葉樹の球状葉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)。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、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想定される。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できなかったが、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。これらの社会的に優位な個体も、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。本研究では本種の遺伝的交流の事実は明らかにできなかったため、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. 本調査地の緑地ではこれらの餌資源量を明確にしていないが、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.

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 間を移動したのはメス個体の JF1 のみであり、主利用緑地は緑地 3 だった (表 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、JF1 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. 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). JF1 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 や、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 JF1 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 JF1 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. 幹線道路の横断が促進されたその他の要因として、個体の個性や個体間関係が考えられる. このうち、個体間関係について、JF1 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. そのため、今回確認された JF1 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い.

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できなかった. 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、幹線道路を横断したのは上述したメス 1 頭 (JF1) 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.

リスが緑地間移動を行う要因として、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*) やトビ (*Milvus migrans*) 等の猛禽類が挙げられる (矢竹・田村 2001 ; Jokimäki 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された。

謝 辞

本研究を進めるにあたり、調査地の地権者の方々には私有地への侵入および罠の設置の許可を頂いた。また、岩手大学農学部動物行動学研究室ならびに同学部地域生態管理学研究室の方々には追跡調査に協力して頂いた。この場を借りて深く感謝致します。本研究の一部は文部科学省科学研究費補助金（課題番号:19K06105, 代表者:原科幸爾）の助成を受けて実施した。

引用文献

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

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.

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.

Jokimäki, J., Selonen, V., Lehikoinen, A. and Kaisanlahti-Jokimäki, 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.

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

Mazzamuto, M. V., Merrick, M. J., Bisi, F., Koprowski, J. L., Wauters, L. and Martinoli, A. 2020. Timing of resource availability drives divergent social systems and home range dynamics in ecologi-

cally 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.

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.

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.

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

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

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

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).

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>

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>

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.
 田村典子. 2011. リスの生態学. 東京大学出版会. 東京, 211 pp.
 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.
 White, G. C. and Garrott, R. A. 1990. Analysis of Wildlife Radio-Tracking Data. Academic Press, London, 383 pp.
 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・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づくりに向けて III. ニホンリスの保全に関わる生態. 哺乳類科学 41: 149–157.

ABSTRACT

Inter-habitat movement of Japanese squirrels in urban landscapes across seasonal changes and between sexes

Takahiro Otake^{1,*}, Chiaki Nishi², Koji Harashina^{3,4} and Yoshitaka Deguchi^{3,4}

¹ United Graduate School of Agricultural Sciences, Iwate University, Ueda 3-18-8, Morioka, Iwate 020-8550, Japan

² Iwate Wildlife Research Institute, Sotoyamagishi 74-26, Morioka, Iwate 020-0004, Japan

³ Faculty of Agriculture, Iwate University, Ueda 3-18-8, Morioka, Iwate 020-8550, Japan

⁴ Agri-Innovation Center, Iwate University, Ueda 3-18-8, Morioka, Iwate 020-8550, Japan

*E-mail: kantopoaro@yahoo.co.jp

Wildlife habitats in urban areas are generally highly fragmented and this has negative impacts on mammalian species. However, some mammals have adapted to urban environments sufficiently well to maintain and expand their population. The Japanese squirrel (*Sciurus lis*), an arboreal animal, is thought to be sensitive to habitat fragmentation. In some urban areas, they do move between habitats. To clarify the inter-habitat movement of squirrels within the urban landscape based on seasonal changes and sex differences, we radio-tracked 18 squirrels in Morioka City, Iwate Prefecture, Japan. We observed 204 movements between habitats in eight males and three females. The number and frequency of inter-habitat movement of individuals were significantly higher in males than in females. Males showed a high frequency of inter-habitat movement during the leaf expansion period and significantly less movement during the deciduous period. The different movement patterns between the sexes were attributed to differences in habitat use and mode of establishing home ranges. Seasonal changes in inter-habitat movement are thought to be driven by changes in food resources and endeavor to avoid predation risks. Little movement was observed during the mating season, suggesting that genetic exchange was not promoted by the inter-habitat movement of adults within the study site.

Key words: inter-habitat movement, Japanese squirrel, seasonal changes, urban

受付日: 2021年7月22日, 受理日: 2021年12月29日 (責任編集者: 田中 浩)

著者: 大竹崇寛, 〒020-8550 岩手県盛岡市上田 3-18-8 岩手大学大学院連合農学研究科 ✉ kantopoaro@yahoo.co.jp

西 千秋, 〒020-0004 岩手県盛岡市外山岸 74-26 岩手野生動物研究所

原科幸爾・出口善隆, 〒020-8550 岩手県盛岡市上田 3-18-8 岩手大学農学部/岩手大学次世代アグリイノベーション研究センター