

短 報

北海道東部における初冬のホッチャレ消費者

鎌内 宏光*・佐藤 修一**・林 大輔***・岡部 芳彦***・勝山 智憲***・
福島慶太郎**・吉岡 歩****・佐藤 拓哉*****・徳地 直子**・仲岡 雅裕*

Consumer of salmon carcasses in early winter of Eastern Hokkaido

Hiromitsu KAMAUCHI*, Syuichi SATO**, Daisuke HAYASHI***, Yoshihiko OKABE***, Tomonori KATSUYAMA***,
Keitaro FUKUSHIMA**, Ayumu YOSHIOKA****, Takuya SATO*****, Naoko TOKUCHI**, Masahiro NAKAOKA*

高緯度域では遡河性魚類によって河川に輸送される海洋由来栄養塩 (Marine derived nutrient : MDN) が河川内および河畔域の生物群集に影響を与えているとされる。本研究では北海道東部の森林河川上流部において初冬にシロザケ死骸 (ホッチャレ) を約 800 kg 散布し、ホッチャレの消費者を明らかにした。散布した死骸は 10 日間でほとんどすべて消費された。自動撮影された画像から、消費者はカラス類が優占しており、トビおよびオオワシを含めて鳥類が 96 % を占めた。カラス類は近隣の牧場で越冬している個体が移動したと思われる。自動撮影された画像では、カラス類の摂食は少なくともホッチャレの一部が水面上に露出した場合に限られていたのに対して、オオワシは水面下のホッチャレも摂食した。集水域の周囲の土地利用や河川の水深および河道形状がホッチャレの消費者組成に影響することが示唆された。鳥類は、秋に MDN を輸送するクマとは行動範囲や摂食パターンが異なるため、初冬にシロザケが遡上する河川では、MDN の散布距離や散布量が秋とは異なることが考えられる。

キーワード：海洋由来栄養塩、河畔林、カラス、オオワシ、標茶

Marine derived nutrient (MDN), which is carried to stream by anadromous animals, affects stream and riparian ecosystems at high latitudes. To clarify the consumer of salmon carcasses during early winter of Eastern Hokkaido, we carried out a field experiment on spreading out carcasses (ca. 800 kg) at a woodland stream. Almost all of carcasses were consumed during 10 days. Crows was dominant, and birds abundance including black kite and Steller's sea eagle occupied 96 % of photo-trapping data. Crows were thought as immigrant from ranches surrounding experimental watershed. From the photo-trapping data, although crows fed only if, at least, a part of carcass was exposed over the water surface, Steller's sea eagle fed carcass even if it submerged. It suggests that land use of surrounding the watershed, channel morphology or depth of stream would affect the composition of carcasses consumer. Because of unique behavior (e.g. migration distance, feeding pattern) by bird, spreading distance and amount of MDN would show different pattern against autumn in streams that salmon runs in early winter.

Key words: Marine derived nutrient, Riparian forest, Crow, Steller's sea eagle, Shibecha

1) 背景と目的

サケマス類の産卵遡上に伴う海洋由来栄養塩 (MDN) の河川及び陸域への輸送は、陸域と海洋の結びつきの典型的な経路の一つとされている (Gende *et al.* 2002; Helfield and Naiman 2001, 2006; Schindler *et al.* 2003; 帰

山 2005)。北海道におけるサケマス類の遡上期は長期に亘っており、カラフトマスでは晩夏から初秋 (伊藤ら 2006; 前川 2004)、シロザケでは河川によって異なるが全体では 9 ~ 2 月に及ぶ (佐野・久保 1946, 1947)。これまでの研究では、秋期に遡上するサケマス類 (死骸を含む) がほ乳類や鳥類によって捕食され、MDN が陸上

* 北海道大学北方生物圏フィールド科学研究センター厚岸臨海実験所

** 京都大学フィールド科学教育研究センター

*** 京都大学フィールド科学教育研究センター北海道研究林

**** 京都大学フィールド科学教育研究センター上賀茂試験地

***** 京都大学次世代研究者育成センター

* Akkeshi Marine Station, Aquatic Research Station, Field Science Center For Northern Biosphere, Hokkaido University.

** Field Science Education and Research Center, Kyoto University.

*** Hokkaido Experimental Forest, Field Science Education and Research Center, Kyoto University.

**** Kamigamo Experimental Station, Field Science Education and Research Center, Kyoto University.

***** Hakubi Center, Kyoto University.

に拡散されることが報告されている (Helfield and Naiman 2006; Quinn *et al.* 2009). Schindler *et al.* (2003) は河畔林における複雑な窒素循環過程における MDN の役割が詳細に検討される必要性を指摘しているが、MDN は、河川内の生物群集や物質循環を改変する (Chaloner *et al.* 2002; Zhang *et al.* 2003) だけでなく、河畔の土壌 (Gende *et al.* 2007; 柳井ら 2006) や植物 (Helfield and Naiman 2001; Nagasaka *et al.* 2006) に取り込まれているとされている。しかし、積雪期に遡上した (例えば 12-1 月にピークを迎える道東の西別川 (佐野・久保 1946) など) サケの死骸 (ホッチャレ) については、MDN の分散者としての機能が大きいとされるクマが冬眠しており、また陸上における生物分解も低下するので、秋期とは異なる過程を経ると予想される。北海道東部では、積雪前後にシベリア等から飛来するオオワシやオジロワシもホッチャレ等も食べる事が知られている (齊藤・渡辺 2006)。クマと鳥類では移動距離や行動様式が大きく異なるので、ホッチャレに含まれる MDN の散布は季節によるホッチャレ消費者の変化によって様式が異なると思われる。しかしキツネなどの冬眠しない哺乳類や他の鳥類を含めて、積雪期に遡上するサケのホッチャレの消費者に関する知見は少ない。そこで本研究では、道東における初冬のホッチャレ消費者を明らかにする事を目的とした野外実験を行った。

2) 調査地と方法

野外調査は、京都大学フィールド科学教育研究センター北海道研究林標茶区 (N 43° 17', E 147° 37') で行った。標高は 50~140 m, 面積は 1443 ha, 年平均気温は 5.5°C (1月 -9.1°C, 8月 19.6°C; (竹内ら 1982), 年降水量は 1060 mm (880~1590 mm), 森林土壌は黒色火山灰土, 岩相は非アルカリ火砕流 (後期更新世~完新世) (産業技術総合研究所地質調査総合センター 2003), 土壌凍結深度は 40 cm (竹内ら 1982) である。主要な高木種はミズナラ, ハルニレ, ヤチダモ, ケヤマハンノキ, キハダ, イタヤカエデ, シラカンバ, 亜高木および低木種ではハシドイ, エゾヤマザクラ, ヤマグワ, ホザキシモツケ, マユミ, ネムロブシダマ, エゾニワトコであり, 林床はミヤコザサが優占するが, ヨブスマソウ, ハンゴンソウ, エゾブキ, エゾイラクサが出現し, 河畔にはヤチボウズが見られる (大畠ら 1982a, b)。なお, 研究林の周囲は南隣 (町有林) を除いては牧場と隣接している (図 1)。

標茶区内の 10 の沢 (10 林班で唯一の河川) において, 2010 年 12 月 15 ~ 24 日にホッチャレの散布実験を行った。10 の沢は, 10 林班内に発し, 右股を合流しつつイ

ソチベツ川に合流する全長約 2 km の釧路川水系の 2 次河川であり, 10 林班が全集水域である (図 1)。河床は砂礫でバイカモ群落がパッチ状に分布している。下流部では, 川幅 1~2 m, 最大水深約 30 cm, 平均流量 0.11 m³ sec⁻¹ (鎌内, 未発表データ), 年平均水温は約 7°C (最

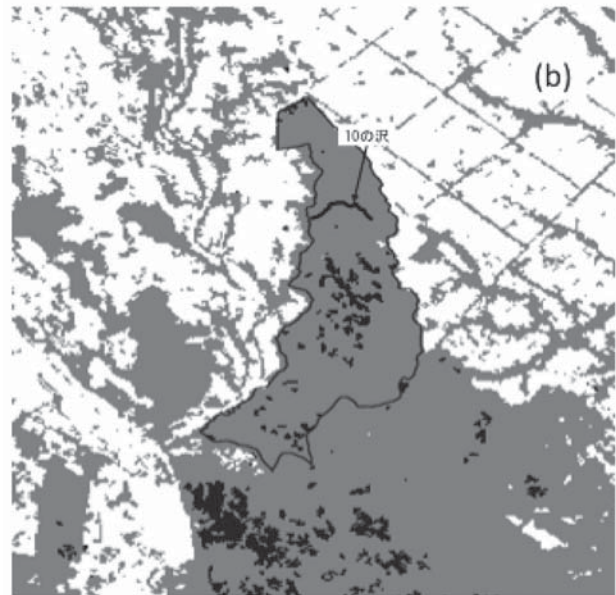
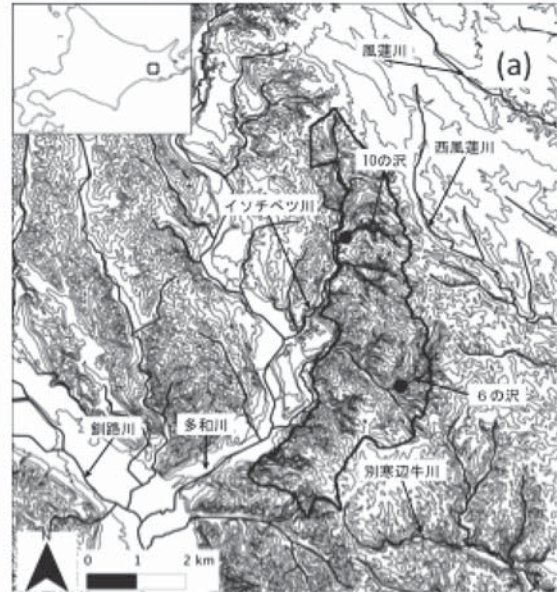


図 1: 調査地概要。(a): 地形図と北海道研究林標茶区の位置 (囲み内)。黒丸は採水した地点。(b): 北海道研究林標茶区 (囲み内) 周辺の土地利用状況 (「だいち」(ALOS) データを用いた高解像度土地利用土地被覆図 (日本全域, Ver.11.02) (JAXA) を加工した)。黒塗りは常緑樹林, グレーは落葉樹林, 白はその他 (市街地, 河川, 草地, 畑地)。

Figure 1: Study site. (a): Topography around and its location of Hokkaido Experimental Forest (enclosed). (b): Land-use around the Forest (arranged from the Precise Land-Use, Land-Cover Map based on ALOS data (JAXA)). Dark is evergreen forest, gray is deciduous forest, and white is the other (town, river, grassland · farmland).

高: 15 ~ 最低: 5 °C; 鎌内, 未発表データ) で冬季も凍結しない。釧路川水系では, イソチベツ川が流入する多和川下流までしかサケが遡上せず (二村・谷口 2002), 従って標茶区内の河川にはサケは遡上しない。実験河川周辺の別寒辺牛川 (厚岸町史編集委員会 2007), 風連川および西別川 (別海町百年史編さん委員会 1978) の各水系では自然遡上しており, そのうち西別川では冬期 (12 - 1 月) にも遡上のピークがある (佐野・久保 1946)。10 の沢では少数個体のアメマスが秋に産卵遡上する (鎌内, 未発表) が, アメマスは生涯に複数回産卵するためサケのようにホッチャレが河川に供給される事はほとんど無いとされる (Kawanabe 1989)。この他, 標茶区内の河川にはスナヤツメ, ヤマメ, ハナカジカが生息している (二村・谷口 2002)。10 林班の植生は, 明治以前の原生林が 1951 年に大径木択伐 (択伐率約 25 %; 北尾 1982) を経た樹高 20 m 程度の広葉樹林であり, カラマツを含めて針葉樹は生えていない (大畠ら 1982b)。散布したシロザケのホッチャレは 11 月に社団法人十勝釧路管内さけます増殖事業組合・芦別支場 (鶴居村) から譲渡を受け, 現地で雌雄別個体数と重量を計測 (オス 44 個体, メス 291 個体; 計 792 kg) 後, 冷凍にて保管した。散布日 (12 月 15 日) の前日に解凍し, 10 の沢に輸送後, 流程約 1 km にわたる河床にホッチャレを設置した。ホッチャレ 1 個体ごとに細木杭 1 本を貫通して河床に固定した。ホッチャレは 0.3 個体 m^{-1} になるよう配置した。ホッチャレの散布密度は, 先行研究 (0 - 1.8 個体 m^{-1} ; Ito *et al.* 2005; 伊藤ら 2006) の範囲内であり, 自然状態に近いと考えられる。散布区間の下流に木杭複数を河床横断的に立てて流出するホッチャレをモニタリングした。

散布区域の中間付近 2 カ所に, Cuddeback Capture® (Non Typical Inc., WI, USA) を各 1 台, 2010 年 12 月 16 ~ 24 日に設置した。林冠木の樹幹 (地上から約 1m) に水平よりやや下向きに設置した。撮影抑制時間 (1 回の撮影から次の撮影までの最小間隔時間) は 1 分間とし, それ以外の設定は出荷時のままとした。本機は赤外線センサーにより動物を検知し, 夜間にはフラッシュ撮影を行う。撮影された動物を同定し, 撮影された個体数および撮影回数をカウントした。本研究では, 撮影に使用したカメラのメモリがオーバーフローする事は無かったため, 装置の稼働期間は設置期間と等しいとした。また, 撮影期間中に散布地域を昼間に 4 回巡回して目視による動物相調査を補足的に行った。

10 の沢に加えて, 6 の沢 (6 林班) を対照として, 河川水中の無機イオン濃度を 2010 年 6 月から 2011 年 7 月までの間に各々 14 回測定した (10 の沢: 2010 年 6 - 8 月・

12 月・2011 年 2 月・5 - 6 月, 6 の沢: 2010 年 9 - 12 月・2011 年 2 月・5 - 6 月)。それぞれの集水域末端において採水した河川水を孔径 0.45 μm のメンブレンフィルター (CS45AN, ADVANTEC) でろ過し, 50 mL ポリエチレンボトルに採取した。試水中の硝酸イオン, アンモニウムイオン, リン酸イオン, 塩化物イオンの各イオン濃度をイオンクロマトグラフィー (ICS-90, Dionex 社製) で分析した。分析までは試料水を 4°C で保存した。

3) 結果と考察

実験期間中に, 散布区間下流に設置した木杭やその前後の河床には散布したホッチャレは見られなかったことから, ホッチャレの流失はなかったと思われる。ホッチャレは散布直後から摂食を受けた。散布から 10 日後にはほぼすべての個体が消失したことから, 12 月 24 日に実験を終了した。柳井ら (2006) は, 冬期にシロザケが遡上する北海道東部の河川 (集水域の 40 % が農地) においてホッチャレの消失過程を 11 月初旬から観察し, 33 日後ではほとんど消失しないが, 81 日後には全てのホッチャレが消失したことを報告している。日あたり・河川長あたりのホッチャレ消失速度は, 本研究では 33.5 個体 $\cdot km^{-1} \cdot 日^{-1}$ であったのに対して, 柳井ら (2006) では 33 日間で 2.4 個体 $\cdot km^{-1} \cdot 日^{-1}$ と, 遥かに低い。本研究では, ホッチャレを人為的に散布したという違いはあるものの, 条件によってホッチャレの消失速度は大きく異なる可能性が示唆された。

自動撮影装置によって計 64 枚が撮影され, 撮影率は 5.3 枚 $\cdot 日^{-1}$ であった。このうち, 何らかの動物が撮影されていたのは 58 枚であり, 残り 6 枚については装置の動作原因は不明であった。昼間に撮影されたのは 60 枚 (うち動作原因不明は 5 枚), 夜間は 4 枚 (同 1 枚) だった。撮影された動物のうち同定不能は 1 枚であり, 残り 57 枚からは 8 分類群 124 個体が同定された (表 1)。ハシブトガラスが 54 個体 (43.5 %) と優占しており, ハシボソガラス (18 個体, 14.5 %) およびカラスの 1 種 (29 個体, 23.4 %) を含めたカラス類では 101 個体 (81.5 %) であった。次いでトビ (15 個体, 12.1 %), オオワシ (3 個体, 2.4 %), 猛禽類の 1 種 (1 個体, 0.8 %) であり, 鳥類が合計で 96.8 % を占めた。また, 自動撮影装置では撮影されなかったが, 巡視中にオジロワシによるホッチャレの消費も目撃した。オジロワシとオオワシを合わせて調査期間中では集水域全体で最大で 20 個体以上を目視した。

オオワシとオジロワシは北海道研究林標茶区で初めて記録された (図 2a)。オジロワシの一部が北海道東部に

表1: 撮影された動物群集の分類群ごとの出現した枚数と個体数および頻度.

Table 1: Taxa, frequency and the number of observed individuals of photographed animals.

| | 出現回数 | 出現個体数 | 出現率(%) |
|-----------------------|------|-------|--------|
| 何らかの動物が写っている フレーム数 | 58 | | |
| 内訳 | | | |
| ハシブトガラス | 31 | 54 | 43.5 |
| ハシボソガラス | 12 | 18 | 14.5 |
| カラス (種不明) | 25 | 29 | 23.4 |
| トビ | 13 | 15 | 12.1 |
| オオワシ | 2 | 3 | 2.4 |
| キタキツネ | 2 | 2 | 1.6 |
| エゾシカ | 1 | 1 | 0.8 |
| 猛禽類 ¹ | 1 | 1 | 0.8 |
| 不明 ² | 1 | 1 | 0.8 |
| 計 | 88 | 124 | 100 |

1: トビもしくはオジロワシ. 2: 昼行性の中～大型飛翔動物.

周年生息するものの、オオワシとオジロワシの大部分は冬期にシベリア等から飛来して標茶町内(橋本 1995)をはじめとした北海道全域で越冬する(齊藤・渡辺 2006). 冬期にはホッチャレや海岸に打上げられた動物、内陸部ではエゾシカの死骸などを食べており(Shiraki 2001), 冬期(12-1月)に遡上のピークがある近隣の西別川(佐野・久保 1946)集水域と違って、サケが自然遡上しないなど冬期に餌資源の乏しい研究林内ではこれまで観察されなかったものと思われる.

本研究では主要なホッチャレ消費者はカラス類(図 2b)であった. 調査地周辺には留鳥としてハシボソガラスとハシブトガラスが生息する. 冬鳥のワタリガラスはこれまで記録されておらず、今回も撮影されなかったことから、種同定が不能で「カラスの1種」とされたのはハシボソガラスかハシブトガラスのいずれかであろう. 二村(1988)は、冬期にはこれらが混群を作って研究林周辺の牧場で越冬しているとしており、調査地の周辺が三方を牧場に囲まれていること(図 1b)から、出現したカラス類は研究林の周囲の牧場に生息している個体が一時的に移入したのであろう. 本研究を行った河川の集水域は全域が森林に覆われており、しかもそのほとんどは天然林である(大畠ら 1982b). しかしホッチャレ消費者群集組成は、集水域の外から一時的に移入した生物によって大きく変化していたと考えられる. 冬期に自然遡上したサケのホッチャレ消費者群集組成の決定機構として、集水域外の広範囲にわたる土地利用様式の影響が示唆される.

本研究では、水深のやや大きい場所でオオワシがホッチャレを摂食しているのが撮影された(図 2a). 一方、カラス類では、撮影された摂食行動は少なくとも一部が



図 2: (a): 散布後 10 日目に観察された食痕. (b): 自動撮影装置で撮影されたオオワシ. (c): カラス類による摂食.

Figure 2: (a): Remained carcass that was observed at 10 days after the start of experiment. (b): Captured Steller's Sea Eagle (*Haliaeetus pelagicus*) by camera trap. (c): Feeding activity of crows.

水面上に露出したホッチャレに限られた(図 2b). これらから、カラス類はホッチャレ(の一部)が水面上に露出した場合にのみを摂食するのに対して、オオワシは水面上に沈んだホッチャレでも利用するという生態系機能

の違いが示唆された。実験河川の最大水深は約 30 cm であり、河床は砂礫で浅瀬と浅い淵が交互に出現する。従って、本実験では散布したほとんどのホッチャレは少なくとも死骸の一部が水面上に露出し、このことがカラスが主要なホッチャレ消費者として出現した要因となったのだろう。自然産卵によってホッチャレが供給される河川の間では、水深や河床形態によってホッチャレを消費する鳥類相が異なることが示唆される。

河川水中の栄養塩濃度は、ホッチャレ散布河川と対照河川のそれぞれで季節的にはほぼ一定であり、散布前後には、対照河川（6 の沢）のリン酸イオン濃度が一時的に上昇したことを除いてはアンモニウム、塩化物および硝酸イオン濃度に顕著な変化はなかった（図 3）。特に散布河川では、ほとんどの試料においてアンモニウムおよ

びリン酸イオンは測定限界以下だった。塩化物イオンは陸域及び河川における生物吸収及び土壌などへの吸着がほとんどない事から海洋由来物質のトレーサーとしてしばしば利用される（例えば Covino *et al.* 2010; Lovett *et al.* 2005）。散布されたホッチャレに含まれる塩化物イオンは 0.67 kg と推定され（文部科学省科学技術・学術審議会資源調査分科会（2005）に基づき含水率 30%，窒素含量 1.39%，リン含量 0.24%，塩素含量 0.12% と仮定）、これが 10 日間で全てが河川水に放出された場合の放出速度は 0.78 mg sec^{-1} である。実験河川の河川流量は $0.11 \text{ m}^3 \text{ sec}^{-1}$ であるから、ホッチャレに含まれる塩化物イオンが一定速度で全て放出された場合の塩化物イオンの増加量は $0.007 \text{ mg liter}^{-1}$ と推定される。これは実験河川の実験前における平均濃度 ($3.09 \text{ mg-Cl liter}^{-1}$) に比べてごくわずかであり、従って塩化物イオン濃度の変化からはホッチャレに含まれた元素の移動を明らかにすることは出来ない。同様に窒素では全期間での平均濃度 ($0.39 \text{ mg-N liter}^{-1}$) に対して推定添加量 ($0.082 \text{ mg-N liter}^{-1}$) は低かったが、リンでは平均濃度 ($0.002 \text{ mg-P liter}^{-1}$) に対して大きな添加量 ($0.014 \text{ mg-P liter}^{-1}$) があつたと推定された。しかしリンは河川生物による吸収速度が大きく（例えば Webster *et al.* 2009）、実験による濃度変化が見られなかったことが、MDN の陸上への持ち出しを意味するのかは判断できない。一方で、ホッチャレがカラスや猛禽類などの中・大型鳥類に消費されることは、結果的に MDN が河川生物群集にほとんど供給されない可能性を示唆する。本研究では適切な化学マーカー物質はなかったが、河川生物群集の反応を検証することで、ホッチャレが供給される時期の違いに起因する河川生態系への影響を明らかにすることが出来るだろう。

摂食された残滓はほとんど骨と皮だけで、肉片が残されていることはなかった。その残滓は河道内に残されていることが多く（図 2 c）、河畔林には稀だった（ただし定量的なデータは無い）。このことは、クマが食べ残しとして MDN を散布している（Helfield and Naiman 2006; Quinn *et al.* 2009）のに対して、鳥類は代謝産物（例えば窒素なら尿酸態）として散布していることを意味する。これは、元素によっては鳥体内での同位体分別を経てから環境中に放出される可能性を示唆する。またリンなどの栄養塩となる元素の場合には、代謝を経ることで生態化学量論（ストイキオメトリー）による吸収・排出の選択を経た後に体外に排出されることから、個体ごとの性別や性成熟済みか否かといった生理状態によっても環境中に放出される栄養塩組成が異なるであろう。

ホッチャレに由来する MDN は、クマやキツネなど中・大型哺乳類によって河畔林を中心とした陸上生態系に散

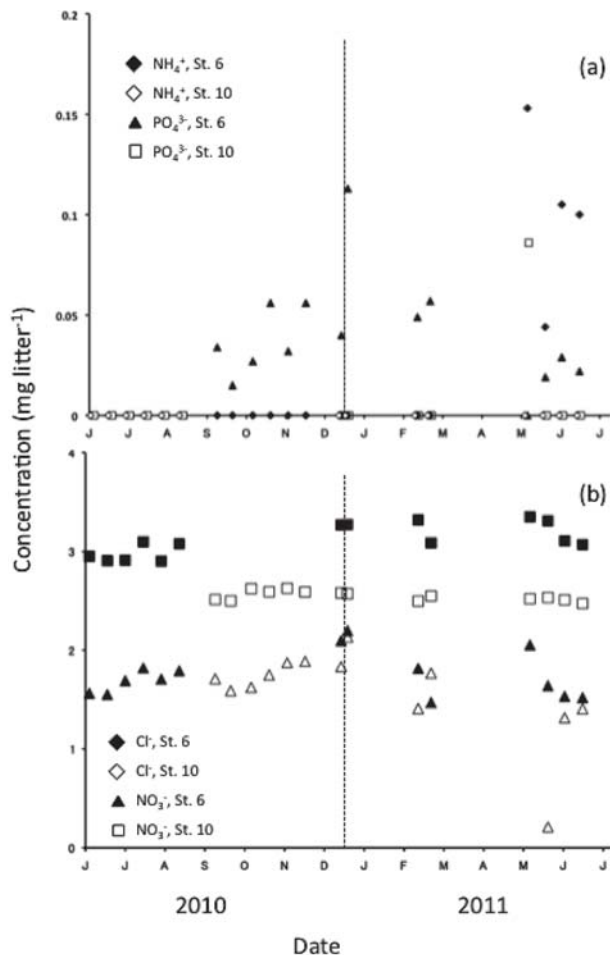


図 3: 2010 年 6 月から 2011 年 7 月までの 10 の沢（10 林班）および 6 の沢（6 林班）における河川水質。破線はサケ死骸を散布した日付を示している。(a): アンモニウムイオンおよびリン酸イオン。(b): 塩化物イオンおよび硝酸イオン。

Figure 3: Nutrient concentration at 10 no sawa (Stand 10)・6 no sawa (Stand 6) from June 2010 to July 2011. Dashed line indicates the date when salmon carcasses were spread-out. (a): Ammonium and phosphate. (b): Chlorine and nitrate

布されるとされ (Gende *et al.* 2002; Helfield and Naiman 2001; Nagasaka *et al.* 2006; Naiman *et al.* 2002), 特にクマの役割が強調されてきた。しかし本研究では、ヒグマが出現しない冬期にシロザケが遡上する河川 (佐野・久保 1946, 1947) では, 主要なホッチャレ消費者はカラスをはじめとした中・大型鳥類であることが示唆された。鳥類が主要なホッチャレ消費者となる場合, 特に猛禽類は数 km 程度の広域を日常的に移動するため (齊藤・渡辺 2006), ホッチャレに由来する MDN の散布範囲はクマ等が主要な消費者の場合と比べて格段に広くなり, 同時に単位面積あたりの散布量は低下するであろう。また, ホッチャレ消費者の種構成は, 河川自体やその周辺的环境要因によって左右される可能性が示唆された。MDN の散布・輸送における河川の水深分布や周辺の土地利用の影響はこれまで検討されてこなかったが, 今後はこうした環境条件がホッチャレ消費者群集を介する間接的な影響を明らかにする必要があるだろう。さらに, 本研究ではカラスとオオワシ・オジロワシの摂食行動が異なることによって違った生態系機能を担っていることが示唆された。オオワシおよびオジロワシがホッチャレを摂食できる最大水深は不明であるが, ある程度以上の水深の河川ではオオワシ・オジロワシが利用できない可能性が高く, その場合には MDN は陸域には供給されずに河川生態系に供給されることとなるだろう。

4) 謝辞

本研究を行うにあたり以下の方々にお世話になったので記して感謝を表したい。京都大学フィールド科学教育研究センター北海道研究林の吉岡崇仁博士, 山内隆之さん, 柳本順さん, 古田卓さん, 川合忍さん, 社団法人十勝釧路管内さけます増殖事業協会の新出幸哉さんと林紀幸さん, 水産総合研究センター北海道区水産研究所の長谷川夏樹さんと松田理恵さん, 森林総合研究所の松岡茂さんと平川浩文さん, 北海道水生生物研究所の伊藤富子さん, 北海道立水産孵化場の中島美由紀さん, 北海道立林業試験場の長坂晶子さん, 厚岸水鳥観察館の澁谷辰生さん, 図1を作成するにあたり, 国土数値情報「行政区画(面)データ」(国土交通省), ESRI ジャパンの全国市区町村界データ (著作権は ESRI ジャパン株式会社) に所属), 基盤地図情報数値標高モデル (国土地理院), Quantum GIS, 基盤地図情報 DEM コンバータ Ver1.4 を使用した。

4) 引用文献

- 1) Chaloner D. T., Martin K. M., Wipfli M. S., Ostrom P. H. and Lamberti G. A. (2002) Marine carbon and nitrogen in southeastern Alaska stream food webs: Evidence from artificial and natural streams. *Can. J. Fish. Aquatic Sci.* 59: 1257-1265.
- 2) Covino T., McGlynn B. and Baker M. (2010) Separating physical and biological nutrient retention and quantifying uptake kinetics from ambient to saturation in successive mountain stream reaches. *J. Geophys. Res.* 115: G04010.
- 3) Gende S., Miller A. and Hood E. (2007) The effects of salmon carcasses on soil nitrogen pools in a riparian forest of southeastern Alaska. *Can. J. Forest Res.* 37: 1194-1202.
- 4) Gende S. M., Edwards R. T., Willson M. F. and Wipfli M. S. (2002) Pacific salmon in aquatic and terrestrial ecosystems. *BioScience* 52: 917-928.
- 5) Helfield J. and Naiman R. (2006) Keystone interactions: Salmon and bear in riparian forests of Alaska. *Ecosystems* 9: 167-180.
- 6) Helfield J. M. and Naiman R. J. (2001) Effects of salmon-derived nitrogen on riparian forest growth and implications for stream productivity. *Ecology* 82: 2403-2409.
- 7) Ito T., Nakajima M. and Shimoda K. (2005) Abundance of salmon carcasses at the upper reach of a fish trap. *Ecol. Res.* 20: 87-93.
- 8) Kawanabe H. (1989) Japanese char(r)s and masu-salmon problems: a review. *Physiol. Ecol. Japan, Special* 1: 13-24.
- 9) Lovett G. M., Likens G. E., Buso D. C., Driscoll C. T. and Bailey S. W. (2005) The biogeochemistry of chlorine at Hubbard Brook, New Hampshire, USA. *Biogeochemistry* 72: 191-232.
- 10) Nagasaka A., Nagasaka Y., Ito K., Mano T., Yamanaka M., Katayama A., Sato Y., Grankin A. L., Zdorikov A. I. and Boronov G. A. (2006) Contributions of salmon-derived nitrogen to riparian vegetation in the northwest Pacific region. *J. For. Res.* 11: 377-382.
- 11) Naiman R. J., Bilby R. E., Schindler D. E. and Helfield J. M. (2002) Pacific salmon, nutrients, and the dynamics of freshwater and riparian ecosystems. *Ecosystems* 5: 399-417.
- 12) Quinn T., Carlson S., Gende S. and Rich J., H. B. (2009) Transportation of Pacific salmon carcasses from streams to riparian forests by bears. *Can. J. Zool.* 87: 195-203.
- 13) Schindler D. E., Scheuerell M. D., Moore J. W., Gende S. M., Francis T. B. and Palen W. J. (2003) Pacific salmon and the ecology of coastal ecosystems. *Frontiers in Ecol. Environ.* 1: 31-37.
- 14) Shiraki S. (2001) Foraging habitats of Steller's Sea Eagles during the wintering season in Hokkaido, Japan. *J. Raptor Res.* 35: 91-97.
- 15) Webster J. R., Newbold J. D., Thomas S. A., Valett H. M. and Mulholland P. J. (2009) Nutrient Uptake and Mineralization during Leaf Decay in Streams – a Model Simulation. *Intern. Rev. Hydrobiol.* 94: 372-390.
- 16) Zhang Y., Negishi J., Richardson J. and Kolodziejczyk R.

- (2003) Impacts of marine-derived nutrients on stream ecosystem functioning. Proc. Royal Soc. London, Series B: Biol. Sci. 270: 2117.
- 17) 伊藤富子・中島美由紀・長坂晶子・長坂有 (2006) サケマスのホッチャレが川とその周囲の生態系で果たしている役割— 2005 年頃までの文献レビュー. (魚類環境生態学入門 猿渡敏郎編著, 東海大出版会.) 244-260.
- 18) 帰山雅秀 (2005) 水辺生態系の物質輸送に果たす遡河回遊魚の役割. 日本生態学会誌 55: 51-59.
- 19) 橋本正雄 (1995) 標茶町の野鳥. 52 pp, 釧路短期大学生涯教育センター, 釧路.
- 20) 厚岸町史編集委員会 (2007) 新厚岸町史. 資料編 3 自然・統計編. 775 pp, 厚岸町, 厚岸町.
- 21) 佐野誠三・久保達郎 (1946) 北海道各河川遡上鮭 (O. keta) の生態調査 1. 北海道さけ・ますふ化場研究報告 1: 1-11.
- 22) 佐野誠三・久保達郎 (1947) 北海道各河川遡上鮭 (O. keta) の生態調査 2. 北海道さけ・ますふ化場研究報告 2: 51-58.
- 23) 前川光司編 (2004) サケ・マスの生態と進化. 344 pp, 文一総合出版, 東京.
- 24) 大島誠一・竹内典之・和田茂彦 (1982a) 道東地方の広葉樹林の種構造とその特徴 (トドマツ・アカエゾマツ林の造林のために). 京都大学農学部演習林集報 15: 43-53.
- 25) 大島誠一・北尾邦伸・竹内典之・和田茂彦 (1982b) 標茶区の天然林とその年令構造. 京都大学農学部演習林集報 15: 54-64.
- 26) 産業技術総合研究所地質調査総合センター (2003) 日本シームレス地質図. <http://riodb02.ibase.aist.go.jp/db084/index.html>
- 27) 竹内典之・大窪勝・古本浩望・大牧治夫 (1982) 標茶の気象. 京都大学農学部演習林集報 15: 35-42.
- 28) 二村一男 (1988) 北海道演習林における鳥類相の季節変化について. 京都大学農学部演習林集報: p1-13.
- 29) 二村一男・谷口直文 (2002) 京都大学北海道演習林標茶区の淡水魚類相 (予報). 京都大学演習林年報 2000: 40-43.
- 30) 文部科学省科学技術・学術審議会資源調査分科会 (2005) 五訂増補日本食品標準成分表, http://www.mext.go.jp/b_menu/shingi/gijyutu/gijyutu3/toushin/05031802.htm. 文部科学省, 東京.
- 31) 別海町百年史編さん委員会 (1978) 別海町百年史. 1636 pp, 別海町, 別海町.
- 32) 北尾邦伸 (1982) 京大北海道演習林経営史・試論. 京都大学農学部演習林集報 15: 1-34.
- 33) 柳井清治・河内香織・伊藤絹子 (2006) 北海道東部河川におけるシロザケの死骸が森林—河川生態系に及ぼす影響. 応用生態工学 9: 167-178.
- 34) 齊藤慶輔・渡辺有希子 (2006) 厳冬期知床調査報告—ヘリコプターを用いた大型猛禽類のラジオテレメトリー—. 知床博物館研究報告 27: 83-88.

(2012 年 7 月 26 日 受理)