

北海道の天然生広葉樹林に生息する タイリクモモンガ *Pteromys volans* の資源利用性

山口 翠¹・鈴木野々花¹・高瀬かえで¹・地引佳江¹
菊池隼人¹・内海泰弘²・山内康平³・押田龍夫¹

(受付：2020年4月28日，受理：2020年7月22日)

Resource use of Siberian flying squirrel *Pteromys volans* in naturally regenerated
deciduous forests on Hokkaido Island, Japan

Midori YAMAGUCHI, Nonoka SUZUKI, Kaede TAKASE, Yoshie DIBIKI,
Hayato KIKUCHI, Yasuhiro UTSUMI, Kohei YAMAUCHI, Tatsuo OSHIDA

摘 要

広域に分布する森林性哺乳類では、その分布域内に複数の異なる森林植生が存在する場合があります。生息域内の植生の相違に伴い、同一種であってもその資源利用性が変化することがある。森林性哺乳類の中で最も樹木資源に依存した生活様式を有する滑空性哺乳類では、この資源利用性の変化が顕著に認められると期待される。そこで本研究では、滑空性の哺乳類の中で最も広汎な分布域を有するタイリクモモンガ *Pteromys volans* を対象として、異なる森林植生における資源利用性（営巣資源および採食資源）の変化を明らかにすることを目的とした。本種は、ユーラシア大陸北部から中部一帯、サハリン島、北海道に広く分布し、主にトウヒ属 *Picea* spp. およびマツ属 *Pinus* spp. が優占する針葉樹林や針広混交林に生息する。一方、本種の分布域南東端に位置する北海道の個体群では、針広混交林だけではなく広葉樹林での生息が確認されている。広葉樹林という本種にとって特異的な植生に生息する個体群は、大陸個体群や北海道の針広混交林に生息する個体群とは異なる資源利用性を示すと考えられ、本研究目的のために広葉樹林は最適な調査地であると判断できる。そこで、北海道足寄町に位置する九州大学北海道演習林内の天然生広葉

¹ 帯広畜産大学野生動物学研究室

¹ Laboratory of Wildlife Biology, Obihiro University of Agriculture and Veterinary Medicine

² 九州大学大学院農学研究院森林生産制御学分野

² Graduate School of Agriculture, Kyushu University

³ 九州大学農学部附属演習林北海道演習林

³ Ashoro Research Forest, Faculty of Agriculture, Kyushu University

***Address correspondence: Tatsuo OSHIDA, oshidata@obihiro.ac.jp

*** 帯広畜産大学環境農学研究部門

責任著者連絡先：押田龍夫, oshidata@obihiro.ac.jp

樹林に樹種構成の異なる2か所の調査区を設け、各々に60個の巣箱を設置し、2018年および2019年の5～10月に定期的な観察調査を実施した。巣箱内に搬入された巣材の観察を行った結果、主な巣材としてコケ類が使われている巣箱が多く見られた。この要因として、本種と同様にコケ類を巣材として利用するカラ類の影響（カラ類の巣材を再利用した可能性）、或いはコケの持つ抗菌作用などの機能性を本種が利用している可能性があるかもしれない。次に、個体捕獲時に採集した糞粒を用いてDNAメタバーコーディングによる食性解析を行った結果、カバノキ属*Betula* spp.、コナラ属*Quercus* spp.、サクラ属*Cerasus* spp.の他に、大陸個体群では報告されていないニレ属*Ulmus* spp.、シナノキ属*Tilia* spp.を採食資源として利用することが明らかになった。さらに、センボンゴケ科Pottiaceaeのコケ植物を採食する可能性が本研究により初めて示唆された。以上より、北海道の広葉樹林に生息するタイリクモモンガは、分布域南東端の特異的な森林植生に適応を示し、その地域に存在する資源を特異的に利用している可能性が示された。

キーワード：営巣資源，採食資源，コケ類，DNAメタバーコーディング

緒 論

森林性哺乳類には、キタリス*Sciurus vulgaris*の様にユーラシア大陸北部一帯に (Koprowski et al. 2016)、或いはヒグマ*Ursus arctos*の様にユーラシア大陸および北米大陸にまたがって (平田 2020) 生息する広域分布性種が存在する。同種の哺乳類は一般に均質な (または類似した) 環境に生息するが、広域分布性の森林性哺乳類の場合、その分布域内に複数の異なるハビタット (森林植生) が存在することがあり、この時、ハビタットの相違に伴って、同一種内においてもその資源利用性が変化する。例えば、キタリスでは、生息する植生によって利用する採食資源が異なることが知られている (Wauters and Dhondt 1985; Wauters 1986; Wauters and Dhondt 1989)。

森林性哺乳類の中で樹木資源に依存した生活様式を示すのは樹上性齧歯類である (Carey 1991)。例えばニホンヤマネ*Glirulus japonicus*では、営巣資源として主にサワフタギ*Symplocos sawafutagi*等の樹木の樹皮およびコケ類 (Bryophyta) を利用し、球形或いは楕円形の巣を樹上に形成する。加えて、採食資源としては、花、種子、芽、樹皮といった樹木の様々な部位を利用することが知られている (Minato and Doei 1995; 湊 2008; 湊 2016)。そ

して、樹上性齧歯類の中で特に樹木資源への依存が顕著であるのが滑空性のモモンガ族 (Pteromyini) である (例えば、Goldingay 1998)。本族の中で最も広汎な分布域を有するタイリクモモンガ*Pteromys volans*においても、その分布域内に複数の異なる森林植生が認められる (Hanski et al. 2000; Timm and Kiristaja 2002; Airapetyants and Fokin 2003; Marugame et al. 2010; Kim et al. 2018)。本種はユーラシア大陸北部から中部一帯、ロシアのサハリン島、そして日本の北海道にかけて広く分布する (Koprowski et al. 2015)。大陸に生息する本種個体群が利用する主な植生として、トウヒ属*Picea* spp. およびマツ属*Pinus* spp. 優占の亜寒帯針葉樹林や、これらに落葉広葉樹が混在した針広混交林が挙げられる (Mönkkönen et al. 1997; Hanski et al. 2000; Timm and Kiristaja 2002; Airapetyants and Fokin 2003)。一方、本種分布域の南東端に位置する北海道の天然林では、森林全体の60%以上を広葉樹が占めることから (沖津 2002)、針広混交林だけではなく、広葉樹林においても本種の生息が確認されている (中野ほか 1991; 嶋本ほか 2014)。このため、広葉樹林という本種にとって特異的な植生に生息する個体群は、大陸個体群や北海道の針広混交林に生息する個体群とは異なる資源

を利用している可能性が考えられる。

営巣資源に関しては、滑空性齧歯類において地理的変異の存在が示唆されており (Muu1 1974)、例えば、北米に生息するオオアメリカモモンガ *Glaucomys sabrinus* では、生息地の植生ごとに巣材として利用される植物種が異なることが報告されている (Hayward and Rosentreter 1994; Patterson et al. 2007)。タイリクモモンガにおいてもこの特徴が認められ、韓国の針葉樹林および針広混交林 (Kim et al. 2018) では木本性ツル植物の樹皮が、ロシア北西部の針広混交林 (Airapetyants and Fokin 2003) では樹上性地衣類のサルオガセ属 (*Usnea*) が主な巣材として利用される。したがって、北海道の広葉樹林に生息する本種個体群においても、これまでに報告されたものとは異なる営巣資源の利用がみられるかもしれない。一方本種の採食資源に関しては、これまでに直接観察 (浅利ほか 2008)、食痕分析 (門崎 2001; 南部・柳川 2010)、さらに糞分析 (Mäkelä 1996) によって食性調査が行われている。その結果、本種は主要な採食資源としてハンノキ属 (*Alnus*)、カバノキ属 (*Betula*)、ヤマナラシ *Populus tremula* の葉や尾状花序等の部位を、その他に針葉樹の葉・芽・種子を利用し、季節ごとに利用する樹種や採食部位を変化させることが明らかになっている (Mäkelä 1996; Hanski et al. 2000; Airapetyants and Fokin 2003; 浅利ほか 2008)。本種の食性はハビタットの植生を反映するため (浅利 2015)、広葉樹林に生息する個体群ではこれまでに報告されていない植物種の利用が観察されると期待されるが、樹上性且つ夜行性である本種の採食行動を目視により観察すること、および採集された本種の糞中から採食物を正確に判別することは困難である。このような動物の食性を調べる手法として、あるサンプル中に含まれる複数の生物種に対し、それらの特定領域のDNA塩基配列を解読することにより種或いは属等の分類群を特定可能なメタバーコーディングが近年注目されている (Hebert and Gregory 2005; Valentini et al. 2009)。例えば、糞内容物中に含まれるDNAから生物種を特定することにより、当該動物種の採食資源を把握することが可能である (中原ほか 2011)。

以上の背景に基づいて、本研究では、広葉樹林に生息するタイリクモモンガが利用する営巣資源および採食資源を明らかにし、さらに、これらの結果と既報の他植生に生息する個体群の情報 (例えば、柳川 1999; Hanski et al. 2000; 浅利ほか 2008; Kim et al. 2018) との比較・検討から、広葉樹林における本種の資源利用性の特徴を把握することを目的とした。

方 法

調査地および調査期間

調査地は、北海道足寄町に位置する九州大学北海道演習林 (面積3,713ha; 北緯43°14'50"~21'20"、東経143°27'55"~34'09"、標高約100~450m) とした (図1)。本演習林の面積の約6割にあたる2,289haには、コナラ属 (*Quercus*)、カバノキ属、カエデ属 (*Acer*) の他、ハルニレ (*Ulmus davidiana* var. *japonica*)、ハリギリ (*Kalopanax septemlobus*)、ヤチダモ (*Fraxinus mandshurica*) などの落葉広葉樹で構成される天然生林および二次林が存在する (岡野 1994)。本研究では、北海道の天然林を構成する主要な落葉広葉樹種 (沖津 2002; 甲山 2011) に着目して、調査地内の植生が異なる林班に以下の2つの調査区 (いずれも面積約5.4ha) を設定した (図1)。

調査区A: カエデ属が多くみられるアサダーミズナラ群集 (*Ostrya-Quercetum grosseserrata*) (17林班)

調査区B: ミズナラ *Quercus crispula* var. *crispula* が多くみられるサワシバーミズナラ群集 (*Carpino-Quercetum grosseserratae*) (3林班)

調査期間は2018年および2019年の5月~10月とした。この期間は北海道の山間部では一般に非積雪期である。

巣箱調査

本研究では、本種の巣材を効率よく採集し且つ個体を捕獲して糞を採取するために、これまでに本種を対象とした調査で効果が証明されている巣箱調査 (加藤 2009) を実施した。

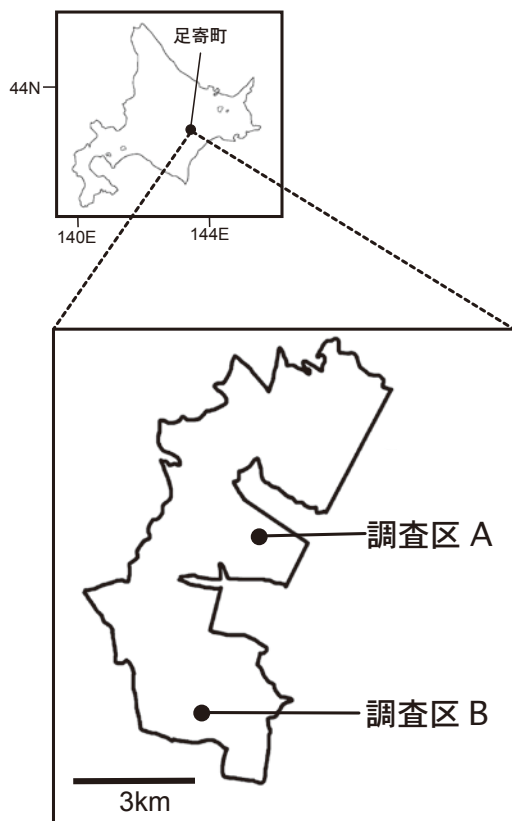


図1. 調査地（北海道足寄町九州大学北海道演習林）と
その中に設定された調査区AおよびB.

巣箱の架設および観察

巣箱の大きさは柳川（1994）を参考に、高さ24cm、幅15cm、奥行き20cmとし、入り口を4×4cmと定めた。また、内部の観察を容易に行うために天板は開閉可能な構造とした。巣箱を各調査区に60個（3行×20列）ずつ、20～30mの間隔で樹種や方角を定めず、地上から約3.0mの高さに設置した。巣箱は月に1回の頻度で見回り、夜行性の本種（山口・柳川 1995）が利用している日中に巣箱内部の観察を行った。

巣材の観察

本種が巣箱内部へ持ち込んだと思われる巣材について記録し、それらを回収した。巣材の量は佐藤（2015）を参考に、目測で4段階（多：巣箱容積の7割以上、中：4～7割、少：1～3割、極少：1割未満）に分けて記録した。前提として個体と一緒に巣箱に入っていたものを巣材としたが、北海道では本種による細く裂かれたヤマブドウ *Vitis coignetiae* の樹皮の使用例が報告されていることか

ら（柳川 1999）、個体が不在の場合でも巣箱内に細く裂かれた樹皮があった場合、本種の巣材とした。これに加えて、佐藤（2015）および橋本（2019）を参考に、個体が不在でも中量以上のコケ類が入っていた場合、本種の巣材と判断した。また、個体が不在で且つコケ類が半分以下であっても本種が利用した窪みが巣材の上に確認された場合は本種の巣材とした（土佐 2019）。少量のコケ類やエゾシカ *Cervus nippon yesoensis* とと思われる獣毛や羽毛から形成された椀状のものは鳥類の巣として区別した。本調査区に本種と同所的に生息し、巣箱を繁殖場所として利用するヒメネズミ *Apodemus argenteus* については、安藤（2005）を参考に枯葉や緑葉を巣材と判断し、本種と区別した。

また、2018年の調査結果よりコケ類の巣材（以下、コケ巣材）が多くみられたため、2019年の調査から本種の巣材を新たに発見した際には、営巣活動の妨げにならない様巣材の一部を回収し、岩月・水谷（1972）、岩月（2001）、および大石（2019）に従って、肉眼観察および実体顕微鏡（×10）によるコケ類の同定を試みた。調査終了時の2019年10月には、本種の巣材が入っていた巣箱から巣材を全て回収し、同様に観察した。この際、濱尾ほか（2016）を参考に巣箱ごとに体積で50%以上を占めたものを主要な巣材と定めた。

捕獲および糞の採集

巣箱内部を観察した際、個体が確認できた場合には巣箱の入り口を塞いで地面におろした後、手獲りにて捕獲した。この作業の際に糞便が認められた場合、ピンセットを用いて糞粒を採集し、保冷剤バッグに入れて実験室へ持ち帰り、-30℃にて保存した。捕獲個体に対しては、体重、性別、齢（成獣・亜成獣・幼獣）を記録した。齢については柳川（2009）を参考に、80g以上の個体を成獣、単独で確認された80g未満の個体を亜成獣、成獣雌と共に確認された80g未満の個体を幼獣と定めた。また、個体を識別するため、捕獲した成獣および亜成獣個体に番号の印字された耳標（KN-295：夏目製作所）を装着した。全ての作業が終了した後、捕獲個体は巣箱に戻し、その

巣箱を元の位置に再架設した。捕獲動物および糞粒の取り扱いについては、帯広畜産大学の動物実験に関するガイドラインを遵守し、動物倫理を十分に配慮して実施した。

DNAメタバーコーディング

採集した糞に含まれる植物の科名・属名・種名の推定は、DNAメタバーコーディングによって行った。凍結保存した糞からDNAを抽出し、PCR法により葉緑体のrbcL遺伝子の部分塩基配列を増幅した後、次世代シーケンサー (MiSeq) を用いて塩基配列の解析を行った。そして、得られた塩基配列情報と国際塩基配列データベースを照合 (BLAST検索) し、配列の相同性が高い植物種 (または、属・科等の分類群) を上位10位まで抽出した。なお、この糞からのDNA分析は株式会社生物技研に委託した。

抽出された植物種 (または、属・科等) のうち、リード数が100を超えるものを対象として、館脇 (1953)、中村ほか (2017)、および中村ほか (2020) によって報告されている本調査区に生育する植物種と比較し、種名を推定した。

結 果

本研究において、捕獲個体については‘No. + 耳標番号’で、巣箱については‘調査区 (AまたはB) + 巣箱番号 (1~60のいずれか)’で以下表記する。

営巣資源 (巣材) の観察

調査期間を通して、両調査区あわせのべ1,440個の巣

表1. タイリクモモンガの巣材が確認された巣箱数.

調査区	年	巣材	
		コケ類	樹皮
A	2018	5	0
	2019	7	4
B	2018	1	1
	2019	0	1
計		13	6

箱を観察した。その結果、個体と一緒に観察された巣材、或いは本種のもので判断される巣材が入っていた巣箱が、調査区Aで16個 (2018年:5個, 2019年:11個), 調査区Bで3個 (2018年:2個, 2019年:1個) 確認された (表1)。そのうち、主な巣材として中量以上のコケ類がみられた巣箱が、調査区Aで12個 (2018年:5個, 2019年:7個), 調査区Bで1個 (2018年:1個, 2019年:0個) であったのに対し、樹皮がみられた巣箱が、調査区Aで4個 (2018年:0個, 2019年:4個), 調査区Bで2個 (2018年:1個, 2019年:1個) であった (表1)。

また、2019年10月には本種のもので判断された巣材を両調査区あわせて9個 (調査区A:8個, 調査区B:1個) の巣箱から全て回収した。加えて、2個の巣箱 (A7, A40) から本種のもので判断された巣材の一部を回収した (ヒメネズミによる利用がみられたため全部の回収を避けた)。これら計11個の巣箱に入っていた巣材を観察し、コケ類の同定を行った。その結果、量に差はあるものの全ての巣箱からコケ類を確認した (図2)。種数では、いずれの巣箱においても2~6種のコケ類が含まれ



5 cm

図2. タイリクモモンガに巣材として利用されたコケ類.

表2. 複数の巣箱でタイリクモモンガに巣材として利用されたコケ類.

和名	学名	巣箱数	生育環境	生育計
チャボスズゴケ	<i>Boulaya mittenii</i>	9	樹幹に着生	葡萄性
イタチゴケ属	<i>Leucodon</i> spp.	9	樹幹・樹上・岩上に着生	葡萄性
イワイトゴケ	<i>Haplohymenium triste</i>	9	樹上・岩上に着生	葡萄性
コマノキヌイトゴケ	<i>Anomodon thraustus</i>	8	樹上・岩上に着生	葡萄性
アツブサゴケ	<i>Homalothecium laevisetum</i>	5	樹上・岩上に着生	葡萄性
ケミノゴケ	<i>Macromitrium comatum</i>	4	樹上・岩上に着生	葡萄性

ており、チャボスズゴケ*Boulaya mittenii*、イタチゴケ属*Leucodon*のコケ、イワイトゴケ*Haplohymenium triste*の3つが82% (11個中9個) の巣箱で共通して見られた。その他にコマノキヌイトゴケ*Anomodon thraustus*、アツブサゴケ*Homalothecium laevisetum*、ケミノゴケ*Macromitrium comatum*の3種が複数の巣箱で見られた (表2)。

採食資源の分析

調査期間中、幼獣3個体を含む計8個体 (調査区A:7個体、調査区B:1個体) を捕獲した (表3)。この内、No. 302の個体は複数回捕獲された。糞については、個体の捕獲時に3個体 (No. 302、No. 303、No. 304) から採取すること

が出来た。また、その他にA44において巣箱の天板の上で発見された糞粒を採集し、計4サンプルを分析に用いた。

DNAメタバーコーディングにより、採集した糞中の植物由来のDNAを分析した結果、No. 302はニレ属*Ulmus* spp.、シナノキ属*Tilia* spp.、カバノキ属の樹木を、No. 303はニレ属、シナノキ属、カバノキ属、サクラ属*Cerasus* spp. の樹木を、No. 304はコナラ属の樹木およびセンボンゴケ科Pottiaceaeのコケ植物を利用していたことが分かった。また、A44において採集した糞からはカバノキ属が検出された (表4)。

表3. 捕獲されたタイリクモモンガの個体情報。*は個体番号304のメスの仔であったため標識をしなかった個体を意味する。糞の採集については、-は未採集、+は採集された個体を示す。

調査区	巣箱番号	個体番号	性	齢	体重	糞の採集	捕獲年月日
A	19	301	オス	成獣	86.5	-	2018年 8月24日
	47	302	メス	成獣	90.7	+	2018年 9月18日
	19	304	メス	成獣	147.2	+	2019年 5月14日
	19	*	メス	幼獣	14.2	-	2019年 5月14日
	19	*	オス	幼獣	14.2	-	2019年 5月14日
	19	*	オス	幼獣	14.5	-	2019年 5月14日
	47	302	メス	成獣	146.8	-	2019年 8月 6日
B	40	303	オス	成獣	106.9	+	2018年 9月19日

表4. タイリクモモンガの糞から抽出されたDNAを用いたメタバーコーディングの結果.

調査区	巣箱番号	個体番号	採集年月	採食が推測される植物	
				学名または分類群名	和名または分類群名
A	47	302	2018年9月	<i>Ulmus davidiana</i> var. <i>japonica</i>	ハルニレ
				<i>Ulmus laciniata</i>	オヒョウ
				<i>Tilia japonica</i> var. <i>japonica</i>	シナノキ
				<i>Tilia maximowicziana</i> var. <i>maximowicziana</i>	オオバボダイジュ
				<i>Tilia maximowicziana</i> var. <i>yesoana</i>	モイワボダイジュ
				<i>Betula dahurica</i> var. <i>davurica</i>	ヤエガワカンバ
				<i>Betula ermanii</i> var. <i>ermanii</i>	ダケカンバ
				<i>Betula maximowicziana</i>	ウダイカンバ
		<i>Betula platyphylla</i>	シラカンバ		
	19	304	2019年5月	<i>Quercus crispula</i> var. <i>crispula</i>	ミズナラ
				<i>Quercus dentana</i>	カシワ
				Pottiaceae	センボンゴケ科
44	不明	2019年8月	<i>Betula dahurica</i> var. <i>davurica</i>	ヤエガワカンバ	
			<i>Betula ermanii</i> var. <i>ermanii</i>	ダケカンバ	
			<i>Betula maximowicziana</i>	ウダイカンバ	
			<i>Betula platyphylla</i>	シラカンバ	
B	40	303	2018年9月	<i>Ulmus davidiana</i> var. <i>japonica</i>	ハルニレ
				<i>Ulmus laciniata</i>	オヒョウ
				<i>Tilia japonica</i> var. <i>japonica</i>	シナノキ
				<i>Tilia maximowicziana</i> var. <i>maximowicziana</i>	オオバボダイジュ
				<i>Tilia maximowicziana</i> var. <i>yesoana</i>	モイワボダイジュ
				<i>Betula dahurica</i> var. <i>davurica</i>	ヤエガワカンバ
				<i>Betula ermanii</i> var. <i>ermanii</i>	ダケカンバ
				<i>Betula maximowicziana</i>	ウダイカンバ
				<i>Betula platyphylla</i>	シラカンバ
				<i>Cerasus leveilleana</i>	カスミザクラ
				<i>Cerasus maximowiczii</i>	ミヤマザクラ
<i>Cerasus sargentii</i>	オオヤマザクラ				

考 察

営巣資源

調査区Aでは、2018年および2019年ともに主要な巣材としてコケ類が利用されていた巣箱が、樹皮が用いられていたものよりも多くみられた(表1)。また、巣材を回収した11個全ての巣箱からコケ類が検出された。北海道のトドマツ (*Abies sachalinensis*) 優占天然針広混交林では、タイリクモモンガが巣材として樹皮を多く利用することが報告されている(佐藤 2015; 鈴木 2016; 橋本2019)。韓国の針葉樹林および針広混交林における巣箱を用いた先行研究では、利用された巣箱の82%には木本性ツル植物の樹皮が入れられており(Kim et al. 2018)、ロシアの針広混交林では、サルオガセ属の樹上性地衣類が巣材の必須構成物であることが示唆されている(Airapetyants and Fokin 2003)。これら既報の3地域において、コケ巣材の利用頻度が樹皮や地衣類などの巣材を上回った例は報告されていない。以上のことから、本調査地の個体群は他植生に生息する個体群と異なり、コケ類を巣材として多く利用する傾向にあることが示唆された。

本調査地において、タイリクモモンガの他にコケ類を巣材に利用する種として、シジュウカラ科鳥類(Paridae; 以下、カラ類)が挙げられる。カラ類はコケ類を運搬することが複数の先行研究により明らかにされている(例えば、坂井 2007; Wesolowski and Wierzcholska 2018)。一方で、タイリクモモンガによるコケ類の利用例は報告されているものの(Hanski et al. 2000; Airapetyants and Fokin 2003)、実際にコケ類を巣内へ搬入する行動はこれまでに観察されていない。本研究では、4例ではあるが、2018年8~9月および9~10月、2019年8~9月にA40およびA47において新しいコケ巣材の増加が確認された。カラ類による造巣行動は主に育雛期である4~7月に行われ(矢作 1996)、9~10月に巣箱を利用することはない。このため、巣箱内で増加したコケ類は本種によって搬入されたものであると考えられる。また、利用されたコケ類を同定した結果、その生育形は全て匍匐性であった(表

2)。直立性の種に対し匍匐性のコケは、剥がしやすく、且つ細長くからまりやすい形状をしているため、一度に効率よく多量を収集することが出来る(Wesolowski and Wierzcholska 2018; 濱尾ほか 2016)。さらに、複数の巣箱で観察された全てのコケ類が広葉樹の樹木に着生する種であったことから、樹皮と同様に本種が地上に降りることなく樹上において効率良く収集出来るものを営巣資源として利用していたことが分かった。

広葉樹林における本種によるコケ巣材の繁用は、カラ類の生息数が原因の一つであるかもしれない。樹洞営巣性のカラ類は繁殖のために巣箱を利用することが知られており(樋口 1978)、本調査区においても、主に5~7月にシジュウカラ *Parus minor* およびヤマガラ *P. varius* の繁殖が巣箱内で確認された。カラ類にとって、繁殖期である春期に採食資源となる鱗翅目・膜翅目幼虫の資源量が多い落葉広葉樹林は、繁殖に適していると考えられている(水谷 2002)。実際に、北海道山間部のトドマツ優占天然針広混交林およびエゾマツ優占天然針広混交林内の巣箱調査結果(加藤 2009; 鈴木 2010; 橘 2012)と本調査結果を比べてみると、本調査区の方がカラ類によって使用された巣箱数が明らかに多かった。本種にとって、巣材の収集および加工はコストのかかる行動である。このコストを削減し、さらに捕食リスクを回避するために、既製の巣材を他の巣へ運搬して再利用することや、他個体が造った巣材を利用することが実証されている(Oshida et al. 2018)。以上のことから、本種が自ら運んだ巣材の他に、カラ類によって運び込まれたコケ類を巣材として利用していた可能性が考えられる。

また、コケ巣材が利用された原因の一つとして、コケ類の持つ機能を考えることが出来るかもしれない。複数の巣箱でみられたコケ類のうち、イタチゴケ属のコケ、アツブサゴケ、コマノキヌイトゴケに関して、同属の複数の種が抗菌機能を持つことが先行研究により明らかにされている(Veljić et al. 2008; Çolak et al. 2011; Ertürk et al. 2015)。また11個全ての巣箱には、上記のコケ類3種が少なくとも1種は含まれていた。抗菌機能をもつ植物を巣材として利用する習性は、鳥類において多

くの報告がある (Clark and Mason 1985 ; Clark 1990 ; Peralta-Sánchez et al. 2014 ; Ruiz-Castellano et al. 2017)。哺乳類では、オオアメリカモモンガにおいて、主要な巣材として利用されていた植物の二次代謝産物に抗菌・抗寄生虫活性を示す化学成分が含まれていたことから、その機能を利用していた可能性が指摘されている (Hayward and Rosentreter 1994 ; Patterson et al. 2007 ; Çobanoğlu et al. 2010 ; Sariözlü et al. 2016)。さらに、本種の大陸個体群においても、巣材として利用された樹上性地衣類のサルオガセ属およびホネキノリ属 *Alectoria* spp. (Hanski et al. 2000 ; Airapetyants and Fokin 2003) の二次代謝産物に含まれる化学成分のウスニン酸が抗菌機能を持つことが報告されている (井上・慶田 1980 ; Hayward and Rosentreter 1994 ; Lauterwein et al. 1995 ; Ingólfssdóttir et al. 1998 ; Cocchietto et al. 2002)。したがって、本調査地の個体群においても、大陸個体群に利用された樹上性地衣類と同様に抗菌機能を持つコケ類を利用した可能性がある。一般に、森林群落が異なると内部の着生蘚苔類群落も異なることが知られており、広葉樹と針葉樹では、その上に着生するコケの種類に違いがあると指摘されている (岩月・水谷 1972)。このことから、広葉樹林という植生とコケ類の存在量および機能性に何らかの関係性がみられることが予想されるが、本研究でこれを明らかにすることは出来なかった。本種によるコケ巣材の繁用の要因を解明するためには、これらの関係性について今後詳細な検討する必要があるであろう。

採食資源

DNAメタバーコーディングの結果から得られた植物種を本調査地に生育する植物種と照合したところ、ニレ属 2種 (ハルニレ、オヒョウ *Ulmus laciniata*)、シナノキ属 2種 (シナノキ *Tilia japonica* var. *japonica*、オオバボダイジュ *Tilia maximowicziana* var. *maximowicziana* およびモイワボダイジュ *Tilia maximowicziana* var. *yesoana*)、カバノキ属 4種 (ヤエガワカンバ *Betula dahurica* var. *dahurica*、ダケカンバ *Betula ermanii* var. *ermanii*、ウダ

イカンバ *Betula maximowicziana*、シラカンバ)、コナラ属 2種 (ミズナラ、カシワ *Quercus dentata*)、サクラ属 3種 (カスミザクラ *Cerasus leveilleana*、ミヤマザクラ *Cerasus maximowiczii*、オオヤマザクラ *Cerasus sargentii*) である可能性が示唆された (表4)。

カバノキ属、コナラ属、サクラ属の樹木は、北海道をはじめ大陸にも分布しており、本種によって利用されることが広く知られている (例えば、柳川 1999 ; Hanski et al. 2000 ; 浅利ほか 2008 ; Babenko and Meschersky 2016 ; Selonen et al. 2016)。一方、ニレ属はこれまでに北海道の針広混交林においてのみその利用が報告されている (柳川 1999 ; 浅利ほか 2008)。また、本研究によって初めてシナノキ属の採食が確認された。本種が生息する針広混交林の樹種構成や優占樹木の存在量は、大陸と北海道では異なっている (沖津 2002 ; Selonen and Mäkeläinen 2017)。したがって、北海道の針広混交林および本調査地に生息する本種個体群は、大陸の生息地では見られない広葉樹の樹木を採食資源として利用し、各々の環境に適応しているのかもしれない。

本研究結果と既報の知見 (柳川 1999 ; Hanski et al. 2000 ; 浅利ほか 2008) を季節ごとに比べたところ、春期 (5月) にはコナラ属、夏期 (8月) にはカバノキ属、秋期 (9月) にはカバノキ属・ニレ属が利用されていることが明らかになった。本種は、季節変化に伴って利用樹種や採食部位を変化させることが知られている (Hanski 1998 ; Hanski et al. 2000 ; 浅利ほか 2008 ; 南部・柳川 2010)。そのため、今後月ごとにさらに詳細な食性解析を行うことにより、広葉樹林における採食資源を明らかにすることが出来るであろう。

また、本研究で検出されたセンボンゴケ科のコケ類についてでは、本種がコケ類を採食資源として利用した例はこれまでに確認されていない。しかしながら、近縁種のオオアメリカモモンガにおいて、コケ類を採食した例が一例報告されており (Mitchell 2001)、本種も同様にコケ類を採食資源として利用するのかもしれない。これについては今後の研究課題である。

謝 辞

本研究を行うにあたり、九州大学北海道演習林の職員の皆様方に大変お世話になった。心より厚く御礼申し上げます。そして、終始暖かい御指導を承った帯広畜産大学保全生態学研究室の赤坂卓美助教、同野生動物管理学研究室の浅利裕伸特任講師に心から感謝したい。また、同野生動物学研究室の学生諸氏には多くの支援や助言、激励を頂いたことを深く感謝したい。特に調査をお手伝い頂いた土佐泰志氏、橋本滯奈氏、阿部貴之氏、藤田航氏、二場一光氏、山下聡子氏に深く感謝したい。

引用文献

- Airapetyants AE, Forkin IM. 2003. Biology of European flying squirrel *Pteromys volans* L. (Rodentia: Pteromyidae) in the North-West of Russia. *Russian Journal of Theriology* 2: 105-113.
- 安藤元一. 2005. 樹上性齧歯類を対象とした巣箱調査法の検討. *哺乳類科学*45: 165-176.
- 浅利裕伸. 2015. 關義和, 江成広斗, 小寺祐二, 辻大和編, 野生動物管理のためのフィールド調査法—哺乳類の痕跡判定からデータ解析まで, pp. 29-242, 京都大学学術出版会, 京都.
- 浅利裕伸, 山口裕司, 柳川久. 2008. 野外観察によって観察されたエゾモモンガの採食物. *森林野生動物研究会誌* 33: 7-11.
- Babenko VG, Meschersky IG. 2016. An individual of flying squirrel (*Pteromys volans*) belonging to the Far Eastern phylogenetic lineage was found in the suburbs of Moscow. *Russian Journal of Biological Invasions* 7: 303-307.
- Carey AB. 1991. *The Biology of Arboreal Rodents in Douglas-fir Forests*, 276 pp. US Department of Agriculture Forest Service, Washington, D.C.
- Clark L. 1990. Starlings as herbalists: countering parasites and pathogens. *Parasitology Today* 6: 358-360.
- Clark L, Mason JR. 1985. Use of nest material as insecticidal and anti-pathogenic agents by the European starling. *Oecologia* 67: 169-176.
- Cocchietto M, Skert N, Nimis P, Sava G. 2002. A review on usnic acid, an interesting natural compound. *Naturwissenschaften* 89: 137-146.
- Çolak E, Kara R, Ezer T, Çelik GY, Elibol B. 2011. Investigation of antimicrobial activity of some Turkish pleurocarpic mosses. *African Journal of Biotechnology* 10: 12905-12908.
- Çobanoğlu G, Sesal C, Gökmen B, Çakar S. 2010. Evaluation of the antimicrobial properties of some lichens. *South Western Journal of Horticulture* 1: 153-158.
- Ertürk Ö, Sahin H, Ertürk EY, Hotaman HE, Koz B, Özdemir Ö. 2015. The antimicrobial and antioxidant activities of extracts obtained from some moss species in Turkey. *Herba Polonica* 61: 52-65.
- Goldingay RL. 1998. Gliding mammals of the world: diversity and ecological requirements. Goldingay R and Scheibe J (eds), *Biology of Gliding Mammals*, pp. 9-44, Filander Verlag, Fürth.
- 濱尾章二, 樋口正信, 神保宇嗣, 前藤薫, 古木香名. 2016. 鳥の巣における生物間の相互作用: シジュウカラ・苔・蛾・蜂の関係. *日本鳥学会誌* 65: 37-42.
- Hanski IK. 1998. Home range and habitat use in the declining flying squirrel *Pteromys volans* in managed forests. *Wildlife Biology* 4: 33-46.
- Hanski IK, Mönkkönen M, Reunanen P, Stevens P. 2000. Ecology of the Eurasian flying squirrel (*Pteromys volans*) in Finland. Goldingay R and Scheibe J (eds), *Biology of Gliding Mammals*,

- pp. 67-87, Filander Verlag, Fürth.
- 橋本滯奈. 2019. タイリクモモンガ *Pteromys volans* の基礎繁殖生態学的研究—異なる季節・年・生息環境により繁殖パターンは異なるか?—. 69 pp. 帯広畜産大学修士論文, 帯広.
 - Hayward GD, Rosentreter R. 1994. Lichens as nesting material for northern flying squirrels in the northern Rocky Mountains. *Journal of Mammalogy* 75: 663-673.
 - Hebert PD, Gregory TR. 2005. The promise of DNA barcoding for taxonomy. *Systematic Biology* 54: 852-859.
 - 樋口広芳. 1978. 鳥類による巣箱の森林タイプ別利用状況と架設・非架設地域における繁殖密度. *日本林學會誌* 60: 255-261.
 - 平田大祐. 2020. 世界のヒグマと移動の歴史. 増田隆一編, *ヒグマ学への招待—自然と文化で考える*, pp. 43-66, 北海道大学出版会, 札幌.
 - Ingólfssdóttir K, Chung GA, Skulason VG, Gissurarson SR, Vilhelmsdóttir M. 1998. Antimycobacterial activity of lichen metabolites in vitro. *European Journal of Pharmaceutical Sciences* 6: 141-144.
 - 井上哲男, 慶田雅洋. 1980. 地衣類の抽出成分・ウスニン酸とその利用. *日本化粧品技術者会誌* 14: 57-61.
 - 岩月善之助, 水谷正美. 1972. 原色日本蘇苔類図鑑 (服部新佐, 監修). 405 pp. 株式会社保育社, 大阪.
 - 岩月善之助. 2001. 日本の野生植物 コケ. 355 pp. 株式会社平凡社, 東京.
 - 門崎允昭. 2001. エゾモモンガ *Pteromys volans* の痕跡. *森林野生動物研究会誌* 27: 27-33.
 - 加藤アミ. 2009. 北海道の山間部天然林におけるエゾモモンガの巣箱利用に関する研究. 34 pp. 帯広畜産大学修士論文, 帯広.
 - Kim JU, Lee WS, Lee EJ. 2018. The use of artificial nest boxes by Siberian flying squirrels (*Pteromys volans*) in South Korea. *Journal of Forestry Research*
DOI: 10.1007/s11676-018-0787-2
 - Koprowski JL, Goldstein EA, Bennett KR, Pereira Mendes C. 2016. Family Sciuridae. Wilson DE, Lacher Jr TE, Mittermeier RA (eds). *Handbook of the Mammals of the World. vol. 6. Lagomorphs and Rodents I*, pp. 684-837, Lynx Editions, Barcelona.
 - 甲山隆司. 2011. 第2章北海道の森林の特徴: 2 針広混交林. 北海道の森林 (北方森林学会, 編著), pp. 79-82. 北海道新聞社, 札幌.
 - Lauterwein M, Oethinger M, Belsner K, Peters T, Marre R. 1995. In vitro activities of the lichen secondary metabolites vulpinic acid, (+) -usnic acid, and (-) -usnic acid against aerobic and anaerobic microorganisms. *Antimicrobial Agents and Chemotherapy* 39: 2541-2543.
 - Mäkelä A. 1996. Liito-oravan (*Pteromys volans* L.) ravintokohteet eri vuodenaikoina ulosteanalyysin perusteella (diet of flying squirrel in Finnish). *WWF Finland Reports* 8: 54-58.
 - Marugame M, Izumi I, Matsui M, Okahira T, Oshida T, Hayashi Y. 2010. Cavity resources for Siberian flying squirrels, *Pteromys volans orii*, in two different habitats in Hokkaido, Japan. *Russian Journal of Theriology* 9: 39-43.
 - Minato S, Doei H. 1995. Arboreal activity of *Glirulus japonicus* (Rodentia: Myoxidae) confirmed by use of bryophytes as nest materials. *Acta Theriologica* 40: 309-314.
 - 湊秋作. 2016. ニホンヤマネにおける繁殖巣の巣材・構造および繁殖事例の報告. *日本環境動物昆虫学会誌* 27: 1-7.
 - 湊ちせ. 2008. ニホンヤマネ *Glirulus japonicus* の食

- 性とその季節変化. 日本環境動物昆虫学会誌 19: 86-89.
- Mitchell D. 2001. Spring and fall diet of the endangered West Virginia northern flying squirrel (*Glaucomys sabrinus fuscus*). The American Midland Naturalist 146: 439-444.
 - 水谷瑞希. 2002. 針葉樹人工林におけるカラ類 2 種の繁殖生態と餌資源利用様式. 名古屋大学森林科学研究 21: 95-157.
 - Mönkkönen M, Reunanen P, Nikula A, Inkeröinen J, Forsman J. 1997. Landscape characteristics associated with the occurrence of the flying squirrel *Pteromys volans* in old-growth forests of northern Finland. Ecography 20: 634-642.
 - Muul I. 1974. Geographic variation in the nesting habits of *Glaucomys volans*. Journal of Mammalogy 55: 840-844.
 - 中原文子, 安藤温子, 塩田幸弘, 津村義則, 高柳敦. 2011. シカの食性解析における DNA バーコーディングの有用性. 日本森林学会大会発表データベース 第 123 回日本森林学会大会. 日本森林学会: 166.
 - 中野繁, 日野輝明, 夏目俊二, 林田光祐, 稲葉芳和, 奥田篤志. 1991. 冬季におけるエゾモモンガ *Pteromys volans orii* の営巣木の特徴と巣穴の構造. 北海道大学農学部演習林研究報告 48: 183-190.
 - 中村琢磨, 壁村勇二, 山内康平, 村田秀介, 佐々木寛和, 智和正明, 内海泰弘. 2020. 九州大学北海道演習林の植物相. 九州大学農学部演習林報告 101: 13-35.
 - 中村琢磨, 田代直明, 久保田勝義, 南木大祐, 村田秀介, 井上幸子, 緒方健人, 長慶一郎, 山内康平, 馬淵哲也, 壁村勇二, 扇 大輔, 大崎繁, 菱拓雄, 古賀信也, 内海泰弘. 2017. 北海道東部の落葉広葉樹林における11年間の森林動態. 九州大学農学部演習林報告 98: 1-12.
 - 南部朗, 柳川久. 2010. エゾモモンガの冬期の採食物とその選択性. 森林野生動物研究会誌 35: 22-25.
 - 大石善隆. 2019. じっくり観察 特徴がわかるコケ図鑑. 295 pp. 株式会社ナツメ社, 東京.
 - 岡野哲郎. 1994. 九州大学北海道演習林の森林植生: 落葉広葉樹林の分類と立地環境について. 九州大学農学部演習林報告 70: 1-12.
 - 沖津 進. 2002. 北方植生の生態学. 212 pp. 株式会社古今書院, 東京.
 - Oshida T, Komoto A, Shibatani M, Yoshikawa Y, Sato D. 2018. Do Siberian flying squirrels reuse nest materials made by other individuals? Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae 64: 185-192.
 - Patterson JE, Patterson SJ, Malcolm RJ. 2007. Cavity nest materials of northern flying squirrels, *Glaucomys sabrinus*, and North American red squirrels, *Tamiasciurus hudsonicus*, in a secondary hardwood forest of southern Ontario. The Canadian Field-Naturalist 121: 303-307.
 - Peralta-Sánchez JM, Soler JJ, Martín-Platero AM, Knight R, Martínez-Bueno M, Møller AP. 2014. Eggshell bacterial load is related to antimicrobial properties of feathers lining barn swallow nests. Microbial Ecology 67: 480-487.
 - Ruiz-Castellano C, Tomás G, Ruiz-Rodríguez M, Soler JJ. 2017. Nest material preferences by spotless starlings. Behavioral Ecology 29: 137-144.
 - 坂井奈緒子. 2007. ヤマガラの巣に使われた蘚苔類. 蘚苔類研究 9: 150-151.
 - Sariözlü NY, Cankiliç MY, Candan M, Tay T. 2016. Antimicrobial activity of lichen *Bryoria capillaris* and its compound barbatolic acid. Health Science and Bio Convergence Technology, Edition-I, ISSN: 0970-938X.
 - 佐藤大介. 2015. 半樹上性ヒメネズミの個体群変動は樹上性エゾモモンガの巣箱利用に影響を及ぼす

- か? . 48 pp. 帯広畜産大学修士論文, 帯広.
- Selonen V, Mäkeläinen S. 2017. Ecology and protection of a flagship species, the Siberian flying squirrel. *HYSTRIX-the Italian Journal of Mammalogy* 28: 134-146.
 - Selonen V, Wistbacka R, Korpimäki E. 2016. Food abundance and weather modify reproduction of two arboreal squirrel species. *Journal of Mammalogy* 97: 1376-1384.
 - 鴫本樹, 古川竜司, 鈴木圭, 柳川久. 2014. 糞を用いたタイリクモモンガ *Pteromys volans* の生息確認方法. *哺乳類科学* 54: 201-206.
 - 鈴木陽己. 2016. 北海道の山間部天然林におけるエゾモモンガの巣箱利用に影響する環境要因の検証. 24 pp. 帯広畜産大学卒業論文, 帯広.
 - 鈴木愛未. 2010. 山間部天然林に生息するエゾモモンガの巣箱調査—個体数推定について—. 41 pp. 帯広畜産大学卒業論文, 帯広.
 - 橘 尚子. 2012. 北海道山間部天然林における小型哺乳類の巣箱利用性に関する研究. 30 pp. 帯広畜産大学卒業論文, 帯広.
 - 館脇 操. 1953. 九州大学農学部附属北海道演習林の植生. *九州大学農学部演習林報告* 21: 1-60.
 - Timm U, Kiristaja P. 2002. The Siberian flying squirrel (*Pteromys volans* L.) in Estonia. *Acta Zoologica Lituanica* 12: 433-436.
 - 土佐泰志. 2019. 異なる森林植生に生息する齧歯類の巣箱利用性の研究. 61pp. 帯広畜産大学修士論文, 帯広.
 - Valentini A, Pompanon F, Taberlet P. 2009. DNA barcoding for ecologists. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 110-117.
 - Veljić M, Tarbuk M, Marin PD, Ćirić A, Soković M, Marin M. 2008. Antimicrobial activity of methanol extracts of mosses from Serbia. *Pharmaceutical Biology* 46: 871-875.
 - Wauters LA, Dhondt AA. 1985. Population dynamics and social behavior of red squirrel populations in different habitats. XVIIth Congress of the International Union of Game Biologists, Brussels: 17-21.
 - Wauters LA. 1986. Population dynamics of the red squirrel *Sciurus vulgaris* in different habitats. *Lutra* 29: 346.
 - Wauters LA, Dhondt AA. 1989. Variation in length and body weight of the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in two different habitats. *Journal of Zoology* 217: 93-106.
 - Wesołowski T, Wierzcholska S. 2018. Tits as bryologists: patterns of bryophyte use in nests of three species cohabiting a primeval forest. *Journal of Ornithology* 159: 733-745.
 - 矢作英三. 1996. 箱根地方におけるシジュウカラとヤマガラ繁殖生態の比較. *A Journal of Field Ornithology* 14: 11-23.
 - 山口裕司, 柳川久. 1995. 野外におけるエゾモモンガ *Pteromys volans orii* の日周期活動. *哺乳類科学* 34: 139-149.
 - 柳川久. 1994. 小鳥用巣箱を用いたエゾモモンガの野外研究. *森林保護* 241: 20-22.
 - 柳川久. 1999. エゾモモンガの生態 (ビデオ発表) —北海道十勝平野における一年間の記録—. *哺乳類科学* 39: 181-183.
 - 柳川久. 2009. 防風林に生息するエゾモモンガの行動圏と移動. 帯広畜産大学後援会報告 37: 15-17.

Abstract

Forestry mammal species widely distributed on continents sometimes exist in different habitats within their distribution. Each habitat may provide opportunities for the local population to adapt to its unique ecological characteristics. Of arboreal gliding mammals, the Siberian flying squirrel *Pteromys volans* has the most extensive

distribution. This species is widely distributed across the northern Eurasian continent east to the Sakhalin in Russia and Hokkaido in Japan. It inhabits coniferous forests or mixed forests dominated by *Picea* spp. and/or *Pinus* spp.. In Hokkaido, the southeasternmost location, *P. volans* occurs not only in deciduous forests as well as mixed forests. Since this population may use resources unique to deciduous forests, we studied resource use by *P. volans* nesting and feeding in two study sites in the naturally regenerated deciduous forests in the Hokkaido Research Forest of Kyushu University, Ashoro, Hokkaido, Japan. In each site, we set up 60 nest boxes. From May to October in 2018 and 2019, we collected nesting materials from these boxes and feces of *P. volans* captured in these boxes. We found that mosses and shredded bark were used as nest materials; with mosses more frequently used. With the DNA meta-barcoding technique, we detected DNA sequences of plant species in collected feces. We found that *P. volans* fed on trees of five genera (*Betula* spp., *Ulmus* spp., *Quercus* spp., *Tilia* spp., and *Prunus* spp.) and Pottiaceae mosses. To date, *Ulmus* spp. and *Tilia* spp. have not been reported in diets of continental population. These results suggest that *P. volans* in Hokkaido has adapted to use the forest vegetation specific to its the southeasternmost location.

Keyword: nest resource, food resource, mosses, DNA metabarcoding