

# 北海道の冷温帯落葉広葉樹林における 樹上性小型哺乳類による種子貯食と種子の豊凶について

鈴木野々花<sup>1</sup>・山口 翠<sup>1</sup>・高瀬かえで<sup>1</sup>・地引佳江<sup>1</sup>・菊池隼人<sup>1</sup>  
内海泰弘<sup>2</sup>・中村琢磨<sup>3</sup>・押田龍夫<sup>1</sup>

(受付 : 2020 年 4 月 28 日, 受理 : 2020 年 7 月 22 日)

Relationship between seed-hoarding by arboreal small mammals and masting of trees in the cool-temperate  
deciduous broad-leaved forests of Hokkaido, Japan

Nonoka SUZUKI, Midori YAMAGUCHI, Kaede TAKASE, Yoshie DIBIKI, Hayato KIKUCHI,  
Yasuhiro UTSUMI, Takuma NAKAMURA, Tatsuo OSHIDA

## 摘 要

貯食は、動物が餌資源の利用可能性の変動に対応するための重要な戦略である。森林性の小型哺乳類において、餌資源が不足する冬期に備え、堅果・液果等が成熟する秋期に‘種子貯食’を行うことが知られている。一方で植物の種子生産には豊凶がみられ、これは動物による被食を免れるための植物側の戦略であると考えられている。種子貯食と種子の豊凶には何らかの関連があると予測され、貯食者に特定植物への嗜好性・選択性がなければ、結実量が豊富な種子が貯食資源として繁用される可能性が考えられる。これを明らかにするために、北海道足寄町に位置する九州大学北海道演習林内の2ヶ所の天然生落葉広葉樹林に計120個の巣箱を架設し、ヒメネズミ *Apodemus argenteus* によって貯食された種子の調査を行った。2018年および2019年の5~10月に実施した調査の結果、16個の巣箱にミズナラ *Quercus crispula* の堅果が、また8個の巣箱にハリギリ *Kalopanax septemlobus* の液果が貯食されていた。2018年にはミズナラおよびハリギリのマスティング現象が見られたこと、2018年10月に回収した貯食物は全てミズナラの堅果だったが、同年10月以降に貯食されたと思われる貯食物(2019年5月に回収)は全てハリギリ液果だったことから、長期的(年間)にも短期的(年内)にもヒメネズミは貯食時に豊富に存在する種子資源を

---

<sup>1</sup> 帯広畜産大学野生動物学研究室

<sup>1</sup> Laboratory of Wildlife Biology, Obihiro University of Agriculture and Veterinary Medicine

<sup>2</sup> 九州大学大学院農学研究院森林生産制御学分野

<sup>2</sup> Graduate School of Agriculture, Kyushu University

<sup>3</sup> 九州大学農学部附属演習林北海道演習林

<sup>3</sup> 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

日和見的に利用している可能性が示された。

キーワード：ハリギリ、ヒメネズミ、マスティング、ミズナラ

## 緒 論

季節変化が著しい冷温帯・温帯に生息する齧歯類では、資源量が乏しい冬期に備えて“種子の貯食”を行う種が存在する (Vander Wall 1990)。貯食対象となる種子は動物種により様々であり、例えば、エゾシマリス *Tamias sibiricus lineatus* ではコナラ属 *Quercus* spp. の堅果 (Kawamichi 1980)、ニホンリス *Sciurus lis* ではオニグルミ *Juglans ailanthifolia* の核果 (Tamura and Shibatani 1996)、そしてアカネズミ *Apodemus speciosus* ではコナラ属の堅果 (Kikuzawa 1988 ; Miyaki and Kikuzawa 1988 ; Wada 1993) 等を主に利用することが報告されている。一方で植物の種子生産量は毎年一定ではなく、豊作年や凶作年が存在することが知られており、特に豊作現象を大量結実 (マスティング) と呼称する (例えば、今 2009 ; Begon et al. 2013)。マスティングが起きる理由の一つとして“捕食者飽食仮説”が提唱されており、これは、ある年に捕食者が消費できない程の多くの種子を生産し、確実に子孫を残すための植物側の戦略であると考えられている (Silvertown 1980)。このマスティングと齧歯類の採食資源利用の様式である貯食には何らかの関連があると予測され、貯食者に特定植物への嗜好性・選択性がなければ、当該年において結実量が豊富な種子が貯食資源として繁用される確率が高くなるかもしれない。すなわち、種子の豊凶に応じて齧歯類が貯食対象への選択性を変化させている可能性が考えられる。そこで本研究では「齧歯類は植物の種子をその資源量に応じて貯食物として利用する」という仮説を検証することを試みた。

このための研究対象として、日本の固有種であり北海道から九州にかけて広く分布する半樹上性のヒメネズミ *Apodemus argenteus* (Nakata et al. 2015) を選択した。本種は雑食性かつジェネラリストであり (太田 1968)、

季節によって利用する餌資源が変化することが報告されている (Sato et al. 2018)。本種は貯食を行うことが知られており (吉村ほか 2013)、北海道においては、樹上に架設された巣箱内にミズナラ *Quercus crispula*、カエデ属 *Acer* spp.、マツ科 Pinaceae、キタコブシ *Magnolia kobus* var. *borealis* などの種子を秋期に貯食することが報告されている (土佐 2019)。本研究では、ヒメネズミが様々な資源を貯食対象として利用可能な北海道の冷温帯落葉広葉樹林において、実際に利用された貯食資源を調査し、それらの豊凶との関係を明らかにすることを目的とした。

## 方 法

### 調査地および調査期間

北海道足寄町に位置する九州大学農学部附属演習林 北海道演習林 (面積約3,713ha ; 北緯43° 15' 2.1''、東経143° 33' 0.0'' ; 図1) 内の冷温帯落葉広葉樹林の植生が異なる林班に2ヶ所の調査区 (AおよびB) を設定した。調査区A (17林班) の植生はアサダーミズナラ群集 (Ostryo-Quercetum grosseserrata) であり、ミズナラが優占するが、カエデ属も多くみられ、構成樹種数が多い (岡野 1994)。調査区B (3林班) の植生はサワシバーミズナラ群集 (Carpino-Quercetum grosseserratae) であり、ミズナラが優占し、構成樹種数は少ない (岡野 1994)。両調査区は林床にミヤコザサ *Sasa nipponica* が優占する天然生林である。調査期間は非積雪期とし、2018年および2019年の5月~10月であった。

### 巣箱の架設および貯食資源調査

ヒメネズミが種子貯食を行う場所として報告されている‘巣箱’ (安藤 2005 ; 土佐 2019) を調査区に設置し、

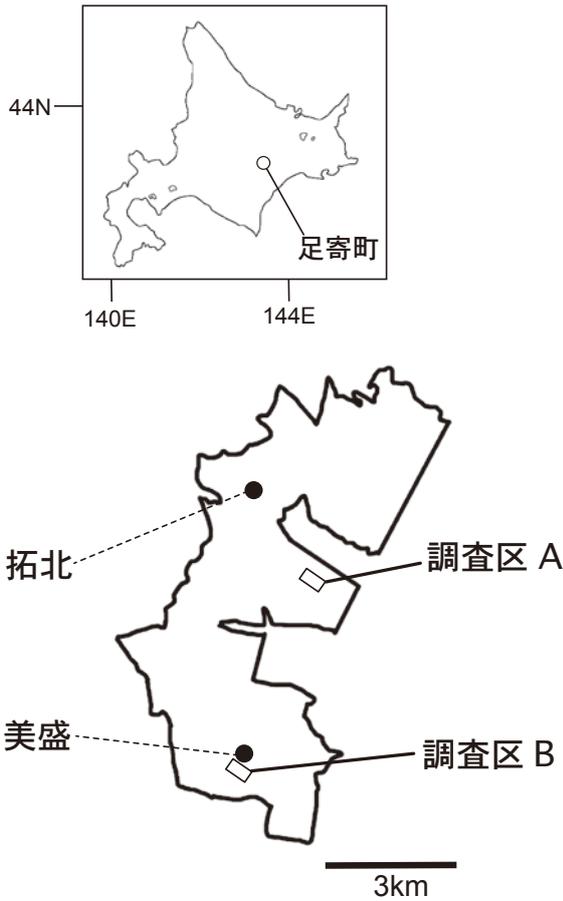


図1. 調査地（北海道足寄町に位置する九州大学北海道演習林）とその中に設定された調査区（AおよびB），およびシードトラップによる落下種子採集地点（拓北および美盛）。

これに貯食される種子の観察および採集を試みた。2017年10月に各調査区につき60個（3行×20列）の巣箱を20～30mの間隔で樹種や方角を定めず約2.5～3.0mの高さに設置した。各調査区の巣箱にNo. 1～60までの番号をつけた。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とした。また、巣箱の内部を観察するために天板の開閉が可能な構造とした。

月に1回の頻度で日中に巣箱内部の観察を行った。5月および9～10月の巣箱調査時に巣箱に入っていた種子等はヒメネズミによる貯食の可能性があるため（土佐2019）、原則全てを回収し、室温で2週間以上乾燥させた。その後、これらの貯食物の種同定および乾燥重量を測定し、堅果については個数を記録した。

環境省のモニタリングサイト1000プロジェクトにおいて、25個/haで設置されたシードトラップによる2006～2017年の二つのサイト（‘拓北’と‘美盛’）における落下種子調査データ（図1および2）（中村ほか 2017；環境省生物多様性センター 2018）、および2018年に同サイトで得られた同様の調査結果（図3）を種子の豊凶の指

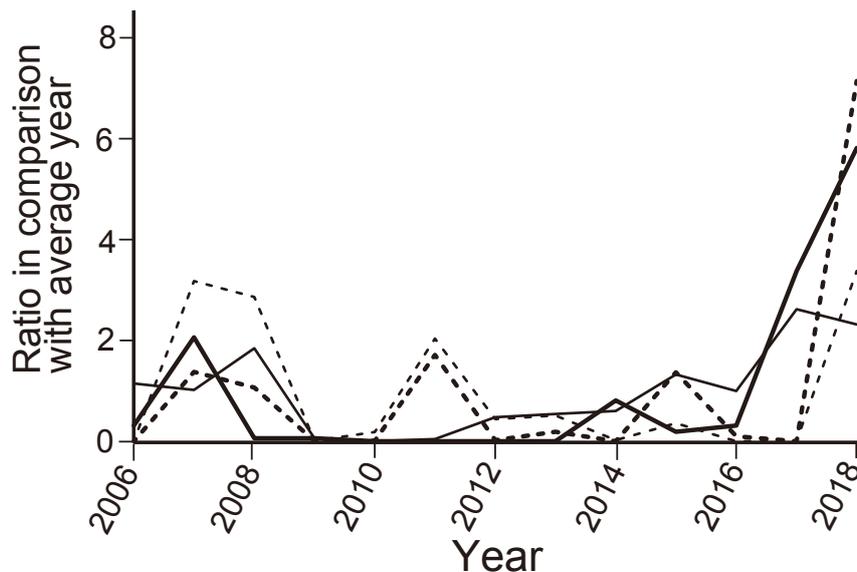


図2. 環境省・モニタリングサイト1000プロジェクトのデータに基づいて作成したミズナラおよびハリギリの種子の豊凶。2006年から2018年までの平均値を1とした際の平年比でデータを表した。ミズナラの堅果は太実線（拓北）および細実線（美盛），ハリギリの液果は太点線（拓北）および太点線（美盛）で記した。

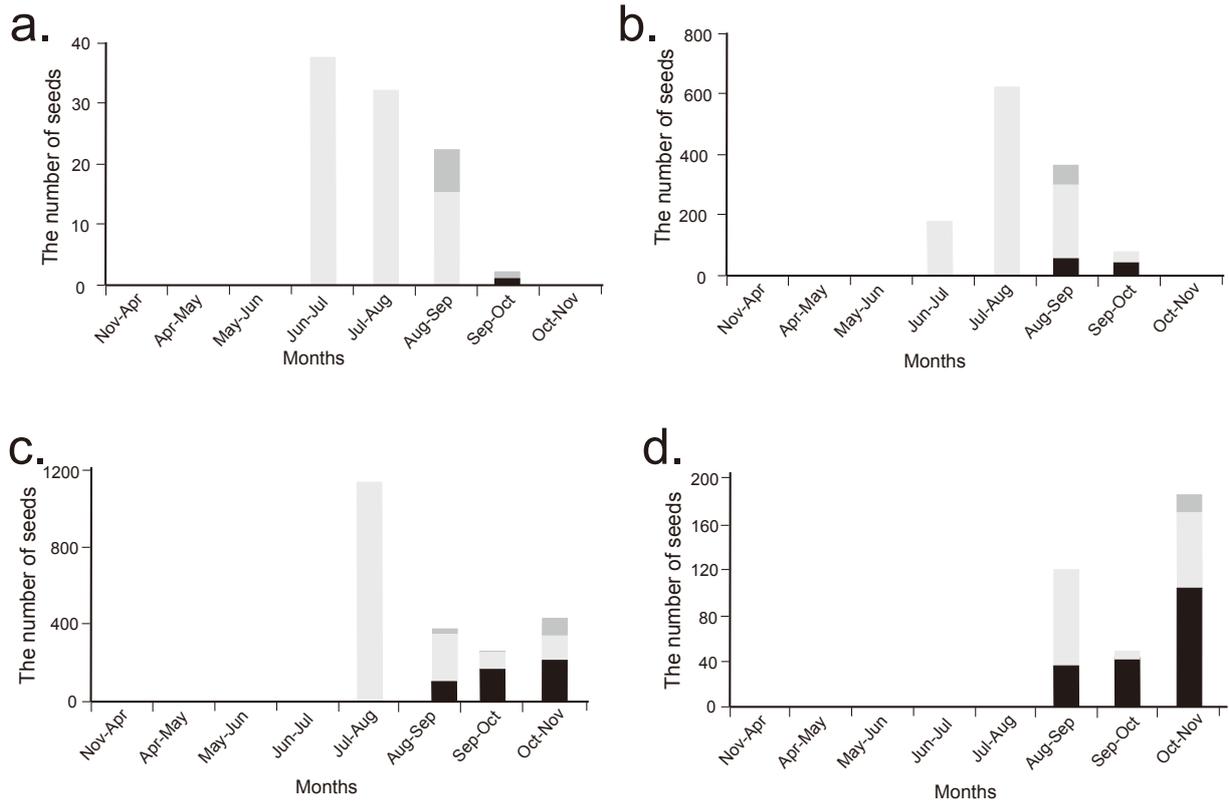


図3. シードトラップにより採集された2018年の種子数。ミズナラの堅果はa. (拓北) およびb. (美盛)、ハリギリの液果はc. (拓北) およびd. (美盛) に2ヶ月ごとにまとめて記した。黒色は‘健全な種子’、薄灰色は‘未熟な種子’、濃灰色は‘その他(不健全な種子, 虫害を受けた種子, 種子のかげら, 不稔種子を一括)’である。

標とし、これらとヒメネズミによる各種子の貯食頻度との関係について検討を行った。なお、拓北は調査区Aの付近に位置し、美盛は調査区Bと隣接しているため、マスティングの影響を検討するサイトとしては適当であると判断した(図1)。

## 結果

2年間で貯食が確認された巣箱は、調査区Aで16個、調査区Bで7個だった(表1)。ミズナラの堅果(図4a)の貯食が見られた巣箱が調査区Aで10個、調査区Bで6個、ハリギリ *Kalopanax septemlobus* の液果(図4b)の貯食が見られた巣箱が調査区Aで7個、調査区Bで1個だった。2019年7月に調査区BのNo. 57で回収したミズナラの堅果は、回収日がミズナラの結実期より前であったため、2018年秋に貯食されたものとみなした。また、2019年10月に調査区AのNo. 37で回収したミズナラの堅果は同時期に回収

表1. 本研究で採集された貯食種子のデータ。巣箱ごとに重量および個数を記した。ハイフンはデータが無いことを示す。

Species	Collection date	ID number of nest box	Total weight (g)	Number of seeds
<i>Q. crispula</i>	October 2018	A4	1.4	1
		A7	2.0	1
		A11	91.6	70
		A28	160.8	124
		B23	-	1
	July 2019	B57	6.0	5
	October 2019	A13	69.9	44
		A14	91.6	67
		A27	3.6	2
		A37	1.1	1
		A42	103.1	45
		A52	12.1	15
		B25	179.0	107
		B27	2.4	1
B45		4.9	4	
B55	14.0	6		
<i>K. septemlobus</i>	May 2019	A7	45.4	-
		A11	1.5	-
		A21	1.5	-
		A23	5.8	-
		A36	19.1	-
		A53	23.0	-
		A57	44.6	-
		B6	28.9	-

したものより古く、前年（2018年）秋期に貯食されたものとみなした。これらの貯食物および2018年10月に回収した貯食物は全てミズナラの堅果だったが、2019年5月に回収した貯食物は全てハリギリの液果だった。ミズナラの堅果は1つの巣箱につき1~124個、ハリギリの液果は1.5~77.4gが貯食されていた。ハリギリの液果と共に入れられていた茎の部分には噛み切られた痕跡があり、齧歯類が樹上で採取したものであると判断した。また、ハリギリの液果が貯食された4個の巣箱からヒメネズミ、または本調査地に同所的に生息する樹上性リス科齧歯類のタイリクモモンガ *Pteromys volans* のものと思われる糞が発見されたが、どちらのものであるのか判定することが出来なかった。

### 考 察

両調査区において調査を行った2年とも貯食が確認され、2018年および2019年の9~10月ではミズナラの堅果、

2019年5月ではハリギリの液果が主要な貯食資源であった。ハリギリの液果は前年10月の調査以降の秋期から冬期（おそらく10月中頃から降雪期前の11月頃）に貯食されたものと推測された。ハリギリとミズナラで貯食時期が異なったが、これは実の成熟時期の違いによるものと考えられる（図3）。ミズナラの堅果は9月下旬~10月上旬に熟して重力落下するが（生方 2003）、ハリギリの液果は晩秋から初冬にかけて熟し冬を越す（鈴木 2005）。ハリギリは結実量の豊凶が顕著であり（早柏 2005；松岡 2012）、貯食についての報告はこれまでに加藤（2009）の1例のみであることから、毎年利用できる安定的な貯食資源ではないと推測される。本調査地において、2018年の秋期は過去12年（2006~2017年）と比べてハリギリが豊作であった（図2）。従って、ヒメネズミはミズナラの堅果を貯食した後、豊富に実ったハリギリの液果を貯食したと考えられる。このようにヒメネズミは、長期的（年間）にも短期的（年内）にも貯食時期に豊富に存在する種子資源を日和見的に選択利用している可能性が示された。従って、今後本種による種子貯食の研究を行う際には、その結実量との関係を十分に考慮する必要があるだろう。

また、本研究では、これまでの報告（安藤 2005；加藤 2009；土佐 2019）に基づいてミズナラの堅果やハリギリの液果を貯食した哺乳類種をヒメネズミであると判断したが、北海道の森林において、タイリクモモンガによるミズナラおよびオオバボダイジュ *Tilia maximowicziana* の堅果の樹上貯食の可能性が報告されている（松岡 2015）。加えて、フィンランドにおいてもタイリクモモンガがカバノキ属 *Betula* spp. やハンノキ属 *Alnus* spp. の尾状花序を貯食することが報告されている（Hanski et al. 1998）。本研究で採集された貯食資源中からタイリクモモンガのものであるかもしれない糞が発見されたことから、貯食物中に本種によって搬入された種子が含まれていた可能性は否めない。貯食動物種の正確な確認については今後の検討課題である。



図4. 巣箱内に貯食されたミズナラの堅果 (a) およびハリギリの液果 (b).

## 謝 辞

貴重な情報を御提供頂いた九州大学北海道演習林の職員の皆様方に心より御礼申し上げたい。そして、様々な御意見を頂い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の意を表したい。また、多くの支援や助言、激励を頂いた上記両研究室の学生の諸氏に深く感謝したい。そして、調査をお手伝い頂いた同野生動物学研究室の土佐泰志氏、橋本滯奈氏、阿部貴之氏、藤田 航氏、二場一光氏、山下聡子氏に深く御礼申し上げたい。

## 引用文献

- ・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.
- ・Begon M, Harper JL, Townsend CR. (堀 道雄 監訳) 2013. 生態学—個体から生態系へ (原著第4版), pp. 359-362. 京都大学学術出版会, 京都.
- ・Hanski IK, Monkkonen M, Reunanen P, Stevens P. 1998. Ecology of the Eurasian flying squirrel (*Pteromys volans*) in Finland. Goldingay R and Scheibe J (eds), *Biology of Gliding Mammals*, pp. 67-86, Filander Verlag, Fürth.
- ・早柏慎太郎. 2005. 林内落下種子群集の変動パターンと長期モニタリング : 雨龍研究林の11年間の観測結果から. 北方森林保全技術 23: 9-14.
- ・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. 20 pp. 帯広畜産大学修士論文, 帯広.
- ・環境省生物多様性センター. 2018. 第3回自然環境保全基礎調査植生調査報告書 SIN02.zip. <http://www.biodic.go.jp/monil000/findings/data/index.html>よりダウンロード.
- ・Kawamichi M. 1980. Food, food hoarding and seasonal changes of Siberian chipmunks. *Japanese Journal of Ecology* 30: 211-220.
- ・Kikuzawa K. 1988. Dispersal of *Quercus mongolica* acorns in a broadleaved deciduous forest 1. Disappearance. *Forest Ecology and Management* 25: 1-8.
- ・今 博計. 2009. 北海道林業試験場報告ブナにおけるマスティングの適応的意義とそのメカニズム. 北海道林業試験場報告 46: 53-83.
- ・松岡 茂. 2012. 鳥類が採食する樹木果実生産量の年変動. 森林総合研究所研究報告 11: 181-196.
- ・松岡 茂. 2015. エゾモモンガ*Pteromys volans*の貯食の可能性. 森林総合研究所研究報告 14: 37-41.
- ・Miyaki M, Kikuzawa K. 1988. Dispersal of *Quercus mongolica* acorns in a broadleaved deciduous forest 2. Scatter hoarding by mice. *Forest Ecology and Management* 25: 9-16.
- ・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.
- ・Nakata K, Saitoh T, Iwasa MA. 2015. *Apodemus argenteus* (Temminck, 1844). Ohdachi SD, Ishibashi Y, Iwasa MA, Saitoh T (eds) *The Wild Mammals of Japan*, pp. 178-179, Shoukadoh, Kyoto.
- ・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.
- ・太田嘉四夫. 1968. 北海道産ネズミ類の生態的分布の研究. 北海道大学農学部演習林研究報告 26: 223-295.
- ・Sato J, Shimada T, Kyogoku D, Komura T, Uemura S, Saitoh T, Isagi Y. 2018. Dietary niche partitioning between sympatric wood mouse species (Muridae: *Apodemus*) revealed by DNA meta-barcoding analysis. *Journal of Mammalogy*

- 99: 952-964.
- Silvertown JW. 1980. The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biological Journal of the Linnean Society* 14: 235-250.
  - 鈴木庸夫. 2005. 葉・実・樹皮で確実にわかる樹木図鑑, 367 pp. (株) 日本文芸社, 東京.
  - Tamura N, Shibasaki E. 1996. Fate of walnut seeds, *Juglans ailanthifolia*, hoarded by Japanese squirrels, *Sciurus lis*. *Journal of Forest Research* 1: 219-222.
  - 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. 42 pp. 帯広畜産大学修士論文, 帯広.
  - 生方正俊. 2003. 北海道におけるミズナラの遺伝資源保存および天然林施行に関する生態遺伝学的研究. *林木育種センター研究報告* 19: 25-120.
  - Vander Wall SB. 1990. Food Hoarding in Animals, pp. 236-249. The University of Chicago Press, Chicago.
  - Wada N. 1993. Dwarf bamboos affect the regeneration of zoochorous trees by providing habitats to acorn-feeding rodents. *Oecologia* 94: 403-407.
  - 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.
  - 吉村和徳, 中村麻美, 大石圭太, 畑邦彦, 曾根晃一. 2013. ヒメネズミの貯食活動の特性. *鹿児島大学農学部演習林研究報告* 40: 9-15.

mammals. There may be relationship between seed-hoarding by small mammals and masting by trees: when seed-hoarding mammal has no preference for a specific seed resource, the mammal may frequently hoard the more abundant seed resource. We surveyed seeds hoarded by the Japanese field mouse (*Apodemus argenteus*) in the cool-temperate deciduous broad-leaved forests of Hokkaido, Japan. In the Ashoro Research Forest, Faculty of Agriculture, Kyushu University, we recorded contents of 120 nest boxes set on tree trunk from May to October in 2018 and 2019. In 2018, *Quercus crispula* masted. Then, *Kalopanax septemlobus* masted. *Apodemus argenteus* hoarded acorns of *Q. crispula* in 16 nest boxes in early October and then fruits of *K. septemlobus* in eight boxes probably from middle October to November. Therefore, *A. argenteus* may opportunistically hoard the most abundant seed resources in a forest.

**Keywords:** *Apodemus argenteus*, *Kalopanax septemlobus*, Masting, *Quercus crispula*

## Abstract

Food hoarding is an important strategy for controlling availability of seasonal food over space and time. In preparation for winter, some arboreal small mammals store seeds of trees during autumn. On the other hand, many trees mast at irregular intervals. Masting is thought to be an important strategy for controlling predation by small