

ヒメネズミ *Apodemus argenteus* における営巣用資源運搬行動の解明

照内歩・菊池隼人・押田龍夫

(受付：2021年4月30日，受理：2021年7月23日)

Analysis of the behavior of carrying nest materials in the small Japanese field mouse

Ayumu teruuchi, Hayato KIKUCHI, Tatsuo OSHIDA

摘 要

森林性のネズミ類の中には、営巣資源（葉等の巣材）を巣内に搬入する種が存在する。このような‘資源運搬’は、生存および繁殖において欠かせない重要な行動であると考えられるが、直接観察することは難しく、その実態については殆ど研究されていない。一定量の植物体組織が運ばれることによって、森林内の微小な環境は確実に変化し、運搬物の種類・量、および運ばれる頻度によっては、他種の生物（昆虫類や微生物等）に影響を与え、周囲環境の改変へと繋がる可能性が考えられる。しかしながら、このような仮説を検証するためには、運搬される物質の定量的な評価が不可欠であり、その情報を収集することが最初の課題となる。そこで本研究では、森林性ネズミ類の巣材運搬行動について、運搬コストを‘仕事’として定量的に評価すること、そして運搬行動の特徴を明らかにすることを目的とした。このために、樹洞に巣材を搬入し繁殖場所やねぐらとして利用するヒメネズミ *Apodemus argenteus* を研究対象に選び、北海道の帯広市内の林において、巣箱および自動動画撮影カメラを用いた行動観察を行った。

自動撮影カメラのデータから、本種の仕事コストを見積ることが出来た。日内における運搬時間にはピークが認められ、仕事を均一に行うわけではないことが観察された。そして、本種の巣材運搬行動は7月に集中しており、運搬行動が頻繁に観察された（仕事の量が多かった）巣箱では繁殖が確認された。従って、巣材の運搬は繁殖の準備と関連するものであることが示された。仕事の量と繁殖成功との関係をはじめ、運搬にかかるコストの違いとその結果については今後の興味深い検討課題であろう。

緒 論

野生動物の中には営巣資源（巣材）の運搬を行う種が存在する。例えば、ヨーロッパビーバー *Castor fiber* は、齧り倒した樹々を運搬し、これらを材料として河川中にダム様の巣を構築する (Pinto et al. 2009)。そしてこの巣の存在によって河川環境を大きく改変する能力があることが報告されている (Rosell et al. 2005)。また、エゾモモンガ *Pteromys volans orii* は、ヤマブドウ *Vitis coignetiae* の樹皮を剥ぎ、樹洞巣へと運び込んで巣材として利用する (柳川 1999)。ホオジロムササビ *Petaurista leucogenys* においても、スギ *Cryptomeria japonica* の樹皮を運んで巣材として利用することが報告されている (安藤ら 1983)。このように、野生動物には、営巣のために一定の質量を有する物質を水平方向に移動させる、或いは重力に逆らって一定の距離を垂直方向に持ち上げ運搬する（これは‘仕事’と定義される）種が認められる。ビーバーの様に大規模ではないにせよ、一定量の植物体組織がある場所からある場所へと運ばれることによって、微小な環境は確実に変化し、そして、運搬物の種類・量、および運ばれる頻度によっては、他種の生物（昆虫類や微生物等）に影響を与え、周囲環境の改変へと繋がる可能性が考えられる。しかしながら、このような仮説を検証するためには、運搬される物質の定量的な評価が不可欠であり、その情報を収集することが最初の課題となる。

森林生態系を構築する脊椎動物の中で、ネズミ類における巣材運搬が観察されている (箕口 1996)。小型ではあるものの、生息数が多いネズミ類による高頻度の巣材運搬は、森林内の物質循環に何らかの影響を与えていることが期待され、巣材を運搬する時期、運搬頻度および量、その利用法等を知ることによって、従来、被捕食者や種子散布者としての役割が強調 (例えば、白石ら 2007; Dimitri et al. 2017) されていたネズミ類について、生態系における新たな役割を見出すことが出来るかもしれない。そこで本研究では、森林性ネズミ類の資源運搬に関する行動特性を明らかにすること、そして、

その運搬コストを‘仕事’として定量的に評価することを目的とする。

方 法

研究対象

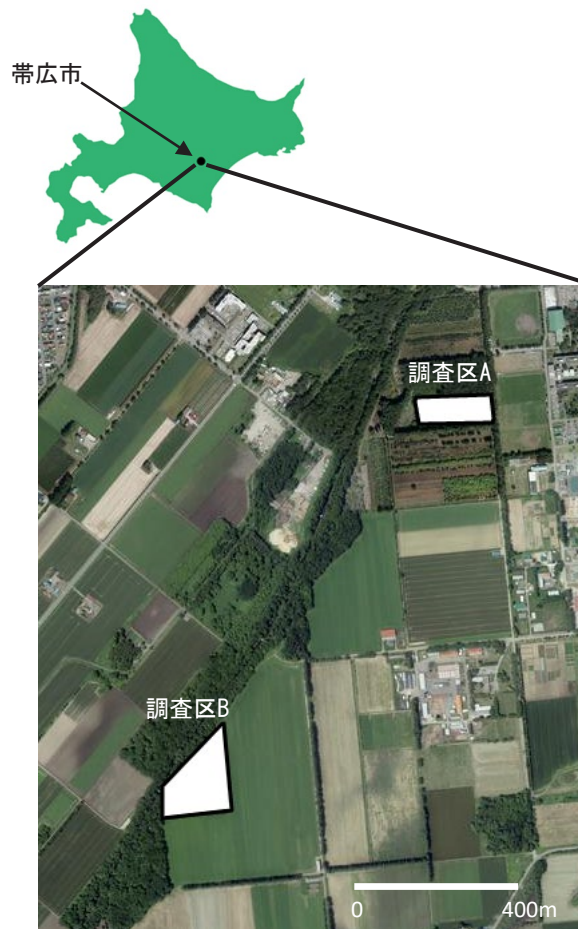
日本の森林に生息する固有種ヒメネズミ *Apodemus argenteus* は繁殖期等に樹洞を利用し (東城ら 2008; 鈴木ら 2014)、半樹上性であることが知られている。樹上に存在する樹洞に巣材（主に樹葉）を運び込むヒメネズミ (鈴木ら 2020) は、仕事量の定量には格好の研究対象である。仕事の物理学的算出には力の方向に応じた物体の移動が必要であるが、水平方向ではなく重力に逆らった鉛直方向への移動がこの計算を可能とする。従って、本研究では本種を研究対象として選択した。

調査地および調査期間

北海道帯広市の売買川付近に位置する林に2つの調査区 (A および B) を設置した (図 1)。調査区 A は、北緯 42° 87'、東経 143° 16' に位置し、優占する木本植物は、植栽されたアカエゾマツ *Picea glehnii*、チョウセンゴヨウ *Pinus koraiensis* およびカエデ類 *Acer* spp. 等である。下層にはササ類 *Sasa* spp. が繁茂する。調査区 B は、北緯 42° 86'、東経 143° 16' に位置し、優占する木本植物はハンノキ *Alnus japonica*、ヤチダモ *Fraxinus mandshurica*、ハルニレ *Ulmus davidiana* やカシワ *Quercus dentata* 等の落葉広葉樹である。

非積雪期である 2020 年 5 月～11 月を調査期間とした。この期間には、これまでに北海道で報告されているヒメネズミの巣材運搬期間 (定梶 2017) が含まれている。

図1. 調査地（北海道帯広市の売買川付近の林）および調査区（A, B）.



調査方法

巣箱の設置および観察

巣箱については、東城ら（2008）を参考に、高さ24cm、幅15cm、奥行き20cmとし、入口は4cm×4cmのものを準備した。内部の状況を観察するため巣箱の天板は開閉が可能な構造とした。この巣箱を2020年4月22日に調査区AおよびBにそれぞれ20個ずつ（2行×10列）、樹種や方角は定めず樹幹に設置した（巣箱設置木間の距離は、およそ5m～15mとした）。巣箱にはNo.1～40までの番号を付けた。なお、本調査地には樹上性のエゾモモンガ *Pteromys volans orii* が生息しており、先行研究（鈴木ら 2014）では、ヒメネズミは営巣場所を巡る競争を避けるためにエゾモモンガがあまり利用しない1.5m未満の高さの巣箱を利用する傾向があると示唆されてい

る。このため、本研究では地表から約1.0mの高さに巣箱を設置した。

巣箱を観察する頻度は週に1回程度とした。カメラを設置する巣箱を定めるため、日中に巣箱の内部を観察し、ヒメネズミの巣材（樹葉）や糞等の利用痕跡の有無、或いは個体の存否を確認した。

自動動画撮影カメラの設置及びデータの回収

本研究では、自動動画撮影カメラ（Lt1-Acorn6310W、LTL-Acorn）を用いて、ヒメネズミの巣材運搬行動を記録した。自動撮影カメラは、樹上性かつ夜行性であるヤマネ *Glirulus japonicus*（安田ら 2015）やホオジロムササビ *Petaurista leucogenys*（徳田ら 2017）の行動学的研究でこれまでに用いられており、本種の巣材運搬行動に

対しても利用可能であると期待される。撮影時間は1動画当たり15秒に設定し、インターバルは自動撮影カメラの機能上最短の0または1分とした。巣箱の観察においてヒメネズミの利用痕跡が認められた16個の巣箱の正面に自動撮影カメラを各1台設置した。なお、利用痕跡が確認された日が一定ではないため、カメラの設置期間は異なった(表1)。自動動画撮影カメラは、設置に適した樹木が付近にあればこれを利用して設置したが、適した樹木がない場合、杭を立ててこれに固定した。巣箱からカメラまでの距離については、6月～8月中頃の期間は約1.0～1.5mとしたが、ライトの強さで映像が捉えにくかったため、8月下旬以降からはカメラの映りがより鮮明になるように約3.0～4.0mに変更した。設置したカメラについては、週に1回の頻度でバッテリーを確認し、消耗が認められた場合、速やかにこれを交換した。

表1. 自動撮影カメラによる観察期間

ID number of nest box	Survey period
8	Aug. 22–Nov. 26
11	Jul. 22–Nov. 26
17	Jul. 9–Nov. 26
21	Jul. 3–Sept. 1
22	Jul. 3–Nov. 26
23	Jul. 3–Nov. 26
24	Aug. 8–Nov. 26
27	Aug. 8–Nov. 26
28	Aug. 8–Nov. 26
30	Jun. 3–Nov. 26
31	Jun. 12–Nov. 26
35	Jul. 3–Sept. 1
36	Jun. 20–Nov. 26
38	Jul. 18–Oct. 20
39	Aug. 23–Nov. 26
40	Aug. 23–Nov. 26

データの整理及び解析

自動動画撮影カメラを用いて得られた映像データから、撮影日時・巣箱番号・確認された動物種を記録した。さらに、得られた映像データの内、ヒメネズミの成獣が映っているものを選別し、資源の運搬について、巣箱ごとに、時間・回数・巣箱へ運ばれた方向(地上から或いは樹上から)を記録した。加えて、‘資源運搬による仕事’を見積るために、巣箱内に搬入された全ての巣材を常温にて自然乾燥させ、その総重量および葉1枚当たりの重量を電子天秤を用いて計測した。そして、巣箱ごとに仕事(J)を以下の式を用いて算出した。

$$J = (N_0 + M) / 1000 \times G \times D \times X$$

N_0 : 1回あたりに運搬された巣材や貯食用餌資源の質量

(g)

M: ヒメネズミの重量(体重)(g)

G: 重力加速度(m/s^2)

D: 地上から巣箱までの垂直距離(m)

X: 観察された運搬回数(回)

結果

撮影された動物個体

得られた動画の野生動物種の内訳は、総撮影数1,793回中、ヒメネズミ919回、エゾモモンガ356回、エゾリス *Sciurus vulgaris orientis* 333回、コウモリ類2回、エゾシカ *Cervus nippon yesoensis* 30回、鳥類106回、不明47回であった。

観察されたヒメネズミの行動

ヒメネズミの巣材搬入行動が観察された巣箱(図2)は、16個の内、7個(No. 21, 22, 24, 27, 28, 30, 38)であった。巣材が運搬された月は、主に7月であり、No. 27および38の巣箱で高頻度の運搬行動が観察された(表2)。No. 27および38の巣箱について運搬時間を確認した所、一様に運び続けるのではなく、No. 27では20:00、およびNo. 38では0:00に運搬活動のピークが認められ、個体により活動時間帯が異なっていた(図3)。7個の巣箱

の内、4個 (No. 22、24、27、38) においてヒメネズミの繁殖が確認された。

巣材運搬行動を行うヒメネズミの重量は、藤巻 (1969、1970) を参考に 17.0 g と定め、また、1 回当たりに巣箱内へ運び込む巣材の質量については、自動動画撮影カメラによって最も多く観察された 1 枚ずつ (乾燥状態で 1.2 g、図 2) とし、巣箱内に巣材を運び込む仕事を見積った。この際、重力加速度は 9.8 m/s²、地上から巣箱までの垂直距離を 1.0 m とした。また、樹上からの巣材運搬デー

タについては、正確な距離の計測が不可能であったため、仕事の見積りからは省いた (地上からの運搬が 112 回撮影されたのに対し、樹上からの運搬は、わずか 2 回であり、省いても支障がないと判断した)。各々の巣箱で観察された月別の '仕事日' における仕事の平均値は、0.18 ~ 4.10 J であり (表 2)、大きな幅が見られた。そして、特に 7 月において、No. 27 および 38 の巣箱で高い値を示した (表 2)。

図 2. 落葉を運搬するヒメネズミ (*Apodemus argenteus*).

大きい矢印はヒメネズミ個体を、小さい矢印は運搬されている落葉を各々示す。

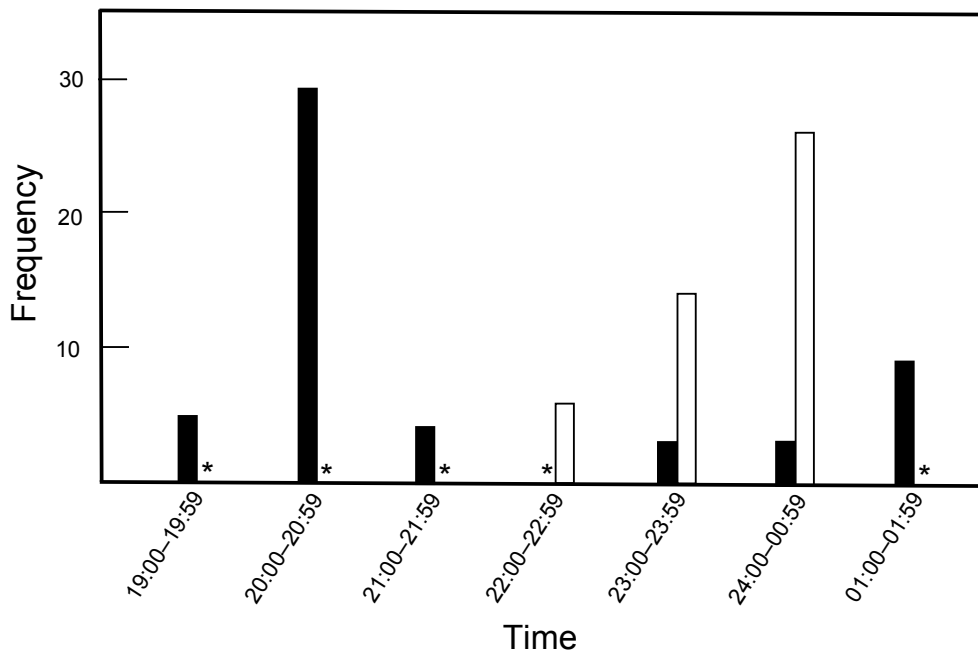


表 2. 月毎の巣材運搬行動の撮影数、および月別に算出された仕事日における仕事 (J) の総計。

ID No. of nest box	Frequency photographed by camera-trap / the number of working days					
	Jun.	Jul.	Aug.	Sept.	Oct.	Total
21	0 (0)	1/1 (0.18)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1/1 (0.18)
22	0 (0)	11/3 (0.65 ± 0.30)	2/1 (0.36)	0 (0)	2/2 (0.18)	15/6 (0.45 ± 0.30)
24	0 (0)	0 (0)	1 (0.18)	0 (0)	0 (0)	1 (0.18)
27	0 (0)	53/5 (1.89 ± 1.74)	0 (0)	2/1 (0.36)	0 (0)	55/6 (1.63 ± 1.69)
28	0 (0)	0 (0)	6/2 (0.54)	0 (0)	0 (0)	6 (0.54)
30	0 (0)	1 (0.18)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (0.18)
38	0 (0)	46/2 (4.10)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	46/2 (4.10)

* 仕事が観察された日に限定してその平均値および標準偏差を算出した。ただし、撮影回数が 1~2 回の場合、仕事日における仕事、または平均値のみを記した。

図3. No. 27 と 38 の巣箱においてヒメネズミ (*Apodemus argenteus*) の巣材運搬行動が撮影された時間帯. 1時間ごとに区分して回数を数えた. 黒色のバーはNo. 27, 白色のバーはNo. 38 のデータを各々示し, また, *は行動が見られなかったことを表す.



考 察

今回の観察結果から、ヒメネズミの巣材運搬は、7月に集中的に行われることが明らかになった。そして、巣材運搬が観察された巣箱の内、半数以上で繁殖が確認されたことから、巣材の運搬は繁殖活動と関係することが示唆された。さらに、今回の研究で見積った仕事についても、繁殖が確認された2個の巣箱 (No. 27 および 38) では高い値が認められ、本種が繁殖のためにより仕事量を増大させていることが示された。寒冷地におけるヒメネズミの繁殖期間は、4月から10月 (時に11月) であることが報告されている (例えば、Nakata et al. 2015)。加えて Sekijima (2001) は、本種が繁殖期に営巣場所を地中から樹上へとスイッチさせること、そして、繁殖に樹上巣を利用するのは6月から9月までの期間であると述べている。従って、7月は樹上繁殖の開始期に相当し、本種が繁殖に備えて巣材を集中的に蓄えたと考えられることができる。一般に、齧歯類の新生仔は、体毛も発達しない未熟な状態で生まれるため、巣による保温が

必要であると考えられている (例えば、榎本 2006)。樹上性のキタリス *Sciurus vulgaris* では、樹枝・樹皮・樹葉等を用いて巣を造り (例えば、Gurnell 1987)、その内部温度は外界よりも高く保たれることが知られている Pulliainen (1973)。また、キタリスの繁殖メスが育仔のために造る巣では、内部に柔らかい樹皮等の巣材が用いられる (Gurnell 1987)。ヒメネズミにおいても、多くの樹葉を巣材として収集することによって、巣内の保温効果やクッション効果の向上が期待されることから、本種のメス個体は、繁殖を成功させるために十分量の巣材を集めてから出産し、育仔を開始するのであろう。

最も頻繁に巣材の運搬が確認された巣箱 No. 27, 38 において、巣材運搬の日周期を観察した結果、各々の巣箱で20:00と0:00頃に運搬のピークがあり、本種は必ずしも一定のペースで仕事を続けるわけではなく、また、個体によって仕事時間が異なることが示された。巣材の運搬コストはヒメネズミにとって大きなものであり、仕事と休憩のバランスが必要であるのかもしれない。また、巣箱の設置環境などにより活動時間の個体差が生じるの

かもしれない。これらについては今後の興味深い研究課題である。

また今回の研究では、ヒメネズミが巣材を樹上よりも地上から採集する傾向が観察された。ヒメネズミは、巣箱付近の樹上で収集可能な様々な樹種の緑葉を巣材として利用することが知られている（安藤 2005）。しかしながら、今回の研究では緑葉は検出されず、樹上からの巣材搬入行動もほとんど認められなかった。安藤（2005）の先行研究では、巣箱を1.5－2.5mの高さに設置しているが、本研究における巣箱設置高は1.0mであり、低い位置であった。完全な樹上生活者ではないヒメネズミにとって、地上から約1.0mの高さに設置された巣箱に巣材を運搬するためには地上の資源を利用の方が効率的であったのかもしれない。巣箱の設置高の高低と地上及び樹上資源の利用性との関係についても今後の検討課題であろう。

今回の研究から、巣材の運搬に関するヒメネズミの仕事を見積もることが可能であった。本研究では巣箱の設置高を1.0mで統一したが、違う高さに設置された巣箱で観察された巣材に対しても本方法によって仕事を見積もることが可能である。すなわち、仕事という数値を基準として利用すれば、異なる状況で収集された巣材の運搬コストを比較することが出来ると期待される。仕事の量と繁殖成功との関係をはじめ、運搬にかかるコストの違いとその結果については今後の興味深い検討課題であろう。

謝 辞

本研究を行うにあたり、暖かいご指導を賜りました野生動物管理学研究室の柳川久教授、浅利裕伸准教授、保全生態学研究室の赤坂卓美助教、植物生態学研究室の小山耕平助教に心より御礼申し上げます。また、村上董氏をはじめとする野生動物学研究室の皆様には多くの支援および助言を頂きました。この場を借りて深く感謝申し上げます。

引用文献

- ・安藤元一, 白石 哲. 1983. ムササビの巣と造巣行動. 九州大学農学部学芸雑誌. 38: 59-69.
- ・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.
- ・Dimitri LA, Longland WS, Vander Wall SB. 2017. Cone and seed traits of two Juniperous species influence roes of frugivores and scatterhoarding rodents as seed dispersal agents. Acta Oecologia 85: 93-103.
- ・榎本知郎. 2006. ヒト：家をつくるサル. 193 pp. 東 京大学学術出版会, 京都.
- ・藤巻裕蔵. 1969. ヒメネズミの繁殖活動. 哺乳動物学 雑誌 4: 74 - 80.
- ・藤巻裕蔵. 1970. 日本の哺乳類 (9) げっ歯目アカネズミ属ヒメネズミ. 哺乳類科学 10: 1 - 11.
- ・Gurnell J. 1987. The Natural History of Squirrel. 201 pp. Helm, Oxford.
- ・定槻さくら. 2017. 北海道山間部天然林における巣箱を用いたヒメネズミ *Apodemus argenteus* に関する基礎生態学的研究. 68pp. 帯広畜産大学修士論文, 帯広.
- ・箕口秀夫. 1996. 野ネズミからみたブナ林の動態：ブナの更新特性と野ネズミの相互関係（ブナ林生態系のダイナミクス最新の研究成果から）. 日本生態学会誌 46: 185-189.
- ・Nakata K, Saitoh T, Iwasa MA. 2015. *Apodemus argenteus* (Temminck, 1844). Ohdachi SD, Ishibashi Y, Iwasa MA, Fukui D, Saitoh T. (eds). The Wild Mammals of Japan 2nd ed., pp. 178-179, Shokado Book Seller, Kyoto.
- ・Pinto B., Santos MJ and Rosell F. 2009. Habitat selection of the Eurasian beaver (*Castor fiber*) near its carrying capacity: an example from Norway. Canadian Journal of Zoology 87: 317-325.
- ・Pulliainen E. 1973. Winter ecology of the red

- squirrel (*Sciurus vulgaris* L.) in northeastern Lapland. *Annales Zoologici Fennici* 10: 439-494.
- Rosell F, Bozsar O, Collen P, Parker H. 2005. Ecological impact of beavers *Castor fiber* and *Castor canadensis* and their ability to modify ecosystem. *Mammal Review* 35: 248-276.
 - Sekijima T. 2001. Seasonal change in the nesting sites of *Apodemus argenteus*. *Journal of Zoology* 254: 321-323.
 - 白石浩隆, 北原正彦. 2007. 富士山北麓における人口巣を利用したフクロウの繁殖生態と給餌食物の調査. *富士山研究* 1: 17-23.
 - 鈴木 圭, 山根 大, 柳川 久. 2014. ヒメネズミの営巣場所利用: タイリクモモンガの存在下における営巣高変化の可能性. *哺乳類科学* 54: 243-249.
 - 鈴木野々花, 山口 翠, 高瀬かえで, 地引佳江, 菊池隼人, 内海泰弘, 中村琢磨, 押田龍夫. 2020. 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. *帯広畜産大学学術研究報告* 41: 54-60.
 - 徳田 誠, 吉岡裕哉, 安田雅俊, 明石夏澄, 木下智章, 副島和則, 松田浩輝, 川道武男. 2017. 佐賀県におけるムササビ *Petaurista leucogenys* の生息確認. *哺乳類科学* 57: 349-353.
 - 東城里絵, 柳川 久. 2008. 北海道十勝地方の防風保安林における鳥獣類による巣箱の利用. *森林野生動物研究会誌* 33: 1-6.
 - 安田雅俊, 松尾公則. 2015. 巣箱自動撮影法であきらかになった九州北部の照葉樹林におけるヤマネ *Glirulus japonicus* の活動周期. *哺乳類科学* 55: 35-41.
 - 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(1): 181-183.

Analysis of the behavior of carrying nest materials in the small Japanese field mouse

Some species of forestry murids carry the nesting materials such as leaves and bark into their nests. Although this behavior seems to be important for their survival and reproduction, it has not been studied in detail, as it is difficult to observe these animals in the wild. The movement of plant materials to other places by several mice may result in a change in the forest micro-environments. In addition, other organisms such as insects and bacteria would be affected by the transfer of plant materials carried by mice. To test these hypotheses, it is essential to first quantitatively evaluate the behavior carrying nest materials, and, second, grasp the characteristics of carrying behavior. In the present study, we attempted to evaluate the cost of the carrying behavior of wild mouse as a 'work' in physics. Also, we aimed to understand the biological characteristics associated with carrying behavior. We used nest boxes and automatic video cameras to observe small Japanese field mice (*Apodemus argenteus*) in the forests of Obihiro, Hokkaido, Japan, as they carried nest materials into their nests situated in tree cavities. We successfully evaluated the cost of carrying nest materials as work. During the day, the mice did not work constantly, and each individual showed different peaks for working. We found that the mice carried nest materials intensively in July, after which behavior they always gave birth to infants. This suggests that the work of carrying nest materials may be related to their reproduction. In further studies, we must examine the relationship between the amount of working cost and reproductive success.