

モモンガ属における集団営巣行動の生態学的意義

令和4年

(2022年)

帯広畜産大学大学院畜産学研究科

畜産科学専攻博士後期課程

菊池隼人

Ecological implications of communal nesting in
Japanese flying squirrel and Siberian flying squirrel

2022

Hayato KIKUCHI

Doctoral Program of

Animal Science and Agriculture

Graduate School of

Animal and Veterinary Sciences and Agriculture

Obihiro University of

Agriculture and Veterinary Medicine

目次

第1章	
序論	1
第2章	
ニホンモモンガにおける集団営巣の役割：体温保持と交尾行動からの検討 ...11	
第3章	
タイリクモモンガの集団営巣における体温保持効果の検証	30
第4章	
非積雪期のタイリクモモンガにおける集団形成およびメンバー構成に影響する 要因	46
第5章	
積雪期におけるタイリクモモンガの集団営巣の形成—崩壊過程	66
第6章	
総合考察	98
謝辞.....	104
引用文献.....	105
Summary.....	122

第1章 序論

動物の“群れ”と“社会”

“群れ (group)” を作る行動は、様々な分類群の動物で認められ、多くの研究者の興味を引き付けてきた (Krause and Ruxton 2008). 群れの形態は分類群に応じて多様であり、“群れ” を統一的に定義することは難しいが、多くの分類群に共通する群れの特徴として、「個体同士が時間的、空間的に近接していることが明らかであること」が挙げられる (Krause and Ruxton 2002). これに加えて、群れを定義する特徴の一つとして「個体同士が引かれ合うこと (social attraction)」がある. ウィルソン (1999) は、個体同士のコミュニケーションが見られる組織化された個体の集まり (例えばオオカミ *Canis Lupus*, Ausband (2018)) と、組織性のない個体の集まり (例えば日光浴に集まるヨーロッパクサリヘビ *Vipera berus*, Bauwens and Claus (2021)) を区別し、前者を“社会 (society)”, 後者を“集合 (aggregation)” と定義した. Krause and Ruxton (2002) も同様の定義を示し、個体同士が引かれ合う集団と、環境的な制約によって個体が集まっている状態を区別して扱った.

本研究における“社会”の定義は、ウィルソン (1999) に概ね従うものの、一部解釈を改めた. なぜなら、ウィルソン (1999) の定義する“社会”には単独で生活する動物が含まれていない. しかし、動物は個体同士が空間的に近接していなくてもコミュニケーションを取り合って生活している例もあ

る (Melzheimer et al. 2021) ことから, 三浦 (1998) では, 単独での生活も広義の意味で社会の一形態と捉えられている. そこで本研究では三浦 (1998) に倣い, ウィルソン (1999) が定義する“社会”を“集団性 (social) 社会”, この言葉と対になる, 個体が交尾期や育仔期を除いて 1 個体で生活する様式のことを“単独性 (solitary) 社会”, そして組織性のない個体の集まりを“集合 (aggregation)”と呼ぶ (図 1).

哺乳類における社会の特徴とその役割

哺乳類では, “集団性社会”, “集合” および “単独性の社会” が認められる.

個体が集まることによって, 天敵の回避, 採餌効率の上昇, 配偶相手の確保, 体温の保持, 協同哺育といった様々な利益が生じる. 群れることで天敵を回避する例として, ウシ *Bos taurus* (Mullens et al. 2006) やコウジョウセンガゼル *Gazella subgutturosa* (Blank 2020) といった有蹄類では, 通常 20 個体以上の群れが形成されるが, 群れに参加する個体が増えると, 1 個体あたりに集まる吸血性のハエやアブが減った (希釈効果) という報告がある. また, 群れることで天敵からの攻撃を防ぐ例もあり, ジャコウウシ *Ovibos moschatus* の群れは, オオカミに襲われた際に, 成獣個体が線状または円陣状の陣形を組んで仔を防衛する (Lent 1988). ミーアキャット *Suricata suricatta* は砂漠で 8~20 個体からなる群れを作って生活しているが, 群れの

中に“見張り”を行う個体が存在して、周囲の個体に捕食者の有無を知らせる (Rauber and Manser 2017)。群れることによる採餌効率の上昇は、哺乳類において共同で狩りを行う食肉類で認められる。リカオン *Lycaon pictus* は3~20個体の群れでオグロヌー *Connochaetes taurinus* などを狩るが、狩りに参加する個体数が増えると、その成功率が上がる (Creel and Creel 1995)。さらに、群れることによって生じる個体間の相互作用は、様々な利益をもたらす。哺乳類では偶蹄目、食肉目、霊長目、翼手目、ウサギ目、フクロネコ形目、オポッサム形目、齧歯目において、複数個体で身を寄せ合う行動がみられるが、これによって体温保持にかかるコストを減らしていると考えられている (Gilbert et al. 2010 ほか)。また、ミーアキャットやヨーロッパアナグマ *Meles meles* の例では、育仔を親以外の個体が手伝うことで、子供の成長が促進したり (Clutton-Brock et al. 2001)、子供の生存率が上昇したりする (Woodroffe and Macdonald 2000)。

群れることは利益をもたらす一方で、個体間の競争 (Markham et al. 2015; Sheppard et al. 2018) や敵に発見されるリスクの増加 (Viltala et al. 1995)、近親交配 (Hasselgren and Norén 2019) といった不利益ももたらす。単独性の社会を持つことは、これらの不利益を緩和すると考えられる。例えば、晩夏から秋季に結実するカナダトウヒ *Picea glauca* の種子を主な資源として利用し、冬季に備えてこれを貯食する単独性のアメリカアカリス *Tamiasciurus hudsonicus* では、“縄張り”を持つことにより、蓄えた餌

資源を防衛することができると考えられている (Siracusa et al. 2017).

ただし、集団性、単独性といった区分は、ある場所や時間における社会の形を切り取ったものであり、実際には、その種の生活史としてある程度組み込まれた形で、社会性の違いが種内においても認められる（一方の性に偏って集団生活や単独生活がみられる場合や、個体が単独生活と集団生活を切り替える場合等である）(Lodé et al. 2021). 哺乳類では、特に“育仔期間”における母仔による集団性社会の形成は必須である。そのため、ある動物種の社会性を俯瞰したとき、社会性は集団性から単独性の間の中間的な形で存在していると考えられている (Krause and Ruxton 2009).

群れの起源と社会性を進化させる要因

哺乳類において、集団性社会の主な起源は母娘の結びつきにあると考えられている。ウィルソン (1999) は哺乳類の社会構造を概説し、緊密な母子関係は哺乳類において普遍的な特性であると述べている。このような社会がみられる背景として、哺乳類はメスのみが哺乳できることから、仔に対する両親の投資は母親に偏り、母子間の結びつきが父子と比べて相対的に大きくなることが挙げられる。また、オスは広範囲に分散することで配偶の機会を最大限にすると同時に、近親交配を避けることで適応度を上げていると考えられている一方で、メスの子供は繁殖実績がある出生地に留まるほうが、適応度を高め得ると考えられている (三浦 1998)。この母娘の結びつきに付随

する形で、前述のような集団性による利益がもたらされて、群れ行動が進化してきたと考えられている（三浦 1998）。ただし、集団性社会の起源が必ずしも母子に起因するとは限らず、イヌ科の動物のように、一夫一妻を基礎とした集団性社会を作るような“例外”も存在する（Wright 2006）。そのため、ある種が群れを作る理由を明らかにするには、その種における集団性社会の起源が何であるかを見据えつつ、群れを作ることによって生じる利益を検討する必要がある。

群れを作ることによる様々な利益、すなわち群れ行動を進化させ得る要因（あるいは群れが成立しない要因）を明らかにするために、種内および個体における社会性や社会行動のばらつきを把握し、これらを取り巻く環境要因を比較するというアプローチが用いられてきた（Schradin 2013; Schradin et al. 2018）。例えば、Here and Murie（2007）はジリス類の生活史を種ごとに比較し、集団性の社会が進化する要因が冬季の寒さや捕食圧であることを示した。Randall（2007）は砂漠に生息する半地中性の齧歯類を研究対象として、生息環境と社会性を種ごとに比較し、捕食者の存在や生息地の乾燥度合いが社会性を変化させる可能性を指摘した。さらに Schoepf and Schradin（2012）は、サバクヨスジクサマウス *Rhabdomys pumilio* を対象に、生息密度を人為的に操作すると、個体が単独生活と集団生活を切り替えることを明らかにした。このように、種間および個体間、さらに個体内で生じる社会性の違いから、ある種における群れ行動を進化させた要因を推定するアプローチは有効

であると考えられる。

単独性の種が集団を形成する様子を詳細に調べることで、哺乳類が集団を形成する理由や過程をさらに明確にすることができると期待される。この命題に適した材料の一つが齧歯類であろう。齧歯類の社会は霊長類などと比べて単純な関係で成立していると考えられ、例えば、巣穴での同居の有無といった観察が比較的容易な要素で社会性を類型化し、比較することが可能である。

そこで本研究では、齧歯目リス科のモモンガ (*Pteromys*) 属が行う集団営巣 (communal nesting) と呼ばれる群れ行動に着目して、社会構造が変動する要因およびメカニズムの把握を試みる。モモンガ属に分類される種は、ニホンモモンガ *P. momonga* およびタイリクモモンガ *P. volans* の2種のみである。分布はニホンモモンガが日本の本州、四国、九州であるのに対して、タイリクモモンガはユーラシア北部一帯、サハリン、北海道と幅広い (Oshida 2015a)。体サイズはニホンモモンガが、体重 150–220 g, 頭胴長 139–200 mm (Oshida 2015b)、北海道産のタイリクモモンガは体重 60–123 g, 頭胴長 130–167 mm とされている (Oshida 2015a)。しかしながら、北海道産タイリクモモンガの体重は、81–156g であることが近年知られている (盛 未発表)。両種ともに夜行性および樹上性であり、日中の休息時は樹洞、もしくは樹枝上に小枝を組み合わせて造った樹上巣を利用する (浅利・柳川 2008 ; Nakama and Yanagawa 2009)。活動は年間を通して観察され、冬眠は行わない。繁殖

期は春~秋とされており、タイリクモモンガでは春（4月~5月上旬）と夏（6月~8月中旬）の2回、出産のピークがみられる（Oshida 2015a）。植物食性であり、葉、芽、花、種子などを食べる（柳川 1999; 石井 2005 ; 浅利・柳川 2009）。両種ともに、基本的には単独で生活しているが、複数の個体が同時にひとつの巣穴を利用する行動（集団営巣）が観察される（小林 2013 ; Selonen et al. 2014 ; Asari and Yanagawa 2016）。

本研究では、以下の3点に焦点を当てて、モモンガ属における集団営巣行動を明らかにする。

(1) モモンガ属の社会構造

モモンガ属が集団で営巣することは、これまでにいくつか報告がなされてきたが（例えば小林 2013 ; Selonen et al. 2014 ; Asari and Yanagawa 2016）。しかし、これらの報告は断片的であるものが多く、ある地域集団において単独生活と集団生活がどのくらいの割合でみられるのか、どのような性および年齢の個体で構成された集団がみられるのかといった知見は Selonen et al. (2014) を除き報告されていない。本研究では、非積雪期に限られるものの、北海道帯広市に生息するタイリクモモンガ地域集団を網羅的に捕獲し、個体群内における構成および割合を明らかにする。

(2) モモンガ属における集団営巣行動の生態学的機能

齧歯類における集団形成の生態学的機能として、ハドリングによる体温の

保持 (Williams et al. 2013; Ruf and Bieber 2020), 配偶相手の確保 (Selonen et al. 2014), 捕食者および同種に対する防衛 (Viñals et al. 2017), 協同での育仔 (Jo Manning et al. 1995; Viñals et al. 2017) が指摘されている。本研究では, ニホンモモンガおよびタイリクモモンガを対象に, 「体温保持」および「交尾相手の確保」という 2 つの機能を持つか検討する。

(3) モモンガ属の社会構造が切り替わる過程

既述のように, 単独性の社会を持つ動物が一時的に集団を形成し, 単独生活に戻るまでの過程を把握することは, 動物の社会がなぜ, どのように切り替わるのかを明らかにするのに役立つと考えられる。本研究ではタイリクモモンガが冬季に行う集団営巣行動を対象に, 営巣に参加する個体を日ごとに特定することで, 本種における社会構造が切り替わる過程を明らかにし, 集団営巣を行う目的を個体ごとに検討する。

第 2 章では, ニホンモモンガを対象に, 冬季の集団営巣行動が何故みられるのかについて, 「体温保持」と「交尾相手の確保」の両面から生態学的機能を検討する。第 3 章から第 5 章については, タイリクモモンガの集団営巣行動について生態学的機能の検討を行う。まず第 3 章では, 「体温保持」を検証するため冬期の営巣集団が利用する巣内の温度について述べる。続く第 4 章では, 「体温保持」の重要性が低いと予想される春期～初冬期におけるタイリクモモンガの集団営巣行動について述べる。そして第 5 章では, 冬季営巣集

団のメンバーを個体識別し，集団の形成から崩壊までの過程を追跡する．そして，冬季営巣集団の特徴および，社会構造が切り替わる要因を検討する．最後に，第2章から第5章までの検討結果を踏まえ，モモンガ属における社会構造が切り替わる要因を「体温保持」および「交尾相手の確保」の両面から考察し結論を述べる．

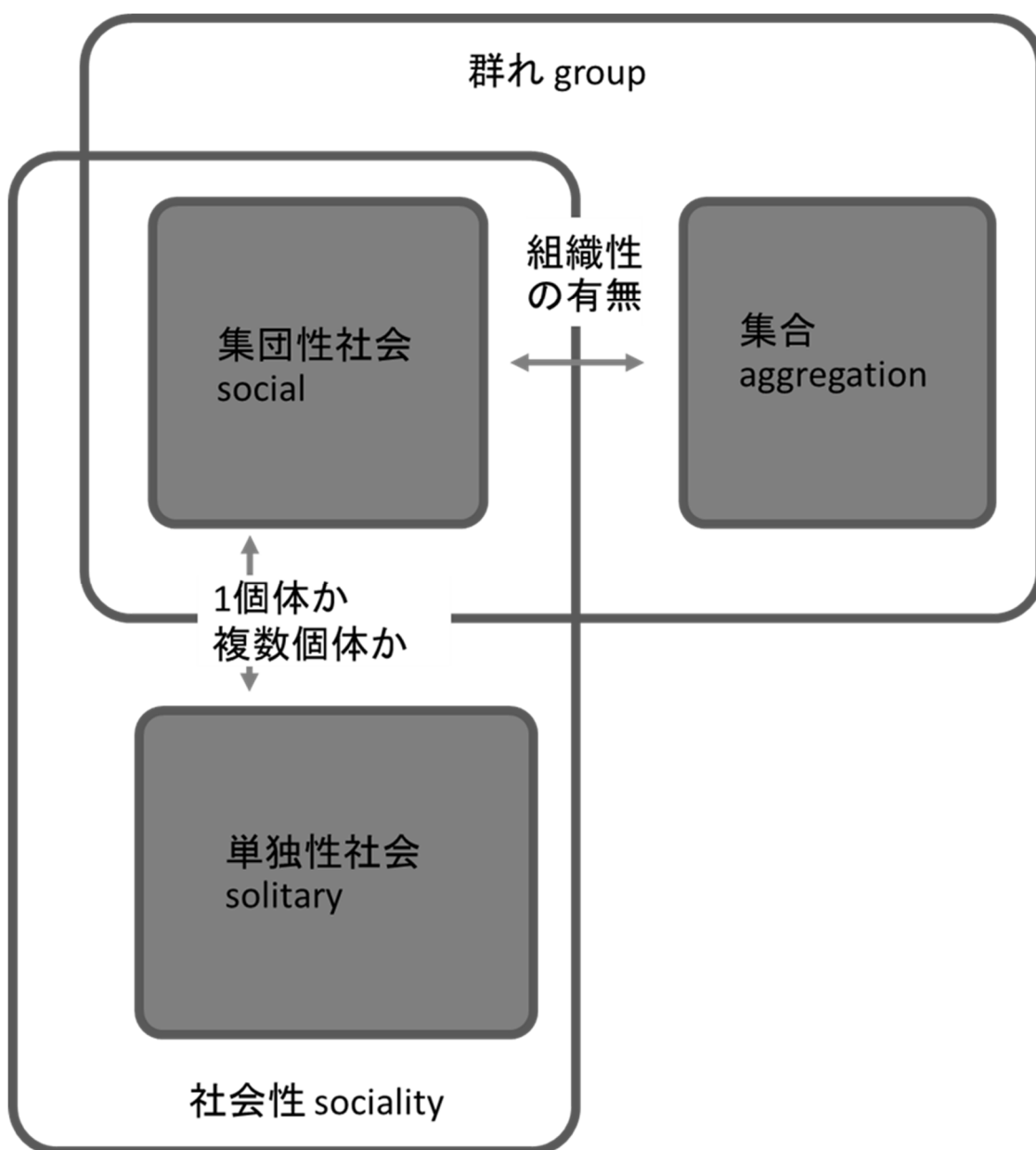


図 1. 本研究における群れの定義

2 章 ニホンモモンガにおける集団営巣の役割：体温保持と交尾行動からの 検討

1. 緒言

序論で述べた通り、単独性の社会を持つ樹上性ス類は、なぜ冬季に集団で営巣するのか？という問いに対して、“体温保持のため”と“繁殖のため”という 2 つの説が示されている。温帯から亜寒帯に分布する樹上性リス類では、集団営巣が主に冬季に観察されることから、いくつかの研究では体温保持説が示唆されている (Layne and Raymond 1994; Edelman and Koprowski 2007; Garroway et al. 2013; Williams et al. 2013)。その一方で、Selonen et al. (2014) は、タイリクモモンガが行う集団営巣の有無が低温と関係しないこと、血縁の無いオスとメスからなる集団が多いことなどから、本種における集団営巣の目的は体温保持よりも繁殖 (配偶) 相手の確保であると述べている。さらに、Asari and Yanagawa (2016) も、北海道のタイリクモモンガ個体群において、集団営巣が繁殖のモチベーションとなっている可能性を指摘している。

樹上性リス類における集団営巣の生態学的機能が体温保持、または繁殖であるという仮説を検証するために、本研究では滑空性リス類のニホンモモンガを調査対象とした。本種は通常単独で生活しているが、集団営巣が 5 月、6 月、8 月、10 月～12 月に確認されている (小林 2013)。小林 (2013) は、

5月~12月にニホンモモンガの営巣状況を調べた結果、この期間において相対的に寒い時期である10月~12月および5月、6月に集団営巣が観察されたことから、その目的が体温保持である可能性を指摘しているが、観察例数が少なく、はっきりとした結論は出ていない。そこで本章では、以下の2点に着目して、ニホンモモンガの集団営巣が生じる要因を検討した。

まず、ニホンモモンガはこれまでに集団営巣が報告されている温帯~亜寒帯に分布する樹上性リス類と比べて温暖な地域に分布している(Thorington et al. 2012)ことから、体温保持のために集団営巣をしていた場合、他種と比べて気温の上昇に伴う集団の崩壊を観察しやすい可能性がある。そのため、集団営巣の主たる目的が体温保持であった場合、積雪期においても、気温が高い日に集団営巣に参加する個体数が少なくなるかもしれない。また、タイリクモモンガの集団営巣で指摘されているように、集団での営巣が繁殖(交尾)に役立っている場合、集団営巣している個体同士で交尾行動を観察することができるかもしれない。本章では、ニホンモモンガの集団営巣について、体温保持・繁殖の2つの視点から観察実験を行なった結果を議論する。

2. 調査地と方法

調査地

本調査は、長野県の木曾山脈北部の森林で行った（北緯 35 度 51 分，東経 137 度 56 分，図 2）。調査地の標高はおよそ 1,000 m～1,200 m で，主な植生はスギ *Cryptomerua japonica*，ヒノキ *Chamaecyparis obtusa* およびカラマツ *Larix leptolepis* の人工林であった。調査地から約 8 km 離れたアメダス伊那観測所では，2017 年～2019 年の年平均気温は 11.8℃～12.9℃で，最も暖かい月は 7 月または 8 月（月平均最高気温 30.9℃～32.6℃），最も寒い月は 1 月（月平均最低気温 -5.1℃～-5.8℃）であった。年間降水量は 1,143.5 mm～1,701.0 mm であった（気象庁 過去の気象データ検索，URL：<https://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/>；2021 年 9 月 12 日ダウンロード）。

予備調査

ニホンモモンガの巣を発見するため，2016 年 10 月から 2017 年 12 月に調査地内をランダムに踏査し，本種が巣として利用している可能性がある樹洞を発見した場合，目視による定点観察を行った。観察期間は 2017 年 4 月～2019 年 12 月とした。ニホンモモンガは日没直後に活動を始め，日の出前まで活動する（Suzuki and Ando 2017）ため，観察時間帯は日没から日没後 1 時間，または日の出前 1 時間から日出までの間と定めた。定点観察は，樹洞の正面約 15 m の位置で待機して行い，本種による樹洞の利用の有無を確認し，樹洞を利用していた場合，その個体数を確認した。

カメラトラップ調査

集団営巣に参加する個体数の変化と、巣穴周辺での交尾行動を観察するため、カメラトラップを用いた調査を行った。予備調査によって発見した3ヶ所の巣穴（巣 A, B, C）を、調査用の巣穴と定めた。樹種は巣 A と B はスギ、巣 C はヒノキであった。樹洞の形成要因は、巣 A は枝折れに伴う腐朽、巣 B および C は、樹洞の開口部が直径 10 cm 程度の円形であったことからアオゲラ *Picus awokera* による掘削であると考えられた。巣穴から地上までの高さは巣 A が約 8 m, B が約 4 m および C が約 5 m であった。

2017 年 12 月 1 日～2019 年 11 月 30 日の期間、これらの巣付近の樹の幹へ巣穴の前方 3～5 m の距離をとって自動撮影カメラ（Trophy Cam HD3 ESSENTIAL, Bushnell, Kansas, USA）を設置した。このカメラは赤外線センサーを搭載しており、動物のような熱源がカメラの前方を通過すると、60 秒間動画を撮影する。動画は、日中は自然光を用いてカラーで撮影されるが、夜間は動物に感知されにくい赤外線光を照射して撮影するため、モノクロで撮影される。動画が撮影されてから、次の動画が撮影されるまでのインターバルは 0 秒に設定した。

データ処理と解析

撮影された動画から、日付、時刻、およびニホンモモンガの個体数を記録した。これらのデータに基づいて、当該日に巣を利用した個体の総数を算出

した。調査地のニホンモモンガは、日没前 30 分～日没後 90 分に巣穴から出てくることが予備調査によって確認されたため、この時間帯に撮影されたニホンモモンガの延べ個体数を、“当該日に巣を利用した個体数”＝集団サイズとした。集団サイズの推定については、自動撮影カメラのセンサー検知能の不確実性というリスクが伴うものの、本研究ではすべての個体を感知できたものとして扱った。

集団サイズと気温の関係を評価するため、単独で巣を利用した日と、複数個体で巣を利用した日の日最低気温を比較した(Mann-Whitney の U 検定)。先行研究において、ニホンモモンガは 3 月下旬から 11 月上旬に子育てをすることが報告されており(小林 2012; 柳川ほか 1996)、この期間は複数個体の営巣が確認されても、母子による営巣と成獣同士の営巣を判別することができない。このため、本比較解析には、12 月～翌年 3 月のデータのみを用いた。

また、ニホンモモンガは個体ごとに一定の行動圏を持つが、これらはの範囲は重複しない、或いは一部分のみ重複する場合が多いと考えられている(小林 2012) ことから、気温が低下した際に、大きな集団は段階を踏んで徐々に形成されることが予想される。そこで、前日からの気温の変化に伴う集団サイズの変動を調べるため、まず、前日との気温差を“暖かい(前日比 $>1^{\circ}\text{C}$)”、“寒い(前日比 $<-1^{\circ}\text{C}$)”、“変わらない(前日比 $\pm 1^{\circ}\text{C}$)”と区分した。本種の個体数の変動は、前日と比べて“増加”、“減少”、“変化なし”の

3段階に区分した。そして、それぞれの気温区分において、個体数が前日と比べて変動したのかを解析した（Fisher の正確確率検定）。

解析に用いた気温データは、気象庁が公開するアメダス伊那観測所における観測データ（URL：<https://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/>；2021年9月12日ダウンロード）を用いた。また、統計解析は R 3.6.2（R core Team 2019）で行い、Mann-Whitney の U 検定には“coin”パッケージを、Fisher の正確確率検定には“stats”パッケージを用いた。

3. 結果

目視観察

2019年10月～12月に巣 A, B, C の付近で目視による定点観察を行った結果、ニホンモモンガは、A では 0～3 個体、巣 B では 0～4 個体、巣 C では 0～9 個体で利用していた（図 3）。

カメラトラップ調査

2017年12月1日～2019年11月30日に行ったカメラトラップ調査によって、巣 A, B, C 各々から動画データを得た。ただし、電池の消耗等によって自動撮影カメラが動作せず、巣 A では 2018年1月4日～12日、巣 B では 2018年11月25日～12月12日、巣 C では 2017年12月1日～2018年

1月21日および2019年3月14日～7月22日に欠測が生じた。これらの期間を除いた延べ1,981トラップナイトの中で、ニホンモモンガは、2,559本の動画に記録されていた。各々の巣で撮影された動画の数は、巣Aで1,093本(721トラップナイト)、巣Bで988本(712トラップナイト)、および巣Cで478本(548トラップナイト)であった。このうち、複数個体での営巣が確認された日数は、巣Aで97日、巣Bで60日、巣Cで27日であった。

調査地付近の気温と、集団サイズの関係性を調べた結果、単独で営巣していた日と、複数個体で営巣していた日の間で、日最低気温に有意な差は見られなかった(図4, Mann-WhitneyのU検定, 巣A: $z = -0.52$, $P = 0.62$, 巣B: $z = 0.67$, $P = 0.51$, 巣C: $z = 0.39$, $P = 0.70$)。また、気温の増減と集団に参加する個体数の変動を調べた結果、こちらも関係があるとは言えなかった(表1, Fisherの正確確率検定, 巣A: $P = 0.32$, 巣B: $P = 0.18$, 巣C: $P = 0.73$)。観察回数が多かった3ヶ月の気温と個体数の変動の関係を図5に示す。なおこの解析において、一部の月ではデータ数が乏しく、検定を行うことができなかった。

交尾行動

1月と2月に、巣穴周辺でニホンモモンガの交尾行動を計5例観察した(表2)。そのうち2例(巣A, 2018年2月14日; 巣B, 2019年2月13日)では、同じ巣穴を利用している個体同士が交尾をしていた(図6)。その他

の 3 例では、個体が巣穴の外で交尾している状態から動画が撮影されていたため、交尾をしていた個体が巣穴を利用しているメンバー同士であるか否かを確認できなかった。

4. 考察

集団営巣と体温保持との関係

本章の結果は、集団営巣の目的が体温保持であることを支持しなかった。まず、集団営巣に参加する個体の数は日ごとに変動したものの、その日の最低気温との間に、有意な関係は見られなかった (図 4)。加えて、集団営巣に参加する個体の数の増減と、前日との気温差の間にも、明瞭な関係は見られなかった (表 1, 図 6)。

これらの結果は、集団営巣に参加する個体の数が気温に影響されないことを示唆している。調査期間中、ニホンモモンガはしばしば単独で営巣していると考えられた。近縁種であるタイリクモモンガでも、 -15°C の気温下で、単独での営巣が報告されている (Selonen et al. 2014)。そのため、ニホンモモンガにとって、積雪期の低温は必ずしも集団を形成するきっかけではない可能性が考えられる。

これまでに樹上性および滑空性リス類における集団営巣の機能として、体温保持を指摘する研究は多い (Layne and Raymond 1994; Edelman and

Koprowski 2007; Garroway et al. 2013; Williams et al. 2013). 小型哺乳類によるハドリング（身体を寄せ合う行動）は、寒冷な状況下でエネルギーの損失を減らすと考えられている（Andrews and Belknap 1986）. 例えばアメリカモモンガでは、外気温が 6°C の環境下で 6 個体が巣箱内でハドリングした結果、単独での営巣時と比べて、エネルギーの損失を 36% 抑えていたという報告がされている（Stapp et al. 1991）. ハドリングによるエネルギーの節約はニホンモモンガでも生じていると考えられるが、本種の場合、ハドリングに依存しなくても積雪期にエネルギーを維持することができるのかもしれない.

集団営巣と交尾行動との関係

カメラトラップ調査によって、同じ巣穴を利用している個体同士が交尾している様子を 2 回観察した. オスにとって、あるメスと同じ巣穴を利用することは、他の巣穴を利用しているオスと比べて、そのメスを交尾相手として確保するのに有利であろう. 柳川（1999）は、北海道に生息するタイリクモモンガにおいて、集団営巣をしていた雌雄のペアが、出巣直後に交尾を試みたことを報告している. また、Selonen et al.（2013）はフィンランドに生息するタイリクモモンガにおいて、一晩に複数回交尾がみられたとき、同じ巣穴を利用していた個体が最初に交尾していた例を報告している. さらに今回確認された交尾行動のうち、2 例（case 2, 5）において日中に交尾が観察

された。日中に交尾が行われた理由は不明だが、ニホンモモンガの主な活動時間帯である夜間以外の時間帯に交尾をすることで、メスと同居しているオスは、他のオスとの競争を避けることができるかもしれない。このような交尾戦略上の便宜に加えて、交尾の前に同じ巣穴を利用することが、繁殖のモチベーションとなっている可能性も指摘されている（Asari and Yanagawa 2016）。

本研究では同じ巣穴を利用している個体同士が交尾した例を 2 例しか観察できなかつたため、集団で営巣することが繁殖に有利にはたらくのか、結論付けることは難しい。しかし、集団に参加した個体同士での交尾が確認されたことから、集団営巣の目的が配偶であることが示唆された。

本章では、単独性の社会を持つニホンモモンガによる集団営巣の生態学的機能が、体温保持または繁殖であるかを検証した。その結果、体温を保持するために集団で営巣するという仮説は支持されなかつた。一方で、繁殖のために集団で営巣するという仮説を支持する行動を記録することができたが、その例数は少なく、結論付けるためにはさらなる調査が必要である。

表 1. ニホンモモンガの集団サイズの増減と気温の増減との関係. P 値は Fisher の正確確率検定によって算出した.

Nest	Month	Compared to previous day	Number of individuals			P-value
			Increase	No change	Decrease	
A	Jan.	Warm	0	2	1	-
		Cold	1	1	0	-
	Feb.	Warm	2	0	0	-
		Cold	0	0	1	-
	Mar.	Warm	0	0	0	-
		Cold	0	1	1	-
	Apr.	Warm	2	3	2	-
		Cold	1	2	0	-
	May	Warm	0	0	0	-
		Cold	0	1	1	-
	Oct.	Warm	1	0	2	-
		Cold	6	3	4	-
	Nov.	Warm	0	1	3	-
		Cold	2	1	6	-
	Dec.	Warm	2	0	0	-
		Cold	0	0	1	-
	Total	Warm	7	6	8	1.00
		Cold	10	9	14	0.82

表 1 (続き)

Nest	Month	Compared to previous day	Number of individuals			<i>P</i> -value
			Increase	No change	Decrease	
B	Jan.	Warm	3	2	1	-
		Cold	2	2	0	-
	Feb.	Warm	0	0	0	-
		Cold	0	1	0	-
	Mar.	Warm	0	1	0	-
		Cold	0	1	0	-
	Apr.	Warm	2	0	1	-
		Cold	2	1	0	-
	May	Warm	0	0	0	-
		Cold	0	0	0	-
	Jun.	Warm	0	0	0	-
		Cold	0	0	0	-
	Sep.	Warm	1	0	1	-
		Cold	0	0	1	-
	Oct.	Warm	1	0	0	-
		Cold	4	0	2	-
	Nov.	Warm	3	0	2	-
		Cold	4	0	3	-
	Dec.	Warm	3	0	1	-
		Cold	0	3	2	-
Total	Warm	13	3	6	0.20	
	Cold	12	8	8	0.84	
C	Feb.	Warm	1	1	1	-
		Cold	2	2	2	-
	Mar.	Warm	2	0	2	-
		Cold	2	2	2	-
	Apr.	Warm	0	0	0	-
		Cold	0	0	2	-
	Nov.	Warm	0	2	0	-
		Cold	0	1	0	-
	Dec.	Warm	1	0	0	-
		Cold	1	0	0	-
	Total	Warm	4	3	3	1.00
		Cold	5	5	6	1.00

表 2. 巣周辺でのニホンモモンガの交尾行動の概要. 日没時刻 (sunset time) は国立天文台暦計算室が公開している長野県長野市の値 (URL : <https://eco.mtk.nao.ac.jp/koyomi/dni/2019/dni21.html> ; 2021 年 9 月 12 日確認) を示した.

case	Nest	Date	Time	Sunset time
1	A	Feb. 14, 2018	17:37	17:26
2	A	Feb. 15, 2018	15:52	17:27
3	A	Feb. 13, 2019	17:21	17:25
4	B	Jan. 7, 2019	16:54	16:47
5	B	Feb. 13, 2019	15:42	17:25



図 1. 集団で営巣するニホンモモンガ

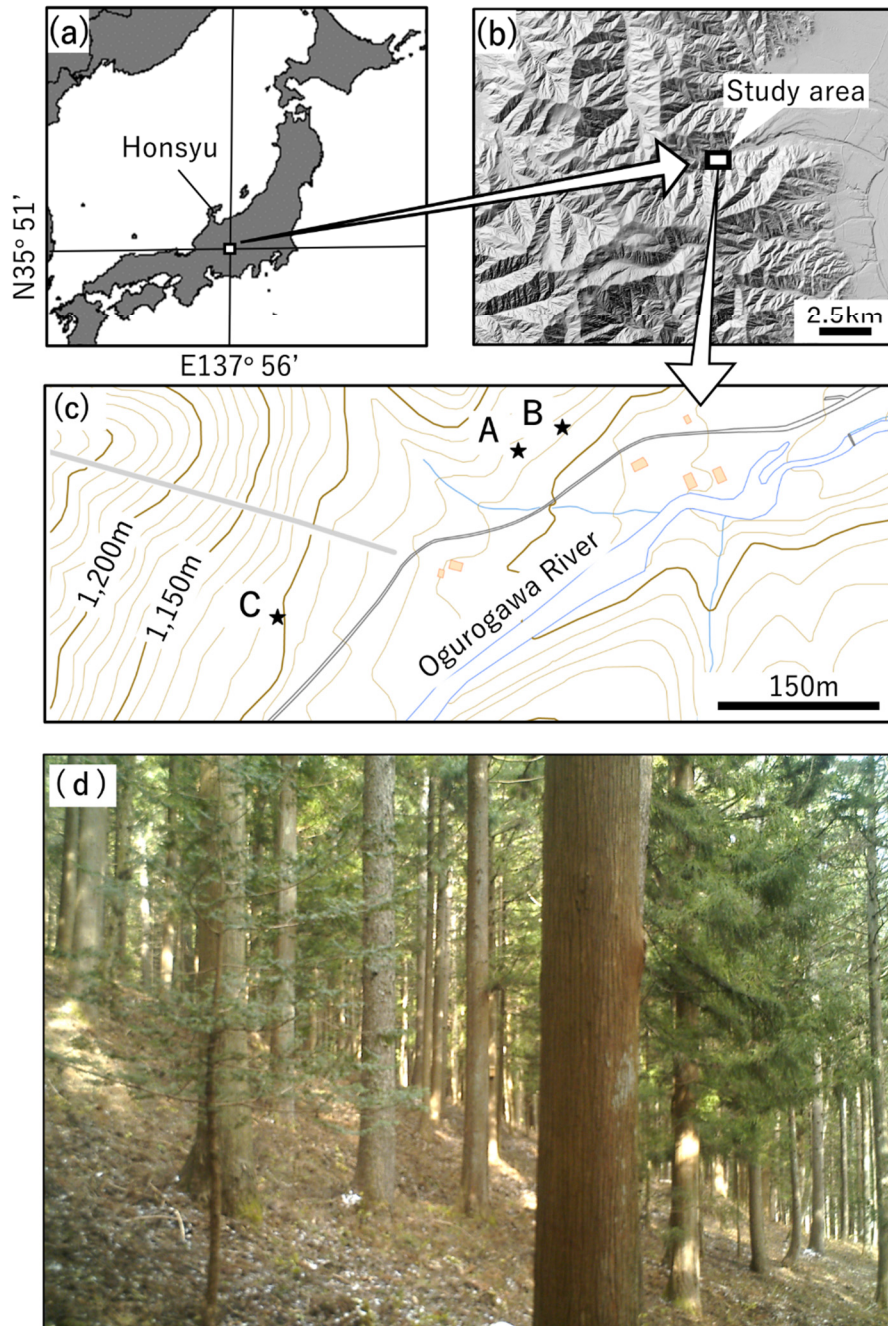


図 2. 調査地. (a, b) 調査地である木曾山脈北部地域. (c) 観察したニホンモモンガの巣の位置. 星印は A~C それぞれの巣を示す. (d) 調査地の林相.

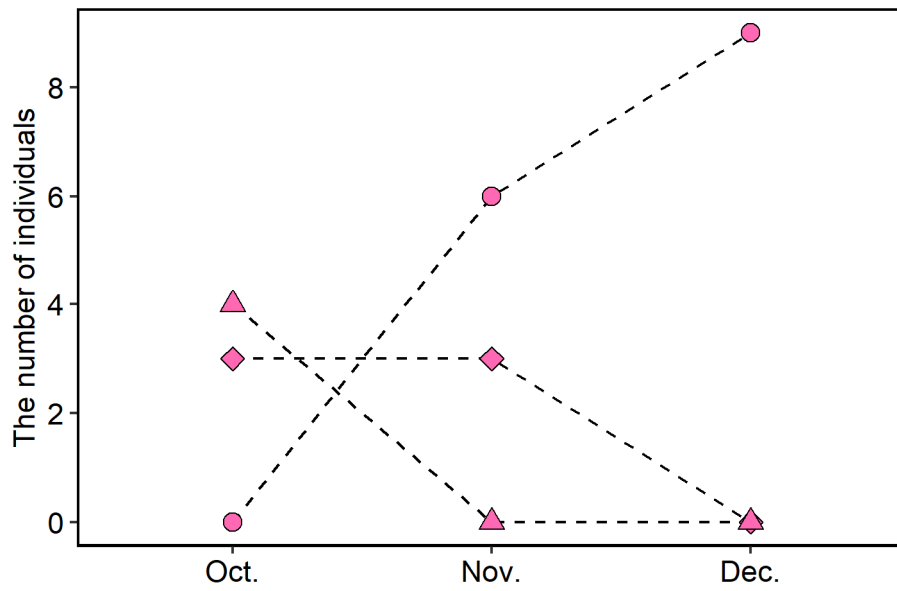


図 3. 巣穴に同居したニホンモモンガの個体数 (2019 年 10 月～12 月). 菱形は巣 A, 三角は巣 B, 丸は巣 C を示す.

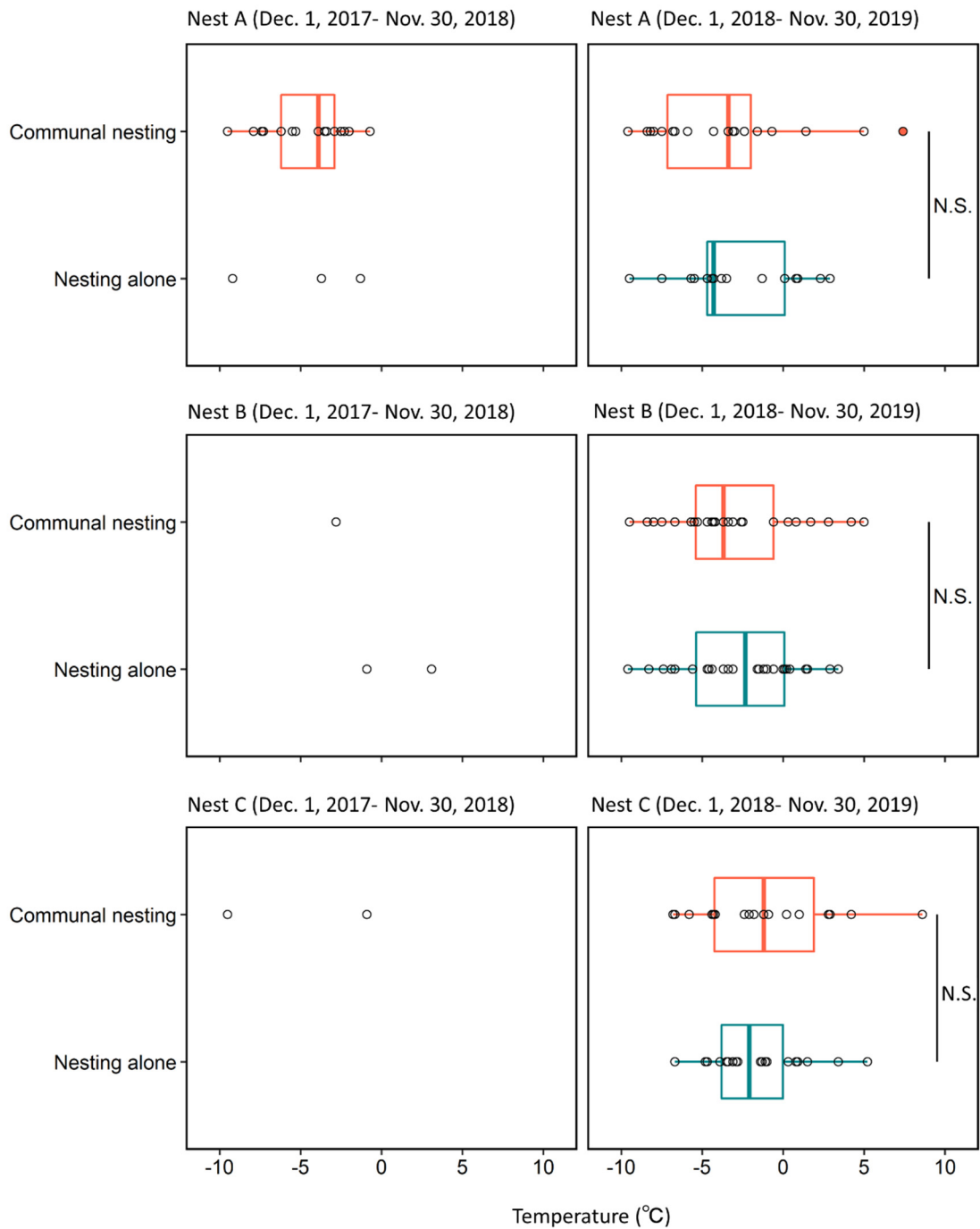


図 4. ニホンモモンガが集団で営巣した日と単独で営巣した日における日最低気温の比較. 図中の“N. S.”は Mann-Whitney の U 検定において有意ではない ($P > 0.05$) ことを示す.

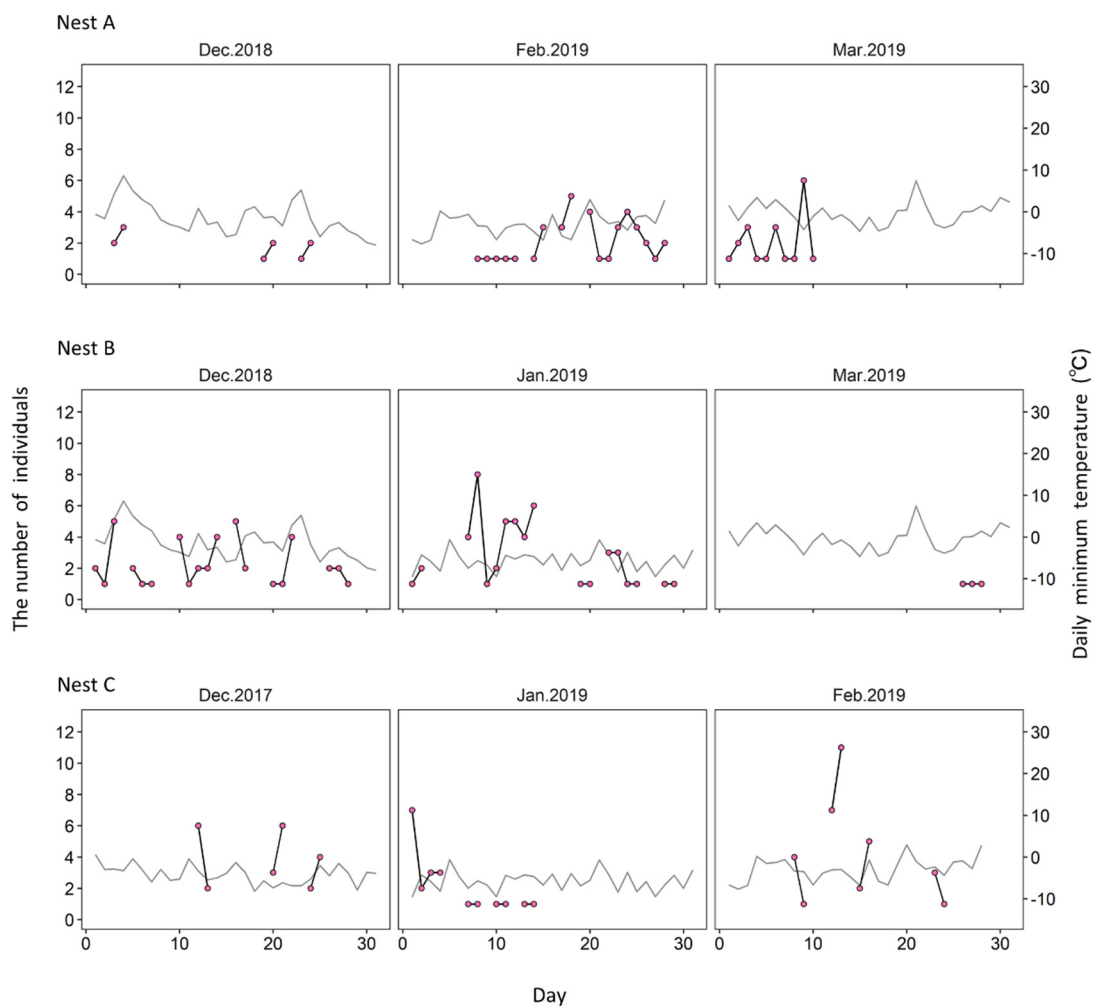


図 5. 巣 A, B, C におけるニホンモモンガの営巣個体数と日最低気温の関係。営巣を観察できた日数が最も多かった 3 ヶ月の結果を示した。丸および太線は 2 日間連続でモモンガの営巣を確認できた日の営巣個体数を示す。灰色の線は日最低気温の変動を示す。

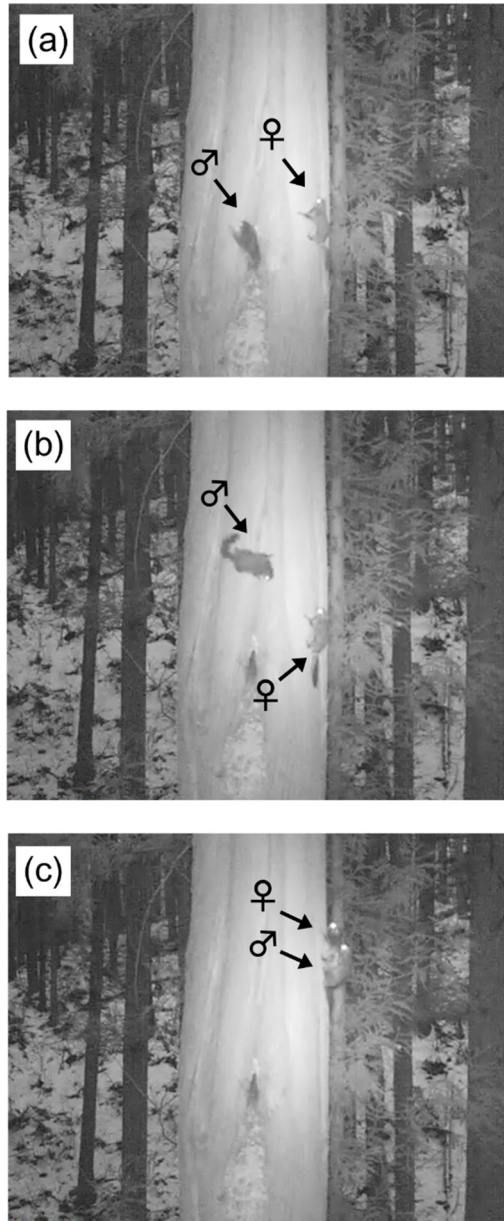


図 6. 集団営巣をしていたニホンモモンガの個体同士による交尾行動 (2018 年 2 月 14 日). (a) オス個体とメス個体が巣穴から出てくる. (b) 2 個体が互いを認識する. (c) 直後に 2 個体が樹幹で交尾.

3 章 タイリクモモンガの集団営巣における体温保持効果の検証

1. 緒言

樹上性および滑空性のリス類において、集団営巣による体温保持効果は、巣内でのハドリング行動によってもたらされると考えられている (Stapp et al. 1991). ハドリングを行うことによって、外気と接する体表面積は小さくなり、代謝によって産生される熱の放散を減らすことで、消費するエネルギーを節約することができる (Gilbert et al. 2010). また、エネルギーの節約は個体の数に依存するため、より多くの個体で集まる方がエネルギー節約の効率がよくなると考えられている (Canals et al. 1997). さらに、集団営巣は、閉鎖的な空間内 (例えば樹洞の内部等) を温める効果がある (Stapp et al. 1991). 実際に Stapp et al. (1991) は、野外飼育下のアメリカモモンガを対象として、同じ巣箱の中にいた個体の数と、巣の内外の温度差との関係を調べた結果、巣の中にいた個体が多いほど、巣の内外の温度差が大きくなることを報告している.

樹上性および滑空性リス類では、集団営巣に参加する個体数は冬季に増加する傾向がみられる. 例えばトウブハイイロリス *Sciurus carolinensis* とトウブキツネリス *S. niger* では、集団サイズは冬期に最も大きくなり、夏季になると減少する (Koprowski 1996). また、北米大陸に生息するアメリカモモンガも集団営巣に参加する個体数は月ごとに異なり、1月をピークに最大 22

個体による集団が見られる (Garroway et al. 2013).

モモンガ属でも同様に, 冬季に複数個体が同じ巣を利用する行動が観察される. ニホンモモンガでは, 冬季に2~9個体の同居がみられる(小林2013; 第2章参照). タイリクモモンガにおいても, 冬季における2~7個体での同居が, フィンランド (Selonen et al. 2014) および北海道 (Asari and Yanagawa 2016; 竹口 2017) で報告されている. 小林 (2013) ではニホンモモンガの集団営巣の目的が体温保持であることが示唆されており, モモンガ属は冬季に集団営巣を行うことで, 体温保持に関する利益を得ている可能性が考えられる.

モモンガ属は集団で営巣することによって, 体温保持に関する利益をどの程度得ているのだろうか? 冬季において, 本属が集団営巣をしている巣が外気と比べてどの程度暖かいのかを明らかにすることで, 集団営巣が体温保持に貢献しているのかを評価できるかもしれない. そこで本章では, タイリクモモンガが巣を利用することによって, 閉鎖的な樹洞内空間が暖められる効果に着目した. ただし, 樹木の二次木部(木材)は断熱性を持つ(小畑 2018)ことから, 本種が巣として利用する樹洞にはそもそもある程度の保温効果があることが予想される. 実際にタイリクモモンガは樹洞や巣箱に営巣するが, 冬季になると保温性が低い巣箱を利用しなくなり, 主に樹洞を利用するようになる (Asari and Yanagawa 2016). そこで, 本種の営巣が樹洞巣内空間を温める効果を持つか否かを検証するため, 積雪期に集団営巣が行われた樹洞

内部の温度を、本種が営巣した日と営巣しなかった日で比較し、タイリクモモンガの営巣による影響を検出することを試みた。また、タイリクモモンガによって使用されている樹洞巣について、実際の温度がどのような状況であるのかを把握するため、巣内温度の日内変化を調べ、巣外の温度変化と比較した。

2. 調査地および方法

調査地

第3章～第5章では、北海道帯広市に位置する帯広畜産大学周辺の森林を調査地と定めた。本調査地にはタイリクモモンガが多く生息しており、過去に本種を研究材料とした研究が数多く行われている（柳川 1994；山口・柳川 1995；Oshida et al. 2005；浅利・柳川 2008；南部・柳川 2010；畠本ほか 2014；Suzuki et al. 2016）。このような経緯から、調査地内には福谷（2018）によって 2016 年から本種を捕獲するための巣箱が 132 個架設されている（図 1）。

調査地は十勝平野に位置し、一級河川である札内川の段丘部分と、札内川の支流である売買川河畔の森林である（北緯 42 度 52 分、東経 143 度 10 分）。調査地の周囲は農地および市街地に囲まれており、森林はその中に残された形で存在している。

林相は河川との距離に応じて異なり、河川に最も近い部分ではハンノキ *Alnus japonica*, ハルニレ *Ulmus davidiana*, ヤチダモ *Fraxinus mandshurica*, ドロノキ *Populus suaveolens*, ヤナギ属 *Salix* spp.などで構成される低地河畔林であり、河川から少し離れた部分ではカシワ *Quercus dentata* が優占する林がみられる。これらの天然生林に隣接して、カラマツ *Larix kaempferi* が植栽された防風林や、トドマツ, カラマツ, アカエゾマツ *Picea glehnii* の人工林（帯広農業高校の演習林）が存在する。

調査地から約 6 km 離れた帯広気象観測所のデータ（URL：<https://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/>；2021年9月12日確認）によれば、2019-2021年の年間降水量は 716.0-778.0 mm であった。気温は1月に日平均で-7.7℃, 最低-21.5℃まで低下したが(2021年), 8月には日平均で 20.3℃, 最高 36.3℃まで上昇した（2019年）。

温度を測定した巣の概要

タイリクモモンガが集団営巣した巣（樹洞）A および B は、防風林として植樹されたカラマツ生木の樹幹に存在した。樹の胸高直径は巣 A で 37 cm, 巣 B で 23 cm, 樹高は巣 A で約 25 m, 巣 B で約 15 m, 樹洞入口の地上からの高さは巣 A で 1.7 m, 巣 B で 0.5 m であった。開口部が直径 3-4 cm の円形であったことから、どちらの樹洞もアカゲラ *Dendrocopos major* による掘削で形成されたものと推察された。樹洞の内部はおよそ円柱型の空間になっ

ており、内径は巣 A で約 20 cm、巣 B で約 13 cm、入口からの深さは巣 A で約 5 cm、巣 B で約 15 cm であった。内部にはタイリクモモンガによって運び込まれた巣材（細く裂かれた樹皮）が詰められており、底部には、5 mm × 10 mm ほどに細片化された木片およびササの葉、樹皮が堆積していた。

温度の計測

巣（樹洞）内部の温度を計測するため、2021 年 1 月 24 日~3 月 31 日に、直径 2 cm、厚さ 7 mm のボタン型の自動記録温度計（サーモクロン G タイプ、KN ラボラトリーズ社、大阪）を設置した。温度の記録は、分解能 0.5℃ で毎正時に行うように設定した。設置の際は、温度計を取り付けたビスを長軸ドライバー（軸長 45 cm）の先端に固定し、これを樹洞内に挿入して樹洞内部壁面に固定した（図 2）。巣外の温度の計測は、遮光した自動記録温度計を、巣 B に隣接する樹の地上 1.5 m 部分に設置して行った。

巣の利用状況の把握

タイリクモモンガによる営巣の有無を日ごとに把握するため、日没~日没後 7 時間に、巣の前にビデオカメラ（HDR-CX560, SONY 社、東京）を設置して、本種の出巣が確認された日を“営巣した日”とした。しかし、積雪期に本種の活動する時間帯は不規則になるため（山口・柳川 1995）、出巣が確認されなくても巣内に個体が留まっている場合が懸念される。そのため、日

中にファイバースコープ (SNAKE-16, Kenko 社, 東京) を用いて樹洞内部を観察し, 個体がない場合を“営巣していない日”とした.

データ処理・解析

タイリクモモンガの営巣による巣内の保温効果を明らかにするため, タイリクモモンガが“営巣した日”と“営巣しなかった日”で, 巣内と巣外の温度差 (巣内の温度 - 巣外の温度) を比較した (Mann-Whitney の U 検定). 比較する時刻は, 夜行性である本種が巣穴で休息する日中 (7 時 00 分~16 時 00 分) とし, 7:00 から 1 時間ごとの時刻で各々比較を行った.

加えて, 個体数に関わりなくタイリクモモンガが巣内にいる場合において, 巣の内外における日内温度変化の違いを評価するため, 日内の温度変化の幅 (最高温度 - 最低温度) を巣の内外で比較した (Mann-Whitney の U 検定). 先述のビデオカメラを用いた調査によって, タイリクモモンガは日中のみではなく, 夜間にも巣内に留まる様子が観察された. そのため, 本種は全ての時間帯で巣を利用している可能性があると考えて, 0:00 から 1 時間ごとに 23:00 までの時刻を解析対象とし, 各々の時刻ごとに比較を行った.

研究において実施した Mann-Whitney の U 検定には, R 3.6.2 (R core Team 2019) および“coin”パッケージを用いた. また, いずれの場合も有意水準を $P \leq 0.05$ と定めた.

3. 結果

得られたデータの概要

自動記録温度計のデータは2021年1月24日~3月31日（67日間）に欠測なく記録された。このうち、巣Aでは、営巣した日が44日であり、営巣しなかった日は0日であった。巣Bでは、営巣した日が22日であり、営巣しなかった日は18日であった。巣Aでは営巣しなかった日が確認できなかったため、営巣の有無による巣内温度の比較は巣Bでのみ行った。

巣外の温度は最低 -22.5°C （1月24日，2月4日，2月9日，3月4日），最高 16.5°C であった（3月31日）。巣内の温度は巣Aで最低 -12.0°C （1月25日），最高 14.5°C （3月24日），巣Bで最低 -19.0°C （2月9日），最高 18.5°C （3月31日）であり，季節の変化に伴い巣外の温度は上昇する傾向が認められた（図3）。

営巣の有無による巣内温度の比較

日中の巣Bにおいて，巣内と巣外の温度差（巣内の温度－巣外の温度）が，タイリクモモンガの営巣時に大きいことが確認された（表1）。営巣の有無による差が最大であった11:00の結果では，巣の内外の温度差は営巣しなかった日が $-4.50 \pm 1.76^{\circ}\text{C}$ （平均 \pm 標準偏差）であったのに対して，営巣した日の温度差は $-1.59 \pm 2.76^{\circ}\text{C}$ であり，タイリクモモンガが営巣すること

によって巣内の温度が上昇した (Mann-Whitney の U 検定, $z = -2.51$, $P < 0.01$). しかしながら, 7:00, 13:00, 14:00 では, 営巣の有無による巣の内外の温度差に有意な違いがあるとは言えなかった ($P > 0.05$, 表 1).

巣の内外における日内の温度変化の比較

巣内における日内の温度変化の幅は, 巣外と比べて小さかった (Mann-Whitney の U 検定, 巣 A : $z = 5.54$, $P < 0.01$, 巣 B : $z = 2.07$, $P = 0.02$). 日内の温度のレンジは巣 A で 3.7 ± 1.8 (平均 \pm 標準偏差) $^{\circ}\text{C}$, 巣 B で $7.6 \pm 4.7^{\circ}\text{C}$ であったのに対し, 巣外では巣 A で $13.7 \pm 4.5^{\circ}\text{C}$, 巣 B で $13.3 \pm 5.9^{\circ}\text{C}$ であった (図 4). すなわち, 巣内の温度は, 夜間に下がりにくく, 日中上がりにくい傾向を示した (図 4). 巣の内外の温度差が最も大きい時には, 巣 A で 24.5°C (3 月 4 日 4:00, 巣外 -22.0°C , 巣内 2.5°C , および 3 月 4 日 6:00, 巣外 -22.5°C , 巣内 2.0°C), 巣 B で 17.0°C (2 月 12 日 22:00, 巣外 -14.0°C , 巣内 3.0°C) であった.

4. 考察

タイリクモモンガが営巣することによる巣内温度への影響

調査期間中に集団営巣が観察された巣 B において, 巣内の温度と本種の営巣の有無の関係を調べた結果, タイリクモモンガが営巣した日の日中は,

営巣しなかった日よりも巣内温度が高いことが示された（表 1）。この結果は、タイリクモモンガの存在が、樹洞巣内の温度を高めた可能性を示している。

小型哺乳類において、集団営巣およびハドリングが閉鎖空間内を温める効果を持つという報告がいくつかある。例えば、ヨーロッパチチブコウモリ *Barbastella barbastellus* では、樹幹に形成された樹皮の亀裂（樹洞）等を集団でねぐらとして利用することにより、その内部温度を一定に保つことが報告されている（Russo et al. 2017）。また、Hayes et al. (1992) は、実験的にキタハタネズミ *Microtus agrestis* の個体をチャンバー内（容積 2,300 ml）に入れ、個体周囲の気温と外気温をハドリング時と単独時で比較した結果、外気温が 0°C の時に、ハドリングをしていた個体の周囲温度が 11.8°C、単独でいた個体の周囲温度が 5.8°C であったことを報告しており、集団営巣が閉鎖空間を温める効果を持つことを示唆している。

本研究では、調査を行った巣の温度環境が、様々な環境要因に影響されていると考えられたため、集団営巣（ハドリング）の規模と巣内温度の関係を議論することができなかった。今後この課題に取り組むためには、温度変化に関わる様々な環境条件（例えば、外気温や巣材の量等）を説明変数として抽出し、多くの巣からのデータを用いて解析を行う必要があるだろう。

巣の内外における日内の温度変化の比較

本種が営巣していた日の巣 A および B において、巣内の温度は夜間に下がりにくく、かつ日中に上がりにくい傾向を示した（図 4）。夜間に巣内の温度が下がりにくかった理由として、先に述べた個体の存在による温度の上昇や、樹木による断熱効果（小畑 2018）が挙げられる。その一方で、日中は巣内の温度が上がりにくく、巣外よりも温度が低い日も認められた（図 3, 4）。これは巣外の空気が日光で暖められるのに対して、巣内では日光が遮られ、温度が上昇しなかったためだと考えられる。また、樹洞の木部が冷却されていたことによって、気温の上昇の影響を受けにくかった可能性も考えられる。これらのことから、樹洞には内部の温度をある一定の範囲で維持する性質があり、タイリクモモンガの営巣において、この温度の範囲が、本種の生存や、営巣場所の選択に影響を与えているのかもしれない。

結論

本章では、タイリクモモンガの積雪期における樹洞での集団営巣が、体温保持効果を持ち得るのかを検証した。その結果、樹洞巣内における個体の存在が樹洞内の温度を高めることが明らかになり、加えて、本種が営巣する樹洞巣の日内温度は、夜間において下がりにくく、日中では上がりにくいという特徴を持つことが明らかになった。

野生動物が巣として利用する樹洞が、保温効果を持つことは、これまでも報告がなされてきた。Grüebler et al. (2014) は樹洞内部の温度を樹洞外の

温度と比較し、樹洞内部に熱源がある状態では、樹洞の内部は温度の緩衝効果が高いことを報告しており、本研究の結果はこれを支持するものであった。また、Paclík and Weidinger (2007) は、樹洞外部の温度が低い時（およそ 0°C 以下）に、樹洞内部の温度が相対的に高くなることを報告しており、この現象は本研究で観察された、巣内温度の日内変化パターンと概ね一致する。このような樹洞が有する性質は、積雪期に巣外の温度が -22.5°C まで低下する本調査地において、本種の体温保持に有利に働くことが期待される。そして、日内温度の変化から、タイリクモモンガが営巣する樹洞には、外気と比べて温度の変動幅が小さい、一定の温度域が存在することが推測されたが、これについては今後の検討課題であろう。

表 1. 巣 B における，タイリクモモンガの営巣の有無による巣の内外の温度差（巣内の温度－巣外の温度）の比較．表中の *P*-value は，Mann-Whitney の *U* 検定（片側検定）の結果を示す．太字は $P < 0.05$ であることを示す．

Time	Nest temperature - Ambient temperature (mean±SD °C)		Z-value	P-value
	nesting	not nesting		
7:00	3.73±3.51	3.50±3.70	-0.15	0.44
8:00	2.91±3.38	0.17±2.51	-1.94	<u>0.03</u>
9:00	0.45±2.84	-2.78±1.64	-2.67	<u><0.01</u>
10:00	-0.91±2.68	-4.17±1.70	-2.79	<u><0.01</u>
11:00	-1.59±2.76	-4.50±1.77	-2.51	<u><0.01</u>
12:00	-2.00±3.35	-3.94±1.21	-1.73	<u>0.04</u>
13:00	-1.41±3.36	-3.39±2.47	-1.49	0.07
14:00	-0.45±3.68	-2.17±2.03	-1.40	0.05
15:00	0.18±3.65	-0.94±1.78	-1.72	<u>0.04</u>
16:00	1.27±3.66	0.11±1.65	-1.87	<u>0.03</u>



図 1. 本研究の調査地（北海道帯広市，帯広畜産大学周辺）．調査を行った森林の範囲を緑塗で示した．図中の黒星印（A および B）は温度を計測した樹洞を，また白丸は‘第 4 章’で用いる巣箱の位置を示す．

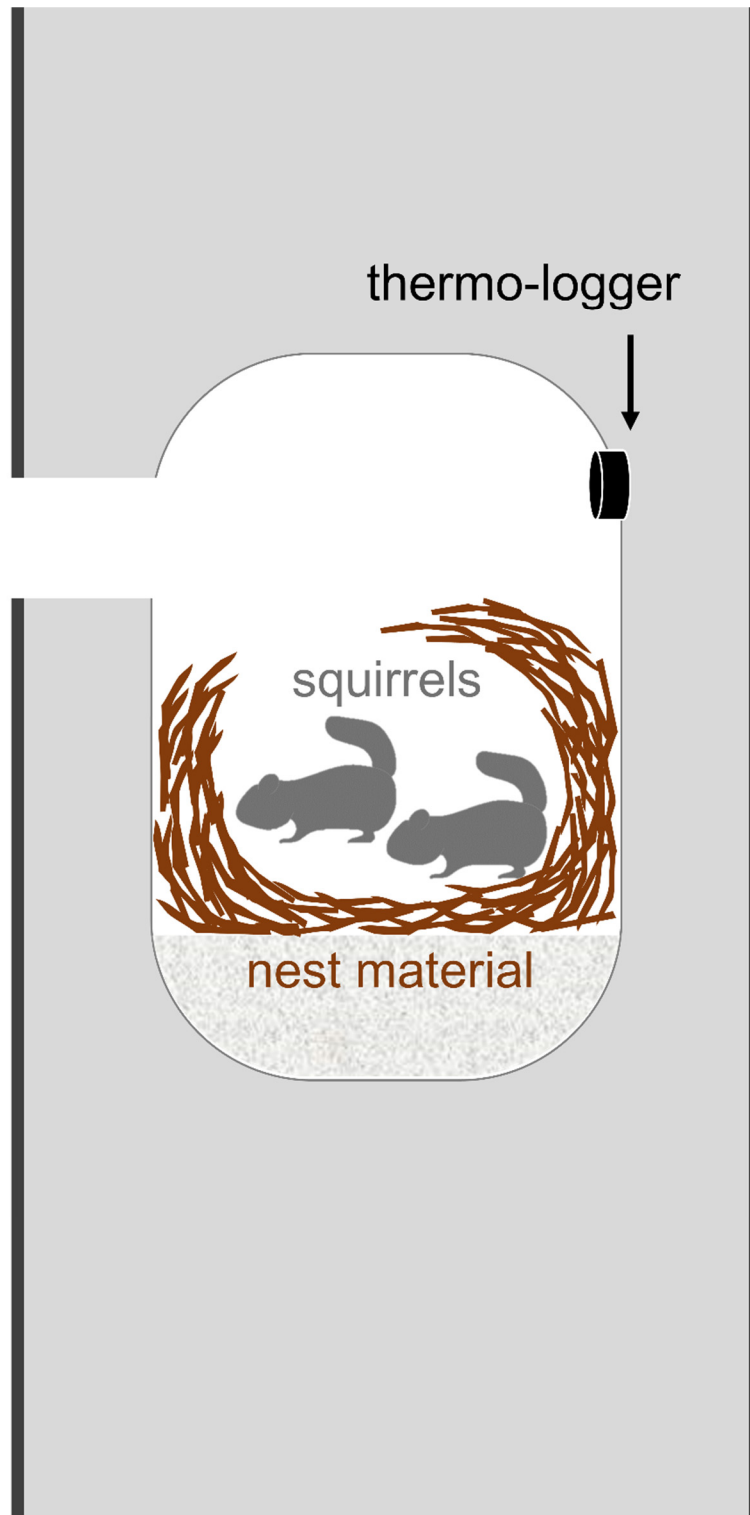


図 2. 樹洞内部の模式図. 温度ロガーは内壁奥面に設置した.

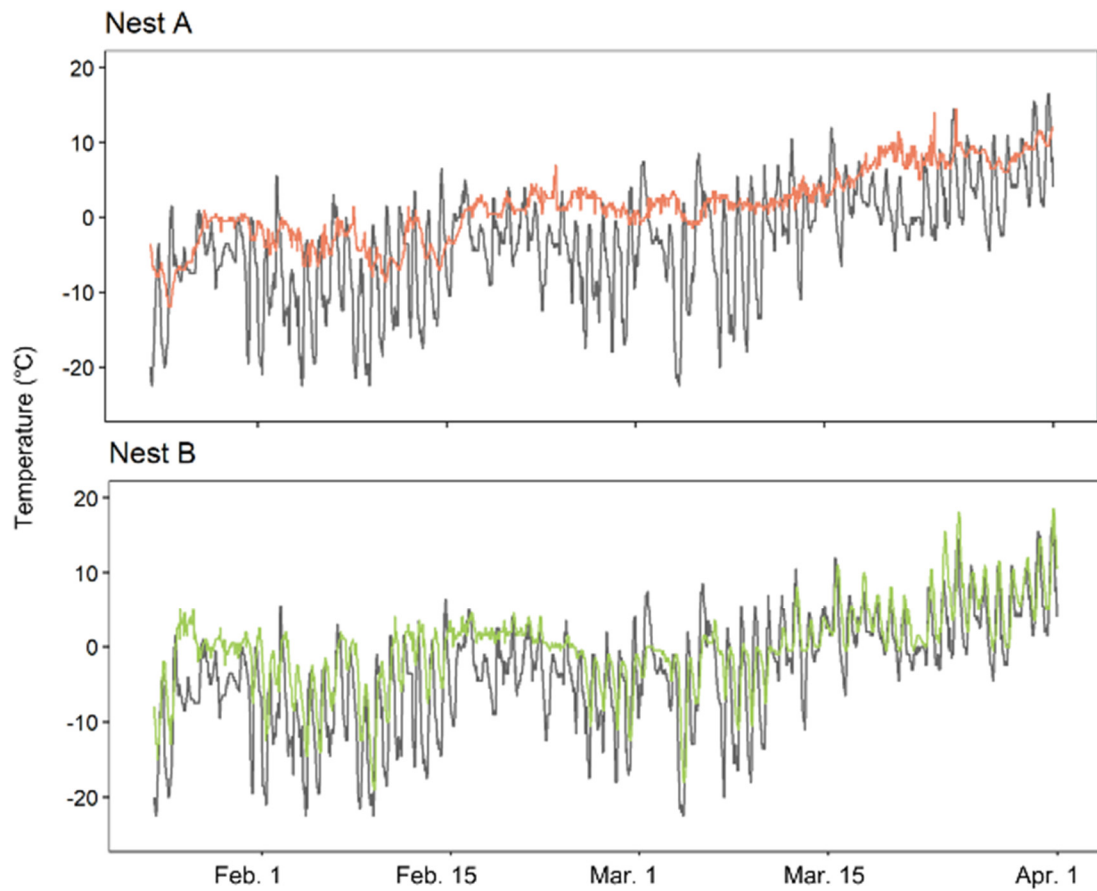


図 3. 巣 A および B における巣の内外の温度変化（2021 年 1 月 24 日～3 月 31 日）。着色した線は巣内の温度を，灰色の線は巣外の温度を示す。

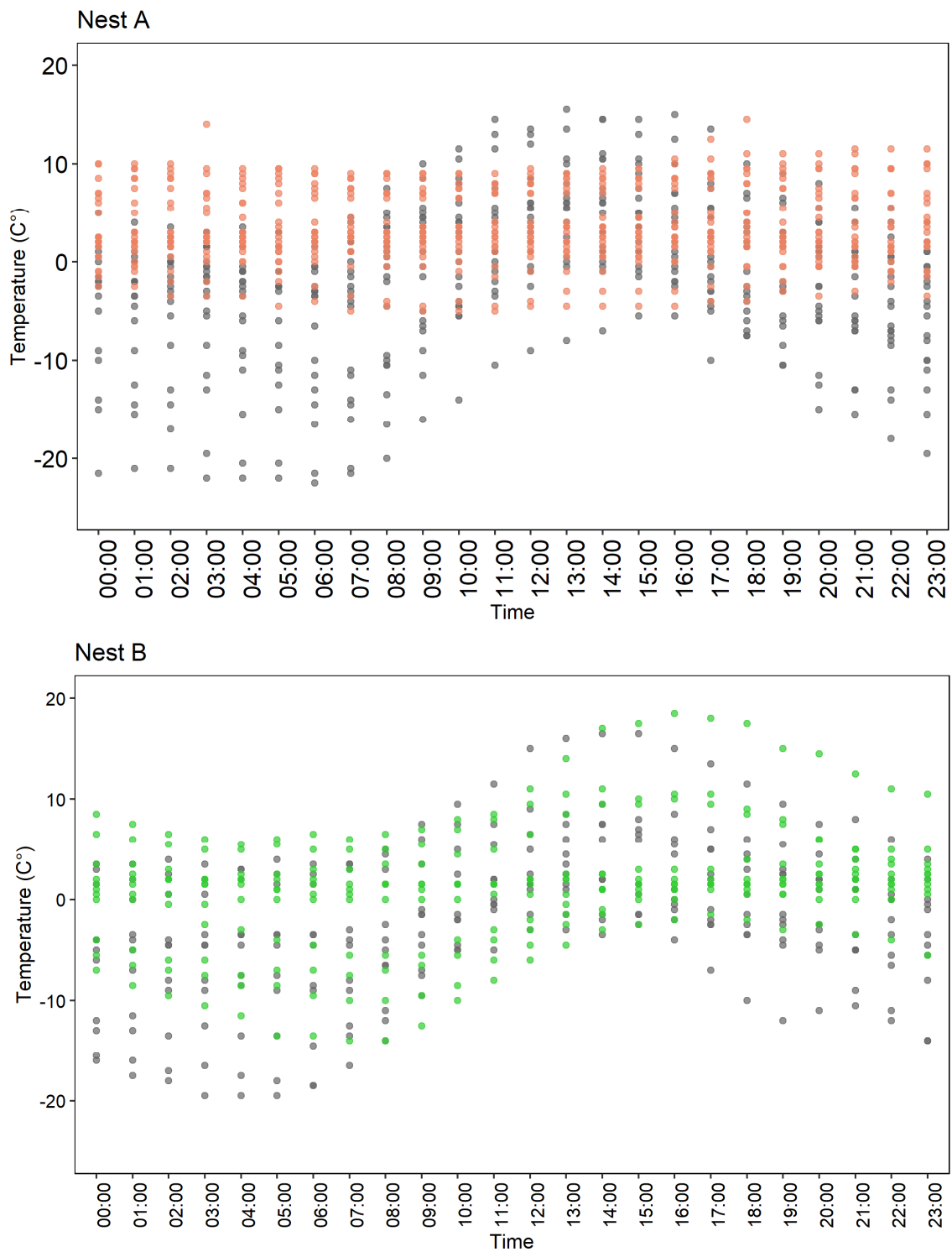


図 4. モモンガが営巣した日の巣 A および B における温度の日内変化。着色した点は巣内の温度を，灰色の点は巣外の温度を示す。

4 章 非積雪期のタイリクモモンガにおける集団形成およびメンバー構成に影響する要因

1. 緒言

単独性の社会を持つ小型哺乳類が集団で営巣するか否かは、何らかの環境要因に影響されると考えられている。例えば、単独性の社会を持つアメリカカリスは、日平均気温が低い日に集団で営巣する傾向がある (Williams et al. 2013)。集団営巣の有無だけではなく、集団のメンバー構成も周辺の環境要因に応じて変わることがある。オオヤマネ (*Glis glis*) の例では、営巣集団の性比は繁殖期と非繁殖期で異なることが報告されている (Ruf and Bieber 2020)。

では、タイリクモモンガの集団営巣の有無およびメンバー構成に影響する要因は何であろうか？ これらを明らかにすることによって、本種が集団営巣を行う目的を理解することができるかもしれない。これまでにタイリクモモンガの集団営巣の有無に影響する要因を定量的に調べた研究として、Selonen et al. (2014) の報告がある。Selonen et al. (2014) は、“フィンランドに生息する本種が集団営巣を行う目的は体温保持のためである”という仮説の下に、体温の低下を引き起こす気象条件であると考えられる、その月の平均気温および営巣前日の気温 (冬季のみ) と集団営巣の関係を調べた。その結果、これらの気象条件は集団の形成に影響を与えないと結論付けられた。

しかしながら、第 2 章のように動物の行動変化と気象条件との関係は、捉えることが困難な場合があり、タイリクモモンガにおける集団営巢の有無についても Selonen et al. (2014) の解析結果では不十分であるかもしれない。例えば、ある種の動物の行動や生理現象は過去 1 週間前後の気象条件と相関を示すことが知られている。アカシカ *Cervu elaphus* の行動圏の面積は、過去 1~2 週間の気温および降水量に影響される (Rivrud et al. 2010)。また、ヨーロッパシジュウカラ *Parus major* では、産卵 7 日前~抱卵開始日の平均気温が、本種の抱卵開始日を最もよく予測する気象条件の一つであったことが報告されている (Simmonds et al. 2017)。タイリクモモンガの集団形成においても、本種は通常単独性であるため、気象条件の変化を感知してから集団を形成するまでに、ある程度の時間(日数)を要する可能性が考えられる。従って、タイリクモモンガの集団営巢の形成に影響する気象条件も、営巢前 1 週間程度に遡って調べることで、気象条件との関係が明らかになるかもしれない。

タイリクモモンガのような季節繁殖動物では、繁殖状態に応じて営巢相手が季節的に変わる可能性が考えられる。例えば、ニホンカモシカ *Capricornis crispus* や (Kishimoto and Kawamichi 1996) デイクデイク *Madoqua kirkii* (Brotherton et al. 1997) では、交尾期に雌雄のペアを形成することが報告されている。本種のオスが交尾相手を確保するために集団営巢をするのであれば、交尾期にオスとメスとの同居が増えることが期待される。

これらの検証に、非積雪期（5月～10月）のタイリクモモンガは適した研究対象である。この季節のタイリクモモンガは巣箱を設置するとしばしば営巣に利用し、集団営巣も観察されることから（柳川 1994 ; Asari and Yanagawa 2016）、同じ規格の巣箱を多数設置することで、巣の形状を統一した状態で、集団または単独で営巣する際の気象条件を比較することが可能である。加えて、個体を捕獲することで体重や性別、子育ての有無といった情報が得られることから、第2章では明らかにできなかった、集団営巣におけるメンバー構成も把握できる。

そこで本章では、非積雪期におけるタイリクモモンガの集団営巣の有無およびメンバー構成に影響する要因を明らかにするため、営巣個体の捕獲調査を行った。その結果から、まず、1) 季節ごとの集団の構成、および集団営巣の有無と月平均気温の関係をフィンランドにおける先行研究（Selonen et al. 2014）と比較した。これに加えて、2) これまで検討されていなかった、集団形成の有無と過去における短期間気象条件との関係を調べた。また、3) 交尾期に応じて営巣相手が変わるのかを検証するため、雌雄による営巣状況を交尾期か否かで比較した。

2. 調査地および方法

調査地

第4章の調査は、北海道帯広市に位置する“売買川河畔林”，“帯広畜産大学構内林”，“帯広農業高校実習林”の3ヶ所で行った（図1，詳細は第3章を参照）。

巣箱を用いた営巣状況の把握

タイリクモモンガの営巣状況を把握するため、2019年～2021年の5月～10月に、木製の巣箱内で営巣している個体を捕獲した。巣箱の規格は入口 $4\text{ cm} \times 4\text{ cm}$ ，内部容積は高さ $22\text{ cm} \times$ 幅 $9\text{ cm} \times$ 奥行き 12 cm で統一した。

調査地内に132個の巣箱を設置し、月に1～5回の頻度で内部を点検した（第3章参照）。巣箱内に個体がいる場合は、その入口を塞ぎ、巣箱を実験室へ持ち帰ってから、手獲りにて個体を捕獲した。室内で個体の性別および体重を記録した後、個体を識別するために、ステンレス製の小動物用耳標（KN-295，夏目製作所）を装着した。これらの作業が終了した後、巣箱を元の位置に戻して個体を放獣した。なお、畜大構内林および帯広農業高校実習林は、本種の捕獲数が少なかったため、2021年は捕獲を行わなかった。

気象データの収集

集団形成の有無に影響する気象条件として、既述の通り、気温に着目した。気温は樹上性リス類において、集団形成に影響する要因として知られて

いる (Edelman and Koprowski 2007 ; Williams et al. 2013). 加えて, タイリクモモンガ個体に低体温を惹起する可能性のある要因として降水量にも着目した. 一般に, 雨に濡れた小型哺乳類は死亡しやすく, 捕獲調査時には, その影響を防ぐためにトラップ上部へ覆いをかけるなどの処置が推奨されている (Pucek 1981 ; 日本哺乳類学会 2009). タイリクモモンガの巣内 (巣材) は, 降雨によって濡れる場合があり, 濡れた巣内にいた個体は気化熱によって熱を奪われるため, 体温保持のための行動, すなわち, 集団営巣を行うかもしれない. 気象データは, アメダス帯広観測所のデータを用いた (気象庁 過去の気象データ検索, URL : <https://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/> ; 2021年11月12日ダウンロード).

交尾期の定義

タイリクモモンガは, 調査地周辺では2月~6月に交尾するとされていることから (柳川 1999), 本研究の調査期間における交尾期は5月1日~6月30日と定めた.

データ解析

集団営巣の形成と季節的な気温変化の関係を明らかにするために, 応答変数を集団営巣の有無, 説明変数を捕獲した月の平均気温とした一般化線形モデル (GLM) を構築し, 尤度比検定 (Type II) を行った. 応答変数の確率

分布は二項分布，リンク関数は **logit** とした．

集団の形成に影響する過去 1 週間の気象条件を明らかにするために，応答変数を集団営巣の有無，説明変数を営巣した日から過去 1 週間の日平均気温（℃）の最大値，最小値，平均値，および日降水量（mm）の最大値とした一般化線形モデルを構築した．応答変数の確率分布は二項分布とし，リンク関数は **logit** とした．集団の形成に影響する気象条件が起こるタイミングが不明であることから，集計する範囲を営巣当日から遡り，過去 1 日，2 日間，3 日間，4 日間，5 日間，6 日間，および 7 日間とした計 7 つのモデルを構築した．

これらのモデルは，多重共線性を考慮して分散拡大係数（**variance inflation factor**）が 3 以上の変数を同じモデルの解析から除いた．その結果，全てのモデルにおいて日平均気温の平均値は他の変数と高い共線性が認められたので，最終的にモデルに含めなかった．得られたモデルは，カイ二乗分布近似による尤度比検定（**Type II**）を行い， $P < 0.05$ の変数を，集団営巣の有無に影響を与えている変数とみなした．

集団営巣のメンバー構成に，交尾期か否かが影響しているのかを明らかにするため，応答変数を営巣数，説明変数を“雌雄混在での営巣の有無”および“交尾期であるか否か”とした一般化線形モデルを構築した．応答変数の確率分布はポアソン分布とし，リンク関数は **log** とした．モデルは尤度比検定（**Type III**）を行い，“雌雄での営巣状況”と“交尾期であるか否か”の

交互作用が $P < 0.05$ の場合に、交尾期か否かが営巣状況に影響を与えているとみなした。

すべての解析は R version 4.1.2 の環境下で行った。尤度比検定 (Type II および III) には "car" パッケージ (Fox and Weisberg 2019) を用いた。

3. 結果

捕獲状況

巣箱を用いて、計 258 例の営巣状況を確認した。タイリクモモンガによる単独での営巣は 217 例 (オス 109 例, メス 108 例), 集団での営巣は 51 例であった (表 1)。なお, 単独営巣としたメス 108 例中, 28 例は母子での営巣だった。母子での営巣は調査期間を通じて確認されたが, 5 月と 7 月に多く, 秋にかけて減少する傾向が認められた (表 1)。また, 同一のメス個体による年に 2 回の繁殖を確認した。標識したメスの 1 個体が, 2020 年 5 月 14 日に体重が各々 18.0 g, 17.8 g, 17.7 g の幼獣 3 個体と営巣していたが, 後に, 同年の 7 月 9 日に, 体重が各々 9.6 g, 9.1 g, 9.9 g, 9.8 g, 9.9g の幼獣 5 個体と営巣していた。

季節ごとの集団の構成

月ごとの集団営巣のメンバー構成を表 1 に示した。最も多かったメン

バー構成は、オス 1 個体，メス 1 個体での営巣であり（26 例），8 月以降に多い傾向が見られた．次に多かった組み合わせはオス 2 個体による営巣（19 例），5 月および 6 月に多い傾向が見られた．稀に見られた組み合わせとして，オス 2 個体とメス 1 個体による営巣（3 例），メス 2 個体による営巣（2 例），母子とオス 1 個体による営巣（1 例）があった．

集団営巣の有無に影響する要因

個体が営巣していた月の平均気温は，調査地における集団営巣の有無に影響を与えなかった（GLM, $\chi^2 = 1.143$, $df = 1$, $P = 0.285$; 附図 1）．その一方で，短期間の気象条件は，集団営巣が起きる確率と有意な関係が認められた（表 2）．過去 5 日間および 6 日間の気象条件を説明変数に構築されたモデルは，どちらのモデルも，日平均気温の最低値が，集団営巣の有無に影響していた．モデルの予測では，過去 5 日間の日平均気温の最低値が最も高い時（22.9°C）には集団営巣の生起確率は 5%であったのに対し，最も低い時（5.1°C）には 46%まで上昇した（ $P = 0.041$, 図 2）．また，過去 6 日間の日平均気温の最低値が最も高い時（22.9°C）には，集団営巣の生起確率は 6%であったのに対し，最も低い時（5.1°C）には 43%に上昇した（ $P = 0.041$, 図 2）．平均気温の最高値および日降水量の最大値は，いずれのモデルにおいても集団影響の有無に影響を与えなかった．

メンバー構成に交尾期が与える影響

交尾期である 5 月および 6 月に確認した 107 例の営巣のうち、雌雄を含む集団営巣は 2 例 (1.9%) であったのに対して、非交尾期は全部で 161 例の営巣のうち、雌雄混在の集団営巣は 28 例 (14.8%) であり (表 3a), 雌雄混在の集団営巣の例数は、交尾期か否かに応じて変化していた (表 3b; GLM, $\chi^2=14.309$, $df=1$, $P<0.001$).

4. 考察

メンバー構成と季節変化

非積雪期において、タイリクモモンガの集団営巣のメンバー構成は、雌雄 2 個体の組み合わせが最も多く、8 月以降に高い割合で観察された (表 2). この傾向は、本調査地周辺における先行研究 (柳川 1994; Asari and Yanagawa 2016) や、フィンランドにおける先行研究 (Selonen et al. 2014) でも同様であり、本種の一般的な傾向であると考えられる. 集団営巣において、雌雄 2 個体の組み合わせが多い理由として、Selonen et al. (2014) は集団営巣の目的が配偶相手の確保である可能性を指摘しているが、これについては後で検討する.

次いで多かったオス 2 個体による営巣は、5 月および 6 月に認められたが、同様の傾向がフィンランドにおける 20 年間の調査においても報告され

ている (Selonen et al. 2014). そのため, 5月から6月頃のオス2個体による営巣は, 少数でありながらも一般的な現象である可能性があるが, これを明らかにするためには, 他地域でも本研究と同様の調査を行う必要があるだろう.

また, 本調査では, 少数ではあるものの多様なメンバー構成が認められた (表2). オス2個体とメス1個体による営巣 (3例) と, メス2個体による営巣 (2例) は, いずれも10月にのみ観察されたため, 積雪期に比較的多数の個体 (3~5個体程度) が集合する“越冬集団”の形成 (柳川1999) に伴い, それまでとは異なるメンバー構成が見られたのかもしれない. フィンランドの先行研究 (Selonen et al. 2014) でも, メス2個体の営巣は12月中旬~3月にのみ稀 (営巣例全体の1.8%) に確認されており, メス2個体での営巣が積雪期に形成されることを示唆している. しかし, オス2個体とメス1個体による営巣は, フィンランドにおいて稀 (営巣例全体の0.1~4.2%) ではあるものの, 年間を通じて確認されており (Selonen et al. 2014), これらの個体の組み合わせが, 積雪期に特有のものであるかは, 疑問の余地が残る.

また, 母子とオス成獣による営巣が1例のみ観察された. 調査地周辺での先行研究において, このような営巣は5年間で2例のみ報告されており (柳川1994), フィンランドの先行研究では確認されていない (Selonen et al. 2014). このような組み合わせが, 先行研究を含めて稀にしか観察されない理由として, 他個体が営巣に加わることで, 母子にリスクが生じる可能性を

挙げることができる。滑空性リス類ではホオジロムササビ（川道 2015）やソメワケクサビオモモンガ *Hylopetes alboniger*（Hasan et al. 2021）といった種で、母親ではない成獣が幼獣を殺す“子殺し”が報告されており、母子はこれを防ぐために、他個体との同居を避けるかもしれない。

集団の形成に影響する気象条件

集団営巣の生起確率に対して、営巣していた月の平均気温の影響は見られなかった。先行研究においても同様の結果が報告されており（Selonen et al. 2014）、非積雪期において、本種の集団営巣は、季節的な温度変化に関わらず生じている可能性が考えられる。

その一方で、営巣前 5 日間および 6 日間の日平均気温の最低値は、集団営巣の生起確率に有意な影響を与えていた（表 3）。この結果は、タイリクモモンガが、過去 1 週間程度の短期間における低温暴露を刺激に、集団を形成したことを示唆している。

哺乳類の集団形成が、直前の低温暴露に影響される例は、ツカハツカネズミ *Mus spicilegus* およびハツカネズミ *Mus musculus*（Groó et al. 2018）、ユーラシアコヤマコウモリ *Nyctalus noctula*（Ruczyński and Bartoń 2020）、ミナミジェントルキツネザル *Haplemur meridionalis*（Eppley et al. 2017）と多様な分類群で報告されている。しかし、集団が形成される前の短い期間（数日間）における低温暴露の影響に焦点を当てた研究は少ない。

単独性の小型哺乳類において、集団の形成と形成前短期間の気象条件との関係を調べた例では、オオヤマネが形成する集団営巣において、営巣前3日間および7日間の平均気温および平均降水量は、集団営巣に参加する個体数の変化と関係が見られなかった (Ruf and Bieber 2020) .そのため、本研究結果のように、集団の形成が過去の短期間の気象条件と関係する現象は、小型哺乳類全般に見られる現象ではないと考えられる. 今回の研究でタイリクモモンガにおいてこのような現象が生じた理由は不明であるが、動物の体温保持行動は様々な過程を経て発現することから (Mota-Rojas 2021), 集団形成前の短期間を対象とした、集団形成の生理的および社会的なメカニズムを調べることで、その要因が明らかになるかもしれない. 今後の興味深い研究課題であろう.

構築されたモデルにおいて、集団営巣が行われる確率と、日平均気温の最低値は負の相関を示したことから (図 2), 気温が低下すると集団が形成されやすくなると考えられ、本種の非積雪期における集団営巣の主な目的は体温保持であることが示唆される.

メンバー構成に影響する要因

集団営巣のメンバー構成は、交尾期であるか否かに影響されており、雌雄が混在した集団営巣は交尾期に少なかった (表 1). 交尾期において、メスによる営巣が確認された 25 例のうち、16 例が母子であったことから、母子

が他個体との営巣を避けた結果、雌雄での集団営巣が少なくなった可能性が考えられる。ただし、6月に営巣していたメスにおいて、母子で営巣していた割合が小さかったことから（全体的に例数が少ないものの）、交尾期に雌雄での集団営巣が少ない原因は、上記の理由だけではないかもしれない。また、非交尾期に雌雄混在が多く見られたという結果は、この期間に観察された雌雄による同居が、交尾相手の確保を目的として行われなかったことを示唆するかもしれない。しかしながら、同居の目的については今後の検討課題であろう。

以上のことから、モモンガの非積雪期の集団営巣の形成は、短期間の過去の低温暴露に影響されており、また、交尾期であった5月～6月には、雌雄混在での集団が形成されにくいことが明らかになった。これらの結果は、非積雪期（5月～10月）における集団営巣の主な目的が体温保持であることを示唆する。

表 1. タイリクモモンガの 5 月～11 月における営巣状況 (2019 年～2021 年).

Nesting type	May	June	July	August	September	October
No group						
Solitary female	2 (3.8%)	5 (13.9%)	9 (32.1%)	12 (48.0%)	18 (33.3%)	34 (47.2%)
Female and juveniles	14 (26.4%)	2 (5.6%)	6 (21.4%)	3 (12.0%)	1 (1.9%)	2 (2.8%)
Solitary male	27 (50.9%)	23 (63.9%)	11(39.3%)	5 (20.0%)	24 (44.4%)	19 (26.4%)
Group						
Female and Male	0	1 (2.8%)	2 (7.1%)	3 (12.0%)	11 (20.4%)	9 (12.5%)
2 males 1 female	0	0	0	0	0	3 (4.2%)
2 males	10 (18.9%)	4 (11.1%)	0	2 (8.0%)	0	3 (4.2%)
2 females	0	0	0	0	0	2 (2.8%)
Female and male and juveniles	0	1 (2.8%)	0	0	0	0
Group total	10 (18.9%)	6 (16.7%)	2 (7.1%)	5 (20.0%)	11 (20.4%)	17 (23.6%)
Total	53	36	28	25	54	72

表 2. 集団の有無を目的変数, 過去 1 日~7 日間の日平均気温 (°C) の最高値 (Max. DMT), 最低値 (Min. DMT), 日降水量の最大値 (Max. precipitation) を応答変数とした一般化線形モデルの切片 (Intercept), 係数 (Coefficients), カイ二乗分布近似による尤度比検定の統計量 (χ^2), 自由度 (df), および P 値 (P -value). ハイフンはモデルに変数が含まれなかったことを示す.

Temporal scales (the number of days prior to nesting)	Variables	Coefficients	χ^2	df	P -value
1 day	(Intersept)	-1.226			
	Min. DMT	-	-		-
	Max. DMT	-0.006	0.034	1	0.854
	Max. precipitation	0.003	0.027	1	0.870
2 days	(Intersept)	-1.152			
	Min. DMT	-	-		-
	Max. DMT	-0.011	0.114	1	0.736
	Max. precipitation	0.003	0.040	1	0.842
3 days	(Intersept)	-1.292			
	Min. DMT	-	-		-
	Max. DMT	-0.002	0.002	1	0.961
	Max. precipitation	0.001	0.004	1	0.947
4 days	(Intersept)	-1.334			
	Min. DMT	-	-		-
	Max. DMT	-0.005	0.024	1	0.878
	Max. precipitation	0.008	0.532	1	0.466
5 days	(Intersept)	-1.055			
	Min. DMT	-0.158	4.869	1	<u>0.027</u>
	Max. DMT	0.000	2.814	1	0.093
	Max. precipitation	0.089	0.047	1	0.829
6 days	(Intersept)	-0.978			
	Min. DMT	-0.147	4.170	1	<u>0.041</u>
	Max. DMT	0.077	2.015	1	0.156
	Max. precipitation	0.000	0.000	1	0.993
7 days	(Intersept)	-0.936			
	Min. DMT	-0.120	2.835	1	0.092
	Max. DMT	0.056	1.100	1	0.294
	Max. precipitation	-0.001	0.003	1	0.657

$P < 0.05$

表 3. 交尾期 (Mating) および非交尾期 (Not mating) における, a : 営巣メンバー構成の組み合わせ (Nesting type) 数. および b : 応答変数を営巣回数, 説明変数 (Variable) をメンバーの組み合わせ (Mixed - sex group は雌雄混合での営巣を示す), 交尾期か否か (Period) とした一般化線形モデルの切片 (Intercept), 係数 (Coefficients), カイ二乗分布近似による尤度比検定の統計量 (χ^2), 自由度 (df) および P 値 (P -value).

(a)

Nesting type	Period	
	Mating (1 May-30 June)	No mating (1 July- 31 October)
Mixed-sex group	2	28
Other (single nesting or single sex group)	105	133

(b)

Nesting type	Variable	Coefficients	χ^2	df	P -value
Mixed-sex group	(Intercept)	0.693			
vs. other	Nesting type	3.961			
	Period	2.639			
	Nesting type : period	-2.403	19.239	1	<0.001

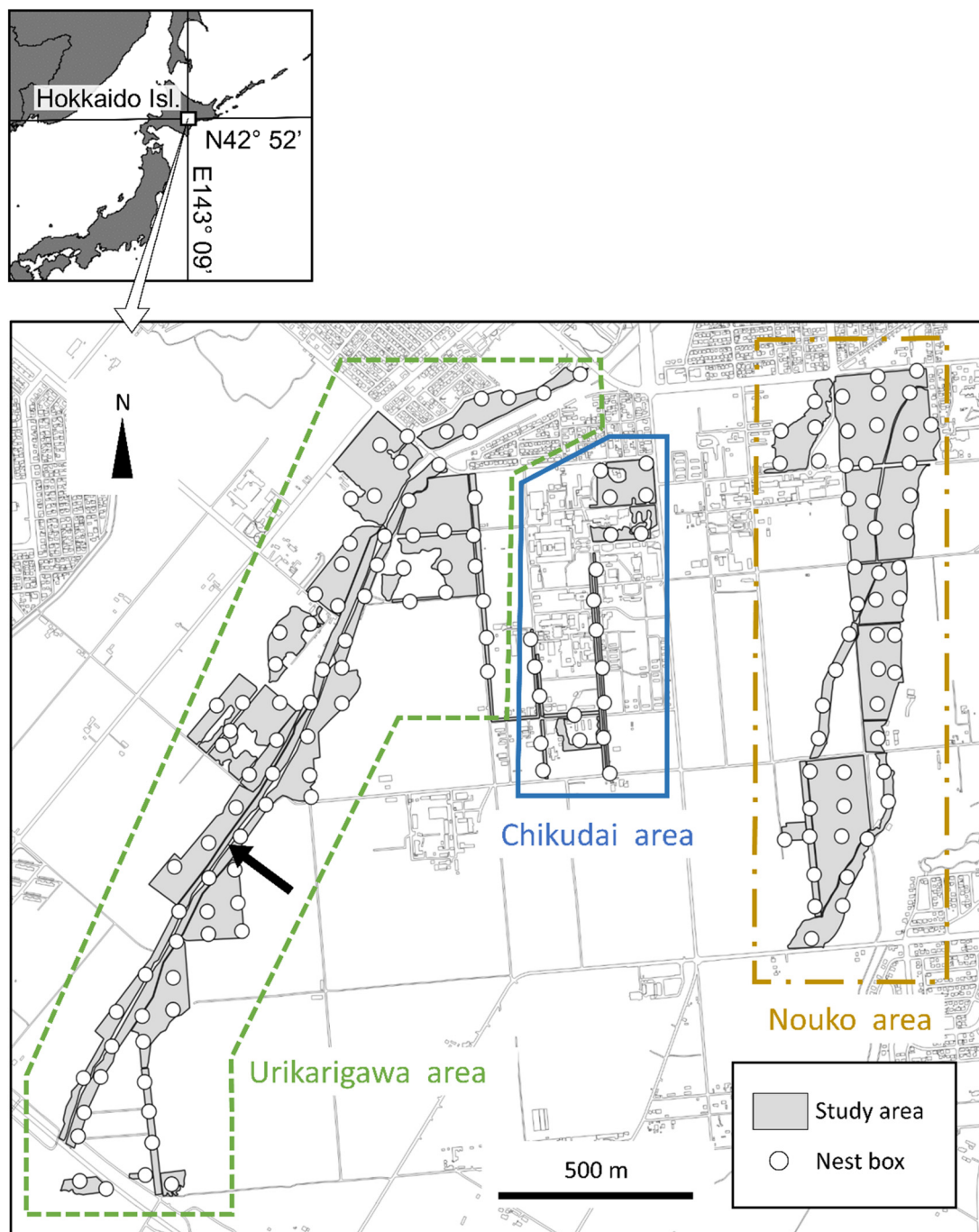


図1. 調査地. “Urikarigawa area”は売買川河畔林, “Chikudai area”は帯広畜産大学構内林, “Nouko area”は帯広農業高校実習林を示す.

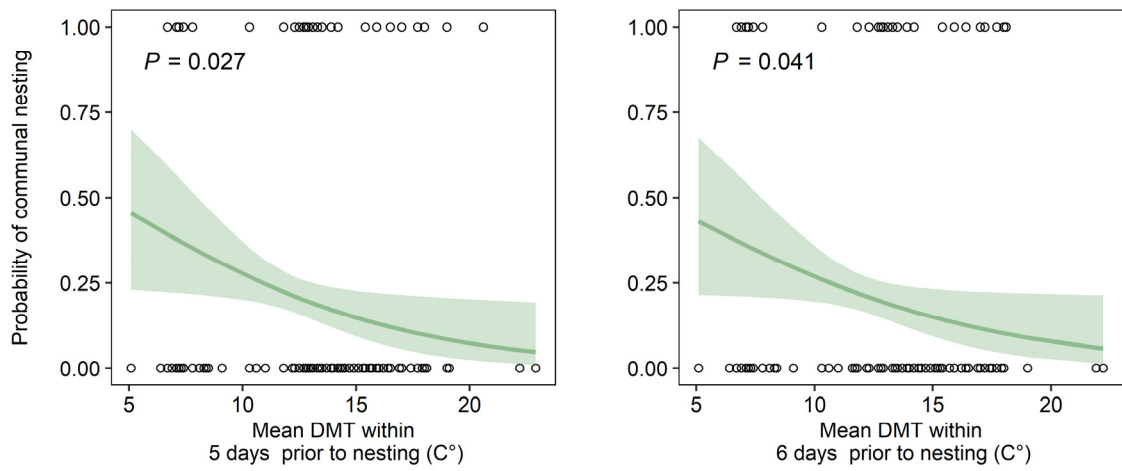
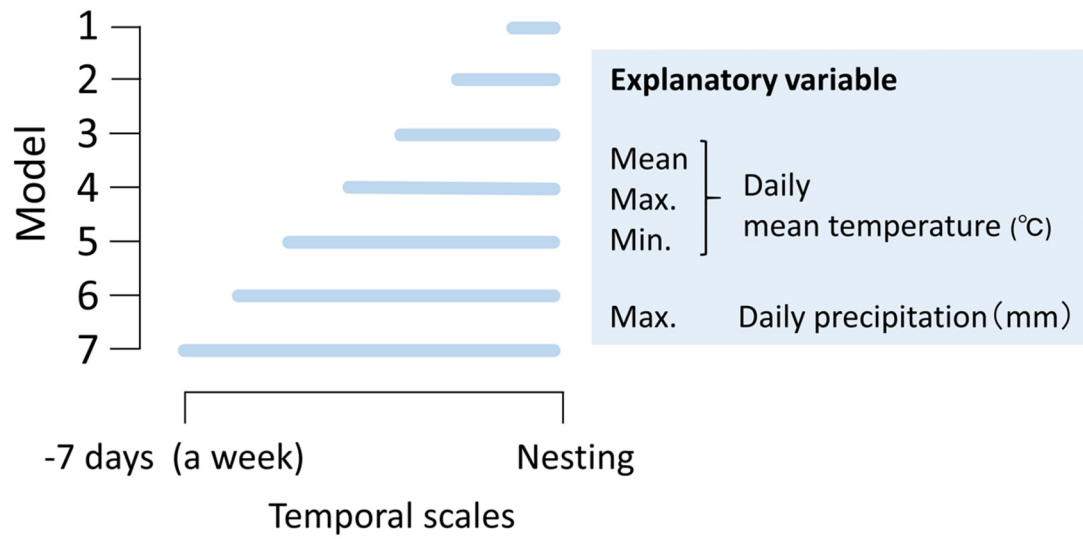
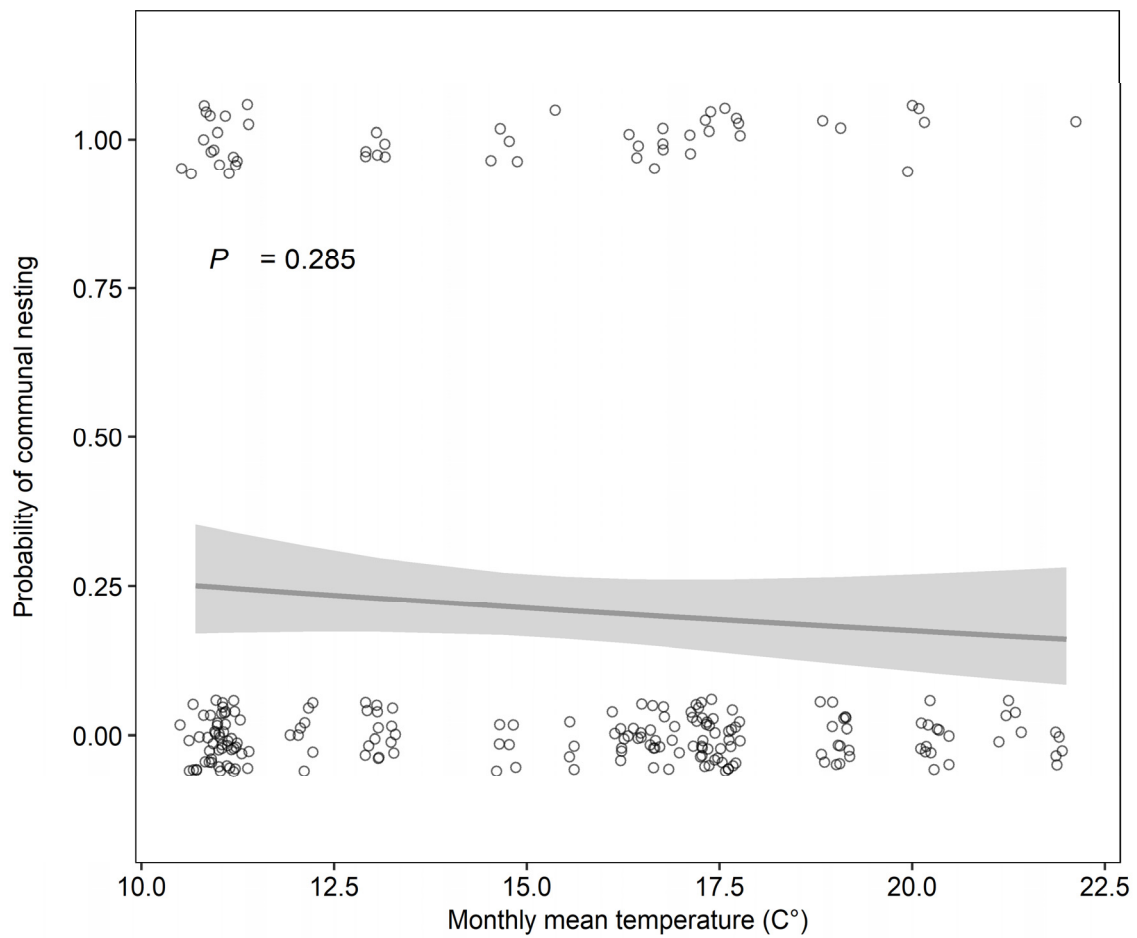


図 2. 5 月～10 月のタイリクモモンガにおける集団営巣の生起確率と、営巣前過去 5 日間および 6 日間の日平均気温の最低値 (DMT) との関係. 実線はモデルによる予測値, 網掛け部分は 95%信頼区間, 白丸は観測値を示す. 各図に示していない説明変数の値は, 各変数の平均値で固定した.



附図 1. 集団形成の有無と過去 1 週間の気象条件との関係を示すモデルの概要.



附図 2. 集団営巣の生起確率と月平均気温の関係. データ点の重なりが大きいため, 点をずらして示している. 線はモデルによる予測値. 網掛けは 95% 信頼区間を示す.

5章 積雪期におけるタイリクモモンガの集団営巣の形成—崩壊過程

1. 緒言

リス類（リス形亜目）の集団性社会に関する研究は、主に昼行性かつ草地に生息するジリス類を対象に行われており、これらの集団は血縁関係を持つ個体を基盤に構成されていると報告されてきた。例えば、ガニソンプレーリードッグ *Cynomys gunnisoni* (Hoogland 1999)、オジロプレーリードッグ *Cynomys leucurus* (Hoogland et al. 2013)、キバラマーモット *Marmota flaviventris* (Armitage 2012)、といった種では、成長すると、メスの子供は出生地に留まり（母親の行動圏内で生活）、オスの子供は分散する（母親の行動圏外で生活）ため、母系の血縁関係を持つ集団が生じる。オスによる集団への参加の有無や集団サイズ等の全体的な集団の構成は種によって異なっている (Marel et al. 2020)。ジリス類のように、集団性社会の形態がおよそ明らかになっているグループもある一方で、リス類全体を見ると、社会性が明らかになっていない種が多く、リス類の社会性が進化してきた要因を明らかにするために、より多くの種の知見が望まれている (Thorington et al. 2012)。

樹上性リス類および滑空性リス類では、集団性の社会は生涯を過ごす群れのようなものではなく、短期間の集団営巣という形で観察される。ジリス類で認められるような集団構成の違いも認められ、例えば、同居する個体数に着目すると、アメリカアカリスで2~3個体 (Williams et al. 2013)、トウ

ブキツネリスでは2~5個体 (Koprowski 1996), マーンズリス *Tamiasciurus marnsi* では2~4個体 (Ramos-Lara and Koprowski 2012) と比較的少数であるのに対して, トウブハイイロリスでは2~9個体 (Koprowski 1996), アメリカモモンガおよびオオアメリカモモンガ *Glaucomys sabrinus* では2~25個体であり (Layne and Raymond 1994; Garroway et al. 2013), 種によって最大個体数が異なっている. 営巣メンバーの性構成も種によって異なり, オスとメスが混在して営巣していた割合がオオアメリカモモンガで85% (Layne and Raymond 1994), アメリカモモンガで64% (Reynolds et al. 2009) であり, どちらの種も性比はオスに偏ることが知られている. アーベルトリス *Sciurus aberti* では, オスとメスが混在して営巣している場合が69%と多く, その中で, オス1個体とメス1個体のペアという組み合わせが最も多い (Edelman and Koprowski 2007). これに対して, トウブハイイロリスの集団営巣では, オスのみが35%, メスのみが20%であり, オスとメスが混在しない集団が全体の半数以上を占める (Koprowski 1996). マーンズリスでは例数が少ないものの, 同性同士の営巣が最も多い (Ramos-Lara and Koprowski 2012). アメリカアカリスにおいてもメスのみで集団を形成することが知られている (Williams et al. 2013). さらに, メンバー同士の血縁関係の有無も, 種や集団によって異なっている. アメリカアカリスの場合, 母親とその娘による同居例が最も多いことが報告されている (Williams et al. 2013). 一方, アメリカモモンガでは, 同居する個体同士が血縁関係を持つ例 (Thorington

et al. 2010) と持たない例 (Murrant et al. 2014) の双方が報告されている。

集団営巣をする個体の数・性・血縁などの特徴について上述のような知見が蓄積されている一方、集団営巣メンバーの可変性に関する研究結果もある。例えば、マーンズリスでは集団営巣を行っている個体を追跡した結果、同居相手が頻繁に変わっていたことが報告されている (Ramos-Lara and Koprowski 2012)。アメリカモモンガにおいても、集団営巣に参加する個体数は、月によって増減することが知られている (Garroway et al. 2013)。加えて、第 3 章で述べたようにニホンモモンガでも一つの巣を利用する個体数が月によって変動する。

このような集団営巣メンバーの変化は、生態学的要因と関連して起きるのであるか？第 2 章で述べた通り、樹上性および滑空性リス類における集団営巣行動の理由として “体温保持のため” と “繁殖のため” という 2 つの説が示されている。集団営巣に参加するメンバーを明らかにし、2 つの生態学的機能との関係を調べることは、彼らが集団営巣を行う目的を明らかにする一助になるだろう。

上記の課題を検証するために、タイリクモモンガは適した研究対象種である。本種は主に単独性の社会を持ち、単独で営巣する割合はフィンランドにおいて 60.4%~92.4% (Selonen et al. 2014)、第 4 章で述べた通り北海道帯広市において 78.4%である。繁殖期において、育仔は母親のみで行い、他の成獣が母子に加わって同居する行動は見られないか (Selonen et al. 2014)、

稀である(第4章)。また、子供は生まれた年に母親の元から分散する(Hanski and Selonen 2009)。さらに、2個体で同居した集団営巣において、個体同士の血縁が無いことも報告されている(Selonen et al. 2014)。すなわち、タイリクモモンガの集団営巣は、親からの独立後、単独生活という過程を経た成獣個体による行動であると考えられることから、既述のマーモットの様な血縁関係を基盤とした集団よりも、メンバーの離合集散が起こりやすい(変化しやすい)可能性がある。

北海道帯広市では、積雪期(11月~3月)に最大7個体での集団営巣が報告されており(竹口ほか 2017)、営巣期間中の月平均気温はおよそ5°C~8°Cの範囲で変動することから、アメリカモモンガで認められるような(Garroway et al. 2013)、温度に対応した集団のメンバー構成の季節変化(厳冬期における新規営巣メンバーの参入等)が予想される。その一方で、2~3月は本種の交尾期にあたる(柳川 1999)ことから、積雪期には配偶相手の確保等を目的とした、固定されたメンバーによる集団が生じるかもしれない。あるいは、本種が乱婚制の配偶システムを持つことから(Selonen et al. 2013)、交尾期には営巣するメンバーの入れ替わりが生じるかもしれない。

そこで本章では、1) タイリクモモンガの積雪期における集団営巣の形成~崩壊過程を記述すること、2) 集団営巣に参加するメンバーの構成と気温および交尾行動との関係を明らかにすることを目的とし、積雪期のタイリクモモンガの集団営巣行動を観察した。

2. 調査地および方法

調査地

第 5 章の調査は，第 3 章～第 4 章と同じく，北海道帯広市に位置する帯広畜産大学周辺の森林で行った（第 3 章参照）。

個体の捕獲と標識

タイリクモモンガの成獣個体あるいは亜成獣個体を標識するため，2019 年 5 月～2020 年 11 月に捕獲を行った。5 月～11 月は，調査地内に設置されている巣箱の中にいる個体を手取りで捕獲した（第 4 章参照）。巣箱による捕獲は原則として月に 1 回行ったが，後述の PIT タグロガーを設置した周辺では，網羅的に標識を行うため月に 2～5 回の頻度で捕獲を行った。12 月～1 月は本種による巣箱の利用が減少したため，樹洞トラップ（浅利 2015）を用いて，樹洞にいる個体を捕獲した。

捕獲した個体については，体重の計測および性別の確認を行なった。外見から性を識別するために，ステンレス製の小動物用耳標（KN-295，夏目製作所，東京）を，オスは右耳，メスは左耳に装着した。また，個体を識別するために，インplanター（IM-200，サージミヤワキ社，北海道）を用いて PIT タグ（トローバン ISO 型ミニ（1.4），サージミヤワキ社，北海道）を背

部正中線上の皮下に埋設し、標識を施した。

PIT タグロガーを用いた観察

巣を訪れた個体を識別するため、2020年9月1日~2021年4月30日に、タイリクモモンガの営巣が確認された樹洞 A および B (第3章参照) に PIT タグロガー (LID650/665 stationary decoder, DORSET 社, Aalten, Netherland ; 以下ロガー) を設置した (図 1)。本種は 1 個体が行動圏内に複数の巣を持ち、利用する巣をしばしば変えることが知られている (Asari and Yanagawa 2019)。そのため、個体が利用する巣を変えても営巣状況を追跡できるように、2つの樹洞はある個体の行動圏内 (Asari and Yanagawa 2019) に位置すると考えられるものを選定した (両者の距離はおよそ 50m であった)。

ロガーは樹洞の入り口に PIT タグ内のデータ (タグ毎の固有番号) を読み取る円形アンテナを設置することで、標識された個体がアンテナを通過した時刻を 1 秒ごとに記録することができる。本機器は市販のシールドバッテリー (NPH16-12T 12V 16.0Ah/10HR, GS ユアサ社, 京都) を電源に、連続で 120 時間程度の記録が可能であるため、5 日に 1 回の頻度で、バッテリーおよびデータの回収を行った。

ビデオカメラを用いた観察

営巣していた個体の特定および行動を観察するため、2020年9月~2021

年 4 月にロガーを設置した 2 ヶ所の樹洞において、週に 1~7 回ビデオカメラ（HDR-CX560, SONY 社, 東京）を用いた観察を行った。観察期間は本種が活動を開始するとされる（山口・柳川 1995）日没後 30 分から日没後 7 時間まで、または本種の活動が見られなくなる（山口・柳川 1995）日の出前 2 時間から日の出前 30 分までの時間帯とした。

なお、タイリクモモンガの巣内での滞在は昼夜を問わず観察される（山口・柳川 1995 ; 第 3 章）が、本章の調査では、夜間において巣内に滞在する時間帯は個体によってまちまちであった。夜行性である本種の習性から判断して、夜間における複数個体の滞在は、必ずしも集団営巣を意味するものではないと考えられた。そこで、本章における“営巣”は、夜行性である本種の個体がすべて巣内に滞在している可能性が高い、“日中に巣内に滞在している状態”と定義した。

営巣メンバーの特定

ロガーおよびビデオカメラを用いた観察結果から、以下のように“営巣していた個体”を特定した。すなわち、ある個体が日没直後には巣内に滞在していた場合は、日中に営巣していたとみなした。また、明け方に個体が巣に入り、日の出 30 分前まで巣内に滞在していた場合は、個体その日の活動を終えたと判断し、その後個体が日中に営巣したとみなした。

天候不順等の理由で、ビデオカメラによる観察ができなかった日の営巣

状況を補完するため、ロガーのデータのみを用いて“営巣していた個体”を推定した。すなわち、ある個体が、活動を終える時間帯（概ね日出前後）とその後活動を始める時間帯（概ね日没前後）に記録された場合、その個体を日中に営巣していたとみなした。しかしながら、モモンガが活動を終える時間帯および活動を始める時間帯は季節によって変動がみられるため（山口・柳川 1995）、まず、ビデオカメラとロガーのデータから、個体の“活動終了時刻”および“活動開始時刻”を特定した。日の出前にビデオカメラで個体の帰巣を確認した場合はこれを活動終了時刻とし、その日の日没後に初めてロガーで記録された時刻を出巣した時刻、すなわち活動開始時刻とした。また、ビデオカメラで日没後に個体の出巣を確認した場合はこれを活動開始時刻とし、日の出前にその個体が最後にロガーで記録された時刻を、帰巣した時刻、すなわち活動終了時刻とした。これらの時刻に基づいて、本種が出巣および帰巣した時刻のレンジを月ごとに算出した。このレンジの前後 30 分程度にもロガーへの記録が見られたことから、ビデオカメラによって営巣が確認された時刻のレンジに前後 30 分を加えた時間帯(1 の位は切り捨てた)を、推定される“活動開始時間帯 (A)” および“活動終了時間帯 (B)” と定義した (表 1)。そして、(B) で記録された後、(A) でも記録された場合のみ “営巣していた個体” とみなした。ただし、3 月中旬以降は営巣していない個体が巣を覗きに訪れる行動が頻繁に観察された。この行動によって、実際には営巣していない個体が営巣していたとみなされてしまう懸念があ

るため、3月中旬以降は上記の推定を行わなかった。

また、ロガーを設置した樹洞は、PIT タグによる標識がされていない個体が利用する場合もある。そこで、ビデオカメラによって記録された、個体の巣への出入りと、ロガーの記録を照らし合わせて、標識がされていない個体が樹洞を利用しているのかを確認した。

交尾期の推定

営巣メンバーと交尾行動の関係を調べるため、ビデオカメラによる行動観察とロガーの記録から、営巣メンバーの繁殖状態を推測した。タイリクモモンガは交尾期になると、オスは発情したメスに付き纏うようになり、また、尿によるマーキングを頻繁に行う (Airapetyants and Fokin 2013)。本研究においても、“オスが頻繁に巣穴を覗く行動”と、“オスが巣穴の入り口に尿をつける行動”が観察されたため、各々の行動の頻度を記録した。

データ解析

営巣メンバーの構成を定量的に示すために、個体同士の同居の度合いを示す指標である単純比率指数 (the simple ratio index, 以下 *SRI*) を用いた。ある個体のペア (個体 a と b) における *SRI*_{ab} は以下の式によって算出される。

$$SRI_{ab} = X_{ab} / (X_{ab} + Y_{ab} + Y_a + Y_b)$$

X_{ab} は個体 a と b が同居していた日数, Y_{ab} は個体 a も b も営巣していなかった日数, Y_a は, 個体 a は営巣していたが b は営巣していなかった日数, Y_b は, 個体 b は営巣していたが個体 a は営巣していなかった日数を示す. すなわち, 個体 a と b が常に同居しているときは $SRI_{ab}=1$, 全く同居しないときは $SRI_{ab}=0$ を示す.

集団におけるメンバー構成の季節変化を把握するため, 各個体における月ごとの SRI と, 調査期間全体の SRI を各々算出した.

また, 個体同士の同居が気温に影響されているのか明らかにするため, 月ごとの平均気温と単純比率指数の平均 (その月に営巣した個体同士による SRI の合計 / 全調査期間中に営巣した個体で形成され得るペアの組み合わせ数) の関係を, Spearman の順位相関係数を用いて検討した. 解析に用いた気温データは, 気象庁が公開するアメダス帯広観測所における観測データ (URL : <https://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/> ; 2021 年 11 月 10 日ダウンロード) を用いた.

SRI の算出には SOCPROG2.9 (Whitehead 2009) を用いた. Spearman の順位相関係数の算出には, R3.6.2 を用いた.

3. 結果

捕獲および標識

巣箱を用いて 172 個体（オス 83 個体，メス 89 個体）を，また樹洞トラップを用いてさらに 10 個体（オス 4 個体，メス 6 個体）を捕獲し，計 182 個体（オス 87 個体，メス 95 個体）のタイリクモモンガに標識を施した．

ビデオカメラおよび PIT タグロガーによる記録

PIT タグロガーは，調査期間である 2020 年 9 月 1 日から 2021 年 4 月 30 日の間に，バッテリーの消耗や機器の不具合等によって，10 月に 4 日間，11 月に 9 日間，12 月に 10 日間，1 月に 7 日間，2 月に 6 日間，3 月に 6 日間の欠測が生じた．これらの期間を除いた延べ 442 日間に，タイリクモモンガの営巣は巣 A で 126 日間，巣 B で 60 日間観察された．調査期間中は，巣 A，巣 B 共に，1 日に 1~5 個体での営巣が見られた．営巣した個体のうち，標識した個体は 7 個体であったが（表 2；図 2），未標識個体による営巣も，1 日に 1~2 個体観察された（附図 1）．観察期間中に営巣した日数は個体によって異なり，営巣頻度が高かった上位 4 個体（F4203，F2429，M8590，M6447）は，巣 A と巣 B で共通していた（表 3）．

営巣メンバーの概要

営巣した個体は，巣 A および巣 B を合わせてオス 4 個体，メス 3 個体であった（表 2）．これらの個体は捕獲時にいずれも単独で営巣，または自分の子供と営巣しており，独立した成獣（或いは亜成獣）であると判断された．

個体が捕獲された地点は、いずれも巣 A および巣 B から直線距離で約 50~250 m（中央値は 165 m）の範囲に位置していた。

営巣集団の形成，維持，崩壊過程

巣 A において，観察を開始した 9 月 1 日にはメス個体 F4203 が子供と営巣していたが，9 月 4 日以降は，この母子による営巣は観察されなくなった。その後は 10 月 30 日までタイリクモモンガによる営巣は観察されなかったが，10 月 31 日にオス個体 M6447 が単独で営巣すると，翌日の 11 月 1 日には個体 M6447 とメス個体 F4203 による集団営巣が初めて観察された。3 日後の 11 月 4 日には，観察期間を通して営巣頻度が高かった 4 個体 M6447，F4203，M8590，F2429（図 2）による，4 個体での集団営巣が観察された（図 3a）。巣 B では，11 月 14 日に個体 M8590 による単独営巣が観察されたものの，11 月中旬まで営巣はほぼ見られなかった。集団営巣が初めて観察されたのは 11 月 23 日で，前日に巣 A で営巣していた個体 F2429，M6447，M8590 の 3 個体が営巣した（図 3b）。翌日の 11 月 24 日には，個体 F4203 が巣 B に営巣し，F4203，F2429，M8590 および未標識個体による営巣が確認された。このように，巣 A および巣 B において確認された主な営巣メンバーは，集団形成初期から両巣を利用していった。

これら営巣頻度が高い 4 個体による営巣は，11 月から翌年の 2 月にかけて継続して認められ，調査期間を通して個体間で相対的に高い *SRI* を示し

た (図 4). 営巣メンバーは日ごとに変化し (図 3a, b), 単独での営巣から, 4 個体での集団営巣までが観察された. 11 月~2 月における営巣日数は個体によって異なり, 87 日間 (個体 F2429, M6447) から 64 日間 (個体 M8590) であった. これに伴い, SRI の値には幅が認められた [最低値: $SRI_{F2429M8590} = 0.07$ (2 月), 最高値: $SRI_{F2429M6447} = 0.65$ (1 月)].

上記の 4 個体以外の個体による営巣は, 2 月に個体 F6540 による営巣が 5 日間 (個体 M8590, M6447, F4203 と同居), 3 月には個体 M3060 による営巣が 3 日間 (個体 F4203, F2429 と同居), および個体 M7239 による営巣が 2 日間 (個体 F4203 と同居) 観察された. これらの個体が営巣した日数は, 上記の 4 個体と比べて少なかったため, 調査期間全体における SRI は相対的に低かった ($SRI_{F6540M8590} = 0.04$, $SRI_{F6540M6447} = 0.03$, $SRI_{F6540F4203} = 0.03$, $SRI_{M3060F4203} = 0.02$, $SRI_{M3060F2429} = 0.02$, $SRI_{M7239F4203} = 0.02$, $SRI_{F4203M8590} = 0.34$, $SRI_{F4203M6447} = 0.29$, $SRI_{F4203F2429} = 0.45$, $SRI_{F2429M8590} = 0.38$, $SRI_{F2429M6447} = 0.42$, $SRI_{M8590M6447} = 0.44$; 図 4).

11 月から続いた集団営巣は, 3 月 24 日を最後に観察されなくなった. 巣 A では, 集団が崩壊する直前には, 営巣頻度の高かった個体 F2429, M8590, M6447 が巣を利用しなくなり, 個体 M3060 と個体 F4203 のペア (3 月 19 日, 3 月 22 日), 個体 M7239 と F4203 のペア (3 月 23 日, 3 月 24 日) による集団営巣が初めて観察された (図 3a). 3 月 25 日以降は, 個体 F4203 が単独で営巣した. 巣 B では, 2 月中旬以降, タイリクモモンガが巣を利用する日数

が減少し、最後に集団営巣（個体 F2429 と未標識個体のペア）が観察されたのは 2 月 20 日であった。

気温と営巣メンバーの関係

同居の度合いを示す SRI の平均値は、11 月および 12 月に高く、1 月以降に減少する傾向が見られた（図 5）。これに対して、月平均気温が最も低くなったのは 1 月であり（ -7.7°C ）、予想に反して SRI の平均と月平均気温の間に有意な相関は見られなかった（Spearman の順位相関係数、 $\rho = -0.200$, $P = 0.714$ ）。その一方で、厳冬期である 2 月上旬～中旬にかけて（2 月 2 日、2 月 6 日、2 月 12 日、2 月 17 日、2 月 19 日）、個体 F6540 による集団営巣への一時的な参加が観察された。

交尾期における営巣メンバー

交尾期であることを示唆する行動は、3 月中旬から 4 月にかけて観察された。オス個体による“巣穴を覗く行動”および“巣の入り口に尿をかける行動”の頻度は、2 回の山（3 月 15 日～24 日および 4 月 5 日～30 日）が認められた（図 6）。この時期に巣を訪れたオスは 5 個体であり（図 7）、そのうち 3 個体は集団営巣にも参加した（個体 M8590, M3060, M7239）。これら 3 個体は、集団に参加していない期間にも巣を訪れて（図 7）、巣を覗く行動や、巣の入口付近に尿をかける行動をとった。

3月23日前後には、先述した様に、それまで営巣頻度が高かった個体による営巣が見られなくなった。特にオス個体 M8590 は、営巣メンバーには加わずに巣 A を頻繁に訪れるようになった。営巣頻度が高かった個体による営巣が見られなくなった一方で、新たにオス個体 M3060 と M7239 が巣 A に現れ、メス個体 F4203 と各々ペアで営巣した。その一方で4月28日前後には、新しい営巣メンバーは現れず、営巣個体は F4203 のみであった。

4. 考察

営巣集団の形成

巣 A において、観察当初の9月上旬には母子のみ (F4203 とその子供) での営巣が観察されていたが、その後は利用が見られなくなり、10月31日のオス (M6447) による単独営巣後、11月1日に F4203 と M6447 は共に巣 A を利用した。従って、巣 A における集団営巣は、11月上旬に開始されたと考えられる。また、巣 B においても集団営巣が11月23日から開始されたが、この日のメンバーは、前日の11月22日には巣 A で営巣していたことから、利用する巣が変わっても、営巣するメンバーが維持される場合があることが分かった。そのため、巣 A における集団も、巣 B と同様に他の巣で形成されていた集団が移動してきた可能性があるが、これについては今回の研究では解明できなかった。本研究の調査地周辺では、越冬のための集団

が 9 月~12 月に形成されていたことが報告されている (柳川 1999)。また、フィンランドのタイリクモモンガにおいて、集団営巣が行われる巣の割合は、夏 (6 月~8 月) から秋 (8 月~11 月) にかけて増加することが報告されており (Selonen et al 2014)、集団の形成時期に関する本研究の結果は、これらの先行研究の結果と一致する。

集団営巣に参加した個体は、いずれも巣 A および巣 B から 250 m 以内の範囲で捕獲された。調査地周辺におけるタイリクモモンガの行動圏は 1.1 ~16.6 ha (中央値は 3.6 ha) であったことが報告されており (Asari and Yanagawa 2019)、また、調査地の林が細長い形状をしていることから (第 3 章, 図 1)、集団営巣に参加した個体は、集団が形成される前から、巣 A と巣 B を行動圏に含んでいた個体だった可能性が考えられる。

以上のことから、本研究で観察された集団営巣は、巣 A と巣 B を行動圏に含んだ成獣個体が、11 月頃にこれらの巣に集合した結果、開始されたと考えられる。このように、ある地点に周辺の個体が集合する例としては、ヨーロッパクサリヘビを挙げることができる。本種では 3~7 個体の集団が観察されるが、これは各々の個体が、日当たりの良い場所などに集合することで結果的に形成されるものであると考えられている (Bauwens and Claus 2021)。タイリクモモンガにおいても、積雪期に営巣している巣 (樹洞) の内部は外界と比べて温度が高くなった (第 3 章参照) ことから、積雪期の集団営巣は、樹洞というマイクロハビタットに個体が集合した結果であるかも

しれないが、その検証については今後の課題である。

集団の維持

本研究では、11月~2月に、営巣頻度が高く、かつ *SRI* が高い4個体が集団内に存在した。この結果は、積雪期に営巣していたメンバーがある程度固定されていたことを示す。一方で、この集団には数日間のみ営巣に参加する個体も存在した。これらを合わせて考えると、本集団は、“固定されたメンバー”と、“一時的に参加するメンバー”によって構成されていたと考えられる。ただし、“固定されたメンバー”は常に同居しているわけではなく（図3a,b）、個体ごとに営巣日数も異なっていたことから（図2）、固定されたメンバー間に社会的な結びつきが生じているのかは不明である。

日ごとに個体の離合集散が起きる集団において、固定されたメンバーが存在する例は、他種の小型哺乳類でも認められる。スピックススイツキコウモリ *Thyroptera tricolor* は4個体から14個体で日ごとに集団を形成するが、この集団における個体の組み合わせの85%以上が、100日以上継続して観察された（Vanhof et al. 2004）。同様に、キタホオヒゲコウモリ *Myotis septentrionalis* は、2個体から33個体の集団を日ごとに形成するが、集団における個体の組み合わせの4割以上が、75日間以上継続していたことが示唆されている（Patriquin et al. 2010）。滑空性リス類においても、アメリカモモンガの集団営巣において、特定の個体の組み合わせが2年以上継続する

ことが示唆されている (Garroway et al. 2013). このように、個体の離合集散がみられる小型哺乳類の集団では、何らかの理由で集団のメンバーが固定される種が存在し、タイリクモモンガもその一例であると考えられる. 固定されたメンバーが維持される仕組みや、メンバーを維持することの意義は不明であり、これらの解明は今後の課題である.

集団の崩壊

集団の崩壊過程が継続して観察できた巣 A において、3月中旬になると、集団に参加していたメンバーは、メス個体 F4203 を除いて営巣に参加しなくなった. 柳川 (1999) は、タイリクモモンガは2月下旬～3月上旬になると複数個体の集団から個体が分散したことを報告しており、今回の観察結果はそれと同様であった. ただし個体 M6447 については、営巣に参加しなくなった2月21日以降に、ロガーへの記録が全く途絶えたことから (図7)、2月下旬に何らかの理由で行動圏を移動した、或いは死亡した可能性があるかもしれない.

集団の崩壊が起きた3月は、交尾行動が観察された時期であり、また気温が上昇する時期でもあったことから、これら2つ (或いはいずれか) の要因が崩壊に影響したのかもしれないが、これについては後で議論する.

メンバー構成と気温の関係

SRI の平均値と月の平均気温の間には、相関が見られなかった (図 5)。この結果は、11 月から 2 月にかけて固定された営巣メンバーが存在したために、*SRI* の平均値がほぼ一定に保たれたためであると考えられる。また、気温が低下する 9 月~10 月の営巣データが得られなかったことも、相関が見られなかった一因だと考えられる。さらに、巣 (樹洞) の容積が制限要因となり営巣メンバーの増加 (*SRI* の平均値の上昇) を制限した可能性もあるかもしれない。そのため、季節的な営巣メンバーの変化と気温の関係は検出できなかったが、平均気温が 5°C を下回る期間において、*SRI* の平均値は約 0.15~0.20 の範囲で推移しており、低温時には集団営巣が維持されることが示された。また、厳冬期である 2 月に個体の一時的な参入が観察されたことから、固定されたメンバーが存在する一方で、外気温に応答した営巣メンバーの変化が生じるのかもしれない。

本研究の結果から、集団営巣は低温下で持続される傾向にあることが示された。タイリクモモンガの集団営巣は気温の上昇や下降に逐次応答して生じるものではなく、ある一定の温度の閾値が存在し、これに応じて集団営巣が開始および解除されるのかもしれない。閾値の存在およびその正確な値については今後の検討課題であろう。

メンバー構成と交尾行動の関係

交尾期と思われる 3 月 15 日~24 日において、巣 A では固定されたメンバ

一のメス (F4203) と、そうではないオス (M3060, M7239) による営巣が観察された (図 3a)。個体 M3060 および M7239 は、この期間に巣穴を頻繁に覗く行動や、巣の入り口に尿をかける行動を示しており、これらのオス个体による集団営巣への参加は、繁殖 (交尾) 行動と関連していた可能性が考えられる。樹上性リス類において、メスの発情時に優位なオスが他のオスを追い払い、メスを独占しようとする行動がいくつかの種で報告されていることから (田村 1991 ; Koprowski 2007)、交尾期における雌雄の同居は、オス个体がメスと同じ巣穴に入ることでメスの独占を試みている状態であるかもしれない。本研究では、M3060 および M7239 がメスと交尾する様子は観察できなかったものの、第 2 章でも述べたように、タイリクモモンガ (柳川 1999 ; Selonen et al. 2013) やニホンモモンガ (第 2 章を参照) では、メスと同居していたオスが、メスが出巣した直後に交尾した例が知られており、雌雄の同居はオスにとって交尾相手の確保に有利に働く可能性が考えられる。さらに本研究では、交尾期に、それまで集団営巣に参加していなかった ‘一時的な参加メンバー’ であるオス个体 M3060 および M7239 が、固定されたメンバーで最後に残ったメス (F4203) と数日ずつ同居していた。このことから、オス个体が集団営巣に長期間参加することは、必ずしも交尾相手の確保に貢献するものではないことが示唆された。

4 月において、巣の入り口に尿をかける行動や、巣穴を覗き込む行動が観察された期間には、集団営巣は行われなかった。そのため、交尾の際に集団

営巣は必ずしも生じるわけではないと考えられる。この際に F4203 と同居していた固定されたメンバーのオス個体 (M8590) と一時的な参加メンバーのオス個体 (M3060) は、同居をしなくなった後もメスの巣穴 (巣 A) を訪れていたことから (図 7), オス個体は集団営巣終了後も交尾する機会を伺っていたと考えられる。タイリクモモンガのオスはメスよりも広い行動圏を有し (Asari and Yanagawa 2019), 行動圏が重複する複数のメスと交尾を試みることによって、自身の子供をより多く残すための繁殖戦略を採用していると考えられる (Seonen et al. 2013)。そして、オス個体が複数のメスと交尾するために、メスよりも広い自身の行動圏内に複数存在する巣を移動することが集団崩壊の一因となり、さらに新規オス個体による巣の訪問にも繋がったと考えられる。加えて、交尾後のメス個体も繁殖 (出産・育子) の準備のため、単独で巣の利用を開始すると考えられ、これも集団が崩壊する要因であるかもしれない。実際にフィンランドでは、交尾前に雌雄が同居していたが、交尾後はメスが単独で営巣することが多かったという報告がされている (Selonen et al. 2013)。

以上のことから、タイリクモモンガの積雪期における集団営巣は、気温がある閾値以下になった場合に、周辺の個体が集合することで形成され、積雪期の間はその集団が維持されることが示唆された。集団営巣の崩壊は気温の上昇または繁殖行動と関連する可能性が考えられ、特に交尾期のオスによる行動の変化、すなわち、本種のオスが複数のメスとの交尾を試みるために、

交尾期に集団の崩壊や宮巢集団への新しいオスの参入が起きている可能性が示唆された。

表 1. 観察されたタイリクモモンガの出巢・帰巢時刻および定義した出巢・
帰巢時間帯

Month	Range by observation (<i>n</i>)		Estimated range	
	leave	arrive	leave	arrive
Oct.	-	-	16:40-18:50*	1:00-6:30*
Nov.	17:11-18:21 (21)	1:29-6:01 (19)	16:40-18:50	1:00-6:30
Dec.	17:09-19:56 (17)	1:19-5:34 (14)	16:40-20:30	0:50-6:00
Jan.	17:59-21:43 (20)	5:06-6:15 (15)	16:30-22:10	4:40-6:50
Feb.	18:07-23:36 (40)	23:39-9:06 (28)	17:40-00:10	23:10-9:40
Mar.	17:51-20:55 (30)	22:09-6:16 (35)	17:20-21:30	21:40-6:50
Apr.	18:18-19:33 (21)	0:21-4:54 (17)	17:50-20:00	23:50-5:20

*ビデオカメラによる観察で巣の利用が確認されなかったため、11月と同じ値を用いた。

**3月中旬以降は PIT タグロガーを訪れる個体が急増したため、ビデオカメラによる観察の結果のみを用いた。

表 2. 集団営巣に参加したタイリクモモンガ個体

ID	Sex	Weight (g)	Capture date
F2429	F	145.7	24 Sep. 2019
F4203	F	143.8	28 May. 2020
F6540	F	121.6	30 Aug. 2020
M8590	M	87.5	14 Aug. 2019
M6447	M	114.1	11 May. 2020
M3060	M	106.7	30 May. 2019
M7239	M	100.7	10 Jun. 2020

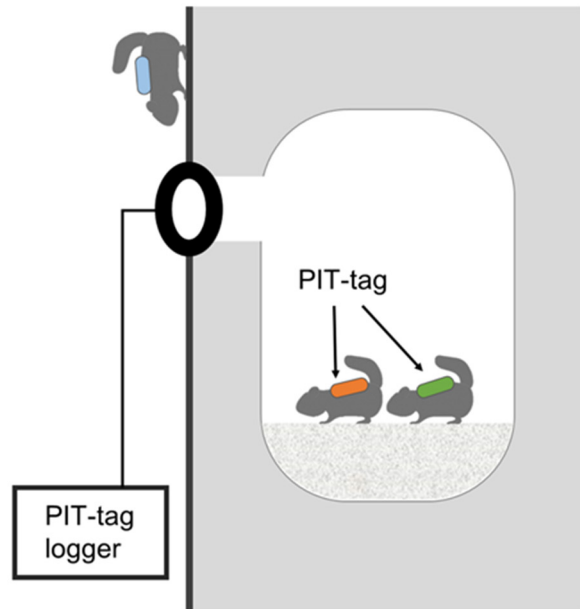
*捕獲した日の体重

表 3. 巣 A および巣 B における各タイリクモモンガ個体の営巣日数

Nest	Sex	2020				2021				Total
		Sep.	Oct.	Nov.	Dec.	Jan.	Feb.	Mar.	Apr.	
A										
F2429	F	-	-	17	9	5	8	12	-	51
F4203	F	-	-	19	19	4	14	19	17	92
M6447	M	-	1	22	18	6	12	-	-	59
M8590	M	-	-	16	19	1	10	8	-	54
F6540	F	-	-	-	-	-	5	-	-	5
M3060	M	-	-	-	-	1	-	2	-	3
M7239	M	-	-	-	-	-	-	2	-	2
B										
F2429	F	-	-	2	16	11	19	-	1	49
F4203	F	-	-	1	5	12	7	-	-	25
M6447	M	-	-	1	10	11	7	-	-	29
M8590	M	-	-	4	11	3	-	2	-	20

F: Female M: Male

(a)



(b)



図 1. PIT タグロガーの設置概要. (a) 模式図 (b) 設置した様子.

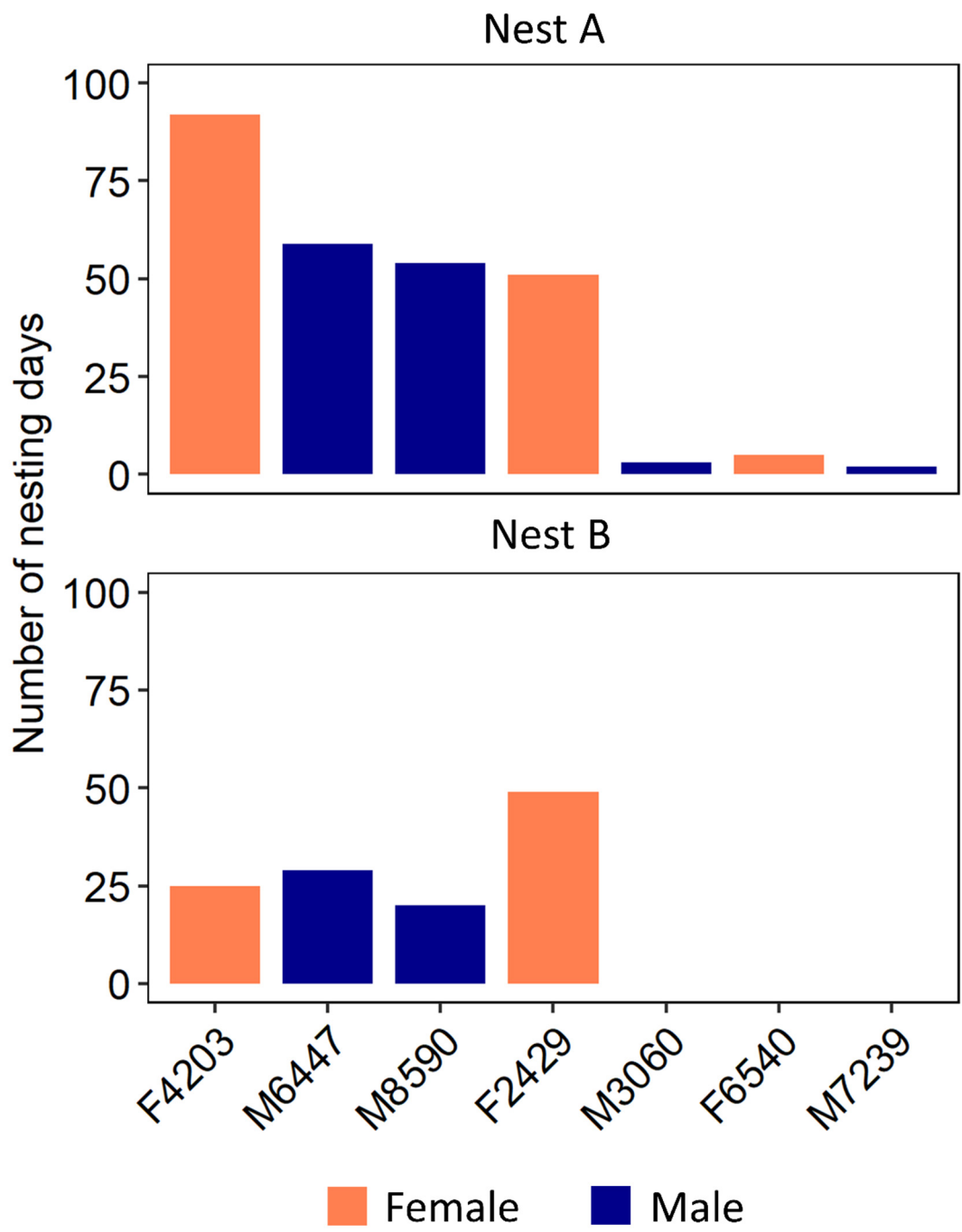


図 2. 巣 A および B でタイリクモモンガ個体が営巣した日数. 横軸の番号は個体の ID を示す.

Formation of group (Nest A)

ID	October				November							
	28	29	30	31	1	2	3	4	5	6	7	8
F4203				→								
F2429							→					
M6447			→									
M8590					→							
F6540												
M3060												
M7239												
Un marked												

Collapse of group (Nest A)

ID	March								April			
	12	15	16	18	19	22	23	24	25	30	1	5
F4203												
F2429												
M6447												
M8590												
F6540												
M3060				→								
M7239						→						
Un marked												

図 3a. 巣 A における、タイリクモモンガ集団の形成時および崩壊時の営巣メンバー。太線は単独営巣と集団営巣が切り替わった日を示す。矢印は初めて営巣に参加した個体を示す。

Formation of group (Nest B)

ID	November				December							
	14	23	24	26	1	4	5	7	13	14	15	17
F4203		→										
F2429	→											
M6447	→											
M8590	→											
F6540												
M3060												
M7239												
Un marked												

Collapse of group (Nest B)

ID	March											
	12	14	15	16	18	19	20	21	22	23	26	27
F4203												
F2429												
M6447												
M8590												
F6540												
M3060												
M7239												
Un marked												

図 3b. 巣 B における、タイリクモモンガ集団の形成時および崩壊時の営巣メンバー。太線は単独営巣と集団営巣が切り替わった日を示す。矢印は初めて営巣に参加した個体を示す。

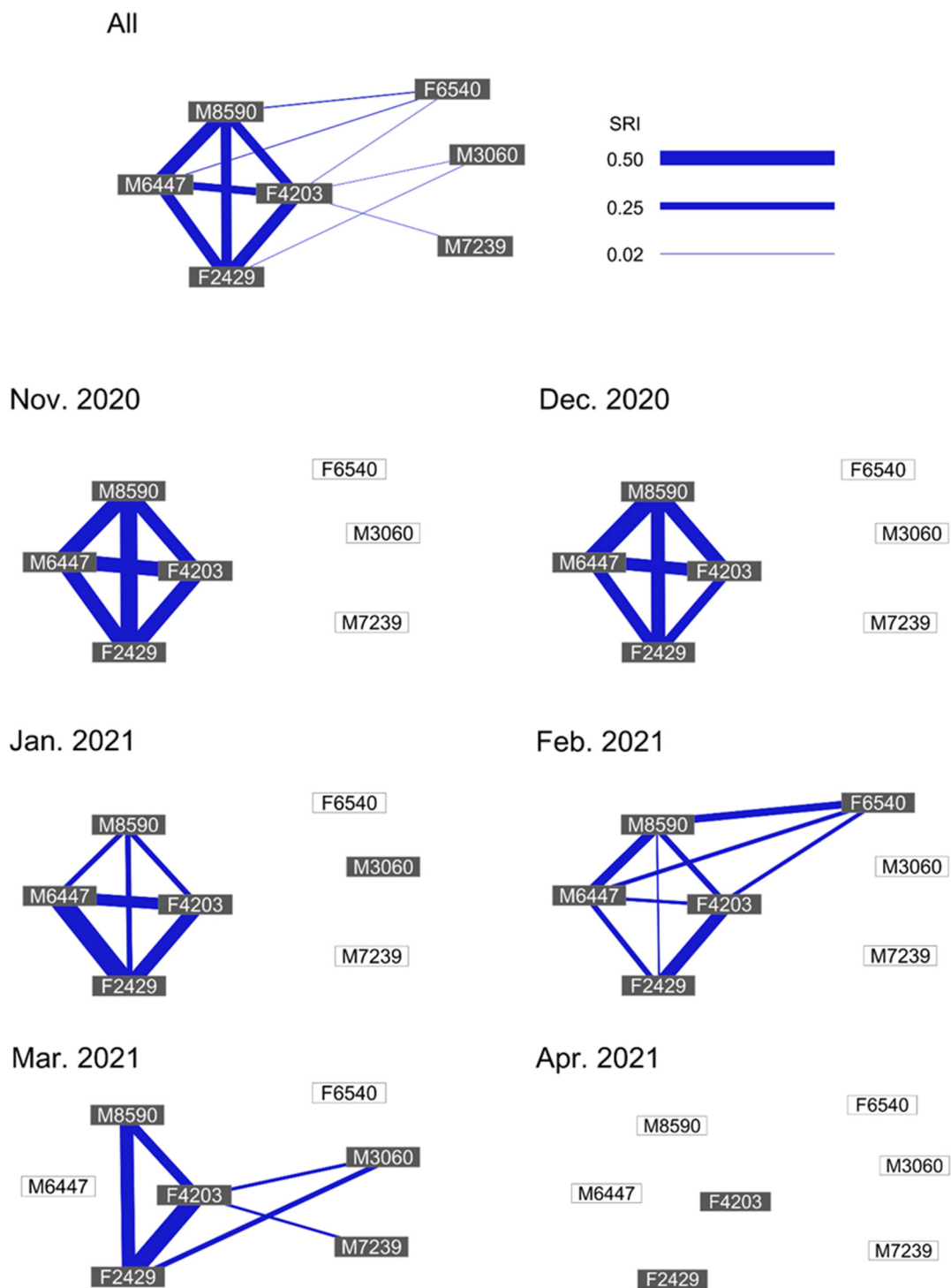


図 4. タイリクモモンガにおける営巣メンバーの季節変化. 黒い四角は個体を (アルファベットは雌雄, 数字は固有番号), 線は繋がっている個体同士が同居したことを示す.

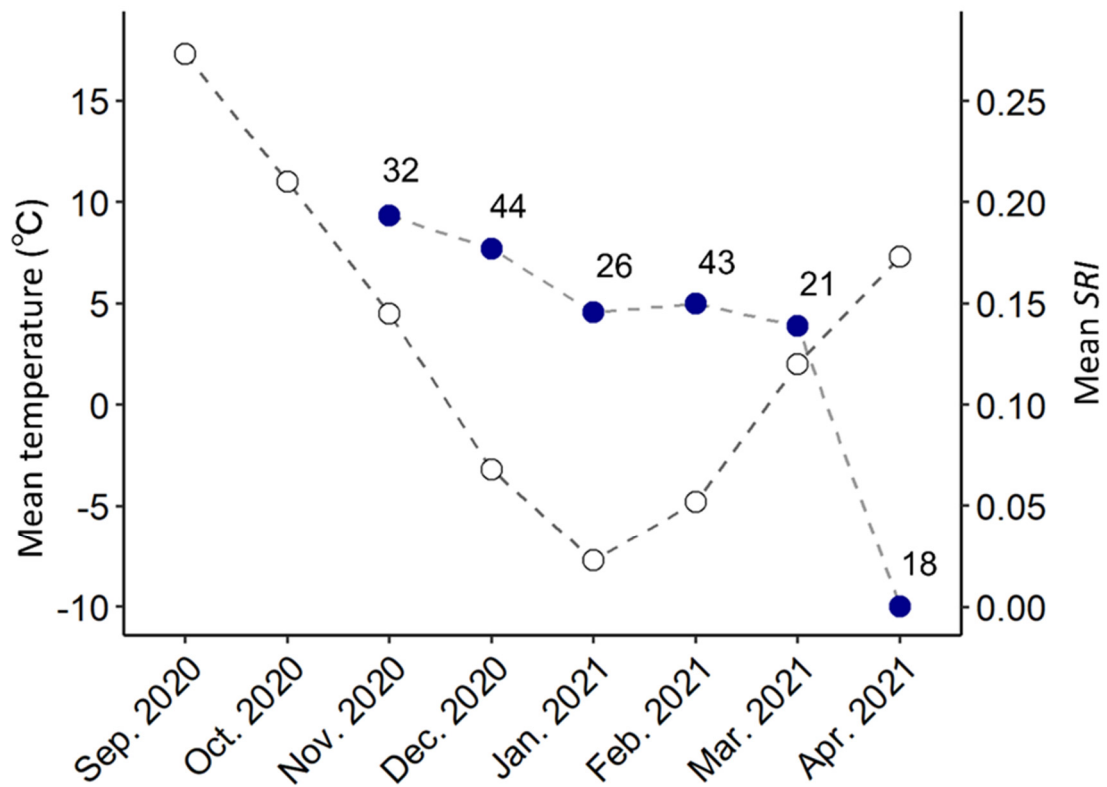
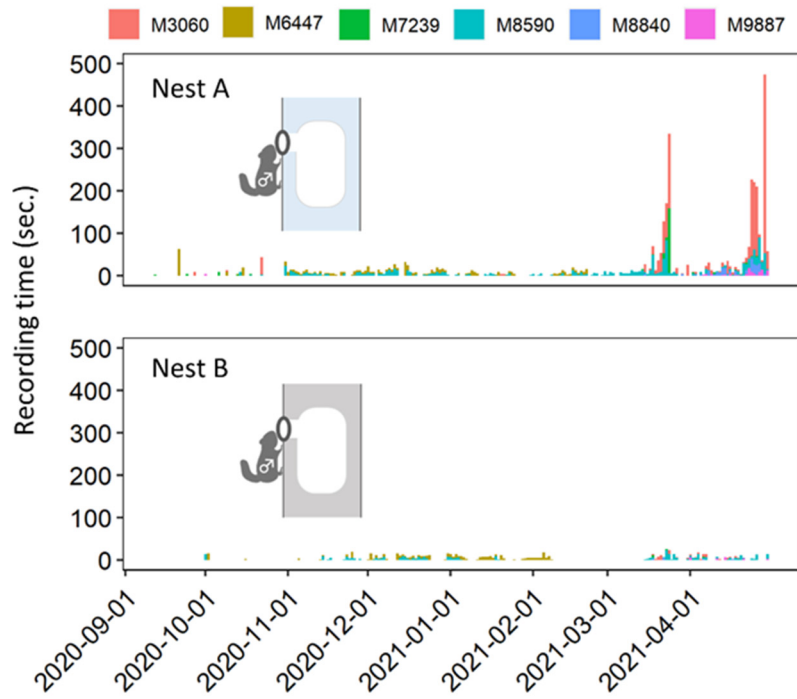


図 5. タイリクモモンガの集団営巣における，各月の単純比率指数の平均と月最低気温の季節変化．青点は平均 SRI（数字は延べ観察日数）を，白点は月平均気温を示す．

(a)



(b)

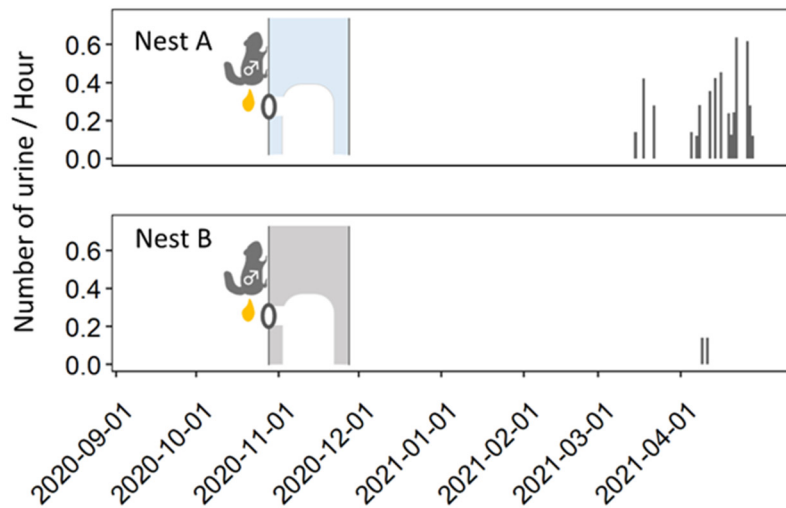


図 6. 交尾期であることを示唆する、タイリクモモンガの行動の季節変化。

(a) オスによる巣穴への訪問時間. 凡例の番号は個体の ID を示す. (b) オスによる巣穴の入口に尿をかける行動の頻度.

6章 総合考察

本研究では、ニホンモモンガを対象として、冬季の集団営巣行動(第2章)を、そして、タイリクモモンガを対象として、冬季の巣内温度(第3章)、春期から秋季にかけての集団営巣行動(第4章)、冬季の集団営巣の形成～崩壊過程(第5章)を調べた。本章ではこれらの結果から、モモンガ属の集団営巣行動における生態学的機能を「体温保持」と「交尾相手の確保」という2点に着目して検討する。

モモンガ属は体温保持のために集団で営巣するか？

モモンガ属において、ニホンモモンガが体温保持のために集団で営巣する十分な証拠は得られなかった(第2章)が、一方、タイリクモモンガでは体温保持を目的に、集団営巣を行うことが示唆された(第4章)。非積雪期において、本種が集団で営巣した割合は、各月で7.1%～23.6%であり、単独での営巣が主であったが、本種は気温の低下を感知すると、一時的に集団営巣を行うことで体温保持を試みている可能性が考えられた。

積雪期になると、タイリクモモンガは集団での営巣を維持するようになると考えられる。積雪期において、本種は気温がある閾値を下回ると、営巣メンバーが固定された集団が維持された(第5章)。集団が維持された理由として、まず、積雪期では営巣場所が限定されることが挙げられる。調査地

周辺において、本種は積雪期に底が深い樹洞を選択的に利用することが報告されている (Nakama and Yanagawa 2009). アメリカモモンガ (Stapp et al. 1991), アンデスヤチマウス *Aborethrix andinus*, ワタゲヤチマウス *A. lanosus*, トウブコウゲンスナマウス *Eligmodontia typus*, ヒメハチネズミ *Mus musculus*, ダーウィンコメネズミ *Phyllotis darwini*, エレガントオプトマウスオポッサム *Thylamys elegans* (Canals et al. 1997) のような小型哺乳類において、ハドリングに参加する個体数と保温効率は比例することが報告されている. タイリクモモンガにおいても、底が深い樹洞が利用されるのは、より多くの個体が営巣可能な、容積が大きい樹洞が選択されているためだと考えられている (Nakama and Yanagawa 2009 ; 浅利 2018). さらに、積雪期における樹洞内の温度は、個体の営巣時に外気温よりも暖かくなった (第 3 章) ことから、体温を保持する必要性が高い積雪期は、他の個体が既に営巣している樹洞を積極的に利用するのかもしれない.

以上のような理由から、タイリクモモンガでは、積雪期に特定の樹洞に個体が集まることで、営巣集団が維持されると考えられる. 積雪期に本種の営巣集団が維持されることは、先行研究においても観察されており、柳川(1999)はこれを“越冬集団”と称した. また、温帯から亜寒帯に分布するアメリカモモンガでも、積雪期に集団が形成されることが報告されており (Wells-Gosling 1985 ; Laine and Raymond 1994 ; Garroway et al. 2013), タイリクモモンガでも同様の現象が起きていると考えられる. しかしながら、今回の研究

では、ニホンモモンガにおいて積雪期における営巣行動と体温保持との関係を示すことができなかった。本種に対しては、残念ながらタイリクモモンガで実施したような詳細な調査を実施できておらず、今後、さらなる検討を行う必要があるだろう。

以上より本研究では、モモンガ属のタイリクモモンガにおいて、これまで否定的な見解 (Selonen et al. 2014) も得られていた、体温保持を目的とした集団営巣が行われていると結論付けるものである。

モモンガ属は交尾相手の確保のために集団営巣を行うか？

モモンガ属において、交尾相手の確保もまた集団営巣を行う目的の一つである可能性が示された。ニホンモモンガにおいて、同じ巣を利用していた2個体による交尾が観察された (第2章) ことから、ニホンモモンガの集団営巣行動は、交尾相手の確保に役立つのかもしれない。また、タイリクモモンガにおいても、交尾期と考えられる時期に、メスが営巣する巣に複数のオス個体が訪れて、メスと同居したことから (第5章)、本種もまた交尾相手の確保を目的とした集団営巣を行うのかもしれない。

一方で、非積雪期のタイリクモモンガにおいて、雌雄での営巣は5月～6月の交尾期に減少した (第4章) ことから、集団営巣の目的が、常に交尾相手の確保ではないことが示された。タイリクモモンガを含むリス類では、メス個体の短い発情期間に、複数のオスが交尾をするために集まることが報告

されている (Lane et al. 2010 ; Marmet et al. 2012 ; Selonen et al. 2016), 本研究において, 交尾期にメスと同居した複数のオス個体の同居期間は, 各々数日間という短いものであったため (第 5 章), 交尾を目的としたように見える集団営巣は, 交尾期において見られる複数オス個体のメスへの接近行動の一形態であるのかもしれない.

結論

モモンガ属において, 先に述べた「体温保持のための集団営巣」と「交尾相手の確保のための集団営巣」は二律背反するものではない. そして, モモンガ属が集団営巣を行う目的は, 季節や個体の状態に応じて変化するという解釈が妥当であろうと考えられる.

タイリクモモンガを例にとると, 以下に示すような目的の変化が起きていると予想される. 本種は親から独立した後, 雌雄共に単独で生活する (柳川 1994b; Hanski and Selonen 2009). 独立した個体は第 4 章で示したように, 気温の低下を刺激として, 体温保持を目的とした集団営巣を行うと考えられる. その後 11 月頃になって気温が低下すると, 樹洞のような保温性が高い営巣場所に個体が集合し, 3 月頃まで一定期間営巣集団が維持される. 3 月に交尾期が始まると (柳川 1999), 交尾相手の確保を目的とした集団が一時的に形成されるが, その後オス個体が別の交尾相手を求めて巣を移動し (Selonen et al. 2016), メス個体は繁殖資源を防衛するために排他的になる

(Hanski and Selonen 2009) ことで、集団は維持されなくなると考えられる。

タイリクモモンガにおいて、このような社会性の変化がなぜ進化したのだろうか？本種は哺乳類の中でも体サイズが比較的小型な種であり (Thrington et al. 2012). 分布が重なるキタリス *Sciurus vulgaris* が主に種子を食べる (Krauze-Gryz and Griz 2015) のに対して、タイリクモモンガは、植物の葉や芽など相対的にカロリーが少ない部位を食べる (Oshida et al. 2015a). また、冬季も冬眠せずに活動する (柳川 1999 ; 菊池・押田 2022) ことから、エネルギーの確保が潜在的に重要であると考えられる。本種はユーラシア北部一帯およびサハリンや北海道に分布しており (Oshida 2015a), 集団で営巣することは、本種が寒冷なこれらの地域で生きるのに有利に働いた可能性がある。

序論で示した群れの状態の定義に従うと、タイリクモモンガによる体温保持を目的とした集団営巣、すなわち、寒冷な環境下において、巣という体温保持に有利な環境に個体が集まっている状態は、単なる個体の寄せ集まりである“集合”とみなすことができる。しかし、ニホンモモンガで見られた同じ巣穴を利用している個体同士での交尾や (第2章)、タイリクモモンガで見られた固定されたメンバーによる集団営巣 (第5章) は、集団で営巣する個体同士が何らかのつながりを持つことを示唆する。また、タイリクモモンガでは巣外においても複数個体での活動が近年報告されている (西尾 2016 ; 菊池・押田 2022). これらのことを考えると、モモンガ属は集団営巣

を起源とする“集団性の社会”を持つ可能性があり、これはこれまでに他種の哺乳類で知られているものとは異なる特徴を有するものであるかもしれない。今後、個体間のコミュニケーションを調べ、集団の組織性を明らかにすることで、モモンガ属の集団性社会の実態を理解することができるであろう。

謝辞

本研究を行うにあたり，主指導教員として丁寧に御指導を頂いた帯広畜産大学の押田龍夫教授に心より御礼申し上げます．同大学の浅利裕伸准教授および赤坂卓美助教には，副指導教員として多くの御指導および助言を頂いた．また，同大学の柳川久教授，橋本靖准教授，山内健生准教授，熊野了州准教授，小山耕平助教にも，研究および学生生活について御指導，助言，激励を頂いた．ここに厚く御礼申し上げます．信州大学山岳科学研究拠点の泉山茂之教授および瀧井暁子助教には，第 2 章の調査において多くの助言を頂くとともに，野外調査において便宜を図って頂いた．また，同大学山岳科学研究拠点の森智基研究員には，野外調査の補助に加えて，研究活動において貴重な助言を頂いた．深く御礼申し上げます．

学生の方々，特に帯広畜産大学の開澤菜月氏，村上董氏，菊池しゅき氏，安藤駿汰氏，総合研究大学院大学の高畑優氏には，研究活動において，多くの協力と助言を頂いた．帯広畜産大学の鈴木あすみ氏，唐沢友裕氏，仲川翼氏，大井和佐氏，東谷麻央氏，および同大学卒業生の大熊勲氏，斎藤雄介氏には，コロナ禍の学生生活において貴重な議論の相手になって頂いた．

最後に，学生生活を支えてくれた家族と友人達に，心から感謝申し上げます．

本研究の一部（第 2 章）は，京都大学野生動物研究センター共同利用・共同研究助成（2018，2019 年度）を受けた．

引用文献

- Airapetyants, A. E. and Fokin, I. M. 2003. Biology of European flying squirrel *Pteromys volans* L. (Rodentia: Pteromyidae) in the north-west of Russia. Russian Journal of Theriology 2: 105–113.
- Andrews, R and Belknap, R. W. 1986. Bioenergetic benefits of huddling by deer mice (*Peromyscus maniculatus*). Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology 85: 775–778.
- Armitage, K. B. 1981. Sociality as a Life-History Tactic of Ground Squirrels. Oecologia 48: 36–49.
- Armitage, K. B. 1998. Reproductive strategies of yellow-bellied marmots: energy conservation and differences between the sexes. Journal of Mammalogy 79: 385–393.
- Armitage, K. B. 2012. Sociality, individual fitness and population dynamics of yellow-bellied marmots. Molecular Ecology 21: 532–540.
- Ausband, D. E. 2018. Multiple breeding individuals within groups in a social carnivore. Journal of Mammalogy 99: 836–844.
- 浅利裕伸. 2015. タイリクモモンガ用樹洞トラップの有効性. 哺乳類科学 55 : 53–57.
- 浅利裕伸. 2018. 都市近郊林に生息するエゾモモンガの生態. リスとムササビ 41 : 3–6.

- 浅利裕伸・柳川 久. 2008. 分断された狭小森林に生息するエゾモモンガ *Pteromys volans orii* による巣の利用. 野生生物保護 11 : 7–10.
- 浅利裕伸・山口裕司・柳川 久. 2009. 野外観察によって確認されたエゾモモンガの採餌物. 森林野生動物 33 : 7–11.
- Asari, Y. and Yanagawa, H. 2016. A Preliminary study of communal nesting of Siberian flying squirrels *Pteromys volans* in Japan. Mammal Study 41: 97–100.
- Asari, Y. and Yanagawa, H. 2019. Home range and nest arrangement of the Siberian flying squirrel *Pteromys volans* in an urban edge, northern Japan. Polish Journal of Ecology 67: 159–167.
- Bauwens, D. and Claus, K. 2021. Basking aggregations in the adder (*Vipera berus*): attraction to conspecific cues or to scarce suitable microhabitats? Journal of Ethology 39: 249–257.
- Blank, D. A. 2020. Insect-repelling behavior in goitered gazelles: responses to biting fly attack. European Journal of Wildlife Research 66: 1–11.
- Brien, S. L. O., Tammone, M. N., Cuello, P. A. and Lacey, E. A. 2021. Multi-year assessment of variability in spatial and social relationships in a subterranean rodent, the highland tuco-tuco (*Ctenomys opimus*). Behavioral Ecology and Sociobiology: 1–13.
- Brotherton, P. N. M., Pemberton, J. M., Komers, P. E. and Malarky, G. 1997.

- Genetic and behavioural evidence of monogamy in a mammal, Kirk's dik-dik. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 264: 675–681.
- Canals, M., Rosenmann, M. and Bozinovic, F. 1997. Geometrical aspects of the energetic effectiveness of huddling in small mammals. *Acta Theriologica* 42: 321–328.
- Clutton-Brock, T. H. et al. 2001. Effects of helpers on juvenile development and survival in meerkats. *Science* 293: 2446–2449.
- Creel, S. and Creel, N. M. 1995. Communal hunting and pack size in African wild dogs, *Lycaon pictus*. *Animal Behaviour* 50: 1325–1339.
- Ebensperger, L. A., Hurtado, M. J., Soto-Gamboa, M., Lacey, E. A. and Chang, A. T. 2004. Communal nesting and kinship in degus (*Octodon degus*). *Naturwissenschaften* 91: 391–395.
- Edelman, A. J. and Koprowski, J. L. 2007. Communal nesting in asocial Abert's squirrels: the role of social thermoregulation and breeding strategy. *Ethology* 113: 147–154.
- Eppley, T. M., Watzek, J. Hall, K. and Donati, G. 2017. Climatic, social and reproductive influences on behavioural thermoregulation in a female-dominated lemur. *Animal Behaviour* 134: 25–34.
- Fietz, J. Klose, S. M. and Kalko, E. K. V. 2010. Behavioural and physiological consequences of male reproductive trade-off in edible dormice.

- Naturwissenschaften 97: 883–890.
- Fox, J. and Weisberg, S. 2019. An R companion to applied regression, third edition.
CA: Sage Publishing, Thousand Oaks, 608pp.
- 福谷麻方. 2018. タイリクモモンガの巣箱間距離と性的二型について. 帯広
畜産大学博士前期課程学位論文. 30 pp.
- Garroway, C. J., Bowman, J. and Wilson, P. J. 2013. Complex social structure of
southern flying squirrels is related to spatial proximity but not kinship.
Behavioral Ecology and Sociobiology 67: 113–122.
- Gilbert, C., Mcafferty, D., Maho, Y. Le, Martrette, J. and Giroud, S. 2010. One
for all and all for one : the energetic benefits of huddling in endotherms.
Biological Reviews 85: 545–569.
- Gonzalez-Bernardo, E., Bombieri, G., Delgado, M. M. and Penteriani, V. 2020. The
role of spring temperatures in the den exit of female brown bears with cubs
in southwestern Europe. Ursus 31. DOI: 10.2192/URSUS-D-19-00015.1.
- Groó, Z., Szenczi, P., Bánszegi, O., Nagy, Z. and Altbäcker, V. 2018. The influence
of familiarity and temperature on the huddling behavior of two mouse
species with contrasting social systems. Behavioural Processes 151: 67–72.
- Grüebler, M. U., Widmer, S., Korner-Nievergelt, F. and Naef-Daenzer, B. 2014.
Temperature characteristics of winter roost-sites for birds and mammals:
tree cavities and anthropogenic alternatives. International Journal of

- Biometeorology 58: 629–637.
- Hanski, I. K. and Selonen, V. 2009. Female-biased natal dispersal in the Siberian flying squirrel. *Behavioral Ecology* 20: 60–67.
- Hasan, S., Al-Razi, H., Ahmed, T., Naher, H. and Muzaffar, S. B. 2021. Observation of infanticide in the particolored flying squirrel (*Hylopetes alboniger*) from a forest in northeastern Bangladesh. *Mammal sturdy* 46: 265-268.
- Hasselgren, M. and Norén, K. 2019. Inbreeding in natural mammal populations: historical perspectives and future challenges. *Mammal Review* 49: 369–383.
- Hayes, J. P., Speakman, J. R. and Racey, P. A. 1992. The contributions of local heating and reducing exposed surface area to the energetic benefits of huddling by short-tailed field voles (*Microtus agrestis*). *Physiological Zoology* 65: 742–762.
- Here, J. F. and Murie, J. O. 2007. Ecology, kinship, and ground squirrel sociality: insights from comparative analyses. In (J. O. Wolff and P. W. Sherman, eds.) *Rodent Societies An Ecological and Evolutionary Perspective*, pp. 345–355. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Holekamp, K. E. 1984. Natal dispersal in Belding’s ground squirrels (*Spermophilus beldingi*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 16: 21–30.
- Hoogland, J. L. 1999. Philopatry, dispersal, and social organization of Gunnison's prairie dogs. *Journal of Mammalogy* 80: 243–251.

- Hoogland J. L., Hale, S. L. and Sui, Y. D. 2013. Individual variation in vigilance among white-tailed prairie dogs (*Cynomys lucurus*). *The Southeastern Naturalist* 58: 379–285.
- 石井信夫. 2005. ニホンモモンガ *Pteromys momonga* Temmink, 1844. 日本の哺乳類 (阿部 永, 編) 東海大学出版会, p123.
- Jo Manning, C., Dewsbury, D. A., Wakeland, E. K. and Potts, W. K. 1995. Communal nesting and communal nursing in house mice, *Mus musculus domesticus*. *Animal Behaviour* 50: 741–751.
- Kanyile, S. N., Pillay, N. and Scharadin, C. 2021. Bacheor groups form due to individual choices or environmental disrupters in African striped mice. *Animal Behaviour* 182: 135–143.
- 川道武男. 2015. ムササビ空飛ぶ座ぶとん. 築地書館, 東京. 251pp.
- 菊池隼人・押田龍夫. 2022. フィールド・ノート No.11. 地上でハンノキ *Alnus japonica* の花序を採食するタイリクモモンガ *Pteromys volans*. 哺乳類科学 62 : 2.
- Kishimoto, R. and Kawamichi, T. 1996. Territoriality and monogamous pairs in a solitary ungulate, the Japanese serow, *Capricornis crispus*. *Animal Behaviour* 52: 673–682.
- 小林朋道. 2012. 鳥取県芦津溪谷のニホンモモンガ *Pteromys momonga* の生態学的諸知見. 自然環境科学研究 25: 15-22.

- 小林朋道. 2013. ニホンモモンガ *Pteromys momonga* 成獣による巢内同居の誘発要因の分析. 鳥取県立博物館研究報告 50 : 55–59.
- Koprowski, J. L. 1996. Natal philopatry, communal nesting, and kinship in fox squirrels and gray squirrels. *Journal of Mammalogy* 77: 1006–1016.
- Koprowski, J. L. 1998. Conflict between the sexes: A review of social and mating systems of the tree squirrels. *Ecology and Evolutionary Biology of Tree Squirrels*, Special Publication, Virginia Museum of Natural History 6: 33–41.
- Krause, J. and Ruxton, G. D. 2002. *Living in groups*. Oxford Series in Ecology and Evolution, New York, 210 pp.
- Krauze-Gryz, D. and Gryz, J. 2015. A review of the diet of the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in different types of habitats. In (C. M. Shuttleworth, P. Lurz, M. W. Hayward, eds.) *Red squirrels: Ecology, Conservation & Management in Europe*, pp. 39–50. European Squirrel Initiative, Suffolk.
- Lacey, E. A. and Sherman, P. W. 2007. The ecology of sociality in rodents. In (J. O. Wolff and P. W. Sherman, eds.) *Rodent Societies An Ecological and Evolutionary Perspective*, pp. 243–254. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Latham, N. and Mason, G. 2004. From house mouse to mouse house: The behavioural biology of free-living *Mus musculus* and its implications in the laboratory. *Applied Animal Behaviour Science* 86: 261–289.

- Lane, J. E., Boutin, S., Speakman, J. R. and Humphries. 2010. Energetic costs of male reproduction in a scramble competition mating system. *Journal of Animal Ecology* 79: 27-34.
- Layne, J. N. and Raymond, M. A. V. 1994. Communal nesting of southern flying squirrels in Florida. *Journal of Mammalogy* 75: 110–120.
- Lent, P. C. 1988. *Ovibos moschatus*. *Mammalian Species* 302: 1–9.
- Manning, J. C. Dewsbury, D. A., Wakeland, E. K. and Potts, W. K. 1995. Communal nesting and communal nursing in house mice *Mus musculus domesticus*. *Animal Behaviour* 50: 741–751.
- Manuel, B. and Lee, D, C. 2007. Comparative social organization and life history of *Rattus* and *Mus*. In (J. O. Wolff and P. W. Sherman, eds.) *Rodent Societies An Ecological and Evolutionary Perspective*, pp. 380–392. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Marel, A., Waterman, J. M. and López-Darias, M. 2020. Social organization in a North African ground squirrel. *Journal of Mammalogy* 101: 670–683.
- Markham, A. C., Gesquiere, L. R., Alberts, S. C. and Altmann, J. 2015. Optimal group size in a highly social mammal. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112: 14882–14887.
- Marmet, J., Pisanu, B., Chapuis, J., Jacob, G. and Baudry, E. 2012. Factors affecting male and female reproductive success in a chipmunk (*Tamias sibiricus*) with

- a scramble competition mating system. *Behavior Ecology and Sociobiology* 66: 1149–1457.
- Mayer, M., Künzel, F., Zedrosser, A. and Rosell, F. 2017. The 7-year itch: non-adaptive mate change in the Eurasian beaver. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 71: 1–9.
- Melzheimer, J. et al. 2021. Communication hubs of an asocial cat are the source of a human-carnivore conflict and key to its solution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 117: 33325–33333.
- Mota-Rojas, D., Titto, C. C., Orihuela, A., Martinez-Burnes, J. Gómez-Prado, J., Torres-Bernal, F., Flores-Padilla, K. Fuente, C. and Wang, D. 2021. Physiological and Behavioral Mechanisms of Thermoregulation in Mammals. *Animals* 11. DOI: 10.3390/ani11061733.
- Mullens, B. A., Lii, K. S., Mao, Y., Meyer, J. A., Peterson, N. G. and Szijj, C. E. 2006. Behavioural responses of dairy cattle to the stable fly, *Stomoxys calcitrans*, in an open field environment. *Medical and Veterinary Entomology* 20: 122–137.
- Murrant, M. N., Bowman, J. and Wilson, P. J. 2014. A test of non-kin social foraging in the southern flying squirrel (*Glaucomys volans*). *Biological Journal of the Linnean Society* 113: 1126–1135.

- Nakama, S. and Yanagawa, H. 2009. Characteristics of tree cavities used by *Pteromys volans orii* in winter. *Mammal Study* 34: 161–164.
- 南部 朗・柳川 久. 2010. エゾモモンガの冬季の採食物とその選択性. 森林野生動物研究会誌 35: 22–25.
- 西尾博之. 2016. えぞももんがのきもち. 北海道新聞社, 札幌. 40pp.
- 小畑良洋. 2018. 木材の熱物性と接触温冷感. 材料 67: 551–556.
- Oshida, T. 2015a. *Pteromys volans* Linneus, 1758. In (S. D. Ohdachi, Y. Ishibayashi, M. A. Iwasa, D. Fukui and T. Saitoh, eds.) *The Wild Mammals of Japan*, Second edition, pp. 204–205. Shiukadoh Book Sellers and the Mammal Society of Japan, Kyoto.
- Oshida, T. 2015b. *Pteromys momonga* Temminck, 1844. In (S. D. Ohdachi, Y. Ishibayashi, M. A. Iwasa, D. Fukui and T. Saitoh, eds.) *The Wild Mammals of Japan*, Second edition, pp. 202–203. Shiukadoh Book Sellers and the Mammal Society of Japan, Kyoto.
- Oshida, T., Abramov, A., Yanagawa, H. and Masuda, R. 2005. Phylogeography of the Russian flying squirrel (*Pteromys volans*): implication of refugia theory in arboreal small mammal of Eurasia. *Molecular Ecology* 14: 1191–1196.
- Paclík, M and Weidinger, K. 2007. Microclimate of tree cavities during winter nights-implications for roost site selection in birds. *International Journal of Biometeorology* 51: 287–293.

- Patriquin, K. J., Leonald, M. L., Broders, H. G. and Garroway, C. J. 2010. Do social networks of female northern long-eared bats vary with reproductive period and age?. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 64: 899–913.
- Ramos-Lara, N. and Koprowski, J. L. 2012. Communal nesting behavior in Mearns's squirrels (*Tamiasciurus mearnsi*). *The Southwestern Naturalist* 57: 195–198.
- Randall, J. A., Rogovin, K., Parker, P. G. and Eimes, J. A. 2005. Flexible social structure of a desert rodent, *Rhombomys opimus*: philopatry, kinship, and ecological constraints. *Behavioral Ecology* 16: 961–973.
- Randall, J. A. 2007. Environmental constraints and the evolution of sociality in semifossorial desert rodents. In (J. O. Wolff and P. W. Sherman, eds.) *Rodent Societies An Ecological and Evolutionary Perspective*, pp. 368–379. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Rauber, R. and Manser, M. B. 2017. Discrete call types referring to predation risk enhance the efficiency of the meerkat sentinel system. *Scientific Reports* 7: 1–9.
- R Core Team. 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Reynolds, R. J., Michael, F. L. and Pagels, J. F. 2009. Communal nesting and

reproduction of the Southern flying squirrel in Montane Virginia.

Northeastern Naturalist 16: 563–576.

Rivrud, I. M., Bischof, R., Meisingset, E. L., Zimmermann, B.Loe, L. E. and

Mysterud, A. 2016. Leave before it's too late: anthropogenic and environmental triggers of autumn migration in a hunted ungulate population.

Ecology 97: 1058–1068.

Ruczyński, I and Bartoň, K. A. 2020. Seasonal changes and the influence of tree

species and ambient temperature on the fission-fusion dynamics of tree-roosting bats. Behavioral Ecology and Sociobiology 74. DOI:

10.1007/s00265-020-02840-1.

Ruf, T. and Bieber, C. 2020. Use of social thermoregulation fluctuates with mast

seeding and reproduction in a pulsed resource consumer. Oecologia 192: 919–928.

Russo, D., Cistrone, L., Budinski, I. Console, G., Corte, D. M., Milighetti, C., Salvo,

I. D., Nardone, V., Bringham, M. R. and Ancillotto, L. 2017. Sociality influences thermoregulation and roost switching in a forest bat using

ephemeral roosts: 5310–5321.

Schoepf, I. and Schradin, C. 2012. Better off alone! Reproductive competition and

ecological constraints determine sociality in the African striped mouse

(*Rhabdomys pumilio*). Journal of Animal Ecology 81: 649–656.

- Schradin, C. 2013. Intraspecific variation in social organization by genetic variation, developmental plasticity, social flexibility or entirely extrinsic factors. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 368: 20120346.
- Schradin, C., Hayes, L. D., Pillay, N. and Bertelsmeier, C. 2018. The evolution of intraspecific variation in social organization. *Ethology* 124: 527–536.
- Selonen, V., Hanski, I. K. and Wistbacka, R. 2014. Communal nesting is explained by subsequent mating rather than kinship or thermoregulation in the Siberian flying squirrel. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 68: 971–980.
- Selonen, V. and Mäkeläinen. 2017. Ecology and protection of a flagship species, the Siberian flying squirrel. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* 28: 134–146.
- Selonen, V., Painter, N. J., Rantara, S. and Hanski, K. I. 2013. Mating system and reproductive success in the Siberian flying squirrel. *Journal of Mammalogy* 94: 1266–1273.
- Selonen, V., Wistbacka, R. and Santangeli, A. 2016. Sex-specific patterns in body mass and mating system in the Siberian flying squirrel. *BMC Zoology* 1. DOI: 10.1186/s40850-016-0009-3.
- Sheppard, C. E. et al. 2018. Intragroup competition predicts individual foraging specialisation in a group-living mammal. *Ecology Letters* 21: 665–673.

- 寫本 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.
- Shimamoto, P., Suzuki, K.K., Hamada, M., Furukawa R. Matsui, M. and Yanagawa, H. 2018. Fecal progesterone metabolites in postpartum Siberian flying squirrels. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine* 49: 237–241.
- Simmonds, E. G., Shaldon, B. C., Coulson, T. and Cole, E. F. 2017. Incubation behavior adjustments, driven by ambient temperature variation, improve synchrony between hatch dates and caterpillar peak in a wild bird population. *Ecology and Evolution* 7: 9415–9425.
- Siracusa, E. et al. 2017. Familiarity with neighbours affects intrusion risk in territorial red squirrels. *Animal Behaviour* 133: 11–20.
- Stapp, P., Pekins, P. and Mautz, W. W. 1990. Winter energy expenditure and the distribution of southern flying squirrels. *Canadian Journal of Zoology* 69: 2548–2555.
- Sugita, N. 2016. Homosexual fellatio: erect penis licking between male Bonin flying foxes *Pteropus pselaphon*. *Plos One*. DOI:10.1371/journal.pone.0166024.
- Suzuki, K. K. and Ando, M. 2017. Seasonal changes in activity patterns of Japanese flying squirrel *Pteromys momonga*. *Behavioural Processes* 143: 13–16.
- Suzuki, K. K., Shimamoto, T., Furukawa, R. G. and Yanagawa, H. 2016. Diurnal

- activity of juvenile Russian flying squirrels recorded by camera trapping.
Lutra 59: 1115–120.
- 竹口琴葉・杉本美紀・藤井奈月・柚原和敏・柳川 久. 2017. 動物園と大学の連携による解説板設置効果の検証. 帯広畜産大学学術研究報告 38: 34–52.
- Thorington, R. W., Koprowski, J. L., Steele, M. A. and Whatton, J. F. 2012. *Squirrels of the World*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, 459pp.
- Thorington, K. K., Metheny, J. D., Kalcounis-Rueppell, M. C. and Weigl, P. D. 2010. Genetic relatedness in winter populations of seasonally gregarious southern flying squirrels, *Glaucomys volans*. *Journal of Mammalogy* 91: 897–904.
- Viltala, J., Korpimäki, E., Palokangas, P. and Koivula, M. 1995. Attraction of kestrels to vole scent marks visible in ultraviolet light. *Nature* 373: 425–427.
- Viñals, A., Bertolino, S. and Gil-delgado, J. A. 2017. Communal nesting in the garden dormouse (*Eliomys quercinus*). *Behavioural Processes* 135: 25–28.
- Vonhof, M. J., Whitehead, B. and Fenton, B. M. 2004. Analysis of Spix's disc-winged bat association patterns and roosting home ranges reveal a novel social structure among bats. *Animal Behaviour* 68: 507–521.
- Wells-Gosling, N. 1985. *Flying squirrels gliders in the dark*. Smithsonian Institution Press, Washington DC, 128pp.

- Whitehead, H. 2009. SOCPROG programs: analysing animal social structures. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63: 765–778.
- ウィルソン, E. O. 1999. 第2章 社会生物学の基本概念 (坂上昭一, 訳). 社会生物学 (伊藤嘉昭, 監訳) [合本版], pp. 10–51. 新思索社, 東京.
- Williams, C. T., Gorrell, J. C., Lane, J. E., McAdam, A. G., Humphries, M. M. and Boutin, S. 2013. Communal nesting in an “asocial” mammal: social thermoregulation among spatially dispersed kin. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 67: 757–763.
- Winterrowd, M. F., Gergits, W. F., Laves, K. S. and Weigl, P. D. 2005. Relatedness within nest groups of the southern flying squirrel using microsatellite and discriminant function analyses. *Journal of Mammalogy* 86: 841–846.
- Woodroffe, R. and Macdonald, D. W. 2000. Helpers provide no detectable benefits in the European badger (*Meles meles*). *Journal of Zoology* 250: 113–119.
- Wright, H. W. Y. 2006. Paternal den attendance is the best predictor of offspring survival in the socially monogamous bat-eared fox. *Animal Behaviour* 71: 503–510.
- 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・押田龍夫・谷口明里・竹田津こるり．1996．福井県下で保護されたニホンモモンガに関する知見．森林野生動物研究会誌 22: 8-16.
- 柳川 久．1994．ラジオテレメトリーを用いたエゾモモンガの生態研究．平成5年度帯広畜産大学後援会報告 22: 47-50.
- 柳川 久．1994b．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.

Summary

The clarification of the ecological implications of group-forming behaviors is an interesting topic in sociobiology. Several studies have described the factors and processes involved in the creation, alternation, and destruction of groups in social animals. In the present study, I investigated the communal nesting behavior of two solitary rodent species, the Japanese flying squirrel (*Pteromys momonga*) and the Siberian flying squirrel (*Pteromys volans*), and discussed its ecological implications.

In Chapter 2, I present the testing for two hypotheses (‘thermoregulation’ and ‘mating’) with regard to the ecological function of communal nesting in Japanese flying squirrels. During the snowing period from December, 2017 to November, 2019, I observed the individuals’ nesting behavior using video camera traps at three cavity nests. The number of Japanese flying squirrels nesting in a cavity varied daily (one– nine), but was not correlated with ambient temperature, suggesting that communal nesting might not always be related to thermoregulation. As the members nesting communally copulated twice, communal nesting may be useful for mating.

In Chapter 3, I discuss the effects of communal nesting on thermoregulation in *P. volans* for the period from January 24 to March, 2021. In the two cavity nests,

the internal temperatures of nests on nesting days were compared with those on non-nesting days. In addition, the range of internal daily temperatures was compared with that of external daily temperatures when the squirrels were in the nest. The results showed that the internal temperatures were higher while the squirrels were using the nest. In addition, the range of internal daily temperatures was smaller than that of the external daily temperature. Thus, the internal temperature of nest cavities increased due to squirrel nesting. Moreover, the internal temperature of nest cavities did not decrease easily at night and did not rise easily during the daytime, showing the stability.

In Chapter 4, I discuss the factors that affect the communal nesting in *P. volans*. During the snow-free period, from May 2019 to October 2021, squirrels were captured using nest boxes. First, I tested whether communal nesting was correlated to meteorological factors, such as monthly mean temperature, daily mean temperature, and maximum precipitation, prior to the form of communal nesting. Second, I examined whether changes in nesting members were correlated with the mating season. While the monthly mean temperature did not affect the start of communal nesting, the lower daily mean temperatures observed five to six days prior to the form of communal nesting did. The mating season negatively affected the event of communal nesting in the mixed-sex group. These results suggest that communal nesting in *P. volans* could be used for thermoregulation but not for

mating during the snow-free period.

In Chapter 5, I discuss communal nesting during the snowing period in *P. volans*. The entire nesting process was examined. From September 1, 2020, to April 30, 2021, communal nesting behaviors at two cavity nests were observed using video cameras and passive integrated transponder tags. The communal nesting group, consisting of four individuals, was assembled in early November 2020. The members were fixed and remained until middle March 2021, showing high “simple rate index (SRI)”, which indicates the degree of two individuals nesting together. In late March 2021, during the mating season, this nesting group was disbanded and a few new individuals tentatively formed a group. Additionally, I examined the relationship between the monthly mean temperature and the SRI. The monthly mean temperature was not correlated with the SRI; however, when the temperature decreased, the SRI tended to be higher.

Considering all results described in Chapters 2–5, it can be concluded that communal nesting is useful for both thermoregulation and mating in *Pteromys* species. However, the purpose of communal nesting may be biased toward either function, depending on meteorological and reproductive conditions.