

短 報

アカネズミの貯食の空間配置

曾根 晃一¹⁾

1) 鹿児島大学農学部生物環境学科

Cache spacing of an *Apodemus speciosus* mouseSONE Koichi¹⁾

1) Department of Environmental Sciences and Technology, Faculty of Agriculture, Kagoshima University, 1-21-24 Korimoto, Kagoshima 890-0065

平成17年5月9日 受理, Accepted May 9, 2005

Summary

Field experiments examined the strategies of cache-spacing of *Apodemus* mice in a *Chamaecyparis obtusa* stand of the Tama Forest Science Garden (Hachioji, Tokyo) during the period from April to June, 1993. Miniature transmitter-installed acorns were left at a food station and the acorn-handling behavior of the mice was observed by a video camera. The cache site of each acorn was detected using a receiver. One mouse of *A. speciosus* transported all the acorns from the station during one night, and cached the first acorns near the station and subsequent acorns further away. This result suggests that this mouse spaced its caches so as to maximize the difference between benefits and costs of caching.

Key words: *Apodemus speciosus*, Scatter hoarding, Cache-spacing strategy

キーワード: アカネズミ、分散貯蔵、貯食配置戦略

はじめに

多くの動物で、一度に供給された大量の餌を将来利用するため、一時的にそれらを貯蔵する行動(貯食)が知られている(Vander Wall 1990)。貯食は、餌の貯蔵様式により、大量の餌を一か所に貯える集中貯蔵と少量の餌を多くの場所に分散して貯える分散貯蔵に区分できる(Morris 1962)。集中的に貯食した餌を同種異個体や他種の動物による盗難から防ぐことが難しいとき、動物は少量の餌を多くの場所に分けて分散貯蔵する戦略を採る(Vander Wall and Smith 1987)。しかし、集中貯蔵に比べ分散貯蔵では貯食場所が広く分散しているため、各々の場所に貯食された餌の同種他個体または異種個体による盗難に対する防御は不完全になり、しばしば盗難率は高くなる(Daly *et al.* 1992, Brodin 1994, Sone *et al.* 2002)。

貯食行動がそれぞれの動物において進化・定着していくための条件の一つとして、貯食者が自ら貯食した餌の回収率が他個体によるその餌の発見率より高くなることがあげられる(Andersson and Krebs 1978)。貯食者は自分の貯食場所を記憶し、競争者よりも高い確率で貯食した餌を回収

することは、様々な動物で確かめられている(Kraus 1983, Vander Wall and Smith 1987, Vander Wall 1991)。しかし動物は、貯食場所の記憶だけでなく、嗅覚も貯食した餌の回収や隠された餌の探索に利用する(Howard and Cole 1967, Vander Wall 1991)。さらに、餌の探索行動はそれまでの経験に左右され(Stephen and Krebs 1986)、探索者は一度貯食された餌を発見すると、その付近やそれと似た環境を重点的に探索すると予想される(Reichman and Oberstein 1977)。そのため、同じような場所に貯食されたり貯食場所が近くなりすぎたりすると、貯食された餌の盗難率は上昇すると考えられる。一方、貯食場所を広い地域に分散させると、盗難率は低下するが移動コストが増大し、その結果貯食のフィットネスが低下するかもしれない。以上のことから、分散貯食をする動物にとって、移動コストを上昇させることなく、貯食した餌の回収率を高めるためには、貯食を野外において最適に配置することは大変重要であると考えられる。これまでに、貯食の空間配置戦略に対し、数理モデルを用いたアプローチが試みられ(Stapanian and Smith 1978, Clarkson *et al.* 1986)、それら

のモデルから得られた予想についての野外での検証も試みられている (Kraus 1983)。

森林に生息する野ネズミのアカネズミとヒメネズミは、秋に大量に落下したドングリをまず地中に1個ずつ分散貯蔵し、それをすばやく回収し、巢内や餌源からさらに遠方に再貯食する (Sone and Kohno 1996, 1999)。自らが貯食したドングリの回収率は高いが (Sone and Kohno 1996, 1999)、同種他個体や異種のネズミ、イノシシなどによる盗難率がかなり高くなることもある (Sone *et al.* 2002)。そこで、貯食したドングリの盗難を回避し貯食のフィットネスを高めるために、これらのネズミがどのようにドングリを次々と運搬・貯食するのか明らかにする目的で、野外で小型発信機を装着したドングリを林床に設置し、これらのネズミによる運搬経過と貯食場所を調査した。これらの結果をもとに、これらのネズミ (特にアカネズミ) がどのような貯食の空間配置戦略をとっているのか考察した。

調査地

調査は東京都八王子市にある独立行政法人森林総合研究所多摩森林科学園内のコナラ、アラカシ、クスノキ、イイギリなどが混交する約40年生のヒノキ人工林で行った。調査林分の広さは約0.6haで、傾斜12-15°の南向き斜面に位置している。林分は幅約1.5mの歩道により上部と下部に分けられる。上部は林床が常時刈り払われた樹木園に接している。下部の西側はツバキ見本林、南側と東側はヒノキ・広葉樹混交林に接している。林分の南側には幅約0.5mの歩道が走っている (図-1)。下部はムラサキシキブ、ヤブムラサキ、コバノガマズミが優占する下層植生とテイカカズラが優占する林床植生を持つ東半分 (図-1中のB)と、下層はアオキが優占し、林床にはスゲがパッチ状に分布する西半分 (図-1中のA)に区分できる。

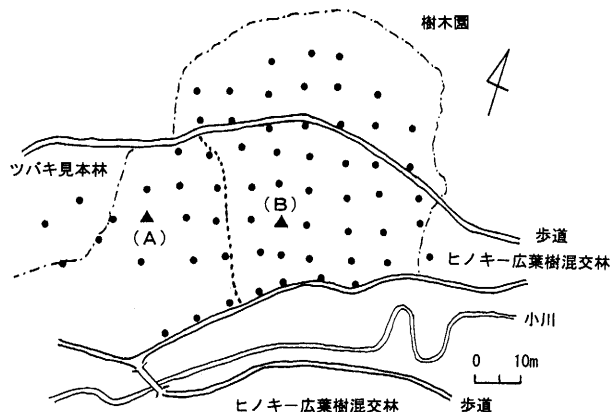


図-1: 調査地
Fig. 1. Study site

●+▲、トラップステーション; ▲、ドングリ設置ステーション。
●+▲、Trap stations; ▲、Food stations

調査方法

1. 野ネズミの生息状況

調査林分内とそれに接するツバキ見本林およびヒノキ・広葉樹混交林内に約7m間隔で63個のトラップステーションを設定した (図-1)。1993年4月12日から17日、5月17日から22日まで、6月13日から18日までの合計15夜、生ピーナッツとヒマワリの種子を餌とした生け捕り用かごわな (9×11×15cm) を1個ずつ各トラップステーションに設置し、野ネズミの捕獲調査を行った。かごわなの設置は夕方行い、翌朝チェックした。新しく捕獲された個体には、指切り法で個体識別を施した。捕獲個体の種類、個体番号、性、体重、繁殖状態、およびその他の身体的特徴を記録した後、捕獲地点に放逐した。

2. 野ネズミの貯食行動

貯食行動の観察は、1993年4月19日から23日と5月24日から6月11日に、林分下部において行った。4月19日の夕方、林分西側のほぼ中央のトラップステーション (ステーションA) に発信機を装着したマテバシイのドングリ4個と装着しなかったドングリ5個を設置した。また、5月24日の夕方、林分東側のほぼ中央のトラップステーション (ステーションB) に発信機を装着したマテバシイのドングリ10個を設置した。ドングリに装着した発信機はATSモデル393 (Advanced Telemetry Systems, Minnesota, USA) (9×7×20mm, 2.1g)で、これを水中ボンドで果皮に固定したドングリの重量は6-7gであった (Sone and Kohno 1996, 1999)。野ネズミの設置したドングリへの接近、ドングリの吟味、そして運搬に至る一連の行動を、赤色光下で17時から翌朝7時までビデオカメラ (東芝IK536, 東芝, 東京) で撮影した。発信機付きドングリが持ち去られた場合は、直ちに受信機 (YAESU FT 690mk II, 八重洲無線, 東京) を使用して貯食場所を特定し、貯食状況を記録した。

結果

1. 野ネズミの生息状況

4月から6月の捕獲調査で、アカネズミ10個体が全部で15回、ヒメネズミ10個体が全部で29回捕獲された。調査期間を通して連続して捕獲され、定住個体と思われたのは、アカネズミ1個体 (75♀) とヒメネズミ3個体 (5♀, 7♀, 16♂)であった。

2. ステーションへの訪問とドングリの持ち去り

表-1に野ネズミのステーションへの訪問時刻とそこでの行動を示す。ステーションAでは、ドングリを設置した

表-1 ステーションへの野ネズミの訪問とそこでの行動
Table.1 Visits to food stations and acorn handling behavior of *Apodemus* mice.

訪問 順位	ステーション	種	日付	訪問時刻 (時:分:秒)	訪問間隔	行動	発信機 の装着
1	A	アカ	4月22日	19:00:20		ドングリ運搬	有
2	A	アカ	4月22日	19:08:45	8分25秒	ドングリ運搬	有
3	A	アカ	4月22日	19:11:45	3分00秒	ドングリ運搬	無
4	A	アカ	4月22日	19:14:18	2分33秒	ドングリ運搬	有
5	A	アカ	4月22日	19:23:24	9分6秒	ドングリ運搬	無
6	A	アカ	4月22日	19:28:02	4分38秒	ドングリ運搬	無
7	A	アカ	4月22日	19:31:58	3分56秒	ドングリ運搬	無
8	A	アカ	4月22日	21:46:43	2時間15分45秒	ドングリ運搬	有
9	A	アカ	4月22日	22:24:00	37分17秒	ドングリ運搬	無
10	A	アカ	4月22日	22:35:33	11分33秒	訪問のみ	
11	B	ヒメ	6月1日	00:34:57		ドングリ運搬	有
12	B	ヒメ	6月1日	00:38:09	3分12秒	運搬失敗	有
13	B	ヒメ	6月1日	00:40:14	2分5秒	訪問のみ	
14	B	ヒメ	6月1日	03:13:45	2時間33分31秒	運搬失敗	有
15	B	ヒメ	6月2日	01:01:27		運搬失敗	有
16	B	ヒメ	6月4日	03:41:39		訪問のみ	
17	B	ヒメ	6月5日	02:49:19		訪問のみ	

4月19日から21日までは野ネズミの訪問は見られなかったが、4月22日の夜に、19時から19時32分までの間に2分33秒から9分6秒間隔で7回、その後は21時46分と22時24分に、身体的特徴などから75♀と思われるアカネズミが訪問し、全てのドングリを持ち去った。ステーションでは、野ネズミはドングリに接近し、前足でドングリを軽く触り、持ち上げて回すなどそれを吟味した後、口にくわえて持ち去った。接近から持ち去りまでの時間はいずれも5秒未満であった。持ち去るドングリの選択は、発信機の装着とは無関係であった(単一試料のラン検定, $r=6$, $P>0.05$)。この個体は22時35分に再度ステーションを訪問し、ドングリを探索後ステーションから離れた。

ステーションBでは、6月1日から5日にかけてヒメネズミが全部で7回訪問した。5月31日から6月1日にかけてみられた4回の訪問中最初の3回は、ステーションAの場合と同様に、2分から3分間隔で生じた。最初の訪問ではドングリを持ち去ったが、2回目は持ち去りに失敗した。その後は訪問は散発的になり、6月1日の午前3時13分と6月2日の午前1時1分にドングリを持ち去ろうとしたが失敗した。6月4日と5日に一度ずつステーションを訪問したが、それ以降は訪問が見られず、6月11日に全てのドングリを回収した。今回ステーションを訪問したヒメネズミは身体的特徴などから同一個体と判断された。

3. ドングリの運搬距離と貯食場所の空間配置

図-2に、ステーションAから持ち去られた4つの小型発信機付きドングリの貯食場所を示す。最初の訪問で持ち去られたドングリは10.0m運搬され、地中約8cmの巣穴内に単独で貯食されていた。2回目の訪問で持ち去られた

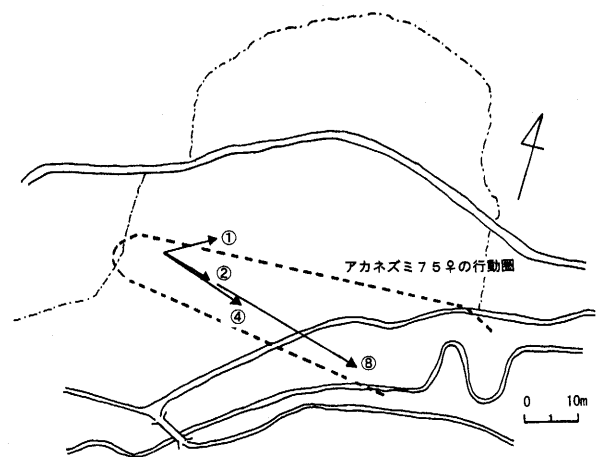


図-2. 小型発信機付きドングリの貯食場所の空間配置
Fig. 2. Spacing of cache sites of transmitter-installed acorns.

図中の丸囲み数字は、表-1中の運搬順位に対応している。点線内は捕獲場所をもとに最外角多角体法により推定されたアカネズミ定住個体(75♀)の行動圏。

Numbers show order of handling of acorns and correspond with those in Table 1. Area encircled by dotted line is the home range of a resident *Apodemus speciosus* mouse (No. 75) estimated by mark-and-recapture census.

ドングリは、ステーションから8.7m離れた地点でリター下1cmに単独で貯食されていた。4番目に持ち去られたドングリは16.8m離れた地点で地中2cmの所に、8番目に持ち去られたドングリは40.5m運ばれ地中10cmの深さの巣穴内に、いずれも単独で貯食されていた。2, 4, 8番目のドングリが運搬された方角はほぼ等しかった。また、これら4つのドングリの貯食場所は、捕獲地点をもとに最外角多角体法で推定したアカネズミの定住個体(75♀)の行動圏の中とその周辺に分布していた。

ステーションBからヒメネズミにより持ち去られたドングリは、ステーションから4.2m離れた地点で地表に放置されていた。

考察

様々な動物が一時的に大量に供給された餌を多様な場所へ貯食する (Vander Wall 1990)。これまでに室内実験や野外観察で確かめられている分散貯蔵された餌を完全に防衛することは不可能である (Daly *et al.* 1992, Brodin 1994, Sone *et al.* 2002) こと、貯食者の餌回収率は非貯食者による発見率より高い (Kraus 1983, Vander Wall and Smith 1987, Vander Wall 1991) ことなどを仮定した数理モデルによるアプローチがなされ、分散貯蔵するためのコストとそれから得るベネフィットの差を最大にする貯食場所の空間分布を予想する Stapanian and Smith (1978) のモデルと、貯食に利用できる時間が限られている場合に将来回収する貯食された餌の数を最大にするための貯食場所の空間分布を予想する Clarkson *et al.* (1986) のモデルが広く受け入れられている。前者は、最初の貯食は餌源の近くに、その後の貯食は次第に餌源から離れた場所に行うのが最適で、最終的な貯食された餌の密度は、餌源からの距離にかかわらず等しくなると予想しているのに対し、後者は、最初の貯食は餌源の近くに、その後は餌源の近くと遠方のいずれにも貯食するのが最適で、最後には餌は餌場に近くで高密度になると予想している。

今回の調査では、設置したドングリの数が少なかったことで、貯食された餌の最終的な分布については議論できなかった。本調査期間中、アカネズミとヒメネズミそれぞれ1個体がステーションを訪問し、ドングリを持ち去ろうとしたが、6-7gの小型発信機付きドングリは体重が12-18gのヒメネズミにとっては重すぎて、うまく運び去ったのは1例だけであった。そのため、ヒメネズミの貯食の空間配置についても考察できなかった。

一方、アカネズミは設置した9個のドングリ全てを運搬した。このうち発信機を装着した4個のドングリの貯食場所は特定できたが、装着しなかった5個のドングリの貯食場所は特定できなかった。本調査では、アカネズミの運搬するドングリの選択 (運搬順位) は発信機の装着に影響されず、ステーションへの訪問間隔とドングリの貯食場所までの距離の間に、明らかな関係は認められなかった。すなわち、1回目と2回目の訪問間隔は8分25秒、2回目と3回目の訪問間隔は3分と約3倍の開きがあるにもかかわらず、1回目の運搬距離は10.0m、2回目の運搬距離は8.7mとさほど変わらなかった。さらに、4回目の運搬距離は1回目の約1.7倍に増加したにもかかわらず、4回目

と5回目の訪問間隔は1、2回目の訪問間隔よりわずかに増加しただけであった。さらに、この調査林分では、野ネズミのドングリの運搬・貯食に発信機の影響は見られなかったことが報告されている (Sone and Kohno 1996)。したがって、今回は9個中4個のドングリに発信機を装着しただけであったが、これらドングリの運搬距離や分散場所の分布は、アカネズミの運搬・貯食過程の特徴を示しているのではないかと考えられる。

発信機を装着したドングリは、最初はステーションの近くに運搬され、その後は運搬の順番が下がるにつれて、次第に遠方に運ばれ、貯食された。この結果は、Clarkson *et al.* (1986) のモデルの予想より Stapanian and Smith (1978) のモデルの予想とよく一致し、アカネズミは貯食のベネフィットとコストの差を最大にするようにドングリを貯食していたのではないかと推察される。

また、Stapanian and Smith (1978) によると、餌の総運搬距離 (時間) を最小にしようとした場合、餌源からあらゆる方向に運搬、貯食することが期待されるが、今回の運搬はステーションから南東の方向に限られていた。これは、ステーションはそこを利用して定住性アカネズミ (75♀) の行動圏の端に位置していたこと、また行動圏が餌源から南東方向にのびていたこと、アカネズミのドングリの運搬・貯食は自らの行動圏内に限られる (Sone and Kohno 1999) ことによると考えられる。このような Stapanian and Smith (1978) のモデルの予想との不一致を、Kraus (1983) もトウブハイロリスの貯食行動で報告し、その原因として、モデルで用いた平均運搬距離と観察値の差や行動圏またはテリトリーの重複をあげている。本調査では野ネズミの定住個体数は少なく、行動圏の重なり合いは極めて小さかった。しかし、アカネズミの定住個体の行動圏は著しく重複することがあるので (Sone and Kohno 1999)、定住個体の密度の増加に伴い行動圏の重複が増大し、野ネズミによる餌の運搬距離が長くなれば、貯食の分布は今回のものとは異なったものになるかもしれない。今後様々な環境で今回のような調査を実施することで、アカネズミの貯食戦略とその可塑性を明らかにされることが期待される。

引用文献

- Andersson, M. and Krebs, J. (1978) On the evolution of hoarding behaviour. *Anim. Behav.* 26: 707-711.
- Brodin, A. (1994) The disappearance of caches that have been stored by naturally foraging willow tits. *Anim. Behav.* 47: 730-732.
- Clarkson, K., Eden, S.F., Sutherland, W.J., and Houston, A.I. (1986) Density dependence and magpie food hoarding. *J.*

- Anim. Ecol. 55: 111-121.
- Daly, M., Jacobs, L.F., Wilson, M.I., and Behrends, P.R. (1992) Scatter hoarding by kangaroo rats (*Dipodomys merriami*) and pilferage from their caches. Behav. Ecol. 3: 102-111.
- Howard, W.E. and Cole, R.E. (1967) Olfaction in seed detection by deer mice. J. Mammal. 48: 147-150.
- Jacobs, L.F. (1992) Memory for cache location in Merriam's kangaroo rats. Anim. Behav. 43: 585-593.
- Kraus, B. (1983) A test of the optimal density model for seed scatterhoarding. Ecology 64: 608-610.
- Morris, D. (1962) The behaviour of the green acouchi (*Myoprocta pratti*) with special reference to scatter hoarding. Proc. Zool. Soc. London 139: 701-732.
- Reichman, O.J. and Oberstein, D. (1977) Selection of seed distribution types by *Dipodomys merriami* and *Perognathus amplus*. Ecology 58: 626-643.
- Sone, K. and Kohno, A. (1996) Application of radiotelemetry to the survey of acorn dispersal by *Apodemus* mice. Ecol. Res. 11: 187-192.
- Sone, K. and Kohno, A. (1999) Acorn hoarding by the field mouse, *Apodemus speciosus* Temminck (Rodentia: Muridae). J. For. Res. 4: 167-175.
- Sone, K., Hiroi, S., Nagahama, D., Ohkubo, C., Nakano, E., Muraio, S., and Hata, K. (2002) Hoarding of acorns by granivorous mice and its role in the population processes of *Pasania edulis* (Makino) Makino. Ecol. Res. 17: 553-564.
- Stapanian, M.A. and Smith, C.C. (1978) A model for seed scatterhoarding: coevolution of fox squirrels and black walnuts. Ecology 59: 854-896.
- Stephen, D.W. and Krebs, J.R. (1986) Foraging theory. Princeton Univ. Press, New Jersey.
- Vander Wall, S.B. (1990) Food hoarding in animals. Univ. of Chicago Press, Chicago.
- Vander Wall, S.B. (1991) Mechanisms of cache recovery by yellow pine chipmunks. Anim. Behav. 26: 851-863.
- Vander Wall, S.B. and Smith, K.G. (1987) Cache-protecting behavior of food-hoarding animals. In Foraging Behaviour. Kamil, A.C., Krebs, J.C., and Pulliam, H.R. (eds.), Plenum Press, New York, 611-644.

要 約

ドングリを分散貯蔵する森林性野ネズミにとって、貯食した餌を高い確率で回収し、貯食のフィットネスを高めるためには、貯食の空間配置も重要である。1993年4月から6月にかけて、東京都八王子市にある森林総合研究所多摩森林科学園内の広葉樹が混交するヒノキ人工林で、小型発信機を装着したマテバシイのドングリを設置し、ビデオカメラで野ネズミによるドングリの持ち去りを記録した。ドングリが持ち去られた場合は、ただちに受信機を用いて貯食場所を特定した。ヒメネズミはドングリを運搬できなかった。アカネズミ1個体が全てのドングリを運搬したが、最初の餌は設置場所近くに、以後は次第に遠方に貯食した。これらの結果から、このアカネズミは貯食のベネフィットとコストの差を最大にするような貯食の空間配置戦略を採っている可能性があることが示唆された。