

アカネズミとヒメネズミの
個体群動態や行動圏の特性と
種子散布者としての役割

大石 圭太

2018

目 次

| | |
|-----|---|
| 序 論 | 1 |
|-----|---|

第Ⅰ章 野ネズミの体重と繁殖活動に対するマテバシイの堅果生産量の影響

| | |
|------|----|
| はじめに | 4 |
| 調査地 | 4 |
| 調査方法 | 5 |
| 結 果 | 7 |
| 考 察 | 9 |
| 図 表 | 13 |

第Ⅱ章 マテバシイの実生定着に関わる野ネズミの役割

| | |
|------|----|
| はじめに | 19 |
| 調査地 | 19 |
| 調査方法 | 20 |
| 結 果 | 23 |
| 考 察 | 26 |
| 図 表 | 29 |

第Ⅲ章 アカネズミの貯食活動の特性と貯食者自身による回収

| | |
|------|----|
| はじめに | 35 |
| 調査地 | 35 |
| 調査方法 | 36 |
| 結 果 | 37 |

| | |
|-----|----|
| 考 察 | 39 |
|-----|----|

| | |
|-----|----|
| 図 表 | 40 |
|-----|----|

第Ⅳ章 ラジオテレメトリー法により推定されたアカネズミとヒメネズミの 行動圏特性と種子散布能力

| | |
|------|----|
| はじめに | 42 |
|------|----|

| | |
|-----|----|
| 調査地 | 43 |
|-----|----|

| | |
|------|----|
| 調査方法 | 43 |
|------|----|

| | |
|-----|----|
| 結 果 | 46 |
|-----|----|

| | |
|-----|----|
| 考 察 | 49 |
|-----|----|

| | |
|-----|----|
| 図 表 | 53 |
|-----|----|

第Ⅴ章 間伐施業の野ネズミの生息状況に対する影響

| | |
|------|----|
| はじめに | 62 |
|------|----|

| | |
|-----|----|
| 調査地 | 63 |
|-----|----|

| | |
|------|----|
| 調査方法 | 64 |
|------|----|

| | |
|-----|----|
| 結 果 | 66 |
|-----|----|

| | |
|-----|----|
| 考 察 | 70 |
|-----|----|

| | |
|-----|----|
| 図 表 | 75 |
|-----|----|

第Ⅵ章 皆伐施業の野ネズミの生息状況に及ぼす影響と個体群の回復に対する 残渣の効果

| | |
|------|----|
| はじめに | 83 |
|------|----|

| | |
|-----|----|
| 調査地 | 83 |
|-----|----|

| | |
|------|----|
| 調査方法 | 84 |
|------|----|

結 果 85

考 察 87

図 表 90

総合考察 98

謝 辞 102

引用文献 103

要 旨 112

序 論

現在、国土の 67%を森林に覆われた我が国では、1950～1970 年代の拡大造林により、広葉樹林から転換された針葉樹人工林の多くが伐期に達している。しかし、近年人々が期待する森林の機能は多様化し、木材生産よりも、災害防止や生物多様性の保全などの機能に対する期待が高くなっている。これらの公益的機能を高度に発揮するために、間伐や皆伐などの森林施業を行い、単層の針葉樹人工林の育成複層林化、長伐期化、天然下種更新などによる針広混交林化や広葉樹林化を進めていくことが求められている（林野庁 2016）。

針葉樹人工林内には、様々な広葉樹も生育している。樹木は風散布や動物散布など様々な方法で種子を散布しており（正木 2009）、人工林内に生育する広葉樹も、これらの方法で散布された種子が発芽し、成長したものと考えられる。アカネズミ属のアカネズミ（*Apodemus speciosus*）とヒメネズミ（*A. argenteus*）は、日本の森林に広く分布し、猛禽類や中型食肉目などの餌となる（高野 1982；阿部 2008）。また、種子食性のこれら 2 種の野ネズミは、多種多様な種子を採食するが、特に、秋から冬にかけてはブナ科樹木の堅果を主要な餌資源として利用し、秋に大量に落下する堅果を冬の餌不足に備えて貯食する（Doi and Iwamoto 1982；Miyaki and Kikuzawa 1988；Sone and Kohno 1999）。ブナ科樹木の種子（堅果）を対象とした貯食行動は、餌となる堅果の選定、餌場からの運搬、他個体から隠すための地中への埋蔵、その後の利用のための回収からなるが、埋蔵された堅果が何らかの理由により回収されずに放置された場合、堅果は運搬場所で発芽・定着する可能性があり、樹木の分布拡大につながる（Vander Wall 1990）。そのため、野ネズミは貯食行動を介した種子散布者としても期待され、森林生態系の維持において様々な役割を担う重要な存在といえる。これらの理由により、アカネズミとヒメネズミについては、個体数変動（Saitoh et al. 2007, 2008）や社会構造（Eto et al. 2014；Sakamoto et al. 2015）、2 種の niche 分割（Nishikata 1981；Shioya et al. 1990；Sakamoto et al. 2012）、繁殖生態（Oka 1992）、貯食活動とそれに伴う種子散布（Hoshizaki et al. 1999；Sone and Kohno

1999 ; 平田ほか 2007 ; 新垣ほか 2010) など、多方面の研究がなされてきた。

野ネズミの貯食活動を左右する要因としては、個体数変動や行動圏のサイズ・空間配置、社会性などの野ネズミ個体群内で生じる内的要因と、資源量や天敵・競争者との関係などの外的要因が考えられる。そのため、種子散布者として野ネズミを評価するためには、これら様々な要因の関係性について解明していく必要がある。また、針葉樹人工林と天然の広葉樹林が隣接した林分境界付近では、針葉樹人工林への広葉樹の侵入・定着に貢献することが期待される。そのため、林野庁が推進する、針葉樹人工林の針広混交林化や広葉樹林化（林野庁 2016）に向けて施業された間伐地や皆伐跡地への広葉樹の侵入・定着への野ネズミの貢献度を明らかにするためには、針葉樹人工林で定期的に実施される間伐や皆伐などの森林施業が、野ネズミに及ぼす影響についても明らかにする必要がある。

南九州の常緑広葉樹林で優占種となるブナ科のマテバシイ (*Pasania edulis*) の堅果は、秋から冬にかけての野ネズミの重要な餌資源となり、野ネズミの個体数変動に影響を及ぼす (Sone et al. 2002)。そこで、鹿児島大学農学部附属高隈演習林のマテバシイが優占する常緑広葉樹林とそれに隣接したスギ人工林において、マテバシイの堅果生産量や実生定着までの死亡過程、アカネズミとヒメネズミの個体数、行動圏、貯食活動について、継続的に調査を行った。また、調査期間中に、スギ人工林では、間伐や皆伐、それに続く地拵え、下刈り、といった施業が実施された。そこで、これらの施業が野ネズミの生息状況やマテバシイ堅果の貯食活動に及ぼす影響についても調査した。

これらの結果をもとに、本論文を作成した。第Ⅰ章では、マテバシイの堅果生産量や野ネズミの体重、繁殖率の季節変動や年次変動を調査し、マテバシイの堅果生産量が野ネズミの個体数変動を左右するメカニズムについて考察した。第Ⅱ章では、マテバシイの堅果生産から実生定着までに働く死亡要因とその働きの大きさを明らかにし、生命表を作成した。そして、生命表解析を通して、野ネズミによるマテバシイの堅果の採食が実生定着に及ぼす影響について考察した。第Ⅲ章では、発信機を装着したマテバシイ堅果を追跡することで明らかとなった、野外での野ネズミの貯食行動の実態についての結果をもとに、野

ネズミの貯食活動の戦略的意義と、それにより植物が得るフィットネスについて考察した。第Ⅳ章では、ラジオテレメトリー法を用いて野ネズミを追跡することで、野ネズミの種子散布者としてのポテンシャルを最も強く反映すると考えられる行動圏サイズや常緑広葉樹林と針葉樹人工林の林分間移動の実態を明らかにした。第Ⅴ章では間伐施業、第Ⅵ章では皆伐施業が野ネズミの生息状況や種子散布に及ぼす影響について評価した。それとともに、両施業地に放置された伐採木の残渣の形状や配置の違いがもたらす野ネズミへの効果の違いについても検討し、野ネズミによる施業地への堅果運搬と広葉樹の実生定着を促す残渣の配置方法を提案した。最後に総合考察として、これらの結果をもとに、樹木の分布拡大や更新の過程において、種子食性の森林性野ネズミは、種子捕食者であるだけでなく種子散布者としても働くのか、もしそうであれば、それはどのような条件の時なのか、どの程度貢献するのか考察した。

第 I 章 野ネズミの体重と繁殖活動に対するマテバシイの堅果生産量の影響

はじめに

アカネズミの個体数の年次変動は、ブナ科樹木の堅果生産量の影響を強く受けていることが知られているが (Saitoh et al. 2007)、ヒメネズミの個体数変動については、10 年以上継続した研究は行われていない。また、両種の繁殖期には、日本国内で地理的変異があり、Saitoh et al. (2007) の調査地である北海道では、夏に繁殖活動が行われるのに対して、本調査地では、秋から春にかけて行われる。そのため、堅果生産量とアカネズミの個体数の関係は、Saitoh et al. (2007) と本研究で異なる可能性もある。

そこで、堅果生産量がアカネズミとヒメネズミの繁殖に及ぼす影響を明らかにするため、1995 年から継続して行っている堅果生産量調査と野ネズミ捕獲調査の結果をもとに、堅果生産量とアカネズミとヒメネズミの個体数変動の関係を解析した。また、堅果生産量と繁殖を結び付ける要因となりうる野ネズミの体重変動に着目し、堅果生産量とアカネズミとヒメネズミの体重変動および個体数増加率の関係を解析し、堅果生産量の年次変動がアカネズミとヒメネズミの個体数を変化させるメカニズムについて考察した。さらに、両種の野ネズミの個体数変動パターンの違いとその要因を、2 種の種間関係から考察した。

調査地

本研究は、鹿児島県垂水市に位置する鹿児島大学農学部附属高隈演習林（北緯 31° 31′、東経 130° 46′、標高約 550 m）で行った（図 I-1）。年平均気温は 14.3°C、平均年間降水量は 3,460 mm である（高隈演習林調べ）。北向き斜面に広がる約 100 年生の常緑広葉樹二次林で、林冠は閉鎖しており、マテバシイが上層木の約 50% を占め、アカガシ (*Quercus acuta*)、ウラジロガシ (*Q. salicina*)、スダジイ (*Castanopsis sieboldii*)、ヤブニッケイ (*Cinnamomum yabunikkei*)、シロダモ (*Neolitsea sericea*)、タブノキ (*Machilus thunbergii*)、イスノキ (*Distylium racemosum*)、ウリハダカエデ (*Acer rufinerve*)、ヤ

マボウシ (*Cornus kousa*)、サカキ (*Cleyera japonica*)、シキミ (*Illicium anisatum*) などとも林冠を形成していた。また、低木層の被度は低く、サカキ、ヒサカキ (*Eurya japonica*)、イスノキ、ミヤマシキミ (*Skimmia japonica*)、シロダモ、イヌガシ (*N. aciculata*)、コガクウツギ (*Hydrangea luteovenosa*)、シキミなどで形成されていた。林床には、アリドオシ (*Damnacanthus indicus*) などが生育していたが、被度は極めて低かった。リターの堆積は悪く、そのほとんどが L 層で、未分解の落葉落枝の下に、桜島から噴出した火山灰が厚く堆積している。1994 年 10 月にこの調査林分内の南東から北西に向かって走っている尾根と北向き斜面上に 50×60m の調査地を設定した (サイト B、図 I-1)。1997 年 9 月には、サイト B の尾根の約 100m 上に 30×30m のサイト A を、約 120m 下に 40×30m のサイト C を調査地として新たに設定した (図 I-1)。サイト A~C の中心を横切るように幅 1~2 m の歩道が通り、調査地の南側は約 40 年生のスギ (*Cryptomeria japonica*) の人工林に接している。

調査方法

1. 野ネズミの標識再捕調査

1997 年 4 月から、南東から北西に向かって走る尾根をまたぐように、広葉樹林内に約 7 m 間隔で 111 ヶ所 (サイト A : 5×5、サイト B : 8×7、サイト C : 5×6) のトラップステーションが設定された (図 I-1)。各トラップステーションには生け捕り用かご罠 (9×10×17 cm または 9×11×15 cm) を 1 つずつ設置した。罠内には、餌として生ピーナツとヒマワリの種子を入れた。罠には、捕獲された野ネズミが雨に濡れないよう、ビニール袋をかぶせた。毎月 1 回 4~5 夜連続で捕獲調査を実施した。しかし、1~3 月は、寒さにより捕獲された個体が罠の中で死亡する可能性があったため、捕獲調査を中断した。夕方に罠を設置し、翌朝罠を見回り、初めて捕獲された個体には指切り法で個体識別を施し、体重、個体識別番号、性、繁殖状態、その他身体的特徴を記録した後、捕獲地点に放逐した。

2. 堅果生産量

1995 年 9 月中旬に、調査プロット全体に 10~20m 間隔で 40 個（サイト A : 8 個、サイト B : 24 個、サイト C : 8 個）のシードトラップ（50×50cm）を設置した。シードトラップは、野ネズミのみが侵入可能なように、3 本の木製の支柱で支え、地上 1m の高さに設置された。毎年、9 月上旬~11 月下旬にかけて、約 1 週間間隔で、各トラップ内の堅果の数を数え、その際、採食の有無をチェックした。新たに落下した堅果には、調査日を示す番号をフェルトペンで記した。マークされた堅果数の調査日間の変化から、野ネズミによるトラップ内での堅果の採餌およびトラップからの持ち去りをチェックした。なお、インクでのマークは、アカネズミ属による堅果の消費や運搬のどちらにも影響しない (Sone and Kohno 1996, 1999)。また、毎年 10 月末に、調査地付近の地上から任意に 1,000~8,000 個の堅果を収集し、健全率を算出し、これらの値をもとに、地上に落下した健全な堅果量を算出した。

3. データ解析

データ解析にあたり、月ごとの調査日数は 4~5 夜と異なったが、5 夜目には新規個体はほとんど捕獲されなかった。そこで、毎月の 4~5 夜連続の捕獲調査におけるサイト A~C の捕獲個体数の合計をその月の個体数とした。第 II 章で詳細を後述するが、マテバシイの堅果の最も重要な死亡要因はアカネズミとヒメネズミによる捕食で、これら 2 種のネズミにとっても、秋から冬の最も重要な餌資源がマテバシイの堅果である。そのため、10~12 月のアカネズミとヒメネズミの餌条件の指標としては、1 個体が利用できる堅果量が最も妥当性が高いと考えられる。そこで、毎年の 1 m² あたりの健全なマテバシイの堅果の落下数をアカネズミとヒメネズミの捕獲個体数の合計値で割った値を「餌条件」とした。10 月の餌条件は堅果落下数を 10 月の捕獲個体数、11 月の餌条件は 10~11 月の捕獲個体数の合計値、12 月の餌条件は 10~12 月の捕獲個体数の合計値で堅果落下数を除した値を用いた。本研究では、アカネズミとヒメネズミの体内の栄養状態の指標として、体重を用いた。ただし、メスに関しては、妊娠による体重増加かエサによる体重増加か判断すること

が困難なため、オスについてのみ体重変動を解析した。

オスの成熟個体の体重変動を分析するにあたり、未成熟個体の成長による体重増加の影響を排除するため、また、成熟した個体に占める繁殖兆候を示した個体の割合を算出するため、繁殖可能な「成熟個体」とそうでない個体を区別する必要がある。性成熟した個体は繁殖期に入ると、オスは睪丸が肥大し、性器から尾の付け根にかけて大きく膨らむ。メスは膣口が開き、出産直前になると乳房付近の毛が抜け落ち、乳頭が目立つようになる。今回は、各個体についての初めて繁殖兆候がみられたときの体重の平均値とその 95%信頼区間を算出し、その下限値以上の体重を持つ個体を「成熟個体」と定義した。これにより、アカネズミのオスが体重 38.3 g 以上、メスが 29.2 g 以上、ヒメネズミのオスが 13.2 g 以上、メスが 13.8 g 以上の個体を「成熟個体」とした。

さらに、成熟個体を、繁殖兆候を実際に示していた「繁殖個体」と、示していなかった「非繁殖個体」に区別した。そして、成熟個体に占める「繁殖個体」の割合を「繁殖個体割合」と定義した。また、翌年の 4～6 月の捕獲個体数の合計値を 10～12 月の成熟個体数の合計値で割った値を「個体数増加率」とした。

堅果生産量の年次変動とアカネズミおよびヒメネズミの個体数変動の同調性を調べるため、各年のアカネズミとヒメネズミの捕獲個体数の前年からの増減が堅果生産量の増減と一致する確率と一致しない確率に差があるのか否かを、二項検定を用いて調べた。体重によって繁殖活動に差があるのか調べるため、繁殖個体の体重と非繁殖個体の体重の平均値を t ー検定を用いて比較した。ただ、メスに関しては、繁殖期には妊娠している個体が出現するが、妊娠初期段階では、妊娠個体と非繁殖個体を区別することは困難である。そのため、繁殖個体と非繁殖個体の体重の比較はオスのみで行った。アカネズミとヒメネズミの体重と個体数増加率の餌条件との関係を両者の相関係数を用いて検討した。

結果

1. 堅果生産量と野ネズミ個体数

1997～2007 年には、マテバシイ堅果は、毎年 9 月下旬～11 月下旬にかけて落下した。図 I-2 に、1997～2007 年のマテバシイの堅果生産量と堅果落下後の 10 月から翌年 9 月までを 1 年間としたアカネズミとヒメネズミの捕獲個体数の年次変動を示す。健全堅果の落下数は、最小が 2004 年の 3.3 個/m²、最大が 2003 年の 38.7 個/m²で、年次変動が大きかった。

1997 年 4 月～2010 年 9 月の総捕獲個体数は、アカネズミのオスが 499 個体、メスが 402 個体、ヒメネズミのオスが 235 個体、メスが 244 個体であった。ハタネズミ (*Microtus montebelli*) とヒミズ (*Urotrichus talpoides*) も稀に捕獲されたが、95%以上はアカネズミとヒメネズミであった。1997 年～2007 年のアカネズミの捕獲個体数の前年からの増減は、2003 年を除く全ての年に、堅果生産量の増減と一致しており、堅果生産量とアカネズミの個体数の増減が一致する確率は偶然によって決まる確率よりも有意に高かった (二項検定、 $P=0.011$)。これに対して、ヒメネズミの捕獲個体数の前年からの増減は、1999～2001 年と 2003 年が堅果生産量の増減と一致せず、堅果生産量とヒメネズミの個体数の増減が一致する確率は偶然によって決まる確率と有意な差はなかった (二項検定、 $P=0.377$)。

2. 体重と繁殖個体割合の季節変動

図 I-3 に、アカネズミとヒメネズミの成熟個体のオスの平均体重とオスとメスの繁殖個体割合の季節変動を示す。アカネズミのオスの成熟個体の平均体重は、冬から春にかけて減少し、6 月が最小となった。その後、夏から秋にかけて増加し、9～10 月が最大で、11 月以降減少した。繁殖個体割合は、オスは 6～7 月、メスは 6～9 月に極めて低く、オスは 9 月、メスは 10 月から増加し、オスとメスともに 12 月以降減少した。ヒメネズミのオスの体重とオスとメスの繁殖個体割合の季節変動はアカネズミと類似しており、オスの成熟個体の体重は 9～11 月がピークで、繁殖個体割合はオスが 9～11 月、メスが 11 月にピークであった。アカネズミとヒメネズミともに、オスの成熟個体の体重と繁殖個体割合のピークは堅果落下時期と一致しており、メスの繁殖個体割合のピークは、それらよりも 1～2 ヶ月遅かった。

体重 25 g 未満のアカネズミ、12 g 未満のヒメネズミは毛の色が黒いものが多く、このような個体は 12 月～5 月に出現した。

3. 餌条件と野ネズミの体重と個体数増加率の関係

繁殖個体割合のピークである 9～11 月のオスの成熟個体の平均体重 (\pm SD) は、アカネズミでは、繁殖個体が 52.5 ± 5.7 g ($n=128$)、非繁殖個体が 51.1 ± 6.1 g ($n=154$) で、繁殖個体の方が有意に重かった (t -検定、 $P = 0.048$)。ヒメネズミでは、繁殖個体が 19.6 ± 2.2 g ($n = 89$)、非繁殖個体が 19.2 ± 2.7 g ($n = 44$) で、有意差はなかった (t -検定、 $P = 0.318$)。

図 I-4 に、各年の 10～12 月の餌条件とアカネズミとヒメネズミのオスの成熟個体の平均体重の関係を示す。アカネズミとヒメネズミともに、10 月よりも 11 月、11 月よりも 12 月の相関係数が大きくなり、12 月には有意な正の相関がみられた。

図 I-5 に、各年の 10～12 月のオスの成熟個体の平均体重と翌春の個体数増加率の関係を示す。アカネズミとヒメネズミともに、10 月の体重と翌春の個体数増加率に有意な相関はみられなかった。11 月と 12 月の体重と翌春の個体数増加率の関係は、アカネズミで有意な正の相関がみられたのに対して、ヒメネズミでは、10 月の体重と同様、11 月と 12 月の体重も翌春の個体数増加率と有意な相関がみられなかった。

図 I-6 に、12 月の餌条件と翌春の個体数増加率の関係を示す。アカネズミでは餌条件と個体数増加率に有意な正の相関がみられたのに対して、ヒメネズミでは餌条件と個体数増加率に相関はみられなかった。

考察

本研究では、アカネズミとヒメネズミのオスの体重およびオスとメスの繁殖個体割合の季節変動は類似しており、両種とも繁殖個体割合は秋から春にかけて高く、この時期が、本調査地の繁殖期といえる (図 I-3)。これまで、アカネズミとヒメネズミの繁殖活動に関して、全国的な規模で多くの研究がなされている。我が国におけるアカネズミとヒメネ

ズミの繁殖期は、緯度や標高により異なり、北日本や高標高地では春～夏に 1 回（宮尾ら 1967；近藤・阿部 1978）、中央部では春と秋の 2 回（兼松 1973；村上 1974；Kondo 1982；高田 1983；立石・白石 1992）、九州では秋から春の年 1 回（吉田 1971；大石ら 2010）繁殖期がみられる。鹿児島県の本調査地の繁殖期は、それらのうちの九州における秋から春の年 1 回型の繁殖期と一致した（図 I-3）。

メスの繁殖個体割合は、オスの繁殖個体割合よりも 1～2 ヶ月遅れて変動した（図 I-3）。オスの繁殖兆候は、メスと交尾するための準備であるのに対して、メスの繁殖兆候は、主に、妊娠時、出産時、授乳時のものであるため、オスよりも遅れて繁殖個体割合が高くなったと考えられる。

アカネズミとヒメネズミともに、オスの体重と繁殖個体割合のピークが一致しており、9～11 月であった（図 I-3）。アカネズミとヒメネズミの繁殖活動の開始時期と堅果落下の開始時期が一致する本調査地では、堅果生産量の年次変動が両種のネズミの繁殖活動に対して、重要な役割を担っていると考えられる。しかし、体重の増加は、堅果が落下する前の 7～8 月から認められた（図 I-3）。アカネズミとヒメネズミは、夏場に昆虫類や節足動物を多く摂食しており（太田 1968；曾根ら 1986）、このことが夏の体重増加に寄与していたと考えられる。

アカネズミでは、10～12 月の餌条件と体重の正の相関関係は、時間経過に伴い顕著になり、12 月には有意な相関がみられた（図 I-4）。堅果が落ち始めた直後の 10～11 月は、餌条件が悪い年でも、地上に落下した堅果が全て消費されていることはなかったため、餌条件が良い年と悪い年の差が表れにくかったのではないかと考えられる。しかし、餌条件の悪い年は、地上の堅果が消費され尽くされる時期が早く、それに伴い体重が減少し始める時期も早く、繁殖期の後半になるほど餌条件の影響が顕著になったのだと推察される。また、11 月と 12 月の体重と個体数増加率（図 I-5）および餌条件と個体数増加率（図 I-6）の間にも有意な正の相関がみられ、繁殖個体割合がピークである 9～11 月の体重は、非繁殖個体よりも繁殖個体の方が重かった。繁殖活動には、生命維持以外にも多くのエネ

ルギーを消費するため、栄養状態が良好で体が大きく、体内のエネルギーの蓄えが十分な個体の方が積極的に繁殖活動を行うと推察される。また、野ネズミは繁殖期に入ると、攻撃的になる（斉藤 1984）。これは、オスでは、他のオスとのメスをめぐる競争のため、メスでは、排他的な縄張りを守るためだと考えられ、体重の増加は、このような競争においても有利に働くと考えられる。これに対して、餌不足や他個体との競争に負けたことが原因で体重を増やせず、十分なエネルギーを蓄えられなかった個体は、繁殖活動が活発ではなく、繁殖期間も短かったと考えられる。この場合、オスは交尾相手のメスを探すことよりも自分自身の生命維持のため、餌探しにエネルギーのほとんどを費やし、オスとメスが接触する機会が減少する。妊娠できたメスも、自分自身の生命維持を優先して流産したり、出産に成功した場合でも育児放棄したりすることも考えられる。オスによる子殺しはライオンなどでよく知られているが、げっ歯類に関しては、メスも子殺しをすることが知られている（斉藤 1986）。これは、育児環境が著しく悪い場合、その時点での育児コストを削減して、そのメスの生涯の繁殖成功率を最大化するためだと考えられている（Wasser and Barash 1983）。その結果、餌条件が悪い年には、繁殖成功率や個体群としての繁殖率が低下する。Pitelka（1958）もレミング（ネズミ科ハタネズミ亜科のうちレミング属・クビワレミング属などのネズミの総称）について、「高密度のレミング個体群は植物量の不足から栄養状態が悪くなり、繁殖力が衰退して、個体数は減少する」と主張した。それに対し餌条件が良い年は、長く体重維持が可能で、その分、繁殖期も長くなる。繁殖活動に投資できるエネルギーが多く、繁殖期が長くなれば、オスは、活発に長い期間メスを探すことができ、オスとメスが接触する機会が多くなり、メスの妊娠率は高くなる。それに伴い、出産・育児の成功率も高くなり、繁殖成功率が高くなる。その結果、翌年の個体数増加率が高くなったと推察される。モリアカネズミとキクビアカネズミでも、種子落下量が少なかった年は幼体の出現数が少なく、多かった年は幼体の出現数が多かったと報告されている（Flowerdew 1985）。以上のようなメカニズムが関係して、本調査地では、マテバシイの堅果生産量がアカネズミの個体数増加率を左右するため、堅果生産量の年次変動とアカ

ネズミの個体数の年次変動は一致する年が多かったと考えられる（図 I-2）。

これに対して、ヒメネズミでは、10～12 月のいずれの体重も個体数増加率との間に有意な相関がみられず（図 I-5）、12 月の餌条件と個体数増加率の関係にも有意な相関はみられなかった（図 I-6）。また、9～11 月のオスの体重は、繁殖個体と非繁殖個体で差がなく、堅果生産量の年次変動と捕獲個体数の年次変動が一致しない年も少なくなかった（図 I-2）。

アカネズミとヒメネズミの種間関係において、アカネズミは同所的に生息するヒメネズミに対して、一方的に優位であると報告されている（Sekijima and Sone 1994）。箕口（1988）も、ブナ（*Fagus crenata*）の堅果生産量に応じて、アカネズミの個体数が大きく変動したのに対して、ヒメネズミの個体数の年次変動は小さく、アカネズミの個体数に対して相補的に変動することを報告している。そのため、ヒメネズミは、堅果が豊作な年に、秋に栄養状態が良好であったとしても、その後、急激に増加するアカネズミの影響で、個体数が増加することはないのではないかと推察される。したがって、ヒメネズミの個体数変動は、餌条件だけでなく、アカネズミとの種間関係にも左右されることが考えられる。

また、アカネズミが乱婚制または一夫多妻制なのに対して、ヒメネズミは繁殖期にペアで縄張りをつくる（Oka 1992）。そのため、アカネズミと比較して、ヒメネズミの方が、行動圏内での同種個体に対する排他性が強いといえる。そのため、空間的な制約も個体数増加の制限要因となり、堅果生産量が直接個体数増加に結びつかないと考えられる。

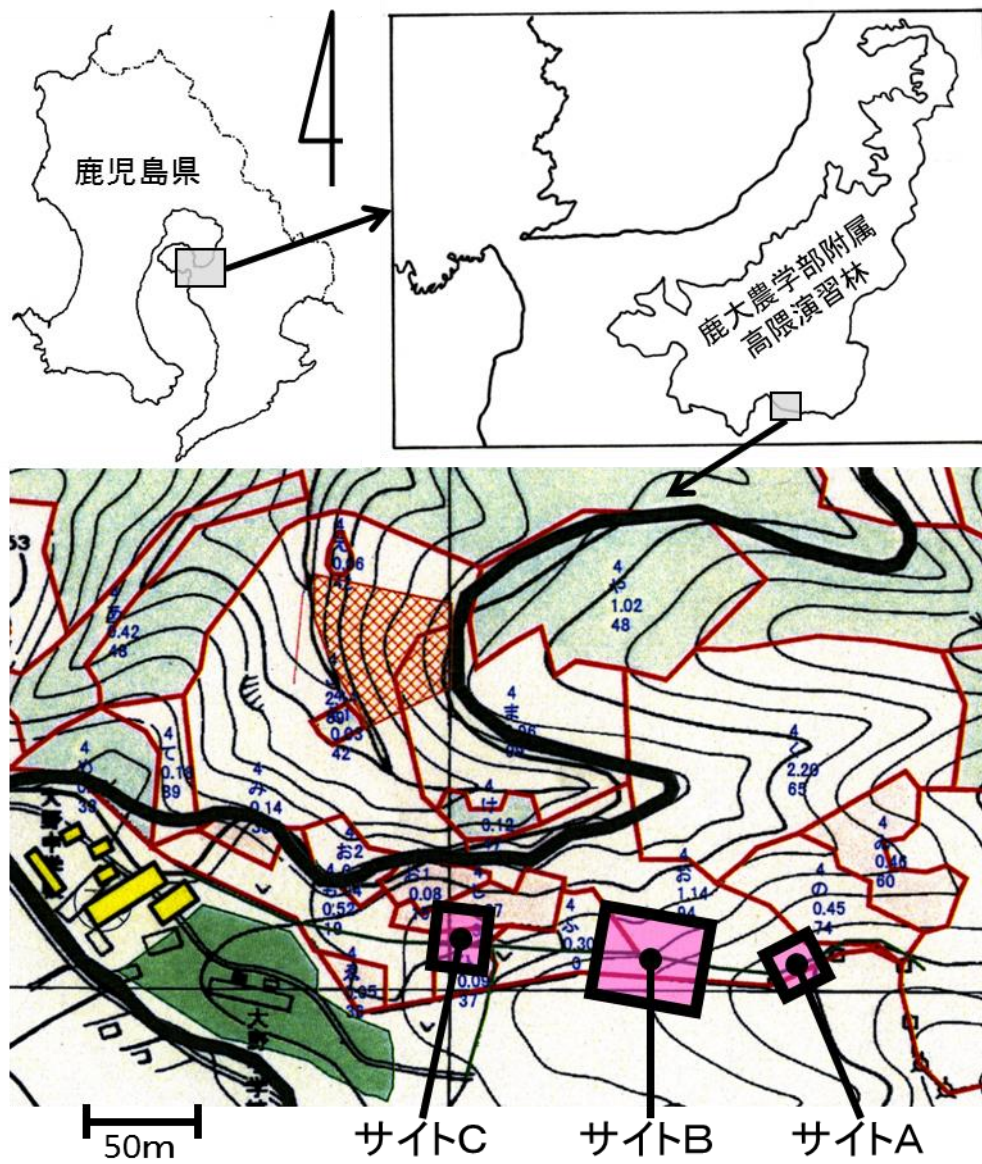


図 I —1. 調査地概要

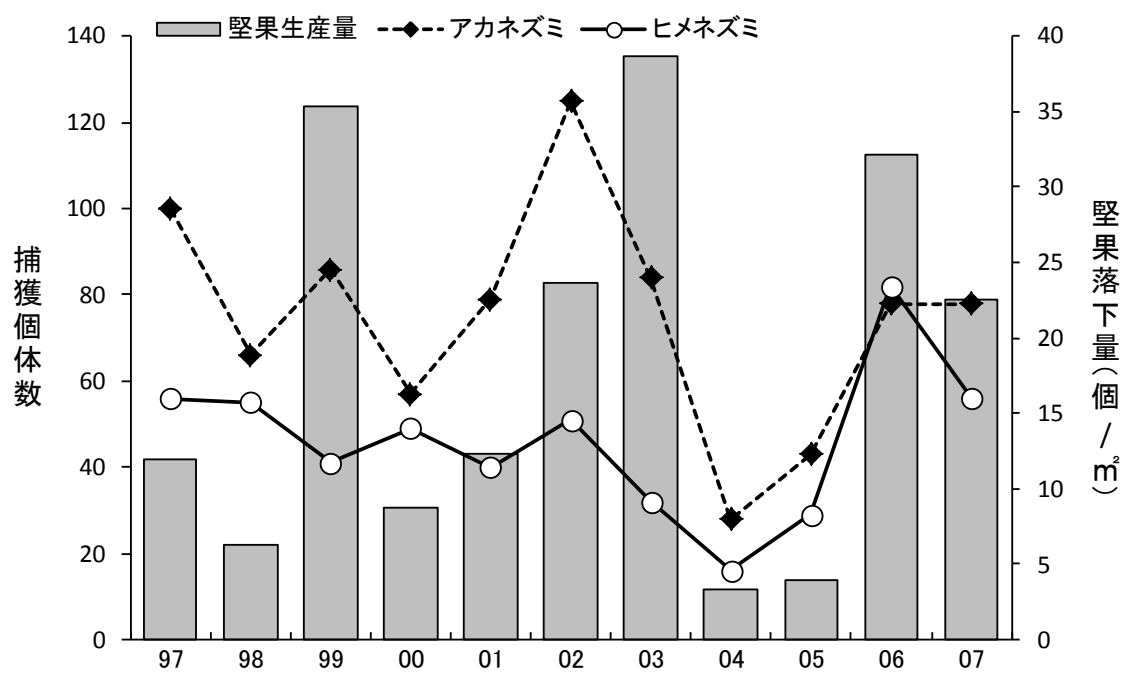


図 I-2. マテバシイの堅果生産量とアカネズミとヒメネズミ捕獲個体数の年次変動

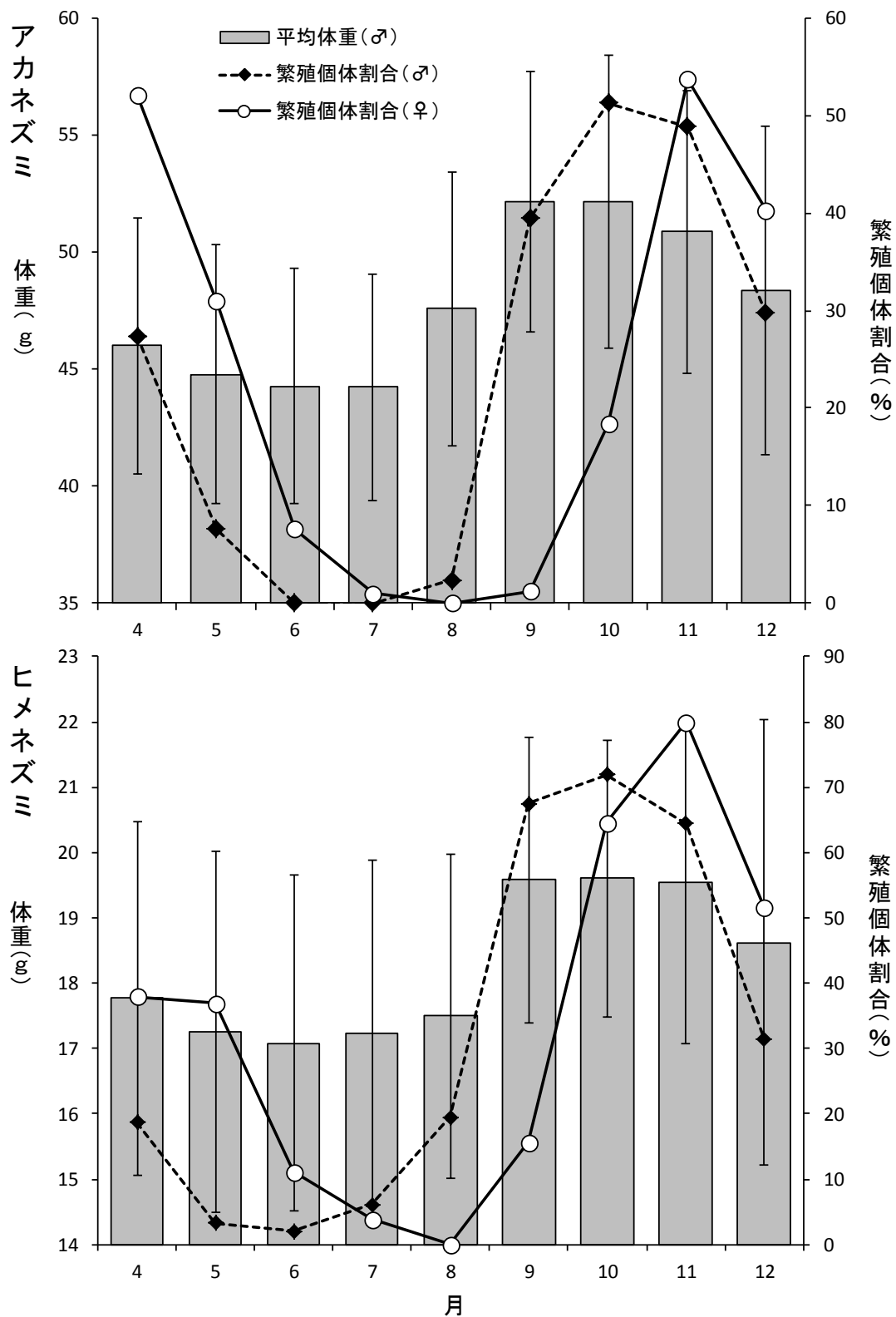


図 I -3. 1997～2010 年におけるアカネズミとヒメネズミのオスの成熟個体の平均体重とオスとメスの繁殖個体割合の季節変動
縦のバーは標準偏差を示す。

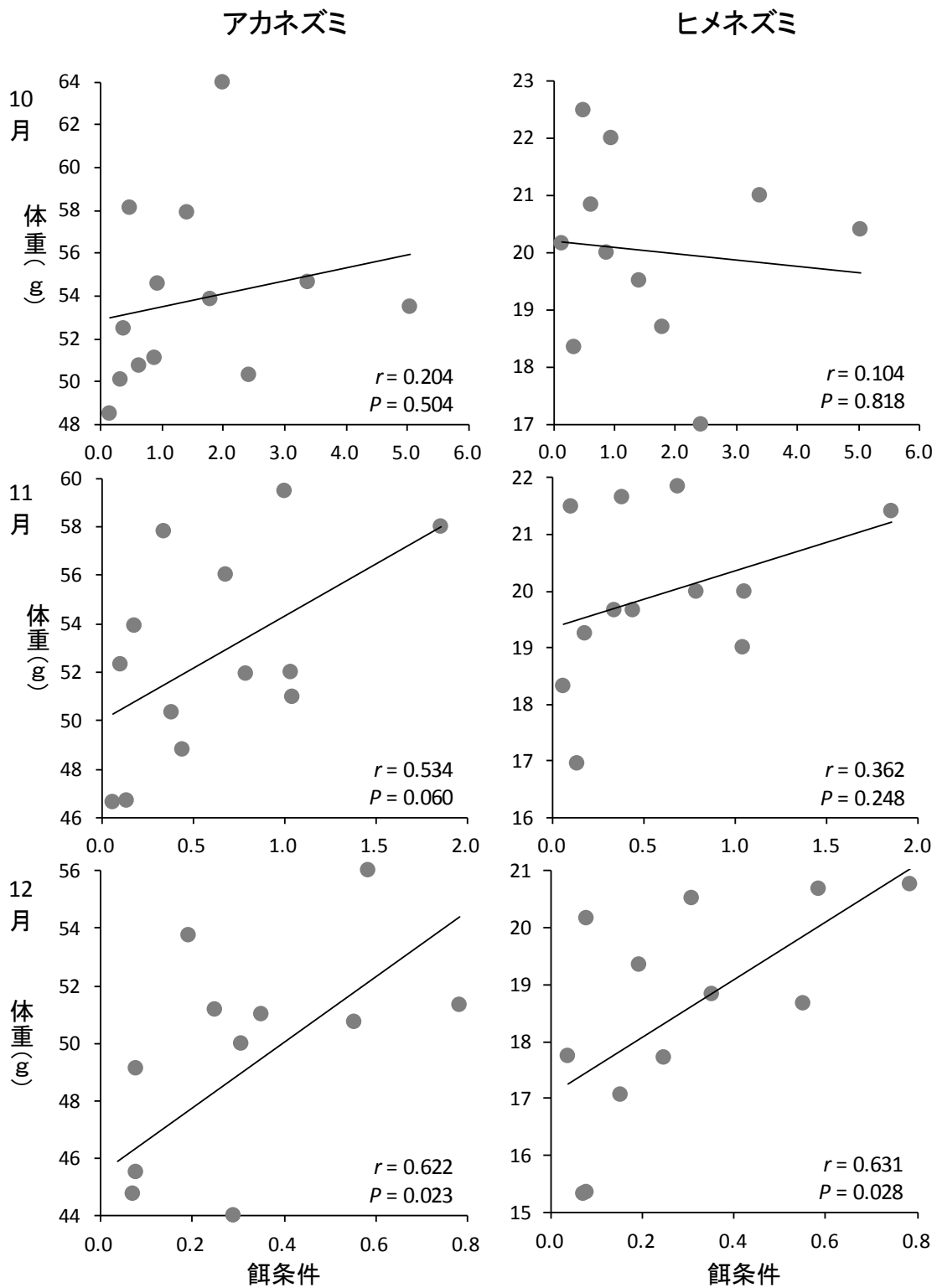


図 I-4. 各年の 10~12 月の餌条件とアカネズミとヒメネズミのオスの成熟個体の平均体重の関係
餌条件 = 堅果生産量 (個/ha) / 野ネズミ捕獲個体数

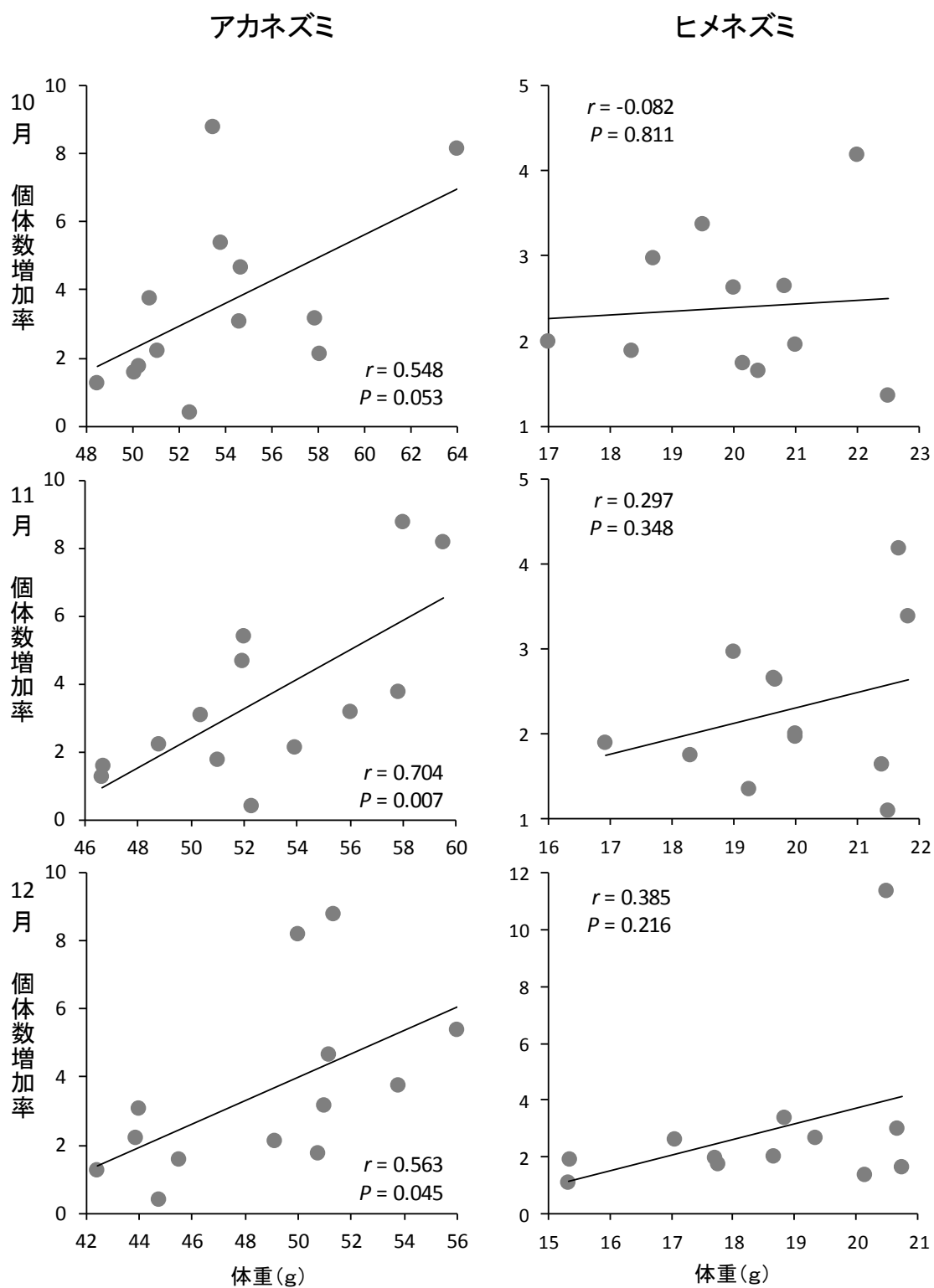


図 I -5. 各年の 10～12 月のアカネズミとヒメネズミのオスの成熟個体の平均体重と翌春の個体数増加率の関係
 個体数増加率 = 翌年 4～6 月の捕獲個体数 / 10～12 月の成熟個体の捕獲個体数

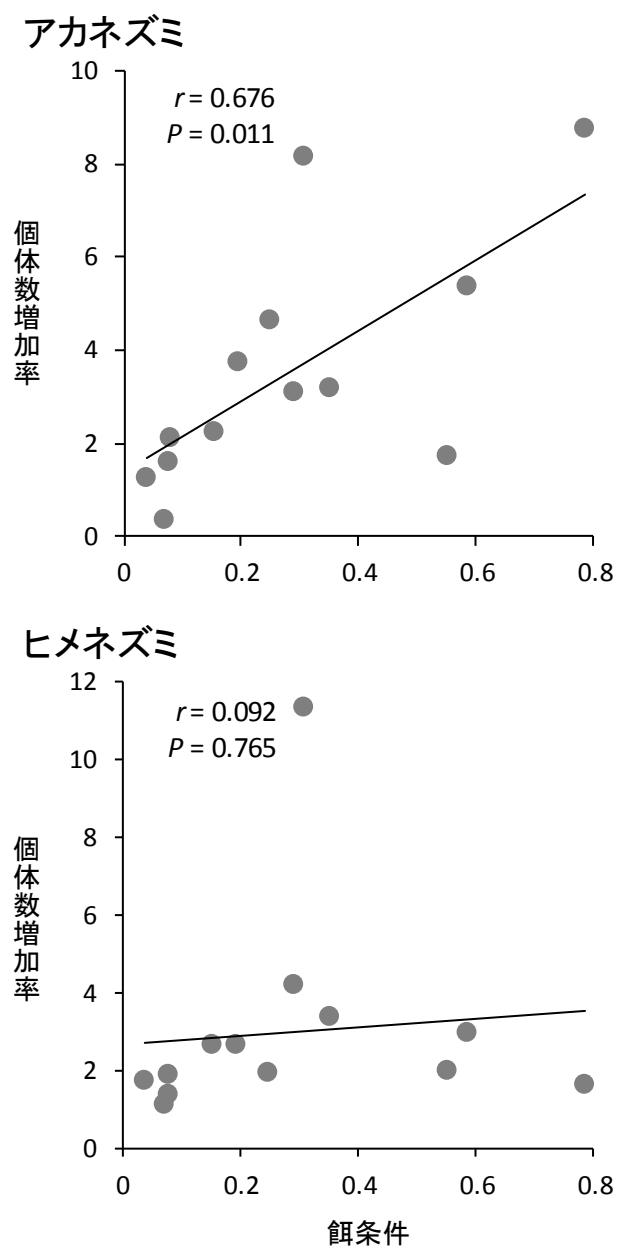


図 I-6. 各年の 12 月の餌条件と翌春のアカネズミとヒメネズミの個体数増加率の関係

第Ⅱ章 マテバシイの実生定着に関わる野ネズミの役割

はじめに

樹木は、更新のため種子を生産・散布し、分布域を拡大するが、種子散布者の役割を担うことが期待される動物に野ネズミがあげられている (Vander Wall 1990)。そのため、マテバシイの更新に対して、野ネズミが重要な役割を担っていると考えられる。第Ⅰ章では、マテバシイの堅果生産量が野ネズミの個体数変動を左右することが明らかとなった。そこで、本章では、第Ⅰ章とは逆方向の作用である野ネズミがマテバシイの更新に与える影響について検討する。しかし、種子は、野ネズミだけでなく、その他の多くの種子食性、雑食性動物にとっての餌資源でもある。樹木によって生産される多くの種子は、母樹での哺乳類や昆虫による採食 (田中ら 1989; Maeto 1995; Sone et al. 2002)、地上に落下後の哺乳類による採食 (Shaw 1968; Watts 1968; Zemanek 1972; Sato 2000; Shimada 2001; Sone et al. 2002)、哺乳類や昆虫、微生物による発芽した堅果の採食 (上田ら 1993; Sone et al. 2002) など、発生源から様々な要因による死亡の危険が伴うため、その大部分は実生として定着できない (Sone et al. 2002)。したがって、種子生産から実生定着までの期間における種子の被食やそれ以外の要因による種子の死亡は、樹木の更新に対して深刻なダメージをもたらすと考えられる。

そこで、本章では、1995～2008 年の 14 年間に生産されたマテバシイの堅果が実生として定着するまでに作用する死亡要因とその働きを調査し、生命表を作成した。そして、生命表解析を通して、マテバシイの更新成功に必要な条件や決定要因、この過程における野ネズミの役割について考察する。

調査地

調査は、第Ⅰ章のサイト B (図Ⅰ-1) で実施した。

調査方法

1. 野ネズミの標識再捕調査

第 I 章で記述した標識再捕獲調査（第 I 章の方法 1）と同様の方法を用いて野ネズミの生息状況を調査した。捕獲された個体を、高頻度で捕獲された「定住個体」と時折捕獲される個体に区分した。定住個体は、堅果落下開始後 3 ヶ月（10～12 月）の調査日の半分以上で捕獲された個体および 12 月と翌年 4 月の調査の両方で捕獲された個体と定義し、各年の定住個体数を算出した。ただし、1995 年においては、1995 年 12 月～1996 年 6 月に調査を中断したため、1995 年 11 月と 1996 年 7 月の両方の調査で捕獲された個体を定住個体とした。10～12 月には調査日の半分以上で捕獲されたが、翌年 4 月に捕獲されなくなった個体は 0.5 個体としてカウントした。

2. 堅果生産量

サイト B にて、第 I 章の堅果生産量調査（第 I 章の方法 2）と同様の方法を用いて、1995～2008 年の各年の堅果生産量を調べた。これに加え、樹上の堅果の死亡率を評価するため、毎年、1,000～8,000 個の地上に落下した堅果を任意に採集し、それらを健全、シイナ（成熟失敗）、哺乳類（主にムササビ（*Petaurita leucogenys*）による樹上での採食、昆虫（主にシギゾウムシ類（*Curculio*）による採食の 4 つのグループに分け、計数した。

3. 落下した堅果の野ネズミによる持ち去りと哺乳類による採食

1995 年 9 月に、調査地の北東、中央、南西の 3 ヶ所に、1×1m の地表プロットを 4 つずつ設定した。各プロットの地表に新たに落下した堅果には、堅果ごと異なる番号をつけ、全ての健全堅果が消失するまで約 1 週間間隔で、各堅果の有無をチェックした。堅果が地表プロット上で採食された場合、残された殻に記された番号を記録し、殻についた歯型や赤外線センサー付きカメラ（Fieldnote II、麻里府、岩国、日本）によるカメラトラップを用いて、捕食者の種を特定した。これらの情報をもとに、地表プロット上での野ネズミや大型・中型哺乳類による落下堅果の捕食と野ネズミによる地表プロットからの運搬の割合を評価した。

4. 野ネズミにより運搬された堅果の追跡

1995 年 9 月に 3 ヶ所の地表プロットの周辺にフードステーション (FS) を設定した。野ネズミのみがフードステーションの堅果を利用できるよう、各 FS を 8mm メッシュの金網のかご (30×30×20cm) で覆い、地表とかごの間に 5 cm ほどの隙間を設けた。野ネズミに運搬された堅果を追跡するため、各堅果の果皮に防水ボンド (コニシ、東京、日本) で小型発信機 (9×7×20mm、アンテナの長さ 11cm、重さ 2.1g、model 393 または F515、ATS、Isanti、ミネソタ州) を装着した。発信機を装着された堅果 (T-堅果) の重さは、堅果の重量と発信機およびボンドの重量を合わせて 5.0~7.0 g であった。マテバシイ堅果への発信機の装着は野ネズミの貯食活動に影響しない (Sone and Kohno 1996)。各 FS には、FS ごとに異なるマークを施した 10~50 個のマテバシイ堅果および 2~3 個の T-堅果を設置した。1~7 日間隔で FS の T-堅果の有無をチェックし、T-堅果が運搬されていた場合には、受信機 (FT-690mk II、Vertex Standard、東京、日本) を用いて各 T-堅果の位置を特定し、堅果の状態 (採食または貯食)、場所 (FS からの距離と方位)、その他周辺の環境の特徴を記録した。T-堅果が採食されていた場合には、新たな T-堅果を作成し、FS に再設置した。貯食されていた場合には、T-堅果を貯食場所に戻し、追跡を継続した。毎年 16~57 個の T-堅果を追跡した。

5. 人工貯食された堅果の追跡

貯食された堅果の死亡率や貯食者以外の個体による盗難を調査するため、1996~2008 年の堅果落下時期終了後、地中に堅果を人工的に埋めた。野ネズミは 1 つの堅果をリタ一下に埋める「分散貯食」と、4~5 個の堅果を地中 10~15cm の深さに埋める「集中貯食」を行う (Sone and Kohno 1996, 1999)。そこで、調査地内に約 7~10 m 間隔で均一に分布するよう、分散貯食プロットと集中貯食プロットを設定した。分散貯食プロットと集中貯食プロットとして、1996 年に 24 本ずつ、1997 年と 1998 年に 40 本ずつ、1999 年に 53 本ずつ、2000~2008 年に 55 本ずつの下層木を選抜し、それら下層木の周辺をそれぞれの貯食プロットとした。選抜された下層木には、地上からの高さ約 1.5 m の位置にカラ

テープで標識した。分散貯食は、選抜木から約 20 cm 離れた 4 ヶ所（選抜木を中心に 90° 間隔）に 1 個ずつ堅果を地中 5 cm 未満の深さに埋めた。集中貯食は、選抜木から約 20 cm 離れた 1 ヶ所に 堅果を 5 個ずつ地中 10~15 cm に埋めた。1~4 ヶ月間隔で各貯食堅果の生存をチェックした。人工貯食された堅果が消失しており、直径 10 cm 以上の堅穴が残っていた場合には大型・中型哺乳類に堅果が採食されたとみなし、直径 3~4 cm の横向きまたは縦向きの坑道があった場合には堅果が野ネズミによって持ち去られたとみなした。

6. データ解析

マテバシイの堅果について、母樹での堅果生産から実生定着までの死亡の年次変動に最も寄与する要因（「key factor」）を決定するため、1995~2008 年に生産された堅果の実生として定着するまでの生命表を作成した。Sone et al. (2002) の方法をもとに、毎年、母樹での堅果生産から実生定着までの全死亡（Total K）を、樹上での死亡（ k_1 ）、落下から発芽までの死亡（ k_2 ）、発芽から定着までの死亡（ k_3 ）の 3 つのステージに分けた（表 II-1）。さらに各ステージでの死亡要因を 3~4 つに細分化した（表 II-1）。K 値、 k_i 値、 k_{ij} 値は次のように算出した（Varley and Gradwell 1960）。

$$K = \log (\text{母樹での堅果生産数}) - \log (1 \text{ 年目の実生定着数})$$

$$k_i = \log (\text{ステージ } i \text{ の開始時の堅果数}) - \log (\text{ステージ } i + 1 \text{ の開始時の堅果数})$$

$$\begin{aligned} k_{ij} &= \log (\text{ステージ } i \text{ での死亡要因 } j \text{ が作用する前の堅果数}) \\ &\quad - \log (\text{ステージ } i \text{ での死亡要因 } j \text{ が作用した後の堅果数}) \\ &= -\log (kq_{ij}) \end{aligned}$$

ここで、 q_{ij} はステージ i での死亡要因 j による死亡率である。また、K 値、 k_i 値、 k_{ij} 値は次のような式が成立する。

$$K = k_1 + k_2 + k_3$$

$$k_1 = k_{11} + k_{12} + k_{13}$$

$$k_2 = k_{21} + k_{22} + k_{23}$$

$$k_3 = k_{31} + k_{32} + k_{33} + k_{34}$$

堅果生産から実生定着までの各ステージで、2 つ以上の死亡要因が堅果に作用した。しかし、今回は、これらの死亡要因が働く順序は明らかにできなかった。そこで、各ステージでは各死亡要因が堅果に同時に作用すると仮定して、各要因での死亡率を評価した。

Podoler and Rogers (1975)によって示された回帰分析法 (regression method) を用いて、key factor を特定した。この方法では、 k_i 値は K 値を x 軸に、 k_{ij} 値は k_i 値を x 軸にした時の y 軸にプロットされ、Pearson の積率相関係数の最も大きい死亡要因が key factor として示される。さらに、各要因による死亡率と堅果の密度の関係も調べた。

結果

1. マテバシイの堅果生産量の年次変動

シードトラップ内に落下した堅果が動物に採食・運搬されることは極めて稀であった。母樹で生産された各年の堅果数は 38,000~692,000 個/ha と推定され、年によって大きく変化した。本研究では、便宜的に、堅果生産量を、豊作(>400,000 個/ha)、やや豊作(250,000~400,000 個/ha)、並作(100,000~250,000 個/ha)、凶作(<100,000 個/ha) の 4 つに区分した。この基準に従って、1996、1999、2003、2006 年を豊作、2002、2007 年をやや豊作、1995、1997、2000、2001 年を並作、1998、2004、2005、2008 年を凶作の年とした。

2. 野ネズミの定住個体数の年次変動

秋から冬にかけて捕獲された定住個体数は、アカネズミが 1.0~16.5 個体、ヒメネズミが 1.0~13.5 個体であった。定住個体数は両種とも、1996 年が最も多く、類似した年次変動パターンを示した。定住個体数のアカネズミとヒメネズミの合計は、2.0~30.0 個体であった。定住個体数を、多い (≥ 10 個体)、少ない (<10 個体) と便宜的に分類すると、1996~1998 年、2001~2002 年、2006 年、2008 年が多い年、1995 年、1999~2000 年、2003~2005 年、2007 年が少ない年と分類された。堅果落下後からの 1 年間で評価した第

I 章の野ネズミ個体数と異なり、堅果落下直後の定住個体数で評価した本章の野ネズミ定住個体の年次変動は、堅果生産の年次変動とあまり同調しなかった。豊作またはやや豊作であった年でも、1996、2002、2006 年の野ネズミ定住個体は多く、1999、2003、2007 年は少なかった。並作および凶作の年も、野ネズミの定住個体が多い年と少ない年は 4 年ずつであった。

3. 母樹での堅果生産から実生定着までの死亡率

表 II-2 に、1995～2008 年に生産されたマテバシイ堅果についての翌年に実生として定着するまでの生命表を示す。

樹上での死亡率は 19.1～52.4%であった。最大の死亡要因はシイナであった（10.7～47.6%）。他の重要な死亡要因は、シギゾウムシの幼虫による採食で、その死亡率は 4.8～23.8%であった。ムササビによる採食などの他の要因による死亡率は低かった（0.0～2.1%）。

1995～2008 年における健全な堅果の地上への落下数は、12,000～443,000 個/ha であった。それらのうち、地表プロットでは、野ネズミによる運搬・採食と大型・中型哺乳類（イノシシ（*Sus scrofa leucomystax*）、アナグマ（*Meles meles anakuma*）、タヌキ（*Nyctereutes procyonoides viverrinu*））による採食の合計で、31.0～99.6%が死亡した。野ネズミと大型・中型哺乳類が要因の死亡率は、年により大きく異なり、野ネズミによる運搬・採食が 0.0～99.6%、大型・中型哺乳類による採食が 0.0～67.7%であった。貯食された堅果の死亡率は非常に高かった（76.5～100.0%）。腐朽および他の要因も貯食堅果の 0.0～2.7%を死亡させた。その結果、堅果の 97.6～100.0%が、発芽前に死亡した。地表落下と野ネズミによる運搬・貯食を合わせたこのステージ全体の死亡率は、野ネズミによるものが 20.0～100.0%、大型・中型哺乳類によるものが 0.0～78.4%であった。14 コホートうちの 3 コホート（1995 年、2005 年、2006 年）では、大型・中型哺乳類による死亡率は非常に低かった（0.0～3.2%）。

発芽した堅果数は、0～18,000 個/ha であった。発芽から実生定着までの死亡率は 12.5

～100.0%であった。最大の死亡要因は、野ネズミによる採食で、16.7～100.0%であった。他の重要な死亡要因はドングリキクイムシ (*Coccotrypes graniceps*) による採食で、0.0～66.7%が死亡した。大型・中型哺乳類による採食や原因不明の死亡は発芽した堅果の死亡にほとんど寄与しなかった(それぞれ12コホート中8コホートと9コホートで0.0%)。その結果、0～3,413 個/ha の堅果が調査期間中に実生として定着したと推定された。14 コホート中、5 コホート(1995 年、1997 年、1998 年、2004 年、2005 年)では、実生が全く定着せず、その他の3コホート(2000 年、2001 年、2008 年)でも、実生の定着は少なかった(実生定着数:54～148 本/ha)。これら実生定着数が少なかった8コホートは全て、マテバシイ堅果の凶作もしくは並作の年であった。

これに対して、豊作の年の4コホート全て(1996 年、1999 年、2003 年、2006 年)およびやや豊作の年の1コホート(2007 年)では、895～3,413 本/ha の実生が定着した。やや豊作であったもう1コホート(2001 年)でも、これらに次ぐ201 本/ha の実生が定着した。

4. 生命表解析

Total K と各ステージの死亡率の相関係数では、落下から発芽までの死亡(k_2)との相関係数が最大であった($r = 0.9006$) (表Ⅱ-3)。 k_2 の中では、野ネズミによる落下堅果の採食(k_{21})と大型中型哺乳類による採食(k_{22})が相補的に影響した(図Ⅱ-1)。 k_2 に対する k_{21} の相関係数($r = 0.7535$)は k_{22} ($r = 0.0627$)より大きかった(表Ⅱ-4)。死亡要因(k_{ij})のうち、Total K に対する相関係数は k_{21} が最大で($r = 0.6450$) (表Ⅱ-3)、野ネズミによる落下堅果の発芽前の採食(k_{21})が Total K の年次変動の key factor であった。

表Ⅱ-5 に、Total K、 k_i 、 k_{ij} と堅果の密度との関係を示す。堅果の密度との負の相関は、Total K、 k_1 、 k_2 、 k_{11} が有意であった。 k_{21} も、5%水準では有意ではなかったものの、10%水準では有意であった。これに対して、 k_{22} と k_3 およびそのステージの死亡要因(k_{3j})では、10%水準でも堅果の密度との間に有意な関係は認められなかった。

5. 堅果生産量・野ネズミ個体数・実生定着数の関係

図Ⅱ-2 に、実生定着に応じた各年の野ネズミ定住個体数と母樹での堅果生産量の関係を示す。堅果生産が並作および凶作の年には、野ネズミの定住個体数に関わらず、実生定着数は少なかった（0 本～148 本/ha）。これに対して、堅果生産が豊作およびやや豊作の年は、野ネズミ定住個体が多かった 3 コホート（ ≥ 10 個体）は 201～977 本/ha、野ネズミ定住個体が少なかった 3 コホートは 2,168～3,413 本/ha の実生が定着した。

考察

種子生産のマスティングは、ブナ科の多くの樹種で報告されている（Kanazawa 1982; Kohyama 1982; 橋詰 1987; Imada et al. 1990; Takeda 1992; Hamer 1994）。本研究でも、マテバシイの堅果生産量は大きく変化し、3 年または 4 年間隔で豊作が記録された。種子生産量は堅果を生産する種やマツの更新に対してかなり大きな影響を及ぼす（Imada et al. 1990; Vander Wall 2002; Jansen et al. 2004; Sun et al. 2004; Garcia et al. 2005）。したがって、マスティングは本調査地のマテバシイの更新に対しても、かなり大きな影響を与えと考えられる。

堅果の死亡は、母樹での生産から実生の定着までの様々な要因によって生じる。本研究では、母樹で生産された堅果の実生定着前までの死亡率は、14 コホート全てで非常に高かった（99.7～100.0%）。死亡率は母樹上よりも落下後の方が高かった。落下した堅果の死亡率の高さは、他のブナ科樹種でも報告されている（Kanazawa 1982; 山下 1994; Akashi 1997）。

種子捕食者による主要な死亡要因は、樹上でのシギゾウムシ類、落下から発芽までの野ネズミや大型・中型哺乳類、発芽から実生定着までのドングリキクイムシによる採食であった。これら 4 つの死亡要因のうち、野ネズミによる採食が最も重要な死亡要因で、マテバシイの更新に対して最も大きい影響を及ぼしていたと考えられる。このような結果は、Shaw (1968)、Watts (1968)、Zemanek (1972)、Sato (2000)、Shimada (2001)などで報

告された堅果を生産する他の樹種での結果と同じであった。大型・中型哺乳類の捕食も野ネズミによる捕食と並んで著しい死亡を引き起こした。しかし、死亡率は野ネズミの捕食に比べ、年次変動が大きく、実生定着までの死亡の変動を引き起こす主要因ではなかった。また、野ネズミと大型・中型哺乳類の捕食による堅果の死亡への影響の大きさは、相補的な年次変動を示した（図Ⅱ-1）。そのため、本調査地では、野ネズミと大型・中型哺乳類は、地表に落下した堅果をめぐる競争関係にあることが示唆される。

生命表の解析により、Total K の年次変動パターンが、主に野ネズミによる採食 (k_{21}) によって決定され（表Ⅱ-3, 4）、Sone et al. (2002)が推測したように、野ネズミによる落下堅果の採食の年次変動が、マテバシイの実生定着の年次変動の決定要因であることが示された。野ネズミの採食による死亡は堅果の密度と負の相関を示した。このことから、豊作年には、より多くの堅果が野ネズミからの被食を逃れ、実生として定着できることが示唆される。シギゾウムシは母樹上の堅果、大型・中型哺乳類は落下堅果、ドングリキイムシは発芽堅果に対して死亡の大きな原因になる年もあった。しかし、これらの死亡要因は、密度独立的に堅果に働いた。これらの動物による採食は、堅果の高い死亡率をもたらすこともあったが、実生定着の年次変動パターンの決定要因とは言えなかった。堅果の成熟失敗 (k_{11}) も、田中ら (1989) による報告のように母樹での堅果生産数と負の相関関係にあった（表Ⅱ-5）。しかし、Total K に対する k_{11} の相関係数は、 k_{21} よりもかなり小さかった（表Ⅱ-3）。そのため、 k_{11} は、全死亡の年次変動と実生定着の年次変動に対して、ほとんど影響しないと考えられる。

実生定着数は、1999 年、2003 年、2007 年のコホートで多く（実生定着数 $> 2,000$ 本/ha）（表Ⅱ-2）、これらの年には、マテバシイの更新成功の可能性が高いと推測される。これらの年には、堅果生産量は、豊作またはやや豊作と分類された。それに対して、凶作年と並作年のコホートでは、実生はほとんど定着しなかった。これらの結果より、多くの実生が定着するためには、堅果生産量が多いことが不可欠であることが示唆された。Total K に対して堅果の密度は負に働き、より多くの堅果が生産されるほど、より多くの実生が定

着することが示唆される。豊作の翌年は、実生の定着数が多く、他の樹種での報告 (Imada et al. 1990; Vander Wall 2002; Jansen et al. 2004; Sun et al. 2004; Garcia et al. 2005) と一致した。

しかし、多くの実生が定着するか否かは、堅果生産量のみで決定されるわけではなく、野ネズミの個体数が少ないことも必要であると考えられる。本調査期間で堅果生産量が最多であった 1996 年 (692,000 個/ha) の実生定着数は 895 本/ha で、実生定着数は 14 コホート中で 5 番目であった (表 II-2)。1996 年秋～1997 年春は、野ネズミの定住個体数が本調査期間中で最も多く (30.0 個体) (図 II-2)、落下堅果の死亡に大きく寄与したと考えられる。マテバシイの更新成功については、野ネズミの捕食圧の管理も必要であるという報告もある (Harmer 1994)。これらの結果から、本調査地では、堅果の豊作はマテバシイの更新成功の必要条件ではあるが、野ネズミの個体数が少なく、捕食圧が小さいことも不可欠であると結論付けることができるであろう。第 I 章で述べたように、本調査地では、野ネズミは秋～春にかけての年 1 回のみ繁殖し (大石ら 2010)、野ネズミの個体数は箕口 (1988) や Saitoh et al. (2008) によって報告されたように堅果の豊作後にすぐに増加するわけではなかった。このような豊作と野ネズミ個体群の増加とのタイムラグは、野ネズミが種子散布者として働く条件 (堅果の豊作と野ネズミの個体数が少ないこと) を生み出すかもしれない。凶作年と並作年には、個体数に関わらず、野ネズミはマテバシイの更新にほとんど寄与せず、種子捕食者として働いた (図 II-2)。しかし、第 I 章で述べたように、本調査地の野ネズミ、特にアカネズミの個体数はマテバシイの堅果生産量の影響を受けて増減していた。そのため、凶作の翌年に野ネズミ個体数が減少し、その年が豊作であった場合のみ、野ネズミは種子散布者として広葉樹の分布拡大に貢献すると考えられる。

表Ⅱ-1. 堅果が死亡するステージと死亡要因

| k_i ステージ | k_{ij} 死亡要因 |
|-------------|--------------------------------------|
| k_1 樹上 | k_{11} 成熟失敗(シイナ) |
| | k_{12} シギゾウムシ類による採食 |
| | k_{13} 哺乳類(主にムササビ)による採食 |
| k_2 落下～発芽 | k_{21} アカネズミ属による採食 |
| | k_{22} 大型中型哺乳類(イノシシ、アナグマ、タヌキ)による採食 |
| | k_{23} 腐朽またはその他 |
| k_3 発芽～定着 | k_{31} アカネズミ属による採食 |
| | k_{32} 大型中型哺乳類による採食 |
| | k_{33} ドングリキクイムシによる採食 |
| | k_{34} 不明 |

表Ⅱ-2. 1995～2008年に生産されたマテバシイ堅果14コホートの生命表

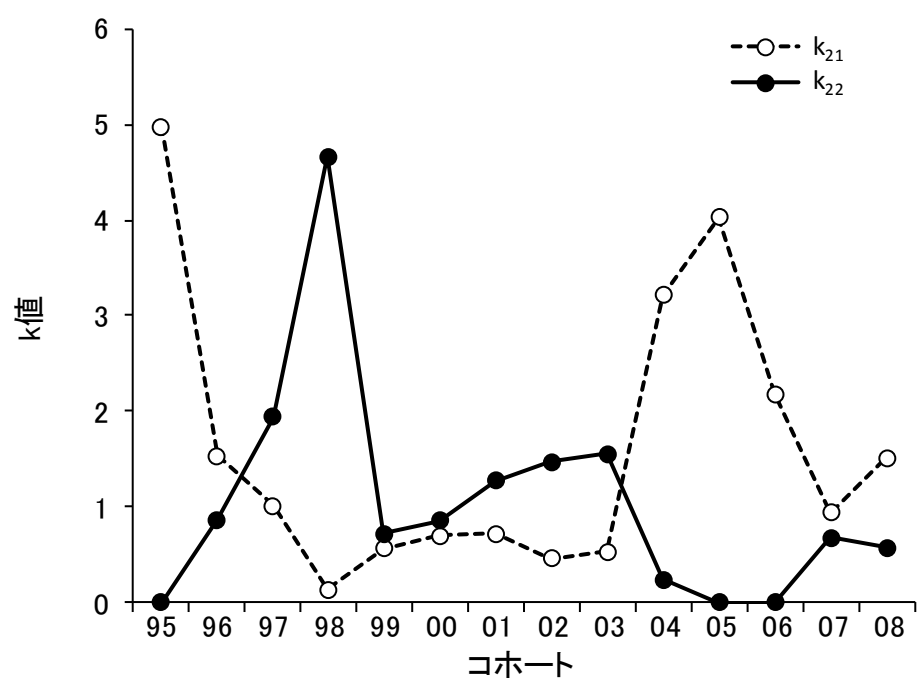
| ステージ | 死亡要因 | 1995年 | | 1996年 | | 1997年 | | 1998年 | | 1999年 | |
|--------------|----------------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|--------|---------|---------|---------|
| | | 堅果数 | 死亡率 (%) | 堅果数 | 死亡率 (%) | 堅果数 | 死亡率 (%) | 堅果数 | 死亡率 (%) | 堅果数 | 死亡率 (%) |
| 樹上生産 | | 150,000 | 36.5 | 692,000 | 36.0 | 188,000 | 36.1 | 91,000 | 31.2 | 490,000 | 27.9 |
| | 成熟の失敗(シイナ) | | 28.8 | | 20.9 | | 19.7 | | 25.9 | | 18.0 |
| | ゾウムシの幼虫による採食 | | 5.6 | | 15.1 | | 16.2 | | 5.3 | | 9.6 |
| | 哺乳類による採食 | | 2.1 | | | | 0.2 | | | | 0.3 |
| 地表落下 | | 95,250 | 31.0 | 442,880 | 91.4 | 120,132 | 54.3 | 62,608 | 32.6 | 353,290 | 46.2 |
| | 野ネズミによる採食 | | 31.0 | | 48.8 | | 27.9 | | | | 10.9 |
| | 大型・中型哺乳類による採食 | | | | 42.6 | | 26.4 | | 32.6 | | 35.3 |
| | その他・不明 | | | | | | | | | | |
| 野ネズミによる運搬・貯食 | | 65,722 | 100.0 | 38,088 | 95.3 | 54,900 | 99.8 | 42,198 | 100.0 | 190,070 | 90.5 |
| | 野ネズミによる採食 | | 100.0 | | 71.2 | | 85.5 | | 41.3 | | 56.5 |
| | 大型・中型哺乳類による採食 | | | | 23.3 | | 13.9 | | 58.1 | | 31.3 |
| | 腐朽・その他 | | | | 0.8 | | 0.4 | | 0.6 | | 2.7 |
| 発芽 | | 0 | | 1,790 | 50.0 | 110 | 100.0 | 0 | | 18,057 | 81.1 |
| | 野ネズミによる採食 | | | | | | 100.0 | | | | 30.4 |
| | 大型・中型哺乳類による採食 | | | | | | | | | | |
| | ドングリキクイムシによる採食 | | | | 50.0 | | | | | | 50.7 |
| | その他・不明 | | | | | | | | | | |
| 実生 | | 0 | | 895 | | 0 | | 0 | | 3,413 | |

| ステージ | 死亡要因 | 2000年 | | 2001年 | | 2002年 | | 2003年 | | 2004年 | |
|--------------|----------------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|--------|---------|
| | | 堅果数 | 死亡率 (%) | 堅果数 | 死亡率 (%) | 堅果数 | 死亡率 (%) | 堅果数 | 死亡率 (%) | 堅果数 | 死亡率 (%) |
| 樹上生産 | | 107,000 | 19.1 | 190,000 | 35.1 | 307,000 | 23.1 | 500,000 | 22.7 | 47,000 | 52.4 |
| | 成熟の失敗(シイナ) | | 10.7 | | 11.3 | | 13.6 | | 16.0 | | 47.6 |
| | ゾウムシの幼虫による採食 | | 8.2 | | 23.8 | | 9.5 | | 6.4 | | 4.8 |
| | 哺乳類による採食 | | 0.2 | | | | | | 0.3 | | |
| 地表落下 | | 86,563 | 21.8 | 123,310 | 64.3 | 236,083 | 68.9 | 386,500 | 64.5 | 22,372 | 86.4 |
| | 野ネズミによる採食 | | 0.8 | | 17.9 | | 1.2 | | 1.2 | | 79.7 |
| | 大型・中型哺乳類による採食 | | 21.0 | | 39.3 | | 67.7 | | 62.5 | | 6.7 |
| | その他・不明 | | | | 7.1 | | | | 0.8 | | |
| 野ネズミによる運搬・貯食 | | 67,692 | 95.6 | 44,022 | 95.5 | 73,422 | 96.2 | 137,207 | 97.8 | 3,043 | 99.7 |
| | 野ネズミによる採食 | | 54.1 | | 44.7 | | 71.6 | | 53.0 | | 97.9 |
| | 大型・中型哺乳類による採食 | | 41.5 | | 50.8 | | 24.6 | | 44.8 | | 1.6 |
| | 腐朽・その他 | | | | | | | | | | 0.2 |
| 発芽 | | 2,978 | 98.2 | 1,981 | 93.5 | 2,790 | 92.8 | 3,019 | 12.5 | 9 | 100.0 |
| | 野ネズミによる採食 | | 52.6 | | 22.3 | | | | | | 33.3 |
| | 大型・中型哺乳類による採食 | | 7.0 | | 66.7 | | | | | | |
| | ドングリキクイムシによる採食 | | 38.6 | | 4.5 | | 92.8 | | 12.5 | | 66.7 |
| | その他・不明 | | | | | | | | | | |
| 実生 | | 54 | | 129 | | 201 | | 2,641 | | 0 | |

| ステージ | 死亡要因 | 2005年 | | 2006年 | | 2007年 | | 2008年 | |
|--------------|----------------|--------|---------|---------|---------|---------|---------|--------|---------|
| | | 堅果数 | 死亡率 (%) | 堅果数 | 死亡率 (%) | 堅果数 | 死亡率 (%) | 堅果数 | 死亡率 (%) |
| 樹上生産 | | 38,000 | 47.1 | 488,000 | 27.5 | 318,000 | 30.3 | 75,000 | 40.0 |
| | 成熟の失敗(シイナ) | | 30.0 | | 16.0 | | 17.0 | | 23.7 |
| | ゾウムシの幼虫による採食 | | 17.1 | | 11.5 | | 13.3 | | 16.3 |
| | 哺乳類による採食 | | | | | | | | |
| 地表落下 | | 20,102 | 99.6 | 353,800 | 69.9 | 221,646 | 89.7 | 45,000 | 71.5 |
| | 野ネズミによる採食 | | 99.6 | | 66.7 | | 49.9 | | 44.7 |
| | 大型・中型哺乳類による採食 | | | | 3.2 | | 39.8 | | 26.8 |
| | その他・不明 | | | | | | | | |
| 野ネズミによる運搬・貯食 | | 80 | 97.4 | 106,494 | 97.8 | 22,830 | 76.5 | 12,825 | 93.1 |
| | 野ネズミによる採食 | | 97.4 | | 97.8 | | 62.6 | | 92.3 |
| | 大型・中型哺乳類による採食 | | | | | | 13.6 | | 0.8 |
| | 腐朽・その他 | | | | | | 0.3 | | 0.0 |
| 発芽 | | 2 | 100.0 | 23,423 | 58.3 | 5,365 | 59.6 | 885 | 83.3 |
| | 野ネズミによる採食 | | 92.9 | | 16.7 | | 51.5 | | |
| | 大型・中型哺乳類による採食 | | | | 8.3 | | 2.0 | | |
| | ドングリキクイムシによる採食 | | 7.1 | | 33.3 | | 4.1 | | |
| | その他・不明 | | | | | | 2.0 | | 83.3 |
| 実生 | | 0 | | 977 | | 2,168 | | 148 | |
| 各ステージの死亡率の合計 | | | | | | | | | |

表Ⅱ-3. Total K に対する k_i 値と k_{ij} 値の相関係数(r)

| k_i 値 | r | k_{ij} 値 | r |
|---------|--------|------------|---------|
| k_1 | 0.0309 | k_{11} | 0.0309 |
| | | k_{12} | -0.0009 |
| | | k_{13} | 0.0009 |
| k_2 | 0.9006 | k_{21} | 0.6450 |
| | | k_{22} | 0.2584 |
| | | k_{23} | -0.0022 |
| k_3 | 0.0837 | k_{31} | 0.1828 |
| | | k_{32} | -0.0121 |
| | | k_{33} | -0.0684 |
| | | k_{34} | -0.0376 |



図Ⅱ-1. k_{21} と k_{22} の年次変動

表 II-4. k_2 に対する k_{2j} の相関係数

| k_{2j} 値 | r |
|------------|---------|
| k_{21} | 0.7535 |
| k_{22} | 0.0627 |
| k_{23} | -0.0021 |

表 II-5. マテバシイ堅果の密度に対する Total K、 k_i 値、 k_{ij} 値の相関係数 (r)

| ステージ | r | P | 死亡要因 | r | P |
|----------------------|--------|-----|-----------------------------|--------|-----|
| 死亡総数 (Total K) | -0.675 | ** | | | |
| 樹上での死亡 (k_1) | -0.662 | ** | シイナ (k_{11}) | -0.630 | * |
| | | | ゾウムシ幼虫による捕食 (k_{12}) | -0.065 | ns |
| 落下と発芽期間の死亡 (k_2) | -0.573 | * | アカネズミ属による捕食 (k_{21}) | -0.512 | ms |
| | | | 大型・中型哺乳類による捕食 (k_{22}) | 0.037 | ns |
| 発芽後の死亡 (k_3) | -0.053 | ns | アカネズミ属による捕食 (k_{31}) | -0.194 | ns |
| | | | 大型・中型哺乳類による捕食 (k_{32}) | 0.068 | ns |
| | | | ドングリキクイムシによる捕食 (k_{33}) | 0.154 | ns |

相関の有意水準

** : 1%

* : 5%

ms: 10%

ns: 10%水準で有意差なし

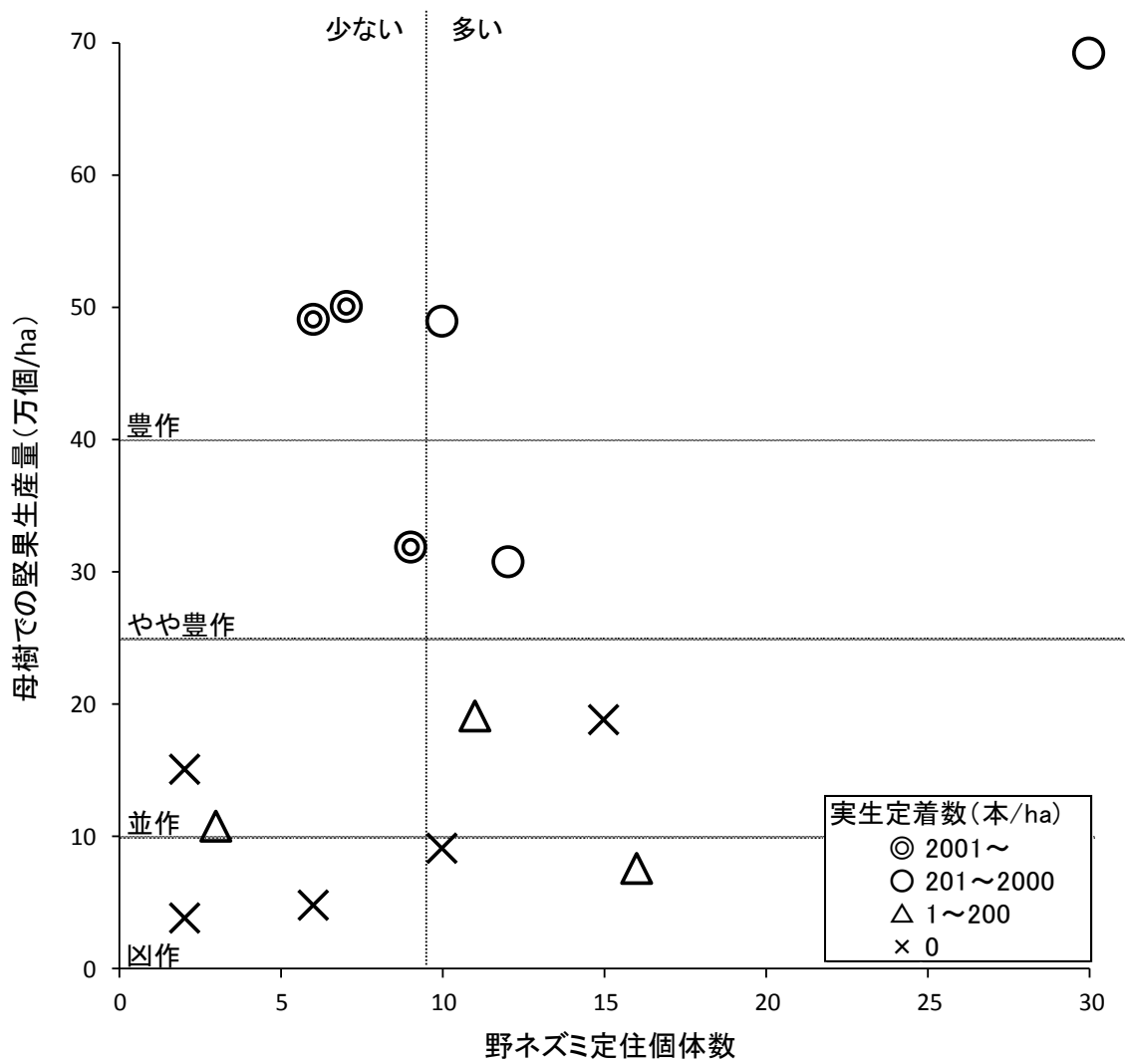


図 II-2. 実生定着数ごとの各年の野ネズミ定住個体数と母樹での堅果生産量の関係

第Ⅲ章 アカネズミの貯食活動の特性と貯食者自身による回収

はじめに

第Ⅱ章の調査では、人工貯食された堅果でもその多くが野ネズミによって回収された。そのため、野ネズミは自身が貯食した堅果ではなくても餌資源として利用することが明らかとなった。しかし、貯食することで貯食者が得られるフィットネスが大きくなければ、貯食行動を行うメリットはない。そのため、貯食者が自ら貯食した餌を回収する確率が高いことは、貯食行動の進化・定着にとって重要な要素である (Andersson and Krebs 1978)。また、貯食者による回収率は、稚樹の定着を通して、野ネズミが貯食を行うことでの樹木にとってのフィットネスを決定する要因でもある。そのため、貯食された餌の貯食者による回収率の特徴を明らかにすることは、野ネズミの貯食活動の特性のみならず、植物分散に果たす貯食活動の役割を理解する上でも必要不可欠である。しかし、野ネズミでは、これまで、個体識別により、貯食堅果の貯食者と回収者を特定した研究はない。

そこで、本章では、小型発信機を取り付けたマテバシイ堅果をアカネズミに運搬させ、個々の堅果の運搬、貯食、回収を追跡するとともに、赤外線センサー付きカメラを使用して、貯食された各堅果の貯食者と回収者の特定を試みた。さらに、貯食した餌の回収率や運搬の特性とそれに関わる要因について考察した。

調査地

本章では、第Ⅰ章のサイト B に加え、これに隣接する約 40 年生のスギ人工林も調査地に含めた。この人工林の林冠は閉鎖しており、低木層にはシロダモ、マテバシイ、ヤブムラサキ (*Callicarpa mollis*)、ハイノキ (*Symplocos myrtaea*)、ツクシイヌツゲ (*Ilex crenata*)、コガクウツギ、ネズミモチ (*Ligustrum japonicum*) などがみられた。人工林は、林分境界から南に 35 m 付近まではほぼ平坦であるが、それより先は傾斜約 45° の南向き斜面が続いていた。

調査方法

1. 毛刈りによる個体識別

2008 年 6～11 月の標識再捕獲調査（詳細は第 I 章の方法 1）の際、繰り返し捕獲されたアカネズミに、通常の指切り法に加えて、写真上でも個体識別が容易に行えるよう、背部に 6 パターンの毛刈りや、耳への切り込みを行った。第 II 章の T-堅果の運搬は、ほとんどがアカネズミであったため、毛刈りはアカネズミに限って実施した。毛刈りは、6～8 月に 2 個体、9～10 月に 6 個体、11 月に 5 個体、計 13 個体に施した。毛刈り済みの個体でも、捕獲の際に、毛刈りの痕が判別しづらくなっていた場合には、再度の毛刈りを施した。

2. 運搬された T-堅果の追跡

標識再捕獲調査の際に、アカネズミが高頻度で捕獲された場所に、T-堅果を設置するフードステーション（以下、FS）を設置した。8 月と 10 月は調査地南西部の平坦な場所に（FS-1）、11 月は調査地南東部の常緑広葉樹林とスギ人工林の境目に設定した（FS-2）。各 FS に、8 月は 1 回で 6 個、10 月と 11 月は 10 個ずつ、T-堅果を設置した。8 月と 10 月の調査では、前年に調査地周辺で集め、保存しておいた堅果を、11 月の調査では 2008 年 10～11 月に調査地周辺で集めた堅果を使用した。

T-堅果設置後一週間は毎日、それ以降は 1～7 日間隔で、FS から持ち去られた堅果の追跡を実施した。FS からの方位と距離、貯食または採食の状況を記録し、採食されていた場合には新たな堅果を付け直して FS に再設置し、貯食されていた場合には貯食場所に戻し、翌日以降に追跡を継続した。

貯食者と貯食堅果の回収者を特定するため、FS に赤外線センサー付きカメラ（Fild Note II、または Fild Note DS1000、麻里府商事株式会社、以下カメラ）を 2 台、FS を挟み込むように設置し、訪問したアカネズミを撮影した。T-堅果が地表近くに貯食されていた場合には、貯食場所にカメラを設置し、貯食された T-堅果の回収者を撮影した。カメラは、FS または貯食場所から約 1 m 離して設置した。撮影された画像から、毛刈りの形状を確認し、個体の特定を試みた。また、毛刈りが確認できない個体でも、発情の徴候、尾の長

さ、耳や体の傷、その他の身体的特徴をもとに、可能な限り個体識別を試みた。撮影された指切り法による指の欠損も、個体識別の判別材料とした。

3. データ解析

T-堅果が貯食された場合、その後の貯食場所からの運搬が FS から遠くなる方向に運搬されるのか近くなる方向に運搬されるのか調べ、FS から遠くなる方向へ運搬される確率と近くなる方向へ運搬される確率を χ^2 -検定を用いて比較した。また、貯食者自身による回収率が貯食から回収までの期間の影響を受けているのか調べるため、貯食から回収までの期間が 1~2 日の場合の貯食者による回収率と 3 日以上の場合の貯食者による回収率を Fisher の正確確率検定を用いて比較した。

結果

1. 毛刈り状況と FS の利用状況

8 月の調査では、FS-1 からの T-堅果の持ち去りがみられたものの、毛刈りした個体は 1 度も確認できなかった。10 月の調査では、毛刈りした 784♂（個体識別番号と性）と 749♀が FS を訪問したものの、堅果を持ち去ることはなかった。11 月の調査では、毛刈りした 773♂が FS-2 から全ての堅果を持ち去ったことが画像から確認できた。また、貯食された堅果の追跡において、749♀が貯食された堅果を回収・運搬している姿を確認した。毛刈りを施した残り 11 個体は、FS を訪れることはなく、貯食された堅果の回収にも関わることがなかった。

2. 発信機付き堅果の運搬・貯食状況

8 月に FS-1 から持ち去られた 26 個の T-堅果のうち、3 個で 1 回ずつの貯食が確認された。最終的に採食された地点から FS までの平均運搬距離（ \pm SD）は 10.2 ± 2.7 m（3.7~16.8 m）で、1 個を除いて、全て FS より北側の広葉樹林内に運搬された。

11 月に持ち去られた T-堅果は 12 個で、そのうち 10 個で 1 回以上の貯食が確認された。平均運搬距離は 49.9 ± 20.9 m（26.6~85.5 m）で（図Ⅲ-1）、これら T-堅果の運搬は全て、

FS から南側のスギ人工林内に運搬された。

貯食された T-堅果について、FS からの運搬を 1 回目、その後の貯食場所からの運搬を 2 回目の運搬とすると、2 回目の運搬と 3 回目の運搬を合わせて、FS から遠くなる方向への運搬が 17 回、近くなる方向への運搬が 2 回で、FS から遠くなる方向へ運搬される確率の方が、近くなる方向に運搬される確率より有意に高かった (χ^2 -検定、 $P = 0.012$)。これに対して、4 回目以降の運搬では、FS から遠くなる方向への運搬が 17 回、近くなる方向への運搬が 9 回で、遠くなる方向への運搬の方が多かったが、有意差により遠方へ運搬される傾向はなかった (χ^2 -検定、 $P = 0.262$)。

3. 貯食者自身による回収率

8 月に行った追跡では、毛刈りした個体は確認できなかったが、貯食された 3 個の T-堅果を FS から持ち去ったアカネズミは、右耳が外側に大きく反り返り、睾丸の下垂が肥大するという発情兆候が強く表れているという身体的特徴を有しており、個体識別が可能であった。貯食された堅果 3 個のうち、2 個はこの貯食者により回収され、残り 1 個は貯食者とは別の個体によって盗難された。

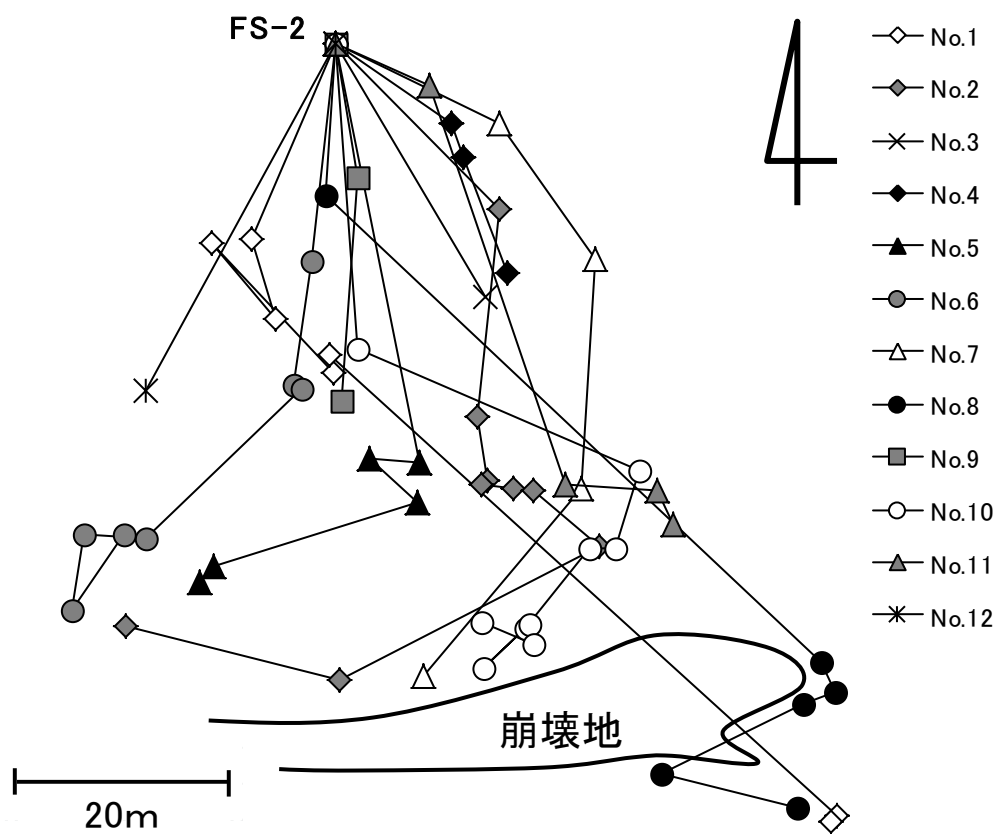
11 月の調査では、FS に設置されたカメラの画像から、同一個体 (773♂) が全ての T-堅果を持ち去ったことが確認された。複数回貯食された 10 個の T-堅果のうち、6 個 (No. 1, 2, 4, 6, 8, 10) で、少なくとも 1 回は貯食者と回収者が特定できた。これら、6 個の堅果で行った回収者の撮影結果を表 III-1 に示す。6 個の堅果で計 43 回貯食が確認され、そのうち 22 回で貯食者と回収者の特定ができた。これら 22 回のうち、貯食者自身による回収が 14 回、貯食者以外の個体による盗難が 8 回であった。

貯食の翌日に回収された場合、8 個中 7 個が貯食者により回収され、貯食から回収まで 2 日かかった堅果 1 個は、貯食者によって回収された。貯食から回収までの期間が 3 日以上の場合、7 個中 3 個が貯食者自身による回収であった。貯食者自身による回収率は、有意差はなかったものの、貯食から回収までの期間が 1~2 日の場合の方が、3 日以上の場合よりも高い傾向がみられた (Fisher の正確確率検定、 $P = 0.077$)。

考察

堅果が貯食された場合、次の運搬は、FS からさらに遠方になる方向に運搬される場合が多く、アカネズミが貯食と回収を繰り返すごとに、堅果は落下地点からより遠方に分散される傾向が強いことが明らかとなった。しかし、貯食と回収が4回以上繰り返されると、それ以上遠くへ運搬される傾向が弱まることが示唆された。アカネズミは、自らの行動圏内に堅果を貯食するが、行動圏の周辺部に貯食した堅果を中心部に再貯食する (Sone and Kohno 1999)。このことが貯食と回収を多数繰り返した時に遠方へ運搬する傾向が弱まったことと関係しているかもしれない。

貯食堅果の貯食者自身による回収率は、8月と11月を合わせて64%で、他個体に盗難される確率よりも高かった。この結果は、貯食行動の発達は、貯食された堅果を貯食者自身が回収する確率のほうが他個体に盗難される確率よりも高くなることを必要とするという Andersson and Krebs (1978)の仮説と一致する。貯食者による堅果の回収率は、貯食から回収までの期間によって異なり、回収までの期間が長くなるほど貯食者による回収率が低下する傾向があった。これらの結果から、貯食者が貯食した餌の回収率を高めるためには、貯食期間を短くする必要がある、貯食した餌を長期間確保するためには、頻繁に貯食場所を訪れ、貯食した餌の状態を確認し、貯食場所を頻繁に移動させる必要があると考えられる。本研究で盗難が確認された5個の堅果のうち4個は、盗難者によってFSからさらに遠方に運搬された。また、本研究で最も遠方まで運搬された上位2個の堅果は、崩壊地を迂回し、FSから約90 m 運搬されたが (図Ⅲ-1)、これらはいずれも運搬の過程で盗難が生じていた (表Ⅲ-1)。このことから、貯食された種子が別個体に盗まれることで、より遠方へ運搬されるならば、盗難率の上昇は植物にとっては有利に働く可能性があることが示唆された。



図Ⅲ-1. 2008 年 11 月の T-堅果の運搬の軌跡

表Ⅲ-1. 2008 年 11 月の調査におけるアカネズミの貯食者の追跡結果

| 貯食 回数 | No. 1 | | No. 2 | | No. 4 | |
|----------|-------|------|-------|------|-------|------|
| | 貯食日 | 回収者 | 貯食日 | 回収者 | 貯食日 | 回収者 |
| 1 | 11/10 | 773♂ | 11/10 | 773♂ | 11/10 | 773♂ |
| 2 | 11/15 | ? | 11/11 | 773♂ | 11/12 | 773♂ |
| 3 | 11/25 | ? | 11/12 | 773♂ | 11/14 | 773♂ |
| 4 | 11/28 | ? | 11/15 | 個体B | | |
| 5 | 11/29 | 個体A | 11/16 | 個体B | | |
| 6 | 12/8 | 個体A | 11/20 | 個体C | | |
| 7 | 12/21 | 個体A | 11/22 | 個体不明 | | |
| 8 | 3/5 | 個体不明 | 11/28 | 個体不明 | | |
| 9 | | | 12/10 | 749♀ | | |

| 貯食 回数 | No. 6 | | No. 8 | | No. 10 | |
|----------|-------|-------|--------|-------|--------|-------|
| | 貯食日 | 回収者 | 貯食日 | 回収者 | 貯食日 | 回収者 |
| 1 | 11/10 | 773♂ | 11/10 | 773♂ | 11/10 | 773♂ |
| 2 | 11/11 | 773♂ | 11/11 | 773♂ | 11/11 | 撮影されず |
| 3 | 11/13 | ? | 11/13 | 撮影されず | 11/13 | 撮影されず |
| 4 | 11/15 | 撮影されず | 11/20 | 撮影されず | 11/14 | 撮影されず |
| 5 | 11/16 | 749♀ | 11/28 | ヒメ | 11/15 | 773♂ |
| 6 | 11/17 | 749♀ | 12/4 | 個体D | 11/16 | 個体E |
| 7 | 11/20 | 749♀ | 12/18～ | 個体不明 | 11/24 | 個体E |
| 8 | | | | | 11/25 | 個体E |
| 9 | | | | | 11/29 | 個体E |

?: 個体識別できず

個体A～E: 毛刈りは未実施だが、身体的特徴から個体識別できた個体

第Ⅳ章 ラジオテレメトリー法により推定されたアカネズミとヒメネズミの行動圏特性と種子散布能力

はじめに

野ネズミ 1 個体による堅果の運搬は、その個体の行動圏内に限られるため (Sone and Kohno 1999)、行動圏のサイズや空間配置、移動距離についての情報は、森林の更新や生態系の維持において重要な役割を担う種子散布の特性を解明することにもつながる。また、野ネズミは貯食と回収、運搬を繰り返しながら、運搬した堅果の約半数を自身の巣穴に持ち込む (Sone and Kohno 1999)。そのため、行動圏内の巣穴の数や位置は堅果の運搬方向を左右すると考えられる。平田ら (2007) や新垣ら (2010) は、広葉樹林から針葉樹人工林への種子の運搬が生じる条件として、両林分をまたぐ行動圏を有する個体の存在を挙げている。また、第Ⅲ章では、貯食された堅果の約 1/3 は貯食者以外の個体に盗難され、運搬距離の長かったいずれの堅果も、運搬過程において盗難が生じた。この場合、盗難は複数個体の行動圏が重複した場所で生じる可能性が高い。したがって、野ネズミ個体の移動や行動圏のサイズやその配置の調査は、野ネズミによる堅果運搬の特性の解明には不可欠である。

これまで、野ネズミの生態に関する多くの研究で標識再捕獲法が用いられてきた。しかし、この方法では、1 夜で複数回のサンプリングが難しいうえ、夜行性である野ネズミの夜間の活動場所の情報しか得られず、昼間留まる巣穴を検出することができない。そのため、野ネズミを種子散布者として評価する上で重要な移動距離や林分間移動の頻度、巣穴の場所などの情報は、これまでほとんど得られていない。標識再捕獲法に替わる野ネズミの追跡方法として、研究者自身によるサンプリング頻度のコントロールが可能で (Madison 1980)、昼間の定位も可能なラジオテレメトリー法がある。これまで、この方法を用いて、アカネズミ属では、ヨーロッパのモリアカネズミ (*A. sylvaticus*) (Wolton 1985 ; Akbar and Gorman 1993 ; Tew et al. 2000 ; Todd et al. 2000 ; Rosalino 2011a,b など) やキク

ビアカネズミ (*A. flavicollis*) (Mendonça 1999)、韓国のハントウアカネズミ (*A. peninsulae*) (Lee et al. 2012 ; Park et al. 2014) やセスジネズミ (*A. agrarius*) (Lee and Rhim 2016) で行動圏が推定されている。日本では、北海道のタイリクヤチネズミ (*Myodes rufocanus*) の行動圏が調査されたが (Saitoh 1989)、日本のアカネズミ属を対象とした報告はない。

そこで、本章では、標識再捕獲調査で、ある一定期間高頻度で捕獲された野ネズミ個体に小型発信機を装着し、それらを追跡することで、行動圏のサイズやその変動、定位点や巣穴の空間分布、行動圏内での個体の移動について調査した。それらの結果をもとに、野ネズミが、広葉樹林から隣接する針葉樹人工林への種子の運搬に関与しているか否かを考察した。

調査地

調査は、広葉樹林（北）とスギ人工林（南）の林分境界にまたがるサイト B を中心とした約 4 ha の領域で行った（図IV-1）。本調査地のマテバシイの堅果落下時期は 9 月下旬～11 月下旬で、通常アカネズミの繁殖活動は 9 月～4 月に行われる（大石ら 2010; 第 I 章）。しかし、発情の兆候を示す個体の割合が特に高い時期は主に 9 月～11 月で（第 I 章）、特に、2011 年では、堅果落下量が 1995 年以降最も少なく、12 月には地表の堅果がほとんど消失し、それに伴い、発情兆候を示す個体も 12 月にはいなかった。

調査方法

1. 捕獲グリッドの拡大と追跡個体の決定

本研究では、2011 年 5 月に、サイト B の捕獲グリッドに加え、南側のスギ人工林側に捕獲グリッドを拡大し、広葉樹林のトラップステーション (TS) と同様に、7 m 間隔で 44 ヶ所の新たな TS を設定した（図IV-1）。新たな TS には、シャーマン式生け捕り用罠 (9×8×23 cm) を 1 つずつ設置し、餌としてヒマワリの種子を入れた。夜間の気温が低

い時期には、罠本体がかなり低温になり、金属版（アルミニウム製）で密閉されるシャーマン式罠は、かご罠に比べ、罠内の温度が低くなる。そこで、4月と11月、12月の調査では、寒さ対策としてポリエチレン製のシート片を入れた。罠が作動するまでの訪問回数で評価したかご罠とシャーマン式罠の捕獲効率は、アカネズミでは有意差はないが、ヒメネズミではシャーマン式罠の方が高い（Sone and Tojo 1993）。

捕獲された個体のうち、3ヶ月以上継続して1/2以上の調査日で捕獲されている個体を「定住個体」とした。また、Korpimäki et al. (1996)によると、重量が野ネズミの体重の3.8～10.0%の小型発信機の装着は、ネズミの行動にほとんど影響せず、捕食リスクが増加することもない。そこで、今回はアカネズミとヒメネズミの行動に対する発信機の影響が十分に小さくなるよう、体重に対する発信機の重量の割合が概ね5%未満になる定住個体を追跡対象として選んだ。

2. 発信機の装着

2009年12月～2012年8月に、鹿児島大学共同獣医学部で、アカネズミのオス21個体に延べ30回、メス8個体に延べ13回、2011年9月～2012年6月に、ヒメネズミのオス5個体に延べ6回、メス1個体に1回、各個体1～5回小型発信機（アカネズミ：F1555、1.2 g；ヒメネズミ：F1535、0.75 g；周波数144～152MHz；Advanced Telemetry Systems Inc.、Minnesota）を装着した。捕獲された当日に麻酔をかけ（メデトミンジン 1 mg/ml とケタミン 50 mg/ml の1：3混合液を体重10 gあたり0.02 mlを腹腔内投与）、発信機を皮下に埋め込んだ。縫合後、アンチセダン（アチパメゾール 2 mg/ml を生理食塩水で10倍に希釈したものを体重10 gあたり0.17 mlを腹腔内投与）で麻酔状態から覚醒させた。その後、鹿児島大学農学部森林保護学研究室でヒマワリの種子と水を与えて、1～3日間個別に飼育し、回復を待って捕獲地点に放逐した。

3. 発信機装着個体の追跡

アカネズミとヒメネズミは夜行性で、主に日没直後から日の出まで活動し、昼間は巣穴に留まる。そのため、夜間と昼間で異なる追跡方法を実施した。

夜間の追跡は、2009 年 12 月～2012 年 8 月にかけて 17 回実施した（表Ⅳ-1）。1 回の追跡につき 1～6 夜連続で、日の入りから日の出までの間に 4～8 時間追跡した。ポータブル受信機（FT-690mkⅡまたは FT-870、八重洲無線株式会社、東京）と八木式アンテナ（NY144Z、株式会社ナテック、草加市）を用いて、Saitoh（1989）の方法に準じて、2 つの既知点から同時に発信機の方位を測定し、追跡対象の位置を定位した。事前調査の結果、本調査地での定位方位のずれは最大 5°であった。電波を受信できる距離は最大 50 m のため、夜間の定位点の誤差は最大約 4 m と推定された。同一個体の定位は、原則として 30 分間隔で試みた。

昼間の追跡は、1 日～1 週間間隔で、発信機のバッテリーが切れるまで、もしくは装着された発信機が何らかの原因で体から外れるまで実施した。ポータブル受信機を用いて、発信機からの信号が最も強くなる方向を辿っていき、直接個体の位置を定位した。追跡対象個体への刺激を避けるため、地中の探索までは行わなかったが、定位位置の精度は、概ね 50 cm 以内で、最大でも誤差は 1 m 以内と推測された。昼間に定位された地点をその個体の巣穴の場所とみなした。

なお、本研究で使用した小型発信機の電波が及ぶ範囲は、前述のように極めて短距離であったため、電波法に抵触することはない（電波管理局に確認済み）。

4. データ解析

アカネズミの活動性や移動距離の指標として「連続定位点間距離」を算出した。ある個体が一晩のうちに複数回定位された場合、ある定位点とその次の定位点の 2 点を「連続定位点」とし、その 2 点間の距離を「連続定位点間距離」とした。

1～6 夜連続の 1 回の夜間の追跡調査の定位点およびその前後 2 週間以内の昼間の定位点（巣穴）を用いて推定された行動圏（95%最外郭法）を行動圏の 1 サンプルとしたが、行動圏の面積は、定位点数とともに大きくなり、定位点が 6 点以上になると一定となった。そこで、1 回の追跡調査で 6 点以上定位された行動圏サンプルのみについて、行動圏の面積を推定した。また、堅果落下時期における各個体の行動圏の配置や個体間の行動圏の重

複を調べるため、2010 年と 2011 年の 9 月下旬～11 月下旬の各個体の行動圏を推定した。

これらの期間の行動圏の推定に関しては、各年の 9 月下旬～11 月下旬の複数回の追跡調査の全ての定位点を用いた 95%最外郭法で、各個体の行動圏を推定した。

連続定位点間距離および行動圏面積の堅果落下時期とそれ以外の時期の間および種間の比較には、Mann-Whitney の U-検定を用いた。また、連続定位点間距離に定位の時間間隔が影響しているか否かを明らかにするため、連続定位点間距離とその時間間隔の関係を Spearman の順位相関係数を用いて調べた。

結果

1. 行動圏面積

アカネズミでは、発信機を装着した個体のうち、オス 17 個体、メス 8 個体が追跡され、夜間に計 531 回定位された。また、巣穴が 82 ヶ所で延べ 203 回定位された。巣穴は各個体 1～8 ヶ所定位され、日によって毎回巣穴が異なる個体もいれば、常に同じ巣穴で定位される個体もいた。

これらの追跡個体について、定位点が 6 点以上であったオス 17 サンプルとメス 19 サンプルの行動圏の面積が推定された（表Ⅳ-1）。全体の平均値（±SD）は、 $1,443 \pm 1,069 \text{ m}^2$ （ $n = 36$ ）であった。堅果落下時期である 9 月下旬～11 月下旬とそれ以外の期間である 12 月上旬～9 月上旬の行動圏面積の平均値は、オスが $2,062 \pm 1,150 \text{ m}^2$ （ $n = 8$ ）と $966 \pm 467 \text{ m}^2$ （ $n = 9$ ）、メスが $1,549 \pm 1,345 \text{ m}^2$ （ $n = 7$ ）と $1,327 \pm 1,076 \text{ m}^2$ （ $n = 12$ ）で、オスとメスともに堅果落下時期の方が大きかったが、有意差はオスのみでみられた（U-検定、オス： $P = 0.021$ 、メス： $P = 0.612$ ）。

ヒメネズミでは、オス 4 個体、メス 1 個体が追跡され、夜間に計 56 回定位された。巣穴が 8 ヶ所で延べ 17 回定位され、各個体 1～3 ヶ所定位された。アカネズミと同様、巣穴の利用は個体によって異なった。

ヒメネズミでは、オスの 4 サンプルの行動圏の面積が推定され、季節による行動圏面積

の比較はできなかったが、全体の平均値は $1,330 \pm 984 \text{ m}^2$ ($587 \sim 2,769 \text{ m}^2$, $n = 4$) で、アカネズミの全体の平均値と有意差はなかった (U-検定、 $P = 0.928$)。

2. 連続定位点間距離と林分間移動

本研究を通して、アカネズミのオス 16 個体とメス 8 個体、ヒメネズミのオス 3 個体の連続定位点間距離が 1 個体あたり 1~39 回得られた。各個体は、1 夜で 1~7 回、最長で 7 時間 49 分間隔で定位できた。アカネズミとヒメネズミともに、連続定位点間距離と定位の時間間隔に有意な相関はみられなかった (アカネズミ : $r_s = 0.117$, $P > 0.05$, $n = 331$; ヒメネズミ : $r_s = 0.164$, $P > 0.05$, $n = 39$)。

図IV-2 に、アカネズミの月別の連続定位点間距離を示す。上位の 10 回は $63.3 \sim 97.7 \text{ m}$ (時間間隔 : 56 分~2 時間 53 分) で、いずれも主な繁殖期であり、堅果落下時期にあたる 9 月下旬~11 月下旬に記録された。9 月下旬~11 月下旬と 12 月上旬~9 月上旬の連続定位点間距離の平均値は、オスが $29.2 \pm 23.6 \text{ m}$ ($n = 73$) と $16.3 \pm 14.5 \text{ m}$ ($n = 94$)、メスが $24.1 \pm 20.2 \text{ m}$ ($n = 54$) と $18.4 \pm 13.2 \text{ m}$ ($n = 110$) で、行動圏の面積と同様、オスとメスともに堅果落下時期の方が大きかったが、有意差はオスでのみみられた (U-検定、オス : $P < 0.001$ 、メス : $P = 0.122$)。

ヒメネズミのオスの連続定位点間距離の平均値は、9 月下旬~11 月下旬が $25.1 \pm 11.0 \text{ m}$ ($n = 20$)、12 月上旬~9 月上旬が $16.5 \pm 18.4 \text{ m}$ ($n = 19$) で、アカネズミと同様、堅果落下時期の方が大きかった (U-検定、 $P < 0.01$)。

本研究を通して、推定されたアカネズミの行動圏 36 サンプル、ヒメネズミの行動圏 4 サンプルのうち、アカネズミの 16 サンプル、ヒメネズミの 3 サンプルは広葉樹林と人工林にまたがっていた。これらの行動圏で、連続定位点は、アカネズミで 148 回、ヒメネズミで 33 回得られ、アカネズミでは 23%にあたる 35 回、ヒメネズミでは 24%にあたる 8 回は林分境界をまたいでいた。堅果落下時期の 9 月下旬~11 月下旬に限定すると、アカネズミでは 34 回中 13 回 (38%)、ヒメネズミでは 14 回中 6 回 (43%) が林分境界をまたいでいた。

3. 堅果落下時期の行動圏の空間配置

図IV-3 に、2011 年 9 月 13 日～11 月 23 日に追跡されたアカネズミのオス 4 個体とメス 3 個体、ヒメネズミのオス 2 個体の行動圏と巣穴の配置を示す。アカネズミでは、1 個体（個体識別番号と性：961♂）は広葉樹林内、2 個体（939♀と 1005♂）は人工林内に行動圏が位置し、4 個体（901♂、918♂、927♀、986♀）の行動圏は両林分にまたがっていた。ヒメネズミでは、1 個体（587♂）の行動圏は人工林に、もう 1 個体（576♂）の行動圏は両林分にまたがっていた。

また、個体間の行動圏の重複は、アカネズミの種内およびアカネズミとヒメネズミの種間でみられ、人工林内に位置していたアカネズミ 1005♂とヒメネズミ 587♂の行動圏は、林分境界にまたがるアカネズミの 927♀と 986♀の行動圏の一部の領域と重複していた。

4. 各個体の日別の定位点の軌跡

アカネズミでは、堅果落下時期を含む複数回の追跡調査で行動圏が推定されたオス 2 個体とメス 4 個体のうち、1 個体（873♀）は広葉樹林のみで定位され、2 個体（893♂、939♀）は人工林のみで定位され、3 個体（927♀、961♂、986♀）は、広葉樹林と人工林の両方で定位された。これら両林分で定位された 3 個体の定位点の経時変化を図IV-4, 5, 6 に示す。927♀は、人工林での活動が多い個体であったが、2011 年 9 月の追跡調査では、時間経過に伴い徐々に活動場所が広葉樹林の方向に移動し、16 日と 28 日は広葉樹林でも定位された。そして、巣穴は林分境界付近の広葉樹林に位置していた。12 月も人工林での定位が多かったが、調査最終日（12 月 14 日）では、最初に広葉樹林で定位され、広葉樹林から人工林への移動も確認された。そして、3 ヶ所の巣穴は全て人工林に位置していた。2012 年 4 月は林分境界付近と人工林で定位され、巣穴も人工林に位置していた。8 月は、調査初日（8 月 5 日）には人工林で定位されたが、徐々に活動場所が広葉樹林の方向に移動し、最終日（8 月 8 日）には林分境界から約 70 m の地点まで広葉樹林に侵入した（図IV-4）。961♂は、2011 年 7 月と 11 月は広葉樹林のみで定位されたが、12 月は 1 点人工林でも定位され、林分境界をまたいで移動していた（図IV-5）。986♀は、人工林での定位

が多く、巣穴も全て人工林に位置していたが、2011 年 9 月と 11 月は広葉樹林にも侵入しており、特に 11 月は林分境界から約 40 m 広葉樹林に入った地点でも定位された。2011 年 12 月と 2012 年 4 月は人工林内でのみ定位された（図IV-6）。これらの個体以外に、6 点以上定位された追跡調査が 1 回のみであった 901♂と 918♂も、堅果落下時期に両林分を行き来しており、これら 2 個体の巣穴は人工林で 1 ヶ所ずつ定位された（図IV-7）。

ヒメネズミでは、576♂の 1 個体が、堅果落下時期を含む複数回の追跡調査で行動圏が追跡され、行動圏が林分境界をまたいでいた。576♂は、2011 年 11 月は人工林よりも広葉樹林内の定位点の方が多く、確認された 1 ヶ所の巣穴も広葉樹林にあった。しかし、12 月は人工林内の定位点の方が多かった。巣穴は両林分で 1 ヶ所ずつ定位された（図IV-8）。

考察

アカネズミの行動圏は、マテバシイの堅果落下時期である 9 月下旬～11 月下旬の方がそれ以外の時期よりも大きく、その傾向は特にオスで顕著であった。また、各個体の行動圏内での活動性の指標となる連続定位点間距離もこの時期に大きく、上位 10 回はいずれも 9 月下旬～11 月下旬の値で、特にオスでは、他の時期よりも有意に大きかった。ヒメネズミでも、行動圏の面積はアカネズミと差はみられず、オスでは、アカネズミと同様、連続定位点間距離が堅果落下時期に大きくなった。以上のことから、この時期にアカネズミとヒメネズミの活動域が拡大し、活発化していることが示唆された。

アカネズミ属の行動圏サイズに影響を与える要因として、ハビタット内の餌条件 (Akbar and Gorman 1993) と繁殖活動 (Randolph 1977 ; Attuquayefio et al. 1986 ; Oka 1992) があげられる。Akbar and Gorman (1993) は、ハビタット内の餌条件が良くなれば、行動圏は縮小することを報告している。本調査地では、秋から冬にかけてのアカネズミの主要な餌はマテバシイの堅果で、9 月下旬から 11 月下旬にかけて、地上に落下する (Sone et al. 2002)。しかし、地上に落下した堅果は、野ネズミによる運搬・貯食の他に、ニホンイノシシやホンダヌキ、ニホンアナグマといった大・中型哺乳類による捕食により、多く

の場合 12 月までに地上から消失する (Sone et al. 2002; Nakamura et al. 2013; 第Ⅲ章)。

2011 年の堅果生産量は、極めて少なく、12 月の追跡調査の際には、すでに地表の堅果はほとんど消失していた。したがって、堅果落下時期の 9 月～11 月に比べ、12 月以降の林内の餌条件は悪かったと推察される。もし、Akbar and Gorman (1993) の指摘のように、餌条件により行動圏サイズが決定されるならば、堅果落下時期の方がそれ以後の時期より、行動圏サイズは小さくなると予想される。しかし、オスでは、アカネズミとヒメネズミともに、行動圏の面積や連続定位点間距離の平均値は、堅果落下時期の方が大きく、メスでも、少なくともアカネズミでは、堅果落下時期に行動圏の面積が小さくはならなかった。

第Ⅰ章で述べたように、本調査地では、アカネズミの繁殖期は、堅果の落下期間中に始まり、翌春まで続く。また、堅果落下量が少ない年には、繁殖期間中のネズミの体重の減少が著しく、翌春の個体数増加率が低かった (第Ⅰ章; 大石ら 2010)。そのため、繁殖活動では、かなりのエネルギーを消耗するため、繁殖成功率を高めるためには、堅果落下時期において、いかに多くの堅果を貯食できるかが重要であると考えられる。本調査地では、野ネズミにとって冬期の重要な餌であるマテバシイの結実は、樹木間で差がみられ、堅果は林内に均一に供給されるわけではない (Sone et al. 2002)。また、Akbar and Gorman (1993) の実験では、人工的に給餌した処理区と給餌しなかった対照区を設け、恒常的に餌条件の異なる 2 区を設けたのに対して、本調査地の餌条件の差は同じ空間の異なる時期に生じた。そのため、野ネズミは、地表の堅果が消費され尽くされる前に、多くの堅果が落下した良質なパッチで、より多くの落下堅果を確保・貯食するために、堅果落下時期に行動圏を拡大させたと考えられる。主要な活動域が人工林にあった個体の中には、堅果落下時期に広葉樹林にも侵入していた個体がみられ (図Ⅳ-4, 6, 8)、これも堅果を求めての行動の可能性がある。

アカネズミ属では、繁殖期に行動圏が拡大する。そして、拡大の度合いはオスの方が著しく、これはオスによる交尾相手の探索が関与していると考えられている (Randolph 1977; Attuquayefio et al. 1986; Oka 1992)。9 月から繁殖活動がみられる本調査地の結

果は、これらとよく一致した。このように、堅果落下時期に認められたオスの行動圏の拡大には、餌の確保の他に、Oka (1992) が指摘したように、交尾相手の探索も関与しているのではないかと考えられる。

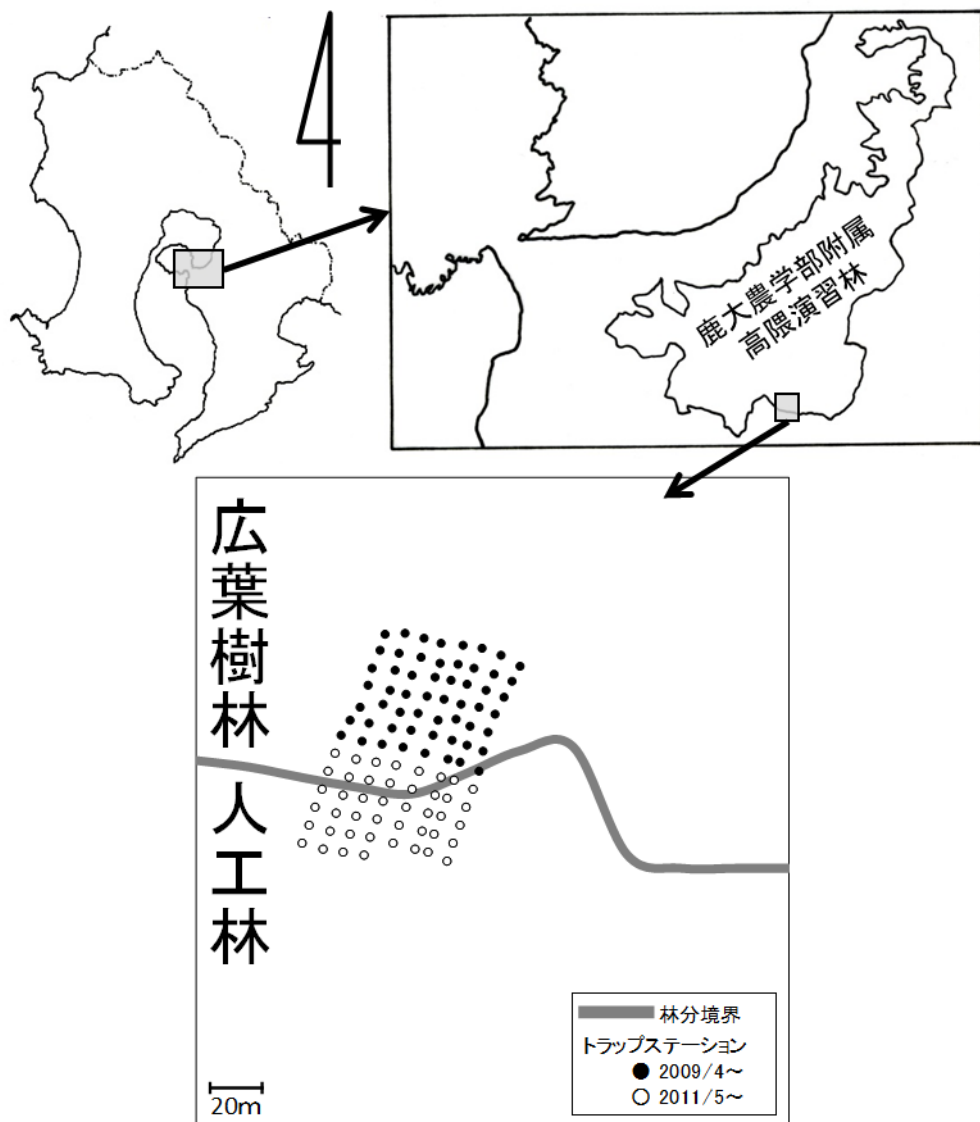
いずれにしろ、この時期にアカネズミとヒメネズミの行動圏が拡大することは、マテバシイなどの秋に結実する広葉樹の種子の分散距離の拡大といったメリットをもたらすと考えられる。アカネズミでは、この時期に 3 時間以内で約 100 m 移動することもあった (図 IV-2)。本調査地での T-堅果の運搬距離は最大で約 90 m に達した (第 III 章)。野ネズミによる種子の運搬は、稀に 100 m 前後の長距離になることが報告されており (Hoshizaki et al. 1999 ; Sone et al. 2002 ; 新垣ら 2010)、これら運搬距離の報告と本研究の連続定位点間距離の最大値は一致した。

広葉樹林と人工林の林分と各個体の行動圏の配置は、個体により異なった。常に広葉樹林でしか定位されない個体もいれば、平田ら (2007) や新垣ら (2010) が広葉樹林から針葉樹人工林への種子の運搬を担うと指摘したように、両林分にまたがった行動圏を有する個体も生息していた (図 IV-3~8)。両林分にまたがった行動圏を有する個体の連続定位点は、全体ではアカネズミが 23%、ヒメネズミが 24%、堅果落下時期ではアカネズミで 38%、ヒメネズミで 43% が林分境界をまたいでいた。このことは、一部の個体は日常的に広葉樹林と人工林を行き来していたことを示唆する。また、これら広葉樹林と針葉樹人工林の両方で定位された個体のうち、アカネズミの 3 個体は、堅果の運搬方向を左右する巣穴を人工林に有していた (図 IV-6, 7)。

このような堅果を直接人工林に運搬する可能性のある個体がいる一方で、アカネズミの 2 個体、ヒメネズミの 1 個体のように、広葉樹林へ侵入することなく人工林のみで定位された個体もいた (図 IV-3)。これらの個体の堅果落下時期の行動圏は、林分境界をまたぐアカネズミの行動圏と重複しており (図 IV-3)、広葉樹林から人工林へ運搬・貯食された堅果が、人工林のみで定位される個体により盗難されることもあるかもしれない。もしそうであれば、針葉樹人工林で主に活動する個体による貯食堅果の盗難により、堅果がより

深くまで針葉樹人工林へ侵入する可能性もある。

以上の結果より、野ネズミによる広葉樹林から針葉樹人工林へのマテバシイの堅果の運搬が確認されている本調査地では、マテバシイの結実時期に行動圏が両林分にまたがり、日常的に両林分を行き来し、巣穴が人工林に位置する個体が、広葉樹林から人工林への種子の運搬を担っていると推察される。また、針葉樹人工林を中心に活動する個体も、人工林内に貯食された種子の盗難を通して、種子の遠距離分散に関与している可能性がある。

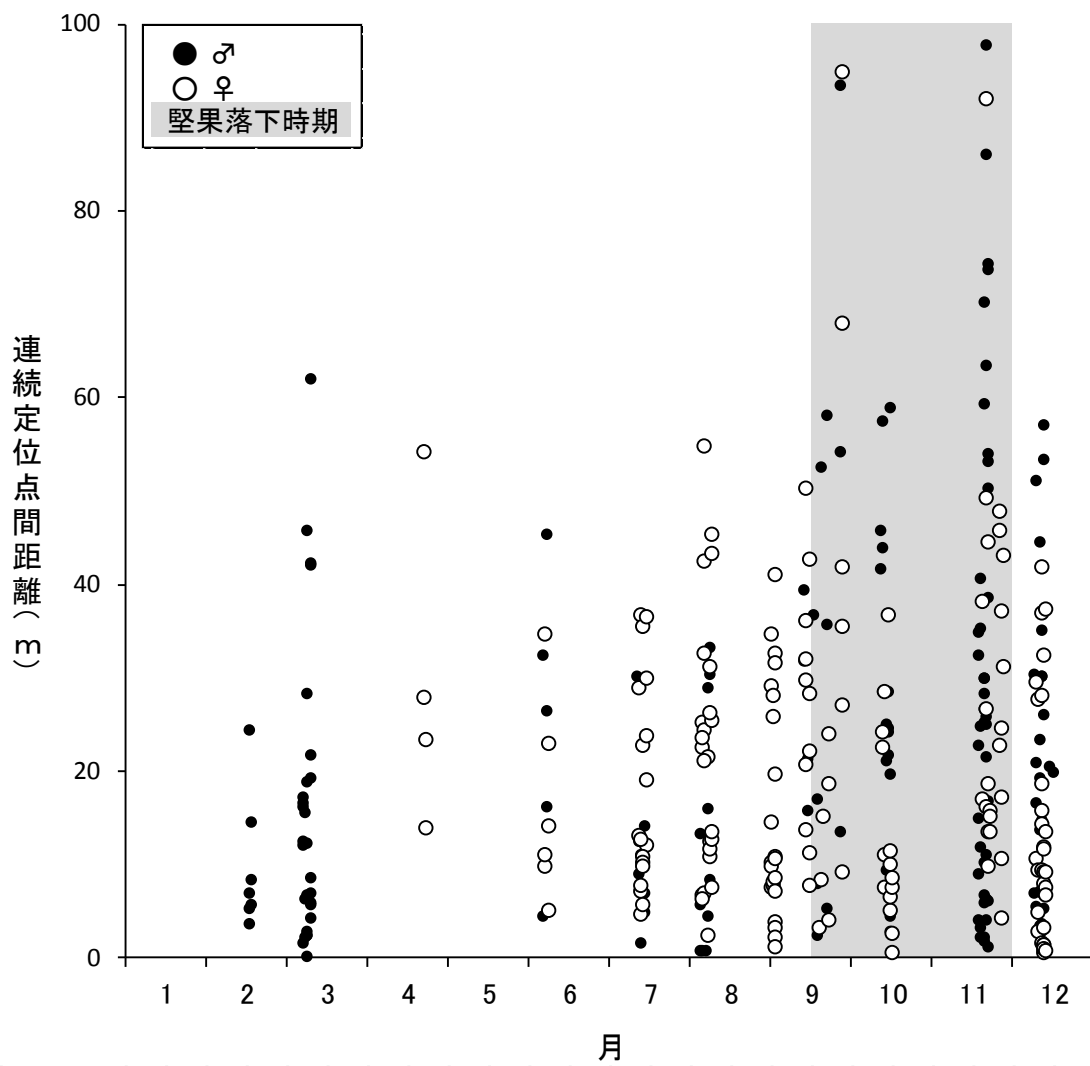


図IV-1. 調査地の概要

表IV-1. 夜間の追跡調査の実施日と追跡個体数

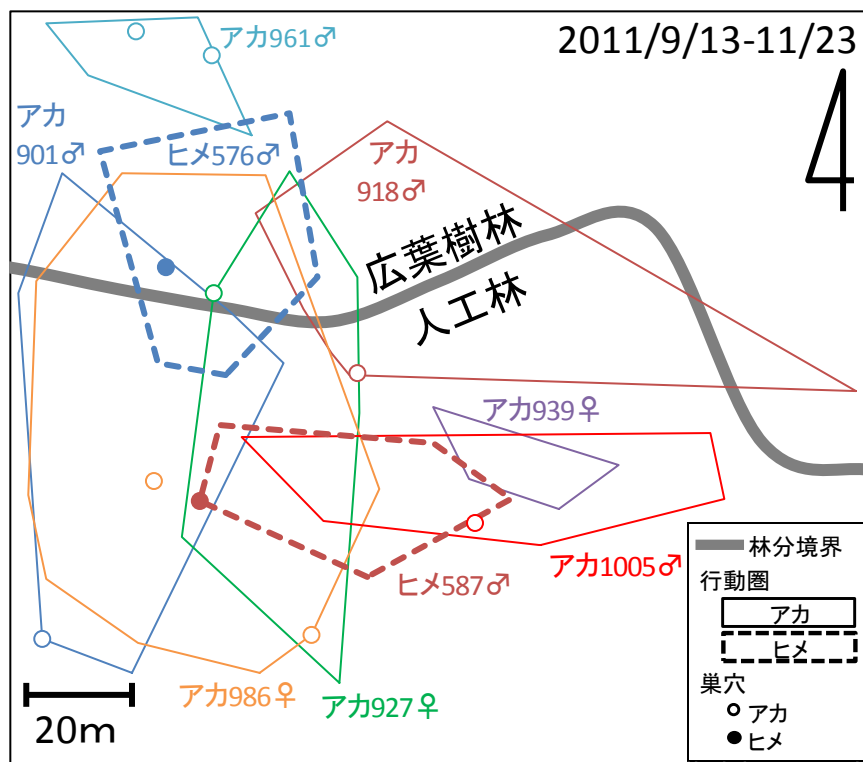
| 夜間追跡調査 (年/月/日) | 追跡個体数* | | | |
|-------------------|--------|--------|------|------|
| | アカ | | ヒメ | |
| | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ |
| 2009/12/15-17 | 1(1) | | | |
| 2010/2/15-18 | 3(2) | | | |
| 2010/3/8-12 | 4(2) | | | |
| 2010/8/5-10 | 2(1) | 2(2) | | |
| 2010/9/18-23 | 3(3) | 1(1) | | |
| 2010/10/12-17 | 1(1) | 1(1) | | |
| 2010/11/26-28 | | 1(1) | | |
| 2011/6/8-9 | 4(0) | 3(1) | | |
| 2011/7/13-16 | 1(1) | 2(2) | | |
| 2011/9/1-3 | | 2(2) | | |
| 2011/9/13-16 | 1(1) | 3(3) | 1(1) | 1(0) |
| 2011/9/28 | 1(0) | 2(0) | 1(0) | |
| 2011/11/19-23 | 3(3) | 1(1) | 1(1) | 1(0) |
| 2011/12/10-14 | 2(2) | 2(2) | 1(1) | |
| 2012/4/22-25 | 1(0) | 2(2) | | |
| 2012/7/25-28 | | | 1(1) | |
| 2012/8/5-8 | | 1(1) | | |
| 計 | 27(17) | 23(19) | 5(4) | 2(0) |

* ()内の数字は6点以上定位された個体数

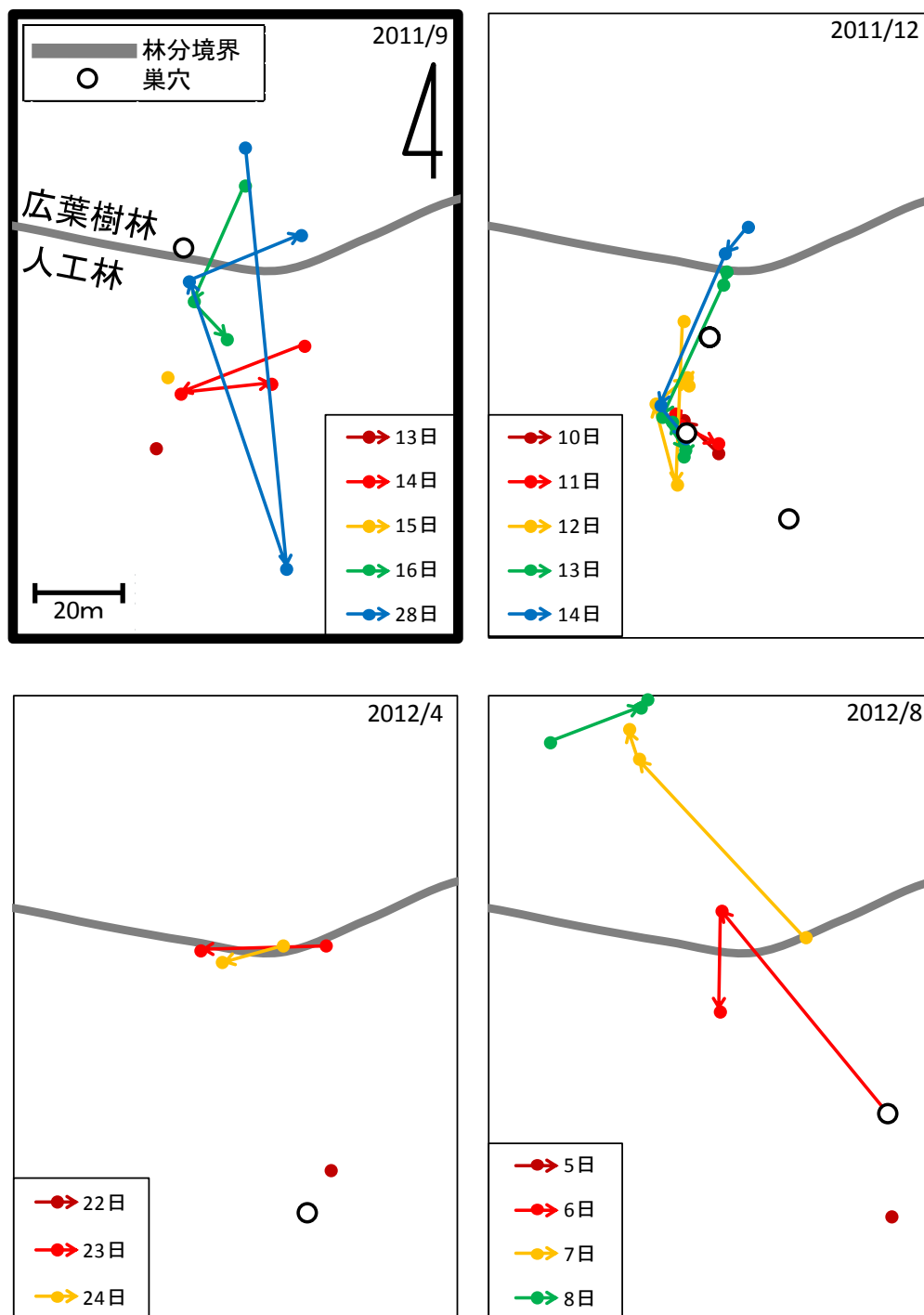


図IV-2. 連続定位点間距離の経時変化

連続定位点間距離は同一個体の同一夜内の追跡における連続して定位された2点間距離を示す。



図IV-3. 2011年の堅果落下時期に追跡されたアカネズミ7個体とヒメネズミ2個体の行動圏と巣穴の位置

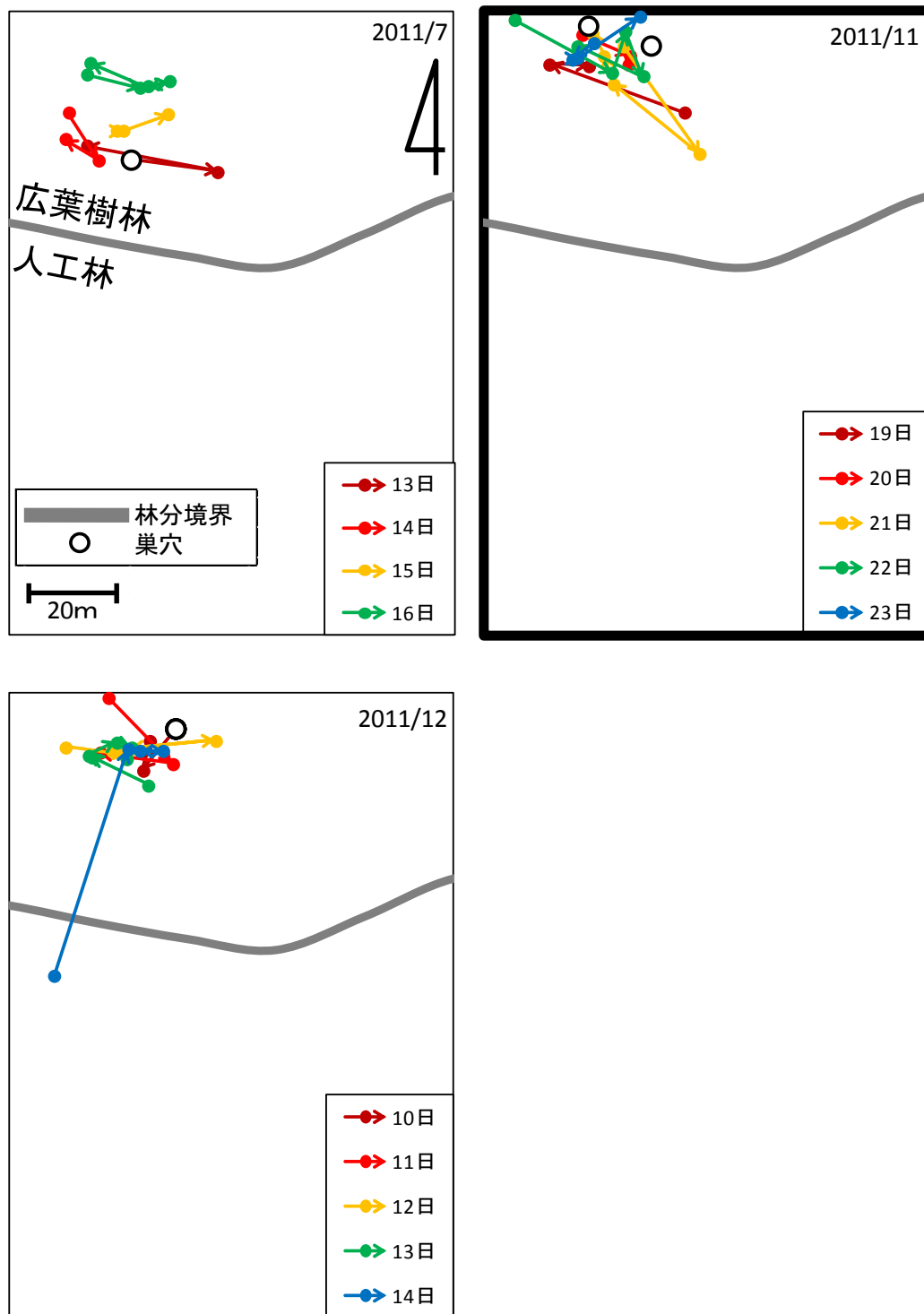


図IV-4. 2011年9月～2012年8月の927♀の定位点

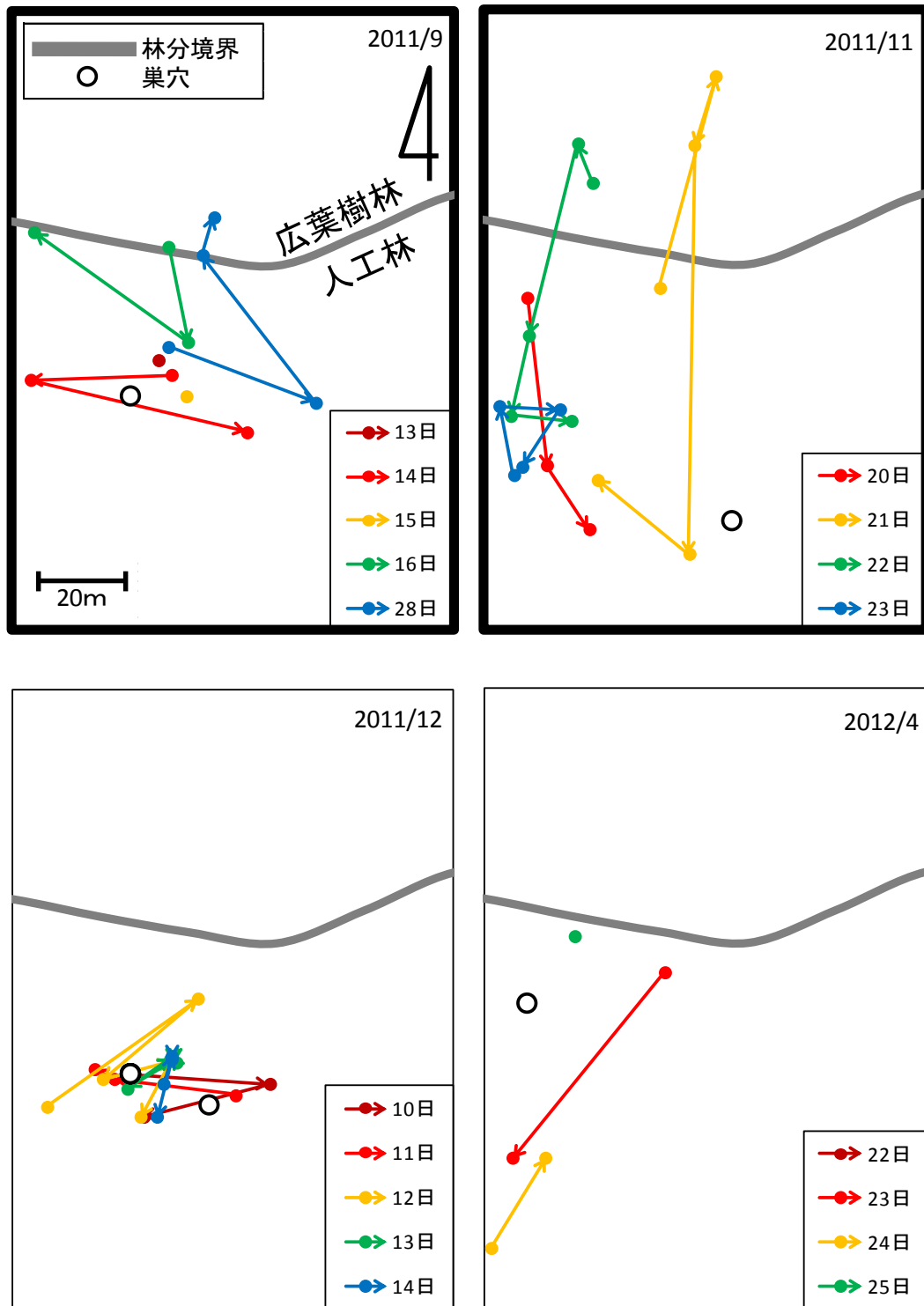
矢印で結ばれた定位点は連続定位点を示す。

太線の枠で囲われた期間は堅果落下時期を示す。

行動圏としては別のサンプルになるが、2011/9/28の定位点も2011/9/13-16の図に含めた。

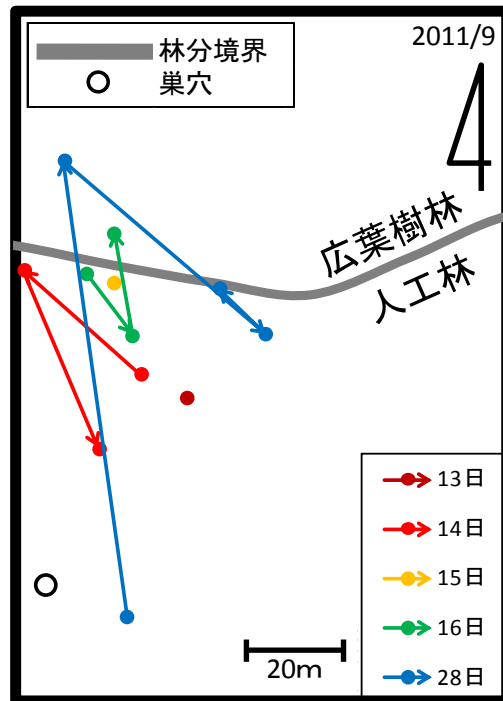


図IV-5. 2011年7～12月の961♂の定位点
図の説明は図VI-4を参照。

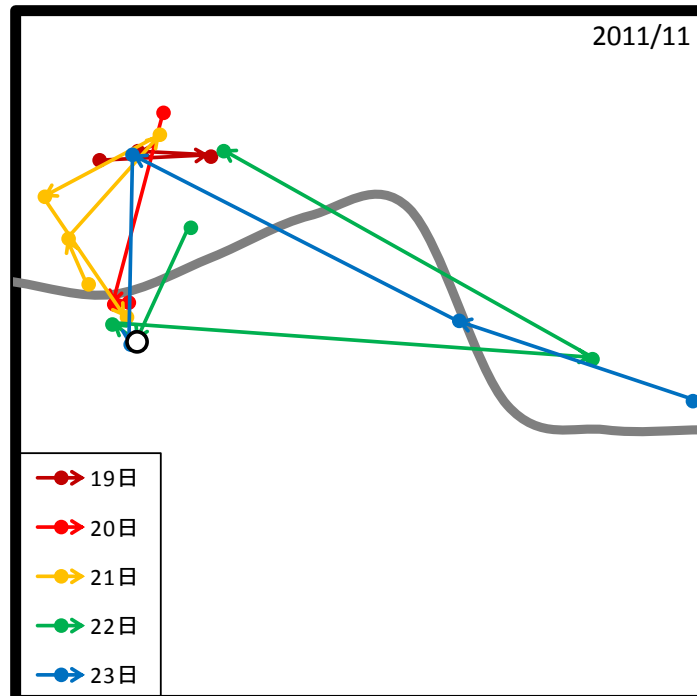


図IV-6. 2011年9月～2012年4月の986♀の定位点
図の説明は図VI-4を参照。

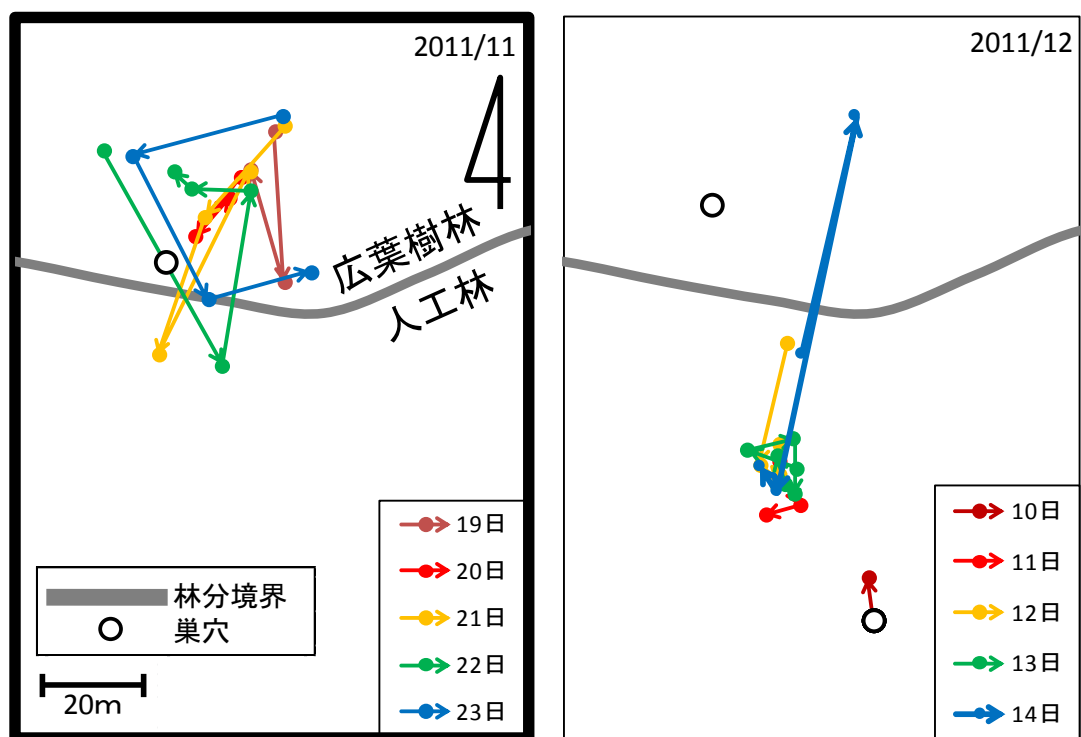
(a)901♂



(b)918♂



図IV-7. 2011年9月の901♂(a)と2011年11月の918♂(b)の定位点図の説明は図VI-4を参照。



図IV-8. 2011 年 11～12 月のヒメ 576♂の定位点
図の説明は図VI-4 を参照

第Ⅴ章 間伐施業の野ネズミの生息状況に対する影響

はじめに

針葉樹人工林では、植栽から収穫までの間に、間伐などの施業が繰り返し実施される。施業後は、林内の光環境が改善され、種子の発芽や実生の定着、下層木の成長が促進される（相浦・大宮 2010；小谷 2012；久保田ほか 2013）。しかし、施業に伴う重機の使用や施業後の林内環境の劇的な改変は、種子散布者である野ネズミの生息状況や、野ネズミによる人工林内への種子の運搬に影響を与える可能性がある。したがって、森林施業に伴って野ネズミの生息状況がどのように変化し、どのくらいの期間で元の状態に回復するのか明らかにすることは、施業後の林床や下層植生の回復、それに伴う針葉樹人工林の針広混交林化、育成複層林化を進めるうえで、貴重な情報を提供する。それにもかかわらず、我が国で、野ネズミの生息状況に対する森林施業の影響を調べた研究例は少ない。関島ほか（2001）は、ヒノキ（*Chamaecyparis obtusa*）の人工林の皆伐後の植生回復に伴うアカネズミとヒメネズミの侵入プロセスを調べたが、間伐施業の実施前後で野ネズミの生息状況を継続的に調査した例はない。

本章では、常緑広葉樹林とそれに隣接するスギ人工林において、間伐の実施前と実施後に野ネズミの標識再捕獲調査を継続的にを行い、野ネズミの個体数や生息状況の変化を明らかにした。野ネズミの個体数は、地域個体群が持っている個体数変動特性や堅果生産量の影響を受け、年次変動や季節変動を示す（第Ⅰ章）。そこで、間伐が実施された調査区（間伐区）の近くに位置する、林相がよく似たスギ人工林とそれに隣接する常緑広葉樹林（対照区）でも、同時に野ネズミの標識再捕獲調査を実施した。そして、両調査区での調査結果をもとに、間伐直後の野ネズミの生息状況に対する間伐の影響を考察した。また、間伐後3年目までの間伐区における標識再捕獲調査の結果をもとに、間伐後の野ネズミ個体群の回復過程を考察した。

調査地

調査地は、サイト B（対照区）と、サイト B から約 170 m 離れた常緑広葉樹林とそれに隣接したスギ人工林（間伐区）である（図 V-1）。広葉樹林と人工林の林相は、間伐区と対照区でよく似ていた。

間伐区は、50 年生のスギ人工林（以下、単に人工林）、常緑広葉樹林（以下、単に広葉樹林）、85 年生のスギと広葉樹から成る針広混交林（以下、単に混交林）で構成されていた。調査地の南側は傾斜角 45°以上の急な斜面や崩壊跡地になっており、北側には幅約 5 m の林道が通り、林道の北側には急斜面上にスギ人工林が存在していた（図 V-1）。広葉樹林は、林冠が閉鎖しており、マテバシイ、タブノキ、スダジイ、ヤブニッケイ、コバンモチ (*Elaeocarpus japonicus*) などの常緑広葉樹で構成されていた。亜高木層は、イスノキ、マテバシイ、タブノキなどで構成されていた。低木層はまばらで、アオキ (*Aucuba japonica*) とネズミモチが優占していた。林床にはほとんど植物はみられなかった。混交林と人工林のいずれも、林冠はほぼ閉鎖していた。混交林では、広葉樹林とほぼ同じ樹種の広葉樹がスギと混交し、一部の広葉樹は林冠層に達していた。低木層はまばらで、ネズミモチ、イズセンリョウ (*Maesa japonica*)、ヤマアジサイ (*Hydrangea serrata*)、コガクウツギなどで構成されていた。人工林では、間伐前の 2012 年 8 月までは、樹高 3~5 m のシロダモ、マテバシイ、ヤブニッケイ、ネズミモチ、クサギ (*Clerodendrum trichotomum*) などや、2 m 以下のヤマアジサイ、コガクウツギ、イズセンリョウ、アオキ、ネズミモチなどが低木層を形成していたが、林床植生は貧弱であった（図 V-2a）。

2012 年 8 月下旬~9 月中旬に、人工林で材積比約 50%の定性間伐が行われ、その際、幅約 3 m の作業道が開設された（図 V-1）。間伐施業に先立ち、人工林内の低木は全て伐採され、林床植生と下層植生は、間伐直後はほぼ皆無となった（図 V-2b）。伐倒されたほぼ全てのスギの材部は林外に搬出され、樹幹の先端部や枝葉などは林内に残された。これらの残渣は、主に作業道脇に 50 cm~1 m の高さで積み上げられたが、枝葉などの小さな塊は人工林内の林床に点々と放置された（図 V-2b）。林内の植生は 2013 年春から徐々に

回復し始め、2015 年 7 月には、林床にはチヂミザサ (*Oplismenus undulatifolius*)、ヌマダイコン (*Adenostemma lavenia*)、フユイチゴ (*Rubus buergeri*)、バライチゴ (*R. illecebrosus*)、チドメグサ (*Hydrocotyle sibthorpioides*) などが密生した。低木層は、クマイチゴ (*R. crataegifolius*)、バライチゴ、カラスザンショウ (*Zanthoxylum ailanthoides*)、クサギ、ヤマグワ (*Morus australis*)、アオキが優占し、低木層の被度は間伐前より高くなった (図 V-2c)。以後、間伐前後を通して、間伐区の人工林を間伐地、広葉樹林および混交林を非間伐地と呼ぶ。

調査方法

1. 野ネズミの標識再捕獲調査

対照区では、2011 年 5 月に人工林までサイト B の捕獲グリッドを拡大し (第 IV 章)、2013 年 1～2 月に皆伐施業が実施された。そこで、2011 年 5 月～2012 年 12 月のデータを使用した。

間伐区では、2009 年 12 月に、調査地内に 10 m 間隔で 93 ヶ所のトラップステーション (TS) (間伐地 : 52 ヶ所、非間伐地 : 41 ヶ所) を設定し、各 TS に 1 つずつシャーマン式生け捕り用罠 (9×8×23 cm) を設置し (図 V-1)、第 IV 章のシャーマン式罠を用いた捕獲と同様の方法 (第 IV 章の方法 1) で標識再捕獲調査を実施した。

2. ラジオテレメトリー法による野ネズミの巣穴場所の特定

間伐直後の植生がなくなった林分におけるアカネズミとヒメネズミの巣穴の場所を明らかにするため、2012 年 10 月～2013 年 3 月にラジオテレメトリー法による追跡調査を行った。捕獲されたネズミのうち、3 ヶ月以上継続して 2 分の 1 以上の調査日で捕獲された個体を定住個体と定義し、小型発信機を装着し、昼間に追跡することでそれらの巣穴の場所を定位した (詳細は第 IV 章の方法 2, 3 を参照)。

3. ラジオテレメトリー法による堅果運搬調査

2013 年 1～3 月と 2014 年 4 月～2015 年 5 月に、間伐地と非間伐地の境界における間伐

施業後の野ネズミによる堅果の運搬・貯食活動を調査するため、間伐地と非間伐地の境界付近に FS を設定し、T-堅果を設置した。T-堅果の作成と追跡方法は第 II 章と同様の方法を用いた。本章での研究を通して、計 67 個の T-堅果を FS に設置した。

FS には、地上約 50cm の高さに赤外線センサー付きカメラ（FieldNote DUO、麻里府商事、岩国市）を設置し、FS への訪問者と堅果の運搬者を撮影した。

4. データ解析

アカネズミとヒメネズミに対する間伐の影響を評価するため、対照区の人工林と広葉樹林、間伐区の間伐地と非間伐地および各 TS の「捕獲頻度」を算出した。何らかの原因で誤作動したものや、罠にネズミが侵入した痕跡があったにも関わらず、作動しなかった罠を無効トラップとして除き、それ以外の罠を有効トラップとした。有効トラップ 1 個の 1 晩の設置を 1 トラップ・ナイト (TN) とし、100 TN あたりの捕獲回数を捕獲頻度とした。1 つの罠で、2 個体が同時に捕獲されることも稀にあった。その場合、1 TN で 2 回捕獲があったものとして、捕獲頻度を算出した。本研究では、体重 25g 未満のアカネズミ、12g 未満のヒメネズミに繁殖兆候を示す個体が多かったため、これらの個体を「未成熟個体」とみなした。野ネズミ個体群の間伐後の回復に関しては、捕獲状況が間伐前に高水準だった捕獲頻度とその時の捕獲の分布状況に回復した時点で、野ネズミの個体群が回復したとみなした。

間伐後の時間経過に伴う野ネズミによる堅果の運搬方向の変化を調べるため、調査期間を分割し、T-堅果の運搬方向を間伐地方向と非間伐地方向に分けた。2014 年 11 月は、堅果落下時期と重なり、林床に落下した堅果が多く、T-堅果の運搬・採食がなかった。そのため、調査期間は 2013 年 1～3 月（期間①）、2014 年 4～10 月（期間②）、2014 年 12 月～2015 年 5 月（期間③）の 3 つに分割した。 χ^2 -検定を用いて、間伐地方向と非間伐地方向の運搬回数を 3 つの調査期間（期間①～③）で比較した。また、一元配置分散分析を用いて、期間①～③の平均運搬距離を間伐地と非間伐地それぞれで比較し、有意差がみられた場合、Tukey 法で多重比較を行った。

結果

1. 対照区における野ネズミの捕獲頻度

対照区では、2011～2012年に5,964 TNで、アカネズミ90個体が494回、ヒメネズミ56個体が214回捕獲された。間伐区では、2011～2015年に13,924 TNで、アカネズミ185個体が1,048回、ヒメネズミ178個体が805回捕獲された。

図V-3に、対照区における2011～2012年のアカネズミとヒメネズミの月間捕獲頻度の変化を示す。アカネズミの年間捕獲頻度は、人工林と広葉樹林のいずれでも、2011年の方が2012年より高く、2011年は8月と9月の月間捕獲頻度が低かった。2012年は、2011年の様な傾向はみられなかったが、人工林では4月から12月まで毎月、広葉樹林では8月を除いて毎月捕獲された。ヒメネズミの年間捕獲頻度は、アカネズミと同様、2011年の方が2012年より高く、2011年は月間捕獲頻度が夏に低下した。2012年は、人工林では8月に、広葉樹林では7～8月に捕獲されなかったが、9月以降は毎月捕獲された。

2. 間伐区における野ネズミの捕獲頻度

図V-4に、間伐区における2011～2015年の両種のネズミの月間捕獲頻度の変化を示す。アカネズミでは、対照区と同様、年間捕獲頻度は2011年の方が2012年より高く、2011年の月間捕獲頻度は、間伐地と非間伐地のいずれも夏に低くなる傾向を示した。2011年の年間捕獲頻度は、間伐地と非間伐地がそれぞれ11.6回/100 TNと13.3回/100 TNであった。間伐地と非間伐地における月間捕獲頻度の間伐前の最大値は、それぞれ20.0回/100 TNと18.6回/100 TNであった。

2012年は、非間伐地では、年間捕獲頻度は2011年に比べ多少低かったが、毎月捕獲され、月間捕獲頻度が夏に低下する傾向もみられた。間伐地での月間捕獲頻度は、間伐前は4月から8月まで毎月上昇したが、間伐直後の10～11月は全く捕獲されなかった。非間伐地では、間伐前から間伐後も継続して生息し続ける個体がみられたが、間伐地で12月に捕獲された5個体は全て新規の捕獲個体（新個体）であった。

2013年の月間捕獲頻度は、間伐地では低い値で推移した。非間伐地では、月間捕獲頻度

は、3 月が 23.9 回/100 TN で、間伐前の最大値を上回ったが、その後は徐々に低下した。年間捕獲頻度は 2014 年に上昇し、2014 年と 2015 年の月間捕獲頻度は 2012 年と 2013 年よりも高い月が多かった。間伐地では、2014 年は、4 月以降月間捕獲頻度が上昇し、10 月と 11 月に低下したが、12 月に再び上昇した。2015 年には、間伐地の年間捕獲頻度 (13.6 回/100 TN) が 2011 年を上回り、月間捕獲頻度は、12 月に 38.0 回/100 TN に達し、間伐後初めて間伐前の最高値を大きく上回った。一方、非間伐地の年間捕獲頻度は、間伐後に 2011 年を上回ることにはなかった。2013 年 12 月～2014 年 6 月と 2014 年 12 月～2015 年 6 月に捕獲された新個体 52 個体中 21 個体は未成熟個体であった。

ヒメネズミは、2011 年は、アカネズミと同様、毎月捕獲され、年間捕獲頻度は、間伐地が 6.8 回/100 TN、非間伐地が 5.8 回/100 TN で、間伐地と非間伐地での月間捕獲頻度の最大値は、それぞれ 10.6 回/100 TN と 15.2 回/100 TN であった。月間捕獲頻度は、間伐地では 9 月、非間伐地では 8～9 月が低かった。

2012 年は、非間伐地では、月間捕獲頻度が 4 月以降低下し、対照区の広葉樹林 (図 V-3b) と同様、間伐直前の 7～8 月には捕獲されなかった。間伐直後の 10 月はわずかな捕獲 (0.6 回/100 TN) があったものの、11 月は捕獲がなく、12 月に捕獲された 2 個体は新個体であった。間伐地では、5 月から間伐直前の 8 月まで毎月捕獲されていたが、間伐後は全く捕獲されなくなった。

2013 年は、非間伐地の月間捕獲頻度は 3 月に上昇したが、その後は低下する傾向を示した。一方、間伐地では 3 月に新個体が 3 個体捕獲されたが、その後、月間捕獲頻度は低下し、7 月以降再び捕獲されなくなった。2014 年には、アカネズミと同様、年間捕獲頻度は間伐地と非間伐地のいずれでも上昇した。非間伐地では、4 月の月間捕獲頻度 (16.6 回/100 TN) が間伐前の最大値を間伐後初めて上回り、年間捕獲頻度 (15.3 回/100 TN) も 2011 年より高かった。2015 年は、間伐地と非間伐地の月間捕獲頻度がいずれも高いレベルで推移した。間伐地では、4 月の月間捕獲頻度 (11.6 回/100 TN) が間伐前の最高値を間伐後初めて上回り、年間捕獲頻度 (8.8 回/100 TN) も 2011 年より高かった。2013 年

12月～2014年6月と2014年12月～2015年6月に捕獲された新個体83個体のうち22個体が未成熟個体であった。

3. 対照区における野ネズミの捕獲の分布

図V-5に、対照区における2011～2012年のアカネズミとヒメネズミの捕獲の分布の推移を示す。2011年は、アカネズミとヒメネズミのいずれも、人工林と広葉樹林のほとんどのTSで捕獲された。2012年は、アカネズミは、人工林と広葉樹林のいずれにおいても、年間通して、調査区の周縁部のみならず中心部および林相の境界部でも捕獲された。そして、アカネズミは、8月までと10～12月のいずれも人工林の周縁部や中心部で捕獲された。ヒメネズミは、7～8月は人工林の2ヶ所のTSでのみ捕獲されたが、10～12月は広葉樹林でも人工林でも捕獲された。

4. 間伐区における野ネズミの捕獲の分布

図V-6に、間伐区における2011～2015年のアカネズミとヒメネズミの捕獲の分布の推移を示す。アカネズミは、2011年にはほとんどのTSで捕獲された。年間捕獲頻度の高かったTS（捕獲頻度 ≥ 30 回/100TN）およびやや高かったTS（ 15 回/100TN \leq 捕獲頻度 < 30 回/100TN）は、非間伐地のみならず、間伐地にも分布していた。2012年は、8月までは人工林の中心部でも捕獲された。しかし、間伐直後の10～11月には、間伐地では全く捕獲されなかった。非間伐地では、間伐地との境界から離れた複数ヶ所のTSで捕獲があったものの、境界付近では1ヶ所でのみ捕獲された。12月には、間伐地では非間伐地との境界付近や作業道に沿ったTSで捕獲され、非間伐地で捕獲されたTSの配置は2012年4～6月とよく似ていた。2013年は、非間伐地ではほとんどのTSで捕獲されたが、間伐地では約7割のTSで捕獲がなかった。2013年に年間捕獲頻度がやや高かった4ヶ所のTSは全て非間伐地に分布していた。2014年と2015年は、ほぼ全てのTSで捕獲された。2011年に間伐地内で唯一年間捕獲頻度の高かったTSでは、間伐後、2015年に、その近隣のTSとともに、再び年間捕獲頻度が高くなった。

ヒメネズミは、アカネズミと同様、2011年にはほとんどのTSで捕獲された。2012年

の 4～6 月には、間伐地の中心部や非間伐地との境界部、間伐地と非間伐地のそれぞれの周縁部と、様々な場所で捕獲された。間伐直前の 7～8 月は間伐地でのみ捕獲されたが、間伐直後の 10～11 月は間伐地では全く捕獲されず、非間伐地でも間伐地から 30 m ほど離れた 1 ヶ所の TS でのみ捕獲された。12 月には、非間伐地の主に間伐地との境界から離れた複数の TS で捕獲された。2013 年は、非間伐地では捕獲された TS はほぼ全域に分布していたが、間伐地では残渣が集積されていた作業道沿いや非間伐地との境界付近の TS でのみ捕獲された。そして、年間捕獲頻度のやや高かった TS は、いずれも非間伐地に分布していた。アカネズミと同様、2014 年と 2015 年はほぼ全ての TS で捕獲された。2011 年の年間捕獲頻度が高かった TS は、間伐区全体で間伐地の 1 ヶ所のみで、アカネズミと同様、この TS の年間捕獲頻度は、2015 年に再び高くなった。

5. 間伐区における野ネズミの巣穴

2012 年 10 月～2013 年 3 月に、アカネズミのオス 1 個体、メス 3 個体、ヒメネズミのオス 1 個体、メス 2 個体の巣穴場所を計 21 ヶ所特定した。そのうち間伐地内が 8 ヶ所（アカネズミ：7、ヒメネズミ：1）、非間伐地が 13 ヶ所（アカネズミ：10、ヒメネズミ：3）であった。間伐地内のアカネズミの巣穴 7 ヶ所のうち、5 ヶ所は林床に点在するスギの枝葉などの小さな残渣の下の地中、2 ヶ所は作業道脇に積まれたスギの残渣内であった。間伐地内のヒメネズミの巣穴 1 ヶ所は林道近くに積まれた搬出材の中であった。

6. 間伐区における野ネズミによる T-堅果の運搬・貯食

本研究を通して、T-堅果の運搬が 85 回、FS での採食が 3 回確認された（図 V-7、表 V-1）。赤外線センサー付きカメラで、アカネズミとヒメネズミの他に、イノシシ、アナグマ、タヌキ、ホンドテン（*Martes melampus*）、コシジロヤマドリ（*Syrmaticus soemerringtonii*）、ヤマガラ（*Poecile varius*）が撮影されたが、マテバシイ堅果を運搬したのはアカネズミのみであった。間伐地への運搬の割合は、期間①が 80%、期間②が 47%、期間③が 27%と、時間経過とともに減少し（図 V-7、表 V-1）、有意差がみられた（ χ^2 -検定、 $P < 0.01$ ）。間伐地への貯食は計 16 回確認され、貯食場所は、林床植生の下の中が 8 回、

リター下が 5 回、残渣下の地中が 3 回で (表 V-1)、これらはいずれも深さ 5 cm 以内の浅い場所であった。しかし、本研究では、貯食された堅果も最終的には全て調査期間内に採食された。FS から最終的に T-堅果が採食された地点までの運搬距離は、本研究を通して、平均 14.4 ± 11.5 m (\pm SD)、0.0~50.5 m ($n = 67$) で、最大運搬距離 50.5 m は間伐地へ運搬されたものであった (図 V-7c)。調査期間別にみると、間伐地方向への平均運搬距離は、期間①が 16.8 ± 7.6 m (9.2~31.9 m, $n = 16$)、期間②が 18.0 ± 3.1 m (12.2~21.7 m, $n = 7$)、期間③が 33.6 ± 16.3 m (8.7~50.5 m, $n = 7$) と、時間経過とともに長距離になり (一元配置分散分析、 $P < 0.01$)、期間①と③ ($P < 0.01$) および期間②と③ ($P < 0.05$) の間に有意差がみられた。非間伐地方向への平均運搬距離は期間①が 19.6 ± 16.1 m (6.7~47.7 m, $n = 5$)、期間②が 6.1 ± 4.4 m (1.0~12.6 m, $n = 10$)、期間③が 9.3 ± 4.0 m (2.4~19.1 m, $n = 19$) で (一元配置分散分析、 $P < 0.01$)、期間①と② ($P < 0.01$) および期間①と③ ($P < 0.05$) の間に有意差があった。

考察

対照区および間伐区のいずれも、間伐実施前のアカネズミとヒメネズミの年間捕獲頻度は、2011 年の方が 2012 年より高く、2011 年では月間捕獲頻度は夏に低下した (図 V-3, 4)。また、対照区の人工林で標識再捕獲調査を開始する以前の 2009 年 12 月~2010 年 12 月の両区の広葉樹林の捕獲個体数の季節変動も同調しており、アカネズミの捕獲個体数は、春から初夏に多く、夏~秋に減少し、ヒメネズミの捕獲個体数は、春に最も多く、夏に減少した (大石 未発表)。これらのことから、両種のネズミの個体数の年次変動や季節変動は、対照区と間伐区でよく似ていたと考えられる。

間伐が実施された 2012 年には、対照区ではアカネズミは毎月、ヒメネズミは 8 月を除いて毎月捕獲された。そして、8 月までとそれ以降の間で、捕獲の分布にも著しい変化はみられなかった (図 V-3, 5)。それに対し、間伐区では、アカネズミは、間伐前は毎月捕獲されたが、間伐後は 10~11 月に捕獲されなかった。ヒメネズミも、12 月までの 3 ヶ月

間は捕獲がなかった（図V-4）。また、アカネズミとヒメネズミのいずれも、間伐地で間伐前から生息していた個体は、間伐後に姿を消した。以上のことから、間伐地に生息していたアカネズミとヒメネズミが一時的にいなくなった主な原因は、間伐であったと考えられる。また、間伐の前と後で、間伐地の野ネズミに個体の入れ替えが生じたことも明らかとなった。

間伐の影響は、アカネズミとヒメネズミで異なった。アカネズミは、間伐後の間伐地での最初の捕獲は2012年12月であった（図V-4a）。また、2013年の年間捕獲頻度は調査期間通して最も低かったが（図V-4a）、間伐地の中心部でも捕獲されるようになった（図V-6a）。そして、2014年には年間捕獲頻度が上昇した（図V-4a）。一方、ヒメネズミは、2013年の春に一時、間伐地でも捕獲されたが、捕獲は非間伐地との境界部のTSに限られ（図V-6b）、2013年7月以降、12月まで再び捕獲されなくなった（図V-4b）。以上の結果から、間伐の影響は、アカネズミよりもヒメネズミに対しての方が大きかったと考えられる。ヒメネズミは、夏から秋に針葉樹の立木密度が高い場所を選好する（関島 1999）。本研究でも、間伐直前の2012年7～8月には、ヒメネズミは、間伐区と対照区のいずれにおいても、スギ人工林でのみ捕獲された（図V-5b, 6b）。ヒメネズミが間伐直前にスギ人工林に集中して生息していたことが、ヒメネズミに対する間伐の影響を大きくした原因の一つとして考えられる。

また、間伐地での個体群の回復は、関島ら（2001）が報告した皆伐後の野ネズミ個体群の回復の特徴と同様、アカネズミの方がより早く始まったことも明らかとなった。アカネズミとヒメネズミは、同所的に生息するが多いが、両種を比較すると、アカネズミの方が地上性が強く、ヒメネズミはアカネズミよりも樹上での活動が多い（Nishikata 1981；関島 1997）。そのため、アカネズミは下層植生が発達した森林を好み、ヒメネズミは上層木の種数が多く、階層構造が複雑な環境を嗜好する（Shioya 1990）。間伐により間伐地の光環境が改善され、下層植生が密になったことで、間伐地の方が下層植生の貧弱な非間伐地よりアカネズミの嗜好性の高いハビタットとなり、間伐後すばやく間伐地にアカ

ネズミが侵入・定着したと考えられる。実際、アカネズミは、2015年には、本調査期間を通して、初めて年間捕獲頻度が非間伐地よりも間伐地で高くなり、間伐地の年間捕獲頻度が、間伐後初めて2011年の値を上回った（図V-4a）。一方、非間伐地では、2015年でも2011年の年間捕獲頻度を上回ることはなかった（図V-4a）。

しかし、残されたスギが林冠層を形成するものの、先行除伐により低木が全て伐採された結果、施業後は低木層の貧弱な状態が続いた。この階層構造の回復の遅れが、ヒメネズミの個体数の回復がアカネズミよりも遅かったこと、間伐前には間伐地の方が非間伐地よりも年間捕獲頻度が高かったにもかかわらず、間伐後は2015年でも間伐地の方が低かったこと（図V-4b, 6b）の原因の一つとして考えられる。

前述したように、間伐の影響や間伐後の個体群の回復過程は、アカネズミとヒメネズミで異なったが、間伐前に高水準であった年間および月間捕獲頻度や捕獲の分布を基準とした間伐地の個体群の完全な回復時期は両種で差がなかった。間伐地において、年間捕獲頻度が間伐後に2011年を上回った時期、間伐後の月間捕獲頻度が間伐前の最高値に達した時期、2011年に年間捕獲頻度の高かったTSが間伐後に2011年の水準に達した時期は、いずれも両種とも間伐から3年後の2015年であった（図V-4, 6）。これらのことから、本調査地では、野ネズミ個体群に対する間伐の影響は約3年で消滅したと考えられた。

一方、間伐区の非間伐地では、アカネズミの月間捕獲頻度は、間伐直前の8月と直後の10月では、むしろ10月の方が高く（図V-4a）、間伐の前後で、捕獲場所の分布に著しい変化はなかった（図V-6a）。また、一部の個体は、間伐後も継続して間伐地から離れたTSで捕獲され続けた。年間捕獲頻度は2015年でも2011年を上回ることがなかったが、2013年3月には月間捕獲頻度が間伐前の最高値を上回った。ヒメネズミは、間伐後の2012年11月にそれまで生息していた個体がいなくなったが、12月に新個体が捕獲された（図V-4b）。間伐翌年の2013年には、アカネズミとヒメネズミの月間捕獲頻度や捕獲場所の分布は2012年の間伐前の状態にほぼ回復した（図V-4, 6）。その後、ヒメネズミは、2014年4月に間伐前の月間捕獲頻度の最高値を上回り、年間捕獲頻度も2014年に2011年を上

回った。これらのことから、間伐の影響は、間伐地に隣接する広葉樹林や混交林では、間伐直後でも間伐地と比較して小さく、野ネズミ個体群の回復も、間伐地よりも早い時期から始まり、間伐後約 2 年で間伐の影響はなくなったと考えられる。

本調査地では、アカネズミとヒメネズミの繁殖活動は秋から春にかけてみられ、個体数は 12 月から増加し始め、4～5 月がピークであり、この時期に幼体あるいは未成熟個体が出現する (Sone et al. 2002 ; 大石ら 2010 ; 第 I 章)。アカネズミとヒメネズミ、間伐地と非間伐地ともに、2014～2015 年の月間捕獲頻度は初冬～春に高くなり、新個体には未成熟個体が含まれた。そのため、前述の周辺からの侵入に加え、侵入・定着個体による繁殖も、間伐地の個体群の回復に寄与していたと考えられる。

今回、間伐の実施時期が 8～9 月であったことから、半年後の 2013 年の春まで間伐地内の下層植生は回復しなかった。それにもかかわらず、アカネズミは施業から約 3 ヶ月後、ヒメネズミは遅くとも約半年後には間伐地内でも再び捕獲されるようになった (図 V-4, 6)。アカネズミとヒメネズミが再度捕獲されるようになった TS の近くには残渣が存在し、ラジオテレメトリー法による巣穴場所の調査により間伐地で確認された 8 ヶ所の巣穴は全て伐採されたスギの梢端や枝葉などの残渣もしくは材の載積地の下であった。また、間伐地内に運搬された T-堅果の中には、残渣の下に貯食されたものもあった。これらの結果は、間伐直後の下層植生が貧弱な時点では、伐採木の残渣が野ネズミの巣穴もしくは隠れ場所 (shelter) として機能し、下層植生の替わりを担った可能性を示唆する。アメリカ合衆国の育成林でのワタシロアシマウス (*Peromyscus gossypinus*) の生息 (Loeb 1999 ; McCay 2000) や森林施業後の林分での小型哺乳類の生息 (Homyack et al. 2005) に、残渣が重要な役割を担うことが報告されている。

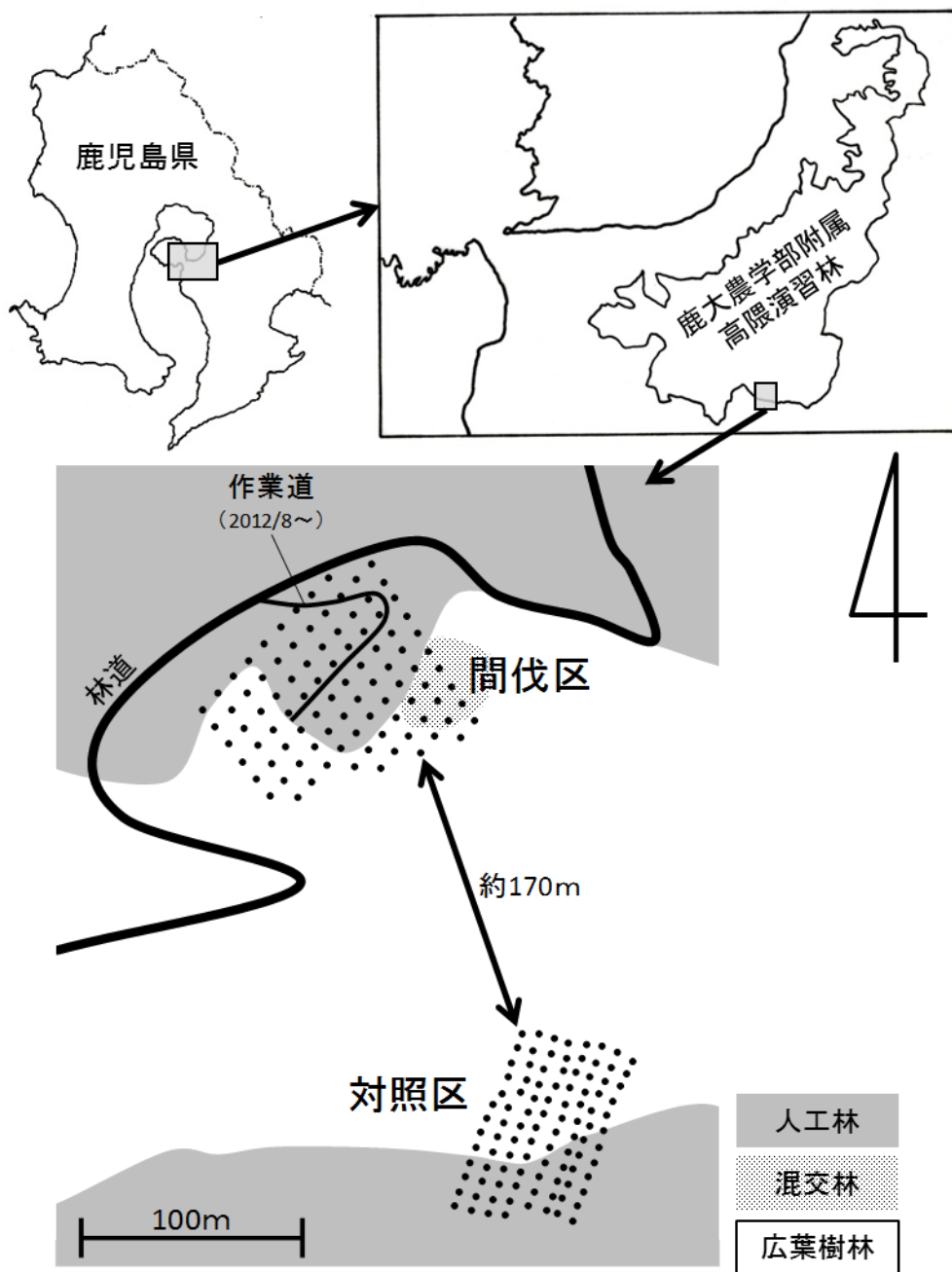
間伐直後で、まだ間伐地の植生が回復していない 2013 年 1～3 月でも、T-堅果は頻繁に間伐地へ運搬された (図 V-6、表 V-1)。むしろ、植生回復とともに間伐地の野ネズミの個体数が増加したのとは対照的に、間伐地への堅果運搬の割合は時間経過とともに減少した。Takahashi et al. (2006) も、広葉樹林と主伐後放棄林が隣接した場所では、放棄林

への運搬が多かったと報告している。野ネズミは林床の残渣などを足掛かりとして間伐地に巣穴を持つ個体もいた。期間①は冬期で、堅果の落下が終了しており、餌条件が悪かったと考えられる。特に、下層植生がなくなった間伐地では、堅果の代替餌が乏しかったのかもしれない。そのため、間伐地に巣穴を持つ個体が積極的に FS を訪問したため、T-堅果は間伐地方向に多く運搬されたと考えられる。これに対して、2015 年春はバライチゴやクマイチゴの結実が多かった。期間③の間伐地方向への運搬の割合が低かったことは、このような間伐地での餌条件の回復と関係している可能性がある。

間伐地方向への堅果の平均運搬距離は時間経過に伴い長くなり、最大で 50 m 以上に達した。間伐地の捕獲頻度は時間経過に伴い、非間伐地から遠い TS でも高くなったことから、期間③の運搬距離が長かった理由は、間伐地の奥深くへ侵入した個体が堅果を運搬した結果と考えられる。

堅果は地中 10 cm 以上の深い場所に埋められた場合、発芽後のシュートが地表まで伸長できず、実生として定着できない可能性が高まる (Vander Wall 1990)。本研究では、貯食が確認された堅果も最終的には全て採食されたが、間伐地への堅果の貯食はいずれも地中 5 cm 以内の浅い場所であり、発芽・定着にとって好適であったといえる。本研究の結果は、本調査地で間伐施業前の 2003~2004 年に実施された同様の調査 (平田ら 2007) の結果と差がなかった。そのため、隣接する広葉樹林から間伐地へ運搬された堅果が回収されずに放置された場合、発芽・定着する可能性がある。

以上のことから、間伐施業は、実施直後には間伐地でアカネズミとヒメネズミが生息できない状況を一時的に生じさせ、その影響はアカネズミに比べヒメネズミに対して大きく、ヒメネズミの間伐地への再侵入はアカネズミより遅かったが、いずれの種でも間伐の影響は約 3 年で解消されたことが明らかとなった。また、施業後の林内残渣が間伐地での野ネズミの個体群の早期の回復を促し、野ネズミによる広葉樹林から針葉樹人工林への種子の運搬・貯食も短期間で再開された。その結果、野ネズミは、間伐後も早い時期から種子を間伐地へ運搬し、広葉樹の侵入・定着に貢献し続けると考えられる。



図V-1. 調査地の概要

●はトラップステーション (TS) の中心点を示す。

TSのサイズは、間伐区が10 m×10 m、対照区が7 m×7 m。

(a)



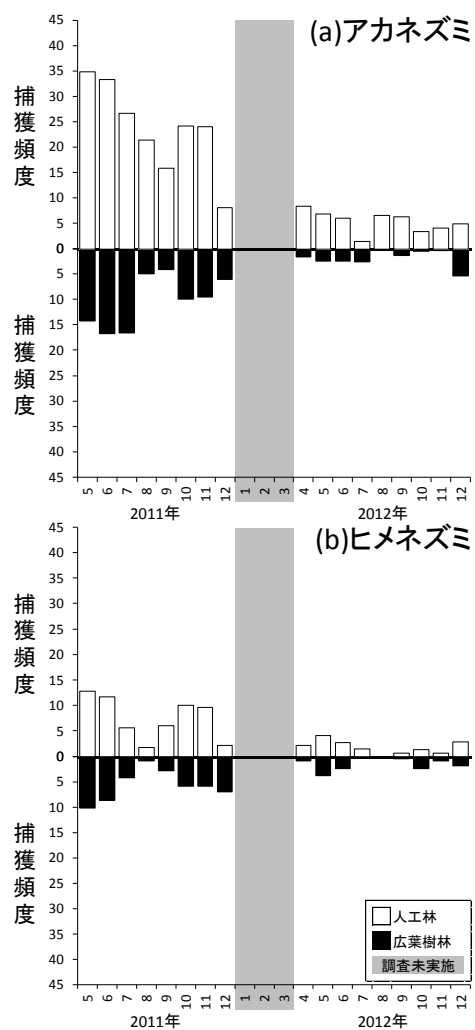
(b)



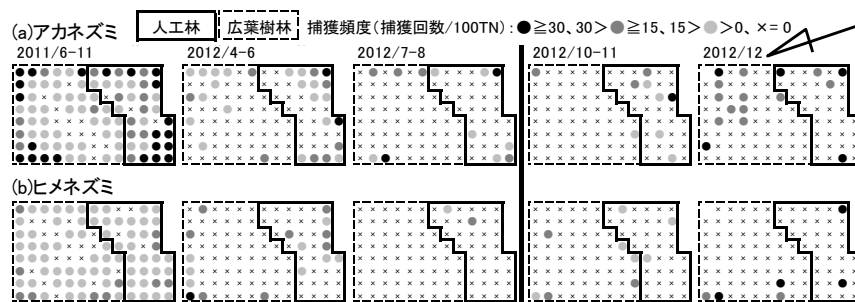
(c)



図V-2. 間伐施業実施前後の間伐区の人工林
(a)間伐前, (b)間伐直後, (c)間伐2年後.



図V-3. 2011～2012 年の対照区におけるアカネズミ(a)とヒメネズミ(b)の月間捕獲頻度の変化
捕獲頻度は 100 トラップ・ナイト (TN) あたりの捕獲回数を示す。



図V-5. 2011～2012 年の対照区におけるアカネズミ(a)とヒメネズミ(b)の捕獲頻度の空間分布の時系列変化

2012/12 の空欄の TS は有効 TN 数が 0 であったことを示す。

太い縦線は間伐区で間伐が実施された時期を示す。

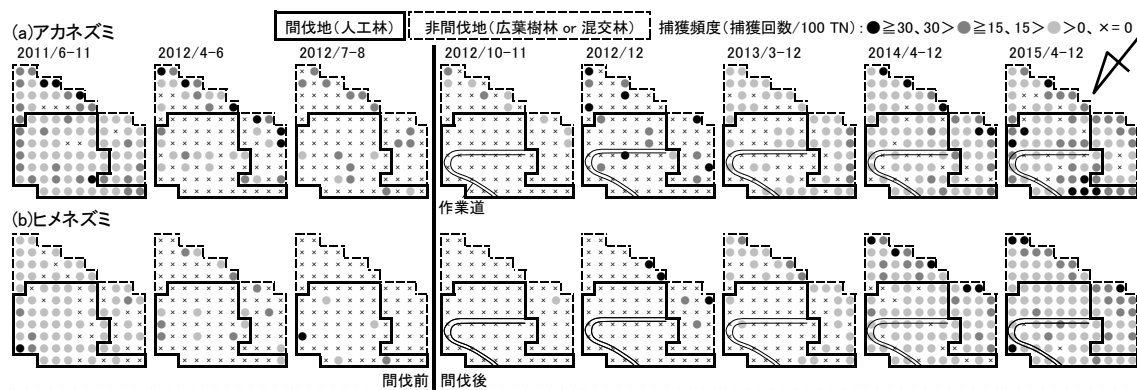


図 V-6. 2011～2015 年の間伐区におけるアカネズミ(a)とヒメネズミ(b)の捕獲頻度の空間分布の時系列変化

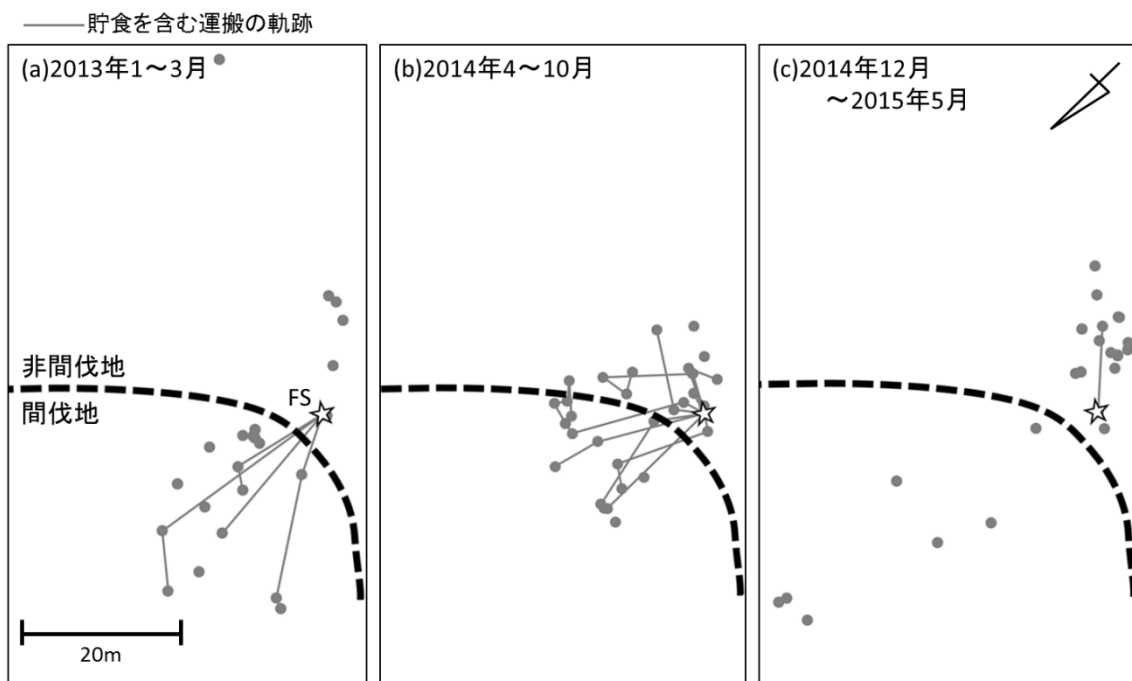


図 V-7. T-堅果の運搬の軌跡

表 V-1. 各調査期間の T-堅果の運搬・貯食傾向

| 調査期間 | ① | ② | ③ |
|-------------------|----|----|----|
| FSで採食 | 3 | 0 | 0 |
| 運搬 | 25 | 34 | 26 |
| 運搬方向 | | | |
| 非間伐地 | 5 | 18 | 19 |
| 間伐地 | 20 | 16 | 7 |
| 間伐地に運搬された堅果の状態 | | | |
| 採食 | 15 | 5 | 7 |
| 貯食 | 5 | 11 | 0 |
| 間伐地に貯食された堅果の周辺環境 | | | |
| 林床植生の下(地中5cm以下) | 2 | 6 | 0 |
| リター下(地中5cm以下) | 2 | 3 | 0 |
| 残渣下(地中5cm以下) | 1 | 2 | 0 |
| 調査期間 | | | |
| ①: 2013/1-3 | | | |
| ②: 2014/4-10 | | | |
| ③: 2014/12-2015/5 | | | |

第Ⅵ章 皆伐施業の野ネズミの生息状況に及ぼす影響と 個体群の回復に対する残渣の効果

はじめに

第Ⅴ章では、間伐施業が野ネズミの生息状況に及ぼす影響について評価した。しかし、人工林では間伐の他に、植栽、下刈り、枝打ち、収穫などの森林施業が実施される。材の収穫には、択伐、傘伐、帯状伐採、皆伐など、複数の方法があるが、その中で、林冠木の全てを伐採する皆伐は、人工林内や隣接する森林内の環境を最も大きく変化させる。そのため、光環境、微気象、猛禽類からの避難場所や植生の階層構造の消失などが著しく、野ネズミへの影響も間伐に比べ大きいと考えられる。また、第Ⅴ章の間伐地では、間伐後は下刈りなどの施業が一切実施されなかったのに対して、皆伐跡地では、再造林に伴い、皆伐から植栽後数年までの間に複数回下刈り施業が実施され、そのたびに回復し始めた下層植生が消失する。このような下刈り施業も、植生回復の遅れに伴い、野ネズミの個体群の回復に影響を及ぼす可能性がある。

第Ⅴ章で、施業地に残された伐採木の残渣が、野ネズミの個体群回復や堅果の貯食を促すことが示唆された。間伐地では、残渣は、小さな塊で間伐地全域の地表に点在するように配置されたが、残渣の形状や配置は様々であり、その違いが野ネズミの誘引や貯食行動、実生定着に差をもたらすかもしれない。

そこで、本章では、皆伐施業が実施されたスギ人工林とこれに隣接する常緑広葉樹林において、第Ⅴ章と同様の調査を実施し、野ネズミの個体数変動に及ぼす皆伐の影響や個体群の回復過程、貯食行動について、間伐区と比較しながら考察する。また、施業地での野ネズミの貯食活動の再開や広葉樹の実生定着を促す残渣の配置方法を提案する。

調査地

2013 年 1～2 月に、第Ⅴ章の対照区のスギ人工林で、皆伐施業が実施され、幅 3～4 m

の作業道が開設された（図VI-1, 2a, b）。主要な材は皆伐地から運び出されたが、商品価値のない細い梢端部や材の一部は、残渣として皆伐地内の数ヶ所に山積みされた（図VI-1, 2c）。植生は時間経過とともに回復していったが、2014 年 12 月に植栽に先立つ下刈り施業が実施され、再び地表植生は皆無となった。その際、山積みされた残渣の位置も移動した（図VI-1）。2015 年 2 月に、スギの苗が 3000 本/ha の密度で植えられた。2015 年 6 月に、スギの苗の成長を促すため、再び下刈り施業が実施され、下層植生がなくなった。

調査方法

1. 野ネズミの標識再捕獲調査

皆伐区の皆伐地では、皆伐直後の 2013 年 4～9 月は直射日光が罾に当たり、罾内の捕獲個体が熱死する危険があったため、捕獲調査を中断し、2013 年 10 月に皆伐地で捕獲調査を再開した。翌年の夏には、断熱材（ポリエチレン製の発泡シートとアルミニウムのシートを張り合わせたもの）で罾を包み、例年通りの 4～12 月に捕獲調査を実施した。夕方に罾を設置し、翌朝罾を見回り、初めて捕獲された個体には指切り法で個体識別を施し、体重、個体識別番号、性、繁殖状態、その他身体的特徴を記録した後、捕獲地点に放逐した。

2. 残渣測定

皆伐地のネズミの分布に対する残渣の影響を調べるため、2014 年と 2015 年の 5 月に各 TS の「残渣との距離」および「残渣率」を評価した。残渣との距離は TS の中心点（罾設置地点）とこれに最も近い残渣までの距離、残渣率は TS の中心点から半径 2m 以内の残渣の占有率で算出した。

3. 発信機付き堅果の追跡

2014 年 4 月 4 日～2015 年 5 月 27 日に、皆伐地と広葉樹林の林分境界から広葉樹林方向へ約 10 m の地点に設定した FS に T-堅果を 3 個設置した。その後、5～7 日間隔で、T-堅果をチェックし、運搬された場合は T-堅果の位置を定位した（詳細は第 II 章の方法 4 を参照）。本章では全部で 59 個の T-堅果の運搬を追跡した。

4. データ解析

第V章と同様、100 TN あたりの捕獲回数を用いて捕獲頻度を評価した。

野ネズミに対する残渣の山の影響を明らかにするため、各 TS の捕獲頻度と残渣との距離および残渣率との関係を、Spearman の順位相関係数を用いて調べた。

堅果の運搬距離が時期により異なるのか調べるため、2014 年と 2015 年の堅果の運搬距離を皆伐地方向と非皆伐地方向のそれぞれで、Mann-Whitney の U-検定を用いて比較した。T-堅果が皆伐地に運搬される確率と非間伐地に運搬される確率を比較するため、Fisher の正確確率検定を用いた。

結果

1. 野ネズミの捕獲頻度

2011 年 5 月～2016 年 4 月に 15,245 TN で、アカネズミ 225 個体が 1,098 回、ヒメネズミ 163 個体が 628 回捕獲された。

図VI-3 に、2011 年 4 月～2016 年 4 月のアカネズミとヒメネズミの月別の捕獲頻度を示す。非皆伐地では、アカネズミは、皆伐直後の 2013 年 3～9 月にも毎月捕獲され、捕獲頻度は 2012 年よりも高かった。2013 年 10 月に一時捕獲されなくなったが、11 月に再び捕獲され始め、それ以降は 2016 年 4 月まで毎月捕獲された。ヒメネズミもアカネズミと同様、2013 年 3 月から捕獲され、8 月までの捕獲頻度は 2012 年よりも高かった。しかし、アカネズミと異なり、ヒメネズミは 2013 年 9～11 月の 3 ヶ月間捕獲されなかった。2013 年 12 月に再び捕獲され、それ以降は、2016 年 4 月まで毎月捕獲された。

皆伐地では、皆伐以降、2013 年 9 月まで調査を中断したが、アカネズミは調査を再開した 10 月から 2015 年 7 月まで毎月捕獲された。しかし、皆伐後の 2 度目の下刈り施業が行われた 2015 年 6 月から捕獲頻度が低下し始め、2015 年 8 月と 10 月は捕獲されなかった。ヒメネズミは、調査再開直後の 2013 年 10 月と 11 月は捕獲されなかった。2013 年 12 月～2015 年 7 月までは毎月捕獲されたが、2015 年 8～10 月の 3 ヶ月間、捕獲されな

かった。

アカネズミとヒメネズミともに、第Ⅴ章で扱った間伐地とは異なり、2014 年の捕獲頻度の著しい上昇はみられず、皆伐以降、皆伐地の年間捕獲頻度が 2011 年の水準を上回ることはなかった。

2. ネズミ捕獲個体数に対する残渣の効果

図Ⅵ-4, 5 に、2013 年 10 月～2016 年 4 月における人工林の各 TS の 3 ヶ月ごとの捕獲頻度と残渣の山の配置を示す。アカネズミとヒメネズミともに、全体の捕獲頻度が高い 2014 年は、残渣の山に近い TS に加えて残渣の山から離れた TS でも捕獲されたが、下刈直後で下層植生が回復していない 2015 年 4～6 月と 2015 年 7～9 月は、残渣の山に近い TS でのみ捕獲された。下層植生が回復し始めた 2015 年 10 月以降は、全体の捕獲率が高く、それに伴い、残渣の山から離れた TS でも捕獲された。

図Ⅵ-6 に、皆伐地の各 TS の野ネズミの捕獲頻度と残渣との距離および残渣率の関係を示す。アカネズミとヒメネズミともに、捕獲頻度と残渣の山までの距離に有意な負の相関がみられた。(アカネズミ : $r_s = -0.543$, $P < 0.001$; ヒメネズミ : $r_s = -0.353$, $P = 0.003$)。また、アカネズミとヒメネズミともに、捕獲頻度と残渣率に有意な正の相関がみられた(アカネズミ : $r_s = 0.616$, $P < 0.001$; ヒメネズミ : $r_s = 0.443$, $P < 0.001$)。

3. 野ネズミによる皆伐区での T-堅果の運搬状況

2014 年 4 月～2015 年 5 月に、皆伐区で、T-堅果の運搬が 68 回、FS での採食が 1 回確認された(図Ⅵ-7、表Ⅵ-1)。赤外線センサー付きカメラにより、間伐区と同様、堅果を運搬したのはアカネズミのみであることが明らかとなった。皆伐地方向への運搬は、下刈り前で下層植生が繁茂していた 2014 年が全体の 72%にあたる 31 回、下刈り後に下層植生が皆無となった 2015 年が 68%にあたる 17 回で、間伐区と異なり、T-堅果の運搬方向は時期による有意差がなかった(χ^2 -検定、 $P = 0.721$)。FS から皆伐地までは最短でも約 10 m 離れており、実際に皆伐地まで T-堅果が運搬された回数は、2014 年が 9 回、2015 年が 2 回で、2014 年の林分境界付近の 1 回と作業道脇の 1 回以外は、残渣の山の中もし

くはその付近に点在する小さい残渣の下であった。2015 年の皆伐地への 2 回の運搬はいずれも残渣の山の中であった。それら皆伐地への運搬のうち、貯食は、2014 年と 2015 年に 1 回ずつ確認され、2014 年が地中 15 cm、2015 年が残渣の山の中の地中 50 cm の地点に埋められていた。しかし、間伐区と同様、皆伐地と非皆伐地を含めて、最終的には、貯食された T-堅果の全てが調査期間内に採食された。FS から最終的に T-堅果が採食された地点までの運搬距離は、2014 年と 2015 年を通して、平均 9.6 ± 8.1 (SD) m、0.4~36.2 m ($n = 59$) で、最大運搬距離 36.2 m は皆伐地へ運搬されたものであった (図VI-7b)。皆伐地方向への運搬は、2014 年が 11.4 ± 9.2 m (0.7~36.2 m、 $n = 26$)、2015 年が 9.3 ± 8.2 m (0.9~29.6 m、 $n = 15$) で、運搬距離は年による有意差はなかった (U-検定、 $P = 0.465$)。非皆伐地方向への運搬は、2014 年が 5.6 ± 5.4 m (0.4~14.1 m、 $n = 10$)、2015 年が 11.6 ± 4.7 m (7.5~18.7 m、 $n = 6$) で、2015 年の方が有意に長かった (U-検定、 $P = 0.039$)。

考察

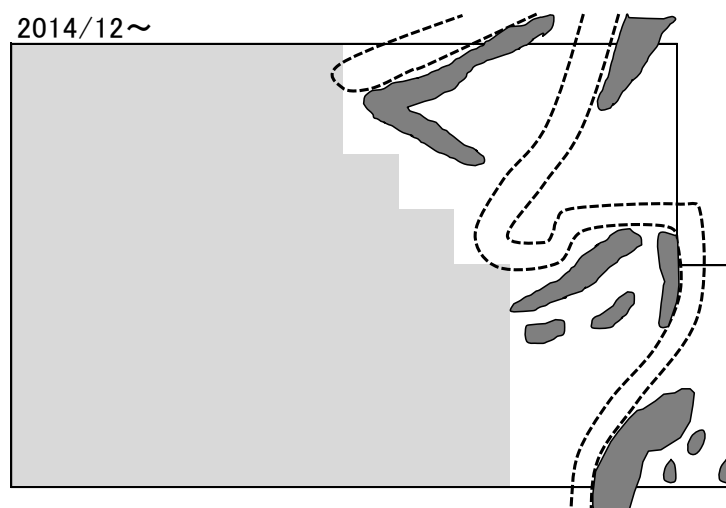
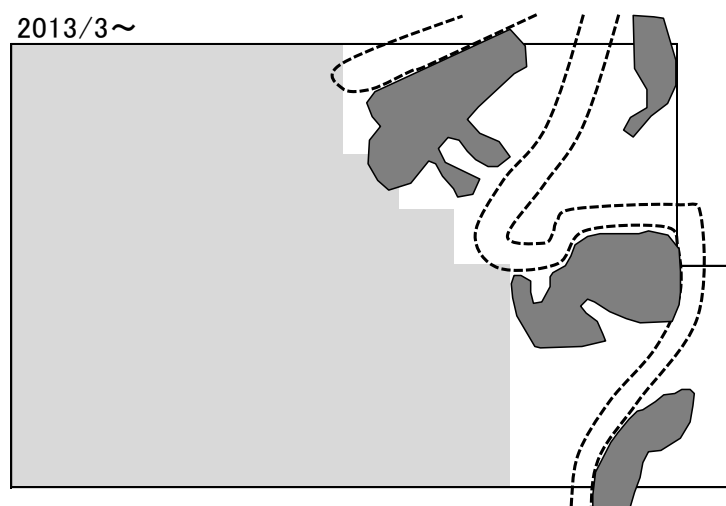
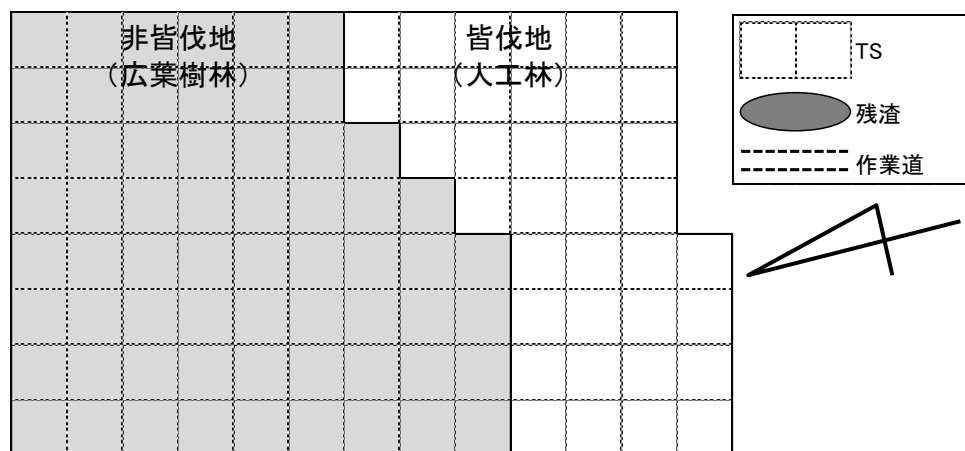
2013 年 1~2 月の皆伐後から 2013 年 9 月まで皆伐地での標識再捕獲調査を中断したため、この間の野ネズミの生息状況は不明であるが、アカネズミとヒメネズミともに、遅くとも皆伐後 1 年以内には、皆伐地でも個体数が回復し始めることが明らかとなった (図VI-3)。しかし、第V章の間伐地でみられたような 2014 年の急激な個体数増加はみられなかった (図VI-3)。その理由として、皆伐施業は間伐とは異なり、全ての上層木が伐採されるため、野ネズミの生息地は間伐施業よりも大きく改変される。開けた環境は、猛禽類などの捕食者に発見される危険が高まり、野ネズミの生息環境としては適さない。そのため、野ネズミの生息に対する施業の影響は間伐よりも皆伐の方が大きいと考えられる。また、第V章の間伐後は下刈りなどの施業が全く入らなかったのに対して、本章の皆伐後は 2014 年 12 月と 2015 年 6 月の 2 回下刈り施業が実施され、そのたびに下層植生が皆無となった。実際、2015 年 6 月の下刈り後、捕獲頻度が低下し、アカネズミは 8 月と 10 月、ヒメネズミは 8~10 月に全く捕獲されなくなった。また、間伐地での T-堅果の運搬において、植

生回復に伴い、時間経過とともに間伐地方向への運搬の割合が減少したのに対して、皆伐地では、2014 年と 2015 年で運搬方向に差はなかった（図VI-7、表VI-1）。このように、野ネズミの個体群の回復の初期段階で複数回繰り返された下刈り施業が、野ネズミの個体群の回復を妨げ、堅果の運搬方向にも影響を与えたと考えられる。

2014 年と 2015 年の皆伐地では、残渣率が高い TS および残渣の山に近い TS ほど捕獲頻度が高かった（図VI-4～6）。このことから、残渣は、野ネズミの巣や shelter として機能し、皆伐地への侵入の足掛かりとなると考えられる。第V章で述べたように、残渣の重要性は他の野ネズミ種でも報告されている（Loeb 1999 ; McCay 2000 ; Homyack et al. 2005）。丸太や枝で形成される残渣の複雑な立体構造が、捕食者から野ネズミを守る。また、残渣内の物理的環境は外部よりも変化が小さく、快適な空間をネズミに提供すると考えられる。さらに、残渣の腐朽による分解過程では、菌類や節足動物の発生が促されると考えられる。そのため、これらを餌とする野ネズミ（太田 1968 ; 曾根ら 1986）にとって、残渣は避難場所としてだけでなく、餌場としても機能する。このように、植生が回復するまでの間、残渣が重要なマイクロハビタットになっている可能性が明らかとなった。そのため、皆伐地に残渣をある程度密に配置することで、皆伐地の奥深くへの野ネズミの侵入を促すことができると考えられる。

野ネズミによって皆伐地へ運搬された堅果のほとんどが、残渣の山の中もしくはその付近に運搬された（図VI-7）。野ネズミは自身の行動圏内に堅果を貯食し、巣穴に運び込む（Sone and Kohno 1999 ; 吉村ら 2013）。そのため、自身の巣もしくは shelter として残渣を利用する野ネズミは、当然、堅果も残渣内に運搬することが多いと考えられる。しかし、残渣は、必ずしも堅果が発芽・定着するのに適した環境であるとはいえない。堅果が地中 10 cm 以上の深い場所に埋められた場合、発芽した主軸は地上まで到達できず、実生として定着することができない（Vander Wall 1990）。本章で、皆伐地に貯食された 2 個の堅果は、地中 15 cm および残渣の山の中の地中 50 cm の深い位置に埋められており（表VI-1）、たとえ貯食されたまま放置されたとしても、発芽・定着できる可能性は低かった

と考えられる。これに対して、第Ⅴ章の間伐地では、間伐地に貯食された 16 個全てが、発芽可能な地中の浅い場所に埋められており、本章とは明確な違いがみられた。この違いは、放置された残渣の形状・配置の違いからきていると考えられる。本章の皆伐地では、残渣はいくつかの大きな塊として数ヶ所に山積みされていた（図Ⅵ-2c）。これに対して、間伐地では、小さい残渣が点々と配置されており、このような小さい残渣は巣としてよりも一時的な隠れ場所として利用されたため、深い場所に埋められることはなかったのではないかと考えられる。以上のことから、皆伐地への野ネズミによる堅果の運搬や実生の定着を促進するためには、間伐地で実施したように、小さい残渣を施業跡地全体に点在させる方が適していると考えられる。



図VI-1. 捕獲グリッドと TS の林分構成と皆伐後の残渣の山の変遷

(a)



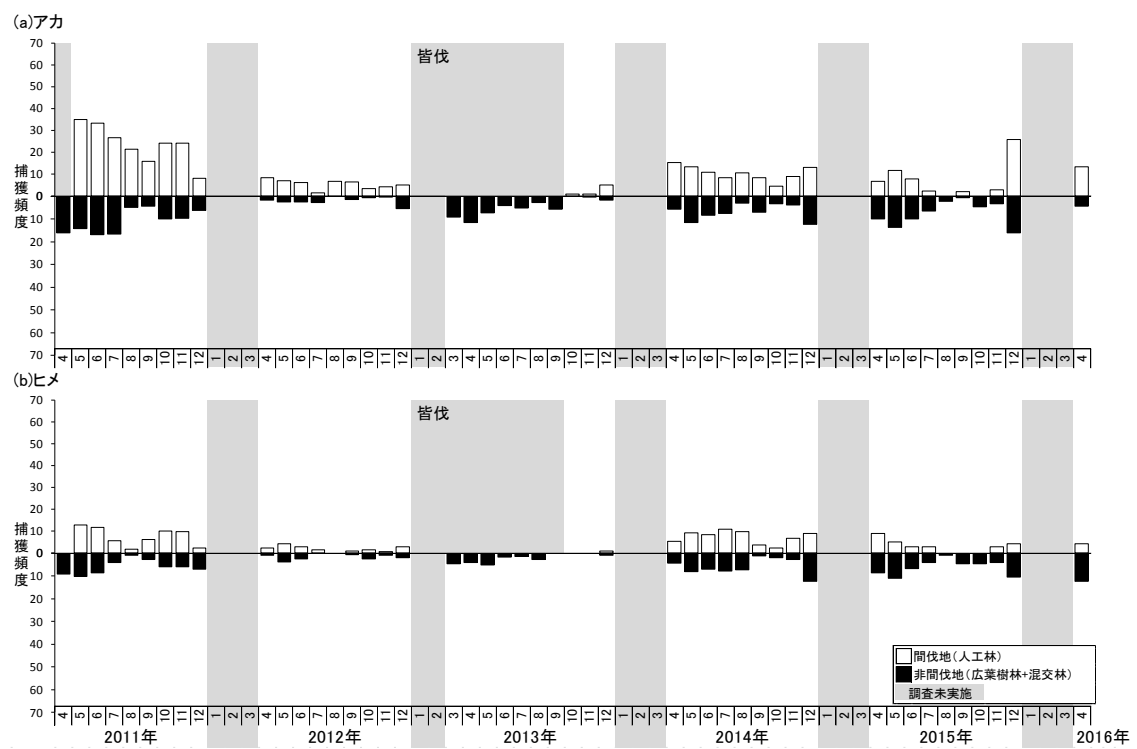
(b)



(c)

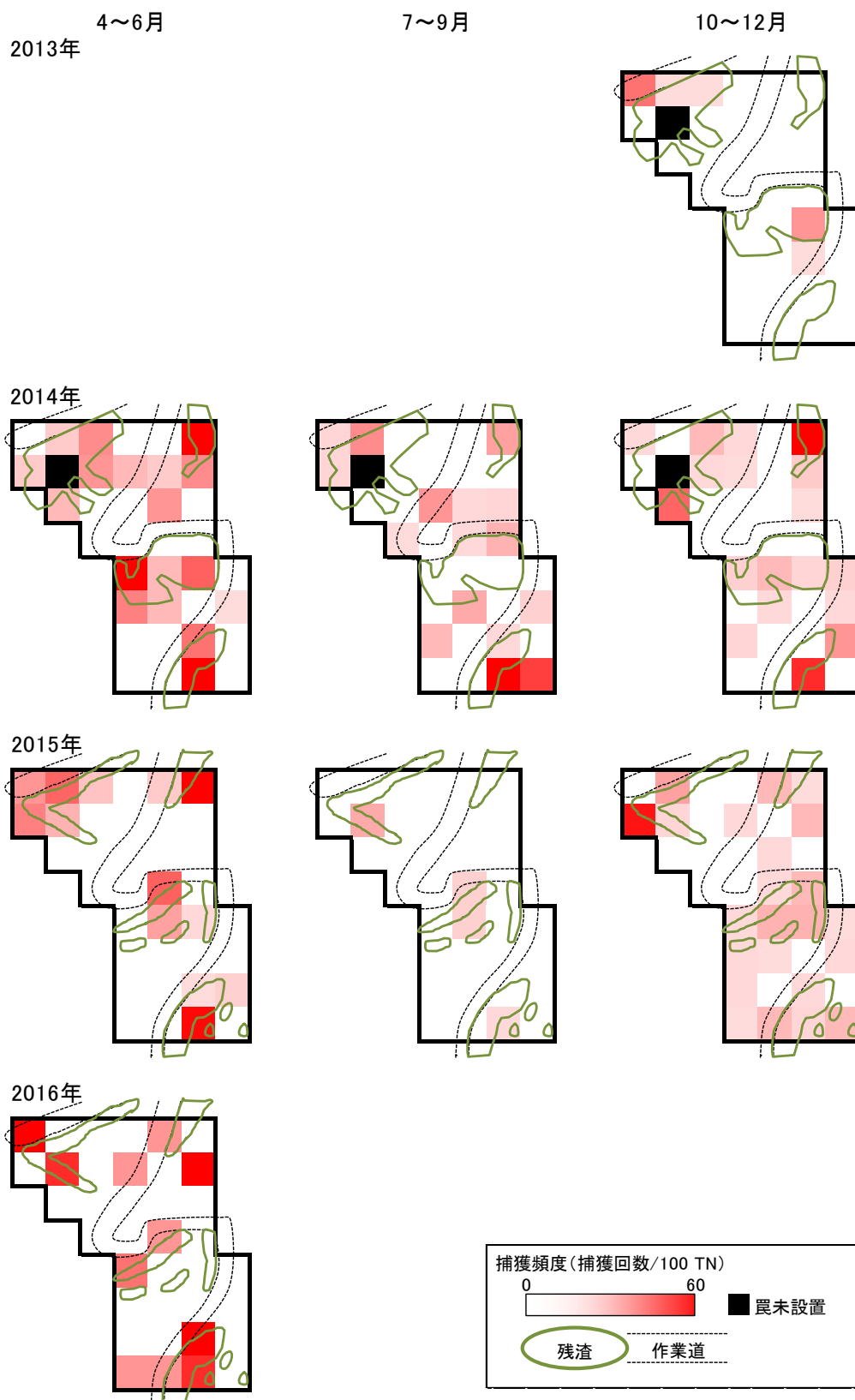


図VI-2. 皆伐施業実施前後の皆伐区的人工林
(a)皆伐前, (b)皆伐直後, (c)残渣の山

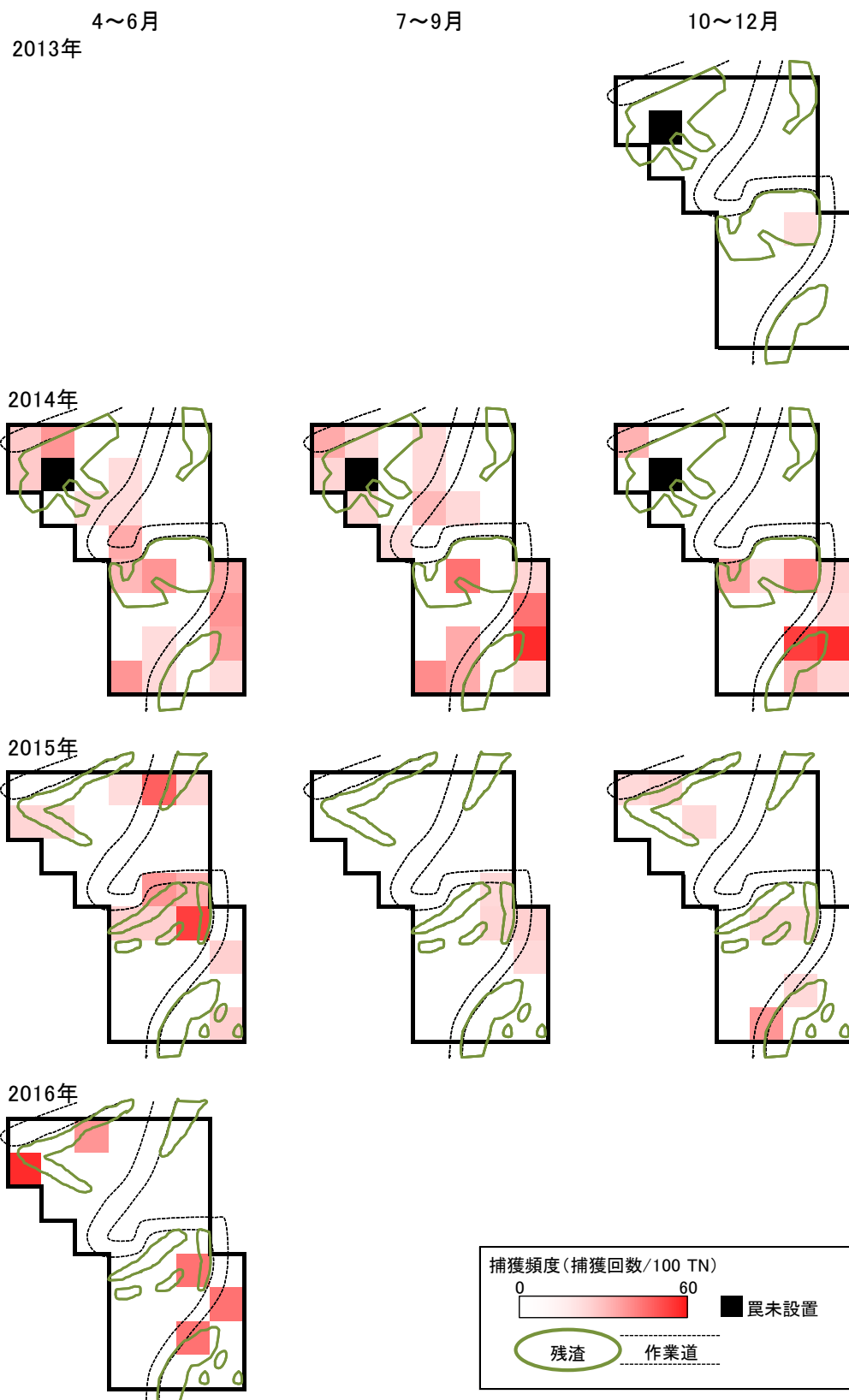


図VI-3. 2011年4月～2016年4月の皆伐区におけるアカネズミ(a)とヒメネズミ(b)の月間捕獲頻度の変化

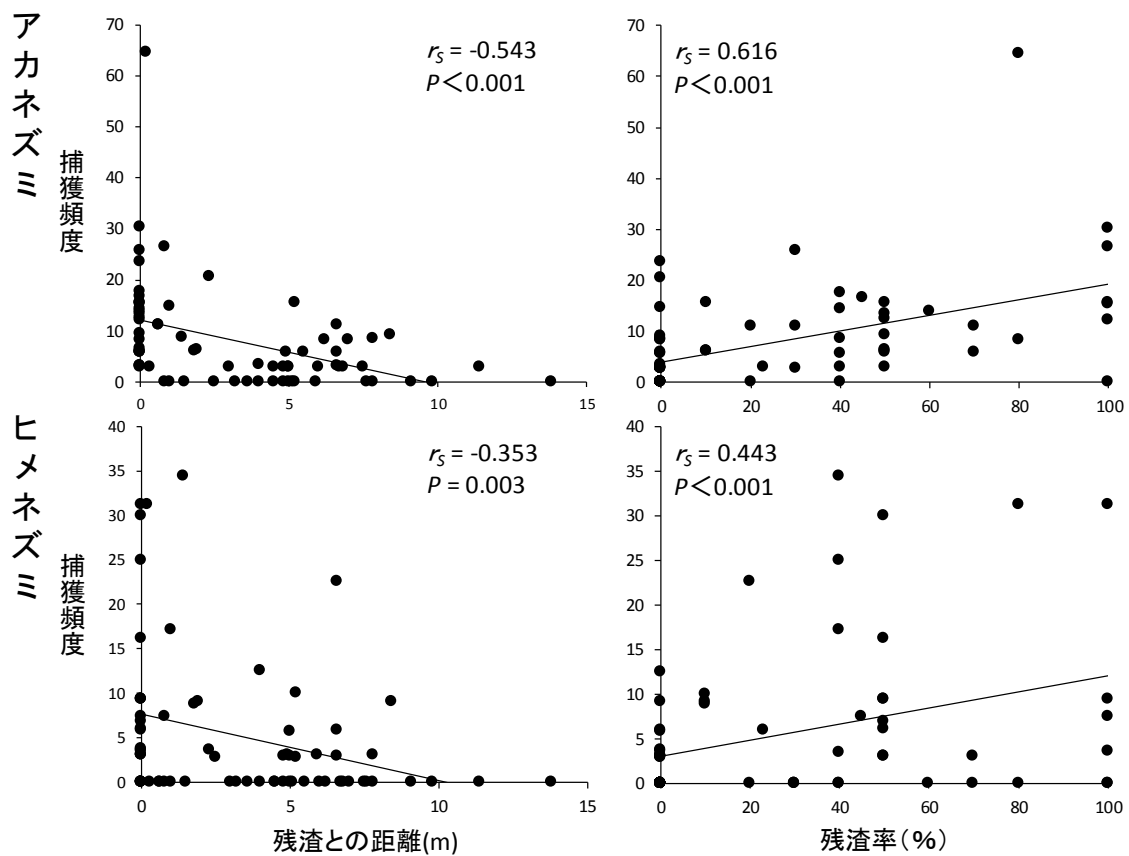
捕獲頻度は100トラップ・ナイト(TN)あたりの捕獲回数を示す。



図VI-4. 2013年10月～2016年4月の皆伐地の各TSのアカネズミの捕獲頻度



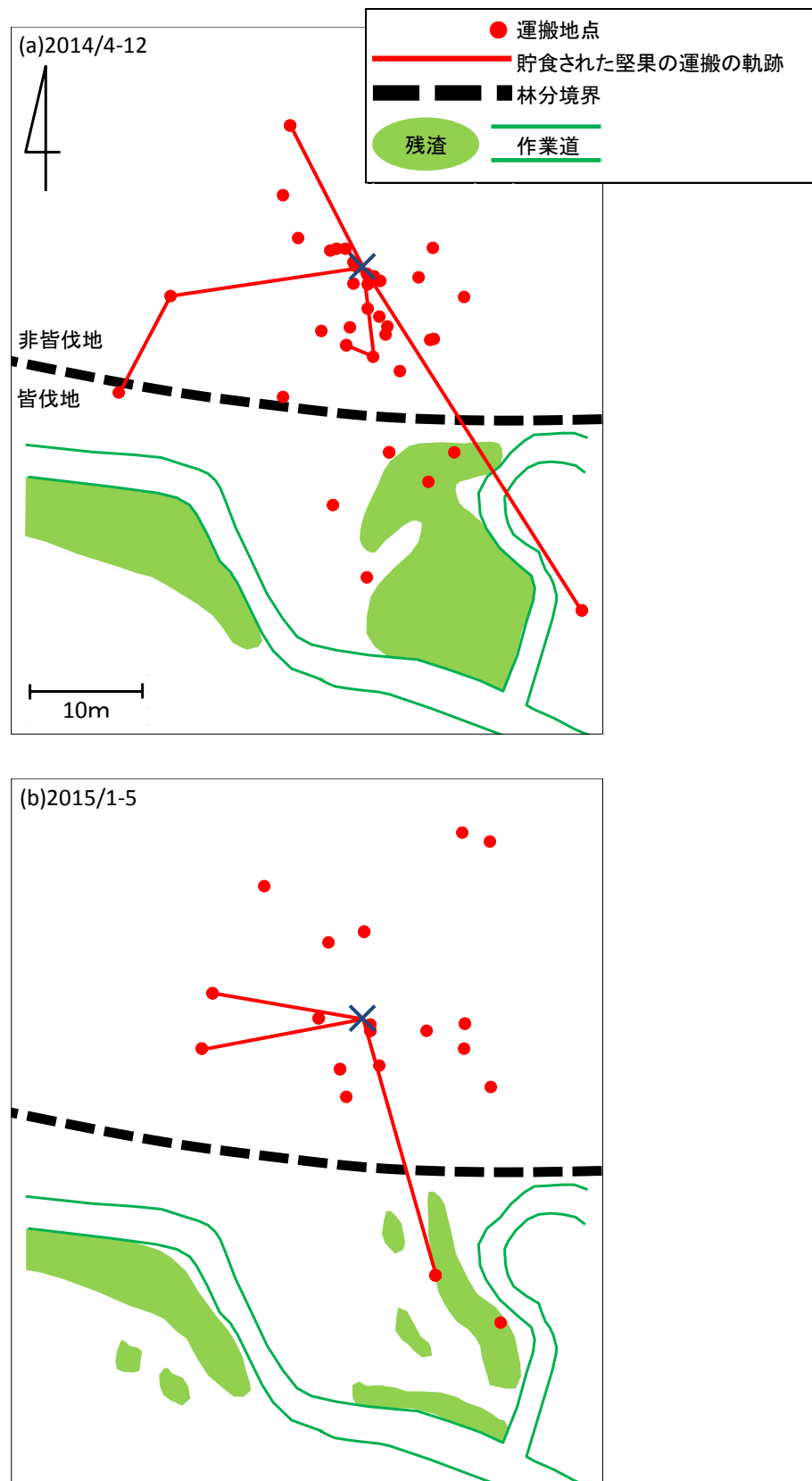
図VI-5. 2013年10月～2016年4月の皆伐地の各TSのヒメネズミの捕獲頻度



図VI-6. 2014～2015年の皆伐地の各TSの捕獲頻度と残渣までの距離および残渣率との関係

残渣との距離：TSの中心点（罠設置地点）とこれに最も近い残渣までの距離

残渣率：TSの中心点から半径2m以内の残渣の占有率



図VI-7. 2014 年(a)と 2015 年(b)の T-堅果の運搬・貯食地点

表VI-1. 各調査期間の T・堅果の運搬・貯食傾向

| 調査期間 | 2014/4 -2014/12 | 2015/1 -2015/5 |
|------------------|--------------------|-------------------|
| FSで採食 | 0 | 1 |
| 運搬 | 43 | 25 |
| 運搬方向 | | |
| 非皆伐地 | 12 | 8 |
| 皆伐地 | 31(9) | 17(2) |
| 皆伐地に運搬された堅果の状態 | | |
| 採食 | 8 | 1 |
| 貯食 | 1 | 1 |
| 皆伐地に貯食された堅果の周辺環境 | | |
| 地中15cm | 1 | 0 |
| 残渣の山の中(地中約50cm) | 0 | 1 |

(): 皆伐地まで運搬された回数(皆伐地まで到達した回数)

総合考察

野ネズミの貯食活動は、個体数変動や行動圏のサイズ・空間配置、社会性などの野ネズミ個体群内で生じる内的要因と、資源量や天敵・競争者、間伐や皆伐などの森林施業による生息環境の変化などの外的要因により左右される可能性がある。ここでは、第Ⅰ～Ⅵ章で明らかになったこれら様々な要因の関係性から、樹木の分布拡大や更新の過程において、種子食性の森林性野ネズミは、種子捕食者としてだけでなく、種子散布者としても働くのか、もしそうであれば、それはどのような条件の時なのか、どの程度貢献するのか考察する。

まず、野ネズミは種子散布者として働くのか否かについてである。野ネズミは種子散布者として期待される一方で、種子捕食者でもあり、マテバシイの実生定着の可能性は野ネズミの捕食圧に左右されることが明らかとなった（第Ⅱ章）。しかし、マテバシイの更新にとっては、生存率だけではなく、母樹から離れた場所まで分散される堅果がどのくらい多いのかも重要である（正木 2009）。この点で、野ネズミはマテバシイ堅果を獲得した場所では採食せず、利用する堅果のほとんどを餌場から持ち去った（第Ⅱ、Ⅲ、Ⅴ、Ⅵ章）。むしろ、地表に落下した堅果は全て、大型・中型哺乳類や野ネズミによって採餌されたり、野ネズミによって運搬されたりしており、落下場所（母樹周辺）で生存する個体はなかった（第Ⅲ章）。次に、野ネズミに運搬・貯食された堅果が、どのくらいの割合で生き残り、実生として定着するかが重要となる。本調査地では、1995～2008年の14年間に1 haあたり3,681,000個の堅果が生産され、そのうち、10,626個の堅果が野ネズミに運搬・貯食された場所で実生として定着し、実生定着までの生存率は0.3%と推定された。定着した実生のその後の観察では、数年後～十数年後まで生存した実生もかなりみられた（大石 未発表）。そのため、実生として定着した個体のその後の生存率はかなり高いと考えられる。マテバシイの母樹は年間数百～数千個の堅果を生産し、一生で数万～数十万個以上の堅果を生産すると考えられる。それらの堅果の中で1個でも母樹まで成長すれば、マテバシイ

の個体群は維持されるため、0.3%という実生までの生存率は十分に個体群が維持される生存率であるといえる。そのため、野ネズミは種子捕食者であると同時に、種子散布者としてマテバシイの更新に貢献していると結論付けることができる。

次に、野ネズミはどのような条件で種子散布者として働くのかについてである。前述のように、マテバシイの堅果を餌として利用している野ネズミは、マテバシイの分布拡大に貢献しており、ある条件下では互いに利益を与え合っているといえる。また、マテバシイは、堅果生産を通して、野ネズミの個体数変動を左右し（第Ⅰ章）、逆に野ネズミは堅果に対する捕食圧を通して、マテバシイの実生定着を左右した（第Ⅱ章）。このように、マテバシイと野ネズミは相互作用をもたらす関係にあり、このような見地からも両者が密接な関係にあることが分かった。特に、アカネズミにおいては、餌条件（堅果生産量と野ネズミ個体数で評価）が良好なほど、12月の体重が重く、翌年の個体数増加率も高かったことから、マテバシイの堅果生産量は秋から冬の野ネズミの体内の栄養状況や繁殖活動に消費可能なエネルギー量を左右し、野ネズミの個体数変動に影響を及ぼしていると推察された（第Ⅰ章）。しかし、野ネズミの定住個体数は、堅果の豊作に瞬時に反応して増加するわけではなく（第Ⅱ章）、繁殖を通して、遅れの密度依存的に変動した（第Ⅰ、Ⅱ章）。この堅果の豊作と野ネズミの個体数増加とのタイムラグの存在が、野ネズミが種子散布者として働くための鍵となっていた（第Ⅱ章）。すなわち、前年のマテバシイ堅果の凶作の影響を受けて、野ネズミの個体数増加率が低く、個体数が少ない年の秋にマテバシイ堅果が豊作だった場合、野ネズミに運搬・貯食された堅果の生存率は高く、野ネズミは種子捕食者だけでなく、種子散布者として堅果の分散に貢献すると考えられる。

最後に、野ネズミは、種子散布者としてどの程度、樹木の分布拡大に貢献するのかについて考察する。ここで重要となるのが、野ネズミによる堅果の運搬距離やそれを左右する行動圏サイズや移動距離である。本調査地の野ネズミでは、マテバシイの堅果落下時期である9月下旬～11月下旬に特にオスの活動域が拡大し、活発化していることが示唆された。また、この時期には、3時間以内で少なくとも約100 mを移動する個体もみられた（第Ⅳ

章)。アカネズミの堅果の運搬距離は稀に 100 m 前後の長距離になる (Hoshizaki et al. 1999 ; Sone et al. 2002 ; 新垣ら 2010)。そのため、種子散布者のポテンシャルとして、野ネズミ 1 個体が堅果を運搬できる最大距離は 100 m が目安となるかもしれない。本研究でも、崩壊跡地を迂回して、最大で約 90 m 堅果が人工林内に運搬された (第Ⅲ章)。しかし、それぞれの堅果が野ネズミ 1 個体のみによって運搬されるとは限らず、貯食された堅果の約 1/3 は貯食者以外の個体により盗難された (第Ⅲ章)。本研究で約 90 m 運搬された堅果はいずれも、運搬・貯食が繰り返される過程で、少なくとも 1 回以上の盗難が生じていた (第Ⅲ章)。堅果落下時期の 9 月下旬～11 月下旬には、野ネズミの行動圏の一部の領域は種内の個体間や種間で重複していた (第Ⅳ章)。貯食された堅果の盗難は、そのような行動圏が重複した領域で生じていると考えられる。

林野庁では、天然下種更新による単層の針葉樹人工林の育成複層林化や広葉樹林化が推進されており、針葉樹人工林と広葉樹林との林分境界付近では、野ネズミによる広葉樹林から針葉樹人工林への堅果の運搬が期待される。ここで重要となるのが、野ネズミによる堅果の運搬方向、それを左右する林分間移動の頻度や堅果の最終貯食場所となる巣穴の位置である。広葉樹林と人工林をまたぐ行動圏を持った個体では、堅果落下時期の連続定位点の約 4 割が林分境界をまたぐ移動であった (第Ⅳ章)。このことは、林分境界付近に生息する野ネズミが日常的に広葉樹林と人工林を行き来していることを示唆する。また、このような個体の巣穴は、広葉樹林だけでなく、人工林にも位置していた (第Ⅳ章)。そのため、林分境界付近に生息する野ネズミは、広葉樹林から人工林への種子の運搬に関わっている可能性が極めて高い。さらに、人工林内に運び込まれた堅果を盗難することで、広葉樹林にはほとんど侵入せず、人工林内のみに生息する個体 (第Ⅳ章) が、人工林の奥深くへ堅果を運搬する可能性も考えられる。

しかし、育成複層林や広葉樹林へ移行される単層の針葉樹人工林では、これらの移行を促すための間伐や皆伐などの森林施業が実施される。間伐や皆伐などの施業は、光環境を改善することで広葉樹の実生の成長を促すが、それと同時に野ネズミの生息環境を改変し、

野ネズミの生息状況に悪影響を及ぼすならば、野ネズミの種子散布にも影響を及ぼすと考えられる。実際、間伐施業は、間伐直後には野ネズミの生息に対して著しい影響を及ぼし、一時的に野ネズミが生息できない状況を生じさせた（第Ⅴ章）。しかし、その影響は一時的で、アカネズミは間伐後 3 ヶ月、ヒメネズミも遅くとも半年で個体数が回復し始め、約 3 年でその影響は消滅した（第Ⅴ章）。皆伐地でも、遅くとも皆伐後 1 年以内に野ネズミの個体数は回復し始めた（第Ⅵ章）。また、林分境界付近での野ネズミの貯食活動も施業後数ヶ月以内には行われており（第Ⅴ章）、施業地への堅果の運搬・貯食も多かった（第Ⅴ、Ⅵ章）。したがって、育成複層林化や広葉樹林化を促すために間伐や皆伐が行われた針葉樹人工林でも、比較的短期間のうちに広葉樹の種子が野ネズミによって供給されと考えられる。

下層植生が回復していない時点では、施業跡地に配置された伐採木の残渣に覆われた TS や残渣に近い TS の野ネズミの捕獲頻度が高く（第Ⅵ章）、施業跡地に貯食された堅果や野ネズミの巣穴は残渣の中もしくはその付近にあった（第Ⅴ、Ⅵ章）。このことから、施業跡地に残された残渣が野ネズミの個体数回復や貯食活動を促すと考えられる。しかし、残渣が施業地全域に小さな塊で点在するように配置された間伐地では、貯食された堅果は全て、実生として定着可能な浅い場所に埋められていたのに対して（第Ⅴ章）、残渣が大きな塊で数ヶ所に山積みされた皆伐地では、貯食された全ての堅果が実生として定着できない地中 15 cm 以上の深い場所に埋められていた（第Ⅵ章）。そのため、野ネズミによって施業跡地へ持ち込まれた堅果が実生として定着するまでを考慮するならば、伐採木の残渣を大きな塊ではなく、小さな塊で施業跡地全域に点々と配置する方が適しているといえる。

以上のことから、間伐や皆伐などの森林施業が行われた針葉樹人工林でも、残渣の配置を適切に行うことで、1 個体が堅果を運搬できる最大距離が概ね 100 m である野ネズミは、比較的短期間のうちに種子散布者としての役割を果たすようになると考えられる。本研究により、野ネズミは、猛禽類や中型食肉目などの餌動物や広葉樹の種子散布者として、森林生態系の維持に貢献するだけでなく、国土の大部分を森林に覆われた我が国の重要な

政策である針葉樹人工林の育成複層林化や広葉樹林化においても、重要な役割を担うことが明らかとなった。

謝 辞

本研究を行うにあたり、終始御指導・御鞭撻いただきました、曾根晃一教授に厚くお礼申し上げます。また、多くの助言、御協力をいただきました畑邦彦准教授、佐賀大学農学部の野間口眞太郎教授、鹿児島大学農学部の津田勝男教授、琉球大学農学部の芝正己教授、アカネズミとヒメネズミの体内に小型発信機を埋め込む手術に御協力頂いた鹿児島大学共同獣医学部の松元光春教授および解剖学講座の学生の方々、調査の際に便宜を図って頂いた鹿児島大学農学部附属高隈演習林の職員の方々、そして、多数の調査に御協力頂いた森林保護学の学生の皆様に心から感謝の意を表します。

引用文献

- 阿部 永 (2008) 日本の哺乳類 [改訂第 2 版] . 東海大学出版会, 秦野, 206 pp
- 相浦英春・大宮 徹 (2010) スギ林の強度間伐が林内の光環境と下層植生に与える影響.
富山県農林水産総合技術センター森林研究所研究報告 2: 1-9
- Akashi N. (1997) Dispersal pattern and mortality of seeds and seedlings of *Fagus crenata* Blume in a cool temperate forest in western Japan. *Ecol Res* 12: 159-165
- Akbar Z, and Gorman, M L (1993) The effect of supplementary feeding upon the sizes of the home ranges of woodmice *Apodemus sylvaticus* living on a system of maritime sand-dunes. *J Zool Lond* 231: 233-237
- Andersson M, Krebs J (1978) On the evolution of hoarding behaviour. *Anim Behav* 26: 707—711
- 新垣拓也・大石圭太・中村麻美・畑 邦彦・曾根晃一. (2010) アカネズミの貯食活動の特性と貯食者自身による回収. 九州森林研究 63: 97-100
- Attuquayefio D K, Gorman M L, Wolton R J (1986) Home range sizes in the wood mouse *Apodemus sylvaticus*: habitat, sex and seasonal differences. *J Zool Lond (A)* 210: 45-53
- Doi T, Iwamoto T (1982) Local distribution of two species of *Apodemus* mice in Kyushu. *Res Popul Ecol* 24: 110-122
- Doi T, Iwamoto T, Eguchi K (1978) Population and biomass of small mammals. In (Kira T, Ono Y, Hosokawa H, eds) *Biological Production in a Warm Temperate Evergreen Oak Forest of Japan*, JIBP Synthesis 18. pp. 212-221. Tokyo Univ. Press, Tokyo.
- Eto T, Sakamoto S H, Okubo Y, Koshimoto C, Kashimura A, Morita T (2014) Huddling facilitates expression of daily torpor in large Japanese field mouse *Apodemus speciosus*. *Physiology and Behavior* 133: 22-29

- Flowerdew JR (1985) The population dynamics of wood mice and yellow-necked mice. *Symp zool Soc Lond* 55: 315-338
- Garcia D, Obeso J R, Martines I (2005) Rodent seed predation promotes differential recruitment among bird-dispersed trees in temperate secondary forest. *Oecologia* 144: 435-446
- Harmer R (1994) Natural regeneration of broadleaved trees in Britain: II Seed production and predation. *Forestry* 67: 275-286
- 橋詰隼人 (1987) コナラ二次林における種子生産. *広葉樹研究* 4: 19-27
- 平田令子・高松希望・中村麻美・瀧上未来・畑 邦彦・曾根晃一 (2007) アカネズミによるスギ人工林へのマテバシイの堅果の二次散布. *日本森林学会誌* 89: 113-120
- Homyack J A, Harrison D J, Krohn W B (2005) Long-term effects of precommercial thinning on small mammals in northern Maine. *Forest Ecology and Management* 205: 43-57
- Hoshizaki K, Suzuki W, Nakashizuka T (1999) Evaluation of secondary dispersal in a large-seeded tree *Aesculus turbinata*: a test of directed dispersal. *Plant Ecology* 144: 167-176
- Imada M, Nakai T, Nakamura T, Mabuchi T, Takahashi Y (1990) Acorn dispersal in natural stands of Mizunara (*Quercus mongolica* var. *grosseserrata*) for twenty years. *J Jpn For Soc* 72: 426-430
- Jansen P A, Bongers F, Hemerik L (2004) Seed mass and mast seeding enhance dispersal by neotropical scatter-hoarding rodent. *Ecol Monogr* 74: 569-589
- Kanazawa Y (1982) Some analyses of the reproduction process of a *Quercus crispula* Blume population in Nikko I. A record of acorns dispersal and seedling establishment for several years at three natural stands. *Jpn J Ecol* 32: 325-331
- 兼松仁郎 (1973) 九州におけるアカネズミの繁殖活動時期. *哺乳類科学* 26: 7-18

- Kohyama T (1982) Studies on the *Abies* population of Mt. Shimagare II. Reproductive and life history traits. Bot Mag Tokyo 95: 167–181
- Kondo T (1982) A population study of the Japanese wood mouse, *Apodemus speciosus* (Mammalia: Muridae), with reference to its social behavior. Res Popul Ecol 24: 85–96
- 近藤憲久・阿部 永 (1978) エゾアカネズミの繁殖活動. 北海道大学農学部報文紀要 11: 159–165
- 小谷二郎 (2012) 過密な針葉樹人工林に対する強度間伐が下層植生の多様性に与える影響. 石川県農林総合研究センター林業試験場研究報告 44: 39–41
- Korpimäki E, Koivunen V, Hakkarainen H (1996) Do radio-collars increase the predation risk of small rodents?. Ethology Ecology and Evolution 8: 377–386
- 久保田多余子・坪山良夫・延廣竜彦・澤野真治 (2013) 常陸太田試験地における間伐による蒸発散量の変化. 日本森林学会誌 95: 37–41
- Lee E J, Rhim S J (2016) Seasonal home ranges and activity of three rodent species in a post-fire planted stand. Folia Zoologica 65: 101–106
- Lee E J, Rhim S J, Lee W S (2012) Seasonal movements and home range sizes of Korean field mouse *Apodemus peninsulae* in unburned and post-fire pine planted stands within a pine forest. J Anim Vet Adv 11: 3834–3839
- Loeb S C (1999) Responses of small mammals to coarse woody debris in a southeastern pine forest. Journal of Mammalogy 80: 460–471
- Maeto K (1995) Relationship between size and mortality of *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* acorns due to pre-dispersal infestation by frugivorous insects. J Jpn For Soc 77: 213–219
- Madison D M (1980) Space use and social structure in meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*. Behav Ecol Sociobiol 7: 65–71

- 正木 隆 (2009) 日本における動物による種子散布の研究と今後の課題. 日本生態学会誌 59: 13-24
- McCay T S (2000) Use of woody debris by cotton mice (*Peromyscus gossypinus*) in a southeastern pine forest. Journal of Mammalogy 81: 527-535
- Mendonça P G D (1999) Impact of radio-collars on Yellow-necked mice, *Apodemus flavicollis* (Mammalia, Rodentia). Mammal Rev 29: 129-134
- 箕口秀夫 (1988) ブナ種子豊作後 2 年間の野ネズミ群集の動態. 日林誌 70: 472-480
- Miyaki M, Kikuzawa K (1988) Dispersal of *Quercus mongolica* acorns in a broadleaved deciduous forest. 2. Scatterhoarding by mice. For Ecol Manage 25: 9-16
- 宮尾嶽雄・両角徹郎・両角源美 (1967) 本州八ヶ岳のネズミおよび食虫食類 第 7 報 低山帯草原におけるアカネズミの繁殖活動. 動物雑誌 76: 161-166
- 村上興正 (1974) アカネズミの生長と発育 I 繁殖期. 日本生態学会誌 24: 194-206
- Nakamura M, Hirata R, Oishi K, Arakaki T, Takamatsu N, Hata K, Sone K. (2013) Determinant factors in the seedling establishment of *Pasania edulis* (Makino) Makino. Ecol Res 28: 811-820
- Nishikata S (1981) Habitat Preference of *Apodemus speciosus* and *A. argenteus*. J Jpn For Soc 63: 151-155
- 大石圭太・中村麻美・新垣拓也・畑 邦彦・曾根晃一 (2010) アカネズミの体重と繁殖に対する餌条件の効果. 九州森林研究 63: 101-104
- Oka T (1992) Home range and mating system of two sympatric field mouse species, *Apodemus speciosus* and *Apodemus argenteus*. Ecol Res 7: 163-169
- 太田嘉四夫 (1968) 北海道産ネズミ類の生態的分布の研究. 北海道大學農學部演習林研究報告 26: 223-295
- Park S J, Rhim S J, Lee E J, Lee W S, Maguire C C (2014) Home range, activity patterns, arboreality, and day refuges of the Korean wood mouse *Apodemus*

- peninsulae* (Thomas, 1907) in a temperate forest in Korea. *Mammal Study* 39: 209–217
- Pitelka F A (1958) Some aspects of population structure in the short-term cycle of the brown lemming in northern Alaska. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol* 22: 237–251
- Podoler H, Rogers D (1975) A new regression method for the identification of key factors from life table data. *J Anim Ecol* 44: 85–114
- Randolph S E (1977) Changing spatial relationships in a population of *Apodemus sylvaticus* with the onset of breeding. *J Anim Ecol* 46: 653–676
- 林野庁 (2016) 森林の整備・保全. (平成 28 年版森林・林業白書. 林野庁, 編). pp. 39–50. 全国林業改良普及協会, 東京
- Rosalino L M, Ferreira D, Leitao I, Santos-Reis M (2011a) Usage patterns of Mediterranean agro-forest habitat components by wood mice *Apodemus sylvaticus*. *Mammalian Biology* 76: 268–273
- Rosalino, L. M., Ferreira, D., Leitao, I. and Santos-Reis, M. 2011b. Selection of nest sites by wood mice *Apodemus sylvaticus* in a Mediterranean agro-forest landscape. *Ecol Res* 26: 445–452
- 斉藤 隆 (1984) 動物の社会は個体数を制限しているのか: 小哺乳類個体群の動態研究概観 (下) . *哺乳類科学* 49: 1–20
- 斉藤 隆 (1986) 哺乳類における繁殖の抑制と失敗: ゲッシ類個体群における量的検討. *哺乳類科学* 52: 21–43
- Saitoh T (1989) Communal nesting and spatial structure in an early spring population of the grey red-backed vole, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae*. *J Mamm Soc Japan* 14: 27–41
- Saitoh T, Osawa J, Takanishi T, Hayakashi S, Ohmori M, Morita T, Uemura S, Vik J O,

- Stenseth N C, Maekawa K (2007) Effects of acorn masting on population dynamics of three forest-dwelling rodent species in Hokkaido, Japan. *Popul Ecol* 49: 249–256
- Saitoh T, Vik J O, Stenseth N C, Takanishi T, Hayasaki S, Ishida N, Ohmori M, Morita T, Uemura S, Kadomatsu M, Osawa J, Maekawa K (2008) Effects of acorns abundance on density dependence in a Japanese wood mice (*Apodemus speciosus*) population. *Popul Ecol* 50: 159–167
- Sakamoto S H, Suzuki S N, Degawa Y, Koshimoto C, Suzuki R O (2012) Seasonal habitat partitioning between sympatric terrestrial and semi-arboreal Japanese wood mice, *Apodemus speciosus* and *A. argenteus* in spatially heterogeneous environment. *Mammal Study* 37: 261–272
- Sakamoto S H, Eto T, Okubo Y, Shinohara A, Morita T, Koshimoto C (2015) The effects of maternal presence on natal dispersal are seasonally flexible in an asocial rodent. *Behav Ecol Sociobiol* 69: 1075–1084
- Sato T (2000) Effects of rodent gnawing on the survival of current-year seedling of *Quercus crispula*. *Ecol Res* 15: 335–344
- 関島恒夫 (1997) 足跡法によるヒメネズミとアカネズミの垂直的ハビタット利用の評価. *日本生態学会誌* 47: 151–158
- 関島恒夫 (1999) ヒメネズミ *Apodemus argenteus* とアカネズミ *A. speciosus* の微生物環境利用の季節的变化. *哺乳類科学* 39: 229–237
- Sekijima T, Sone K (1994) Role of interspecific competition in the coexistence of *Apodemus argenteus* and *A. speciosus* (Rodentia: Muridae). *Ecol Res* 9: 237–244
- 関島恒夫・山岸 学・石田 健・大村和也・澤田晴雄 (2001) 森林伐採後の植生回復初期過程におけるヒメネズミ *Apodemus argenteus* とアカネズミ *A. speciosus* の個体群特性. *哺乳類科学* 41: 1–11
- Shaw N W (1968) Factors affecting the natural regeneration of sessil oak (*Quercus*

- petraea*) in North Wales. II. Acorn losses and germination under field condition. J Ecol 56: 647–660
- Shimada T (2001) Hoarding behavior of two wood mouse species: Different preference for acorns of two *Fagaceae* species. Ecol Res 16: 127–133
- Shioya K, Shiraishi S, Uchida T (1990) Microhabitat segregation between *Apodemus argenteus* and *A. speciosus* in Northern Kyushu. J Mamm Soc Japan 14: 105–118
- Sone K, Kohno A (1996) Application of radiotelemetry to survey of acorn dispersal by *Apodemus* mice. Ecol Res 11: 187–192
- Sone K, Kohno A (1999) Acorn Hoarding by the Field Mouse, *Apodemus speciosus* Temminck (Rodentia: Muridae). J For Res 4: 167–175
- Sone K, Tojo H (1993) Trapping capabilities of two live-traps used on two species of field mice, *Apodemus speciosus* and *A. argenteus*. Appl Entomol Zool 28: 537–545
- 曾根晃一・関島恒夫・奥村栄朗 (1986) アカネズミの胃内容物. 日林論 97: 467–468
- Sone K, Hiroi S, Nagahama D, Ohkubo C, Nakano E, Murao S, Hata K (2002) Hoarding of acorn by granivorous mice and its role in the population processes of *Pasania edulis* (Makino) Makino. Ecol Res 17: 553–564
- Sun S, Gao X, Chen L (2004) High acorn predation prevents the regeneration of *Quercus liaotungensis* in the Dongling mountain region of North China. Restor Ecol 12: 335–342
- 高田靖司 (1983) 休耕地における哺乳類の生活史 第 5 報 アカネズミと野生ハツカネズミの繁殖活動. 哺乳動物学雑誌 9: 246–252
- Takahashi K, Sato K, Washitani I (2006) The role of the wood mouse in *Quercus serrata* acorn dispersal in abandoned cut-over land. For Ecol Manage 229: 120–127
- 高野伸二 (1982) カラー写真による日本産鳥類図鑑 [原著第 2 版]. 東海大学出版会, 東京, 474 pp

- 武田宏 (1992) 野々海ブナ林における 7 年間のブナの結実評価. 日林誌 74: 55-59
- 田中 修・紙谷智彦・丸山幸平 (1989) ミズナラ二次林の堅果生産能力と薪炭林の伐採周期からみた実生更新の可能性. 日林誌 71: 26-30
- 立石 隆・白石 哲 (1992) 埼玉県狭山湖畔におけるアカネズミ *Apodemus spesciosus* の分布と繁殖活動. 九大農学芸誌 47: 85-92
- Tew T E, Todd I A, Macdonald D W (2000) Arable habitat use by wood mice (*Apodemus sylvaticus*) 2 Microhabitat. J Zool Lond 250: 305-311
- Todd I A, Tew T E, Macdonald D W (2000) Arable habitat use by wood mice (*Apodemus sylvaticus*) 1 Macrohabitat. J Zool Lond 250: 299-303
- 上田明良・五十嵐正俊・伊藤賢介 (1993) アラカシ・シラカシ・マテバシイの堅果に対する虫害 (II)—落下後堅果へ昆虫の加害時期と程度—. 日林論 104: 681-684
- VanderWall S B (1990) Food hoarding in animals. 445pp, University of Chicago Press, Chicago
- Vander Wall S B (2002) Masting in animal-dispersed pines facilitates seed dispersal. Ecology 83: 3508-3516
- Varley G C, Gradwell G R (1960) Key factor in population studies. J Anim Ecol 29: 399-401
- Wasser S K, Barash D P (1983) Reproductive suppression among female mammals: implications for biomedicine and sexual selection theory. Quar Rev Biol 58: 513-538
- Watts C H S (1968) The foods eaten by wood mice (*Apodemus sylvaticus*) and bank voles (*Clethrionomys glareolus*) in Wytham woods, Berkshire. J Anim Ecol 37: 25-41
- Wolton R J (1985) The ranging and nesting behaviour of wood mice, *Apodemus sylvaticus* (Rodentia: Muridae), as revealed by radio-tracking. J Zool Lond (A) 206:

203-224

山下寿之 (1994) 分布北限域のスダジイ林内における種子散布と実生および稚樹の分布.

日生態会誌 44: 4-19

吉田博一 (1971) 福岡県清水山の小哺乳類 3 アカネズミの繁殖. 哺乳動物学雑誌 5: 123

-129

吉村和徳・中村麻美・大石圭太・畑 邦彦・曾根晃一 (2013) ヒメネズミの貯食活動の特性. 鹿児島大学農学部演習林研究報告 40: 9-15

Zemanek M (1972) Food and feeding habits of rodents in a deciduous forest. Acta Theriologica 23: 315-325

要 旨

南九州の常緑広葉樹林では、2種の野ネズミ（アカネズミ、ヒメネズミ）は、繁殖期である秋から冬にかけての主要な餌資源として、優占種であるマテバシイの堅果を利用する。その一方で、野ネズミは、貯食行動を介した種子散布によって、広葉樹の更新に貢献することが期待されている。本研究では、鹿児島大学農学部附属高隈演習林の常緑広葉樹林とそれに隣接したスギ人工林において、マテバシイの堅果生産量や実生定着までの死亡過程、アカネズミとヒメネズミの個体数、行動圏、貯食活動について、継続的に調査を行った。これらの結果をもとに、樹木の分布拡大や更新の過程において、種子食性の森林性野ネズミは種子散布者としても働くのか、もしそうであれば、それはどのような条件の時なのか、どの程度貢献するのか考察した。また、調査期間中に間伐や皆伐などの施業が実施されたスギ人工林で、これらの施業が野ネズミの生息状況や貯食活動に及ぼす影響についても調査し、野ネズミが針葉樹人工林への広葉樹の侵入・定着に果たす役割やそれを促進する方策について議論した。

堅果生産量と野ネズミの個体数の年次変動の同調性は、ヒメネズミよりもアカネズミの方が高かった。両種とも、繁殖兆候を示す個体の割合がピークであった繁殖期前半（9～11月）に、成熟個体の体重がピークであった。12月の餌条件（個体あたりの堅果生産量）と体重、翌春の個体数増加率の関係を解析した結果、アカネズミは、餌条件と体重、体重と個体数増加率、餌条件と個体数増加率、いずれの関係においても有意な正の相関がみられた。これに対して、ヒメネズミは、餌条件と体重には有意な正の相関がみられたものの、体重と個体数増加率、餌条件と個体数増加率の間には有意な相関はみられなかった。これらの結果から、堅果生産量は、野ネズミ体内に蓄積されるエネルギー量を通して、野ネズミの繁殖成功を左右するが、種間関係においてアカネズミよりも劣勢なヒメネズミは、堅果生産量だけでなく、アカネズミの個体数の影響も受けるため、堅果生産量と個体数との同調性がアカネズミよりも低かったと推察された。

1995～2008 年に生産されたマテバシイの堅果 14 コホートの実生定着までの死亡率は、コホート間で差がみられたが、14 コホート全てで非常に高かった (99.3～100.0%)。最も重要な死亡要因は、野ネズミによる被食で、実生定着までの生存率の年次変動に最も大きく影響を及ぼしていた。大型・中型哺乳類やドングリキクイムシも落下堅果に高い死亡率をもたらした年もあったが、生産から実生定着までの生存率の年次変動へはほとんど寄与しなかった。マテバシイの更新が成功するためには、堅果が豊作であることが不可欠であったが、豊作の年に野ネズミの個体数が少ない（捕食圧が弱い）ことも必要であった。

発信機を装着された堅果と赤外線センサー付きカメラを用いて、野ネズミの貯食行動および堅果の貯食者と回収者を調査した結果、貯食された堅果の貯食者自身による回収率は 64%と、他者による盗難率よりも高く、貯食行動が進化・定着する条件を満たしていることが明らかとなった。また、堅果の盗難率は、貯食から回収までの時間が長いほど高く、盗難された堅果ほど遠方へ運搬される傾向があり、盗難は植物の分散には有利に働く可能性があることが示唆された。

ラジオテレメトリー法を用いて、アカネズミのオス 17 個体、メス 8 個体、ヒメネズミのオス 4 個体、メス 1 個体を追跡し、95%最外郭法で行動圏を推定した。アカネズミとヒメネズミともに、9 月下旬～11 月下旬のマテバシイの堅果落下時期に、行動圏の面積や 1 夜の間に連続して定位された地点間の距離は、特にオスで大きくなった。この時期には、3 時間以内に約 100 m 移動した個体もみられた。常緑広葉樹林とスギ人工林の境界付近では、個体間で重複する行動圏がみられた。野ネズミの行動圏の配置やサイズ、行動圏内での移動は個体によって様々であったが、堅果落下時期に両林分にまたがる行動圏を持ち、日常的に両林分を行き来し、人工林内に巣穴があった個体が 3 個体みられた。このような個体が、種子散布者として、針葉樹人工林への広葉樹の侵入に貢献していると考えられた。

材積比約 50%の定性間伐が実施された間伐区と対照区の捕獲頻度の変動パターンは、間伐前は両種ともに同調していたが、間伐直後には、対照区では、両種の野ネズミの生息状況に著しい変化がみられなかったのに対し、間伐区の人工林では、アカネズミでは 2 ヶ月

連続、ヒメネズミでは少なくとも3ヶ月連続して、捕獲頻度が0になった。しかし、間伐区の人工林では、アカネズミは間伐後3ヶ月目から、ヒメネズミは遅くとも半年後から、新たな個体が侵入・定着し始め、林内植生が回復した間伐3年目には、両種のネズミの捕獲頻度や捕獲場所の分布は間伐前の状態に回復した。間伐施業は、野ネズミが生息できない状況を一時的に生じさせ、その影響は、アカネズミよりも、ヒメネズミに対して大きかったが、林内植生の回復とともに約3年でその影響は消滅したと考えられた。皆伐地でも、遅くとも皆伐後1年以内に野ネズミの個体数は回復し始めたが、皆伐後、複数回実施された下刈りのため、下層植生の回復が遅く、間伐地よりも個体群の回復は遅かった。

間伐地と皆伐地ともに、施業地に配置された伐採木の残渣が野ネズミを誘引しており、下層植生が回復する前から野ネズミの個体数は回復し始め、施業地へのT-堅果の運搬もみられた。しかし、残渣が施業地全域に小さな塊で点在するように配置された間伐地では、貯食された堅果は全て、実生として定着可能な浅い場所に埋められていたのに対して、残渣が大きな塊で数ヶ所に山積みされた皆伐地では、貯食された全ての堅果が実生として定着できない地中15 cm以上の深い場所に埋められていた。

以上のことから、マテバシイの凶作の翌年に豊作であった場合に、野ネズミは、種子捕食者であるだけでなく、種子散布者としてマテバシイの堅果の分散に貢献し、間伐や皆伐などの森林施業が行われた針葉樹人工林でも、残渣の配置を適切に行うことで、施業後比較的短期間のうちに、種子散布者としての役割を果たすようになると考えられる。