

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2006 ～ 2009

課題番号：18580149

研究課題名（和文）：森林性野ネズミの貯食活動が樹木の更新や分布拡大に及ぼす影響

研究課題名（英文）：Effects of hoarding activity of *Apodemus* mice on the regeneration and spreading of acorn-producing tree species.

研究代表者

曾根 晃一 (SONE KOUICHI)

鹿児島大学・農学部・教授

研究者番号：60264454

研究成果の概要（和文）：森林性野ネズミの貯食活動が樹木の更新や分布拡大に及ぼす影響を明らかにするために、マテバシイが優占する常緑広葉樹林中で、野ネズミの生息状況と貯食活動、マテバシイのドングリの生産量、実生として定着するまでの死亡要因と死亡率について調査した。アカネズミとヒメネズミの個体数は、繁殖期直後の春に最大となり、秋まで減少し、その後再び増加するという季節変動を、毎年繰り返した。冬季の野ネズミの定住個体数とドングリ生産量の年変動とは、必ずしも一致しなかった。ドングリ生産は、3～4年周期で豊凶を繰り返した。しいな率は豊作年では凶作年より低かった。野ネズミにより運搬・貯食された地上に落下したドングリの割合は、イノシシなどの中・大型ほ乳類による捕食により変動した。野ネズミは平均10～50mドングリを運搬し、主として地中に貯食した。貯食されたドングリは、回収される度にさらに遠方に運搬された。貯食されたドングリの約40%は貯食者以外の野ネズミにより盗まれたが、その場合もより遠くへ運ばれた。1995年から2008年にかけて生産された14年分のドングリの実生として定着するまでの生命表をもとに、key factor解析を行った。実生定着までの死亡の年変動は、野ネズミによる捕食により決定されていた。総死亡と野ネズミによる捕食は密度逆依存的であった。14年間では、ドングリが豊作で、かつ野ネズミの生息数が少なかった1999年、2003年、2007年だけ野ネズミは種子散布者として樹木の更新に貢献し、それ以外の年は種子捕食者としての役割が大きかったことが明らかになった。

研究成果の概要（英文）：To clarify the effects of the hoarding activity of *Apodemus* mice on the regeneration and spreading of acorn-producing tree species, I studied the population dynamics and hoarding behavior of *Apodemus* mice, the acorn production of *Pasania edulis*, and its mortalities from acorn-production to seedling-establishment. *A. speciosus* and *A. argenteus* showed the same seasonal changes in their numbers every year; the population was largest in spring, decreased during summer and fall, and then increased from late fall. The annual changes in the number of resident mice during winter and the acorn production of *P. edulis* did not always correspond. The masting of *P. edulis* acorns was recorded every 3-4 years, and in the mast years, the percentage of empty acorns was low. *Apodemus* mice transported dropped acorns 10-50m, on average, and hoarded them in the soil. The percentage of the transported acorns varied with the intensity of predation by middle- and large-sized mammals such as wild bores. About 60% of cached acorns were recovered by their hoarders and about 40% of them were stolen by mice other than the hoarders. In both cases, the recovered acorns were transported farther from their mother trees. I made the life tables of the acorns produced from 1995 to 2008, and conducted a key-factor analysis. The annual changes in the total mortality of acorns during the period from acorn-production on the trees to seedling-establishment (Total K) was determined by the intensity of the predation of dropped acorn by *Apodemus* mice (k21).

The density relationships of Total K and k21 were inversely-density dependent. Out of the 14 years, *Apodemus* mice could act as seed-dispersers and contribute to the regeneration and spreading of acorn-producing tree species only in three mast years with a low mice population; 1999, 2003, and 2007, and in the other 11 years, mice seemed to act as seed-predators.

#### 交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2005年度			
2006年度	800,000	0	800,000
2007年度	600,000	180,000	780,000
2008年度	600,000	180,000	780,000
2009年度	700,000	210,000	910,000
総計	2,700,000	570,000	3,270,000

研究分野：農学

科研費の分科・細目：分科：林学、細目：林学・森林工学

キーワード：森林性野ネズミ、貯食活動、マテバシイ、更新、分布拡大、生命表解析

#### 1. 研究開始当初の背景

近年、防災、野生鳥獣の生息環境、遺伝資源保存などの見地から、広葉樹や広葉樹人工林の重要性が見直されている。多くの種類の植物や動物が互いに複雑に影響しあって生息している広葉樹林の管理は、これまで以上に重要になってくると考えられるが、これまでに薪炭林を除き広葉樹林の組織的な管理はほとんど成されていない。広葉樹林を健全な状態で維持・管理していくためには、これまでのように樹木の更新過程だけを追跡するのではなく、これに関与する動物の役割についても明らかにしておく必要がある。

植物の種子散布には多くの種子食性および果実食性動物が関わっている。その中で、生息個体数が多く、ドングリを冬期の主要な餌としているアカネズミやヒメネズミは、種子散布者としてだけでなく種子捕食者としても重要な位置を占めている。したがって、今後広葉樹林の維持・管理計画策定するにあたっては、これら野ネズミが、林内で生産された種子が林内や林外での稚樹として定着し、更新していく過程で果たす役割を明らかにしておく必要がある。この種の調査研究は言うまでもなく、長期間継続して行う必要がある。しかしながら、多くの研究事例は、長くて3年間ほどの短期的なものに限られている。

#### 2. 研究の目的

研究の目的は、1995年から14年間にわたり継続した調査の結果をもとに、森林に生息する種子食性野ネズミのアカネズミとヒメネズミによる種子の運搬・貯食活動が、南九州の照葉樹林の優占種であるマテバシイの更新や分布の拡大がどのように影響を与えているのかを解明することである。

#### 3. 研究の方法

##### (1) 調査地の概要

調査は、鹿児島大学農学部附属高隈演習林第4林班の常緑広葉樹林で実施した。調査林分の林冠はほぼ閉鎖しており、樹高10~15mマテバシイが本数で約4割を占める。それ以外では、タブノキ、イスノキ、スダジイ、アカガシが多い。下層には、ヒサカキ、ヤブツバキ、サザンカ、ネズミモチ、ハイノキなどが生育している。林床では、調査を開始した1995年は、アリドウシ、コンテリギ、イズセンリョウなどが群生していたが、これらは次第に消失し、現在では散見されるだけである。林地には桜島から噴出した火山灰が厚く堆積し、その上にL層からなるリターが薄く堆積している。この調査林分内の南東から北西に走る尾根をまたいで50×60mの調査地を設置した。調査地の中央には幅1mほどの歩道が走り、南側はスギ人工林(30~40年生)に接している。

## (2) 森林性野ネズミの生息状況

鹿児島県の許可を得て、毎年4～12月にかけて、月1回4～5夜連続で野ネズミの捕獲調査を行った。調査地内に7m間隔の格子状に設定した56カ所(8行×7列)のトラップステーションに、生ピーナッツとヒマワリの種子を餌としてかご罠(9cm×12cm×21cm)を一つずつ設置した。トラップ設置後は、毎朝捕獲状況をチェックした。捕獲された野ネズミの種や体重、最初の捕獲時に指切り法でつけられた個体番号、性、繁殖状態、その他身体的特徴を記録後、その場で放逐した。

## (3) ドングリ生産量

調査地内に24個のシードトラップ(50×50cm)を設置し、毎年、ドングリが落下し始める9月初旬から落下が終了する12月初旬まで、シードトラップ内に落下した個体数を、約1週間間隔で調査した。さらに、毎年林内に落下した850～9000個のドングリをランダムに採集し、しいな、シギゾウムシ類による捕食、樹上での野ネズミやムササビによる捕食の有無を確認し、健全率を推定した。

## (4) 地上に落下したドングリの消失過程

また、地上に落下したドングリの消失に関わる要因とそれぞれの重要性を明らかにするため、調査地内設定した12箇所の1×1mのプロット内に現存するドングリを、それらが完全に消失するまで約1週間間隔で調査した。動物による採食痕がみられた場合には、食痕から採食した動物の種類の特定と採食されたドングリ数の推定を試みた。

## (5) 野ネズミによる種子運搬と貯食行動

調査地の北東部、中央部、南西部の林床に、フードステーション(FS)を設定した。ドングリの落下がほぼ終了した11月以降3月初旬まで各FSに小型発信機(ATS社製モデルF1550、2.0cm×0.9cm×0.5cm、2.2g、アンテナ長20cm、)を水中ボンド(コニシ(株)製)で殻に固定したドングリ(発信機付きドングリ)を2個ずつ、フェルトペンでマークしただけのドングリ10個とともに設置し、野ネズミによる運搬過程を調査した。小型発信機は設置後1～7日間隔で、ドングリの移動をチェックした。ドングリが移動していた場合には、受信機(YAESU FT690m k II)を用いてその場所を特定し、採食されたか貯食されたかどうか、貯食された場合にはその状況を記録した。各発信機付きドングリは、それが捕食されるまで追跡した。

## (6) 貯食したドングリの回収と盗難

2008年8月と11月に、アカネズミが高頻度で捕獲された場所に、発信器付きドングリを設置するステーションを設置した。各ステーションに、8

月は一度に6個、11月は一度に10個ずつ発信機付きドングリを設置した。設置後1週間は毎日、その後は1～7日間隔で、これらの運搬状況をチェックし、運搬された場合は、受信機を用いて定位し、ステーションからの距離、方位、貯食または採食状況を記録した。8月は26個、11月は12個の発信器付きドングリを追跡した。

貯食者と回収者を特定するため、ステーションや貯食場所に赤外線センサー付きカメラ(Field Note II、同DS1000、麻里府商事)を設置し、訪問したアカネズミを撮影した。アカネズミの個体識別のために、調査開始1～2ヵ月前の野ネズミ生息調査の際ステーション周辺で捕獲されたアカネズミに毛刈りを施した。

## (7) 貯食されたドングリの貯食者以外の個体による盗難、捕食の推定

トラップステーション55カ所の周辺で貯食場所の目印となる胸高直径2cm未満の樹木(目印木)を選木した。ドングリの落下が終了した11月末に、野ネズミの貯食状況に合わせて、地中5cmまでと10～15cmの深さにドングリを人工貯食した。地中5cmまでの場合は、目印木から15～20cm離れた4カ所に1個ずつ、10～15cmの場合は、目印木から15～20cm離れた1カ所に5個のドングリを貯蔵した。翌年3月または4月、7月または8月、そして1年後の11月または12月に、貯食したドングリの状態を、不変、発根、発芽、シュートが地表まで伸長、着葉、ドングリキクイムシによるアタック、消失、捕食に区分して記録した。着葉の場合には、着葉数も記録した。

## (8) 生命表の作成と解析

以上の調査で得られた結果をもとに、1995年から2008年までの14年間に生産されたドングリが実生として定着するまでの生命表を作成した。樹上で生産されたドングリの1年生実生として定着するまでの総死亡(Total K)を、落下までの死亡(k1)、落下から発芽までの死亡(k2)、発芽から定着までの死亡(k3)に大別し、k1はしいな(k11)、シギゾウムシによる加害(k12)、ほ乳類による食害(k13)に、k2は野ネズミによる捕食(k21)、中・大型ほ乳類(イノシシ、アナグマ、タヌキ)による捕食(k22)、それ以外の要因による死亡・消失(k23)に、k3は野ネズミによる捕食(k31)、中・大型ほ乳類による捕食(k32)、ドングリキクイムシによる加害(k33)、それ以外の要因による死亡・消失(k33)に細分した。14年分のドングリの生命表を用いて、key-factor解析を行った。

#### 4. 研究成果

##### (1) 野ネズミの個体数変動

アカネズミとヒメネズミの生息数は、いずれも春に最大となり、夏から秋に向かって減少し、秋に再び増加しはじめるという季節変動を繰り返した。繁殖個体や発情個体はドングリ落下開始後から春にかけてみられ、この時期にのみ繁殖することが明らかになった。繁殖はその時期の餌条件(定住個体あたりのドングリ落下量)に影響を受け、餌条件がよい年には個体重や繁殖個体の割合、そして繁殖期間が増加した。アカネズミの個体数変動はドングリ落下量の変動に強く影響されているが、ヒメネズミは餌条件の影響をアカネズミほどは受けないことも明らかになった。

ドングリが落下する秋から春にかけての2006年度、2007年度、2008年度の野ネズミ定住個体数は、それぞれ4~6.5個体、1.5~9個体、6.5~13個体で、冬季の定住個体数とドングリ生産量の年次変動には、しばしばズレがみられた。

##### (2) 健全ドングリ落下数

落下ドングリ健全率は、2006年が72.5%、2007年が69.7%、そして2008年が0.7%であった。2006年には35.4個/m<sup>2</sup>、2007年には22.2個/m<sup>2</sup>、2008年には4.5個/m<sup>2</sup>の健全ドングリが落下し、2006年と2007年は豊作年、2008年は凶作年であると区分された。1995年以降のドングリ生産は、1996年、1999年、2002年、2003年、2006年、2007年が豊作、1998年、2000年、2004年、2005年、2008年が凶作、残りが並作で、3~4年周期で豊凶を繰り返していることが明らかになった。

##### (3) 地上に落下したドングリの消失

2006年の秋に地上に落下したドングリは、0.4%が野ネズミ、3.2%が中・大型ほ乳類によりその場で採食され、残りの96.4%は野ネズミにより運搬されたと推定された。2007年度は、地上に落下したドングリの0.1%が野ネズミ、39.9%が中・大型ほ乳類により採食され、60.0%が野ネズミにより運搬されたと推定された。2008年度の落下ドングリの野ネズミや中・大型ほ乳類による採食率、野ネズミによる運搬率は、それぞれ12.2%、26.8%、61.0%であったと推定された。

以上の結果から、地上に落下したドングリの半数以上は野ネズミにより運搬されたが、その割合は中・大型ほ乳類の活動にかなり影響を受けていたことが明らかになった。

##### (4) 野ネズミによる貯食活動

2006年は追跡調査した16個のドングリのうち、11個は最初の運搬で採食され、5個が貯食された。

貯食場所は深さ5cm未満の地中であつた。貯食された5個のドングリのうち3個は回収され、再度運搬された後に採食された。残りの2個は電池切れのために行方不明となった。2007年に追跡調査した35個のドングリ中29個は運搬後に貯食されることなく採食され、6個は貯食された。貯食場所は深さ5cm未満の地中が2個、深さ10cm以上の地中や巣穴、倒木下の巣穴などが4個であった。深さ5cm未満の地中に貯食された2個とその他の場所に貯食された2個の4個は回収されたが、2個は回収されずに放置された。2008年に追跡調査した30個のドングリのうち16個は運搬後採食され、14個は深さ5cm未満の地中に11個、その他の場所に3個貯食された。14個中12個は1回以上回収・運搬・貯食を経験し、5cm未満の地中に貯食されたドングリは全て(合計8回)、その他の場所に貯食されたドングリは4個回収され、2個は回収されずに放置された。

2008年8月と11月に設置した発信機付きドングリは、全てアカネズミにより運搬された。8月のドングリの平均運搬距離は、10.2±2.7(SD)m(3.7m~16.8m)。11月の平均運搬距離は、49.9±20.9m(26.6m~85.5m)であった。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する傾向が強かったが、貯食と回収が4回以上繰り返されると、その傾向が弱まった。

##### (5) 貯食者による貯食の回収率

8月は3回中2回、11月は22回中14回、ドングリの貯食者と回収者が一致した。貯食者による回収率は他個体による盗難確率よりも高かった。

貯食されたドングリがその翌日に回収された場合、貯食者により8個中7個が回収され、貯食の2日後に回収された1個は、貯食者によって回収された。ところが、3日以上放置されると、貯食者以外の個体による盗難率が増加し、7個中3個しか貯食者は回収できなかった。これらの結果から、貯食者が貯食した餌の回収率をより高くするためには、貯食期間を短くする必要があり、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て、貯食した餌の確認や貯食場所の変更を行う必要があることが示された。

今回盗難が確認された5個中4個は、盗難者によってステーションからさらに遠くへ運搬された。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ばれる傾向があるので、盗難率の上昇は植物にとって有利に働く可能性があることが示唆された。

(6) 人工貯食されたドングリの盗難

2006年に5cmの深さに貯食したドングリは、94.5%が野ネズミにより盗まれ、残りの5.5%が発芽した。発芽個体の33.3%はドングリキクイムシにより加害され、野ネズミにより16.7%、中・大型ほ乳類により8.3%が採食され、実生として定着した個体の割合は、人工貯食したドングリの2.3%にすぎなかった。10~15cmに貯食したドングリは、80.7%が野ネズミにより盗まれ、4.7%が中・大型ほ乳類により採食され、残りの14.5%が発芽した。発芽個体の12.5%はドングリキクイムシにより加害され、野ネズミにより5.0%、中・大型ほ乳類により7.5%が採食され、2.5%は原因不明で消失し、人工貯食したドングリの10.5%が実生として定着した。

2007年に5cmの深さに貯食されたドングリは、68.2%が野ネズミにより盗まれ、28.2%が中・大型ほ乳類により採食され、0.9%が原因不明で消失し、残りの2.7%が発芽した。発芽個体の33.3%はドングリキクイムシにより加害され、人工貯食したドングリの1.8%が実生として定着した。10~15cmに貯食したドングリは、50.5%が野ネズミにより盗まれ、36.7%が中・大型ほ乳類により採食され、0.7%が原因不明で消失し、残りの12.0%が発芽した。発芽個体の54.5%はドングリキクイムシにより加害され、野ネズミにより3.0%、中・大型ほ乳類により6.1%が採食され、3.0%は原因不明で消失し、人工貯食したドングリの3.3%が実生として定着した。

2008年に5cmの深さに貯食されたドングリは、全て野ネズミにより盗まれた。10~15cmに貯食したドングリは、83.6%が野ネズミにより盗まれ、9.1%が中・大型ほ乳類により採食され、0.4%が原因不明で消失し、残りの2.2%が発芽した。そして、4.7%は2009年11月末時点で、未発芽の状態が残っていた。2009年11月末時点で、発芽個体のうち実生として定着したのは16.7%で、人工貯食したドングリの0.4%のみが実生として定着した。残りの発芽個体は、シュートを地表に伸ばすことなく、地中に留まっていた。

(7) 生命表の作成と解析

表-1に2006年から2008年にかけて生産されたドングリの生命表を示す。ドングリの健全率は、豊作年の2006年と2007年の方が、凶作年の2008年より高かった。地上に落下した健全ドングリの多くは、野ネズミか中・大型ほ乳類により捕食された。野ネズミにより貯食されたドングリの割合は2006年が22%、2007年が7%、2008年が17%

で、ドングリの豊凶との明確な関係はみられなかった。中・大型ほ乳類による捕食と貯食率には負の関係がみられ、中・大型ほ乳類による捕食が野ネズミの貯食行動にマイナスの影響を与えていることが示唆された。

いずれの年度も、貯食されたドングリの捕食率は高く、発芽率は、2006年と2008年は樹上で生産されたドングリの約0.5%、2007年は約1.7%であった。発芽後はドングリキクイムシによる加害や野ネズミや中・大型ほ乳類による子葉の捕食を受け、実生として定着した個体の割合は、2006年は生産されたドングリの0.2%、2007年は0.7%、2008年は0.08%にすぎなかった。豊作年の2006年と2007年に林内に定着した実生は、2006年は1ヘクタールあたり976個体、2007年は2163個体であると推定された。

表-1. 2006-2008年に生産されたドングリの生命表

ステージ	死亡要因	2006年度		2007年度		2008年度	
		lx	100qx	lx	100qx	lx	100qx
樹上生産		1000		1000		1000	
	獣捕食						23.7
	シイナ		16.0		17.0		16.3
	ゾウムシ		11.5		13.3		
落下(健全)		725		697		600	
	ネズミ捕食		68.5		48.9		44.7
	イノシシ等捕食		4.6		38.8		28.8
貯食		218.1		71.6		170.9	
	ネズミ捕食		97.8		82.6		82.3
	イノシシ等捕食				13.0		0.8
	不明ほか				0.3		0.04
発芽		4.8		16.8		4.8	
	ネズミ捕食		16.7		47.4		
	イノシシ等捕食		8.3		2.0		
	キクイムシ		33.3		4.1		
	不明ほか				2.0		83.3
植生		2.0		6.8		0.8	

図-1と2に、14年間に生産されたドングリについてのkey-factor analysisの結果を示す。Total Kの年変動と一番類似した年変動を示したのはk2(図-1)、k2とよく似た変動パターンを示したのはk21で(図-2)、k21は全ての死亡要因の中でもっともTotal Kの年変動のパターンと類似していた。これらの結果から、樹上でドングリが生産されてから翌年実生として定着するまでの総死亡の年変動は、地上に落下後の野ネズミによる捕食の年変動により決定されていることが示された。

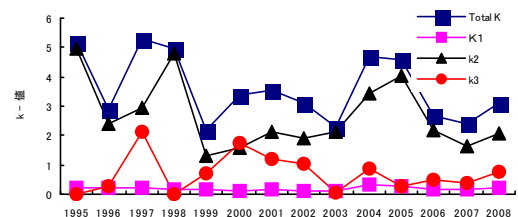


図-1. Total Kについての key-factor analysis

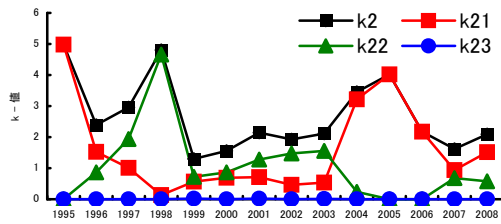


図-2. K2についての key-factor analysis

Total K と k1、k2、そして落下後の死亡(k2+k3)は、ドングリの密度に対し負の密度依存的な関係を示したが、k3は有意な密度関係を示さなかった。しいな率(k11)と野ネズミによる捕食(k21)は負の密度関係を示したが、その他の死亡要因の密度関係は有意ではなかった。以上の結果から、ドングリ生産量が多い年ほど、しいな率と野ネズミによる捕食率は低くなり、その結果、ドングリの生残率が高くなる傾向があることが明らかになった。

1995年から2008年までの14年間に生産されたドングリがある程度実生として定着できる可能性があったのは、1999年、2003年、2007年の3年だけで、2006年は可能性があるもののその確率はこれらの3年より低かった。それ以外の10年は実生の定着の可能性は、ゼロまたは極めて低かったと判断された。実生定着の可能性がある程度期待できた年は、いずれも(1)ドングリが豊作であったことと(2)冬季の野ネズミ定住個体数が少ないという特徴がみられた。

以上の結果から、森林に生息する種子食性のネズミは、多くの場合は種子捕食者としての役割が大きく、マテバシイなどのドングリを生産する樹木の更新にはほとんど貢献していないが、豊作年でもかつ個体数が少ない場合には、全落下ドングリに対する捕食率が低下するので、結果的に種子散布者として、樹木の更新に貢献していると結論できた。今回明らかになった種子生産の年変動と野ネズミによる捕食、実生の定着率の関係は、多くのブナ科植物で報告されている種子の豊凶のメカニズムに関する捕食者飽食仮説を支持した。

## 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計4件)

①大石圭太・中村麻美・新垣拓也・畑邦彦・曾根晃一：アカネズミの体重と繁殖に対する餌条件。

九州森林研究63：101-104、2010

②新垣拓也・大石圭太・中村麻美・畑邦彦・曾根晃一：アカネズミにおける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、2010

③Nakamura, M., S. Kaneko, Y. Isagi, K. Hata, and K. Sone : Development of microsatellite markers for *Pasania edulis* (Makino) Makino, one of the dominant species of Lucidphyllous forests in southern Kyushu, Japan. Conservation Genetics 10: 981-983、2009

④平田令子・高松希望・中村麻美・淵上未来・畑邦彦・曾根晃一：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。日林誌 89：113-120、2007

[学会発表] (計12件)

①中村麻美・平田令子・淵上未来・畑邦彦・曾根晃一：森林性野ネズミの貯食の空間配置戦略。120回日本森林学会大会、2009年3月27日、京都大学

②中村麻美・平田令子・畑邦彦・曾根晃一：鹿児島県の常緑広葉樹林における森林性野ネズミの個体群動態 第119回日本森林学会大会、2008年3月28日、東京農工大学

## 6. 研究組織

(1)研究代表者

曾根 晃一 (SONE KOUICHI)

鹿児島大学・農学部・教授

研究者番号：60264454

(2)研究分担者

(なし)

(3)連携研究者

(なし)