哺乳類科学　60(2)：171-179，2020
©日本哺乳類学会

原著論文

ニホンリスとタヌキにおける健全・虫害オニグルミ堅果に対する行動の違い

島田　将喜，岡本都紅紫

帝京科学大学生命環境学部アニマルサイエンス学科

摘　　要

オニグルミ（*Juglans mandshurica*，クルミ科）は，ノシメマダラメイガ（*Plodia interpunctella*）の幼虫により果仁を食害される．東京都西多摩郡におけるクルミパッチの林床上には健全 / 虫害堅果が混在するため，クルミを集中的に利用するニホンリス（*Sciurus lis*）は破殻・運搬行動に至る前に堅果の状態を判別できれば，採食効率を高めることが可能であると予想される．本研究は健全・虫害堅果の設置実験を行い，オニグルミ堅果を利用するリスとタヌキ（*Nyctereutes procyonoides*）の堅果の状態の判別方法を明らかにした．健全堅果は虫害堅果に比べ採集月にかかわらず体積・重さともに有意に大きかった．リスはタヌキと異なり接触の開始時点で健全堅果を有意に高い割合で選択し，また虫害堅果に接触した場合はタヌキより早く放棄した．リスの堅果接触時の行動推移のパタンは，堅果の状態に応じて変化した．健全堅果接触時は堅果を回転させ，咥え，その後運搬するという推移が多く生じたが，虫害堅果接触時は，においを嗅ぐとすぐに放棄するという推移のみが観察された．タヌキは堅果の状態にかかわらず，堅果のにおいを嗅ぎ，堅果を咥え運搬するという推移が多く生じた．リスは，林床上に常に高い割合で混在している虫害堅果を採食・運搬・貯食するリスクを減らし，効率的な採食行動を行っていると考えられる．一方タヌキには，堅果の状態を判別する行動は認められなかった．

は　じ　め　に

オニグルミ（*Juglans mandshurica*，クルミ科）は北海道から九州まで広く分布し，川沿いの湿潤な場所や平坦地に自生している（千葉 2016）．夏には直径 3 cm ほどの偽果（果実）が約 10 個，房状に実り，秋には落下した偽果が腐り，中から堅果が現れる（馬場 1999）．オニグルミ堅果は外殻の内側に高脂質・高たんぱくの果仁を含み，捕食する動物にとって栄養価の高い採食物であるが，常に硬い外殻をもつことや偽果にタンニンを含むことで捕食動物に対して時間的・化学的な採食コストを強いる（Vander Wall 2010）．オニグルミの堅果は齧歯類によって採食，あるいは貯食されることが確認されている（林田 1988；田村 1997，2011；Vander Wall 2001，2010；後藤・林田 2002；松井ほか 2002，2004；Tamura and Hayashi 2008；山川ほか 2010；森井ほか 2015）．

ニホンリス（*Sciurus lis*：以下，リス）にとってオニグルミの果仁は主要食物であることが知られている．東京都八王子市のリスは 7 月から翌年の 5 月までオニグルミを採食対象として利用する（田村 1997）．また岩手県盛岡市のリスもほぼ一年を通じてオニグルミに依存している（西ほか 2011，2014）．オニグルミ堅果は外殻が非常に硬いため，硬い物体を削るのに特殊化した歯をもつ齧歯類を除き，破殻は物理的に困難である（Tamura and Shibasaki 1996；Tamura 2001；加藤ほか 2017）．しかし近年，齧歯類以外の哺乳類や鳥類もオニグルミ堅果を利用していることが明らかにされてきた．ニホンザル（*Macaca fuscata*）（以下，サル）やツキノワグマ（*Ursus thibetanus*）などの中大型哺乳類は，オニグルミ堅果を歯と咬力を用いて破殻し，果仁を採食していることが各地で確認されている（小池・正木 2008；高槻ほか 2008；辻ほか 2011）．ハシボソガラス（*Corvus corone*）はオニグルミ堅果を空中から地面に落下させ破殻し果仁を採食する（高木・上田 2002；青山ほか 2017；荒ほか 2019）．また 2004 年 1 月に採取された東京都赤坂御用地のタヌキ（*Nyctereutes procyonoides*）の糞のうち 2%からクルミ科の種子の一部が内容物に含まれていたと報告されてお

り（手塚・遠藤 2005），タヌキも頻度は低いながらもオニグルミ堅果を破殻し採食している可能性がある．

東京都奥多摩町西多摩地域にはこれらツキノワグマ，サル，タヌキ，リスをはじめとする大型から小型までのさまざまな哺乳類が生息している（福江ほか 2002；沼田 2014；奥多摩町 2014）．これまでに奥多摩町では齧歯類の他にもツキノワグマ，サルによるオニグルミ堅果の採食が確認されている（川村ほか 2014；加藤ほか 2017）．

オニグルミ堅果はノシメマダラメイガ（*Plodia interpunctella*）の幼虫によって果仁を食害されることが知られている（Mohandass et al. 2007）．1 齢幼虫は直径 0.39 ～ 0.45 mm の穿孔から餌となる植物内部に侵入する（Tsuji 1998, 2000）．こうした虫害を受けた偽果および種子（以下, 虫害堅果）には, 幼虫の脱出時に直径 1 ～ 4 mm ほどの大きさの穿孔が開けられる（宮ノ下ほか 2013）．虫害を受けていない健全な種子（以下, 健全堅果）は内部に脂質やたんぱく質の豊富な果仁が含まれる．一方，虫害堅果は外殻が硬いままであるにも関わらず，その内部には果仁がまったく残されていないか少ない．穿孔から水や細菌の流入することにより腐敗・発酵している場合もある（Harrington 1972；木村ほか 2014）．そのため健全堅果と虫害堅果とでは，採食する動物にとっての栄養価には大きな違いがあり，前者は高く，後者は低い．

リスにとって秋にオニグルミ堅果を貯食することは，オニグルミ以外の食物種数が増加する翌春までの生存に大きく寄与すると考えられている（Kato 1985；西ほか 2014）．リスは大きいオニグルミの種子を遠くまで運搬し貯食するが, 小さい種子はわずかな距離しか運搬せず, その場で食べてしまうことが多い（Tamura and Hayashi 2008；田村 2011）．このことはリスがオニグルミの種子の状態を判別し，それに応じて行動を変える可能性を示唆する．リスは，堅果の破殻・採食・運搬行動に至る前にその堅果が健全であるか虫害を受けているかどうかを判別し，状態に応じて適切な行動を選択できれば，採食効率を高められると考えられる．一方オニグルミを頻繁には利用しないタヌキにおいては，オニグルミの種子の状態を判別するかどうか，それに応じて行動を変えるかどうかについての研究事例はない．

本研究は，まず東京都西多摩郡のオニグルミパッチにおいて，林床内にはどれだけの健全・虫害堅果が存在するのかを明らかにした．そして健全・虫害堅果のサイズ（体積）と重さの違いを明らかにした．さらにリスとタヌキにおける健全・虫害堅果に対する行動を比較するために野外で堅果の設置実験を行った．これらの結果からリスとタヌキが堅果の状態を判別しているかどうか，しているとすれば，いつどのように判別するのかを検討した．

調査地と方法

1. 林床に存在する堅果の分布と大きさ

調査地は東京都西多摩群奥多摩町山のふるさと村内の旧加茂神社（以下，神社）付近である．このエリアの標高 663 m から 800 m の斜面上に，全部で 53 本のオニグルミの成木を確認し，識別した．これらのオニグルミの周囲はスギ植林で囲まれており，また神社の上方にはオニグルミの存在は確認されていないため，これらのオニグルミはパッチとして独立しているものとみなせる（松井ほか 2002）．ここを本研究では神社パッチと呼ぶ．全成木の最外殻法による神社パッチの総面積はおよそ 1.32 ha である．

林床に存在する状態別のオニグルミ堅果の個数を，ラインセンサス法を用いて調査した．調査期間は 2017 年 7 月から 11 月までの計 8 回で, 約 2 週間おきに実施した．神社パッチ内に縦 10 m 幅 5 m 区画を計 27 地点，約 270 m のセンサスルート（総面積 0.135 ha）を設定し，林床上のオニグルミ堅果をすべて拾った．果皮や果肉が完全に失われており外殻がむき出しになっている状態の種子を堅果と定義した．堅果はさらに，外殻が硬く穿孔のないものを健全堅果，外殻に直径 1 ～ 4 mm の穿孔があるものを虫害堅果，そしてそれ以外（果皮や果肉が一部または全部残っている状態の偽果，リスやネズミ類などにより破殻された外殻の一部, シイナなど）に分類し，拾った地点ごとに個数を記録した．拾った堅果は，記録後に各地点に再度散布した．健全・虫害堅果の調査地点全体の個数を調査日ごとにまとめ，その割合が調査日ごとに異なるかどうかを χ^2 独立性検定および残差分析によって解析した．

2017 年 8 月から 11 月に神社パッチ内のセンサスルート以外の林床上で健全堅果 43 個（8 月 12 個, 9 月 13 個, 10 月 18 個），虫害堅果 20 個（8 月 10 個，9 月 0 個，10 月 9 個，11 月 1 個）をランダムに採集した．数日間日陰の風通しの良い場所で風乾させ，サイズと重さを測定した．オニグルミ堅果のサイズはその体積（V）で指標した．V は外殻の長さ，幅，高さをデジタルノギスを用いて 0.1 mm 単位で計測し，堅果の形状をだ円球と仮定することで算出した（Tamura and Hayashi 2008；田村 2011）．すなわち $V=(長さ/2\times幅/2\times高さ/2)\times 4\pi/3\ (cm^3)$ である．重さは精密測り（Portable MH-Series 200 g/0.01 g Digital Pocket Scale）を使用して 0.01 g 単位で測定した．

堅果の体積•重さを従属変数，堅果の状態（健全 / 虫害），採集月（8 月 / 9 月以降），そしてこれらの交互作用を独立変数とする 2 要因分散分析および Holm 法による多重比較を用いて解析した．

2. 堅果設置実験

神社パッチ内の 1 本のオニグルミ母樹の根元に，ランダムに採集された上述の健全・虫害堅果から同数ずつを選んで隣り合わせに設置し（図 1：以下，この区画を実験区と呼ぶ），屋外型赤外線センサーカメラ 1 台（Bushnell トロフィーカム XLT HD MAX, Overland Park, KS, USA）を用いて，これらの堅果を利用しに出現する動物とその行動を動画撮影する実験（以下，堅果設置実験）を実施した．カメラの設定は撮影時間 45 秒，インターバルは 10 秒に統一した．調査期間は 2017 年 9 月 20 日から 11 月 30 日までの 72 日間であり，約 1 週間ごとにデータの回収を行った．実験用堅果が移動していた場合には位置を記録したうえで元の場所に戻し，堅果が失われていた場合には新しい堅果の補充を行った．すべての堅果に水性工作用塗料（株式会社カンペハピオ製 nuro，大阪府大阪市）を堅果の側面に塗布することでマーキングを施し，動物よる外殻の破壊や堅果の移動を後で判別できるようにした．付近に生育しているホオノキ（*Magnolia obovata*，モクレン科）の葉を 2 枚敷き，その上に健全・虫害堅果を同数ずつ置いた．実験用堅果の個数は，9 月 20 日から 10 月 5 日までは 10 個ずつ，10 月 5 日から 10 日までは 8 個ずつ，10 月 10 日から 24 日まで，10 月 31 日から 11 月 7 日までは 9 個ずつ，11 月 7 日から 9 日までは 6 個ずつである．健全・虫害堅果のカメラに対する設置位置は，実験期間ごとに左右を入れ替えた．

得られた動画において，各動物のホオノキの葉に動物の体の一部が入った瞬間を接触の開始，その動物のオニグルミ堅果との接触が解除された瞬間を接触の終了と定義し，秒単位で記録した．センサーカメラ起動時にすでに動物が堅果に接触しているか，ホオノキの葉の内側に入っていた場合，センサーカメラのトリガータイム（0.75 秒）を考慮して，撮影開始 1 秒前を接触開始時刻とした．

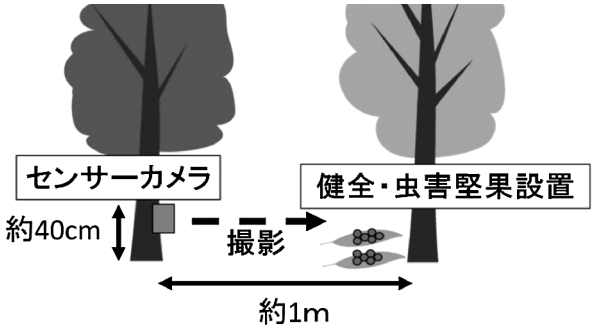

図 1．堅果設置実験の実験区の概念図．

分析はまずリスとタヌキの実験用堅果への接触回数から，最初の接触時に健全・虫害を選択する確率を求め，母比率を 0.5 とする二項検定（両側）を用いて有意性を検討した．次いでリスとタヌキの実験用堅果の状態ごとの接触の持続時間を求め，分散分析を用いて種間で比較した．得られた動画からリスとタヌキのオニグルミ堅果接触時の行動（以下，堅果接触行動）を分類し，健全・虫害堅果接触時それぞれで連続的に記録した．このデータを用いてリスとタヌキの健全・虫害堅果接触行動の時系列上の推移を分析した．前の行動 i を i 行，後の行動 j を j 列，その推移が生じた回数を要素 a_{ij} とする正方行列 A（以下，推移行列）の形式で行動の推移を表現した（粕谷・藤田 1984）．リスとタヌキで健全・虫害堅果接触時の推移行列それぞれについて，生じたすべての推移の総数の平均値 M と標準偏差 SD を求め，$M+SD$ より多い要素をもつ推移を代表的推移とみなして行列の特徴を検討した（クロフトほか 2019）．また統計ソフト Mtrixtesterprj（Hemelrijk 1990）を用い，動物種ごとに 2 つの行列の各要素を行（列）間で 10,000 回のランダム化を行い，行列順位相関検定（Tau *Kr* test）を用いて比較した（Hemelrijk 1990 ; Shimada and Sueur 2018）．またその他の統計分析には，HAD16.0（清水 2016）を用いた．有意水準 α を 0.05 とし，t，P，η^2，Tau *Kr* については小数点以下第 4 位を，その他の統計値については第 3 位を四捨五入して，それぞれ第 3 位，第 2 位まで求めた．

結　　果

オニグルミ堅果の林床上に見つかる個数と各状態が全体に占める割合は，調査日によって異なっていた（χ^2 独立性検定：$\chi^2=205.53$，$df=7$，$P<0.001$，Cramer's $V=0.42$）（図 2）．7 月下旬から 9 月上旬にかけての 4 調査日では，虫害堅果が有意に多く（残差分析：全 4 日間で $P<0.001$），9 月下旬から 11 月中旬までの 4 調査日のうち 3 調査日では健全堅果が有意に多くなった（11 月 15 日は $P=0.055$．それ以外の 3 調査日は $P<0.01$）．林床内の全堅果に占める虫害堅果の割合は，69.03%（7 月 31 日）から 18.60%（10 月 5 日）までの間で変動した．

採集されたすべての健全堅果，虫害堅果のサイズはそれぞれ 11.67±2.16 cm^3，9.05±2.90 cm^3，重さはそれぞれ 7.26±2.40 g，3.24±2.49 g だった．堅果のサイズに対し

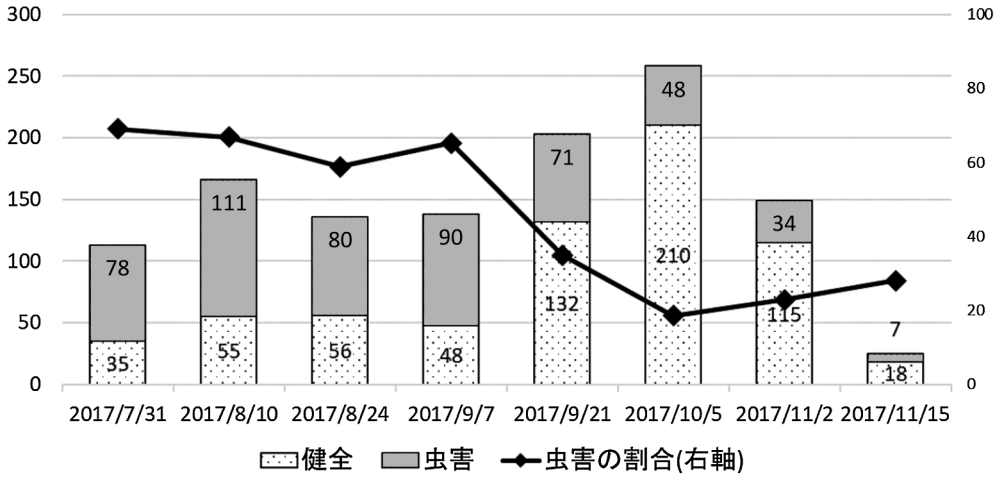

図 2. センサスルート上の林床に存在する健全・虫害堅果の合計個数と，堅果全体に占める虫害堅果の割合（%）の推移.

て，状態（健全 / 虫害），採集月（8 月 / 9 月以降）の主効果が有意だった（状態の主効果：$F(1, 59)=11.17$，$P<0.01$，$\eta^2=0.159$，採集月の主効果：$F(1, 59)=7.33$，$P<0.01$，$\eta^2=0.110$，交互作用：$F(1, 59)=0.904$，*N.S.*）．多重比較の結果，健全堅果は虫害堅果よりサイズが大きく（$t=3.342$，$P<0.01$），採集月は 9 月以降の方が大きかった（$t=-2.707$，$P<0.01$）．堅果の重さに対して，状態・採集月・交互作用の効果はいずれも有意だった（状態の主効果：$F(1, 59)=28.55$，$P<0.001$，$\eta^2=0.326$，採集月の主効果:$F(1, 59)=5.55$，$P<0.05$，$\eta^2=0.086$，交互作用:$F(1, 59)=4.93$，$P<0.05$，$\eta^2=0.077$）．多重比較の結果，健全堅果は虫害堅果より重く（$t=5.343$，$P<0.001$），採集月は 9 月以降の方が軽かった（$t=-1.492$，$P<0.05$）．ただし虫害堅果だけでみると採集月による重さに有意な差は見出されなかった（$t=-0.084$，*N.S.*）．

堅果設置実験期間中にセンサーカメラで撮影された動物は，哺乳類がリス，タヌキ，サル，アライグマ（*Procyon lotor*），イノシシ（*Sus scrofa*），ニホンジカ（*Cervus nippon*），ニホンアナグマ（*Meles anakuma*），ネズミ科（種不明），イエネコ（*Felis silvestris catus*），ヒト（*Homo sapiens*）で，鳥類がトラツグミ（*Zoothera dauma*）と，シジュウカラ（*Parus minor*）だった．このうち実験用堅果への接触が確認されたのはタヌキ 58 回，リス 47 回，サル 8 回，シジュウカラ 2 回，アライグマ 1 回，ヒト 1 回の合計 117 回だった．

リスでは 84.78%（39/46），タヌキでは 55.00%（33/60）が，健全堅果に最初に接触した．両側二項検定の結果，リスは接触開始時に健全堅果と接触することが有意に多かったが（$P<0.001$），タヌキには有意差は認められなかった（$P=0.183$）．

実験用堅果のうち虫害堅果に対して接触を開始した場合，その堅果を放棄するまでに要した時間は，リスが 1.92 ±1.08 秒（$n=12$），タヌキが 4.71±3.63 秒（$n=24$）で，リスはタヌキよりも有意に短かった（$F(1, 34)=6.711$，$P=0.014$，$\eta^2=0.165$）．

堅果設置実験の結果，リスが画像の範囲内で堅果を食べる行動は一度も観察されなかった．一方タヌキが健全堅果を食べる行動が 1 回撮影された．リスが堅果を運搬する行動が撮影されると，そのままフレームアウトしてしまい，後日実験区付近を探しても堅果を再発見することはできなかった．一方タヌキが堅果を運搬する行動は 17 回確認された．このうち健全堅果は 4 個，虫害堅果 1 個については設置場所付近で再発見された．タヌキが接触・運搬したのち放棄した堅果は，設置したホオノキの葉の上からほとんど離れておらず，最大に離れた堅果でも 2.35 m 離れた場所で発見された．

動画分析の結果，リスの堅果接触行動は以下の 9 つに分類された：「堅果のにおいを嗅ぐ」「堅果を前肢で回転させる」「堅果を咥える」「堅果を保持して静止する」「堅果を破殻する」「堅果を運搬する」「堅果を伴わず実験区から移動する」「堅果との接触を解除する」「周囲を見渡す」．一方タヌキの堅果接触行動は以下の 8 つに分類された：「堅果のにおいを嗅ぐ」「堅果を咥える」「堅果を破殻する」「堅果を食べる」「堅果を運搬する」「堅果を伴わず実験区から移動する」「堅果との接触を解除する」「周囲を見渡す」．このうちリス・タヌキともに「移動」「解除」「見渡し」は「堅果を放棄する」行動として一つにまとめて分析した．

表 1. リスが健全堅果と接触した際の接触行動の推移行列

前の行動	後の行動							
	においを嗅ぐ	回転させる	咥える	保持する	破殻する	運搬する	放棄する	計
においを嗅ぐ		3	1	4	0	0	11	19
回転させる	0		14	0	0	5	8	27
咥える	0	4		0	0	14	1	19
保持する	0	5	1		0	0	0	6
破殻する	0	0	0	0		0	1	1
運搬する	0	0	0	0	1		0	1
放棄する	0	0	0	0	0	0		0
計	0	12	16	4	1	19	21	73

平均推移数 $M=1.74$, 標準偏差 $SD=3.61$, $M+SD=5.34$. 影付きの要素は $M+SD$ より多い代表的推移を表す.

表 2. リスが虫害堅果と接触した際の接触行動の推移行列

前の行動	後の行動							
	においを嗅ぐ	回転させる	咥える	保持する	破殻する	運搬する	放棄する	計
においを嗅ぐ		0	0	0	0	0	8	8
回転させる	0		0	0	0	0	0	0
咥える	0	0		0	0	0	0	0
保持する	0	0	0		0	0	0	0
破殻する	0	0	0	0		0	0	0
運搬する	0	0	0	0	0		0	0
放棄する	0	0	0	0	0	0		0
計	0	0	0	0	0	0	8	8

平均推移数 $M=0.19$, 標準偏差 $SD=1.22$, $M+SD=1.41$. 影付きの要素は $M+SD$ より多い代表的推移を表す.

表 3. タヌキが健全堅果と接触した際の接触行動の推移行列

前の行動	後の行動						
	においを嗅ぐ	咥える	破殻する	食べる	運搬する	放棄する	計
においを嗅ぐ		19	1	0	0	4	24
咥える	0		14	0	9	3	26
破殻する	0	0		2	2	15	19
食べる	0	0	0		0	2	2
運搬する	0	0	1	0		3	4
放棄する	0	0	0	0	0		0
計	0	19	16	2	11	27	75

平均推移数 $M=2.50$, 標準偏差 $SD=4.91$, $M+SD=7.41$. 影付きの要素は $M+SD$ より多い代表的推移を表す.

表 4. タヌキが虫害堅果と接触した際の接触行動の推移行列

前の行動	後の行動						
	においを嗅ぐ	咥える	破殻する	食べる	運搬する	放棄する	計
においを嗅ぐ		12	0	0	0	6	18
咥える	0		3	0	5	7	15
破殻する	0	0		0	0	3	3
食べる	0	0	0		0	0	0
運搬する	0	0	0	0		4	4
放棄する	0	0	0	0	0		0
計	0	12	3	0	5	20	40

平均推移数 $M=1.33$, 標準偏差 $SD=2.80$, $M+SD=4.13$. 影付きの要素は $M+SD$ より多い代表的推移を表す.

リスの健全堅果接触時の行動の代表的推移は，においを嗅ぐ→放棄，回転させる→咥える→運搬する，そして回転させる→放棄，だった（表 1）．リスの虫害堅果接触時の推移は，においを嗅ぐ→放棄，のみが観察された（表 2）．タヌキの健全堅果接触時の行動の代表的推移は，においを嗅ぐ→咥える→破殻する→放棄，咥える→運搬する，だった（表 3）．タヌキの虫害堅果接触時の推移は，においを嗅ぐ→咥える→運搬する，においを嗅ぐ→放棄，咥える→放棄，だった（表 4）．

リスの健全・虫害堅果接触時の推移行列の違いは明らかであった．タヌキの健全・虫害堅果接触時の推移行列間に有意な違いは認められなかった（Tau $Kr=0.676$，$P=0.061$）．

考　　察

オニグルミの偽果は一般に 7 月ころから秋を通じて地上に落果し，果肉や果皮が脱落することで中の堅果が現れる（馬場 1999）．本研究でも，2017 年度産の堅果は 7 月下旬にはすでに神社パッチ内に出現し，調査期間を通じて見出された．9 月中旬から 10 月上旬にかけては発見される数が多くなった．また 9 月以降に林床上で発見される堅果は 8 月に発見される堅果に比べて大きく重かった．虫害堅果の割合は，7 月下旬から 9 月上旬にかけて高く，9 月中旬以降減少した．メイガの幼虫に寄生された虫害堅果は種子の外殻が十分硬くなる前に果実が落果するため，健全堅果よりも早く林床上に見つかることになる．そのため時期が遅くなるにつれ，相対的な林床上で見つかる虫害堅果の割合が減少した．神社パッチ内の林床上には調査期間を通じて，割合は減少するものの，健全堅果に比べて大きさの小さい虫害堅果は 69.03％から 18.60％の間で常に混在していることがわかった．また餌としての価値が低いと考えられる虫害堅果は，割合だけでなくその実数も 9 月 7 日をピークにその後減少した（図 2）．虫害堅果の多くは外殻自体がもろく，衝撃がかかると容易に割れて粉々になることから，種は特定できないものの，奥多摩に生息しクルミパッチを利用する野生動物のうちランダムにオニグルミを採食する動物が虫害堅果を破殻することで粉砕され，林床上から失われた可能性が考えられる．

堅果設置実験では，奥多摩に生息する多くの動物種のうち哺乳類が少なくとも 9 種，鳥類が 2 種撮影されたものの，実験用堅果に接触した動物種はタヌキ（58 回）とリス（47 回）だけですべての接触事例のうちの 89.74％（105/117）を占めた．奥多摩に生息することが知られているアカネズミ（*Apodemus speciosus*）は，オニグルミを主要食物とするが（森井ほか 2015），実験用堅果への接触は一度も観察されなかった．アカネズミを含むネズミ類は，餌場に近づく際シダの下や遮蔽物となる場所などの一定のルートを使って餌場に近づき，周囲を警戒しながら採餌行動をとる（高松ほか 2005）．実験を行った場所は遮蔽物が少なく，アカネズミの採餌ルートからは外れていた可能性がある．ネズミ類はしばしばタヌキの捕食対象となることが知られている（高槻ほか 2008；Saeki 2015）．撮影された動画の中にはタヌキがオニグルミ母樹の根元に尿をかけてマーキングをしている姿が映っていたことから，アカネズミは捕食者からの回避のため，実験区に近づかなかった可能性もある．

堅果設置実験において，リスが最初に有意に高い確率で健全堅果に接触したことは，接触以前に健全 / 虫害堅果を判別し，選択可能であることを示唆する．リスは昼行性であり，他の哺乳類に比べ視覚に依存する（田村 2011）．林床上で見つかる虫害堅果は，健全堅果に比べてサイズ・重さともに有意に小さかった．また実際に虫害を受けて外殻の発達が不十分なために，果仁が失われている，あるいはダメージを受けているだけでなく，サイズ•重さが比較的小さい堅果になるのだと考えられる．本研究でも用いられた健全 / 虫害堅果は，大きさに有意な違いがあり，また虫害堅果の外殻上には健全堅果にはない直径 1 ～ 4 mm 程度の穿孔が存在する．リスはこうした視覚上の手がかりを利用し判別していた可能性が考えられる．またリス類は鋭い嗅覚を用いて捕食者を探知し回避する（Belton et al. 2007；Müller-Schwarze 2009）．オニグルミ種子の含水率が 20％以上では発酵や腐敗が生じ，15％以上では細菌が生育するとされている（Harrington 1972）．外殻上に穿孔のある虫害堅果では，種子内部への水の流入により，健全堅果に比べ堅果全体の含水率が高くなり，内部がダメージを受け，細菌や発酵等によるにおいが発生しており，そうした嗅覚上の手がかりを利用して判別していた可能性も考えられる．一方のタヌキは，最初の接触時に健全堅果を選択していたとは言えなかった．タヌキはリスと異なり，実験状況において実験用堅果をランダムに利用していたと考えられる．

リスは接触開始時に虫害堅果を選択した場合，平均 2 秒足らずで堅果を放棄した．リスの健全堅果接触時の代表的推移は，堅果のにおいを嗅ぐ，あるいは堅果を回転させてから放棄し，接触そのものが終了する推移と，堅果を回転させ，咥え，その後運搬するという推移が多く生じた．一方，虫害堅果接触時は，においを嗅ぐとすぐ

に放棄するという推移のみが観察され，健全堅果接触時との行動推移のパタンの違いは顕著だった．リスは大きな種子は比較的長距離にわたって運搬，貯食するが，小さな種子を運搬する距離は短く，その場で採食することも多いことが報告されている（Tamura and Hayashi 2008；小林ほか 2009）．堅果設置実験における虫害堅果はすべてが小型だったが，これらはその場で食べられず，ただちに放棄された（表 2）．このことはリスが大きさや重さ，すなわち視覚や触覚を用いた堅果の状態の判別が可能であることを示唆する．リスでも健全堅果に接触後，においを嗅いだり回転させたりした後に放棄するという事例も確認された．実験に使用された堅果の多くが 8 月にクルミパッチで採取したのち風乾させて設置したものであった．8 月と 9 月以降とではパッチ内で採取される堅果のサイズ・重さが異なり，9 月以降の方が大きく重かった．実験時にリスが接触した健全堅果は実験を行った 9 月以降の時点では実験区外で発見されうる堅果と比べて相対的に小さく，そのことが放棄を促した可能性が考えられる．また本研究では健全・虫害堅果のにおいに差異があるかを確かめていないため，リスが実際に嗅覚を用いて判別を行うかどうかについての検討は今後の課題である．

まとめるとリスは，接触開始以前に健全堅果を選択することができ，また接触開始時に虫害堅果を選択してしまった場合であっても堅果を放棄することで，健全堅果の探索に移ることができることが示唆される．堅果の状態に応じて行動の推移を変化させることで，林床上に常に高い割合で混在している虫害堅果を採食・運搬・貯食するリスクを減らしていると考えられる．

タヌキは虫害堅果を選択した場合，放棄に至るまでに 5 秒程度と，リスよりも長く時間がかかった．行列順位相関検定の結果，タヌキの堅果接触行動は，健全 / 虫害いずれの堅果を選択した場合でも異なる推移をしているとは言えなかった．実際，堅果のにおいを嗅ぎ，咥えて運搬するという推移は，健全 / 虫害いずれの堅果と接触した場合でも代表的に生じた推移だった．タヌキが健全堅果と虫害堅果とを判別しているという行動上の証拠は見出されなかった．これまでタヌキによるクルミ属の利用は国内においては 1 例確認されているだけだったが（手塚・遠藤 2005），本研究により奥多摩においてもタヌキによるオニグルミの複数回の利用を確認することができた．タヌキは状況や場所によって様々なものを採食する柔軟な食性を持ち（高槻ほか 2008），秋には堅果類を多く採食することで（Hirasawa et al. 2006），脂肪を蓄え冬に向けたエネルギーの蓄積を行う（岸本 1997；Nieminen et al. 2002）．オニグルミ堅果は脂質に富むため（千葉 2016），食物条件の厳しくなる冬を乗り越える前の準備として利用していたと考えられる．堅果の状態に応じた接触前の選択や，接触後の行動推移の変化は認められなかったことから，堅果類を集中的に利用することのないタヌキは，接触した堅果を状態によって判別することなく運搬・採食するという，リスとは異なる行動様式を示すことが明らかになった．

本研究の堅果設置実験では条件のコントロールのために図 1 に示される状況を設定し実験区とした．しかしホオノキの葉の上にオニグルミの健全・虫害堅果が並んで複数個ずつ固めて置かれ，それが数か月間持続しているという状況は，自然状態のオニグルミ堅果の分布とは明らかに異なっている．また実験に用いた堅果の表面には水性塗料によるマーキングが施されていた．たとえば実験区を訪れるリスやタヌキの個体の中には，実験自体への慣れや塗料のにおいの忌避などの影響がありえたかもしれず，結果として得られたリスやタヌキの行動のデータは自然状態での普段の行動とは異なっていたという可能性は否定できない．しかし同じ水性塗料を塗布した同数の堅果を，定期的に場所を入れ替えて行われた本実験の結果は，むしろリスとタヌキの健全・虫害堅果に対する行動の違いといった，自然状態では観察が難しい現象を際立たせることが可能であることを示唆する（たとえば Tamura and Hayashi 2008；Matsuzawa et al. 2011）．今後本研究では実現できなかった個体の実験への慣れといった条件のコントロールを考慮することで，リスやタヌキのより自然な行動の理解に寄与しうる．

謝　　辞

本研究は東京都奥多摩町役場観光産業果からの許可を得て実施された．現地調査にご協力をいただいた奥多摩湖畔公園山のふるさと村ビジターセンターの坂田大輔氏をはじめとする多数の観察員，職員の方々，帝京科学大学アニマルサイエンス学科の学生諸氏に，この場を借りて厚く御礼申し上げる．本研究の実施に際しては，平成 28 年度霊長類研究所共同利用研究助成（2017-B-1 代表島田将喜）の援助を受けた．

引　用　文　献

青山怜史・須藤　翼・柿崎洸佑・三上　修．2017．オニグルミの種子の重さによる割れやすさ：ハシボソガラスは，どんな重さのクルミを投下すべきか．日本鳥学会誌 66: 11–18.

荒　奏美・三上かつ・三上　修．2019．ハシボソガラス *Corvus*

corone によるクルミ割り行動：函館市における車を利用したクルミ割り行動．日本鳥学会誌 68：43–51.
馬場多久男．1999．葉でわかる樹木 625 種の検索．信濃毎日新聞社，長野，404 pp.
Belton, L. E., Ball, N., Waterman, J. M. and Bateman, P. W. 2007. Do Cape ground squirrels (*Xerus inauris*) discriminate between olfactory cues in the faeces of predators versus non-predators? African Zoology 42: 135–138.
千葉俊之．2016．岩手県産クルミの栄養成分の特徴について．岩手県立大学盛岡短期大学部研究論集 18: 47–51.
福江佑子・金子弥生・佐伯　緑・神崎伸夫・丸山直樹．2002．首都圏近郊都市住民が共存を望む野生哺乳類とその要因．野生生物保護 7: 83–97.
後藤真平・林田光祐．2002．河畔域におけるオニグルミの齧歯類による種子散布と実生の定着．日本林學會誌 84: 1–8.
Harrington, J. F. 1972. Seed storage and longevity. Seed Biology 3: 145–245.
林田光祐．1988．エゾリスの社会行動が分散貯蔵の様式に与える影響．北海道大學農學部演習林研究報告 45: 267–278.
Hemelrijk, C. K. 1990. A matrix partial correlation test used in investigations of reciprocity and other social interaction patterns at group level. Journal of Theoretical Biology 143: 405–420.
Hirasawa, M., Kanda, E. and Takatsuki, S. 2006. Seasonal food habits of the raccoon dog at a western suburb of Tokyo. Mammal Study 31: 9–14.
粕谷英一・藤田和幸．1984．動物行動学のための統計学．東海大学出版会，東京，131 pp.
加藤晋悟・豊川春香・島田将喜．2017．奥多摩湖周辺に生息する野生ニホンザルのオニグルミ採食．生態人類学会ニュースレター 23: 34–35.
Kato, J. 1985. Food and hoarding behavior of Japanese squirrels. Japanese Journal of Ecology 35: 13–20.
川村芙友美・有本　勲・小池伸介・山﨑晃司・森　貴久．2014．人工林におけるツキノワグマの潜在的な食物資源量に施業方法・林齢・樹種・シカ密度が与える影響．日本森林学会誌 96: 93–99.
木村悟朗・宮ノ下明大・春成常仁・谷川　力．2014．ナッツ類と乾燥果実類におけるノシメマダラメイガ *Plodia interpunctella* の発育．ペストロジー 29: 49–52.
岸本真弓．1997．飼育下のタヌキにおける体重，皮下脂肪厚および摂食量の季節変動．哺乳類科学 36: 165–174.
クロフト，D. P.・ジェームス，R.・クラウス，J. 2019．動物の社会ネットワーク分析入門（島田将喜，翻訳）〔原著第 1 版〕．東海大学出版部，神奈川，222 pp.
小林亜由美・神崎伸夫・片岡友美・田村典子．2009．富士山亜高山帯に生息するニホンリス（*Sciurus lis*）の環境選択とゴヨウマツ（*Pinus parviflora*）球果の選択性．哺乳類科学 49: 13–24.
小池伸介・正木　隆．2008．本州以南の食肉目 3 種による木本果実利用の文献調査．日本森林学会誌 90: 26–35.
松井理生・後藤　晋・芝野伸策・木村　恵・陶山佳久．2002．北海道中央部の天然林におけるオニグルミの分布と更新状況．日本林学会北海道支部論文集 50: 68–69.
松井理生・後藤　晋・岡村行治．2004．エゾリスとアカネズミによるオニグルミ核果の捕食および貯食行動．森林立地 46: 41–46.
Matsuzawa, T., Humle, T. and Sugiyama, Y. (eds.) 2011. The Chimpanzees of Bossou and Nimba. Springer Science & Business Media, New York, 492 pp.
宮ノ下明大・今村太郎・古井　聡・西田典由．2013．粒状アーモンドチョコレート製品におけるノシメマダラメイガ *Plodia interpunctella* 幼虫の被害と発育．ペストロジー 28: 117–121.
Mohandass, S., Arthur, F. H., Zhu, K. Y. and Throne, J. E. 2007. Biology and management of *Plodia interpunctella* (Lepidoptera: Pyralidae) in stored products. Journal of Stored Products Research 43: 302–311.
森井　渚，南　佳典，沖津　進．2015．オニグルミの分布からみたげっ歯類による貯食行動の影響．森林立地 57: 1–6.
Müller-Schwarze, D. 2009. Squirrels' avoidance of predator odors. In (D. Müller-Schwarze, ed.) Hands-On Chemical Ecology: Simple Field and Laboratory Exercises, pp. 25–29. Springer Science & Business Media, New York.
Nieminen, P., Mustonen, A. M., Asikainen, J. and Hyvärinen, H. 2002. Seasonal weight regulation of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*): interactions between melatonin, leptin, ghrelin, and growth hormone. Journal of Biological Rhythms 17: 155–163.
西　千秋・出口善隆・青井俊樹．2011．盛岡市の都市近郊林に生息するニホンリスの雌雄別行動圏面積および行動圏重複率とオニグルミの資源量との関係．哺乳類科学 51: 277–285.
西　千秋・只野由佳・出口善隆・青井俊樹．2014．盛岡市の都市近郊林に生息するニホンリスの食性．岩手大学農学部演習林報告 45: 73–80.
沼田真也．2014．東京の生物多様性とその展望．地学雑誌 123: 497–515.
奥多摩町．2014．奥多摩町環境基本計画．奥多摩町住民課.
Saeki, M. 2015. *Nyctereutes procyonoides* (Gray, 1834). In (S. D. Ohdachi, Y. Ishibashi, M. A. Iwasa, D. Fukui and T. Saitoh, eds.) The Wild Mammals in Japan, Second edition, pp. 224–225. Shoukadoh Book Sellers and the Mammal Society of Japan, Kyoto.
Shimada, M. and Sueur, C. 2018. Social play among juvenile wild Japanese macaques (*Macaca fuscata*) strengthens their social bonds. American Journal of Primatology 80: e22728.
清水裕士．2016．フリーの統計分析ソフト HAD：機能の紹介と統計学習・教育，研究実践における利用方法の提案．メディア・情報・コミュニケーション研究 1: 59–73.
高木憲太郎・上田恵介．2002．日本国内におけるカラス・カモメ類の貝落とし行動の分布．Strix：日本野鳥の会研究報告 20: 61–70.
高松希望・平田令子・畑　邦彦・曽根晃一．2005．赤外線センサーカメラの野生鳥獣調査への応用：野ネズミの採餌行動調査を中心として．鹿児島大学農学部演習林研究報告 33: 35–42.
高槻成紀・塚田英晴・辻　大和・小池伸介．2008．哺乳類の食べもの：食性研究の「次の一手」．哺乳類科学 48: 189–197.

田村典子．1997．ニホンリスによるオニグルミ種子の貯食および分散．霊長類研究 13: 129–135.

Tamura, N. 2001. Walnut hoarding by the Japanese wood mouse, *Apodemus speciosus* Temminck. Journal of Forest Research 6: 187–190.

田村典子．2011．リスの生態学．東京大学出版会，東京，211 pp.

Tamura, N. and Shibasaki, E. 1996. Fate of walnut seeds, *Juglans ailanthifolia*, hoarded by Japanese squirrels, *Sciurus lis*. Journal of Forest Research 1: 219–222.

Tamura, N. and Hayashi, F. 2008. Geographic variation in walnut seed size correlates with hoarding behaviour of two rodent species. Ecological Research 23: 607–614.

手塚牧人・遠藤秀紀．2005．赤坂御用地に生息するタヌキのタメフン場利用と食性について．国立科学博物館専報 39: 35–46.

Tsuji, H. 1998. Experimental invasion of a food container by first-instar larvae of the Indian meal moth, *Plodia interpunctella* Hübner, through pinholes. Medical Entomology and Zoology 49: 99–104.

Tsuji, H. 2000. Ability of first instar larvae of the Indian meal moth, *Plodia interpunctella* Hübner, to reach their food. Medical Entomology and Zoology 51: 283–287.

辻　大和，和田一雄，渡邊邦夫．2011．野生ニホンザルの採食する木本植物．付記：ニホンザルの食性研究の今後の課題．霊長類研究 27: 27–49.

Vander Wall, S. B. 2001. The evolutionary ecology of nut dispersal. The Botanical Review 67: 74–117.

Vander Wall, S. B. 2010. How plants manipulate the scatter-hoarding behaviour of seed-dispersing animals. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences 365: 989–997.

山川博美・池淵光葉・伊藤　哲・井藤宏香・平田令子．2010．急傾斜地の照葉樹二次林における森林性ネズミによる堅果の散布．日本森林学会誌 92: 157–161.

ABSTRACT

Behavioral differences between Japanese squirrels (*Sciurus lis*) and raccoon dogs (*Nyctereutes procyonoides*) in dealing with healthy and insect-damaged walnuts

Masaki Shimada* and Tsukushi Okamoto

Department of Animal Sciences, Teikyo University of Science, 2525, Yatsusawa, Uenohara, Yamanashi 409-0193, Japan

*E-mail: shimada@ntu.ac.jp

Japanese walnut (*Juglans mandshurica*) is commonly infested by the larvae of the Indian meal moth (*Plodia interpunctella*). Japanese squirrels (*Sciurus lis*) that mainly feed on walnuts could increase their foraging efficiency if they could discern healthy or insect-damaged walnuts before they crush to feed on or transport them. In this study, we experimentally examined how Japanese squirrels and sympatric raccoon dogs (*Nyctereutes procyonoides*) deal with two types of walnuts (infested or healthy), in Okutama, Tokyo. We found that squirrels selected healthy nuts at a significantly higher rate at the beginning of contact and abandoned insect-damaged nuts quicker than raccoon dogs. The behavioral patterns of squirrels were significantly different according to the type of walnut they started to touch, while those of raccoon dogs did not differ regardless of the type. It is likely that squirrels can change their behavior according to the type of the walnut before and during picking up the nut, unlike raccoon dogs, thereby reducing the risk of feeding on, transporting, and storing insect-damaged nuts found on the forest floor. In comparison, raccoon dogs do not discriminate between a healthy nut and an insect-damaged nut.

Key words: Japanese squirrel, raccoon dog, Japanese walnut (*Juglans mandshurica*), Indian meal moth (*Plodia interpunctella*), Okutama

受付日：2019 年 9 月 10 日，受理日：2019 年 11 月 27 日（責任編集者：横畑泰志）

著　者：島田将喜 *・岡本都紅紫，〒 409-0193 山梨県上野原市八ツ沢 2525　帝京科学大学生命環境学部アニマルサイエンス学科
*✉ shimada@ntu.ac.jp