

## ニホンリス (*Sciurus lis*) の食物運搬に対する重さの効果

大竹 朝香<sup>1</sup>, 北山 克己<sup>2</sup>, 日野 輝明<sup>1</sup>

<sup>1</sup>名城大学農学部

<sup>2</sup>守山リス研究会

### 摘 要

本研究の目的は、人工種子を用いて種子の重さとニホンリス (*Sciurus lis*) による運搬行動との関係を定量的に明らかにすることである。2016年5月から11月にかけて愛知県名古屋守山区東谷山を調査地とし、1gから15gまでの重さの異なる8種類の人工種子を給餌台に置いて、ニホンリスによる地上と樹上への運搬の割合と、それぞれ運搬される水平距離と高さを調べた。その結果、13gまでは種子の重さとともに運ばれる割合が増加し、それ以降ではわずかに減少した。大きな種子は食べ終わるのに時間がかかり捕食にあう危険性が高まるために林内に運ばれたと考えられた。同様に、運ばれた距離もまた種子の重さとともに増加した。運搬距離は重さ13gの人工種子で最大となり、平均は7.9mであった。運搬した種子のうち樹上に運んだ割合もまた重さとともに増加したが、重さ10gで最大となる曲線的な関係が得られたことから、重力に逆らって運ぶコストの影響が示唆された。樹上に運搬された高さについては、種子の重さとの間には有意な関係は得られなかった。

### はじめに

植物にとって動物による種子散布は、新しい生息地に分布を拡大したり、母樹周辺からの逃避によって生存率を高めたりするなどの多くの利益をもたらす (Howe and Smallwood 1982; Nathan and Muller-Landau 2000)。堅果をつける樹木では、齧歯類や鳥類によって分散貯食された種子の一部が食べ残されることで種子散布が行われる (Smith and Reichman 1984; den Ouden et al. 2002)。本来は被食者-捕食者関係にあるにもかかわらず、これらの植物と動物との共生的な関係が維持されてきているのは、種子散布による植物側の利益が食べられることに

よるコストを上回るためと考えられる。

種子散布をめぐる植物と動物との関係において、種子のサイズ(重さ)は重要な要因である。植物がより大きくて重い種子を作るためには、エネルギー的な生産コストと発芽後の生存率を高める利益との間にトレードオフが生じる (Vander Wall 2001)。また、種子散布を依存する動物のサイズに合わせて種子サイズを変える必要がある (Tamura and Hayashi 2008)。それに対して、種子散布を行う動物は、異なるサイズの種子に遭遇した場合に、その場で食べるか、それとも離れた場所に運んで食べるか、あるいは貯食するかを選択しなければならない。植物が種子散布を成功させるには、動物による運搬および貯食が必要となるため、種子サイズに関して両者間で共進化が生じることになる (Jansen et al. 2004; Wang and Chen 2009)。

動物が種子をその場で食べるか運搬するかのどちらかを選択するかについては、採食効率と捕食される危険のトレードオフによって説明するモデルが Lima et al. (1985) によって提示されている。このモデルでは、大きな種子は小さな種子よりも処理時間がかかり捕食の危険性が高まるために、その場で食べるよりも運搬することが選択されると予想され、いくつかの研究でそれが実証されている (Jansen et al. 2004; Wang and Chen 2009)。さらに貯食を選択した場合には、動物は異なるサイズの種子をどのくらいの距離まで運ぶのかを決定しなければならない。多くの研究で、サイズの大きい(すなわちエネルギー的価値の高い)種子は小さな種子よりも遠くに運ばれることが示されてきている (Hurly and Robertson 1987; Jansen et al. 2004; Xiao et al. 2004; Moore et al. 2007; Wang and Chen 2009)。この関係については、最適密度モデル (Stapanian and Smith 1984; Clarkson et al. 1986) や最適距離モデル (Tamura et al. 1999) によって説明されてきた。前者は貯食場所が互いに離れている

ほど、後者は餌供給源から貯食場所の距離が遠くなるほど、貯食した種子が同種・異種の他個体によって略奪される危険性が低下することから、種子が豊富な年や場所ではより遠くの距離に運ばれると予想する。同様に、サイズの大きい（すなわちエネルギー的価値の高い）種子は略奪された場合の損失が大きいためにより遠くに運ばれると予想する。その一方で、種子を遠くに運ぶことはコストがかかるため、種子の密度やサイズによって最適な距離が決まると予想するが、実証的な研究は行われていない。

ニホンリス (*Sciurus lis*) は、本州と四国に分布する日本固有の昼行性の樹上性リスで、オニグルミ (*Juglans mandshurica*) を貯食散布することが知られている (田村 1997; 後藤・林田 2002; 松井ほか 2008)。Tamura and Hayashi (2008) では、多くの研究で示されてきたように、大きな種子は小さな種子よりも運ばれる割合が高く、運ばれた場合にはより遠くの場所に貯食されることが示されている。しかしながら、種子サイズと運搬距離を調べたこれまでの研究のほとんどは、異なる樹種の種子について比較するか、同じ樹種の種子であってもわずか 2-3 のサイズクラス間で比較しているにすぎない (例外として Jansen et al. 2004)。そのため、前者の場合には、サイズ以外の要因 (タンニン含有量や栄養価) の影響を除去できず、後者の場合には、サイズに対する距離の連続的な関係を評価できない。

そこで本研究では、ニホンリスによる運搬距離と種子のサイズ (= 重さ) との関係について、サイズ以外の要因を除去するために人工種子を使用し、連続的な関係を評価するために 8 種類のサイズで比較した。この方法によって、サイズの異なる種子に対してニホンリスが (1) その場で食べるか、離れた場所に運ぶのかの選択割合がどのように変化するのか、(2) 運搬する場合には地上に運ぶのか樹上に運ぶのか、(3) 地上に運ぶ場合はどこまで遠くに運ぶのか、(4) 樹上に運ぶ場合はどの高さまで運ぶのかについて定量的に明らかにすることを本研究の目的とした。

## 方 法

### 1. 調査地

調査地は、愛知県名古屋市守山区にある東谷山 (北緯 35 度 15 分 22 秒 東経 137 度 03 分 11 秒、標高 198 m、面積 170 ha) である。コナラ (*Quercus serrata*) やアベマキ (*Q. variabilis*) 等の落葉広葉樹、ツブラジイ (*Castanopsis cuspidata*) とアラカシ (*Q. glauca*) 等の常

緑広葉樹、アカマツ (*Pinus densiflora*) 等の常緑針葉樹が混成する二次林に覆われている。最大樹高は約 18 m で、林床に草本はほとんどなく、50 cm 程度のベニシダ (*Dryopteris erythros*) がまばらに生える程度である (愛知県 1986)。

東谷山には、約 20 個体のニホンリスが生息しており、その行動や生態が守山リス研究会によって調べられている。同研究会によって 2014 年から首輪による識別が 18 個体に施され、そのうち 8 個体についてはテレメトリー調査が行われている。東谷山の南側には愛知県尾張旭市の森林公園やゴルフ場等の緑地が広がっており、テレメトリー調査によって 2.5 km の移動が確認されている。東谷山の南斜面尾根上のおよそ 150 m × 300 m の範囲内において、合計 8 ヶ所の給餌台が相互に 60-150 m 離れた地点に設置されている。この斜面の中央には南北方向に遊歩道が設置されており、両側の東西斜面は急峻な地形となっている。各給餌台においては、毎週 80 個ずつ (合計 640 個) のオニグルミが供給されている。

### 2. 人工種子の作成

本研究では、サイズ (重さ) の異なる人工種子を用いて、リスによる運搬の観察を行った。人工種子は Barthelmess (2001) を参考にして、小麦粉:コーンスターチ:ひまわりオイル:水=11:4:5:1.5 の割合で作成した。人工種子のカロリー量は、用いた材料の割合に基づいて計算すると約 5 kcal/g であった。材料の全体重量を変えることで、1 g, 2 g, 3 g, 4 g, 7 g, 10 g, 13 g, 15 g の 8 種類の重さの異なる人工種子を用意した。ニホンリスが種子散布を行うオニグルミ種子の内果皮付き重量で 4-14 g であることから (Tamura and Hayashi 2008)、人工種子の重さはその範囲の前後で設定した。

人工種子の運搬場所の探索は、伊佐治ほか (1997) の方法に従って、種子に毛糸を直接とりつけることで行った。所定量の材料を手でボール状にした後、重さの違いによって異なる色の毛糸 (約 50 cm) の先端を中央に挿入して自然乾燥をさせた。毛糸の色がリスの行動に影響しないように、実験ごとに使用する色をランダムに変えた。

### 3. 実験

2016 年 5 月から 11 月まで、カフェテリア方式の野外実験 (2 種類以上の餌を与えて選択させる; Smallwood and Peters 1986; Barthelmess 2001; Tamura and Hayashi 2008; Wang and Chen 2009) を行った。実験は、守山リス研究会によってオニグルミの給餌台が設置されている 8 ヶ所のうち南東部に位置する 1 ヶ所 (標高 144 m)

で行った。実験用の給餌台として、縦 300 mm、横 400 mm、深さ 40 mm の木製の箱 1 個を樹木の高さ 1.2 m に括り付けた。アカネズミ (*Apodemus speciosus*) による利用を防ぐために、実験台が取り付けられている樹木の幹の下部に幅 300 mm、厚さ 1 mm のプラスチックの薄い板を 1 周巻き付けた。リスはこのプラスチックの板を飛び越えて登ってくるか、隣接する樹木から枝葉を伝って実験台にやってくる事ができたため、実験への影響はなかったと判断した。調査期間を通して、実験用の箱を取り付けた樹木の幹の上部に赤外線自動撮影ビデオ (M-990i, Moultrie, Richmond) を設置して、給餌台を訪れるニホンリスおよびその他の動物の確認を行った。ニホンリスについては、守山リス研究会によって東谷山内で標識された 4 個体 (雄 2, 雌 2) に加えて 2 個体の非標識 (雌雄不明) の若齢個体によって利用されたことが確認された。調査地には給餌台を利用する可能性のある種類として、アカネズミの他にニホンテン (*Martes melampus*)、ムササビ (*Petaurista leucogenys*)、ハクビシン (*Paguma larvata*)、アライグマ (*Procyon lotor*) 等の哺乳類、ハシボソガラス (*Corvus corone*)、ハシブトガラス (*Corvus macrorhynchos*)、ムクドリ (*Sturnus cineraceus*)、ヒヨドリ (*Microscelis amaurotis*) 等の鳥類が生息するが、いずれも給餌台の利用は確認されなかった。

実験は、1 回ごとに重さが異なる人工種子 8 種類のうちから 2-3 種類をランダムに選び、異なる種類ごとの実験回数合計が 6 回ずつとなるように計画し、1 種類あたり 10 個、合計 20-30 個の人工種子を給餌台にランダムに配置した後を開始した。そして 1 週間後に、人工種子にとりつけた毛糸を手がかりにして、人工種子が運ばれた場所を探索した。給餌台が設置された地点の西側約 20 m 離れた場所に遊歩道が設置されており、東側は急峻な斜面となっていることから、人工種子の探索は給餌台を中心に半径約 20 m の範囲で行った。人工種子が発見された場合、毛糸の色、運ばれた場所の給餌台からの距離と方角を 50 m 巻き尺と方位磁針を用いて記録した。樹上に関する 8 倍双眼鏡 (Nikon 8×40, ニコン, 東京) を用いて探索し、発見された場合には、12 m 逆目盛測桿 (FT-12, 宣真工業, 大阪) を用いて地上からの高さを測定した。給餌台の上や給餌台を取り付けてある木の下で、毛糸が発見された場合は、その場で採食されたと判断して運搬距離 0 m とした。

#### 4. 統計的解析

人工種子の重さと運搬された割合、距離、高さとの関係について、一次回帰、二次回帰、三次回帰を調べ、調

整済決定係数に基づいて最も当てはまりの良い回帰式を求めた。全ての統計的検定は、SPSS Statics Ver. 22 (IBM, New York) を用いて行った。

## 結 果

### 1. 人工種子の重さと運搬された割合との関係

人工種子の運搬された割合と重さとの間の関係は、二次回帰が最も当てはまりが良かった (Fig. 1; 調整済  $R^2$ : 一次  $R^2=0.523$ , 二次  $R^2=0.593$ , 三次  $R^2=0.584$ ;  $n=48$ , いずれも  $P<0.001$ )。回帰式によると、種子が 13 g までは重さの増加とともに運搬割合が 87% まで増加して最大値となり、15 g のときに 84% とわずかに減少した。また、最小の 1 g でも約 25% の人工種子が運ばれた。

一方、運ばれた人工種子のうちで樹上に運ばれた割合と重さとの関係に関しては、三次回帰が最も当てはまりが良かった (Fig. 2; 調整済  $R^2$ : 一次  $R^2=0.193$ , 二次  $R^2=0.376$ , 三次  $R^2=0.381$ ;  $n=48$ , いずれも  $P<0.001$ )。

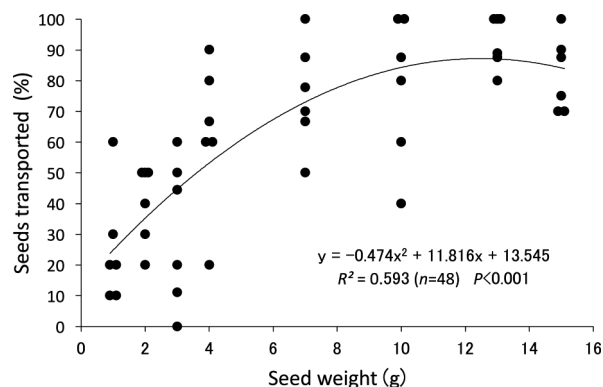


Fig. 1. Relationship between artificial seed weight and percentage transported by squirrels.

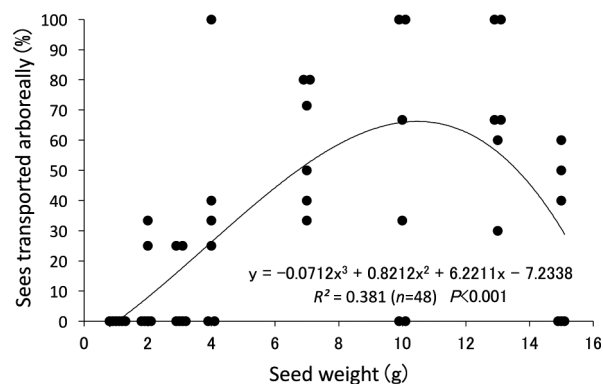


Fig. 2. Relationship between artificial food weight and percentage transported into tree canopies by squirrels.

回帰式によると、種子が10 gまでは重さの増加とともに樹上への運搬割合が約66%まで増加し、それ以上の重さでは減少に転じ15 gのときに31%と半減した。また、1 gでは全く運ばれず、3 gのときでも16%しか樹上に運ばれなかった。

## 2. 人工種子の重さと運搬された距離・高さとの関係

運搬された人工種子のうち10 g以上では、それより小さなサイズに比べて距離のばらつきが0.55 mから23.7 mまでと大きかった。給餌台から持ち出された種子のうち、運ばれた場所が発見できなかった割合は、重い種子ほど高くなる傾向があった（未発見率：1 g：5.45%，2 g：7.27%，3 g：7.14%，4 g：3.70%，7 g：11.32%，10 g：19.61%，13 g：33.96%，15 g：23.21%）。

人工種子の運搬された水平距離と重さとの間の関係は、三次回帰が最も当てはまりが良かった（Fig. 3；調整済 $R^2$ ：一次 $R^2=0.134$ ，二次 $R^2=0.139$ ，三次 $R^2=0.140$ ； $n=181$ ，いずれも $P<0.001$ ），回帰式によると、種子が

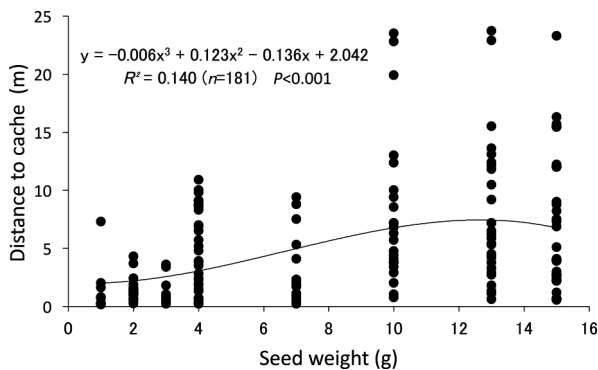


Fig. 3. Relationship between artificial food weight and the distance transported from feeding trays by squirrels.

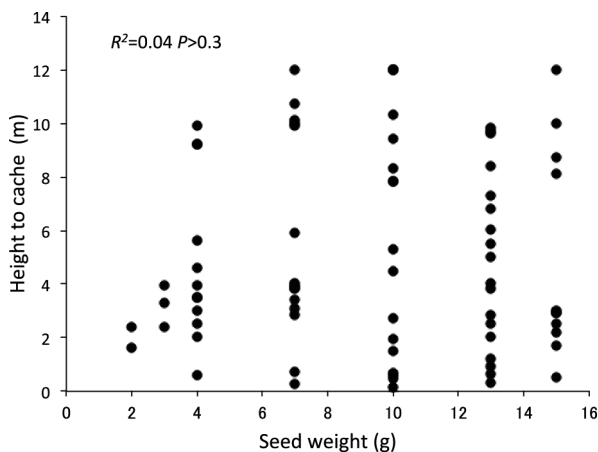


Fig. 4. Relationship between artificial food weight and the height transported to tree canopies by squirrel.

13 gまでは重さの増加とともに、運ばれる平均距離が7.9 mまで増加し、それ以上の重さでは緩やかな減少に転じ15 gのときに7.4 mであった。

人工種子の運ばれた高さとの関係を探ったところ、いずれの回帰においても有意な関係は得られなかった（Fig. 4；調整済 $R^2$ ：一次 $R^2=-0.10$ ，二次 $R^2=0.04$ ，三次 $R^2=-0.01$ ； $n=79$ ，いずれも $P>0.3$ ）。樹上の高い場所に運ばれた種子の全てが発見できたわけではないものの、4 g以上の人工種子では最大12 mの高さまで運ばれたものが確認されたのに対して、3 g以下では最大4 mの高さまでしか確認されなかった。

## 考 察

### 1. 人工種子の運搬された割合と重さとの関係

人工種子の重さが増加するにつれて、その場で採食される割合が減少し、運ばれる割合が増加した。この変化については、Lima et al. (1985) によって提示されたモデルによって説明できる。すなわち、重い人工種子ほど食べ終わるのに多くの時間を要し、捕食の危険性が高まるため、捕食者に見つかりにくい林内に運搬する割合が増加したと考えられる。給餌台からの運搬割合と重さとの関係は、二次回帰曲線の当てはまりが最も良く、人工種子の重さが13 gで運搬の割合87%と最大となり、15 gでは84%とわずかに減少した。Lima et al. (1985) のモデルは、種子がある重さ以上になると、運搬コストが高くなることにより採食効率が下がるために運ばれる割合が減少すると予想し、その妥当性は実証的に示されている（Theimer 2003；Jansen et al. 2004）。本研究で使用した最大の種子15 gで運搬割合がわずかに減少しなかったのは、この重さでのニホンリスにとっての運搬コストの増大がそれほど大きくなかった可能性を示唆する。しかしながら、田村（1997）は15 gを超えるオニグルミはニホンリスによって運ばれにくくなると述べていることから、人工種子の重さをさらに大きくしたときに運搬割合がどのように変化するかについての調査が必要である。

Tamura and Hayashi (2008) は、小さなサイズ（生重量 $4.9\pm 0.7$  g，平均値 $\pm$ 標準偏差）と大きなサイズ（生重量 $14.0\pm 0.7$  g，平均値 $\pm$ 標準偏差）のオニグルミを用いてニホンリスによる運搬比率の違いを調べている。その結果、小さなオニグルミでは60%，大きなオニグルミでは90%が運搬されており、本研究と同様に、大きな種子では小さな種子よりも運ばれる割合が高かった。



## 2. 人工種子の運ばれた距離と重さとの関係

人工種子が運ばれた距離と重さとの関係は、三次回帰曲線の当てはまりが最も良く、13 g のとき平均距離 7.9 m で最大となり、15 g で 7.4 m とわずかに減少した。大きく、エネルギー的価値の高い種子ほど遠くに運ばれ貯食されることは、これまでに多くの研究で示されてきた (Hurly and Robertson 1987 など)。この関係は、貯食した種子が運搬距離にともなって他の動物あるいは個体に略奪される確率が減少する利益と増加する運搬コストのトレードオフに基づく最適モデル (Stapanian and Smith 1984; Clarkson et al. 1986; Tamura et al. 1999) によって説明されてきた。Tamura and Hayashi (2008) がオニグルミを用いてニホンリスによる運搬距離を調べた研究においても、小さい種子 (5 g) で平均 4.1 m、大きい種子 (14 g) で平均 16.6 m と、同様な傾向を示している。しかしながら、本研究で得た回帰式を用いると、5 g で 3.7 m、14 g で 7.8 m と推定され、大きい人工種子での運搬距離はオニグルミの半分程度しかなかった。本研究で用いた人工種子のカロリー量は 5.0 kcal/g であり、外果皮を除去したオニグルミの 7.3 kcal/g (早川未祐 未発表データ) に比べて 30% ほど少ない。しかしながら、クルミの可食部である子葉の重さは殻付きクルミの 25% 程度であるため (千葉 2016)、同じサイズであれば人工種子のほうが 1 個あたりに得られるエネルギー量が約 2.7 倍多い。したがって、餌の価値からは本研究で運搬距離が短かったことは説明できない。

本研究で平均運搬距離が短かったのは、地形の制約により調査範囲を約 20 m の範囲に限定したことが影響した可能性がある。このため、発見できた人工種子の最大運搬距離は 23.7 m で、10 g 以上の大きな人工種子についてみると、その 20% から 34% が発見できなかった。発見できなかった人工種子は探索範囲外に運ばれた可能性が十分に高く、それらを加えると、大きな人工種子の運搬距離はもっと大きかったと推測できる。本研究では、人工種子の重さが 13 g を超えると運搬距離がゆるやかに減少する曲線回帰が示されたが、調査地の制約がなければ、両者の関係は直線回帰で示された可能性が高い。南米産の齧歯類アキシ *Myoprocta acouchy* を用いて種子サイズと運搬距離との連続的な関係を調べた先行研究 (Jansen et al. 2004) では、直線的な関係が示されている。しかし、この動物の体重は 1.5 kg でニホンリス (0.3 kg) よりも大型のため種子サイズの影響を受けにくいと考えられる。先述の最適モデルでは、種子サイズが閾値を超えると運搬コストにより運搬距離が減少することが予想される。したがって、本研究で用いた 15 g より大きな

サイズと範囲の探索範囲に制約のない調査によって、ニホンリスにおける種子重量と運搬距離との最適な関係についての検証を行う必要がある。

## 3. 人工種子の樹上に運搬された割合及び高さとの関係

直接観察によると、ニホンリスは捕食者の多い地上において採食することはまれであり、多くの場合は安全な樹上において採食することが知られている (矢竹ほか 1999)。一方、貯食については地上部で行われることが多く、その割合は約 79% を占める (矢竹ほか 1999)。ニホンリスが人工種子を貯食のために樹上に運ぶ (以下、樹上運搬) のは、同種・異種の他個体によって盗まれるのを防ぐためと考えられている (田村 1997)。本研究では、運搬された人工種子の全てが貯食されたかどうかは不明であり、運搬先においてすぐに採食された可能性もある。そのため、大きな種子が小さな種子よりも樹上に運ばれた理由として、2 つの可能性が考えられる。1 つは、大きな種子の方が餌としての価値が高いために、樹上で採食することで他個体に盗まれる危険を避けた可能性である。もう 1 つは、大きな種子は採食に時間がかかるため、樹上で採食することで捕食の危険性を避けた可能性である。樹上運搬の割合と重さとの関係は三次回帰曲線の当てはまりが最も良く、給餌台から林内に運ばれる割合と重さとの関係 (Fig. 1) よりも軽い種子で最大となり、それ以上の重さでの減少率が高かった (Fig. 2)。この違いは、樹上運搬の場合には、種子を重力に逆らって運ぶ必要があるため、水平方向に運搬するよりも持ち運べる種子の重さにより大きな制限があることが関係していると考えられる。

Tamura and Hayashi (2008) の調査では、小さなオニグルミ (5 g) では 28%、大きなオニグルミ (14 g) では 43% が給餌台から樹上に運ばれた。本研究で得られた回帰式を用いると (給餌台からの運搬率  $\times$  樹上運搬率)、5 g の種子で 22% (61%  $\times$  36%)、14 g の種子で 40% (86%  $\times$  46%) が樹上に運搬された。大きな種子が小さな種子よりも樹上に運ばれる割合が高かったのは Tamura and Hayashi (2008) と同じ傾向であり、その割合もほぼ同じであった。また、Tamura and Shibasaki (1996) においても、本研究と同じ程度の高さ (樹上 12 m) まで運ばれることが確認されている。種子の樹上運搬は水平方向の運搬よりも貯食場所の見落とし確率が高かったかもしれない。しかしながら、先行研究と同様の結果が得られたことから、サイズが大きく餌としての価値が高い種子は樹上に運ばれる傾向が高いと言えるかもしれない。

い。また本研究において、人工種子のサイズと高さとの関係には有意な相関関係がみられなかったことから、一定以上の高さであれば、同種・異種の他個体（主にアカネズミ）によって盗まれる確率に差はないと予想されるが、この点については今後の検証が必要である。

## 謝 辞

本研究を進めるにあたり、ご指導を頂いた名城大学農学部の新妻靖章教授と森林総合研究所の田村典子氏、野外調査にご協力いただいた名城大学農学部の神谷有衣子氏および守山リス研究会の皆様へ感謝いたします。

## 引用文献

- 愛知県. 1986. 都市近郊の自然を訪ねて—名古屋近郊. 愛知県農地林務部自然保護課, 名古屋.
- Barthelmess, E. L. 2001. The effects of tannin and protein on food preference in eastern grey squirrels. *Ethology Ecology and Evolution* 13: 115–132.
- 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.
- Clarkson, K., Eden, S. F., Sutherland, W. J. and Houston, A. I. 1986. Density dependence and magpie food hoarding. *Journal of Animal Ecology* 55: 111–121.
- den Ouden, J., Patrick, P. A. and Smit, R. 2002. Jays, mice and oaks: predation and dispersal of *Quercus robur* and *Q. petraea* in north-western Europe. In (P. Forget, J. E. Lambert, P. E. Hulme and S. B. Vander Wall, eds.) *Seed Fate: Predation, Dispersal and Seedling Establishment*, pp. 223–239. CABI Publishing, Cambridge.
- 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. *日本森林学会誌* 84: 1–8.
- Howe, H. F. and Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201–228.
- Hurly, T. A. and Robertson, R. J. 1987. Scatterhoarding by territorial red squirrels: a test of the optimal density model. *Canadian Journal of Zoology* 65: 1247–1252.
- 伊佐治久道・杉田久志. 1997. 小動物による重力落下後のトキノキ種子の運搬. *日本生態学会誌* 47: 121–129.
- Jansen, P. A., Bongers, F. and Hemerik, L. 2004. Seed mass and mast seeding enhance dispersal by a neotropical scatter-hoarding rodent. *Ecological Monographs* 74: 569–589.
- Lima, S. L., Valone, T. J. and Caraco, T. 1985. Foraging-efficiency-predation-risk trade-off in the grey squirrel. *Animal Behaviour* 33: 155–165.
- 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.
- Moore, J. E., McEuen, A. B., Swihart, R. K., Contreras, T. A. and Steele, M. A. 2007. Determinants of seed removal distance by scatter-hoarding rodents in deciduous forests. *Ecology* 88: 2529–2540.
- Nathan, R. and Muller-Landau, H. C. 2000. Ecology of seed dispersal spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 278–285.
- Smith, C. C. and Reichman, O. J. 1984. The evolution of food caching by birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 329–351.
- Smallwood, P. D. and Peters, W. D. 1986. Grey squirrel food preferences: The effects of tannin and fat concentration. *Ecology* 67: 168–174.
- Stapanian, M. A. and Smith, C. C. 1978. A model for seed scatter-hoarding: coevolution of fox squirrels and black walnuts. *Ecology* 59: 884–896.
- 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. and Hayashi, F. 2008. Geographic variation in walnut seed size correlates with hoarding behaviour of two rodent species. *Ecological Research* 23: 607–614.
- Tamura, N. and Shibasaki, E. 1996. Fate of walnut seeds, *Juglans airanthifolia*, hoarded by Japanese squirrels, *Sciurus lis*. *Journal of Forest Research* 1: 219–222.
- Tamura, N., Hashimoto, Y. and Hayashi, F. 1999. Optimal distances for squirrels to transport and hoard walnuts. *Animal Behaviour* 58: 635–642.
- Theimer, T. C. 2003. Intraspecific variation in seed size affects scatterhoarding behaviour of an Australian tropical rain-forest rodent. *Journal of Tropical Ecology* 19: 95–98.
- Vander Wall, S. B. 2001. The evolutionary ecology of nut dispersal. *Botanical Review* 67: 74–117.
- Wang, B. and Chen, J. 2009. Seed size, more than nutrient or tannin content, affects seed caching behavior of a common genus of old world rodents. *Ecology* 90: 3023–3032.
- Xiao, Z., Zhang, Z. and Wang, Y. 2004. Dispersal and germination of big and small nuts of *Quercus serrata* in a subtropical broad-leaved evergreen forest. *Forest Ecology and Management* 195: 141–150.
- 矢竹一穂・秋田 毅・阿部 學. 1999. 人工放獣されたニホンリスの空間利用. *哺乳類科学* 39: 9–22.

## ABSTRACT

**The effect of food weight on transportation by the Japanese squirrel (*Sciurus lis*)**Tomoka Ohtake<sup>1</sup>, Katsumi Kitayama<sup>2</sup> and Teruaki Hino<sup>1,\*</sup><sup>1</sup> Faculty of Agriculture, Meijo University, 1-501 Shiogamaguchi, Tenpaku-ku, Nagoya, Aichi 666-0005, Japan<sup>2</sup> Moriyama Squirrel Research Group, 1228 Obatakita, Moriyama-ku, Nagoya, Aichi 463-0008, Japan

\*E-mail: hino@meijo-u.ac.jp

We conducted an experimental study on the relationship between transportation behavior and food size (or weight) for Japanese squirrel (*Sciurus lis*) in a suburban forest of Nagoya city, Japan. We placed artificial food samples of two or three sizes on a feeding tray, randomly selected from eight different sizes of 1–15 g. Larger food was more likely to be transported from the food source and into tree canopies than smaller food. This could be because larger food caused a higher risk of predation (resulting from longer handling time) and of cache-robbery by mice and other squirrels (because of higher energy contents). Compared with small food, large food was also dispersed farther away to reduce density-dependent cache robbery. However, the heights transported by squirrels did not differ with food size, indicating that height was not important in avoiding predation during feeding or cache robbery when food was hoarded.

*Key words:* artificial seed, optimal density model, transportation, seed size, seed dispersal

---

受付日：2017年7月28日，受理日：2017年10月29日

著者：大竹朝香・日野輝明\*，〒666-0005 愛知県名古屋市天白区植田西1-501 名城大学農学部 \*✉hino@meijo-u.ac.jp  
北山克己，〒463-0008 愛知県名古屋市守山区小幡北1228 守山リス研究会