

ムササビの巣と造巢行動

安藤, 元一
九州大学農学部動物学教室

白石, 哲
九州大学農学部動物学教室

<https://doi.org/10.15017/22314>

出版情報：九州大学農学部学藝雑誌. 38 (2/3), pp.59-69, 1983-11. 九州大学農学部
バージョン：
権利関係：

ムササビの巣と造巣行動

安藤元一・白石 哲

九州大学農学部動物学教室

(1983年6月30日受理)

The Nest and Nest-building Behavior of the Japanese Giant Flying Squirrel, *Petaurista leucogenys*

MOTOKAZU ANDŌ and SATOSHI SHIRAISHI

Zoological Laboratory, Faculty of Agriculture,
Kyushu University 46-06, Fukuoka 812

緒 言

ムササビ *Petaurista leucogenys* は営巣場所として樹洞や建造物内あるいは樹枝上を用いる(羽田, 1955; 立花, 1957; 横山・両角, 1973; 宮尾ら, 1974; 在原・杉原, 1977; 川道, 1977; Baba *et al.*, 1982). また, 1個の巣穴の長年に亘る使用状況も知られている(菅原, 1981; 安藤・今泉, 1982; 安藤ら, 1983). 本種は完全な樹上性で, 滑空という特異な移動様式を持つにも拘らず, 村落の人家近隣をも含めて本州, 九州, 四国の各地の森に普遍的に分布している. 本研究では, 環境の異なる地域におけるムササビの営巣場所, 巣の構造及び巣の密度を比較することによって, 本種が環境に対して幅広い適応性を持つことを営巣習性の面から考察した. 更に, 営巣習性の具体的な表れである造巣行動を, 野外と飼育下で観察した.

本文に入るに先立ち, 日頃ご指導とご鞭撻を賜っている内田照章教授にお礼を申し上げる. また, 英文要約を校閲して頂いたカリフォルニア大学の E. W. Jameson 教授, 調査に協力下さった九州大学動物学教室の諸氏に感謝申し上げます.

調 査 地

社叢, スギ造林地及び村落近隣の林を13地点選んで調査し, それらの代表的な景観を Fig. 1 に示した.

社叢における調査を7カ所, (1) 東京都八王子市高尾山の薬王院, (2) 福岡県甘木市野鳥の垂裕神社及び上秋月八幡宮, (3) 大分県下毛郡耶馬溪町の雲八幡

宮, (4) 大分県下毛郡山国町守実の天神社, (5) 宮崎県西臼杵郡高千穂町の高千穂神社, (6) 鹿児島県始良郡霧島町の霧島神宮, 及び(7) 埼玉県秩父市下影森の金仙寺境内で行なつた. これらの社叢のうち, (1)と(5)~(7)は数 ha もの広い面積を有し, 残りは1 ha 以下の小さな鎮守の森であつた. しかし, いずれの境内も樹高25~35 m, 樹齢数百年に達するスギ *Cryptomeria japonica*, ケヤキ *Zelkova serrata*, クスノキ *Cinnamomum camphora*, あるいはカシ類 *Quercus* がうつそうと繁つていた.

造林地での調査を3カ所, (8) 宮崎県西臼杵郡椎葉村大河内, (9) 福岡県甘木市上秋月及び(10) 福岡県八女郡上陽町上横山で行なつた. これら造林地の大部分は樹高12~20 m, 樹齢20~50年のスギ林で占められていた. 調査地の(10)では調査時スギに対する本種の食害が発生していた.

村落近隣の林における調査を3カ所, (11) 東京都五日市市大久野, (12) 東京都八王子市上恩方, 及び(13) 福岡県田川郡添田町英彦山, 銅鳥居で行なつた. これらの林は山間あるいは山麓の数十戸から成る集落内にあり, それぞれ高木の防風林, 庭木あるいは神社参道のスギ並木によって占められていた. 樹高20~30 mのスギやケヤキの大木も見られるが, 高木層は比較的疎であり, これらの林は森としての景観を呈していなかつた.

全ての調査地は周囲を造林地によって囲まれており, ムササビは地上に降りることなく造林地と往来可能であつた. 調査地(1)~(5)及び(13)の植生は前報(安藤ら, 1983)に述べられている. なお, この他

の地においても補足的に若干の調査を行なった。

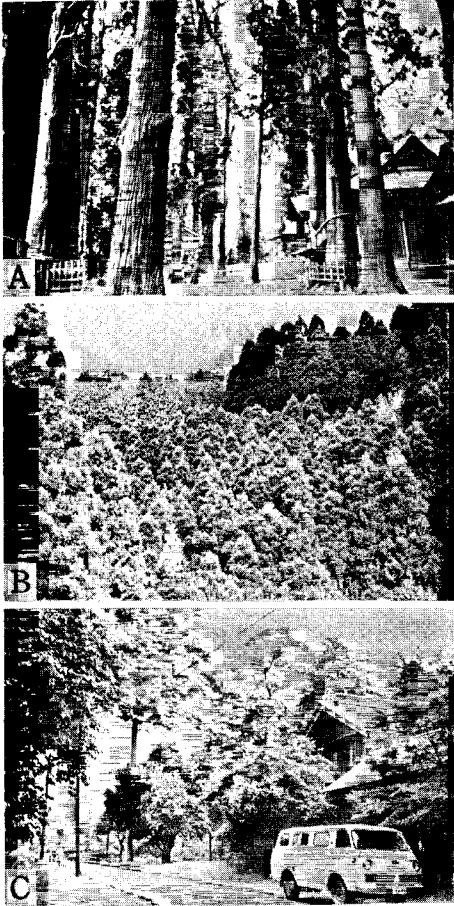


Fig. 1. Photographs showing typical views of the study areas. A, shrine grove; B, afforested area; C, village.

調査方法

調査を1972年4月から1982年1月にかけて行ない、ムササビの宿泊を目撃できた巣171個について地上からの高さ及び営巣木の樹高を記録し、可能な場合には巣がある部位の幹や枝の太さ、巣穴出入口の直径及び巣の構造を記録した。なお、夜間の行動も各地で観察した。飼育下の個体については16mmフィルムにより造巣行動を解析した。対象を約1歳齢の雌雄各1頭と2歳齢以上の雌1頭の計3頭とし、巣箱1個(25×25×35cm)を取り付けた部屋(3.5×2.5×2.2m)に1頭ずつ収容した。部屋の内に1回に1種類ずつ、5種(3cm, 30cm及び60cm平方の新聞紙、枝葉をつけたままの長さ2m、直径18cmのスギ丸太、及び長さ1.5m、直径10cmのクスノキの枝)の

巣材を入れ、各巣材の処理法を記録した。

結 果

I. 野外の巣

1. 営巣場所及び巣の密度

様々な営巣場所の利用例をFig. 2に、立地環境別に見た各営巣場所の利用傾向と頻度をTable 1に示した。まず、社叢においては樹洞が最も好まれ、社寺建物の天井裏への営巣も見られた。この他に、野鳥用巣箱への営巣が5例、スギの幹に巻きつけられたトタン板との間、観光用リフトの鉄塔(高さ約10mの頂部)における箱型鋼材の間隙、及び大型倉庫天井の鉄骨製梁の間隙に、各1例の営巣が認められた。社叢間では営巣場所に対する嗜好の差異は認められなかった。

Table 1. Location of nests used by the flying squirrel at shrine groves, afforested areas and villages. Figures in parentheses are percentages.

Location of nest	Number of nests		
	Shrine grove	Afforested area	Village
Tree hollows	86(84)	4(14)	20(57)
Branches	0(0)	24(83)	1(3)
Attics	8(8)	0(0)	12(34)
Others	8(8)	1(3)	2(6)
Total	102(100)	29(100)	35(100)

造林地ではムササビが樹枝上に自ら組んだ巣が大部分を占め、樹洞営巣は僅かに残された広葉樹の古木などに限って見られた。スギ伐採後の斜面に積み上げられたスギ枝の堆積中にも営巣が1例認められた。

村落の人家周辺では、樹洞、あるいは民家や校舎の天井裏を利用したものが多く、雨戸の戸袋の中と野鳥用巣箱に各1例の営巣が認められた。また、他の調査地では大きなケヤキの太い根の間隙を利用した例も見られた。

その他に、埼玉県秩父市下影森の橋立鍾乳洞と山口県美祿郡秋芳町の秋芳洞の洞口付近の崖及び山梨県都留市三ツ峠山頂付近の切り立った岩場において、岩棚や岩の割れ目への営巣が計7例見られた。

巣の密度について見ると、社叢では高千穂神社で27個/ha、天神社で20個/ha、雲八幡宮で24個/ha及び上秋月八幡宮で11個/haであつた。造林地では上陽町で0.4個/haであつたが、大河内と上秋月では巣を殆ど発見できなかった。樹枝上に造られた巣の発見は困難なため、それが多い造林地での密度には相対

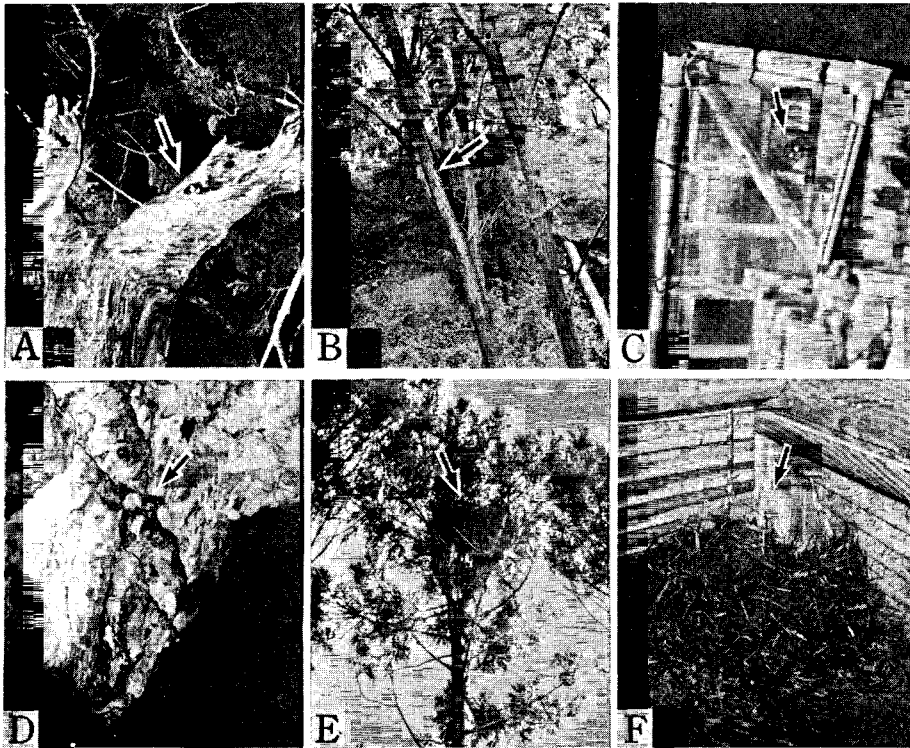


Fig. 2. Nesting sties of the flying squirrel (indicated by an arrow). A, tree hollow; B, tree trunk split; C, attic; D, cliff; E, branch; F, attic nest.

的に過小評価の可能性がある。人家周辺における密度は銅鳥居で23個/haであった。いずれの立地環境においても営巣場所に季節変化は認められなかった。

巣はいずれの調査地でも林縁と林央を問わず分布していただけでなく、滑空移動の可能な距離であれば、林から少し離れた孤立木や庭木にも認められ、また神社参道の両側にある直線状の並木にも多かつた。樹洞巣は交通量の多い国道上に張り出した枝や、煙突からの煤煙を浴びるような近距離にも見られた。家人が平常使用している部屋の天井裏への営巣例もあつた。この例では、天井を下から突くと、ムササビは初めのうちは外へ逃げ出していたが、そのうちに天井裏を少し移動するだけになったという。

2. 営巣木

社叢における樹洞巣の高さと営巣木の樹高との関係を Fig. 3 に示した。営巣木としては巨木が好まれ、樹高 15m 以下の営巣木の多くは幹の太い古木が途中から折れたものであつた。巣の高さは平均 12.4m (86例) で、4m から巨木梢端付近の 30m まで様々であつた。すなわち、樹洞営巣については巣の高さに嗜好は

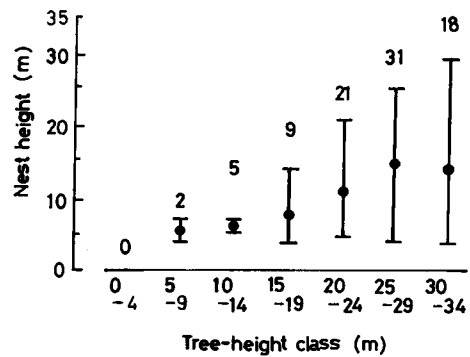


Fig. 3. Height of the hollow nests by tree-height classes at shrine groves. ●, mean height of nests; vertical line, range of nest heights; value at the top of each column, frequency.

なく、また営巣木の樹高と巣の高さとの相関も見られなかった。営巣位置における幹あるいは枝の直径と営巣例数との関係を Fig. 4 に示した。調査地の樹木の多くでは幹や枝の直径は 40 cm 以内であつたが、営巣場所としては直径 25 cm 以上の幹や枝が好まれ、

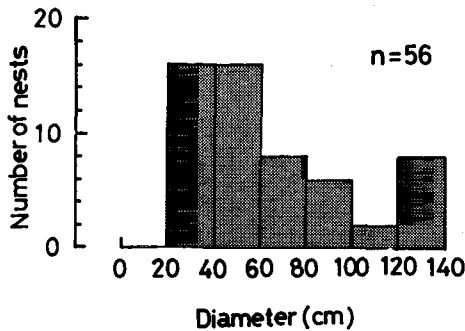


Fig. 4. Frequencies of the hollow nests occurring in various sizes of trunks or boughs.

最も細い例として直径 24 cm のニセアカシア *Robinia pseudo-acacia* の幹にある裂け目への営巣 (Fig. 2B) が見られた。すなわち、本種が営巣している樹洞はかなり太い幹や枝に限られていた。営巣木の樹種はスギ (31%), イチイガシ (24%) 及びケヤキ (21%) など計 13 種で、いずれも社叢の高木層を形成する主要な樹種であった。枯木にある (樹種不明) 樹洞への営巣は 1 例だけであった。

社叢の古木では、1 本の樹木に複数の樹洞巣がしばしば見られ、別々の個体と同じ樹木にある 2 カ所の巣穴へ同日に宿泊することもあった。社叢で 2 個の樹洞巣を持った樹木は 13 例、3 個は 4 例、4 個は 2 例認められた。複数の巣穴が見られた樹木はいずれも樹齢数百年の古木であり、樹種はイチイガシ *Quercus gilva*、ケヤキ、スギ及びビチョウ *Ginkgo biloba* の 4 種であった。

造林地における樹枝上の巣は、いずれもスギに造られていたが、枝打ちされて上方 1/3 程度しか枝が繁茂していないスギに多く見られた。造林木の営巣位置における幹の直径は多くの場合 20 cm 以下であり、樹洞を殆ど発見し得なかった。天井裏への営巣例では、建物がいずれも平屋あるいは 2 階建のため、高さは 8 m 以下であった。

3. 巣の構造

1) 樹洞巣

樹洞巣では開口部の直径 8~20 cm のものが多かった。開口部の直径が大きく数十 cm に達する樹洞もしばしば見られたが、このような樹洞には営巣は希れであった。また、水平な樹洞だけでなく、上向きや下向きの樹洞もしばしば利用されていた。樹洞の成因を推定できるものでは、枝が折れた跡の腐り易い芯材を齧って拡大したものが最も多かった。次いで幹の縦に

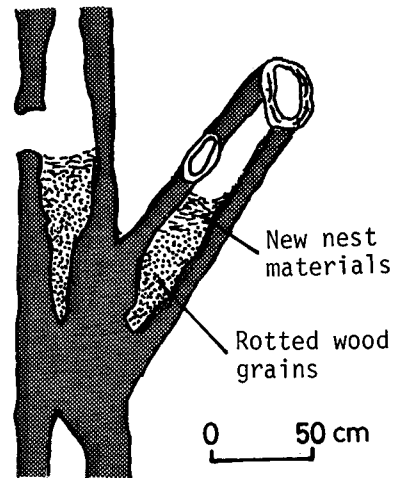


Fig. 5. A semi-transparent schema of the tree hollow nests.

走る裂け目及び枝の付け根の腐朽部を齧って造られた巣が多かった。キツキ類によつて穿たれた穴を利用したと思われる巣は希れであった。

樹洞の容積は 1 頭の体を辛うじて収容できる程度の狭いものから、その一隅に巣材を置いた広い樹洞まで様々であった。尾が野鳥用巣箱 (内法 15×15×20 cm) 外にはみ出るほど狭い空間に営巣した例も見られた。樹洞内には本種による餌の食べ残しは全く見られず、糞も希れにしか見られなかつた。樹洞内壁には本種が齧った歯痕が頻りに認められた。殆どの古木は芯材の腐朽によつて所々で幹を空洞化されており、樹洞巣の多くは朽ちて粒状となった芯材や古い巣材によつて樹洞開口部近くまで埋められていた。巣材の粒状化は下積みになるほど進んでおり、上積みの比較的に新しい巣材の量は多くても 2 l、厚さは 5 cm 程度であった (Fig. 5)。巣材に混じつてムササビのミイラ化した死体が時に認められ (成獣 2 例、幼獣 1 例)、調査当日あるいは前日に死亡したと思われる新しい死体も 1 例見られた (1979 年 7 月 25 日、高千穂神社境内、雄成獣)。

巣材は全てスギ皮であった。樹林の大半が照葉樹で占められ、植生としてスギが僅かしか見られない地域でも巣材はスギ皮に限られていた。巣材はいずれも無造作に置かれているだけで、ムササビが平常うづくまる部分だけがやや凹んでいた。宿泊頻度の高い巣では、巣材の樹皮片が長さ数 cm の糸状にまで細かく噛みほぐされていることもあった。

2) 樹枝上の巣

樹枝上に造られた巣には、樹皮だけを用いた杯状形と、樹皮と小枝で粗雑に組まれた球形の2型が見られ、いずれも枝の付け根に造られていた。杯状巣は枝が特に密生した場所に限られ、例えば八王子市上恩方小学校校庭のイチヨウに見られた巣は、太い枝から垂直に分枝した多くの若枝の間に造られていた。球巣の出入口は横向きであった。両型とも内部にスギ皮が多く使用されていた。

3) 建造物内の巣

天井裏の巣への出入りには庇にある間隙が多く用いられていた。また、羽目板や庇の板が齧られてしばしば出入り口となり、時には土壁にも穴が開けられていた。多くの場合に入出入り口と巣とは数m以上離れていた。巣は天井裏に数個見られることもあったが、それらが同時に使われた例は確認されなかった。巣材としてはスギ皮が多かったが、更に齧った土壁中のワラ材や柱の木屑が混じっていることもあった。通常、巣材は天井裏の片隅に集められているだけであり (Fig. 2F), その量は樹洞巣よりも豊富な場合が多く、時に10l以上に及ぶこともあった。

II. 造巣行動

1. 野外における造巣行動

造巣に関わる行動として、小さな樹洞開口部を齧って拡大する行動と、巣材を運び込む行動が認められた。前者は12回、後者は20回観察されたが、両者が同時に行なわれることはなかった。

1) 穴開け行動

最初にこの行動の1例を示す。薬王院において1972年8月16日21時、1頭のムササビが滑空によつてスギの幹に到着し、これを登つて枝の折れ跡に生じた瘤状の膨らみに乗った。この個体はその基部にあつた小樹洞に前半身を挿入して材を齧つたり、前肢を激しく動かして朽ちた木屑、スギ皮及びコケなどを掻き出した。それらは瘤状の膨らみの上に溜まるので、そのつど体全体を樹洞から出し、後肢でこれを後方へ蹴り落とした。尾はバランスをとるためか、常に上下に振られていた。この個体は35分間穴開け行動を続けた後に幹を登り、いずれかへ滑空し去つた。

穴開け行動は平均34分間(9例、範囲は5~80分)持続され、特定の樹洞に対して連夜行なわれることもあった。薬王院では1973年4月25日と26日、5月4日と11日の4回、同じ樹洞に1頭(同一個体の可能性がある)が訪れ、数十分間穴を齧つた。また、上秋月では1980年3月1日~9日に亘つて毎夜ムササビが寺の本堂の外壁と内壁の隙間に入り込み、柱と壁を齧つた。穴開け行動は3月~5月、8月及び9月に観察され、この20例中には仔連れの雌及び発情中の雌が各1例含まれていた。齧られた樹洞が実際に営巣場所として使用されたのは薬王院の1例だけで、しかもその営巣時期は穴開け行動後1年以上経てからであった。

穴開け行動によると思われる穴は樹木に限らず、建物の羽目板や雨戸あるいは野鳥用巣箱にも見られ (Fig. 6), 特に社殿などでは数十の穴が穿たれていることも希れではなかった。建物の穴の多くは直径6~

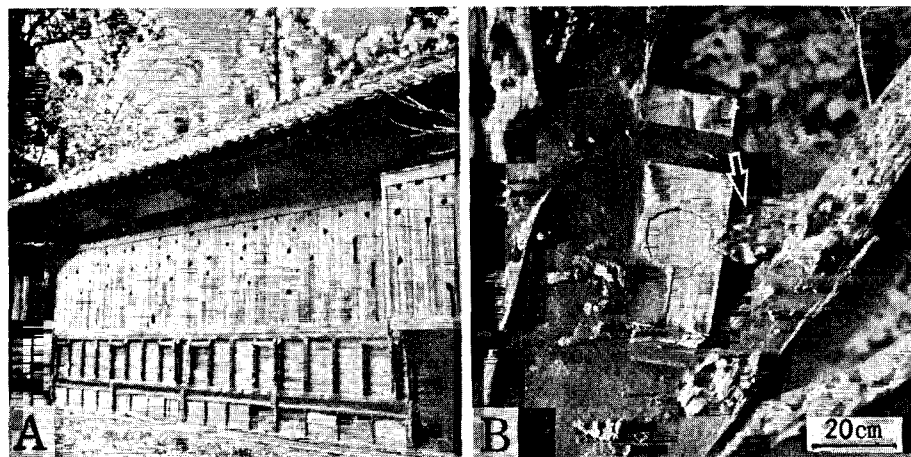


Fig. 6. Photographs showing the gnawing behavior. A, gnawed holes on the sliding doors of a shrine building; B, a flying squirrel (an arrow) gnawing the entrance of a nest box.

10 cm の円形で、板の隙間や節穴などを手がかりとして齧られたものと思われた。穴は部屋の雨戸など、内部が営巣場所として不適当な場所にもしばしば穿たれていた。

2) 巣材の剥皮と運搬

初めにこの行動の観察例を示す。薬王院において1972年10月1日21時、1頭のムササビが滑空によりスギの幹に到着し、高さ4mの場所で幹の樹皮を剥がし始めた。まず、このムササビはスギ皮を口にくわえ、頭を後方へのけぞらせるようにして引つ張り、長さ15cmほどの带状物として切断剥離し、少し上方の枝へ登った。その場で剥皮片の中央部をくわえ直すと、直ちに枝の付け根へ移動し、枝上から前肢を幹にかけて再び幹の樹皮を剥がし始めた。この時には何本もの樹皮片が引き剥がされ、時折くわえた樹皮を前肢で何度も歯隙に束ね込み、再び樹皮を引き剥がした。これら一連の動作を数回繰り返した後、ムササビは巣材をくわえて、その枝から直接に樹洞巣まで滑空した。剥皮に要した時間は9分間であつた。この個体は巣穴に1分間留まった後、再び同じ木に飛来して7分間剥皮した。

どの観察例でも、巣材運搬は剥皮木と巣穴との1~数回に亘る往復によつて終了した。ムササビは営巣木自体を剥皮することもあつたが、多くは巣穴から20m以内の樹木を対象とした。後者の場合、ムササビは滑空によつて樹洞に運んだ。しかし、巣材を搬入した巣が必ずしも当日の宿泊巣穴になるとは限らなかつた。剥皮はスギの幹の高さ2~15mの位置で多く行なわれ、水平に伸びた枝の樹皮は殆ど加害されなかつた。スギ皮の他にツル性植物の茎葉を持ち込んでいる1例があつた。剥皮行動は4月、5月及び8月~10月に観察され、2日間連続されたこともあつた。剥皮時刻は日没後の活動開始直後から帰巣直前まで様々で、明け方の帰巣時に巣材をくわえて戻つて来る個体もあつた。巣材運搬の観察例中には亜成獣2例、授乳中の雌1例が含まれている。

2. 飼育下における巣材の処理

ムササビは開口部の直径7.5cm以上の巣箱であれば出入り可能であつた。巣箱内に巣材を欠く場合、巣材を与えたその日の夜のうちにムササビは例外なく巣材を巣箱内に運び込んだ。しかし、巣材の厚さが数cmに達すると、それ以上の持ち込みを殆ど中止した。巣材を与えないままで長期間放置すると、付近に置かれた木片や巣箱を齧り、その齧り屑を巣材にすることもあつた。

樹皮を巣材として用いる場合、樹皮を剥皮してから巣内に持ち込むまでの造巣行動は野外で観察されたと同様であり、引き剥がし、噛みほぐし、引きほぐし、折り畳み及び歯隙への束ね込みの各単位行動が認められた。以下にその典型的な例を述べる。まず、ムササビは四肢で体を幹に保持し、切歯で樹皮の表面を3cm以下の細片に剥がした。この動作を繰り返すうちに樹皮の一部が大きく剥がれ始めた。次に、この個体はその樹皮の一端をくわえ、頭を後方へのけぞらせ、更にそれを引き剥がした(Fig. 7A)。樹皮片の長さが約20cm以上になると、この個体は幹を少し降り、樹皮片の付着点付近をくわえ直し、上から下へ更に長く剥いだ(Fig. 7B)。時には逆に下から上へ引き剥ぐこともあつた。大きな樹皮片の場合には、引つ張るだけでは切断できないので、その付着点を噛んで切り放した。

歯隙に1~数枚の樹皮片が溜まると、ムササビは樹皮片をくわえて水平な枝に移動し、そこで樹皮片の中央部をくわえ直した。くわえた樹皮片が厚く堅い場合には、それを両前肢で持ち直し、一端から他端に向けて順に噛みほぐした。その後、この個体はその樹皮片を一層細く引きほぐすために、その中央付近をくわえて頭を後方へそらせる動作を繰り返した(Fig. 7C)。ほぐされた樹皮片の長さは時に50cmを越えることもあり、ムササビは口端から左右にはみ出た樹皮片を両前肢で交互に折り畳み、しばしば長さ20cm以下の三つ折りにしてくわえた。この際、右側を折り畳むには、くわえた樹皮片の右側を右前肢を使って前へ押しやり、同時に左前肢を右側に動かして、樹皮を口元に引き寄せた(Fig. 7D~G)。

左側を折り畳む場合にはこの逆の動作を行なつた。このように束ねられた樹皮は両前肢で保持され、何度も歯隙へ束ね込まれた(Fig. 7H)。その後、再び幹の樹皮剥離が繰り返された(Fig. 7I)。

口内に樹皮が満ち、それ以上樹皮を剥がせなくなると、ムササビは樹皮を巣箱へ運搬し、巣材を口から放すと何の操作も加えることなく直ちに巣箱から出て、再び剥皮のために幹に向かつた。樹皮の噛みほぐし、引きほぐし、折り畳み及び歯隙への束ね込みの順序、組合せ及び回数は時と場合によつて異なつたが、束ね込みは必ず行なわれた。幹から樹皮片1枚を剥離するに要する時間は平均46秒であつた。樹皮片を束ね込むための枝への移動は平均3分に1回、巣への巣材運搬は平均6分に1回の割合で行なわれた。これら一連の行動は数分~20分以上も継続し、運び込まれた巣

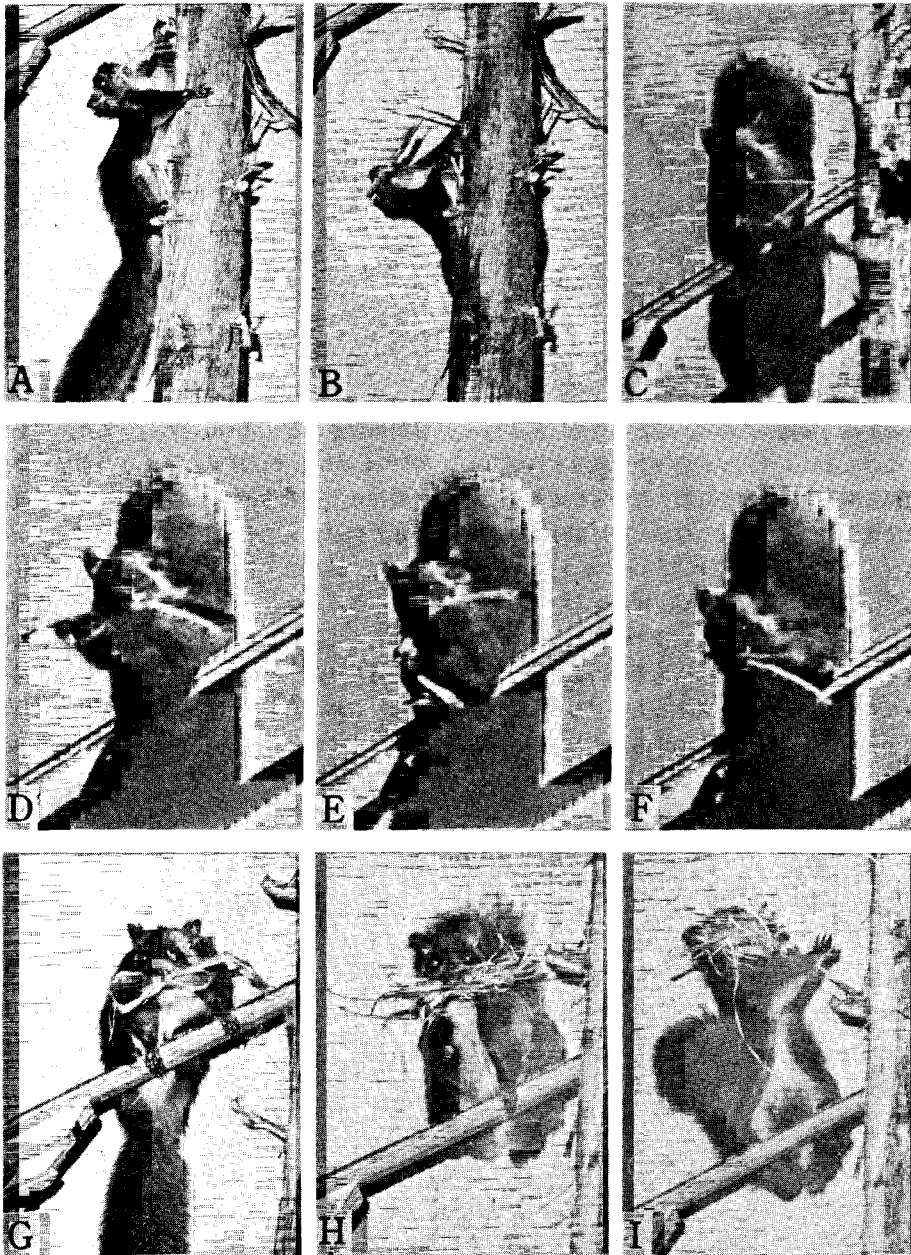


Fig. 7. Photographs showing a treatment-process of nest materials. A and B, peeling off; C, shredding; D-G, folding; H and I, bundling.

箱内の巣材の厚さは手で軽く押えた時に0.5~2 cm程度であつた。

ムササビは樹皮以外の巣材を以下のように処理した。新聞紙を与えた場合、ムササビは30 cm 平方以下のものを巢外で引き千切らないのを常としたが、60 cm 平方のものでは時に約30×10 cm の大きさに嚙

み破つて持ち込み、いずれも巢内で細片化した。葉をつけたままのクスノキの枝は15~40 cm の長さに齧り取られて運ばれた。樹皮を利用し尽くしたスギの幹からは、その枝葉がクスノキと同様に齧り取られた。巣材の質や大きさに拘らず、ムササビは常にこれを口にくわえたまま頭部から体ごと巢内へ押し込もうとす

るので、大きな堅い巣材は出入口にしばしば引掛かり、巢内へ持ち込まれなかつた。

考 察

I. 営巣場所に対する嗜好性

営巣場所には立地環境による顕著な差が認められた。ムササビは特に樹枝上の巣を全ての調査地で造り得るにも拘らず、樹洞を利用し得る場合にはこれを全く造らなかつた。他の地における樹枝上巢の確認例も30年生のカラマツ林(羽田, 1955; 横山・両角, 1973), 17~18年生のアカマツ林(在原・杉原, 1977)あるいはスギ林(宮尾ら, 1974)など造林地に限られている。このことはムササビが樹枝上に営巣する能力を有しながらも、樹洞営巣を好むことを示しており、造林地では適当な樹洞が存在しないために樹枝上に営巣を余儀なくされたと考えられる。オオヤマネ *Glis glis* も本来は樹洞営巣性であるが、樹洞が無い場合には枝の茂みの中に球巣を造るという(Koenig, 1960)。造林地において巣の密度が他の立地環境に比して極めて低かつたことも、それを示唆するものである。しかし、この事実が樹枝上巢の機能的に劣ること(例えば繁殖成功率が低いなど)を示すのか、他の環境要因に起因するのかななどの問題については今後更に調査する必要がある。

樹上性リス科の多くの種は樹洞にも樹枝上にも営巣するが、その選択傾向には種による差が認められる(Emmons, 1980)。巣の選択に影響する一因として温度条件が知られており、オオアメリカモモンガ *Glaucomys sabrinus* (Cowan, 1936) やハイイロリス *Sciurus carolinensis* (Packard, 1956) は夏季には樹枝上巢を、冬季には樹洞巢を多く用い、アメリカモモンガ *G. volans* は暖かい地方ほど樹枝上巢の割合を高めるといふ(Muul, 1974)。黒瀬(1973)によるとムササビは夏季には樹洞に営巣しないというが、今回の調査地では樹洞は夏季にも営巣場所として用いられていた。ただ盛夏の昼間に巣穴から枝上に出て休息する個体が僅かに見られたに過ぎなかつた。

更に、巣材についてアメリカモモンガ、オオアメリカモモンガ及び *Peromyscus* の数種のネズミ類では巣材の量と気温との間に相関が認められており(Cowan, 1936; Muul, 1974; King et al., 1963)、また *Peromyscus* では球巣を奪うと保温効果が低下するために、その基礎代謝量が増加するという(Layne, 1969)。しかし、ムササビの場合には巣材は冬季の巢

や育児中の巣においてさえ少なく、単に巢内に敷かれているだけであつたから、保温にはそれほど有効とは思われない。すなわち、本種の巣に対する選択には温度条件は余り意味を持たないようである。巣の分布状態について、アメリカモモンガでは巣の大部分は水場から90m以内にあるが(Muul, 1968)、ムササビの営巣場所にはこうした制約は見られなかつた。営巣場所の多様性から見て、ムササビは人間生活にも比較的影響されにくい種と言えよう。本種が市街地の公園に生息していた例もある(川道, 1977)。アメリカモモンガはキツキ類の穿つた穴を多く用いるので、巣の高さや利用される樹種(特に枯木)はキツキ類の嗜好に影響される(Muul, 1974)。また、フサミリス *Sciurus aberti* では球巣の高さの分布は調査地によつて異なり、その原因の一つとして枝の繁茂程度における差異が考えられる(Keith, 1965; Farentinos, 1972)。従つて、上述2種では巣の高さに好みがあるのではなく、巣の高さは多くの場合他の要因により決定されることになる。ムササビも巣の高さに対する嗜好を持たなかつたが、営巣木としては高木を多く利用した。これは営巣に適した樹洞が多いという事実に加え、滑空による移動にも有利なためと思われる。樹木の根元の穴(今泉, 1949)や倉庫の隅(直良, 1975)などの営巣例にしても、それらの場所自体は断崖上にあつた。なお、本種は樹洞巢の出入口の大きさには嗜好を示したが、樹洞内の容積には無関心であつた。

II. 巣の構造と造巣行動

ムササビの巣は構造的に樹皮だけを無造作に置いた型(樹洞巢、天井裏の巣、野鳥用巣箱、岩棚あるいは樹枝上の杯状巢)と、外層としての小枝と樹皮を用いた型(樹枝上の球巣)に大別される。造巣行動の面から両型を比較すると、後者では小枝で外層を造る行動が前者に付加される。本来、樹枝上に球巣を造るフサミリスは、天狗巣病に罹病した枝にも好んで営巣するが、この場合には外層を成す小枝の使用は省略されるという(Farentinos, 1972)。従つて、周囲に枠組が存在する場合には、巣材の選択を切り替えて樹皮だけを用いるために、両型の巣が存在すると思われる。また、外層の構築に際してフサミリスは小枝を鼻で前へ押しやり、両前肢で交互に踏みつけるという(Farentinos, 1972)。しかし、ムササビは無造作に小枝を置くだけであつた。更に、本種の樹枝上巢の位置は安定した場所に限られており、ハイイロリスのように枝の途中に営巣する例(Brown and Twigg, 1965)

が希れであることから見ても、ムササビは特別な造巣技術を持たないようである。

ムササビの造巣行動は夜明け直前によく観察されるという(菅原, 1981)。類似の現象はハツカネズミ *Mus musculus* においても報告されているが(van Oortmerssen, 1971; Roper, 1975)、本調査ではムササビは日没直後から夜明け直前まで様々な時間帯に造巣していた。巣材運搬行動の頻度について見ると、タイワンリス *Callosciurus caniceps* では繁殖期頃に樹枝上巣を造る行動をしばしば示す(未発表)。また、ハイロリスの樹枝上巣は壊れ易いので、降雨後に活発な補修行動が見られるという(Packard, 1956)。しかし、本種の野外における巣材運搬例は比較的希れであった。この理由として、本種の樹洞巣は数十年以上も続けて使用されるため(安藤ら, 1983)、新しく搬入される巣材は朽ちた分量を補うだけで充分であること、更に巣材要求量の元来少ないことが挙げられる。

巣材に対する嗜好性には種間差があり、樹洞利用種のアメリカモモンガ(Muul, 1974)は樹皮の内皮を初めコケ、羽毛、生葉及び枯れ葉を、ホンシュウモモンガ(未発表)は樹皮の内・外皮、コケ、希れには枯れ葉を、ヤマネ *Glirulus japonicus* とヒメネズミ *Apodemus argenteus* (安藤ら, 1983)はそれぞれ生葉と枯れ葉を用いる。ムササビは巣材としてスギの樹皮に強い嗜好を示し、これは誘致用巣箱における調査結果(安藤ら, 1983)とも一致した。本種は地表の巣材を全く用いなかっただ。

巣材の処理方法も種間で若干相違した。ムササビに見られた樹皮の折り畳み行動は、堅くて大きなスギの樹皮を小さな巣穴へ搬入するための適応的行動と考えられる。ホンシュウモモンガは樹皮の折り畳み行動を示さないが、ムササビと同様に新聞紙を破ることなく巣内に持ち込もうとするのに対し、チョウセンシマリス *Tamias sibiricus* はそれを巣外で細かく破つて巣内に引き込む傾向を示した。また、クスノキの枝を与えた時には、前者が葉だけを1枚ずつ運ぶのに対し、後者はこの巣材を利用しなかつた(未発表)。ムササビとホンシュウモモンガは専ら巣内で紙片を噛み破つたが、同様の事実はハツカネズミにおいても知られている(van Oortmerssen, 1971)。樹皮が前肢と口だけで処理可能であるのに対し、紙を噛み破るには四肢や口など全身を用いねばならなかつた。この行動が巣内に限られるのは体のバランスを保ち、かつ安全であることによると思われる。

前報(安藤ら, 1983)でも触れたように、ムササビ

は隙間が存在しさえすれば、営巣場所としての適否に拘らず樹洞や建物を齧つた。通常、穴開けは切歯により行なわれたが、希れには四肢も併用された。齧歯類が土を掘る行動には、1)両前肢を交互に動かして土を引つ掻く、2)削り取つた土を両前肢で後方へ追しやる、3)後肢でその土を後方へ蹴り出すことの3つの単位があり、各行動単位の関連性は種特異的である(King, 1955; Balph and Stokes, 1963; Layne and Ehrhart, 1970)。完全な樹上生活者である本種においても、1例ではあつたが土掘り行動の基本単位が保存されていたことは興味深い。

要 約

九州と関東地方の社叢、造林地及び村落の人家近隣において、1972~1982年の10年間に亘つてムササビの巣を調べ、その造巣行動を野外と飼育下で観察した。結果は次の通りであつた。

1) 本種はさまざまな場所に営巣するが、本来樹洞営巣を好み、樹洞を利用できない場合に限り、樹枝上に自ら巣を造つた。

2) 巣の密度は社叢において最も高く、造林地では極めて低かつた。社叢のように巨木が多数存在する環境は、営巣可能な大きさの樹洞を多く供給できる点で有利と思われた。

3) 村落の人家周辺における営巣例も多く見られ、本種は人間生活の影響をあまり受けない種と思われた。

4) 本種は出入口の径が8~20 cmの樹洞を巣穴として好んで利用し、樹洞の容積や高さには殆ど無関心であつた。巣穴は林縁と林央を問わず分布していた。

5) 本種は樹洞を巣として用いるために、その出入口を更に齧つて拡大し、また巣材を剥皮・運搬するという造巣行動をとつたが、両行動は全く別の動因によると思われた。

6) 本種の野外における造巣行動の頻度はタイワンリスやハイロリスに比して少なかつた。これは本種が補修の必要の少ない樹洞に営巣すること及びあまり多く巣材を必要としないことの反映と思われる。

7) 巣材としてはスギ皮が特に好まれた。巣材の剥皮・運搬時には引き剃がし、噛みほぐし、引きほぐし、折り畳み及び歯隙への束ね込みという各単位行動が認められた。

8) 巣材の処理方法にはムササビ、ホンシュウモモンガ及びチョウセンシマリスの間で若干の種間差が見られた。

文 献

- 在原登志男・杉原三千男 1977 ムササビによるアカマツ林の被害について. 森林防疫, 26: 95-97
- 安藤元一・船越公威・白石 哲 1983 ムササビの巣穴利用性. 九大農学芸誌, 38: 27-43
- 安藤元一・今泉吉晴 1982 狭小生息地におけるムササビの環境利用. 哺乳動雑, 9: 70-81
- Baba, M., T. Doi and Y. Ono 1982 Home range utilization and nocturnal activity of the giant flying squirrel, *Petaurista leucogenys*. *Jap. J. Ecol.*, 32: 189-198
- Balgh, D. F. and A. W. Stokes 1963 On the ethology of a population of Uinta ground squirrels. *Am. Midl. Nat.*, 69: 106-126
- Brown, J. C. and G. I. Twigg 1965 Some observations on grey squirrel dreys in an area of mixed woodland in Surrey. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 144: 131-134
- Cowan, I. M. 1936 Nesting habits of the flying squirrel *Glaucomys sabrinus*. *J. Mamm.*, 17: 58-60
- Emmons, L. H. 1980 Ecology and resource partitioning among nine species of African rain forest squirrels. *Ecol. Monogr.*, 50: 31-54
- Farentinos, R. C. 1972 Nests of the tasseled squirrel. *J. Mamm.*, 53: 900-903
- 羽田健三 1955 ニッコウムササビの樹上営巣. 採集と飼育, 17: 72-74
- 今泉吉典 1949 日本哺乳類図説. 洋々書房, 東京, 227-230 頁
- 川道武男 1977 奈良公園のムササビの分布. 昭和51年度春日大社境内原生林調査報告, 57-60 頁
- Keith, J. O. 1965 The abert squirrel and its dependence on ponderosa pine. *Ecology*, 46: 150-163
- King, J. A. 1955 Social behavior, social organization, and population dynamics in a black-tailed prairiedog town in the Black Hills of South Dakota. *Contr. Lab. Vert. Biol., Univ. Mich.*, 67: 1-123
- King, J. A., D. Mass and R. G. Weisman 1963 Geographic variation in nest size among species of *Peromyscus*. *Evolution*, 18: 230-234
- Koenig, L. 1960 Das Aktionssystem des Siebenschlafers (*Glis glis* L.). *Zeitschr. Tierpsychol.*, 17: 427-505
- 黒瀬広治 1973 ムササビの話. 宮尾嶽雄編: 日本哺乳類雑記 第2集, 信州哺乳類研究会, 松本, 25 頁
- Layne, J. N. 1969 Nest-building behavior in three species of deer mice, *Peromyscus*. *Behavior*, 35: 288-303
- Layne, J. N. and L. M. Ehrhart 1970 Digging behavior of four species of deer mice, (*Peromyscus*). *Am. Mus. Nov.*, (2429): 1-16
- 宮尾嶽雄・西沢寿晃・宮田康夫 1974 ムササビの巣材5例. 宮尾嶽雄編: 日本哺乳類雑記第3集, 信州哺乳類研究会, 松本, 46-48 頁
- Muul, I. 1968 Behavioral and physiological influences on the distribution of the flying squirrel, *Glaucomys volans*. *Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Mich.*, (134): 1-66
- Muul, I. 1974 Geographic variation in the nesting habits of *Glaucomys volans*. *J. Mamm.*, 55: 840-844
- 直良信夫 1975 日本産動物雑話. 有峰書店, 東京, 315-319 頁
- Packard, R. L. 1956 The tree squirrels of Kansas: Ecology and economic importance. *Misc. Publ. Mus. Nat. Hist., Univ. Kansas*, 11: 1-67
- Roper, T. J. 1975 Diurnal rhythms in the nest-building behaviour of female mice. *Behavior*, 52: 95-102
- 菅原光二 1981 ムササビ—その生態を追う. 共立出版, 東京
- 立花繁信 1957 ニッコウムササビの観察. 哺乳動雑, 1: 51-55
- van Oortmerssen, G. A. 1971 Biological significance, genetics and evolutionary origin of variability in behaviour within and between inbred strains of mice (*Mus musculus*). *Behavior*, 38: 1-92
- 横山 章・両角源美 1973 ムササビの営巣. 宮尾嶽雄編: 日本哺乳類雑記第2集, 信州哺乳類研究会, 松本, 26-27 頁

Summary

The nests and nest-building behavior of the Japanese giant flying squirrel, *Petaurista leucogenys*, were investigated at shrine groves, afforested areas and villages in the Kyushu and Kanto districts during 1972-1982, together with some observations of the nest-building behavior in captivity. The results obtained are summarized as follows.

1. The flying squirrel always preferred tree hollows to places on branches as

the nesting site. A few branch nests were found only in cases which suitable, natural tree hollows were scarce.

2. Density of the nests was highest at shrine groves and lowest at afforested areas. Presence of old and big trees seemed to be advantageous for the animal to get suitable tree hollows.

3. The attic and tree hollow nests were common also in and around villages, thus the animal seemed to be not affected so much by human activities.

4. This animal showed a preference to tree hollows as the nesting site, whose entrances are 8-20 cm in diameter, and was unconcerned about the bulk and ground height of the hollows. The tree hollow nests were distributed all over woodlands without distinction of the center and margin.

5. This animal had the nest-building behavior involving two independent devices to utilize tree hollows as the nests, i. e. gnawing small hollow entrances and carrying nest materials into the nests.

6. Frequency of occurrence of the nest-building behavior in *Petaurista leucogenys* was lower than in *Callosciurus caniceps* and *Sciurus carolinensis*. This may be caused by the facts that the tree hollow nests rarely break and a small amount of the nest material is enough for this animal.

7. This animal had a strong preference to the bark of the Japanese cedar, *Cryptomeria japonica*, as the nest materials. The nest-building behavior was divided into the following units—peeling, chewing, shredding, folding and bundling of the materials

8. Some differences in nest material treatment were found between *Petaurista leucogenys*, *Pteromys momonga* and *Tamias sibiricus*.