



Title	エゾリスの社会行動が分散貯蔵の様式に与える影響
Author(s)	林田, 光祐; HAYASHIDA, Mitsuhiro
Citation	北海道大學農學部 演習林研究報告, 45(1), 267-278
Issue Date	1988-01
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/21263
Type	departmental bulletin paper
File Information	45(1)_P267-278.pdf



エゾリスの社会行動が分散貯蔵の様式に与える影響

林 田 光 祐 *

The Influence of Social Interactions on the Pattern of Scatterhoarding in Red Squirrels

By

Mitsuhiro HAYASHIDA *

要 旨

エゾリスの貯蔵行動と貯蔵された樹木種子の分散様式を明らかにする目的で、林内に餌台を設置し、エゾリスの貯蔵行動を観察した。

1) エゾリスはオニグルミの場合は果皮をはぎ取った堅果を、キタゴヨウは球果のまま、チョウセンゴヨウは球果から抜き取った種子を主に地面の落葉層下に埋土した。エゾリスはオニグルミとチョウセンゴヨウについては効果的な種子散布者であるが、キタゴヨウの更新には関与していないと推察された。

2) エゾリスは餌台の近くから貯蔵しはじめ、その後、より遠くへ、しかも一定の方向に貯蔵する傾向がみられた。また、貯蔵物の分布は餌台の近くが高密度であった。

3) 餌台付近ではエゾリスの個体間に明確な優劣関係が観察され、劣位個体の貯蔵行動は優位個体の存在に大きく影響されていることが認められた。餌台からの運搬方向および貯蔵地域は個体ごとに明らかに異なったが、これは個体間の反発行動 (agonistic behavior) によるものと考えられた。

4) 餌台近くの貯蔵物を回収してより遠くに再貯蔵する行動が、貯蔵を行っている期間に頻繁に観察された。したがって、再貯蔵によって貯蔵物の分布は変化すると考えられる。

キーワード： エゾリス，分散貯蔵，種子散布，社会行動。

1987年8月31日受理 Received August 31, 1987.

* 北海道大学農学部林学科造林学教室

Laboratory of Silviculture, Department of Forestry,
Faculty of Agriculture, Hokkaido University, Sapporo 060.

はじめに

ブナ科 (Fagaceae) やクルミ科 (Juglandaceae) などの堅果やマツ属 (*Pinus*) の中の大型無翼種子は特別な散布器官がなく、単純に落下するだけの重力散布と考えられていたが、実際はカラス科 (Corvidae) の鳥類や齧歯類 (Rodentia) などの動物がそれらを運搬、貯蔵することによって散布されていることが次第に明らかになってきた (TURCEK & KELSO 1968, VANDER WALL & BALDA 1977, STAPANIAN & SMITH 1978, BOSSEMA 1979, JENSEN 1982)。これらの動物は果実や種子を少量ずつ多くの場所に貯蔵する。これを分散貯蔵 (scatterhoarding) といい、発芽や定着に有利な地面に埋めることが多く、時に長距離運搬して貯蔵することもあることから、樹木の更新に関する貯蔵型散布の有効性が評価されるようになってきた。

これまで研究の対象になってきたのは主に貯蔵方法や回収方法、貯蔵と回収の量の把握で、貯蔵様式 (貯蔵物の分布様式) に関する研究は STAPANIAN & SMITH (1978), CLARKSON *et al.* (1986) など数少ない。この貯蔵様式は種子の分散様式と直接関係し、発芽、定着後の植物体の分布様式を考えるうえできわめて重要な課題である。

そこで本研究は、北海道では樹木種子の最も主要な貯蔵型散布者であるエゾリス (*Sciurus vulgaris orientis*) をとりあげ、林内に設置した餌台に訪れるエゾリスの貯蔵行動の観察から、その貯蔵行動の様式と貯蔵された種子の分散様式を明らかにすることを目的とした。

調査地および調査方法

調査は北海道大学農学部附属苫小牧地方演習林で行った。同演習林は、約 680 ha の人工林を除く約 2,000 ha がミズナラ (*Quercus mongolica* var. *grosseserrata*)、シナノキ (*Tilia japonica*)、ハリギリ (*Kalopanax pictus*)、イタヤカエデ (*Acer mono*)、アオダモ (*Fraxinus lanuginosa*)、サワシバ (*Carpinus cordata*)、アズキナシ (*Sorbus alnifolia*) などを主とする落葉広葉樹林であり、これにわずかにエゾマツ (*Picea jezoensis*) が混交する。林床はシダ類 (*Dryopteris* spp.) が優占し、ミヤコザサ (*Sasa nipponica*) とスズタケ (*Sasamorpha borealis*) が群状に点在している。人工林の主な樹種はカラマツ (*Larix kaempferi*)、トドマツ (*Abies sachalinensis*)、ヨーロッパトウヒ (*Picea abies*) などの針葉樹である。

調査地は樹木園 (調査地 A) と広葉樹林 (調査地 B) の 2 か所に設定した。調査の中央に餌台を 1 台ずつ設置し、8×30 の双眼鏡を使って定点から観察した。訪れるエゾリスを個体識別するため、あらかじめ付近に生息するエゾリスを生け捕りワナ (15×20×40 cm) によって捕獲し、尾毛の脱色、染色と刈り込みの組合せでマーキングを行い、放逐した。脱色と染色は人の毛髪用の脱色・染色剤を使用した。

調査地 A は樹木園のヨーロッパトウヒ植栽地で、見通しがよく観察しやすいため、行動の詳細な記録を目的として設置した。人の往来が多いこの樹木園にはエゾリスは生息しておらず、

時々北側の広葉樹林から常設のバードテーブルへ採餌に訪れる。餌台は1983年9月14日に設置し、キタゴヨウ (*Pinus parviflora* var. *pentaphylla*) 球果300個、オニグルミ (*Juglans ailanthifolia*) 偽果400個、トチノキ (*Aesculus turbinata*) 蒴果50個を置いた。観察は餌台より北30mの樹上約3mの観察台から行った。

調査地Bは天然生落葉広葉樹林で、1982年10月7日に餌台を設置し、キタゴヨウ球果300個、オニグルミ偽果800個、トウモロコシ果穂20本を一度に置かず、少しずつ置いて観察した。また、これらが消費されてしまった11月6日からチョウセンゴヨウ (*Pinus koraiensis*) 球果57個を少しずつ補充した。1983年10月24日、前年と同じ場所にオニグルミ偽果2,500個を一度に置いた。観察は兩年とも餌台より南西10mの地点で通常行ったが、随時追跡も試みた。

結 果

1. 採食、貯蔵および回収行動

実験に使用した5種類の果実のうち、エゾリスが採食と貯蔵を行うのが観察されたのはキタゴヨウ球果、オニグルミ偽果、チョウセンゴヨウ球果、トウモロコシ果穂の4種で、トチノキ蒴果は採食、貯蔵ともに観察されなかった。ただし、ミヤマカケス (*Garrulus glandarius brandtii*) がトチノキ蒴果の果皮をはぎ取り、取り出した種子をくちばしでくわえて運搬し、地面に埋めて貯蔵した。

エゾリスは、キタゴヨウ球果の種鱗を柄の方から順にはがして種子を取り出し、種皮をふたつに割って胚と胚乳を食べた。また、球果を1個ずつくわえて運搬し、地面または樹上に貯蔵した。地面に貯蔵する場合には前肢で穴を掘り、くわえていた球果を身体全体を小刻みに動かして押し込んだ。樹上での貯蔵は分枝した又の部分、枝上のくぼみ、樹洞などが利用された。

オニグルミ偽果はまず餌台で果皮をはぎ取られ、堅果として利用された。堅果の採食は、主に堅果の稜に沿って、のみで削るように溝を掘ってゆき、堅果をふたつに割って食べる (林田1987)。堅果の貯蔵はキタゴヨウ球果とほぼ同じ方法で行われた。

チョウセンゴヨウ球果の採食方法はキタゴヨウ球果とほぼ同じであるが、貯蔵方法が異なった。キタゴヨウ球果と同じように球果のまま貯蔵する場合もあるが、一時的ですぐに回収された。多くの場合、まず餌台で球果の種鱗の露出部 (apophysis) を柄の方からすべてはぎ取り、軽くした球果を口にくわえて運搬し、ある場所にくると球果から種子を2~4個ずつ抜き取って口にくわえ、球果から約6mの範囲の場所に貯蔵した。ほとんど地中の深さ2~3cmの腐植層内に埋めるが、まれに倒木のコケの中や立木の樹皮の間にも貯蔵した。球果を置いたひとつの場所から数回、時には数十回貯蔵を繰り返し、それを終わると再び球果をくわえて運搬し、球果内の種子がなくなるまで続けられた。

トウモロコシ果穂はそのまま運搬され、樹上に貯蔵された。地面での貯蔵は観察されなかった。

貯蔵物を回収する行動は、貯蔵を行っている期間にも頻繁に観察された。探索は地面に鼻をつけるようにして移動しながら行うことが多いが、貯蔵場所へ直行して回収することもあった。埋土された貯蔵物は前肢で掘り出された。回収された貯蔵物はその場で採食されるかあるいは別の場所に再び貯蔵された。

2. 貯蔵様式と社会行動

a) 調査地 A

1983年10月16日、マーキングしたエゾリスFP(メス、体重410g)が初めて餌台を訪れ、キタゴヨウ球果を採食、貯蔵し始めた。餌台上のキタゴヨウ球果は10月16日から10月24日までの9日間に243個が消失し、残りの57個は10月24日までにすべて裂開して餌台上に残存した。消失した243個の球果のうち、FPによる貯蔵が139個、FPによる採食が71個観察された。他の個体による球果の採食、貯蔵はまったく観察されなかった。ただし、裂開した球果からヤマガラ (*Parus varius*) とゴジュウカラ (*Sitta europaea*) が種子を運び去る行動が観察された。

観察されたFPによる139か所の貯蔵場所の餌台からの距離をFig. 1に示した。FPは初日に76個貯蔵し、2日目以後に63個貯蔵した。そこで、初日と2日目以後を区別して示した。初日は餌台近くに多く貯蔵し、2日目以降はより遠くに多く貯蔵している。とくに、初日は40m以上離れたところには貯蔵していない。次に同じ139か所の貯蔵場所を8方向に分けて示したのがFig. 2である。立木が存在しない南側以外のすべての方向に貯蔵しているが、その貯蔵数は北側に著しく偏っている。とくに、餌台から30m以上離れた貯蔵はほとんど北側で行っている。確認した貯蔵場所130か所のうち、樹上は1か所だけで残りはすべて地中深さ約5cm以

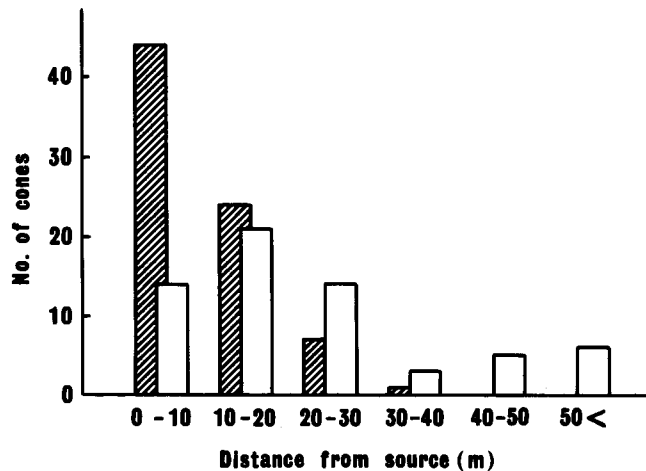


Fig. 1. Dispersal distances of Japanese white pine cones by a marked squirrel (FP) from a single source. The squirrel hoarded 76 cones on the first day (shaded bars) and 63 cones after that (open bars).

内に埋土された。

貯蔵したキタゴヨウ球果を回収して採食する行動は、貯蔵期間中に48回観察された。その後確認した貯蔵球果は12月14日までにすべて消失した。また、貯蔵した球果を再貯蔵する行動が11回観察された。これらはすべて餌台に近い貯蔵球果を回収してより遠くに運搬して再貯蔵したものであった。

なお、FPが貯蔵した球果を11月9日から調査地に出現したMGが3個回収して採食した。餌台に残存した球果は10月24日までにすべて裂開したが、地中に貯蔵された球果は裂開することなく新鮮さを保持していた。

FPに加えて識別個体MG(オス, 体重350g)が11月9日から調査地に現れた。MGが餌台のオニグルミ偽果を採食し始めると、それまでまったくオニグルミに無関心だったFPが採食や貯蔵を始めた。400個のオニグルミ偽果のうち、366個が4日間で消失し、残った34個は撤去した。観察期間中、FPによる167個、MGによる114個の計281個の貯蔵が記録され、FPによる6個、MGによる5個の計11個の採食が観察された。

餌台から直接貯蔵した貯蔵場所281か所のうち、8か所が樹上で残りはすべて深さ約5cm以内の地中であった。貯蔵を行っている期間に貯蔵された堅果を回収する行動がFP20回、MG39回の計59回観察され、それらはすべて再貯蔵された。そのなかで他個体が貯蔵した堅果の回収が少なくともFPで4回、MGで22回あった。Fig. 3は餌台からの直接貯蔵と回収・再貯蔵後の貯蔵場所の分布の違いを示した図である。一度餌台付近に貯蔵した堅果を回収してより遠くに、特に50m以上運搬して再貯蔵している。

貯蔵場所の方向別頻度は、FP、MGともにFig. 2と同じ北側に多く貯蔵する傾向を示したが、貯蔵場所の距離別頻度はFP1頭の時のような単純な傾向はみられなかった。これは、観察から2頭の個体間の相互作用が行動を制約しているためと考えられた。餌台あるいは餌台付近で2個体が遭遇した場合にしばしば反発行動(agonistic behavior)が観察された。反発行動は一方が他個体を追撃する攻撃行動や一方の威嚇などによって他個体が逃避する行動によって認められた。攻撃行動はMGがFPに対し4回、FPがMGに対して1回行うのが観察された。このことはMGがFPに対して優位であることを示している。この個体間の優劣関係が貯蔵行動にどのように影響しているのかを見るために、他の個体が樹木園内(餌台から半径50m以内)に存在する時としない時との貯蔵行動を比較してみた。Fig. 4はMG、FPの貯蔵場所(再

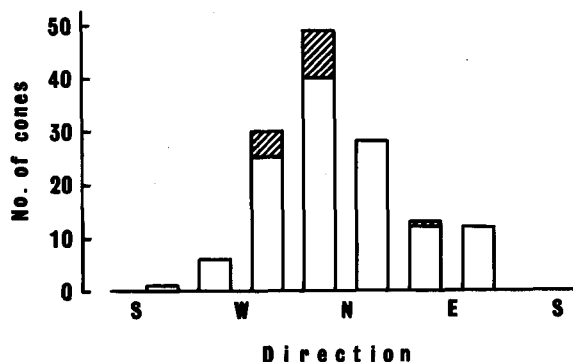


Fig. 2. Dispersal directions of Japanese white pine cones by squirrel FP from a single source. Shaded bars: hoarded more than 30m; open bars: hoarded less than 30m from the source.

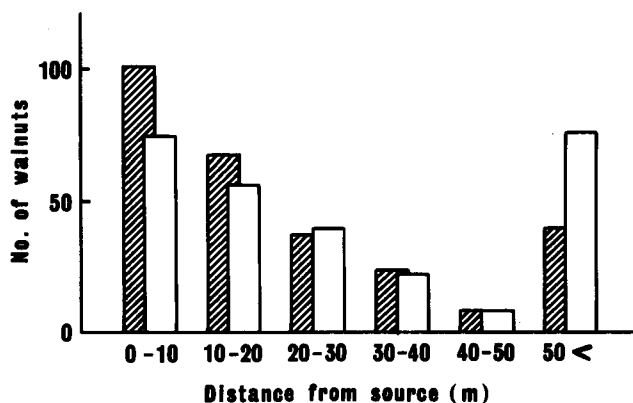


Fig. 3. Initial dispersal and dispersal after recovery-rehoarding of walnuts by two squirrels from a single source. Shaded bars: initial dispersal; open bars: dispersal after recovery-rehoarding.

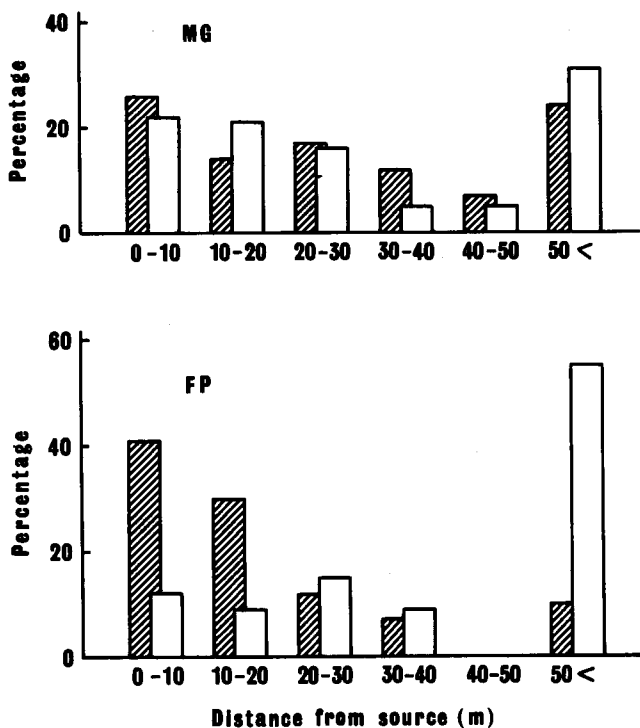


Fig. 4. Dispersal distances of walnuts by two squirrels (MG, FP) from a single source alone (shaded bars) and in company with other squirrels (open bars) within 50m from the source. MG: alone ($n=86$), in company ($n=67$); FP: alone ($n=154$), in company ($n=33$).

貯蔵を含む)を餌台からの距離別に相対値で示したものである。MGにはFPの存在の有無による貯蔵行動の違いは見られない。それに対して、FPはMGがいない時に餌台の近くに多く貯蔵し、MGがいる時は50m以上離れた樹木圏外に貯蔵している。しかもその貯蔵数はいない時の方が圧倒的に多い。このことは劣位個体FPの貯蔵様式は優位個体MGの存在に大きく影響され、変化することを示している。

b) 調査地 B

チョウセンゴヨウ球果を置き始めた1982年11月6日にMZ(オス, 体重275g)が餌台に現れた。その後11月10からMB(オス, 体重380g)とFN(メス, 体重350g)が加わった。Fig. 5にMZだけが出現した11月6~9日のMZによる球果の運搬経路と種子の貯蔵場所を示した。MZは北西方向に多く運搬する傾向は見られたが、それ以外のあらゆる方向にも球果を運搬しながら種子を貯蔵しているのがわかる。11月10~15日の間のMZ, MB, FNの3頭のエゾリスによる球果の運搬経路と種子の貯蔵場所をFig. 6に示した。MZの運搬方向が単独時と異なり、北~西に限定され、MBとFNは重複しているが、MBが主に北~東、FNは東~南方向に運搬している。このように3頭は明らかに異なる方向に球果を運搬する傾向がみられた。

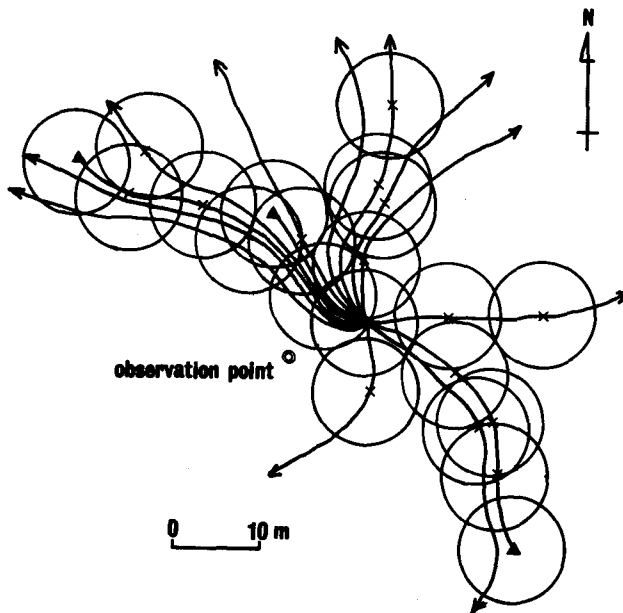


Fig. 5. Transportation courses of Korean pine cones and its seed dispersal by a squirrel(MZ) from a single source on 6 to 9 Nov. 1982. In this period, only the squirrel(MZ) visited the source. The squirrel hoarded 2-4 seeds at many caches (mean=14.1) within 6m (within circle) from transporting cones (at crosses). The empty cones were left at the sites marked by solid triangles.

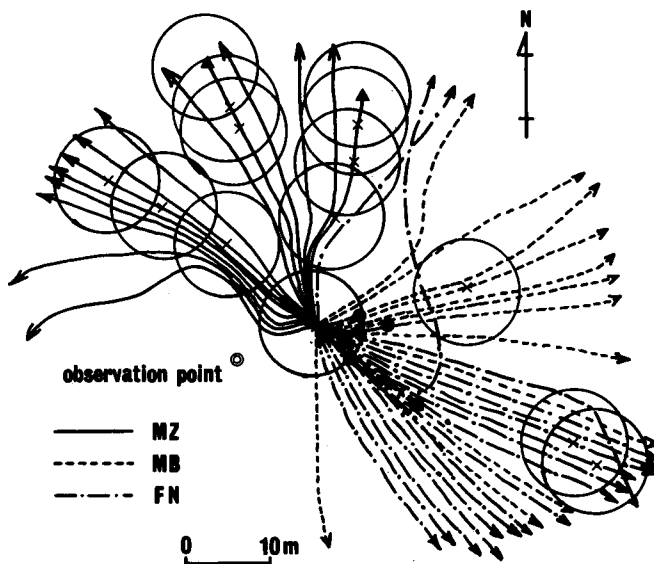


Fig. 6. Transportation courses of Korean pine cones and its seed dispersal by three squirrels (MZ, MB, FN) from a single source on 10 to 15 Nov. 1982. The squirrels MF and FN robbed the squirrels FN and MZ of the cones twice at the sites marked by solid circle and the solid square, respectively.

3頭が出現した期間中、餌台付近でしばしば攻撃行動が観察された。MBがFNとMZに対して、それぞれ3回と2回、FNがMZに対して3回攻撃するのが観察され、この3頭間には明確な直線的な優劣関係が存在することが示された。攻撃行動にともなって、球果の強奪も起こった。MBがFNから2回、いずれもFNが北東方向へ運搬する途中で起こり、FNがMZから2回、いずれもMZが南東方向へ運搬する途中で強奪した。

1983年10月28日、はじめてオニグルミ偽果の消費を確認してから11月9日までに6頭のエゾリスによって2,500個の偽果がすべて消失した。6頭をすべて捕獲してマーキングを終了したのが11月6日であったため貯蔵初期のデータはとれなかった。Fig. 7は11月7～9日の6頭の貯蔵および運搬方向を示した図である。運搬個数の少ないMMとFCの2頭を除いたMA, FR, FFの4頭はそれぞれまったく異なった方向に運搬している。とくに11月8日以降MAは東南東、FRは西北西へ運搬が集中し、一層方向性が強くなった。

餌台付近での攻撃行動は11月7日までの9.2時間にMA, FR, FFからMMに対してのみそれぞれ1回、4回、1回の計6回観察され、その他は逃避行動のみみられるだけであった。しかし、オニグルミ堅果が少なくなった8日からの17.8時間に計18回の攻撃行動が観察され、頻度が増加した。とくにMAの攻撃が激しく、FRを除くすべての個体に対して合計8回攻撃した。また、MEがFR, MMに対しそれぞれ1回ずつ、FFがFR, FCに対しそれぞれ2回ずつ、FRはMM, FCに対しそれぞれ3回と1回攻撃を行った。それにともない逃避行動も増え、

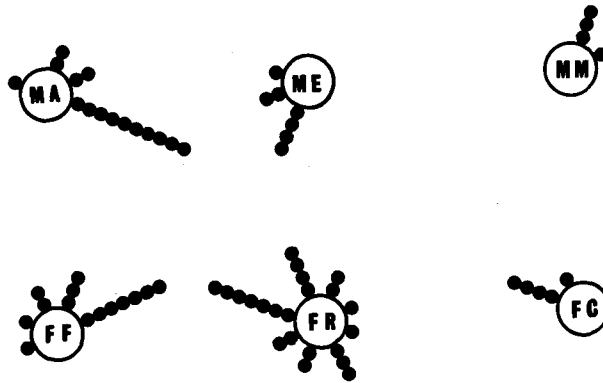


Fig. 7. Dispersal directions of walnuts by six squirrels (MA, ME, MM, FF, FR, FC) from a single source. The four squirrels that hoarded many walnuts (MA, ME, FF, FR) tended to hoard in different directions.

優劣関係が明確になった (Fig. 8)。

考 察

Sciurus 属のリスがナラ類, ブナ, ハシバミ, クルミ, ヒッコリーなどの堅果, 針葉樹の球果, キノコなどを分散貯蔵することはよく知られている (GURNELL 1987)。この分散貯蔵がこれらの植物の更新に有効であるかどうかは, 貯蔵場所と貯蔵状態によって決まる。今回の実験でエゾリスはオニグルミについては堅果を, チョウセンゴヨウについては種子

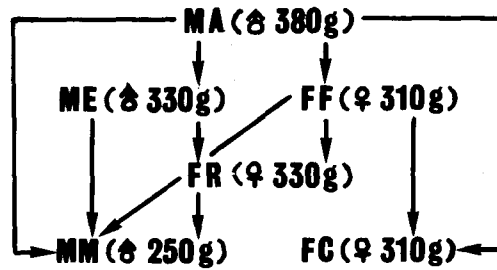


Fig. 8. Rank order of six squirrels observed near a single source. The squirrel (sex, body weight) indicated above the arrow chased the squirrel indicated below the arrow.

を主に深さ2~3 cmの地中に埋土した。この貯蔵方法はこれらの種子が発芽, 定着するのに最適な条件である。これに対し, キタゴヨウは球果のまま埋土された。斉藤 (1982) はハイマツ球果の埋土実験を行い, 球果の中に種子が保持された状態では, たとえ種子が発芽しても定着できないことを確めている。キタゴヨウの球果の構造は基本的にはハイマツと同じであり, エゾリスによるキタゴヨウ球果の貯蔵は種子を球果の中に保持するので, エゾリスはキタゴヨウの更新には関与していないと推察される。ヨーロッパアカマツ (*Pinus sylvestris*) やポンデローサマツ (*Pinus ponderosa*) もそれぞれキタリス (*Sciurus vulgaris*), Abert squirrel (*Sciurus aberti*) によって球果のまま貯蔵される (MOLLER 1986, GURNELL 1987)。同じマツ属でありながらチョウセンゴヨウだけが種子を取り出して貯蔵されるのは, おそらく種子1個の大きさやカロリーが大きいことによると考えられるが, 他のマツ属のいろいろな種で確かめる必要がある。

分散貯蔵の様式に関するモデルが STAPANIAN & SMITH (1978) と CLARKSON *et al.* (1986) から提出されている。これらのモデルはいずれも貯蔵場所まで運搬する出費とその個体が後に利用できる利益（他個体に取られる損失は密度依存する）の妥協によって決定されるとし、その結果、最初は餌台の近くに貯蔵し、その後徐々に遠いところに貯蔵していくという点で一致している。しかし、STAPANIAN & SMITH (1978) のモデルが等密度となるように貯蔵するとしているのに対し、CLARKSON *et al.* (1986) のモデルは餌台近くが高密度となるように貯蔵するとし、貯蔵物の分布が異なっている。今回の実験では、いずれも餌台近くから貯蔵しはじめ、その後、より遠くへ貯蔵する傾向がみられた。また、貯蔵物の分布は餌台の近くが高密度であった (Fig. 1, 3)。この結果は CLARKSON *et al.* (1986) のモデルを支持している。

調査地 B での実験で、2 個体以上が同時に貯蔵する場合は各個体の運搬方向および貯蔵地域が明らかに異なっていた (Fig. 6, 7)。このことについては、STAPANIAN & SMITH (1978)、KRAUS (1983)、CLARKSON *et al.* (1986) の実験でも同じ結果がでていいる。*Sciurus* 属はテリトリーを持たず、ホームレンジが重複しているが、それらの個体間には非常に発達した優劣関係が存在し、それを決定するのは反発行動であるとみなされている (PACK *et al.* 1967, THOMPSON 1977, GURNELL 1987)。今回の調査でも 2 個体以上が餌台付近で遭遇した場合には反発行動がしばしば観察された。1 個体の場合にも遠距離の貯蔵は一定の方向性を示しているが (Fig. 5)、この反発行動がそれぞれの個体の貯蔵地域をより一層限定したと推察される。これは、貯蔵地域がもともとから限定されている調査地 A において、劣位個体の貯蔵行動が優位個体の存在に大きく影響された (Fig. 4) ことから裏付けられる。

この調査地 A の場合に注目されるのは、優位個体がない時に劣位個体が餌台近くに多く貯蔵していることである。そして優位個体がいる時に餌台近くの貯蔵物を回収してより遠くに再貯蔵した。したがって、この餌台近くの貯蔵は一時的な貯蔵であると考えられる。餌台近くの貯蔵物をより遠くに再貯蔵する行動は、貯蔵期間中に頻繁に観察された。餌台の果実の消失後、観察を継続しなかったため、再貯蔵がどのくらいの頻度で行われたのか不明であり、最終的な貯蔵物の分布は推定できなかった。しかし、再貯蔵によって等密度に近づくことが予想される。以上のことから、エゾリスの貯蔵様式は基本的には CLARKSON *et al.* (1986) のモデルに従うが、再貯蔵によって貯蔵物の分布が変化することが示唆された。散布された種子の分布はその植物の分布を決定する第一義的な要因であるので、今後この点に着目した実験が必要である。

謝 辞

本研究をまとめるにさいして北海道大学農学部造林学教室五十嵐恒夫教授ならびに柴草良悦助教授に本文を校閲していただいた。また、北海道大学農学部付属苫小牧地方演習林林長石城謙吉助教授ならびに北海道大学農学部応用動物学教室斉藤隆博士には研究を進めるにあた

て有益な助言をいただき、本文の御校閲を賜った。さらに、北海道大学農学部付属苫小牧地方演習林の職員の方々には調査に際し多大な御援助をいただいた。また、オニグルミ偽果の採集には室蘭営林署伊達担当区主任石川光雄氏、伊達市埴原啓介氏、北海道大学農学部付属苫小牧地方演習林技官石井正、恵美子御夫妻にお世話になった。これらの方々には心から感謝の意を表する次第である。

引用文献

- BOSSEMA, I. 1979: Jays and oaks: an eco-ethological study of a symbiosis. *Behaviour*, **70**: 1-118.
- CLARKSON, K., S. F. EDEN, W. J. SUTHERLAND & A. I. HOUSTON 1986: Density dependence and magpie food hoarding. *J. Anim. Ecol.*, **55**: 111-121.
- GURNELL, J. 1987: The natural history of squirrels. 201pp. Christopher Helm, London.
- 林田光祐 1987: 野ねずみによるチョウセンゴヨウ種子の採食. *森林保護*, **201**: 40-41.
- JENSEN, T. S. 1982: Seed-seed predator interactions of European beech, *Fagus silvatica* and forest rodents, *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*. *Oikos*, **44**: 149-156.
- KRAUS, B. 1983: A test of the optimal-density model for seed scatterhoarding. *Ecology*, **64**: 608-610.
- MOLLER, H. 1986: Red squirrels (*Sciurus vulgaris*) feeding in a Scots pine plantation in Scotland. *J. Zool., Lond.*, **209**: 61-83.
- PACK, J. C., H. S. MOSBY & P. B. SIEGEL 1967: Influence of social hierarchy on gray squirrel behavior. *J. Wild. Manage.*, **31**: 720-728.
- 斉藤新一郎 1983: ハイマツ種子の発芽と動物による隠匿貯蔵との関係について. 知床博物館研究報告, **5**, 23-40.
- STAPANIAN, M. A. & C. C. SMITH 1978: A model for seed scatterhoarding: coevolution of fox squirrels and black walnuts. *Ecology*, **59**: 884-896.
- THOMPSON, D. C. 1978: The social system of the gray squirrel. *Behaviour*, **64**: 305-328.
- TURCEK, F. J. & L. KELSO 1968: Ecological aspects of food transportation and storage in the Corvidae. *Commun. Behav. Biol.* **A1**, 277-297.
- VANDER WALL, S. & R. P. BALDA 1977: Coadaptation of the Clark's nutcracker and the piñon pine for efficient seed harvest and dispersal. *Ecol. Monogr.*, **47**: 89-111.

Summary

Hoarding behavior and its pattern in red squirrels (*Sciurus vulgaris orientis*) were studied by observations of hoarding at artificial feeding stations.

1) Squirrels scatterhoarded walnuts (*Juglans ailanthifolia*), cones of Japanese white pine (*Pinus parviflora* var. *pentaphylla*), and seeds of Korean pine (*Pinus koraiensis*) under litter on the ground. Results suggested that red squirrels are efficient seed dispersers of walnuts and Korean pine but not of Japanese white pine.

2) Squirrels hoarded the first cache near the seed source and subsequent caches at farther points in decided directions. The initial density of caches was higher near the seed source.

3) Dominance relationships between squirrels were recognized by observation of the agonistic behavior of squirrels near the seed source. The hoarding pattern of subordinate squirrels was

influenced by the behavior of dominant ones. Each squirrel transported seeds in different directions and hoarded them in different areas. This fact was probably caused by the agonistic behavior between individuals.

4) Squirrels often recovered caches near the source and rehoarded them at farther points, suggesting that the distribution of caches is changed by frequent rehoarding.