

液果の種子散布者としての中型哺乳類の特性
—おもにニホンザルを例として—

Characteristics of middle-size mammals as a seed disperser of fleshy-fruited plants

大谷達也

Tatsuya OTANI

目次

第1章 序論		第6章 種子生残率の定量的評価	
1-1. 研究の背景	9	6-1. 緒言	29
1-2. この研究の意義	9	6-2. 調査方法	29
第2章 日本国内の各植生帯における液果の出現状況		6-2-1. 果実の採集	29
2-1. 緒言	10	6-2-2. 果実の供試実験	30
2-2. 調査方法	10	6-2-3. 種子の処理実験	30
2-3. 結果	11	6-2-4. 発芽試験	31
2-3-1. 各群落における液果樹種の割合	11	6-3. 結果	31
2-3-2. 各群落における液果の種子サイズ	12	6-3-1. ハマヒサカキ種子の物理的な特徴	31
2-4. 考察	12	6-3-2. 排泄された種子の割合	31
第3章 亜高山帯における中型哺乳類による種子散布		6-3-3. 発芽促進	31
3-1. 緒言	14	6-3-4. サルによる採食が種子の生残におよぼす影響	32
3-2. 調査方法	15	6-4. 考察	32
3-2-1. 調査地の概要	15	第7章 総合考察	
3-2-2. フンの採集と分析	16	7-1. 中型哺乳類による液果の種子散布, その特性	34
3-2-3. 自動撮影装置による動物相の記録	16	7-2. 今後の課題, 種子散布効果の定量的評価に向けて	35
3-2-4. 果実形態の測定	16	謝辞	36
3-3. 結果	16	引用文献	36
3-3-1. 動物の出現状況	16	摘要	39
3-3-2. フン分析	16	Summary	41
3-3-3. 果実形態の比較	17	写真	42
3-4. 考察	18		
第4章 屋久島と東北地方におけるニホンザルによる種子散布			
4-1. 緒言	19		
4-2. 調査方法	20		
4-2-1. 屋久島における調査地の概要	20		
4-2-2. 東北地方における調査地の概要	20		
4-2-3. フンの採集と分析	21		
4-3. 結果	21		
4-3-1. 屋久島における散布種子相	21		
4-3-2. 東北地方における散布種子相	22		
4-4. 考察	22		
第5章 種子散布の各段階におけるヤクシマザルの特性			
5-1. 緒言	22		
5-2. 調査方法	23		
5-2-1. ヤクシマザルによる採食行動の観察	23		
5-2-2. 種子散布地点の記録	23		
5-2-3. 果実形態の測定	23		
5-2-4. 発芽試験	24		
5-3. 結果	25		
5-3-1. 果実の形態とヤクシマザルによる採食様式	25		
5-3-2. ヤクシマザルの遊動と種子の散布地点	25		
5-3-3. 散布種子の発芽特性	27		
5-4. 考察	28		
5-4-1. 果実形態と採食	28		
5-4-2. 遊動と種子散布	28		
5-4-3. 発芽促進	28		

第1章 序論

1-1. 研究の背景

種子散布は植物の繁殖過程の最終段階であり、花粉媒介とともに植物の遺伝子が移動することのできる数少ない機会の一つである。種子が母樹から離れて別の場所に運ばれるという一連の過程は、森林内での樹木の配置を決定し、森林の存続に大きな影響を与えていると考えられる。種子散布にはさまざまな方法があるが、種子を運ぶ媒体として動物を利用するものには周食（被食）散布、付着散布、および貯食散布がある（van der Pijl 1982）。周食散布では柔らかな液果の果肉、付着散布ではカギ・トゲ・粘着性物質、貯食散布では大型の子葉や胚乳というように、果実や種子はそれぞれの散布方法に適した形態をしている。

森林生態系の主要な構成要素である木本植物においては、周食散布に適応していると考えられる種が多く、熱帯雨林では80%から90%、温帯では50%から60%ほどの種が果肉様の組織をもった果実をつける（Willson *et al.* 1989）。周食散布では果実全体が動物に食べられたのち、果肉は消化されるが種子はフンに混じって排泄されるか口から吐き出される。この場合の果肉を構成する組織は種によって異なっており、内果皮、中果皮、萼、仮種皮、種鱗などさまざまであるが、散布者となる動物にとって食物資源であるという点は一致している。周食散布に適応している樹種の割合が高いこと、動物にとって周食散布は生存の基盤である採食行動の結果であることを考え合わせれば、周食散布の特徴を理解し森林の更新過程に与える影響を評価することは、森林性の動物を含めた森林生態系の保全を考える上で意義深い。

これまでの報告で果実を採食し周食散布をおこなうとされているのは、鳥類（del Rio *et al.* 1996）、霊長類（Chapman 1989）、食肉類（Herrera 1989）、長鼻類（Hawthorne and Parren 2000）、コウモリ類（Izhaki *et al.* 1995）、爬虫類（Castilla 2000）、および魚類（de Souza-Stevaux *et al.* 1994）といったさまざまな分類群にわたる動物である。このうち鳥類については熱帯から温帯にかけての幅広い地域において数多くの研究例がある。鳥類に次いで霊長類についても盛んに研究されているが、霊長類の多くは熱帯に生息しており研究例もおのずから熱帯でのものがほとんどである。その他の動物についての研究例は、前出の二つの分類群に比べて非常に少なく、数少ない研究例も熱帯を調査地としたものが多い。

動物の食性と体の大きさには関係があり、同じ系統の動物でも体重や体長が大きな種になると食性の幅が広がり、動物質の食物に比べ貧栄養な果実や葉といった植物由来のものを採食する種が増えることが知られている。たとえば霊長類では体重の増加にともない、昆虫などの動物食、それらに果実を加えた雑食、および葉を中心とした植物食と種ごとに食性が変化していく（Fleagle 1988）。同様の傾向は食肉類でもみられ、体サイズが大きくなると雑食性が強まり果実を利用する場合が増える（Gittleman 1985）。哺乳類のなかでも果肉を食物とし周食型の種子散布者となりうるのは、体サイズがある程度大きな中型以

上の種である。

中型哺乳類は一般的に鳥類と比べて体サイズが大きいため、周食型の種子散布に影響を与えるさまざまな特性が鳥類とは異なっている。まず中型哺乳類は、鳥類の場合よりも大きな果実を採食し、より大きな種子の散布者として機能することができる（Gautier-Hion *et al.* 1985; Corlett 1996; Kitamura *et al.* 2002）。このことは、中型哺乳類が潜在的に鳥類よりも多くの樹種の種子散布者になりうることを意味し、中型哺乳類の種子散布者としての重要性を高めるものである。また、中型哺乳類の消化時間は数時間から数十時間と（Lambert 1998; Hickey *et al.* 1999）、鳥類の場合の1時間程度（Barnea *et al.* 1991; Murphy *et al.* 1993）よりもかなり長い。種子が動物の体内に滞留する時間が長くなれば、種子の移動時間が延び、より速くへ散布される可能性がある。しかし、同時に種子が消化液や体温にさらされる時間も長くなり、種子が損傷を受けて死亡したり発芽特性が変化すると予想される。このように中型哺乳類は種子散布者として有利と考えられる特性をもっているが、同時に負の方向に働くと予想される特性もあり、動物種ごとの詳細な検討が必要である。

1-2. この研究の意義

垂直構造の発達した森林環境において、森林の主要な構成樹種を含めたより多くの樹種の種子散布者として機能するためには、林冠層で積極的に活動できることは大きな利点となるだろう。この点において、中型哺乳類の中でも霊長類には樹上生活に特化した種や地上と樹上を頻繁に行き来するものが多く、周食型の種子散布者としてももっとも注目すべき分類群だと思われる。熱帯林においては霊長類は林冠層の動物バイオマスの大半を占め、主要な種子散布者として位置づけられている（丸橋 1996）。日本国内では、もっとも高緯度にまで生息するヒト以外の霊長類としてニホンザル（*Macaca fuscata*）が知られ、とくに屋久島においては樹上で積極的に活動できる唯一の中型哺乳類としてニホンザルは特異な存在である。しかし、種子散布者としての研究例はいまだ少なく、ニホンザルが周食型種子散布のさまざまな段階においてどのような特徴をもっているか、また周食型の種子散布者として森林の更新過程にどのような影響を与えるかを検証するにはさらなる調査が必要である。

ニホンザルは森林限界を超える高山帯を一時的に利用することがあるものの（泉山 2002）、ほとんどの場合、森林環境に依存して生活している（大井 2002）。一方で、日本国内には亜熱帯林から高山帯植生までさまざまな植生が成立しており、果肉様の組織をもった果実はいずれの植生帯においても一般的にみられる（中西 1994; 工藤 2000）。周食散布を取り巻く樹木と中型哺乳類との関係を検証し、それらの動物がもつ種子散布者としての正負両方の特性を理解するには、ニホンザルを対象にした森林環境での調査だけでなく森林の成立しない高山での事例も蓄積し結果を対比させる必要があるだろう。

そこで本研究では、周食型の種子散布者としての中型哺乳類の特性を解明することを目的として、おもにニホンザルを対象に常緑広葉樹林、夏緑広葉樹林、および亜高山低木林において、散布される種子相の把握、動物による果実の採食と果実形態と

の関係、動物の移動と散布地点の関係、散布種子の発芽特性の変化、および動物による採食が種子生残におよぼす影響について調査をおこなった。本論文の構成は以下のとおりである。まず第2章において日本国内に存在するさまざまな植物群落において液果の出現状況を概観し、以降の章で調査地とする常緑広葉樹林、夏緑広葉樹林、および高山・亜高山帯植生の特徴を整理する。第3章では、東北地方の亜高山帯で周食型の種子散布者となりうる中型哺乳類を特定し、散布種子相および果実形態との関係について考察する。第4章では、常緑広葉樹林と夏緑広葉樹林においてニホンザルによって散布される種子相を、屋久島と東北地方での調査をもとに報告する。第5章では、周食型種子散布の一連の過程を細分し、果実の採食、種子の運搬、および散布種子の発芽の各段階についてヤクシマザル (*M. fuscata yakui*) がもつ種子散布者としての特性を詳細に検討していく。第6章においては、飼育下のニホンザルを使った実験的な研究によって、動物による採食が種子の生残過程に与える影響を定量的に評価することを試みる。これらの結果をふまえて第7章では、中型哺乳類がもつ周食型の種子散布者としての特性について考察し、種子散布研究の今後の課題と研究の方向性を整理する。

第2章 日本国内の各植生帯における液果の出現状況

2-1. 緒言

日本の森林においてもサクラ属やクスノキ科の樹木のように果肉をもつ果実（広義の液果）が数多くみられる。ある森林植生を構成する樹種のうち液果をつける樹種数が多いほど、より多くの樹種が周食型種子散布を採用していると考えられる。森林全体の種多様性が維持されるためには、たとえ優占度の低い液果樹種であっても次世代を残す必要があり、その更新に周食散布が重要であるということに変わりない。森林植生における液果樹種の割合は、樹木の多様性維持という観点において周食散布の重要度を表しているといえる。森林を構成する樹種数のうち液果をつけるものの割合は、温帯においては5割から6割程度であることが知られている (Willson *et al.* 1989; Herrera 2002)。しかし、国内においては暖温帯林で約8割、冷温帯林で約5割と報告されており (中西 1994)、温帯のなかでもかなりの変異があることが予想される。

日本は南北に長いといわれることが多いが、地形が急峻で高山を有していることも特徴である。暖温帯林（常緑広葉樹林）や冷温帯林（夏緑広葉樹林）に加えて、高山・亜高山帯植生が比較的狭い範囲に存在しているといえる。さらに南日本の島嶼では固有種が多くみられ、独特の種組成をもっている。上述の中西 (1994) では常在度の高い樹種のみを対象にしており、常在度の低い樹種は無視されている。多くの島嶼を有し水平・垂直方向に大きな環境傾度をもつ日本国内において、森林全体の多様性を重視するならば、液果樹種の割合について出現頻度の低い樹種を含めた検証、さらには常緑広葉樹林、夏緑広葉樹林、および高山・亜高山帯植生にわたった比較が必要であろう。

一方、種子散布の方法と種子サイズには密接な関係があり、

大きな種子をつける樹種ほど液果をつけ周食散布を採用する傾向にある (Hughes *et al.* 1994)。また、大きな種子は体サイズの小さな動物には飲み込まれず散布されないという、種子サイズによる散布者の制限といった現象が存在する (Mack 1993)。これらのことから種子のサイズは、液果の種子散布戦略において重要なパラメーターの一つといえる。環境傾度や植生タイプごとの液果樹種割合の変化と、液果樹種の種子サイズとの関係はどのようなものであろうか。

この章では、日本各地に分布するさまざまな植物群落について液果植物の割合と種子サイズを集計し、各地方を単位とした緯度に沿った傾向について検証した。さらに以降の章で調査地とする常緑広葉樹林、夏緑広葉樹林、および高山・亜高山帯植生ごとにも比較をおこない、それぞれの植生タイプでの種子散布者の潜在的な重要性について考察した。

2-2. 調査方法

宮脇 (1980, 1981, 1984, 1985, 1987, 1988, 1989) では、北海道、東北、中部、近畿、九州、屋久島、沖縄、および小笠原の各地方 (図 2-1) に存在する植物群落について植生調査表が報告されている。そのうち、自然林とされた 127 群落 (群集レベル) を選び、出現する木本植物を抽出した。その際に常在度は無視し、1回でも出現したものは対象にした。それぞれの樹種について、果実が液質あるいは肉質の組織をもつものを「液果樹種」と定義した。ここで液果樹種としたものは、植物形態学の立場

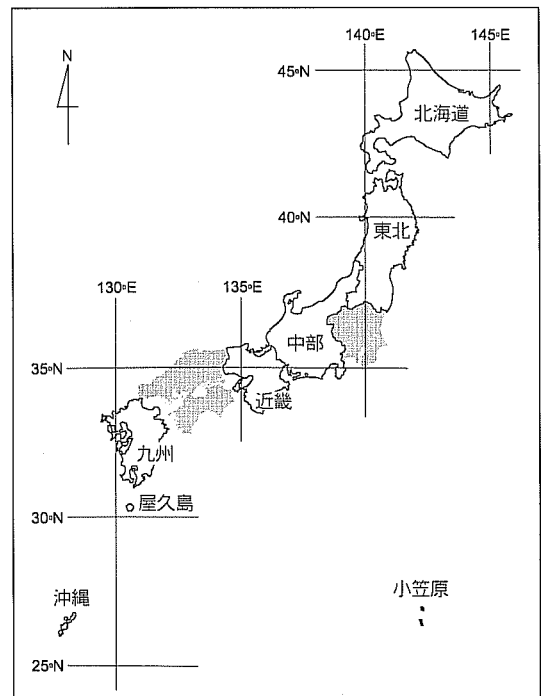


図 2-1. 植生データを抽出した地方の位置
地方名を記した地域を対象とした

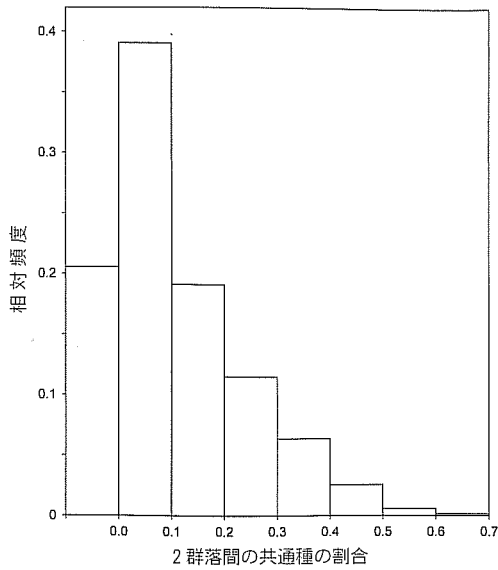


図 2-2. 任意の 2 群落の組み合わせにおける共通種の割合
127 群落から 2 群落を取り出し、2 群落に出現するすべての種数に対する共通種の割合をすべての群落の組み合わせについて算出した ($n=8001=_{127}C_2$)。左端のバー (0.0 以下) は、0.0 を表す。

から以下のように呼ばれる果実をつける。すなわちイチジク状果、キイチゴ状果、クワ状果、ナシ状果、バラ状果、ミカン状果、液果 (狭義)、および核果である。さらに、偽果、瘦果、袋果、毬果、蒴果、および裸子植物種子のうち、器官の由来にかかわらず果肉様の組織 (たとえば肥厚した仮種皮や萼片) をもつものを含む。ただし核果のうち、成熟時に果皮が乾燥し繊維質となるものは除外した (たとえば海流散布型のもの)。できるだけ多くの液果樹種について種子サイズを決定した。種子サイズの指標として、互いに直交する三つの直径を掛け合わせたものの三乗根 (Mean cubic diameter, MCD) を採用した。すなわち、1 個の種子について互いに直行する方向に三つの直径 (D_1 , D_2 , および D_3) をデジタルノギスで測定し、次式によって MCD を算出した。

$$MCD = (D_1 \times D_2 \times D_3)^{1/3}$$

種子サイズが不明なものは、各種の文献 (澤岨 1981, 1982, 1983; 原ら 1999; 加藤ら 2000; 中山ら 2000) から数値を引用し MCD を算出した。一部、小南陽亮氏 (静岡大) から未発表資料の提供を受けた。

元資料 (宮脇 1980, 1981, 1984, 1985, 1987, 1988, 1989) の記載をもとに、それぞれの群落を常緑広葉樹林、夏緑広葉樹林、および高山・亜高山帯植生のいずれかに分類した。常緑広葉樹林に分類された群落は、小笠原地方をのぞきすべてヤブツバキクラスに、夏緑広葉樹林に分類されたものはすべてブナクラスに属する。高山・亜高山帯植生に分類されたものは常緑針葉樹林や矮性低木林を含み、コケモモトウヒクラス、ダケカ

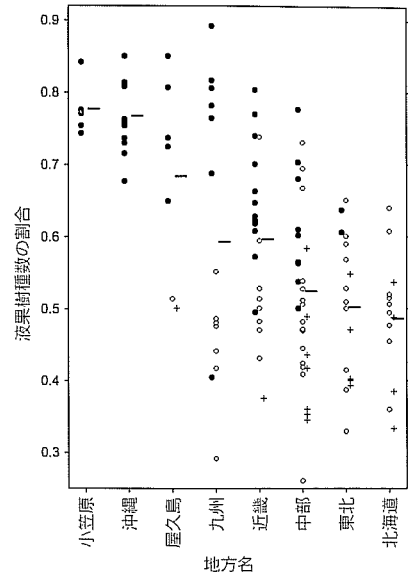


図 2-3. さまざまな群落における液果樹種数の割合
群落に存在するすべての木本樹種数に対する液果樹種数をつける樹種の割合。各地方を低緯度から順に並べた。
●: 常緑広葉樹林, ◇: 夏緑広葉樹林, +: 高山・亜高山帯植生, —: 地方ごとの平均値。

ンバーミヤマキンボウゲクラス、コメツツジーハコネコメツツジクラス、およびエンランタイーミネズオウクラスのいずれかに属する群落からなる。なお、それぞれの群落について平均 26 ± 21 地点 (\pm SD, $n=127$) で植生調査がおこなわれている。

それぞれの群落に出現するすべての木本樹種数に対する液果樹種数の割合を、液果樹種割合として算出した。同様に 5 つの生活型ごと、すなわち常緑高木、常緑低木、落葉高木、落葉低木、および藤本についても液果樹種の割合を算出し、ブートストラップ法 (BCa 法, 1000 回繰り返し) によってそれぞれの 95% 信頼区間を求めた。各群落ごとに液果の平均種子サイズを求めた。

対象とした木本樹種の総数は 1041 種であり、そのうち液果樹種は 585 種であった。一つの群落には平均 94 ± 47 種 (\pm SD, $n=127$) の木本種が出現した。任意の 2 群落の組み合わせにおいて、出現するすべての木本樹種数に対する共通種数の割合をすべての組み合わせについて求めると、その平均値は 0.11 ± 0.12 (\pm SD, $n=8001, _{127}C_2$) であり、共通種の割合が 3 割を越える組み合わせは全体の 1 割程度しかなかった (図 2-2)。

2-3. 結果

2-3-1. 各群落における液果樹種の割合

群落ごとの液果樹種割合は、平均 0.58 ± 0.15 であった (\pm SD, $n=127$, 最大値 0.89, 最小値 0.26)。各地方における液果樹種割合の平均値は、小笠原の 0.77 ± 0.04 (\pm SD, $n=5$) から北海道の 0.49 ± 0.08 (\pm SD, $n=14$) まで南の地方から北方へむかって、すなわち緯度の増加にともなってほぼ単調に減少

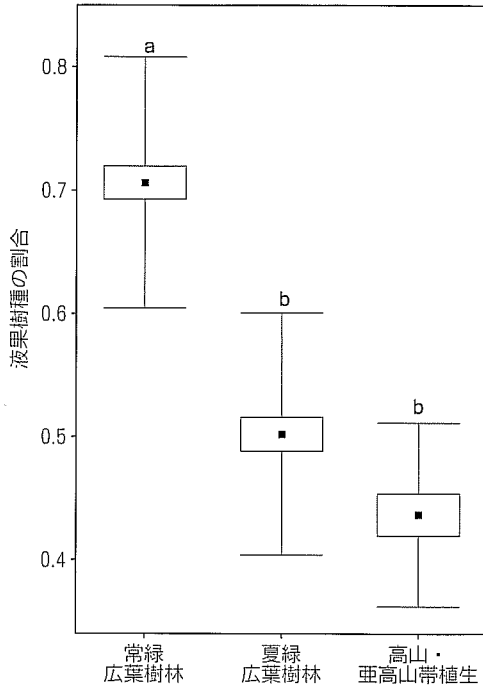


図2-4. 液果樹種割合の植生タイプごとの平均値
エラーバーは標準偏差を、ボックスは標準誤差を表す。異なる添え字を付したものは、有意差があることを示す (Tukey-Kramerの方法, $\alpha = 0.05$)。

した(図2-3)。三つの植生タイプごとに平均値を算出した場合、常緑広葉樹林の液果樹種割合 (0.71 ± 0.10 , $n=57$) は、夏緑広葉樹林 (0.50 ± 0.10 , $n=51$) や高山・亜高山帯植生 (0.44 ± 0.07 , $n=19$) よりも有意に高かったが、夏緑広葉樹林と高山・亜高山帯植生の間には有意差は認められなかった (Tukey-Kramerの方法, $\alpha = 0.05$, 図2-4)。生活型ごとに液果樹種割合を算出すると、落葉性の樹種では割合が低い傾向にあり、とくに落葉高木での割合は0.37で、その他の生活型の値に比べて有意に低かった (ブートストラップ法で算出した95%信頼区間によって判定, 図2-5)。

表2-1および表2-2には、すべての樹種、および液果樹種のみを対象にした場合について、三つの植生タイプごとに出現種数の多い上位10科を示した。すべての樹種を対象にした場合、いずれの植生タイプでもバラ科とツツジ科が上位を占めた (表2-1)。カエデ科、カバノキ科、およびマツ科の樹種は夏緑広葉樹林と高山・亜高山帯植生に数多く出現した。液果樹種のみについて集計した場合にも、バラ科がすべての植生タイプで最多の種数であった (表2-2)。そのほかスイカズラ科、モチノキ科、ニシギギ科、クスノキ科、およびウコギ科も、いずれの植生タイプにおいても上位10科のなかに挙げられた。アカネ科、クワ科、およびクマツヅラ科は、常緑広葉樹林に特異的に数多く出現した。ツツジ科は常緑広葉樹林では上位10科に入らなかったが、残りの植生タイプでは数多く出現し、とくに高山・

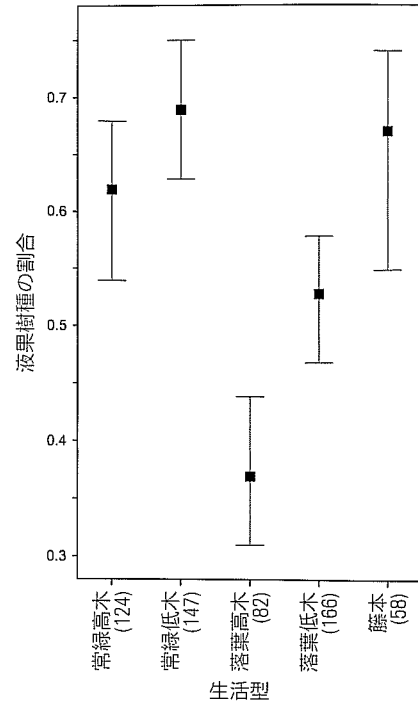


図2-5. 生活型ごとの液果樹種の割合
エラーバーは95%信頼区間を表す (ブートストラップ法で算出)。かっこ内の数字は算出の対象となったすべての樹種数を示す。

亜高山帯植生ではバラ科に次ぐ種数であった。

2-3-2. 各群落における液果の種子サイズ

合計で366種の液果樹種について種子サイズを決定した。その平均値は 4.3 ± 3.5 mm (\pm SD, $n=366$) であり、最小値は0.4 mm (イワナシ *Epigaea asiatica*)、最大値は30.8 mm (ソテツ *Cycas revoluta*) であった。群落ごとの種子サイズの平均値は沖縄の 5.1 ± 0.4 mm (\pm SD, $n=15$) から北海道の 3.0 ± 1.0 mm (\pm SD, $n=14$) まで、液果樹種割合と同様に緯度の増加とともに単調に減少した (図2-6)。植生タイプごとに集計してみると、種子サイズの平均値は常緑広葉樹林 (4.9 ± 0.5 mm, $n=57$)、夏緑広葉樹林 (4.1 ± 0.5 mm, $n=51$)、および高山・亜高山帯植生 (2.4 ± 0.8 mm, $n=19$) のいずれの間でも有意に異なっており、この順に小さくなっていった (図2-7)。

植生タイプごとの種子サイズの違いを同じ科で比較するために、三つの植生タイプのいずれにも5種以上が出現する7つの科を選び (表2-2)、植生タイプごとに各科の種子サイズの平均値を算出した。それぞれの科の平均種子サイズには、植生タイプ間で有意な差は認められなかった (Friedman test, $df=2$, $\chi^2=1.14$, $p>0.05$, 図2-8)。

2-4. 考察

各群落の液果樹種割合は緯度の増加とともに減少した (図2-

表 2-1. 各植生タイプにおける出現種数の多い科 (すべての種)

常緑広葉樹林			夏緑広葉樹林			高山・亜高山帯植生		
科名	種数	累積割合	科名	種数	累積割合	科名	種数	累積割合
バラ科	50	0.07	バラ科	73	0.12	ツツジ科	70	0.24
ツツジ科	43	0.13	ツツジ科	72	0.25	バラ科	32	0.36
アカネ科	36	0.18	スイカズラ科	38	0.31	スイカズラ科	17	0.41
クスノキ科	29	0.22	カエデ科	32	0.37	カエデ科	15	0.47
トウダイグサ科	26	0.26	ユキノシタ科	26	0.41	カバノキ科	15	0.52
ミカン科	25	0.29	カバノキ科	20	0.44	マツ科	15	0.57
ユキノシタ科	25	0.33	マツ科	20	0.46	ユキノシタ科	10	0.61
スイカズラ科	23	0.36	ニシキギ科	19	0.51	ニシキギ科	9	0.64
ブナ科	22	0.39	ブナ科	18	0.54	ヒノキ科	9	0.67
クワ科	21	0.42	クスノキ科	17	0.57	モチノキ科	9	0.70
その他88科	414	1.00	その他62科	263	1.00	その他37科	86	1.00
合計	714		598		287			

表 2-2. 各植生タイプにおける出現種数の多い科 (液果樹種のみ)

常緑広葉樹林			夏緑広葉樹林			高山・亜高山帯植生		
科名	種数	累積割合	科名	種数	累積割合	科名	種数	累積割合
バラ科	46	0.10	バラ科	64	0.21	バラ科	25	0.20
アカネ科	31	0.17	スイカズラ科	26	0.30	ツツジ科	18	0.35
クスノキ科	29	0.24	クスノキ科	17	0.36	スイカズラ科	12	0.45
モチノキ科	21	0.28	ニシキギ科	16	0.41	モチノキ科	9	0.52
クワ科	21	0.33	モチノキ科	16	0.46	ニシキギ科	7	0.58
スイカズラ科	19	0.37	ツツジ科	15	0.52	クスノキ科	6	0.63
ハイノキ科	17	0.41	ウコギ科	14	0.56	ウコギ科	5	0.67
クマツツザ科	17	0.45	クロウメモドキ科	12	0.60	ヒノキ科	4	0.70
ニシキギ科	16	0.48	ユキノシタ科	8	0.63	モクレン科	4	0.73
ウコギ科	13	0.51	ハイノキ科	8	0.66	ユキノシタ科	4	0.76
その他57科	220	1.00	その他35科	103	1.00	その他17科	29	1.00
合計	450		299		123			

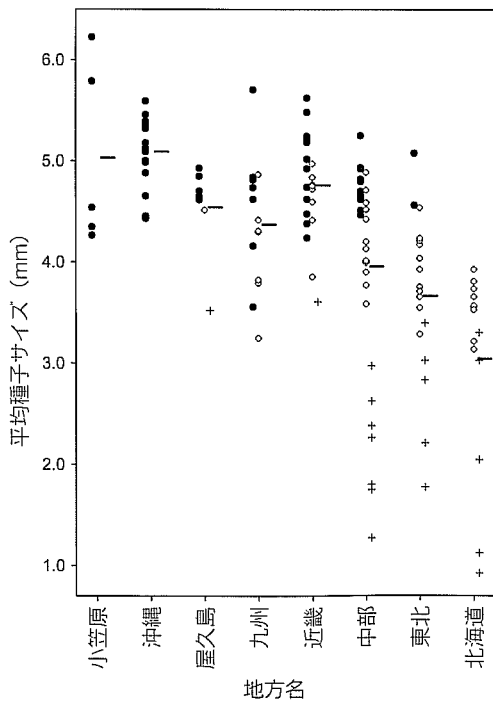


図 2-6. さまざまな群落における種子サイズの平均値
各地方を低緯度から順に並べた。●:常緑広葉樹林, ◇:夏緑広葉樹林, +:高山・亜高山帯植生, -:地方ごとの平均値。

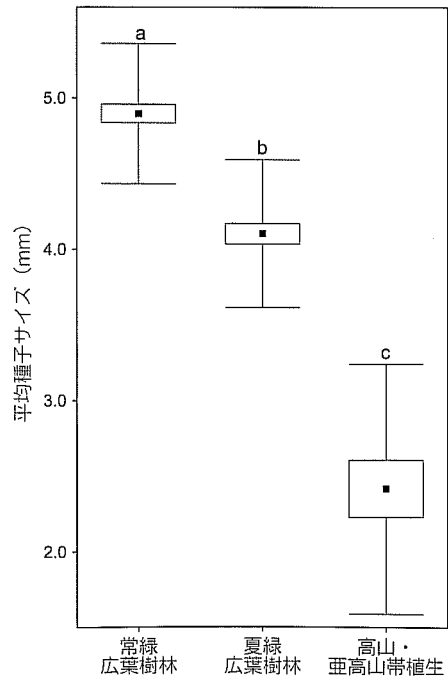


図 2-7. 種子サイズの植生タイプごとの平均値
エラーバーは標準偏差を、ボックスは標準誤差を表す。異なる添え字を付したものは、有意差があることを示す (Tukey-Kramer の方法, $\alpha = 0.05$)。

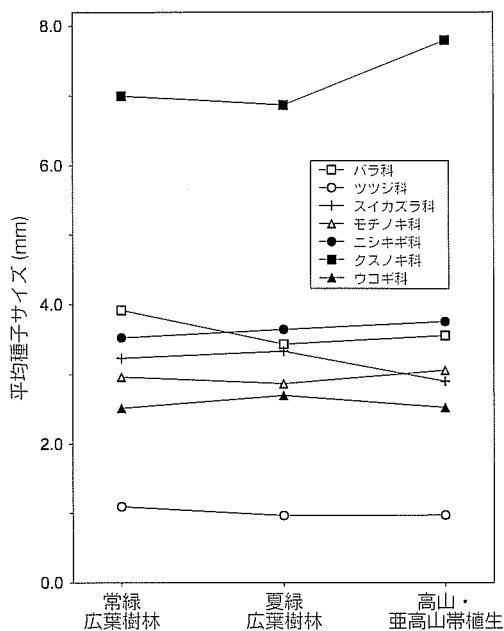


図 2-8. 主要な科の植生タイプごとの平均種子サイズ
いずれの植生タイプにも液果樹種が5種以上出現する科を選び、植生タイプごとに種子サイズの平均値を算出した。植生タイプ間には有意差なし (Friedman test, $df=2$, $\chi^2=1.14$, $p>0.05$)。

3). このことから、より温暖な環境下に成立する群落において液果樹種が多いといえ、この傾向はすでに報告されている熱帯から温帯への緯度の増加に伴う液果樹種割合の低下傾向と一致する (Willson *et al.* 1989; Herrera 2002)。夏緑広葉樹林や高山・亜高山帯植生では、カエデ科、カバノキ科、およびマツ科といった液果樹種をまったく含まない科が多く出現しており (表 2-1)、植生タイプ全体での液果樹種割合を下げ一因となっている。さらに、夏緑広葉樹林を構成する主要なグループである落葉高木の液果樹種割合がそのほかの生活型よりも低い値を示すことを考え合わせれば (図 2-5)、夏緑広葉樹林では液果樹種は高木種よりも低木種に偏る傾向にあるといえる。この傾向は、高山・亜高山帯植生にも当てはまると考えられる。亜高山針葉樹林を構成する高木種のほとんどはオオシラビソ (*Abies mariesii*) やトウヒ (*Picea jezoensis* var. *hondoensis*) といったマツ科の樹種であり、また高山帯では高木層を欠くことが多いので、高山・亜高山帯植生では液果樹種はさらに低木種に集中するといえる。

液果樹種割合と同様に、群落ごとの平均種子サイズにおいても、緯度の増加とともに値が減少する傾向が認められた (図 2-6)。しかし、液果樹種割合では差が認められなかった夏緑広葉樹林と高山・亜高山帯植生との間において、種子サイズでは差が認められた (図 2-7)。主要な科の種子サイズの平均値に植生タイプ間での差がなかったことから (図 2-8)、常緑広葉樹林から高山・亜高山帯植生に向かって群落の平均種子サイズが減少

していくことには、群落の構成種が種子サイズの小さな科に入れ替わっていくことが関連していると考えられる。高山・亜高山帯植生では、ツツジ科のように種子サイズが小さいわりには液果をつける樹種が多いといえる。

上述のことをふまえると、それぞれの植生タイプにおいて、ある動物がより多くの液果樹種の散布者として貢献するために必要な特性として以下のようなことを指摘できるだろう。高木種・低木種ともに液果樹種が多く種子サイズの平均値が大きな常緑広葉樹林では、種子散布者は樹冠部と地表の両方で積極的に活動でき、大きな種子を飲み込める体サイズをもっていることが重要であろう。対照的に、液果樹種がより低木種に集中し種子サイズの小さな高山・亜高山帯では、種子散布者が樹冠部で活動できることはあまり重要でなく、大きな体サイズをもつことの利点も薄れるかも知れない。夏緑広葉樹林は両者の中間的な性質をもつといえるが、高木性の液果樹種が皆無ではなく、また藤本がつける液果もあることから、樹冠部で活動できることは周食型の種子散布者として有効な特性であり得るだろう。

一方で、液果の種子散布者となりうる中型以上の哺乳類の分布状況は、日本国内の各地方において一様ではない。まず哺乳類相全般についての特徴として、北海道と南西諸島の哺乳類相は、本州・四国・九州とは異なる (朝日・川道 1991)。中大型の哺乳類に限れば、北海道にはニホンザルが分布せず、その他の分類群では本州に生息するものの近縁種が分布していることが多い。これに対し南西諸島では、本土との共通種はイノシシ (*Sus scrofa*) のみであり (朝日・川道 1991)、これまでに液果を採食することが報告されているテン (*Martes melampus*, Tatara and Doi 1994) やタヌキ (*Nyctereutes procyonoides*, Sasaki and Kawabata 1994) は生息していない。これらのことから、液果樹種の割合が高く平均種子サイズが大きな南西諸島域では、その散布者となりうる中型哺乳類の種数が本土に比べて少ないといえる。ニホンザルは本州、四国、および九州に加え、南日本の島嶼である屋久島にも生息している。中型哺乳類の種数が少ない南西諸島域にあって、唯一ニホンザルが生息する屋久島では、液果樹種の種子散布者としてのニホンザルの重要性はほかの地域より潜在的に大きいと予想される。対照的に、ニホンザル以外にも中型哺乳類が生息し、液果樹種がより低木に偏る本土の夏緑広葉樹林では、ニホンザルの重要性は相対的に低くなるかもしれない。また本土、とくに北日本の高山・亜高山帯においてニホンザルが活動することはまれなので、このような地域でニホンザルが液果の種子散布者となるとは考えにくい。高山・亜高山帯では液果樹種が低木に集中するので、サル以外の中型哺乳類でも多くの液果樹種にとって種子散布者となりうるだろう。

第 3 章 亜高山帯における中型哺乳類による種子散布

3-1. 緒言

前章において、群落全体での液果樹種の割合は常緑広葉樹林より低いものの、高山・亜高山帯植生においても液果樹種は少

なからず存在していることを報告した。しかしながら、一般に緯度や標高の増加とともに生物の種多様性は減少するので (Primack 1993), 高山・亜高山帯では散布者となりうる動物の種数が低緯度・低標高地域よりも少ないと想像される。これまで種子散布者としての調査例が多い鳥類でも、標高が上がると種数と生息数ともに急激に減少することが知られている (江口ら 1992; Osborne and Green 1992)。したがって温帯域の高標高地、たとえば亜高山低木林では、液果の種子は限定された動物種によって散布されていると予想される。

高山・亜高山帯植生では、液果は低木層に集中する傾向があるので (第2章), たとえ種数が限られるとしても樹上生活者ではない中型哺乳類が種子散布者として機能しうる。調査例は少ないものの、アラスカの北方林 (Ben-David *et al.* 1997) やアルゼンチンの砂漠 (Campos and Ojeda 1997) といった厳しい環境において、食肉類の動物が季節的な果実食をとまなう雑食性の食性をもつことが知られている。日本の亜高山低木林においても食肉類が液果の種子散布者として機能しているかも知れない。食肉類は一般的に同程度の体サイズの植食者と比べてより広い行動圏をもっている (Harestad and Bunnell 1979; Lindstedt *et al.* 1986)。この特徴は移動距離の増大をもたらし、長距離の種子散布を可能にする。また切歯が発達し、採食物をあまりすりつぶさない食肉類に食べられた種子は、噛み割られることなく飲み込まれる可能性が高いかも知れない。食肉類がもつこれらの行動や構造の特徴は、周食型の種子散布者としての食肉類の重要性を高めるものである。

植物の繁殖戦略からみれば、果実の形態は種子散布が成功するための重要な要因である。果実の形態は、採食者による果実の選択に影響を与え、どの動物が種子を散布しうるかを限定する (Debussche and Isenmann 1989; Mack 1993; Burrows 1994; Corlett 1996)。たとえば大型の哺乳類は、小型哺乳類や鳥類が飲み込めないような種子でも飲み込んで散布することができる (Chapman *et al.* 1992)。しかし、高山・亜高山帯植生では常緑広葉樹林や夏緑広葉樹林に比べ出現する液果の種子サイズが小さく (第2章), 果実サイズについても主要な樹種に限ってみれば寒温帯に存在する液果は暖温帯のものよりも小さい (Nakanishi 1996)。これらのことから北日本の高山・亜高山帯植生では、果実と種子のサイズが、中型哺乳類とくに食肉類による果実の選択に与える影響は小さいとも考えられる。

日本にも生息する食肉類、たとえばテン (Tatara and Doi 1994), タヌキ (Sasaki and Kawabata 1994), キツネ (*Vulpes vulpes*, Bermejo and Guitian 2000), およびアナグマ (*Meles meles*, Pigozzi 1992) といった動物が果実を採食することが知られている。これらの動物は日本において低地から山岳地帯まで広く分布しているが、亜高山帯における種子散布者としての報告はほとんどない。この章では、野外での自動撮影装置を使った観察、フン分析、および果実形態の測定に基づいて、東北地方の亜高山低木林における食肉類による液果の種子散布について報告する。どの食肉類が亜高山低木林において液果の種子散布者として機能しているか、果実形態は食肉類による果実の選択に影響を与えるかという2点について検討した。

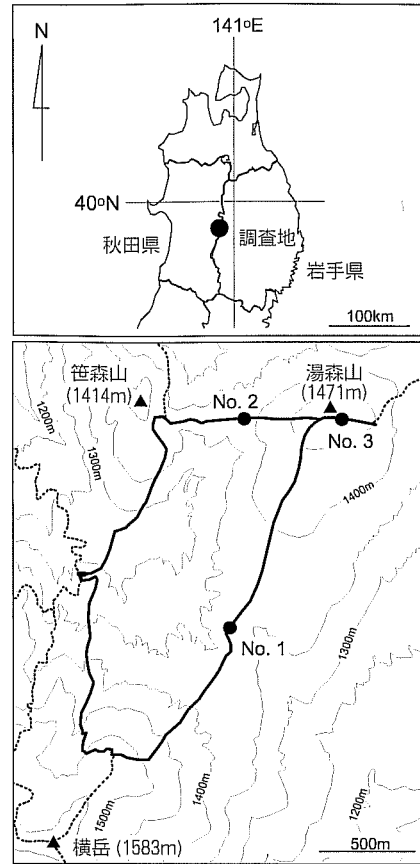


図3-1. 東北地方の亜高山帯における調査地の位置および詳細図
下図において凡例は以下のとおり。——：調査路 (延長5.7 km), ----: 登山道, ●: 自動撮影装置 (3台)。

3-2. 調査方法

3-2-1. 調査地の概要

亜高山帯での調査は、岩手県と秋田県の県境に位置する奥羽山脈の湯森山 (標高 1472 m) および横岳 (1583 m) の周辺でおこなった (図3-1)。調査地の位置はおよそ北緯 39 度 45 分、東経 140 度 45 分である。湯森山の約 3 km 北に位置する笹森山 (1541 m) での観測によれば、年平均気温は 0.9°C であり、月平均気温は 1 月の -12.6°C から 7 月の 14.5°C まで変化する (大谷ら 1995)。この地域では 10 月下旬から翌年の 5 月下旬まで降雪が見られる。頂上付近の風衝地では冬期間の積雪は 1 m 程度しかないが、湯森山東斜面に生育するオオシラビソ林では 3 m 以上の積雪が見られる (Kajimoto *et al.* 1998)。一般的に積雪は 7 月あるいは 8 月頃まで部分的に残る。

この地域はチシマザサ (*Sasa kurilensis*) にほぼ一面を覆われており、その中にミネカエデ (*Acer tschonoskii*), ミヤマハンノキ (*Alnus maximowiczii*), およびミネザクラ (*Prunus nipponica*) といった落葉広葉樹や、キャラボク (*Taxus cuspidata* var. *nana*) やアカミノイヌツゲ (*Ilex sugerokii* var. *brevipedunculata*) といった常緑樹が点在している (写真3-1)。ハイマツ (*Pinus pumila*)

やミヤマネズ (*Juniperus communis* var. *nipponica*) といった矮性低木が山頂部ではよく見られる。いずれも樹高が2 mから3 mを超えることはほとんどない。

3-2-2. フンの採集と分析

湯森山, 笹森山, および横岳の三つの山頂をめぐる登山道を調査路に設定した(総延長5.7 km, 図3-1下)。1999年と2000年の無積雪期, すなわち1999年6月11日から11月15日および2000年6月2日から11月2日において, 調査路を週に一度巡回し, 哺乳類のフンを採集した。フンの採集位置をGPS受信機(マゼラン, GPS310)によって記録し, フンの長さで最大直径をメジャーで測定した。ナイロンメッシュ(0.526 mm)でフンを濾し, 種子を取り出して種ごとに数えた。種子の同定が不確かな場合は, インキュベータで発芽させ実生を育ててから確認した(気温23°C, 2000 lx)。種子以外の内容物についてもできる限り同定した。

3-2-3. 自動撮影装置による動物相の記録

フンの採集と同時期において, 調査路における動物の出現を自動撮影装置によって記録した。調査路沿いに撮影装置を設置して地域の哺乳類相を記録する試みは, たとえば van Schaik and Griffiths (1996) によっても報告されている。3台の自動撮影装置を湯森山の周辺とその南向き斜面に設置した(図3-1下)。自動撮影装置とは, 赤外線センサー(秋月電子通商, 焦電型赤外線センサー ver. 2)と35 mmコンパクトカメラ(リコー, LX-55 W DATE)を組み合わせたものである(写真3-2)。センサーとカメラを三脚に取り付け, 地上30 cmに設置した。センサーから距離4 m, 挟角5度の円錐形の感知範囲内に動物が入ると, 赤外線を検知してシャッターが切れる。写真には撮影日と時刻が分単位で写し込まれる。登山者を撮影することを避けるため, カメラを挟むように登山道沿いの前後2 m, 高さ1 mに追加のセンサー2台を設置した。いずれかの追加センサーが作動すると, 撮影装置は約10秒間作動しない。多くの食肉類に効果があるとされる魚介類の腐敗物(Smith *et al.* 1994)を誘引物として使用した。

動物が現れて装置が作動すると, 数分間のうちに何枚かの写真が連続して撮影されることが多かった。このような同じ動物を撮影した一連の写真を1回の出現と数えた。撮影間隔が1分以上あいている場合は別の出現とした。

3-2-4. 果実形態の測定

調査地内に生育する液果のうち, 40個以上の成熟果実を採取できた18種について果実の形態を測定した。この18種の内訳は, 多年生草本5種, 常緑低木5種, 落葉低木5種, および落葉樹3種である。調査地ではほかに7種の液果植物を見つけることができたが, 調査期間中には少数の果実しか見られなかったため形態測定の対象にはしなかった。果実と種子の生重, 乾重(80°C, 48時間), および直径, 果実あたりの種子数について測定をおこなった。果実と種子の生重および乾重の測定にあたっては, 30個から1400個のサンプルを使った。オオバスノ

キ (*Vaccinium smallii*) やコケモモ (*Vaccinium vitis-idaea*) といった微小な種子をもつものではサンプル数が多くなった。果実や種子の直径測定にあたっては, 30個以上のサンプルを使った。ただし, オオカメノキ (*Viburnum farcatum*) の種子では20個, ベニバナイチゴ (*Rubus vernus*) の果実では12個について測定した。果実や種子サイズの指標として, 互いに直交する三つの直径を掛け合わせたものの三乗根 (Mean cubic diameter, MCD) を採用した(第2章を参照)。果実の生重あるいは乾重と種子のそれらとの差し引きから, 果肉の生重および乾重を求めた。果実全体に対する果肉の割合を, 生重および体積について求めた。

3-3. 結果

3-3-1. 動物の出現状況

自動撮影装置によって合計599コマの動物写真を得た。その内訳を表3-1に示した。6種の哺乳類と3種の鳥類が撮影されたが, 撮影枚数の77.5%を食肉類のテン (*Martes melampus melampus*) が占めた(写真3-3)。鳥類については地面を歩いているところが偶発的に撮影されたものであり, この地域の鳥類相を記録できたわけではない。その他の哺乳類の撮影枚数は, いずれも4%を下回った。ネズミ類としたものは, 分布域や形からヒメネズミ (*Apodemus argenteus*) かアカネズミ (*A. speciosus*) であると思われた。出現頻度についてみると, テンは合計127回出現し, 他の3種の食肉類(キツネ, タヌキ, オコジョ *Mustela erminea*) に比べると非常に高い頻度であった。2年の調査期間をとおしてテンは撮影され, その出現頻度に明確な季節変化は認められなかった(図3-2a)。テンの出現のほとんどは(89.0%), 湯森山頂上付近に設置した2台の撮影装置(No.2およびNo.3)で記録された。

3-3-2. フン分析

合計で141個のフンを採集した(1999年に71個, 2000年に70個)。フンの大きさや形からすべてテンのものであると判断した。フンの直径と長さの平均はそれぞれ 10.1 ± 2.8 mm および 54.3 ± 26.5 mm であった (\pm SD, $n=49$)。半数強(62.4%)のフンが調査路の北東部, すなわち撮影装置No.1とNo.2の間で採取された。

およそ62%のフンが何らかの種子を含んでおり, 木本8種と草本3種が同定された(表3-2)。残りの38%のフンは, 昆虫やカエルの破片, 小型哺乳類の体毛や骨といった動物由来の組織だけを含んでいた。フンあたりの種子の種数は, 平均 1.1 ± 0.4 種であった (\pm SD, $n=87$)。1999年と2000年では果実の種構成が異なっており, たとえばキャラボクやミネザクラの種子は2000年だけに高頻度に出現した。サルナシ (*Actinidia arguta*) は調査路周辺には生育していないが, 両年においてフンから取り出された。一般的にいつて本種は標高900 mから1000 m以下に成立するブナ-ダケカンバ林でよく見られるが, そのような場所は調査路から少なくとも2 kmは離れている。タケシマラン (*Streptopus streptopoides* var. *japonicus*), ベニバナイチゴ, およびミヤマネズの種子も両年ともにみられた。ミヤマオダマキ

表 3-1. 登山道に設置した自動撮影装置によって記録された動物

種名	写真枚数	出現頻度
哺乳類		
テン	464 (77.5)	127 (57.7)
ネズミ類*	20 (3.3)	19 (8.6)
オコジョ	8 (1.3)	3 (1.4)
ノウサギ	6 (1.0)	3 (1.4)
キツネ	5 (0.8)	5 (2.3)
タヌキ	5 (0.8)	2 (0.9)
鳥類		
カヤクグリ	66 (11.0)	42 (19.1)
ヒンズイ	15 (2.5)	12 (5.4)
ノゴマ	10 (1.7)	7 (3.2)
合計	599 (100)	220 (100)

出現頻度：同じ個体が連続して撮影された場合、一連の写真を一回の出現と数え、1分以上の間が開いた場合は別の出現とする。2年間の調査（3台×310日間）での合計値を示す。カッコ内の数字はそれぞれの合計に対する百分率を表す。*アカネズミまたはヒメネズミと思われる。

表 3-2. 東北の亜高山地帯においてテンのフンによって散布された種子：出現頻度とフンあたり平均種子数

種名	科名	生活型	出現頻度	フンあたり平均種子数	
				1999年	2000年
キャラボク	イチイ科	低木	0.21	- (0)	28.3 (30)
タケシマラン	ユリ科	草本	0.12	168.8 (12)	159.6 (5)
ミネザクラ	バラ科	低木	0.11	- (0)	25.0 (16)
ベニバナイチゴ	バラ科	〃	0.09	19.8 (11)	2.0 (1)
オオカメノキ	スイカズラ科	〃	0.06	18.0 (9)	- (0)
サルナシ*	マタタビ科	藤本	0.04	59.3 (3)	56.0 (2)
ミヤマネズ	ヒノキ科	低木	0.03	8.5 (2)	7.0 (2)
ナナカマド	バラ科	〃	0.02	- (0)	25.0 (3)
オオバスノキ	ツツジ科	〃	0.01	8.5 (2)	- (0)
ミヤマオダマキ*	キンボウゲ科	草本	0.01	207.0 (1)	- (0)
マイヅルソウ	ユリ科	〃	0.01	2.0 (1)	- (0)

各植物種を出現頻度の高い順に並べた。出現頻度：2年間で採集したすべてのフン数に対する種子を含んでいたフン数の割合。フンあたり平均種子数の算出に際し、個々のフンの大きさは考慮していない。カッコ内の数字は種子を含んでいたフン数を示す。*サルナシは調査地内に生育していない。*果肉をもたない。

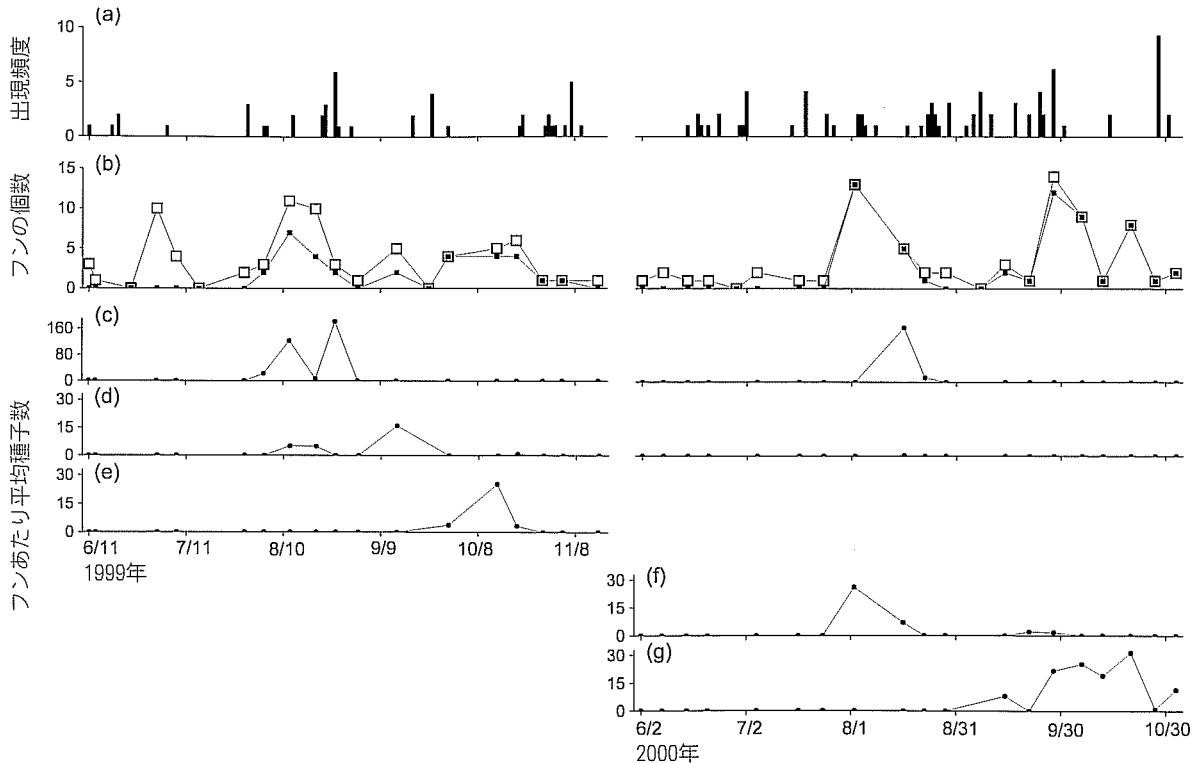


図 3-2. テンの出現頻度、フンの個数、および主要な樹種のフンあたり平均種子数

(a) 自動撮影装置によって記録されたテンの1日あたり出現頻度、(b) 採集したすべてのフンの個数(□)と種子を含んだフンの個数(■)、(c-g) 順にタケシマラン、ベニバナイチゴ、オオカメノキ、ミネザクラ、およびキャラボクのフンあたり平均種子数。

(*Aquilegia flabelata* var. *pumila*)の果実は袋果に分類され果肉はもたないが、その種子が1999年に1度だけフンから取り出された。

種子を含んだフンは、両年ともに8月上旬以降に採取された(図3-2b)。主要な5種についてフンあたり種子数の季節変化をみると、それぞれの種は季節の変化にあわせて順に採食されていた(図3-2cからg)。たとえば1999年では、8月上旬から

10月中旬にかけてタケシマラン、ベニバナイチゴ、およびオオカメノキと順に利用されていた。キャラボクの果実は2000年9月下旬から11月上旬にかけて、ほかの種に比べて長期間にわたって採食された。

3-3-3. 果実形態の比較

果実サイズの種ごとの平均値は6.1 mm から17.8 mm まで変

表 3-3. 東北の亜高山低木林においてテンに採食された液果と採食されなかった液果の形態的特徴

採食	種名	生活型	果実			種子			果肉		種子数	果肉生重の割合(%)	果肉体積の割合(%)
			生重(g)	乾重(g)	サイズ(mm)	生重(mg)	乾重(mg)	サイズ(mm)	生重(g)	乾重(g)			
+	マイツルソウ	ph	0.24	0.05	7.2	19.0	9.5	3.1	0.20	0.03	1.9	84.6	84.3
+	ミヤマネズ	es	0.26	0.12	8.0	0.8	0.7	1.1	0.25	0.10	15.2	86.4	87.6
+	オオカメノキ	ds	0.26	0.03	7.5	51.5	31.0	4.5	0.21	<0.01	1.0	80.4	78.8
+	オオバスノキ	ds	0.35	0.03	8.5	0.5	0.4	1.2	0.35	0.03	9.4	98.6	97.6
+	ナナカマド	dt	0.40	0.12	9.1	4.4	2.9	2.1	0.38	0.10	3.7	95.9	95.6
+	キャラボク	es	0.42	0.09	8.7	56.7	37.0	4.6	0.36	0.05	1.0	86.5	85.3
+	タケシマラン	ph	0.46	0.02	9.1	5.5	2.4	1.7	0.41	<0.01	9.1	89.2	94.2
+	ミネザクラ	ds	0.50	0.10	9.9	80.3	57.0	5.5	0.42	0.04	1.0	84.0	83.0
+	ベニバナイチゴ	ds	2.19	0.36	17.8	6.9	4.7	2.3	2.00	0.23	28.3	91.1	93.7
-	コシアブラ	dt	0.12	0.03	6.1	17.0	7.5	3.3	0.08	0.02	2.0	70.1	67.9
-	ミズキ	dt	0.14	0.07	6.2	63.0	44.3	4.6	0.07	0.03	1.0	53.3	59.0
-	コケモモ	es	0.14	0.01	6.9	0.4	0.3	0.9	0.14	0.01	8.8	97.6	97.7
-	ツルツゲ	es	0.15	0.04	6.7	9.5	7.2	2.6	0.11	0.01	4.0	74.3	75.5
-	アカミノイヌツゲ	es	0.15	0.06	6.7	10.4	7.5	2.7	0.11	0.03	4.1	71.8	73.7
-	ハリブキ	ph	0.15	0.03	6.9	11.3	6.0	2.9	0.13	0.02	2.0	85.3	85.5
-	ユキザサ	ds	0.34	0.09	8.0	27.0	11.5	3.5	0.26	0.05	3.0	76.0	75.9
-	ツルリンドウ	ph	0.72	0.08	12.3	1.7	0.9	1.4	0.64	0.04	46.9	89.0	92.9
-	サンカヨウ	ph	1.04	0.15	13.2	63.0	21.7	4.4	0.73	0.03	4.9	70.2	81.1

テンに採食されたもの(+)とされなかったもの(-)のそれぞれについて、果実生重の小さなものから順に並べた。生活型、ph:多年生草本、es:常緑低木、ds:落葉低木、dt:落葉樹。

表 3-4. テンに液果を採食された種と採食されなかった種の形態比較

	採食された種 (n=9)		されなかった種 (n=9)		p*	
	中央値	25%-75%	中央値	25%-75%		
果実						
生重(g)	0.40	0.26 - 0.46	0.15	0.14 - 0.34	0.058	+
乾重(g)	0.10	0.03 - 0.12	0.07	0.04 - 0.08	0.4	n.s.
サイズ(mm)	8.7	8.0 - 9.1	6.9	6.7 - 8.0	0.058	+
種子						
生重(mg)	6.7	4.4 - 51.5	11.3	9.5 - 27.0	0.8	n.s.
乾重(mg)	4.7	2.4 - 31.0	7.5	6.0 - 11.5	0.9	n.s.
サイズ(mm)	2.3	1.7 - 4.5	2.9	2.7 - 3.5	0.8	n.s.
果肉						
生重(g)	0.36	0.25 - 0.41	0.13	0.11 - 0.26	0.058	+
乾重(g)	0.05	0.03 - 0.10	0.03	0.02 - 0.04	0.2	n.s.
果実あたり種子数	3.7	1.0 - 9.4	4.0	2.0 - 4.9	0.9	n.s.
果肉生重の割合(%)	86.5	84.6 - 91.1	74.3	70.2 - 85.3	0.030	++
果肉体積の割合(%)	87.6	84.3 - 94.2	75.9	73.7 - 85.5	0.058	+

* Mann-Whitney's U-test, ++: p<0.05, +: p<0.1, およびn.s.:有意差なし。

異があり、全体の平均値は 8.8 ± 3.0 mm であった (\pm SD, $n=18$, 表 3-3)。種子サイズの種ごとの平均値は 0.9 mm から 5.5 mm まで変異した (平均値 2.9 ± 1.4 mm, $n=18$)。ベニバナイチゴの果実がもっとも大きく、生重は 2.9 g, サイズは 17.8 mm であった。種子で最大のものはミネザクラであり、生重は 80.3 mg, サイズは 5.5 mm であった。これら 2 種は両方ともテンに採食された。テンに採食された 9 種では、果実全体の生重に対する果肉生重の割合がいずれも 80% を上回っており、とくにオオバスノキやベニバナイチゴでは 90% を超えていた。ただし、テンに採食されなかったコケモモでも果実全体に対する果肉の生重や体積の割合が 90% を超えていた。

U 検定 (Mann-Whitney's test) によってテンに採食された種とされなかった種を比べたところ、果肉生重の割合で有意差が認められ、採食された種の方が大きな値を示した (表 3-4)。や

や弱い有意性ではあるが、果実の生重とサイズ、果肉の生重、および果肉体積の割合においても差が認められた。すなわち、テンはより大きく果肉の豊富な果実を選択する傾向があるといえる。種子に関する項目、すなわち生重、乾重、サイズ、および種子数ではいずれも差がなかった。

3-4. 考察

自動撮影装置による観察とフン分析によってこの地域の亜高山低木林においては、食肉類のうちテンが液果の種子散布者として機能する主要な動物であることが明らかになった。テンは食物の現存量 (利用のしやすさ) に応じて採食物を選択し、代替食物への柔軟性を示すとされている (Tatara and Doi 1994)。本研究においても、調査年によって採食された果実の種構成が大きく異なっていたことや (表 3-2)、主要な果実の種子が季節

の変化に応じて順にフンから取り出されたことを考えると(図3-2)、テンが利用可能な果実を日和見的に採食していることがうかがえる。たとえばキャラボクやミネザクラの種子は2000年にフンからよく取り出されたが(表3-2)、調査中の観察ではこの年にはこれらの果実、とくにキャラボクが豊作であった。

高標高地では、積雪の長期化や秋期の霜・降雪といった年変動の激しいイベントによって、植物の生長期間が短くなり果実の生産量が減少することが知られている(Kudo 1993; Molau 1993)。積雪量が年によって大きく変動することはよく知られているが(Daimaru and Ikeda 1996)、このことは果実生産量の変動要因となりうる。一方で、調査期間を通じてこの地域でのテンの活動が確認された(図3-2a および b)。テンの日和見的な採食、すなわち採食品目の柔軟性は、果実生産量が大きく年変動する環境において、豊作年におけるテンによる果実採食量や散布種子量を増大させると考えられる。また、サルナシの種子がテンのフンから取り出されたことによって2 km以上の長距離散布が示唆された。北日本におけるテンの行動圏に関する資料はないが、高緯度地域に生息するテン属では、行動圏は5 km²以上になることが報告されている(Powell 1994)。Hickey *et al.* (1999)では、アメリカテンは500 m以上の長距離散布をおこなうとされている。ニホンテンも同様に、亜高山低木林の構成樹種にとって長距離散布者として機能しているかも知れない。

果実形態の比較によって、種子に関する形態的特徴はテンによる採食物の選択に影響しないことが明らかになった(表3-4)。調査地で最大の種子サイズをもつのはミネザクラ(5.5 mm)であり、この果実はテンに採食された。テンに採食された種子のサイズはほかの調査地からも報告されているが、それらの最大値はミネザクラの種子サイズよりもはるかに大きい。すなわち、イヌガヤ(*Cephalotaxus harringtonia*)では16 mm × 10 mm (Tatara and Doi 1994)、カキノキ(*Diospyros kaki*)では10 mm (楠井・楠井 1999)である。この事実によってテンはこの地域に存在する最大の種子よりも大きなものを飲み込むことが可能であり、この調査地では種子の大きさはテンによる種子散布を妨げる要因とはならないことがうかがえる。

種子サイズとは対照的に、テンはより果肉の多い種を選択する傾向が認められた。テンによって採食された種はされなかった種に比べ、より大きく果肉の多い果実をもっていた(表3-4)。調査地にはないサルナシも微小な種子を含む大型の果実をつけるので(果実18 mm, 種子2 mm, 加藤ら 2000)、上記の果肉を好む傾向と一致する。また、今回は果肉の化学成分についてのデータがないものの、キャラボクの果肉(仮種皮)は甘みが強く糖質を多く含むと予想されるので、テンによる採食を促進する要因となったかもしれない。日和見的で果肉を好む食性をもつテンは、亜高山低木林において果肉に富む果実をつける樹種にとっては、重要な種子散布者となりうるだろう。哺乳類が採食物として果実を選択する際、より果肉の多いものを好む傾向は、熱帯でも(Leighton 1993)温帯でも(Herrera 1989; Bermejo and Guitian 2000)報告されている。果肉の多い果実を採食すれば栄養を取りこむ効率を上げることができるので

(Wrangham *et al.* 1993)、動物の採食行動において可食部位である果肉を好む傾向は普遍的な現象といえる。このことは寒冷的な亜高山帯においても、液果植物の種子散布戦略において果実形態が依然として重要であることを示している。

第4章 屋久島と東北地方におけるニホンザルによる種子散布

4-1. 緒言

第1章で述べたように、霊長類による種子散布についての研究はおもに熱帯雨林でおこなわれており、林冠層での哺乳類バイオマスの大半を占める霊長類は森林の更新に大きな影響を与えていると考えられる(丸橋 1996)。常緑広葉樹林や夏緑広葉樹林といった垂直構造の発達した環境において、果実を採食し一次散布者として機能するためには、樹上で活発に活動できることが必要である(第2章)。前章で明らかにしたように、植生高の低い亜高山低木林においては、テンが液果の種子散布者として機能していた。照葉樹林におけるテンの種子散布者としての機能を指摘した報告もあるが(楠井・楠井 1999)、国内の森林において林冠層での活動がより活発な中型哺乳類は、ニホンザル(*Macaca fuscata*)であると思われる。以降の章では常緑広葉樹林や夏緑広葉樹林を調査地に選び、ニホンザルの種子散布者としての特性を検証していく。

日本に生息する土着の霊長類は、ヒトを除けばニホンザルだけである。ニホンザルにはホンダザル(*M. fuscata fuscata*)とヤクシマザル(*M. fuscata yakui*)の2亜種がある。ヤクシマザルは南日本の屋久島にのみ生息している。屋久島では、林冠層を積極的に利用する中型哺乳類はヤクシマザルのみである(調査地の概要を参照)。屋久島の西部海岸域では、ヤクシマザルは一次林と二次林が混在する照葉樹林に生息しており、採食する果実の種数は50を超える(Agetsuma 1995; Hill 1997)。これらの事実から、屋久島の照葉樹林においてヤクシマザルがさまざまな液果植物の種子散布過程に大きな影響を与えていると予想される。

一方でホンダザルは、とくに北日本のものは、もともと高緯度に生息するサルとして知られる。北日本の夏緑広葉樹林においても高木種や藤本を含めた液果植物は生育しており、林冠層で活動できることは有効な散布者として機能するために必要な条件であると思われる(第2章)。これまでに、直接観察によっておもに秋期にニホンザルがさまざまな液果を利用することが明らかにされており(Nakayama *et al.* 1999)、このことはニホンザルの生息北限地を含む冷温帯林においても彼らが液果の種子散布者として機能していることを予想させる。しかし、北日本においてニホンザルのフンによって散布される種子相を明らかにした研究例はいまだない。

種子散布者としてある動物を評価するには、まず最初にどの植物種をどれぐらい散布しているかを明らかにする必要がある。この章では、屋久島の常緑広葉樹林と東北地方の夏緑広葉樹林を調査地として、ニホンザルのフンによって散布される植物種と種子の量を報告する。

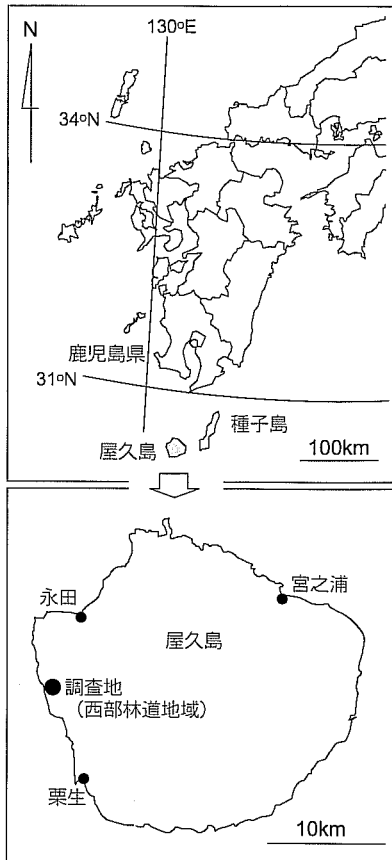


図 4-1. 屋久島における調査地

4-2. 調査方法

4-2-1. 屋久島における調査地の概要

屋久島は鹿児島県佐多岬から南方へ約 60 km に位置し、周囲約 100 km のほぼ円形をしている。調査地は西部の海岸域である（北緯 30 度 20 分，東経 130 度 30 分，標高 50 m から 300 m，図 4-1）。年間降水量は 2620 mm，年平均気温は 21.0 度である（田川 1980）。この地域は世界自然遺産，森林生態系保護地域，および国立公園特別保護地区に指定され，良好な自然環境が残されている。国割岳（標高 1323 m）の西斜面にみられる原生的な森林の垂直分布は，世界的にも貴重である（写真 4-1）。この地域には，人家は存在せず県道（通称，西部林道）が縦断するのみである。林内ではタブノキ (*Machilus thunbergii*)，バリバリノキ (*Litsea acuminata*)，スダジイ (*Castanopsis sieboldii*) といった常緑広葉樹，イヌビワ (*Ficus erecta*) やヤクシマオナガカエデ (*Acer morifolium*) といった落葉広葉樹が見られる（写真 4-2）。アコウ (*Ficus superba* var. *japonica*) やギョボク (*Crataeva religiosa*) といった熱帯性の樹種も生育している（写真 4-3）。ただし，戦後の頃には開拓集落が存在し，炭焼きをおこなっていたことが知られている（写真 4-4）。そのため，一次林と二次林が混在し，マテバシイ (*Lithocarpus edulis*) に代表されるシイ・カシ類やモクダチバナ (*Ardisia sieboldii*) では萌芽再生した個

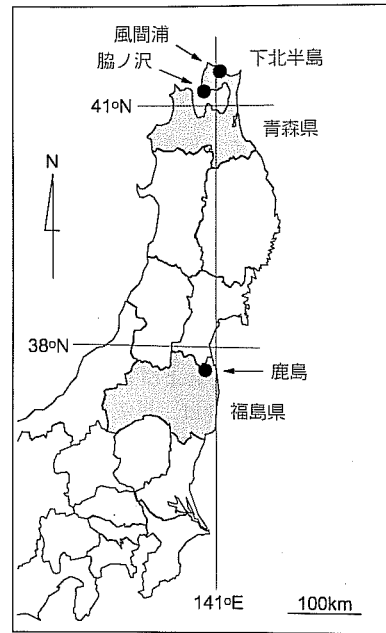


図 4-2. 東北地方における調査地

体がよく見られる。

この地域に生息する哺乳類は，ネズミ類，コウモリ類，およびモグラ類の小型種を除くと，ヤクシカ (*Cervus nippon yakushimae*)，ヤクシマザル，およびコイタチ (*Mustela itatsi sho*) のみであったが，移入されたと思われるタヌキが近年みられるようになった。ヤクシマザルは海岸部から山頂部にまで分布している (Hanya et al. 2003)。西部林道地域では 20 群以上が連続して生息しており，ニホンザル生息地の中で最も高い密度をもっている (Takasaki 1981)。この地域のサルは良好な自然状態を保ってきたが，近年では観光客の餌やりによる餌付きが心配されている (杉浦ら 1997)。

4-2-2. 東北地方における調査地の概要

東北地方においては，鹿島と下北半島の 2 地域で調査をおこなった (図 4-2)。鹿島地域は福島県の北東部，阿武隈高地の北部に位置し (北緯 37 度 42 分，東経 140 度 50 分，標高 100 m から 580 m)，原町市，鹿島町，および飯館村を含む。飯館村にある測候所の観測によれば，月平均気温は 1 月の -1.4°C から 8 月の 22.0°C まで変化し，年平均気温は 9.8°C ，年間降水量はおおよそ 1300 mm である (気象庁ウェブページ，<http://www.data.kisho.go.jp/>)。この地域では，スギ (*Cryptomeria japonica*) 植林地，伐採跡地，農地，およびコナラ (*Quercus serrata*)・アカマツ (*Pinus densiflora*)・モミ (*Abies firma*) が優先する二次林がモザイク状に存在する。集落の周辺には放棄された桑畑が点在しており，サルにとって好適な採食場所となっている。この地域は，東北地方の太平洋側ではニホンザル生息地の南端である (今木ら 1998)。

本州の最北端である青森県下北半島では，脇ノ沢 (北緯 41

表 4-1. 屋久島西部地域でニホンザルのフンによって散布された種子の出現頻度とフンあたり平均種子数

種名	科名	生活型	出現頻度	種子数 (±SD)
アコウ	クワ科	高木	0.52	456±617
ヒメイタビ	"	藤本	0.47	323±374
ハマヒサカキ	ツバキ科	低木	0.32	277±286
ヒサカキ	"	"	0.26	284±370
シマサルナシ	マタタビ科	藤本	0.23	60±69
イヌビワ	クワ科	低木	0.20	58±76
シラタマカズラ	アカネ科	藤本	0.17	29±32
サカキ	ツバキ科	低木	0.11	51±77
コバンモチ	ホルトノキ科	高木	0.05	8±7
シャシャンボ	ツツジ科	低木	0.04	18±13
イタビカズラ	クワ科	藤本	0.03	82±43
ハナガサノキ	アカネ科	"	0.03	10±10
バリバリノキ	クスノキ科	高木	0.03	2±1
フカノキ	ウコギ科	"	0.02	12±1
ノブドウ	ブドウ科	藤本	0.02	11±6
ギョウジャノミズ	"	"	0.02	7±7
オオムラサキ	クマツツラ科	低木	0.02	2±0
モッコク	ツバキ科	高木	0.02	71±70
リュウキュウイチゴ	バラ科	低木	0.02	21±12
ツタ	ブドウ科	藤本	0.02	16±10
ヤマモモ	ヤマモモ科	高木	0.02	16±11
タイミンクチバナ	ヤブコウジ科	低木	0.02	11±2
モクダチバナ	"	高木	0.02	9±8
トベラ	トベラ科	低木	0.02	3±3
ボチョウジ	アカネ科	"	0.02	2
トキワガキ	カキノキ科	高木	0.02	1
アカメガシワ*	トウダイグサ科	"	<0.01	188
ニガキ*	ニガキ科	"	<0.01	23
カクレミノ	ウコギ科	"	<0.01	17
クロキ	ハイノキ科	"	<0.01	11
クスノキ	クスノキ科	"	<0.01	4
ミカン属の一種	ミカン科	低木	<0.01	2
エビツル	ブドウ科	藤本	<0.01	1
不明種			<0.01	2

各樹種を出現頻度の高い順に並べた。フンの平均生重15.3gfwをもとに、フンあたり平均種子数を算出。出現頻度：すべてのフン数に対する種子を含んでいたフン数の割合。*果肉をもたない。

表 4-2. 東北地方の2地域（鹿島と下北）でニホンザルのフンによって散布された種子の出現頻度とフンあたり平均種子数

種名	科名	生活型	出現頻度	平均種子数 (±SD)	
				鹿島	下北
サルナシ	マタタビ科	藤本	0.55	166±215	905±1029
マタタビ	"	"	0.28	992±764	1408±1299
ヤマブドウ	ブドウ科	"	0.19	27±25	20±32
ミツバアケビ	アケビ科	"	0.16	98±71	2
ウラジロイチゴ	バラ科	低木	0.14	2522±1787	299±328
クマヤナギ	クロウメモドキ科	藤本	0.09	4±3	108±88
マツブサ	マツブサ科	"	0.09	3±3	4±2
ムラサキシキブ	クマツツラ科	低木	0.08	30±31	29±19
クワソ	クワ科	"	0.07	142±114	-
クワ	"	"	0.05	39±29	-
モミジイチゴ	バラ科	"	0.05	470±196	-
ミズヒキ*	タデ科	草本	0.03	9±3	366±298
キブシ	キブシ科	低木	0.03	8±9	-
コシアブラ	ウコギ科	高木	0.03	85±49	-
ヤマボウシ	ミズキ科	"	0.02	-	11±9
イネ*	イネ科	草本	0.01	1±1	-
アオハダ	モチノキ科	高木	<0.01	174*	-
ガマズミ	スイカズラ科	低木	<0.01	-	3
クマノミズキ	ミズキ科	"	<0.01	1	-
ツルウメモドキ	ニシキキ科	藤本	<0.01	-	2
サクラ属の一種	バラ科	高木	<0.01	1	-

各樹種を出現頻度の高い順に並べた。フンの平均体積13.9mlをもとに、フンあたり平均種子数を算出。出現頻度：すべてのフン数に対する種子を含んでいたフン数の割合。*果肉をもたない。*フン全体の種子数を示す（フンの体積を測定できなかったため）。

メッシュ(0.526 mm)を使って水洗し種子を取り出したのち、種ごとに計数した。採集したフンの合計数に対するある種の種子を含んだフンの数を、その種の出現頻度として算出した。フンの平均生重あたりの種子数を、フンあたり種子数と定義した。

東北地方では、2000年と2001年の7月から11月にかけて林道沿いや農地の周辺で3週間に一度、できるだけ新鮮なフンを採集した。屋久島とは違いやや乾燥したフンを採集することもあったので、フンの生重ではなく体積をメスシリンダーに水浸することによって測定した。ナイロンメッシュを使って種子を取り出し、種ごとに計数した。鹿島と下北の両地域で採集したフンの合計数に対するある種の種子を含んだフンの数を、その種の出現頻度として算出した。フンの平均体積あたりの種子数を、フンあたり種子数と定義した。2000年と2001年のデータを合わせて解析した。

4-3. 結果

4-3-1. 屋久島における散布種子相

合計132個のフン塊を分析し、そのうち131個(99.2%)のフン塊に何らかの種子が含まれていた。19科34種の種子が取り出され、このうち液果樹種は17科31種であった(表4-1)。フンあたりの種数は平均2.8±1.4種(±SD, n=131)であり、フンの生重は平均15.3±9.1g(±SD, n=132)であった。出現頻度で上位を占めるのはクワ科のアコウとヒメイタビ(*Ficus thunbergii*)、およびツバキ科のハマヒサカキ(*Eurya emarginata*)とヒサカキ(*E. japonica*)であった。これら4種のフンあたり平均種子数は、いずれも数百個であった。

度09分、東経140度47分、標高50mから150m)と風間浦(北緯41度28分、東経141度06分、標高10mから60m)の2地域を調査地とした。脇ノ沢での気象観測によると、月平均気温は-0.9°C(1月)から21.6°C(8月)まで変化し、年平均気温は9.7°C、年間降水量はおよそ1260mmである(気象庁ウェブページ)。下北半島はニホンザルの生息北限地として知られている(大井ら1997)。調査地の景観は鹿島地域に似ているが、森林での優占種がブナ(*Fagus crenata*)・ミズナラ(*Quercus crispula*)・ヒノキアスナロ(*Thujaopsis dolabrata* var. *hondai*)となる(写真4-5)。

サルによる農作物被害(水稻や畑作物)が鹿島と下北の両地域から報告されており(大井ら1997)、人家の周辺にまでサルが出現する。脇ノ沢では農地全体を取り囲むような、大規模な電気牧柵が設置されている(写真4-6)。鹿島・下北の両地域ともニホンザル生息地の自然度は、屋久島に比べると非常に低いといえる。

4-2-3. フンの採集と分析

屋久島では、1995年8月から9月、10月から1996年2月、および6月から10月の9ヶ月間と2003年10月から2004年5月にかけての8ヶ月間において、ヤクシマザル個体を直接観察し新鮮なフンを採集した。フンの生重を測定したのち、ナイロン

もっとも高頻度に出現したアコウは高木種であるが、出現頻度が0.05より大きな樹種はアコウを除きすべて低木か藤本であった。

4-3-2 東北地方における散布種子相

2000年と2001年の2年間で182個のフンを得た。その内訳は鹿島地域で107個、下北半島で75個である。フンの体積は平均 13.9 ± 7.3 ml (\pm SD, $n=163$)であった。およそ87%のフンが何らかの種子を含んでおり、16科21種の種子が取り出された(鹿島で18種、下北で12種、表4-2)。このうち液果樹種のもは、14科19種であった。フンあたりの平均種数は、鹿島で 2.4 ± 1.5 種(\pm SD, $n=99$)、下北で 1.9 ± 0.8 種(\pm SD, $n=59$)であった。出現頻度が0.03よりも大きな種はすべて低木か藤本であり、5種の高木種はいずれも比較的低い頻度で出現した。サルナシとマクタビ(*Actinidia polygama*)は両地域ともに最も高い頻度で出現し(0.25以上の出現頻度)、ヤマブドウ(*Vitis coignetiae*)、ミツバアケビ(*Akebia trifoliata*)、ウラジロイチゴ(*Rubus phoenicolasius*)、およびクマヤナギ(*Berberis racemosa*)がこれに続いた。これらはいずれも低木あるいは藤本であった。マクタビ属やキイチゴ属ではフンあたりの種子数が数百を超えていた。

4-4. 考察

屋久島では、アコウ、ヒメイタビ、およびイヌビワのクワ科の3種が高頻度に出現した。とくにアコウについては、ヤクシマザルの嗜好性が高いことが指摘されている(Maruhashi 1980)。これらの3種はいずれもイチジク属に分類される。イチジク属の樹種はコバチ類を利用した送粉機構を維持するために、林分全体でみるといずれかの個体が年間を通じて結実しているという特徴をもつ(井上2001, 大谷未発表)。このことも上記樹種の種子が高頻度に出現する理由の一つかもしれない。

ヤクシマザルのフンのなかに高頻度で出現した樹種は低木や藤本が多かった。しかし採食行動に対する直接観察では、シロダモ(*Neolitsea sericea*)、クスノキ(*Cinnamomum camphora*)、トキワガキ(*Diospyros morrisiana*)、およびバリバリノキといった高木種の果実をホホ袋に貯めたあと、種子だけ吐き出し散布することが確認された(ホホ袋散布, 第5章を参照)。このようなホホ袋散布とフンによる散布をあわせれば、ヤクシマザルは低木・藤本に加え高木の液果樹種にとっても散布者として機能しているといえる。

東北地方で高頻度に出現した低木種・藤本種は、いずれも林縁、林道沿い、および伐採跡地でふつうに見られ、鹿島・下北の両地域のサルはこのような森林の開けた場所で盛んに採食していることが示唆された。マクタビ属の2種やウラジロイチゴではフンあたりの種子数が非常に多いので、上記のような人為の影響を強く受けたような場所においてニホンザルは種子散布者として機能していると考えられる。

東北地方でのフン分析において、高木種の出現頻度は比較的低かった。高木種の出現頻度が低いことはアコウを除けば屋久島での傾向と一致するものの、ヤクシマザルでみられるような

高木性樹種に対するホホ袋散布は、東北地方のニホンザルにおいては知る限り報告されていない。藤本性の液果種が高頻度で利用されていることから、この調査地においてもニホンザルが樹冠部で盛んに採食していることが推察される。東北地方において高木性の液果樹種があまり多く出現しなかった要因として、まず夏緑広葉樹林では潜在的に高木性の液果樹種が少ないことが挙げられるが(第2章)、東北地方での調査地はいずれも人為の影響を強く受けており自然度の高い森林が少ないことも挙げられるだろう。また、東北地方での調査地は夏・秋期に限られていることも注意すべきであるが、ほかにニホンザルの採食物として出現しうるのは初夏に結実するイチゴ類が主であると予想され、通年の調査をおこなったとしても高木種の種子が少ないという今回の結果が大きく変わることはないと思われる。北日本のニホンザルが高木性の液果樹種の種子散布にどれほど貢献しうるかは、白山山地のような良好な森林環境での散布種子相と比較し検討する必要があるだろう。しかし、東北地方では農作物被害をおこし人為と密接な関係をもったニホンザル個体群が多く、良好な森林環境に生息している個体群は残念ながらわずかである(大井ら1997)。

第5章 種子散布の各段階におけるヤクシマザルの特性

5-1. 緒言

動物によって果実が採食され最終的に種子が散布されるまでの一連の過程において、種子散布の成否に影響を与えるさまざまな要因が存在する。ここでは動物による果実の採食、動物の移動、および散布後の種子の発芽の三つに注目する。

まず、動物による果実の採食方法は、それぞれの植物種に対する動物の役割、すなわち種子散布者か種子捕食者かを決定する。前章では、フン分析によってニホンザルが散布者となりうる植物種を明らかにした。フンによる種子散布に加え、ニホンザルを含むマカク属のサルがホホ袋を使った種子散布をおこなうことが報告されている(Corlett and Lucas 1990; Yumoto *et al.* 1998)。この場合、サルは果実をホホ袋に貯めて移動したのち、果実の可食部位だけを食べて種子を吐き出す。また、霊長類は種子を散布する一方で、種子そのものを採食の対象とすることもある(Peres 1991; Gautier-Hion *et al.* 1993; Oliveira-Filho and Galetti 1996; Norconk *et al.* 1997)。種子を破壊してしまつては、樹木の更新過程に積極的に貢献することはできない。霊長類はさまざまな方法で果実を採食し、樹木の更新過程に正負両方の影響をおよぼすといえる。

つぎに、動物が果実を採食したのちどのように移動するか、どこに種子を散布するかといったことは、散布種子の空間的な分布を決定する。たとえばゴリラ(*Gorilla g. gorilla*)はベッドを作って休息する際に林冠の開けた場所を選ぶ傾向があるため、結果として光環境の好適な場所に種子を散布することになり実生の定着に貢献しているという(Rogers *et al.* 1998)。さらに、ホエザル(*Alouatta seniculus*)は寝場所の周囲に集中的にフンを落とすので(Julliot 1996)、散布された樹種の実生が空間的に偏って分布することにつながるとされる(Julliot 1997)。あ

る動物による種子の散布先が何らかの偏りをもっており、それが発芽や実生の生残に有利な場所であった場合、その動物による種子散布は植物の更新に積極的に貢献するといえる (Howe and Smallwood 1982)。しかしニホンザルでは、夜間に特定の場所で休息したり、ベッドを作って眠るような行動は知られていない。ヤクシマザルの遊動においても、種子散布に積極的に貢献すると思われる特徴が見出されるだろうか。

最後に、散布者のフンから取り出された種子は、散布者が関与しなかった種子に比べ発芽が促進される場合がある (Traveset 1998)。発芽促進によって植物の更新の可能性が高まり、種子散布のシステムがより効果的なものとなる。一方で、散布されたあとでも発芽特性が変化しなかったり、むしろ発芽率が下がる樹種も存在する (Traveset 1998)。散布後の発芽特性の変化は植物種によって異なっているといえる。また、前述のように1種類の動物が複数の散布方法、すなわちフン散布とホホ袋散布をおこなう場合もあり、散布方法によって発芽特性に与える影響が異なることが予想される。Yumoto *et al.* (1998) では、ヤクシマザルの吐き出し行動によって散布された3種の種子の発芽が促進されたと報告されている。しかし、フンによって散布された種子についてはいまだ調査例はない。フン散布とホホ袋散布のいずれにおいても発芽促進が起こるのか、2種類の散布方法は発芽に異なる影響を与えるのか、といった疑問が残されたままである。

この章ではまず、ヤクシマザルによる果実の採食方法と果実形態との関係を検証し、各樹種の果実形態が種子散布におよぼす影響について考察した。さらに、ヤクシマザルの遊動距離と種子散布の頻度、および散布地点の光環境を明らかにし、群れサイズと散布距離の関係について言及した。最後に散布種子と樹上で採取した種子を使って発芽試験をおこない、散布後の発芽特性の変化をフン散布およびホホ袋散布の両方について検証した。

5-2. 調査方法

5-2-1. ヤクシマザルによる採食行動の観察

本研究の調査地は前章でとりあげた屋久島西部の海岸地域である。合計およそ9ヶ月間にわたり (1995年8月15日から9月2日, 10月24日から1996年2月1日, および6月1日から10月29日), Ka群とKb群を断続的に追跡し採食行動を観察した。Ka群を構成していたのは8頭から11頭の個体であり、その内訳は、オトナメス4頭, オトナオス1頭から4頭, およびコドモ3頭であった。Kb群はおよそ30頭の個体から成り内訳は不明であるが, Ka群の遊動域内で頻繁に目撃されたのであわせて観察した。観察に際して果実や種子の採食・取扱い方法に注目した。サルに果実を採食された種を、種子の取扱い方法に着目し、三つのグループに分類した。すなわち、飲み込み、噛み割り、および吐き出しである。この分類は直接観察とフン分析の結果に基づいている。「飲み込み」に分類された種では、果実全体が採食された後、種子は飲み込まれフンとして排泄される。ただし、ヒメイトビ、シマサルナシ (*Actinidia rufa*), ミカン属の一種 (*Citrus* sp.), トキワガキといった比較的大型の果

実では、サルが果実をかじり、種子を含んだ果実片が地面に落とされてしまうことも観察された。「吐き出し」に分類された種では、果実全体が採食されるものの、果肉だけが飲み込まれ種子は吐き出されてしまう (写真5-1)。「噛み割り」では、果肉の処理方法は種ごとに異なるが、種子が咀嚼によって壊されてしまう。クマノミズキ (*Swida macrophylla*) やモクダチバナでは、未成熟果が高い頻度で採食され成熟果が少なくなり、結果として成熟果への採食を観察することができなかった。この2種については未成熟果での種子の取扱い方法を分析に使用した。

5-2-2. 種子散布地点の記録

前述の観察において得られたヤクシマザル個体群の遊動軌跡を地図上に記録した。その線長をプランメーターで測定し、遊動距離を算出した。観察中にフンの排泄や種子の吐き出し行動が直接目撃されたときに限り、新鮮なフンや吐き出された種子の落下場所を地図に記録した。フンは排泄時にばらけて落下することがあったが、1回の排泄によって落とされたフンはまとめて1回の種子散布と数えた。ホホ袋に入れられた種子が吐き出される場合、移動中に少数の種子が散布されることもあるが、大部分は樹上での採食や地上での休息といったサルが1カ所に留まっている状態で散布される (Yumoto *et al.* 1998)。この場合は種子は比較的狭い範囲 (数m以内) にまとまって落とされるので、これを1回の種子散布と数えた。サルの遊動軌跡と種子散布の地点が記載された地図を1haの方形区に分割し、区画ごとに軌跡長と地点数を合計した。

1996年10月28日, 29日において、種子の散布地点での相対照度を算出した。測定には2台の照度計 (ミノルタ, T-1) を使用し、1台は散布地点において、もう一方は林道上の樹冠の開けた場所において同時に照度を測定した。Ka群の行動圏と同じ地域において、林床に50m間隔で規則的に配置した18地点においても同様に相対照度を算出した。

5-2-3. 果実形態の測定

サルに果実を採食されたものについて、形態的特徴を表す以下の項目を計測した。すなわち、果実や種子の生重、果実や種子の直径、および果実あたりの種子数である。それぞれの種について20個から60個の果実あるいは種子を計測にもちいた。果実や種子サイズの指標として、果実あるいは種子の互いに直交する三つの直径を掛け合わせたものの三乗根 (Mean cubic diameter, MCD) を採用した (第2章を参照)。果実や種子の体積を算出し、果実全体に対する果肉の体積割合 (Relative flesh volume, RFV) を推定した。堅果の3種、すなわちウラジロガシ (*Quercus salicina*), スダジイ, およびマテバシイの未成熟果は、非常に薄く堅い果皮をもっているため、果皮を含めて種子サイズを測定した。シャリンバイ (*Rhaphiolepis indica* var. *umbellata*) の果実は2個の種子をもっているが、種子は強固に合着しているので2個の種子が付いた状態を一つの種子とみなして測定した。モッコク (*Ternstroemia gymnanthera*) の果実は蒴果に分類されるが、果肉様の内果皮をもっているため液果と同様に測定した。

表 5-1. ヤクシマザルによる種子の取扱い方法と果実および種子の形態的特徴

種名	SHT	果実タイプ ^a	果実			種子			SN (N)	RFV (%)
			N	生重 (g)	MCD (mm)	N	生重 (g)	MCD (mm)		
ヒメイタビ	飲み込み	イチジク状果	24	2.15	16.98	30	<0.01	1.05	549.3	87.2
アコウ	"	"	39	0.61	10.32	30	<0.01	1.06	229.0	75.5
イタビカズラ	"	"	31	0.59	10.44	30	<0.01	1.14	182.5	76.1
シマサルナシ	"	液果	20	5.15	20.25	30	<0.01	1.19	177.2	96.4
ヒサカキ	"	"	60	0.07	5.09	30	<0.01	1.38	13.3	73.2
イヌビワ	"	イチジク状果	26	1.66	15.27	26	<0.01	1.48	117.0	89.4
シャシャンボ	"	液果	60	0.15	6.48	30	<0.01	1.82	2.3	94.9
サカキ	"	"	60	0.26	7.00	30	<0.01	2.23	7.9	74.5
カラスザンショウ	噛み割り	蒴果	-	-	-	30	0.01	2.57	1.0	-
アカメガシワ	"	"	-	-	-	40	0.02	3.19	1.0	-
シラタマカズラ	飲み込み	液果	30	0.30	9.20	30	0.01	3.50	2.0	94.5
クマノミズキ (IM) ^b	噛み割り	液果	30	0.08	5.04	30	0.03	3.86	1.0	55.1
モッコク ^c	飲み込み	蒴果	30	1.17	12.84	30	0.04	4.12	3.8	87.5
ハゼノキ	噛み割り	核果	30	0.10	6.83	30	0.05	4.17	1.0	77.3
ゴンスイ	"	袋果	-	-	-	20	0.04	4.26	1.0	-
タイミンダチバナ	飲み込み	核果	30	0.11	6.01	30	0.05	4.27	1.0	64.1
トキワガキ	吐き出し	液果	31	4.00	18.87	20	0.22	5.33	4.8	89.2
ミカン属の一種	"	ミカン状果	20	31.36	35.83	30	0.13	5.49	9.5	97.1
クスノキ	"	液果	30	0.56	9.87	30	0.16	6.33	1.0	73.6
コバンモチ	飲み込み	核果	30	0.37	8.48	30	0.14	6.35	1.0	58.0
モクダチバナ (IM)	噛み割り	"	30	0.24	7.66	30	0.15	6.53	1.0	38.1
シロダモ	吐き出し	液果	30	0.55	9.65	30	0.22	7.12	1.0	59.9
シャリンバイ	噛み割り	ナシ状果	30	0.65	9.99	30	0.40	8.28	2.0 ^d	43.1
ウバメガシ (IM)	"	堅果	-	-	-	30	1.24	12.86	1.0	-
スダジイ (IM)	"	"	-	-	-	30	0.75	11.61	1.0	-
マテバシイ (IM)	"	"	-	-	-	60	1.99	15.31	1.0	-

種子のMCD (mean cubic diameter) が小さな樹種から順に並べた。SHT (seed handling techniques) : ヤクシマザルによる種子の取り扱い方。MCD (mean cubic diameter) : 互いに直行する3つの直径を掛け合わせその三乗根を求めたもの。SN (seed number per fruit) : 果実あたり種子数。RFV (relative flesh volume for whole fruit) : 果実全体の体積に対する果肉の割合。^c 佐竹ら (1989) による。^b IM (immature fruits) : 未成熟果。^e モッコクの果実は蒴果に分類されるが果肉様の組織を持っているので、液果と同様に形態の計測をおこなった。^d シャリンバイの核には二つの種子が入っているが、ここでは核をひとつの種子とみなして計測した。

果実の形態的特徴とサルによる種子の取扱い方の関係を明らかにするため、果肉様の組織をもつ20種の果実について線形判別分析をおこなった。果実形態に関する4つの変数、すなわち果実のMCD、種子のMCD、果実あたり種子数、およびRFVを分析に取り入れ、種子の取扱い方法の3カテゴリー(飲み込み、噛み割り、吐き出し)をクラス変数とした。果実や種子の生重はそれぞれのMCDと高い相関関係が認められたので、この分析には使用しなかった。統計解析にはSAS ver. 6.12 (SAS Institute Inc. 1988)を使用した。

5-2-4. 発芽試験

排便や吐き出しの行動が直接観察されたときに限り、新鮮なフンや吐き出された種子を採集した。フンをナイロンメッシュ(0.4 mm)で濾して種子を取り出した。竹内(1975)の方法に従って、休眠打破のために種子を湿らせた砂に埋め低温(およそ0°Cから5°C)で貯蔵した。イタビカズラ(*Ficus nipponica*)、アコウ、ヒメイタビ、およびシラタマカズラ(*Psychotria serpens*)については貯蔵方法についての資料を見つけないことができなかったが、近縁種を参考に取扱いを決めた。その結果、すべての種を上記の方法で貯蔵した。

いくつかの植物種については、サルによる採食が確認された

少なくとも3本の個体から果実を採集した。サルに盛んに利用されたために十分な果実を採集できなかった場合には、果実の成熟状態が同じような隣接個体から果実を採集した。消化管通過や口腔内での咀嚼が発芽におよぼす影響を明らかにするため、採集した果実から果肉を水洗して取り去り対照区とした。対照区の種子も前述と同様に貯蔵した。

1996年2月17日から12月3日のおよそ10ヶ月間、サルに散布された種子と樹上から採取した種子を使って、発芽試験をインキュベータ内(気温25°C、湿度70%、16時間6000 lx、8時間全暗)でおこなった。ペトリ皿に湿らせたろ紙を敷き、その上に種子を播いた。最初の20日間は3日から4日に一度、発芽した種子を数え、その後は2週間ごとに計測した。発芽の特性を表す二つの指標を定義した。すなわち、発芽試験に供した種子数に対する発芽した種子の割合(発芽率)と発芽した種子数の50%および75%に達するのに必要な日数(発芽日数)である。散布種子あるいは対照区のいずれかで、発芽種子数が10個に満たない種は、統計解析からは除外した。湿層冷蔵処理の期間は種によって51日から166日とばらつきがあるが、特定の種についてみれば処理期間の変異は小さかった。たとえばサカキ(*Cleyera japonica*)については、散布種子では51日から71日、対照区の種子では62日とばらつきが、処理期間の長さで発

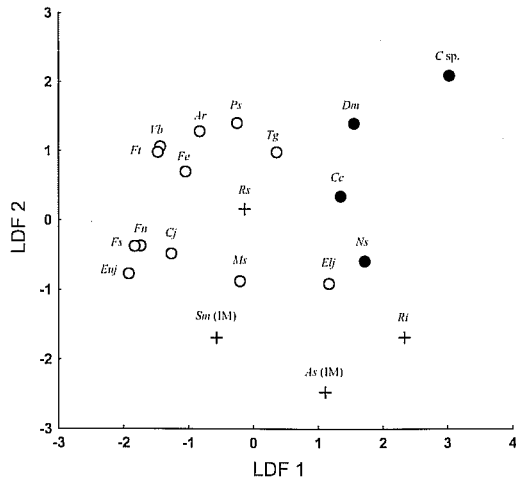


図 5-1. 液果の形態とヤクシマザルの採食方法についての判別分析 (Wilks' $\lambda = 0.24$, $F=3.63$, $p<0.01$, 事後確率誤判率推定値 = 0.17) ヤクシマザルによる種子の取り扱いを、飲み込み (○), 噛み割り (+), および吐き出し (●) の 3 通りに分類した。樹種の略号は以下の通り, Ft: ヒメイトビ, Fs: アコウ, Fn: イタビカズラ, Ar: シマサルナシ, Euj: ヒサカキ, Fe: イヌビワ, Vb: シャシャンボ, Cj: サカキ, Ps: シラタマカズラ, Sm (IM): クマノミズキ未成熟果, Tg: モッコク, Rs: ハゼノキ, Ms: タイミンクチバナ, Dm: トキワガキ, Csp.: ミカン属の一種, Cc: クスノキ, Elj: コバンモチ, As (IM): モクダチバナ未成熟果, Ns: シロダモ, Ri: シャリンバイ。

芽特性の間には関連は見出されなかった。そのため、特定の種内で散布種子と対照区の発芽特性を比較することには問題がないと判断した。

5-3. 結果

5-3-1. 果実の形態とヤクシマザルによる採食様式

採食行動に対する観察は合計で 93.4 時間にわたり、22 科 48 種の果実に対する採食を確認した。このうち 26 種の果実について形態的な特徴とヤクシマザルによる種子の取扱い方法を表 5-1 に示した。果実サイズ (MCD) の平均値は 11.61 mm ($n=20$, 5.04-35.83 mm, 堅果と裂開性の果実を除く) であり、種子サイズ (MCD) の平均値は 4.87 mm ($n=26$, 1.05-15.31 mm) であった。RFV は 38.1% から 97.1% まで変異した ($n=20$, 平均値 75.2%, 堅果と裂開性の果実を除く)。果実あたりの種子数は 1.0 個から 549.3 個まで非常に大きな変異があり平均値は 65.4 個であったが、中央値はわずかに 3.1 個であった ($n=20$)。RFV と果実サイズの間には正の相関 ($n=20$, $r=0.53$, $p<0.05$), 種子サイズとの間には負の相関が認められた ($n=20$, $r=-0.58$, $p<0.01$)。

「飲み込み」に分類された果実のタイプはさまざまであったが、すべて果肉様の組織をもっていた。すべての堅果と裂開果、および液果のいくつかの種子は噛み割られた。独特の構造を

表 5-2. ヤクシマザルに採食された 20 種の果実に対する線形判別分析: 判別関数のスコア (LDF 1, 2) と果実形態に関する 4 変数との相関係数

	LDF 1	LDF 2
果実サイズ	0.31	0.61
種子サイズ	0.86	-0.38
果実あたり種子数	-0.32	0.19
果肉の体積割合	-0.23	0.96

もった果実がみられ、たとえばリュウキュウマメガキ (*Diospyros japonica*) の種子はぬめりのある物質に包まれており、コバンモチ (*Elaeocarpus japonicus*) の種子は短い毛に覆われていた。ハゼノキ (*Rhus succedanea*) は核果に分類されるが、成熟果実の果皮は乾燥しており繊維質に富んでいた。

線形判別分析の結果を図 5-1 に示した (Wilks' $\lambda = 0.24$, $F=3.63$, 事後確率誤判率推定値 = 0.17, $p<0.01$)。表 5-2 には線形判別関数の値と果実形態に関する 4 つの変数との相関係数を示した。飲み込みと吐き出しのグループは LDF 1 (linear discriminant function 1) によって、噛み割りとその他、すなわち捕食されるか散布されるかは LDF 2 によって分けられると、図 5-1 から読みとることができる。LDF 1 の値は種子サイズと、LDF 2 の値は RFV および果実サイズと正の相関があった (順に $r=0.86$, $r=0.96$, $r=0.61$, 表 5-2)。果実サイズはどちらの判別関数の値とも相関関係がなかったため、果実サイズはサルによる種子の取扱いに影響しないことが明らかになった。この解析から、RFV は種子が散布される可能性をあげ、種子サイズは散布方法を決定する要因であることが示唆された。

5-3-2. ヤクシマザルの遊動と種子の散布地点

Ka 群の遊動時間と遊動距離の間には、以下に示す有意な回帰式が得られた ($n=25$, $r^2=0.80$, $p<0.001$, 図 5-2)。

$$L = 74.9 t \quad (L: \text{遊動距離 (m)}, t: \text{遊動時間 (h)})$$

Kb 群については追跡が不十分であるので、解析はおこなわなかった。

合計で 26 の種子散布地点を記録した (フンによる散布 20 地点, ホホ袋による散布 6 地点)。遊動軌跡を 33 の方形区に分割すると (図 5-3), 区画あたりの軌跡長は 18 m から 901 m まで大幅に変化し、平均値は 285 ± 282 m であった (\pm SD, $n=33$)。区画あたりの軌跡長と散布地点数との間には有意な正の相関が認められた ($n=33$, Goodman-Kruskal's $\gamma = 0.75$, $Z=4.77$, $p<0.001$, 図 5-4)。

種子が散布された地点の相対照度には、1.1% から 32.4% とバラツキがあり、その中央値はフン散布については 3.3% ($n=20$), ホホ袋散布については 4.8% ($n=6$) であった。対照区として測定した林床の相対照度は中央値 1.7% ($n=18$) であった。フン散布, ホホ袋散布, および対照区の 3 者の相対照度には有意差は認められなかった (Kruskal-Wallis test, $H=4.13$, $p>0.05$, 図 5-5)。相対照度が 10% 以上の明るい場所にフンが落

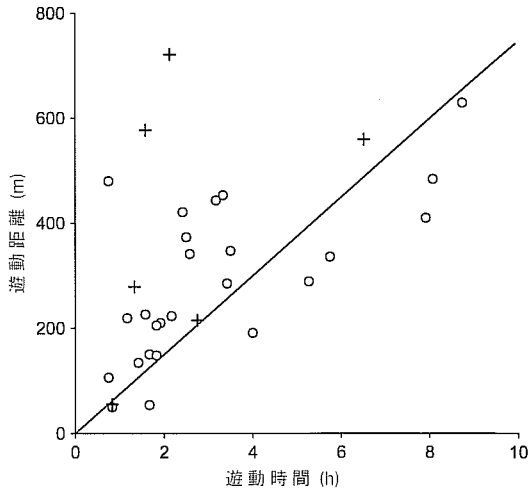


図 5-2. ヤクシマザルの遊動時間と距離の関係
○：Ka 群，+：Kb 群。Ka 群については、遊動時間 (t) と距離 (L) の間に有意な回帰直線が得られた ($L=74.9t$, $n=25$, $r^2=0.80$, $p<0.001$)。

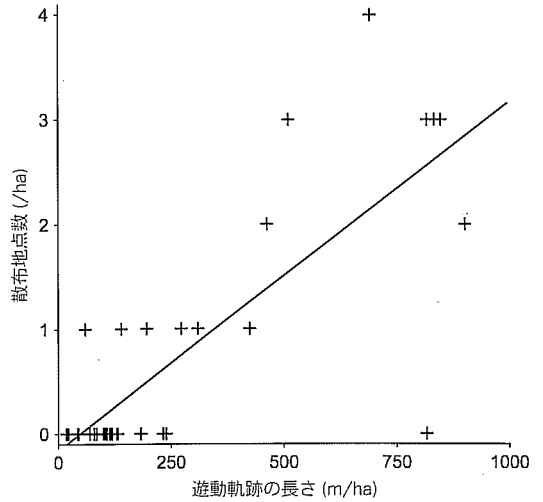


図 5-4. 方形区ごとに集計したヤクシマザルの遊動軌跡の長ささと散布地点数の関係
両者間には有意な相関が認められた ($n=33$, Goodman-Kruskal's $\gamma = 0.75$, $Z=4.77$, $p<0.001$)。フンによる散布と吐き出しによる散布をあわせて解析した。

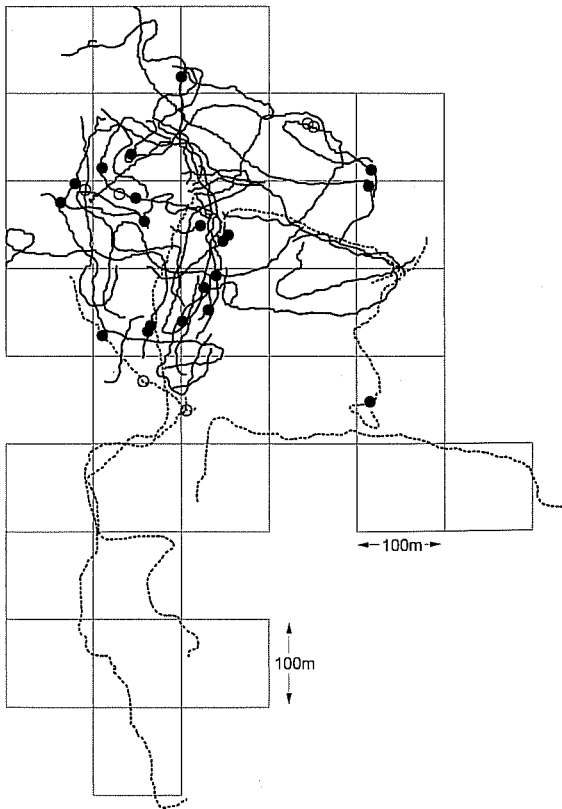


図 5-3. ヤクシマザルの遊動軌跡と種子の散布地点
●：フンの落下地点，○：種子の吐き出し地点，——：Ka 群の遊動軌跡，-----：Kb 群の遊動軌跡。全体を 1 ha の方形区に分けて解析をおこなった。

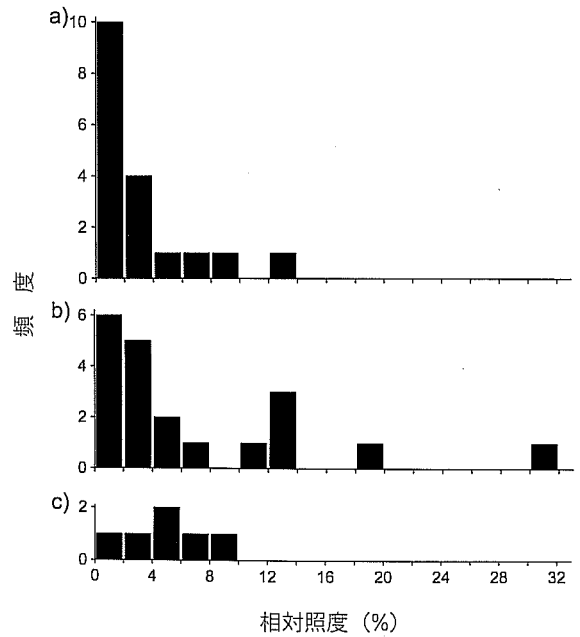


図 5-5. ヤクシマザルによる種子散布地点の相対照度
a) 林床に規則的に配置した測定地点 ($n=18$), b) フンによる散布地点 ($n=20$), および c) 吐き出しによる散布地点 ($n=6$)。3 者間には有意な差は認められなかった (Kruskal-Wallis test, $H=4.13$, $p>0.05$)。

表 5-3. 発芽率 (%) と全発芽数の 50% および 75% に達するまでの日数

種名	供試種子数		発芽率 (%)			発芽日数 (日)					
	D	C	D	C	χ^2 test	50%		75%		Mann-Whitney's U-test	Kolmogorov-Smirnov test
						D	C	D	C		
ヒメイタビ	1121	122	88.6	63.9	++	8	12	10	14	+++	+++
ヒサカキ	4702	193	47.2	26.9	++	49	33	67	164	n.s.	+++
シャシャンボ	86	137	73.3	54.0	++	6	8	8	9	++	n.s.
サカキ	464	472	10.1	2.3	++	14	15	19	26	n.s.	-
シラタマカズラ	121	68	5.8	82.4	++	40	17	46	20	+++	-
タイミンタチバナ	25	40	32.0	30.0	n.s.	33	36	43	46	n.s.	-
トキワガキ*	52	150	94.2	94.7	n.s.	15	12	17	14	+++	+
クスノキ*	360	395	11.1	2.0	++	41	17	54	32	+++	-
シロダモ*	254	131	15.4	30.5	++	41	66	52	85	+++	+++

各樹種を種子サイズ (MCD) の小さな順に並べた。D: 散布種子, C: コントロール。* 吐き出しによって散布、そのほかはフンによって散布。+: $p < 0.05$, ++: $p < 0.01$, +++: $p < 0.001$, n.s.: 有意差なし, -: 発芽数が少ないため解析できず。

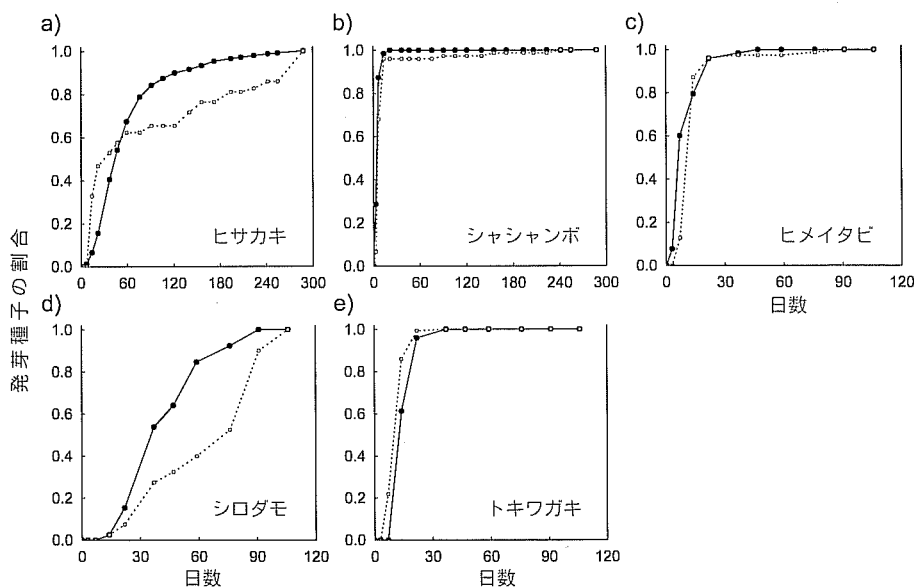


図 5-6. ヤクシマザルによって散布された 5 種の発芽過程 (発芽種子が 40 より多かったもの)
 ●: 散布種子, ○: 樹上から採取した種子。

とされることがあったが、砂利を敷き詰められた道路際や沢沿いの岩の上といった実生の生育に不適な場所が含まれていた。

5-3-3. 散布種子の発芽特性

表 5-3 には 9 種の発芽率と発芽日数を示した。このうち 6 種がフンによって、残りの 3 種が吐き出しによって散布されたものである。ヒメイタビ、ヒサカキ、シャシャンボ (*Vaccinium bracteatum*)、サカキ、およびクスノキの 5 種では、散布された種子の方が樹上で採取したものに比べ有意に高い発芽率を示した (χ^2 test, いずれも $p < 0.01$)。逆にシラタマカズラとシロダモでは散布種子の方が低い発芽率を示した (χ^2 test, いずれも $p < 0.01$)。タイミンタチバナ (*Myrsine seguinii*) とトキワガキでは、散布種子と対照区に有意差は認められなかった (χ^2 test, いずれも $p > 0.05$)。

発芽数の 50% に達する日数についてみると、ヒメイタビ、シャシャンボ、およびシロダモでは、散布種子の方が対照区に

比べ有意に少ない日数であった (Mann-Whitney's *U*-test, $p < 0.001$, 表 5-3)。逆に、シラタマカズラ、クスノキ、およびトキワガキでは散布種子の方が多くの日数を要した ($p < 0.01$, あるいは $p < 0.001$)。残りの 3 種、すなわちヒサカキ、サカキ、およびタイミンタチバナでは、散布種子と対照区に有意差はなかった。しかし、ヒサカキでは発芽数の 75% に達する日数において、散布種子 67 日に対し対照区 164 日と大きな違いがあり、Kolmogorov-Smirnov test によって有意差が検出された ($p < 0.001$, 図 5-6)。また、ヒメイタビ、シャシャンボ、およびトキワガキでは、検定では有意な結果となったが、散布種子と対照区の日数の差は数日しかなく、実質的には意味のある差とは思われなない。

上記の結果から発芽率と発芽日数ともに、散布種子の発芽が促進されたといえるのはヒサカキのみであった。シラタマカズラではともに負の影響を受けるといえ、タイミンタチバナでは全く影響を受けないといえる。

5-4. 考察

5-4-1. 果実形態と採食

判別分析の結果、果肉体積の割合 (RFV) が多いほどサルによって種子が散布される可能性が高くなることが示された。また、RFV と種子サイズの間には負の相関関係があることが明らかとなった。Lucas and Corlett (1998) によっても、カニクイザル (*Macaca fascicularis*) の種子散布において 3, 4 mm よりも小さな種子は飲み込まれ散布されることが示されている。さらに、Debussche and Isenmann (1989) では、6 mm から 8 mm 程度の大きさの種子でも果肉の割合が 100% に近くなれば、キツネやテンによって飲み込まれ散布されることが報告されている。採食や咀嚼の過程においていくらかの種子破壊はあるにしても、小種子と多量の果肉が動物による種子の飲み込みを促進させるといえるであろう。

ヤクシマザルはイスノキ (*Distylium racemosum*) の虫こぶを噛み割って内部のアブラムシを採食することが知られており、この虫こぶは最大で直径 5 cm 程度の球形をしている (Hill *et al.* 1995)。ヤクシマザルはいつも虫こぶを噛み割ることができるわけではないが (Hill *et al.* 1995)、ヤクシマザルは数 cm 程度のものなら十分に噛み割って咀嚼することができると考えられる。今回の果実形態の測定では、果実サイズが最大値であったものはマテバシイ (21.6 mm × 12.9 mm) であり、果実あるいは種子サイズが大きいだけではいずれの種もサルによる種子捕食を逃れることはできないと考えられる。

Kinzey and Norconk (1993) によれば、種子食性の 2 種類のサキ (*Pithecia pithecia* および *Chiropotes satanas*) は、クロモザル (*Ateles paniscus*) が食べる種子よりも、壊れやすく食べやすい種類の種子を選択して食べるとされている。このことは、種子の堅さが霊長類の歯による破壊 (噛み割り) を避ける要因になりうることを示唆している。また、コバンモチの種子は密な毛に覆われ、果肉をはがすのが困難である。トキワガキの種子はぬめりのある組織に覆われており、滑りやすくなっている。このような特殊な構造は、果肉とともに種子が飲み込まれる可能性を上げる、あるいは歯で噛み割られる可能性を下げることに貢献していると思われる。

さらに、マカク属のサル 2 種を含むホンコンの哺乳類は、脂質を多く含むクスノキ科やトウダイグサ科の果実を避けて採食する傾向がある (Corlett 1996)。同様の傾向は地中海地域においてもみられる (Debussche and Isenmann 1989)。これらの報告の中では、哺乳類は脂質やタンパク質の豊富な果実に含まれる二次代謝物を避けているのではないかと推察されている。これらの事実、果実の化学的な特性が採食者による選択に影響を与え、捕食を避ける手段として有効であることを示唆している。一方でヤクシマザルの採食物には、脂質が多いとされるクスノキ科の果実を含んでいる。Kinzey and Norconk (1993) によれば、南米に棲息するサキは中程度の量のタンニンを含んだ種子は食べることができるが、あまりに多いと食べられないことを報告している。さらに、チンパンジー (*Pan troglodytes schweinfurthii*) は同所的に生息する 3 種のサルが耐えられない高濃度のタンニンにも耐えることができる (Reynolds *et al.*

1998)。上記のことから、タンニンや脂質といった消化阻害物質に対する耐性は霊長類の種ごとに異なっており、採食方法に与える影響も種ごとに検証していく必要があるといえる。

5-4-2. 遊動と種子散布

ヤクシマザルの遊動時間と遊動距離の間には有意な回帰式が得られた (図 5-2)。このような比例関係は、すでに屋久島や宮城県金華山島において報告されている (Maruhashi *et al.* 1998)。ニホンザルが採食した種子の消化管内の滞留時間は平均 39 時間程度と推定されるので (次章を参照)、得られた回帰式に当てはめると、ヤクシマザルに採食された種子は排泄されるまでの間に約 2.9 km 移動すると予想される。しかしながらニホンザルは直線的に移動するわけではない。単独行動をしたり群れを渡り歩くオス個体を除けば、ニホンザル個体の行動圏は群れの遊動域内に限られる。Ka 群の場合、遊動域内で 2.9 km も移動すれば、遊動域のいずれの場所にも到達可能であると考えられる (図 5-3)。

遊動軌跡の長さや種子散布の頻度との間に正の相関関係があったこと (図 5-4)、散布地点と林床の照度との間に有意差が認められなかったことを考え合わせると (図 5-5)、少なくとも光環境についてはヤクシマザルはその利用地域にランダムに種子を散布していると予想される。

上記の 2 点、すなわち遊動域内のある地点で採食された種子は遊動域内のいずれの地点にも散布されうること、また遊動域内にランダムに散布されることを仮定すれば、より大きな遊動域をもつサル個体群に採食された方が、より遠くへ散布される可能性が高いといえる。群れの頭数が増えると遊動域が広がるということが知られている (Supriatna *et al.* 1986)。しかし、群れの頭数が増えれば 1 日あたりの遊動距離も増えるので (van Schaik *et al.* 1983)、遊動の軌跡が複雑になり、遊動域の面積と種子散布の距離との関係が線形ではなくなるかもしれない。

5-4-3. 発芽促進

ヒサカキでは発芽率・発芽日数ともにヤクシマザルのフンから取り出した種子の方が樹上で採取したものよりも発芽が促進されることが明らかとなった。これとは対照的に、ヒヨドリ (*Hypsipetes amaurotis*) によって散布されたヒサカキの種子はあまり発芽率が向上しないことが報告されている (Fukui 1995)。これらの事実から、ヤクシマザルによる採食が発芽特性に与える影響について検討してみたい。

Fukui (1995) では、ヒヨドリの消化管内に種子が滞留する時間 (消化時間) は、1 時間未満であると報告されている。ニホンザルの消化時間は 39 時間程度と推定されるので (次章を参照)、種子が動物の体温や消化液の影響をうける程度はニホンザルの方が圧倒的に大きいといえる。また、歯や砂嚢をもたないヒヨドリに比べ、歯をもつニホンザルによる採食では、種子に物理的な影響が及ぶことも多いと予想される。ニホンザルの消化管を通過する際には、種子は何らかの破壊あるいは損傷を受けることが予想される。

樹上から採取したヒサカキでは、発芽数の 50% に達する日数

では散布種子と差がなく、75%に達する日数では差があった。このことから、樹上から採取した種子は散布種子に比べて時間的により分散して発芽する傾向にある、裏返せば散布種子はより集中して発芽するといえる(図5-6)。樹冠内の部位の違いによって、種子の形成される時期がずれ種子サイズが異なるとLarcher (1995)は述べている。さらに、種子サイズの違いは発芽能力にも違いをもたらすことも指摘され(Larcher 1995)、種子の成熟に伴って種皮の厚みと発芽率が上昇することが知られている(Hutchins and Lanner 1982)。これらの事実は、一つの母樹が生産する種子の中でも、発芽にかかわる形態的・生理的な特性には変異があることを示唆している。ニホンザルによる採食が種子に物理的あるいは化学的な影響を強く与えることをあわせて考えれば、ヤクシマザルの消化管通過に際し種子は何らかの選別を受け、似たような特性をもった種子だけが排泄されると推察される。ヒサカキの散布種子でみられた発芽促進は、このような選別のために優れた発芽特性をもった種子だけが排泄された結果かもしれない。発芽率のみが上昇したヒメイタビ、シャシャンボ、およびサカキについても何らかの選別作用が働いていると推察されるが、その影響は樹種によって大きく異なると考えられる。消化管通過が発芽特性におよぼす影響については、次章でさらに詳しく考察する。

一方で、吐き出しによって散布された大型の種子、すなわちトキワガキ、クスノキ、およびシロダモの3種では、散布後の発芽特性の変化は種ごとにまったく異なっていた。ホホ袋に貯められた種子は比較的短時間で吐き出されるので、ヤクシマザルの採食から受ける影響は消化管を通過する種子よりもはるかに小さいと考えられる。しかし、ヤクシマザルが果肉を採食する際に、咀嚼によって種子が損傷を受けることはあり得るだろう。粘液質の組織に包まれたトキワガキの種子は、ヤクシマザルによる咀嚼の影響を免れることができ、散布種子と対照区の発芽特性に違いがなかったのかもしれない。ただし、Yumoto *et al.* (1998)ではヤクシマザルに散布されたシロダモは、樹上から採取した種子よりも高い発芽率を示すことを述べており、本研究の結果と一致しない。本研究とYumoto *et al.* (1998)の発芽実験では果実の採取時期や発芽床が異なっているため、このことが結果の不一致と関連していると思われるが、ホホ袋散布された種子の発芽特性については今後さらに検証していく必要がある。

第6章 種子生残率の定量的評価

6-1. 緒言

液果をつける樹種の種子散布は、散布者となる動物が果実を採食することから始まり、この採食は種子の生残に影響を与える。散布者の消化管を通過した液果の種子は、通過しなかった種子に比べて高い発芽率を示すことがある(Traveset 1998, 第5章)。この発芽促進はおもに二つの要因によってもたらされると考えられる。すなわち、果肉の除去(Izhaki and Safriel 1990; Barnea *et al.* 1991; Yagihashi *et al.* 1998, 1999)および消化管内での化学・物理的刺激である(Agami and Waisel 1988; Barnera *et al.* 1990; Izhaki and Safriel 1990; Izhaki *et al.* 1995; Traveset *et al.* 2001)。これらの要因によって発芽率が上がると、液果植物の更新に正の効果をもたらす。

しかしながら、果実の採食、すなわち種子が消化管を通過することは、いくらかの種子破壊をともなうと予想される。もし、咀嚼中や消化管内での種子破壊が強力ならば、たとえ発芽促進が起こったとしても、動物による果実の採食は種子散布の一連の過程において負の効果をもつことになる。一部の果実食性の鳥類では採食した種子のほとんどが無傷で排泄されることが報告されているが(Fukui 1995; Yagihashi *et al.* 1998; Schabacker and Curio 2000)、霊長類の場合は採食によって種子がより損傷を受けると考えられる。たとえば、歯のない鳥類に比べ、霊長類の歯による咀嚼は種子が破壊される可能性を高めるだろう。また、霊長類の消化時間は(4.4時間から50時間, Milton 1981; Lambert 1998; Remis 2000)、鳥類のもの(1.5時間以下, Barnea *et al.* 1991; Murphy *et al.* 1993; Wahaj *et al.* 1998)よりも長く、このことも消化管内で種子が死亡する可能性を高めるだろう。霊長類による果実の採食が種子の生残に与える影響を評価するためには、消化管通過にともなう種子破壊と排泄後の発芽促進の両方について定量的な調査が必要である。

ヤクシマザルは、屋久島の暖温帯林において種子散布者と種子捕食者の両方の役割をもっている(Yumoto *et al.* 1998, 第5章)。その採食物には、典型的な周食型の果実をもつハマヒサカキが含まれる(Hill 1997, 第4章)。ハマヒサカキの果実は直径5mmから6mm程度で黒紫色を呈し、2mm程度の不規則な形をした種子を内部に有している。種子が小さいことは一般的に、捕食を避け排泄によって散布されることに対して有利であるとされる。実際、3mmから4mmよりも小さな種子はマカク属のサルによって飲み込まれうまく散布されることが知られている(Lucas and Corlett 1998, 第5章)。しかしながら、このような観察例によって、飲み込まれた種子のすべてが破壊されずに排泄されることが示されたわけではない。サルの採食による種子破壊は、まずハマヒサカキのような小種子をもつ樹種で検証される必要がある。

この章では、まずハマヒサカキ種子がニホンザルの消化管を通過する割合を決定するために、果実の供試実験をおこなった。つぎに、果肉を除去した種子とサルが排泄した種子について、発芽促進の評価をおこなった。これとあわせて、発芽促進を起こす要因を解明するため、物理的・化学的な作用についても検証した。最後に、種子破壊と発芽促進の両方を考慮して、サルが排泄した種子と果実そのままの種子との種子生残率の比較をおこなった。

この章では、まずハマヒサカキ種子がニホンザルの消化管を通過する割合を決定するために、果実の供試実験をおこなった。つぎに、果肉を除去した種子とサルが排泄した種子について、発芽促進の評価をおこなった。これとあわせて、発芽促進を起こす要因を解明するため、物理的・化学的な作用についても検証した。最後に、種子破壊と発芽促進の両方を考慮して、サルが排泄した種子と果実そのままの種子との種子生残率の比較をおこなった。

6-2. 調査方法

6-2-1. 果実の採集

以下に述べる実験のフローチャートを図6-1に示した。2000年11月23日と28日において、屋久島西部の海岸林に生育するハマヒサカキ6個体から成熟果実を採集した。対象とした樹木個体は、11月21日から27日におこなった野生ヤクシマザルの観察において、果実の採食が確認されたものである。果実あた

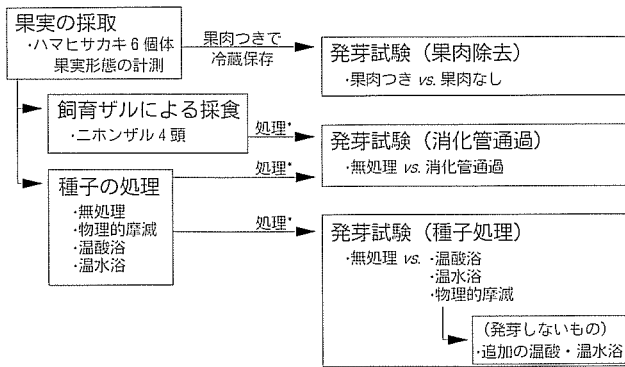


図 6-1. 果実供試・発芽試験のフローチャート
矢印は種子の流れを示す。* 果肉を除いた種子のみを湿層冷蔵処理。

りの種子数を樹木個体ごとに 60 個の果実を使って算出し、種子 50 粒あたりの乾重を求めた (80°C 48 時間)。樹木個体ごとに種子を 100 個ずつ無作為に抽出し、フォースゲージ (日本電産シンポ, FGX-5R) を使って種子の破壊抗力を測定した。ここで破壊抗力とは、種子に徐々に力を加えていき種子が壊れる瞬間の最大応力のことである。果実サンプルの半分はこのあとに述べる果実供試実験で使い、残りの半分はナイロン袋に入れて種子処理実験と発芽試験のために冷蔵庫で保存した。

6-2-2. 果実の供試実験

2000 年 12 月 5 日から 18 日にかけて、京都大学霊長類研究所で飼育されている 4 頭のニホンザルとハマヒサカキの果実を使って果実供試実験をおこなった。表 6-1 に実験に使用したニホンザルの特徴を記した。オスとメスを 2 頭ずつ、メスのうち 1 頭はヤクシマザル、オスのうち 1 頭は野生由来という内訳である。いずれも野生の個体に比べやや高齢であるが、健康状態は良好であった。これらのサルは個別ゲージ (1 × 1 × 1 m, 室温 20°C) で少なくとも 6 ヶ月間飼育されていた (写真 6-1)。サルたちは 1 日に 2 回 (およそ午前 9 時 30 分と午後 3 時)、配合飼料あるいはサツマイモを与えられていた。個別ゲージの底ははしご状になっているので、サルがフンを排泄すると、フンは床においたトレーに落ちサルには届かない。

一回の果実供試ごとに種子が 1000 個以上食べられるように、ハマヒサカキ個体の果実 80 個をそれぞれのサルに与えた。ただし、ハマヒサカキ個体 No. 3 については果実あたり種子数がほかの樹木個体よりも少なかったため、100 個の果実を与えた (表 6-2)。果実の供試を午前 8 時におこない、次のハマヒサカキ個体の果実供試を 2 日後 (48 時間後) におこなった。この時間間隔は最初におこなった果実供試の結果、すなわち最初に種子を含んだフンが排泄されてから 48 時間以内に種子を含んでいないフンが排泄されたことに基づいており、この時間間隔によって排泄された種子がどのハマヒサカキ個体のものであるか確定することができる。

24 回のすべての果実供試について (樹木 6 個体 × サル 4 個

表 6-1. 果実供試実験で使用したニホンザルの特徴

番号	亜種	性	年齢	由来 ^a	体重 (Kg)
A	ヤクシマザル	メス	25	研究所	7.3
B	ホンダザル	"	25	"	6.2
C	"	オス	18	"	9.4
D	"	"	20	野生	11.3

^a 研究所：京都大学霊長類研究所生まれ、野生：野生個体群 (広島県宮島生まれ)。

表 6-2. ハマヒサカキ 6 個体から採取した種子の物理的特徴

樹木番号	果実あたり種子数 ^a	種子の乾重 ^b (mg / 50個)	破壊抗力 ^c (N)
1	12.6	38.5 ± 3.2	8.2 ± 1.5
2	16.6	41.6 ± 2.5	9.5 ± 2.4
3	11.0	43.7 ± 1.0	9.9 ± 1.9
4	14.5	54.6 ± 1.6	10.9 ± 2.1
5	14.3	36.9 ± 1.2	7.7 ± 1.5
6	16.5	36.4 ± 0.5	10.5 ± 2.2

^a 樹木個体あたり 60 個の果実を使用、^b 平均 ± 標準偏差 (n = 4)、^c 平均 ± 標準偏差 (n = 100)。種子の乾重と破壊抗力の平均値にはそれぞれ樹木個体間で有意差あり (ともに ANOVA、p < 0.001、順に F_{5,10} = 51.5、F_{5,994} = 42.0)。

体)、食べられた果実を数え、あらかじめ算出しておいた果実あたり種子数によって摂食された種子数を算出した。午前 8 時から午後 6 時までの間、2 時間から 3 時間ごとにフンを回収し、0.6 mm のメッシュを使って種子を取り出し数えた。フンの採集作業中に排泄を観察した場合、消化時間を推定するために時刻を記録した。摂食された種子数と排泄された種子数から、24 回の果実供試について種子の排泄割合を求めた。排泄された種子には、発芽試験の前に休眠打破のために、湿らせた砂を使って 5 ヶ月間の湿層冷蔵処理を施した (2°C)。

6-2-3. 種子の処理実験

2000 年 12 月 24 日から 26 日にかけて、冷蔵庫で保存していた果実から水洗によって果肉を除去して種子を取り出し、4 種類の処置をした。すなわち、物理的摩滅、温酸浴、温水浴、および無処理 (対照区) である。物理的摩滅処理においては、樹木個体ごとに 1000 個の種子を 100 個のセラミックボール (直径 1 cm) とともに円柱型の陶器 (内径 10 cm) に入れ、ボールミルで 10 分間回転させた (120 rpm, アサヒ理科, AV-2)。温酸浴処理においては、樹木個体ごとに 500 個の種子を塩酸溶液 (pH2.5, 39°C) に 60 分間浸けた。ニホンザルの胃酸強度についての資料はないが、Faber *et al.* (1991) によればカニクイザル (*Macaca fascicularis*) の胃内容物はおよそ pH2.4 であった。さらに和 (1982) によれば、ニホンザルの体温は 38°C から 39°C とされている。温水浴処理においては、樹木個体ごとに 500 個の種子を 39°C に保った蒸留水に 39 時間浸けた。この処理時間は、供試実験によって明らかになった種子の消化管内滞留時間に基づいて決定された。無処理区として、樹木個体ごとに 800 個の種子を用意した。これらの処理の後、無処理区の種子を含めてすべての種子に前述と同様の湿層冷蔵処理を施した。

6-2-4. 発芽試験

以下に述べる発芽試験は、すべてインキュベータを使っておこなわれた(気温 25°C, 150 μ mol m⁻² s⁻¹)。2001年5月18日から12月25日までの221日間において、果肉除去の効果を明らかにするために発芽試験をおこなった(図6-1中の「発芽試験(果肉除去)」)。2001年5月18日に冷蔵庫で保存していた果実サンプルの半分から水洗によって果肉を除去し、種子を鹿沼土に播いた(樹木個体あたりおよそ1000粒)。果実の残り半分も鹿沼土に播いた(樹木個体あたり100個)。果実全体を保湿するために、3mmから5mm程度の厚さで表土をかぶせ、果肉を除去した種子についても同様にした。週に2回、発芽した種子数を記録し、発芽したものは取り除いた。

消化管通過の効果を評価するため、2001年5月18日から8月27日までの101日間において、果実供試試験でサルに排泄された種子と種子処理実験での無処理の種子を使って発芽試験をおこなった(図6-1中の「発芽試験(消化管通過)」)。湿らせたろ紙をペトリ皿に入れ、その上に種子を並べた。先に述べた発芽試験と同様に、発芽した種子を数えた。ここで無処理の種子は、果肉を除去した状態で湿層冷蔵処理を施されている点において、最初の果肉除去種子とは異なっている。

消化管を通過した種子に影響を与える要因を探るため、最初の発芽試験と同じ時期に発芽試験をおこなった(図6-1中の「発芽試験(種子処理)」)。3種類の異なる処理、すなわち物理的摩擦、温酸浴、および温水浴を施した種子をペトリ皿で発芽させた。物理的摩擦を施した種子のうち、100日後に発芽していなかったものは半分ずつ追加の温酸浴あるいは温水浴を施して、さらに113日間、発芽試験を継続した。

それぞれの処理の効果を、発芽率と発芽日数によって評価した。ここで発芽率とは発芽試験に供したすべての種子数に対する発芽した種子の割合、発芽日数とはすべての発芽種子数の50%に達するのに要する日数である。

統計解析には SAS ver. 6.12 (SAS Institute Inc. 1988) および S-Plus 6.0 (Insightful Co. 2001) を使用した。

6-3. 結果

6-3-1. ハマヒサカキ種子の物理的な特徴

果実あたり種子数は6個体のハマヒサカキの間で11.0個から

16.6個と変異が認められた(表6-2)。種子乾重は36.4から54.6 mg/50粒とばらついており、樹木個体間で有意な差があった(ANOVA, $F_{5,18}=51.5$, $p<0.001$, 表6-2)。種子の破壊抗力は平均 9.5 ± 1.2 N (\pm SD, $n=6$, 7.7-10.9 N)であったが、乾重と同様に樹木個体間で有意な差が認められた(ANOVA, $F_{5,594}=42.0$, $p<0.001$, 表6-2)。

6-3-2. 排泄された種子の割合

飼育ニホンザルによって排泄された種子の総数は、樹木個体ごとに88個から299個とばらついていた(表6-3)。ニホンザルの消化管を通過できた種子の割合は平均 $4.4 \pm 3.2\%$ (\pm SD, $n=24$) であり、飼育ザルDが食べたハマヒサカキ No. 5と6を除くとすべて7%を下回っていた。この割合には樹木個体間では有意な差が認められなかったが(Friedman test, $df=5$, $\chi^2=8.7$, $p>0.05$)、サル個体間では有意差があった(Friedman test, $df=3$, $\chi^2=12.6$, $p<0.01$, 表6-3)。排泄種子の割合は、種子の乾重および破壊抗力のいずれとも相関関係が認められなかった(ともに $n=24$, $p>0.05$, 順に $\gamma = -0.25$, $\gamma = -0.13$)。

フンの排泄行動を直接観察できたのは22個のフン塊(101個の種子を含む)についてであり、これに基づけば、種子の消化管内での滞留時間は平均 39.1 ± 3.3 時間 (\pm SE, $n=22$) と推定された。ただし、早朝の観察をおこなっていないので、この推定値は少し過大評価かも知れない。

6-3-3. 発芽促進

果肉除去の効果を検証するための発芽試験の結果、果実に入ったままの種子は発芽数の50%に達するのに145日かかった(中央値, $n=6$, 112-174日)。これに対し、果肉を取り去った種子の発芽日数は75日(中央値, $n=6$, 49-136日)であり、果肉つきのものに比べて有意に短かった(Wilcoxon rank-sum test, $n=6$, $Z=2.4$, $p<0.05$, 図6-2)。果肉つき種子の発芽率は平均 $2.9 \pm 3.9\%$ (\pm SD, $n=6$) と非常に小さく、果肉なし種子の発芽率 $32.1 \pm 16.8\%$ の方が有意に高かった(アークサイン変換後に paired t -test, $df=5$, $t=6.9$, $p<0.001$)。

消化管通過の発芽試験の結果をもとに、飼育ザルによって排泄された種子と食べられていない種子、すなわち種子処理実験での無処理の種子を比較したところ、発芽率には有意差は認め

表6-3. ニホンザルの消化管を通過したハマヒサカキ種子数の割合

樹木番号	排泄された種子数の割合(%)				中央値 ^{ns} (%)	排泄種子数
	ニホンザルA	B	C	D		
1	6.9 (1008)	1.8 (895)	2.2 (995)	5.4 (643)	3.8	143
2	6.4 (1331)	1.5 (1214)	0.7 (1288)	2.7 (1177)	2.1	144
3	6.1 (1053)	3.0 (1030)	1.8 (1007)	6.5 (921)	4.6	173
4	3.3 (1146)	0.9 (1001)	0.8 (885)	6.2 (551)	2.1	88
5	6.3 (1118)	2.8 (1075)	3.2 (1073)	16.2 (1017)	4.8	299
6	3.8 (1301)	2.8 (1234)	4.0 (1252)	11.1 (872)	3.9	231
中央値** (%)	6.2	2.3	2.0	6.4		

かっこ内の数字はサルが食べたと推定される種子数。 ** : サル個体間で有意差あり (Friedman test, $df=3$, $\chi^2=12.6$, $p<0.01$)、^{ns} : 樹木個体間で有意差なし (Friedman test, $df=5$, $\chi^2=8.7$, $p>0.05$)。

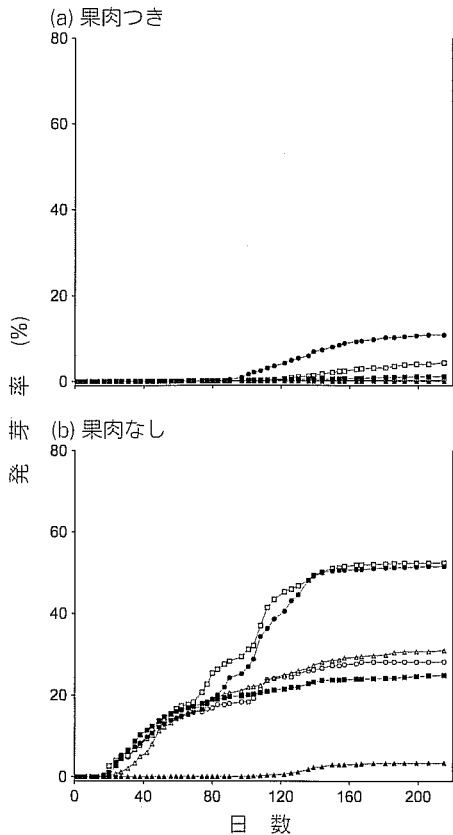


図 6-2. ハマヒサカキ 6 個体から採取した種子の発芽過程
a) 果肉つきの種子, b) 果肉を除去した種子. ○, □, △, ●, ■, および▲の記号は, それぞれ樹木個体 1 から 6 を表す.

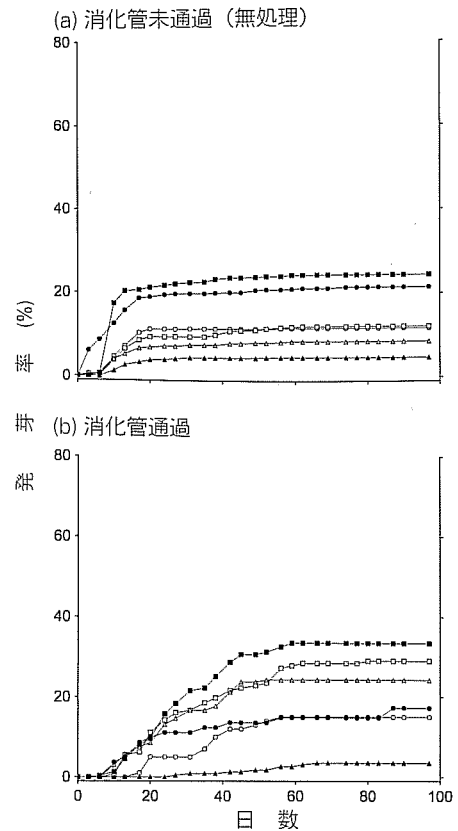


図 6-3. ハマヒサカキ 6 個体から採取した種子の発芽過程
a) 消化管を通過していない種子, b) 消化管を通過した種子. a) の種子は果肉のない状態で湿層冷蔵処理を受けているので, 図 6-2b のものとは異なることに注意. 記号は図 6-2 と同じ.

られなかったが (順に $21.2 \pm 10.1\%$, $13.7 \pm 6.9\%$, アークサイン変換後に paired t -test, $df=5$, $t=1.9$, $p>0.05$), 飼育ザルに排泄された種子の発芽日数 (中央値 27 日, 17-49 日) は無処理区のもの (同 13 日, 10-13 日) よりも有意に長かった (Wilcoxon rank-sum test, $n=6$, $Z=2.9$, $p<0.01$, 図 6-3)。

温酸浴と温水浴を施した種子は, 無処理の種子よりも有意に高い発芽率を示したが (順に $39.4 \pm 19.0\%$, $42.4 \pm 21.0\%$), 物理的摩滅を施した種子の発芽率は無処理区と違いがなかった ($4.6 \pm 2.8\%$, アークサイン変換後に個体差を考慮した Dunnett's test, $\alpha=0.05$, 図 6-4)。発芽日数については対照的に, 温酸浴と温水浴の種子は無処理区と差がなく (ともに中央値 10 日), 物理的摩滅を施した種子は差が認められた (同 18.5 日, Steel's test, $\alpha=0.05$)。物理的摩滅を施した種子のうち最初の 100 日間で発芽しなかったものは, 追加の温酸浴あるいは温水浴を施しても発芽しなかった。

6-3-4. サルによる採食が種子の生残におよぼす影響

消化管通過による発芽促進は認められなかったので, 採食による種子破壊と果肉除去による発芽促進を, 種子の生残割合に影響を与える要因としてその推定に使用した。サルによって採食されなかった種子, すなわち果肉に包まれたままの種子の生

残割合を 1.0 とすれば, 採食された種子の生残割合は 0.49 と推定された。この値は種子の消化管通過割合に, 果肉なし種子の平均発芽率をかけ, 果肉つき種子の平均発芽率で割ったものである ($0.044 \times 32.1\% \div 2.9\%$)。ブートストラップ法 (BCa 法, 5000 回繰り返す) により 95% 信頼区間を算出すると 0.14 から 1.46 となり, 採食された場合とされなかった場合の種子生残割合には有意な差が認められなかった。

6-4. 考察

果実供試実験によって, わずか数%の種子しか消化管を通過して排泄されないことが明らかになった。この割合は, 果実食性の鳥類においてはほぼ 100%の種子が排泄されることと比べると (Fukui 1995; Yagihashi *et al.* 1998; Schabacker and Curio 2000), きわめて低い値である。残念ながらほかの霊長類による種子の排泄割合について比較可能な資料はないが, ハマヒサカキのような小種子を生産する植物種にとってはニホンザルの消化管通過は種子散布過程において生残率を大きく下げるとなることは明らかである。

種子の物理的な特性, すなわち乾重や破壊抗力において樹木個体間で差が認められたにもかかわらず, 種子の消化管通過割合には個体差は認められなかった。実際, これら種子の物理的

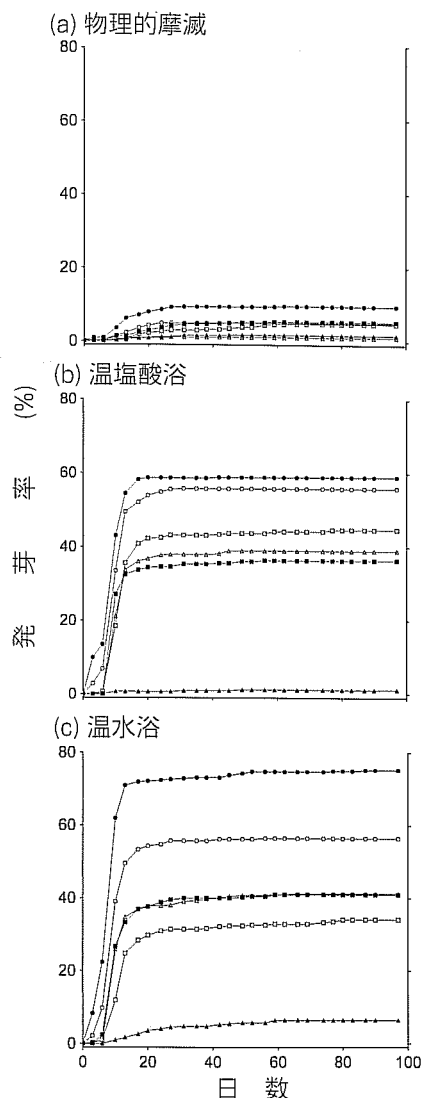


図 6-4. ハマヒサカキ 6 個体から採取した種子の発芽過程
a) 物理的な摩擦, b) 温塩酸浴, および c) 温水浴. 記号は
図 6-2 と同じ.

特性と消化管通過割合の間には、有意な相関関係が見いだされなかった。これらの結果は、種子が耐えられるよりもはるかに大きな力で無作為に種子が破壊されていることを示唆している。Hill *et al.* (1995) によれば、ヤクシマザルの咀嚼力は 200 N を超えると推定され、この力はハマヒサカキ種子の破壊抗力 (7.7-10.9 N) よりも圧倒的に大きい。さらに、鳥類がもつ砂嚢のような器官 (筋胃) はニホンザルにはない。これらのことを考慮すれば、咀嚼、つまり歯による噛み割りが種子を破壊する主な要因であると推察される。

種子の消化管通過割合には、サル个体間で有意差が認められた (表 6-3)。飼育ザル A と D のものがほかの 2 個体に比べ高い割合を示したものの、亜種や性別の違いといったサルの特性に対応した傾向は見られなかった。このようなサル个体間での種子の消化管通過割合の違いは、野外でのハマヒサカキ个体群

の更新にとってはあまり重要でないと思われる。1本の樹木个体が排他的に特定のサル个体に利用されることはないと考えられるからである。まず、ヤクシマザルはさまざまな年齢およびオスメス両方の数十頭の个体から成る群れで生活している (Maruhashi 1980; Takasaki 1981)。さらに隣り合う群れの遊動域は互いに重複する部分があり、一つの群れの遊動域も採食物の季節変化に応じてずれていくことが知られている (Agetsuma and Noma 1995)。1本の樹木个体から見れば、その果実はさまざまなサル个体に利用されると考えられる。

果肉つき・果肉なしの種子を使った発芽試験によって、ハマヒサカキの果肉は発芽にかかる日数を増やすとともに、発芽率を下げる事が明らかになった (図 6-2)。果柄を取り去ったときにできた外果皮の裂け目から成長してきた子葉がいくつか見られたとともに、外果皮の内側で絡んでしまった子葉も観察された。外果皮が発芽にとって物理的な障壁となっていることは明らかであろう。また、果汁をかけた種子は無処理の種子に比べて発芽率が低いことが報告されており (Yagihashi *et al.* 1998)、果汁そのものにも発芽を抑制する働きがあることが指摘されている。

消化管通過には発芽率を増加させる働きがないばかりか、発芽にかかる日数をのばす働きがあることが、ニホンザルの排泄した種子を使った発芽試験から明らかになった (図 6-3)。同じような発芽特性の変化、すなわち発芽率が変化せず発芽日数が増大することは、種子処理実験の物理的摩擦によっても起こり、消化管の通過はいくらかの物理的摩擦をともなっていることが考えられた。温酸浴や温水浴によって発芽率が上昇したので (図 6-4)、ニホンザルの胃酸や体温による刺激が発芽率の上昇をもたらす効果があることが示唆された。これらの結果は、ハマヒサカキ種子が散布者の消化管を通過した後に発芽促進が起こるためには、種子が比較のおだやかに取り扱われる必要があることを示している。このことは、発芽促進には種皮の摩擦が重要であるとした報告と対照的である (Barnea *et al.* 1990, 1991; Izhaki and Safriel 1990; Traveset *et al.* 2001)。

消化管通過による種子破壊と果肉除去による発芽促進は、互いに正反対の働きをする。これら二つの作用を考慮すれば、サルに採食された種子とされなかった種子の生残割合には有意差はなかった。しかしながら、野外においては自然落下した果実の果肉は菌類や昆虫によって分解されるので (Yagihashi *et al.* 1998)、果肉除去による正の効果は薄れると予想される。暖温帯林では、11月から12月に自然落下した果実でも翌春までに果肉がなくなることは起こりうると思像される。さらに、果肉がついたままの種子では、結実の年から3年間以上の長期にわたって発芽しその後も休眠が続く場合がある (Iida and Nakashizuka 1998)。本研究では発芽試験後の種子の休眠状態を明らかにしていないが、このようなことがハマヒサカキでも起こるならば、果肉つき種子の生残率が上昇することになり、果肉除去による発芽促進の効果はさらに薄れることになる。もし野生の个体群においてニホンザルによる果実の採食が負の効果をもっているとするならば、実生の段階においてサルによる種子散布が正と負のどちらの効果をもちうるのかが重要になる。

屋久島の西部林道地域では、ハマヒサカキは海岸沿い斜面や尾根上の比較的乾燥した場所に多く生育している。その実生は、海岸沿いの裸地、斜面崩壊の跡地、およびのり面に多数が発生している。このような観察をふまえると、ハマヒサカキは攪乱された明るい場所を好むように思われる。ヤクシマザルによる種子散布地点には光環境において指向性がないことを考えると（第5章）、サルによる種子散布によってハマヒサカキの実生生残率が大きく上昇することはないかもしれない。実生の段階においてもサルによる種子散布が正の効果をもたないならば、ハマヒサカキの更新過程においてサルによる種子破壊が依然として負の影響として残るかもしれない。今後、実生の生残過程についてもサルによる種子散布の効果を検証し、ハマヒサカキの更新過程におけるサルによる種子散布の意義を定量的に解明する必要がある。

第7章 総合考察

7-1. 中型哺乳類による液果の種子散布, その特性

これまでの章において、亜高山低木林でのテン、夏緑広葉樹林および常緑広葉樹林でのニホンザルによる液果の種子散布について報告した。それぞれの調査結果から明らかになったテンおよびニホンザルの液果の種子散布者としての特性について、正負の両面から整理しておきたい。

両者の共通点として、液果の採食に際し果実形態とくに果実あたりの果肉の割合が影響をおよぼすことがわかった。テンでは果実を選択する段階、ニホンザルでは種子の飲み込みあるいは吐き出しの段階において、より果肉割合の高い果実を選択していた（第3、5章）。このような採食物の選択に際し可食部位のより多いものを選択する傾向、あるいは多くの果肉に含まれた種子を散布する傾向は、すでに述べたように食肉類や霊長類を含めた複数の動物分類群において報告されている（Debussche and Isenmann 1989; Herrera 1989; Leighton 1993; Lucas and Corlett 1998; Bermejo and Guitian 2000）。このことはある動物が散布者として機能するかどうかは植物の種によってある程度決まることを意味し、豊富な果肉をつける樹種にとっては動物がもつ上記の特性は種子散布に正の影響を与える。逆に言えば、動物の嗜好にあわない果実は採食されなかったり、種子を捕食されたりする。ただし、結実の豊凶に伴って採食物の構成が年によって異なる（表3-2）といった流動的な要因や、同一の樹種でも果実形態が地域によって変異する（Hampe 2003）といった、本論文では扱わなかった問題が存在する。これらを考慮すると、液果樹種と散布者との関係は、顕花植物と花粉媒介者のような種ごとに固定した緊密な関係（Yokoyama and Iwatsuki 1998）には成り得ないだろう。

亜高山低木林において確認されたテンによる長距離移動は（第3章）、以下に述べるように、種子散布に対する正の特性として挙げることができるだろう。比較的均質な環境が広がる森林においては、指向性のない長距離散布は種子の生残率を上昇させるとはいえない（菊沢 1995）。均質な環境下では実生の生残に有利な場所は確率的にランダムに配置されていると予想さ

れるので、ただ遠くへ移動するだけでは必ずしもそのような場所に種子が散布されるとは限らないからである。しかし高山・亜高山帯では、標高の増加とともに植生帯が大きく変化し、雪田や山頂の周辺に特異的な群落が生育する。たとえばテンによって種子が散布されたミヤマネズは、山頂周辺の風衝地によく見られる。個々の山頂は少なくとも数百メートルほど互いに離れているので、たとえ指向性はなくとも数km程度の長距離散布をおこなうことは、べつ山頂へと種子が運ばれる可能性を高め、山頂周辺に生育する液果樹種にとっては生息地の拡大をもたらしかもしれない。

またニホンザル（ヤクシマザル）では、テンのような長距離散布ではなく遊動域内の利用場所にランダムに種子を散布していると予想されたが（第5章）、低木、高木、および籐本のさまざまな生活型にわたる液果樹種に対してフン（排泄）とホホ袋（吐き出し）による2種類の種子散布方法が観察された（第4、5章）。フンによる散布だけでなくホホ袋散布によってより大きな種子をもつ樹種の散布過程にまで関与することは、種子サイズの平均値が大きい常緑広葉樹林において（第2章）、ヤクシマザルの種子散布者としての価値を高めるものといえる。さらに屋久島のような成熟した森林だけでなく、東北地方でみられたように人為の影響を強く受けた場所でも種子散布者として機能できることは（第4章）、植生の復元を促進することにつながりニホンザルの重要度を一層高めるだろう。種子散布の対象とする種子サイズの幅が広いこと、原生的な環境から人為の影響を強く受けたところまで幅広い環境下において種子散布者として機能しうることの2点を、ニホンザルがもつ種子散布者としての正の特性として挙げることができるだろう。

一方、種子散布者として負の側面もテンとニホンザルの両方にみられた。まずテン属がもつ排他的行動圏（なわばり）の習性は、テンの生息密度を制限し種子散布の頻度を低下させると考えられる。テン属では同性個体間でなわばり行動がみられるので（Genovesi *et al.* 1997）、ある1本の樹木を中心と考えるとその果実を利用するのは多くて2頭（オス、メス1頭ずつ）と考えられる。実際に第3章で述べた自動撮影装置による調査において、テンの複数個体が同時に撮影されることはなく、常に単独で記録された。サルや多くの鳥類が複数個体で行動し一つの採食資源を共有することと比較すると、母樹から種子が散布される頻度が少ないように思われる。ただし、亜高山帯における低木や草本の場合には、種子が母樹に集中する程度が高木種の場合に比べて低いので、少ない頭数でも種子散布者として十分機能しうる可能性もある。このことに関する詳細な議論には、後述するように種子散布者の効果に対する定量的な評価が必要になるだろう。

またニホンザルでは、採食から排泄に至る過程での種子の破壊率が非常に高いことが明らかになった（第6章）。本論文では1樹種のみを実験的に扱ったにすぎないが、小種子に対する種子破壊の頻度の高さは、霊長類による種子散布について再考を迫るものである。種子破壊の主要因として推察された歯による咀嚼は霊長類に共通の行動であるので、これまで調査例の多い熱帯の霊長類についても考慮すべき要因である。

上述のように、テンやニホンザルは液果の種子散布者として正負の両面をもっている。しかし、これら種子散布者としての特性が、森林の分布や林分構造にまでいかに影響を与えるかという点についてはいまだ明らかでない。異なる植生帯や不連続な立地環境（たとえば山頂部）を行き来しうるテンや、森林環境と放棄農耕地を同時に利用する東北のニホンザルでは、植生の分布域や種組成を改変することができるかもしれない。このような推察は、草原と森林環境を同時に利用するゴリラについてもなされており、Rogers *et al.* (1998) はゴリラは森林の拡大に貢献しうると主張している。一方で、連続した森林が広がり複数のサル個体群が遊動域を重複させながら生息している屋久島西部では、このような明瞭な変化は期待できない。低木から高木までのさまざまな樹種を幅広く対象とし、個々のサル個体群がその遊動域内にランダムに種子を散布すれば、林分全体でみれば隙間なく種子が落とされると予想される。このような種子散布のパターンを仮定すれば、サルによって散布される樹種の林内での配置は、更新過程の初期段階である種子散布ではなく、その後の実生の定着・生残過程においてより強く規定されるのかも知れない。今後はより詳細な検証のために、樹種ごとにさらには樹木個体ごとに散布種子や実生の生残過程を追跡することが必要になるだろう。現在、アコウのマイクロサテライトマーカを開発し母樹と散布種子の空間配置を明らかにしようと試みており、サルが生息していない島嶼との比較によって、サルによる種子散布が林分構造におよぼす影響を検証できると考えている。

7-2. 今後の課題、種子散布効果の定量的評価に向けて

前節でまとめたテンやニホンザルの種子散布者としての特性について、定性的な記載や推察はできて、定量的な議論、すなわちそれぞれの特性が液果樹種の更新にどれほど寄与したかという問題に対しては実証的なデータを提示することはできていない。第6章で実験的な手法を使って試みた「種子散布の効果の定量的な評価」について、今後の課題として以降にまとめておきたい。

種子散布についての動物と植物の相互関係については、さまざまな側面から研究がおこなわれ、ある動物の散布者としての有効性や植物の繁殖戦略における適応といった点について議論されてきた。しかし、実際にある樹種の更新過程において特定の散布者がどれだけ貢献しているのか、さらに複数種の散布者を比べどの散布者がどれほど有利なのかを実証した研究はほとんどない。本来ならば、液果植物の適応的な進化といった議論は、それぞれの散布者が種子や実生の生残過程に与える影響を定量的に評価した上で展開されるべきであるが、実際の野外調査においてこのような厳密な評価に耐える資料を収集することは困難であるため、なかなか実現されていない。

種子散布者の有効性を評価する概念は、種子散布の量と質として Schupp (1993) によって提示されている。この概念を要約すれば以下のようにいえるだろう。種子散布の量とは、ある動物種によって何個の種子が散布されたかという種子の個数のことであり、種子散布の質とは動物種によって採食された種子

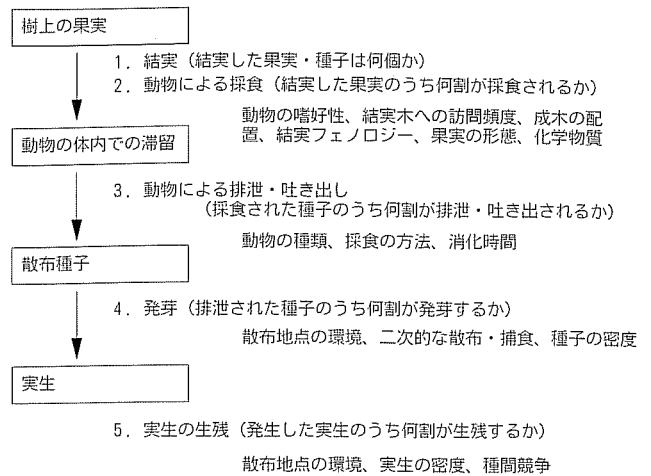


図7-1. 種子散布者の効果（量と質）を評価するために測定すべき5つの項目とそれらに影響を与える要因

（果実）のうち発芽にまで至ったものはどれぐらいかという割合のことである。たとえば、採食する種子（果実）数が多くてもニホンザルのように途中の段階における種子の死亡が高い割合で起こるなら（第6章）、種子散布の量は多くても質は低いといえる。近年では、動物による種子散布においても散布種子の空間分布が当年生実生の生残におよぼす影響を検証した例もあり（Calvino-Cancela 2002）、発芽の成否までではなく実生の生残も含めた一連の過程で散布者の効果を評価すべきと主張されている（Wang and Smith 2002）。

動物による種子散布の影響を実生の生残過程をも含めて考えるならば、種子散布の量と質を評価するためには図7-1に示す5つの項目を測定する必要があるだろう。種子散布の質を明らかにするためには、2. 動物による採食、3. 動物による排泄、4. 種子の発芽、および5. 実生の生残の各段階における割合を掛け合わせたものとなる。種子散布の量、すなわちある動物種の種子散布によって発生した実生の本数は、1. 結実した種子の総数に上述の割合をかけることによって算出できる。これらの5項目のうち、1. 結実した種子数については、樹冠の一部について果実を数えることによって樹冠全体の結実数がある程度、推定することができるだろう。また、4. 発芽率に関してはすでに多くの研究例があり、本研究でも実験室内ではあるがすでに実施している。野外において再現することも比較的容易であろう。さらに、5. 実生の生残過程の追跡は、樹木の個体群動態についての研究で一般的におこなわれており（Masaki and Nakashizuka 2002）、十分に実現可能である。しかし残りの2段階、すなわち2. 動物による採食と、3. 動物による排泄についてその割合を算出することは現時点では困難であると思われる。

まず果実の採食に関しては、これまで単木での直接観察（Jordano 1983; Coates-Estrada and Estrada 1986; 榊原 1989; Goodman *et al.* 1997）や樹冠下の採食痕によって推定する方法（Miller 1994; Voysey 1999）がとられてきた。しかしこれらの方法は、対象木の樹冠が見とせざる、採食の際に折られた枝が

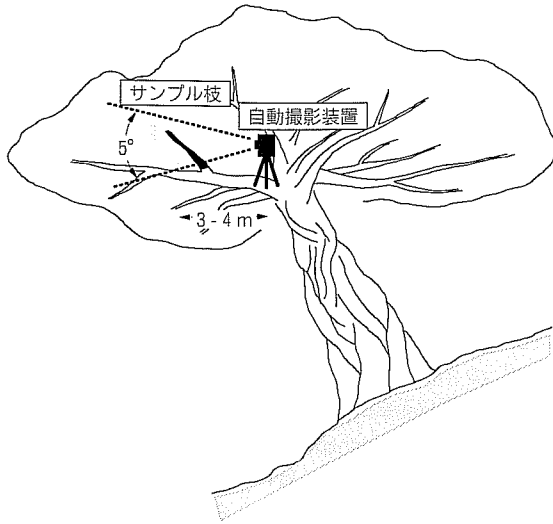


図7-2. アコウのサンプル枝に設置した自動撮影装置
Otani (2001) を改変

多数残される、樹冠下の砂地に足跡が残るといった特殊な条件下でしか実現できず、樹冠が鬱閉した林内において一般的におこなえる方法ではない。そこで、閉鎖した林冠層において動物による採食果実数を推定する方法として、自動撮影装置を提案したい (Otani 2001)。この撮影装置を屋久島西部海岸域に生育するアコウの樹冠内部に設置したところ、撮影されたサル頭数を数えることによって採食された果実数を推定できることが示唆された (図7-2, 写真7-1)。ただしこの方法においても、サルが樹冠内で活動することによって採食されずに落とされる果実数が誤差になると推察されるので、リタートラップを併用して誤差を小さくする工夫が必要である。

もう一方の動物による種子の排泄割合については第6章で扱った。第6章で明らかになったように、歯による咀嚼をおこなう哺乳類では、この段階での種子の破壊が種子散布の一連の過程においてボトルネックとなりうる。しかし、本研究を含め飼育個体を使って算出した種子の排泄割合が、野外の個体群においても適応可能かどうかを検証する必要がある。野生個体では、種子と同時に摂取される採食物の影響や他個体との社会的干渉による採食速度の変化といった要因によって、種子の排泄割合が変化する可能性がある。これを求めるには、動物個体あるいは個体群が一定の期間内に採食した果実の総数と、同期間に排泄した種子の総数を野外調査によって求める必要がある。前者については自動撮影装置での推定が可能であろうが、後者についてはやはり観察条件が整っていたりニホンザルのような昼行性の動物を対象にしなければ推定は困難かもしれない。

Balcomb and Chapman (2003) は、詳細な観察と実験的な手法によって、数種類の霊長類によって散布され発生する実生の数を推定することに成功している。ただし論文中でも述べられているように、対象とした樹種が非常に大型の果実 (16 cm) や種子 (およそ 2 cm) をつけるために、樹上での果実の計数や

採食行動の観察が容易であるといった好条件に恵まれている。しかし、従来は推察するだけであった種子散布の効果を、果実の採食から実生の発生まで定量的に評価したことは画期的である。種子散布についての研究は、定量的なデータによってその効果を実証する新たな段階に入っているといえる。今後はより多くの樹種に適用可能な手法を開発しながら、結実から実生までの一連の過程で種子散布の効果を定量的に検証し、さまざまな果樹種の生活史における種子散布者の重要性を明らかにしていきたい。

謝 辞

名古屋大学大学院生命農学研究科森林保護学研究室の柴田徹式先生には、大学院在籍時はもちろんのこと、これまでに学生の頃と変わらぬ真摯なご指導・ご助言をいただくとともに、つねに激励の言葉をお送りいただいた。本論文の製作にあたっても的確なご指摘をいただいた。改めて篤くお礼を申し上げます。肘井直樹先生、梶村 恒先生には大学院在籍時より丁寧なご指導とご支援をいただき、本論文の制作にあたり適切なご意見をいただいた。大学院在籍中には、大野義徳氏、石田 朗氏 (現愛知県)、福田秀志氏 (現日本福祉大学)、平野恭弘氏 (現森林総合研究所)、松田陽介氏 (現三重大学)、および横山昌太郎氏 (現環境省) の諸先輩方から真摯なご助言をいただいた。

名古屋大学理事の山本進一先生、総合地球環境学研究所の中静 透先生からは、本論文の制作にあたり真摯なご意見をいただいた。

森林総合研究所の三浦慎悟氏 (現新潟大学)、杉田久志氏、梶本卓也氏、小南陽亮氏 (現静岡大学)、大井 徹氏、正木 隆氏、八木橋勉氏、岡 輝樹氏、金谷整一氏、および齊藤 哲氏からは研究の遂行にご協力をいただくとともに、熱心な議論をとおして多くの示唆を受けた。小南陽亮氏には一部の種子を同定していただくとともに、未発表資料を快く提供していただいた。

京都大学霊長類研究所の渡邊邦夫氏、室山泰之氏からは屋久島観察ステーションの使用許可をいただき、霊長類研究所での実験にあたって多大なるご協力と適切なご指導をいただいた。北海道大学の立澤史郎氏からは自動撮影装置の製作法についてご教示いただいた。福島県庁の大槻晃太氏、下北野生物研究所の植月純也氏からは、それぞれ福島県と下北半島における調査地の状況についてご教示いただいた。

屋久島での現地調査にあたっては、坂口正人氏とご家族から暖かいご支援を受けた。松本 恵氏には植生データベースの構築にあたりご協力をいただいた。屋久島と東北地方で現地調査をおこなうにあたり、森林管理署、国立公園管理事務所、警察署、および地元役場のご理解とご協力をいただいた。ここに記してあらためてお礼を申し上げる。

引用文献

- Agami M. and Waisel Y. (1988) The role of fish in distribution and germination of seeds of the submerged macrophytes *Najas marina* L. and *Ruppia maritima* L. *Oecologia* 76: 83-88.
- Agesuma N. (1995) Dietary selection by Yakushima macaques (*Macaca fuscata yakui*): the influence of availability and temperature. *International Journal of Primatology* 16: 611-627.
- Agesuma N. and Noma N. (1995) Rapid shifting of foraging pattern by Yakushima Macaques (*Macaca fuscata yakui*) in response to heavy fruiting of *Myrica rubra*. *International Journal of Primatology* 16: 247-260.
- 朝日 稔・川道武男編 (1991) 現代の哺乳類学. 280pp. 朝倉書店,

- 東京.
- Balcomb S.R. and Chapman C.A. (2003) Bridging the gap: influence of seed deposition on seedling recruitment in a primate-tree interaction. *Ecological Monographs* 73: 625-642.
- Barnea A., Yom-Tov Y. and Friedman J. (1990) Differential germination of two closely related species of *Solanum* in response to bird ingestion. *Oikos* 57: 222-228.
- Barnea A., Yom-Tov Y. and Friedman J. (1991) Does ingestion by birds affect seed germination? *Functional Ecology* 5: 394-402.
- Ben-David M., Flynn R.W. and Schell D.M. (1997) Annual and seasonal changes in diets of martens: evidence from stable isotope analysis. *Oecologia* 111: 280-291.
- Bermejo T. and Guitian J. (2000) Fruit consumption by foxes and martens in NW Spain in autumn: a comparison of natural and agricultural areas. *Folia Zoologica* 49: 89-92.
- Burrows C.J. (1994) Fruit type and seed dispersal modes of woody plants in Ahuriri summit bush, Port Hills, western Banks Peninsula, Canterbury, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 32: 169-181.
- Calvino-Cancela M. (2002) Spatial patterns of seed dispersal and seedling recruitment in *Corema album* (Empetraceae): the importance of unspecialized dispersers for regeneration. *Journal of Ecology* 90: 775-784.
- Campos C.M. and Ojeda R.A. (1997) Dispersal and germination of *Prosopis flexuosa* (Fabaceae) seeds by desert mammals in Argentina. *Journal of Arid Environments* 35: 707-714.
- Castilla A.M. (2000) Does passage time through the lizard *Podarcis lilfordi*'s guts affect germination performance in the plant *Withania frutescens*? *Acta Oecologia* 21: 119-124.
- Chapman C.A. (1989) Primate seed dispersal: The fate of dispersed seeds. *Biotropica* 21: 148-154.
- Chapman L.J., Chapman C.A. and Wrangham R.W. (1992) *Balanites wilsoniana*: elephant dependent dispersal? *Journal of Tropical Ecology* 8: 275-283.
- Coates-Estrada R. and Estrada A. (1986) Fruiting and frugivores at a strangler fig in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 2: 349-357.
- Corlett R.T. (1996) Characteristics of vertebrate-dispersed fruits in Hong Kong. *Journal of Tropical Ecology* 12: 819-833.
- Corlett R.T. and Lucas P.W. (1990) Alternative seed-handling strategies in primates: seed-spitting by long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Oecologia* 82: 166-171.
- Daimaru H. and Ikeda S. (1996) Climatic change and snowpatches, revealed by soil stratigraphy around the nivation hollows. In *Climatic Change and Plants in East Asia* (Omura K., Kai K., Taoda H., Uchijima Z. and Yoshino M. eds.). pp.139-147. Springer-Verlag, Tokyo.
- de Souza-Stevaux M.C., Negrelle R.R.B. and Citadini-Zanette V. (1994) Seed dispersal by the fish *Pterodoras granulosus* in the Parana River Basin, Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 10: 621-626.
- Debussche M. and Isenmann P. (1989) Fleshy fruit characters and the choices of bird and mammal seed dispersers in a Mediterranean region. *Oikos* 56: 327-338.
- del Rio C.M., Silva A., Medel R. and Hourdequin M. (1996) Seed dispersers as disease vectors: birds transmission of Mistletoe seeds to plant hosts. *Ecology* 77: 912-921.
- 江口和洋・武石全慈・永田尚志・逸見泰久 (1992) 屋久島における森林棲鳥類の垂直分布 II. 非繁殖期. 日本生態学会誌 42: 107-113.
- Farber J.M., Daley E., Coates F., Beausoleil N. and Fournier J. (1991) Feeding trials of *Listeria monocytogenes* with a nonhuman primate model. *Journal of Clinical Microbiology* 29: 2606-2608.
- Fleagle J.G. (1988) Primate Adaptation and Evolution. 486pp. Academic Press, San Diego.
- Fukui A.W. (1995) The role of the Brown-Eared Bulbul *Hypsypetes amaurotis* as a seed dispersal agent. *Researches on Population Ecology* 37: 211-218.
- Gautier-Hion A., Duplantier J.M., Quris R., Feer F., Sonrd C., Decoux J.P., Dubost G., Emmons L., Erard C., Hecketsweiler P., Mougazi A., Roussillon C. and Thiollay J.M. (1985) Fruit character as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia* 65: 324-337.
- Gautier-Hion A., Gautier J.-P. and Maisels F. (1993) Seed dispersal versus seed predation: an inter-site comparison of two related African monkeys. *Vegetatio* 107/108: 237-244.
- Genovesi P., Sinibaldi I. and Boitani L. (1997) Spacing patterns and territoriality of the stone marten. *Canadian Journal of Zoology* 75: 1966-1971.
- Gittleman J.L. (1985) Carnivore body size: ecological and taxonomic correlates. *Oecologia* 67: 540-554.
- Goodman S.M., Ganzhorn J.U. and Wilme L. (1997) Observations at a *Ficus* tree in Malagasy humid forest. *Biotropica* 29: 480-488.
- Hampe A. (2003) Large-scale geographical trends in fruit traits of vertebrate-dispersed temperate plants. *Journal of Biogeography* 30: 487-496.
- Hanya G., Noma N. and Agetsuma N. (2003) Altitudinal and seasonal variations in the diet of Japanese macaques in Yakushima. *Primates* 44: 51-59.
- Harestad A.S. and Bunnell F.L. (1979) Home range and body weight - a reevaluation. *Ecology* 60: 389-402.
- Hawthorne D.W. and Parren M.P.E. (2000) How important are forest elephants to the survival of woody plant species in upper Guinean forests? *Journal of Tropical Ecology* 16: 133-150.
- 原 正利・木村 恵・平吹喜彦・菅野 洋 (1999) ブナ極相林における低木4種の結実の時間・空間パターン. 日本生態学会誌 49: 91-104.
- Herrera C.M. (1989) Frugivory and seed dispersal by carnivorous mammals, and associated fruit characteristics, in undisturbed Mediterranean habitats. *Oikos* 55: 250-262.
- Herrera C.M. (2002) Seed dispersal by vertebrates. In *Plant-Animal Interactions An Evolutionary Approach* (Herrera C.M. and Pellmyr O. eds.). pp.185-208. Blackwell Science, Oxford.
- Hickey J.R., Flynn R.W., Buskirk S.W., Gerow K.G. and Willson M.F. (1999) An evaluation of a mammalian predator, *Martes americana*, as a disperser of seeds. *Oikos* 87: 499-508.
- Hill D.A. (1997) Seasonal variation in the feeding behaviour and diet of Japanese macaques (*Macaca fuscata yakui*) in lowland forest of Yakushima. *American Journal of Primatology* 43: 305-322.
- Hill D.A., Lucas P.W. and Cheng P.Y. (1995) Bite forces used by Japanese macaques (*Macaca fuscata yakui*) on Yakushima Island, Japan to open aphid-induced galls on *Distylium racemosum* (Hamamelidaceae). *Journal of Zoology* 237: 57-63.
- Howe H.F. and Smallwood J. (1982) Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Hughes L., Dunlop M., French K., Leishman M.R., Rice B., Rodgeron L. and Westoby M. (1994) Predicting dispersal spectra: a minimal set of hypotheses based on plant attributes. *Journal of Ecology* 82: 933-950.
- Hutchins H.E. and Lanner R.M. (1982) The central role of Clark's Nutcracker in the dispersal and establishment of whitebark pine. *Oecologia* 55: 192-201.
- Iida S. and Nakashizuka T. (1998) Spatial and temporal dispersal of *Kalopanax pictus* seeds in a temperate deciduous forest, central Japan. *Plant Ecology* 135: 243-248.
- 今木洋大・泉山茂之・岩丸大作・岡田充弘・岡野美佐夫・蒲谷 肇・小倉正昭・白井 啓・森光由樹 (1998) 関東甲信越におけるニホンザルの分布と保護管理に関する現状. ワイルドライフ・フォーラム 4: 35-52.

- 井上民二 (2001) 熱帯雨林の生態学—生物多様性の世界を探る—。347pp. 八坂書房, 東京。
- Insightful Corporation (2001) S-Plus 6 for Windows Guide to Statistics, Volume 2. 622pp.
- Insightful Corporation, Seattle, WA. Izhaki I. and Safriel U.N. (1990) The effect of some Mediterranean scrubland frugivores upon germination patterns. *Journal of Ecology* 78: 56-65.
- Izhaki I., Korine C. and Arad Z. (1995) The effect of bat (*Rousettus aegyptiacus*) dispersal on seed germination in eastern Mediterranean habitats. *Oecologia* 101: 335-342.
- 泉山茂之 (2002) 森林限界を超えて—長野県北アルプス—。ニホンザルの自然誌 その生態的多様性と保全 (大井 徹・増井憲一編)。pp.63-77. 東海大学出版会, 東京。
- Jordano P. (1983) Fig-seed predation and dispersal by birds. *Biotropica* 15: 38-41.
- Julliot C. (1996) Seed dispersal by red howling monkey (*Alouatta seniculus*) in the tropical rain forest of French Guiana. *International Journal of Primatology* 17: 239-258.
- Julliot C. (1997) Impact of seed dispersal by red howler monkeys *Alouatta seniculus* on the seedling population in the understory of tropical rain forest. *Journal of Ecology* 85: 431-440.
- Kajimoto T., Onodera H., Ikeda S., Daimaru H. and Seki T. (1998) Seedling establishment of subalpine stone pine (*Pinus pumila*) by nutcracker (*Nucifraga*) seed dispersal on Mt Yumori, Northern Japan. *Arctic and Alpine Research* 30: 408-417.
- 加藤智恵・那須嘉明・林田光祐 (2000) タヌキによって種子散布される植物の果実の特徴。東北森林科学会誌 5: 9-15.
- 菊沢喜八郎 (1995) 植物の繁殖生態学。283pp. 蒼樹書房, 東京。
- Kinzey W.G. and Norconk M.A. (1993) Physical and chemical properties of fruit and seeds eaten by *Pithecia* and *Chiropotes* in Surinam and Venezuela. *International Journal of Primatology* 14: 207-227.
- Kitamura S., Yumoto T., Poonswad P., Chuailua P., Plongmai K., Maruhashi T. and Noma N. (2002) Interactions between fleshy fruits and frugivores in a tropical seasonal forest in Thailand. *Oecologia* 133: 559-572.
- Kudo G. (1993) Relationship between flowering time and fruit set of the entomophilous alpine shrub, *Rhododendron aureum* (Ericaceae), inhabiting snow patches. *American Journal of Botany* 80: 1300-1304.
- 工藤 岳 (2000) 高山植物の自然史—お花畑の生態学—。222pp. 北海道大学図書刊行会, 札幌。
- 楠井晴雄・楠井陽子 (1999) テンが運ぶ温帯林の樹木種子。種子散布 (助け合いの進化論2) 動物たちがつくる森 (上田恵介編)。pp.37-50. 築地書館, 東京。
- Lambert J.E. (1998) Primate digestion: interactions among anatomy, physiology, and feeding ecology. *Evolutionary Anthropology* 7: 8-20.
- Larcher W. (1995) *Physiological plant ecology: Ecophysiology and stress physiology of functional groups, third edition*. Springer-Verlag, Berlin.
- Leighton M. (1993) Modeling dietary selectivity by Bornean orangutans: Evidence for integration of multiple criteria in fruit selection. *International Journal of Primatology* 14: 257-313.
- Lindstedt S.L., Miller B.J. and Buskirk S.W. (1986) Home range, time, and body size in mammals. *Ecology* 67: 413-418.
- Lucas P.W. and Corlett R.T. (1998) Seed dispersal by long-tailed macaques. *American Journal of Primatology* 45: 29-44.
- Mack A.L. (1993) The sizes of vertebrate-dispersed fruits: a Neotropical-Paleotropical comparison. *The American Naturalist* 142: 840-856.
- Maruhashi T. (1980) Feeding behavior and diet of the Japanese monkey (*Macaca fuscata yakui*) on Yakushima Island, Japan. *Primates* 21: 141-160.
- 丸橋珠樹 (1996) 熱帯林における霊長類と果実の共進化。科学 66: 853-861.
- Maruhashi T., Saito C. and Agetsuma N. (1998) Home range structure and inter-group competition for land of Japanese macaques in evergreen and deciduous forests. *Primates* 39: 291-301.
- Masaki T. and Nakashizuka T. (2002) Seedling demography of *Swida controversa*: effect of light and distance to conspecifics. *Ecology* 83: 3497-3507.
- Miller M.F. (1994) The fate of mature African *Acacia* pods and seeds during their passage from the tree to the soil. *Journal of Tropical Ecology* 10: 183-196.
- Milton K. (1981) Food choice and digestive strategies of two sympatric primate species. *The American Naturalist* 117: 496-505.
- 宮脇 昭編著 (1980) 日本植生誌 屋久島。376pp. 至文堂, 東京。
- 宮脇 昭編著 (1981) 日本植生誌 九州。484pp. 至文堂, 東京。
- 宮脇 昭編著 (1984) 日本植生誌 近畿。596pp. 至文堂, 東京。
- 宮脇 昭編著 (1985) 日本植生誌 中部。604pp. 至文堂, 東京。
- 宮脇 昭編著 (1987) 日本植生誌 東北。605pp. 至文堂, 東京。
- 宮脇 昭編著 (1988) 日本植生誌 北海道。563pp. 至文堂, 東京。
- 宮脇 昭編著 (1989) 日本植生誌 沖縄・小笠原。676pp. 至文堂, 東京。
- Molau U. (1993) Relationships between flowering phenology and life history strategies in tundra plants. *Arctic and Alpine Research* 25: 391-402.
- Murphy S.R., Reid N., Yan Z. and Venables W.N. (1993) Differential passage time of mistletoe fruits through the gut of honeyeaters and flowerpeckers: effects on seedling establishment. *Oecologia* 93: 171-176.
- 中西弘樹 (1994) 種子ひろがる 種子散布の生態学。255pp. 平凡社, 東京。
- Nakanishi H. (1996) Fruit color and fruit size of bird-disseminated plants in Japan. *Vegetatio* 123: 207-218.
- 中山至大・井之口希秀・南谷忠志 (2000) 日本植物種子図鑑。642pp. 東北大学出版会, 仙台。
- Nakayama Y., Matsuoka S. and Watanuki Y. (1999) Feeding rates and energy deficits of juvenile and adult Japanese monkeys in a cool temperate area with snow coverage. *Ecological Research* 14: 291-301.
- 和 秀雄 (1982) ニホンザル性の生理。309pp. どうぶつ社, 東京。
- Norconk M.A., Wertis C. and Kinzey W.G. (1997) Seed predation by monkeys and macaws in eastern Venezuela: preliminary findings. *Primates* 38: 177-184.
- Oliveira-Filho A.T. and Galetti M. (1996) Seed predation of *Cariniana estrellensis* (Lecythidaceae) by black howler monkeys, *Alouatta caraya*. *Primates* 37: 87-90.
- 大井 徹 (2002) ニホンザルの生態的多様性。ニホンザルの自然誌 その生態的多様性と保全 (大井 徹・増井憲一編)。pp.296-318. 東海大学出版会, 東京。
- 大井 徹・森 治・足澤貞成・松岡史朗・揚妻直樹・中村民彦・遠藤純二・岩月広太郎・大槻晃太・伊沢紘生 (1997) 東北地方の野生ニホンザルの分布と保全の問題点。ワイルドライフ・フォーラム 3: 5-22.
- 大谷義一・森澤 猛・山野井克己・大丸裕武・後藤義明 (1995) 気候変動が雪田植生のフェノロジーに及ぼす影響 1. 積雪境界線移動と地温形成のモデリング。日本生態学会誌 45: 225-235.
- Osborne W.S. and Green K. (1992) Seasonal-changes in composition, abundance and foraging behavior of birds in the snowy mountains. *Emu* 92: 93-105.
- Otani T. (2001) Measuring fig foraging frequency of the Yakushima macaque by using automatic cameras. *Ecological Research* 16: 49-54.
- Peres C.A. (1991) Seed predation of *Cariniana micrantha* (Lecythidaceae) by brown capuchin monkeys in Central Amazonia. *Biotropica* 23: 262-270.
- Pigozzi G. (1992) Frugivory and seed dispersal by the European badger in a Mediterranean habitat. *Journal of Mammalogy* 73: 630-639.
- Powell R.A. (1994) Structure and spacing of *Martes* populations. In

- Martens, Sables, and Fishers* (Buskirk S.W., Harestad A.S., Raphael M.G. and Powell R.A. eds.). pp.101-121. Cornell University Press, New York.
- Primack R.B. (1993) *Essentials of Conservation Biology*. 564pp. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA.
- Remis M.J. (2000) Initial studies on the contributions of body size and gastrointestinal passage rates to dietary flexibility among gorillas. *American Journal of Physical Anthropology* 112: 171-180.
- Reynolds V., Plumtre A.J., Greenham J. and Harborne J. (1998) Condensed tannins and sugars in the diet of chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) in the Budongo Forest, Uganda. *Oecologia* 115: 331-336.
- Rogers M.E., Voysey B.C., McDonald K.E., Parnell R.J. and Tutin C.E.G. (1998) Lowland gorillas and seed dispersal: the importance of nest sites. *American Journal of Primatology* 45: 45-68.
- 榊原茂樹 (1989) イチイ *Taxus cuspidata* S. and Z. の種子散布におけるヤマガラ *Parus varius* T. and S. の役割. 日本林学会誌 71: 41-49.
- SAS Institute Inc. (1988) SAS/STAT User's Guide, Release 6.03. 1028pp. SAS Institute Inc., Cary, North Carolina.
- Sasaki H. and Kawabata M. (1994) Food habits of the raccoon dog *Nyctereutes procyonoides viverrinus* in a mountainous area of Japan. *Journal of the Mammalogical Society of Japan* 19: 1-8.
- 澤岬安喜 (1981) 沖縄産樹木の果実と種子について (1). 沖縄県林業試験場研究報告 23: 67-89.
- 澤岬安喜 (1982) 沖縄産樹木の果実と種子について (2). 沖縄県林業試験場研究報告 24: 35-59.
- 澤岬安喜 (1983) 沖縄産樹木の果実と種子について (3). 沖縄県林業試験場研究報告 25: 28-60.
- Schabacker J. and Curio E. (2000) Fruit characteristics as determinants of gut passage in a bulbul (*Hypsipetes philippinus*). *Ecotropica* 6: 157-168.
- Schupp E.W. (1993) Quantity, quality and effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 107/108: 15-29.
- Smith W.P., Borden D.L. and Endres K.M. (1994) Scent-station visits as an index to abundance of raccoons: an experimental manipulation. *Journal of Mammalogy* 75: 637-647.
- 杉浦秀樹・揚妻直樹・田中俊明・大谷達也・松原 幹・小林直子 (1997) 屋久島, 西部林道における野生ニホンザルの餌付き方の調査. 霊長類研究 13: 41-51.
- Supriatna J., Manullang B.O. and Soekara E. (1986) Group composition, home range, and diet of the maroon leaf monkey (*Presbytis rubicunda*) at Tanjung Puting Reserve, Central Kalimantan, Indonesia. *Primates* 27: 185-190.
- 田川日出夫 (1980) 国割岳西斜面の植生. 鹿児島大学理科報告 29: 121-137.
- Takasaki H. (1981) Troop size, habitat quality, and home range area in Japanese macaques. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 9: 277-281.
- 竹内虎太郎 (1975) 緑化用樹木の実生繁殖法. 271pp. 創文, 東京.
- Tatara M. and Doi T. (1994) Comparative analyses on food habits of Japanese marten, Siberian weasel and leopard cat in the Tsushima Islands, Japan. *Ecological Research* 9: 99-107.
- Traveset A. (1998) Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1/2: 151-190.
- Traveset A., Riera N. and Mas R.E. (2001) Passage through bird guts causes interspecific differences in seed germination characteristics. *Functional Ecology* 15: 669-675.
- van der Pijl L. (1982) Principles of dispersal in higher plants. 3rd rev. and exp. ed. 214pp. Springer-Verlag, Berlin.
- van Schaik C.P. and Griffiths M. (1996) Activity periods of Indonesian rain forest mammals. *Biotropica* 28: 105-112.
- van Schaik C.P., van Noordwijk M.A., de Boer R.J. and den Tonkelaar I. (1983) The effect of group size on time budgets and social behaviour in wild long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Behavioural Ecology and Sociobiology* 13: 173-181.
- Voysey B.C., McDonald K.E., Rogers M.E., Tutin C.E.G. and Parnell R.J. (1999) Gorillas and seed dispersal in the Lope Reserve, Gabon. II : Survival and growth of seedlings. *Journal of Tropical Ecology* 15: 39-60.
- Wahaj S.A., Levey D.J., Sanders A.K. and Cipollini M.L. (1998) Control of gut retention time by secondary metabolites in ripe *Solanum* fruits. *Ecology* 79: 2309-2319.
- Wang B.C. and Smith T.B. (2002) Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 379-385.
- Willson M.F., Irvine A.K. and Walsh N.G. (1989) Vertebrate dispersal syndromes in some Australian and New Zealand plant communities, with geographic comparisons. *Biotropica* 21: 133-147.
- Wrangham R.W., Conklin N.L., Etot G., Obua J., Hunt K.D., Hauser M.D. and Clark A.P. (1993) The value of figs to chimpanzees. *International Journal of Primatology* 14: 243-256.
- Yagihashi T., Hayashida M. and Miyamoto T. (1998) Effects of bird ingestion on seed germination of *Sorbus commixta*. *Oecologia* 114: 209-212.
- Yagihashi T., Hayashida M. and Miyamoto T. (1999) Effects of bird ingestion on seed germination of two *Prunus* species with different fruit-ripening seasons. *Ecological Research* 14: 71-76.
- Yokoyama J. and Iwatsuki K. (1998) A faunal survey of fig-wasps (Chalcidoidea: Hymenoptera) distributed in Japan and their associations with figs (Ficus: Moraceae). *Entomological Science* 1: 37-46.
- Yumoto T., Noma N. and Maruhashi T. (1998) Cheek-pouch dispersal of seeds by Japanese monkeys (*Macaca fuscata yakui*) on Yakushima island, Japan. *Primates* 39: 325-338.

摘 要

果肉様の組織をもつ果実(広義の液果)はさまざまな森林群落に一般的にみられ、動物に採食されることによって種子を散布していると考えられている。中型の哺乳類は液果の種子散布者として有利と思われる特性を備えており、なかでも霊長類は、垂直構造の発達した森林環境において高木や藤本性の樹種を含め多くの液果樹種にとって種子散布者として機能しうる。国内ではニホンザルが有力な種子散布者としてあげられるが、ニホンザルが生息していない高山・亜高山帯にも液果植物は存在する。本論文では、液果の種子散布者としての中型哺乳類を評価するために、常緑広葉樹林、夏緑広葉樹林、および高山・亜高山帯における液果樹種の出現状況を概観したのち、ニホンザルとテンを対象として散布種子相、および果実形態と採食・散布方法との関係を明らかにした。さらにニホンザルでは、遊動行動と種子散布地点の関係、散布後の発芽特性の変化、および消化管内での種子破壊についても検証した。具体的な調査内容と結果は以下のとおりである。

1. 日本国内の各植生帯における液果の出現状況

1) 群落に出現するすべての木本種数に対する液果樹種の割合と、群落ごとの液果の平均種子サイズを127群落について集計したのち、それぞれの群落を常緑広葉樹林、夏緑広葉樹林、および高山・亜高山帯植生に分類し、植生タイプごとに比較をおこなった。

2) 種子サイズについては常緑広葉樹林、夏緑広葉樹林、高山・亜高山帯植生の順に小さくなっていったが、液果樹種割合では常緑広葉樹林は高い値を示すものの残り2者の間では差がなかった。

3) 高山・亜高山帯植生では種子サイズが小さいわりには、液果をつける樹種が多いことが示唆された。

4) 高木・低木ともに液果樹種が多く種子サイズの大きな常緑広葉樹林では、樹冠層と地上の両方で積極的に活動できる、体サイズの大きな動物がより多くの樹種の種子散布者になりうると推察された。高山・亜高山帯植生では種子サイズが小さく液果樹種は低木に偏るので、樹冠層での活動性や体サイズの重要性は薄れると考えられた。

2. 亜高山帯における中型哺乳類による種子散布

1) 東北地方の亜高山帯低木林で液果の種子散布者となる中型哺乳類を特定し、フンによって散布される種子相とその季節変化、採食におよぼす果実形態の影響を明らかにした。

2) 自動撮影とフン分析によって、調査地で液果の種子散布者となりうる哺乳類はテンであることが判明した。

3) 調査年によって散布された樹種は異なるものの、キャラボクやミネザクラなど10種の液果植物の種子がテンのフンによって散布された。

4) 調査地内には存在しないサルナシがテンのフンに含まれていたことから、少なくとも2km程度の長距離散布が示唆された。

5) テンが果実を選択する際により果肉の豊富な種を選んでいること、この地域では種子サイズはテンによる散布の制限要因にはならないことが明らかになった。

3. 屋久島と東北地方におけるニホンザルによる種子散布

1) 屋久島の常緑広葉樹林と東北地方の夏緑広葉樹林において、ニホンザルのフンによって散布された樹種を明らかにした。

2) 屋久島では19科34種、東北地方では16科21種の種子が取り出された。

3) 両地域ともにフンの中に頻繁に出現する種は、低木か藤本性のものが多かった。

4) 東北地方では、伐採跡地など人為の影響を強く受けた場所によく見られる樹種が多く散布されており、ニホンザルはこのような場所でも種子散布者として機能しうることが推察された。

4. 種子散布の各段階におけるヤクシマザルの特性

1) ヤクシマザルを対象にして、果実形態と採食方法の関係、遊動行動と散布地点の関係、および散布後の発芽特性の変化について明らかにした。

2) ヤクシマザルは種子をフンと一緒に排泄する「フン散布」と、ホホ袋に果実をためたあと種子を口から吐き出す「ホホ袋散布」という2種類の方法で種子を散布した。

3) 種子を散布するか捕食するかには果実あたりの果肉割合、

フン散布かホホ袋散布かには種子サイズが影響することが明らかになった。

4) 遊動軌跡の長さや種子散布の地点数には正の相関があること、種子の散布地点と任意に選んだ地点の林床照度には差がないことから、ヤクシマザルはその行動圏内にランダムに種子を散布していることが推察された。

5) 散布された種子と樹上から採取した種子の発芽率および発芽日数を比較したところ、散布の影響は樹種ごとに異なっていた。フンによって散布された種子では、発芽率が上昇するものが多かった。

5. 種子生残率の定量的評価

1) ニホンザルの採食が種子生残率に与える影響を評価するため、飼育ザルを使った種子供試実験および種子の操作実験を含めた発芽試験をおこなった。

2) ニホンザルに採食されたあと無事に排泄されるハマヒサカキの種子は4.4%しかなかった。種子の排泄率と種子の物理的な特性が無関係であったことから、歯による咀嚼がおもな死亡要因であると推察された。

3) 果肉の除去は発芽率を上昇させるが、消化管の通過そのものにはハマヒサカキの発芽を促進させる効果はなかった。

4) 温水や温酸で処理した種子は発芽率が上昇したが、物理的な摩滅を与えた種子では発芽促進がみられなかった。このことから、ハマヒサカキでは動物の消化管通過によって発芽促進が起るためにはより穏やかな種子の取扱が必要であると推察された。

5) 採食にともなう種子の死亡という負の効果と、果肉除去による発芽促進という正の効果が相殺され、ニホンザルによる採食はハマヒサカキの種子生残率を変化させないことが示唆された。

これらの結果をふまえて、ニホンザルとテンの液果の種子散布者としての特性を以下のようにまとめた。

1. 果肉のより豊富な果実の種子を散布する傾向は、ニホンザルとテンに共通していた。散布の対象になる樹種は、動物の嗜好にあう形態を備えている必要があることが示唆された。

2. テンによる長距離散布は、特異な植物群落がパッチ状に点在する高山・亜高山帯では有利な特徴と考えられた。

3. 2種類の散布方法によって高木・低木・藤本とさまざまな生活型の樹種、幅広い種子サイズの果実の種子散布者となりうることは、ニホンザルの重要性を高めると考えられた。

4. 排他的行動圏をもち単独行動をするテンでは、群れで行動するニホンザルに比べ、母樹から種子が散布される頻度が低いと予想された。

5. ニホンザルでは消化管通過にともなう種子破壊が、種子散布の一連の過程において種子生残のボトルネックになることが示唆された。

最後に、種子散布の効果を定量的に評価するために、今後の研究の方向性と課題を整理した。

キーワード: 果実形態, 消化管通過, テン, ニホンザル, 発芽率

Characteristics of middle-size mammals as a seed disperser of fleshy-fruited plants

Tatsuya OTANI

In three different vegetation regimes in Japan, the seed-dispersing behavior of Japanese macaques and martens was examined to determine the relationship between fruit morphology and foraging manner, the effect of gut passage on seed survival, and the germination enhancement after dispersal.

1. Distribution of fleshy-fruited plants in different vegetation regimes

Species dominance and mean seed size of fleshy-fruited species were assessed using reference data from 127 plant communities composed of evergreen broadleaf forests (EF), deciduous broadleaf forests (DF), and alpine-subalpine vegetation (ASV). The species dominance of fleshy-fruited plants was highest in EF, and the values of DF and ASV were similar to each other. The mean seed size was highest in EF and lowest in ASV, suggesting large-seeded fleshy fruits were common in EF where fleshy fruits were often found in trees, shrubs, and vines. This finding suggests that the Japanese macaques have a potential for being effective seed dispersers of diverse plants in EF due to their large body size and terrestrial-arboreal activity.

2. Seed dispersal by Japanese martens in a subalpine area

Animal recordings by automatic cameras and fecal analysis in a subalpine shrubland in northern Japan revealed that the Japanese marten *Martes melampus* dispersed the seeds of 10 fleshy-fruited species consisted of shrubs, vines, and herbaceous plants. There was apparently long-distance dispersal of at least 2 km, because the marten feces contained seeds of a vine species that was endemic to lower elevation sites. The fruit morphology measurements indicated that the martens preferred flesh rich species, and seed size did not influence their fruit choice. These findings indicate that the martens play a key role as relatively long-distance seed dispersers for flesh-rich species in subalpine shrublands.

3. Fleshy-fruited species dispersed by Japanese macaques

In the fecal analysis, a list was compiled of plant species whose seeds were dispersed by Japanese macaques in an evergreen broadleaf forest of Yakushima Island, and in two deciduous broadleaf forests of northern Japan. Macaque feces from Yakushima Island contained seeds of 34 species from 19 families;

that from northern Japan contained seeds of 21 species from 16 families. Shrub and vine seeds were frequently detected in feces from both areas. In northern Japan, the macaques dispersed seeds of plant species that are found frequently in logged sites and along roadsides, suggesting that the macaques were capable of acting as seed dispersers in such artificially converted sites.

4. Characteristics of the Yakushima macaques in the seed dispersal process

The seed dispersing behavior of the Yakushima macaques was examined from three aspects: 1) the relationship between the fruit morphology and the foraging manner of the macaques, 2) the distribution of seed deposit sites, and 3) the germination of dispersed seeds. The macaques had two seed dispersal modes: defecating feces with seeds, and spitting seeds out via cheek pouch. Fruits having a large proportion of flesh volume tended to be dispersed safely, while flesh-poor species were likely to be predated. Seed size was one of the most important factors that determined the dispersal mode: larger seeds were spat out and smaller seeds were defecated. Two findings suggest that a group of the macaques dispersed seeds randomly in their home range: the positive relationship between the traveling distance and the seed dispersing frequency, and the lack of significant difference between the relative light intensities of the forest floor and of seed-deposited sites. The effect of fruit foraging on germination behavior varied from species to species; however, small-seeded species generally showed enhanced germination after defecation.

5. Quantitative evaluation of seed dispersal effectiveness

Captive Japanese macaques defecated only 4.4% of ingested seeds of *Eurya emarginata*, bearing typically endozoochorous fruits. Mastication appeared to be a main factor of the severe seed destruction in the macaque gut, because seed-size and -hardness had no relation to the percentage of defecated seeds, suggesting that ingested seeds were randomly destroyed with strong power. Flesh removal enhanced the proportion of germinated seeds of *E. emarginata*, while gut passage did not. *E. emarginata* seeds showed a higher germination proportion after warm-acid or -water bath treatment, by contrast the physical abrasion did not raise the germination proportion, implying that *E. emarginata* seeds required gentle treatment in animal guts to enhance the germination. These two factors, severe seed destruction and germination enhancement by flesh removal, worked in opposition to each other, indicating that there was no significant difference between the survival proportions of ingested- and uningested-seeds.

Keywords: fruit morphology, germination, gut passage, *Macaca fuscata*, *Martes melampus*.



写真 3-1. 横岳から湯森山を望む
一面のチシマザサのなかにキャラボクやアカミノイヌツゲなど（濃い緑の点）が点在している。



写真 4-1. 屋久島西部林道地域の調査地遠景
調査地内から国割岳を望む。



写真 3-2. 調査路脇に設置した自動撮影装置
防水ケースに入ったコンパクトカメラと赤外線センサー（塩ビパイプ内）から構成される。



写真 4-2. 屋久島西部林道地域の林内



写真 3-3. 自動撮影装置で記録されたテン



写真 4-3. ヤクシマザルの主要な採食物であるアコウ
絞め殺し木であるアコウは非常に大きな樹冠をもち、大量の果実をつける。



写真 4-4. 屋久島西部の調査地でみられる炭焼き窯跡
戦後の頃に開拓集落があり炭焼きがおこなわれていた。
海岸に近い林分では強度の伐採を受けたと思われるところもある。



写真 5-1. ホホ袋に貯めた果実を採食するヤクシマザル
ため込んだ果実で顔の左側がふくらんでいる。果肉だけを採食したあと、種子は口から吐き出す。



写真 4-5. 下北地域の調査地遠景
落葉広葉樹林、スギ造林地、伐採跡地などがモザイク状に広がる。

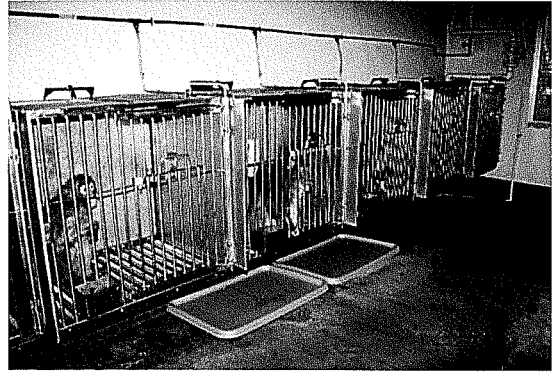


写真 6-1. 果実供試実験で使った飼育ニホンザル
排泄されたフンは、個別ゲージの下に設置した青いトレーに落ちる。



写真 4-6. 農地の周りに設置された電気柵（下北半島風間浦地区）
ニホンザルは人家付近でも活動し、農作物被害を出している。下北半島脇ノ沢地区、福島県鹿島地域でも同様の状況である。



写真 7-1. 自動撮影装置で記録されたヤクシマザル
アコウの果実（果嚢）を採食している。