

森林生態系における果実食動物の生物間相互作用に関する研究

小池伸介（東京農工大学農学研究院）

koikes@cc.tuat.ac.jp

要約

温帯林での果実食動物を中心とした生物間相互作用に着目した研究であり、大きく2つの課題から成り立つ。1つ目は、森林生態系での生物多様性の維持機構の1つとして、果実食動物が種子散布者として果たす役割を定量的に解明し、温帯林での果実をめぐる種間関係の解明に試みた。また、2つ目は、温帯林での最大の果実食動物の1つであるツキノワグマに焦点を当て、その生態と果実との関係、特に結実変動が食性や行動に与える影響に着目し、ツキノワグマの食性の年変動や、秋季の人里への出沒要因の科学的な解明に取り組んできた。

1. 果実食動物による種子散布

哺乳類をはじめとする脊椎動物の採食活動によって種子が散布（「周食型種子散布」）される樹木の種数は、熱帯林から温帯林に至るまで豊富で、森林を構成する樹種数の50%から80%にも上り、種子の風散布や重力散布を行う樹種数の割合を上回っている。植物にとっては、周食型種子散布は動物の生存基盤である採食行動の結果であり、動物にとっては果実は食物資源として機能している。したがって、様々な動物の周食型種子散布の特徴を理解することは、森林の更新過程および生物多様性の維持機構を理解することにつながり、さらに動物も含めた森林生態系全体の保全を図るうえで極めて重要なテーマである。これまでの周食型種子散布に関する先行研究では、主に鳥類や霊長類を対象とした研究事例が多く、それ以外の種群の種子散布者としての役割は評価される機会はほとんどなかった。しかし、実際には多くの動物種群が果実を食物として利用しており、種子散布者として機能しているという断片的な事実のみが知られていた。

動物種の種子散布者として役割を評価する指標の1つとして、それぞれの種子散布者による植物の適応度への貢献として「散布の有効性」(Seed Dispersal Effectiveness) が知られる²⁾ (図1)。

さらに、「散布の有効性」には量的な要素と質的な要素があり、それぞれ様々な項目から成り立っている。そこで、これまで種子散布者として限られた情報しか知られていなかった食肉目動物に焦点を当て、「散布の有効性」に従い、その生態系での役割を体系的に評価することに試みた。

その結果、日本に生息する多くの食肉目動物の各種は多くの果実種を食物として利用し、そのうち液果（種子が多肉質の組織に覆われている果実）を食べた場合には、ほとんどの種子を無傷で、発芽能力を保持した状態で糞と共に排泄していることを定量的に評価した^{3, 4)}。さらに、食肉目の中でも体の大きいツキノワグマに注目し、ツキノワグマによる種子の散布距離の推定にも試みた。その結果、ツキノワグマが潜在的には数十 km を越える距離の種子の散布が可能であることが示され、世界でも最も顕著な長距離種子散布者として機能する可能性が示唆された⁵⁾。

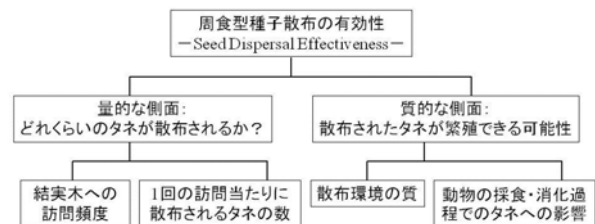


図1. 周食型種子散布における「散布の有効性」の概念図の1部^{1, 2)}を改変。

さらに、果実の結実変動によって、その散布パターンも変動することが明らかとなった(図2)。一般的に、植物にとって長距離の種子散布の頻度は低いものの、植物の遺伝的な多様性の維持や生育範囲の拡大には大きく貢献すると考えられている。そのため、植物の多様性(種の多様性および遺伝的多様性)の維持に果たす大型哺乳類の役割の存在を示すことができた。

また、周食型種子散布には、散布者が果実を結実した木に訪れる「訪問(visitation)」、そして果実を持ち去る「持ち去り(removal)」、そのタネを移動する「移動(movement)」、そのタネを排泄する「散布(defecation)」の4つの段階に分けられるが、先行研究の多くは前半の3段階に焦点を絞ったものが多かった。しかし、種子散布の究極的な成功を考えた場合には、散布された種子が散布場所で発芽し、実生が定着・成長し、さらに繁殖可能な状態にまで生育する必要がある。特に哺乳類によって糞とともに排泄された種子は、糞が大きいこともあり、1ヶ所に種子が大量に存在することになる。そこで、食肉目動物によって散布された種子の散布後の行方を追跡したところ、食糞性コガネムシやげっ歯類といったさまざまな生物種が種子の2次散布過程に関わることで、種子の発芽が促進されるメカニズムを温帯林で初めて明らかにすることができた^{6,7)}。

これまで食肉目動物については種子散布者として重要性が指摘される程度であったが、これらの成果により、その役割の定量的な評価が断片的ながらも可能となった。そのため、今後は他の種子散布者と比較することで、生態系での機能や森林更新への影響の解明を目指したい。さらに、これらの結果はアジア温帯林での果実—果実食動物の関系の解明にも寄与してきた。北半球温帯の中でも日本の温帯林は欧米ではすでに失われた豊富な動物相を有することから、今後は温帯林生態系における生物多様性の維持機能に果たす果実食動物の役割の検証にも試みたい。

2. ツキノワグマの生態と果実の結実変動との関係

ツキノワグマは日本では本州以南に生息する大型哺乳類であるが、森林を主な生息地とするため直接観察が難しく、他の大型哺乳類に比べて低密度で生息する事から、これまでその生態については不明な部分が多い。最も生態研究の中で進んでいる食性についてみると、採食物を季節的に変化させ、多くが植物質、特に果実類などから成り立つことが知られていたが、海外での事例に比べると依然として不明な部分が多かった。そこで、これまで短期的にしかな行われてこなかった食性研究を長期的・統合的に行うことに試みた。

具体的には、8年間にわたってツキノワグマの食性を調査したところ、年によって採食物は異なり、すべての季節でその変化はみられ

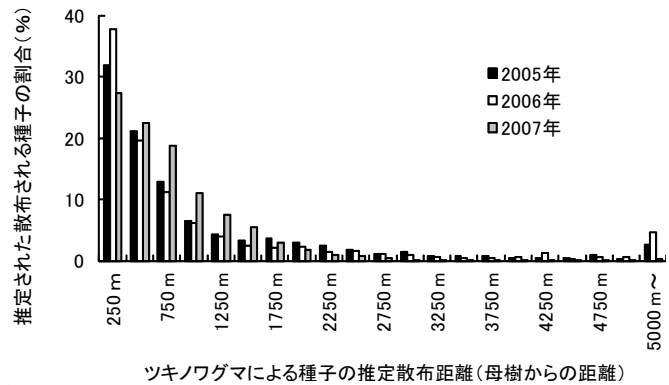


図2. ツキノワグマによって散布される種子の散布距離の年ごとの推定パターン⁵⁾を改変。



図3. ツキノワグマの食性の概念図。*のついていいる食物は結実の年変動の影響を受け、クマが毎年利用するとは限らない食物¹⁾を改変。

た。さらに詳細にみると、いずれの季節も食物を「主食物」、「主食物」が入手できない時の「代替食物」、偶発的に利用できる（する）「偶発食物」の3タイプに分けることができることがみえてきた。また、食性の年次変動に影響する要因は、いずれの季節も果実の結実変動である可能性を明らかにすることができた（図3）⁸⁾。

また、秋期のツキノワグマの主要な食物であるブナ科の果実類の結実変動がツキノワグマの行動に影響することで、ツキノワグマの秋季の人里への出没が増加することが経験的には言われてきていたが、その具体的なメカニズムについては明らかではなかった。そこで、果実類の結実変動が食性だけでなく行動にも影響することを、50頭を超えるツキノワグマにGPS受信機を装着し追跡することで、その関係を科学的に明らかにすることに試みた。その結果、生息地域に優占するブナ科の樹種の結実量の減少することで、ツキノワグマは夏期に行動していた場所から移動し、秋期の行動範囲を拡大させ、活動パターンも変化させることを明らかにした^{9) 10)}。さらに、その行動の変化には性差が見られ、オスのほうが移動距離が大きいことを示した¹¹⁾。また、結実変動だけでなく、結実フェノロジーもツキノワグマの採食行動に影響を及ぼす可能性も明らかにした¹¹⁾。これらの成果は、数年に一度各地で発生する秋期のツキノワグマの人里への大量出没の要因を解明する上で大きな科学的な根拠となっており、現在ではツキノワグマと人間との軋轢回避のための政策策定に大きく貢献している。

これらの研究は、これまで断片的な研究しか重ねられてこなかったツキノワグマの生態研究を、体系的・長期的に取り組んだ一連のプロジェクトによる成果である。しかし、依然としてツキノワグマは各地で農林漁業被害や人身事故といった人間活動との軋轢が発生するといった一面を併せ持つ。これらの軽減には、対処療法的な対策だけではなく、ツキノワグマの生態やそれぞれの生息環境、その環境条件に考慮した対策を長期的に施していく必要もある。そのためには、これまで日本ではほとんど行われてきていない、こういった大型哺乳類の長期生態研究体制を確立させ、その中で明らかにされていく科学的な情報を社会に還元していくシステムを構築させていくことが求められる。

3. おわりに

これまでの研究は、果実食動物を対象としながらも、その食物である植物との関係とその長期的変動、森林の変化と野生動物との関係など幅広い研究課題を展開してきたが、一貫して森林生態系と森林性生物との関係を解明するという大きな命題で繋がっている。森林は多くの機能を有するが、その一つに生物多様性保全がある。日本は温帯では数少ない生物多様性ホットスポットであり、国土の67%が森林であることを考える、森林での生物多様性の維持機構の解明や保全を目指してきたこれまでの研究のさらなる発展が必要であると考えている。また、研究対象の一つであるツキノワグマは、農林漁業被害や人身被害を伴う大型獣でありながら、一方では保全の対象ともなっている動物種である。その保全や管理のためには、今後も科学的・客観的な情報を地道に積み重ねるとともに、それらの適切な社会還元を目指したい。

謝辞

本研究を行うにあたり、元東京農工大学の古林賢恒先生、野生動物保護管理事務所の羽澄俊裕氏、茨城県自然博物館の山崎晃司氏、森林総合研究所の正木 隆氏、東京農工大学の梶 光一氏には、温かいご指導・ご協力をいただきました。また、これまでフィールドで研究をすることが

できたのは、小坂井千夏氏、中島亜美氏をはじめ多くの共同研究者、学生の皆様のご協力によるものです。ここに全ての方のお名前を挙げることはできませんが、一連の研究を遂行するにあたりご協力いただいたすべての皆様に、この場を借りて深く感謝を申し上げます。最後に本賞にご推薦いただきました、日本森林学会の関連の諸先生方に深く感謝を申し上げます。

引用文献

- 1) 小池伸介 (2013) フィールドの生物学 12 巻 クマが樹に登るとクマからはじまる森のつながり. 244p. 東海大学出版会.
- 2) Schupp EW, Jordano P, Gomez JM (2010) Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytol.* 188:333-353.
- 3) 小池伸介・正木隆 (2008) 本州以南の食肉目 3 種による木本果実利用の文献調査. *日林誌* 90:27-36.
- 4) Koike S, Morimoto H, Goto Y, Kozakai C, Yamazaki K (2008) Frugivory of carnivores and seed dispersal of fleshy fruits in cool-temperate deciduous forests. *J. For. Res.* 13:215-222.
- 5) Koike S, Masaki T, Nemoto Y, Kozakai C, Yamazaki K, Kasai S, Nakajima A, Kaji K (2011) Estimate of the seed shadow created by the Asiatic black bear (*Ursus thibetanus*) and its characteristics as a seed disperser in Japanese cool-temperate forest. *Oikos* 120:280-290.
- 6) Koike S, Morimoto H, Kozakai C, Arimoto I, Yamazaki K, Iwaoka M, Soga M, Koganezawa M (2012) Seed removal and survival in Asiatic black bear feces: effect of rodents as secondary seed dispersers. *Wild. Biol.* 18:24-34.
- 7) Koike S, Morimoto H, Kozakai C, Arimoto I, Soga M, Yamazaki K, Koganezawa M (2012) The roll of dung beetles as a secondary seed dispersers after dispersal by frugivore mammals in a temperate deciduous forest. *Acta Oecol.* 41:74-81.
- 8) Koike S (2010) Long-term trends in food habits of the Asiatic black bear in the Misaka mountains, Japan. *Mamm. Biol.* 75:17-28.
- 9) Kozakai C, Yamazaki K, Nemoto Y, Nakajima A, Koike S, Abe S, Masaki T, Kaji K (2011) Effect of mast production on home range use of Japanese black bears. *J. Wild. Manag.* 75:867-875.
- 10) Kozakai C, Yamazaki K, Nemoto Y, Nakajima A, Umemura Y, Koike S, Goto Y, Kasai S, Abe S, Masaki T, Kaji K (2013) Fluctuation of daily activity time budgets of Japanese black bears: relationship to sex, reproductive status, and hardmast availability. *J. Mamm.* 94:351-360.
- 11) Koike S, Kozakai C, Nemoto Y, Masaki T, Yamazaki K, Abe S, Nakajima A, Umemura Y, Kaji K (2012) Effect of hard mast production on foraging and sex-specific behavior of the Asiatic black bear (*Ursus thibetanus*). *Mamm. stud.* 37:21-28.
- 12) Nakajima A, Koike S, Masaki T, Shimada T, Kozakai C, Nemoto Y, Yamazaki K, Kaji K (2012) Spatial and elevational variation in fruiting phenology of a deciduous oak (*Quercus crispula*) and its effect on foraging behavior of the Asiatic black bear (*Ursus thibetanus*). *Ecol. Res.* 27:529-238.

The study of plant - frugivore interactions in forest ecosystem

Shinsuke Koike (Tokyo University of Agriculture and Technology)

koikes@cc.tuat.ac.jp