

森林生態系における動物が植物の種子散布過程 に果たす役割に関する研究

—主に中、大型食肉類を中心とした他の生物種との生物間相互作用について—

2006年

小池 伸介

東京農工大学大学院連合農学研究科

目 次

1. はじめに -----	1
2. 調査地 -----	3
3. 食肉類 5 種の糞分析と植生調査-----	4
4. 樹冠下での自動撮影による採食時期の推定-----	18
5. ツキノワグマのヤマザクラ結実期の行動-----	23
6. ツキノワグマによって散布された種子の行方-----	34
7. ツキノワグマの糞に飛来する糞虫-----	38
8. 謝辞 -----	46
9. 引用文献 -----	48
10. 付録 -----	57

1節 はじめに

日本では、ツキノワグマ (*Ursus thibetanus*) をはじめとする中、大型哺乳類は食物連鎖の上位に位置づけられる種、つまりアンブレラ種として考えられており、その生息の確保によって、より多くの生物を保全できるとともに、その生息には食物連鎖の下位の生物郡が豊富で、健全な生態系が存在することが必要である。

しかしながら、アンブレラ種が実際に他の生物種とどのような関わりあいを持ち、生態系でどのような役割を果たしているかについては不明な部分が多いのが現状である。アンブレラ種が、生態系内で果たす役割を明らかにすることは、アンブレラ種をはじめとする、そこに生息する多くの生物種の保全、生態系内サービス(本研究では、種子散布に焦点を当てる)を担う生物間ネットワークの保全につながり、しいてはその環境本来の機能、すなわち生態系サービス(例えば治山治水、炭素貯蔵庫、遺伝子貯蔵庫、精神的作用等)の保全にもつながると考えられている(湯本 2003)。

本研究で扱う、動物による植物の種子散布には、大きく 3 つの現象に分けることが出来る(Ridley 1930)。羽毛や体毛に引っかかって種子が運ばれる付着型、種子自体が餌資源であるが、食べ残されたりあるいは置き忘れられた種子が発芽する食べ残し型、種子自体ではなく、種子の回りに発達した果肉が食べられる周食型である(Ridley 1930)。そのうち、付着型と周食型の種子の散布様式に、食肉類は関与することが考えられるが、直接的に関係するのは、周食型散布である。

果実を採食する動物は周食型の種子散布者として機能する可能性を持っていると考えられる。鳥類はこれらの動物の中でもっとも人目を引くことから、古くから鳥類による果実の種子散布に関する研究が、海外はもとより、日本でも多く報告されている(例えば Fukui 1995、Yagihashi et al. 1998、2000)。一方、食肉類も多くの種が果実を採食することは一般的に知られている。しかし、これらの種子散布行動についての研究報告は、鳥類の報告に比べれば、圧倒的に少ないのが現状である。鳥類と植物の関係と同様に相互作用が存在することが考えられる。

海外では近年、果実食の食肉類による種子散布の研究報告が多く報告され、アライグマ (*Procyon lotor*)、キツネ (*Vulpes vulpes*) (Fowler et. al. 1982、Worth 1975) などで報告されている。さらに、いくつかの報告では、食肉類が種子散布者として有利な特徴を備えていることが指摘されている(Herrera 1989、Willson 1993、Hicky et.al. 1999)。それらによると、食肉類は①行動圏が広い、②主な散布者である鳥類よりも体サイズが大きい、③歯や消化器官が肉食に適応しているという点である。

具体的には、1つ目の行動圏が広いという点では、長距離散布の可能性を高めることになる。一般的に、種子の散布距離は、動物の行動パターン、移動速度、消化時間によって制限される。そのため、草食動物よりも、食物資源が散在すると考えられる食肉類は餌を求めて生息地内を移動する必要があるため、同じような体サイズの草食動物よりも大きな行動圏を持つ傾向がある。そのため、移動速度の拡大をもたらす、散布距離を増加させる可能

性があると考えられている (Otani 2002)。

2つ目の体サイズが大きいという点は、散布者の体サイズ、特に口の大きさは、利用できる果実の種を限定することが知られている (Mack 1993)。海外の研究例では、大きな哺乳類は、鳥類や小さな哺乳類が散布できない大きな種子を散布することが出来、実際に哺乳類によって散布される果実は、鳥類によるものよりも大きな傾向であることが、複数の地域の報告で知られている。そのため、食肉類は、鳥類が運べないような大型種子にとっては有効な散布者である可能性が指摘されている (Corlett 1996)。

3つ目の歯や消化器官が肉食に適応しているという点は、一般的に食肉類の歯は、草食動物に比べ、切歯が発達し、ものをすりつぶす能力は劣っている。これにより種子が、摂食の際に物理的に破壊されずに飲み込まれる可能性を高めると思われる。

このように、種子散布者として有効と考えられている食肉類であるが、日本での研究例はそれほど多くはなく、主な研究例では、テン (*Martes melampus*) (楠井・楠井 1999, Otani 2002)、ホンダヌキ (*Nyctereutes procyonoides*) (宮田ほか 1989)、ツキノワグマ (小池ほか 2003) などの各種で、少数の研究例が知られるのみで、食肉類の種子散布者としての役割についての具体的な情報は少ない。また、これらの多くが亜高山帯や里山などが主な調査地であり、潜在的に日本の森林の大部分を占める冷・暖温帯の落葉広葉樹林を調査地とした研究例は少なく、さらに同一環境で複数種を対象とした視点での研究例は見られない。

そこで、本研究では、東京都奥多摩の落葉広葉樹林を中心に、今まで果実食および種子散布者として機能していることが知られている、食肉類 5 種を対象に、それらの種子散布者として果たす可能性やその役割について比較検討を行い、さらに、5 種のうちで長距離散布者として、植物の繁殖生理へのインパクトが大きく、落葉広葉樹林のアンブレラ種として知られるツキノワグマを対象に、行動生態の面、散布された種子の行方という視点から、さらに詳細な検討を加えた。

また、多くの節で、ヤマザクラ (*Prunus jamasakura*) を植物側の対象種とした。ヤマザクラは、日本および奥多摩の広葉樹林に一般的に生育する樹種である。また、ヤマザクラが結実する 6 月は、広葉樹林では結実する木本種は少ないことから (小池 未発表)、食肉類の利用頻度は高い可能性が考えられる。さらに、ヤマザクラは、他の採食対象の木本種に比べ、果実の成熟フェノロジー (小池 2003)、発芽生理のメカニズム (石井 1986) が研究されているため、採食時期の検討、今後の発芽試験の実施などを考えた場合、種子散布を研究する上で適した材料と考えられる。

野生生物を保全していくためには、対象とする生物そのものを守るだけでなく、その生物をめぐる相互作用を保全するという視点が必要である。そのためには、種子散布のような個々の生物種が生態系で果たす役割、生物間相互作用を明らかにすることは、野生生物、生態系保全を考える上では必要不可欠な課題と考えられる。

なお、本研究のうち、1、4、6、7、8 節は小池、2 節は葛西、3 節は小池、後藤、5 節は葛西、後藤が主に担当して執筆した。

2節 調査地

調査地の奥多摩山地は、関東山地の一角をなし、秩父山地の辺縁を占めている。気候は夏雨型の太平洋型気候で、小河内での年平均降水量1586mm(1979～2000年)、年平均気温11.8度(1979～2000年)である(気象庁資料による)。現存植生は、標高1000m付近を境に、上部ではブナ(*Fagus crenata*)－ミズナラ(*Quercus mongolica*)群集、下部ではコナラ(*Quercus serrata*)－クリ(*Castanea crenata*)群集の暖・冷温帯の落葉広葉樹林である。一方で1960年代より拡大造林が急速に推し進められ、スギ(*Cryptomeria japonica*)およびヒノキ(*Chamaecyparis obtusa*)人工林の占める割合は森林面積の50%を超えている。

本調査は、主に奥多摩湖北側の峰谷から雲取山にかけての地域および、日原川流域の唐松谷周辺を主な調査地として行った。

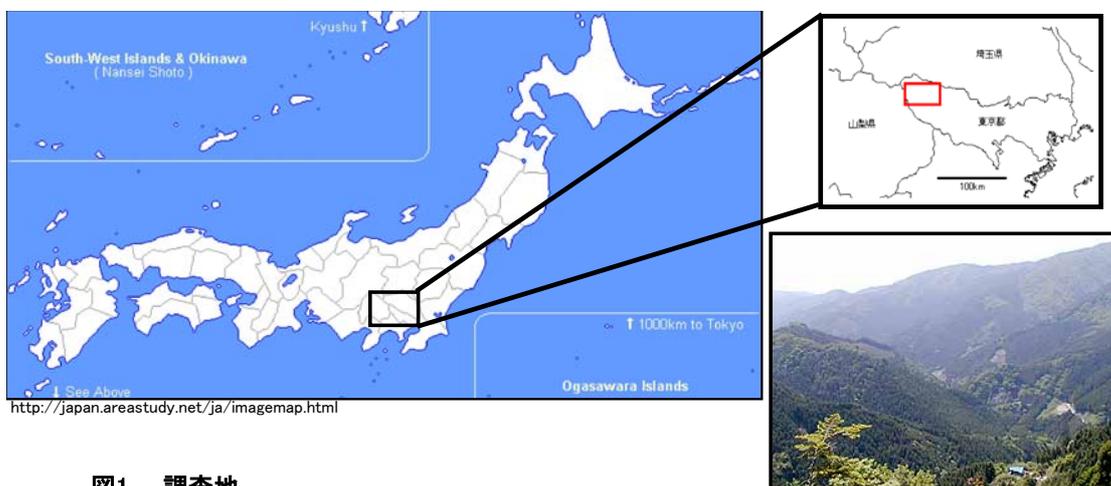


図1. 調査地

3節 食肉類5種の糞分析と植生調査

はじめに

本州に生息する食肉類のうち、一般的に果実食が知られている食肉類のはツキノワグマ、テン、タヌキ、キツネ、アナグマ (*Meles meles*)、イタチ (*Mustela itatsi*)、ハクビシン (*Paguma larvata*) などである。前述のように、種子散布者として有効と考えられている食肉類であるが、日本での研究例は少なく、テン (楠井・楠井 1999, Otani 2002)、ホンドタヌキ (宮田ほか 1989)、ツキノワグマ (小池ほか 2003) など、種子散布者としての役割についての情報は少ない。その多くの報告が、どのような種を散布しているのかという報告であり、実際に一回当たりどれくらいの量の種子を散布しているのかという定量的な視点や、体内を通過することによる物理的な破壊の有無などの基本的な情報については、一部の報告 (小池ほか 2003、加藤ほか 2000) を除いてない。また、これらの種以外の食肉類も果実を採食することは知られているものの、種子散布の視点では取り扱われていないため、このような基本的な情報はない。さらに、同じ生息地で動物種間で種子散布者として比較検討された研究例は、日本はもちろん、海外でもほとんどない (Herrera 1989)。

そこで、本章では、果実食が知られる5種の食肉類を対象に、それぞれの種の

- ・ 採食果実種
- ・ 1糞塊あたりに含まれる種子数
- ・ 採食および体内通過による種子の物理的破壊の程度

について、種子散布者としての有効性を評価をするうえでの基礎的な情報について調査し、それぞれの種の種子散布者としての可能性について比較検討した。

方法

糞分析と糞に含まれた種子の状態

調査地内の標高800mから1200mにかけて踏査ルート (約15km) を、植生の割合に応じて設定し、各コースおよびその周囲を原則として月2回 (上旬、下旬) 踏査し、糞を発見した際には、糞の採取を行った。糞の採取は、踏査コースおよびその周辺で発見したツキノワグマ、テン、アナグマ、タヌキ、キツネの識別可能な糞を全て採取した。

糞の識別は、基本的に色、形、臭いによって行った。また、タヌキとアナグマ、テンとそれ以外については、山本 (1991a、1994) に従い識別し、不明な糞、新鮮ではない糞は採取しなかった。

また、タヌキ、アナグマは、糞場が決まっているが、1回分の糞を採取する必要から、2日連続で踏査し、1日目に全て除去し、2日目に確認された糞のみを採取し、さらに、複数個体が利用することから (谷内森ほか 1997)、連続した1糞塊のみを採取し、それを1回分とした。調査期間は2003年4月から2005年3月である。

糞は全量を採取して持ち帰り、0.5mm、1.0mm、2.0mmのメッシュふるいで水洗し、種子を抽出した。種の同定は、堅果以外の木本植物種子の場合、原色日本植物種子写真図鑑（石川 1994）、現地で採取したサンプル標本および著者所有の標本と比較して行った。堅果については、出現した外皮、果皮(殻)の一部から同定した。

種を同定できた木本植物の種子のうち、カスミザクラ(*Prunus verecunda*)、ヤマザクラ、ミヤマザクラ(*P. maximowiczii*)、ウワミズザクラ(*P. grayana*)、マメザクラ(*P. incisa*)、オオヤマザクラ(*P. sargentii*)、ミズキ(*Cornus controversa*)、ヤマボウシ(*C. kousa*)、クマヤナギ(*Berberis racemosa*)、アケビ(*Akebia quinata*)、ミツバアケビ(*A. trifoliata*)、ヤマブドウ(*Vitis coignetiae*)、マツブサ(*Schisandra repanda*)、カキノキ(*Diospyros kaki*)、マタタビ(*Actinidia polygama*)、サルナシ(*Actinidia arguta*)、キイチゴ属(*Rubus*)各種、コナラ、ミズナラ、クリ、ブナ、オニグルミ(*Juglans ailanthifolia*)の24種を対象に種子の状態について調べた。なお、アケビ、ミツバアケビはアケビ属として、サルナシ、マタタビはマタタビ科として、キイチゴ各種は、種不明のためキイチゴ属として、コナラ、ミズナラの種子はコナラ・ミズナラとして取り扱った。

種子の状態については、「種子が原型をとどめていない状態(A)」、「種子が原形をとどめている状態(B)」に分類し、それぞれの種子数を数えた。破壊率は $A/(A+B) \times 100(\%)$ として求めた。原形をとどめていない状態の種子数のカウントに際し、種子が縫合面に添って割れている場合は、縫合させて1つの種子としてカウントした。噛み砕かれている場合は、噛み砕かれている核、種皮の風乾重を測定し、健全な種子の核、種皮の風乾重を測定した結果と比較し、原形をとどめていない種子数を推定した。

文献調査

今まで日本各地で行われた、ツキノワグマ、テン、タヌキ、キツネ、アナグマの食性に関する研究報告を可能な限り収集し、それらより採食記録のある果実に関する記録を抽出した。また、参考資料として一部の他の食肉類についても同様な作業を行った。

糞採取地域における植生調査

糞を採取した地域の木本植物の種組成を明らかにするため、コドラートを設置し、毎木調査を行なった。毎木調査では、出現する全ての木本植物の種名を記録した。コドラートのサイズは20m×20mで、計15ヶ所設置した。15ヶ所のコドラートのうち5ヶ所はブナ・ミズナラ群集に、5ヶ所はクレー・ミズナラ群集に、5ヶ所はクレー・コナラ群集に設置した。

結果

糞分析

踏査の結果、ツキノワグマ 91 個、テン 158 個、アナグマ 45 個、キツネ 36 個、タヌキ 47 個の糞を採取した(表 1)。テンの糞が最も多く採取できた。また、タヌキ、アナグマは、採

取に際して条件を設定したため、採取数は少なかった。

それぞれの種の採取した糞のうち、種子が含まれていた糞の割合は、ツキノワグマは86.8%、テンは70.8%、アナグマは57.8%、キツネは41.6%、タヌキは59.6%であった。ツキノワグマが最も種子が含まれる糞の割合が年間を通じて高かった。また、テンの糞の割合が続いて高く、その季節性は特に秋から春にかけて種子が含まれる割合が高かった。

表1. 踏査によって採取した糞の数および種子が含まれていた糞の数とその割合の季節変化

	1月-4月	5月-6月	7月-8月	9月-10月	11月-12月	計
ツキノワグマ	2 (2) 100%	10 (6) 60.0%	29 (24) 82.8%	32 (29) 90.6%	18 (18) 100%	91 (79) 86.8%
テン	25 (20) 80.0%	29 (21) 72.4%	36 (18) 50.0%	40 (28) 70.0%	28 (25) 89.3%	158 (112) 70.8%
アナグマ	8 (5) 62.5%	9 (5) 55.6%	11 (7) 63.6%	9 (4) 44.4%	8 (5) 62.5%	45 (26) 57.8%
キツネ	6 (2) 33.3%	7 (3) 42.9%	7 (3) 42.9%	8 (3) 37.5%	8 (4) 50.0%	36 (15) 41.6%
タヌキ	8 (4) 50.0%	9 (5) 55.6%	10 (6) 60.0%	11 (7) 63.6%	9 (6) 66.7%	47 (28) 59.6%

カッコ内の数字は、種子が含まれていた糞の数を示す

%表示は、種子が含まれていた糞の割合を示す

ツキノワグマの糞から出現した木本植物の種子は、4月:コナラ・ミズナラ、6月:ヤマザクラ、カスミザクラ、キイチゴ属、マメザクラ、ヒメコウゾ (*Broussonetia kazinoki*)、7月:ヤマザクラ、カスミザクラ、ミヤマザクラ、クマヤナギ、オオヤマザクラ、キイチゴ属、8月:クマヤナギ、ミヤマザクラ、ウワミズザクラ、キイチゴ属、9月:コナラ・ミズナラ、オニグルミ、ヤマボウシ、クリ、マタタビ科、ミズキ、10月:コナラ・ミズナラ、マタタビ科、アケビ科、ミズキ、ヤマブドウ、マツブサ、11月:コナラ・ミズナラ、マタタビ科、ミズキ、ヤマブドウ、カキノキの計22種であった。

テンの糞からは、4月:コナラ・ミズナラ、マタタビ科、6月:ヤマザクラ、カスミザクラ、ヤマグワ (*Morus bombycis*)、キイチゴ属、7月:ヤマザクラ、カスミザクラ、マメザクラ、ミヤマザクラ、キイチゴ属、8月:ミヤマザクラ、ウワミズザクラ、キイチゴ属、マタタビ科、エゾエノキ (*Celtis jessoensis*)、9月:ウワミズザクラ、キイチゴ属、マタタビ科、ヤマボウシ、エゾエノキ、10月:ウワミズザクラ、マタタビ科、ヤマボウシ、アケビ科、カキノキ、ヤマブドウ、ムラサキシキブ (*Callicarpa japonica*)、11月:コナラ・ミズナラ、マタタビ科、アケビ科、ヤマブドウの計16種であった。

アナグマの糞からは、4月:マタタビ科、6月:ヤマザクラ、キイチゴ属、7月:ヤマザクラ、カスミザクラ、マメザクラ、キイチゴ属、8月:カスミザクラ、ミヤマザクラ、キイチゴ属、9月:ミヤマザクラ、ウワミズザクラ、10月:マタタビ科、アケビ科、11月:マタタビ科、カキノキ、コナラ・ミズナラの計13種であった。

キツネの糞からは、6月:ヤマザクラ、キイチゴ属、7月:カスミザクラ、キイチゴ属、9月:ウワミズザクラ、10月:ヤマボウシ、マタタビ科、ヤマブドウ、アケビ科、コナラ・ミズナラ、11月:マタタビ科、ヤマブドウ、アケビ科、カキノキの計12種であった。

タヌキの糞からは、4月:コナラ・ミズナラ、6月:ヤマザクラ、キイチゴ属、7月:ヤマザクラ、カスミザクラ、マメザクラ、キイチゴ属、8月:カスミザクラ、ミヤマザクラ、キイチゴ属、9月:ウワミズザクラ、10月:マタタビ科、アケビ科、11月:マタタビ科、カキノキ、ヤマブドウ、コナラ・ミズナラの計10種であった。

ツキノワグマでは22種、テンでは16種、アナグマでは13種、キツネでは12種、タヌキでは14種の種子が確認された。

次に、それぞれの動物種の一つの糞塊に含まれるそれぞれの植物種の平均種子数は、糞の大きさが異なることもあり、ツキノワグマの糞に含まれる平均種子数がいずれの植物種の種子でも最も多かった。しかし、他の4種は、植物種によって含まれる平均種子数は異なった(表2、3)。

表2. 各動物の糞の中から出現した種子の植物種と総数

植物種	種類	果実サイズ (mm) (long diamater)	種子サイズ (mm)	糞の中から出現した種子の数(糞の数)					
				ツキノワグマ	テン	アナグマ	キツネ	タヌキ	
ヤマザクラ	<i>Prunus jamasakura</i> (Rosaceae)	核果	8.9±0.5	6.5±0.4	7220 (10)	473 (10)	498 (3)	61 (1)	257 (5)
カスミザクラ	<i>Prunus verecunda</i> (Rosaceae)	核果	8.8±0.7	6.8±0.4	8328 (6)	243 (6)	512 (3)	167 (2)	167 (3)
マメザクラ	<i>Prunus incisa</i> (Rosaceae)	核果	8.1±0.9	5.8±0.2	267 (1)	85 (2)	85 (1)		41 (1)
エゾヤマザクラ	<i>Prunus Sargentii</i> (Rosaceae)	核果	10.2±1.1	7.4±0.8	524 (2)				
ミヤマザクラ	<i>Prunus maximowiczii</i> (Rosaceae)	核果	7.6±0.9	5.6±0.3	4728 (8)	183 (5)	128 (1)	67 (1)	117 (3)
ウワミズザクラ	<i>Prunus grayana</i> (Rosaceae)	核果	7.8±0.6	6.1±0.2	3644 (4)	183 (5)	418 (3)		162 (3)
クマヤナギ	<i>Berchemia racemosa</i> (Rhamnaceae)	核果	6.3±0.8	4.5±0.3	1167 (3)				
ミズキ	<i>Cornus controversa</i> (Cornaceae)	核果	9.5±1.5	5.4±0.1	2813 (4)	489 (5)			
ヤマボウシ	<i>Cornus kousa</i> (Cornaceae)	核果型多花果	9~16	5.1±0.3	486 (2)	81 (7)		48 (1)	
キイチゴ属	<i>Rubus sp.</i> (Rosaceae)	集合核果	9~19	1.5~1.9	2307 (3)	1280 (13)	735 (6)	806 (4)	2411 (7)
マタタビ科	<i>Actinidiaceae sp.</i> (Actinidiaceae)	漿果	35.2±8.9	2.2±0.2	71792 (6)	20684 (31)	10171 (6)	3522 (6)	4241 (7)
アケビ科	<i>Akebia sp.</i> (Lardizabalaceae)	漿果	98.5±35.2	4.1±0.3	1532 (2)	238 (4)	586 (2)	140 (2)	742 (2)
ヤマブドウ	<i>Vitis coignetiae</i> (Vitaceae)	漿果	9.3±1.2	4.8±0.6	392 (2)	91 (1)		117 (2)	137 (2)
カキノキ	<i>Diospyros kaki</i> (Ebenaceae)	漿果	35~70	14.5±3.5	36 (2)	288 (10)	28 (2)		16 (1)
マツブサ	<i>Schisandra repanda</i> (Schisandraceae)	集合漿果	9.2±0.8	4.3±0.2	89 (1)				
クリ	<i>Castanea crenata</i> (Fagaceae)	堅果		16~23	0 (1)				
オニグルミ	<i>Juglans ailanthifolia</i> (Juglandaceae)	クルミ果	27~56	25~42	0 (3)				
ミズナラ・コナラ	<i>Quercus sp.</i> (Fagaceae)	堅果	15~31	4~13	0 (35)	0 (2)	0 (2)	0 (1)	0 (1)

表3. 各動物の糞一個あたりに含まれる原形を留めた平均種子数

植物種	種類	糞一個あたりの平均種子数 (Mean±SD)				
		ツキノワグマ	テン	アナグマ	キツネ	タヌキ
ヤマザクラ	核果	822 ± 470	47 ± 14	166 ± 51	61	58 ± 16
カスミザクラ	核果	1388 ± 751	41 ± 16	171 ± 41	84 ± 19	56 ± 14
マメザクラ	核果	267	43 ± 2	85		41
エゾヤマザクラ	核果	258 ± 123				
ミヤマザクラ	核果	591 ± 254	37 ± 9	128	67	39 ± 18
ウワミズザクラ	核果	911 ± 333	37 ± 14	139 ± 118		54 ± 19
クマヤナギ	核果	389 ± 152	98 ± 43			
ミズキ	核果	703 ± 315	98 ± 27			
ヤマボウシ	核果型多花果	243 ± 106	10 ± 6		48	
キイチゴ属	集合核果	769 ± 295		123 ± 23	202 ± 49	359 ± 162
マタタビ科	漿果	10256 ± 3475	1339 ± 590	1695 ± 1414	587 ± 346	689 ± 305
アケビ科	漿果	766 ± 292	60 ± 17	195 ± 64	70 ± 20	371 ± 221
ヤマブドウ	漿果	196 ± 77	91		59 ± 66	69 ± 13
カキノキ	漿果	18 ± 7	59 ± 129	14 ± 1		16
マツブサ	集合漿果	89				
クリ	堅果	0				
オニグルミ	クルミ果	0				
ミズナラ・コナラ	堅果	0	0	0	0	0

糞に含まれた種子の破壊率

いずれの動物種の糞の中から確認された核果、漿果などの多肉果の種子は 75%以上の高率で原形をとどめていた。しかし、いずれの種の糞からも、糞のなかの堅果は全て原型をとどめていなかった(表 4)。

表4. 各動物の1個の糞あたりに含まれる種子の破壊率

植物種	種類	糞に含まれていた種子の破壊率 (%) (Mean±SD)				
		ツキノワグマ	テン	アナグマ	キツネ	タヌキ
ヤマザクラ	核果	2.5 ± 1.1	2.3 ± 1.1	1.8 ± 0.6	1.5 ± 1.2	2.1 ± 0.5
カスミザクラ	核果	1.8 ± 0.3	1.8 ± 1.1	1.5 ± 0.3	1.3 ± 0.8	1.6 ± 0.4
マメザクラ	核果	0.0	0.8 ± 0.2	2.5		2.5
エゾヤマザクラ	核果	0.8 ± 0.3				
ミヤマザクラ	核果	0.8 ± 0.2	1.2 ± 0.4			1.9 ± 0.8
ウワミズザクラ	核果	2.1 ± 0.8	1.0 ± 0.2	1.3 ± 0.4		1.6 ± 0.8
クマヤナギ	核果	1.1 ± 0.4	0.3 ± 0.1			
ミズキ	核果	1.8 ± 0.4	1.1 ± 0.3			
ヤマボウシ	核果型多花果	1.2 ± 0.5	0.8 ± 0.4		2.1	
キイチゴ属	集合核果	0.8 ± 0.3		0.6 ± 0.4	0.8 ± 0.2	0.8 ± 0.3
マタビ科	漿果	0.5 ± 0.3	0.0	0.2 ± 0.1	0.5 ± 0.3	0.9 ± 0.3
アケビ科	漿果	2.8 ± 1.7	0.0	1.2 ± 0.8	1.1 ± 0.4	1.6 ± 0.8
ヤマブドウ	漿果	0.9 ± 0.2	2.2		0.8 ± 0.2	1.5 ± 0.3
カキノキ	漿果	0.0	0.0	0.0		0.0
マツブサ	集合漿果	0.0				
クリ	堅果	100				
オニグルミ	クルミ果	100				
ミズナラ・コナラ	堅果	100	100	100	100	100

文献調査

ツキノワグマは 29 報、テンは 21 報、アナグマは 4 報、キツネは 10 報、タヌキは 14 報および、その他の食肉類からは、イタチは 6 報、ノイヌ (*Canis familiaris*) は 2 報、ハクビシン 2 報、クロテン (*Martes zibellina*) 1 報を収集し、これらをもとに採食記録のある同定されている木本類の種を整理した (表 5)。ツキノワグマの文献からは 92 種、テンは 85 種、アナグマは 15 種、キツネは 21 種、タヌキは 56 種および、イタチは 23 種、ハクビシンは 9 種の木本果実が確認された。

植生調査

植生調査の結果から、確認された木本植物種は 90 種であった (表 6)。そのうち、ツキノワグマの糞からは 7 種、他調査地での食性報告と合わせると 28 種 (31.1%)、テンの糞から 6 種および 13 種 (14.4%)、アナグマの糞から 5 種および 5 種 (5.4%)、キツネの糞から 5 種および 6 種 (6.7%)、タヌキの糞から 5 種および 9 種 (10.0%) が出現した。

表5. 日本各地の食肉類の食性に関する報告で出現した木本類の果実・種子の種(明らかかな人為的作物種は除く)とその出現場所

Family	Species	科	種名・属名	果実の種類	ツキノワグマ	テン	アナグマ	キツネ	タヌキ	イタチ	ノリス	ハウビシ	エゾクロテン
Lardizabaleaceae	<i>Akebia sp.</i>	アケビ	アケビ属	漿果		長野、栃木、秋田、埼玉、東京	東京	長野、東京	長野				
	<i>Akebia quinata</i>	アケビ	アケビ	漿果	神奈川県、静岡県、東京都、長野、岐阜、山梨、山形	東京、水戸、奈良、兵庫、長野、和歌山、京都	東京	長野、京都	神奈川県、島根、三重、東京	高知			
Taxaceae	<i>Akebia trifoliata</i>		ミツバアケビ	漿果	山梨	大分、奈良			島根、長崎、東京				
	<i>Stauntonia hexaphylla</i>		ムベ	漿果		長崎							
Ginkgoaceae	<i>Taxus cuspidata</i>	イチイ	イチイ	仮種皮		東京							
	<i>Taxus cuspidata var. nana</i>		キヤラボク	仮種皮		秋田							
	<i>Torreya nucifera</i>	カヤ	カヤ	仮種皮	神奈川県、山形、富山	奈良			東京				
	<i>Ginkgo biloba</i>	イチヨウ	イチヨウ	外種皮	富山				東京				
	<i>Cephalotaxus harringtonia</i>	イヌガヤ	イヌガヤ	外種皮		長崎							
	<i>Cephalotaxus harringtonia var. nana</i>		ハイイヌガヤ	外種皮		長崎							
	<i>Oryza sativa L.</i>	イネ	イネ	穎果			東京		東京				
	<i>Elytherococcus sp.</i>	ウコギ	ウコギ属	穎果		東京							
	<i>Elytherococcus sciodaphnoides</i>	コンアブラ	コンアブラ	穎果		大分							
	<i>Dendropanax trifidus</i>	カクレミノ	カクレミノ	漿果									
<i>Evodiapanax imovans</i>	タカノツメ	タカノツメ	漿果										
Anacardiaceae	<i>Analia cordata Thunb.</i>	ウト	ウト	漿果	岐阜、石川、京都、長野、富山	長野、兵庫、長野							
	<i>Analia elata</i>	タラノキ	タラノキ	漿果	長野、富山	長野							
	<i>Alangium platyfolium var. triobum</i>	ウリノキ	ウリノキ	核果	群馬								
Anacardiaceae	<i>Rhus sp.</i>	ウルシ	ウルシ属	核果		東京							
	<i>Rhus ambigua</i>	ツタウルシ	ツタウルシ	核果		東京							
	<i>Rhus javanica var. roxburghii</i>	ヌルデ	ヌルデ	核果		長野							
Styracaceae	<i>Rhus trichocarpa</i>	ヤマウルシ	ヤマウルシ	核果		長崎							
	<i>Rhus sylvestris</i>	ヤマハゼ	ヤマハゼ	核果		長崎							
	<i>Syrax obassia</i>	ハクウンボク	ハクウンボク	蒴果									
Asclepiadaceae	<i>Cynanchum sublancoletum</i>	ガガイモ	ガガイモ	蒴果	埼玉県、岐阜、石川								
	<i>Diospyros sp.</i>	カキノキ	カキノキ属	漿果		東京							
Betulaceae	<i>Diospyros kaki</i>	カキノキ	カキノキ	漿果	神奈川県、東京都、山梨、山形、京都、富山	東京、大分、奈良、兵庫、山形、長崎	東京	東京、広島	神奈川県、三重、京都、広島	長崎、西日本			
	<i>Oxalis corniculata</i>	カタハミ	カタハミ	蒴果									
Betulaceae	<i>Betula sp.</i>	カハシキ	カハシキ属	漿果	静岡県、岐阜、埼玉、京都、徳島								
	<i>Betula grossa</i>	ミズメ	ミズメ	漿果	栃木、静岡県								
Betulaceae	<i>Carpinus japonica</i>	クマシデ	クマシデ	堅果	岐阜、石川	栃木							
	<i>Carpinus cordata</i>	サワシバ	サワシバ	堅果									
Betulaceae	<i>Corylus sieboldiana</i>	ツノシハミ	ツノシハミ	堅果	長野、富山								
	<i>Alnus sieboldiana</i>	オオハヤシヤブシ	オオハヤシヤブシ	堅果									東京(三宅島)

Stachyuraceae	<i>Stachyurus praecox</i>	キブシ	キブシ	梨県	神奈川、東京、岩手	東京、奈良、東京、長野	山形、神奈川、東京
Ranunculaceae	<i>Stachyurus praecox</i> Var. <i>matsuzakii</i>	ハチジヨウキブシ		梨県			東京(三宅島)
	<i>Aquilegia fiabelata</i> var. <i>pumila</i>	キンボウゲ	キンボウゲ	岐阜	秋田		
Lauraceae	<i>Lauraceae</i> spp.	クスノキ	クスノキ	梨県	東京		東京
	<i>Cinnamomum camphora</i>	クスノキ	クスノキ	梨県	東京		
	<i>Lindera praecox</i>	アブラヤシ	アブラヤシ	梨県	神奈川、山梨		
	<i>Lindera umbellata</i> ssp. <i>membranacea</i>	オオハワロモジ	オオハワロモジ	梨県	青森、富山		
	<i>Lindera erythrocarpa</i>	カナクキノキ	カナクキノキ	梨県	京都		
	<i>Lindera umbellata</i>	クロモジ	クロモジ	梨県	岩手、岐阜、山梨、群馬、長野		
	<i>Lindera tribulum</i>	シロモジ	シロモジ	梨県	京都		
Vervencaceae	<i>Nacchilus thurbergii</i>	タブノキ	タブノキ	梨県	京都		
	<i>Callicarpa</i> spp.	ムラサキシキブ属	クマツヅラ	核果	岐阜	東京	
	<i>Clerodendrum trichotomum</i>	クサギ	クサギ	核果			
	<i>Premna japonica</i>	ハマクサギ	ハマクサギ	核果	長野		
Elaeagnaceae	<i>Callicarpa japonica</i>	ムラサキシキブ	ムラサキシキブ	核果	大分、東京		
	<i>Elaeagnus</i> spp.	グミ	グミ	偽果	長野		
	<i>Elaeagnus umbellata</i>	アキグミ	アキグミ	偽果	京都		
	<i>Elaeagnus pungens</i>	ナウシログミ	ナウシログミ	偽果	岐阜、山梨、栃木		島根、長崎
	<i>Elaeagnus umbellata</i> var. <i>retundifolia</i>	マルハバキグミ	マルハバキグミ	偽果	岐阜		
	<i>Elaeagnus montana</i> var. <i>ovata</i>	ニッコウナツグミ	ニッコウナツグミ	偽果	栃木		
Juglandaceae	<i>Elaeagnus multiflora</i>	トウカミ	トウカミ	偽果	京都		
	<i>Juglandaceae</i> spp.	クルミ科	クルミ	クルミ果	埼玉、神奈川、東京、岩手、青森、山梨、山形、岐阜、山梨、長野、長野、京都、富山	東京	
	<i>Juglens ailanthifolia</i>	オニクルミ	オニクルミ	クルミ果			
Rhamnaceae	<i>Berberis racemosa</i>	クロウメモドキ	クロウメモドキ	核果	東京、山梨、神奈川		栃木
	<i>Hovenia tomentella</i>	ケンボクシ	ケンボクシ	核果	奈良		神奈川
	<i>Hovenia dulcis</i>	ケンボクシ	ケンボクシ	核果	東京		山形、埼玉、東京
Moraceae	<i>Morus</i> spp.	クワ	クワ	集合果			東京
	<i>Ficus erecta</i>	イスヒワ	イスヒワ	果叢	長野		東京、島根、三重、長野
	<i>Morus bombycis</i>	ヤマグワ	ヤマグワ	集合果	神奈川、東京、山梨		山形、神奈川、長野、千葉
	<i>Broussonetia kaempferi</i>	ツルコウソ	ツルコウソ	集合果	長野		
	<i>Broussonetia kaziriki</i>	ヒメコウソ	ヒメコウソ	集合果	東京		山形
Caprifoliaceae	<i>Viburnum</i> spp.	スイカズラ	スイカズラ	核果	長野		東京
	<i>Viburnum dilatatum</i>	ガマズミ	ガマズミ	核果	山梨、京都		
	<i>Viburnum furcatum</i>	オオカモノキ	オオカモノキ	核果	栃木、岐阜、石川、山梨、富山		栃木
	<i>Viburnum phlebotrachelum</i>	オトコヨソメ	オトコヨソメ	核果	長野、山梨、栃木		
	<i>Viburnum dilatatum</i>	ガマズミ	ガマズミ	核果	山梨		埼玉
	<i>Viburnum erosum</i> var. <i>punctatum</i>	コバノガマズミ	コバノガマズミ	核果	奈良		埼玉

	<i>Weigela coreanensis</i> var. <i>fragrans</i>	ニオイウツギ	朔果	東京(三宅島)	
	<i>Sambucus racemosa</i>	ニワトコ	核果	奈良、長野	
	<i>Lonicera gracilipes</i>	ウクイスカガラ	漿果	栃木	
	<i>Melia azadirach</i>	センダン	核果		静岡
	<i>Polygonum cuspidatum</i> var. <i>terminalis</i>	ハナジヨウウイ(外ナリ)	そう果	東京(三宅島)	
		ツツジ	および		
	<i>Vaccinium smallii</i>	オオハスノキ	漿果	栃木	
	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	コケモモ	漿果	秋田	
		石川		栃木	
	<i>Vaccinium bracteatum</i>	シヤンペンボ	漿果	長崎	
	<i>Vaccinium olidhami</i>	ナツハゼ	漿果	山形	
	<i>Tripteleia paniculata</i>	ホツツジ	朔果	山形、石川	
	<i>Eurya emarginata</i>	ハマヒサカキ	漿果	大分、奈良、兵庫、長崎	
	<i>Eurya japonica</i>	ヒサカキ	漿果	東京	
	<i>Molligo verticillata</i>	クルマハサカロンソウ	漿果	東京	
	<i>Cornia japonica</i>	ドクウツギ	液果状のそう	栃木、大分	
	<i>Aesculus</i>	トチノキ	朔果	京都	
	<i>Stellaria aquatica</i>	ナチノコ	朔果		
	<i>Celastrus orbiculatus</i>	ニシキギ科			
		ツルカメモドキ	朔果	長野	
	<i>Celtis</i> spp.	エノキ属	核果	東京	
	<i>Celtis japonensis</i>	エノキ	核果	大分、奈良、長崎	
	<i>Celtis sinensis</i>	エノキ	核果	静岡、山梨、石川	
	<i>Aphananthe aspera</i>	ムクノキ	核果	大分、奈良、長崎	
		ハノキ属	漿果	長崎	
	<i>Symplocos</i> spp.	サワフタギ	漿果	高山	
	<i>Symplocos chinensis</i>	クロキ	漿果		
	<i>Symplocos lucida</i>	オランダイチゴ	集合核果	東京	
	<i>Fragaria x ananassa</i>	シロバナノイチゴ	集合核果	長野	
	<i>Fragaria nipponica</i>	キイチゴ spp	集合核果	京都、石川、埼玉、静岡、栃木	
	<i>Rubus</i> spp.	エヒカライチゴ	集合核果	長野、栃木、東京、長野、山梨、群馬、和歌山、長崎	
	<i>Rubus phoenicolasius</i>	クサイイチゴ	集合核果	東京	
	<i>Rubus hirsutus</i>	クマイイチゴ	集合核果	奈良、長崎	
	<i>Rubus crataegifolius</i>	シオノキイチゴ	集合核果	大分	
	<i>Rubus yabei</i> f. <i>marmoratus</i>	ナガハモミイチゴ	集合核果	大分、奈良	
	<i>Rubus palmatus</i>	ナワシロイチゴ	集合核果	長崎	
	<i>Rubus parvifolius</i>	ニライチゴ	集合核果	長崎	
	<i>Rubus microphyllus</i>	ハライチゴ	集合核果	東京	
	<i>Rubus illecebrosus</i>	フユイチゴ	集合核果	大分、奈良	
	<i>Rubus buergeri</i>	ベニハライチゴ	集合核果	秋田	
	<i>Rubus vernus</i>	ミヤマニライチゴ	集合核果	山梨	
	<i>Rubus microphyllus</i> var. <i>subcrataegifolius</i>	モミジイチゴ	集合核果	岐阜、山梨	
	<i>Rubus palmatus</i> var. <i>coptophyllus</i>		集合核果	山形、埼玉	

<i>Prunus mume</i>	ウメ	山梨	山梨	山形、東京	栃木、東京	山形、東京
<i>Prunus grayana</i>	ウロミズザクラ	栃木、埼玉、神奈川、静岡、東京、岐阜、長野、富山、山梨、長野、富山	山梨	長野、大分、東京	東京	山形、東京
<i>Prunus lanceolata</i> var. <i>speciosa</i>	オオシマザクラ		山梨		栃木	
<i>Prunus sargentii</i>	オオヤマザクラ	山梨、東京	山梨、東京	東京	東京	山形、東京
<i>Prunus verecunda</i>	カスミザクラ	山梨、東京	山梨、東京	東京	東京	山形、東京
<i>Prunus</i> ----	サトザクラ	埼玉	埼玉	長崎		
<i>Prunus</i> × <i>yedensis</i>	ソメイヨシノ					
<i>Prunus nipponica</i>	タカネザクラ	山梨	山梨	秋田		
<i>Prunus apetalata</i>	チヨウジザクラ	山梨	山梨	東京	東京	山形、東京
<i>Prunus incisa</i>	マムザクラ	山梨、東京	山梨、東京	東京	東京	山形、東京
<i>Prunus maximowiczii</i>	ミヤマザクラ	栃木、埼玉、神奈川、東京、長野、山梨	山梨、東京	栃木、東京	東京	山形、東京
<i>Prunus jamasakura</i>	ヤマザクラ	栃木、神奈川、東京、山梨、群馬	山梨、東京	東京、奈良、長崎	神奈川	高知
<i>Prunus</i> spp.	ザクラ属			東京、長野、栃木、山梨	長野、栃木、北海道	栃木
<i>Rhaphiolepis umbellata</i>	シヤンハイ				長崎	
<i>Prunus pyrifolia</i> var. <i>culta</i>	ナン				埼玉	
<i>Sorbus alnifolia</i>	アズキナシ	栃木、山梨	山梨	大分、奈良		山形
<i>Sorbus japonica</i>	ウラシロノキ	栃木、山梨、群馬	山梨	大分、秋田		山形
<i>Sorbus commixta</i>	ナナカマド属			東京		山形
<i>Sorbus</i> spp.	ナナカマド	栃木、山形、岐阜、山梨、長野、富山	山梨		東京	山形
<i>Pourthiaea villosa</i>	カマツカ	山梨	山梨	大分		
<i>Rosa wichuraiana</i>	テリハノイハラ			大分		
<i>Rosa multiflora</i>	ノイハラ			大分、長野		
<i>Rosa jasminoides</i>	モリイハラ					高知
<i>Duchesnea chrysantha</i>	ヘビイチゴ					
<i>Chaenomeles japonica</i>	クワボケ			栃木		山形
<i>Malus tchoneskii</i>	オオウラジロノキ	神奈川、静岡	山梨	長崎		山形
<i>Malus tozigo</i> var. <i>zumi</i>	オオズミ			長野		山形
<i>Malus sieboldii</i>	ズミ	岐阜、山梨、栃木	山梨	長野、長崎	長野	山形
<i>Malus</i> spp.	リンゴ属			長野		山形
<i>Chamaecyparis obtusa</i>	ヒノキ					山形
<i>Juniperus sibirica</i> var. <i>nipponica</i>	ミヤマケス			秋田		山形
<i>Vitis</i> spp.	ブドウ属	埼玉	埼玉	長野、東京	山梨、神奈川、東京、千葉	山形
<i>Vitis ficifolia</i>	エビズル	岐阜、石川	埼玉	大分、東京、長崎	長崎	山形
<i>Vitis flexuosa</i>	サンカクザル	東京	東京	奈良、埼玉	長野、栃木、北海道、京都	山形
<i>Vitis colignatae</i>	ヤマブドウ	栃木、埼玉、神奈川、静岡、東京、長野、京都、岐阜、山梨、山形、富山、石川	山梨、東京、長野、京都、岐阜、山梨、富山、石川	兵衛、東京、京都	山形、栃木、北海道、京都	山形

表6. 植生調査で確認された木本種(92種)と各動物種の糞から出現した木本類の果実・種子の種および他調査地で確認されている種

調査地周辺の確認樹種	ツキノワグマ	テン	アナグマ	キツネ	タヌキ	
アオキ						
アオダモ						
アオハダ	○	○			○	
アナンズ	○					
アズキナシ	○					○
アザビ	○					
アブラヤブ	○					
アワフキ						
イヌシテ	○					○
イヌブナ	○					
イロハモミジ						
イワガラミ						
ウグイスカグラ	○					
ウラゲエンコウカエデ	○	○			○	
ウラジロノキ						
ウラジロモミ						
ウリカエデ	●○	●○	●	●○	●○	○
ウリハダカエデ	●○	●○	●	●○	●○	○
ウリミスサクラ	○					
エシエンノキ	○	●				
エンコウカエデ						
オオイタヤマイゲツ						
オオモミシ						
オトコウソメ	○					○
カシカエデ	●○	●	●	●	●○	
カミサクラ	○					
ガマズミ	○					
カマツカ	○					
カヤ	○	○				
クマシテ	○	○		○	○	
クリ	●○					
クロモジ	○					
ケヤキ						○
コアシサイ						○
コウヤボウキ						●
コトメウツギ						○
コシアブラ	●○	●	●	●	●	○
コナラ	○					
コハナチロカエデ	○					
コバノガマズミ						
コミネカエデ						
サササトウダン						●
サワシバ						●
サワフタギ						●
サンショウ						○
シナノキ						
シラカンバ						
タカノツメ						
タマアジサイ						
ダンゴウバイ						○
チヨウジザクラ						
ツガ						
ツカハネウツギ						
ツタウルシ						○
ツリノハミ						
ツリハナ						
ツルウメモドキ						
ツルシキミ						
トウゴクミツバツツジ						
トチノキ						○
ナガバコウヤボウキ						
ナツツバキ						○
ナカマド						○
ネジキ						
ネムノキ						
ノリウツギ						
ハイカツツジ						
ハナチロカエデ						○
ハクウンボク						
ハチイカダ						
ハリキリ						
ヒトツバカエデ						○
ブナ						○
ホオノキ						
ヌユミ						
マルバオオダモ						
マルバウツギ	●○	●○	●○	●○	●○	○
ミスギ	○	○	○	○	○	○
ミスナラ	○	○	○	○	○	○
ミツバケビ	○	○	○	○	○	○
ミヤマガマズミ						○
ムラサキシキブ						○
モミ						
モミジイチゴ						○
ヤブムラサキ						
ヤマウルシ						
ヤマザクラ	●	●	●	●	●	●
ヤマツツジ						●
ヤマブキ						○
リョウブ						○

計(●計、○計) 28(7, 28) 13(6, 8) 5(5, 3) 6(5, 3) 9(5, 6)

●は、本調査で確認された種、○は、他調査地で確認されている種。

考察

奥多摩に生息する 5 種の食肉類が果実を採食し、そのなかでもツキノワグマが最も多くの種数の果実を採食していることが明らかになった。また、各種の食性に関する報告からは報告数や、調査地域やその植生との関係もあるため、単純に比較することは難しいが、ツキノワグマ、テンは他の食肉類と比べ、多くの種の果実を採食している。いずれの種も多肉果に関しては原形をとどめた状態で糞から出現していたことから場合、多肉果に対しては食肉類は種子散布者として機能していると考えられる。

本調査地および各地での食性に関する報告から、各種の糞から奥多摩の森林を構成する木本植物の種子が28種も出現している。これまでに報告された各地の食性調査での結果と、これらを山地夏緑広葉樹林の構成種一覧表(大沢ほか 1986)と対応させると、さらに多くの数になり、山地夏緑広葉樹林を構成する木本の50%近くにもおよぶ(小池ほか 2003)。このことは、森林で多肉果を結実させる植物種の多くが、今回調査の対象とした食肉類を種子散布者として媒介させて種子を分散させている可能性がある。

それぞれの動物種は、多肉果については、糞の中に原形を留めた状態で種子を排出するものの、糞塊の中の種子の量、排便頻度、行動圏、生息密度が異なることから、同じ植物種を散布するとしても、それぞれの種が植物の繁殖成功に与える影響は異なると考えられる。具体的には、いずれの種も単胃であるものの、体サイズが異なる点、過去の研究例から、この5種の体内滞留時間は大きく異なると考えられる(ツキノワグマ：平均15時間(葛西 2004)、アメリカテン(*Martes americana*)：3-5時間(Hickey et. al. 1999))。そのため、種子の発芽能力への影響も異なる可能性が考えられる。特に、多肉果のなかでも内果皮の薄いアケビ等の漿果などをもちいて、同一成熟段階の果実や飼育個体を用いることで、各種の体内通過における種子の発芽率への影響を調べる必要がある。

また、今後は、散布距離や散布場所の特性などについても、種子の定着という視点で明らかにしていく必要がある。具体的な課題には、散布後の種子の行方がある。散布後の種子の行方は、種子の発芽、定着、成長に大きく影響する。6章でツキノワグマの事例を検証するが、今回明らかになったように、各種の糞塊に含まれる種子量や残渣の質が異なることから、種によって、散布後の種子の行方は大きく異なることが予想される。

以上のように植物の種子分散・繁殖成功へ与える影響の異なる複数の散布者が、同じ生態系内に生息することが、散布される植物にとっても、様々な環境への種子の散布を可能にし、多様な森林の形成に寄与することと考えられる。

4節 樹冠下での自動撮影による採食時期の推定

はじめに

前節で、奥多摩に生息する食肉類 5 種が、多肉果の種子の多くを健全な状態で糞と共に排出することから、種子散布者として機能する可能性が示唆された。しかし、食肉類各種の果実の採食が植物にとって有効な種子散布者であるかを検討する際、いくつかの課題が考えられる。

その一つに、いつ果実を採食しているかということである。すなわち、果実の被食が内部の種子が形成後に起きていれば、種子は散布後に発芽の可能性がある。一方、果実の被食が内部の種子の形成前に起こってあれば、散布された種子の発芽の可能性はない。このため、もし、今後、各動物種の糞から取り出した種子を用いて発芽試験を行い、被食の影響が見られた場合にも、一部が発芽可能になる前に被食されていた場合には、被食の持つ意味は異なる。そこで、果実の成熟過程に注目し、食肉類による果実の被食時期を明らかにすることで、各動物種が種子散布者か種子破壊者かを判断することとした。同様な研究では、ツキノワグマで行われている(小池 2003)。ツキノワグマの果実の採食は、多くが樹上で行われることから(Oscar et. al. 2001)、その際に形成される樹幹に残された爪痕の形成時期と果実のフェノロジーの比較が行われている(小池 2003)。しかし、今回は 5 種の食肉類が対象で、必ずしも痕跡が形成されるとは限らないため、自動撮影カメラによる、樹冠下の撮影と果実フェノロジーの比較を行った。また、対象とする木本種は、詳細な果実の成熟フェノロジーが明らかになっているヤマザクラを対象に行った。

方法

カメラを設置したヤマザクラの結実調査、果実成熟のフェノロジー調査

自動撮影装置を設置するヤマザクラのフェノロジーを明らかにするために、対象となるヤマザクラの開花日の特定を行った。特定方法は小池(2003)に従った。具体的には、全ての対象個体に対して、個体ごとに無作為に 10 本の枝を選び、それぞれの枝先、長さ 50cm、幅 20cm に着生する花芽の展開状況について調査し、花卉展開率(花卉を展開したもの/花卉を展開したもの+未展開なもの)を算出し、その平均が 8 割に達した日を開花日とした。また、小池(2003)による果実のフェノロジーとの確認のために開花後 10 日おきに、目視で果実の外果皮の色の変化を確認した。

また、結実量を明らかにするために、水井(1993)の方法に従い、対象木ごとに結実量を算出した。算出時期は開花後 40 日目から 50 日目にかけて行った。

ヤマザクラの樹冠下で確認された動物種

標高 800m から 1000m にあるヤマザクラ 6 本の周囲に自動撮影カメラ(麻里府商事 Field

note)をそれぞれ1台ずつ設置した。使用したフィルムはFUJI400である。対象とするヤマザクラは、例年、着果実績のある DBH>30 cm以上の個体を選び、撮影効率を考え平坦な地形に立地するものとした。撮影範囲は、ヤマザクラの樹冠下とし、ヤマザクラの樹冠下で行動する動物を対象とした。フィルムの交換は1週間に1回を基本とし、フィルム切れによる撮影漏れを防いだ。調査期間は2003年および2004年の4月下旬から8月中旬にかけて設置した。例年、調査対象としたヤマザクラの果実の成熟する時期は6月の下旬から7月の中旬にかけてである。

結果

ヤマザクラ果実のフェノロジーと結実調査

目視による外果皮の確認では、既存の報告とほぼ同じ割合の変化であった。2003年の対象木の開花日は4月24日から30日前後にかけてであった。種子が十分に発芽能力が備わる開花50日目を迎えたのは6月14日から20日にかけてであった。2004年の対象木の開花日は4月27日から30日で、同じく開花50日目を向かえたのは6月17日から20日にかけてであった。

2003年の対象木の結実量は、No.1は30、No.2は75.6、No.3は70.8、No.4は69.6、No.5は53.6、No.6は46.2であった。2004年の対象木の結実量は、No.1は3、No.2は31.2、No.3は11.7、No.4は2.6、No.5は21.5、No.6は1.4であった(表7)。

樹冠下での自動撮影

調査期間を通じて計915枚が撮影され、そのうち、222枚の写真から動物を確認することが出来た。その内訳は2003年はツキノワグマ7枚、テン22枚、アナグマ1枚、キツネ3枚、ハクビシン11枚、イノシシ(*Sus scrofa*)3枚、シカ(*Cervus nippon*)21枚、カモシカ(*Capricornis crispus*)1枚、ニホンリス(*Sciurus lis*)53枚、ネズミ類25枚、ヤマドリ(*Phasianus soemmerringii*)2枚、カケス(*Garrulus glandarius*)4枚、クロツグミ(*Turdus cardis*)12枚、ニホンザル(*Macaca fuscata*)2枚、不明2枚であった。2004年は、ツキノワグマ5枚、テン4枚、キツネ2枚、ハクビシン1枚、イノシシ1枚、シカ25枚、カモシカ1枚、ネズミ類11枚であった(表7)。

結実量と撮影枚数を見ると明らかに結実量の多い木の樹冠下での撮影枚数の方が多かった。また、特に撮影枚数の多かったツキノワグマ、テン、ハクビシン、シカ、イノシシとアナグマ、キツネについて撮影時期とヤマザクラの果実の成熟のフェノロジーを比較すると(図2)、それぞれの種の撮影時期は、ヤマザクラの開花後50日後で、これは、ヤマザクラ果実に含まれる種子の発芽能力を含んでからの時期に当たる。また、撮影時期のピークは、ツキノワグマ、テン、ハクビシンは開花後60日前後に、シカ、アナグマ、イノシシは開花後70日前後にあつた。しかし、シカは開花後直後から断続的に撮影された。

表7. 2003年および2004年のヤマザクラ樹冠下での動物種別の撮影枚数と木ごとの結実量

		結実量	ツキノワグマ	テン	アナグマ	キツネ	タヌキ	ハクビシン	イノシシ	シカ	カモシカ
2003	NO1	30.0		3				1		5	
	NO2	75.6	2	5	1			2	1	4	1
	NO3	70.8	2	4			2			4	
	NO4	69.6	2	4			1		1	4	
	NO5	53.6	1	5					3	1	3
	NO6	46.2		1					1		1
	計		7	22	1		3	0	11	3	21
			ニホンリス	ネズミ類	ヤマドリ	カケス	クロツグミ	不明(中型)	サル		計
			7	5	1	1	2				25
			7	3		2	2		1		31
			11	3			3	1			32
			8	5	1	1	3		1		33
			12	4			1	1			31
			8	5		1	1				18
			53	25	2	4	12	2	2		169
<hr/>											
		結実量	ツキノワグマ	テン	アナグマ	キツネ	タヌキ	ハクビシン	イノシシ	シカ	カモシカ
2004	NO1	3.0		1						4	1
	NO2	31.2	2	1		1		1	1	4	
	NO3	11.7	1	1						5	1
	NO4	2.6					1			5	2
	NO5	21.5	2	1				2		4	
	NO6	1.4								3	
	計		5	4	0		2	0	3	1	25
			ニホンリス	ネズミ類	ヤマドリ	カケス	クロツグミ	不明(中型)	サル		計
				2							8
				4							14
				1							9
				3							11
				4							13
				4							7
			0	18	0	0	0	0	0		62

ヤマザクラ果実および種子の成熟期 ← 果実成熟期(大きさ、糖度が最大)
 ← 種子成熟期(発芽能力を保持)

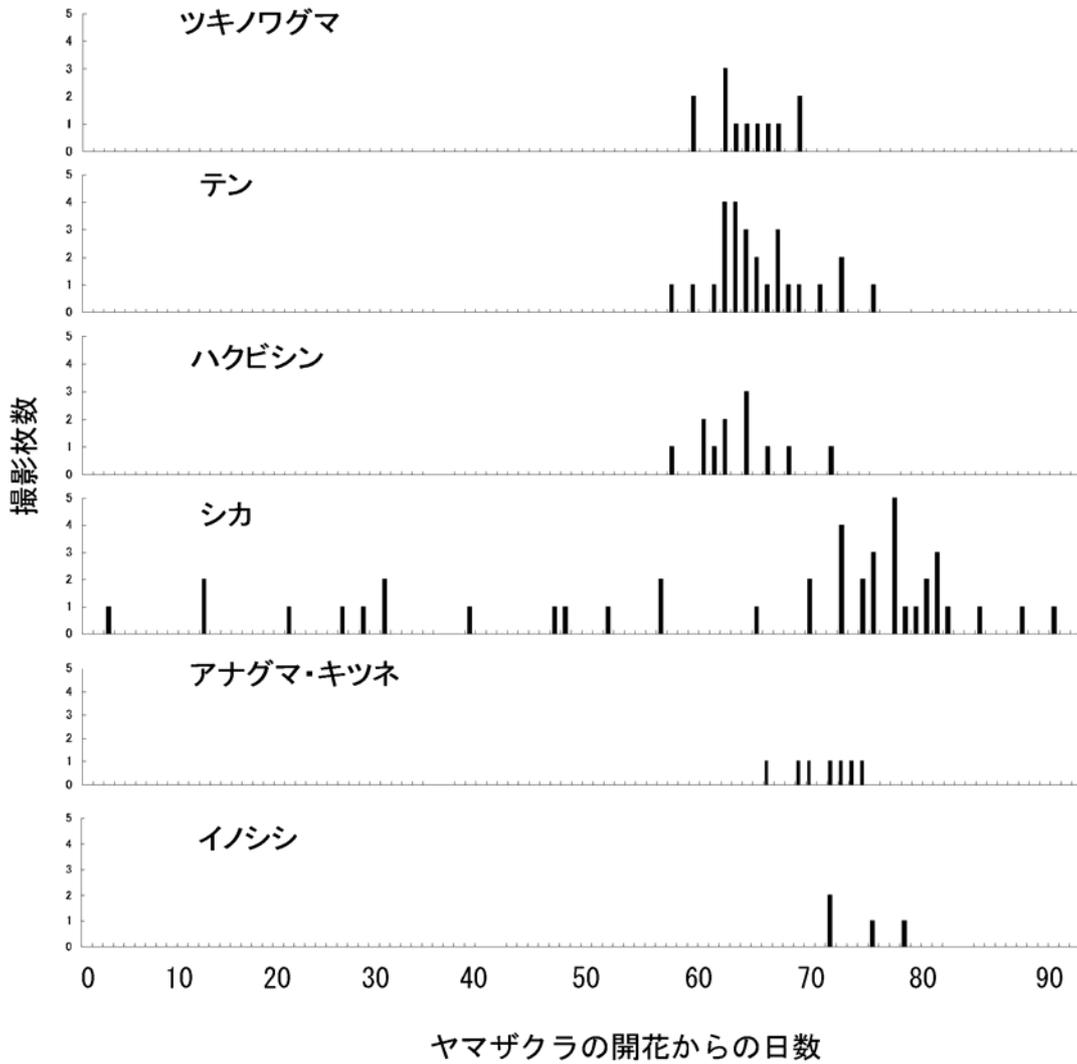


図2. ヤマザクラの開花からの日数とヤマザクラの樹冠下での各動物(ツキノワグマ、テン、ハクビシン、シカ、アナグマ・キツネ、イノシシ)の撮影枚数の季節変化と果実および種子の成熟時期(小池2003より)。

考察

樹冠下での撮影は必ずしも果実を採食するために現れた個体を撮影したとは限らない。しかし、樹冠下での撮影枚数は、結実が少ない木では、撮影された動物の枚数が少なかったことから、撮影された動物は果実の採食を目当てにヤマザクラの樹冠下に現れたと考えられる。

自動撮影の結果から、タヌキの撮影はされなかったが、今回の対象種であるツキノワグマ、テン、アナグマ、キツネはいずれの種も、ヤマザクラの開花後 50 日以後に撮影されたことから、発芽能力を保持した種子を含んだヤマザクラ果実のみを採食している可能性が考えられた。小池 (2003)によると、ツキノワグマはヤマザクラ果実の採食を栄養的に豊かな開花後 60 日前後に集中することが知られていることから、同様な結果を示した。また、他に特に多く撮影されたハクビシン、シカ、イノシシの撮影時期とも比較すると、撮影時期のピークがツキノワグマ、テン、ハクビシンに比べて、シカ、イノシシ、キツネ、アナグマの撮影時期のピークや撮影初日は遅かった。その理由として、ツキノワグマ、テン、ハクビシンは容易に木に登り、3次元で採食活動が行なえるため、果実が落下する前に果実を利用している可能性が考えられる。一方、木に容易に登ることが出来ない、あるいは出来ない種(シカ、イノシシ、キツネ、アナグマ)は成熟した果実が落下した果実を採食していると考えられる。

5 節 ツキノワグマのヤマザクラ結実期の行動

はじめに

5種の食肉類のうち、個々の種に目を向けると、5種の中でツキノワグマは生息密度は低いものの、最も行動圏が広く、1回あたりの採食量も多い(3節)。そのため、他の食肉類4種と比べて、植物に与える影響(具体的には、母樹から離れた環境に種子を散布すること)は大きいと考えられる。そのため、本節ではツキノワグマに焦点を絞って、ツキノワグマの行動生態の点から種子散布に与える影響を検討した。

ツキノワグマが採食した多肉果について、糞の中から出現する種子が発芽能力を持つことは報告されている(小池ほか 2003)。しかしながら、ツキノワグマによって、どの程度の種子が運ばれ、森林更新の過程でどのように機能しているのかについては未知な部分が多い。種子散布の研究において、種子散布者の行動を明らかにすることは欠かせない。なぜならば、種子がどのくらいの量をどのような場所に散布されるのかは、種子散布者の行動に大きく依存するためである(湯本 1992)。

本研究では、ツキノワグマの種子散布者としての行動生態の面から特性を考察するために、まず基礎的なデータとなるヤマザクラ果実の結実期の行動圏、行動パターンを明らかにすることを目的とした。これまでの VHF による行動追跡法では高精度、大量のデータを取得することが望めないため、本研究では、近年になって野生動物の行動追跡に用いられるようになった GPS 受信機を用いてツキノワグマの行動追跡を行った。

さらに、2年目には GPS 受信機による測位設定を最短のスケジュールである5分間隔とし、GPS 受信機に、activity sensor を導入することで、ツキノワグマの日周行動について検討し、GPS による位置情報に activity sensor による活動情報をあわせることで、日周行動の面から種子散布に及ぼす影響について考察した。

方法

ツキノワグマの捕獲は奥多摩町峰谷川流域を中心に、2連式のドラム缶檻を用いて行った。2003、2004年4月から蜂蜜を誘引餌に用いて、捕獲を試みた。その結果、2003年6月22日に体重49kg、7才のメス個体(FB98とする)を捕獲した。さらに、2004年5月28日に体重35kg、3才のオス個体(MB57とする)を捕獲した。捕獲した個体は化学的不動化を行い、体計測を行なった後、標識と GPS 受信機(Lotek 社製 GPS3300)を装着し、放逐した。また、MB57には標識と activity sensor 付き GPS 受信機(Lotek 社製 GPS3300)を装着し、放逐した。

FB98には15分おきに測位(96回/1日)スケジュール設定し、MB57には5月28日~6月25日を4時間間隔(6回/1日)、6月26日以降を5分間隔(288回/1日)とした。受信機は装着期間終了後にドロップオフ装置により脱落、回収を行なった。回収した受信機内のデータを取り出し、GISソフトに取り込んだ。

FB98 については行動圏面積の計算は最外郭法により行なった。行動圏に関する 1 日の区分は、日の出時刻を区切りとし、日の出時刻から翌日の日の出時刻までの 24 時間を 1 日とした。また、2004 年の MB57 の行動圏でのヤマザクラの成熟した果実の結実期は 6 月 15 日から 7 月 15 日までであった。

Activity sensor の説明

本研究で利用した GPS 受信機には activity sensor を内蔵している。Activity sensor は主にシカ類の活動量を推定するため開発された装置であるが、対象個体の動作に伴う受信機の傾き回数を X、Y の 2 方向でそれぞれ 5 分間の累積値として記録する。これまでツキノワグマに装着した事例(後藤 2004、小坂井 2005)から、X+Y の値(以下、activity 値とする)とクマの活動状態との間には密接な関係があることが確かめられている。直接観察によりクマの行動と activity sensor の値を整合させた事例(小坂井 2005)により、activity 値 0-2 を休息とした。

結果

FB98

FB98 に装着した GPS からは、2003 年 6 月 22 日から 7 月 28 日間の 36 日間に 1334 点の測位点を得ることができた(表 8)。ヤマザクラ果実の結実期における測位率は FB98 が 39%であった。日別に得られた測位点数の頻度分布を表 9 に示した。1 日に得られた平均測位点数は 36.3 ± 12.4 点であった。

ヤマザクラ果実の結実期における行動圏は図 3 ようになった。FB98 の行動圏は標高 600m から 1300m の尾根を中心に広がった。

表 8. ヤマザクラ果実の結実期におけるツキノワグマの行動圏面積

個体番号	性別	ロケーション数	日数	期間	行動圏(ha)
FB98	female	1334	36days	2003/6/22~2003/7/28	640.2

表 9. FB98 追跡期間中の 1 日に得られた測位点数

測位点数 (点)	日数(日)
10 - 19	3
20 - 29	6
30 - 39	10
40 - 49	13
50 - 59	2
60 - 69	1

6月22日、7月28日は除く

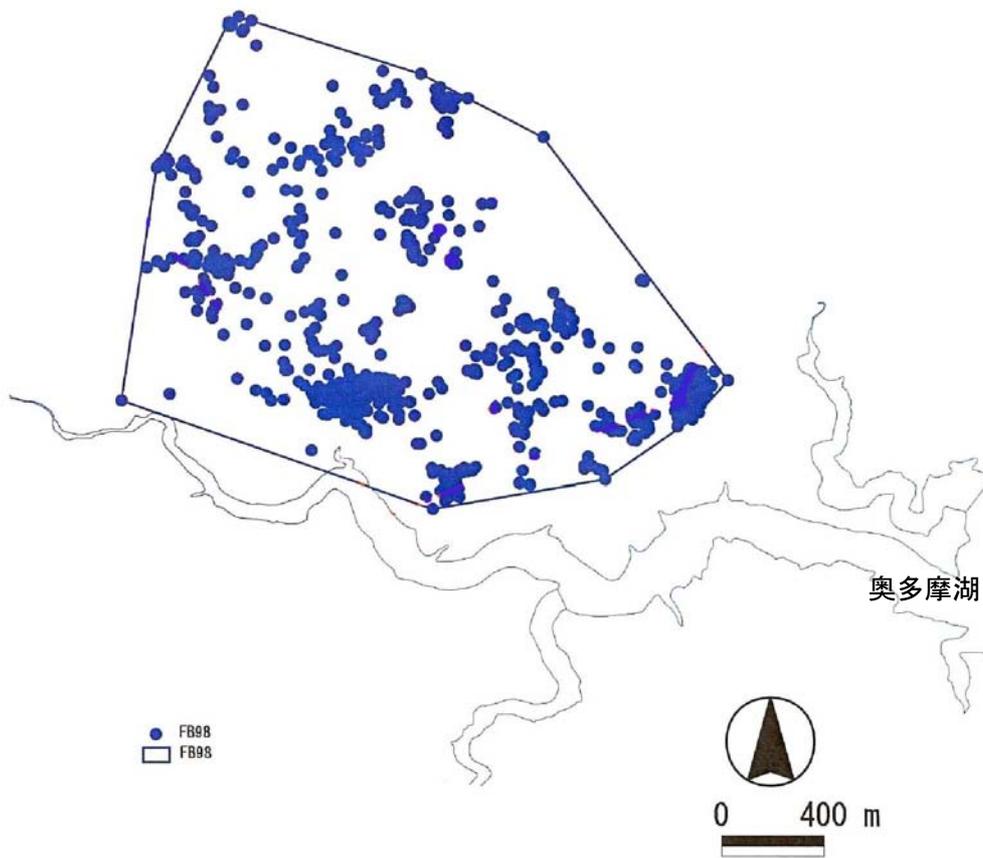


図 3. FB98 の行動圏位置図

FB98 の日別行動圏面積を図 4 に示した。7 月 6 日から 18 日の期間は 0.6~6.1ha の行動圏がほぼ同じ場所に連続して形成された。それ以外の期間は、日ごとに小さな行動圏と大きな行動圏が不規則に形成された。

行動圏内の構造についてみてみると、測位点が集中する利用集中地域(以下、コアエリアとする)が確認された。4 時間以上の利用が 2 回以上確認された場所をコアエリアとすると、7 箇所のコアエリアが存在した(図 6)。コアエリアごとの利用した日時についてみてみると図 5 のようになった。利用するコアエリアを期間により変化させていることが明らかになった。日別の行動圏とコアエリアの関係を図 7~図 12 に示した。ツキノワグマの日行動圏がコアエリア内に形成、もしくはコアエリアを基点に一定方向に形成されていることが明らかになった。

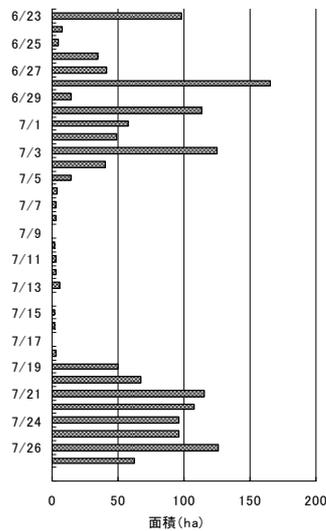


図4.FB98の日別行動圏面積

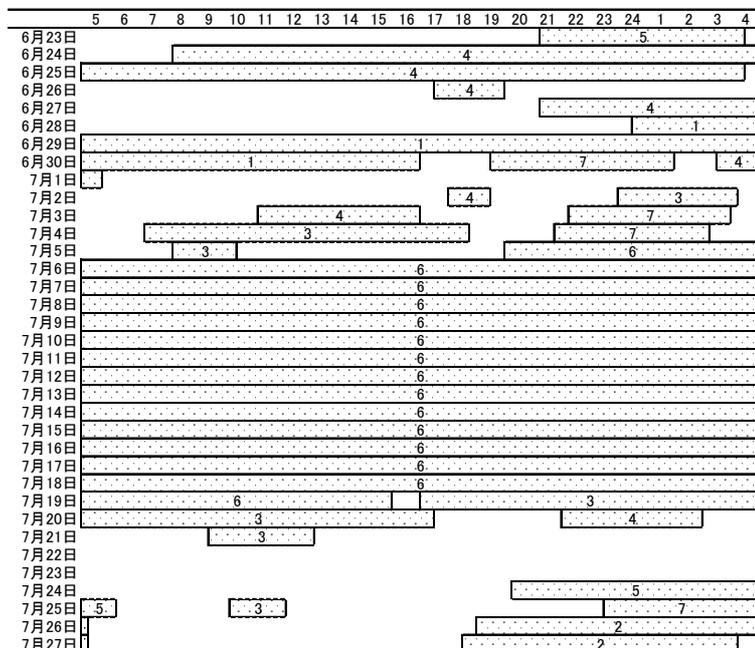


図5. FB98行動追跡期間中の時間帯とコアエリアの関係
※番号はコアエリアナンバーを表わす

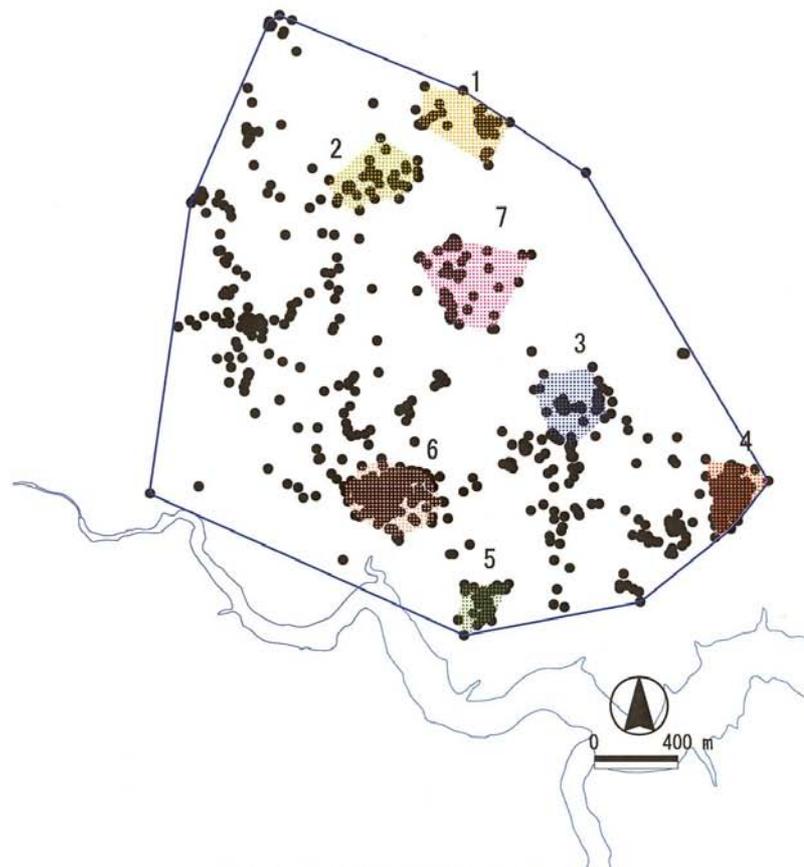


図 6. FB98 の行動圏とコアエリア
 ※番号はコアエリアナンバーを表わす

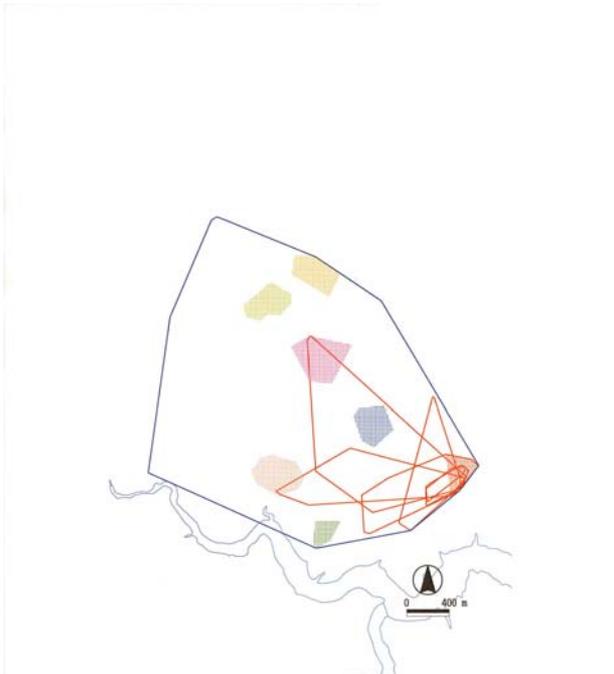


図 7. 6月24~27、7月1、3日のFB98 行動圏

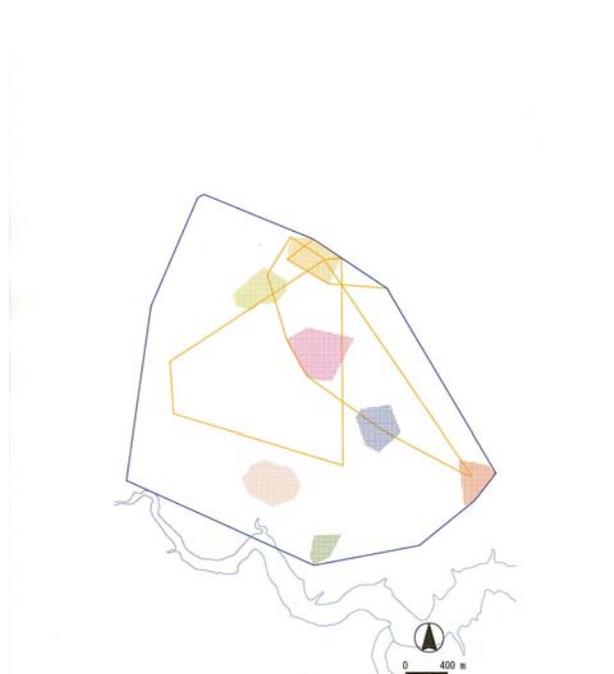


図 8. 6月28~30日のFB98 行動圏

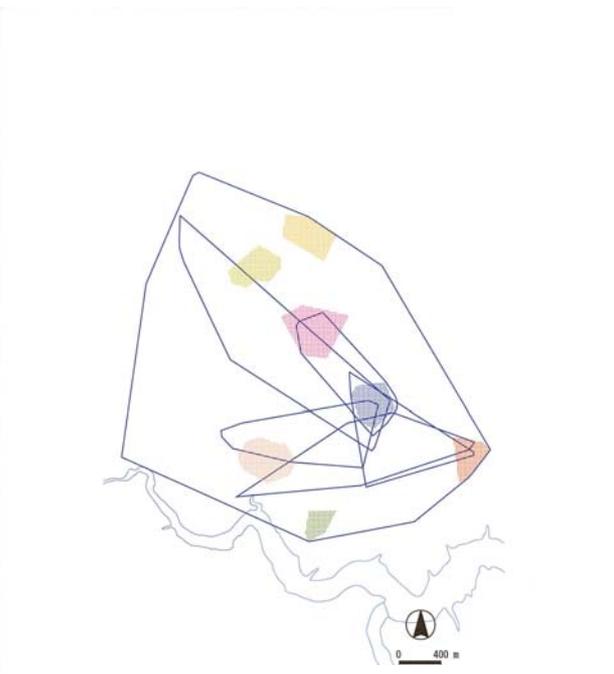


図 9. 7月27、28日のFB98 行動圏

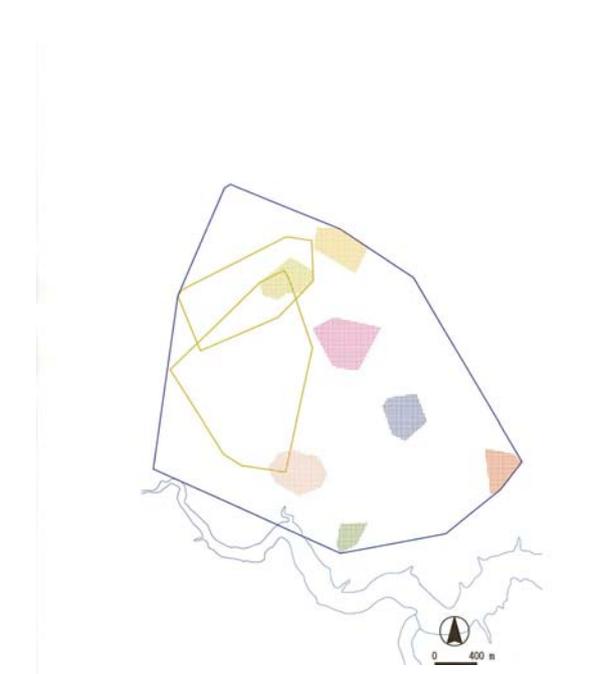


図 10. 7月2、4、19~21日のFB98 行動圏

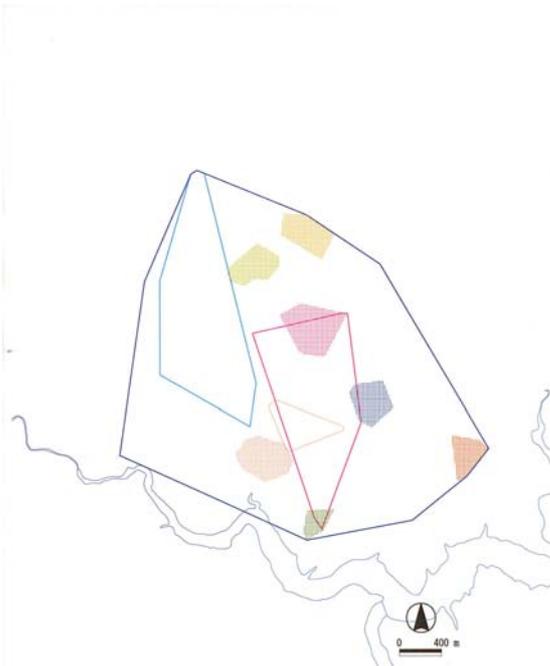


図 9. 7月 5、22、25 日の FB98 行動圏

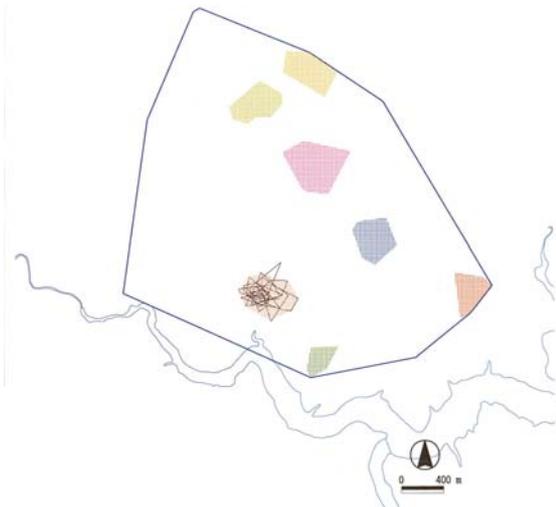


図 10. 7月 6～18 日の FB98 行動圏

MB57

MB57 に装着した GPS 受信機からは、2004 年 5 月 29 日から 7 月 2 日間の 34 日間測位点ができる。分析には 5 月 29 日 0:00～7 月 2 日 23:55 (35 日間、 $n=10080$) のデータを用いた。期間中の全 activity 値のうち、休息 (activity 値 0-2) を示す割合は 40.4% であった。そこで 0-2 を休息、3-20 を穏やかな活動 (27.4%)、21 以上を活発な活動 (32.2%) とし、各日ごとに各行動区分の activity 値が占める割合を算出した (図 13)。ここで示す 1 日とは 0:00 から同日 23:55 とする。

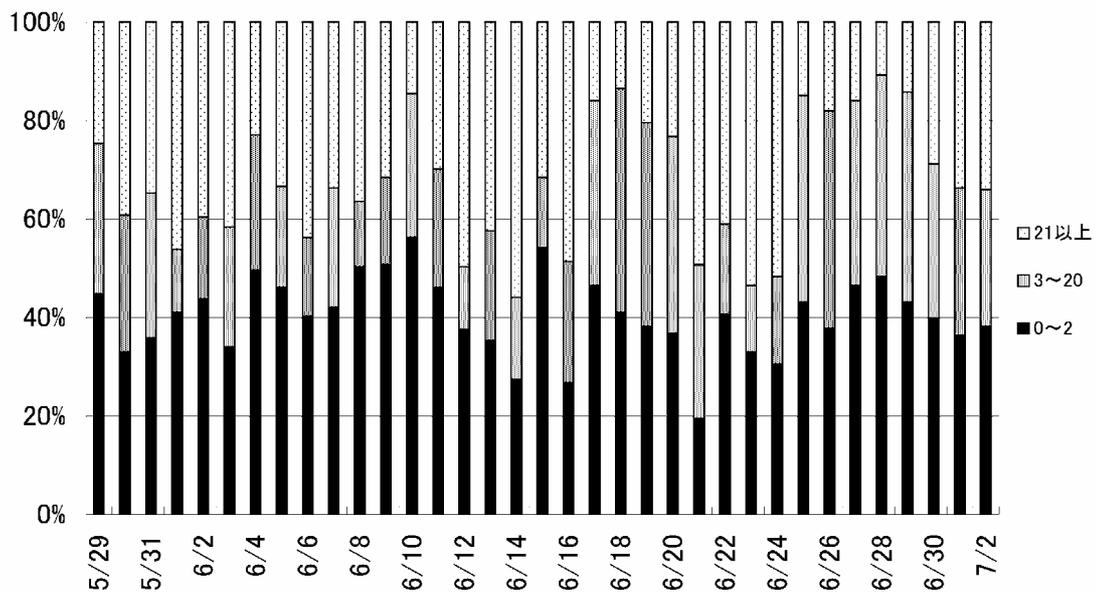


図13. 1日ごとの各activity 値区分の値が占める割合

休息および穏やかな活動が 80%以上を占める日(6/10、17、18、25-29)、活発な活動が 50%以上を占める日(6/13、23、24)があり、日によって活動状態に差があることがわかる。

また、4 時間間隔で位置データを測位していた 5/29~6/25 についてみると、1 日のうち activity 値が 21 以上の活発な活動を示す割合が平均 22.2%±9.7%であるのに対し、5 分間隔で測位していた 6/26~7/2 の期間について平均 35.1%±12.7%と 5 分間隔の測位期間中は活動量が低かったといえる。

各時間帯(1 時間ごと)の activity 値が休息となる割合を図 14 に示す。夜間 21:00~4:00 には休息となる割合が高く平均すると 72.5%±4.6%が休息を示した。

早朝 5:00~9:00 には平均で 28.2%±4.0%、夕方 16:00~20:00 には 10.8%±6.3%と activity 値が休息を示す割合が低下した。つまり、夜間は高い割合で休息し、早朝及び夕方に活動のピークが見られる昼行性の行動様式をしていた。



図14. 5/28～7/3期間中、各時間帯ごと(1時間ごと)のactivity値 ≤ 2 となる割合

考察

ツキノワグマのヤマザクラ成熟期の行動

GPSによる測位率を日別にみるとばらつきがあり、日によっては大きくデータが欠けていた。GPSは1990年代から野生動物の追跡に本格的に用いられはじめ、これまでに様々なテストが野外下、コントロール条件下で行われている。その結果、GPSによる測位率は測位地点の開空度、植生の有無に影響を受けることが報告されている。(D' Eon *et al.* 2002)本調査地は急峻な地形が広がっており、日による測位率のばらつきやデータの欠けはこの影響を受けたものと考えられる。しかしながら、GPSによる方法は従来方法と比較し、低労力で大量のデータ収集ができること、天候や地形に左右されにくい安定的なデータ収集が可能であり、急峻な地形の本調査地においても、十分実用的な方法であることが確認できた。

ツキノワグマの行動圏を比較した場合、オスの行動圏はメスの行動圏よりも大きいことが一般的に知られている(羽澄 1996)。今回の行動圏については、メスの追跡であったが、オスの行動圏を考えた場合、さらに大きくなることが予想される。

行動圏の大きさ、利用するコアエリアは日ごとに大きく異なった。行動圏、コアエリアの位置、大きさは行動圏内の利用可能な食物の分布に大きく影響を受けていると考えられた。Hazumi・Maruyama (1986)は行動圏の構造はいくつかのコアエリアとそれをつなぐコリドーによって構成されるとし、さらに行動圏の位置と大きさは行動圏内の食物利用可能性に応じて変化することを指摘している。また、Garshelis *et al.* (1983)は北米南アパラチアンのアメリカクロクマ(*Ursus americana*)の行動に関する研究から、クマは食物が容易に入手できる場所では比較的移動しにくい、高いエネルギーを持った食物が分散しているときには広い範囲を歩き回り採食することを指摘している。本調査地に近い山梨県御坂山地において食性調査を行なった結果から、ヤマザクラ果実期におけるツキノワグマの食性としてヤマザクラのほかカスミザクラ、キイチゴ属の果実、草本類、アリ類などを利用していることが明らかになっている(小池 2003)。FB98のコアエリアのいくつかにはサクラ類がまとまって分布しており、調査期間中に採取した糞の中にもサクラ類の種子が大量に発見されている(3節)。これらのことから、ヤマザクラ結実期におけるツキノワグマの行動はヤマザクラをはじめとするサクラ類を中心とした食物の分布と量に大きな影響を受けていたと考えられる。さらに、6月から7月にかけての交尾期には、行動圏が大きくなることが知られている(羽澄 1996)。そのため、6月から7月にかけて結実するヤマザクラにとっては、他の季節に結実する果実に比べて、ツキノワグマによってより広域に種子が散布される可能性があると考えられる。

ツキノワグマはヤマザクラ果実期にコアエリアを中心に行動圏を移動させていく行動パターンを持つことが明らかとなった。また、本研究から得られたデータとヤマザクラ種子の体内滞留時間(平均18時間)を用いて、種子の推定散布距離が約1kmと算出され、他の動物と比較し、ツキノワグマが広い範囲に種子を分散させていることが明らかとなっている(葛西 2004)。今後、サンプル数を増やしデータの普遍化を進めるとともに、ヤマザクラ果

実期以外の時期についても同様な検討を行なうことで、ツキノワグマの種子散布に関する知見を得ることができると考えられる。

Activity 値からみた、ツキノワグマの日周行動

Activity 値 3-20 の穏やかな活動とは、実際には休息中の寝返り行動や、においをかぐための立ち止まり、大きな移動や動作を伴わない行動などを示していると考えられる。このことから、穏やかな活動の中には一部、休息といえる行動が含まれている。よって日により、活動状態に差は見られるが、一日のうち約半分を休息していること、主に夜間に休息するという昼行性のリズムを持っていることがわかる。

このことは他地域で得られた結果と比較すると、栃木県足尾山地における 2003 年 8~9 月期のメス成獣 1 頭の事例(後藤 2004)、同じく足尾山地における 6 月期のメス成獣 1 頭の事例、富山県立山周辺域におけるメス成獣 1 頭の事例(後藤ほか 2005)についても同様の昼行性の行動様式が見られた。よって昼行性の行動様式はツキノワグマの内在的な行動リズムであると考えられる。

足尾山地における 2004 年 6 月のオス成獣 1 頭の事例では明確な昼行性の日周行動は見られなかったことが報告されている(小坂井 2005)。この時期は一般にクマの交尾期にあたり、餌資源以外の要因に行動が制約された繁殖行動によるとされているが、本研究で追跡した個体は推定年齢 3 歳であり、追跡期間は交尾期にあたりと考えられるが、繁殖行動に参加していないため昼行性の活動様式を示している可能性がある。

ツキノワグマの排便様式では、飼育下では昼夜問わずに、1 日平均 4 回から 5 回行われることが知られている(小池 未発表)。つまり、常に、排便をする機会が存在すると考えられる。昼行性の行動を取るということは、昼間は様々な環境に排便し、種子散布をする可能性があることが示唆される。

6節 散布後の種子の行方

はじめに

ツキノワグマは採食した核果や漿果等の多肉果の種子は、原型を保ち、発芽能力を有した状態で糞と共に高い確率で排出すること、糞には多量の種子が含まれることが知られている(小池ほか 2003、3 節)。しかし、種子が一箇所に高密度な状態で存在する状態は、その後の種子の発芽、定着、成長に悪い影響があると考えられている(Howe 1989)。また、例えば種子が発芽に適した状態で散布されたとしても、発芽、定着する前に種子が採食されたり菌等に汚染されてしまっただけでは発芽することは出来ない(Chapman 1995、Osunkoya 1994、Thompson 1985、Willson・Whelan 1990)。そのため、種子採食者の存在や菌の影響は散布後の種子の生存に大きな脅威と考えられる。よって、種子散布者によって散布された後の種子の行方・状態を明らかにすることは、動物種による種子散布を評価するうえで非常に重要な課題である。

これまでに、食肉類によって散布された種子を追跡した報告は日本ではない。また、糞の分解過程に関する報告もない。そこで、本節では、今後の研究の第一段階として、ヤマザクラの種子を含んだツキノワグマの糞の分解過程を調査し、その過程での種子の行方について明らかにし、今後の研究の方向性について考察した。

方法

散布後の種子の行方調査

2003 年および 2004 年の 6 月～7 月にかけて、予め調査地周辺で新鮮なヤマザクラの果実・種子を含んだツキノワグマの糞を採取した。糞から種子、糞虫を取り除き、残渣のみの状態にした糞 50 g に、予め調査地周辺で採集し、果肉を取り除き、縫合線を挟む左右 2 箇所の内果皮にマーキングを行ったヤマザクラ種子 50 粒を埋め込み、林床に設置した。糞の重さと含まれる種子数は実際に野外で採取されたヤマザクラ種子を含むツキノワグマの糞の比率と一致させた。このような糞を 7 箇所に設置し、その上部に前述と同様な自動撮影装置を設置した。設置後 1 週間はフィルム切れを防ぐために、原則として毎日フィルムの確認を行った。

さらに、1 週間後に、糞を設置した周辺(半径 5m)、および糞設置場所周辺の土壌内などを対象にマーキングした種子を探查した。

ネズミ類の種の特異調査

自動撮影の結果、ネズミ類が多く確認されたことから、調査地周辺でシャーメントラップを用いてネズミ類の捕獲調査を行った。餌にはヤマザクラ種子を用いた。設置の翌日にトラップの回収を行い、種を同定した後に放獣した。調査時期は 2004 年 7 月であり、トラッ

ブ数は 60 基である。

結果

自動撮影の結果、フィルムの切れはなく、最も多くの割合で撮影されていたのはネズミ類で 97.8%であった。そのほかにクロツグミ、カケスなどが撮影された(表 10)。ネズミ類は、種子を採食している様子や、持ち去る様子が撮影されていた。捕獲調査の結果、5 頭が捕獲され、いずれもアカネズミ (*Apodemus speciosus*)であった。

また、ネズミ類の撮影された時刻は、95%以上が日の入り後から日の出までの夜間の時間帯に撮影された(図 15)。さらに、ネズミ類の撮影枚数の糞設置後の日数の変化は、撮影された写真のうち、約 70%が糞設置後 3 日目までの間に確認されていた(図 16)。

表10. 撮影枚数と割合

種名	枚数	比率(%)
ネズミ類	314	97.8
クロツグミ	4	1.2
カケス	2	0.6
中型哺乳類	1	0.3
合計	321	

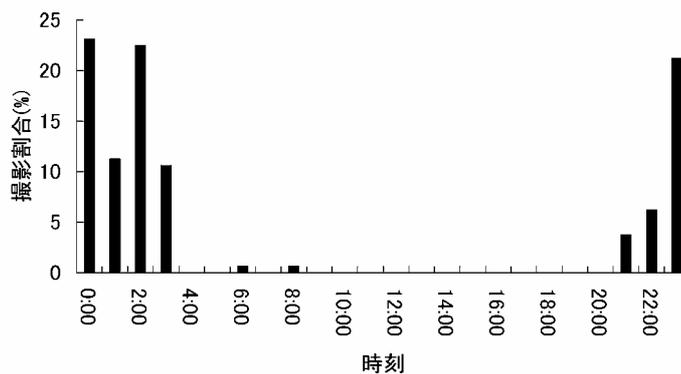


図15. ツキノワグマの糞でのネズミ類の撮影時刻の割合

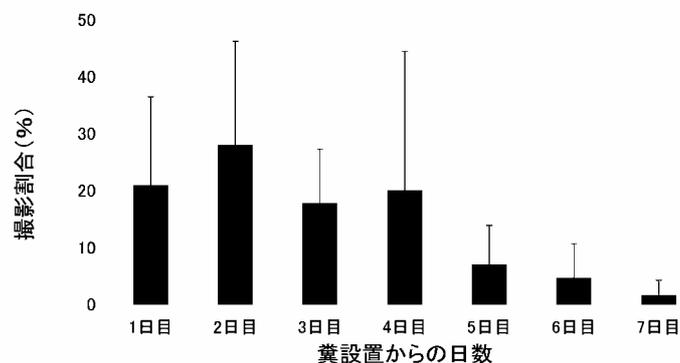


図16. ツキノワグマの糞設置後の経過日数ごとのネズミ類の撮影割合 (mean ± SD)

続いて、糞に含まれたマーキング種子の設置 1 週間後の行方とその状況は、糞はいずれの調査区でも消失していて、マーキングした種子のうち、全体の 42.2%が糞設置場所周辺(直径 50 cm以内)で内果皮のみの状態で発見され、いずれも内部の胚は存在しなかった(表 11)。設置場所から半径 5m の範囲を探索した結果、全体の 8.7%が周辺から、同じく内果皮のみの状態で発見された。

一方、原形を保った状態の種子は、糞設置場所周辺(直径 50cm 以内)には存在せず、0.2%の種子が周辺から原形を保った状態で確認された。また、糞設置場所の土壌内からは 6.0%の種子が原形を保った状態で確認された。しかし、設置した種子のうち 27.2%の種子が探索した範囲からは発見されなかった。

表11. 設置1週間後の糞に含まれていた種子の行方と状態

種子の状態	種子の状態	割合(mean±SD)(%)
糞設置場所で原形を留めている	○	0
糞設置場所で内果皮のみで存在	×	42.2±17.7
周辺で原型を留めている	○	0.2±0.6
周辺で内果皮のみで存在	×	8.7±9.3
糞設置場所の下の土壌内で原型を留めている	○	6.0±3.5
糞設置場所の下の土壌内で内果皮のみで存在	×	16.5±11.8
行方不明	?	27.2±16.6

周辺とは糞から半径5m以内
糞設置場所の下の土壌内とは直径30cm 深さ10cm

考察

ツキノワグマの糞の中に含まれたヤマザクラ種子の多くが設置後短時間で内果皮のみの状態になり、種子を含んだ糞の周辺に設置した自動撮影カメラにはげっ歯類が夜間を中心に多数撮影され、種子をくわえている状態が撮影されていたことから、糞に含まれた種子は短期間にネズミ類、特にアカネズミによって採食されたことが考えられる。一方、少ないながらも一部のマーキング種子は糞の設置場所周辺で原形を保った状態で発見され、30%近くが周辺からも発見されず行方不明であったことから、発見された以外の種子が、より広範囲に貯食されている可能性も考えられる。

また、マーキング種子のうち、原形を留めた状態の種子は糞設置場所の下の土壌内から最も多くの割合で発見された。一方、1週間後には糞はいずれの調査区でも消失していたことから、今回の実験で土壌内から発見されたマーキングされた種子は、糞の分解過程で土壌内に移動した可能性が考えられる。ツキノワグマの糞の分解過程についてはほとんど知られていないが、同じくホエザルの糞に含まれた種子の行方について調査した報告 (Estrada・Coates-Estrada 1991) では、糞を分解する糞虫類のうち、tunneller タイプや roller タイプといわれる糞虫類が、糞を分解、土壌内に埋め込む際に、糞に含まれた種子を移動させることが知られている。このように糞虫が糞と共に糞に含まれた種子を埋め込むことは、種子間の競争の回避、土壌内に埋め込まれることによる乾燥からの回避、捕食からの回避などの植物側にとって発芽・定着へのメリットもあることが指摘されている (Schupp 1988、Feer 1991)。

今後の課題としては、まず、どのような作用によって、糞に含まれた種子が土壌内に移動したかを明らかにする必要がある。また、今回、自動撮影の結果から種子採食者と考えられるげっ歯類は、夜間を中心に短期間で訪れていることが明らかになったことから、もし、種子の移動が糞虫の糞の分解過程に伴うものであるなら、糞虫の生態、特に日周性や糞への飛来時間、また、糞の埋め込み行動などの生態について、2次散布者としての糞虫といった視点で詳細にする必要がある。また行方不明の種子も高い割合で存在することから、ネズミ類による貯食行動についても検討していく必要がある。

7節 ¹ツキノワグマの糞に集まる糞虫

はじめに

食糞性コガネムシ(以下、糞虫とする)は、幼虫期、成虫期に動物の排出物、吐出物、死体等を餌資源としているコガネムシ上科の一部の科(もしくは亜科)に属する昆虫である(塚本 1998)。現在、日本では 152 種 9 亜種の糞虫が知られている(川井ほか 2005)。

調査対象としては、放牧地における家畜、寺社等でのニホンジカの糞に生息する糞虫についての報告が多い(例えば谷 1966、安田 1984、細木 1985)。ニホンジカ以外の野生動物については、どの動物種の糞でどの糞虫種が採集されたかという断片的な報告(三宅 1970、塚本 1970、田中 1980、春沢 1994、山本 2002 など)にとどまる。

餌として糞を採食し、産卵に利用する場合、産卵場所と糞の移動方法によって「居住者(dweller)」、「トンネル屋(tunneller)」、「転がし屋(roller)」に分けられる(Hanski・Cambefort 1991)。Dweller は糞の中や浅い土壌内に小さな空間を作り産卵したり、巣を作りその中に育児ボールを作り産卵する。Tunneller は糞の下や周辺の地中にトンネルを掘って糞を運び込み、育児塊を作ったり、育児ボールを作り産卵する。Roller は糞をボール状にして離れた場所に運び、地中や地表で育児ボールを作り産卵する(吉田 1996)。Roller や tunneller の中には、糞を移動させる際に、糞に含まれた種子を移動させることから、動物によって散布された種子の 2 次散布者として機能することが知られている(Andresen 1999、Coates-Estrada・Estrada 1988、Estrada et. al. 1999、Feer 1999、Schupp 1988)。しかし、日本では、roller の糞虫は少数の小型の種のみが知られ、大部分の種は dweller または tunneller に分けられる(吉田 1996、工藤 1994、塚本 1998、安田 2001)。

ツキノワグマの種子散布を考えた場合、ツキノワグマの糞には、何百から何千もの種子が含まれていることから(小池ほか 2003)、散布後の種子の発芽・定着・成長を考えた場合、糞の分解・消失過程での、糞に含まれた種子の行方について明らかにすることは重要な課題と考えられ、その結果、糞の分解過程で種子が移動する可能性が示唆された(6 節)。さらに、土壌内に移動する種が確認されたことから、糞虫類による糞の分解過程で種子が移動したことが想像される。そこで、本研究では、糞の分解過程での種子の移動を明らかにする第 1 歩として、糞の主な分解者と考えられる糞虫の生態を明らかにするため、ツキノワグマの糞に飛来する糞虫の季節消長、日周消長および個々の種の糞の利用様式の違いを調べ、糞虫の種子の二次散布者としての可能性を検討した。

方法

糞虫相および糞に飛来した糞虫の活動場所を明らかにするために踏査法を用いた。

¹本節は、小池ほか(2006)に加筆したものである。

踏査法による糞虫相および糞虫の活動場所の調査方法

踏査法は、一定の踏査コース(約 15 km)を調査地に設定し、踏査ルート上で発見した糞を対象に行なった。糞を発見した場合は、活動場所ごとに糞虫を採集した。糞虫の活動場所の決定は、一定時間(約 5 分)観察後、糞の表面にいる糞虫は、活動場所を糞表層とした。糞表層の糞虫を採集した後、糞と糞の下の土壌(糞を中心に直径 30 cm、深さ 10 cmの部分)を別々に回収して研究室に持ち帰り、糞内部および土壌中から糞虫を採集し、活動場所をそれぞれ糞内部、糞下の土壌とした。土壌は、土壌内に存在する糞を色、臭いにより確認しながら採集した。回収した糞虫は、種を同定し、個体数を数えた。糞虫の学名は、「日本産コガネムシ上科総目録」(藤岡 2001)および「日本産コガネムシ上科図説」(川井ほか 2005)に従った。

調査期間は 2003 年 5 月下旬から 2003 年 11 月下旬である。12 月上旬から 5 月上旬の期間は実施しなかった。原則として踏査コースを毎月上、下旬踏査した。

結果

ツキノワグマの糞に飛来した糞虫相

踏査法では、計 92 個の糞から 12 種の糞虫が確認された(表 12)。以下の 12 種が確認された：オオセンチコガネ(*Pheilotrupes auratus*) (以下、オオセンチとする)、センチコガネ(*P. laevistriatus*) (以下、センチとする)、カドマルエンマコガネ(*Onthophagus lenzii*) (以下、カドマルとする)、コブマルエンマコガネ(*O. atripennis*) (以下、コブマルとする)、マエカドコエンマコガネ(*Caccobius jessoensis*) (以下、マエカドとする)、オオマグソコガネ(*Aphodius quadratus*) (以下、オオマグソとする)、マグソコガネ(*A. rectus*) (以下、マグソとする)クロマルエンマコガネ(*O. ater*) (以下、クロマルとする)、クロオビマグソコガネ(*A. unifasciatus*) (以下、クロオビとする)、クロツヤマグソコガネ(*A. atratus*) (以下、クロツヤとする)、イガクロツヤマグソコガネ(*A. igai*) (以下、イガクロツヤとする)、トゲクロツヤマグソコガネ(*A. superatratus*) (以下、トゲクロツヤとする)。

採集数の多い種は、カドマル、コブマル、マエカド、クロマルの 4 種で続いて、多く採集された種は、オオマグソ、オオセンチ、センチ、マグソで、これら 8 種で採集数の約 90% を占めた(表 12)。

表12. ツキノワグマの糞で採集された糞虫の体長、採集数

科	種名	学名	体長	採集数
GEOTRUPIDAE	オオセンチコガネ	<i>Phelotrupes auratus</i>	18.7±1.6 ^a (30) ^b	51 (4.7) ^c
	センチコガネ	<i>P. laevistriatus</i>	16.4±1.5 (30)	37 (3.4)
SCARABAEIDAE	マエカドエンマコガネ	<i>Caccobius jessoensis</i>	6.1±0.2 (30)	92 (8.5)
	クロマルエンマコガネ	<i>Onthophagus ater</i>	8.7±0.4 (30)	71 (6.5)
	コブマルエンマコガネ	<i>O. atripennis</i>	8.8±0.3 (30)	265 (24.4)
	カドマルエンマコガネ	<i>O. lenzii</i>	9.9±0.7 (30)	341 (31.4)
	オオマグソコガネ	<i>Aphodius quadratus</i>	9.7±0.2 (30)	59 (5.4)
	マグソコガネ	<i>A. rectus</i>	5.4±0.1 (30)	48 (4.4)
	イガクロツヤマグソコガネ	<i>A. igai</i>	5.3±1.3 (30)	39 (3.6)
	クロツヤマグソコガネ	<i>A. atratus</i>	5.2±0.2 (30)	27 (2.5)
	トゲクロツヤマグソコガネ	<i>A. superatratus</i>	7.1±0.5 (30)	50 (4.6)
	クロオビマグソコガネ	<i>A. unifasciatus</i>	4.3±0.1 (30)	7 (0.1)

^a: 平均±SD

^b: サンプル数

^c: 全体の採集数に占める割合

採集された糞虫の季節消長

調査期間を通じて、いずれかの種の飛来が認められ、時期により確認される種数が異なっていた。各時期の採集種数は、5月は4種(オオセンチ、センチ、コブマル、カドマル)、6月は11種(オオセンチ、センチ、マエカド、クロマル、コブマル、カドマル、オオマグソ、マグソ、イガクロ、クロツヤ、クロオビ)、7月は6種(オオセンチ、センチ、マエカド、コブマル、カドマル、オオマグソ、クロツヤ、クロオビ)、8月は7種(オオセンチ、センチ、オオマグソ、マエカド、コブマル、カドマル、マグソ)、9、10月は8種(オオセンチ、センチ、マエカド、クロマル、カドマル、コブマル、マグソ、トゲクロ)、11月は5種(オオセンチ、センチ、クロマル、コブマル、カドマル)であった(表13)。

飛来数のピークは、採集数の少なかったイガクロ、クロツヤ、トゲクロ、クロオビを除き、オオセンチ(8-9月)、センチ(8-9月)、コブマル(7-9月)、カドマル(9-10月)、オオマグソ(6-7月)、マグソ(10月)、マエカド(6-7、9-10月)、クロマル(6、10月)と、種によって異なった(表13)。

表13. 採集された糞虫の採集場所別（糞表面、糞内部、糞下の土壌）の季節変化

	May			June			July			August			September			October			November			Total		
	S ^a	I ^b	U ^c	S	I	U	S	I	U	S	I	U	S	I	U	S	I	U	S	I	U	S	I	U
	オオセンチコガネ	0	1	2	1	1	2	1	2	5	2	3	7	2	4	8	1	3	5	7	(13.7)	14	(27.5)	30
センチコガネ	-	-	1	1	1	2	1	1	2	2	3	5	2	3	6	1	2	3	7	(18.9)	11	(29.7)	19	(51.4)
マエカドエンマコガネ				7	8	7	6	8	10	-	-	1	7	8	9	5	6	10	25	(27.2)	30	(32.6)	37	(40.2)
クロマルエンマコガネ				1	4	2							4	11	12	7	11	17	12	(16.9)	27	(38.0)	32	(45.1)
コブマルエンマコガネ	1	2	3	5	7	13	18	22	35	26	30	23	19	22	23	3	11	1	72	(27.2)	94	(35.5)	99	(37.3)
カドマルエンマコガネ	1	1	2	10	15	12	21	31	43	8	25	22	12	41	46	17	15	14	71	(20.8)	129	(37.8)	141	(41.4)
オオマダコガネ				3	6	9	10	13	10	1	4	3							14	(23.7)	23	(39.0)	22	(37.3)
マダコガネ				2	3	-				3	5	-	4	4	-	11	16	-	20	(41.6)	28	(58.4)	0	-
イガクロツヤマガソコガネ				11	28	-													11	(28.2)	28	(61.8)	0	-
クロツヤマガソコガネ				5	11	-	3	8	-										8	(29.6)	19	(60.4)	0	-
トゲクロツヤマガソコガネ										13	25	-	4	8	-				17	(34.0)	33	(66.0)	0	-
クロオビマガソコガネ				1	3	-	1	2	-										2	(40.0)	5	(60.0)	0	-
Total	2	4	8	47	87	47	61	87	105	42	70	61	63	118	104	49	72	50	266		441		380	

カッコ内の数字はそれぞれの場所での採集数に占める割合を示す

^a: S は糞の表面を意味する

^b: I は糞の内部を意味する

^c: U は糞下の土壌を意味する

活動場所別糞虫相とその特徴

調査期間を通じて糞表層、糞内部から 12 種の糞虫が確認された。糞下の土壌からは、オオセンチ、センチ、オオマグソ、マエカド、クロマル、コブマル、カドマルの 7 種が確認された(表 13)。この 7 種の糞虫が確認された際は、いずれの時期も、糞下に形成された侵入孔内で、多少なりとも糞とともに存在した。コブマル、オオマグソを除き各種の総採集数の 40%以上の個体が糞下の土壌から確認された。また、いずれの季節においても全飛来個体数の 25.9%以上が糞下の土壌から確認された。

92 個の糞のうち、糞内部・糞表層でのみ糞虫が確認された糞は 30 個(32.6%)、糞下の土壌で確認された糞は 87 個(94.6%)だった。

考察

ツキノワグマの糞に飛来した糞虫

糞虫は、5 月から 11 月にかけて飛来し、種ごとに飛来する期間が異なった。糞虫の生活史は地域差が考えられるため、単純に比較することは出来ないが、既存の報告をもとに、今回採集できた糞虫の生活史を推定すると、オオセンチ、カドマル、クロマル、マグソでは、成虫越冬した個体が春(夏前)に出現し産卵を行い、秋に新成虫が出現するが、夏季に成虫が活動するかどうかの違いがある。オオセンチとカドマルは夏季に越冬個体が活動するタイプ、クロマルとマグソは夏季に越冬個体が活動しないタイプと言われている(ミドリセンチコガネ生態研究会 1981、安田 1984、Yasuda 1986、1987、安田 1991)。オオマグソは、地域によって生活史が異なるが(Yasuda 1987、Yoshida・Katakura 1985、細木 1985)、本調査地に最寄の愛知県では、成虫越冬し、春(夏前)に成虫が出現し産卵を行い、その後新成虫は出現せず越冬する(安田 1991)。また、飛来個体数の多かった、センチ、コブマルについては、生態が不明なものの、成虫の活動期間を考えるとオオセンチ、カドマルの生活史と類似しているかもしれない。本調査では、新成虫の出現の時期や越冬態について明らかにしていないため、他地域の報告をもとにした推測であるが、成虫の飛来期間の長さの違いは、夏季に越冬成虫が成育するかどうか、また越冬前に新成虫が出現するかどうかの違いによる可能性がある。このような生態的な特徴、生活史特性によって、5 月から 11 月の全期間にわたり飛来している種(オオセンチ、センチ、カドマル、コブマル)と、ある時期に集中的に飛来している種(クロマル、マグソ、マエカド、オオマグソ)に分類することが出来た。

また、本調査の場合、季節による成虫の出現消長の違いを検討する際に、供試した糞の内容物の違いが、糞虫の飛来に影響している可能性が考えられる。しかしオオセンチ、カドマル、オオマグソについては、今回の成虫の出現時期が糞の内容物が一定な放牧場等での調査報告(谷 1966、ミドリセンチコガネ生態研究会 1981、Yasuda 1986、1987)と一致することから考えると、糞の内容物の違いはこれらの糞虫の飛来時期には影響していないと思われる。ただ、糞の内容物と飛来時期の関係については、今後、同一地域内の放牧場で

の出現データや、同時期の比較実験を行うなどの詳細な検討が必要と考えられる。

今回の調査で、12種の糞虫がツキノワグマの糞に飛来した。近くの山梨県御坂山地でのツキノワグマの糞に飛来した糞虫(小池ほか 2006)18種とあわせ、それらの分布についてみると、10種は30都道府県以上、3種は20都道府県以上、4種は10都道府県以上、1種は7府県でこれまで確認されており(塚本 1985、1991)、これらの主は一般的に広い範囲に分布する種といえる。表14は、今回確認された糞虫および、関東地方に分布する糞虫(塚本 1985、1991)のニホンジカ、ニホンザル、タヌキ、家畜動物の牛、馬、犬、そして人間の糞での飛来報告を整理したものである(谷 1966、三宅 1970、塚本 1970、田中 1980、1985、ミドリセンチコガネ生態研究会 1981、塚本 1985、小杉・坂本 1994、武田 1997、埼玉昆虫談話会 1998、山本 2002 など)。18種の糞虫のうち、4種は7種の動物全ての糞、6種は6種の糞、4種は5種の糞への飛来が報告されており、いずれの糞虫もツキノワグマの糞のスペシャリストでなく、ツキノワグマ以外の野生動物、家畜の糞にも飛来している。また、奥多摩を含む関東山地に分布する糞虫の大部分も同様である(表14)。ニホンジカ、ニホンザルは分布域が連続し(環境省 2005)、個体群サイズが大きいこと(阿部ほか 1994)などを考えると、どこにでも分布し、各種の糞を利用している糞虫が、ツキノワグマの糞に飛来していることになる。一種の糞虫が複数の動物種の糞に飛来し、利用していることは、森林環境では一般的な現象と考えられる。

表14. 関東地方に分布する糞虫の獣糞別の飛来状況

学名	種名	野生動物					家畜等			
		クマ	シカ	サル	タヌキ	その他	ウシ	ウマ	イヌ	ヒト
<i>Phelotrupes auratus</i>	オオセンチコガネ	●▲	●	●	●	※1	●	●	●	●
<i>P. laevistriatus</i>	センチコガネ	▲	●	●	●	※2	●	●	●	●
<i>Caccobius jessoensis</i>	マエカドコエンマコガネ	●▲	●	●	●		●	●	●	●
<i>C. nikkoensis</i>	ニッコウコエンマコガネ	●	●	●	●		●	●	●	●
<i>C. nikkoensis</i>	ゴホンダイコクコガネ	●	●	●	●		●	●	●	●
<i>Liatongus minutus</i>	ツノコガネ	●	●	●	●		●	●	●	●
<i>Onthophagus ater</i>	クロマルエンマコガネ	●▲	●	●	●	※3	●	●	●	●
<i>O. atripennis</i>	コブマルエンマコガネ	▲	●	●	●	※4	●	●	●	●
<i>O. lenzii</i>	カドマルエンマコガネ	▲	●	●	●	※5	●	●	●	●
<i>Aphodius quadratus</i>	オオマグソコガネ	▲	●	●	●		●	●	●	●
<i>A. rectus</i>	マグソコガネ	▲	●	●	●		●	●	●	●
<i>A. igai</i>	イガクロツヤマグソコガネ	▲	●	●	●		●	●	●	●
<i>A. madara</i>	マダラヒメスジマグソコガネ	●	●	●	●		●	●	●	●
<i>A. atratus</i>	クロツヤマグソコガネ	▲	●	●	●		●	●	●	●
<i>A. yamato</i>	クロツブマグソコガネ	●	●	●	●		●	●	●	●
<i>A. isaburoi</i>	チャグロマグソコガネ	●	●	●	●		●	●	●	●
<i>A. superatratus</i>	トゲクロツヤマグソコガネ	▲	●	●	●		●	●	●	●
<i>A. unifasciatus</i>	クロオビマグソコガネ	▲	●	●	●		●	●	●	●
<i>A. brachysomus</i>	セマルオオマグソコガネ		●	●	●		●	●	●	●
<i>A. troitzkyi</i>	マルツヤマグソコガネ		●	●	●		●	●	●	●
<i>A. lewisii</i>	コスジマグソコガネ		●	●	●		●	●	●	●
<i>A. urostigma</i>	フチケマグソコガネ		●	●	●		●	●	●	●
<i>A. japonicus</i>	オオクロツヤマグソコガネ		●	●	●		●	●	●	●
<i>A. rufipes</i>	オオツヤマグソコガネ		●	●	●		●	●	●	●
<i>A. variabilis</i>	クロモンマグソコガネ		●	●	●		●	●	●	●
<i>A. eccoptus</i>	ケブカマグソコガネ		●	●	●		●	●	●	●
<i>A. comatus</i>	ヒメケブカマグソコガネ		●	●	●		●	●	●	●
<i>A. gotoi</i>	ツヤケシマグソコガネ		●	●	●		●	●	●	●
<i>A. mizo</i>	ミゾムネマグソコガネ		●	●	●		●	●	●	●
<i>A. pusillus</i>	コマグソコガネ		●	●	●		●	●	●	●
<i>A. nigrotessellatus</i>	セマダラマグソコガネ		●	●	●		●	●	●	●
<i>A. elegans</i>	オオフタホシマグソコガネ		●	●	●		●	●	●	●
<i>A. sordidus</i>	ヨツボシマグソコガネ		●	●	●		●	●	●	●
<i>A. languidulus</i>	キバネマグソコガネ		●	●	●		●	●	●	●
<i>A. brevisculus</i>	ヌバタママグソコガネ		●	●	●		●	●	●	●
<i>A. hasegawai</i>	ヒメスジマグソコガネ		●	●	●		●	●	●	●
<i>A. morii</i>	ニセマキバマグソコガネ		●	●	●		●	●	●	●
<i>A. pratensis</i>	マキバマグソコガネ		●	●	●		●	●	●	●
<i>A. uniformis</i>	エゾマグソコガネ		●	●	●		●	●	●	●
<i>A. strumi</i>	ヒメキイロマグソコガネ		●	●	●		●	●	●	●
<i>A. sublimbatus</i>	ウスイロマグソコガネ		●	●	●		●	●	●	●
<i>A. uniplagiatus</i>	オビマグソコガネ		●	●	●		●	●	●	●
<i>Caccobius brevis</i>	ヒメコエンマコガネ		●	●	●	※6	●	●	●	●
<i>C. suzuki</i>	スズキコエンマコガネ		●	●	●		●	●	●	●
<i>Copris ochus</i>	ダイコクコガネ		●	●	●		●	●	●	●
<i>C. tripartitus</i>	ヒメダイコクコガネ		●	●	●		●	●	●	●
<i>C. pecuarius</i>	ミヤマダイコクコガネ		●	●	●		●	●	●	●
<i>Onthophagus bivertex</i>	シナノエンマコガネ		●	●	●		●	●	●	●
<i>O. japonicus</i>	ヤマトエンマコガネ		●	●	●		●	●	●	●
<i>O. nitidus</i>	ツヤエンマコガネ		●	●	●		●	●	●	●
<i>O. ohbayashii</i>	ナガスネエンマコガネ		●	●	●		●	●	●	●
<i>O. amamiensis</i>	ウシヅノエンマコガネ		●	●	●	※7	●	●	●	●
<i>O. viduus</i>	マルエンマコガネ		●	●	●		●	●	●	●
<i>O. fodiens</i>	フトカドエンマコガネ		●	●	●		●	●	●	●
Tonal number		18	37	20	9	7	48	30	20	34

注: 各種データは、谷(1966)、三宅(1970)、塚本(1970、1985)、ミドリセンチコガネ研究グループ(1981)、田中(1980、1985)、小杉・坂本(1994)、武田(1997)、埼玉昆虫談話会(1998)、山本(2002)、小池未発表より。

▲:本研究

※1: キツネ、テン、ウサギ ※2: ウサギ、イノシシ ※3: ウサギ、イノシシ、カモシカ ※4: イノシシ ※5: ウサギ、イノシシ、カモシカ ※6: カモシカ ※7: イノシシ

クマ: *Ursus thibetanus*, シカ: *Cervus nippon*, サル: *Macaca fuscata*, タヌキ: *Nyctereutes procyonoides*, キツネ: *Vulpes vulpes*, テン: *Martes melampus*, ウサギ: *Lepus brachyurus*, イノシシr: *Sus scrofa*, カモシカ: *Capriornis cripus*

分解者としての糞虫と2次散布者としての可能性

コガネムシ科のダイコクコガネ亜科の大部分、マグソコガネ亜科のオオマグソ、オオフタホシマグソコガネ (*Aphodius elegans*)、センチコガネ科の糞虫は、飼育観察等による産卵習性、産卵場所と糞の移動様式によって tunneller として知られている(吉田 1996、塚本 1998、安田 2001)。今回、糞下の土壌から確認された6種の糞虫はこれらに該当する。

Tunneller の糞の土壌内への埋め込みは、土壌の通気性や親水性を向上させ、土壌動物の活動を活発にさせる結果、上部に生育する植物の成長に有効になることが知られている(細木 1985、早川・山下 1989)。今回の結果では、tunneller の成虫の確認されたいずれの時期も、侵入孔内に成虫が糞とともに糞下の土壌から確認された。つまり、tunneller は、産卵時期とは関係なく活動場所として糞下の土壌を利用していることが考えられる。カドマルでは、tunneller が産卵期以外に糞を土壌へ埋め込む現象が確認されているものの(細木 1985)、今回確認された残る5種の tunneller の行動については記載が見当たらない。しかし、産卵期以外のいずれの時期も糞を土壌に埋め込むことは、糞に含まれた種子を土壌内に移動する可能性が、いつの季節でもあることを示唆する。糞下の土壌への種子の持込みは、種子の発芽、定着、その後の植物の成長という点で重要な現象であることが知られている(Feer 1999)。また、糞に含まれた種子の土壌内の持込みは、種子採食者からの回避にもつながる(Coates-Estrada・Estrada 1988、Schupp 1988)。一般的に、tunneller は、産卵時期により多くの糞を土壌中に持込み、それ以外の時期は少ないことが知られている(細木 1985)が、今回は、種ごとの季節的な埋め込み量の変化や埋め込み深度については調査出来なかったが、今後、種子散布の視点における糞虫の役割を考えるためには、これらを明らかにする必要がある。

8節 謝辞

本研究の機会を与えていただいた、財団法人とうきゅう環境浄化財団に、心より感謝の意を表したい。

本研究を通じて東京農工大学農学部 of 古林賢恒助教授には、さまざまな助言・指導を頂いた。ここに深く感謝の辞を表す。また、ツキノワグマの捕獲に立ち会っていただき、自動撮影装置の設置に関して有益な助言を頂いた茨城県自然博物館の山崎晃司氏には深く謝意を表す。(株)野生動物保護管理事務所の羽澄俊裕氏には、ツキノワグマの生態に関してご助言を頂いた。また、糞虫の同定に際しては、東京農工大学昆虫研究会の方々に協力いただいた。さらに、京都大学大学院農学研究科の古知新氏には、糞虫の章の取りまとめに際して有益な助言を頂いた。ツキノワグマの捕獲およびアカネズミの捕獲に際しては東京都環境局鳥獣担当の方々に便宜をはかっていただいた。最後になるが、東京農工大学の小坂井千夏氏、有本勲氏には、現地調査を手伝っていただいた。

以上の方々のご協力なしには本研究をなしえることはできなかった。ここに心より感謝の意を表わしたい。

なお、本研究は

投稿論文

小池伸介・葛西真輔・後藤優介・山崎晃司・古林賢恒(2006)ニホンツキノワグマの糞に飛来する食糞性コガネムシ。日本森林学会誌 88 : 279-285.

学会発表

小池伸介・葛西真輔・古林賢恒(2003)ニホンツキノワグマの糞に飛来する食糞性コガネムシ類。2003年度野生生物保護学会。犬山。

葛西真輔・小池伸介・後藤優介・山崎晃司・古林賢恒(2004)ツキノワグマに装着したGPSより得られる測位データの特徴。2004年度日本哺乳類学会。東京農業大学。

小池伸介・葛西真輔・森本英人・後藤優介・小坂井千夏・山崎晃司・古林賢恒(2004)ツキノワグマ (*Ursus thibetanus*) によって散布された種子の行方 (予報)。2004年度日本哺乳類学会。東京農業大学。

小池伸介・森本英人・後藤優介・小坂井千夏・山崎晃司・葛西真輔・古林賢恒(2004)ツキノワグマの糞に訪れる動物と飛来する糞虫の二次散布者としての可能性。2004年度野生生物保護学会。東京農工大学。

後藤優介・小池伸介・葛西真輔・山崎晃司・古林賢恒(2004)GPS受信機によるツキノワグマの行動追跡から見えてきた生態調査手法。2004年度野生生物保護学会。東京農工大学。

S. Koike・S. Kasai・H. Morimoto・Y. Goto・K. Yamazaki・K. Furubayashi Seed dispersal by

carnivores in the temperate deciduous forest in the Okutama Mountains, Japan. 9th *International Mammalogical Congress*. P22006. Sapporo. August 2005.

S. Koike · S. Kasai · N. Tokita · K. Yamazaki · K. Furubayashi Relationship between Phenology of *Prunus Jamosakura* Fruits and Asiatic Black Bear, *Ursus Thibetanus*, as Seed Disperser. 16th *International Association for Bear Research and Management*. 116. Italy. September 2005.

小池伸介・森本英人・後藤優介・小坂井千夏・山崎晃司・古林賢恒(2005)東京都奥多摩における食肉類の糞から出現した種子と特徴. 2005年度野生生物保護学会. 金沢工業大学.

小池伸介・森本英人・葛西真輔・小坂井千夏・山崎晃司・古林賢恒(2006)ツキノワグマによって散布された植物種子の行方. 2005年度日本生態学会. 新潟.

小池伸介(2004)ツキノワグマの種子散布者としての役割ークマは森を作る！ー自由集会 研究するきっかけ見つかります！！ークマってどんな動物？ クマを研究することって？ー. 世話人小池伸介・葛西真輔・後藤優介. 2004年度野生生物保護学会. 東京農工大学.

小池伸介(2005)ツキノワグマの研究の現場からー食性研究の原状と、これからの課題ー自由集会 ツキノワグマとの共存を考えるー. 世話人古林賢恒. 2005年度野生生物保護学会. 金沢工業大学.

で発表をしたことを、最後に付け加えておく(2006年3月末時点)。

9節 引用文献

- Abe, H. (1975) Winter food of the red fox, *Vulpes vulpes schrencki* KISHIDA (Carnivora: Canidae), in Hokkaido, with special reference to vole populations. Applied Entomology and Zoology 10:40-51.
- 阿部学・石井信夫 (1987) 対馬の哺乳類. pp. 79-109, 「対馬の生物」長崎県生物学会編, 長崎県.
- 阿部永・石井信夫・金子之史・前田喜四雄・三浦慎悟・米田政明 (1994) 日本の哺乳類. 195p, 東海大学出版会. 東京.
- Andresen, E. (1999) Seed dispersal by monkeys and the fate of dispersed seeds in a Peruvian rain forest. Biotropica 31:145-158.
- 青森県環境保健部自然保護課 (1990) 11 捕獲グマの胃の内容物. ツキノワグマ生息状況調査報告書, pp. 20-21, 青森県環境保健部自然保護課, 55p, 青森.
- 荒井秋晴・足立高行・桑原佳子・吉田希代子 (2003) 久住高原におけるテン *Martes melampus* の食性. 哺乳類科学 43:19-28.
- 朝日稔・奥浜明子 (1971) 糞内容物より見たツシマテンの食性. 武庫川女子大学紀要食物編 19:1-9.
- 朝日稔 (1975) 近畿地方捕獲のイタチの消化管内容物—特にカロリー量に関連して—. 動物学雑誌 84:190-195.
- 東 滋・前田喜四雄・野崎英吉・伊藤徹魯・鳥居春己・青井俊樹 (1976) 根尾西谷川流域におけるツキノワグマの生態調査. 岐阜県におけるツキノワグマの生息調査報告 1973-1975. pp. 3-48, ツキノワグマ研究会, 68p, 犬山.
- Ban, A., M. Miyaki, and N. Maruyama (1995) Scat contents of feral dogs in Nikko. Wildlife Conservation Japan 1:91-96.
- Coates-Estrada, R., and A. Estrada. (1988) Frugivory and seed dispersal in *Cymbopetalum baillonii* (Annonaceae) at Los Tuxtla, Veracruz, Mexico. Journal of Tropical Ecology 4:157-172.
- Corlett, R. T. (1996) Characteristics of vertebrate-dispersed fruits in Hong Kong. Journal of Tropical Ecology 12:819-833.
- Chapman, C. A. (1995) Primate seed dispersal: coevolution and conservation implications. Evolutionary Anthropology 4:74-82.
- D' Eon, G. R., R. Serrouya, G. Smith, and O. C. Kochanny, (2002) GPS radio telemetry error and bias in mountains terrain. Wildlife Society Bulletin 30:430-439.
- Estrada, A., and R. Coates-Estrada. (1991) Howler monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. 7:459-474.
- Feer, F. (1999) Effects of dung beetles (Scarabaeidae) on seeds dispersed by howler

- monkeys (*Alouatta seniculus*) in the French Guianan rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 15:129-142.
- Fowler, L. J., D. K. Fowler, and J. E. Thomas. (1982) Dispersal of autumn olive seeds by foxes on coal surfact mines in east Tennessee. *Journal of Tennessee Academy of Science* 57:83-85.
- 藤岡昌介 (2001) 日本産コガネムシ上科総目録. 297p, コガネムシ研究会. 東京.
- 藤井猛 (1998) 多摩川河川敷におけるニホンイタチの食性、行動圏、環境選択および河川敷利用者の意識. 1997年度東京農工大学農学研究科修士論文, 51p, 東京.
- 古屋義男・岸田留美・瀬尾啓子・野口和美・山崎真佐子 (1979) 高知県西熊溪谷におけるイタチの食性の季節的变化. *哺乳動物学雑誌* 8:1-11.
- Garshelis, D. L., H. B. Quigley, H. B. Villarrubia, and M. R. Pelton. (1983) Diel movements of black bears in the southern appalachians. *International conference on bear research and management* 5:11-19.
- 後藤優介 (2004) ニホンツキノワグマの種子散布者としての役割. 2003年度東京農工大学卒業論文, 28p, 東京.
- 後藤優介・肴倉孝明・古林賢恒 (2005) :立山カルデラにおける activity sensor 付き GPS 受信機を用いたツキノワグマの生態調査. *立山カルデラ研究紀要* 6:1-9.
- *濱崎誠三 (1991) 奈良教育大学平成3年度卒業論文.
- Hanski, I. and Y. Cambefort. (1991) *Dung beetle ecology*. 463p, Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- 春沢圭太郎 (1994) 食糞群コガネムシと哺乳動物の変遷. *昆虫と自然* 29(8):23-27.
- Hashimoto, Y. (2002) Seasonal food habits of the Asiatic black bear (*Ursus thibetanus*) in the Chichibu Mountains, Japan. *Mammal Study* 7: 65-72.
- 早川博文・山下伸夫 (1989) 放牧草地の生態系における糞虫の機能とその利用. *畜産の研究* 43(6):706-712.
- 羽澄俊裕・関良彦・細川智雄 (1985) 日光におけるツキノワグマの食性. *森林環境の変化と大型野生動物の生息に関する基礎的研究報告書*. pp. 59-63, 環境庁, 121p, 東京.
- Hazumi, T. and N. Maruyama. (1986) Movements and home ranges of Japanese Black Bears in Nikko. *International conference on bear research and management*. 6:99-101.
- 羽澄俊裕 (1996) ツキノワグマ. pp. 144-147, (日本動物大百科 哺乳類 I, 伊沢紘生/粕谷俊雄/川道武男編, 平凡社, 156p, 東京).
- 羽澄俊裕・小山克・長縄今日子・釣賀一二三 (1997) III ツキノワグマ. *丹沢大山自然環境総合調査報告書*, pp. 453-469, 神奈川県, 635p, 横浜.
- Herrela, C. M. (1989) Frugivor and seed dispersal by carnivorous mammals and associated fruit characteristics in undisturbed Mediterranean habitat. *Oikos* 55:250-262.
- 長谷川裕子 (1991) 食性調査「ニホンツキノワグマ生息実態調査報告書」. pp. 42-53, 岩

手県環境保健部, 盛岡.

- Hickey, J. R., R. W. Flynn, S. W. Buskirk, K. G. Gerow, and M. F. Willson. (1999) An evaluation of a mammalian predator, *Martes americana*, as a seed disperser of seeds. OIKOS 87:499-508.
- 堀内みどり・林進・吉田洋・坪田敏男・羽澄俊裕 (2000) 糞分析から見たニホンツキノワグマ (*Ursus thibetanus japonicus*) の食性—岐阜県本巣郡根尾村における事例—. 中部森林研究会 48:149-152.
- 細木康彦 (1985) 暖地放牧地における食糞性コガネムシ類の生態と利用に関する研究. 高知県畜産試験場研究報告 14:1-151.
- Howe, H. F. and G. A. VandeKerchhove. (1980) Nutmeg dispersal by birds. Science 210:925-927.
- Huygens, O. C., T. B. Miyashita, M. Dahle, S. Carr, T. Izumiyama, T. Sugawara, and H. Hayashi. (2003) Diet and feeding habits of Asiatic black bears in the Northern Japanese alps. Ursus14(2):236-245.
- Ikeda, H., K. Eguchi, and Y. Ono. (1979) Home range utilization of raccoon dog, *Nyctereutes procyonoides viverrinus*, Temminck, in a islet in western Kyusyu. Japanese Journal of Ecology 29:35-48.
- 石川茂雄 (1994) 原色日本植物種子写真図鑑—SEEDS/FRUITS OF —JAPAN. 石川茂雄図鑑刊行委員会, 326p, 東京.
- 石井幸夫 (1986) サクラ種子の取り扱いに関する研究(V)—ヤマザクラ種子の採取時期の違いが発芽に及ぼす影響. 38回日本林学会関東支部大会論文集:113-114.
- 角谷知彦・武田明正 (1999) 里山におけるホンドタヌキの種子散布行動—津市神戸の実例—. 中部森林研究 47:15-17.
- 金子弥生 (2001) 東京都日の出町におけるアナグマの生態学的研究. 2000年度東京農工大学大学院連合農学研究科博士論文, 119p, 東京.
- 金沢文吾 (1997) 表日光における食肉類5種の食性の比較. 1996年度東京農工大学農学部修士論文, 31p, 東京.
- 環境省 (2005) 第6回自然環境保全基礎調査 種の多様性調査 哺乳類分布調査報告書. 環境省自然環境局生物多様性センター, 213p, 山梨.
- 葛西真輔 (2004) ニホンツキノワグマ (*Ursus thibetanus japonicus*) の行動特性と種子散布者に関する研究. 2003年度東京農工大学大学院修士論文, 23p, 東京.
- 糟谷大河 (2001) 埼玉県北足立郡伊奈町におけるホンドタヌキの食性. 自然環境科学研究 14:111-118.
- 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.
- 川井信矢・堀繁久・河原正和・稲垣政志 (2005) 日本産コガネムシ上科図説 第1巻. 昆

- 虫文献 六本脚, 189p, 東京.
- 小金沢正昭・黒川正美 (1983) 日光地域における中型哺乳類の垂直分布(第二報). 栃木県立博物館研究報告書 1:67-82.
- 小池伸介 (2001) ニホンツキノワグマ (*Ursus thibetanus japonicus*) の食性と種子散布者としての可能性. 2000年度東京農工大学卒業論文, 63p, 東京.
- 小池伸介・羽澄俊裕・古林賢恒 (2003) ニホンツキノワグマ (*Ursus thibetanus japonicus*) の種子散布者の可能性. 野生生物保護 8(1):19-30.
- 小池伸介 (2003) ヤマザクラ (*Prunus jamasakura*) の繁殖過程におけるニホンツキノワグマ (*Ursus thibetanus japonicus*) の種子散布の可能性. 2002年度東京農工大学修士論文, 40p, 東京.
- 小池伸介・葛西真輔・後藤優介・山崎晃司・古林賢恒 (2006) ニホンツキノワグマの糞に飛来する食糞性コガネムシ. 日本森林学会誌 88:279-285.
- 近藤高貴 (1980) 芦生演習林におけるホンド Kitsune (*Vulpes vulpes japonica*) とホンドテン (*Martes melampus melampus*) の食性. 大阪教育大学紀要第Ⅲ部門 29:19-23.
- 小杉潤・坂本与一 (1994) 食糞性コガネムシの獣糞選択性について. 森林野生動物研究会誌 20:13-18.
- 小坂井千夏 (2005) Activity sensor 付 GPS 受信機を用いたニホンツキノワグマの日周行動の解析. 2004年度東京農工大学卒業論文, 45pp. 東京.
- 楠井晴雄・楠井陽子 (1995) 大和葛城山におけるホンドテンの食性. 紀伊半島の野生動物 3:15-21.
- 楠井晴雄・楠井陽子 (1998) 大和葛城山におけるホンドテン *Martes melampus* (Wagner, 1840) の食性. 紀伊半島の野生動物 4:13-19.
- 楠井晴男・楠井陽子 (1999) テンが運ぶ温帯林の樹木種子. 「種子散布 助けあいの進化論 2」(上田恵介編著), pp. 37-50, 築地書房, 134p, 東京.
- 工藤慎一 (1994) 日本の亜社会性昆虫(2). 昆虫と自然 29(4):32-35.
- 益本仁雄 (1973) フン虫の観察と採集. ニュー・サイエンス社, 96p, 東京.
- ミドリセンチコガネ生態研究会 (1981) ミドリセンチコガネ生態調査報告書. 京都府清掃局埋立地建設室, 47p, 京都.
- 三沢英一 (1979) 生育環境の相違によるキタキツネの食性の変化について. 哺乳動物学雑誌 7:311-320.
- 三宅義一 (1970) 糞虫の飼育. 昆虫と自然 5(1):9-15.
- 宮尾嶽雄 (1972) タヌキの食性. 日本哺乳類雑記 1:102-104.
- 宮尾嶽雄・黒瀬広治 (1977) テンの胃内容物の1例. 日本哺乳類雑記 4:99.
- 宮尾嶽雄・高田靖司・志田義治・子安和弘 (1977) 長野県霧ヶ峰高原のビーナスラインとキツネの食性. 日本哺乳類雑記 4:85-98.
- 宮尾嶽雄 (1977) ハクビシンの食性と消化管の大きさ1例. 日本哺乳類雑記 4:118-119.
- 宮田逸男・小川智彦・益岡卓史・松室哲二 (1989) 島根県半島築島に生息するホンドタヌ

- キの種子散布行動および実生に及ぼすタメフンの影響. 山陰地域研究 5:109-120.
- 三好和貴 (2002) エゾクロテンの食性と生息地利用. 2001 年度北海道大学大学院地球環境科学研究科修士論文.
- 溝口紀泰 (1993) 1992年度白川村における糞分析法によるツキノワグマの食性の解明. 月輪 5:25-30.
- 溝口紀泰 (1994) 1993年度白川村における糞分析法によるツキノワグマの食性の解明. 月輪 6:29-33.
- 溝口紀泰・片山敦司・坪田敏男・小宮山章 (1996) ブナの豊凶がツキノワグマの食性に与える影響—ブナとミズナラの種子落下量の年次変動に関連して—. 哺乳類科学 36:33-43.
- 水井憲雄 (1993) 落葉広葉樹の種子の種子繁殖に関する生態学的研究. 北海道林試研究報告 30:1-67.
- 水野昭典・野崎英吉 (1985) 白山山系のツキノワグマの食性. 森林環境の変化と大型野生動物の生息に関する基礎的研究報告書, pp. 22-37, 環境庁自然保護局, 121p, 東京.
- Mack, A. L. (1993) The sizes of vertebrate-dispersed fruits: a Neotropical-Paleotropical comparison. *The American Naturalist* 142:840-856.
- 中村俊彦・神崎伸夫・丸山直樹 (2001) 東京都日の出町、あきる野市におけるニホンテンの食性の季節的变化. 野生生物保護 6:15-24.
- 中村俊彦 (2001) 富士北麓におけるニホンテンの食性及び行動圏. 200 年度東京農工大学農学研究科修士論文. 19p, 東京.
- Nozaki, E., S. Azuma, T. Aoi, H. Torii, T. Ito, and K. Maeda. (1983) Food habits of Japanese black bear. *International conference on bear research and management* 5:106-109.
- 小笠原嵩・内藤俊彦 (1983) 食性調査 (ツキノワグマの胃内容物). 「秋田のツキノワグマ—ツキノワグマ総合調査報告書」. pp. 40-56, 秋田県林務部, 秋田.
- 大西敬 (2001) 日本大学水上演習林におけるニホンツキノワグマの食性. 2000年度日本大学卒業論文, 30p, 藤沢.
- 大沢雅彦・滝口正三・達 良俊 (1986) 白神山地のブナ林の生態学特性. 白神山地のブナ林生態系の保全調査報告書, pp. 88-105, 日本自然保護協会報告書第62号, 154p, 東京.
- 大津 高 (1982) 山形県において捕獲されたツキノワグマの食性. ニホンツキノワグマ生息状況調査報告書, pp. 21-24, 山形県環境保護部自然保護課, 38p, 山形.
- 大津正英 (1972) テンの冬期の食性. *日本応用動物昆虫学会誌* 16:75-78.
- 大津正英 (1971) イタチの冬期の食性とその保護. *応用動物昆虫学雑誌* 15:87-88.
- Osunkoya, O. O. (1994) Postdispersal survivorship of north Queensland rainforest seeds and fruits effects of forest, habitat, and species. *Australian Journal of Ecology* 19:52-64.
- Otani, T. (2002) Seed dispersal by Japanese marten *Martes melampus* in the subalpine

- shrubland of northern Japan. *Ecological Research* 17:29-38.
- *Ridley, H. N. (1930) *The Dispersal of Plants throughout the world*. Ashford, 744p, England.
- 両角源美・横山章沢田一男・沢田栄二・片倉義隆 (1974) ツキノワグマの食性. *日本哺乳類雑記* 3:79-80.
- 両角源美 (1974) キツネの冬の食性. *日本哺乳類雑記* 3:92-94.
- 佐伯緑 (1996) 睦沢のタヌキは何を食べているのか. *睦沢町立歴史民族資料 歴史民族資料館紀要* 3:2-3.
- 埼玉昆虫談話会 (1998) *埼玉県昆虫誌Ⅲ ネジレバネ目 ノミ目 膜翅目 鞘翅目*. 埼玉県昆虫談話会, 403p, 埼玉.
- 斎藤正一・大泉雅春 (1995) 山形県におけるニホンツキノワグマの捕獲数と食性. *森林防疫* 44(7):2-6.
- Sasaki, H., M. Kawabata. (1994) Food habits of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides viverrinus*) in a mountainous area of Japan. *Journal of Mammalogical society Japan* 19:1-8.
- 笹山清憲・中村清孝・萬田正治・黒肥地一郎 (1984) フン虫の日周飛来消長とその季節変化および気象要因との関係. *日本草地学会誌* 29:362-367.
- Schupp, E. W. (1988) Factors affecting post-dispersal seed survival in a tropical forest. *Oecologia* 76:525-530.
- 白附憲之 (1972) テンの糞を追って. *Nature study* 18(9):2-5.
- 白附憲之・朝日稔・吉田久子 (1973) ホンドテンの食性. *武庫川女子大紀要教育学編* 20:21:45-56.
- Sorenson, A. E. (1983) Taste aversion and frugivore preference. *Oecologia* 56:117-120.
- 鈴木茂忠・宮尾嶽雄・西沢寿晃・志田義治・高田靖司 (1976) 木曾駒ヶ岳東斜面低山帯上部および亜高山帯におけるホンドテンの秋季ならびに冬季の食性. *信州大学農学部紀要* 13:21-42.
- 鈴木茂忠・宮尾嶽雄・西沢寿晃・高田靖司 (1977) 木曾駒ヶ岳東斜面低山帯上部および亜高山帯におけるホンドテンの食性. *信州大学農学部紀要* 14:147-177.
- 高田靖司 (1977) 長野県筑摩山地扉峠周辺におけるホンドテンの食性. *日本哺乳類雑記* 4:100-107.
- 高田靖司 (1979) 長野県中央山地におけるツキノワグマの食性. *哺乳動物学雑誌* 8(1):40-53
- 武田卓明 (1997) 関東地方のオオセンチコガネ. *Lamellicornia* 12: 11-23.
- 竹内正彦 (1995) 栃木県産アカギツネ *Vulpes vulpes* の形態および生態学的研究. 1994 年度金沢大学大学院自然科学研究科博士論文, 139p.
- 田中均 (1980) 日光地方の食糞性コガネムシ類. *インセクト* 31:18-24.
- 田中均 (1985) 日光地方の糞虫類について. *Lamellicornia* 1:17-27.

- 谷幸三 (1966) 糞虫成虫個体群の生態学的研究. 大和の昆虫 3・4:3-10.
- Tatara, M., and T. Doi. (1994) Comparative analysis on food habits of Japanese marten, Siberian weasel and leopard cat in the Tsushima islands, Japan. Ecological Research 9:99-107.
- 手塚牧人・遠藤秀紀 (2005) 赤坂御用地に生息するタヌキのタメフン場利用と食性について. 国立科学博物館専報 39:35-46.
- Thompson, J. N. (1985) Postdispersal seed predation in *Lomatium* spp. (Umbelliferae): variation among individuals and species. Ecology 66:1608-1616.
- Torii, H. (1986) Food habits of the masked palm civet. Journal of mammalogical society of Japan. 7(1/2):34-38.
- 鳥居(1989) 大井川上流域におけるツキノワグマの食性. 日本林学会誌 71:417-420.
- 鳥居春己 (1991) ハクビシンの食性について(1). 静岡県林業技術センター報告 21:9-14.
- 塚本圭一 (1970) 食糞性コガネムシ群についての考察 I -問題点と分類のパターン-. 平安学園研究論集 29-41.
- 塚本圭一 (1985) 日本産 *Onthophagus* 属についての覚書 -放牧家畜などの糞処理昆虫についての基礎的研究・2-. 平安学園研究論集 29:31-61.
- 塚本圭一 (1991) 日本産食糞性(広義)コガネムシ類の日本列島における分布記載-放牧家畜などの糞処理昆虫の基礎的研究 16-. *SAIKAKU* 10:34-65.
- 塚本圭一 (1998) 糞に集まるコガネムシ. pp.115-116, (日本動物大百科 昆虫Ⅲ I, 石井実/大谷剛/常喜, 186pp, 平凡社, 東京).
- 富山県 (1988) ライチョウ調査報告書. 富山県, 38p, 富山.
- 富山県ツキノワグマ緊急調査グループ・日本クマネットワーク (2005) 富山県における2004年のツキノワグマの出没状況調査報告書. 112p.
- 塚田英晴 (1997) 知床国立公園におけるキタキツネ(*Vulpes vulpes schrencki*)の外部形態、繁殖期、リッターサイズ、生存率および食性について. 知床博物館研究報告 18:35-44.
- Turcek, F. J. (1963) Color preferences in fruit- and seed-eating birds. Proceeding of International Ornithological Congress 13:285-292.
- 上杉哲雄 (1995) 三宅島におけるホンDOIタチ(*Mustela itati itati*)の食性の季節的变化. 1994年度東京農工大学農学部卒業論文, 28p, 東京.
- 渡辺弘之・登尾二郎・二村一男・和田茂彦 (1970) 芦生演習林のツキノワグマ. とくに杉に与える被害について. 京都大学農学部附属演習林報告 41:1-25.
- Willson, M. F., and C. J. Whelan. (1990) Variation in postdispersal survivals of vertebrate-dispersed seed: effects of density, habitat, location, season, and species. *Oikos* 57:191-198.
- Willson, M. F. (1993) Mammals as seed-dispersal mutualists in North America. *Oikos* 67: 159-176.

- Worth, C. B. (1975) Virginia opossums (*Didelphis Virginia*) as disseminators of the common persimmon (*Diospyros virginiana*). The Journal of Mammalogy 35:406-415.
- Yagihashi, T., Hayashida, M. and Miyamoto, T. (1998) Effects of bird ingestion on seed germination of *Sorbus commiwta*. Oecologia. 14:209-212.
- Yagihashi, T., M. Hayashida, and T. Miyamoto. (2000) Inhibition by pulp juice and enhancement by ingestion on germination of bird-dispersed *Prunus* seeds. Journal of forest Research. 5:213-215.
- 山岸学 (1990) ホンドテンの食性の季節変化. 東京大学農学部演習林報告 83:9-18.
- 山本雅則 (2002) 滋賀県で採取した食糞性コガネムシ類(4). 鯉角通信 5:1-8.
- 山本教子 (1970) 糞内容からみたクマの食性. 高地林友 11:14-18.
- 山本教子 (1973) ニホンツキノワグマの食性—白山を中心に—. 白山調査事業1972年度報告, pp. 49-59, 石川県白山調査委員会, 金沢.
- 山本祐治 (1991b) 川崎市域で収集されたホンドタヌキの食性・分布等について. 川崎市自然環境調査報告Ⅱ:185-194.
- 山本祐治 (1994) 長野県入笠山におけるテン、キツネ、アナグマ、タヌキの食性の比較分析. 自然環境科学研究 7:45-52.
- 山本祐治 (1991a) 長野県入笠山におけるニホンアナグマの食性. 自然環境科学研究 4:73-83.
- 山本祐治・木下あけみ (1994) 川崎市におけるホンドタヌキの食物構成. 川崎市青少年科学館紀要 5:29-34.
- 山崎晃司・森広信子・税所功一・安武愛子・櫻澤利明・中涼子・澤井謙二・古林賢恒 (1996) 多摩川集水域におけるツキノワグマの生態に関する研究. 財団法人とうきゅう環境浄化財団 環境研究助成報告書, 67p, 東京.
- 安田弘法 (1984) 愛知県の山地における食糞性コガネムシ類成虫の発生消長. 応動昆 28:217-222.
- YASUDA, H. (1986) Fecundity of two dung beetle species, *Onthophagus lenzii* Harold and *Liatongus phanaeoides* Westwood (Coleoptera: Scarabaeidae). Applied Entomology and Zoology 21:177-179.
- YASUDA, H. (1987) Reproductive properties of two sympatric dung beetle species, *Aphodius haroldianus* and *A. elegans* (Coleoptera: Scarabaeidae). Research on Population Ecology 29:179-187.
- 安田弘法 (1991) 糞虫の数はどのようにして決まるのだろうか—群集生態学の立場から. インセクタリウム 28:4-12.
- 安田弘法 (2001) 一時的でパッチ状の資源を利用する昆虫の共存と安定化機構—糞虫群集. pp. 237-255, (群集生態学の現在. 佐藤宏明・山本智子・安田弘法編著, 427pp, 京都大学学術出版会, 京都).

- 谷内森秀二・山本祐治・高田豊行・吉川欣亮・今井清（1997）「休息場」利用状況および分子生物学的技術による野生ホンダヌキの家族関係の推定．哺乳類科学 36:153-164.
- 吉田信代（1996）食糞性コガネムシ類の産卵習性と親による子の保護．昆虫と自然 31(11):12-16.
- 吉田 洋・林 進・堀内みどり・坪田敏男・村瀬哲磨・岡野 司・佐藤美穂・山本かおり（2001）ニホンツキノワグマ (*Ursus thibetanus japonicus*) によるクマハギの発生原因の検討．哺乳類科学 42:35-43.
- Yoshida, N. and H. Katakura. (1985) Life cycles of *Aphodius* dung beetles (Scarabaeidae, Coleoptera) in Sapporo, Northern Japan. Environmental science, Hokkaido 8(2):209-229.
- 湯川仁（1970）広島県北部における食肉類 3 種の食性覚書．比和科学博物館研究報告 13:3 - 4.
- 湯本貴和（1992）動物による種子散布の研究—その目的と方法—．生物科学 44(2):98-106.
- 湯本貴和（2003）花と果実から見た植物の世界—植物の繁殖をめぐる共生から生物多様性へ．pp. 44-69, 生物多様性科学のすすめ（大串隆之編），丸善株式会社，東京.
- *は直接入手することが出来なかった文献。

10節 付録(写真)

各動物の糞(ヤマザクラを含んだもの)(3節参照)



ツキノワグマ



テン



キツネ



アナグマ



タヌキ

ヤマザクラ樹冠下での自動撮影(4節参照)



ツキノワグマ



イノシシ



テン



カモシカ



シカ



シカ



リス

ツキノワグマの捕獲(5 節参照)



FB98



MB57



GPS 受信機 (Loteck3300)

種子を含んだ糞に集まる動物(6 節参照)



撮影されたネズミ類



撮影されたネズミ類



捕獲されたアカネズミ



撮影されたクロツグミ

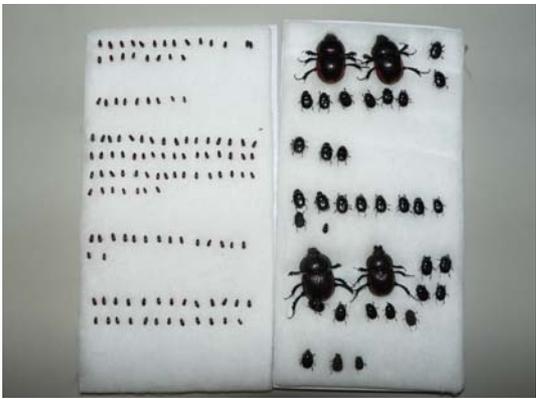
採集された糞虫(7節参照)



オオセンチコガネ



センチコガネ



採集した糞虫の一部

しんりんせいたいけい どうぶつ しょくぶつ しゅしきんぶかてい
「森林生態系における動物が植物の種子散布過程に

はた やくわり かん けんきゅう
果たす役割に関する研究」

おも ちゅう おおがたしょくにくるい ちゅうしん た せいぶつしゅ せいぶつかんそうごさよう
—主に中、大型食肉類を中心とした他の生物種との生物間相互作用について—

(研究助成・一般研究 VOL. 28-N0. 163)

著者 こいけ しんすけ
小池 伸介

発行日 2007年3月31日

発行者 財団法人 とうきゅう環境浄化財団

〒150-0002

東京都渋谷区渋谷1-16-14 (渋谷地下鉄ビル内)

TEL (03) 3400-9142

FAX (03) 3400-9141