

平成 29 年 6 月 16 日現在

機関番号：82105

研究種目：基盤研究(A) (一般)

研究期間：2013～2016

課題番号：25241026

研究課題名(和文) 森林の生物多様性に寄与する大型哺乳類による樹木種子の長距離散布の解明

研究課題名(英文) The role of long seed dispersal by large mammals in maintaining biological diversity of forests

研究代表者

正木 隆 (Takashi, Masaki)

国立研究開発法人森林総合研究所・森林植生研究領域・領域長

研究者番号：60353851

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 30,300,000円

研究成果の概要(和文)：大型哺乳類、とくにツキノワグマは採取した種子の10%以上を種子源から2 km以上離れた場所に散布していた。ニホンザルはそれに準じた散布距離を示した。一方、鳥類による散布距離は母樹から300 m以内の範囲に留まっていた。また、ツキノワグマによる散布には垂直的な方向性があり、カスミザクラの種子は標高の高い方に偏って散布されていることが明らかになった。一方、ヤマザクラ・カスミザクラ・ウワミズザクラの集団遺伝構造をツキノワグマの在・不在で比較すると大きな差は見られず、ツキノワグマ等の大型哺乳類による種子の長距離散布が地域個体群の遺伝構造に及ぼす影響は限定的であることが明らかになった。

研究成果の概要(英文)：Large mammals, specifically Asiatic black bear, dispersed no less than 10% of seeds they fed over 2 km from their seed sources. Stump-tailed macaque also showed long-distance dispersal of seeds. In contrast, birds dispersed seeds mostly within 300 m from their seed sources. In addition, Black bear was proved to transport seeds they fed toward sites of higher elevation. On the other hand, spatial genetic structure of Prunus species was not affected by presence/absence of large mammals, suggesting that the long-distance dispersal of seeds by them had a limited effect on genetic structure of local tree populations.

研究分野：森林生態学

キーワード：長距離散布 大型哺乳類 遺伝子流動 カスミザクラ ウワミズザクラ

1. 研究開始当初の背景

一般に、周食型種子散布(動物が多肉果植物の果実を呑み込み種子を体外に排出すること)は熱帯に普遍的であり、温帯では風散布か重力散布(+げっ歯類による二次散布)が主と考えられてきた。しかし、実は温帯においても樹木では周食型散布が最も高頻度であり、生物多様性の要素として重要な地位を占めていることがわかってきた。周食型散布は、主に鳥類(温帯・熱帯)や霊長類(熱帯)を対象に研究されてきたが、近年、温帯での食肉目による種子散布の重要性が指摘されている。たとえばヨーロッパでの最近の研究では、イタチ科のテンがサクラ属の樹木(*Prunus mahaleb*)の種子を4~5 km 散布するのに対し、鳥類による散布は1 km 以内であることが示された。さらに最近の日本の研究では、樹木に登って果実を食す大型哺乳類のツキノワグマが、潜在的に最大散布距離20 km 以上の種子散布者であることが示唆された。これは小・中型哺乳類や鳥類による種子散布、および虫媒による花粉の移動距離を上回る空間スケールである。このような植物種子の長距離散布には、以下の2つの意義があることが指摘されている。第1に、個体群の維持・更新に寄与するだけでなく、分布域を拡大する意義、第2に、景観レベルでの遺伝的結合性(genetic connectivity)を維持し、生物多様性の保全に寄与する意義である。したがって、温帯における森林群集の成り立ちには、本来はこのような大型哺乳類による長距離種子散布が深く関わってきたと考えられる。しかしながら、更新世後期以降、欧州には霊長類とクマ類がほとんど分布せず、北米には霊長類が分布しない。また、ヒグマ成獣は木に登らず、温帯域よりも北に分布するので、温帯樹木の有効な種子散布者とはならない。したがって欧米の温帯では、大型哺乳類による長距離散布を研究することは不可能である。しかし、ニホンザルやツキノワグマが歴史上常に棲息していた日本の温帯林ならばこの研究をおこなうことができると考えた。

2. 研究の目的

本研究は大型哺乳類による樹木種子の長距離散布を解明し、その存在が生物多様性、とくに遺伝的多様性に及ぼす影響を評価することを目的とする。最近の研究により哺乳類、とくに大型のものは多肉果に含まれる種子を鳥類よりも長距離で散布することが示唆されている。しかし、実際のデータによる裏付けがほとんどない。本研究では、ツキノワグマとニホンザルの地域による在・不在を組み合わせて調査地を選定し、樹木の種子散布距離と空間遺伝構造を相互に比較解析する。そして大型哺乳類による長距離種子散布の実態を解明し、森林の樹木群集の遺伝子流動に及ぼす影響を明らかにする。

3. 研究の方法

上記の目的を達成するため、複数の地域を研究対象とした。具体的には、ツキノワグマやニホンザルが棲息し続けている地域として奥日光と奥多摩、江戸時代中頃にツキノワグマやニホンザルが絶滅した地域として北茨城の落葉広葉樹林帯である。対象樹種としては、毎年開花・結実してデータを得やすいカスミザクラ、ヤマザクラ、ウワミズザクラを選定した。そして以下の3つの観点からデータを取得・解析し、大型哺乳類による長距離散布と遺伝子流動を評価した。

(1) 研究対象地域において、種子、および成木・稚樹の葉をサンプリングする。SSR マーカーによって種子の母親由来の組織、および葉のジェノタイピングをおこない、種子散布距離を推定する。この他に、種子トラップのデータに基づく鳥類による散布距離の推定、およびツキノワグマやニホンザル等の食肉目哺乳類の野外個体の行動情報と飼育個体の種子体内滞留時間の測定による散布距離の推定を併用した。

(2) 標高差500~1000 m におよぶ調査地で散布種子をサンプリングし、種子に含まれる水の酸素安定同位体比を測定して種子源との標高差から散布距離を推定する。

(3) サンプリングした種子、および成木・稚樹の葉の核DNAのSSR多型から、それぞれのステージにおける空間遺伝構造を解析し、遺伝子流動の空間スケールを推定する。

4. 研究成果

ツキノワグマ、ニホンザル、テンの糞に含まれるカスミザクラ種子のジェノタイピングを行なった結果、1糞あたりの散布種子の母樹数はテンで2.1母樹、ツキノワグマとニホンザルで2.9~3.4母樹と推定され、大型の哺乳類ほど多数の母樹の種子を散布していることが示された。また、ツキノワグマの一回のカスミザクラ種子採取数は平均7218個と推定され、ニホンザル(一回の種子採取84個)と比べると80倍以上の種子を一度に散布していることが示された。カスミザクラ1母樹あたりでみると、ツキノワグマが種子をもっとも多く散布し、その数は鳥類の2倍以上であった。

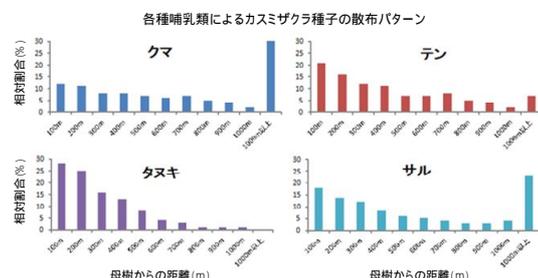


図1 食肉目3種(ツキノワグマ、テン、タヌキ)およびニホンザルによる種子散布カーネルの推定結果。野外個体の行動情報と飼育個体の種子体内滞留時間から推定した。

大型・中型哺乳類および鳥類によるサクラ類の散布距離を推定した結果、ツキノワグマ > サル > テン > 鳥類となり、大型哺乳類の長距離種子散布者としての役割が明らかとなった。具体的には各動物に摂取されたカスミザクラ及びウワミズザクラ種子のうち、種子源から 100m 以上離れた場所に散布された割合の推定値は、ツキノワグマで 88.0%、ニホンザルで 81.7%、テンでは 78.9% だったのに対し(図 1) 鳥類では 66.8% であった。さらに、ツキノワグマによって散布される種子のうち 50% 以上が 400m よりも遠方に、10% 以上が 2 km よりも遠方に散布されると推定された。一方、鳥類によって散布される種子の大半は種子源から 300 m 以内の範囲に留まっていた。

また、酸素同位体分析による分析の結果、ツキノワグマはカスミザクラの種子を平均標高差で 307 m 上方に散布していると推定された(テンは平均標高差 193 m 上方)(図 2)。また、ツキノワグマの糞から回収した種子の母樹を同定した結果、ツキノワグマが果実を摂取後、母樹よりも高標高に移動して種子を排出していることが示された。このように、異なる手法による解析からほぼ同じ結果が得られたことから、高標高方向への散布は一般性の高い現象と言える。以上のように、大型哺乳類は距離・量の両面において種子散布能力が高いだけでなく、気温が上昇傾向にある気候変動下ではカスミザクラの種子を気候的により適した場所に運ぶ傾向があるという興味深い結果が得られた。

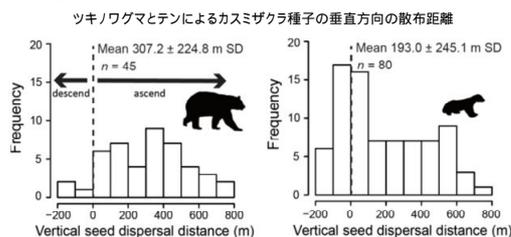


図 2 酸素同位体分析による垂直方向の種子散布距離の推定結果。左はツキノワグマ、右はテンの結果を示す。

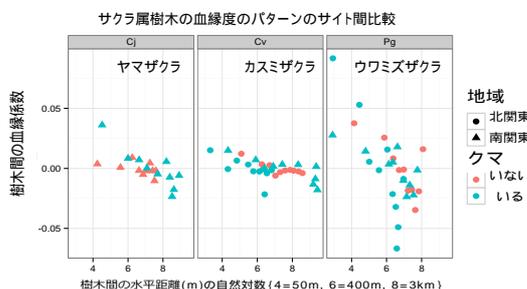


図 3 ヤマザクラ(左) カスミザクラ(中) ウワミズザクラ(右)の血縁度と個体間距離の関係。ウワミズザクラではツキノワグマが不在の地域で個体間の血縁度が高いという予想とは逆の結果が得られた。

一方、各調査地域におけるサクラ属 8 集団の散布種子と成木集団のジェノタイプングをおこない、その遺伝構造を核 SSR12 座によって解析した結果、ツキノワグマの在・不在はヤマザクラ・カスミザクラ・ウワミズザクラ集団の遺伝構造に影響を及ぼしておらず、むしろクマが存在するサイトでは予想に反してウワミズザクラの空間遺伝構造が強まる傾向がみられた(図 3)。これは、散布動物による遺伝子流動の空間スケールの差異だけではなく、花粉散布による遺伝的流動の効果も合わさった結果であると考えられた。

以上の結果を総合的に考察すると、樹木の遺伝的流動や遺伝的多様性に対する大型哺乳類による長距離種子散布の寄与は必ずしも大きくないと言える。むしろ大型哺乳類の存在は、気候変動の負の影響から逃れうる場所への樹木が移動・定着しうることへの貢献度が高いと考えられる。

ただし今回の研究は、夏に結実するサクラ属樹木の種子散布を対象としたものである。同じような現象が、秋結実の樹木の種子散布でもみられるかどうかは現時点で不明である。今後はより多様な樹種の種子散布の研究へと発展させ、本研究で明らかにしたことの普遍性、一般性を解明することが課題となる。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

(雑誌論文)(計 12 件)

- 1) Naoe S, Tayasu I, Sakai Y, Masaki T, Kobayashi K, Nakajima A, Sato Y, Yamazaki K, Kiyokawa H, Koike S. 2016. Mountain climbing bears save cherry species from global warming by their vertical seed dispersal. *Current Biology* 26: R315–R316. 査読あり
- 2) Naoe S, Tayasu I. Masaki T, Koike S. 2016. Negative correlation between altitudes and oxygen isotope ratios of seeds: exploring its applicability to assess vertical seed dispersal. *Ecology and Evolution* 6:6817–6823. 査読あり
- 3) 有本勲・小池伸介・岡村寛・山崎晃司・梶光一. 2016. GPS テレメトリーによる測位間隔の違いがスイッチング状態空間モデル解析に与える影響の検討: 大型陸上哺乳類の例. *哺乳類科学* 56: 5-16. 査読あり
- 4) Maeda K, Koike S, Muraio M, Ishigane T, Harasawa S, Masaki T, Soga M, Naganuma T, Sato A. 2016. Influence of matrix on the occurrence of terrestrial mammals in planted forest landscapes. *Pakistan journal of zoology* 48: 907-911. 査読あり
- 5) Mise Y, Soga M, Yamazaki K, Koike S. 2016. Comparing multiple estimated mammalian endozoochorous seed

- dispersal distance distributions. Ecological Research 31:881-889. 査読あり
- 6) Nagamitsu T, Taki H, Kikuchi S, Masaki T. 2016. Effects of converting natural forest landscape to conifer plantations on wild cherry fruit and seed production and mating patterns. Ecological Research 31: 239-250. 査読あり
- 7) 根本唯・小坂井千夏・山崎晃司・小池伸介・中島亜美・郡麻里・正木隆・梶光一. 2016. ブナ科堅果結実量の年次変動にともなうツキノワグマの秋期生息地選択の変化. 哺乳類科学 56: 105-115. 査読あり
- 8) Yamazaki Y, Naoe S, Masaki T, Isagi Y. 2016. Temporal variations in seed dispersal patterns of a bird-dispersed tree, *Swida controversa* (Cornaceae), in a temperate forest. 31: 165-176. 査読あり
- 9) Fujitsu A, Masaki T, Naoe S, Koike S. 2016. Factors that influence quantitative frugivory by avian species in a cool temperature forest. Ornithological Science, 15: 75-84. 査読あり
- 10) Masaki T, Hata S, Ide Y. 2015. Heterogeneity in soil water and light environments and dispersal limitation: what facilitates tree species coexistence in a temperate forest? Plant Biology, 17:449-458. 査読あり
- 11) Nakajima A, Masaki T, Koike S, Yamazaki K, Kaji K. 2015. Estimation of tree crop size across multiple taxa: generalization of a visual survey method. Open Journal of Forestry 5: 651-661. 査読あり
- 12) Kikuchi S, Shibata M, Tanaka H. 2015. Effects of forest fragmentation on the mating system of a cool-temperate heterodichogamous tree *Acer mono*. Global Ecology and Conservation 3: 789-801. 査読あり
- [学会発表](計 14 件)
- 1) 永光輝義. 2017. 花粉と種子の流動: 遺伝標識を用いた散布研究の総括と展望. 日本生態学会第 64 回大会, 2017 年 3 月 15 日, 早稲田大学 (東京都新宿区)
- 2) 小池伸介. 2017. 動物に運ばれる種子: 動物の行動研究と種子散布研究のつながり. 日本生態学会第 64 回大会, 2017 年 3 月 15 日, 早稲田大学 (東京都新宿区)
- 3) 直江将司. 2017. 温暖化条件下で標高方向の種子散布が果たす役割: 酸素安定同位体を用いた評価. 日本生態学会第 64 回大会, 2017 年 3 月 15 日, 早稲田大学 (東京都新宿区)
- 4) 加藤大貴・藤津亜希子・直江将司・正木隆・小池伸介. 2017. 高木層と低木層における鳥類種子散布者の比較. 日本生態学会第 64 回大会, 2017 年 3 月 15 日, 早稲田大学 (東京都新宿区)
- 5) 加藤大貴・小池伸介. 2016. 種子散布環境の質からみた最適な鳥類種子散布者の検討. 第 21 回植生学会, 2016 年 10 月 24 日, 大阪産業大学 (大阪府大東市)
- 6) Naganuma T, Koike S, Nakashita R, Kozakai C, Yamazaki K, Kaji K. 2016. Foraging Variation of Asiatic Black Bears in Ashio-Nikko Mountains: Evidence for Individual Differences in Diet. 24th International Association for Bear Research and Management, 2016 年 6 月 13 日, Anchorage (USA)
- 7) 吉川徹朗・原澤翔太・新倉夏美・小池伸介・直江将司・正木隆. 2016. 断片化した広葉樹林における果実食鳥類の種数・個体数を規定する要因: 季節および鳥類機能群による違い. 日本生態学会第 63 回大会, 2016 年 3 月 24 日, 仙台国際センター (宮城県仙台市)
- 8) 直江将司・陀安一郎・酒井陽一郎・正木隆・小林和樹・中島晶子・佐藤喜和・山崎晃司・清川紘樹・小池伸介. 2016. 登山家グマが温暖化の危機からサクラを救う: 彼らの垂直方向の種子散布に注目して. 日本生態学会第 63 回大会, 2016 年 3 月 24 日, 仙台国際センター (宮城県仙台市)
- 9) 柴田銃江・正木隆. 2015. 豊凶変化は群集レベル、地域レベルでもおきている? 第 126 回日本森林学会大会, 2015 年 3 月 27 日, 北海道大学 (北海道札幌市)
- 10) 直江将司・正木隆・山崎良啓・酒井章子. 2015. 鳥による種子散布は樹木の更新に役立つか? 実生の発生・生残への影響. 日本生態学会第 62 回大会, 2015 年 3 月 21 日, 鹿児島大学 (鹿児島県鹿児島市)
- 11) 小池伸介. 2015. 生物多様性維持機構としての大型哺乳類をめぐる生物間相互作用. 日本生態学会第 62 回大会, 2015 年 3 月 20 日, 鹿児島大学 (鹿児島県鹿児島市)
- 12) 山崎良啓・直江将司・正木隆・井鷲裕司. 2015. 果実食動物により液果種子散布パターンは異なるか?: 小型鳥類と中型哺乳類の比較. 日本生態学会第 62 回大会, 2015 年 3 月 20 日, 鹿児島大学 (鹿児島県鹿児島市)
- 13) Koike S, Nakashita R, Kozakai C, Nakajima A, Nemoto Y, Yamazaki K. 2014. 23rd International Association for Bear Research and Management, 2014 年 10 月 7 日, Thessaloniki (Greece)
- 14) Masaki T. 2014. Biodiversity assessment of forest dynamics plots in Japan. The 6th EAFES International Congress, 2014 年 4 月 9 日, 海口市 (中華人民共和国)

〔図書〕(計 1件)

直江将司. 2015. 私の森林研究. さ・え・ら
書房, p144

〔産業財産権〕

出願状況(計 0件)

取得状況(計 0件)

〔その他〕

森林総合研究所プレスリリース「花咲かクマ
さん：ツキノワグマは野生のサクラのタネを
高い標高へ運んでいた」。平成 28 年 4 月 27
日

<http://www.ffpri.affrc.go.jp/press/2016/20160427-01/>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

正木 隆 (TAKASHI MASAKI)

国立研究開発法人森林総合研究所・森林植生
研究領域・領域長

研究者番号：60353851

(2) 研究分担者

永光 輝義 (TERUYOSHI NAGAMITSU)

国立研究開発法人森林総合研究所・北海道支
所・グループ長

研究者番号：30353791

菊地 賢 (SATOSHI KIKUCHI)

国立研究開発法人森林総合研究所・樹木分子
遺伝研究領域・主任研究員

研究者番号：10353658

小池 伸介 (SHINSUKE KOIKE)

東京農工大学・(連合)農学研究科(研究院)・
准教授

研究者番号：0000012605

(3) 研究協力者

直江 将司 (SHOJI NAOE)

国立研究開発法人森林総合研究所・東北支
所・研究員

研究者番号：80732247

加藤 珠理 (SHURI KATO)

国立研究開発法人森林総合研究所・多摩森林
科学園・主任研究員

研究者番号：90467217