

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 10 月 4 日現在

機関番号：14301

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2013～2015

課題番号：25870344

研究課題名(和文) マダガスカル産大型種子植物の結実戦略における動物種子散布の有効性

研究課題名(英文) Effectiveness of seed dispersal by animals in the fruiting strategies of the Malagasy endemic large-seeded plants

研究代表者

佐藤 宏樹 (Sato, Hiroki)

京都大学・霊長類研究所・研究員

研究者番号：90625302

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文)：マダガスカル西部の熱帯乾燥林で大型種子植物2種における動物による種子散布の有効性を評価した。両樹種とも最大の果実食者であるチャイロキツネザルだけが大きな種子を飲み込んで母樹から種子を運び出した。乾季に結実するセンダン科の1樹種では、母樹が生産する種子の60-90%がチャイロキツネザルによって運ばれた。両樹種にとってチャイロキツネザルは種子を散布する段階で大きく貢献しているが、結実時期や種子形態、発芽の仕方の違いによって散布後の実生の生存率や成長速度が2樹種間で大きく異なるため、植物側の繁殖戦略における動物種子散布の有効性や意義も樹種ごとに異なることが示された。

研究成果の概要(英文)：This study examined the effectiveness of seed dispersal by animals for the two species of large-seeded plants in a tropical dry forest in northwestern Madagascar. Both tree species depended only on a largest frugivore, the brown lemur, for seed dispersal. Brown lemurs removed 60-90% of produced seeds by mother trees of *Astrotrichilia asterotricha* (Meliaceae). The two tree species showed different survival rate and growth rate because of the specific fruiting periods, morphological traits of seeds, and germinating patterns. Therefore, significance of seed dispersal by the brown lemur diversified in the reproductive strategies of plants.

研究分野：熱帯生態学

キーワード：種子散布 植物 動物間相互作用 大型種子植物 果実食動物 キツネザル マダガスカル

### 1. 研究開始当初の背景

動物種子散布は、資源(果肉)獲得による動物側の利益と、種子の空間分散で得る植物側の利益によって成り立つ相利的な共生であり、熱帯林では最も一般的な種子散布様式である。植物の実生定着(子の新規加入成功)に至るまでの散布動物の関わり方(種子散布の有効性)を解明することは、植物個体の繁殖成功、植物個体群の更新過程、植物群集の種多様性維持機構、生態系における果実食性動物の役割を理解する上で極めて重要である。しかし、多くの種子散布共生系は1種の果実を多種の動物が利用する複雑な構造であるため、特定動物による種子散布の有効性を抽出し評価することは困難である(Herrera 1985)。もし散布動物が限定され、その行動を追跡観察できる場合、動物種子散布有効性の評価は比較的容易になる。マダガスカルは、白亜紀以降、孤島として地理的に隔離してきたため、果実食性の鳥類・哺乳類相が貧弱であり、体重2-4 kgほどのキツネザル科が森林内で唯一の大型果実食者となる。大型種子植物種にとっては大型キツネザルが唯一の種子散布者となり(Bollen et al. 2004)、他の小型果実食者を排除した単純な種子散布共生系を確立している可能性が高い。マダガスカル産大型種子植物の種子散布を調べることは、単に他の熱帯林との比較事例にとどまらず、動物種子散布の有効性を明瞭に検証できる点で格好の題材といえる。

### 2. 研究の目的

動物種子散布の有効性を主張する研究は、申請者のこれまでの研究を含め、動物の果実採食や種子運搬行動の分析に基づくものが多い(Westcott et al. 2005; Russo et al. 2006)。しかし、散布後種子の死亡率が極端に高いため、植物の新規加入段階である実生定着の時点では動物散布の効果は弱まっていると懸念されている(Rey & Alcántara 2000)。結実個体の繁殖成功や個体群動態と動物種子散布パターンを結びつけるには、種子散布の段階だけでなく、散布後に種子が生き残り、実生が定着する段階まで分析対象を拡張する必要がある。本研究ではマダガスカル産大型種子植物を対象に、種子散布から実生定着に至るまでの種子運命と関連要因を定量的に評価し、林床に形成される実生コホートの空間分布との対応を分析することで、植物の結実戦略においてキツネザルによる散布が果たす意義(有効性)を明らかにする。

また、植物における結実の季節性は結実個体の繁殖成功が向上するように適応進化した形質だと考えられる(van Schaik et al. 1993)。結実の季節が違えば、キツネザルによる散布距離や散布種子をとりまく環境条件(水ストレスや捕食圧)が違いうように、種子散布と実生生存での戦略特性が異なってくる。キツネザル散布型植物では、散布距離

や発芽のための水分条件に関しては雨季結実の方が有利であると予想できるが、種子の持ち去り頻度や散布後の食害による死亡率などは乾季結実の方が有利になるかもしれない。本研究では、雨季結実植物と乾季結実植物を対象とし、結実戦略の異なる植物間で種子散布や実生定着の結果を比較分析することで動物種子散布の多様な意義を考察する。

### 3. 研究の方法

マダガスカル北西部アンカラファンツィカ国立公園に設置されている森林調査区画(300×450 m = 13.5 ha: 図1)でおこなう。対象植物種は乾季に結実する *Astrotrichilia asterotricha* (センダン科) および雨季に結実する *Protorhus deflexa* (ウルシ科) とする。いずれもマダガスカルに固有な大型種子植物である。

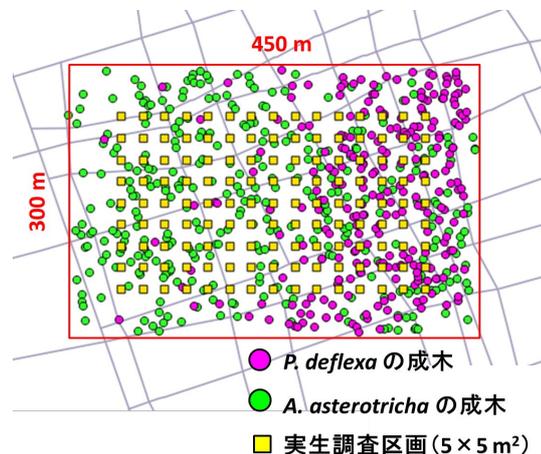


図1. 森林調査区画のデザイン。対象樹木2種の成木および実生調査コドラートの位置を示している。

#### 3-1. 繁殖樹木の個体識別

13.5ha内における各樹種の成木個体およびそれぞれの繁殖状況を把握するため、全ての樹木個体の胸高直径を測定し、位置をGPSで定位し(図1)開花および結実の状況を記録した。この際、両樹種の同一の新規実生コホート(平成27年度雨季に発芽・定着する実生)を調査できるように、把握すべき各種の開花期と結実期を逆算して調査期間を定めた。

#### 3-2. 種子生産量の推定

結実個体が生産する総種子数を推定するために種子トラップを用いた調査を行った。*A. asterotricha* 13個体、および *P. deflexa* 12個体の樹冠下に樹冠面積の5%以上に相当するように種子トラップ(0.5m<sup>2</sup>)を設置した。落下した果実数を月に2回カウントし、総落下種子数を推定した。この推定値には、散布者に持ち去られた種子数は含まれない。方法

3-3 で推定する動物に散布される種子数を加え、個体ごとの総種子生産数を推定した。

### 3-3. 種子の散布率と訪問頻度の評価

大型種子植物に対する有効な種子散布者はアンカラファンツィカの森林においては、最大の果実食性霊長類であるチャイロキツネザル (*Eulemur fulvus*) のみと推測されるが、種子捕食者の霊長類 (シファカ) やインコ類が種子を破壊したり、小型果実食者が果肉だけを摂食したりする可能性がある。動物に散布される種子数を定量的に評価するために、観察条件の良い結実樹木を選定し、樹冠に訪れた各動物種の行動を観察した。観察は朝 3-8 時、昼 9-14 時、夕 15-20 時、夜 21-2 時の 4 セッションに分けて、1 個体に対して各セッションを 2 回ずつ行った (計 40 時間 / 個体)。訪問動物の訪問時間、滞在時間、個体数、樹冠内の行動、採食行動における種子の扱い (落下・飲み込み・破壊) 種子を扱う速度を記録した。

主要な種子散布者と想定されるチャイロキツネザルは群れで行動し、頻繁に糞をする。種子トラップを設置した樹木では、チャイロキツネザルが訪問した際にトラップ内に糞が落下するケースが多く、訪問の証拠となる。種子トラップを設置した樹木に対し、結実期間中は 2 日に 1 回糞の有無を記録し、チャイロキツネザルの訪問頻度の指標とした。

### 3-4. 種子の落下・散布後の運命と死亡要因の究明

種子から実生定着に至る段階は木本植物の生活史の中で最も死亡率の高い段階である。その高い死亡率は動物散布の効果をも大きく薄めると考えられる。この段階の死亡率と死亡要因を評価するために、森林内で母樹下に落下した種子とチャイロキツネザルに散布された種子の環境条件を実験的に再現し、月に 2 回、その生存と種子・実生のダメージを記録した。また、げっ歯類による種子と実生の捕食を想定し、金網で種子を覆う実験区と覆わない実験区 (コントロール) を設置した。コントロール実験区では、実験区上に自動撮影カメラを設置し、鳥類や哺乳類の訪問と実験区内の行動を記録した。母樹 1 個体につき、落下種子×金網被覆 40 個、落下種子×金網非被覆 40 個、散布種子×金網被覆 20 個、散布種子×金網非被覆 20 個の計 120 個の種子の運命をモニタリングした。

### 3-5. 実生個体群の構造および生存・成長に及ぼす環境要因の究明

調査区画の内部に 5×5m<sup>2</sup> の実生調査コドラートを 135 個配置し (図 1) コドラート内の当年実生から成木に至る全個体をナンバートープで識別した。高さ 2 m 以下の苗木と実生は月に 1 回、その生存および高さ・葉の数、および外傷や病気等のダメージを記録した。この実生モニタリングは 1 年間行った。各コ

ドラートの光環境は月に 1 度全天空写真を撮影し、林冠開空度を指標として評価した。水分環境はコドラートごとの土壌水分を測定し、森林における水分環境は日降雨量を評価した。気温と湿度は森林内に設置したデータロガーで 1 時間ごとに測定した。

## 4. 研究成果

### 4-1. 森林内の調査環境の整備

平成 25 年度は調査区画内の成木の個体識別を行い、成木は *A. asterotricha* 335 個体と *P. deflexa* 249 個体を確認した。

### 4-2. 有効な種子散布者

平成 27 年度は両樹種の結実木、*A. asterotricha* では 9 個体、*P. deflexa* では 7 個体を対象に、訪問動物の行動観察を行った (合計観察時間 640 時間)。樹木個体の結実期間は *A. asterotricha* は 2 か月間、*P. deflexa* は 2 週間程度で、種間で大きく異なった。その間、両樹種ともに多様な鳥類・哺乳類の訪問が記録された。*A. asterotricha* の果実を採食した動物はイタチキツネザルとチャイロキツネザルであり、*P. deflexa* の果実を採食した動物はコビットキツネザルとチャイロキツネザルだった。体の小さなイタチキツネザルとコビットキツネザルは果肉だけを摂食し、大きな種子を吐き出した。種子を飲み込み、樹冠外に運び出す有効な種子散布者は、両樹種ともチャイロキツネザルに限られた。

### 4-3. 種子生産量に対する散布率

樹木個体に対するチャイロキツネザルによる訪問頻度は個体間で変異が大きい。*A. asterotricha* では、樹冠面積が大きいほど、母樹から 30m 以内の結実木が多いほど頻繁に訪問される傾向が検出された。すなわち、チャイロキツネザルは資源量が多いパッチを選択し、群内競争を緩和していると考えられる。よく訪問される大型の樹木では、種子生産量の 60-90% の種子がチャイロキツネザルによって持ち運ばれたと推定される。*P. deflexa* のデータ解析は今後行う。

### 4-4. 種子の運命

*A. asterotricha* では母樹 10 個体 (種子 1200 個)、*P. deflexa* では母樹 8 個体 (種子 960 個) を対象に種子の運命をモニタリングした。*A. asterotricha* は乾季に結実し、4-6 か月後に始まる雨季まで発芽せずに休眠した。硬い内果皮で覆われており、発芽までの死亡率は低かった。しかし、発芽後の実生は昆虫による食害により、落果種子条件でも散布種子条件でも死亡率が高かった。*P. deflexa* は雨季に結実し、林床に到達後 1-2 週間で発芽した。種子の保護構造がないため、大きな種子に詰まった栄養分に富む胚乳を求めてげっ歯類や甲虫による食害が目立った。特に母樹

下での死亡率が高かったが、母樹から離れた散布条件区では種子の被害が抑えられた。*P. deflexa* においては、逃避仮説 (Howe & Smallwoods 1982) による種子散布の意義が当てはまるだろう。自動撮影カメラの動画には、頻繁にげっ歯類と地上性の鳥類の訪問が記録されていた。今後はより詳細な解析によって、種子と実生の捕食行動を検出する必要がある。

#### 4 - 5 . 実生個体群の構造

平成 26 年度に 135 個の実生調査コドラート (5×5 m<sup>2</sup>: 図 1) の中で確認した実生および苗木は *A. asterotricha* 450 個体程度と *P. deflexa* 400 個体程度だった。平成 27 年 6 月から月に 1 回の生存と成長のモニタリングを続けた。4-4 の結果と同様に、*A. asterotricha* の当年実生の昆虫の被害による死亡率は極めて高かった。6 か月に及ぶ乾季 (ほとんど降雨がみられない) 中は、*A. asterotricha* の実生は常緑である一方、*P. deflexa* は落葉した。この乾季中の乾燥ストレスが原因で、多くの実生が死亡した。サイズの大きい苗や若木になるほど生存率が高くなった。今後は水分、湿度、気温、光、同種結実木からの距離、同種実生の密度などの環境要因をデータ解析に組み込み、実生の生存と成長に及ぼす関係を検討していく。

#### 引用文献

- Bollen A, Van Elsacker L, Ganzhorn JU. 2004. Relations between fruits and disperser assemblages in a Malagasy littoral forest: a community-level approach. *Journal of Tropical Ecology* 20:599-612.
- Herrera CM. 1985. Determinants of plant-animal coevolution: The case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. *Oikos* 44:132-141.
- Howe HF, Smallwood J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:201-228.
- Rey PJ, Alcantara JM. 2000. Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology* 88:622-633.
- Russo SE, Portnoy S, Augspurger CK. 2006. Incorporating animal behavior into seed dispersal models: Implications for seed shadows. *Ecology* 87:3160-3174.
- van Schaik CP, Terborgh JW, Wright SJ. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:353-377.
- Westcott DA, Bentrupperbaumer J, Brandford MG, McKeown A. 2005. Incorporating patterns of disperser

behaviour into models of seed dispersal and its effects on estimated dispersal curves. *Oecologia* 146:57-67.

#### 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 7 件)

Hiroki Sato (2013) Habitat shifting by the common brown lemur (*Eulemur fulvus fulvus*): a response to food scarcity. *Primates* 54: 229-235

Ryo Ito, Felix Rakotondrapary, and Hiroki Sato (2013) Non-flying mammalian fauna of Ampijoroa, Ankarafantsika National Park. *Madagascar Conservation and Development* 8: Online publication

Hiroki Sato, Christopher Adenyo, Tsuyoshi Harata, Satoshi Nanami, Akira Itoh, Yukio Takahata, Miho Inoue-Murayama (2013) Development of microsatellite markers for *Astrotrichilia asterotricha* (Meliaceae), an endemic tree in Madagascar, using next-generation sequencing technology. *Conservation Genetics Resources* 5: 959-961

Hiroki Sato, Christopher Adenyo, Tsuyoshi Harata, Satoshi Nanami, Akira Itoh, Yukio Takahata, Miho Inoue-Murayama (2013) Isolation and characterization of microsatellite loci for a large-seeded tree *Protorhus deflexa* (Anacardiaceae). *Applications in Plant Sciences* doi: <http://dx.doi.org/10.3732/apps.1300046>

Hiroki Sato, Shinichiro Ichino, Goro Hanya (2014) Dietary modification by common brown lemurs (*Eulemur fulvus*) during seasonal drought conditions in western Madagascar. *Primates* 55: 219-230

佐藤宏樹 (2014) 種子散布者としての霊長類の役割: 研究の現状と今後の課題. *霊長類研究* 30: 53-78

Hiroki Sato, Luca Santini, Erik R. Patel, Marco Campera, Nayuta Yamashita, Ian C. Colquhoun, Giuseppe Donati (2016) Dietary flexibility and feeding strategy of *Eulemur*: a comparison with *Propithecus*. *International Journal of Primatology* 37: 109-129

[学会発表](計 3 件)

Hiroki Sato (2013) Seasonal changes in

seed dispersal distance by the brown lemur.  
International Prosimian Congress at  
Ranomafana Madagascar. 2013 Aug 4<sup>th</sup> - 9<sup>th</sup>.

佐藤宏樹 (2013) マダガスカル熱帯乾燥林  
におけるチャイロキツネザルの種子散布距  
離. 日本霊長類学会第 29 回大会・日本哺乳  
類学会合同大会. 岡山県岡山市. 2013 年 9 月  
6 日 - 9 日.

Hiroki Sato, Fidimalala B. Ralainasolo,  
Lance G. Woolaver, Jonah H. Ratsimbazafy  
(2014) Dietary flexibility and seed  
dispersal of *Eulemur* sp.: Responses to  
seasonality and habitat disturbance. The  
25<sup>th</sup> Congress of the International  
Primatological Society at Hanoi in Vietnam.  
2014 Aug 13.

〔図書〕(計 1 件)

佐藤宏樹 (2014 分担執筆) 動物による種子  
散布. 日本アフリカ学会(編) 『アフリカ学事  
典』. P682

〔産業財産権〕

出願状況(計 件)

名称:

発明者:

権利者:

種類:

番号:

出願年月日:

国内外の別:

取得状況(計 件)

名称:

発明者:

権利者:

種類:

番号:

取得年月日:

国内外の別:

〔その他〕

ホームページ等

## 6. 研究組織

(1) 研究代表者 佐藤 宏樹(SATO, Hiroki)  
京都大学・霊長類研究所・特別研究員  
研究者番号: 90625302

(2) 研究分担者

( )

研究者番号:

(3) 連携研究者

( )

研究者番号: