

3-2 果実の大きさとツグミの採餌効率

3-2-1 調査対象および方法

3-2-2 結果

3-2-3 考察

3-3 アオキおよびカスミザクラの crop size と散布量

3-3-1 方法

3-3-2 結果

3-3-3 考察

4章 散布距離と空間的散布パターン

4-1 序

4-2 長距離散布の可能性

4-2-1 方法

4-2-2 結果および考察

4-3 空間的散布パターン

4-3-1 方法

4-3-2 結果

4-3-3 考察

5章 総合考察

摘要

謝辞

引用文献

付録

論文内容要旨

1. 序論

動物に採食されて種子が運ばれる場合、植物は、種子の運び手（散布媒体）を確得するための植物間の競争や果実以外の餌の量などの植物がおかれている状況に応じて、果実の大きさや色彩などの植物が持っている性質を適応させている。そして、これらの性質と植物がおかれている状況には季節的な傾向がある。また、動物に運ばれた種子の分布（空間的散布パターン）は動物の生息地利用や行動習性によって決まるが、それらにも季節性がある。本研究では、植物が動物の果実食に対してどのような適応をし、その適応の結果、散布時期や空間的散布パターンがどのようになるかを知る目的で、(1)動物の果実食に対する植物の適応と散布時期の決定との関連、(2)散布媒体による選択と関連する性質とされている果実の大きさと果実のまとまりの大きさ（crop size）は、現実に散布媒体による選択と関連するか、(3)春夏に果実をつける植物の空間的散布パターンは、その時期に特有な鳥類の生息地利用と関連するか、について検討を行った。

2. 果実の成熟と種子の散布時期

春夏には散布媒体となる鳥類が少ないため、植物は果肉の量や栄養含量を多くすることで散布媒体を誘引している（Siles, 1980）。ところが、そのような性質は、果実を消費するだけで種子散布には貢献しない昆虫や菌類など（damaging agent）に対しても誘引的である。これらのことから、春夏に果実をつける植物にとっては、damaging agent の攻撃にさらされる時間が短いことが必要であり、果実は成熟直後に散布媒体によって採食されていると予測される。このことを春に果実を成熟させるアオキと夏に成熟させるカスミザクラを対象に検討した。一方、初秋に果実をつける植物の中には、果肉の栄養含量を少なくして damaging agent によって攻撃される確率を低くしている種があることが指摘されている（Stiles, 1980）。Stiles (1980) は、このような種の果実（persistent fruits）は散布媒体に対する誘引性も低いために植物間の競争が激しい初秋には採食されず、冬に長期にわたって少しずつ採食されると説明した。しかし、冬鳥が散布媒体となると予測されることから、冬鳥の渡来時期が persistent fruits の散布時期と関連する可能性がある。この点を、persistent fruits の1種であるガマズミを対象に検討した。

多くの研究例で果実の成熟時期を果実の色彩変化が完了した時期としており、本研究でも同じである。色彩変化が完了した時点で種子が発芽能力を持っているかを検討するために、アオキを対象に緑色の果実中の種子と完全に紅熟した果実中の種子を用いて発芽試験を行った。その結果、緑色果実中の種子の発芽率は極めて低かったが、紅熟した果実中の種子の発芽率は50%以上であった。このことから、果実が紅熟した時点で種子は発芽能力を持っているとみなせ、色彩変化が完了した時点でも果実の成熟時期とすることは発芽能力の点では適切であると判断し

た。

ガマズミ、アオキおよびカスミザクラの果実が採食される時期を、果実の全消失量の時期的変化と、damaging agent の攻撃によって推定した。また、鳥類相の時期的変化については、ラインセンサス法を用いて調査した。ガマズミについては東北大学農学部附属農場において、アオキとカスミザクラについては仙台市佐保山のモミーイヌブナ林において調査を行った。得られた結果は以下のとおりである。

1. ガマズミ果実は9月中旬までに紅熟したが、顕著に採食された時期は11月に冬鳥のツグミが渡来、滞在した時期と一致していた。
2. アオキ果実は3月下旬から赤色化が始まり、完全に紅熟した果実の割合が50%を越えた4月下旬以降に顕著に採食された。
3. カスミザクラ果実は、6月下旬以降緑色、赤色、黒色の順に色彩変化した。そして黒色の果実の割合が50%を越えた7月上旬以降に顕著に採食された。
4. 4月—7月に全果実食鳥の固体数の80%以上を占めたヒヨドリの固体数変化と、アオキおよびカスミザクラ果実が採食された時期との間に明瞭な関連はなかった。

以上の結果から、春夏に果実をつけるアオキとカスミザクラの散布時期は果実成熟直後であるとみなせた。また、persistent fruits であるガマズミの散布時期は冬鳥の渡来時期によって決まると判断した。

3. 果実の大きさと crop size

散布媒体となる鳥類は果実をまるのみにするため、口径よりも大きい果実を選択しない(Wheelright, 1985)。一方、鳥類にとって短径5 mm 未満の果実は小さすぎて採食しにくいという指摘がある(唐沢, 1978)。そこで、日本で代表的な果実食鳥であるツグミを対象に、同種にとって小さすぎて採食しにくい果実が存在するかを検討した。調査では、飼育下のツグミに短径3—8 mm の範囲にある12種の果実を採食させ、ついばんだ果実数に対するのみこんだ果実数の割合と果実の大きさとの関連を検討した。その結果、ツグミは短径7 mm 以上の果実を採食することが困難であったが、短径5 mm 未満の果実は50%以上の割合でのみこむことができた。このことから、ツグミにとって多き過ぎて採食できない果実は存在するが、小さすぎて採食しにくい果実は現実には存在しないと結論された。

Crop size (1 個体当たりの果実数) が大きいほど、散布媒体に発見されやすく、また1回の採餌で得られる利益が大きいため、散布媒体に対する誘引性が高く、個々の種子が散布される確率(散布確率)が高くなると予測される。このことを検討した研究は、crop size と散布確率とは関連しないと報告した(Howe & Steven, 1979 など)。しかし、これらの研究が対象とした植物の散布確率が極めて高いことから、散布媒体による果実の消費量が多かったために小さい crop size でも選択された可能性がある。そこで、アオキとカスミザクラを対象として、crop size と散布確率が関連するかについて検討した。Crop size と鳥類に採食された果実の数を2章

の調査で計数しており、それらの値から散布確率（採食された果実数/crop size）を算出した。その結果、散布確率が平均42%のアオキでは crop size と散布確率は関連しなかったが、散布確率が平均7%のカシミザクラでは散布確率と crop size の間に正の相関があった。これらのことから、散布媒体による果実の消費量に対して、果実の供給が著しく過多である場合には、大きな crop size の固体が散布媒体に選択され、そうでない場合にはそのような選択は生じない傾向があると結論された。

4. 散布距離と空間的散布パターン

移動距離が長い鳥類が散布媒体であっても、長距離散布の可能性は低いことが示唆されている（Cruden, 1966 など）。そこで、ツグミに採食された10種類の種子の体内滞在時間を測定し、長距離散布の可能性を検討した。その結果、ツグミに採食された種子の体内滞在時間は、20–135分の範囲にあった。このことから、ツグミのような中型鳥類では種子の体内滞在時間が短いために長距離散布の可能性は低いと結論された。

長距離散布に対して、空間的散布パターンは小地域での現象であり、休み場所など鳥類の生息地利用と関連する（Smith, 1975 など）。本研究では、春夏に特徴的な生息地利用に注目し、アオキとカシミザクラを対象として、(1)ソングポストの直下では鳥類に運ばれた種子の落下量が多くなる。(2)動物質の餌を採食するための場所では種子の落下量が多くなる、という2つの仮説について検討した。また、供給源の直下で種子の落下量が最大となる例（Smith, 1975 など）があることから、供給源の利用頻度が極めて高い場合にはその直下で落下量が最大となるという仮説を立てて検討した。

鳥に運ばれた種子の分布を、仙台市佐保山に設けた 50 m× 60 m の区域に規則的に配置したシードラップを用いて調査した。鳥類の生息地利用については、ライセンサス法による調査時に鳥類が利用していた樹種を記録し、樹種別の利用頻度を算出した。得られた結果は以下のとおりである。

1. 主要な散布媒体であるヒヨドリが他の樹種よりも集中的に利用するカシミザクラでは、ヒヨドリに運ばれた種子の落下量は直下で最大であった。一方、ヒヨドリの利用頻度が他の樹種と比べて低かったアオキでは、種子の落下量は供給源の分布とは関連しなかった。
2. アオキ種子の落下量は、ヒヨドリが昆虫を採食するために高頻度で利用したイヌブナ等の直下で多かった。
3. カシミザクラの散布時期には、ヒヨドリがモミをソングポストとして利用したため、モミとイヌブナ等の広葉樹との間で利用頻度に差がなくなった。このことと対応して、ヒヨドリに採食され供給源の直下から脱出したカシミザクラ種子の落下量にも樹種間で顕著な差がなかった。

これらの結果から、春夏には他の季節と異なり、散布媒体によるソングポストの選択や動物質の餌を採食するための場所の選択が空間的散布パターンと関連すると結論された。

5. 総合考察

動物による果実食に対して植物が行っている適応や空間的散布パターンの季節的傾向に基づいて動物による種子散布の種別を行うことは、植物がどのような適応をし、種子の分布はどのようなようになるかを予測する手がかりとなる。Stiles (1980) が植物の適応の季節的傾向に基づいて行った類別を参考に、本研究の知見を加えて動物による種子散布の類別を行い、春夏型、初秋型 (persistent fruits) に分けた。そして、以下の点について論議した。

1. 鳥類が繁殖に入る前の春に果実をつける種でも、夏に果実をつける種と同様に成熟期と散布時期が一致する。
2. 秋冬型の散布時期は、冬の餌不足の時期に長期にわたっているか、晩秋のわたり鳥の短期的な時期と一致する。
3. 果実の大きさと散布媒体の口径との関係が散布媒体の有無を左右するような激しい制限になる確率は、散布媒体の種数が少ない春夏型で高い。
4. 散布媒体が大きい crop size を選択している可能性は、散布確率が低い傾向にある秋冬型で高い。
5. 鳥類が動物質の餌を採食するための餌場やソングポストとしてどのような場所を選ぶかは、鳥類によって運ばれた種子の分布に影響し、そのことは春夏型特有の現象である。また春と夏では、ソングポストが空間的散布パターンに関与するか否かの点で違いがある。

論文審査の結果の要旨

植物の果実が動物に採食されることは、結果として種子の運搬に結び付いていることがあり、とくに鳥類による採食は種子散布の因子として重要である。本研究は、この観点から、植物の果実の成熟は鳥類の果実採食をどのように誘因しそれを通じて種子散布、とくにその時期にどのように関連するか、果実の大きさ・果実の集合の大きさ (crop size) は鳥類による果実の選択にいかなる影響をおよぼすか、鳥類の生息地利用は種子の空間的散布パターンにどのように関連するか、等を明らかにすることを目的としている。

9月中旬に成熟したガマズミの果実は11月に冬鳥のツグミが渡来、滞在した時期に顕著に採食され、4月下旬に紅熟するアオキ、7月上旬に黒熟するカスミザクラは成熟にひきつづき採食された。春夏に果実をつけるアオキとカスミザクラでは散布時期は果実の成熟時期と一致するが、秋に成熟するガマズミは成熟後ただちに散布されるわけではなく、その時期は冬鳥の渡来時期に左右されることが指摘された。その点につき、後者の果実は果肉の栄養含量が少なく、その形質が昆虫や菌類などの攻撃を避けるのに有利になっている一方で鳥類の採食に対する誘因性も低くなり、そのことが冬に長期にわたって少しずつ採食されるか、渡り鳥の短期的な滞在時期に採食されることにつながると考察されている。飼育下のツグミに大きさの異なる12種の果実を与えた実験からツグミにとって採食可能な大きさに上限はあるが下限はなく、散布媒体としての鳥類の獲得に際して果実の大きさが制限的にはたらくのは鳥類の種類数が少ない条件下(春夏)に限られるとの結果が得られた。また餌としての果実が十分にあるときにかぎれば、大きな crop size をもつ固体は鳥類の採食に際してより多く選択されるとの結果も得られている。これらの結果は鳥類の採食誘引に対する植物の形質の役割を明らかにした成果と認められる。

飼育下のツグミに採食された種子の体内時間をはかったところ20—135分の範囲にあったことから、鳥類による長距離散布の可能性は低いことが指摘された。一方、小地域の種子散布における鳥類の役割は明らかで、餌場やソングポストとしての場所選択が種子の空間的散布パターンに強く影響しているとの結果を得ている。その中でソングポストの使用は夏は顕著で春にはなく、そのことによる空間的散布パターンの季節的な相違の指摘は上記の成果と共に新しい知見として注目され、著者が自立して研究活動を行なうに必要な高度の研究能力と学識を有することを示している。よって、小南陽亮提出の論文は理学博士の学位論文として合格と認める。