

都市近郊林におけるタヌキの
種子散布者としての役割の評価

Evaluation of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*)
as a seed disperser in suburban forests

2021年3月

東京農工大学大学院

連合農学研究科

環境資源共生科学専攻

大杉 滋

目 次

第 1 章 研究の背景と意義

1-1. 本研究の背景	1
1-2. 本研究の意義	4

第 2 章 調査地と調査樹種

2-1. 調査地	
2-1-1. 近郊林の調査地	11
2-1-2. 山地林の調査地	12
2-2. 調査樹種	13

第 3 章 タヌキの糞場の種子散布場所としての質の評価

3-1. はじめに	19
3-2. 調査方法	
3-2-1. 調査地	21
3-2-2. 調査樹種	21
3-2-3. 実生成長の観察調査	21
3-2-4. 環境要因	22

3-2-5. 統計解析方法	23
3-3. 結果	24
3-4. 考察	24
第4章 都市近郊林におけるタヌキの結実木選択に及ぼす要因の検討と持ち去り果実量の推定	
4-1. はじめに	31
4-2. 調査方法	
4-2-1. 調査地	33
4-2-2. 結実木の選択要因の検討	33
4-2-3. 落下果実に対する果実採食を伴う訪問頻度と訪問1回当たりの採食時間に関する調査	34
4-2-4. 動物種別の落下果実の採食訪問1回当たり採食果実数と 調査木1本当たりの採食量割合の推定	35
4-2-5. 糞分析	36
4-2-6. 統計解析方法	36
4-3. 結果	
4-3-1. 落下果実の採食行動に与える影響	
4-3-1-1. 調査木の樹木特性	37
4-3-1-2. 落下果実の採食行動	37
4-3-2. 動物種別落下果実の訪問1回当たり採食量	38

4-3-3. 動物種別調査木1本当たりの各種の採食量とその割合	38
4-3-4. 糞分析	38
4-4. 考察	
4-4-1. 都市近郊林におけるタヌキおよびアナグマの結実木選択に及ぼす要因について	39
4-4-2. 都市近郊林におけるタヌキおよびアナグマの果実持ち去り量について	40
第5章 タヌキの果実採食行動に与える影響の検証	
：都市近郊林の人間活動と山地林のイノシシに注目して	
5-1. はじめに	47
5-2. 調査方法	
5-2-1. 山地林での落下果実の採食行動調査	
5-2-1-1. 調査地と調査木	50
5-2-1-2. 調査期間	51
5-2-1-3. 落下果実の採食行動調査	51
5-2-1-4. 統計解析方法	52
5-2-2. 都市近郊林での落下果実の採食行動調査	
5-2-2-1. 調査地と調査木	53
5-2-2-2. 調査期間	53
5-2-2-3. 落下果実の採食行動調査	53
5-2-2-4. 統計解析方法	53

5-3. 結果	
5-3-1. TFSG における果実食動物の落下果実の採食行動に与える影響	
5-3-1-1. 調査木の樹木特性	54
5-3-1-2. 果実食動物の落下果実の採食行動	54
5-3-2. 落下果実の採食行動に人間活動が与える影響：ICU と TFSG の比較	55
5-4. 考察	
5-4-1. 人間活動がタヌキとアナグマの採食行動に与える影響	56
5-4-2. イノシシの採食行動がタヌキとアナグマの採食行動に与える影響	57
第6章 総合考察	
6-1. 都市近郊林における種子散布者としてのタヌキの存在意義	65
6-2. タヌキの生息する都市近郊林が都市の緑地保全に果たす役割	67
6-3. イノシシによる生態系における種子散布サービスへの負の影響について	69
謝辞	72
引用文献	74

第1章 研究の背景と意義

1-1. 本研究の背景

動物は植物を食物や生息場所などの資源として利用する一方、移動能力の乏しい植物はその種子の運搬役として動物を利用している。この動物による種子散布は、固着生活をおくる植物にとって、生息域の拡大や集団間の遺伝子流動に関わる重要なプロセスであり、森林の更新や維持に不可欠な相互作用である (Herrera 2002、Wang & Smith 2002、Trakhtenbrot et al. 2005)。

代表的な動物による種子散布として、果肉を採食することでその種子が散布される周食型種子散布がある。その対象樹種は、熱帯林から温帯林に至るまで豊富で、熱帯雨林では構成樹種数の 80%~90%、温帯では 50%~60%を占めている (Willson et al. 1989)。日本でも暖温帯林で約 8 割、冷温帯林で約 5 割を液果樹種が占めており (中西 1994)、森林の多くの樹種が周食型種子散布に依存している。また、鳥類、哺乳類を含むその多様な種子散布動物群は、散布樹種、散布量、散布場所などが多様であることから、森林構成樹種の多様性の維持にも寄与している (Corlett 2017)。従って、動物も含めた森林生態系の保全を図るうえでは、種子散布動物群の多様性の維持は、森林の更新過程および生物多様性の維持につながる重要な事項である。

都市化の進行は生息する動物群の多様性を失わせる (McKinney 2008) ことから、都市近郊林においては種子散布を担う動物群の多様性の低下が懸念される。実際に、都市化により動物による種子散布が様々な影響を受けていることが知られている。例えば、果実食動物の多様性の低下や個体数の減少が、種子散布量、散布種子種の多様性、それらの散布場所の質に影響を与える可能性があることに加え、移動の制約による種子散布エリアが限定されることから種子散布サービス機能の一層の低下が懸念され

ている。さらに、都市近郊においては、人間によって廃棄された食品や栽培された農作物を食物として利用する可能性が考えられるため、山地林では種子散布者として機能している動物種が都市近郊林でも同様に種子散布者として機能しているとは必ずしも言えない (Gelmi-Candusso & Hämäläinen 2019)。

緑地の断片化が進んでいる都市では、分断された緑地を容易に行き来できる鳥類が種子散布動物として注目されてきた (Sol et al. 2020)。一方、果実食哺乳類、中でも食肉目は、行動圏が広く、大きな果実も採食可能なため、種子散布動物として鳥類とは異なる特性をもっている (Corlett 1996、Hickey et al. 1999、Koike et al. 2008、González -Varo et al. 2013)。また、鳥類の多くは樹冠でのみ果実を採食するが、林床に落下した果実を主に採食する果実食食肉目の存在は、樹木にとって種子の散布機会を増やす可能性がある (Koike et al. 2008)。しかしながら、動物種によって都市化による種子散布者としての有効性 (SDE : Seed dispersal effectiveness、貢献度) への影響は異なると考えられる。従って、都市近郊林に生息する落下果実を主に採食する果実食食肉目の種子散布者としての機能を検証することは、都市近郊林における種子散布動物群の多様性を評価するうえで不可欠な事項である。

各動物種の種子散布者としての機能を検証するにあたっては、Schupp et al. (2010) が提案した周食型種子散布システムの種子散布効果の決定要素を表す階層フローチャート (図 1.1.) があり、種子散布者としての有効性 (SDE) は 「質の決定要素」 × 「量の決定要素」 によって評価することが出来る。

さらに、一般的に周食型種子散布によって植物の生息域が拡大していく一連のプロセスである周食型種子散布サイクルは 2 つのフェーズに分けることが出来る (図 1.2.)。果実食動物が種子を母樹から離れて分散させる「種子散布フェーズ」(樹木への訪問、果実の採食、移動、排便 の各ステップからなる) と、散布された種子が発芽し、実生が成長して成木になり次世代の果実を結実させる「発芽成長フェーズ」(発芽、実生の成長、結実 の各ステップからなる) である (Wang & Smith 2002)。つまり、各フェ

ーズの各ステップに位置する種子散布の「質の決定要素」または「量の決定要素」を、それぞれ評価することで、各動物種の種子散布者としての有効性を評価することが可能である。

1-2. 本研究の意義

タヌキ (*Nyctereutes procyonoides*; 哺乳綱ネコ目イヌ科タヌキ属) は中型哺乳類 (体長 平均±SD 745±61 mm、体重 4130±900 g) で、東アジアの寒暖地全体の森林地帯に広く分布し、日本には、北海道にエゾタヌキ (*N. p. albus*)、本州・四国・九州にホンダタヌキ (*N. p. viverrinus*) の2亜種が生息している。その食性は日和見主義の雑食動物であり、主に果物、無脊椎動物、小型脊椎動物を食べる。本種は植物を一年中食べるが、昆虫やミミズなどの動物を主に夏から秋にかけて食べる。特に、カキノキ (*Diospyros kaki*) とイチヨウ (*Ginkgo biloba*) の果実は、田園地帯や都市郊外では重要な秋の食物であることが知られている。日本では山地林だけでなく、人の生活圏である農地、里山や都市にも広く生息し、ホームレンジの大きさは10~600haと生息地により大きく異なる。基本的に一夫一婦制で、子供は夏の終わりに生まれ秋に親から独立する。寿命は7~8年である。基本的な社会的単位はつがい、何年にもわたって一緒に暮らす。同じ場所で繰り返しフンをする独特の習性 (ため糞と称する) があり糞場の場所は家族によって共有され、未知の同種の糞便を自分の糞便と区別することができる (Saeki 2015)。

日本では、山地林や里山においては、タヌキは主要な周食型種子散布者として機能しているとの報告がある (角谷・武田 1999、2000、Koike et al. 2008)。都市に孤立して点在する都市近郊林でタヌキの種子散布者としての役割を評価した事例は存在しないが、クマやサルのような大型の種子散布哺乳類は生息できないため、日本の都市近郊林では、タヌキは鳥類とは質的に異なる役割を担う重要な液果樹種の種子散布者であると考えられる。タヌキによる種子散布に関する先行研究をまとめると、以下の事柄が明らかになっている (表 1.)。各フェーズのステップごとに、種子散布の「質の決定要素」または「量の決定要素」について見てみたい。

「種子散布フェーズ」の持ち去りのステップでは、「質の決定要素」として、胃内容物や糞分析によりタヌキが実際に散布可能な植物種（「散布種子の組成」）は明らかになっている（胃内容物：山本・木下 1994、糞分析：角谷・武田 1999、加藤ら 2000、手塚・遠藤 2005、Hirasawa et al. 2006、Sakamoto & Takatsuki 2015、Akihito et al. 2016、高槻 2017、Enomoto et al. 2018、Koike & Masaki 2019）。一方、どの散布植物の結実木にどの程度の頻度で訪れ、種子をどの程度持ち去っているかといった「量の決定要素」（「種子散布量」）はわかっていない。

移動のステップでは、「質の決定要素」および「量の決定要素」の相互的な指標である、Seed shadow が明らかになっており、タヌキは母樹から 100～400 m 離れた場所に種子を散布し、その散布距離は、鳥類やニホンザル (*Macaca fuscata*) よりも長く、ツキノワグマ (*Ursus thibetanus*) よりも短い（宮田ら 1989、Sakamoto & Takatsuki 2015、Mise et al. 2016）。

排便のステップでは、タヌキの糞場は発芽に適した開けた平坦な場所に多いため（池田ら 1979、Sakamoto & Takatsuki 2015）、散布場所の「質の決定要素」は高い可能性が指摘されている。また、タヌキに散布された種子の「質の決定要素」に関しては、採食による破損はほとんど見られず「種子生存率」は高い可能性がある（加藤ら 2000、Koike et al. 2008）。「実生発芽率」については、タヌキの消化管を通過した種子の方が高いといった、「質の決定要素」が明らかになっている（宮田ら 1989）。しかし、ため糞により種子が非常に高密度に存在するタヌキの糞場において、実際にどの程度発芽した実生が生存するのかといった「発芽成長フェーズ」における「実生生存率」については分かっていない。先行研究では、一定の調査間隔（一か月程度）を置いて存在した実生数の調査が行われている（宮田ら 1989、角谷・武田 2000）。しかし、この方法では、実生は短期間で消滅しやすく各調査日の間に発芽し消滅する実生が発生するため正確な実生の生存率が把握できておらず、果たしてタヌキの糞場が本当に散布場

所としてふさわしい場所なのかは明らかではない。

従って、タヌキの種子散布者としての有効性を評価するには、「種子散布フェーズ」では「量の決定要素」である「種子散布量」の調査、さらに、「発芽成長フェーズ」では未検証の「質の決定要素」である「実生生存率」の調査が不可欠となる。「種子散布フェーズ」の最初のステップである結実木への訪問と果実の持ち去りといった採食行動は、落下果実の採食量（＝種子散布量）にかかわる重要なステップである。特に、都市では人間活動が動物の行動に影響を与えることが知られていることから (Ditchkoff et al. 2006、Sol et al. 2013)、都市近郊林においては人間活動がタヌキの果実採食行動に与える影響を考慮したうえで、果実の採食量を算出する必要があるであろう。

また、一般的に果実食動物は結実量の多い木で採食することを選択するため (Davidar & Morton 1986、Ortiz-Pulido & Rico-Gray 2000)、特定の木を訪問する動物が多くなると考えられ、より大型の動物の存在が小型の果実食動物の採食行動に影響を与える事例が知られている (French & Smith 2005)。近年、日本の多くの地域で、大型野生動物の分布が拡大し、市街地に隣接する地域まで分布域を広げ、場所によっては都市近郊林でも大型哺乳類が生息する地域も存在する。特に、大型で雑食性のイノシシ (*Sus scrofa*) は生息範囲と個体数の両方が増加している (環境省 2015)。平地にも分布を拡大 (布施 2011) して来ているイノシシが、将来都市近郊林に侵入してくることは十分に予想され、イノシシの存在がタヌキの落下果実の採食行動に影響を与える可能性もある。しかし、これまでタヌキの落下果実の採食行動に他動物種の存在、特にイノシシの採食行動や人間活動から受ける影響に関する知見は得られていない。

そこで、本研究では、都市近郊林に生息するタヌキの種子散布者としての機能と貢献度を明らかにすることを目的とした。具体的には、タヌキによって散布された種子から発芽した実生の生存率を把握す

る為に糞場での発芽実生を個々に識別して、1年間その成長を追跡調査し、死亡要因を検証した。さらに、都市近郊林でのタヌキの主要な果実食物であるイチョウとムクノキ (*Aphananthe aspera*) の落下果実に対するタヌキを含む各動物種の採食行動と採食量を調査した。都市近郊林特有のタヌキによる落下果実の採食行動を明らかにするために、人間活動の影響を調査するとともに、近未来のイノシシの平地への分布拡大の影響を推定するために、実際に山地林においてイノシシの排除実験を行うことで、イノシシの存在がタヌキの果実採食行動に与える影響を調査した。なお、これらは都市近郊林と山地林とともに、タヌキが採食することが知られている初夏のサクラ類の果実を対象とした。

本論文の構成は以下のとおりである。第2章において、調査地と調査樹種（生息動物も含む）についてまとめて記述する。第3章では、タヌキの糞場の種子散布場所としての質の評価を行うために、実生の追跡調査を行った。第4章では、都市近郊林におけるタヌキの散布樹種と種子散布量から、都市近郊林において種子散布者として十分機能しているかの評価を行う。第5章では、都市近郊林における人間活動が果実採食行動に与える影響や山地林におけるイノシシの存在がタヌキの果実採食行動に与える影響の評価を行う。最後に第6章では、都市近郊林も含め都市の緑地におけるタヌキの周食型種子散布者としての存在意義や役割について考察し、その採食行動が近年分布を拡大してきているイノシシからも影響を受けている可能性があることを踏まえて、今後の課題と研究の方向性について提示する。

なお、本論文における都市近郊林とは、都市周縁に位置する樹林地で傾斜の少ない平地林で山地林とは接続していない孤立林とした。定義にあたっては、生息動物の山地林との違いや林野庁での平地林の定義（「平野部及び都市近郊に所在する通称平地林あるいは都市近郊林と呼ばれる森林とする。具体的には標高300m以下で、傾斜15度未満の土地が75%以上しめる・・・森林とする」（林野庁1984）を参考とした。

表 1. タヌキによる種子散布に関する先行研究と得られている知見、検証すべき事項

ステップ	得られている知見	検証すべき事項	先行研究
種子訪問		同所性動物との競合 人間活動による影響	
散布のフェーズ	持ち去り 散布種子の組成 ①都市とその近郊	種子散布量	総説 : Koike & Masaki 2019 ①山本・木下 1994、 角谷・武田 1999、 手塚・遠藤 2005、 Hirasawa et al. 2006、 Sakamoto & Takatsuki 2015、 Akihito et al. 2016、 高槻 2017、 Enomoto et al. 2018、
	②山地		②加藤ら 2000。
移動	種子散布距離		宮田ら 1989、 Sakamoto & Takatsuki 2015、 Mise et al. 2016
排便	糞場の周辺環境		池田ら 1979、 Sakamoto & Takatsuki 2015
発芽成	①採食による破損度 ②消化管通過の発芽への影響		①加藤ら 2000、 Koike et al. 2008。 ②宮田ら 1989。
長のフェーズ	一定の期間毎の実生数の変化の調査	発芽実生の生存率 実生死亡の要因	宮田ら 1989、 角谷・武田 2000。
結実			

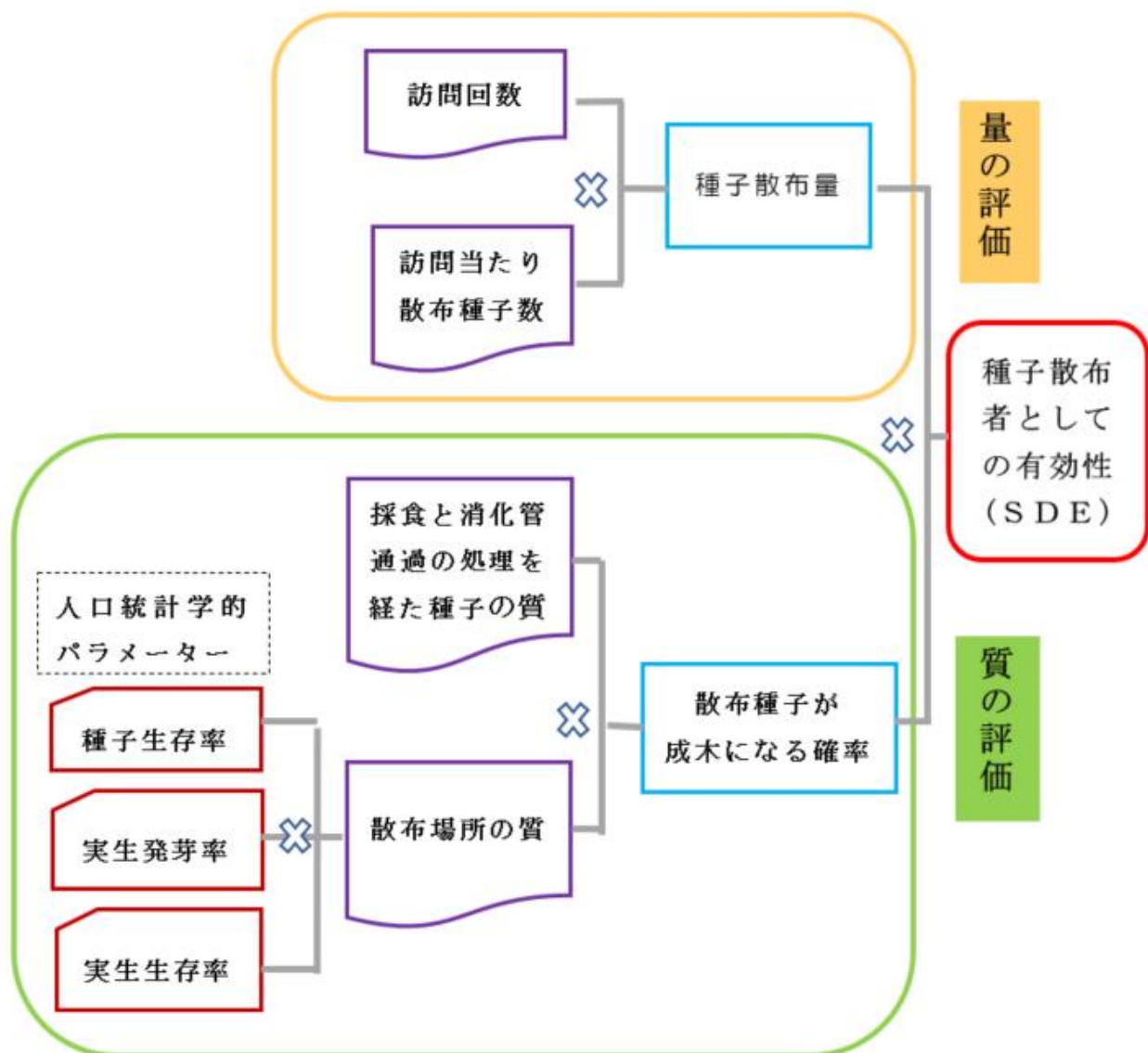


図 1.1. 肉食型種子散布システムの種子散布効果 (SDE) の決定要素を表す階層フローチャート。(Schupp et al. 2010 を改変)

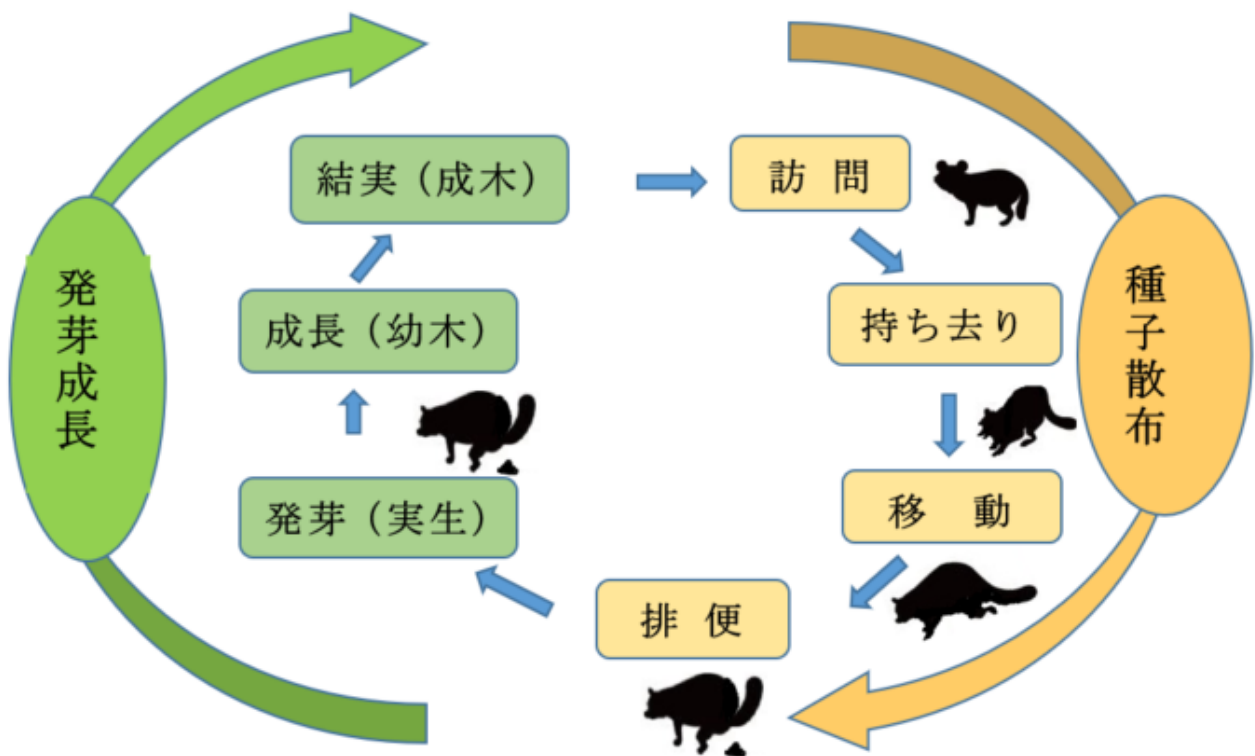


図 1.2. 周食型種子散布サイクル (Wang & Smith、2002 の図 1. 改変)
各ステップでかかわるタヌキの行動をイラストで表示した。

第 2 章 調査地と調査樹種

2-1. 調査地

本研究の調査は、第 3 章と第 4 章は近郊林で行い、第 5 章は近郊林と山地林で行った。

2-1-1. 近郊林の調査地

第 3 章のため糞場での発芽実生の調査は、東京都西部の府中市の東京農工大学府中キャンパス（北緯 35 度 41 分、東経 139 度 29 分。約 43ha、標高約 60m。以降、農工大府中キャンパスと略す。）、三鷹市の国際基督教大学キャンパス（北緯 35 度 42 分、東経 139 度 32 分。約 65ha、標高約 60m。以降、ICU と略す。）、調布市の東京都立農業高校神代農場（北緯 35 度 40 分、東経 139 度 33 分。約 2.5ha、標高約 40～50m。以降、神代農場と略す。）の 3 つのサイトにあるタヌキの糞場で行なった。第 4 章のタヌキの散布樹種と種子散布量の調査は、前述の ICU で行った。この 3 エリアには、タヌキが果実を採食するイチヨウ、ムクノキや、エノキ (*Celtis sinensis*) が多くみられる。

農工大府中キャンパスは、市街地の中にあり周囲は住宅街に囲まれ広さは約 43ha である（図 2.1.）。キャンパス内の建物の間には、ケヤキ (*Zelkova serrata*) やカツラ (*Cercidiphyllum japonicum*) などの落葉広葉樹が点在するがまとまった緑地はなく東側に大学附属の農場や果樹園、小面積の森林からなる緑地（約 2ha）がある。2014 年の自動撮影カメラ調査では 4 種（ホンダタヌキ、ニホンアナグマ *Meles anakuma* : 体長 56～68cm、体重 5.9～13.8kg、ハクビシン *Paguma larvata* : 54.7～73.5cm、2.0～3.5kg、イエネコ *Felis catus* : 50cm 前後、3～6kg）(Ohdachi et al. 2015) が確認された。2014 年 7 月 12 日から 9 月 3 日の調査では哺乳類動物相の相対密度（ビデオカメラの 1 稼働日数当たりの撮影頻度）は、

タヌキが 0.47、ニホンアナグマが 0.14、ハクビシンが 0.02、イエネコが 0.01 である (長光・金子 2017)。

ICU は、西は都立野川公園 (約 40ha) に接し、南西は工場、その他は宅地に接し、広さは約 65ha である (図 2.2.)。樹木による被覆率は 81.6%，広葉樹を中心とした樹林が約 37% を占め、23% は人の立ち入りを制限した保護エリアで囲まれている。コナラ (*Quercus serrata*)、クヌギ (*Q. acutissima*)、イヌシデ (*Carpinus tschonoskii*)、シラカシ (*Q. myrsinifolia*)、ミズキ (*Cornus controversa*) などが優占する落葉・常緑広葉樹林である。生息する哺乳類は、2018 年の自動撮影カメラ調査では 5 種 (ホンドタヌキ、ニホンアナグマ、ハクビシン、イエネコ、アライグマ *Procyon lotor*: 体長 41~60cm、体重 4~10kg) (Ohdachi et al. 2015) が確認された。2018 年 10 月 1 日から 11 月 30 日の調査では哺乳類動物相の相対密度 (ビデオカメラの 1 稼働日数当たりの撮影頻度) は、ホンドタヌキが 0.98、ニホンアナグマが 0.30、ハクビシンが 0.05、アライグマが 0.45、イエネコが 1.25 である (上遠ら 2019)。

神代農場は、南北に細長い谷戸地形を成し、広さは約 2.5ha である (図 2.3.)。深大寺・佐須地域の中程の都立神代植物園 (約 49ha) や深大寺境内と水生植物園 (約 5ha) や佐須用水とをつなぐ枢要な位置にある。北は深大寺境内に、南は中央高速道路を挟んで水生植物園に、その他は宅地に接している。中央の V 字谷には湧水による湿潤な沼地が形成され両斜面にはコナラ、イヌシデを主要樹種とする里山林が広がっている。生息する哺乳類は、2017 年の自動撮影カメラ調査では 4 種 (ホンドタヌキ、ハクビシン、イエネコ、アライグマ) が確認された (小作 2018)。

2-1-2. 山地林の調査地

山地林での調査は、東京都八王子市にある森林研究所の多摩森林科学園 (北緯 35 度 38 分、東経 139 度 17 分。56.1 ha、標高 183~287 m。以降、TFSG と略す) 内の試験林 (39.1ha) で行った (図 2.4.)。

主に二次林であり、ケヤキ (*Zelkova serrata*)、ヒノキ (*Chamaecyparis obtusa*)、コナラ (*Q. serrata*)、モミ (*Abies firma*) とスダジイ (*Castanopsis sieboldii*) が優占する (勝木ら 2010)。生息する哺乳類は、2013 年の自動撮影カメラ調査では 7 種の中型から大型の哺乳類 (イノシシ: 雄の体長 120~150 cm、体重 100 kg、ニホンアナグマ、アライグマ、ホンドタヌキ、アカギツネ *Vulpes vulpes*: 52~76 cm、4~7 kg、ハクビシン、およびホンドテン *Martes melampus*: 45~49 cm、0.9~1.9 kg) (Ohdachi et al. 2015) が確認された。2012 年 3 月 1 日から 2013 年 2 月 28 日の調査では哺乳類動物相の相対密度 (カメラの 1 稼働日数当たりの撮影頻度) は、イノシシが 0.12、ニホンアナグマが 0.03、アライグマが 0.01、ホンドタヌキが 0.09、アカギツネが 0.01、ハクビシンが 0.05、ホンドテンが 0.01 である (田村・園田 2014)。

2-2. 調査樹種

タヌキが採食する次の液果樹種を調査樹種とした。秋の調査樹種は、イチヨウ、カキノキ、ムクノキとエノキである。

イチヨウは、イチヨウ科イチヨウ属の落葉針葉樹の高木で、樹高は 30~40m になる。果実は、球形で径は 10~20mm の石果様で、種皮の外層は橙黄色、肉質で臭気が強く、種子は固く紡錘形で長さは約 10mm である。果実は、10 月頃に成熟して橙黄色に熟す (浅川ら 1981)。果実はオレンジ色で肉厚で刺激的な臭いがする (図 2.5a.)。種子は硬く紡錘形で直径は 19mm である (図 2.6a.)。果実は 10 月頃に熟す。主な種子散布者は、タヌキ、ツキノワグマ、ニホンザルなどの哺乳類である (Koike & Masaki 2019)。

カキノキは、カキノキ科カキノキ属の落葉広葉樹の中高木で、樹高は約 15m になる。果実は、多肉の液果で、球形から偏球形をしており径は 30~80mm である。果実は、10 月~11 月に成熟して黄紅色から

黄褐色に熟す(勝田ら 1998)(図 2.5b.)。種子の長径は約 22mm である(図 2.6b.)。主な種子散布者は、タヌキ、ツキノワグマ、ニホンテン、ニホンザル(Koike & Masaki 2019)など、複数の果実食哺乳類が知られている。

ムクノキは、ニレ科ムクノキ属の落葉広葉樹の高木で、樹高は約 20m になる。果実は、核果で、ほぼ球形をしており径は 7~12mm である(勝田ら 1998)。果実は、10 月頃に成熟して紫黒色に熟す(図 2.5c.)。種子の直径は 6~8mm である(図 2.6c.)。主な種子散布者は、タヌキ、テン、ニホンザルなどの複数の果実食哺乳類と、ヒヨドリ(*Hypsipetes amaurotis*)やホオジロ(*Sturnus cineraceus*)(Yoshikawa et al. 2009; Koike & Masaki 2019)などの複数の果実食鳥類である。

エノキは、ニレ科エノキ属の落葉広葉樹の高木で、樹高は約 20m になる。果実は、核果で、ほぼ球形をしており径は 6~8mm である。果実は、10 月頃に成熟して赤褐色に熟す(勝田ら 1998)(図 2.5d.)。種子の直径は 5 mm である(図 2.6d.)。主な種子散布者は、タヌキやツキノワグマなどの複数の果実食哺乳類と、ヒヨドリとホオジロなどの複数の果実食鳥類である(Yoshikawa et al. 2009、Koike & Masaki 2019)。

初夏の調査樹種は、ヤマザクラ(*Cerasus jamasakura*)とオオシマザクラ(*C. speciosa*)である。ヤマザクラとオオシマザクラはバラ科サクラ属に属する日本の固有種である。共に、落葉高木で 4 月に花を咲かせ、5 月末から 6 月には成熟した果実が実る。果実は球形で、長軸は 10~12 mm(図 2.5e.)、種子の直径は 6~7 mm(図 2.6e.)である(Koike & Masaki、2019)。主な種子散布者は、ツキノワグマ、タヌキ、テン、ニホンザルなどの複数の果実食哺乳類と、オナガ、ヒヨドリ、ムクドリなどの複数の果実食鳥類である(Yoshikawa et al. 2009、Koike & Masaki 2019)。



図 2.1. 農工大府中キャンパス（青色の線は磁北線）



図 2.2. 国際基督教大学キャンパス（青色の線は磁北線）



図 2.3. 神代農場（青色の線は磁北線）



図 2.4. 多摩森林科学園（青色の線は磁北線）

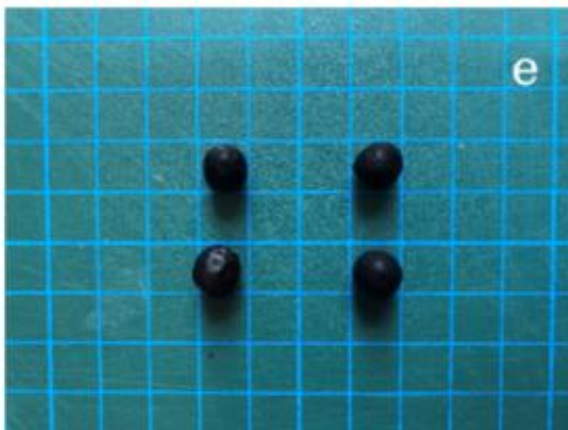
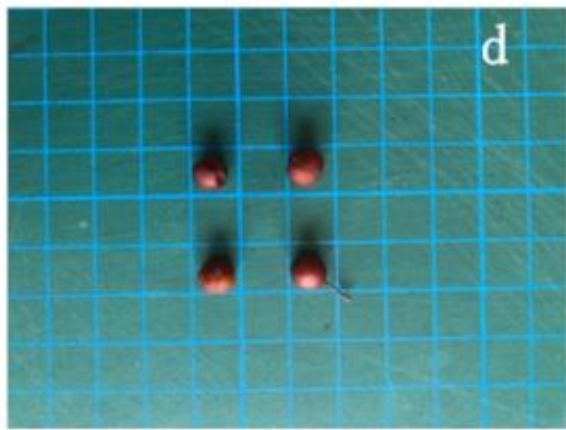
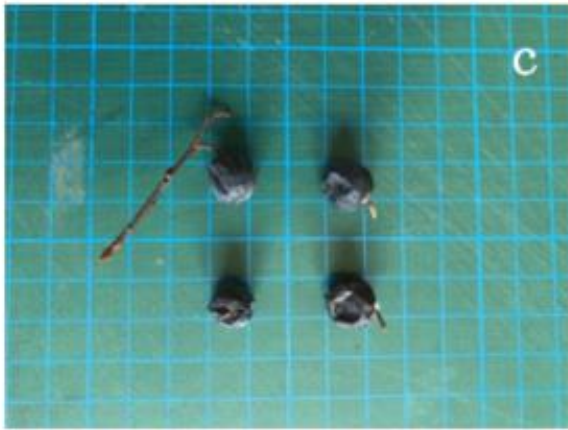


図 2.5. 5つの調査樹種の果実の写真。

果実の下の方眼の升目は10 mmである。

(a) イチョウ (b) カキノキ (c) ムクノキ (d) エノキ (e) ヤマザクラ。

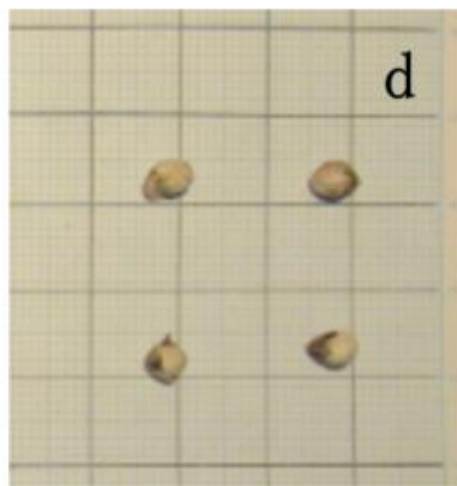
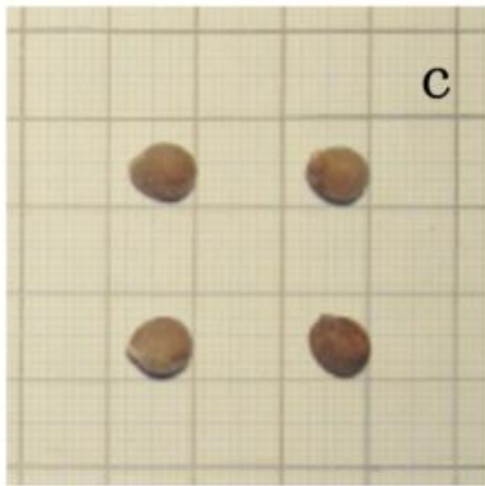
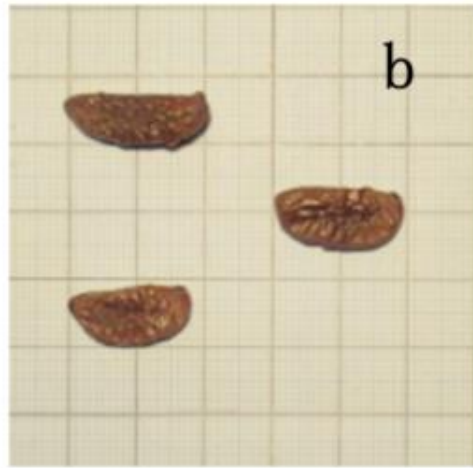
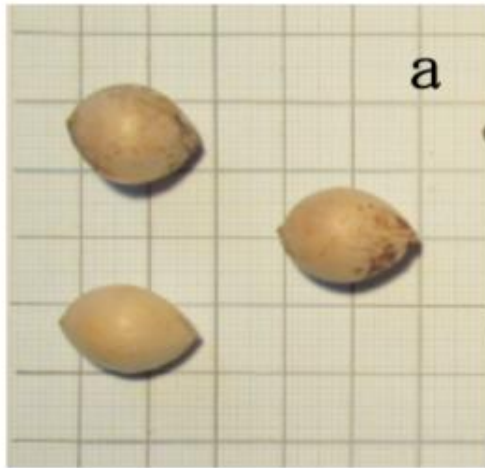


図 2.6. タヌキの糞から回収された 5 つの樹種の種子の写真。
種子の下の方眼の升目は 5 mm である。

(a) イチョウ; (b) カキノキ; (c) ムク;ノキ (d) エノキ (e) ヤマザクラ。

第3章 タヌキの糞場の種子散布場所としての質の評価

3-1. はじめに

種子散布は、種のメタ個体群内の範囲の拡大と遺伝子の流れに影響を与える重要なプロセスであり、森林生態系の再生と維持に不可欠である (Herrera 2002、Wang & Smith 2002、Trakhtenbrot et al. 2005)。種子は、風、水、動物などの種子の運搬役によって運ばれる。動物による種子散布は指向的であることが多く、植物にとって有利であることが知られる (Wenny 2001)。動物による種子散布の一形態として周食型種子散布がある。動物は果物を採食し、種子を糞便と一緒に排便するか、果肉を食べながら吐き出すことで種子を散布する。多くの森林生態系では、樹木の大部分が周食型種子散布に依存している (Herrera 1984、Willson et al. 1989)。

周食型種子散布によって植物の生息域が拡大していく一連のプロセスである種子散布サイクルは2つのフェーズに分けることが出来る。果実食動物が種子を母樹から離れて分散させる「種子散布フェーズ」(樹木への訪問、果実の採食、移動、排便の各ステップからなる)と、散布された種子が発芽し、実生が成長して成木になり次世代の果実を結実させる「発芽成長フェーズ」(発芽、実生の成長、結実の各ステップからなる)である (Wang & Smith 2002)。種子散布者としての動物種の有効性を正確に評価するには、各フェーズの各ステップにおける有効性を調べる必要がある。

「種子散布フェーズ」については、多くの研究がいくつかの動物種の定性的および定量的有効性を評価している (例えば、Schupp et al. 2010)。続く「発芽成長フェーズ」では、理想的な評価方法は動物が実際に種子を散布した場所で散布された種子の発芽および実生の成長を追跡することである。しかし、動物が排便する実際の場所は通常不明であるため、多くの先行研究では動物が排便したことが知られて

いる場所に種子を植え、実生の生存率を調査する事例がある (Wenny 2000、Nakashima et al. 2010)。また、同じ場所で習慣的に排便する動物の糞場での研究では、種子から発芽した実生の成長を追跡しているが (バク、*Tapirus terrestris*: Fragoso 1997; アジアサイ、*Rhinoceros unicornis*: Dinerstein & Wemmer 1988)、これらの研究では、個々の実生を識別せず実生密度の測定と経時的な実生成長の記録、または周辺地域との比較に止まっているため、実生の生存率やその死亡に影響を与える要因は不明である。

タヌキは、同じ糞場を繰り返し使用して排便するため糞の習性を持っている。糞場の種子散布場所としての質は、「実生発芽率」×「実生生存率」で評価することが出来る (Schupp et al. 2010)。糞場は発芽に適した開けた平坦な場所に多いことから (池田ら 1979、Sakamoto & Takatsuki 2015)、散布場所の質としては高い可能性がある。「実生発芽率」については、タヌキの消化管を通過した種子の方が高い (宮田ら 1989)。しかし、「実生生存率」については調査されていない。先行研究では、一定の調査間隔 (一か月程度) を置いて存在した実生数の調査が行われている (宮田ら 1989、角谷・武田 2000)。しかし、実生は短期間で消滅しやすく、各調査日の間に発芽し消滅する実生が発生する可能性があるため、実生 1 つ 1 つの個体認識を行わないと、正確な実生の生存率が把握できない。従って、タヌキの種子散布者としての有効性を評価するには、残る「質の決定要素」である「実生生存率」の調査が不可欠である。

そこで、本章では散布種子が多い糞場で実生が初年度に生育し続けることができる条件と「実生生存率」を明らかにすることで、タヌキの糞場の種子散布場所としての質の評価を行う。具体的には、タヌキが糞場に散布していると考えられる種子から発芽する複数の樹種の個々の実生の成長を 1 年間追跡し、生存率を算定する。また、実生の周辺の微環境を調べ、これらの条件と生存率との関係を調査する。

周辺の微環境が生存率にどのように影響するかは種間で違いがあると考えられるが、実生の生存には、①発芽時期の早さと正の相関がある、②実生周りの排便の頻度と負の相関がある、そして③実生周りの植生被覆（落葉や落枝から実生を保護すると考えられる）と正の相関があるとの仮説を立てた。

3-2. 調査方法

3-2-1. 調査地

調査は、東京都西部（北緯 35° 40～41 度、東経 139 度 28～33 度）の半径 10 km 以内にある東京農工大学府中キャンパス（2つの糞場）、国際基督教大学のキャンパス（6つの糞場）、東京都立農業高校神代農場（5つの糞場）の3つのサイトにあるタヌキの糞場で行なった。糞場の選定にあたっては、種子が親木から自然に落下する可能性を最小限に抑えるために糞場から半径 50 m 以内にタヌキが果実を採食することが知られている樹種（Koike & Masaki 2019）が生育していないことと、調査の前年からタヌキによるため糞の利用が確認されている糞場とした。

3-2-2. 調査樹種

糞場で実生が確認された、イチョウ、カキノキ、ムクノキ、エノキの4種の樹種を対象とした。

3-2-3. 実生成長の観察調査

2018年4月初旬に、各糞場での最新の糞便を中心に一辺 1m の方形区を設置した（図 3.1.）。方形区のサイズは、糞場の動きが 1 m の範囲にあるという先行研究の報告に基づいて決定した（宮田ら 1989）。各実生の発芽と生存の記録は、新しい発芽が観察されなくなった8月上旬までは毎週、その後は毎月実

施した。タヌキによって散布することが知られているすべての果樹種の実生を対象とした (Koike & Masaki 2019)。その後、2019年4月下旬に、昨年発芽したすべての実生の生存を記録した。

個々の実生を識別するために、各調査日に地上 1.5 m の固定位置から 10 cm の目盛りが書かれた一辺 1 m の正方形の PVC パイプのフレームで囲んだ各糞場の写真をデジタルカメラ (Panasonic DMC-TZ10) で撮影した。その写真と前の調査日の写真を使い、各実生の位置を 10cm の PVC パイプ枠の目盛りと周囲の植生から特定し (図 3.2a)、実生の高さや葉の状態から各実生を確認した。各実生には種ごとに一意の番号 (実生 ID) を付して成長を記録した。調査中に実生の枯死・消失が確認された場合、その個体は前回の調査日まで生存していたと見なした (図 3.2.)。ただし、複数の実生が集団をなしている場合は、集団全体を 1 つのグループと見なして、グループ内の位置関係で実生を特定した (図 3.3.)。

3-2-4. 環境要因

実生の生存に影響を与える 2 つの要因を測定した。1 つ目は、実生の周囲でのタヌキの排便の影響である。各調査日間の各実生の半径 10 cm 以内の排便の数を記録し、各調査日の実生の生存に影響を与える排便の回数を、各調査日と前回の調査日の排便の回数の合計とした。各排便の位置と場所は、自動カメラ (Bushnell Trophy Cam 119537C) の排便ビデオと、各調査日の地上 1.5 m の固定位置からの各糞場の写真 (図 3.2a) によって判定した。

2 つ目は、同じ樹種の実生を含む実生の周囲にある林床植生 (主に木本の実生と草本) が及ぼす影響である。各調査日の地上 1.5 m の固定位置から撮影した各糞場の写真データをもとに、ImageJ ソフトウェアを使用して各実生の周囲の半径 10 cm の植生被覆度を決定した (Rasband 2014)。植生被覆度は、0%、0-25%、25-50%、50-75%、75-100% の 5 つの段階に区分した。

3-2-5. 統計解析方法

糞場内での各実生の生存に周辺の環境条件と発芽時期が与える影響について、一般化線形混合モデル (GLMM) により誤差分布は二項分布 (リンク関数はロジット関数) を仮定して解析を行った。初めて実生が確認できた4月下旬から実生の発芽と消滅が見られなくなった8月上旬までの間の調査日毎の各実生の生存の有無を応答変数として、各実生の周囲半径 10cm 内における排便回数と植生被覆度 (5 段階)、加えて発芽時期を説明変数としてモデルを作成し、赤池情報量基準 (AIC) が最も低いモデルを選択し評価した。発芽時期は、1 回目の調査時 (4 月下旬) からその実生の発芽が確認された調査時までの経過週数を発芽時期の値とした。また、各サイトと各糞場はランダム因子とした。さらに、各実生の調査時毎の生存の有無を使用している為、各実生に付した個別の番号 (実生 ID) をランダム因子に付け加えた。

また、樹種間の実生の生存率の違いの有無は、フィッシャー正確確率検定を用いて検証した。

上記の解析は全て統計解析ソフト R version 3.3.1 (2016-06-21) で行った。なお、一般化線形混合モデル (GLMM) については、パッケージ「lme4」を、フィッシャー正確確率検定については、パッケージ「RVAideMemoire」の関数 `fisher.multcomp` (Bonferroni 補正) を使用した。有意水準は、全て $p < 0.05$ に設定した。

3-3. 結果

タヌキの糞場では4種の樹種（イチヨウ、カキノキ、ムクノキ、エノキ）の種子が発芽した。糞場ごとに確認された実生の数は次のとおりである。イチヨウは 19.4 ± 18.0 （平均 \pm SD、range 2-52、全個体数：175 個体）、カキノキは 4.6 ± 2.3 （1-8、37）、ムクノキは 7.5 ± 5.1 （1-18、83）、そして、エノキは 2.9 ± 2.2 （1-8、23）であった。

2019年の4月の終わり（発芽1年後）の実生の生存率は次のとおりである。イチヨウは $85.7 \pm 15.0\%$ （平均 \pm SD、range 2-48、全個体数：143 個体）、カキノキは $39.2 \pm 24.6\%$ （0-4、17）、ムクノキは $25.8 \pm 24.6\%$ （0-3、16）、そして、エノキは $13.0 \pm 23.7\%$ （0-3、5）であった。イチヨウとムクノキ、及び、イチヨウとエノキの間の実生の生存率に有意差があった（ $p < 0.05$ ）。

GLMMによる解析結果から、実生の周囲での排便はイチヨウ、カキノキ、ムクノキの生存率を低下させたが（ $p < 0.01$; 表 3.1.）、エノキの生存率には影響を与えなかった。実生の周囲の植生被覆は、ムクノキとエノキの生存率を増加させたが（ $p < 0.05$ ）、イチヨウとカキノキの生存率には影響を与えなかった。発芽時期は、イチヨウとムクノキの実生の生存率に負の影響を与えた。これは、早い時期での発芽がイチヨウとムクノキの生存率を増加させたことを意味する（ $p < 0.05$ ）。

3-4. 考察

タヌキの糞場での発芽後1年の実生の生存率は種によって異なった。種子が大きい種（イチヨウとカキノキ）は、種子が小さい種（ムクノキとエノキ）よりも高い生存率を示した。この違いは、より大きな種子をもつ実生の生存率が高いという先行研究の結果を裏付けている（例：Leishman et al. 2000）。ただし、死亡率に影響を与える要因は、以下で説明するように、種によって異なった。

同じ糞場で発芽した実生は、水、栄養、および光へのアクセスがほぼ同じであると見なすことができるため、先に発芽した実生は、より早く光を確保し、大きく成長して、より高い生存率を達成出来る。しかし、早い時期での発芽はイチョウとムクノキの実生の生存率と相関していたが、カキノキとエノキの実生の間では相関はなかった。カキノキの実生の成長は非常に速いため（八田 2015）、発芽時期による実生の大きさに差が少なかったことから影響がみられなかった可能性がある。エノキについては、実生が少なかったため生存率への影響は現れなかった可能性がある。

イチョウ、カキノキ、ムクノキの実生では、周囲でタヌキが排便を繰り返すと生存率が低下した。一般に、動物の糞便には多量の水と有機化合物が含まれているため、発芽率と生存率を向上させることが期待出来る（Dinerstein & Wemmer 1988, Traveset et al. 2001）。しかし、果実食動物の糞には、実生の生存に悪影響を与える可能性のある毒性化合物も含まれているとの報告もあり（Traveset et al. 2007）、実生に害を及ぼす可能性もある。さらに、繰り返し糞場を訪れるサイが実生を踏みにじるとの報告があり（Dinerstein & Wemmer 1988）、糞場での排便は多数の実生を損傷する可能性が考えられる。タヌキは糞場内で排便するとき、植生のある場所を避けるが（宮田ら 1989）、非常に小さな実生への排便は生存を脅かす可能性があることを私たちの結果は示している。発芽した実生の数が少なかったことから、同じ効果はエノキの実生では確認されなかったが、エノキの実生のサイズはムクノキに似ているため、排便によって同じように影響を受ける可能性がある。

周囲の植生被覆は、ムクノキとエノキの実生の生存にプラスの影響を与えた。どちらも他の2種よりも種子が小さいため、実生の初期の成長は遅いと考えられ、上胚軸は細いので、実生は落葉と落枝の圧力で消滅する恐れがある。このため、周囲に植生が存在することで、これらの圧力が分散され実生が保護されたと考えられる。さらに、植生被覆はタヌキが排便するのを妨げ、実生の生存率を向上させる。

イチョウとカキノキの実生は周囲の植生被覆による影響を示さなかったが、これはそれらの大きな種子と急速な初期成長が落葉と落枝による悪影響を受けにくくしたものと思われる。樹種によっては、発芽時期と周囲の植生が実生の生存に及ぼす影響に差異があったため、仮説は否定されなかった。

本結果は、早い時期での発芽が実生の成長にプラスの影響を与えたことを示している。ただし、初期の季節は実生周りの植物の被覆率が低く、実生周りのタヌキの排便の悪影響を受けやすくなる。従って、タヌキの糞場での実生の生存は、発芽時期、実生の成長、および実生の近くの排便の回避の間の複雑な関係に依存する。これまで、糞場で繰り返し排便するタヌキの糞場では散布された種子が多数発芽するが、その間での競争によってほとんどが枯れてしまうと考えられていた。しかし、個々の実生を追跡することにより、特定の環境条件下では、4つの樹種の実生が発芽後少なくとも1年間生存していることが確認できた。調査された4樹種の生活史の特徴や動態は不明であるが、タヌキの糞場の2~3mほど周りに2~7年のカキノキの実生が多く見つかったとの報告がある(角谷・武田 2000)。今回の調査でも、糞場周辺にはカキノキやイチョウなど2年生以上の実生がかなり見られた(図 3.2a)。これは、かなりの数の実生が2年目を超えて生き残ることを示唆している。樹木の実生の生存率を調べた先行研究では、生存率は発芽後1年間で大幅に低下し、2年目以降安定する樹種が多くみられる(Seiwa & Kikuzawa 1996、Masaki & Nakashizuka 2002)。しかし、初年度の生存率が高くても、樹種によってはその後の生存率が必ずしも高くない場合がある(Farris & Filigheddu 2008)。従って、これらの実生の生存を継続的に観察することができれば、種子散布者としてのタヌキの真の有効性が更に明らかになることが期待される。

イチョウの実生の発芽1年後の生存率は85.7%であった。種子が大きいため鳥による散布が難しく、哺乳類による散布に依存している(Yoshikawa et al. 2009、Sakamoto & Takatsuki 2015)。タヌキは

他の果実食哺乳動物よりも頻繁にイチヨウの種子を採食するため (Hirasawa et al. 2006、Takatsuki et al. 2018)、イチヨウの木の主要な種子散布者であると考えられる。本結果は、タヌキの糞場が液果樹種、特にイチヨウの種子の散布場所として適した環境であることを示しており、タヌキの散布種子の発芽実生の成長のステップにおける種子散布者としての有効性を示唆している。タヌキは同じ糞場を繰り返し使用して排便することから、糞場では多数の種子が発芽し生存競争が避けられないため、タヌキの種子散布者としての有効性に懐疑的な見方もあった (中西 1994)。しかし、さまざまな樹種の実生が1年間生存していることがわかった。また、ムクノキとエノキは他の同所性の種子散布者 (ツキノワグマ、ニホンザル、鳥類) によって散布されることが知られている (Yoshikawa et al. 2009、Koike & Masaki 2019)。これらの種子散布者はすべて木の上で果実を採食するが、タヌキは基本的に林床で採食する。このように、同所性の種子散布者がさまざまな場所で果実を採食するという事実は、樹木にとっては、種子散布の機会が増え種子散布の効果を高める。さらに、タヌキの種子散布距離は、鳥類やニホンザルよりも長く、ツキノワグマよりも短い (Koike et al. 2011、Sakamoto & Takatsuki 2015、Mise et al. 2016) ことから、タヌキは他の散布者と種子散布距離の点でも異なる特性を持っている。したがって、種子散布者としてのタヌキの重要性は高い可能性があるといえるだろう。

表 3.1. 樹種別の実生生存率への影響の GLMM 分析の結果。

(a) イチョウ

上位モデル	項目名	推定値	標準誤差	z 値	有意確率 (p 値)	AIC
モデル 1	(切片)	4.58467	0.35153	13.042	< 2e-16 ***	145.9
	排便回数	-0.46414	0.09498	-4.887	1.02e-06 ***	
	発芽時期	-0.67325	0.34130	-1.973	0.0485 *	
モデル 2	(切片)	4.5816	0.3491	13.123	< 2e-16 ***	147.7
	植生被覆度	0.1187	0.2928	0.405	0.6853	
	排便回数	-0.4619	0.0952	-4.852	1.22e-06 ***	
	発芽時期	-0.6482	0.3423	-1.894	0.0583 †	

(b) カキノキ

上位モデル	項目名	推定値	標準誤差	z 値	有意確率 (p 値)	AIC
モデル 1	(切片)	2.5731	0.6781	3.794	0.000148 ***	110.5
	排便回数	-0.4958	0.1776	-2.791	0.005253 **	
モデル 2	(切片)	2.59663	0.66618	3.898	9.71e-05 ***	112.5
	排便回数	-0.50251	0.18011	-2.790	0.00527 **	
	発芽時期	-0.07865	0.31372	-0.251	0.80204	
モデル 3	(切片)	2.56042	0.69827	3.667	0.000246 ***	112.5
	植生被覆度	-0.05089	0.37058	-0.137	0.890766	
	排便回数	-0.50205	0.18378	-2.732	0.006298 *	

(c) ムクノキ

上位モデル	項目名	推定値	標準誤差	z 値	有意確率 (p 値)	AIC
モデル 1	(切片)	1.9773	0.1575	12.556	< 2e-16 ***	348.1
	植生被覆度	0.5221	0.2144	2.435	0.014885 *	
	排便回数	-0.4647	0.1320	-3.521	0.000431 ***	
	発芽時期	-0.3925	0.1326	-2.959	0.003086 **	

(d) エノキ

上位モデル	項目名	推定値	標準誤差	z 値	有意確率 (p 値)	AIC
モデル 1	(切片)	1.6616	0.6244	2.661	0.00779 **	102.0
	植生被覆度	1.1918	0.5465	2.181	0.02921 *	
モデル 2	(切片)	1.7074	0.5826	2.930	0.00339 **	103.3
	植生被覆度	1.0085	0.5497	1.835	0.06653 †	
	発芽時期	-0.2341	0.2612	-0.896	0.37015	
モデル 3	(切片)	1.7009	0.6157	2.763	0.00573 **	103.6
	植生被覆度	1.1983	0.5555	2.157	0.03100 *	
	排便回数	-0.1442	0.2226	-0.648	0.51715	

上位モデルには AIC の低い上位 3 モデルの内 AIC の差が 2 ポイント以内のモデルのみ表記する。

*** $p < 0.001$ 、** $p < 0.01$ 、* $p < 0.05$ 、† $p < 0.10$ 。



図 3.1. 調査した糞場と 10cm の目盛りが書かれた 1m 四方の PVC パイプの固定フレーム。



図 3.2. 実生成長の観察調査に使用した写真。

(a) 6月初旬の調査日の糞場。(b) 次の調査日の糞場。下の写真 (c) と (d) は上の写真 (a) と (b) の中央にあるエリアの拡大画像である。(c) の白丸と黄丸はカキノキの実生と新しい糞を示し、(d) の白丸は次の調査日にカキノキの実生が消えたことを示している。

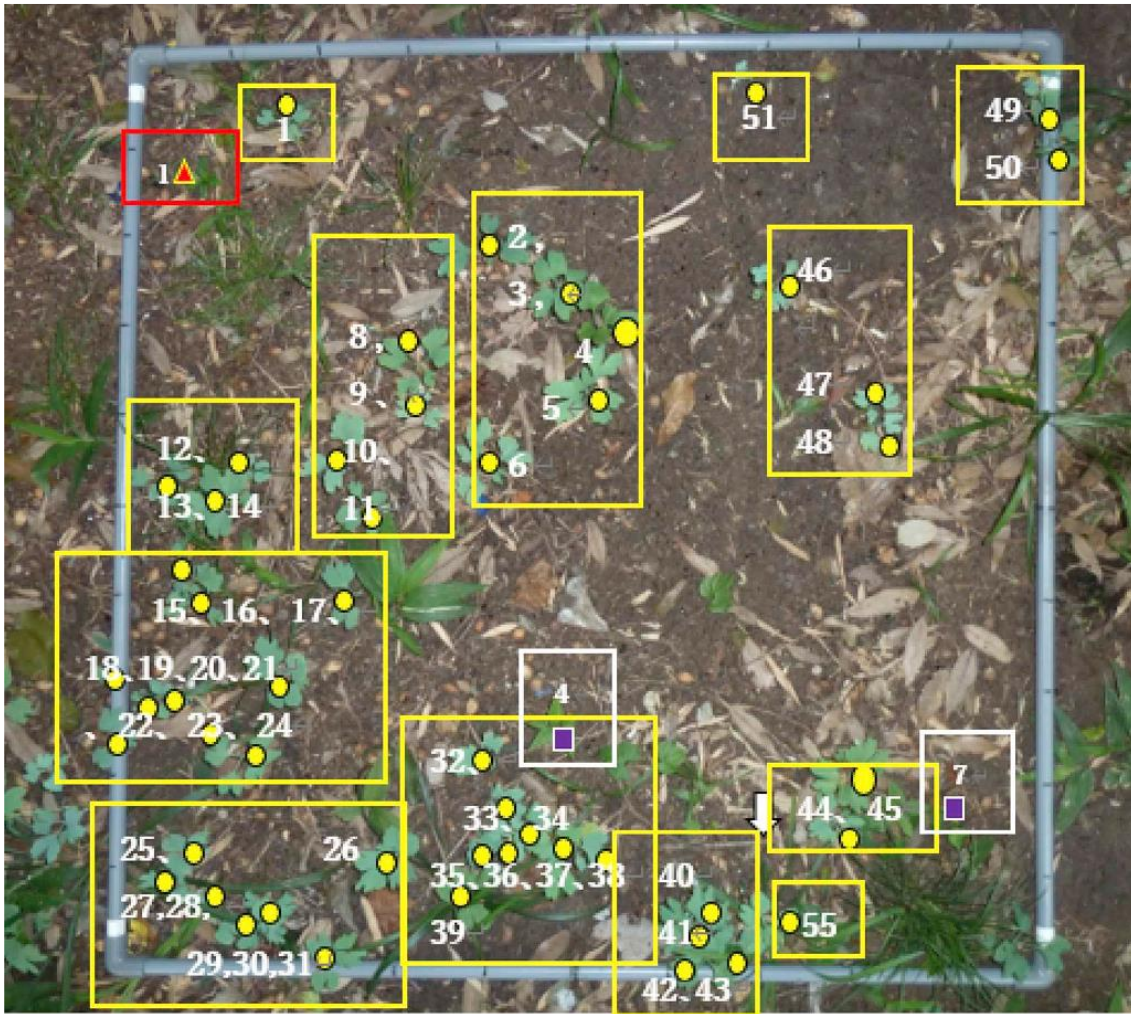


図 3.3. 糞場のグループ化され番号が付けられた実生。

実生の位置は、さまざまなグラフィックマーク（円：イチョウ、三角形：カキノキ、正方形：ムクノキ）で示し一意の実生番号を付した。イチョウのように苗が密集している場合は、1つの正方形で囲むことによってそれらをグループ化して観察した。

第4章 都市近郊林におけるタヌキの結実木選択に及ぼす要因の検討と持ち去り果実量の推定

4-1. はじめに

代表的な動物による種子散布として、果肉を採食することでその種子が散布される周食型種子散布がある。鳥類、哺乳類を含む多様な種子散布動物群は、散布樹種、散布量、散布場所などが多様となることから、森林を構成する樹種の多様性の維持に大きく寄与している (Corlett 2017)。従って、動物も含めた森林生態系の保全を図るうえで、種子散布動物群の多様性の維持は、森林の更新過程および生物多様性の維持につながる重要な事項である。

都市化の進行は生息する動物群の多様性を失わせる (McKinney 2008) ことから、都市近郊林においては種子散布動物群の多様性の低下が懸念される。緑地の断片化が進んでいる都市では、分断された緑地を容易に行き来できる鳥類が種子散布動物として注目されてきた (Sol et al. 2020)。しかし、果実食哺乳類、中でも食肉目は、行動圏が広く、大きな果実も採食可能なため、種子散布動物として鳥類とは異なる特性をもっている (Corlett 1996、Hickey et al. 1999、Koike et al. 2008、González - Varo et al. 2013)。また、鳥類の多くは樹冠でのみ果実を採食するが、林床の落下果実を主に採食する果実食食肉目の存在は、樹木にとって種子の散布機会が増える可能性がある (Koike et al. 2008)。そのため、都市近郊林にも生息可能な果実食食肉目は、都市近郊林においても種子散布者として活動している可能性が高い。

一方、都市では人間活動が動物の行動に影響を与えることが知られている (Ditchkoff et al. 2006、Sol et al. 2013)。例えば、都市部での人間の活動は日中が盛んな傾向があるため、一部の動物種はその活動時間帯を薄明の時間帯に切り替えるか、場合によっては厳密に夜行性になることがある。また、

人間の食物を餌としている鳥や哺乳類は、自然の果実への依存度が低い可能性もある。実際、タヌキについても都市では人間が廃棄した食物を餌としているとの報告がある(山本・木下 1994、高槻ら 2018)。

タヌキは、日本では山地林や里山においては主要な周食型種子散布者として機能しているとの報告がある(角谷・武田 1999、2000、Koike et al. 2008)。都市に孤立して点在する都市近郊林には、クマやサルのような大型の種子散布哺乳類は生息できないため、日本の都市近郊林では、タヌキは鳥類とは質的に異なる役割を担う重要な液果樹種の種子散布者であると考えられる。

一般的に、周食型種子散布によって植物の生息域が拡大していく一連のプロセスである種子散布サイクルは2つのフェーズに分けることが出来(図 1.2.)、各フェーズには様々なステップが存在する。各ステップのうち、「種子散布フェーズ」の最初のステップである結実木への訪問と果実の持ち去りといった採食行動は、落下果実の採食量(≒種子散布量)にかかわる重要なステップであるが、人間活動の盛んな都市近郊林においては、タヌキの採食行動が人間活動の影響を受けている可能性がある。一方で、タヌキの種子散布者としての有効性を検討するうえで、既存研究においてタヌキの結実木選択におよぼす要因の検証や果実の持ち去り量の評価については、いまだに不明である。従って、タヌキの液果果実の種子散布者としての有効性を確認するためには、「種子散布フェーズ」の最初のステップである結実木への訪問と果実の持ち去りといった採食行動のフェーズの実態について検討することが不可欠である。

そこで、本章では、都市近郊林におけるタヌキの結実木への訪問のステップの実態を明らかにすることを目的に、以下の調査を行った。具体的には、まず1つ目に、結実木への訪問の基礎となる結実木選択に影響する要因について、人間活動の影響も視野に入れた諸要因との関係を明らかにした。さらに、2つ目の課題として、果実の持ち去り行動のうち、これまで未知であるタヌキの果実持ち去り量につい

て、果実採食を伴う訪問頻度と採食を伴う訪問1回当たり採食量を調査し、これらを用いて調査木1本当たりの結実量に対するタヌキの持ち去り量割合を推定した。また、3つ目の課題として、都市近郊林独自の課題として、人間由来の食べ物がタヌキの食性に与える影響の可能性を検討するために、ため糞の糞を採取し、糞分析を行った。

以上の調査を、タヌキの食性に果実の割合が高くなる秋 (Hirasawa et al. 2006) に、都市近郊林を構成する代表的な周食型種子散布植物であるとともに、第3章で多くの実生が糞場で確認されたイチョウとムクノキを対象樹種として実施した。

4-2. 調査方法

4-2-1. 調査地

調査は、2019年にICUで行った。

調査木は、保護エリア外にある胸高直径30cm以上で結実量が豊富な木で、同種の樹木と相互に50m以上離れたイチョウ10本と、ムクノキ9本を選定した。

4-2-2. 結実木の選択要因の検討

タヌキの結実木選択に影響すると考えられる各調査木の特性として、以下の3つの要因を測定した。

1つ目は、保護エリアからの距離である。保護エリアは、タヌキが休息場所として選択していることから (上遠ら 2019)、保護エリアからの移動し易さの指標とした。

2つ目は、調査木の周辺の植生等による「身の隠し易さ」(以下、遮蔽度合と呼ぶ) である。樹冠下でタヌキが落下した果実を採食している際の、周囲からの見つけにくさの指標とした。遮蔽度合は、通

行人がいる中でタヌキとアナグマが採食している映像から道路と最も接近していた距離が約 10m であったことから、調査木から半径 10m の円内にあるタヌキの体高と同じ 30 cm 以上の構造物や植生等によって調査木からの視界が遮蔽された角度の全視界 360 度に占める割合を用いた。具体的な調査方法は、まず、調査木から 10m 離れた複数地点に測量用ポールを設置した。次に、調査木の根元の東西南北 4 地点から四半円エリアごとに、地上 30cm の高さに置いた方位磁石を用いて、高さ 30 cm 以上の遮蔽物両端の方位度数を測定し、その差から遮蔽された角度を算出した。4 地点での遮蔽された角度の合計を 360 度で除した割合を、0 から 3 の 4 段階（0：遮蔽度合 0—25%未満、1：25—50%未満、2：50—75%未満、3：75—100%）に換算し、その調査木の遮蔽度合とした。

3 つ目は、調査木の結実量である。調査木毎の結実量は、双眼鏡を用いた既存の方法によった (Nakajima et al. 2015)。双眼鏡で樹冠部をランダムに見渡しカウントした果実の数と、円形と見なして計測した垂直 2 方向の林冠の各直径から推定した樹冠面積を元に、推定結実量を算出した。双眼鏡による樹冠部の果実のカウントを行う結実量の調査日は、果実の半数程度が熟し、外果皮の色が変わり始めた時期である。具体的には、イチョウは 9 月 27 日、ムクノキは 10 月 17 日に行った。

4-2-3. 落下果実に対する果実採食を伴う訪問頻度と訪問 1 回当たりの採食時間に関する調査

2019 年のイチョウとムクノキの果実落下期間中である 9/26~11/30 に、樹冠下に採食に訪れた動物種別にその採食を伴う訪問頻度と訪問 1 回当たりの採食時間を調査した。林床での動物の採食活動を自動的に記録するために、自動撮影カメラ (Ltl Acorn Ltl-6210MC) 1 台を各調査木の樹冠下に設置した。カメラは幹から 3~5 m 離れた高さ 30~50 cm に配置した (図 4.1.)。動画は 1 秒間隔で撮影され、それぞれ 20 秒間の撮影時間とした。カメラは合計で、イチョウ 637 トラップ日 (調査木あたり年間 平均±

SD 63.7 ± 4.9 日)、ムクノキ 573 トラップ日 (63.7 ± 4.7 日) 設置した。

ビデオ録画から、林床の落下果物を食べている動物種、1日あたりの種ごとの採食を伴う訪問個体数、訪問1回当たりの採食時間を記録した。同じ種の個体を区別できなかったため、同じ種の動物による3分以内の訪問は、同一個体による1回の訪問と見なした。イチョウについては、全果実が落下後も、落下果実が腐敗することなく多く林床に残っていた12/1~1/5の間も樹冠下に採食に訪れた動物がいたため種別にその採食訪問頻度と採食時間を調査した。

4-2-4. 動物種別の落下果実の採食訪問1回当たり採食果実数と調査木1本当たりの採食量割合の推定

採食訪問1回当たり採食果実数の調査は、イチョウとムクノキの2019年の果実落下期間に行った。調査場所は、採食動物が訪れやすい調査樹種が近くにあり調査木に近すぎない(調査木から20m~50m)の範囲に生育している調査樹種以外の樹木の樹冠下の林床を選択した。その林床に果実を置き、高さ30~50cmに設置した自動撮影カメラ(Lt1 Acorn Lt1-6210MC)で訪問動物の種類と訪問回数を記録した(図4.2.)。

採食訪問1回当たり採食果実数は、各調査日に各調査木の林床に一定数の果実を置き、数日後に確認した残存果実数との差から算定した。イチョウについては、5か所の調査地点で9/19~10/24の期間中、毎回50個ずつを設置した(全48回の調査を実施)。ムクノキについては、9か所の調査地点で10/28~12/16の期間中、毎回60個ずつを設置した(全70回の調査を実施)。各調査で同種の採食動物が複数個体訪れた場合は、採食果実数を訪問頭数で除して1回当たりの採食果実数とした。しかし、異なる種が複数個体訪れた場合のデータは破棄した。

さらに、「動物種別の結実量に対する採食量割合の推定」は、4-2-3の対象木を用いて以下のように行

った。上記で算出した、「採食訪問 1 回当たりの採食果実数」に、4-2-3 で算出した「落下果実に対する果実採食を伴う訪問頻度」と調査日数を掛けて総持ち去り果実量を算出する。さらに、4-2-2 で算出した推定結実量に対する割合から、総結実量に対する各種の持ち去り果実量の割合を推定した。

4-2-5. 糞分析

9 月から 11 月にかけてのタヌキの人為由来食物の採食の有無を確認するために、期間中に 2 週間に 1 回の頻度で、調査木周辺に存在するタヌキ（6 か所）とアナグマ（2 か所）の糞場にて新しい 1~2 個の糞の採取を行い、実験室にて分析を行った。分析では、各採食物の出現頻度を算出した。

4-2-6. 統計解析方法

果実食動物のイチョウとムクノキの落下果実の採食訪問に各調査木の環境特性が与える影響について一般化線形混合モデル（GLMM）により誤差分布はポワソン分布を仮定して解析を行った。果実食動物種別の調査木日毎の各調査木樹冠下への採食訪問頻度を応答変数として、各調査木の保護エリアからの距離、植生等による遮蔽度合と結実量を説明変数としてモデルを作成し、赤池情報量基準（AIC）が最も低いモデルを選択し評価した。調査期間はイチョウとムクノキの両方の果実の落下期間である 9 月末から 11 月末までとした。調査木をランダム因子とした。解析は統計解析ソフト R version 3.3.1（2016-06-21）で行い、一般化線形混合モデルのパッケージ「lme4」を使用した。有意水準は、全て $p < 0.05$ に設定した。

4-3. 結果

4-3-1. 落下果実の採食行動に与える影響

4-3-1-1. 調査木の樹木特性

調査対象の木 1 本当たりの結実量は、イチヨウは $14,186 \pm 4,834$ 個（平均±SD、範囲：5,127-20,342）と推定され、ムクノキは $14,546 \pm 18,384$ 個（平均±SD、範囲：1,247-48,465）と推定された。調査木の保護エリアからの距離は、イチヨウは 95.7 ± 62.8 m（範囲：1-206）、ムクノキは 79.6 ± 82.5 m（範囲：1-225）であった。調査木の遮蔽度合は、イチヨウは 1.3 ± 1.0 （範囲：0-3）、ムクノキは 1.6 ± 0.8 （範囲：0-3）であった。

4-3-1-2. 落下果実の採食行動

林床での撮影では、イチヨウとムクノキの両方でタヌキとアナグマによる落下果実の採食行動が確認されたが、ハクビシンの訪問は確認されたものの、果実の採食は確認できなかった。

イチヨウの調査木 1 日当たりの訪問頭数は、タヌキがアナグマに比べて有意に多く、ムクノキの調査木 1 日当たりの訪問頭数は、逆に、アナグマの方がタヌキより有意に多かった（表 4.1.）（ともに、 $p < 0.01$ ）。

イチヨウへの採食を伴う訪問は、タヌキは夜間（活動を始める日没と活動を終える夜明けの時間帯を含めて 18:00 から 06:00 までとした）の採食がほとんどを占め、アナグマは全て夜間の採食であった。ムクノキへの採食を伴う訪問は、タヌキ、アナグマとも全て夜間であった（表 4.1.）。

果実食動物の採食訪問に各調査木の環境特性が与える影響分析では、アナグマのイチヨウへの採食を伴う訪問の頻度は非常に少ないため Null モデルが選択された評価できなかった。タヌキのイチヨウ、

ムクノキへの採食を伴う訪問の頻度（ともに、 $p < 0.01$ ）や、アナグマのムクノキへの採食を伴う訪問の頻度には（ $p < 0.05$ ）、遮蔽度合が調査木への訪問に正の効果を与えていた。また、結実量は、どのモデルでも選択されなかった。保護エリアからの距離については、タヌキのイチヨウへの採食訪問にのみ負の影響を与えていた（ $p < 0.05$ 、表 4.2.）。

4-3-2. 動物種別落下果実の訪問 1 回当たり採食量

動物種の訪問 1 回当たり採食果実数は、多い順にイチヨウはアナグマ、タヌキ、ハクビシンで、ムクノキはアナグマ、タヌキの順であった（表 4.3.）。

4-3-3. 動物種別調査木 1 本当たりの各種の採食量とその割合

調査木 1 本当たりの、落下果実に対する年間における推定採食果実数は、イチヨウではタヌキは 171.1 ± 225.7 個（平均 \pm SD、総結実量の $1.2 \pm 1.4\%$ ）、アナグマは 4.9 ± 9.8 個（ $0.0 \pm 0.1\%$ ）、ムクノキでは、タヌキは 104.6 ± 83.9 個（ $2.8 \pm 3.1\%$ ）、アナグマは 348.3 ± 474.3 個（ $5.8 \pm 5.8\%$ ）と推定された（表 4.4.）。

4-3-4. 糞分析

タヌキおよびアナグマの糞中に含まれていた採食物は、すべて種子で、動物質や輪ゴムやビニール片などの人工物や昆虫の翅、脚等は含まれていなかった。

出現頻度の高い順に、タヌキは、イチヨウ、ムクノキ、エノキ、アナグマは、ムクノキ、イチヨウ、エノキであった（表 4.5.）。糞に含まれていた種子は、すべて破損されていなかった。

4-4. 考察

4-4-1. 都市近郊林におけるタヌキおよびアナグマの結実木選択に及ぼす要因について

イチョウとムクノキの落下果実の採食行動の調査では、タヌキとアナグマは周辺が植生等で身の隠し易い結実木を多く採食に訪れていた。これは、体サイズの大きな人間に見つからないように採食行動を行っている可能性が示唆された。しかしながら、結実木の結実量は採食訪問の頻度に影響を与えていなかった。先行研究では落下果実の採食に訪れる動物は落下果実の多い結実木の林床を多く訪れるとの報告がある (Gutián & Munilla 2010) が、この結果とは合致していない。これは、先行研究の調査地は森林地帯で大型の果実食動物が生息しているものの、樹上のクマやサル、林床のイノシシなどの大型の果実食者が生息できない日本の都市近郊林では、競争相手がほとんど存在しないため、結実量が採食動物の結実木選択要因として強く働かなかったことが考えられる。また、採食に訪れる動物にとっては落下果実の多い結実木の林床の方が採食しやすく早く空腹を満たすことが出来るはずであるが、ICU ではその条件よりも人に見つかりにくい結実木を多く訪れていた。このことは、落下果実が多く採食しやすいことよりも人間との遭遇リスク回避することを優先したことが考えられる。そのため、都市近郊林では、タヌキやアナグマにとっては落下果実の多いことによる効率的な採食よりも、人間との遭遇や発見のリスク回避することを優先したことが考えられる。

保護林からの距離は、タヌキのイチョウへの採食訪問には負の影響を与えていたが、両種のムクノキへの採食訪問には影響は与えていなかった。タヌキの行動圏は地域によって異なるが里山では平均 111ha (Saeki et al. 2007)、アナグマのオスは 189~294ha との報告がある (Tanaka et al. 2002)。ICU (約 65ha) は、両種が十分に行動できる広さであり、どの調査木も容易に移動できる範囲内にある

と考えられることから、保護エリアからの距離は訪問頻度に影響を与えなかったと考えられる。

また、調査木への採食訪問時間帯は、タヌキ、アナグマともほとんど夜間であることが分かった。しかし、これが都市近郊林における特有な採食行動かどうかは、同じ季節の両種の採食行動を、山地林と比較検証する必要がある。

都市近郊林では、すべての木に有力な種子散布者と考えられるタヌキやアナグマが訪れ、果実を持ち去っているのではなく、林床の見通しの悪い木が優先的に果実持ち去りの対象となっていることから、これらの木の種子散布効率は高いものの、この条件に合わない木の種子の散布効率は極めて低い可能性が示唆された。

4-4-2. 都市近郊林におけるタヌキおよびアナグマの果実持ち去り量について

イチョウ、ムクノキとも、タヌキとアナグマのみが林床の落下果物を採食に訪れた。調査時期における哺乳類動物相の相対密度はタヌキが 0.98、アナグマが 0.30、ハクビシンが 0.05、アライグマが 0.45 であった（上遠ら 2019）。ハクビシンは、イチョウの訪問 1 回当たりの採食量の調査時には 2 回訪れ 1 個ずつ採食していた（表 4.3）。先行研究でも巣の糞にイチョウやムクノキの種子がみられるとの報告がある（鳥居 1993、松本・浜口 1990）。しかしながら、本調査地では生息数も少なく、調査木へ採食に訪れた映像がなかったことから、イチョウとムクノキの主たる散布者ではないと言える。従って、タヌキとアナグマの間でイチョウとムクノキの持ち去り量の比較を行った。調査木 1 本当たりの落下果実に対する、各種の採食量（≒種子散布量）は、イチョウでは、タヌキはアナグマの 34.9 倍、ムクノキではアナグマがタヌキの 3.3 倍と推定された。生息個体数による採食量の違いを補正するために、両種の採食量に相対密度をかけタヌキとアナグマの同じ生息密度下での落下果実の採食量を比較すると、イチョウ

では、タヌキはアナグマの 10.7 倍、ムクノキではアナグマがタヌキの 10.8 倍の果実を採食していると推定される。このことから、タヌキはイチョウの、アナグマはムクノキの主たる種子散布者であった。また、逆にタヌキはムクノキを、アナグマはイチョウを一定程度採食していることから、それらの種子散布者と見なすことが出来る。両種とも食性は日和見的な雑食であり、秋は果実に依存している。東京西部郊外の日の出町の調査では、タヌキはヤマグワ、ムクノキなどの野生の果実よりも人間が植栽したイチョウやカキノキを、アナグマはカキノキを主に採食している（タヌキ：Hirasawa et al. 2006、アナグマ：Kaneko et al. 2006）。ICU には、イチョウは並木として多く植栽されているがカキノキはほとんど見当たらない。このため、タヌキはイチョウを、アナグマは、カキノキの代わりにムクノキの果実を主に採食したと考えられる。ムクノキの果実は、小粒のため地面の落葉や草の間に落下し覆い隠されていることが多く見つけづらいが、地面の落葉や草を押しつけて好物のミミズを探すアナグマにとっては見つけやすいことが影響している可能性がある。

今回の調査では、タヌキとアナグマの持ち去り量を推定し、調査木 1 本当たりの落下果実採食量が結実量に占める割合を算出した。採食量が総結実量に占める割合は、イチョウでは、タヌキは 1.2%、ムクノキでは、タヌキは 2.8%、アナグマは 5.8%であった。哺乳類による落下果実の持ち去り量を評価した事例はほとんど存在しないが、タイの熱帯常緑樹林で *Platymitra macrocarpa* の落下果実の持ち去り量の調査では、種子散布者であるゾウが結実量の 3.2%、種子捕食者が 23.3%、採食されなかった量が 40%との報告がある（McConkey et al. 2018）。ICU でのイチョウとムクノキの結実量に占めるタヌキとアナグマの持ち去り量の割合は、熱帯の種子散布者のゾウによる割合と同程度であった。ICU でのタヌキとアナグマの生息密度がイチョウやムクノキの供給果実資源量に比べて、低い可能性も考えられる。落下果実の持ち去り量の割合の評価について、更なる調査が望まれる。

ムクノキでは鳥による樹上での持ち去りがあるが、イチョウは基本的に鳥類による持ち去りはなく、林床でも実質タヌキによる持ち去りだけと見なせる。今回の調査により、特定の樹種についてはあるが、初めて総結実量に対するタヌキの種子散布量を評価することが出来たことは、これまでの日本の種子散布研究ではない、新規性である。

一方、タヌキは日和見的な雑食動物で (Saeki 2015)、都市においては人が廃棄した食品等も餌としており、生息環境や季節によってもその依存度は異なる (Enomoto et al. 2018、山本・木下 1994)。本調査では秋のタヌキの糞には人工物は含まれていなかった。樹木被覆率の高い ICU には果実樹木も多く、これらを主たる食物とした自然な食習慣を維持していることが示唆されたことから、人為食物の存在がイチョウやムクノキの種子散布効率を下げている可能性は存在しない。

本調査の結果から、クマやサルのような大型の種子散布哺乳類が生息できない都市近郊林では、タヌキは人間活動の影響を受けつつも大きな種子を散布する鳥類とは質的に異なる役割を担う種子散布者として十分機能していることが確認された。

表 4.1. 調査木当たり採食訪問頭数 (平均±SD)

		イチョウ		ムクノキ	
		タヌキ	アナグマ	タヌキ	アナグマ
1 日当たり		0.54±0.74	0.02±0.04	0.14±0.11	0.23±0.31
(頭/日)					
時間当たり	夜間	0.04±0.01	0.00±0.00	0.01±0.01	0.02±0.01
(頭/時)	(割合)	(99%)	(100%)	(100%)	(100%)
	昼間	0.00±0.00	0	0	0
	(割合)	(1%)	(0%)	(0%)	(0%)

表の中の(割合)には、調査木時間当たり採食訪問頭数の夜間(17:00~6:00)と昼間(6:00~17:00)の訪問頭数の割合をパーセントで表示した。

表 4.2. 動物種別採食訪問頻度に各調査木の環境特性が与える影響の GLMM 分析結果

(a) タヌキのイチョウへの採食訪問

上位モデル	項目名	推定値	標準誤差	z 値	有意確率 (p 値)	AIC
モデル 1	(切片)	-2.9268	0.3794	-7.713	1.22e-14 ***	912.9
	保護エリアからの距離	-0.5111	0.2167	-2.359	0.0183 *	
	植生等による遮蔽度合	0.9654	0.2095	4.609	4.06e-06 ***	
モデル 2	(切片)	-2.9212	0.3746	-7.797	6.33e-15 ***	914.6
	結実量	-0.1342	0.2194	-0.612	0.541	
	保護エリアからの距離	-0.5344	0.2174	-2.458	0.014 *	
	植生等による遮蔽度合	0.9587	0.2066	4.641	3.47e-06 ***	

(b) タヌキのムクノキへの採食訪問

上位モデル	項目名	推定値	標準誤差	z 値	有意確率 (p 値)	AIC
モデル 1	(切片)	-4.2213	0.7404	-5.702	1.19e-08 ***	440.6
	保護エリアからの距離	0.6420	0.3402	1.887	0.05914 †	
	植生等による遮蔽度合	1.2017	0.4194	2.865	0.00417 **	
モデル 2	(切片)	-3.1585	0.5337	-5.918	3.26e-09 ***	441.7
	植生等による遮蔽度合	0.5377	0.2887	1.863	0.0625 †	
モデル 3	(切片)	-2.3338	0.2977	-7.839	4.53e-15 ***	442.4

(c) アナグマのイチョウへの採食訪問

上位モデル	項目名	推定値	標準誤差	z 値	有意確率 (p 値)	AIC
モデル 1	(切片)	-6.029	1.552	-3.884	0.000103 ***	93.6

(d) アナグマのムクノキへの採食訪問

上位モデル	項目名	推定値	標準誤差	z 値	有意確率 (p 値)	AIC
モデル 1	(切片)	-2.5611	0.4665	-5.490	4.03e-08 ***	526.7
	保護エリアからの距離	0.7302	0.7173	1.018	0.3087	
	植生等による遮蔽度合	1.6960	0.7646	2.218	0.0266 *	
モデル 2	(切片)	-2.57651	0.521720	-4.938	7.87e-07 ***	527.6
	結実量	0.00483	0.537408	0.009	0.9928	
	植生等による遮蔽度合	1.14124	0.569737	2.003	0.0452 *	
モデル 3	(切片)	-2.6081	0.5027	-5.188	2.12e-07 ***	528.5
	結実量	-0.2661	0.5924	-0.449	0.6533	
	保護エリアからの距離	0.9163	0.8411	1.089	0.2760	
	植生等による遮蔽度合	1.9421	0.9724	1.997	0.0458 *	

上位モデルには AIC の低い上位 3 モデルの内 AIC の差が 2 ポイント以内のモデルのみ表記する。

*** $p < 0.001$, ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$, † $p < 0.10$

4.3. 訪問1回当たり採食果実数 (平均±SD)

	イチョウ			ムクノキ	
	タヌキ	アナグマ	ハクビシン	タヌキ	アナグマ
1回当たり採食個数	2.3±1.1	4.0±1.0	1.0±0.0	11.2±4.6	23.0±3.7
採食訪問頭数	33	2	2	89	8

表 4.4. 調査木1本当たり落下果実採食個数 (平均±SD)

	イチョウ		ムクノキ	
	タヌキ	アナグマ	タヌキ	アナグマ
採食個数	171.1±225.7	4.9±9.8	104.6±83.9	348.3±474.3
[割合]	[1.2±1.4%]	[0.0±0.1%]	[2.8±3.1%]	[5.8±5.8%]
(レンジ)	(12-786)	(0-32)	(22-291)	(0-1,587)

表の[割合]は採食個数が調査木の結実量に占める割合を示す。

表 4.5. タヌキとアナグマの糞から検出された種子の出現頻度 (%)

動物種	採取糞数	樹種名		
		イチョウ	ムクノキ	エノキ
タヌキ	9	100	22.2	11.1
アナグマ	8	50.0	87.5	12.5



図 4. 1. イチョウ落下果実の採食行動の撮影



図 4. 2. ムクノキの落下果実の動物訪問当たり採食量調査

第5章 タヌキの果実採食行動に与える影響の検証

：都市近郊林の人間活動と山地林のイノシシに注目して

5-1. はじめに

周食型種子散布によって植物の生息域が拡大していく一連のプロセスである周食型種子散布サイクルは2つのフェーズに分けることが出来る(図1.2.)。果実食動物が種子を母樹から離れて分散させる「種子散布フェーズ」(樹木への訪問、果実の採食、移動、排便の各ステップからなる)と、散布された種子が発芽し、実生が成長して成木になり次世代の果実を結実させる「発芽成長フェーズ」(発芽、実生の成長、結実の各ステップからなる)である(Wang & Smith 2002)。種子散布者としての各動物種の各植物種に対する種子散布者としての有効性を正確に評価するには、各フェーズの各ステップにおける有効性を調べる必要がある。特に、「種子散布フェーズ」の最初のステップである樹木への訪問と果実の持ち去りといった採食行動は、落下果実の採食量(≒種子散布量)にかかわる重要なステップである。

一般的に、動物の行動は様々な外的要因によって影響を受けることが知られている。例えば、都市では人間活動が動物の行動に影響を与えることが知られている(Ditchkoff et al. 2006, Sol et al. 2013)。都市部での人間の活動は日中が盛んな傾向があるため、一部の動物種は活動時間帯を薄明の時間帯に切り替えるか、場合によっては厳密に夜行性になることがある。(コヨーテ: McCLENNEN et al. 2001, ボブキャットやコヨーテ: Tigas et al. 2002, Riley et al. 2003)。また、採食時間については、採餌場所での人間の活動がミユビシギの採食時間を減少させたとの報告もある(Burger & Gochfeld 1991)。このことから、人間活動の影響を受けやすい都市近郊林ではタヌキの果実採食行動が、人間活動によって何らかの影響を受けている可能性がある。しかし、それを明らかにするためには、同じ季節に、

人間限活動の有無といった条件で、同じ内容の活動を比較する必要がある。

また、人間活動以外の要因も動物の採食活動には影響する。特に果実採食の場合は、果実の利用可能性が空間的および時間的に集中する (Jordano 2000) と共に、果実食動物は結実量が多い木を選択するため (Davidar & Morton 1986、Ortiz-Pulido & Rico-Gray 2000)、同所性の果実食動物の間には食物 (果実) をめぐり競争が発生する可能性がある。林冠では、果実が熟すと動物による採食と落下により利用可能量は次第に減少することから、動物が採食に適した時間は短い。その結果、異なる種が遭遇した場合には、より体サイズの大きな種が果実を独占するため (French & Smith 2005)、他方の種は採食空間や採食時間を明確に分けるといった資源分割が存在する事例が知られる (時間 : Katak 1981、場所 : Chen et al. 2012)。

一方、林床では、樹冠から完熟した果実が順次補充されるため、林冠よりも比較的長い間にわたって果実を採食できる。動物が採食に訪れると林床の果物量は一時的に減少するが、時間が経過すると落下により果実が補充される (Grünwald et al. 2010、Gutián & Munilla 2010)。しかし、林床に落ちた果実を食べる動物でも、結実量が多い木を選択する傾向がある (Gutián & Munilla 2010)。そのため、林冠と同様に大型の動物がより体サイズの小さい動物を排除して果実を採食するといった食物をめぐる競争が発生することも考えられる。

さらに、落下果実を果実食動物が採食しやすさには、植生や斜面などの林床の環境によって異なると考えられる。そのため、各動物種特有の行動特性の違いによって結実木の選択は影響を受ける可能性もある。例えば、タヌキは、竹草の茂みを強く好み、比較的急な斜面でも採食を行うことが可能である (園田・倉本 2004) ことから、他の果実食動物にとって採餌がより困難な急な斜面の結実木の林床で採餌することにより、競争を回避する可能性も考えられる。従って、林冠よりも林床での果実の採食では直接

的な競争が少なく、林床で採食する種間で明確な資源分割が発生しない可能性はあるが、より大型の動物の存在が小型の果実食動物の採食行動に何らかの形で影響を与えている可能性がある。

近年、日本の多くの地域で、大型野生動物の分布が拡大し、市街地に隣接する地域まで分布域を広げ、場所によっては都市近郊林でも大型哺乳類が生息する地域も存在する。特に、大型で雑食性のイノシシの生息範囲と個体数の両方が増加している（環境省 2015）。平地にも分布を拡大（布施 2011）して来ているイノシシが、将来都市近郊林に侵入してくることは十分に予想され、同じ雑食性であるイノシシの存在がタヌキの落下果実の採食行動に影響を与える可能性もある。

これまでタヌキの落下果実の採食行動に、人間活動や他生物種の存在、特にイノシシの採食行動から受ける影響に関する知見は得られていない。そこで、本章では、タヌキの果実採食行動に対して、都市近郊林における人間活動と山地林におけるイノシシの存在が与える影響の評価を、それぞれ行うこととした。具体的には、都市近郊林と山地林の両方でタヌキが採食することが知られる果実として、初夏に結実するサクラ類を対象に、人間活動が盛んな都市近郊林と、人間活動がほとんど見られない山地林の両地域において落下果実の採食行動を調査した。まず、山地林においてタヌキの結実木選択に影響する要因を検討するとともに、イノシシの排除実験を行うことで、イノシシの存在がタヌキの果実採食行動に与える影響について調査した。続いて、都市近郊林において、人間活動の影響が顕著に表れると考えられる果実採食行動の採食の時間帯と訪問 1 回当たりの採食時間に注目し、それらを山地林と比較することで、人間活動の影響について検証した。

5-2. 調査方法

5-2-1. 山地林での落下果実の採食行動調査

5-2-1-1. 調査地と調査木

東京の八王子市にある TFSG 内の試験林で行った。試験林内にあるヤマザクラのうち、胸高直径が 30cm 以上で、十分な量の果実が結実し、各々の個体が 30m 以上離れ、かつ周辺のヤマザクラと樹冠が重なり合っていない 11 本を調査木に選定し、同じ木を 2 年とも対象とした。

調査木の樹木特性については、落下果実量と立地環境の調査をおこなった。

調査木の落下果実量の調査は、調査木毎に、3 個のシードトラップ（受け口は 0.5 m²の円形、設置高は約 1.2m）を樹冠下に設置し、単位面積あたりの落下量を定期的（週に 1～2 回）に回収・測定した。総落下量は、各調査木の胸高断面積（BA、cm²）より既存研究の変換係数を使用して樹冠面積（CA = 0.34 × BA^{0.74}、m²）を算出し（Nakajima et al. 2015）、単位面積当たりの落下量を掛け合わせることで算出した。さらに、総落下量を回収日間隔で除すことで結実木毎の 1 日当たりの平均落下量を推定した。果実は落下後約 1 週間で果肉が乾燥または腐敗してしまうことから、落下後 1 週間は林床に果実が採食可能な状態で存在すると見なして、調査期間中の 1 日毎の林床に存在する果実量（以降、林床推定資源量と呼ぶ）を推定した。

調査木の立地環境の調査については、樹冠下の長径線上に均等に 3 か所の 1 m²方形区を設け、方形区内に存在する根元直径 1cm 以上の低木の本数を算出し、その平均を林床低木密度とした。さらに、その 3 か所の斜度をクリノメーターで測定し、その平均を林床斜度とした。

5-2-1-2. 調査期間

調査期間は、成熟した果実の落下が始まる前の5月中旬から果実の落下が確認されなくなる7月初めまでと落下果物以外の土壌動物等の採食するために動物が調査木の林床を訪れた頻度の調査期間として前後10日間を加え、2016/5/7～7/12と2017/5/6～7/16に調査を行った。2017年の調査の前にイノシシの調査地域への侵入を防止するフェンスが設置されたことで、2017年にはイノシシの侵入が大きく排除された状態である。

5-2-1-3. 落下果実の採食行動調査

樹冠下に設置した赤外線自動撮影ビデオカメラ（Bushnell製TROPHYCAM 119537C）により、動物種毎の訪問頭数および1回の撮影あたりの樹冠下での採食時間（探餌行動と採食行動のみの時間を合算した時間）を記録した。赤外線自動撮影ビデオカメラは、樹冠下の広範囲の映像が撮れるように樹幹から3～5m離れた位置に、地面からの高さ30～50cmに設置した。撮影時間は1回当たり60秒、撮影間隔は最小値1秒とした。カメラの累積稼働日数は1,402日であった（調査木当たり年間平均±SD、63.7±7.1日）。

なお、動物が訪問時に地上での採食はせず、木に登ったケースについては落下果実の採食はしていないため、採食訪問頭数にカウントしなかった。また、採食映像からは個体を個別に識別することが出来ないことから、同種の動物が連続して採食に訪れた時は、次の訪問との間が3分以上離れている場合は別訪問とした。さらに、同時に訪れた頭数は、訪問時の同じビデオ画面内で確認できた最も多い頭数とした。1頭当たりの採食量が成獣と幼獣では大きく異なることから、訪問頭数は成獣のみをカウントした。

5-2-1-4. 統計解析方法

結実木選択に及ぼす要因のうち、動物種毎に各調査木の樹木特性が日毎の採食訪問の有無に与える影響については、調査年により結実期間や量が異なることから年毎に一般化線形混合モデル (GLMM) により解析を行った。調査期間における日毎の訪問頭数はゼロのデータが多いことと、その平均と分散に乖離があったことから、モデルの誤差分布は二項分布 (リンク関数はロジット関数) を仮定した。

動物種毎の調査木別日別の採食訪問の有無を応答変数、調査木別日別の林床推定資源量、林床低木密度と林床斜度を説明変数、調査日と調査木をランダム因子としてモデルを作成し、赤池情報量基準 (AIC) が最も低いモデルを選択し評価した。分析に用いる調査木別日別の採食訪問の有無データは、次のとおり作成した。シートトラップの落下果実量の計測が昼間 (およそ 10 時~14 時の間) に行ったことから、日付の区切りを正午 (前日正午~当日正午までを当日) とすることで、1 日当たりの落下量算出を分かりやすくすると共に、採食訪問の多いと考えられる夜間の時間帯が同一日付内に含まれるようにした。

動物種間で訪問 1 回当たりの平均採食時間に違いがあるかどうかは、クラスカル・ウォリスの多重検定とウィルコクソンの順位和検定 (Bonferroni 補正) を用いて検証した。動物種によって訪問 1 回当たりの平均採食時間が調査年間で違いがあるかどうかは、ウィルコクソンの順位和検定を用いて検証した。また、マン・ホイットニーの U 検定を使用して、昼間の採食時間の割合の年ごとの違いを検定した。夜間は活動を始める日没と活動を終える夜明けの時間帯を含めて 18:00 から 05:00 まで、昼間は 05:00 から 18:00 までとした。

上記の解析は全て統計解析ソフト R version 3.3.1 (2016-06-21) で行った。なお、一般化線形混合モデル (GLMM) については、パッケージ「lme4」を、ウィルコクソンの順位和検定については、パッケージ「exactRankTests」を使用した。有意水準は、全て $p < 0.05$ に設定した。

5-2-2. 都市近郊林での落下果実の採食行動調査

5-2-2-1. 調査地と調査木

調査は東京都三鷹市の ICU にて行った。調査木は、ICU にあるヤマザクラとオオシマザクラの中から、TFSG 内の試験林の調査木と同様な条件でヤマザクラ 1 本、オオシマザクラ 4 本の計 5 本を選定した。

5-2-2-2. 調査期間

調査期間は、成熟した果実の落下期間中の 2019/5/17～6/24 に調査を行った。

5-2-2-3. 落下果実の採食行動調査

サクラ類の果実落下期間中に樹冠下に採食に訪れた動物種とその採食時間を TFSG と同様の方法で調査を行った。カメラの累積稼働日数は 183 日であった（調査木あたり平均±SD 36.6±2.8 日）。

5-2-2-4. 統計解析方法

ICU と TFSG の間でサクラ類の落下果実の昼間と夜間の採食訪問頭数の割合に有意差があるかを検定するためにフィッシャー正確確率検定を使用した。続いて、ICU と TFSG の間でサクラ類の落下果実の訪問 1 回当たりの採食時間に有意差があるかどうかを検定するために ウィルコクソン順位和検定を使用した。

上記の解析は全て統計解析ソフト R version 3.3.1（2016-06-21）で行った。ウィルコクソン順位和検定では「exactRankTests」パッケージを使用した。すべての分析で有意差の判定は $p < 0.05$ の有意水準で行った。

5-3. 結果

5-3-1. TFSG における果実食動物の落下果実の採食行動に与える影響

5-3-1-1. 調査木の樹木特性

2016 年の調査木 1 本当たりの林床推定資源量は、 $32,099 \pm 31,133$ 個（平均 \pm SD、範囲：848-114,088）と推定され、2017 年は $28,241 \pm 30,565$ 個（範囲：848-95,734）と推定された。林床の低木密度は 1.45 ± 1.20 本/ m^2 （範囲：0.00-3.67）、平均林床傾斜は 13.5 ± 9.1 度（範囲：1.0-30.0）であった。

5-3-1-2. 果実食動物の落下果実の採食行動

6 種の動物（イノシシ、アナグマ、タヌキ、アライグマ、ハクビシン、テン）が落下果実の採食に訪れた。2016 年と 2017 年の総採食時間のうち、イノシシは 56.2%（6,891 秒）と 9.7%（558 秒）、アナグマは 28.2%（3,457 秒）と 38.5%（2,206 秒）、タヌキは 10.0%（1,224 秒）と 38.0%（2,174 秒）、アライグマは 4.4%（536 秒）と 4.7%（268 秒）、ハクビシンは 1.2%（148 秒）と 0.3%（16 秒）、テンは 0%（0 秒）と 8.8%（505 秒）を占めた。両方の年で、イノシシ、アナグマ、タヌキの 3 種で全ての哺乳類の総採食時間の約 90%を占めた。従って、以降はイノシシを体サイズの大きな種として、アナグマとタヌキを小さな種として、この 3 種について解析を行った。

調査木の樹木特性のうち、2016 年は、林床推定資源量が 3 種すべての訪問率に有意な正の影響を及ぼし（ $p < 0.001$ ）、林床傾斜がイノシシとアナグマの訪問率に有意な負の効果をもたらした（ $p < 0.05$ ）。2017 年は、イノシシについては訪問が少なすぎて分析できなかったが、アナグマとタヌキについては林床推定資源量が訪問率に有意な正の効果があり（ $p < 0.01$ ）、林床傾斜は訪問率に有意な負の効果があった（ $p < 0.05$ ）。どちらの年も、林床低木密度はいずれの種の結実木選択にも影響を与えなかった（表

5.1.)。

訪問 1 回当たりの採食時間は、2016 年には、イノシシはアナグマやタヌキよりも有意に長かった ($p < 0.001$)。しかし、2017 年には、種間での採食時間に有意差はなかった (表 5.2.)。

次に、各種の 2 年間の採食時間を比較した。2017 年には、イノシシでは大幅に減少し (2016 年の値の 43%まで) ($p < 0.05$)、アナグマでは大幅に増加した ($p < 0.05$)。タヌキの採食時間の増加 (103%) は有意ではなかった。

各調査木で昼間の採食の割合を算定したところ、2016 年の平均値ではイノシシは $0.9\% \pm 2.6\%$ (平均 \pm SD) で、ほとんどの採食が夜間に行われたことを示した。タヌキの昼間の採食の平均値は $29.2\% \pm 42.9\%$ で、アナグマの平均値は $34.0\% \pm 32.5\%$ であった。2017 年のイノシシの採食は全て夜間に行われた。タヌキとアナグマも昼間に採食したが、その割合はそれぞれ $14.6\% \pm 35.0\%$ ($p < 0.05$) および $22.9\% \pm 25.5\%$ ($p < 0.01$) と大幅に減少した。

5-3-2. 落下果実の採食行動に人間活動が与える影響 : ICU と TFSG の比較

ICU ではタヌキとアナグマのみが林床の落下果物を採食に訪れたことから、TFSG のイノシシが排除された 2017 年のタヌキとアナグマの果実採食行動と比較した (表 5.3.)。両種とも ICU では昼間の採食はほとんど見られなかったが、TFSG では一定程度の採食がみられた。ICU と TFSG における昼と夜の採食訪問頭数の割合は、タヌキでは有意差がみられた ($p < 0.05$)。一方、アナグマでは有意な傾向が見られなかった ($p = 0.09$)。

続いて、ICU と TFSG における訪問 1 回あたりの採食時間 (表 5.4.) については、タヌキ、アナグマ共に TFSG の方が ICU よりも長く、有意差がみられた ($p < 0.01$)。

5-4. 考察

5-4-1. 人間活動がタヌキとアナグマの採食行動に与える影響

サクラ類の落下果実の採食行動について、人間の活動が盛んな ICU と、人間活動がほとんどない TFSG を比較したところ、昼間の採食は ICU ではタヌキは全く、アナグマは僅かしか見られなかった。一方、TFSG ではタヌキ、アナグマとも一定程度昼間の採食が見られた。また、訪問 1 回当たりの採食時間は、タヌキ、アナグマともに人間の活動が盛んな ICU の方が短かった。タヌキについては、昼と夜の採食訪問頭数の割合、訪問 1 回当たりの採食時間共に有意差が見られたが、この違いには人間活動の有無が関係していると考えられる。一般的に、人間活動が動物の活動に影響を与えていることが知られている (Oberosler et al. 2017)。また、都市に定着している動物には都市に適応するための行動の調整が広く見られる (Sol et al. 2013)。一部の動物は人間存在のリスクに敏感であり、採食時間を変更することで対応する事例が報告されている (ミユビシギ : Burger & Gochfeld 1991、アムールトラ : Kerley et al. 2002、ピューマ : Smith et al. 2015)。また、一部の動物種は活動時間帯を薄明の時間帯に切り替えるか、夜行性になることがある。(コヨーテ : McCLENNEN et al. 2001, ボブキャットやコヨーテ : Tigas et al. 2002、Riley et al. 2003、クロクマ : Beckmann & Berger 2003)。このことから、人間の活動が盛んな ICU では、タヌキは、人間活動が盛んな昼間を避けて、日暮れから夜明けまでの夜間に採食を行うことで人間との遭遇リスクを減らしたと考えられる。さらに、夜間でも人間活動が全く無くなるわけではないため採餌時間を短くすることで、人間との遭遇リスクの更なる低減を図っている可能性がある。一方、アナグマは、昼と夜の採食訪問頭数の割合に有意な傾向が、訪問 1 回当たりの採食時間に有意差が見られた。アナグマは、ICU においては人間との遭遇リスクのある昼間の採食を減らす傾向が見られ、訪問 1 回当たりの採食時間は、タヌキと同様に採餌時間を短くすることでリスクの低減を図って

いると考えられることから、タヌキと同様に人間活動の影響を受けていると思われる。

また、第4章のイチョウとムクノキの落下果実の採食調査においても、ICUでは見通しの悪い場所で採食行動を行っていることが窺われた。これらの点から、都市近郊におけるタヌキやアナグマの採食行動は山地林と比較して人間活動の影響を受けている可能性が強く示唆された。

5-4-2. イノシシの採食行動がタヌキとアナグマの採食行動に与える影響

山地林であるTFSG試験林の調査で最も頻繁に結実木を訪れた3種（イノシシ、アナグマ、およびタヌキ）については、利用可能な落下果実量（林床推定資源量）が結実木の訪問率に有意な正の効果を与えていた。果実食肉目は落下果実の多い結実木の林床を多く訪れるとの報告と一致する（Gutián & Munilla 2010）。

さらに、樹冠で果実を採食する動物と同様に（French & Smith 2005）、体サイズの小さい哺乳動物の活動は、体サイズの大きい哺乳動物、例えばイノシシの採食行動の影響を受けた事例が報告されている（Focardi et al. 2000、Kuiters et al. 2005、Barrios Garcia & Ballari 2012）。それぞれの種による採食時間帯を見ると、どちらの年もイノシシはほぼ完全に夜間に採食を行った。イノシシも本来は昼行性であるが（川道 1996）、その行動範囲は67～437ha（仲谷 2006）とされ調査地外の生息域で人間活動の影響を受けることで夜行性となり、人の出入りがほとんどない試験林内であっても夜間にのみ採食に訪れたものと思われる（Ohashi et al. 2013）。一方、アナグマとタヌキは、イノシシが多かった2016年には昼間頻繁に結実木の林床に採食に訪れたが、イノシシがほとんど訪れなかった2017年には昼間の訪問数は減少した。さまざまな同所性異種との資源競争（Di Bitetti et al. 2010、Wereszczuk & Zalewski 2015）は、狩猟や農業などの人間の活動とともに、動物が自然に活動している時間帯を変化さ

せる可能性がある (van Doormaal et al. 2015、Gaynor et al. 2018)。しかし、調査地は、人の出入りがほとんどない試験林内であることから、資源競争のために一時的なニッチ分割を行っている哺乳類の先行研究での事例のように、落下果物の周りのイノシシの存在がアナグマとタヌキの採食時間帯を変えさせたと考えられる。これは、アナグマやタヌキは基本的に夜行性の動物であるから本来の活動時間帯に移行したと思われる (川道 1996)。ただし、どちらの種も採食行動が完全に昼間になることなく夜間にも果物を採食し続けたことは他の種類の資源分割も発生している可能性がある。

1つの可能性は、採食場所の分化である。イノシシ、アナグマとタヌキの間には、訪れた結実木の周辺環境に違いが見られた。イノシシやアナグマは、落下果物に加えて、土壌中の無脊椎動物など、林床にある他の多くの餌を食べる (イノシシ：木場ら 2009、アナグマ：田中 2002、金子 2008)。一般的に、急斜面ではリターが薄いため、土壌中の無脊椎動物の数は少なくなる。その結果、イノシシやアナグマは急な斜面を避けることが考えられる。一方、タヌキは比較的急な坂道での活動にも支障がなく (園田・倉本 2004)、土壌中の無脊椎動物もあまり食べない (Hirasawa et al. 2006)。その結果、落下果物を採食に訪れるイノシシとの接触を避けるために、タヌキは、林床が急な結実木の林床をより頻繁に訪れる可能性がある。一方、2017年にはイノシシの数が少なかったため、タヌキにとっても採食しやすいより平坦な場所にある結実木を選んで訪問した可能性がある。言い換えれば、タヌキはイノシシの落下果物の採食状況に応じて、採食時間と場所を選択したと考えられる。アナグマは、イノシシと同様に土壌中の無脊椎動物などを頻繁に餌とするため (金子 2008)、イノシシがいる可能性があるにもかかわらず、林床がより平坦な結実木に採食に訪れることを選択したと考えられる。

3種の採食時間については、訪問1回当たりの採食時間は、2016年にはイノシシはアナグマやタヌキよりもはるかに長かった。また、2017年にはアナグマの採食時間が大幅に増加した (128%)。一方、タ

ヌキには変化がなかった。これは、イノシシと同じタイプの場所で落下果物を採食するアナグマは、部分的に日周シフトしたにもかかわらず、イノシシと接触する可能性を減らすために、訪問時の採食時間をより少なくした可能性を示唆している。アナグマは、イノシシとの接触を避けるために、落下果実を採食する時間帯を変更しただけでなく、採食時間も短縮した。一方、タヌキは、採食時間帯を部分的に変更するとともに、採食場所も変更した。ただし、この研究では各種のサクラ果実への食性依存度については考慮していない。そのため、食性に占めるサクラ果実の依存度は、今後の調査の必要がある、もう1つの潜在的な関連要素であると考えられる。

林床低木密度は、採食する結実木の選択に影響を与えなかった。アナグマやイノシシによる採食環境の選択に関する詳細な研究は見当たらないが、タヌキはササ藪を強く好んでいる（園田・倉本 2004）。その結果、タヌキは、大きな動物が採食するのが難しいと考えられるササ藪にある結実木を選択することで、イノシシとの接触を避けることができる。ただし、この調査では、低木の密度は全体的にそれほど高くはなく、たとえ高かったとしても、林床にはまったく低木のない場所も見られた。これは、低木の密度が（より大きな）イノシシによる訪問率と無関係となった要因かもしれない。さらに、イノシシがほとんど訪れなかった2017年にも、タヌキとアナグマは完全な夜行性にはならなかった。これは、少ないながらもイノシシの訪問があったことと、2016年まではタヌキとアナグマは昼間にも落下果実を採食してきたので、2017年もそのような行動を続けたと思われる。

この調査地を含む日本のほとんどの地域で、ヨーロッパ（Barrios-Garcia & Ballari 2012、Massei et al. 2015）と同様に、イノシシの分布範囲と個体数の両方が増加している（環境省 2015）。しかし、他の動物種に対するイノシシの増加の影響は不明なままである。この結果は、大型で雑食性のイノシシの存在（Senior et al. 2016）が、同じ食物資源を利用する多くの動物種の採食活動に影響を与えるこ

とを示唆している。さらに、アナグマとタヌキは液果果物の種子散布者であるのに対し、イノシシは主に種子捕食者で、採食に伴い種子を破壊してしまう (Koike et al. 2008)。このため、イノシシが落下果物を食べることで主要な種子散布者によって散布される種子の量は減少することが予想される。このことは、イノシシの分布範囲と個体数の継続的な増加は、ヤマザクラのような液果樹種の個体群にかなりのマイナスの影響を与えるであろうということを示唆している。

表 5.1. TSFG における動物種別採食訪問頻度に各調査木の樹木特性が与える影響の GLMM 分析結果

a. 2016 年の採食行動

(a) アナグマの採食訪問

上位モデル	項目名	推定値	標準誤差	z 値	有意確率 (p 値)	AIC
モデル 1	(切片)	-2.9763	0.2938	-9.967	< 2e-16 ***	319.7
	林床推定資源量	1.0482	0.1572	6.666	2.62e-11 ***	
	林床斜度	-0.4516	0.2260	-1.998	0.0457 *	
モデル 2	(切片)	-2.9796	0.2934	-10.156	< 2e-16 ***	320.6
	林床推定資源量	1.0123	0.1579	6.413	1.43e-10 ***	
	林床斜度	-0.5142	0.2261	-2.274	0.0229 *	
	林床低木密度	0.1738	0.1563	1.111	0.2664	

(b) タヌキの採食訪問

上位モデル	項目名	推定値	標準誤差	z 値	有意確率 (p 値)	AIC
モデル 1	(切片)	-4.1355	0.5831	-7.093	1.32e-12 ***	219.2
	林床推定資源量	0.5287	0.1588	3.330	0.000867 ***	
	林床低木密度	-0.6728	0.4638	-1.451	0.146888	
モデル 2	(切片)	-4.1308	0.6163	-6.703	2.04e-11 ***	219.3
	林床推定資源量	0.5285	0.1599	3.306	0.000945 ***	
モデル 3	(切片)	-4.1383	0.5903	-7.011	2.37e-12 ***	219.6
	林床推定資源量	0.4752	0.1604	2.963	0.00304 **	
	林床斜度	-0.6301	0.4844	-1.301	0.19336	

(c) イノシシの採食訪問

上位モデル	項目名	推定値	標準誤差	z 値	有意確率 (p 値)	AIC
モデル 1	(切片)	-3.4283	0.4385	-7.818	5.38e-15 ***	317.9
	林床推定資源量	0.7265	0.1557	4.667	3.05e-06 ***	
	林床斜度	-0.7876	0.3852	-2.044	0.0409 *	
モデル 2	(切片)	-3.4153	0.4195	-8.141	3.91e-16 ***	318.1
	林床推定資源量	0.7270	0.1553	4.680	2.87e-06 ***	
	林床斜度	-0.6565	0.3587	-1.830	0.0672 †	
	林床低木密度	-0.3925	0.2772	-1.416	0.1567	
モデル 3	(切片)	-3.3268	0.4185	-7.949	1.87e-15 ***	319.9
	林床推定資源量	0.8254	0.1511	5.463	4.67e-08 ***	
	林床低木密度	-0.4944	0.2903	-1.703	0.0885 †	

b. 2017 年の採食行動

(a) アナグマの採食訪問

上位モデル	項目名	推定値	標準誤差	z 値	有意確率 (p 値)	AIC
モデル 1	(切片)	-3.5170	0.4769	-7.375	1.64e-13 ***	330.4
	林床推定資源量	0.5727	0.1351	4.239	2.24e-05 ***	
	林床斜度	-1.1279	0.5157	-2.187	0.0287 *	
	林床低木密度	0.5987	0.3537	1.693	0.0905 †	
モデル 2	(切片)	-3.5320	0.5205	-6.785	1.16e-11 ***	331.2
	林床推定資源量	0.5801	0.1363	4.257	2.07e-05 ***	
	林床斜度	-1.0316	0.5517	-1.870	0.0615 †	

(b) タヌキの採食訪問

上位モデル	項目名	推定値	標準誤差	z 値	有意確率 (p 値)	AIC
モデル 1	(切片)	-4.5534	0.5887	-7.734	1.04e-14 ***	209.2
	林床推定資源量	0.5113	0.1690	3.025	0.00248 **	
	林床斜度	-1.1682	0.5199	-2.247	0.02465 *	
モデル 2	(切片)	-4.553044	0.588910	-7.731	1.06e-14 ***	211.2
	林床推定資源量	0.511293	0.169023	3.025	0.00249 **	
	林床斜度	-1.165132	0.537072	-2.169	0.03005 *	
	林床低木密度	-0.008444	0.374028	-0.023	0.98199	

(c) イノシシの採食訪問

データ件数が少なくエラーとなり解析できなかった。

上位モデルには AIC の低い上位 3 モデルの内 AIC の差が 2 ポイント以内のモデルのみ表記する。

*** $p < 0.001$ 、** $p < 0.01$ 、* $p < 0.05$ 、† $p < 0.10$

表 5.2. TFSG 落下果実の採食行動調査での動物種別の平均採食時間 (秒)

動物種別	2016 年		2017 年		
	平均採食時間 (秒)		平均採食時間 (秒)		
	< 範囲 >		< 範囲 >		
イノシシ	100.5 ± 89.4	a	42.9 ± 23.2	a	*
	< 4 - 445 >		< 2 - 70 >		
アナグマ	32.0 ± 24.4	b	40.9 ± 27.1	a	*
	< 3 - 104 >		< 4 - 109 >		
タヌキ	37.1 ± 30.6	b	38.1 ± 34.1	b	NS
	< 2 - 129 >		< 3 - 192 >		

表の右端の列は、ウィルコクソン順位和検定を使用した調査年間の差の検定の結果を示す。

** : $p < 0.01$ 、* : $p < 0.05$ 、NS : $p \geq 0.05$ 。調査年毎の同じアルファベット文字の種間では採食時間に有意差はない。

表 5.3. 調査木 1 本当たり採食訪問頭数 (平均±SD)

		TSFG (2017 年)		ICU	
		タヌキ	アナグマ	タヌキ	アナグマ
1 日当たり (頭 /日)		0.12±0.27	0.10±0.10	0.12±0.11	0.12±0.06
時間当たり (頭/時)	夜間 (割合)	0.09±0.08 (79.5%)	0.12±0.06 (79.0%)	0.06±0.05 (100%)	0.05±0.05 (95.7%)
	昼間 (割合)	0.02±0.03 (20.5%)	0.02±0.02 (21.0%)	0.00±0.00 (0%)	0.00±0.01 (4.3%)

表の中の (割合) には、調査木時間当たり採食訪問頭数の夜間 (18:00~05:00) と昼間 (5:00~18:00) の訪問頭数の割合をパーセントで表示した。

表 5.4. 訪問 1 回当たりの採食時間 (単位: 秒、平均±SD)

	TSFG (2017 年)		ICU	
	タヌキ	アナグマ	タヌキ	アナグマ
採食時間 (秒/回)	40.3±39.7	42.5±39.7	22.3±23.8	20.6±23.0

第6章 総合考察

6-1. 都市近郊林における種子散布者としてのタヌキの存在意義

本研究では、タヌキの種子散布について既存研究では未検証であった「種子散布量」と「糞場での実生の生存率」を調査した。加えて、都市近郊林は山地林と比べ人間活動が盛んなことから、その採食活動への影響を評価することで、都市近郊林でのタヌキによって散布可能な樹木の条件を明らかにした。

タヌキは、日本では山地林だけでなく、人の生活圏である農地、里山や都市にも広く生息し、主要な周食型種子散布者として機能しているとの報告がある（角谷・武田 1999, 2000、Koike et al. 2008）。

しかし、どんな植物の種子を散布しているのかは分かっているが、それをどれだけ散布しているか（種子散布量）は不明なままであった。一般的に、周食型種子散布植物の種子を散布する種子散布動物群は、1つの植物種に対して温帯域では複数種からなるが、種子散布動物種間での種子散布量の差異が不明なままでは、どの散布動物種がその植物種の量的に主たる種子散布動物かは分からない。残念ながら、これまで日本で動物各種の種子散布量を推定した既存報告は存在しない。そのため、本研究では種子散布動物種が限られる都市近郊林を対象に、代表的な周食型種子散布植物であるイチヨウとムクノキの落下果実の持ち去り量を推定した。その結果、タヌキはイチヨウの、アナグマはムクノキの主たる種子散布者であることが分かった（第4-4-2章）。特に、イチヨウは鳥類による種子散布はほぼ皆無のため、哺乳類のみがイチヨウの種子散布者として機能するが、都市近郊林においてはタヌキが量的には主要な種子散布者であることを、定量的に示すことができた。イチヨウの推定結実量に対するタヌキの総持ち去り果実割合は1.2%であった。日本の樹木の中で種子散布者による持ち去り割合を推定した樹種はほとんどないが、自然林のトチノキの場合はネズミに持ち去られた後、捕食されなかった種子の割合が5.4%

と推定されていることから（星崎 2009）、今回の結果はそれほど低い値ではないと考えられ、十分に都市近郊林のイチョウは種子散布の機会が確保されていると考えられる。

また、タヌキは同じ場所で繰り返し糞をする習性があり、糞場では多くの実生が発芽し成長していることは知られていた。しかし、それらの実生の生存率については分かっていないことから、散布場所としての質には懐疑的な見方もあった（中西 1994）。そこで、個々の実生の成長を追跡した結果、タヌキの糞場は、少なくとも散布後1年間は液果樹種、特にイチョウの種子の発芽や実生の生存には適した環境であることから、十分に糞場は種子散布場所として機能していることがわかった（第3章）。

さらに、人間活動の影響については、タヌキの林床での採食行動に人間の存在が与える直接的な影響と、タヌキの食性に人為食物の存在が与える間接的な影響の2つが考えられた。タヌキの採食行動への影響については、タヌキは人との遭遇リスクを減らすために、見通しの悪い場所で採食していることが示唆された。また、果実の採食が多くなる秋のタヌキの糞には人工物は含まれず、人為食物の存在が散布樹種の種子散布効率に影響を与えていないことがわかった。従って、都市近郊林においては人間活動の影響は受けつつも山地林と同様にタヌキは落下果実の種子散布者として十分機能していることが確認できた（第5-4-1章）。しかし、すべての樹木の種子がタヌキによって均等に種子が散布されるのではなく、林床の見通しの悪い樹木のほうが種子の散布効率が高いことが示唆された。

以上より、タヌキの周食型種子散布サイクルの未検証であった「種子散布量」と「糞場での実生の生存率」を評価することによって、タヌキの種子散布者としての有効性を包括的に示すことが出来たのは、従来の種子散布研究にはなかった点である。タヌキが、クマやサルなどの大型の種子散布動物が不在の都市近郊林において、これらが散布する樹種の多くを散布する種子散布者（小池・正木 2008）として果たす役割は大きく、タヌキは都市近郊林の森林生態系保全にとって重要な存在であることが示唆された。

なお、本研究においてもまだ課題が残る。樹木の実生の生存率を調べた先行研究では、生存率は発芽後1年間で大幅に低下し、2年目以降安定する樹種が多くみられる (Seiwa & Kikuzawa 1996, Masaki & Nakashizuka 2002) ことから調査期間は散布後の1年間とした。しかし、初年度の生存率が高くても、樹種によってはその後の生存率が必ずしも高くない場合があるとの報告もあり (Farris & Filigheddu 2008)、2年目以降の実生の生存も継続的に観察することができれば、種子散布者としてのタヌキの真の有効性が更に明らかになることが期待される。

また、都市近郊林には、タヌキ以外に、アナグマ、アライグマやハクビシンなどの果実食食肉目も生息している。各果実食動物の散布者としての位置づけは、どの果実を食べるかによって決まるだけでなく、生息地の植物群集やそこでの果実資源量によっても異なってくる (Perea et al. 2013)。従って、これらの果実食食肉目が都市近郊林で多様な種子散布動物として果たす役割を理解するために更なる研究が求められる。

6-2. タヌキの生息する都市近郊林が都市の緑地保全に果たす役割

都市近郊では、都市化の進展に伴い道路や宅地などにより緑地が次第に失われている。これに伴い、野生動物の生息地が減少することで、生息する生物の個体数が減少し多様性が失われている (Fahrig 2003)。道路等による緑地の分断化は生物の移動を妨げ、分断された個体群間の交流が失われることにより個体群の局所的な絶滅につながる可能性がある (Gelmi-Candusso & Hämäläinen 2019)。動物散布の植物にとっても散布動物の移動が制限されパッチ間の種子交換が妨げられることから、そのメタ個体群は負の影響を受ける。このような都市環境下において、散布距離の長い動物散布者が生息地のパッチ間の種子交換を促進する役割を担い、植物個体群を維持に貢献している事例が報告されている (都市のツグミ : Gasperin & Pizo 2012、アカギツネ : Cancio et al. 2017)。

タヌキは、森林域から都市域に至る景観の中では、それらの中間的な景観で最もよく出現する (Saito & Koike 2013)。人間活動と自然環境が入り混じったような地域、つまり緑地のパッチ化が進んだ都市近郊地域に多く生息している。本研究の調査地の一つである ICU 構内には落下果実の種子散布動物としてアナグマとタヌキが生息しているが、タヌキは、生息地から周辺の宅地との出入りが多くみられるがアナグマには見られないとの報告がある (上遠ら 2019)。また、都市近郊林でタヌキによる種子散布距離を推定した報告では (Mise et al. 2016)、平均 421 m、最大 583 m と報告されている。これらのことから、タヌキは都市近郊林間の種子の散布に貢献している可能性は高い。

しかし、本研究では、タヌキを都市近郊林内での散布者としての有効性を確認するに止まった。さらに、タヌキが1つの生息地内だけではなく、パッチ化された生息緑地間の種子交換を促進する種子散布者であることが明らかになれば、都市近郊林に生息するタヌキは周辺のパッチ化した緑地等の樹木林の維持にも貢献している事例として、その保全の重要性を示すことにつながる。従って、タヌキがパッチ

化された生息緑地間の種子交換者としての役割を果たしているかを検証することは、都市近郊におけるタヌキの種子散布者としての重要性を示す意味で今後研究すべき課題の一つと考える。また、タヌキがパッチ化された生息緑地間の種子交換者として機能すれば、タヌキが生息できる一定の広さのある都市近郊林は、散布樹種のメタ個体群を維持するソースパッチとして、都市近郊のパッチ化された緑地樹林の森林生態系の保全に重要であることを示す事例ともなる。

タヌキが生息できる一定の広さのある都市近郊林は、多様な樹種構成からなり動物散布樹種も多くみられる。しかし、動物散布樹種によって各々種子散布動物群が異なるため、樹種ごとに種子散布動物群を把握し、その持続的な保全が求められる。本研究では、林床での落下果実の種子散布に着目して散布動物群の調査を行ったが、樹上での採食による種子散布も多くみられる。例えば、イチョウは鳥散布樹種ではないが、ムクノキは鳥散布も多いことから、樹上での採食も含めた種子散布動物群の実態把握が必要となる。従って、都市近郊林の生物多様性の維持を考えていくうえでは、都市近郊林における種子散布の研究においても、被散布植物と散布動物との個々の関係を把握することに止まらず、被散布植物群と散布動物群との相互の関係を把握する種子散布ネットワークの研究を進めていくことが必要である。

多様な生物が生息する都市近郊林は、都市近郊のパッチ化された小規模な緑地樹林の森林生態系のソースパッチとしての役割を果たしており、その保全は都市の緑地全体の保全にとっても重要と考える。しかし、その樹林の多様性を維持していくためには種子散布サービスの維持が欠かせない。都市近郊林の保全はそこに生育する植物群の保全だけでなく、その植物群の維持を助ける種子散布サービスを提供する動物群全体の保全を見落としてはならない。都市近郊林だけでなく都市の緑地の保全のためにも、都市近郊林における種子散布ネットワークへの理解をさらに深めていく必要がある。

6-3. イノシシによる生態系における種子散布サービスへの負の影響について

近年、日本のほとんどの地域で、ヨーロッパ (Barrios-Garcia & Ballari 2012、Massei et al. 2015) と同様に、イノシシの分布拡大と個体数の増加が見られる (環境省 2015)。日本においては農村や都市への分布拡大に伴い、農作物の被害や家屋の浸入や咬傷事故などの生活被害の発生が問題となっている。しかし、イノシシは生息地域の生物群集構造や生態系サービスへも大きな影響を与える可能性が指摘されてきた (Barrios Garcia & Ballari 2012)。実際、第5章で述べた通り、イノシシの採食行動がタヌキの落下果実の採食に負の影響を与えていた。この調査結果は、ジェネラリスト雑食者であるイノシシ (Senior et al. 2016) の存在が、同じ食物資源を使用する他の多くの動物種の採食活動に影響を与える事例と合致している (Focardi et al. 2000、Kuiters et al. 2005、Barrios Garcia & Ballari 2012)。さらに、一般的には、イノシシは液果樹種の種子捕食者で、採食に伴い種子を破壊してしまう (Koike et al. 2008) ことから、イノシシの分布拡大と個体数の増加により液果樹種の落下果物の主要な種子散布者による種子散布量は減少することが示唆された。これまで、漠然と指摘されてきたイノシシの増加が生態系機能の低下を加速させる可能性について、本研究では初めて種子散布サービスへ負の影響を与える事例を具体的に示すことが出来た。この事例は、落下果実の採食量 (=種子散布量) にかかわる重要なステップである結実木への訪問と果実の持ち去りといった散布動物の採食行動に対して他の果実食動物種が与える影響を種子散布の視点から評価したものである。これまで、種子散布量にかかわる散布動物の採食行動に他の果実食動物種が与える影響については見過ごされてきたが、動物による種子散布の有効性を評価するうえで検証すべき事項の1つと考える。

現在日本各地で起きているイノシシの生息範囲の継続的な増加は、ヤマザクラのような液果樹木の個体群にかなりのマイナスの影響を与えることが懸念される。近年、持続可能な開発目標 (SDG's) を

達成するために重要であると考えられる生態系サービスを維持するために、様々な生態系管理戦略が実施されている (Keesstra et al. 2018a、2018b)。その中では、イノシシの資源管理計画を含め、生態系保全の観点からも野生動物をより適切に管理することが求められる。

しかしながら、イノシシは、種子散布を行う付着散布動物として知られている (Heinken et al. 2006、Dovrat et al. 2012)。また、イノシシは採食する果実種によっては種子散布者として機能しているとの報告もある (Dovrat et al. 2012、Perea et al. 2013)。このように、イノシシは種子散布に正負両面の影響を与えている。従って、その分布の継続的な拡大が、森林の再生をサポートする動物による周食型の種子散布サービスにどのように影響するかを理解するために更なる研究が必要と考える。

謝 辞

本研究を遂行するにあたり、多くの方々にお世話になりました。

本論文をまとめるにあたり、森林生物保全学研究室 小池伸介教授には、終始暖かい激励とご指導を賜りました。また、指導教官として学部生の時からご指導いただいた7年間は、研究者としての基本を身につける得難い日々となりました。ここに深謝の意を表します。

また、本論文の審査にあたり、茨城大学農学部 安江健教授、宇都宮大学 雑草と里山の科学教育研究センター 小寺祐二准教授、東京農工大学大学院農学研究院 赤坂宗光准教授、東京農工大学 農学部附属広域都市圏フィールドサイエンス教育研究センター 吉田智弘准教授には懇切にご指導をいただきました。ここに感謝の意を表します。

独立行政法人森林総合研究所 林典子博士には、多摩森林科学園での研究調査の機会を与えていただきました。また、調査に先立ち調査地をご案内いただくとともに、調査が円滑に行えるよう2年間に亘り多大な便宜を図っていただきました。厚くお礼申し上げます。

国際基督教大学教養学部アーツ・サイエンス学科自然科学部門 上遠岳彦准教授には、国際基督教大学構内での研究調査の機会を与えていただきました。また、現地での調査が円滑に行えるよう多大な便宜を図っていただくとともに、3年に亘る調査において有益なご助言と多くのご支援をいただきました。厚くお礼申し上げます。

東京都立農業高校元教諭 小川羊氏には、東京都立農業高校神代農場での研究調査の機会を与えていただきました。また、現地での調査が円滑に行えるよう多大な便宜を図っていただくとともに、調査にご同行いただいた際には有益なご助言と多くのご支援をいただきました。厚くお礼申し上げます。

景観生態学研究室 赤坂宗光准教授 並びに、森林—水圏生態学研究室 岩井紀子准教授には、ゼミなどを通じて研究に対する適切なお指摘と温かいご支援を賜りました。また、合同でゼミを開催した森林生物保全学研究室、景観生態学研究室および森林—水圏生態学研究室の方々には、研究に対する助言、調査への協力など多くのご支援をいただきました。特に、景観生態学研究室 篠田悠心博士には、統計解析方法についての的確なご助言と多くのご支援をいただきました。3研究室の皆様が、年齢の離れた私にいつも親しく接していただいたおかげで、ここまで研究を続けることが出来たものと思っています。ここに、感謝の意を表し、心からお礼申し上げます。

最後に、定年退職後、大学に再入学するというわがまを快く許し、9年間という長い学生生活を暖かく見守り、留守勝ちになった家を愛犬モカと守ってくれた妻 明子に感謝したい。

引用文献

A

Akihito, S. T., Teduka, M., & Kawada, S. I. (2016). Long - term trends in food habits of the raccoon dog, *Nyctereutes viverrinus*, in the Imperial palace, Tokyo. Bulletin of the National Museum of Nature and Science Series A, 42, 143-161.

浅川澄彦・勝田 証・横山敏孝 (1981). 日本の樹木種子針葉樹編. 150pp, (社) 林木育種協会, 東京.

B

Barrios-Garcia, M. N., & Ballari, S. A. (2012). Impact of wild boar (*Sus scrofa*) in its introduced and native range: a review. Biological Invasions, 14(11), 2283-2300.

Beckmann, J. P., & Berger, J. (2003). Rapid ecological and behavioural changes in carnivores: the responses of black bears (*Ursus americanus*) to altered food. Journal of Zoology, 261(2), 207-212.

Burger, J., & Gochfeld, M. (1991). Human activity influence and diurnal and nocturnal foraging of sanderlings (*Calidris alba*). The Condor, 93(2), 259-265.

C

Cancio, I., González-Robles, A., Bastida, J. M., Isla, J., Manzaneda, A. J., Salido, T., & Rey, P. J. (2017). Landscape degradation affects red fox (*Vulpes vulpes*) diet and its ecosystem services in the threatened *Ziziphus lotus* scrubland habitats of semiarid Spain. Journal of Arid Environments, 145, 24-34.

Chen, C. C., Sun, Y. H., Huang, S. L., & Chou, L. S. (2012). Microhabitat partitioning of frugivorous birds: exploration by a multiple correspondence analysis. *Taiwan J For Sci*, 27(1), 31-40.

Corlett, R. T. (1996). Characteristics of vertebrate-dispersed fruits in Hong Kong. *Journal of Tropical Ecology*, 12(6), 819-833.

Corlett, R. T. (2017). Frugivory and seed dispersal by vertebrates in tropical and subtropical Asia: an update. *Global Ecology and Conservation*, 11, 1-22.

D

Davidar, P., & Morton, E. S. (1986). The relationship between fruit crop sizes and fruit removal rates by birds. *Ecology*, 67(1), 262-265.

Di Bitetti, M. S., De Angelo, C. D., Di Blanco, Y. E., & Paviolo, A. (2010). Niche partitioning and species coexistence in a Neotropical felid assemblage. *Acta Oecologica*, 36(4), 403-412.

Dinerstein, E., & Wemmer, C. M. (1988). Fruits Rhinoceros eat: dispersal of *Trewia nudiflora* (Euphorbiaceae) in lowland Nepal. *Ecology*, 69(6), 1768-1774.

Ditchkoff, S. S., Saalfeld, S. T., & Gibson, C. J. (2006). Animal behavior in urban ecosystems: modifications due to human-induced stress. *Urban Ecosystems*, 9(1), 5-12.

Dovrat, G., Perevolotsky, A., & Ne'eman, G. (2012). Wild boars as seed dispersal agents of exotic plants from agricultural lands to conservation areas. *Journal of Arid Environments*, 78, 49-54.

E

Enomoto, T., Saito, M. U., Yoshikawa, M., & Kaneko, Y. (2018). Winter diet of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in urban parks, central Tokyo. *Mammal Study*, 43(4), 275–280.

F

Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), 487–515.

Farris, E., & Filigheddu, R. (2008). Effects of browsing in relation to vegetation cover on common yew (*Taxus baccata* L.) recruitment in Mediterranean environments. *Plant Ecology*, 199(2), 309–318.

Focardi, S., Capizzi, D., & Monetti, D. (2000). Competition for acorns among wild boar (*Sus scrofa*) and small mammals in a Mediterranean woodland. *Journal of Zoology*, 250(3), 329–334.

Fragoso, J. M. (1997). Tapir-generated seed shadows: scale-dependent patchiness in the Amazon rain forest. *Journal of ecology*, 519–529.

French, A. R., & Smith, T. B. (2005). Importance of body size in determining dominance hierarchies among diverse tropical frugivores 1. *Biotropica: The Journal of Biology and Conservation*, 37(1), 96–101.

布施綾子 (2011). イノシシ餌付け禁止条例施行前後におけるイノシシ出没状況の変化と住民意識. *システム農学*, 27(2), 55–62.

G

- Gasperin, G., & Pizo, M. A. (2009). Frugivory and habitat use by thrushes (*Turdus* spp.) in a suburban area in south Brazil. *Urban Ecosystems*, 12(4), 425–436.
- Gaynor, K. M., Hojnowski, C. E., Carter, N. H., & Brashares, J. S. (2018). The influence of human disturbance on wildlife nocturnality. *Science*, 360(6394), 1232–1235.
- Gelmi-Candusso, T. A., & Hämäläinen, A. M. (2019). Seeds and the city: the interdependence of zoochory and ecosystem dynamics in urban environments. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7, 41.
- González - Varo, J. P., López - Bao, J. V., & Guitián, J. (2013). Functional diversity among seed dispersal kernels generated by carnivorous mammals. *Journal of Animal Ecology*, 82(3), 562–571.
- Grünewald, C., Breitbach, N., & Böhning-Gaese, K. (2010). Tree visitation and seed dispersal of wild cherries by terrestrial mammals along a human land-use gradient. *Basic and Applied Ecology*, 11(6), 532–541.
- Guitián, J., & Munilla, I. (2010). Responses of mammal dispersers to fruit availability: Rowan (*Sorbus aucuparia*) and carnivores in mountain habitats of northern Spain. *Acta oecologica*, 36(2), 242–247.

H

- 八田洋章 (2015). 樹木の実生図鑑・芽生えと樹形形成. 文一総合出版, 東京.
- Heinken, T., Schmidt, M., Von Oheimb, G., Kriebitzsch, W. U., & Ellenberg, H. (2006). Soil

seed banks near rubbing trees indicate dispersal of plant species into forests by wild boar. *Basic and applied ecology*, 7(1), 31-44.

Herrera, C. M. (1984). A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in Mediterranean scrublands. *Ecological Monographs*, 54(1), 1-23.

Herrera, C. M. (2002). Seed dispersal by vertebrates. *Plant-animal Interactions: An Evolutionary Approach*, 185-208.

Hickey, J. R., Flynn, R. W., Buskirk, S. W., Gerow, K. G., & Willson, M. F. (1999). An evaluation of a mammalian predator, *Martes americana*, as a disperser of seeds. *Oikos*, 87, 499-508.

Hirasawa, M., Kanda, E., & Takatsuki, S. (2006). Seasonal food habits of the raccoon dog at a western suburb of Tokyo. *Mammal study*, 31(1), 9-14.

星崎和彦 (2009). トチノキ . (日本樹木誌. 日本樹木誌編集委員会編, 日本林業調査会) , 497-527.

I

池田啓・江口和洋・小野勇一 (1979). 高島におけるホンダヌキ, *Nyctereutes procyonoides viverrinus*, TEMMINCK. の行動圏利用について. *日本生態学会誌*, 29(1), 35-48.

J

Jordano, P. (2000) Fruits and frugivory. In: Fenner, M. (Ed.), *Seeds: the Ecology of Regeneration in Plant Communities*. 2nd edition. CABI Publ., Wallingford, UK, 125-166.

K

角谷知彦・武田明正 (1999). 里山におけるホンダ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.
- 角谷知彦・武田明正 (2000). 里山におけるホンダヌキの種子散布行動 (II) - 散布種子の発芽・定着状況について. 中部森林研究, 48, 5-8.
- 上遠岳彦・堀淑恵・菅原鮎実 (2019). 東京都三鷹市の都市緑地の哺乳類相とニホンアナグマ (*Meles anakuma*) の繁殖記録. 自然環境科学研究, 32, 15-20.
- Kaneko, Y., Maruyama, N., & Macdonald, D. W. (2006). Food habits and habitat selection of suburban badgers (*Meles meles*) in Japan. *Journal of Zoology*, 270(1), 78-89.
- 金子弥生 (2008). 生活史と生態-ニホンアナグマ 日本の哺乳類学2 (高槻 紀之・山極 寿一 編), 76-99. 東京大学出版会, 東京.
- 環境省 (2015). 改正鳥獣法に基づく指定管理鳥獣捕獲等事業の推進に向けたニホンジカ及びイノシシの生息状況等緊急調査事業の結果 資料 3「全国のニホンジカ及びイノシシの生息分布拡大状況調査」<https://www.env.go.jp/press/files/jp/26915.pdf>
- Kantak, G. E. (1981). Temporal feeding patterns of some tropical frugivores. *The Condor*, 83(2), 185-187.
- 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(1), 9-15.
- 勝木俊雄・大中みちる・別所康次・岩本宏二郎・石井幸夫・島田和則 (2010). 森林総合研究所多摩森林科学園の野生植物. 森林総合研究所研究報告, 9: 207-225.
- 勝田 桓・森徳典・横山敏孝 (1998). 日本の樹木種子-広葉樹編. 410pp, (社) 林木育種協会, 東京.
- 川道武男 編 (1996). 日本動物大百科 第1巻 哺乳類 I. 156pp. 平凡社, 東京.

- Keesstra, S., Mol, G., De Leeuw, J., Okx, J., De Cleen, M., & Visser, S. (2018a). Soil-related sustainable development goals: Four concepts to make land degradation neutrality and restoration work. *Land*, 7(4), 133.
- Keesstra, S., Nunes, J., Novara, A., Finger, D., Avelar, D., Kalantari, Z., & Cerdà, A. (2018b). The superior effect of nature based solutions in land management for enhancing ecosystem services. *Science of the Total Environment*, 610, 997-1009.
- Kerley, L. L., Goodrich, J. M., Miquelle, D. G., Smirnov, E. N., Quigley, H. B., & Hornocker, M. G. (2002). Effects of roads and human disturbance on Amur tigers. *Conservation Biology*, 16(1), 97-108.
- 木場有紀・坂口実香・村岡里香・小櫃剛人・谷田創 (2009). 広島県呉市上蒲刈島におけるイノシシの食性. *哺乳類科学*, 49(2), 207-215.
- Koike, S., Masaki, T., Nemoto, Y., Kozakai, C., Yamazaki, K., Kasai, S., ... & Kaji, K. (2011). Estimate of the seed shadow created by the Asiatic black bear *Ursus thibetanus* and its characteristics as a seed disperser in Japanese cool-temperate forest. *Oikos*, 120(2), 280-290.
- 小池伸介・正木隆 (2008). 本州以南の食肉目 3 種による木本果実利用の文献調査. *日本森林学会誌*, 90(1), 26-35.
- Koike, S., & Masaki, T. (2019). Characteristics of fruits consumed by mammalian frugivores in Japanese temperate forest. *Ecological Research*, 34(2), 246-254.
- Koike, S., Morimoto, H., Goto, Y., Kozakai, C., & Yamazaki, K. (2008). Frugivory of carnivores

and seed dispersal of fleshy fruits in cool-temperate deciduous forests. *Journal of Forest Research*, 13(4), 215-222.

Kuiters, A. T., Bruinderink, G. W. G., & Lammertsma, D. R. (2005). Facilitative and competitive interactions between sympatric cattle, red deer and wild boar in Dutch woodland pastures. *Acta Theriologica*, 50(2), 241-252.

L

Leishman, M. R., Wright, I. J., Moles, A. T., & Westoby, M. (2000). The evolutionary ecology of seed size. *Seeds: the Ecology of Regeneration in Plant Communities*, 2, 31-57.

M

Masaki, T., & Nakashizuka, T. (2002). Seedling demography of *Swida controversa*: effect of light and distance to conspecifics. *Ecology*, 83(12), 3497-3507.

Massei, G., Kindberg, J., Licoppe, A., Gačić, D., Šprem, N., Kamler, J. et al. (2015). Wild boar populations up, numbers of hunters down? A review of trends and implications for Europe. *Pest Management Science*, 71(4), 492-500.

松本丈人・浜口哲一 (1990). 藤沢市で発見されたハクビシンのねぐらについて. *神奈川自然誌資料*, (11), 71-74.

McCLENNEN, N. A. T. H. A. N., Wigglesworth, R. R., Anderson, S. H., & Wachob, D. G. (2001). The effect of suburban and agricultural development on the activity patterns of coyotes (*Canis latrans*). *American Midland Naturalist*, 146(1), 27-36.

McConkey, K. R., Nathalang, A., Brockelman, W. Y., Saralamba, C., Santon, J., Matmoon, U.,

Somnuk, R., & Srinoppawan, K. (2018). Different megafauna vary in their seed dispersal effectiveness of the megafaunal fruit *Platymitra macrocarpa* (Annonaceae). PLoS One, 13(7), e0198960.

McKinney, M. L. (2008). Effects of urbanization on species richness: a review of plants and animals. Urban Ecosystems, 11(2), 161-176.

Mise, Y., Yamazaki, K., Soga, M., & Koike, S. (2016). Comparing methods of acquiring mammalian endozoochorous seed dispersal distance distributions. Ecological Research, 31(6), 881-889.

宮田逸夫・小川智彦・益岡卓史・松室哲二 (1989). 島根半島築島に生息するホンダタヌキの種子散佈行動および実生に及ぼすタメフンの影響. 山陰地域研究 (自然環境) 5 : 109-120.

N

長光郁実・金子弥生 (2017). 東京都府中市の微小緑地における食肉目動物の生息状況. 哺乳類科学, 57(1), 85-89.

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(07), 651-657.

中西弘樹 (1994). 種子は広がる—種子散佈の生態学—. 255pp, 平凡社, 東京.

Nakashima, Y., Inoue, E., Inoue-Murayama, M., & Sukor, J. R. A. (2010). Functional uniqueness of a small carnivore as seed dispersal agents: a case study of the common palm civets in the Tabin Wildlife Reserve, Sabah, Malaysia. Oecologia, 164(3), 721-730.

仲谷淳 (2006). イノシシの生態とワイルドライフ・マネジメント. 植物防疫, 60(2), 55-58.

O

Oberosler, V., Groff, C., Iemma, A., Pedrini, P., & Rovero, F. (2017). The influence of human disturbance on occupancy and activity patterns of mammals in the Italian Alps from systematic camera trapping. *Mammalian Biology*, 87(1), 50-61.

Ohdachi, S. D., Ishibashi, Y., Iwasa, M. A., Saitoh, T., & Sellers, S. B. (Eds.). (2015). *The Wild Mammals of Japan 2nd ed.* (p. 506). Kyoto, Japan: Shoukadoh Book Sellers.

Ohashi, H., Saito, M., Horie, R., Tsunoda, H., Noba, H., Ishii, H., ... & Kaji, K. (2013). Differences in the activity pattern of the wild boar *Sus scrofa* related to human disturbance. *European Journal of Wildlife Research*, 59(2), 167-177.

Ortiz - Pulido, R., & Rico - Gray, V. (2000). The effect of spatio - temporal variation in understanding the fruit crop size hypothesis. *Oikos*, 91(3), 523-527.

小作明則 (2018). 多摩川中流域に残存する谷戸地形(都立農業高等学校附属神代農場)の生物多様性に関する研究と谷戸地形を利用した環境教育. とうきゅう環境財団報告書 2016-2017 年.

P

Perea, R., Delibes, M., Polko, M., Suárez - Esteban, A., & Fedriani, J. M. (2013). Context - dependent fruit-frugivore interactions: partner identities and spatio - temporal variations. *Oikos*, 122(6), 943-951.

R

Rasband W. (2014). ImageJ 1.46r. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA,

<http://imagej.nih.gov/ij/>, 1997-2014.

Riley, S. P., Sauvajot, R. M., Fuller, T. K., York, E. C., Kamradt, D. A., Bromley, C., & Wayne, R. K. (2003). Effects of urbanization and habitat fragmentation on bobcats and coyotes in southern California. *Conservation Biology*, 17(2), 566-576.

林野庁 (1984). 平地林施業推進調査報告書 (総括編), P3.

S

Saeki, M., Johnson, P. J., & Macdonald, D. W. (2007). Movements and habitat selection of raccoon dogs (*Nyctereutes procyonoides*) in a mosaic landscape. *Journal of Mammalogy*, 88(4), 1098-1111.

Saeki, M. (2015). *Nyctereutes procyonoides* (Gray, 1834) In (Ohdachi, S. D., Ishibashi, Y., Iwasa, M. A., Saitoh, T., & Sellers, S. B. eds.) *The Wild Mammals of Japan* 2nd ed. pp. 224-225. Kyoto, Japan: Shoukadoh Book Sellers.

Saito, M., & Koike, F. (2013). Distribution of wild mammal assemblages along an urban-rural-forest landscape gradient in warm-temperate East Asia. *PloS one*, 8(5), e65464.

Sakamoto, Y., & Takatsuki, S. (2015). Seeds recovered from the droppings at latrines of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides viverrinus*): the possibility of seed dispersal. *Zoological Science*, 32(2), 157-162.

Schupp, E. W., Jordano, P., & Gómez, J. M. (2010). Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New phytologist*, 188(2), 333-353.

Seiwa, K., & Kikuzawa, K. (1996). Importance of seed size for the establishment of seedlings

of five deciduous broad-leaved tree species. *Vegetatio*, 123(1), 51-64.

Senior, A. M., Grueber, C. E., Machovsky-Capuska, G., Simpson, S. J., & Raubenheimer, D. (2016). Macronutritional consequences of food generalism in an invasive mammal, the wild boar. *Mammalian Biology*, 81(5), 523-526.

Smith, J. A., Wang, Y., & Wilmsers, C. C. (2015). Top carnivores increase their kill rates on prey as a response to human-induced fear. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1802), 20142711.

Sol, D., Lapiedra, O., & González-Lagos, C. (2013). Behavioural adjustments for a life in the city. *Animal Behaviour*, 85(5), 1101-1112.

Sol, D., Trisos, C., Múrria, C., Jeliakov, A., González-Lagos, C., Pigot, A. L., ... & Pavoine, S. (2020). The worldwide impact of urbanisation on avian functional diversity. *Ecology Letters*, 23(6), 962-972.

園田陽一・倉本宣 (2004). 多摩丘陵におけるホンダヌキの下層植生構造に対する環境選択性に関する研究. *環境システム研究論文集*, 32, 335-342.

T

高槻成紀 (2017). 東京西部にある津田塾大学小平キャンパスにすむタヌキの食性. *人と自然*, 28, 1-10.

高槻成紀・岩田翠・平泉秀樹・平吹喜彦 (2018). 仙台の海岸に生息するタヌキの食性-東北地方太平洋沖地震・津波後に復帰し復興事業で生息地が 改変された事例. *保全生態学研究*, 23(1), 155-165.

田村典子・園田陽一 (2014). 東京都西部の都市近郊林における哺乳類相の急速な変化. *森林防疫*,

63(2), 15-18.

田中 浩 (2002). ニホンアナグマの生態と社会システム. 山口大学博士論文.

Tanaka, H., Yamanaka, A., & Endo, K. (2002). Spatial distribution and sett use by the Japanese badger, *Meles meles anakuma*. *Mammal Study*, 27(1), 15-22.

Tigas, L. A., Van Vuren, D. H., & Sauvajot, R. M. (2002). Behavioral responses of bobcats and coyotes to habitat fragmentation and corridors in an urban environment. *Biological Conservation*, 108(3), 299-306.

鳥居春己 (1993). ハクビシンの食性について (1). 静岡県林業技術センター研究報告, (21), 9-15.

Trakhtenbrot, A., Nathan, R., Perry, G., & Richardson, D. M. (2005). The importance of long - distance dispersal in biodiversity conservation. *Diversity and Distributions*, 11(2), 173-181.

Traveset, A., Bermejo, T., & Willson, M. (2001). Effect of manure composition on seedling emergence and growth of two common shrub species of Southeast Alaska. *Plant Ecology*, 155(1), 29-34.

Traveset, A., Robertson, A. W., & Rodríguez-Pérez, J. (2007). A review on the role of endozoochory in seed germination. In: Dennis AJ, Schupp EW, Green RJ, Westcott DA, eds. *Seed dispersal: Theory and Its Application in a Changing World*. Wallingford, UK: CAB International, 78-103.

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 (赤坂御用地と常盤松御用邸の動物相). 国立科学博物館専報, 39, 35-46.

V

van Doormaal, N., Ohashi, H., Koike, S., & Kaji, K. (2015). Influence of human activities on the activity patterns of Japanese sika deer (*Cervus nippon*) and wild boar (*Sus scrofa*) in Central Japan. *European Journal of Wildlife Research*, 61(4), 517–527.

W

Wang, B. C., & Smith, T. B. (2002). Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(8), 379–386.

Wenny, D. G. (2000). Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a neotropical montane tree. *Ecological Monographs*, 70(2), 331–351.

Wenny, D. G. (2001). Advantages of seed dispersal: a re-evaluation of directed dispersal. *Evolutionary Ecology Research*, 3(1), 37–50.

Wereszczuk, A., & Zalewski, A. (2015). Spatial niche segregation of sympatric stone marten and pine marten—avoidance of competition or selection of optimal habitat?. *PLoS One*, 10(10), e0139852.

Willson, M. F., Irvine, A. K., & Walsh, N. G. (1989). Vertebrate dispersal syndromes in some Australian and New Zealand plant communities, with geographic comparisons. *Biotropica*, 21(2), 133–147.

Y

山本祐治・木下あけみ (1994). 川崎市におけるホンダタヌキの食物構成. 川崎市青少年科学館紀要, 5, 29–34.

Yoshikawa, T., Isagi, Y., & Kikuzawa, K. (2009). Relationships between bird-dispersed plants and avian fruit consumers with different feeding strategies in Japan. *Ecological research*, 24(6), 1301-1311.