

E-1 熱帯林生態系の環境及び構造解析に関する研究

(3) 動物群集の動態に関する研究

研究代表者 国立環境研究所 椿 宜高

環境庁国立環境研究所

地球環境研究グループ 上席研究官 古川 昭雄

野生生物保全研究チーム 椿 宜高・高村 健二・永田 尚志

森林減少砂漠化研究チーム 奥田 敏統・唐 艶鴻

科学技術庁特別研究員 富山 清升

(委託先) (財) 自然環境研究センター 石井 信夫・安田 雅俊・梶元 敏也

平成5-7年度合計予算額 44,179千円

(平成7年度予算額 13,527千円)

[要旨] マレーシア熱帯低地林のひとつであるパソ試験林を中心に、小型哺乳類、クモ類および陸産貝類の群集動態の研究を行った。とくに、生息環境条件の違い（それぞれ自然林と二次林と湿地林、地上と樹冠部、カルシウムの貧富に重点をおいた）による群集組成の変化に着目してその解析を行った。小型哺乳類では、択伐後40年を経過した二次林でも、隣接する自然林に比較してリス類の種類・個体数の減少とネズミ類の個体数の相対的な増加が見られ、種多様性の回復は不完全であることがわかった。クモ類の調査では、地上でハウシグモ科、フクログモ科が多く、樹上ではハエトリグモ科とヒメグモ科が多く、地上と樹上での種類組成の違いが顕著であった。Bukit Takun及びBukit Batu Caveの石灰岩地域において陸産貝類の分布調査を行なった。その結果、石灰岩の露出地点に陸産貝類は集中して分布することがわかった。また、森林と草地の境界を境に貝類相が大きくことなり、攪乱地選好種を用いて攪乱の程度を指標化できることも示唆された。

[キーワード] 小型哺乳類、クモ類、陸産貝類、環境選好性、群集動態、個体数変動

1. マレーシア・パソ林における小型哺乳類の群集動態

(1) はじめに

マレー半島の熱帯雨林には齧歯目55種、食虫目7種、ツバイ目3種、計65種の小型哺乳類が生息し、哺乳類相全体の31%を占めている (Medway, 1983)。それら地上性小型哺乳類のほとんどの種が食物の一部もしくは大部分を落下果実に依存している (Harrison, 1954, 1961)。季節性に乏しい湿潤熱帯の森林においても、植物の繁殖フェノロジー、すなわち開花と結実にはあきらかな周期性が認められ (McClure, 1966; Medway, 1972; Whitmore, 1986; Corlett, 1990)、果実食性の鳥類がその繁殖時期を木本植物の結実期と一致させることが知られている (Wong, 1985)。落下果実の現存量の変動は、同様に地上性哺乳類においても個体の生存と繁殖活動に大きく影響していると考えら

れるが、そのような解析を可能にする大面積調査区での長期的な個体群のモニタリングは東南アジアのみならず他の熱帯地域においてもほとんどなされていない(Kemper & Bell, 1985).

また、マレーシアでは近年低地熱帯林の開発が進み、人為的攪乱(択伐)からの回復途中にある二次林が占める割合が増大している。攪乱後の森林の回復過程に連動して動物群集もまた攪乱前の状態へと回復していくと考えられるが、そのプロセスと回復を規定する要因についての知見は未だ極めて限られている(Duff, Hall & Marsh, 1984). 本研究では、択伐後約40年を経た二次林とそれに近接した一次林という遷移段階の異なるハビタットにおいて、小型哺乳類群集の構造と諸環境要因との間の関係を明らかにし、また優占種についてその個体群動態に影響する要因を明らかにすることを目的とした。

(2) 調査地および調査方法

調査は、マレーシア国ネグリセンビラン州に位置するパソ保護林内で行った。パソ保護林は、中心部の一次林と、1950年代に択伐が行われ、以後人為が加えられていない周辺部の二次林によって構成されている(Manokaran & Swaine, 1994). 一次林と二次林の境界を挟んで、南北方向500 m、東西方向200 mの10 haの調査区を設定した。一次林と二次林の面積はそれぞれ全調査区の43.2%、22.4%で、残り34.4%を季節的に林床が冠水する湿地林が占める(図1-a).

それぞれのハビタット(林分)の森林構造を記述するために胸高直径分布、ギャップ率、倒木密度の調査を行った。胸高直径分布の調査では、それぞれの林分において20 m x 20 mのコドラートを5つランダムに選び、コドラート内の胸高直径5cm以上の木本の胸高直径と位置を記録した。また、胸高直径60cm以上の大径木について調査区全域を対象として胸高直径と位置を記録した。ギャップ密度の調査では、調査区全域を5m x 5mのサブコドラートに分割し、その中心に調査者が立ったとき、天頂部が10°以上開空しているものをギャップ、10°未満を非ギャップと記録した。倒木密度の調査では、調査地全域を10 m x 10 mのサブコドラートに分割し、その中に存在する倒木を幹直径30cm以上60cm未満と60cm以上の2つのカテゴリーに分けて幹本数を記録した。

1992年5月、調査区内の一次林2 haに開口直径約0.8 m、開口面積0.5 m²の逆円錐形のシードトラップを100個設置した。シードトラップは、プロットを10 m x 10 mのサブコドラートに分割し、その四隅と対角線の交点に配置した。リターは1992年6月から毎月回収し、リターとして花または果実を含むトラップの数を記録した。

調査地全域を20 m x 20 mのコドラートに分割したそれぞれの頂点に1つずつ、合計250個の生け捕り用カゴワナ(以下トラップ)を設置した。トラップの大きさは、間口が高さ17 cm x 横17 cm、奥行が44 cmである。定期トラッピングは1992年2月から毎月中旬に行い、連続4日間を1トラッピングセッションとした。餌は、1992年2月～5月まではバナナ果実を用いたが、ブタオザル(*Macaca nemestrina*)による攪乱が頻発したため、1992年6月以降はアブラヤシ果実を用いた。一次林、二次林、湿地林の3つのハビタットにおける設置トラップ数は、それぞれ108、56、86個であった。トラッピングセッション中は毎日1回午前中全トラップを見回った。捕獲された動物は指切り法によってマーキングした。また、種、性別、繁殖状態、生長段階を記録し、頭胴長、尾

表1. 小型哺乳類の空間・時間ニッチと外部計測値

空間ニッチ			外部計測値* (mm)												体重 (g)	
時間ニッチ																
種名	科	性	標本数	HB	sd	T	sd	HF	sd	E	sd			体重 (g)	sd	
樹上性																
昼行性																
<i>Callosciurus caniceps</i>	リス科	雌	1	210		190		46		15				225		
		雄	3	198	6	203	8	47	2	15	1		232	13		
<i>Callosciurus prevostii</i>	リス科	雌	1	285		259		54		16				465		
		雄	2	255		263		57		18			438			
<i>Callosciurus notatus</i>	リス科	雌	8	199	8	186	18	44	5	15	1			250	18	
		雄	14	197	10	189	14	45	4	15	2		250	23		
<i>Callosciurus nigrovittatus</i>	リス科	雌	3	192	3	169	15	41	6	14	3			222	30	
		雄	4	206	3	192	21	45	4	16	4		235	16		
<i>Sundasciurus lowii</i>	リス科	雌	12	136	11	108	18	33	5	12	2			85	14	
		雄	7	141	8	110	9	33	6	12	2		88	12		
<i>Sundasciurus tenuis</i>	リス科	雌	0													
		雄	1	132		187		33		10			90			
夜行性																
<i>Ptilocercus lowii</i>	ツバイ科	雌	3	138	6	183	10	26	2	19	3			55	7	
		雄	0													
<i>Hylopetes spadiceus</i>	リス科	雌	1	150		145		26		15				95		
		雄	0													
地上性																
昼行性																
<i>Tupaia glis</i>	ツバイ科	雌	36	175	22	162	10	42	3	12	2			134	20	
		雄	22	181	12	161	16	42	3	14	2		150	20		
<i>Lariscus insignis</i>	リス科	雌	17	185	9	97	31	45	4	13	2			210	16	
		雄	33	191	10	110	19	46	2	14	3		211	26		
<i>Rhinosciurus laticaudatus</i>	リス科	雌	6	209	12	125	24	43	3	16	3			232	9	
		雄	12	217	7	114	24	44	2	17	3		248	24		
夜行性																
<i>Echinosorex gymnurus</i>	ジムヌラ科	雌	3	342	40	254	18	60	4	26	2			837	75	
		雄	3	362	15	249	15	62	2	26	2		867	101		
<i>Rattus tiomanicus</i>	ネズミ科	雌	12	141	13	143	15	30	2	16	2			74	15	
		雄	10	148	18	143	18	30	1	16	1		83	25		
<i>Leopoldamys sabanus</i>	ネズミ科	雌	21	226	10	358	23	45	2	25	2			331	52	
		雄	50	239	19	366	32	47	2	24	2		353	67		
<i>Maxomys rajah</i>	ネズミ科	雌	2	178		177		37		20				145		
		雄	6	190	23	184	14	39	3	20	2		158	17		
<i>Maxomys surifer</i>	ネズミ科	雌	7	167	16	169	17	38	2	19	2			141	50	
		雄	13	189	19	187	15	41	1	21	3		159	35		
<i>Maxomys whiteheadi</i>	ネズミ科	雌	7	114	14	96	7	25	1	14	2			44	9	
		雄	25	119	10	101	10	26	3	14	2		45	11		

* HB: 頭胴長; T: 尾長; HF: 後足長; E: 耳長

表2. 小型哺乳類のハビタット嗜好性。下線を付けた負の値をもつハビタットは期待値よりも捕獲数が少なかったことを示す。有意水準の大きい順に種を並べた。

			嗜好性の度合い					
種名	科	捕獲数	一次林	二次林	湿地林	G値 (補正済み)	p	
一次林を嗜好する種群								
<i>Maxomys rajah</i>	ネズミ科	106	57.5	-8.6	-12.1	72.9	< 1.0E-6	
<i>Rhinosciurus laticaudatus</i>	リス科	82	42.7	-2.9	-9.8	59.5	< 1.0E-6	
<i>Lariscus insignis</i>	リス科	164	38.5	-13.5	-7.8	34.4	< 1.0E-6	
<i>Maxomys whiteheadi</i>	ネズミ科	128	36.5	-10.3	-11.5	29.4	< 1.0E-6	
<i>Sundasciurus lowii</i>	リス科	45	22.2	-3.6	-5.7	25.7	< 1.0E-5	
<i>Callosciurus notatus</i>	リス科	142	30.4	-11.3	-8.0	22.3	< 1.0E-4	
<i>Tupaia glis</i>	ツバイ科	365	27.3	-25.1	7.7	19.6	< 1.0E-4	
一次林と二次林を嗜好する種群								
<i>Maxomys surifer</i>	ネズミ科	379	54.8	41.5	-48.0	96.7	< 1.0E-6	
<i>Leopoldamys sabanus</i>	ネズミ科	945	44.9	79.6	-90.1	68.9	< 1.0E-6	
嗜好性のない種群								
<i>Echinosorex gymnurus</i>	ジムヌラ科	88	-6.3	7.2	0.7	3.2	> 0.2	
<i>Rattus tiomanicus</i>	ネズミ科	30	-2.6	0.3	3.0	1.4	> 0.4	
不明								
<i>Callosciurus nigrovittatus</i>	リス科	21	-0.1	-1.7	3.3	2.8		
<i>Callosciurus caniceps</i>	リス科	4	0.3	0.1	-0.3	0.1		
<i>Ptilocercus lowii</i>	ツバイ科	4	0.3	0.1	-0.3	0.1		
<i>Callosciurus prevostii</i>	リス科	3	2.5	nil	nil	nil		
<i>Sundasciurus tenuis</i>	リス科	2	0.1	nil	0.4	nil		
<i>Hylopetes spadiceus</i>	リス科	3	2.5	nil	nil	nil		

長、後足長、耳長、体重を計測した。小型哺乳類の分類はCorbet & Hill (1992)に従った。

(3) 結果

ハビタットの構造

二次林では、一次林と比較して胸高直径5-10 cmおよび10-15 cmの小径木の密度が高かった (図2-a)。大径木の密度は胸高直径 60-70 cmで一次林より高かった(図2-b)が、70 cm以上では少なかった(図1-b)。胸高直径70 cm以上の大径木の密度は、一次林、二次林、湿地林でそれぞれ、22.9, 9.4, 14.0 本/haであった(図1-b)。湿地林では、小径木の胸高直径の分布パターンは二次林と類似していたが、大径木のパターンはむしろ一次林に類似していた (図2-a, b)。倒木密度は、幹直径が30 cm以上では各ハビタット間で違いはみられなかった(G検定, $p > 0.1$)が、幹直径60 cm以上では図1-cに示すように一次林で有意に高かった(G検定, $p < 0.05$)。ギャップ率は、1992-1995年までの4年間つねに一次林で高く($7.18 \pm 5.01\text{SD}\%$)二次林で低かった($2.49 \pm 0.44\text{SD}\%$)。湿地林では、 $9.64 \pm 52.05\text{SD}\%$ とギャップ率は平均して最も高かった。1995年6月強風によって大量の倒木が発生し、1995年のギャップ率は各林分で上昇した。一次林では、樹高30 m以上の高木が隣接する木々を巻き込んで大きなギャップができたが、二次林ではそのようなことはなかった。

小型哺乳類の群集構造とハビタット選好性

1992年2月～1996年1月までの48ヶ月間の定期トラッピングで、7目8科22種の哺乳類が捕獲された。うち、成体の平均体重が1 kg未満の小型哺乳類は17種で、そのうち齧歯類は14種ともっとも主要な種群であった。表1に14種の小型哺乳類の外部計測値を空間および時間ニッチェとともに示す。昼行性の動物は主にリス類とツパイによって、夜行性の動物は主にネズミ類によって構成されていた。

表2は17種の小型哺乳類について、2年間の各ハビタット内の総捕獲数の値を用いて、調査区内に含まれる一次林、二次林、湿地林の3つのハビタットの選好性をみたものである。表中で数値に下線をつけた負の値は期待値よりもより捕獲数が少なかったことを表す (G検定)。小型哺乳類は3つの種群、すなわち一次林を選好する種群、一次林と二次林を選好する種群、選好性のない種群に分類された。図4にはそれぞれの種群のうち主要な種について250箇所の各トラップサイトにおける総捕獲数を示した。一次林を選好する種群は7種よりなる。樹上性、地上性を問わず、すべてのリス類とツパイ(*Tupaia glis*)はこの種群に属していた。一次林と二次林を選好する種群は、この森林の小型哺乳類相のなかで最も優占する2種のネズミによって構成されていた。また、選好性のない種群はネズミ1種(*Rattus tiomanicus*)とジムヌラ1種(*Echinosorex gymnurus*)を含んでいた。他の6種については捕獲個体数が少なく統計的な解析ができなかった。

図5にそれぞれのハビタットごとの群集の組成を示す。一次林、湿地林では、リス類がそれぞれ22.7%, 20.1%を占めていたが、二次林では6.5%を占めるにすぎなかった。逆に、二次林ではネズミ類の占める割合が79.5%と高く、一次林、湿地林ではそれぞれ61.6%, 55.2%を占めるにすぎなかった。また、ツパイは湿地林で優占度が高かった。3つのハビタットにおける哺乳類の密

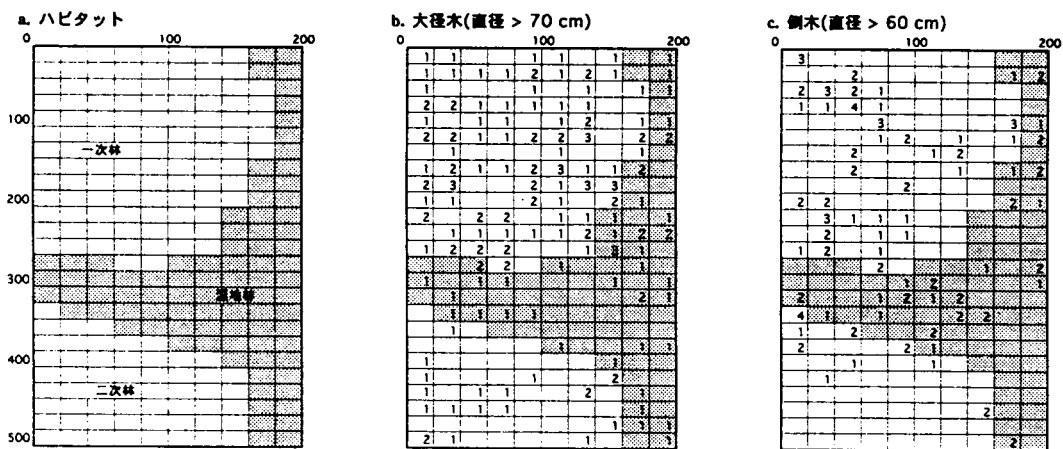


図1: 調査地各ハビタットの配置と環境特性. a: 遷移段階および水分条件, b: 大径木の分布, c: 倒木の分布.

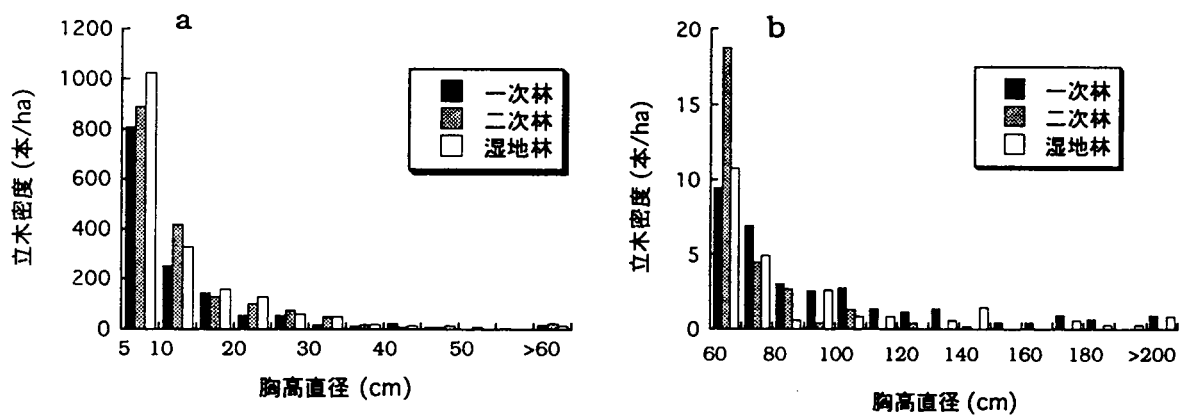


図2. 各ハビタットにおける木本植物の胸高直径分布. a: 小径木(胸高直径 > 5 cm), b: 大径木(胸高直径 > 60 cm).

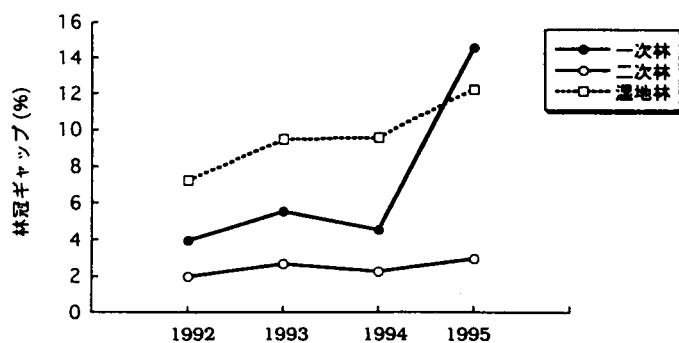
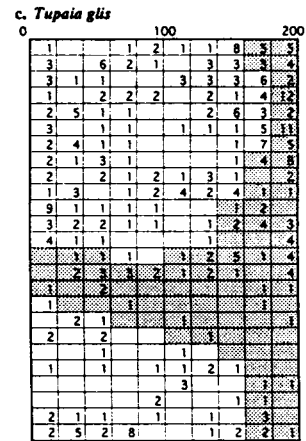
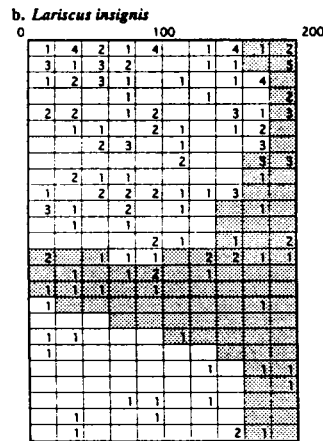
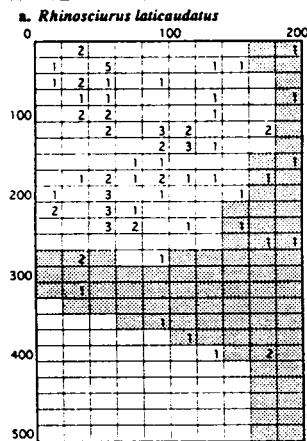
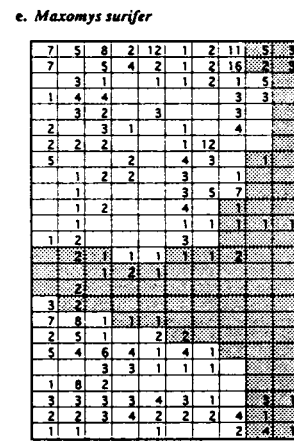
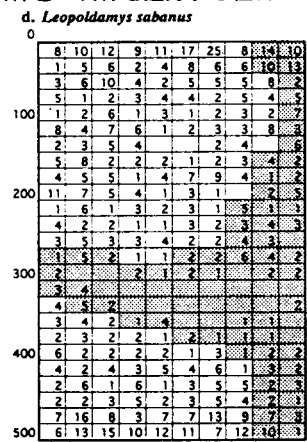


図3. 各ハビタットにおけるギャップが占める割合の経年変化.

一次林を選好する種群



一次林と二次林を選好する種群



選好性のない種群

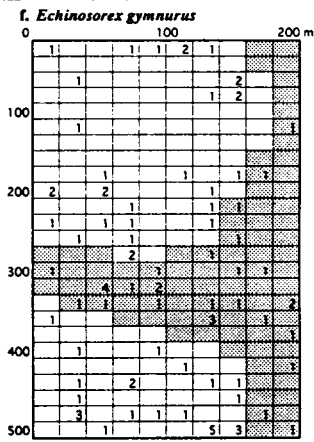


図4. ハビタット選好性による小型哺乳類の分類と主要な種の分布パターン。

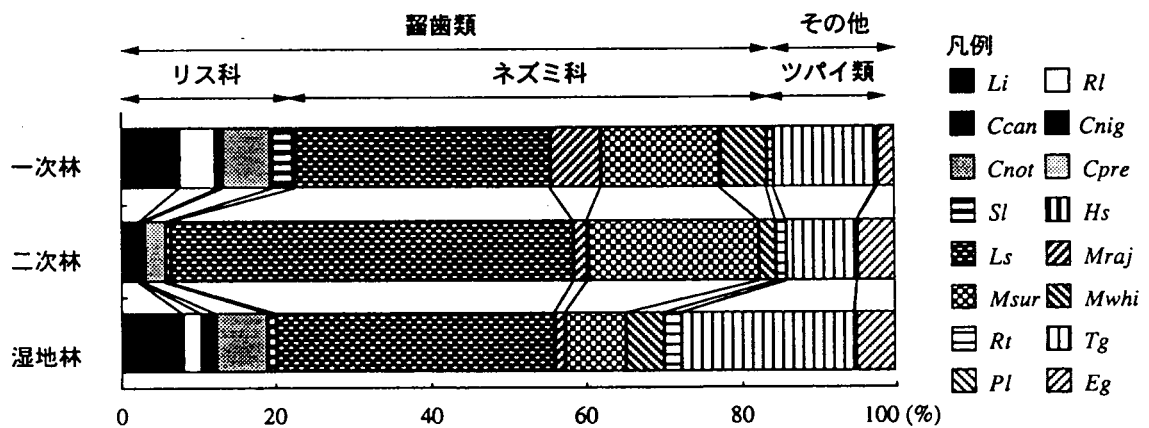


図5. 各ハビタットにおける小型哺乳類の種組成. Li: *Lariscus insignis*; Rl: *Rhinosciurus laticaudatus*; Ccan: *Callosciurus caniceps*; Cnot: *C. notatus*; Cpre: *C. prevostii*; Sl: *Sundasciurus lowii*; Hs: *Hylopates spadiceus*; Ls: *Leopoldamys sabanus*; Mray: *Maxomys rajah*; Msur: *M. surifer*; Mwhi: *M. whiteheadi*; Rt: *Rattus tiomanicus*; Tg: *Tupaia glis*; Pl: *Ptilocercus lowii*; Eg: *Echinosorex gymnurus*.

度は一次林(13.2 捕獲数/ha/月), 二次林 (10.1), 湿地林 (7.2)の順に低下した。種多様度指数 (H') は, 一次林 (3.01), 湿地林 (2.83), 二次林 (2.21)の順に低下したが, 出現種数では一次林17種 (100%)に対して, 二次林, 湿地林とも14種 (82%)であった。

*Leopoldamys sabanus*の個体群動態

図6, 7にパソ保護林の小型哺乳類群集の中で最も優占する種である*Leopoldamys sabanus*の雄雌の個体群動態と個体の加入・消失, およびそれらに影響すると考えられる植物フェノロジーを示す。ただし, 先述のように本種は一次林, 二次林にかかわらず生息するので (表2), 以後の解析には調査区内における全捕獲個体数を用いる。また, 最小個体数とは, 2ヶ月以上のブランクにおいて再捕獲された場合その期間に調査地にいなかったとみなすが, 生存はしていたことが確かな個体の数を意味し, 局所個体数とは, その月の捕獲個体数にその月は捕獲されなかったが前後の月に捕獲された個体の数を加えたものである (非暴露個体の補正)。最小個体数は個体の移出や死亡を解析するときのよい指標であり, 局所個体数はその場所の資源の変動に影響されて推移する個体群密度のよい指標である。トラッピングによって得られた捕獲個体の生育段階と体重の関係から, *Leopoldamys sabanus*については240 g未満の個体を幼体と定義した。

植物の開花は2-5月頃に大きな山をもち, 10月に小さな山をもつきれいな二山のパターンを示した。これに対し, 結実のパターンは毎年11月~翌年2月にかけてやや少ない時期がある他は, 1年以内の周期よりもそれ以上の周期で変化しているようにみえた (図6-a, 7-a)。

1992年2月~1995年11月までの期間, *Leopoldamys sabanus*の局所個体数の変動は, 雄雌とも比較的小さく安定していた (図6-b, 7-b)。しかしながら雄の個体数は, 調査期間の前半 (~1994年1月)までは比較的高密度で維持されていたが, それ以降やや減少し低いレベルで推移した。雄の局所個体数の変化は落下果実量の密度と強い相関を示した($p < 0.05$)が, 雌ではそのような傾向はみられなかった。一方, 雌の個体数は, 1995年1月までは比較的安定していたが, 1994年2月に激減し, その後ゆっくりと回復に向かった。成体の新規加入は年間を通してほぼ一定していたが, 幼体の出現時期は毎年4-8月に多くなった。幼体が出現する時期は, 図6-a, 7-aに示した落下果実量の指数がおよそ7を超えた時期と一致していた。

図6-c, 7-cはある月に新規加入した個体の集団が, その後どのように消失していくかを示したものである。雄雌ともに複数の個体が同時に消失する時期がいくつか認められた。個体の同調的消失は, 雄では1992年10月, 1993年10月, 1994年2月, 8月, 1995年2月に起き (図6の縦のライン), それらは果実の落下量が落ち込んだ時期に一致していた。一方雌では, 個体の消失は1993年7月, 1994年8月, 1995年2月に起き, 最後の2つは雄と同じ時期であった (図7の縦のライン)。雌では, 個体の消失が比較的少ない時期と多くの個体が同時に消失する時期が交互に訪れた。この場合, 元からいた個体が消失する時期に先立って, 新規加入が増加した (図7-c)。

(4) 考察

小型哺乳類群集の構造を規定する要因

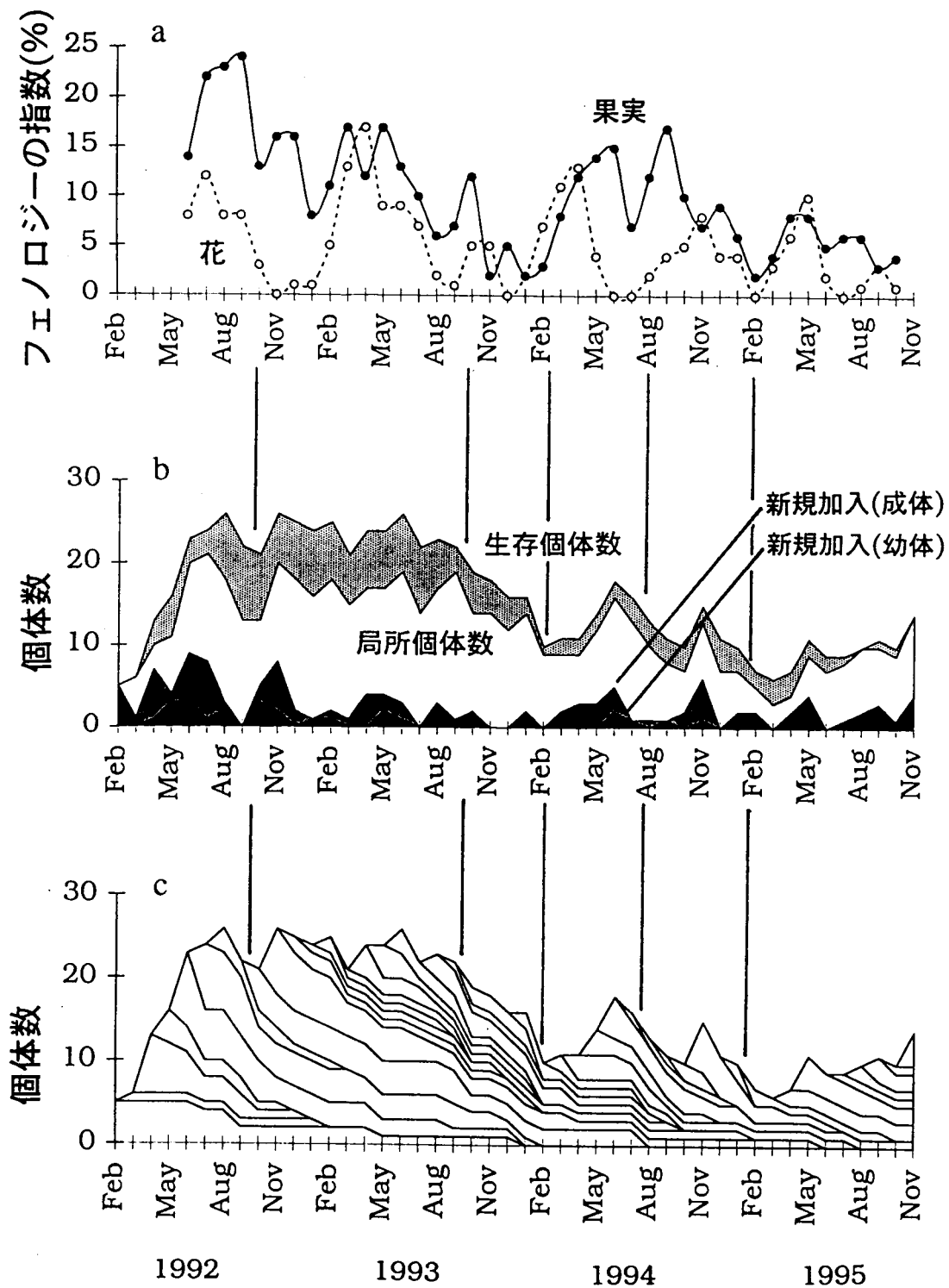


図6. 植物フェノロジーと *Leopoldamys sabanus* の雄の個体群動態。a: パソ保護林の植物の繁殖フェノロジー、フェノロジーの指数として花または果実が入っていたトラップの割合を示す、b: 個体数の変動、c: 同じトラッピングセッションに加入した個体の消失パターン。

本調査地における一次林と二次林の小型哺乳類群集の大きな違いは、第一に小型哺乳類の密度が二次林では一次林の77%に低下していること、第二に二次林においてリス類の相対密度が極めて低く、逆にネズミ類が占める割合が相対的に高いことである(図5)。これは一次林を選好する種群7種のうち5種をリス類とツパイが占めていることによる(表2)。マレーシアの熱帯林における小型哺乳類のハビタット選好性はすでにKemper & Bell(1985)によって議論されているが、彼らが扱った種数は優占する数種のみであり調査期間が短いため信頼性に乏しかった。その点、今回、長期にわたる継続調査によって、パソ保護林の林床を利用する小型哺乳類の65%に当たる11種の小型哺乳類について、それらのハビタット選好性が明らかにされたことは特筆に値する。

一次林と比較したときの二次林の環境特性として、(1)大径木の密度が低い、(2)小径木の密度が高い、(3)倒木の密度が低い、(4)ギャップ率が低いことが挙げられる(図1, 2, 3)。すなわち、二次林とは垂直方向の森林構造が未発達で、水平方向にはより均質性が高く、攪乱の頻度が少ないハビタットである。また図2から、伐採後約40年を経た現在でも森林を構成する植物はまだ十分成熟していないと考えられるので、二次林においては果実の生産量も少ないと推察される。Johns(1986)は、果実・葉食性の霊長類の採食行動を択伐前後で比較し、択伐によって利用可能な果実量が減少したことで、移動と採食に費やされる時間が増加し、森林の階層構造におけるそれぞれの種の利用場所の多様性が減少したと報告している。樹上性リス類においては森林の階層構造に応じてそれぞれの種がすみわけをしていることが知られている(Harrison, 1962; MacKinnon, 1978; Tamura, 1993)。二次林において森林の垂直構造がより単純であることが、餌資源の少なさとあいまって、樹上性リス類の種数ならびに個体数の減少をもたらしているのであろう。また、倒木は地上性の小型哺乳類に隠れ場や巣場所を提供し、キノコや昆虫の発生を増加させる(Lavelle & Pashanasi, 1989)。果実食性の強い(Harrison, 1954, 1961)地上性リス(*Lariscus insignis*, 図4-b)やツパイ(*Tupaia glis*, 図4-c)では餌資源量と巣場所の密度が制限されていることが個体数を低下させる要因であるかもしれない。二次林において昆虫食の強い(Medway, 1983) *Rhinosciurus laticaudatus* (図4-a)の密度が低いのも巣場所や餌資源量(この場合は小型の無脊椎動物)の少なさに原因があると考えられる。

*Leopoldamys sabanus*の個体群動態を規定する要因

*Leopoldamys sabanus*の雄の個体群密度は落下果実の現存量と正の相関があった。また、個体の消失の時期が落下果実の現存量が落ち込むときに起こることが明らかとなった。これらの事実から、雄個体の移出入率または死亡率が果実の落下量に影響されることを示している。雄雌ともに幼体の出現時期は果実が豊かな時期とほぼ一致していた(図6-a, 7-a)ことは、雌の発情が食物条件に影響されている可能性を示唆しており、交尾可能な雌の密度の変化に応じて雄個体の移出入が起きているのかもしれない。

また、性の違いによって個体の消失の時期と頻度が異なることが明らかとなった(図6-c, 7-c)。雌ではより頻繁に移出入が起きるのに対して、雄ではおよそ年に1回、個体群の更新が起こった(1993年7-8月, 1994年7月)。また図7-cから、多くの雌個体が雄よりも長期間安定して生存してい

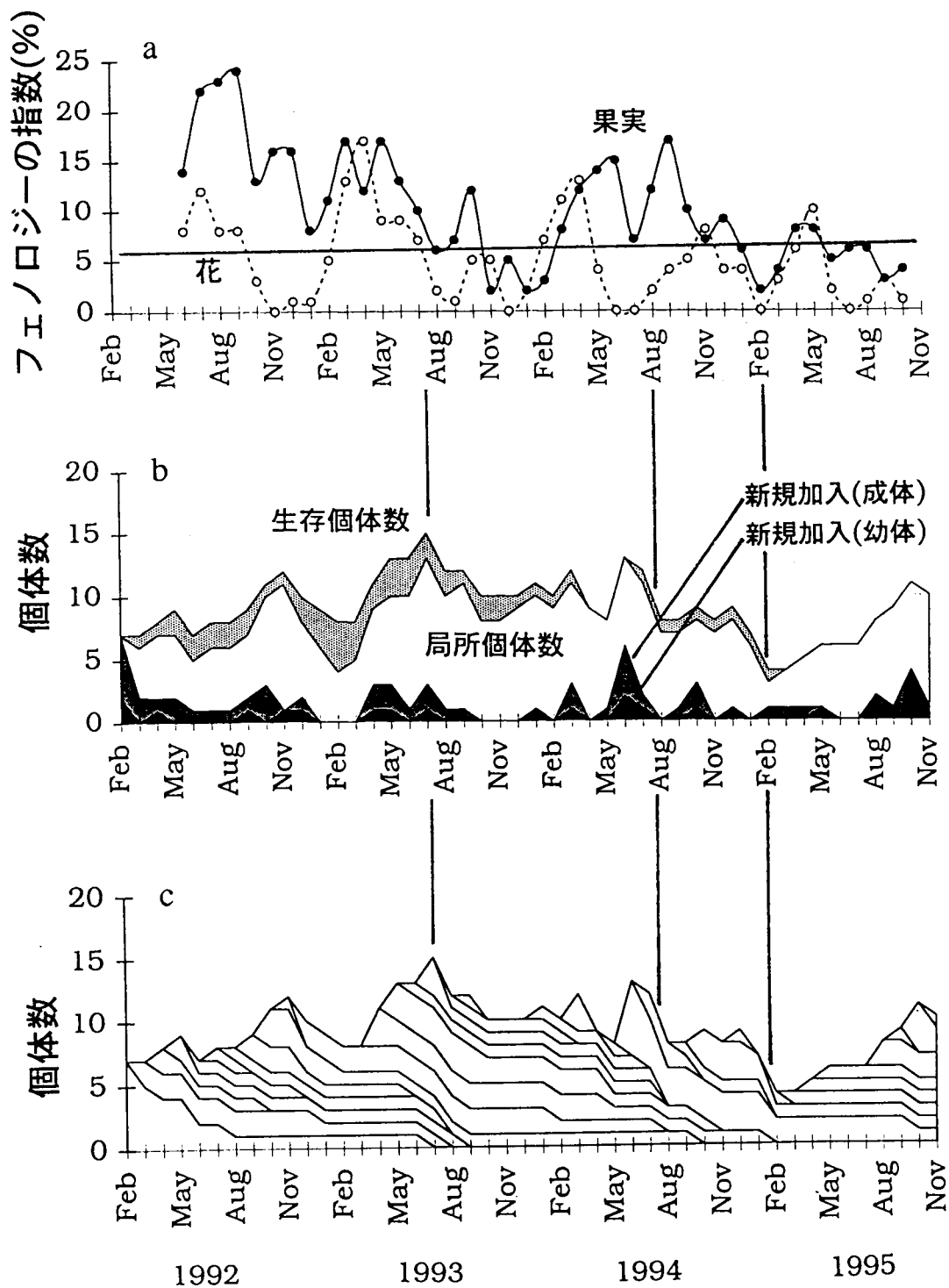


図7. 植物フェノロジーと *Leopoldamys sabanus* の雌の個体群動態. a: パン保護林の植物の繁殖フェノロジー, フェノロジーの指数として花または果実が入っていたトラップの割合を示す, b: 個体数の変動, c: 同じトラッピングセッションに加入した個体の消失パターン.

ることが読みとれる。これらの個体は他個体と重複の少ない安定したホームレンジを占有していることがトラッピングとテレメトリのデータの蓄積により明らかとなっている。さらに、落下果実量の変動が雌の個体群に与える影響は少なかった。以上のことから、雌にとって最も重要な資源はホームレンジとして確保できる土地であると考えられる。逆にこのことが一定面積内に存在する雌の個体数の安定に寄与しているのであろう。

雌の個体群において、古い個体が消失し新しい個体と置き換わるのは、新規加入が増加した直後であった(図7-c)。古い個体の多くは経産個体であるので、出産と育児がもたらした衰弱による死亡、または衰弱個体に対して外から侵入した若い雌によるホームレンジの乗っ取りが行われたのかもしれない。ごく稀に、同一のトラップで雌親と幼体が捕獲され、当該雌親の消失後同じ場所に子が定着することが確かめられており、子によるホームレンジの継承が行われている可能性がある。

(5) 引用文献

- Corbet, G.B. & J.E. Hill, *The mammals of the Indomalayan region: a systematic review*. Oxford University Press, New York (1992)
- Corlett, R.T., *Flora and reproductive phenology of the rain forest at Bukit Timah, Singapore*. *Journal of Tropical Ecology* 6:55-63 (1990)
- Duff, A.B., R.A. Hall & C.W. Marsh, *A survey of wildlife in and around a commercial tree plantation in Sabah*. *The Malaysian Forester* 47:197-213 (1984)
- Harrison, J.L., *The natural food of some rats and other mammals*. *Bulletin of the Raffles Museum* 25:157-165 (1954)
- Harrison, J.L., *The natural food of some Malayan mammals*. *Bulletin of the National Museum of Singapore* 30:5-18 (1961)
- Harrison, J.L., *The distribution of feeding habits among animals in a tropical rain forest*. *Journal of Animal Ecology* 31:53-63 (1962)
- Johns, A.D., *Effects of selective logging on the behavioral ecology of West Malaysian primates*. *Ecology* 67:684-694 (1986)
- Johns, A.D., *Effects of "selective" timber extraction on rain forest structure and composition and some consequences for frugivores and folivores*. *Biotropica* 20:31-37 (1988)
- Kemper, C. & D.T. Bell, *Small mammals and habitat structure in lowland rain forest of Peninsular Malaysia*. *Journal of Tropical Ecology* 1:5-22 (1985)
- Lavelle, P. & B. Pashanasi, *Soil macrofauna and land management in Peruvian Amazonia (Yurimaguas, Loreto)*. *Pedobiologia* 33:283-291 (1989)
- McClure, H.E., *Flowering, fruiting and animals in the canopy of a tropical rain forest*. *The Malayan Forester* 29:182-203 (1966)
- MacKinnon, K.S., *Stratification and feeding differences among Malayan squirrels*. *Malayan Nature Journal*

30:593--608 (1978)

- Manokaran, N. & M.D. Swaine, Population dynamics of trees in dipterocarp forests of Peninsular Malaysia. Malaysian Forest Records No.40. Forest Research Institute Malaysia, Kepong. Kuala Lumpur (1994)
- Medway, L., Phenology of a tropical rainforest in Malaya. Biological Journal of the Linnean Society 4: 117-146 (1972)
- Medway, L., The wild mammals of Malaya (Peninsular Malaysia) and Singapore, 2nd ed, reprinted with corrections. Oxford University Press, Kuala Lumpur (1983)
- Tamura, N. & H.S. Yong, Vocalizations in response to predators in three species of Malaysian *Callosciurus* (Sciuridae). Journal of Mammalogy 74:703-714 (1993)
- Whitmore, T.C., Tropical rain forests of the Far East (2nd ed., ELBS ed.). Oxford University Press (1986)
- Wong, M.A., Patterns of food availability and understory bird community structure in a Malaysian rain forest. PhD thesis, University of Michigan (1982)

2. 半島部マレーシア石灰岩地域の熱帯林における陸産貝類群集

(1) はじめに

生物的多様性は、おおまかに分類して生態系多様性・種多様性・遺伝的多様性の3つのカテゴリーから論じられることが多い。現在、マレーシア半島部熱帯林において、陸産貝類を指標生物として、群集構造の解明と種多様性の研究をおこなった。

陸上軟体動物は砂漠から極地にいたるまで、生態的にも地理的にも多種多様に適応放散している。現在、約2万種の陸産貝類が記載されているが、分布が極在するため、そのほとんどは絶滅危惧種とみなされており、ワシントン条約指定種もある。日本のレッドデータブックにも108種（日本産約800中）が掲載されている。反面、人為的攪乱地に好んで生息する種も存在する。また、移動能力が低いため、各個体の生息域が他の動物群に比べて非常に狭く、小面積の地域で、群集構造の分析ができる利点も持っている。このような特性から、調査対象地域の種多様性を分析するには非常に多くの情報を提供してくれる動物群である。また、陸産貝類は、他の動物群に比して極端に移動能力に劣るため、集団間の個体のやりとりとそれに伴う遺伝的交流が極端に低く、種分化や集団間の遺伝的分化も著しい。陸産貝類ではオナジマイマイやヨーロッパモリマイマイが集団遺伝学の研究対象動物としてよく知られており基礎的研究の情報も豊富である。このため遺伝的多様性を研究する動物群としても適している。

熱帯林における陸産貝類群集の研究は非常に少なく、熱帯林の陸産貝類の種多様性を現定している要因分析に関する研究例も少ない。マレーシア半島部熱帯林で陸産貝類を指標生物とした種多様性と群集構造の調査を行った。熱帯雨林地域では土壤中のK, Ca, Mg等の溶脱が激しく陸貝の殻形成に必須のCaが恒常的に不足している。半島部マレーシアの地質の大半はCaの少ない花崗岩で形成されており、残存的に石灰岩地域が所々に分布している。花崗岩地域のパソー保護林とウル・ゴンバック保護林で調査を行った結果、花崗岩地域の平地熱帯林での陸貝生息密度は極端に低いことがわかった。また、石灰岩地域として、Bukit Takun地区とBukit Batu Cave地区で陸産

貝類群集の調査を行った。両地域共に、花崗岩を母岩とする地域に孤立した石灰岩の丘で、比較的白然林が残っている。両地域は隔離され石灰岩地域であり、同種でもある程度の分化が予測される。また、狭い地域に隔離された個体群の遺伝的多様性の調査対象としても適している。

(2) 材料および方法

調査は、両地域の陸産貝類相を記載することに重点をおいた。各種の生息状況を記録することにより、種ごとのマイクロハビタットの解明をめざした。また、生息環境中のCa量が陸産貝類の種多様性を決定している重要な要因ではないかと予測し、石灰岩の岩体から10mおきに調査区をもうけ、石灰岩から離れるにしたがって、種多様性がどのように変化するかを調査した。また、生息環境の人為的攪乱の程度も重要な要因と考え、林縁部を基点として、林内と林外の両方向にベルト状に1mおきに方形区を設けて、陸産貝類の生息密度の遠いを比較した。

陸産貝類の遺伝的多様性を調査する意味で、液浸標本からDNAを抽出し両方の地域に生息する陸産貝類の種を用いて個体群間の比較を行った。DNAの抽出法には種々の手法があるが、陸産貝類では、種々条件の組織からDNAを抽出する必要がある、適用範囲の広いSDS - フェノール法が適していることがわかった。さらに、PCR法でDNAの特定遺伝子部位を増幅し、ごく微量のDNAから個体間多型を検出できる方法を開発した。これには、1990年に発表されたRAPD法を応用してみた。RAPD法とは、数10個のDNA塩基からなるプローブDNAを用いて遺伝子の特定塩基配列部位を数100方倍に増幅する手法である。このため、陸産貝類のような十分な資料が得られず、微量のDNAを分析しなければならない場合に適している。どのプローブが分析に適しているかは種によって異なるため、種々のプローブを用いて、分析に適したプローブを選定する実験を行った。

(3) 結果と考察

動物相調査の結果、石灰岩地帯には、花崗岩地に比較して、多種多様な陸貝が生息しており、種数・個体数ともに非常に豊富であることがわかった。特に、前鰓類に属する種が多いことが特徴である。特に、*Opisthostoma*種群は非常に奇妙な形態をもつ前鰓類に属する種であるが、これまでどのような生態型なのかまったく知られていなかった。今回の調査で、本種群、石灰岩地の岩の表面にのみ生息することが判明した。陸貝の生息種数は石灰岩地から離れるに従い、激減する。これは、特定種の個体数でも同じ傾向があった。すなわち、熱帯林においては、陸産貝類の種多様性には、生息環境のCa量が重要な因子であることが示唆された。今後、生息地の土壌中のCa量を実測し、陸産貝類群集の種多様性と関連性を調査してみる必要性が示唆された。林縁部におけるベルト調査の結果、種数は、林縁部から森林の奥にかけて増える傾向にあった。*Diplommatina* sp. の個体数も同様の傾向が認められた。原生林では、周辺部からコア地域にかけて種数が増加する現象が種々の生物群でみられ、これはコア地域ほど“白然度”が保たれている結果と解釈されている。動物によっては数百m間隔の比較をしないとこの傾向が検出できない例も多いが、今回の調査結果から、陸産貝類では20m程度のベルト調査でも微環境の変化の評価が

できる可能性が示唆された。*Subulina octoma*のように林縁部およびその外側で生息密度が高く、林内では生息密度の低い種もいた。本種は、畑地やプランテーションといった人為攪乱地を好む種であるが、今回の一連の調査によって、本種の生息地が、熱帯林林縁部や河畔林といった、常に生息環境が不安定で攪乱が生じている地域であることがわかった。攪乱地嗜好性という生態的な特徴が本種が人為攪乱地に定着できたおおきな要因であると推定された。このような攪乱地嗜好種を標徴種として用い、攪乱の程度を推定できることも示唆された。

今回の調査から、熱帯地域で陸産貝類群集の種多様性を決定している第一要因は生息環境に存在するCa量であり、森林の人為攪乱も影響していることが示唆された。

陸産貝類の液侵標本からは、分析するに十分な量のDNAが抽出可能であることがわかった。RAPD法を併用することにより、液侵標本でも陸産貝類の遺伝的多様性の研究が出来る可能性が示唆された。本研究で開発した手法をさらに発展させることにより、サンプルが少なく、十分な資料が得られない陸産貝類の種においても遺伝的多様性の解析が可能になると考えられる。

3. パソ林のクモ類群集の組成

(1) はじめに

クモ類は3万4千種以上の多様な種が存在し、陸上のあらゆる環境に生息し、多様な適応放散を果たした動物である。また、生物群集の構成要素の代表的な肉食性節足動物として重要な生物群である。熱帯雨林においてもまた、生息する動物相のなかの主要な構成要素の一つとなっている。クモ類はすべて肉食性で、主に昆虫類などの小型の節足動物を捕食して生活している。クモ類は生態系において、昆虫類などの消費者を捕食することによって、生態系内の消費者個体数を制限し、系内のエネルギー流や物質循環の制御に寄与していると考えられている。

熱帯雨林には多様な種のクモ類が生息していると考えられているにもかかわらず、熱帯雨林のクモ類に関する研究はほとんどされてこなかった。野外実験や室内実験を行いやすいクモ類は、小型の肉食性動物における種多様性の創出と維持機構を解明するためのモデル動物として適しており、これまでも集団の絶滅と回復に関するモデルの検証などに使用された。しかし、種多様性の実体に関する研究は現在のところ不十分な状態にある。これは、特に種数や個体数が多いと考えられる熱帯地方での調査が不十分であることが大きく影響している。特に東南アジアの熱帯に生息するクモ類の調査は少ない。

本調査ではまず、比較的個体数及び種組成を定量化しやすい地上徘徊性のクモ類を取り上げ、熱帯雨林内の生息場所と群集構造との関係に関する全般的な特徴を解析した。この調査では、徘徊性クモ類の群集構造をピットフォールトラップ法を用いて明らかにすることを試みた。徘徊性クモ類は森林の分解者を含む地表性の節足動物をおもに捕食して生活している。

さらに、今日の熱帯雨林の研究において最も関心をもたれているのは、熱帯雨林において、生物生産が最も高いと考えられる樹冠部で生物の多様性がどのようにになっているのかという問題である。これまでは地上から30mから50mに達する樹冠部の生物相を調査することが困難であった。しかし、本プロジェクトで建設したタワーによって樹冠部の調査が可能になった。この報告

では、パソ保護林に設置された樹冠観測用タワーを用いて、樹上のクモ類の調査を行なった。

(2) 材料および方法

調査はパソ保護林で行なった。徘徊性クモ類を採集するためにピットフォールトラップ法を行なった。トラップIは直径6センチメートル、深さ10センチメートルのサイズのプラスチックカップを用いた。このカップを地中に埋めた。カップの中には深さ約2センチメートル、エチレングリコールを標本保存のために入れた。このトラップを横8個縦5個になるように格子状に設置した。各カップの間は約1メートルにした。トラップの設置期間は一ヶ月に一度、48時間設置した。これらのトラップをパソ保護林では1992年の2月から4月にかけて、あらかじめ設定した2カ所に設置した。1カ所はパソ保護林の周辺部、もう1カ所は中央部である。採集した標本は70%アルコールに保存し、日本に持ち帰り、分析を行った。

樹上に生息するクモ類を採集するため、パソ保護林に設置された樹冠観察用のタワーに登って、タワーの周囲2mの範囲をビーティングによってクモ類を採集した。採集個体は地表から6mごとにまとめて70%アルコールに保存した。この採集は、1994年3月、7月および1995年8日に行った。

(3) 結果

保護林の周辺近くと中心部の徘徊性クモ類の科構成

パソ保護林において、ピットフォールトラップ法によって採集したクモ類の標本数は保護林の周辺付近と中央部において差が認められなかった。

地表部と樹上部におけるクモ類の科構成

採集期間中に採集したサンプルを総合して、図1にピットフォール法によって採集された地表部のクモ類とビーティング法によって採集された樹上部のクモ類各科の個体数の割合を示す。地表部ではハウシグモ科 (Zodariidae) が最も多く採集された。また、フクログモ科 (Clubionidae) が次に多く採集された。今回の採集ではコモリグモ科は採集されなかった。一方、樹上ではハエトリグモ科 (Salticidae)、ヒメグモ科 (Theridiidae) が多く採集された。

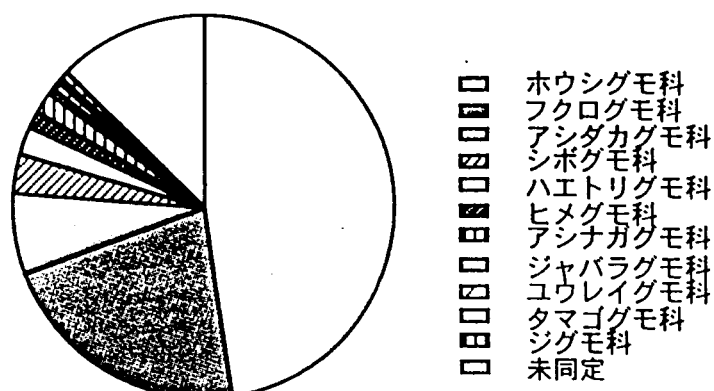
クモ類の垂直分布

表1にこれまでに採集されたクモ類の個体数を科ごとに集計した。この結果、地表部と樹上部とは科構成が大きく異なっていた。一方樹上部について、調査したタワー付近では30mから40m付近が樹冠部にあたるが、19mから24mの高さで最も多くの個体が採集された。

(4) 考察

樹上部で多く採集された、ハエトリグモ科とヒメグモ科はそれぞれ徘徊性、造網性ではあるが、どちらも樹木の上での生活に適応した分類群である。一方林床部では、集合性ウズグモのよ

地表のクモ類 (N = 101)



樹上のクモ類 (N = 287)

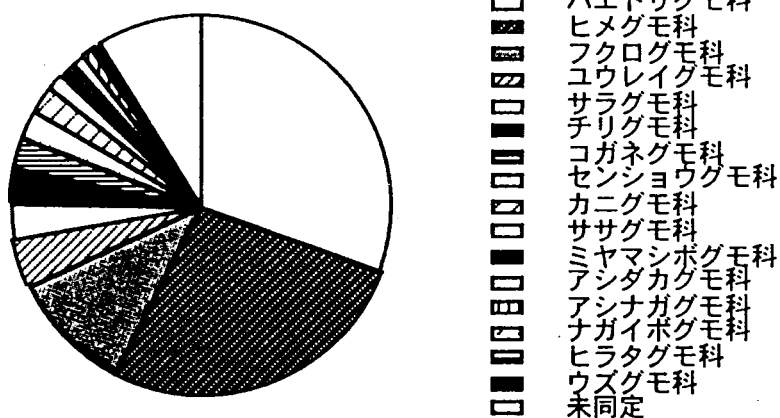


図1. パソ保護林の地表部と樹上部で採集されたクモ類の科組成。

表1. 地表から樹冠部で採集されたクモ類各科の個体数分布

科	地表からの高さ						樹幹部
	地表	- 6m	- 12m	- 18m	- 24m	- 30m	
コガネグモ科	0	0	4	0	0	2	1
フクログモ科	22	1	4	8	9	6	2
ナガイボグモ科	0	1	0	0	0	0	0
アシダカグモ科	7	0	1	1	1	0	0
サラグモ科	0	2	3	2	1	1	0
センショウグモ科	0	0	0	0	5	1	1
チリグモ科	0	1	0	2	5	1	0
ササグモ科	0	0	1	1	2	0	0
ユウレイグモ科	1	2	2	6	2	0	0
ハエトリグモ科	2	9	8	19	34	7	11
ジャバラグモ科	1	0	0	0	0	0	0
アシナガグモ科	0	0	1	0	0	1	0
ヒメグモ科	1	3	18	10	24	14	8
カニグモ科	0	1	1	2	2	0	0
ヒラタグモ科	0	1	0	0	0	0	0
ウズグモ科	0	0	0	0	1	0	0
ホウシグモ科	47	0	0	0	0	0	0
ミヤマシボグモ科	0	1	1	0	0	0	2
未同定	20	3	6	5	7	4	1
総数	101	25	50	56	93	37	26

うな特殊な造網様式もつもの (Simon 1891, Masumoto1992) が分布していることもわかった。熱帯雨林におけるクモ類の多様性は生息環境への多様な適応によって創出・維持されているのならば、今後は森林の作る環境構造と種多様性および適応に関する研究を展開することで、熱帯雨林におけるクモ類の多様性の創出と維持機構を解明してゆくことができるだろう。

しかしながら、熱帯雨林のクモ類の分類に関しては温帯あるいは寒帯と比べて非常に不十分である。これは、いままでクモ類の分類学者が熱帯地域に少なかったことが大きな原因となっている。群集生態学にとって生物の分類は欠くことのできない部分であるが、この点が不十分であるところに熱帯雨林における群集生態学的研究を難しいものにしてしている。本報告では、詳細な種レベルの解析には触れなかった。これは、クモ類の種の記載が不十分であるために、細かい分類を行えなかったことによる。現在、これまで記載のない種も含めて同定を行っている。これらの未同定な種の記載後、これまで採集を行ったサンプルから、種レベルの解析を行う予定である。

以上のことに関連して、保護林の周辺近くと中心部の徘徊性クモ類の科構成に差を検出できなかったが、これは必ずしも森林の構造がクモ類群集の組成に影響を及ぼしていないということではない。さらに種レベルの同定が可能になればこの2地点間で組成の差が検出できるかもしれない。

今回の調査では地表徘徊性クモ類および樹上性のクモ類の群集構造に関して、短期間の情報しか得られなかったが、今後は長期の群集組成の変動等、さらに詳細な実態調査を行うことで、クモ類群集の実体はさらに解明されてゆくものと思われる。

(5) 引用文献

- Masumoto, T. (1992) The composition of a colony of *Philoponella raffrayi* (Uloboridae) in Peninsular Malaysia. *Acta Arachnologica*. 41: 1-4.
- Simon, E. (1891) Observations biologiques sur les Arachnides. I. *Araginees sociables*. In *Voyage de M.E.Simon au Venezuela* (decembre 1881 - avril 1888) . 11 Memoire. *Ann. Soc. ent. Fr.* 60: 5-14.

国際共同研究等の状況

本研究はマレーシア森林研究所 (FRIM) とマレーシア農科大学 (UPM) との共同研究のの一環として進められている。

研究発表の状況

(口頭発表)

- 安田雅俊・石井信夫・Louis Ratnam・Nor Azman Hussein, 東南アジア熱帯雨林における齧歯類による種子散布の可能性. 第40回日本生態学会大会 (松江) (1993)
- Yasuda, M., Ishii, N., Ratnam, L. Nor Azman Hussein & Lim, B. L. Secondary seed dispersal of *Canarium littorale* by rodents in a tropical rain forest. 15th International Botanical Congress

(Yokohama) (1993)

安田雅俊・石井信夫・Louis Ratnam・Nor Azman Hussein, マレーシア低地熱帯林における小型哺乳類群集の動態. 第41回日本生態学会大会(福岡) (1994)

安田雅俊・石井信夫・Louis Ratnam・Nor Azman Hussein, *Diospyros singaporensis* (カキノキ科)の動物による種子散布について. 第4回日本熱帯生態学会大会(つくば) (1994)

安田雅俊・石井信夫・Louis Ratnam・Nor Azman Hussein, *Neobalanocarpus heimii* (フタバガキ科)の無翼の種子はどれだけ飛ぶか? 第5回日本熱帯生態学会大会(大阪) (1995)

安田雅俊・三浦慎悟, フルーツをぬすむのは誰だ一半島マレーシア低地熱帯林での落下種子と動物の関係. 第42回日本生態学会大会(岩手) (1995)

安田雅俊・三浦慎悟, フルーツをぬすむのは誰だ一半島マレーシア低地熱帯林での落下種子と動物の関係(II). 日本哺乳類学会1995年度大会(京都) (1995)

榊元敏也, 集合性クモ *Philoponella raffrayi* のコロニー構成 日本蜘蛛学会第23回大会(鳥取) 1991年8月

榊元敏也, マレーシア低地熱帯雨林におけるクモ類の科構成 第39回九州地区会(福岡女子大) 1994年5月

榊元敏也・大熊千代子 マレーシアのクアラランプールでみたケハイグモ 第26回日本蜘蛛学会大会(金沢) 1994年8月

榊元敏也 集合性ウズグモ *Philoponella raffrayi* のコロニーと採餌行動 第14回日本動物行動学会(神戸) 1995年12月

富山清升Jambari Haji Aki (1994) 半島部マレーシア熱帯林における陸産貝類群集. 第4回熱帯生態学会総会(つくば)

富山清升Jambari Haji Aki (1995) マレーシア熱帯林石灰岩地域の陸産貝類群集. 日本貝類学会平成7年度大会(豊橋)

富山清升Jambari Haji Aki (1995) マレーシア半島部熱帯林における陸産貝類群集. 生態学会太会(盛岡).

(誌上発表)

Masumoto, T. The composition of a colony of *Philoponella raffrayi* (Uloboridae) in Peninsular Malaysia. *Acta Arachnologica*. 41: 1-4. (1992)

Masumoto, T. The effect of the copulatory plug in the funnel-web spider, *Agelena limbata* (Araneae; Agelenidae) *Journal of Arachnology* 21: 55-59

Masumoto, T. Male emergence timing and the mating success in the funnel-web spider, *Agelena limbata* (Araneae: Agelenidae). *Ecological Research* 9: 159-165. (1994)

Masumoto, T. & C. Okuma Specific web building on Eucalyptus trees in *Herennia ornatissima* (Araneae: Tetragnathidae). *Acta Arachnologica* 44: 171-172. (1995)