

## F-1. 森林破壊が野生生物種の減少に及ぼす影響の機構に関する研究

研究代表者 農林水産省 森林総合研究所森林生物部森林動物科 三浦 慎悟

環境庁国立環境研究所

地球環境研究グループ 野生生物保全チーム

椿 宣高

高村 健二

永田 尚志

農林水産省 森林総合研究所

森林生物部 森林動物科

三浦 慎悟

多摩森林科学園 森林生物研究室

林 典子

(委託先) 鹿児島経済大学

船越 公威

自然環境センター

石井 信夫

平成3-7年度合計予算額 115,383千円

(平成7年度予算額 20,741千円)

[要旨] この研究では熱帯林の破壊が進行し野生生物種の減少が著しいマレーシアの熱帯林において、分類群の異なる野生生物群集の構造と動態を追跡することを通じて、生息地の攪乱が野生生物種の減少に及ぼす機構の解明を行うことを目的としている。複数の調査地を設置し、糞虫類、鳥類、コウモリ類、樹上性リス類、地上性哺乳類について調査を行った。それぞれの動物群において群集の組成が明らかにされるとともに、環境攪乱の指標種とその生態が把握された。その知見の多くは最初のものであり、熱帯林における野生生物の多様性の保全管理のための基礎的な資料を提供している。

[キーワード] 森林破壊、野生生物群集、種多様性、糞虫類、鳥類、コウモリ類、樹上性哺乳類、地上性哺乳類

### 1. 序

野生生物種の減少は地球上のあらゆる場所で生じているが、とりわけ熱帯林地域においてはおもに森林の破壊によって、加速度的に進行している。この研究では、マレーシア半島部の熱帯林地域において、人為影響下にある森林と原生林での野生生物群集の多様性と変動パターンを比較することを通じて、生息地の破壊や攪乱がもたらす野生生物群集の減少機構について明らかにすることを目的としている。これまで、昆虫類(糞虫類)、鳥類、コウモリ類、樹上性リス類、植食性哺乳類の群集組成を生息地の環境構造との関連で把握してきた。この中で、それぞれの生息環境と密接に結びついた特定の種や種セットが識別された。これまでに得られた資料から、各生物群集において鍵となる種個体群や種セットに焦点を絞り、その行動、生活史、個体群構造、およびそれに関与する環境及び生物学的要因について明らかにし、熱帯林での生息地の分断や森林破壊の程度が野生動物群集の構造やその維持機構に及ぼす影響について総合的に解明する。

## 2. 研究の成果

### 1) マレーシア半島の低地熱帯林における糞虫群集

#### (1) はじめに

近年における野生生物保全で生じた最も重要な進歩は、ほとんどの生物の棲息地がひと続きのものではなく、すでに島状に変化してしまったという認識の定着である。はじめ大きかった自然の棲息地が、人間の活動によって寸断され、狭められ、結果的に小さな棲息地が孤立した状態で存在するというのが世界中で生じている現象である。この点が指摘されたのはMacArthur & Wilson (1967)の著書 *Island Biogeography*においてであった。この著書に刺激された形で、世界中の多くの研究者は島の面積とそこに住む生物の種数の関係についてのデータを蓄積し、一般的に面積の対数値と生物種数との間に正の直線関係があること確認した。また、島の大きさそのものばかりでなく島の中の環境の複雑性が、正の関係のおもな理由であるという共通認識ができてきた。

ひとつの森林をひとつの島に置き換えてもこの関係は成立する。すなわち、大きな森林には多くの生物種が生息できるのであるが、同じように、大きな森林ほど環境の複雑性が高くなること、そこに住む生物種の多様性を高めているのだろうと考えられる。森林内の環境の複雑性を左右する要因としては、川の存在、土壌条件、植生など多くのものが考えられるが、森の大きさと直接関係して森林環境の複雑性に左右する要因として森林の周辺から中心部へかけての環境傾斜があげられる。たとえば、森林の中心部では湿潤な気象条件が安定しているが周辺では乾燥しやすいとか、周辺では外敵にねらわれやすいが中央部は隠れ場が多く安全であるなどの原因で生物の分布が規定される可能性がある。大きな森林であれば、動物にとって安全な中心部が存在するであろうが、もしも森林が非常に小さな規模でしか残っていない場合、その森林は中心部と呼べる部分がないことになる。したがって、中心部と呼べる環境が森林の中に残存するかどうかが、森林の価値を評価するひとつの尺度となるだろう。

この研究では動物の糞を餌資源とする糞虫を対象として、森林の周辺部から中心にかけての種類組成の変化を調べた。糞虫を対象にすることの利点として、次のようなことがあげられる。1. 温帯から熱帯にかけて世界中の森林に広く分布し、熱帯地域では通常一地域に35から80種が発見される。地理的な比較が比較的容易である。2. 脊椎動物（主として哺乳類）の糞を餌とし、定義の容易なギルド構造を持つ。3. 比較的分類の進んだグループで、生態学的知見も比較的多い。

4. 採集が容易で、採集方法も廉価である。5. 採集方法の基準化が容易で、定量的情報が得られる。6. 採集行為が棲息地に攪乱をもたらすことはまずない。7. 種多様性は地理的にも、棲息地の環境条件、人為的な環境攪乱、哺乳類相の影響を敏感に受ける。

#### (2) 調査場所と方法

調査場所はマレーシア半島センビラン州パソー林である。調査地点は森林の周辺から中心部にかけて、森林内に走る歩道にそって8ヶ所とした。隣り合った2地点間の距離は約200mである。それぞれの地点は周辺部から順にSite 1, Site 2... と呼ぶことにする。糞虫の採集にはピットフォール型の餌トラップ（通称HOGA式トラップ）を用いた。トラップには大きさの異なる2種類のプラスチック製のカップを利用した。まず大型のカップ（860cc）を口を上にして土中に埋め、次に小型のカップ（120cc）を大型カップの中に浮かせるように針金で固定した。つぎに、餌として約50gの新鮮な牛糞を小型カップに入れた。この装置によって、歩いて近づいた糞虫は糞に触れることなく大型カップに落下する。大型カップの底には界面活性剤（中性洗剤）を含んだ水を

はり、いったん入った糞虫が逃亡できないようにした。

トラップは原則として、各地点あたり3個設置した。ただし、Site 2 では10個のトラップを設置した。トラップは2日間放置し、落下したすべての無脊椎動物を採集し、70%アルコール中に保存した。その後コガネムシ科の標本を同定し、各トラップに入った個体数を集計した。総調査期間は1991年7月から1994年1月までの31カ月である。ただし、Site 1、3、4、5、6は1991年10月から、Site 7、8は1992年2月からトラップを設置したのでその分調査期間が短い。

### (3) 結果及び考察

#### ① パソール林における糞虫の種多様性

1991年7月から1994年1月までの積算種数を算定すると、はじめの3カ月は Site 2 だけでの採集で、1992年1月までは6地点、それ以後が8地点の採集結果であるので、単純な曲線回帰はできないが、約40種類の糞虫が棲息していることがわかる。糞虫類は糞の処理の仕方によって3つのタイプに分類することができる。すなわちDweller、Tunneler、Rollerである。Dwellerとは比較的小さい種類で、おもに温帯にすむマグソコガネのほとんどがこのグループに入る。彼らは動物の糞の中に入り込み、特に産室をつくったりせずに産卵する。Tunnelerは糞の直下にトンネルを掘り、トンネルの底につくった産室まで糞を運びそこで産卵する。最後のRollerは糞を切り取ってボール状の団子をつくり、地上を転がして適当な産卵場所へと運ぶ。その団子は地中に埋め産卵する。集された種類のほとんどはTunnelerであった。Tunnelerの種類が多いのは熱帯地域の特徴のひとつである。

#### ② 総種類数の推定

一定の地域に棲息する生物の種類数を推定するにはいくつかの方法があるが、ここでは種類数と個体数の間にかなり普遍的にあてはまる対数正規モデルを用いる。この方法はPreston(1948)が提案したモデルであるが、ここでは、その後篠崎(1958)が改良を加えた新オクターブ法(篠崎法)と呼ばれる方法によって計算した。今回採集された38種を、採集された個体数により階級(オクターブ)分けする。得られたオクターブごとの種類数に、篠崎(1958)の規格化係数を乗じた値から種数正規曲線

$$S_R = S_0 e^{-\frac{(\log R)^2}{2a^2}}$$

$$a^2 = 1 / 2\sigma^2$$

$$R = x - m$$

の母数  $S_0$  と  $a$  を計算した。ここで、 $x$  はオクターブ ( $x = \log_2 n$ ,  $n$  は1種類あたりの個体数)、 $m$  はモード、 $S_R$  はモードから  $R$  オクターブ離れたオクターブにおける種数、 $S_0$  はモードにおける種数、 $\sigma^2$  は分散である。さらに、これらの母数から次の式により総種数を推定した。

$$Q = \sqrt{\pi} \cdot S_0 / a$$

その結果、 $S_0=4.635$ 、 $a=0.205$ で、これらの値から $Q=39.9$ と推定された。実際の採集種数が38種で、推定値とほとんど差がないことから、この方法で採集可能な糞虫はほとんどすべて捕獲できていることがわかる。

#### ③ 糞虫群集の種多様性の季節および地点間比較

パソール林の中にトラップを設置した8ヶ所の間で糞虫群集の種多様性を比較してみよう。この8ヶ所の環境要素の違いは少なくとも2種類に分類することができる。ひとつは森林周辺から中央部へかけての周辺効果の傾斜である。別の要素は、1940年代に行なわれた択伐による植生の違いであ

る。図1を見るとわかるように Site 1, 2, 3, 7は二次林、Site 4, 5, 6, 8 は自然林になっている。さらに、二次林の環境の Site1, 2, 3, 7 のうち、1と7は林冠の発達していないまばらな森林になっている。小型哺乳類相の調査によると、リス類などの哺乳類はおもに自然林で見られ、大木のない二次林では少ないことがわかっている。他の哺乳類の比較調査はまだ行なわれていないが、自然林と二次林で、あるいは森林の周辺と奥で糞虫の餌を生産する哺乳類相はかなり異なっていることが予想される。調査期間の平均のトラップあたり個体数および種類数を調査地点に対してプロットすると、森林の周辺から中心に向かって、個体数も種類数も増加しているように見える。しかし、森林の中心近くではあるが二次林の環境にあるSite 7では種類数、個体数ともに低い値を示している。このことは、森林の周辺か中心かという違いよりも、植生環境（自然林か二次林か）の違いの方が糞虫の種数や個体数を決めるのに重要であることを示唆している

次に、情報量指数による種多様性の分析をおこなう。Whittaker (1965) は生物群集の構造上の多様性を3つに分けた。個々の群集内部の種多様性を表わす $\alpha$ 多様性、環境傾度に沿う群集組成の差異の程度を表わす $\beta$ 多様性、この両者の総合的な結果としてみられる群集の多様性を表わす $\gamma$ 多様性である。ここでは、情報量の尺度としてShannon-Wiener関数として知られる

$$H' = - \sum p_i \ln p_i$$

を利用する。ただし、種  $i$  のサンプル  $j$  における優先度を  $n_{ij}$ 、サンプル  $j$  の出現種数を  $S_j$  としたとき

$$N_j = \sum n_{ij}, \quad p_i = n_{ij} / N_j$$

とする。各サンプルについて求めた  $H'$  を  $H' \alpha$  ( $\alpha$ 多様性)、全サンプルの  $H'$  を  $H' \gamma$  ( $\gamma$ 多様性)、サンプル間の  $H'$  を  $H' \beta$  ( $\beta$ 多様性) とすると、それぞれの指数の間には次の関係が成り立つ。

$$\bar{H}' \alpha + H' \beta = H' \gamma$$

ここで、 $\bar{H}' \alpha$  は  $H' \alpha$  のサンプル間加重平均値。

このようにして求めた各月の3種類の多様性と種類数を算定すると、全サンプルの多様性 ( $\gamma$ 多様性) は季節的变化が大きく、時期によって多様度が非常に小さくなることがある。各月に採集された総個体数および総種類数との関係を相関法により検討したが、いずれも有意な相関は得られず、種類数や個体数が多いことが必ずしも多様度を上げるわけではないことがわかる。個体数が少ない時期でも数種類の糞虫が数頭づつ捕れるために多様性はそれほど低下しないこと、個体数が多い時期には特定の種類の個体数が増えるために種間の相対量の均等性が小さくなること、がその原因と思われる。

また、 $\alpha$ 多様性と $\beta$ 多様性の季節変化を見てみると、 $\alpha$ 多様性は $\gamma$ 多様性にほとんどパラレルに変化しているのに対して、 $\beta$ 多様性はほとんど無関係に変化しているように見える。そこで、 $\alpha$ 多様性と $\gamma$ 多様性、 $\beta$ 多様性と $\gamma$ 多様性の間の関係を調べてみた。その結果、 $\gamma$ 多様性の変動の大部分は $\alpha$ 多様性の変動で説明できること、場所間の多様性指数である $\beta$ 多様性は季節変動とほぼ独立に変動することがわかった。

#### ④ 調査地間の類似性

調査地点間の種類・個体数構成の類似性を調べるためにMorisita(1959)の  $C\lambda$  指数を計算した。そのためにまず、調査期間を通して採集された糞虫の  $\lambda$  指数 (群集の単純度指数) を次の式により求めた。

$$\lambda = \sum n_i (n_i - 1) / N (N - 1)$$

つぎに、群集AとBの  $C\lambda$  指数は次の式により求められる。

$$C\lambda = 2 \sum n_{A_i} \cdot n_{B_i} / (\lambda A + \lambda B) NA \cdot NB$$

$C\lambda$  の値は2つ群集が全く同じ種組成の時1になり、種の重なりが全くない時0となる。計算の結果、大部分の値が0.9以上で、場所間の違いはそれほど大きくないことがわかった。ただし、Site 1だけはほかの地点間との類似度が低いことがわかった。つまり、森林の周辺部と他の地点では糞虫の種類相が違うことを意味している。

#### ⑤ 主要種の出現の季節性

主要な6種類についての採集個体数の季節変化を検討すると、ほとんどの種がほぼ6カ月の周期で個体数の増減を繰り返していることがわかった。熱帯地域では気温の変動が少なく、温度変化による季節性はあまり見られないことが多い。ただし、多くの地域でははっきりした雨期と乾期があり、雨量による季節性が観察されている。しかし、マレーシア半島を含む東南アジア地域では雨量の季節性がきわめて変化に富んでおり、雨量の季節性すらはっきりしない地域が多い。パソ周辺の気象もその例に漏れず、雨期と乾期の区別はきわめてあいまいで、1年間の雨量データだけをみてもいつが雨の多い月なのかすらはっきりしない。しかし、10年、20年間の月ごとの平均雨量を計算してみると大まかには雨の多い月と少ない時期があり、約半年の周期で振動していることがわかる。糞虫の個体数変動も約半年の周期性があるので、おそらく平均的な雨量の周期と同調しているのだろうと考えられる。また、ほとんどの種が雨の少ない時期に出現していることがわかった。最も顕著なのは *Sisyphus thoracicus* であるが、これは採集個体数が多かったためにパターンが読みやすいせいかもしれない。雨の少ない時期に多く出現している理由は不明であるが、雨の多い時期に幼虫が生長し、その後成虫が羽化するという可能性も考えられるた、周期性が保たれるためには糞虫自身が何らかの刺激を手がかりに季節を認識する必要がある。

## 2) マレーシア半島において熱帯雨林の人為的攪乱が森林性鳥類群集構造及ぼす影響の研究

### (1) はじめに

熱帯雨林は地球上で鳥類相の最も豊かなところであり、温帯域で繁殖する鳥類の越冬域になっていると同時に、多くの固有種が生息している。近年の急速な熱帯林の消失および縮小、断片化により、熱帯林に生息する鳥類は他の生態系に生息しているものより高い絶滅の危機に曝されている。マレーシア半島において記録されている621種類の鳥類のうち約370種類は熱帯林およびその林縁を主な生息地とし、多くの種は地域的な固有種であり、フタバガキ科の混生する低地熱帯林、山地熱帯林、マングローブ林の3つの森林地域で適応放散し種分化してきたと考えられている。林縁や樹冠部に棲息する種を含めて282種類は低地林に、96種類は高地林に、約50種類はマングローブ林に起源を持つとされている。

### (2) 調査地および方法

植生タイプや森林の攪乱が林床森林群集構造に与える影響を調べるために、研究調査地点としてパソ森林保護区（以下、パソと略す）とマレー大学の野外ステーションのあるウルゴンバック森林保護区（以下、ゴンバックと略す）の2つの森林を選んだ。パソ森林保護区はクアラルンプールの南東約70kmに位置する周囲をオイルパーム農園で囲まれた面積2450ヘクタールの隔離された低地熱帯林であり、周辺の干渉帯は1960年代に択伐されたが中心部はほとんど人為的な攪乱を受けていない。マレーシア大学野外調査ステーションのあるウルゴンバック森林保護区は、クア

ラルンプールの北約10kmに位置し、標高240メートルで低山地熱帯林に分類される。

パソおよびゴンバックの各調査地において、林内下層部に生息する林床棲鳥類群集を明らかにするために、毎月、5～20枚のカスミ網（30mmメッシュ×12m×2.6m）を林床に設置し標識再捕調査を行った。あらかじめ網場を複数箇所に設定し、ひとつの網場を2～3カ月に1回ランダムに使用した。また、1回の調査期間は3～4日とし、長期間調査する場合は3日に1度網場を変えた。捕獲した鳥は種類を同定し、翼長、尾長、ふ蹠長、嘴峰長、嘴高、嘴幅、体重等を測定した後、換羽状況をチェックし、個体識別のために個体番号を刻印したアルミニウム足輪と捕獲しなくても色の組み合わせで個体識別可能なようにセルロイドの色足輪を装着し放鳥した。1992年8月からパソとゴンバックにおいて毎月の定期的な標識再捕調査を開始した。パソにおいては、不定期ではあるがタワーを利用して地上20～30mの高さに、36mmメッシュ×20m×3.5mのカスミ網を2枚設置し、林冠部（林内上層部）の鳥類の捕獲も試みた。

### (3) 結果

全調査期間中にパソ森林保護区では73種類513個体、ウルゴンバック森林保護区では90種類1332個体を捕獲した。積算捕獲個体数および積算捕獲種類数と調査努力の関係から、それぞれ両地域の相対密度および推定生息種類数を求めた。ゴンバックの相対密度は $0.86 \pm 0.014$  (SE) 個体/網/日であり、パソの $0.47 \pm 0.014$  個体/網/日のおよそ2倍であった。また、積算捕獲種類数は調査努力が増えるにしたがって増加し、やがて頭打ちになる飽和型の曲線となる。この調査努力-種類数関係より両地域の林床棲鳥類の推定生息種類数を求めると、ゴンバックでは、90種類が捕獲され、推定、 $95.1 \pm 0.40$  (95%信頼限界) 種であり、パソでは、73種類が捕獲され、推定、 $77.3 \pm 0.52$  種であった。しかし、パソで捕獲された73種類のうち15種類はタワー上で捕獲された種であるため、林床で捕獲された種類に限れば林床棲鳥類の推定生息種類数は $61.4 \pm 1.2$  種になる。ゴンバックの優占度上位5種は、コクモカリドリ、タンビムジチメドリ、ハイガオカンムリヒヨドリ、オレンジハナドリ、ハイガシラモリチメドリであり、パソでの優占度上位5種は、ミツユビカワセミ、アカハラシキチョウ、ヒゲチャイロチメドリ、ハイガシラアゴヒゲヒヨドリ、コルリである。

マレーシアの鳥類群集構造を分類群とギルドの組成から解析してみた。林床棲鳥類群集で最も優占している分類群は、いずれの地域でもチメドリ科であり全体の3割を超えている。攪乱されていないパソ原生林ではチメドリ科>ヒヨドリ科>カワセミ科>ツグミ科の順で各分類群が優占し、攪乱を受けているゴンバックではチメドリ科>タイヨウチョウ科>ヒヨドリ科>ヒタキ科の優占順位となっていた。マレーシアの熱帯林の鳥類群集は、飛翔性昆虫食者、葉層昆虫食者、地上性昆虫食者、樹幹昆虫食者、小動物捕食者、果実・昆虫食者、花蜜・昆虫食者、地上性植食者、樹上性植食者、猛禽類の大きく分けて10個のギルドから構成されている。各調査地ともチメドリ科の含まれる林床棲昆虫採食ギルドが、熱帯林鳥類群集中で大きな割合を占めていたが、攪乱されたゴンバックではこのギルドの割合がやや低かった。

マレー半島の林床鳥類群集を構成する代表する2つのグループであるチメドリ科とヒヨドリ科に注目し、この2つのグループのニッチ構造について解析した。人為的攪乱の少ないパソ森林保護区には20種類のチメドリ科鳥類が記録されたが、攪乱を受けているゴンバックでは8種類が記録されたにすぎない。両地域のチメドリ科鳥類を、ハッチンソンのニッチ幅(Hutchinson 1959)を用いてチメドリ科のギルドを解析してみた。パソにおいては、最大種はオオサザイチメドリ（体重

54 g)、最小種はムナフムシクイチメドリ (11.5g) であり、ハッチンソンのニッチ幅は2.2であった。一方、ゴンバックで記録されている8種類のうち最大種はムナフジチメドリ (30g) に対して最小種はコズアカチャイロチメドリ (15g) で、ハッチンソンのニッチ幅は1.03であった。したがってハッチンソンの1ニッチ幅に詰め込まれている種数は、パソでは9.0種類、ゴンバックでは7.8種類となり、攪乱を受けていないパソでは、攪乱されているゴンバックに比べて多くのチメドリ類が1ハッチンソン比の中に畳み込まれていることがわかる。また、人為的に攪乱を受けているゴンバックに棲息しているチメドリ類は、パソに棲息している種類よりも小型の種類であった。ヒヨドリ科は、チメドリ科と逆に攪乱を受けているゴンバックで20種類記録されたのに対して、パソ原生林では9種しか記録されていない。ゴンバックで記録された最大種はキガシラヒヨドリ (体重60g) で、パソではハイガオカンムリヒヨドリ (37g) であり、最小種は両地域ともハイガシラアゴヒゲヒヨドリ (14.8g) であった。ハッチンソンのニッチ幅はそれぞれゴンバックで2.0、パソで1.6であり、ハッチンソンの1ニッチ幅に詰め込まれている種数は、ゴンバックでは9.9種類であったのに対して、パソでは5.7種類であった。ヒヨドリ科は、チメドリ科とは逆に攪乱を受けているゴンバックにおいて、大型種が棲息可能なためギルドのニッチ幅が拡大して、多くの種類が記録されていたため1ニッチ幅に詰め込まれている種類数も多かった。ヒヨドリ科は、もともとギャップや林縁など比較的不安定な環境に適応しているといえる。

#### (4) 考察

ウルゴンバックはゲンチン高原へと続く広い面積の熱帯丘陵林につながっている。一方、パソ森林保護区は1960年代に周辺部が択伐されたものの1970年代以降は学術研究林として保護され、中心部は人為的影響の少ない原生林が維持されてはいるものの周辺はアブラヤシ農園として開発され、他の林からは隔離された5km四方の孤立林である。ゴンバックで記録された種類数が飽和せずパソ原生林より多いのは、ゴンバックが丘陵林につながった林で丘陵林からたえず新しい種が供給されているためと考えられる。したがって、攪乱を受けているゴンバックで $\alpha$ 多様性はパソ原生林より低くならないと考えられる。今回、設定した調査地は原生林域の縁にあたるので、もし絶滅が起こっていなければ80種近い種が期待されるはずであるが、実際には林床棲鳥類は58種、推定で63種しか記録されていない。

攪乱を受けているゴンバックとパソの鳥類群集構造で大きく異なるのは、林床棲昆虫食ギルドと果実・昆虫食ギルドおよび花蜜・昆虫食ギルドの構成である。攪乱を受けているゴンバックでは、ヒヨドリ類、ハナドリ類、タイヨウチョウ類の果実・昆虫食および花蜜・昆虫食の鳥類の種類数および群集中に占める個体数の割合が増加し、ヒヨドリ類ではギルド内のニッチ幅が拡大している。一方、林床棲昆虫食者に注目すると、林床棲昆虫食ギルドの主な構成メンバーであるチメドリ科では、攪乱を受けているゴンバックで種類数が少なく大型種が欠けてニッチ幅も縮小していた。攪乱を受けているゴンバックでは大型の林床棲昆虫食者が減少したため、群集内の鳥の平均体重は減少したものの果実食者の密度が増加したため現存量はパソの1.7倍に増加していた。

熱帯林では、小型の液果をつける灌木は林縁や2次遷移ハビタットに多いので、果実食および花蜜食鳥類はおもに林縁やギャップに依存して棲息していて、伐採や倒木によるギャップの出現により林縁ハビタットができれば果実食鳥類が増加することは、いろいろな地域で報告されている。ヒヨドリ類、ハナドリ類、タイヨウチョウ類は、本来、ギャップ・林縁などの遷移途中の植生に依存しているグループであり、人為的攪乱を受けている地域や林道では林縁ハビタットが人

為的につねに供給されるのでこれらの果実・花蜜食鳥類が優占しているといえる。チメドリ類の多くは、熱帯林内種であり林縁にはあまり適応していない。人為的攪乱を受けることにより林縁環境が広がり、植生の変化や林縁からの新しい捕食者の侵入等の周辺効果が生じたり、森林の断片化により大型のチメドリ類にとって十分な面積の行動圏が確保できなくなり、まず大型の数の少ないチメドリ類から姿を消していく考えられる。林床棲昆虫採食ギルドは、攪乱されていない低地林において広いニッチ幅を持ち、多くの種類が熱帯林中に畳み込まれている。チメドリ類に加えてツグミ科やヤイロチョウ科等の林床棲昆虫食ギルドも、熱帯林の攪乱に敏感なグループである。このようにヒヨドリ類とチメドリ類は森林の攪乱に対して正反対の反応をするので、この2つのグループは東南アジアの熱帯林の攪乱の程度を知るよい指標種となるであろう。

### 3) 熱帯林に生息するコウモリ類群集の動態とその多様性

#### (1) 研究目的

熱帯雨林は周年を通じて多様で豊富な食物とねぐらを提供しており、多様なコウモリ類の生存を可能にしている。この研究ではマレー半島部の二次林に生息する食果性、吸蜜性、食虫性コウモリ類の長期継続的な生態調査を行い、群集構造の動態を把握することである。

#### (2) 調査地と方法

調査はマレーシア半島部、ウルゴンバック (Ulu Gombak) のマレー大学の演習林 (3° 20' N, 101° 45' E) で実施した。調査期間は1992年の夏から1994年の春にかけてである。林内や川を横断してカスミ網 (3x12m) を約10ha内の8~10地点に、毎月4~15日間設置し、コウモリ類を捕獲した。個体を同定して性、年齢 (幼獣、亜成獣、成獣を区別)、繁殖状態を調べ、体重および外部形質などを測定した後、前腕部に標識用リングを着けて放獣した。コイヌガオフルーツコウモリ10頭とホースフィールドフルーツコウモリ8頭の各個体に約2gの発信機 (周波数53MHz帯) を背中毛内に瞬間接着剤で装着し、放探して個体追跡した。ネット内に排泄された糞を採集し、捕獲の際に食果性コウモリの口にくわえていた果実も採取して、それらの重量を測定した。また、林内の *F. variegata* の分布や食果性コウモリの摂食場所を記録し、その真下に吐き捨てられたペリットを採集した。

#### (3) 結果

##### ① 種構成と捕獲数の変化

調査期間中における全捕獲数は24種926頭で、その構成をみると、食果性コウモリ9種754頭、食虫性コウモリ15種172頭であった。すなわち、調査地のコウモリ類群集に占める食果性コウモリの割合は種数で38%であるが個体数では81%であった。食果性コウモリ類において、コバナフルーツコウモリ属 (*Cynopterus*) の2種が圧倒的に多く、その内コイヌガオフルーツコウモリが優先種で67%、次いでホースフィールドフルーツコウモリが21%を占め、両種はほぼ毎月捕獲された。ヒルシタナガフルーツコウモリ *Macroglossus sobrinus* は4%、ホシバネフルーツコウモリ *Balionycteris maculata* は2%で少ないが、両種は周年を通じて断続的に捕獲された。ジョフロワルーセットオオコウモリ *Rousettus amplexicaudatus* は3%、ヨアケオオコウモリ *Eonycteris spelaea* は2%、オナシフルーツコウモリ *Megaerops ecaudatus* は1%を占めているが、これらの種は特定の時期に集中して捕獲されていた。稀にズグロフルーツコウモリ *Chironax melanocephalus* やルーカスコバナフルーツコウモリ *Penthetor lucasi* が捕獲された。



食虫性コウモリ類では、タケコウモリ属 (*Tylonycteris*) のオオタケコウモリ *T. robustula* が優先種で31%、タケコウモリ *T. pachypus* が17%を占め、両種で半数近くを構成していた。特に、前者は毎月捕獲され、後者も頻繁に捕獲された。次いでハチマキカグラコウモリ *Hipposideros diadema* 9%、ミツバキクガシラコウモリ *Rhinolophus trifolius* 6%で、周年を通じて断続的に捕獲された。テミンクホオヒゲコウモリ *Myotis horsfieldi*も6%であったが、7月だけに集中して捕獲された。また、時折 ジャワミゾコウモリ *Nycteris javanica*、コアラコウモリ *Megaderm spasma*、ムリコロホオヒゲコウモリ *Myotis muricola*、グールドカグラコウモリ *Hipposideros cervinus*、フタイロカグラコウモリ *Hipposideros bicolor*、ヒメウーリーキクガシラコウモリ *Rhinolophus sedulus* が捕獲され、稀にユビブトコウモリ *Glischropus tylopus*、コバネコウモリ *Philetor brachypterus*、コアシアブラコウモリ *Pipistrellus stenopterus*、モリサシコウモリ *Emballonura monticola*も捕獲された。

食果性コウモリ類の中で、各月の調査期間に頻繁に捕獲されたコイヌガオフルーツコウモリとホースフィールドフルーツコウモリの平均捕獲個体数は月によって大きく変動した。また、捕獲時刻をみると、前者では、日の入り1時間後に最初のピークがみられ、0時頃まで落差の大きい変動の後、減少傾向にあった。後者では、日の入り3時間後と日の出3時間前にピークがみられた。オナシフルーツコウモリでは日の入り3時間後にピークがみられ、その後断続的に捕獲された。ホシバネフルーツコウモリでは、日の入り1時間後と4時間後にピークがみられ、0時以降捕獲されず、日の出数時間前から再び捕獲された。ジョフロワルーセットオオコウモリでは、0時以降から頻繁に捕獲され、午前1時と3時にピークがみられた。吸蜜性のヒルシタナガフルーツコウモリでは、日の入り以降3時間の間に集中して捕獲され、その後午前1時、5時に若干のピークがみられた。ヨアケオオコウモリでは、最初の大きなピークは日の入り5時間後にみられ、その後わずかな捕獲にとどまっていた。食虫性コウモリ類では、共通して日の入り後0~2時間の間に個体の最大ピークがみられ、0時以降に1~2回の小さいピークが認められた。

## ② コバナフルーツコウモリ属 2種の生態

昼間のねぐら場所 (day roost) は、テレメトリー法によって位置を特定した。コイヌガオフルーツコウモリでは常緑中・高木の樹冠の中をねぐらとしており、ねぐら場所は調査地の林内に点在していた。成獣雄は頻繁にねぐら場所を変えていたが、成獣雌はあまりねぐら場所を変えなかった。フルーツコウモリでは調査地周辺部のヤシ科などの群葉下をねぐら場所としており、両性ともに特定のねぐらを高頻度に利用していた。コイヌガオフルーツコウモリの糞分析、食痕、夜間観察から、食物としてイチジク属の *Ficus variegata*, *F. viridicarpa*、などの液果、ドリアン属の *D. zibethinus* の花、同定不明の葉が利用されていた。特に糞からはイチジク属や *P. aduncum* の種子が検出された。他方、ホースフィールドフルーツコウモリはもっぱらイチジク属の果実を摂食しており、どの時期においても *P. aduncum* などの小型の果実の摂食はみられなかった。コイヌガオフルーツコウモリのペリットは平板な楕円形をしており、その平均長径は  $15.9 \pm 1.31$  (SD) mmで乾重量は  $94.4 \pm 19.0$  (SD) mg (n=41)であった。他方、ホースフィールドフルーツコウモリのそれらは  $17.0 \pm 1.31$  (SD) mmで乾重量は  $123.3 \pm 25.3$  (SD) mg (n=15)で、重量で有意差があった。

摂食場所は、新鮮なペリットの散在や直接観察によって特定することができる。被食樹木 (*F. variegata*) と摂食場所の距離は、各被食樹木について、1993年7~8月の調査で  $59.4 \pm 14.1$  (SD) m (n=21),  $78.3 \pm 21.8$  m (n=12) および1994年3月の調査で  $50.4 \pm 21.7$  m (n=11)であった。また、摂食

場所として利用された枝の高さは平均 $3.3 \pm 1.0$ (SD)m(n=14)であった。調査地における *F. variegata* の分布に関して、各株間の最短距離は平均 $35.1 \pm 14.6$ (SD)m(n=9)であった。この樹木は株ごとに結実時期が異なり、結実周期は株によって5~8カ月であった。

テレメトリー法により各個体の位置を地図上にプロットし、それらをもとにして最大移動距離および最外郭法による行動域を求めた。コイヌガオフルーツコウモリの最大移動距離は平均 $295 \pm 55$ (SD)m(n=7)、ホースフィールドフルーツコウモリのそれは $475 \pm 105$ m(n=6)であり、後者の方が有意に長かった。前者の行動域は成獣雄において $3.09 \pm 0.94$ (SD)ha(n=3)、成獣雌で $3.23 \pm 1.36$ ha(n=4)であった。一方、後者の行動域は、成獣雄において $7.95 \pm 2.03$ (SD)ha(n=2)、成獣雌で $5.75 \pm 2.54$ ha(n=4)であった。

各月に捕獲されたコイヌガオフルーツコウモリの性・年齢別の個体数をみると、成獣雌中における妊娠後期の個体と授乳個体の割合、全捕獲数中の幼獣個体の割合は各月で大きく変動(それぞれ0~33%, 0~34%)していたが、ほぼ周年を通じてみられた。他方、授乳雌の出現は比較的に限られ、3~4カ月の間隔で周期的なピークが現れていた。ホースフィールドフルーツコウモリでは、妊娠雌や幼獣は周年を通じて断続的に捕獲されていたが、サンプル数が比較的に多い時期(全捕獲数10頭以上)には妊娠雌や幼獣が捕獲されており(それぞれ9~33%, 10~34.3%)、特に妊娠雌の割合をみると4~6カ月の間隔でピークが現れていた。授乳雌は周年を通じて捕獲数が少なかったが、全捕獲数の多かった7月には33%を占めていた。

#### (4) 考察

##### ① 森林タイプとコウモリ群集の構成

マレーシア半島とその周辺の小島に生息するコウモリ類は約100種で、ボルネオと同様に種類数は豊富であるが、固有種は5種にすぎない。これはコウモリ類が鳥類と同じように飛翔力と移住性をもっているため島間のコウモリ相の大部分が均質化されるためと考えられる。今回の調査では、食果性コウモリ9種、食虫性コウモリ15種が捕獲された。ウルゴンバックから北西へ約30km離れた原生林(フタバガキ林)では、食果性コウモリ8種、食虫性コウモリ24種が記載され、南南東へ約70km離れたパソー森林保護区では食果性コウモリ4種、食虫性コウモリ26種が記載されている。パソーでは低地林でも比較的降雨量が少なく乾燥した場所とされ、ウルゴンバックの湿潤な環境と異なって、植生にも大きな影響を与えていると思われる。パソー林ではイチジク属の巨木がほとんどなく、食果性コウモリの食物資源が少ないことが示唆され、食果性コウモリの種数や個体数を貧弱にしている一つの原因と考えられる。

##### ② 構成種の動態

食果性コウモリにおいて、特にコイヌガオフルーツコウモリの生息域は広く、低地から高地林、伐採地や果樹園にまで及んでおり、食性も果実、花蜜、花粉および昆虫と多様である。本調査地においては周年を通じて比較的高頻度に捕獲され、食果性コウモリ全捕獲数中に67%を占めていた。本種は被食樹種の多い二次林や開拓地を主要な生息地として選択しているといえよう。また、この種は生息場所として原生林よりも二次林や開拓地を選択する傾向がみられる。捕獲数の多い時期は繁殖のピーク時期と対応しており、またイチジク属の結実時期とも関連していると考えられる。吸蜜性のヒルシタナガフルーツコウモリは周年を通じて断続的に捕獲され、食果性コウモリ全捕獲数中4%占める程度であったが上記2種に次いで多かった。ヨアケオコウモリも吸蜜性で重要な花粉媒介者であるが、捕獲数は少なく3~4月に集中してみられるにすぎない。ホシバナフル

一ツコウモリは周年を通じて断続的に捕獲され、食果性コウモリ捕獲数中に2%占める程度で少なかったが、マレーシア半島部で広く分布しており、特に低地のフタバガキ林内で頻りに捕獲されている。オナシフルーツコウモリは主に丘陵地のフタバガキなどの高木樹林に生息しているため、本調査地へはたまに飛来する程度と考えられる。ズグロフルーツコウモリもオナシフルーツコウモリと同様の場所を主な生息地にしている。

食虫性コウモリ類では、本調査地の竹林の豊富さと関連して、竹の節間内をねぐらとするヒナコウモリ科のタケコウモリ属が捕獲頭数中の半数近くを占めていた。カグラコウモリ科では大型のハチマキカグラコウモリが優占種であり、食虫性コウモリ捕獲数中9%を占めていた。本種は洞窟や樹洞内で比較的大きなコロニーを形成し、捕獲率は原生林、二次林、伐採林の順に高くなり、森林の破壊程度を示す指標になりうる。

ミゾコウモリ科のジャワミゾコウモリは主に高木樹林内に生息しており、本調査地においては食虫性コウモリ捕獲数中4%を占めていた。アラコウモリ科のコアラコウモリは調査地林内の小屋に数頭の群れを形成しており、食虫性コウモリ捕獲数中3%を占めていた。コアラコウモリは地表の大型昆虫や小型の脊椎動物を捕食するとされ、遷移初期段階の栄養レベルの高いコウモリ類の代表として位置づけられる。

### ③ コバナフルーツコウモリ属2種間の生態的差異

コイヌガオフルーツコウモリは、しばしば樹冠内や群葉下をねぐらとして利用しており、小さな群れで時折洞窟の入り口付近や家屋を利用しているのに対し、ホースフィールドフルーツコウモリは浅い洞窟や岩の隠れ場をよく利用しており、時々樹冠内やヤシの葉の下をねぐら場所として使っている。また、行動域は、昼間のねぐら場所、被食樹木および摂食場所間の移動範囲にほぼ一致している。したがって、最大移動距離は夜間の採食飛翔距離を反映している。コイヌガオフルーツコウモリの最大移動距離は平均295mであり、ホースフィールドフルーツコウモリのそれは475mで前者に比べて有意に長かった。これは、調査地において両種が同じ被食樹木を利用していることから、ホースフィールドフルーツコウモリがより遠方から飛来していることを示している。これはまた、日の入り後の飛翔活動における多少の遅れをもたらしている原因となろう。

コイヌガオフルーツコウモリは0.4~68.2gの多様なサイズの果実を利用し1)、また花蜜、花粉、葉、昆虫も摂食している8)、11)。他方、ホースフィールドフルーツコウモリは果実をもっぱらの主食にしており、食物の選択幅は比較的狭い6)、11)、13)。両種は被食樹下で摂食せず、噛み切った果実を口にくわえて飛び去り特定の摂食場所まで運んでいる。果実の種子の大部分はペリットとして摂食場所で吐き捨てられる。摂食場所へ一度に運ぶ果実の重さは、コイヌガオフルーツコウモリ（体重約30g）が平均7.9gで、ホースフィールドフルーツコウモリ（体重約60g）では17.8gであった。果実重量の差異は、食物をめぐる競合の回避に寄与していると考えられた。また、両種の糞からはイチジク属の種子が非常に多く採取され、採集したペレットもほとんど同属の種子で満たされていた。このコウモリ類とイチジク属との共生関係が注目される。

コバナフルーツコウモリ属2種では、妊娠中の雌が周年を通じてみられた。コイヌガオフルーツコウモリでは授乳雌および幼獣の出現頻度に周期的な変動がみられ、3~4か月周期のピークが認められた。年に3回繁殖に関与するものと考えられた。ホースフィールドフルーツコウモリでは4~6か月の間隔でピークが現れていた。個体別にみると年に2回出産していると推察される。2種の繁殖サイクルには餌資源量の変動が関与していると推察された。

#### 4) マレーシア産樹上性リス類の空間利用と森林構造

##### (1) はじめに

熱帯林の特徴のひとつとして、生息する生物種の豊富さが挙げられる。共存する多数の生物種が空間や資源をどのように利用しているのかを明かにすることは、熱帯林における種の多様性を維持、管理する上で重要である。リス類においても、世界の種の半分以上が熱帯林に分布することが知られている。特に、東南アジアの森林は、世界でもっともリスの種類数が多い。樹上生活を行なうリス類では、全163種のうち約55%にあたる90種が東南アジアの熱帯林に分布している。実際には体重2kgにおよぶ大型の種から、20gほどの超小型の種まで、体の大きさや形態の変化が大きい。そのために同じリス類とはいえ、種ごとに異なる生活様式をとっていることが予想される。しかし、一方で、体の大きさや形態にあまり差がみられない近縁の種が、同じ地域に共存するという例も多く、同一地域に生息するリスの種数を増やす一因となっている。近縁種の共存は、冷温帯域では見られない熱帯林ならではの特徵である。

一般に、同じような餌やすみかを利用する近縁種が同所的に分布する場合、資源をめぐる種間で競争が生じる可能性が高い。実際、シマリス類の2種が共存する地域では、攻撃行動によって一方が他方を排斥する例が報告されている。また、ネズミ類やリス類のいくつかの研究では、互いに共存して、利用する資源が一見似かよっているような2種の間でも、実は生息環境の好み微妙に異なり、不均一な環境では両種がそれぞれに適した区域にわかれて生息していることが明らかになってきた。しかし、これらの研究は冷温帯林で行なわれたものであり、資源の豊かな、そして共存する種数の多い熱帯林ではどのようになっているのか不明のままである。

熱帯林では、体の大きさや形態のよく似た近縁種が共存している場合、それぞれの種はどのような空間を利用し、どのような資源を利用しているのだろうか。本稿では、マレー半島の低地林に共存するハイガシラリス属 (*Callosciurus*) 3種の空間利用様式について紹介する。また、生息する森林構造の違いが彼らの行動や社会構造にどのような影響を及ぼすか検討する。

##### (2) 調査地と方法

調査は、マレーシア、セランゴール州、ウル・ゴンバックにあるマラヤ大学の野外研究施設において行なった。1992年9月、1993年1月、5月、9月それぞれに約2-3週間の調査期間を設けた。生け捕りするために、20個のかごわなを木の上に仕掛けた(高さ1-3m)。15haの調査地の中央に約7.5haのわなかけ区域を設定し、その全域にわたるように、約5日間ごとにかごわなを移動させた。ただし、1992年9月のみ、わなかけ区域は約5.5haと小さかった。餌はバナナ、ドリアン、などの果物を用いた。捕獲したすべてのリスについて、種、性別、体重を記録した後、無線発信機付きの首輪(総重量約6g、中根工房製#ZTS7)を装着した。首輪から送られてくる発信音を受信機(YAESU, FT-690)で探知し、三角測量によって各個体の位置を地図上に特定した。日の出から日没まで、移動地点を2時間ごとに5日間追跡した。行動圏の大きさは、最外郭法によって求めた(コンピュータープログラム"Home range, Ver. 2)。また、15haの調査区内のセンサスルートを定期的に巡回し、リスの種ごとに、目撃した木の高さを記録した。高さは目測で地上、0-5m、5-10m、10-15m、15-20m、20-25m、25m以上の7段階に分けた。

社会行動および音声信号の調査は1990年3月23日から9月30日まで、および1991年1月11日から2月22日までである。リスの活動時間である朝7:00から9:00および

午後5:00から7:00の2回センサスルートを巡回した。またこのほか、日中も時折、巡回した。センサス中にリスを目撃した場合、どの種であるか、どのような行動をとるかを記録した。特に複数個体が近接している場合には、攻撃的干渉が見られるか、避け会うか、無関心であるか、親和的な行動をとるかを記録した。また、リスが音声を発した場合には、鳴いている個体の位置、行動、鳴いている時間、鳴いている状況を記録した。音の強さは、デシベル計 (Rion, NA-24) で測定し、その時の音源からの距離を距離計 (Ranging, 123X) で測定した。また、レコーダー (Sony, TC-D5M) およびコンデンサーマイク (Victor, MU-510) を用いて音声を録音した。音響特性の分析は実験室においてソナグラム (Kay, DSP Sonograph Model 5500) を用いて行った。

利用環境の調査は1991年1月から2月にかけておこなった。20m x 20mのコドラートを25個調査地内にランダムに設置した。センサスの際、それぞれのコドラートで目撃されたリスの種を記録した。また、コドラート内のすべての樹木の高さと胸高直径を調べた。コドラート内の高木 (25m以上) の数、低木 (10m以下) の数について、目撃された3種の割合との関係を比較した。

### (3) 結果と考察

全調査期間に45個体の行動圏を地図上にプロットすることができた。ここでもっとも個体数が多かったのはハイガシラリス (*C. caniceps*) で、のべ28個体が捕獲された。成体の体重は平均332.9g (SD=28.9, n=23) であった。次に多いのがバナナリス (*C. notatus*) で、のべ14個体捕獲された。成体の体重は平均279.3g (SD=19.7, n=14) であった。もっとも少ないワキスジリス (*C. nigrovittatus*) はのべ3個体しか捕獲されなかった。成体の体重は平均284.7g (SD=6.8, n=3) であった。

ハイガシラリスでは、メスが小さい行動圏を互いに重複させながら調査地の北側に集中する傾向がある。オスはメスよりも大きい行動圏をメスや他のオスとも互いに重複させて分布している。全期間を平均すると、成体メスの行動圏は0.63ha (n=15)、成体オスの行動圏は2.22ha (n=8) であった。バナナリスでは、メスの行動圏は互いに重複せずに調査地全域に分布しており、行動圏の大きさはハイガシラリスのメスより大きかった。全調査期間に得られた本種の成体メスの行動圏は1.06ha (n=9)、成体オスの行動圏は1.13ha (n=4) であった。ワキスジリスについては、成体メス1個体のデータしか得られなかったが、調査地南西部に比較的大きな行動圏をかまえていた。全調査期間に得られた本種メスの行動圏は0.91ha (n=3) であった。

次に、種間比較では、行動圏が種どうしで排他的であるという証拠は得られなかった。それぞれの調査期間内で、別種個体との行動圏の重複率は、ハイガシラリスのメスでは平均71.9%、オスでは38.8%、バナナリスのメスでは79.4%、オスでは38.5%、ワキスジリスのメスでは14.6%であった。

樹高の高い熱帯林では、高さごとに生息するリスの種類が異なることが知られている。本研究で3種類のリスがそれぞれどのような樹高で活動していたか比較した。ハイガシラリスは256回目撃したうちの73%が10m以下の低い部分を利用していた。バナナリスは316回目撃したうち、5-10mがやや多いが、低所から高所まで幅広く利用する傾向が強い。ワキスジリスでは、117回目撃中53%が15mより高い所を利用していた。平面的にみると種間で行動圏はかなり重複していたが、利用する木の高さが違うことにより、各種の利用空間は必ずしも他種

と重複しているわけではない。

観察された3種のリスの全遭遇回数と、調査地に生息する3種の平均個体数比から求めた出会いの期待値を比較すると、同種個体は出会う頻度が有意に高い。行動圏の密集しているハイガシラリスでは当然、同種個体の出会いが高頻度であることが予想されるが、他の2種においても、同種個体どうしの出会いの頻度が高い。同種個体の出会いには、育児中の親子、配偶時の雌雄という社会的出会いを含む。しかし、前述したように別種個体は垂直的に利用空間が異なり、こうした現象も同種個体に比べて異種間での出会いが少ないことの一つの原因であると考えられる。また、別種個体が出会ったときに見られる優劣行動を比較した。以下の2タイプの行動をもとに優劣関係を分類した。(1) 出会ったときに追いかけて合意になったばあい、追いかけた方を優位とした。(2) 出会ったときに一方は追いかけないのに、他方が避けた場合、動かなかった方を優位とした。ハイガシラリスはバナナリスやワキシジリスに対して優位である割合が高い。ワキシジリスとバナナリスでは、ややワキシジリスの方が優位である。この関係は3種の体重差と関係が有るかも知れない。一見よく似たサイズだが、平均体重はハイガシラリスがもっとも重く、バナナリスが軽い。しかし、種間の優劣関係は行動圏の分布をうまく説明することができない。もっとも優位なハイガシラリスが全調査地に行動圏を広げているわけではなく、むしろ劣位のバナナリスの方が全域に分布している。このように、別種個体間での出会いは、行動圏の重複から想像されるよりもはるかに少ない。また、優劣行動と空間分布の関係は明かではなかった。3種が直接攻撃しあうという競争関係によって、空間分布が決定され、維持されている可能性は低いと考えられる。

調査地の森林構造は均一ではない。調査地の北側には、東西にゴンバック川が流れ、調査地の中央には東西に走る細い道路がある。川沿いから道路にかけては、タケ類が混ざる二次林である。道路沿いの植生はややまばらである。道路よりも南側は上り斜面となっているため、人為の影響が少ない。利用環境調査の結果(16)、ハイガシラリスは低木が多くて高木が少ない所に、バナナリスは低木の多い場所や高木の多い場所にかかわらず、ワキシジリスは高木の多い環境にそれぞれ出現する傾向があった。3種の行動圏の偏りも、このような環境選好によって説明することができる。すなわち、ハイガシラリスは北側の川沿いから道路周辺にかけて行動圏が密集し、バナナリスは道路の北側にも南側にも行動圏を構えていた。ワキシジリスは南側の人為の影響の少ない林に行動圏があった。3種は行動的な干渉によってではなく、それぞれの種が好む森林環境の違いによって行動圏の位置を決定しているようである。

ハイガシラリスは、そのにぎやかで独特の鳴き声で知られている。この声は危険を知らせるアラームコールである。おもにネコ類などの地上にひそむ捕食者を発見すると、リスは”キッキ”という声を発する。100mの距離からでも聞こえる大きな声で、しかも10分以上も鳴き続ける。この鳴き声を聞くと、まわりのリスは樹上で警戒体勢をとる。アラームコールにはこの他、空から襲ってくるワシタカ類に対して発するものや、木に登ってくるヘビ類に対して発するものがあり、それぞれ違った音声特性を有している(16)。こうしたアラームコールは、ハイガシラリスだけでなく、バナナリスやワキシジリスにもある。しかし、その頻度、とりわけネコ類への”キッキ”という声はハイガシラリスでは目立って頻繁に使われる。音の大きさや長さも、他の2種ではハイガシラリスほど強く、長く発せられることはない。

音声信号の進化は、高度な社会組織を持つ地上性リス類でよく調べられている(10)。一方、基本

的に単独生活をする樹上性リス類では、音声信号は発達しないものとされている。危険を知らせ合うといった音声信号が進化する背景には(1)捕食圧が高い環境であること、と同時に(2)危険を知らせるべき血縁者が集まって暮らす、という社会構造をもっている必要がある。これまでに研究されてきた温帯林の樹上性リス類は、こうした背景がなく、実際に音声信号にそれほど依存していないと考えられる。ところが、ハイガシラリスは樹上性リスであるのに頻繁に鳴く。行動圏をみると、メスどうしが極端に密集している。となれば、この密集したメスが互いに血縁個体であるかどうかの問題となる。上記調査地で、1年前に生まれた個体が同じ調査地内で行動圏を構えたかどうかを調べてみると、メス12個体中4個体(33.3%)は生まれた所にとどまることが判った。残り8個体については移出したのか死亡したのかは判らない。オスについては15個体のうち2個体(13.3%)が近くで行動圏を構えた。すなわち、ハイガシラリスではオス・メスあわせると22.2%のこどもが居残ったことになる。バナナリスでは16個体(メス9、オス7)のうち2個体(メス1、オス1)(12.5%)が、ワキスジリスでは8個体(メス4、オス4)のうち1個体(メス)(12.5%)のみがそれぞれ居残った。つまり、ハイガシラリスでは、他2種に比べて、密集したメスどうしは血縁個体である可能性が高い。

一般に樹上性リス類では、メスどうしが互いに排他的な行動圏を持ち、オスはメスよりも大きな行動圏を、オスどうしやメスと重複させながら持つ(2), 8), 17), 18)。こうした社会構造はリスばかりではなく、メスのみが子育てを行ない、乱婚的な配偶様式をもつ多くの哺乳類で一般的である。バナナリスやワキスジリスはおそらくこのタイプの社会構造を持つものと思われる。一方、ハイガシラリスのように、メスどうしも行動圏を重複させるという例は比較的まれである。メスどうしは本来、餌や巣場所などの資源をめぐる競争関係にあると考えられる。それにもかかわらず、集まって暮らすことには、共同による何かの利点があるに違いない。ハイガシラリスでは、とりわけ発達した警戒音声がかん生活における利点であろう。実際には、密集した個体どうしの間で、追いかけ合いなどの攻撃的干渉が頻繁に観察され、決して利点ばかりではないが、それ以上に警戒音声が有益に機能していると考えられる。

それでは、なぜ、同じ森林に生息するバナナリスやワキスジリスは、音声信号にあまり依存していないのだろうか。ここで、3種の好んで利用する森林構造の違いが関わっていると考えられる。ハイガシラリスの好む低木の多い林は、木が密で見通しが悪く、そのため地上にひそんで狩りを行なうネコ類には恰好の餌場となっている。地面におりるハイガシラリスは捕食の危険にさらされる割合が高い。一方、見通しのよい環境を利用するバナナリスは音声よりも視覚を利用して、天敵の存在を発見できる。高い樹冠を生活の場とするワキスジリスは、地上性の捕食者との遭遇頻度は低い。こうした違いにより、ハイガシラリスでは警戒音声への依存性がより強く、他の2種とは異なる社会構造が発達したのではないかと考えられる。

## 5) マレー半島における食植性哺乳類の群集と落下種子の利用

### (1) はじめに

熱帯林は地球上でもっとも複雑で多様性に富んだ陸上生態系である。この多様性は植物と動物の無数の相互作用を包含している。動物にとって種子や果実は重要な餌資源である。その量と植物の分布は、動物の生息地選択のみならず動物群集の組成と構造に影響を与える。一方、動物の果実食(種子食も含め)は、散布を通じて森林の更新に重要な役割を果たしている。だが、動物

の果実食が種子の死亡や散布に及ぼしている実態や効果については、十分に研究されているわけではない2)。現在、野生動物の果実食の生態については、おもに南米とアフリカの熱帯林の特定の地域で調査されているにすぎず、これらと比較すべき東南アジアの情報はほとんど得られていない。Medwayは半島マレーシアのウルゴンバック森林保護区において17種の樹種が霊長類、齧歯類、有蹄類、鳥類によって持ち去られることを報告しているが、彼の情報は質的にも量的にも十分ではない。

われわれは、熱帯林における野生動物の果実食の実態と役割を評価する研究の一環として、落下種子を捕食したり持ち去る動物種を同定するために自動撮影装置を製作し、使用してきた。この報告はこの装置のフレームワークを記載するとともに実効性と有用性を検討する。

## (2) 調査地と方法

1993年7月から1994年11月まで、半島マレーシア、ネグリセンビラン州パソー森林保護区で野外調査を実施した。パソー保護区は、面積約2500haで、主にフタバガキ科より構成される低地熱帯林である。地形、気象、植生と森林の構造については別報に詳述されている8), 9)。この保護区の南西端に一次林のと二次林を含む10haの調査プロットを設定した。このプロット内には300種以上の樹種が記録され、優占樹種の分布については別報に記載されている。

野生動物の生態研究のための自動撮影装置は、これまでもいくつかのタイプが提案されてきた4), 7)。われわれは新しいタイプの自動撮影装置を工夫した。それは遠赤外線センサー(PS-15 B, デルカテック社製)、モータードライブカメラ(リコーXR-10M, 35-70mmズームレンズ付)、ストロボ(サンパックAuto25SR)から構成される。カメラとストロボは電池と防湿用シリカゲルとともに防水用のプラスチックケースに入れた。このケースを種子を落としている樹種(ターゲット樹)の下に三脚で設置した。その焦点に、周囲で採集した種子サンプル、100g以上の大型種子は20個、50~100gの中型種子は40~60個、50g以下の小型種子は50~100個からそれぞれ構成される、を置いた。カメラとリモートコードで接続された遠赤外線センサーは種子サンプルの上1~2mにつり下げた。種子の数、フィルム枚数は3週間または種子が全部消失するまで毎日チェックした。フィルムと電池は必要に応じて交換した。1週間以内にすべての種子が消失した場合には、この作業を2~6回にわたって繰り返した。装置は合計13台製作し、このうち1~3台を使用して、同一樹木で試験した。ターゲット樹は月平均で8.4本(レンジは2~19本)であった。

われわれはこれまでに70種以上の樹種を対象に試験を行った。その種子は色、形態、サイズとも多様で、最小は平均重0.5gの*Sapium baccatum*から最大は463.8gの*Paratocarpus baraceatus*であった。この結果、現像された5704枚のうちサンプル訪問動物の撮影に成功したのは2738枚であった。これらの写真を分析することによって、訪問動物種を訪問日と時刻とともに同定し、種子の消失率と利用率を記録した。

これに加え、われわれは調査地域の小哺乳類群集の組成を把握するために生体捕獲調査を並行して行い、主要種の生息密度を評価した。餌としてはアブラヤシの実を使用した。捕獲には針金製のトラップ(サイズは17×17×44cm)を250個使用し、それらを20m間隔のグリッドの交点に設置した。捕獲は毎月4日間にわたって行った。捕獲された動物は種と性を同定後、各部位を計測した。指切りまたはイヤータグを装着し個体識別後、放逐した。

## (3) 結果と考察

### ① 同定された果実食性の動物種



落下種子のサンプルに訪れた動物種は総計35種であった。このうち25種は食虫目、ツパイ目、霊長目、齧歯目、食肉目、偶蹄目に属する哺乳類であった。8種はキンバト*Chalcophaps indica*、ウチワキジ*Lophura erythrophthalama*、ルリビタキ*Eritacus cyane*、バブラー類*Pteruthius* spp.を含む鳥類であった。2種の爬虫類はミズトカゲ*Varanus salvator*と種不明1種であった。

哺乳類が動物を撮影した写真全体の93.3% (2738枚虫2554枚)を占めた。同定された哺乳類リストを表1に示す。優占種はブタオザル*Macaca nemestria*、ネズミヤマアラシ*Trichys fasciculata*、オナガコミネズミ*Leopoldamys sabanus*、ミズジャシリス*Lariscus insignis*、アカスダトゲネズミ*Maxomys surifer*、ダスキールトン*Presbytes obscuras*、マレーヤマアラシ*Hystrix brachyura*であった。これらは全哺乳類の88.6%を占めた。したがって、これらの種がパソー保護区では落下種子の主要消費者と考えられた。食肉目のうち、オビリンサン*Prionodon linsang*、ピントロング*Arctictis binturong*、クロヘミガルス*Hemigalus hosei*、ジャワジャコウネコ*Viverra tangalunga*、チビオマンガース*Herpestes brachyurus*がそれぞれ1回記録された。また、飛行中の翼手類(種不明)も1回記録された。これらはおそらく移動中に偶然撮影されたもので、落下種子を訪れたものではないだろう。

トラッピングと直接観察によって(Kemper6)は、パソー保護区において翼手類を除き43種の哺乳類の生息を確認した。このリストを今回の調査と比較すると、17種が共通していたが、6種が新たに確認された。それらはジムヌラ*Echinosorex gymnurus*、ホワイトヘッドスダトゲネズミ*Maxomys whiteheadi*、センザンコウ*Manis javanica*、クロヘミガルス、ジャワジャコウネコであった。こうしてみると、生息確認が困難な2つのタイプの種、1つは完全な樹上性でまったく地上に降りない種、たとえばホソスダリス*Sundasciurus tenuis*、マレーヒヨケザル*Cynocephalus variegatus*など、もう一つはおそらくは絶滅してしまった希少種、たとえばアジアゾウ*Elephas maximus*、を除けば、自動撮影装置はパソー保護区に生息する落下種子に関与する果実食性哺乳類のほとんどの種を暴露していると考えられた。

一方、ライブトラッピングでは合計で19種の哺乳類が捕獲された。オナガコミネズミが、コモツパイ*Tupaia glis*、アカスダトゲネズミ、ホワイトヘッドスダトゲネズミ、バナナリス*Callosciurus notatus*、ミズジャシリス、チャイロスダトゲネズミ*Maxomys rajah*、ジムヌラ、ハナナガリス*Rhinosciurus laticaudatus*、マレーシアクマネズミ*Rattus tiomanicus*の9種とともに、もっとも高い頻度で捕獲された。これらが全捕獲数の97.0%を占めた。優占種10種はすべて自動撮影装置でも記録されたが、撮影回数と捕獲回数を比較した群集の組成には2つの方法の間でかなりの差異を示した。最優占種10種中、共通種はわずか4種にすぎなかった。自動撮影法による最優占種10種中6種は、体重1.5kgを越える大型種であった。明らかにトラッピング法ではこのような大型種の生息は確認できない。したがって、果実食性哺乳類の群集組成の全体像を把握するにはトラッピング法には限界があることがわかった。体重1.5kg以下の小哺乳類の相対的出現数を捕獲数と撮影数で比較すると、その順位には、オナガコミネズミが第1位でアカスダトゲネズミが第3位であることは共通するものの、著しい差異が認められた。ミズジャシリスが自動撮影では2位であるのに対しトラッピングでは6位であった。またバナナリスが前者ではわずか1回の記録であったのに対し後者では5位であった。このような差異はおそらく餌の違いによると推定された。トラッピング法による群集組成の出現数にはそれぞれの種の食性の違いによる偏向が反映されている。

写真に自動記録された出現時刻から判断すると出現した哺乳類には異なるタイプの活動パターンをもっていた。50回以上記録された主要種の出現時刻を24時間バンドにプロットすると、オナガコミミネズミ、ネズミヤマアラシ、2種のトゲネズミ（アカスダトゲネズミとホワイトヘッドスダトゲネズミ）は夜行性であることがわかった。ミスジャシリス、コモンツパイ、ブタオザルは昼行性であった。また、ジャワマメジカ *Tragulus javanicus* とイノシシ *Sus scrofa* は明らかに昼夜ともに活動していた。これまでジャワマメジカは夜行性と考えられてきたが、昼も目立たないように活動していることが判明した。

## ② 哺乳類と種子を落下させる樹種との関係

すべての哺乳類は、食性が異なるために同じ頻度で落下種子を訪れているわけではない。小哺乳類では、2種のトゲネズミとコモンツパイは10 g以下の小さな種子を選択的に訪れる傾向があり、落下種子を試験した全樹種中のそれぞれ28.6%と18.2%に出現した。これに対し、オナガコミミネズミとミスジャシリスは50 gを越える比較的広範囲の種子を訪れ、それぞれ46.7%と33.8%に出現した。2種のヤマアラシは5～80 gの範囲の種子に集中し、33.8%に出現した。2種はおそらく種子捕食者と考えられた。ダスキールトンは、通常林冠の葉や種子を採食しているが、2種の果実〔*Castanopsis megarpa*（種子重平均66 g）と *Garcinia parvifolia*（同3.5 g）〕に限定して採食のために地上に降りてきた。ブタオザルは最大の種子消費者であり、67.5%の樹種の種子採食に参加した。そしてそのレンジはもっとも広く1～400 gの幅があった。ジャワマメジカとイノシシは比較的広範囲の種子の採食に参加し、それぞれ22.1%と16.9%に出現した。

一方、すべての種子は同じ比率で消費されているわけではない。種子の消費期間と採食率は樹種によって大きな違いが認められた。主要樹種の種子の消費パターンを記載する。林冠種である *Dysoxylum actutangulum* が1本プロットの南端に生育していて、果実（レンジ25～50 g）を1993年4月～9月に多数落下させた。種子はネズミヤマアラシによって排他的に利用された（全写真中の91.0%を占有）。合計で6回の試験が繰り返し行われた。種子は撮影開始後すべて5以内に急速に消費された。ヤマアラシは種皮を捨てて種子だけを選択的に利用した。種子は噛み砕かれ食べられたので、ヤマアラシは種皮捕食者と考えられた。優占樹 *Canarium littorale* が複数本生育し、個体によって異なる種子生産を示した。この落下種子は利用率はきわめて低かったが、オナガコミミネズミ、ジャワマメジカ、ブタオザルなど複数種によって利用された。この種子は硬い殻で覆われているので種皮のみを利用したことから判断すると、これらの哺乳類は散布者としての役割をもっていると考えられた。林冠種である *Neobalanocarpus heimii* は10ヶ月間にわたって種子を落下させた。これらの落下種子は地上性哺乳類によってまったく利用されなかった。落下種子はかなりの比率ですでに食痕が認められ樹上性のリス類によって林冠で利用されていたと考えられた。 *Lithocarpus curitishii* の種子は、利用率はきわめて低かったが、ブタオザルとマレーヤマアラシによって利用された。これらの哺乳類は採食のために種子を破壊するので種子捕食者と考えられた。林床の優占種である複数のラタン *Daemonoropus* spp. の種子は個体を変えながら一年中落下している。これらの種子は利用率は高くはなかったが、ブタオザルやジャワマメジカによってゆっくりと消費された。 *Knema hookeriana* の果実は一定の比率で、ブタオザル、ネズミヤマアラシ、アカスダトゲネズミ、オナガコミミネズミを含む複数の哺乳類に利用された。その利用期間は約2週間であった。興味深いことには、これらのうち、少なくとも5個の果実は母樹から1～9 m以内に葉の下に貯蔵された。少なくともうち1回はオナガコミミネズミである

ことが確認された。詳しい記載はYasuda et al. (準備中)に譲る。

総じて、野生動物の果実食の生態調査のための自動撮影装置によるアプローチは植物と動物との相互作用の総合的な研究にとって有用であることが証明された。現在、われわれはこの装置を他の樹種に適用し、さらに多くの資料を蓄積中で、これによってアジア熱帯林での果実食の実態を一般化できる資料が得られると考えている。

### 3. 研究発表の状況

(誌上发表)

Tsubaki Y. and Intachat J. (1994) Dungbeetle community structure in a Malaysian rain forest: gradient from edge to core area. In: Biodiversity: its complexity and role. (eds. M. Yasuno and M.M. Watanabe) Global Environmental Forum, Tokyo.

Nagata, H., A. Zubaid, & H. I. Azarae, Changes of foraging guild structures of understory bird community in virgin and disturbed rainforests at Peninsula Malaysia., J. Ornithol. (suppl.) 135:223. (1994)

○Nagata, H., A. Zubaid, & H. I. Azarae, Changes of foraging guild structures of understory bird community in virgin and disturbed rainforests at Peninsula Malaysia., J. Ornithol. (suppl.) 135:223. (1994)

Nagata, H., A. Zubaid, & H. I. Azarae, The effect of forest disturbance on avian community structure at two lowland forests in Peninsular Malaysia. In: Proceeding of Fifth National Biology Symposium. Kelab Rekreasi Universiti Kebangsaan Malaysia, Bangi. (tentative title). (in press).

○Funakoshi, N. Regular pulse emission in some megachiropteran bats. Zool. Sci. 12:503-505. (1995)

○Funakoshi, N. Comparative ecology of the dog-faced fruit bat *Cynopterus brachyotis* and *C. horsfieldi* in a Malaysian rainforest. Ecol. Res. (in press). (1996)

○Tamura, N. & Oba, T. Nestling sounds of the plantain squirrel (Sciuridae: *Callosciurus notatus*). Natl. Hist. Res. 2:167-173. (1993)

○Tamura, N. Role of sound communication in mating of Malaysian *Callosciurus* (Sciuridae). J. Mamm. 74:468-476. (1993)

○Tamura, N. & Yong, H.S. Vocalizations in response to predators in three species of Malaysian *Callosciurus* (Sciuridae). J. Mamm. 73:703-714. (1993)

○Tamura, N. Postcopulatory mate guarding by vocalization in the Formosan squirrel. Behav. Ecol. Sociobiol. 36:377-386. (1986)

○Tamura, N., Abdullah, A.S., Hayashi, F., Idris, A.H., & Rashid, N.Y. Spatial patterns of three sympatric species of tree squirrels in Malaysia. J. Mamm. (in press)

田村典子. マレーシア産樹上性リス類の空間利用と森林構造 Tropics 4:337-343. (1996)

三浦慎悟. 熱帯林での哺乳類の多様性をさぐる - とくに落下種子と食植性哺乳類群集との関係. 森林総研所報. 75:3 (1995)

三浦慎悟. 熱帯林の生きた化石ジャワマメジカ. 「いま、動物たちは」 pp. 133-135、丸善 (1995)

○Miura, S. et al. Who steals the fruits?: Monitoring frugivory of mammals in the tropical rainforests. Malay Nat. J. (in press) (1996)

○Miura, S. & H. I. Idris. Present status of the mouse-deer on Pulau Tioman. Malay Nat. J. (in press) (1996).

(口頭発表)

Nagata, H., Zubaid A., & Azarae, H. I., Comparison of avifauna between two lowland forests in Peninsula Malaysia, International Conference of Tropical Rainforest Research, Current issues., Bandar Seri Begawan, Apr. 1993.

永田尚志, Zubaid A., & Azarae, H. I. マレーシア半島における林床性鳥類群集構造の比較、日本鳥類学会1993年度大会、松江、1993年10月。

永田尚志, Azarae, H. I., & Zubaid A., マレーシア低地熱帯林における果実昆虫食鳥類群集：特にヒヨドリ類の採食ギルドについて、第40回日本生態学会、福岡、1994年3月。

Nagata, H., Zubaid A., & Azarae, H. I., Changes of foraging guild structures of understory bird community in virgin and disturbed rainforests at Peninsula Malaysia., 21st International Ornithological Congress, Viena, Aug. 1994.

The effect of forest disturbance on avian community structure at two lowland forests in Peninsular Malaysia. Fifth National Biology Symposium. Kelab Rekreasi Universiti Kebangsaan Malaysia, Bangi. 16-18 May 1995.

永田尚志, Azarae, H. I., & Zubaid A., マレー半島の2つの熱帯林における鳥類群集構造の比較、第43回日本生態学会、八王子、1996年3月

船越公威. マレーシア熱帯林のコウモリ相について. 日本動物植物生態学会九州地区合同大会. 熊本. (1993)

船越公威. マレーシア熱帯林のコウモリ類群集. 日本哺乳類学会. 弘前. (1993)

船越公威. マレーシア熱帯林におけるコバナフルーツコウモリ2種の比較生態. 日本生態学会. 博多. (1994)

船越公威. マレーシア熱帯林におけるコバナフルーツコウモリ2種の比較生態. 日本哺乳類学会. 東京. (1994)

田村典子 1991年 マレーシアにおけるリス類の生息環境と音声信号の比較 日本哺乳類学会1991年度大会(香川)

田村典子 1992年 ハイガシラリス属の配偶行動における音声信号の役割 日本動物行動学会第11回大会(つくば)

田村典子 1994年 樹上性リス類の生態と森林構造 日本熱帯生態学会第4回大会(つくば)

三浦慎悟・安田雅俊. フルーツを盗むのはだれだー半島マレーシア低地熱帯林での落下種子と動物との関係 I. 日本生態学会(盛岡)(1995)

三浦慎悟・安田雅俊. フルーツを盗むのはだれだー半島マレーシア低地熱帯林での落下種子と動物との関係 II. 日本哺乳類学会(京都)(1995)