

# 立山高山帯におけるライチョウなどによる種子散布

曾根綾子<sup>1)</sup>

## 1. はじめに

液果をつける植物は、動物に種を運ばせるために果実を発達させてきたといわれている。これらの液果をつける植物は、一般に動物による種子散布を行うと考えられている。高山帯には、ガンコウランやツツジ科矮性低木のコケモモをはじめ、多くの液果をつける植物が存在する。これらの高山植物が種子更新を行うには動物を介して種子を散布しなければならない。

しかし、高山は低温、乾燥、積雪、それに伴う短い生育期間など、実生の生育にとって過酷な環境条件が揃っており (Kajimoto, 2002)、さらに植物が種子繁殖を行うことが困難であることがMaruta (1994) などで指摘されている。しかも高山は最も一般的な散布動物である鳥類の種数・生息密度が低く、哺乳類などその他の動物の数もそれほど多くないと考えられる。高山は、液果をつける植物が種子繁殖を行うにはかなり厳しい環境であると予想される。しかし、このような更新に関わる研究は、近年脆弱性が懸念されている高山植物の群集保護のためにも重要であると考えられる。

そこで本研究では、高山帯の液果をつける植物がどのように動物による種子散布を行っているのかを明らかにするとともに、それが植物の更新にとってどのような役割を果たすのか考察することを目的とした。

## 2. 調査地

富山県立山 (36° 33' 42" N; 137° 36' 29" E)、標高2,300m~2,830mの高山帯。高木限界以上の雷鳥沢から室堂、浄土山までの区域を主な調査対象地とした (図1)。

## 3. 対象植物

ガンコウラン *Empetrum nigrum*、コケモモ *Vaccinium vitis-idaea*、クロウスゴ *V. ovalifolium*、マルバウス

ゴ *V. ovalifolium* var. *shikokianum*、クロマメノキ *V. uliginosum*、シラタマノキ *Gaultheria miqueliana*、オオヒョウタンボク *Lonicera tschonoskii*、ベニバナイチゴ *Rubus vernus*、ウラジロナナカマド *Sorbus matsumurana*

## 4. 調査方法

### 4-1. 植生調査

2004年、2005年の植物が最も繁茂している7~8月にかけて調査地内にある様々な植物群落における植生調査を行った。基本的には10m×10mの方形区を群落中に設置し、その中に出現している植物全ての種を同定し、被度を記述した。同定された全ての種について、中越ほか (1981) を参考に種子散布型の分類を行った。

調査地内の植物群落は、ハイマツ群落・風衝矮性低木群落・高山草原・雪田植物群落・高山風衝草原に大別される。各植物群落において調査を300m<sup>2</sup> (3方形区) 以上行った。そして、各植物群落内の植物の被度



図1 調査地

1) 滋賀県立大学環境科学研究科生態系保全コース

を求めた。また、調査地内全体における各植物群落の占有面積割合を推定するために、まず調査地内における群落の面積割合を求めた。面積割合は、調査地内の登山道7.5km上における各植物群落の面積割合を適応した。次に各植物群落における被度に群落割合をかけた値を出した。多くの植物は複数の群落にまたがって生育しているので各群落の値を合計し、その値を調査地内におけるその植物の占有面積とした。パーセント値をその植物の調査地における優占度とした。

4-2. 調査地内における液果植物の果実量推移

対象地内に設定したプロットにおいて、定期的に対象植物の単位面積あたりの繁殖器官（花・未成熟果実・成熟果実）の数をカウントした。果実は色や大きさにより未成熟、成熟を分類した。調査期間と頻度は2004年が7月8日から10月15日まで10日おき、2005年が7月9日から10月29日まで2週間おきである。【植生調査から求めた調査地における液果植物の被度×単位面積あたりの果実数×果実重量】を調査地全体の果実量とし、その季節的な推移を調べた。

4-3. 鳥類・哺乳類の糞回収と糞分析

調査地における散布動物の同定と採食の動向を明らかにするために、登山道上に設定した回収ルートに落ちていた全ての鳥類、哺乳類の糞を定期的に回収した。回収ルート長は2004年が4.5km、2005年が7.5kmである。このとき、直径や大きさと調査地内の動物生息状況などから糞の動物種同定を行った。調査期間は2004年が8月1日から10月15日まで、2005年が7月9日から10月29日までで、調査頻度は2004年が10日ごと、2005年が2週間ごとである。

回収した糞は研究室に持ち帰り、湿重量を測定した後、一部を60℃・48時間オートクレーブで絶乾した。全体の乾重量を絶乾したサンプルから算出した。残りの絶乾していない糞サンプルは中に入っていた植物種子の種同定を行い、それぞれの植物種において種子数を数えた。また、種子の状態を観察し、果肉がついている種子数、破壊種子数を数えた。破壊種子数は、破片の重量を種子1個あたりの重さで割ることにより算出した。糞乾重量あたりの種子数の年合計値から果実個数、重量を求め、その年の採食果実重量における各植物の割合を算出した。

4-4. 種子散布場所の環境と種子散布距離（2005年のみ）

各動物による散布場所評価のために、2005年の糞採集時に糞がどのような場所に落とされていたかを記録した。糞が落下していた地点について、実生生育の点から砂礫的な環境（大礫地、中礫+砂地、細粒砂地）と植物群落中の環境（ハイマツ樹幹下、それ以外の植物群落中、植生ギャップ）に分類した。また、回収ルート上のこれらの面積比を求め、その割合を期待値とし、各動物の散布環境の割合と比較した。

また、糞の落下地点とその中に入っていた植物の同種他個体との距離を測定することによって散布距離を推定した。

5. 結果

5-1. 植生調査結果（表1・図2群）

調査地内の植物群落8415㎡（130方形区）において、全部で101種の植物が確認された。そのうち24種が液果をつける植物であった（表1）。出現植物全種の散布型の中で種に対する割合が最も高かったのは（図2-1 a）風散布種で、その次が動物周食型散布種（24.4%）であった。また、この動物周食型散布種の調査地内における面積的な優占度（図2-1 b）は24.4%であった。出現木本（低木+矮性低木）の中における動物周食型の種の割合は50%であった。

また、動物周食型散布種（液果植物）の中における生育型については、低木・矮性低木・草本の3つがあ

表1 調査地内に出現した液果をつける植物リスト（優先度順）  
優先度：〔調査値単位面積あたりの被度面積〕(c)/全種合計(c) × 100  
○がついているものは主要対象種

種名	科	優占度:順位	生育型
○ガンコウラン	ガンコウラン科	5.08674 : 4	矮性低木
○ベニバナイチゴ	バラ科	3.98404 : 5	低木
○コケモモ	ツツジ科	3.13698 : 8	矮性低木
○マルバウスゴ	ツツジ科	2.38093 : 11	矮性低木
○シラタマノキ	ツツジ科	2.32542 : 12	矮性低木
○ウラジロナナカマド	バラ科	1.81309 : 16	低木
○クロマメノキ	ツツジ科	1.80827 : 17	矮性低木
○クロウスゴ	ツツジ科	1.72277 : 19	低木
○オオセウタンボク	スイカズラ科	0.21336 : 43	低木
ヒロハユキザサ	ユリ科	0.17295 : 45	草本
アカモ	ツツジ科	0.14614 : 48	矮性低木
ウラシマツツジ	ツツジ科	0.11252 : 49	矮性低木
ミヤマハイネズ	ヒノキ科	0.11128 : 50	低木
マイヅルソウ	ユリ科	0.07028 : 57	草本
ゴゼンタチバナ	ミズキ科	0.05173 : 63	草本
タカネナナカマド	バラ科	0.04283 : 67	低木
キヌガサソウ	ユリ科	0.03813 : 70	草本
オオバタケシマラン	ユリ科	0.03646 : 72	草本
オオハスノキ	ツツジ科	0.03399 : 75	低木
コガネイチゴ	バラ科	0.03213 : 79	矮性低木
ハリブキ	ウコギ科	0.01194 : 86	低木
エンレイソウ	ユリ科	0.00590 : 89	草本
タケシマラン	ユリ科	0.00160 : 92	草本
サンカヨウ	メギ科	0.00065 : 94	草本

げられる。それぞれ種数は8種ずつあり、種数における割合はどの生育型も33.3%である（図2-2 a）が、面積的な優占度（図2-2 b）は矮性低木が64.3%で最

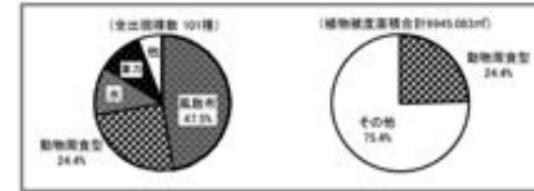


図2-1 調査地内の全出現種内における動物周食型植物(液果植物)の割合:種数割合(a)と優占度(b)

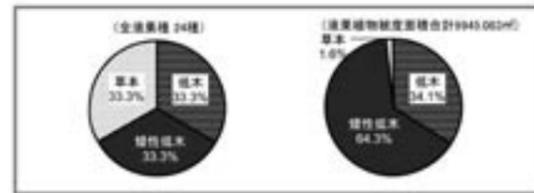


図2-2 液果植物内の生育型割合:種数割合(a)と優占度(b)

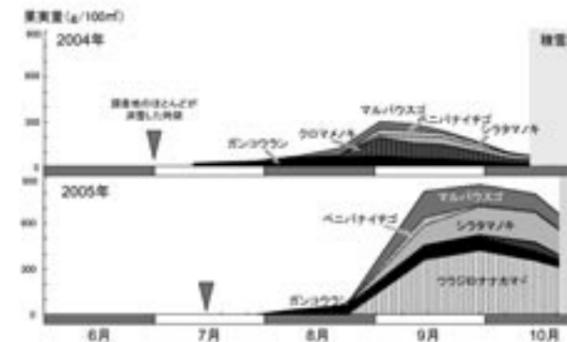


図3 果実量の季節推移  
2004年（上段）・2005年（下段）における調査地全体の果実量。各植物の果実量季節推移を積算したものを示す。

も優占しており、次に低木で34.1%、草本は1.6%と低かった。

5-2. 調査地内の果実量季節推移（図3）

各植物の結実期は2年とも8月後半から10月の約2ヵ月半に集中していた。調査地全体における消雪時期は、2005年よりも2004年の方が早かったが、それに同調するように結実期もシフトしている。

また、特に豊作であった2005年には顕著にみられるが、調査地内の果実は種によっては半分も親個体から散布されないまま積雪期を迎えてしまうことがわかった。低木種のうち、自然落下性があまりないウラジロナナカマドや矮性低木種のガンコウラン・コケモモ・シラタマノキ・マルバウスゴは散布されずに残った果

実はほとんど枝についたまま越冬する。立山の高山帯では、散布量は果実量に対してとても少ないことが示唆された。

5-3. 糞回収結果（図4）

2年間の糞回収によって採取された動物の糞は合計1809個で、82%（1476個）がライチョウ、15%（265個）がテンまたはオコジョのもの、4%（67個）がキツネ、ほぼ0%（1個）不明鳥類であった。どの糞からも植物の種子が見出されたが不明鳥類は回収数が少なかったため、今回の調査における主な散布動物はライチョウ、テン・オコジョ、キツネの3カテゴリに絞った。テン・オコジョは両種とも調査地内に生息することがわかっているが、糞による区別ができないため、カテゴリとしては1つにまとめた。

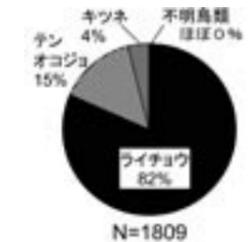


図4 糞回収の結果  
2年間合計回収糞における各動物の割合

5-4. 糞分析結果と採食果実（付表、図5）

2年間の糞分析によって求められたライチョウの採食植物は、ガンコウラン・マルバウスゴなどの矮性低木5種、低木1種の計6種であった（付表）。テン・オコジョの採食果実は、2年間の合計で、矮性低木4種、低木5種、草本5種の計14種であった。そのうち、矮性低木1種、低木1種、草本2種の計4種は調査地内に分布しない種であった。キツネは、矮性低木2種、低木2種、草本2種の計6種であった。

また、各動物の年採食果実重量に対する採食果実割合（図5）より、ライチョウは2年ともツツジ科矮性低木のガンコウランを主に採食していた。ライチョウの採食果実はほとんどがツツジ科の矮性低木または低木であった。食肉目であるテン・オコジョ、キツネはバラ科の低木であるベニバナイチゴを主に採食しており、エンレイソウ・キヌガサソウといった優占度の低いユリ科草本も採食していた。このように、ライチョウ、食肉目動物は、それぞれガンコウラン、ベニバナイチゴを選択的に採食する傾向が見られた。

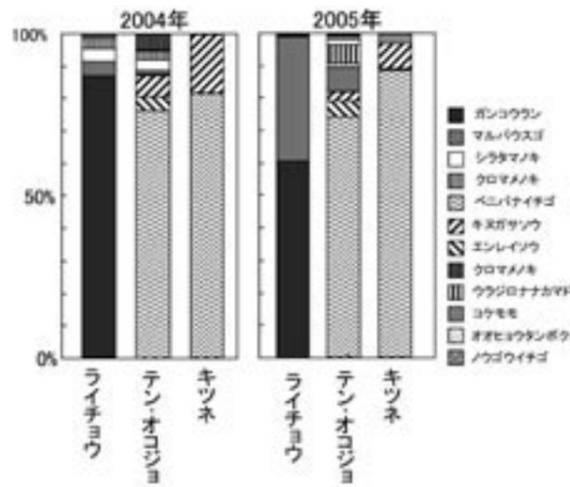


図5 各動物の年採食果実重量における各植物種の割合  
各動物の糞乾重量あたりの種子数から換算した各植物の各年における採食割合を示す。

5-5. 果実サイズと動物の採食 (図6)

図6に調査地内に生育する液果をつける植物の果実サイズと各動物の採食について示す。これより、ライチョウはより小さい果実を、食肉目はより大きい果実を選択的に採食していたことがわかる。また、矮性低木の中でも比較的大きめのサイズをもつクロマメノキやシラタマノキ、マルバウスゴはライチョウと食肉目の両方に採食されていた。

ライチョウが採食していたもののほとんどが高山に特有な形態をもつ矮性低木であるが、その中でも最も小さな果実サイズのガンコウランを主に採食していたことや、次に小さなコケモモはライチョウにのみ採食されていたことから、ライチョウの小さな果実への

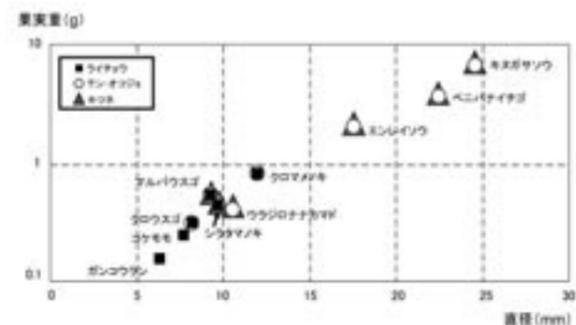


図6 果実サイズと動物の採食  
調査地に生育する液果植物の果実のサイズ(直径・果実重)とそれに対する動物の採食を示す。ライチョウは■、テン・オコジョは○、キツネは▲で示す。重なっている植物種は、複数の動物によって採食されていたことを示す。

選択性を示すことがわかる。一方、最も採食していたベニバナイチゴのほかに、優占度が低い果実サイズの大きなキヌガサソウやエンレイソウを採食することから、食肉目はより大きな果実を選択すると考えられる。

5-6. 糞中種子の状態 (図7)

砂糞をもつライチョウの糞からは破壊された種子が見つかった。コケモモやマルバウスゴといったスノキ属の種子は50~80%と高い破壊率であった。しかし、種子の周りに硬い核を持つガンコウランや非常に小さなサイズの種子をもつシラタマノキは破壊率が低かった。

一方、テン・オコジョ、キツネはほとんど種子の破壊をせず種子を無傷の状態で排出していたが、果肉が種からはがれにくい構造をもつベニバナイチゴでは未消化のまま排出してしまっている例が多く見られた。テン・オコジョの未消化率は93.3%にもなっており、キツネは44.5%であった。

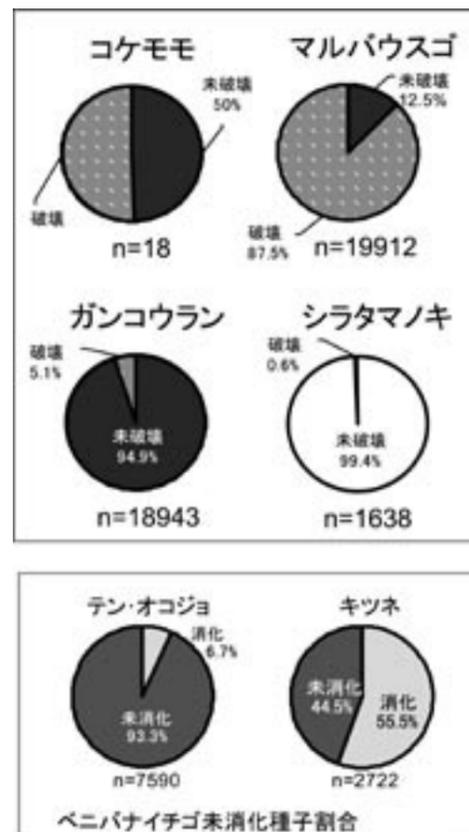


図7 ライチョウ、テン・オコジョ、キツネの糞中種子の状態  
上: ライチョウの種子破壊率、下: 食肉目の未消化種子割合

5-7. 種子散布距離 (図8)

ライチョウの散布距離は短く、ほとんどの種子が同種の成熟個体から0cm~20cmの場所に落とされていた。一方、それとは逆にテン・オコジョは最も長い距離で2km近くあり、散布距離は全体的に長かった。それぞれ最も種子が多く落ちていた距離はライチョウが0~0.1m、テン・オコジョが10~80m、キツネが100m付近である。

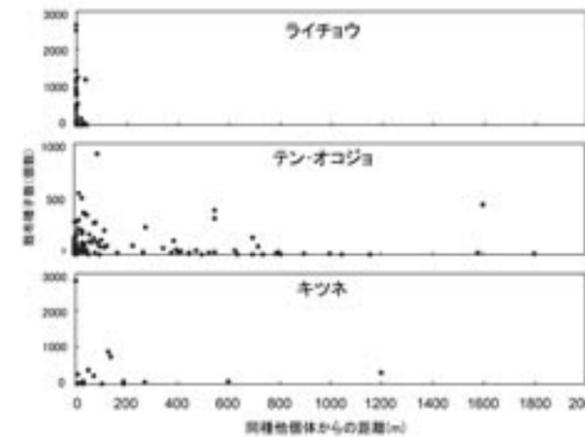


図8 各動物の種子散布距離  
散布距離とは、糞中の植物種子の同種他個体との距離を示す。糞中の種子数を縦軸、散布距離を横軸に示す。1つの点は、1つの糞サンプルによってどれくらいの種子がどれくらい散布されたかを示す。

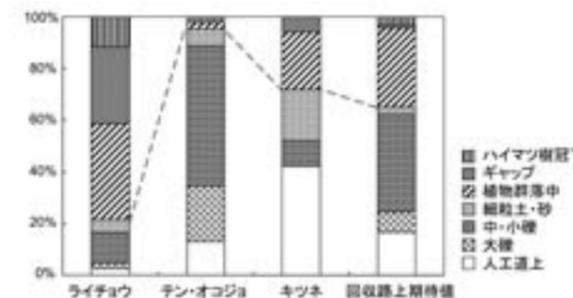


図9 種子散布先の環境  
各動物の糞落下地点(種子散布地点)の環境の割合を示す。「回収路上期待値」よりも割合が大きければそこへ指向的に散布する傾向があることを示す。

5-8. 散布先の環境 (図9)

ライチョウの散布先は植物群落中に最も多く(37%)、次が植生ギャップ(30%)であった。また、ハイマツ樹幹下は期待値の2倍以上(11%)であった。砂礫的な環境は期待値が64.8%であるのに対し、全体で22%であった。これはライチョウがより植物群落内へ散布する傾向があることを意味している。

一方、食肉目であるテン・オコジョは砂礫地・岩礫地に多く散布する傾向が見られ、キツネはコンクリート張りの登山道に多く散布していた。どちらの食肉目も砂礫的環境に指向的に散布する傾向が見られた。

6. 考察

立山の液果植物と散布動物

立山の高山帯における果実の熟期は8月下旬~10月上旬であった。暖温帯が12月から2月、温帯が9月から11月にかけてであるのに対してかなり早い熟期をもつことがわかった。しかし、図3より、散布されずに残ってしまう果実が多量に存在していたため、果実の量に対して散布者の量は十分でないと考えられる。

立山の種子散布は、主にライチョウLagopus mutus japonicus・テンMartes melampus・オコジョMustela erminea・キツネVulpes vulpesの4種によって行われていると考えられた。しかし、温帯では鳥類だけでも20種を越え、暖温帯では40種を超える鳥類の他、霊長類なども散布者として挙げられる。高山帯における散布動物の種数は非常に少ないことが示唆された。

動物による採食と種子散布

ライチョウの採食果実はガンコウランに、食肉目動物の採食果実はベニバナイチゴに偏っていた。採食できる果実種が多いにもかかわらずこのような偏りが見られたのは、調査地内には餌資源としての果実が種類も量も豊富に存在しているからであると考えられる。一般に、捕食者に対して被食者の種類と数が多く存在している場合、捕食者による餌のえり好みが起こることが知られている。これと同じ現象が高山の果実食動物と液果植物の間でも起こっているのかもしれない。

散布距離、散布環境の結果は、ライチョウと食肉目動物で正反対であった。散布距離に関してはライチョウが短いことに対して食肉目は長く、散布環境はライチョウが植物群落に、食肉目は裸地に指向的であっ

た。

それぞれの散布先の環境は実生の定着にとって逆の効果をもたらす。木部(2000)では、同種または他の植物種の成熟個体の根元では多くの植物の実生が生育しており、その生存率は裸地よりも高いと報告されている。食害昆虫もいなく十分に光合成のできる裸地は生育適地である、という事は土壌条件の温和な低地における出来事であり、高山では必ずしもそうでないと推測される。高山に生育する液果をつける植物は、パイオニア種ではなく遷移の途中であらわれる種が多く、裸地に散布されても定着できる可能性は低い。そのような植物種にとって植物群落中に散布されることは、定着の面で望ましい。ライチョウの散布パターンは高山における液果植物の定着に適しているといえる。逆に、食肉目の散布パターンは定着には不利な可能性が高い。しかし、種子の特性から見ると種によっては食肉目の散布特性が有利に働く場合も考えられる。食肉目が最も採食していたベニバナイチゴは果実の構造が核果である。核果の種(たね)は硬い内果皮が種子を取り囲んでおり、これが通常状態での発芽を抑制している。これらの植物は、種の表面に傷をつけられることによって発芽が促進される(近藤1993)。今回の結果には載せることができなかったが、発芽実験を行ったところ実際にこれらの種の発芽率は果肉を除去しただけでは発芽が見られなかった。散布先の砂礫地での土壌かく乱において、果肉が完全に除去され、種の表面への傷つけが起こることによって、ベニバナイチゴは発芽できる状態になるのかもしれない。実際に調査地内において、ベニバナイチゴは砂礫地に隣接した場所に分布していることが多い。

**高山における「動物周食型散布」**

高山帯に生育する植物は、ほとんどが亜高山帯以上の標高に生育する。種によっては高山帯のみに分布するものもあり、分布面積は狭い。それ以下の標高地に散布されてもそこに優占する種に競争で負けてしまうと考えられる。高山植物は栄養繁殖も行うため種子散布しなくても群落の維持はできるが、この狭い分布域の中で種の健全性を保つことは、脆弱性の面から考えてとても重要である。その際に、より遠くに個体を分散できる動物周食型散布は有効に働くと考えられる。また、実生定着にとって苛酷な環境である高山において生育敵地へ指向的に散布を行うことは他の散布様

式と比較しても優れている点であると考えられる。

立山という人為的な影響が大きい高山においては、動物の保護と植物群落の保護の両方をあわせて行っていくことが重要であると考えられる。

**引用文献**

Moss, R. (1974) : Winter diets, gut lengths, and interspecific competition in alaskan ptarmigan The Auk 91,737-746.

木部剛(2000) : 高山植物の発芽と定着. 高山植物の自然史-お花畑の生態学-. 工藤岳 著 pp.131-144.

Kajimoto, T. (2002) : Factors affecting seedling recruitment and survivorship of the Japanese subalpine stone pine, *Pinus pumila*, after seed dispersal by nutcrackers. Ecological Research,17,481-491.

近藤哲也(1993) : 野生草花の咲く草地づくり. 信山社サイテック

Maruta, E. (1994) : Seedling establishment of *Polygonum cuspidatum* and *Polygonum weyrichii* var. *alpinum* at high altitudes of Mt. Fuji. Ecol. Res.,9,205-213.

中越信和・曾我茂樹(1981) : 白馬連山高山植生の群落生態学的研究、特に種子生態について. ヒコビア、別巻1、pp341-358.

**付表1. 糞分析結果**

各種植物の出現率(左列)と採食時期における各種物の採食果実量(中列)および各動物によるシーズンを通した種子の散布密度(右列)

年	出現率(%)		糞中の平均種子密度(種子数/g)		採食果実数換算(果実個数/season)		換算採食果実重(g/season)		密度散布(種子数/km/season)	
	2004	2005	2004	2005	2004	2005	2004	2005	2004	2005
ガンコウラン	81.58	38.51	346.313	114.528	37.079	12.262	5.535	1.831	8362.4	2547.9
シラタマノキ	14.82	0.55	133.994	8.640	0.592	0.038	0.249	0.016	1439.3	220.3
クロウズゴ	4.94	0.00	36.195	0.000	0.643	0.000	0.203	0.000	61.4	0.0
コケモモ	4.94	0.83	4.480	0.242	0.322	0.017	0.076	0.004	28.3	3.1
マルバウスゴ	4.41	7.29	37.506	163.716	0.576	2.515	0.265	1.158	308.8	2678.1
クロマノノキ	0.40	0.00	0.162	0.000	0.007	0.000	0.005	0.000	3.2	0.0

**B. テン・オコジョ**

年	出現率(%)		(種子数/g)		(果実個数/season)		(g/season)		(種子数/km/season)	
	2004	2005	2004	2005	2004	2005	2004	2005	2004	2005
ベニバナイチゴ	54.62	72.59	134.730	47.624	3.365	1.190	12.216	4.318	1078.0	1022.0
エンレイソウ	33.08	16.30	27.590	11.416	0.362	0.150	0.734	0.304	345.0	150.0
キヌガサソウ	10.77	14.81	38.440	6.168	0.156	0.025	1.025	0.164	202.2	143.0
クロウズゴ	10.77	0.00	80.987	0.000	1.440	0.000	0.454	0.000	2308.4	0.0
マルバウスゴ	3.08	8.89	28.177	58.335	0.433	0.896	0.199	0.413	350.0	254.0
オオヒヨウソウ	0.00	8.89	0.000	0.840	0.000	0.221	0.000	0.066	0.0	6.0
ウラボシ	0.00	6.67	0.000	3.279	0.000	0.631	0.000	0.334	0.0	14.0
シラタマノキ	13.85	6.67	273.897	62.380	1.211	0.276	0.510	0.116	1828.0	311.0
ノウゴウイチゴ	0.00	2.22	0.000	10.475	0.000	0.150	0.000	0.071	0.0	39.0
クロマノノキ	1.54	0.00	23.188	0.000	0.985	0.000	0.780	0.000	184.8	0.0
サンカヨウ	0.00	0.74	0.000	0.110	0.000	0.018	0.000	0.013	0.0	1.0
イワナシ	0.00	0.74	0.000	392.097	0.000	-	0.000	-	0.0	528.0
ミヤマウド	0.00	0.74	0.000	0.168	0.000	-	0.000	-	0.0	3.0
ムシカサ	0.00	0.74	0.000	0.062	0.000	-	0.000	-	0.0	1.0

**C. キツネ**

年	出現率(%)		(種子数/g)		(果実個数/season)		(g/season)		(種子数/km/season)	
	2004	2005	2004	2005	2004	2005	2004	2005	2004	2005
ベニバナイチゴ	100.00	52.94	80.724	25.875	7.319	2.346	26.567	8.516	321.4	366.1
エンレイソウ	6.25	7.84	0.305	0.391	0.008	0.010	0.016	0.021	1.1	8.6
キヌガサソウ	31.25	7.84	33.462	4.219	0.892	0.112	5.868	0.740	87.2	42.0
マルバウスゴ	0.00	3.92	0.000	83.334	0.000	0.589	0.000	0.271	0.0	384.3
ウラボシ	0.00	3.92	0.000	0.175	0.000	0.018	0.000	0.009	0.0	0.8
シラタマノキ	6.25	0.00	0.088	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.2	0.0

**【要旨】**

立山の高山帯での主要な散布動物はライチョウ・テン・オコジョ・キツネであった。ライチョウは6種、テン・オコジョは14種、キツネは6種の果実を採食していた。しかし、採食量にはかなり偏りがあり、ライチョウはガンコウラン、食肉目3種はベニバナイチゴが特に多いことがわかった。散布特性としては、ライチョウは砂のうによる種子破壊が見られた。また、散布距離は短く高山環境下において比較のおだやかな環境である植物群落中に偏った散布パターンをもつ。食肉目はライチョウとほぼ正反対で種子破壊はなく、散布距離は長く、裸地(砂礫地)に偏った散布パターンをもつ。ライチョウ-ガンコウラン、食肉目-ベニバナイチゴは発芽特性と散布特性がうまく合致していた。他の植物も、2つに比べると採食・散布量は少ないが、個体の分散や定着率向上の面からも動物周食型散布は種子更新にプラスの影響を与えていると考えられる。