

(続紙 1)

京都大学	博士（農学）	氏名	綱本 良啓
論文題目	Seed dispersal dynamics of a fleshy-fruited tree <i>Swida controversa</i> by various frugivorous animals (多様な果実食動物による液果樹木ミズキの種子散布動態)		
(論文内容の要旨)			
種子散布は、固着性の樹木にとって、子孫が新たな生育地に移動・活着できる貴重な機会をもたらすものであり、樹木個体群や森林群集の動態に影響を及ぼす。周食型種子散布は、多数の樹種に採用されている種子散布様式であり、果実食動物と果実の種子散布相互作用系を解明することは、樹木の生活史を理解するために重要であるとともに、森林を適切に更新し維持管理していくためにも有用な情報となる。本論文では、東北アジアに広く分布する液果樹木ミズキ<i>Swida controversa</i>を対象に、多様な動物が関与している種子散布相互作用や、その動態の解明を目的に研究を行った。本論文は以下のように要約される。 第1章では、これまでの液果実樹木の種子散布研究を概観し、遺伝解析および長期モニタリングデータを種子散布研究で用いることの有効性について議論し、本論文の意義と目的を記述した。 第2章では、ミズキの種子散布パターンの季節変動を明らかにするために、新たに開発したマイクロサテライトマーカーを用いて、鳥散布種子と周辺結実個体の遺伝解析を行うことにより、散布種子の母樹特定を行った。また、樹上果実数の計測および、結実木に訪れる鳥類の種同定と行動観察を結実期間中、定期的に行った。鳥散布種子は、多くが母樹付近に落下しており平均散布距離は短い、100 mを超える散布や調査地外からの移入も検出された。結実期前半では、主な種子散布者はヒヨドリやキツツキ類などの留鳥であり、種子散布量は多いが、種子散布距離は短かった。一方で、結実期後半では、主な散布者は渡り鳥であり、種子散布量は少ないが、種子散布距離は長かった。結実期後半に散布距離が伸びた原因は、渡り鳥は行動圏が広い可能性があること、結実期後半は樹上果実量が少なく鳥類の結実木間の移動が促進されること等が考えられた。このように種子散布の量と距離は季節により変化しており、そのことが樹上果実量と散布者の季節変化で説明できることが明らかになった。 第3章では、異なったタイプの散布者ごとに、種子散布様式を明らかにするために、ミズキ種子を構成する組織の中で、母樹の組織そのものに由来する種皮を対象に、マイクロサテライト遺伝解析によって散布種子の母樹を明らかにするとともに、散布種子を含んでいた糞や散布種子表面に残存する散布者の組織由来DNAを対象に、ミトコンドリアDNA CO1領域の塩基配列を決定することで散布者の種特定を行った。その結果、鳥類については13分類群が識別されたが、分類群間に散布距離の有意な差はみられず、どの種も種子散布距離は短かった。一方で、哺乳類（アナグマ、タヌキ）による平均種子散布距離(127 m)は、鳥類による平均種子散布距離(13 m)よりも著しく長く、哺乳類が長距離散布者としてミズキの更新に貢献していることが明らかになった。			

第4章では、ミズキ種子散布パターンの年変動とそのメカニズムを明らかにするために、調査地内に等間隔に設置した種子トラップを用いて、種子サンプルを22年間にわたって定期的に回収して解析した散布種子の空間分布様式と、果実採食者の4年間の直接観察に基づく解析を行った。その結果、結実量、結実時期、鳥散布量、鳥散布率、鳥散布時期、そして散布距離に大きな年変動が存在することが明らかになった。また、一般化線形モデルによる解析から、果実の自然落下時期と鳥類による果実採食時期の時間的なずれが大きい年は、鳥による持ち去り率が低下するが、種子散布距離は長くなることが明らかになった。10月以降に調査地に飛来するシロハラやマミチャジナイなどのツグミ属の渡り鳥は、これまでミズキの主要な種子散布者とは考えられていなかったが、結実と渡りのタイミングが一致した年には大量の種子を散布しており、重要な種子散布者であることが判明した。このように数年間の観察では検出できない低頻度の現象が、ミズキの更新に寄与していると考えられた。

第5章では、以上の内容から、液果樹木の種子散布動態とその更新への影響について考察した。液果樹木ミズキは、同種成木の近辺では実生の生存率が低く、更新することができないが、多様な果実食動物（留鳥、渡り鳥、哺乳類）に種子散布を依存することで、種子散布を行い、更新をより確実にしている実態が明らかになった。特定の動物のみに依存しないこのような柔軟な種子散布戦略は、ミズキの広い分布域において、その生育と更新を可能にしていると考えられた。

注)論文内容の要旨と論文審査の結果の要旨は1頁を38字×36行で作成し、合わせて、3,000字を標準とすること。

論文内容の要旨を英語で記入する場合は、400～1,100 wordsで作成し
審査結果の要旨は日本語500～2,000字程度で作成すること。

(続紙 2)

(論文審査の結果の要旨)

種子散布は、樹木が新たな生育地に分布を広げ、次世代を更新するにあたって重要な過程である。一般に、液果樹木は多様な果実食動物により種子を散布されているが、それぞれの果実食動物の種子散布者としての機能は異なることが予想される。本論文は、多様な動物により種子が散布されている液果樹木ミズキの種子散布動態を、遺伝解析、長期モニタリングデータの解析、および野外での直接観察を通して多角的に明らかにしたものである。評価できる点として以下の3点をあげることができる。

1. 種子散布者としての鳥類について、種子散布量や散布距離を種ごとに定量的に解析した。低頻度でも長距離散布を行う種や、種子散布者としての機能に年変動があることなど、新たな知見を得た。また、ツグミ類などの渡り鳥は、年によっては大量の種子を散布しており散布距離も長い反面、留鳥は、散布量は少ないが、渡り鳥による散布が起きない年では重要な散布者となっているなど、留鳥と渡り鳥が、種子散布者として異なった機能を持つことを明らかにした。
2. 種子が含まれる糞サンプルについて、種子と糞に含まれるDNAを解析し、種子の母樹と種子散布者を同時に明らかにすることで、ミズキの主要な散布者である鳥類と哺乳類の種子散布パターンを種レベルで比較解析した。哺乳類が長距離散布者として遺伝子流動に貢献していることや、これまでミズキ果実採食の観察例のなかった鳥類が種子散布に関与していることなどを明らかにした。
3. 種子散布の空間分析に関して、20年以上にわたる長期モニタリングデータを利用することで、年変動の大きい動物散布樹木の種子散布動態を評価した。結実量や結実時期の年変動が、種子散布パターンに及ぼす影響を明らかにした。また、ミズキの結実最後期である晩秋に低頻度に訪れる渡り鳥が種子散布者として重要であることなど、従来行われてきた短期間の観測データに基づく解析は、種子散布動態の実態を網羅できていないことが示唆され、長期モニタリングデータの有効性を示した。

以上のように、本論文は、鳥類の行動観察、種子と糞の遺伝解析、種子散布動態の長期モニタリング等、多様な手法を用いた分析により、液果樹木の種子散布が季節や年により大きく変動しつつも、多様な果実食動物により達成されている実態を明らかにしたものであり、森林生態学、森林動物学、分子生態学の発展に寄与するところが多い。

よって、本論文は博士（農学）の学位論文として価値あるものと認める。

なお、平成30年8月22日、論文並びにそれに関連した分野にわたり試問した結果、博士（農学）の学位を授与される学力が十分あるものと認めた。

また、本論文は、京都大学学位規程第14条第2項に該当するものと判断し、公表に際しては、当該論文の全文に代えてその内容を要約したものとすることを認める。

注) 論文内容の要旨、審査の結果の要旨及び学位論文は、本学学術情報リポジトリに掲載し、公表とする。

ただし、特許申請、雑誌掲載等の関係により、要旨を学位授与後即日公表することに支障がある場合は、以下に公表可能とする日付を記入すること。

要旨公開可能日： 年 月 日以降 (学位授与日から3ヶ月以内)