

テンの食性分析における頻度法とポイント枠法の比較

高槻 成紀^{1,3}, 安本 唯^{1,4}, 辻 大和²

¹ 麻布大学獣医学部野生動物学研究室

² 京都大学霊長類研究所社会生態研究部門

³ 現所属：麻布大学麻布大学いのちの博物館

⁴ 現所属：株式会社秋葉牧場（成田ゆめ牧場）

摘 要

テン（ホンドテン *Martes melampus melampus*）の糞分析において頻度法とポイント枠法との関係を確認するために、289 個の糞試料にもとづき、以下の検討をした。頻度法による 12 の食物カテゴリーの頻度%（頻度百分率）とポイント枠法によって得られた占有率の関係をみると、頻度%、占有率ともに大きい果実と、頻度%が 60～70% で占有率が 10% 前後の昆虫、種子、茎・葉の 3 カテゴリーと、頻度%、占有率とも小さいその他の 8 カテゴリーに 3 分された。主要 5 カテゴリーをみると、種子、茎・葉、哺乳類は頻度%（ x ）－占有率（ y ）に相関があり、その勾配（ $y=ax$ の定数 a ）は前 2 者では 0.2 未満であったのに対して、哺乳類では 0.4 と大きかった。果実と昆虫では頻度%と占有率に相関がなかった。これは果実と昆虫は供給量の季節変化が大きいためと考えた。以上より、テンの糞分析では頻度評価からおおまかに占有率評価を読み取ることができるが、昆虫、種子、茎・葉では過大評価になることに留意すべきであると結論した。

は じ め に

動物の食性の定量評価には基本概念の違う頻度評価と占有率評価の 2 つがある。頻度評価は、頻度つまりある食物カテゴリーが出現した試料数を評価するもので、通常その試料数を全試料数で除した値の百分率（以下、本稿では「頻度%」とする）で表現される。一方、占有率評価は試料ごとの食物の内訳を定量的に表現したもので、その表現法には、重さ、体積、投影面積などがある。頻度評価は占有率の多い少ないに関係なく、出現するか否かだけを問題にするため、占有率が小さいが頻度%が高いものを過大に、占有率が大きくても頻度%が低いも

のを過小に評価する欠点がある（高槻 2011）。しかし、これまで食肉目においては頻度評価を採用した分析例のほうが多いので、こうした情報を有効に活かすには、頻度評価と占有率評価との関係を明らかにするのが望ましい（高槻 2011）。

本稿でとりあげるテン（ホンドテン *Martes melampus melampus*）の食物はおもに果実と小動物であり、その重要度は場所や季節により変動がある（山本 1994；中村ほか 2001；荒井ほか 2003；上馬ほか 2005；Tsuji et al. 2014）。テンは体重 1.1～1.5 kg 程度であり（阿部 2008）、糞は長さ 30 mm、直径 10 mm 程度と小さい（辻ほか 2011）。したがって、1 つの糞に出現する食物カテゴリー数は 2.3～2.8 にすぎない（高槻 2013；Tsuji et al. 2014）。理論的には、テンよりもさらに小さい糞をする動物を想定すると、1 糞に 1 カテゴリーしか含まれていないことになり、頻度評価値と占有率評価値は一致することになる。したがってテンの糞分析では、中大型動物の場合に比較すれば頻度評価と占有率評価は比較的接近しているはずである。

ここで重要なのは食物カテゴリーによって頻度%と占有率の関係が一樣でないということである。一般に、頻度%と占有率の関係は食物の供給状態と動物の「好み」との組み合わせによって変化すると考えられる。頻度%は食物の占有率にかかわらず、食べられたか否かだけを反映するから、テンと食物との「遭遇率」に関係すると考えられる。ここでいう遭遇率とは「供給量があり、動物が食べることで決まる率」で、供給量があっても動物が食べなければ遭遇率はゼロとなる。一方、食物がまったくなければ遭遇することはないので、遭遇率は供給量があることが必要条件となる。その意味で遭遇率は供給量そのものではないが、供給量によって優先的に決まるものである。一方、占有率には動物の「好み」が大きく影

響する。もしある食物の遭遇率が同じ程度であっても、動物が好む（多くの場合栄養価が高い）場合、占有率は大きな値となる。具体例をあげれば、日本列島の森林環境に生息するテンにとって、木本の葉、果実、哺乳類の死体はこの順に供給量が少なくなるが、栄養価は逆に高くなるから、テンの好みも強く、占有率が大きくなると考えられる。また、秋にベリー類とナッツ類が同程度実り、そこにテンとリス（ニホンリス *Sciurus lis*）がいた場合、テンはベリー類を、リスはナッツ類を選択するはずであり、供給量が同じでも「好み」によって食性に占める占有率は違う。また、「好み」には栄養価とともに採食効率も関係する。哺乳類や鳥類はテンの食物として栄養価が高い。ただし、生体の捕獲は困難であるために採食効率は低い、死体であれば採食効率が高い。また、同じ動物質でも哺乳類と昆虫の死体があれば、昆虫は小さいために採食効率が悪く、哺乳類のほうが採食効率が高いから、テンの「好み」は大きくなるであろう。

さらに、糞分析の場合は、これに加えて消化率が占有率に影響する。

本研究の目的は、テンの食性についての過去に用いられてきた頻度評価による研究成果を有効に利用するため、頻度評価と占有率評価の関係を検討することを目的とした。

材 料 と 方 法

2007年7月から2009年11月と2012年7月から2013年11月までの2期間に、東京都西部のあきるの市と八王子市にまたがる盆地林道沿いで採集された289個のテンの糞を分析した。糞は0.5 mm 間隔の篩で水洗し、残留物の構成を顕微鏡下でポイント枠法（Chamrad and Box 1964）により分析した。20 mm×50 mm の金属枠をつけた、1 mm 間隔の格子つきのスライドグラス上に水を張り、糞内容物を広げて、ポイント評価をおこなった。食物カテゴリーは1) 哺乳類、2) 鳥類、3) 爬虫類、4) 脊椎動物（哺乳類、鳥類、爬虫類の特定ができなかったもの）、5) 甲殻類、6) 節足動物（特定できなかったもの）、7) 昆虫、8) 果実、9) 種子、10) 茎・葉、11) その他、12) 不明の12項目とした。ポイント枠法のカウント数はテンの場合300以上が望ましいが（高槻2013）、本分析の試料では予備調査でカテゴリーの増加率が200カウントで10%以内に収まったので、200カウントまでとした。これをもとに占有率を季節ごとにまとめた（春：3～5月、夏：6～9月、秋：10、11月、冬：12～2月）。

本研究ではポイント枠法で求めた占有率として以下の

2つの占有率を算出した（高槻・立脇2012）。

- 1) 「全体占有率」：各試料におけるある食物カテゴリーの占有率（ポイント数の百分率）を全試料について平均したもので、そのカテゴリーをまったく含まなかった試料のゼロデータも含む。頻度評価との関係を論じるのはこの全体占有率であり、本稿ではとくにことわらないかぎり、占有率といえば全体占有率のことを指す。
- 2) 「出現占有率」：出現した試料内における平均値であり、その食物カテゴリーを含まない試料は対象外とする。

結 果 と 考 察

1. 全体の傾向

すべての試料における食物カテゴリーごとの頻度%に対して全体占有率をプロットすると、およそ右上がりの傾向があった（図1）。内訳をみると、最大値をとる点（果実）、それに次ぐ3点（種子、茎・葉、昆虫）、頻度%も占有率も小さい集団の3群に分かれることがわかる。

この関係から、果実はテンにとって遭遇率が高く、また採食量が多い重要な食物であることが示唆される。

それに次ぐ3点は種子、茎・葉、昆虫であり、頻度%は高いが全体占有率が低いことが特徴的である。つまりこれらの食物カテゴリーはテンにとって遭遇率は高いが、採食量は少ないことを示唆する。したがって、頻度評価を「重要度」とすると、「重要であるのは占有率が大きいこと」だと考える人に誤解を与えることになる。

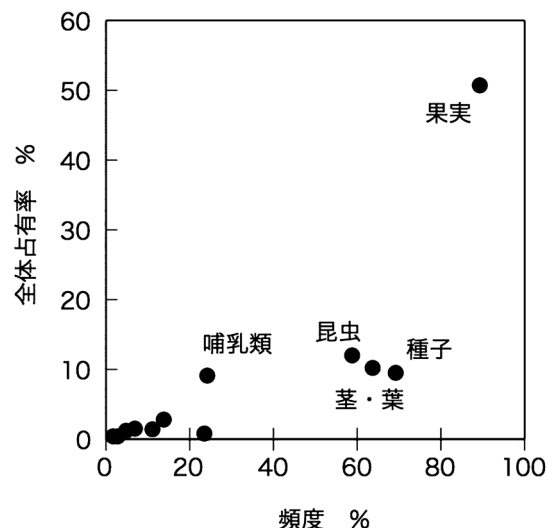


図1. テンの糞から検出された食物カテゴリーの頻度に対する全体占有率の関係。全体占有率の定義は本文参照。

ただし、「重要度」を占有率だけではなく、「採食量は少なくても、頻繁に食べるという意味で重要である」と位置づけることは可能であるが、その場合はそのことを明示すべきである。

そのほかの食物カテゴリーは、頻度% (20%前後以下) も占有率 (10%以下) も低かったが、その中で哺乳類だけは頻度%も全体占有率もやや高かった。この値を、同じ動物性の食物で、全体占有率が同レベル (哺乳類 9.1%, 昆虫 12.0%) であった昆虫と比較すると、哺乳類の頻度% (24.2%) は昆虫 (58.8%) の半分以下であった。この結果は次のように説明できる。テンの食物としての哺乳類と昆虫を比較すると、昆虫はいたるところにいるが、哺乳類ははるかに少なく、遭遇率は昆虫が大きく、哺乳類が小さいはずである。したがって頻度%がそれを反映する。しかし、食べ物としての「好み」は、仮に供給量が同じであったとしても、小さい昆虫は採食効率が悪いから、頻度は2倍もあるのに占有率は1.3倍にすぎないという結果に反映されていると考えられる。こう考えれば、全体占有率がほぼ同じでも、頻度%が哺乳類で小さく、昆虫で大きかったことが説明できる。

12カテゴリーのうち、主要5カテゴリー(「その他」, 「不明」と全体占有率が5%未満のカテゴリーを除く) について、全体占有率 (x) に対して出現占有率 (y) をプロットした (図2)。これによると、果実は全体占有率も出現占有率も高かった。昆虫、茎・葉、種子では全体占有率は10%前後、出現占有率は40%前後に集中しており、後者が前者の約4倍であったが、哺乳類では出現占有率 (52.8%) が全体占有率 (9.1%) の6倍近かった。これも、上記の頻度%と全体占有率の関係で説明したことと同様

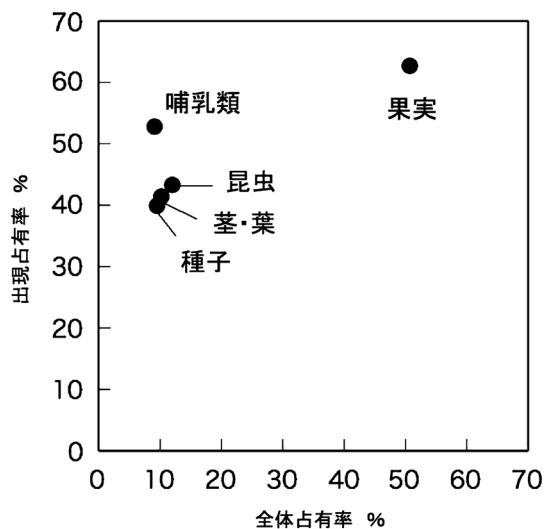


図2. テンの糞から検出された主要5食物カテゴリーごとの出現占有率と全体占有率との関係。占有率の定義は本文参照。

に理解される。すなわち、哺乳類はテンにとって遭遇率は低い、ひとたび遭遇した場合、大量に食べるのに対して、昆虫は哺乳類よりは遭遇率が高いが、体サイズが小さいため、採食しても一度の採食量が少なく、採食効率が悪いためにあまり食べられないことを反映していると推察される。なお12カテゴリーの占有率の数値は付表1に示した。

2. 主要食物カテゴリー

主要5カテゴリー (果実, 哺乳類, 昆虫, 種子, 茎・葉) について、各年・各季節の頻度%と占有率の関係をプロットし、両者の相関関係を調べた (図3)。動物食物 (図3

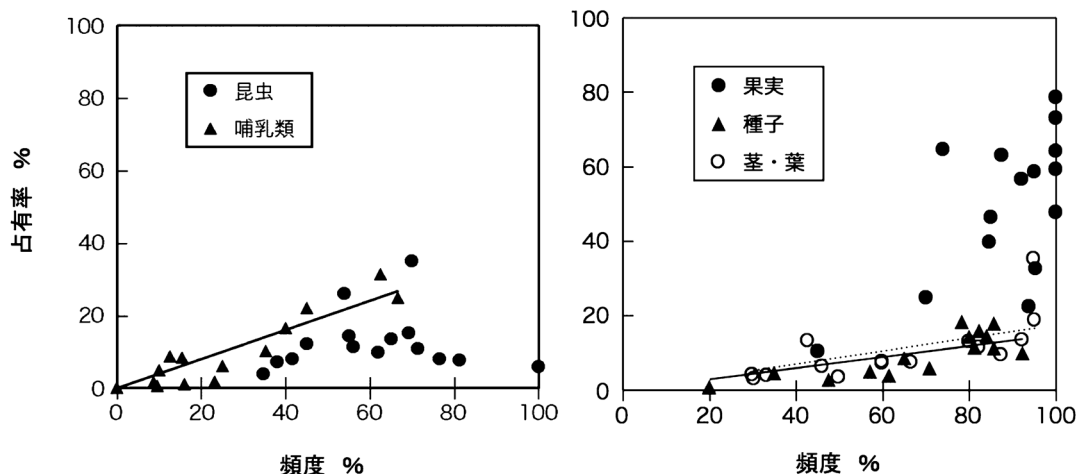


図3. テンの糞から検出された昆虫, 哺乳類 (左), 茎・葉, 種子, 果実 (右) の頻度 (x) - 全体占有率 (y) 関係。左: 実線は哺乳類の回帰直線 ($y=0.40x$), 昆虫は相関なし ($r_s=0.03$)。右: 実線は種子の回帰直線 ($y=0.15x$), 点線は茎・葉の回帰直線 ($y=0.18x$)。果実は相関なし ($r_s=0.50$)。統計値は本文参照。

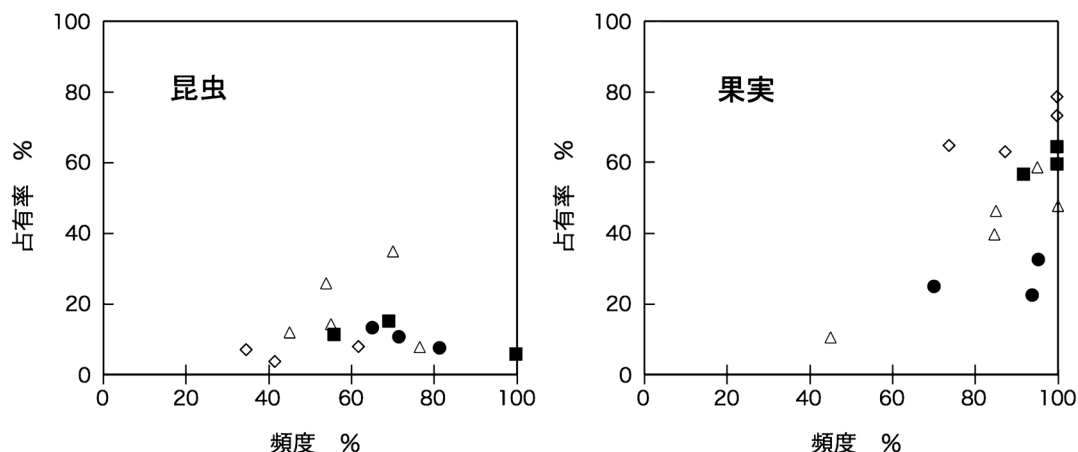


図4. テンの糞から検出された昆虫(左)と果実(右)の季節別の頻度-全体占有率関係。●:春, △:夏, ■:秋, ◇:冬。

左)では、哺乳類は有意な正の相関があり(哺乳類: $r_s=0.893$, $df=14$, $P<0.001$), 勾配は0.40であったが、昆虫は有意な相関がなかった($r_s=0.03$, $df=14$, $P=0.93$)。次に植物食物(図3右)では、種子と茎・葉では有意な正の相関があったが(種子: $r_s=0.743$, $df=14$, $P=0.005$, 茎・葉: $r_s=0.805$, $df=14$, $P=0.003$), 勾配はそれぞれ0.15と0.18と小さかった。果実は頻度%も全体占有率も高い値をとったが、ばらつきが大きく、相関がなかった($r_s=0.499$, $df=14$, $P=0.07$)。

図4には頻度%と全体占有率に相関のなかった昆虫と果実(図3)の季節の違いを示した。いずれもばらつきが大きかったが、昆虫において占有率が20%を上回ったのは夏だけだった。このことは、少なくともこの年は夏に昆虫の採食量が増加したことを反映していたと考えられる。しかし夏でも昆虫の占有率が小さい年もあった。

果実も頻度%-全体占有率関係に季節変化があり、秋冬は頻度%も全体占有率も高かった。夏も頻度%は概して高かったが、ある年の夏だけ頻度が45%、全体占有率も10%と小さく、春は頻度は高かったが全体占有率は30前後と小さかった。これらのことは、春に果実が最も少なくなること、夏には結実の年変化が大きいこと、秋と冬には安定的に果実があることを反映していると思われる。

このように、果実や動物を日和見的に採食するテンにとって、昆虫と果実は頻度%と占有率が季節的にも年次的にも変化するので、ばらつきが大きくなると考えられる。

3. 消化率

動物の食性における頻度や占有率を考える上で、糞分析の限界として消化率の問題があるので付記しておく。

消化過程の残滓である糞内容物が採食物の内容そのものでないことは論を俟たない。しかし、それは糞分析に固有のことかといえ、胃内容物でもある程度避けられないことで、口での粉碎があるし、液体を食物として摂取した場合は胃内にも残らないから、同様の事情がある。動物の軟組織や果肉、デンプン質の「イモ類」などは消化率が高く、糞中では大きく減少しているか、ときにはまったく検出されないこともある。このことは、葉食性草食獣の場合、葉の表皮細胞が化学的に強靱であるため、糞中に残るのに比較して、消化されやすい食物を食べる雑食性の哺乳類においてより大きな問題となる。その克服には、消化実験によって食物ごとの消化率を明らかにする必要がある(例えば Weaver 1993; R  he et al 2008)。このような制約はあるものの、非侵襲的に、繰り返し試料が得られる糞分析法の利点は大きく、この制約を十分に認識した上で、対象動物の食性についての情報を慎重に読み取る努力をすべきであろう。

結 論

289個のテンの糞試料に基づき、頻度%と占有率の関係について解析を試みた結果、食物の供給量と栄養価、テンの嗜好性と採食効率が複雑に関連していること、その中で供給量があり、かつ動物が食べることで決まる遭遇率と、栄養価と採食効率を反映するテンの好みが必要であることがわかった。遭遇率と「好み」の2点を考えると、秋の果実は遭遇率も高く、テンの好みも強いために頻度%も占有率も高いこと、哺乳類は遭遇率は低い、テンの好みが高いために低頻度、高占有率であること、昆虫は遭遇率が高いために頻度%は高いが、テンの好みが高いために占有率が低いことなどが説明できた。頻

度%に対して占有率をプロットしたところ、グラフは概ね右上がりになる傾向が認められた。しかし、これらのうち、茎・葉、種子、昆虫の3カテゴリーでは頻度%を用いると食物としての重要度が明らかに過大評価されることがわかった。消化後の残滓を分析することの制約を認識した上で、糞試料から頻度%と占有率を解析することで、対象動物の食性を読み取ることができる。

謝 辞

この研究の一部は麻布大学により支援を受けておこなったものである。

引 用 文 献

- 阿部 永. 2008. 日本の哺乳類, 東海大学出版会, 東京, 206 pp.
- 荒井秋晴・足立高行・桑原佳子・吉田希代子. 2003. 久住高原におけるテン *Martes melampus* の食性. 哺乳類科学 43: 19–28.
- Chamrad, A. D. and Box, T. W. 1964. A point frame for sampling rumen contents. *Journal of Wildlife Management* 28: 473–477.
- 中村俊彦・神崎伸夫・丸山直樹. 2001. 東京都日の出町, あきる野市におけるニホンテンの食性の季節的变化. 野生生物保護 6: 15–24.
- Rühe, F., Ksinsik, M. and Kiffner, C. 2008. Conversion factors in carnivore scat analysis: sources of bias. *Wildlife Biology* 14: 500–506.
- 高槻成紀. 2011. ポイント枠法の評価: コメント. 哺乳類科学 51: 297–303.
- 高槻成紀. 2013. ポイント枠法の再検討: シカ, タヌキ, ハクビシン, テン試料を用いて. 哺乳類科学 53: 89–98.
- 高槻成紀・立脇隆文. 2012. 雑食性哺乳類の食性分析のためのポイント枠法の評価: 中型食肉目の事例. 哺乳類科学 52: 167–177.
- 辻 大和・上杉哲雄・白石俊明・見浦沙耶子・山本裕子・神田栄次. 2011. ホンドテンとニホンイタチの糞を種同定するためのサイズ基準. 動物園水族館雑誌 52: 8–15.
- Tsuji, Y., Yasumoto, Y. and Takatsuki, S. 2014. Multi-annual variation in the diet composition and frugivory of the Japanese marten (*Martes melampus*) in western Tokyo, central Japan. *Acta Theriologica* 59: 479–483.
- 上馬康生・徳野 力・辻摩子望. 2005. 白山の登山道で採集した糞分析によるキツネ, テン, オコジョの食性. 石川県白山自然保護センター研究報告 32: 31–36.
- Weaver, J. L. 1993. Refining the equation for interpreting prey occurrence in grey wolf scat. *Journal of Wildlife Management* 57: 534–538.
- 山本祐治. 1994. 長野県入笠山におけるテン, キツネ, アナグマ, タヌキの食性の比較分析. 自然環境科学研究 7: 45–52.

ABSTRACT

A comparison between frequency and point-frame for fecal analysis of the Japanese marten *Martes melampus*Seiki Takatsuki^{1,3,*}, Yui Yasumoto^{1,4} and Yamato Tsuji²¹Laboratory of Wildlife Ecology and Conservation, School of Veterinary Medicine, Azabu University, 1-17-71, Fuchinobe, Chuo-ku, Sagami-hara, Kanagawa 252-5201, Japan²Primate Research Institute, Kyoto University, 41-2, Kanrin, Inuyama, Aichi 484-8506, Japan³Present address: Life Museum of Azabu University, Azabu University, 1-17-71, Fuchinobe, Chuo-ku, Sagami-hara, Kanagawa 252-5201, Japan⁴Present address: Narita Dream Pasture, Inc., 730, Nagi, Narita, Chiba 289-0111, Japan

*E-mail: takatuki@azabu-u.ac.jp

Since the frequency method for animal food habits over-estimates or under-estimates food compositions, it is necessary to find the relationship between frequency evaluation and occupation evaluation. This analysis adopted the point-frame method for the Japanese marten *Martes melampus*. The results of both methods were compared against 289 fecal samples. Among the 12 food categories, fruits showed the greatest values for both frequency and occupancy, followed by insects, seeds, and stems-leaves, and others showed small frequency and occupancy values. The occupancies of insects, seeds, and stems-leaves were apparently smaller than the frequency values. The occupancy values (x) of seeds, stems-leaves, and mammals positively correlated with frequency values. The coefficients a in $y = ax$ equation were < 0.2 for the former two, but around 0.4 for mammals. Occupancy values for fruits and insects did not correlate with frequency values because of great seasonal variations in availability. Accordingly, it seems possible to read frequency values of martens' foods as far as we were cautious of overestimation in insects, seeds, and stems-leaves.

Key words: fecal analysis, food habits, frequency method, marten, point-frame method

受付日：2014年10月14日，受理日：2015年5月29日

著者：高槻成紀，〒252-5201 神奈川県相模原市中央区淵野辺 1-17-71 麻布大学獣医学部動物応用科学科野生動物学研究室

✉ takatuki@azabu-u.ac.jp

(現所属：〒252-5201 神奈川県相模原市中央区淵野辺 1-17-71 麻布大学麻布大学いのちの博物館)

安本 唯，〒289-0111 千葉県成田市名木 730 株式会社秋葉牧場 (成田ゆめ牧場)

辻 大和，〒484-8506 愛知県犬山市官林 41-2 京都大学霊長類研究所社会生態研究部門

付表 1. 食物カテゴリーごとの頻度 (%), 全体占有率 (A), 出現占有率 (B), B/A 比 (主要種のみ). 食物カテゴリーは全体占有率順に配した.

	頻度%	全体占有率 (A)		出現占有率 (B)		B/A 比
		平均値	標準偏差	平均値	標準偏差	
果実	89.3	50.7	34.1	62.7	25.3	1.2
昆虫	58.8	12.0	21.7	43.3	25.9	3.6
茎・葉	63.7	10.2	18.1	41.4	26.2	4.1
種子	69.2	9.5	12.0	39.9	24.2	4.2
哺乳類	24.2	9.1	22.6	52.8	26.0	5.8
鳥類	13.8	2.8	10.9	41.5	30.0	—
甲殻類	6.9	1.5	8.1	51.2	25.5	—
節足動物	11.1	1.4	6.3	42.0	24.9	—
脊椎動物	1.7	0.4	4.3	47.7	18.7	—
爬虫類	2.8	0.4	3.0	36.7	16.3	—
その他	4.8	1.2	8.0	40.2	24.4	—
不明	23.5	0.8	2.9	37.0	24.4	—