

浅間山高山帯におけるツツジ科小低木の  
開花・結実フェノロジーと果実特性  
—ガンコウラン・クロマメノキ・シラタマノキ・コケモモ—

Flowering and fruiting phenology and fruit characteristics of  
ericaceous dwarf shrubs in an alpine zone of Mt. Asama  
-*Empetrum nigrum* var. *japonicum*, *Vaccinium uliginosum* var. *japonicum*,  
*Gaultheria pyroloides*, and *Vaccinium vitis-idaea* -

高 橋 一 秋\*

高 橋 香 織\*\*

Kazuaki TAKAKASHI

Kaori TAKAKASHI

**Abstract**

We investigated the flowering and fruiting phenology of four ericaceous dwarf shrub species (*Empetrum nigrum* var. *japonicum*, *Vaccinium uliginosum* var. *japonicum*, *Gaultheria pyroloides*, and *Vaccinium vitis-idaea*) at the altitudes between 1,670 m and 2,370 m in an alpine zone of Mt. Asama (2,568 m.a.s.l.) between April and November 2017. The season and duration of the flowering and fruiting periods tended to differ both between the four species and across the altitudes. The first date of flowering for all four species was later as altitude increased. The duration of the flowering stage was unaffected by altitude for *G. pyroloides* and *V. vitis-idaea*, but was short for *E. nigrum* var. *japonicum* and *V. uliginosum* var. *japonicum*. First date of fruiting tended to be later, and fruiting duration tended to shorter, with increasing altitude in *V. uliginosum* var. *japonicum*, *G. pyroloides*, and *V. vitis-idaea*. For *E. nigrum* var. *japonicum*, the first date of fruiting tended to be later, and the fruiting period lengthened with increasing altitude. We also assessed whether the morphological and nutritional characteristics of the berries differ across the four shrub species. Of the four ericaceous species,

the volume of both fruits and pulp of *V. uliginosum* var. *japonicum* significantly exceeded those of the others. *G. pyroloides* had greatest number of seeds per fruit and smallest seeds. The total seed volume per fruit of *V. vitis-idaea* was the smallest. Pulp moisture did not differ significantly among the four species. Levels of crude protein, crude fat, and nitrogen-free extract were highest in *V. vitis-idaea*, *V. uliginosum* var. *japonicum*, and *G. pyroloides*, respectively; these values were lowest in *E. nigrum* var. *japonicum*, which also had the highest fiber content. Moreover, levels of ash, total phenolic compounds, and total ascorbic acids were highest in *V. vitis-idaea*, *G. pyroloides*, and *V. uliginosum* var. *japonicum*, respectively. Sugar concentration did not differ significantly among the four species. Thus, *E. nigrum* var. *japonicum* berries used by *Lagopus mutus japonicus* (Japanese rock ptarmigan) and Japanese black bear (*Ursus thibetanus japonicus*) have lower nutritional values.

Key words: fleshy fruit, fruit use, fruit size, global warming, Japanese black bear, nutritional analysis

## はじめに

ガンコウラン *Empetrum nigrum* L. var. *japonicum* K. Koch、クロマメノキ *Vaccinium uliginosum* L. var. *japonicum* T. Yamaz., コケモモ *Vaccinium vitis-idaea* L., シラタマノキ *Gaultheria pyrolloides* Hook.f. et Thomson ex Miq. は、いずれもツツジ科 Ericaceae に属する小低木である (Figure 1)。これらの4樹種の分布は本州では高山帯に限られており、高山帯に優占する代表的な木本種である。ヨーロッパ、北アジア、北アメリカの寒地には、日本に分布するガンコウランの基準変種 *Empetrum nigrum* L. var. *nigrum* とクロマメノキ基準変種 *Vaccinium uliginosum* L. var. *uliginosum* が広く分布している (大橋ほか 2017)。日本を含む北アジアに分布するコケモモは基準種であるが、ユーラシア北部には変種 *Vaccinium vitis-idaea* var. *vitis-idaea* L.、北アメリカには変種 *Vaccinium vitis-idaea* var. *minus* Lodd. がそれぞれ分布している (大橋ほか 2017)。これらの3種 (ガンコウラン、クロマメノキ、コケモモ) は、北極～亜寒帯では平野部のヒースやツンドラ、中緯度地域では高山帯、その間の緯度では平野部の森林にも広く分布しているのが特徴である。



Figure 1. Berries of four alpine dwarf shrub species in the family Ericaceae on Mt. Asama (2,568 m.a.s.l.), Japan.

基準変種ガンコウラン *Empetrum nigrum* L. var. *nigrum* と北アメリカに分布するガンコウラン *Empetrum nigrum* L. はクローベリー-Crowberry、クロマメノキ *Vaccinium uliginosum* L. はドックベリー-Bog bilberry・ビルベリー-Northern Bilberry、変種コケモモ *Vaccinium vitis-idaea* var. *vitis-idaea* L. はカウベリー-Cowberry、変種コケモモ *Vaccinium vitis-idaea* var. *minus* Lodd. は

リンゴンベリー-Lingonberryとそれぞれ名づけられており、食材として果実が利用されている。一方、シラタマノキの分布は日本から千島・樺太の高山帯からブナ林に限られているが、シラタマノキ属は東アジア、北アメリカ、中央アメリカなどに広く分布している (大橋ほか 2017)。果実にはサリチル酸という薬用成分が含まれていることから、近年、中国を中心に薬用成分に関する研究が進んでいる (Mao et al. 2014)。

海外の先行研究によると、ホッキョクグマ *Ursus maritimus* (Polar bear) (Rode et al. 2015)、グリズリー *Ursus arctos* (Grizzly bear)・アメリカクロクマ *Ursus americanus* (American black bear) (Welch et al. 1997)、シジウカラガン *Branta hutchinsii taverneri* (Cackling geese) (Hupp et al. 2013)、クロライチョウ *Tetrao tetrix* (Black grouse) (Filacorda et al. 1997) などのさまざまな哺乳類と鳥類がガンコウラン、クロマメノキ、コケモモの果実を利用することが知られている。一方、日本では、ガンコウラン、クロマメノキ、シラタマノキ、コケモモの果実をライチョウ *Lagopus mutus japonicus* (Japanese rock ptarmigan)・テン *Martes melampus melampus* (Japanese marten)・オコジヨ *Mustela erminea nippon* (Ermine)・キツネ *Vulpes vulpes japonica* (Japanese Red Fox) が利用することが知られているが (曾根 2006)、果実利用や有効な種子散布者に関する研究はほとんど進んでいないのが現状である。

高山帯と亜高山帯を含む山岳地帯には、陸上の生物多様性の約1/4が集中しており、世界の生物多様性ホットスポットの約1/2が含まれる (Millenium Ecosystem Assessment 2005)。また、山岳地帯の生物相は特殊な気象条件 (気温と降水量) に適応進化してきたため、山岳生態系は地球温暖化による気温上昇の影響を最も受けやすい脆弱な生態系の一つであるとされる (Millenium Ecosystem Assessment 2005)。驚くべきことに、Hughes (2000) と Memmott et al. (2007) は、気温上昇がさらに進行した場合、さまざまな動物・植物間の相利共生関係 (特に、花粉媒介と種子散布) が崩壊したり、消滅するだろうと予測している。このまま気温上昇が進行すれば、高山帯に分布するツツジ科小低木の花粉媒介と種子散布が良好に行われなくなり、種子繁殖が十分にできなくなる可能性も考えられる。初めのうちは、涼しい気象条件を求めて、徐々に分布域を山頂付近に移動させるだろうが、いずれは山頂付近も生育不適地になってしまう恐れがある。特に、日本に自然分布するガンコウラン、クロマメノキ、シラタマ

ノキの南限は本州中部の高山帯であることから(大橋ほか 2017)、これらの樹種の最悪のシナリオは地域個体群の絶滅である。

本研究は、日本の高山帯に分布するツツジ科小低木4種(ガンコウラン、クロマメノキ、シラタマノキ、コケモモ)を対象とし、地球温暖化の影響を強く受ける前に、開花・結実フェノロジーと果実の形態的・栄養的な特徴を把握することを目的とする。

## 方法

### 調査地

調査は浅間山(標高2,568m)の高山帯(長野県軽井沢町)で行った(北緯36°24′07″–28″、東経138°31′45″–33′14″、標高1,670~2,370m; Figure

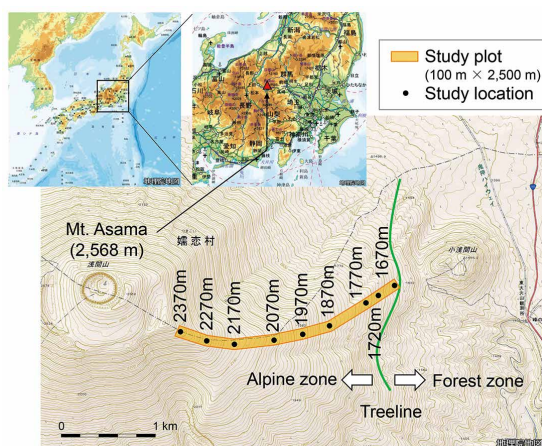


Figure 2. Study area on an east-facing slope in an alpine zone of Mt. Asama (2,568 m.a.s.l.), Japan. This map is based on Digital Topographic Map 25000 published by the Geospatial Information Authority of Japan.

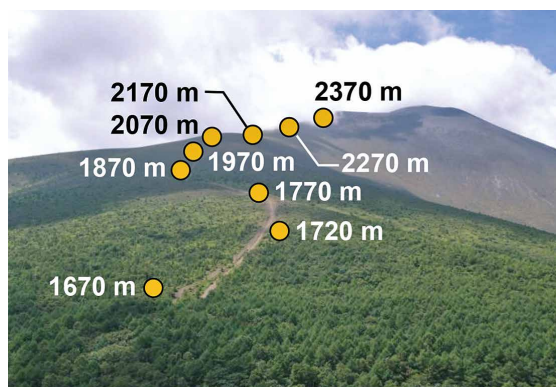


Figure 3. Study locations at eight altitudes in an alpine zone of Mt. Asama.

2, 3)。平均気温は8.3℃(最低: -15.0℃、最高: 30.3℃)、年間降水量は1,255.4 mm、最大積雪深は37.0 cmである。これらの気象データは、調査地から約14km離れた軽井沢特別地域気象観測所(標高999m)で2017年に記録されたものである。

浅間山高山帯の東向き斜面の標高1,670m~2,370mの間に、約100m×2,500mの調査プロットを設置した。また、調査プロット内に調査地点を標高100mおきに(一部、標高50mおきに)計9つ設置した。なお、亜高山帯と高山帯の境界にある森林限界のラインは約1,670mの標高にある。

### 開花・結実フェノロジー

2017年4月~11月(8か月間)に、9つの調査地点の周辺と、各樹種の分布が確認された最標高地点の周辺(等高線に沿って幅50m程度)で開花・結実フェノロジーの調査を行った。開花の有無と成熟果実の有無を各月の上旬・中旬・下旬に1回ずつ確認した。

### 果実の採集

2017年9月~10月(2か月間)に、調査プロット内のさまざまな標高からランダムに各樹種100群落以上を選び出し、成熟果実を各樹種400gずつ採集した。

### 果実の測定

果実の形態的・栄養的な特徴をMasaki et al. (2012)と同じ方法を用いて測定した。

形態的な特徴の測定項目は、果実の湿重量(fresh weight)・乾重量(dry weight)・長さ(length)・幅(width)・厚さ(thickness)、1果実当たりの総種子の湿重量(total fresh weight)・乾重量(total dry weight)、1果実当たりの種子数(number of seeds within a fruit)、種子1個の長さ(single length)・幅(single width)・厚さ(single thickness)とし、これらの値から、果実の含水率(moisture content)・体積(volume)、1果実当たりの総種子の含水率(total moisture content)・体積(total volume)、種子1個の体積(single volume)、果肉の湿重量(fresh weight)・乾重量(dry weight)・含水率(moisture content)・体積(volume)を算出した。

栄養的な特徴の測定項目は、粗たんぱく質(crude protein)、粗脂肪(crude fat)、可溶無窒素物(nitrogen-free extract)、粗繊維(crude fiber)、粗灰分(crude ash)、ポリフェノール(polyphenol)、総アスコルビン酸〔総ビタミンC〕(total ascorbic acid [vitamin C])、糖度



〔レフブリックス〕(refractometric Brix degree〔Brix〕)とした。栄養分析は日本食品分析センターに委託した。

統計解析

一元配置分散分析(ANOVA)とTukey’s HSD による多重比較検定を用いて、果実・種子・果肉の形態的な特徴を樹種間で比較した。果実の栄養的な特徴については、 $\chi^2$ 検定を用いて樹種間の比較を行った。解析には統計ソフトR version 3.0.3を用いた。

結果

開花・結実フェノロジー

各樹種の分布が確認された標高は、ガンコウランで1,670m～2,335m、クロマメノキで1,670m～2,100m、シラタマノキで1,670m～2,050m、コケモモでは1,670m～1,780mであった(Figure 4)。森林限界付近(標高1,670m)の開花は、4月下旬のガンコウラン、6月上旬のコケモモ、6月中旬のクロマメノキ、7月上旬のシラタマノキの順で開始された(Figure 4、5)。森林限界付近の開花期間は、シラタマノキの約20日間(7月上旬～下旬)が最も短く、ガンコウランの約30日(4月下旬～5月中旬)、コケモモの約30日(6月上旬～下旬)、クロマメノキの約110日(6月中旬～9月下旬)の順で長くなった。いずれの樹種も、標高が上がるに連れて、開花開始時期が遅くなる傾向があった。コケモモとシラタマノキの開花期間は、標高によって違いがみられなかったが、ガンコウランとクロマメノキは標高が上がるに連れて、開花期間が短くなった。

結実は、各樹種が分布していた全ての標高で確認された。森林限界付近(標高1,670m)の結実は、7月中旬のガンコウラン、7月下旬のクロマメノキ、8月上旬のシラタマノキ、9月下旬のコケモモの順で開始された。森林限界付近の結実期間は、コケモモの約60日



Figure 5. Flowers of the four ericaceous dwarf shrub species collected between September and October 2017 in a 100 × 2,500 m study plot in an alpine zone of Mt. Asama, Japan.

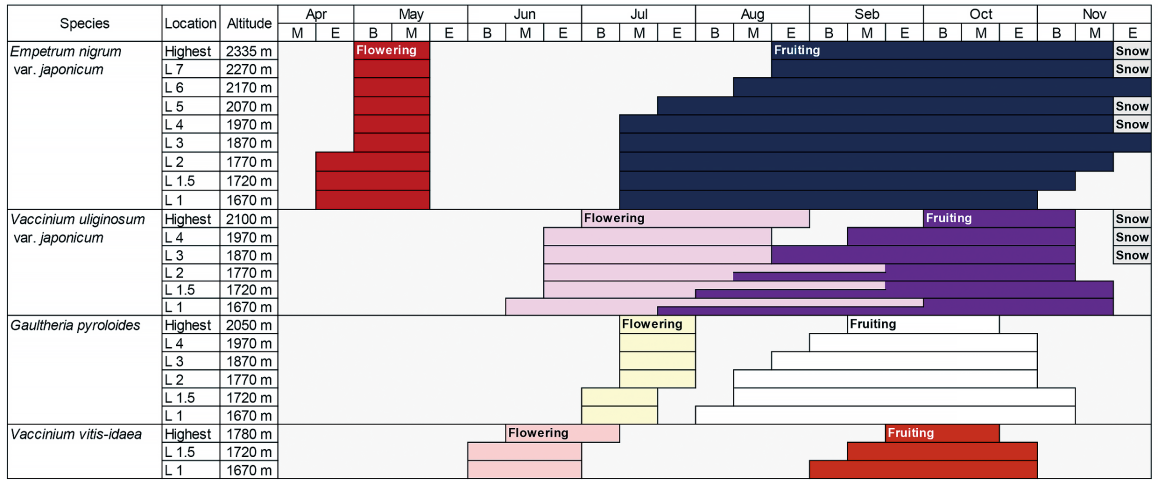


Figure 4. Flowering and fruiting phenology of four ericaceous dwarf shrub species between April and November 2017 at each altitude on a 100 m × 2,500 m study plot in an alpine zone of Mt. Asama, Japan.

(9月下旬～10月下旬)が最も短く、シラタマノキの約100日間(8月上旬～11月上旬)、ガンコウランの約110日(7月中旬～10月下旬)、クロマメノキの約120日(7月下旬～11月下旬)の順で長くなった。いずれの樹種も、標高が上がるに連れて、結実開始時期が遅くなる傾向があった。クロマメノキ、シラタマノキ、コケモモの結実期間は、標高が上がるに連れて短くなったが、ガンコウランの結実期間は逆に長くなる傾向が認められた。特に、高標高では11月下旬から積雪があったため、雪の下で果実が保存される状況となった。クロマメノキのみ、標高1,670m～1,770mの標高域で開花と結実が同時に認められた。

### 果実特性

Figure 6に、果実の全体、果実の断面、種子の全体の写真を示す。果実の色は、ガンコウランが黒紫色(dark purple)、クロマメノキが深紫色(deep purple)、シラタマノキが白色(white)、コケモモが赤色(red)であった(Table 1)。果実の形態的な特徴は、果肉の含水率を除く全ての計測項目で樹種による有意な違いが認められた(一元配置分散分析、 $p < 0.001$ 、Tukey's HSD による多重比較検定、 $p < 0.05$ ; Table 1)。果実

サイズ(体積)は、クロマメノキが最も大きく、シラタマノキ、ガンコウラン、コケモモの順で小さくなった。種子サイズ(体積)は、ガンコウランが最も大きく、コケモモ、クロマメノキ、シラタマノキの順で小さくなった。1果実当たりの種子数は、シラタマノキが最も多く、次にクロマメノキが多かったが、ガンコウランとコケモモの間には有意な差がなかった。1果実当たりの総種子のサイズ(体積)は、ガンコウラン、クロマメノキ、シラタマノキの間で有意な差が認められず、コケモモが最も低い値を示した。果肉のサイズ(体積)は、クロマメノキが最も多く、次にシラタマノキが多かったが、ガンコウランとコケモモの間には有意な差がなかった。

果実の栄養的な特徴は、糖度を除く全ての計測項目で樹種による有意な違いが認められた( $\chi^2$ 検定、 $p < 0.001 \sim 0.01$ ; Table 2)。粗たんぱく質はシラタマノキ、粗脂肪はクロマメノキ、可溶無窒素物はコケモモ、粗繊維はガンコウラン、粗灰分はシラタマノキ、ポリフェノールはコケモモ、総アスコルビン酸[総ビタミンC]はクロマメノキが、それぞれ高い値を示す傾向が認められた。ガンコウランの果実は粗たんぱく質、粗脂肪、可溶無窒素物、総アスコルビン酸[総ビタミンC]の値が最も低く、粗繊維の値が最も高い傾向が認められた。

Figure 6. Fruit, seed, and pulp of the four ericaceous dwarf shrub species collected between September and October 2017 in a 100 × 2,500 m study plot in an alpine zone of Mt. Asama, Japan.

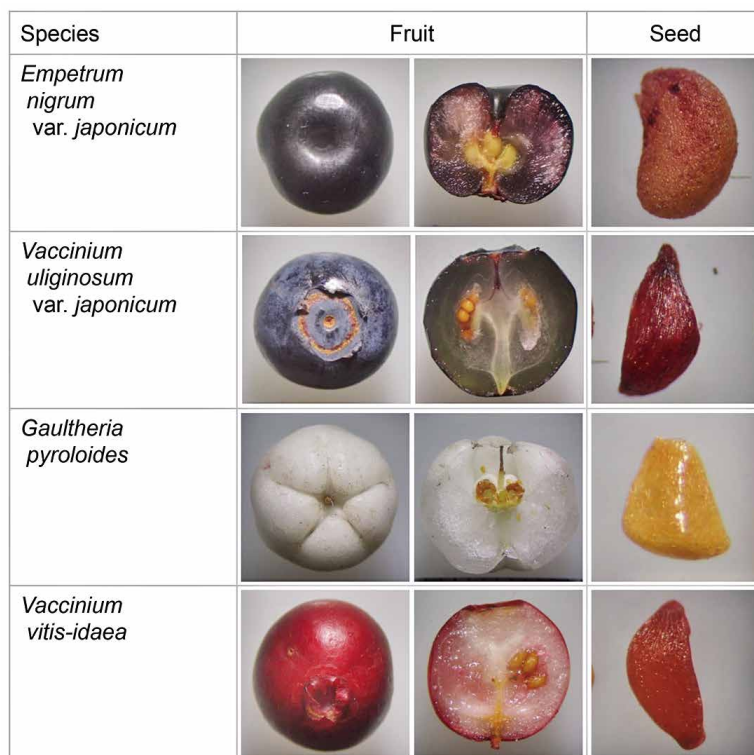


Table 1. Morphological characteristics of fruits, seeds, and pulp of four alpine dwarf shrub species in the family Ericaceae in an alpine zone of Mt. Asama, Japan.

Species	Fruit color				Seed				Pulp							
	FW (g)	DW (g)	MC (g)	L (mm)	W (mm)	T (mm)	V (mm <sup>3</sup> )	No. seeds	Total FW (g)	Total DW (g)	Total MC (g)	Single L (mm)	Single W (mm)	Single T (mm)	Single V (mm <sup>3</sup> )	Total V (mm <sup>3</sup> )
<i>Empetrum nigrum</i> var. <i>japonicum</i>	0.356	0.042	0.88	7.77	9.32	8.92	340.5	10.3	0.011	0.009	0.17	1.86	1.32	0.85	1.11	11.4
<i>Vaccinium uliginosum</i> var. <i>japonicum</i>	0.688	0.089	0.87	9.98	11.02	10.56	623.7	47.6	0.017	0.011	0.29	1.48	0.76	0.57	0.34	15.5
<i>Gaultheria pyrolloides</i>	0.382	0.052	0.85	9.14	10.01	9.78	477.2	119.4	0.007	0.006	0.19	0.85	0.50	0.37	0.10	11.9
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	0.284	0.048	0.83	7.64	8.58	8.05	279.2	10.6	0.004	0.003	0.21	1.56	0.84	0.67	0.48	4.9

Significance of one-way analysis of variance and Tukey's HSD test

	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Empetrum nigrum</i> var. <i>japonicum</i>	ac	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Vaccinium uliginosum</i> var. <i>japonicum</i>	b	b	ab	c	c	c	c	c	c	b	c	c	c	c	c	c	a
<i>Gaultheria pyrolloides</i>	a	a	b	b	b	b	b	b	ab	ab	a	b	b	b	b	a	b
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	c	a	d	a	d	d	a	a	b	b	a	c	c	d	d	b	a

Measurement items presented are fresh weight (FW), dry weight (DW), moisture content (MC), length (L), width (W), thickness (T), volume (V), and number of seeds within a fruit (No. seeds). \* $p < 0.001$ , ns, not significant; one-way analysis of variance. Different letters indicate a significant difference ( $p < 0.05$ ; Tukey's HSD test).

Table 2. Nutritional characteristics of fruits of four alpine dwarf shrub species in the family Ericaceae in an alpine zone of Mt. Asama, Japan.

Species	Nutritional items of fruits (Proportion to fresh fruit weight)										Brix		
	Pro. ( $\times 10^{-2}$ )	Fat ( $\times 10^{-1}$ )	NFE ( $\times 10^{-2}$ )	Fib. ( $\times 10^{-1}$ )	Ach. ( $\times 10^{-2}$ )	Pol. ( $\times 10^{-2}$ )	Total AA ( $\times 10^{-2}$ )						
<i>Empetrum nigrum</i> var. <i>japonicum</i>	0.4	0.13	6.3	0.22	0.2	0.83	0.9	8.1					
<i>Vaccinium uliginosum</i> var. <i>japonicum</i>	0.6	0.15	7.7	0.08	0.2	0.64	4.0	9.1					
<i>Gaultheria pyrolloides</i>	0.8	0.14	8.5	0.16	0.4	0.73	2.5	8.3					
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	0.6	0.09	14.1	0.10	0.2	0.98	1.5	16.0					
	*	**	**	**	*	**	**	ns					

Measurement items presented are proportion to fresh fruit weight of crude protein (Pro.), crude fat (Fat), nitrogen-free extract (NFE), crude fiber (Fib.), crude ash, polyphenol (Pol.), and total ascorbic acid (Vitamin C) (Total AA), and refractometric Brix degree (Brix) as an index of sugar content. \*\* $p < 0.001$ , \* $p < 0.01$ , ns, not significant; chi-square test.

## 考察

浅間山は天明3年(1783年)に大規模な噴火が起きた際に、3mを超える厚さで火山性の軽石と火山灰が高山帯に堆積した(山田ほか 1993)。現在も植生回復の途上であり、森林限界(標高1,670m)から山頂(標高2,568m)までの標高差約900mの間の火山性土壌の上にツツジ科小低木4種の群落が形成されている。これらの4樹種のうち、最も分布域が広い樹種はガンコウランであり、次いで、クロマメノキ、シラタマノキ、コケモモの順であった。また、森林限界(標高1,670m)から標高1,870mの間に4樹種が集中して分布していることから、これらのエリアが果実食の鳥類や哺乳類にとって重要な餌場所になることが示唆された。

北アメリカ、ヨーロッパ、東アジアの温帯地域で

は、果実食鳥類が渡りをして個体数と種類数が増加する秋季に、果実を成熟させる液果植物の個体数と種類数も同調的に増加することが知られている(Thompson and Willson 1979, Herrera 1984, Takanose and Kamitani 2003)。本研究で調査対象としたツツジ科小低木4種の結実時期は、いずれの樹種も秋季に重なっていたことから、秋季の渡り鳥が果実を利用できる季節と結実時期が一致していることが分かった。秋季に渡りをする代表的な果実食鳥類のうち、本州中部で観察される鳥類はヒヨドリ *Hypsipetes amaurotis* (Brown-eared Bulbuls)、ツグミ *Turdus naumanni* (Dusky Thrushes)、シロハラ *T. pallidus* (Pale Thrushes)、メジロ *Zosterops japonicus* (Japanese White-eyes) の4種である(Takanose and Kamitani 2003)。これらの鳥類がツツジ科小低木4種の種子散布者になる可能性がある。しかしながら、これらの鳥類が高山帯を渡りのルートとして利用するかどうかを調査した事例はなく、今後、詳細な調査が必要である。

一方で、ガンコウラン、クロマメノキ、シラタマノキは夏季にも結実期間が重なっていたことから、秋季の渡り鳥以外にも、果実食の鳥類や哺乳類によって夏季に果実が利用される可能性も考えられた。立山(標高3,015m)の高山帯で行った調査では、ライチョウ *Lagopus mutus japonicus* (Japanese rock ptarmigan) がガンコウラン、クロマメノキ、シラタマノキ、コケモモの果実を、テン *Martes melampus melampus* (Japanese marten)・オコジョ *Mustela erminea nippon* (Ermine) がクロマメノキとシラタマノキの果実を、キツネ *Vulpes vulpes japonica* (Japanese Red Fox) がシラタマノキの果実をそれぞれ利用していることが糞分析によって明らかにされている(曾根 2006)。また、筆者らが2014年～2018年の5年間に同じ調査地の3つの地点(標高1,670m、1,770m、1,870m)で行ったカメラトラップ調査からは、ツキノワグマ *Ursus thibetanus japonicus* (Japanese black bear)、ニホンジカ *Cervus nippon centralis* (Japanese deer)、キツネ、イノシシ *Sus scrofa leucomystax* (Japanese wild boar)、ノウサギ *Capricornis crispus* (Japanese serow)、ハシブトガラス *Corvus macrorhynchos* (Jungle crow)、キジバト *Streptopelia orientalis* (Eastern turtle dove) がガンコウランの果実を、カモシカ *Capricornis crispus* (Japanese serow) とヤマドリ *Syrnaticus soemmerringii* (Cooper pheasant) がクロマメノキの果実を、キツネがシラタマノキの果実を夏季と秋季にそれぞれ利用していることが分かっている

(Takahashi and Takahashi 2019 投稿中)。

匂いを発する液果は嗅覚が発達した哺乳類によって、また、色彩豊かな液果は視覚が発達した鳥類によって選択されやすいとされる(Herrera and Pellmyr 2002, Galletti et al. 2016)。本研究で調査対象としたツツジ科小低木4種のうち、唯一匂いを発していた樹種は、サリチル酸(Mao et al. 2014)を含むシラタマノキであった。立山と浅間山の両調査地でキツネがシラタマノキの果実を利用していたことから、これらの結果は哺乳類が匂いを発する液果を選択しやすいとする先行研究と一致していた。

4樹種の果皮は黒紫色(ガンコウラン)、深紫色(クロマメノキ)、白色(シラタマノキ)、赤色(コケモモ)のようにカラフルな色彩をしていた。本研究で分析を行った栄養成分のうち、ポリフェノールは果実の色素や苦みの主成分である。4樹種の果実は、人間が食べても甘味が高く苦味をほとんど感じないことから、果実に含まれていたポリフェノールはアントシアニンなどの色素を由来とすると考えられた。Willson and Whelan (1990)は、植物が果実の色を進化させてきた理由として、有効な種子散布者を誘引するため、種子や果肉の捕食者から守るため、生理的な機能(例えば、温度の調整など)を誘発するため、の3つを挙げている。高山帯は森林帯に比べ、種子散布者となる鳥類や哺乳類が少なく、気象条件(陽射しや温度差など)も厳しいことが予想される。有効な種子散布者を高山帯まで誘引し、厳しい気象条件に適応してきた結果として、カラフルな色彩の果実を進化させてきたとすれば、4樹種の中で最もポリフェノールの値が高かったコケモモの果実は、より適応的な特徴を有した果実であると言えるだろう。

ガンコウランの果実は粗たんぱく質、粗脂肪、可溶無窒素物、粗繊維、総アスコルビン酸[総ビタミンC]の値が最も低く、4樹種の中で最も栄養価が低いことが分かった。一方で、クロマメノキは果実と果肉のサイズが最も大きく、粗脂肪と総アスコルビン酸[総ビタミンC]の値が最も高かった。コケモモは種子サイズが最も小さく、可溶無窒素物(ほぼ消化される糖質の量)が最も高かった。したがって、クロマメノキとコケモモの果実は、果肉量が多く、栄養価が高いことが分かった。しかしながら、立山のライチョウと浅間山のツキノワグマは栄養価が低いガンコウランの果実をよく利用し、果肉量や栄養価が高いクロマメノキとコケモモの果実をあまり利用していなかった(曾根 2006, Takahashi

and Takahashi 2019 投稿中)。これらのことから、4樹種の中からどの果実を選ぶのかの果実選択には、1果実当たりの果肉量や栄養価だけではなく、他の要因も関わってくる事が予想された。本調査地では、4樹種の中でガンコウランの果実生産量が最も多かったことから、その果実量の多さがツキノワグマを惹き付けたのかもしれない。シラタマノキは果実と果肉のサイズが2番目に大きく、粗たんぱく質と粗灰分(主にミネラルを含む)の値が最も高かった。シラタマノキの果実はキツネに利用されていたことから(曾根 2006、Takahashi and Takahashi 2019 投稿中)、これらの特徴は哺乳類に好まれる一つの要因である可能性が考えられた。

## 引用文献

- Filacorda S, Sepulcri A, Piasentier E, Franceschi PF (1997) Estimation of the chemical composition of black grouse *Tetrao tetrix* diets in the eastern Italian Alps. *Wildlife Biology* 3(1):187–194.
- Gagetti BL, Piratelli AJ, Pina-Rodrigues FCM (2016) Fruit color preference by birds and applications to ecological restoration. *Brazilian Journal of Biology* 76(4): 955–966.
- Herrera CM (1984) A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in Mediterranean scrublands. *Ecological monographs* 54(1):1–23.
- Herrera CM, Pellmyr O (eds.) (2002) *Plant-Animal Interactions, an Evolutionary Approach*, Blackwell Publishing, Malden, USA, 313 pp.
- Hughes L (2000) Biological consequences of global warming: Is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution* 15(2):56–61.
- Hupp JW, Safine DE, Nielson RM (2013) Response of cackling geese (*Branta hutchinsii taverneri*) to spatial and temporal variation in the production of crowberries on the Alaska Peninsula. *Polar biology* 36(9):1243–1255.
- Mao P, Liu Z, Xie M, Jiang R, Liu W, Wang X, Meng S, She G (2014) Naturally occurring methyl salicylate glycosides. *Mini Reviews in Medicinal Chemistry* 14(1):56–63.
- Masaki T, Takahashi K, Sawa A, Kado T, Naoe S, Koike S, Shibata M (2012) Fleshy fruit characteristics in a temperate deciduous forest of Japan: How unique are they? *Journal of Plant Research* 125(1):103–114.
- Memmott J, Craze PG, Waser NM, Price MV (2007) Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions. *Ecology letters* 10(8):710–717.
- Millenium Ecosystem Assessment (2005) *Ecosystems and human well-being: Synthesis*. Island Press, Washington, DC.
- 大橋広好・門田裕一・邑田仁・米倉浩司・木原浩(編) (2017)「改訂新版 日本の野生植物 4」平凡社, 348 pp.
- Rode K D, Robbins CT, Nelson L, Amstrup SC (2015) Can polar bears use terrestrial foods to offset lost ice-based hunting opportunities? *Frontiers in Ecology and the Environment* 13(3):138–145.
- 曾根綾子(2006) 立山高山帯におけるライチョウなどによる種子散布. 立山カルデラ研究紀要 7:15–21.
- Takanose Y, Kamitani T (2003) Fruiting of fleshy-fruited plants and abundance of frugivorous birds: Phenological correspondence in a temperate forest in central Japan. *Ornithological Science* 2(1): 25–32.
- Thompson JN, Willson MF (1979) Evolution of temperate fruit/bird interactions: phenological strategies. *Evolution* 33(3): 973–982.
- Welch CA, Keay J, Kendall KC, Robbins CT (1997) Constraints on frugivory by bears. *Ecology* 78(4):1105–1119.
- Willson MF, Whelan CJ (1990) The evolution of fruit color in fleshy-fruited plants. *The American Naturalist* 136(6):790–809.
- 山田孝・石川芳治・矢島重美・井上公夫・山川克己 (1993) 天明の浅間山噴火に伴う北麓斜面での土砂移動現象の発生・流下・堆積実態に関する研究. 砂防学会誌 45(6): 3–12.