

ニホンザル個体群間の遺伝的交流に及ぼす 河川植生の影響：兵庫県の例からの演繹

三 谷 雅 純¹⁾*・池 口 仁²⁾

Riverside vegetation and gene flow among the Japanese macaques' populations: A speculation from case studies in the Hyogo prefecture

Masazumi MITANI¹⁾* and Hitoshi IKEGUCHI²⁾

Abstract

In potential natural vegetation, available habitats for Japanese macaques have almost prefecture-wide distribution in Hyogo prefectural area. Rivers might play the role of the ecological barriers to the animals which have such distribution. The analysis on riverside vegetation as ecological resources for the macaques resulted that its quality is poor in the middle-lower-reaches and rich in the upper- and the upper-end-reaches in comparison with respecting inland vegetation. These results suggest that the middle-lower-reaches limit gene flow between macaque populations on opposite sides of the river, and the upper- and the upper-end-reaches accelerate the flow supporting the resident macaque groups or providing ecological corridors through solitary male transfer. Gene flow system may have been similar in certain past periods, in which climatological and geographical conditions were equivalent to the present conditions. On the other hand, large genetic variation among actual metapopulations of this macaque has been found by recent genetic studies. Generally, in relatively small-sized populations, the variation could be intensified for the effects of random genetic drift must be actualized. These considerations suggest that past Japanese macaque (meta)populations had period(s) when their sizes were adequately small in several parts in Honshu, Shikoku and Kyushu and after such period(s), these small (meta)populations spread out still keeping their genetic characteristics different from each other.

Key Words: riverside vegetation, Japanese macaques, ecological barrier, gene flow, metapopulation

はじめに

ニホンザルは母系集団を基本とする社会集団を形成し、その社会集団の地縁性、つまり世代を越えて同じ場所に生息し続ける性質はきわめて強い。この社会集団は、他集団のオスの移入によって繁殖集団として機能する。つまり、ニホンザルのオスは6歳前後になると生まれ育った社会集団を離れ、ソリタリーと呼ばれる一時的な単独生活者となるが、そのソリタリーが一定の地理的距離を

移動して他の社会集団に入り込み、繁殖の機会を得て子を残すわけである。このことを遺伝子の流れとして見ると、ニホンザルのオスは、自らが生まれ育った出自集団、あるいは出自集団の属する個体群の遺伝的性質を、移動する地理的距離に応じて、同一個体群内の他の社会集団や他の個体群に伝える役目を果たすことになる。一方、ニホンザルのメスは、通常、出自集団を生涯離れることがなく、個体群内に生じた突然変異とオスの流入によってもたらされる他集団の遺伝的性質を出自集団の属する

¹⁾ 兵庫県立人と自然の博物館 生態研究部 Division of Ecology, Museum of Nature and Human Activities, Hyogo Yayoi-ga-oka 6, Sanda, Hyogo, 669-13, Japan

²⁾ 山梨県立環境科学研究所 緑地計画学研究室 Division of Landscape Planning, Yamanashi Institute of Environmental Sciences 5597-1 Kenmarubi, Kamiyoshida, Fuji-Yoshida C, 403 Yamanashi, Japan

*兼務：兵庫県立姫路工業大学 自然・環境科学研究所 生態研究部門

個体群の遺伝子プールに蓄える役目を果たす。

三谷・池口(1997)は、兵庫県域の潜在自然植生を推定して、その中にニホンザルの生息に適した植生と気候・地形条件を見出すことによって、潜在的なニホンザルの生活に適した植生の空間分布を推定した(図1)。三谷・池口によれば、兵庫県域の潜在自然植生中では、ニホンザルの生息に適した地域は、ブナ林域の下部と県域に広く広がるカシ林域、およびシイ林域であるとされた。つ

まり、兵庫県域のニホンザルは、潜在的には、広域に連続分布する哺乳類であるとされた。

一方、野沢(1991)は現生ニホンザルの集団遺伝学的特徴として、一定地域内の遺伝的変異性は低いが、地域間には高い遺伝的多様性が認められることをあげている。同時に変異遺伝子の有効分散距離(effective distance of gene dispersion: ある個体群に保持されている遺伝的変異が他の個体群に、直接、あるいは間接の交流によっ



図1 兵庫県におけるニホンザルの生息に適した地域の潜在自然分布。淡路島は作図の都合上、右上部に描いた。メッシュ単位は1 km²。"X": 落葉広葉樹林に由来する生息に適した地域, "/" : 常緑広葉樹林に由来する生息に適した地域, "." : 生息の見込めない地域。三谷・池口(1997)より引用。

て受け渡され、集団遺伝学的関係が生じ得る連続地域内の地理的距離を、およそ100kmと推定している。この100km以内という数値で表される地理的空間を野沢のいう遺伝的変異性の低い一定地域と考えると、兵庫県域のニホンザルは潜在的には広域に連続分布する哺乳類であるから、個体群間には十分な遺伝的交流があることが予測できる。

ところで、河川はしばしば生物の地理分布の境界として存在し、広域に連続分布する生物をより小さな単位に分割する場合がある。霊長類でも、近縁種が河川を隔てて異所的に分布するため、河川が異所的(亜)種分化に貢献したと考えられる例がある(e.g., スマトラ島の *Presbytis melalophos* グループ, Aimi and Hardjasmita, 1986; Aimi and Baker, 1992; 1996)。そのような場合は、当然のことながら、地理的距離が遺伝子の有効分散距離内であったとしても河川によって隔てられた個体群間に遺伝的交流は存在しなかったと考えられる。

それでは、兵庫県域を流れる河川は、ニホンザル個体群の分布と遺伝的交流にどのような機能を果たしてきたと考えるべきであろうか。自然状態の河川では、その周辺に特有の植生が発達する。そのような河川周辺に成立する植生は、霊長類を初めとする哺乳類を引き付け、あるいは遠ざけて、その哺乳類の土地利用、さらには広域分布にも大きな影響を及ぼす場合がある(e.g., カニクイザル, Aldrich-Blake, 1980; マンドリル, Mitani, 1990)。そのような例では、河川植生の提供する食物を初めとするさまざまな資源が重要な役割を果たしていると考えられる。本小論では、兵庫県を含む近畿圏の河川周辺に潜在的に成立する事が予想される植生タイプの、ニホンザルにとっての資源としての重要性を検討し、潜在自然植生中の河川がニホンザル個体群の分布と遺伝的交流に果たすはずの役割について考察する。あわせて、現実のニホンザルが示す集団遺伝学的特徴が実現するためには、過去においてどのような条件が必要であったかを議論する。

方 法

「日本植生誌 近畿」(宮脇, 1984)の組成表(附表)より、潜在自然植生として河川周辺に成立することが予想される植生タイプ(山地溪畔林, 山地溪谷林, ハンノキ湿性林, 山地高茎広葉草本植物群落, 湧水辺多年生草本植物群落; 植生タイプ名の表記法は、宮脇[1984]に従った。以下も同じ)と兵庫県域の潜在自然植生に現れる(三谷・池口, 1997)植生タイプ(ブナ林, シラカシ群集, ヤブコウジ-スダジイ群集, カナメモチ-コジイ群集, ハンノキ湿性林; 植物社会学では、通常ブナ林を多雪型, 少雪型に分けて取り扱うが、兵庫県域を含む近畿地方のブナ林は高標高地に小面積の飛び石状に分布しているため、

ここでは一括してブナ林として扱った。表記は宮脇[1984]に従い「ブナ林」とした)を選び、兵庫県域の植生と同等のものを見なして分析に用いた。分析においては、あらかじめ組成表から各植物種の常在度を算出し、その総調査地数における出現割合(%)と優占度の平均値を掛け合わせたものを現存量指数とみなした。植物の地上部を地表に投影した場合、その面積への大きな貢献は光合成器官である葉によることから、ここでは、優占度を各植物種ごとの大まかな生産量を示す相対指数としてとらえた。

分析の結果は、各植生タイプごとに、種数、平均植被率、種の多様性指数にまとめた。種数、平均植被率、多様性指数は、植物を高木層(b1)、亜高木層(b2)、低木層(s)、草本層(k)に分けて、それぞれ集計・算出することとした。このような分け方は、元来、森林中の植物の層別構造を前提にするものであるが、ここでは層別構造というよりも、それぞれのカテゴリーを個体サイズの違いと考えた。つまり、個体サイズがいちじるしく異なる場合、生産量の差異が大きく、同一のカテゴリーとして種数、平均植被率、多様性指数を算出することが無意味であると思えるためにした処理である。

平均植被率は、葉面積量に代わる値、つまり、植物種は区別しないが光合成量の目安となる数値として記載した(現存量指数を算出するために用いた優占度は植物種を区別するため、植物種を区別しない各植生タイプの代表値としては使えない)。

また、ここでいう多様性指数は、現存量指数の小数点以下の四捨五入によって得た整数値を群集における個体数と等価とみなして算出した。我々はこの処理を、「日本植生誌 近畿」の組成表(宮脇, 1984)に表された近畿地方全域から得られたサンプルの常在植物種を用いて「近畿地方全域を代表する架空の植物群集を構成し、それを分析した」と考えれば可能な操作であると考えた。従って、本論文中の多様性指数の値とは特定の調査地における値ではなく、兵庫県地域をはじめとする近畿地域での対象とする植生タイプの平均的な多様性を表現する値であり、そのような多様性指数値をとる個別の森林が実在するわけではない。多様性指数として、ここでは森下(1967)の β 指数を用いた。 β 指数は1以上の値をとるが、もっとも種の多様性の低い時(ここでは1種が独占する時)1となり、多様性の程度が高まるに従って(ここでは種数が増え、あるいは特定少数種の優占性が低くなる時)大きな値をとる。

あわせて、比較のために代表的な現存植生タイプ(クリ-ミズナラ群集, スギ, ヒノキ植林, アベマキ-コナラ群集, アカマツ林)について同様の分析を行った。現存植生に現れる代表的な植生タイプは、いずれも人為の影響を強く受けて成立した代償植生である。

ニホンザルは小動物食も行うが、基本的には果実や若葉を中心に採食する植物食性の哺乳類と見なせる。そのため、ここではニホンザルにとっての植生タイプの好適性の議論を、植生タイプの種数・種の多様性の高さがニホンザルの生息地として、より好適な環境を提供するものと仮定して行った。つまり、種数・種の多様性の高い植生タイプほどニホンザルに時間的に連続してより安定に資源を供給でき、重要な資源植物の生産性が極端に落ちる場合にも何らかの代替え資源を供給できる可能性が高く、遺伝的な変異が蓄積し得るほど長い時間の個体群維持に重要であると考えられるからである(三谷・池口, 1997)。

結 果

表1に、河川に関連が深いと考えられる植生タイプの種数、平均植被率、種の多様性を示す。合わせて、潜在自然植生に現れる植生タイプに相当する現存植生の同様の値を表2に、現存植生に現れる代表的な植生タイプ(三谷・池口, 1997)の同様の値を表3に示す。また、これら3つの表中に現れる植生タイプの分布する海拔高度の違いを表4に示す。表1に示した河川に関連が深いと考えられる植生タイプの高度区分は、表4によった。

表1 河川に関連の深い植生タイプの種数、平均植被率、種の多様性

植生タイプ (n)	種 数				平均植被率				β 指数			
	b1	b2	s	k	b1	b2	s	k	b1	b2	s	k
最上流部												
山地溪群林 <i>Bachrinnenwälder in der montanen Stufe</i> (29)	26	36	45	65	79.48	34.48	37.07	56.21	15.48	41.16	50.45	53.60
上流部												
山地溪谷林 <i>Zelkova serrata - Schluchtwälder in der montanen Stufe</i> (21)	19	36	42	39	82.62	44.50	44.29	47.62	9.08	57.00	42.37	32.05
中・下流部												
ハンノキ湿性林 <i>Quell - Erlenwälder</i> (18)	1	6	20	44	73.08	47.69	27.50	89.72	1.00	2.51	20.68	19.00
その他												
山地高茎広葉草本植物群落 <i>Hochstaudenfluren</i> (25)	0	0	0	79	0.00	0.00	0.00	95.00	0.00	0.00	0.00	75.67
湧水辺多年生草本植物群落 <i>Quellfluren gesellschaften</i> (41)	0	0	0	32	0.00	0.00	0.00	73.78	0.00	0.00	0.00	22.75

宮脇(1984)の組成表より算出した。植生タイプの表記は、習慣的にラテン語・ドイツ語で行われるため、ここでもそれに従った。b1: 高木層, b2: 亜高木層, s: 低木層, k: 草本層。

表2 潜在自然植生に現れる植生タイプの種数、平均植被率、種の多様性

植生タイプ (n)	種 数				平均植被率				β 指数			
	b1	b2	s	k	b1	b2	s	k	b1	b2	s	k
ブナ林 <i>Fagus crenata - Wälder</i> (51)	29	41	66	91	82.42	31.80	65.49	50.29	8.35	61.38	70.89	160.11
シラカシ群集 <i>Quercetum myrsinaefoliae</i> (28)	22	31	38	31	83.75	41.64	44.29	34.11	9.40	35.36	48.62	49.79
ヤブコウジ - スダジイ群集 <i>Ardisio - Castanopsietum sieboldii</i> (20)	14	20	20	25	83.25	29.72	41.00	27.15	4.88	19.59	14.66	27.36
カナメモチ - コジイ群集 <i>Photinio - Castanopsietum cuspidatae</i> (46)	26	39	53	32	84.13	34.78	43.26	23.28	9.13	34.76	53.18	29.47
ハンノキ湿性林 <i>Quell - Erlenwälder</i> (18)	1	6	20	44	73.08	47.69	27.50	89.72	1.00	2.51	20.68	19.00

宮脇(1984)の組成表より、カシ林としてシラカシ群集を、シイ林としてヤブコウジ - スダジイ群集とカナメモチ - スダジイ群集を選んで算出した。湿性林としてはハンノキ湿性林が相当する(表1を見よ)。海岸林は、近畿圏の現存植生ではウバメガシ林あるいはクロマツ林に当たるが、潜在自然植生中の出現面積が小さいためここでは省略した。記号の表記法などは表1に同じ。

表3 代償植生に現れる代表的な植生タイプの種数, 平均植被率, 種の多様性

植生タイプ (n)	種数				平均植被率				β 指数			
	b1	b2	s	k	b1	b2	s	k	b1	b2	s	k
クリ - ミズナラ群集 <i>Castaneo-Quercetum crispulae</i> (66)	51	69	109	87	84.41	42.90	50.77	41.85	33.23	149.50	100.30	199.72
スギ, ヒノキ植林 <i>Cryptomeria japonica & Chamaecyparis obtusa</i> - Forst (11)	3	8	31	38	85.45	20.00	38.64	60.45	2.06	18.33	42.09	52.68
アベマキ - コナラ群集 <i>Quercetum variabili - serratae</i> (41)	30	50	76	56	78.44	42.97	53.02	32.56	8.68	73.00	100.30	100.90
アカマツ林 <i>Pinus densiflora</i> - Wälder (47)	16	34	78	63	64.63	45.29	60.00	34.00	3.96	47.90	109.02	111.89

宮脇(1984)の組成表より算出した。記号の表記法などは表1に同じ。

表4 植生タイプの高度分布

植生の分類	最大値 (m)	最小値 (m)	平均値 (m)	標本偏差 (m)	n
河川に関連した植生					
山地溪畔林	1690	440	861.2	297.7	29
山地溪谷林	780	230	490.0	170.1	21
ハンノキ湿性林	650	20	198.6	207.1	18
山地高茎広葉草本植物群落	1860	330	1066.0	502.5	25
湧水辺多年生草本植物群落	1061	80	388.4	233.4	41
潜在自然植生					
ブナ林	1340	115	838.4	280.1	51
シラカシ群集	490	30	171.1	116.4	23
ヤブコウジ - スダジイ群集	495	10	82.5	121.3	20
カナメモチ - コジイ群集	420	10	148.1	89.9	42
ハンノキ湿性林	650	20	198.6	207.1	18
代償(現存)植生					
クリ - ミズナラ群集	1620	80	730.4	341.5	66
スギ, ヒノキ植林	650	30	341.8	220.6	11
アベマキ - コナラ群集	860	20	303.8	187.3	42
アカマツ林	1020	55	364.6	244.0	41

宮脇(1984)の組成表より算出した。山地溪谷林はブナクラス域下部の溪谷崖錐斜面に立地するものが多い。ハンノキ湿性林は、本来、沖積地を中心とした低湿地に見られるものであるが、西日本ではその大半が水田耕作地となっている。なお、ブナ林、ハンノキ湿性林の兵庫県域における潜在分布と現存分布は、三谷・池口(1997)を見よ。

1. 河川に関連した植生タイプの種数と種の多様性

河川に関連の深い植生タイプでは、最上流域および上流域に成立する植生タイプと中・下流域に成立する植生タイプの間大きな種数・種の多様性の差異が見られた(表1)。

河川の上流域に成立する山地溪畔林は、高木層の種数・種の多様性がとりわけ高く、亜高木層、低木層、草本層においても高い値が得られた。上流部に成立する山地溪谷林も、高木層の種数・種の多様性は山地溪畔林より低い値を示したものの、亜高木層、低木層、草本層では山地溪畔林と顕著な差が認められず、いずれも比較的高い値を示した。一方、河川の中・下流域に成立するハンノキ湿性林は、草本層を除く全ての層に渡って種数・種の多様性に低い値しか得られなかった。

その他の河川に関連した植生タイプの内、山地高茎広葉草本植物群落は海拔高度の高い場所に、湧水辺多年生草本群落は海拔高度の低い場所に成立する(表4)が、いずれも草本層のみが認められた。

2. 潜在自然植生に相当する現存植生タイプと河川に関連した植生タイプの比較

最上流域：最上流域に成立する山地溪畔林と高度分布の重複が大きなブナ林(表4)は、山地溪畔林に比較して高木層の種の多様性が低いものの、種数では大きな差は認められなかった。亜高木層、低木層、草本層では、ブナ林が種数、種の多様性のいずれにおいても高い値を示した。平均植被率は低木層においてブナ林がより高い値を示すものの、その他の層ではブナ林と山地溪畔林に大きな差は認められなかった。

上流域：上流域に成立する山地溪谷林はブナ林の下部に位置する植生タイプと考えられる(表4)。ブナ林と比較すると高木層の種の多様性では同程度の値が得られたものの、亜高木層、低木層、草本層では、種数、種の多様性のいずれにおいてもブナ林より低い値を示した。平均植被率には、ブナ林と山地溪谷林の間に大きな差異は認められなかった。

中・下流域：中・下流域に成立するハンノキ湿性林は、いわゆるシイ林やカンシンの発達する高度に成立する植生タイプ(表4)と考えられるが、表2に上げたシラカン群集、ヤブコウジースダジイ群集、カナメモチーコジイ群集(宮脇, 1984)のいずれもが、ハンノキ湿性林に比較して高木層、亜高木層で高い種数・種の多様性を示した。草本層においてはハンノキ湿性林がより大きな種数を示したものの、種の多様性では上記3タイプのシイ林とカンシンより低い値となった。ただし、ハンノキ湿性林の草本層の平均植被率はきわめて大きく、ハンノキ湿性林では草本層の高い生産性が示唆された。

3. 代表的な現存植生タイプと河川に関連した植生タイプの比較

最上流域：山地溪畔林は、代表的な現存植生タイプ(表3)の1つであるクリミズナラ群集に取り囲まれて成立する(表4)が、クリミズナラ群集にはきわめて高い種数・種の多様性が算出され、いずれの層においても山地溪畔林より高い値を示した。同時にクリミズナラ群集は、平均植被率でも、草本層を除いて山地溪畔林より高く、あるいは同程度に高い値を示し、高い生産性も示唆された。

上流域から中・下流域まで：スギ、ヒノキ植林とアベマキ-コナラ群集、アカマツ林は、アカマツ林がやや高い高度に認められるものの、ほぼ同様の高度に分布するといえ(表4)、河川に関連した植生タイプの中では、山地溪谷林の見られる上流域からハンノキ湿性林の見られる中・下流域にまで広く発達する植生タイプであるといえた。

スギ、ヒノキ植林、アベマキ-コナラ群集、アカマツ林の3タイプの植生の中では、高木層、亜高木層においてはアベマキ-コナラ群集がもっとも高い種数・種の多様性を示し、低木層、草本層においてはアベマキ-コナラ群集とアカマツ林が同程度に高い種数・種の多様性を示した。

山地溪谷林の種数・種の多様性は、アベマキ-コナラ群集に比べるといずれの層においてもより高いとはいえないが、アカマツ林と比較して、高木層ではより高い値を示した。ただし、低木層、草本層の種の多様性は、アベマキ-コナラ群集とアカマツ林が、山地溪谷林に比べてきわめて高い値を示した。一方、ハンノキ湿性林では、いずれの層においても、アベマキ-コナラ群集、アカマツ林に比較して小さな値しか示さなかった。

スギ、ヒノキ植林は、草本層において山地溪谷林やハンノキ湿性林より高い種の多様性を示したものの、高木層、亜高木層の種数・種の多様性は山地溪谷林に比べて低く、ハンノキ湿性林と比べると同程度に低かった。

議 論

1. 河川は霊長類にとって物理的障壁なのか？

河川はしばしば生物の地理分布の境界として存在し、広域に連続分布する生物をより小さな単位に分割する。霊長類でも、近縁種が河川を隔てて異所的に分布するため、河川が異所的(亜)種分化に貢献したと考えられる例がある(e.g., スマトラ島の *Presbytis melalophos* グループ, Aimi and Hardjasasmita, 1986; Aimi and Baker, 1992; 1996). この時、河川が個体の交流をまったく許さない物理的障壁として機能したから、種や亜種の分化が引き起こされたのだろうか？スマトラ島の河川は、

P. melalophos グループの種・亜種間の地理分布を分ける境界として存在するが、Aimi and Baker(1996)は(1) 河川上流域において、複数の種・亜種が混ざり合う可能性のある地域でも、種・亜種は異所的に分布すること、および、(2) 大型河川のないトバ湖周辺でも複数の種は異所的に分布することの2点をあげ、*P. melalophos* グループの霊長類にとって、河川が越えることのできない物理的障壁として機能してきたから種・亜種の異所的分布が成立しているのではなく、たとえ越えることのできた個体や集団がいたとしても、競争排除によって侵入者が排除され、その結果、種・亜種間の異所性が保たれたのだとしている。この見解を受け入れれば、河川は単純に *P. melalophos* グループの霊長類のような生物の分布を分ける壁ではなく、その両岸に分布する生物集団間の出会いの頻度を調節し、(競争排除も含む)生態学的交渉の場をも与えるのだといえる。さらに Aimi and Baker (1996)は、シンパン・キリ川河口周辺で湿地林の広く分布する地域では、*P. thomasi* や *P. melalophos* に出会わなかったと述べている。つまり、これらの霊長類にとっては、シンパン・キリ川の供給する水の作り出した植生が、河口周辺に二次的な生態学的障壁を生み出したのだと解釈できる。

もちろん、海峡に匹敵するほどの大型河川では、あきらかに河川が物理的障壁として機能しているとみなせる例もある(*e.g.*, コンゴ川は類人猿の分布境界となっている[Dorst and Dandelot, 1970])。しかし、本州やスマトラ島に成立する規模の河川では、それが物理的障壁として機能すると考えるより、その周辺に成立する植生や湿地も含む複合的な生態系として生物の出会いの頻度を調節し、条件によって(二次的に成立する生態学的障壁を含む)生物の分布境界を成立させるのだと考えるべきであろう。

2. ニホンザルの利用可能な植生

三谷・池口(1997)によれば、兵庫県のニホンザル繁殖個体群(三谷・池口[1997]では、現在繁殖が確認できた野生ニホンザル集団の空間的集合を繁殖個体群とみなした)は、冷温帯下部とそれより低い海拔高度に人間活動を避けて生息し、その生息を支える基本的な植生タイプはクリ・ミズナラ群集とアベマキ・コナラ群集である。同じく三谷・池口が、兵庫県におけるニホンザル繁殖個体群の90%以上が生息する地域の気候・地形条件を検討した結果、その生息に適した条件は、平均気温11.6℃以上、平均標高480m以下、最大積雪深87cm以下の地域であった。これらのニホンザル繁殖個体群が生息する条件の中で、ここでは海拔高度に着目する。河川に関連した植生タイプの内、山地溪畔林は、ニホンザル繁殖個体群が生息する高度よりも高い地域に分布する。従って、ニホン

ザル繁殖個体群が出会う可能性のある河川に関連した植生タイプは、山地溪谷林、ハンノキ湿性林のいずれかと、河川そのものとは離れるが、湧水辺多年生草本群落であるといえる(表1, 表4)。

ニホンザル繁殖個体群の生息の有無を判断するためには、植生タイプの示す種数・種の多様性の高さが目安となることがわかっており、また高木層の種数・種の多様性が生息を支える鍵の1つとなることが示唆されている(三谷・池口, 1997)。これらの基準を、同程度の海拔高度に発達するはずの潜在自然植生に相当する現存植生タイプと比較しながら、河川に関連した植生タイプに当てはめ、ニホンザルに対する資源供給源としての好適性を考察する。

上流域の山地溪谷林はブナ林の成立する海拔高度の範囲に成立し(表4)、潜在自然植生中でも、その周囲はブナ林に取り囲まれているものと考えられる。山地溪谷林とブナ林を比較すると、高木層では同程度の種の多様性が得られたが、他の層では種数・種の多様性が共にブナ林より低かった。これらのことは、上流域に生息するニホンザルにとって、山地溪谷林はブナ林に比較して利用価値の低い植生タイプであるという印象を与える。しかしながら、高木層におけるブナ林の種の多様性(β 指数=8.35)は常在種数の多さ(29種)からもたらされたものであるのに対し、山地溪谷林の種の多様性(β 指数=9.08)は特定少数種の優占性が低い結果(19種)もたらされたものである(表1, 表2, 附表1, 附表2)。さらに、附表1, 附表2から現存量指数の高い樹種を見ると、生産量の高い高木層、亜高木層は、ブナ林ではブナ科のブナとミズナラに限られるが、山地溪谷林では高木層、亜高木層を合わせて12種の樹種があがり、ニホンザルの採食が確認されている樹種だけでもトチノキ科、クルミ科、ニレ科、カエデ科などいくつかの科に属する植物が混在している。これらのことは、山地溪谷林がブナ林に比べて食物資源の時間的変動の幅が小さく、ブナ林において極端に採食資源が不足するような場合でも、ニホンザルにとって代償資源を提供し得る可能性を示唆する。

一方、中・下流域に成立するハンノキ湿性林は、主要な資源生産層である高木層、亜高木層の種数・種の多様性が低く、現存量の高い常在植物種はニホンザルが利用しないハンノキ1種である。そのようなハンノキ湿性林を取り囲むシイ林、カシ林は、ヤブコウジスダジイ群集を除いて、生産量の大きな高木層、亜高木層に比較的高い種数・種の多様性が認められ、かつ、その構成樹種の多くがニホンザルの主要な採食対象樹種となっている。これらのことから、中・下流域においては河川に関連した植生タイプはニホンザルにとって利用価値が低いことがわかる。

ニホンザルの場合、主に遺伝子のキャリアーとなるの

はオスのソリタリーであるが、兵庫県域においてソリタリーと判断される個体が目撃された地域と植生タイプの空間分布の間に、何らの傾向も認められなかった(三谷・池口, 1994). すなわち、ニホンザルのソリタリーは、移動を含む土地利用において、現存するいかなる植生タイプも選択していないと判断できた(ただし、ハンノキ湿性林は統計解析の対象にならない程度にしか残されていない; 三谷・池口, 1997). しかしながら、ソリタリーにおいても、ニホンザルにとって利用価値が低いと判断されたハンノキ湿性林に積極的に立ち入る頻度は、相対的に低いであろう。偶然の事故によって河川を流され、あるいは泳ぎ渡り、対岸に分布する個体群に遺伝子を運び込むこともあったであろうが、そのようなことが高い頻度で生じたとは思えない。むしろ、社会集団は分布しないが資源としては高い評価を受けた河川最上流域の山地溪畔林に侵入し、他個体群に遺伝子を運び込む可能性がより高いものと思える。これらのことは、河川の中・下流域はニホンザル繁殖個体群間の遺伝的交流を制限するが、上流域は社会集団間の「出会いの場」として機能するであろうことを示唆する。つまり、潜在自然植生中のニホンザル個体群は、中・下流域において互いに半ば隔離され、その中で生じた遺伝的変異は、主に上流域において河川を隔てた他の個体群に受け渡されるものと考えられる。

このように河川によって半ば隔てられつつ、河川の上流域、上流域で個体の交換が行われる構造は、個体群間の結合が安定した、一種のメタ個体群(Hanski and Gilpin, 1991)であると解釈できる。したがって、以下の議論において、潜在自然植生下の兵庫県域、あるいは同程度の規模のニホンザル個体群の集合をメタ個体群と呼ぶことにする。

3. 兵庫県域のニホンザルがたどった道

三谷・池口(1997)の推定結果から、潜在自然植生下で、ニホンザルの生息に適した植生は、兵庫県全域に広がるものと判断された(図1)。この結果は、人為的な影響を被る以前の過去のニホンザル個体群も、現在と同様の気候条件下ならば広域に連続的に分布したことを示唆する。

一方、すでに述べたとおり、野沢(1991)はニホンザルの集団遺伝学的特徴として、社会集団間、あるいは一定地域内の遺伝的変異性は低い、地域間には高い遺伝的多様性が認められることをあげ、変異遺伝子の有効分散距離をおよそ100kmと推定している。この100km以内という範囲を野沢(1991)のいう遺伝的変異性の低い一定地域と考えると、兵庫県域程度の面積では、そこに生息したであろうメタ個体群内には十分な遺伝的交流があったであろうことが予測できる。

さらに野沢(1991)は、有効分散距離を越えるニホンザ

ルのメタ個体群間には顕著な集団遺伝学上の細分化が認められることを指摘し、その原因を遺伝的浮動(random genetic drift)に求めている。ここでいう遺伝的変異は、血清蛋白 transferrin や血球酵素 phosphohexose isomerase などに見られる自然選択に対して中立的な変異である。したがってニホンザルに認められる集団遺伝学的な細分化の原因は、確かに遺伝的浮動に求めるべきである。しかしながら、河川の中・下流域が半ば生態学的障壁として機能したとしても、その上流域はニホンザルの「出会いの場」として機能したと想定できるのであるから、兵庫県域に限らず、高標高地のほとんどない本州西部全域では、ニホンザル社会集団は河川上流域で互いに隣接して連続分布し、さらにソリタリーを通じた遺伝的交流は充分にあったと考えることが素直である。すると、野沢(1991)のいう有効分散距離と地域的な変異性がいかにして生じたのかが問題となる。

野沢(1991)はニホンザルのメタ個体群間の遺伝的な分化を、遺伝的平衡状態を仮定して Kimura and Weiss(1964)の提案した「2次元飛び石モデル(2-dimensional stepping-stone model)」に近い繁殖構造を持つためではないかと考えた。「2次元飛び石モデル」では、生物の分布する平面上に輪郭の明瞭な副次集団が格子状に配置され、おのおの副次集団は複数の基本となる繁殖集団から構成される。遺伝子の受け渡しは副次集団内では恒常的に行われるが、副次集団間では一定の割合でのみ行われ、一定以上距離の離れた副次集団間には事実上遺伝子の交流がなくなる。その結果、有意な遺伝的分化が引き起こされるとする。

しかしながら、野沢の仮定した遺伝的平衡状態は、地球史的な規模での気候・地形変動を考慮すると、その分布域が気候・地形条件の変動に応じて拡大し、あるいは縮小してきたはずの多くの野生哺乳類には必ずしも当てはまらないだろう。特に、現在が最終氷期以降、高々2万年ほどの時間しか経過していない事実を考えると、遺伝的平衡状態に達するほど十分な時間があつたかどうかは疑わしい。つまり、過去のニホンザルがたどったであろう道筋を考察するとき、「2次元飛び石モデル」に近い繁殖構造を安定して維持しながら、遺伝的浮動によってニホンザルの地域的変異が成立したと考えるよりも、地球史的な規模での気候・地形変動の中に、遺伝的浮動の影響を極端に顕在化させる状況を探ることが素直であろう。

遺伝的浮動の影響が顕在化するほどニホンザル個体群を孤立化させ、かつ小型化させる、あるいは孤立化を長期化させる要因を過去に探ると、その有り得べき可能性は、最終氷期、最寒冷期の、ニホンザル繁殖集団の生息に適してはいるが(三谷・池口, 1997)、同時に、小規模化した常緑樹林域と落葉広葉樹林域の成立に求めること

ができる。各地で報告された花粉分析の結果をまとめ、過去の常緑広葉樹林域の拡大過程を考察した森下(1992)によれば、完新世の日本列島太平洋岸における常緑広葉樹林域は、南西から北東へ、海岸部から内陸へと発達していった。最寒冷期の常緑樹林域は、基本的に比較的地形の平坦な太平洋岸に発達したため、その地域と常緑樹林域に隣接したであろう落葉広葉樹林域に、現在の中・下流域に見られるような大型河川とその河川の作り出す植生、特に湿地植生が存在したとすれば、それらがニホンザル個体群に及ぼす影響は現在よりも大きかったことが予想できる。すなわち、小規模に残された常緑樹林域・落葉広葉樹林域は、さらに河川中・下流域とその周辺植生によって切断されたであろうから、当時のニホンザル個体群は小規模な単位に分割され、分割された個々の集団は地域的な遺伝的変異を急速に蓄積していったと想像できる。そして、その後のヒブシサーマル期の常緑樹林の分布拡大期に、最寒冷期に蓄積された遺伝的変異を保存しつつ、あるいは複数の個体群がそれぞれの地域内で変異を交換しながら、ニホンザルの分布は拡大したのかもしれない。

植田(1994)によれば、周伊勢湾地域の低湿地を中心に、固有、準固有、あるいは隔離的に分布する東海丘陵要素と呼ばれる植物種の内、トウカイモウセンゴケとクロミノニシゴリは、琵琶湖南部を越えて兵庫県南西部の播磨地方まで分布する。そして、その分布は、山地帯に囲まれた丘陵や台地の内、砂礫層の湧水地に成立する非泥炭性低湿地とその周辺に限られるとしている。非泥炭性低湿地には、ニホンザル繁殖個体群の生息を支えると考えられる木本植物はほとんど侵入できないから、かつて兵庫県域とその周辺に非泥炭性低湿地が広範囲に存在したとすれば、それらはニホンザルの遺伝子交流を制限する要素となったであろう。また、古琵琶湖や古大阪湾地域などの地史的出来事も、さらに大きな生態学的障壁としてニホンザル個体群の小規模な孤立化をもたらし、遺伝的分化を促した可能性がある。

4. 本研究の問題点と今後の仮題

本研究で各植生タイプを特徴づけるために用いたデータは現在の各植生タイプから得られたものである。つまり、今回の植生データ自体がすでに人為の影響を受けた結果生み出されたものであり、原植生からは何らかの改変を受けているものである。河川に関連した植生タイプの内では、ハンノキ湿性林を種数・種の多様性の低い植生タイプと判断したが、これは近畿地方におけるハンノキ湿性林がきわめて小規模にしか残されていないため(服部、私信)、元来ハンノキ湿性林にはえる多くの植物種が地域的に絶滅してしまっており、この植生タイプのニホンザルにとっての価値を過小評価した可能性がある。

今後、本小論で取り上げたニホンザルを始めとする陸上哺乳類の進化的な環境背景を探るためには、地質年代的な時間スケールで生じた気候・地形変動を潜在自然植生の復元技術に取り込むと共に、人為的な植生の改変過程も取り込んだ「古植生(paleovegetation)」復元の試みが必要である。また、母系集団を形作るニホンザルのような哺乳類では、母系遺伝をするミトコンドリアDNAの解析は、今後、本研究であげた仮説の検証に直接的な回答を与える可能性がある。

ま と め

潜在自然植生に対応したニホンザル個体群の分布は兵庫県域に広く広がるのが推定されている。そのような分布を持つニホンザル個体群に対して、河川が生態学的障壁として機能するかどうかを、河川周辺の植生が示すニホンザルにとっての利用可能性から検討した。すると、その中・下流域周辺の植生は資源としての利用可能性が低く、上流域、最上流域周辺の植生は資源としての利用可能性が高いことが示された。これらのことは、河川の中・下流域とその周辺植生が河川兩岸に異所的に生息するニホンザル繁殖集団間の遺伝的交流を制限するが、上流域、最上流域に発達する河川植生は、ニホンザル生息地として、あるいはソリタリーの移動ルートとして遺伝的交流に寄与することを示唆する。現在と同程度の気候・地形条件を示した過去の時代においても、兵庫県域程度の広さに生息するニホンザルメタ個体群内の遺伝的交流は、同様のパターンによって行われていたものと考えられる。一方、現実のニホンザルのメタ個体群間には大きな遺伝的差異が認められるが、その差異は遺伝的浮動の効果が顕在化するほど個体群あるいはメタ個体群のサイズが小型化する、あるいは孤立化が長期化しなければ生じ得たとは考えられない。これらのことは、過去において、日本列島の各地できわめて小さな個体群あるいはメタ個体群が成立した、あるいは個体群・メタ個体群の孤立化が長期化し、それらの個体群あるいはメタ個体群がそれぞれの遺伝的特質を保存したまま周辺地域に分布を拡大した可能性を示唆する。

謝 辞

本研究は、兵庫県立人と自然の博物館の総合研究「河川」の一環として行われたものであり、さらに研究費の一部は、1993年度、1994年度、1995年度京都大学霊長類研究所共同利用研究：課題研究2。ニホンザルの個体数、地域特性、環境要因の定量的把握と保護・管理のための模索(対応者 京都大学霊長類研究所教授 杉山幸丸)からも援助を受けた。研究の過程でさまざまな助言をいただ

いた服部 保氏(姫路工大／人と自然博), 資料収集・分析・入力の過程でお世話になった船城周子, 三輪敬祐, 井ノ口直美の各氏, 初稿段階で目を通してくださり貴重な意見をいただいた小館誓治氏(姫路工大／人と自然博)に感謝する。

文 献

- Aimi, M. and Hardjasmita, H.S.(1986)Geographical distribution of aygula group of the genus *Presbytis* in Sumatra. *Kyoto University Oversea Research Report of Studies on Asian Non-Human Primates* 5, 45-58.
- Aimi, M. and Baker, A.(1992)Taxonomy and distribution of *Presbytis melalophos* group in Sumatera, Indonesia. *Primates* 33: 191-206.
- Aimi, M. and Baker, A.(1996)Distribution and deployment of *Presbytis melalophos* group in Sumatera, Indonesia. *Primates* 37: 399-409.
- Aldrich-Blake, F.P.G.(1980)Long-tailed macaques. In Chivers, D.J.(ed.), *Malayan forest primates: Ten years' study in tropical rain forest*, Plenum Press, New York, U.S.A., 147-165.
- Dorst, J. and Dandelot, P.(1970)*A field guide to the larger mammals of Africa*. Collins, London, UK, 287p.
- Hanski, I. and Gilpin, M.(1991)Metapopulation dynamics: Brief history and conceptual domain. In Gilpin, M. and Hanski, I.(eds.), *Metapopulation dynamics: Empirical and theoretical investigations*, the Linnean Society of London and Academic Press, London, UK, 3-16.
- 橋本光政(1995)兵庫県の樹木誌. 兵庫県, 678p.
- Kimura, M. and Weiss, G.H.(1964)The stepping stone model of population structure and the decrease of genetic correlation with distance. *Genetics* 49, 561-576.
- Mitani, M.(1990)A note on the present situation of the primate fauna found from southeastern Cameroon to Northern Congo. *Primates*, 31, 625-634.
- 三谷雅純・池口仁(1994)兵庫県のニホンザルが住む環境. 第10回日本霊長類学会大会(口頭発表), 東京.
- 三谷雅純・池口 仁(1997)兵庫県の潜在自然植生とニホンザル生息地の潜在自然分布. 霊長類研究, 13, 1-18.
- 宮脇 昭(1984)日本植生誌 近畿. 至文堂, 東京, 596P.
- 森下正明(1967)京都付近における蝶の季節分布. 森下・吉良(編), 自然-生態学的研究, 中央公論社, 東京, 95-132.
- 森下まり子(1992)日本列島太平洋岸における完新世の照葉樹林発達史. 第四紀研究, 31, 375-387.
- 野沢 謙(1991)ニホンザルの集団遺伝学的研究. 霊長類研究, 7, 23-52.
- Simberloff, D.(1988)The contribution of population and community biology to conservation science. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 19, 473-511.
- 植田邦彦(1994)東海丘陵要素の起源と進化. 岡田ほか(編), 植物の自然史: 多様性の進化学, 北海道大学図書刊行会, 札幌, 3-18.
- 上原重男(1977)食性からみたニホンザルの適応に関する生物地理学的研究. 加藤ほか(編), 形質・進化・霊長類, 中央公論社, 東京, 189-232.

(1997年5月31日受付)

(1997年9月12日受理)

付表1 河川に関連した植生タイプの代表的な常在植物種（現存量指数>3）

植生タイプ

種名（現存量指数，分布型*，ニホンザルにとっての食物としての重要性*）

山地溪畔林 Bachrinnenwalder in der montanen Stufe

高木層

- トチノキ *Aesculus turbinata* Blume (12, 3-a, ++)
 サワグルミ *Pterocarya rhoifolia* Sieb. et Zucc. (12, 3-a, +)
 シオジ *Fraxinus platypoda* Oliv. (8, 3-a, -)
 カツラ *Cercidiphyllum japonicum* Sieb. et Zucc. (4, 3-a, -)
 ケヤキ *Zelkova serrata* (Thunb.) Makino (4, 3-a, ++)
 アサガラ *Pterostyrax corymbosa* Sieb. et Zucc. (3, 3-a, -)

亜高木層

- ウリノキ *Alangium platanifolium* (Sieb. et Zucc.) Harms var. *trilobum* (Miq.) Ohwi (6, 3-a, -)
 チドリノキ *Acer carpinifolium* Sieb. et Zucc. (4, 3-a, ++)
 オニイタヤ *Acer mono* Maxim. subsp. *ambiguum* (Pax) Kitamura (4, 3-a, ++)
 トチノキ *Aesculus turbinata* Blume (3, 3-a, ++)
 ヤブデマリ *Viburnum plicatum* Thunb. var. *tomentosum* (Thunb.) Miq. (3, 3-a, ++)
 アブラチャン *Lindera praecox* (Sieb. et Zucc.) Blume (3, 3-a, -)

低木層

- ガクウツギ *Hydrangea scandens* (L. f.) Seringe (6, 2, -)
 チドリノキ *Acer carpinifolium* Sieb. et Zucc. (6, 3-a, ++)
 アブラチャン *Lindera praecox* (Sieb. et Zucc.) Blume (4, 3-a, -)
 コクサギ *Orixa japonica* Thunb. (3, 3-a, +)
 ハイイヌガヤ *Cephalotaxus harringtonia* (Knight) K. Koch var. *nana* (Nakai) Rehder (3, 3-a, +)

草本層

- ミカエリソウ *Leucosceptum stellipilum* (Miq.) Kitamura et Murata (12)
 リョウメンシダ *Arachniodes standishii* (Moore) Ohwi (4)
 ミヤマベニシダ *Dryopteris monticola* (Makino) C. Chr. (3)
 スズダケ *Sasamorpha borealis* (Hack.) Nakai (3)

山地溪谷林 *Zelkova serrata* - Schluchtwalder in der montanen Stufe

高木層

- ケヤキ *Zelkova serrata* (Thunb.) Makino (18, 3-a, ++)
 エゾエノキ *Celtis jessoensis* Koidz. (6, 3-a, -)
 オニイタヤ *Acer mono* Maxim. subsp. *ambiguum* (Pax) Kitamura (6, 3-a, ++)
 ケンポナシ *Hovenia dulcis* Thunb. (6, 3-a, -)
 クマノミズキ *Swida macrophylla* (Wall.) Sojak (4, 3-a, ++)
 オニグルミ *Juglans mandshurica* Maxim. var. *sachalinensis* (Miyabe et Kudo) Kitam. (3, 3-a, +)

ヒメシヤラ *Stewartia monadelpha* Sieb. et Zucc. (3, 2, -)

亜高木層

エゾエノキ *Celtis jessoensis* Koidz. (4, 3-a, -)

イロハモミジ *Acer palmatum* Thunb. (4, 3-a, ++)

アワブキ *Meliosma myriantha* Sieb. et Zucc. (3, 3-a, -)

低木層

ハイイヌガヤ *Cephalotaxus harringtonia* (Knight) K. Koch var. *nana* (Nakai) Rehder (6, 3-a, +)

アブラチャン *Lindera praecox* (Sieb. et Zucc.) Blume (6, 3-a, -)

チドリノキ *Acer carpinifolium* Sieb. et Zucc. (4, 3-a, ++)

ウラジロウツギ *Deutzia maximowicziana* Makino (4, 4-a, -)

コクサギ *Orixa japonica* Thunb. (4, 3-a, +)

草本層

ミカエリソウ *Leucosceptrum stellipilum* (Miq.) Kitamura et Murata (9)

クマワラビ *Dryopteris lacera* (Thunb.) O. Ktze. (6)

ヤマアイ *Mercurialis leiocarpa* Sieb. et Zucc. (5)

ニシノホンモンジスゲ *Carex pisiformis* Boott subsp. *stenostachys* (Fr. et Sav.) T. Koyama (4)

ジュウモンジシダ *Polystichum tripterum* (Kunze) Presl (3)

ハンノキ湿性林 Quell - Erlenwälder

高木層

ハンノキ *Alnus japonica* (Thunb.) Steud. (16, 3-a, -)

亜高木層

ハンノキ *Alnuse japonica* (Thunb.) Steud. (12, 3-a, -)

低木層

ハンノキ *Alnus japonica* (Thunb.) Steud. (6, 3-a, -)

ノイバラ *Rosa multiflora* Thunb. (4, 3-a, +)

ノリウツギ *Hydrangea paniculata* Sieb. et Zucc. (4, 3, ++)

草本層

ミゾソバ *Polygonum thunbergii* Sieb. et Zucc. (16)

カサスゲ *Carex amplifolia* Boott subsp. *dispalata* (Boott ex A. Gray) T. Koyama et Calder (12)

クサヨシ *Phalaris arundinacea* L. (6)

スギナ *Equisetum arvense* L. (6)

ヌマガヤ *Moliniopsis japonica* (Hackel) Hayata (4)

ススキ *Miscanthus sinensis* Anderss. (4)

ガマ *Typha latifolia* L. (3)

ヒメシダ *Thelypteris palustris* (Salisb.) Schott (3)

山地高茎広葉草本植物群落 Hochstaudenfluren

草本層

アカソ *Boehmeria tricuspis* (Hance) Makino (9)

- シシウド *Angelica pubescens* Maxim. (8)
 クロバナヒキオコシ *Rabdosia trichocarpa* (Maxim.) Hara (6)
 ミヤマヒキオコシ *Rabdosia shikokiana* (Makino) Hara (5)
 オオヨモギ *Artemisia montana* (Nakai) Pamp. (4)
 ハガクレツリフネ *Impatiens hypophylla* Makino (4)
 オタカラソウ *Ligularia fischeri* (Ledeb.) Turcz. (4)
 クサタチバナ *Cynanchum ascyrifolium* (Fr. et Sav.) Matsum. (4)
 ジャク *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm. subsp. *aemula* (Woron.) Kitam. (3)
 ゴマナ *Aster glehni* Fr. Schm. var. *hondoensis* Kitam. (3)
 シモツケソウ *Filipendula multijuga* Maxim. (3)
 カラマツソウ *Thalictrum aquilegifolium* L. var. *intermedium* Nakai. (3)
 クガイソウ *Veronicastrum sibiricum* (L.) Pennell var. *japonicum* (Nakai) Hara (3)
 テンニンソウ *Leucosceptrum japonicum* (Miq.) Kitamura et Murata (3)
 フジテンニンソウ *L. j.* (Miq.) Kitam. et Murata form. *barbinerve* (Miq.) Kitam. et Murata (3)
 ヤグルマソウ *Rodgersia podophylla* A. Gray (3)
 サンカヨウ *Diphylleia cymosa* Michaux subsp. *grayi* (Maxim.) Kitam. (3)
 サラシナショウマ *Cimicifuga simplex* Wormsk. (3)
 ヤマアジサイ *Hydrangea serrata* (Thunb. ex Murray) Ser. (3)

湧水辺多年生草本植物群落 Quellfluren gesellschaften

草本層

- ナルコスゲ *Carex curvicolis* Fr. et Sav. (12)
 フサナキリスゲ *Carex teinogyna* Boott C. (5)
 セキショウ *Acorus gramineus* Soland. (4)
 クサヤツデ *Diaspananthus uniflorus* (Sch.-Bip.) Kitam. (4)
 モミジチャルメルソウ *Mitella acerina* Makino (4)
 アワモリショウマ *Astilbe japonica* (Morr. et Decne.) A. Gray (4)
 ヒメレンゲ *Sedum subtile* Miq. (4)
 ヤシャゼンマイ *Osmunda lancea* Thunb. (3)
 ダイモンジソウ *Saxifraga fortunei* Hook. f. var. *incislobata* (Engl. et Irmsch.) Nakai (3)
 アカショウマ *Astilbe thunbergii* (Sieb. et Zucc.) Miq. (3)

宮脇 (1984) の組成表より算出した。*: 分布型とニホンザルにとっての食物としての重要性は木本についてのみ記入した。分布型は上原(1977)を元に、橋本(1995)も参照しながら再編した。ニホンザルにとっての食物としての重要性は上原(1977)によった。分布型：2：九州，四国，本州中部以西に分布する，3：九州，四国，本州全土に分布する，3-a：3の内，主として低地から山地対に分布するもの，4：四国と本州全土，あるいは本州全土にのみ分布する，4-a：4の内，主として低地から山地に分布するもの。ニホンザルにとっての食物としての重要性：+：採食対象となった記録がある；++：主要な採食対象である；-：採食された記録がない。

付表2 潜在自然植生に現れる植生タイプの代表的な常在植物種（現存量指数>3）

植生タイプ

種名（現存量指数，分布型，ニホンザルにとっての食物としての重要性）

ブナ林 *Fagus crenata* - Wälder

高木層

ブナ *Fagus crenata* Blume (20, 3-a, ++)ミズナラ *Quercus crispula* Blume (6, 3, ++)

亜高木層

ブナ *Fagus crenata* Blume (6, 3-a, ++)

低木層

チシマザサ *Sasa kurilensis* (Rupr.) Makino et Shibata (8, 4-b, ++)ウスギヨウラク *Menziesia ciliocalyx* (Miq.) Maxim. (4, 6-a, -)クロモジ *Lindera umbellata* Thunb. (4, 3-a, +)スズダケ *Sasamorpha borealis* (Hack.) Nakai (4, 3-a, -)オオバクロモジ *Lindera umbellata* Thunb. var. *membranacea* (Maxim.) Momiyama (4, 3-a, +)ホツツジ *Elliottia paniculata* (Sieb. et Zucc.) Benth. et Hook. (4, 3, +)チマキザサ *Sasa palmata* (Bean) Nakai (3, 3-a, -)ユキツバキ *Camellia japonica* subsp. *rusticana* (Honda) Kitamura (3, 3-a, ++)シロモジ *Lindera triloba* (Sieb. et Zucc.) Blume (3, 2, -)

草本層

チシマザサ *Sasa kurilensis* (Rupr.) Makino et Shibata (5)ハイイヌツゲ *Ilex crenata* Thunb. (4)イワウチワ *Shortia uniflora* (Maxim.) Maxim. (3)オオカニコウモリ *Cacalia nikomontana* Matsum. (3)ショウジョウスゲ *Carex blepharicarpa* Franchet (3)オオイワカガミ *Schizocodon soldanelloides* Sieb. et Zucc. var. *magnus* (Makino) Hara (3)シラカシ群集 *Quercetum myrsinaefoliae*

高木層

シラカシ *Quercus myrsinaefolia* Blume (16, 2, +)クスノキ *Cinnamomum camphora* (L.) Presl (4, 2, ++)ケヤキ *Zelkova serrata* (Thunb.) Makino (3, 3-a, ++)カゴノキ *Litsea coreana* Lev. (3, 2, +)タブノキ *Machilus thunbergii* Sieb. et Zucc. (3, 3-a, ++)

亜高木層

シラカシ *Quercus myrsinaefolia* Blume (6, 2, +)ヤブツバキ *Camellia japonica* L. (4, 3-a, ++)カゴノキ *Litsea coreana* Lev. (3, 2, +)

低木層

- ヤブツバキ *Camellia japonica* L. (6, 3-a, ++)
 ヤブニッケイ *Cinnamomum japonicum* Sieb. ex Nakai (4, 2, ++)
 アオキ *Aucuba japonica* Thunb. (3, 3-a, +)

草本層

- ベニシダ *Dryopteris erythrosora* (Eaton) O. Ktze. (4)
 テイカズラ *Trachelospermum asiaticum* (Sieb. et Zucc.) Nakai (4)

ヤブコウジ - スダジイ 群集 *Ardisio - Castanopsietum sieboldii*

高木層

- スダジイ *Castanopsis sieboldii* (Makino) Hatus. ex T. Yamaz. et Mashiba (20, 2, ++)
 シラカシ *Quercus myrsinaefolia* Blume (4, 2, +)
 タブノキ *Machilus thunbergii* Sieb. et Zucc. (4, 3-a, ++)
 ウラジログシ *Quercus salicina* Blume (4, 2, ++)

亜高木層

- ヤブツバキ *Camellia japonica* L. (6, 3-a, ++)
 タブノキ *Machilus thunbergii* Sieb. et Zucc. (4, 3-a, ++)
 サカキ *Cleyera japonica* Thunb. (4, 2, +)
 モチノキ *Ilex integra* Thunb. (3, 3-a, +)

低木層

- ヤブツバキ *Camellia japonica* L. (8, 3-a, ++)
 スダジイ *Castanopsis sieboldii* (Makino) Hatus. ex T. Yamaz. et Mashiba (8, 2, ++)
 アオキ *Aucuba japonica* Thunb. (6, 3-a, +)
 ヒサカキ *Eurya japonica* Thunb. (4, 3-a, ++)
 ヒメアオキ *Aucuba japonica* Thunb. var. *borealis* Miyabe et Kudo (3, 3-a, +)

草本層

- ベニシダ *Dryopteris erythrosora* (Eaton) O. Ktze. (5)
 ツルアリドウシ *Mitchella undulata* Sieb. et Zucc. (4)
 ホソバカナワラビ *Arachniodes aristata* (Forst.) Tindale (4)
 チマキザサ *Sasa palmata* (Bean) Nakai (4)

カナメモチ - コジイ 群集 *Photinio - Castanopsietum cuspidatae*

高木層

- コジイ *Castanopsis cuspidata* (Thunb. ex Murray) Schottky (20, 2, ++)
 スダジイ *Castanopsis sieboldii* (Makino) Hatus. ex T. Yamaz. et Mashiba (4, 2, ++)
 カゴノキ *Litsea coreana* Lev. (3, 2, +)
 イチイガシ *Quercus gilva* Blume (3, 2, -)
 ツガ *Tsuga sieboldii* Carriere (3, 2, -)

亜高木層

- サカキ *Cleyera japonica* Thunb. (8, 2, +)

ヤブツバキ *Camellia japonica* L. (6, 3-a, ++)

コジイ *Castanopsis cuspidata* (Thunb. ex Murray) Schottky (3, 2, ++)

シロダモ *Neolitsea sericea* (Bl.) Koidz. (3, 3-a, ++)

低木層

コジイ *Castanopsis cuspidata* (Thunb. ex Murray) Schottky (8, 2, ++)

カナメモチ *Photinia glabra* (Thunb.) Maxim. (6, 2, -)

サカキ *Cleyera japonica* Thunb. (4, 2, +)

アオキ *Aucuba japonica* Thunb. (4, 3-a, +)

ヤブツバキ *Camellia japonica* L. (3, 3-a, ++)

ヒサカキ *Eurya japonica* Thunb. (3, 3-a, ++)

草本層

ベニシダ *Dryopteris erythrosora* (Eaton) O. Ktze. (8)

テイカカズラ *Trachelospermum asiaticum* (Sieb. et Zucc.) Nakai (4)

オオキジノオシダ *Plagiogyria euphlebica* (Kunze) Mett. (3)

宮脇 (1984) の組成表より算出した。ハンノキ湿性林については付表 1 を見よ。表記法は付表 1 に同じ。

付表3 代償植生に現れる植生タイプの代表的な常在植物種（現存量指数>3）

植生タイプ

種名（現存量指数，分布型，ニホンザルにとっての食物としての重要性）

クリ - ミズナラ群集 *Castaneo-Quercetum crispulae*

高木層

- ミズナラ *Quercus crispula* Blume (12, 3, ++)
 コナラ *Quercus serrata* Thunb. ex Murray (9, 3-a, ++)
 クリ *Castanea crenata* Sieb. et Zucc. (6, 3-a, ++)
 カナクギノキ *Lindera erythrocarpa* Makino (5, 2, -)
 アカシデ *Carpinus laxiflora* (Sieb. et Zucc.) Blume (4, 3-a, +)
 ヤブコウジ *Ardisia japonica* (Thunb.) Blume (3, 3-a, +)
 タムシバ *Magnolia salicifolia* (Sieb. et Zucc.) Maxim. (3, 3-a, ++)

亜高木層

- リョウブ *Clethra barvinervis* Sieb. et Zucc. (4, 3-a, +)
 イロハモミジ *Acer palmatum* Thunb. (3, 3-a, ++)
 ノグルミ *Platycarya strobilacea* Sieb. et Zucc. (3, 3-a, -)

低木層

- クロモジ *Lindera umbellata* Thunb. (6, 3-a, +)
 アセビ *Pieris japonica* (Thunb.) D. Don (4, 3, +)
 アオキ *Aucuba japonica* Thunb. (3, 3-a, +)
 ミヤコザサ *Sasa nipponica* Makino et Shibata (3, 3, -)
 チャボガヤ *Torreya nucifera* (L.) Sieb. et Zucc. var. *radicans* Nakai (3, 3-a, ++)

草本層

- チゴユリ *Disporum smilacinum* A. Gray (6)
 スズダケ *Sasamorpha borealis* (Hack.) Nakai (4)
 ミヤコザサ *Sasa nipponica* Makino et Shibata (4)
 チマキザサ *Sasa palmata* (Bean) Nakai (3)
 アベマキ *Quercus variabilis* Blume (3)
 ヤマソテツ *Plagiogyria matsumureana* Makino (3)
 チシマザサ *Sasa kurilensis* (Rupr.) Makino et Shibata (3)

スギ，ヒノキ植林 *Cryptomeria japonica* & *Chamaecyparis obtusa* - Forst

高木層

- スギ *Cryptomeria japonica* (L.f.) D. Don (20, 3-a, +)
 ヒノキ *Chamaecyparis obtusa* (Sieb. et Zucc.) Endl. (12, 2, +)

亜高木層

該当種（現存量指数>3）なし

低木層

クロモジ *Lindera umbellata* Thunb. (4, 3-a, +)
 ヒサカキ *Eurya japonica* Thunb. (4, 3-a, ++)
 サカキ *Cleyera japonica* Thunb. (4, 2, +)
 コガクウツギ *Hydrangea luteo-venosa* Koidz. (3, 2, -)
 アオキ *Aucuba japonica* Thunb. (3, 3-a, +)

草本層

フユイチゴ *Rubus buergeri* Miq. (4)
 ハナミョウガ *Alpinia japonica* (Thunb.) Miq. (4)
 リョウメンシダ *Arachniodes standishii* (Moore) Ohwi (4)
 コバノカナワラビ *Arachniodes sporadosora* (Kunze) Nakaike (4)
 ヒカゲイノコズチ *Achyranthes bidentata* Blume var. *japonica* Miq. (3)
 イワガラミ *Schizophragma hydrangeoides* Sieb. et Zucc. (3)
 テイカカズラ *Trachelospermum asiaticum* (Sieb. et Zucc.) Nakai (3)
 ツルコウジ *Ardisia pusilla* DC. (3)
 キチジョウソウ *Reineckea carnea* (Andr.) Kunth (3)

アベマキ - コナラ群集 *Quercetum variabili - serratae*

高木層

コナラ *Quercus serrata* Thunb. ex Murray (20, 3-a, ++)
 アベマキ *Quercus variabilis* Blume (4, 2, -)

亜高木層

コナラ *Quercus serrata* Thunb. ex Murray (6, 3-a, ++)
 リョウブ *Clethra barbinervis* Sieb. et Zucc. (3, 3-a, +)
 アセビ *Pieris japonica* (Thunb.) D. Don (3, 3, +)
 オンツツジ *Rhododendron weyrichii* Maxim. (3, 2, -)

低木層

モチツツジ *Rhododendron macrosepalum* Maxim. (6, 6-a, -)
 アセビ *Pieris japonica* (Thunb.) D. Don (4, 3-a, +)
 ヒサカキ *Eurya japonica* Thunb. (4, 3-a, ++)
 ネザサ *Pleioblastus argenteostriatus* (Regel) Nakai f. *glaber* (Makino) Murata (4, 2, -)
 ツクバネウツギ *Abelia spathulata* Sieb. et Zucc. (4, 3-a, +)
 コバノガマズミ *Viburnum erosum* Thunb. var. *punctatum* Franch. et Savat. (3, 2, ++)
 イヌブナ *Fagus japonica* Maxim. (3, 3-a, -)
 コガクウツギ *Hydrangea luteo-venosa* Koidz. (3, 2, -)
 チャボガヤ *Torreya nucifera* (L.) Sieb. et Zucc. var. *radicans* Nakai (3, 3-a, ++)
 ヤマブキ *Kerria japonica* (L.) DC. (3, 3-a, -)

草本層

ミヤコザサ *Sasa nipponica* Makino et Shibata (4)
 コウヤボウキ *Pertya scandens* (Thunb.) Sch.-Bip. (4)
 ウラジロ *Gleichenia japonica* Spr. (3)

イブキザサ *Sasa tsuboiana* Makino (3)

アカマツ林 *Pinus densiflora* - Wälder

高木層

アカマツ *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. (20, 3-a, ++)

ヒノキ *Chamaecyparis obtusa* (Sieb. et Zucc.) Endl. (3, 2, +)

ヒメコマツ *Pinus parviflora* Sieb. et Zucc. (3, 3, -)

亜高木層

ソヨゴ *Ilex pedunculosa* Miq. (4, 2, +)

ネジキ *Lyonia ovalifolia* (Wall.) Drude var. *elliptica* (Sieb. et Zucc.) Hand.-Mazz. (4, 3-a, +)

リョウブ *Clethra barvinervis* Sieb. et Zucc. (4, 3-a, +)

アカマツ *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. (3, 3-a, ++)

低木層

ヒサカキ *Eurya japonica* Thunb. (6, 3-a, ++)

コバノミツバツツジ *Rhododendron reticulatum* D. Don (4, 2, +)

ソヨゴ *Ilex pedunculosa* Miq. (4, 2, +)

アセビ *Pieris japonica* (Thunb.) D. Don (4, 3-a, +)

モチツツジ *Rhododendron macrosepalum* Maxim. (4, 6-a, -)

ネジキ *Lyonia ovalifolia* (Wall.) Drude var. *elliptica* (Sieb. et Zucc.) Hand.-Mazz. (3, 3-a, +)

草本層

コシダ *Dicranopteris linearis* (Burm. fil.) Underw. (5)

ススキ *Miscanthus sinensis* Anderss. (3)

ニシノホンモンジスゲ *Carex pisiformis* Boott subsp. *stenostachys* (Fr. et Sav.) T. Koyama (3)

スズダケ *Sasamorpha borealis* (Hack.) Nakai (3)

宮脇 (1984) の組成表より算出した。表記法は付表 1 に同じ。