

【学位論文審査の要旨】

1 研究の目的

樹上性哺乳類（霊長類、げっ歯類、有袋類など）は樹木の葉を選択して採食する。栄養価の高い葉を選択的に食べる一方、葉に含まれる有害な物質を避けることが知られている。餌選択には、樹種選択だけでなく、1枚の葉のどの部位を食べるかという問題も含まれている。しかし、これまでの研究は樹種選択に限られており、栄養分や有害物質の1枚の葉の中での微細分布の影響については調べられていない。また、過去の研究は熱帯、亜熱帯の常緑樹林での事例が多い。常緑樹と落葉樹が混在する温帯域では、季節によって劇的に餌環境が変化するが、その中での餌の選択性については考慮されて来なかった。日本の本州から九州にかけてムササビが生息する。本種は典型的な樹上性葉食哺乳類である。彼らは、葉の一部を食べて捨てるため、食痕のついた葉を集めることによって、容易に採食樹種および採食部位の選択性を調べることができる。さらに、ムササビは葉の中央部に丸く穴をあけて食べるという習性も知られている。そこで、本研究では、葉の化学成分がムササビの葉の食べ方と樹種選択にどのような影響を及ぼすのか、さらに落葉樹と常緑樹の両方が利用できる夏と常緑樹しか利用できない冬において樹種選択がどのように変化するか、樹種選択に地域性があるのかどうかの3点について調査した。

2 研究の方法と結果

ムササビが利用したクヌギの葉の食痕には、葉の先端部から食べるA型、基部から食べるB型、中央部に穴をあけて食べるC型の3つが区別された。C型では、葉を縦と横に2回以上折ってから食べていた（葉を2回以上折って食べるのはムササビに特異的な採食行動）。クヌギでは、糖は1枚の葉の中に均等に分布していたが、防御物質であるフェノール類は葉の周縁部で高く、水分含量は逆に周辺部で低くなる傾向があった。ムササビが葉の中央部を食べる（C型）のは、フェノール類が多くて苦く、水分含量が低くて固い葉の周縁部を避けるためではないかと考えられた。3型の食痕の頻度に季節変化はないが、C型については、それが全く見られない地域から大部分がそうである地域まで大きな差が認められた。葉を折って食べるという複雑な行動に地域性が認められることから、この行動は社会学習によって維持されている可能性がある。

ムササビは、落葉樹であるクヌギの葉がある春から夏にかけてそれを専食し、クヌギが落葉している冬期には常緑樹のツクバネガシの葉を主に食べていた。この傾向は少なくとも3年間繰り返された。クヌギの葉の食痕の半数近くがC型であったが、ツクバネガシの葉の食痕のほとんどはA型で、C型は稀であった。これら2種の葉の糖濃度、総フェノール濃度、水分含量の季節変化を調べた結果、どの季節でもクヌギの葉の糖濃度および総フェノール濃度が高くなっており、水分含量については新葉を除いて種間で大きな違いはな

かった。両樹木の葉が利用できる夏に、総フェノール濃度が高いにもかかわらず糖濃度の高いクヌギを利用していることから、ムササビは糖濃度がより高い葉を選択すると考えられる。

ムササビはとくにブナ科の樹木をよく利用するが、これら樹種間での葉の選択性の地域性を明らかにするため、樹種構成の異なる日本の5箇所において植生調査と食痕調査を行った。まず、日本本土産ブナ科樹木全種の葉の糖濃度、総フェノール濃度、水分含量を比較した結果、大きな種間差があった。また、糖濃度と総フェノール濃度の間には正の相関が認められた（葉に糖の多い樹種は防御物質も多く含む）。ブナ科には落葉樹と常緑樹があるが、水分含量は概して落葉樹の葉で高く、常緑樹の葉で低い傾向があった。落葉樹と常緑樹の両方を利用できる夏期には、ムササビは水分含量が比較的高い落葉樹のうち、とくに糖濃度が高い樹種を好んで採食していた。しかし、落葉樹が利用できない冬期には、糖濃度に対する樹種選択は不明瞭になった。冬期はムササビにとって食物の不足する時期であり、選択できるブナ科の樹種数も少なく、ブナ科以外の葉への依存度や樹木の展葉以外の部分（冬芽、花芽、樹皮など）への依存度が増加する。そのために選択性が不明瞭になると考えられた。

このように、ムササビは糖濃度が高い葉の樹種（クヌギなど）を選択して採食している。糖が多いほど栄養価が高いため、こうした選択性は効率的な採食行動である。一方、葉に糖分の多い樹種は植物の防御物質であるフェノール類も多く含まれる傾向がある。糖が多いがフェノール類も多いクヌギのような葉では、周辺部にそれがより多く蓄積している。その場合、中央部のみをくり抜く採食行動は、有毒物質の摂取を軽減するという点で効率的である。温帯では落葉樹の利用が春から夏に限定されるため、利用できる餌資源が季節的に大きく変化する。そこで暮らすムササビはそうした季節変化を長年にわたって経験する。そのような状況では、学習によって効率的な採食行動を獲得していると考えられる。

3 審査の結果

本研究は、ムササビが樹木の葉を食べる時に、葉の化学成分によって樹種を選択および葉の部位の選択を行うことを初めて実証した研究として非常に評価できる。広範な野外調査によって得られたデータ解析から、ムササビの餌選択に関して、糖濃度（好ましい）と総フェノール濃度（好ましくない）の両面から捉えた点も高く評価できる。研究結果は、国際的な学術雑誌に2報（英文）出版されており、3報目は英語の本の章として、まもなく出版される予定である。

Ito, M, Seto, N, Rico, B, Shigeta, M, Tamura, N, Hayashi, F (2016) Folivory with leaf folding by giant flying squirrels: its patterns and possible function. *Ecological Research*, 31: 617–626.

Ito, M, Tamura, N, Hayashi, F (2017) Seasonal changes in leaf chemistry and leaf

selection of the Japanese giant flying squirrel upon two tree species. *Ecology and Evolution*, 7: 5766–5773.

Ito, M, Hayashi, F (2020) Tree-leaf chemicals and feeding behavior of arboreal mammals in seasonal environment. In: Merillon, JM, Ramawat, K (eds) *Co-Evolution of Secondary Metabolites. Reference Series in Phytochemistry*. 1–32 pp., Springer Nature, Switzerland. (online first)

これらの論文は、樹木の葉を食べる動物の採食行動に関する総説を含んでおり、この分野の今後の研究の土台となりえると考えられる。よって、博士（理学）の学位に十分値するものと判定した。

4 最終試験の結果

本学の学位規定にしたがって、試験および試問を行った。公開の席上で論文発表を行い、生命科学専攻教員による質疑応答をもって試験にあてた。また、論文審査委員が本論文および関連分野について試問を行った。その結果、専門科目および外国語について十分な学力があることを認め、合格と判定した。