

鳥類による種子散布の変動と異常気象の関連について 中間報告

大河原恭祐

石川県

1. はじめに

果実食性の鳥は液果植物種の果実を捕食し、排泄物や吐き出し物を介してその種子を散布する、被食型種子散布を行う。この鳥による種子散布では複数の鳥種が複数の植物種の果実を捕食するため、鳥群集と植物群集との間に種子散布を通じた共生系ネットワークが構築される。温帯域では秋にツグミ類やヒタキ類などの果実食性の渡り鳥が南下するが、この時期に結実する多くの果実を捕食し、その種子を散布している。日本では主に日本海側の沿岸部がこうした渡り鳥の移動ルートになっており、北陸地方でも秋から初冬にかけて多くの果実食の渡り鳥が飛来する。そのため、その渡り鳥群集と植物群集との間には共生系ネットワークが成立していると考えられる。

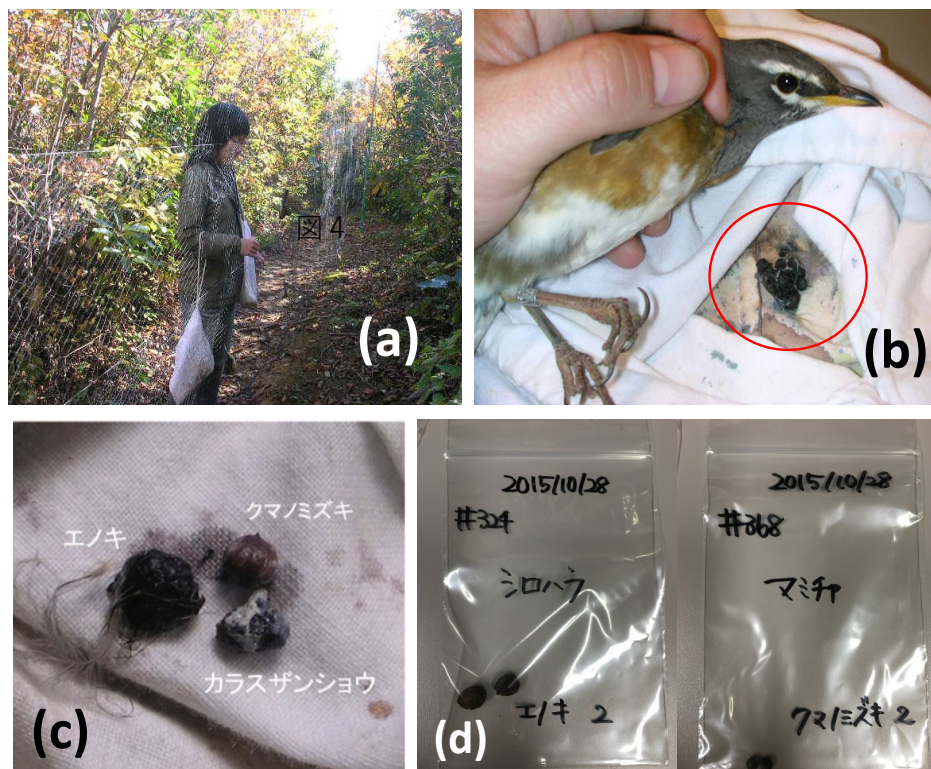


図1 渡り鳥の捕獲と排泄物からの種子採集 (a) かすみ網による鳥の捕獲、(b)捕獲した個体と保管袋中の排泄物、(c) 排泄物に含まれていた種子、(d) 採集された種子サンプル

筆者

は

2005年 から福井県越前町の織田山鳥類観測ステーションで秋に行われている渡り鳥の標識調査を利用し、捕獲された果実食性種の排泄物を採集、その種子散布動態を観察してきた（図1）。またステーション周辺の森林の果実の結実状況も同時に観察し、鳥の

飛来状況や成熟果実の密度が鳥散布の動態、特に鳥散布ネットワークにどのような影響を与えるかを調べてきた。2005年から2016年までの長期データから、液果植物種の結実木数や果実の結実量は1年周期で増減を繰り返す明確な周期性を示した(図2)。

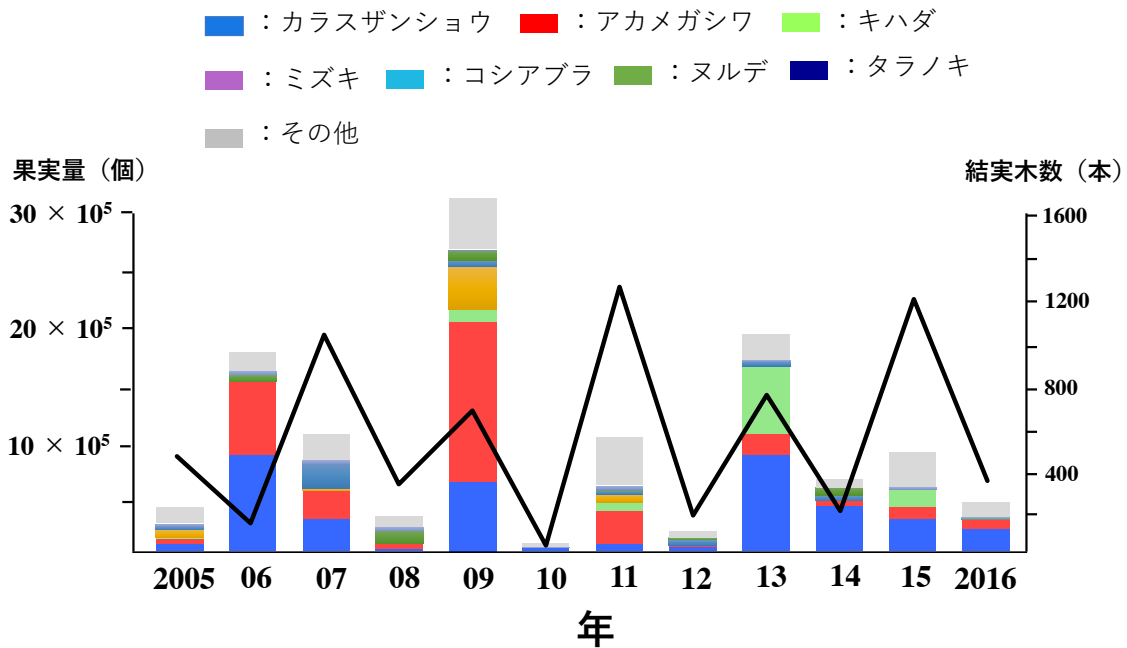


図2 2005年～2016年の織田山ステーション周辺の森林における液果植物の結実木数(折れ線グラフ)と果実量(棒グラフ)。結実状況は1年ごとに増減する周期性を示した。

主な散布種はツグミ属のシロハラ *Turdus pallidus*、 マミチャジナイ *T. obscurus*、 メジロ属のメジロ *Zosterops japonicus* の3種であり、飛来する渡り鳥の個体数も年によって変動していたが、果実量と渡り鳥の個体数、種構成によって調査を行った12年は3つのグループ(FA: 鳥飛来数、果実量とも多い; FP: 鳥飛来数は多いが、果実量が少ない; BP: 鳥の飛来数が少ない)に分類された(図3)。

通年、鳥散布ネットワークの構造は、2者間のネットワークでは安定的な構造とされる入れ子型構造を呈していたが、3グループ間で詳細な構造には違いが見られ、FPグループでは高い入れ子型構造を示したが、FAグループでは対照的なモジュラー型構造度が高くなっていた(図4)。これは

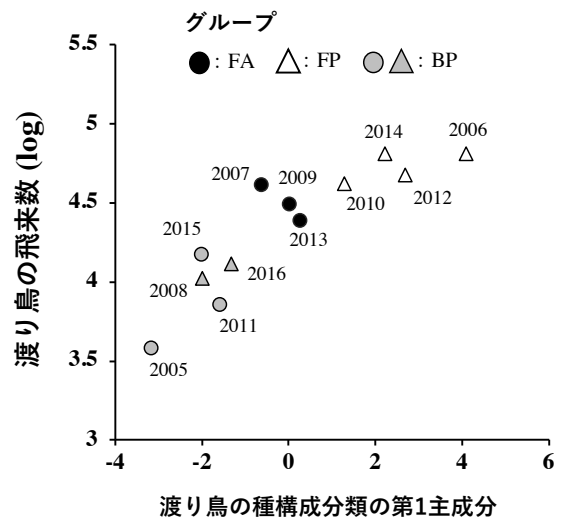


図3 主要種子散布種3種(右図)と、渡り鳥の飛来数と種構成に基づいた各年の分類。種構成は主成分分析によって分類し、その第1主成分を使用した。2005年～2016年の12年は3グループ(FA、FP、BP)に分類された。丸(●)と三角(△)は果実量の多かった年と少なかった年を示す。

果実量が多い年では主要散布種のシロハラ、マミチャジナイの2種が果実に対して選好性を示すためと考えられる (Ohkawara et al. 2022)。またメジロは採餌効率が高い数種の果実、タラノキ *Aralia elata* やカラスザンショウ *Zanthoxylum ailanthoides* に対して特異的な捕食と散布を行っていることも示された (Kamei & Ohkawara 2022)。このように北陸地方の渡り鳥の鳥散布ネットワークの構造や特徴は果実の結実量と各鳥種の捕食行動に依存して変化することが示唆された。

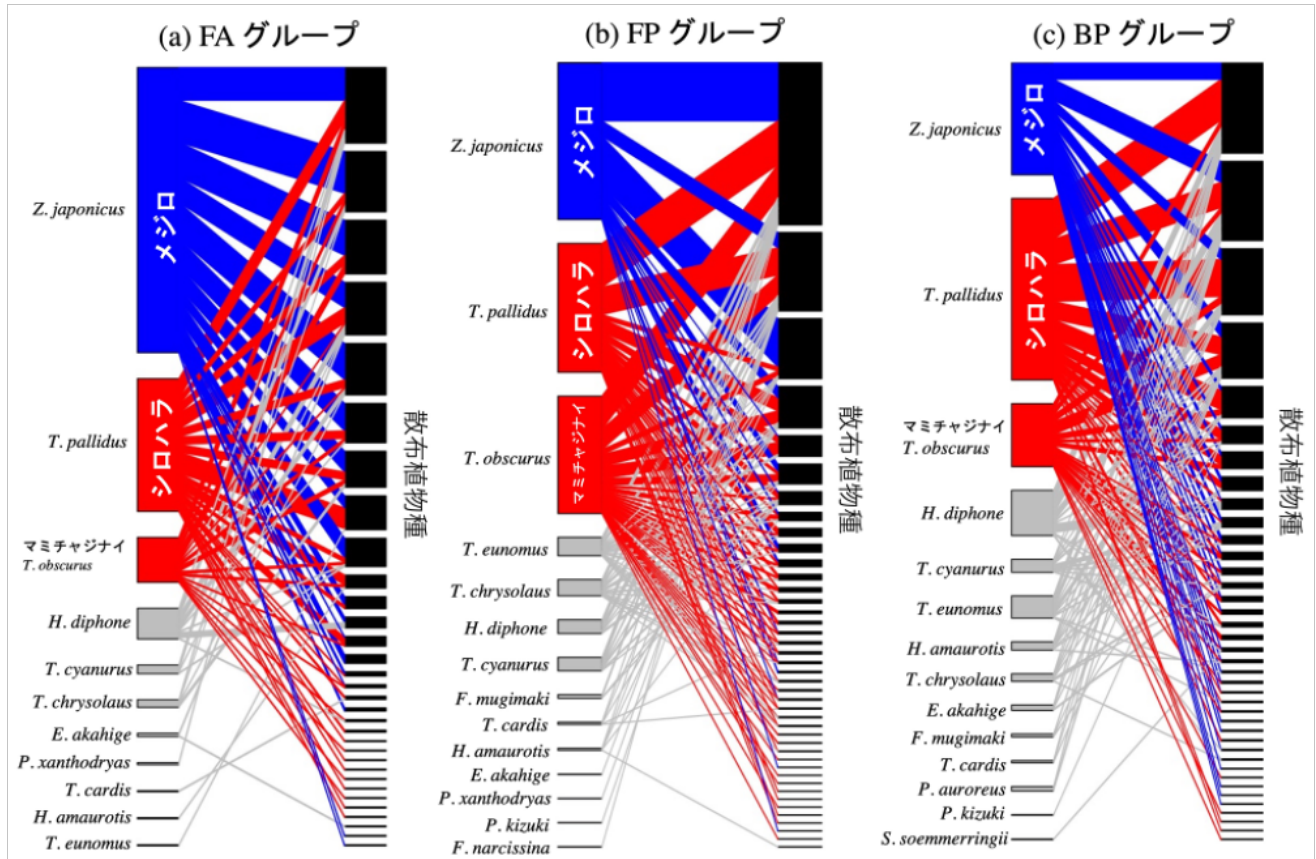


図4 2005年～2016年の12年を分類した3グループ (FA、FP、BP) の鳥散布ネットワーク図。Ohkawara et al. (2022) を改図。FPグループは特に入れ子型構造が発達していた。

しかし 2017 年以降、日本の気象条件に急激な変化が起きている。織田山ステーションのある福井県でも、夏期の平均気温が極端に上昇し、また台風の増加による秋の降水量も増加している。本来、気象条件は鳥の渡りルートや飛来数と深く関連しており、また果実の結実も気象条件に左右されやすい。そのためこうした極端な気象変化は、北陸地方の渡り鳥の飛来状況や果実の結実状況に大きな影響を与え、それに伴って鳥散布ネットワークの構造や特徴にも本来無かった変化が起きていることが予測される。鳥散布ネットワークが不安定化、あるいはネットワークとしての機能が消失する可能性も考えられる。本研究は 2017 年以降実施しているこの鳥散布動態の長期モニタリングを、さらに 2022～2023 年も継続、異常気象が鳥散布ネットワークの構造や特徴、また生態系に与える影響を解析、明らかにすることを目的としている。

2. 研究方法

調査地

調査は福井県丹生郡越前町笈松の織田山鳥類観測一級ステーション（北緯 35 度 58 分、東経 136 度 1 分、標高約 500m、[図 5](#)）とその周辺の森林にて行った。織田山は日本海に面して位置する丹生山地の一部で、森林植生は落葉広葉樹林とスギ林から構成されている。山の尾根と林道沿いには広葉樹林が、斜面の大部分にはスギ・ヒノキ人工林が分布していた。広葉樹林は主にミズナラ *Quercus crispula*、ヤマモミジ *Acer palmatum var. matsumurae*、ブナ *Fagus crenat*、リョウブ *Clethra barbinervis* などの種が優占していた。

織田山鳥類観測一級ステーションは環境省から指定されている標識調査用の捕獲地で山階鳥類研究所によって管理されている。作業所から 20 m 程度離れた山の尾根部に森や藪を刈り取って作成した林道状の網場があり、標識調査時には列状にかすみ網が設置される（[図 5](#)）。



図5 調査地である福井県越前町の織田山鳥類観測一級ステーション。作業所と捕獲用の網場からなる

調査方法

気象データについて

調査地の気象条件は気象庁 (<https://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/>) のアメダスデータを使用した。織田山鳥類観測一級ステーションにもっとも近い福井県越廼の観測ポイントについて、主に月別の気温、降水量、日照時間のデータを使用した。

渡り鳥の動態と排泄物調査

各年の渡り鳥の飛来数と種構成、種子散布の動態を調べるため、鳥個体の捕獲と排泄物採集調査を行った。織田山鳥類観測一級ステーションでは毎年 10 月中旬から 11 月初旬にかけての約 3 週間に標識調査が行われ、2022 年は 10 月 16 日から 11 月 7 日にかけて行われた。調査地に 6 列、約 50 枚の網が設置され、網 1 枚は幅約 12 m、高さ約 1.8 m、網目は ATX (36 メッシュ) と CTX (61 メッシュ) の 2 種類を混在して使用されてい

る。朝 6:00 に開網し、スピーカーと CD プレーヤーで誘引用の鳥の囀りの音声を流した。1 時間ごとに全ての網を点検し、捕獲されている鳥個体を網から外し、布製の袋 (40 cm × 30 cm) に保管した。捕獲個体は作業所に持ち帰り、20 分程度保管した後、各個体を袋から取り出し、標識用リングを右脚に装着、種、性別、齢を確認した後、放鳥した。この捕獲は 12:00 まで行った。この標識調査期間中に捕獲された全鳥個体の数と種構成を鳥の飛来数データとした。

捕獲個体が一時的に保管されていた袋内を調べ、排泄物や吐き出し物を採取した。採取物はサンプルとして紙袋に入れて常温で保管した。この排泄物採集は特に種子散布種のグループであるツグミ科やヒタキ科、ムシクイ科、メジロ科、ヒヨドリ科、キツツキ科の種を対象として、標識調査期間中ののべ 5 日間行った。採集サンプルは持ち帰り、3 日間以上風乾させた後に実体顕微鏡下で内容物をチェックし、種子をソーティング、各鳥種、各個体の種子運搬の頻度と運搬植物種の構成を調べた。

果実量のセンサス調査

野外の液果植物の結実状況と果実量を調べるため、ステーション周辺の液果植物種の果実量を調べるセンサス調査を行った。ステーションの網場内 (約 660 m) とステーション周辺の森林地帯の林道 (1450-2500m) にセンサスルートを設定し (図 6)、そこを歩行し道から左右 5 m 以内にあった結実木を双眼鏡で探索、その種類と本数、各木の果実数もカウントする。この調査は結実時期である 10~11 月にかけて行った。

3. 結果

渡りの時期の気象条件について

2022 年と、それに加え 2005 年から 2021 年までの福井県の気象データを検討した。図 7 に示したように、2017 年以降、年間平均気温が上昇する傾向にあった。また渡りの時期である 9-10 月で平均気温と日照時間が増加しており、このことは夏季から秋まで気温の高い日が続いており、また雨の日が少なく乾燥した日が多いことを意味している。

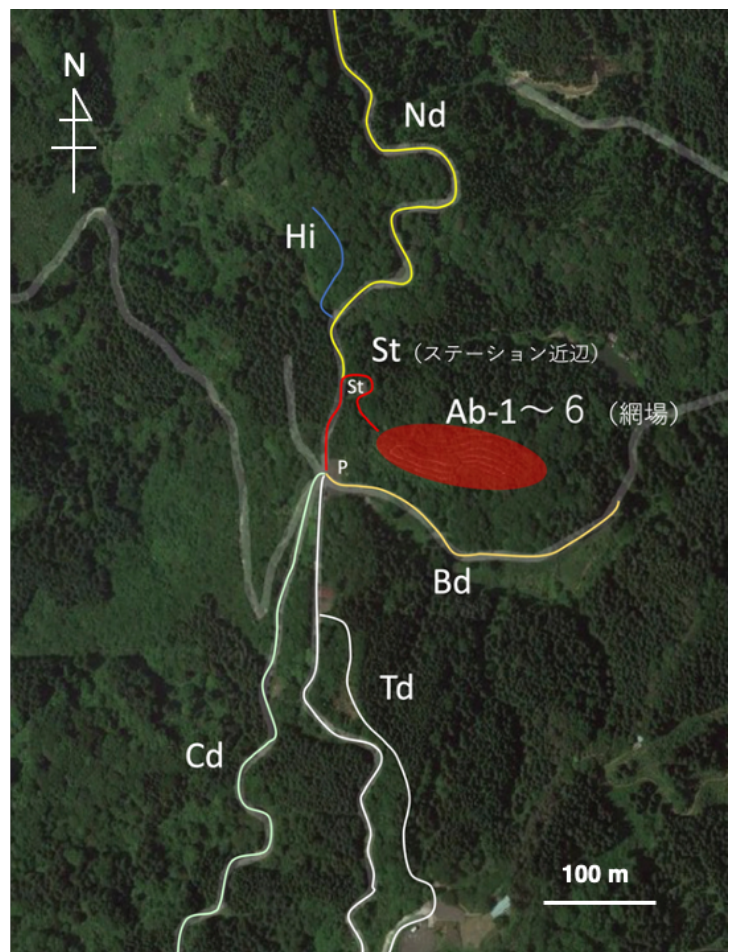


図6 織田山ステーション周辺の森林に設定した果実量センサス用のルート

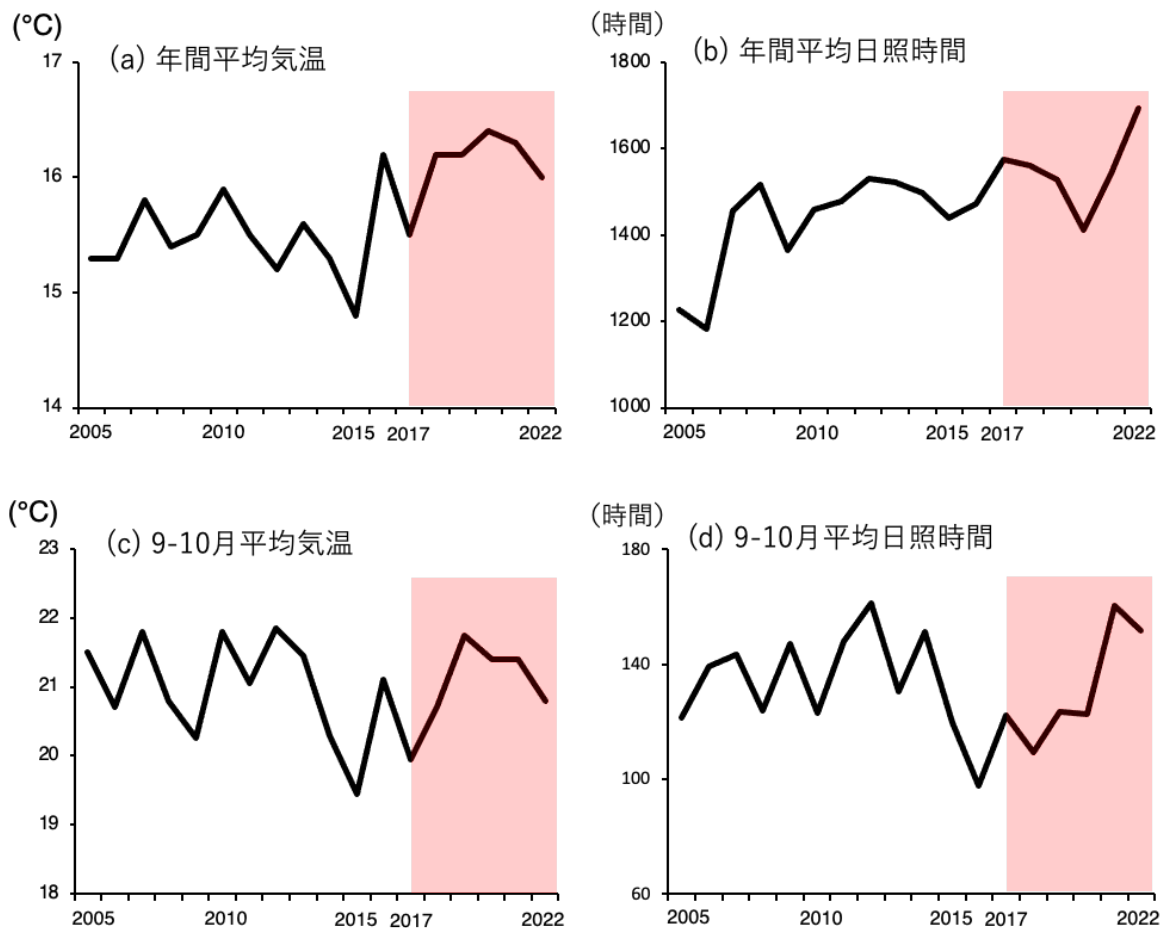
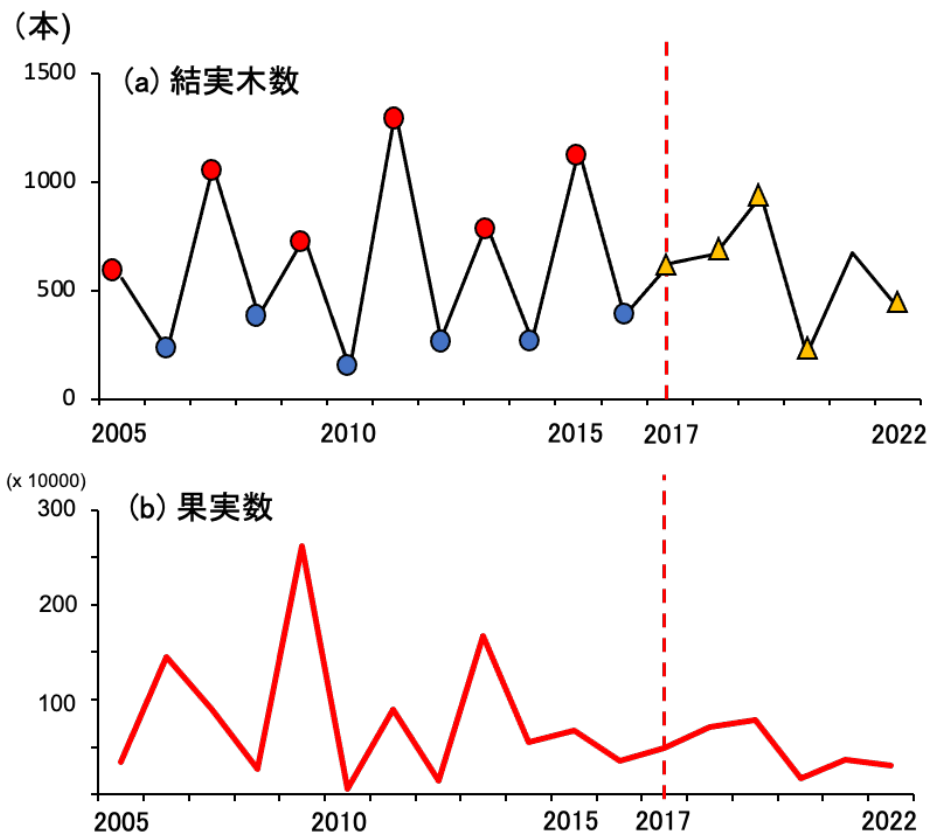


図7 調査地の気象条件の変化。越前町越廼のアメダスデータを使用した

果実の結実状況について

2022年の秋に行った果実量のセンサスでは49種442本の結実個体を確認し、カウントした果実は総数307134個であった。結実木数が多かったのは木本種では、ナツハゼ *Vaccinium oldhamii* (N=43)、ミヤマガマズミ *Viburnum wrightii* (N=40)、ムラサキシキブ *Callicarpa japonica* (N=34)、草本種ではツルアリドオシ *Mitchella undulata* Sieb. et Zucc. (N=60)、コウライテンナンショウ *Arisaema peninsulae* (N=24)であった。また特に果実数が多かった種はカラスザンショウ（果実総数:85100）、コシアブラ *Chengiopanax sciadophylloides*（果実総数:60926）、アズキナシ *Aria alnifolia*（果実総数:34810）、タラノキ（果実総数:24685）等であった。

2005年～2017年からの果実センサスデータを合わせ、2005年からの結実木数と果実数の変化を解析した。その結果、2005年～2016年には1年周期での結実量の増減が見られたが、2017年～2022年には、その周期性が消失し果実数は減少して安定する傾向にあった（図8 a, b）。また植物種の種構成と各種の果実数をもとに各年の植物群集を主成分分析によって分類したところ、2016年までの植物群集は果実量によって分類されたものの、2017年～2022年の群集はまた異なる分類を示した（図8c）。特に2017年以降は木本種に対し、草本種やツル植物種などの個体あたりの結実数が少ない植物種が増加したためと考えられる。



(c)主成分分析による各年の植物群集の分類

- : 果実量が多い年
- : 果実量が少ない年
- ▲ : 2017年以降の年

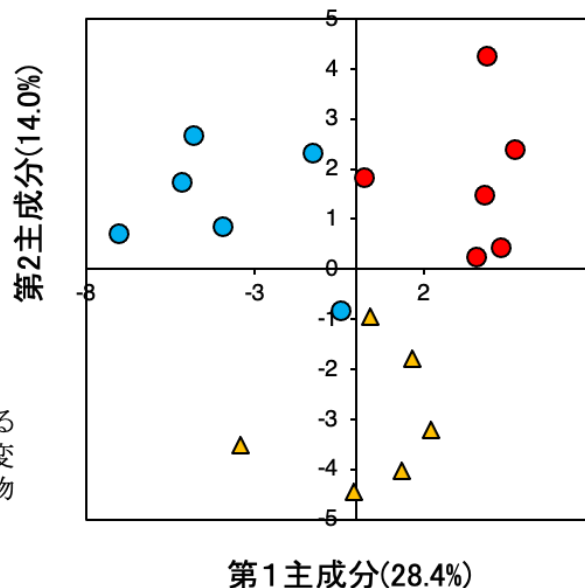


図8 果実量センサスによる結実木数と結実量の年間変化と主成分分析による植物群集の分類

渡り鳥の飛来状況

19日間の調査の結果、34種 2064個体の鳥種が捕獲、標識後放鳥された。このうち種子散布種であるツグミ科、ヒタキ科、ウグイス科、メジロ科、ヒヨドリ科、キツツキ科の種は19種 1060個体であった。種子散布種のうち多かったのはシロハラ(296個体、27.9%)、マミチャジナイ(187個体、17.6%)、メジロ(169個体、15.9%)、ウグイス *Horornis diphone* (105個体、9.9%)の4種であった。

2021年以前の種子散布鳥種の種構成と調査日数当たりの捕獲個体数を元に、主成分分析によって各年の鳥群集を分類した。2017年以降では、2017年、2018年、2022年は鳥の少ない年のグループ(BP)に近く、2019年、2020年、2021年は果実の少ない年のグループ(FP)に近かった(図9a)。一方、主成分分析の第1主成分と捕獲数との関係から、2017年以降の年の鳥群集の特徴は果実の多い年に比較的類似していた(図9b)。しかし、2020年は捕獲個体数が多かった。

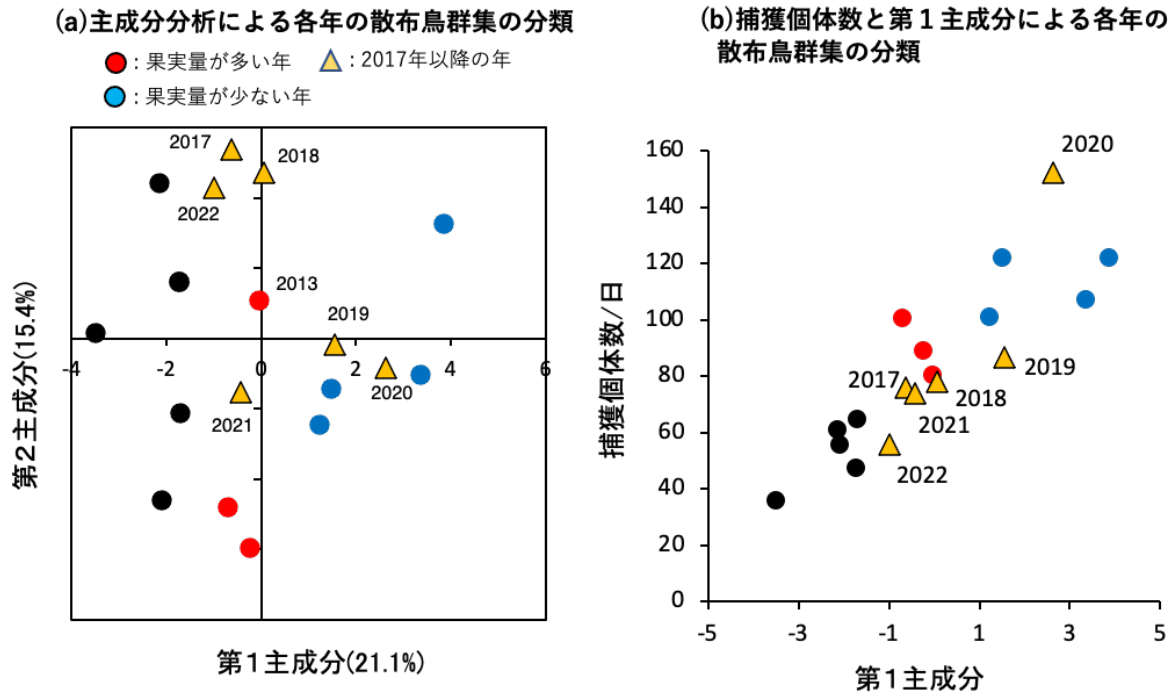


図9 各年の種子散布種の鳥群集の分類。(a) 捕獲数と種構成に基づく主成分分析による分類と、(b) 第1主成分と日当たりの捕獲個体数との関係による分類

種子散布の動態と種子散布ネットワークについて

2022年の種子採集調査では20種543個体を対象に排泄物採集を行い、このうち種子散布種は12種327個体であった。それら7種65個体(19.6%)の排泄物から種子を採集した。散布されていた植物種は15種79例で、タラノキ(23例、29.1%)、カラスザンショウ(18例、22.8%)、ヒサカキ(17例、21.5%)が主に高頻度で運搬されていた。また運搬されていた平均種子数は $5.1 \pm \text{SD } 20.9$ 個であった。

2017年～2022年の種子採集調査の結果から鳥散布ネットワークを解析した。6年間で44種5063個体を対象に排泄物採集を行い、このうち20種3239個体が種子散布種であった。そのうち785個体(24.2%)から種子が採集された。散布鳥種はメジロ(361個体、46.0%)、シロハラ(149個体、19.0%)、マミチャジナイ(147個体、18.7%)、ウグイス(39個体、5.0%)で全体の88.7%を占めていた。また散布植物種は、45種1077例が観察され、カラスザンショウ(267例、24.8%)、タラノキ(237例、22.0%)、ヒサカキ(189例、17.5%)、コシアブラ(78例、7.2%)、ムラサキシキブ(62例、5.8%)で全体の77.3%を占めていた。

6年間の総合の鳥散布ネットワーク図を図10に示す。2017年以降はメジロの特定種への関係（種子運搬）の頻度が高く、シロハラ、マミチャジナイの貢献が比較的少なかった。そのため2016年までの3グループのネットワーク構造と比較すると（図4）、FAグループの構造に類似していた。安定的とされる入れ子型構造の指標であるNODF値とWNODF値を比較すると、やはり2017年以降のネットワーク構造はいずれの値も低く、FAグループのネットワーク構造の値に近かった（NODF、FA: 58.8, FP: 66.0、BP: 63.9、2017年以降: 58.7; WNODF、FP: 42.2、FA: 44.4、BP: 42.6、2017年以降: 38.7）。このことは2017年以降のネットワーク構造は入れ子型構造の度合いが低くなっていることを示唆している。

4. 考察

2022年の調査結果とそれ以前のデータから、2017年以降、平均気温と平均日照時間が増加し、秋にも高温、降水量が少ない日が多いことが示された。液果植物の多くは晩夏までエネルギーを蓄積し、初秋から果実を発達させ、秋に気温が低下することで成熟する。秋まで高温の日が続くと成熟が遅れ、結果的に捕食できる果実が少なくなったと考えられる。この傾向は特に2022年に顕著で、特に1本あたりの果実数が数千～数万個になる木本種、カラスザンショウ、タラノキ、コシアブラ、クマノミズキ、アズキナシの他に、エノキ *Celtis sinensis*、アズキナシ *Aria alnifolia*、キハダ *Phellodendron amurense* などの木本種の結実した果実の数が少なくなっていた。一方で、個体あたりの結実数が少ない草本種やツル植物種などが増加し、主成分分析の結果にみられるように液果植物の群集構成が大きく変化していた。一方で、渡り鳥の種構成や飛来数に大きな変化はなく、飛来数もFAやFPグループに近い年が多かった。特に2020年の飛来数は多かった。

2017年以降の鳥散布ネットワークの構造は入れ子型構造の度合いが低くなっていた。果実植物と渡り鳥の群集構成の比較から、このネットワーク構造の変化は主に果実の種構成の変化に起因している。本来、果実が少ないとシロハラやマミチャジナイなどのツグミ科の種が様々な植物種の果実を捕食、種子を散布するためネットワーク構造は入れ子型になり、むしろ安定する(Ohkawara et al. 2022)。しかし、2017年以降は果実数の減少に伴い、シロハラ、マミチャジナイが捕食、利用できる植物種数が減ったため、果実への捕食頻度自体が低下したと考えられる。そのため入れ子型構造が低下、鳥散布ネットワークの不安定化が促されることも予測される。今後はこうしたモニタリングを継続し、この仮説の検証をさらに進め、異常気象が生態系の共生系ネットワークに与える影響を明らかにしていく予定である。

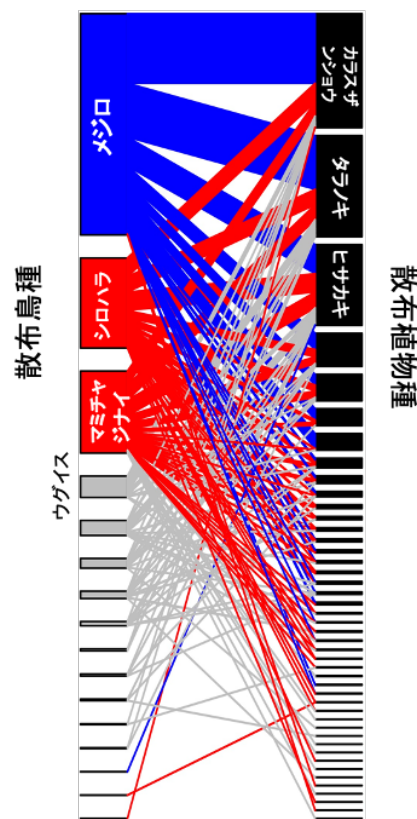


図10 2017年～2022年の6年間総合の鳥散布ネットワーク図

引用文献

- Kamei, Y., Ohkawara, K., 2022. Specific interactions in seed dispersal by the Japanese White-eye *Zosterops japonicus*: factors influencing its preference for two plant species, *Aralia elata* and *Zanthoxylum ailanthoides*. *Ecol. Res.* 37(5), 623–634. <https://doi.org/10.1111/1440-1703.12333>
- Ohkawara, K., Kimura, K., Satoh, F., 2022a. Long-term dynamics of the network structures in seed dispersal associated with fluctuations in bird migration and fruit abundance patterns. *Oecologia* 198(2), 1–14. <https://doi.org/10.1007/s00442-021-05102-7>