

鳥類による種子散布の変動と異常気象の関連について (最終報告)

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。

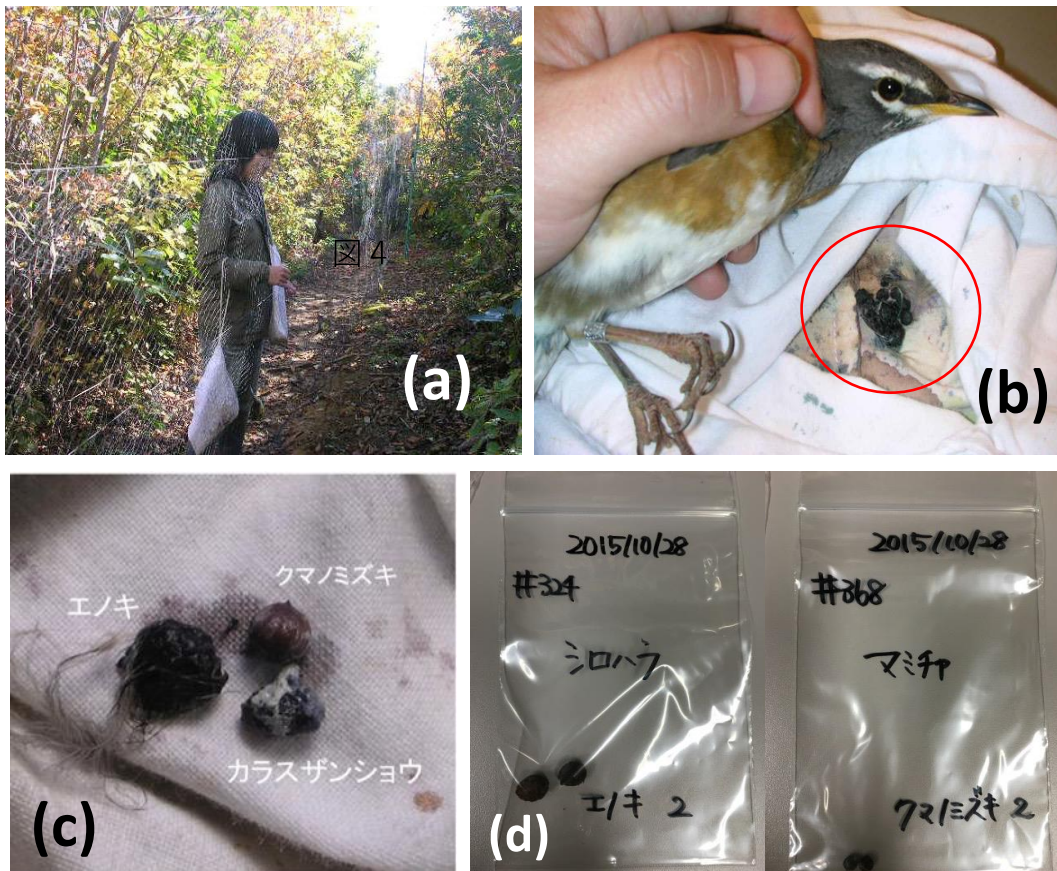


図1 渡り鳥の捕獲と排泄物からの種子採集 (a) かすみ網による鳥の捕獲、(b)捕獲した個体と保管袋中の排泄物、(c) 排泄物に含まれていた種子、(d) 採集された種子サンプル

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）。

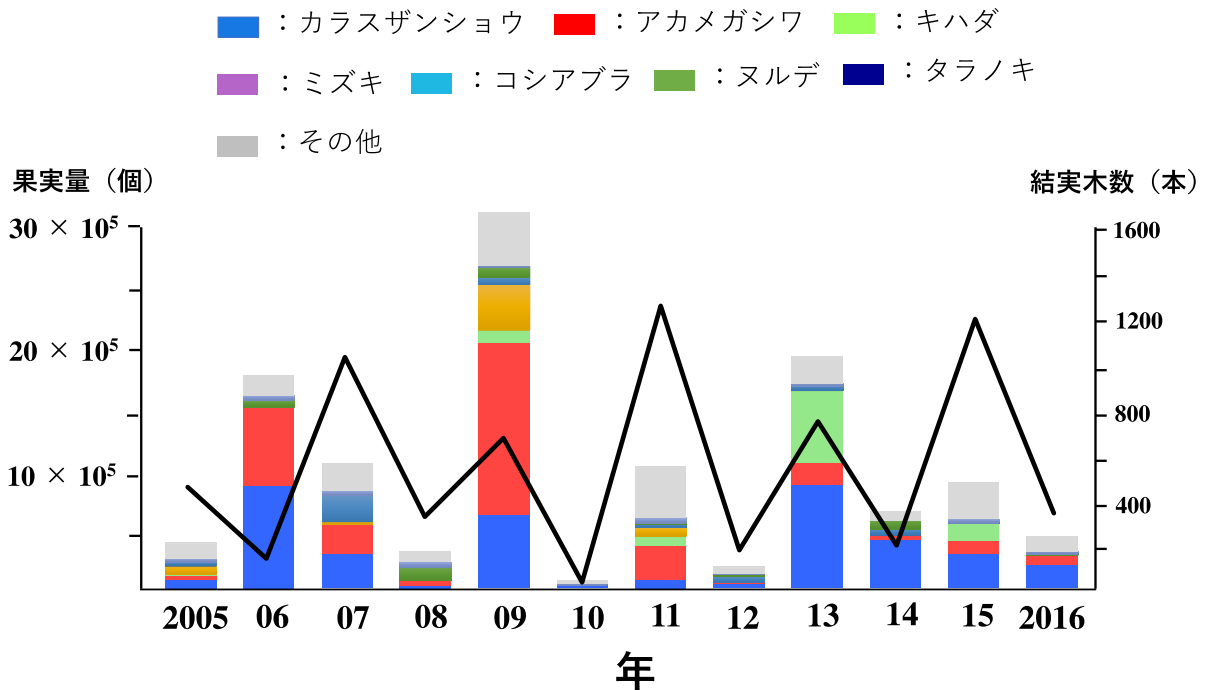


図2 2005年～2016年の織田山ステーション周辺の森林における液果植物の結実木数（折れ線グラフ）と果実量（棒グラフ）。結実状況は1年ごとに増減する周期性を示した。

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. 2022a）。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

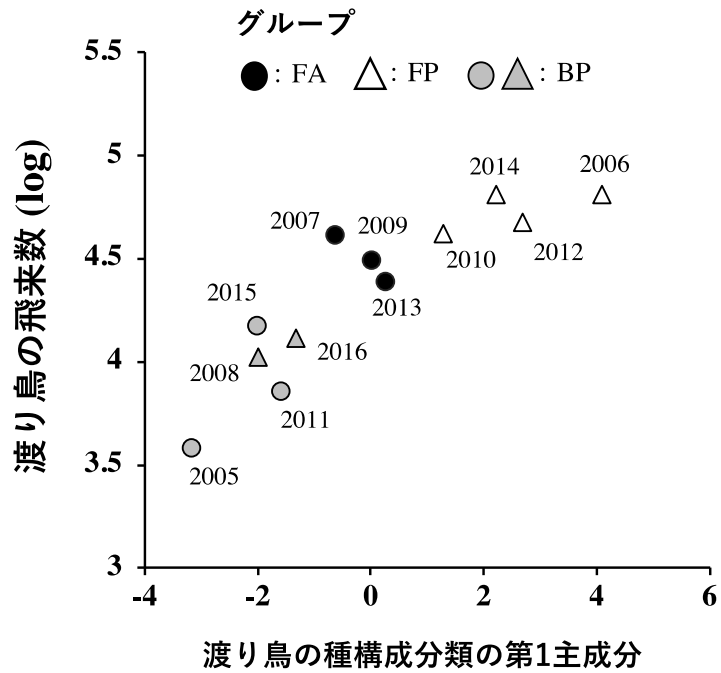


図3 主要種子散布種3種(右図)と、渡り鳥の飛来数と種構成に基づいた各年の分類。種構成は主成分分析によって分類し、その第1主成分を使用した。2005年～2016年の12年は3グループ(FA、FP、BP)に分類された。丸(●)と三角(△)は果実量の多かった年と少なかった年を示す。

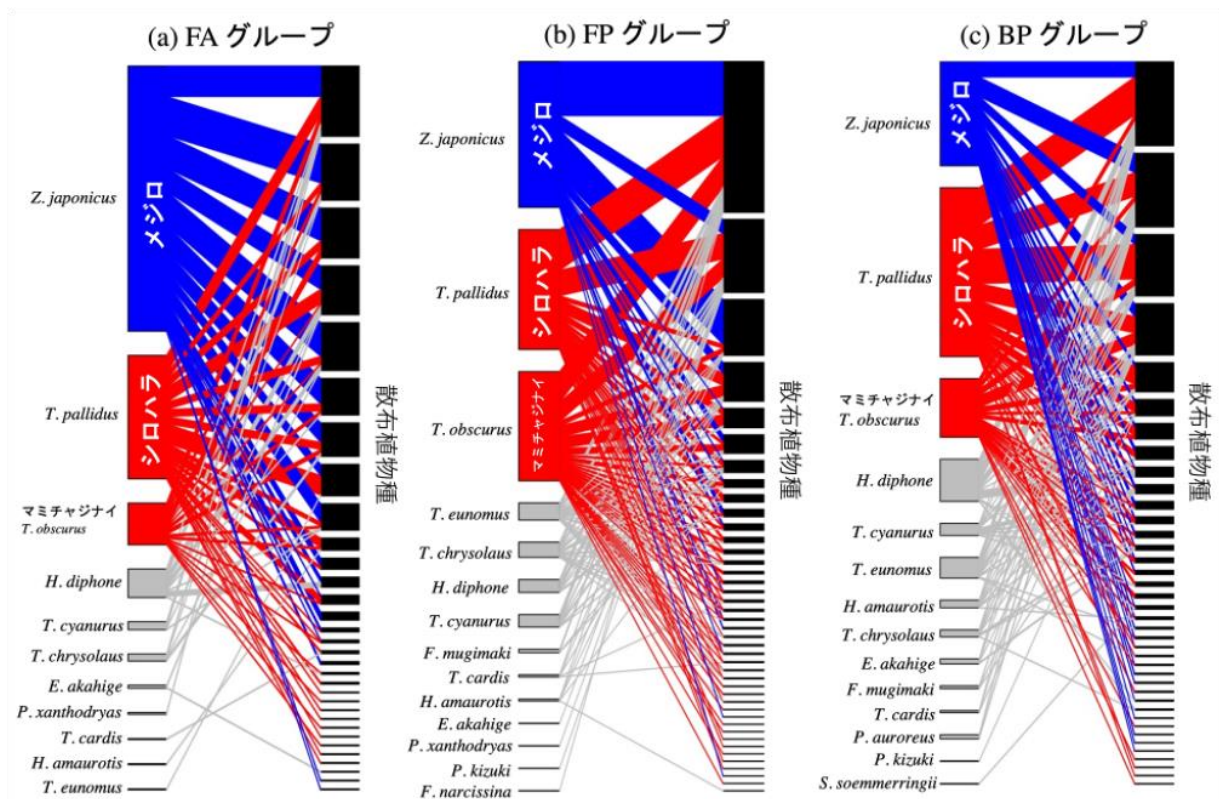


図4 2005年～2016年の12年を分類した3グループ(FA、FP、BP)の鳥散布ネットワーク図。Ohkawara et al. (2022)を改図。FPグループは特に入れ子型構造が発達していた。

して特異異的な捕食と散布を行っていることも示された（Kamei & Ohkawara 2022）。また他にも稀な渡り鳥が種子散布種として機能していることも確認されている（Ohkawara et al. 2022b）。

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。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



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

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）。

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と福井市の観測地点について（図 6）、2005 年から 2023 年にかけての年間平均気温と平均日照時間のデータを使用した（気象庁 2023）。



図6 調査地である織田山1級ステーションと気象データを使用したアメダス観測地点(越廼、福井)の位置

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、標識調査期間中ののべ 5 日間行った。採集サンプルは 3 日以上風乾させた後、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7）、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。

また果実植物群集の種構成を比較するため、各年の果実植物の種と果実量をもとに主成分分析を行った。果実群集の特徴によって各年を3つのグループに分類した。

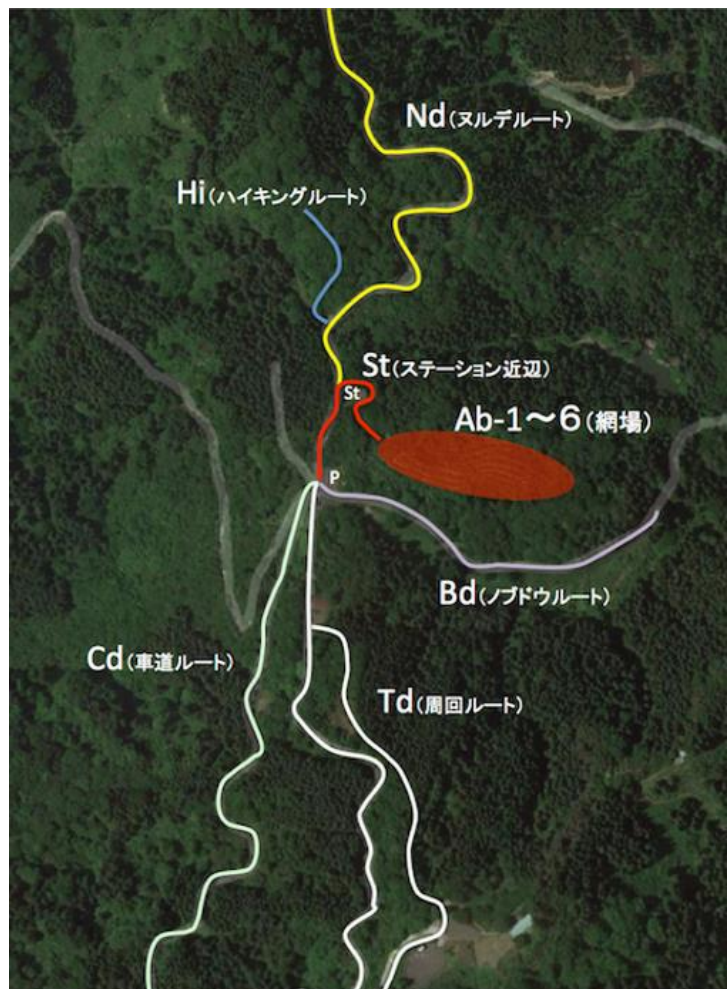


図7 織田山ステーション周辺の森林に設定した果実量センサス用のルート

3. 結果

気象条件について

2005年から2023年までの調査地点近隣の2地点の気象データを検討した。図8に示したように、2005年から年間の平均気温、日照量共に上昇、増加しており、特に2017年以降はそれは顕著であった。また2023年は平均気温と日照時間ともに過去19年で最大の値を示していた。すなわち近年は気温の高い日が増加し、また雨の日が少なく乾燥した日が増加していた。

果実の結実状況について

2023年の秋に行った果実量のセンサスでは33種537本の結実個体を確

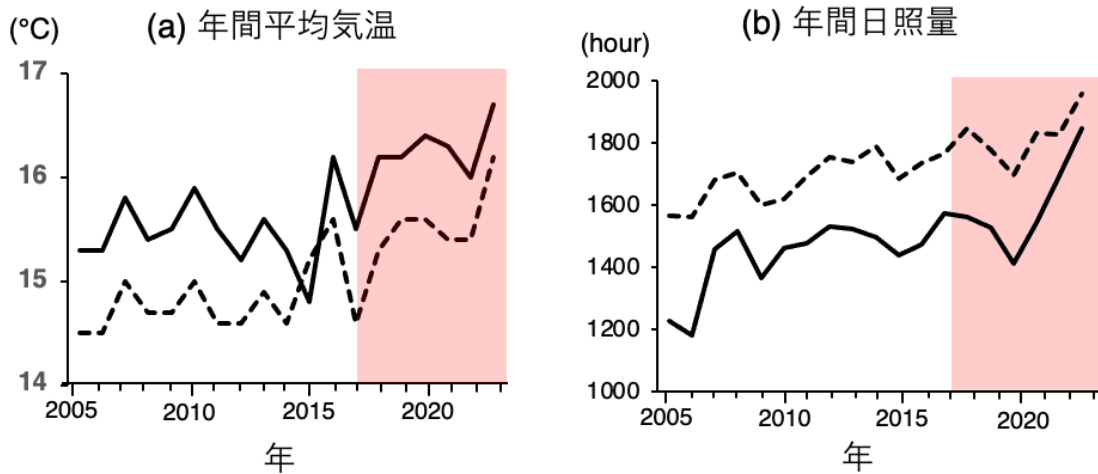


図8 調査地の気象条件の変化。越前町越廼(実線)と福井市(点線)のアメダスデータを使用した

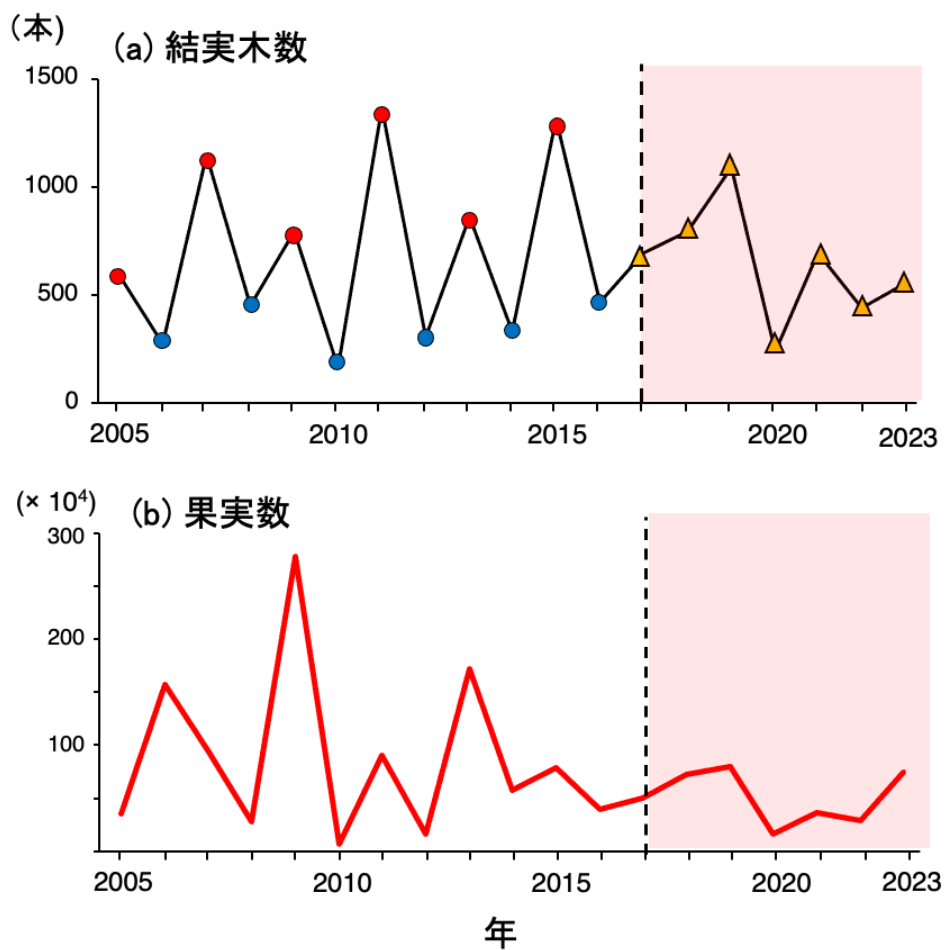


図9 2005年から2023年にかけての結実木数と結実量の年間変化

認し、カウントした果実は総数 741149 個であった。結実木数が多かったのは木本種では、エゾユズリハ *Daphniphyllum macropodum* subsp. *humile* (N=140)、ナツハゼ *Vaccinium oldhamii* (N=85)、タンナサワフタギ *Symplocos coreana* (N=50)、サルトリイバラ *Smilax china* (N=40)であった。また特に果実数が多かった種はアズキナシ *Aria alnifolia* (果実総数:263706)、キハダ

Phellodendron amurense (果実総数:209242)、ヒサカキ *Eurya japonica* var. *japonica* (果実総数:54318) などであり、昨年とは異なる種の結実木数、果実数が増加していた。図9に示したように2017年以降の果実数の周期性は消失したままで、2016年以前のような果実数が極端に多い年や少ない年がなくなり、果実数は少ないまま安定する傾向にあった。また結実状況から2016年以前は結実木数、果実数が多い年(赤丸:豊作年グループ)とそれが少ない年(青丸:不作年グループ)に分かれ、またその周期性が失われた2017年~2023年(黄色三角:2017年以降グループ)に分類された。

さらに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で分類したところ、2016年までの植物群集は第1主成分によって分けられ(図10a)、また2017年~2023年の群集は第2主成分によって分けられ、これら分類は図9の果実量の変動と一致していた。特に2017年以降は木本種に対し、草本種やつる植物種などの個体あたりの結実数が少ない植物種によって特徴づけられていた(図10b)。

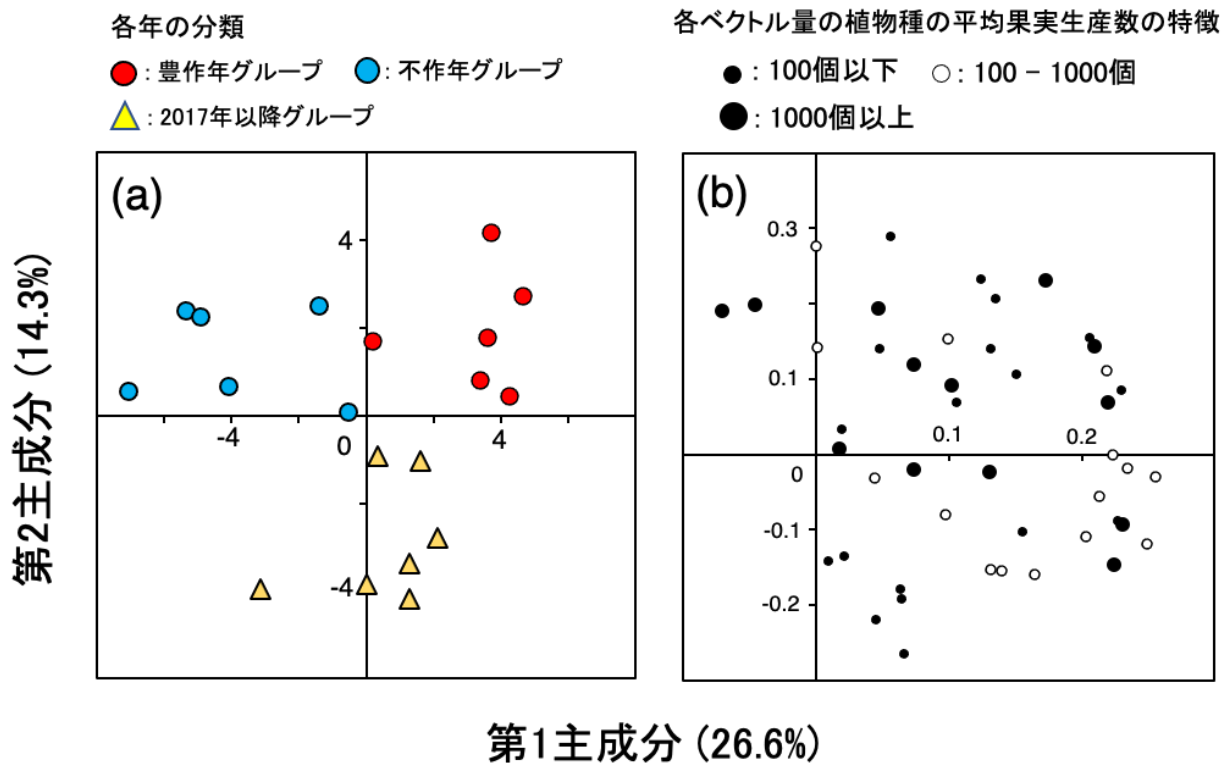


図10 種構成と果実量とに基づいた主成分分析による(a) 植物群集の分類と(b) 主成分ベクトル

図10に示したように2017年~2023年の植物群集構成は主成分分析の第2主成分によって2005年~2016年までの群集構成と明確に分類された。この分類と気象条件との関係を解析したところ、越廼と福井で記録された年間の平均気温と平均日照量は、植物群集の主成分分析の第2主成分といずれも有意な回帰関係がみられた(図11)。

それら気象条件は第2主成分と負の回帰関係を示し、平均気温の上昇と日照量の増加と共に2017年～2023年の植物群集構成それ以前より明確に分類された。これらのことは年間の気温が上昇し、さらに日照量が増加、乾燥したことによって2017年以降に植物群集の構成が変化したことを示唆している。

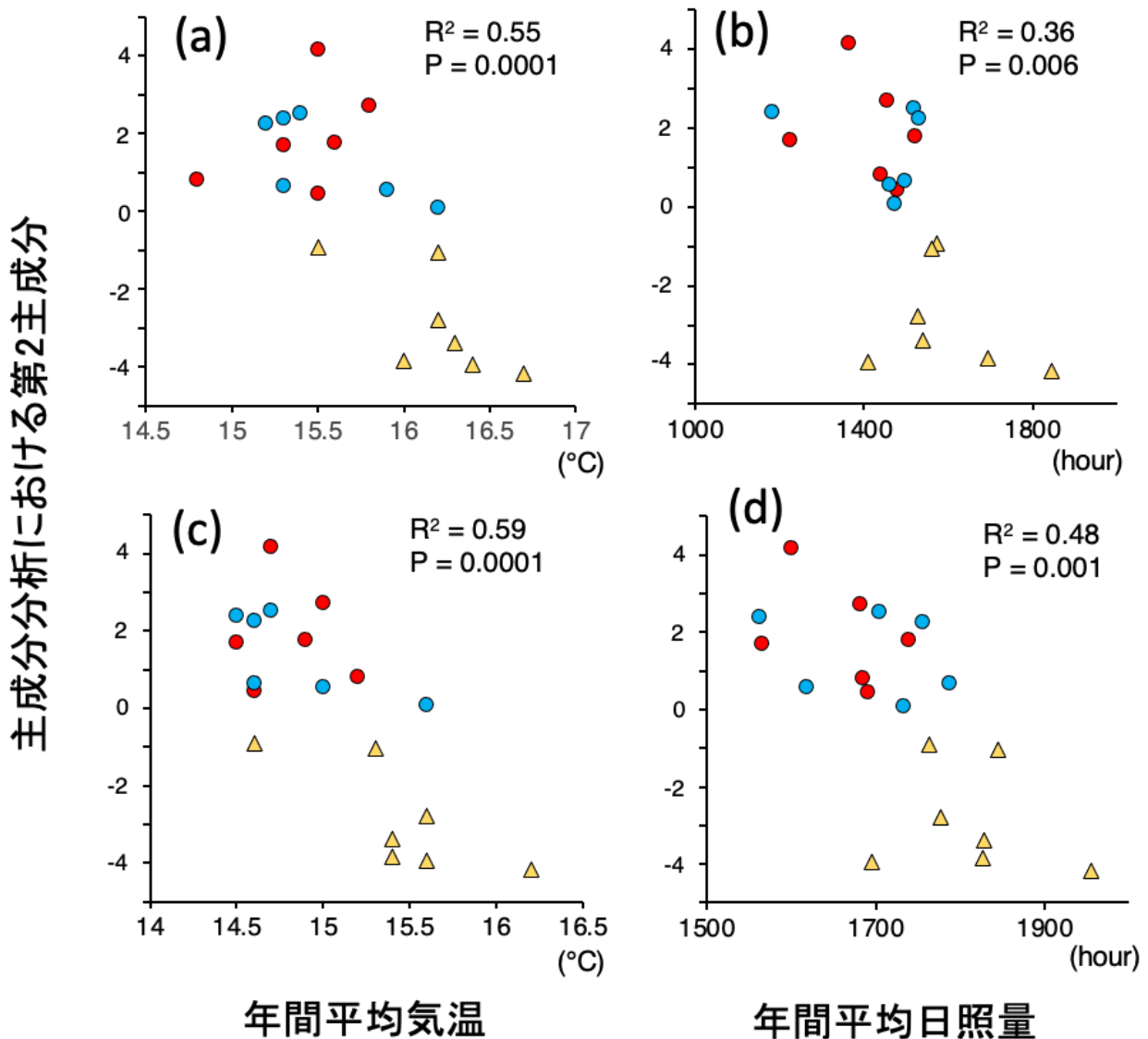


図11 調査地近辺の気象条件と植物群集の主成分分析における第2主成分との回帰関係。調査地近辺の越廼(a, b)と福井(c, d)のアメダスデータを使用した。年間の平均気温と平均日照量は第2主成分と有意な負の関係を示し、気温の上昇と日照量の増加に伴い、2017年以降の植物群集構成が変化していることが示唆された

渡り鳥の飛来状況

19日間の調査の結果、41種 2084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 1125個体であった。種子散布種のうち多かったのはシロハラ(333個体、29.6%)、マミチャジナイ(252個体、22.4%)、メジロ(246個体、21.8%)、ウグイス *Horornis diphone* (67個体、5.9%) の4種であった。

2005年から2023年までの各年の捕獲された種子散布鳥種の種構成と調査日数当たりの捕獲数を元に、主成分分析によって各年の鳥群集を分類した。また各年は果実量によって分類、比較した。鳥群集は果実群集と比べて明確に分類されることはなかった(図12a)。また日当たり捕獲数は2017年以降は少ない傾向にあったが、各分類グループ間で有意な差はみられなかった(図12b)。

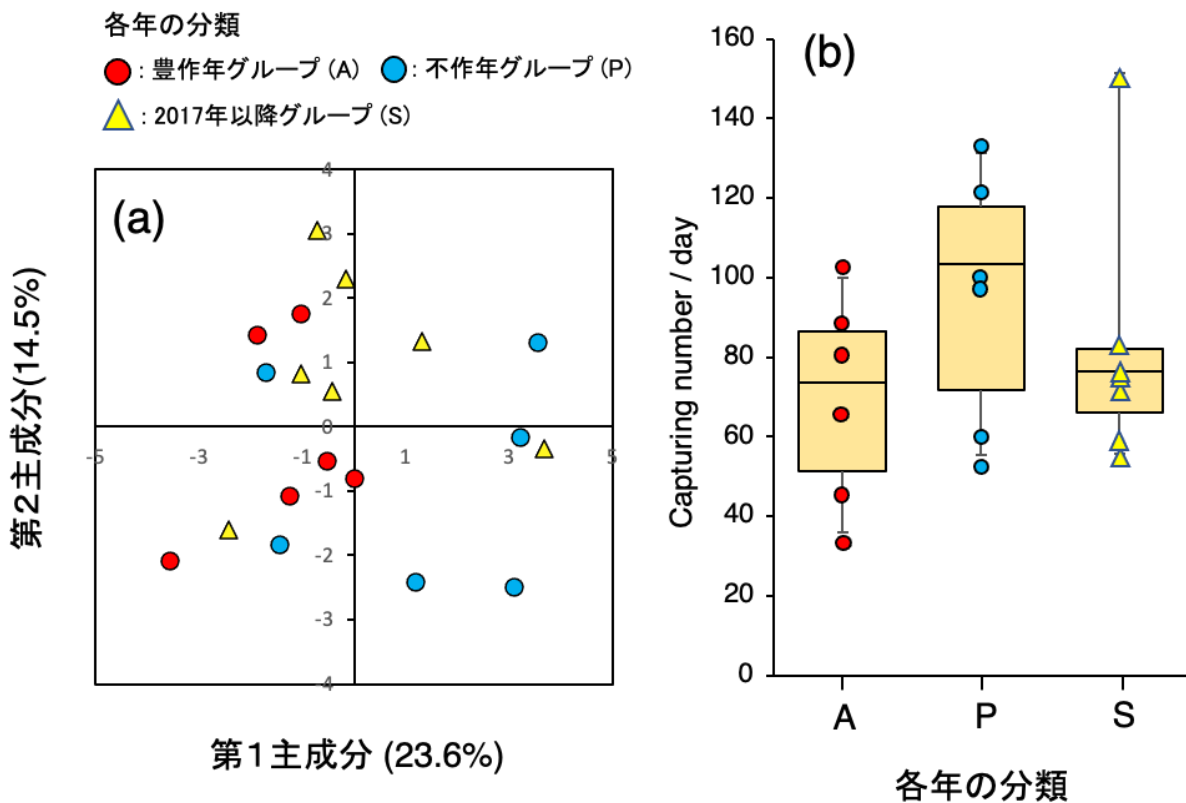


図12 種構成と捕獲数に基づいた主成分分析による(a)渡り鳥群集の分類と(b)捕獲個体数の比較

種子散布の動態と種子散布ネットワークの特徴について

2023年の種子採集では21種 477個体を対象に排泄物採集を行い、このうち種子散布種は11種 312個体であった。それら7種 55個体(17.6%)の排泄物から種子を採集した。散布されていた植物種は20種 66例で、ヒサカキ(17例、21.2%)、タラノキ(8例、12.1%)、アカメガシワ(6例、10.6%)が主に高頻度で運搬されていた。2005年~2023年の種子採集調査

に基づいて鳥散布ネットワークを解析した。この19年間の各年は果実量と種構成によって分類された3グループ間でネットワーク構造を比較した(図13)。全年を通じ、主要な種子散布鳥種はメジロ、シロハラ、マミチャジナイの3種で、散布される植物種は主にタラノキ、ヒサカキ、カラスザンショウなどの5種であった(図13)。

特に2017年以降グループでは、メジロとカラスザンショウ、タラノキの散布頻度が高くなっており、特異的関係が進んでいると考えられる。またシロハラは2016年まではマミチャジナイより多様な植物種の種子を散布していたが、2017年以降はマミチャジナイよりも散布種数が少なくなっており、種子をより選択的に散布していることが示唆された。

また安定的なネットワーク構造(入れ子型構造)の指標であるZ-NODF値を各グループの各年で比較すると、グループ間で差はなかったものの、2017年以降は低い傾向にあった(豊作年: 1.58 - 9.29; 不作年: 6.48 -

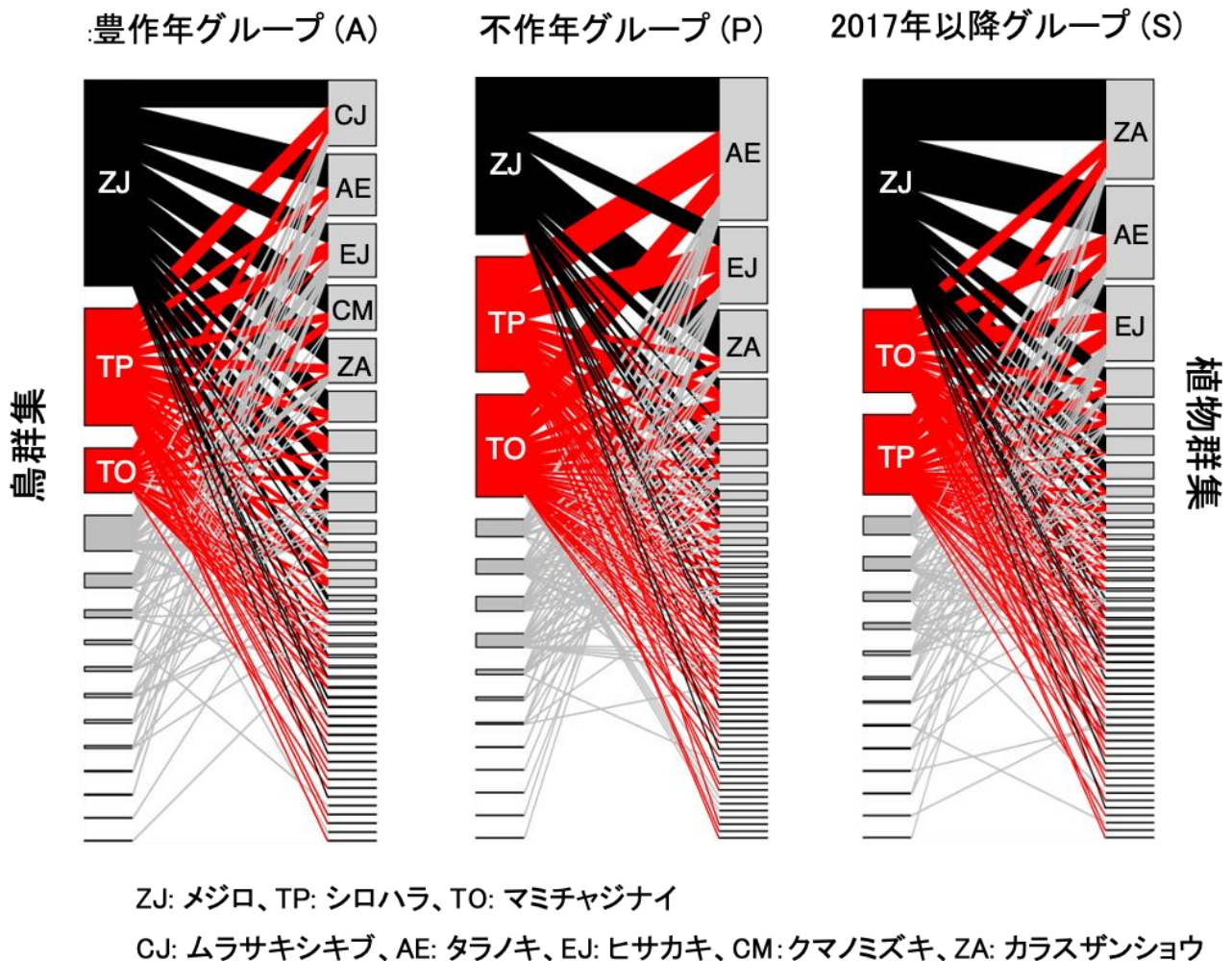


図13 2005年～2023年の19年を分類した3グループの鳥散布ネットワーク図。主要な鳥種、植物種のみ種名を記した

11.5 ; 2017年以降 : 4.97 - 7.42)。また対照的に特異的な関係性に基づくネットワーク構造 (モジュール構造) の指標の1つである ZM 値を比較するとグループ間で顕著な差はみられなかった (豊作年 : -3.1 - -2.34 ; 不作年 : -3.22 - -2.46 ; 2017年以降 : -2.94 - -2.48) 、しかし Z-NODF 値と ZM 値の関係を調べたところ、図 14 に示したように両者の間には負の回帰関係がみられ、2017年以降は2016以前の年に比べ、ZM 値が高い傾向にあることが示唆された。

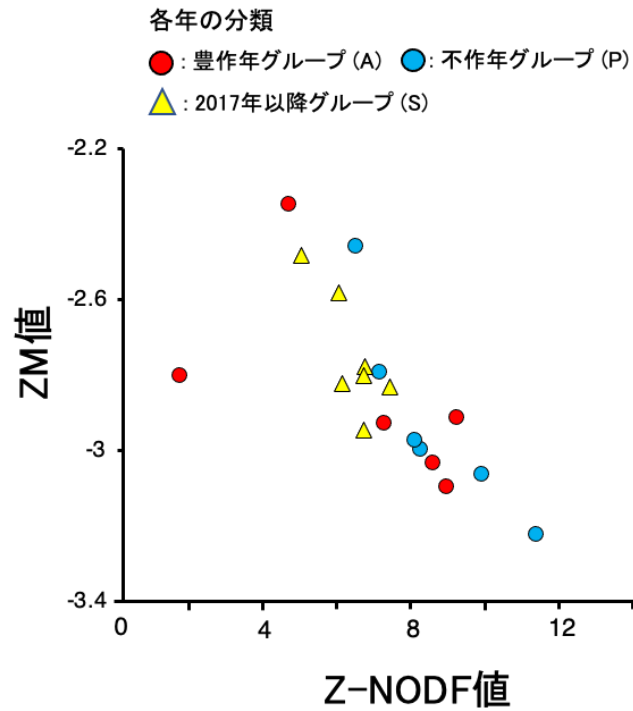


図14 2005年～2023年の19年を分類した3グループの鳥散布ネットワーク図。主要な鳥種、植物種のみ種名を記した

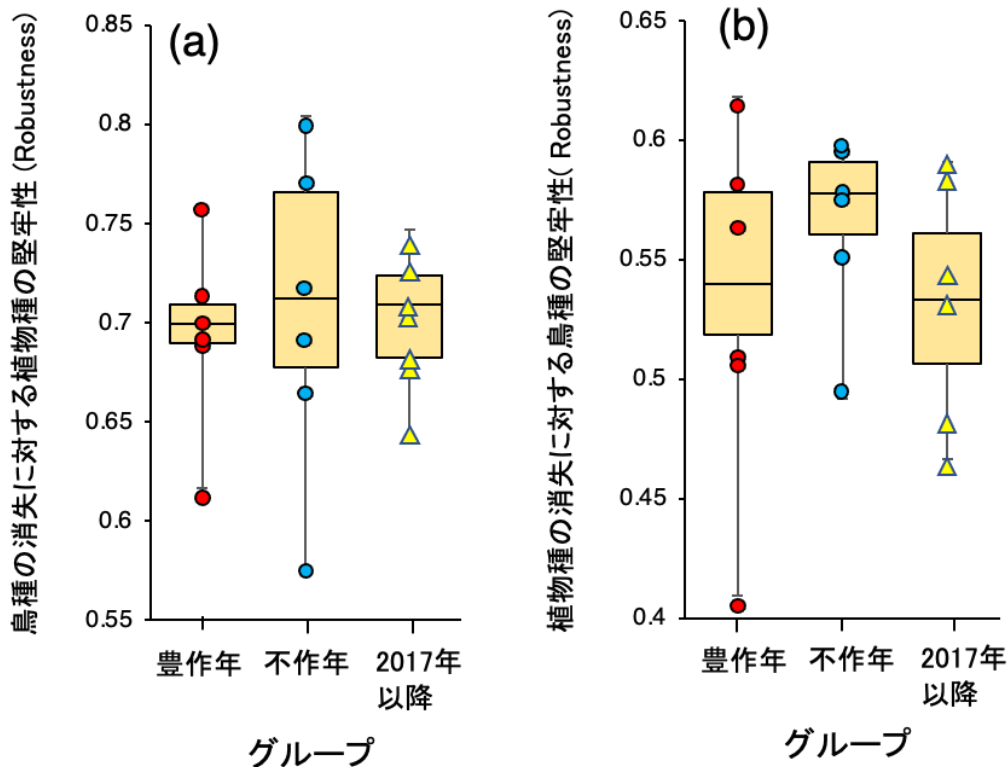


図15 2005年～2023年の19年を分類した3グループの鳥散布ネットワークの堅牢性。鳥種あるいは植物種がランダムに消失した場合に、その種と相互関係を持つ植物種あるいは鳥種に二次的な消失が起きる危険性への強固さを示す。(a)鳥種の消失に対する植物種の堅牢性。(b)植物種の消失に対する鳥種の堅牢性。

またネットワークに関係した各鳥種、各植物種が絶滅、それによってネットワーク構造が崩れる危険性の指標となる堅牢性 (Robustness) を各グループ間で比較した。これはネットワーク中の鳥種あるいは植物種がランダムに消失した場合、その種と相互関係を持つ植物種あるいは鳥種が二次的に消失する可能性を累積し、その危険性に対する強固さを示す指標である。2005年～2023年の19年を分類した3グループの鳥散布ネットワークの堅牢性を、それぞれ植物種と鳥種の消失について算出、比較した(図15)。その結果、グループ間で各堅牢性に大きな差はみられなかったが、2017年以降のグループでは鳥種の堅牢性が低くなる傾向にあった。2017年以降には ZM 値も高くなったことから、鳥種と植物種間の特異的關係が増え、植物種の消失した場合に鳥種が消失する危険性が高くなっていることがわかれる。

4. 考察

2017年以降の気象条件変化は植物群集に大きな影響を与えていた。調査地の液果植物種は、本来1年かけて光合成エネルギーを蓄積し果実を生産、その生産パターンが種内、種間で同調するため1年周期で果実が豊作と不作を繰り返していた(Ohkawara et al. 2022)。しかし、2017年以降は年間気温の上昇と日照量の増加によって1年以内の短期間でエネルギーが蓄積してしまい、結実を開始する個体が増加してしまったと考えられる。またやはり1年以上のエネルギー蓄積期間を経て、1本あたり数千～数万個の果実を生産する種、カラスザンショウ、タラノキ、コシアブラ、クマノミズキ、アズキナシなどでは、2017年以降は木あたりの果実数が減少しており、これも短期間のエネルギー蓄積によって果実生産が開始されたことが原因と思われる。このような植物群集レベルでの果実生産パターン変化の結果、周期性が崩れ、少ない量の果実が毎年生産されるようになったのだろう。さらに果実数の少ない草本種やつる性種などの増加も一因と考えられる。

2016年までの結果では鳥の飛来数が多く、かつ豊作な年では鳥種はより選択的に果実を散布し、鳥散布ネットワークに特異的關係が増加することが示されている(Ohkawara et al. 2022)。特にシロハラやマミチャジナイは、そうした年には特定の果実を選好する散布者として機能していた。しかしその場合、ネットワーク自体は比較的不安定な構造となる。このように果実量は各鳥種の散布者の機能に影響を与えていたが、2017年以降の果実が少ない量でも毎年結実する生産パターンも散布者としての機能に変化をもたらしていた。主要散布種であるメジロは果実の採餌効率に応じて、特にカラスザンショウとタラノキの種子を特異的に散布していたが(Kamei & Ohkawara 2022)、2017年以降、その特殊化の傾向がより強

くなっていた。また 2016 年以前はメジロに次いで主要散布者であったシロハラはマミチャジナイより散布例や散布種数が少なくなっており、特定種を選好する傾向が強くなっていた。この 2 種の機能の変化には恐らく各種の採餌行動が関係している。主に樹上で採餌するマミチャジナイは増加した低木や、草本種、つる性の種の果実も捕食することができたが、地上採餌も行うシロハラは地表の昆虫や節足動物類の捕食も頻繁に行い、果実は特定種を選好するようになったのだろう。気候変化に伴う果実群集と生産パターンの変化は、主要種の散布者の機能に変化を与えていたが、他の鳥種の機能にも変化を与えていることも考えられる。

特にシロハラ、マミチャジナイなどの主要散布種が特異的な散布を行い、ネットワーク内での機能が変化すると安定的であったネットワークの入れ子型構造が失われる可能性もある。また果実植物群集の変化は野外で主に捕食される果実のサイズの変化も招き(Ohkawara et al. 2023)、それも各鳥種のネットワーク内での機能を変化させることも考えられる。ネットワークの堅牢性には大きな変化はないものの、ネットワークが崩れる危険性はあると推測される。しかし、各鳥種、植物種の絶滅という極端な事案よりは、これまでとは異なる種間での関係性が構築され、ネットワークが再編される可能性は十分考えられる。今後はこうしたモニタリングをさらに継続し、これら現象の検証を進め、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。

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*. *Ecological Research* 37(5), 623–634. <https://doi.org/10.1111/1440-1703.12333>

気象庁(国土交通省)Japan meteorological Agency (2023)
<https://www.jma.go.jp/jma/indexe.html>

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>

Ohkawara, K., Kimura, K., Satoh, F., 2022b. Seed dispersal by Mugimaki flycatcher *Ficedula mugimaki* and Narcissus flycatcher *F. narcissina* on the migration in Hokuriku area of central Japan. *Journal of the*

Yamashina Institute for Ornithology 54, 210–206.

Ohkawara, K., Kimura, K., Satoh, F., 2023. How many seeds can birds disperse?: Determining the pattern of seed deposition by frugivorous birds. *Acta Oecologia* 121, 103958.
<https://doi.org/10.1016/j.actao.2023.103958>