
研究論文 Original Article

森林の構造と鳥類による種子散布の不均一性

田中悠希*・佐野淳之**

Forest structure and the unevenness of seed dispersal by birds

Yuki Tanaka* and Junji Sano**

* 鳥取大学大学院農学研究科森林生態系管理学分野 (〒680-8553 鳥取市湖山町南 4-101)

Forest Ecology and Ecosystem Management Laboratory, Graduate School of Agriculture, Tottori University, Tottori, 680-8553, Japan

** 鳥取大学農学部森林生態系管理学分野 (〒680-8553 鳥取市湖山町南 4-101)

E-mail: jsano@muses.tottori-u.ac.jp

Forest Ecology and Ecosystem Management Laboratory, Faculty of Agriculture, Tottori University, Tottori 680-8553, Japan

要 旨

本研究は、森林構造と鳥類による種子散布の関係を明らかにすることを目的とする。季節によって鳥類による種子散布が集中する場所が異なり、秋においては年によっても異なる分布を示した。これらのことから、季節や年ごとの結実個体の生育分布の違いが鳥散布種子の集中分布に影響していると考えられる。しかし春においては、結実個体のない場所でも鳥散布種子数が多くなる場所がみられたため、そのような場所では結実個体とは別の要因が鳥類の行動に影響したと考えられる。1年を通して確認頻度の高かったヒヨドリが種子散布者として最も貢献していると考えられる。春に採餌が観察されたヒヨドリはほとんどの個体が亜高木層と高木層で観察された。したがって、春の鳥類の行動は亜高木層や高木層の密度の違いに影響を受けると考えられる。草本層から高木層の密度と自然落下種子数を説明変数、鳥散布種子数を目的変数とし、重回帰分析を行った結果、春において高木層の密度が高い場所で鳥散布種子数が多くなる正の相関が認められた。これは、繁殖期の鳥類がソングポストになり得る高木のある場所を好むためだと考えられる。森林の鳥散布種子の分布に最も影響を与える要因は、どの季節においても結実個体の生育場所の違いであり、鳥類の繁殖期にあたる春においては、森林構造の違いが鳥類による種子散布の不均一性に影響を与えることが示唆された。

キーワード : FLD, シードトラップ, ソングポスト, 鳥散布型種子, 繁殖季節**Summary**

The purpose of this study is to clarify the effect of forest structure on seed dispersal pattern by birds. We investigated it in the Tottori University Forest at Koyama in Tottori city from May 2010 to November 2011. We used 54 seed traps to capture seed fall. In addition, we observed birds and measured the foliage density of each layer of the forest. The results of spring and autumn of each year suggested that differences of the distribution of the individual tree's fruition in each season and year affected the distribution of bird dispersal seeds most. In addition, in spring, breeding season of birds, there were many bird dispersion seeds beneath tall trees that could be song posts of birds. Therefore, it was revealed that the different forest structure affected the unevenness distribution of bird dispersal seeds.

Keywords: bird dispersal seeds, breeding season, FLD, seed trap, song post

I. 序 論

種子散布は自ら動くことのできない植物が分布を拡大するための戦略の1つである(日野 2004). 植物は自らの力で種子散布を行うこともあるが, 風・水・動物などの他の媒体によって種子散布を行う場合もある. 動物を散布者とする散布様式の中には, 動物に果実が食べられて種子が糞として排泄されて運ばれる被食動物散布がある. 植物の種子散布様式の中でも動物による被食動物散布は相利共生の関係にあり(中西 1994; 野間 1997), 植物と動物の共進化という面から多くの研究がされてきた. 植物と動物の間に, 餌となる果実の提供者と種子の運び手の関係が成立していることは, 熱帯, 温帯を問わず多くの地域でみられる(小南 1992). 日本では, ニホンツキノワグマ(小池ほか 2003), ニホンザルやテンなどの中型哺乳類(野間 1997, 大谷 2005), ヒヨドリ科やツグミ科などの鳥類(福井 1993; 平田ほか 2009)が被食動物散布に貢献している. これらの動物の中でも, 種子散布媒体としての鳥類の役割が古くから指摘されていたため, 散布体としての植物との関係について多方面から研究がされてきた(唐沢 1978). 例えば鳥散布植物の果実については, 果実の色や成分, 着き方などは鳥類を誘引するのに効果的に作用している(Moermond and Denslow 1983; 上田 1992; Nakanishi 1996). さらに森林内における鳥類による種子散布の分布は, 同種および他種の結実木の位置, ギャップの位置に影響を受けることが明らかとなっている(Hoppes 1988, Masaki et al. 1994; Kominami et al. 1998). McDonnell and Stiles (1983)は耕作地のようなオープンスペースでは, 草本層から突出した木本種の発達により垂直方向の複雑さが増加した場所では, 鳥類による種子散布が集中することを示した. このことから耕作地よりも階層構造が発達した森林においては, 階層構造の違いが鳥類による種子散布に影響を与えられられる.

森林の階層構造と鳥類の関係については, MacArthur and MacArthur (1961)の群葉高多様度と鳥類群集の多様度に正の相関があることを示した研究をはじめ, 多くの研究がある. 群葉高多様度と鳥類群集の多様度が良い相関関係を示すことは日本でも多くの地域で検証されている(由井 1988; 石田 1987). また鳥類種ごとに階層構造への反応を調査した研究では, 種ごとに階層の選好性が異なることが明らかとなっている(加藤 1996; 一

ノ瀬 2006). 鳥類は採餌, 休息, 移動, 繁殖などの行動に対して多様な生息環境を要求する(葉山 1985). したがって, 鳥類はそれぞれの行動に対して, 異なる階層を利用しており, 階層構造は鳥類にとって重要な環境要因であると考えられる. そこで本研究では, 森林構造と鳥類による種子散布の関係を明らかにすることを目的とする.

II. 調査地と調査方法

1. 調査地

調査は鳥取県鳥取市北西部の鳥取大学教育研究林「湖山の森」(北緯 35°31', 東経 133°35')で行った. 「湖山の森」は平坦な丘陵性の砂丘地で表土は粒径 0.25 ~ 1.0 mm の砂土であり, 標高 3 ~ 28 m, 海岸から 0.5 ~ 1 km 内陸側に入った場所にある. 年平均気温 15.4 °C, 年平均降水量 2,150 mm である. 北側および東側は鳥取空港用地に, 西側および南側は畑地あるいは住宅地に接している. ほぼ中央を空港に通ずる道路が横断しており, 北側と南側に分断されている(鳥取大学農学部附属演習林 2002). 「湖山の森」は主に海岸砂防造林の研究を行う場として, クロマツを主体にニセアカシア, オオバヤシヤブシ, イタチハギ, アキグミ, ネムノキなどが植栽されたが, 1970 年代後半からのマツノザイセンチュウによる被害により大半のクロマツが被害を受け枯死した. 近年, 鳥散布型樹種の天然更新によって, 多様性の高い森林が形成されつつある(鳥取大学農学部附属演習林 2002). 本研究では図 1 に示す南側の太線で囲んだ約 1.8 ha の範囲で調査を行った. 調査期間にあたる 2010 ~ 2011 年にかけて, 大雪のため多くの樹木が先折れや枝折れを起こした. 特に高木層まで到達していた樹木の先折れや枝折れが多かった.

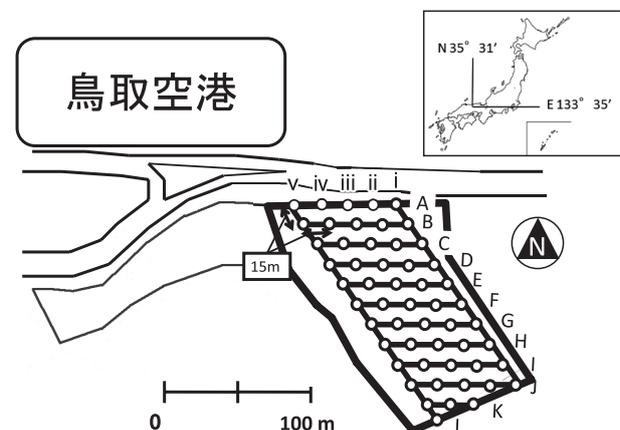


図 1 調査地 (太線で囲まれている部分)

2. 調査方法

(1) 種子の分布調査

2010年5月に54個のシードトラップを調査地に設置し、鳥類によって種子が散布される鳥被食散布型植物の種子を採取した。シードトラップの構造は開口部面積が0.5 m²の円錐形になるように園芸用のワイヤーで枠を作り、枠に白色の寒冷紗を巻き付けたもので、開口部が地面から1 mの高さになるように設置した。シードトラップは調査対象地の形状に合わせて東西方向に15 m間隔で11本のラインを設定し、1ラインにつき15 m間隔で5個設置した。ラインは北からA～Lとし、それぞれのシードトラップは東からi～vの番号をつけて区別した(図1)。ただしKラインとLラインは林分の形状のため、Kは東からi～iii、Lはiのみであった。

トラップの内容物は2010年5～12月と2011年4～11月にそれぞれの期間において回収した。6・10・11月は2週間に1度、他の月は1ヶ月に1度の間隔で回収を行った。採取した種子は鳥類によって被食され、果肉が取り除かれているものを「鳥散布種子」、果肉が種子の周りに残っているものを「自然落下種子」とし、それぞれ採取した種子の植物種とそれぞれの種子数を記録した。学名は大井(1978)に従った。

(2) 鳥類観察

2010年6～12月と2011年4～11月に、シードトラップの回収時期と合わせて調査地に出現した鳥類の観察を行った。観察方法は2010年5～12月はシードトラップを設置した場所から任意の場所を選定し、その場所に飛来した個体を観察するポイント観察を行ったが、10～12月にはラインセンサスも合わせて行った。2011年からはラインセンサス法のみを用いた。ラインセンサス法では調査地全域を観察できるようなルートを設定し、時速約1.5 kmの速度で移動しながら片側25 mの観察半径で両側に出現した鳥類を記録した。ポイント観察とラインセンサス法のそれぞれで、対象地の樹木や地面にとまった個体について、鳥類種・個体数・とまった樹種と階層・その際の行動を記録した。上空通過個体は記録しなかった。また、ポイント観察を行っていた2010年は、ヤマザクラとハゼノキの結実時期にそれぞれの樹木に飛来して果実を採食する鳥類種を記録した。観察はポイント観察は日の出から4時間以内、ラインセンサス法では3時間以内に行った。

(3) 森林構造の調査

2010年の10月に森林内の部分的な階層構造の違いを把握するため、それぞれのシードトラップを中心に5 m × 5 mの方形区を54個設定した。方形区内に樹高1.0 m以上の高さの植物については種類、樹高、結実の有無と、つる植物が巻きついている場合はつる植物の種類と結実の有無、樹高1.0 m以下の植物については種類と結実の有無を記録した。枝のみが方形区内に伸びていた植物については種類と方形区内における枝の高さを記録した。また、地面～1.0 mを草本層、1.1～5.0 mを低木層、5.1～9.0 mを亜高木層、9.1 m以上を高木層とし、2010年11月と2011年の6月と11月に方形区内の各階層の枝葉の密度を、目視により「無」「疎」「中」「密」の4段階に分けて記録した。これらの調査においては、枯死木も鳥類にとつとまり木となり得るため、枯死木も含めて行った。

(4) 解析方法

森林の階層高構造の指標として由井(1988)の「林分階層多様度(FLD)」を用いた。FLDはMacArthur and MacArthur(1961)の「群葉高多様度」で考慮されていなかった各層の絶対葉量をある程度考慮した指標である(由井1988)。階層構造調査において目視により4段階にランク分けした各階層の枝葉の密度を、「無」= 0.0、「疎」= 0.33、「中」= 0.67、「密」= 1.0とし、次式に代入し54ヶ所のFLDを算出した。

$$FLD = \sqrt{\left(\sum_{i \leq j=1}^4 A_i A_j \right)}$$

ここで、Aは仮の重み、i・jは異なる階層を示し、FLDの値を説明変数、鳥散布種子数を目的変数として単回帰分析を行った。また、各階層密度の仮の重みと自然落下種子数を説明変数、鳥散布種子数を目的変数とし、重回帰分析を行った。重回帰分析と単回帰分析にはJMP 9(SAS Institute Japan 2011)を使用した。

III. 結 果

1. 種子の分布状況

表1に調査地で採取された鳥被食散布型植物の種子数を示す。2010年と2011年の両年のデータが揃う5～11月において、2010年は不明種7種

を含む 32 種 1740 個の鳥散布種子と 3,808 個の自然落下種子が採取された。2011 年は不明種 3 種を含む 16 種 1,021 個の鳥散布種子と 3,260 個の自然落下種子が採取された。両年においてアカメガシワ、アケビ、トベラも採取されたが、鳥散布種子と自然落下種子の区別が困難だったため解析には含めなかった。11 月までに採取された種数と種子数は共に 2010 年の方が多かった。2010 年と比べて 2011 年ではイボタノキの種子がほとんど採取できず、ハゼノキの種子も減少した。一方でクスノキのように種子数が増加した種もあった。センダンとハゼノキの自然落下種子は 5・6 月にも採取されたが、鳥散布種子は 2010 年 6 月にハゼノキの種子が 4 個だけ採取されたのみでほとんど採取されなかった。図 2 に 2 年間の 5～11 月の鳥散布種子数の推移を示す。2010 年の 7 月分については 8 月分と同時に 8 月に回収した。両年において 5 月から 6 月

表 1 シードトラップで採取された鳥散布型植物種の組成と種子数 アカメガシワ、アケビ、トベラについては、鳥散布種子と自然落下種子の区別が困難だったため、解析に含めなかった。

種	学名	2010		2011	
		鳥散布	自然落下	鳥散布	自然落下
アオツラフジ	<i>Cocculus trilobus</i>	682	2311	507	2528
アカメガシワ	<i>Mallotus japonicus</i>	-	-	-	-
アキグミ	<i>Eleagnus umbellata</i>	6	-	-	-
アケビ	<i>Akebia quinata</i>	-	-	-	-
イシミカワ	<i>Polygonum perfoliatum</i>	9	-	-	-
イヌザンショウ	<i>Zanthoxylum schinifolium</i>	-	9	-	-
イボタノキ	<i>Ligustrum obtusifolium</i>	66	229	-	5
エノキ	<i>Celtis jessoensis</i>	4	-	5	-
カクレミノ	<i>Dendropanax trifidus</i>	9	54	-	-
クスノキ	<i>Cinnamomum camphora</i>	1	-	22	42
サクラ類	<i>Prunus spp.</i>	159	196	138	48
サンゴジュ	<i>Viburnum awabuki</i>	1	-	-	-
サンショウ	<i>Zanthoxylum piperitum</i>	6	-	-	-
シャリンバイ	<i>Rhaphiolepis umbellata</i>	9	2	-	-
スイカズラ	<i>Lonicera japonica</i>	-	7	-	-
センダン	<i>Melia azedarach</i>	33	101	-	74
ツタ	<i>Parthenocissus tricuspidata</i>	2	-	-	-
ツルウメモドキ	<i>Celastrus orbiculatus</i>	1	6	-	-
トベラ	<i>Pittosporum tobira</i>	-	-	-	-
ヌルデ	<i>Rhus javanica</i>	16	-	-	-
ネズミモチ	<i>Ligustrum japonicum</i>	3	5	-	-
ノブドウ	<i>Ampelopsis brevipedunculata</i>	1	-	-	-
ハゼノキ	<i>Rhus succedanea</i>	249	827	19	300
ピラカンサ	<i>Pyracantha</i>	45	6	-	-
ビワ	<i>Eriobotrya japonica</i>	-	-	2	-
ムクノキ	<i>Aphananthe aspera</i>	10	-	4	-
モチノキ	<i>Ilex integra</i>	-	-	3	-
ヤツデ	<i>Fatsia japonica</i>	-	-	11	-
ヤブニツケイ	<i>Cinnamomum japonicum</i>	16	8	16	-
ヨウシュユヤマゴボウ	<i>Phytolacca americana</i>	403	34	290	263
不明種		9	13	4	-
合計		1740	3808	1021	3260

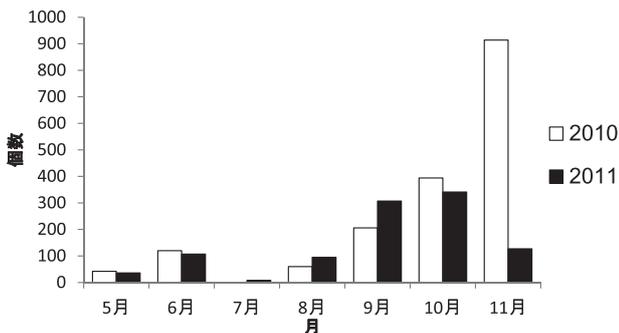


図 2 鳥散布型種子数の推移。

で鳥散布種子数が多くなり、7 月に一時的に種子数が減少したが 8 月から再び増加し始める傾向があった。また、7・8・9 月に採取された植物種子はほとんどが 10・11 月においても確認された。2011 年は 11 月の鳥散布種子数がとても少なかった。これ以下の結果については、主な鳥類の繁殖期にあたる 5・6 月を春、非繁殖期にあたる 10・11 月を秋として 2 つの季節に着目して解析を行った。

図 3 と図 4 に各年の春と秋に採取された種子のトラップごとの分布を示す。

		2010年						
		v	iv	iii	ii	i		
A			2			3		
B		22	1			1		
C		17		5	20	1		
D		1						
E		1			6	60		
F			5	10	9	155		
G				27	4	3		
H			1		16	1		
I		1	7	1		9		
J		2				7		
K		1	1	1	1			
L							21	
		2011年						
		v	iv	iii	ii	i		
A			1			2		
B						2		
C					4	3		
D			1					
E		1	1		2	44		
F			1	34		27		
G			9	20				
H			1		9			
I			9		1			
J		2	6					
K		16		1				
L		2	7	1				
							2	
				43			21	

図 3 2010 年 (上図) および 2011 年 (下図) の春における種子分布図。それぞれの区画の上段は鳥散布種子数、下段は自然落下種子数を示す。

春において54ヶ所中2010年は26ヶ所、2011年は21ヶ所で鳥散布種子が確認された。それぞれの年で鳥散布種子数の多かった順に5ヶ所をみると、2010年はE-i, C-ii, G-ii, F-iii, F-ii, 2011年はE-i, F-iii, I-v, G-ii, J-ivであった。両年ともE-iで鳥散布種子と自然落下種子が最も多く、F-iiiで共通して鳥散布種子数が多かった。秋において54ヶ所中2010年は48ヶ所、2011年は21ヶ所で鳥散布種子が確認された。秋は春よりも確認された場所が多かったため、鳥散布種子数が多かった順に10ヶ所をみると2010年はL-i, J-

iv, F-ii, J-i, I-iii, K-iii, I-iv, H-iii, A-i, H-ivとなり、H~Lラインにかけて多い傾向を示した。2011年はI-iii, L-i, C-i, D-iv, A-i, F-i, I-iv, E-iii, A-iv, F-iiiとなり、2010年に比べて集中性はみられなかった。両年で共通して鳥散布種子数が多かったのはA-i, I-iii, I-iv, L-iだった。

2. 観察された鳥類種と利用階層

表2に2010年と2011年の2年間に調査地で確認された鳥類種を確認個体数の多い順に示す。

2010年

	v	iv	iii	ii	i
	16	1			54
	6	2			173
	16	12	1	6	
2	72	4	8	248	
2	1		7	30	
18	2	9	5	99	
3	5		11	7	
4	41		138	1	
6	2	4	4	42	
6	1	82	5	20	
1	29	21	91	4	
	26	52	768	80	
	26	3	42	13	
	119	10	15	22	
2	48	56	5	22	
3	19	112	32	1	
32	60	118	13	12	
4	21	66		3	
5	128	10	2	80	
2	204	9	7	3	
		70	3	2	
		97	6	2	
				188	
				143	

2011年

	v	iv	iii	ii	i
	9	8			38
	274	44	1	221	
	18			2	
1	42	9	6	35	
	1	2	5	50	
5	2	8	33	157	
	42	1	1		
7	103	7	13	21	
3	1	14	1		
7		192	1		
		9	11	21	
6		121	165	157	
	5	2	1		
1	68	106	28	9	
		6			
	29	70	12	5	
7	21	93			
4	3	79	3	1	
	6		2		
	46		11		
		2			
		9			
				86	
				243	

表2 春と秋に観察された鳥類種

種	学名	生活型	2010年		2011年	
			春	秋	春	秋
ヒヨドリ	<i>Hypsipetes amaurotis</i>	留鳥・漂鳥	◎	◎	◎	◎
モズ	<i>Lanius bucephalus</i>	留鳥・漂鳥	○	—	○	○
ムクドリ	<i>Sturnus cineraceus</i>	留鳥・漂鳥	◎	—	◎	—
ホオジロ	<i>Emberiza cioides</i>	留鳥・漂鳥	—	—	○	○
キンバト	<i>Streptopelia orientalis</i>	留鳥・漂鳥	—	—	○	○
スズメ	<i>Passer montanus</i>	留鳥・漂鳥	—	—	○	—
ツグミ	<i>Turdus naumanni</i>	冬鳥	—	◎	—	—
ハシボソガラス	<i>Corvus corone</i>	留鳥・漂鳥	○	○	○	○
コゲラ	<i>Picoides kizuki</i>	留鳥	○	—	—	◎
ミヤマホオジロ	<i>Emberiza elegans</i>	冬鳥	—	○	—	—
シロハラ	<i>Turdus pallidus</i>	冬鳥	—	◎	—	—
ヤマガラ	<i>Parus varius</i>	留鳥・漂鳥	—	○	—	—
ウグイス	<i>Cettia diphone</i>	留鳥	—	○	○	○
カシラダカ	<i>Emberiza rustica</i>	冬鳥	—	—	○	○
シジュウカラ	<i>Parus major</i>	留鳥・漂鳥	—	○	○	—
ジョウビタキ	<i>Phoenicurus aureoreus</i>	冬鳥	—	○	—	—
マミヤンナイ	<i>Turdus obscurus</i>	旅鳥	—	—	—	○
メジロ	<i>Zosterops japonica</i>	留鳥・漂鳥	—	○	—	—
不明種4種						

—未確認種, ○確認種, ◎採餌が確認された種

ムクドリは2010年には調査中に観察されなかったが、観察時間外にヤマザクラの果実を採餌するために飛来した個体が観察されたため、表2に含めた。2010年の春のみポイント観察のデータを使用し、2010年の秋からはルートセンサス法による観察データで示した。しかし、2010年の秋のポイント観察で確認され、ラインセンサス法では確認されなかったシジュウカラは出現種として表2に含めた。本調査地で確認された鳥類種は不明種4種を含めて22種だった。採餌が確認された鳥類種は2010年の春ではヒヨドリとムクドリ、秋はヒヨドリ、ツグミ、シロハラで、2011年の春はヒヨドリとムクドリ、秋ではヒヨドリとコゲラであった。ヒヨドリとハシボソガラスは両年・両季節においても観察され、特にヒヨドリは最も確認回数が多く、それぞれの季節に成熟する果実を採餌している姿が確認された。ムクドリは調査地に生育していたヤマザクラが成熟する6月しか確認されず、確認された時は数羽の小さな群れを形成し、群れ単位で行動していた。冬鳥としてツグミ、ミヤマホオジロ、シロハラ、カシラダカ、ジョウビタキが観察された。しかし、これら冬鳥は年によって同じ時期において

図4 2010年(上図)および2011年(下図)の秋における種子分布図 上段と下段の数字は図3と同じ。

も観察されない年があった。ツグミ、ミヤマホオジロ、シロハラ、ジョウビタキは2010年では11月に確認されたが、2011年では11月までに確認されず、カシラダカは2010年では確認されなかった。旅鳥のマミチャジナイは、2011年に1回だけしか観察されなかった。

図5と図6に各年の春と秋ごとに採餌を確認した鳥類種が観察された際に利用していた階層ごとの個体数の割合を示す。2010年において春にはヒヨドリは亜高木層と高木層を主に利用しており、秋では低木層を利用する割合が春に比べて増加した。ツグミやシロハラは観察された個体数が少なかった。ツグミは亜高木層と高木層で確認され、シロハラは低木層、亜高木層、高木層でそれぞれ1回ずつ確認された。2011年においても春と秋でヒヨドリは亜高木層と高木層において観察頻度が高かった。ムクドリもヒヨドリと同様に亜高木層と高木層を主に利用しており、低木層を利用している割合はヒヨドリよりも若干多かった。コゲラは枝にとまっているときは低木層を利用する割合が高かったが、主に主幹を垂直に低木層から高木層まで移動している場合が多かった。

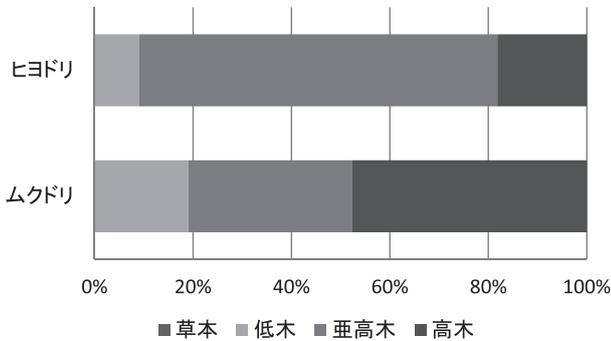


図5 ヒヨドリとムクドリの利用階層率（春）.

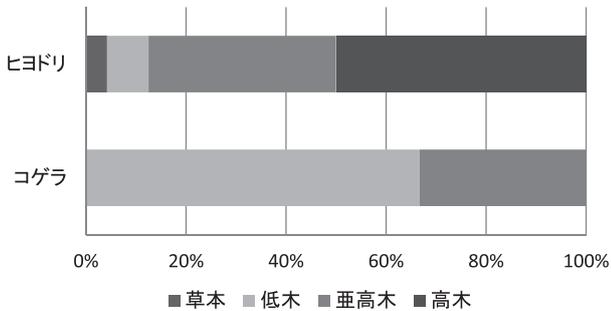


図6 ヒヨドリとムクドリの利用階層率（秋）.

3. 林分階層多様度と散布種子数

表3に低木層以上に出現した木本種を本数割合の高い順に示す。クロマツとフランスカイガンショウは、あわせてマツ類と表記した。低木層ではイボタノキ、トベラ、ネズミモチなどが多く、亜高木から高木層ではニセアカシア、ハゼノキ、マツ類などが多かった。草本層ではマンリョウ、ナワシログミ、ヨウシュウヤマゴボウ、ヒヨドリジョウゴなどが結実種として確認された。つる植物ではアオツツラフジ、ツルウメモドキ、スイカズラ、フジ、ツタ、ノイバラがみられ、特にアオツツラフジは草本層から高木層まで全ての階層で結実した個体が確認された。G～Lラインまでの低木層に多かった樹種はイボタノキであった。低木層に占めるイボタノキの本数割合はA～Eラインでは0～10%程度で、Fラインで43.6%、Gラインで21.4%、Hラインで25.9%、Iラインで38.5%、Jラインで66.1%、Kラインで73.8%、Lラインで71.4%となった。Fラインは部分的に繁茂した場所があったが、G～Lラインではほとんどの場所でイボタノキが出現しており、2010年の秋に鳥散布種子数が多かった上位10ヶ所のうち8ヶ所は、H～Lラインに含まれていた。

表3 樹種ごとの出現階層と個体数割合.

植物種	学名	出現階層	個体数	割合(%)
イボタノキ	<i>Ligustrum obtusifolium</i>	低木～亜高木	312	21.0
トベラ	<i>Pittosporum tobira</i>	低木～亜高木	253	17.0
ニセアカシア	<i>Robinia pseudo-acacia</i>	低木～高木	249	16.8
アカメガシワ	<i>Mallotus japonicus</i>	低木～亜高木	193	13.0
ハゼノキ	<i>Rhus succedanea</i>	低木～高木	101	6.8
マツ類	<i>Pinus spp.</i>	低木～高木	72	4.8
ネズミモチ	<i>Ligustrum japonicum</i>	低木	68	4.6
シャリンバイ	<i>Rhaphiolepis umbellata</i>	低木	46	3.1
アベマキ	<i>Quercus variabilis</i>	低木～高木	43	2.9
ネムノキ	<i>Albizia julibrissin</i>	低木～亜高木	27	1.8
タブノキ	<i>Machilus thunbergii</i>	低木	16	1.1
ヤマザクラ	<i>Prunus jamasakura</i>	低木～高木	15	1.0
エノキ	<i>Celtis jessoensis</i>	低木	14	0.9
ニワウルシ	<i>Ailanthus altissima</i>	低木～亜高木	11	0.7
ヤツデ	<i>Fatsia japonica</i>	低木	8	0.5
ヤブニツケイ	<i>Cinnamomum japonicum</i>	低木～亜高木	8	0.5
センダン	<i>Melia azedarach</i>	低木～高木	6	0.4
ヌルデ	<i>Rhus javanica</i>	低木	6	0.4
トキワサンザシ	<i>Pyracantha coccinea</i>	低木	6	0.4
ウバメガシ	<i>Quercus phillyraeoides</i>	低木	4	0.3
クサギ	<i>Clerodendrum trichotomum</i>	低木	3	0.2
シロダモ	<i>Neolitsea sericea</i>	低木	3	0.2
モチノキ	<i>Ilex leucoclada</i>	低木	3	0.2
ヤマグワ	<i>Morus bombycis</i>	低木～亜高木	3	0.2
イタチハギ	<i>Amorpha fruticosa</i>	低木	2	0.1
マサキ	<i>Euonymus japonicus</i>	低木	2	0.1
イヌビワ	<i>Ficus erecta</i>	低木	1	0.1
エニシダ	<i>Cytisus scoparius</i>	低木	1	0.1
カキノキ	<i>Diospyros kaki</i>	亜高木	1	0.1
カクレミノ	<i>Dendropanax trifidus</i>	低木	1	0.1
カマツカ	<i>Pourthiaea villosa</i>	低木	1	0.1
カラスザンショウ	<i>Zanthoxylum ailanthoides</i>	低木	1	0.1
クスノキ	<i>Cinnamomum camphora</i>	低木	1	0.1
クリ	<i>Castanea crenata</i>	低木	1	0.1
コナラ	<i>Quercus serrata</i>	低木	1	0.1
サンショウ	<i>Zanthoxylum piperitum</i>	低木	1	0.1
ナンテン	<i>Nandina domestica</i>	低木	1	0.1
樹木合計個体数			1485	100.0

表4に2010年と2011年の春における植物の生育が確認された階層数と、全プロットに占める割合を層ごとに示す。本調査地では2010年の冬の大雪のため、多くの樹木に先折れや枝折れの被害が出た。特に高木層に到達する樹木の生育していたプロットは、2010年と2011年の春を比較すると、27ヶ所から22ヶ所に減少した。また、樹木が亜高木まで到達していたプロットは50ヶ所から45ヶ所に減少したが、高木層よりも生育プロット数は多かった。低木層や草本層はほとんど減少がみられなかった。

表4 植物が確認されたプロット数と総プロット数に占める割合。

	高木層		亜高木層		低木層		草本層	
	プロット数	%	プロット数	%	プロット数	%	プロット数	%
2010年春	27	50.0	50	92.6	54	100.0	52	96.3
2011年春	22	40.7	45	83.3	54	100.0	54	100.0

2010年と2011年のそれぞれの年で春と秋に季節を分け、FLDを説明変数、鳥散布種子数を目的変数として単回帰分析を行った。2010年秋で正の相関、2011年春でも正の相関が5%水準で認められたが ($P = 0.0447$, $P = 0.0313$)、いずれも決定係数 R^2 は0.0753と0.0860となり、FLDと鳥散布種子数の関係性は8%と9%しか説明されなかった。2010年春と2011年秋では5%水準で有意性は認められなかった ($P = 0.2218$, $P = 0.4652$)。

表5に高木層の密度、亜高木層の密度、低木層の密度、草本層の密度、自然落下種子数を説明変数、鳥散布種子数を目的変数とし、重回帰分析を行った結果を示す。2010年春では決定係数 R^2 は0.7881 ($P < 0.0001$) となり、自然落下種子数 ($P < 0.0001$) と高木層の密度 ($P = 0.0133$) で有意な正の相関が認められた。2011年春においても、決定係数 R^2 は0.4541 ($P < 0.0001$) であったが、亜高木層の密度 ($P < 0.0001$) と自然落下種子数 ($P = 0.0036$) で正の相関、高木層の密度 ($P = 0.0419$) に負の相関が認められた。

一方で、2010年秋と2011年秋では、それぞれ自然落下種子数で有意な正の相関が認められたが ($P = 0.0018$, $P < 0.0001$)、決定係数 R^2 と全体の P 値はそれぞれ0.2046, $P = 0.0062$ と0.3627, $P < 0.0001$ であり、全体としては20%と36%しか説明されなかった。また、2010年の春において高木層まで植物が確認された27ヶ所のうち、18ヶ所で鳥散布種子が確認された。これは高木層まで植物が確認された場所の66.7%を占めていた。

表5 それぞれの階層の密度および自然落下種子数と鳥散布種子数の関係。

	標準偏回帰係数	自由度調整 R^2	P
2010年 春			
高木層密度	0.1755	0.7881	< 0.0001
亜高木層密度	-0.0425		0.5702
低木層密度	-0.0018		0.9791
草本層密度	0.0051		0.9389
自然落下種子数	0.8815		< 0.0001
2010年 秋			
高木層密度	0.1029	0.2046	0.0062
亜高木層密度	0.1776		0.1880
低木層密度	0.0577		0.6661
草本層密度	0.0623		0.6478
自然落下種子数	0.4336		0.0018
2011年 春			
高木層密度	-0.2376	0.4541	< 0.0001
亜高木層密度	0.5579		< 0.0001
低木層密度	-0.0023		0.9837
草本層密度	-0.0287		0.7940
自然落下種子数	0.3300		0.0036
2011年 秋			
高木層密度	0.2507	0.3627	< 0.0001
亜高木層密度	-0.0529		0.6848
低木層密度	0.0266		0.8249
草本層密度	-0.2052		0.0916
自然落下種子数	0.5970		< 0.0001

IV. 考 察

1. 季節による種子散布者の違い

本調査地で採餌行動を確認した種は、春ではヒヨドリとムクドリ、秋はヒヨドリ、ツグミ、コゲラ、シロハラであり、1年を通して最も確認頻度の高かったのはヒヨドリだった(表2)。種子散布の多くは秋から冬にみられる果実食の鳥類によるものである(Noma and Yumoto 1997)。中でもヒヨドリは山地から平野にかけて広く生息し、果実消費量も多いので重要な被食型の種子散布者である(福井 1993)。本調査地でも同様の結果を示したことから、ヒヨドリが種子散布者として最も貢献していることが示唆された。ツグミやシロハラは冬鳥として2010年には確認されたが、2011年には確認されなかった(表2)。2011年11月の鳥散布種子数が2010年の同時期と比べて少なかったのは、ツグミやシロハラといった散布者がみられなかったことが原因の1つといえる。このためツグミやシロハラといった冬鳥の種子散布者としての貢献度は、年によって異なると考えられる。

春に観察されたヒヨドリとムクドリは主に亜高木層と高木層を利用して(図5)。ヒヨドリは主に亜高木層以上を利用する種である(葉山 1994; 岡崎ほか 2006)。ムクドリは一般に芝などのオー

プンスペースを好む種であるが、繁殖期においては高木層も利用する（岡崎ほか 2006）。すなわちムクドリは、森林内においては果実の採餌や昆虫の捕食のため亜高木層や高木層を利用する可能性がある。したがって春においてはヒヨドリとムクドリにとって、亜高木層や高木層の密度が重要と考えられる。秋に観察されたヒヨドリとツグミは主に亜高木層以上を利用してはいたが、ヒヨドリは春に比べ秋における草本層や低木層の利用割合が増加する傾向がみられた（図 5, 図 6）。シロハラは低木層、亜高木層、高木層で確認され、コゲラは枝にとまる時は低木層を利用してはいた（図 6）。しかし、コゲラは階層に関係なく主幹を垂直に草本層から高木層まで移動する様子が多く確認された。これらのことから、秋に採餌行動を確認した 4 種は草本層から高木層までのすべての階層で出現していたため、秋では春と比べて、特定の階層による影響は少ないと推察される。

2. 季節による種子分布パターンの違い

鳥散布種子が集中する場所は、春では 2010 年と 2011 年でほとんど同じであったが、秋では年によってほとんどの場所で異なっていた（図 3, 図 4）。鳥散布型の種子は、ある特定の場所に集中的に落下する傾向がある（真鍋ほか 1993; 中西 1994）。鳥散布種子数が多くなる場所として、真鍋ほか（1993）や Kominami et al.（1998）は同種・他種ともに結実木の樹冠下を挙げている。結実木のような餌資源のある場所は鳥類が訪れる頻度が高いため、その場所に散布される種子数も多くなることが予想される。本研究の結果からも、自然落下種子数の多い場所で特に鳥散布種子数が多くなる関係性がどの季節においてもみられた（表 5）。

春に比べて結実種が多い秋には、様々な場所で自然落下種子が確認され（図 4）、自然落下種子数の多い場所で鳥散布種子数が多くなる傾向がみられた（表 5）。2010 年と 2011 年を比較すると、鳥散布種子数が多かった上位 10 ヶ所の分布が異なっていた（図 4）。2011 年は 2010 年に比べ全体的に採取された種子数が減少したが、中でもイボタノキの採取種子数の違いが顕著であった（表 1）。イボタノキは 10 月頃から熟し始める種である（叶内 2006）が、2011 年には 11 月でもほとんど成熟した果実が採取されなかった。2010 年はイボタノキの密度が高い H～L ラインにおいて鳥類の訪れる頻度が高くなり、鳥散布種子が集中したと考えられる。結実種が複数存在する場合は、特定の植物種の

結実状況が鳥散布種子の分布に影響すると考えられる。

春においては 2010 年と 2011 年の両年で鳥散布種子数が多かった E- i, F- iii, G- ii は樹冠が大きく、結実量の多いヤマザクラの樹冠下であった（図 3）。B- v, C- v, L- i においても、センダンやハゼノキの自然落下種子が採取されたが、鳥散布種子は採取されなかった（図 3）。したがって、春において餌資源として誘引効果をもつと考えられるのはヤマザクラのみといえる。しかし、ヤマザクラの自然落下種子が採取されなかった場所でも鳥散布種子数が多かった場所があった（図 3）。例えば 2010 年の C- ii と F- ii では周辺で結実個体が確認されなかったが、この時期の中では 2 番目と 5 番目に鳥散布種子数が多かった（図 3）。また、2011 年の I- v や J- iv においても結実個体は確認できなかったが、比較的鳥散布種子が多く確認された（図 3）。

これらのことから、季節ごとの結実個体の生育分布の違いが鳥散布種子の集中分布に最も影響を与えると考えられる。しかし春においては、結実個体のない場所でも鳥散布種子が集中する場所がみられたため、結実個体とは別の要因が鳥類の行動に影響したと考えられる。

3. 森林構造が種子散布者に与える影響

2010 年秋と 2011 年春において、決定係数 R^2 は低い値を示したが、FLD と鳥散布種子数に正の相関が認められた。FLD は林内のニッチの多さを絶対葉量も考慮して把握した指数である（由井 1988）。FLD の値が高い場所は階層の多様度が高いので、多くの鳥類が利用する可能性があり、鳥類による種子散布数も増加すると考えられる。しかし、種子散布者となる鳥類がよく利用する階層の密度を考慮することが重要である。FLD はどの階層が重要かは表すことができない（由井 1988）ため、各層の密度に基づいた解析を行った。

重回帰分析の結果、自然落下種子数以外にも、2010 年春において高木層の密度が高い場所で鳥散布種子数が多くなる正の相関が認められた（表 5）。春はヒヨドリとムクドリの繁殖期に相当する（羽田・小林 1967; 浅川・斎藤 2006）。繁殖期の鳥類はなわばりの主張や、ペアとなる相手呼び寄せるために周囲より高い場所や目立つ場所をソングポストとして利用することがある（葉山ほか 1996）。ムクドリはソングポストをもたないが、ヒヨドリは繁殖期の早朝に梢の上などの見晴らしの良いと

ころをソングポストとして利用する（山口・斎藤 2009）。したがって、繁殖期のヒヨドリはソングポストになり得る高木のある場所を好むと考えられる。このことから、高木のある場所で鳥散布種子が集中したと考えられる。また、2011年の春においては亜高木層の密度は鳥散布種子数に正に作用する傾向がみられ、高木層の密度は鳥散布種子数に負に作用する傾向がみられた（表5）。亜高木層の密度が高い場所のうち、E-iとF-iiの2ヶ所はヤマザクラの結実木のある場所だった。この2ヶ所のヤマザクラの樹高は亜高木層までしかなく、枝葉は主に亜高木層に存在していた。したがって、この2ヶ所の影響が強く反映された結果と考えられるが、ヤマザクラ樹冠下でない場所でも鳥散布種子が集中する傾向があった（図4）。2011年は大雪によって、ソングポストとして重要な高木層まで到達していた樹木が減少した（表4）ため、相対的に亜高木の重要度が高まったと考えられる。

これらのことから鳥類の繁殖期にあたる春には、結実個体の分布に加えて、階層構造の違いが鳥類の行動に影響をおよぼすことが示唆される。

謝 辞

本研究をすすめるにあたり、野外調査にご協力いただいた鳥取大学農学部森林生態系管理学研究室の大学院生および学生の皆様に深く感謝いたします。また、原稿のご校閲を賜った方々に厚く御礼申し上げます。

引用文献

- 浅川真理・斎藤隆史（2006）ムクドリの繁殖個体群構成。山階鳥類学雑誌，38: 1-13.
- 福井晶子（1993）被食種子散布における動植物の相互関係ヒヨドリによる種子散布。「動物と植物の利用しあう関係」（鷺谷いずみ・大串隆之編），222-235. 平凡社，東京。
- 羽田健三・小林健夫（1967）ヒヨドリの生活史に関する研究1. 繁殖生活（1965，'66年度）。山科鳥類研究所研究報告，5: 61-71.
- 葉山嘉一（1985）都市内緑地における鳥類と植生の関係に関する研究—東京都世田谷区等々力緑地を事例として—。応用植物社会学研究，14: 19-34.
- 葉山嘉一（1994）都市緑地における鳥類の生息特性に関する研究。造園雑誌，57: 229-234.
- 葉山嘉一・高橋理喜男・勝野武彦（1996）都立東大和公園における植生と鳥類の生息特性に関する研究。ランドスケープ研究，59: 89-92.
- 日野輝明（2004）鳥たちの森，東海大学出版会。神奈川。
- 平田令子・畑邦彦・曾根晃一（2009）果実食性鳥類の糞の分析と針葉樹人工林への種子散布。日本鳥学会誌，58: 187-191.
- Hoppes, W.G (1988) Seedfall pattern of several species of bird-dispersed plants in an Illinois woodland. Ecology, 69: 320-329.
- 一ノ瀬友博（2006）大阪市中心部の街路樹と越冬期の鳥類の出現状況の関係。ランドスケープ研究，69: 537-540.
- 石田 健（1987）植生断面図によって評価した森林の間構造と鳥類の多様性。東京大学農学部演習林報告，76: 267-278.
- 亀山 章（2003）生態ネットワークの形成と道路環境。国際交通安全学会誌，28: 229-235.
- 叶内拓哉（2006）野鳥と木の実ハンドブック，分一総合出版，東京。
- 唐沢孝一（1978）都市における果実食鳥の食性と種子散布に関する研究。日本鳥学会誌，27: 1-20.
- 加藤和弘（1996）都市緑地内の樹林地における越冬期の鳥類と植生の構造の関係。ランドスケープ研究，59: 77-80.
- 小池伸介（2003）日本ツキノワグマ (*Ursus thibetanus japonicus*) の種子散布者の可能性。野生生物保護，8: 19-30.
- 小南陽亮（1992）果実食鳥による種子散布の機構とその働き。生物科学，44: 65-72.
- Kominami, Y., Tanouchi, H. and Sato, T (1998) Spatial pattern of bird-dispersed seed rain of *Daphniphyllum macropodum* in an evergreen broad-leaved forest. Journal of sustainable forestry, 6: 187-201.
- MacArthur, R.H and MacArthur, J.W (1961) On bird species diversity, Ecology, 42: 594-598.
- 真鍋 徹・山本進一・千葉喬三（1993）コナラ二次林におけるヒサカキ (*Eurya japonica*) の種子散布特性。日本緑化工学会誌，18: 154-161.
- Masaki, T., Kominami, Y. and Nakashizuka T. (1994) Spatial and seasonal patterns of seed dissemination of *Cornus controversa* in a temperate forest. Ecology, 75: 1903-1910.
- McDonnell, M.J. and Stiles, E.W (1983) The structural Complexity of Old Field Vegetation and Recruitment of Bird-Dispersal Plant Species.

- Oecologia, 56: 109-116.
- Moermond, T.C. and Denslow, J.S (1983) Fruit choice in neotropical birds: effects of fruit type and accessibility on selectivity. *The Journal of Animal Ecology*, 52: 407-420.
- 中西弘樹 (1994) 種子はひろがる. 平凡社, 東京.
- Nakanishi Hiroki (1996) Fruit color and fruit size of bird-disseminated plants in Japan. *Vegetatio*, 123: 207-218.
- 野間直彦 (1997) 種子散布をめぐる植物と鳥類・哺乳類の共生関係—屋久島での研究から—. *霊長類研究*, 13: 137-147.
- Noma, N and Yumoto, T (1997) Fruiting phenology of animal-dispersed plants in response to winter migration of frugivores in a warm temperate forest on Yakushima Island. *Ecological Research*, 12: 119-129.
- 岡崎樹里・秋山幸也・加藤和弘 (2006) 都市緑地における樹林地の構造と鳥類の利用について. *ランドスケープ研究*, 69: 519-522.
- 大串隆之 (1992) 個体群から種間関係へ. 「地球共生系とは何か」(東正彦・安部琢哉編), 200-217. 平凡社, 東京.
- 大井次三郎 (1978) 改訂増補新版「日本植物誌 顕花篇」, 至文堂, 東京.
- 大谷達也 (2005) 液果の種子散布者としての中型哺乳類の特性—おもにニホンザルを例として—. *名古屋大学森林科学研究*, 24: 7-43.
- 鳥取大学演習林報告 (2002) 鳥取大学農学部附属演習林第6次管理計画書.
- 上田恵介 (1992) 意外な鳥の意外な好み—目立たない“堅果”を誰が食べる?—. *生物科学*, 44: 81-88.
- 山口恭弘・斎藤昌幸 (2009) 茨城県南部におけるヒヨドリの営巣密度予測と環境利用. *日本鳥学会誌*, 58: 179-186.
- 由井正敏 (1988) 森に棲む野鳥の生態学. 創文, 東京.