

針葉樹人工林におけるカラ類 2 種の繁殖生態と餌資源利用様式

Breeding ecology and resource utilization patterns of
two *Parus* species in coniferous plantations

水谷瑞希

Mizuki MIZUTANI

目次

第1章 序論		5-3-1. 繁殖つがい数と種構成	121
1-1. 本研究の背景	97	5-3-2. 繁殖特性と繁殖成功率	121
1-2. 本研究の意義と目的	97	5-3-3. 繁殖期における落下虫糞量	121
第2章 調査地と材料		5-4. 考察	125
2-1. 調査地の概要	98	5-4-1. 針葉樹人工林におけるカラ類2種の繁殖特性の特徴	125
2-1-1. 調査区の設定	99	5-4-2. 鱗翅目・膜翅目幼虫現存量の違いがカラ類2種の繁殖特性に及ぼす影響	125
2-1-2. 植生	100	5-4-3. カラ類2種の繁殖形質と各植生における鱗翅目・膜翅目幼虫の発生消長	126
2-1-3. 鳥類相	103	第6章 針葉樹人工林におけるカラ類2種の育雛餌と餌供給	
2-2. 調査地の主要構成樹種と調査対象鳥種の概要	103	6-1. 緒言	127
2-2-1. スギ	103	6-2. 材料と方法	128
2-2-2. カラマツ	104	6-2-1. 調査区の概要	128
2-2-3. シジュウカラ	104	6-2-2. 育雛餌の種構成	128
2-2-4. ヤマガラ	104	6-2-3. 給餌頻度と餌供給量	128
6-2-4. 主要な育雛餌のカロリー含有率	128	6-3. 結果	128
第3章 落下虫糞量による鱗翅目・膜翅目幼虫資源量の植生間比較と、その補正方法の検討		6-3-1. カラ類2種の育雛餌の種構成	128
3-1. 緒言	104	6-3-2. カラ類2種の雛への餌供給量	129
3-2. 材料と方法	105	6-3-3. 主要な育雛餌のカロリー含有率	129
3-2-1. 調査区の概要	105	6-4. 考察	129
3-2-2. 気象データ	105	6-4-1. 針葉樹人工林におけるカラ類2種の育雛餌の特徴	129
3-2-3. 落下虫糞サンプルの収集	105	6-4-2. 針葉樹人工林におけるカラ類2種の給餌特性	130
3-2-4. 落下虫糞サンプルの重量損失量推定	105	第7章 針葉樹人工林におけるカラ類2種の採餌生態	
3-2-5. 各植生における落下虫糞量の推定	106	7-1. 緒言	132
3-3. 結果	106	7-2. 材料と方法	133
3-3-1. 降水量と落下虫糞の重量損失率との相関	106	7-2-1. 調査区の概要	133
3-3-2. 各植生における落下虫糞量	107	7-2-2. カラ類2種の採餌場所	133
3-4. 考察	108	7-2-3. カラ類2種の育雛餌の種構成と体サイズ分布構造	133
3-4-1. 落下虫糞重量損失量補正モデルの有用性	108	7-2-4. 各採餌場所における餌動物の個体数と体サイズ分布構造	133
3-4-2. 落下虫糞量の植生間比較	110	7-3. 結果	133
第4章 直接サンプリングによる節足動物群集特性の植生間比較		7-3-1. カラ類2種の採餌場所	133
4-1. 緒言	111	7-3-2. カラ類2種の育雛餌の種構成と体サイズ分布構造	134
4-2. 材料と方法	111	7-3-3. 各採餌場所における餌動物の個体数と体サイズ分布構造	136
4-2-1. 調査区の概要	111	7-4. 考察	137
4-2-2. サンプルの採集	111	7-4-1. カラ類2種の育雛餌選択における餌動物サイズの選好性	137
4-2-3. 節足動物の体サイズの推定	112	7-4-2. 各採餌場所における餌動物の特性とカラ類2種の採餌場所選択	139
4-2-4. 解析方法	112	第8章 総合考察	
4-3. 結果	112	8-1. 緒言	140
4-3-1. 節足動物全体の個体数と現存量	112	8-2. 針葉樹人工林におけるカラ類2種の繁殖生態	140
4-3-2. 各植生における節足動物群集の種構成と体サイズ分布構造	112	8-3. 針葉樹人工林におけるカラ類2種の採餌生態	141
4-3-3. 節足動物群集の種構成と体サイズ分布の植生間類似度	117	8-4. 本研究の意義と応用—とくに生物多様性に配慮した針葉樹人工林の管理に向けて	142
4-4. 考察	117	謝辞	143
4-4-1. 節足動物サンプリング方法の検討	117	引用文献	143
4-4-2. 主要な節足動物分類群の鳥類の餌資源としての利用可能性	118	摘要	147
4-4-3. 節足動物群集特性の植生間比較	119	Summary	149
第5章 針葉樹人工林におけるカラ類2種の繁殖特性		写真	151
5-1. 緒言	120		
5-2. 材料と方法	120		
5-2-1. 調査区の概要	120		
5-2-2. 調査用巣箱の概要	120		
5-2-3. カラ類2種の繁殖特性	120		
5-2-4. カラ類繁殖期における鱗翅目・膜翅目幼虫現存量	121		
5-3. 結果	121		

水谷瑞希：名古屋大学大学院生命農学研究科 森林保護学研究室（現：福井県自然保護センター）

Mizuki MIZUTANI : Laboratory of Forest Protection, Graduate School of Bioagricultural Sciences, Nagoya University, Nagoya 464-8601, Japan.

Present address : Fukui Prefectural Nature Conservation Center, Ohno 912-0131, Japan.

（受理：2002年11月30日）

第 1 章 序 論

1-1. 本研究の背景

森林面積の減少, 地球の温暖化, 酸性雨など, 地球規模での環境変化により地球環境の持続可能性に対する懸念が生じた結果, 環境問題に関する取り組みが世界の趨勢となる中で, その重要な側面のひとつである生物多様性の保全が注目を集めるようになってきた。林業もこの情勢とは無関係ではなく, たとえば温帯林の 90% を占めるアメリカ, カナダ, ロシア, 日本など 12 カ国によって合意された「温帯林等の保全と持続可能な管理の基準・指標 (モンリオール・プロセス)」においても, 持続可能な森林管理の要素として様々な段階における多様性 (生態系の多様性, 種の多様性, 遺伝的多様性) の重要性が盛り込まれている。

日本は国土面積の 67% に相当する 2.5×10^8 km² の森林面積を有しており, 森林率で比較した場合, フィンランド, スウェーデン, ブラジル, マレーシア, インドネシアなどと並ぶ世界有数の森林国である (林野庁 2000)。18 世紀のヨーロッパに端を発した産業革命以降, 多くの国の森林面積が開発や過剰な利用により減少している中で, 日本では林政や自然保護にかかる種々の施策が講じられたことなどにより, 森林面積はほぼ横ばい状況で維持されてきた。しかしその植生は, 戦後の急激な木材需要の増加に対応するための拡大造林政策により大きく変化してきた。過去 50 年間に, 日本の森林面積の 20% が天然生林から針葉樹人工林に転換された結果 (林野弘済会 1964), 1996 年時点の針葉樹人工林の面積は 1.0×10^8 km² になった (林野庁 2001)。現在では, 針葉樹人工林は森林面積の約 40% を占める, 日本における主要な森林タイプとなっている。従来, 大部分の針葉樹人工林は木材生産の保続を重視した森林管理が行われてきたが, 先に挙げたような背景から, これらの森林においても生物多様性の保全に配慮した取り扱いが求められるようになってきている。今日, 針葉樹人工林における林業経営と野生生物の共存が可能な森林管理手法の策定は緊急の課題と言える。

森林の針葉樹人工林化は, 森林に依存して生息する野生動物に様々な影響を及ぼすことが知られている。たとえば哺乳類については, 針葉樹人工林化は群集多様性の減少 (Saitoh and Nakatsu 1997) や大型獣類の個体群変動に影響を及ぼす (Maruyama and Tokida 1996) ことなどが報告されている。

鳥類に関しては, 針葉樹人工林化は鳥類相の豊かさや個体数の減少を招くことが知られている (e.g. 由井 1988)。一般に, 針葉樹人工林における鳥類の種多様性が天然生林より劣ることは, 国内外において数多く報告されている (e.g. 藤巻 1970; Moss 1978; 小林・藤巻 1985; Ohno and Ishida 1997)。鳥類の種多様性は, 森林の樹種構成や階層構造が複雑であるほど高いことが知られている (MacArthur and MacArthur 1961; Hino 1985)。このことから, 針葉樹人工林の森林構造の単純性が, 針葉樹人工林における鳥

類群集の種多様性が低いことの大きな要因と考えられている (由井 1988)。一方, 針葉樹人工林においては鳥類の餌資源である堅果, 漿果, 節足動物などが落葉広葉樹林と比較して少ない場合が多いが, このことは針葉樹人工林における鳥類の種多様性だけでなく, 個体数にも直接影響する要因である (von Haartman 1971; 由井 1988)。以上のような針葉樹人工林化が鳥類群集に及ぼす影響に関する知見が得られている一方で, 個々の鳥種がどのようにこの急激な変化に適応しているかについての知見はまだ少ない。

1-2. 本研究の意義と目的

シジュウカラ科鳥類 (Paridae; 以下, カラ類) は北半球に広く分布する代表的な森林性鳥類であり, 鳥類の中でもおそらくもっともよく研究されてきた分類群のひとつである (Perrins 1979)。中でもシジュウカラ (*Parus major*) やアオガラ (*P. caeruleus*) といった樹洞営巣性カラ類の繁殖生態は, その調査の容易性から生態学的研究の材料として多く用いられてきた。このため様々な生息地におけるカラ類の繁殖生態に関する知見が蓄積されている。

カラ類は繁殖期においてはほぼ完全な昆虫食性鳥類であり, その大部分を鱗翅目・膜翅目幼虫 (caterpillar) に依存していることが知られている (e.g. Betts 1955; Perrins 1979)。鳥類の繁殖には, 大量の餌が必要になる。たとえばシジュウカラの場合, 一腹雛数が 8 羽の巣では, 孵化から巣立ちまでの 17 日間に約 4000 回の給餌で, 計 90 g dry wt の餌が運ばれる (Royama 1966)。体長 20 mm, 体幅 3 mm の鱗翅目・膜翅目幼虫 (18 mg dry wt; 由井 1988) に換算すると, 1 つがいが雛に運ぶ鱗翅目・膜翅目幼虫の個体数は, 約 5000 頭にもなる。このように, 短期間に大量の餌資源を必要とするために, カラ類の繁殖特性 (breeding traits) や繁殖成功率 (breeding performance) は生息地における鱗翅目・膜翅目幼虫の資源量の影響を強く受ける (e.g. Lack 1966; 浦本 1966)。

シジュウカラやアオガラの繁殖にもっとも適した生息地は, カラ類の繁殖期における鱗翅目・膜翅目幼虫の資源量が比較的多い落葉広葉樹林であると考えられている。Lack と Gibb らが 1947 年に開始したヨーロッパナラ (*Quercus robur*) が優占するイギリス Wytham Woods におけるシジュウカラとアオガラの繁殖生態に関する一連の長期的研究 (e.g. Lack 1966; Perrins 1979) は, カラ類の繁殖形質が落葉広葉樹林における餌資源の発生消長に対して適応的であることを示している (Perrins 1991)。落葉広葉樹林においては, 鱗翅目・膜翅目幼虫の資源量が少ない生息地 (針葉樹人工林, 照葉樹林, 都市公園など) と比較して, 繁殖密度が高く, 一腹卵数が多く, 雛は大きく成長し, 巣立ち成功率も高いことから, 最終的な繁殖成功率は高い (e.g. Lack 1966; 浦本 1966)。

逆に, カラ類の繁殖期における鱗翅目・膜翅目幼虫の資源量が少ない生息地においては, カラ類の繁殖は餌資源の不足から様々な負の影響を受ける。ヨーロッパアカマツ

(*Pinus sylvestris*) 林やヨーロッパクロマツ (*Pinus nigra*) 林における鱗翅目・膜翅目幼虫の発生消長パターンは落葉広葉樹林と異なっており、とくにカラ類の繁殖期における鱗翅目・膜翅目幼虫の資源量は少ない (Gibb and Betts 1963)。ヨーロッパアカマツ林では、Wytham Woods と比較してシジュウカラの繁殖密度は 1/4-1/8 程度であり、育雛期間中における雛の死亡率も 38% と高いことが報告されている (Lack 1958)。また、ヨーロッパクロマツ林においてもヨーロッパアカマツ林と同様、シジュウカラの繁殖密度と巣立ち成功率は低く、さらに一腹卵数 (9.1 個) も Wytham Woods (9.8 個) よりも少なかった。これらの森林においては、シジュウカラだけでなくアオガラの繁殖特性においても同様の傾向が認められている。鱗翅目・膜翅目幼虫資源量の不足は、カラ類の育雛餌にも影響を及ぼす。Wytham Woods におけるシジュウカラの育雛餌の 64% が鱗翅目・膜翅目幼虫であった (Betts 1955) のに対し、マツ林における鱗翅目・膜翅目幼虫の占有率はヨーロッパアカマツ林で 47%、ヨーロッパクロマツ林で 53% と低く、かわりにクモが多く用いられていた (Gibb and Betts 1963)。またオランダでも、ヨーロッパナラ林におけるシジュウカラの巣立ち雛数が 9.0 羽であったのに対し、ヨーロッパアカマツ林におけるシジュウカラは、繁殖の様々な段階において餌資源量の制限を受けた結果、平均 6.5 羽の雛しか巣立たせることができなかったことが報告されている (van Balen 1973)。

地中海地方の照葉樹林もマツ林と同様、カラ類の繁殖期における鱗翅目・膜翅目幼虫の資源量は比較的少ない (Blondel and Dias 1994)。コルシカ島のセイヨウヒイラギ (*Quercus ilex*) を主体とする照葉樹林に生息するアオガラは、フランス本土の落葉広葉樹林に生息する個体群と比較して、繁殖開始時期が遅く、一腹卵数が少なく、2 回目の繁殖を行わないといった特徴を持つが、これは少ない餌資源に対する適応の結果、獲得された形質であると考えられている (Blondel *et al.* 1991)。一方、日本の照葉樹林においては、鱗翅目・膜翅目幼虫資源が豊富に存在するため (関 1998)、シジュウカラの繁殖成績において餌資源量の不足による負の影響は認められない (Eguchi 1980b; 関 1998)。

都市にある庭園や公園には、森林と比較して樹木が少ないため、樹上に生息する鱗翅目・膜翅目幼虫の現存量も少ない。このような環境においては、シジュウカラ、アオガラとも一腹卵数は少なくなり、育雛期間中における雛の死亡率も 31-44% と高い (Perrins 1965)。また Cowie and Hinsley (1987) も、庭園や公園に営巣したシジュウカラとアオガラの雛の 38% が巣立ち前に餓死したことを報告している。

以上のように様々な生息地における知見が得られており、かつ生息地における餌資源量の影響を受けやすい点で、カラ類の繁殖生態は生息環境の違いが鳥類の生態に及ぼす影響を評価する際に適した材料である。

日本においてもヨーロッパと同様、落葉広葉樹林においては鳥類の繁殖期における鱗翅目・膜翅目幼虫資源量は多いが、針葉樹人工林においてはその資源量は樹種によって大きく異なる。針葉樹人工林面積の 88.6% を占めるスギ、ヒノキといった常緑針葉樹林では、特定の害虫が大発生しているような場合を除けば、鱗翅目・膜翅目幼虫の現存量は一般に少ない (由井 1988; 古野 1994; Mizutani and Hiji 2001)。一方、落葉針葉樹であるカラマツでは、通常の密度レベルであっても鱗翅目・膜翅目幼虫の現存量が比較的多い (由井 1988; Mizutani and Hiji 2001) ことから、カラ類にとっては好適な採餌場所と考えられている (由井 1970)。また、鱗翅目・膜翅目幼虫の現存量だけでなく、潜在的な餌資源と考えられる他の節足動物の生息密度や種構成も針葉樹樹種間で異なっている (Hiji *et al.* 2001; Mizutani and Hiji 2002)。以上のように、カラ類にとっての量的・質的な餌環境が針葉樹樹種間で異なることは、カラ類の繁殖にかかわる様々な生態的特性に異なる影響を及ぼす可能性を示唆している。

そこで本研究では、タイプが異なる 2 種類の針葉樹人工林におけるカラ類の繁殖生態を、餌環境との関連に注目して明らかにすることを目的として、様々な調査を行った (表 1-1)。本研究における研究内容と本論文の構成は、以下の通りである。

まず、カラ類の主要な餌資源である鱗翅目・膜翅目幼虫現存量の指標となる落下虫糞量を調査地の各植生において測定した (第 3 章)。また、降雨による落下虫糞の重量減少量の補正方法についても検討を行った。また、鱗翅目・膜翅目幼虫以外の節足動物を含む餌資源量を評価するため、各植生区分において直接サンプリングにより節足動物を採集した (第 4 章)。針葉樹人工林におけるシジュウカラとヤマガラの繁殖生態について、繁殖特性 (第 5 章) と給餌生態 (第 6 章) の両面から明らかにし、鱗翅目・膜翅目幼虫資源量との関連から検討を行った。第 7 章では針葉樹人工林におけるカラ類の採餌生態について、餌環境の量的・質的な違いとしての節足動物の個体数や体サイズ分布に着目し、植生区分間でのそれらの違いがカラ類 2 種の餌動物の体サイズ選好性を通してカラ類 2 種の採餌生態に影響を及ぼす可能性について論じた。最後に、本研究によって得られた結果を統合し、カラ類 2 種の繁殖生態と採餌生態について、針葉樹人工林環境への適応 (adaptation) と順応 (accommodation) という観点から検討した (第 8 章)。

第 2 章 調査地と材料

2-1. 調査地の概要

本研究におけるすべての調査は、名古屋大学大学院生命農学研究科附属演習林 (以下、演習林と略す; 図 2-1) 内に設定した調査区および調査プロットにおいて行った。演習林は北緯 35°11', 東経 137°33' に位置し、標高は 920-1230 m である。演習林の年平均気温は 8.3°C、年間降水量は 2312

表1-1. 本研究における調査の概要

調査区	CJ区					LK区				
	≥2m			<2m		≥2m			<2m	
地上高	スギ	カラマツ	落葉広葉樹	その他	下層植生	スギ	カラマツ	落葉広葉樹	その他	下層植生
植生区分(採餌場所)										
植生面積割合 (%)	45.1	0	11.4	43.5	—	1.8	57.3	8.0	33.0	—
第2章										
植生調査	a	—	a	—	—	—	a	b	—	—
第3章										
落下虫糞の重量減少率の推定	a	—	a	—	—	—	a	b	—	—
落下虫糞量の測定	a	—	a	—	—	—	a	b	—	—
第4章										
節足動物の直接サンプリング	a	—	a	—	a ¹	a	—	b	—	b
第5章										
カラ類2種の繁殖特性	←———— c —————→					←———— c —————→				
繁殖期における落下虫糞量 ²	a	—	a	—	—	—	a	b	—	—
第6章										
カラ類2種の育雛餌の種構成	←———— c —————→					←———— c —————→				
カラ類2種の給餌頻度と給餌量	←———— c —————→					←———— c —————→				
第7章										
カラ類2種の採餌場所選択	d	d	d	d	d	d	d	d	d	d
カラ類2種の育雛餌の種構成と体サイズ分布構造 ³	←———— c —————→					←———— c —————→				
各採餌場所における餌動物の個体数と体サイズ分布構造 ⁴	a	—	a	—	a ¹	a	—	b	—	b

a: 該当する植生区分に設定した調査プロットにおいて直接調査を行った。
 b: CJ区と同じ植生区分における調査の結果を使用した。
 c: 調査区全体を調査対象とした。
 d: 植生区分別に調査を行った。
¹: 3植生の下層植生における結果に差がなかったため1つの処理区として扱った。²: 第3章の調査で得られた結果を使用した。³: 第6章の調査と同時に行った。⁴: 第4章の調査で得られた結果を使用した。

mmである(1981-1993年, 1995-1998年平均)。調査を行った5年間(1995-1999年)の気温と降水量を図2-2に示す。演習林は林地の90%が針葉樹人工林化されており, 主要な造林樹種はスギ(*Cryptomeria japonica*), ヒノキ(*Chamaecyparis obtusa*), カラマツ(*Larix kaempferi*), アカマツ(*Pinus densiflora*)であるが, 尾根沿いや沢沿いには天然性の落葉広葉樹林が若干残っている。演習林の森林帯上の位置を, 隣接する自然植生の林分や, 暖かさの指数, 寒さの指数などから判断すると, ブナ, カエデ属, シデ属およびミズナラ(*Quercus crispula*)を主体とする暖温帯中部

の落葉樹林に相当する。

2-1-1. 調査区の設定

演習林内に, スギ優占区(CJ区)とカラマツ優占区(LK区)の2つの調査区を設定した(図2-3)。いずれの調査区も, 優占する針葉樹種人工林が調査区面積の50%を占め, また10%程度の落葉広葉樹林を含んでいる(表2-1)。それ以外の林地は, おもにヒノキ人工林と裸地により占められているが, これらは繁殖期におけるカラ類2種の採餌場所としてほとんど用いられていない(Mizutani and Hiji)

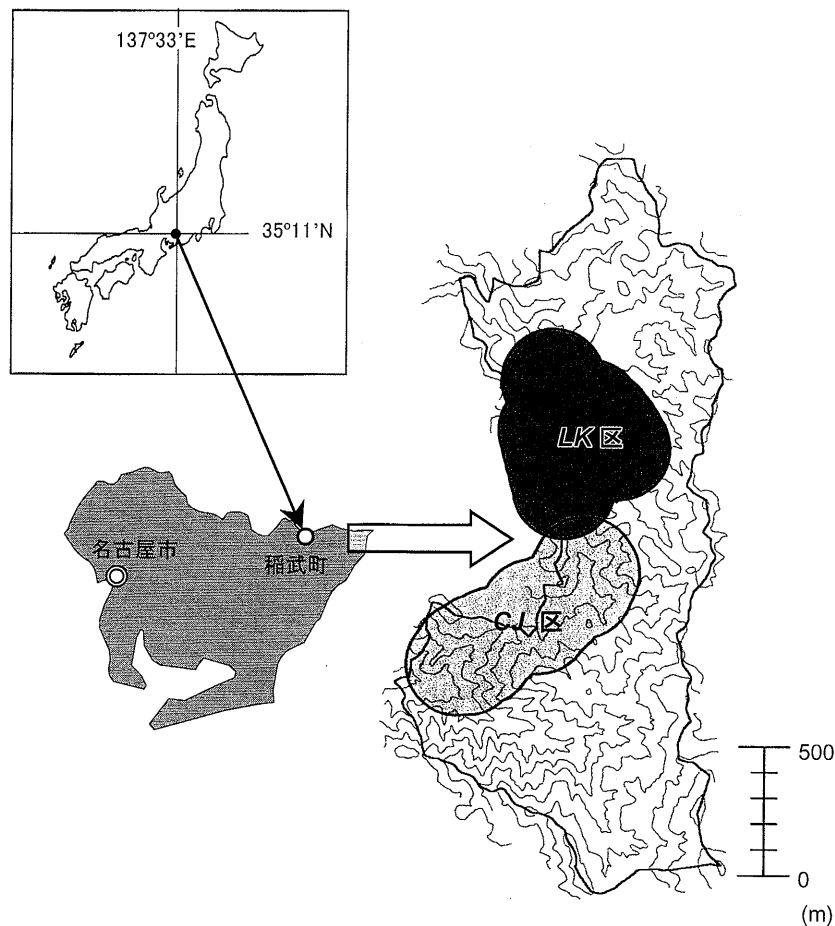


図 2-1. 調査地, 調査区の位置

2002)。

調査区は、カラ類繁殖調査に用いた巣箱から半径 200 m 圏内として定義した。CJ 区, LK 区の面積はそれぞれ 39.7 ha, 38.9 ha である。巣箱から調査区の境界までの距離は、巣箱を利用して繁殖したつがいの最大の行動距離 (180 m) を上回っているため(水谷, 未発表データ), すべてのつがいの行動圏は各調査区内に含まれるとみなすことができる。

2-1-2. 植 生

調査地内における代表的な植生の構造を明らかにするために、1999 年 10 月にスギ, カラマツ, 落葉広葉樹の 3 林分に設定した調査プロットにおいて植生調査を行った。樹高 1.3 m 以上の木本植物について、種名, 胸高直径, 樹高を記録した。

スギ林 (写真 2-1) では、11 種の木本が確認され、高木 (樹高 12 m 以上) の立木密度は 1920 本 ha^{-1} , 低木まで含めると 4520 本 ha^{-1} であった (表 2-2a)。唯一の高木はスギであり、樹高は 17.1 ± 2.4 (mean \pm 1 SD) m で、胸高断面積合計のほとんどを占めていた。低木ではシロモジ (*Lindera*

triloba) が立木密度, 胸高断面積合計の点で大部分を占め、ほかにヤマウルシ (*Rhus trichocarpa*), ムラサキシキブ (*Callicarpa japonica*) など 10 種の木本が出現した。調査を行ったプロットのスギは VIII 齢級 (36-40 年生) である。これは演習林のスギ人工林面積の約 45% を占める、もっとも多い齢級であることから、調査プロットの植生は、演習林のスギ林をよく代表しているといえる。

カラマツ林 (写真 2-2) では、22 種の木本が確認され、高木の立木密度は 1280 本 ha^{-1} , 低木まで含めると 4320 本 ha^{-1} であった (表 2-2b)。高木層では胸高断面積合計の大部分を樹高 16.3 ± 1.4 m のカラマツが占め、ほかにウワミズザクラ (*Prunus grayana*), リョウブ (*Clethra barbinervis*) が出現した。低木としてはシロモジ, ノリウツギ (*Hydrangea paniculata*) が多く、ほかにヤマアジサイ (*Hydrangea serrata*), ウワミズザクラ, コミネカエデ (*Acer micranthum*) など、多くの種類が出現した。調査を行ったプロットのカラマツは VII 齢級 (31-35 年生) であり、これは演習林のカラマツ人工林面積の約 46% を占める。また、VI 齢級 (26-30 年生) カラマツも面積占有率で約 47% を占めていることから、演習林のカラマツ林分の大部分は、

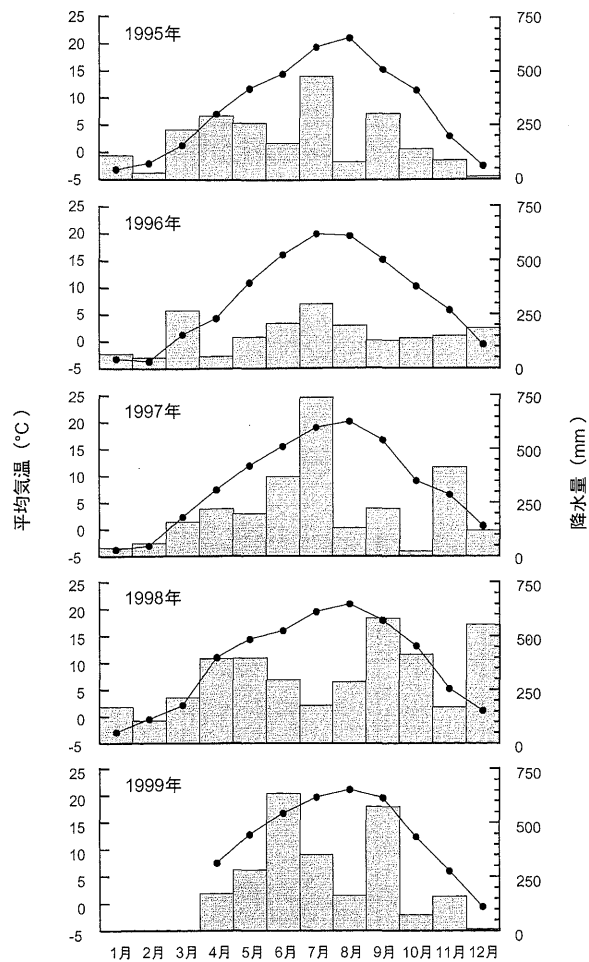


図2-2. 調査期間中(1995-1999年)の月平均気温(折れ線グラフ)および月降水量(縦棒グラフ)

稲武演習林気象観測月報(1995~1999年)より月ヶ平(標高960m)で観測された値を用いて作成した。1999年1~3月は欠測。

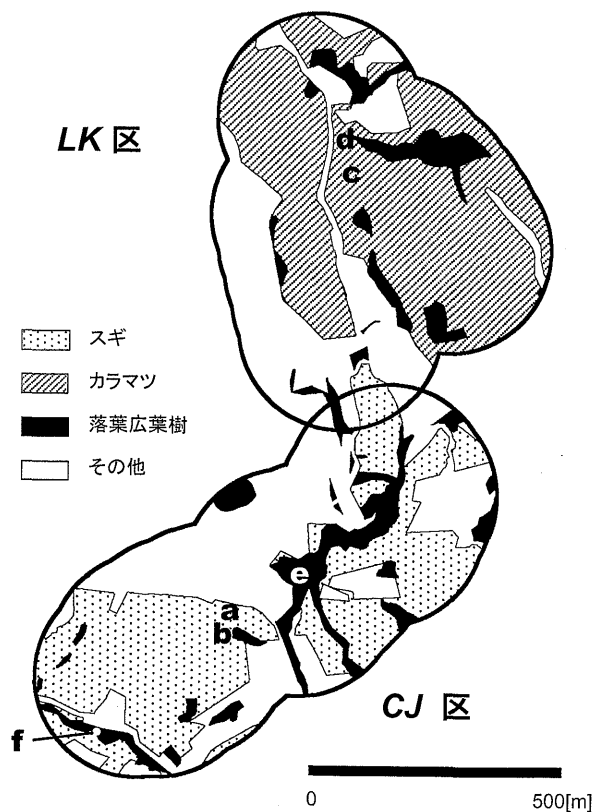


図2-3. 調査区の植生区分と各調査プロット(a-f)の位置

a, スギ(植生調査, 落下虫糞); b, スギ(直接サンプリング); c, カラマツ(植生調査, 落下虫糞); d, カラマツ(直接サンプリング); e, 落葉広葉樹(植生調査, 落下虫糞); f, 落葉広葉樹(直接サンプリング)

表2-1. 調査区の植生面積割合

植生	CJ区		LK区	
	面積 (ha)	(%)	面積 (ha)	(%)
スギ	17.9	45.1	0.7	1.8
カラマツ	0	0	22.3	57.3
落葉広葉樹	4.5	11.4	3.1	8.0
その他	17.3	43.5	12.8	33.0
合計	39.7	100.0	38.9	100.0

表2-2a. スギ林内プロットにおける木本植物の樹種構成, 樹高階級別本数, 立木密度および胸高断面積密度

樹種	樹高(m)階級別本数					合計	立木密度		胸高断面積	
	1.3-2	2-7	7-12	12-17	17<		(no. ha ⁻¹)	(%)	(m ² ha ⁻¹)	(%)
スギ	-	-	1	23	24	48	1920	42.48	59.56	99.48
ミズナラ	1	-	-	-	-	1	40	0.88	0.01	0.01
シロモジ	23	26	-	-	-	49	1960	43.36	0.19	0.32
ウツギ	-	1	-	-	-	1	40	0.88	0.00	0.01
ヤマウルシ	-	4	-	-	-	4	160	3.54	0.09	0.14
トチノキ	1	-	-	-	-	1	40	0.88	0.00	0.00
コシアブラ	1	-	-	-	-	1	40	0.88	0.00	0.00
ハリギリ	-	1	-	-	-	1	40	0.88	0.01	0.01
タンナサワフタギ	1	-	-	-	-	1	40	0.88	0.00	0.00
ムラサキシキブ	1	4	-	-	-	5	200	4.42	0.01	0.02
ガマズミ	1	-	-	-	-	1	40	0.88	0.00	0.01
合計	29	36	1	23	24	113	4520	100	59.87	100

スギ林内プロット (25×10m; 図2-2の a 地点) に出現した樹高1.3m 以上のすべての木本を記録した。—は該当する樹高階級の本数が存在しなかったことを示す。

表2-2b. カラマツ林内プロットにおける木本植物の樹種構成, 樹高階級別本数, 立木密度および胸高断面積密度

樹種	樹高(m)階級別本数					合計	立木密度		胸高断面積	
	1.3-2	2-7	7-12	12-17	17<		(no. ha ⁻¹)	(%)	(m ² ha ⁻¹)	(%)
カラマツ	-	-	-	23	7	30	1200	27.78	33.83	95.21
サウグルミ	-	1	-	-	-	1	40	0.93	0.05	0.15
オノエヤナギ	-	1	-	-	-	1	40	0.93	0.00	0.01
クリ	2	-	-	-	-	2	80	1.85	0.00	0.00
クロモジ	1	-	-	-	-	1	40	0.93	0.00	0.00
アブラチャン	2	1	-	-	-	3	120	2.78	0.01	0.02
シロモジ	11	4	-	-	-	15	600	13.89	0.04	0.12
タマアジサイ	2	-	-	-	-	2	80	1.85	0.01	0.02
ノリウツギ	10	4	-	-	-	14	560	12.96	0.03	0.07
ヤマアジサイ	7	-	-	-	-	7	280	6.48	0.01	0.02
ウツギ	2	-	-	-	-	2	80	1.85	0.00	0.00
ウワミズザクラ	3	2	-	1	-	6	240	5.56	0.27	0.75
ヤマウルシ	3	1	-	-	-	4	160	3.70	0.02	0.05
オオイタヤメイゲツ	2	-	-	-	-	2	80	1.85	0.00	0.01
コミネカエデ	3	2	-	-	-	5	200	4.63	0.01	0.03
コマユミ	1	-	-	-	-	1	40	0.93	0.00	0.01
ミズキ	-	-	1	1	-	2	80	1.85	1.21	3.42
リョウブ	1	-	-	-	-	1	40	0.93	0.00	0.01
ナツハゼ	2	-	-	-	-	2	80	1.85	0.01	0.01
タンナサワフタギ	1	2	-	-	-	3	120	2.78	0.02	0.05
コックバネウツギ	1	-	-	-	-	1	40	0.93	0.00	0.00
ニシキウツギ	-	3	-	-	-	3	120	2.78	0.01	0.03
合計	54	21	1	25	7	108	4320	100	35.53	100

カラマツ林内プロット (25×10 m; 図2-2の c 地点) に出現した樹高1.3m 以上のすべての木本を記録した。—は該当する樹高階級の本数が存在しなかったことを示す。

表2-2c. 落葉広葉樹林内プロットにおける木本植物の樹種構成, 樹高階級別本数, 立木密度および胸高断面積密度

樹種	樹高(m)階級別本数					合計	立木密度		胸高断面積	
	1.3-2	2-7	7-12	12-17	17<		(no. ha ⁻¹)	(%)	(m ² ha ⁻¹)	(%)
スギ	-	1	1	3	2	7	280	9.46	9.49	44.89
オノエヤナギ	-	2	-	-	-	2	80	2.70	0.30	1.44
ダケカンバ	-	-	1	-	-	1	40	1.35	0.25	1.18
イヌシデ	-	5	3	2	-	10	400	13.51	6.12	28.96
シロモジ	4	10	-	-	-	14	560	18.92	0.19	0.90
マンサク	1	1	1	-	-	3	120	4.05	1.06	5.00
ノリウツギ	1	11	-	-	-	12	480	16.22	0.96	4.54
ウワミズザクラ	1	-	2	1	-	4	160	5.41	1.72	8.15
ノイバラ	-	1	-	-	-	1	40	1.35	0.03	0.14
カマツカ	-	1	-	-	-	1	40	1.35	0.03	0.15
イロハカエデ	-	2	1	-	-	3	120	4.05	0.27	1.28
コハウチワカエデ	-	-	1	-	-	1	40	1.35	0.45	2.14
ウリハダカエデ	1	-	-	-	-	1	40	1.35	0.00	0.02
ウメモドキ	1	2	-	-	-	3	120	4.05	0.05	0.25
ツリバナ	-	3	-	-	-	3	120	4.05	0.09	0.43
エゴノキ	1	2	-	-	-	3	120	4.05	0.03	0.14
コハクウンボク	-	1	-	-	-	1	40	1.35	0.03	0.14
サワフタギ	-	1	-	-	-	1	40	1.35	0.01	0.04
ガマズミ	-	1	-	-	-	1	40	1.35	0.03	0.16
ツクバネウツギ	1	1	-	-	-	2	80	2.70	0.01	0.07
合計	11	45	10	6	2	74	2960	100	21.15	100

落葉広葉樹林内プロット (25×10m; 図2-2の e 地点) に出現した樹高1.3m 以上のすべての木本を記録した。—は該当する樹高階級の本数が存在しなかったことを示す。

カラマツ林内調査プロットと類似した植生であると考えられる。

落葉広葉樹林(写真2-3)では、20種の本木が確認され、高木の立木密度は320本 ha^{-1} 、低木まで含めると2960本 ha^{-1} であった(表2-2c)。落葉広葉樹林内に混入したスギを除くと、高木としてはイヌシデ(*Carpinus tschonoskii*)、ウワミズザクラのみが出現した。落葉広葉樹林はスギ林、カラマツ林と比較して中層木(7-12m)の本数割合が大きく、高木種に加えてマンサク(*Hamamelis japonica*)、コハウチワカエデ(*Acer sieboldianum*)、イロハカエデ(*Acer palmatum*)、ダケカンバ(*Betula ermanii*)が出現した。低木としてはさらにシロモジ、ツリバナ(*Euonymus oxyphyllus*)、ウメモドキ(*Ilex serrata*)、エゴノキ(*Styrax japonicus*)など多様な種類の本木が出現した。

2-1-3. 鳥類相

演習林では、40種の鳥類の生息が確認されている(表2-3)。このうち、本研究で扱うシジュウカラ、ヤマガラ(*P. varius*)と近縁なカラ類としては、コガラ(*P. montanus*)

とヒガラ(*P. ater*)が生息しており、その両種とも演習林内で繁殖していることが観察されている(水谷 未発表データ)。コガラは樹洞営巣性であるが、枯死木などに自分で樹洞を形成して営巣するため、巣箱を利用することはなかった。一方、ヒガラは樹洞のほか、巣箱を利用して繁殖した。調査地においては、ヒガラによる巣箱の利用は16例(全繁殖期含む)確認されたが、半数以上がアオダイショウ(*Elaphe climacophora*)による捕食などのため繁殖に失敗した。このためヒガラについては十分な資料が得られなかったことから、本研究では解析対象としていない。

2-2. 調査地の主要構成樹種と調査対象鳥種の概要

2-2-1. スギ

スギ(*Cryptomeria japonica* D. Don)は、本州、四国、九州に広く分布する針葉樹である。ただし、古くから栽培、植林されているために、正確な天然分布は明らかではない。幹は直立し、ふつう高さ30-40m、胸高直径1.5-2mに達する。葉は鎌状の短い針型で常緑、枝に螺旋状につくが落葉せず、小枝ごと落ちる(鈴木1996)。

表2-3. 稲武演習林で記録された野鳥

種名	種名	種名	種名
トビ	<i>Milvus migrans</i>	メボソムシクイ	<i>Phylloscopus borealis</i>
アオゲラ	<i>Picis awokera</i>	センダイムシクイ	<i>Phylloscopus coronatus</i>
アカゲラ	<i>Dendrocopos major</i>	キクイタダキ	<i>Regulus regulus</i>
コゲラ	<i>Dendrocopos kizuki</i>	オオルリ	<i>Cyanoptila cyanomelana</i>
ヤマドリ	<i>Phasianus soemmerringii</i>	エナガ	<i>Aegithalos caudatus</i>
キジバト	<i>Streptopelia orientalis</i>	コガラ	<i>Parus montanus</i>
ビンズイ	<i>Anthus hodgsoni</i>	ヒガラ	<i>Parus ater</i>
ヒヨドリ	<i>Hypsipetes amaurotis</i>	ヤマガラ	<i>Parus varius</i>
モズ	<i>Lanius bucephalus</i>	シジュウカラ	<i>Parus major</i>
ミソサザイ	<i>Troglodytes troglodytes</i>	ゴジュウカラ	<i>Sittaa europaea</i>
カヤクグリ	<i>Prunella rubida</i>	メジロ	<i>Zosterops japonica</i>
コマドリ	<i>Erithacus akahige</i>	ホオジロ	<i>Emberiza cioides</i>
コルリ	<i>Erithacus cyane</i>	カシラダカ	<i>Emberiza rustica</i>
ルリビタキ	<i>Tarsiger cyanurus</i>	アオジ	<i>Emberiza spodocephala</i>
ジョウビタキ	<i>Phoenicurus auroreus</i>	アトリ	<i>Fringilla montifringilla</i>
トラツグミ	<i>Turdus dauma</i>	マヒワ	<i>Carduelis spinus</i>
シロハラ	<i>Turdus pallidus</i>	ウソ	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>
ツグミ	<i>Turdus naumanni</i>	イカル	<i>Eophona personata</i>
ヤブサメ	<i>Cettia squameiceps</i>	カケス	<i>Garrulus glandarius</i>
ウグイス	<i>Cettia diphone</i>	ハシブトガラス	<i>Corvus macrorhynchos</i>

1990年5月から1994年4月までの期間に、月1回ずつ行われたライトランセクト調査により記録された鳥類種(40種)を示した。Ohno and Ishida (1997)を改変。

スギは日本の針葉樹のなかで、もっとも重要な林業樹種のひとつである。とくに、昭和30年代初めから行われた拡大造林において、スギは主要な造林樹種であったため、スギの植栽面積は急激に増加した。1996年の時点で、スギの植栽面積は4,536,000 haであり、これは日本の全森林面積の18%、全人工林面積の44%に相当する(林野庁2001)。

2-2-2. カラマツ

カラマツ (*Larix kaempferi* (Lamb.) Carrière) は、本州中部山岳の亜高山帯を代表する落葉針葉樹であり、北限は宮城県の馬ノ神岳、南限は静岡県県の天狗石山、西限は石川県側の白山である。幹は直立し高さ20-30 m、直径60-80 cmに達する。頂芽から伸びる新枝は長枝で、長さ10-30 cm、葉を互生する。また、長枝の腋芽には2年目以降、短枝を生じ、短枝からは20-30本の葉を束生する。葉は針葉で、長さ2-3 cm、幅1-3 mmである(清水1996)。葉は初め青緑色、ついで鮮緑色、のちに黄色または黄褐色となり、秋には落葉する。

カラマツは植え付け後20-30年で材が利用可能になることで脚光をあび、木材生産を目的とした植林が1940年代から1960年代前半の間に盛んに行われた。しかし不適造林地への植栽などによる枯死が1951年ごろから深刻になるとともに、木材需要や材価の低迷もあって、カラマツ造林は衰退した(浅田1996)。主要なカラマツ造林地は北海道、岩手、長野であり、これら1道2県にカラマツ植栽面積の78%が含まれる(林野庁2001)。1996年の時点で、カラマツの植栽面積は1,071,000 haであり、これは日本の全森林面積の4%、全人工林面積の10%に相当する(林野庁2001)。

2-2-3. シジュウカラ

シジュウカラ (*Parus major*) は、ツンドラ、ステップおよび砂漠を除くユーラシア大陸とその周辺に広く分布する(Perrins 1979)。このため形態や生態には地域間変異が認められ、現在では約30亜種に分類されている(Gosler 1993)。日本には4亜種が生息するが、本研究で扱うのは北海道から九州にかけて分布する亜種シジュウカラ (*P. major minor* Temminck et Schlegel) である(写真2-4)。

シジュウカラは、日本では針広混交林、落葉広葉樹林、常緑広葉樹林、公園などに生息する(日本鳥学会2000)。シジュウカラは全長14-15 cm、翼長約7 cm、体重14-17 g fresh wt と、比較的大型のカラ類である。樹洞営巣性で、一腹卵数は8-10、抱卵期間は11-12日間、給餌は雄雌ともに行う。昆虫食性であるが、秋から冬にかけては木の実も食べる(斉藤1997)。シジュウカラの生息地と採食場所はカラ類のなかでもっとも幅広い(Snow 1954)。樹上だけでなく林床も生活空間として利用することや(Perrins 1979)、嘴の形態的特性から、日本に生息するカラ類の中でも generalist 的性質が強い種と考えられている(中村1978)。

シジュウカラの繁殖生態については、その分布域の広さ

から研究例が多く、落葉広葉樹林(内田・松山1932; Gibb 1950; Betts 1955; Perrins 1965; Royama 1970; van Balen 1973; 矢作1996)、針葉樹林(Tinbergen 1960; Gibb and Betts 1963; Royama 1966; 土方1970; van Balen 1973; Winkel 1975)、針広混交林(Kluijver and Tinbergen 1953; 由井1988; Seki and Takano 1998)、常緑広葉樹林(Eguchi 1979, 1980a, b, 1985; 関1998)および都市近郊の緑地(Cowie and Hinsley 1987, 1988)など、様々な地域・生息地における知見が得られている。

2-2-4. ヤマガラ

ヤマガラ (*Parus varius*) は日本、台湾および朝鮮半島南部にのみ分布し、主として暖温帯広葉樹林を好むが混交林にも生息する(日本鳥学会2000)。日本には8亜種が生息するが、本研究で扱うのは本州などに広く分布する亜種ヤマガラ (*P. varius varius* Temminck et Schlegel) である(写真2-5)。

ヤマガラは、全長14-16 cm、翼長7-9 cm、体重17-22 g fresh wt と、大型のカラ類である。樹洞営巣性で、一腹卵数は通常5-8個である。樹上で昆虫や種子を採食し、貯食も行う(樋口1997)。ヤマガラの生活空間はおもに樹林の上層であり(中村1970)、広葉樹林に適応した形状の嘴を持つ(中村1978)。

分布域が狭いヤマガラの生態に関する知見は、分布域が広いシジュウカラと比較して少ないものの、日本では落葉広葉樹林(樋口1975, 1976, 1978; Higuchi 1976, 1977, 1981; 矢作1996)、針広混交林(由井1988; 荒木田1995)および常緑広葉樹林(Eguchi 1979, 1985)における繁殖生態に関する知見が得られている。

第3章 落下虫糞量による鱗翅目・膜翅目幼虫資源量の植生間比較と、その補正方法の検討

3-1. 緒言

節足動物が排泄する糞(frass; 以下、虫糞)は、樹上に生息する節足動物、とりわけ鱗翅目・膜翅目幼虫(caterpillar)の生息密度や現存量の指標となることから(Morris 1960)、落下虫糞量の測定は害虫管理や昆虫の個体群動態に関する研究(e.g. Kikuzawa and Furuno 1968; Liebhold and Elkinton 1988a, b; Kamata and Igarashi 1994)や、鳥類にとって利用可能な餌資源量の推定(e.g. van Balen 1973; van Noodwijk et al. 1995; Zandt 1994; Seki and Takano 1998)などに広く用いられている。また落下虫糞量は、直接的には食葉量を示すことから、被食量推定の基礎資料としても用いられ、森林における物質循環の観点からも注目されてきた(Hagihara et al. 1978; 渡辺1978; 渡辺ら1980; 古野・斉藤1981; Ohmart et al. 1983)。

落下虫糞量の測定は、樹上性節足動物の現存量を推定する他の調査方法、たとえば殺虫剤の燻煙、クリッピング、スイーピング、水盤トラップなどによる直接サンプリング

法と比較して、より少ない労力で各林分における相対的な現存量を推定することができる利点がある (Stork *et al.* 1997; Southwood and Henderson 2000)。一方、落下虫糞量による節足動物現存量推定法の欠点としては、様々な気象要因、たとえば降雨や気温が植食性昆虫の摂食行動に影響を及ぼすこと (Liebhold and Elkinton 1988b; Southwood and Henderson 2000) や、降雨により落下虫糞トラップ内の落下虫糞サンプルの重量が減少すること (古野 1972; Southwood and Henderson 2000) などが推定誤差の要因になることが挙げられる (Zandt 1994)。

降雨に伴う落下虫糞サンプルの重量減少を回避もしくは補正するために、これまでいくつかの方法が考えられてきた。Seki and Takano (1998) は、落下虫糞サンプルの回収間隔を適宜変更して回収を降雨前に行うことにより、降雨の影響を回避する方法を用いた。また、粒状の虫糞の重量に、分解して粉状になった虫糞の重量を加えて解析する方法や (Kamata and Igarashi 1994)、降雨時における落下虫糞量の極端な減少分をグラフ上で適宜補正する方法 (由井 1988) も考案されている。雨天の影響を除くために、落下虫糞量の測定を 1 日程度の短時間のみ行う方法も複数の研究者に採用されている (Liebhold and Elkinton 1988 a, b; Fischbacher *et al.* 1998; Nour *et al.* 1998)。しかしながら、上記のような方法は、調査間隔や調査対象とする林分の条件により、落下虫糞量の測定にいくつかの制限が加わるといふ点で問題がある。

降雨による落下虫糞サンプルの重量減少量は、元の重量の約 30% と推定されている (古野 1972; Southwood and Henderson 2000)。しかしながら、落下虫糞サンプルの重量減少率と、それに強く影響すると考えられる降水量との相関については未だ明らかにされていない。また、落下虫糞の種々の性質 (大きさ、形状、含水率、強度、化学成分など) は、植生 (樹種、森林構造、微気候、葉の質など) やそこに生息する節足動物の群集特性によっても異なることから、落下虫糞サンプルの重量減少パターンも植生間で異なることが予想されるが、この点についても検討されていない。

そこで本章では、カラ類の樹冠部における主要な採餌場所である 3 植生 (スギ、カラマツ、落葉広葉樹林) (Mizutani and Hijii 2002) において、最初に落下虫糞トラップ内における虫糞サンプルの残存率と降雨量の相関を明らかにし、落下虫糞サンプルの重量損失量の補正方法について検討を行う。次に、カラ類の主要な餌資源である鱗翅目・膜翅目幼虫の樹冠部における資源量の指標として、3 植生における落下虫糞量とその落下消長パターンを明らかにする (Mizutani and Hijii 2001)。

3-2. 材料と方法

3-2-1. 調査区の概要

調査は、演習林内のスギ、カラマツ人工林およびそれらに隣接する落葉広葉樹林に設定した 25×10 m の調査プ

ロットにおいて行った (図 2-3)。各調査プロットの標高は、スギ林が 1,005 m、カラマツ林が 1,025 m、落葉広葉樹林が 1,005 m である。各調査プロットの植生は、表 2-2 に示した。

3-2-2. 気象データ

気象データとしては、稲武演習林気象観測月報 (1995-1999 年) を用いた。調査プロットは互いに近接しており、プロット間の標高差は 20 m 未満であること、またプロット間の最低気温の差は 1°C 未満であることなどから、気象条件には調査プロット間に違いはないものと考えられる。

3-2-3. 落下虫糞サンプルの収集

落下虫糞サンプルの重量減少量の推定、各植生における落下虫糞量の推定のいずれの調査においても、落下虫糞サンプルの収集には落下虫糞トラップを使用した (写真 3-1)。落下虫糞トラップは逆円錐形をなし、ポリエチレン製のパイプ (内径 6 mm、外径 10 mm) によって開口部直径が 0.6 m に保持される市販のナイロン製捕虫網と、トラップ部を支える長さ 800 mm、外径 8 mm のステンレス製のパイプ 3 本および固定金具 (ムッフ) から成る。捕虫網は非常に目の細かいナイロン紗であり、微細な虫糞を集めることが可能である。この落下虫糞トラップを、開口部高が約 600-700 mm になるように設置した。また捕虫網が風によって巻き上げられ、中に入ったリターが飛散することを防ぐために、捕虫網の末端部をビニル被覆した針金で縛り、金属製ペグと連結して地面に固定した。周辺が下層植生で覆われている場所では、周囲の植生を束ねて固定し、落下虫糞トラップの開口部が塞がれることがないようにした。

落下虫糞トラップにより収集された内容物 (落下虫糞を含むリター) の回収は一定間隔ごとに行った。回収したリターは微生物等による分解を防ぐため、紙製封筒に移した後、速やかに通風乾燥機により 85°C・48 時間の条件で乾燥させた。その後、ハンドソーティングにより、回収したリターから粒状の虫糞のみを抽出した。虫糞はさらに通風乾燥機により 85°C・24 時間の条件で乾燥させた後、マイクロバランス (Sartorius R 200 D, BP 211 D) を用いて乾燥重量 (以下、乾重と呼ぶ) を秤量した。秤量の精度は 0.1 mg 単位である。

3-2-4. 落下虫糞サンプルの重量損失量推定

虫糞残存率を推定するための調査は、1996 年 5 月 24 日から 7 月 18 日までの期間、および 1998 年 5 月 18 日から 7 月 13 日までの期間の 2 回行った。各調査プロット内に、2 基を 1 組とした落下虫糞トラップを、ほぼ直線状に 5 m ずつ等間隔に並ぶように配置した (写真 3-2)。1 組の落下虫糞トラップのうち一方はリターを 1 週間間隔で回収し (1 週間間隔トラップ)、他方はリターを 2 週間間隔で回収した (2 週間間隔トラップ)。

1 週間あたりの落下虫糞サンプルの残存率 (h) は、以下

のモデル式を用いて推定した。まずはじめに、隣接する2つの落下虫糞トラップに落下する虫糞の量は等しいと仮定する。連続する2週間のうち、第1週(1-7日)、第2週(8-14日)の間に落下した実際の虫糞量をそれぞれ x_1 , x_2 , 1週間あたりの落下虫糞サンプルの残存率をそれぞれ h_1 , h_2 とすると、2週間あたりの落下虫糞量は、1週間間隔トラップ (X_1), 2週間間隔トラップ (X_2) について、以下のように表すことができる:

	1 週間間隔 トラップによる落 下虫糞量	2 週間間隔ト ラップによる落 下虫糞量
第1週の落下虫糞回収量	$X_1 = h_1 x_1$	$h_1 x_1$ (回収しない)
第2週の落下虫糞回収量	$X_2 = h_2 x_2$	$X_2 = h_2 (h_1 x_1 + x_2)$
落下虫糞回収量の合計	$X_1 + X_2$	$X_2 = h_2 (X_1 + x_2)$
	(1)	(2)

(1), (2) 式より、1週間間隔トラップと2週間間隔トラップの落下虫糞サンプルの回収量の差は、2週間間隔トラップにより回収された落下虫糞のうち、第1週に落下した落下虫糞サンプルの第2週における重量減少によるものと考えられる:

$$X_1 - X_2 = (1 - h_2) X_1$$

したがって、第2週における落下虫糞サンプルの残存率 (h_2) は、以下のように表すことができる:

$$h_2 = \frac{X_2 - X_1}{X_1} \quad (3)$$

ここで X_2 , X_1 , X_3 はそれぞれ2週間間隔トラップ, 1週間間隔トラップ (第1週) および1週間間隔トラップ (第2週) により回収された落下虫糞量であることから、 h_2 は実際の調査により得られた値から推定することが可能である。落下虫糞サンプルの残存率 h ともっとも強い相関を持つのは、落下虫糞サンプルの回収期間内における降水量であることが予測される。そこで、第2週における降水量と、 h_2 を逆正弦変換した値との相関について、ピアソンの相関係数 r (Pearson's correlation test) により検定を行った。

正確な推定を行うため、落下虫糞サンプルの残存率の推定は以下のデータを除いて解析を行った:

1. 変動係数(CV)が0.56以上で、かつ t 分布により推定される母集団の平均値との誤差の許容限界率が30%を超えると考えられるもの (Snedecor and Cochran 1989)
2. 1週間の積算降水量が150 mmを越えたもの
3. h_2 が1を越えたもの (h_2 は0から1までの数字しか取り得ないため)

3-2-5. 各植生における落下虫糞量の推定

調査は1995年から1999年までの5年間行った。各年における調査期間は、1995年が5月25日から11月8日まで、1996年が4月11日から11月7日まで、1997年が4月18日から7月25日まで、1998年が4月20日から11月2日まで、1999年が4月22日から6月17日までである。各調査プロットに、2週間間隔トラップと同じ条件で落下虫

糞トラップ5基ずつ設置し、落下虫糞サンプルを回収した。

連続する2週間の落下虫糞量の変化が無視できるほどに小さいと仮定すると ($x_1 = x_2 = x$), 重量損失量を補正した2週間の落下虫糞量 (X_0) は、2週間間隔トラップと同条件の落下虫糞トラップの落下虫糞サンプル回収量 (X_2) と1週間あたりの落下虫糞サンプルの残存率から、以下のように推定することができる:

$$\begin{aligned} X_0 &= x_1 + x_2 = 2x, \\ X_2 &= h_2 (X_1 + x_2) = h_2 x (h_1 + 1), \\ X_0 &= \frac{2X_2}{h_2(h_1 + 1)} \end{aligned} \quad (4)$$

ここで h_1 , h_2 はそれぞれ第1週, 第2週における落下虫糞サンプルの残存率であり、降水量と残存率の線形回帰式から算出した (図3-1)。各回収回における落下虫糞量は、(4) 式により重量減少量を補正した値とともに、Steel-Dwass test (Steel 1960; Dwass 1960) により植生間の比較を行った。

3-3. 結果

3-3-1. 降水量と落下虫糞の重量損失率との相関

第2週における落下虫糞サンプルの残存率 (h_2) は、スギで 0.90 ± 0.06 (mean \pm 1 SD) ($n=6$), カラマツで 0.92 ± 0.05 ($n=6$) であり、いずれも第2週における降水量との有意な相関は認められず (Pearson's correlation test, $P > 0.05$), ほぼ一定の値であった (図3-1)。したがって、これら針葉樹2林分においては、第2週における落下虫糞サンプルの残存率 (h_2) の平均値を、1週間あたりの落下虫糞サンプルの残存率として用いることとした ($h_2 = h_1$)。これらの結果と (4) 式から、スギ, カラマツにおける落下虫糞サンプルの重量損失量補正式として、以下の式を導いた:

$$X_{0CJ} = \frac{X_2}{0.862} \quad (5)$$

$$X_{0LK} = \frac{X_2}{0.881} \quad (6)$$

ただし、 X_{0CJ} はスギ, X_{0LK} はカラマツにおける補正された落下虫糞量であり、 X_2 は2週間間隔トラップによる落下虫糞サンプルの回収量である。

一方、落葉広葉樹では第2週における落下虫糞サンプルの残存率 (h_2) と降水量との間に、有意な極めて強い負の相関が検出された (Pearson's correlation test, $P < 0.05$, $P_{xy} = -0.92$)。落葉広葉樹の第2週における落下虫糞サンプルの残存率 (h_2) の推定式として、以下の線形回帰式を求めた:

$$\begin{aligned} \sin^{-1} \sqrt{h_2} &= -0.264 p_2 + 76.923 \\ (r &= 0.86, F = 12.56, P = 0.04) \end{aligned} \quad (7)$$

ここで p_2 は第2週における降水量 (mm) である。第1週における落下虫糞サンプルの残存率 (h_1) は h_2 と同様の方法で、(7) 式により求めた。そして h_1 と h_2 を X_2 とともに (4) 式に代入することにより、落葉広葉樹における補正された落下虫糞量 X_{0BN} を求めた。

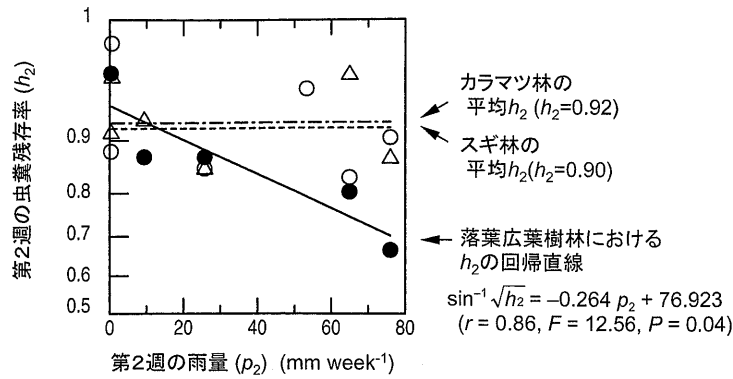


図 3-1. 第 2 週における雨量と虫糞残存率の相関

h_2 は逆正弦変換した値を用いた. スギ (○), カラマツ (△) では雨量と虫糞残存率 h_2 との間に相関はなく, ほぼ一定の値であったが, 落葉広葉樹 (●) では雨量と虫糞残存率 h_2 との間に有意な負の相関が認められた.

表 3-1. 1995-1999 年における落下虫糞量の植生間比較

虫糞サンプル採集		落下虫糞量 (kg ha ⁻¹)		
年	期間 (日)	スギ	カラマツ	落葉広葉樹
補正前				
1995	167	59.8 ± 12.1 ^a	115.7 ± 8.5 ^b	75.5 ± 16.1 ^a
1996	210	34.6 ± 1.2 ^a	92.2 ± 2.9 ^b	90.1 ± 22.6 ^a
1997	98	16.9 ± 0.9 ^a	36.8 ± 1.8 ^b	30.1 ± 7.7 ^{ab}
1998	196	26.6 ± 2.3 ^a	90.8 ± 4.9 ^b	116.9 ± 14.5 ^b
1999	56	10.9 ± 1.6 ^a	28.1 ± 3.1 ^b	17.5 ± 4.3 ^c
補正後				
1995	167	69.4 ± 14.1 ^a	131.3 ± 9.6 ^b	108.6 ± 24.0 ^{ab}
1996	210	40.2 ± 1.4 ^a	104.7 ± 3.3 ^b	137.8 ± 38.0 ^b
1997	98	19.6 ± 1.0 ^a	41.7 ± 2.0 ^b	109.1 ± 27.2 ^b
1998	196	30.8 ± 2.7 ^a	103.0 ± 5.5 ^b	250.5 ± 30.4 ^b
1999	56	12.7 ± 1.9 ^a	23.2 ± 5.9 ^b	31.8 ± 3.6 ^b

数字の後に続く英小文字の違いは, 植生間で落下虫糞量に有意差があることを示す (Steel-Dwass test, $P < 0.05$, $n = 5$).

3-3-2. 各植生における落下虫糞量

年間落下虫糞量は, 5 年間ともスギよりもカラマツの方が有意に多かった ($P < 0.05$) (表 3-1). 落葉広葉樹における落下虫糞量は, 1998 年を除いてスギとカラマツの中間に位置した. 落葉広葉樹とカラマツの落下虫糞量は, 1995 年, 1999 年には有意に異なった. (4) 式により補正を行った結果, 補正前と比較して落下虫糞量はスギで約 16%, カラマツで約 13%, 落葉広葉樹で約 48% 増加した. 補正後の落下虫糞量により比較すると, いずれの年においても落下虫糞量にはカラマツと落葉広葉樹との間に有意差は検出されな

かった ($P > 0.05$).

(4) 式による補正を適用しても, 虫糞の落下消長パターンには変化はみられなかったが, 植生間の比較における落葉広葉樹の相対的な位置は, 一部の時期で変化した (図 3-2). スギと落葉広葉樹では, 虫糞の落下消長パターンは夏季にピークを持つ一山型であったのに対し, カラマツにおける虫糞の落下消長パターンは, 春と秋にピークを持つ二山型を示した. この傾向は, とくに 1995, 1996 年に顕著であった (図 3-2). カラマツにおける虫糞の落下消長の 2 つのピークは, カラマツキハラハバチ (*Pristiphora takagii*

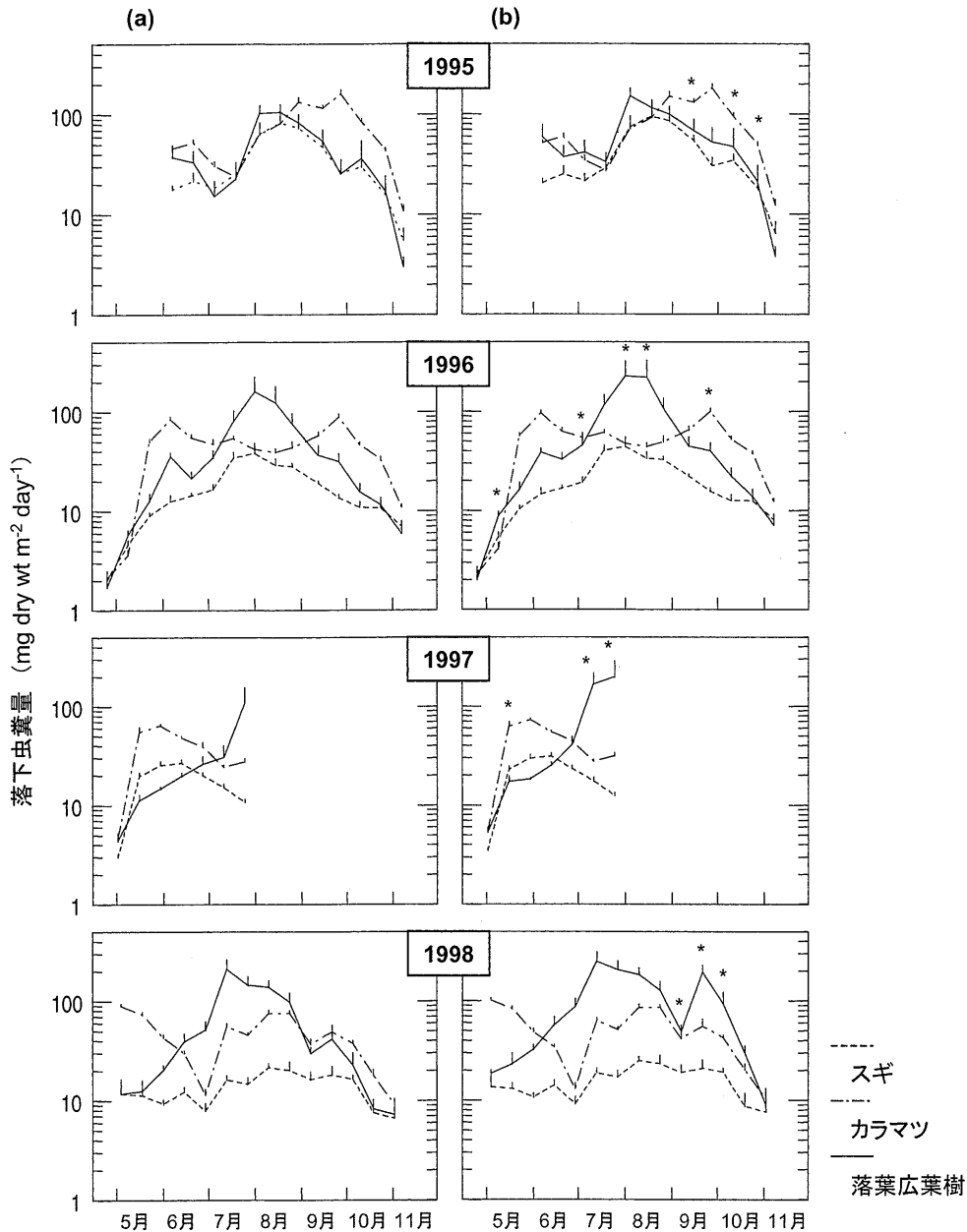


図 3-2. 1995-1998 年における落下虫糞量の季節変化 (mean \pm 1 SD)

補正前 (a) と補正後 (b) の結果を示した。アスタリスクは、落下虫糞量の相対的な順位が補正前と補正後で異なることを示す (Sweel-Dwass test, $P < 0.05$, $n = 5$)。

Wong) (膜翅目: ハバチ科) とカラマツヒメハマキ (*Spilomnota eremitana* Moriuti) (鱗翅目: ハマキガ科) のいずれか、あるいは両方の発生により起こったものであった。

1998 年の落葉広葉樹では、補正の結果 9 月に極端に大きなピークが現れた (図 3-2)。これは台風 (5, 7, 8 号) の上陸に伴う、(4) 式や (7) 式の適用が可能な雨量強度 (80 mm) を大幅に上回る降雨の影響による過大評価と考えられた (図 3-3)。

3-4. 考 察

3-4-1. 落下虫糞重量損失量補正モデルの有用性

本研究により、落下虫糞トラップ内の落下虫糞はトラップ設置期間中に減少すること、そして推定された落下虫糞サンプルの重量減少率 ($1 - h_2$) は、針葉樹と落葉広葉樹で異なることが示された。2 週間あたりの落下虫糞サンプルの重量減少率は、スギで 14%、カラマツで 12% (いずれも h_1, h_2 は降水量によらず一定とする推定にもとづく)、落葉

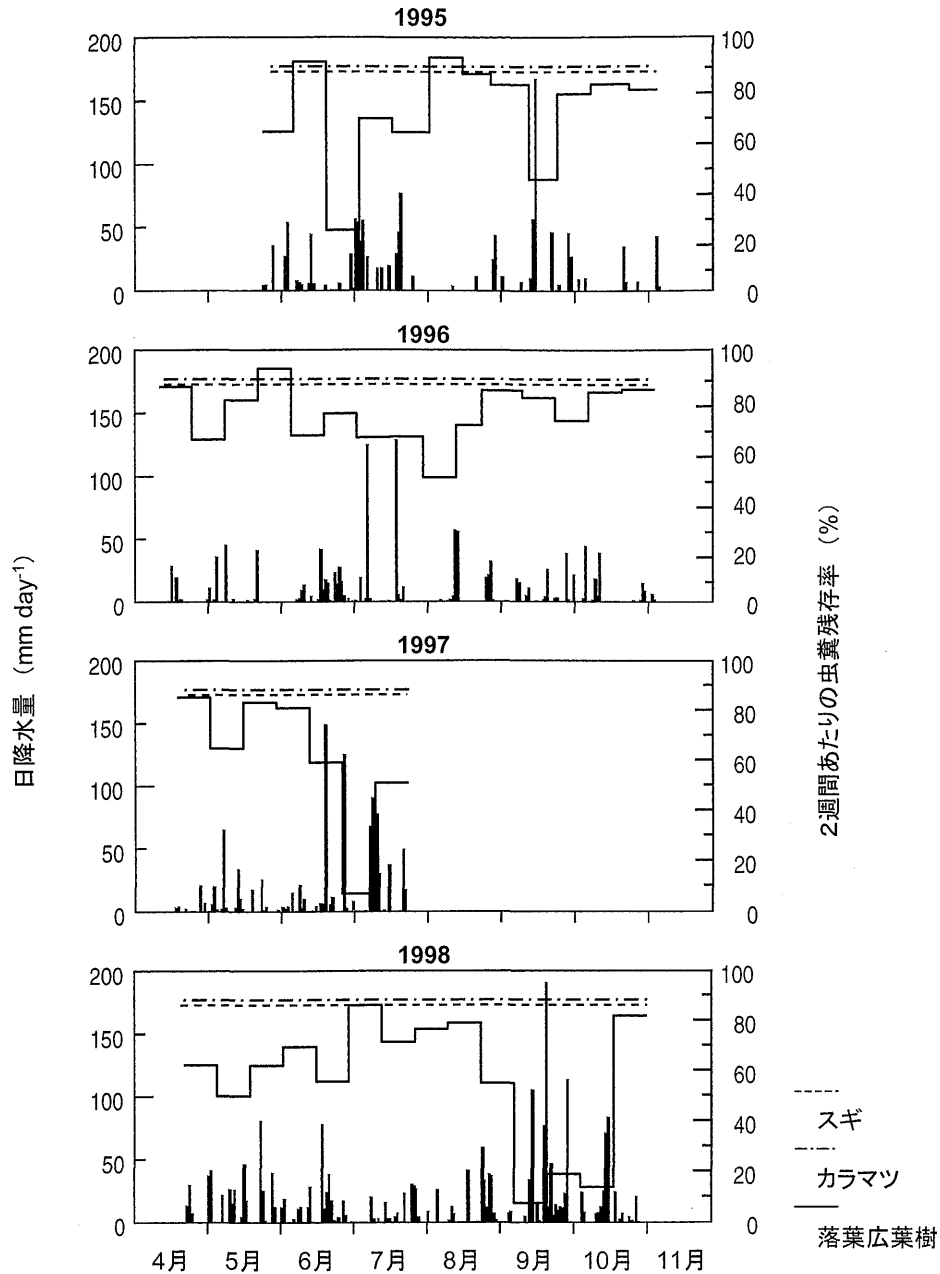


図3-3. 1995-1998年の調査期間における日降水量と2週間あたりの虫糞残存率の季節変化

広葉樹で約34%であった。クロマツ (*Pinus thunbergii*) を摂食するマツカレハ (*Dendrolimus spectabilis*) (鱗翅目: カレハガ科) (古野 1972) やコナラ (*Quercus serrata*) を摂食するマイマイガ (*Lymantria dispar*) (鱗翅目: ドクガ科) (古野・斉藤 1981) では、落下虫糞の重量減少率は約25%と推定されている。本研究により得られた、落葉広葉樹における落下虫糞の重量減少率はこれよりも多い。しかし、とくに雨の多い時期に過大評価になったと考えられる値を除いた場合、落葉広葉樹における落下虫糞の重量減少

率は約27%であり、従来の推定値に近い値を示した。一方、スギ、カラマツにおける落下虫糞の重量減少率は、いずれも25%よりも低かった。このような落下虫糞の重量減少率の違いは、森林タイプの違いとそれに伴う森林構造や微気象、葉の質、そして節足動物群集の違いなど、様々な要因によってもたらされているものと考えられる。また、ブナ (*Fagus crenata*) を摂食するブナアオシャチホコ (*Quadriclcarifera punctatella*) (鱗翅目: シャチホコガ科) では、15日あたりの落下虫糞サンプルの重量減少率は5.9%と少

なく見積もられているが (Kamata and Igarashi 1994), これは樹種や昆虫種の違いのほかに, 実験条件の違いが影響している可能性が考えられる (Kamata and Igarashi (1994) は, 一度風乾した虫糞を使用して落下虫糞サンプルの重量減少率を算出)。

降雨は, 虫糞中の水溶成分の溶脱 (Southwood and Henderson 2000) や物理的な糞粒 (frass pellet) の破壊 (Kamata and Igarashi 1994) を通して, 落下虫糞の重量減少にもっとも強く影響する要因と考えられる。本研究では, 物理的な糞粒の破壊の程度には, 針葉樹と落葉広葉樹との間に明確な違いが観察された。すなわち, 針葉樹では糞粒の破壊はほとんど起こっていなかったのに対し, 落葉広葉樹では形の崩れた糞粒が多く, また粉状の虫糞が多く観察された。針葉樹林における落下虫糞サンプルに対する降雨の物理的な影響は, 落葉広葉樹林における落下虫糞サンプルに対する影響よりも少なかったが, この違いは節足動物の餌となる生葉の質の違い (クチクラ層の厚さなど) を反映した虫糞の物理的破壊に対する抵抗性の違いによるものと考えられる。また, この傾向のために, 針葉樹林における落下虫糞サンプルの残存率と降水量との間には有意な相関が認められなかったものと推察される (図 3-1)。

本研究では, 落下虫糞サンプルの残存率と降水量との相関を線形回帰により推定した。しかし, 最大で 30% の重量減少を伴う可溶成分の溶脱 (Southwood and Henderson 2000) は一度の降雨でも発生しうることから (古野 1972), 落下虫糞サンプルの残存率と降水量との相関関係は降雨パターン (降雨回数, 降雨強度) の違いにより異なる可能性がある。本研究においては, 落下虫糞サンプルの残存率は, 台風に伴う複数回の大雨の時期には過小評価になっていたと考えられる (図 3-3)。一方, このような大雨の場合, 針葉樹における糞粒も落葉広葉樹と同様, 物理的破壊を受けることから, h を一定とする本研究の推定では, 針葉樹林における落下虫糞サンプルの残存率は逆に過大評価となっているものと考えられる。また, 大量の降雨の際には落下虫糞サンプルのばらつきが大きくなり, 落下虫糞量の信頼性が低下することも, この推定モデルを降水量が極端に多い場合に適用する際には問題となろう。したがって, 本研究により提示した落下虫糞サンプルの重量減少量を補正するモデルは, 少なくとも 1 週間あたり 80 mm まで (図 3-1) の通常の降雨に対してのみ適用可能であると考えられる。

本研究により, 従来の落下虫糞量の測定法では, 落下虫糞量は過小評価になっていることが示された。また, 落下虫糞サンプルの重量減少率には植生間で差があり, スギやカラマツでは小さく, 落葉広葉樹では大きかった (図 3-3)。落下虫糞量を指標として樹上性節足動物現存量を評価しようとする研究の多くにおいて, 春から夏にかけてのデータはとくに重要性が高い。しかしこの時期は日本では梅雨に相当するため, 降雨による虫糞の重量減少と, それに伴う落下虫糞量の測定誤差の拡大は大きな問題となる。落下虫糞トラップを用いた落下虫糞量の測定は, 樹上性節足動物,

とりわけ植食性の鱗翅目・膜翅目幼虫の現存量を少ない労力で評価できる点で有効な方法であるが, 降雨による測定誤差が大きな欠点であった。本研究で提示した落下虫糞サンプルの重量減少量の補正方法を適用することにより, とくに梅雨の時期における落下虫糞量の測定精度が向上することが期待できる。

3-4-2. 落下虫糞量の植生間比較

落下虫糞量の測定は, 樹上に生息する植食性昆虫の現存量と, その食葉量を知る上で有効な指標であるが, 年間あるいはそれに近い期間を通して測定した例はそれほど多くない。本研究でも, 落下虫糞量の測定期間は, 比較的長く行った 1995, 1996, 1998 年でも, 4-5 月から 11 月までの期間であり, 冬期の落下虫糞量は測定していない。しかしながら, 冬期には落葉樹には葉がなく, また樹上性節足動物の代謝も低下しているために, たとえ落下虫糞量を測定していたとしても, その量はごくわずかなものであったことが予想される。また, 5 月から 9 月までの間に, 年間落下虫糞量の 88-93% が落下することから (古野・斎藤 1981), 本研究における測定のうち, 3 年間 (1995, 1996, 1998 年) の落下虫糞量については, 年間落下量とほぼ同程度とみなすことができる。

年間落下虫糞量としては, これまでに国内ではモミ・ツガ混交林 (古野 1986), モミ (Ando *et al.* 1977), ツガ (Ando *et al.* 1977), ヒノキ (古野・斎藤 1981; Hagihara *et al.* 1978; 斎藤ら 1979; 上田・堤 1977), ナギ (渡辺 1978), モミジバフウ (古野 1992), コナラ (古野・斎藤 1981), ミズメ (古野・上西 1977), モリシマアカシア (渡辺ら 1980) などの在来種のほかに, スラッシュマツ (古野 1972, 1994), ストローブマツ (古野 1993), テーダマツ (古野 1994) などの外来種において, 年間の落下虫糞量が報告されている。植食性昆虫による目立った被害がない健全な森林でも, 恒常的に年間 10-100 kg dry wt ha⁻¹ 程度の落下虫糞量があることが報告されているが (古野 1994), 落下虫糞量の測定が行われる森林の多くは植食性昆虫の密度が高い森林であることを考慮すると, 実際には 10 kg dry wt ha⁻¹ 以下の場合も多いと考えられている (菊沢・東浦 1994)。補正前の落下虫糞量について比較すると, いずれの植生における落下虫糞量も, 植食性昆虫の大発生が起こっていない通常の状態の森林でみられる落下虫糞量と同程度か, もしくはそれよりも少ない量であった (表 3-1)。

落下虫糞量は森林構造やそこに生息する節足動物群集の現存量や種構成などにより様々であるが, 樹種特性に関する傾向としては, モミ (63 kg dry wt ha⁻¹), ツガ (67 kg dry wt ha⁻¹) やヒノキ (10.3-47.2 kg dry wt ha⁻¹) のような常緑樹では少なく, 逆にコナラ (49.9-187.4 kg dry wt ha⁻¹) のような落葉樹では多い。この原因の一つとして, 落葉樹の新葉が鱗翅目・膜翅目幼虫にとって非常に好適な餌資源であるために, 植食性昆虫の個体数と現存量が多くなることが挙げられる (Blondel and Dias 1994)。本研究に

においても、常緑性のスギでは落下虫糞量は少なく、落葉広葉樹では落下虫糞量が多い傾向がみられた(表3-1)。また、同じ針葉樹でも、落葉樹であるカラマツでは落葉広葉樹と同程度の落下虫糞量が観測された。

一般に、特定の昆虫が高密度に発生しない限り、虫糞の落下消長パターンは夏にピークを持つ一山型である場合が多い(古野・斎藤1981)。本研究においても、スギと落葉広葉樹では同様の虫糞の落下消長パターンを示した(図3-2)。一方、カラマツでは、春と秋にピークを持つ二山型の落下消長パターンを示し、とくに春のピークの時期は年によって異なった。これらのピークはカラマツに特有の植食性昆虫の発生によってもたらされたものであり、ピークの大きさと時期はそれぞれの植食性昆虫の現存量と発生消長の時期を反映しているものと思われる。

第4章 直接サンプリングによる節足動物群集特性の植生間比較

4-1. 緒言

カラ類の主要な餌は鱗翅目・膜翅目幼虫であり(Perrins 1979)、これらはカラ類の主食物(key food)と考えられている(黒田1982)。カラ類の餌選択において、鱗翅目・膜翅目幼虫への依存度がとくに高い生息地では、落下虫糞量によって評価される鱗翅目・膜翅目幼虫の資源量のみでも、餌資源量の有効な指標となりうる(e.g. van Noodwijk *et al.* 1995; Seki and Takano 1998)。

一方、鱗翅目・膜翅目幼虫の資源量が少ない環境では、育雛餌に鱗翅目・膜翅目幼虫以外の餌が占める割合が高くなることから(Gibb and Betts 1963; van Balen 1973)、副食物の相対的な重要性が高くなることが予想される。鳥類の餌選択における主食物と副食物の関係は、単純な資源量の違いのみならず、群集構造や種構成など、他の節足動物群集特性の違いによっても変化する(Royama 1970)。たとえば、小型の鱗翅目・膜翅目幼虫と大型のクモが利用可能な環境では、鱗翅目・膜翅目幼虫の体サイズが大きくなるまでの期間は、育雛餌としてクモの方がよく利用される場合がある(Eeva *et al.* 2000; Naef-Daenzer *et al.* 2000)。このことは、潜在的な餌資源の利用可能性を把握する上で、節足動物の資源量だけでなく、その群集特性をも考慮する必要があることを示唆している。

第3章で用いた落下虫糞量は、基本的には相対的な鱗翅目・膜翅目幼虫現存量の指標であり、条件によっては絶対的な鱗翅目・膜翅目幼虫現存量を簡便に推定することも可能であるが(e.g. Kikuzawa and Furuno 1968; Liebhold and Elkinton 1988a, b; Kamata and Igarashi 1994)、他の節足動物の資源量や、それ以外の群集特性に関連する情報を得ることはできない。そこで本章では、カラ類の潜在的な餌資源として、節足動物の利用可能性(availability)を明らかにすることを目的として、直接サンプリング法によりカラ類2種が採餌場所として利用する各植生区分

(Mizutani and Hijii 2002)において節足動物を採集し、餌資源としての利用可能性に関連する節足動物群集の諸特性(個体数、現存量、種構成、体サイズ分布構造)について解析を行なった。

4-2. 材料と方法

4-2-1. 調査区の概要

調査は、演習林内のスギ、カラマツ人工林およびそれに隣接する落葉広葉樹林に設定した調査プロットにおいて行った(図2-3)。各調査プロットの標高は、スギが1,005 m、カラマツが1,025 m、落葉広葉樹が930 mである。各調査プロットの植生は、表2-2に示した各植生調査プロットとほぼ同じである。

4-2-2. サンプルの採集

調査は1999年5月18日と6月10日の2回行った。2回の調査はいずれも調査地におけるシジューカラとヤマガラの前期育雛期にあたる。本調査では、直接サンプリングの方法としてクリッピング法とたたき網法を採用して、主要な3植生の樹冠部と下層植生において節足動物を採集した。

クリッピング法(Branch-clipping method)は、葉や枝を一定量刈り取り、その葉上にいる節足動物を捕獲する方法である(Southwood and Henderson 2000)。サンプルの採集には、一本梯子と長さ約2.5 mの高枝切ばさみを用いた。高枝切ばさみの先端部には、開口部直径550 mmのステンレス製フレームを取り付け、そこにポリエチレン製バック(幅850 mm、深さ1,000 mm、厚さ0.05 mm)を装着した。切り取った枝は、直接ポリエチレン製バックに直接入れるために、比較的移動能力の高い節足動物も確実に採集することが可能であった(Hijii *et al.* 2001)。

スギとカラマツでは、調査プロット内に3本の調査木を設定し、その樹冠部(地上高7 m以上)から各調査日に5サンプルずつ採集した(写真4-1)。これら2植生では、1サンプルにつき、60-80 cmの枝を2-3本ずつ採集した。一方、落葉広葉樹では特定の調査木を定めず、調査プロット内(樹種:表2-2c)で地上高4 m以上の枝を、各調査日に3サンプルずつ採集した。落葉広葉樹では、1サンプルにつき、50 cm程度の枝を10本の木からそれぞれ2本ずつ採集した。

たたき網法(Beating method)は、葉や枝、花の上などにいる節足動物を、叩き落して捕獲する方法である(Southwood and Henderson 2000)。たたき網法は、10分間のサンプリングを1トライアルとして行った。30×2 mのコドラート内の、高さ0.5-2 mの範囲にある広葉樹木本の枝葉やササ類の葉を棒でたたき、落下した節足動物を開口部直径550 mmのポリエチレン製フレームに装着したポリエチレン製バック(幅850 mm、深さ1,000 mm、厚さ0.05 mm)で採集した。たたき網法によるサンプリングは、スギ、カラマツ、落葉広葉樹の3林分の下層植生において、各調査

日に1回ずつ行った。

サンプルは採集後直ちにピレスロイド系殺虫剤で処理した後、72時間以内にハンドソーティングにより体長1mm以上の節足動物を抽出した。節足動物は、70%アルコール中に保存し、後に目レベルで分類し、体長を測定した。ただし、鱗翅目・膜翅目幼虫は別分類群とした。樹冠部のサンプル(クリッピング法)については、サンプル中に含まれる枝葉を生葉(スギにおいては緑軸)、枯死葉、非同化部(枝、生殖器官等)の3つに分類し、各々通風乾燥機により85°C・24時間の条件で乾燥させた後、マイクロバランスを用いて乾重を秤量した。秤量の精度は0.1g単位である。

4-2-3. 節足動物の体サイズの推定

節足動物の体長 L (mm) から乾燥重量 W (mg) を以下の回帰式を用いて推定した。回帰式は、鱗翅目・膜翅目幼虫、直翅目昆虫については調査地におけるランダムサンプリング個体から作成し、他の分類群については Roger *et al.* (1976) による一般式を用いた:

$$\begin{aligned} \text{鱗翅目・膜翅目幼虫} & W = 0.0011L^{3.00} \\ & (n=103, r^2=0.9113, p<0.001) \\ \text{直翅目昆虫} & W = 0.0120L^{2.36} \\ & (n=88, r^2=0.9395, p<0.001) \\ \text{他節足動物} & W = 0.0305L^{2.62} \\ & (r^2=0.94 : \text{Rogers } et al. (1976)) \end{aligned} \quad (8)$$

節足動物の体サイズは乾重を用いて評価し、 10^{-1} - $10^{2.5}$ mg dry wt まで、べき指数0.5もしくは0.25刻みの階級値に区分した。

4-2-4. 解析方法

節足動物の個体数、現存量密度は樹冠部におけるサンプル(クリッピング法)については、生葉1kg dry wt あたり、下層植生におけるサンプル(たたき網法)については1トリアルあたりの値を用いて比較した。節足動物の個体数、現存量密度は $\log(x+1)$ により変数変換した後、two-way ANOVA により樹冠部、下層植生それぞれについて、植生間、樹種間で比較した。

節足動物の種構成と体サイズ分布構成については、樹冠部については2回のサンプリングのデータ(スギ樹冠部 $n=10$ 、カラマツ樹冠部 $n=10$ 、落葉広葉樹 $n=10$)を、下層植生についてはさらに3植生のデータ($n=6$)をプールして解析を行った。

各植生における節足動物の種構成の多様性は、Shannon-Wiener 関数 H' (Shannon and Weaver 1949) を用いて表した:

$$H' = -\sum_i p_i \log p_i \quad (9)$$

ここで p_i は分類群 i に属する節足動物の個体数(現存量)占有率である。節足動物の種構成の植生間類似度は、以下の式によって与えられる Morisita (1959) の C_i 指数によ

て示した:

$$C_i = \frac{2\sum_i n_{Ai} \cdot n_{Bi}}{(\lambda_A + \lambda_B)N_A N_B} \quad (10)$$

ここで n_{Ai} , n_{Bi} はそれぞれ植生 A, B における分類群 i の個体数(もしくは現存量合計)であり、 N_A , N_B , λ_A , λ_B はそれぞれ:

$$\begin{aligned} N_A &= \sum_i n_{Ai}, N_B = \sum_i n_{Bi} \\ \lambda_A &= \frac{\sum_i n_{Ai}(n_{Ai}-1)}{N_A(N_A-1)}, \lambda_B = \frac{\sum_i n_{Bi}(n_{Bi}-1)}{N_B(N_B-1)} \end{aligned} \quad (11)$$

によって与えられる値である。節足動物の体サイズ分布構造の植生間重複度は、以下の式によって与えられる Pianka (1973) の α 指数によって示した:

$$\alpha_{AB} = \frac{\sum_i p_{Ai} p_{Bi}}{\sqrt{\sum_i (p_{Ai})^2 \sum_i (p_{Bi})^2}} \quad (11)$$

ここで p_{Ai} , p_{Bi} はそれぞれ植生 A, B における体サイズ階級 i に属する節足動物の個体数(現存量)占有率である。 α 指数には、べき指数0.25刻みの階級値による区分を使用した。

4-3. 結果

4-3-1. 節足動物全体の個体数と現存量

樹冠部における節足動物の個体数は調査日間、植生間で有意に異なった(表4-1)。2要因の交互作用も有意であったことから、植生間に一定の傾向は認められないが、節足動物の個体数、現存量はともに落葉広葉樹、カラマツ、スギの順に多かった。一方、樹冠部における節足動物の現存量は調査日間、植生間で有意に異なり、2要因の交互作用に有意差は認められなかった。樹冠部における節足動物の現存量は、5月18日に採集されたサンプルの方が6月10日に採集されたサンプルよりも多く、また植生間では、落葉広葉樹、カラマツ、スギの順に多かった。

下層植生における節足動物の個体数、現存量とも、調査日、植生間に有意差は認められなかった(表4-1)。

4-3-2. 各植生における節足動物群集の種構成と体サイズ分布構成

直接サンプリングによって得られた節足動物は、全体で3綱19目、20分類群にのぼった(表4-2)。下層植生では、直接サンプリングにより採集されたすべての分類群が得られたのに対し、樹冠部ではいずれの植生においてもそれぞれ4-8分類群が出現しなかった。優占する分類群は、植生によって異なった。

スギ樹冠部では、個体数ではクモ目とオビヤスデ目が優占し、他の分類群の個体数占有率はいずれも6%以下であった(表4-2)。現存量による評価では、オビヤスデ目が全体の81%を占めており、他に直翅目が13%を占めた。個体数の点で優占していたクモ目を含む他の分類群の現存量占有率は、いずれも2%以下であった。クモ目はほとんどが 10^{-1} - 10^0 mg dry wt の小型の個体であり、オビヤスデ目

表4-1. 直接サンプリングによって得られた節足動物の個体数、現存量（上）とその比較（下）

	調査日	<i>n</i>	個体数 ¹	現存量 (mg dry wt) ²
樹冠部				
スギ	5/18	5	42.9 ± 15.1	643.5 ± 647.7
	6/10	5	33.4 ± 11.1	379.9 ± 243.0
カラマツ	5/18	5	466.4 ± 150.8	3193.8 ± 2070.1
	6/10	5	440.5 ± 164.8	1223.7 ± 505.1
落葉広葉樹	5/18	3	2752.5 ± 961.5	12379.4 ± 7688.7
	6/10	3	628.0 ± 119.6	3497.1 ± 2443.5
下層植生 ³	-	6	223.8 ± 56.1	876.2 ± 173.1

¹ 個体数, ² 現存量はそれぞれ, 樹冠部においては生葉1kgあたり (kg^{-1} dry wt), 下層植生においては1トリアルあたり (trial^{-1}) の値を示した. ³ 下層植生における節足動物の個体数, 現存量には樹種間, 調査日間に有意差がなかったため (下表), 6サンプルの平均値を示した.

変動要因	個体数				現存量			
	d.f.	MS	<i>F</i>	<i>P</i>	d.f.	MS	<i>F</i>	<i>P</i>
樹冠部⁴								
調査日	1	0.39	18.79	<0.001	1	0.80	7.34	0.013
樹種	2	5.16	248.32	<0.001	2	2.96	27.20	<0.001
調査日×樹種	2	0.19	8.93	0.002	2	0.09	0.85	0.444
誤差	20	0.02			20	0.11		
下層植生⁵								
調査日	1	0.00	0.25	0.667	1	0.02	3.40	0.206
樹種	2	0.02	1.47	0.405	2	0.01	0.88	0.531
誤差	2	0.01			2	0.01		

⁴ 個体数, 現存量とも $\log(x+1)$ により変数変換した値を用いて, two-way ANOVA により解析を行った. ⁵ 個体数, 現存量とも $\log(x+1)$ により変数変換した値を用いて, 繰り返しのない two-way ANOVA により解析を行った.

は 10^1 - 10^2 mg dry wt の大型の個体であった (表 4-3 a)。個体数占有率から求めた分類群の多様性 (H') は 1.76 であり, 他の植生と同程度であった (表 4-2)。一方, オビヤスデ目のみが突出して大きい値を示した現存量占有率による評価では, H' は 0.70 であり, 多様性はもっとも低かった。

カラマツ樹冠部では, 個体数の点ではクモ目, 半翅目同翅亜目, 鱗翅目・膜翅目幼虫が優占していた (表 4-2)。現存量による評価ではスギ樹冠部と同様, オビヤスデ目が 63% と高い占有率を示したが, ほかに鱗翅目・膜翅目幼虫も 16% と比較的高い現存量占有率を記録した。クモ目は 10^{-1} - $10^{0.5}$ mg dry wt, 半翅目同翅亜目は 10^{-1} - 10^0 mg dry wt の小型の個体が大部分であったが, 鱗翅目・膜翅目幼虫は $10^{-0.5}$ - 10^1 mg dry wt と中型の個体が多く, オビヤスデ目は 10^1 - 10^2 mg dry wt と大型であった (表 4-3 b)。分類群の多様性 (H') は, 個体数占有率による評価では 1.70 と

スギ樹冠部と同程度であったが, 現存量占有率による評価 (1.24) ではスギ樹冠部よりも多様性は高かった (表 4-2)。

落葉広葉樹樹冠部では, 樹冠部における直接サンプリングの中で, もっとも多い分類群が得られた (表 4-2)。個体数占有率では, クモ目, 半翅目同翅亜目, 甲虫目, 鱗翅目・膜翅目幼虫が優占し, 現存量占有率では, オビヤスデ目, 甲虫目, 鱗翅目・膜翅目幼虫が優占した。カラマツ樹冠部と同様, クモ目は 10^{-1} - $10^{0.5}$ mg dry wt, 半翅目同翅亜目は 10^{-1} - 10^0 mg dry wt の小型の個体が大部分であった (表 4-3 c)。甲虫目は 10^0 - 10^1 mg dry wt, 鱗翅目・膜翅目幼虫は $10^{-0.5}$ - 10^1 mg dry wt と, より大型の個体が多く得られた。オビヤスデ目は個体数占有率は低いものの, 101.5-102 mg dry wt の大型の個体であったため, 現存量占有率は高かった。分類群の多様性 (H') は, 個体数占有率 (2.02), 現存量占有率 (1.80) のいずれの評価においても, 樹冠部

表4-2. 直接サンプリングによって得られた節足動物の分類群別の個体数, 現存量占有率 (%)

		樹冠部						下層植生	
		スギ		カラマツ		落葉広葉樹		個体数	現存量
		個体数	現存量	個体数	現存量	個体数	現存量		
クモ綱	Arachnida								
クモ目	Araneae	38.6	1.9	13.6	3.2	15.2	5.0	19.3	6.4
ダニ目	Acari	-	-	-	-	-	-	0.1	0.0
ザトウムシ目	Opiliones	2.5	0.1	1.4	0.2	1.4	0.3	1.4	0.4
倍脚綱	Diplopoda								
オビヤスデ目	Polydesmida	32.3	81.3	6.1	63.1	1.9	18.5	2.5	26.4
昆虫綱	Insecta								
トビムシ目	Collembola	3.2	0.0	0.2	0.0	0.3	0.0	0.7	0.1
カゲロウ目	Ephemeroptera	-	-	-	-	0.3	0.1	0.1	0.1
カワゲラ目	Plecoptera	-	-	-	-	1.6	1.4	2.6	2.9
直翅目	Orthoptera	1.3	13.3	-	-	1.4	0.6	0.8	3.5
ハサミムシ目	Dermaptera	0.6	0.3	-	-	-	-	0.3	1.5
チャタテムシ目	Psocoptera	3.8	0.0	-	-	0.3	0.0	0.4	0.0
半翅目異翅亜目	Heteroptera	0.6	0.1	1.4	0.2	-	-	0.1	0.0
半翅目同翅亜目	Homoptera	1.9	0.2	42.5	5.5	13.0	2.3	10.7	1.8
アザミウマ目	Thysanoptera	-	-	0.2	0.0	-	-	0.1	0.0
シリアゲムシ目	Mecoptera	-	-	-	-	0.3	4.3	0.7	6.7
トビケラ目	Trichoptera	0.6	0.1	0.9	2.4	3.8	3.1	4.7	3.5
鱗翅目	Lepidoptera	0.6	0.3	-	-	0.5	0.8	0.1	0.1
甲虫目	Coleoptera	5.1	1.3	4.1	8.5	26.6	27.7	26.1	24.0
膜翅目	Hymenoptera	1.3	0.0	2.5	0.7	7.3	2.3	13.7	3.1
双翅目	Diptera	5.7	0.5	4.8	0.5	3.3	1.0	7.9	3.0
鱗翅目・膜翅目幼虫		1.9	0.7	22.3	15.7	22.8	32.5	7.6	16.3
	<i>H'</i>	1.76	0.70	1.70	1.24	2.02	1.80	2.15	2.08

各調査区ごとに, 全サンプル(スギ樹冠部, カラマツ樹冠部 $n=10$, 落葉広葉樹樹冠部, 下層植生 $n=6$)から得られた節足動物をまとめて分類群別の個体数, 現存量占有率 (%) を算出した。—は, 該当する分類群が採集されなかったことを示す。

における直接サンプリングの中でもっとも高かった(表4-2)。

下層植生では, クモ目, 半翅目同翅亜目, 甲虫目, 膜翅目が個体数占有率で, オビヤスデ目, 甲虫目, 鱗翅目・膜翅目幼虫が現存量占有率でそれぞれ優占していた(表4-2)。クモ目の体サイズは 10^{-1} – 10^1 mg dry wt であり, 他の植生と同様小型の個体が大部分を占めたが, 中型の個体も多く得られた(表4-3 d)。オビヤスデ目は $10^{1.5}$ – 10^2 mg dry wt, 半翅目同翅亜目は 10^{-1} – 10^0 mg dry wt, 甲虫目は 10^0 – 10^1 mg dry wt の個体が大部分を占めた。膜翅目は大部分

が $10^{0.5}$ mg dry wt 以下の体サイズであったが, 寄生蜂など小型の個体の割合が比較的大きかった。鱗翅目・膜翅目幼虫は 10^{-1} – $10^{2.5}$ mg dry wt と幅広い体サイズの個体得られた。分類群の多様性 (H') は, 個体数占有率 (2.15), 現存量占有率 (2.08) のいずれの評価においても, 4 植生区分(樹冠部3, 下層植生1)中もっとも高かった(表4-2)。

表4-3a. 直接サンプリングによってスギ樹冠部から得られた節足動物の体サイズ別個体数, 現存量占有率

分類群		体サイズ(mg dry wt)階級別個体数								合計
		0	10 ⁻¹	10 ^{-0.5}	10 ⁰	10 ^{0.5}	10 ¹	10 ^{1.5}	10 ²	
クモ綱	Arachnida									
クモ目	Araneae	5	31	15	8	2	-	-	-	61
ダニ目	Acari	-	-	-	-	-	-	-	-	0
ザトウムシ目	Opiliones	-	1	3	-	-	-	-	-	4
倍脚綱	Diplopoda									
オビヤステ目	Polydesmida	-	2	-	-	2	15	32	-	51
昆虫綱	Insecta									
トビムシ目	Collembola	4	1	-	-	-	-	-	-	5
カゲロウ目	Ephemeroptera	-	-	-	-	-	-	-	-	0
カワゲラ目	Plecoptera	-	-	-	-	-	-	-	-	0
直翅目	Orthoptera	-	-	-	-	1	-	-	1	2
ハサミムシ目	Dermoptera	-	-	-	-	1	-	-	-	1
チャタテムシ目	Psocoptera	2	4	-	-	-	-	-	-	6
半翅目異翅亜目	Heteroptera	-	-	-	1	-	-	-	-	1
半翅目同翅亜目	Homoptera	1	-	1	-	1	-	-	-	3
アザミウマ目	Thysanoptera	-	-	-	-	-	-	-	-	0
シリアゲムシ目	Mecoptera	-	-	-	-	-	-	-	-	0
トビケラ目	Trichoptera	-	-	-	1	-	-	-	-	1
鱗翅目	Lepidoptera	-	-	-	-	1	-	-	-	1
甲虫目	Coleoptera	-	2	-	3	3	-	-	-	8
膜翅目	Hymenoptera	2	-	-	-	-	-	-	-	2
双翅目	Diptera	1	4	2	1	1	-	-	-	9
鱗翅目・膜翅目幼虫		-	-	1	1	-	1	-	-	3
合計		15	45	22	15	12	16	32	1	158
個体数占有率 (%)		9.5	28.5	13.9	9.5	7.6	10.1	20.3	0.6	100
現存量占有率 (%)		0.1	0.4	0.5	1.4	3.4	17.3	63.9	13.1	100

一は, 該当する分類群が採集されなかったことを示す.

表4-3b. 直接サンプリングによってカラマツ樹冠部から得られた節足動物の体サイズ別個体数, 現存量占有率

分類群		体サイズ(mg dry wt)階級別個体数								合計
		0	10 ⁻¹	10 ^{-0.5}	10 ⁰	10 ^{0.5}	10 ¹	10 ^{1.5}	10 ²	
クモ綱	Arachnida									
クモ目	Araneae	4	17	21	15	3	-	-	-	60
ダニ目	Acari	-	-	-	-	-	-	-	-	0
ザトウムシ目	Opiliones	1	-	5	-	-	-	-	-	6
倍脚綱	Diplopoda									
オビヤステ目	Polydesmida	-	-	-	-	-	8	19	-	27
昆虫綱	Insecta									
トビムシ目	Collembola	1	-	-	-	-	-	-	-	1
カゲロウ目	Ephemeroptera	-	-	-	-	-	-	-	-	0
カワゲラ目	Plecoptera	-	-	-	-	-	-	-	-	0
直翅目	Orthoptera	-	-	-	-	-	-	-	-	0
ハサミムシ目	Dermoptera	-	-	-	-	-	-	-	-	0
チャタテムシ目	Psocoptera	-	-	-	-	-	-	-	-	0
半翅目異翅亜目	Heteroptera	-	-	6	-	-	-	-	-	6
半翅目同翅亜目	Homoptera	9	55	113	10	-	-	-	-	187
アザミウマ目	Thysanoptera	-	1	-	-	-	-	-	-	1
シリアゲムシ目	Mecoptera	-	-	-	-	-	-	-	-	0
トビケラ目	Trichoptera	-	-	1	-	2	1	-	-	4
鱗翅目	Lepidoptera	-	-	-	-	-	-	-	-	0
甲虫目	Coleoptera	-	-	1	2	11	4	-	-	18
膜翅目	Hymenoptera	2	4	3	1	1	-	-	-	11
双翅目	Diptera	4	8	7	2	-	-	-	-	21
鱗翅目・膜翅目幼虫		-	7	28	36	24	3	-	-	98
合計		21	92	185	66	41	16	19	0	440
個体数占有率 (%)		4.8	20.9	42.0	15.0	9.3	3.6	4.3	0.0	100
現存量占有率 (%)		0.1	1.1	6.3	6.4	15.0	21.9	49.1	0.0	100

一は, 該当する分類群が採集されなかったことを示す.

表4-3c. 直接サンプリングによって落葉広葉樹樹冠部から得られた節足動物の体サイズ別個体数, 現存量占有率

分類群		体サイズ(mg dry wt)階級別個体数									合計
		0	10 ⁻¹	10 ^{-0.5}	10 ⁰	10 ^{0.5}	10 ¹	10 ^{1.5}	10 ²	10 ^{2.5}	
クモ綱	Arachnida										
	クモ目	Araneae	3	18	13	15	6	1	-	-	56
	ダニ目	Acari	-	-	-	-	-	-	-	-	0
	ザトウムシ目	Opiliones	1	-	1	3	-	-	-	-	5
倍脚綱	Diplopoda										
	オビヤステ目	Polydesmida	-	-	-	-	-	-	7	-	7
昆虫綱	Insecta										
	トビムシ目	Collembola	-	-	1	-	-	-	-	-	1
	カゲロウ目	Ephemeroptera	-	-	-	1	-	-	-	-	1
	カワゲラ目	Plecoptera	-	-	-	4	2	-	-	-	6
	直翅目	Orthoptera	-	1	-	3	1	-	-	-	5
	ハサミムシ目	Dermaptera	-	-	-	-	-	-	-	-	0
	チャタテムシ目	Psocoptera	1	-	-	-	-	-	-	-	1
	半翅目異翅亜目	Heteroptera	-	-	-	-	-	-	-	-	0
	半翅目同翅亜目	Homoptera	2	17	27	-	1	1	-	-	48
	アザミウマ目	Thysanoptera	-	-	-	-	-	-	-	-	0
	シリアゲムシ目	Mecoptera	-	-	-	-	-	1	-	-	1
	トビケラ目	Trichoptera	-	-	-	9	4	1	-	-	14
	鱗翅目	Lepidoptera	-	-	1	-	-	1	-	-	2
	甲虫目	Coleoptera	-	3	9	27	48	11	-	-	98
	膜翅目	Hymenoptera	8	9	9	-	-	1	-	-	27
	双翅目	Diptera	1	4	3	2	2	-	-	-	12
	鱗翅目・膜翅目幼虫		-	2	16	14	30	22	-	-	84
	合計		16	54	80	78	94	37	9	0	368
	個体数占有率 (%)		4.3	14.7	21.7	21.2	25.5	10.1	2.4	0.0	100
	現存量占有率 (%)		0.1	0.6	2.5	8.9	31.9	31.2	24.7	0.0	100

—は、該当する分類群が採集されなかったことを示す。

表4-3d. 直接サンプリングによって下層植生から得られた節足動物の体サイズ別個体数, 現存量占有率

分類群		体サイズ(mg dry wt)階級別個体数									合計
		0	10 ⁻¹	10 ^{-0.5}	10 ⁰	10 ^{0.5}	10 ¹	10 ^{1.5}	10 ²	10 ^{2.5}	
クモ綱	Arachnida										
	クモ目	Araneae	13	40	109	70	26	1	-	-	259
	ダニ目	Acari	2	-	-	-	-	-	-	-	2
	ザトウムシ目	Opiliones	-	3	10	5	1	-	-	-	19
倍脚綱	Diplopoda										
	オビヤステ目	Polydesmida	-	-	-	-	1	3	29	-	33
昆虫綱	Insecta										
	トビムシ目	Collembola	3	3	2	2	-	-	-	-	10
	カゲロウ目	Ephemeroptera	-	-	-	-	1	-	-	-	1
	カワゲラ目	Plecoptera	-	-	-	15	17	3	-	-	35
	直翅目	Orthoptera	-	-	-	5	3	-	3	-	11
	ハサミムシ目	Dermaptera	-	-	-	-	2	1	1	-	4
	チャタテムシ目	Psocoptera	-	3	3	-	-	-	-	-	6
	半翅目異翅亜目	Heteroptera	-	-	1	-	-	-	-	-	1
	半翅目同翅亜目	Homoptera	13	93	26	4	5	3	-	-	144
	アザミウマ目	Thysanoptera	1	-	-	-	-	-	-	-	1
	シリアゲムシ目	Mecoptera	-	-	-	-	-	4	5	-	9
	トビケラ目	Trichoptera	-	-	4	36	22	1	-	-	63
	鱗翅目	Lepidoptera	-	-	-	1	1	-	-	-	2
	甲虫目	Coleoptera	-	22	25	145	147	12	-	-	351
	膜翅目	Hymenoptera	21	83	44	29	5	2	-	-	184
	双翅目	Diptera	13	23	38	16	15	1	-	-	106
	caterpillar		-	3	13	31	30	22	2	1	102
	合計		66	273	275	359	276	53	40	1	1343
	個体数占有率 (%)		4.9	20.3	20.5	26.7	20.6	3.9	3.0	0.1	100
	現存量占有率 (%)		0.1	1.0	3.0	13.9	27.1	16.4	36.5	2.0	100

—は、該当する分類群が採集されなかったことを示す。

4-3-3. 節足動物群集の種構成と体サイズ分布の植生間類似度

節足動物群集の分類群構成の類似度 (C_i) は、落葉広葉樹一下層植生間で、個体数、現存量合計とも高かった (表 4-4)。一方、スギ-カラマツ間では、個体数評価による分類群構成の類似度は 0.351 と低かったが、現存量による評価を行った場合、類似度は 0.927 と高かった。それ以外の植生区分間の類似度はいずれも低かった。

個体数割合から算出した節足動物群集の体サイズ分布構造の植生区分間重複度 (α) は、スギと他の植生区分の間では 0.621-0.670 と比較的低かったが、カラマツ、落葉広葉樹、下層植生の 3 植生区分間では 0.814-0.948 と高かった (表 4-5)。一方、現存量割合から算出した節足動物群集の体サイズ分布構造の植生区分間重複度は、スギ-カラマツ間で高く (0.942)、スギ、カラマツ-落葉広葉樹間 (0.517、0.689) で低かった。また、3 樹冠部一下層植生間の植生区分間重複度は 0.756-0.880 と比較的高かった

4-4. 考 察

4-4-1. 節足動物サンプリング方法の検討

節足動物のサンプリング方法としては様々な方法が存在し、対象とする節足動物や得られる情報、調査にかかる労力はそれぞれ異なる (Southwood and Henderson 2000)。鳥類の餌資源としての節足動物群集を対象とする場合、種構成、個体数、現存量といった基礎的な生物量のほかに、個々の節足動物の体サイズや生息場所、分布など、鳥類の餌資源としての利用可能性に影響する生態的特性に関する情報も必要とされる (Cooper and Whitmore 1990)。

本研究で用いたクリッピング法、たたき網法はいずれも、

カラ類が採餌場所として利用する枝、葉などの複雑な表面要素 (*Parus* 空間: 中村 1978) に存在する固着性節足動物を採集する上で有効な方法である。同様の節足動物群を対象とする代表的な方法としては、他にすくいとり法 (Sweep-net method)、燻煙法 (Chemical knockdown method)、動力吸引機を用いた吸い取り法 (Suction method)、直接観察法 (Direct observation method) などが挙げられる (Cooper and Whitmore 1990)。

上記の直接サンプリング方法のうち燻煙法は、単位面積あたりの個体数 (現存量) 密度を直接推定することが可能であるという利点がある。クリッピング法、直接観察法では、直接的な節足動物の個体数 (現存量) 密度は単位葉量 (もしくは葉面積あるいは枝量) あたりの値として測定されるが、単位面積あたりの葉量、葉面積や枝量が推定可能であれば、単位面積あたりの個体数 (現存量) 密度も間接的に算出することができる (e.g. Hiji *et al.* 2001)。また動力吸引機を用いた吸い取り法においても、たとえば Dietrick *et al.* (1959) らが開発した D-Vac (Riverside, California, USA) などでは単位体積あたりの個体数 (現存量) 密度を推定することが可能である (Leigh *et al.* 1970)。個体数 (現存量) 密度を推定可能な直接サンプリング方法のうち、クリッピング法は、燻煙法と比較して節足動物の採集効率が低いという欠点はあるものの (Majer *et al.* 1990)、調査地に対する攪乱の影響が少ないことは、鳥類調査を平行して行う際の利点である。また、直接観察法が短期間に大量の労力を必要とするのに対し (Cooper 1989)、クリッピング法では節足動物サンプルの解析を後で行うことができるため、時間的制約が強い調査においてより多くの情報を得られる点で有利であると考えられる。

表4-4. Morisita (1959)の C_i による節足動物群集の分類群構成の植生間類似度

	スギ	カラマツ	落葉広葉樹	下層植生
スギ		0.351	0.415	0.520
カラマツ	0.927		0.672	0.535
落葉広葉樹	0.351	0.593		0.910
下層植生	0.531	0.720	0.909	

斜線の上は個体数、下は現存量合計から算出した類似度 C_i を示す。

表4-5. Pianka (1973) の α による節足動物群集の体サイズ分布の植生間重複度

	スギ	カラマツ	落葉広葉樹	下層植生
スギ		0.670	0.621	0.655
カラマツ	0.942		0.814	0.817
落葉広葉樹	0.517	0.689		0.948
下層植生	0.756	0.880	0.871	

斜線の上は個体数割合、下は現存量割合から算出した重複度 α を示す。

たたき網法、すくいとり法では、いずれも相対的な個体数もしくは現存量しか得ることはできないものの、少ない労力で多くの節足動物が得られることから(直海・平嶋 2000; 沢田・直海 2000)、種構成や体サイズ分布構造などの解明を目的とした定性的調査に向けた方法といえる。しかしこれらの2つの方法による採集に適した節足動物群は異なっており、たたき網法は固着性の、すくいとり法は飛翔性の節足動物に対してより有効な採集法と考えられている(Cooper and Whitmore 1990)。したがって、たたき網法は、下層植生の *Parus* 空間に存在する固着性節足動物を採集する際にはすくいとり法よりも適した方法と考えられる。

4-4-2. 主要な節足動物分類群の鳥類の餌資源としての利用可能性

直接サンプリングによって得られた3綱19目の節足動物のうち個体数もしくは現存量の点で優占していたのは、クモ目、オビヤスデ目、直翅目、半翅目同翅亜目、甲虫目、膜翅目、鱗翅目・膜翅目幼虫である(表4-2)。通常、捕食者は単位時間(あるいは採餌努力)あたりのエネルギー効率が最大となる餌を選択することから(cf. Maynard 1978; Krebs and Kacelnik 1991)、節足動物の個体数や体サイズ分布といった採集効率に影響する特性は、栄養価を初めとする質的特性とともに、各節足動物種の鳥類の餌としての利用可能性に影響すると考えられる(Royama 1970)。

クモ目はカラ類をはじめとする多くの昆虫食性鳥類によって、餌として利用される分類群である(Krištín and Patočka 1997)。樹上には、地上と比較して小型のクモ目が多く生息するが、これらはヒガラのような小型の餌を好む鳥類の餌資源としてよく用いられる(羽田・堀内 1970)。また、鱗翅目・膜翅目幼虫現存量が少ない生息地で繁殖するカラ類にとって、クモ目は鱗翅目・膜翅目幼虫に次いで多く利用される餌資源である(e.g. Gibb and Betts 1963; Cowie and Hinsley 1988)。スギ、カラマツ樹冠部においては、クモ目の平均体サイズはそれぞれ 0.64 ± 1.22 (mean ± 1 SD) mg dry wt ($n=61$), 0.89 ± 0.95 mg dry wt ($n=60$)であり、小型の個体が大部分を占めていた(表4-3a, b)。一方、落葉広葉樹(1.6 ± 3.5 mg dry wt, $n=56$)や下層植生(1.4 ± 2.7 mg dry wt, $n=259$)においては、針葉樹人工林よりも大型の個体も多く採集された(表4-3c, d)。以上の結果から、クモ目はすべての植生に生息し、個体数の点で優占的であるが、体サイズは植生間で異なることから、量的側面において餌としての利用価値が植生間で異なる可能性が考えられた。

オビヤスデ目を含むヤスデ類は硬い外骨格を持ち、また多くの種が捕食を回避するための青酸系の忌避成分を有しているため(田辺 2001)、鳥類の餌としてそれほど多くは利用されない。ヨーロッパコマドリ(*Erithacus rubecula*)、ミソサザイ(*Troglodytes troglodytes*)、クロウタドリ

(*Turdus merula*)では、ヤスデ類が育雛餌の5%以上を(Krištín and Patočka 1997)、アカゲラ(*Dendrocopos major*)ではヤスデ類が育雛餌の約8%を占めることが報告されている(木内ら 1970)。ほかにサメビタキ(*Muscicapa sibirica*)、メボソムシクイ(*Phylloscopus borealis*)、アカハラ(*Turdus chrysolaus*)などでヤスデ類の利用が報告されているが、それらの育雛餌にヤスデ類が占める割合はごく僅かである。オビヤスデ目の個体数占有率はスギ樹冠部以外の植生区分では低かったが、現存量占有率はいずれの植生においても高かった(表4-2)。オビヤスデ目の平均体サイズは、スギ樹冠部で 33.6 ± 13.8 dry wt ($n=51$)、カラマツ樹冠部で 38.9 ± 9.6 mg dry wt ($n=27$)、落葉広葉樹樹冠部で 46.3 ± 8.5 mg dry wt ($n=7$)、下層植生で 42.0 ± 12.5 mg dry wt ($n=33$)であり、いずれも大型の個体であった(表4-3)。以上の結果から、いずれの植生においても高い現存量占有率を占めるオビヤスデ目の資源量は多いものの、おもにその質的側面において餌資源としての利用可能性は低い可能性がある。

直翅目は体サイズが大きい個体が多いため、しばしば鳥類の餌として多く利用される。ヒメオオモズ(*Lanius minor*)では、育雛餌の65%を直翅目が占めており、他にキアオジ(*Emberiza citrinella*)、ハシグロヒタキ(*Oenanthe oenanthe*)、ヤツガシラ(*Upupa epops*)などが比較的多く利用することが報告されている(Krištín and Patočka 1997)。国内においては、鱗翅目・膜翅目幼虫現存量が少ない年にブナ林で繁殖したシジュウカラの後期繁殖つがいで、育雛餌の50%以上が直翅目であった例がある(鎌田ら 1994)。またEguchi(1985)は、九州の常緑広葉樹林において、シジュウカラとヤマガラの育雛餌として、直翅目が5-10%程度利用されることを報告している。以上のことから、直翅目は鳥類の餌として利用されやすい分類群であると考えられる。本調査地においては直翅目の出現個体数は少なかったが、スギ樹冠部にはとくに大型の個体が生息していたため(表4-3a)、スギ樹冠部における直翅目の現存量占有率は大きかった。本調査地において得られた主要な直翅目昆虫はカマドウマ類(Rhaphidoiphoridae sp.)とクチキウマ類(Anoplophilinae sp.)であったが、これらはスギ樹冠部の他に落葉広葉樹樹冠部、下層植生においても得られた。スギ樹冠部以外ではそれほど大型の個体は得られなかったものの、クリッピング法の採集効率が低いこと、またこれらの種の多くが2年1化型の生活史を持つことから(市川 1997)同時期に異なる齢の個体が存在することを考えると、これらの2植生区分においてもスギ樹冠部と同様に大型の個体が生息することが推察される。

半翅目同翅亜目は、小型のアブラムシ類から大型のセミ類まで、様々な体サイズの種が存在する。半翅目同翅亜目は様々な昆虫食性鳥類によって利用されることが知られている(e.g. Krištín and Patočka 1997)。しかし、本調査地においては、アブラムシ類を中心とした小型の個体が大部分であり、その平均体サイズはカラマツ樹冠部で $0.49 \pm$

0.33 mg dry wt ($n=187$), 落葉広葉樹で 0.84 ± 2.22 mg dry wt ($n=48$), 下層植生で 0.67 ± 1.97 mg dry wt ($n=144$) でしかなかったことから(表4-3), たゞ個体数の点で優占していたとしても, 量的側面において利用価値が低い餌資源であったと考えられる。

甲虫目は, 記録された種数だけで全動植物種の4分の1を占める多様な分類群であり, 体サイズも小型から大型まで様々である。甲虫目は, 鳥類の餌資源としてとくに大きな割合は占めないものの, 多くの鳥種に利用されている分類群である。たとえば Křišťín and Patočka (1997) が調査した昆虫食性鳥類の40種すべては甲虫目を育雛餌として利用していた。国内においても, メボソムシクイ, アカハラ, ミソザサイ, アカゲラ(木内ら1970), ヒヨドリ(*Ixos amaurotis*)などの育雛餌に甲虫目が含まれており, その他の昆虫食性鳥類でも利用頻度は少ないものの, 甲虫目を餌として利用することが観察されている(由井1988)。本調査地において出現した甲虫目は, 大部分が植食性のゾウムシであり, 中型(カラマツ 7.84 ± 4.46 mg dry wt, $n=18$; 落葉広葉樹 5.0 ± 3.8 mg dry wt, $n=98$; 下層植生 3.6 ± 2.7 mg dry wt, $n=351$)の個体が大部分を占めていた(表4-3)。本調査地において甲虫目は, 個体数, 現存量のいずれの側面においても, 鳥類が餌として利用する可能性がある分類群であると考えられる。

膜翅目も, アリ類からハチ類まで, 様々な生活形質と体サイズの種を含む分類群である。クマゲラ(*Dryocopus martius*), アリスイ(*Jynx torquilla*), ヨーロッパアオゲラ(*Picus viridis*)などのキツキ類では育雛餌の90%以上が膜翅目により占められており, その他多くの鳥類が育雛餌として膜翅目を利用する(Křišťín and Patočka 1997)。日本でもアリ類がアカゲラなどのキツキ類(木内ら1970; 由井1988), 飛翔性のハチ類がサメビタキなどの飛翔性昆虫食者(木内ら1970)に利用されることが知られている。本調査地において出現した膜翅目は寄生蜂をはじめとする小型の種の割合が多く, 平均体サイズはカラマツ樹冠部で 1.1 ± 2.6 mg dry wt ($n=11$), 落葉広葉樹樹冠部で 1.5 ± 6.5 mg dry wt ($n=27$), 下層植生で 0.87 ± 2.27 mg dry wt ($n=184$)であった(表4-3)。しかし個体数は少ないものの, カラマツ樹冠部(表4-3b)や下層植生(表4-3d)からは中型の膜翅目も得られており, これらは鳥類が利用する可能性がある餌資源であると考えられる。

鱗翅目・膜翅目幼虫は, 多くの昆虫食性鳥類, とくにカラ類(*e.g.* Perrins 1991)をはじめとする葉上で採餌する鳥類(leaf gleaner; Waldbauer 1998)にとって, 育雛期におけるもっとも重要な餌資源である(*e.g.* 木内ら1970; 由井1988; Křišťín and Patočka 1997)。本調査地において出現した鱗翅目・膜翅目幼虫の平均体サイズは, カラマツ樹冠部で 2.7 ± 3.8 mg dry wt ($n=98$), 落葉広葉樹樹冠部で 6.8 ± 6.2 mg dry wt ($n=84$), 下層植生で 8.4 ± 15.1 mg dry wt ($n=102$)と植生間で異なり, また小型から大型まで様々な体サイズの個体が生息していた(表4-3)。

目・膜翅目幼虫の個体数, 現存量占有率はスギ樹冠部を除いていずれも大きいことから, これらは鳥類にとって利用可能であり, かつ量的側面において利用価値の高い餌資源であると考えられる。

4-4-3. 節足動物群集特性の植生間比較

先に述べた通り, クリッピング法により測定された単位葉量あたりの個体数(現存量)密度からは, 単位面積あたりの葉量を調べることにより, 単位面積あたりの個体数(現存量)密度を間接的に算出することが可能である。Hijii *et al.* (2001)は, スギ, カラマツにおいて推定された生枝下高直径一葉量の相対成長式(倉地1989; Katsuno and Hozumi 1990)を用いて, 本調査地における葉量を, スギで 2.76 kg dry wt m^{-2} , カラマツで 0.80 kg dry wt m^{-2} と推定した。この葉量密度を用いて節足動物の個体数, 現存量密度を推定すると, スギで 105.1 頭 m^{-2} , 1.4 g dry wt m^{-2} (いずれも10サンプルの平均値), カラマツで 365.0 頭 m^{-2} , 1.8 g dry wt m^{-2} と推定された。落葉広葉樹では, 単位面積あたりの葉量が未知であるが, 仮に落葉広葉樹林の一般的な葉現存量 0.29 kg dry wt m^{-2} (只木・蜂屋1968)を用いて推定すると, 個体数密度は 490.2 頭 m^{-2} (6サンプルの平均値), 現存量密度は 2.4 g dry wt m^{-2} と推定された。この方法で推定した節足動物の現存量密度の植生間の順位は, 第3章で測定した落下虫糞量の植生間の順位と同様の結果であった。

節足動物群集の分類群構成の植生区分間類似度(C_i)は, 落葉広葉樹下層植生間で, 個体数, 現存量合計とも高かった(表4-4)。一方, スギーカラマツ間では, 個体数評価による分類群構成の類似度が低いのにに対し, 現存量評価による分類群構成の類似度は高かった。これは, スギ, カラマツともに, オビヤスデ目の現存量占有率が極端に大きかったためである。それ以外の植生区分間類似度はいずれも低かった。以上の結果から, 節足動物群集の分類群構成は3樹種間で異なり, また下層植生における節足動物相は落葉広葉樹と類似していることが明らかになった。

個体数割合から算出した節足動物群集の体サイズ分布構造の植生区分間重複度(α)は, スギと他の植生の間では低かったが, カラマツ, 落葉広葉樹, 下層植生の3植生間では高かった(表4-5)。これは, 節足動物群集の大部分を小型のクモ目と大型のオビヤスデ目のみが占める, スギ樹冠部に生息する節足動物群集の体サイズ分布パターン(表4-3a)が, 他の植生と大きく異なることを示している。一方, 現存量割合から算出した節足動物群集の体サイズ分布構造の植生区分間重複度は, スギーカラマツ間で高く, スギ, カラマツー落葉広葉樹間で低い。スギ(表4-3a), カラマツ(表4-3b)では, 大型の節足動物の現存量占有率が非常に大きいのにに対し, 落葉広葉樹(表4-3c)では中型の節足動物の現存量占有率がもっとも大きいことを反映した結果と考えられる。3植生の樹冠部下層植生間の重複度も比較的高かったが, これは下層植生においては中型一大型の節足

動物の現存量占有率が大きい(表 4-3d), いずれの樹冠部とも, 体サイズ分布パターンが大きく異なることによるものである。以上の結果から, 節足動物群集の体サイズ分布構造は, 個体数占有率にもとづく評価ではスギ樹冠部と他植生間で異なり, 現存量占有率にもとづく評価ではスギ, カラマツ樹冠部と落葉広葉樹樹冠部の間で異なることが明らかとなった。

これまでの結果から, 鳥類の餌となる節足動物群集の量的・質的特性は, 植生区分間で異なることが示された。3 植生の占有面積比が異なる 2 つの調査区において (図 2-3), 餌資源の量的・質的特性の違いがカラ類 2 種の繁殖生態や採餌生態に及ぼす影響について, 次章以降明らかにしていく。

第 5 章 針葉樹人工林におけるカラ類 2 種の繁殖特性

5-1. 緒言

鳥類とその餌資源量の関係については, 冬期の餌資源量の不足が鳥類の個体群動態に及ぼす負の影響については広く受け入れられているが (e.g. Lahti *et al.* 1994; Perdeck *et al.* 2000), 鳥類の繁殖期における制限要因としての餌資源量の重要性についてはいまだ見解が一致していない。鳥類の繁殖期における餌資源量は非常に豊富であるために (superabundant), 餌資源量の不足が鳥類の繁殖に及ぼす負の影響はないとする立場 (e.g. Morse 1978; Rabenold 1978) がある一方で, 餌資源量が鳥類の繁殖成功率や繁殖成功度と相関を持つことも多く報告されている (e.g. Perrins 1965; Kallander 1974)。餌資源量が鳥類の生存や繁殖に及ぼす影響に関するこの評価の違いは, それぞれの生息地における餌環境の違いにより説明されよう。すなわち, そこに生息する鳥類の餌資源量が必要量よりも十分に多く存在する生息地では, 餌資源量の違いは鳥類の適応度に影響を及ぼさないが, 餌資源量が十分ではない生息地においては, 餌資源量は鳥類の生存や繁殖を制限する要因になりうると考えられる (Martin 1987)。

主要な育雛餌として鱗翅目・膜翅目幼虫を多く利用するカラ類では, その繁殖特性や繁殖成績が, 生息地における鱗翅目・膜翅目幼虫の資源量の影響を受けることが報告されている。カラ類については, Lack, Gibb らが 1947 年から開始した長期的研究により, 一腹卵数や繁殖時期が, 餌となる鱗翅目・膜翅目幼虫の資源量や動態と密接に関連していることが明らかになっている (Perrins 1991)。餌資源量が少ない生息地では餌資源量が十分に存在する生息地 (e.g. 落葉広葉樹林) と比較して, 繁殖密度は低く, 一腹卵数は少なくなる傾向がある (e.g. 浦本 1966; Lack 1966)。また, 育雛期における餌資源量の不足は, 餓死による雛の死亡を招き, その結果巣立ち率は低下する。各繁殖段階における餌不足の影響は, これらの繁殖特性のひとつ, もしくは複数に負の影響を及ぼし, その結果として餌資源量が少ない生息地ではカラ類の次世代生産数は餌資源量が多い

生息地よりも少なくなる。

鱗翅目・膜翅目幼虫現存量の指標となる落下虫糞量は植生間で異なっていたことから (第 3 章), 鱗翅目・膜翅目幼虫資源量は調査区間で異なることが示唆される。また, 針葉樹人工林における虫糞の落下量と落下消長は, カラ類の好適な生息地と考えられる落葉広葉樹林と異なっていたことから, 針葉樹人工林における餌環境は, 落葉広葉樹林におけるそれとも大きく異なっていることが予想される。そこで本章では, 鱗翅目・膜翅目幼虫の資源量が異なる 2 調査区 (CJ 区, LK 区) においてカラ類 2 種の繁殖特性を明らかにし, 他生息地と比較するとともに, 調査区間の違いについて鱗翅目・膜翅目幼虫資源量との関連から考察する。

5-2. 材料と方法

5-2-1. 調査区の概要

カラ類の繁殖生態に関する調査は, 演習林内に設定した 2 つの調査区, CJ 区, LK 区において行った (図 2-3)。各調査区の植生は表 2-1 に示した。

カラ類繁殖期における落下虫糞量に関する調査は, スギ, カラマツ, 落葉広葉樹の 3 植生内に設定した調査プロット (図 2-3) において行った。各調査プロットの植生は表 2-2 に示した。

5-2-2. 調査用巣箱の概要

1996 年から 1999 年までの 4 年間, 毎年 3 月に各調査区に 20-40 個ずつのカラ類用巣箱を設置した。設置数は, 1996 年 20 個, 1997 年 40 個, 1998 年 40 個, 1999 年 30 個である。調査に用いた巣箱は板厚 12 mm の木製で, 床サイズは 150 (160 mm, 高さが 200 mm である。巣穴は, 直径が 30 mm であり, これは日本のカラ類にとって好適なサイズである (小池・樋口 1989)。巣箱は地上から 160 cm の高さのスチールパイプ上に固定し, 作業道沿いに等間隔で設置した (写真 5-1)。

5-2-3. カラ類 2 種の繁殖特性

1996 から 1999 年までの 4 年間, 3 月下旬からカラ類繁殖期の間, 巣箱を 1 週間に 2 回以上の頻度で点検した。巣箱内の状態を記録し, 繁殖特性 (初卵日, 一腹卵数, 孵化卵数, 巣立ち雛数, 育雛期間) を調査した。初卵日は, 各年 4 月 1 日を 1 日目として計算した。初卵日を除く繁殖特性は, 捕食や巣の攪乱などにより卵や雛が消失した巣を除外して算出した。孵化率, 巣立ち率, 繁殖成功率はそれぞれ, 総産卵数あたりの孵化卵数, 総孵化卵数あたりの巣立ち雛数, 総産卵数あたりの巣立ち雛数として算出した。

本調査地においては, カラ類は 2 回の産卵のピークを持っており, つがいは前期繁殖 (5 月中に産卵) と後期繁殖 (6 月以降に産卵) に分割することができる。解析は, 十分なサンプル数が得られた前期繁殖つがいについてのみ行った。調査地で巣箱を利用せずに営巣したシジウカラ,

もしくはヤマガラをつがいはほとんどなかった(1996年の後期繁殖でシジュウカラ1つがいのみ)ことから、巣箱を利用したつがいの数は、これらカラ類2種の営巣密度とみなすことができる。

繁殖つがい数はtwo-way ANOVAを、また繁殖鳥類相はBonferroniの方法(永田・吉田1999)により有意水準を補正したG-test(Sokal and Rohlf 1973)を用いて、年度間、調査区間で比較した。カラ類2種の繁殖特性はtwo-way ANOVAとTukey HSD testを用いて年度間、調査区間で比較した。また各種繁殖成功率については、逆正弦変換を行った後、two-way ANOVAおよびthree-way ANOVAを用いて解析を行った。

5-2-4. カラ類繁殖期における鱗翅目・膜翅目幼虫現存量

カラ類の繁殖期における鱗翅目・膜翅目幼虫現存量の指標として、1996年から1999年までの4年間のカラ類繁殖期に落下虫糞量を測定した。各年における調査期間は、1996年が4月11日から7月14日まで、1997年が4月18日から7月14日まで、1998年が4月20日から7月14日まで、1999年が4月22日から6月17日までである。各調査プロット(スギ、カラマツ、落葉広葉樹)に落下虫糞トラップを5基ずつ設置し、落下虫糞サンプルを2週間間隔で回収した。落下虫糞量の測定方法の詳細は第2章に示した。

鳥種ごとに、各繁殖段階の中心となる日(中央値)を中心として、産卵期においては7日間、育雛期においては10日間をそれぞれの繁殖段階における中心時期と定義した。時間軸に対するカラ類2種の各繁殖段階にある、のべつがい数(頻度)のIQD(四分位間距離)の範囲は、産卵期では 7.0 ± 2.2 日(mean \pm 1SD, $n=8$)、巢内育雛期(以下、育雛期)では 10.1 ± 1.9 日($n=8$)であった。したがってこれら繁殖段階の中心時期には、各繁殖段階の50%が含まれている。カラ類2種それぞれの産卵期、育雛期における落下虫糞量は(4)式により重量減少分を補正した後、各期間内における1日あたり落下虫糞量の平均値により評価した。

各繁殖段階における落下虫糞量は、Kruskal-Wallis testにより年度間、植生間で、Mann-Whitney U-testにより鳥種間で比較した。また、繁殖密度、繁殖特性と落下虫糞量の相関について、Spearman's rank correlation testにより検討した。

5-3. 結果

5-3-1. 繁殖つがい数と種構成

前期繁殖期における繁殖つがい数には、年度間(two-way ANOVA; $F_{3,7}=1.5$, $P=0.93$), 調査区間($F_{1,7}=0.35$, $P=0.59$)に有意差は認められなかった(表5-1)。繁殖つがいの種構成には、いずれの年においても調査区間に違いはなかった(G-test with Bonferroni correction, $P>0.05$)。

5-3-2. 繁殖特性と繁殖成功率

カラ類の繁殖特性における年度間の違いは、カラ類2種の初卵日、ヤマガラの一腹卵数および孵化率において検出された(表5-3)。カラ類2種とも、初卵日は1998年がもっとも早く、1997年、1999年がそれに続き、1996年がもっとも遅かった(表5-2; Tukey HSD test, $P<0.05$)。ヤマガラの一腹卵数は、1997年には1996年よりも有意に大きかった(Tukey HSD test, $P<0.05$)。孵化率は、年度間だけでなく、鳥種間でも有意に異なった(three-way ANOVA; 鳥種間 $F_{1,10}=19.4$, $P=0.001$; 年度間 $F_{3,10}=4.03$, $P=0.04$; 調査区間 $F_{1,10}=0.58$, $P=0.47$)。孵化率は、ヤマガラよりもシジュウカラの方が高かった(表5-3)。未孵化卵は、シジュウカラでは1997年に1つがいのみ、ヤマガラでは1997年と1999年に3つがい、1998年に4つがいで発生した。調査区間の違いは、カラ類2種の育雛期間においてのみ検出された。育雛期間はシジュウカラではLK区の方が短く、逆にヤマガラではCJ区の方が短かった。

巣立ち率は常に高く、いずれの変動要因においても有意な差は検出されなかった(表5-3)。育雛期間中の雛の死亡は餓死によるものと考えられ、いずれもCJ区において、シジュウカラでは1999年に1つがい、ヤマガラでは1997年に2つがいで発生した。

5-3-3. 繁殖期における落下虫糞量

虫糞の落下消長パターンは年度間、樹種間で異なった(図5-1)。スギの落下虫糞量は、カラ類の繁殖期間を通じて一定もしくは増加傾向にあったが、その変化量は他の樹種と比較して小さかった。カラマツ林における虫糞の落下消長パターンは、1998年にはカラ類繁殖期以前にピークを持っており、他の年にはカラ類繁殖期にピークを持っていた。落葉広葉樹の落下虫糞量は、いずれの年においてもカラ類繁殖期を通して単調増加の傾向を示した。

カラ類2種の産卵期における落下虫糞量は植生間で有意に異なった(表5-4)。シジュウカラの産卵期における落葉広葉樹の落下虫糞量は、 $16.3-18.8$ mg dry wt m^{-2} day^{-1} であり、年度間で有意差は認められなかった。その他の植生における落下虫糞量とヤマガラの産卵期における各植生の落下虫糞量は、年度間で有意に異なった。鳥種間で比較した場合、1996、1997年には、ヤマガラの産卵はシジュウカラよりも早く、落下虫糞量が増加する前に行われ(図5-

表5-1. 前期繁殖期におけるカラ類2種の繁殖つがい数

年	シジュウカラ		ヤマガラ		合計	
	CJ区	LK区	CJ区	LK区	CJ区	LK区
1996	4	5	5	2	9	7
1997	4	1	6	4	10	5
1998	1	4	6	6	7	10
1999	3	4	6	5	9	9
合計	12	14	23	17	35	31

表5-2. 前期繁殖期におけるカラ類2種の繁殖特性

	シジュウカラ		ヤマガラ	
	CJ 区 ¹	LK 区 ¹	CJ 区 ¹	LK 区 ¹
1996				
初卵日 ²	38.3 ± 6.5 (4)	44.8 ± 13.3 (5)	33.6 ± 2.3 (5)	32.5 (2)
一腹卵数 ³	10.0 ± 1.4 (4)	9.5 ± 0.6 (4)	5.8 ± 0.4 (5)	5.5 (2)
孵化卵数 ³	10.0 ± 1.4 (4)	9.7 ± 0.6 (3)	5.8 ± 0.4 (5)	5.5 (2)
巣立ち雛数 ³	10.3 ± 1.5 (3)	9.5 ± 0.7 (2)	5.8 ± 0.4 (5)	5.5 (2)
育雛期間 (日) ³	19.0 ± 1.0 (3)	14.5 ± 2.1 (2)	16.6 ± 0.9 (5)	17.0 (2)
1997				
初卵日 ²	39.8 ± 11.7 (4)	29.0 (1)	24.8 ± 10.7 (6)	22.8 ± 7.6 (4)
一腹卵数 ³	9.3 ± 0.5 (4)	10.0 (1)	6.5 ± 0.8 (6)	7.3 ± 1.0 (4)
孵化卵数 ³	9.0 ± 0.0 (4)	10.0 (1)	5.8 ± 1.0 (4)	6.5 ± 1.9 (4)
巣立ち雛数 ³	9.0 ± 0.0 (4)	10.0 (1)	5.3 ± 1.0 (4)	6.0 ± 2.0 (3)
育雛期間 (日) ³	16.3 ± 1.7 (4)	16.0 (1)	16.3 ± 1.7 (4)	19.0 ± 2.0 (3)
1998				
初卵日 ²	24.0 (1)	22.3 ± 4.0 (4)	20.0 ± 4.0 (6)	19.7 ± 4.3 (6)
一腹卵数 ³	9.0 (1)	9.5 ± 0.6 (4)	6.5 ± 1.0 (6)	6.0 ± 0.6 (6)
孵化卵数 ³	9.0 (1)	9.5 ± 0.6 (4)	5.2 ± 1.5 (6)	5.0 ± 1.1 (6)
巣立ち雛数 ³	9.0 (1)	9.7 ± 0.6 (3)	5.2 ± 1.5 (6)	5.0 ± 1.1 (6)
育雛期間 (日) ³	19.0 (1)	17.3 ± 1.2 (3)	16.8 ± 1.9 (6)	17.0 ± 1.8 (6)
1999				
初卵日 ²	26.0 ± 1.0 (3)	29.8 ± 2.9 (4)	33.8 ± 13.0 (6)	29.6 ± 8.3 (5)
一腹卵数 ³	9.0 ± 0.0 (3)	9.0 ± 0.8 (4)	6.2 ± 0.4 (6)	6.8 ± 0.4 (5)
孵化卵数 ³	9.0 ± 0.0 (3)	9.0 ± 0.8 (4)	5.8 ± 0.8 (6)	6.5 ± 0.6 (4)
巣立ち雛数 ³	8.7 ± 0.6 (3)	9.0 ± 0.8 (4)	5.8 ± 0.8 (6)	7.0 (2)
育雛期間 (日) ³	17.3 ± 0.6 (3)	17.0 ± 0.8 (4)	14.7 ± 2.2 (6)	17.0 (2)

¹ mean ± 1SD (n). ² 4月1日を1日目として示した. ³ 捕食や巣の攪乱などにより卵や雛が消失した巣を除外して算出した.

1), ヤマガラ産卵期における落下虫糞量は, シジュウカラ産卵期におけるそれよりも有意に少なかった。1998, 1999年には, ヤマガラとシジュウカラの産卵はほぼ同時期に行われ, 産卵期における落下虫糞量には鳥種間で有意差は認められなかった (Mann-Whitney *U*-test, $P > 0.05$)。

産卵期と同様, カラ類2種の育雛期においても落下虫糞量は植生間で有意に異なった (表5-5)。カラ類2種の育雛期は, 時間軸において単調増加傾向にあるスギ, 落葉広葉樹における落下虫糞量が, 比較的多い時期と一致していた

(図5-1)。カラマツにおける虫糞の落下消長パターンについては, 1996, 1997年には落下虫糞量のピークとカラ類2種の育雛期が一致していたが, 1998, 1999年にはカラ類2種の育雛期よりも早い時期に落下虫糞量のピークがみられた。育雛期においては, カラマツ林の落下虫糞量はスギ林の1.8-6.6倍であった。落葉広葉樹における落下虫糞量は年変動が大きく, 年度間でも有意に異なるが, 1997年を除いてスギ林よりも多く, カラマツ林よりも少なかった。落葉広葉樹における落下虫糞量は1997年には3植生間で

表5-3. カラ類2種の繁殖特性とその年度間, 調査区間比較

	CJ 区 ¹	LK 区 ¹	変動要因 ²		
			年	調査区	年×調査区
シジュウカラ					
初卵日	34.5 ± 9.7 (12)	32.9 ± 12.4 (14)	$F_{3,18} = 5.165^{**}$	$F_{1,18} = 0.019^{NS}$	$F_{3,18} = 0.875^{NS}$
一腹卵数	9.4 ± 0.9 (12)	9.4 ± 0.7 (13)	$F_{3,17} = 1.216^{NS}$	$F_{1,17} = 0.248^{NS}$	$F_{3,17} = 0.606^{NS}$
孵化卵数	9.3 ± 0.9 (12)	9.4 ± 0.7 (12)	$F_{3,16} = 1.373^{NS}$	$F_{1,16} = 0.614^{NS}$	$F_{3,16} = 0.613^{NS}$
巣立ち雛数	9.3 ± 1.0 (11)	8.8 ± 2.0 (11)	$F_{3,14} = 0.584^{NS}$	$F_{1,14} = 0.021^{NS}$	$F_{3,14} = 0.288^{NS}$
育雛期間(日)	17.5 ± 1.6 (11)	16.5 ± 1.5 (10)	$F_{3,13} = 1.474^{NS}$	$F_{1,13} = 7.194^*$	$F_{3,13} = 3.008^{NS}$
孵化率(%) ³	99.1	100.0	$F_{3,3} = 2.621^{NS}$	$F_{1,3} = 1.100^{NS}$	-
巣立ち率(%) ³	99.0	100.0	$F_{3,3} = 0.264^{NS}$	$F_{1,3} = 0.382^{NS}$	-
繁殖成功率(%) ³	98.1	100.0	$F_{3,3} = 0.631^{NS}$	$F_{1,3} = 1.802^{NS}$	-
ヤマガラ					
初卵日	27.8 ± 10.3 (23)	24.8 ± 7.7 (17)	$F_{3,32} = 5.895^{**}$	$F_{1,32} = 0.512^{NS}$	$F_{3,32} = 0.119^{NS}$
一腹卵数	6.3 ± 0.8 (23)	6.5 ± 0.9 (17)	$F_{3,32} = 3.655^*$	$F_{1,32} = 0.359^{NS}$	$F_{3,32} = 1.953^{NS}$
孵化卵数	5.6 ± 1.0 (21)	5.8 ± 1.3 (16)	$F_{3,29} = 2.196^{NS}$	$F_{1,29} = 0.376^{NS}$	$F_{3,29} = 0.506^{NS}$
巣立ち雛数	5.5 ± 1.0 (21)	5.6 ± 1.3 (13)	$F_{3,26} = 1.968^{NS}$	$F_{1,26} = 0.755^{NS}$	$F_{3,26} = 0.721^{NS}$
育雛期間(日)	16.0 ± 1.9 (21)	17.5 ± 1.7 (13)	$F_{3,26} = 1.152^{NS}$	$F_{1,26} = 4.653^*$	$F_{3,26} = 1.127^{NS}$
孵化率(%) ³	89.4	90.3	$F_{3,3} = 26.21^*$	$F_{1,3} = 0.776^{NS}$	-
巣立ち率(%) ³	98.3	100.0	$F_{3,3} = 1.562^{NS}$	$F_{1,3} = 2.839^{NS}$	-
繁殖成功率(%) ³	87.9	89.0	$F_{3,3} = 2.511^{NS}$	$F_{1,3} = 1.994^{NS}$	-

¹ mean±1SD(n), ² NS $P > 0.05$; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$. ³ 繰り返しのない two-way ANOVA を用いて比較した.

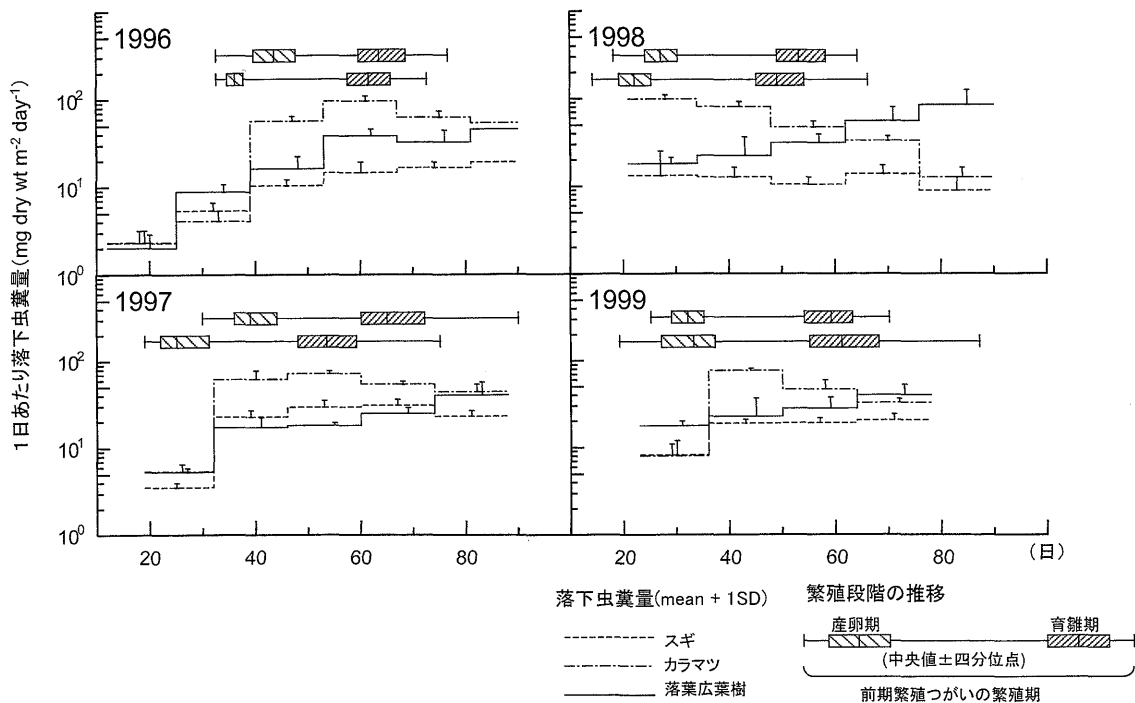


図5-1. 虫糞の落下消長パターンとカラ類2種の繁殖段階の推移

時系列は各年4月1日を1日目として表した. 繁殖段階の推移は上がシジュウカラ, 下がヤマガラの前期繁殖期における結果を示している.

表5-4. カラ類2種の産卵期における落下虫糞量 (mean±1SD)

年	落下虫糞量 (mg dry wt m ⁻² day ⁻¹)			植生間の比較 ¹		各調査区における 推定落下虫糞量 ² (kg dry wt area ⁻¹ day ⁻¹)	
	スギ	カラマツ	落葉広葉樹	χ^2	P	CJ 区	LK 区
シジュウカラ							
1996	10.4 ± 1.8	56.9 ± 7.8	16.3 ± 6.2	11.20	0.004	2.6	13.2
1997	22.8 ± 4.2	62.2 ± 16.1	17.2 ± 5.2	10.82	0.004	4.8	14.4
1998	13.6 ± 12.2	101.3 ± 11.9	18.6 ± 3.3	10.50	0.005	3.3	23.2
1999	9.8 ± 3.3	20.6 ± 2.8	18.8 ± 9.2	6.72	0.035	2.6	5.2
年度間の比較 ¹							
χ^2	8.19	16.43	1.10				
P	0.042	0.001	0.776				
ヤマガラ							
1996	5.4 ± 1.2**	4.1 ± 1.2**	8.8 ± 2.0**	9.06	0.011	1.4	1.2
1997	3.5 ± 0.4**	5.4 ± 1.2**	5.3 ± 0.6**	7.34	0.025	0.9	1.4
1998	13.6 ± 12.2	101.3 ± 11.9	18.6 ± 3.3	10.50	0.005	3.3	23.2
1999	9.8 ± 3.3	20.6 ± 2.8	18.8 ± 9.2	6.72	0.035	2.6	5.2
年度間の比較 ¹							
χ^2	12.19	16.71	14.91				
P	0.007	0.001	0.002				

¹ Kruskal-Wallis test により比較した。 ² 各樹種における落下虫糞量と調査区ごとの植生面積割合 (表2-1) から算出した。数字の後に付加したアスタリスクは、産卵期における落下虫糞量が鳥種間で有意に異なることを示す (Mann-Whitney U-test; ** P<0.001)。

表5-5. カラ類2種の育雛期における落下虫糞量 (mean±1SD)

年	落下虫糞量 (mg dry wt m ⁻² day ⁻¹)			植生間の比較 ¹		各調査区における 推定落下虫糞量 ² (kg dry wt area ⁻¹ day ⁻¹)	
	スギ	カラマツ	落葉広葉樹	χ^2	P	CJ 区	LK 区
シジュウカラ							
1996	14.8 ± 4.6	92.4 ± 13.2	38.0 ± 7.8	12.50	0.002	4.4	21.8
1997	30.9 ± 5.3	56.4 ± 4.2	24.3 ± 3.8	12.02	0.002	6.6	13.3
1998	10.8 ± 2.3	48.8 ± 8.1	32.2 ± 8.3	9.62	0.008	3.4	11.9
1999	26.4 ± 3.9	61.6 ± 17.2	51.0 ± 17.4	9.42	0.009	7.0	15.3
年度間の比較 ¹							
χ^2	14.86	10.43	13.82				
P	0.002	0.015	0.003				
ヤマガラ							
1996	14.6 ± 4.8	95.8 ± 13.7	38.6 ± 7.4	11.20	0.004	4.4	22.6
1997	29.5 ± 5.9	72.6 ± 5.9**	18.2 ± 1.3*	10.82	0.004	6.1	16.8
1998	11.7 ± 0.7	62.4 ± 8.6	28.5 ± 10.6	10.50	0.005	3.4	14.8
1999	26.8 ± 4.0	57.9 ± 13.9	52.3 ± 13.8	9.42	0.009	7.2	14.5
年度間の比較 ¹							
χ^2	15.47	4.82	7.25				
P	0.001	0.186	0.064				

¹ Kruskal-Wallis test により比較した。 ² 各樹種における落下虫糞量と調査区ごとの植生面積割合 (表2-1) から算出した。数字の後に付加したアスタリスクは、育雛期における落下虫糞量が鳥種間で有意に異なることを示す (Mann-Whitney U-test; * P<0.05; ** P<0.001)。

もっとも少なく、とくにヤマガラ育雛期と比較すると他の年よりも有意に少なかった。鳥種間で比較した場合、落葉広葉樹における落下虫糞量は1997, 1998年にはシジュウカラ育雛期の方が有意に多かったが、カラマツにおける落下虫糞量は逆に1997年にはヤマガラ育雛期の方が多かった。植生面積割合と主要な採餌場所における落下虫糞量から算出したLK区における落下虫糞量は、CJ区の2.0-5.2倍であったことから、鱗翅目・膜翅目幼虫現存量はいずれの年もCJ区よりもLK区で多いことが示唆された。

年度間の違いが検出された繁殖特性(表5-3)と、カラ類2種の産卵期(表5-4)あるいは育雛期(表5-5)における落下虫糞量との間には、いずれも有意な相関は認められなかった(Spearman's rank correlation test, $P > 0.05$)。

5-4. 考 察

5-4-1. 針葉樹人工林におけるカラ類2種の繁殖特性の特徴

本研究において得られた針葉樹人工林におけるカラ類2種の繁殖密度(表5-1)や繁殖特性(表5-2, 5-3)は、日本の他の自然生息地において記録された値と同程度であった。

本研究では各つがいのなわばりサイズを測定しておらず、また調査区の設定や巣箱の設置方法によっても繁殖密度の定義は異なるため、他の生息地との繁殖密度の単純な比較は困難である。樋口(1978)は二次林および常緑広葉樹林において幅100mの調査地を設定し、本研究と同様に列状に等間隔(40m)で巣箱を設置したところ、カラ類2種(シジュウカラとヤマガラ)が1.5つがい ha^{-1} の密度で営巣したことを報告した。本研究の結果について、樋口(1978)の報告と同じ条件で営巣密度を算出すると、カラ類2種の営巣密度はCJ区では1.5つがい ha^{-1} 、LK区では1.3つがい ha^{-1} であり、樋口の自然生息地における結果と同程度であった。この方法によって算出した繁殖密度は、他の落葉広葉樹林における営巣密度の記録と同程度であり、また針葉樹人工林における記録よりも高い(Lack 1964; 浦本 1966)。したがって、本研究における針葉樹人工林のカラ類繁殖密度は、これまで報告されてきた針葉樹人工林における結果とは異なり、他の自然生息地と比較して少ないとは言えない。

本研究によって得られたシジュウカラの一腹卵数は 9.4 ± 0.8 (2調査区の平均; $mean \pm 1SD$)であり、日本の他の生息地における比較可能な値(7.5-8.9)よりも若干大きな値であった(内田・松山 1932; Uramoto and Takano 1960; 浦本 1966; 土方 1970; Eguchi 1980b; 由井 1988; 矢作 1996; 関 1998; Seki and Takano 1998)。ヤマガラの一腹卵数は 6.4 ± 0.8 個であり、いずれも日本の他の生息地における記録(6.2-6.8個)の範囲内であった(Higuchi 1976; 羽田 1986; 荒木田 1995; 矢作 1996)。育雛期間は、シジュウカラ(15.0-19.6日; 浦本 1966; Eguchi 1980b; 矢作 1996; 関 1998; Seki and Takano 1998)、ヤマガラ

(16.8-19.0日; Higuchi 1976; 羽田 1986; 荒木田 1995; 矢作 1996)ともに他の研究で記録された日数の範囲内であった。巣立ち率はシジュウカラで99.6%、ヤマガラで89.8%と高かった。ほぼすべての雛が餓死することなく巣立ったため、巣立ち率はほぼ100%であった。全体の繁殖成功率は、シジュウカラで99.0%、ヤマガラで88.3%であった。以上のことから、繁殖特性に関する限り、これらの針葉樹人工林が他の自然生息地と比較してカラ類の繁殖にとって不利な生息地である点は認められない。

5-4-2. 鱗翅目・膜翅目幼虫現存量の違いがカラ類2種の繁殖特性に及ぼす影響

環境収容力の観点から考えると、本研究のように営巣資源(*i.e.* 巣箱)が十分に供給されている場合、鳥類の繁殖密度の決定要因はそれぞれの生息地における利用可能な餌資源の量であると考えられる(Lack 1966; Klomp 1970)。カラ類の繁殖密度の決定要因としては、他にテリトリー行動や個体間の優劣関係などの社会行動による密度調節の可能性が提唱されているが(Kluijver 1971)、この主張を裏付ける確証は現在のところ提示されてはいない。一般的な傾向として、鳥類の繁殖密度と主要餌資源である鱗翅目・膜翅目幼虫の現存量の指標となる落下虫糞量との間には正の相関があることが知られており(由井 1988)、同様の傾向はカラ類においても報告されている(*e.g.* 浦本 1966; Lack 1966)。しかし、本調査地においては、調査区間の鱗翅目・膜翅目幼虫資源量の違いにもかかわらず(表5-4, 5-5)、カラ類2種の繁殖つがい数には調査区間で違いはみられなかった(表5-1)。したがって本調査地においては、カラ類の繁殖密度に対する鱗翅目・膜翅目幼虫資源量の影響は確認されなかった。

鳥類の一腹卵数の決定要因について、Lack(1947-1948)は鳥類の一腹卵数は親が十分な食物を供給できる雛の数の上限によって制限されているのではないかと考えた。Lackの仮説を支持する研究例はいくつかあるものの(*e.g.* Perrins 1965; Klomp 1970)、鳥類の一般的な一腹卵数は、もっとも次世代生産数が多くなる値よりも小さいことを示した研究も多く(*e.g.* Bryant 1975; Lomam 1980; Bijlsma 1982)、この問題に関しては未だ議論が続いている。しかし、カラ類の一腹卵数の年変化に関しては、シジュウカラの一腹卵数と育雛期における鱗翅目・膜翅目幼虫の最大現存量の間に正の相関があることが明らかにされている(Perrins 1991)。また、シジュウカラの一腹卵数と鱗翅目・膜翅目幼虫の現存量とともに、春先の積算気温との間に相関を持つ。したがって、シジュウカラは、産卵期の気温をもとに育雛期の餌資源量を予測し、それに見合った一腹卵数を決定することが可能であることが予想される。気温に対して最適の一腹卵数をとる個体は繁殖成績がもっとも高くなることから、自然選択の結果、シジュウカラはこのような繁殖形質を獲得したものと考えられている。本調査において、一腹卵数の年較差はヤマガラにおいてのみ認められた(表5-

3)。ヤマガラの一腹卵数は1997年には1996年と比較して有意に多かったが、産卵期、育雛期の落下虫糞量(表5-4, 5-5)との間に一定の傾向は見られなかった。一腹卵数に影響するより直接的な要因として春先の気温の影響が考えられるが、気温と一腹卵数の相関を検出するためには長期間の調査が必要であるため、本研究において明らかにすることはできなかった。

餌資源量による鳥類の一腹卵数の制限は、Lackの仮説を中心とする究極要因だけでなく、産卵時の親の生理的状態などの至近要因においても作用しうると考えられる。肉食性鳥類の一腹卵数の年変化は、餌資源量と強い相関を持つことがよく知られている(Lundberg 1981; Andersson 1981)。またカラ類では、シジュウカラとアオガラの一腹卵数は餌資源量が多い落葉広葉樹林で多く、逆にマツ林や公園では少ないことが報告されている(Lack 1966)。本研究では、カラ類2種いずれにおいても一腹卵数には調査区間で差は認められなかった(表5-3)。この理由としては、本調査地は狭い範囲に複数の植生がモザイク状に存在しており、空間的にも離れていないため(図2-3)、強いテリトリー行動を示す前の餌条件は、個体間で違いがないことが考えられる。一方、育雛期など各個体がテリトリーを確定した後の餌条件は調査区間で異なることから、一腹卵数と育雛期における餌条件との間に不適合が発生する可能性も示唆される。

孵化卵数には、カラ類2種のいずれにおいても年度間、調査区間で有意な違いは検出されなかったが、孵化率については、ヤマガラにおいてのみ年度間で有意差が認められた(表5-3)。また、ヤマガラの孵化率はシジュウカラよりも有意に低かった。孵化率に関連する要因として、産卵期における餌条件とそれに関連する親鳥の生理状態、抱卵期における餌条件などが挙げられる(Martin 1987)。産卵期における落葉広葉樹の落下虫糞量を比較すると、シジュウカラはいずれの年においても16.3-18.8 mg dry wt m⁻² day⁻¹で有意差がないのに対して、ヤマガラの場合は落下虫糞量は年度間で有意に異なり、年較差も大きかった(表5-4)。ヤマガラの孵化率と産卵期における落下虫糞量との間に相関はないものの、鳥種間の産卵時期の決定条件の違いと、それに付随する抱卵期における餌資源量とその予測性の違いが、鳥種間の孵化率の違いの一因となっている可能性が考えられる。

カラ類2種のいずれにおいても、育雛日数には調査区間で有意差が検出された(表5-3)。一般に、晩成性鳥類は生理的に最大の速度で成長している訳ではなく、その成長速度は餌供給量により制限されていると考えられている(Ricklefs 1984)。育雛期間の長さは、基本的には雛が巣立ちに十分な程度まで成長するまでの期間であるため(浦本1966)、餌供給量との間に強い負の相関を持つ(e.g. Keller and van Noodwijk 1994)。一方、気温、雛数、孵化の同調性、捕食リスクなどの様々な要因も、育雛期間の長さに影響を及ぼすことが知られている(Royama 1966; Martin

1992)。シジュウカラの場合、LK区における育雛期間はCJ区よりも短かった。この原因としては、調査区間の餌資源量の違い(表5-5)のほかに捕食リスクの違いが作用していた可能性が考えられる。本調査地における主要な捕食者はアオダイショウであったが、その捕食は、前期繁殖期においてはLK区のシジュウカラにおいてのみ発生していた。巣に捕食者が接近した際に、親鳥は警戒声を発して雛に早期の巣立ちを促すことから(水谷、未発表データ)、ある一定段階以上に雛が育っている場合、育雛期間は捕食リスクに応じて可塑的に変化する可能性が示唆される。したがって、LK区のシジュウカラつがいはCJ区よりも高い捕食リスクのために、雛の巣立ちを早めていた可能性が考えられる。同所的に生息するカラ類2種間で捕食リスクが異なることの要因としては、カラ類2種の給餌方法の違いが挙げられる。シジュウカラのつがいあたりの給餌頻度は、ヤマガラよりも多いが、給餌頻度が多くなると捕食者に発見されるリスクも上昇する(Martin 1992)ことから、捕食リスクはシジュウカラの方が高いことが予想される。一方、ヤマガラの育雛期間はCJ区よりもLK区の方が短かったが、現段階でこれに対する合理的な説明はできない。

van Balen (1973)は、餌資源量が少ないマツ林における巣立ち成功率は、餌資源量が多い落葉広葉樹林と比較して低いことを報告した。また、多くの調査地の間でカラ類の巣立ち成功率を比較した場合にも、同様の傾向が認められる(e.g. 浦本1966; Lack 1966)。鳥類の巣立ち成功率は、直接的には育雛期における餌供給量と相関を持つと考えられる(黒田1982)、生息地の餌資源量を反映することが予想されるが、他にも繁殖密度(van Horne 1983)や一腹雛数(Perrins 1965; Perrins and Moss 1975)などの餌供給量に関連する要因によっても変化しうることが知られている。しかし、本調査においては、営巣つがい数(表5-1)、一腹卵数(表5-3)とも調査区間に有意差はなかったことから、これらの影響については除外して考えることができる。本調査においては、カラ類2種のいずれにおいても、巣立ち雛数と巣立ち成功率には年度間、調査区間に有意差はなかったことから(表5-2, 5-3)、調査区間の鱗翅目・膜翅目幼虫資源量の違いによる巣立ち成功率への影響は認められなかった。また、いずれの調査区においてもカラ類2種の巣立ち率はきわめて高かったことから、雛の餌要求量が十分に満たされていたことが示唆された。

5-4-3. カラ類2種の繁殖形質と各植生における鱗翅目・膜翅目幼虫の発生活長

カラ類はその繁殖に多くの餌資源を必要とするが、落葉樹林では、カラ類が主要な餌資源として利用する鱗翅目・膜翅目幼虫は新葉の伸長、展開と同調して発生することから、その現存量は短期間に大きく変動することが知られている。したがって、カラ類が次世代生産数を最大にする上で、繁殖期において必要な餌資源量をもっとも多くなる時期と餌資源量が豊富な時期を同調させることは有益である

と考えられる (e.g. Perrins 1991)。実際、鱗翅目・膜翅目幼虫現存量の発生消長とカラ類の繁殖時期との間に相関があることは、多くの研究者により報告されている (e.g. Lack 1958; van Noodwijk *et al.* 1995)。この同調性は、メスが餌資源量に応じて繁殖開始時期を調節しているか、または制限されているために、結果として育雛期と餌がもっとも豊富な時期が一致しているものと考えられているが、このカラ類の繁殖時期と鱗翅目・膜翅目幼虫の発生消長の同調性は、カラ類の繁殖形質における適応的進化の上で重要な位置を占めていると考えられている (Perrins 1991)。

Lack と Gibb らによって 1947 年に始められたイギリスの Wytham woods におけるシジュウカラとアオガラの繁殖生態に関する一連の長期的研究は、カラ類の繁殖形質が落葉広葉樹林に適応的であることを示した (e.g. Perrins 1991)。イギリスのセイヨウナラが優占する森林では、カラ類の主要な餌資源はナミスジフユナミシヤク (*Operophtera brumata*) (鱗翅目: シヤクガ科) の幼虫であるが、その現存量は、餌資源であるセイヨウナラの新葉の伸長・展開に伴って急激に増加し、後に幼虫の蛹化により急速に減少する (Gibb 1950)。一方、シジュウカラとアオガラの繁殖時期の年較差はシヤクガ幼虫の発生消長の年較差と同調しており、カラ類2種の雛の巣立ちはシヤクガ幼虫の現存量が最大となった日から 10-12 日後に行われていた (Perrins 1965)。この生息地において、カラ類の繁殖期においてもっとも給餌頻度が高くなるのは雛が 9-10 日齢の時期であったことから (van Balen 1973)、カラ類が巢内育雛期としてこの時期を選択するのは適応的であると考えられる (Perrins 1991)。同じ地域にあるマツ林の鱗翅目・膜翅目幼虫の発生消長パターンは落葉広葉樹と異なり、現存量のピークは落葉広葉樹林よりも遅いが、マツ林における繁殖時期は落葉広葉樹林と同じであった (Gibb and Betts 1963)。シジュウカラの繁殖期に関する同様の傾向は、オランダのマツ林においても報告されている (van Balen 1973)。これらマツ林においては餌不足の結果、シジュウカラの繁殖成績が落葉広葉樹よりも低くなる。シジュウカラの繁殖時期がマツ林の餌環境に適合していないのは、マツ林で繁殖したシジュウカラ個体群は、落葉広葉樹に適応した繁殖形質を獲得している個体群と地理的、遺伝的に分断されていないため、それぞれの植生に適応した形質が発達しなかったためと考えられている (Gibb and Betts 1963; Lack 1966)。

本調査地におけるカラ類の繁殖時期も年度間で異なっており (表 5-2, 5-3)、育雛期と落葉広葉樹における虫糞の落下消長パターンとの間に同調性が認められた (図 5-1)。本調査地においては、カラマツにおける鱗翅目・膜翅目幼虫資源量は落葉広葉樹と同様に多かったが、その発生量がピークになる相対的な時期は年度間で異なり、カラ類の育雛期との同調性は 1998, 1999 年には認められなかった。スギにおける鱗翅目・膜翅目幼虫の発生消長パターンは夏に向けて単調増加傾向にあるため (図 3-2)、育雛期における

落下虫糞量は多いものの、その増加率はカラマツや落葉広葉樹と比較して小さい。このためスギにおける鱗翅目・膜翅目幼虫の発生消長パターンにカラ類が繁殖時期を同調させることの意義は、カラマツや落葉広葉樹と比較して小さいと考えられる。したがって、本調査地においても Gibb and Betts (1963) や Lack (1966) の報告と同様、カラ類の繁殖時期選択に関する繁殖形質は落葉広葉樹における鱗翅目・膜翅目幼虫の発生消長に対して適応的であり、針葉樹人工林、とくにカラマツ林における鱗翅目・膜翅目幼虫資源を効率的に利用できないことが示唆される。

以上の結果から、鱗翅目・膜翅目幼虫資源量が異なる調査区間においてカラ類2種の繁殖特性には違いがないことが明らかになった。また他の生息地と比較しても、針葉樹人工林におけるカラ類2種の繁殖成功率に劣っている点は認められなかった。これらのことは、いずれの調査区においてもカラ類の雛は十分な給餌を受けていることを示唆している (Martin 1987)。次章では、針葉樹人工林におけるカラ類2種の給餌生態について明らかにし、シジュウカラとヤマガラが餌環境が異なるいずれの調査区においても十分な給餌量を確保することができた理由について明らかにする。

第 6 章 針葉樹人工林におけるカラ類2種の育雛餌と餌供給

6-1. 緒言

カラ類は代表的な鱗翅目・膜翅目幼虫捕食者 (lepidopterophags) であり (Krištín and Patočka 1997)、育雛期の餌資源の大部分を鱗翅目・膜翅目幼虫に依存することがよく知られている (cf. Perrins 1979)。しかし一方で、カラ類の育雛餌は生息地ごとに様々に異なる節足動物群集特性、とりわけ主食物である鱗翅目・膜翅目幼虫の量的・質的特性をある程度反映することも知られている。たとえば、シジュウカラでは、彼らが本来適応していると考えられている落葉広葉樹林においては、育雛餌の 70-90% が鱗翅目・膜翅目幼虫により占められるが (e.g. Minot 1981; 由井 1988)、それよりも鱗翅目・膜翅目幼虫現存量が少ないマツ林では、育雛餌に鱗翅目・膜翅目幼虫が占める割合も少ない傾向があることが報告されている (Gibb and Betts 1963; van Balen 1973)。同様に、鱗翅目・膜翅目幼虫現存量が落葉広葉樹林よりも少ない常緑広葉樹林や都市公園などにおいても、育雛餌に鱗翅目・膜翅目幼虫が占める割合は少ない (Eguchi 1985; Cowie and Hinsley 1988)。このように、カラ類の育雛餌の種構成が生息地間で異なり、主食物以外の餌資源も利用していることは、カラ類の餌選択における可塑性の存在を示唆している。

生息地間の餌環境の違いは、育雛餌の種構成の違いだけでなく、雛への給餌量の違いをももたらす。先に挙げたマツ林の例では、落葉広葉樹林と比較して雛への給餌量が少ないことが報告されている (Gibb and Betts 1963; van

Balen 1973)。Eguchi (1980a) は、九州の常緑広葉樹林におけるシジュウカラの給餌量は、落葉広葉樹林よりも多く、そのため雛が早く成長することを報告している。雛への給餌量は、雛の成長速度や巣立ち率に直接影響する要因であり (Martin 1987)、十分な餌供給を受けた雛は早く巣立つ一方 (Eguchi 1980a)、給餌量の不足は雛の生育不良や餓死などの深刻な負の影響をもたらす (e.g. van Balen 1973)。

カラ類の給餌生態とその可塑性は、繁殖段階の中でもとくに餌の必要量が多い育雛期における繁殖成績 (巣立ち率) に直接関連することから、カラ類の繁殖における生息地への順応の中でも大きな位置を占めていることが予想される。そこで本章では、針葉樹人工林におけるカラ類 2 種の給餌生態を、育雛餌の「種構成」と「餌供給量」の 2 点から明らかにした。そして針葉樹人工林における給餌生態を他の生息地と比較するとともに、異なる餌環境を持つ生息地への順応という観点から論じた。

6-2. 材料と方法

6-2-1. 調査区の概要

調査は演習林内に設定した 2 つの調査区、*CJ* 区、*LK* 区 (図 2-3) に設置した調査用巣箱を利用したシジュウカラ、ヤマガラの前期繁殖つがいを対象として行った (表 5-1)。各調査区の植生は図 2-3、表 2-1 に示した。

6-2-2. 育雛餌の種構成

1996 年から 1999 年までの間に、シジュウカラ計 21 つがい (*CJ* 区で 11 つがい、*LK* 区で 10 つがい)、ヤマガラ計 23 つがい (*CJ* 区で 12 つがい、*LK* 区で 11 つがい) で育雛餌をスチルカメラおよびビデオカメラを用いて記録した (写真 6-1)。ビデオ撮影には、ソニー Hi-8 ビデオカメラレコーダー CCD-TRV 92 および CCD-TR 12 を、スチル撮影には、キャノン 35 mm 一眼レフカメラ EOS 620 および EOS 650、同社スピードライト 420 EZ、シグマ単焦点望遠レンズ 400 mm/f 5.6 を使用した。ビデオカメラは調査対象の巣箱から 2-3 m 離れた位置に、巣箱開口部と同じ高さに三脚上に取り付けて設置した。スチル撮影は、親鳥が警戒しなくなる距離 (通常 7 m 以上) よりも離れた位置から、迷彩色ブラインド (日本野鳥の会製) に入った調査者が直接行った。三脚、ブラインドなどの大型機材は調査の前日もしくは調査開始の 2 時間前までに設置し、スチルカメラ、ビデオカメラは調査開始の 1 時間前までに設置した。撮影は 6 時間の連続した観測を 1 トライアルとして、育雛前期 (4-9 日齢) と育雛後期 (11-15 日齢) の 2 回行った。撮影は機材設置後、親鳥が機材に慣れて帰巣頻度が安定したことを確認した後に開始した。機材設置後、1 時間以上経過しても帰巣が確認されなかったり、帰巣頻度が著しく低下したつがいは調査対象としなかった。また、鳥類の活動に影響を及ぼすような強い雨の日には調査を行わなかった。

記録した映像から、餌の種類を目レベル、もしくは鱗翅目・膜翅目幼虫に類別した (写真 6-2)。それぞれの餌が育

雛餌に占める割合は、判別可能な給餌頻度あたりの各餌の出現頻度として算出した。また、ヤマガラが一度に複数の種類の給餌物を運搬してきた場合には、1/(出現した餌の種類数)として計算した。処理区間の育雛餌の違いについては、育雛餌の種構成は G-test を、育雛餌における鱗翅目・膜翅目幼虫の占有率は逆正弦変換した後 three-way ANOVA を用いて比較した。多重比較の際には、Bonferroni の方法 (永田・吉田 1999) により有意水準の補正を行った。

6-2-3. 給餌頻度と餌供給量

1999 年に育雛餌を記録したシジュウカラ計 6 つがい (*CJ* 区で 3 つがい、*LK* 区で 3 つがい)、ヤマガラ計 5 つがい (*CJ* 区で 3 つがい、*LK* 区で 2 つがい) を対象として、給餌頻度と給餌量を測定した。1999 年の育雛餌の記録はすべてビデオカメラを用いて行った。ビデオ映像は無圧縮形式のビデオフォーマットでコンピュータに取り込んだ後、1 度の帰巣につき 2-4 枚の静止画を抽出した。静止画から餌動物の種類と体サイズ (体長) を記録した。シジュウカラで 1181 回、ヤマガラで 406 回の帰巣のうち、餌種・体サイズとも判別が可能な給餌回数は、シジュウカラで 1124 回、ヤマガラで 330 回であった。餌動物の体長 (L , mm) から、(8) 式を用いて乾重 (W , mg) を推定した。

餌種・体サイズとも判別が可能な給餌回の記録のみを用いて、単位時間あたり、雛あたりの給餌頻度 (F_f) と給餌量 (F_w) をトライアルごとに以下の式を用いて推定した：

$$F_f = f / (n \cdot \sum_{i=1}^n t_i) \quad (12)$$

$$F_w = \sum_{i=1}^n w_i / (n \cdot \sum_{i=1}^n t_i)$$

ただし、 f は餌種・体サイズとも判別が可能な給餌回数、 n は雛数、 w_i 、 t_i はそれぞれ各トライアルにおける i 番目の判別可能な給餌物の乾重と、前回の帰巣からの経過時間である。調査区間の給餌頻度、給餌量の違いについては、いずれも雛の日齢を共変量とする共分散分析 (ANCOVA) を用いて検定を行った。

6-2-4. 主要な育雛餌のカロリー含有率

主要な餌動物であった鱗翅目・膜翅目幼虫 (caterpillar) と直翅目昆虫 (orthopteran insects) について、餌としての質をカロリー含有量により比較した。測定に用いたサンプルは、1999 年と 2000 年のカラ類前期繁殖期に、調査地でランダムに採集した。カロリー含有量の測定には、Automatic Bomb Calorimeter (島津製作所 CA-4 P) を用いた。各個体は単独で測定するには小さすぎるため、それぞれ約 5 g dry wt の集合サンプルとして測定した。また直翅目昆虫は、通常雛に給餌されない後脚を除いてカロリーを測定した。

6-3. 結果

6-3-1. カラ類 2 種の育雛餌の種構成

育雛餌の種構成は、鳥種間、調査区間 (1999 年ヤマガラ

を除く), 年度間で有意に異なった (図 6-1; G-test with Bonferroni correction, $P < 0.01$)。ヤマガラの主要な餌資源は, いずれの調査区においても常に鱗翅目・膜翅目幼虫であり, これらは育雛餌全体の 69-91% を占めていた。シジウカラは鱗翅目・膜翅目幼虫だけでなく, 直翅目昆虫 (カマドウマ類 (Rhaphidoiphoridae sp.) とクチキウマ類 (Anoplophilinae sp.)) も多く利用しており, 育雛餌の種構成は調査区間で大きく異なった。すなわち, CJ 区におけるシジウカラの育雛餌においては直翅目が育雛餌に占める割合が大きく, そこでは鱗翅目・膜翅目幼虫は育雛餌の 20-36% を占めるに過ぎなかったのに対し, 直翅目昆虫はその 61-73% を占めていた。一方, LK 区では, シジウカラの主要な育雛餌はヤマガラと同様, 鱗翅目・膜翅目幼虫であり, それらが育雛餌の 46-63% を占めていた (1997 年を除く)。育雛餌に鱗翅目・膜翅目幼虫が占める割合は, 鳥種間, 調査区間で有意に異なったが, 年度間の違いは検出されなかった (表 6-1)。育雛餌に鱗翅目・膜翅目幼虫が占める割合はいずれの調査区においてもシジウカラよりもヤマガラの方が高く, またいずれの鳥種においても CJ 区よりも LK 区の方が高かった。

6-3-2. カラ類2種の雛への餌供給量

いずれの鳥種も, 単位時間当たりの給餌頻度は日齢が進むにつれて増加したが, 調査区間に有意差は認められなかった (表 6-2)。14 日齢の時点での 1 雛あたり, 1 時間あ

たりの平均給餌頻度は, シジウカラで 2.2 回, ヤマガラで 1.4 回であった。給餌頻度と同様, 給餌量も日齢とともに増加し, 調査区間に有意差は検出されなかった (表 6-3)。ただしヤマガラの場合, 差は有意ではないものの, CJ 区では LK 区よりも単位時間当たりの給餌量が多い傾向がみられた (図 6-2)。14 日齢の時点での 1 雛あたり, 1 時間あたりの平均給餌量は, シジウカラで 197.1 mg dry wt, ヤマガラで 129.4 mg dry wt であった。

6-3-3. 主要な育雛餌のカロリー含有率

主要な餌動物として利用された直翅目のカロリー含有量は 23.6 kJ g^{-1} であり, 鱗翅目・膜翅目幼虫のカロリー含有量 (22.7 kJ g^{-1}) とほぼ同程度であった。このことから, カロリー含有量に関する限り, これら 2 種の餌動物はほぼ等質であることが示唆された。

6-4. 考 察

6-4-1. 針葉樹人工林におけるカラ類2種の育雛餌の特徴

針葉樹人工林における育雛餌の種構成は, 他の生息地における記録と大きく異なっていた。一般にカラ類の繁殖期における育雛餌には鱗翅目・膜翅目幼虫が大部分を占め (表 6-4), 他にクモ, 鱗翅目昆虫の蛹や成虫などが少数用いられる。CJ 区におけるシジウカラの育雛餌においては, 鱗翅目・膜翅目幼虫が育雛餌全体に占める割合は 50% を下回っていた。筆者の知る限り, これまでカラ類の前期繁

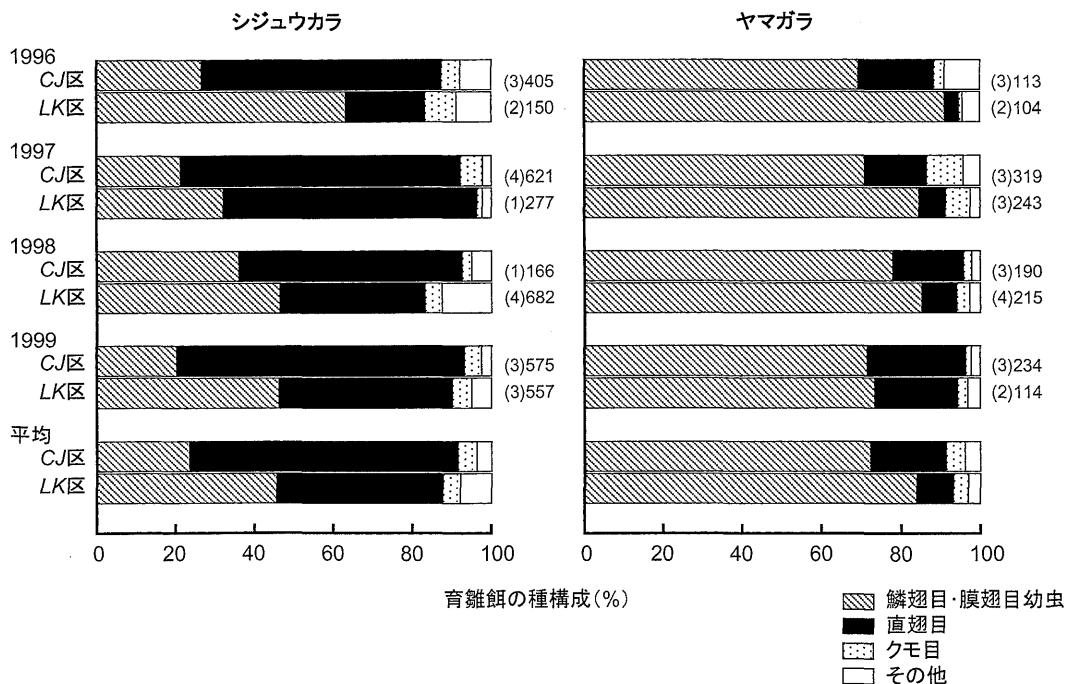


図 6-1. シジウカラ, ヤマガラの育雛餌の種構成

グラフ右の数字は, 調査を行ったつがいの数 (括弧内) と給餌回数を示している。

表6-1. カラ類2種の育雛餌に鱗翅目・膜翅目幼虫が占める割合の比較

変動要因 ¹	d.f.	MS	F	P
年	3	70	1.1	0.361
鳥種	1	7950	125.9	<0.001
調査区	1	908	14.4	<0.001
年×鳥種	3	19	0.3	0.824
年×調査区	3	54	0.8	0.478
鳥種×調査区	1	33	0.5	0.477
誤差	31	63		

¹ three-way ANOVA による解析の結果を示した。

表6-2. カラ類2種の給餌頻度の比較

変動要因 ¹	d.f.	MS	F	P
シジュウカラ				
日齢	1	1.4	11.76	0.008
調査区	1	2.5×10^3	0.02	0.888
誤差	9	0.12		
ヤマガラ				
日齢	1	0.67	12.26	0.010
調査区	1	2.5×10^3	0.46	0.518
誤差	7	5.4×10^2		

¹ 日齢を共変量とした ANCOVA による解析の結果を示した。

表6-3. カラ類2種の給餌量の比較

変動要因 ¹	d.f.	MS	F	P
シジュウカラ				
日齢	1	1.6×10^4	9.44	0.013
調査区	1	5.2×10^2	0.30	0.596
誤差	9	1.7×10^3		
ヤマガラ				
日齢	1	7.3×10^3	10.38	0.015
調査区	1	2.8×10^3	3.95	0.087
誤差	7	7.1×10^2		

¹ 日齢を共変量とした ANCOVA による解析の結果を示した。

殖期において、鱗翅目・膜翅目幼虫以外の餌動物が主要な餌資源として利用されていた報告はない。シジュウカラの育雛餌において、鱗翅目・膜翅目幼虫の個体数占有率が低い傾向は複数年にわたって一貫して観察されていることから、単なる一時的あるいは特例的な事象ではないといえる。針葉樹人工林におけるカラ類の育雛餌についてもう一点

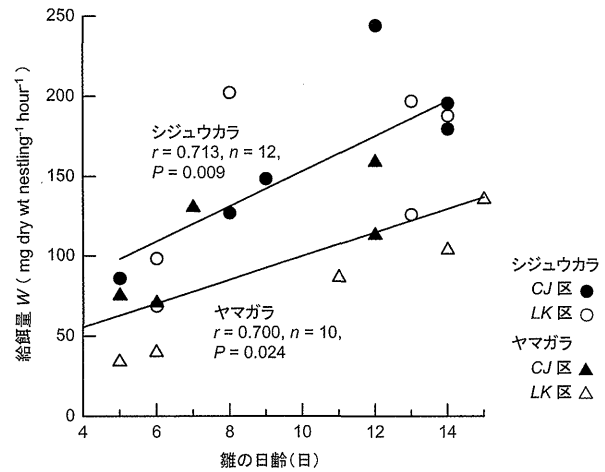


図6-2. シジュウカラ、ヤマガラの雛への給餌量の推移

特徴的であったのは、他の研究例の調査地と比較して直翅目への依存度が著しく高いことである(表6-4)。直翅目が多く用いられた例としては、鱗翅目・膜翅目幼虫現存量が少ない年にブナ林で繁殖したシジュウカラの後期繁殖つがい、直翅目が育雛餌の50%以上を占めていた例が1例のみ報告されている(鎌田ら1994)。シジュウカラ、ヤマガラの主要な繁殖時期である前期繁殖における育雛餌として、直翅目がこれほど高頻度で用いられた記録はない。多く用いられていた比較的大型の直翅目昆虫は、スギ樹冠部から燻煙法(Hijii 1989)やクリッピング法(Mizutani and Hijii 2002)により採集されており、他に落葉広葉樹樹冠部や下層植生などにも生息する可能性が示唆されている(Mizutani and Hijii 2002)。スギ人工林において、直翅目は個体数は少ないものの、体サイズが大きい個体が存在することから、現存量占有率の点では鱗翅目・膜翅目幼虫よりも大きな割合を占める。このため、直翅目の現存量はLK区よりもCJ区の方が多いたことが推察される。直翅目の利用頻度は、ヤマガラよりもシジュウカラで多かった(図6-1)。これは、ヤマガラよりも大きな餌を利用するシジュウカラにとって(Eguchi 1985; Mizutani and Hijii 2002)、大型の直翅目は比較的小型の鱗翅目・膜翅目幼虫よりも好適な餌資源であるためと考えられる(Mizutani and Hijii 2002)。

6-4-2. 針葉樹人工林におけるカラ類2種の給餌特性

Royama(1966)は、シジュウカラの雛への給餌頻度を決定する要因として、1) 餌の現存量、2) 雛の数と餌の大きさ、3) 親の給餌努力の3点が関与していることを指摘した。給餌頻度は餌の大きさと共に給餌量を決定する要因である。一雛あたりの餌要求量は、熱代謝の観点から気温が高いほど少なく(Eguchi 1980a)、さらに体表面積と体重比の関係から一腹雛数が多いほど少なくなる傾向があるが(Royama 1966)、本研究の場合、前期繁殖のみを対象とし

表6-4. 針葉樹人工林におけるシジュウカラ、ヤマガラの前駆繁殖期における育雛餌の種構成と、他生息地との比較

生息地	育雛餌の種構成(個体数割合)(%)				出典
	鱗翅目・ 膜翅目幼虫	クモ目	直翅目	その他	
シジュウカラ					
(日本国内)					
針広混交林(アカマツ)	77.5	6.8	0.0	15.7	由井(1988)
サクラ(見本林)	93.0	3.1	2.3	1.7	Seki & Takano (1998)
常緑広葉樹林	58.5	17.3	5.6	18.6	Eguchi (1985)
常緑広葉樹林	66.7	9.0	—	24.3	関(1998)
針葉樹林	91.2	3.0	3.2	2.6	木内ら(1970)
スギ人工林	26.1	4.3	65.4	4.2	(本研究)
カラマツ人工林	47.1	4.7	41.2	7.0	(本研究)
(海外)					
ヨーロッパナラ	63.7	8.5	—	27.8	Betts (1955)
ヨーロッパナラ ¹	56.3	2.1	—	41.6	Royama (1970)
ヨーロッパナラ ^{1,2}	60.4	3.6	—	36.0	van Balen (1973)
ヨーロッパナラ ¹	78.1	9.6	—	12.3	Minot (1981)
ヨーロッパナラ ¹	88.0	7.9	—	4.1	Török & Tóth (1999)
ヨーロッパクロマツ ¹	47.0	19.0	—	34.0	Gibb & Betts (1963)
ヨーロッパアカマツ ¹	53.2	11.4	—	35.4	Gibb & Betts (1963)
ヨーロッパアカマツ ^{1,2}	64.0	5.2	—	30.8	van Balen (1973)
都市公園	31.6	12.2	—	56.2	Cowie & Hinsley (1988)
ヤマガラ					
針広混交林 ¹	75.2	13.6	4.1	7.2	荒木田(1995)
針広混交林(アカマツ) ¹	77.4	9.4	0.0	13.2	由井(1988)
常緑広葉樹林	42.8	23.1	10.8	23.3	Eguchi (1985)
(韓国, 植生不明) ²	50.9	27.7	6.7	14.6	元ら(1965)
スギ人工林	72.6	3.9	19.3	4.3	(本研究)
カラマツ人工林	83.8	3.2	9.9	3.1	(本研究)

¹ 筆者が平均値を求めた。² 前期, 後期繁殖期の育雛餌が区分されていない。

ており、一腹卵数、雛数のつがい間較差も小さかったため、これらの影響については無視できる。いくつかの研究では、カラ類の育雛の初期段階において小型の餌動物が選択的に給餌されることが報告されているが (e.g. Betts 1955; 元ら 1965), 本研究においては餌動物の体サイズにおける雛の日齢間の明瞭な違いは検出されなかった。これは、最初の観測(第1トライアル)の時点でも雛は4-9日齢であったため、育雛初期における育雛餌に関する資料が含まれていないためと考えられる。そこで本研究では、給餌効率に

関連する要因として、給餌頻度と給餌量の2点についてのみ考察する。

給餌頻度は、一度に運搬する餌の量と強い相関を持つ。通常、一度の給餌につき餌動物を1個体のみ運搬する(single-prey loader)シジュウカラの場合、餌の体サイズが大きければ頻度は減少し、逆に餌の体サイズが小さければ頻度は増加する (e.g. Gibb and Betts 1963)。一方、一度に複数の餌動物を運搬する(multiple-prey loader)ヤマガラの場合、一度に運搬する餌の量が多ければ頻度は減

少し、逆に一度に運搬する餌の量が少なければ頻度は増加すると考えられる。一般的な傾向としては、雛の餌要求が激しいときには小さな餌を頻りに運び、要求度が低いときには大きな餌をゆっくり運ぶ(黒田1982)。このため、雛の餌が不足した状況では、給餌頻度が上昇することが予測されるが、本研究ではいずれの鳥種も単位時間当たりの給餌頻度には調査区間に有意な違いは認められなかった(表6-2)。

雛の餌要求量には生理的に上限があるため、給餌量は親鳥が十分に餌を獲得することができる生息地では雛の生育段階に応じて一定の値をとるが、親鳥が十分な餌を獲得できない場合には給餌量は低下することが予想される。たとえば、Gibb and Betts (1963) は、鱗翅目・膜翅目幼虫資源量が少ない時期の針葉樹人工林において、シジュウカラの給餌量が少ないことを報告している。しかし本研究においては、給餌頻度と同様、給餌量にも調査区間に有意な違いは検出されなかった(表6-3)。

通常、鳥類の雛の体重と餌要求量の関係はシグモイド曲線をなすことが知られており(Ricklefs 1968)、シジュウカラの雛の場合、10-13日を頂点を持ち、後に平衡あるいは微減の傾向となる(e.g. Royama 1966)。Eguchi (1979) は巣立ち前の餌供給量を、シジュウカラ(12-15日齢)で4.67 g fresh wt day⁻¹、ヤマガラ(13-15日齢)で3.16 g fresh wt day⁻¹と報告している。餌供給量の生重を、dry wt = fresh wt/3.5(北沢1977; Peters 1983)によって乾重に換算すると、巣立ち前の餌供給量はシジュウカラで1.33 g dry wt day⁻¹、ヤマガラで0.90 g dry wt day⁻¹となる。この値は、他の研究による結果と同程度であることから、通常の餌資源量を有する生息地における、これらカラ類の雛の餌要求量であると考えられる(e.g. Gibb and Betts 1963; Royama 1966)。本研究における給餌量をこれらの値と比較した場合、シジュウカラ、ヤマガラとも巣立ち前の雛の1日あたりの餌要求量を7時間以内に充足することが可能な量の餌が供給されていた。本調査地において、カラ類の育雛期における明時間はおよそ14.5時間あり、カラ類の給餌活動は1日に約13時間行われる(水谷、未発表データ)。したがって、薄明、薄暮の時間帯に給餌効率が低下することを考慮しても(e.g. Kluijver 1950)、親鳥による給餌は雛の餌要求量を十分に満たしていたものと考えられる。さらに、主要な餌動物である鱗翅目・膜翅目幼虫と直翅目のカロリー含有量がほぼ同程度であったことから、給餌量と同様、雛への供給カロリーについても、いずれの調査区間においても十分な量が供給されていたことが示唆された。

以上の結果から、針葉樹人工林におけるカラ類2種の給餌生態を以下のようにまとめることができる。カラ類2種の育雛餌の種構成は調査区間で異なっており(図6-1)、育雛餌における鱗翅目・膜翅目幼虫の占有率における調査区間の違いは、各調査区における鱗翅目・膜翅目幼虫現存量の違いを反映しているものと考えられた(表6-1)。カラ類

2種は鱗翅目・膜翅目幼虫の代替餌として直翅目を利用して。カラ類2種が各調査区における餌環境に応じて順応的な餌選択を行った結果、十分な給餌量が確保されたものと考えられる(表6-3)。

カラ類2種の育雛餌の種構成は調査区間で大きく異なったが、鳥種間でも異なった(図6-1)。カラ類2種を比較すると、シジュウカラの育雛餌における調査区間の違いはヤマガラよりも大きかった。次章では、これら鳥種間、調査区間の育雛餌の違いをもたらし要因について、針葉樹人工林における節足動物群集特性とカラ類2種の採餌生態から明らかにしていく。

第7章 針葉樹人工林におけるカラ類2種の採餌生態

7-1. 緒言

節足動物群集の種構成、個体数や現存量は森林の構造や特性により大きく異なる(e.g. Stork *et al.* 1997)。このことは、カラ類を含む森林性の昆虫食性鳥類の多くにとって、餌資源として利用可能な節足動物の特性が森林タイプごとに異なる可能性を示唆している。

一般に、カラ類は繁殖期における主要な餌資源を鱗翅目・膜翅目幼虫に強く依存しているが(Perrins 1979)、育雛餌の種構成は、生息地の環境によって異なる(Gibb and Betts 1963; van Balen 1973)。多くの研究が、好適な餌資源としての鱗翅目・膜翅目幼虫の利用可能量がカラ類の繁殖特性や餌資源利用様式に及ぼす影響に着目する一方(cf. van Balen 1973; 由井 1988; Perrins 1991; van Noodwijk *et al.* 1995; Seki and Takano 1998)、他の節足動物群の餌としての利用可能性についてはそれほど注意が払われてこなかった。

最適採餌理論の観点からは、捕食者は単位時間あたりのエネルギー効率が最大となる餌を選択すると考えられる(cf. Maynard 1978; Krebs and Kacelnik 1991)。したがって、個体数や現存量などの、餌動物の「捕り易さ」に関連する特性は、鳥類の餌選択に影響を与えることが予想される(Royama 1970; Hespeneide 1975)。また、餌動物の体サイズに対する選好性は、鳥種ごとの形態的特性と関連して異なることが知られている(e.g. Betts 1955; Gibb and Betts 1963; Diamond 1973; Eguchi 1985; Quinney and Ankney 1985; Török 1986; Diaz 1994)。

これまで、鱗翅目・膜翅目幼虫の現存量(第3章)や節足動物群集特性(第4章)が異なる2林分間で、カラ類2種の育雛餌が異なることが明らかになった(第6章)。本章では餌環境の量的・質的な違いとしての節足動物の個体数や体サイズ分布に着目し、その植生間の違いがカラ類2種の餌動物の体サイズ選好性を通してカラ類2種の採餌生態に影響を及ぼす可能性について論じた。

7-2. 材料と方法

7-2-1. 調査区の概要

調査は、第 5, 6 章と同様、演習林内に設定した 2 つの調査区, *CJ* 区, *LK* 区 (図 2-3) において行った。各調査区の植生は、図 2-3, 表 2-1 に示した。

7-2-2. カラ類 2 種の採餌場所

採餌場所利用に関する調査は、1999 年 5 月 23 日から 6 月 9 日の期間に、ラインセンサス法により行った。調査地の 40% をカバーする全長約 3.8 km のライントランセクトを設定し、調査期間中に 6 回踏査した。調査は 8-16 時までの間に行った。採餌行動を観察した際には、採餌高、採餌樹種を記録した。採餌高が 2 m 以下の場合、下層植生と区分し、採餌高がそれより高い場合にはそれぞれの植生の樹冠部における採餌行動と区分した。

スギ、カラマツ、落葉広葉樹、その他の樹冠部に下層植生を加えた 5 つの植生区分を採餌場所として定義し、それぞれの利用割合について鳥種間、調査区間で Fisher's exact probability test を用いて比較した。また、樹冠部と下層植生の利用比率についても同様に比較した。樹冠部における採餌場所選好性の強さについて、Manly *et al.* (1993) の選択比を用いて検定を行った。植生 *i* の面積を p_i 、*i* における採餌頻度を u_i とした場合、その選択比 (w_i) は以下の式により定義される：

$$w_i = \frac{u_i / \sum_i u_i}{p_i / \sum_i p_i} \quad (13)$$

w_i は 0 以上の値をとり、 $w_i < 1$ の場合、植生 *i* の利用頻度は資源量から予測される期待値よりも少ないことを、 $w_i = 1$ では機会的に利用されたことを、 $w_i > 1$ では値が大きいほどその植生に対して強い選好性があることを示す。さらに、統計量 $(w_i - 1)^2 / (SE_{w_i})^2$ を自由度 1 の χ^2 分布と比較することにより、有意確率を求めた。ここで SE_{w_i} は以下の式によって近似した選択比の標準偏差である (Manly *et al.* 1993)：

$$SE_{w_i} = \sqrt{\frac{1 - p_i}{\sum_i u_i \cdot p_i}} \quad (14)$$

7-2-3. カラ類 2 種の育雛餌の種構成と体サイズ分布構造

1999 年 5 月 14 日から 6 月 16 日までの間に育雛餌を記録したシジュウカラ計 6 つがい (*CJ* 区で 3 つがい、*LK* 区で 3 つがい)、ヤマガラ計 5 つがい (*CJ* 区で 3 つがい、*LK* 区で 2 つがい) を対象として解析を行った。対象となるつがいの巣の前にビデオカメラを設置し、育雛餌を撮影して餌動物 1 個体ごとの種類とその体サイズを判別した。育雛餌の記録方法の詳細、および餌動物の種類と体サイズの判別方法は、第 6 章で述べた通りである。

ヤマガラが一度に運ぶ餌動物の個体数の調査区間の違いについては、Mann-Whitney *U*-test により比較した。鳥種間、調査区間の育雛餌の種構成については、*G*-test を用い

て検定した。餌動物の平均体サイズについては、Mann-Whitney *U*-test により鳥種間、調査区間で比較した。多重比較の際には、Bonferroni の方法 (永田・吉田 1999) により有意水準の補正を行った。

餌動物の体サイズは 10^{-1} - $10^{2.5}$ mg dry wt まで、べき指数 0.25 刻みの階級値に区分した。体サイズ階級の幅と重複度を、鳥種間、調査区間で比較した。体サイズ階級の幅は、Shannon-Wiener 関数 H' (Shannon and Weaver 1949) を用いて表した：

$$H' = -\sum_j p_j \log p_j \quad (15)$$

ここで p_j は、体サイズ階級 *j* に属する餌動物の個体数占有率である。体サイズ階級の重複度は、Pianka (1973) の種間ニッチ重複度 α を用いて算出した：

$$\alpha_{hi} = \frac{\sum_j p_{hj} p_{ij}}{\sqrt{\sum_j (p_{hj})^2 \sum_j (p_{ij})^2}} \quad (16)$$

ここで p_{hj} 、 p_{ij} はそれぞれ鳥種 *h*、*i* により利用された、体サイズ階級 *j* に属する餌動物の個体数占有率である。

7-2-4. 各採餌場所における餌動物の個体数と体サイズ分布構造

調査は 1999 年 5 月 18 日と 6 月 10 日の 2 回行った。2 回の調査はいずれも、調査地におけるシジュウカラとヤマガラの前期育雛期にあたる。スギ、カラマツ、落葉広葉樹の樹冠部と下層植生の 4 区分の採餌場所における節足動物を、クリッピング法およびたたき網法を用いて採集した。サンプリング方法と節足動物の同定、体サイズの推定等の詳細については、第 4 章に述べた通りである。個体数、現存量については、スギ樹冠部、カラマツ樹冠部、落葉広葉樹樹冠部および下層植生の 4 植生区分について、それぞれ 10, 10, 6, 6 サンプルの平均により求めた。また、節足動物の種構成と体サイズ分布については、各区分のサンプルをまとめて扱った ($n=1$)。節足動物の体サイズは実際にカラ類により利用された餌動物の場合と同様、 10^{-1} - $10^{2.5}$ mg dry wt まで、べき指数 0.25 刻みの階級値により区分した。

樹冠部においては、カラ類が採餌可能な大きさの節足動物の個体数と現存量を、生葉 1 kg dry wt あたりの値として求め、Kruskal-Wallis test, Steel-Dwass test (Steel 1960; Dwass 1960) を用いて比較した。各餌動物の平均体サイズについては、Steel-Dwass test により採餌場所間の比較を行った。

7-3. 結果

7-3-1. カラ類 2 種の採餌場所

カラ類 2 種の採餌場所選択には、*CJ* 区では鳥種間に有意差が認められたが (extended Fisher's exact probability test, $\chi^2=32.75$, $df=4$, $P<0.001$)、*LK* 区では違いが認められなかった ($\chi^2=1.92$, $df=4$, $P=0.75$) (表 7-1)。下層植生の利用割合には、鳥種間、調査区間とも有意差はな

かった (Fisher's exact probability test, $P > 0.05$)。

樹冠部においては、カラ類2種とも落葉広葉樹を選択的に利用していた (表7-1)。落葉広葉樹に対する選好性は、CJ区においてはシジュウカラよりもヤマガラの方が強かったが、LK区ではカラ類2種間に大きな差はなかった。優占する針葉樹の樹冠部については、シジュウカラはCJ区のスギ、LK区のカラマツともほぼ機会的に利用していたが、ヤマガラはCJ区のスギはほとんど利用せず、LK区

のカラマツは機会的に利用していた。

7-3-2. カラ類2種の育雛餌の種構成と体サイズ分布構造

本調査地においては、シジュウカラは常に一度の給餌につき餌動物を1個体のみ運搬した (single-prey loader) のに対し、ヤマガラは一度に複数の餌動物を運搬した (multiple-prey loader)。ヤマガラが一度に運ぶ餌動物の個体数は、調査区間で有意に異なった (Mann-Whitney U -test,

表7-1. 樹冠部におけるカラ類2種の採餌場所選択

植生区分	植生面積 (ha) ¹		利用頻度 ²		選択比 ³	χ^2 値 ⁴
シジュウカラ						
<i>CJ</i> 区						
スギ	8.41	(54.6)	17	(53.1)	1.15	0.76 ^{NS}
カラマツ	0	(0.0)	1	(3.1)	—	—
落葉広葉樹	2.15	(14.0)	6	(18.8)	1.59	1.53 ^{NS}
その他	4.83	(31.4)	3	(9.4)	0.35	5.15 ^{**}
下層植生	—	—	5	(15.6)	—	—
<i>LK</i> 区						
スギ	0.08	(0.5)	0	(0.0)	—	—
カラマツ	9.46	(63.3)	23	(52.3)	0.96	0.14 ^{NS}
落葉広葉樹	2.11	(14.1)	11	(25.0)	2.05	8.00 ^{**}
その他	3.30	(22.1)	4	(9.1)	0.48	3.42 [*]
下層植生	—	—	6	(13.6)	—	—
ヤマガラ						
<i>CJ</i> 区						
スギ	8.41	(54.6)	11	(12.6)	0.25	58.68 ^{***}
カラマツ	0	(0.0)	0	(0.0)	—	—
落葉広葉樹	2.15	(14.0)	64	(73.6)	5.72	315.43 ^{***}
その他	4.83	(31.4)	5	(5.7)	0.20	25.53 ^{***}
下層植生	—	—	7	(8.0)	—	—
<i>LK</i> 区						
スギ	0.08	(0.5)	1	(0.9)	—	—
カラマツ	9.46	(63.3)	62	(57.4)	0.98	0.08 ^{NS}
落葉広葉樹	2.11	(14.1)	26	(24.1)	1.84	12.62 ^{***}
その他	3.30	(22.1)	11	(10.2)	0.50	7.72 ^{**}
下層植生	—	—	8	(7.4)	—	—

括弧内に、各植生の調査トランセクト内における占有率¹と採餌場所としての利用率²を示した。

³ (13)式によって算出した。⁴ Manly *et al.* (1993)の方法により χ^2 値を算出した後、Bonferroniの修正を行って有意確率を求めた (NS, $P > 0.05$; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$)。

$U=9.96 \times 10^3$, $P=0.02$) (図7-1)。

鱗翅目・膜翅目幼虫と直翅目昆虫の2分類群が、カラ類2種の主要な餌資源として利用されていた(図7-2)。ヤマガラは、その大部分が鱗翅目・膜翅目幼虫であり、それらが育雛餌全体に占める割合は76-97%(個体数割合)であった。一方、シジュウカラは、育雛餌として鱗翅目・膜翅目幼虫(17-51%)だけでなく、直翅目(42-75%;大部分はクチキマ類 Anoplophidae sp.) やクモ目(4%)も利用した。シジュウカラの育雛餌の構成割合は、調査区間で大きく異なった。シジュウカラの育雛餌に鱗翅目・膜翅目幼虫が占める割合は、LK区よりもCJ区で小さかつ

た。育雛餌の種構成はカラ類2種間で有意に異なり(G -test with Bonferroni correction, CJ区, $G=634.7$, $P<0.001$; LK区 $G=109.2$, $P<0.001$), シジュウカラでは調査区間でも異なった(シジュウカラ, $G=95.3$, $P<0.001$; ヤマガラ, $G=4.25$, $P=0.24$)。

カラ類2種が利用した餌動物の最小体サイズは、0.1 mg dry wtであった(図7-2)。シジュウカラは常にヤマガラよりも大型の餌動物を利用した(表7-2)。シジュウカラの餌全体の平均体サイズは調査区間で有意に異なっていた(Mann-Whitney U -test, $U=1.37 \times 10^5$, $P<0.001$)。シジュウカラが利用した餌動物の90%が、 10^1 - $10^{2.25}$ mg dry wtの個体であった。一方、ヤマガラが利用した餌動物の体サイズは、シジュウカラが利用した餌動物よりも小さく、また餌全体の平均体サイズ(27 mg dry wt)には調査区間で有意差は認められなかった($U=1.07 \times 10^5$, $P=0.12$)。ヤマガラが利用した餌動物の90%は、 $10^{0.5}$ - 10^2 mg dry wtの個体であった。餌として利用された鱗翅目・膜翅目幼虫の平均体サイズは、シジュウカラでは調査区間で有意差は検出されなかったが($U=1.45 \times 10^4$, $P=0.42$), ヤマガラでは有意に異なっていた($U=7.24 \times 10^4$, $P<0.01$)。

ヤマガラは、シジュウカラよりも幅広い体サイズ階級の餌動物を利用した(表7-3)。餌動物の体サイズ階級の幅(H')の違いは、鳥種間で大きく、調査区間で小さかった。一方、餌動物の体サイズ階級の重複度(α)は、餌全体、鱗翅目・膜翅目幼虫のいずれの場合においても、調査区間で

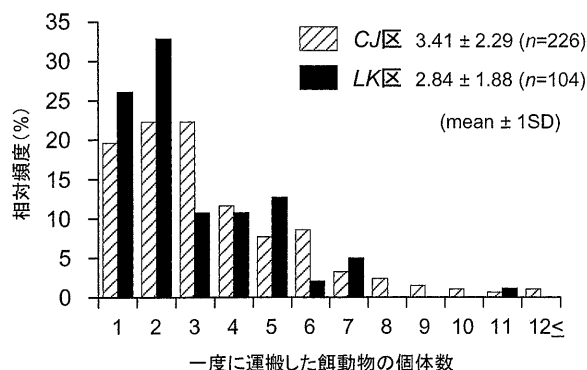


図7-1. ヤマガラが一度に運搬した餌動物個体数の分布

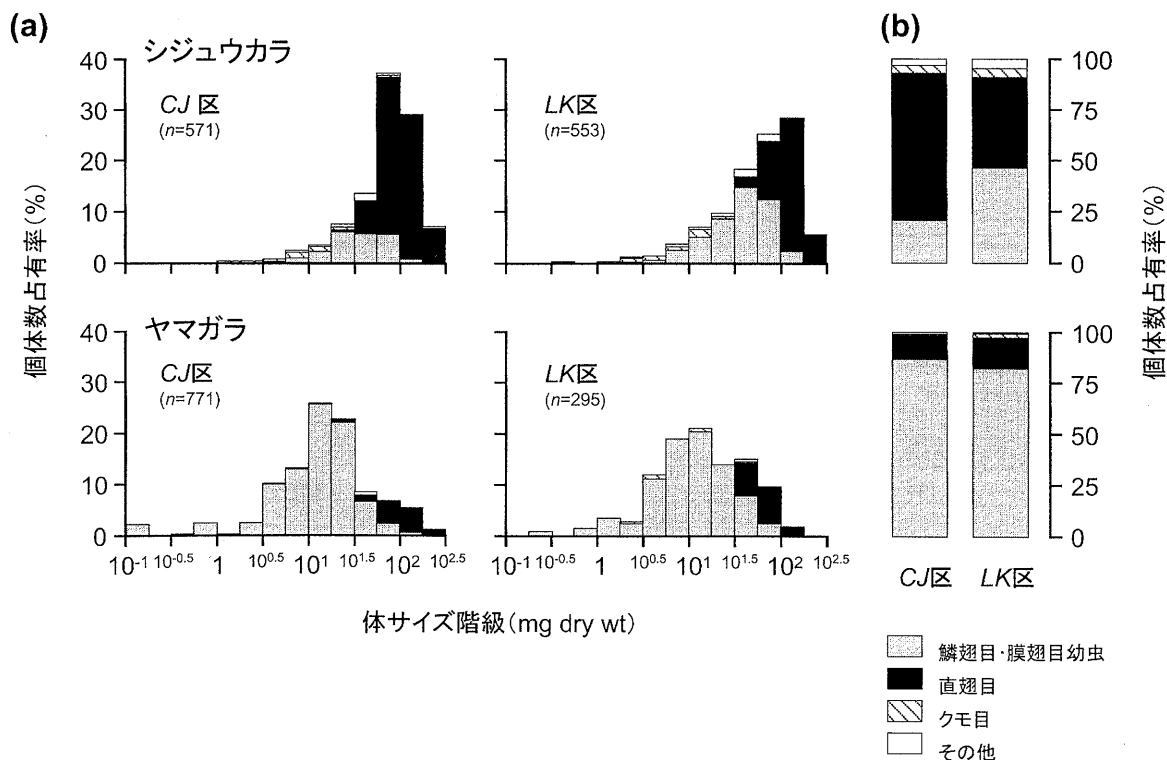


図7-2. シジュウカラ(上)とヤマガラ(下)の育雛餌の体サイズ分布(a)と個体数占有率(b)

大きく、鳥種間では小さかった(表7-4)。同様の傾向は、鱗翅目・膜翅目幼虫のみを対象として解析した場合においても検出されたが、直翅目では認められなかった。

鳥種間、調査区間の餌動物の体サイズ階級の幅と重複度を比較すると、餌動物の体サイズ階級の幅 (H') の比較では、調査区間における違いは鳥種間における違いより小さく、また調査区間の体サイズ階級の重複度 (α) は鳥種間における重複度よりも大きかった。このことから、シジュウカラ、ヤマガラはそれぞれ異なる調査区においても、利用する餌動物の体サイズは変えておらず、またカラ類2種はそれぞれ餌動物の体サイズに対する選好性を持っているこ

とが示唆された。

7-3-3. 各採餌場所における餌動物の個体数と体サイズ分布構造

直接サンプリングにより得られた節足動物のうち、カラ類2種が利用した最小の体サイズ (0.1 mg dry wt) を上回る体サイズの個体は、節足動物全体の約94%を占めていた。カラ類2種が利用可能な体サイズを持つ節足動物の個体数と現存量は採餌場所間で異なっており (3 植生の樹冠部間での比較, Kruskal-Wallis test, $P < 0.05$), 落葉広葉樹樹冠部においてももっとも多く、スギ樹冠部でもっとも少

表7-2. カラ類2種により利用された主要な餌動物および餌動物全体の平均体サイズ (mean±1SD, mg dry wt)

	鱗翅目・膜翅目幼虫		直翅目		餌動物全体
シジュウカラ					
CJ 区	43.0 ± 27.8	NS	108.0 ± 44.3	***	89.3 ± 51.0
×	(119)		(414)		(571)
LK 区	45.8 ± 30.5		125.3 ± 48.2		79.8 ± 56.9
	(257)		(247)		(553)
ヤマガラ					
CJ 区	17.3 ± 16.3	*	104.1 ± 47.9	***	27.6 ± 35.9
×	(671)		(91)		(771)
LK 区	15.9 ± 16.5		73.5 ± 28.5		24.7 ± 28.0
	(243)		(45)		(295)
シジュウカラ×ヤマガラ					
CJ 区	***		NS		***
LK 区	***		***		***

平均体サイズは、(mean±1SD) によって示した。括弧内はサンプル数 (n) を表す。処理区間の体サイズの違いについて、Mann-Whitney U -test により比較した (NS $P > 0.05$; * $P < 0.05$; *** $P < 0.001$)。

表7-3. カラ類2種により利用された主要な餌動物および餌動物全体の体サイズ階級幅 (H')

	鱗翅目・膜翅目幼虫	直翅目	餌動物合計
シジュウカラ			
CJ 区	1.58	1.19	1.62
LK 区	1.67	1.08	1.83
ヤマガラ			
CJ 区	1.86	1.31	2.05
LK 区	1.92	0.96	2.05

表7-4. カラ類2種により利用された主要な餌動物および餌動物全体の体サイズ階級の重複度 (α)

	鱗翅目・膜翅目幼虫	直翅目	餌動物合計
調査区間の重複度 (CJ 区 × LK 区)			
シジュウカラ	0.97	0.91	0.96
ヤマガラ	0.95	0.71	0.93
鳥種間の重複度 (シジュウカラ × ヤマガラ)			
CJ 区	0.64	0.99	0.40
LK 区	0.56	0.49	0.54

なかった(表7-5)。

主要な餌動物である鱗翅目・膜翅目幼虫, 直翅目, クモ目の平均体サイズは, いずれも採餌場所間で異なった(表7-6)。カラマツ樹冠部から得られた鱗翅目・膜翅目幼虫の平均体サイズは, 落葉広葉樹樹冠部や下層植生から得られた個体よりも小さかった。スギ樹冠部から得られたクモ目の平均体サイズは, 他の採餌場所から得られた個体よりも小さかった。主要な餌動物の平均体サイズは, 大型の直翅目が得られたスギ樹冠部がもっとも大きく, 小型の鱗翅目・膜翅目幼虫とクモ目が優占したカラマツ樹冠部で小さかった。主要な餌動物が節足動物群集全体に占める割合は, 個体数割合で28.1%(下層植生)–42.7%(スギ樹冠部), 現存量割合で15.8%(スギ)–38.2%(落葉広葉樹)と比較的大きかった(図7-3)。

餌動物の種構成比と体サイズ分布は, 採餌場所間で異なった(図7-3)。鱗翅目・膜翅目幼虫の体サイズ階級について比較すると, カラマツ樹冠部では $10^{-0.5}$ – $10^{0.25}$ mg dry wtと小型の, 落葉広葉樹樹冠部では $10^{0.5}$ – $10^{1.25}$ mg dry wtと大型の階級がもっとも多く得られた。下層植生においては, 幅広い体サイズ階級($10^{-0.75}$ – $10^{2.25}$ mg dry wt)の鱗

翅目・膜翅目幼虫が得られた。直翅目昆虫は, スギ樹冠部において個体数占有率では節足動物全体の1.4%を占めるに過ぎないが, 276 mg dry wtと大型の個体を得られたため, 現存量占有率では13%を占めていた。クモ目はすべての採餌場所において, 個体数の点でもっとも優占していたが, その大部分が $10^{0.25}$ mg dry wt以下の個体であった。

7-4. 考察

7-4-1. カラ類2種の育雛餌選択における餌動物サイズの選好性

本研究の結果から, カラ類2種はそれぞれ特定の体サイズの餌動物を選択的に利用している可能性が示唆された。カラ類2種が利用した餌動物全体の平均体サイズに関する調査区間の違いは, 鳥種間の違いと比べて非常に小さかった(表7-2)。また, 節足動物群集の現存量(表7-5)や餌動物の種構成, 体サイズ分布(図7-3, 表7-6)といった餌資源の量的・質的特性が採餌場所(植生区分)間, ひいては調査区間で大きく異なるにも関わらず, カラ類2種が利用した餌動物の体サイズ階級の幅における調査区間の違いは小さく(表7-3), 体サイズ階級の調査区間の重複度は大

表7-5. 各採餌場所における, カラ類が利用した餌の最小体サイズ(0.1 mg dry wt)を上回る節足動物の個体数と現存量(mean±1SD)

植生	個体数 ¹	現存量 ²
樹冠部		
スギ	34.6 ± 11.3 ^a	511.4 ± 481.8 ^a
カラマツ	429.1 ± 142.2 ^b	2207.0 ± 1758.5 ^b
落葉広葉樹	1626.0 ± 1277.0 ^c	7933.4 ± 7046.8 ^b
下層植生	212.8 ± 57.5	875.4 ± 173.2

樹冠部においては生葉1 kg dry wtあたり, 下層植生においては1 トリアルあたりの個体数¹と現存量(mg dry wt)²を示した。樹冠部における結果に続く英小文字の違いは, 個体数もしくは現存量が植生間で有意に異なることを示す(Steel-Dwass test, $P < 0.05$)。

表7-6. 各採餌場所における主要な餌動物(鱗翅目・膜翅目幼虫, 直翅目, クモ目)と餌動物全体の体サイズ(mean±1SD, mg dry wt)

植生	鱗翅目・膜翅目 幼虫	直翅目 ¹	クモ目	餌動物全体
樹冠部				
スギ	5.0 ± 7.4 (3) ¹	139.9 (2)	0.7 ± 1.3 (56) ^a	5.5 ± 35.3 (61) ^a
カラマツ	2.7 ± 3.8 (98) ^a		0.9 ± 1.0 (56) ^b	2.0 ± 3.2 (154) ^b
落葉広葉樹	6.8 ± 6.2 (84) ^b	2.2 ± 1.1 (5)	1.7 ± 3.5 (53) ^b	4.7 ± 5.8 (142) ^c
下層植生	8.4 ± 15.1 (102) ^b	16.7 ± 23.0 (11)	1.4 ± 2.1 (246) ^b	3.8 ± 9.9 (359) ^b

英小文字の違いは, 個体数もしくは現存量が植生間で有意に異なることを示す(Steel-Dwass test, $P < 0.05$)。

¹ サンプル数が少ないため, 統計解析を行わなかった。

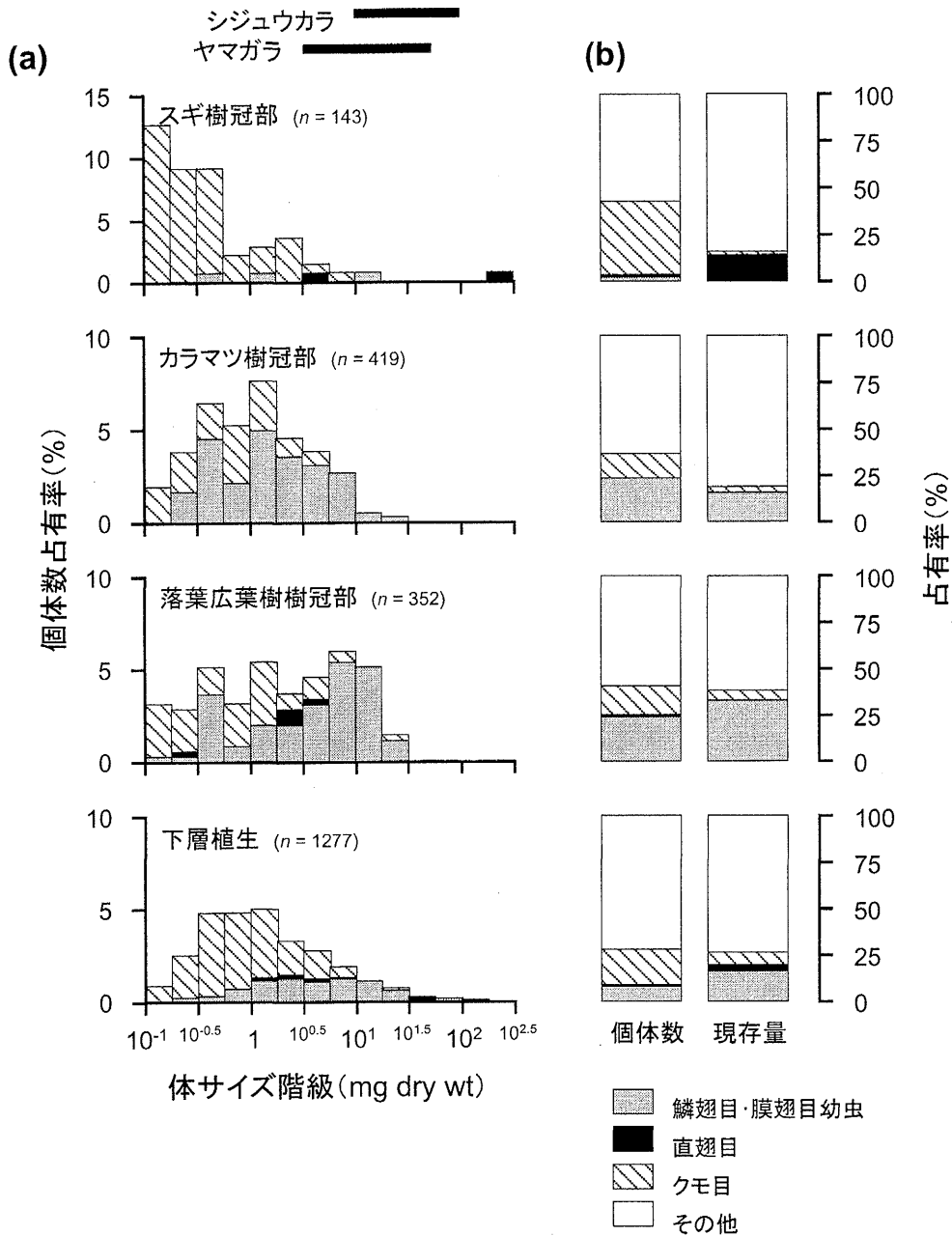


図 7-3. 各採餌場所における主要な餌動物の体サイズ分布 (a) と個体数, 現存量占有率 (b)

カラ類が利用した餌動物のうち, 最小の体サイズを越える節足動物のみを対象として算出した. (a)の上の横棒は, シジュウカラ, ヤマガラそれぞれが利用した鱗翅目・膜翅目幼虫の90%の個体が含まれる体サイズの範囲を示す.

きかった (表 7-4)。これらの結果から, カラ類 2 種の餌選択においては, 節足動物の種類よりも体サイズが大きな要因として作用している可能性が示唆された。

同所的に生息するカラ類 2 種間で利用する餌動物の体サイズが異なるのは (表 7-2), 種間競争を緩和するための餌資源分割利用によるものと考えられる。他の分類群に属する近縁鳥類種間の資源分割利用の場合と同様 (e.g. Dia-

mond 1973), カラ類種間でも選好する餌動物の体サイズに種間差があることが報告されている (Betts 1955; Gibb and Betts 1963; Eguchi 1985)。一般に, 同所的に生息するカラ類は, 採餌場所を垂直的に分割利用する (Perrins 1979)。同様の傾向は, シジュウカラとヤマガラの間においても非繁殖期には見られるものの, 繁殖期には, これらカラ類 2 種間における採餌場所の垂直分割は見られなくなる

(中村 1970)。本研究においても、中村 (1970) の報告と同様、これらカラ類2種間の採餌高の違いは検出されなかった。カラ類2種がともに採餌場所として落葉広葉樹樹冠部を選択的に利用していたことは(表 7-1)、採餌場所選択を巡る局所的な種間競争が発生する可能性を示唆している。カラ類2種が利用する餌を選択する体サイズにより分割利用していたことは、餌資源を巡る種間競争を緩和する上で有益であったと考えられる。

鳥類が必要とする餌の量は、その体サイズと強い相関を持つ (Nagy 1987)。シジュウカラ (17.0 g fresh wt) とヤマガラ (16.5 g fresh wt) の体サイズが同程度であることから(由井 1988)、カラ類2種の採餌効率は同程度であることが期待される。カラ類2種間における、利用した餌動物の体サイズの違いは、シジュウカラが single-prey loader であるのに対し、ヤマガラが multiple-prey loader であることにより説明される。すなわち、ヤマガラは一度に多くの餌動物を運搬するため、小型の餌であっても給餌効率が低下しないものと考えられる。

7-4-2. 各採餌場所における餌動物の特性とカラ類2種の採餌場所選択

潜在的な餌資源としての節足動物群集の個体数、現存量(表 7-5)、種構成および体サイズ分布(図 7-3、表 7-6)といった特性は、採餌場所間で大きく異なっていた。本調査地のように、様々な餌資源量をもつ植生がモザイク状に入り混じった生息地においてカラ類が適応的に生息するひとつの方法として、十分な餌資源を確保することができる採餌場所を選択的に利用する方法が考えられる (cf. Dias and Blondel 1996)。

鱗翅目・膜翅目幼虫はスギ樹冠部を除く採餌場所(カラマツ樹冠部、落葉広葉樹樹冠部、下層植生)に比較的多く生息していたが、その体サイズ分布は採餌場所間で異なっていた(図 7-3)。直翅目は、カラマツ樹冠部を除く採餌場所から得られた(図 7-3)。節足動物全体に対する直翅目の個体数占有率は小さいものの、大型の個体が得られたため、現存量占有率は大きかった。本研究において直接サンプリングに用いたクリッピング法の採集効率が低いことから、直翅目の生息密度や体サイズ分布を正確に推定するに足るサンプル数は得られなかった。しかし、採集効率が低い燻煙法による調査でも、スギ樹冠部の節足動物全体に対する直翅目の個体数占有率は1%に過ぎないのに対し、現存量占有率は16%を占めており (Hijii 1989: 6-8月の平均)、本研究と同様の傾向であった。また、大型の個体は少ないものの、小型の同種あるいは近縁種個体が落葉広葉樹や下層植生からも得られていることから、これらの採餌場所においても、同様に大型個体も生息しているものと思われる。また、過去に行われた燻煙法による結果(寺川 1982)と同様、カラマツ樹冠部からは直翅目は得られなかった。クモ目は、多くの生息地において鱗翅目・膜翅目幼虫に次いで多く利用される餌動物であるが (e.g. Gibb and Betts

1963; 元ら 1965; Minot 1981; Eguchi 1985; 荒木田 1995)、本調査地においてはカラ類の育雛餌としてほとんど利用されていなかった(図 7-2)。これは、本調査地に生息するクモ目の大部分が、体サイズの小さい個体であったことから、餌としての利用価値が小さかったためと思われる。

カラ類2種の採餌場所選択には、CJ区では鳥種間の違いが認められたが、LK区では鳥種間の違いはなかった(表 7-1)。カラ類2種は、いずれの調査区においても採餌場所として落葉広葉樹樹冠部を選択的に利用していた。落葉広葉樹樹冠部には幅広い体サイズの鱗翅目・膜翅目幼虫が生息しており、そこにはヤマガラ ($10^{0.5}-10^{1.75}$ mg dry wt) だけでなくシジュウカラ (10^1-10^2 mg dry wt) にとって利用可能な体サイズの個体も比較的多く生息していた(図 7-3)。したがって、落葉広葉樹樹冠部はカラ類2種にとって、安定的な餌供給源として重要であるといえる。また、小型の鱗翅目・膜翅目幼虫の個体数が多いことは、シジュウカラよりも小型の餌動物を幅広く利用できるヤマガラにとって、落葉広葉樹樹冠部における利用可能な餌資源量がシジュウカラよりも多いことを示唆している(図 7-3)。このため、ヤマガラはいずれの調査区においても鱗翅目・膜翅目幼虫をもっとも主要な餌資源として利用し続けることが可能であったと考えられる(図 7-2)。

スギ樹冠部はシジュウカラには機会的に利用されたが、ヤマガラにはほとんど利用されなかった(表 7-1)。スギ樹冠部には、鱗翅目・膜翅目幼虫は少ないものの、大型の直翅目が生息していた(図 7-3)。大型の餌動物を選択するシジュウカラにとって(図 7-2、表 7-2)、スギ樹冠部に生息する直翅目は、たとえ個体数が少なくても好適な餌資源であったと考えられる。

LK区において、カラ類2種はカラマツ樹冠部を機会的に利用したが、その選好性は落葉広葉樹樹冠部よりも低かった(表 7-1)。カラマツ樹冠部では、節足動物全体に鱗翅目・膜翅目幼虫が占める割合こそ他の採餌場所とそれほど変わらないものの、鱗翅目・膜翅目幼虫の体サイズ分布は他の採餌場所と大きく異なり、小型の個体が大部分を占めていた(図 7-3)。カラマツ樹冠部に対するシジュウカラの選好性がヤマガラよりも弱かったのは、彼らにとって利用可能な体サイズを持つ鱗翅目・膜翅目幼虫の個体数占有率が小さいことによるものと考えられる。また、シジュウカラ、ヤマガラとも形態的特性に起因する採餌様式が針葉樹に適していない(中村 1978)ことも、カラマツ樹冠部が落葉広葉樹よりも利用されないことの要因の一つであると考えられる。

カラ類2種が採餌行動のうちの10%程度を占めていた下層植生には、利用可能な体サイズの鱗翅目・膜翅目幼虫や直翅目が生息していた。このことから、下層植生も針葉樹人工林においては有効な採餌場所となっているものと思われる。

以上のように、カラ類2種はそれぞれ選好する体サイズの餌資源が生息している採餌場所を選択的に利用してい

た。そして、カラ類2種の食性は、それぞれ調査区内の採餌場所における節足動物群集の群集構造や体サイズ分布構造を反映していたものと考えられる。

第8章 総合考察

8-1. 緒言

これまでの各章では、カラ類にとっての餌環境としての針葉樹人工林を鱗翅目・膜翅目幼虫資源量(第3章)と節足動物群集特性(第4章)の両面から評価するとともに、針葉樹人工林におけるカラ類2種の繁殖生態(第5章)、給餌生態(第6章)および採餌生態(第7章)を明らかにしてきた。本章では、これらの情報を統合し、針葉樹人工林におけるカラ類2種の繁殖生態と採餌生態について、とくにその適応的・順応的応答という側面から議論する。

8-2. 針葉樹人工林におけるカラ類2種の繁殖生態

鳥類の繁殖は、少なくとも餌資源量が不足している生息地においては、利用可能な餌資源量による制限を受けていると考えられている(Martin 1987)。カラ類においては、生息地における餌資源量の不足は繁殖密度の低下、一腹卵数の低下、孵化率の低下、巣立ち率の低下などを通して次世代生産数の減少を招くことが報告されている(e.g. Gibb and Betts 1963; Lack 1966; 浦本 1966; van Balen 1973)。餌資源量の違いは鳥類の繁殖の各段階において作用するが、中でも必要餌量が多い巣内育雛期における餌の不足は、巣内雛の餓死とそれに伴う繁殖成功率の低下の直接的な要因となる(Martin 1987)。

本調査地においては、2調査地間のカラ類の育雛期における鱗翅目・膜翅目幼虫現存量の違いにもかかわらず、カラ類2種の巣立ち雛数や巣立ち成功率には調査区間で違いはなく、いずれの調査区においても高い繁殖成功率を示していた(第5章)。1羽の雛あるいは1つがいが利用可能な餌資源量は、生息地の餌環境のほかに、営巣密度と一腹雛数によっても変化するが、本調査地においてはいずれの要因も2つの調査地の間で有意差はなく、また他の生息地と比較しても同程度の値であったことから、これらの要因の影響については考慮する必要はない。したがって、本調査地においては、鱗翅目・膜翅目幼虫資源量の違いは、カラ類の巣立ち成功率に影響を与えなかったと結論することができる。

高い巣立ち成功率を維持するためには、雛の餌要求量に対し十分な給餌量が確保される必要があるが、給餌生態に関する調査の結果、2つの調査区において同程度の給餌量が確保されていたことが明らかになった(第6章)。針葉樹人工林における雛への給餌量は、巣立ち前の雛に対する1日あたりの給餌量(Royama 1966; Eguchi 1979)が7時間で達成可能な給餌量であったことから、カラ類の給餌活動が1日に約13時間行われる本調査地においては(水谷、未発表データ)、十分な量の餌が雛に給餌されていたと考え

られる。しかし、たとえ餌の供給量が十分であったとしても、代替餌の質が劣っていれば、雛のエネルギー要求量を満たしているとは言えない可能性がある。たとえば、Inosemtsev (1963)は、ロシアの針葉樹林では、広葉樹林よりもマグラヒタキ(*Ficedula hypoleuca*)の繁殖成功率が低いことを報告した。このとき、給餌頻度は林分間に違いはなかったものの、餌のカロリー含有量は落葉樹林の方が多かったことから、針葉樹林での雛への供給カロリーの不足が繁殖成功率低下の原因と考えられた。一方、本研究の場合は、2種の主要な餌動物(鱗翅目・膜翅目幼虫と直翅目)のカロリー含有量は等しいことから、いずれの餌を給餌した場合でも、雛へのカロリー供給はほぼ同程度であったことが示唆される。したがって、育雛期における鱗翅目・膜翅目幼虫現存量の調査区間の違いがカラ類2種の巣立ち雛数や巣立ち成功率に影響を及ぼさなかったのは、育雛餌として鱗翅目・膜翅目幼虫以外の餌を利用することにより、雛への給餌が、量、カロリーの両面において充足していたためと考えられる。

育雛期間中における雛の死亡といった餌不足に起因する深刻な負の影響は検出されなかったものの、育雛期間は調査区間で有意に異なっていた(第5章)。一般に、カラ類を含む晩成性鳥類の成長速度は、餌供給量により制限されている(Ricklefs 1984)。したがって、育雛期間の長さは、様々な要因(気温、雛数、孵化の同調性、捕食リスクなど)の影響を受けるものの、基本的には餌供給量と負の相関を持ち、餌供給量が多いほど、育雛期間は短くなると考えられる(浦本 1966)。たとえば、ミドリツバメ(*Tachycineta bicolor*)の育雛期間は、餌資源量が多い生息地で短くなることが知られている(Quinney *et al.* 1986)。本調査地では、育雛期間はカラ類2種ともに調査区間で異なったものの、その傾向はカラ類2種間で異なっていた。また、シジュウカラの育雛期間は、CJ区よりもLK区の方が短かった。この傾向については、調査区間の鱗翅目・膜翅目幼虫資源量の違いの他に、餌の同化効率と捕食リスクの2つの仮説によっても説明することができる。

第一の仮説は、調査区間における育雛餌の組成の違いと餌種間における同化効率の違いにより、育雛餌全体の同化効率が調査区間で異なっていた可能性である。カロリーが同程度の節足動物間においても、栄養成分組成(たとえばタンパク質、脂肪、キチン質)には違いが見られるが(Redford and Dorea 1984)、育雛期に雛が必要とする栄養成分の多くはタンパク質であることから(Gill 1994)、同化効率には違いが生じる可能性がある。たとえばキンカチョウ(*Poephila guttata*=*Taeniopygia guttata*)では、タンパク質含有量が低い餌を与えた場合、雛の成長が遅れることが報告されている(Boag 1987)。鱗翅目・膜翅目幼虫の同化効率が直翅目よりも高ければ、鱗翅目・膜翅目幼虫をCJ区よりも多く利用していたLK区において、同化可能な栄養分の供給量が多くなった結果、シジュウカラの育雛期間が短くなった可能性がある。

第二の仮説は、第 5 章において議論した通り、LK 区におけるシジュウカラの捕食リスクが不均一に高いために早期に巣立ちを行った可能性である。ヤマガラは育雛期間は、LK 区よりも CJ 区の方が短かった。調査区間におけるヤマガラは育雛餌の種組成の違いはシジュウカラよりも小さいために、調査区間における育雛餌全体の同化効率の違いもシジュウカラと比較して小さいと考えられる。一方、ヤマガラは給餌量は、差は有意ではなかったものの、LK 区よりも CJ 区の方が多い傾向があった。CJ 区における豊富な給餌量は、ヤマガラは雛の成長速度を加速した可能性が考えられる。しかしながら、以上の点について明らかにするためには、雛の成長速度や体重、餌動物間の同化効率についてより詳細に調査する必要がある。

調査区間で有意差がみられたものの、いずれの針葉樹人工林におけるカラ類 2 種の育雛期間も、他の自然生息地と比較すると短い傾向にあり (浦本 1966; Higuchi 1976; Eguchi 1980b; 羽田 1986; 荒木田 1995; 矢作 1996; 関 1998; Seki and Takano 1998), また巣立ち率もきわめて高かった (第 5 章)。このことは、本調査地における雛への育雛餌の供給条件が、他の自然生息地と比較しても良好であったことを示唆している。この結果は、鱗翅目・膜翅目幼虫の資源量が少ない生息地においても、直翅目を多く利用することでカラ類 2 種、とくにシジュウカラが雛の餌要求量を充足することができたためだと考えられる。

8-3. 針葉樹人工林におけるカラ類 2 種の採餌生態

カラ類 2 種の繁殖特性には、生息地の餌環境の違いに応じた差が認められなかったのとは対照的に、シジュウカラとヤマガラは採餌生態はそれぞれの餌環境に応じて調査区間で大きく異なっていた。

シジュウカラの育雛餌の種構成は年度間、調査区間で異なっており、またその違いは主要な餌メニューが変化するほど大きいものであった (第 6 章)。そしてシジュウカラは採餌場所として小面積の落葉広葉樹だけでなく、優占する針葉樹も機会的に利用することが可能であった (第 7 章)。シジュウカラは他のカラ類と比較して嘴の特殊化の程度が小さいことから、日本に生息するカラ類の中でも generalist であると考えられており (中村 1978), 様々なタイプの生息地において多様な餌資源を利用できることが知られている (Snow 1954; Perrins 1979)。また、葉や枝などの餌動物が生息する基質の強度や構造などの違いは鳥類の採餌効率に影響するが (e.g. Holmes and Robinson 1981), これらは緑軸で光合成を行うスギと、葉で光合成を行う他の樹種では大きく異なる。シジュウカラはその採餌行動の柔軟性ゆえに、本来適応している落葉広葉樹だけでなくスギ樹冠部も採餌場所として利用したり、鱗翅目・膜翅目幼虫以外の餌資源を主要な餌資源として代替的に利用したりすることがヤマガラよりも容易であったと考えられる。SPL (single-prey loader) であるシジュウカラにとって、餌動物の体サイズは給餌効率に直接影響する要因として重要で

あるが、直翅目の体サイズがシジュウカラの餌動物に対する体サイズ嗜好性に合致していた (第 7 章) ことは、代替餌を利用した際に給餌効率を維持する上で有益であったと考えられる。

ヤマガラの場合、育雛餌の種構成における年度間、調査区間の違いはシジュウカラと比較して小さく、主要な餌メニューは従来の知見と同様、鱗翅目・膜翅目幼虫であった (第 6 章)。ヤマガラは採餌場所として小面積の落葉広葉樹に強い嗜好性を持ち、カラマツは機会的に利用するものの、スギはほとんど利用しなかった (第 7 章)。ヤマガラはその採餌行動に関連する形態的特性から、シジュウカラよりも採餌行動の特殊化が進んでいると考えられており (中村 1978), またシジュウカラと比較して生息地のタイプの幅も狭い (日本鳥学会 2000)。ヤマガラが針葉樹人工林においても十分な餌を供給できたのは、おもに以下の 3 点によるものと考えられる。第一に、ヤマガラの一腹雛数はシジュウカラよりも小さく、また雛 1 羽あたりの餌要求量も少ないことから、親鳥が給餌する餌の量はシジュウカラよりも少なく済む (Eguchi 1979)。このため、シジュウカラよりも給餌効率が低くてもよいヤマガラは、シジュウカラと比較してより遠くの採餌パッチを利用することが可能である。第二に、ヤマガラが利用する餌動物の体サイズはシジュウカラよりも小さい (第 7 章)。一般に、小さい個体の節足動物は大型の個体よりも豊富に存在するために、探索にかかるコストはシジュウカラよりも小さいことが期待できる。第三に、ヤマガラは MPL (multiple-prey loader) であるために、SPL であるシジュウカラよりも、餌動物 1 個体あたりの育雛餌の輸送コストが少ない。カラ類のような、いわゆる CPF (central place forager) では、一度の給餌行動にかかる時間 (= 単位時間 / 給餌頻度) は、中心点 (CP = 巣) と採餌パッチへの往復時間と採餌パッチにおける探索時間の合計により表される (Kacelnik 1984)。MPL が複数の餌を一度に運搬する場合、連続して採餌を行うことにより CP-採餌パッチ間の往復時間とエネルギーコストを節約することができる。このことは、ヤマガラがより遠くの採餌パッチを利用し、小型の餌動物を利用する上で有益であると考えられる。したがって、ヤマガラは MPL としての特性により、好適ではあるが空間的な制約から利用にかかるコストが大きい採餌場所 (落葉広葉樹) を選択的に利用していても、雛の餌要求量を充足することが可能であったものと考えられる。

本調査地のように、様々な餌資源量をもつ植生が複雑に入り組んだ生息地においてカラ類が適応的に生息するためには、2 つの方法が考えられる (e.g. Dias and Blondel 1996): 異なる環境を利用できるような可塑性を獲得するか、逆に特定の環境に特化して、特定の環境のみを探索して集中的に利用するかである。本調査地においては、シジュウカラについては前者の、ヤマガラについては後者のような方法を用いて異なる採餌環境をもつ生息地を順応的に利用することにより、雛の餌要求量を充足するだけの餌を獲

得していたものと推察される。

以上の考察から、本研究において明らかになった針葉樹人工林におけるカラ類2種の繁殖生態について以下のようにまとめることができる。鱗翅目・膜翅目幼虫資源量が少ない針葉樹人工林においても、カラ類2種の繁殖特性は他の自然生息地と同等であり、かつ高い繁殖成功率を示したことから、これらカラ類2種は針葉樹人工林の餌環境によく適応していたとすることができる(図8-1)。カラ類2種の高い繁殖成功率は、有効な代替餌の存在と、カラ類2種それぞれの採餌生態における餌環境への順応により、針葉樹人工林においても十分な餌が得られたことによるものと考えられる。

8-4. 本研究の意義と応用—とくに生物多様性に配慮した針葉樹人工林の管理に向けて

環境問題に関する重要な側面のひとつとして、生物多様性の保全が挙げられるようになって久しい。この流れの中で、林業経営においても、木材生産だけの保続から、環境と木材生産をともに視野に入れた持続的な森林管理が求められるようになってきた(藤森 1996)。鳥類は、森林を構成する植物や、そこに生息する動物などと同じように森林生態系の構成要素の一部であり、物理環境なども含めた他の要素とともに相互に関係しあい、重要な役割を演じている。個々の生物種が森林生態系において果たしている役割を明

らかにすることは、健全な森林生態系を維持する上で重要なポイントである。

森林生態系の構成員でもある鳥類は、様々な生物と相互作用を繰り返しながら生活しているために、他の生物に直接的、あるいは間接的な影響を与えている(日野 2001)。通常、昆虫食性鳥類は餌資源の多くを植食者である鱗翅目・膜翅目幼虫に強く依存していることから、鳥類が森林生態系において果たす役割として、直接的な効果としての捕食による植食性昆虫の密度抑制(e.g. Kluijver 1951)とともに、間接的な効果としての植物生産量の増加(Strong et al. 2000)が期待される。しかし、雑食者である直翅目を多く利用するという、スギ人工林におけるシジウカラの食性は、従来知られている落葉広葉樹林における昆虫食性鳥類—節足動物間の食物連鎖構造とは異なっていた。また、餌動物の属するギルド(guild: Moran and Southwood 1982)が異なることは、針葉樹人工林において鳥類が捕食を通して生態系において果たす機能的役割も異なる可能性を示唆している。針葉樹人工林の森林生態系の維持機構を解明する際には、生物群集間の食物連鎖の構造と個々の生物種が生態系において果たす機能について、単純に他の自然生息地において得られたモデルを当てはめるのではなく、針葉樹人工林における生息実態と生態的な適応性や独自性についても注意を払う必要がある。

本研究では餌環境に着目して解析を行うことを目的とし

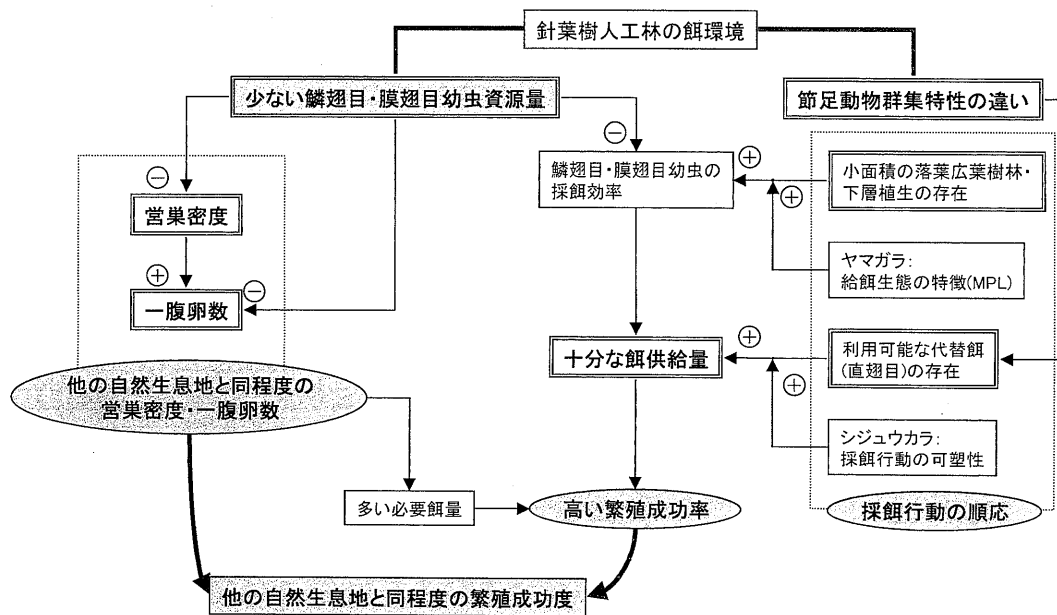


図8-1. カラ類2種の繁殖における針葉樹人工林への適応様式の模式図

針葉樹人工林におけるカラ類の繁殖に影響する要因について、餌資源量との関連を中心に示した。矢印は影響の方向を示し、+、-はそれぞれ正、負の影響が存在することを示す。針葉樹人工林における鱗翅目・膜翅目幼虫資源量の低さは、カラ類2種の営巣密度や一腹卵数に負の影響を及ぼすことが予想されたが、本調査地においては、これらに鱗翅目・膜翅目幼虫資源量の影響は認められなかった。このため、育雛に必要な餌量は他の生息地と同程度に多いが、カラ類2種の順応的な採餌行動により十分な餌供給が行われた結果、高い繁殖成功率を示したものと考えられる。

て、巣箱を架設してカラ類の営巣環境を整えた。しかし実際の針葉樹人工林には天然生林と比較して樹洞性鳥類の営巣資源となる樹洞様環境は不足しており、このことも針葉樹人工林が鳥類の生息に不適な環境となる要因の一つに挙げられる。樹洞を針葉樹人工林において自然に供給するためには、樹洞が形成される立ち枯れ木を森林内に残し(松岡・高田 1999)、樹洞環境を形成するキツツキ類を始点とする“Nest-Web”を形成することが有効であろう(Martin *et al.* 1999)。

本研究により、これまで鳥類の生息地として不適な環境と考えられてきた常緑性針葉樹林においても、カラ類が繁殖を行う上で十分な餌資源量が存在することが示された。針葉樹人工林におけるカラ類の繁殖の成功は、種間で異なる採餌生態面での順応によるものであったが、それを可能にしたのは鱗翅目・膜翅目幼虫以外の好適な餌動物の存在と、小面積ながらも重要な餌供給源として機能する落葉広葉樹林の存在であった。したがって、針葉樹人工林を管理する上で、落葉広葉樹林などを適切に配置するなどして昆虫の多様性と現存量を高めることは、針葉樹人工林に鳥類を誘致する上で有益であると考えられる。落葉広葉樹林と同様、多様な節足動物の生息空間となっている下層植生(第4章)もまた、鳥類にとって重要な餌供給源となる可能性がある(Crawford and Jennings 1989)。

落葉広葉樹林や下層植生についてはそれぞれ森林配置や間伐をはじめとする適切な保育作業(林野庁 2000)によって、木材生産と平行しながらその現存量を高めていくことが可能である。ほかにも落葉広葉樹の面積やその連続性を確保し、構成樹種や階層構造の多様性の向上させることなどが、針葉樹人工林に鳥類を誘致する上で有効な方法と考えられている(由井 1999)。しかしながら現時点では、これらの施策が種々の生物の動態に及ぼす影響を推定するに足る知見は得られていない。本研究のアプローチと同様の手法を用いて森林管理の様態が節足動物群集の動態に及ぼす影響を明らかにし、さらに鳥類一節足動物間の食物連鎖構造を解明することができれば、森林管理がこれらの生物の生息に及ぼす影響を予測し、林業経営と生物多様性の保全を両立する森林管理の手法を開発することが可能になるであろう。

謝 辞

本研究は、名古屋大学大学院生命農学研究科森林保護学研究室の肘井直樹助教のご指導のもとで行われた。心から感謝の意を表したい。

同研究室の柴田徹二教授および梶村 恒博士には、本研究に関して貴重なご意見と温かい励ましをいただいた。森林総合研究所関西支所の日野輝明博士、名古屋大学大学院生命農学研究科森林生態生理学研究室の山本進一教授からは、それぞれご専門の立場から数々の貴重なご意見、ご批評をいただいた。また、演習林で長期間の野外調査を遂行するにあたり、名古屋大学大学院生命農学研究科附属演習林の山田金二元技官、今泉保次、山口法雄両技官には数々の便宜を図っていただいた。厚く御礼

申し上げる。

東京大学大学院農学生命科学研究科附属科学の森教育センター愛知演習林の荒木田善隆氏、九州大学理学研究院生物科学部門生態科学講座の江口和洋博士、早稲田大学自然環境調査室の大堀 聡博士、森林総合研究所九州支所の関 伸一氏には、研究の遂行と論文作成に際して、多くのご助言をいただいた。名古屋大学農学部生物材料物理学講座の渡辺 拓博士(現：静岡大学農学部)には巣箱作成にかかる木作業に関して、京都大学霊長類研究所生態機構分野の松原 幹博士(現：京都大学理学研究科動物学教室人類進化論研究室)には節足動物のカロリー測定に関してご指導いただいた。

森林保護学研究室の学生、卒業生諸氏、および歴代の林学専攻、生物圏資源学専攻の卒業生諸氏には、本研究を遂行するにあたり、数々のご助言、ご協力をいただいた。これらの方々にも深く感謝の意を表したい。

引用文献

- Andersson M. (1981) Reproductive tactics of the long-tailed skua (*Stercorarius longicaudus*). *Oikos* 37: 287-294.
- Ando T., Chiba K., Nishimura T. and Tanimoto T. (1977) Temperate fir and hemlock forests in Shikoku. In *Primary productivity of Japanese forest - Productivity of terrestrial communities* (Shidei T. and Kira T. eds). pp. 213-245, 283-285. Univ. of Tokyo Press, Tokyo.
- 荒木田善隆 (1995) ヤマガラの巣箱設置による繁殖個体数増加と高密度下における繁殖生態. *日鳥学誌* 44: 37-65.
- 浅田節夫 (1996) カラマツの林業. *週刊朝日百科 植物の世界* 11 巻 (清水建美編). pp.245-247. 朝日新聞社, 東京.
- Betts M.M. (1955) The food of titmice in oak woodland. *J. Anim. Ecol.* 24: 282-323.
- Bijlsma R.G. (1982) Breeding season, clutch size and breeding success in the Bullfinch *Pyrrhula pyrrhula*. *Ardea* 70: 25-30.
- Blondel J. and Dias P.C. (1994) Summergreenness, evergreenness and life history variation in Mediterranean blue tits. In *Plant-animal interactions in Mediterranean-type ecosystems* (Arianoutsou M. and Groves R.H. eds). pp.25-36. Kluwer Academic Publishers, Boston.
- Blondel J., Dervieux A., Maistre M. and Perret P. (1991) Feeding ecology and life history variation of the blue tit in Mediterranean deciduous and sclerophyllous habitats. *Oecologia* 88: 9-14.
- Boag P.T. (1987) Effects of nestling diet on growth and adult size of zebra finches (*Poephila guttata*). *Auk* 104: 155-166.
- Bryant D.M. (1975) Breeding biology of the House Martin *Delichon urbica*, in relation to aerial insect abundance. *Ibis* 117: 180-215.
- Cooper R.J. (1989) Sampling forest canopy arthropods available to birds as prey. In *Estimation and analysis of insect populations* (McDonald L.L., Manly B.F.J., Lockwood J.A. and Logan J.A. eds). pp.436-444. Springer-Verlag, New York.
- Cooper R.J. and Whitmore R.C. (1990) Arthropod sampling methods in ornithology. In *Avian foraging: theory, methodology, and applications* (Morrison M.L., Ralph C. J., Verner J. and Jehl J.R. Jr. eds). pp.29-37. Cooper ornithological society, Kansas.
- Cowie R.J. and Hinsley S.A. (1987) Breeding success of blue tits and great tits in suburban gardens. *Ardea* 75: 81-90.
- Cowie R.J. and Hinsley S.A. (1988) Feeding ecology of great tits (*Parus major*) and blue tits (*Parus caeruleus*), breed-

- ing in suburban gardens. *J. Anim. Ecol.* 57: 611-626.
- Crawford H.S. and Jennings D.T. (1989) Predation by birds on spruce budworm *Choristoneura fumiferana*: functional, numerical, and total responses. *Ecology* 70: 152-163.
- Diamond J.M. (1973) Distributional ecology of New Guinea birds. *Science* 179: 759-769.
- Diaz M. (1994) Variability in seed size selection by granivorous passerines: effects of bird size, bird size variability, and ecological plasticity. *Oecologia* 99: 1-6.
- Dietrick C.D., Nicholls C.F. and Bosch R.V.D. (1959) A new method for sampling arthropods using a suction collecting machine and modified Berlese funnel separator. *J. Econ. Entomol.* 52: 1085-1091.
- Dwass M. (1960) Some *k*-sample rank-order tests. In *Contributions to probability and statistics* (Olkin I., Chury S.G., Hoeffding W. and Madow W.G. eds). pp.198-202. Stanford University Press, Stanford.
- Eeva T., Veistola S. and Lehikoinen. (2000) Timing of breeding in subarctic passerines in relation to food availability. *Can. J. Zool.* 78: 67-78.
- Eguchi K. (1979) Food and food consumption of nestling tits, *Parus major minor* and *Parus varius varius*, in the ever-green broad leaved forests in northern Kyushu. *J. Yamashina Inst. Ornith.* 11: 1-18.
- Eguchi K. (1980a) The feeding ecology of the nestling Great Tit, *Parus major minor*, in the temperate ever-green broadleaved forest I. Food consumption and maintenance cost. *J. Yamashina Inst. Ornith.* 12: 68-78.
- Eguchi K. (1980b) The feeding ecology of the nestling Great Tit, *Parus major minor*, in the temperate ever-green broadleaved forest II. With reference to breeding ecology. *Res. Popul. Ecol.* 22: 284-300.
- Eguchi K. (1985) Food size, energy intake and nutrient intake of nestling tits, *Parus varius* and *Parus major*. *J. Yamashina Inst. Ornith.* 17: 74-83.
- Fischbacher M., Naef-Daenzer B. and Naef-Daenzer L. (1998) Estimating caterpillar density on trees by collection of frass droppings. *Ardea* 86: 121-129.
- 藤巻裕蔵 (1970) 北海道林試部における天然林と人工林の鳥相の比較. 北海道林試報 8: 41-51.
- 藤森隆郎 (1996) 「持続可能な森林経営」にむけて. なぜ今「持続可能な森林経営」なのか. 森林科学 16: 57-58.
- 古野東州 (1972) テーダマツ林の食葉性昆虫による被食量について. 京大演報 44: 20-37.
- 古野東州 (1986) 和歌山演習林におけるモミ, ツガ林の生産力調査 第8報. 13年間のリターフォールについて. 京大演報 58: 35-50.
- 古野東州 (1992) クスサシが発生したモミジバフウ林のリターフォールについて. 京大演報 64: 1-14.
- 古野東州 (1993) ストローブマツ林の12年間のリターフォールについて. 京大演報 65: 1-13.
- 古野東州 (1994) スラッシュマツ, テーダマツ林における食葉性昆虫類の虫糞について. 日林論 105: 527-230.
- 古野東州・上西幸雄 (1977) 和歌山演習林におけるモミ, ツガ林の生産力調査 第4報 伐採跡地に更新したミズメ若齢林について. 京大演報 49: 41-52.
- 古野東州・斎藤秀樹 (1981) コナラ林におけるリターフォール量の季節変化および食葉性昆虫による被食量. 京大演報 53: 52-64.
- Gibb B. (1950) The breeding biology of the great and blue titmice. *Ibis* 92: 507-539.
- Gibb B. and Betts M.M. (1963) Food and food supply of nestling tits (Paridae) in Breckland pine. *J. Anim. Ecol.* 32: 489-533.
- Gill F.B. (1994) Ornithology 2nd edition. WH Freeman and Company, New York.
- Gosler A. (1993) The great tit. Hamlyn, London.
- Hagihara A., Suzuki M. and Hozumi K. (1978) Seasonal fluctuations of litter fall in a *Chamaecyparis obtusa* plantation. *J. Jpn. For. Soc.* 60: 397-404.
- 羽田健三 (1986) 鳥類の生活史. 築地書館, 東京.
- 羽田健三・堀内俊子 (1970) ヒガラの雛の食物および摂食量について. 信州大学志賀自然教育研究施設研究業績 9: 31-43.
- Hespenheide H.A. (1975) Selective predation by two swifts and a swallow in central America. *Ibis* 117: 82-99.
- 樋口広芳 (1975) 伊豆半島南部のヤマガラと伊豆諸島三宅島のヤマガラの採食習性に関する比較研究. 鳥 24: 15-28.
- Higuchi H. (1976) Comparative study on the breeding of mainland and island subspecies of the Varied Tit, *Parus varius*. *Tori* 25: 11-20.
- 樋口広芳 (1976) ヤマガラの行動圏と番の相手. 鳥 25: 69-80.
- Higuchi H. (1977) Stored nuts *Castanopsis cuspidata* as a food resource of nestling varied tits *Parus varius*. *Tori* 26: 9-12.
- 樋口広芳 (1978) 鳥類による巣箱の森林タイプ別利用状況と架設・非仮説地域における繁殖密度. 日林誌 60: 255-261.
- Higuchi H. (1981) Deferred independence and prolonged infantile behaviour in young varied tits, *Parus varius*, on an island population. *Anim. Behav.* 28: 523-528.
- 樋口広芳 (1997) ヤマガラ. 日本動物大百科 第4巻 鳥類II (樋口広芳・森岡弘之・山岸哲 編). pp.131. 平凡社, 東京.
- Hijii N. (1989) Arthropod communities in a Japanese Cedar (*Cryptomeria japonica* D. Don) plantation: abundance, biomass and some properties. *Ecol. Res.* 4: 243-260.
- Hijii N., Umeda Y. and Mizutani M. (2001) Estimating density and biomass of canopy arthropods in coniferous plantations: an approach based on a tree-dimensional parameter. *For. Ecol. Manage.* 144: 147-157.
- 土方康次 (1970) 巣箱によるシジュウカラの繁殖生態. 日本生態学会誌 20: 110-114.
- Hino T. (1985) Relationships between bird community and habitat structure in shelterbelts of Hokkaido, Japan. *Oecologia* 65: 442-448.
- 日野輝明 (2001) 森林における鳥をめぐる生物間相互作用ネットワーク. 日鳥学誌 50: 125-144.
- Holmes R.T. and Robinson S.K. (1981) Tree species preferences of foraging insectivorous birds in a northern hardwoods forest. *Oecologia* 48: 31-35.
- Inosemstev A.A. (1963) The selectivity of avian feeding and some reasons for its variation. (In Russian, quoted from Kuroda 1982) *Ornithologiya* 6: 424-450.
- 市川顕彦 (1997) 日本及び琉球列島のカマドウマ類. ホシザキグリーン財団研究報告 1: 67-76.
- Kacelnik A. (1984) Central foraging in starlings (*Sturnus vulgaris*). I. Patch residence time. *J. Anim. Ecol.* 53: 283-299.
- Kallander H. (1974) Advancement of the laying of great tit by the provisioning of food. *Ibis* 116: 365-367.
- Kamata N. and Igarashi Y. (1994) Problems in estimating the density of larval beech caterpillar, *Quadralcarifera punctatella* (Motschulsky) (Lep., Notodontidae), using frass drops by modification of the Southwood-Jepson method. *J. Appl. Entomol.* 118: 92-99.
- 鎌田直人・鈴木祥吾・五十嵐 豊・中村充博 (1994) プナ林における食葉性昆虫のバイオマスと繁殖鳥類群集の給餌内容の

- 季節変動と年変動. 日林東北支誌 46: 37-38.
- Katsuno M. and Hozumi K. (1990) Estimation of leaf area at the level of brunch, tree and stand in *Cryptomeria japonica*. *Ecol. Res.* 5: 93-109.
- Keller L.F. and van Noordwijk A.J. (1994) Effects of local environmental conditions on nestling growth in the great tit *Parus major* L. *Ardea* 82: 349-362.
- Kikuzawa K. and Furuno T. (1968) The estimation of population density of the pine caterpillar, *Dendrolimus spectabilis*. *Bull. Kyoto Univ. For.* 40: 7-15.
- 菊沢喜八郎・東浦康友 (1994) 害虫の大発生とはなにか. 日林北支論 42: 165-167.
- 北沢右三 (1977) 土壤動物生態研究法. 共立出版, 東京.
- 木内 清・松沢千年・野田興司・佐藤秀雄・細田文和・丸山栄・田原 徹 (1970) 亜高山帯針葉樹林に棲息する鳥類の食物 I 食物リスト. 信州大学志賀自然教育研究施設研究業績 9: 45-58.
- Klomp H. (1970) The determination of clutch size in birds. *Ardea* 58: 1-124.
- Kluijver H.N. (1950) Daily routines of the great tit, *Parus m. major* L. *Ardea* 38: 99-135.
- Kluijver H.N. (1971) The population ecology of the great tit, *Parus m. major* L. *Ardea* 39: 1-139.
- Kluijver H.N. and Tinbergen L. (1953) Territory and the regulation of density in titmice. *Arch. Neerl. Zool.* 10: 265-586.
- 小林茂雄・藤巻裕蔵 (1985) 落葉広葉樹林とカラマツ人工林における繁殖期の鳥類群集. 鳥 34: 57-63.
- 小池重人・樋口広芳 (1989) 人工営巣場所の種類と架設効果. *Strix* 8: 1-34.
- Krebs J.R. and Kacelnik A. (1991) Decision-making. In *Behavioural ecology: an evolutionary approach* (3rd ed.) (Krebs J.R. and Davis N.B. eds). pp.105-136. Blackwell, Oxford.
- Krištín A. and Patočka J. (1997) Birds as predators of Lepidoptera: Selected examples. *Biologia* (Bratislava) 52: 319-326.
- 倉地奈保子 (1989) カラマツ人工林の生産構造. 名大農博論.
- 黒田長久 (1982) 鳥類生態学. 出版科学総合研究所, 東京.
- Lack D. (1947-1948) The significance of clutch-size. *Ibis* 89: 302-352, 90: 25-45.
- Lack D. (1958) A quantitative breeding study of British tits. *Ardea* 46: 91-124.
- Lack D. (1964) A long-term study of the great tit (*Parus major*). *J. Anim. Ecol.* 33 (suppl.): 159-173.
- Lack D. (1966) Population studies of birds. Oxford, London.
- Lahti K., Orell M., Rytkonen S. and Koivula K. (1998) Time and food dependence in willow tit winter survival. *Ecology* 79: 2904-2916.
- Leigh T.F., Gonzalez D., and van den Bosch R. (1970) A sampling device for estimating absolute insect populations in cotton. *J. Econ. Entomol.* 63: 1704-1706.
- Liebholt A.M. and Elkinton J.S. (1988a) Techniques for estimating the density of late-instar gypsy moth, *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae), populations using frass drop and frass production measurements. *Environ. Entomol.* 17: 381-384.
- Liebholt A.M. and Elkinton J.S. (1988b) Estimating the density of laval gypsy moth, *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae), using frass drop and frass production measurements: sources of variation and sample size. *Environ. Entomol.* 17: 385-390.
- Lomam J. (1980) Brood size optimization and adaptation among Hooded Crows *Corvus corone*. *Ibis* 122: 494-500.
- Lundberg A. (1981) Population ecology of the ural owl *Strix uralensis* in central Sweden. *Ornis Scand.* 12: 111-119.
- MacArthur R.H. and MacArthur J.W. (1961) On bird species diversity. *Ecology* 42: 594-598.
- Majer J.D., Recher H.F., Perriman W.S. and Achuthan N. (1990) Spatial variation of invertebrate abundance with the canopies of two Australian eucalypt forest. In *Avian foraging: theory, methodology, and applications* (Morrison M.L., Ralph C.J., Verner J. and Jehl JR Jr. eds). pp.65-72. Cooper ornithological society, Kansas.
- Manly B.F.J., McDonald L.L. and Thomas D.L. (1993) Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies. Chapman & Hall, London.
- Martin T.E. (1987) Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 453-487.
- Martin T.E. (1992) Interaction of nest predation and food limitation in reproductive strategies. *Curr. Ornithol.* 9: 163-197.
- Martin K. and Eadie J.M. (1999) Nest webs: a community-wide approach to the mangement and conservation of cavity-nesting forest birds. *For. Ecol. Manage.* 115: 243-257.
- Maruyama N. and Tokida K. (1996) The impact of forestry on ungulates in Japan. In *Conservation of faunal diversity in forested landscapes* (DeGraaf R.M. and Miller R.I. eds). pp.235-252. Chapman & Hall, London.
- 松岡 茂・高田由紀子 (1998) キツツキ類にとっての立枯れ木と森林管理における立枯れ木の扱い. 日鳥学誌 47: 33-48.
- Maynard S.J. (1978) Optimization theory in evolution. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9: 31-56.
- Minot E.O. (1981) Effects of interspecific competition for food in breeding blue and great tits. *J. Anim. Ecol.* 50: 375-385.
- Morisita M. (1959) Measuring of interspecific association and similarity between communities. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E (Biol.)* 3: 65-80.
- Moran V.C. and Southwood T.R.E. (1982) The guild composition of arthropod communities. *J. Anim. Ecol.* 51: 289-306.
- Morris R.F. (1960) Sampling insect populations. *Annu. Rev. Entomol.* 5: 243-264.
- Morse D.H. (1978) Populations of bay-breasted and cape may warblers during an outbreak of the spruce budworm. *Wilson Bull.* 90: 404-413.
- Moss D. (1978) Song-bird populations in forestry plantations. *Quarterly Journal of Forestry* 72: 5-14.
- Mizutani M. and Hijii N. (2001) Mensuration of frass drop for evaluating arthropod biomass in canopies: a comparison among *Cryptomeria japonica*, *Larix kaempferi*, and deciduous broad-leaved trees. *For. Ecol. Manage.* 154: 327-335.
- Mizutani M. and Hijii N. (2002) The effects of arthropod abundance and size on the nestling-diet of two *Parus* species. *Ornithol. Sci.* 1: 71-80.
- Naef-Daenzer L., Naef-Daenzer B. and Nager R.G. (2000) Prey selection and foraging performance of breeding Great Tits *Parus major* in relation to food availability. *J. Avian Biol.* 31: 206-214.
- 永田 靖・吉田道弘 (1997) 統計的多重比較法の基礎. サイエンス社, 東京.
- Nagy K.A. (1987) Field metabolic rate and food requirement scaling in mammals and birds. *Ecol. Monogr.* 57: 111-

- 128.
- 中村登流 (1970) 日本におけるカラ類群集構造の研究 II. 摂食場所, 食物の季節的変動および生態的分離. 山階鳥研報 6: 141-169.
- 中村登流 (1978) 日本におけるカラ類群集構造の研究 IV. くちばしの使用法とその使用空間による生態的分離. 山階鳥研報 10: 94-118.
- 直海俊一郎・平嶋義宏 (2000) スウィーピング法 (掬いどり法). 新版 昆虫採集学 (馬場金太郎・平嶋義宏編). pp. 294-297. 九州大学出版会, 福岡.
- 日本鳥学会 (2000) 日本鳥類目録 改訂第 6 版. 日本鳥学会, 帯広.
- Nour N., Currie D., Matthysen E., van Damme R. and Dhondt A.A. (1998) Effects of habitat fragmentation on provisioning rates, diet and breeding success in two species of tit (great tit and blue tit). *Oecologia* 114: 522-530.
- Ohmart C.P., Stewart L.G. and Thomas J.R. (1983) Leaf consumption by insects in three Eucalyptus forest types in south-eastern Australia and their role in short-term nutrient cycling. *Oecologia* 59: 322-330.
- Ohno Y. and Ishida A. (1997) Differences in bird species diversities between a natural mixed forest and a coniferous plantation. *J. For. Res.* 2: 153-158.
- Perdeck A.C., Visser M.E. and van Balen J.H. (2000) Great tit *Parus major* survival and the beech crop cycle. *Ardea* 88: 99-106.
- Perrins C.M. (1965) Population fluctuations and clutch-size in the great tit, *Parus major* L. *J. Anim. Ecol.* 34: 601-647.
- Perrins C.M. (1979) British tits. Collins, London.
- Perrins C.M. (1991) Tits and their caterpillar food supply. *Ibis* 133 (suppl. 1): 49-54.
- Perrins C.M. and Moss D. (1975) Reproductive rates in the great tit. *J. Anim. Ecol.* 44: 395-706.
- Peters R.H. (1983) The ecological implications of body size. Cambridge University Press, Cambridge.
- Pianka E.R. (1973) The structure of lizard communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4: 53-74.
- Quinney T.E. and Ankney C.D. (1985) Prey size selection by tree swallows. *Auk* 102: 245-250.
- Quinney T.E. Hussell D.J.T. and Ankney C.D. (1986) Sources variation in growth of tree swallows. *Auk* 103: 389-400.
- Rabenold K.N. (1978) Foraging strategies, diversity, and seasonality in bird communities of Appalachian spruce-fir forests. *Ecol. Monogr.* 48: 397-424.
- Redford K.H. and Dorea J.G. (1984) The nutritional value of invertebrates with emphasis on ants and termites as food for mammals. *J. Zool. Lond.* 203: 385-395.
- Ricklefs R.E. (1968) Patterns of growth in birds. *Ibis* 110: 419-451.
- Ricklefs R.E. (1984) The optimization of growth rate in altricial birds. *Ecology* 65: 1602-1616.
- 林野庁 (2000) 林業白書: 林業の動向に関する年次報告 平成 12 年度版. 日本林業協会, 東京.
- 林野庁 (2001) 林業統計要覧 2001 年版. 林野弘済会, 東京.
- 林野弘済会 (1964) 林業統計要覧: 累年版. 林野弘済会, 東京.
- Rogers L.E., Hinds W.T. and Buschbom R.L. (1976) A general weight vs. length relationship for insects. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 69: 387-389.
- Royama T. (1966) Factors governing feeding rate, food requirement and brood size of nestling great tits *Parus major*. *Ibis* 108: 313-347.
- Royama T. (1970) Factors governing the hunting behaviour and selection of food by the great tit (*Parus major* L.). *J. Anim. Ecol.* 39: 619-668.
- 斎藤秀樹・松下 洋・竹岡政治 (1979) 京都市北部の貧弱な天然性ヒノキ林の純生産速度. 京都府大学学術報告 農 31: 59-69.
- 斉藤隆史 (1997) シジュウカラ. 日本動物大百科 第 4 巻 鳥類 II (樋口広芳・森岡弘之・山岸 哲編). pp. 131-133. 平凡社, 東京.
- Saitoh T. and Nakatsu A. (1997) The impact of forestry on small rodent community of Hokkaido, Japan. *Mammal Study* 22: 27-38.
- 沢田佳久・直海俊一郎 (2000) ビーティング法 (叩き網法). 新版 昆虫採集学 (馬場金太郎・平嶋義宏編). pp. 294-297. 九州大学出版会, 福岡.
- 関 伸一 (1998) 照葉樹林におけるシジュウカラ (*P. major*) の繁殖生態. 森林防疫 47: 60-65.
- Seki S. and Takano H. (1998) Caterpillar abundance in the territory affects the breeding performance of great tit *Parus major minor*. *Oecologia* 114: 514-521.
- Shannon C.E. and Weaver W. (1949) The mathematical theory of communication. Univ. Illinois Press, Urbana.
- 清水建美 (1996) カラマツ. 週刊朝日百科 植物の世界 11 巻 (清水建美編). pp. 243-245. 朝日新聞社, 東京.
- Snedecor G.W. and Cochran W.G. (1989) Statistical method 8th edition. Iowa state Univ. Press, Ames.
- Snow D.W. (1954) The habitats of Eurasian tits (*Parus* spp.). *Ibis* 96: 565-585.
- Sokal R.R. and Rohlf F.J. (1973) Introduction to biostatistics. Freeman, San Francisco.
- Southwood T.R.E. and Henderson P.A. (2000) Ecological methods 3rd ed. Blackwell Science, Oxford.
- Steel R.G.D. (1960) A rank sum test for comparing all pairs of treatments. *Technometrics* 2: 197-207.
- Stork N.E. Adis J. and Didham R.K. (1997). Canopy arthropods. Chapman & Hall, London.
- Strong A.M. Sherry T.W. and Holmes R.T. (2000) Bird predation on herbivorous insects: indirect effects on sugar maple saplings. *Oecologia* 125: 370-379.
- 鈴木三男 (1996) スギ. 週刊朝日百科 植物の世界 11 巻 (鈴木三男編). pp. 204-207. 朝日新聞社, 東京.
- 只木良也・蜂屋欣二 (1968) 森林生態系とその物質生産. 林業科学技術振興所, 東京.
- 田辺 力 (2000) 多足類読本: ムカデとヤスデの生物学. 東海大学出版会, 東京.
- 寺川直也 (1982) カラマツ人工林樹上節足動物相の群集構造の解析. 名大農論.
- Tinbergen L. (1960) The natural control of insects in pinewoods I. Factors influencing the intensity of predation by songbirds. *Arch. Neerl. Zool.* 13: 265-343.
- Török J. (1986) Food segregation in three hole-nesting bird species during the breeding season. *Ardea* 74: 129-136.
- Török J. and Tóth L. (1999) Asymmetric competition between two tit species: A reciprocal removal experiment. *J. Anim. Ecol.* 68: 338-345.
- 内田之助・松山資郎 (1932) 富士山麓ニ架設セル巣箱ニ關スル調査成績. 鳥獣報告 6: 97-130.
- 上田晋之助・堤 利夫 (1977) ヒノキ人工林とタブ天然生林のリターフォールについて. 京大演報 49: 30-40.
- 浦本昌紀 (1966) 鳥類の生活. 紀伊国屋書店, 東京.
- 浦本昌紀・高野信二 (1960) 武蔵陵墓地鳥類総合調査 (速報 I) シジュウカラの繁殖状況 (1959 年度). 山階鳥研報 2: 60-62.
- van Balen J.H. (1973) A comparative study of the breeding ecology of the great tit (*Parus major*) in different

- habitats. *Ardea* 61: 1-93.
- van Horne B. (1983) Density as a misleading indicator of habitat quality. *J. Wildl. Manage.* 47: 893-901.
- van Noordwijk A.J. McCleery R.H. and Perrins C.M. (1995) Selection for the timing of great tit breeding in relation to caterpillar growth and temperature. *J. Anim. Ecol.* 64: 451-458.
- von Haartman L. (1971) Population dynamics. In *Avian biology vol. 1.* (Farner D.S., King J.R. and Parks K.C. eds). pp.391-459. Academic Press, New York.
- Waldbauer G. (1998) The birder's bug book. Harvard University Press, London.
- 渡辺弘之 (1978) ナギ林のリターフォール量. 京大演報 50: 34-31.
- 渡辺弘之・羽谷啓造・中上光子 (1980) モリシマアカシア林のリターフォール量と被食量. 京大演報 52: 44-52.
- Winkel W. (1975) Studies in the comparative breeding biology of five tit species (*Parus* spp.) in an area of Japanese larch (*Larix leptolepis*) afforestation in Lower Saxony. *Vogelwelt* 2: 41-63, 104-114. (In German with English summary).
- 元炳昨・金相旭・金鐘賢 (1965) ヤマガラの繁殖経過と育雛期の食習性. 山階鳥研報 4: 198-207.
- 矢作英三 (1996) 箱根地方におけるシジュウカラとヤマガラの繁殖生態の比較. *Strix* 14: 11-23.
- 由井正敏 (1970) 標茶パイロットフォレストの鳥類相. 北方林業 22: 329-334.
- 由井正敏 (1988) 森に棲む野鳥の生態学. 創文, 東京.
- 由井正敏 (1999) 共存のための森林管理. 森林における野生生物の保護管理—生物多様性の保全に向けて (藤森隆郎・由井正敏・石井信夫編). pp.91-94. 日本林業技術協会, 東京.
- Zandt H.S. (1994) A comparison of three sampling techniques to estimate the population size of caterpillars in trees. *Oecologia* 97: 399-406.

摘要

過去50年間に、日本の森林面積の20%が天然性林から針葉樹人工林に転換された結果、現在では、針葉樹人工林は森林面積の約40%を占め、日本における主要な森林生態系の一つといえるほどに拡大した。しかし、このような急激な森林環境の変化と、その結果としての面積占有率の大きさにもかかわらず、野生動物がそうした環境にどのように適応的に生息しているかについての知見は少ない。

シジュウカラ科鳥類 (Paridae; 以下、カラ類) は北半球に広く分布する代表的な森林性鳥類であり、鳥類の中でもおそらくもっともよく研究されてきた分類群の一つである。これまで様々な生息地での繁殖生態に関する知見が蓄積されており、またその繁殖において生息環境の餌条件の影響を強く受けることが知られているため、カラ類は、生息環境の違いが鳥類の生態に及ぼす影響やその生息環境への適応を調査する際に好適な材料である。

本研究は、餌環境が異なる2タイプの針葉樹人工林 (スギ (*Cryptomeria japonica*), カラマツ (*Larix kaempferi*) におけるシジュウカラ (Great tit: *Parus major*) およびヤマガラ (Varied tit: *P. varius*) の繁殖生態と餌資源利用様式を、餌資源との関連に注目して明らかにし、針葉樹

人工林環境への適応という観点から論じたものである。具体的な調査内容とその結果は以下の通りである。

(1) カラ類の餌資源としての鱗翅目・膜翅目幼虫の現存量の指標となる落下虫糞量の植生間比較とその補正方法の検討

① 降雨に伴う落下虫糞サンプルの重量減少は、落下虫糞量を指標として樹上性の鱗翅目・膜翅目幼虫資源量 (現存量) を評価する際の誤差の要因となる。そこで、落下虫糞トラップ内における虫糞サンプルの残存率と降雨量の相関を明らかにし、落下虫糞サンプルの重量損失量の補正方法について検討した。

② 2週間あたりの落下虫糞サンプルの重量減少率は、針葉樹では雨量にかかわらず一定で、スギで14%、カラマツで12%であった。一方、落葉広葉樹の落下虫糞サンプルの重量減少率は、雨量と有意な正の相関を持ち、平均約27%であった。

③ カラ類の主要な餌資源である鱗翅目・膜翅目幼虫の、樹冠部における資源量の指標として、カラ類の樹冠部における主要な採餌場所である3つの植生 (スギ, カラマツ, 落葉広葉樹林) における落下虫糞量を測定した。

④ 落下虫糞量は植生間で異なっていた。スギにおける落下虫糞量は、カラマツ, 落葉広葉樹よりも少なかった。また、虫糞の落下消長パターンは植生間で異なった。すなわち、スギ, 落葉広葉樹は夏にピークを持つ一山型の落下消長パターンを示し、カラマツは春と秋にピークを持つ二山型の落下消長パターンを示した。スギの落下虫糞量の季節変動の幅は、カラマツ, 落葉広葉樹と比較して小さかった。

(2) 直接サンプリングによる節足動物群集特性の植生間比較

① カラ類の潜在的な餌資源としての節足動物の利用可能性を明らかにすることを目的として、カラ類2種が採餌場所として利用する3植生の樹冠部と下層植生において節足動物を採集し、利用可能性に関連する節足動物群集の諸特性 (個体数, 現存量, 種構成, 体サイズ分布構造) について解析した。

② 樹冠部における節足動物の個体数と現存量は、植生間で異なっており、その順位は落下虫糞量を基準とした評価の場合と同様であった。またそれぞれの植生区分において、個体数, 現存量の点で優占する分類群は異なっていた。

③ 樹冠部における節足動物群集の分類群構成は3植生間で異なり、また下層植生における節足動物相は落葉広葉樹樹冠部のそれと類似していた。節足動物群集の体サイズ分布構造は、個体数占有率にもとづく評価では、スギ樹冠部と他の植生間で異なっており、現存量占有率にもとづく評価では、スギ, カラマツ樹冠部と落葉広葉樹樹冠部の間で異なっていた。

(3) 針葉樹人工林におけるカラ類 2 種の繁殖特性

① 鱗翅目・膜翅目幼虫の資源量が異なる 2 調査区 (スギ優占区, カラマツ優占区) においてカラ類 2 種の繁殖特性を明らかにし, それらを他の生息地の場合と比較し, さらに調査区間の違いについて, 鱗翅目・膜翅目幼虫資源量との関連から考察した。

② 針葉樹人工林におけるカラ類 2 種の繁殖密度と繁殖特性は, 他の自然生息地における記録と同程度であった。本調査地における繁殖成功率は, シジュウカラで 99.0%, ヤマガラで 88.3% と高かった。

③ 調査区間の鱗翅目・膜翅目幼虫資源量の違いにもかかわらず, カラ類 2 種の繁殖つがい数, 一腹卵数, 繁殖成功率には調査区間で差がなかった。調査区間での差は, カラ類 2 種の育雛期間の長さにおいてのみ認められた。

④ カラ類の繁殖時期は, 落葉広葉樹における鱗翅目・膜翅目幼虫資源の発消長と同調していたが, 針葉樹における幼虫資源の発消長との同調性は認められなかった。

(4) 針葉樹人工林におけるカラ類 2 種の育雛餌と餌供給

① 針葉樹人工林におけるカラ類 2 種の給餌生態を, 育雛餌の「種構成」と「餌供給量」の 2 点から明らかにし, 針葉樹人工林における給餌生態を他の生息地における報告と比較した。

② 育雛餌の種構成は, 鳥種間, 調査区間で異なっていた。シジュウカラの育雛餌は, 他の生息地における記録とは大きく異なっており, スギ優占区においては直翅目 (61-73%) を, カラマツ優占区においては鱗翅目・膜翅目幼虫 (46-63%) をもっとも主要な育雛餌として利用していた。一方, ヤマガラは, いずれの調査区においても鱗翅目・膜翅目幼虫をもっとも主要な育雛餌 (69-91%) として利用していた。

③ カラ類 2 種の給餌量と雛への供給カロリーには, 調査区間で差がみられなかった。巣立ち前の給餌量で評価すると, 本調査地における親鳥による給餌量は, 雛の餌要求量を十分に満たしていたものと考えられた。

(5) 針葉樹人工林におけるカラ類 2 種の採餌生態

① カラ類 2 種の採餌場所選択について, カラ類 2 種の餌動物の体サイズ選好性と, 各採餌場所における餌環境の量的・質的な違いとしての節足動物の個体数や体サイズ分布との関連から論じた。

② カラ類 2 種は, いずれも落葉広葉樹樹冠部を選択的に利用していた。スギ優占区において, スギ樹冠部はシジュウカラには機会的に利用されたが, ヤマガラには利用されなかった。カラマツ優占区においては, カラマツ樹冠部はカラ類 2 種により機会的に利用された。下層植生は, 両種とも 10% 程度利用していた。

③ シジュウカラは鱗翅目・膜翅目幼虫のほかに直翅目を多く利用し, 育雛餌の種構成には調査区間で違いがみられた。一方, ヤマガラは常に鱗翅目・膜翅目幼虫を主要な育雛餌として利用した。シジュウカラが利用した餌動物全体

の体サイズは, 10-178 mg dry wt (平均 89 mg dry wt (スギ優占区), 80 mg dry wt (カラマツ優占区)) であり, ヤマガラが利用した餌動物の体サイズ (3-100 mg dry wt; 平均 28 mg dry wt (スギ優占区), 25 mg dry wt (カラマツ優占区)) よりも大きかった。

④ 餌動物の体サイズ階級の幅 (H') の調査区間における違いは, 鳥種間における違いより小さく, また調査区間の体サイズ階級の重複度 (α) は, 鳥種間における重複度よりも大きかった。このことから, シジュウカラ, ヤマガラは, それぞれ異なる調査区においても, 利用する餌動物の体サイズは変えておらず, またカラ類 2 種はそれぞれ異なる体サイズの餌動物に対する選好性を持っていることが示唆された。

⑤ 餌動物の種構成比と体サイズ分布は, 採餌場所間で異なっていた。落葉広葉樹樹冠部や下層植生には, 幅広い体サイズの鱗翅目・膜翅目幼虫が生息しており, カラ類 2 種ともに利用可能な餌資源の供給源と考えられた。スギ樹冠部には, 大型の直翅目が生息することから, 大型の餌動物を選好するシジュウカラにとって有効な採餌場所であると考えられた。カラマツ樹冠部には鱗翅目・膜翅目幼虫は多いものの, 小型の個体が大部分を占めるために, カラ類の採餌場所としての利用可能性は落葉広葉樹と比較して低いものと考えられた。

以上の結果を総合して, 次のことが示唆された。

① カラ類の繁殖期における餌環境は, 鱗翅目・膜翅目幼虫資源量, 他の潜在的な餌資源となる節足動物のいずれにおいても, スギ優占区とカラマツ優占区の間で大きく異なっていた。

② 餌環境の違いにもかかわらず, カラ類 2 種の繁殖特性には調査区間の違いは認められず, 餌不足に起因する負の影響も観察されなかった。これは, 調査区の餌環境に応じた採餌行動と, 鱗翅目・膜翅目幼虫以外の代替餌の利用により, いずれの調査区においても雛の餌要求量が充足していたためと考えられた。

③ カラ類 2 種は, それぞれ選好する体サイズの餌資源が生息している採餌場所を選択的に利用していた。また, カラ類 2 種の食性は, それぞれ調査区内の採餌場所における節足動物群集の群集構造や体サイズ分布構造を反映していたものと考えられた。

④ 様々な餌環境を持つ植生がモザイク状に存在する生息地をカラ類が適応的に利用する方法としては, 異なる環境を利用できるような可塑性を獲得するか, あるいは特定の環境に特化し, その環境のみを集中的に利用するかの 2 つの可能性が考えられる。本調査地ではその採餌生態において, シジュウカラについては前者の, ヤマガラについては後者のような方法を用いて, 生息地を採餌場所として順応的に利用することにより, 雛の餌要求を充足する量の餌を獲得した結果, 繁殖成功度には調査区間で差が現れなかったものと推察された。

キーワード：針葉樹人工林，繁殖生態，餌資源，シジュウカラ，ヤマガラ

Breeding ecology and resource utilization patterns of two *Parus* species in coniferous plantations

Mizuki MIZUTANI

The breeding ecology of Great tits (*Parus major*) and Varied tits (*P. varius*) inhabiting typical coniferous plantations of Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) and Japanese larch (*Larix kaempferi*), each containing a small area of deciduous broad-leaved trees, was examined in relation to the resource utilization patterns characterized by both availability of arboreal arthropods as nestling diets and diet selection in foraging microhabitats.

1. Evaluation of arthropod biomass in canopies

Potential food availability for both *Parus* species in the plantations of *C. japonica* and *L. kaempferi*, and in a stand of deciduous broad-leaved trees for comparison, was evaluated with the biomass of arboreal arthropods estimated by the frass-trap method at each stand and a branch-clipping from sample trees.

In the frass-trap method, effects of weight loss of collected frass dropped by arboreal arthropods were examined to obtain more precise relative estimates of their mass, using frass traps with two different time intervals of collection. A simple model to correct for the effect of rainfall is proposed. The residual proportion of frass drop per week (h) was estimated to be 0.90 for *C. japonica* and 0.92 for *L. kaempferi*. Neither estimates were correlated with the precipitation. In the deciduous broad-leaved tree plot on the other hand, there was a significant negative correlation between h and the precipitation; h did not exceed 0.68 at a precipitation of 80 mm per week.

Using these constant (*C. japonica* and *L. kaempferi*) or variable (deciduous broad-leaved trees) values of h , we corrected for the mass of frass collected at 2-week intervals. The annual loss of frass mass was estimated to be about 14% for *C. japonica*, 12% for *L. kaempferi*, and 34% for the deciduous broad-leaved trees. The overall trends in seasonal changes in the amounts of

frass were similar before and after the correction. There was a single peak in summer of each year in the *C. japonica* and the broad-leaved tree plots, and two peaks in the *L. kaempferi* plot. This model to correct for errors caused by rainfall in the direct measurement of frass drop will make the estimates more precise, particularly in wet seasons.

The total amount of frass in each year (1995-1998) was consistently larger at the *L. kaempferi* plot than at the *C. japonica* plot throughout the four years. The total amount of frass drops actually collected at the deciduous broad-leaved tree plot was similar to that of the *L. kaempferi* plot in every year except 1995. The branch-clipping data showed that the number of individuals and biomass of all arthropods was highest in deciduous broad-leaved trees and lowest in *C. japonica*.

2. Feeding habits of *Parus major* and *P. varius* and effects of arthropod abundance and size on their nestling diets

Feeding habits of two *Parus* species were analyzed in relation to the abundance and size distribution of arthropods, based on the image data collected with an 8-mm video camera and on the arthropod samples by branch-clipping. In a *C. japonica*-dominated (CF) area, *C. japonica* trees were mainly used by *P. major* only, while deciduous broad-leaved trees were used by both *Parus* species. In a *L. kaempferi*-dominated (LK) area, both *Parus* species used *L. kaempferi* trees and deciduous broad-leaved trees. The composition of nestling diets differed between *Parus* species. For prey size, the difference in the breadth was smaller and the overlap was larger between areas than between species. These results suggest that each *Parus* species preferred a specific size class of prey. That is, the single-prey loader *P. major* preferred large prey, whereas the multiple-prey loader *P. varius* preferred small prey. The abundance and size distribution of arthropods greatly differed among foraging microhabitats. Both *Parus* species selectively used foraging microhabitats according to their prey-size preference.

3. Breeding ecology of *Parus major* and *P. varius* in the plantations of *C. japonica* and *L. kaempferi*, in relation to food availability

Breeding density, clutch size, brood size, and hatching and fledgling success of both *Parus* species did not differ between plantations. Breeding density and perfor-

mance were similar to those in other forests in Japan, and fledgling success was relatively high, being about 90% for both species. In contrast, the composition of nestling diets differed significantly between plantations and between *Parus* species: the proportions of caterpillars in the diet were 26% in *C. japonica* and 47% in *L. kaempferi* for *P. major*, but 73% and 84% for *P. varius*. The consumption of caterpillars by *P. major* in both plantations was much less than that in many other habitats. After caterpillars, the nestling diets consisted mainly of Orthoptera, which had almost the same energy content as caterpillars. The nestling food supply did not differ between plantations and was sufficient in comparison with that in other habitats. A plasticity of feeding habits allowed both *Parus* species to achieve a high reproductive success in both plantations. A shift in diet between caterpillars and orthopterans in response to a change in their relative abundance suggests that even in conifer plantations with a potentially low abundance of insects, *Parus* species can attain a relatively high breeding success comparable to that expected in other broad-leaved forests.

Keywords: coniferous plantation, food availability, nestling diet, *Parus major*, *Parus varius*



写真 2-1. スギ人工林の林況
スギ(植生, 落下虫糞量)調査プロット(図 2-3, a 地点)における, (a) 4月下旬(カラ類産卵期), (b) 5月下旬(カラ類育雛期), (c) 7月下旬(落下虫糞量最大), (d) 10月上旬の林況.

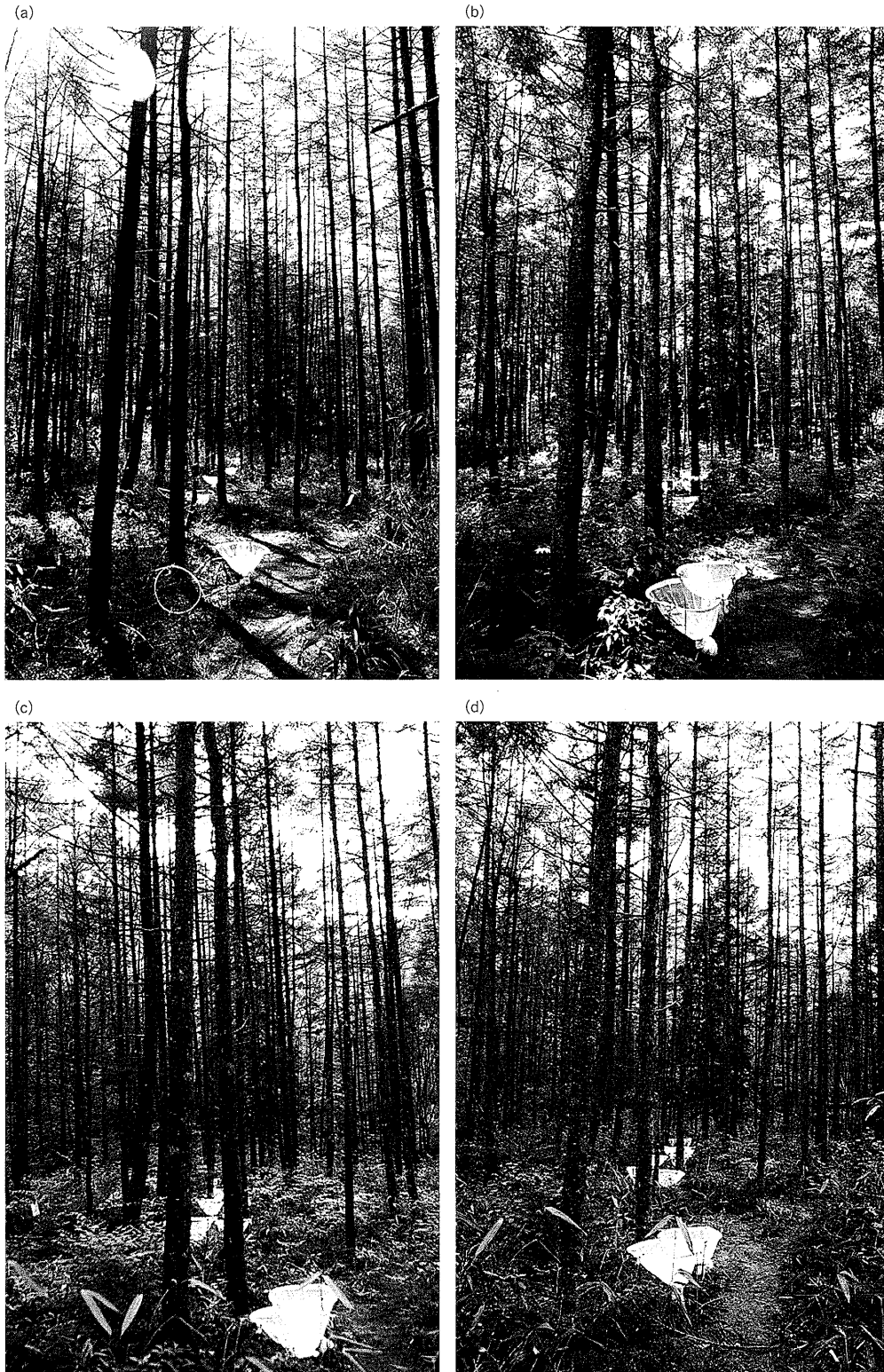


写真 2-2. カラマツ人工林の林況

カラマツ（植生，落下虫糞量）調査プロット（図 2-3，c 地点）における，(a) 4 月下旬（カラ類産卵期），(b) 5 月下旬（カラ類育雛期），(c) 9 月下旬（2 回目に落下虫糞量最大となる時期），(d) 10 月上旬の林況。

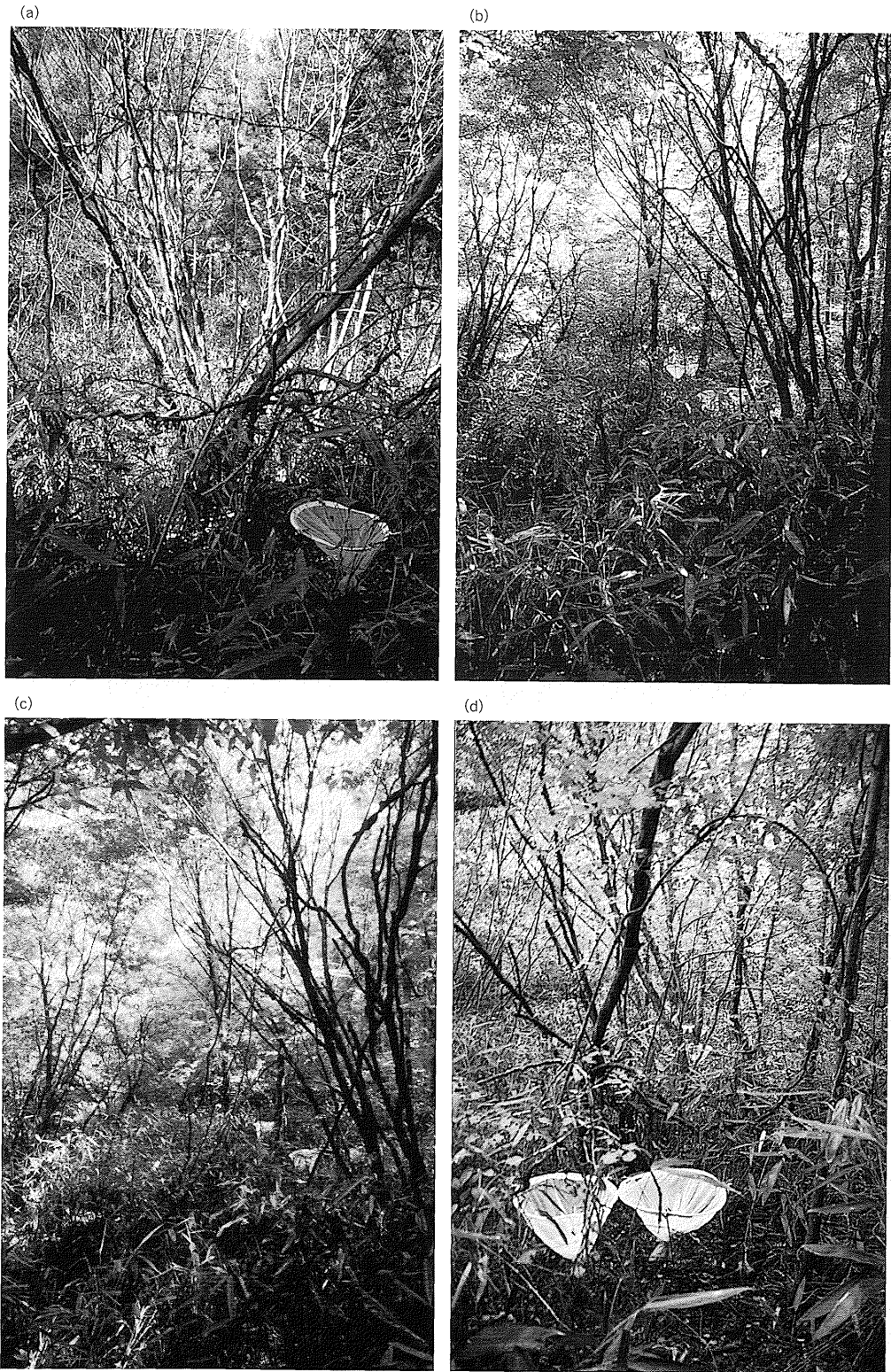


写真 2-3. 落葉広葉樹林の林況

落葉広葉樹（植生，落下虫糞量）調査プロット（図 2-3，e 地点）における，(a) 4 月下旬（カラ類産卵期），(b) 5 月下旬（カラ類育雛期），(c) 7 月下旬（落下虫糞量最大），(d) 10 月上旬の林況。

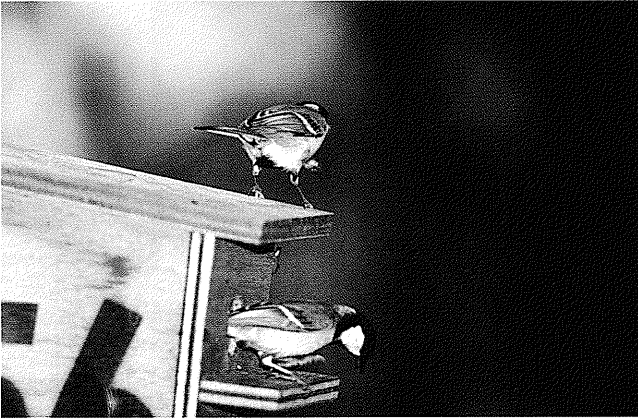
(a)



(a)



(b)



(b)



(c)



(c)



写真 2-4. シジュウカラ

(a)鱗翅目・膜翅目幼虫を採餌するシジュウカラ, (b)育雛期間中の親鳥 (つがい), (c)巣立ち直前の雛.

写真 2-5. ヤマガラ

(a)クモを採餌するヤマガラ, (b)育雛期間中の親鳥 (つがい), (c)巣立ち直前の雛.



写真 3-1. 落下虫糞トラップ



写真 4-1. 樹冠部におけるクリッピング法の実施状況



写真 3-2. 1週間間隔のトラップと2週間間隔のトラップの設置状況

(a)



(b)



(c)



写真5-1. 調査に用いたカラ類用巣箱とその設置状況

(a) カラ類用巣箱, (b) 巣箱の設置はまだ雪が残る3月下旬に行った, (c) 繁殖期における巣箱の設置状況.



写真6-1. 育雛餌のビデオ撮影の状況



写真 6-2. カラ類2種の育雛餌の記録画像
 上から順に、シジュウカラ (a) とヤマガラ (b) が鱗翅目・膜翅目幼虫、直翅目、クモ、鱗翅目幼虫を給餌する際の記録。