

学位論文題名

Cavity-using bird community and nest web in a mixed forest, with special reference to cavity production by Japanese pygmy woodpeckers *Dendrocopos kizuki*
 (針広混交林の樹洞利用鳥類群集とネスト・ウェブ、特にコゲラによる樹洞生産)

学位論文内容の要旨

樹洞を巣やねぐら、隠れ場所、冬眠などの活動に利用する森林棲動物は、鳥類を始め、哺乳類や両生・爬虫類、昆虫など多岐に渡っている。これらの動物類は樹洞の供給や利用を通して相互に関係し合い、食物網に類似した構造のネストウェブを構築している。樹洞利用動物類のなかで営巣やねぐらのために樹洞を自ら生産できる1次樹洞生産者（キツツキ類）は限られており、その多くは既存の樹洞を2次的に利用する2次樹洞利用者である。そのためネストウェブにおいてキツツキ類が他の動物類に与える影響は大きい。1次樹洞生産者と2次樹洞利用者の相互関係は環境によって変化し、また体サイズと樹洞サイズの違いによって分けられる。北海道の針広混交林では、小型のキツツキ（コゲラ）と2次樹洞利用者（カラ類など）や中型キツツキ（アカゲラ）が森林性鳥類群集の主要な構成メンバーである。そのため、小型の生産者と利用者によってこの地域のネストウェブが特徴付けられる可能性がある。これまでの研究ではアカゲラの中型樹洞の2次利用について示されているが、ネストウェブの全体的な構造を示すには至っていない。そこで本研究では、特に小型の樹洞をつくるコゲラの樹洞生産に注目し、北海道の針広混交林における樹洞利用鳥類のネストウェブ構造を示し1次樹洞生産者と2次樹洞利用者の相互関係を明らかにすることを目的とした。そのために、まず樹洞利用鳥類のネストウェブを示し小型樹洞の利用を評価した。次に、コゲラの樹洞生産に関わる生活史や営巣・ねぐら行動、行動圏の分布を明らかにした。最後に、コゲラが営巣やねぐらのために樹洞を掘った樹木の利用について選好性を明らかにした。

2006年から2011年までの6年間、樹洞利用鳥類の繁殖期と非繁殖期に調査を行った。調査地の北海道札幌市羊ヶ丘の針広混交林は、シラカバやミズナラ、カエデ類が優占し、林床はササ類で密に覆われた森林である。1次樹洞生産者であるキツツキ類5種および2次樹洞利用者（鳥類）10種が生息した。樹洞利用鳥類の生息状況、営巣樹洞、営巣木について調査した。また、標識調査とラジオテレメトリーを用いてコゲラの生息状況、行動圏を調査し、営巣とねぐら活動を記録した。

本調査の結果、キツツキ類と木材腐朽により形成された自然樹洞を185個記録し、樹洞利用鳥類による201回の営巣を観察した。2次樹洞利用者は、コゲラの小型樹洞（13%）、アカゲラの中型樹洞（39%）、自然樹洞（48%）をそれぞれ利用した。1次樹洞生産者のなかで

コゲラはより多くの樹種に樹洞を掘った（コゲラ11種、 $n=26$ 巣に対してアカゲラ11種、 $n=26$ 巣）。また、コゲラは全ての営巣のための樹洞を毎年繁殖期のたびに新しく掘り直し生産した。小型の樹洞を最も強く利用したのはニュウナイスズメである。ニュウナイスズメは乗っ取り行動を頻繁に起こし、コゲラの新しい樹洞を獲得し営巣した。また、コゲラの樹洞を利用しなかった鳥類でもニュウナイスズメとの競争や乗っ取りを試みたが獲得に失敗する例をコガラやヤマガラなどで観察した。中型の樹洞はゴジュウカラによってよく利用された。ニュウナイスズメと異なりゴジュウカラは、生産されてから1年目以上経過した中型キツツキ類の古い樹洞を利用することが多かった。その際ゴジュウカラは泥を用いて樹洞のサイズをリフォームした。また、オオアカゲラの新しい樹洞に乗っ取りって営巣した樹洞を一例観察した。ゴジュウカラによってリフォームされた樹洞は、さらに2次的にあるいは乗っ取りによってニュウナイスズメに利用された。一方、自然樹洞ではカラ類やキバシリ、キビタキが様々な形状の樹洞（枝折れ痕の樹洞、幹の樹洞、樹皮裏の裂け目、Stump nest）で営巣した。これら自然樹洞で営巣した鳥類はコゲラやアカゲラなどキツツキ類の樹洞をほとんど利用しなかった。

本調査地には、最低44個体のコゲラが出現し、29個体を個体識別した。調査林では最低9つがいが毎年確認された。各つがいは、消失するまでの数年間、同一地域に同一ペアで出現し、隣接ペアとほとんど重複しない行動圏を保った（最長6年）。各つがいの行動圏を評価した結果、平均 2.95 ± 2.20 (SD) haあり最大で7.3ha（テレメトリー）あった。また2年以上生息したペアの行動圏は、平均 4.8 ± 2.30 ha（最大8.36ha）の行動圏を持つことが示された。営巣のための樹洞は毎年生産され、ニュウナイスズメに乗っ取られた場合、2-3回掘り直した。ねぐらで新しく掘られたのは1例のみで古い樹洞が再利用された。本結果から、1年間に各ペアの行動圏に樹洞は1-3個生産され、ニュウナイスズメが同所的に生息する地域ではより多くの樹洞が生産されることが明らかとなった。

コゲラの樹洞は、営巣とねぐらで樹木の大きさ（樹高や胸高直径）や、樹洞の高さや場所、腐朽度合いに違いがないこと示された。利用した11種の樹種のなかでケヤマハンノキに高い選好性があることがわかった。利用した樹木と周辺の利用しなかった樹木の特徴について一般化線形モデルを用いて比較した結果、胸高直径の太い木や腐朽した木、幹折れした木が利用されやすいことが示された。

本研究から北海道の針広混交林におけるネストウェブと1次樹洞生産者と2次樹洞利用者の相互関係、小型樹洞の生産過程が明らかとなった。本地域では特定の鳥類がキツツキ類の樹洞を利用することがわかった。ネストウェブの特徴は、体サイズと樹洞サイズによって分けられず、乗っ取りやリフォームといった積極的な行動によって特徴付けられることが示された。積極的な行動をとるニュウナイスズメやゴジュウカラはキツツキ類の樹洞を頻繁に利用する一方で、消極的に樹洞を獲得していた小型鳥類（カラ類など）は自然樹洞で多く営巣した。またリフォームによって、中型キツツキ類とニュウナイスズメの間に間接的な相互関係が生じることが示唆された。

学位論文審査の要旨

主査	特任教授	東 正 剛
副査	教授	露 崎 史 朗
副査	准教授	野 田 隆 史
副査	特任助教	小 泉 逸 郎
副査	教授	上 田 恵 介 (立教大学理学部)

学 位 論 文 題 名

Cavity-using bird community and nest web in a mixed forest, with special reference to cavity production by Japanese pygmy woodpeckers *Dendrocopos kizuki*

(針広混交林の樹洞利用鳥類群集とネスト・ウェブ、特にコゲラによる樹洞生産)

樹洞を巣やねぐらに利用する鳥類は、樹洞という限られた営巣場所資源の利用を介して相互に関わり合う。樹洞で営巣する鳥類のなかで自ら樹洞を生産できる樹洞生産者はキツツキ類などに限られ、多くは既存の樹洞を二次的に利用する樹洞利用者である。樹洞生産者と二次的利用者の相互関係は体サイズや樹洞サイズ等の要因によって制限され、環境によっても異なることが欧米での研究で明らかとなっている。北海道の針広混交林では、カラ類など小型の樹洞営巣性鳥類が優占している。そこで申請者は、世界でも最も小さいキツツキの一種であり、アカゲラなどに比べると研究が進んでいないコゲラの生活史や樹洞生産に注目し、2006年から2011年までの6年間、札幌市羊が丘の針広混交林において、その樹洞利用鳥類群集とネスト・ウェブの特徴を明らかにした。樹洞利用鳥類群集の長期観察は、少なくともアジアでは初めての試みである。

まず、29個体のコゲラに足環をつけて個体追跡を続けたところ、6年間観察された個体もあり、他の小型鳥類に比べてかなり長寿で、生存率も高いことが示唆された。つがいもパートナーが死亡などによっていなくなるまで同一行動圏内で維持され(最長4年)、キツツキの中でも雌雄の結びつきが強い種であることが明らかとなった。各つがいは、平均 $4.8 \pm \text{SD } 2.3$ ha (最大8.36 ha)の行動圏内で、繁殖期毎に新しい樹洞を掘って営巣し、古い巣での営巣は観察されなかった。ニューナイスズメが多い林分では彼らによる乗っ取りがしばしば起り、その都度新しい

樹洞が掘られ、1繁殖シーズン中に3つの樹洞を掘ったつがいもいた。他種による乗っ取りがキツツキの樹洞生産を促進しているのではないかという断片的な観察はこれまでもあったが、個体識別と長期観察によって確認したのは申請者が初めてである。

コゲラに利用された木と利用されなかった木を比較したところ、胸高直径の太い木や腐朽した木、幹折れした木が利用されやすいことが明らかとなった。樹種別では、ケヤマハンノキへの選好性が強く、優占種であるシラカバやミズナラ、カエデ類などへの選好性は低いことも示された。一般に中型や大型のキツツキは樹種よりも木の大きさや硬さを選択すると考えられており、小型キツツキには樹種選好性もあることが初めて示された。

最後に、申請者は、調査地における樹洞利用鳥類群集の特徴を解析している。まず、樹洞生産者の巣を探索し、コゲラ26巣に加え、アカゲラ26巣、オオアカゲラ5巣、ヤマゲラ2巣を発見した。コゲラの樹洞が幹や枝に新しく造られたのに対し、アカゲラの樹洞は、全て幹に造られ、古い樹洞が頻繁に再利用されていた。さらに、自然洞を含む樹洞の二次利用者10種を確認したが、この中には稀に自力で樹洞を掘ることもできる「弱い樹洞生産者」であるコガラも含まれていた。これら二次利用者の巣を140の樹洞で確認したが、主に自然樹洞（67巣）、アカゲラ樹洞（39巣）、コゲラ樹洞（18巣）が利用され、アカゲラ樹洞はゴジュウカラ、コゲラ樹洞はニュウナイスズメ、自然樹洞はその他多くの鳥類が利用していた。そこで、申請者は優占三種であるシジュウカラ（34巣）、ゴジュウカラ（34巣）、ニュウナイスズメ（28巣）の樹洞利用様式を比較している。まず、シジュウカラは生木の比較的低い位置にある自然樹洞を利用するのに対し、ゴジュウカラは枯死木の高い位置にあるアカゲラ樹洞や自然樹洞を利用する傾向が示された。その際、ゴジュウカラは大きな樹洞の入口を土で埋め、直径3cm程度の小さな入口に改造して利用していた。これらのデータに基づいて描かれたネスト・ウェブを北米およびヨーロッパで描かれたものと比較したところ、調査地では北米に比べて自然樹洞利用者の多さが特徴となっていた。同様の傾向はヨーロッパでも見られるが、ゴジュウカラの樹洞改造とニュウナイスズメによる乗っ取りなどの間接的影響は調査地の方が顕著であることが明らかとなった。

審査員一同は、これらの成果を評価し、研究者として誠実かつ熱心であり、大学院博士課程における研鑽や修得単位などもあわせ、申請者が博士（環境科学）の学位を受けるのに十分な資格を有するものと判定した。