

E-2 熱帯環境保全林における野生生物多様性と持続的 management のための指標に関する研究

(1) 熱帯林における哺乳類及び鳥類の群集構造と多様性の維持機構に関する研究

研究代表者 三浦慎悟 農林水産省森林総合研究所・東北支所・保護部
農林水産省森林総合研究所・森林生物部・鳥獣生態研究室 安田 雅俊
環境庁国立環境研究所・地球環境研究グループ
野生動物保全チーム 永田 尚志

平成8-10年度合計予算額
(平成10年度予算額)

[要旨]

低地熱帯林の自然林で哺乳類の群集組成を自動撮影装置とワナ法によって調査した。自然林では35種の哺乳類の生息が確認され、落下種子の捕食と分散パターンには種特異性が認められた。このうちブタオザル、オナガコミミネズミなど6種が落下種子の主要な捕食者であり、分散者であることが明らかになった。哺乳類の種組成と出現頻度は、自然林と古い択伐林である二次林との間には差異が認められ、択伐の影響が長期にわたることが判明した。また、自然林と、林縁部、周辺残存林、アブラヤシ農園との間には大きな差異が認められた。これは、人為攪乱の継続や林床植生の欠如などの要因によると考えられた。自然林の断片化による辺縁効果の影響を評価するために、自然林中心部と林縁部でカスミ網による捕獲調査を実施し、鳥類の群集組成と動態を観察した。種数と群集多様度は中心部できわめて高く、組成には著しい違いが認められた。人工巢による捕食実験を行った。オナガコミミネズミ、チビオマングースなどが捕食者であり、捕食率は森林内から林縁に行くほど増加する傾向が認められた。

[キーワード]

哺乳類群集、鳥類群集、自動撮影装置、カスミ網、周縁効果、環境選好性、自然林、二次林

1. 序

熱帯林は地球上でもっとも生物多様性に富んだ特異な生物群集が成立している地域であると同時に、現在もっとも生物多様性が急速に失われている地域である。しかしながら、そこはヒトの活動が盛んな地域でもあり、天然林はすでにごく局所的にしか残されていない。熱帯林の生物多様性を維持・保全するための方策を打ち立てることは我々の重要な責務であるが、この地域で生物多様性保存のために大規模な保護区を新たに創設することは現実には困難である。この地域の貴重な生物多様性を将来にわたって保全するためには、ヒトによる攪乱が加わったさまざまなタイプの二次林に期待し、それを適切に管理するほかない。二次林の大半は木材生産の場なので、林業活動が生物多様性に与える影響を評価し、最小化する必要がある。この研究は、多様性の高い自然林を核としながらさまざまなタイプの二次林を組み合わせ、地域として生物多様性を維持する方策を見い出すことを目的として、攪乱の程度が異なる自然林、択伐された二次林、産業林、周辺残存林において鳥類と哺乳類を対象として、その組成や動態、生物間相互作用を把握し、相

互に比較することによって、生物多様性の維持と保全の方策を検討する。

(1) 低地熱帯林における森林生態系の攪乱と回復過程が小型哺乳類群集に及ぼす影響

研究目的

近年の人為による熱帯林の劣化は、地球環境に対する影響や生物種の多様性保全の観点から、主要な地球環境問題の一つになっている。熱帯雨林の生物群集が、伐採という人為的攪乱後どのように回復していくのかについての情報はいまだ極めて少ない。伐採によって低下した樹木の多様性を回復させるための林業技術として、自然林に生息する果実食者の樹木の種子散布への利用可能性が注目されてきている^{14,15)}。なかでも、小型哺乳類は、種子の死亡要因と散布者として森林生態系のなかで重要な存在であり、熱帯林の健全な更新や回復に対して大きな影響を与えると考えられている^{6,9)}。本研究では、このような観点から、択伐後約40年を経た再生林とそれに近接した一次林(自然林)、および低湿地という遷移段階と生息環境が異なるハビタットにおいて、捕獲法により小型哺乳類群集の種組成の違いとハビタット間の環境要因との関係を明らかにし、伐採後の森林と攪乱を受けていない森林の小型哺乳類群集を比較することによって、小型哺乳類群集に対する環境の人為的改変の影響とその回復過程を明らかにすることを目的とする。

研究材料および方法

調査はマレーシアのパソ森林保護区内の一次林(自然林、面積比率43.2%)、二次林(22.4%)、湿地(34.4%)の3つのハビタットからなる10haの方形区において行った。調査区内の一次林はこれまで伐採が行われていない林分、二次林は1950年代後半に択伐を受けその後人為的攪乱を受けずに再生した約40年生の林分であった。

調査地全域を20m×20mのコドラートに分割したそれぞれの頂点に1つずつ、合計250個の生け捕り用カゴワナ(以下トラップ)を設置した。トラップの大きさは、間口が高さ17cm×横17cm、奥行が44cmである。定期トラッピングは1992年2月から毎月中旬に行い、連続4日間を1トラッピングセッションとした。餌は、1992年2月～5月まではバナナ果実を、1992年6月以降はアブラヤシ果実を用いた。一次林、二次林、湿地林の3つのハビタットにおける設置トラップ数は、それぞれ108、56、86個であった。

捕獲された動物はエーテルで麻酔した後、指切り法によってマーキングした。また、種、性別、繁殖状態、生長段階を記録し、頭胴長、尾長、後足長、耳長、体重を計測した。小型哺乳類の分類はCorbet & Hill⁹⁾に従った。

1992年5月、調査区内の天然林2haに開口直径約0.8m、開口面積0.㎡の逆円錐形のシードトラップを100個設置した。シードトラップは、プロットを10m×10mのサブコドラートに分割し、その四隅と対角線の交点に配置した。リターは1992年6月から毎月回収し、リターとして花または果実を含むトラップの数を記録した。また、毎月1回、10haプロット内を10m間隔でジグザグに歩き、林床の果実を採集した。採集した果実は冷凍保存し、種の同定に供した。微小生息環境要素として林冠ギャップと倒木密度をとりあげた。10haの調査地全域を対象として、林冠ギャップのセンサスは年1回8～11月に、倒木密度の調査は1995年2-3月に行った。

一次林、二次林、湿地の生息地における動物種毎の出現頻度の偏りを検証するために χ^2 検定を行った。また、それぞれの動物種毎に、各トラップサイトにおける捕獲数の4年分の積算値と

そのトラップサイトの周辺の微小生息環境要素（林冠ギャップ、直径 30cm 以上 60cm 未満の倒木、直径 60cm 以上の倒木）の密度との間の相関を計算した。

結果

①ハビタット間の環境要因の違い

ハビタットの環境要因は、一次林（自然林）と比較して、二次林では果実生産量が小さく、結実種の多様性が低い傾向が認められた。また二次林は、単純な林冠構造、疎らな低層部の植生、林冠ギャップと林床における倒木の密度が小さいという特徴をもち、垂直・水平方向ともに環境の多様性が極めて低かった。低湿地は、樹冠の高さが低く、林冠の階層構造は単純であったが、果実生産量とその多様性は一次林と二次林の間に位置していた。

②小型哺乳類の環境選好性

トラッピングによって 17 種の小型哺乳類が捕獲された。一次林には、記録された 17 種の小型哺乳類種のすべての種が生息していたが、二次林では 15 種しか記録されなかった。最も優占する 13 種について、林分毎の各動物種の個体群密度と現存量を表 1 に、種組成を表 2 に示す。動物の個体群密度は一次林、二次林、湿地の順に低下し、それぞれ 7.31, 5.43, 4.75 個体/ha、現存量はそれぞれ 1819, 1525, 1369 g/ha であった。リス類は一次林と湿地で優占率が高く 28.2%, 27.8% を占めていたが、二次林では 8.5% を占めるのみであった。逆に、ネズミ類は二次林で最も優占率が高く、一次林と湿地で優占率が低かった。

表1. 異なるハビタットにおける小型哺乳類の密度と現存量

種	体重 (g)	密度 (個体/ha)						現存量 (g/ha)		
		一次林		二次林		湿地		一次	次	湿地
		平	標準偏差	平	標準偏差	平	標準偏差			
昼行性の種										
<i>Tupaia glis</i>	140	1,07	0,62	0,72	0,62	1,11	0,57	149	101	155
<i>Lariscus insignis</i>	211	0,79	0,46	0,20	0,28	0,66	0,42	167	42	140
<i>Callosciurus notatus</i>	250	0,62	0,29	0,16	0,25	0,33	0,26	155	40	82
<i>Rhinosciurus laticaud</i>	243	0,36	0,31	0,06	0,18	0,15	0,19	87	14	36
<i>Sundasciurus lowii</i>	86	0,19	0,27	0,04	0,13	0,10	0,17	17	3	9
<i>Callosciurus nigrovitt</i>	229	0,10	0,14	0,01	0,06	0,08	0,16	22	2	19
小計		3,13	1,21	1,18	0,74	2,43	0,89	597	201	441
夜行性の種										
<i>Leopoldamys sabanus</i>	347	2,13	0,72	2,62	0,94	1,30	0,62	739	909	450
<i>Maxomys surifer</i>	153	0,83	0,32	0,77	0,65	0,16	0,22	127	118	25
<i>Maxomys rajah</i>	155	0,44	0,32	0,23	0,26	0,05	0,11	69	36	8
<i>Maxomys whiteheadi</i>	44	0,42	0,28	0,26	0,36	0,29	0,27	18	11	13
<i>Echinosorex gymnuru</i>	852	0,21	0,21	0,26	0,35	0,31	0,27	177	219	263
<i>Rattus tiomanicus</i>	78	0,10	0,16	0,10	0,24	0,12	0,21	8	8	9
<i>Trichys fasciculata</i>	1680	0,05	0,10	0,01	0,07	0,10	0,15	83	24	161
小計		4,18	1,04	4,25	1,41	2,32	0,96	1221	1324	928
合計		7,31	1,89	5,43	1,77	4,75	1,36	1819	1525	136

表2. 異なるハビタットにおける小型哺乳類の種組成.

種	一次林		二次林		湿地	
	密度(%)	存量(%)	密度(%)	存量(%)	密度(%)	存量(%)
昼行性						
<i>Tupaia glis</i>	14,6	8,2	13,2	6,6	23,3	11,3
<i>Lariscus insignis</i>	10,8	9,2	3,6	2,7	13,9	10,2
<i>Callosciurus notatus</i>	8,5	8,5	2,9	2,6	6,9	6,0
<i>Rhinosciurus laticauda</i>	4,9	4,8	1,0	0,9	3,1	2,6
<i>Sundasciurus lowii</i>	2,6	0,9	0,7	0,2	2,1	0,6
<i>Callosciurus nigrovitta</i>	1,3	1,2	0,2	0,1	1,8	1,4
小計	42,8	32,8	21,7	13,2	51,1	32,2
夜行性						
<i>Leopoldamys sabanus</i>	29,2	40,7	48,2	59,6	27,3	32,9
<i>Maxomys surifer</i>	11,3	7,0	14,2	7,7	3,4	1,8
<i>Maxomys rajah</i>	6,1	3,8	4,3	2,4	1,1	0,6
<i>Maxomys whiteheadi</i>	5,7	1,0	4,7	0,7	6,1	0,9
<i>Echinosorex gymnurus</i>	2,8	9,7	4,7	14,4	6,5	19,2
<i>Rattus tiomanicus</i>	1,4	0,4	1,9	0,5	2,5	0,7
<i>Trichys fasciculata</i>	0,7	4,6	0,3	1,5	2,0	11,7
小計	57,2	67,2	78,3	86,8	48,9	67,8
合計	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0

表3. 小型哺乳類のハビタット選好性.

種	科	生息場所	活動性	密度	選好性	環境要素との関係	
						ギャップ	倒木
一次林種							
<i>Tupaia glis</i>	ツバイ	地上性	昼行性	高	PF = SIA > SF		昆虫, 果実
<i>Callosciurus nigrovitt</i>	リス	半樹上性	昼行性	低	PF = SIA > SF		昆虫, 果実
<i>Callosciurus notatus</i>	リス	半樹上性	昼行性	中	PP > SIA > SF		昆虫, 果実
<i>Lariscus insignis</i>	リス	地上性	昼行性	高	PF = SIA > SF	正	昆虫, 果実
<i>Rhinosciurus laticau</i>	リス	地上性	昼行性	低	PF > SIA > SF	正	昆虫
<i>Sundasciurus lowii</i>	リス	半樹上性	昼行性	低	PF > SF	正	昆虫, 果実
<i>Maxomys rajah</i>	ネズミ	地上性	夜行性	中	PF > SF > SIA		昆虫, 果実
<i>Maxomys whiteheadi</i>	ネズミ	地上性	夜行性	中	PF > SF	正	昆虫, 果実
二次林種							
<i>Leopoldamys sabanu</i>	ネズミ	地上性	夜行性	高	SF > PF > SI	負	昆虫, 果実
<i>Maxomys surifer</i>	ネズミ	地上性	夜行性	高	SF = PF > SIA		昆虫, 果実
湿地種							
<i>Echinosorex gymnur</i>	ジムヌラ	地上性	夜行性	中	SIA > PF = SF		昆虫, 果実, 水生動
<i>Trichys fasciculata</i>	ヤマアラ	地上性	夜行性	低	SIA > PF = SF		昆虫, 果実
不変種							
<i>Rattus tiomanicus</i>	ネズミ	地上性	夜行性	低	PF = SF = SIA		昆虫, 果実

それぞれの動物種のハビタット選好性を表 3 に示す。マレークマネズミを除く 12 種についてハビタット間に有意な個体群密度の差が認められた。また、3 つのハビタットのなかの 2 つのハビタットの組み合わせをみると、昼行性の種はすべて一次林よりも二次林を好み、オナガコミミネズミは一次林よりも二次林を好むことが明らかとなった。またジムヌラは湿地を有意に選好する傾向を示した。

オナガコミミネズミは林冠ギャップを忌避する傾向を示し($r = -0.291, p < 0.05$)、ホワイトヘッドスダトゲネズミ、ミスジャシリス、ハナナガリス、チビオスダリスは大きな倒木を選好する傾向を示した(それぞれ $r = 0.295, 0.294, 0.379, 0.268$, すべて $p < 0.05$)。

考察

13 種の小型哺乳類が 4 つの種群に分類された。表 3 にそれぞれの種群と、それらの種の特性をまとめて示した。分類された種群は、(1)一次林を選好する種群、(2)二次林を選好する種群、(3)湿地を選好する種群、(4)普遍的に出現する種群である。

すべてのリス類は(1)一次林を選好する種に属していた。これは二次林において、森林の空間構造の複雑さの低下、餌としての果実を提供する植物の種多様性の低下によって樹上性のリス類の個体群密度が低くなったこと、および営巣場所としての資源である大きな倒木の減少により、地上性リス類の個体群密度が低下したことによると考えられる。これに対し、ネズミ類は彼ら自身で地下に営巣場所を創出することができるので、巣場所が限られることがなく、二次林でも密度が高く維持されたのであろう。

二次林における樹上性リス類の個体数と種数の減少は、樹冠部での種子散布者の密度が低下していることを意味している。リス類は種子散布に重要であると考えられている¹³⁾¹⁰⁾。そのため、二次林では効率よく種子散布が行われていない可能性があり、伐採後の森林の回復過程に影響しているかもしれない。また、もっとも優占するオナガコミミネズミが林冠ギャップを忌避する傾向を示したことから、林冠ギャップが林床の種子や果実の消失に間接的に負の効果を持っている可能性がある。

引用文献

- 1) Becker, P., Leighton, M. & Payne, J. B. Why tropical squirrels carry seeds out of source crowns? *J. Tropical Ecology* 1: 183-186. (1985)
- 2) Corbet, G.B. & Hill, J.E. *The Mammals of the Indomalayan Region*. Oxford, 488pp. (1992)
- 3) Emmons, L. H. Ecology and resource partitioning among nine species of African rain forest squirrels. *Ecological Monograph* 50: 31-54. (1980)
- 4) Forget, P-M. Seed-dispersal of *Vouacapoua americana* (Caesalpiniaceae) by caviomorph rodents in French Guinea. *Journal of Tropical Ecology* 6: 459-468. (1990)
- 5) Forget, P-M & Milleron, T. Evidence for secondary seed dispersal by rodents in Panama. *Oecologia* 87: 596-599. (1991)
- 6) Harrison, J. L. The natural food of some rats and other mammals. *Bulltin of Raffles Museum* 25: 157-165. (1954)
- 7) Harrison, J. L. The natural food of some Malayan mammals. *Bulltin of National Museum (Singapore)*

30: 5-18. (1961)

8) Harrison, J. L. The distribution of feeding habits among animals in a tropical rain forest. *Journal of Animal Ecology* 31: 53-63. (1962)

9) Lim, B. L. Distribution, relative abundance, food habits, and parasite patterns of giant rats (*Rattus*) in west Malaysia. *Journal of Mammalogy* 51: 730-740. (1970)

10) MacKinnon, K. S. Stratification and feeding differences among Malayan squirrels. *Malayan Nature Journal* 30 (3/4): 593 - 608. (1978)

(2) 低地熱帯林における哺乳類群集と、その動態に及ぼす伐採、攪乱、分断化の影響

研究目的

野生動物、約 4500 種の哺乳類と約 9600 種の鳥類は、その 30 %以上が熱帯林に生息している。「生息する」とは、食物を熱帯林生態系の物質循環に依存しつつ、それに適した形態と生活史をもつことを意味している。熱帯林の面積は全陸地面積のわずかに 7 %にすぎないから、そこはまぎれもなく野生動物の宝庫である。ホットスポットの 1 つである半島マレーシアには 203 種の哺乳類が生息しているといわれている¹⁾。このうち約 80 %は自然林や二次林に生息する森林性の哺乳類で、さらにその 80 %以上が標高 660 m以下に生息している^{3,4)}。低地熱帯林は、野生動物の主要な生息地である。

その生息地はいま急速に減少し、島のように断片化された生息地が各地に点在している。いうまでもなく熱帯林の野生動物を保全するためにはできる限り多くの自然林や保護区を残すことが重要である。だが、こうした要求を相手国の状況を無視して無条件に押しつけることはできないだろう。現実には、一定の開発を取り込みつつ保護地域の創設や存続を図らなければならない。開発の形態は、伐採、択伐、農地への転換などさまざまな様相を示すが、問題の核心は、このような土地利用の転換や攪乱が生物多様性の維持にとってどの程度まで許容できるか、持続性の基準や指標を抽出し、評価することにあると考えられる。この研究は、森林の攪乱が哺乳類の多様性に及ぼす影響を明らかにする一環として、自然林、二次林、産業林、残存林において哺乳類群集の組成や動態を把握し、相互に比較することを通じて、多様性の存続と保全のための基準や指標を検討することを目的とする。

研究方法

野外調査は、マレーシア森林研究所が管理するパソー保護林とその周辺で行った。パソー保護林はネグリセンビラン州の低地にあり、面積約 2,500ha、フタバガキ科の高木が優占する典型的な熱帯低地林である。パソー保護林内の天然林と近接する二次林に、調査区を設定した。二次林区は、1960 年代に択伐され、その後自然更新した二次林である。二次林区の林冠は閉塞し、林分構造は順調に回復しているが、天然林区と較べると高木サイズ（胸高直径）はまだ幾分か小さい。また、二次林区は天然林区と較べるとギャップが著しく少なく、林床植生は単純である。二次林区の大型倒木・落枝の現存量は、天然林区のほぼ半分と見積もられている。

野生動物のうち、哺乳類については新しいタイプの自動撮影装置を開発し、その出現状況を写真に記録してきた²⁾。自然林の調査地では、これまでに結実が記録された有用樹種の落下種子を採集し、母樹の下に撮影装置を設置し、そこに出現する哺乳類種を記録してきた。これまでに 120

種の樹種を対象に約 1.4 万枚の写真映像が記録された。記録された写真を分析し、記録日時とともに動物種を同定し、落下種子の消失状況と利用状況の資料を蓄積した。

これに加え、自然林、二次林、自然林の林縁部、アブラヤシ農園、周辺残存林など、10ヶ所を調査地とし、それぞれに人工餌場を設置し、そこに出現する哺乳類の種組成を自動撮影装置によって記録した。餌にはビスケット、レーズン、キャットペレットを使用し、2-3週間にわたって撮影を継続した。人工餌場の位置は適当な時間間隔で変え、餌に慣れることを避けた。これらの映像記録を分析し、相互に比較した。これまでに 200 本以上のフィルムが得られ、14 種の哺乳類が記録された。

結果と考察

パソー森林保護区自然林において結実状況を調査し、種子を落下させた主要樹種については自動撮影装置を設置し、そこに出現し、落下種子を捕食したり、持ち運ぶで動物種を写真映像に記録してきた。これまでに 120 種以上の樹種について約 1.6 万枚の写真が蓄積された。この結果、34 種の哺乳類種が記録された。記録された種は、ブタオザルが 67.5 %、ヤマアラシ (2 種) が 33.8 %、オナガコミネズミが 46.7 %、ジリスが 33.8 %、マメジカが 22.1 %であった。この 6 種が全体の約 80 %以上を占めた。これらが落下種子の捕食と分散に関与する主要種である。採食した樹種、採食パターンの資料をもとに、森下の C 1 を用いて落下種子の利用指数を求め、その類似性によるデンドログラムから、4つの利用グループが識別された。すなわち、ブタオザルやイノシシを中心としたジェネラリスト、ヤマアラシを含むニブラー、ネズミを中心とした準ジェネラリスト、その他であった。この 4 グループが自然林において落下種子に関与する「基本グループ」と見なされた。

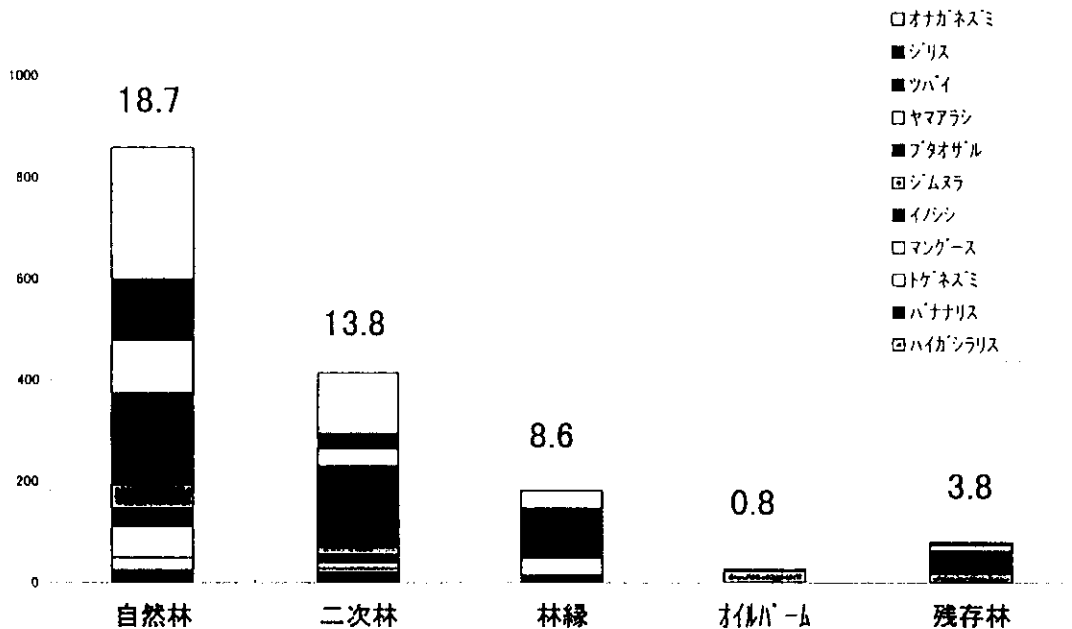


図 1. 各調査地点の人工餌場で記録された哺乳類の種と組成。縦軸は記録枚数 (ヒストグラムの数値は 1 日当たりの記録頻度)

自然林内とその林縁、および択伐後 30 年を経過した二次林、パソー周辺の残存林、アブラヤシ農園林などで記録された哺乳類の種数は調査地点で大きく異なった。出現頻度を 1 日当たりの記録フィルム数で換算すると、最多頻度は自然林で記録された (図 1)。残存林の頻度はアブラヤシ農園よりやや高い値を示した。アブラヤシ農園の出現頻度が低い理由は、人為攪乱の継続と下層植生欠如によると考えられた。種数と組成もまた調査地点で大きな違いがみられた (図 2)。自然林内では最多種数の合計 14 種が記録され、2 番目は二次林内であった。両者ともに落下種子に関与する基本グループの生息が確認された。天然林ではジリスとツパイの出現頻度が高かったのに対し、二次林ではオナガコミネズミとヤマアラシの頻度が高かった。林縁では 6 種が記録されたが、ブタオザルとマングースの出現頻度 (6 %) が高かった。ブタオザルは自然林内、二次林でも高頻度で出現したが、林縁ではマングースの頻度が高いことが注目された。アブラヤシ農園では 2 種のリス類が記録されたのみだった。ハイガシラリスは天然林内では出現しない種であった。残存林では 5 種が記録され、うち 4 % はブタオザルであった。この種は残存林を含め広い範囲に行動圏を持つと推定された。残存林とアブラヤシ農園では、落下種子に関与する基本グループのほとんどが欠如していた。

□ハイガシラリス ■バナナリス □トゲネズミ □マングース ■イゾシ □ジムヌラ ■ブタオザル □ヤマアラシ ■ツパイ ■ジリス □オナガネズミ

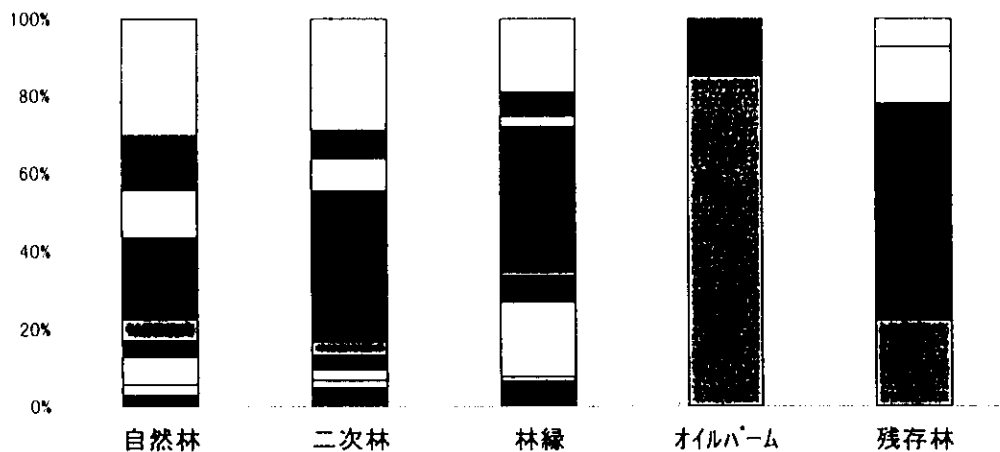


図 2. 各調査地点の人工餌場で記録された哺乳類の種組成

哺乳類の多様度と生息頻度は生息環境によって大きな差異が認められた。いずれも自然林がもっとも高く、他の地域とは異なるものであった。パソーの二次林は択伐後約 50 年を経過するとされているが、それでも自然林とは明らか異なり、択伐の影響が持続していることが確認できた。

引用文献

- 1) Cranbrook, E. Mammals: distribution and ecology. In Malaysia (ed. E.Cranbrook), 146-166. Pergamon Pr. (1988)

- 2) Miura, S., M. Yasuda & L.C.Ratnam. Who steal the fruits?: monitoring frugivory of mammals in tropical rain forest. *Malayan Nat. J.* (1997)
- 3) Nibet, I.C.T. Utilization of mangroves by Malayan birds. *Ibis* 110:348-352. (1968)
- 4) Steven, W.E. The Conservation of Wild Life in West Malaysia. Cyclostyled report, Office Chief Game Warden. (1968)

(3) 低地熱帯林における鳥類群集への周縁効果の研究

研究目的

熱帯雨林は地球上で鳥類相の最も豊かなところであり、温帯域で繁殖する鳥類の越冬域になっていると同時に、多くの固有種が生息している。動物地理学上、マレーシア半島は東洋区のスンダ地域に属し、アマゾンの熱帯雨林に次いで熱帯林鳥類相の豊かなところである¹²⁾。マレーシア半島において記録されている621種類の鳥類のうち約370種類は熱帯林およびその林縁を主な生息地とし、低地熱帯林にもっとも多くの種が生息している¹³⁾。しかし、マレー半島部において多様性の一番高い低地熱帯林は伐採され、伐採後はアブラヤシ農園やゴム農園へと転換されてきたため、減少の一途をたどっている。一般的に、熱帯林に生息する鳥類はニッチが特殊化し、生息可能なハビタットの幅が狭いため、熱帯林の消失や攪乱に大きな影響を受けると考えられている。近年の急速な熱帯林の消失、縮小、および断片化により、熱帯林に生息する鳥類は他の生態系に生息しているものより高い絶滅の危機に曝されている。さらに、断片化して森林面積が小さくなると、単位面積当たりの周縁長が大きくなり、相対的に周縁部が多くなる。周縁部は、光・湿度・温度などの微気象が変動しやすく林内環境と異なるため、植生構造も変化すると同時に、雑食性の本来、熱帯林内にはあまり生息していない捕食者が増加するため、捕食圧が増加すると考えられている¹⁴⁾。このように生息ハビタットの縁で生じるハビタット内部の生物にたいする悪影響を周縁効果と呼んでいる。パソ森林保護区は、1950年代に周辺部が択伐されているものの、中心部には原生林が残っている。しかし、保護区は三方をアブラヤシ農園で囲まれた隔離された25k m²足らずの孤立したハビタットアイランドである。熱帯林の孤立化による周縁効果の影響を評価するために、パソ森林保護区の周縁域と中心部で鳥類群集や捕食圧がどのように変化するかを研究した。

研究材料および方法

パソ森林保護区はクアラルンプールの南東約70kmに位置し、北側は丘陵フタバガキ林へとつながっているが、三方はアブラヤシ農園で囲まれた面積2,450haの隔離された低地熱帯林である。周辺の干渉帯は1960年代に択伐されたが、中心部はほとんど人為的な攪乱を受けていない(図1)。

パソ森林保護区の林縁から人為的攪乱をあまり受けていない中心部にかけて、鳥類群集構造がどのように変化するかを明らかにするために、永久調査区のプロット1、プロット2、両プロットを結ぶ林内パスのNS-1上、およびアブラヤシ農園との保護区入口から500mまでの林縁の4ヶ所がかすみ網を使った標識再捕調査で行なった(図1)。標識再捕調査は、林内下層部に生息する林床棲鳥類群集を明らかにできるように、毎月、4日間、20枚のカすみ網(30mmメッシュ×12m×2.6m、4棚)を林床に設置し、熱帯林内の3つの調査区、プロット2、NS-1、プロッ

ト1を3カ月でカバーするように行った。林縁調査区では、18～24枚のかすみ網を隔月で4日間、標識再捕調査を行った。捕獲した鳥は種類を同定し、翼長、尾長、ふ蹠長、嘴峰長、嘴高、嘴幅、体重等を測定した後、換羽状況をチェックし、個体識別のために個体番号を刻印したアルミニウム足輪を装着し放鳥した。また、森林保護区の外のアブラヤシ農園の鳥類群集を明らかにするために、両側50m幅、長さ1kmのセンサスルートを設置し、14回のライントランセクトセンサスを日の出から2時間以内に行なった。アブラヤシ農園のセンサスルートには、一部、残存2次林が含まれていた。

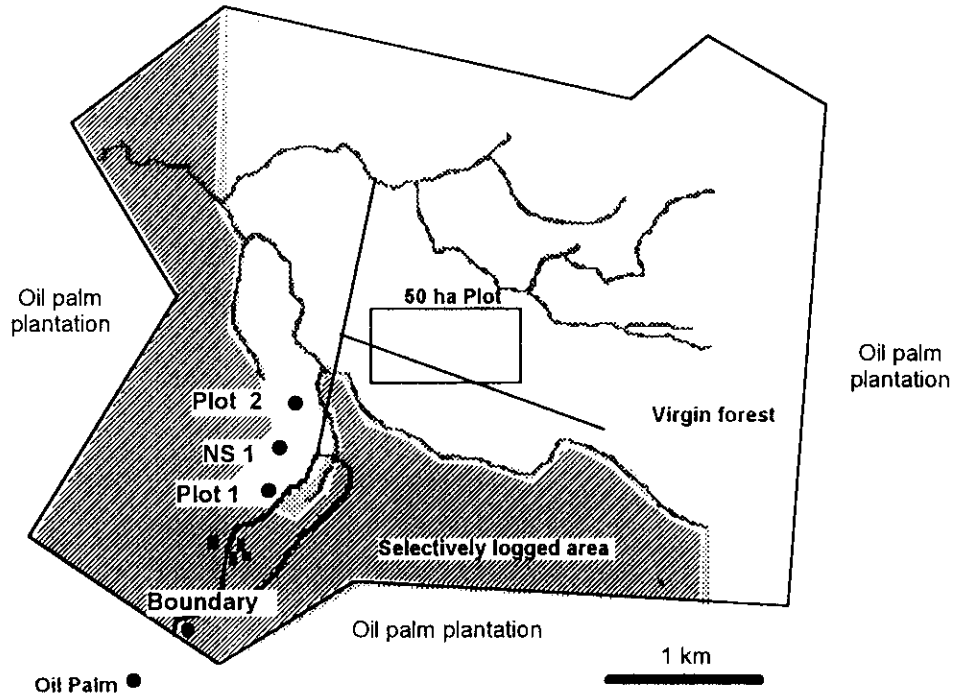


図1. 調査地：パソ森林保護区と調査プロット

パソ森林保護区において林縁から中心部にかけて捕食圧がどのように変化するかを明らかにする目的で、人工巣による捕食実験を行った。小鳥屋で市販されているわら製の皿巣を地上と樹上1.5mを1組として、かすみ網から50mほど離れた林内に毎月、10組、合計20巣を設置した。皿巣の中には、ウズラの卵2個を放置して、卵の消失過程を4日間、調べた。全調査期間で、合計431組、862巣の人工巣を設置し調査した。さらに、捕食者を特定するために、捕食が確認された人工巣の一部には、ウズラの卵を追加して、遠赤外線センサー付きの自動撮影カメラ装置を設置した。

結果

①鳥類群集構造の変化

パソ森林保護区の中心部では、845個体、74種が捕獲されたのに対して、林縁では、323個体、39種類が捕獲された。相対的な鳥類の生息密度を表すと考えられる捕獲効率、中心部で0.31-0.38個体/日/網であるのに対して、周縁部では0.36個体/日/網であり、有意差は認

められなかった。ただ、中心部の Plot1 と Plot2 を結ぶ通路上に設置したプロット NS-1 では、他のプロットより有意に密度が低かった。また、ベルタランフィ(von Bertalanffy)の飽和曲線を用いて、両調査地の生息種類数を推定したところ、中心部では 81 種類と推定されたのに対して、林縁部の推定種類数は 39 種類であった (表 1)。

保護区内の各調査プロットごとの捕獲数および多様性を示したのが表 1 である。各調査プロットとも、1000 日・網以上の調査努力が達成されているため、林床性鳥類相はほぼ暴露されていると考えられる。調査プロットによって若干の入れ替りはあるものの、保護区の内部で捕獲された優占度上位 5 種は、ミツユビカワセミ(*Ceyx eriyhacus*)、コルリ(*Luscinia cyane*)、ヒゲチャイロチメドリ(*Malacopteron magnirostre*)、ハイガシラアゴヒゲヒヨドリ(*Hypsipetes criniger*)、アカハラシキチョウ(*Copsychus malabaricus*)であった。一方、林縁部での上位 5 種類は、コクモカリドリ(*Arachnothera longistre*)、ムナフタイヨウチョウ(*Hypogramma hypogrammicum*)、コルリ(*L. cyane*)、アカハラシキチョウ(*C. malabaricus*)、ミツユビカワセミ(*Ceyx eriyhacus*)であった。アブラヤシ農園の優占種は、シキチョウ(*C. saularis*)、アオショウビン(*Halcyon smyrnensis*)、メグロヒヨドリ(*Pycnonotus goiavier*)の 3 種類であり、林縁部を含めてパソ森林保護区内では全く捕獲されない種であった。しかし、多様性指数でみた群集多様度はアブラヤシ農園で低いが、保護区内では中心部と林縁では大きな差はみられなかった (表 1)。

表1. 各調査プロットごとの標識再捕調査結果

	パソ森林保護区				アブラヤシ農園
	Plot 2	NS-1	Plot 1	Boundary	センサスルート
調査期間	94/4・98/7	95/3・98/7	92/2-98/5	96/5・98/10	98/3-99/3
調査努力(日・網)	1088	1246	1022	963	14回
総捕獲個体数	270	256	319	323	266
捕獲種数(推定)	47(46)	45(57)	53(52)	39(38)	28
相対密度±SE (個体/網/日)	0.31±0.010	0.23±0.005	0.38±0.009	0.36±0.011	3.86±0.6.8/ha
群集多様度					
シンプソンのλ指数	18.2	15.5	17.7	20.8	5.62
シャノン・ウィーバー関数 H'	4.73	4.54	4.76	4.77	3.32
ピエールの均衡性指数 J'	0.85	0.83	0.83	0.87	0.69

同じ方法で共通の食物資源を利用している種の集まりのことを生態学ではギルドと呼び、マレーシアの熱帯林の鳥類群集を、飛翔性昆虫食者 (IA)、葉層昆虫食者 (IF)、地上性昆虫食者 (IG)、樹幹昆虫食者 (IT)、小動物捕食者 (IV)、果実・昆虫食者 (IPF)、花蜜・昆虫食者 (INF)、植食者 (PG/PF/PNF) の 9 個のギルドに分類した。林床性鳥類群集内の各採食ギルドの割合を、保護区の中心部から林縁、アブラヤシ農園の順番に各調査プロットをならべて比較したのが、図 2 である。中心部から林縁にいくにしたがって、地上棲昆虫食 (IG) ギルドの割合が減少し、花蜜昆虫食 (INF)・果実昆虫食 (IPF) ギルドの割合が増加していた。林の中心部から林縁にかけて地上棲昆虫食ギルドを構成するチメドリ類とツグミ類の種数の変化をみてみると、ツグミ類は

3~4種で変化していないが、チメドリ類では中心部には12-16種類が生息していたのが、林縁では大型種がいなくなり8種類に減少していた。一方、果実昆虫食者ギルドを構成するヒヨドリ

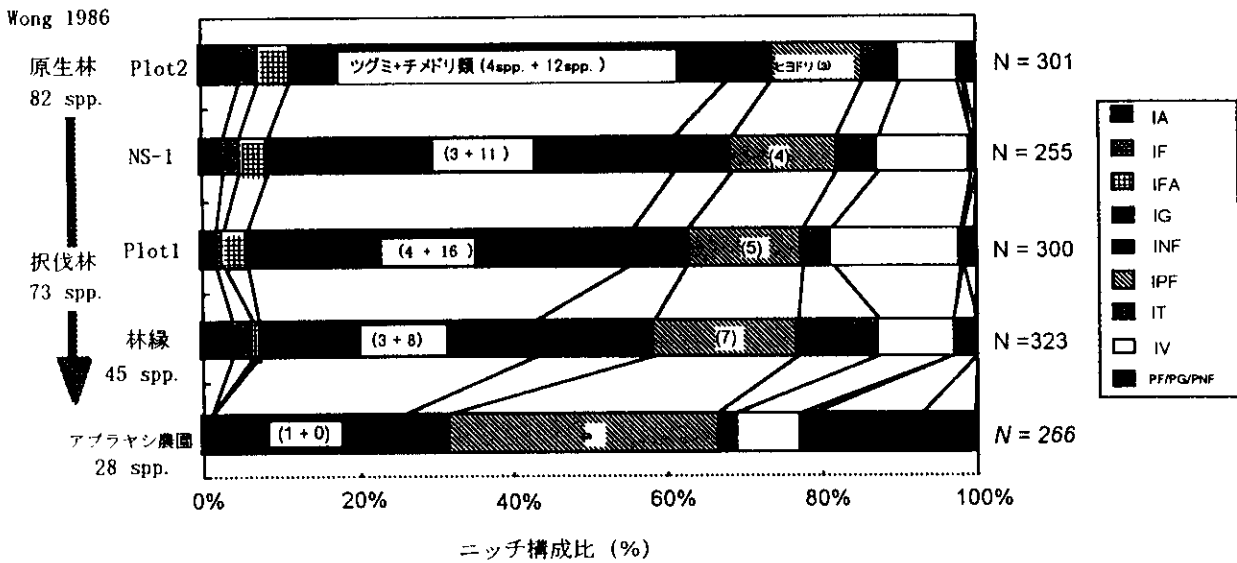


図2. 各調査プロット間の鳥類群集構造の比較

類は、中心部の3種類から林縁部の7種類へと逆に種類数がやや増加していた(図2)。花蜜昆虫食ギルドのタイヨウチョウでは種類数の変化に傾向は認められなかったが、林縁でコクモカリドリとムナフタイヨウチョウの個体数が増加した。アブラヤシ農園および残存林では、チメドリ類は生息せず、ヒヨドリ類も2種類しか記録されなかったが、単純になった鳥類群集内でヒヨドリ類が3割を占めていた。また、保護区内の結果とは直接比較することはできないが、かすみ網では捕獲できないセキショクヤケイ (*Gallus gallus*) やハト類が多く観察されたため、植食者が多くなった。

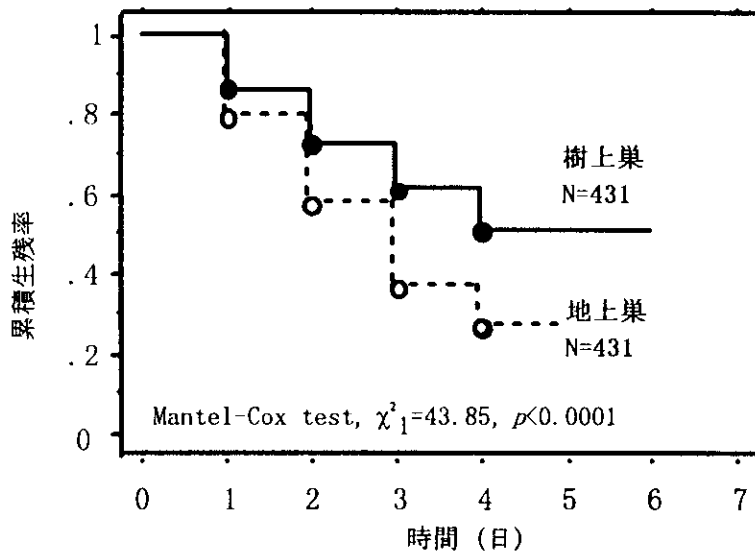


図3. 樹上と地上の人工実験巢のウズラの卵の消失過程の違い。(Kaplan-Meier法)

②人工巣による捕食実験

パソ森林保護区において行った人工巣とウズラの卵を用いた捕食実験によると、地上に設置した人工巣で樹上に設置したものより早くウズラの卵が消失した。また、林縁では、ほとんどの地上巣で、5日以内にウズラの卵が何者かによって捕食された(図3)。このことより、地上の方が樹上より捕食圧が高く、地上性動物による捕食であると予測された。次に、中心部と林縁部の卵の消失速度を比較してみると、中心部から林縁に向かうにしたがってウズラの卵の消失速度が速くなる傾向が認められ、樹上・地上実験巣のいずれにおいても林縁で捕食圧が高い傾向がみとめられた(図4)。また、各調査プロットにおける1日当たりの消失率は、ほぼ一定であった。林縁とPlot1のウズラの卵の平均残存日数は、保護区中心部のPlot2とNS-1より、有意に短かったが、保護区中心部のPlot2とNS-1には差は認められなかった(図4)。

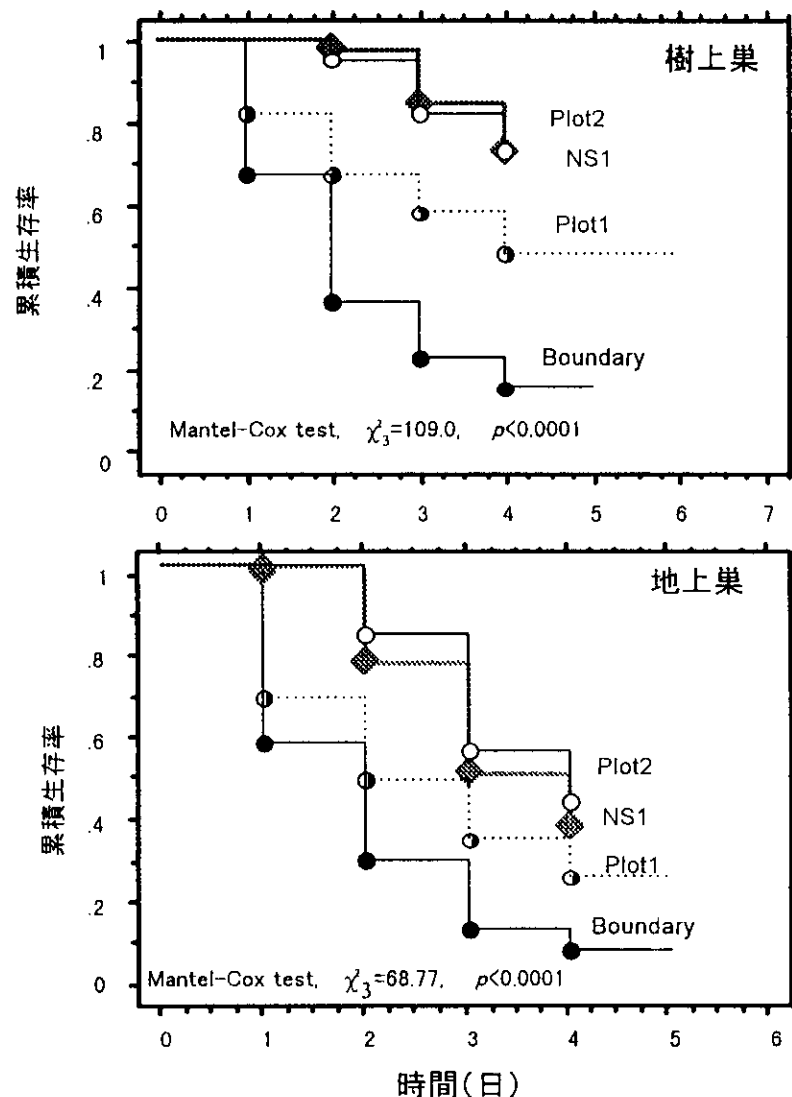


図4. 各調査プロット間の実験巣内のウズラの卵の生残率の比較 (Kaplan-Meier法)

自動撮影装置で確認された捕食者は、中心部では主にオナガコミネズミ、ブタオザル、チビオマンガース、コモンツパイ、ジムヌラ、イノシシ、リスの1種など多くの種類の哺乳類によるものであったのに対して、林縁部ではブタオザル、チビオマンガース、コモンツパイの3種類の哺乳類であった。

考察

林縁で鳥類群集に生じる周縁効果は、おもに温帯林で研究されてきた。温帯林の鳥類群集では実際に林縁で捕食圧や托卵率が上昇するため、林縁での繁殖成功率が低くなり、多くの種類が減少していることが示されている⁶⁹。そのため森林の断片化によって周縁効果が強く働いた結果、鳥類群集が単純したり、密度が減少することが知られている⁷¹。しかし、熱帯林において、実際に周縁効果を調査した研究例は、未だ少ない。本研究では、半島マレーシアの低地熱帯林の鳥類群集構造に周縁効果が影響を及ぼしているかどうかを研究した。パソ森林保護区では、地上性昆虫食者のチメドリ類が減少し、果実昆虫食者のヒヨドリ類と花蜜昆虫食のタイヨウチョウ類が増加していた(図1)。これは、前フェーズにゴンバックとの群集構造の比較で得られた、人為的に攪乱によってチメドリ類が減少し、ヒヨドリ類が増加するという結果と一致している。しかし、ゴンバックではヒヨドリ類の種類数が20種まで増加したのにたいし、パソ森林保護区では7種しか記録されていない。これは、ゴンバックが大面積の丘陵林につながっているため、多くの種が丘陵林から供給されたのにたいして、パソ森林保護区がたった25k m²の隔離された熱帯林であるためである。温帯林では、森林と灌木の両方から鳥種が供給されるため、林縁では鳥類群集の多様性が増加することが知られているが、熱帯林では逆に林縁で多様性が減少するとされている⁸。パソ森林保護区でも林縁で鳥類群集を構成する種類数が減少した。熱帯林では、おもに低密度の希な種が多く存在することで森林内の高い多様性が維持されている。これらの低密度の希な種の多くは林縁環境を好まないために、林縁で種多様性が大きく減少するのであろう。パソ森林保護区の中心部の原生林と周辺の択伐林の鳥類相の違いは、Wong⁹によって研究されている。林床性鳥類群集は、原生林で82種類であったのが、択伐林では餌資源が減少するため73種に減少していた。択伐域でも一部の種類数の減少は認められるものの、周縁効果による林縁域での種数の減少に比べれば多様性の減少は少ない。

ウズラの卵を用いた人工巣の捕食実験も温帯では広く行われている。人工巣の捕食実験が本当に環境中での捕食圧に対応しているかどうかは、研究者でも意見が分かれる¹⁰。しかし、温帯と異なり各種の生息密度が非常に低く、実際にたくさんの営巣中の巣を発見することが不可能な熱帯では、人工巣による捕食実験以外、捕食圧を推定することは不可能であろう。パソでの実験の結果、地上性哺乳類による地上巣の捕食圧が高く、林縁に近づくほどウズラの卵の消失速度が速く、捕食圧が高いことが明らかになった。中心部に近いNS-1とPlot2での捕食圧には差がなかったが、林縁から1km以内の距離にあるPlot1では、林縁と中心部の間の捕食圧を示していた。風や湿度などの林内微気象の変化による周縁効果は林縁から500mくらいの地点まで影響を与えている⁴が、パソ森林保護区では捕食圧による周縁効果は林縁から1kmの地点まで及んでいる。地上性昆虫食者のチメドリ類やヤイロチョウ類は地上に営巣するため、これら地上性捕食者の影響を受けやすいと考えられる。したがって、林縁に近づくにつれて林床での捕食圧が増加するため、チメドリ類の個体数・種類数が減少していったと考えられる。一方、ヒヨドリ

類やタイヨウチョウ類の林縁での増加は捕食圧の変化からは説明できない。しかし、林縁では林床に届く光の量が増加し、マカランガなどの液果をつける灌木が増加したために、これらのグループが増加したのであろう。植生グループの設置した調査プロットの毎木調査のデータからこのことは確認できるはずである。

保護区を設定する場合、周縁効果の生じるハビタットの周縁は必ず生じる。ハビタットの周縁（林縁）にのみ生息する種も存在するが、林内種は熱帯林が存在しないと生息できない種である。熱帯林の鳥類群集の多様性の大部分は、このような低密度の林内種によって支えられているので、熱帯林保護区を設定する場合は本研究で明らかになったように林縁から 1km は干渉帯として考慮すべきであろう。

引用文献

- 1) Karr, J.R., Geographical variation in the avifaunas of tropical forest undergrowth. *Auk*. 97:283-298. (1980)
- 2) Wells, D. R., The forest avifauna of Western Malaysia and its conservation. in "Conservation of Tropical Forest Birds". A. W. Diamond and T. E. Lovejoy ed., International Council for Bird Preservation (ICBP). 213-232. (1985)
- 3) Wells, D.R., Numbers and Biomass of Insectivorous Birds in the Understorey of Rain Forest at Pasoh Forest. *Malayan Nature Journal*. 30:353-362. (1978)
- 4) Primack, R.B. A primer to conservation biology, Sinauer, Sunderland (1995)
- 5) Martin, T.E. Nest predation among vegetation layers and habitat types: Revisiting the dogmas. *Amer.Natur.* 141:897-913. (1993)
- 6) Paton, P.W.C. The effect of edge on avian nest success: How strong is the evidences? *Conserv. Biol.* 8:17-26. (1994)
- 7) Haskell, D.G. A reevaluation of the edge effects of forest fragmentation on rate of bird-nest predation. *Conserv. Biol.* 9:1316-1318. (1995)
- 8) Baldi, A. Edge effects in tropical versus temperate forest bird communities: Three alternative hypothesis for the explanation of differences. *Acta Zoolog. Acad. Sci. Hungar.* 42:163-172. (1996)
- 9) Wong, M. , Trophic organisation of understorey birds in a Malaysian dipterocarp forest. *Auk* 103: 100-116. (1986)
- 10) Willerbrand, T. & Marcstrom, V. On the danger of using dummy nests to study predation. *Auk*. 105:378-379. (1988)

[国際共同研究の状況]

カウンターパート：N.Manokaran, Nor Azman Hussein (マレーシア森林研究所)

[研究成果の発表状況]

(1) 口頭発表

- ① 安田雅俊・石井信夫・Louis Ratnam・Nor Azman Hussein：第5回日本熱帯生態学会大会 (1995)
「*Neobalanocarpus heimii* (フタバガキ科)の無翼の種子はどれだけ飛ぶか？」

- ②安田雅俊・三浦慎悟：第 42 回日本生態学会大会 (1995)「フルーツをめすむのは誰だ?半島マレーシア低地熱帯林での落下種子と動物の関係」
- ③安田雅俊・三浦慎悟・石井信夫：第 43 回日本生態学会 (1996)「種子をとりまく哺乳類の生態学」
- ④安田雅俊・長田典之・市河三英・木村勝彦・可知直毅・谷誠・大谷義一・奥田敏統・古川昭雄・Abd. Rahim Nik：日本生態学会第 44 回大会講演要旨集 (1997)「半島マレーシアにおける 1996 年の一斉開花, Ashton 仮説は検証されたか?」
- ⑤安田雅俊・石井信夫・奥田敏統・椿 宜高・Nor Azman Hussein：第 8 回日本熱帯生態学会大会講演要旨集 (1998)「1998. 一斉開花と小型哺乳類の個体群動態」
- ⑥安田雅俊・沼田真也・可知直毅・奥田敏統・石井信夫・Nor Azman Hussein：第 46 回日本生態学会大会 (1999)「フタバガキ科種子の散布前捕食を規定する要因」
- ⑦ Miura, S：7th Int. Theriol. Cong., Abstract 224. Acapulco, Mexico, (1997)
"The home range of the lesser mouse-deer (*Tragulus javanicus*) as revealed by a radio tracking study."
- ⑧永田尚志・Zubaid A.・Azarae H.I.：第 43 回日本生態学会 (1996)「マレー半島の 2 つの熱帯林における鳥類群集構造の比較」
- ⑨永田尚志, Zubaid Akbar, Azarae Hj Idris：第 44 回日本生態学会 (1997)「マレーシア低地熱帯林の鳥類群集の時系列変化」
- ⑩永田尚志・Azarae H.I.・Zubaid A.：日本動物行動学会第 16 回大会 (1997)「ナンヨウヤドリギ (*Dendrophthoe pentandrae*) を訪れる鳥たち」
- ⑪永田尚志・Zubaid A.・Azarae H.I.：第 46 回日本生態学会 (1999)「マレーシア低地熱帯林における鳥類群集への周縁効果：鳥類群集構造と人工巣捕食実験」

(2) 論文発表

- ① Miura, S., Yasuda, M. and L.C. Ratnam：Malayan Nature Journal, 50:183-192 (1997) "Who steals the fruits? Monitoring frugivory of mammals in a tropical rain forest"
- ②三浦慎悟, 矢部恒晶：国際農林業協力, 20:21-35.(1998)「熱帯林における野生動物の多様性, その保全と課題」
- ③ Miura, S. and Idris, A.H.：Malayan Nature Journal, (1999) "Status and group size of the mouse-deer inhabiting Pulau Tioman, Malaysia" (予定)
- ④ Yasuda, M., Matsumoto, J., Osada, N., Ichikawa, S., Kachi, N., Tani, M., Okuda, T., Furukawa, A., Abdul Rahim Nik, & N. Manokaran: Journal of Tropical Ecology (1999) "The mechanism of general flowering in Dipterocarpaceae in the Malay Peninsula" (予定)
- ⑤ Yasuda, M., Miura, S. & Nor Azman Hussein: Journal of Tropical Forest Science (1999) "Evidence for food hoarding behavior in terrestrial rodents in a Malaysian lowland rainforest, Pasoh Forest Reserve" (予定)
- ⑥安田雅俊：地球環境 (1999)「東南アジア熱帯雨林における一斉開花結実現象の至近要因と進化要因」(予定)
- ⑦ Nagata, H., Zubaid Akbar, and Azarae Hj Idris：Conservation and faunal biodiversity in Malaysia. (Azinal, A.A.H. & Zubaid, A. eds.) pp.93-101. (1996) "The effect of forest disturbance on avian

community structure at two lowland forests in Peninsula Malaysia"

⑧ Zubaid, A. M. Sharim-Senik, G.W.H. Davidson, H. Nagata, and Md-Dali : Fakulti Sains Hayat, UKM, 53. (1997) "Burung sekitar Kampus Universiti Malaysia"

⑨永田尚志 : 日本鳥学会鳥学ニュース, No.61, pp.6-7. (1996) 「東南アジア熱帯雨林の鳥類研究」