— 総 説 —

鳥類による生態系サービス：特に花粉媒介と種子散布に着目して

北村俊平*

石川県立大学生物資源環境学部環境科学科植物生態学研究室 〒921-8836 野々市市末松1丁目308番地

(2014年3月31日受付；2014年12月4日受理)

キーワード：果実食鳥類，花蜜食鳥類，自然実験，侵入融解，取替原価法。

日本鳥学会誌

Japanese Journal of
Ornithology

© The Ornithological Society
of Japan 2015

Shumpei KITAMURA¹. Ecosystem services provided by birds: Special reference to pollination and seed dispersal by birds. Jpn J Ornithol 64: 25–37. (2015)

Abstract. Birds provide various ecosystem services in various ecosystems around the world. In this review, I summarize our current knowledge of pollination and seed dispersal by birds. Gene flow in natural plant populations is determined by pollen and seed flow. Birds can be important pollinators and seed dispersal agents by visiting flowers or fruits. By using natural experiments, recent studies have revealed: that loss of avian pollinators leads to reduced regeneration of plants; and that birds are important seed dispersal agents facilitating the regeneration of degraded patches of forest. Studies focusing on the economic value of avian pollination or seed dispersal services are, as yet, uncommon. However, a recent study on the seed dispersal service performed by the Eurasian Jay *Garrulus glandarius* in the Stockholm National Urban Park, Sweden, showed that depending upon the seeding or planting technique chosen, the substitute cost per pair of jays in the park is ¥0.58 million and ¥2.52 million, respectively. Because birds also effectively disperse invasive plant species, they also provide ecosystem disservices in some instances. Further research to better understand the roles of birds in plant pollination and seed dispersal will enable better policy implementation relating to the pragmatic use of avian ecosystem services and the conservation of birds as well as biodiversity.

Key words: Frugivorous birds, Invasional meltdown, Natural experiment, Nectarivorous birds, Replacement cost method.

¹ Laboratory of Plant Ecology, Department of Environmental Science, Faculty of Biore-sources and Environmental Sciences, Ishikawa Prefectural University, 1-308, Suematu, Nonoichi, Ishikawa, 921-8836, Japan.

はじめに

人間が生態系から直接的・間接的に享受する便益は生態系サービス (ecosystem services) と呼ばれ、生態系内の相互作用による物質の生産、分解、循環に代表されるプロセスである生態系機能 (ecosystem functions) を基盤としている (Christensen et al. 1996; Daily 1997). 生態系の変化が人間の福利に与える影響を評価することを目的としたミレニアム生態系評価では、生態系サービスを供給・調

整 (調節)・文化的サービスと、これらのサービスの維持に必要な基盤サービスの4つのカテゴリに分類している (Millennium Ecosystem Assessment 2005). 供給サービスは生態系から得られる生産物 (食料、水、繊維、燃料)、調整サービスは生態系プロセスの調整から得られる便益 (気候、水質、疾病などの調整)、文化的サービスは人々が生態系から得る非物質的な便益 (信仰、審美、余暇、教育) を含み、基盤サービスは他の生態系サービスの生産に必要なもの (一次生産、栄養塩循環、土壌形成など) である。これらの生態系サービスを解明し、定量的に評価することができれば、その生態系やそこに暮らす生物を保全する意義を世論

* E-mail: shumpei@ishikawa-pu.ac.jp

doi:10.3838/jjo.64.25

JOI:JST.JSTAGE/jjo/64.25

や政策決定者に主張しやすくなると考えられる (Daily et al. 2009)。

鳥類は地球上の生物の中で、哺乳類と並びもっともよく研究されている分類群の一つである (Gill 2006)。鳥類は地球上のさまざまな生態系において、花粉媒介や種子散布を介した植物の遺伝子流動や分布拡大、肉や羽毛やグアノの供給、腐肉処理や捕食による害虫・害獣の駆除 (病害虫抑制・害獣抑制)、芸術的鑑賞・バードウォッチングの対象、宗教儀式 (鳥葬) への関与、排泄物や死体の栄養塩循環や土壌形成への関与といった生態系サービスを提供している (Şekercioğlu 2006)。例えば、アブラヤシ *Elaeis guineensis* の苗木への被害を鳥類排除区と対照区で比較した野外操作実験から、鳥類による調整サービスの一つである害虫抑制効果が示唆されている (Koh 2008)。より経済的な側面から鳥類の害虫抑制を評価した研究では、カカオ *Theobroma cacao* 農園を利用する昆虫食の鳥類とコウモリ類を排除することで、カカオ収量が 31% 減少 (1 ha あたり年間 730US ドルの減収) すると推定されている (Maas et al. 2013)。

上述した病害虫抑制と同じ調整サービスに含まれる鳥類による花粉媒介や種子散布に関連した研究は、主に植物と動物の共進化の観点から研究されてきた (Herrera & Pellmyr 2002; Fleming & Kress 2013)。動くことのできない植物にとって、花粉媒介と種子散布は自らの遺伝子を広げる数少ない機会の一つである。地球上に生息する約 1 万種の鳥類のうち、花蜜食鳥類は約 950 種、果実食鳥類は約 3,150 種に及ぶ (Şekercioğlu 2006)。花粉媒介に貢献する鳥類の種数は昆虫類 (ハナバチ類: 数万種、甲虫類: 数十万種) と比べると少ないが、ハチドリ類 (Trochilidae)、タイヨウチョウ類 (Nectariniidae)、ミツスイ類 (Maluridae) に代表される花蜜食鳥類が花粉媒介する植物は 500 属に及ぶ (Nabhan & Buchmann 1997)。熱帯地域、オーストラリア、オセアニアの島嶼部など、上記 3 グループによる花粉媒介に特殊化した花をもつ植物が多く見られる地域もある (Cox & Elmqvist 2000; Kelly et al. 2004; Fleming & Kress 2013; Shrestha et al. 2013)。例えば、中南米のコスタリカでは樹木の約 1%、着生植物の最大 10% が鳥類に花粉媒介されると推定されている (Stiles 1985)。

種子散布に貢献する主な脊椎動物は鳥類と哺乳類であり (Howe 1986)、果実を利用する鳥類は熱帯地域で 1,800 種 (Fleming & Kress 2013)、熱帯アジアで 900 種に及ぶ (Corlett 1998)。母樹周辺

の密度依存的な死亡要因からの逃避 (Howe et al. 1985)、好適な環境への方向性のある種子散布 (Wenny & Levey 1998; Tewksbury et al. 1999; Tewksbury & Nabhan 2001; Spiegel & Nathan 2010)、数キロメートルを超える長距離散布の可能性 (Nogales et al. 2001; Bucher & Bocco 2009; Lenz et al. 2011; Wotton & Kelly 2012)、種子食害者誘引物質の除去 (Fricke et al. 2013)、種子食鳥類による種子散布など (Heleno et al. 2011)、さまざまな側面から種子散布者としての鳥類の生態系機能が解明されつつある。

このように鳥類による花粉媒介・種子散布に関する基礎研究は進んできたが、今のところ生態系サービスという視点からの研究は少ない (Wenny et al. 2011)。その理由としては、花粉媒介の研究では、農作物の花粉媒介に貢献する主要な動物は昆虫類であること (Nabhan & Buchmann 1997)、種子散布の研究では、移動能力の高い鳥類を野外で追跡して、それらが散布した種子の運命を追跡し、鳥類の種子散布者としての有効性を評価すること、すなわち鳥類の生態系サービスを評価する際に必要となる鳥類の生態系機能そのものに依然として未解明な点が多いことが挙げられる。また、供給・文化的サービスと比べ、鳥類が人間にもたらす間接的な利益や調整・基盤サービスの価値を評価することは難しい (Wenny et al. 2011)。例えば、鳥類の種子散布により、円滑な森林更新が行われていても、それらが農林業の生産性向上と直接結びつかない限り、生態系サービスとして認識・評価されることは少ないと考えられる。

本総説では、最初に日本国内で鳥類による花粉媒介や種子散布の研究を行っている研究者が参加している可能性が高い日本鳥学会および日本生態学会の年次大会における発表件数から国内の研究動向を概観する。次に ISI Web of Science を利用したキーワード検索から、鳥類による花粉媒介と種子散布の生態系機能に関連した世界の研究動向をまとめる。特に鳥類が選択的に排除された“自然実験 (natural experiment)”を利用して、鳥類による花粉媒介や種子散布の生態系機能を評価した研究を紹介する。さらに鳥類による種子散布/種子食害を生態系サービスとして評価した研究として、スウェーデンにおけるカケス *Garrulus glandarius* によるコナラ属 (*Quercus* spp.) 堅果の種子散布とオーストラリアにおけるオグロインコ *Polytelis anthopeplus* によるアーモンド *Prunus dulcis* の種子食害について紹介する。最後に鳥類による外来植

物の種子散布について紹介し、今後の鳥類による花粉媒介と種子散布の生態系サービスに関する研究の展望について述べる。

日本国内における鳥類による花粉媒介と種子散布の研究動向

日本国内における鳥類による花粉媒介と種子散布の研究動向を探ることを目的として、日本鳥学会と日本生態学会の年次大会における鳥類による花粉媒介と種子散布に関連する研究の発表件数を調査した。鳥類による花粉媒介と種子散布に関連した研究を行う研究者は、鳥類学または植物生態学を専門とし、上記のいずれかの学会で研究発表している可能性が高いと考えられる。

日本鳥学会の年次大会における花粉媒介または種子散布に関連した発表数は、日本鳥学会大会サイト（日本鳥学会 オンライン）で確認できた1999年度から2013年度の14回の年次大会における研究発表を調査対象とし、それぞれの講演要旨から花粉媒介と種子散布に関連した発表件数を計数した。日本生態学会の年次大会における花粉媒介または種子散布に関連した発表数は、日本生態学会大会講演要旨閲覧ページ（日本鳥学会 オンライン）を利用し、2006年度から2013年度の8回の年次大会における研究発表を調査対象とした。このうち花粉媒介に関連した研究については、キーワードに、“送粉”、“花粉媒介”、または“pollination”と各年次大会の略称（ESJ54からESJ61）を入力した。種子散布については、“種子散布”、または“seed dispersal”と各年次大会の略称を入力した。いずれも上記のキーワード検索で該当した

発表のタイトルと要旨を精査し、鳥類に関連した研究を計数した。ただし、日本生態学会における発表数は、年次大会で開催されたシンポジウム、企画集会、自由集会での発表は検索対象外であり、花粉媒介や種子散布に関連した発表数を過小評価している。

上記の手法から得られた日本鳥学会と日本生態学会の年次大会における発表数の推移を表1にまとめた。いずれの学会でも鳥類による花粉媒介の発表はほとんど行われておらず、年平均の発表数は1件に満たなかった。日本鳥学会では、花粉媒介に関連した研究は過去10年間に一度も発表されていなかった。該当した4件の研究はいずれも10年以上前に発表されたもので、メジロ *Zosterops japonicus* によるヤブツバキ *Camellia japonica* の花粉媒介が2件（Kunitake et al. 2004）とメジロによるオヒルギ *Bruguiera gymnorhiza* の花粉媒介が2件（石毛ら 2003）だった。日本生態学会の発表では、ヤブツバキの花粉媒介が2件（Abe & Hasegawa 2008; Abe et al. 2013）、デイゴ *Erythrina variegata* の花粉媒介が1件（中本・伊澤 2013）、群集レベルで植物と訪花鳥類の相互作用ネットワーク構造を解析した研究が1件（Yoshikawa & Isagi 2014）だった。一方、種子散布に関連した発表は日本鳥学会で年平均2件、日本生態学会で6件が行われていた。花粉媒介に比べると継続的に研究が行われており、日本鳥学会誌の英文誌 *Ornithological Science* では、2003年に鳥類による種子散布に関する特集号も組まれた（Fukui 2003; Hayashida 2003; Kominami et al. 2003; Rakotomanana et al. 2003; Takanose & Kamitani 2003）。また、日本

表1. 日本鳥学会（1999–2013）と日本生態学会（2006–2013）の年次大会における一般講演数（口頭発表＋ポスター発表）と花粉媒介、種子散布に関連した発表件数の推移。

Table 1. Numbers of oral and poster presentations on pollination or seed dispersal by birds at the yearly meetings of the Ornithological Society of Japan (OSJ) between 1999 and 2013 and the Ecological Society of Japan (ESJ) between 2006 and 2013.

年 度	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	平均	総計
日本鳥学会																	
一般講演	126	107	119	110	120	136	140	123	148	160	166	152	163	197	189	144	2,156
花粉媒介	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.3	4
種子散布	1	1	1	2	2	3	1	1	3	3	5	4	2	2	1	2.1	32
日本生態学会																	
一般講演								907	1,169	1,040	1,212	1,267	1,467	1,105	1,136	1,163	9,303
花粉媒介								19	27	18	30	35	33	18	36	27	216
うち鳥関連								1	1	0	1	0	0	1	0	0.5	4
種子散布								26	27	28	28	27	24	18	12	24	190
うち鳥関連								6	4	8	12	10	1	5	5	6.4	51

生態学会の年次大会を中心に開催されてきた種子散布研究会は2013年度大会で9回を数える。筆者を含め種子散布研究会参加者の多くが鳥類による種子散布を扱っており、花粉媒介と比べると研究者人口は多い。ただし、日本生態学会における花粉媒介や種子散布に関する発表中、鳥類が関連したものは花粉媒介で1.9%、種子散布で26.8%に過ぎない。

日本で鳥類による花粉媒介の研究が少ない理由の一つは、日本を含む北半球の冷温帯林に鳥類が花粉媒介者となりうる植物がほとんど存在しないことがあげられる (Fleming & Muchhala 2008; Corlett 2009; Kissling et al. 2012)。メジロの吸蜜・盗蜜行動はよく調べられているが、小笠原諸島や南西諸島での研究に限られる (上田 1991; 上田・長野 1991; 上田・唐木 1997; 籠島 2011)。また、屋久島のヤブツバキやヤドリギ *Viscum album* (Yumoto 1987, 1988)、石垣島のオヒルギ科オヒルギ (Kondo et al. 1991) の研究は、今回の調査対象期間よりも以前に公表されている。しかし、これらはメジロの採食生態の視点から研究されており、植物側の視点からメジロの花粉媒介者としての有効性を検討していない。

唯一、伊豆諸島のヤブツバキを対象として行われた一連の研究は、植物の繁殖成功の視点から行われている (Kunitake et al. 2004; Abe & Hasegawa 2008; Abe et al. 2011, 2013)。新島では、ヤブツバキの訪花動物の観察、開花時の訪花動物の除去実験、メジロの訪花回数と結実率について検討し、メジロがヤブツバキの有効な花粉媒介者であることを示している (Kunitake et al. 2004)。三宅島では、DNAマーカーなどの分子生態学的手法と花粉媒介者であるメジロの個体追跡などの野外調査を組み合わせ、花粉散布距離など花粉媒介者としてのメジロの有効性を植物の視点からより詳細に検討している (Abe & Hasegawa 2008; Abe et al. 2011, 2013)。

日本の森林構成樹種の多くが鳥類に種子散布を依存しており (Nakanishi 1996)、多くの森林性鳥類も果実を餌として利用している (Yoshikawa et al. 2009)。例えば、宮崎県の綾や鹿児島県の屋久島など、特定地域の果実と果実食鳥類の対応関係を群集レベルで検討した研究も行われている (Noma & Yumoto 1997; Kominami et al. 2003)。日本の果実食鳥類の中でもヒヨドリはもっとも種子散布に関する研究が進んでおり (Fukui 1995, 1996, 2003)、さまざまな植物の種子散布に貢献していると考えられている (Kominami et al. 2003; Yoshikawa et al. 2009)。一方、植物側からのアプローチとしては、鳥類の体内を通過し、果肉が消費されることで、種子の発芽抑制が解除されること (Yagihashi et al. 1998, 1999)、鳥類によって散布された種子は自然落下する種子よりも空間的に広く分布すること (Masaki et al. 1994)、火山噴火やノヤギ被害からの植生回復への鳥類による種子散布の貢献 (Nishi & Tsuyuzaki 2004; Emura et al. 2012) などが報告されているが、鳥類とそれらが散布する植物の両方の視点からの研究例に乏しい (北村 2013)。

自然実験を利用した研究

次に国際誌に掲載された花粉媒介や種子散布の研究動向について見てみよう。1999年から2013年に発表された論文の中で、ISI Web of Scienceに収録された論文のタイトル、要旨、キーワードを検索対象として、“pollination”または“seed dispersal”で見つかった論文数は、それぞれ11,930件と8,508件である (表2)。それぞれを“bird”で、鳥類に関連した論文に絞り込むと花粉媒介は557件で、全体の4.7% (2.5–6.9%)、種子散布は1,205件で、全体の14.2% (12.1–16.8%)であった (表2)。ただし、鳥類が関連していても“bird”を含まない研究もあり、実際に鳥類が関連した花粉媒介

表2. 1999年以降に発表された花粉媒介と種子散布に関連した論文数とそのうち鳥類関連の論文数の推移。文献データベースはISI Web of Scienceを利用 (2013年11月12日アクセス)。

Table 2. Number of items published each year on pollination or seed dispersal by birds. Referenced by ISI Web of Science between 1999 and 2013 (accessed on 12 November 2013).

year	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	平均	総計
pollination	568	575	557	599	639	703	719	800	817	935	1,051	995	1,058	1,047	867	795	11,930
+ bird	14	31	25	26	38	39	25	43	24	42	46	37	52	55	60	37	557
%	2.5	5.4	4.5	4.3	5.9	5.5	3.5	5.4	2.9	4.5	4.4	3.7	4.9	5.3	6.9	4.6	4.7
seed dispersal	314	314	354	434	428	487	556	567	604	669	737	727	796	849	672	567	8,508
+ bird	50	52	54	73	52	68	70	71	74	86	98	91	132	127	107	80	1,205
%	15.9	16.6	15.3	16.8	12.1	14.0	12.6	12.5	12.3	12.9	13.3	12.5	16.6	15.0	15.9	14.3	14.2

や種子散布の論文数よりも過小評価している可能性が高い。花粉媒介と種子散布のいずれも全体に占める割合は過去 15 年間に大きな変動はなかった。これらの研究の中で、最近、注目されているのは、人間活動の影響により花粉媒介者や種子散布者となる動物を生態系から喪失することで、それらの動物とパートナーシップを結んでいた植物にも影響が及ぶとした予測 (Redford 1992; Redford & Feinsinger 2001) を検証した研究である。

多くの植物の花粉媒介や種子散布には、複数種の花粉媒介者や種子散布者がかかわっている (Herrera & Pellmyr 2002)。ある植物において花粉媒介や種子散布に関わる媒介者それぞれの花粉媒介や種子散布への寄与率を評価するには、二つの手法が考えられる。一つは媒介者が現存する環境で、それらの排除実験を行う手法で、もう一つは人為的攪乱により媒介者が絶滅した環境と現存する環境を比較する手法である。花粉媒介の研究では、鳥類は訪花できないが、昆虫類など小型の花粉媒介者が訪花できる選択的な花粉媒介者の排除実験、花粉媒介者すべての排除実験、袋掛け人工受粉、自然状態などを組み合わせた実験から、鳥類と鳥類以外の動物による花粉媒介の貢献度を評価することができる。それに対し、種子散布の研究では、上記の特定の分類群の排除実験に基づき種子散布者としての鳥類の有効性を評価することは難しい。多くの植物が鳥類と哺乳類の両グループに種子散布されており (Gautier-Hion et al. 1985; Jordano 1995; Kitamura et al. 2002; Westcott et al. 2008; Donatti et al. 2011)、鳥類または哺乳類のいずれかを選択的に排除する実験設定が困難だからである。

近年、鳥類の絶滅がパートナーシップを結んでいた植物の繁殖過程に及ぼす影響を明確に示したのは、ニュージーランドの固有種であるイワタバコ科 *Rhabdothamnus solandri* の研究である (Anderson et al. 2011)。ニュージーランドでは、森林の減少や外来哺乳類により、19 世紀中頃から在来の果実食鳥類の個体数が著しく減少または絶滅している (Innes et al. 2010)。 *R. solandri* の主要な花粉媒介者である鳥類 3 種 (エリマキミツスイ *Prosthemadera novaeseelandiae*, ニュージーランドミツスイ *Anthornis melanura*, シロツノミツスイ *Notiomystis cincta*) が現存している小島と外来哺乳類の影響でエリマキミツスイのみが現存する本島を調査地に選択し、鳥類による花粉媒介の効果を検証している。

鳥類排除、自然状態、人工授粉の実験処理の結果、在来の花粉媒介者が現存する小島では、自然状態と人工授粉の結果率 (果実数/花数) はほぼ同じ (58.2%) だった。一方、本島では、自然状態の結果率は 21.5% で、人工授粉の 3 分の 1 にすぎなかった。小島の果実あたりの種子数は 398 個で、自然状態と人工授粉に差がなかったが、本島の自然状態の種子数は人工授粉の半分以下 (168 個) だった。花あたりの種子生産量 ($0.215 \times 168 = 37$ 個) も小島 ($0.582 \times 398 = 232$ 個) の 16% にまで減少していた。本島では 1902 年時点で、盗蜜者であるハイムネメジロ *Zosterops lateralis* が *R. solandri* の主な訪花者となっており、1870 年頃から既に花粉制限が生じていたと考えられる。さらに調査地間で *R. solandri* の繁殖個体の密度に差はないが、稚樹の密度は、本島の方が小島よりも有意に少なかった。本島で実験的に種子を播種すると実生数が増加し、少なくとも 5 年間はその傾向が維持された。すなわち、本島で稚樹が低密度である理由は、実生の生育適地が制限となる更新制限ではなく、散布種子数が足りない種子制限に起因することを示している。

鳥類の種子散布者が絶滅し、群集レベルで種子散布制限が生じている可能性も指摘されている (Caves et al. 2013)。グアム島では、1940 年代にナミヘビ科ミナミオオガシラ *Boiga irregularis* が侵入し、在来の果実食鳥類 6 種中 5 種 (ムナジロバト *Gallicolumba xanthonura*, コバシヒメアオバト *Ptilinopus roseicapilla*, クバリーガラス *Corvus kubaryi*, グアムクイナ *Gallirallus owstoni*, マリアナメジロ *Zosterops conspicillatus*) が絶滅し、唯一、現存するカラスモドキ *Aplonis panayensis* も低密度である。一方、サイパン島では、グアム島に在来の果実食鳥類 6 種中 4 種 (ムナジロバト, コバシヒメアオバト, マリアナメジロ, カラスモドキ) とオウゴンミツスイ *Cleptornis marchei* が生息している。

両島の植生は類似しており、グアム島を鳥類が減少した実験区、サイパン島を鳥類が現存する対照区とした研究が行われた (Caves et al. 2013)。それぞれの健全な森と劣化した森に種子トラップを 26 日間設置し、散布された種子の種構成や散布型を比較している。調査期間中に鳥散布型果実をもつ在来種の種子は、グアム島の劣化した森には全く散布されなかった。一方、サイパン島では 1 平方メートルあたり 1.7 個が散布された。サイパンの健全な森で回収された種子の 69%、劣化した森で回収された種子の 77% には果肉が残っており

ず、鳥類による種子散布が示唆された。一方、グアムで回収された種子には、すべて果肉が残っていた。これらは結実個体から直接落下した可能性が高く、鳥類の種子散布が有効に機能していないことが示唆された。

上記の研究は、いずれも島嶼生態系という生物間相互作用が単純な系を利用していた。しかし、生物間相互作用がより複雑なブラジルの熱帯林でも大型の果実食鳥類が減少した結果、森のキーストン種であるヤシの一種 *Euterpe edulis* の種子サイズが小型化したことが示唆されている (Galetti et al. 2013)。この研究では、ブラジルの Atlantic forest と呼ばれる大西洋岸の森林を対象として、大型動物 (オオハシ科フイリコチュウハシ *Selenidera maculirostris*, オウゴンチュウハシ *Pteroglossus bailloni*, アオハシヒムネオオハシ *Ramphastos dicolorus*, ヒムネオオハシ *R. vitellinus* など) が減少した森を実験区、大型動物が維持されている森を対照区として利用し、各調査区で *E. edulis* の果実持ち去り (のべ 2,326 時間) や種子サイズ (9,359 個) のデータを収集している。

オオハシ科が減少した実験区では平均 5 種、対照区では平均 12 種の果実食鳥類が *E. edulis* 結実木を訪問した。実験区で利用された果実の大部分 (98%) は、小型鳥類 (主にツグミ属 *Turdus* spp.) による利用だった。これらの小型鳥類は口幅サイズが制限となり、*E. edulis* の果実直径が 12 mm 以上だと丸飲みすることが難しい。そのため実験区では、一定サイズ以上の大型果実は林床に落下する可能性が高い。また、*E. edulis* は果肉が残った状態では、種子が発芽しにくいことが知られている。さらに量的遺伝学モデルを応用し、シミュレーションを行った結果、*E. edulis* の種子サイズは、狩猟もしくは分断化などの攪乱により大型動物を喪失後、100 年以内に生じたと推定されている。

著者たちは、熱帯林を農業用地に改変したことで、オオハシ科などの大型の果実食鳥類が消失し、*E. edulis* が小型鳥類に種子散布を依存するようになった。その結果、*E. edulis* の種子サイズが小型化したと考えている。小型種子は乾燥に弱く、発芽後の実生も小さいため、長期的には、*E. edulis* の個体群に悪影響が及ぶ可能性が指摘されている。これは熱帯雨林のような複雑な相互作用系を対象として、種子散布者となる大型鳥類を失うことで、それらと相互作用をもつ生物の群集構造が変化する可能性を示した点で優れた研究である。しかし、熱帯雨林のような生物間相互作用が複雑な環境を

対象として、この研究と比較可能な情報量が蓄積された種子散布系はほとんどないのが現状である。

鳥類による種子散布の経済的価値

鳥類による花粉媒介と種子散布の経済的価値を評価した数少ない事例が、スウェーデンのストックホルム都市公園におけるカケス *Garrulus glandarius* による種子散布の研究である (Hougnier et al. 2006; Lundberg et al. 2008)。ストックホルム市内に位置する面積 2,700 ha の公園で、スウェーデン国内に生息するさまざまな分類群 (チョウ、甲虫、鳥、維管束植物) が数多く生息し、保全上の価値が高い。これらの生物多様性の基盤になっているのは、公園内樹木の 18% を占めるブナ科コナラ属 (*Quercus* spp.) である。

この研究では、カケスによるドングリの種子散布の経済的価値をストックホルム都市公園内のコナラ属の繁殖個体を育てるために必要な苗木数 46.4 万本にかかる費用から推定している。まず、カケス 1 羽あたりのドングリの貯食数 (0.45–1.1 万個)、公園内に生息するカケスの個体数 (84 羽)、貯食種子の未消費率 (63%)、未消費種子からの実生更新率 (50%) から、カケスの種子散布によって育つ苗木数を年間 12–29 万本と推定し、コナラ属の種子散布者として、十分な潜在能力があることを確認している。

次にカケスによる種子散布を人間が代替する費用を計算している。人手で種子を林内に播種する際の発芽率は 60% であり、46.4 万本の苗木を育てるには、少なくとも $46.4 \text{ 万} / 0.6 = 77.3 \text{ 万個}$ の種子が必要となる。これに種子価格 (0.5SEK, SEK: スウェーデン・クローナ) と播種費用 (1.48SEK) から、153 万 SEK (2014 年 3 月末時点で 2,400 万円相当) と推定される (表 3)。苗木まで育ててから植林する場合、46.4 万本の苗木にかかる費用は苗木価格 (10SEK) と植林費用 (4.41SEK) から、669 万 SEK (1 億円) と推定される (表 3)。これらの推定と公園内に生息するカケスのペア数 (42 ペア) から、カケス 1 ペアの価値は 3.6–15.9 万 SEK (58–252 万円)、1 ha あたり 1.5–6.7 万 SEK (24.2–105.7 万円) の価値があると推定されている。この他に鳥類による種子散布を生態系サービスとして評価した研究は未発表データに基づいた北米のハイロホシガラ *Nucifraga columbiana* によるマツの一種 *Pinus albicaulis* の種子散布の推定値 (1 ha あたり 2,190 US ドル、日本円で 22.5 万円) に限られる (cited in Wenny et al. 2011)。

表3. カケスの種子散布の経済的価値の評価. Hougner et al. (2006) *Eco-logical Economics* 59: 364–374 のデータから作成. 単位はスウェーデンクローネ (SEK) で, 2014 年 3 月末時点で 1 SEK = 15.81 円.

Table 3. The evaluation of the replacement cost of seed dispersal services by jays as presented in Hougner et al. (2006). SEK: Svensk Krona, 1 SEK = 15.81 JPY (Exchange rate 31 March 2014).

代替手法	種子数/苗木数	種子/苗木単価	播種/植林単価	経済的価値
ドングリの播種	77.3 万個	0.5	1.48	1,530,540
苗木の植林	46.4 万本	10	4.41	6,686,240

鳥類は種子散布に貢献するだけではなく, 種子食害者でもあるため, 農作物被害を及ぼすこともある. 例えば, アメリカ合衆国でホシムクドリ *Sturnus vulgaris* による農業被害は年間 8 億ドルと推定されている (Pimentel et al. 2005). しかし, オーストラリアのオグロインコ *Polytelis anthopeplus* の生態系サービスを評価した研究では (Luck 2013), アーモンド *Prunus dulcis* への種子食害が必ずしも生態系サービスの低下につながらない可能性が指摘されている.

オーストラリアでは近年, アーモンド農園が急速に拡大し, さまざまな動物が農園を採餌場所として利用するようになってきた (Luck et al. 2013). オグロインコは希少種として保全されているが, アーモンド種子を食害するため, アーモンド農家にとっては害鳥でもある. アーモンド収穫後に樹上に取り残された種子を放置しておくこととアーモンド病原菌や他の作物に被害を与えるイナゴマメマダラメイガ *Ectomyelois ceratoniae* の発生源となる. そのため, オグロインコが取り残された種子を利用することは, 農家の利益になると考えられる.

鳥類除去区として, アーモンドに袋がけした 60 本, 対照区として袋がけしていない 60 本を設定し, オグロインコによるアーモンド収穫前の種子食害量を定量化している. さらにアーモンドの市場価格から, オグロインコによる単位面積当たりの損失を計算している. 収穫前のオグロインコによる食害率は 2.8% で, インコの食害以外の損失 (風による自然落下など: 5.9%) の半分以下であった. アーモンドの市場価格に基づいた損失は 1 ha あたり 57.5AUD (オーストラリアドル, 約 5,500 円) で, オグロインコ以外による損失 122.5AUD (11,700 円) の半分以下だった. 次に収穫後にオグロインコが残存アーモンドを消費する利益として, 機械処理する場合 (木を揺らし, 残存果実を落とす) と手作業で処理する場合について, 必要経費を計算している. 残存アーモンドの

収穫にかかる費用は, 機械処理の場合, 1 ha あたり 82.5AUD (7,850 円), 手作業で処理する場合は 332.5AUD (31,621 円) で, いずれもオグロインコによる損失 (約 5,500 円) をうわまわった.

カケスやオグロインコの研究で用いられた取替原価法 (Replacement Cost method) が成立するには, 1) 人工的な代替物が生態系サービスと同程度の質と量を提供できる, 2) 人工的な代替物が生態系サービスを代替するには最安の方法である, 3) 生態系サービスが利用できなくなる場合に支払い意欲がある, の三つの条件が必要とされる (Hougner et al. 2006). これらの条件を満たすことのできるシステムは現在のところ多くはないが, 今後, 鳥類による花粉媒介や種子散布の経済的価値を評価する手法の一つとして, 応用事例が増えてくるのではないかと考えられる.

鳥類による外来植物の種子散布

近年, 外来種が在来生態系に与える影響が問題視されている. 鳥類による花粉媒介や種子散布などの相互作用も外来種の影響を直接的・間接的に受ける (Traveset & Richardson 2006; Aizen et al. 2008; Gleditsch & Carlo 2011; Aslan et al. 2013). 外来種を含む鳥類と植物の相互作用には, 1) 在来鳥類が外来種の花粉媒介や種子散布を行う, 2) 外来鳥類が在来種の花粉媒介や種子散布を行う, 3) 外来鳥類が外来植物の花粉媒介や種子散布を行う, 4) 在来鳥類と外来鳥類が在来植物と外来植物の花粉媒介や種子散布を行う, 4 つの組み合わせがある (McConkey et al. 2012). 以下では, 研究事例の多い 1) から 3) について紹介する.

多くの外来植物は種子サイズが小さい, 果肉に糖分が多い, 結実量が多い, 結実期間が長いなど, 在来鳥類にとっても魅力的な果実形質をもつ (Richardson et al. 2000; Traveset & Richardson 2006; Gosper & Vivian-Smith 2010). そのため, さまざまな生態系において, 在来鳥類が外来植物の種

子散布に寄与している。例えば、タンザニアの山地林では、植林された大型種子をもつ樹木ムシジ *Maesopsis eminii* がギンガオサイチョウ *Ceratogymna brevis* やフィッシャーエボシドリ *Tauraco fischeri* によって種子散布される (Cordeiro et al. 2004)。筆者もタイのカオヤイ国立公園で、熱帯アメリカ原産のナンヨウザクラ *Mutingia calabura* の植栽木にキタカササギサイチョウ *Anthracoceros albirostris* やヒヨドリ類 (*Pycnonotus* spp.) など、多数の在来鳥類が訪問するのを観察した (Kitamura et al. 2002)。タイ南部でもアカメチャイロヒヨ *P. brunneus* とメグロヒヨドリ *P. goiavier* など外来のヒヨドリ類の糞から、世界の侵略的外来種ワースト 100 に含まれているアメリカクサノボタン *Clidemia hirta* の種子が見つかった (Kerdkaew et al. 2014)。日本でも小笠原諸島ではメジロ、ヒヨドリ *Hypsipetes amaurotis*、イソヒヨドリ *Monticola solitarius* などの在来鳥類が、外来植物の種子散布に関与している (Kawakami et al. 2009; 川上 2009; 栄村・川上 2011)。

外来鳥類による在来植物の花粉媒介や種子散布については、既に自然実験で紹介したように在来種が絶滅、または減少した環境でよく知られている。例えば、多くの在来の果実食鳥類が絶滅・減少したニュージーランドでは、少なくとも果実持ち去りの観点からは、ヨーロッパから持ち込まれたクロウタドリ *Turdus merula*、ウタツグミ *T. philomelos*、ホシムクドリ *Sturnus vulgaris* が絶滅・減少した外来鳥類の役割を代替している (García et al. 2014)。在来の果実食鳥類のほとんどが絶滅したハワイ諸島では、外来鳥類であるメジロやソウシチョウ *Leiothrix lutea* が在来植物の主な種子散布者である (Foster & Robinson 2007)。ただし、口幅サイズが小さいメジロなどの外来鳥類は大型種子を散布できない可能性 (Chimera & Drake 2010)、在来鳥類のノドジロヒトリツグミ *Myadestes obscurus* はメジロよりもさまざまな果実の種子散布に貢献している可能性 (Wu et al. 2014) が指摘されている。さらにハワイ固有種を含むキキョウ科 *Clermontia* 属の送粉過程を調べた研究から、メジロが量的・質的に有効な花粉媒介者となる場合もあれば、在来のハワイミツスイ類の代替的な役割を果たせない場合もあることが示されている (Aslan et al. 2014a, 2014b)。そのため、外来鳥類が絶滅した外来鳥類の代替的な役割を果たすことができるかどうかは、対象となる生態系や相互作用系に大きく依存すると考えられる。

Invasional meltdown (侵入融解) は外来種同士の相互作用によって、それらの侵入や定着が促進される現象を指す (Simberloff & Holle 1999; Richardson et al. 2000)。コウラウン *Pycnonotus jocosus* は熱帯アジア原産のヒヨドリの一種で、マダガスカルに位置するレユニオン島 (1972 年) やモーリシャス島 (19 世紀末) には、古くから定着している (Mandon-Dalger et al. 1999; Clergeau & Mandon-Dalger 2001; Linnebjerg et al. 2009, 2010)。レユニオン島では、コウラウンの糞から確認された種子 12 種中 7 種 (Mandon-Dalger et al. 2004)、モーリシャス島では 10 種中 8 種 (Linnebjerg et al. 2010) が外来植物で、これらの果実がコウラウンの主要な餌資源となっていることが示唆されている。また、コウラウンが排泄した種子の発芽率は、人為的に果肉除去した種子と同程度またはそれ以上であり (Linnebjerg et al. 2009)、コウラウンが外来植物の有効な種子散布者として機能していると示唆される。現段階では、コウラウンによる外来植物の果実利用とコウラウンの繁殖成功の結びつきは不明であり、侵入融解が生じている証拠はない。しかし、アメリカクサノボタンなど外来植物の多くは環境条件さえ整えば、通年で開花・結実する。そのため、これらの果実がコウラウンの生存率の向上に貢献し、将来的には、侵入融解につながっていくことも考えられる。これらの事例は、鳥類が優秀な種子散布者であるがゆえに外来植物の分布拡大という負の生態系サービスにも貢献することを示している。

おわりに

本総説でも何度も引用した 2010 年までの鳥類による生態系サービスの研究をまとめた総説には (Wenny et al. 2011)、鳥類による花粉媒介と種子散布の研究に関連した 5 つの未解決課題が挙げられている (表 4)。著者らが、「The key remaining questions about dispersal and pollination are largely very hard to answer (鳥類による花粉媒介と種子散布に関する重要な未解決課題を解明するのは非常に困難である)」と述べているように簡単には解決できない課題ばかりである。

種子散布に関連する 3 項目のうち、項目 1 は複数の要因が相互に関連する種子散布システムの特徴でもあり、すぐに解決することは難しい。ただし、島嶼生態系や乾燥地など相互作用に関わる生物種が限定されるシステムを利用することが一つの解決方法である。例えば、乾燥地に生育する野

表 4. Wenny et al. (2011) に提示された鳥類による花粉媒介と種子散布の研究に関する 5 つの未解決課題.
Table 4. The key five remaining questions about avian pollination and seed dispersal presented in Wenny et al. (2011).

システム	項目	未解決課題の内容
種子散布	1	果実食動物（鳥類と哺乳類）、種子食害者、病原菌、生息地の分断化、植物の競争相手などの多様な要因がどのように相互作用して、植物の繁殖成功を決めるのか？
	2	熱帯や温帯で種子や実生への密度・距離依存的な死亡率（いわゆる Janzen-Connell 効果）は、どの程度、広がっているのか？
	3	狩猟、生息環境の分断化、火事、その他の人為的な変化にともなう種子散布サービスの変化とそれらの植物群集への影響はどの程度か？
花粉媒介	4	花粉制限により、種子制限が生じているのか？
	5	花粉媒介者が昆虫だと考えられている植物において、鳥類の意外な重要性が見過ごされていないか？

生トウガラシ *Capsicum* spp. の種子散布 (Tewksbury et al. 1999, 2008; Carlo & Tewksbury 2014) やモクセイソウ科 *Ochradenus baccatus* の種子散布 (Spiegel & Nathan 2007, 2012) の研究は優れた成果を挙げている。項目 2 は植物生態学の視点から研究が進んでおり、温帯の樹木でも Janzen-Connell 効果が確認され (Packer & Clay 2000, 2003; Seiwa et al. 2008; Yamazaki et al. 2008)、熱帯でも実験的なアプローチが進んでいる (Bell et al. 2006; Liu et al. 2012)。項目 3 は熱帯地域を中心に研究が進んでいるが (Brodie & Aslan 2012; Farwig & Berens 2012; McConkey et al. 2012; Beckman & Rogers 2013; Rey & Alcántara 2014)、日本でも森林の分断化が種子散布過程に及ぼす影響に関する研究が進行中である (Naoe et al. 2011, 2012)。花粉媒介に関連する項目 4 は、本総説でも紹介したようにニュージーランドの研究から花粉制限が種子制限に結びついている可能性が示唆されている (Anderson et al. 2011)。項目 5 については、一見すると鳥媒花とは異なる形質をもつ花でも実は鳥類が花粉媒介者として有効に機能している事例が報告されている (Fang et al. 2012)。また、ヨーロッパの鳥類による花蜜食の研究の現状をまとめた総説でも花蜜を専食しない鳥種による花粉媒介の重要性を見過ごしてきた可能性が指摘されている (da Silva et al. 2014)。

いずれの項目も Wenny らが総説をまとめて以降、少しずつ進展が見られる。鳥類による花粉媒介や種子散布サービスを喪失することで、パートナーシップを結んでいる植物に直接的・間接的に影響が及ぶ証拠も集まりつつある。しかし、本総説でも紹介したように鳥類による花粉媒介や種子散布の経済的な価値を評価したのは、ごく一部の事例に限られている (Hougnier et al. 2006; Luck

2013)。そもそも鳥類は他の分類群（哺乳類を除く）と比較して、保全上、高い優先順位をつけられやすい (Clark & May 2002; Cronin et al. 2014)。そのため、鳥類による生態系サービスを経済的に評価する必要はないとする考え方もあるだろう。また、現段階では、鳥類による花粉媒介の経済的価値が多く農作物の花粉媒介に貢献する昆虫類よりも高いとは考えにくい。しかし、鳥類は多様な生態系サービスを提供しており (Şekercioğlu 2006; Whelan et al. 2008; Wenny et al. 2011; Green & Elmberg 2014)、たとえ花粉媒介者としての経済的な価値は小さくとも同じ鳥種が別の生態系サービス（例えば、病害虫抑制など）で高い評価を受けることも考えられ、取替原価法のような手法を利用し、それぞれの生態系サービスの経済的価値を換算して、統一的に示す必要がある。

日本を含む、東アジアから東南アジアにかけての地域は、世界的にも鳥類による花粉媒介や種子散布の研究が少ない地域である (Corlett 1998, 2004)。これまで見過ごされてきた鳥類による花粉媒介や種子散布の情報を蓄積していくことで、それらの生態系サービスをうまく活用する方策、ひいては鳥類を含む生物多様性の保全に結びつけていくことができるのではないかと期待される。

本稿は 2013 年 9 月 15 日に名城大学にて開催された日本鳥学会 2013 年度大会のシンポジウム「鳥類がもたらす生態系サービス」での招待講演を元に行っている。本シンポジウム企画者の風間健太郎博士と日野輝明博士に感謝する。また、二名の査読者から本稿に有益な助言をいただいた。本稿をまとめるにあたり、日本学術振興会科学研究費補助金若手研究 B（課題番号 25840162）の支援を受けた。

摘 要

鳥類は地球上のさまざまな生態系において、多様な生態系サービスを担っている。本総説では、鳥類による花粉媒介と種子散布についての知見をまとめた。動くことのできない植物にとって、花粉媒介と種子散布は自らの遺伝子を広げる数少ない機会の一つであり、多くの鳥類が花蜜や果実を餌資源として利用している。自然実験を利用した研究から、花粉媒介者や種子散布者である鳥類を喪失することで、実際に植物に花粉制限が生じ、更新過程が阻害されている事例や群集レベルでも種子散布が機能していない事例が明らかになってきた。現段階では例数は少ないものの、鳥類による種子散布の経済的価値を評価した研究も行われている。スウェーデンの都市公園では、公園内の優占樹種であるコナラ属の種子散布者であるカケス1ペアの経済的価値は、人間が種子の播種や稚樹の植樹作業を行った場合にかかる費用に換算すると58万円から252万円に相当する。一方、鳥類は優秀な種子散布者であるがゆえに外来植物の分布拡大を促進する負の側面も知られている。これまで見過ごされてきた鳥類による花粉媒介や種子散布の情報を蓄積していくことで、それらの生態系サービスをうまく活用する方策、ひいては鳥類を含む生物多様性の保全に結びつけていくことができるのではないかと期待される。

引用文献

- Abe H & Hasegawa M (2008) Impact of volcanic activity on a plant-pollinator module in an island ecosystem: the example of the association of *Camellia japonica* and *Zosterops japonica*. *Ecol Res* 23: 141–150.
- Abe H, Ueno S, Takahashi T, Tsumura Y & Hasegawa M (2013) Resilient plant-bird interactions in a volcanic island ecosystem: Pollination of Japanese *Camellia* mediated by the Japanese white-eye. *PLoS One* 8: e62696.
- Abe H, Ueno S, Tsumura Y & Hasegawa M (2011) Expanded home range of pollinator birds facilitates greater pollen flow of *Camellia japonica* in a forest heavily damaged by volcanic activity. In: Isagi Y & Suyama Y (eds) *Single pollen genotyping with ecological applications*: 47–62. Springer, Osaka.
- Aizen MA, Morales CL & Morales JM (2008) Invasive mutualists erode native pollination webs. *PLoS Biol* 6: e31.
- Anderson SH, Kelly D, Ladley JJ, Molloy S & Terry J (2011) Cascading effects of bird functional extinction reduce pollination and plant density. *Science* 331: 1068–1071.
- Aslan A, Hart P, Wu J & Aslan CE (2014a) Evaluating the qualitative effectiveness of a novel pollinator: a case study of two endemic Hawaiian plants. *Biotropica* 46: 732–739.
- Aslan CE, Zavaleta ES, Tershy B & Croll D (2013) Mutualism disruption threatens global plant biodiversity: a systematic review. *Plos One* 8: e66993.
- Aslan CE, Zavaleta ES, Tershy B, Croll D & Robichaux RH (2014b) Imperfect replacement of native species by non-native species as pollinators of endemic Hawaiian plants. *Conserv Biol* 28: 478–488.
- Beckman NG & Rogers HS (2013) Consequences of seed dispersal for plant recruitment in tropical forests: Interactions within the seedscape. *Biotropica* 45: 661–681.
- Bell T, Freckleton RP & Lewis OT (2006) Plant pathogens drive density-dependent seedling mortality in a tropical tree. *Ecol Lett* 9: 569–574.
- Brodie JF & Aslan CE (2012) Halting regime shifts in floristically intact tropical forests deprived of their frugivores. *Restor Ecol* 20: 153–157.
- Bucher EH & Bocco PJ (2009) Reassessing the importance of granivorous pigeons as massive, long-distance seed dispersers. *Ecology* 90: 2321–2327.
- Carlo TA & Tewksbury JJ (2014) Directness and tempo of avian seed dispersal increases emergence of wild chiltepins in desert grasslands. *J Ecol* 102: 248–255.
- Caves EM, Jennings SB, HilleRisLambers J, Tewksbury JJ & Rogers HS (2013) Natural experiment demonstrates that bird loss leads to cessation of dispersal of native seeds from intact to degraded forests. *PLoS One* 8: e65618.
- Chimera CG & Drake DR (2010) Patterns of seed dispersal and dispersal failure in a Hawaiian dry forest having only introduced birds. *Biotropica* 42: 493–502.
- Christensen NL, Bartuska AM, Brown JH, Carpenter S, D'Antonio C, Francis R, Franklin JF, MacMahon JA, Noss RF & Parsons DJ (1996) The report of the Ecological Society of America committee on the scientific basis for ecosystem management. *Ecol Appl* 6: 665–691.
- Clark JA & May RM (2002) Taxonomic bias in conservation research. *Science* 297: 191–192.
- Clergeau P & Mandon-Dalger I (2001) Fast colonization of an introduced bird: the case of *Pycnonotus jocosus* on the Mascarene Islands. *Biotropica* 33: 542–546.
- Cordeiro NJ, Patrick DAG, Munisi B & Gupta V (2004) Role of dispersal in the invasion of an exotic tree in an East African submontane forest. *J Trop Ecol* 20: 449–457.
- Corlett RT (1998) Frugivory and seed dispersal by vertebrates in the Oriental (Indomalayan) Region. *Biol Rev* 73: 413–448.
- Corlett RT (2004) Flower visitors and pollination in the Oriental (Indomalayan) Region. *Biol Rev* 79: 497–532.
- Corlett RT (2009) *The Ecology of Tropical East Asia*. Oxford University Press, Oxford.
- Cox PA & Elmqvist T (2000) Pollinator extinction in the Pacific islands. *Conserv Biol* 14: 1237–1239.
- Cronin DT, Owens JR, Choi H, Hromada S, Malhotra R, Roser F & Bergl RA (2014) Where has all our research gone? A 20-year assessment of the peer-reviewed wildlife conservation literature. *Int J Comp Psychol* 27: 101–116.

- Daily GC (ed) (1997) *Nature's services: societal dependence on natural ecosystems*. Island Press, Washington, D.C.
- Daily GC, Polasky S, Goldstein JL, Kareiva PM, Mooney HA, Pejchar L, Ricketts TH, Salzman J & Shallenberger R (2009) Ecosystem services in decision making: time to deliver. *Front Ecol Environ* 7: 21–28.
- da Silva LP, Ramos JA, Olsen JM, Traveset A & Heleno RH (2014) Flower visitation by birds in Europe. *Oikos* 123: 1377–1383.
- Donatti CI, Guimaraes PR, Galetti M, Pizo MA, Marquitti FMD & Dirzo R (2011) Analysis of a hyper-diverse seed dispersal network: modularity and underlying mechanisms. *Ecol Lett* 14: 773–781.
- 栄村奈緒子・川上和人 (2011) イソヒヨドリ *Monticola solitarius* による移入植物の島間種子散布の可能性. 小笠原研究年報 34: 15–22.
- Emura N, Kawakami K, Deguchi T & Sone K (2012) Potential role of frugivorous birds in the recovery process of forest vegetation after feral goat eradication in Mukojima Island, the Bonin Islands. *J For Res* 17: 352–359.
- Fang Q, Chen YZ & Huang SQ (2012) Generalist passerine pollination of a winter-flowering fruit tree in central China. *Ann Bot* 109: 379–384.
- Farwig N & Berens DG (2012) Imagine a world without seed dispersers: A review of threats, consequences and future directions. *Basic Appl Ecol* 13: 109–115.
- Fleming TH & Kress WJ (2013) *The Ornaments of Life: Coevolution and conservation in the tropics*. The University of Chicago Press, Chicago & London.
- Fleming TH & Muchhala N (2008) Nectar-feeding bird and bat niches in two worlds: pantropical comparisons of vertebrate pollination systems. *J Biogeogr* 35: 764–780.
- Foster JT & Robinson SK (2007) Introduced birds and the fate of Hawaiian rainforests. *Conserv Biol* 21: 1248–1257.
- Fricke EC, Simon MJ, Reagan KM, Levey DJ, Riffell JA, Carlo TA & Tewksbury JJ (2013) When condition trumps location: seed consumption by fruit-eating birds removes pathogens and predator attractants. *Ecol Lett* 16: 1031–1036.
- Fukui AW (1995) The role of the brown-eared bulbul *Hypsypetes amaurotis* as a seed dispersal agent. *Res Popul Ecol* 37: 211–218.
- Fukui A (1996) Retention time of seeds in bird guts: Costs and benefits for fruiting plants and frugivorous birds. *Plant Species Biol* 11: 141–147.
- Fukui A (2003) Relationship between seed retention time in bird's gut and fruit characteristics. *Ornithol Sci* 2: 41–48.
- Galetti M, Guevara R, Cortes MC, Fadini R, Von Matter S, Leite AB, Labecca F, Ribeiro T, Carvalho CS, Collevatti RG, Pires MM, Guimaraes PR, Brancalion PH, Ribeiro MC & Jordano P (2013) Functional extinction of birds drives rapid evolutionary changes in seed size. *Science* 340: 1086–1090.
- García D, Martínez D, Stouffer DB & Tylianakis JM (2014) Exotic birds increase generalization and compensate for native bird decline in plant-frugivore assemblages. *J Anim Ecol* 83: 1441–1450.
- Gautier-Hion A, Duplantier JM, Quris R, Feer F, Sourd C, Decoux JP, Dubost G, Emmons L, Erard C, Hecketsweiler P, Mougazi A, Roussillon C & Thiollay JM (1985) Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia* 65: 324–337.
- Gill FB (2006) *Ornithology*. W. H. Freeman Company, New York.
- Gleditsch JM & Carlo TA (2011) Fruit quantity of invasive shrubs predicts the abundance of common native avian frugivores in central Pennsylvania. *Divers Distrib* 17: 244–253.
- Gosper CR & Vivian-Smith G (2010) Fruit traits of vertebrate-dispersed alien plants: smaller seeds and more pulp sugar than indigenous species. *Biol Invasions* 12: 2153–2163.
- Green AJ & Elmberg J (2014) Ecosystem services provided by waterbirds. *Biol Rev* 89: 105–122.
- Hayashida M (2003) Seed dispersal of Japanese stone pine by the Eurasian nutcracker. *Ornithol Sci* 2: 33–40.
- Heleno RH, Ross G, Everard A, Memmott J & Ramos JA (2011) The role of avian 'seed predators' as seed dispersers. *Ibis* 153: 199–203.
- Herrera CM & Pellmyr O (eds) (2002) *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*. Blackwell Science Ltd, Malden, Massachusetts.
- Hougnér C, Colding J & Soderqvist T (2006) Economic valuation of a seed dispersal service in the Stockholm National Urban Park, Sweden. *Ecol Econ* 59: 364–374.
- Howe HF (1986) Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. In: Murray DR (ed) *Seed dispersal*: 123–189. Academic Press, Sydney.
- Howe HF, Schupp EW & Westley LC (1985) Early consequences of seed dispersal for a Neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology* 66: 781–791.
- Innes J, Kelly D, Overton JM & Gillies C (2010) Feathers to Fur. *N Z J Ecol* 34: 86–114.
- 石毛久美子・伊澤雅子・上田恵介 (2003) 西表島におけるマングローブ植物からのリュウキュウメジロの吸蜜. 山階鳥学誌 35: 39–44.
- Jordano P (1995) Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers: a comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. *Am Nat* 145: 163–191.
- 籠島恵介 (2011) 沖縄本島における *Ipomoea* 属 2 種の花に対するメジロの盗蜜行動. *Bird Res* 7: S1–S4.
- 川上和人 (2009) 小笠原諸島におけるイソヒヨドリによる外来植物の種子散布. 地球環境 14: 57–64.
- Kawakami K, Mizusawa L & Higuchi H (2009) Re-established mutualism in a seed-dispersal system consisting of native and introduced birds and plants on the Bonin Islands, Japan. *Ecol Res* 24: 741–748.
- Kelly D, Ladley JJ & Robertson AW (2004) Is dispersal easier than pollination? Two tests in New Zealand Lorantheae. *N Z J Bot* 42: 89–103.
- Kerdkaew T, Gale GA & Bumrungsri S (2014) Preliminary diet analysis reveals the dispersal of an exotic plant by two native bulbuls in an early successional habitat, Krabi, Southern Thailand. *Trop Nat Hist* 14: 35–42.

- Kissling WD, Sekercioglu CH & Jetz W (2012) Bird dietary guild richness across latitudes, environments and biogeographic regions. *Global Ecol Biogeogr* 21: 328–340.
- 北村俊平 (2013) 日本における動物による種子散布に関する研究の現状と課題: FSD2010 から FSD2015 へ. *フェノロジー研究* 48: 43–54.
- Kitamura S, Yumoto T, Poonswad P, Chuailua P, Plongmai K, Maruhashi T & Noma N (2002) Interactions between fleshy fruits and frugivores in a tropical seasonal forest in Thailand. *Oecologia* 133: 559–572.
- Koh LP (2008) Birds defend oil palms from herbivorous insects. *Ecol Appl* 18: 821–825.
- Kominami Y, Sato T, Takeshita K, Manabe T, Endo A & Noma N (2003) Classification of bird-dispersed plants by fruiting phenology, fruit size, and growth form in a primary lucidophyllous forest: an analysis with implications for the conservation of fruit-bird interactions. *Ornithol Sci* 2: 3–23.
- Kondo K, Nakamura T, Piyakarnchana T & Mechvichai W (1991) Pollination in *Bruguiera gymnorrhiza* (Rhizophoraceae) in Miyara River, Ishigaki Island, Japan, and Phangnga, Thailand. *Plant Species Biol* 6: 105–109.
- Kunitake Y, Hasegawa M, Miyashita T & Higuchi H (2004) Role of a seasonally specialist bird *Zosterops japonica* on pollen transfer and reproductive success of *Camellia japonica* in a temperate area. *Plant Species Biol* 19: 197–200.
- Lenz J, Fiedler W, Caprano T, Friedrichs W, Gaese BH, Wikelski M & Bohning-Gaese K (2011) Seed-dispersal distributions by trumpeter hornbills in fragmented landscapes. *Proc R Soc B: Biol Sci* 278: 2257–2264.
- Linnebjerg JF, Hansen DM, Bunbury N & Olesen JM (2010) Diet composition of the invasive red-whiskered bulbul *Pycnonotus jocosus* in Mauritius. *J Trop Ecol* 26: 347–350.
- Linnebjerg JF, Hansen DM & Olesen JM (2009) Gut passage effect of the introduced red-whiskered bulbul (*Pycnonotus jocosus*) on germination of invasive plant species in Mauritius. *Austral Ecol* 34: 272–277.
- Liu X, Liang M, Etienne RS, Wang Y, Staehelin C & Yu S (2012) Experimental evidence for a phylogenetic Janzen-Connell effect in a subtropical forest. *Ecol Lett* 15: 111–118.
- Luck GW (2013) The net return from animal activity in agroecosystems: trading off benefits from ecosystem services against costs from crop damage. *F1000Res* 2: 239.
- Luck GW, Triplett S & Spooner P (2013) Bird use of almond plantations: implications for production and conservation. *Wildl Res* 40: 523–535.
- Lundberg J, Andersson E, Cleary G & Elmqvist T (2008) Linkages beyond borders: targeting spatial processes in fragmented urban landscapes. *Landscape Ecol* 23: 717–726.
- Maas B, Clough Y & Tschardt T (2013) Bats and birds increase crop yield in tropical agroforestry landscapes. *Ecol Lett* 16: 1480–1487.
- Mandon-Dalger I, Clergeau P, Tassin J, Riviere J-N & Gatti S (2004) Relationships between alien plants and an alien bird species on Reunion Island. *J Trop Ecol* 20: 635–642.
- Mandon-Dalger I, Le Corre M, Clergeau P, Probst JM & Besnard N (1999) Colonization patterns of Reunion Island by the Red-whiskered Bulbul (*Pycnonotus jocosus*). *Rev Ecol-Terre Vie* 54: 283–295.
- Masaki T, Kominami Y & Nakashizuka T (1994) Spatial and seasonal patterns of seed dissemination of *Cornus controversa* in a temperate forest. *Ecology* 75: 1903–1910.
- McConkey KR, Prasad S, Corlett RT, Campos-Arceiz A, Brodie JF, Rogers H & Santamaria L (2012) Seed dispersal in changing landscapes. *Biol Conserv* 146: 1–13.
- Millennium Ecosystem Assessment (2005) *Ecosystems and human well-being: synthesis*. Island Press, Washington, DC (国連ミレニアムエコシステム評価. 横浜国立大学 21 世紀 COE 翻訳委員会 (訳) (2007) 生態系サービスと人類の将来. オーム社, 東京).
- Nabhan GP & Buchmann SL (1997) Services provided by pollinators. In: Daily GC (ed) *Nature's Services: Societal dependence on natural ecosystems*: 133–150. Island Press, Washington, D.C.
- 中本 敦・伊澤雅子 (2013) 沖縄島に植栽されているデイゴの訪花者群集とその日周変化. *保全生態学研究* 18: 111–119.
- Nakanishi H (1996) Fruit color and fruit size of bird-disseminated plants in Japan. *Vegetatio* 123: 207–218.
- Naoe S, Sakai S & Masaki T (2012) Effect of forest shape on habitat selection of birds in a plantation-dominant landscape across seasons: comparison between continuous and strip forests. *J For Res* 17: 219–223.
- Naoe S, Sakai S, Sawa A & Masaki T (2011) Seasonal difference in the effects of fragmentation on seed dispersal by birds in Japanese temperate forests. *Ecol Res* 26: 301–309.
- 日本鳥学会. 日本鳥学会大会記録. (オンライン) <http://ornithology.jp/osj/japanese/katsudo/taikai/Taikai.html>, 参照 2014-03-31.
- 日本生態学会. 日本生態学会大会講演要旨閲覧ページ. (オンライン) <http://www.esj.ne.jp/meeting/abst/index.html>, 参照 2014-03-31.
- Nishi H & Tsuyuzaki S (2004) Seed dispersal and seedling establishment of *Rhus trichocarpa* promoted by a crow (*Corvus macrorhynchos*) on a volcano in Japan. *Ecography* 27: 311–322.
- Nogales M, Medina FM, Quilis V & Gonzalez-Rodriguez M (2001) Ecological and biogeographical implications of Yellow-Legged Gulls (*Larus cachinnans* Pallas) as seed dispersers of *Rubia fruticosa* Ait. (Rubiaceae) in the Canary Islands. *J Biogeogr* 28: 1137–1145.
- Noma N & Yumoto T (1997) Fruiting phenology of animal-dispersed plants in response to winter migration of frugivores in a warm temperate forest on Yakushima Island, Japan. *Ecol Res* 12: 119–129.
- Packer A & Clay K (2000) Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree. *Nature* 404: 278–281.
- Packer A & Clay K (2003) Soil pathogens and *Prunus serotina* seedling and sapling growth near conspecific trees. *Ecology* 84: 108–119.
- Pimentel D, Zuniga R & Morrison D (2005) Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecol Econ* 52: 273–288.

- Rakotomanana H, Hino T, Kanzaki M & Morioka H (2003) The role of the Velvet Asity *Philepitta castanea* in regeneration of understory shrubs in Madagascan rainforest. *Ornithol Sci* 2: 49–58.
- Redford KH (1992) The empty forest. *Bioscience* 42: 412–422.
- Redford KH & Feinsinger P (2001) The-half empty forest: sustainable use and the ecology of interactions. In: Reynolds J, Mace G, Robinson JG & Redford KH (eds) *Conservation of exploited species*: 370–399. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rey PJ & Alcántara JM (2014) Effects of habitat alteration on the effectiveness of plant-avian seed dispersal mutualisms: Consequences for plant regeneration. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 16: 21–31.
- Richardson DM, Allsopp N, D'Antonio CM, Milton SJ & Rejmanek M (2000) Plant invasions - the role of mutualisms. *Biol Rev* 75: 65–93.
- Seiwa K, Miwa Y, Sahashi N, Kanno H, Tomita M, Ueno N & Yamazaki M (2008) Pathogen attack and spatial patterns of juvenile mortality and growth in a temperate tree, *Prunus grayana*. *Can J For Res* 38: 2445–2454.
- Şekercioğlu CH (2006) Increasing awareness of avian ecological function. *Trends Ecol Evol* 21: 464–471.
- Shrestha M, Dyer AG, Boyd-Gerny S, Wong BBM & Burd M (2013) Shades of red: bird-pollinated flowers target the specific colour discrimination abilities of avian vision. *New Phytol* 198: 301–310.
- Simberloff D & Holle BV (1999) Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biol Invasions* 1: 21–32.
- Spiegel O & Nathan R (2007) Incorporating dispersal distance into the disperser effectiveness framework: frugivorous birds provide complementary dispersal to plants in a patchy environment. *Ecol Lett* 10: 718–728.
- Spiegel O & Nathan R (2010) Incorporating density dependence into the directed-dispersal hypothesis. *Ecology* 91: 1538–1548.
- Spiegel O & Nathan R (2012) Empirical evaluation of directed dispersal and density-dependent effects across successive recruitment phases. *J Ecol* 100: 392–404.
- Stiles GF (1985) On the role of birds in the dynamics of Neotropical forest. In: Diamond AW & Lovejoy TE (eds) *Conservation of Tropical Forest Birds*: 49–59. International Council for Bird Preservation, Cambridge.
- Takanose Y & Kamitani T (2003) Fruiting of fleshy-fruited plants and abundance of frugivorous birds: phenological correspondence in a temperate forest in central Japan. *Ornithol Sci* 2: 25–32.
- Tewksbury JJ & Nabhan GP (2001) Seed dispersal: Directed deterrence by capsaicin in chillies. *Nature* 412: 403–404.
- Tewksbury JJ, Levey DJ, Huizinga M, Haak DC & Traveset A (2008) Costs and benefits of capsaicin-mediated control of gut retention in dispersers of wild chillies. *Ecology* 89: 107–117.
- Tewksbury JJ, Nabhan GP, Norman D, Suzan H, Tuxill J & Donovan J (1999) In situ conservation of wild chilies and their biotic associates. *Conserv Biol* 13: 98–107.
- Traveset A & Richardson DM (2006) Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends Ecol Evol* 21: 208–216.
- 上田恵介 (1991) モモタマナ *Terminalia catappa* L. の花外蜜腺から吸蜜する小笠原のメジロ *Zosterops japonica*. *日鳥学誌* 39: 105–107.
- 上田恵介・唐木雅徳 (1997) セイロンベンケイ *Bryophyllum pinnatum* (Lam) Kurz の花から盗蜜する小笠原のメジロ *Zosterops japonica*. *Strix* 15: 122–126.
- 上田恵介・長野康之 (1991) ハイビスカス *Hibiscus* cvs. の花から盗蜜する小笠原のメジロ *Zosterops japonica*. *Strix* 10: 63–72.
- Wenny DG & Levey DJ (1998) Directed seed dispersal by bellbirds in a tropical cloud forest. *Proc Natl Acad Sci USA* 95: 6204–6207.
- Wenny DG, DeVault TL, Johnson MD, Kelly D, Şekercioğlu CH, Tomback DF & Whelan CJ (2011) The need to quantify ecosystem services provided by birds. *Auk* 128: 1–14.
- Westcott DA, Dennis AJ, Bradford MG, Harrington GN & McKeown A (eds) (2008) *Seed dispersal processes in Australia's tropical rainforests*. Blackwell Publishing, Victoria, Australia.
- Whelan CJ, Wenny DG & Marquise RJ (2008) Ecosystem services provided by birds. *Ann NY Acad Sci* 1134: 25–60.
- Wotton DM & Kelly D (2012) Do larger frugivores move seeds further? Body size, seed dispersal distance, and a case study of a large, sedentary pigeon. *J Biogeogr* 39: 1973–1983.
- Wu JX, Delparte DM & Hart PJ (2014) Movement patterns of a native and non-native frugivore in Hawaii and implications for seed dispersal. *Biotropica* 46: 175–182.
- Yagihashi T, Hayashida M & Miyamoto T (1998) Effects of bird ingestion on seed germination of *Sorbus commixta*. *Oecologia* 114: 209–212.
- Yagihashi T, Hayashida M & Miyamoto T (1999) Effects of bird ingestion on seed germination of two *Prunus* species with different fruit-ripening seasons. *Ecol Res* 14: 71–76.
- Yamazaki M, Iwamoto S & Seiwa K (2008) Distance- and density-dependent seedling mortality caused by several diseases in eight tree species co-occurring in a temperate forest. *Plant Ecol* 201: 181–196.
- Yoshikawa T & Isagi Y (2014) Determination of temperate bird-flower interactions as entangled mutualistic and antagonistic sub-networks: characterisation at the network and species levels. *J Anim Ecol* 83: 651–660.
- Yoshikawa T, Isagi Y & Kikuzawa K (2009) Relationships between bird-dispersed plants and avian fruit consumers with different feeding strategies in Japan. *Ecol Res* 24: 1301–1311.
- Yumoto T (1987) Pollination systems in a warm temperate evergreen broad-leaved forest on Yaku Island. *Ecol Res* 2: 133–145.
- Yumoto T (1988) Pollination systems in the cool temperate mixed coniferous and broad-leaved forest zone of Yakushima Island. *Ecol Res* 3: 117–129.