

博士論文 (要約)

奄美大島におけるリュウキュウコノハズクの繁殖成功の
時空間パターンと要因

井上 遠

目次

第 1 章 総合序論	-1-
第 2 章 巣立ちビナによるリュウキュウコノハズクの繁殖成功評価と繁殖期の食物内容の把握	-14-
はじめに	-14-
方法	-15-
結果	-18-
考察	-19-
第 3 章 リュウキュウコノハズクの主要な食物アマミヘリグロツユムシの生息環境と季節性	-36-
はじめに	-36-
方法	-37-
結果	-39-
考察	-41-
第 4 章 録音による森林性鳥類モニタリングの有効性の評価	-59-
はじめに	-59-
方法	-60-
結果	-64-
考察	-66-
第 5 章 録音モニタリングを用いたリュウキュウコノハズクの営巣場所および繁殖成功の評価	-82-
はじめに	-82-

方法	-83-
結果	-89-
考察	-90-
第 6 章 総合考察	-111-
謝辞	-119-
引用文献	-121-
要旨	-142-

第1章 総合序論

生物多様性ホットスポットとしての湿潤な亜熱帯林

これまでの人間活動による土地利用の変化に伴い、地球規模で生物多様性が減少している (Chapin et al. 2000 ; Jetz et al. 2007 ; IPBES 2019)。中でも、高い生物多様性を有する熱帯・亜熱帯地域の森林域は (Gaston 2000 ; Dirzo & Raven 2003 ; Albuquerque & Beier 2015)、特に近年の強い人為的な影響によりその減少が著しく、森林伐採による農地や植林地への転換などにより、多くの生物の生息地が喪失したり、生息地の質が劣化したりしている (Ribeiro et al. 2009 ; Newbold et al. 2014)。そのため、1500 種以上の固有維管束植物が生息しているが、原生の生態系の 7 割以上が改変された「生物多様性のホットスポット Biodiversity Hotspot」として認識されている熱帯・亜熱帯地域も多く存在している (Myers et al. 2000 ; Mittermeier et al. 2004, 2011)。

それらのバイオームのうち、北緯もしくは南緯 20~30° 付近に広がる亜熱帯の気候帯では主に海洋や乾燥地域が成立する一方、日本の南西諸島を含めた東アジアの一部地域には湿潤な常緑広葉樹林が形成されている (大沢 2001 ; Lin et al. 2012 ; 水田 2016)。湿潤な森林は一般に生産性が高く、生物多様性も高いとされている (Jactel et al. 2018)。このように世界的に分布域が限られた希少な湿潤な亜熱帯常緑広葉樹林は、生物多様性のホットスポットかつ絶滅危惧種や固有種の重要な生息地となっており (Mittermeier et al. 2011 ; Rodrigues et al. 2004)、生態系の現状の評価とその保全が求められている (Zak et al. 2004)。

現在でも、世界の亜熱帯地域の自然林は減少し続けており (FAO 2015 ; Keenan et al. 2015)、そこに生息・生育する種の多くはハビタットの喪失や分断・孤立化、質の劣化に伴い減少し、絶滅の危機に瀕している種も少なくない (Dirzo & Raven 2003 ; Sodhi et al. 2004 ; Stork 2010 ; Sberze et al. 2010)。強度な森林伐採により、成熟林の減少・分断化が進み、二次林、若齢林、植林地 (特にパームオイルの植林地) を交えたモザイク状のランドスケープが広がっている (Fitzherbert et al. 2008 ; Gardner et al. 2009 ; Malhi et al. 2014)。そのような高い空間的な異質性は、成熟した森林に依存する種を減少させる一方で、開放地性の種を増加させるなど、種ごとの生息・生育環境や生活史特性に応じて生物の個体群にさまざまな影響を与えている (Newbold et al. 2013 ; Santillán et al. 2019)。

樹洞営巣性鳥類の保全上の重要性

森林、特に成熟した森林には、樹木が形成する樹洞や倒木などのマイクロハビタットが存在し、それらを利用する生物が熱帯から亜寒帯まで世界の森林域に広く分布している (Cornelius et al. 2008; van der Hoek et al. 2017)。特に、樹洞は哺乳類、鳥類、昆虫、両生類など多様な生物が、休息や繁殖、越冬のために利用する森林の重要なマイクロハビタットとして機能している (Martin et al. 2004; Paclík & Weidinger 2007)。昆虫類や哺乳類、両生類など樹洞を住みかやねぐらとして利用する種 (Gouix et al. 2015; Lacki 2018)、鳥類や昆虫類など樹洞を繁殖場所として利用する種 (Bonaparte & Cockle 2017; van der Hoek et al. 2017)、哺乳類など樹洞を冬眠場所として利用する種など (Bock et al. 2013; Gruebler et al. 2014; Paclík & Weidinger 2007)、多様な分類群の生物が様々な利用をしている。また、樹洞は老齢な大径木にできやすいため、二次林よりも成熟した森林に多く見られ (Fan et al. 2003b; Remm & Löhmus 2011)、森林生態系における鳥類やコウモリ類の種多様性の指標としての有効性も指摘されている (Paillet et al. 2018)。

樹洞を利用する生物の中でも、鳥類は代表的な分類群のひとつであり、繁殖のために樹洞を利用する樹洞営巣性鳥類は、世界の鳥類種の約 20% を占めている (van der Hoek et al. 2017)。多くのキツツキ目 Piciformes の種類のように、自ら樹洞を穿孔できる種を一次樹洞営巣種 (Excavator もしくは Primary cavity-nesting species)、フクロウ目 Strigiformes やオウム目 Psittaciformes の鳥類のように、自ら樹洞を穿孔することができず、すでに形成された樹洞を利用する種を二次樹洞営巣種という (Non-excavator もしくは Secondary cavity-nesting species)。

森林伐採などに伴う成熟林の消失は、大径木の減少を通して樹洞をはじめとするマイクロハビタットの減少を引き起こしている (Lindenmayer et al. 2014; Lindenmayer & Laurance 2017)。それによって成熟林に特有のマイクロハビタットに依存する種も減少し、その絶滅リスクが増大することが、森林生態系における生物多様性の保全を考える上で、特に懸念されていることの一つとしてあげられる (Monterrubio-Rico & Escalante-Pliego 2006; Politi et al. 2012)。熱帯地域や亜熱帯地域には、多くの樹洞営巣性鳥類の絶滅危惧種もしくは固有種が生息しているが、森林伐採などの人為的な影響をこれまでに強く受けており、それらの種群の保全が世界的な課題となっている (Cornelius et al. 2008; van der Hoek et al. 2017)。二次樹洞営巣種は、一次樹洞営巣種と比べて成熟林の喪失・質の低下に伴う大径木や樹洞の減少に脆弱であり、

特に絶滅リスクが高いとされている (Monterrubio-Rico & Escalante-Pliego 2006 ; Politi et al. 2012)。二次樹洞営巣種を保全するためには、成熟林の減少・質の劣化が、それぞれの種の繁殖や個体群動態に与える影響を明らかにし、重要な生息地を抽出し保全し、適切な森林管理手法を検討していくことが必要である (Newton 1994, 1998 ; Lindenmayer et al. 2011)。

フクロウ目の鳥類は、その多くが森林生態系における最上位捕食者であり、二次樹洞営巣種である。北アメリカ西部に生息するニシアメリカフクロウ *Strix occidentalis* をはじめ (Franklin et al. 2000 ; Noon & Franklin 2002)、絶滅危惧種などの保全上重要な種も多く、市民からの関心も高い (Schuetz & Johnston 2019)。他の鳥類や他の分類群の生物多様性の指標種として有効である可能性も指摘されている (Burgas et al. 2014 ; Ibarra & Martin 2015)。世界には、235 種のフクロウ目の鳥類が生息しているとされ、そのうちの 45 種 (19%) が絶滅危惧種 (Critically Endangered, Endangered, Vulnerable) に、26 種 (11%) が準絶滅危惧種 (Near Threatened) に選定されている (IUCN 「The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2019-2.」、<http://www.iucnredlist.org>、2019 年 10 月 22 日確認)。

日本では 12 種のフクロウ目の鳥類が記録されており (Table 1-1)、環境省レッドリスト (環境省「環境省レッドリスト 2019」、<https://www.env.go.jp/nature/kisho/hozen/redlist/index.html>、2019 年 10 月 22 日確認) ではキンメフクロウ *Aegolius funereus*、ワシミミズク *Bubo bubo*、シマフクロウ *Ketupa blakistoni* の 3 種が絶滅危惧 I A 類 (CR) に選定されている。また、リュウキュウコノハズク *Otus elegans* の亜種ダイトウコノハズク *O. e. interpositus* と、オオコノハズク *Otus lempiji* の亜種リュウキュウオオコノハズク *O. l. pryeri* が絶滅危惧 II 類 (VU) に選定されている。一方、IUCN レッドリスト (IUCN 「The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2019-2.」、<http://www.iucnredlist.org>、2019 年 10 月 22 日確認) では、シマフクロウが Endangered (絶滅危惧 I B 類) に、リュウキュウコノハズクが Near Threatened (準絶滅危惧種) に、シロフクロウが Vulnerable (準絶滅危惧種) にそれぞれ選定されている。キンメフクロウとワシミミズクは北海道で繁殖が確認されているが、日本での生息数は多くはない。シマフクロウは主に北海道の道東地域に生息し、約 165 羽が生息しているとされている (環境省 2019)。リュウキュウコノハズクは南西諸島に分布し、比較的広く繁殖が確認されているものの、依然として絶滅の危険性は高い。これらのフクロウ類 (特に絶滅リスクの高い種) の保全のためには、その個体群制限要因を評価し、適切な保全策を検討し、実践していくことが重要である。

録音法によるモニタリングの可能性

樹洞営巣性鳥類は樹木の高い場所に営巣する種も多く、その営巣場所を発見し、繁殖状況を継続的にモニタリングすることにはしばしば困難が伴う。その解決策の一つとして、営巣場所となる巣箱を設置することで、比較的容易にその繁殖状況をモニタリングすることが可能であり、研究手法もしくは保全手法として巣箱がこれまで多く用いられてきた（例えば Harper et al. 2005 ; Sánchez et al. 2007 ; Cockle et al. 2010 ; Wiebe 2011 ; Robles et al. 2012 ; Fay et al. 2019 など）。しかし、（１）巣箱と自然樹洞で内部環境や繁殖成功率が大きく異なること（Lambrechts et al. 2010 ; Maziarz et al. 2017）、（２）巣箱の設置により繁殖密度が大きく増加し、鳥類群集に影響をおよぼすこと（Singh et al. 2016 ; Catry & Catry 2019）、（３）巣箱によって繁殖には適さない場所に個体が誘引されてしまうこと（Schlaepfer et al. 2002 ; Battin 2004 ; Mainwaring 2015）などの問題点が指摘されており、自然の営巣条件下での評価が求められている（堀田・江崎 2001 ; Singh et al. 2016 ; Le Roux et al. 2016 ; Kaluthota & Rendall 2017）。さらに、特にフクロウ類は夜行性の種が多く、人間に対する警戒心も高いために、分布や個体群動態、その生態に関する研究が十分に進んでいない分類群の一つでもある（Kissling et al. 2010 ; Ibarra et al. 2014 ; Vrezeca & Bertoneclj 2018）。これまでプレイバックを用いた研究が主に行われているが、プレイバック法もまた行動に悪影響を及ぼすことが指摘されており（Crozier et al. 2006 ; Santema et al. 2019）、非侵襲的でかつ効率的なモニタリング手法の開発が求められている（Wood et al. 2019）。

このような課題を克服する手法として、近年録音モニタリングが注目されている（Haselmayer & Quinn 2000 ; Hobson et al. 2002 ; Shonfield & Bayne 2017）。録音モニタリングは、タイマー機能を用いることで人が実際にその時間になくとも目的の時間に録音を行うことができる手法であり（Shonfield & Bayne 2017 ; Sugai et al. 2019）、省力的に長期間にわたって連続的に音声データを取得することが可能である（Frommolt 2017 ; Tegeler et al. 2012）。録音モニタリングを用いたこれまでの研究は、主に単一もしくは複数種の在不在に関わる研究である（Teixeira et al. 2019）。しかし、鳥類保全のためには、着目する種の生息密度や個体群動態、繁殖成功や生息地利用に関するモニタリングが必須であり、種の在不在のみならずアバundanceや繁殖状況、行動に関する情報を取得することが求められている（Laiolo 2010 ; Rogers et al. 2013 ; Gibb et al. 2019）。

水鳥の一部では、録音モニタリングを用いてさえずり回数がコロニーサイズの指標になりうるか検討した例はあるものの (Borker et al. 2014 ; Oppel et al. 2014)、対象と状況に応じた生息密度の推定手法の確立は今後の課題である。また鳥類の地鳴き (call) やさえずり (song) は、年齢、性別、個体、行動、繁殖状況など様々な情報を含んでおり (Figueira et al. 2015 ; Teixeira et al. 2019)、鳴き声の種類から行動や繁殖成功を評価できる可能性がある。さらに鳴き声の活動量 Vocal activity は調査を行なう時間帯、季節、調査時の気象条件、同種の生息密度、個体の繁殖状況などの多数の要因の影響を受けており (Martínez & Zuberogoitia 2003 ; Ševčík et al. 2019)、それらの影響を考慮したモニタリングやデータ分析が重要であると考えられる。

樹洞営巣性鳥類の繁殖に影響する要因

二次樹洞営巣性鳥類について、巣箱の設置により営巣密度が増加することがこれまでの研究で報告されており、営巣可能な樹洞の密度が二次樹洞営巣性鳥類の分布や繁殖を規定する要因であるとされてきた (Cockle et al. 2010 ; Wiebe 2011 など)。樹洞密度が二次樹洞営巣種の個体群レベルで与える影響を評価するためには、巣箱の設置が繁殖密度だけでなく、実際の繁殖成功に寄与していることを示すことが必要とされている (Wiebe 2011)。さらに営巣場所以外にも、食物資源量や捕食者の密度など異なる要因が繁殖成功に影響しており (Krüger 2004 ; Haley & Rosenberg 2013 ; Zárbynická et al. 2015)、それら複数の要因の影響を同時に評価し、特に重要な要因を検討することも重要である (Flesch & Steidl 2010)。

また、生物の繁殖はいくつかの繁殖ステージに分けることができ、ステージごとにその成否を評価し、それぞれのステージに影響する要因を特定することが必要であり、それにより繁殖成功に重要なステージを明らかにし、その保全策を検討することが求められている (Fisher et al. 2014 ; Hoy et al. 2016)。たとえば鳥類ではつがい形成、営巣場所選択、卵の孵化、ヒナの成長・巣立ち、分散などの複数の繁殖ステージに分けることができる。それぞれのステージには、営巣場所や食物資源量などの外的な要因と同種の個体数密度や遺伝的な多様性などの内的な要因を含め、異なる要因が影響しており、種の保全や個体群動態を考える上ではそれらの影響を評価することが重要である (Krüger 2004 ; McIntyre & Schmidt 2012 ; León-Ortega et al. 2017)。

リュウキュウコノハズクの現状と生態研究における課題

本研究で対象としたリュウキュウコノハズクは、奄美群島以南の南西諸島を中心に、台湾の島嶼部、およびフィリピンの島嶼部に生息する小型のフクロウ科 *Strigidae* コノハズク属 *Otus* の鳥類である。IUCN レッドリストの評価では森林伐採などによる生息地の喪失や質の劣化により、個体群は減少傾向にあるとされている (BirdLife International 2017)。台湾では 100~100,000 つがいが、日本では 10,000~100,000 つがいが繁殖しているとされるものの (BirdLife International 2017)、適切な個体数推定は実施されていない。一方で、準絶滅危惧種には指定されているものの、生息域においては個体数が多く、観察も容易であり、まだ比較的絶滅のリスクが低いと考えられるため、生態学的な研究を行なうことが可能である。また、沖縄本島や奄美大島を含めた琉球列島などの分布域においては森林生態系の上位捕食者であり (渡邊 2016)、南西諸島の森林域における生物多様性の指標として有効である可能性がある。以上のことから、比較的良好な生息環境を残す地域において本種の繁殖成功を含む生態の解明を行なうことが、今後の有用な保全策の提示につながるだろう。

本種の繁殖成功に影響する要因に関する研究では、台湾のランユウ島において、樹洞の占有状況から繁殖の主要な制限要因は利用可能な樹洞の供給量である可能性が指摘されており (Severinghaus 2007)、樹洞が豊富な成熟した森林が本種にとって重要な繁殖場所となっていることが予想される。また、台湾ランユウ島や南大東島、沖縄やんばる地域における研究からは、主要な食物資源は直翅目の昆虫をはじめとする昆虫類やクモ類などの無脊椎動物であることがわかっている (Lee & Severinghaus 2004 ; Takagi & Akatani 2011 ; Toyama & Saitoh 2011)。それらの研究から地域ごとに食物内容は異なっており、それぞれの環境に適応し食物資源を変化させていることが考えられる。したがって、生息環境に応じた食物資源利用に関わる生態、特に育雛期における給餌内容の把握も本種の繁殖成功に寄与しうる要因であると考えられる。

奄美大島の森林生態系の概況と保全状況

本研究は琉球列島の中部に位置する奄美大島 (28.33°N, 129.37°E) の湿潤な亜熱帯常緑広葉樹林を対象に行った。奄美大島に広がっている世界的にも珍しい湿潤な亜熱帯常緑広葉樹林には、数多くの保全上重要な種が生息・生育しており、固有種や絶滅危惧種の割合が高い (Sugimura et al. 2003 ; 水田 2016)。

このような特異的な生態系を有しているため、奄美大島を含めた琉球列島は、国際環境 NGO である BirdLife International によって固有鳥類生息地域 (Endemic Bird Areas of the World) の一つに指定されている (Stattersfield et al. 1998)。また琉球列島の一部地域である奄美大島、徳之島、沖縄島北部、西表島は世界自然遺産への登録を目指している地域でもあり、その中で奄美大島の森林域の一部が 2017 年に国内で 34 番目の国立公園に指定された (Fig. 1-1a)。奄美大島には固有種や絶滅危惧種が多く生息・生育する国内最大規模の亜熱帯照葉樹林をはじめ、多様な自然環境が残されており、今後固有性の高い亜熱帯照葉樹林生態系の健全性の維持と生物多様性保全のための管理が求められている (環境省 2017)。

奄美大島では第二次世界大戦以前には鉄道線路の枕木への利用を目的とする択伐が行なわれ、1950 年代から 1990 年代初頭にはパルプ用材への利用を目的とする大規模な伐採も行なわれてきた。そのため、それ以降に成立した林齢 40~50 年程度の常緑広葉樹二次林や、先駆樹種が樹冠を占める針葉樹の二次林が島内の森林域のほとんどを占めている (Sugimura et al. 2003 ; 鹿児島大学鹿児島環境学研究会 2010 ; Sugimura et al. 2013) (Fig. 1-1b、Table 1-2)。成熟した常緑広葉樹林は島の中央部にわずかに残されているのみである一方で、大径木や樹洞をはじめとするマイクロハビタットが多くみられ (松本ほか 2015 ; 井上ほか 未発表)、固有種や絶滅危惧種の重要な生育・生息場所になっている (石田ほか 1998 ; Sugimura et al. 2003 ; Mizuta 2014 ; Sakai et al. 2019)。そのような成熟した常緑広葉樹林は、営巣場所となる樹洞を供給することで二次樹洞営巣種の営巣場所選択や繁殖成功に有意な影響を与えていることが予想される。また、奄美大島は、面積が広く (712km²)、島の面積の約 80% を森林が占めているため、リュウキュウコノハズクの潜在的な生息地が広く残されていると予想され、本種の保全上重要な地域であると考えられる。一方で奄美大島における本種の知見は乏しく、基礎的な繁殖生態や食物資源、生息や繁殖にとって重要な環境要因等に関する研究が必要とされている。

本研究の目的と構成

本研究では、現在でも広範囲に連続的に亜熱帯常緑広葉樹林が維持されている奄美大島において、センサス調査と録音モニタリングからリュウキュウコノハズクの繁殖成功の空間パターンを評価し、その保全のために重要な繁殖ステージを明らかにした。その上で、営巣場所選択や繁殖成功に影響する要因を、特に食物資源と営巣場所の観点から検討し、本種の保全に資する科学的な知見を得ることを目的とした。

さらに、森林性鳥類の種組成や個体数、繁殖成功を評価する手法としての録音モニタリングの有効性を検証するとともに、その活用方法について検討した。本論文の全体の構成と、各章ごとの概要を Fig 1-2 にまとめた。

第 2 章では、奄美大島の森林域において広く巣立ちビナのセンサス調査を行ない、巣立ち時期や、巣立ち後にヒナがどの程度営巣場所に留まるのかを把握し、巣立ちビナの分布から効率よく繁殖成功を評価する手法について検討した。さらに、奄美大島における繁殖期の食物資源を評価するために、親鳥が巣立ちビナに給餌する食物内容を直接観察により把握した。

第 3 章では、第 2 章において明らかにされたリュウキュウコノハズクの繁殖期における主要な食物資源であるツユムシ科昆虫（特にアマミヘリグロツユムシ *Psyrana amamiensis*）の発生時期と生息環境を明らかにし、リュウキュウコノハズクの繁殖時期や生息環境との関係性を検討することを目的とした。リュウキュウコノハズクの繁殖期に複数回、森林内と林道沿いで、ツユムシ科昆虫の個体数とそれらがついている植物の調査を行なった。さらに、アマミヘリグロツユムシがついていた植物を用いて飼育実験を行ない、それらの植物が実際にアマミヘリグロツユムシの食草になっているのかどうか検討した。

第 4 章では、第 5 章で録音モニタリングを用いてリュウキュウコノハズクの繁殖成功を評価するために、その有効性を検討した。奄美大島の森林域において、リュウキュウコノハズクを含めた鳥類群集や個体群動態の評価のための録音モニタリングの有効性を検討した。録音モニタリングと従来法であるポイントカウントを同時に行なうことで、森林性鳥類の種組成、特に保全上重要な種が把握できるのか、またさえずりの回数がアバンダンスの指標となりうるのかどうかを検証した。特に気象条件を考慮した解析手法の検討を行なった。リュウキュウコノハズクのさえずり活動に、どのような要因が影響しているのかを検討することで、効率的なモニタリング手法についても検討した。

第 5 章では、第 2 章で検討した巣立ちビナによる繁殖成功評価と、第 4 章で有効性が示された録音モニタリングを用いて、リュウキュウコノハズクの繁殖成功を複数のステージに分けて、各段階の成否を評価し、繁殖成功に重要な段階を検討し、それらに影響するランドスケープ要因を評価することを目的とした。奄美大島全域で録音モニタリングを行ない、鳴き交わし・交尾・巣立ちビナの鳴き声を抽出することで、営巣場所選択と繁殖成功の成否を把握した。第 3 章で明らかになった主要な食物資源であるツユムシ科昆虫の生息環境も踏まえ、営巣場所である樹洞や食物資源が営巣場所選択や繁殖成功に与える

影響について検討した。

第 6 章では、録音モニタリングの有効性や適用可能性について、本研究で明らかにできた点と今後の方向性について考察した。本研究を通じて明らかにされた奄美大島におけるリュウキュウコノハズクの繁殖生態と繁殖成功に影響する要因について総合的に考察した。またリュウキュウコノハズクを含めた奄美大島の保全上重要な鳥類の保全の課題や今後の方向性について検討した。

Tables

Table 1-1. Species list and conservation status of owls (Strigiformes) inhabiting Japan

Species	Scientific name	Distribution in Japan	Ministry of the Environment	IUCN
ヒガシメンフクロウ	<i>Tyto longimembris</i>	Scarce		
オオコノハズク	<i>Otus lempiji</i>	Resident	リュウキュウオオコノハズク <i>O. l. pryeri</i> (VU)	
コノハズク	<i>Otus scops</i>	Summer		
リュウキュウコノハズク	<i>Otus elegans</i>	Resident	ダイトウコノハズク <i>O. e. interpositus</i> (VU)	NT
シロフクロウ	<i>Bubo scandiacus</i>	Winter		VU
ワシミズク	<i>Bubo bubo</i>	Resident/Winter	CR	
シマフクロウ	<i>Ketupa blakistoni</i>	Resident	CR	EN
フクロウ	<i>Strix uralensis</i>	Resident		
キンメフクロウ	<i>Aegolius funereus</i>	Resident	CR	
アオバズク	<i>Ninox scutulata</i>	Summer/Resident		
トラフズク	<i>Asio otus</i>	Winter		
コミミズク	<i>Asio flammeus</i>	Winter		

Table 1-2. Area of each vegetation type on Amami-Oshima Island. The area of each vegetation type was calculated from the vegetation maps provided by the sixth and seventh Vegetation Surveys of the National Survey on the Natural Environment conducted by the Ministry of the Environment.

植生区分 Vegetation types	面積(ha) Area	割合 Percentage
成熟常緑広葉樹林 Mature evergreen broad-leaved forest	2563	3.5
常緑広葉樹二次林 Secondary evergreen broad-leaved forest	40579	54.8
常緑針葉樹二次林 Secondary conifer forest	14814	20.0
落葉広葉樹二次林 Secondary deciduous broad-leaved forest	3531	4.8
開放地 Open land	6147	8.3
その他 Others	6338	8.6
奄美大島陸域 Land area of Amami- Ōshima Island	73991	100

Figures

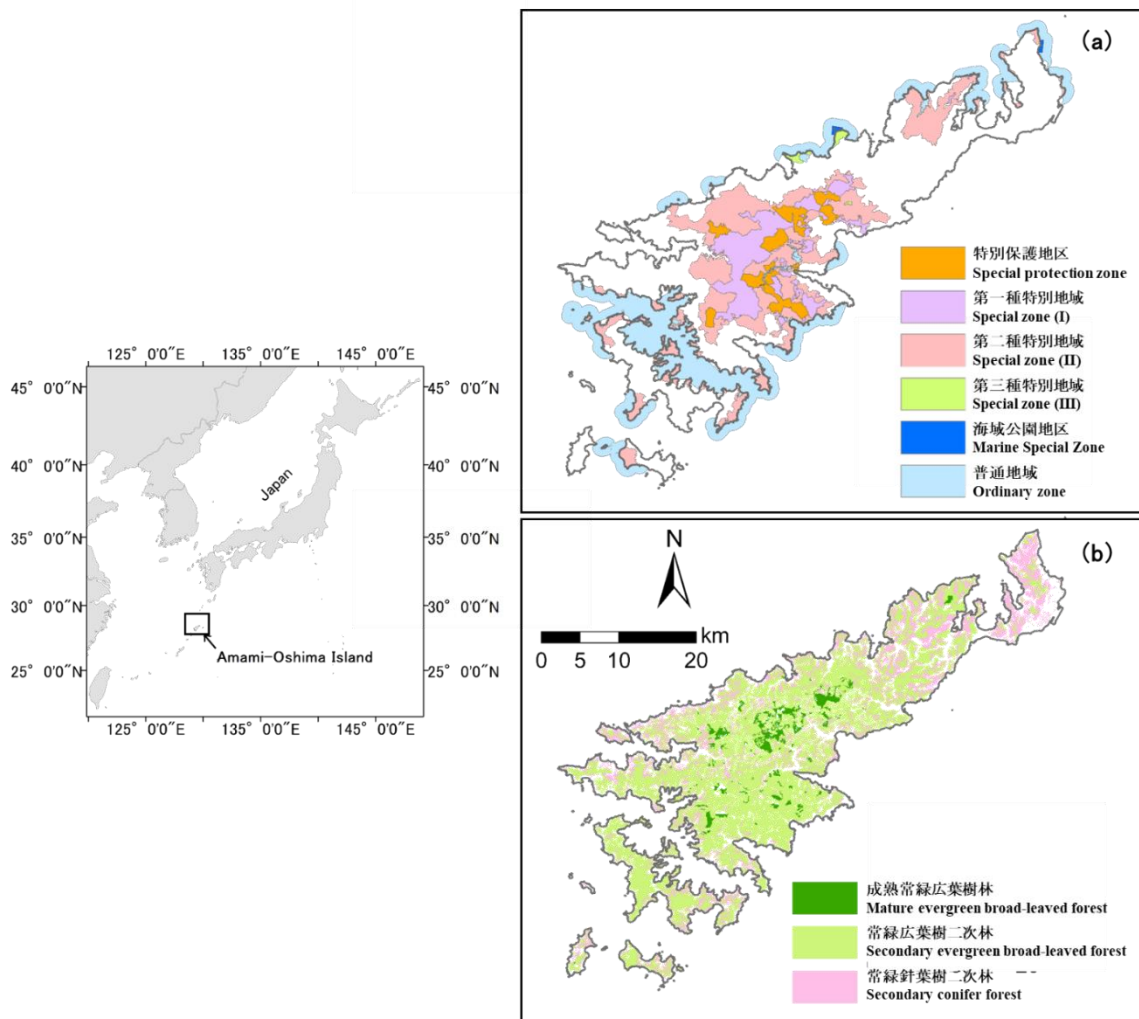


Fig. 1-1. National park areas (a) and, and forest type and distribution (b) in Amami-Oshima Island.

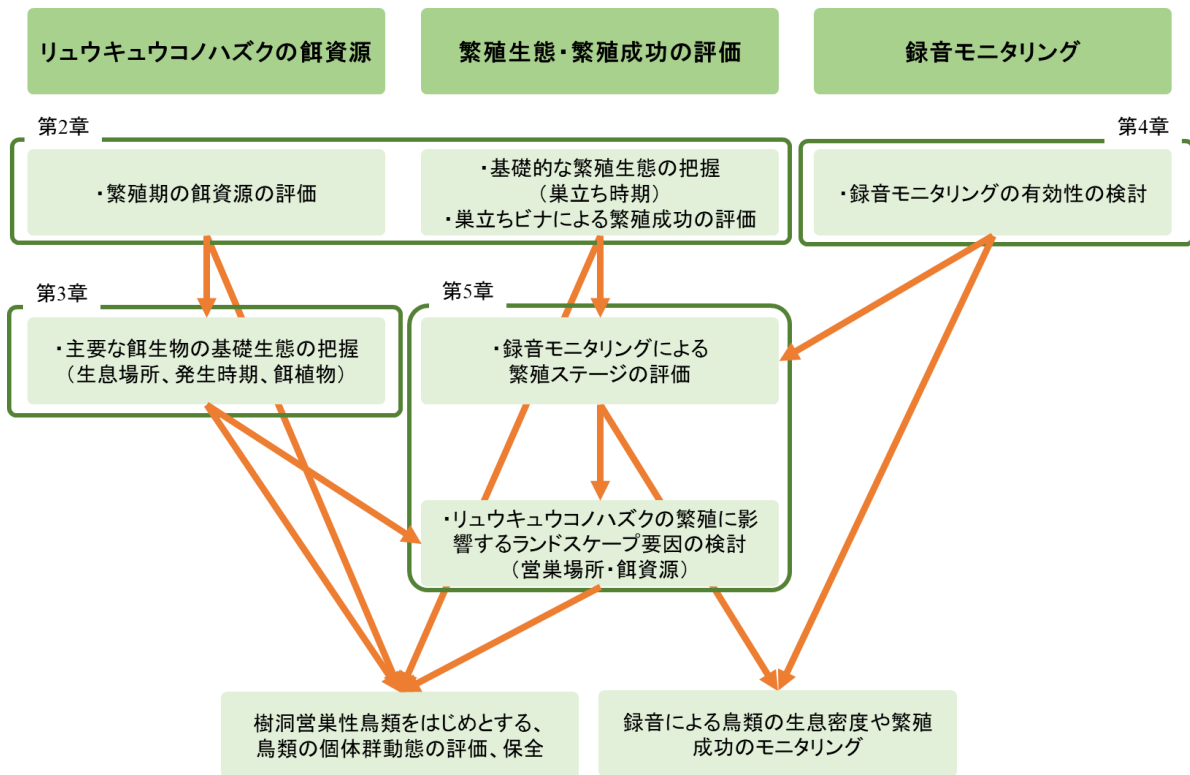


Fig. 1-2. Overall framework and flow of this research.

第2章 巣立ちヒナによるリュウキュウコノハズクの繁殖成功評価と繁殖期の食物内容の把握

はじめに

リュウキュウコノハズクは、奄美群島以南の南西諸島を中心に、台湾の島嶼部、およびフィリピンの島嶼部に生息する小型のフクロウ科 *Strigidae* の鳥類であり、すでに形成されている樹洞を利用して繁殖する二次樹洞営巣種である (Severinghaus 2007)。本種の主要な生息地の一つである奄美大島は、島全域に常緑広葉樹林が広がり、本来の生息環境が比較的広く残されている一方で、これまでの森林伐採の影響により島内各地でいろいろな規模で森林の減少や変質が進行している。IUCN レッドリストにおいて準絶滅危惧種に指定されている本種の保全のためには、そのような奄美大島において、本種の個体群の現状を評価し、繁殖時期や食物内容などの基礎情報を把握することが重要である。

前章で述べた通り、本種を含めた樹洞営巣性鳥類、特にフクロウ目鳥類の効率的なモニタリング手法の検討が必要とされている。フクロウ類では、ヒナは巣立ち後も営巣場所周辺に留まり、親鳥から給餌を受けることが知られており (Sunde & Markussen 2005 ; Frye & Jageman 2012 ; Pedersen et al. 2013)、リュウキュウコノハズクでも巣立ち後 3 週間程度は営巣場所周辺に留まるとされている (Severinghaus 2007)。一般に、ヒナは給餌声 *begging call* を発して、親に居場所を知らせるとともに、食物を要求する (Hofstetter & Ritchison 1998 ; Davis et al. 2019)。本研究ではこの鳴き声に着目し、巣立ちヒナの出現時期と空間パターンを把握することを試みた。巣立ち時期の前後も含めて長期間調査を行なうことで、巣立ちの時期や分散時期を特定するとともに、複数回同じ場所でセンサス調査を行なうことで、巣立ったヒナがどれくらいの期間営巣場所に留まるのか、またどれくらいの範囲を移動するのかを検討することとした。

本種の抱卵期間は約 26 日間、巣内の育雛期間は約 30 日とされている (Takagi et al. 2007)。沖縄本島のやんばる地域では4月下旬から5月中旬にかけて産卵し、6月下旬から7月中旬にヒナが巣立つが (Toyama et al. 2015)、南大東島に生息する亜種ダイトウコノハズクでは、3月下旬から5月中旬に産卵を行ない、5月下旬から7月上旬にヒナが巣立つとされる (Takagi et al. 2007)。

また、本種はバッタ目やゴキブリ目、クモ目などの無脊椎動物を主に捕食するが、島ごとにその環境を

反映して主要な食物資源が異なっている (Lee & Severinghaus 2004 ; Takagi & Akatani 2011 ; Toyama & Saitoh 2011)。そのため、これまで食物資源利用に関する十分な知見のない奄美大島においても、繁殖期の食物資源の利用を評価し、食物資源がリュウキュウコノハズクの生息や繁殖におよぼす影響について検討する必要がある。

本章では、奄美大島におけるリュウキュウコノハズクの個体群の現状を明らかにするとともに、繁殖フェノロジーと繁殖期の給餌内容などの基礎的な繁殖生態を把握することを目的とした。奄美大島の森林域全域にわたって 2 年間、本種の育雛期から幼鳥が分散する時期までを網羅するように 5 月下旬から 8 月下旬にかけてセンサス調査を行なうことで、巣立ち時期を特定し、巣立ちビナの存在により繁殖成功を評価した。同じ調査場所で数日間おきに複数回センサス調査を行なうことにより、巣立ち後にヒナが営巣場所周辺にどれくらいの期間留まるのかどうかを検討した。これらの結果を踏まえて、自然状態での評価が困難な樹洞営巣性鳥類の、巣立ちビナによる繁殖成功の評価手法について検討した。また、直接観察により親鳥が巣立ちビナに給餌を行なった食物を把握し、繁殖期に利用される本種の重要な食物資源を評価した。

方法

調査対象地

本研究では、奄美大島の北部から南部まで代表的な森林域を広く含むように、10 か所の森林域 (笠利、龍郷、朝戸、市理原、金作原、大名、スタルマタ、湯湾岳、嘉徳、油井岳、宇検中央) において調査を行った。2017 年には笠利、龍郷、朝戸、金作原、大名、スタルマタ、湯湾岳、嘉徳、油井岳、宇検中央の 10 か所において、2018 年には嘉徳の林道が土砂崩れのため通行止めになっていたため、嘉徳ではなく市理原および、他 9 か所の森林域において調査を行なった。それぞれの森林域において、林道上に全長 3.7km から 15.9km のセンサスルートを 1 本ずつ合計 10 本設けてルートセンサスを行なった (Fig. 2-1)。

最も北部に位置する笠利は、これまで頻繁に伐採されてきた影響でリュウキュウマツ *Pinus luchuensis* Mayr が優占する常緑広葉樹の二次林が占めており、また中南部の森林域とは分断されており、周辺には

市街地やサトウキビ畑などの農耕地が広がっている。龍郷はリュウキュウマツが優占する常緑針葉樹の二次林と、スダジイ *Castanopsis sieboldii* (Makino) Hatus が優占する常緑広葉樹の二次林が混在している。市理原は、中部南側の海岸沿いに位置し、常緑針葉樹の二次林と常緑広葉樹の二次林が混在している。朝戸は、島内で一番大きい市街地である名瀬に近いが、中南部の常緑広葉樹林域と連続した森林域で、主に常緑広葉樹の二次林が広がっている。金作原は、スダジイが優占しイソノキ *Distylium racemosum* Siebold and Zucc やオキナワウラジロガシ *Quercus miyagii* Koidz などが混在する成熟した常緑広葉樹林が残されている地域であり、その大部分は国立公園の特別保護地区や特別地域に指定されている。スタルマタは、中南部の森林域の一部で、成熟した常緑広葉樹林が残されており、一部地域は国立公園の特別保護地区に指定されている。嘉徳は南部の海岸沿いに位置し、常緑広葉樹の二次林が広く広がっている。大名は、常緑広葉樹林の二次林が広がっており、成熟した常緑広葉樹林が一部残されている。湯湾岳は、奄美大島で最も標高の高い山（標高 694m）で、成熟した常緑広葉樹林も残されているほか、山頂付近には風衝低木林が成立している。宇検中央は、半島の尾根沿いの地域で主に常緑広葉樹の二次林が占めている。油井岳は、常緑広葉樹林の二次林が広がっており、成熟した常緑広葉樹林も一部に残されている。

ルートセンサス

リュウキュウコノハズクの巣立ち時期を含め、育雛期から幼鳥が分散する時期までを幅広く網羅するように5月下旬から6月上旬（2017年5月27日～6月2日、2018年5月25日～6月10日）、7月（2017年6月27日～7月25日、2018年7月6日～8月2日）、8月下旬（2017年8月22日～26日、2018年8月24日～31日）の3時期に調査を実施した。雨天を除き、親鳥が巣立ちビナへ食物を与える主な時間帯とされる日没（19:12～19:23）後3～4時間（Akatani et al. 2011）の間に自動車によるルートセンサスを行なった。調査は基本的に1日あたり1ルートで行ない、調査期間中に、それぞれのルートについて1年につき2回以上調査を行なった。同じ地点で巣立ちビナが確認される期間を把握するため、深夜の時間帯（23～4時頃）にも同様の補足的な調査を行なった。

自家用車を時速5～10km程度の速度で走行させ、調査者2名がセンサスルートのそれぞれ片側からの鳴き声の聴き取りもしくは目視で確認したリュウキュウコノハズクの巣立ちビナの個体数を記録した。調査範囲は、現地観察から巣立ちビナの声が聞こえる範囲と考えられるルートの片側50m幅、両側合わ

せて 100m 幅の範囲とした。確認時間、巣立ちビナ確認地点の位置情報、個体数、個体までの推定距離と方角、成鳥か巣立ちビナか、を記録した。また、ヒナが確認された際には、なるべく妨害をしないように、林道上もしくは車内から観察し、望遠レンズ Sigma APO 150-500mm F5-6.3 DG OS HSM を装着した一眼レフカメラ Canon EOS 60D を用いて、親鳥の巣立ちビナへの給餌行動を写真もしくは動画で撮影した。巣立ちビナ確認地点は、ヒナの鳴き声と目視からいる場所を推定し、同一のペアから生まれたと考えられる一羽もしくは複数羽のヒナが確認された場所とした。同一ペアから生まれたと考えられる複数のヒナが確認された場合にはヒナ同士の間隔は数 m から約 30m 程度であった。

データ解析

1 日あたりの巣立ちビナの確認地点数および確認個体数に関して、2 年分のデータをまとめて、5 日間の移動平均を求めることで、データの平滑化を行なった。

同一ルートで複数回調査を行なった結果を用いて、異なる調査日に確認された巣立ちビナが同一個体なのかを以下の方法を用いて推察した。該当の調査日に確認された巣立ちビナの位置情報、2 回目以降の調査ではそれ以前の日に実施した調査の際に確認された巣立ちビナの位置情報、隣接する巣立ちビナの位置情報から、該当する巣立ちビナが以前に確認されたものと同一なのかを判断した。リュウキュウコノハズクの繁殖期の行動圏の大きさは最外殻法でオスが 3.2 ha、メスが 2.5 ha、95% 固定カーネル法ではオスが 1.2 ha、メスが 0.8 ha と報告されており (Akatan et al. 2011)、これは半径 50m~100m の円の面積に相当する。そのため、異なる調査日における確認地点間の距離が 100m 以上離れているものは、異なるペアから生まれた巣立ちビナであるとした。また、十分な数のデータが取得できた 2018 年のデータを用いて複数回確認された場所で、巣立ちビナの「推定移動距離」と「推定移動範囲」を算出した。日ごとの確認位置間の最大距離を巣立ちビナの「推定移動距離」、3 回以上確認された場合には最外郭法 (Minimum Convex Polygon: MCP) により算出された範囲を「推定移動範囲」とした。解析には ArcGIS 10.3.1 を用いた。

本研究では足環等による個体識別ができていないため、別個体を同一個体としてしまう可能性は排除できない。しかし、本種はなわばりをもつ種であり、該当の巣立ちビナ個体の位置だけでなく隣接する巣立ちビナとの位置関係も考慮することで、信頼性は高くなると考えられる。

また、福田ほか（2005）や日本直翅類学会（2006）に従って、センサス中に給餌行動を撮影した写真もしくは動画から与えている生物を同定した。

結果

巣立ちビナの確認位置と確認時期

2017年7月7日～25日には58地点において合計98羽（Fig. 2-1）、2018年7月6日～8月2日には101地点において198羽（Fig. 2-2）の巣立ちビナが確認された。2017年には笠利を除く9本のセンサスルートにおいて、2018年には笠利を含め、すべてのセンサスルートにおいて巣立ちビナが確認された。1地点1回あたり1～4羽の巣立ちビナが確認され、2017年には確認地点のほぼ半数の27地点で1羽、26地点で2羽、4地点で3羽、1地点で4羽の巣立ちビナが確認された。2018年には26地点で1羽、48地点で2羽、22地点で3羽の巣立ちビナが確認された。補足調査では、2017年には23地点で41羽、2018年には12地点で23羽の巣立ちビナが確認され、本調査と合わせて、2017年には71地点で116羽、2018年には104地点で203羽の巣立ちビナが確認された。多くのヒナが確認された2018年のデータのうち、確認地点数、確認個体数が多かった6本のセンサスルートにおいて、ヒナが確認された地点と確認された日付を、センサスルートごとにFig. 2-3にまとめた。

1日ごとの巣立ちビナの確認地点数と確認個体数の季節変化をFig. 2-4に示した。5月下旬～6月上旬（2017年5月27日～6月2日、2018年5月25日～6月10日）のセンサスでは巣立ちビナは確認されず、2017年には7月7日以降に、2018年は7月6日以降に巣立ちビナが確認された。センサスルートごとの繁殖密度の違いや、調査時の天候による影響により日ごとの確認地点数と確認個体数は大きく増減するものの、2017年、2018年ともに7月上旬から巣立ちビナの確認地点数、確認個体数ともに上昇し、中旬から下旬にかけてピークとなる傾向がみられた。さらに8月下旬には巣立ちビナの確認地点数、個体数ともに減少した。

2018年に巣立ちビナが確認された104地点のうち、2回確認された地点は44地点（42.3%）、3回以上確認された地点は14地点（13.4%）あった。また、センサス調査を行なう日数の間隔や時期がセンサ

スルートによって異なるため、ばらつきも大きいですが、2018年に複数回確認された地点における確認日の日数の間隔は2日から27日間であり (Fig. 2-5a)、巣立ちヒナの推定移動距離は10.8mから122.9m (Fig. 2-5b)、巣立ちヒナの推定移動範囲は10.5 m²から1936m²であった (Fig. 2-5c)。

リュウキュウコノハズクの給餌内容

2017年、2018年の102回の観察において、クモガタ綱、昆虫綱、唇脚綱の生物が確認された。確認された生物のリストをTable 2-1、Fig. 2-6にまとめ、確認された生物の写真の一部をFig. 2-7にまとめた。クモガタ綱ではクモ目 Araneae とサソリモドキ目 Thelyphonida が、昆虫綱ではナナフシ目 Phasmatodea、直翅目 Orthoptera、半翅目 Hemiptera が、唇脚綱ではオオムカデ目 Scolopendromorpha、ゲジ目 Scutigromorpha の生物が確認された。種レベルまで判別できたものは7種であった。目レベルでは直翅目の割合が高く、全体の64%を占めており、ナナフシ目(全体の9%)、ゲジ目(4%)、オオムカデ目(3%)、半翅目(3%)が続いた。直翅目の中ではツユムシ科 Phanopteridae が占める割合が高く、その他にコロギス科 Gryllacrididae とカマドウマ科の昆虫が確認された。確認されたツユムシ科は全体の40%を占めており、同定できたものはすべてアマミヘリグロツユムシ *Psyra amamiensis* であった。また、確認された生物のうちアマミサソリモドキ *Typopeltis stimpsonii* とカマドウマ科昆虫 Rhabdophoridae を除いて、多くは樹上性の生物であった。

考察

巣立ちヒナによる繁殖成功評価の妥当性

2017年には奄美大島の北端に位置する笠利以外の9本のセンサスルートで、2018年には笠利も含め10本すべてのセンサスルートでリュウキュウコノハズクの巣立ちヒナが確認された。二次林が多くを占める奄美大島の森林域においても、本種が広く繁殖していることが明らかとなった。また、巣立ちの時期を含め繁殖期に長期間にわたって調査を行なうことで、ヒナの巣立ちから分散までの繁殖のステージの季節性を把握することができた。

今回の調査では、調査時期や調査間隔に左右されるものの、2018年の調査では半数以上の地点で、最長で27日間にわたって、複数回、同一個体と考えられる巣立ちビナを確認することができ (Fig. 2-5a)、巣立ち後2~3週間にわたって巣の周辺で親鳥から給餌を受けて過ごすという報告 (Severinghaus 2007) と矛盾がなかった。また巣立ちビナが確認された地点間と移動範囲は、調査を行なった日にちの間隔や時期、それぞれの繁殖ペアの巣立ち時期のずれなど影響でばらつきは大きいもの、それぞれ最大で122.9m (Fig. 2-5b)、および1936m²であった (Fig. 2-5c)。リュウキュウコノハズクの繁殖期の行動圏の大きさは最外殻法でオスが3.2 ha、メスが2.5 ha、95%固定カーネル法ではオスが1.2 ha、メスが0.8 haと報告されており (Akatani et al. 2011)、それと同程度もしくはそれよりも狭い範囲内であった。本種のヒナが巣立つ時期にルートセンサスを行なって、巣立ちビナの分布を把握することで、森林内で樹洞における本種の営巣を確認しなくとも、広域的に効率よく繁殖成功の空間パターンを明らかにできることが示唆された。

本研究では、足環などによる個体識別を行っていないため、同一地点で別の日に確認された個体が、同一個体ではなく別個体であるという可能性は排除できない。今後は足環や発信機等を用いて個体識別を行なった上で、それらの個体の行動圏、環境利用、発声活動、それらにもとづく正確な個体数推定を行なっていくことが必要である。特に巣立ち後のヒナの行動圏や、どれくらいの期間にわたって特徴的な鳴き声を発するのか、また幼鳥として分散していく時期はいつごろかなどの基礎的な生態を明らかにするとともに、より適切な調査手法を検討していくことが求められる。

これまで樹洞営巣性の生物に関する研究や保全において巣箱が用いられてきたが、巣箱を設置することによる問題点も指摘されている (Schlaepfer et al. 2002 ; Lindenmayer et al. 2009 ; Mainwaring 2015 ; Singh et al. 2016)。一方で、自然状態で樹洞に営巣する種の営巣樹洞をモニタリングし、その繁殖成功を評価するには非常に労力がかかる。本研究ではリュウキュウコノハズクの巣立ちビナの鳴き声に基づいて、本種の繁殖成功の空間パターンを把握することができた。このように巣立ちビナの存在により繁殖成功を評価できる種では、成鳥やなわばりの密度だけでなく、繁殖成功も評価することで、保全上の価値の高い生息地をより正確に評価できる可能性がある。また、直接センサス調査をせずとも、多数の地点で録音モニタリングを行ない、巣立ちビナの鳴き声を録音することで、より効率よく、長期的・広域的に繁殖成功をモニタリングできる可能性がある。

一方で、本研究では巣立ちビナの分布にのみ着目しているため、親鳥がどのような場所になわばりをもっているのかを評価できておらず、営巣場所選択とその後の繁殖成功を分離することができていない。今後はつがいやなわばりの形成の空間パターンと、巣立ちビナの空間パターンにわけて把握することで、それぞれに影響するランドスケープ要因を評価することが求められる。これらの課題は、本研究の第5章において扱う。

繁殖期におけるリュウキュウコノハズク食物資源

本研究では、奄美大島における巣外育雛期のリュウキュウコノハズクの給餌内容を直接観察により把握した。直翅目が全体の64%を占めており、その中でもツユムシ科昆虫の割合が高かった。また同定できたツユムシ科昆虫はすべてアマミヘリグロツユムシであった。本研究の結果と同様に、沖縄やんばる地域においても繁殖期のリュウキュウコノハズクの食物内容の高い割合を直翅目（特にアマミヘリグロツユムシと同属のオキナワヘリグロツユムシ *Psyrana ryukyuensis*）が占めることが報告されている（Toyama & Saitoh 2011）。一方で、南大東島では繁殖期に直翅目の他、クモ目やゴキブリ目など幅広い分類群の生物を給餌していることが報告されている（Takagi & Akatani 2011）。南大東島は、1900年頃に人が住み始める以前は森林が広がっていたが、現在はサトウキビ畑を中心とした農耕地が広がっており、島の周縁部に残された防風林でリュウキュウコノハズクは繁殖している（Takagi et al. 2007）。そのような環境で、ダイトウコノハズクは柔軟に行動を変化させ、林縁や開放地を採餌場所とすることで絶滅を免れてきたと考えられている（Takagi et al. 2007 ; Akatani et al. 2011）。本来の生息環境と考えられる常緑広葉樹林が広く残された沖縄本島や奄美大島における食物資源内容は、リュウキュウコノハズクが本来主要な食物資源としてきた生物を強く反映していると考えられ、本種の繁殖期における主要な食物資源はツユムシ科やコロギス科などの直翅目昆虫を中心とする昆虫類であることが示唆された。

確認された食物の多くは樹上性の生物であり、この結果についても沖縄本島での研究結果（Toyama & Saitoh 2011）と一致していた。本研究での調査中にも樹木の3m~5m程度の高さの枝の上にとまり、自分よりも下を見て昆虫等の生物を探し、樹木の葉の中に飛び込んで捕食する様子を観察しており、樹上性の生物を好んで捕食していると考えられる。奄美大島においても、昆虫類をはじめとする樹上性の無脊椎動物が、リュウキュウコノハズクの繁殖期の重要な食物資源となっていることが明らかになった。

本種の食物資源のうち比較的高い割合を占めていたツユムシ科昆虫、特にアマミヘリグロツユムシは、樹上性と記載されているものの（日本直翅類学会 2006）、その食草や生息環境は不明である。アマミヘリグロツユムシの基礎的な生態を明らかにすることで、リュウキュウコノハズクとアマミヘリグロツユムシ、さらには森林環境との関係性について詳細に検討し、リュウキュウコノハズクの採餌環境についても評価することが可能になる期待される。これらの食物に関する研究は、本研究の第3章において扱う。

奄美大島におけるリュウキュウコノハズクの繁殖フェノロジー

本研究では2年間にわたって、繁殖期に長期間センサス調査を行なうことで、ヒナの巣立ちから分散までの繁殖ステージの季節性を把握することができた。5月下旬から6月上旬、6月下旬から7月上旬（2017年6月27日～7月6日）には巣立ちヒナは確認されず、7月上旬以降に巣立ちヒナが確認され、7月中旬から下旬にかけて確認地点数・個体数ともに増加した。これらのことから、奄美大島における本種の巣立ち時期は7月上旬以降であると考えられる。本研究から予測される巣立ち時期は、南大東島に生息する亜種ダイトウコノハズクでの巣立ち時期である5月下旬から7月上旬（Takagi et al. 2007）、および沖縄本島やんばる地域に生息する本種での6月下旬から7月中旬（Toyama et al. 2015）という報告に比べて、やや遅い時期であるといえる。やんばる地域では、本種の繁殖時期は主なエサ資源となる直翅目の羽化と同時期であるとされており（Toyama & Saitoh 2011）。奄美大島においても同様のツユムシ科のアマミヘリグロツユムシやコロギス科のコバネコロギス *Metriogryllacris magnus* などをヒナに給餌していた。一般的に鳥類は主要な食物資源が発生する時期に合わせて繁殖をすることが報告されている（Perrins 1970 ; Newton 1998）。奄美大島においても、主要な食物資源であるアマミヘリグロツユムシの発生時期に合わせて繁殖を行なっていることが予想される。今後は、アマミヘリグロツユムシをはじめとする食物のフェノロジーとリュウキュウコノハズクの繁殖時期との関係性を複数年にわたって検討することが必要と思われる。

Tables

Table 2-1. The number of diets delivered to fledglings by parents of *O. elegans* in 2017 and 2018.

Class	Order	Family	Species	July		August		Total
				2017	2018	2017	2018	
クモガタ綱				1	1	1		3
	クモ目	コガネグモ科	スズミグモ	1				1
		不明	不明		1			1
	サソリモドキ目	サソリモドキ科	アマミサソリモドキ			1		1
昆虫綱				17	56	2	4	79
	ナナフシ目	ナナフシ科	不明	3	4	2		9
	直翅目	カマドウマ科	不明		2		3	5
		コロギス科	コバネコロギス	1				1
			マルモンコロギス	1	6			7
			不明	2	1			3
		ツユムシ科	アマミヘリグロツユムシ	5	20			25
			不明	3	12		1	16
		不明	不明	1	7			8
	半翅目	セミ上科	不明	1	2			3
	不明	不明	不明		2			2
唇脚綱				3	1	1	2	7
	オオムカデ目	オオムカデ科	トビズムカデ	3				3
	ゲジ目	ゲジ科	オオゲジ		1	1	2	4
不明				2	7	3	1	13
Total				23	65	7	7	102

Figures

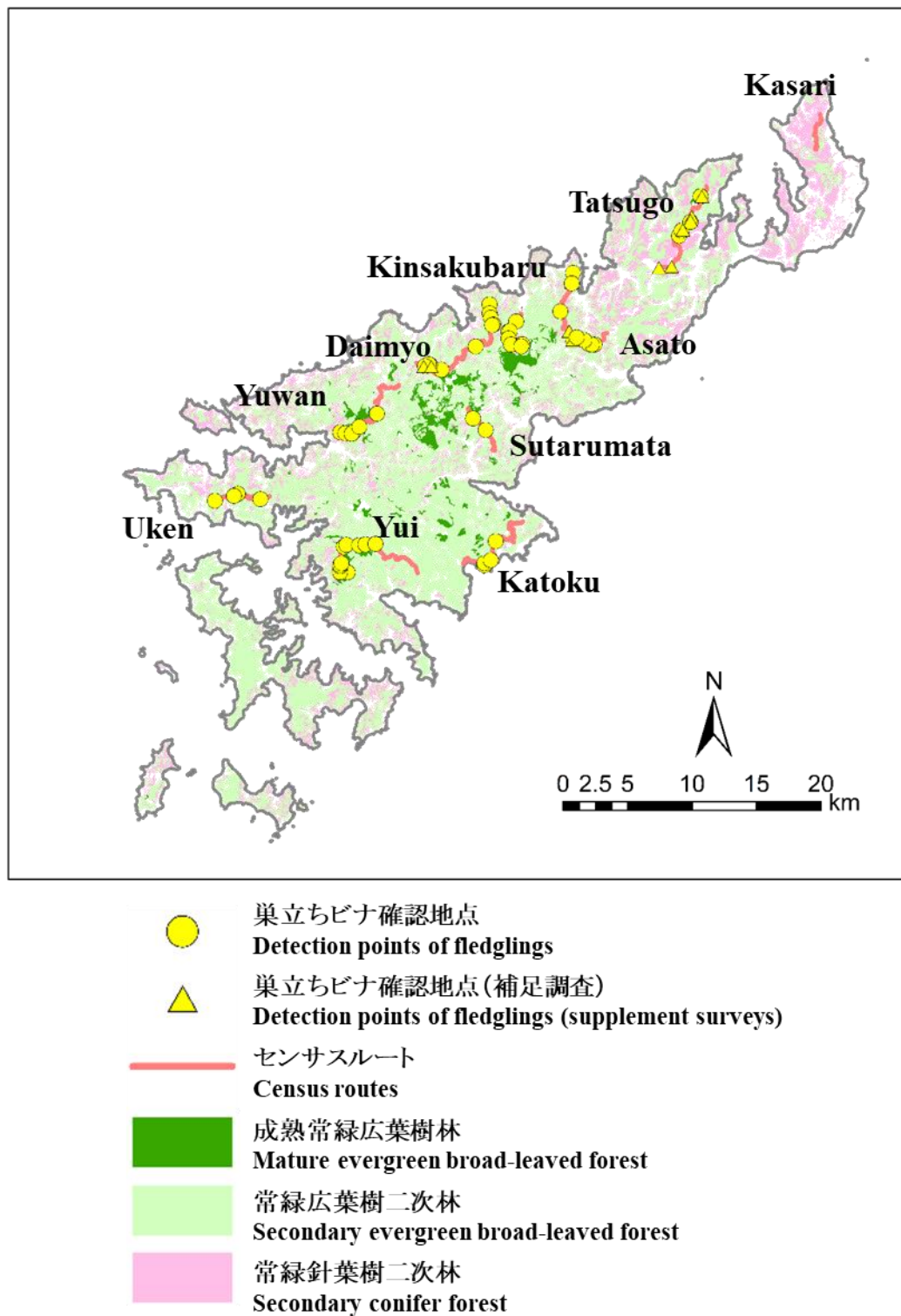
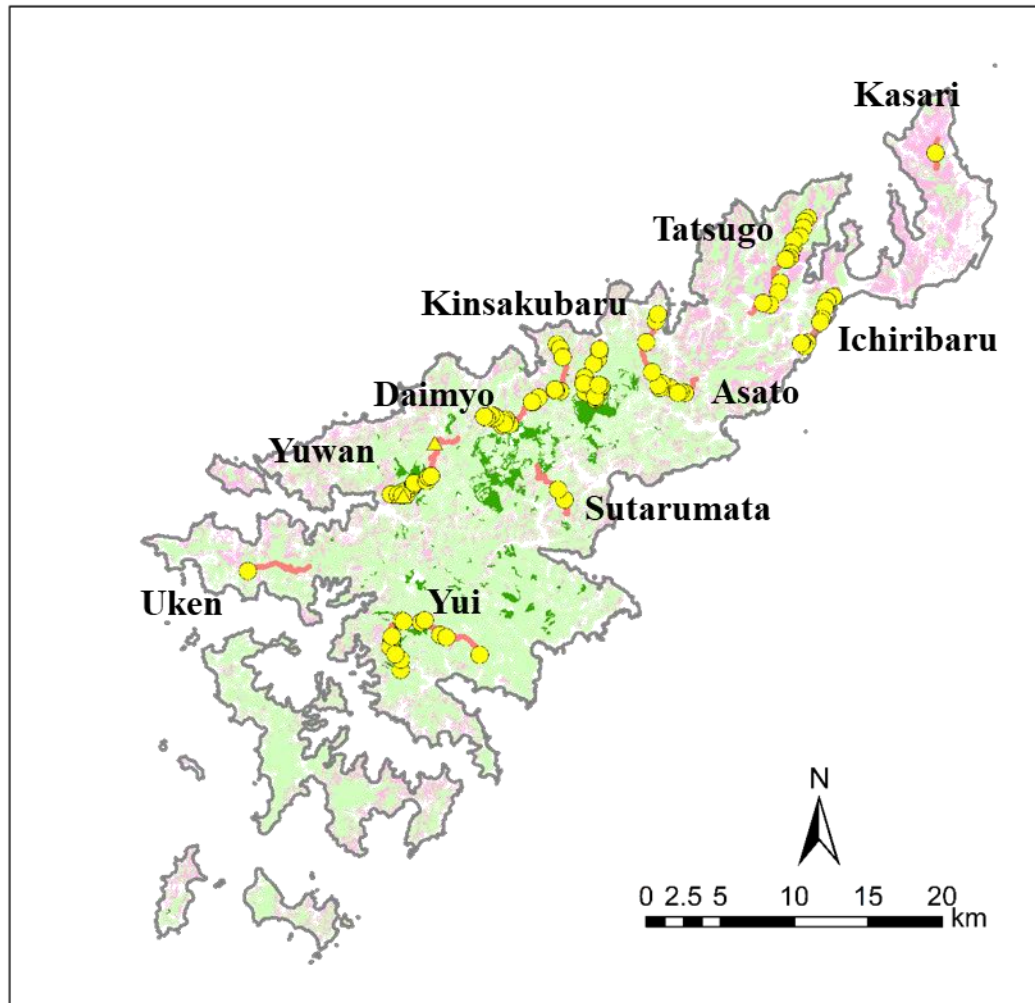


Fig. 2-1. Forest vegetation, census routes and points at which Ryukyu Scops Owl's fledglings were detected on Amami-Oshima Island in 2017 and 2018.



-  巣立ちビナ確認地点
Detection points of fledglings
-  巣立ちビナ確認地点(補足調査)
Detection points of fledglings (supplement surveys)
-  センサスルート
Census routes
-  成熟常緑広葉樹林
Mature evergreen broad-leaved forest
-  常緑広葉樹二次林
Secondary evergreen broad-leaved forest
-  常緑針葉樹二次林
Secondary conifer forest

Fig. 2-2. Forest vegetation, census routes and points at which Ryukyu Scops Owl's fledglings were detected on Amami-Oshima Island in 2018.

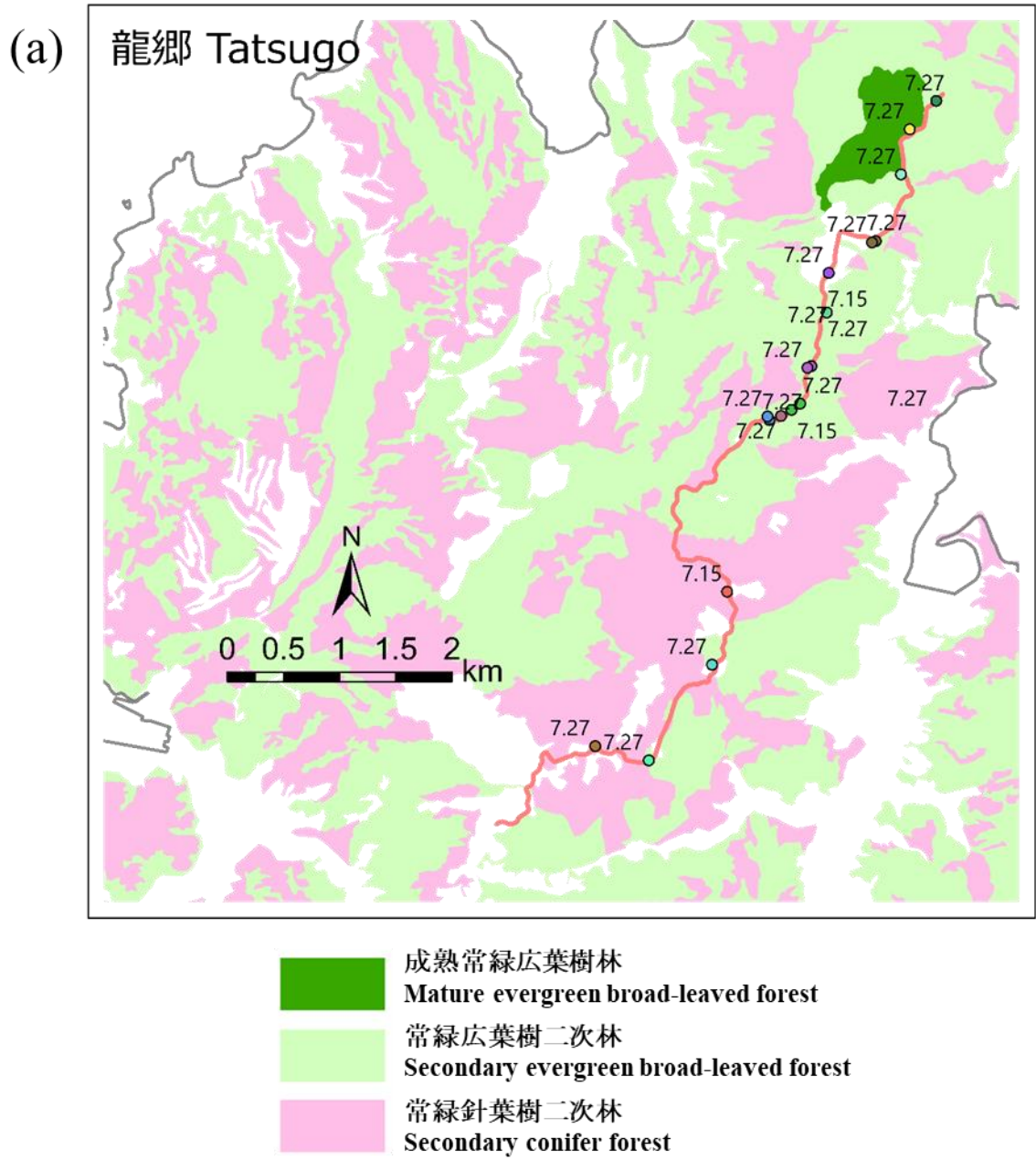


Fig. 2-3. (a) Forest vegetation, census routes and points at which Ryukyu Scops Owl's fledglings were detected on Amami-Oshima Island in 2018 (Tatsugo). The numerals indicate the date when Ryukyu Scops Owl's fledglings were detected.

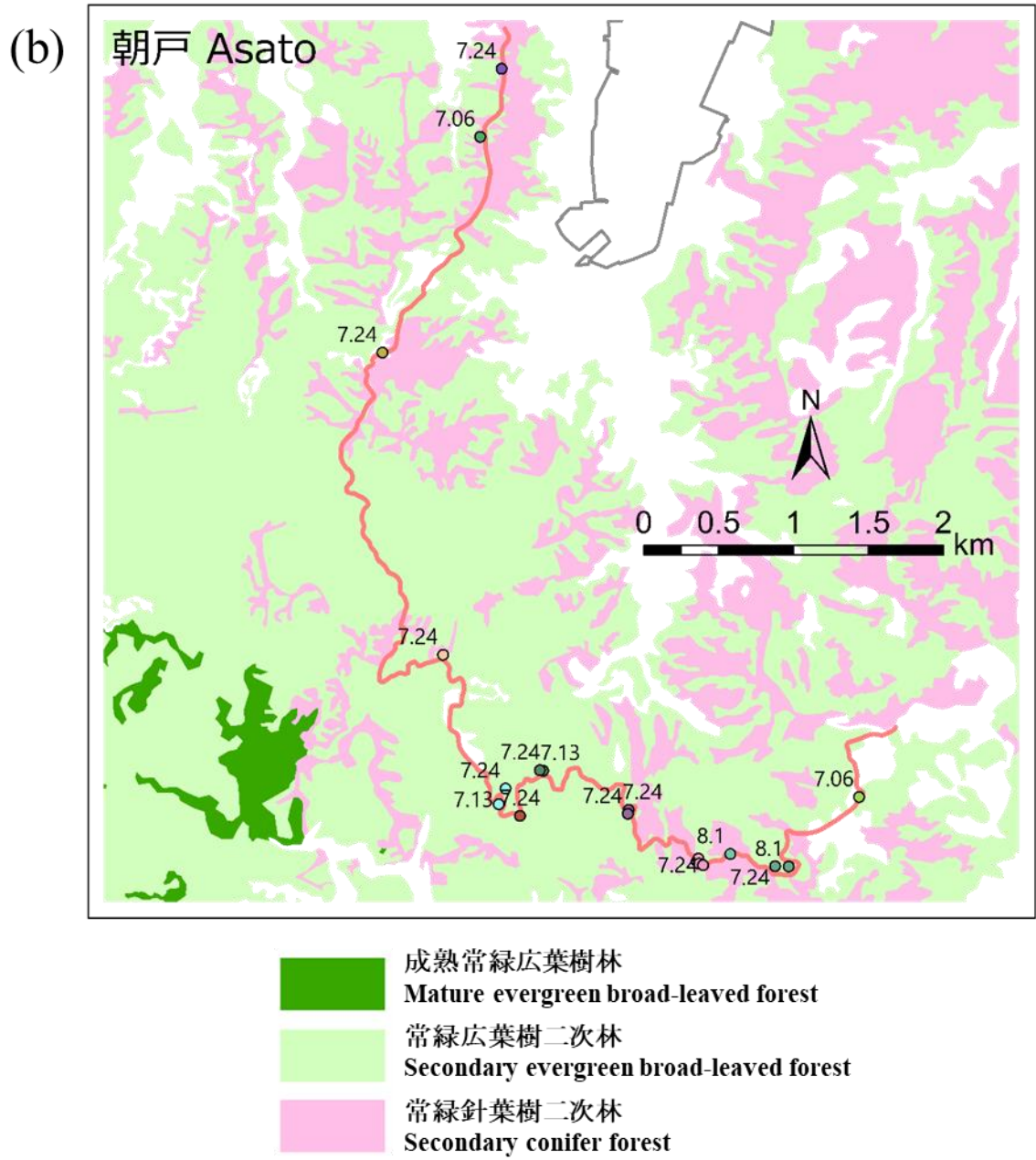


Fig. 2-3. (b) Forest vegetation, census routes and points at which Ryukyu Scops Owl's fledglings were detected on Amami-Oshima Island in 2018 (Asato). The numerals indicate the date when Ryukyu Scops Owl's fledglings were detected.

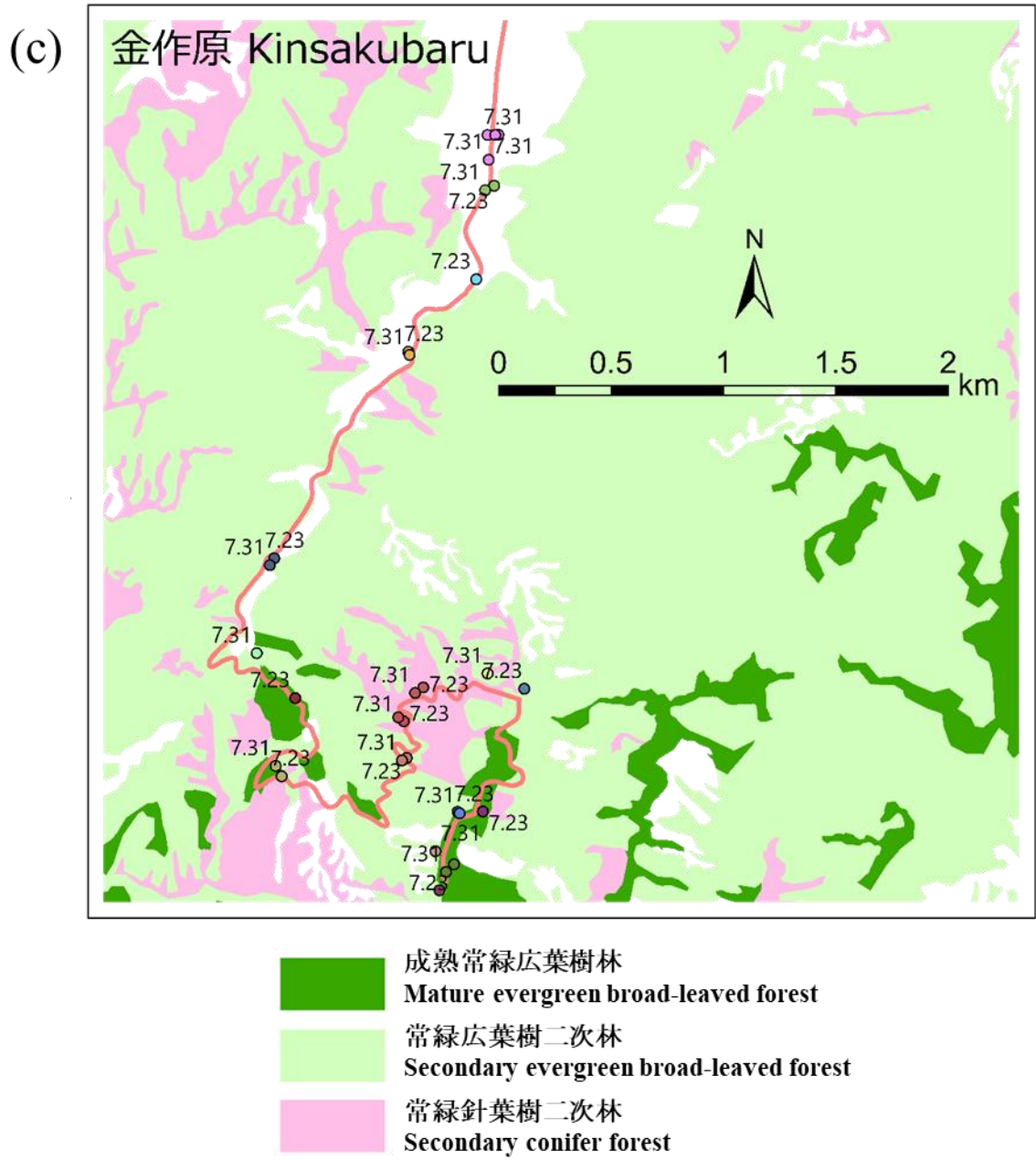


Fig. 2-3. (c) Forest vegetation, census routes and points at which Ryukyu Scops Owl's fledglings were detected on Amami-Oshima Island in 2018 (Kinsakubaru). The numerals indicate the date when Ryukyu Scops Owl's fledglings were detected.

(d) 大名 Daimyo

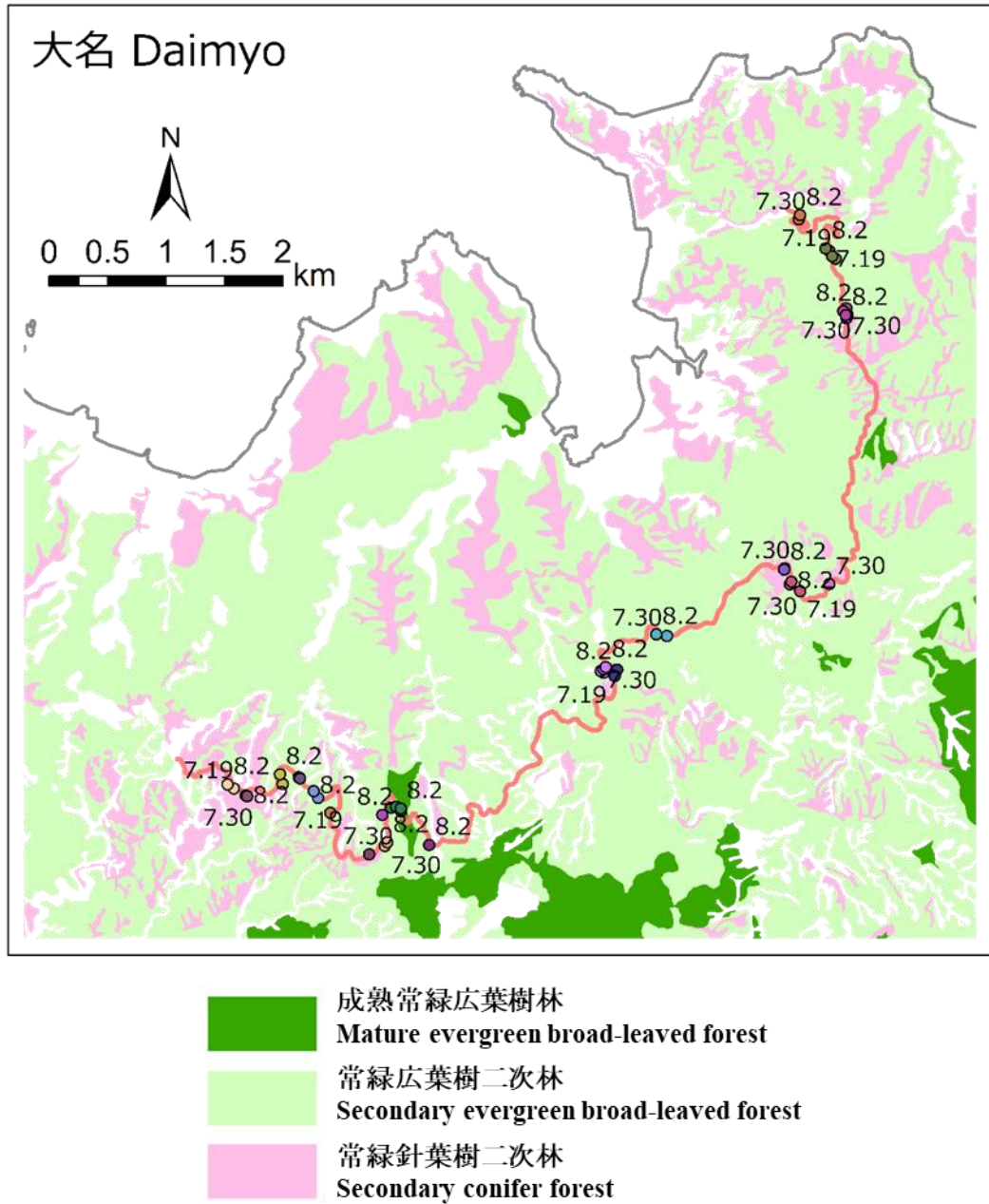


Fig. 2-3. (d) Forest vegetation, census routes and points at which Ryukyu Scops Owl's fledglings were detected on Amami-Oshima Island in 2018 (Daimyo). The numerals indicate the date when Ryukyu Scops Owl's fledglings were detected.

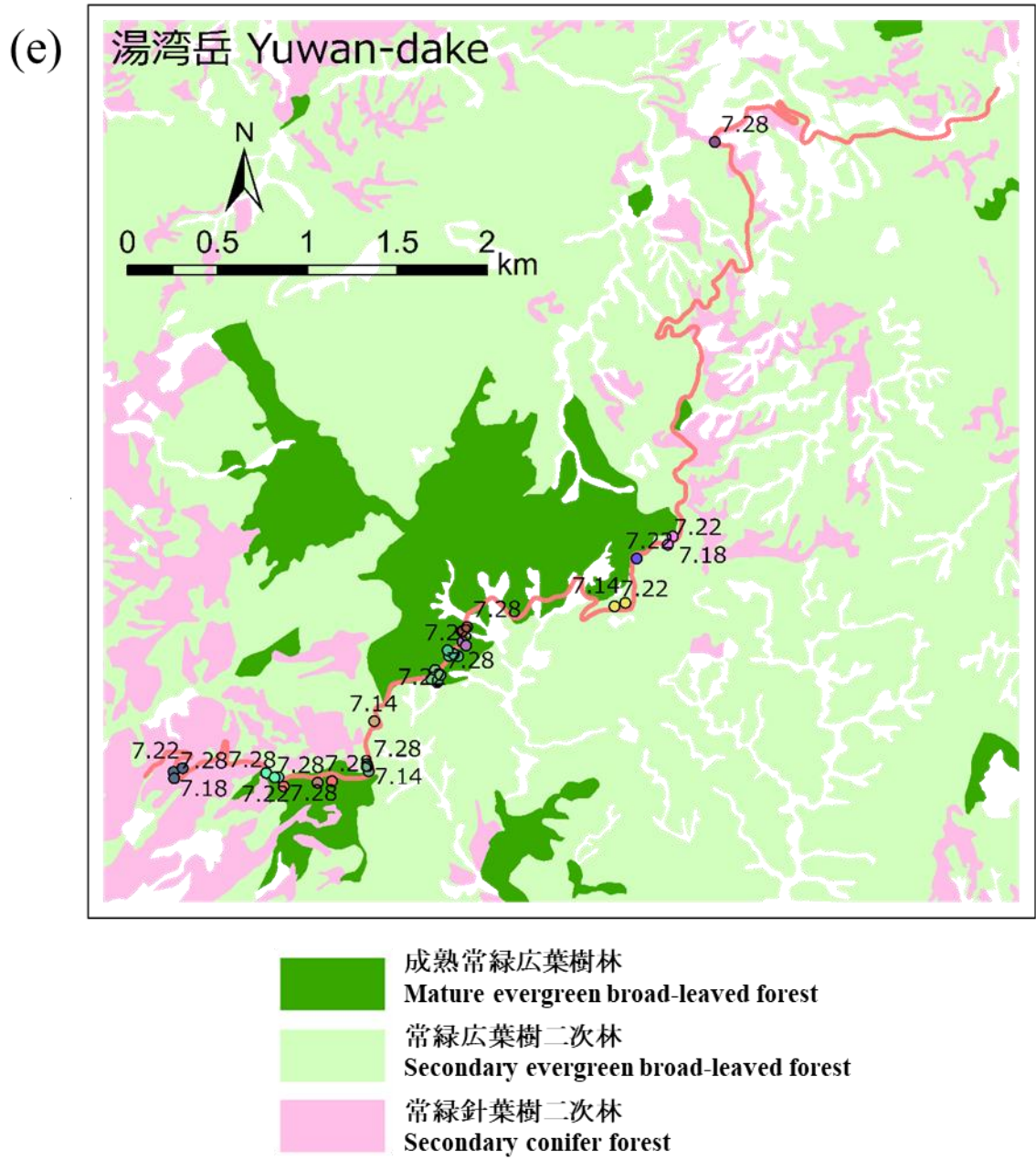


Fig. 2-3. (e) Forest vegetation, census routes and points at which Ryukyu Scops Owl's fledglings were detected on Amami-Oshima Island in 2018 (Yuwan-dake). The numerals indicate the date when Ryukyu Scops Owl's fledglings were detected.

(f)

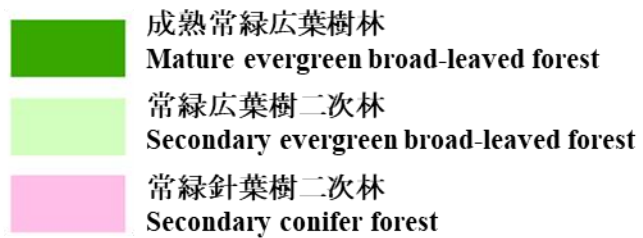
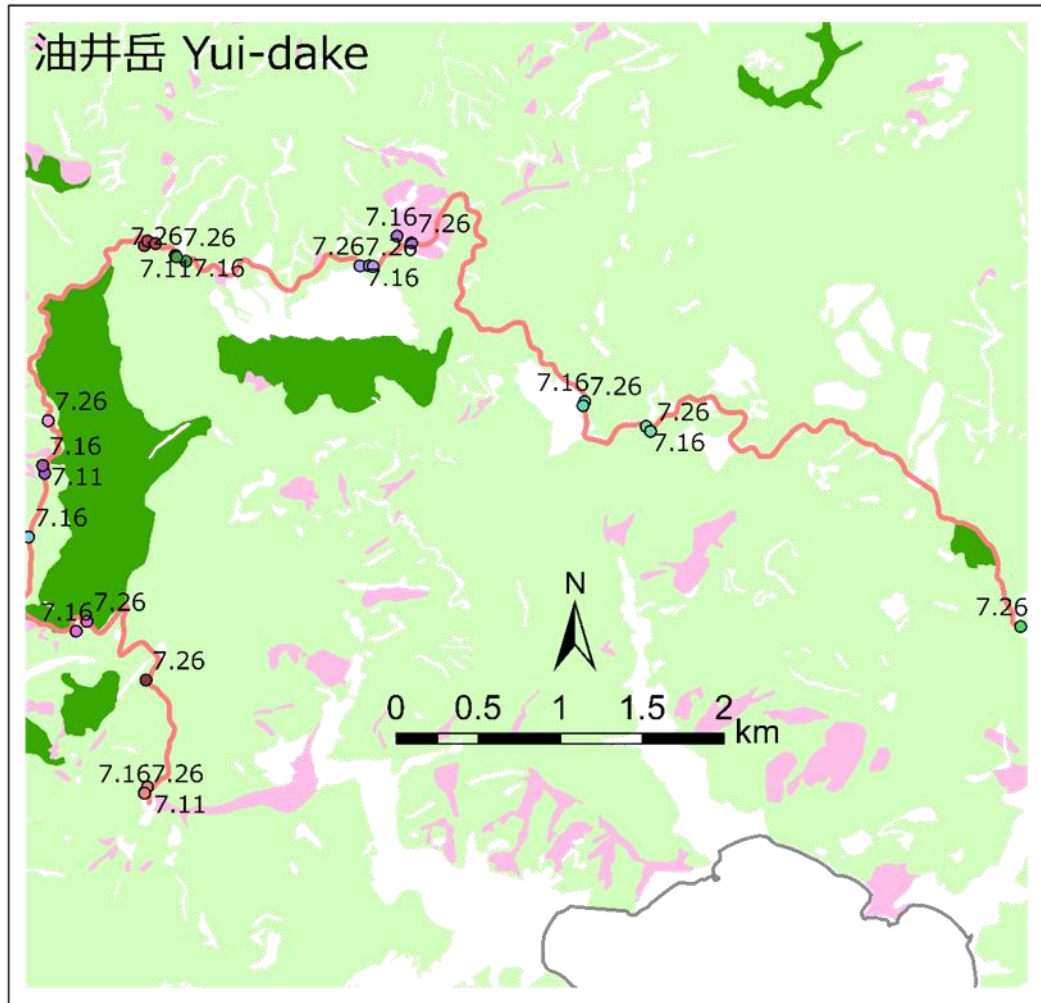


Fig. 2-3. (f) Forest vegetation, census routes and points at which Ryukyu Scops Owl's fledglings were detected on Amami-Oshima Island in 2018 (Yui-dake). The numerals indicate the date when Ryukyu Scops Owl's fledglings were detected.

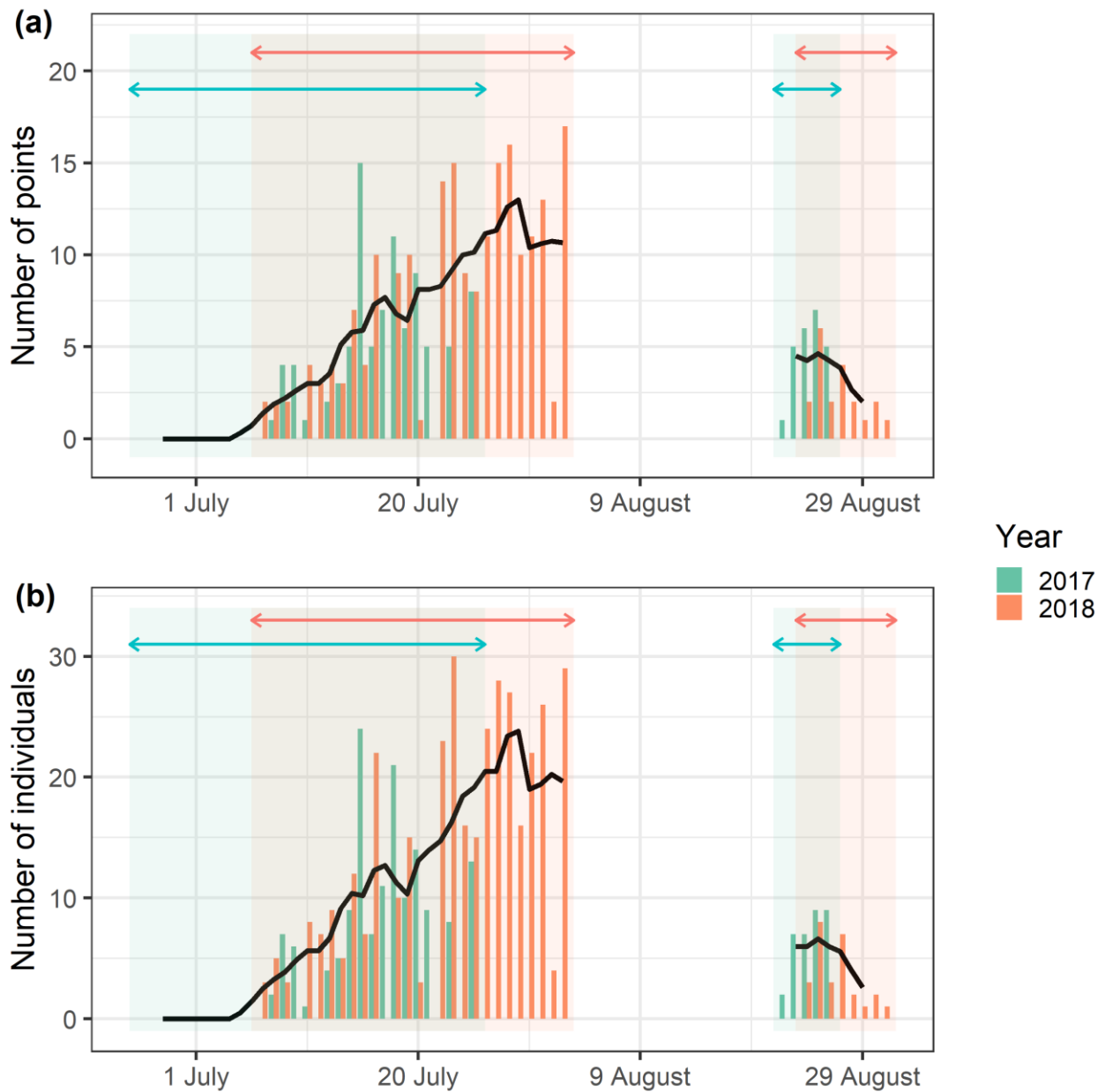


Fig. 2-4. Number of detection points of fledglings (a), and number of detected individuals (b). The black line represents five days moving average. The shaded areas represent the survey periods of each year.

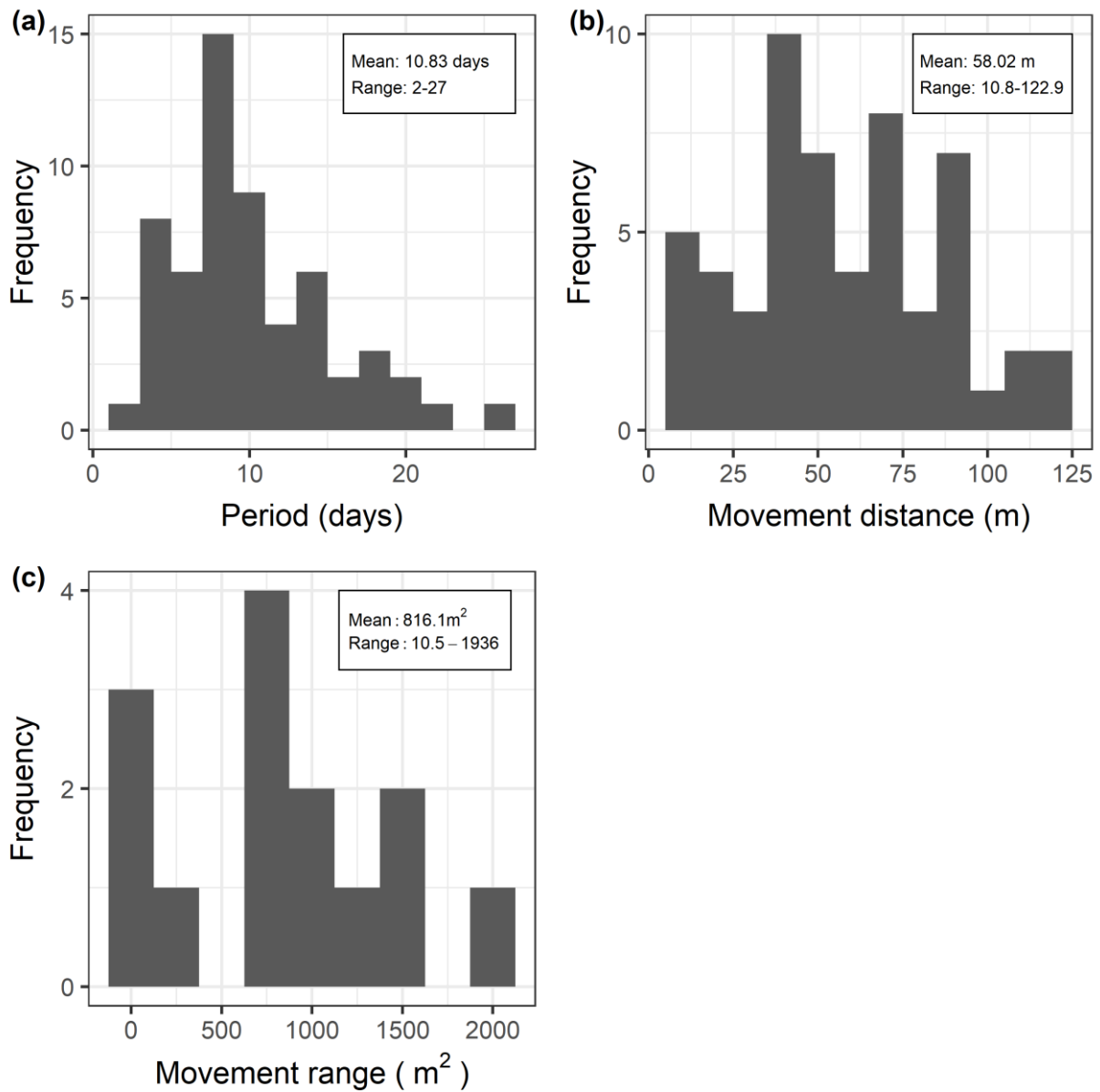


Fig. 2-5. (a): The period of detections of same fledglings at same points. (b): The max movement distance between points where the same fledgling was detected on different days. (c): The movement range of the same fledglings. Only 2018 data was used for analysis.

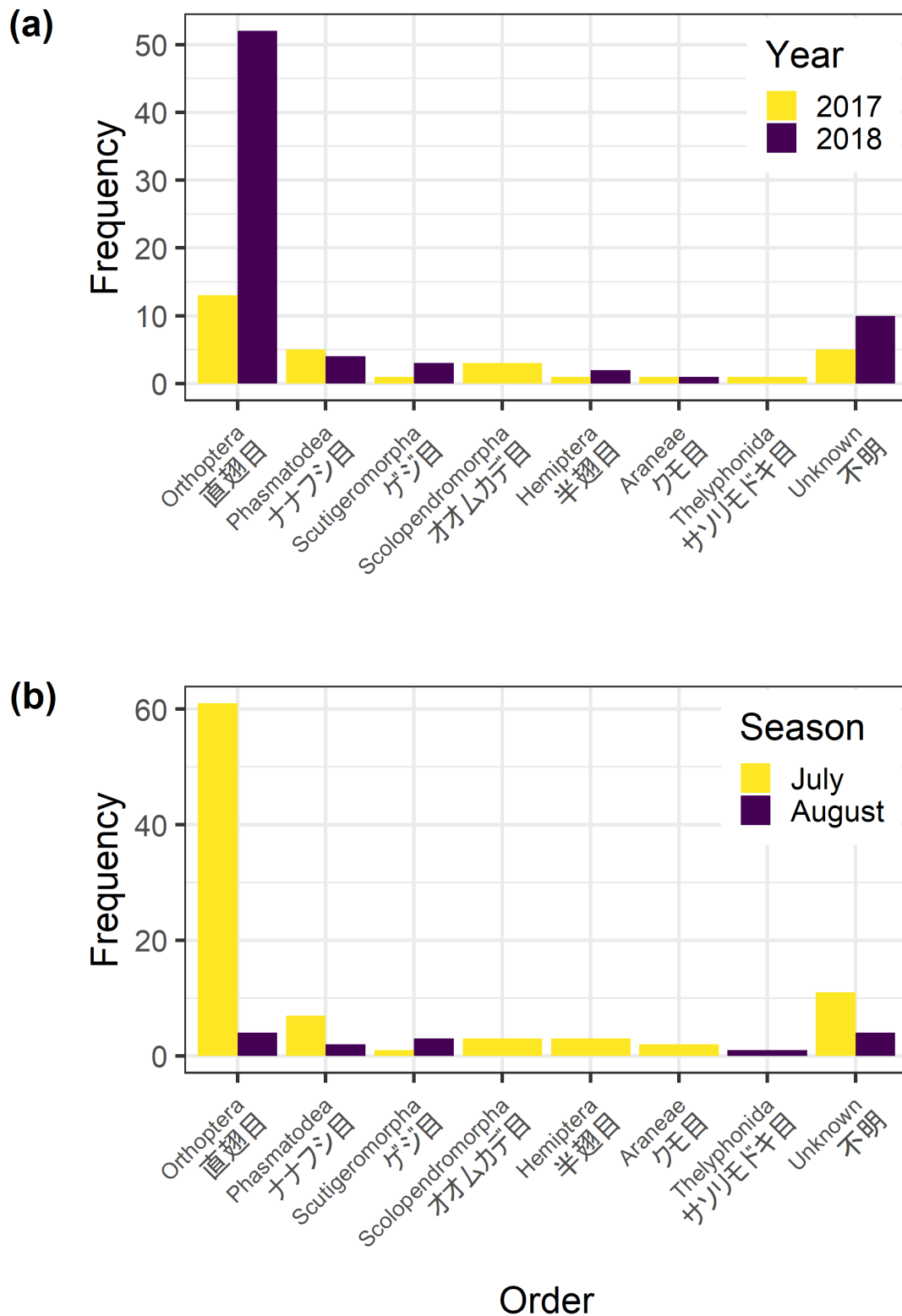


Fig. 2-6. The prey of *O. elegans* on Amami Island presented by (a) survey year, and (b) seasons (July and August).



Fig. 2-7. Representative photographs of prey delivered to fledglings by parents of *O. elegans*.

第 3 章 リュウキュウコノハズクの主要な食物アマミヘリグロツユムシの生息環境と季節性

本章の内容は、学術雑誌に投稿予定であるため、公開を差し控えさせていただきます。5 年以内に公開予定です。

第4章 録音による森林性鳥類モニタリングの有効性の評価

はじめに

生物多様性の保全が国際的にも国内においても重要な社会的目標となり、保全上重要な種や群集の現状を把握するためのモニタリング手法の検討は、保全生態学の重要な研究課題の一つになっている (Balmford et al. 2003 ; Nichols & Williams 2006)。鳥類は種の現状が地球規模でもっともよく把握されている分類群であり、Living Planet Index (Loh et al. 2005 ; Collen et al. 2009) や Wild Bird Indicator (Gregory & Strien 2010) など、鳥類を主とする脊椎動物の個体群指標が、生物多様性の「状態指標」として用いられている (Secretariat of the Convention on Biological Diversity 2014)。これら指標に用いられるデータを含め、鳥類の個体群動態に関するデータの多くは、大規模な鳥類モニタリングによって収集されている。

これまで、鳥類群集や個体群動態を把握するための鳥類モニタリングでは、一般にポイントカウントやルートセンサスが用いられており (Bibby et al. 2000)、第2章の研究でもルートセンサスにより巣立ちビナの調査を行なった。しかし、これらの調査法には (1) 気象条件、調査時間帯、調査者の技量の差異が結果に影響を及ぼすこと (O'Connor & Hicks 1980 ; Cunningham et al. 1999 ; Harms & Dinsmore 2014)、(2) 夜間や危険生物の活動時間帯には調査を行うのが難しいこと (松岡 2004 ; 植田 2008b)、(3) 自然保護区など保全上の理由で立ち入らずに調査が必要な場所、広大な湿原や無人島などアクセスが困難な場所では調査の実施が難しいこと (Bardeli et al. 2010 ; 関 2011)、(4) 調査者の存在自体が鳥類の行動や出現確率に影響を及ぼす可能性があること (Acevedo & Villanueva-Rivera 2006 ; Moroni et al. 2017) などの問題があることが指摘されている。これらの問題を回避する手法の1つとして提案されているのが、録音による鳥類モニタリング (録音モニタリング) である (Haselmayer & Quinn 2000 ; Hobson et al. 2002 ; Shonfield & Bayne 2017)。さらに録音モニタリングには、データの再検証が容易で、将来別の目的の分析や評価に活用できるという利点もある (松岡 2004)。このような音声モニタリングの利点を活用することで、第2章で調査を行なったリュウキュウコノハズクも含め、奄美大島の森林性鳥類の分布や個体群動態を録音モニタリングにより把握できると考えることができる。

鳥類保全のためには、生息密度や個体群動態のモニタリングが必須であり、標準化された調査方法に基づいた効率的でかつ精度の高い個体数推定が必要とされている (Nichols & Williams 2006 ; Campos-Cerqueira & Aide 2016)。これまで、録音モニタリングは種組成の把握に主に用いられており、水鳥の一部で単位時間あたりの鳴き声の回数を用いた個体数推定手法の検討がなされた例があるが (Borker et al. 2014 ; Oppel et al. 2014)、対象と状況に応じた生息密度の推定手法の確立は今後の課題である (Marques et al. 2013)。特にさえずり行動は、季節や時間帯、気象条件などの影響を受けており (Bibby et al. 2000 ; Kissling et al. 2010 ; Penteriani et al. 2010 など)、これらの影響について検討することが重要である。また、音声データの読み込みに時間がかかったり、一度の聞き取りでは十分に聞き取ることができず複数回聞き取ったりすることで、録音データの解析のために実際に録音を行なった時間以上の時間がかかる点が録音モニタリングの欠点とされている (Hutto & Stuzman 2009)。このような欠点は、音声解析ソフトを用いて自動で鳴き声の抽出を行なったり、自動で種の判別を行なったりすることで、克服できる可能性がある (Brandes 2008 ; Katz et al. 2016 ; Priyadarshani et al. 2018)。

本研究では、奄美大島の保全上重要な森林を含む代表的な森林域において、森林性鳥類の種組成、および保全上重要な種の生息密度をモニタリングする手法としての録音モニタリングの有効性を検討した。繁殖期の早朝および夜間にポイントカウント法と録音モニタリングによる鳥類調査を同時に実施し、種組成の比較を行ない、保全上重要な種を含む鳥類相の把握が録音モニタリングで可能かどうか検討した。リュウキュウコノハズク以外の森林性鳥類についても調査することで、録音モニタリングにより把握しやすい種や把握しにくい種を明らかにすることで、録音モニタリングの利点と欠点について検討した。また、アカヒゲ *Larvivera komadori* とリュウキュウコノハズク *Otus elegans* については単位時間あたりのさえずり回数とポイントカウント法で計数された個体数を比較することで、さえずり回数による個体数推定の可能性を検討した。リュウキュウコノハズクについては、音声解析ソフトを用いてさえずり回数を自動計測することを試みた。調査時間帯や風速など、鳥類の鳴き声活動に影響をおよぼしうる要因の効果を分析し、効率的で適切な録音モニタリングの手法について、検討をした。

方法

本調査は、分断化の進んだ北部の森林2か所（笠利、龍郷）、および連続性が高く人為の影響が比較的小さい中南部の森林3か所（金作原国有林、湯湾岳周辺、油井岳周辺）の合計5か所で実施した（Table 4-1）。調査は、鳥類の繁殖期（2015年4月22日～5月6日）において、雨天を除き、風速3.5m以下の日の、日の出前後（5時45分頃）と、リュウキュウコノハズクなどの夜行性の鳥類が活動する日没後（18時55分頃）に実施した（Table 4-1）。

ポイントカウント法

朝の調査は、原生的な森林が比較的多く残されており、森林性鳥類の多様性が高いことが予想された中南部の3か所の森林域でおこなった。各調査地の林道上に1kmの調査ルートを決め、ルートの始点・中点・終点に調査ポイントを設けた。調査ルートを往復して調査を行い、始点・中点・終点のそれぞれのポイントで、1回10分間のポイントカウントを2回ずつ合計6回実施した。日の出30分前から1時間半後までのおよそ2時間の間に調査を実施し、それぞれのポイントでの調査の間隔は5分以上空けるようにした。1日あたり6回の調査を10日間、合計60回の調査を行った。

夜の調査はリュウキュウコノハズクの個体数推定にも資するように、奄美大島の代表的な森林域を広く含んだ5か所の森林域で、林道上に調査ルートを決め、それぞれ5～7の調査ポイントを500m以上離して設け、各ポイントで10分間の調査を1回ずつ、日没後から日没3時間後までの3時間の間に、合計55回行った。

朝・夜いずれの調査においても、記録範囲は特に設けず、10分間ごとに耳で聞こえる限り、目で見える限りのすべての鳥を記録した。記録項目は、確認種、個体の確認方法、個体までの推定距離とした。確認方法は個体ごとに「目視」、「鳴き声」、「目視と鳴き声」のいずれで確認されたのかを記録し、個体までの水平方向の推定距離を「半径50m圏内」、「半径50m圏外」の2段階で記録した。また、朝の調査ではアカヒゲの個体数を、夜の調査ではリュウキュウコノハズクの個体数を計数し、記録した。アカヒゲでは調査ポイントから半径50m以内において、リュウキュウコノハズクでは半径100m以内において、10分間に確認された雄の推定個体数を「計測数」として記録した。夜の調査は朝の調査と比べて、静かなので聞き取りが容易であり、アカヒゲと比較してリュウキュウコノハズクの方が遠くの鳴き声を聞き取ることが可能であることから、異なる半径を用いた。推定個体数は、主に同時に鳴いている個体の数から個体

数を推定した。鳴き声に基づいて鳴いている地点までの距離および方角から個体の位置を推定し、個体の位置、鳴くタイミング、声の特徴によって、明らかに別個体とみなせる個体の数を計測数として記録した。これらの2種は、鳴き声が明瞭で数えやすく、なわばりを形成する種であり (Severinghaus 2000 ; 関 2009)、ポイントカウント法での個体数計測の信頼性が高いことが期待される。

録音モニタリング

ポイントカウント法の調査時に、調査者から 2~3m 程度離れた岩の上や車の上に録音機を置き、全指向性のマイクで周囲の音を連続的に 10 分間録音した。録音にはリニア PCM レコーダー (SONY PCM-M10) を用い、マイク部に風防をつけ、録音機全体を防水のためポリエチレン製の袋に入れた。録音は LPCM 44.1kHz/16bit で行なった。

録音データの聞き取りは研究室において、ポイントカウント法を実施した本論文の著者が行なった。ポイントカウント法の経験が録音の聞き取りに与える影響をできる限り低減するため、現地調査から 5 か月程度経過した後に、録音ファイルを、乱数表を用いてランダムな順に聞き取り、録音ファイルの録音場所と日時がわからないようにした。聞き取りは基本的に一度のみ行ない、複数種が同時に鳴いていたリ、鳴き声が小さかったりして、一度聞いただけで種の同定が困難な録音部分は繰り返して聞き取り、種の同定を行なった。録音データを聞き取り、鳴き声が確認できた鳥種をそれぞれの調査ごとに記録した。朝のデータでアカヒゲの「ヒーヒヨヒヨヒヨ」というさえずりを、夜のデータでリュウキュウコノハズクの「コホッ」というさえずりを、それぞれ 1 回として計数し、録音から個体数指標となりうるデータが得られるかどうか検討した。リュウキュウコノハズクについては、ソフトウェアによるさえずり回数の自動計測を行なった。Audacity 2.0.5 (<http://www.audacityteam.org/home/>、2017 年 8 月 21 日確認) を用いてステレオからモノラルに変換したファイルを、音声解析ソフト RAVEN Pro 1.5 (Bioacoustics Research Program 2013) の「Detection」ツールを用い、Table 4-2 に示した設定で計測させた。

録音モニタリングとポイントカウント法の比較

朝のデータは合計 60 回の調査のうち、調査中に降雨に見舞われた 3 回を除いた 57 回の調査を、夜のデータは 55 回の調査すべてを解析の対象とした。朝・夜それぞれのデータを用いて、ポイントカウント

法と録音モニタリングの2つの手法で得られた種組成を比較した。種数については、Wilcoxonの符号化順位検定を用いて、ポイントカウント法により確認された種数と録音モニタリングにより得られた種数を比較した。両手法で得られた種組成の一致の程度は、類似度を表すSørensen indexによって評価した。Sørensen indexは $2C / (2C + P + S)$ によって算出される。ここでCは両手法で共通に確認された種数、Pはポイントカウント法でのみ確認された種数、Sは録音モニタリングでのみ確認された種数である。奄美大島の森林域に生息する保全上重要な種（絶滅危惧種や固有種）が、記録された鳥類種に含まれているか検討した。奄美大島の森林で繁殖する鳥類種のうち、IUCNレッドリスト（IUCN「The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2019-2.」、<http://www.iucnredlist.org>、2019年10月22日確認）、もしくは環境省レッドリスト（環境省「環境省レッドリスト 2019」、<https://www.env.go.jp/nature/kisho/hozen/redlist/index.html>、2019年10月22日確認）にて準絶滅危惧（Near Threatened）以上のランクに指定されている種および亜種（ルリカケス *Garrulus lidthi*、アマミヤマシギ *Scolopax mira*、アカヒゲ、リュウキュウコノハズク、ズアカアオバト *Treron formosae*、カラスバト *Treron formosae*、オーストンオオアカゲラ *Dendrocopos leucotos owstoni*、オオトラツグミ *Zoothera dauma major*）、および南西諸島のみが生息し、本州のキビタキとは遺伝的に別種であることが示唆されている（Saitoh et al. 2015）リュウキュウキビタキ *Ficedula narcissina owstoni* の9種を対象とした。録音モニタリングもしくはポイントカウント法で記録しにくい種がいるのかどうかを検討するため、朝・夜いずれかの調査で5回以上記録された種について、種ごとに総確認回数のうちポイントカウント法のみ、あるいは録音モニタリングのみでしか確認できなかった回数の割合を算出した。

録音モニタリングの聞き取りによって得られたアカヒゲとリュウキュウコノハズクのさえずり回数もしくは、音声解析ソフトによって自動計測されたリュウキュウコノハズクのさえずり回数と、ポイントカウント法によって得られた計測数の関係を検討した。録音モニタリングによって得られるさえずり回数は、調査時間帯や調査の際の気温や風速などの気象条件の影響を受けて変動すると考えられる。これらの要因の影響を二項混合モデルにより検討し、さえずり回数とポイントカウント法で計測された個体数の関係を評価した。本研究では、N-mixture model（Royle 2004；Kéry et al. 2005）を用いて解析を行なった。このモデルは、時空間的に繰り返しサンプリングされた生物のアバundanceデータを用いて、発見率を考慮して個体数を推定するモデルである。調査地点*i*における真の個体数（ここではさえずり回数） N_i

を推定する。このとき、各地点 i における各調査 j で観測される個体数（さえずり回数） Y_{ij} は発見率 p_{ij} を伴って観測される。

$$N_i \sim \text{Poisson}(\lambda) \text{ for } i = 1, 2, \dots, M$$

$$Y_{ij} | N_i \sim \text{Binomial}(N_i, p_{ij}) \text{ for } j = 1, 2, \dots, J_i$$

発見率 p_{ij} には、説明変数を導入し、以下の式で表すことで、発見率に影響する要因を評価することができる。

$$\text{logit}(p_{ij}) = \mathbf{v}_{ij} \top \boldsymbol{\alpha}$$

このとき、ベクトル \mathbf{v} は各調査地点における各調査レベルでの環境変数である。解析には、発見確率と生息確率を推定する際に最尤法を用いて解析を行なう R のパッケージ `unmarked` (Fiske & Chandler 2011) を用いた。

ここでは、発見率に影響する要因として、日の出もしくは日没からの経過時間、経過時間の 2 乗、調査日、調査時の風速を含めた。風速は気象庁の気象統計情報 (<http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php>、2017 年 8 月 21 日確認) を参照し、毎時 0 分に計測されている風速のうち、調査時間帯（朝は 5:00~7:00、夜は 19:00~22:00）に計測されたものを平均して用いた。

各録音データで記録されたアカヒゲとリュウキュウコノハズクのさえずり回数、および N-mixture model により推定されたさえずり回数と、ポイントカウント法で記録された計測数の関係を検討するため、さえずり回数もしくは推定さえずり回数を説明変数、計測数を応答変数として回帰分析を行なった。全ての解析には R3.6.1 (R Core Team 2019) を用いた。

結果

種組成の比較と保全上重要な種の把握

全調査で 22 種の鳥類が記録された。ポイントカウント法と録音モニタリングの平均確認種数および総確認種数を時間帯ごと、場所ごとに Table 4-3 に示した。朝・夜の別を問わず、いずれの場所でも調査回あたりの録音モニタリングによる確認種数は、ポイントカウント法による確認種数と概ね一致しており、5%水準で有意差は認められなかった（朝； $V=288.5, p=0.34$ 、夜； $V=64.5, p=0.66$ ）。両手法から得られた種

組成の類似度 (Sørensen index) は 0.92 ± 0.01 (朝)、 0.92 ± 0.02 (夜) であった (Table 4-4)。録音モニタリングでもポイントカウント法と同様、奄美大島の森林域に生息する保全上重要な鳥類 9 種すべてを確認できた。

朝の調査において、総確認回数に対してポイントカウント法のみで確認された回数の割合は、コゲラ *Dendrocopos kizuki* (41.7%)、ヤマガラ *Parus varius* (32.5%)、オオトラツグミ (14.3%)、およびルリカケス (13.3%) で高く、その他の種では 10% 未満であった (Table 4-5)。コゲラとヤマガラはポイントカウント法では 50m 圏内で記録されていたにも関わらず、録音モニタリングで確認できなかったケースが大半を占めた (Table 4-6)。オオトラツグミとルリカケスでは、ポイントカウント法で 50m 圏外でのみ記録されている場合には、録音モニタリングで確認できなかった (Table 4-6)。なお、ポイントカウント法での確認方法はヤマガラの 1 例を除いて、「鳴き声」もしくは「鳴き声と目視」であった (Table 4-7)。

さえずり回数と計測数の関係

録音データの聞き取りにより、リュウキュウコノハズクでは 10 分あたり 0~568 回のさえずりが、アカヒゲでは 0~171 回のさえずりが記録され、音声解析ソフト Raven Pro を用いた自動解析により、リュウキュウコノハズクでは 10 分あたり 0~318 回のさえずりが記録された。自動計測したさえずり回数と聞き取ったさえずり回数の間には、有意な正の相関が認められた (Fig. 4-1、Spearman の順位相関係数=0.87、 $p < 0.01$)。聞き取りに対する自動計測でのさえずり回数の割合は、 $47.3 \pm 3.9\%$ であった。

調査時間帯と気象条件が発見率に与える影響を評価した N-mixture model のうち、モデル選択により選択された ΔAIC が 2 未満のモデルを Table 4-8 に示した。調査時間、調査時間帯の 2 乗は、聞き取りによるリュウキュウコノハズクのさえずり回数に対する調査時間の効果を除き、いずれのさえずり回数においても有意な負の効果をもっており、アカヒゲでは日の出から 30 分前後に発見率が高くなっており、リュウキュウコノハズクでは日没から 1 時間~1 時間半後に発見率が高くなっていった (Fig. 4-2)。調査日はリュウキュウコノハズクのさえずり回数には有意な負の効果をも、アカヒゲのさえずり回数には有意な正の効果をもっていた (Fig. 4-2)。風速は聞き取りもしくは自動計測されたリュウキュウコノハズクのさえずり回数に対して負の効果をもっていた (Fig. 4-2)。

また、リュウキュウコノハズクとアカヒゲのさえずり回数、および N-mixture model により推定された

さえざり回数は、ポイントカウント法による計測数に対して、有意な正の効果を示していた (Fig. 4-3)。いずれの種においても、推定されたさえざり回数を説明変数として用いた際に、さえざり回数をそのまま説明変数とするモデルよりも R^2 値が高い値を示していた。

考察

種組成の比較と保全上重要な種の把握

本研究では、奄美大島の亜熱帯照葉樹林において、録音モニタリングとポイントカウント法で確認された種数の間に有意な差は認められず (Table 4-3)、種組成の類似度 (朝: 0.92 ± 0.01 、夜: 0.92 ± 0.02) も高く (Table 4-4)、両手法でほぼ同様の種組成を記録できることが示された。既往研究では、鳥類の多様性の高い熱帯地域 (Haselmayer & Quinn 2000 ; Hobson et al. 2002 ; Celis-Murillo et al. 2012) や亜寒帯地域 (Venier et al. 2012)、温帯地域 (Klingbeil & Willig 2015) において、朝の調査では森林植生タイプに関わらず録音モニタリングとポイントカウント法で同等の種組成が把握できることが報告されている (Darras et al. 2018)。本研究により、奄美大島の湿潤な亜熱帯照葉樹林において、朝のみならず夜の調査でも、録音モニタリングによってポイントカウント法と同様の種組成を把握できることが明らかとなった。録音モニタリングは、現地で作業する人員が限られていても、使用する機器の台数に応じて多くの地点で、同一の気象条件のもと、同時に多くの録音データを取得することができるという利点があり (Celis-Murillo et al. 2009 ; Alquezar & Machado 2015)、奄美大島の亜熱帯照葉樹林に生息する森林性鳥類のモニタリングに活用できると考えられる。

ポイントカウント法において目視のみで確認されたのは1種で1回のみであり (Table 4-7)、録音モニタリングで記録できなかった割合も少なかった (Table 4-5) ことから、奄美大島の森林域の鳥類の多くは、録音モニタリングを用いて、ポイントカウント法と同様に把握しうると考えられる。しかし、既往研究において録音モニタリングで把握しにくい種が知られており (Klingbeil & Willig 2015 ; Sedláček et al. 2015)、本研究でもポイントカウント法で確認されているのに録音モニタリングで確認できない場合があった。その原因として、(1) 個体との距離、(2) その種がもつ鳴き声の音量、(3) 他種との鳴き声の類似、が考えられた。オオトラツグミヤルリカケスが(1)に該当し、遠く(50m圏外)で鳴いた個体の一部は

録音モニタリングでは把握できなかった (Table 4-6)。コゲラは (2) に相当し、鳴き声が小さいため、調査ポイント近く (50m 圏内) で確認されていても、録音モニタリングでは記録されていなかった (Table 4-6)。ヤマガラは (3) に相当し、シジュウカラ *Parus minor* と鳴き声が似ており、録音モニタリングでは十分に判断できなかった。また、ヤマガラに特徴的な「ニーニー」という地鳴きを録音モニタリングで十分に記録できず、録音モニタリングでのヤマガラの記録率が低くなったと考えられる。このように、鳴き声の特性により録音モニタリングでの把握が難しい場合も存在するため、そのような場合には、別途調査員によるセンサス調査が必要となることもあるだろう (松岡 2004 ; Hutto & Stutzman 2009)。

さえずり回数に基づく個体数指標データの取得

島でコロニー繁殖する海鳥についての既往研究において、録音データから確認できる鳴き声の回数が、コロニーにおける営巣数と有意な正の相関を示すことが報告されている (Borker et al. 2014 ; Oppel et al. 2014)。本研究では2種の森林性鳥類 (アカヒゲとリュウキュウコノハズク) に関して、さえずり回数がポイントカウント法による計測数に対して有意な正の効果を示し、録音データから取得されるさえずり回数を個体数指標として用いることができる可能性が示唆された (Fig. 4-3)。N-mixture model を用いて、調査時間帯、調査日、風速がさえずり回数の発見率に与える影響を評価することができた。一般的な鳥類種では、日の出前後にさえずり活動が活発になる傾向が報告されており (Bibby et al. 2000 ; Harms & Dinsmore 2014 ; Thompson et al. 2017)、本研究でもアカヒゲは日の出から 30 分前後で発見率が高く (Fig. 4-2)、既存研究と同様の傾向を示していた。フクロウ類などの夜行性鳥類においても日没後数時間において行動が活発になることが報告されており (植田 2008b ; Kissling et al. 2010)、本研究でも同様に日没後 1 時間から 1 時間半後にリュウキュウコノハズクの発見率が高くなっていた。

調査時間帯に加えて、調査時期や気象条件、特に風の影響で鳥類の活動量が変化することが報告されている (Kissling et al. 2010 ; Digby et al. 2014 ; Zuberogoitia et al. 2019)。調査時期は、リュウキュウコノハズクのさえずり回数の発見率には負の効果、アカヒゲの発見率に正の効果を持っていた (Fig. 4.2)。リュウキュウコノハズクは本研究の第 2 章より、5 月上旬から 6 月にかけて抱卵を行なうと考えられ、抱卵期にはいるためさえずりの回数が減少したと考えられる。アカヒゲはリュウキュウコノハズクよりも遅い 5 月から 7 月にかけて抱卵を行なうとされており (植田ほか 2007 ; 関 2009)、本調査を行なった 4 月下旬

から5月上旬は求愛やつがい形成のあたり、季節の進行とともにさえずり回数が増加した可能性がある。風速はリュウキュウコノハズクのさえずり回数の発見率に対しても有意な負の効果が認められ、特に自動抽出されたさえずり回数の発見率に対する影響の方が顕著であった。風の強い日には、リュウキュウコノハズクのさえずりの活動量が低下し、さらに風の音の影響で自動抽出も、より困難になると考えられる。このように調査時の気象条件によって生物の活動量は変化するため、それらの影響を考慮した調査手法、もしくはモデリング手法を検討していくことが重要であると考えられる。

以上の結果から、録音モニタリングを用いてリュウキュウコノハズクを調査する際には、産卵よりも早い時期の風の弱い日の、日没後1時間から1時間半後に調査を行なうのがよいことが示された。一方で、推定されたさえずり回数を説明変数、ポイントカウント法で計測された個体数を応答変数とした回帰分析から得られた R^2 値は、0.37~0.57とあまり高い値ではなく、調査時間帯等の要因を考慮してもさえずり回数のばらつきは大きかった。この要因としては、ポイントカウント法による計測数のばらつきと、本研究では考慮できていない要因によるさえずり回数のばらつきがあげられる。ポイントカウント法による計測数もさえずり回数と同様に調査時間や気象条件等の影響を受けていると考えられる。このほかにも、録音地点ごとの生息密度の違い、録音地点周辺の個体の繁殖ステージの違いがさえずり活動に影響していることが考えられる (Martínez & Zuberogoitia 2003 ; Laiolo & Tella 2008 ; Mennill & Odom 2010 ; Pillay et al. 2019)。録音地点ごとにリュウキュウコノハズクやアカヒゲの生息密度が異なっており、そのことがさえずりの頻度を変化させている可能性がある。スズメ目のミズイロアメリカムシクイ *Setophaga cerulea* やフクロウ目のワシミミズク *Bubo bubo* などでは、つがい形成の前後、抱卵期、育雛期などの異なる繁殖のステージによって、さえずりの頻度が変わることが報告されている (Martínez & Zuberogoitia 2003 ; McDonald & Islam 2019)。録音地点や録音時期の違いにより、それぞれの録音地点の集音範囲内に生息している個体の繁殖のステージが異なっており、さえずりの頻度も異なっていた可能性が考えられる。また他種の存在もさえずり活動に影響することが報告されており (Crozier et al. 2006)、そのことも原因の一つとして考えられる。

本研究では、個体識別はせず、さえずり回数を計測したが、鳴き声の個体識別に基づいて個体数推定を行なう方法や (Gilbert et al. 2002 ; Delport et al. 2002)、マイクロフォンアレイなどの複数のマイクを用いて録音を行なうことで鳴いている個体の位置を特定することで個体数を推定する方法 (Mennill et al.

2012 ; Frommolt & Tauchert 2014) なども提案されており、今後、調査目的に応じて利用することも必要となるだろう。奄美大島の保全上重要な鳥類であるリュウキュウコノハズクやアカヒゲは、さえずりが明確で、よくさえずる種であるため、録音モニタリングでのモニタリングが適しているといえる。しかし、ルリカケスなど明確なさえずりをもたない種の録音による個体数モニタリング手法については今後の検討が必要である。

本研究において、音声解析ソフトを用いることで、聞き取りをすることなく、半分程度の労力（時間）でリュウキュウコノハズクのさえずり回数を測定できることが明らかになった。一方で、今回適用した方法で自動計測できたのは、聞き取りによるさえずり回数の半分程度であり、特に調査地点から遠くで鳴いているとき、および複数個体が同時に鳴いているときには十分な検出ができなかった。今後は、音声解析ソフトを用いた録音データの解析技術の改良も必要だろう (Brandes 2008 ; Priyadarshani et al. 2018)。

奄美大島の森林性鳥類の保全に向けて

保全上重要な鳥類の生息密度や個体数の把握には、継続的かつ広域的なモニタリングが必須である。現在、日本で実施されている鳥類モニタリングの多くはボランティアによって実施されており、調査員の確保や調査の質の向上が大きな課題である (植田 2008a)。奄美大島に生息し、「種の保存法」により国内希少野生動植物種に指定されているアマミヤマシギやオオトラツグミの「保護増殖事業実施計画」においても、標準化された手法によるモニタリングと個体数推定手法の確立が課題にあげられている (環境省那覇自然環境事務所 2014a, b)。録音モニタリングは、限られた調査員によって広域的、長期的に均質なデータを取得することが可能であり (Celis-Murillo et al. 2009 ; Alquezar & Machado 2015)、効率的で精度の高いモニタリング手法として、今後の活用が期待される。

本研究では、奄美大島の森林域に生息する保全上重要な 9 種類の鳥類は、録音モニタリングによりポイントカウント法と同様に確認することができた。オオトラツグミについては、これまでも毎年繁殖期に奄美大島で一斉に行なわれる調査において、地形特性やハブ *Protobothrops flavoviridis* の影響などによりアクセスが困難な場所での調査に補助的に録音機が利用されてきた (Mizuta et al. 2017 ; NPO 法人奄美野鳥の会 「2018 年 オオトラツグミ 一斉調査 結果報告」、<http://www.synapse.ne.jp/~lidthi/aoc/news/ootorahoukoku18.html>、2019 年 12 月 11 日確認)。森林性鳥類をは

はじめとする生物の種組成や個体群動態についてのより精度の高い現状把握は、生物多様性保全を目的の一つとした新たな国立公園における保全計画の立案を含む順応的管理に欠かせない。録音モニタリングは、現地調査の労力をそれほどかけずに多地点で同時にデータを取得できるモニタリング手法として、森林性鳥類の保全に向けた分布や個体群動態の評価に活用が可能であると考えられる。

Tables

Table 4-1. Survey sites, the latitude and longitude of survey sites in Amami-Oshima Island and the number of survey days.

調査場所 Survey Sites	緯度経度 Longitude and Latitude	朝 Morning		夜 Night	
		調査日数 Number of survey days	合計調査回数 Total of surveys	調査日数 Number of survey days	合計調査回数 Total of surveys
金作原 Kinsakubaru	北緯28.320°～28.356° 東経129.439°～129.464°	6 days	36 times (35 times)	2 days	10 times
湯湾岳 Mt. Yuwandake	北緯28.287°～28.306° 東経129.307°～129.334°	2 days	12 times (10 times)	2 days	14 times
油井岳 Mt. Yuidake	北緯28.184°～28.207° 東経129.304°～129.313°	2 days	12 times	2 days	12 times
龍郷 Tatsugo	北緯28.397°～28.456° 東経129.557°～129.595°			1 day	7 times
笠利 Kasari	北緯28.482°～28.506° 東経129.679°～129.686°			2 days	12 times
	1地点あたり1日あたりの調査量 Survey effort per site per day		3points×2times		5-7points
	合計調査回数 total of surveys (解析対象調査回数 analyzed surveys)		60 times (57 times)		55 times

ポイントカウントと録音を同時に行った。

Point counts and sound recording were conducted at the same time.

Table 4-2. The setting of the sound analysis software (Raven Pro 1.5) in counting the number of *Otus elegans*'s songs automatically.

Band Limited Energy Detector		
Target	Minimum Frequency	800 Hz
	Maximum Frequency	900 Hz
	Minimum Duration	0.17406 s
	Maximum Duration	0.95732 s
	Minimum Separation	0.17406 s
Noise	Minimum Occupancy	60% (Return Occupancy)
	SNR Threshold	10.0 dB (Above)
	Block size	2.00168 s
	Hop size	0.52218 s
	Percentile	20.0

Table 4-3. The total number and the mean number of detected bird species by point counts or sound recording in the morning and night at five study areas.

種数 number of detected species	朝 Morning						夜 Night					
	ポイントカウント Point counts			録音法 Sound Recording			ポイントカウント Point counts			録音法 Sound Recording		
	平均確認種数 ±SE Mean±SE	総確認種数 total	ウィルコクソンの 符号化順位検定 Wilcoxon signed rank test	平均確認種数 ±SE Mean±SE	総確認種数 total		平均確認種数 ±SE Mean±SE	総確認種数 total	ウィルコクソンの 符号化順位検定 Wilcoxon signed rank test	平均確認種数 ±SE Mean±SE	総確認種数 total	
金作原 Kinsakubaru	9.43±0.43	22	V=84, p=0.16	9.11±0.39	22	V=84, p=0.16	2.45±0.37	7	V=1.5, p=1	2.45±0.34	7	V=1.5, p=1
湯湾岳 Mt. Yuwandake	10.1±0.35	17	V=13, p=1	10.1±0.35	17	V=13, p=1	2.21±0.33	9	V=9, p=1	2.29±0.34	9	V=9, p=1
油井岳 Mt. Yuidake	10.00±0.37	17	V=20.5, p=0.83	10.17±0.44	17	V=20.5, p=0.83	2.73±0.24	6	V=5.5, p=0.41	2.36±0.24	6	V=5.5, p=0.41
龍郷 Tatsugo	-	-	-	-	-	-	2.57±0.30	5	V=2, p=1	2.43±0.30	4	V=2, p=1
笠利 Kasari	-	-	-	-	-	-	1.33±0.31	6	V=1, p=1	1.42±0.36	6	V=1, p=1
全地点 all sites	9.67±0.28	22	V=288.5, p=0.34	9.51±0.27	22	V=288.5, p=0.34	2.22±0.16	12	V=64.5, p=0.66	2.16±0.15	11	V=64.5, p=0.66

Table 4-4. Similarity of forest bird species composition (Sørensen index) between sound recording and point counts.

種組成の類似度 Sørensen index	朝 Morning		夜 Night	
	平均値±SE Mean±SE	レンジ Range	平均値±SE Mean±SE	レンジ Range
金作原 Kinsakubaru	0.92±0.01	0.67 - 1.00	0.97±0.02	0.80-1.00
湯湾岳 Mt. Yuwandake	0.93±0.01	0.80 - 1.00	0.89±0.04	0.67-1.00
油井岳 Mt. Yuidake	0.92±0.01	0.89 - 1.00	0.86±0.04	0.67-1.00
龍郷 Tatsugo	-	-	0.91±0.04	0.80-1.00
笠利 Kasari	-	-	0.98±0.02	0.86-1.00
全地点 all sites	0.92±0.01	0.67 - 1.00	0.92±0.02	0.67-1.00

Table 4-5. The total number of detections, and the number of detections only by point counts or by sound recordings. Species that were detected 5 or more than 5 times at morning or night are shown. An asterisk indicates the important species for conservation, which is endangered (listed NT, VU, EN or CR in the IUCN Redlist or Japanese Ministry of the Environment Red List) or endemic sub-species to Nansei Islands.

種名 Japanese name	学名 Scientific name	朝 Morning			夜 Night		
		総確認回数 number of detections (total surveys=57)	ポイントカウン トのみで確認 された回数 detections only by point counts	録音のみで確認 された回数 detections only by sound recording	総確認回数 number of detections (total surveys=57)	ポイントカウン トのみで確認 された回数 detections only by point counts	録音のみで確認 された回数 detections only by sound recording
コゲラ	<i>Dendrocopos kizuki</i>	12	5 (41.7%)	1 (8.3%)	-		
ヤマガラ	<i>Sittiparus varius</i>	40	13 (32.5%)	2 (5%)	-		
オオトラツグミ*	<i>Zoothera dauma major</i> *	35	5 (14.3%)	4 (11.4%)	4	0 (0%)	0 (0%)
ルリカケス*	<i>Garrulus lidthi</i> *	45	6 (13.3%)	0 (0%)	2	0 (0%)	0 (0%)
ズアカアオバト*	<i>Treron formosae</i> *	39	3 (7.7%)	2 (5.1%)	-		
リュウキュウキビタキ*	<i>Ficedula narcissina owstoni</i> *	26	2 (7.7%)	2 (7.7%)	1	0 (0%)	0 (0%)
サンショウクイ	<i>Pericrocotus divaricatus</i>	30	2 (6.7%)	3 (10%)	-		
ヒヨドリ	<i>Hypsipetes amaurotis</i>	41	2 (4.9%)	6 (14.6%)	-		
オーストンオオカゲラ*	<i>Dendrocopos leucotos owstoni</i> *	34	2 (5.9%)	5 (14.7%)	1	0 (0%)	0 (0%)
アカショウビン	<i>Halcyon coromanda</i>	17	1 (5.9%)	1 (5.9%)	-		
カラスバト*	<i>Columba janthina</i> *	36	2 (5.6%)	0 (0%)	1	1 (100%)	0 (0%)
リュウキュウコノハズク*	<i>Otus elegans</i> *	21	1 (4.8%)	1 (4.8%)	51	0 (0%)	0 (0%)
メジロ	<i>Zosterops japonicus</i>	46	1 (2.2%)	3 (6.5%)	-		
シジュウカラ	<i>Parus minor</i>	52	1 (1.9%)	0 (0%)	2	0 (0%)	0 (0%)
アカヒゲ*	<i>Luscinia komadori</i> *	51	0 (0%)	3 (5.9%)	1	0 (0%)	0 (0%)
ハシブトガラス	<i>Corvus macrorhynchos</i>	46	0 (0%)	3 (6.5%)	5	1 (20.0%)	0 (0%)
アオバズク	<i>Ninox scutulata</i>	9	0 (0%)	2 (22.2%)	34	3 (8.9%)	5 (14.7%)
アマミヤマシギ*	<i>Scolopax mira</i> *	4	0 (0%)	1 (25.0%)	5	1 (20%)	1 (20.0%)

*: 奄美大島に生息する保全上重要な種 (important species for conservation living in Amami Island)

Table 4-6. The number of detections only by morning point counts and the way of detection. Species that were detected 5 or more than 5 times are shown. An asterisk indicates the important species for conservation, which is endangered (listed NT, VU, EN or CR in the IUCN Redlist or Japanese Ministry of the Environment Red List) or endemic sub-species to Nansei Islands.

種名 Japanese name	目視のみで 確認 detections only by visual	鳴き声で確認 (鳴き声と目視で確認された場合を含む) detections by calls (including detections by visual and calls)		ポイントカウン トのみで確認 された回数 detections only by point counts
		50m圏外のみで確認 detections outside 50m	50m圏内で確認 (50m圏内外で確認された場合を含む) detections within 50m (including detections within 50m and outside 50m)	
ヤマガラ	1 (7.7%)	1 (7.7%)	11 (84.6%)	13
ルリカケス*	0 (0%)	4 (66.7%)	2 (33.3%)	6
コゲラ	0 (0%)	0 (0%)	5 (100%)	5
オオトラツグミ*	0 (0%)	4 (80%)	1 (20%)	5
ズアカアオバト*	0 (0%)	3 (100%)	0 (0%)	3
カラスバト*	0 (0%)	2 (100%)	0 (0%)	2
アカショウビン	0 (0%)	2 (100%)	0 (0%)	2
オーストンオオアカゲラ*	0 (0%)	2 (100%)	0 (0%)	2
サンショウクイ	0 (0%)	1 (50%)	1 (50%)	2
ヒヨドリ	0 (0%)	0 (0%)	2 (100%)	2
リュウキュウキビタキ*	0 (0%)	2 (100%)	0 (0%)	2
リュウキュウコノハズク*	0 (0%)	1 (100%)	0 (0%)	1
シジュウカラ	0 (0%)	0 (0%)	1 (100%)	1
メジロ	0 (0%)	0 (0%)	1 (100%)	1
アカヒゲ*	-	-	-	0
アオバズク	-	-	-	0
ハシブトガラス	-	-	-	0

*: 奄美大島に生息する保全上重要な種 (important species for conservation living in Amami Island)

Table 4-7. Frequency of recording of birds by different detection ways in morning point counts. Species that were detected 5 or more than 5 times are shown. An asterisk indicates the important species for conservation, which is endangered (listed NT, VU, EN or CR in the IUCN Redlist or Japanese Ministry of the Environment Red List) or endemic sub-species to Nansei Islands.

種名 Japanese name	鳴き声のみで 確認された回数 auditory detections	鳴き声と目視で 確認された回数 auditory and visual detections	目視のみで 確認された回数 visual detections	総確認回数 number of detections (total surveys=57)
コゲラ	10 (90.9%)	1 (9.1%)	0 (0%)	11
ヤマガラ	33 (86.8%)	4 (10.5%)	1 (2.6%)	38
オオトラツグミ*	29 (93.5%)	2 (6.5%)	0 (0%)	31
ルリカケス*	40 (88.9%)	5 (11.1%)	0 (0%)	45
ズアカアオバト*	37 (100%)	0 (0%)	0 (0%)	37
リュウキュウキビタキ*	24 (100%)	0 (0%)	0 (0%)	24
サンショウクイ	24 (88.9%)	3 (11.1%)	0 (0%)	27
ヒヨドリ	34 (97.1%)	1 (2.9%)	0 (0%)	35
オーストンオオアカゲラ*	25 (86.2%)	4 (13.8%)	0 (0%)	29
アカショウビン	16 (100%)	0 (0%)	0 (0%)	16
カラスバト*	31 (86.1%)	5 (13.9%)	0 (0%)	36
リュウキュウコノハズク*	19 (95.0%)	1 (5.0%)	0 (0%)	20
メジロ	33 (76.7%)	10 (23.3%)	0 (0%)	43
シジュウカラ	42 (80.8%)	10 (19.2%)	0 (0%)	52
アカヒゲ*	48 (100%)	0 (0%)	0 (0%)	48
ハシブトガラス	37 (86.0%)	6 (14.0%)	0 (0%)	43
アオバズク	7 (100%)	0 (0%)	0 (0%)	7

*: 奄美大島に生息する保全上重要な種 (important species for conservation living in Amami Island)

Table 4-8. Results of model selection for the N-mixture models, including models with $\Delta AIC < 2$. The effect of survey time, survey date and wind speed on the detection probability of songs of the Ryukyu Scops Owl and Ryukyu Robin.

		Rank	Coefficient				AIC	ΔAIC
			Time (minutes)	Time ²	Date	Wind speed (m/s)		
リュウキュウコノハズク (聞き取り)	<i>O. elegans</i> (Listening)	1		-0.145	-0.181	-0.276	7113.3	0.00
	<i>O. elegans</i> (Listening)	2	-0.010	-0.143	-0.181	-0.277	7114.9	1.55
リュウキュウコノハズク (音声解析ソフト)	<i>O. elegans</i> (Sound analysis software)	1	-0.065	-0.209	-0.147	-0.330	4447.8	0.00
アカヒゲ (聞き取り)	<i>L. komadori</i> (Listening)	1	-0.092	-0.392	0.257	-0.076	2210.0	0.00

Figures

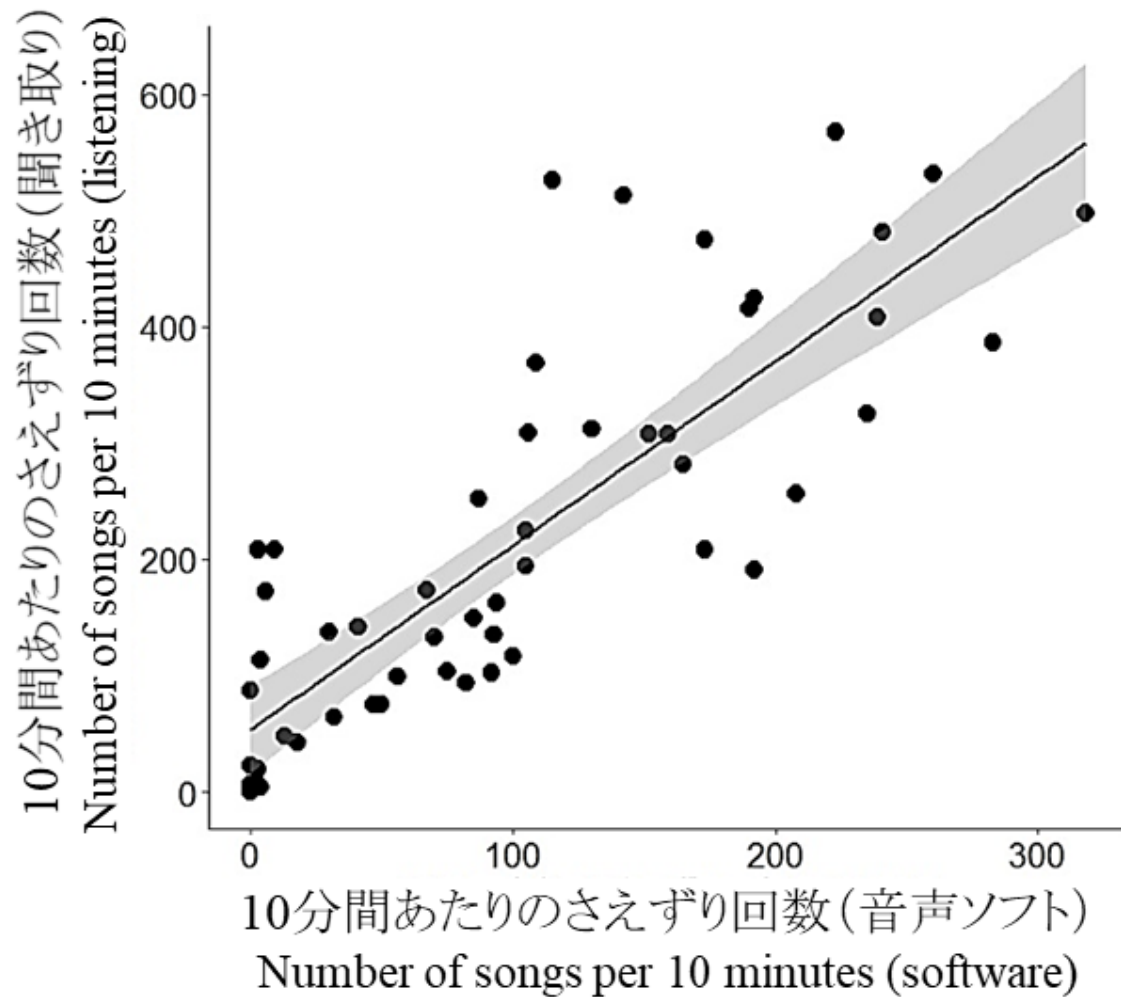


Fig. 4-1. Relationship between the number of songs counted by listening sound recording and the number of songs automatically counted by the sound analysis software in Ryukyu Scops Owls (*O. elegans*). The black line represents the regression line and associated 95% confidence interval (shaded area).

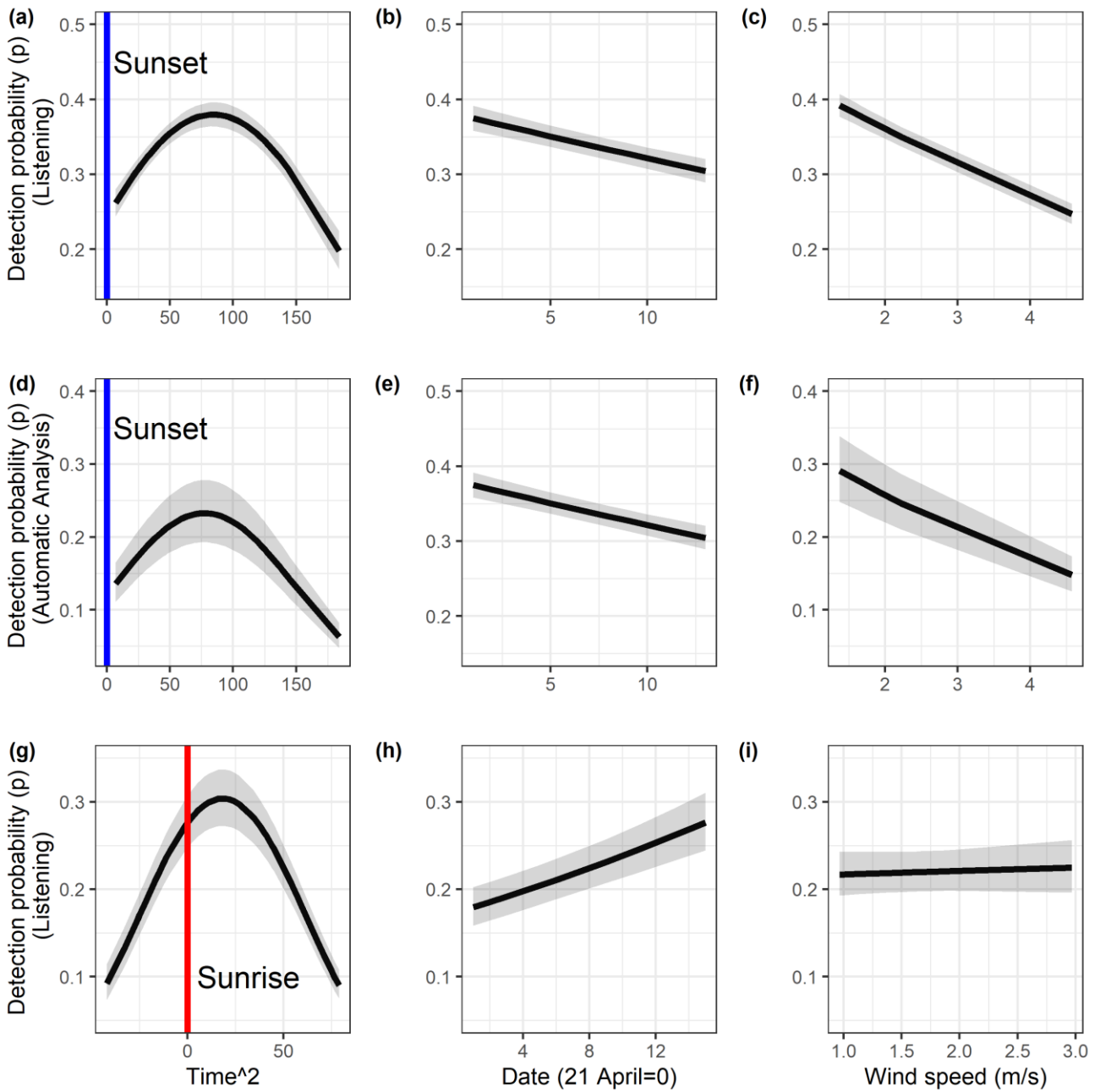


Fig. 4-2. Predicted relationship between time, survey date or wind speed, and probability of detection for the songs counted by listening to sound recordings (a-c: *O. elegans*, g-i: *L. komadori*) or the songs automatically counted by the sound analysis software (d-f).

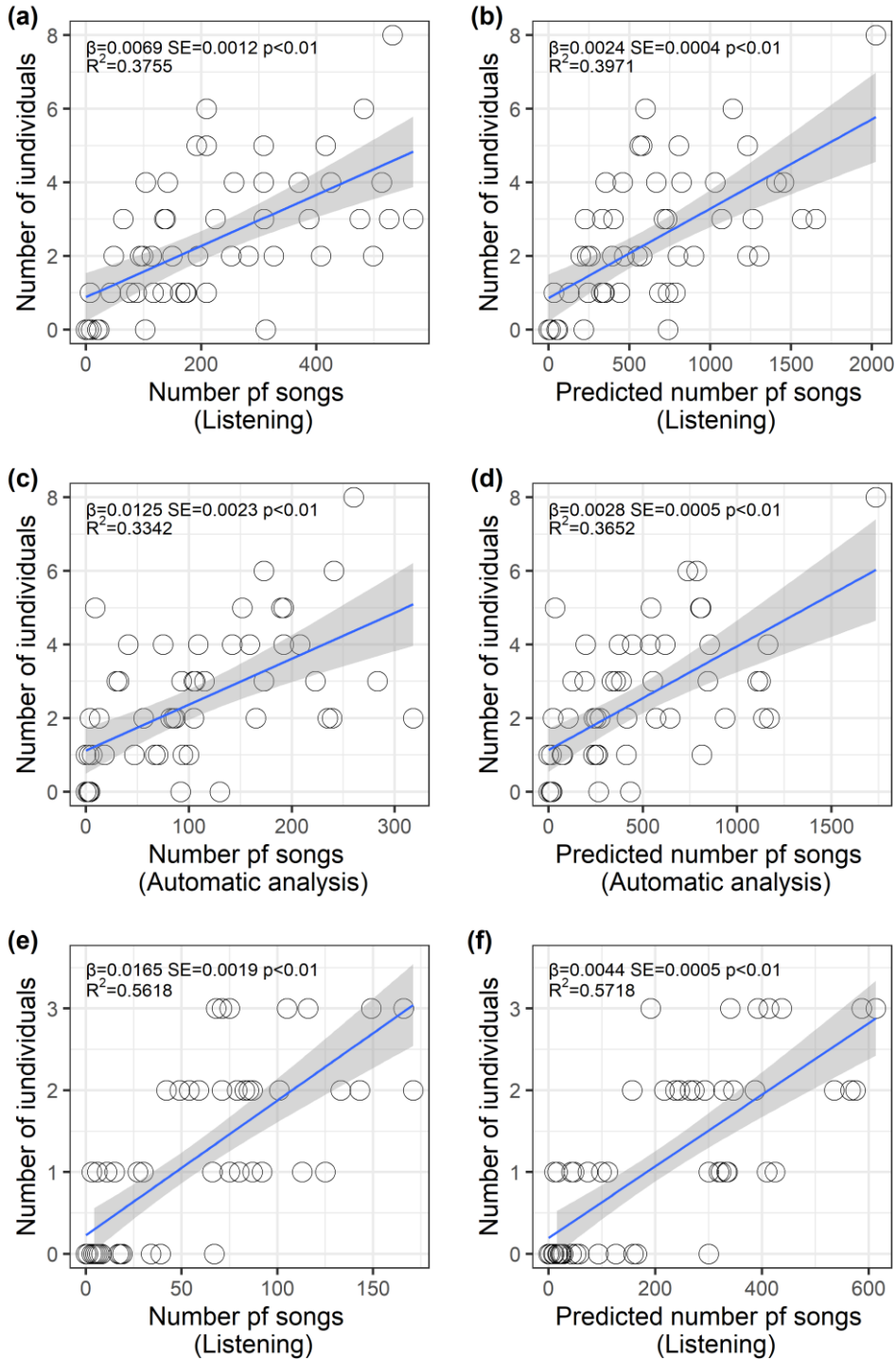


Fig. 4-3. Relationship between the number of songs (a, c, e) or the estimated number of songs by considering weather condition and survey time (b, d, f), and the number of individuals counted by point counts. The number of songs was counted by listening to sound recording data (a, b: Ryukyu Scops Owl, e, f: Ryukyu Robin), or automatically by sound analysis software (c, d). The blue line represents the regression line and associated 95% confidence interval (shaded area).

第 5 章 録音モニタリングを用いたリュウキュウコノハズクの営巣場所および繁殖成功の評価

本章の内容は、学術雑誌に投稿予定であるため、公開を差し控えさせていただきます。5 年以内に公開予定です。

第6章 総合考察

録音による森林性鳥類のモニタリング

気候変動や人間活動の影響により生物多様性が急激に減少している現代において、その変化をモニタリングしていくことは非常に重要であり、効率的なモニタリング手法の開発は保全生態学における重要な研究分野の一つである (Balmford et al. 2003 ; Nichols & Williams 2006)。鳥類は鳴き声によるコミュニケーションを発達させてきた分類群のひとつであり、鳴き声により鳥類種やそのアバンダンスのみならず個体や行動を把握することも可能である (Figueira et al. 2015)。このように、鳴き声から鳥類の生態や行動に関わる様々な情報を取得できるという利点を最大限に活用できる録音法は、鳥類モニタリングの手法として近年急速に注目が集められている (Shonfield & Bayne 2017 ; Gibb et al. 2019 ; Sugai et al. 2019)。本研究の第4章では、録音モニタリングと従来法であるポイントカウント法の両方を実施し比較することで、同等に鳥類の種組成が把握可能であることを明らかにした。一方で種の鳴き声の特性や行動に応じて、録音モニタリングでの種の把握のしやすさは異なっており、実際に録音モニタリングを調査に用いる際には、それらを考慮したうえで活用していくことが必要とされる。

これまでの録音モニタリングは、主に録音データから対象種の在・不在データを作成することで、生物の個体群動態や生物群集の把握に用いられてきた (Furnas & Callas 2015 ; Campos-Cerqueira & Aide 2016)。しかし、種の保全や個体群の維持を考える上では、対象となる種の在・不在だけではなく、生息密度や繁殖成功、詳細なハビタット利用まで検討し、対象の生物にとって質の高い生息地を検出することが重要である (Van Horne 1983 ; Vickery et al. 1992 ; Schlaepfer et al. 2002)。本研究では第4章において、リュウキュウコノハズクとアカヒゲについて、録音データから記録されるさえずり回数がそれぞれの種の個体数の指標となりうることを示した。さらに、第5章においては、リュウキュウコノハズクのつがい形成期とヒナの巣立ち時期という異なる2つの繁殖ステージにおいて録音モニタリングをおこない、営巣場所と繁殖成功場所を評価し、それぞれの繁殖ステージにおける好適な生息環境を明らかにすることができた。このように、本研究は録音モニタリングから在・不在のみならず生息密度や繁殖状況に関わるデータを取得することにより、特にリュウキュウコノハズクでは繁殖成功に必要な生息環境を具体的に抽出することに成功した。生物の鳴き声には、個体の性別、繁殖状況、行動などの様々な情報が含まれており、

録音モニタリングを用いて様々な鳴き声を録音することで、対象種の在不在のみならず、生息密度や繁殖状況、生息地利用に関わるデータを取得できると考えられる (Figueira et al. 2015 ; Palacios et al. 2016)。このように録音モニタリングによる生息密度や繁殖状況の把握が期待される中で (Teixeira et al. 2019)、本研究は先駆けてその具体例を示したものである。本研究が用いた手法を他の地域や種に適用することで、今後は様々な鳥類の繁殖成功率などを踏まえた詳細な個体群動態に関する研究や生息環境の利用に関する研究が進展するものと期待される。本研究は主に夜行性のフクロウ類を対象に調査・研究を行なった。夜間に鳴く鳥は限られており、種の判別が容易であることや、フクロウ類の声は聞き取りやすいことなどの利点が存在している。多数の種が同時に鳴く早朝のモニタリングへの適用についても今後さらに研究が求められる。

また、本研究では Occupancy model や N-mixture model と録音モニタリングを組み合わせることで、生物の発見率を考慮した上で、その生息に影響する要因を検討した。録音モニタリングに限らず、ポイントカウントなどの一般的なセンサス調査においても発見率は一定ではなく (Kissling et al. 2010 ; Digby et al. 2014 ; Harms & Dinsmore 2014 ; Zuberogitia et al. 2019)、季節や環境、対象となる生物種によって発見率が変動することが知られており、発見率を考慮した解析の重要性が指摘されている (MacKenzie et al. 2002 ; Kéry et al. 2010 ; Lahoz-Monfort et al. 2014)。第 4 章では、調査時間帯や調査時の気象条件によって、リュウキュウコノハズクやアカヒゲのさえずりの発見率が変化することが明らかとなった。このような気象条件や調査時間帯によるさえずり活動への影響 (例えば、Bibby et al. 2000 ; Harms & Dinsmore 2014 ; Thompson et al. 2017) を考慮することが、適切なデータの取得に必要である。その際、録音モニタリングは多数の録音機を用いることで、同時に多地点で調査を行なうことが可能であり、気象条件や調査時間帯によるバイアスを調査地点間で小さくできるという利点がある。また第 4 章では種ごとに調査時期が発見率に与える影響が異なっていること、第 5 章からは同じリュウキュウコノハズクでも鳴き声の種類によって同様に影響が異なることが明らかとなった。これらのことから、録音モニタリングにおける発見率に影響する要因について、種ごと鳴き声ごとに考慮する必要性が示された。本研究ではそれらに対応するため、録音モニタリングと Occupancy model や N-mixture model を組み合わせて用いることで、発見率を考慮したモデリングを実現させた。これにより、録音モニタリングに伴う発見率の変動性を考慮した生物の個体群動態や分布の把握が可能になると考えられる。

一方で、録音データの解析に時間がかかるという点は、録音モニタリングの課題の一つであると言える (Hutto & Stuzman 2009 ; Shonfield & Bayne 2017)。長期的、広域的にデータを取得すればするほど、データの量が増え、解析に時間がかかるようになってしまうようになる。録音データから自動で音声を抽出し、種判別をおこなうような仕組みも開発されつつあるが (Kalan et al. 2015 ; Katz et al. 2016 など)、未だ発展途上であり、人間による聞き取りと併用するのがよいと結論付けている研究も少なくない (Swiston & Mennill 2009 ; Priyadarshani et al. 2018)。第4章では、音声解析ソフト Raven Pro を用いてリュウキュウコノハズクのさえずり回数の自動抽出を行なったが、抽出できたさえずりは、聞き取ったさえずり回数の半分程度であった。本研究ではそれ以外の解析はすべてマニュアルで行ない、第4章のポイントカウントと録音モニタリングの比較では、録音データ (合計 19 時間 10 分) をすべて著者が聞き取った。第5章のリュウキュウコノハズクの繁殖ステージの評価 (合計 1976 時間) の際には、Digby et al. (2013) にならい、スペクトログラムを目視で判断することで、実際に録音した時間よりも少ない時間で聞き取りを行なうことができた。本研究で解析を行なったデータ量であれば、聞き取りやスペクトログラム表示により解析は可能であるが、今後さらにデータ量が増えるに従って、自動化の重要性はますます増してくると予想される。

リュウキュウコノハズクの繁殖成功の評価と影響する要因の検討

リュウキュウコノハズクは、南西諸島やその周辺の島嶼部に生息しているが、島間で鳴き声や遺伝子が異なっている可能性が指摘されている (Takagi 2013 ; Saitoh et al. 2015)。南大東島に生息する個体群はダイウコノハズク *O. e. interpositus* として亜種とされているほか、慶良間海峡の北側と南側で鳴き声の特性が異なることが報告されている (Takagi 2011 ; Takagi 2013)。本来は常緑広葉樹林に生息する鳥であるが、島ごとの環境に応じてその生態を変化させていることが指摘されている (Takagi et al. 2007 ; Akatani et al. 2011)。さらには海を越えた島間での能動的な移動をあまりしない可能性が指摘されており (高木 2018)、島ごとにその生態を明らかにし、その保全策を検討していくことが求められる。奄美大島における個体群は、本種の主要な分布域の北限に位置し、生息域全体の中では比較的広い面積の常緑広葉樹林が残されている島である。本来の生息環境が比較的維持されていると考えられ、本種の奄美大島における個体群においてその分布や繁殖に影響する要因を検討し、保全策を検討することは、本種の生態を明

らかにし、保全を実践していくうえで貴重な知見になりうると考えられる。

本研究では、センサス調査と録音モニタリングを行なうことで、リュウキュウコノハズクの基礎的な繁殖生態を明らかにするとともに、繁殖成功を広域的に評価し、食物資源や営巣場所がおよぼす影響を検討することができた。第2章では、リュウキュウコノハズクの繁殖期に長期間にわたってセンサス調査を行なうことで、奄美大島における本種の巣立ち時期を把握し、ヒナが巣立ち後も営巣場所周辺に留まることを示した。巣立った後に営巣場所周辺で過ごす時期にセンサス調査を行なうことで、樹洞の調査をせずとも、繁殖成功の空間パターンを評価し、影響する要因を推察することができた。また、第5章では録音モニタリングを用いることで、特徴的な鳴き声から巣立ちビナの分布だけでなく営巣場所選択や配偶行動の空間パターンも、自然状態で評価することが可能になった。それにより、営巣場所選択、ヒナの成長といった異なる繁殖ステージの成否を評価し、それらに影響する要因を検討することができた。一方で、産卵時期や産卵数、孵化率、巣立ち率などの詳細な繁殖に関わるデータは本研究の手法では取得することが難しく、営巣場所となる樹洞の継続的なモニタリングが不可欠である。研究や調査の目的に合わせて、巣立ちビナによる繁殖成功の評価や樹洞のモニタリングを組み合わせながら調査を行なっていくことが重要である。

録音モニタリングと **Occupancy model** の組み合わせにより、営巣場所選択には成熟した常緑広葉樹林の面積が正の効果をもたらしている一方で、ヒナの巣立ちにはランドスケープ要因の影響は認められず交尾の有無が正の効果をもたらしていた。以上により、リュウキュウコノハズクが営巣しヒナが巣立つためには、成熟した常緑広葉樹林が特に重要であると考えられる。すなわち、親鳥が成熟した森林で営巣場所となるような樹洞を含むなわばりを占有することができれば、ヒナは成長し繁殖成功に至っている可能性が高いと考えられる。

成熟した常緑広葉樹林は、二次林や若齢林と比べて樹木のサイズが大きく、樹洞の密度も高い（松本ほか 2015；井上ほか 未発表）。奄美大島ではこれまでの森林利用・伐採の影響を受け、原生的な常緑広葉樹林は島の中央部にわずかに残されているのみであり、リュウキュウコノハズクの営巣可能な樹洞も多くは残されていないと予想される。特に、リュウキュウコノハズクの営巣に適した、地面から高位置にあり、内部空間の広い樹洞（Severinghaus 2007）は限定的な資源である可能性が高く、そのような限られた樹洞を含むなわばりをもつことができたペアが、多く繁殖を成功させていると考えられる。

食物資源については、本研究の第 2 章では、リュウキュウコノハズクの繁殖期の主要な食物資源について調査し、ツユムシ科の昆虫が重要な食物資源になっていることを明らかにした。第 3 章では現地での調査と飼育実験を組み合わせ、ツユムシ科昆虫の発生季節、生息環境、食草についての研究を行なった。沖縄本島での研究結果 (Toyama & Saitoh 2015) と同様に、ツユムシ科昆虫 (アマミヘリグロツユムシ) の発生時期とリュウキュウコノハズクの繁殖の時期が重なっており、本種はアマミヘリグロツユムシの発生時期に合わせて繁殖している可能性が示唆された。また、アマミヘリグロツユムシは、アカメガシワやハゼノキといった先駆樹種である落葉樹の葉を幼虫期の主要な食物としており、そのような樹木が多くある林縁や林道沿いの環境に集中して生息していた。第 5 章の結果では、単立ちビナの繁殖成功、録音モニタリングからみた営巣場所選択・繁殖成功には、採餌環境となっていることが予想される林道の長さは影響しておらず、林縁長は主に二次項が負の影響をおよぼしていた。このように、リュウキュウコノハズクの繁殖成功の空間パターンが採餌環境から説明できなかったことを考慮すると、アマミヘリグロツユムシをはじめとする食物資源は十分に存在し、リュウキュウコノハズクの繁殖成功の空間パターンに強く影響するものではないと考えられた。奄美大島に頻繁に上陸する台風による森林ギャップの形成に加え、林道の敷設・維持による恒常的な森林ギャップの形成がアマミヘリグロツユムシなどの先駆樹種消費者のバイオマスを高く維持しているのかもしれない。林縁長はリュウキュウコノハズクの食物資源量の指標というよりは、森林の分断化の指標として不適な営巣場所を示している可能性も考えられる。現在の林縁や林道長は、食物資源量を保つことに貢献していると考えられる一方で、さらに伐採が進行し林道が新たに建設されることにより成熟した森林が減少し、営巣場所がさらに減少してしまうことも考えられる。伐採や林道敷設による林縁環境や森林ギャップ環境の増加、もしくは森林化に伴う減少が、景観スケールで分布や繁殖成功に及ぼす影響についても検討していくことが重要である。さらには、林縁や林道沿いの環境において、食物資源の定量的な調査を行なうとともに、食物資源量と営巣場所選択や繁殖成功との関係性についても検討していくことが必要である。

本研究では、リュウキュウコノハズクの主要な食物とその食草まで含めた 3 者の関係から、食物の時空間的な変動パターンを把握した上で、食物とリュウキュウコノハズクの繁殖との関係性についても検討できた。それにより、リュウキュウコノハズクの食物資源利用の観点からは、現在の奄美大島の森林景観が繁殖成功の空間パターンにおよぼす影響は限定的であると考えられた。このように広い栄養段階を踏

また、森林環境と上位の捕食者との関係性を理解することは、気候変動による植生分布の変化からのボトムアップ効果が上位捕食者におよぼす影響を解明する上で重要な知見となるだろう。

樹洞営巣性鳥類の保全に向けて

これまで、樹洞営巣性鳥類の繁殖や個体群動態に関する研究では、巣箱の設置もしくは樹洞をふさぐことにより、利用可能な樹洞の密度を変化させ、対象となる種の生息密度や繁殖成功の樹洞が与える影響について検討されてきた (Newton 1998 ; Harper et al. 2005 ; Sánchez et al. 2007 ; Robles et al. 2012 など)。これまでの研究の多くは営巣場所のみに着目してきたが、本研究では録音モニタリングを用いることで、自然状態で樹洞営巣性鳥類であるリュウキュウコノハズクの繁殖ステージを評価し、営巣場所だけでなく食物資源が与える影響についても検討することができた。本研究の結果から、特に営巣場所である樹洞がつがい形成の空間的なパターンに強く影響していることが明らかになった。これまで考えられてきたのと同様に、フクロウ類をはじめとする二次樹洞営巣種の保全のためには、営巣場所である樹洞の確保が重要であり、巣箱の設置も有効な手段であると考えられる。実際に日本に生息するシマフクロウ (環境省 2019) を含め多くのフクロウ類や二次樹洞営巣性鳥類では、繁殖場所を増やすため巣箱の設置が保全策の一つとして行われている (Newton 1998)。巣箱の設置と、それが繁殖成功や個体群動態に及ぼす影響を、自然樹洞と比較・検討しながら順応的な管理を行っていくことが重要であると考えられる。

巣箱の設置のように人間が介入せずとも、自然に樹洞が形成され、営巣場所が維持されるような森林を保全していくことも重要である。樹洞営巣性鳥類の保全のためには、成熟した森林を維持、保全していくとともに、対象となる種の営巣場所選択や繁殖成功に影響する要因を評価し、営巣場所となりうる樹洞の形成に関わる要因を検討していくことが重要であると考えられる (Politi et al. 2009 ; Lindenmayer et al. 2017)。特に熱帯地域や、本研究を行なった奄美大島が属する亜熱帯地域における樹洞の形成過程や樹洞利用生物に関する研究例は乏しく、今後は樹洞の形成要因や樹洞をめぐる生物間の種間関係についてさらなる研究が求められる (Cockle et al. 2011 ; Remm & Löhms, 2011)。

奄美大島の成熟した常緑広葉樹林の重要性について

奄美大島の森林域には、固有種や絶滅危惧種の鳥類をはじめ、多くの保全上重要な生物が生息してい

る。一方でこれらの生物は森林伐採や、ノネコ、マングースといった外来種の影響を受けてきており (Sugimura et al. 2013 ; Watari et al. 2013)、その生態系を保全し、適切に管理していくためには、生物の生息状況や個体群の現状をモニタリングしていくことが不可欠である (Ishida et al. 2015)。本研究の第4章では、録音モニタリングを用いて、奄美大島の森林域に生息する保全上重要な固有種や絶滅危惧種の鳥類を把握することができた。録音モニタリングにより、鳥類のみならず、陸上生物では哺乳類 (Froidevaux et al. 2014 ; Kalan et al. 2015)、カエル類 (Iwai et al. 2018)、直翅目をはじめとする昆虫類 (Diwakar & Balakrishnan 2007 ; Penone et al. 2013) についても種組成や個体数推定がなされており、今後さらに録音モニタリングの活用が増えると考えられる。今回の録音データにも、奄美大島に生息する固有種や絶滅危惧種の哺乳類 (アマミノクロウサギ *Pentalagus furnessi*) やカエル類 (オットンガエル *Babina subaspera*、アマミイシカワガエル *Odorrana splendida* など) の鳴き声が録音されており、それらのモニタリングにも活用可能であると考えられる。

最上位捕食者、特に最上位捕食者の繁殖成功は、生物多様性の指標として有効であることが指摘されている (Burgas et al. 2014 ; Senzaki et al. 2015)。多くのフクロウ類は最上位捕食者で二次樹洞営巣種であり、生物多様性の指標として有効である可能性が考えられる。さらに、夜行性で音声コミュニケーションが発達していることから、録音モニタリングにより種の分布や繁殖状況を広域的に効率よく把握できると考えられ、得られた指標を用いて生物多様性の保全上重要な地域の抽出を行なうことができる可能性がある。リュウキュウコノハズクは奄美大島の森林生態系における最上位捕食者のうちの1種であり、本種の営巣場所は老齢な常緑広葉樹林の指標として有効である可能性がある。今後は、本種の営巣場所と、生物多様性や固有種・絶滅危惧種の保全上重要な地域との関係性を明らかにし、生物多様性指標としての有効性を検討していくことが求められる。

亜熱帯における湿潤な成熟林は、大規模な伐採などの人為的な攪乱により分断・孤立化し、わずかに残された森林域は生物多様性の保全上の重要性が高い。奄美大島の成熟した常緑広葉樹林は樹洞や倒木といったマイクロハビタットが豊富なこと、成熟林に特有な植物相がみられること、絶滅危惧種の鳥類の生息場所になっていることなどから、保全上の価値が高い森林域であると考えられる (植田・山口 1997 ; Mizuta 2014 ; 松本ほか 2015)。本研究からも、そのような森林域が二次樹洞営巣種であるリュウキュウコノハズクにとって重要な繁殖場所となっていることが支持された。奄美大島の森林域における生物多様

性の保全のためには、成熟した森林を保全していくと同時に、その連結性や連続性にも配慮して、今存在する常緑広葉樹の二次林を適切に管理し、成熟林へと誘導していくことが重要である。その際に、森林伐採などの攪乱後の植生や森林構造の遷移と、それに伴うリュウキュウコノハズクの食物資源量の変化、さらには営巣場所である樹洞の資源量の変化を定量化し、それらがリュウキュウコノハズクの分布や繁殖成功に及ぼす影響を検討していくことが重要である。本種の繁殖に必要な成熟林の現存量と森林ギャップ環境を定量化し、両者がバランスよく含まれるような景観を維持していくことが好ましいと考えられる。

謝辞

本研究を遂行するにあたって、東京大学大学院総合文化研究科（農学生命科学研究科兼任）の吉田丈人准教授には、修士課程から私を研究室に受け入れて下さり、終始懇切丁寧なご指導とご鞭撻を賜りました。ここに記して、深く御礼申し上げます。また、中央大学理工学部保全生態学研究室（元東京大学大学院農学生命科学研究科保全生態学研究室）の鷲谷いづみ教授には、私が東京大学農学部在籍しているときに、研究室に受け入れて頂き、奄美大島で研究をする機会を与えて下さりました。現在に至るまで、丁寧なご指導と多大なご助言を頂きました。東京大学の樋口広芳名誉教授、東京大学大学院農学生命科学研究科の宮下直教授、大黒俊哉教授、高田まゆら准教授には、論文の審査に際して多くの貴重なご指導を賜りました。

東京大学大学院農学生命科学研究科の井上奈津美氏、松本斉氏、中央大学理工学部保全生態学研究室の境優助教、西村健汰氏、松本麻依氏、大坂真希氏、大蔵陽介氏、三浦雄大氏、工藤遥香氏、桶田太一氏、須田真一氏には野外調査にご協力頂くとともに、データ解析や論文執筆の際に多くのご助言を頂きました。2017年に逝去された大谷雅人博士には奄美大島における植物種の同定の指南から野外調査の遂行まで多大なご助力を頂きました。

水田拓博士（現山階鳥類研究所）をはじめとする環境省奄美野生生物保護センターの方、マングースバスターズの方々には、奄美大島の生物に関する貴重な情報を提供して頂くとともに、調査の際に便宜を図って頂きました。根室市歴史と自然の資料館の外山雅大博士、森林総合研究所の小高信彦博士、奄美野鳥の会の鳥飼久裕氏、元東京大学大学院農学生命科学研究科の石田健准教授には、リュウキュウコノハズクをはじめとする奄美大島や南西諸島の鳥類についての貴重な情報提供をして頂くとともに、研究内容についてもご意見、ご助言を頂きました。国立環境研究所の角谷拓博士には、統計解析について貴重なアドバイスを頂きました。北海道大学大学院理学研究院の高木昌興教授、植村慎吾氏、澤田明氏には、リュウキュウコノハズクをはじめとする奄美大島や南西諸島の鳥類についての情報提供を頂くとともに、研究内容についても議論させて頂きました。

篠原直登氏をはじめとする東京大学大学院総合文化研究科の吉田丈人研究室、嶋田正和研究室の皆様、西原昇吾博士、永井美穂子氏をはじめとする中央大学理工学部保全生態学研究室の皆様には、多くのご

助言を頂くとともに、研究を円滑に進行できるようご協力頂きました。

このように、多くの方々のご協力、ご助言、激励なしには、本研究を遂行することはできませんでした。
改めて、厚く御礼申し上げます。

引用文献

- Acevedo, M. a., & Villanueva-Rivera, L. J. (2006). Using automated digital recording systems as effective tools for the monitoring of birds and amphibians. *Wildlife Society Bulletin*, 34, 211-214.
- Aizpurua, O., Cantú-Salazar, L., Martin, G. S., Sardà-Palomera, F., Gargallo, G., Herrando, S., Brotons, L., Titeux, N. (2017). Evaluating the reliability of species distribution models with an indirect measure of bird reproductive performance. *Journal of Avian Biology*, 48, 1575-1582.
- Akatani, K., Matsuo, T., & Takagi, M. (2011). Breeding ecology and habitat use of the Daito Scops Owl (*Otus elegans interpositus*) on an oceanic island. *Journal of Raptor Research*, 45, 315-323.
- Albuquerque, F., & Beier, P. (2015). Global patterns and environmental correlates of high-priority conservation areas for vertebrates. *Journal of Biogeography*, 42, 1397-1405.
- Alquezar, R. D., & Machado, R. B. (2015). Comparisons between autonomous acoustic recordings and avian point counts in open woodland Savanna. *The Wilson Journal of Ornithology*, 127, 712-723.
- Arlettaz, R., Christe, P., & Schaub, M. (2017). Food availability as a major driver in the evolution of life-history strategies of sibling species. *Ecology and Evolution*, 7, 4163-4172.
- Balmford, A., Green, R. E., & Jenkins, M. (2003). Measuring the changing state of nature. *Trends in Ecology and Evolution*, 18, 326-330.
- Batáry, P., & Báldi, A. (2004). Evidence of an edge effect on avian nest success. *Conservation Biology*, 18, 389-400.
- Battin, J. (2004). When good animals love bad habitats: Ecological traps and the conservation of animal populations. *Conservation Biology*, 18, 1482-1491.
- Bardeli, R., Wolff, D., Kurth, F., Koch, M., Tauchert, K. H., & Frommolt, K. H. (2010). Detecting bird sounds in a complex acoustic environment and application to bioacoustic monitoring. *Pattern Recognition Letters*, 31, 1524-1534.
- Bernays, E. A., Bright, K. L., Gonzalez, N., & Angel, J. (1994). Dietary Mixing in a Generalist Herbivore: Tests of Two Hypotheses. *Ecology*, 75, 1997-2006.
- Besag J, York J, Mollie A (1991) Bayesian image restoration, with two applications in spatial statistics. *Annals of the*

Institute of Statistical Mathematics, 43, 1-59.

Bibby, C. J., Burgess, N. D., Hill, D. A., Mustoe, S. H. (2000). *Bird Census Techniques*, 2nd ed. Academic Press, London.

BirdLife International 2017. *Otus elegans*. The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T22688651A117001277.

Bock, A., Naef-Daenzer, B., Keil, H., Korner-Nievergelt, F., Perrig, M., & Gruebler, M. U. (2013). Roost site selection by Little Owls *Athene noctua* in relation to environmental conditions and life-history stages. *Ibis*, 155, 847-856.

Bonaparte, E. B., & Cockle, K. L. (2017). Nest niche overlap among the endangered Vinaceous-breasted Parrot (*Amazona vinacea*) and sympatric cavity-using birds, mammals, and social insects in the subtropical Atlantic Forest, Argentina. *The Condor*, 119, 58-72.

Borker, A. L., Mckown, M. W., Ackerman, J. T., Eagles-Smith, C. A., Tershy, B. R., & Croll, D. A. (2014). Vocal activity as a low cost and scalable index of seabird colony size. *Conservation Biology*, 28, 1100-1108.

Brandes, T. S. (2008). Automated sound recording and analysis techniques for bird surveys and conservation. *Bird Conservation International*, 18(S1), S163–S173.

Burgas, D., Byholm, P., & Parkkima, T. (2014). Raptors as surrogates of biodiversity along a landscape gradient. *Journal of Applied Ecology*, 51, 786-794.

Burgess, M., Smith, K. W., Evans, K. L., Leech, D., Pearce-Higgins, J. W., Branston, C. J., Briggs, K., Clark, J. R., du Feu, C. R., Lewthwaite, K., Nager, R. G., Sheldon, B. C., Smith, J. A., Whytock, R., Willis, S. G., & Phillimore, A. B. (2018). Tritrophic phenological match-mismatch in space and time, *Nature Ecology and Evolution*, 2, 970-975.

Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). *Model selection and multi model inference: A practical information-theoretic approach*, 2nd ed. Springer, New York.

Butchart, S. H. M., Pearce-Kelly, P., Kovacs, K. M., Dudgeon, D., Pacifici, M., Rondinini, C., Foden, W. B., Martin, T. G., Mora, C., Bickford, D., Watson, J. E. M. (2016). The broad footprint of climate change from genes to biomes to people. *Science*, 354, aaf7671.

- Campos-Cerqueira, M., & Aide, T. M. (2016). Improving distribution data of threatened species by combining acoustic monitoring and occupancy modelling. *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 1340-1348.
- Cárdenas, A. M., Gallardo, P., Moyano, L., & Presa, J. J. (2017). Autecology, feeding preferences and reproductive biology of *Chorthippus (Glyptobothrus) vagans* (Eversmann, 1848) (Orthoptera: Gomphocerinae) in Mediterranean ecosystems. *Bulletin of Entomological Research*, 107, 21-31.
- Catry, T., & Catry, I. (2019). Nest-site provisioning re-shapes species interactions within bird assemblages. *Ibis*, 161, 699-704.
- Celis-Murillo, A., Deppe, J. L., & Allen, M. F. (2009). Using soundscape recordings to estimate bird species abundance, richness, and composition. *Journal of Field Ornithology*, 80, 64-78.
- Celis-Murillo, A., Deppe, J. L., & Ward, M. P. (2012). Effectiveness and utility of acoustic recordings for surveying tropical birds. *Journal of Field Ornithology*, 83, 166-179.
- Cockle, K. L., Martin, K., & Drever, M. C. (2010). Supply of tree-holes limits nest density of cavity-nesting birds in primary and logged subtropical Atlantic forest. *Biological Conservation*, 143, 2851-2857.
- Cockle, K. L., Martin, K., & Wesołowski, T. (2011). Woodpeckers, decay, and the future of cavity-nesting vertebrate communities worldwide. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9, 377-382.
- Collen, B., Loh, J., Whitmee, S., McRae, L., Amin, R., & Baillie, J. E. M. (2009). Monitoring change in vertebrate abundance: The Living Planet Index. *Conservation Biology*, 23, 317-327.
- Cornelius, C., Cockle, K., Politi, N., Berkunsky, I., Sandoval, L., Ojeda, V., Rivera, L., Hunter Jr, M., & Martin, K. (2008). Cavity-nesting birds in Neotropical forests: Cavities as a potentially limiting resource. *Ornitologia Neotropical*, 19, 253-268.
- Chalfoun, A. D., & Schmidt, K. A. (2012). Adaptive breeding-habitat selection: Is it for the birds? *The Auk*, 129, 589-599.
- Chapin, F. S., Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L., Hooper, D. U., Lavorel, S., Sala, O. E., Hobbie, S. E., Mack, M. C., & Díaz, S. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405, 234-242.
- Crozier, M. L., Seamans, M. E., Gutiérrez, R. J., Loschl, P. J., Horn, R. B., Sovern, S. G., & Forsman, E. D. (2006).

- Does the presence of Barred Owls suppress the calling behavior of Spotted Owls? *The Condor*, 108, 760-769.
- Cunningham, R. B., Lindenmayer, D. B., Nix, H. A., & Lindenmayer, B. D. (1999). Quantifying observer heterogeneity in bird counts. *Australian Journal of Ecology*, 24, 270-277.
- Darras, K., Batáry, P., Furnas, B., Celis-Murillo, A., Van Wilgenburg, S. L., Mulyani, Y. A., & Tschardtke, T. (2018). Comparing the sampling performance of sound recorders versus point counts in bird surveys: A meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 55, 2575-2586.
- Davis, K. L., Karpanty, S. M., Spindelov, J. A., Cohen, J. B., Althouse, M. A., Parsons, K. C., & Luttazi, C. F. (2019). Begging behavior as an honest signal of need and parent-offspring association during the postfledging dependency period. *Ecology and Evolution*, 9, 7497-7508.
- Delport, W., Kemp, A. C., & Ferguson, J. W. H. (2002). Vocal identification of individual African Wood Owls *Strix woodfordii*: A technique to monitor long-term adult turnover and residency. *Ibis*, 144, 30-39.
- Díaz, S., Kitzberger, T., & Peris, S. (2012). Food resources and reproductive output of the Austral Parakeet (*Enicognathus ferrugineus*) in forests of northern Patagonia. *Emu*, 112, 234-243.
- Dias, P. C., & Blondel, J. (1996). Breeding time, food supply and fitness components of Blue Tits *Parus caeruleus* in Mediterranean habitats. *Ibis*, 138, 644-649.
- Digby, A., Towsey, M., Bell, B. D., & Teal, P. D. (2013). A practical comparison of manual and autonomous methods for acoustic monitoring. *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 675-683.
- Digby, A., Towsey, M., Bell, B. D., & Teal, P. D. (2014). Temporal and environmental influences on the vocal behaviour of a nocturnal bird. *Journal of Avian Biology*, 45, 591-599.
- Dirzo, R., & Raven, P. H. (2003). Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environment and Resources*, 28, 137-167.
- Diwakar, S., & Balakrishnan, R. (2007). The assemblage of acoustically communicating crickets of a tropical evergreen forest in Southern India: Call diversity and diel calling patterns. *Bioacoustics*, 16, 113-135.
- Fan, Z., Larsen, D. R., Shifley, S. R., & Thompson, F. R. (2003a). Estimating cavity tree abundance by stand age and basal area, Missouri, USA. *Forest Ecology and Management*, 179, 231-242.
- Fan, Z., Shifley, S. R., Spetich, M. A., Thompson III, F. R., Larsen, D. R. (2003b). Distribution of cavity trees in

- midwestern old-growth and second-growth forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 33, 1481-1494.
- FAO. (2015). *Global Forest Resources Assessment 2015*. UN Food and Agriculture Organizations, Rome.
- Fay, R., Michler, S., Laesser, J., & Schaub, M. (2019). Integrated population model reveals that kestrels breeding in nest boxes operate as a source population. *Ecography*, 42(12), 2122-2131.
- Figueira, L., Tella, J. L., Camargo, U. M., & Ferraz, G. (2015). Autonomous sound monitoring shows higher use of Amazon old growth than secondary forest by parrots. *Biological Conservation*, 184, 27-35.
- Fisher, R. J., Poulin, R. G., Todd, L. D., & Brigham, R. M. (2004). Nest stage, wind speed, and air temperature affect the nest defence behaviours of burrowing owls. *Canadian Journal of Zoology*, 82, 707-713.
- Fisher, J. T., Wheatley, M., & Mackenzie, D. (2014). Spatial patterns of breeding success of grizzly bears derived from hierarchical multistate models. *Conservation Biology*, 28, 1249-1259.
- Fiske, I., & Chandler, R. (2011). unmarked: An R package for fitting hierarchical models of wildlife occurrence and abundance. *Journal of Statistical Software*, 43, 1-23.
- Fitzherbert, E. B., Struebig, M. J., Morel, A., Danielsen, F., Brühl, C. A., Donald, P. F., & Phalan, B. (2008). How will oil palm expansion affect biodiversity? *Trends in Ecology and Evolution*, 23, 538-545.
- Flesch, A. D., & Steidl, R. J. (2010). Importance of environmental and spatial gradients on patterns and consequences of resource selection. *Ecological Applications*, 20, 1021-1039.
- Frye, G. G., & Jageman, H. R. (2012). Post-fledging ecology of Northern Pygmy-Owls in the Rocky Mountains. *The Wilson Journal of Ornithology*, 124, 199-207.
- Franklin, A. B., Anderson, D. R., Gutiérrez, R. J., & Burnham, K. P. (2000). Climate, habitat quality, and fitness in Northern Spotted Owl populations in Northwestern California. *Ecological Monographs*, 70, 539-590.
- Froidevaux, J. S. P., Zellweger, F., Bollmann, K., & Obrist, M. K. (2014). Optimizing passive acoustic sampling of bats in forests. *Ecology and Evolution*, 4, 4690-4700.
- Frommolt, K. H. (2017). Information obtained from long-term acoustic recordings: applying bioacoustic techniques for monitoring wetland birds during breeding season. *Journal of Ornithology*, 158, 659-668.
- Frommolt, K. H., & Tauchert, K. H. (2014). Applying bioacoustic methods for long-term monitoring of a nocturnal wetland bird. *Ecological Informatics*, 21, 4-12.

- 深澤圭太・石濱史子・小熊宏之・武田知己・田中信行・竹中明夫.(2009). 条件付自己回帰モデルによる空間自己相関を考慮した生物の分布データ解析. 日本生態学会誌, 59, 171–186.
- 福田晴夫・山下秋厚・福田輝彦・江平憲治・二町一成・大坪修一・中峯浩司・塚田 拓.(2005). 昆虫の図鑑 採集と標本の作り方. 南方新社, 鹿児島.
- Furnas, B. J., & Callas, R. L. (2015). Using automated recorders and occupancy models to monitor common forest birds across a large geographic region. *Journal of Wildlife Management*, 79, 325-337.
- Garcia, R. A., Cabeza, M., Rahbek, C., & Araújo, M. B. (2014). Multiple dimensions of climate change and their implications for biodiversity. *Science*, 344, 1247579.
- Gardner, T. A., Barlow, J., Chazdon, R., Ewers, R. M., Harvey, C. A., Peres, C. A., & Sodhi, N. S. (2009). Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecology Letters*, 12, 561-582.
- Gaston, K. J. (2000). Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405, 220-227.
- Gibb, R., Browning, E., Glover-Kapfer, P., & Jones, K. E. (2019). Emerging opportunities and challenges for passive acoustics in ecological assessment and monitoring. *Methods in Ecology and Evolution*, 10, 169-185.
- Gilbert, G., Tyler, G. A., & Smith, K. W. (2002). Local annual survival of booming male Great Bittern *Botaurus stellaris* in Britain, in the period 1990-1999. *Ibis*, 144, 51-61.
- Gilg, O., Kovacs, K. M., Aars, J., Fort, J., Gauthier, G., Grémillet, D., Ims, R. A., Meltofte, H., Moreau, J., Post, E., Schmidt, N. M., Yannic, G., Bollache, L. (2012). Climate change and the ecology and evolution of Arctic vertebrates. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1249, 166-190.
- Gouix, N., Sebek, P., Valladares, L., Brustel, H., & Brin, A. (2015). Habitat requirements of the violet click beetle (*Limoniscus violaceus*), an endangered umbrella species of basal hollow trees. *Insect Conservation and Diversity*, 8, 418-427.
- Gregory, R. D., & Strien, A. Van. (2010). Wild Bird Indicators: Using Composite Population Trends of Birds as Measures of Environmental Health. *Ornithological Science*, 9(1), 3-22.
- Grüebler, M. U., Widmer, S., Korner-Nievergelt, F., & Naef-Daenzer, B. (2014). Temperature characteristics of winter roost-sites for birds and mammals: Tree cavities and anthropogenic alternatives. *International Journal of Biometeorology*, 58, 629-637.

- Haley, K. L., & Rosenberg, D. K. (2013). Influence of food limitation on reproductive performance of Burrowing Owls. *Journal of Raptor Research*, 47, 365-376.
- Harper, M. J., McCarthy, M. A., & van der Ree, R. (2005). The use of nest boxes in urban natural vegetation remnants by vertebrate fauna. *Wildlife Research*, 32, 509-516.
- Harms, T. M., & Dinsmore, S. J. (2014). Influence of season and time of day on marsh bird detections. *The Wilson Journal of Ornithology*, 126, 30-38.
- Haselmayer, J., & Quinn, J. (2000). A comparison of point counts and sound recording as bird survey methods in Amazonian southeast Peru. *The Condor*, 102, 887-893.
- Hobson, K. A., Rempel, R. S., Greenwood, H., Turnbull, B., & Van Wilgenburg, S. L. (2002). Acoustic surveys of birds using electronic recordings: New potential from an omnidirectional microphone system. *Wildlife Society Bulletin*, 30, 709-720.
- Hofstetter, S. H., & Gary Ritchison. (1998). The begging behavior of nestling eastern *Otus asio*. *Wilson Bulletin*, 110, 86-92.
- Hoover, J. P., Tear, T. H., & Baltz, M. E. (2006). Edge effects reduce the nesting success of Acadian Flycatchers in a moderately fragmented forest. *Journal of Field Ornithology*, 77, 425-436.
- 堀田昌伸・江崎保男. (2001). 樹洞営巣性鳥類の樹洞をめぐる種内・種間の相互関係：特に自然樹洞について. *日本鳥学会誌*, 50, 145-157.
- Hoy, S. R., Millon, A., Petty, S. J., Whitfield, D. P., & Lambin, X. (2016). Food availability and predation risk, rather than intrinsic attributes, are the main factors shaping the reproductive decisions of a long-lived predator. *The Journal of Animal Ecology*, 85, 892-902.
- Hutto, R. L., & Stutzman, R. J. (2009). Humans versus autonomous recording units: A comparison of point-count results. *Journal of Field Ornithology*, 80, 387-398.
- Ibarra, J. T., & Martin, K. (2015). Beyond species richness: An empirical test of top predators as surrogates for functional diversity and endemism. *Ecosphere*, 6, 142.
- Ibarra, J. T., Martin, K., Altamirano, T. A., Vargas, F. H., & Bonacic, C. (2014). Factors associated with the detectability of owls in South American temperate forests: Implications for nocturnal raptor monitoring.

Journal of Wildlife Management, 78, 1078-1086.

IPBES (2019): Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. E. S. Brondizio, J. Settele, S. Díaz, and H. T. Ngo (editors). IPBES secretariat, Bonn, Germany.

Ishida, K., Murata, K., Nishiumi, I., Takahashi, Y., & Takashi, M. (2015). Endemic Amami Jay, invasive Small Indian Mongoose, and other alien organisms: A new century investigation of island aliens towards improved ecosystem management. *Journal of Ornithology*, 156(S1), S209-S216.

石田 健・杉村 乾・山田文雄.(1998). 奄美大島の自然とその保全. *生物科学*, 50, 55-64.

Iwai, N., Yasumiba, K., & Akasaka, M. (2018). Calling-site preferences of three co-occurring endangered frog species on Amami-Oshima Island. *Herpetologica*, 74, 199-206.

Jactel, H., Gritti, E. S., Drössler, L., Forrester, D. I., Mason, W. L., Morin, X., Pretzsch, H., & Castagneyrol, B. (2018). Positive biodiversity–productivity relationships in forests: Climate matters. *Biology Letters*, 14, 20170747.

Jetz, W., Wilcove, D. S., & Dobson, A. P. (2007). Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds. *PLoS Biology*, 5, e157.

Johnson, D. H. (2007). Estimating nest success: A guide to the methods. *Studies in Avian Biology*, 34, 65-72.

鹿児島大学鹿児島環境学研究会.(2010). 鹿児島環境学Ⅱ. 南方新社, 鹿児島.

Kalan, A. K., Roger, M., Wagner, O. J. J., Heinicke, S., Boesch, C., & Kühl, H. S. (2015). Towards the automated detection of primates using passive acoustic monitoring. *Ecological Indicators*, 54, 217-226.

Kaluthota, C. D., & Rendall, D. (2017). Nest site selection and breeding biology of Western House Wrens (*Troglodytes aedon parkmanii*) using natural cavities in Western Canada. *Canadian Journal of Zoology*, 95, 505-514.

環境省.(2017). 奄美群島国立公園 指定書及び公園計画書. 環境省, 東京.

環境省.(2019). 平成 30 年度シマフクロウ保護増殖事業実施結果. 環境省, 東京.

環境省那覇自然環境事務所.(2014a). アマミヤマシギ保護増殖事業 10 ヶ年実施計画 (2014 年-2024 年) . 那覇自然環境事務所, 那覇.

環境省那覇自然環境事務所.(2014b). オオトラツグミ保護増殖事業 10 ヶ年実施計画 (2014 年-2024 年) .

那覇自然環境事務所, 那覇.

片野田逸朗. (1999). 琉球弧・野山の花 from AMAMI. 南方新社, 鹿児島

Katz, J., Hafner, S. D., & Donovan, T. (2016). Tools for automated acoustic monitoring within the R package *monitoR*. *Bioacoustics*, 25, 197-210.

川原勝征. (2012). 九州の蔓植物. 南方新社, 鹿児島.

Keenan, R. J., Reams, G. A., Achard, F., de Freitas, J. V., Grainger, A., & Lindquist, E. (2015). Dynamics of global forest area: Results from the FAO Global Forest Resources Assessment 2015. *Forest Ecology and Management*, 352, 9-20.

Kéry, M., Gardner, B., & Monnerat, C. (2010). Predicting species distributions from checklist data using site-occupancy models. *Journal of Biogeography*, 37, 1851-1862.

Kéry, M., Guillera-Arroita, G., & Lahoz-Monfort, J. J. (2013). Analysing and mapping species range dynamics using occupancy models. *Journal of Biogeography*, 40, 1463-1474.

Kéry, M., Royle, J. A., & Schmid, H. (2005). Modeling avian abundance from replicated counts using binomial mixture models. *Ecological Applications*, 15, 1450-1461.

Kissling, M. L., Lewis, S. B., & Pendleton, G. (2010). Factors influencing the detectability of forest owls in Southeastern Alaska. *The Condor*, 112, 539-548.

Klingbeil, B. T., & Willig, M. R. (2015). Bird biodiversity assessments in temperate forest: the value of point count versus acoustic monitoring protocols. *PeerJ*, 3, e973.

Kouba, M., Bartoš, L., Černý, M., & Šťastný, K. (2015). The reliability of using counts of vocal begging young to estimate the number of surviving juvenile Tengmalm's Owls (*Aegolius funereus*) at the end of the post-fledging period. *Ecological Informatics*, 27, 39-43.

Krüger, O. (2004). The importance of competition, food, habitat, weather and phenotype for the reproduction of Buzzard *Buteo buteo*. *Bird Study*, 51, 125-132.

Lacki, M. J. (2018). Restoration of legacy trees as roosting habitat for *Myotis* bats in eastern North American forests. *Diversity*, 10, 29.

Lahoz-monfort, J. J., Guillera-arroita, G., & Wintle, B. A. (2014). Imperfect detection impacts the performance of

species distribution models. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 504-515.

Laiolo, P. (2010). The emerging significance of bioacoustics in animal species conservation. *Biological Conservation*, 143, 1635-1645.

Laiolo, P., & Tella, J. L. (2008). Social determinants of songbird vocal activity and implications for the persistence of small populations. *Animal Conservation*, 11, 433-441.

Lambrechts, M. M., Adriaensen, F., Ardia, D. R., Artemyev, A. V., Atiénzar, F., Bañbura, J., Bañbura, J., Barba, E., Bouvier, J.-C., Camprodon, J., Cooper, C. B., Dawson, R. D., Eens, M., Eeva, T., Faivre, B., Garamszegi, L. Z., Goodenough, A. E., Gosler, A. G., Grégoire, A., Griffith, S. C., Gustafsson, L., Johnson, L. S., Kania, W., Keiřs, O., Llambias, P. E., Mainwaring, M. C., Mänd, R., Massa, B., Mazgajski, T. D., Møller, A. P., Moreno, J., Naef-Daenzer, B., Nilsson, J.-Å., Norte, A. C., Orell, M., Otter, K. A., Park, C. R., Perrins, C. M., Pinowski, J., Porkert, J., Potti, J., Remes, V., Richner, H., Rytkönen, S., Shiao, M.-T., Silverin, B., Slagsvold, T., Smith, H. G., Sorace, A., Stenning, M. J., Stewart, I., Thompson, C. F., Tryjanowski, P., Török, J., van Noordwijk, A. J., Winkler, D. W., & Ziane, N. (2010). The Design of Artificial Nestboxes for the Study of Secondary Hole-Nesting Birds: A Review of Methodological Inconsistencies and Potential Biases. *Acta Ornithologica*, 45, 1-26.

Le Roux, D. S., Ikin, K., Lindenmayer, D. B., Bisticer, G., Manning, A. D., & Gibbons, P. (2016). Enriching small trees with artificial nest boxes cannot mimic the value of large trees for hollow-nesting birds. *Restoration Ecology*, 24, 252-258.

Lee, Y., & Severinghaus, L. L. (2004). Sexual and seasonal differences in the diet of Lanyu Scops Owls based on fecal analysis. *Journal of Wildlife Management*, 68, 299-306.

León-Ortega, M., Jiménez-Franco, M. V., Martínez, J. E., & Calvo, J. F. (2017). Factors influencing territorial occupancy and reproductive success in a Eurasian Eagle-owl (*Bubo bubo*) population. *PLoS ONE*, 12, e0175597.

Lin, D., Lai, J., Muller-Landau, H. C., Mi, X., & Ma, K. (2012). Topographic Variation in Aboveground Biomass in a Subtropical Evergreen Broad-Leaved Forest in China. *PLoS ONE*, 7, e48244.

Lindenmayer, D. B., Blanchard, W., Blair, D., McBurney, L., & Banks, S. C. (2017). Relationships between tree size

- and occupancy by cavity-dependent arboreal marsupials. *Forest Ecology and Management*, 391, 221-229.
- Lindenmayer, D. B., Blanchard, W., McBurney, L., Blair, D., Banks, S., Likens, G. E., Franklin, J. F., Laurance, W. F., Stein, J. A. R., Gibbons, P. (2012). Interacting factors driving a major loss of large trees with cavities in a forest ecosystem. *PLoS ONE*, 7, e41864.
- Lindenmayer, D. B., & Laurance, W. F. (2017). The ecology, distribution, conservation and management of large old trees. *Biological Reviews*, 92, 1434-1458.
- Lindenmayer, D. B., Laurance, W. F., Franklin, J. F., Likens, G. E., Banks, S. C., Blanchard, W., Gibbons, P., Ikin, K., Blair, D., Mcburney, L., Manning, A. D., & Stein, J. A. R. (2014). New policies for old trees: Averting a global crisis in a keystone ecological structure. *Conservation Letters*, 7, 61-69.
- Lindenmayer, D. B., Margules, C. R., & Botkin, D. B. (2011). Indicators of biodiversity for ecologically sustainable forest management. *Conservation Biology*, 14, 941-950.
- Lindenmayer, D. B., Welsh, A., Donnelly, C., Crane, M., Michael, D., Macgregor, C., Mcburney, L., Montague-drake, R., Gibbons, P. (2009). Are nest boxes a viable alternative source of cavities for hollow-dependent animals? Long-term monitoring of nest box occupancy, pest use and attrition. *Biological Conservation*, 142, 33-42.
- Loh, J., Green, R. E., Ricketts, T., Lamoreux, J., Jenkins, M., Kapos, V., & Randers, J. (2005). The Living Planet Index: using species population time series to track trends in biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360, 289-295.
- Lourenço, R., Delgado, M. del M., Campioni, L., Korpimäki, E., & Penteriani, V. (2015). Evaluating the influence of diet-related variables on breeding performance and home range behaviour of a top predator. *Population Ecology*, 57, 625-636.
- MacDonald, G. J., & Islam, K. (2019). Do social factors explain seasonal variation in dawn song characteristics of paired male Cerulean Warblers (*Setophaga cerulea*)? *Bioacoustics*, (in press), 1-16.
- MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Lachman, G. B., Droege, S., Royle, A. J., & Langtimm, C. (2002). Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology*, 83, 2248-2255.
- Mainwaring, M. C. (2015). The use of man-made structures as nesting sites by birds: A review of the costs and benefits. *Journal for Nature Conservation*, 25, 17-22.

- Malhi, Y., Gardner, T. A., Goldsmith, G. R., Silman, M. R., & Zelazowski, P. (2014). Tropical forests in the Anthropocene. *Annual Review of Environment and Resources*, 39, 125-159.
- Marques, T. A., Thomas, L., Martin, S. W., Mellinger, D. K., Ward, J. A., Moretti, D. J., Harris, D., Tyack, P. L. (2013). Estimating animal population density using passive acoustics. *Biological Reviews*, 88, 287-309.
- Martin, T. E. (1987). Food as a limit on breeding birds: A life-history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18, 453-487.
- Martin, K., Aitken, K. E. H., & Wiebe, K. L. (2004). Nest sites and nest webs for cavity-nesting communities in interior British Columbia, Canada: Nest characteristics and niche partitioning. *The Condor*, 106, 5-19.
- Martínez, J. A., & Zuberogoitia, I. (2003). Factors affecting the vocal behaviour of eagle owls *Bubo bubo*: Effects of season, density and territory quality. *Ardeola*, 50, 255-258.
- 松本 斉・大谷雅人・鷺谷いづみ. (2015). 奄美大島における保全上重要な亜熱帯照葉樹林の指標候補としての大径木. *保全生態学研究*, 20, 147-157.
- Matsumoto, H., Ohtani, M., & Washitani, I. (2017). Tree crown size estimated using image processing: A biodiversity index for sloping subtropical broad-leaved forests. *Tropical Conservation Science* 10, 1-12.
- 松岡 茂. (2004). ラインセンサスと音声録音による鳥類記録種数の比較. *日本鳥学会誌*, 53, 87-92.
- Maziarz, M., Broughton, R. K., & Wesołowski, T. (2017). Microclimate in tree cavities and nest-boxes: Implications for hole-nesting birds. *Forest Ecology and Management*, 389, 306–313.
- McIntyre, C. L., & Schmidt, J. H. (2012). Ecological and environmental correlates of territory occupancy and breeding performance of migratory Golden Eagles *Aquila chrysaetos* in interior Alaska. *Ibis*, 154, 124-135.
- Mennill, D., & Odom, K. (2010). Vocal duets in a nonpasserine: An examination of territory defence and neighbour–stranger discrimination in a neighbourhood of barred owls. *Behaviour*, 147, 619-639.
- Mennill, D. J., Battiston, M., Wilson, D. R., Foote, J. R., & Doucet, S. M. (2012). Field test of an affordable, portable, wireless microphone array for spatial monitoring of animal ecology and behaviour. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 704-712.
- Mittermeier, R. A., Robles, G. P., Hoffmann, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Mittermeier, C. G., Lamoreux, J., & da Fonseca, G. A. B. (2004). Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial

ecoregions. Mexico City, Mexico: Cemex.

- Mittermeier, R.A., Turner, W.R., Larsen, F.W., Brooks, T.M., & Gascon, C. (2011) Global Biodiversity Conservation: The Critical Role of Hotspots. In: Zachos, F., Habel, J. (eds) Biodiversity Hotspots. Springer, Berlin, Heidelberg
- Miura, K., & Ohsaki, N. (2004). Diet mixing and its effect on polyphagous grasshopper nymphs. *Ecological Research*, 19, 269-274.
- Mizuta, T. (2014). Habitat requirements of the endangered Amami Thrush (*Zoothera dauma major*), endemic to Amami-Oshima Island, southwestern Japan. *The Wilson Journal of Ornithology*, 126, 298-304.
- 水田 拓. (2016). 奄美 その自然の概要. 水田 拓 (編) 奄美群島の自然史学 亜熱帯島嶼の生物多様性: 1-17. 東海大学出版部, 平塚.
- Mizuta, T., Takashi, M., Torikai, H., Watanebe, T., & Fukasawa, K. (2017). Song-count surveys and population estimates reveal the recovery of the endangered Amami Thrush *Zoothera dauma major*, which is endemic to Amami-Oshima Island in south-western Japan. *Bird Conservation International*, 27, 470-482.
- Monterrubio-Rico, T. C., & Escalante-Pliego, P. (2006). Richness, distribution and conservation status of cavity nesting birds in Mexico. *Biological Conservation*, 128, 67-78.
- Moroni, E., Crivelaro, A. Z., Soares, T. L., & Guillermo-Ferreira, R. (2017). Increased behavioural responses to human disturbance in breeding Burrowing Owls *Athene cunicularia*. *Ibis*, 159, 854-859.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A. B., Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853-858.
- Newbold, T., Hudson, L. N., Phillips, H. R. P., Hill, S. L. L., Contu, S., Lysenko, I., Blandon, A., Butchart, S. H. M., Booth, H. L., Day, J., De Palma, A., Harrison, M. L. K., Kirkpatrick, L., Pynegar, E., Robinson, A., Simpson, J., Mace, G. M., Scharlemann, J. P. W., & Purvis, A. (2014). A global model of the response of tropical and sub-tropical forest biodiversity to anthropogenic pressures. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281, 20141371.
- Newbold, T., Scharlemann, J. P. W. W., Butchart, S. H. M. M., Şekercioğlu, Ç. H., Alkemade, R., Booth, H., & Purves, D. W. (2013). Ecological traits affect the response of tropical forest bird species to land-use intensity.

Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences, 280, 20122131.

Newton, I. (1994). The role of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds: A review. *Biological Conservation*, 70, 265-276.

Newton, I. (1998). *Population limitation in birds*. Academic Press, San Diego.

Nichols, J. D., & Williams, B. K. (2006). Monitoring for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 668-673.

日本直翅類学会（編）. (2006). *バッタ・コオロギ・キリギリス大図鑑*. 北海道大学出版会, 札幌.

Noon, B. R., & Franklin, A. B. (2002). Scientific research and the Spotted Owl (*Strix occidentalis*): Opportunities for major contributions to avian population ecology. *The Auk*, 119, 311-320.

O'Connor, R. J., & Hicks, R. K. (1980). The influence of weather conditions on the detection of birds during Common Birds Census fieldwork. *Bird Study*, 27, 137-151.

Oppel, S., Hervías, S., Oliveira, N., Pipa, T., Silva, C., Geraldés, P., Goh, M., Immler, E., McKown, M. (2014). Estimating population size of a nocturnal burrow-nesting seabird using acoustic monitoring and habitat mapping. *Nature Conservation*, 7, 1-13.

大川智史・林 将之. (2016). *ネイチャーガイド 琉球の樹木 奄美・沖縄～八重山の亜熱帯植物図鑑*. 文一総合出版, 東京.

大沢雅彦. (2001). 熱帯森林資源利用・保全・再生の自然科学的諸条件—森林生態学からのアプローチ—. *熱帯農業*, 45, 303-305.

Paclík, M., & Weidinger, K. (2007). Microclimate of tree cavities during winter nights - implications for roost site selection in birds. *International Journal of Biometeorology*, 51, 287-293.

Paillet, Y., Archaux, F., du Puy, S., Bouget, C., Boulanger, V., Debaive, N., Gilg, O., Gosselin, F., & Guilbert, E. (2018). The indicator side of tree microhabitats: A multi-taxon approach based on bats, birds and saproxylic beetles. *Journal of Applied Ecology*, 55, 2147-2159.

Palacios, V., López-Bao, J. V., Llana, L., Fernández, C., & Font, E. (2016). Decoding group vocalizations: The acoustic energy distribution of chorus howls is useful to determine wolf reproduction. *PLoS ONE*, 11, e0153858.

- Parmesan, C. (2006). Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37, 637-669.
- Pedersen, D., Thorup, K., Sunde, P., Jacobsen, L. B., & Rahbek, C. (2013). Post-fledging behaviour of juveniles in the Little Owl (*Athene noctua*). *Ornis Fennica*, 90, 117-128.
- Penone, C., Le Viol, I., Pellissier, V., Julien, J. F., Bas, Y., & Kerbiriou, C. (2013). Use of large-scale acoustic monitoring to assess anthropogenic pressures on Orthoptera communities. *Conservation Biology*, 27, 979-987.
- Penteriani, V., Delgado, M. D. M., Campioni, L., & Lourenço, R. (2010). Moonlight makes owls more chatty. *PLoS ONE*, 5, e8696.
- Perrins, C. M. (1970). The timing of birds' breeding seasons. *Ibis*, 112, 242-255.
- Pillay, R., Fletcher, R. J., Sieving, K. E., Udell, B. J., & Bernard, H. (2019). Bioacoustic monitoring reveals shifts in breeding songbird populations and singing behaviour with selective logging in tropical forests. *Journal of Applied Ecology*, 56, 2482–2492.
- Politi, N., Hunter, M., & Rivera, L. (2009). Nest selection by cavity-nesting birds in subtropical montane forests of the andes: Implications for sustainable forest management. *Biotropica*, 41, 354-360.
- Politi, N., Hunter Jr, M., & Rivera, L. (2012). Assessing the effects of selective logging on birds in Neotropical piedmont and cloud montane forests. *Biodiversity and Conservation*, 21, 3131-3155.
- Priyadarshani, N., Marsland, S., & Castro, I. (2018). Automated birdsong recognition in complex acoustic environments: a review. *Journal of Avian Biology*, 49, e01447.
- R Core Team. (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Remm, J., & Lõhmus, A. (2011). Tree cavities in forests - The broad distribution pattern of a keystone structure for biodiversity. *Forest Ecology and Management*, 262, 579-585.
- Renton, K., Salinas-Melgoza, A., De Labra-Hernández, M. Á., & de la Parra-Martínez, S. M. (2015). Resource requirements of parrots: nest site selectivity and dietary plasticity of Psittaciformes. *Journal of Ornithology*, 156(Suppl 1), S73-S90.
- Ribeiro, M. C., Metzger, J. P., Martensen, A. C., Ponzoni, F. J., & Hirota, M. M. (2009). The Brazilian Atlantic Forest:

- How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*, 142, 1141-1153.
- Robles, H., Ciudad, C., & Matthysen, E. (2012). Responses to experimental reduction and increase of cavities by a secondary cavity-nesting bird community in cavity-rich Pyrenean oak forests. *Forest Ecology and Management*, 277, 46-53.
- Rodrigues, A. S. L., Akçakaya, H. R., Andelman, S. J., Bakarr, M. I., Boitani, L., Brooks, T. M., Chanson, J. S., Fishpool, L. D. C., Fonseca, G. A. B. DA., Gaston, K. J., Hoffmann, M., Marquet, P. A., Pilgrim, J. D., Pressey, R. L., Schipper, J., Sechrest, W., Stuart, S. N., Underhill, L. G., Waller, R. W., Watts, M. E. J., & Yan, X. (2004). Global gap analysis: Priority regions for expanding the global protected-area network. *BioScience*, 54, 1092-1100.
- Rogers, T. L., Ciaglia, M. B., Klinck, H., & Southwell, C. (2013). Density can be misleading for low-density species: Benefits of passive acoustic monitoring. *PLoS ONE*, 8, e52542.
- Royle, J. A. (2004). N-mixture models for estimating population size from spatially replicated counts. *Biometrics*, 60, 108-115.
- Rushing, C. S., Ryder, T. B., Marra, P. P., & Rushing, C. S. (2016). Quantifying drivers of population dynamics for a migratory bird throughout the annual cycle. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283, 20152846.
- Sakai, M., Suda, S. ichi, Okeda, T., Nomura, R., & Washitani, I. (2019). The importance of riparian subtropical lucidophyllous forest to odonate conservation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 29, 682-692.
- Saitoh, T., Sugita, N., Someya, S., Iwami, Y., Kobayashi, S., Kamigaichi, H., Higuchi, A., Asai, S., Yamamoto, Y., Nishiumi, I. (2015). DNA barcoding reveals 24 distinct lineages as cryptic bird species candidates in and around the Japanese Archipelago. *Molecular Ecology Resources*, 15, 177-186.
- Sánchez, S., Cuervo, J. J., & Moreno, E. (2007). Suitable cavities as a scarce resource for both cavity and non-cavity nesting birds in managed temperate forests. A case study in the Iberian Peninsula. *Ardeola*, 54, 261-274.
- Santema, P., Valcu, M., Clinchy, M., Zanette, L., & Kempenaers, B. (2019). Playback of predator calls inhibits and

delays dawn singing in a songbird community. *Behavioral Ecology*, 30, 1283-1288.

Santillán, V., Quitián, M., Tinoco, B. A., Zárate, E., Schleuning, M., Böhning-Gaese, K., & Neuschulz, E. L. (2019).

Different responses of taxonomic and functional bird diversity to forest fragmentation across an elevational gradient. *Oecologia*, 189, 863-873.

Sberze, M., Cohn-Haft, M., & Ferraz, G. (2010). Old growth and secondary forest site occupancy by nocturnal birds in a neotropical landscape. *Animal Conservation*, 13, 3-11.

Scheffers, B. R., De Meester, L., Bridge, T. C. L., Hoffmann, A. A., Pandolfi, J. M., Corlett, R. T.,

Schlaepfer, M. A., Runge, M. C., & Sherman, P. W. (2002). Ecological and evolutionary traps. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 474-480.

Schuetz, J. G., & Johnston, A. (2019). Characterizing the cultural niches of North American birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116, 10863-10873.

Secretariat of the Convention on Biological Diversity. (2014). *Global Biodiversity Outlook 4*. Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montreal.

Sedláček, O., Vokurková, J., Ferenc, M., Djomo, E. N., Albrecht, T., & Hořák, D. (2015). A comparison of point counts with a new acoustic sampling method: a case study of a bird community from the montane forests of Mount Cameroon. *Ostrich*, 86, 213-220.

Seibold, S., Cadotte, M. W., MacIvor, J. S., Thorn, S., & Müller, J. (2018). The necessity of multitrophic approaches in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 33, 754-764.

関 伸一. (2009). 男女群島におけるアカヒゲ *Erithacus komadori* の生息状況と集団の分子系統的位置. *日本鳥学会誌*, 58, 18-27.

関 伸一. (2012). 自動撮影カメラとタイマー付録音機で記録されたトカラ列島の無人島群における鳥類相. *Bird Research*, 8, A35-A48.

Senzaki, M., Yamaura, Y., & Nakamura, F. (2015). The usefulness of top predators as biodiversity surrogates indicated by the relationship between the reproductive outputs of raptors and other bird species. *Biological Conservation*, 191, 460-468.

Ševčík, R., Riegert, J., Šindelář, J., & Zárbynická, M. (2019). Vocal activity of the Central European Boreal Owl

- population in relation to varying environmental conditions. *Ornis Fennica*, 96, 1-12.
- Severinghaus, L. L. (2000). Territoriality and the significance of calling in the Lanyu Scops Owl *Otus elegans botelensis*. *Ibis*, 142, 297-304.
- Severinghaus, L. L. (2007). Cavity dynamics and breeding success of the Lanyu Scops Owl (*Otus elegans*). *Journal of Ornithology*, 148(Suppl 2), S407-S416.
- Shonfield, J., & Bayne, E. M. (2017). Autonomous recording units in avian ecological research: Current use and future applications. *Avian Conservation and Ecology*, 12, 14.
- Shonfield, J., Heemskerk, S., & Bayne, E. M. (2018). Utility of automated species recognition for acoustic monitoring of owls. *Journal of Raptor Research*, 52, 42-55.
- Singh, A., Bhatt, D., Sethi, V. K., & Dadwal, N. (2016). Nesting success of the oriental magpie robin *Copsychus saularis* in nest boxes and tree cavities. *Wildlife Biology*, 22, 277-283.
- Sodhi, N. S., Liow, L. H., & Bazzaz, F. A. (2004). Avian extinctions from tropical and subtropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 323-345.
- Stattersfield, A. J., Crosby, M. J., Long, A. J., Wege, D. C., Rayner, A. P., (1998). *Endemic Bird Areas of the World: Priorities for Biodiversity Conservation*. BirdLife International, Cambridge
- Stork, N. E. (2010). Re-assessing current extinction rates. *Biodiversity and Conservation*, 19, 357-371.
- Suárez-Seoane, S., Álvarez-Martínez, J. M., Wintle, B. A., Palacín, C., & Alonso, J. C. (2017). Modelling the spatial variation of vital rates: An evaluation of the strengths and weaknesses of correlative species distribution models. *Diversity and Distributions*, 23, 841-853.
- Sugai, L. S. M., Silva, T. S. F., Ribeiro, J. W., & Llusia, D. (2019). Terrestrial passive acoustic monitoring: Review and perspectives. *BioScience*, 69, 15-25.
- Sugimura, K., Yamada, F., & Miyamoto, A. (2003). Population trend, habitat change and conservation of the unique wildlife species on Amami Island, Japan. *Global Environmental Research*, 7, 79-89.
- Sugimura, K., Ishida, K., Abe, S., Nagai, Y., Watari, Y., Tatara, M., Takashi, M., Hashimoto, T., & Yamada, F. (2013). Monitoring the effects of forest clear-cutting and mongoose *Herpestes auro-punctatus* invasion on wildlife diversity on Amami Island, Japan. *Oryx*, 48, 241-249.

- Sunde, P., & Markussen, B. E. N. (2005). Using counts of begging young to estimate post-fledging survival in Tawny Owls *Strix aluco*. *Bird Study*, 52, 343-345.
- Swiston, K. a., & Mennill, D. J. (2009). Comparison of manual and automated methods for identifying target sounds in audio recordings of Pileated, Pale-billed, and putative Ivory-billed woodpeckers. *Journal of Field Ornithology*, 80, 42-50.
- Sydeaman, W. J., Poloczanska, E., Reed, T. E., & Thompson, S. A. (2015). Climate change and marine vertebrates. *Science*, 350, 772-777.
- Takagi, M. (2011). Vicariance and dispersal in the differentiation of vocalization in the Ryukyu Scops Owl *Otus elegans*. *Ibis*, 153, 779-788.
- Takagi, M. (2013). A typological analysis of the hoot of the Ryukyu Scops Owl across island populations in the Ryukyu. *The Wilson Journal of Ornithology*, 125, 358-369.
- 高木昌興. (2018). 鳴き声から探る南西諸島の生物地理—リュウキュウコノハズク—.(水田 拓, 高木昌興 共編) 島の鳥類学—南西諸島の鳥をめぐる自然史—, 43-57. 海游社, 渋谷.
- Takagi, M., & Akatani, K. (2011). The diet of Ryukyu Scops Owl *Otus Elegans Interpositus* Owlets on Minami-Daito Island. *Ornithological Science*, 10, 151-156.
- Takagi, M., Akatani, K., Matsui, S., & Saito, A. (2007). Status of the Daito Scops Owl on Minami-daito Island, Japan. *Journal of Raptor Research*, 41, 52-56.
- Tegeler, A. K., Morrison, M. L., & Szewczak, J. M. (2012). Using extended-duration audio recordings to survey avian species. *Wildlife Society Bulletin*, 36, 21-29.
- Teixeira, D., Maron, M., & Rensburg, B. J. Van. (2019). Bioacoustic monitoring of animal vocal behavior for conservation. *Conservation Science and Practice*, 1, e72.
- Thomas, D. W., Blondel, J., Perret, P., Lambrechts, M. M., & Speakman, J. R. (2001). Energetic and fitness costs of mismatching resource supply and demand in seasonally breeding birds. *Science*, 291, 2598-2600.
- Thompson, S. J., Handel, C. M., & Mcnew, L. B. (2017). Autonomous acoustic recorders reveal complex patterns in avian detection probability. *Journal of Wildlife Management*, 81, 1228-1241.
- Toyama, M., Kotaka, N., & Koizumi, I. (2015). Breeding timing and nest predation rate of sympatric scops owls with

- different dietary niche breadth. *Canadian Journal of Zoology*, 93, 841-847.
- Toyama, M., & Saitoh, T. (2011). Food-niche differences between two syntopic Scops-Owls on Okinawa Island, Japan. *Journal of Raptor Research*, 45, 79-87.
- 植田睦之. (2008a). 広域長期モニタリングにもとづく鳥類分布の時間的空間的变化. (樋口広芳, 黒沢令子 編) 鳥の自然史：空間分布をめぐって, 173-188. 北海道大学出版会, 札幌.
- 植田睦之. (2008b). 森林の夜行性鳥類の効率的な調査時刻と録音による調査の可能性. *Bird Research*, 4, T1-T8.
- 植田睦之・関 伸一・小池重人. (2007). 温度ロガーを用いた巣箱に営巣する小型鳥類の繁殖状況の自動調査の試み. *Bird Research*, 3, T3-T11.
- 植田睦之・山口恭弘. (1997). ルリカケス・オーストンオオアカゲラ・カラスバトの環境選好性. *Strix*, 15, 69-74.
- van der Hoek, Y., Gaona, G. V., & Martin, K. (2017). The diversity, distribution and conservation status of the tree-cavity-nesting birds of the world. *Diversity and Distributions*, 23, 1120-1131.
- Van Horne, B. (1983). Density as a misleading indicator of habitat quality. *The Journal of Wildlife Management*, 47, 893-901.
- Venier, L. A., Holmes, S. B., Holborn, G. W., McIlwrick, K. A., & Brown, G. (2012). Evaluation of an automated recording device for monitoring forest birds. *Wildlife Society Bulletin*, 36, 30-39.
- Vrezec, A., & Bertoneclj, I. (2018). Territory monitoring of Tawny Owls *Strix aluco* using playback calls is a reliable population monitoring method. *Bird Study*, 65(sup1), S52-S62.
- Vickery, P.D., Hunter Jr., M.L., & Wells, J.V., 1992. Is density an indicator of breeding success? *Auk* 109, 706-710.
- 渡邊 泉. (2016). 奄美大島の生態系における微量元素（重金属類を含む）レベルと分布. 水田 拓（編）奄美群島の自然史学 亜熱帯島嶼の生物多様性: 332-350. 東海大学出版部, 平塚.
- Watari, Y., Nishijima, S., Fukasawa, M., Yamada, F., Abe, S., & Miyashita, T. (2013). Evaluating the “recovery level” of endangered species without prior information before alien invasion. *Ecology and Evolution*, 3, 4711-4721.
- Wiebe, K. L. (2011). Nest sites as limiting resources for cavity-nesting birds in mature forest ecosystems: A review of the evidence. *Journal of Field Ornithology*, 82, 239-248.

- Wilson, M. W., O'Donoghue, B., O'mahony, B., Cullen, C., O'Donoghue, T., Oliver, G., Ryan, B., Troake, P., Irwin, S., Kelly, T.C., Rotella, J. J., O'Halloran, J. (2012). Mismatches between breeding success and habitat preferences in Hen Harriers *Circus cyaneus* breeding in forested landscapes. *Ibis*, 154, 578-89.
- Wood, C. M., Gutiérrez, R. J., & Peery, M. Z. (2019). Acoustic monitoring reveals a diverse forest owl community, illustrating its potential for basic and applied ecology. *Ecology*, 100, e02764.
- Zak, M. R., Cabido, M., & Hodgson, J. G. (2004). Do subtropical seasonal forests in the Gran Chaco, Argentina, have a future? *Biological Conservation*, 120, 589-598.
- Zárybnická, M., Sedláček, O., Salo, P., Šťastný, K., & Korpimäki, E. (2015). Reproductive responses of temperate and boreal Tengmalm's Owl *Aegolius funereus* populations to spatial and temporal variation in prey availability. *Ibis*, 157, 369-383.
- Zheng, Z., Zhang, S., Yang, G., Tang, Y., Baskin, J., Baskin, C., & Yang, L. (2009). Abundance and distribution of cavity trees in an old-growth subtropical montane evergreen broad-leaved forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 39, 2234-2245.
- Zuberogitia, I., Burgos, G., González-Oreja, José Morant, J., Martínez, J. E., & Zabala Albizua, J. (2019). Factors affecting spontaneous vocal activity of Tawny Owls *Strix aluco* and implications for surveying large areas. *Ibis*, 161, 495-503.

要旨

第1章 総合序論

樹洞は、成熟林に多く見られ、営巣場所やねぐらとして多くの生物が利用する森林生態系における重要なマイクロハビタットである。樹洞を営巣場所とする鳥類は世界の鳥類種の約 20%を占め、特にフクロウ目の鳥類のように自ら樹洞を穿孔することができず、既存の樹洞を利用して繁殖する二次樹洞営巣種は、森林伐採などによる大径木や樹洞の減少に脆弱である。そのため、二次樹洞営巣種の保全は世界的な課題であり、保全に向けた効率的な生息状況や繁殖状況のモニタリング手法の確立が求められる。そのような中、録音によるモニタリング（録音モニタリング）が二次樹洞営巣種の個体群動態や繁殖成功を評価する上で、有効な手法として近年注目を集めている。

本研究では、南西諸島周辺の島嶼部に生息する小型のフクロウ科の二次樹洞営巣種であるリュウキュウコノハズクを対象とした。リュウキュウコノハズクは、IUCN レッドリストの準絶滅危惧種に選定されている森林生態系の上位捕食者である。本研究で調査を行なった奄美大島は島の 8 割以上を森林が占めるが、その多くは二次林で成熟した常緑広葉樹林は島の中央部にわずかに残されているのみである。リュウキュウコノハズクの保全のためには、広く繁殖状況を評価し、繁殖に強く影響していると考えられる営巣場所と食物資源がおよぼす効果を検討していくことが必要である。

本研究では、現在でも比較的広範囲に亜熱帯常緑広葉樹林が維持されている奄美大島において、センサス調査と録音モニタリングからリュウキュウコノハズクの繁殖成功の空間パターンを評価した。その結果に基づき、保全上重要な繁殖ステージを特定するとともに、営巣場所選択や繁殖成功に影響する要因を食物資源と営巣場所の観点から検討した。さらに、森林性鳥類の種組成や個体数、繁殖成功を評価する手法としての録音モニタリングの有効性を検証するとともに、その活用方法について検討した。

第2章 巣立ちビナによるリュウキュウコノハズクの繁殖成功評価と繁殖期の食物内容の把握

奄美大島におけるリュウキュウコノハズクの個体群の現状を明らかにするとともに、繁殖フェノロジーと繁殖期の給餌内容などの基礎的な繁殖生態を把握した。奄美大島の森林域全域にわたって 2 年間、本種の繁殖期を網羅するように 5 月下旬から 8 月下旬にかけてセンサス調査を行ない、本種は 7 月上旬

から下旬にヒナが巣立つことを明らかにした。また、巣立ち後もヒナが同じ場所で複数回にわたって観察され、1週間～3週間程度営巣場所周辺に留まることが示唆された。この特性を利用して巣立ちビナの分布から繁殖成功場所が評価できると考えられた。また、直接観察により親鳥が巣立ちビナに給餌した生物を把握した。その結果、樹上性の無脊椎動物を主に給餌しており、102例の記録のうち64%が直翅目であり、特にツユムシ科（同定できたものはすべてアマミヘリグロツユムシ）の割合が高く、40%を占めていた。

第3章 リュウキュウコノハズクの主要な食物アマミヘリグロツユムシの生息環境と季節性

リュウキュウコノハズクの巣外育雛期の主要な食物資源となっていたツユムシ科昆虫、特にアマミヘリグロツユムシについて、リュウキュウコノハズクの繁殖時期や採餌環境との関係性を検討するため、発生時期や生息環境、食草をフィールド調査と飼育実験により把握した。奄美大島の代表的な森林域の林道沿い（林縁）と林内にそれぞれ21のコドラートを設置して、リュウキュウコノハズクの繁殖期に複数回、アマミヘリグロツユムシを含めたツユムシ科昆虫の生息調査を行なった。林内はスダジイやシシアクチなどの常緑広葉樹が優占する一方、林縁はアカメガシワやイヌビワなどの落葉樹やシダが優占していた。食物要求量の増加するリュウキュウコノハズクの巣内育雛後期から巣外育雛期までの期間と、アマミヘリグロツユムシの成虫の発生時期が重なることが判明した。確認されたのべ142個体のツユムシ科昆虫のうち135個体はアマミヘリグロツユムシであり、ほとんどの個体は林縁のコドラートで確認された。半数以上の個体はアカメガシワやクサギ、ハゼノキなどの落葉樹の樹木の葉の上で確認された。コドラート調査でついていた植物を実際に食草として利用しているのかを確認するため、アマミヘリグロツユムシの幼虫に落葉樹5種、奄美大島の森林域で優占する常緑広葉樹のスダジイを与えて、成長量を測定した。スダジイを与えた個体は成虫になる前にすべて死亡したが、アカメガシワやハゼノキを与えた個体は成長し、そのほとんどが成虫になった。これらの結果から、アマミヘリグロツユムシは先駆樹種である落葉樹を幼虫期の主要な食草として利用し、森林ギャップや林縁環境に多く生息している可能性が示唆された。

第4章 録音による森林性鳥類モニタリングの有効性の評価

奄美大島の亜熱帯照葉樹林における、リュウキュウコノハズクを含めた森林性鳥類の種組成、および保全上重要な種の生息密度分布を把握する手法としての録音モニタリングの有用性を検討した。鳥類の繁殖期に 5 か所の森林域において、早朝および夜間に録音モニタリングとポイントカウント法を同時に実施した。オオトラツグミやルリカケスなど奄美大島の森林域に生息する保全上重要な鳥類種を含めて、録音法でもポイントカウント法とほぼ同様の鳥類相を記録できた。録音法で記録されたリュウキュウコノハズクとアカヒゲのさえざり回数は、ポイントカウント法で計数した個体数に対して有意な正の効果を示し、録音法はこれらの種の生息密度のモニタリングにも有効であることが示唆された。またさえざり回数は、調査時間帯、調査時期、気象条件の影響を受けており、これらの影響を適切に考慮するモデリング手法を提示した。

第 5 章 録音モニタリングを用いたリュウキュウコノハズクの営巣場所および繁殖成功の評価

営巣場所選択と繁殖成功を評価し、その空間パターンに営巣場所や食物資源が与える影響を検討するため、代表的な森林域に録音地点を 50 地点設け、リュウキュウコノハズクの繁殖期に録音モニタリングを行なった。得られた音声データから、雌雄の鳴き交わり、交尾、巣立ちビナの鳴き声を抽出し、発見率を考慮した *single season occupancy model* を用いて、ランドスケープ要因が繁殖期の異なる段階、すなわち営巣場所選択と繁殖成功におよぼす影響を評価した。鳴き交わりは 45 地点で、交尾は 28 地点で、巣立ちビナは 22 地点で確認された。営巣場所が豊富にあると考えられる成熟した常緑広葉樹林は営巣場所選択に有意な正の効果を持っていた一方で、採餌環境となっている可能性のある林縁や林道は有意な効果が認められないもしくは、負の効果を持っていた。以上より、二次林や林道沿いの森林ギャップが多く存在する現在の森林景観では、成熟した亜熱帯常緑広葉樹林に多くみられる樹洞が本種の繁殖成功の鍵となる一方で、採餌場所が繁殖成功にもたらす効果は小さいと考えられた。

第 6 章 総合考察

リュウキュウコノハズクの営巣場所選択は、成熟した常緑広葉樹林が規定していると考えられ、営巣場所である樹洞の利用可能性が営巣場所に大きく影響していると考えられる。一方で採餌環境は豊富に存在し、繁殖成功の空間パターンを規定する要因にはなっていない可能性が考えられる。リュウキュウコ

ノハズクの繁殖期とアマミヘリグロツユムシの成虫の発生時期がよく一致しており、アマミヘリグロツユムシの発生に合わせて繁殖している可能性が示唆された。

録音モニタリングを用いて、森林性鳥類の種組成、一部の種では生息密度や繁殖状況の評価が可能であることが示された。奄美大島の森林域には、貴重な絶滅危惧種や固有種が多く生息しており、それらの保全のために録音モニタリングを活用し、生息状況や繁殖状況のモニタリングを行ない、適切な保全策や森林管理手法を検討していくことが重要である。