

## 森林性鳥類の多様性に影響する諸要因

村井英紀<sup>1</sup>・樋口広芳<sup>1</sup>

### はじめに

森林は、日本の基本的な景観構成要素であり、国土保全の観点から重要な環境域である。一方、森林は、鳥類をはじめとする多様な動植物の生活の場であるとともに、人間にとってもかけがえのない自然を提供する場となっており、その存在は現存生物相の保全に重大な影響をもっている。ところが、近年の開発ブームによって、都市近郊に残存していた大面積の樹林が減少し消滅するとともに、森林構造の損壊など森林の質の悪化が顕著になってきている。そうした中で、そこに生息する鳥類群集がより単純化しつつあることが知られてきており、森林とそこに生息する鳥類群集との基本的な関係を把握することが、多様な生物を保全する上で、現在重大な課題の一つとなっている。

一般に、森林を生活の場としている鳥類の種数や個体数は、森林面積に比例して増大することや、森林のタイプなどに応じて変化する傾向があることなどが知られている。しかしながら、それらが実際にどのように関係しているのかについては、あまりよくわかっていないのが現状である。本論文では、日本の鳥を中心に、森林性鳥類の多様性に影響すると考えられる要因として、森林の構造、森林の面積および森林の連続性をとりあげ、現在までに明らかになりつつある関係を総説する。

### 1. 林の種類と鳥類群集

森林に生息する鳥類の種数や個体数は、森林の種類や構造、規模などによって異なっている。相観的に異なる森林における鳥類については、藤巻(1970)による針広混交林と幼・壮齢人工林の比較がある(図1)、それによると、針広混交林の種数は季節にかかわらず人工林の種数より多いこと、両林の生息種数の差は主として夏鳥の生息種類に依存すること、および相観的な構造の相違がそこに生息する鳥類群集に影響することなどがわかる。

一方、森林タイプごとの鳥類群集については、由井(1977, 1988)による日本全国の主要な森林タイプでの調査がある(図2)、それによると、種数では冷温帯壮齢人工林(広葉樹混交)、ミズナラ林、北海道汎針広混交林、冷温帯壮齢人工林(疎開)、シイ・カシ・タブ林で多く、ハイマツ帯や幼齢人工林などで少ないことから、相観的にみて樹高が高く、よく発達した森林や、樹種が混交した森林で種類が多いことがわかる。また、生息密度でもシイ・カシ・タブ林、冷温帯壮齢人工林(広葉樹混交)、同(疎開)、亜寒帯針葉樹林、北海道汎針広混交林で高く、ハイマツ林や幼齢人工林では非常に低い。つまり、森林の発

1988年11月15日受理

1. 〒150 渋谷区東2-24-5, 財団日本野鳥の会 研究センター

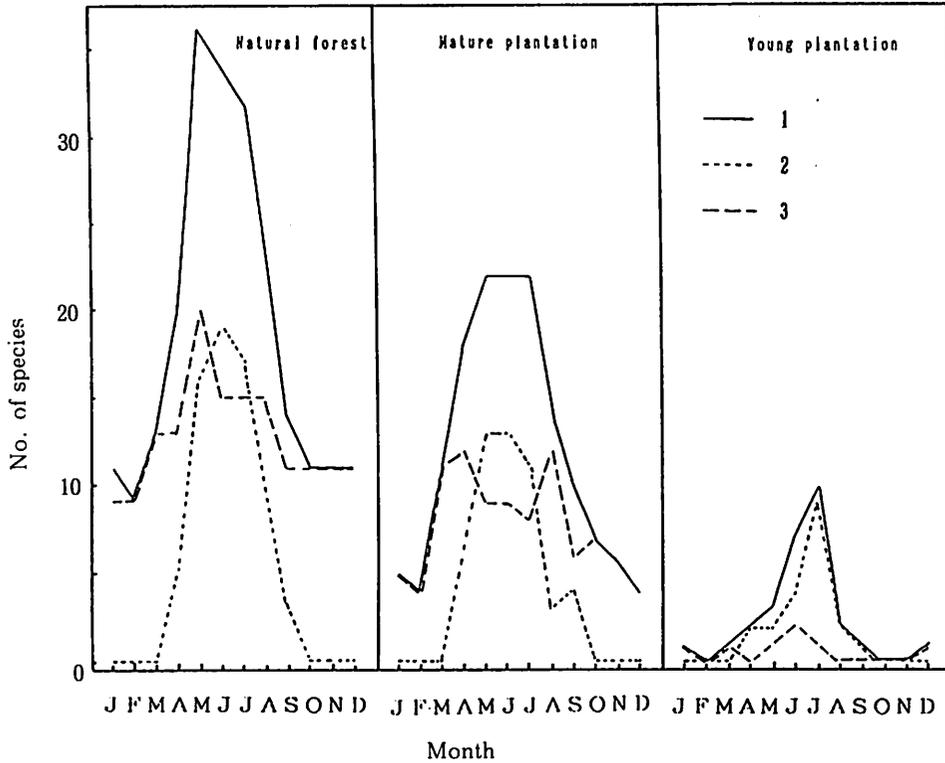


図1. 北海道中央部の天然林, 壮齡人工林, 幼齡人工林における種数の季節変化. 藤巻 (1970) より.

1 : 全種数, 2 : 留鳥, 3 : 夏鳥

Fig. 1. Seasonal changes in the number of species in the natural forest, the mature plantation and the young plantation of central Hokkaido.

1 : total no. of species, 2 : resident, 3 : summer visitor

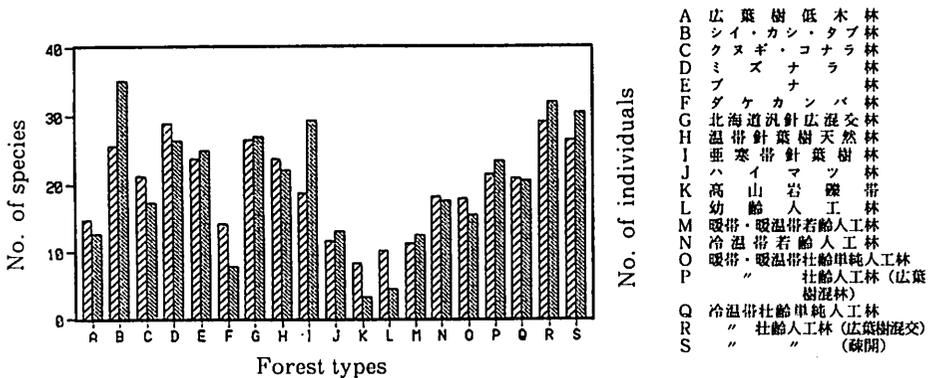


図2. 繁殖期の鳥類群集の林相タイプ別種数 (斜線) および個体数 (縦線). 種数, 個体数とも15haあたりの数. 由井 (1988) より.

Fig. 2. Number of species (斜線) and density (縦線) in 15 ha in the breeding season for various types of forest in Japan.

達程度や規模が大きいほど生息密度も高いといえよう。これらの結果から、一般的にいて、生息密度と種数は落葉広葉樹を含む壮齢人工林を除けば、同じ高木林でも人工林より天然林の方が多く、人工林間では、幼齡林、若齡林、壯齡林の順で多いこと、相観的にみて樹高の高い林ほど多いこと、単純な人工林に比して広葉樹が混交した人工林のほうが多くなることなどがわかる。また、種多様度では、冷温帯壯齡人工林（広葉樹混交）、ミズナラ林、冷温帯壯齡人工林（疎開）、北海道汎針広混交林、シイ・カシ・タブ林で高く、やはり、相観的にみてよく発達した森林や、広葉樹の混交した林、樹林内に疎開部のある林で鳥類群集が豊かになるといえる。なお、種多様度 $H'$ とは、種 $i$ の個体数の全体における割合（優占度）を $p_i$ とした Shannon-Weaver 関数：

$$H' = - \sum p_i \ln p_i$$

である (MacArthur 1972, 木元 1976)。 $H'$ は多種個体群からランダムに1個体を取り出す場合に、それがどの種に属するのかわかる情報エントロピー（不確かさ）であるが、現実には個体群の多様性が増加すれば不確かさも増加するため、多様性と不確かさを同等とみなして多様性の尺度として利用されている (Pielou 1969)。

上記の森林タイプごとの種数 $St$ と種多様度 $H'$ との関係では、両者に有意な正の相関：

$$H' = 1.2589 + 0.0867St \quad (r = 0.959)$$

がみられ、種数が多い森林で種多様度が高くなることわかる (図3)。なお、高山岩礫帯や暖帯若齡人工林では種数に比して種多様度が特に小さく、群集構成が比較的単純であることが示唆される。

林の種類と鳥の種数や種構成を扱った論文としては、ほかに信州鳥類生態研究グループ (1977)、高橋・伊藤 (1981)、樋口ほか (1986) などがある。

## 2. 森林構造と鳥類の多様性

### 1). 群葉高多様度

森林の構造を測定する指数としては、群葉高多様度 FHD が利用されることが多い。群葉高多様度は、林内階層  $i$  ごとの群葉密度  $p_i$  の情報量  $H'$  (前項1参照) であり、鳥類の種多様度と正の関係をもつ傾向がある (たとえば、MacArthur & MacArthur 1961, Recher

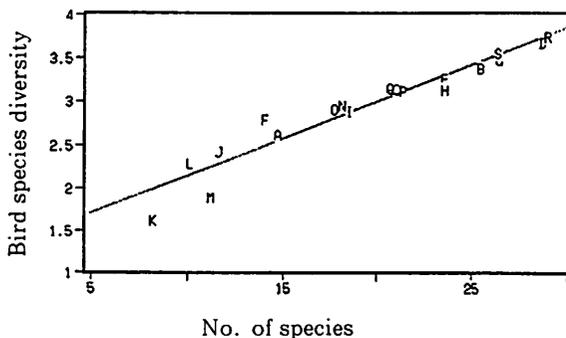


図3. 種類と鳥類種多様度との関係。図中の記号は図2参照。由井 (1988) より。

Fig. 3. Correlation between the number of species and bird species diversity in various types of forest in Japan. Alphabet indicates forest type in Fig. 2.

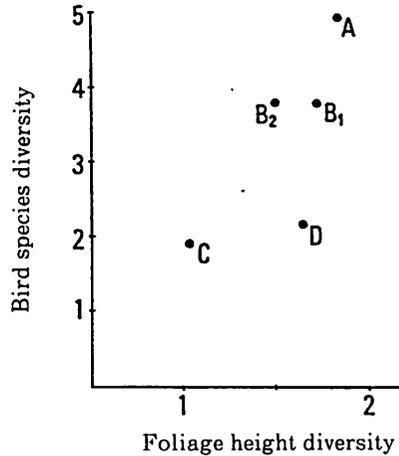


図4. 富士山麓における群葉高多様度と鳥類種多様度の関係。石田 (1987)。

A~Dは、それぞれ外観の異なった植生

Fig. 4. Bird species diversity and foliage height diversity at the foot of Mt. Fuji : FHD was calculated with the number of closed meshes of the five foliage layers divided at 2, 5, 10, 15m in height. A-D indicates different types of forests.

1969).

石田 (1987) は、富士山麓の針葉樹林において種多様度 BSD と群葉高多様度との関係を調べ、両者に高い相関：

$$BHD = -1.89 + 3.62 FHD \quad (r=0.959)$$

を得ている (図4)。なお、同一林分の隣接した調査地点 (B<sub>1</sub>とB<sub>2</sub>) どうしても群葉高多様度の値がばらついていることから、群葉高多様度は、水平方向の樹冠の分布状態に影響される傾向があると考えられる。

群葉高多様度が高いということは、林の階層構造がよく発達しているということであり、これが高いほどより多くの鳥類が生息しているということは、よく発達した階層を生息場所とする多くの種の生息が可能であることを意味している (Recher 1969, MacArthur 1972)。

## 2). 環境特性指数

Hino (1985) は、鳥類群集の多様性と植生指数との対応関係を明らかにするため、繁殖場所 (樹洞, 樹冠, 低木) および採食場所 (樹冠, 低木, 林外) に着目し、各ギルドごとに、北海道の天然林 (N<sub>1, 2, 3</sub>) および人工林 (P<sub>1, 2, 3</sub>) における環境特性指数間との関係および鳥類群集指数との比較を行なった。ここでいう環境特性指数とは、樹冠高, 階層ごとの被度, 平均胸高直径, 胸高断面積合計や, 群葉高多様度, 樹種数, 樹種多様度, 樹種均等性要素多様度である。ここで、樹種多様度は樹種*i*の優占度  $p_i$  から求めた情報量  $H'$  であり、樹種均等性要素多様度はすべての樹種が同じ割合で存在するとしたときに期待される平均情報量の最大値  $H_{max}'$  と観測値 ( $H'$ ) との比：

$$J' = H' / H_{max}'$$

を表わす (Pielou 1969, 木元 1976)。

環境特性指数間では、樹種多様度と樹種数および樹種均等性要素多様度, 平均胸高直径

と高木層被度および群葉高多様度、高木層被度と胸高断面積合計および樹種数との間に高い相関が認められたほか、高木層被度と樹冠高、低木層被度と群葉高多様度、平均胸高直径と胸高断面積合計、樹種数と樹種均等性要素多様度との間にも有意な相関が認められた。一方、林床被度と平均胸高直径および胸高断面積合計との間には、有意な負の相関が認められている。なお、高木密度、低木密度および植被率は、他の指数との間に有意な相関は認められなかった。

鳥類の密度、種数と環境特性指数との相関は、表1に示したとおりである。繁殖ギルドをみると、鳥類密度は樹洞営巣群では高木層被度と樹冠高に相関し、樹冠営巣群では低木層被度と群葉高多様度に相関しているが、低木営巣群では林床被度に負の相関を示した。樹洞営巣群の高木層被度、樹冠高との相関は、その密度が営巣に適した樹洞などの存在密度に対応すると考えられ、両指数が林内の全体空間の大きさを表現しているときみなせることを反映した結果であり、樹冠営巣群の高木層被度、低木層被度との相関も、営巣可能空間が高木層被度と低木層被度との合計とみなせることから明らかであるといえよう。なお、低木営巣群で認められた林床被度との負の相関は、営巣場所となる低木層被度が林床被度と逆比例することを反映した結果であるといえる。一方、種数は、主に樹種の構成要素（樹種数、樹種多様度、樹種均等性要素多様度）と相関しており、樹洞営巣群では高木層被度、胸高断面積合計、群葉高多様度との相関もみられている。

次に、採食ギルドでは、鳥類密度は樹冠採食群では低木層被度、群葉高多様度、樹種多様度、樹種数と相関し、林外採食群では平均胸高直径と群葉高多様度に相関しているが、低木採食群では林床被度と負の相関を示している。また、種数は、樹冠採食群では樹種の構成要素（樹種多様度、樹種数、樹種均等性要素多様度）と相関し、林外採食群では高木層被度、胸高断面積合計に相関しているが、低木採食群では樹種均等性要素多様度との相関が認められただけである。

このうち、樹冠採食群で認められた鳥類の種数と樹種多様度、樹種数、樹種均等性要素多様度との高い相関および、鳥類密度と群葉高多様度、樹種数、樹種多様度との相関は、採食空間の質や大きさが主として樹種の構成要素によって決定されていることを反映した結果であると考えられる。つまり、樹冠・低木採食群を合わせて林内採食群とすれば、その密度は、採食場所の全体としての植被率に依存しているといえよう。ただし、樹冠採食群が低木層被度とだけ相関し、高木層被度との相関が認められないことは、同群の採食・営巣空間が、上述したような高木層と低木層が複合された空間であるとみなせることからみて、興味深い結果であるといえよう。

以上のことから、全体として鳥類の密度は、林齢に関わる指数（平均胸高直径、樹冠高など）や群葉高多様度に相関し、鳥類の種数は樹種の構成に関わる指数（樹種多様度、樹種数、樹種均等性要素多様度など）と深いかかわりがあることがわかる。したがって、これらの指数によって生息環境特性をかなりの程度まで表現することが可能であろう。なお、Hino (1985) の結果では、鳥類の種多様度は樹種数、樹種多様度および樹種均等性要素多様度と有意な相関があるが、群葉高多様度との相関は認められない。

### 3). 群葉高多様度に変わる指数

群葉高多様度は、タイプが異なる森林では鳥類の種多様度を予測する指数とは必ずしもならないことから (Hino 1985)、森林のタイプによらず利用可能な新しい環境構造指数

表 1. 北海道中央部における鳥類群集変数と生息環境変数の関係. Hino (1985).

Table.1. Relationships between avian variables and habitat variables in central Hokkaido, Japan.

Habitat variable	Density						Species richness						BSD		
	All	Nesting			Foraging			All	Nesting			Foraging			
		H	C	B	o	c	b		H	C	B	o		c	b
高木層被度	High canopy cover (%)		+					+					+		
低木層被度	Low canopy cover (%)			+										+	
草木層被度	Ground cover (%)				-									-	
植被率	Total vegetation cover (%)														
立木密度	Number of trees/ha														
低木密度	Number of shrubs/ha														
胸高直径	Mean Diameter at Brest Height (cm)	⊕				+									
胸高断面積合計	Basal area (m <sup>2</sup> /ha)							+						+	
樹冠高	Canopy height (m)			+											
群葉高多様度	Foliage height diversity	+		+		+	+		+						
樹種多様度	Tree species diversity						+	+	+	+			⊕	⊕	
樹種数	Tree species richness					+		+	+				+	+	
樹種均等性要素多様度	Evenness of tree species							⊕		⊕	⊕		⊕	+	

正の有意相関: ⊕ $P < 0.01$ , + $0.01 < P < 0.05$

負の有意相関: ⊖ $P < 0.01$ , - $0.01 < P < 0.05$

Nesting guild: H=hole, C=canopy, B=bush (or ground)

Foraging guild: o=outside, c=canopy, b=bush (or ground)

BSD: Bird species diversity

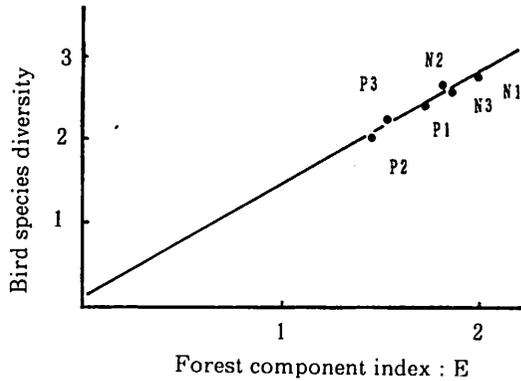


図5. 北海道中央部における森林構造指数と鳥類種多様度との関係. Hino (1985).

Fig. 5. Correlation between bird species diversity and forest component index : E (=EFH + ETS) in central Hokkaido, Japan. EFH is a transformation of FHD to the evenness component diversity, and ETS shows the evenness of tree species.

が必要となる.

Hino (1985) は(2)の解析結果に基づいて、樹種構成を考慮した森林構造指数 :

$$E = EFH + ETS$$

ETS : 樹種均等性要素多様度

$$EFH = FHD / \ln x \quad (x : \text{階層})$$

を提案し、鳥類の種多様度 BSD との間に高い相関 :

$$BSD = 0.12 + 1.36E \quad (r = 0.974)$$

を得ている (図5)。この指数からは、樹種構成に偏りが無い階層構造の発達した豊かな森林ほど、鳥類の多様性が高くなることが分かる。

一方、由井 (1984) は、群葉高多様度が林内各層の絶対葉量を問題にしていないことに着目した。そして、林内各層 (高木、亜高木、低木、林床) の葉層密度  $a$  を考慮した新しい指数として林内階層多様度 :

$$FLD = \left( \sum_{i \leq j=1}^4 a_{iaj} \right)^{1/2}$$

を提案し、鳥類の種多様度 BSD との間に有意な相関 :

$$BSD = 1.03 + 1.19FLD \quad (r = 0.754)$$

を得ている (図6)。

石田 (1987) は、樹冠が粗なのか集中しているのかを表わす指標として、水平方向の樹冠の投影パタン (1 m<sup>2</sup> 単位) から求めた樹冠集中度 (CP) をとり入れ、同一林分の隣接する調査地点どうしてみられた群葉高多様度のばらつきが (B1とB2, 図4参照)、樹冠集中度を利用するとほぼ同様の値となることを示した (図7)。これは、群葉高多様度が水平方向の樹冠の分布状態に比較的敏感に影響されることを示唆しており、群葉高多様度だけで森林の空間構造を評価することは不十分であるといえる。今後は垂直構造だけではなく、採食・繁殖空間の多様性を考慮するために水平方向の構造をも考慮する必要があると

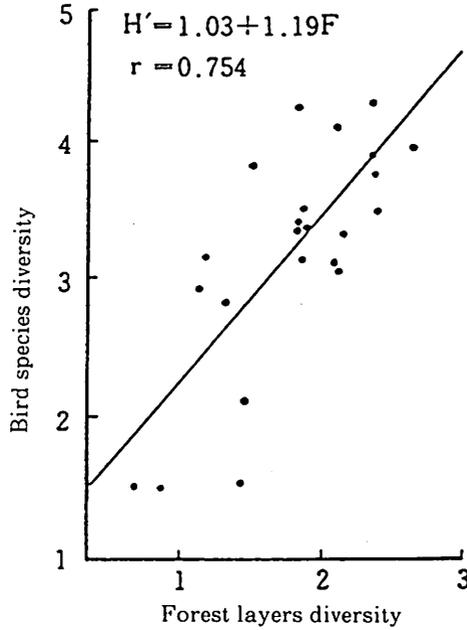


図6. 鳥類種多様度と林内階層多様度との関係. 由井 (1986).

Fig. 6. Correlation between bird species diversity and forest layers diversity in Japan.

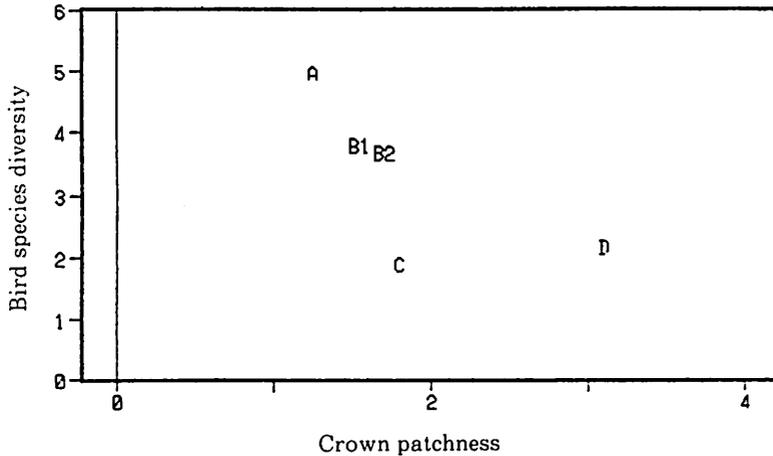


図7. 富士山麓における樹冠集中度と鳥類種多様度の関係. 群葉高多様度で評価した場合に見られた隣接地点間の異なり (B1, B2) が, 樹冠集中度では同様の値を示す (図4 参照). 石田 (1987).

Fig. 7. Bird species diversity and crown patchness at the foot of Mt. Fuji, central Japan. Differences between neighbouring plots calculated by foliage height diversity (B1, B2) are not seen in this crown patchness. See Fig. 4.

いえ, 樹冠集中度も森林の空間構造を評価する新しい測度として利用可能であろう.

### 3. 森林面積との関係

一般に, 陸鳥の種数や個体数は, 生息環境となる森林などの面積と密接な関係があることが経験的に知られており, いくつかの解析例がある. ここでは手法や対象環境からみて

代表的であると考えられる都市近郊緑地および山地森林帯での解析結果を示す。

### 1). 都市近郊緑地

南関東の都市近郊の公園や緑地などの島状に存在する樹林について、樋口ほか（1982）は繁殖種調査を行ない、生息種数（S）と面積（A）との間にロジスティック曲線：

$$S = 3 + \frac{55}{1 + \exp(2.68 - 0.83 \log A)}$$

を近似させた（図8）。

この結果によると、面積が1 ha未満では生息種は数種どまりであるが、1 ha以上になると種数が漸増しはじめ、10haで10.5種、100haで17.6種が生息すると予想されている。また、表2に示したように、面積の増加にともなって生息する鳥類の種構成が異なり、面積が1 ha未満の狭い林には、スズメ、キジバト、ヒヨドリ、シジュウカラ、オナガなどの限られた種だけが低い頻度で出現し、1 ha以上になるとコゲラ、エナガ、ウグイスなどが入ってくるが、それらの出現率は低い。10ha程度以上になると、キビタキ、サンコウチョウ、イカル、ヤマガラなどがみられるようになり、100ha以上の大面積の林になるとアオゲラ、ヤブサメ、トラツグミ、クロツグミなどの森林性鳥類の生息が高い頻度で見られる。

### 2). 山地森林

由井ら（1987）は、全国の山地森林帯の調査結果に基づいて、Brianの切れた負の2項級数（木元1976）をもちい、母集団の想定種数（その森林に生息すると推測される最大の

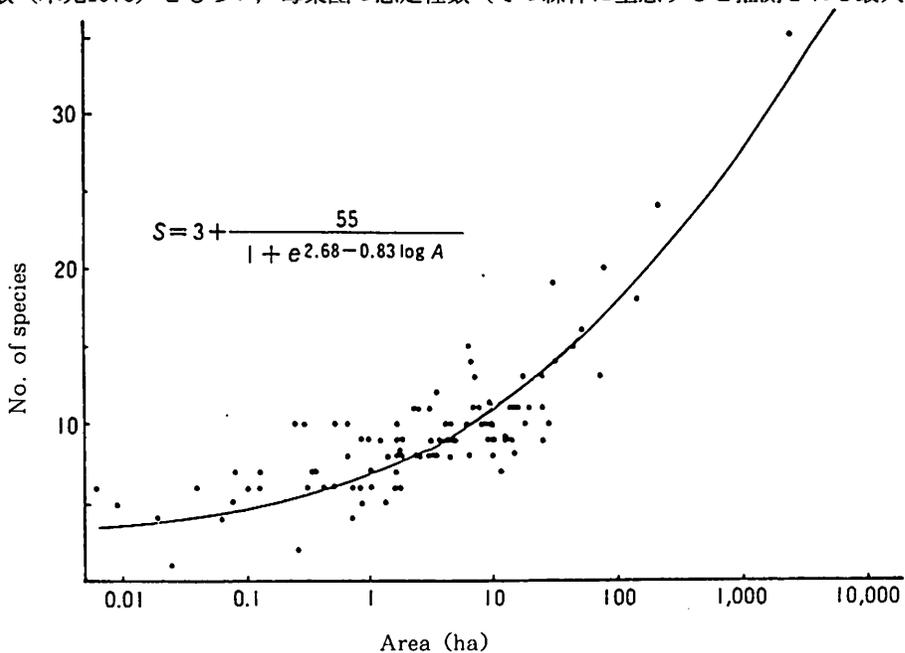


図8. 関東における森林面積と種数の関係。樋口ほか（1982）にその後の資料を加えて作成。

Fig. 8. Relationship between forest area and the number of species in the Kanto Plain, central Japan. The curve and equation in the figure were calculated by computer, assuming that the relation between areas and the number of species can be applied to the logistic curve.

表2. 関東における森林面積の増大に応じた各種の出現状況. 樋口・ほか (1982).

Table.2. Occurrence rates of species in relation to the increase of forest areas in Kanto Plain, central Japan.

No	種	Species	面積 Area (ha)*				
			0.1> (7)	0.1-0.9 (10)	1.0-9.9 (22)	10.0-99.9 (9)	100< (3)
1	スズメ	<i>Passer montanus</i>	1.00	0.90	0.92	1.00	1.00
2	キジバト	<i>Streptopelia orientalis</i>	0.71	0.80	1.00	1.00	1.00
3	ヒヨドリ	<i>Hypsipetes amaurotis</i>	0.86	1.00	1.00	1.00	1.00
4	シジュウカラ	<i>Parus major</i>	0.71	0.80	0.73	1.00	1.00
5	ムクドリ	<i>Sturnus cineraceus</i>	0.57	0.70	1.00	1.00	1.00
6	オナガ	<i>Cyanopica cyana</i>	0.29	0.60	0.73	0.78	0.67
7	コジュケイ	<i>Bambusicola thoracica</i>	0.29	0.10	0.23	0.67	0.67
8	カワラヒワ	<i>Carduelis sinica</i>	0.29	0.30	0.77	0.89	1.00
9	ハシブトガラス	<i>Corvus macrorhynchos</i>	0.14	0.40	0.59	0.78	1.00
10	ハシボソガラス	<i>Corvus corone</i>	0	0.1	0.14	0.22	0.67
11	メジロ	<i>Zosterops japonica</i>	0	0.1	0.23	0.33	1.00
12	コゲラ	<i>Dendrocopos kizuki</i>	0	0	0.09	0.11	1.00
13	エナガ	<i>Aegithalos caudatus</i>	0	0	0.04	0	0.67
14	ウグイス	<i>Cettia diphone</i>	0	0	0.04	0.56	1.00
15	カッコウ	<i>Cuculus canorus</i>	0	0	0.15	0.11	0.33
16	キジ	<i>Phasianus colchicus</i>	0	0	0.08	0.11	0.67
17	ホオジロ	<i>Emberiza cioides</i>	0	0.10	0	0.22	1.00
18	キビタキ	<i>Ficedula narcissina</i>	0	0	0	0.11	0.33
19	サンコウチョウ	<i>Terpsiphone atrocaudata</i>	0	0	0	0.11	1.00
20	モズ	<i>Lanius bucephalus</i>	0	0	0	0.22	0.67
21	イカル	<i>Eophona personata</i>	0	0	0	0.22	1.00
22	ヤマガラ	<i>Parus varius</i>	0	0	0	0.11	1.00
23	チゴモズ	<i>Lanius tigrinus</i>	0	0	0	0.11	0
24	コサメビタキ	<i>Muscicapa latirostris</i>	0	0	0	0.11	0.33
25	アオゲラ	<i>Picus awokera</i>	0	0	0	0	0.67
26	ヤブサメ	<i>Cettia squameiceps</i>	0	0	0	0	0.67
27	オオルリ	<i>Cyanoptila cyanomelana</i>	0	0	0	0	0.67
28	オオタカ	<i>Accipiter gentilis</i>	0	0	0	0	0.33
29	サンショウクイ	<i>Pericrocotus divaricatus</i>	0	0	0	0	0.33
30	トラツグミ	<i>Turdus dauma</i>	0	0	0	0	0.33
31	クロツグミ	<i>Turdus cardis</i>	0	0	0	0	0.33
32	センダイムシクイ	<i>Phylloscopus occipitalis</i>	0	0	0	0	0.33
33	ヒガラ	<i>Parus ater</i>	0	0	0	0	0.33
34	ツツドリ	<i>Cuculus saturatus</i>	0	0	0	0	0.33
種数の合計			9	12	16	23	33

\*各階級の下のカッコ内の数字は、そこに含まれる調査地数.

The figure in parenthesis under each area class indicates the number of sites investigated.

種数)  $S_{max}$  と総個体数  $N$  との間に次の関数 :

$$S = S_{max} \left[ 1 - \left( \frac{N}{k S_{max}} + 1 \right)^{-k} \right]$$

を仮定した。これを、森林タイプごとに調査結果から求めた15haあたりの個体数  $D$ 、生息種数  $St$  をもちいて展開すると、

$$D = k (X^{1/k} - 1) S_{max}$$

$$\text{ただし } X = (1 - (St/S_{max}))^{-1}$$

となるため、森林ごとの常数  $k$  が漸近的に推定できる。なお、 $D$  は15haあたりの個体数であることから、任意の面積  $A$  については  $N = D \cdot A / 15$  とし、この  $N$  と  $k$  を第一式に代入して面積あたりの種数  $S$  を推定している。同予測によれば、森林タイプによって差がみられるが、平均値では10haで16.9種、100haで30.3種が予測される (図9)。

ここで、1)の都市近郊緑地の結果は各面積の調査結果から近似されたものであり、2)の山地森林の結果は母集団の想定値および調査結果から推定されたものであることから、仮に同一林分を対象とした場合には両予測値はほぼ一致すると考えられるが、実際には明かな違いが認められている。両者の予測値を比較すると、1)の種数は、2)の幼齢人工林や若齢人工林の種数にほぼ対応しており、種数の上では、都市緑地は山地森林の幼・若齢人工林とほぼ類似した林地であるといえよう。一方、1)の緑地が、相観的には2)のシータブ林やクヌギ・コナラ林など暖・温帯林要素の強い林地に類似しているとみなせることから推して、両者の違いは、2で述べた環境特性(林の構造)に主として起因するものであると考えることができる。しかしながら、林の構造的な要因のほかに、両者の大きな相違点である周辺環境の連続性の違いもあげられよう。つまり、都市緑地は、周辺の環境が山地森林のように連続しておらず島状に残存、孤立しているため、繁殖や採食などにおける空間利用性の低下や個体、群の分散、移動などにおける周辺域の利用性の制限などによ

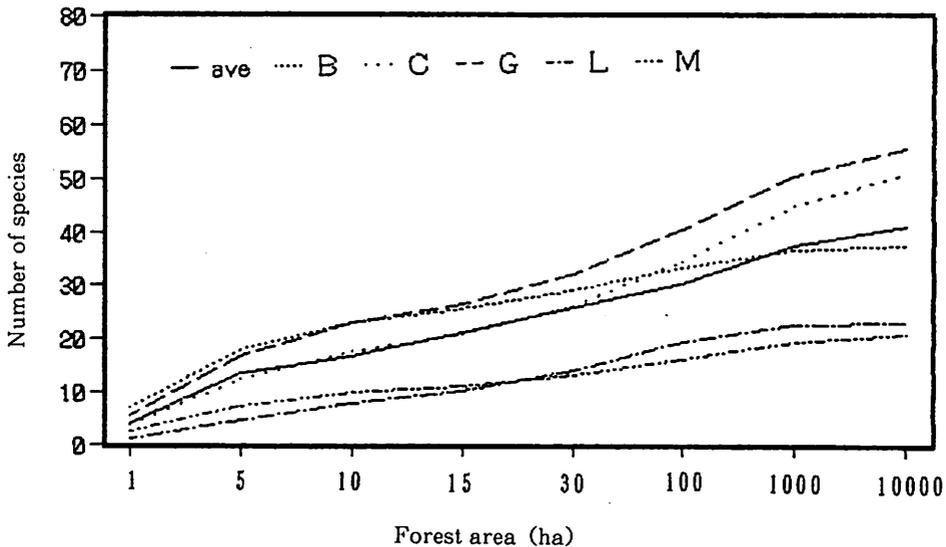


図9. 森林面積と鳥の種数。15haあたりの換算値から算出したもの。由井(1988)より。

Fig. 9. Calculated relationships between forest area and the number of species in various forest in Japan. Alphabet indicates forest types in Fig. 2.

り、孤立林の環境収容力が相対的に低下すると考えることができる。孤立化の影響に関する今後の研究が望まれよう。

#### 4. 植被の連続性

林の水平的な分布など植被の連続性に着目して鳥類群集との対応関係を考察する。なお、広い面積にわたって植被の連続性を考慮した論文がないため、住宅地に樹木が散在するような地域について、樹木率や植被率を指数とした解析例をとりあげる。

##### 1). 樹木率との関係

平野ほか(1985)は、栃木県の宇都宮市において、調査地内(1 km×50m)で低木以上の樹木の樹冠が占める面積の割合を樹木率(A)として、繁殖期の鳥の種類(S)との関係を解析し、

$$S = 6.221 + 0.088A \quad (r = 0.853)$$

を認めた(図10)。

樹木率ごとの出現種は、表3に示したとおりであり、10%以下ではスズメ、ムクドリなどからなる単純な種構成であるが、10%以上になるとシジュウカラ、ホオジロなどの樹木や低木を必要とする種の生息が認められ、樹木率が80%以上でアオゲラ、サンショウクイなどの森林性鳥類がみられた。

また、冬期における両者の関係として、

$$S = 6.1145 + 0.3881A - 0.0022A^2$$

を認め、冬期には繁殖期に比して、同じ樹木率でも種数が多くなることを示した(図11)。なお、冬期の調査結果で認められる樹木率が高い地域での種数増加の鈍化傾向は、林の利用の仕方が繁殖期と冬期ではかなり異なることを示唆しており、空間の利用性に着目した鳥類群集の今後の解析が必要であるといえよう。

##### 2). 植被率との関係

藤巻(1981)は、相観的にみた地域の林地と草地を合わせた植被率(X)を指数として、

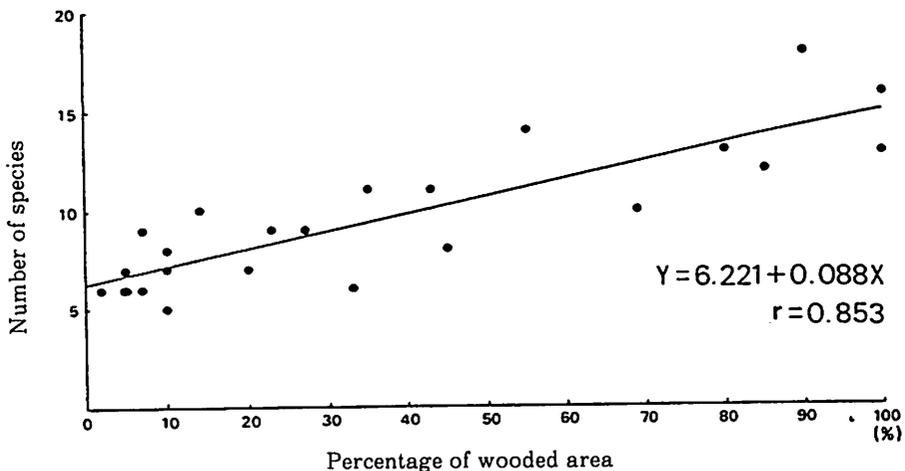


図10. 宇都宮市の繁殖期における樹木率と種数の関係。平野ほか(1985)。

Fig.10. Relationship between the percentage of wooded area and number of bird species in the breeding season in Utsunomiya, central Japan.

表3. 宇都宮市の繁殖期における樹木率の増加に応じた各種の出現状況. 平野ほか (1985).

Table.3. Occurrence of species in relation to the increase of wooded area in the breeding season in Utsunomiya, central Japan.

Species		Study area																							
		大通り (2)	県庁前通り (5)	東京街道 (5)	駅東地区 (5)	峰町 (7)	平出町 (7)	栃木街道 (10)	平出工業団地 (10)	下平出町 (10)	陽西町 (14)	道場宿町 (20)	東峰町 (23)	宝木町 (27)	石井町 (33)	上籠谷町 (35)	上戸祭町 (43)	西の宮町 (45)	飛山城跡 (55)	猿山町 (69)	八幡山公園 (80)	野高谷町 (85)	井頭公園 (90)	水道山 (100)	横山町 (100)
1. スズメ	<i>Passer montanus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
2. ムクドリ	<i>Sturnus cineraceus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
3. ヒヨドリ	<i>Hypsipetes amaurotis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
4. キジバト	<i>Streptopelia orientalis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
5. カワラヒワ	<i>Carduelis sinica</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
6. オナガ	<i>Cyanopica cyana</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
7. ハシボソガラス	<i>Corvus corone</i>					+	+	+		+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
8. カッコウ	<i>Cuculus canorus</i>			+		+	+			+		+	+				+	+	+	+		+	+	+	+
9. モズ	<i>Lanius bucephalus</i>					+			+								+	+	+	+		+	+	+	+
10. コジュケイ	<i>Bambusicola thoracica</i>									+		+				+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
11. ホオジロ	<i>Emberiza cioides</i>										+	+				+	+		+	+	+	+	+	+	+
12. ハシブトガラス	<i>Corvus macrorhynchos</i>										+							+	+	+	+	+	+	+	+
13. シジュウカラ	<i>Parus major</i>											+					+				+	+	+	+	+
14. トビ	<i>Milvus migrans</i>													+	+					+	+	+	+	+	+
15. イカル	<i>Eophona personata</i>															+	+					+	+	+	+
16. ウグイス	<i>Cettia diphone</i>															+						+	+	+	+
17. エナガ	<i>Aegithalos caudatus</i>															+					+		+	+	+
18. サンコウチョウ	<i>Terpsiphone atrocaudata</i>																	+				+	+	+	+
19. メジロ	<i>Zosterops japonica</i>																	+	+	+	+	+	+	+	+
20. サンバ	<i>Butastur indicus</i>																	+				+	+	+	+
21. アオゲラ	<i>Picus awokera</i>																			+				+	+
22. カケス	<i>Garrulus glandarius</i>																					+		+	+
23. ホトトギス	<i>Cuculus poliocephalus</i>																					+	+	+	+
24. チゴモズ	<i>Lanius tigrinus</i>																			+					+
25. サンショウクイ	<i>Pericocotus divaricatus</i>																					+			+
26. コゲラ	<i>Dendrocopos kizuki</i>																								+
27. オオタカ	<i>Accipiter gentilis</i>																								+
28. ツミ	<i>Accipiter gularis</i>																								+

※ 各調査地のカッコ内の数字は樹木率を表わす。

The figure in parenthesis under each study area indicates the percentage of wooded area.

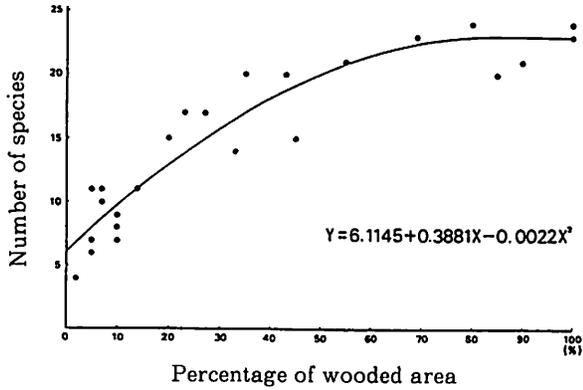


図11. 宇都宮市の冬期における樹木率と種数関係. 平野ほか (1985).  
 Fig.11. Relationship between the percentage of wooded area and number of bird species in the non-breeding season in Utsunomiya, central Japan.

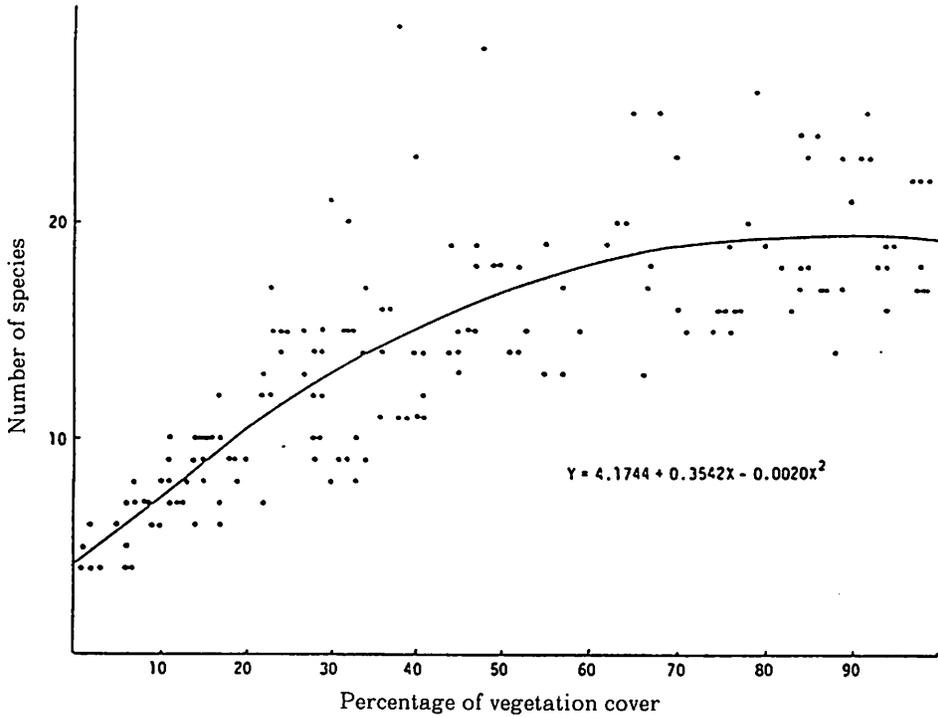


図12. 十勝市における植被率と種数の関係. 藤巻 (1981).  
 Fig.12. Relationship between percentage of vegetation cover and number of bird species in Tokachi, northern Japan.

北海道の十勝市における種数 (S) を解析し,

$$S = 4.1766 + 0.3542X - 0.0020X^2$$

をあてはめている。(図12).

種構成は、表4に示したとおりであり、植被率にともなって変化しているが、植被率10%以下では種数は少なく、10%以上になってアオジ、コムドリなどが加わり、40%以上

表4. 北海道中央部における植被率に応じた各種の出現状況. 藤巻 (1981).

Table 4. Percentage of occurrence for species in different percentage classes of vegetation cover in central Hokkaido, Japan.

* Species	Percentage of vegetation cover					
	-10	11-20	21-40	41-60	61-80	81-
トビ <i>Milvus migrans</i>	38%	40%	40%	64%	48%	38%
セグロセキレイ <i>Motacilla alba</i>	94	84	84	83	81	62
カワラヒワ <i>Carduelis sinica</i>	81	100	91	91	76	90
スズメ <i>Passer montanus</i>	100	100	100	96	90	69
ハシブトガラス <i>Corvus corone</i>	63	72	77	91	86	90
キジバト <i>Streptopelia orientalis</i>		24	42	70	76	93
カッコウ <i>Cuculus canorus</i>		48	77	87	95	100
ノビタキ <i>Saxicola torquata</i>		44	86	96	81	86
コヨシキリ <i>Acrocephalus bistrigiceps</i>		36	84	83	62	83
キビタキ <i>Ficedula narcissina</i>		20			33	21
アオジ <i>Emberiza spodocephala</i>		68	84	100	100	100
コムクドリ <i>Sturnus philippensis</i>		20	25	35	33	45
ムクドリ <i>Sturnus cineraceus</i>		60	70	70	71	93
イソシギ <i>Tringa hypoleucos</i>			23		33	
オオジシギ <i>Gallinago hardwickii</i>			44	57	38	83
ヒバリ <i>Alauda arvensis</i>			70	78	67	83
モズ <i>Lanius bucephalus</i>			47	57	71	66
アカハラ <i>Turdus chrysolaus</i>			25	22	38	38
エゾセンニュウ <i>Locustella fasciolata</i>			21	35	48	52
ホオアカ <i>Emberiza fucata</i>			25	35	48	55
シマアオジ <i>E. aureola</i>			21	30	38	41
ビンズイ <i>Anthus hodgsoni</i>				30	48	83
ノゴマ <i>Erithacus calliope</i>				30	48	69
オオヨシキリ <i>Acrocephalus arundinaceus</i>				35		
ベニマシコ <i>Uragus sibiricus</i>				30	52	66
シメ <i>Coccothraustes coccothraustes</i>				22	33	24
オオアカゲラ <i>Dendrocopos major</i>					24	38
エナガ <i>Aegithalos caudatus</i>					24	
ハシブトガラ <i>Parus palustris</i>					24	34
シジュウカラ <i>P. major</i>					29	45
ニュウナイスズメ <i>Passer rutilans</i>					29	
ツツドリ <i>Cuculus saturatus</i>						21
Total Sp.	6	14	20	24	30	28

\* Species occurring in more than 20% of 157 plots.

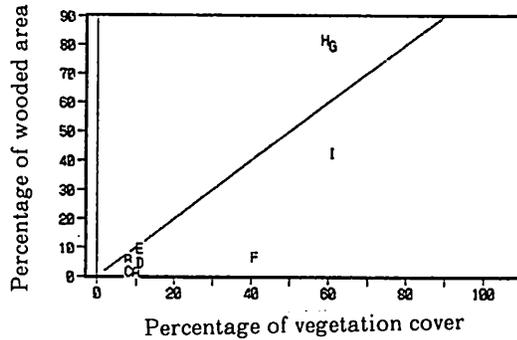


図13. 植被率と樹木率の関係. 平野ほか (1985) および藤巻 (1981) より作成

A : カワラヒワ, B : スズメ, C : キジバト, D : カッコウ, E : ムクドリ,  
F : モズ, G : アオゲラ (宇都宮市), オオアカゲラ (十勝市), H : エナ  
ガ, I : シジュウカラ

Fig.13. Relationship between percentage of vegetation cover and percentage of wooded area, using the species found in both Utsunomiya and Tokachi.

A : *Carduelis sinica*, B : *Passer montanus*, C : *Streptopelia orientalis*, D : *Cuculus canorus*, E : *Sturnus cineraceus*,  
F : *Lanius bucephalus*, G : *Picus awokera* (Utsunomiya),  
*Dendrocopos leucotos* (Tokachi), H : *Aegithalos caudatus*,  
I : *Parus major*

でビンズイ、シジュウカラ類、オオアカゲラなどの森林性種の生息が認められる。同様に、鳥類の種多様度 $H'$  (前項1参照) も林地の増加にともなって増加するが、林地が10%以下では主として草地面積の増加に対応して多様度が高くなり、草地の存在が鳥類の多様性に比較的敏感に寄与することが示されている。

繁殖期における1)と2)の結果は、あてはめた式の次数の違いで異なった印象を与えるが、任意の被度における予測値をみれば1)の種数はやや低いながらも2)と相似的に変化していることが理解される。一方、両者で共通な種をみると、同じ種が出現する樹木率は植被率より小さい傾向が明らかである。たとえば、カワラヒワ、キジバト、カッコウ、モズ、シジュウカラ。これは、植被率が林地の割合、つまり樹林地と草地の割合の合計であり、一般に林床植物が存在することから、植被率が樹木率より大きくなるためであるといえる (図13)。ところが、エナガやアオゲラ (あるいはオオアカゲラ) ではこの傾向が逆転し、樹木率が植被率に比してより大きくなるとこれらの種の生息が認められない。これは、宇都宮市と十勝市における鳥類の生息環境としての林の構造の違いのほか、エナガやアカゲラなどの主たる生息地と考えられる山地森林からの遠さや、周辺の林の分布状況からみた孤立程度の違いを反映した結果であろうと考えられる。

#### まとめ

多様な鳥類群集が成立し定常的に維持されていくための森林の条件としては、次のことがあげられる。

- 1) 林内の全体空間が十分に大きく、活動可能空間が大きいと同時に樹洞などの営巣可能場所があ

ること。

- 2) 階層構造がよく発達し、鳥にとってより多くの生息場所が提供されていること。
- 3) 樹種構成に偏りが少なく、異なる樹種選択をもつ鳥が生息可能であること。
- 4) 面積がある程度以上大きく、その中にいろいろな環境要素が含まれ、異なる環境選好をもつ種が生息可能であること。

また、一定地域内では、より多くの面積にわたって樹木などの植生が生育している方がより多くの鳥類の生息を可能にする。

今後の問題点としては、森林の孤立化や都市化の影響などを考慮に入れて分析を進める必要があるといえよう。本研究センターでは、現在、関東地方の森林を対象として、森林の孤立化の影響についての調査・解析を進めている。

#### 謝 辞

本論文で使用した図8は、樋口ほか(1982)に、1983年の繁殖期に行なった森林と鳥の関係調査の結果を加えて作成したものである。この調査を行なうにあたっては、次の方々の全面的な協力をいただいた。厚くお礼申し上げたい。なお、浜屋さと、竹市幸恵、高鷺淳一の各氏にも改めてお礼申し上げたい。

石江馨、石川勉、石田健、伊藤秀枝、乾建樹、臼井勝之、岩本重治、小原信一、叶内拓哉、金子凱彦、菊田康衛、菊池昶史、桐原政志、国枝昭宏、佐藤博、佐野裕彦、佐野暢子、杉山道夫、須永伊知郎、高野伸二、田辺淳一郎、谷口高司、田丸義夫、田中利彦、塚本洋三、成末雅恵、新倉三佐雄・淳子、花輪伸一、浜口哲一、一橋大学ナチュラリストクラブ、藤波不二男、松木護、溝部泰子・ほか6名、村上司郎、森下英美子、八重樫英樹、八木雄二、柳場稔(50音順)

#### 引用文献

- 藤巻裕蔵. 1970. 北海道中央部における天然林と人工林の鳥相の比較. 北海道林業試験場報告. 8 : 43-551.
- 藤巻裕蔵. 1981. 北海道十勝地方の鳥類3, 帯広市における植被と鳥類の関係, 山階鳥研報. 13 : 50-60.
- 樋口広芳・塚本洋三・花輪伸一・武田宗也. 1982. 森林面積と鳥の種数との関係. *Strix*. 1 : 70-78.
- 樋口広芳・平野敏明・遠藤孝一. 1986. 日光の鳥 日光の動植物. 300-306, 323-362. 日光の動植物編集委員会編. 栃の葉書房, 宇都宮.
- Hino, T. 1985. Relationships between bird community and habitat structure in Shelterbelts of Hokkaido, Japan. *Oecologia*. 65 : 442-448.
- 平野敏明・遠藤孝一・仁平康介・金原啓一・樋口広芳. 1985. 宇都宮市における樹木率と鳥の種数との関係. *Strix*. 4 : 33-42.
- 石田健. 1987. 植生断面図によって評価した森林の空間構造と鳥類の多様性. 東京大学演習林報告. 76 : 267-278.
- 木元新作. 1976. 動物群集研究法 I 多様性と種類組成. 生態学研究法講座14, 192pp. 共立出版, 東京.
- MacArthur, R. H. 1972. *Geographical Ecology, Patterns in the Distribution of Species*. Harper & Row Publishers Inc, New York.
- MacArthur, R. H. & MacArthur, J. W. 1961. On Bird Species Diversity. *Ecology*. 42. 3 : 594-598.

- Pielou, E. C. 1969. An Introduction to Mathematical Ecology, Wiley-Interscience.
- Reacher, H. F. 1969. Bird species diversity and habitat diversity in Australia and North America, Amer. Natur. 103 : 75-80.
- 信州鳥類生態研究グループ. 1977. 長野県の野鳥—繁殖期の鳥類群集について. 長野県.
- 高橋守・伊藤正道 1981. 非繁殖期における尾瀬の鳥類群集. Tori. 30 : 1-15.
- 由井正敏. 1976. 森林性鳥類の群集構造解析 I 林相間類似性と類型化および種構成 (繁殖期). 山階鳥研報, 8 : 223-248.
- 由井正敏. 1984. 森林有益鳥類の生態. 林業試験場東北支場年報 (昭和58年度). 25 : 19-36.
- 由井正敏. 1988. 森に棲む野鳥の生態学. 創文, 東京.
- 由井正敏・鈴木祥悟. 1987. 森林性鳥類の群集構造解析IV 繁殖期群集の林相別生息密度, 種数および多様性. 山階鳥研報. 19 : 13-27.

### Factors affecting bird species diversity in Japanese forests

Hidenori Murai <sup>1</sup> · Hiroyoshi Higuchi <sup>1</sup>

Forests are fundamental components of the Japanese landscape, and are important not only for birds and other creatures but also for human beings. Recently, many forests have been cut or damaged by human activities throughout the Japanese Islands. In this report, we reviewed factors affecting bird species diversity in Japanese forests.

To support rich bird species diversity in forests, we need the forests in which:

- 1) Trees are well developed with many nesting places such as tree-holes.
- 2) Foliage layers are evenly developed with many kinds of feeding and breeding sites.
- 3) Many tree species occur and the species composition is even.

And, the larger the size of forests, the larger the number of species and individuals.

In further studies, we also need to investigate the isolation factors of forest remains in urban districts.

1. Research Center, Wild Bird Society of Japan. Higashi 2-24-5, Shibuya-ku, Tokyo 150.