



人間活動によって変化する二次的自然の配置・構造  
と鳥類の群集・分布の関係

|       |   |
|-------|---|
| メタデータ | 言語: jpn<br>出版者:<br>公開日: 2022-07-05<br>キーワード (Ja):<br>キーワード (En):<br>作成者: 中津, 弘<br>メールアドレス:<br>所属: |
| URL   | <a href="https://doi.org/10.24729/00017707">https://doi.org/10.24729/00017707</a>                 |

大阪府立大学博士（緑地環境科学）学位論文

人間活動によって変化する二次的自然の配置・構造と  
鳥類の群集・分布の関係

中津 弘

2022 年



## 目 次

### 第1章 序 論

|                           |    |
|---------------------------|----|
| 第1節 二次的自然が内包し得る生物多様性..... | 1  |
| 第2節 二次的自然の特徴と人間活動.....    | 2  |
| 第3節 二次的自然の管理と生物の関係.....   | 4  |
| 第4節 本研究のねらいと構成.....       | 5  |
| 第5節 調査地の概要.....           | 10 |

### 第2章 地域のランドスケープ内での二次的自然の水平配置と鳥類の関係

|               |    |
|---------------|----|
| 第1節 はじめに..... | 12 |
| 第2節 調査方法..... | 12 |
| 第3節 結 果.....  | 15 |
| 第4節 考 察.....  | 23 |

### 第3章 二次林の植生構造と鳥類の関係

|               |    |
|---------------|----|
| 第1節 はじめに..... | 34 |
| 第2節 調査方法..... | 34 |
| 第3節 結 果.....  | 39 |
| 第4節 考 察.....  | 46 |

### 第4章 二次林の竹林化と鳥類の関係

|               |    |
|---------------|----|
| 第1節 はじめに..... | 53 |
| 第2節 調査方法..... | 53 |
| 第3節 結 果.....  | 57 |
| 第4節 考 察.....  | 62 |

### 第5章 総合考察

|                      |    |
|----------------------|----|
| 第1節 二次的自然と鳥類の関係..... | 64 |
| 第2節 結 論.....         | 67 |

|           |    |
|-----------|----|
| 引用文献..... | 72 |
| 謝 辞.....  | 81 |
| 摘 要.....  | 82 |

**キーワード:**

鳥類, 二次的自然, 里地里山, 植生管理

## 第1章 序論

### 第1節 二次的自然が内包し得る生物多様性

長期間にわたって人為的な管理を受けてきた二次的自然は、日本の国土面積の大部分を占める。環境庁自然保護局（1999）が全国の基準地域メッシュ（3次メッシュ、約1×1km）に着目して実施したサンプリング調査では、国土に占める各種の二次的自然の面積比率は、二次林（植生自然度7あるいは8の二次林）が23.9%、植林が24.8%、二次草原が3.6%、農地が22.9%であるとされており、これらを合わせると、国土面積の75.2%が何らかの二次的自然に覆われていることになる。また、自然環境研究センター（2003）は、2次メッシュ（約10×10km）の1区画を構成する100個の3次メッシュ内の優占植生から集計・分類を行い、全国の2次メッシュ4,601個のうち、二次林（植生自然度7の二次林、あるいは自然度8の二次林のうちシーカシ萌芽林。植林は含まない）が優占するものが1,111個（全体の24.1%）、農地が優占し、かつ二次林が存在するものが817個（同17.8%）、二次草原が優占するものが71個（同1.5%）存在すると報告している。これらを合わせた地域（ここでは「里地里山」）が国土面積に占める比率は42.8%となる（タイプ間の重複があるため、3タイプの比率の和とは一致しない）。広大な面積を占める二次的自然は、様々な生物種の生息の場として重要な役割を担ってきた（鷺谷・矢原 1996; 田端 1997; 宇田川 2000; 武内ほか 2001; 武内 2006）。

生物の種の多様性は、遺伝子や生態系、ランドスケープの多様性ととともに、生物多様性を構成する要素である（例えば、Reid and Miller 1989; Wilson 1992; 鷺谷・矢原 1996; プリマック・小堀 1997）。国際連合が行った「ミレニアムエコシステム評価」は、生物多様性は様々な生態系サービスに直接のおよび間接的な影響を及ぼすとしている（Millennium Ecosystem Assessment 2005）。同評価では、地域の生態系が人間社会にもたらす便益を、次の4つに分類している。すなわち、(a)食糧、木材、燃料、遺伝子資源などを生産する供給サービス、(b)大気・気候や水の調整、土壌浸食の抑制、水の浄化と廃棄物の処理などを行う調整サービス、(c)精神的・審美的価値、娯楽とエコツーリズムなどの便益をもたらす文化的サービス、(d)土壌形成、光合成、栄養塩や水循環といった、他の全てのサービスのもととなる基盤サービスである。同評価は、ある地域での特定の生物種の消失は生態系サービスに変化をもたらすとしている。日本の国土面積の多くを占める二次的自然に生息する様々な生物種を保全することは、生態系サービスの維持にとって不可欠である。

生態学や景観生態学の研究者らは、人為的に管理されてきた国内の二次的自然と様々な生物との関係に1980年代後半ごろから注目し始め、その保全の必要性を認識するようになった（守山 1988, 1997a; 我が国における保護上重要な植物種及び群落に関する研究委員会種分科会 1989; 石井ほか 1993; 田端 1997）。農地や草地、樹林地（二次林や植林）などからなる二次的自然は、1990年代以降には、里山あるいは里地里山と呼称されることが多くなり（例えば、田端 1997; 武内ほか 2001）、メディアによる扱いも増えてきた。今日では国も二次的自然の生物多様性保全に大きな関心を寄せるようになった。1995年に閣議決定された最初の「生物多様性国家戦略」では、二次林や農地などの二次的自然の生息環境における生物多様性の保全の重要性を述べており、その後の生物多様性国家戦略も、二次的自然の中での生物多様性の重要性を認め、その保全策について検討している。2012年に閣議決定された「生物多様性国家戦略2012-2020」は、生物多様性の損失要因を4つの危機に

整理し、二次的自然の中での生物多様性保全の様々な課題の背景にある、自然に対する働きかけの縮小による危機を「生物多様性の第2の危機」と位置付けている。また、農林水産省も2012年に策定した「農林水産省生物多様性戦略」の中で、二次的自然の中の生物多様性に配慮した農林水産業の推進を掲げている。グローバルな観点から、より一般的にとらえた二次的自然についても、人間と自然の歴史的・持続的な相互作用の中で形成されたランドスケープは Socio-Ecological Production Landscapes (SEPLs) として近年重要視され、適切な制度やガバナンスを土台にした持続的な利用を通じて生態系サービスを産み出すと期待されている (Gu and Subramanian 2012)。

## 第2節 二次的自然の特徴と人間活動

国内の二次的自然は人間活動と歴史的に深く関わってきた。過去数百年間ないし数千年間にわたって人為的管理の影響を受けてきた、東日本以西の平野部から低山帯の二次的自然は、生物の生息域として、以下のような特徴的なランドスケープからとらえられる。

薪炭や緑肥 (刈敷)、用材を採取するための樹木の伐採、焼畑農業は、植生遷移の抑制あるいは退行をもたらした (市川・斎藤 1985; 守山 1988; 田端 1997; 広木 2002; 有岡 2004a, 2004b)、地域によっては、過剰な利用が樹木植生の乏しい草山やはげ山 (禿禿地) を産むことになった (千葉 1973; 水本 2003)。また、繰り返される樹木利用は、伐採跡地から高木林に至るまで様々な遷移段階の植生をパッチ状に形成した (守山 1988; 井手 1995)。他方で、季節風の吹き付けを緩和させたり建材を採取したりするための屋敷林や、地域の信仰対象に付随した社寺林も居住地に近接して存在してきた (市川・斎藤 1985; 田端 1997)。焼畑農業は縄文時代中期には始まっていたと考えられ (守山 1988)、中世まで全国的に行われ (市川・斎藤 1985)、やはり異なる段階の小さな植生パッチを作り出していた。屋根葺き材料や緑肥の採取、牛馬の飼養のための採草・放牧は、草地を形成・維持していた (市川・斎藤 1985; 守山 1988; 田端 1997; 小椋 2012; 須賀ほか 2012)。

水田稲作は縄文時代末期には日本列島に導入され、国内の水田面積は江戸時代中期で 170 万 ha 程度に達したと推定される (山崎 1996)。水田では、洪水などの自然攪乱を人為的管理が肩代わりすることで、多くの水辺性生物に生息地を提供してきた (守山 1997a; 藤岡・吉田 2002; 鷲谷 2007)。農地には、耕作地以外に畦畔 (畦) や水路、ため池などが付随してきた (田端 1997; 江崎・田中 1998)。

伝統的農村では、住民の生活・生業によって二次林や草地、農地などの土地利用が結節し、地域内に時空間的なパッチーモザイク構造が作り出され (井手 1995; 田端 1997)、また、異なる生息環境が接する部分でエッジ構造が形成された。守山 (1988) は、江戸時代の農業技術では、干鰯や人糞尿を肥料として利用しない地域の場合で、水田に緑肥を投入するために、水田面積と同程度ないし数倍の面積の二次林が必要であったと推定している。

二次的自然の伝統的な利用や配置について、関東地方以西の地域での土地利用を調べた事例をみると、広島県比和町 (合併後は庄原市) では、1960年代まで、牛に踏ませた草本を厩肥として水田に投入するために、各農家は水田の約 2 倍の面積の草地を近傍に維持していた (染矢ほか 1989)。明治初期の茨城県南部での土地利用では、農地に投入する緑肥と、地域で利用された役畜である馬の飼料の採取のために樹林地と草地が必要であり、水田と畑地の面積がそれぞれ 14%と 20%であったのに対して、樹林地と草地はそれぞれ 43%と 20%に及んだと推定される (スプレイグほか 2000)。

京都府北部の丹後半島の山間地域でも、20世紀初めには、樹林地や草地、灌木地、農地がモザイク構造を呈していた（深町 2000）。滋賀県志賀町では1930年ごろには、薪炭林や用材林、草地、農地などが、集落近傍の山麓から低山にかけて管理されていた（堀内ほか 2004）。後述する燃料革命以前における、埼玉県（武蔵野台地）の三富新田（守山 1997b）、京都府木津川市の鹿背山（岩佐ほか 2010）、志賀町（堀内ほか 2004）の事例から、樹林地や農地、集落などが混在し、植生管理が日常的に行われる空間は、数百 m の単位でとらえられる。

このような二次的自然のランドスケープは、人間活動と自然環境が結びついて形成された文化景観（Schmithusen 1960）の1つと言える。二次的自然は、人間活動から切り離してその全体をとらえることが出来ないし、その構造は人間活動のあり方によって変わり得る。

二次的自然の特徴的なランドスケープは、人間活動の変容によって大きく様変わりしつつある。

家庭燃料が薪炭から化石燃料へと移行し（いわゆる燃料革命）、化学肥料の農業利用が拡大したことから、二次林の管理の縮小・停止が進み、林の構造は変化し、植生遷移が進行している（石井ほか 1993; 服部ほか 1995; 田端 1997; 宇田川 2000; 有岡 2004b）。また、放置された竹林が拡大しつつある（服部ほか 1995; 田端 1997; 有岡 2004b）。農業の機械化によって牛馬の利用がなくなり、屋根葺き材料や緑肥の採取も不要となったため、草地も放置され、植生遷移が進んでいるほか（石井ほか 1993; 高橋 2000）、多くの樹林地がスギ *Cryptomeria japonica* やヒノキ *Chamaecyparis obtusa* の植林地に転換された（石井ほか 1993; 宇田川 2000）。高齢化が進んだ地域や生産不利地域では特に休耕あるいは耕作放棄される農地も増大した（田端 1997; 宇田川 2000）。管理の縮小・停止につれて、地域の二次的自然は、集約的な農地、あるいは放置された樹林地へと二極的に均質化し、生息環境のモザイク構造は失われてきた（井手 1995; 宇田川 2000）。宅地化や道路建設などは、二次的自然を生物の生息に適さない空間へと改変し（田端 1997; 有岡 2004b）、残った生息地も小面積に断片化された（石井ほか 1993; 服部ほか 1995; 宇田川 2000）。

全国的にみると、森林面積は過去約 100 年間にわたりほぼ一定で、国土面積の約 3 分の 2 を占めているものの、これは低標高・緩傾斜域での森林の減少を高標高・急傾斜域での増加が補ってきたためであり、特に関東圏や大阪府内では森林は改変によって縮小してきた（酒井・孫 2001）。20世紀初頭には国内に 500 万 ha 程度広がっていたと推定される草地は、20世紀末には 10 分の 1 以下まで減少している（小椋 2012）。関東平野での研究事例では、茨城県南部では過去 120 年間に市街地面積が 10 倍以上に拡大し、樹林地面積は約 2 分の 1 に縮小した（スプレイグ・岩崎 2009）。多摩丘陵では、過去 100 年程度の間樹林地の面積が 3 分の 1 以下に減少し、畑地と水田も約 3 分の 1 に縮小したが、市街地は大幅に拡大した（別所ほか 2001）。愛知県瀬戸市では、20世紀後半の 50 年程度で、アカマツ *Pinus densiflora* の群落や田畑、荒地が、コナラ *Quercus serrata* やアベマキ *Quercus variabilis* などからなる落葉広葉樹群落に置き換わり、全体的な植生・土地利用も、落葉広葉樹群落、スギ・ヒノキ植林、宅地を主体とする構成へと単純化した（木村ほか 2000）。広島県南西部では 19世紀末からの 100 年程度で草地面積が 10 分の 1 以下に縮小し（田村ほか 2009）、岐阜県白川村の荻町でも、管理停止が拡大した 20世紀後半の 30 年間で草地面積は約 5 分の 1 に減少した（黒田 2002）。兵庫県宍粟市内の集落では、60 年余りの間に、広葉樹二次林と草地が大きく縮小し、スギ・ヒノキの植林が大幅に増加していた（金澤ほか 2010）。広島県千代田町（合併後は北広島町）では、管理停止にともなって植生・土地利用が単純化し、高木林が拡大し（鎌田・中越 1990）、徳島県の山間地域

では、焼畑農業や採草などの停止によって、土地利用が均質化した（鎌田・曾宮 1995）．新潟県佐渡島の小佐渡丘陵東部では、20 世紀半ばからの 50 年間で棚田の放棄が相次ぎ、その作付面積は 5 分の 1 に減少した（原田ほか 2006）．大阪府枚方市の東部丘陵では、20 世紀後半の約 60 年で広大な樹林地や農地が改変され、新たに宅地化された面積は、調査対象地の 40% を超えた（横山 2011）．

### 第 3 節 二次的自然の管理と生物の関係

既に述べたように、二次的自然と生物の関係に研究者が注目し始めたのは近年のことである．二次的自然の変化に最も早くから関心を寄せてきたのは植物生態学の研究者であり、管理の縮小・停止が植物に影響を及ぼしているという認識は、1980 年代に広まり始めていた（例えば、我が国における保護上重要な植物種及び群落に関する研究委員会種分科会 1989）．植物については、二次的自然の管理の継続や停止、利用様式の変化、生育場所の孤立・断片化が、生育する種数や個々の種にどのような影響を及ぼすか、検証されてきた．例えば、二次林の植生管理の再開により、生育する植物の種数が増加することが実証されている（山瀬 1998; 山崎ほか 2000）．また、薪炭林として利用されてきたブナ *Fagus crenata*—ミズナラ *Quercus crispula* の二次林では、伐採周期によって構成樹種の出現率が異なることが報告されている（紙谷 1987）．二次草地でも管理方法と植物の関係が検証され（金子ほか 2009）、水田地帯に生育する植物とランドスケープや圃場形態の関係（Yamada et al. 2010; 石田ほか 2014）や、水田の畦の管理方法と植物の関係（山口・梅本 1996）も研究されている．樹林地の面積に関しては、広大な二次林では生育する植物の種数が多くなり、林内を好む種や低頻度でみられる種が出現するなど組成も変化することが報告されている（服部ほか 1994; Iida and Nakashizuka 1995; 石田ほか 2002）．さらに、近年放置されているモウソウチク *Phyllostachys pubescens* の拡大・侵入によって、在来の二次林の構造や構成樹種が変化してしまうことも明らかにされている（Okutomi et al. 1996; 瀬嵐ほか 1989）．

昆虫類と二次的自然の管理・配置との関わりについても、様々な研究が進められてきた．例を挙げると、公園緑地内で管理される、クヌギ *Quercus acutissima* やコナラ、アカマツを主体とする二次林や草地と昆虫類の関係（島田・丸田 1988）が早期に調べられているし、伐採後の二次林の遷移過程での昆虫相の変化（前藤・楨原 1999; 末吉ほか 2003）や二次林の林床管理と地表性甲虫の関係（谷脇ほか 2005）も研究されている．チョウ類では、二次林や草地の管理・植生遷移との関係（石井 2001; 松本 2007）や、樹木率や林縁長といった環境傾度との関係（夏原 2000）などの知見が数多く蓄積されてきた．水田管理とトンボ類の生活史の関係は詳細に知られ（例えば、上田 1998）、丘陵地の谷底が耕作された谷戸の農地の管理状態とゲンジボタル *Luciola cruciata* の関係（澤田ほか 2004）や水辺の配置とタガメ *Lethocerus deyrollei* の結びつき（向井 2007）も調べられ、放置竹林とゴミムシ類の関係（江崎ほか 2010）も検証されている．山火事跡地の植生と地上性節足動物を調べた研究（頭山ほか 1989）は、火入れ管理が昆虫類に及ぼす影響を考える上で資料になっている．

両生類についても知見が蓄積されてきた．谷戸農地での水田や周辺土地利用とカエル類の関係（東・武内 1999）、樹林地の管理とアカガエル類の関係（大澤・勝野 2001）は早期から研究が見出される．平野部や谷戸などの地形条件に応じたカエル類の生息状況も調べられている（吉田ほか 2007）．シュレーゲルアオガエル *Rhacophorus schlegelii* では、水田の管理状態や樹林地との関係につ

いて調べられているし (大澤・勝野 2000), ニホンアカガエル *Rana japonica* やカスミサンショウウオ *Hynobius nebulosus* では地形や土地利用を考慮した生息適地モデルが検討されている (夏原・神原 2001; 三好・夏原 2003). 水路などの水辺で繁殖するトウキョウサンショウウオ *Hynobius tokyoensis* については, 産卵数に影響を及ぼす樹林地の配置について検証されている (藁田・大木 2014).

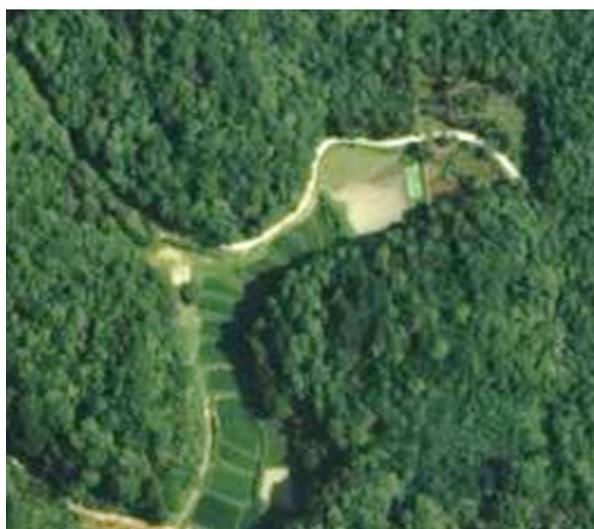
他方で, 人間活動の影響を受ける二次的自然との関わりでは研究が遅れているのが鳥類である. 樹林地の面積や林の相観タイプと鳥類の群集との関係については比較的多くの研究があるものの (例えば, 由井 1976; 樋口ほか 1982; 由井・鈴木 1987; 金井ほか 1996; Ichinose and Kato 1998; Kurosawa and Askins 1999; 植田ほか 2011), 樹林地の管理の縮小・停止にともなう構造変化や竹林の拡大・侵入の影響などは検証されてこなかった. また, 樹林地と鳥類の関係を調べた研究では, 樋口ほか (1982) をはじめとして, 二次林以外の樹林地が調査地に選ばれるケースが少なくなかった. 樹林地や農地などの混在するランドスケープの中で土地利用や植生の配置と鳥類群集との関係を調べた研究は, 中・広域スケールで解析を行った一ノ瀬・加藤 (1993) や Natuhara and Imai (1996), Katayama et al. (2014), 緑地の変遷と鳥類との関係を定性的に記述した高野 (1992) などに限られ, 日常的な管理がなされるスケールに合わせた検証は行われてこなかった. 二次的自然の配置・管理との関係が定量的に調べられてきたのは, サシバ *Butastur indicus* (東ほか 1998, 1999; 百瀬ほか 2005; Ueta et al. 2006) やオオタカ *Accipiter gentilis* (松江ほか 2006; 堀江ほか 2007, 2008), サギ類 (Sato and Maruyama 1993; Tojo 1996) などの大型鳥類に限られていた. 二次的自然と鳥類の関係について国内の研究が遅れているのは, 北米や西ヨーロッパで二次林や二次草地, 農地に生息する鳥類についての研究が進んでいるのと比べても (例えば, Fuller 1992; Askins 2002), 対照的である.

しかしながら, 鳥類は野外調査の方法が確立している上 (由井 1997), 有用な環境指標となり得る生物のグループである (永田 2007). また, 鳥類に対する社会の関心は概して強く (例えば, Gill 2007), 1例を挙げると, 財団法人 日本野鳥の会の会員数は4万人を超えており (同会ホームページ URL: <https://www.wbsj.org/about-us/summary/about/>), 国内で活動する環境保全団体としては最大規模のもの1つである. 「絶滅のおそれのある野生動植物の種の保存に関する法律」(種の保存法) に基づいて指定された「国内希少野生動植物種」は356種中44種が鳥類で, 同法を根拠とした国の保護増殖事業では対象68種中16種が鳥類であり (2021年10月現在), その中には, 新潟県の佐渡島で再導入中のトキ *Nipponia nippon*, 兵庫県の豊岡地域などで再導入中のコウノトリ *Ciconia boyciana* が含まれる. 指標生物である鳥類と二次的自然との関係を明らかにすることは, 生物多様性の保全を図る上で有用であり, 社会的ニーズに応えるものでもある.

#### 第4節 本研究のねらいと構成

沼田 (1994) は, 人間は自然環境に大きな影響を及ぼすため, 人間活動を除外して自然環境をとらえるのではなく, 人間主体的な文脈の中で, 人間-自然環境の関係のあり方を考えることが重要であると指摘した. 特に二次的自然の中では, 時空間的に変化する人間活動の様々な影響を考慮して, 生物と生息環境の結びつきをとらえていく必要がある. 加えて, 人間が各種の生態系サービスのいわば受益者でありながら管理者にもなり得ること (再帰性, 相互作用性) にも留意すべきである. 食物や飼料, 燃料, 建材などの自然資源を得るための二次的自然の利用・管理は, 地域の生態系

1-1-A) 1985年撮影



1-1-B) 2018年撮影

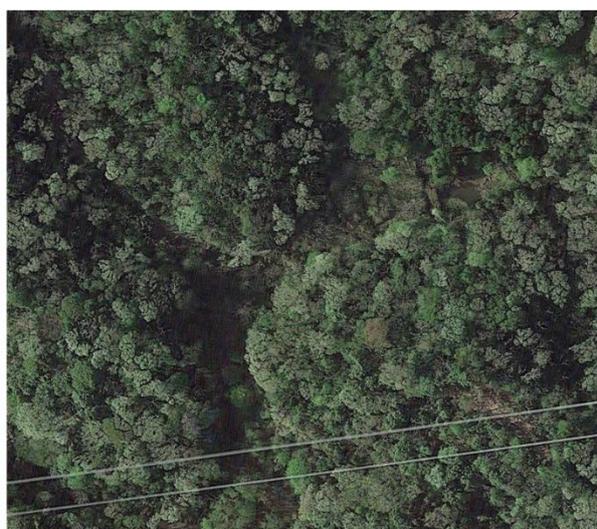


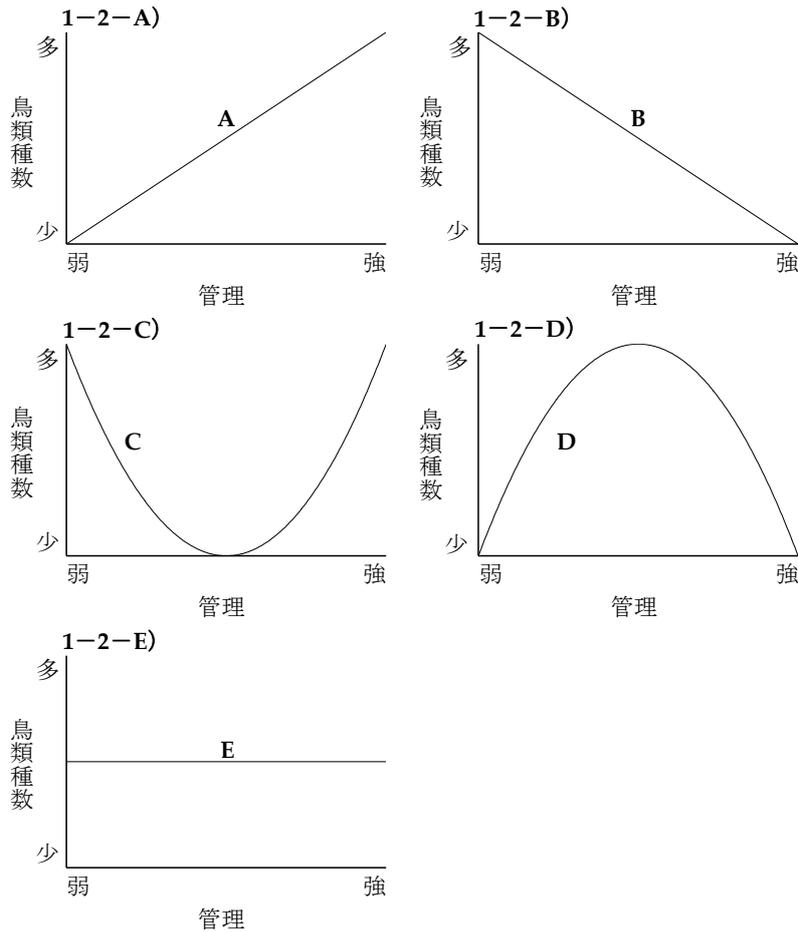
図 1-1. 管理放棄による谷戸の植生変化の例.

大阪府四条畷市逢坂の例を示す. 1980年代には, 樹林地の管理は停止していたとみられるものの, 谷底で水田耕作が行われ, 草地などの植生も認められる. その後1990年代には放棄が進行し, ヤナギ類やハンノキ類が田面に進入するなどして植生の遷移が進行した. 2021年時点では谷底が樹木に覆われ, 林冠も閉じ始めている. (1-1-Aは国土地理院 URL: <https://mapps.gsi.go.jp> が公開している空中写真, 1-1-BはGoogle Earthが提供している空中写真. 1-1-B下部の白線は送電線)

サービスの各機能の維持にとって, 予定調和的な正の効果をもたらすとは限らず, 負の影響を及ぼしてきたケースもある. 千葉(1973)が詳述した, 植生を欠くはげ山の発生は, 過剰な資源採取が生態系サービスを低減させた1例である. 二次的自然の管理のあり方によっては, 個別の生物種やギルド, 分類群が生息数を減らし, あるいは地域から消失する場合も考えられる. このような緑地環境科学的観点から, 二次的自然に対する人為的管理の変化や停止と生物との結びつきを統合的にとらえることには意義がある.

本研究では, 二次的自然の構造や配置が鳥類群集とどのように関わっているかを検証し, 地域の自然資源を獲得すべく続けられてきた人間の植生管理の縮小や停止が鳥類にどのような影響を及ぼし得るか, 評価・考察を行う.

本研究では, 地域の二次的自然を, 樹林地や草地, 農地, 人家集落という要素から構成されるランドスケープとしてとらえる. 農地は, 水田や畑地, 畦, 休耕地・耕作放棄地, 水路, ため池などからなる. 樹林地には, 二次林だけでなく, スギ・ヒノキなどの植林(人工林)も含める. 二次的自然の構成要素は, 人間活動のあり方によってその構造や配置が変化する. 植生管理は, 樹木の伐採や草本の採取などの行為を通じて植生を遷移初期相側へ引き戻すため, 地域の二次的自然にとっては主要な攪乱要因であると考えられる. 植生管理には程度の違いがあり, 樹林地に限った場合は, 数百 m のスケールで, 管理に応じた各場所の位相を次のようにとらえる. (a)弱度の管理(管理が縮小・停止した状況)では, 遷移後期相の林や樹高 10m 以上の高木からなる林が成立し, (b)強度の管理(管理が拡大・進行した状況)では, 伐採跡地が産生され, 遷移初期相の草地や樹高数 m の低木の林が多く形成されると想定する. 生活者主体の図式で, 農地などの樹林地以外の生息環境も広く含めた



**図 1-2. 植生の管理に対する鳥類種数の変化タイプ.**

管理の違いに対して、生息する鳥類種数が示し得る変化を模式的に示した。図中のアルファベットは変化のタイプである。

ランドスケープの中では、管理に応じた各場所の位相を次のようにとらえる。(c)弱度の管理では、特に丘陵地や山地で管理されなくなった農地や草地が樹林地へと遷移し、主に低平な場所に農耕が限定されるため、パッチーモザイク構造やエッジ構造は乏しくなる(図 1-1-B に例を示す)。(d)強度の管理では、多くの資源を獲得するために農地や草地が優占する開放的な場所が多くなり、ここでもパッチーモザイク構造やエッジ構造は低下する。弱度と強度の中間域にあたる管理では、樹林地の中に虫食い状に農地や草地が形作られ、植生は不均質になり、パッチーモザイク構造やエッジ構造は複雑化する(図 1-1-A に例を示す)。樹林地や農地などが混在するランドスケープの中で行われる、土地利用や相観植生を転換する管理と、樹林地内で行われる、内部構造を変化させる管理とは、関連性はあるものの、これらの程度が同調するとは限らない。近年の管理放棄は、管理程度のゼロへの漸近である(以上、Forman and Godron 1986 も参照)。管理程度の強弱は管理停止後の時間の短長と密接に関わり、特に管理程度が強い場所は管理停止後の時間が短い相の、管理程度が弱い場所は管理停止後の時間が長い相の特徴を呈するととらえられる。

二次的自然の植生管理の程度に対して鳥類の種数が示し得る変化の大まかなパターン(仮説)を、図 1-2 に示した。変化タイプ A では管理程度が強まるにつれて鳥類の種数が増加し、B では逆に管

管理程度が強まると種数が減少する。C では種数は下方に凸の曲線を描き、中程度の管理で種数が最小になる。逆に D では種数は上方に凸の曲線で、中程度の管理で種数が最大になる。植生に対する管理行為は生息地の攪乱の 1 つであるため、D の変化タイプにあてはまる状況では、中程度攪乱説（例えば、Connell 1978）が支持される。中程度攪乱説は、二次的自然の中で生物多様性の保全を考える上で重要な概念である（鷲谷・矢原 1996）。E では管理程度に対して鳥類が変化せず、種数が変わらないか、ランダムに分散する。樹林地であれば、変化タイプ A では、若齢の低木林や内部が管理された林で鳥類の種数が多くなり、変化タイプ B では、林齢の大きな高木林や内部が管理されなくなった林で鳥類が多くなる。農地や樹林地などを含むランドスケープの中で広くみると、変化タイプ A では、農地や草草が優占するにつれて鳥類の種数が増加し、変化タイプ B では、樹木植生が優占するほど鳥類の種数が多くなる。中間的な、パッチーモザイク構造やエッジ構造が発達した位相で種数が減少するのが変化タイプ C、増加するのがタイプ D となる。鳥類種数の変化は、典型的には、A および B では 1 次式モデルで、C および D では 2 次式モデルで近似できると考える。

本研究が扱うのは、現在の二次的自然である。そこでは、もはや樹林地や草草が広範囲にわたって強度の管理を受けることはない上、管理が停止した林もまだ生長・遷移の途上にあるため、あらゆる管理程度の条件下で広くデータを収集するのは不可能である。そこで、本研究では、同じ地域内でも、管理の停止あるいは縮小後の経過時間が短い場所から長い場所まで可能な限り幅広く含めて調べることで、管理程度の違いや管理停止後の経時的な変化の影響を明らかにするよう試みた。また、本研究では、地域の生活者主体で二次的自然が配置・管理されてきた空間を考える際には、主に数百 m の空間スケールでとらえられる、樹林地と農地、あるいは人家集落が混在してきたランドスケープや地域社会（地域文化圏）を基本的な単位とする。なぜならば、多くの地域で樹林地や農地などは場所内で互いに関わり合いながら伝統的に管理されてきたからであり、また、人間活動とその変化が二次的自然のあり方を規定してきたことを考えると、樹林地と農地という生活者の基盤を単位にして二次的自然をとらえることは有効であるからである。さらに、地域の二次的自然を管理してきた生活者の影響を考慮する上で、樹林地と農地を完全に分離して論じると、対象・構造を見誤りかねないからである。生活者主体とする以上、空間を構成する土地利用の要素として、人家集落にも注目する。

次章以降では、場所ごとの二次的自然の植生の要素とセンサス調査で得られた鳥類の生息状況との関係を明らかにしていく（第 2 章から第 4 章）。二次的自然の植生要素の指標として、以下に着目する。

- (a) 場所内での植生のパッチの広がり・優占性（特に樹林地・水田）
- (b) 場所内・場所間の植生の不均質性（パッチーモザイク構造、エッジ構造）
- (c) 樹林地の内部構造と面積、相観植生
- (d) 二次林への竹林の侵入・拡大（竹林化）

ここでは、(a)から(d)の各属性を説明変数とし、生息する鳥類全体の種数、採餌場所や営巣場所などに着目して区分した各ギルドグループの種数などを応答変数として、二次的自然と鳥類の関係を検証する。植生に対して鳥類の種数が示す変化に主に注目するが、各鳥類種の個体数の変化についても、地域の鳥類群集・グループを形成する要素として調べる。

最後に総合考察を行う（第 5 章）。二次的自然の管理の停止や縮小が鳥類に及ぼす影響を整理し、

指標生物の鳥類を通して、二次的自然との関わりの変化が、人間の依存する資源ともいえる生物多様性にどのような影響を及ぼしたのか、評価・論考を行う。また、得られた知見に基づいて、どのような土地利用・植生管理によって鳥類が保全できるか、検討する。

第2章から第4章の各章で扱う内容とそれらの相互の関係について、図1-3に示す。

本研究では、全体を通じて、中部日本以西の暖温帯の低地・丘陵地での生息環境を主軸として論じていく。また、本研究は、歴史的に人為的管理の影響を受けてきた二次的自然と鳥類の関係をすることを意図するものであり、場所ごとに生息する鳥類の種数や個体数についての予測精度の高いモデルを得ることを最優先させるものではない。この点は、いくつかの既往研究とは方向性が異なるかもしれない。

以降の各章での記述・解析には次のような共通した方法を採用した。まず、鳥類の記載順と種名・学名は、日本鳥学会の目録(2012)に従った。鳥類が定着して生息する空間全体を指すときには生息地とし(内部が均質であるか、不均質であるかは問わない)、鳥類と具体的に結びつく、生息地内部の個々の要素(植生パッチなどの構造)やそれらが特徴的に集合したものに注目する場合には生息環境という語を用いた。本文中では、里山、里地里山という語は基本的に用いない。これらの用語は、近年急速に論文などで多用されるようになったものの(中津 2018)、将来においても同様に学術的に利用され続けるか不透明であるし、これらが指し示す場所はしばしば不鮮明で、用法も定まっていないからである(例えば、武内ほか 2001)。統計解析にはR(RCore Team 2017)を用い、回帰分析では一般線形モデル(LM)を利用した。相関係数の計算では、観察で得られた鳥類の種数・個体数のデータ等が含まれる場合には、順序尺度以上としてSpearmanの順位相関係数 $r_s$ を求め、その他のデータではPearsonの積率相関係数 $r_p$ を求めた。また、有意水準を5%に設定した。

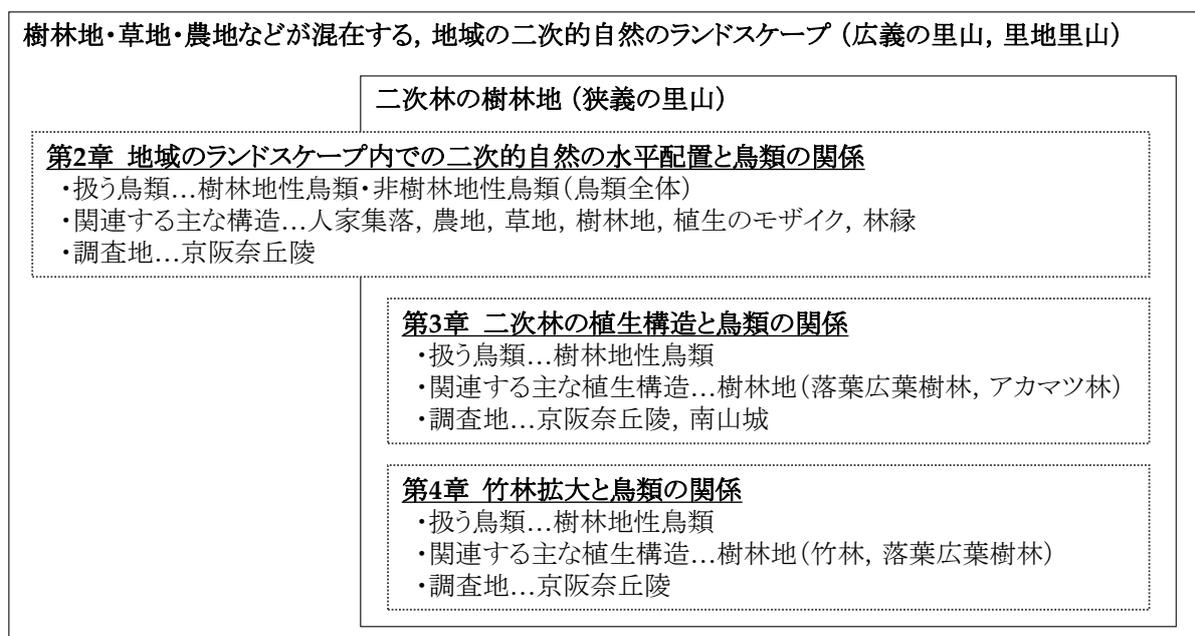


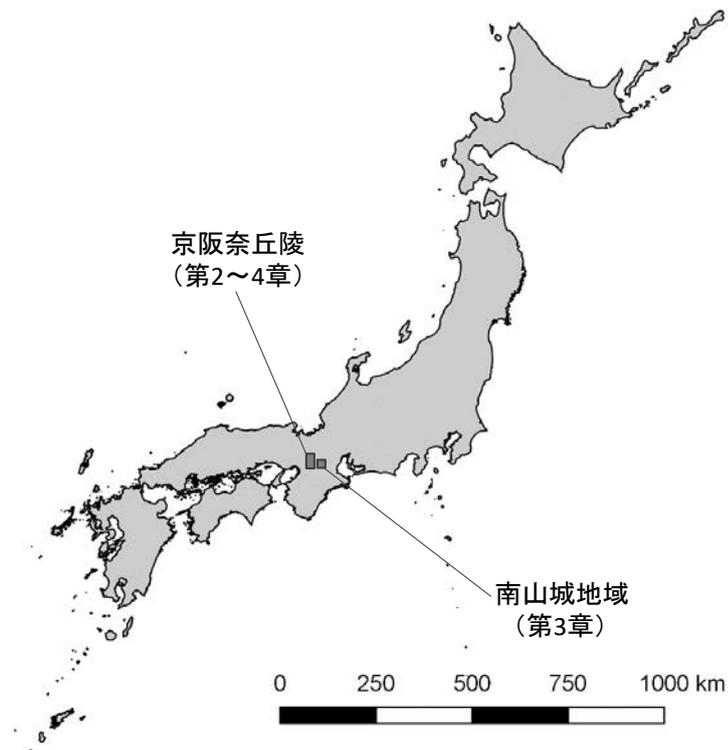
図1-3. 第2章から第4章で扱う内容と相互の関係。

## 第5節 調査地の概要

本研究の主たる調査地は、近畿地方中部の京阪奈丘陵である (N34°43′–34°50′, E135°39′–135°47′, 図1-4)。京阪奈丘陵は、京都府 (京田辺市・精華町)、大阪府 (枚方市・交野市・四條畷市)、奈良県 (生駒市) の境界に位置する、標高数十 m から 360m 程度の丘陵地であり、生駒山地の北部を含む。標高の高い尾根や斜面には樹林地が広がり、谷部や低地には水田や畑地、集落が存在している。樹林地は、最も面積が大きなもの約 1,600ha であり、小規模な林は低地にも点在する。この地域では、山林は 20 世紀中葉まで収奪的に利用され (佐久間・伊東 2011)、江戸時代前期には、草地 (草山) が優占し (水本 2003)、少なくとも交野市域、四條畷市域、および精華町域には、はげ山が存在していたが (千葉 1973; 片山 1963; 精華町史編纂委員会 1996)、現在では丘陵上部には高木林が広く成立している。また近年では、谷部の農地で耕作放棄が進行し、低地で宅地化や道路建設などの改変が拡大している。人間活動と密接に関わってきた、いわゆる里地里山としての典型的な特徴を持っていると言える。京阪奈丘陵に見られる農地では、圃場整備が実施された場所は一部に限られ、粗放的に管理・利用される未整備・小面積の水田が多く、樹林地や草地在る農地も見受けられる。京阪奈丘陵では、二次林、竹林、農地などで鳥類の調査を行った。

京都府南部の南山城地域の低山帯 (南山城村および笠置町) は、京阪奈丘陵の東側約 20km に位置する (N34°46′–34°48′, E135°57′–136°01′, 図1-4)。南山城の調査地の標高は、木津川河畔の低所では 50m 程度であるが、稜線部の高所では 660m 程度である。主な土地利用は樹林地であり、低地を中心に小規模な集落と水田や茶畑などの農地が点在する。樹林地は滋賀県甲賀地域および三重県伊賀地域にかけて約 6,000ha にわたって連続するほか、京都府和束町や木津川市などの樹林地も隣接している。この地域は人口も少なく、平安期には興福寺や東大寺、石清水八幡宮などの建材を育成する杣山があり、林が保全されてきたほか、20 世紀半ばまでクヌギなどの薪を域外に出荷していた歴史があり (笠置町教育委員会 1990; 南山城村史編纂委員会 2005)、京阪奈丘陵に比べると、緑被は歴史的に豊かであったと考えられる。南山城地域では、二次林の鳥類の調査を行った。

2 地域はいずれも暖温帯に属し、潜在自然植生は主にサカキ *Cleyera japonica*–コジイ *Castanopsis cuspidata* 群集であるが (宮脇ほか 1978)、樹林地の現存植生では、コナラやクヌギ、アカマツが優占する二次林が多く見られ、他にスギ・ヒノキの植林も点在する。



**図 1-4. 各調査地の位置.**

京都府・大阪府・奈良県の境界に広がる京阪奈丘陵, および京都府南部の南山城地域にて鳥類の調査を行った. 各地域での調査について扱う章を( )内に示した.

## 第2章 地域のランドスケープ内での二次的自然の水平配置と鳥類の関係

### 第1節 はじめに

樹林地、水田や畑地を含む農地、草地などからなる二次的自然は全国的に広く分布し、丘陵地や山麓の谷部分に見受けられる谷戸田（あるいは谷津田、谷地田）など、植生のパッチーモザイク構造やエッジ構造が発達してきた。このような異なる土地利用・植生が混在するランドスケープの中での二次的自然の配置と鳥類群集との関係については、一ノ瀬・加藤（1993）、Natuhara and Imai（1996）、Amano et al.（2008）、および Katayama et al.（2014）が研究を行っている。一ノ瀬・加藤（1993）は、埼玉県狭山市域を構成する 500m メッシュを基準に植生と鳥類の分布の関わりを調べ、Natuhara and Imai（1996）は、大阪府内の既存の観察記録を用いて、土地利用に対応する鳥類の生息状況を広域スケールで検証した。Amano et al.（2008）は、関東平野の農地で 1×1km のスケールでの土地利用や林縁延長が鳥類に及ぼす影響を解析した。また、Katayama et al.（2014）は、環境省の「モニタリングサイト 1000」事業によって全国で収集されたデータを活用して、中・広域スケールでの土地利用のモザイク構造と鳥類の関係を調べている。これらの研究から、中・広域スケールでとらえられる農地や樹林地などのパッチの面積比率やモザイク構造が、地域に生息する鳥類あるいは各ギルドグループの種数と関わっていることが示されてきた。しかしながら、小規模かつローカルになされてきた土地利用や植生の管理と鳥類の関係を詳細スケールでとらえた事例はなく、管理の停止や縮小が鳥類に及ぼす影響も考慮されていなかった。また、場所ごとに生息する鳥類の全体的な種数に影響を及ぼすのは、樹林地や農地のような主要な土地利用のパッチの優占度なのか、生息環境の不均質性なのかも、検討されてこなかった。多くの研究が繁殖期の調査データのみを扱ってきたために、越冬期の鳥類と生息環境との関係が知られていないという問題もある。さらに、鳥類と結びつく二次的自然の植生がどのように水平配置されているかも知られていない。

本章では、樹林地や農地、集落などの様々な土地利用が混在するランドスケープ（里地里山）の中で植生の水平配置を詳細スケールでとらえ、植生と繁殖期・越冬期の鳥類との関係を検証した上で、二次的自然のモザイク構造やエッジ構造、各植生タイプのパッチの広がりや鳥類に及ぼす影響について考察する。

### 第2節 調査方法

#### 1. 鳥類調査

京阪奈丘陵の樹林地、農地、および伝統的集落に計 69ヶ所の調査地点を置いた（図 2-1）。調査地点は互いに 200m 以上の距離を隔てて配置した。これらの地点を中心とする半径 50m の円形調査プロットを設定したうえで、fixed-radius point count 法（Hutto et al. 1986; Ralph et al. 1995）によって鳥類調査を行った。1 回の調査につき中心の地点に 5 分間滞在して、プロット内に出現した鳥類の種名とその個体数を記録した。上空を飛翔するのみの個体は記録しなかった。鳥類調査は、繁殖期には 2005 年 5 月から 8 月、越冬期には 2005 年 11 月から 2006 年 2 月にそれぞれ行い、各プロットを月に 1 回ずつ各期で計 4 回、日の出以降・午前 11 時以前の時間帯に訪問した。特定のプロット

の調査時間帯に偏りが生じないように努めた。観察時には、必要に応じて7倍の双眼鏡を利用した。

各期におけるプロットあたりの合計出現種数（鳥類全体の種数、あるいは後述する各グループの種数）、各鳥類種の合計出現個体数を鳥類のデータとして回帰分析に利用した。また、各期にプロットごとで出現した鳥類種の組成の情報も解析に利用した。なお、5月に2ヶ所で計2羽出現したオオムシクイ *Phylloscopus examinandus* は、亜高山帯で繁殖し（日本鳥学会 2012）、渡り途中に調査地を通過する旅鳥であるため、以下の集計・解析から除外した。

## 2. 植生調査

鳥類調査と同じ中心点を持つ半径 100m の植生調査プロットを設け、その範囲内の相観植生図を作成した。2005年7月から10月にかけて現地調査を行い、各相観植生・土地利用のタイプを自治体発行の1:2,500都市計画地図に記入した。また、1999年5月撮影の空中写真の判読も行い、現地調査で記入した内容と照合した。判読・記録を行ったのは、植生調査プロット内に存在する相観植生・土地利用のパッチのうち、直径5mの円形よりも大きなものである（以下では、これらの植生・土地利用を合わせて単に植生と呼称する）。記録した植生は、樹木植生、マント群落、ササ群落、高茎草地、外来種高茎草地、低茎草地、浮水植物群落、水田（稲作水田）、ハス田、畑地、人工建築物、舗装、造成裸地、開放水域の14タイプである。外来種高茎草地はセイタカアワダチソウ *Solidago altissima* などキク科植物が主体で、休耕田・耕作放棄田（以下、まとめて休耕田とする）を中心に見られた（鳥類および植生の調査プロットが全面的に休耕あるいは耕作放棄された場所はなく、圃場整備された農地はプロットに含まなかった）。

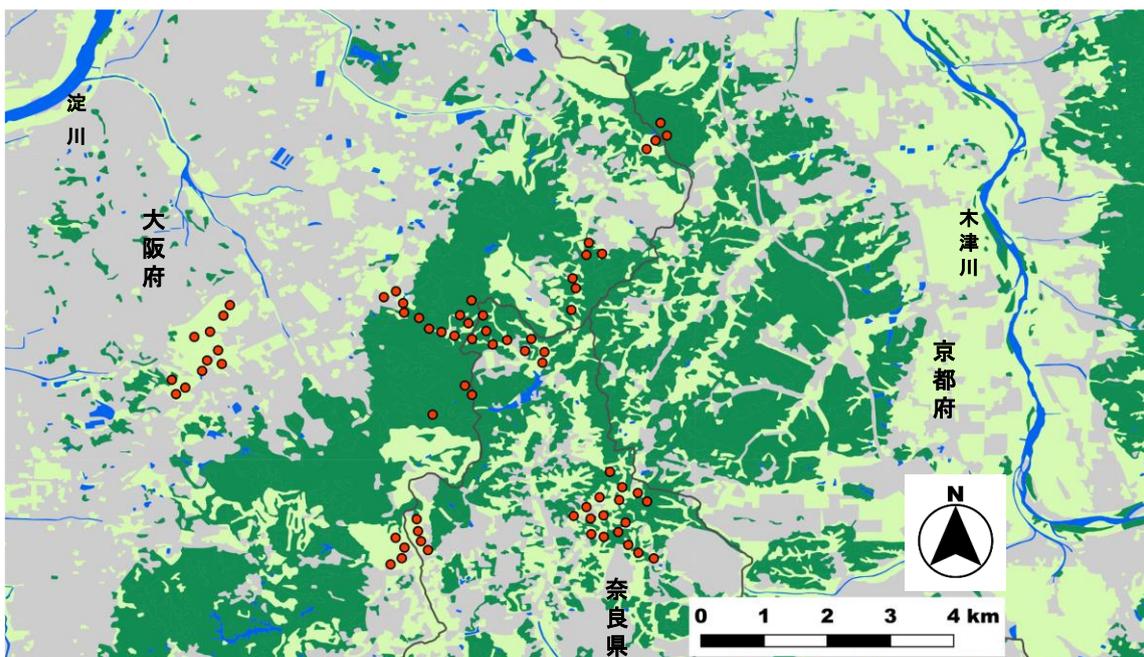


図 2-1. 京阪奈丘陵の調査地点の配置.

赤い丸印は調査を行った地点である。緑色は樹林地、黄緑色は農地や果樹園、草地、ゴルフ場を示す。青色は開放水域、灰色は市街地や住宅地、道路、造成裸地である。ベース地図は環境省の「自然環境保全基礎調査」の第6回・第7回植生調査データから作成した。

デジタルスキャナーで上記の 1:2,500 地図をパソコンに取り込んでおき、地図に書き込んだ相観植生に基づき、Adobe 社の画像編集ソフト Photoshop6.0 を利用して、各プロットの相観植生図のラスター画像を描画した（付図 2-1 参照）。同じ植生タイプは同じ色で描画した。作成した各プロットの相観植生図について、Photoshop のピクセル計算機能を利用し、各植生タイプの面積がそのプロットに占める比率（面積比率）を求めた。また、植生のモザイク構造の指標として、プロットに含まれる植生タイプの数（植生パッチ種数）、プロット内に島状に分布するパッチの総数（植生パッチ個数）、パッチサイズの均等度（植生パッチ均等度）を算出した。植生パッチ種数は各プロットの植生の組成上の不均質性を、植生パッチ個数は植生の配置上の不均質性を示す。植生パッチ均等度には、Shannon-Wiener の多様度指数を用いた（自然対数を利用）。樹林地内に設置した地点で、植生調査プロット内に樹木以外の植生が記録されなかった 8 ヶ所は、全て樹木植生に覆われているものとして扱った。

加えて、植生調査プロット範囲内に存在する林縁の総延長を計算した。直径 25m の円形より大きな樹木植生で、プロット内に一部でもその樹冠・林冠が含まれ、他の植生に面しているものを対象にし、プロット内に含まれる林縁の長さを計測し、プロットごとに合計した。全面的に樹木植生に覆われた 8 ヶ所では、林縁総延長は 0m とした。林縁総延長は、1:2,500 地形図上でマップメジャーを利用して計測した。

以上の手法によってプロットごとに得られた、各植生タイプの面積比率、モザイク構造の指標、林縁総延長のデータを植生変数として利用した。

### 3. 解析・集計

69 ヶ所のプロットを、以下の 4 つの環境タイプに区分し、各タイプで植生変数の値を集計した。

- ・樹林地環境...植生調査プロットの内面積の 80%以上をコナラやアカマツなどの連続的な樹木植生が占めるもの。計 13 ヶ所。
- ・伝統的集落環境...プロット内で、人工建築物の内面積比率が 10%以上を占め、かつ空中写真から判読できる家屋が 30 棟以上存在するもの。これらの家屋の大半は調査時点で建築後 40 年以上経過していると考えられ、いわゆる新興住宅地ではなかった。計 5 ヶ所。
- ・谷戸環境...谷地形内のプロットで、傾斜地の樹林地に囲まれ、幅 200m 以内の谷底に農地が形成されているもの。計 21 ヶ所。
- ・農地環境...農地と全てのタイプの草地の合計がプロット内の面積の 30%以上を占めるもののうち、谷戸環境を形成しておらず、伝統的な集落環境でもないもの。計 30 ヶ所。

いずれのプロットも 4 つのうち 1 つのタイプにのみあてはまった。

次に、調査プロット内の植生変数間の相関係数（Pearson の積率相関係数  $r_p$ ）を計算した。また、植生パッチの種数・個数と林縁総延長を応答変数、他の植生変数を説明変数として、1 次式および 2 次式モデルによる回帰分析を行った。同様に、プロット内の樹木植生の面積比率を応答変数、水田の面積比率を説明変数とした回帰分析も行った。得られた複数モデルから、AIC（赤池の情報量基準）の値が最小となるものをベストモデルとして採用した。

続いて、鳥類と植生の関係を調べるため、各期にプロットあたりで出現した鳥類全体の合計種数と植生変数間の相関係数（Spearman の順位相関係数  $r_s$ ）を計算し、両者間に有意な関係がある場合は、鳥類の合計種数を応答変数、植生変数を説明変数として回帰分析を行った。また、文献（樋口

ほか 1996, 1997; 中村・中村 1995a, b; 高川ほか 2011) と、現地調査での出現環境をもとに、鳥類種を、(a)樹林地を主に利用する樹林地性鳥類と、(b)その他の非樹林地性鳥類に大きくグループ分けした(付表 2-1 参照。同じ文献をもとに、農地を主に利用する農地性鳥類もリスト化した)。そして、プロットあたり各期の 2 グループそれぞれの合計出現種数を応答変数とした回帰分析も同様に行った。さらに、各期の合計出現個体数が 20 羽以上で、かつ 10 ヶ所以上で出現した鳥類種では、合計種数についての解析の参考となるよう、プロットあたりの合計出現個体数を応答変数として、種数についてと同様の回帰分析を行った。一連の回帰分析では、互いに有意な相関を示す植生変数は同じモデルに説明変数として組み込まなかった。全調査プロットを合わせた面積のうち 3%に満たなかった植生タイプの面積比率は、鳥類への効果が適切に検出できないと考え、解析に利用しなかった(マント群落、ササ群落、外来種高茎草地、浮水植物群落、ハス田、舗装、造成裸地、開放水域)。同じ応答変数についての解析で複数のモデルが得られた場合は、AIC の値が最小のベストモデルと、ベストモデルとの AIC の差が 2 未満のものを採用した。植生変数のうち、樹木植生面積比率、植生パッチの種数・個数、および林縁総延長は、植生管理の程度の指標となり得る。そこで、植生の管理程度と鳥類種数の非直線的な関係(第 1 章の図 1-2 参照、中程度攪乱説の検証も含む)を知るため、これらを説明変数として鳥類の種数を応答変数とするモデルでは、2 次式モデルも利用した。

さらに、場所間の植生の違いが大きいため、各期にプロットあたりで出現した鳥類種に着目して、NMDS(非計量多次元尺度法)によってプロットを序列化した。2 次元座標上で、出現種構成の類似度(Bray-Curtis 指数)が高いプロットは互いに近く、低いプロットは互いに遠く配置し、この配置距離に関わる植生変数を調べた。利用した植生変数は、上述の回帰分析と同じである。各期に全プロットを合わせた出現個体数が 1 羽のみの種は偶在種として、データセットから除いて解析した。

### 第 3 節 結果

#### 1. 植生変数間の関係

植生調査プロット内で得られた主要な植生変数の値を環境タイプごとに表 2-1 に示す。伝統的集落環境では植生のモザイク構造が発達していた。農地環境では多くで水田が優占したものの、プロット内で水田面積比率が 100%を占める場所はなく、最も植生パッチ種数が少ないプロットでも 5 つの植生タイプを含んでいた。プロットを設けた伝統的集落は緑被が比較的豊かで、樹木植生面積比率は最小で 19.0%、最大で 38.9%であった。林縁総延長は谷戸環境で大きかった。各タイプの草地の合計面積比率が植生調査プロットの 20%以上となったのは 15 ヶ所で、それらは農地環境あるいは谷戸環境であった。草地は主に休耕田や畦、道路法面に見られた。全プロットを合わせた面積(216.67ha)に占める各植生タイプの比率は、樹木植生 44.0%、高茎草地 4.5%、低茎草地 6.1%、水田 26.2%、畑地 6.5%、人工建築物 4.1%であり、他のものは 3%に満たなかった。

植生変数間の単相関を表 2-2 に示す。プロット内の樹木植生面積比率と水田面積比率の間には強い負の相関が見られた( $p < 0.001$ )。樹木植生面積比率は、他の多くの植生変数とも負の相関を示し、モザイク構造の 3 指標(植生パッチの種数・個数・均等度)に対しても強い負の相関を示した(いずれも、 $p < 0.001$ )。モザイク構造の 3 指標は、互いに強い正の相関を示した(いずれも、 $p < 0.001$ )。水田面積比率と樹木植生面積比率、樹木植生面積比率と林縁総延長、樹木植生面積比率と植生パッチ

木の種数・個数，および水田面積比率と植生パッチの種数・個数の関係を図 2-2 に示す．プロット内の樹木植生面積比率の分散は，水田面積比率の 2 次式を利用した回帰モデル（ベストモデル）によって 70%以上説明でき（図 2-2-A），1 次式によっても 60%以上説明できた（自由度調整済み  $R^2=0.688$ ，ただし不採用モデル）．なお，樹木植生面積比率が 10%以下となった 14 ヶ所は，いずれもプロットの 30%以上を水田が占める開放的な場所であった．植生パッチの種数・個数が多く，モザイク構造が発達していたのは，樹木植生面積比率が 30-40%程度の場所であった（図 2-2-C, D. 図中のモデルの予測による最大値への到達は，パッチ種数では樹木植生面積比率が 33.4%，パッチ個数では同 32.4%の場所）．林縁総延長が大きかったのは樹木植生面積比率が 30-70%程度の場所であった（図 2-2-B. モデルの予測による最大値への到達は樹木植生面積比率が 53.2%の場所）．樹木植生面積比率を説明変数にすると，林縁総延長の分散の 70%以上，植生パッチ種数・個数の分散の 50%以上が説明できた（いずれもベストモデル）．水田面積比率を利用したモデルでも植生パッチ

**表 2-1. 各環境タイプでの主要な植生変数の値.**

設置したプロット（サンプル）数は，樹林地環境 13 ヶ所，谷戸環境 21 ヶ所，農地環境 30 ヶ所，伝統的集落環境 5 ヶ所である．（ ）内に標準偏差を示す．

| 環境タイプ | 樹木植生<br>面積比率 | 高茎草地<br>面積比率 | 低茎草地<br>面積比率 | 水田<br>面積比率  | 畑地<br>面積比率  | 人工建築物<br>面積比率 |
|-------|--------------|--------------|--------------|-------------|-------------|---------------|
| 樹林地環境 | 0.97 (0.04)  | 0.01 (0.02)  | 0.00 (0.00)  | 0.01 (0.01) | 0.00 (0.00) | 0.00 (0.00)   |
| 谷戸環境  | 0.57 (0.21)  | 0.04 (0.06)  | 0.05 (0.04)  | 0.17 (0.10) | 0.07 (0.08) | 0.02 (0.02)   |
| 農地環境  | 0.15 (0.13)  | 0.07 (0.08)  | 0.09 (0.05)  | 0.46 (0.20) | 0.08 (0.06) | 0.07 (0.07)   |
| 集落環境  | 0.29 (0.08)  | 0.03 (0.01)  | 0.09 (0.04)  | 0.12 (0.08) | 0.09 (0.03) | 0.33 (0.14)   |

| 環境タイプ | 植生パッチ<br>種数 | 植生パッチ<br>個数    | 植生パッチ<br>均等度 | 林縁総延長<br>(m)     |
|-------|-------------|----------------|--------------|------------------|
| 樹林地環境 | 2.46 (1.98) | 3.15 ( 3.13)   | 0.12 (0.18)  | 82.40 ( 124.37)  |
| 谷戸環境  | 8.33 (2.11) | 30.48 ( 17.33) | 1.23 (0.43)  | 529.11 ( 212.69) |
| 農地環境  | 8.73 (1.51) | 40.17 ( 16.64) | 1.47 (0.35)  | 197.63 ( 246.51) |
| 集落環境  | 9.60 (0.89) | 84.20 ( 17.14) | 1.79 (0.10)  | 326.75 ( 383.35) |

**表 2-2. 主要な植生変数間の単相関.**

植生調査プロット内で得られた植生変数間の相関を Pearson の積率相関係数で記した．\*は  $0.01 < p < 0.05$ ，\*\*は  $p < 0.01$  を示す（ $n=69$ ）．

| 植生変数      | 樹木植生<br>面積比率 | 高茎草地<br>面積比率 | 低茎草地<br>面積比率 | 水田<br>面積比率 | 畑地<br>面積比率 | 人工<br>建築物<br>面積比率 | 植生<br>パッチ<br>種数 | 植生<br>パッチ<br>個数 | 植生<br>パッチ<br>均等度 |
|-----------|--------------|--------------|--------------|------------|------------|-------------------|-----------------|-----------------|------------------|
| 高茎草地面積比率  | -0.293 *     |              |              |            |            |                   |                 |                 |                  |
| 低茎草地面積比率  | -0.624 **    | 0.060        |              |            |            |                   |                 |                 |                  |
| 水田面積比率    | -0.832 **    | 0.016        | 0.410 **     |            |            |                   |                 |                 |                  |
| 畑地面積比率    | -0.532 **    | -0.154       | 0.417 **     | 0.385 **   |            |                   |                 |                 |                  |
| 人工建築物面積比率 | -0.349 **    | -0.100       | 0.202        | 0.046      | 0.173      |                   |                 |                 |                  |
| 植生パッチ種数   | -0.712 **    | 0.344 **     | 0.545 **     | 0.382 **   | 0.498 **   | 0.303 *           |                 |                 |                  |
| 植生パッチ個数   | -0.593 **    | 0.181        | 0.557 **     | 0.195      | 0.440 **   | 0.672 **          | 0.745 **        |                 |                  |
| 植生パッチ均等度  | -0.760 **    | 0.436 **     | 0.600 **     | 0.350 **   | 0.456 **   | 0.427 **          | 0.924 **        | 0.811 **        |                  |
| 林縁総延長     | 0.169        | 0.129        | 0.042        | -0.314 **  | -0.039     | -0.133            | 0.376 **        | 0.213           | 0.329 **         |

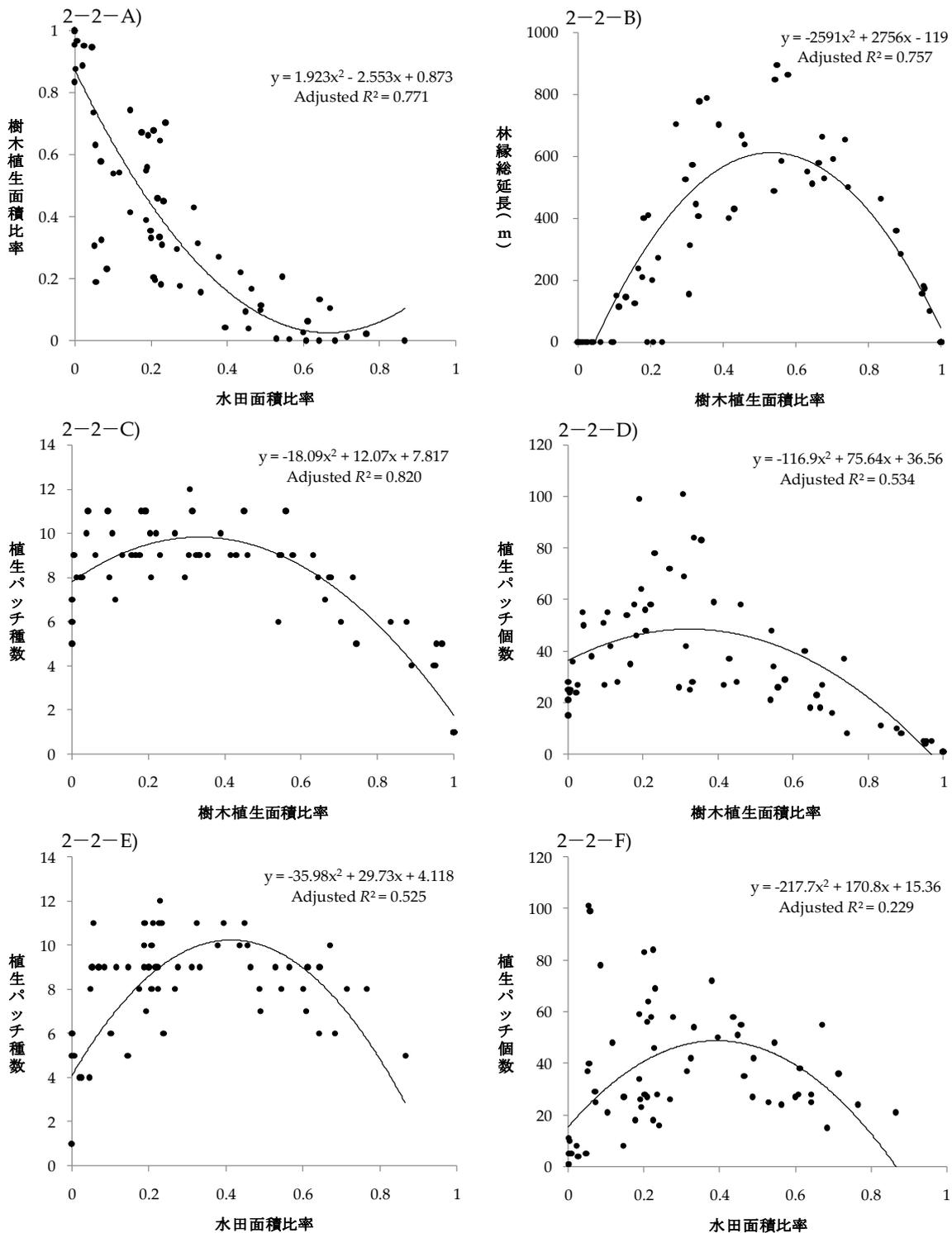


図 2-2. 植生プロット内の植生変数間の関係.

2-2-A は水田面積比率と樹木植生面積比率の関係, 2-2-B は樹木植生面積比率と林縁総延長の関係, 2-2-C および D は樹木植生面積比率と植生パッチの種数および個数の関係, 2-2-E および F は水田面積比率と植生パッチの種数および個数の関係を, それぞれ示す. 説明力のある回帰モデルが得られたので, 回帰曲線とともに図中に示した (2-2-E および F のものは不採用モデルで, 他はベストモデル).

種数・個数を説明でき、水田面積比率が40%程度で植生パッチ種数・個数が多くなることが示されたものの、樹木植生面積比率ほどの説明力はなく、モデルは採用されなかった（図2-2-E, F）。

## 2. 場所ごとの植生と鳥類の種数との関係

繁殖期に41種615羽、越冬期に48種785羽の鳥類が出現した（付表2-1参照）。グループ別の出現では、繁殖期には樹林地性15種324羽、非樹林地性26種291羽、越冬期には樹林地性19種422羽、29種363羽であった。農地性鳥類は、繁殖期に23種（非樹林地性鳥類のうち88.5%）、越冬期には26種（同89.7%）が出現した。

プロットあたりの出現鳥類種数と植生変数の単相関を表2-3に、出現鳥類種数についての回帰分析の結果を表2-4に示す（プロットあたりで出現した鳥類全体の種数と主要な植生変数の関係について、付図2-2に示す）。プロットあたりで出現した樹林地性鳥類グループの種数についての回帰分析では、繁殖期・越冬期とも樹木植生面積比率を説明変数にしたモデルが採用された。このうち1次式モデルでは、樹木植生面積比率の項の係数は全て正であった（表2-4中のRFSbr1, RFSwn2, およびRFSwn3）。2次式モデルでも、樹木植生面積比率が0%から100%に近づくにつれて、樹林地性鳥類の種数が連続的に増加すると予測された（RFSbr2, RFSwn1, およびRFSwn4）。他方の非樹林地性鳥類グループの種数についても、繁殖期・越冬期とも、樹木植生面積比率を説明変数にしたモデルが採用された。1次式モデルでは、樹木植生面積比率の項の係数は全て負であった（RNFbr1, RNFwn2）。2次式モデルでも、樹木植生面積比率が0%から100%へと近づくにつれて、非樹林地性鳥類の種数が連続的に減少していくと予測された（RNFbr2, RNFwn1）。また、鳥類全体の種数について採用された1次式モデルは、繁殖期では、樹木植生面積比率（BSRbr1, 係数は正）、あるいは植生パッチ種数（BSRbr2, 係数は負）を説明変数にしたものであり、越冬期では、樹木植生面積比率（係数は正）と林縁総延長（同正）を利用したものであった（BSRwn1）。鳥類全体の種数についての2次式モデルでは、繁殖期・越冬期とも樹木植生面積比率を説明変数にしたモデル（それぞれ、BSRbr3, BSRwn2）が採用された。前者では、鳥類種数は、樹木植生面積比率が0%から100%へと近づくにつれて連続的に増加し、後者では、鳥類種数は樹木植生面積比率に対して上方に凸の曲線を描き、樹木植生面積比率が77.5%の場所で最大になると予測された（付図2-2のB参照）。越冬期の鳥類全体の種数と植生パッチ種数の間には、上方に凸の弱い関係が認められたが（付図2-2のF参照）、植生パッチ種数の2次式モデルは採用されなかった。

表2-3. 調査プロットあたりの出現鳥類種数と植生変数の単相関。

Spearman の順位相関係数を記した。\*は  $0.01 < p < 0.05$ , \*\*は  $p < 0.01$  を示す ( $n=69$ )。

| 項目        | 樹木植生<br>面積比率 | 高茎草地<br>面積比率 | 低茎草地<br>面積比率 | 水田<br>面積比率 | 畑地<br>面積比率 | 人工<br>建築物<br>面積比率 | 植生パッチ<br>種数 | 植生パッチ<br>個数 | 植生パッチ<br>均等度 | 林縁<br>総延長 |
|-----------|--------------|--------------|--------------|------------|------------|-------------------|-------------|-------------|--------------|-----------|
| 繁殖期       |              |              |              |            |            |                   |             |             |              |           |
| 全鳥類種数     | 0.464 **     | -0.155       | -0.378 **    | -0.416 **  | -0.427 **  | -0.285 *          | -0.434 **   | -0.347 **   | -0.428 **    | -0.038    |
| 樹林地性鳥類種数  | 0.901 **     | -0.368 **    | -0.618 **    | -0.827 **  | -0.580 **  | -0.581 **         | -0.515 **   | -0.474 **   | -0.547 **    | 0.226     |
| 非樹林地性鳥類種数 | -0.803 **    | 0.447 **     | 0.569 **     | 0.720 **   | 0.451 **   | 0.641 **          | 0.456 **    | 0.518 **    | 0.522 **     | -0.165    |
| 越冬期       |              |              |              |            |            |                   |             |             |              |           |
| 全鳥類種数     | 0.420 **     | 0.032        | -0.232       | -0.449 **  | -0.215     | -0.240 *          | -0.209      | -0.174      | -0.252 *     | 0.268 *   |
| 樹林地性鳥類種数  | 0.865 **     | -0.325 **    | -0.629 **    | -0.800 **  | -0.561 **  | -0.564 **         | -0.511 **   | -0.478 **   | -0.572 **    | 0.283 *   |
| 非樹林地性鳥類種数 | -0.686 **    | 0.518 **     | 0.594 **     | 0.586 **   | 0.491 **   | 0.487 **          | 0.501 **    | 0.494 **    | 0.530 **     | 0.009     |

各鳥類種の出現個体数についての回帰分析の結果を表2-5に示す。樹木植生面積比率が高いプロットに出現する傾向が認められたのは、繁殖期にはコゲラ *Dendrocopos kizuki*, シジュウカラ *Parus minor*, ヒヨドリ *Hypsipetes amaurotis*, メジロ *Zosterops japonicus*, 越冬期にはコゲラ, ヤマガラ *Poecile varius*, ヒヨドリ, ウグイス *Cettia diphone*, エナガ *Aegithalos caudatus*, メジロなどであった。また, 高茎草地面積比率が高いプロットほど, 繁殖期にはホオジロ *Emberiza cioides*, 越冬期にはホオジロやカシラダカ *Emberiza rustica* などが多く出現し, 低茎草地面積比率が高い場所では繁殖期にスズメ

**表 2-4. 調査プロットあたりの出現鳥類種数についての回帰分析結果.**

回帰分析の結果を時期・グループごとに示す ( $n=69$ ). ベストモデルとの AIC の値の差が 2 未満のものまで, AIC 昇順で掲載した. ( ) 内に各係数の  $p$  値を示す.

| 項目<br>(応答変数) | モデル名   | 樹木植生<br>面積比率           | 樹木植生<br>面積比率<br>2乗 | 植生<br>パッチ<br>種数        | 林縁<br>総延長        | 切片                    | 自由度<br>調整済<br>$R^2$ | AIC     |
|--------------|--------|------------------------|--------------------|------------------------|------------------|-----------------------|---------------------|---------|
| <b>繁殖期</b>   |        |                        |                    |                        |                  |                       |                     |         |
| 全鳥類種数        | BSRbr1 | 2.688<br>( $<0.001$ )  |                    |                        |                  | 4.166<br>( $<0.001$ ) | 0.220               | 75.648  |
|              | BSRbr2 |                        |                    | -0.304<br>( $<0.001$ ) |                  | 7.628<br>( $<0.001$ ) | 0.214               | 76.211  |
|              | BSRbr3 | 0.549<br>(0.813)       | 2.118<br>(0.341)   |                        |                  | 4.448<br>( $<0.001$ ) | 0.219               | 76.692  |
| 樹林地性種数       | RFSbr1 | 6.580<br>( $<0.001$ )  |                    |                        |                  | -0.140<br>(0.550)     | 0.785               | 25.799  |
|              | RFSbr2 | 6.426<br>( $<0.001$ )  | 0.153<br>(0.921)   |                        |                  | -0.119<br>(0.703)     | 0.782               | 27.789  |
| 非樹林地性種数      | RNFbr1 | -4.017<br>( $<0.001$ ) |                    |                        |                  | 4.331<br>( $<0.001$ ) | 0.599               | 18.985  |
|              | RNFbr2 | -5.751<br>( $<0.001$ ) | 1.717<br>(0.243)   |                        |                  | 4.560<br>( $<0.001$ ) | 0.601               | 19.551  |
| <b>越冬期</b>   |        |                        |                    |                        |                  |                       |                     |         |
| 全鳥類種数        | BSRwn1 | 2.734<br>(0.001)       |                    |                        | 0.002<br>(0.043) | 4.968<br>( $<0.001$ ) | 0.195               | 116.600 |
|              | BSRwn2 | 8.671<br>(0.007)       | -5.598<br>(0.063)  |                        |                  | 4.683<br>( $<0.001$ ) | 0.188               | 117.259 |
| 樹林地性種数       | RFSwn1 | 10.885<br>( $<0.001$ ) | -3.415<br>(0.105)  |                        |                  | -0.129<br>(0.759)     | 0.720               | 68.248  |
|              | RFSwn2 | 7.288<br>( $<0.001$ )  |                    |                        | 0.001<br>(0.135) | 0.087<br>(0.805)      | 0.719               | 68.668  |
|              | RFSwn3 | 7.435<br>( $<0.001$ )  |                    |                        |                  | 0.325<br>(0.310)      | 0.713               | 69.022  |
|              | RFSwn4 | 10.201<br>(0.027)      | -2.772<br>(0.516)  |                        |                  | 0.0002<br>(0.862)     | -0.099<br>(0.828)   | 0.716   |
| 非樹林地性種数      | RNFwn1 | -2.213<br>(0.290)      | -2.183<br>(0.276)  |                        |                  | 4.812<br>( $<0.001$ ) | 0.495               | 61.310  |
|              | RNFwn2 | -4.418<br>( $<0.001$ ) |                    |                        |                  | 5.102<br>( $<0.001$ ) | 0.493               | 61.385  |

*Passer montanus*, 越冬期にキジバト *Streptopelia orientalis* が多く出現した。林縁総延長が大きなプロットでは、繁殖期にヒヨドリとホオジロ, 越冬期にはヒヨドリ, ウグイス, ホオジロ, カシラダカが多く現れた。繁殖期のハシボソガラス *Corvus corone* は水田面積比率が高い場所に多く出現したが, 樹木植生面積比率が低い場所に現れる傾向も認められた。人工建築物が多い場所で出現したのは, 繁殖期にはスズメ, 越冬期にはキジバト, ツグミ *Turdus naumanni*, スズメであった。なお, 次の種では出現個体数は多かったが, 条件が合う説明変数が得られなかったため回帰分析を行わなかった。すなわち, 繁殖期のキジバト, 繁殖期および越冬期のハシボソガラス *Corvus macrorhynchos* である。

### 3. 場所間の植生の違いと鳥類との関係

出現した鳥類の種構成に着目した NMDS によるプロットの序列化の結果を図 2-3 に示す。繁殖期・越冬期とも, 2次元座標上で樹林地環境と農地環境のプロットが配置された領域は重複せず, これら 2つの中間的な領域に谷戸環境と集落環境のプロットが配置された。繁殖期・越冬期とも, 樹木植生面積比率と水田面積比率のベクトルは互いに反対方向に強い勾配を示し, 低茎草地と畑地の面積比率, モザイク構造の指標は水田面積比率と同じような方向性を持っていた。他方で, 繁殖期・越冬期の高茎草地面積比率や, 越冬期の人口建築物面積比率, 林縁総延長のベクトルは, 樹木植生面積比率とも水田面積比率とも異なる方向を指した。

表 2-5. 調査プロットあたりの各鳥類種の出現個体数についての回帰分析結果.

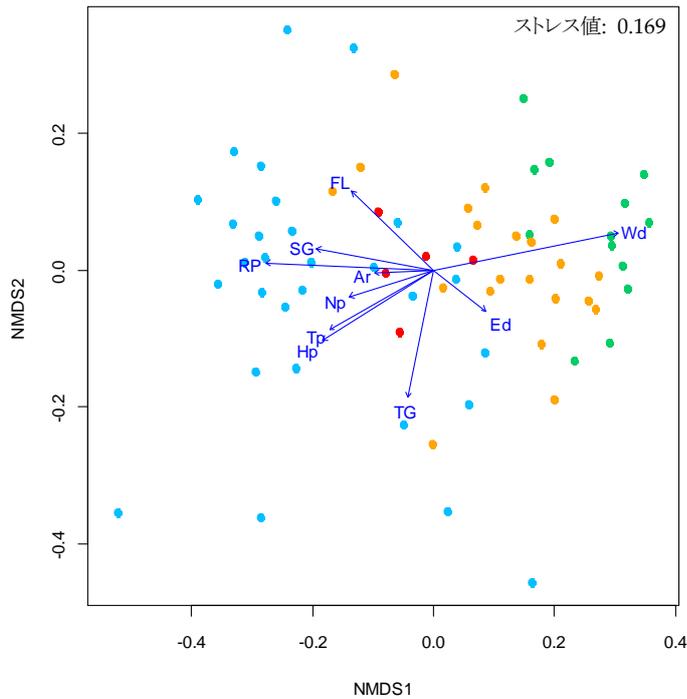
ベストモデルとの AIC の値の差が 2 未満のものまで, AIC 昇順で掲載した ( $n=69$ ). ( ) 内に各係数の  $p$  値を示す.

| 種名         | モデル名  | 樹木植生<br>面積比率           | 高茎草地<br>面積比率          | 低茎草地<br>面積比率           | 水田<br>面積比率             | 人工<br>建築物<br>面積比率 | 林縁<br>総延長          | 切片                    | 自由度<br>調整済<br>$R^2$ | AIC     |
|------------|-------|------------------------|-----------------------|------------------------|------------------------|-------------------|--------------------|-----------------------|---------------------|---------|
| <b>繁殖期</b> |       |                        |                       |                        |                        |                   |                    |                       |                     |         |
| コゲラ        | Dkbr  | 1.235<br>( $<0.001$ )  |                       |                        |                        |                   |                    | -0.152<br>(0.182)     | 0.350               |         |
| ハシボソガラス    | Ccbr1 | -0.942<br>( $<0.001$ ) |                       |                        |                        |                   | -0.0005<br>(0.118) | 0.914<br>( $<0.001$ ) | 0.203               | -46.078 |
|            | Ccbr2 | -1.008<br>( $<0.001$ ) |                       |                        |                        |                   |                    | 0.806<br>( $<0.001$ ) | 0.185               | -45.505 |
|            | Ccbr3 |                        |                       |                        | 1.485<br>( $<0.001$ )  |                   |                    | -0.027<br>(0.832)     | 0.184               | -45.438 |
| シジュウカラ     | Pmbr  | 0.856<br>( $<0.001$ )  |                       |                        |                        |                   |                    | -0.057<br>(0.633)     | 0.180               |         |
| ヒヨドリ       | Habr  | 2.907<br>( $<0.001$ )  |                       |                        |                        |                   | 0.001<br>(0.024)   | 0.010<br>(0.967)      | 0.509               |         |
| ウグイス       | Cdbr1 |                        |                       |                        | -1.773<br>( $<0.001$ ) | -2.269<br>(0.118) |                    | 1.138<br>( $<0.001$ ) | 0.183               | -10.221 |
|            | Cdbr2 |                        |                       |                        | -1.807<br>( $<0.001$ ) |                   |                    | 1.054<br>( $<0.001$ ) | 0.165               | -9.642  |
| メジロ        | Zjbr  | 1.767<br>( $<0.001$ )  |                       |                        |                        |                   |                    | -0.197<br>(0.146)     | 0.439               |         |
| スズメ        | Psmbr |                        |                       | 13.847<br>( $<0.001$ ) |                        | 5.150<br>(0.009)  |                    | 0.492<br>(0.026)      | 0.379               |         |
| ホオジロ       | Ecbr  |                        | 8.298<br>( $<0.001$ ) |                        |                        |                   | 0.001<br>(0.011)   | -0.110<br>(0.478)     | 0.358               |         |

表 2-5. 調査プロットあたりの各鳥類種の出現個体数についての回帰分析結果(続き).

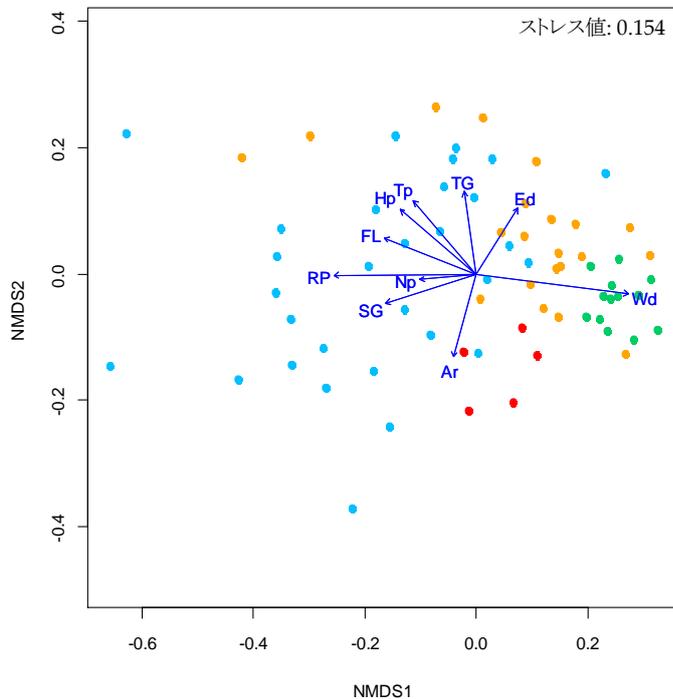
| 種名         | モデル名   | 樹木植生<br>面積比率      | 高茎草地<br>面積比率      | 低茎草地<br>面積比率     | 水田<br>面積比率         | 人工<br>建築物<br>面積比率 | 植生<br>パッチ<br>個数    | 植生<br>パッチ<br>均等度   | 林縁<br>総延長         | 切片                | 自由度<br>調整済<br>R <sup>2</sup> | AIC     |
|------------|--------|-------------------|-------------------|------------------|--------------------|-------------------|--------------------|--------------------|-------------------|-------------------|------------------------------|---------|
| <b>越冬期</b> |        |                   |                   |                  |                    |                   |                    |                    |                   |                   |                              |         |
| キジバト       | Sown   |                   |                   | 3.652<br>(0.015) |                    | 3.691<br>(0.001)  |                    |                    |                   | 0.016<br>(0.896)  | 0.228                        |         |
| コゲラ        | Dkwn   | 1.162<br>(<0.001) |                   |                  |                    |                   |                    |                    |                   | -0.163<br>(0.119) | 0.361                        |         |
| ハシボソガラス    | Ccwn   |                   |                   |                  | 1.487<br>(<0.001)  |                   |                    |                    |                   | -0.057<br>(0.610) | 0.237                        |         |
| ヤマガラ       | Pvwn   | 0.938<br>(<0.001) |                   |                  |                    |                   |                    |                    |                   | -0.064<br>(0.554) | 0.248                        |         |
| シジュウカラ     | Prmw1  |                   |                   |                  | -1.040<br>(0.001)  |                   |                    |                    |                   | 0.563<br>(<0.001) | 0.131                        | -68.404 |
|            | Prmw2  | 0.689<br>(0.002)  |                   |                  |                    |                   |                    |                    |                   | -0.013<br>(0.911) | 0.124                        | -67.897 |
| ヒヨドリ       | Hawn   | 2.444<br>(<0.001) |                   |                  |                    |                   |                    |                    | 0.001<br>(0.002)  | 0.025<br>(0.912)  | 0.470                        |         |
| ウグイス       | Cdwn   | 1.396<br>(<0.001) |                   |                  |                    |                   |                    |                    | 0.001<br>(0.029)  | 0.067<br>(0.759)  | 0.248                        |         |
| エナガ        | Acwn   | 1.184<br>(<0.001) |                   |                  |                    |                   |                    |                    |                   | -0.173<br>(0.147) | 0.310                        |         |
| メジロ        | Zjwn   | 2.477<br>(<0.001) |                   |                  |                    |                   |                    |                    |                   | -0.118<br>(0.460) | 0.524                        |         |
| シロハラ       | Tpwn1  | 1.600<br>(<0.001) |                   |                  |                    |                   |                    |                    |                   | -0.269<br>(0.044) | 0.400                        | -53.167 |
|            | Tpwn2  |                   |                   |                  |                    |                   | -0.880<br>(<0.001) |                    |                   | 1.463<br>(<0.001) | 0.395                        | -52.572 |
| ツグミ        | Tnwn1  |                   | 4.148<br>(0.013)  |                  |                    | 6.476<br>(<0.001) |                    |                    |                   | 0.110<br>(0.448)  | 0.263                        | -15.138 |
|            | Tnwn2  |                   |                   |                  |                    |                   |                    | 0.020<br>(<0.001)  |                   | -0.120<br>(0.512) | 0.235                        | -13.608 |
|            | Tnwn3  |                   | 2.060<br>(0.222)  |                  |                    |                   |                    | 0.019<br>(<0.001)  |                   | -0.180<br>(0.339) | 0.241                        | -13.183 |
| ルリビタキ      | Tcwn1  |                   |                   |                  | -1.236<br>(<0.001) |                   |                    | -0.012<br>(<0.001) |                   | 1.090<br>(<0.001) | 0.356                        | -70.909 |
|            | Tcwn2  | 1.241<br>(<0.001) |                   |                  |                    |                   |                    |                    |                   | -0.169<br>(0.151) | 0.336                        | -69.809 |
| スズメ        | Psmwn1 |                   |                   | 3.520<br>(0.067) |                    | 8.594<br>(<0.001) |                    |                    |                   | -0.018<br>(0.909) | 0.400                        | -15.207 |
|            | Psmwn2 |                   |                   |                  |                    | 9.124<br>(<0.001) |                    |                    |                   | 0.175<br>(0.156)  | 0.377                        | -13.672 |
| ホオジロ       | Ecwn   |                   | 9.361<br>(<0.001) |                  |                    |                   |                    | 0.002<br>(<0.001)  | 0.046<br>(0.798)  | 0.399             |                              |         |
| カシラダカ      | Erwn   |                   | 3.592<br>(0.011)  |                  |                    |                   |                    | 0.001<br>(0.002)   | -0.023<br>(0.870) | 0.206             |                              |         |

2-3-A) 繁殖期



| 植生変数 | NMDS1  | NMDS2  | $R^2$ | $p$    |
|------|--------|--------|-------|--------|
| Wd   | 0.985  | 0.175  | 0.766 | <0.001 |
| TG   | -0.226 | -0.974 | 0.291 | <0.001 |
| SG   | -0.987 | 0.162  | 0.306 | <0.001 |
| RP   | -0.999 | 0.038  | 0.616 | <0.001 |
| FL   | -0.762 | 0.648  | 0.254 | <0.001 |
| Ar   | -0.999 | -0.040 | 0.077 | 0.074  |
| Tp   | -0.893 | -0.451 | 0.296 | <0.001 |
| Np   | -0.963 | -0.269 | 0.168 | 0.003  |
| Hp   | -0.872 | -0.489 | 0.355 | <0.001 |
| Ed   | 0.824  | -0.567 | 0.089 | 0.048  |

2-3-B) 越冬期



| 植生変数 | NMDS1  | NMDS2  | $R^2$ | $p$    |
|------|--------|--------|-------|--------|
| Wd   | 0.994  | -0.112 | 0.705 | <0.001 |
| TG   | -0.165 | 0.986  | 0.166 | 0.003  |
| SG   | -0.963 | -0.270 | 0.268 | <0.001 |
| RP   | -1.000 | -0.008 | 0.613 | <0.001 |
| FL   | -0.946 | 0.326  | 0.288 | <0.001 |
| Ar   | -0.304 | -0.953 | 0.179 | 0.004  |
| Tp   | -0.697 | 0.717  | 0.246 | <0.001 |
| Np   | -0.996 | -0.086 | 0.098 | 0.034  |
| Hp   | -0.802 | 0.597  | 0.276 | <0.001 |
| Ed   | 0.578  | 0.816  | 0.155 | 0.004  |

図 2-3. NMDS によるプロットの序列化.

出現種構成の類似度が高いプロットを互いに近く、低いプロットを互いに遠く配置した。座標上では環境タイプごとにプロットを色分けし、樹林地環境は緑色、谷戸環境は橙色、農地環境は青色、集落環境は赤色とした。植生変数（環境変数）では、Wd は樹林地、TG は高茎草地、SG は低茎草地、RP は水田、FL は畑地、Ar は人工建築物の面積比率をそれぞれ示し、Tp は植生パッチの種数、Np は個数、Hp は均等度を、Ed は林縁総延長を示す。

## 第4節 考察

### 1. 植生変数間の関係

#### (1) 植生管理とモザイク構造・林縁との関係

モザイク構造の指標の値は、樹木植生の面積比率が高いプロットでは小さくなった。これは、樹木に覆われた場所ほど草地や農地、人工建築物などの比率が低く、水平方向での植生構造が単純化するためである。逆に、樹木植生面積比率が低いプロットでも、モザイク構造の指標の値は小さくなった。樹木植生が少ないプロットの多くは水田が卓越する場所であり、樹木だけでなく休耕田の草地なども減少し、プロット内に含まれる植生タイプが減少するのであろう。その結果、樹木植生の面積比率が中間的な場所で各種の植生パッチが多く存在し、モザイク構造が発達すると考えられる。「モニタリングサイト 1000」事業で全国に設けられた鳥類調査のルート沿いの植生を調べた Katayama et al. (2014) は、ルートから 1km および 3km のバッファ範囲では、樹木植生の比率が中間的な場所で植生の多様性が高かったと報告している。京阪奈丘陵では、農地環境のプロット内でも植生が一様になることはなく、どのプロットも 5 種以上の植生パッチを含んだ。これらのプロットには圃場整備された水田が含まれず、伝統的な農地形態が残っていることと、粗放的な管理によって様々な土地利用が混在していることが、植生パッチの種数の多さと関わるであろう。集落環境での植生パッチの個数の多さは、日常的な管理による土地利用の細分化を示しているであろう。

樹木植生が他の植生と接する林縁の総延長は、樹木に覆われたプロットでは、他の植生が含まれなくなることで減少し、逆に開放的な農地環境などの樹木植生の乏しいプロットでも小さくなっていく。このために、林縁総延長は樹木植生の面積比率が中間的な場所で最も大きくなったと考えられる。大阪府内でチョウ類と生息環境の関係を調べた夏原 (2000) も、4km<sup>2</sup> の調査区単位での解析で、樹林地の面積比率が中間的な場所で林縁の延長が最大になると報告している。

#### (2) モザイク構造と林縁の変化

モザイク構造や林縁部分の発達程度を規定し、またこれらの説明変数になるのが樹木植生面積比率であり、それは水田面積比率とも密接な関係にある。近年の土地利用では、京阪奈丘陵の高標高地や傾斜地で、管理停止によって樹林地（高木林）が成立しやすく、低標高の平坦地で均質な農地が維持されやすいであろう。モザイク構造が発達し林縁部分が多くなるのは、これらの中間推移帯の山麓部分や、谷戸田のように小規模な農地が樹林地内で管理される部分であると考えられる。このような場所は、中程度の攪乱を受けているととらえられる。現在では、草地が形成されているのは休耕田や畦、道路法面が主であり、このような植生配置は、燃料や緑肥、飼料を二次林や草地で採取していた時代のものとは異なるであろう。例えば、佐久間・伊東 (2011) は、江戸時代の京阪奈丘陵での土地収奪的な資源利用が、樹木植生を欠いた、広大な草山を産み出していたと推察している。

### 2. 場所ごとの植生と鳥類の種数との関係

#### (1) 樹林地性鳥類と非樹林地性鳥類

樹林地性鳥類の種数は、繁殖期・越冬期とも樹木植生の面積比率が高いプロットで多くなった。特にコゲラやメジロのように樹上で採餌・営巣する種は、樹木被覆が大きな場所を選好するであろう。狭山市域で繁殖期に記録された鳥類と植生の関係を 500m メッシュ単位で解析した一ノ瀬・加

藤 (1993) は、メッシュ内の樹木植生面積が大きいと樹林地性鳥類の種数が増えることを示しているし、関東平野北部の農地を広域的に調べた Amano et al. (2008) も、繁殖期・越冬期のいずれでも、樹木植生が豊かな場所で樹林地性鳥類の種数が増加するとしている。京阪奈丘陵で得られたデータは、このような樹木植生と樹林地性鳥類の関係を、詳細スケールで示している。樹林地性鳥類とは反対に、農地性鳥類を多く含む非樹林地性鳥類の種数は、繁殖期・越冬期とも樹木植生が少ない場所で多くなった。これは、樹木植生に覆われた場所ほど非樹林地性鳥類の生息できる、農地や草地などの開放的な空間が制限され、逆に樹木植生が乏しい場所ではこれらの鳥類にとって生息可能な空間が広がるためであろう。開けた場所を好み、農地や河川敷で採餌するハシボソガラス (樋口ほか 1997) は、樹木に覆われた場所を避けていた鳥類の 1 例である。非樹林地性鳥類の種数は、水田面積比率が高い場所でも増加した。Amano et al. (2008) は、農地を利用する水辺性鳥類の種数が、繁殖期には水田面積が広い場所で多くなることを報告しているし、一ノ瀬・加藤 (1993) も、水辺性鳥類や、樹林地と市街地との中間的な生息環境に出現する鳥類の種数が、500m メッシュ内の水田面積から正の影響を受けていることを示した。

## (2) 植生管理の程度と鳥類の関係

樹林地性鳥類と非樹林地性鳥類では、樹木植生面積比率の増減に対する反応は相反しており、前者の生息にとっては管理の停止による樹木植生の増加は正の作用をもたらす、後者の生息にとっては樹木植生の増加は負の作用をもたらすであろう。これらのグループを必要に応じて区別しておいて、管理との関係を考えることは有効であろう。

鳥類全体の種数は、繁殖期では樹林地性鳥類が示したパターンを反映し、樹木植生に覆われた場所、あるいは植生パッチ種数が少ない場所で多くなると予測された。しかし、越冬期の鳥類全体の種数では傾向が異なり、樹木植生面積比率および林縁総延長が大きな場所ほど多くなる 1 次式モデルと、樹木植生面積比率が約 78% の場所で最大となる 2 次式モデルが得られた。この季節的な変化は、生息環境に対する夏鳥と冬鳥の選好の違いを反映しているであろうが、留鳥の選好も時期によって変化するかもしれない。越冬期には、林縁を好む種や、樹林地と農地・草地が混在する環境を好む種が多くなると考えられる。例えば、冬鳥のカシラダカは、林での滞在と農地での採餌を繰り返すため (樋口ほか 1997)、林縁の総延長が大きな場所に多く出現すると考えられる。越冬期の鳥類全体の種数についてのモデルは、中程度の管理によってもたらされる植生の不均質性が鳥類と関わっていることを示唆する。北海道から九州にかけての全国各地で繁殖期に得られた鳥類調査データを解析した Katayama et al. (2014) は、樹林地や農地、あるいはそれらの混在する場所に設置されたルートに出現する鳥類の種数が、調査ルートから発生させた 1km バッファのスケールでは、樹林地の面積比率が 70% 程度の場所で最大になるという 2 次式モデル (樹林地面積の 2 乗の項の回帰係数は負) を示している (彼らは鳥類のギルド単位での解析は行っていない)。全国で得られたデータを材料としているために、地域による違いが平準化されている可能性はあるものの、この傾向は、京阪奈丘陵で越冬期に認められた、鳥類全体の種数と樹木植生面積比率との関係と似ている。

植生のモザイク構造の 3 指標は、いずれも繁殖期・越冬期の非樹林地性鳥類の種数と強い正の相関を示したものの、非樹林地性鳥類の種数についてのモデルでは説明変数にはならなかった。植生のモザイク構造の指標が説明変数となったのは、繁殖期の鳥類全体の種数について採用された 1 モデルのみであった。(BSRbr2 での植生パッチ種数、係数は負)。農地から樹林地にかけて置いたプロ

ット内の植生を土地利用の形態に近い基準で区別して、詳細スケールで調べた京阪奈丘陵のデータセットでは、植生のモザイク構造が鳥類にもたらす効果を十分には検出できていないのかもしれない。全国で収集されたデータを解析した Katayama et al. (2014) は、場所ごとの植生の多様性が高くなると鳥類種数が単純に増加するという結果は得ていないものの、Amano et al. (2008) は、生息環境が多様な場所では繁殖期に草地性鳥類が多く出現したと報告している。

### 3. 場所間の植生の違いと鳥類との関係

場所間の鳥類の出現種構成の類似度に着目して行った NMDS の解析からは、まず樹木植生と水田の面積比率が反対方向に作用し、プロット間での種構成の違いを大きくしていることがうかがえた。様々な土地利用を含む京阪奈丘陵のランドスケープの中でも、樹木植生が優占するプロットには樹林地性鳥類が多く生息し、水田が優占するプロットには非樹林地性鳥類が多く生息するという傾向が、場所ごとの鳥類の種構成に最も大きな影響を及ぼしていると考えられる。さらに、高茎草地の面積比率が高い場所や林縁総延長が大きな場所は、それぞれ、草地性の鳥類や林縁を好む鳥類の生息環境となることで、上記の2つの要素とは異なる方向で場所ごとの種構成を違うものにしていく。詳細スケールでとらえられる場所内の植生の不均質性の作用とは別に、場所間で違う植生・土地利用によって、地域内に異なるタイプの生息環境が存在することは、場所間の種構成の違いをもたらす。地域全体として生息する鳥類の種数を多くしていると考えられる。実際に、より大きなスケールでの研究として、大阪府内に生息する鳥類を広域的に約 5×5km メッシュ単位で解析した Natuhara and Imai (1996) は、土地利用が均等に混在した地域で、繁殖期に生息する鳥類全体の種数が増えたことを示している。

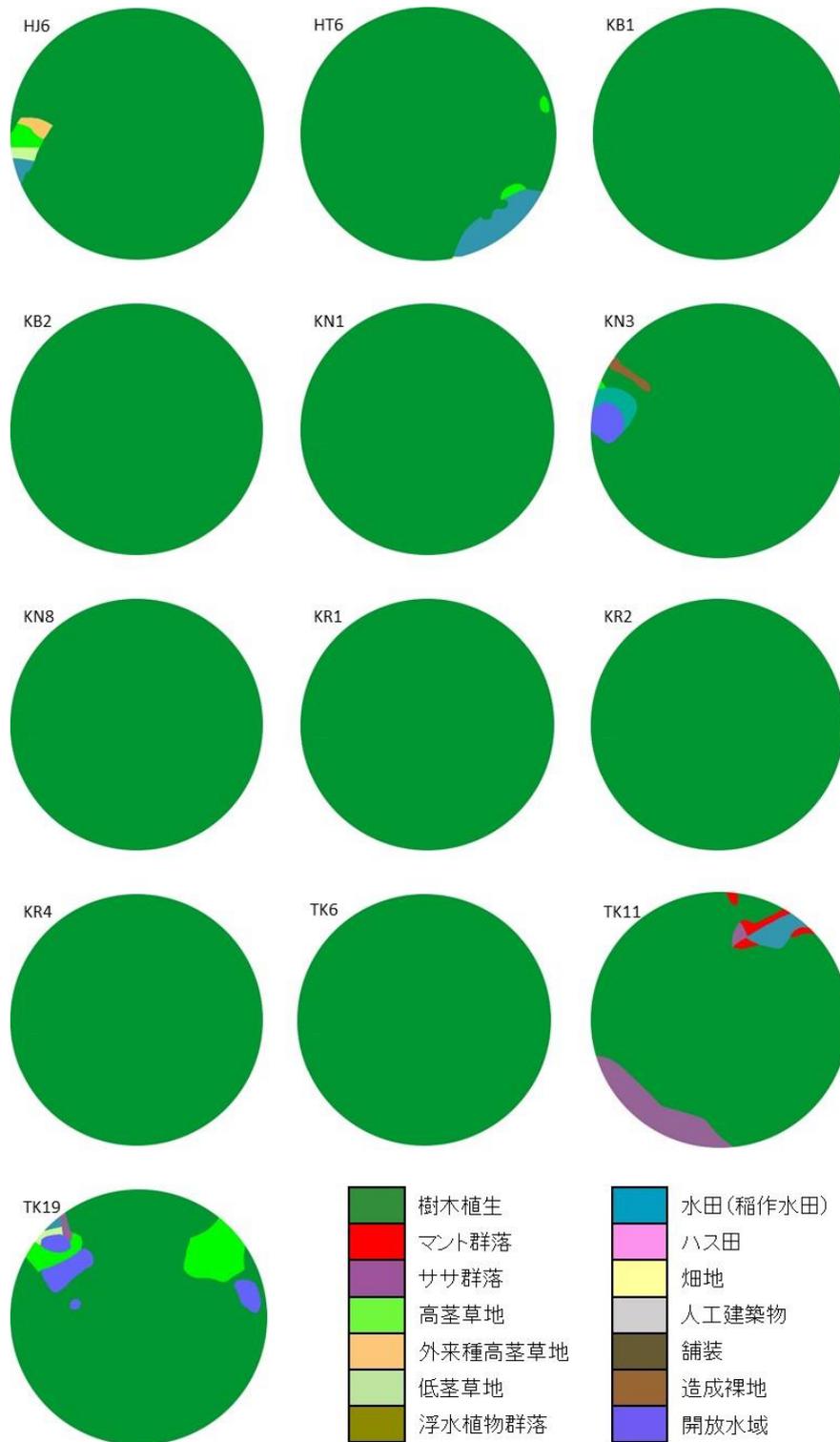
ここで仮に、樹林地と農地がそれぞれ大面積のパッチとしてのみ存在した場合には、一連の回帰モデルからは、樹林地性鳥類と非樹林地性鳥類は、それぞれの選好するパッチに多く生息できると予測される。しかしながら、場所ごとの生息環境が均質化することで、特に越冬期には、ウグイスやカシラダカ、ツグミのように、林縁部分や植生のモザイク構造と関わる鳥類は数を減らしそうである。また、場所ごとの生息種構成の違いは小さくなるであろう。

### 4. 二次的自然の配置の変化と鳥類の関係

京阪奈丘陵では、植生の水平配置と鳥類の関係を調べた結果、特に樹林地あるいは水田という土地利用の優占度が、各場所に生息する樹林地性あるいは非樹林地性鳥類の種数や、場所間の種構成の違いに対して影響を及ぼしていることが示唆された。草地の面積比率や林縁の総延長も鳥類と結びついてきた。薪炭材や緑肥などの収奪的利用や農地の拡大によって樹林地が草地や農地に変化する状況では、非樹林地性鳥類が生息できる場所が増加すると考えられるし、逆に管理停止が広がって草地や農地が樹林地に遷移すれば、樹林地性鳥類の増加をもたらすであろう。また、樹林地が0%に近づいても100%に近づいても林縁環境は減少し、その場所は林縁性の鳥類の生息には不適となると考えられる。管理停止にともなう生息環境の均質化は、生息する鳥類種の場所間の違いを小さくするであろう。

樹木植生と鳥類の関係については、第3章および第4章でも詳細に扱っていく。また、モザイク構造のある土地利用と鳥類との関係については、第5章でも検証する。

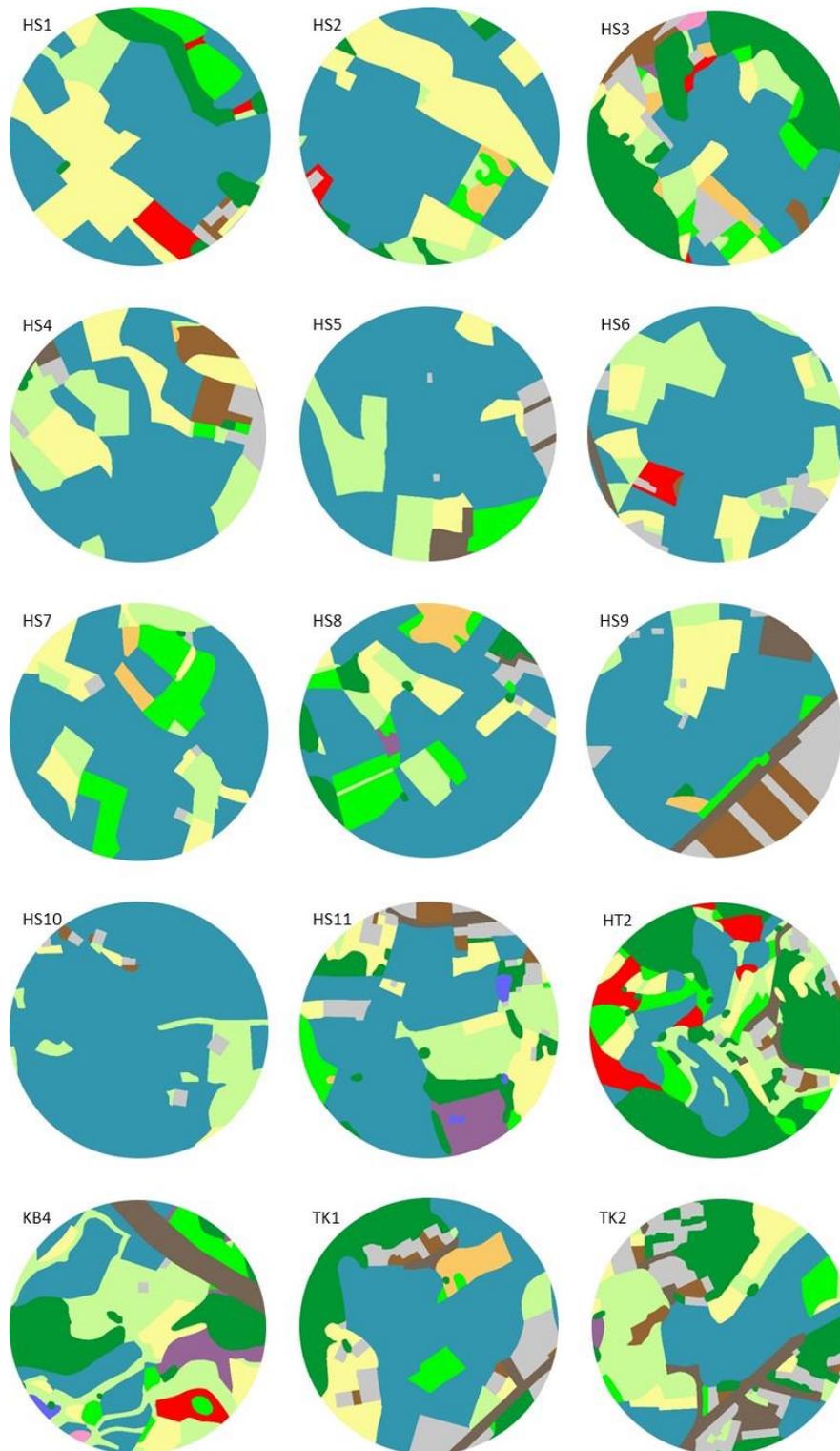
A) 樹林地環境



付図 2-1. 各調査プロットの植生

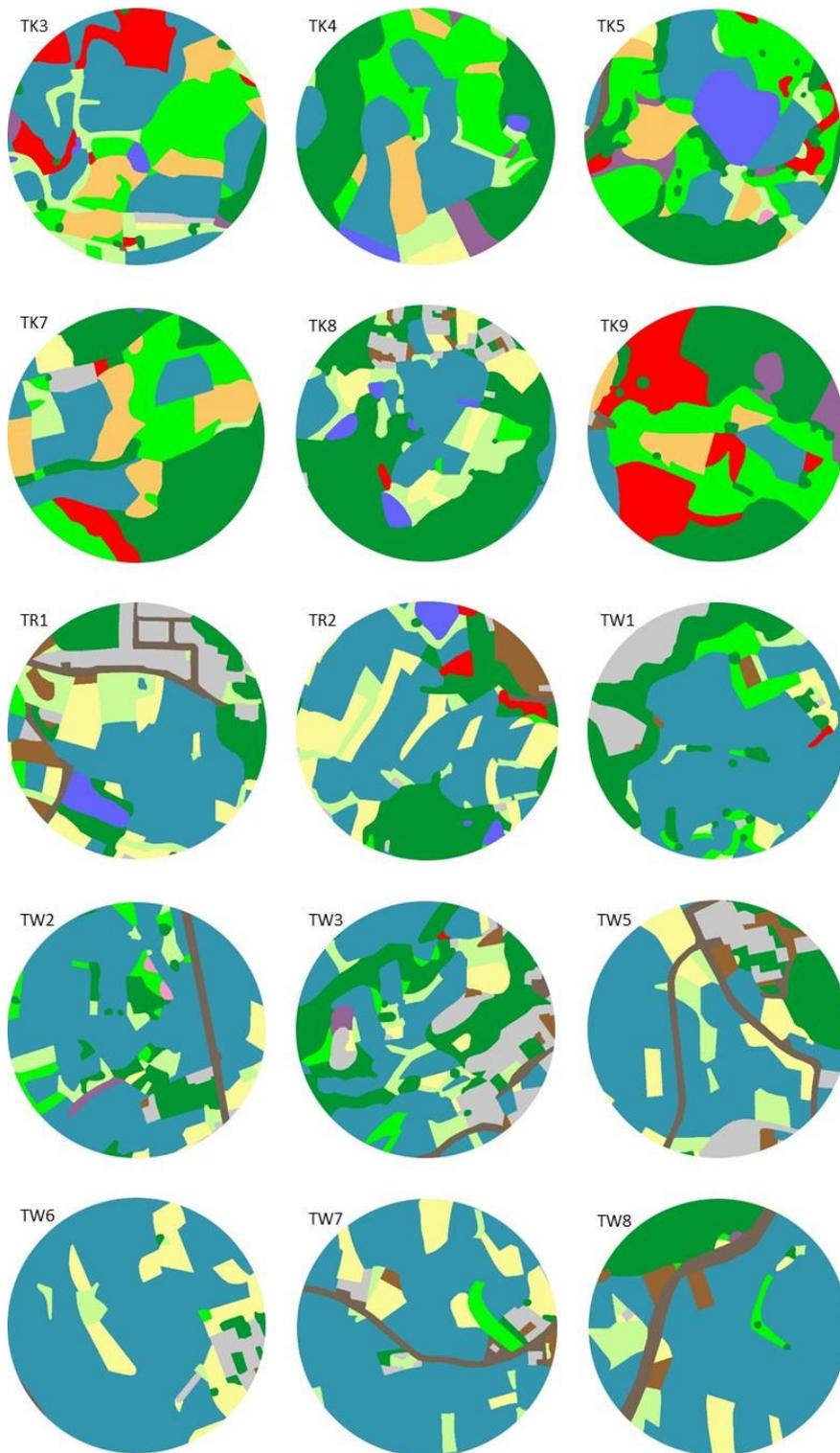
半径 100m の植生調査プロット内の植生を示した（鳥類調査は半径 50m のプロット内について行った）。樹林地環境のプロットのうち 8 ヶ所は全面的に樹木植生に覆われていた。アルファベットと数字の組み合わせは各プロットのコード名で、初期に調査を計画しながら実際には利用しなかったプロットがあるため、コード名には欠番がある。

B) 農地環境



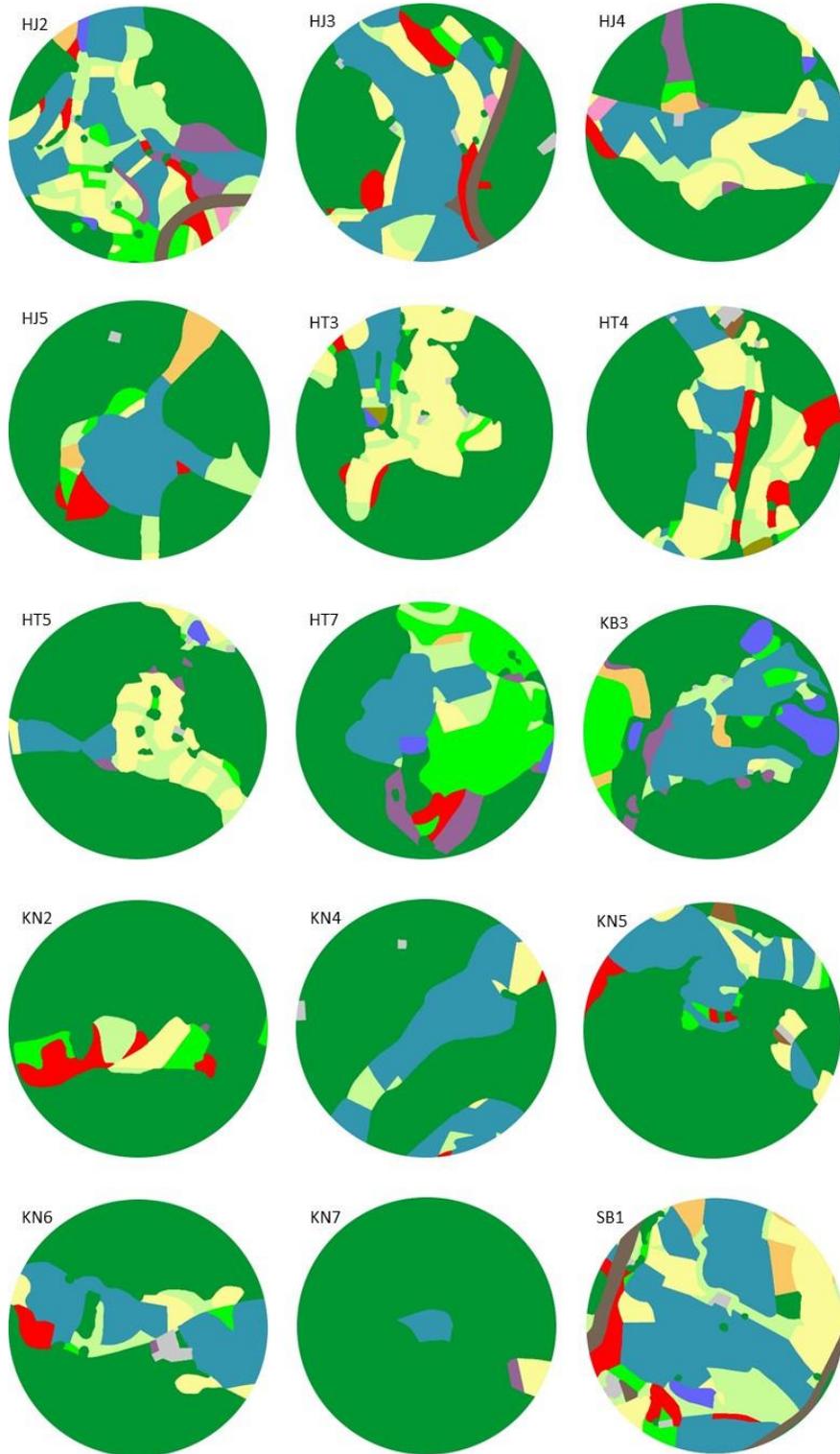
付図 2-1. 各調査プロットの植生(続き)

B) 農地環境 (続き)



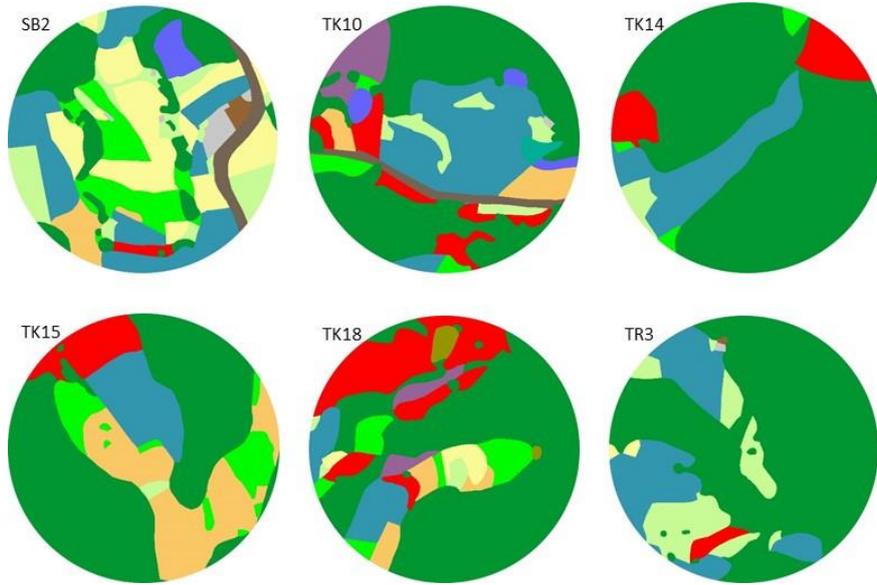
付図 2-1. 各調査プロットの植生(続き)

C) 谷戸環境

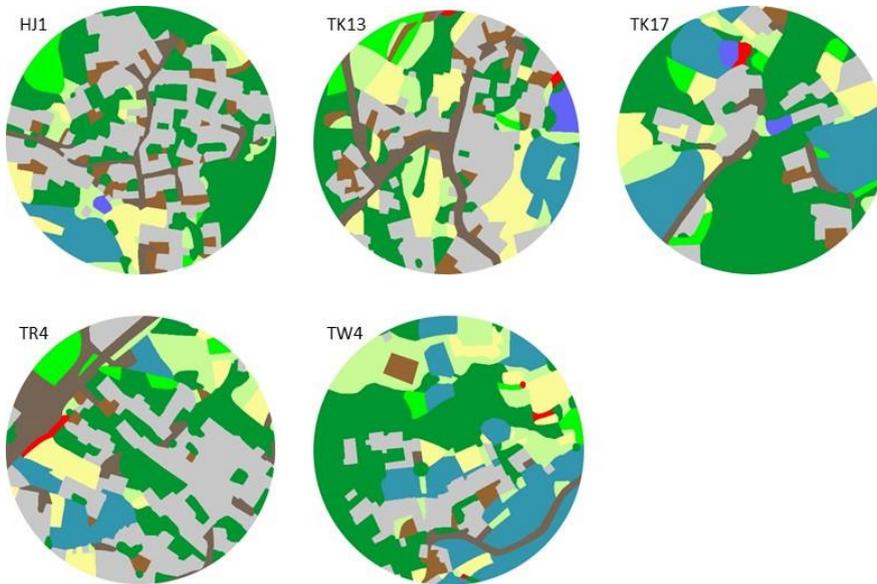


付図 2-1. 各調査プロットの植生(続き)

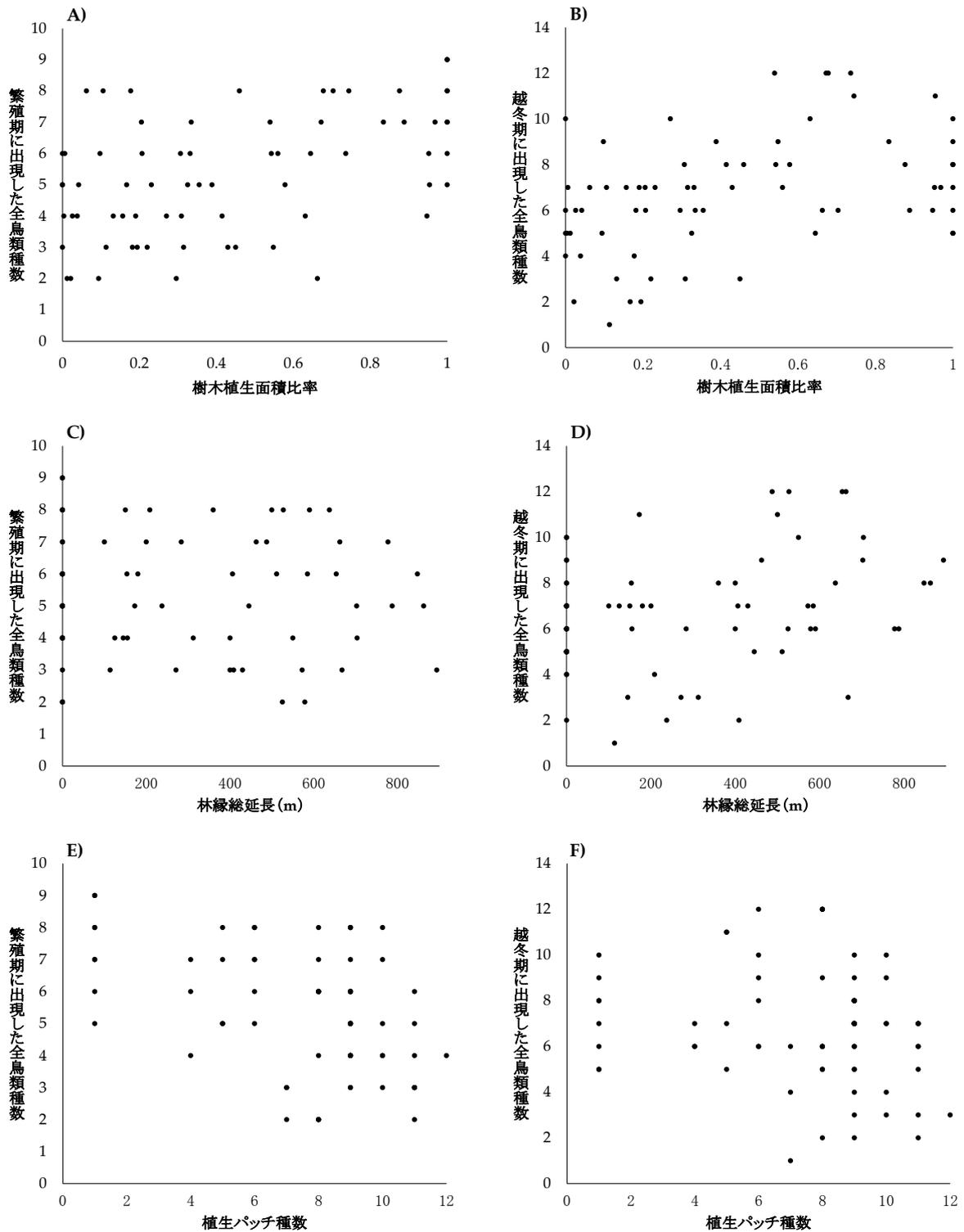
C) 谷戸環境 (続き)



D) 伝統的集落環境

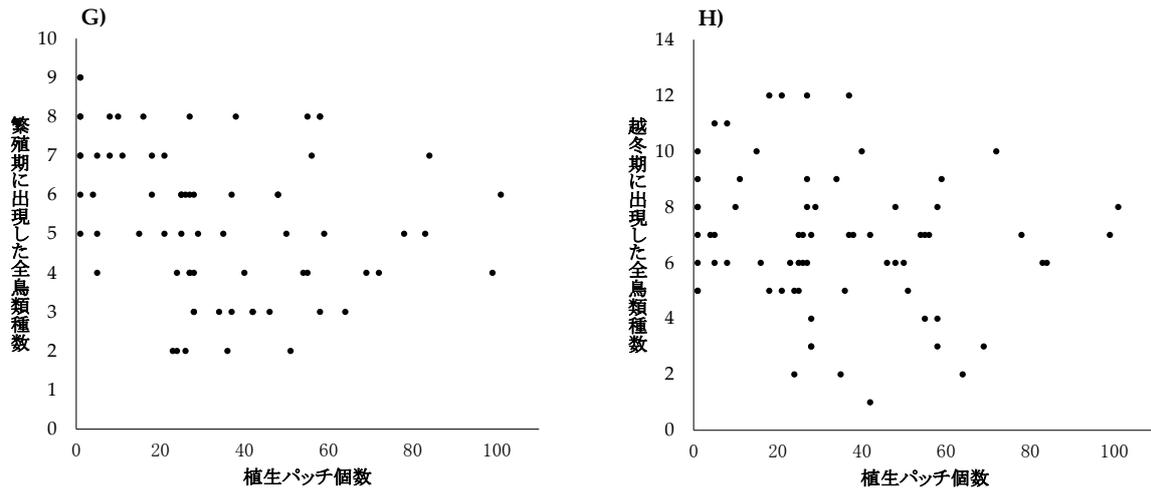


付図 2-1. 各調査プロットの植生(続き)



付図 2-2 主要な植生変数と出現鳥類種数全体の関係.

A および B はプロット内の樹木植生面積比率と繁殖期および越冬期に出現した鳥類種数全体の関係, C および D はプロット内の林縁総延長と繁殖期および越冬期に出現した鳥類種数全体の関係, E および F はプロット内の植生パッチ種数と繁殖期および越冬期に出現した鳥類全体の種数の関係をそれぞれ示す. 説明力のあるモデルが得られなかったため, 近似直線・曲線, 回帰式は示さない.



付図 2-2. 主要な植生変数と出現鳥類種数全体の関係(続き).

G および H はプロット内の植生パッチ個数と繁殖期および越冬期に出現した鳥類全体の種数の関係をそれぞれ示す.

付表 2-1. 出現鳥類種リスト.

各期で環境タイプごとに出現種と個体数を示した. グループの F は樹林地性鳥類を, N は非樹林地性鳥類を示す.

| 種名       | グループ | 繁殖期 |    |    |    | 越冬期 |    |    |    |
|----------|------|-----|----|----|----|-----|----|----|----|
|          |      | 樹林地 | 農地 | 谷戸 | 集落 | 樹林地 | 農地 | 谷戸 | 集落 |
| ヤマドリ     | F    | 1   | 0  | 0  | 0  | 0   | 0  | 1  | 0  |
| キジ       | N    | 0   | 3  | 0  | 0  | 0   | 0  | 0  | 0  |
| コジュケイ    | F    | 0   | 0  | 0  | 0  | 0   | 0  | 0  | 1  |
| カルガモ     | N    | 0   | 1  | 0  | 0  | 0   | 0  | 0  | 0  |
| ハシビロガモ   | N    | 0   | 0  | 0  | 0  | 0   | 1  | 0  | 0  |
| カイツブリ    | N    | 0   | 0  | 0  | 0  | 0   | 2  | 0  | 0  |
| キジバト     | N    | 1   | 11 | 9  | 3  | 0   | 19 | 2  | 6  |
| ドバト      | N    | 0   | 2  | 0  | 0  | 0   | 3  | 0  | 0  |
| アマサギ     | N    | 0   | 2  | 1  | 0  | 0   | 0  | 0  | 0  |
| アオサギ     | N    | 0   | 2  | 0  | 0  | 0   | 6  | 0  | 0  |
| ダイサギ     | N    | 0   | 1  | 0  | 0  | 0   | 0  | 0  | 0  |
| チュウサギ    | N    | 0   | 5  | 0  | 0  | 0   | 0  | 0  | 0  |
| コサギ      | N    | 0   | 2  | 0  | 0  | 0   | 0  | 0  | 0  |
| ホトギス     | F    | 3   | 0  | 0  | 0  | 0   | 0  | 0  | 0  |
| ケリ       | N    | 0   | 11 | 0  | 0  | 0   | 9  | 3  | 0  |
| コチドリ     | N    | 0   | 1  | 0  | 0  | 0   | 0  | 0  | 0  |
| ヤマシギ     | F    | 0   | 0  | 0  | 0  | 0   | 0  | 0  | 1  |
| ハイタカ     | N    | 0   | 0  | 0  | 0  | 0   | 1  | 0  | 0  |
| ノスリ      | N    | 0   | 0  | 0  | 0  | 0   | 0  | 2  | 0  |
| カワセミ     | N    | 0   | 2  | 1  | 0  | 0   | 0  | 0  | 0  |
| コゲラ      | F    | 15  | 2  | 10 | 0  | 14  | 0  | 8  | 2  |
| アオゲラ     | F    | 0   | 1  | 1  | 0  | 0   | 0  | 0  | 0  |
| チョウゲンボウ  | N    | 0   | 0  | 0  | 0  | 0   | 1  | 0  | 0  |
| モズ       | N    | 0   | 10 | 0  | 0  | 0   | 13 | 2  | 0  |
| カケス      | F    | 0   | 0  | 0  | 0  | 1   | 0  | 0  | 0  |
| ミヤマガラス   | N    | 0   | 0  | 0  | 0  | 0   | 2  | 0  | 0  |
| ハシボソガラス  | N    | 0   | 25 | 0  | 0  | 0   | 19 | 4  | 0  |
| ハシブトガラス  | F    | 5   | 6  | 12 | 4  | 0   | 8  | 7  | 4  |
| キクイタダキ   | F    | 0   | 0  | 0  | 0  | 4   | 0  | 3  | 0  |
| ヤマガラス    | F    | 13  | 0  | 5  | 0  | 9   | 0  | 12 | 3  |
| シジュウカラ   | F    | 11  | 3  | 6  | 2  | 8   | 0  | 10 | 2  |
| ヒバリ      | N    | 0   | 3  | 0  | 0  | 0   | 14 | 0  | 0  |
| ツバメ      | N    | 0   | 3  | 0  | 9  | 0   | 0  | 0  | 0  |
| コシアカツバメ  | N    | 0   | 0  | 0  | 1  | 0   | 0  | 0  | 0  |
| ヒヨドリ     | F    | 34  | 15 | 52 | 9  | 36  | 20 | 40 | 9  |
| ウグイス     | F    | 9   | 8  | 21 | 2  | 17  | 13 | 32 | 4  |
| ヤブサメ     | F    | 10  | 0  | 4  | 0  | 0   | 0  | 0  | 0  |
| エナガ      | F    | 8   | 2  | 1  | 0  | 16  | 1  | 7  | 0  |
| センダイムシクイ | F    | 2   | 0  | 0  | 0  | 0   | 0  | 0  | 0  |
| メジロ      | F    | 19  | 1  | 19 | 1  | 30  | 5  | 26 | 6  |
| オオヨシキリ   | N    | 0   | 3  | 0  | 0  | 0   | 0  | 0  | 0  |
| セッカ      | N    | 0   | 5  | 0  | 0  | 0   | 1  | 0  | 0  |
| ミソサザイ    | F    | 0   | 0  | 0  | 0  | 0   | 0  | 1  | 0  |
| ムクドリ     | N    | 0   | 14 | 0  | 0  | 0   | 4  | 0  | 0  |
| シロハラ     | F    | 0   | 0  | 0  | 0  | 19  | 1  | 10 | 0  |
| ツグミ      | N    | 0   | 0  | 0  | 0  | 0   | 20 | 10 | 9  |
| ルリビタキ    | F    | 0   | 0  | 0  | 0  | 13  | 0  | 13 | 0  |
| ジョウビタキ   | N    | 0   | 0  | 0  | 0  | 0   | 1  | 6  | 1  |
| キビタキ     | F    | 6   | 0  | 0  | 0  | 0   | 0  | 0  | 0  |
| ニューナイスズメ | N    | 0   | 0  | 0  | 0  | 0   | 2  | 0  | 0  |
| スズメ      | N    | 4   | 64 | 23 | 16 | 0   | 18 | 6  | 14 |
| キセキレイ    | N    | 0   | 0  | 2  | 0  | 0   | 1  | 0  | 3  |
| ハクセキレイ   | N    | 0   | 7  | 0  | 0  | 0   | 19 | 0  | 0  |
| セグロセキレイ  | N    | 0   | 3  | 1  | 0  | 0   | 3  | 4  | 0  |
| タヒバリ     | N    | 0   | 0  | 0  | 0  | 0   | 7  | 0  | 0  |
| カララヒ     | N    | 0   | 1  | 2  | 0  | 1   | 0  | 1  | 0  |
| マヒワ      | F    | 0   | 0  | 0  | 0  | 1   | 0  | 0  | 0  |
| ベニマシコ    | N    | 0   | 0  | 0  | 0  | 0   | 1  | 0  | 0  |
| ウソ       | F    | 0   | 0  | 0  | 0  | 1   | 0  | 0  | 0  |
| シメ       | F    | 0   | 0  | 0  | 0  | 1   | 0  | 1  | 1  |
| イカル      | F    | 1   | 0  | 0  | 0  | 0   | 0  | 0  | 0  |
| ホオジロ     | N    | 1   | 21 | 14 | 1  | 2   | 31 | 31 | 0  |
| ホオアカ     | N    | 0   | 0  | 0  | 0  | 0   | 2  | 0  | 0  |
| カシラダカ    | N    | 0   | 0  | 0  | 0  | 0   | 12 | 18 | 0  |
| アオジ      | N    | 0   | 0  | 0  | 0  | 3   | 9  | 11 | 3  |

## 第3章 二次林の植生構造と鳥類の関係

### 第1節 はじめに

国内における樹林地の植生と鳥類群集との関係についての研究は、1970年代以降比較的多く取り組まれてきた。そこで主に調べられてきたのは、(a)鳥類の生息種数や群集構造と相観的な樹林地タイプや潜在自然植生との関係（由井 1976; 由井・鈴木 1987; 金井ほか 1996; 福井ほか 2005; 植田ほか 2011）、(b)鳥類の生息種数と樹林地の面積との関係（種数-面積関係、樋口ほか 1982; 平野ほか 1989; Ichinose and Kato 1998; 橋本ほか 2005）であり、(c)鳥類と樹林地内部の植生構造との関係（Hino 1985; 石田 1987; 一ノ瀬・加藤 1996, 1999）などについても研究されてきた。しかしながら、実際のところ、これらの研究の多くは、都市緑地や公園の樹林地での調査に基づき、薪炭や緑肥の採取などで伝統的に利用されてきた二次林（いわゆる里山林）の性質が注目されることはなく、近年の管理停止に伴う構造変化の影響は検討されてこなかった。また、管理停止後の遷移の進行や環境改変にともなう増減し得る林縁・林内の環境が鳥類に与える作用についても、Kurosawa and Askins (1999, 2003) を除いて扱ってこなかった。

本章では、京阪奈丘陵と南山城という比較的近接した2地域の二次林で実施した調査の結果から、二次林の植生構造、局所的あるいは広域的な樹林地の面積や林縁環境と樹林地性鳥類の関係について検討する。さらに、管理停止が樹林地性鳥類にどのような影響を及ぼすかについても考察する。2地域では地形的な違いが認められるだけでなく、樹林地の利用が歴史的に異なると考えられるため、これら2地域での調査を比較することで、鳥類と樹林地の関係についての理解をより深められると期待される。

### 第2節 調査方法

#### 1. 鳥類調査

京阪奈丘陵では、大面積の森林から小さな孤立林まで、面積の異なる15個の樹林地パッチ内に計51ヶ所の調査地点を設けた(図3-1-A. 後述の方法で計測した樹林地面積の範囲は10.1-1571.1ha)。これら51ヶ所のうち、42ヶ所はコナラなどの落葉広葉樹が優占する林分（以下、落葉広葉樹林）、9ヶ所はアカマツが優占する林分（以下、アカマツ林）であり、いずれの地点も、林冠が連続的に閉じた林であった。70ha以下の樹林地にはそれぞれ1ヶ所のみ地点を配置し、70ha以上の比較的大きな樹林地には可能な限り複数の地点を置いて、様々な場所で調査を行うようにした。小さな樹林地では林縁に近い場所にしか調査地点を設けられなかったが、大きな樹林地では、林縁から遠い林内（コア部分）にも地点を置くように努めた。他方の南山城では、調査地の森林地帯から、落葉広葉樹が優占する林30ヶ所（以下、落葉広葉樹林）を選び、その中に調査地点を設定した(図3-1-B)。南山城では樹林地が約6,000haにわたって広く連続しており、小面積の林は含まなかった。いずれの調査地でも、隣り合う調査地点は少なくとも200m隔てて設置した。

2地域ともfixed-radius point count法（Hutto et al. 1986; Ralph et al. 1995）のセンサスで鳥類調査を行った。地点を中心とする半径50mの円内を鳥類の調査プロットとし、定期的に各地点を訪問

して、定めた時間内にプロット内に出現した鳥類を記録した。対象は樹林地性鳥類に限った。上空を飛翔したのみの鳥類はセンサス記録には含めなかった。京阪奈丘陵では、繁殖期の調査として2004年の5月下旬、6月中・下旬、7月中・下旬、および8月中・下旬の計4回、越冬期には2004年の

図3-1-A) 京阪奈丘陵

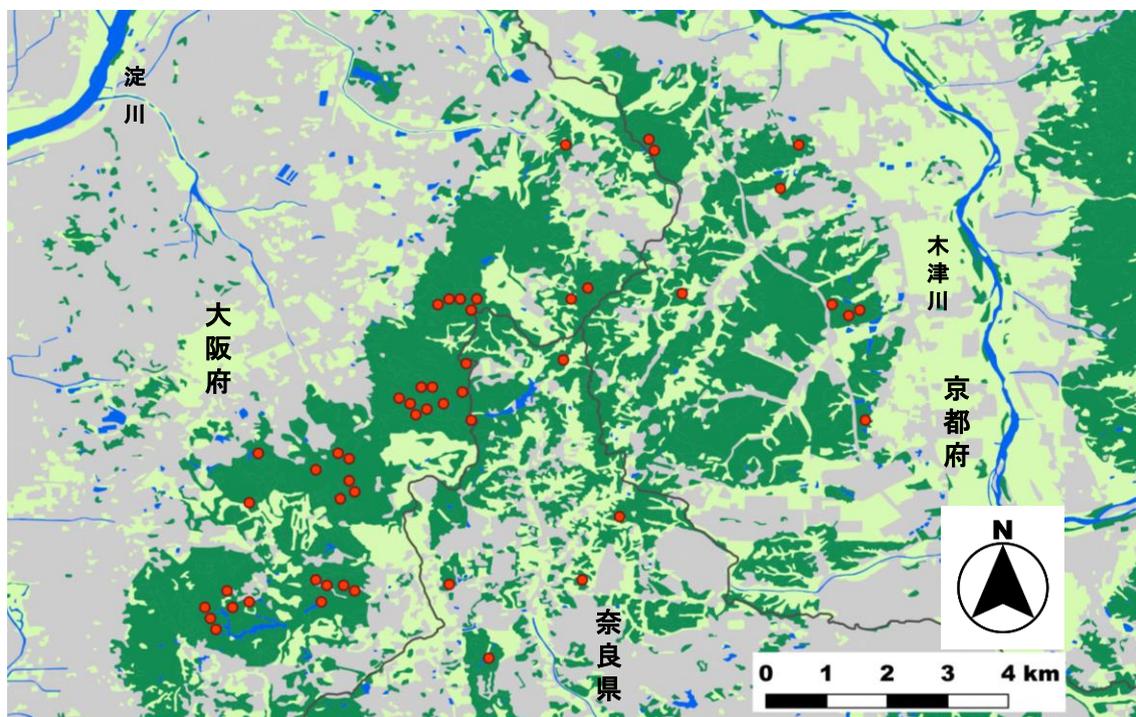


図3-1-B) 南山城

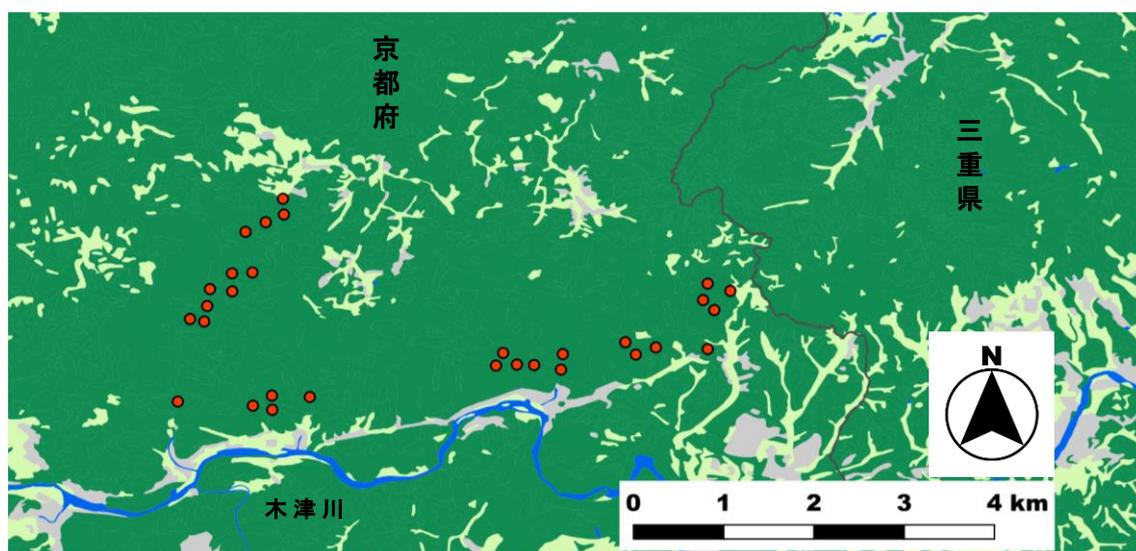


図3-1. 調査地点の配置.

赤い丸印は調査を行った地点である。緑色は樹林地，黄緑色は農地や果樹園，草地，ゴルフ場を示す。青色は開放水域，灰色は市街地や住宅地，道路，造成裸地である。ベース地図は環境省の「自然環境保全基礎調査」の第6回・第7回植生調査データから作成した。

11 月中・下旬, 12 月中・下旬, 2005 年の 1 月中・下旬, および 2 月下旬の計 4 回, 各地点を訪れ, 1 回あたり 5 分間滞在して観察を行った (各期 1 ヶ所あたり計 20 分間観察). 南山城では, 繁殖期の調査として 2006 年 5 月下旬, 6 月中旬, および 7 月中旬の計 3 回, 越冬期には 2006 年 12 月下旬, 2007 年 1 月下旬, および 2 月下旬の計 3 回, 各地点を訪問し, 1 回あたり 10 分間滞在して観察を行った (各期 1 ヶ所あたり計 30 分間観察). 2 地域とも, 観察時間帯は地域の日の出時刻から午前 11 時までとし, どの地点への訪問も特定の時間帯に偏らないようにした. 観察では必要に応じて 7 倍の双眼鏡を利用した.

通常のセンサスに加え, プロット上空・範囲外で出現した樹林地性鳥類も別途記録しておき, 特に繁殖期の各地域の鳥類相を知るための補足的なデータとした.

なお, 京阪奈丘陵では, 繁殖期にメボソムシクイ *Phylloscopus borealis* が 2 ヶ所で計 2 羽出現した. 本種は亜高山帯の森林で繁殖し (日本鳥学会 2012), この地域を通過する渡り鳥であるため, 地域の樹林地性鳥類に該当しないと考え, 集計・解析では除外した.

## 2. 植生調査

鳥類との結びつきが予想される植生の内部構造の要素についても, 2 地域とも, 同様の手法によりデータ (植生変数) を収集した. まず, 調査地点上に中心を置く  $1.8 \times 48\text{m}$  の方形区をランダムな方角に 1 本設け, 地点上においてこの方形区と中心部が直交する方形区をもう 1 本定めた. この十字形の調査区内で, James and Shugart (1970) と Erdelen (1984) を参考に, 植生構造の指標となるデータをサンプリング記録し, 植生変数として解析に利用する, 以下のデータを得た.

- ・高木樹種数...調査区内にある, 胸高直径 7.5cm 以上の樹木の合計種数.
- ・全葉層被度...調査区の中心軸上で 4m ごとに 1 回, 計 25 回サンプリングした, 各階層での被度の合計 (中心でのサンプリングは 1 回のみ). 各サンプリング地点では, 垂直方向に移動する直径 0.5m の水平な円形を仮想し, 地上高 0.12, 0.37, 0.75, 1.5, 3, 4.5, 6, 9, 12, 18m の階層それぞれについて, 円内に入る植物体があれば 1, なければ 0 とスコアを記録した. 1 つの十字形調査区内での計測をつうじて, 1 つの階層で記録しうる植物体出現スコアは最大で 25, 最小で 0 となる. こうして各階層で得られた植物体の出現スコアを合計し, 全葉層被度とした.
- ・群葉高多様度...垂直方向の階層構造の多様度の指標. 階層ごとに得られた被度データから Shannon-Wiener の多様度指数を計算した (自然対数を利用). 草本層から高木層まで均等な植物体の階層構造を有する林ほど数値は大きくなる.
- ・草本層被度...被度の計測で得られたスコアデータのうち, 地上高 1.5m までの階層の被度のみを合計したもの.
- ・低木密度...調査区内にある, 胸高直径 7.5cm 未満の低木の幹数.
- ・立木密度...調査区内にある, 全ての高木と低木の幹数の合計.
- ・平均樹林高 (m) ...調査区の中心と端点の計 5 地点でサンプリングした, 林冠部の地上高の平均値. 各計測地点で, 垂直方向に移動する直径 1m の水平な円形を仮想し, この円内に植物体が入る林冠部の最大の地上高を調べた.
- ・合計胸高断面積 ( $\text{m}^2/\text{ha}$ ) ...調査区の中心と端点の計 5 地点でサンプリングした値 (推定値) の平均値. 各計測地点で, ビッターリッヒ法を利用し, 簡易なレラスコープを使用した計測を行って, 合計胸高断面積の推定値を算出した上で, 必要に応じて傾斜補正を行った (三重県林業経営室ホ

ームページ, URL: <http://www.eco.pref.mie.jp/shinrin/04/gjyutu/bit.htm>).

また, 上記以外に鳥類との関わりが予想された以下の植生変数についてもパソコン操作や計測を行ったうえで数値化した。

- ・林縁への最短距離 (m) ... 樹木植生を欠く直径 20m 以上の空間と林が接する部分を林縁とし, 鳥類調査の地点から林縁への最短距離を, 現地確認と空中写真の判読, 1:2,500 地形図の読図により計測した。
- ・円形バッファ内の樹林地面積比率... 場所ごとの樹木植生の面積 (樹木植生の豊かさ)。各調査地点を中心にして半径 200m の円形バッファを発生させ, このバッファ内に含まれる樹林地の面積比率を計算した。計測には QGIS 2.18 を用いた。植生データは, 環境省が公開している「自然環境保全基礎調査」の第 6 回・第 7 回植生調査の結果 (GIS データ) を利用した。プロット近辺に生息する鳥類の多くが利用できる局所的な樹木植生の量の指標である。

南山城では, 落葉広葉樹林にスギ・ヒノキ植林が混在していたため, これらの植林がプロット近辺に占める比率を下記のように求めた。

- ・植林比率... プロット周辺の樹木植生のうち, スギあるいはヒノキの植林の林冠が占める比率。調査地点を中心にした半径 100m の円形領域内を踏査し, 直径 5m 以上の林冠のタイプ (スギ, ヒノキ, あるいはその他の樹木植生) を 1:2,500 地図に記録した。そのうえで, Adobe 社の Photoshop6.0 を利用し, デジタルスキャナーでパソコンに取り込んだ 1:2,500 地図のレイヤーの上にスギ・ヒノキ植林, およびその他の樹木植生を描画し, ピクセル計算機能によって, 円形領域内の樹木植生に占めるスギ・ヒノキ植林の林冠の面積比率 (ピクセル比率) を算出した。

大小様々な樹林地内にプロットを設けた京阪奈丘陵では, 各樹林地の面積を求めた。

- ・樹林地面積... 調査プロットを設けた個々の樹林地パッチの面積の指標。まず, 空中写真の判読と現地確認に基づいて, 直径 20m の円形を最小単位として, 樹林地を 1:25,000 地形図に記入した。その上で, 調査地の 1:25,000 地形図をデジタルスキャナーでパソコンに取り込み, Photoshop6.0 を利用して, この地形図のレイヤー上に樹林地を描画した。パソコン上で, 1 つの樹林地は, 描画ピクセルが集合・連続したラスター画像となり, ピクセル数は地図上の樹林地面積と正比例する。Photoshop のピクセル計算機能によって, 地図上で一定単位面積を構成するピクセル数を計算しておき, このピクセル数で各樹林地のラスター画像に含まれるピクセル数を除して, 実際の面積 (ha) を測定した。各樹林地は, 林冠が接続しなければ, 独立した別のパッチとみなした (調査プロットを設けた樹林地は 15 個)。樹林地面積は自然対数に変換した。樹林地面積の対数は, プロットを置いた樹林地パッチの全体的なサイズの指標としては有効であるが, 特に大きな樹林地の周辺のプロットや, 小さな樹林地が集合的に分布する場所のプロットの付近での樹林地のまとまりの指標としては, バッファ内樹林地面積比率が有用であると考えた。

南山城では, 連続した同じ森林地帯の中に全プロットを設けたため, 樹林地面積の測定は行わなかった。京阪奈丘陵では 2004 年 8 月上旬から 11 月上旬に, 南山城では 2006 年 8 月下旬から 10 月中旬に現地での植生調査を実施した。

### 3. 解析

それぞれの地域について解析を行った。各調査プロットで得られた植生変数間の相関係数 (Pearson の積率相関係数  $r_p$ ) を計算し, 変数間の関係を調べた。京阪奈丘陵では, 落葉広葉樹林

(42ヶ所)とアカマツ林(9ヶ所)との間で各植生変数に差があるか、Brunner-Munzel testで調べた。次に、各期にプロットあたりで出現した鳥類の合計種数(樹林地性鳥類全体の種数、および後述するギルドグループごとの種数)と、植生変数との間の相関係数(Spearmanの順位相関係数 $r_s$ )を計算した。そのうえで、植生変数を説明変数、鳥類の種数を応答変数として、回帰分析を行った。出現した鳥類種数に対して有意な相関を示す植生変数を説明変数として選択した。ただし、互いに有意な相関を示す説明変数の組み合わせは同じモデルには含めなかった。各条件でのモデルの最終的な選択にはAICを利用し、AICが最小になるベストモデルと、ベストモデルとのAICの差が2未満のものを採用した。京阪奈丘陵のデータでは、アカマツ林のダミー変数を利用した(アカマツ林なら1、落葉広葉樹林なら0とした)。アカマツ林のダミー変数を組み込んだモデルでは、アカマツ林と落葉広葉樹林との間で有意差が認められる植生変数は使用しなかった。また、京阪奈丘陵では、大きな樹林地パッチ内には複数のプロットを置いたので、Askins et al. (1987)が利用した方法を参考にして、同じ樹林地パッチ内に設置した複数のプロットを、それぞれが固有の樹林地面積を持つ独立したサンプルとして回帰分析に利用した。鳥類のギルドグループについての解析では、出現した樹林地性鳥類種を営巣場所および採餌場所に着目して各ギルドグループに振り分け(付表3-1参照)、グループごとの出現種数を応答変数とした回帰分析を行った。営巣場所ギルドについては、文献(中村・中村 1995a; 樋口ほか 1996, 1997; 高川ほか 2011)をもとに、繁殖期の出現種をおおまかに、(ア)樹洞営巣、(イ)枝上営巣、(ウ)地上営巣の3グループに分けた。地上営巣には、ウグイスなどの地上付近での営巣種も含めた。また同様に、繁殖期・越冬期それぞれで出現種を、(a)樹上採餌、(b)地上採餌、(c)その他の3グループに分けた。地上採餌グループは、林床から草本層を主に利用する種で構成した。その他グループには、林外で採餌を行う種やジェネラリスト種を含めたが、このグループは解析の対象とはしなかった。林分の構造については、管理停止後の経過時間が短い若齢林は管理程度の強い場所の、経過時間が長い壮齢・高齢林は管理程度の弱い場所の特徴(構造・生息鳥類)をそれぞれ持っているにとらえた。植生変数のうち、平均樹林高、合計胸高断面積は林齢の指標、全葉層被度は低木採取などの内部の管理程度の指標となり、植生管理と鳥類の関係(中程度攪乱説の検証も含む)を知る上で重要であると考えた。そこで、これらの3つの説明変数については、応答変数である鳥類種数との相関の有無に関わらず、2次式モデルによる回帰分析も追加して行った。モデル採用の基準は、上述の1次式モデルと同じである。

個々の鳥類種についても、種数についての解析の参考とするために、同様に回帰分析を行った。京阪奈丘陵では、各期で合計出現個体数が20羽以上で、10ヶ所以上・40ヶ所以下で出現した種について、合計出現個体数を応答変数にした回帰分析を行った。南山城では、各期で合計出現個体数が12羽以上で、6ヶ所以上・24ヶ所以下で出現した種について、合計出現個体数の回帰分析を行った。設置した調査プロット全体の80%以上で出現した常在的な種については、有効な解析が行えないと判断し、この解析の対象からは除外した。

繁殖期および越冬期の各期に、京阪奈丘陵ではプロットあたり5分間のセンサスを4回(計20分間)、南山城では10分間のセンサスを3回(計30分間)実施した。プロットあたりの調査の努力量が異なるため、地域間でプロットあたりの出現種数・個体数の直接比較は出来ないものの、それぞれの地域において認められた、植生変数に対する鳥類の反応を比べる上では影響はないと考えた。北米の森林での同様の調査では、数分のうちにプロット内の鳥類(種数および個体数)の大多数を

記録できることが報告されている (Ralph et al. 1995).

上記の解析に加えて、2 地域の鳥類群集を比較するために、繁殖期に得られた通常のセンサステータと、プロット範囲外での出現や上空通過の確認によって記録した全ての鳥類の中から、Natuhara and Imai (1996) が、森林との結びつきが特に強い「真の樹林地性鳥類」とした種に該当するものを抽出し、リストにした。

### 第3節 結果

#### 1. 植生調査

調査で得られた植生変数の値を表 3-1 に、植生変数間の単相関を表 3-2 に示す。植生変数間の関係で、京阪奈丘陵と南山城の 2 地域で共通した傾向は、草本層被度と全葉層被度、立木密度と低木密度、平均樹林高と群葉高多様度、合計胸高断面積と平均樹林高の間の強い正の相関 (いずれも  $p < 0.01$ )、および立木密度と群葉高多様度、平均樹林高と低木密度、平均樹林高と立木密度の間の強い負の相関 (いずれも  $p < 0.05$ ) であったが、似た傾向がみられない変数もあった。大きな樹林地でコア部分の林内にもプロットを設けた京阪奈丘陵では、半径 200m のバッファ内の樹林地面積比率と林縁への最短距離との間に強い正の相関が認められたが ( $p = 0.001$ )、南山城では、これら 2 変数の間の相関は弱かった ( $p = 0.183$ )。

得られた植生変数を 2 地域間で比較すると、全葉層被度、バッファ内樹林地面積比率、林縁への最短距離では差があり (Brunner-Munzel test, いずれも  $p < 0.05$ )、前 2 者は南山城で大きく、後 1 者は京阪奈丘陵で大きかった。南山城でバッファ内樹林地面積比率が大きくなったのは、この地域では広く連続した森林地帯の中にプロットを設けたからである。バッファ内の樹林地面積比率が 80% 以下となったのは、南山城では 2 ヶ所 (全体の 6.7%) であったが、京阪奈丘陵では 12 ヶ所 (同 23.5%) であった。他の変数では、地域間で差がなかった (Brunner-Munzel test, いずれも  $p > 0.05$ )。

表 3-1. 植生変数の値.

京阪奈丘陵 ( $n=51$ ) と南山城 ( $n=30$ ) の平均値をそれぞれ示す。( ) 内に各植生変数の値の範囲を記した。京阪奈丘陵では植林比率を調べていない。

| 植生変数項目                      | 京阪奈丘陵                 | 南山城                   |
|-----------------------------|-----------------------|-----------------------|
| 高木樹種数                       | 5.73 ( 2-12 )         | 6.53 ( 4-10 )         |
| 全葉層被度                       | 94.57 ( 57-144 )      | 104.93 ( 80-142 )     |
| 群葉高多様度                      | 2.17 ( 1.84-2.26 )    | 2.19 ( 2.06-2.28 )    |
| 草本層被度                       | 39.96 ( 16-79 )       | 36.40 ( 13-66 )       |
| 低木密度                        | 132.80 ( 50-226 )     | 172.37 ( 65-460 )     |
| 立木密度                        | 156.16 ( 66-256 )     | 196.23 ( 85-481 )     |
| 平均樹林高(m)                    | 13.85 ( 8.00-19.90 )  | 14.34 ( 7.6-18.8 )    |
| 合計胸高断面積(m <sup>2</sup> /ha) | 28.01 ( 12.18-47.36 ) | 26.54 ( 11.60-42.08 ) |
| 植林比率                        |                       | 0.20 ( 0.00-0.62 )    |
| 林縁への最短距離(m)                 | 128.48 ( 45-495 )     | 99.08 ( 20-300 )      |
| バッファ内樹林地比率                  | 0.90 ( 0.60-1.00 )    | 0.97 ( 0.72-1.00 )    |

京阪奈丘陵の落葉広葉樹林とアカマツ林で得られた植生変数を比べると、全葉層被度、群葉高多様度、平均樹林高では差があり (Brunner-Munzel test, いずれも  $p < 0.05$ )、これらは全て落葉広葉樹林で高かった。他の変数では差はなかった (Brunner-Munzel test, いずれも  $p > 0.05$ )。

## 2. 二次林の植生構造と鳥類の関係

### (1) 出現した鳥類種

京阪奈丘陵では繁殖期に 24 種 731 羽、越冬期に 31 種 673 羽、南山城では繁殖期に 23 種 427 羽、越冬期に 26 種 387 羽の鳥類がそれぞれ出現した (付表 3-1 参照)。京阪奈丘陵では、繁殖期にはメジロが最も多く、ヒヨドリ、コゲラと続いた。繁殖期のメジロとヒヨドリの合計出現個体数は、全鳥類の合計個体数の 48.0% を占めた。越冬期にはヒヨドリが最も多く、続いてメジロ、コゲラの順に多かった。越冬期のヒヨドリとメジロの合計出現個体数は、全鳥類の合計個体数の 36.8% であった。繁殖期にはヒヨドリとメジロは全てのプロットに出現し、越冬期にはヒヨドリが 50 ヶ所、メジロが 49 ヶ所、コゲラが 43 ヶ所で出現した。各期で 40 ヶ所以上のプロットで出現した種は上記の他になかった。南山城では、繁殖期にはヒヨドリが最も多く、メジロ、ヤマガラと続いた。ヒヨドリとメジロの合計出現個体数は、繁殖期の全鳥類の合計個体数の 39.3% を占めた。越冬期にはメジロが最多で、ヤマガラ、エナガと続いた。メジロとヤマガラの出現個体数を合わせると、越冬期の全鳥類の

表 3-2. 植生変数間の単相関.

Pearson の積率相関係数を記した。\*は  $0.01 < p < 0.05$ , \*\*は  $p < 0.01$  を示す。

#### 3-2-A) 京阪奈丘陵 (n=51)

| 植生変数       | 高木<br>樹種数 | 全葉層<br>被度 | 群葉高<br>多様度 | 草本層<br>被度 | 低木<br>密度  | 立木<br>密度  | 平均<br>樹林高 | 合計胸高<br>断面積 | 林縁への<br>最短距離 | バッファ内<br>樹林地<br>比率 |
|------------|-----------|-----------|------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-------------|--------------|--------------------|
| 全葉層被度      | -0.119    |           |            |           |           |           |           |             |              |                    |
| 群葉高多様度     | -0.020    | 0.488 **  |            |           |           |           |           |             |              |                    |
| 草本層被度      | -0.250    | 0.790 **  | 0.186      |           |           |           |           |             |              |                    |
| 低木密度       | 0.158     | -0.144    | -0.385 **  | -0.091    |           |           |           |             |              |                    |
| 立木密度       | 0.195     | -0.138    | -0.317 *   | -0.141    | 0.989 **  |           |           |             |              |                    |
| 平均樹林高      | -0.307 *  | 0.254     | 0.579 **   | 0.064     | -0.506 ** | -0.526 ** |           |             |              |                    |
| 合計胸高断面積    | 0.001     | 0.031     | 0.303 *    | -0.235    | -0.223    | -0.209    | 0.379 **  |             |              |                    |
| 林縁への最短距離   | 0.097     | -0.056    | 0.034      | -0.214    | 0.071     | -0.035    | -0.176    | -0.105      |              |                    |
| バッファ内樹林地比率 | -0.135    | 0.114     | 0.053      | 0.057     | 0.131     | 0.098     | -0.083    | -0.259      | 0.448 **     |                    |
| 対数樹林地面積    | -0.208    | -0.091    | -0.205     | 0.030     | 0.111     | 0.156     | -0.208    | -0.385 **   | 0.379 **     | 0.713 **           |

#### 3-2-B) 南山城 (n=30)

| 植生変数       | 高木<br>樹種数 | 全葉層<br>被度 | 群葉高<br>多様度 | 草本層<br>被度 | 低木<br>密度  | 立木<br>密度  | 平均<br>樹林高 | 合計胸高<br>断面積 | 植林<br>比率 | 林縁への<br>最短距離 |
|------------|-----------|-----------|------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-------------|----------|--------------|
| 全葉層被度      | -0.074    |           |            |           |           |           |           |             |          |              |
| 群葉高多様度     | 0.444 *   | 0.354     |            |           |           |           |           |             |          |              |
| 草本層被度      | -0.392 *  | 0.628 **  | 0.137      |           |           |           |           |             |          |              |
| 低木密度       | -0.524 ** | 0.192     | -0.181     | 0.478 **  |           |           |           |             |          |              |
| 立木密度       | -0.540 ** | 0.169     | -0.449 *   | 0.390 *   | 0.964 **  |           |           |             |          |              |
| 平均樹林高      | 0.340     | 0.176     | 0.483 **   | -0.313    | -0.555 ** | -0.576 ** |           |             |          |              |
| 合計胸高断面積    | 0.422 *   | 0.558 **  | 0.276      | -0.062    | -0.342    | -0.263    | 0.588 **  |             |          |              |
| 植林比率       | 0.129     | -0.148    | 0.186      | -0.127    | -0.015    | -0.109    | 0.001     | 0.029       |          |              |
| 林縁への最短距離   | -0.026    | -0.110    | -0.241     | -0.033    | 0.001     | 0.023     | -0.143    | 0.115       | 0.093    |              |
| バッファ内樹林地比率 | 0.271     | -0.672 ** | 0.014      | -0.685 ** | -0.083    | -0.486 ** | 0.004     | -0.275      | 0.109    | 0.250        |

合計個体数の 27.4%を占めた。繁殖期には、ヒヨドリとメジロは全プロットに出現し、ヤマガラは 28ヶ所で出現した。越冬期には、ヤマガラが 27ヶ所で出現し、メジロ、エナガおよびヒヨドリがそれぞれ 26ヶ所で出現した。各期で 24ヶ所以上のプロットで出現した種は上記の他になかった。

## (2) 二次林の植生構造と鳥類種数の関係

植生変数と出現鳥類種数との単相関を表 3-3 に、出現鳥類種数についての回帰分析の結果を表 3-4 に示す。京阪奈丘陵では、繁殖期の樹上採餌種数についてのモデルは、バッファ内の樹林地面積比率を説明変数とした(表 3-4-A の BSRbrCnFr, 係数は正)。枝上営巣種数のモデルはアカマツ林のダミー変数を説明変数とし(BSRCnNs, 係数は正)、地上営巣種数のモデルでは、樹林地面積の対数を説明変数とした(BSRGrNs, 係数は正)。越冬期の樹上採餌種数については、全葉層被度を説明変数としたモデルが 2つ得られ、1次式モデル(BSRwnCnFr1, 係数は負)では全葉層被度が低い場所ほど樹上採餌種数が多くなり、2次式モデル(BSRwnCnFr2)でも、51ヶ所で得られた値の範囲内では、全葉層被度が低下すると樹上採餌種数が連続的に増加すると予測された。越冬期の地上採餌種数については、草本層被度を説明変数とするモデルが得られたものの、その説明力は低か

表 3-3. 調査プロットあたりの出現鳥類種数と植生変数の単相関。

Spearman の順位相関係数を記した。\*は  $0.01 < p < 0.05$ , \*\*は  $p < 0.01$  を示す。

### 3-3-A) 京阪奈丘陵 (n=51)

| 項目     | 高木<br>樹種数 | 全葉層<br>被度 | 群葉高<br>多様度 | 草本層<br>被度 | 低木<br>密度 | 立木<br>密度 | 平均<br>樹林高 | 合計胸高<br>断面積 | 林縁への<br>最短距離 | バッファ内<br>樹林地<br>比率 | 対数<br>樹林地<br>面積 |
|--------|-----------|-----------|------------|-----------|----------|----------|-----------|-------------|--------------|--------------------|-----------------|
| 繁殖期    |           |           |            |           |          |          |           |             |              |                    |                 |
| 全鳥類種数  | 0.266     | -0.143    | -0.049     | -0.064    | -0.037   | -0.059   | -0.108    | 0.047       | -0.010       | 0.232              | 0.191           |
| 樹上採餌種数 | 0.173     | -0.028    | 0.177      | -0.046    | -0.079   | -0.112   | 0.097     | 0.107       | 0.039        | 0.304 *            | 0.166           |
| 地上採餌種数 | 0.173     | -0.210    | -0.211     | -0.145    | 0.013    | 0.021    | -0.209    | -0.010      | -0.050       | 0.017              | 0.171           |
| 樹洞営巣種数 | 0.055     | -0.041    | 0.069      | 0.016     | -0.138   | -0.144   | -0.014    | 0.110       | -0.122       | 0.186              | 0.151           |
| 枝上営巣種数 | 0.266     | -0.129    | -0.081     | -0.223    | 0.062    | 0.038    | -0.011    | 0.113       | -0.054       | -0.008             | -0.151          |
| 地上営巣種数 | 0.208     | -0.124    | -0.134     | -0.034    | 0.111    | 0.098    | -0.229    | -0.068      | 0.086        | 0.193              | 0.334 *         |
| 越冬期    |           |           |            |           |          |          |           |             |              |                    |                 |
| 全鳥類種数  | 0.061     | -0.021    | -0.116     | 0.066     | -0.032   | -0.056   | -0.155    | -0.042      | -0.143       | -0.095             | 0.035           |
| 樹上採餌種数 | 0.144     | -0.279 *  | -0.146     | -0.213    | -0.082   | -0.104   | -0.103    | -0.051      | 0.065        | 0.121              | 0.161           |
| 地上採餌種数 | -0.207    | 0.151     | -0.016     | 0.290 *   | -0.013   | -0.037   | -0.059    | -0.047      | -0.229       | -0.118             | 0.108           |

### 3-3-B) 南山城 (n=30)

| 項目     | 高木<br>樹種数 | 全葉層<br>被度 | 群葉高<br>多様度 | 草本層<br>被度 | 低木<br>密度  | 立木<br>密度  | 平均<br>樹林高 | 合計胸高<br>断面積 | 植林<br>比率 | 林縁への<br>最短距離 | バッファ内<br>樹林地<br>比率 |
|--------|-----------|-----------|------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-------------|----------|--------------|--------------------|
| 繁殖期    |           |           |            |           |           |           |           |             |          |              |                    |
| 全鳥類種数  | 0.271     | 0.466 **  | 0.262      | -0.041    | -0.222    | -0.151    | 0.393 *   | 0.439 *     | -0.155   | -0.107       | 0.012              |
| 樹上採餌種数 | 0.265     | 0.191     | 0.126      | -0.367 *  | -0.344    | -0.319    | 0.409 *   | 0.339       | -0.272   | 0.013        | 0.199              |
| 地上採餌種数 | 0.093     | 0.434 *   | 0.183      | 0.363 *   | 0.145     | 0.217     | -0.026    | 0.135       | 0.022    | -0.181       | -0.162             |
| 樹洞営巣種数 | 0.250     | 0.287     | 0.032      | -0.196    | -0.280    | -0.218    | 0.452 *   | 0.320       | -0.181   | -0.021       | -0.013             |
| 枝上営巣種数 | 0.133     | 0.198     | 0.064      | -0.208    | -0.166    | -0.140    | 0.234     | 0.382 *     | 0.178    | 0.150        | 0.167              |
| 地上営巣種数 | 0.050     | 0.284     | 0.336      | 0.286     | 0.166     | 0.207     | -0.088    | 0.029       | -0.185   | -0.328       | -0.125             |
| 越冬期    |           |           |            |           |           |           |           |             |          |              |                    |
| 全鳥類種数  | 0.331     | 0.202     | 0.371 *    | -0.166    | -0.494 ** | -0.457 *  | 0.446 *   | 0.371 *     | 0.217    | -0.053       | -0.011             |
| 樹上採餌種数 | 0.508 **  | 0.084     | 0.589 **   | -0.237    | -0.614 ** | -0.556 ** | 0.588 **  | 0.575 **    | 0.314    | -0.009       | 0.140              |
| 地上採餌種数 | -0.007    | 0.073     | -0.026     | -0.181    | -0.254    | -0.270    | 0.115     | -0.082      | 0.140    | -0.108       | 0.025              |

**表 3-4. 調査プロットあたりの出現鳥類種数についての回帰分析結果.**

複数のモデルが得られた場合は、ベストモデルとの AIC の値の差が 2 未満のものまで、AIC 昇順で掲載した。( ) 内に各係数の p 値を示す。

**3-4-A) 京阪奈丘陵 (n=51)**

| 項目<br>(応答変数) | モデル名       | 全葉層<br>被度         | 全葉層<br>被度<br>2乗    | 草本層<br>被度        | バッファ内<br>樹林地<br>比率 | 対数<br>樹林地<br>面積  | アカマツ<br>林<br>(ダミー) | 切片                | 自由度<br>調整済<br>R <sup>2</sup> | AIC   |
|--------------|------------|-------------------|--------------------|------------------|--------------------|------------------|--------------------|-------------------|------------------------------|-------|
| <b>繁殖期</b>   |            |                   |                    |                  |                    |                  |                    |                   |                              |       |
| 樹上採餌種数       | BSRbrCnFr  |                   |                    |                  | 3.451<br>(0.030)   |                  |                    | 1.812<br>(0.204)  | 0.074                        |       |
| 枝上営巣種数       | BSRCnNs    |                   |                    |                  |                    |                  | 0.556<br>(0.032)   | 2.667<br>(<0.001) | 0.072                        |       |
| 地上営巣種数       | BSRGrNs    |                   |                    |                  |                    | 0.192<br>(0.025) |                    | 0.416<br>(0.424)  | 0.080                        |       |
| <b>越冬期</b>   |            |                   |                    |                  |                    |                  |                    |                   |                              |       |
| 樹上採餌種数       | BSRwnCnFr1 | -0.017<br>(0.040) |                    |                  |                    |                  |                    | 6.628<br>(<0.001) | 0.065                        | 9.458 |
|              | BSRwnCnFr2 |                   | -0.0001<br>(0.043) |                  |                    |                  |                    | 5.823<br>(<0.001) | 0.062                        | 9.608 |
| 地上採餌種数       | BSRwnGrFr  |                   |                    | 0.025<br>(0.064) |                    |                  |                    | 1.520<br>(0.009)  | 0.049                        |       |

**3-4-B) 南山城 (n=30)**

| 項目<br>(応答変数) | モデル名       | 高木<br>樹種数        | 全葉層<br>被度        | 全葉層<br>被度<br>2乗   | 平均<br>樹林高         | 平均<br>樹林高<br>2乗   | 合計胸高<br>断面積      | 合計胸高<br>断面積<br>2乗 | 切片                 | 自由度<br>調整済<br>R <sup>2</sup> | AIC    |
|--------------|------------|------------------|------------------|-------------------|-------------------|-------------------|------------------|-------------------|--------------------|------------------------------|--------|
| <b>繁殖期</b>   |            |                  |                  |                   |                   |                   |                  |                   |                    |                              |        |
| 全鳥類種数        | BSRbr1     |                  |                  |                   |                   |                   |                  | 0.002<br>(0.013)  | 6.384<br>(<0.001)  | 0.173                        | 26.015 |
|              | BSRbr2     |                  |                  |                   |                   |                   | 0.092<br>(0.014) |                   | 5.254<br>(<0.001)  | 0.167                        | 26.245 |
|              | BSRbr3     |                  | 0.041<br>(0.068) |                   | 0.154<br>(0.111)  |                   |                  |                   | 1.230<br>(0.615)   | 0.164                        | 27.274 |
| 樹上採餌種数       | BSRbrCnFr1 |                  |                  |                   |                   |                   |                  | 0.001<br>(0.015)  | 4.402<br>(<0.001)  | 0.165                        | 14.878 |
|              | BSRbrCnFr2 |                  |                  |                   | 0.179<br>(0.028)  |                   |                  |                   | 2.897<br>(0.016)   | 0.131                        | 16.082 |
|              | BSRbrCnFr3 |                  |                  |                   |                   | 0.006<br>(0.039)  |                  |                   | 4.149<br>(<0.001)  | 0.112                        | 16.707 |
| 地上採餌種数       | BSRbrGrFr1 |                  | 0.028<br>(0.021) |                   |                   |                   |                  |                   | -1.540<br>(0.220)  | 0.146                        | -9.293 |
|              | BSRbrGrFr2 |                  |                  | 0.0001<br>(0.025) |                   |                   |                  |                   | 0.027<br>(0.965)   | 0.138                        | -9.004 |
| 樹洞営巣種数       | BSRHINs1   |                  |                  |                   | 0.121<br>(0.034)  |                   |                  |                   | 0.537<br>(0.504)   | 0.120                        | -5.343 |
|              | BSRHINs2   |                  |                  |                   |                   | 0.004<br>(0.040)  |                  |                   | 1.353<br>(0.006)   | 0.112                        | -5.049 |
|              | BSRHINs3   |                  |                  |                   |                   |                   | 0.001<br>(0.042) |                   | 1.639<br>(<0.001)  | 0.108                        | -4.938 |
| 枝上営巣種数       | BSRCnNs1   |                  |                  |                   |                   |                   |                  | 0.001<br>(0.033)  | 2.891<br>(<0.001)  | 0.122                        | -3.711 |
|              | BSRCnNs2   |                  |                  |                   |                   |                   | 0.047<br>(0.036) |                   | 2.308<br>(<0.001)  | 0.118                        | -3.572 |
| <b>越冬期</b>   |            |                  |                  |                   |                   |                   |                  |                   |                    |                              |        |
| 全鳥類種数        | BSRwn      |                  |                  |                   | 2.645<br>(0.003)  | -0.081<br>(0.010) |                  |                   | -12.134<br>(0.033) | 0.443                        |        |
| 樹上採餌種数       | BSRwnCnFr  | 0.256<br>(0.026) |                  |                   | 0.290<br>(<0.001) |                   |                  |                   | -0.024<br>(0.982)  | 0.505                        |        |
| 地上採餌種数       | BSRwnGrFr  |                  |                  |                   | 1.476<br>(0.015)  | -0.052<br>(0.019) |                  |                   | -8.215<br>(0.040)  | 0.151                        |        |

った (BSRwnGrFr, 係数は正). 以上のモデルが説明できたのは, 出現種数の分散の 10%以下であった. また, 繁殖期・越冬期の鳥類全体の種数, 繁殖期の地上採餌種数, 樹洞営巣種数については, 相関を示す植生変数がなく, モデルが得られなかった.

南山城では, 繁殖期の鳥類全体の種数について 3 モデルが採用された. ベストモデルとなったのは合計胸高断面積の 2 次式モデルで (表 3-4-B の BSRbr1), このモデルからは, 調査を行った 30ヶ所で得られた合計胸高断面積の範囲では, 合計胸高断面積の増大につれて種数は連続的に増加すると予測された. また, 合計胸高断面積を説明変数にした 1 次式モデルも得られた (BSRbr2, 合計胸高断面積の係数は正). 樹上採餌種数については 3 モデルが得られた. ベストモデルは合計胸高断面積の 2 次式モデルで (BSRbrCnFr1), このモデルからは, 調査で得られた合計胸高断面積の範囲では, 合計胸高断面積の増大につれて樹上採餌種数は連続的に増加すると予測された. 次に適したモデルは平均樹林高を説明変数とした (BSRbrCnFr2, 係数は正). もう 1 つのモデルは平均樹林高の 2 次式モデルで (BSRbrCnFr3), このモデルからは, 調査で得られた平均樹林高の範囲では, やはり平均樹林高が増大するにつれて樹上採餌種数は連続的に増加すると予測された. 地上採餌種数については, 全葉層被度を利用する 2 つのモデルが得られた. 1 次式モデル (BSRbrGrFr1, 係数は正) は, 全葉層被度が高い場所ほど地上採餌種数が増えることを示し, 2 次式モデル (BSRbrGrFr2) でも, 全葉層被度の増大につれて地上採餌種数が連続的に増加することが予測された. 樹洞営巣種数について採用されたのは 3 モデルで, ベストモデルは平均樹林高の 1 次式を利用した (BSRHINs1, 係数は正). 平均樹林高の 2 次式モデルも採用され (BSRHINs2, 平均樹林高の 2 乗項の係数は正), このモデルからは, 調査で得られた平均樹林高の範囲では, やはり平均樹林高の増大につれて樹洞営巣種数は連続的に増加すると予測された. 合計胸高断面積の 2 次式モデルも得られ (BSRHINs3), このモデルからは, 調査で得られた合計胸高断面積の範囲では, 合計胸高断面積の増大につれて樹洞営巣種数が連続的に増加すると予測された. 枝上営巣種数について採用されたモデル 2 つでは, ベストモデルは合計胸高断面積の 2 次式モデル (BSRCnNs1), もう 1 つは合計胸高断面積の 1 次式モデル (BSRCnNs2, 係数は正) であった. 前者のモデルからは, 調査で得られた合計胸高断面積の範囲では, 合計胸高断面積の増大につれて枝上営巣種数は連続的に増加すると予測された. 越冬期の鳥類全体の種数について得られたものは, 平均樹林高の 2 次式モデルであり (BSRwn), このモデルからは, 種数は平均樹林高 16.3m で最大に達すると予測された. 樹上採餌種数について採用されたのは 1 次式モデルで (BSRwnCnFr), 説明変数となったのは, 高木樹種数 (係数は正) と平均樹林高 (係数は正) であった. 地上採餌種数について採用されたのは, 平均樹林高の 2 次式モデルで (BSRwnGrFr), このモデルでは, 地上採餌種数は平均樹林高 14.2m で最大となると予測された (30ヶ所で得られた平均樹林高の計測値の平均は 14.3m. 表 3-1 参照). 以上のモデルのうち, 当てはまりの良いものは出現種数の分散の 40-50%程度を説明できたものの, 他では説明力が小さかった. 地上営巣種数については, 相関を示す植生変数がないため, 回帰分析を行えなかった.

### (3) 二次林の植生構造と各鳥類種の関係

各鳥類種の出現個体数についての回帰分析の結果を表 3-5 に示す. まず京阪奈丘陵では, 繁殖期のコゲラについてのモデルは合計胸高断面積を説明変数とし (表 3-5-A の Dkbr, 係数は負), ハシブトガラスについての 2 モデルは両方ともアカマツ林のダミー変数を説明変数とした (Cmbr1 および Cmbr2, いずれも係数は正). ヤマガラについてのモデルではバッファ内の樹林地面積比率が

(Pvbr, 係数は正), ヤブサメ *Urosphena squameiceps* では樹林地面積の対数が (Usbr, 係数は正), それぞれ説明変数となった. ヤブサメは繁殖期に計 39 羽出現し, 面積 13.0ha の樹林地内に置いた同じプロットで計 2 羽, 26.5ha の樹林地内のプロットで 1 羽が出現した以外は, 全て 200ha 以上の樹林地内のプロットでの出現であった. 越冬期では, ヤマガラについては, 得られた 3 モデルのいずれも, 全葉層被度を説明変数とした (Pvwn1, Pvwn2, および Pvwn3, いずれも係数は負). シジュウカラのモデルでは高木樹種数を説明変数に含み (Pmwn, 係数は正), ウグイスについてのモデルは草本層被度を説明変数とした (Cdwn, 係数は正). また, シロハラ *Turdus pallidus* のモデルの説明変数は, 立木密度 (Tpwn1, 係数は負) あるいは低木密度 (Tpwn2, 係数は負) と林縁への最短距離 (Tpwn1 および Tpwn2, いずれも係数は負) の組み合わせであった. これは, シロハラが林縁に近い場所で多く現れるという傾向を示す. 越冬期のルリビタキ *Tarsiger cyanurus* では, 林縁への最短距離を説明変数とするモデルが得られたが, その説明力は小さかった (Tcwn, 係数は負). 各モデルの当てはまりは高くなく, 説明力があるモデルで当該種の出現個体数の分散の 20%程度を説明できるのみであった. なお, 次の鳥類種の出現個体数は十分であったものの, 出現個体数と相関を示す植生変数がなく, 回帰分析を行えなかった. すなわち, 繁殖期のシジュウカラ, ウグイス, 越冬期のエナガ, アオジ *Emberiza spodocephala*.

南山城では, 繁殖期には, コゲラについてのモデル (表 3-5-B の Dkbr) は平均樹林高 (係数は正) と植林比率 (係数は負) を説明変数とし, カケス *Garrulus glandarius* のモデルでは, 平均樹林高を説明変数とした (Ggbr, 係数は正). 越冬期には, ヒガラ *Periparus ater* のモデルは平均樹林高を説明変数とした (Pawn, 係数は正). シジュウカラについては 6 モデルが得られ, うち 4 つは群葉高多様度を説明変数とし (Pmwn1, Pmwn 2, Pmwn 3, および Pmwn 5, いずれでも係数は正), 他の 2 つは平均樹林高を説明変数とした (Pmwn4 および Pmwn6, いずれでも係数は正). 越冬期のカケスでも, 全葉層被度を説明変数にしたモデルが得られたが, その説明力は小さかった (Ggwn, 係数は正). これらのモデルでは, 当てはまりの良いものはその種の出現個体数の分散の 20-30%を説明できたものの, 他の説明力は小さかった. 次の種の出現個体数は十分であったが, 個体数と相関を示す植生変数がないため, 回帰分析を行えなかった. すなわち, 繁殖のウグイス, ヤブサメ, エナガ, オオルリ *Cyanoptila cyanomelana*, 越冬期のコゲラ, ウグイス, ミソサザイ *Troglodytes troglodytes*.

Natuhara and Imai (1996) が「真の森林性鳥類」とした種のうち, 繁殖期の調査時に京阪奈丘陵と南山城のそれぞれで出現したものを表 3-6 に示す (プロット範囲外・移動中の確認を含む). 出現した真の森林性鳥類の種数は, 京阪奈丘陵で 10 種, 南山城で 17 種であった. 京阪奈丘陵で出現したが南山城で出現しなかったのはハチクマ *Pernis ptilorhynchus* のみであり, 逆に南山城で出現しながら京阪奈丘陵では出現しなかったのは, ツツドリ *Cuculus optatus*, クマタカ *Nisaetus nipalensis*, オオアカゲラ *Dendrocopos leucotos*, カケス, ヒガラ, ミソサザイ, トラツグミ *Zoothera dauma*, クロツグミ *Turdus cardis* の 8 種であった.

表 3-5. 各鳥類種の出現個体数についての回帰分析結果.

複数のモデルが得られた場合は、ベストモデルとの AIC の値の差が 2 未満のものまで、AIC 昇順で掲載した。( ) 内に各係数の p 値を示す.

3-5-A) 京阪奈丘陵 (n=51)

| 種名<br>(応答変数) | モデル名  | 高木<br>樹種数        | 全葉層<br>被度         | 草本層<br>被度        | 低木<br>密度          | 立木<br>密度          | 平均<br>樹林高         | 合計胸高<br>断面積       | 林縁への<br>最短距離      | バッファ内<br>樹林地<br>比率 | 対数<br>樹林地<br>面積  | アカマツ<br>林<br>(ダミー) | 切片                | 自由度<br>調整済<br>R <sup>2</sup> | AIC     |
|--------------|-------|------------------|-------------------|------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|--------------------|------------------|--------------------|-------------------|------------------------------|---------|
| <b>繁殖期</b>   |       |                  |                   |                  |                   |                   |                   |                   |                   |                    |                  |                    |                   |                              |         |
| コゲラ          | Dkbr  |                  |                   |                  |                   |                   |                   | -0.046<br>(0.012) |                   |                    |                  |                    | 2.553<br>(<0.001) | 0.104                        |         |
| ハシブトガラス      | Cmbr1 | 0.075<br>(0.115) |                   |                  |                   |                   |                   |                   |                   |                    |                  | 0.716<br>(0.004)   | -0.104<br>(0.706) | 0.203                        | -44.756 |
|              | Cmbr2 |                  |                   |                  |                   |                   |                   |                   |                   |                    |                  | 0.802<br>(0.001)   | 0.310<br>(0.003)  | 0.177                        | -44.086 |
| ヤマガラ         | Pvbr  |                  |                   |                  |                   |                   |                   |                   |                   | 3.318<br>(0.002)   |                  |                    | -2.048<br>(0.034) | 0.157                        |         |
| ヤブサメ         | Usbr  |                  |                   |                  |                   |                   |                   |                   |                   |                    | 0.216<br>(0.003) |                    | -5.533<br>(0.226) | 0.146                        |         |
| <b>越冬期</b>   |       |                  |                   |                  |                   |                   |                   |                   |                   |                    |                  |                    |                   |                              |         |
| ヤマガラ         | Pvwn1 |                  | -0.012<br>(0.047) |                  |                   |                   | -0.079<br>(0.060) |                   |                   |                    |                  |                    | 3.106<br>(<0.001) | 0.147                        | -20.884 |
|              | Pvwn2 |                  | -0.014<br>(0.024) |                  | 0.004<br>(0.113)  |                   |                   |                   |                   |                    |                  |                    | 1.635<br>(0.024)  | 0.128                        | -19.768 |
|              | Pvwn3 |                  | -0.015<br>(0.014) |                  |                   |                   |                   |                   |                   |                    |                  |                    | 2.294<br>(<0.001) | 0.099                        | -19.071 |
| シジュウカラ       | Pmwn  | 0.103<br>(0.042) |                   |                  |                   |                   |                   |                   |                   |                    |                  | -4.482<br>(0.058)  | 0.243<br>(0.406)  | 0.085                        |         |
| ウグイス         | Cdwn  |                  |                   | 0.020<br>(0.020) |                   |                   |                   |                   |                   |                    |                  |                    | 0.087<br>(0.804)  | 0.087                        |         |
| シロハラ         | Tpwn1 |                  |                   |                  |                   | -0.005<br>(0.036) |                   |                   | -0.003<br>(0.048) |                    |                  |                    | 1.773<br>(<0.001) | 0.125                        | -22.714 |
|              | Tpwn2 |                  |                   |                  | -0.005<br>(0.038) |                   |                   |                   | -0.002<br>(0.056) |                    |                  |                    | 1.691<br>(<0.001) | 0.124                        | -22.608 |
| ルリビタキ        | Tcwn  |                  |                   |                  |                   |                   |                   |                   | -0.002<br>(0.103) |                    |                  |                    | 1.104<br>(<0.001) | 0.034                        |         |

3-5-B) 南山城 (n=30)

| 種名<br>(応答変数) | モデル名  | 全葉層<br>被度        | 群葉高<br>多様度       | 低木<br>密度          | 平均<br>樹林高        | 植林<br>比率          | バッファ内<br>樹林地<br>比率 | 切片                 | 自由度<br>調整済<br>R <sup>2</sup> | AIC     |
|--------------|-------|------------------|------------------|-------------------|------------------|-------------------|--------------------|--------------------|------------------------------|---------|
| <b>繁殖期</b>   |       |                  |                  |                   |                  |                   |                    |                    |                              |         |
| コゲラ          | Dkbr  |                  |                  |                   | 0.126<br>(0.022) | -2.661<br>(0.008) |                    | -0.134<br>(0.864)  | 0.295                        |         |
| カケス          | Ggbr  |                  |                  |                   | 0.108<br>(0.035) |                   |                    | -0.513<br>(0.479)  | 0.118                        |         |
| <b>越冬期</b>   |       |                  |                  |                   |                  |                   |                    |                    |                              |         |
| カケス          | Ggwn  | 0.015<br>(0.136) |                  |                   |                  |                   |                    | -1.037<br>(0.333)  | 0.045                        |         |
| ヒガラ          | Pawn  |                  |                  |                   | 0.130<br>(0.004) |                   |                    | -1.259<br>(0.046)  | 0.235                        |         |
| シジュウカラ       | Pmwn1 |                  | 6.169<br>(0.034) | -0.002<br>(0.145) |                  |                   | 2.656<br>(0.148)   | -15.100<br>(0.025) | 0.228                        | -16.780 |
|              | Pmwn2 |                  | 6.163<br>(0.037) | -0.002<br>(0.122) |                  |                   |                    | -12.471<br>(0.055) | 0.193                        | -16.313 |
|              | Pmwn3 |                  | 6.914<br>(0.019) |                   |                  |                   | 2.875<br>(0.125)   | -17.340<br>(0.010) | 0.192                        | -16.280 |
|              | Pmwn4 |                  |                  |                   | 0.111<br>(0.019) |                   | 2.920<br>(0.119)   | -3.800<br>(0.053)  | 0.191                        | -16.247 |
|              | Pmwn5 |                  | 6.974<br>(0.021) |                   |                  |                   |                    | -14.674<br>(0.026) | 0.148                        | -15.613 |
|              | Pmwn6 |                  |                  |                   | 0.111<br>(0.022) |                   |                    | -0.961<br>(0.163)  | 0.145                        | -15.501 |

**表 3-6. 京阪奈丘陵と南山城で観察した樹林地性鳥類.**

プロット外や移動中を含めて、繁殖期調査時に各地域で出現した全ての鳥類種のうち、Natuhara and Imai (1996) が真の森林性鳥類とした種を示した。

| 種名       | 京阪奈丘陵 | 南山城 |
|----------|-------|-----|
| ヤマドリ     | ○     | ○   |
| アオバト     | ○     | ○   |
| ツツドリ     |       | ○   |
| ハチクマ     | ○     |     |
| クマタカ     |       | ○   |
| オオアカゲラ   |       | ○   |
| アオゲラ     | ○     | ○   |
| サンコウチョウ  | ○     | ○   |
| カケス      |       | ○   |
| ヤマガラ     | ○     | ○   |
| ヒガラ      |       | ○   |
| ヤブサメ     | ○     | ○   |
| センダイムシクイ | ○     | ○   |
| ミンサザイ    |       | ○   |
| トラツグミ    |       | ○   |
| クロツグミ    |       | ○   |
| キビタキ     | ○     | ○   |
| オオルリ     | ○     | ○   |
| 合計       | 10    | 17  |

## 第4節 考察

### 1. 二次林の植生構造と鳥類の関係

#### (1) 南山城

南山城では、出現した鳥類種数についての回帰モデルの多くが、平均樹林高あるいは合計胸高断面面積を説明変数とした。これらは、越冬期の鳥類全体の種数と地上採餌グループの種数についてのモデルを除いた全てで、平均樹林高あるいは合計胸高断面面積の増大につれて、生息する鳥類の種数が増加することを示した。似た調査結果が得られたケースとして、南山城での調査と同じ手法を用いて佐渡島中部の低地二次林で繁殖期に行った調査では、全葉層被度と合計胸高断面面積を説明変数にしたモデルによって、プロットあたりで出現した鳥類種数の分散の約40%が説明できた(中津 準備中)。佐渡島の低地は暖温帯に属する(瀬沼 1981)。国内の研究では樹林高や合計胸高断面面積を調べた事例は少ないが、海外の研究では、例えば Verner and Larson (1989) がアメリカ合衆国のシエラネバダ山脈の森林での研究で、合計胸高断面面積と鳥類種数の間の直線的な関係を見出しているし、

Thin (2006) はベトナムのバヴィ山脈の森林で行った調査から、樹林高が大きい場所ほど鳥類種数が多くなることを報告している。樹林高は垂直方向の、合計胸高断面積は水平方向の、林分の樹木の生長程度の指標である。樹木が生長した高木林では、自然樹洞が形成されやすい上、キツツキ類にとっても巣穴を掘削できるサイズの樹木が増えるため、樹洞営巣グループの種数は多くなると考えられる。また、樹木が生長した林分では、採餌や営巣に利用できる部位が拡大し、樹上採餌グループや枝上営巣グループの種数も増えることとらえることができる。繁殖期の地上採餌グループの種数が全葉層被度のモデルで説明できたことは、これらの鳥類が、林内の階層の上部よりも、主な活動空間である下部での植物体の量と関わっていることを示しているかもしれない。回帰モデルでは採用されなかったものの、繁殖期の地上採餌グループの種数と草本層被度の間には正の相関があった。一ノ瀬・加藤 (1996) は、南山城・京阪奈丘陵での調査と同様の手法を利用して、埼玉県所沢市の樹林地で越冬期の鳥類と植生の関係を調べ、草本層から高木層までの被度の合計と出現鳥類種数の間に強い正の相関があったと報告している (彼らはギルドグループに分けた解析は行っていない)。後述するように、管理が強い場所では植物体の被度は低くなると考えられる。

伝統的な管理を受けている林の内部構造についての定量的なデータはないものの、参考になる情報がある。佐渡島の低地二次林で実施した調査では、林床管理が継続されている林分 1 ヶ所と、伐採後に管理されずに 10 年程度が経過したと思われる低木林分 1 ヶ所を含めて、南山城・京阪奈丘陵と同様の植生調査を 32 ヶ所で行った (中津 準備中)。林床管理が行われる場所は比較的若い林分で、低木および草本が定期的に刈り払われていた。32 ヶ所全体の平均では、全葉層被度は 107.91 (範囲は 69–137), 平均樹林高は 12.05m (同 5.70–18.50), 合計胸高断面積は 31.30m<sup>2</sup>/ha (同 17.60–46.80) であったのに対して、林床管理が行われる林分ではそれぞれ 83 (全体で 2 番目の低さ), 10.50m, 20.80 m<sup>2</sup>/ha, 管理停止後 10 年程度の林分ではそれぞれ 98, 5.70m (最小), 17.60 m<sup>2</sup>/ha (最小) であった。また、東大阪市での高齢の市民からの聞き取り調査によると、京阪奈丘陵に近接した生駒山の二次林の林床は、燃料革命以前には低木や草本の採取によって、土壌が広く露出していた (中津 未発表)。さらに、東京都東大和市の公園内でコナラ林の内部植生を調べた鈴木・加藤 (1997) は、伐採後 13 年が経過した林の合計胸高断面積 (実測値) は、35 年以上が経過した林の 50–60% 程度であったと報告している (後者の林の伐採時期は不明であるが、合計胸高断面積の値は南山城の 30 ヶ所で得られた推定値の範囲内に収まる)。

南山城では、管理の縮小・停止後に平均樹林高、合計胸高断面積、および全葉層被度が増大することで、特に繁殖期には多くの鳥類に正の効果がもたらされているであろう。高木林が成立した南山城の調査地では、林床植物の採取や樹木の伐採は、繁殖期の樹林地性鳥類にとって一般的に負の影響を及ぼしそうである。越冬期の鳥類全体の種数と地上採餌グループの種数については、平均樹林高の 2 次式モデルが採用され、30 ヶ所で得られた平均樹林高の値の範囲内に種数のピークが収まると予測された。この結果は、繁殖期に比べると、若い林でこれらの鳥類の種数が増える可能性を示している。第 2 章で得られた結果と同様に、ここでも夏鳥と冬鳥の入れ替わりは、出現種数と植生構造の関係に季節的な変化をもたらしそうであるが、周年生息する留鳥の生息環境への選好が季節によって変わる可能性もある。越冬期の樹上採餌グループの種数は高木樹種数と関わっていた。林分を構成する樹種が多くなると、資源利用の方法が異なる鳥類が共存できるため、生息できる鳥類の種数が増えると考えられる (日野 2004)。この点は、次の第 4 章でも検討する。

繁殖期のコゲラとカケスは、南山城では樹林高の大きな林を選ぶようである。繁殖期のコゲラはまた植林比率が高い場所を避けていると考えられる。由井（1988）は、5-6月に岩手県滝沢村で林のタイプごとに昆虫類の幼虫の排泄物の量を調べ、排泄物の多さと鳥類の生息密度の間に直線的関係があることと、排泄物が多いコナラ林では、排泄物が少ないスギ林よりも鳥類の密度が高いことを報告している。植林は、落葉広葉樹林に比べて、採餌場所としての魅力が小さいかもしれない。

## (2) 京阪奈丘陵

京阪奈丘陵では、鳥類種数についての回帰モデルは、全体に説明力が低く、南山城のようなまとまった傾向を示さなかった。その中で、繁殖期の樹上採餌グループの種数は、半径 200m のバッファ内の樹林地面積比率と関わっていた。バッファ内の樹林地面積比率が低い場所は、小面積の孤立林や林縁近くに設置したプロットであり、ここではバッファ内に水田や人工構造物などが含まれた。局所的に樹林地の面積比率が低下すると、採餌などに利用できる場所が縮小するため、これらの鳥類が減少するのであろう。また、地上付近で営巣する鳥類では、面積の大きな樹林地に多く出現することが示された。北米での研究では、小さな樹林地では広大な樹林地に比べ、卵や雛の巣内捕食や托卵などのリスクが増大するとされる（Askins 2002）。例えば、Wilcove（1985）は、アメリカ合衆国東部の面積が異なる樹林地内で人工巣に卵を置いて巣内捕食率の実験を行い、小さな樹林地で捕食率が高いこと、地上付近の巣で捕食率が高いことを見出した。京阪奈丘陵では、10.1-1571.1ha の面積の樹林地に設定した 51 ヶ所の調査プロットでは、樹林地性鳥類全体の出現種数が樹林地面積につれて増加する傾向は認められなかったものの（本章）、より小面積の樹林地を含めて行った調査では、この傾向が見受けられた（第 4 章、プロットあたりの樹林地性鳥類は 10ha 以下の樹林地で減少していた）。

京阪奈丘陵では、繁殖期の枝上営巣種はアカマツ林で多く出現した。植生調査で得られたデータでは、落葉広葉樹林に比べて、アカマツ林で全葉層被度、群葉高多様度、平均樹林高が小さかったが、これらの変数と枝上営巣グループの種数との関連性は見出されなかった。植生調査ではサンプリングできていないアカマツ林の属性が枝上営巣グループの鳥類と結びついているか、あるいはこれらの鳥類がアカマツ林自体を選好して生息している可能性がある。越冬期の樹上採餌グループの種数は、全葉層被度の小さな林分で多くなる傾向を示した。調査を行った場所の全葉層被度の範囲では、これらの鳥類は、植物体が多く鬱閉した林分よりも疎開した林分を好む可能性があり、これは植生管理のあり方と関わるであろう。

京阪奈丘陵のコゲラは、繁殖期には合計胸高断面積が小さい若い林分に出現し、南山城で見受けられたものとは異なる傾向を示した。京阪奈丘陵のヤブサメは大きな樹林地に多く出現した。東京都内の大小様々な面積の樹林地で調査を行った樋口ほか（1982）も、ヤブサメが出現したのは大きな樹林地であったと報告している。京阪奈丘陵では、越冬期には、ヤマガラは全葉層被度が低い場所に多く出現し、本種が内部の疎開した林齢の若い場所を好む可能性がうかがえる。また、越冬期に草本層被度が高い場所に多く現れたウグイスでは、林の下層植生との結びつきが示唆される。

2 地域では鳥類種数との関わりが認められなかった葉層の多様度は、鳥類の種多様度と強い相関を示すことが、主に北米の研究で多く示されている（例えば、MacArthur and MacArthur 1961; Wilson 1974）。国内では、石田（1987）が群葉高多様度と鳥類の種多様度との間の直線的な関係を報告しているが、Hino（1985）や一ノ瀬・加藤（2003）はこのような傾向を見出していない。また、

北米では林縁部分で巢内捕食や托卵が増加するため、地上営巣種が林縁を忌避するという可能性が指摘されるが (Askins 2002), 京阪奈丘陵と南山城では、鳥類が林縁を避ける傾向は認められなかった。

## 2.2 地域間の違い

京阪奈丘陵と南山城の間では、同様の方法で調査を実施したにも関わらず、鳥類群集と植生変数との結びつきは異なっていた。このような違いが生まれたことについて、3つの説明が考えられる。すなわち、(a)生息する鳥類群集の組成が2地域で違うため、同じ植生変数に対する鳥類の出現種数の変化のしかたが異なる、(b)2地域に生息する同じ鳥類種(種群)が、同じ植生変数に対して地域間で異なるふるまいをしている、(c)特定の植生変数に対する鳥類の変化が非直線的である場合に、その植生変数の値の範囲が2地域のサンプルで異なると、その変数に対する鳥類の変化が地域間で違うように観測される、という可能性である。(a)については、南山城での真の森林性鳥類の出現種数が京阪奈丘陵の1.7倍であり、2地域間の種組成の違いを示唆した。2地域がいずれも暖温帯で、潜在自然植生も同じであることは既に述べたが(第1章)、地形や樹林地面積には違いがあり、南山城の樹林地は急峻な地形の上に成立し、面積は広大である。また、利用の履歴も異なっていると考えられる。南山城に現在も保全される寺社の杣山や、20世紀半ばまで続いたとされる薪の出荷は(南山城村史編纂委員会 2005)、この地域では少なくとも部分的には長期間にわたって樹木植生が温存され続けてきたことを示している。また、南山城では、調査時にクマタカが出現した(別途の観察により2ヶ所で繁殖を確認した)。クマタカは森林に生息する大型猛禽類であり(山崎 2013)、大径木に営巣する(例えば、山口・御手洗 2013; 坪川 2018)。草山が広がり、時期によりはげ山も存在したとされる京阪奈丘陵に比べると、南山城ではより広い樹林地が歴史的に保持されてきたと推察される。このような歴史的に異なる利用は、2地域の鳥類群集の組成の違いに影響を及ぼしていると考えられる。また、このような違いは、(b)の同じ鳥類種が地域間で異なるふるまいをする要因になるかもしれない。(b)については、総合考察でも再び検討する。(c)については、2地域で比べると南山城で高くなっていたバッファ内の樹林地面積比率が該当するかもしれない。京阪奈丘陵では、バッファ内の樹林地面積比率が低い場所を多く含み、南山城では、バッファ内の樹林地面積比率は高い場所が多かった。

## 3. 二次林の管理と鳥類の関係

南山城では、樹林高の大きな高木林の形成は、コゲラやカケスをはじめとする多くの樹林地性鳥類の生息に好適であろう。また、地上採餌グループの鳥類にとっては、繁殖期には樹木・草本の伐採・除去がない林分が生息に適しそうである。南山城での樹林地性鳥類の種数は、繁殖期には、管理が縮小・停止した林分で多くなると考えられる。越冬期では、樹上採餌グループの鳥類の生息にとっては、高木の樹種数の多さと同時に、高木林が重要であり、後者の要素からは、やはり管理が縮小・停止した場所で樹上採餌グループが多くなりそうである。越冬期の鳥類全体の出現種数と地上採餌グループの種数は30ヶ所のプロットで得られた樹林高の範囲内で最大値を実現していると考えられ、今後のさらなる樹林高の増大は、これらの鳥類の減少をもたらすかもしれない。

京阪奈丘陵では、樹上採餌グループの種数は、局所的な樹林地面積比率と結びついていた。周囲に他の土地利用が混在し、樹林地面積比率が低い場所では、ヤマガラなどの樹上採餌グループの種数は少ないであろうが、近傍で管理されなくなった農地や草草が遷移を遂げて、その場所の樹林地

面積の比率が高くなれば、これらの種数は増加しそうである。また、管理の縮小・停止が樹林地パッチの面積の増加をもたらせば、地上営巣する鳥類の種数は増加するであろう。アカマツ林から落葉広葉樹林への転換は枝上営巣種の生息に負の影響を及ぼす可能性がある。アカマツ林は人為の影響を強く受ける遷移途中相であり（山中 1979）、管理の縮小・停止やマツ枯れのために近年縮小しつつある（例えば、広木 2002; 内田ほか 2006 ; 横山 2011 も参照）。越冬期の樹上採餌グループの鳥類には、管理の縮小・停止が継続することで植物体の被度が増大すると、負の影響が及ぶかもしれない。逆に、越冬期の地上採餌グループにとっては、管理されなくなった林分での草本層の被度の増加は、正に作用する可能性がある。

付表 3-1. 出現鳥類種リスト.

各期の出現種と個体数を示した. グループの記号は, 営巣場所ギルドでは, HI が樹洞営巣種, Cn が枝上営巣種, Gr が地上営巣種を, 採餌場所ギルドでは Cn が樹上採餌種, Gr が地上採餌種をそれぞれ示す. Ot はその他のグループである. 越冬期にのみ出現した種では営巣場所ギルドのグループ分けを行わなかった.

A) 京阪奈丘陵

| 種名       | グループ |    | 繁殖期 | 越冬期 |
|----------|------|----|-----|-----|
|          | 営巣   | 採餌 |     |     |
| ヤマドリ     | Gr   | Gr | 1   | 1   |
| キジ       |      | Gr | 0   | 1   |
| コジュケイ    | Gr   | Gr | 2   | 0   |
| キジバト     | Cn   | Ot | 6   | 0   |
| アオバト     | Cn   | Cn | 1   | 0   |
| ホトギス     | Ot   | Cn | 5   | 0   |
| ヤマシギ     |      | Gr | 0   | 1   |
| ハイタカ     |      | Ot | 0   | 1   |
| オオタカ     | Cn   | Ot | 2   | 0   |
| コゲラ      | HI   | Cn | 65  | 72  |
| アカゲラ     |      | Cn | 0   | 2   |
| アオゲラ     | HI   | Cn | 4   | 1   |
| サンコウチョウ  | Cn   | Cn | 1   | 6   |
| ハシブトガラス  | Cn   | Ot | 23  | 14  |
| ヤマガラ     | HI   | Cn | 48  | 43  |
| ヒガラ      |      | Cn | 0   | 8   |
| シジュウカラ   | HI   | Cn | 50  | 38  |
| ヒヨドリ     | Cn   | Cn | 172 | 128 |
| ウグイス     | Gr   | Gr | 56  | 45  |
| ヤブサメ     | Gr   | Gr | 39  | 0   |
| エナガ      | Cn   | Cn | 18  | 49  |
| センダイムシクイ | Gr   | Cn | 8   | 0   |
| メジロ      | Cn   | Cn | 179 | 120 |
| ミンサザイ    |      | Gr | 0   | 6   |
| シロハラ     |      | Gr | 0   | 36  |
| ツグミ      |      | Ot | 0   | 2   |
| ルリビタキ    |      | Gr | 0   | 43  |
| ジョウビタキ   |      | Ot | 0   | 1   |
| キビタキ     | HI   | Cn | 13  | 0   |
| オオルリ     | Gr   | Cn | 8   | 0   |
| スズメ      | HI   | Ot | 11  | 0   |
| カワラヒワ    | Cn   | Ot | 2   | 3   |
| マヒワ      |      | Cn | 0   | 1   |
| ウソ       |      | Cn | 0   | 4   |
| シメ       |      | Cn | 0   | 1   |
| イカル      | Cn   | Cn | 2   | 2   |
| ホオジロ     | Gr   | Gr | 15  | 13  |
| カシラダカ    |      | Ot | 0   | 4   |
| ミヤマホオジロ  |      | Ot | 0   | 1   |
| アオジ      |      | Gr | 0   | 23  |
| クロジ      |      | Gr | 0   | 3   |

付表 3-1. 出現鳥類種リスト(続き).

B) 南山城

| 種名       | グループ |    | 繁殖期 | 越冬期 |
|----------|------|----|-----|-----|
|          | 営巣   | 採餌 |     |     |
| ヤマドリ     | Gr   | Gr | 1   | 0   |
| コジュケイ    | Gr   | Gr | 1   | 0   |
| キジバト     |      | Ot | 0   | 1   |
| アオバト     |      | Cn | 0   | 2   |
| コゲラ      | HI   | Cn | 34  | 36  |
| アカゲラ     |      | Cn | 0   | 1   |
| アオゲラ     | HI   | Cn | 5   | 4   |
| サンショウクイ  | Cn   | Cn | 2   | 0   |
| サンコウチョウ  | Cn   | Cn | 1   | 0   |
| カケス      | Cn   | Ot | 31  | 17  |
| ハシブトガラス  | Cn   | Ot | 3   | 5   |
| コガラ      |      | Cn | 0   | 2   |
| ヤマガラ     | HI   | Cn | 52  | 49  |
| ヒガラ      | HI   | Cn | 8   | 18  |
| シジュウカラ   | HI   | Cn | 8   | 19  |
| ヒヨドリ     | Cn   | Cn | 100 | 41  |
| ウグイス     | Gr   | Gr | 35  | 20  |
| ヤブサメ     | Gr   | Gr | 16  | 0   |
| エナガ      | Cn   | Cn | 16  | 46  |
| センダイムシクイ | Gr   | Cn | 5   | 0   |
| メジロ      | Cn   | Cn | 68  | 57  |
| ミソサザイ    |      | Gr | 0   | 12  |
| トラツグミ    |      | Gr | 0   | 1   |
| クロツグミ    | Cn   | Gr | 6   | 0   |
| シロハラ     |      | Gr | 0   | 11  |
| ルリビタキ    |      | Gr | 0   | 13  |
| キビタキ     | HI   | Cn | 1   | 0   |
| オオルリ     | Gr   | Cn | 19  | 0   |
| カワラヒワ    | Cn   | Ot | 1   | 2   |
| マヒワ      |      | Cn | 0   | 4   |
| ウソ       |      | Cn | 0   | 10  |
| イカル      | Cn   | Cn | 4   | 0   |
| ホオジロ     | Gr   | Gr | 10  | 3   |
| カシラダカ    |      | Ot | 0   | 1   |
| アオジ      |      | Gr | 0   | 8   |
| クロジ      |      | Gr | 0   | 4   |

## 第4章 二次林の竹林化と鳥類の関係

### 第1節 はじめに

過去に食用タケノコや竹材の採取のために植栽・管理されてきた竹林では、生活様式の変化や輸入品・代替資材による置換にともなってタケ類が経済的価値を失うにつれて、管理停止が拡大してきた(柴田 2003)。こうして、近年モウソウチクを主体とする竹林が各地で急速に拡大している(田端 1997; 鳥居 2003)。竹林の分布フロントが拡大する速度は、滋賀県近江八幡市の八幡山と京都府八幡市の男山での調査で約 2m/年(鳥居 1998)、奈良県橿原市の天香具山では約 3m/年(鳥居 2002)が報告されている。高知市での調査でも、タケ類が近傍の広葉樹林へ侵入する速度は約 2m/年とされている(三宅ほか 2000)。京都府南部の田辺地域では、竹林面積は 25 年間で約 9 倍に拡大した(鳥居・井鷲 1997)。また、大阪府岸和田市では、竹林の拡大率が最も高い土地利用のタイプは広葉樹林であったと報告されている(大野ほか 2002)。

竹林拡大の大きな問題点の 1 つは、地域に生育・生息する生物の種数や種多様度などの低下をもたらす危険性である。瀬嵐ほか(1989)は、金沢市内で調査を行い、竹林化した林では、アベマキやコナラの優占する林に比べて階層構造が単純であり、植物種も少なかったと報告している。Isagi and Torii (1998) が、田辺町(現在は京田辺市)の落葉広葉樹林から竹林への移行帯で実施した調査でも、竹林内での樹種の多様度は落葉広葉樹林内のそれよりも小さかった。竹林の侵入・拡大に起因する階層構造の単純化や、植物の種数・種多様度の低下はさらに、他の生物の生息環境の単純化や、利用可能な資源の多様性低下を招くかもしれない。

管理停止によって急速に進行する竹林化が鳥類群集に及ぼす影響について知ることは、保全管理のために必要であると同時に、管理と鳥類の関係を知る上でも重要である。本章では、竹林、落葉広葉樹林、および落葉広葉樹林が竹林へと移行しつつある混交林(以下、竹落混交林とする)で行った調査から、樹林地性の鳥類は落葉広葉樹林への竹林の侵入・拡大(以下、竹林化とする)によってどのような影響を受けるのか、検証する。

### 第2節 調査方法

#### 1. 鳥類調査

1999 年 5 月撮影の空中写真の判読と現地での確認に基づき、京阪奈丘陵内の面積 2-60ha の樹林地のパッチから、竹林、落葉広葉樹林、あるいは竹落混交林の 3 タイプのいずれかに当てはまる計 25 個を調査対象の樹林地に選んだ。いずれの林も、林冠が閉じた高木林である。河畔林は含まなかった。以下、各樹林地タイプの要件(樹林地レベル)と数を示す。

- ・竹林...タケ類(主にモウソウチク)が林冠の 90%以上を占める樹林地。計 8 個。
- ・落葉広葉樹林...コナラやアベマキ、クヌギなどの落葉広葉樹が林冠の 90%以上を占める樹林地。計 8 個。
- ・竹落混交林...タケ類と落葉広葉樹のいずれもが林冠の 30%以上を占め、竹林化が進行しつつある樹林地。計 9 個。

60ha以下の樹林地を対象にしたのは、京阪奈丘陵では大面積の樹林地で竹林に覆われた場所が見受けられず、比較・解析が容易になるように、全ての樹林地タイプについて同じ面積上限を設定したためである。

上述した3タイプの樹林地計25個の林内に1ヶ所ずつ、鳥類調査のために半径50mの円形調査プロットを設けた(図4-1)。鳥類調査のプロット設定では、それぞれの樹林地タイプについて以下の要件(局所レベル)を用いた。

- ・竹林...タケ類が円形調査プロット内の林冠において90%以上を占めること。
- ・落葉広葉樹林...落葉広葉樹が円形調査プロット内の林冠において90%以上を占めること。
- ・竹落混交林...タケ類と落葉広葉樹のいずれもが円形調査プロット内の林冠において30%以上を占め、これらがパッチ状に混交していること。

各プロットの中心部は200m以上離れるように設置した。

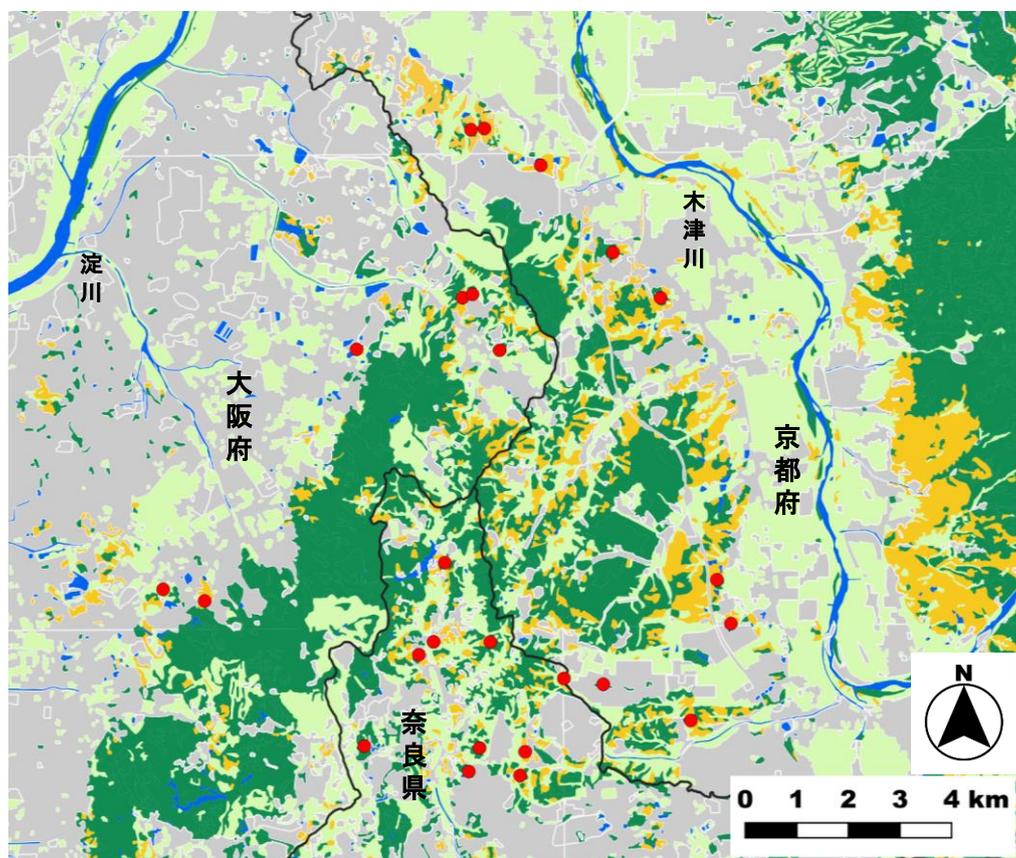


図4-1. 京阪奈丘陵の調査地点の配置(竹林, 落葉広葉樹林, および竹落混交林)。

赤い丸印は調査を行ったプロットの中心地点である。橙色は竹林, 緑色は竹林以外の樹林地, 黄緑色は農地や果樹園, 草地, ゴルフ場を示す。青色は開放水域, 灰色は市街地や住宅地, 道路, 造成裸地である。ベース地図は環境省の「自然環境保全基礎調査」の第6回・第7回植生調査データから作成した。

鳥類調査は fixed-radius point count 法によって行い (Hutto et al. 1986; Ralph et al. 1995), 地域の日の出時刻以降で午前 11 時までの時間帯にこれらのプロットを訪問し, 林内に 10 分間待機して, プロット内に出現する鳥類の種名とそれらの個体数を記録した. 上空を通過する個体は記録には含めなかった. 観察には必要に応じて 7 倍の双眼鏡を使用した. 各プロットでの鳥類調査は繁殖期・越冬期にそれぞれ 19 日以上の間隔を置いて 3 回ずつ, 次の期間に実施した. すなわち, 繁殖期は 2006 年 5 月 21 日から 6 月 4 日, 6 月 25 日から 7 月 3 日, および 7 月 22 日から 30 日, 越冬期は 2006 年 12 月 25 日から 27 日, 2007 年 1 月 25 日から 30 日, および 2 月 22 日から 27 日である. また, いずれのプロットも調査時間帯に偏りが発生しないように努めた.

鳥類調査で得られたデータでは, 各期に調査プロット単位で出現した鳥類の合計種数 (鳥類全体の種数, および後述する各ギルドグループに属する種数) を解析に利用した. なお, 調査時に出現したものの, 繁殖や採餌の生態から樹林地との結びつきが弱いと考えられる種 (繁殖期に 1 羽出現したカワセミ *Alcedo atthis* と, 越冬期に 1 羽出現したセグロセキレイ *Motacilla grandis*) は, 集計・解析の対象から除いた. 同様に, 「特定外来生物による生態系等に係る被害の防止に関する法律」に基づき, 環境省によって「特定外来生物」に指定された外来種のソウシチョウ *Leiothrix lutea* (枚方市津田の竹林で 1 羽出現) のデータについても, 生物多様性の指標として種数に含めるのは不適切であるという観点で除外した.

## 2. 植生調査

鳥類調査の各円形プロットの中心に, 中心部を重ねてランダムな方角に設定した 1.8×48m の方形調査区内で, James and Shugart (1970) および Erdelen (1984) の手法を複合・簡素化した植生調査を行ってデータを収集し, 植生変数を得た. 計測した植生変数の項目は以下のとおりである (多くの項目は第 3 章の植生調査と共通).

- ・高木樹種数...方形調査区内に生育する, 胸高直径 7.5cm 以上の高木およびタケ類の種数の合計.
- ・全葉層被度...サンプリングを行った全ての階層での被度の合計. 方形調査区の中心軸上で 4m ごとに計 13 回, 垂直方向に移動する直径 0.5m の円形を仮想し, 地上 0.12, 0.37, 0.75, 1.5, 3, 4.5, 6, 9, 12, 18m の各階層で円内に入る植物体の有無を調べた. 植物体が円内にあれば 1, なければ 0 と記録したため, 調査区あたりで 1 つの階層において記録しうる植物体出現数は最大 13, 最小は 0 となる. この方法で得られた全ての階層の植物体出現数を合計して全葉層被度とした. 調査区あたりの全葉層被度は, とりうる最大値で 13 回×10 階層=130 となり, 仮に植生を欠いた場所であれば, 最小値の 0 となる.
- ・群葉高多様度...垂直方向の階層構造の多様度. 上記の方法で得られた各階層の被度データをもとに, Shannon-Wiener の多様度指数を計算した (自然対数を利用). 草本層から高木層にかけて均等に植物が生育した林ほど群葉高多様度は高くなる.
- ・草本層被度...上記の方法で得られた階層ごとの被度データのうち, 地上 1.5m までの階層の植物体の出現数のみを合計した値. 草本層の植物が繁茂した林ほど, 草本層被度は大きくなる.
- ・平均樹林高 (m) ...林冠部の高さ. 調査区の中心部と 2 つの端点で, 垂直方向に移動する直径 1m の円形を仮想し, この円内に植物体が入る最大の高さを調べておき, これら 3 点の計測値の平均値を計算した.
- ・合計胸高断面積 (m<sup>2</sup>/ha) ...1ha あたりの樹木およびタケ類の合計胸高断面積の推定値. 調査区の

中心部と2つの端点で簡易なレラスコープを用いてサンプリングを行い(三重県林業経営室ホームページ, URL: <http://www.eco.pref.mie.jp/shinrin/04/gijyutu/bit.htm>), 3点で得られた値の平均値を計算した。

- ・タケ類の合計胸高断面積比率...合計胸高断面積中にタケ類の稈が占める比率。調査区の中心部と2つの端点で、上の項目と同じ手法でタケ類の稈のみの合計胸高断面積を算出しておき、上で得られた合計胸高断面積の値で除して求めた。タケ類が生育しない林では0, タケ類のみが生育する竹林では1となる。竹林化の程度を示す指標として利用した。以下、タケ類断面積比率と略す。これらの植生調査は2006年8月に行った。

加えて、樹林地の面積も鳥類や植物にとって重要な要素であると考えられるため、各樹林地パッチの面積を計算した。1999年5月撮影の空中写真から樹林地の形状を最小直径20mの解像度で判読し、現地確認によって必要に応じて修正を加え、Adobe社のPhotoshop 6.0を利用して、パソコンに取り込んだ1:25,000地形図上に樹林地を描画した。Photoshopのピクセル計算機能により、地図上での画像の面積を求め、実際の樹林地の面積(ha)を計算した。樹林地面積は、自然対数に変換したうえで解析に用いた。

### 3. 解析

解析では、まず各プロットで得られた植生変数間の相関(Pearsonの積率相関係数 $r_p$ )を計算し、また、植生変数と、各期プロット単位で出現した鳥類の種数(鳥類全体の合計種数、および後述する各ギルドグループの種数)との間の相関(Spearmanの順位相関係数 $r_s$ )も算出した。次に、どの植生変数が鳥類に影響を及ぼしているかを明らかにするために回帰分析を行った。回帰分析では、各期について、プロットで出現した鳥類の合計種数に対して有意な相関を示した植生変数を説明変数とし、鳥類の出現種数を応答変数とした。互いに有意な相関を示す説明変数どうしは同じ回帰モデルに組み入れないようにした。こうして、複数のモデルが得られれば、AICの値を求め、その値が最小のものをベストモデルとし、最小のものとのAICの差が2未満のものまで採用した。ギルドグループについては、採餌場所ギルドを、(a)樹上採餌、(b)地上採餌、(c)ジェネラリストなどその他の採餌グループ、営巣場所ギルドを、(ア)枝上営巣、(イ)樹洞営巣、(ウ)地上営巣、(エ)人工物営巣種および托卵種からなるその他のグループ、とそれぞれ3グループおよび4グループに分けたうえで、中村・中村(1995a)と樋口ほか(1996,1997)、および高川ほか(2011)を参考にして、出現した鳥類種をギルドグループに振り分けた(表4-4参照)。(ウ)の地上営巣のグループには、草本層で営巣するホオジロとウグイスを含めた。ただし、(c)と(エ)のグループは、採餌あるいは営巣の生態の面で樹林地との関わりが弱いと考え、解析対象とはしなかった。

同様の手順で、各プロットの植生調査で出現した高木樹種数を応答変数、他の植生変数を説明変数とした回帰分析も行った。

また、繁殖期・越冬期それぞれで、竹林と落葉広葉樹林での出現個体数の合計が16羽以上の鳥類種について、次式から竹林利用度を計算した。

$$\text{竹林利用度} = \frac{\text{その種が出現した竹林プロット数}}{\text{その種が出現した落葉広葉樹林プロット数} + \text{その種が出現した竹林プロット数}}$$

竹林利用度は竹林に出現しない種では0となり、竹林にのみ出現する種では1となる。

### 第3節 結果

#### 1. 植生調査

樹林地タイプごとの植生変数の値を表4-1に示す。平均ベースでは、竹林内のプロットの高木樹種数は落葉広葉樹林のその3分の1に満たなかった。植生変数間の単相関を表4-2に示す。タケ類断面積比率が高いプロットほど、高木樹種数、群葉高多様度、草本層被度が小さく、合計胸高断面積が大きくなるという関係が見られた(いずれも、 $p < 0.01$ )。また、樹林地面積の対数が大きいプロットほど、高木樹種数が多かった( $p = 0.028$ )。3タイプの樹林地での各階層の平均被度を平面座標に描くと、図4-2のように、竹林は草本層から低木層の被度が小さく、高木層の被度が大きい階層構造を持っていた。落葉広葉樹林は、高木層の被度は小さいが、低木・草本層の被度が大きい構造を持っており、竹落混交林は、竹林と落葉広葉樹林の中間的な構造であった。

プロットの高木樹種数についての回帰分析の結果を表4-3に示す。タケ類断面積比率と樹林地面積の対数を説明変数としたモデル TSR1 が最適であったが、タケ類断面積比率を説明変数とするもう1つのモデルの TSR2 との AIC の差は2未満であった。これらのモデルのいずれにおいても、タケ類断面積比率の係数は負であった。タケ類断面積比率が0から1に増えると、高木樹種が4種減少すると予測される。

#### 2. 竹林化と鳥類の関係

全てのプロットを合わせると、繁殖期に19種433羽、越冬期に26種505羽の鳥類を記録した。繁殖期に最も多かったのはヒヨドリ、続いてメジロであり、2種で全体の出現個体数の50.1%を占めた。越冬期には最も多かったのはメジロで、ヒヨドリが続き、2種を合わせて全体の出現個体数の43.0%となった。樹林地タイプごとに、出現した鳥類種とプロットあたりの観察種数を表4-4に示す。竹林のプロットでの合計出現種数の平均は、繁殖期・越冬期とも他のいずれの樹林地タイプよりも小さかった。優占種のヒヨドリとメジロでは、繁殖期・越冬期とも全てのプロットで出現したため、竹林利用度が各期0.5となった。繁殖期・越冬期のコゲラ、越冬期のヤマガラは竹林利用度は小さかった。竹林利用度が0.5より大きくなったのは、越冬期のエナガのみであった。

表4-1. 樹林地タイプごとの植生変数の値。

( ) 内に各植生変数の値の範囲を示す。調査プロット数は、竹林8、竹落混交林9、落葉広葉樹林8である。ここで群葉高多様度がとりうる最小値、最大値はそれぞれ0.00、2.30、同様に全葉層被度では0、130、草本層被度では0、52である。

| 植生変数                        | 竹林                      | 竹落混交林                   | 落葉広葉樹林                  |
|-----------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|
| 高木樹種数                       | 2.00 ( 1 - 3 )          | 5.00 ( 3 - 7 )          | 6.13 ( 3 - 11 )         |
| 全葉層被度                       | 50.38 ( 41 - 65 )       | 56.22 ( 42 - 63 )       | 57.25 ( 44 - 76 )       |
| 群葉高多様度                      | 1.98 ( 1.72 - 2.18 )    | 2.12 ( 1.99 - 2.20 )    | 2.15 ( 1.98 - 2.27 )    |
| 草本層被度                       | 12.25 ( 4 - 22 )        | 17.67 ( 11 - 27 )       | 22.63 ( 11 - 38 )       |
| 平均樹林高(m)                    | 14.42 ( 10.67 - 18.17 ) | 14.26 ( 9.67 - 18.67 )  | 12.54 ( 8.33 - 17.00 )  |
| 合計胸高断面積(m <sup>2</sup> /ha) | 47.74 ( 18.67 - 84.67 ) | 39.24 ( 24.00 - 65.33 ) | 26.14 ( 18.67 - 30.00 ) |
| タケ類断面積比率                    | 0.91 ( 0.77 - 1.00 )    | 0.47 ( 0.06 - 0.82 )    | 0.00 ( 0.00 - 0.00 )    |
| 樹林地面積(ha)                   | 7.83 ( 1.79 - 21.62 )   | 17.46 ( 4.84 - 55.38 )  | 13.61 ( 2.13 - 46.89 )  |

**表 4-2. 植生変数間の単相関.**

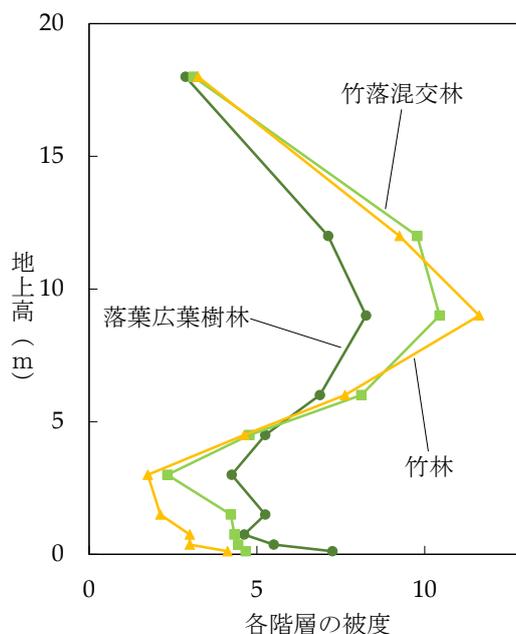
Pearson の積率相関係数を記した。\*は  $0.01 < p < 0.05$ , \*\*は  $p < 0.01$  を示す ( $n=25$ )。

| 植生変数     | 高木<br>樹種数 | 全葉層<br>被度 | 群葉高<br>多様度 | 草本層<br>被度 | 平均<br>樹林高 | 合計胸高<br>断面積 | タケ類<br>断面積比率 |
|----------|-----------|-----------|------------|-----------|-----------|-------------|--------------|
| 全葉層被度    | 0.193     |           |            |           |           |             |              |
| 群葉高多様度   | 0.445 *   | 0.867 **  |            |           |           |             |              |
| 草本層被度    | 0.384     | 0.733 **  | 0.831 **   |           |           |             |              |
| 平均樹林高    | -0.058    | 0.340     | 0.171      | -0.108    |           |             |              |
| 合計胸高断面積  | -0.214    | -0.128    | -0.322     | -0.473 *  | 0.646 **  |             |              |
| タケ類断面積比率 | -0.693 ** | -0.271    | -0.553 **  | -0.620 ** | 0.280     | 0.595 **    |              |
| 対数樹林地面積  | 0.449 *   | -0.193    | -0.025     | -0.086    | 0.132     | -0.119      | -0.258       |

**表 4-3. 高木樹種数についての回帰分析結果.**

高木樹種数を応答変数, 他の植生変数を説明変数にして回帰分析を行った。ベストモデルとの AIC の差が 2 未満のものまで含め, AIC 昇順で掲載した ( $n=25$ )。 ( ) 内に各係数の  $p$  値を示す。

| モデル名 | タケ類<br>断面積<br>比率   | 対数<br>樹林地<br>面積  | 切片                | 自由度<br>調整済<br>$R^2$ | AIC    |
|------|--------------------|------------------|-------------------|---------------------|--------|
| TSR1 | -3.878<br>(0.001)  | 0.788<br>(0.068) | 4.490<br>(0.001)  | 0.489               | 32.488 |
| TSR2 | -4.345<br>(<0.001) |                  | 6.403<br>(<0.001) | 0.430               | 34.348 |



**図 4-2. 各樹林地タイプにおける階層被度(平均値)と地上高.**

各樹林地タイプで植生調査によって階層ごとに得られた被度の平均をプロットし, 線分で結んだ。

**表 4-4. 各樹林地タイプで観察した鳥類.**

各樹林地タイプの調査プロット1ヶ所あたりでの合計出現種数・個体数の平均を示す。( )内は標準偏差. 調査プロット数は, 竹林 8, 竹落混交林 9, 落葉広葉樹林 8である.

竹林利用度は, 繁殖期・越冬期それぞれで, 竹林と落葉広葉樹林での観察個体数の合計が 16羽以上の種について, 次式から計算した:

$$\text{竹林利用度} = \frac{\text{その種が出現した竹林プロット数}}{\text{その種が出現した落葉広葉樹林プロット数} + \text{その種が出現した竹林プロット数}}$$

| 和名                  | 採餌場所<br>ギルド | 営巣場所<br>ギルド | 繁殖期            |                |                | 竹林<br>利用度 | 越冬期            |                |                 | 竹林<br>利用度 |
|---------------------|-------------|-------------|----------------|----------------|----------------|-----------|----------------|----------------|-----------------|-----------|
|                     |             |             | 竹林             | 竹落<br>混交林      | 落葉<br>広葉<br>樹林 |           | 竹林             | 竹落<br>混交林      | 落葉<br>広葉<br>樹林  |           |
| コジュケイ               | 地上          | 地上          | 0.13           | 0.00           | 0.00           |           | 0.00           | 0.00           | 0.13            |           |
| キジバト                | 他           | 枝上          | 0.50           | 0.22           | 0.00           |           | 0.25           | 0.44           | 0.13            |           |
| アオバト                | 樹上          |             |                |                |                |           | 0.00           | 0.00           | 0.13            |           |
| ホトトギス               | 樹上          | 他           | 0.00           | 0.11           | 0.00           |           |                |                |                 |           |
| ノスリ                 | 他           |             |                |                |                |           | 0.00           | 0.00           | 0.13            |           |
| コゲラ                 | 樹上          | 樹洞          | 0.50           | 1.33           | 1.88           | 0.30      | 0.13           | 0.89           | 2.00            | 0.11      |
| アオゲラ                | 樹上          | 樹洞          | 0.00           | 0.11           | 0.00           |           | 0.00           | 0.11           | 0.13            |           |
| モズ                  | 他           | 枝上          | 0.00           | 0.11           | 0.00           |           |                |                |                 |           |
| カケス                 | 他           |             |                |                |                |           | 0.00           | 0.00           | 0.25            |           |
| ハシボソガラス             | 他           | 枝上          | 0.00           | 0.11           | 0.00           |           |                |                |                 |           |
| ハシブトガラス             | 他           | 枝上          | 0.88           | 0.33           | 0.38           |           | 0.25           | 0.67           | 0.50            |           |
| ヤマガラ                | 樹上          | 樹洞          | 0.25           | 0.78           | 1.13           |           | 0.38           | 1.00           | 2.00            | 0.20      |
| シジュウカラ              | 樹上          | 樹洞          | 0.50           | 1.22           | 1.50           | 0.40      | 0.63           | 0.67           | 2.00            | 0.36      |
| ヒガラ                 | 樹上          |             |                |                |                |           | 0.00           | 0.00           | 0.25            |           |
| ヒヨドリ                | 樹上          | 枝上          | 4.75           | 4.89           | 5.00           | 0.50      | 4.25           | 4.00           | 4.13            | 0.50      |
| ヤブサメ                | 地上          | 地上          | 0.00           | 0.33           | 0.00           |           |                |                |                 |           |
| ウグイス                | 地上          | 地上          | 1.13           | 1.78           | 1.75           | 0.45      | 0.63           | 1.00           | 1.63            | 0.36      |
| エナガ                 | 樹上          | 枝上          | 0.00           | 0.89           | 1.63           |           | 3.00           | 3.11           | 3.50            | 0.54      |
| メジロ                 | 樹上          | 枝上          | 4.25           | 3.56           | 3.63           | 0.50      | 3.38           | 4.67           | 5.63            | 0.50      |
| シロハラ                | 地上          |             |                |                |                |           | 0.50           | 0.33           | 0.38            |           |
| ツグミ                 | 他           |             |                |                |                |           | 0.00           | 0.11           | 0.25            |           |
| ルリビタキ               | 地上          |             |                |                |                |           | 0.50           | 0.00           | 0.25            |           |
| ジョウビタキ              | 地上          |             |                |                |                |           | 0.00           | 0.22           | 0.13            |           |
| キビタキ                | 樹上          | 樹洞          | 0.38           | 0.44           | 0.38           |           |                |                |                 |           |
| スズメ                 | 他           | 他           | 1.25           | 1.11           | 1.25           | 0.44      | 1.13           | 0.56           | 0.63            |           |
| カワラヒワ               | 他           | 枝上          | 0.00           | 0.22           | 0.00           |           | 0.25           | 0.33           | 0.25            |           |
| ウソ                  | 樹上          |             |                |                |                |           | 0.00           | 0.11           | 0.63            |           |
| ホオジロ                | 地上          | 地上          | 0.25           | 0.33           | 0.75           |           | 0.25           | 0.44           | 0.13            |           |
| ミヤマホオジロ             | 他           |             |                |                |                |           | 0.00           | 0.00           | 0.13            |           |
| カシラダカ               | 他           |             |                |                |                |           | 0.00           | 0.11           | 0.25            |           |
| アオジ                 | 地上          |             |                |                |                |           | 0.50           | 0.11           | 0.38            |           |
| プロットあたり合計出現種数       |             |             | 5.75<br>(1.28) | 8.00<br>(1.58) | 7.50<br>(1.69) |           | 6.88<br>(1.46) | 8.00<br>(2.35) | 10.30<br>(2.19) |           |
| 樹上採餌種のプロットあたり合計出現種数 |             |             | 3.25<br>(0.89) | 5.11<br>(1.36) | 5.38<br>(1.06) |           | 3.75<br>(1.04) | 4.89<br>(1.27) | 6.50<br>(1.20)  |           |
| 地上採餌種のプロットあたり合計出現種数 |             |             | 1.00<br>(0.93) | 1.44<br>(0.53) | 1.25<br>(0.89) |           | 2.00<br>(1.31) | 1.56<br>(1.13) | 2.00<br>(1.31)  |           |
| 枝上営巣種のプロットあたり合計出現種数 |             |             | 3.00<br>(0.54) | 3.56<br>(1.13) | 3.13<br>(0.35) |           |                |                |                 |           |
| 樹洞営巣種のプロットあたり合計出現種数 |             |             | 1.25<br>(0.89) | 2.44<br>(0.88) | 2.50<br>(0.93) |           |                |                |                 |           |
| 地上営巣種のプロットあたり合計出現種数 |             |             | 1.00<br>(0.93) | 1.44<br>(0.53) | 1.25<br>(0.89) |           |                |                |                 |           |

各期に調査プロット単位で出現した鳥類の種数と植生変数との間の単相関を表 4-5 に示す。また、出現した鳥類の種数についての回帰分析の結果を表 4-6 に示す。繁殖期の回帰分析では、樹上採餌種数についてのモデル（表 4-6 の BSRbrCnFr）は、タケ類断面積比率（係数は負）と樹林地面積

**表 4-5. プロットあたりの出現鳥類種数と植生変数の相関.**

Spearman の順位相関係数を記した。\*は  $0.01 < p < 0.05$ , \*\*は  $p < 0.01$  を示す ( $n=25$ )。

| 項目         | 高木<br>樹種数 | 全葉層<br>被度 | 群葉高<br>多様度 | 草本層<br>被度 | 平均<br>樹林高 | 合計胸高<br>断面積 | タケ類<br>断面積<br>比率 | 対数<br>樹林地<br>面積 |
|------------|-----------|-----------|------------|-----------|-----------|-------------|------------------|-----------------|
| <b>繁殖期</b> |           |           |            |           |           |             |                  |                 |
| 全鳥類種数      | 0.574 **  | 0.029     | 0.269      | 0.080     | 0.083     | -0.119      | -0.423 *         | 0.491 *         |
| 樹上採餌種数     | 0.709 **  | 0.065     | 0.395      | 0.352     | -0.055    | -0.271      | -0.661 **        | 0.650 **        |
| 地上採餌種数     | 0.266     | 0.067     | 0.198      | 0.149     | -0.187    | 0.084       | -0.146           | 0.149           |
| 樹洞営巣種数     | 0.624 **  | 0.109     | 0.416 *    | 0.311     | 0.027     | -0.188      | -0.525 **        | 0.575 **        |
| 枝状営巣種数     | 0.102     | 0.154     | 0.126      | -0.074    | -0.009    | -0.148      | -0.143           | 0.141           |
| 地上営巣種数     | 0.270     | 0.067     | 0.198      | 0.149     | 0.087     | 0.084       | -0.146           | 0.149           |
| <b>越冬期</b> |           |           |            |           |           |             |                  |                 |
| 全鳥類種数      | 0.458 *   | 0.155     | 0.409 *    | 0.431 *   | -0.243    | -0.524 **   | -0.613 **        | 0.200           |
| 樹上採餌種数     | 0.686 **  | 0.081     | 0.324      | 0.232     | -0.185    | -0.438 *    | -0.720 **        | 0.165           |
| 地上採餌種数     | -0.067    | 0.192     | 0.168      | 0.301     | -0.221    | -0.389      | -0.073           | 0.157           |

**表 4-6. プロットあたりの出現鳥類種数についての回帰分析結果.**

回帰分析の結果を時期・グループごとに示す ( $n=25$ )。ベストモデルとの AIC の値の差が 2 未満のものまで、AIC 昇順で掲載した。( ) 内に各係数の p 値を示す。枝上営巣種数と地上営巣種数、および繁殖期・越冬期の地上採餌種数については、条件に合う説明変数が得られず、回帰分析を行えなかった。

| 項目<br>(応答変数) | モデル名      | 高木<br>樹種数        | 群葉高<br>多様度       | 草本層<br>被度        | 合計胸高<br>断面積       | タケ類<br>断面積<br>比率       | 対数<br>樹林地<br>面積       | 切片                     | 自由度<br>調整済<br>$R^2$ | AIC    |
|--------------|-----------|------------------|------------------|------------------|-------------------|------------------------|-----------------------|------------------------|---------------------|--------|
| <b>繁殖期</b>   |           |                  |                  |                  |                   |                        |                       |                        |                     |        |
| 全鳥類種数        | BSRbr1    | 0.388<br>(0.004) |                  |                  |                   |                        |                       | 5.411<br>( $<0.001$ )  | 0.281               | 22.028 |
|              | BSRbr2    |                  |                  |                  |                   | -1.324<br>(0.113)      | 0.834<br>(0.022)      | 5.933<br>( $<0.001$ )  | 0.285               | 22.783 |
| 樹上採餌種数       | BSRbrCnFr |                  |                  |                  |                   | -1.670<br>(0.002)      | 0.882<br>( $<0.001$ ) | 3.471<br>(0.559)       | 0.626               |        |
| 樹洞営巣種数       | BSRHINs   |                  | 2.958<br>(0.016) |                  |                   |                        | 0.703<br>( $<0.001$ ) | -5.600<br>(0.029)      | 0.491               |        |
| <b>越冬期</b>   |           |                  |                  |                  |                   |                        |                       |                        |                     |        |
| 全鳥類種数        | BSRwn1    |                  |                  |                  |                   | -3.982<br>( $<0.001$ ) |                       | 10.195<br>( $<0.001$ ) | 0.394               | 33.424 |
|              | BSRwn2    | 0.510<br>(0.004) |                  |                  | -0.042<br>(0.108) |                        | 7.704<br>( $<0.001$ ) | 0.400                  | 34.081              |        |
|              | BSRwn3    | 0.587<br>(0.001) |                  |                  |                   |                        | 5.777<br>( $<0.001$ ) | 0.353                  | 35.088              |        |
|              | BSRwn4    | 0.499<br>(0.007) |                  | 0.075<br>(0.199) |                   |                        | 4.849<br>( $<0.001$ ) | 0.373                  | 35.171              |        |
| 樹上採餌種数       | BSRwnCnFr |                  |                  |                  |                   | -3.084<br>( $<0.001$ ) | 6.462<br>( $<0.001$ ) | 0.559                  |                     |        |

積の対数（同正）を説明変数とした。樹洞営巣種数について得られたモデル（BSRHINs）は、群葉高多様度（係数は正）と樹林地面積の対数（同正）を説明変数とした。鳥類全体の種数については、2つのモデルが得られ、1つ（BSRbr1）は高木樹種数を説明変数とし（係数は正）、もう1つ（BSRbr2）ではタケ類断面積比率（同負）と樹林地面積の対数（同正）を説明変数とした。越冬期にも、樹上採餌種数についてのモデル（BSRwnCnFr）ではタケ類断面積比率が説明変数となった（係数は負）。越冬期の鳥類全体の種数については4モデルが得られ、うち1つ（BSRwn1）でタケ類断面積比率（係数は負）、他の3つ（BSRwn2, BSRwn3, BSRwn4）で高木樹種数（同正）が説明変数となった。枝上営巣種数と地上営巣種数、および繁殖期・越冬期の地上採餌種数については、条件に合う説明変

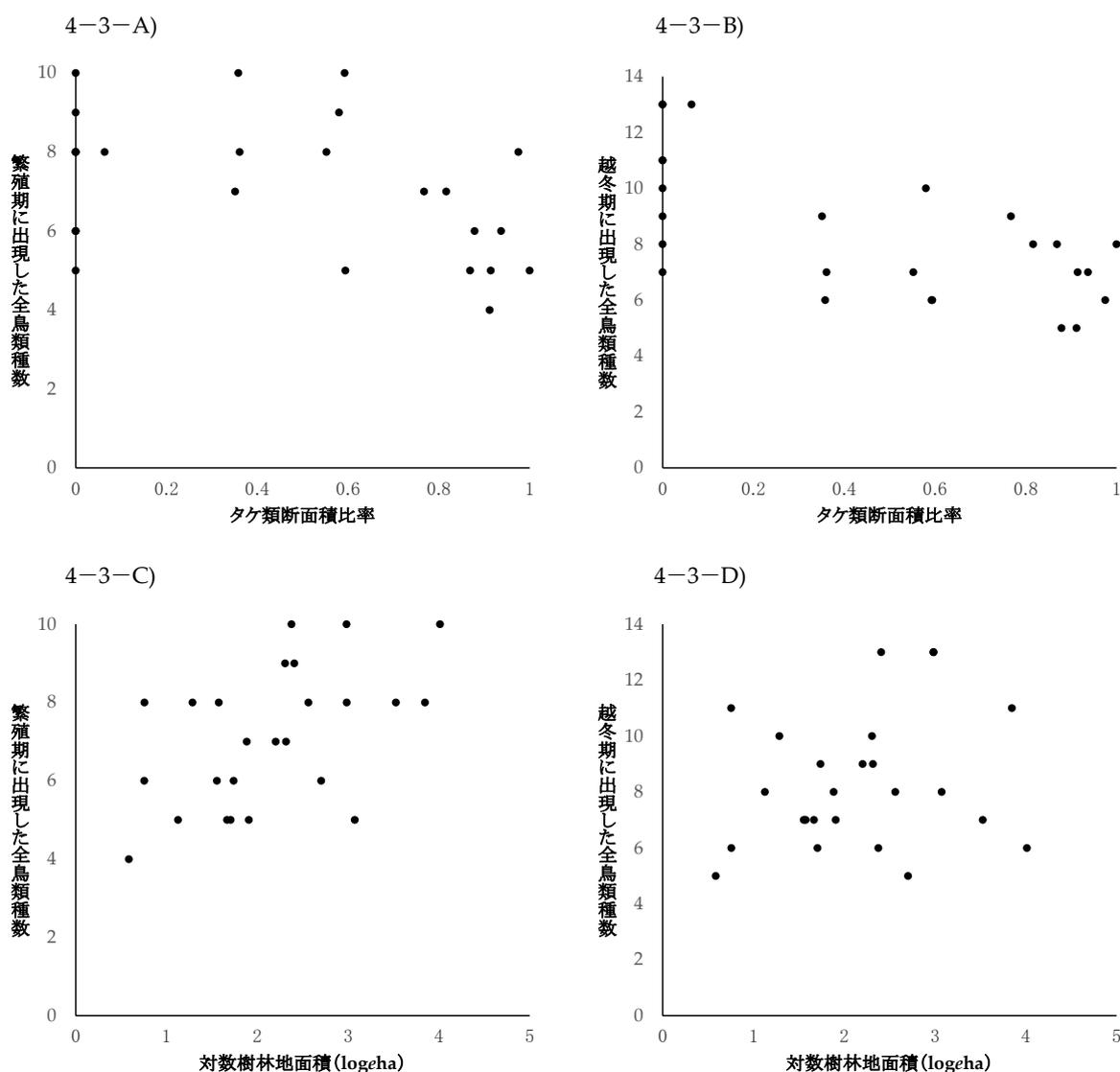


図 4-3. タケ類断面積比率および対数樹林地面積と出現鳥類全体の種数の関係。

4-3-A および B はタケ類断面積比率と各期に出現した鳥類全体の種数の関係、4-3-C および D は樹林地面積 (ha) の対数と各期に出現した鳥類全体の種数の関係を示す。4-3-C で示した繁殖期の鳥類種数は、面積 10ha 以下（座標上では 2.3 以下）の樹林地で小さくなった。

数が得られなかったため、回帰分析を行えなかった。モデルの説明力は、多くが 30–40%であったが、モデルによっては 50%以上となった。各期に出現した鳥類全体の種数とタケ類断面積比率および樹林地面積の対数との関係を図 4–3 に示す。樹林地面積が 10ha 以下の場所では、繁殖期の出現種数が少なくなっていた。

#### 第 4 節 考 察

瀬嵐ほか (1989) や Isagi and Torii (1998) の報告と同じように、京阪奈丘陵の調査地でも、竹林化が進んだ林分ほど、高木の樹種数が減少していることが確かめられた。竹林化が進行すると、タケ類による被陰から枯死や更新阻害が起こり、高木樹種が乏しくなるのであろう。さらに、竹林は、高木層の被度が高く、草本層の被度が低い、トップヘビー型の階層構造を持っていた。落葉広葉樹林の竹林化は、樹林地内にこのような構成樹種の変化や構造上の単純化をもたらしながら進んでいると言える。

鳥類の種数について得られた回帰モデルからは、樹上採餌グループの鳥類は、繁殖期・越冬期とも竹林を忌避した結果、竹林での出現種数を減らしたと考えられる。鳥類全体では、繁殖期・越冬期とも、高木樹種数が多い場所で出現種数が増えるという関係が認められ、特に越冬期には、竹林化した林で出現種数が少なくなるという傾向も見受けられた。竹林化は高木樹種数の減少をもたらすため、鳥類は全体として、直接的あるいは間接的に竹林化の負の影響を受けていると考えられる。竹林化は植物だけでなく、昆虫類にも影響を与えることが報告されている (江崎ほか 2010; 宮崎ほか 2009)。竹林内での餌資源の減少は、多方面で鳥類に影響を及ぼしている可能性がある。

繁殖期・越冬期の鳥類全体の種数と高木樹種数との関係は、竹林化と鳥類の関係について考える上で重要であるのみならず、高木の樹種数という林分の属性と鳥類の結びつきを知る上でも注目される。林を構成する樹種の数、鳥類の種数と関わっている (日野 2002)。たとえば、Holmes et al. (1979) は、北米の森林で昆虫食鳥類の採餌行動を調査し、植物種の構成は餌の種類や量、採餌を行う部位などをつうじて森林に生息する鳥類の種構成に影響を及ぼす重要な要素であると指摘し、同じギルドに属し採餌方法が類似した複数の鳥類種が、樹種などの資源を分割利用することによって、共存を可能にするであろうと指摘している。また、Hino et al. (2002) は北海道の落葉広葉樹林で調査を行い、樹上でイモムシ類を採る方法が異なるコガラ *Poecile montanus*、ヒガラ、シジュウカラの 3 種では、採餌に利用する樹種への選好に違いがあり、これらのカラ類の共存には樹種構成が重要であるとしている。

繁殖期の鳥類全体、樹上採餌および樹洞営巣のグループについては、大面積の樹林地で種数が多くなる傾向が示唆された (鳥類全体の種数についてのモデルでは、得られた 2 つのうち 1 つ)。調査を行ったのがおよそ 2ha から 60ha という比較的小面積の樹林地であったため、このデータセットでは、鳥類種数と樹林地面積の関係が検出されやすかったかもしれない。特に 10ha 以下の樹林地では出現種数が低下していた。第 3 章で既に記したように、京阪奈丘陵の様々な樹林地内に置いた 51 ヶ所のプロットで行った調査では (樹林地面積は 10.1–1571.1ha)、繁殖期の樹上採餌グループの種数は、樹林地面積の影響を受けているとは考えられなかったものの、半径 200m のバッファという狭い範囲 (面積は 12.56ha) での樹林地面積比率から影響を受けていた。繁殖期の樹上採餌グループ

には樹洞営巣グループと共通した種が多いため、生息環境の変化に対して似た反応を示しやすいであろう。地上営巣グループでは、出現は4種54羽と限られた上、ウグイスが計39羽（出現は20ヶ所）、ホオジロが11羽（同7ヶ所）とその個体数の大半を占めた。このため、場所ごとの地上営巣グループの種数にはウグイスとホオジロの出現の有無が強く作用する。また、特にホオジロは、第2章でみたように林縁に多く出現するため（表2-5のモデル Eabr）、コア部分が限られる小面積の樹林地でも生息しやすいかもしれない。したがって、このデータセットでは、樹林地面積が地上営巣グループ全体での種数に及ぼす影響は明瞭には検出できていない可能性がある。

竹林利用度が繁殖期・越冬期とも0.5となったヒヨドリは、畑地や果樹園に飛来して野菜やミカンなどを食べることが知られ（中村・中村 1995a; 樋口ほか 1997; 越川・館野 2005）、繁殖期でも比較的広い約1.4haの行動圏（羽田・小林 1967）が報告されている。ヒヨドリが繁殖期・越冬期とも、林縁総延長の大きな場所に多く出現する傾向があることは、第2章で示した（表2-5のモデル Habr および Hawn）。特に面積の小さな竹林で出現した個体では、他の生息環境を行動圏に組み込んで生活しているのかもしれない。ヒヨドリでは、同じように竹林利用度が0.5となったメジロとともに、京阪奈丘陵および南山城のいずれでも、樹林地に設置した調査プロットのほぼ全てで出現したことを第3章で述べた。これら2種は、様々な樹林地に生息できる、ジェネラリスト的な性質を獲得している可能性がある。また、キビタキ *Ficedula narcissina* も、落葉広葉樹林と同程度で竹林に出現した。近年キビタキの竹林での生息が知られるようになっており、熊本市近辺で観察を行った井上（2014）は、キビタキがモウソウチクの稈の裂け目に営巣することを報告するとともに、本種が竹林の林縁や外部で餌を入手している可能性を指摘している。林縁や林の外部で採餌する鳥類は、小さな竹林や竹林の林縁部分には生息できるかもしれないが、竹林化した樹林地が大面積になると、内部での生息は困難になりそうである。他方で、樹上で採餌するコゲラとヤマガラでは、竹林利用度は小さな値となった。コゲラは主に樹木をよじ登って餌を探すため（中村・中村 1995a）、タケ類の平滑な稈は採餌に利用するのが困難であると考えられる。ヤマガラは樹木の種子を好んで食べるため（中村・中村 1995a）、竹林化によって樹種数が乏しくなると、餌の入手が難しくなるであろう。

竹林は今後も拡大し続け、安定的に存在すると予測される（鳥居・井鷲 1997）。継続的な竹林化は、特に樹上採餌グループの種数に負の影響を及ぼしていくであろう。また、竹林化は、樹種数を減らすことで、間接的に樹林地性鳥類の生息種数を減らすと考えられる。モウソウチクは18世紀に中国から日本国内へ移入されたが、各地で急速に拡大するようになったのは20世紀後半以降である（鳥居 2003）。生活者が資源として管理・利用することで生育場所が長期間にわたって制限されてきたモウソウチクが、近年の社会情勢の変化に伴う管理の縮小・停止によって生育場所を広げ、在来種が形成する樹林地に生息する鳥類に負の影響を及ぼすという構図は、管理の縮小・停止を至近要因とした外来種の問題の顕在化ととらえられる。また、竹林拡大は、林分の樹種数や内部構造の変化を通じて鳥類の生息に不適な空間を広げる、二次的自然の多様性低下の問題とも認識できる。鳥類の生息のためには、モウソウチクの密度を下げ、群落を小さくする管理が必要である。

## 第5章 総合考察

### 第1節 二次的自然と鳥類の関係

#### 1. 二次的自然の植生要素と鳥類の関係

##### (1) 樹木被覆の量と鳥類の関係

第2章から第4章にかけてみてきた内容を踏まえて、ここで、二次的自然の植生要素と鳥類群集の関わりについて、その機構を考察し、人間活動の影響という視点から整理しておく必要がある。

樹林地パッチの面積が大きくなるにつれて、生息する鳥類の種数が多くなるという種数-面積関係は、国内でも繰り返し報告されてきた(例えば、樋口ほか 1982; 平野ほか 1989; Ichinose and Kato 1998)。樹林地の種数-面積関係についての多くの研究では、大きな樹林地パッチには長い調査ルートを置くなどしてパッチの面積に比例した調査努力量を投入した上で、パッチ単位の出現種数について補正を行わずに解析を行ってきたため、見かけ上の種数-面積関係が生まれたのではないかと、という批判はあるものの (passive sampling effect, Connor and McCoy 1979)、大きな樹林地には、行動圏の広い種でも生息できること、多様な生息環境が内部に含まれることなどが、この関係が生じる要因として説明される(例えば、由井 1988)。さらに、小さな樹林地では巣内捕食や托卵のリスクが増加するため、種によっては大きな樹林地を選好して繁殖するようになった可能性がある (Askins 2002)。京阪奈丘陵では、面積の大きな樹林地パッチほど多くの種が出現したのは地上営巣グループであった(プロットあたりの種数, 第3章)。また、同じ京阪奈丘陵で2-60haの面積の樹林地パッチでの調査では、より大きな樹林地に多くの種が生息する傾向を示したのは、樹林地性鳥類全体と樹上採餌グループ、および樹洞営巣グループであった(プロットあたりの種数, 第4章)。調査努力量のバイアスを含まないようにした解析で得られたこれらの結果は、部分的ではあるものの、鳥類と樹林地パッチの間の種数-面積関係を示している。長期間にわたって人為的管理にさらされてきた樹林地と樹林地性の鳥類群集の関係を考えると、伐採によって比較的小面積に断片化していた樹林地の中でも大きなものを選択した集団がより高い生存率や繁殖成功率を実現し、このような面積の大きな樹林地への選好が広がったととらえることができる。そこでは、大きな樹林地で得られる、上述した利益が鳥類に作用してきたであろう。

樹林地や農地、集落などからなるランドスケープ(里地里山)を半径100mのプロット単位の植生(詳細スケール)でとらえると、樹林地性鳥類の種数は樹木植生が豊かな場所で多くなった(第2章)。半径200mという、より広いスケールでみたときには、場所ごとの樹木被覆の量と関わっていたのは、樹林地性鳥類の中でも樹上採餌グループの種数であった(第3章)。樹上採餌グループでは、採餌を行う場所である樹木の被覆量の水平方向の大きさが樹林地性鳥類の他のグループよりも重要なかもしれないし、その多くの種が林内側の生息環境を好んでいる可能性もある。

##### (2) 樹林地の構造と鳥類の関係

管理されなくなった林分は、高木林に生長し、各階層の被度が高い構造を呈するようになる。このような高木林では、生息できる樹林地性鳥類の種数が増えると予想されるが(例えば、日野 2004)、これが合致したのは、南山城の繁殖期の鳥類(樹林地性鳥類の全体の種数など, 第3章)のみであった。こういった二次林と鳥類の関わりのある方を考える上で参考になるのが、長期間にわ

たって人為的管理の影響にさらされてきた二次的自然と鳥類の関係について、多くの研究がなされている温帯ヨーロッパである。ヨーロッパでは、高木林よりも、伐採後数年が経過した低木林に生息する鳥類が多いとする研究もあるものの、逆に林齢が大きな高木林において鳥類が多いとする研究もある。Fuller and Henderson (1992) は、植生管理 (coppice management) が継続しているイギリス南東部の二次林で、伐採直後の場所から伐採後 30 年以上経過した場所まで含めて調査を行い、伐採後 3-8 年が経過した林分で繁殖期の鳥類の種数が最も多くなると報告している。Fuller and Moreton (1987) も、同様の管理が行われているイギリス南部の二次林での調査から、生息する鳥類種数が、特に林冠が閉じてから減少することを見出した。同じイギリスでも、北部 (スコットランド) の放置された二次林で調査を行った Summers (2007) は、多くの鳥類種が高木林を選好することを明らかにしている。Mentil et al. (2018) は、植生管理がなされているイタリア中部の二次林では、林齢が高い林分ほど繁殖期の鳥類種数が多くなることを見出し、Gil-Tena et al. (2007) は、スペイン東部での調査から、生長段階が高い林で繁殖期に鳥類種数が多いことを示している。Fuller et al. (2007) は、このような地域間の違いが生まれた背景について、人間の植生管理の歴史が地域の鳥類と生息環境の関係を変化させることを指摘している。特に数千年間にわたって、強度の管理にさらされてきたイギリスの樹林地では、人間の管理する生息環境に適応できなかった種が地域絶滅を遂げ、適応した種が若い林に多く棲むようになったと結論づけている。この考え方に基けば、強度の管理を経験してきた地域に残る鳥類には若い林を利用する種が多くなり、そうでない地域の鳥類の中には、林齢が大きな林を好む種が温存されるであろう。そうすると、鳥類の生息種数と結びつく植生構造が前者と後者で異なる可能性がある。特に繁殖期の南山城での樹林地性鳥類の植生構造への反応は、後者に近いのかもしれない。繁殖期と越冬期でみられた違いについては後で再度考察する。

竹林化は、モウソウチクという過去に移入された単一樹種による寡占が、管理の縮小・停止を背景にして他の生物に影響を及ぼしているという意味では、二次的自然の植生の中でも特殊な要素である。しかしながら、竹林と落葉広葉樹二次林、混交林で収集したデータセットでは、竹林化そのものが鳥類に負の影響を及ぼしている点だけではなく、林の高木樹種数と内部の階層構造が鳥類の生息種数と関わっていたことにも注目する必要がある (第 4 章)。竹林という単純な構造の林分を含めて調査を行ったことで、他の二次林を調べている中では明確には見出せない、鳥類と結びつく植生要素が認められたともとらえられる。竹林内のプロットに常在的に出現したヒヨドリやメジロは、このような林の内部構造の影響を受けにくいジェネラリストかもしれない。これら 2 種は、他の樹林地でのセンサスでも、ほとんどのプロットに出現した。管理停止による竹林の拡大は、京阪奈良では 20 世紀後半に急速に進んでおり (例えば、鳥居・井鷲 1997)、多くの鳥類は竹林に適応できていないのかもしれない。

### (3) 植生・土地利用の不均質性と鳥類の関係

人為的な管理は、ランドスケープのパッチーモザイク構造やエッジ構造などの不均質性の産生にも密接に関わる。農地と樹林地は、近年では、分離しながらそれぞれ均質化しつつあると考えられる (井手 1995; 宇田川 2000)。一般に、不均質なランドスケープ構造は、農地性の鳥類の生息にとって好都合であるとされる (例えば、Krebs et al. 1999; 藤岡・吉田 2002)。多様な生息環境が含まれる場所は、採餌や休息などに利用できる様々な資源を鳥類に提供し、また、種ごとの異なる要求に

応えることができる（例えば、Benton et al. 2003; Vickery and Arlettaz 2013）. スケールや生息環境の分類方法に違いはあるものの、数多くの既往研究が、植生・土地利用が不均質な場所ほど農地性あるいは草地性の鳥類の種数が多くなると報告している. 再び温帯ヨーロッパでの事例をみると、イタリアの農地で調査を行った Morelli (2013) は、生息環境が不均質な場所ほど繁殖期に鳥類の種数が多くなることを見出しているし、ドイツ南部の農地で調査を行った Redlich et al. (2018) も、不均質な生息環境で繁殖期に鳥類の種数が多くなったことを示している. ポルトガル南部の農地で鳥類を調べた Santana et al. (2017) も、生息環境の不均質性と繁殖期の農地性鳥類の種数の間に正の結びつきを見出している. Pickett and Siriwardena (2011) は、イギリス全域の農地で得られた繁殖期のデータから、土地利用が不均質な場所では、解析対象とした農地性鳥類の大多数で個体数が多くなったことを示している. 同様の報告は中国でもなされており、中南部の成都平原の農地で調査を行った Liao et al. (2020) は、生息環境が多様な場所で越冬期の鳥類種数が多くなったことを報告している. 国内では、Natuhara and Imai (1996) と Amano et al. (2008) が、不均質な土地利用・植生の地域・場所で鳥類全体の種数や草地性鳥類の種数が多くなることを報告している. 京阪奈丘陵の樹林地や農地などが混在するランドスケープを詳細スケールでみると(第 2 章)、農地性鳥類を多く含む非樹林地性鳥類の出現種数についての回帰モデルで説明変数となったのは、樹木植生面積比率であったものの(繁殖期・越冬期とも、1 次式モデルでの係数は負)、植生のモザイク構造の指標と非樹林地性鳥類の出現種数の間には、繁殖期・越冬期のいずれでも正の相関が認められた(モザイク構造の指標の算出方法や植生判読の解像度・スケールは、より高い予測精度を持つモデルの構築のためには改善の余地があるかもしれない). また、越冬期の鳥類全体の出現種数は林縁総延長の大きさや中程度の樹木植生面積比率と関わっており、この意味でも植生の不均質性は鳥類の種数と結びついていると言える. 加えて、樹木植生や水田、高茎草地の面積比率、林縁総延長の場所間の違いは、出現種構成の違いをもたらす、全体としてみれば、地域の鳥類相を多くしていると考えられる.

## 2. 季節・地域による違い

一連のセンサス調査で得られた結果の中で、鳥類全体の種数や各グループの種数が結びついた植生の要素や、その植生要素に応じた変化のパターンが、季節あるいは地域の間で異なるケースが多く見受けられたことは、特筆しておくべき点である. 例えば、京阪奈丘陵の樹林地や農地などが混在するランドスケープの中では、樹林地性鳥類と非樹林地性鳥類を合わせた鳥類全体の種数と植生配置との関係は、繁殖期と越冬期の間で同じではなかった(第 2 章). また、京阪奈丘陵と南山城の樹林地性鳥類の種数(全体および各グループ)と植生要素との関係は、多くの場合、それぞれの地域において繁殖期と越冬期の間で違い(第 3 章)、京阪奈丘陵と南山城の 2 地域間でも異なった(第 3 章).

これらの違いのうち、まず季節による変化には、夏鳥・冬鳥の入れ替わりが関わり、留鳥の生息環境への選好も繁殖期と越冬期で異なる可能性がある. その中で、越冬期では、中程度あるいは強度の管理に、鳥類全体あるいは各グループの種数に関わるが多かった点は重要である. 京阪奈丘陵と南山城では、繁殖期と比べ、越冬期にはより攪乱を受けた生息環境が鳥類に正の影響を及ぼしやすいと考えられる. 高緯度あるいは高標高の地域で繁殖して京阪奈丘陵や南山城で越冬する鳥類には、中程度あるいは強度の攪乱を受けた生息環境を好む種が多く含まれる可能性がある(Katayama et al. 2014 も参照). これらの冬鳥には、林縁に近い場所で多かったシロハラや、林縁総延長が大きな場所で多かったカシラダカ、モザイク構造が発達した場所に多く出現したツグミなどが該当する. このような季節による違いは、高緯度あるいは

は高標高の地域では植生と鳥類の関係が、京阪奈丘陵や南山城とは異なっている可能性を示唆する。

次に、地域による違いについて考える。鳥類と生息環境との結びつきは必ずしも固定的ではなく、地域あるいは年代（経年的な時代）によって変化する場合がある（Fuller 2013）。イギリスでは、樹林地性鳥類と生息環境の関係が長期間にわたる人為的管理によって変わったとされることを、既に述べた。個々の鳥類種が利用する生息環境は、地域的に変化する場合もある（Klopfer and Ganzhorn 1985）。国内で知られる事例についてみると、例えば、ヒヨドリやスズメでは、一部の個体群は急速に都市化を遂げた東京都内などに生息しているが（いわゆる都市鳥）、他方で大部分の個体群は従来どおりに農村地帯で生活している（唐沢 1983）。都市部への進出は、キジバトやコゲラでも知られているし（樋口ほか 1997）、ハクセキレイ *Motacilla alba* やイソヒヨドリ *Monticola solitarius* では、海岸部から都市を含む内陸部へと、近年分布域が拡大しつつある（中村・中村 1995a）。群集を構成する鳥類種の生息環境への選好が地域間あるいは年代間で違えば、その違いの累積的作用、あるいは種間関係の変化によって、鳥類群集と生息環境の関係も変わる可能性がある。実際、地域に棲む鳥類の種数と生息環境の関係のあり方は、多元的であるかもしれない（日野 2001 も参照）。

第2章でみた、樹林地性鳥類と樹木植生の間の正の関係、非樹林地性鳥類と樹木植生の間の負の関係は、変わり得ないであろう。しかしながら、各鳥類種や種群の生息環境への選好が、類似した構造を持つ微環境間で、あるいは連続的に変化する環境傾度の中のある範囲や位相に対してなされる場合には、このような地域・年代間の違いが起りやすいかもしれない。

## 第2節 結論

### 1. 管理の程度と鳥類の関係

第2章から第4章でみてきたセンサス調査によって明らかになった、場所ごとの管理の程度と鳥類の種数との関係について、整理して表5-1に示す。ここでは、得られた回帰モデルの説明変数となった植生変数に着目して、各章で扱った一連の調査プロットで得られた植生変数の範囲内での、管理に対する鳥類の出現種数の変化タイプ（A, B, C, D のいずれかに該当するもの）を表している。まず、強度の植生管理で鳥類種数（全体あるいは特定のグループの種数）が増加する状況としては（第1章に示した変化タイプA, 図1-2-A参照）、京阪奈丘陵の様々な土地利用・植生が混在するランドスケープ（里地里山）の中では、樹木植生の面積比率が低い場所（農地・草地などの面積比率が高い場所）で繁殖期・越冬期とも農地性鳥類を主体とした非樹林地性鳥類が多くなったこと（第2章）、京阪奈丘陵の樹林地では、林分の全葉層被度が小さい場所で越冬期の樹上採餌グループの種数が多くなったこと（第3章）が挙げられる。京阪奈丘陵のアカマツ林は、調査を行った林分の中では遷移初期相寄りであると考えられるから、アカマツ林のプロットで種数が多くなった枝上営巣グループの種も（第3章）、強度の管理条件下で増加するととらえられる。また、京阪奈丘陵で竹林化した場所ほど、越冬期の樹林地性鳥類全体、および繁殖期・越冬期の樹上採餌グループの種数が少なくなったことは（第4章）、他のタイプの林とは尺度が異なるものの、モウソウチクに対する管理の縮小・停止が鳥類に負の作用をもたらしている状況であり、管理が強まることで種数が増加するパターンを示している。

弱度の管理で鳥類種数が増加する状況としては（変化タイプB, 図1-2-B参照）、京阪奈丘陵の

**表 5-1. センサス調査で明らかになった管理の程度と鳥類の種数との関係.**

各章で得られた回帰モデル内の説明変数となった植生変数に着目して示した. 変化タイプの A は強度の管理で鳥類種数が多くなり, B は弱度の管理で種数が増えるケースである. C は中程度の管理で種数が少なくなり, D は中程度の管理で種数が増えるものである. 管理の程度との関連性が明瞭ではない植生変数は除いた (高木樹種数, 群葉高多様度, 草本層被度). モデル内で有意でない植生変数 ( $p>0.05$ ) も除いた. ただし, 同じ植生変数の 1 乗項と 2 乗項からなる 2 次式モデルでは, 個別の回帰係数が有意ではなくても, モデル自体が有意であれば記載した.

5-1-A) 地域のランドスケープ内での二次的自然の水平配置と鳥類の関係 (第 2 章)

| 地域    | 時期  | 鳥類グループ | 変化タイプ | 植生変数     | モデル名                 |
|-------|-----|--------|-------|----------|----------------------|
| 京阪奈丘陵 | 繁殖期 | 全体     | B     | 樹木植生面積比率 | 表2-4のBSRbr1          |
|       |     |        | C     | 植生パッチ種数  | 表2-4のBSRbr2          |
|       |     | 樹林地性   | B     | 樹木植生面積比率 | 表2-4のRFSbr1, 2       |
|       |     | 非樹林地性  | A     | 樹木植生面積比率 | 表2-4のRNFbr1, 2       |
|       | 越冬期 | 全体     | B     | 樹木植生面積比率 | 表2-4のBSRwn1          |
|       |     |        | D     | 林縁総延長    | 表2-4のBSRwn1          |
|       |     |        | D     | 樹木植生面積比率 | 表2-4のBSRwn2          |
|       |     | 樹林地性   | B     | 樹木植生面積比率 | 表2-4のRFSwn1, 2, 3, 4 |
|       |     | 非樹林地性  | A     | 樹木植生面積比率 | 表2-4のRNFwn1, 2       |

5-1-B) 二次林の植生構造と鳥類の関係 (第 3 章)

| 地域    | 時期  | 鳥類グループ | 変化タイプ | 植生変数         | モデル名                 |
|-------|-----|--------|-------|--------------|----------------------|
| 京阪奈丘陵 | 繁殖期 | 樹上採餌   | B     | バッファ内樹林地比率   | 表3-4-AのBSRbrCnFr     |
|       |     | 枝上営巣   | A     | アカマツ林(ダミー変数) | 表3-4-AのBSRCnNs       |
|       |     | 地上営巣   | B     | 樹林地面積(対数)    | 表3-4-AのBSRGrNs       |
|       | 越冬期 | 樹上採餌   | A     | 全葉層被度        | 表3-4-AのBSRwnCnFr1, 2 |
|       |     | 樹林地性全体 | B     | 合計胸高断面積      | 表3-4-BのBSRbr1, 2     |
| 南山城   | 繁殖期 | 樹上採餌   | B     | 合計胸高断面積      | 表3-4-BのBSRbrCnFr1    |
|       |     |        | B     | 樹林高          | 表3-4-BのBSRbrCnFr2, 3 |
|       |     | 地上採餌   | B     | 全葉層被度        | 表3-4-BのBSRbrGrFr1, 2 |
|       |     | 樹洞営巣   | B     | 樹林高          | 表3-4-BのBSRHINs1, 2   |
|       |     |        | B     | 合計胸高断面積      | 表3-4-BのBSRHINs3      |
|       | 越冬期 | 枝上営巣   | B     | 合計胸高断面積      | 表3-4-BのBSRCnNs1, 2   |
|       |     | 樹林地性全体 | D     | 樹林高          | 表3-4-BのBSRwn         |
|       |     | 樹上採餌   | B     | 樹林高          | 表3-4-BのBSRwnCnFr     |
|       |     | 地上採餌   | D     | 樹林高          | 表3-4-BのBSRwnGrFr     |

5-1-C) 二次林の竹林化と鳥類の関係 (第 4 章)

| 地域    | 時期  | 鳥類グループ | 変化タイプ | 植生変数      | モデル名           |
|-------|-----|--------|-------|-----------|----------------|
| 京阪奈丘陵 | 繁殖期 | 樹林地性全体 | B     | 樹林地面積(対数) | 表4-6のBSRbr2    |
|       |     | 樹上採餌   | A     | タケ類断面積比率  | 表4-6のBSRbrCnFr |
|       |     |        | B     | 樹林地面積(対数) | 表4-6のBSRbrCnFr |
|       |     | 樹洞営巣   | B     | 樹林地面積(対数) | 表4-6のBSRHINs   |
|       | 越冬期 | 樹林地性全体 | A     | タケ類断面積比率  | 表4-6のBSRwn1    |
|       |     | 樹上採餌   | A     | タケ類断面積比率  | 表4-6のBSRwnCnFr |

様々な土地利用・植生が混在するランドスケープでは、樹木植生の面積比率が高い場所で、繁殖期・越冬期とも樹林地性鳥類が多くなり、繁殖期の鳥類全体の種数も多くなったこと（第2章）、京阪奈丘陵の樹林地では、大きな面積の樹林地パッチほど地上営巣グループの種数が多くなったこと（第3章）、特に2-60haの面積の樹林地パッチでは、大きな樹林地で繁殖期の樹林地性鳥類全体の種数と樹上採餌グループ、および樹洞営巣グループの種数が多くなったこと（第4章）などが挙げられる。また、南山城の樹林地では、樹林高や合計胸高断面積の大きな高木林で、繁殖期の樹林地性鳥類全体の種数、樹上採餌や樹洞営巣、枝上営巣の各グループの種数、越冬期の樹上採餌グループの種数が多くなったこと、全葉層被度が高い場所で繁殖期の地上採餌グループの種数が多くなったこと（第3章）などがこのタイプに該当する。

中程度の管理で鳥類の種数が減少したのは（変化タイプC、図1-2-C参照）、京阪奈丘陵の植生パッチ種数の少ない場所で繁殖期の鳥類全体の種数が多くなったケースである（第2章。ここでは、上述したように、樹林地面積比率が高い場所で種数が増えるタイプBととらえられるモデルも得られた）。逆に、中程度の管理が鳥類に好都合になっている状況としては（変化タイプD、図1-2-D参照）、南山城の中程度の樹林高の林分で越冬期の樹林地性鳥類全体の種数や地上採餌グループの種数が多くなったこと（第3章）、京阪奈丘陵の様々な土地利用・植生が混在するランドスケープの中では、林縁総延長の大きな場所や中程度の樹木植生の面積比率の場所で、越冬期の鳥類全体の種数が多くなったこと（第2章。後者のケースでは、林縁総延長と樹木植生面積比率の両方を説明変数としたモデルが得られ、変化タイプはBであるともとらえられる）が指摘される。Dのケースでは、中程度攪乱説が支持できると考えられる。

これらの反応のあり方から、植生・土地利用のパッチサイズや不均質性、樹林地の配置や林分の構造といった管理程度に関わる指標を利用して調べた範囲内において、弱度から強度までのどの位相の管理であっても、鳥類全体の種数を豊かにするように単純に作用するとは考えられない。植生管理に対する鳥類の反応は多様であり、管理の縮小・停止は必ずしも鳥類に負の影響を及ぼすとは限らない。

## 2. 人間活動によって変化する二次的自然の配置・構造と鳥類の群集・分布の関係

センサス調査で得られた知見に基づき、植生管理の縮小・停止による二次的自然の変化が鳥類に及ぼす影響について、次のような予測ができる。まず、京阪奈丘陵のランドスケープを広くとらえると、植生管理が縮小・停止していけば、最も典型的には、場所ごとの樹木被覆量が増大し、樹林地性鳥類の種数の増加と非樹林地性鳥類の種数の減少が起こるのであろう。また、谷戸田などの山間部や傾斜地の農地が放置され、樹林地と農地の分離が進行していくと、樹木植生の比率が中程度の場所や林縁延長が大きな場所が少なくなり、特に越冬期の鳥類が全体的に減少すると考えられる。場所間で異なる樹木植生や水田、高茎草地の面積比率、林縁総延長などの要素は、鳥類の種構成の違いをもたらす。管理の縮小・停止によって、地域の樹林地が拡大する場合、あるいは地域の土地利用が放置された樹林地と集約的な農地へと二極的に単純化する場合、場所間の生息環境の違いは小さくなり、地域に生息する鳥類全体でみても種数はやはり減少しそうである。

京阪奈丘陵の樹林地については、管理の縮小・停止によって樹林地パッチの面積が拡大すれば、地上営巣グループを含む樹林地性鳥類の場所あたり（プロットあたり）の種数が増加するであろう。林分のタイプや内部構造に関しては、管理の縮小・停止はアカマツ林の衰退や植物体被度の増加を

もたらし、繁殖期の枝上営巣グループの種数や、越冬期の樹上採餌グループの種数の減少につながる可能性がある。さらに、特に既存のモウソウチク林（ソース）近辺の生育適地では、竹林が拡大することで、特に樹上採餌グループの種数が減少するであろう。他方の南山城の樹林地では、管理が縮小・停止するにつれて、高木林の生長や植物体被度の増大がもたらされ、繁殖期の鳥類種数は多くなるであろうが、越冬期の鳥類種数は、ピークアウトを経験した後で、樹上採餌グループを除いて全体的に減少に転じると考えられる（なお、第1章で述べたように、土地利用や植生を転換する管理行為と、樹林地の内部構造を変える管理行為とは、関連しつつも、その程度が同調するとは限らない）。

二次的自然の配置・構造が鳥類に及ぼす影響について検証してきた中で、得られた重要な知見として、3つを指摘しておく必要がある。まず、鳥類と植生の関わり方は、地域や季節によって異なり、ギルドグループ間でも違う可能性がある点である。鳥類の保全を考慮した特定の管理方針が様々な条件下で有効であるとは限らない。次に、例えば「生物多様性国家戦略」が記述したような、管理の縮小・停止が生物多様性を低下させるという考え方（「第2の危機」）と、本研究で得られた結果との間には齟齬が認められる点である。管理の縮小・停止が生物多様性に及ぼす負の影響を否定するものではないが、管理と生物の関係の多様性・多面性に注意する必要がある（日野 2001 も参照）。攪乱の歴史や地理的要素、地域の生物群集などの異なる様々な条件下で、管理と生物（各分類群やギルドグループ）の関係のパターンが違う可能性を認識し、今後も知見を集積していくことが必要である。最後に、種子散布や花粉媒介、餌動物の個体数抑制などを通じて、様々な生態系サービスの提供に関わる鳥類が（例えば、風間 2015）、伝統的な管理によっても、その種数を貧しくするケースがあると考えられる点である。例えば南山城では、強度の植生管理がなされ高木林が縮小していた年代には、樹林地性鳥類のサービスを低下させた可能性がある。

### 3. 生息する鳥類種数を多くする土地利用・植生の管理

一連のセンサス調査で得られた知見は、鳥類を保全する土地利用や植生管理の方法を考える上で基礎資料となる（一ノ瀬・加藤 1993 も参照）。これらは、地域の緑地環境政策や農林業、あるいは市民グループによる活動などでの保全計画策定に活用できるであろう。

京阪奈丘陵の樹林地や農地、集落などからなるランドスケープの中では、まず場所ごとに樹林地性あるいは非樹林地性の鳥類の種数をそれぞれ多くするために、樹林地が優占する区域、あるいは農地・草地などの開放的な生息環境が優占する区域を維持する必要がある。樹林地では、種数-面積関係を考慮して、少なくとも 10ha を上回る面積のパッチを確保すべきであり、中でも大面積の樹林地を好むと考えられる地上営巣グループの種数を豊かにするためには、さらに大きな森林を確保することが望まれる。特に越冬期の鳥類全体の種数を豊かにするには、谷戸田などの林縁の延長が大きな場所を維持する必要がある。また、場所ごとに管理が違い、樹林地や水田、草地などの優占度が域内で異なり、林縁延長が大きな場所も維持されれば、地域全体でみた鳥類の種数も豊かになるであろう。核となる大面積の樹林地を設定し、その周辺部分で他の植生が混在して林縁延長が大きくなり、さらに外側にまとまった農地・草地が形成される配置であれば、上述した土地利用・植生管理は実現しやすい。京阪奈丘陵の樹林地では、アカマツ林の維持は枝上営巣グループの種数に正の効果をもたらすであろうとあり、このような途中相の林の維持が望ましい。林の内部構造については、越冬期の樹上採餌グループの種数には全葉層被度が低い場所が好都合でありながら、同じく

越冬期の地上採餌グループの種数にとっては草本層被度が高い場所が適している可能性があり、被度が低い林分と高い林分を形成する保全策が望まれる。樹林地性鳥類にとっては、特に竹林に対する管理が重要であり、二次林の竹林化の防止と、既に竹林化した林分の樹種転換を図る必要がある。このような保全管理は、伝統的な管理のあり方と比べると、特に、大きな樹林地を確保しようとする点が異なる。

南山城の樹林地については、管理停止による、林の合計胸断面積や樹林高、全葉層被度の増大は、特に繁殖期の樹林地性鳥類の種数を全体的に豊かにする上で効果が期待できるであろう。他方で、樹林高が長期的に増大すると、越冬期の樹林地性鳥類全体の種数や地上採餌グループの種数がピークアウト後に低下すると考えられるため、管理によってより小さな樹林高の林も維持する必要がある。管理を停止する場所と管理を行う場所が地域内に併存できるように、計画的に保全することが求められる。植物体の被度の大きな高木林を維持する保全のあり方は、やはり伝統的な管理のあり方とは異なっているであろう。

## 引用文献

- Amano T, Kusumoto Y, Tokuoka Y, Yamada S, Kim EY, and Yamamoto S (2008) Spatial and temporal variations in the use of rice-paddy dominated landscapes by birds in Japan. *Biological Conservation* 141 (6): 1704-1716.
- 有岡利幸 (2004a) 「里山 I」. 法政大学出版局. 262pp.
- 有岡利幸 (2004b) 「里山 II」. 法政大学出版局. 265pp.
- Askins RA (2002) *Restoring North America's Birds: Lessons from Landscape Ecology* (Second Edition). Yale University. 352pp. (邦訳「鳥たちに明日はあるか 景観生態学に学ぶ自然保護」黒沢令子. 407pp. 文一総合出版)
- Askins RA, Philbrick MJ, and Sugeno DS (1987) Relationship between the regional abundance of forest and the composition of forest bird communities. *Biological Conservation* 39: 129-152.
- 東 淳樹・武内和彦 (1999) 谷津環境におけるカエル類の個体数密度と環境要因の関係. *ランドスケープ研究* 62(5): 573-576.
- 東 淳樹・武内和彦・常川篤史 (1998) 谷津環境におけるサシバの行動と生息条件. *環境情報科学論文集* 12: 239-244.
- 東 淳樹・時田賢一・武内和彦・常川篤史 (1999) 千葉県手賀沼流域におけるサシバの生息地の土地環境条件. *農村計画論文集* 1: 253-258.
- Benton TG, Vickery JA, and Wilson JD (2003) Farmland biodiversity: Is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology and Evolution* 18(4): 182-188.
- 別所 力・恒川篤史・武内和彦・神山麻子 (2001) 多摩丘陵鶴見川流域における GIS を用いた里山の植生変化. *GIS—理論と応用* 9(2): 83-90.
- 千葉徳爾 (1973) 「はげ山の文化」. 学生社. 233pp.
- Connell JH (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs: High diversity of trees and corals is maintained only in a nonequilibrium state. *Science* 199: 1302-1309.
- Connor EF and McCoy ED (1979) The Statistics and biology of the species-area relationship. *The American Naturalist* 113 (6): 791-833.
- Erdelen M (1984) Bird communities and vegetation structure: I. Correlations and comparisons of simple and diversity indices. *Oecologia* 61: 277-284.
- 江崎功二郎・八神早季・平松新一 (2010) 金沢市の放置竹林における地表性ゴミムシ類の出現種と季節変化. *石川県林業試験場研究報告* 42: 6-9.
- 江崎保男・田中哲夫 (編) (1998) 「水辺環境の保全 生物群集の視点から」. 朝倉書店. 219pp.
- Forman RTT and Godron M (1986) *Landscape Ecology*. John Wiley & Sons. 619pp.
- 藤岡正博・吉田保志子 (2002) 農業生態系における鳥類多様性の保全. 山岸 哲・樋口広芳 (編) 「これからの鳥類学」. 裳華房. 380-406.
- 深町加津枝 (2000) 農山村における土地利用とランドスケープの変化. *ランドスケープ研究* 64(2): 147-1501.
- 福井晶子・安田雅俊・神山和夫・金井 裕 (2005) 全国的な鳥類調査「鳥の生息環境モニタリング調

- 査」で明らかになった繁殖期の鳥類群集の種構成. *Strix* 23: 1-29.
- Fuller RJ (1992) Effects of coppice management on woodland breeding birds. In: *Ecology and Management of Coppice Woodlands*, ed by Buckley GP, 169-192. Capman & Hall. 336pp.
- Fuller RJ (2013) Birds and their changing habitat: thoughts on research and conservation strategies. In: *Birds and Habitat*, ed by Fuller RJ, 516-529. Cambridge University Press. 542pp.
- Fuller RJ, Gaston KJ, and Quine CP (2007) Living on the edge: British and Irish woodland birds in a European context. *Ibis* 149 (Suppl. 2): 53-63.
- Fuller RJ and Henderson ACB (1992) Distribution of breeding songbirds in Bradfield Woods, Suffolk, in relation to vegetation and coppice management. *Bird Study* 39: 73-88.
- Fuller RJ and Moreton BD (1987) Breeding bird populations of Kentish Sweet Chestnut (*Castanea sativa*) coppice in relation to age and structure of the coppice. *Journal of Applied Ecology* 24 (1): 13-27.
- Gil-Tena A, Sura S, and Brotons L (2007) Effects of forest composition and structure on bird species richness in a Mediterranean context: Implications for forest ecosystem management. *Forest Ecology and Management* 242: 470-476.
- Gill FB (2007) *Ornithology Third Edition*. W H Freeman and Company. 720pp. (邦訳「鳥類学」山階鳥類研究所訳. 743pp. 新樹社)
- Gu H and Subramanian SM (2012) Socio-ecological Production Landscapes: Relevance to the Green Economy Agenda. UNU-IAS Policy Report. United Nations University Institute of Advanced Studies. 68pp.
- 羽田健三・小林建夫 (1967) ヒヨドリの生活史に関する研究 1 繁殖生活. 山階鳥類学雑誌 5(1): 61-71.
- 原田綾乃・山岸宏光・澤田雅代 (2005) 小佐渡旧新穂村の棚田の変遷について. 新潟大学学術リポジトリ.
- 橋本啓史・村上健太郎・森本幸裕 (2005) 京都市内孤立林における樹林地鳥類の相対種数-面積関係と種組成の入れ子パターン. 景観生態学 10 (1): 25-35.
- 服部 保・赤松弘治・武田義明・小舘誓治・上甫木昭春・山崎 寛 (1995) 里山の現状と里山管理. 人と自然 6: 1-32.
- 服部 保・上甫木昭春・小舘誓治・熊懷恵美・藤井俊夫・武田義明 (1994) 三田市フラワータウン内孤立林の現状と保全について. 造園雑誌 57(5): 217-222.
- 樋口広芳・森岡弘之・山岸 哲 (編) (1996) 「日本動物大百科 3 鳥類 I」. 平凡社. 182pp.
- 樋口広芳・森岡弘之・山岸 哲 (編) (1997) 「日本動物大百科 4 鳥類 II」. 平凡社. 180pp.
- 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.
- Hino T (1985) Relationships between bird community and habitat structure in shelterbelts of Hokkaido, Japan. *Oecologia* 65: 442-448.
- Hino T, Unno A, and Nakano S (2002) Prey distribution and foraging preference for tits. *Ornithological Science* 1(1): 81-87.
- 日野輝明 (2001) 資源利用様式と群集の多様性 — 鳥類群集. 「群集生態学の現在」. 京都大学出版会. 125-146.

- 日野輝明 (2002) 森林性鳥類群集の多様性. 山岸 哲・樋口広芳 (編) 「これからの鳥類学」. 裳華房. 224-249.
- 平野敏明・石田博之・国友妙子 (1989) 冬期における森林面積と鳥の種数との関係. *Strix* 8: 173-178.
- 広木詔三 (編) (2002) 「里山の生態学」. 名古屋大学出版会. 333pp.
- Holmes RT, Bonney RE, and Pacala SW (1979) Guild structure of the Hubbard Brook bird community: a multivariate approach. *Ecology* 60(3): 512-520.
- 堀江玲子・遠藤孝一・野中 純・尾崎研一 (2007) 栃木県におけるオオタカ雄成鳥の行動圏の季節変化. 日本鳥学会誌 56(1): 22-32
- 堀江玲子・遠藤孝一・山浦悠一・尾崎研一 (2008) 栃木県におけるオオタカ雄成鳥の行動圏内の環境選択. 日本鳥学会誌 57(2): 108-121.
- 堀内美緒・深町加津枝・奥 敬一・森本幸裕 (2004) 滋賀県志賀町の2集落を事例とした1930年ごろの里山ランドスケープの空間構造と管理. *ランドスケープ研究* 67 (5): 673-678.
- Hutto RL, Pleschet S M, and Hendricks P (1986) A fixed-radius point count method for nonbreeding and breeding season use. *The Auk*, 103: 593-602.
- 市川健夫・斎藤功 (1985) 「再考 日本の森林文化」. 日本放送出版協会. 209pp.
- 一ノ瀬友博・加藤和弘 (1993) 都市及び農村地域における鳥類の分布と土地利用の関係について. *造園雑誌* 56(5): 349-354.
- 一ノ瀬友博・加藤和弘 (1996) 埼玉県所沢市の孤立樹林地における越冬期の鳥類分布と植生構造について. *ランドスケープ研究* 59(5): 73-76.
- 一ノ瀬友博・加藤和弘 (1999) 都市域の小規模樹林地と都市公園における越冬期の鳥類の分布に影響する要因. *ランドスケープ研究* 62(5): 577-580.
- 一ノ瀬友博・加藤和弘 (2003) 都市域の小規模樹林地と都市公園における越冬期の鳥類の分布に影響する要因. *ランドスケープ研究* 66(5): 613-634. .
- Ichinose T and Kato K (1998) Factors influencing bird distribution among isolated woodlots on a heterogeneous landscape in Saitama Pref., Japan. *Ekologia* 17 (3): 298-310.
- 井手 任 (1995) 生物相の保全と環境保全型農業. 農業環境技術研究所 (編) 「農林水産業と環境保全」 153-168. 養賢堂.
- Iida S and Nakashizuka T (1995) Forest fragmentation and its effect on species diversity in sub-urban coppice forests in Japan. *Forest Ecology and Management* 73: 197-210.
- 井上賢三郎 (2014) モウソウチク林で繁殖するキビタキ. *Strix* 30: 141-148.
- Isagi Y and Torii A (1998) Range expansion and its mechanisms in a naturalized bamboo species, *Phyllostachys pubescens*, in Japan. *Journal of Sustainable Forestry* 6: 127-141.
- 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. 東京大学農学部演習林報告(76): 267-278.
- 石田真也・高野瀬洋一郎・紙谷智彦 (2014) 新潟県越後平野の水田地帯に出現する水湿生植物: 土地利用タイプ間における種数と種組成の相違. *保全生態学研究* 19: 119-138.
- 石田弘明・服部 保・武田義明・小舘誓治 (2002) 兵庫県南東部における照葉樹林の樹林面積と種多様性, 組成の関係. 日本生態学会誌 48(1): 1-16.

- 石井 実・植田邦彦・重松敏則 (1993) 「里山の自然をまもる」. 築地書館. 171pp.
- 石井 実 (2001) 広義の里山の昆虫とその生息場所に関する一連の研究. 環動昆 12(4): 187-193.
- 岩佐匡展・深町加津枝・奥 敬一・福井 亘・堀内美緒・三好岩生 (2010) 大都市近郊に位置する京都府木津川市鹿背山地区における 1880 年代以降の里山景観の変遷. 農村計画論文集 28: 321-326.
- James FC and Shugart HH (1970) A quantitative method of habitat description. *Audubon Field Notes* 24: 727-735.
- 鎌田磨人・中越信和 (1990) 農村周辺の 1960 年代以降における二次植生の分布構造とその変遷. 日本生態学会誌 40(3): 137-150.
- 鎌田磨人・曾宮和夫 (1995) 東部四国山地における景観構造の空間的および時間的比較. 野生生物保護 1(2): 77-90.
- 紙谷智彦 (1987) 薪炭林としての伐採周期の違いがブナ・ミズナラ二次林の再生後の樹種構成におよぼす影響. 日本林学会誌 69(1): 29-32.
- 金井 裕・黒沢令子・植田睦之・成末雅恵・釜田美穂 (1996) 森林の類型と生息する鳥類の関係. *Strix* 14: 33-39.
- 金澤洋一・檀浦正子・福井美帆 (2010) 農山村地域における地域資源利用形態の変遷 兵庫県宍粟市一宮町中坪集落の事例. 森林応用研究 19 (2): 1-6.
- 金子是久・三村啓太・天野 誠・長谷川雅美 (2009) 千葉県白井市における管理形態の異なる草地の植物相. 景観生態学 14(2): 163-176.
- 環境庁自然保護局 (1999) 「第 5 回自然環境保全基礎調査 植生調査報告書 (全国版)」. 346pp.
- 唐沢孝一 (1983) 鳥の生息環境としての都市. 遺伝 37(8): 6-11.
- 笠置町教育委員会 (編) (1990) 「笠置町と笠置山～その歴史と文化～」. 笠置町教育委員会. 151pp.
- 片山長三 (編) (1963) 「交野町史」. 交野町. 1580pp.
- Katayama N, Amano T, Naoe S, Yamakita T, Komatsu I, Takagawa S, Sato N, Ueta M, Miyashita T (2014) Landscape Heterogeneity–Biodiversity Relationship: Effect of Range Size. *PLoS ONE* 9(3): e93359. (<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093359>)
- 風間健太郎 (2015) 鳥類がもたらす生態系サービス: 概説. 日本鳥学会誌 64(1): 3-23.
- 木村圭司・青木賢人・野村哲朗・中嶋 勝・佐野滋樹・鈴木康弘・半田暢彦 (2000) 里山における過去 50 年間の植生変化. GIS—理論と応用 8(2): 9-16.
- Klopfer PH and Ganzhorn JU (1985) Habitat selection: Behavioral aspects. In: *Habitat Selection in Birds*, ed by Cody ML, 435-453. Academic Press. 558pp.
- 越川重治・館野光輝 (2005) 冬季におけるヒヨドリの食性と採餌方法 —都市環境での分布拡大につながるその適応力—. *Urban Birds* 22: 18-30.
- Krebs JR, Wilson JD, Bradbury RB, and Siriwardena GM (1999) The second silent spring? *Nature* 400: 611-612.
- 黒田乃生 (2002) 白川村荻町の森林における利用と景観の変容に関する研究. ランドスケープ研究 65 (5): 659-664.
- Kurosawa R and Askins RA (1999) Differences in bird communities on the forest edge and in the forest interior: are there forest-interior specialists in Japan? *Journal of Yamashina Institute of Ornithology* 31:

63-79.

- Kurosawa R and Askins RA (2003) Effects of habitat fragmentation on birds in deciduous forests in Japan. *Conservation Biology* 17(3): 695-707.
- Liao J, Liao T, He X, Zhang T, Li D, Luo X, Wu Y, Ran J (2020) The effects of agricultural landscape composition and heterogeneity on bird diversity and community structure in the Chengdu Plain, China. *Global Ecology and Conservation*. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01191>
- MacArthur RH and MacArthur JW (1961) On bird species diversity. *Ecology* 42(3): 594-598.
- 前藤 薫・植原 寛 (1999) 温帯落葉樹林の皆伐後の二次遷移にともなう昆虫相の変化. 昆虫(ニューシリーズ) 2(1): 11-26.
- 松江正彦・百瀬 浩・植田睦之・藤原宣夫 (2006) オオタカ (*Accipiter gentilis*) の営巣密度に影響する環境要因. ランドスケープ研究 69(5): 513-518.
- 松本陽介 (2007) 谷戸の変化とチョウ類. 「昆虫と自然」 42(12): 5-9.
- Mentil L, Battisti C, and Carpaneto GM (2018) The older the richer: significant increase in breeding bird diversity along an age gradient of different coppiced woods. *Web Ecology* 18: 143-151.
- Millennium Ecosystem Assessment (2005) *Ecosystems & Human Well-being: Synthesis*. Island Press. 137pp. (邦訳「生態系サービスと人類の将来」横浜国立大学 21 世紀 COE 翻訳委員会. オーム社. 241pp.)
- 南山城村史編纂委員会 (編) (2005) 「南山城村史 本文編」南山城村. 959pp.
- 宮脇 昭・藤原一絵・鈴木邦雄・奥田重俊 (1978) 近畿圏の潜在植生. 横浜国立大学環境科学研究センター紀要 4(1): 113-148.
- 宮崎祐子・染川知之・和口美明 (2009) 奈良県の里山林におけるオサムシ科甲虫相調査. 奈良県森林技術センター研究報告 38: 65-68.
- 三宅 尚・川西基博・三宅三賀・石川慎吾 (2000) 高知市北山地域における竹林の分布拡大 I 過去 30 年間の竹林面積の変化. *Hikobia* 13: 241-252.
- 三好 文・夏原由博 (2003) 大阪府と滋賀県におけるカスミサンショウウオの生息地の連続性の評価. ランドスケープ研究 66(5): 617-620.
- 水本邦彦 (2003) 「草山の語る近世」. 山川出版社. 99pp.
- 百瀬 浩・植田睦之・藤原宣夫・内山拓也・石坂健彦・森崎耕一・松江正彦 (2005) サンバ (*Butastur indicus*) の営巣場所数に影響する環境要因. ランドスケープ研究 68(5): 555-558.
- Morelli F (2013) Quantifying effects of spatial heterogeneity of farmlands on bird species richness by means of similarity index pairwise. *Hindawi Publishing Corporation International Journal of Biodiversity*. DOI: 10.1155/2013/914837.
- 守山 弘 (1988) 「自然を守るとはどういうことか」. 農山漁村文化協会. 260pp.
- 守山 弘 (1997a) 「水田を守るとはどういうことか」. 農山漁村文化協会. 205pp.
- 守山 弘 (1997b) 「むらの自然をいかす」. 岩波書店. 128pp.
- 向井康夫 (2007) 稲作生態系におけるタガメの生活場所利用. 昆虫と自然. 42(12): 13-16.
- 永田尚志 (2007) 鳥類は環境変化の指標となるか. 山階鳥類研究所 (編) 「保全鳥類学」. 211-234.
- 中村登流・中村雅彦 (1995a) 「原色日本野鳥生態図鑑 <陸鳥編>」. 保育社 301pp.

- 中村登流・中村雅彦 (1995b) 「原色日本野鳥生態図鑑 <水鳥編>」. 保育社. 304pp.
- 中津 弘 (2018) 学術用語としての「里山」の利用増加. 地域自然史と保全 40(1): 47-52.
- 夏原由博 (2000) 都市近郊の環境傾度に沿ったチョウ群集の変化. ランドスケープ研究 63(5): 515-518.
- Natuhara Y and Imai C (1996) Spatial structure of avifauna along urban-rural gradients. *Ecological Research* 11(1): 1-9.
- 夏原由博・神原 恵 (2001) ニホンアカガエルの大阪府南部における生育適地と連結性の推定. ランドスケープ研究 64(5): 617-620.
- 棗田孝晴・大木智矢 (2014) 千葉県北東部の谷津田におけるトウキョウサンショウウオの産卵場の分布及びその周辺環境. 応用生態工学 16(2): 119-125.
- 日本鳥学会 (編) (2012) 「日本鳥類目録」. 日本鳥学会. 438pp.
- 沼田 真 (1994) 「自然保護という思想」. 岩波新書. 212pp.
- 小椋純一 (2012) 「森と草原の歴史」. 古今書院. 343pp.
- Okutomi K, Shinoda S, and Fukuda H (1996) Causal analysis of the invasion of broad-leaved forest by bamboo in Japan. *Journal of Vegetation Science* 7(5): 723-728.
- 大野朋子・加我宏之・下村泰彦・増田 昇 (2002) 竹林拡大と周辺土地利用との関連性に関する研究 大阪府岸和田市を事例として. 環境情報科学論文集 16: 369-374.
- 大澤啓志・勝野武彦 (2000) 多摩丘陵南部におけるシュレーゲルアオガエル生息の環境条件の把握と保全に関する考察. 63(5): 495-500.
- 大澤啓志・勝野武彦 (2001) 丘陵樹林地におけるアカガエル生息空間の林床環境. ランドスケープ研究 64(5): 611-616.
- Pickett SRA and Siriwardena GM (2011) The relationship between multi-scale habitat heterogeneity and farmland bird abundance. *Ecography* 34: 955-969.
- プリマック RB・小堀洋美 (1997) 「保全生物学のすすめ 生物多様性保全のためのニューサイエンス」. 文一総合出版. 399 pp.
- R Core Team (2017) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. (<https://www.R-project.org/>)
- Ralph CJ, Droege S, and Sauer JR (1995) Managing and monitoring birds using point counts: standards and applications. USDA Forest Service General Technical Report PSW-GTR-149: 161-169.
- Redlich S, Martin EA, Wende B, and Steffan-Dewenter I (2018) Landscape heterogeneity rather than crop diversity mediates bird diversity in agricultural landscapes. *PLoS ONE* 13(8): e0200438.
- Reid WV and Miller KR (1989) *Keeping Options Alive: The Scientific Basis for Conserving Biodiversity*. World Resources Institute. 128pp. (邦訳「生物の保護はなぜ必要か—バイオダイバシティ (生物の多様性) という考え方」藤倉良. ダイヤモンド社)
- 酒井徹朗・孫 暁萌 (2001) 国土利用からみた森林地域の変遷とその地形的特徴. 森林研究 73: 13-21.
- 佐久間大輔・伊東宏樹 (2011) 里山の商品生産と自然. 湯本貴和 (編) 「里と林の環境史」. 文一総合出版. 284pp.

- Santana J, Reino L, Stoate C, Moreira F, Ribeiro PF, Santos JL, Rotenberry JT, and Beja P (2017) Combined effects of landscape composition and heterogeneity on farmland avian diversity. *Ecology and Evolution* 7(4): 1212–1223.
- Sato N and Maruyama N (1996) Foraging site preference of Intermediate Egrets *Egretta intermedia* during the breeding season in the eastern part of the Kanto Plain, Japan. *Journal of the Yamashina Institute for Ornithology* 28 (1): 19-34.
- 澤田大介・加藤和弘・樋口広芳・百瀬 浩・藤原宣夫 (2004) 農村地域の谷津におけるゲンジボタル成虫の個体数と土地被覆との関係. *ランドスケープ研究* 67(5): 523-526.
- Schmithusen PJ (1960) *Allgemeine Vegetationsgeographie*. Walter de Gruyter & Co. 261pp. (邦訳「植生地理学」宮脇昭訳. 朝倉書店. 307pp.)
- 柴田昌三 (2003) モウソウチクと日本人. *日本緑化工学会誌* 28(3): 406-411.
- 島田正文・丸田頼一 (1988) 市街地近郊の二次林を主体とした公園緑地における昆虫類の生息に関する研究. *造園雑誌* 51(4): 219-227.
- 精華町史編纂委員会 (編) (1996) 「精華町史 本文篇」. 精華町. 870pp.
- 瀬嵐哲央・丸 真喜子・大森美紀・西井 武 (1989) 竹林群落の構造と遷移の特性. *金沢大学教育学部紀要* 38: 25-40.
- 瀬沼賢一 (1981) 佐渡島の植生分布と気候の関係. *佐渡博物館研究報告* 8: 61-71.
- 自然環境研究センター (2003) 「里地自然の保全方策策定調査報告書」. 283pp.
- 染矢 貴・鎌田唐人・中越信和・根平邦人 (1989) 山間農村における植生景観の構造とその変遷：広島県比和町を事例として. *地理科学* 44(2): 53-69.
- 末吉昌宏・前藤 薫・楨原 寛・牧野俊一・祝 輝男 (2003) 皆伐後の温帯落葉樹林の二次遷移に伴う双翅目昆虫群集の変化. *森林総合研究所研究報告* 2(3): 171-191.
- 須賀 丈・岡本 透・丑丸敦史 (2012) 草地と日本人 二本列島草原 1 万年の旅. 築地書館. 244pp.
- スプレイグ=デイビッド・岩崎亘典 (2009) 迅速測図をはじめとする各種地図の GIS 解析による茨城県南部における農村土地利用の時系列変化の研究. *ランドスケープ研究* 72(3): 623-626
- スプレイグ=デイビッド・後藤巖寛・守山 弘 (2000) 迅速測図の GIS 解析による明治初期の農村土地利用の分析. *ランドスケープ研究* 63(5): 771-774.
- Summers RW (2007) Stand selection by birds in Scots pinewoods in Scotland: the need for more old-growth pinewood. *Ibis* 149 (Suppl. 2): 175-182.
- 鈴木武彦・加藤和弘 (1997) 皆伐後のコナラ林の植生回復過程に関する研究. *ランドスケープ研究* 60(5): 535-538.
- 田端英雄 (編) (1997) 「エコロジーガイド 里山の自然」. 保育社. 199pp.
- 高川晋一・植田睦之・天野達也・岡久雄二・上沖正欣・高木憲太郎・高橋雅雄・葉山政治・平野敏明・三上 修・森さやか・森本 元・山浦悠一 (2011) 日本に生息する鳥類の生活史・生態・形態的特性に関するデータベース「JAVIAN Database」. *Bird Research* 7: R9-R12.
- 高野 肇 (1992) 多摩試験地を中心とした森林緑地の変遷と鳥相の変動. *森林総合研究所研究報告* (363): 41-57.
- 武内和彦・鷲谷いづみ・恒川篤史 (編) (2001) 「里山の環境学」. 東京大学出版会. 257pp.

- 武内和彦 (2006) 「ランドスケープエコロジー」. 朝倉書店. 245pp.
- 工 善尚・江崎保男 (1998) ため池・水田地帯におけるサギ類の生息場所分離. 日本生態学会誌 48: 17-26.
- 田村和也・浅見佳世・赤松弘治・福井 聡 (2009) 広島県南西部における明治時代以降の植生景観の変遷と立地条件との関係. ランドスケープ研究 72(5): 485-488.
- 谷脇 徹・久野春子・岸 洋一 (2005) 都市近郊林の林床管理区および短期・長期放置区における地表性甲虫相の比較. 日本緑化工学会誌 31(2): 260-268.
- Thin VT (2006) Bird species richness and diversity in relation to vegetation in Bavi National Park, Vietnam. *Ornithological Science* 5: 121-125.
- Tojo H (1996) Habitat selection, foraging behavior and prey of five heron species in Japan. *Japanese Journal of Ornithology* 45: 141-158.
- 鳥居厚志 (1998) 空中写真を用いた竹林の分布拡大速度の推定 滋賀県八幡山および京都府男山における事例. 日本生態学会誌 48(1): 37-47.
- 鳥居厚志 (2002) 空中写真を用いた竹林の分布拡大速度の推定 (II) 奈良県天香具山における事例. 環境情報科学論文集 16: 375-380.
- 鳥居厚志 (2003) 周辺二次林に侵入拡大する存在としての竹林. 日本緑化工学会誌 28(3): 412-416.
- 鳥居厚志・井鷲裕司 (1997) 京都府南部地域における竹林の分布拡大. 日本生態学会誌 47(1): 31-41.
- 頭山昌郁・中越信和・高橋史樹 (1989) 林野火災跡地の植生回復と地表生息性節足動物群集の動態. 日本生態学会誌 39: 107-119.
- 坪川正己 (2018) 「クマタカの四季」. 文芸社. 177pp.
- 内田 圭・浅見佳世・武田義明 (2006) 兵庫県南東部, 六甲山地における二次林の面積と種多様性の約 50 年間の変化. ランドスケープ研究 69 (5): 497-502.
- 宇田川武俊 (編) (2000) 「農山漁村と生物多様性」. 家の光協会. 261pp.
- 上田哲行 (1998) ため池のトンボ群集. 江崎保男・田中哲夫 (編) (1998) 「水辺環境の保全 生物群集の視点から」. 朝倉書店. 93-110.
- Ueta M, Kurosawa R, and Matsuno H (2006) Habitat loss and the decline of Grey-faced Buzzards (*Butastur indicus*) in Tokyo, Japan. *Journal of Raptor Research* 40(1): 52-56.
- 植田睦之・福井晶子・山浦悠一・山本 裕 (2011) 全国的な生態観測調査「モニタリングサイト 1000」で見えてきた日本の森林性鳥類の分布状況. 日本鳥学会誌 60(1): 19-34.
- Verner J and Larson TA (1989) Richness of breeding bird species in mixed-conifer forests of the Sierra Nevada, California. *The Auk* 106: 447-463.
- Vickery J and Arlettaz R (2013) The importance of habitat heterogeneity at multiple scales for birds in European agricultural landscapes. In: *Birds and Habitat*, ed by Fuller RJ, 177-204. Cambridge University Press. 542pp.
- 我が国における保護上重要な植物種及び群落に関する研究委員会種分科会 (1989) 「我が国における保護上重要な植物種の現状」. 320pp. 日本自然保護協会・世界自然保護基金日本委員会.
- 鷺谷いづみ・矢原徹一 (1996) 「保全生態学入門 遺伝子から景観まで」. 文一総合出版. 270pp.
- 鷺谷いづみ (1999) 「生物保全の生態学」. 共立出版. 181pp.

- 鷺谷いづみ (2007) 氾濫原湿地の喪失と再生 水田を湿地として活かす取り組み. 地球環境 12. 3-6.
- Wilcove DS (1985) Nest predation in forest tracts and the decline of migratory songbirds. *Ecology* 66 (4): 1211-1214.
- Wilson EO (1992) *The Diversity of Life*. Harvard University Press. 440pp. (邦訳『生命の多様性 I・II』大貫昌子・牧野俊一. 岩波書店. 599pp.)
- Wilson MF (1974) Avian community organization and habitat structure. *Ecology* 55(5) : 1017-1029.
- Yamada S, Kusumoto Y, Tokuoka Y, and Yamamoto S (2010) Landform type and land improvement intensity affect floristic composition in rice paddy fields from central Japan. *Weed Research* 51: 51-62.
- 山口裕文・梅本信也 (1996) 水田畦畔の類型と畦畔植物の資源学的意義. 雑草研究 41(4): 286-294.
- 山口 孝・御手洗望 (2013) 東京都に生息するクマタカについて. *Strix* 29: 95-103.
- 山中二男 (1979) 日本の森林植生. 築地書館. 223pp.
- 山崎不二夫 (1996) 「水田ものがたり 縄文時代から現代まで」. 農山漁村文化協会. 188pp.
- 山崎 寛・青木京子・服部 保・武田義明 (2000) 里山の植生管理による種多様性の増加. ランドスケープ研究 63(5): 481-484.
- 山崎 亨 (2013) イヌワシとクマタカの分布と生息場所利用. 樋口広芳 (編) 「日本のタカ学」. 東京大学出版会. 15-36.
- 山瀬敬太郎 (1998) アカマツ二次林における下層木伐採程度の差によるその後の植生比較. ランドスケープ研究 61(5): 567-570.
- 横山恭子 (2011) 大阪府枚方市の里山における戦後から現在にかけての土地利用の変遷. 景観生態学 16(1): 33-38.
- 吉田正典・養父志乃夫・山田宏之 (2007) 水田におけるカエル類の保全手法に関する研究. 日本緑化工学会誌 33(1): 284-287.
- 由井正敏 (1976) 森林性鳥類の群集構造解析 1 林相間類似性と類型化および種構成 (繁殖期) . 山階鳥類研究所研究報告 8(3): 223-248.
- 由井正敏 (1988) 「森に棲む野鳥の生態学」. 創文. 237pp.
- 由井正敏 (1997) 鳥類の個体数の調べ方. 山岸 哲 (編) 「鳥類生態学入門」. 築地書館. 63-73.
- 由井正敏・鈴木祥悟 (1987) 森林性鳥類の群集構造解析 4 繁殖期群集の林相別生息密度, 種数および多様性. 山階鳥類研究所研究報告 19(1): 13-27.

## 謝 辞

本研究をまとめるにあたって、大阪府立大学大学院生命環境科学研究科の藤原宣夫教授からは、様々な局面で、ご指導・ご助言を多く頂いた。その過程で、諸々の課題と向き合うとともに、思考を練って、研究のテーマを先鋭化させることができた。また、ただでさえ要領が悪いところに健康上の問題を抱え、スケジュール通りに工程が進まないにもかかわらず、温かい励ましの言葉を頂いた。大阪府立大学大学院生命環境科学研究科の今西純一教授と平井規央教授には、的確なご助言を繰り返し頂き、研究の方向性・概念を絞り込むことができた。

名古屋大学大学院環境研究科の夏原由博教授（当時）と、大阪府立大学大学院農学生命科学研究科の前中久行教授（当時）からは、研究の計画・実施に際して、様々なご助言・ご指導を頂戴した。京大大学生態学研究センターの田端英雄助教授（当時）と、滋賀県立大学環境学部の野間直彦准教授には、二次的自然の特徴やそこに棲む生物、人の暮らしなど、基礎的な事柄を数多く学ばせてもらい、また、折に触れて研究作業を後押しして頂いた。

吹田自然観察会・大阪自然環境保全協会の小室 巧氏、生駒の自然を愛する会の琢磨千恵子氏、与名正三氏は、現場で見た二次的自然の保全上の問題点や鳥類の生態等について様々なことを教えてくれたし、彼らとの議論には、数多くの発見があった。大阪府立大学大学院農学生命科学研究科の在籍時以来の友人である、西中康明氏、道下雄大氏とは、二次的自然と生物についての様々な議論をし、切磋琢磨した過程で、本研究の重要な要素のいくつかを見つけ出すことができた。

皆さまに、心より感謝申し上げます。

## 摘 要

### 第1章 序 論

長期間にわたって人為的に管理されてきた二次的自然(里地里山)は、日本の国土面積の大きな部分を占めるが、管理の縮小・停止により近年変容しつつある。本研究では、環境指標である鳥類と二次的自然の配置・構造との関わりを検証し、二次的自然の変化が鳥類群集にどのように作用するか評価・考察を行う。特に、管理のあり方によって変わる植生の不均質性および林の植生構造に焦点を合わせ、これらの植生要素が鳥類に及ぼす影響を検証する。様々な植生・土地利用からなる地域のランドスケープを広くとらえると、管理程度の強い場所は農地や草地であり、弱い場所は放置された林であると考えられる。樹林地では、管理程度の比較的強い場所は低木林やアカマツ林、小面積の林となり、弱い場所には植物体被度の大きな高木林や大面積の森林が現在形成されていると考えられる。また、管理の縮小・停止は竹林(モウソウチク林)の拡大をもたらす、管理程度の弱い場所は竹林化しやすいととらえられる。近畿地方の京阪奈丘陵と南山城で行った鳥類のセンサス調査で得られた知見を利用して考察する。京阪奈丘陵は、京都と大阪、奈良の都市圏に近く、強い利用圧にさらされてきた歴史を持つ典型的な里地里山地域であり、なだらかな地形上に樹林地や農地、集落などが混在している。南山城は、人口が少なく、寺社の建材となる高木を育成する杣山も保全されてきた地域で、山地に広大な森林が広がっている。

### 第2章 地域のランドスケープ内での二次的自然の水平配置と鳥類の関係

京阪奈丘陵の植生の不均質性が鳥類に及ぼす影響を検証した。樹林地、農地、集落などに円形調査プロットを設けて、繁殖期・越冬期に半径 50m の範囲内で出現する鳥類のセンサス調査を行い、半径 100m の範囲の詳細スケールで相観植生を調べた。調べた植生は、プロット内の各植生タイプの面積比率と、不均質性の指標となる林縁の総延長、および植生パッチの種数(タイプ数)や個数などのモザイク構造である。各プロットの鳥類の出現種数を応答変数、植生要素を説明変数として重回帰分析を行った。鳥類全体の種数に加え、樹林地性鳥類と非樹林地性鳥類に分けた解析も行った。また、鳥類の出現種構成に基づき、NMDS(非計量多次元尺度法)によって全プロットを 2 次元座標上に序列化した。プロット内の植生パッチの種数・個数と林縁総延長は、樹木植生の面積比率が 30%程度のプロットと 53%のプロットでそれぞれ最も大きくなると予測され、中程度の管理の場所で植生の不均質性が高まると考えられた。繁殖期・越冬期とも、樹林地性鳥類の種数は、樹木植生面積比率が高い場所でも多く、農地性鳥類を主体とする非樹林地性鳥類の種数は、樹木植生面積比率が低い場所でも多くなった。鳥類全体では、繁殖期の種数は樹林地性鳥類の傾向を反映し、樹木植生面積比率が高い場所、あるいは植生パッチの種数が少ない場所でも多くなると予測された。越冬期の全体の種数は、樹木植生面積比率および林縁総延長が大きな場所でも多くなる、あるいは樹木植生面積比率が 78%の場所でも最大になると予測された。NMDS による序列化では、水田面積比率と樹木植生面積比率に加え、高茎草地面積比率や林縁総延長などがプロットの出現種構成に作用していた。プロット内の植生の不均質性は、特に越冬期の鳥類種数に正の影響を及ぼすと考えられる。これは、越冬期には、林縁環境や、林と他の植生が混在する環境を好む鳥類が多くなるためであろう。また、プロット間の植生の違いは地域全体に生息する鳥類を多くすると考えられる。樹林地と水田が二極的に分離したパッチとして存在する条件では、中程度の樹木比率の場所でも多くなる越冬期の鳥類に負の作用をもたらす、また、林縁などの環境を利用する鳥類のグループが生息できなくなることで、地域の鳥類を減少させると考

えられる。

### 第3章 二次林の植生構造と鳥類の関係

京阪奈丘陵と南山城で調査を行い、樹林地性鳥類と二次林の植生の関係を検証した。京阪奈丘陵では様々な面積の樹林地内の落葉広葉樹林あるいはアカマツ林に、南山城では連続した大面積の樹林地内の落葉広葉樹林にプロットを設け、繁殖期・越冬期に半径 50m の範囲内で出現する樹林地性鳥類のセンサ調査を行い、植生調査も実施した。植生調査では、樹林高や合計胸高断面積、階層の植物体被度、高木樹種数などの林分構造の指標や半径 200m の範囲内の樹林地面積比率などを調べ、京阪奈丘陵については各樹林地の面積も計測した。プロットで出現した鳥類種数を応答変数、植生要素を説明変数とする重回帰分析を行った。樹林地性鳥類全体の種数に加え、採餌場所ギルド(樹上採餌, 地上採餌)と営巣場所ギルド(枝上営巣, 樹洞営巣, 地上営巣. 以上, 繁殖期のデータについてのみ解析)の各グループの種数についても解析した。京阪奈丘陵では、繁殖期には、樹上採餌グループの種数は半径 200m 以内の樹林地面積比率が高いほど多く、枝上営巣グループの種数はアカマツ林で多くなった。地上営巣グループの種数(プロットあたり)は樹林地の面積が大きくなるにつれて多くなった。越冬期には、樹上採餌グループの種数は植物体被度が低い林で多くなった。樹林地性鳥類全体についてはモデルが得られなかった。南山城では、繁殖期には、樹林高や合計胸高断面積が大きな林で、樹林地性鳥類全体の種数が多くなり、また、樹上採餌、樹洞営巣、および枝上営巣の各グループの種数も多くなった。繁殖期の地上採餌グループの種数は、植物体被度が高い林で増加した。越冬期には、樹林地性鳥類全体と地上採餌グループの種数は、調べたプロットの中では中程度の樹林高の林で最も多く、樹上採餌グループの種数は、高木の樹種数と樹林高が大きな林で多くなると予測された。南山城では、繁殖期の鳥類は林の管理停止から正の影響を受けるであろうが、越冬期の鳥類は中程度の樹林高で増加した後で減少に転じると考えられる。京阪奈丘陵では、管理停止によって樹林地の面積が拡大すれば地上営巣グループの生息には好都合であるものの、枝上営巣グループや越冬期の樹上採餌グループは林相の変化や被度の増加から負の影響を受けるであろう。

### 第4章 二次林の竹林化と鳥類の関係

京阪奈丘陵の比較的小さな面積の樹林地で調査を行い、二次林の竹林化が樹林地性鳥類に及ぼす影響を考察した。落葉広葉樹林と竹林(モウソウチク林)、およびこれらの混交林にプロットを設けて、繁殖期・越冬期に半径 50m の範囲内で出現する樹林地性鳥類のセンサ調査を行い、高木樹種数、階層の被度、竹林化の指標としてのタケ類の合計胸高断面積比率などを調べ、各樹林地の面積も計測した。プロットでの鳥類の出現種数を応答変数、植生要素を説明変数にして重回帰分析を行った。採餌および営巣場所のギルドグループごとの種数についても解析した(営巣場所ギルドグループの解析は繁殖期のデータについてのみ行った)。竹林化が進んだ林では高木樹種数が減少し、内部の階層構造も単純化した。鳥類のギルドグループでは、繁殖期・越冬期とも、竹林化した林ほど、樹上採餌グループの種数が減少した。樹林地性鳥類全体では、繁殖期には、高木樹種数が少ない林で種数が減少したことから、竹林化は間接に鳥類に対して負の作用をもたらしている可能性がある。越冬期には、竹林化した林ほど、あるいは高木樹種数が少ない林ほど、樹林地性鳥類全体の種数が少なく、鳥類は直接あるいは間接に竹林化の負の影響を受けていると考えられた。さらに、竹林化によって単純化した階層構造が、樹洞営巣グループの種数に負の影

響を及ぼす可能性が示唆された。また、繁殖期には、大きな面積の樹林地ほど、樹林地性鳥類全体の種数や樹上採餌グループ、樹洞営巣グループの種数(全てプロットあたり)が多くなる傾向も認められた。管理停止によって今後も竹林が拡大すれば、特に樹上採餌グループの鳥類が減少するであろう。

## 第5章 総合考察

鳥類と二次的自然の配置・構造は様々な形で関わっていた。管理程度に対して樹林地性鳥類が示す変化は、京阪奈丘陵と南山城の2地域間で同じではなく、また、同じ地域の繁殖期と越冬期でもそれらのパターンはしばしば変わった。地域間での違いは、管理の歴史と関わって形成された可能性がある。繁殖期と越冬期での違いは、特に夏鳥と冬鳥で異なる生息環境の選択を示すであろう。植生管理によって鳥類群集が豊かになると考えられるケースは多くはなかった。管理の縮小・停止は必ずしも鳥類に負の影響をもたらさないと考えられる。また、特に繁殖期の南山城で得られた調査結果は、植生管理によって鳥類が減少する可能性を示している。

京阪奈丘陵のランドスケープの中では、樹林地の環境と、水田などの他の開放的な環境をそれぞれ確保しつつ、林縁などの中間的な環境をも保全し、地域内に様々な生息環境を維持することが求められる。京阪奈丘陵の樹林地では、大きな面積の樹林地を保ちつつ、被度や林のタイプについて個別に管理を行う必要がある。また、さらなる竹林化を防止し、竹林の樹種転換を進める必要がある。南山城では、地域内で高木林の維持とより小さな樹林高の林の保全をそれぞれ図れば、多くの樹林地性鳥類が生息できるであろう。