

原 著

京阪奈丘陵における落葉広葉樹二次林の竹林化が鳥類に及ぼす影響

新潟大学朱鷺・自然再生学研究センター 中 津 弘

名古屋大学大学院環境学研究科 夏 原 由 博

Effects of bamboo expansion on birds over secondary broad-leaved deciduous woodlands on Keihanna Hills. Hiromu Nakatsu (*Center for Toki and Ecological Restoration, Niigata University*) and Yoshihiro Natsuhara (*Graduate School of Environmental Studies, Nagoya University*)

We conducted counts of breeding and wintering birds and vegetation surveys on Keihanna Hills in order to examine whether woodland birds were affected by recent bamboo expansion over secondary woodlands. Three types of woodlands where we made surveys were: (1) bamboo woodlands, (2) secondary broad-leaved deciduous woodlands, and (3) mixed woodlands of the two types. In each of the breeding and wintering seasons, the mean bird species richness per survey plot of the bamboo woodlands was smaller than those of the other two types of woodlands. Regression analyses showed that bamboo expansion appeared to have negative effects both on the bird species richness in the wintering season and on the species richness of birds that forage on trees.

Keywords: birds, habitat, bamboo expansion, secondary broad-leaved deciduous woodland

要旨：近年起こっている二次林の竹林化によって鳥類が影響を受けているか検証するために、京阪奈丘陵で、繁殖期・越冬期の鳥類調査と、植生調査を行った。調査を行ったのは次の3タイプの樹林地である：(1) 竹林、(2) 落葉広葉樹二次林、(3) これらの混交林。繁殖期・越冬期とも、竹林の調査プロットあたりの平均観察鳥類種数は、他の2タイプの樹林地より少なかった。回帰分析の結果、竹林化は特に越冬期の鳥類種数と、樹上で採餌する鳥類種数に負の影響を与えていると考えられた。

キーワード：鳥類、生息環境、竹林化、落葉広葉樹二次林

はじめに

食用タケノコや竹材の採取のため過去に植栽された竹林が放置されることによって、近年モウソウチク *Phyllostachys pubescens* 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の拡大速度として、滋賀県八幡山と京都府男山での調査で約 2 m/年

(鳥居, 1998)、奈良県天香具山では 2.87 m/年 (鳥居, 2002) が報告されている。高知市での調査では、タケ類が近傍の広葉樹林へ侵入する速度は約 2 m/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 倍に拡大していた (鳥居・井鷲, 1997)。また、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ひとつは、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可能性である。瀬嵐ほか(1989)は、金沢市内の林で調査を行い、竹林化した林は、アベマキ *Quercus variabilis* やコナラ *Quercus serrata* 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 & 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、竹林内での樹種の種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、植物の種数や種多様度の低下はさらに、さまざまな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と推測される。しかしながら、竹林の侵入・拡大が生物に及ぼす影響を調べた研究事例は、上述した瀬嵐ほか(1989)やIsagi & Torii (1998) などに限られている。鳥類についても、落葉広葉樹林などの二次林への竹林の侵入・拡大からどのような影響を受けるかについて定量的に検証した研究事例は国内には存在しない。竹林は今後も拡大し続け、安定的に存在すると予測されており(鳥居・井鷲, 1997)、二次林への竹林の侵入・拡大が鳥類に及ぼす影響についての基礎データは生物多様性の保全を考えるうえで重要である。

本研究では、京都府・大阪府・奈良県の境界域に広がる京阪奈丘陵のなかで、代表的な植生の1つである落葉広葉樹二次林(以下、落葉広葉樹林とする)、竹林、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)で行った調査の結果を報告し、樹林地に生息する鳥類の種数や種多様度、個体数は落葉広葉樹林への竹林の侵入・拡大(以下、竹林化とする)によって影響を受けるのか、検証する。

なお、本研究の計画や実施、解析には、大阪府

立大学生命環境科学部の前中久行名誉教授のご指導を頂いた。また、資料収集やデータ解析にあたって、大阪府立大学生命環境科学部の大野朋子助教、近畿大学農学部田端敬三講師にご協力を頂いた。お礼申し上げる。

調査方法

調査地

1999年5月撮影の空中写真の判読と現地確認を通して、京阪奈丘陵から60ha以下の3タイプの樹林地計25カ所(京田辺市・精華町・枚方市・交野市・生駒市)を調査地に選定した。河畔林は調査地に含まなかった。以下に、各樹林地タイプの要件と数を示す。

- ・竹林…タケ類が林冠の90%以上を占める樹林地。8カ所。
- ・落葉広葉樹林…コナラやアベマキ、クヌギ *Quercus acutissima* などの落葉広葉樹が林冠の90%以上を占める樹林地。8カ所。
- ・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。9カ所。

60ha以上の樹林地を除外したのは、京阪奈丘陵では60ha以上の大きさの竹林が見受けられず、全ての樹林地タイプについて面積の上限を60haに統一したためである。

これらの樹林地それぞれについて、調査プロットを設け、以下に述べる鳥類調査と植生調査を実施した。

鳥類調査

調査地に選定した樹林地25カ所の林内に1つずつ、鳥類調査のために半径50mの円形調査プロットを設けた。調査プロット設定では、それぞれの樹林地タイプについて以下の基準を用いた。

- ・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、パッチ状に混交していること。

各プロットの中心部は200m以上の間隔をおいて設置した。

鳥類調査はfixed-radius point countのセンサス手法によって行い (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3回ずつ, 19日以上の間隔をおいて, 以下の期間に実施した。

- ・繁殖期…2006年5月21日から6月4日, 6月25日から7月3日, 7月22日から30日
- ・越冬期…2006年12月25日から27日, 2007年1月25日から30日, 2月22日から27日

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。

なお, 調査時に記録されたが, 繁殖や採餌の生態からみて樹林地との結びつきが弱いと考えられる種 (繁殖期に1羽観察されたカワセミ *Alcedo atthis* と, 越冬期に1羽観察されたセグロセキレイ *Motacilla grandis*) は, 調査データから除いた。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* (2006年12月に枚方市津田の竹林で1羽を観察) のデータについても, 生物多様性の指標として観察種数に含むのは不適切で

あるという観点で除外した。

鳥類調査で得られたデータでは, 各期3回分, 調査プロット単位で記録された鳥類の合計種数, 合計個体数, および種多様度を解析に利用した。種多様度は, 観察された鳥類の種数・個体数から Shannon-Wiener の多様度指数を利用して計算した。また同様に, 調査プロット単位で観察された, 同じ採餌場所ギルドに属する鳥類種の数も解析に用いた。採餌場所ギルドは, (1) 樹上採餌, (2) 地上採餌, (3) ジェネラリストなどその他の採餌, と3グループに大きく分けたうえで, 中村・中村 (1995) と樋口ほか (1996, 1997) を参考にして, 観察された鳥類種をギルド・グループに振り分けた (表1)。ただし (3) のグループについては, 解析の対象とはしなかった。

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のベルト状調査区内で, James & Shugart (1970) および Erdelen (1984) の手法を複合・簡素化して, 植生調査を行い, 解析に利用する植生変数を得た。計測した植生変数の項目は以下のとおりである。

- ・高木樹種数…ベルト状調査区内にある, 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…全ての階層での被度の合計。ベルト状調査区の中心軸上を歩いて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, プロットあたりで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。プロット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。同様の植生調査の手法は、国内では一ノ瀬・加藤(1996, 2003)が利用している。

- 群葉高多様度…階層被度の多様度。上記の方法で得られた各階層のデータをもとに、Shannon-Wienerの多様度指数を計算した。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植物体の出現データのうち、地上1.5mまでの階層の植物体の出現数のみを合計した数値。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り得る最大の高さを調べたうえで、3地点の平均値を計算した。
- 合計胸高断面積 (m^2/ha) …1 haあたりの樹木およびタケ類の合計胸高断面積の推定値。ビッターリッヒの手法を応用し(三重県林業経営室旧URL: <http://www.pref.mie.jp/RINGYO/gyousei/hukyu/gijutsu/bitterlich.htm>, 2006.7参照, 新URL: <http://www.eco.pref.mie.jp/shinrin/04/gijyutu/bit.htm>, 2010.10参照), 簡易なレラスコープを用いて計測した。調査区の中心部と2つの端点で計測し、3地点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計測し、3地点の平均値を、上で得られた合計胸高断面積の値で除して計算した。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。

植生調査は2006年8月に行った。

上記に加え、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たため、各樹林地の面積を計算した。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、現地での確認をもとに必要に応じて修正を加え、Adobe社のソフトPhotoshop6.0を利用して1/25,000地形図上に樹林地を描画した。パソコン上で、1つの樹林地は、同じ色情報を持つピクセルが集合したラスタ画像となる。その上で、Photoshopの持つ、ピクセル数を計算する機能を利用して、パソコン上での各樹林地のラスタ画像の面積を測定し、各樹林地の実際の面積 (ha) を算出した。樹林地面積は、解析に際しては自然対数に変換したうえで用いた。

解析

解析では、まず植生変数間の相関を調べ、また、植生変数と、各期プロット単位で記録された鳥類の種数・個体数・種多様度との間の相関を調べた。次に、どの植生変数が鳥類に影響を及ぼしているかを検証するために回帰分析を行った。回帰分析では、繁殖期・越冬期それぞれについて、鳥類の観察種数や種多様度、個体数に対して相関を示した植生変数のうち、相関係数の絶対値が0.3よりも大きなものを説明変数とし、鳥類の観察種数や種多様度、個体数を目的変数とした。ただし、高木樹種数とタケ類断面積比率のように、互いに有意な相関を示す説明変数どうし ($p < 0.05$) は同じ回帰モデルに組み入れないようにした。こうして、複数モデルが得られれば、AIC (赤池の情報量基準) の値を求め、その値が小さく、より適したモデルと考えられるものを選択した。

表1. 樹林地タイプごとの観察鳥類種数・個体数, 各鳥類種のプロットあたりの平均観察個体数.

和名	学名	採餌場所	繁殖期			越冬期		
			竹林	竹落混交林	落葉広葉樹林	竹林	竹落混交林	落葉広葉樹林
ノスリ	<i>Buteo buteo</i>	他				0.0	0.0	0.1
コジュケイ	<i>Bambusicola thoracica</i>	地上	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1
キジバト	<i>Streptopelia orientalis</i>	他	0.5	0.2	0.0	0.3	0.4	0.1
アオバト	<i>Sphenurus sieboldii</i>	樹上				0.0	0.0	0.1
ホトトギス	<i>Cuculus poliocephalus</i>	樹上	0.0	0.1	0.0			
アオゲラ	<i>Picus avokera</i>	樹上	0.0	0.1	0.0	0.0	0.1	0.1
コゲラ	<i>Dendrocopos kizuki</i>	樹上	0.5	1.3	1.9	0.30	0.9	2.0
ヒヨドリ	<i>Hypsipetes amaurotis</i>	樹上	4.8	4.9	5.0	0.50	4.0	4.1
モズ	<i>Lanius bucephalus</i>	他	0.0	0.1	0.0			
ルリビタキ	<i>Tarsiger cyanurus</i>	地上				0.5	0.0	0.3
ジョウビタキ	<i>Phoenicurus auroreus</i>	地上				0.0	0.2	0.1
シロハラ	<i>Turdus pallidus</i>	地上				0.5	0.3	0.4
ツグミ	<i>Turdus naumanni</i>	他				0.0	0.1	0.3
ヤブサメ	<i>Cettia squameiceps</i>	地上	0.0	0.3	0.0			
ウグイス	<i>Cettia diphone</i>	地上	1.1	1.8	1.8	0.6	1.0	1.6
キビタキ	<i>Ficedula narcissina</i>	樹上	0.4	0.4	0.4			
エナガ	<i>Aegithalos caudatus</i>	樹上	0.0	0.9	1.6	3.0	3.1	3.5
ヒガラ	<i>Parus ater</i>	樹上				0.0	0.0	0.3
ヤマガラ	<i>Parus varius</i>	樹上	0.3	0.8	1.1	0.4	1.0	2.0
シジュウカラ	<i>Parus major</i>	樹上	0.5	1.2	1.5	0.6	0.7	2.0
メジロ	<i>Zosterops japonica</i>	樹上	4.3	3.6	3.6	3.4	4.7	5.6
ホオジロ	<i>Emberiza cioides</i>	地上	0.3	0.3	0.8	0.3	0.4	0.1
カシラダカ	<i>Emberiza rustica</i>	他				0.0	0.1	0.3
ミヤマホオジロ	<i>Emberiza elegans</i>	他				0.0	0.0	0.1
アオジ	<i>Emberiza spodocephala</i>	地上				0.5	0.1	0.4
カワラヒワ	<i>Carduelis sinica</i>	他	0.0	0.2	0.0	0.3	0.3	0.3
ウソ	<i>Pyrhula pyrrhula</i>	樹上				0.0	0.1	0.6
スズメ	<i>Passer montanus</i>	他	1.3	1.1	1.3	1.1	0.6	0.6
カケス	<i>Garrulus glandarius</i>	他				0.0	0.0	0.3
ハシボソガラス	<i>Corvus corone</i>	他	0.0	0.1	0.0			
ハシブトガラス	<i>Corvus macrorhynchos</i>	他	0.9	0.3	0.4	0.3	0.7	0.5
合計観察種数			12	18	11	15	19	26
合計観察個体数			118	161	154	128	170	207
プロットあたりの平均合計観察種数			5.8 (1.3)	8.0 (1.6)	7.5 (1.7)	6.9 (1.5)	8.0 (2.3)	10.3 (2.2)
プロットあたりの平均合計観察個体数			14.8 (3.0)	17.9 (2.4)	19.3 (4.5)	16.0 (4.1)	18.9 (5.2)	25.9 (8.3)
樹上採餌鳥類のプロットあたりの平均合計観察種数			3.3 (0.9)	5.1 (1.4)	5.4 (1.1)	3.8 (1.0)	4.9 (1.3)	6.5 (1.2)
樹上採餌鳥類のプロットあたりの平均合計観察個体数			10.6 (2.1)	13.3 (3.0)	15.1 (4.3)	11.8 (3.8)	14.6 (4.2)	20.4 (7.2)
地上採餌鳥類のプロットあたりの平均合計観察種数			1.0 (0.9)	1.4 (0.5)	1.3 (0.9)	2.0 (1.3)	1.6 (1.1)	2.0 (1.3)
地上採餌鳥類のプロットあたりの平均合計観察個体数			1.5 (1.6)	2.4 (1.2)	2.5 (1.9)	2.4 (1.9)	2.1 (1.8)	3.0 (2.4)

樹林地タイプごとに、鳥類の合計観察種数・個体数, 1プロットあたりで観察された, 合計種数・個体数, 採餌場所・グループの鳥類種の種数・個体数を示す. () 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：

竹林利用度＝その鳥類種が観察された竹林プロット数÷(その種が観察された落葉広葉樹林プロット数＋その種が観察された竹林プロット数)

なお、各期の観察種数が7種未満の採餌ギルド・グループは、回帰分析の対象としなかった。偶然生じた観察の有無が、結果に影響しやすいと考えたためである。

また、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、次式から竹林利用度を計算した。

竹林利用度＝その種が観察された竹林プロット数÷（その種が観察された落葉広葉樹林プロット数＋その種が観察された竹林プロット数）

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。

結果

樹林地タイプと観察された鳥類

鳥類調査の結果、全ての調査プロットをあわせて、繁殖期に19種433羽、越冬期に26種505羽の鳥

類が記録され、採餌場所ギルド・グループでは、繁殖期に樹上採餌鳥類が9種326羽、地上採餌鳥類が4種54羽、越冬期には、樹上採餌鳥類が10種388羽、地上採餌鳥類が7種62羽観察された。樹林地タイプごとに観察された鳥類種数・個体数、各鳥類種のプロットあたりの平均観察個体数を表1に示す。竹林のプロットあたりの平均観察種数は、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。

優占種であったヒヨドリとメジロは、繁殖期と越冬期のいずれにおいても全ての調査プロットで観察されたため、竹林利用度が各期0.5であった。繁殖期・越冬期のコゲラ、越冬期のヤマガラはの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。

植生調査

樹林地タイプごとの植生変数の平均値を表2に

表2. 樹林地タイプごとの植生変数の平均値.

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 ² /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)

()内に各植生変数の範囲を示す。

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。

本研究で調べた群葉高多様度がとりうる理論上の最小値、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。

表3. 植生変数間の相関.

	高木樹種数	全葉層被度	群葉高多様度	草本層被度	平均樹林高	合計胸高断面積	タケ類断面積比率
全葉層被度	0.193						
群葉高多様度	0.530 **	0.802 **					
草本層被度	0.397 *	0.812 **	0.799 **				
平均樹林高	0.011	0.276	0.058	-0.124			
合計胸高断面積	-0.292	-0.163	-0.322	-0.421 *	0.615 **		
タケ類断面積比率	-0.673 **	-0.313	-0.551 **	-0.583 **	0.290	0.612 **	
樹林地面積対数	0.439 *	-0.208	-0.012	-0.192	0.191	-0.171	-0.250

* 0.01<*p*<0.05, ** *p*<0.01.

示す。竹林における高木樹種数と群葉高多様度、草本層被度は、落葉広葉樹林および竹落混交林のそれらよりも小さかった。

植生変数間の相関を表3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、草本層被度が有意に小さくなるという関係が見られた。また、樹林地面積の対数が大きいプロットほど、高木樹種数が有意に多くなる傾向も認められた。

植生と鳥類の関係

各期に調査プロット単位で観察された鳥類の種数、種多様度、個体数と植生変数との間の相関を表4に、観察された鳥類の種数、種多様度、個体数についての回帰分析で得られたモデルを表5に、AIC昇順に2つまで示す。越冬期の地上採餌グループについてのモデルGFBSRwnt1を除けば、回帰モデルはいずれも有意であった ($p < 0.05$)。これらの回帰モデルは、プロットごとに得られた鳥類の合計観察種数の分散の3割から4割を説明でき、特に、樹上採餌グループの観察種数の分散については4割から6割が説明できるという結果が

得られた。同様に、プロットごとに観察された鳥類の種多様度や個体数の分散も、表5に示した回帰モデルで2割から4割が説明できた。繁殖期の地上採餌グループについては回帰分析の対象とせず、越冬期の地上採餌グループについて得られたのはモデルGFBSRwnt1の1つのみであった。このモデルGFBSRwnt1と、繁殖期の観察個体数についてのモデルBTIbrd2を除くと、表5に示したいずれの回帰モデルでも、高木樹種数、タケ類断面積比率、樹林地面積の対数のうち少なくとも1つが変数として選択され、いずれのモデルでも、高木樹種数と樹林地面積の対数の回帰係数は正、タケ類断面積比率の回帰係数は負であった。また、BSRbrd1と2、BSRwnt1と2の間でのAICの値の差はいずれも1未満と小さかった。

考察

タケ類断面積比率は、越冬期の鳥類の合計観察種数・個体数についての最適モデルBSRwnt1・BTIwnt1の説明変数であり、回帰係数はいずれも有意であった。越冬期の鳥類種数と個体数は、

表4. 鳥類の観察種数・種多様度・個体数と植生変数の相関。

	高木樹種数	全葉層被度	群葉高多様度	草本層被度	平均樹林高	合計 胸高断面積	タケ類 断面積比率	樹林地面積 対数
繁殖期								
鳥類合計種数	0.558 **	-0.008	0.332	0.064	0.107	-0.194	-0.405 *	0.513 **
鳥類種多様度	0.593 **	-0.044	0.306	0.083	0.051	-0.257	-0.453 *	0.536 **
鳥類合計個体数	0.574 **	0.212	0.499 *	0.322	0.084	-0.274	-0.483 *	0.246
越冬期								
鳥類合計種数	0.616 **	0.193	0.453 *	0.441 *	-0.148	-0.433 *	-0.648 **	0.222
鳥類種多様度	0.581 **	0.139	0.384	0.382	-0.198	-0.465 *	-0.595 **	0.331
鳥類合計個体数	0.522 **	0.216	0.376	0.430 *	-0.090	-0.335	-0.590 **	-0.102
採餌場所ギルド								
繁殖期								
樹上採餌種数	0.672 **	0.024	0.385	0.255	-0.019	-0.311	-0.596 **	0.681 **
地上採餌種数	0.266	-0.035	0.212	-0.008	0.074	0.094	-0.082	0.197
越冬期								
樹上採餌種数	0.677 **	0.068	0.354	0.281	-0.197	-0.419 *	-0.760 **	0.182
地上採餌種数	-0.005	0.134	0.130	0.179	-0.241	-0.341	-0.087	0.118

* $0.01 < p < 0.05$, ** $p < 0.01$.

タケ類断面積比率の増加によって減少することが示唆された。また、樹上採餌グループの観察種数に関しても、タケ類断面積比率を説明変数としたモデルTFBSRbrd1、TFBSRwnt1が各期で最適と考えられ、やはりタケ類断面積比率の項の回帰係数は有意であった。樹上採餌グループにおいても、繁殖期・越冬期ともタケ類断面積比率の増加によって種数が減少すると考えられた。越冬期のTFBSRwnt1でのタケ類断面積比率の回帰係数は、繁殖期のTFBSRbrd1での回帰係数の1.8倍であり、樹上で採餌する鳥類は越冬期に、より大きく竹林化の影響を受けている可能性がある。表1に示した竹林利用度は、樹上で採餌するコゲラ、ヤマガラで小さな値となっていた。コゲラは主に樹木をよじ登って採餌するため(中村・中村, 1995)、タケ類の平滑な稈は採餌に向かないと考えられる。

ヤマガラは樹木の種子を好んで食べるが(中村・中村, 1995)、竹林での高木樹種数は、タケ類を含めて1～3種と乏しく(表2)、餌の入手は困難であろう。竹林化を遂げてタケ類断面積比率が高くなった林では、高木樹種などの資源の多様性低下、植生構造の単純化、木本に置き換わったタケ類自体の利用の困難さなど、竹林化がもたらす環境の変化が、出現する鳥類の減少をもたらすのであろう。竹林化がもたらす環境変化の影響が大きかったため、表5に挙げた9つの目的変数のうち4つについて、タケ類断面積比率を説明変数としたモデルが最適となったと考えられる。

群葉高多様度は、モデルBSRbrd1とBTIbrd2の説明変数であり、回帰係数は有意であった。MacArthur & MacArthur (1961)が北米での調査をつうじて群葉高多様度と鳥類の種多様度と

表5. 鳥類の観察種数・種多様度・個体数についての回帰分析の結果.

モデル名	植生変数と回帰係数					自由度調整済み R^2	AIC
	高木樹種数	群葉高多様度	合計胸高断面積	タケ類断面積比率	樹林地面積対数		
BSRbrd1		4.482 *			0.982 **	-4.341	21.484
BSRbrd2	0.388 **					5.411	22.028
BSDbrd1	0.065 **					1.465	-72.183
BSDbrd2				-0.239 *	0.134 **	1.571	-71.927
BTIbrd1	0.849 **					13.583	59.080
BTIbrd2		14.048 **				-11.971	61.904
BSRwnt1				-3.982 **		10.195	33.424
BSRwnt2	0.510 **		-0.042			7.704	34.081
BSDwnt1	0.050 **		-0.005 *			1.877	-76.772
BSDwnt2				-0.392 **		2.078	-75.502
BTIwnt1				-10.751 **		25.156	90.718
BTIwnt2	1.474 **					13.714	93.460
TFBSRbrd1				-1.670 **	0.882 **	3.471	-3.439
TFBSRbrd2					1.059 **	2.319	5.751
TFBSRwnt1				-3.084 **		6.462	4.761
TFBSRwnt2	0.382 **		-0.024			4.275	8.357
GFBSRwnt1			-0.026 *			2.823	—

BSRはプロットあたりで観察された鳥類の合計種数、BSDは種多様度、BTIは合計個体数を示す。brdは繁殖期を、wntは越冬期を示す。BSRbrd1と2、BSRwnt1と2は各期の合計観察種数についてのモデルである。また、TFは樹上採餌、GFは地上採餌グループを示す。繁殖期の地上採餌グループは、観察データが少なく、回帰分析の対象とはしなかった。

* $0.01 < p < 0.05$, ** $p < 0.01$ (片側検定)。

の間に直線的な関係を見出して以来、同様の研究結果が多く報告されてきた。群葉高多様度が高い林は、草本層から高木層にかけて被度の均質性が高い場所であり、利用する階層の異なる複数の鳥類種が共存しやすいと考えられる。今回の調査では、群葉高多様度は落葉広葉樹林で高く、竹林で低かった（表2）。これは、竹林では、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という不均質な階層構造を反映していると考えられる（図1）。

面積が大きい樹林地ほど鳥類の種数が増えるという種数－面積関係は、樋口ほか（1982）や平野ほか（1989）、Ichinose & Katoh（1998）などの先行研究でも示されている。樹林地の面積が大きくなると、行動圏の大きな種が生息できること、様々な環境が含まれることなどによって、鳥類の種数が豊かになるとされる（由井，1988）。今回

の調査では、樹林地面積の対数は、繁殖期の鳥類の合計観察種数についてのモデルBSRbrd1の説明変数であり、回帰係数は有意であった。しかし、越冬期の鳥類の合計観察種数についての2モデルには説明変数として選択されなかった。

高木樹種数は、鳥類の合計観察種数との関係では、*AIC*によってそれぞれ小差で2番目に適したモデルとされたBSRbrd2とBSRwnt2の説明変数であり、いずれも回帰係数は有意であった。また、BSDbrd1、BSDwnt1、BTIbrd1においても高木樹種数が説明変数として選択され、いずれでも回帰係数は有意であった。高木樹種数も鳥類にとって重要な変数であると考えられる。樹林地性の鳥類群集にとっての樹種構成の重要性は、先行研究で指摘されている。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、共存を可能にするだろうと示唆している。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 *Parus 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。今回の調査では、樹上採餌グループの種数について、繁殖期・越冬期ともタケ類断面積比率を説明変数としたモデルが最適とされ、高木樹種数はこれらのモデルに変数として選択されなかった。高木樹種数が少ないプロットは、タケ類断面積比率が高いところであり、この2つの変数間には密接な関係がある（表3および後述参照）。竹林化の進行は間接的に、樹上採餌する鳥類による樹種の分割利用を妨げると考えられる。

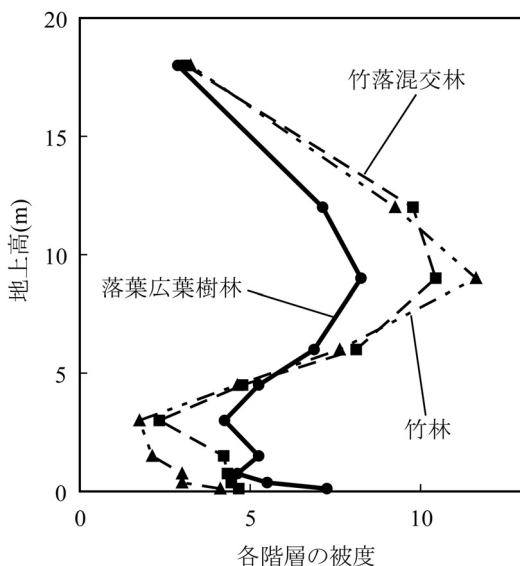


図1. 各樹林地タイプにおける階層被度（平均値）と地上高。植生調査の各樹林地タイプで階層ごとに得られた被度の平均値を横軸に、地上高を縦軸に示す。

竹林では、階層構造も単純であるから（表2，図1），採餌する樹上部位の分割利用も難しくなるであろう。竹林化が植生構造に大きな変化をもたらすため，樹上採餌グループの観察種数を説明するには，タケ類断面積比率を変数としたモデルが適しているのかもしれない。

高木樹種数と，タケ類断面積比率，樹林地面積の対数との間には相関があった（表3）。竹林化が進行すると，タケ類による被陰から枯死や更新の阻害が起こり，高木の樹種が乏しくなることが予想される。また，樹林地面積が植物種数に与える影響は既往研究で指摘されている。たとえば，Iida & Nakashizuka（1995）は，関東平野でコナラが優占する二次林を調べ，単位面積あたりの出現樹種数と樹林地面積の対数の間に有意な正の相関があったことを報告している。宮崎県中部の照葉樹林で調査を行った服部・石田（2000）も，単位面積あたりの樹種数と，樹林地面積の対数との間に正の相関を見出している。このため，高木樹種数を目的変数，樹林地面積の対数とタケ類断面積比率を説明変数とし，鳥類についての回帰分析と同様の手順で回帰分析を行った。結果を表6に示す。最適モデルのTSR1は高木樹種数の分散を5割程度まで説明した。モデルTSR1は，タケ類断面積比率と樹林地面積の対数の双方を説明変数とし，いずれの回帰係数も有意であった。この結果から，調査地の鳥類にとって重要な高木樹種数は，竹林化の進行と，樹林地の分断化の双方から負の影響を受けていると考えられる。

表6．高木樹種数についての回帰分析の結果。

モデル名	変数と回帰係数		切片	自由度 調整済み R^2	AIC
	タケ類 断面積 比率	樹林地 面積 対数			
TSR1	-3.878 **	0.788 *	4.490	0.489	32.488
TSR2	-4.345 **		6.403	0.430	34.348

* $0.01 < p < 0.05$, ** $p < 0.01$ (片側検定)。

今回得られた回帰分析の結果は，落葉広葉樹林が竹林化した場合に，越冬期にプロットあたりで観察される鳥類種数は4種，特に樹上採餌する鳥類種数は3種減少すると予測していた。鳥類保全の観点から，竹林化の防止や，既存の竹林の樹種転換が望まれる。また，鳥類の減少は，捕食者にとっては餌動物の減少を，種子散布に鳥を利用する植物にとっては散布者の減少という結果をもたらし，間接的に，地域に生育・生息する生物の種数や個体数をさらに乏しいものにする可能性も考えられる。

引用文献

Erdelen, M. 1984. Bird communities and vegetation structure: I. correlations and comparisons of simple and diversity indices. *Oecologia*, 61 : 277-284.

服部 保・石田弘明. 2000. 宮崎県中部における照葉樹林の樹林地面積と種多様性，種組成の関係. *日本生態学会誌*, 50 : 221-234.

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.

——・森岡弘之・山岸 哲（編）. 1996. 日本動物大百科3 鳥類Ⅰ. 182pp. 平凡社，東京.

——（編）. 1997. 日本動物大百科4 鳥類Ⅱ. 180pp. 平凡社，東京.

Hino, T., A. Unno & S. Nakano. 2002. Prey distribution and foraging preference for tits. *Ornithological Science*, 1 : 81-87.

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.

Holmes, R. T., R. E. Bonney & S. W. Pacala. 1979. Guild structure of the Hubbard Brook

- bird community: a multivariate approach. Ecology, 60 : 512-520.
- Hutto, R. L., S. M. Pletschet & P. Hendricks. 1986. A fixed-radius point count method for nonbreeding and breeding season use. The Auk, 103 : 593-602.
- 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との関係について. ランドスケープ研究, 59 : 73-76.
- Ichinose, T. & K. Katoh. 1998. Factors influencing bird distribution among isolated woodlots on a heterogeneous landscape in Saitama Pref., Japan. Ekologia, 17 : 298-310.
- 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 : 631-634.
- Iida, S. & T. Nakashizuka. 1995. Forest fragmentation and its effect on species diversity in sub-urban coppice forests in Japan. Forest Ecology and Management, 73 : 197-210.
- Isagi, Y. & A. Torii. 1998. Range expansion and its mechanisms in a naturalized bamboo species, *Phyllostachys pubescens*, in Japan. Journal of Sustainable Forestry, 6: 127-141.
- James, F. C. & H. H. Shugart. 1970. A quantitative method of habitat description. Audubon Field Notes, 24 : 727-735.
- MacArthur, R. H. & J. W. MacArthur. 1961. On bird species diversity. Ecology, 42 : 594-598.
- 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.
- 中村登流・中村雅彦. 1995. 原色日本野鳥生態図鑑 <陸鳥編>. 301pp. 保育社, 大阪.
- 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.
- Ralph, C. J., S. Droege. & J. R. Sauer. 1995. Managing and monitoring birds using point counts: standards and applications. USDA Forest Service General Technical Report : PSW-GTR-149, 161-169.
- 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.
- 田端英雄 (編). 1997. エコロジーガイド 里山の自然. 199pp. 保育社, 大阪.
- 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 : 37-47.
- . 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.
- . 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 : 412-416.
- ・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 : 31-41.
- 由井正敏. 1988. 森に棲む野鳥の生態学. 237pp. 創文, 東京.

