

ブナ原生森内の空地と鳥類群集構造

中村 登流*

T. Nakamura: Avian community structure concerned to the glade within mature beech forest

Abstract

In mature beech forest, the distributions of bird's activities are influenced by the glades around large died tree or trees because the complexity of the structure in the micro-habitats, that is constructed by the leaves, twigs and small branches of Sasa-bamboos, saplings or thickets and the litters on the ground under thickets. Compared with the observation rates obtained from the investigations concerned to the locations of birds in first seeing each (1) within of glade, (2) edge of glade, (3) within of forest and (4) edge of forest, the typical species in relation of glade are *Emberiza variabilis*, *Cettia diphone*, *Erithacus cyane*, *Parus montanus* and *Parus major*. In the edge of glade, the avian Community in mature beech forest exhibited the highest diversity and equitability and the lowest dominance index than other parts in beech forest.

まえがき

種々の環境を評価する時に、その動物群集の特性をもって行なうことは総合的な評価として有益である。動物の生息環境は植生区分によって現わされることが多く、その大梯尺的な区分の中の各種の個体群密度をもって、動物の環境への反応の目安とする。しかしどんな動物もその区分の中に均一に現われるわけではない。環境と動物の連結状態はよりもっと構造的である(可児, 1944, 川那部, 1966)。Elton (1949)は動物の分布を左右し得る構造的な単位として minor habitat の概念を提唱した。その内部にある、直接動物生活と結びつく微細構造を micro habitat としている。例えば森林は、彼によると、いくつもの minor habitats のモザイクだと解せられる。

1977年以來、私は長野県北部かやの平のブナ林の鳥類群集構造を調査している(中村, 1977)。このブナ原生林の内部は決して一様ではなく、種々の成長度を持ったブナの樹木の塊状物のモザイクである。特に強く目につくのは空地であって、鳥の分布状態が、この空地の構造に強く左右されていることが解った。空地が1つの minor habitat となり得ることは Elton (1949, 1966) の強調する所のものである。ここでは1977年の調査データによって、ブナ林の鳥類群集が空地によってかなり影響された分布構造を持つことを述べたい。

この調査には、特に繁殖期に、飯島一良氏の助力を得た。また調査に当り木島平村誌編纂委員会並びに飯山

営林署より種々の便宜をいただいた。記して謝意を現わしたい。

調査地の概要と調査方法

調査地は長野県下高井郡木島平村かやの平の北どぶ自然観察路で行なった。高木層はほとんどブナ(*Fagus crenata*)で若干のダケカンバ(*Betula ermani*)が混じっている。中木層はまばらでブナ、コシアブラ(*Acanthopanax sciadophylloides*)、コバノトネリコ(*Fraxinus lanuginosa*)、コハウチワカエデ(*Acer Sieboldianum*)がある。低木もあまり密生しないが、ブナ、オオカメノキ(*Viburnum furcatum*)、ツノハシバミ(*Corylus Sieboldiana*)、ヒロハツリバナ(*Euonymus macropterus*)、ムラサキヤシオツツジ(*Rhododendron albrechti*)などである。ブナ原生木の大きいものは20~30mになり、樹令は400年という(原田, 1975)。

調査地は海拔1400~1500mのなだらかな傾斜地で、ブナ原生林は一部人工的な牧場と伐採あとのダケカンバ二次林、及び湿地のへりのハンノキ林に接している。この接触部は林縁としてあつかい、空地縁とは区別した。調査には1.5kmの直線的なコースを設定し、50mの両側に出て来る鳥の記録をとった。調査コース内の森林を次の4つの部分に分けて鳥の出現頻度、及び観察率を比較した。(1)空地の内部、(2)空地の縁、(3)林縁、(4)林内。

空地というのは、大きい樹木の自然枯死のあと又は倒木あとにできているもので、枯死、枯株が立っているか、

*信州大学教育学部附属志賀自然教育研究施設

よこたわっている。こういう所はオープンで地表近くへ陽光が入射して明るく、藪が発達している。特に空地の中央とそれより南側にはシナノザサ (*Sasa senanensis*) が茂り、北側にはブナの幼木、コシアブラ、コハウチワカエデ、ツルハシバミ、コバノトネリコなどがよく密生している。この中、低木の密生している部分を空地の縁として区別した。従って、空地の中という場所はシナノザサを主とし、そこにコシアブラ、ヤマウルシ (*Rhus trichocarpa*)、オオカメノキなどのごく低い藪が散在しているのに対して、空地の縁というのは上記落葉広葉樹の密生した、そして比較的ササの少ない所である。空地は立って北側を見れば、そこはこれらの低・中木の葉がよくしげり、それはブナ高木の下枝の葉に連続していて、林内を覆いかくしている。一方南側を見ると、藪の発達が少いか、欠けているので、林内をすかして見ることができる。

空地に対して林内は高木の幹が立ち並び、林床は比較的空いていて、リターがよく目につき、シナノザサその他の低木はまばらである。ブナの下枝はほとんど落ちてしまい、見とおしは良い。林縁は低・中高木が覆っていて、ウリハダカエデ (*Acer rufinerve*)、ダケカンバ若木、コバノトネリコなどを含み、特にダケカンバが多い。

調査は1977年7月に9回、10月に12回行なった。

結果と考察

1. 樹林内部の空地を中心にした出現種構成

4つの林内区分による出現種の出現頻度を観察率として図1,2に示した。観察率は100mあたりの平均出現個体数(雄のみ)を観察回数で割って算出した。

繁殖期(図1)では26種出現している。調査したコースの全出現鳥類種数は調査回数を重ねるに連れて、特に年数を重ねるに連れて増大する。1978,1979年の調査をとおして、これに更に13種が加えられている。ハシブトガラス (*Corvus macrorhynchos*)、ムクドリ (*Sturnus cineraceus*)、コムクドリ (*Sturnus philippensis*)、メジロ (*Zosterops japonica*)、ノジコ (*Emberiza sulphurata*)、エナガ (*Aegithalos caudatus*)、マミジロ (*Turdus sibiricus*)、ハリオアマツバメ (*Chaetura caudacuta*)、アオゲラ (*Picus awokera*)、アカショウビン (*Halcyon coromanda*)、アオバト (*Sphenurus sieboldii*)、クマタカ (*Spiaetus nipalensis*)、ハイタカ (*Accipiter nisus*)であり、この内4種(ムクドリ、コムクドリ、エナガ、ハイタカ)は林内繁殖が確認された。

非繁殖期(図2)には17種が見られているが、この内年をとおして留鳥と思われるもの11種、残り6種は渡り移動の途上に立寄ったものと考えられる。留鳥11種の内でも多雪期には渡去すると思われるものがあり、それをのぞく真の留鳥と見られるものは、エナガ、キバシリ、コガラ、ゴジュウカラ、コゲラ、アカゲラの6種だけである。渡り途上に立寄る鳥は観察を重ねるに連れてもっと増大するだろう。1978,1979年により追加されたものは15種、シメ (*Coccyzus coccythraustes*)、ウソ (*Pyrrhula pyrrhula*)、マヒワ (*Carduelis spinus*)、カワラヒワ (*Carduelis sinica*)、メジロ (*Zosterops japonica*)、ヤマガラ (*Parus varius*)、エゾビタキ (*Muscicapa griseisticta*)、サメビタ

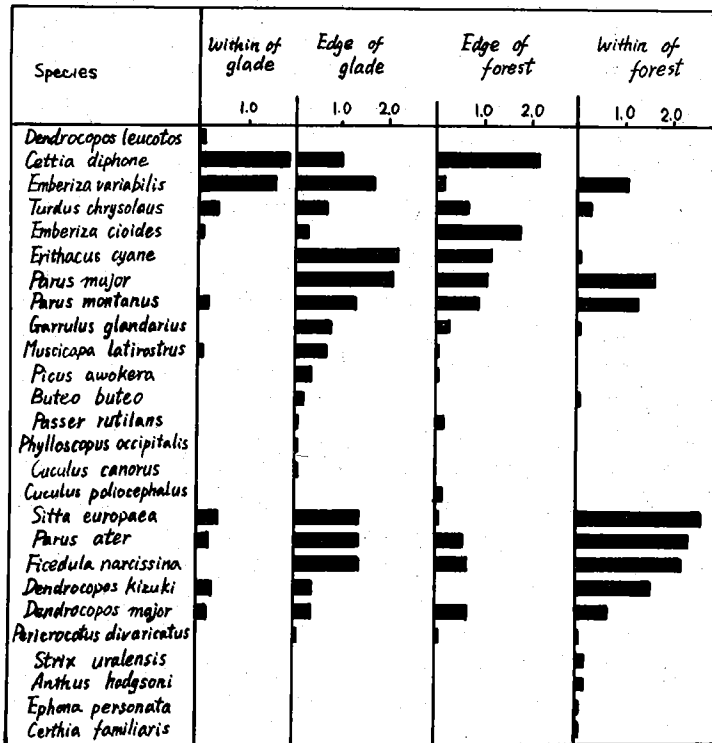


Fig. 1. Horizontally spatial distribution of avian breeding community within the mature beech forest of Kayanodaira, shown by the value of observation rate of the number of birds to nine census works per 100m on 1.5 km census course.

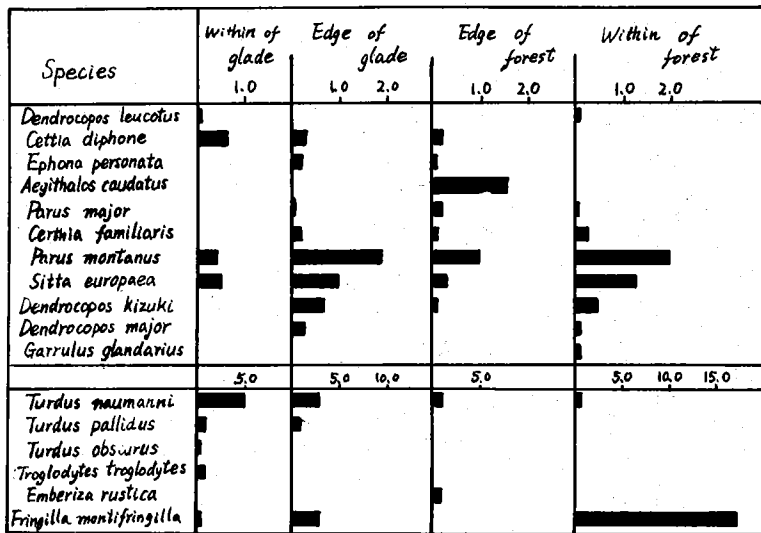


Fig. 2. Horizontally spatial distribution of avian non-breeding community within mature beech forest. Under six species are the birds stopping at the forest on the way of their migration.

キ (*Muscicapa sibilica*), ムギマキ (*Ficedula mugimaki*), メボソムシクイ (*Phylloscopus borealis*), ヤブサメ (*Cettia squameiceps*), ジョウビタキ (*Phoenicurus aureus*), ルリビタキ (*Tarsiger cyanurus*), ヒヨドリ (*Hypsipetes amaurotis*), キジバト (*Streptopelia orientalis*) である。

林内各部により、鳥の出現状態が異なり、且つ、各部分の鳥類群集の種構成が異なる。空地の縁の中、低木の密生する部分に鳥はもっとも多くの種と、高い観察率を持っている。観察率1以上の種は空地のへりで8種になる(林内は7種、林縁は4種、空地内は2種)。ブナ原生林の内部では空地の縁へ行くと多種類の鳥は高頻度で出あうということになる。

空地内では出現種数は少く、特別の2種が高い観察率を示している。それはウゲイス (*Cettia diphone*) とクロジ (*Emberiza variabilis*) であり、群を抜いて空地にこだわっている。外の部分と比べると、森全体としてはこの2種の現われかたは違いがある。ウゲイスは林縁にも多く、それは空地の中心からよりもっと林縁との共通項にかたよる(図3)。林を林縁化した時に、ウゲイスの密度が高まることを示している。おそらくその共通項はよりオープンな藪、即ちササ藪にあるだろう。

クロジは空地の中心から縁にかたより、しばしば林内へも入っている。クロジのなわばり分布はあきらかに空地を中心にして(図4)が、それはより一層林とのつながりの密接な空地を特徴としている。中村(1978b)

はクロジを亜寒帯針葉樹林外縁の ecotone に特徴的な種と見た。しかしクロジは多雪地ブナ林地帯に広く分布しており(中村, 1977) 原生林内部に深く入っている。もっともそれは温帯上部に相当しているが、中村(1978b)との共通項はその環境の持つ独特のモザイク的なパッチ構造にある。林内にある明暗の強いコントラストとその明所に発達するササをまじえた濃密な藪が、その共通項である。

この鳥類群集の中には空地を中心にした分布パターンとして、クロジと同じ種は外にない。ウゲイスのようなタイプとしてはホオジロ (*Emberiza cioides*) がある。しかしホオジロはより一層林縁要素であって、更にもっとオープンな場所へ出ていく(中村, 1973)。たしかにホオジロは林縁化した二

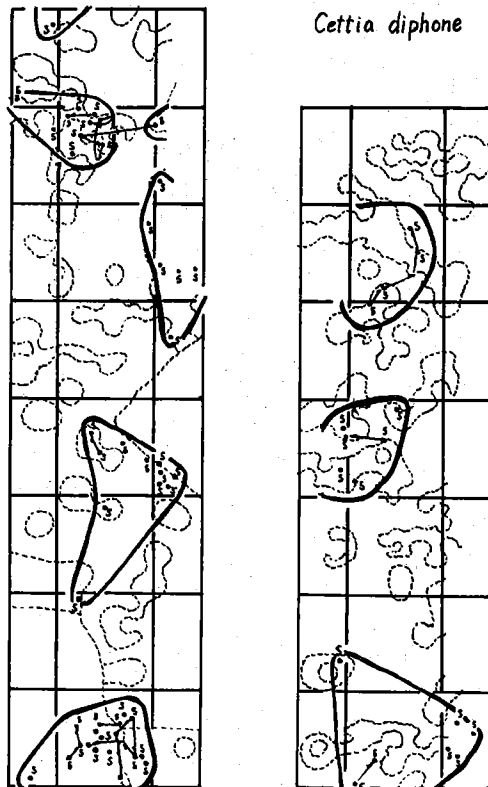
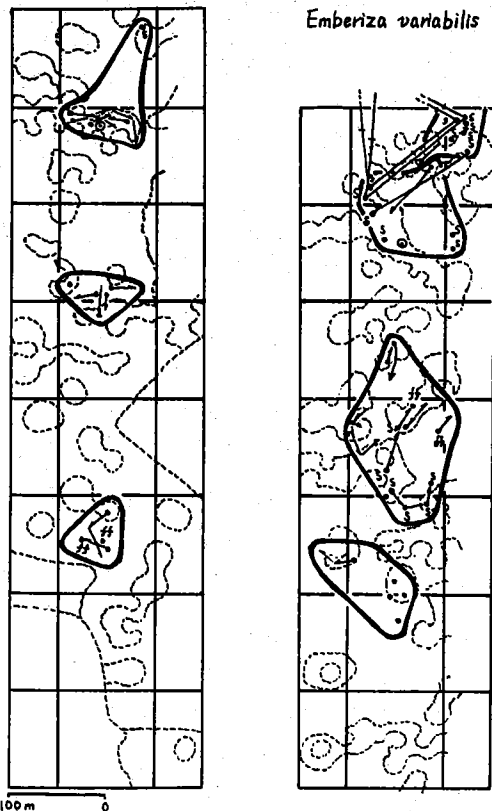


Fig. 3. Distribution of territories of *Cettia diphone* concerning to the glade within mature beech forest. The area encircled with dotted line shows the glade.



Emberiza variabilis

Fig. 4. Distribution of territories of *Emberiza variabilis* concerning to the glade within mature beech forest. The area encircled with dotted line shows the glade.

次林に高密とはなるが、それはウグイスよりもっと、草地や裸地を必要としていて、森林要素とはほど遠い種である。しかし、ウグイスは空地を伝って、原生林内深く分布し得る種である。

空地の縁に高い観察率を示す他の二つのグループがある。一つはコルリ (*Erithacus cyane*)、シジュウカラ (*Parus major*)、コガラ (*Parus montanus*) の3種であって、空地の縁と林の縁の両方に多く出て来る全くの林縁的なグループである。コルリはそのもっとも極端なものであるが、コガラとシジュウカラは林内であってもよく現われ、万能型ではあるが、どちらかというとき空地縁へのこだわりが強く、コガラは空地の内部にさえも出て来る。従ってこれらの3種はどれも、原生林内深く入り、その空地の縁を中心に生活しているものと見られ、特にコルリは空地縁をひときわ好むと思われる。

もう一つのグループはゴジュウカラ (*Sitta europaea*)、ヒガラ (*Parus ater*)、キビタキ (*Ficedula nareissina*) の3種である。これらは林内、林縁にかけて巾広く出現するが、むしろ林内の方にかたよっている。おそらく本

来林内に生活しているものが、時に空地縁へも出て来るといったタイプの鳥らしい。

この林にはシジュウカラ科でしかもシジュウカラ属 (*Parus*) に属する鳥が3種見られる。いわゆる同所性近縁種である。これらの種についての林内生態的分離状態について中村 (1970, 1978a) は混合二次林で示した。山麓の混合二次林は原生林の林縁状態ではないが、空地をめぐるブナ原生林内部にも3種の *Parus* の生態的分離状態がみとめられる。ヒガラ、シジュウカラ、コガラの順に空地への依存度が高まっている。しかし、これらについては更に微細な micro-habitat との結びつきを考察しなければならない。

非繁殖期 (図2) のブナ林は10月中・下旬に葉がすっかり落ち、林全体は明るくなって、空地の区別はあまりはっきりしなくなる。繁殖期の鳥の約7割 (19種) は渡去する。空地に関係の深い5種の内4種 (ウグイス、クロジ、コルリ、シジュウカラ) までは積雪期になるまでにいなくなる。残った1種コガラは繁殖期とほぼ同じような分布状態で、特に空地縁の中・低木と林内を使用している。10月にはブナの木の小枝や紅葉にアブラムシが多く、コガラはそれを大いにとっているし、他方で空地には果実が多く、それも利用している。ゴジュウカラ (*Sitta europaea*)、コゲラ (*Dendrocopos kizuki*)、アカゲラ (*Dendrocopos major*) のように冬にとどまるどの種も同じパターンを示す。

渡りの途上に立寄る冬鳥には二つの型がある。アトリ (*Fringilla montifringilla*) の大群は林内に現われるが、これはブナの小枝や葉 (紅葉した葉) に大量に発生しているアブラムシを食っている。すでに落葉したブナの冠部ではなく、まだ紅葉した葉のついてるものにとりついている。一方ツグミ (*Turdus naumanni*)、シロハラ (*Turdus pallidus*)、マミチャジナイ (*Turdus obscurus*) などのツグミ類は空地に集る。空地にはコシアブラ、オオカメノキのように小果実を多量につける低・中木があるからで、特に1977年にはコシアブラが豊作であった。1979年はどの木も果実をつけない極端な不作であり、渡って行くツグミ類の通過が目立って、空地の使用は殆んどなかった。

2. 空地を中心とした多様性の変化

種相対順位曲線は群集構造を分析する方法であり、群集の特性を単的に現わす、横軸に個体数の多い順位をとり、縦軸に相対度数をとってある。この縦軸に密度をとって黒田 (1974) は鳥類群集曲線と呼んだ。相対順位曲線は森林全体のものを図5に、各部分のものを図6, 7に示した。これから得られる多様度、均等度、優占度を表1に示した。繁殖期のものは森林全体として見たとき (図5)、ゆるやかで、おだやかなカーブを示して

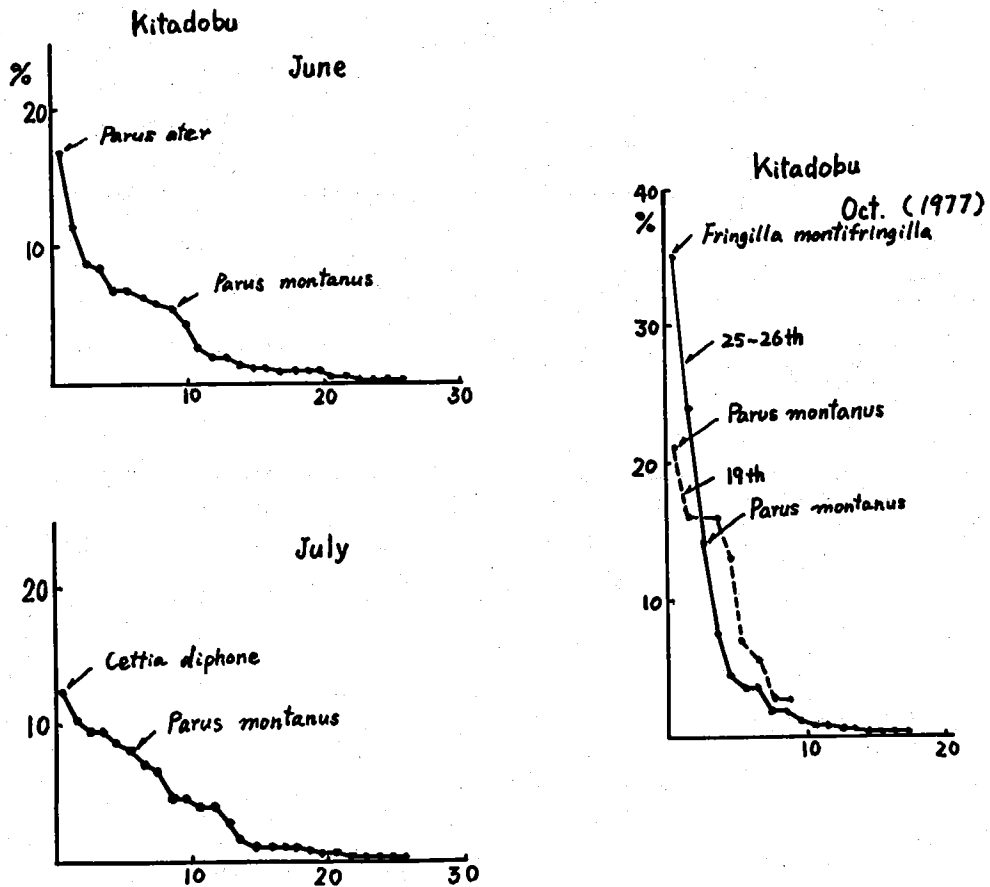


Fig. 5. Relative species abundance curve of the avian community of mature beech forest in Kayandaira. In October, the dotted line is the data as no migratory birds, and the thick line is the data included migratory birds.

いる。これは温帯林の特徴であり（中村，1975，1976，1977，），黒田（1974，1978）のいう広葉樹林型の横型曲線によく似ている。但し，この曲線は鳥の観察上の条件によっていくらか左右される（図5の6月と7月のを比較）。図5の6月のようにヒガラが活潑で目立つ季節には，それがいく分とび抜けて来る。こういう極端に優占度の高い群集では，特定の種がいちぢるしく高密度であるために，曲線は縦軸に引っぱられ，左上方へ強く突

き出して，カーブの傾斜が鋭くなって来る。例えば亜寒帯針葉樹林は4種ほどの極端な高密度をもち，カーブの左部がいちぢるしく高まっている群集である（中村，1975，1976）。しかし，同じ亜寒帯針葉樹林の温帯側へにある ecotone では，このカーブがゆるやかになって来る（中村，1975，1976）。それは異質性の強い minor habitat が混ざる複合的な環境となるからである。いわば二つの異なる鳥類群集が ecotone で入りまじる上に，ecotone

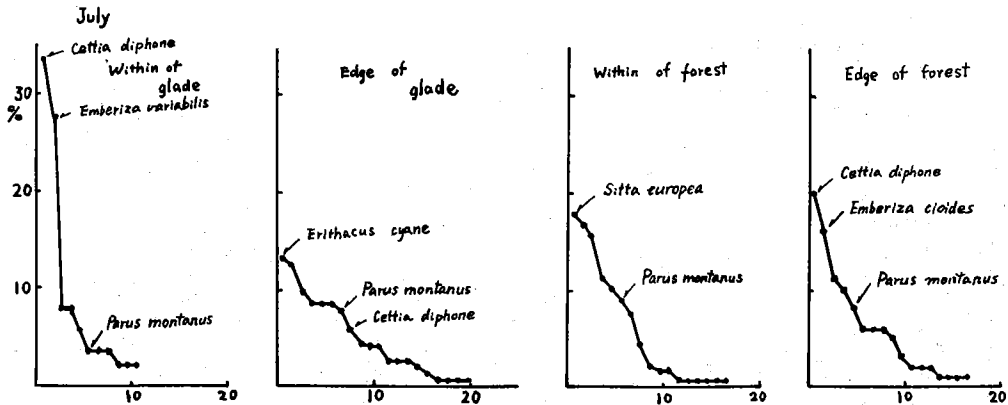


Fig. 6. Relative species abundance curve of the avian communities in each spatial part within mature beech forest in July.

Table 1. Number of species, diversity index, equitability index and dominance index of avian communities each part within mature beech forest.

		All woods	Within of glade	Edge of glade	Within of forest	Edge of forest
No. of species	July	26	11	20	17	17
	Oct.	17	9	11	10	10
No. of birds	July	443	51	154	137	101
	Oct.	558	98	135	270	55
H ¹⁾	July	2.7518	1.8990	2.6560	2.3256	2.4561
	Oct.	1.7964	1.4156	1.9517	0.9022	1.7550
J ²⁾	July	0.8446	0.7919	0.8866	0.8208	0.8668
	Oct.	0.6340	0.6442	0.8139	0.3918	0.7622
DI ³⁾	July	0.2031	0.6078	0.2533	0.3358	0.3564
	Oct.	0.6398	0.7245	0.4963	0.8630	0.5630

$$1) H' = - \sum_{i=1}^s p_i \log_e p_i \quad (\text{by MacArthur \& MacArthur 1961})$$

$$2) J' = \frac{H'}{H'_{\max}}, H'_{\max} = \log_e S \quad (\text{by Kricher 1972})$$

$$3) DI = (n_1 + n_2) / N \quad (\text{by Rov 1975})$$

独特の鳥が現われるからだ(中村, 1976)。

ブナ原生林の内部を4つに分けて、このカーブを見ると(図6)、どの部分もカーブの左側が高まり、傾斜が強まる傾向を示す。そのもっとも極端なものは空地の内部であり、その傾向がもっとも少なく、おだやかなカーブを示すのは空地の縁である。ブナ原生林内の鳥類群集は全体としては複合的なものしか示さない。内部のmicro-habitatによって群集は全体よりもっと多様度の低い、もっと優占度の高いものである(表1)が、その極端な例が空地の内部である。

カーブを右側の方へ引っぱる要素は低密度種が多数入

ってくるという傾向性である(J'が1.0に近い傾向)。この傾向が比較的強いのが空地の縁の中・低木の密生部である。多様度は比較的高く、優占度は低い。林縁よりもこの傾向が強くなるのはコルリとかクロジのような原生林内奥の空地及びその縁に深くかかわる種が空地縁の方に入って来るためであろう。原生林内部の空地の縁は原生林全体の鳥類群集の多様性に重要な意味を持って来ると共に、林縁との違いがそこにある。

非繁殖期の種相対順位曲線(図5, 図7)は森全体としても、各部分にしても、いずれも繁殖期に比べてずっと左上方へ引きあげられ、鋭い傾斜を持って来る。この傾

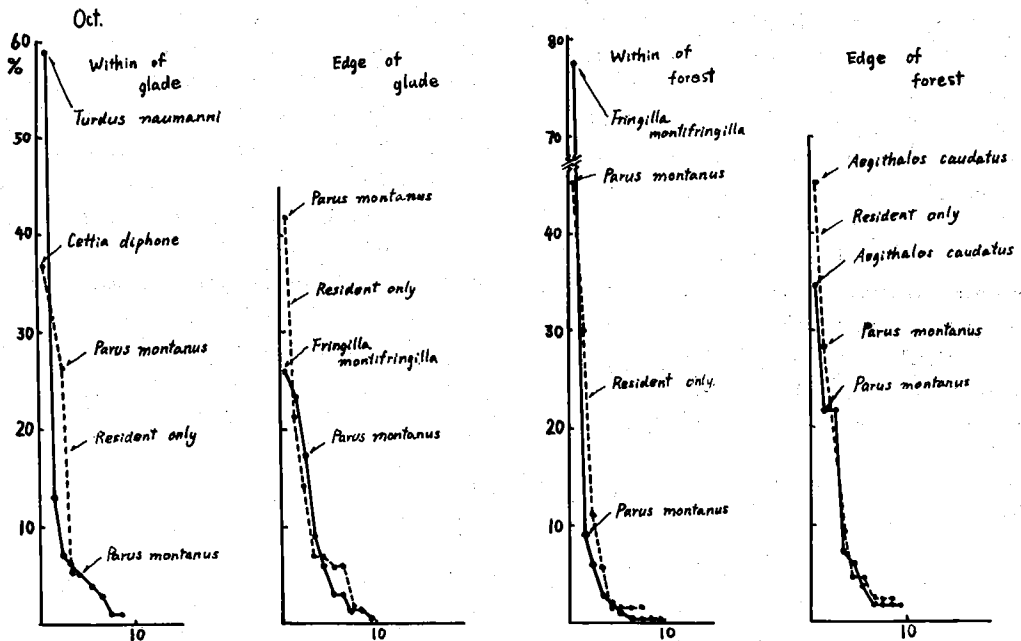


Fig. 7. Relative species abundance curve of the avian communities in each spatial part within mature beech forest in October. See the explanation of figure five.

向は繁殖期の空地内が示すように、micro-habitatの構造的な単純さに応ずるものと考えられる。非繁殖期、特に10月のカーブのこの傾向は、原生林全体に及ぶ環境構造の単純化を反映するだけでなく、渡り鳥の極端な集中は空地の中と森内に極端な単純さをつくり出す。しかし、渡り鳥によってつくられるこのいちごるしい多様度低下はおそらく一時的であろう。

あとがき

ブナ原生林の鳥類群集の特性の中で、林内の空地をめぐる意味あいについて述べた。特に繁殖期には、空地の内部で多様度が低下し、空地の縁で多様度が高まる不均一な分布がある。個々の種の繁殖行動を見て行くと、この空地の意味はもっと大きくなりそうである。空地と鳥との結合はその部分的な微細構造と行動とのつながりを見なくては十分とはいえない。少なくともブナ林全体としてどんな鳥がどの位いるかといった見方では、それをいくら重ねても環境と鳥の結びつきは解らないし、動物にとっての環境の意義は論ぜられない。

文献

Elton, C. (1949) : Population interspersation : an essay on animal community patterns. J. Ecol.

, 37, 1-23.
 Elton, C. (1966) : The pattern of animal communities. Methuen, London.
 原田文夫(1975) : ブナ林の天然更新を主体とする施業法。長野営林局, 長野。
 可児藤吉(1944) : 溪流棲昆虫の生態。日本生物誌, 昆虫上巻, 研究社 (思案社版, 可児藤吉全集 pp. 3~91).
 川那部浩哉(1966) : 環境の構造性と生物の生活。生態と進化 (伊勢村外編), 岩波, pp. 132-136.
 Kricher, J. C. (1972) : Bird species diversity : the effect of species richness and equitability on the diversity index. Ecology, 53, 278~282.
 黒田長久(1974) : 森林鳥類群集の比較法試案。山階鳥研報, 7, 268-292.
 黒田長久(1978) : 森林と鳥類。森林学 (大政正隆編)。共立出版。pp. 99-151.
 MacArthur, R. H. and J. W. MacArthur (1961) : On the species diversity. Ecology, 42, 595-598.
 中村登流(1970) : 日本におけるカラ類群集構造の研究, II 摂食場所, 食物の季節的変動および生態的分離。山階鳥研報, 6, 141-169.

中村登流 (1973) : ホオジロ属の冬季分散状態の比較,
特にカシラダカとホオジロを中心に。山階鳥研報。
7, 139 - 159.

Nakamura, T. (1975) : Ecological grade of birds'
community from coniferous to deciduous woods II.
Bull. Inst. Nat. Edc. in Shiga Heights, 14, 29
- 50.

Nakamura, T. (1976) : Ecological grade of birds'
community from coniferous to deciduous woods III
Annual change 1973 to 1976. Bull. Inst. Nat. Edc.
in Shiga Heights, 15, 31 - 42.

Nakamura, T. (1977) : Birds' community of the
mature beech forest in Kayanodaira. Bull. Inst.

Nat. Edc. in Shiga Heights, 16, 5 - 29.

中村登流 (1978a) : 日本におけるカラ類群集構造の研究。
Ⅳ くちばしの使用法とその使用空間による生態的分離。
山階鳥研報。10, 94 - 118.

Nakamura, T. (1978b) : Habitat and territoriality
of Grey Buntings (*Emberiza variabilis*) in Shiga
Heights. Bull. Inst. Nat. Edc. in Shiga Heights,
17, 33 - 54.

Rov, N. (1975) : Breeding bird community structure
and species diversity along an ecological gradi-
ent in deciduous forest in western norway. *Ornis
Scand.* 6, 1 - 14.