

## 広葉樹林の分断化が鳥類に及ぼす影響の緩和 —人工林マトリックス管理の提案—

山浦 悠<sup>\*1</sup>

山浦悠一：広葉樹林の分断化が鳥類に及ぼす影響の緩和—人工林マトリックス管理の提案— 日林誌 89: 416~430, 2007 広葉樹林の転換がパッチレベルおよびランドスケープレベルで鳥類に及ぼす影響を、人工林への転換に重きを置いて整理し、その影響の緩和手法を提案した。広葉樹林の人工林への転換に伴う、広葉樹林パッチ面積の縮小、広葉樹林の消失と分断化は、鳥類の種数・密度を減少させる。広葉樹林の消失と分断化の影響は、広葉樹林の消失が進行するほど強くなる。人工林はこれまで、生物にとっては同質な非生息地（マトリックス）としてとらえられ、生物多様性の保全上無視されてきた。しかし、林分構造と樹種組成が複雑な人工林は多くの鳥類の生息地として機能する。したがって、広葉樹林の人工林への置き換えによる鳥類への影響は、人工林の林分構造と樹種組成を複雑化することによって緩和することができると思われる。人工林の林分構造と樹種組成の複雑化は、長伐期施業や強度の間伐、間隔を空けた植栽、広葉樹や粗大有機物の維持、保残伐によって達成することができるだろう。最後に、生物多様性の保全に配慮した森林管理手法を発達させるための今後の課題をいくつか挙げた。

キーワード：生息地の消失、パッチ面積、ランドスケープエコロジー、林分構造、林分の樹種組成

Yamaura, Y.: **Mitigating Effects of Broadleaved Forest Fragmentation on Birds: Proposal of Plantation Matrix Management.** *J. Jpn. For. Soc.* 89: 416~430, 2007 I reviewed the effects on forest birds of replacing broadleaved forests at the patch and landscape levels, with emphasis on replacement by plantations. I proposed methods mitigating such effects. Reduction in patch area of broadleaved forests, loss and fragmentation of broadleaved forests caused by plantations reduce bird species richness and densities. The effects of loss and fragmentation of broadleaved forests operate strongly in landscapes where most broadleaved forests have been lost. Plantations have been treated as homogenous non-habitats (matrix), and ignored in biodiversity conservation. However, because structurally and compositionally complex plantations function as habitats for many forest birds, such negative effects would be mitigated by increasing the complexity of the structure and composition of surrounding plantations through extended rotation, strong thinning, and planting trees further apart, retention of green trees, deciduous trees, and coarse woody debris in clearcuts. Future challenges facing the development of forest management to conserve biodiversity are discussed.

**Key words:** habitat loss, landscape ecology, patch area, stand composition, stand structure

### I. はじめに

温帯地域の広葉樹林は人工林に大きく転換されている (Hartley, 2002)。日本でも、森林の40%、東海地方では55%、四国および九州地方では60%以上の森林が単一樹種の針葉樹人工林（以降、人工林）から構成されるように（農林水産省, 2002）、針広混交林や広葉樹原生林および広葉樹二次林（以降、すべて広葉樹林として扱う）の人工林への林種転換（以降、転換）が進んでいる。広葉樹林の人工林への転換は、パッチレベルで広葉樹林パッチの面積を縮小させ、ランドスケープレベルで広葉樹林を消失・分断化させている (Nagaike and Kamitani, 1999)。広葉樹林が農地に転換された農地景観では、広葉樹林パッチ面積の縮小や広葉樹林の消失・分断化が鳥類をはじめとした多くの生物に影響を及ぼすことが明らかにされている (Saunders *et al.*, 1991; Fischer and Lindenmayer, 2007)。ここで広葉樹林

の消失とは、ランドスケープ内の広葉樹林の面積の減少を示し、広葉樹林の分断化とは、広葉樹林パッチ数の増加、パッチ面積の減少、パッチ間距離の増加を示す (図-1)。

鳥類は古くから生態学の対象となり (MacArthur and MacArthur, 1961; Wiens, 1989)、鱗翅目幼虫の捕食や種子散布など多くの生態的機能を有していることが知られる (Murakami and Nakano, 2000; Takahashi and Kamitani, 2003; Van Bael *et al.*, 2003)。それらの機能の中には、鳥類の単一種もしくは数種しか機能を果たさないものが多い (Şekercioğlu, 2006)。したがって広葉樹林の人工林への転換は、多くの鳥類の消失をもたらすだけでなく、鳥類以外の多くの種の消失（絶滅のカスケード: Gascon and Lovejoy, 2001; Lindenmayer and Fischer, 2006）をもたらす可能性がある (Elmqvist *et al.*, 2003; Şekercioğlu *et al.*, 2004)。近年、森林は生物の生息地としてとらえられるようになり、生物多様性の保全に配慮した森林管理手法の開発

\* 連絡・別刷請求先 (Corresponding author) E-mail: yamaura@affrc.go.jp

<sup>1</sup> (独)森林総合研究所森林昆虫研究領域 (305-8687 つくば市松の里 1)

Department of Forest Entomology, Forestry and Forest Products Research Institute, 1 Matsunosato, Tsukuba 305-8687, Japan.  
(2006年5月26日受付; 2007年6月18日受理)

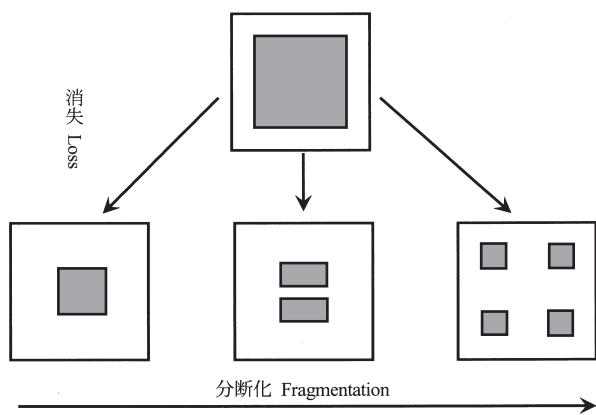


図-1. 分断化の程度異なる広葉樹林の消失  
Loss of broadleaved forests with different degree of fragmentation of broadleaved forests.

色塗り区域は残存広葉樹林、白抜き区域は人工林マトリックスを示す。下方向への矢印は広葉樹林の消失を示す。右方向への矢印は、広葉樹林の分断化の強度を示す。景観生態学では、対象となる土地被覆の周囲に広がりランドスケープで大きな割合を占める土地被覆はマトリックスと呼ばれる (Turner *et al.*, 2001). Fahrig (2003) を参考に描いた。

The arrows pointing the lower directions show the loss of broadleaved forests. The arrow pointing the right side shows the strength of fragmentation of broadleaved forests. Grey (white) area represents broadleaved forests (plantation matrix). In landscape ecology, a land cover type, which surrounds focal land cover type and dominates landscape, is called matrix (Turner *et al.*, 2001). Based on Fahrig (2003).

が求められている (藤森ら, 1999)。したがって、広葉樹林の人工林への転換が鳥類に及ぼす影響に関する現在の知見を整理し、その影響の緩和手法を開発する必要がある。

そこで本総説では、広葉樹林の転換がパッチレベルおよびランドスケープレベルで鳥類に及ぼす影響を人工林への転換に重きを置いて II. で整理する。III. では、広葉樹林の転換の影響を緩和するための第一の手法として、林分レベル、パッチレベル、ランドスケープレベルでの広葉樹林の管理を提案する。具体的には、林分レベルでは広葉樹林の林分構造と樹種組成の複雑性の回復、パッチレベルでは広葉樹林パッチ面積の回復、ランドスケープレベルでは広葉樹林の面積・連続性の回復を提案する。しかし、土地所有の問題などから、広葉樹林の管理は常に行えるとは限らない。そこで IV. では、広葉樹林の転換の影響を緩和するための第二の手法として、広葉樹林を転換している土地被覆 (マトリックス) を生物にとって質が高くなるように管理するマトリックス管理を提案する。景観生態学では、対象となる土地被覆の周囲に広がりランドスケープで大きな割合を占める土地被覆はマトリックスと呼ばれる (Turner *et al.*, 2001)。そこで本総説では、広葉樹林の転換を引き起こしている土地被覆をマトリックスと呼ぶ (図-1)。V. では、IV. を踏まえ、広葉樹林の人工林への転換の影響を緩和するための手法として、人工林マトリックスの管理を提案する。具体的には、人工林の林分構造と樹種組成の複雑化を提案する。VI. では、V. までの内容を踏まえ、日本の森林景観

での鳥類多様性の保全について考察する。VII. で、生物多様性の保全に配慮した森林管理手法を発展させる上で、特に重要だと考えられる今後の課題を挙げる。

## II. 広葉樹林の置き換えがパッチレベルおよびランドスケープレベルで鳥類に及ぼす影響

本章では、広葉樹林の転換が鳥類に及ぼす影響をパッチレベルおよびランドスケープレベルごとに整理する。各節では、まず既往研究の豊富な広葉樹林が農地マトリックスに転換されている農地景観における研究を整理した後に、成熟した広葉樹林が人工林や若齢林、伐採地マトリックスへ転換されている森林景観における研究を整理する。なお、人工林と若齢林、伐採地は鳥類にとって必ずしも同質のマトリックスではないが、成熟した広葉樹林 (以降、広葉樹林) に依存した種にとって主たる生息地とはならないが、採食地としては機能する点が類似している (Hanski and Haila, 1988; Tubelis *et al.*, 2004)。したがって、広葉樹林の人工林、若齢林、伐採地への転換の影響は類似していると予測される。また、広葉樹林が若齢林と伐採地へ転換されたランドスケープを扱った研究は近年増加しつつあるものの、広葉樹林が人工林に転換されたランドスケープを扱った研究は未だ少ない。したがって、広葉樹林が人工林に転換されたランドスケープを扱った研究のみを対象として一般的な傾向を導き出すのは今のところ困難である。そこで本章では、人工林や若齢林、伐採地を同質のマトリックス (森林マトリックス) として扱う。しかし、人工林や若齢林、伐採地は林分構造と樹種組成が異なることから、必ずしも同質のマトリックスではないことは気に留めておくべきだろう。

### 1. パッチレベル

#### 1) パッチ面積

面積と生物の種数の正の関係は、多くの分類群およびスケール (パッチ、島、大陸など) でみられる非常に一般的なパターンである (加藤, 2005; Lindenmayer and Fischer, 2006)。農地景観でも、広葉樹林パッチ面積が小さくなると鳥類の種数は減少し (Blake and Karr, 1987; Van Dorp and Opdam, 1987)、いくつかの種は密度が減少することが広く知られる (Bender *et al.*, 1998; Connor *et al.*, 2000)。広葉樹林パッチの面積の縮小に伴って密度が減少する種は面積敏感種と呼ばれ、保全対象種として注目されてきた (Villard, 1998)。なお、留鳥と体重の軽い種・重い種が広葉樹林パッチの面積の縮小に伴って密度が減少しやすいことが示されている (Bender *et al.*, 1998; Brown and Sullivan, 2005)。

森林景観でも、広葉樹林パッチ面積の縮小は鳥類の種数および密度を減少させる (Edenius and Sjöberg, 1997; Lindenmayer *et al.*, 2002a)。しかし、森林景観で広葉樹林を転換している森林マトリックスは、農地景観の農地マトリックスとは異なり、森林性鳥類にとって質は低いものの生息地として機能する (Estades and Temple, 1999; Norton *et al.*, 2000)。したがって、森林景観では、小さな広葉樹林



パッチで欠乏した資源をマトリックスは補うことができ、広葉樹林パッチへの定着率も高いなどの理由から、広葉樹林パッチ面積の縮小に伴って種数や密度は農地景観よりも減少しにくいと予測され (Brotons *et al.*, 2003), この予測はメタ解析によって支持されている (Mönkkönen and Reunanen, 1999)。したがって、森林景観では小さな広葉樹林パッチでも多くの鳥類の生息地として機能することから、小さな広葉樹林パッチの価値を過小評価すべきではない (Turner and Corlett, 1996; Fischer and Lindenmayer, 2002; Tscharncke *et al.*, 2002)。Lindenmayer *et al.* (2002a) は、森林景観における面積敏感種として、樹幹探索者、樹冠探索者、フライキャッチャーなどを挙げている。今後は、農地景観における Robbins *et al.* (1989) や Hinsley *et al.* (1995) の研究のように、面積敏感種が広葉樹林パッチで生息するために必要な面積を明らかにする必要があるだろう。なお、広葉樹林パッチ面積の縮小によって正の影響を受ける種がいることが報告されている (Estades and Temple, 1999; Lindenmayer *et al.*, 2002a)。

## 2) パッチの形状

パッチ面積とは異なり、パッチの形状を扱った研究は景観のタイプを問わず少ない。Gutzwiller and Anderson (1992) は、農地景観で広葉樹林パッチの形状が鳥類の種数と巣の数に及ぼす影響を調査した。その結果、広葉樹林パッチの形状は種数と巣の数には影響を及ぼさなかったが、広葉樹林パッチの方向が渡りの方向と垂直なほど、渡り鳥の種数と巣の数が多かった。森林景観で広葉樹林パッチの形状が鳥類に及ぼす影響を調査した Lindenmayer *et al.* (2002a) は、広葉樹林パッチの形状が複雑なほど密度が増加する種として、体重が大きな種、留鳥、一腹卵数の大きな種を挙げている。広葉樹林パッチの形状が鳥類に及ぼす影響はこれまであまり注目されてこなかった (Ewers and Didham, 2006a)。しかし、森林管理は残存広葉樹林パッチの形状を単純化することから (Mladenoff *et al.*, 1993), 広葉樹林パッチの形状の影響、広葉樹林パッチの形状と面積の相対的な重要性、それらの交互作用、Lindenmayer *et al.* (2002a) の指摘の一般性の検討は、今後の重要な課題である。

## 3) 境界効果

異なるタイプの生息地が接する境界から遠ざかるにつれ、生物学的・非生物学的なパターンやプロセスが変化することが広く知られ、境界効果 (edge effect) と呼ばれる (Harper *et al.*, 2005; Ewers and Didham, 2006b)。これまで多くの研究が広葉樹林と農地の境界の近傍 (いわゆる林縁) では鳥類の巣内での卵と雛の捕食圧が高いことを示してきた (Paton, 1994)。広葉樹林の消失・分断化が進行するほど林縁が広葉樹林内に占める割合が増加するために (Laurance and Yensen, 1991), 境界効果は鳥類の個体群の持続性を下げると予測される (Temple and Cary, 1988)。したがって、広葉樹林をまとめて林縁が占める割合を小さくすることは重要な保全戦略だと指摘されてきた (With and King, 2001)。近年の研究では、巣の捕食圧に関する境界効

果は、広葉樹林パッチ周囲の広葉樹林率が低いほど高く、中央アメリカおよび中央ヨーロッパよりも北米および北西ヨーロッパで高く (Hartley and Hunter, 1998; Lahti, 2001; Batáry and Báldi, 2004), 樹冠営巣者や低木営巣者よりも地上営巣者の方が高い (Flaspohler *et al.*, 2001; Loyd *et al.*, 2005) ことが示されている。

森林景観では、伐採地の近傍で巣の捕食圧が高いことが知られている (Manolis *et al.*, 2000)。そのため、成熟林に依存した鳥種 (成熟林種) を保全するためには、伐採地をまとめることが推奨されてきた (Thompson, 1993)。ただし、伐採地は更新することから、伐採地の近傍での巣の捕食圧の増加は一時的であると考えられる (Schmiegelow and Mönkkönen, 2002)。また、伐採地の近傍での巣の捕食者、および巣の捕食圧の増加は小さいとする研究もある (Chalfoun *et al.*, 2002; Batáry and Báldi, 2004)。なお、広葉樹林と人工林の境界で巣の捕食圧を調査した研究は今のところみられない。

密度に対する境界効果も知られており、境界で密度が高くなる種は境界種、低くなる種は内部種もしくは境界忌避種と呼ばれている。後者は広葉樹林の消失・分断化の影響を受けやすい種として注目されてきた (Villard, 1998)。近年、複数の境界の近傍に位置する場所 (三角形の角の近辺など) は、単一の境界の近傍に位置する場所よりも忌避されやすいことが示された (Fletcher, 2005)。パッチ面積が縮小するほど、単一の境界の近傍に位置する場所の割合のみではなく、複数の境界の近傍に位置する場所の割合も増加するため、境界効果はパッチ面積の縮小に伴う鳥類の密度の減少の一つのメカニズムだと指摘されている (Fletcher, 2005)。また、Parker *et al.* (2005) は、境界の忌避は小さなパッチで強くなるかもしれないと指摘している。近年、Ries and Sisk (2004) と Ries *et al.* (2004) は、各種の密度の境界に対する反応は、境界内外の資源分布によって予測できるという資源ベースモデルを提案した。資源ベースモデルは、隣接する生息地 (マトリックス) に対象種が必要とする資源が存在しなければ、対象種は境界を忌避し、マトリックスに資源が存在すれば境界は忌避しないと予測する。この資源ベースモデルは、多くの種の密度の多様な境界への反応を説明することができている (Ries and Sisk, 2004; Ries *et al.*, 2004)。

人工林は質が低いものの多くの鳥類の生息地として機能するように (Estades and Temple, 1999; Lindenmayer *et al.*, 2002a), 多くの鳥類が必要とする資源が分布する (Raivio and Haila, 1990)。したがって、森林景観では密度に対する境界効果は小さいと予測される。今のところ、人工林からの距離が広葉樹林の鳥類の密度に及ぼす影響を調査した研究はみられない。しかし、広葉樹林内の鳥類は隣接人工林で採食を行うために、広葉樹林に近接した人工林では鳥類の種数や密度が高い '逆境界効果' が知られる (Tubelis *et al.*, 2004; Lindenmayer and Fischer, 2006)。また、先述したように森林景観では巣の捕食圧に対する境界効果も小さ

い。したがって、森林景観では境界効果は小さいと考えられる。

## 2. ランドスケープレベル：広葉樹林の消失と分断化

生息地の消失が生物に及ぼす影響を扱う研究は、パッチレベルでの実証研究が主体であった。1990年代後半以降、生息地の消失と分断化が個体群の持続性に及ぼす影響を扱った理論研究が盛んに行われるようになり、多くの実証研究が生息地の消失・分断化が生物に及ぼす影響を扱うようになった。生息地の消失を扱った多くの理論研究は、個体群の持続性がランドスケープ内の生息地の割合が一定値以下になると急激に低下する臨界閾値の存在を示している (Fahrig, 2002, 2003)。この臨界閾値は、ランドスケープ内に最低限必要な生息地の割合とされる (Huggett, 2005)。鳥類の密度や種数にランドスケープ内の広葉樹林の割合が及ぼす影響を扱った農地景観での実証研究は、閾値の存在を支持するもの (Andr n, 1994; Radford *et al.*, 2005) と支持しないもの (Lindenmayer *et al.*, 2005) の両方がある。森林景観での実証研究も、閾値の存在を支持するもの (Jansson and Angelstam, 1999) と支持しないもの (M nkk nen and Reunanen, 1999; Cushman and McGarigal, 2003) の両方が存在する。したがって、臨界閾値の存在に関しては、今のところ一貫した結果は得られていない。また、種によって重要な空間スケールや環境嗜好性が異なることから、臨界閾値の安易な一般化は危険だとする指摘もある (M nkk nen and Reunanen, 1999; Lindenmayer and Lucks, 2005)。

多くの理論研究が予測するように、農地景観では、広葉樹林の消失・分断化は鳥類の種数や密度を大きく減少させることが多くの実証研究によって明らかにされている (Askins *et al.*, 1987; Villard *et al.*, 1999)。一方、農地景観とは異なり、森林景観では森林性鳥類はマトリックスへ移動することのためらいは小さく (Gobeil and Villard, 2002)、マトリックスでも採食が可能である (Tubelis *et al.*, 2004)。したがって、森林景観では広葉樹林パッチ間を効率よく移動できるために (Zollner and Lima, 2005)、地域個体群は広葉樹林が強度に消失しない限りは絶滅しにくいと予測される (Fahrig, 2001; Cooper *et al.*, 2002)。森林景観で鳥類の密度や鳥類群集の種組成に広葉樹林の消失・分断化が及ぼす影響を検討した実証研究では、広葉樹林の消失・分断化の影響は小さい (Lichstein *et al.*, 2002; 山浦・加藤, 2007) もしくは中程度 (McGarigal and McComb, 1995; Drapeau *et al.*, 2000) とされている。これらの研究は、対象としたランドスケープの広葉樹林の割合の平均値が46%以上であり、広葉樹林が大面積で残存しているランドスケープを主に対象としている。一方、Enoksson *et al.* (1995) は広葉樹林の割合が1~6%、Jansson and Angelstam (1999) は広葉樹林の割合が6~28%のランドスケープを対象とし、ゴジュウカラ *Sitta europaea* やハシブトガラ *Parus palustris*、エナガ *Aegithalos caudatus* に対する広葉樹林の消失・分断化の大きな影響を見出している。したがって森林景観では、

広葉樹林の消失・分断化が鳥類に及ぼす影響は、広葉樹林が強烈に消失しない限りは強くはないと考えられる。

生息地の分断化が個体群の持続性に及ぼす影響を扱った理論研究は、生息地の分断化は個体群の持続可能性を大きく低下させると予測している研究 (With and King, 1999; Wiegand *et al.*, 2005) とその影響は小さいとする研究がある (Fahrig, 1997, 2001)。農地景観で鳥類の密度に広葉樹林の消失と分断化が及ぼす影響を扱った実証研究の中には、消失と分断化の影響は等しいもしくは分断化の影響の方が大きいとする研究はあるものの (Villard *et al.*, 1999; Cooper and Walters, 2002)、一般に広葉樹林の消失の方が分断化よりも重要である (Fahrig, 2002, 2003)。森林景観でも、多くの研究が広葉樹林の消失の方が分断化よりも重要であるとしている (McGarigal and McComb, 1995; Lichstein *et al.*, 2002)。しかし、生息地の消失と分断化の両方の影響を扱った理論研究は、生息地が大量に消失した場合にのみ分断化の影響が現れると予測している (Andr n, 1994; Flather and Bevers, 2002)。そして、この予測は農地景観 (Radford *et al.*, 2005) と森林景観 (Betts *et al.*, 2006) の実証研究によって支持されている。つまり、多くの広葉樹林が残っている場合には、広葉樹林の消失が鳥類に及ぼす影響は小さいが、広葉樹林が少なくなると、消失の影響は強くなり分断化の影響が現れるようである。

## III. 広葉樹林の人工林への転換の影響の緩和： 広葉樹林管理

II. で整理したように、広葉樹林の人工林への転換は広葉樹林のパッチ面積の縮小、広葉樹林の消失・分断化を通して鳥類の種数と密度を減少させる。本章では、この影響の緩和手法として、広葉樹林の林分レベル、パッチレベル、ランドスケープレベルからの管理を順に提案する。

林分レベルの広葉樹林の管理として、広葉樹林の林分構造と樹種組成の複雑性の回復が挙げられる。広葉樹林の転換が進行したランドスケープでは、残存広葉樹林は長期間にわたって強度の管理を受けているために、林分構造や樹種組成は単純化されている (Foster *et al.*, 2003; Angelstam *et al.*, 2004)。そのため、林分構造および樹種組成の単純化によって失われる特定の構造や植物種に依存したスペシャリストが最も広葉樹林の転換に脆弱だと指摘されている (Henle *et al.*, 2004; 山浦・加藤, 2007)。林分構造および樹種組成が複雑な広葉樹林は鳥類の種数が多いことことから (由井, 1988; 日野, 2004)、林分構造と樹種組成の単純化は鳥類の種数と多くの種の密度を減少させていると考えられる。地域個体群の持続性にとっては、繁殖成功率や生存率などの個体群統計学的要因の方が生息地の面積や配置よりも重要であることをいくつかのモデル研究が示している (With and King, 1999; Fahrig, 2001)。したがって、広葉樹林の林分構造と樹種組成の複雑性の回復により、広葉樹林の生息地としての質が多くの種にとって高くなり、結果として繁殖成功率や生存率などが向上すれば、多くの種の地



域個体群の持続性は向上するだろう。

パッチレベル・ランドスケープレベルの広葉樹林の管理としては、広葉樹林パッチ面積、広葉樹林の面積・連続性の回復が挙げられる。広葉樹林パッチの面積を回復することにより、面積が縮小した広葉樹林パッチに生息ができなくなった種は生息が可能になるだろう。広葉樹林の面積・連続性の回復により、広葉樹林の消失・分断化によってランドスケープで地域個体群が絶滅してしまった種の回復が可能になるだろう。また、広葉樹林の面積・連続性の回復は、現在は地域個体群が維持されているが、現在の広葉樹林の面積・連続性では将来的に地域個体群が絶滅してしまう種（‘生ける屍’と呼ばれる）の地域個体群の維持にも貢献するだろう（Hanski and Ovaskainen, 2002; Schrott *et al.*, 2005）。広葉樹林が強度に消失したランドスケープで広葉樹林の分断化の影響は大きくなることから、広葉樹林の連続性の回復は、広葉樹林が強度に消失したランドスケープでは特に配慮すべきである。

#### IV. キーコンセプト：マトリックスの管理

III. では、広葉樹林の転換の影響の緩和手法として、広葉樹林の林分レベル、パッチレベル、ランドスケープレベルの管理を提案した。しかし、土地所有の問題などから、広葉樹林管理は常に行えるとは限らない（Lindenmayer and Franklin, 2002）。このような状況で注目されているのが、マトリックスの管理による生物多様性の保全である（Franklin, 1993; Fischer *et al.*, 2006）。

生息地の消失が進行しているランドスケープにおけるこれまでの生物多様性の保全は、島嶼生物学およびメタ個体群生物学に基づき、生息地の消失をもたらしている農地や人工林などのマトリックスを同質な非生息地と仮定することによって行われてきた（Wiens, 1997）。つまり、生息地を島、マトリックスを海に見立て、島の面積の拡大や島間の距離の縮小に注目してきた（Haila, 2002）。しかし、農地マトリックスとは異なり人工林マトリックスは多くの森林性鳥類の採食場所として機能するように、マトリックスには異質性が存在し、マトリックスは必ずしも生物にとって非生息地ではないことがしだいに明らかになってきた（Kupfer *et al.*, 2006）。これに伴い、ランドスケープにおける生態学的プロセス・パターンにマトリックスが及ぼす影響が注目されるようになり（Ewers and Didham, 2006b）、マトリックスが質の高い生息地として機能する種は、生息地パッチ面積の縮小や生息地の消失の影響を受けにくいことや（Gascon *et al.*, 1999; 山浦・加藤, 2007）、マトリックスの質は生息地パッチの生物の種数や密度、個体群の持続性に正の影響を及ぼすこと（Williams *et al.*, 2006; Haynes *et al.*, 2007）が示されるようになった。これから、マトリックスの質を向上させるようにマトリックスの管理を行えば、生物多様性の保全が行えると主張されるようになった（図-2）。マトリックス管理が注目される理由として以下が挙げられる（Lindenmayer and Franklin, 2002）。

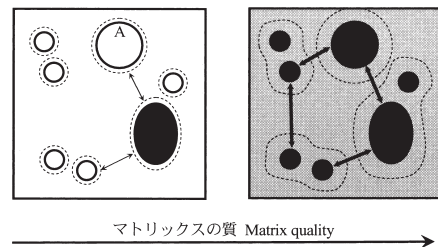


図-2. マトリックスの質の向上によるパッチの占有およびパッチ間の分散率の増加

Increasing the occupancy rate of patches and dispersal rate between patches by increasing matrix quality.

白抜きパッチは個体に占有されていないパッチ、黒塗りパッチは占有パッチ、点線は個体の採食範囲、矢印の太さはパッチ間の分散率を示す。マトリックスの質が上がると、マトリックスでの採食効率の増加や捕食圧の減少により（Bélisle, 2005）、個体の採食範囲が増加し、近接する複数のパッチが利用可能になり、必要面積以下のパッチも占有されるようになる（Dunning *et al.*, 1992; Taylor *et al.*, 1993）。マトリックスの質の増加は分散距離とパッチ間の分散率の増加をもたらす（Zollner and Lima, 2005）。パッチ間の分散率の増加により、パッチの確率的な絶滅は他のパッチからの個体の再定着により補われ、地域個体群の持続性は向上する（Fahrig, 2001; Cooper *et al.*, 2002）。パッチAは、必要面積を満たしているが個体の再定着がないために占有されていない。Addicott *et al.* (1987), Dunning *et al.* (1992), Taylor *et al.* (1993), Harrison and Taylor (1997) を参考に描く。White and black patches are occupied and unoccupied, respectively. Dotted lines and thickness of arrows represent the foraging area of individuals and dispersal rate between patches, respectively. Because an increase in matrix quality leads to an increase in foraging efficiency and a decrease in predation rates within the matrix (Bélisle, 2005), patches smaller than the minimum habitat areas are occupied through the increase in foraging area and proximate multiple patch use (Dunning *et al.*, 1992; Taylor *et al.*, 1993). An increase in matrix quality also leads to a dispersal distances and dispersal rates between patches (Zollner and Lima, 2005). An increase in the dispersal rates between patches leads to an increase in population persistence because the stochastic extinction of patches is complemented by recolonization (Fahrig, 2001; Cooper *et al.*, 2002). For example, in the low-quality matrix, although patch A meets the minimum habitat area, it is unoccupied because recolonization does not occur (after Addicott *et al.*, 1987; Dunning *et al.*, 1992; Taylor *et al.*, 1993; Harrison and Taylor, 1997).

・マトリックスの質が高くなれば、生息地パッチ間の行き来が容易になって複数の生息地パッチを利用することができ、さらにマトリックスでも採食が行えるために、小さな生息地パッチでも個体の生息が可能になる（Dunning, 1992; Taylor *et al.*, 1993）。

・マトリックスの質が高くなれば、分散中の採食が可能になり捕食圧が低下するためにパッチ間の分散が促進され、生息地パッチの絶滅が補われやすくなり、個体群の持続性が向上する（Fahrig, 2001; Cooper *et al.*, 2002）。生息が可能なほどマトリックスの質が上がれば、マトリックスで個体が生息できるようになって個体群サイズが大きくなり、マトリックスに生息する個体が主たる生息地パッチの絶滅を補えるようになるために、個体群の持続性はさらに向上する（Pulliam and Danielson, 1991; Howe *et al.*, 1991）。

・土地被覆の転換は（木材）生産性の高い場所から優先

的に行われるため、土地被覆の転換が進行したランドスケープではマトリックスは生産性の高い場所を専有する (Franklin, 1993)。したがって、土地被覆の転換が進行したランドスケープで生産性の高い場所のみ存在する資源に依存した種を保全するためには、生産性の高いマトリックスにその種が依存する資源を回復する必要がある (Fischer *et al.*, 2006)。

・マトリックスが占有する生産性の高い場所は、一次生産物量が多く、多くの生物が利用可能な資源が多い (Brown, 1995; Hansen and Rotella, 1999)。したがって、マトリックスへの転換によって失われた多くの資源は、比較的容易にマトリックスに回復させることができるかもしれない。

・多くの理論研究の予測によると、マトリックスの質の向上は生息地の維持・回復と同程度もしくはそれ以上に個体群の持続性を増加させる (Fahrig, 2001; Cooper *et al.*, 2002)。

・生息地の維持・回復といった生息地管理とマトリックス管理は個体群の持続性や個体の分散率を相乗的に増加させる (Pulliam *et al.*, 1992; Baum *et al.*, 2004)。

・マトリックスは人為的に作り出された比較的単純なシステムであるために、マトリックスの質を向上させることは本来の生息地の回復よりも行いやすい (Lindenmayer and Franklin, 2002)。

ただし、マトリックス管理は必ずしも望ましい結果をもたらさない可能性があることに注意する必要がある。たとえば、人間によって改変された環境では、質の低い生息地が質の高い生息地よりも選好されてしまう生態学的トラップと呼ばれる現象が発生することがある (Schlaepfer *et al.*, 2002)。管理されたマトリックスが実際には生物にとって質が低いにもかかわらず選好された場合、管理されたマトリックスがランドスケープ内で一定割合に達すると、地域個体群は減少しやがて絶滅すると予測される (Donovan and Thompson, 2001)。また、感染性もしくは空間的に自己相関する攪乱が存在する場合には、マトリックスを好適にしてランドスケープの連続性を極端に高めることは個体群の持続性を低下させると予測される (Kallimanis *et al.*, 2005)。したがって、マトリックス管理を信頼ある生物多様性の保全手法にするためには、マトリックス管理が適さない種群やランドスケープのタイプを明らかにする必要がある (Lindenmayer and Franklin, 2002)。そのような種群やランドスケープを対象とした生物多様性の保全は、主たる生息地の質の回復や生息地パッチ面積の拡大、生息地パッチ間の距離の短縮といった生息地管理によって行う必要があるだろう。

## V. 広葉樹林の人工林への転換の影響の緩和： 人工林マトリックス管理

日本の森林景観にマトリックス管理を応用すれば、人工林の鳥類にとっての質の向上により鳥類多様性の保全を行うことができると考えられる。そこで本章では、広葉樹林

と人工林の鳥類群集の違いについてまず整理し、人工林が生息地として機能しにくい種群を明らかにする。そのような種群は、広葉樹林の人工林への転換に脆弱で (Laurance, 1991; Yamaura *et al.*, in press), 人工林マトリックスの管理で特に注目すべき種だと考えられる (Lambeck, 1997; McCarthy *et al.*, 2006)。次に、林分レベルの要因が広葉樹林と人工林の鳥類群集に及ぼす影響を整理し、広葉樹林と人工林の鳥類にとっての質に影響を及ぼす要因を整理する。伐採が鳥類に及ぼす影響を扱った研究の結果もここで簡単にまとめる。そして、森林管理で近年注目されている生物的遺産および粗大有機物を取り上げる。これらに基づき、人工林マトリックスの管理手法を最後に提案する。なお、生息地の質は、厳密には生存率や繁殖成功率などを計測して評価すべきである (Van Horne, 1983)。しかし、鳥類の密度と繁殖成功率を調査した 85%の研究が密度と繁殖成功率の正の相関を報告していることから (Bock and Jones, 2004)、本章では、鳥類の密度が高い場所は鳥類にとって質が高いと仮定する。ただし、人工林では先述の生態学的トラップが発生しやすい可能性があることは気に留めておくべきだろう。

### 1. 広葉樹林と人工林の鳥類群集の違い

広葉樹林と人工林で鳥類群集を比較すると、人工林は広葉樹林よりも鳥類の種数は低いとする研究 (Ohno and Ishida, 1997; Lindenmayer *et al.*, 2002a; Yamaura *et al.*, 2007) と変わらないとする研究 (Estades and Temple, 1999) がある。この原因としては、人工林の植栽樹種 (山浦・由井, 2001) や林分構造、樹種組成 (下述) が異なると人工林の鳥類の種数が異なることが挙げられる。一方、鳥類群集の種組成は広葉樹林と人工林では異なることが一貫して報告されている。人工林で密度が低い種群としては、カラ類などの樹洞営巣者、キツツキ類などの樹幹探索者、アカハラ *Turdus chrysolaus* などの果実食者、ヒタキ類などのフライキャッチャーが挙げられる。人工林で密度が高い種群としては、マヒワ *Carduelis spinus* などの種子食者やホオジロ科やビンズイ *Anthus hodgsoni* などの遷移初期種が挙げられる (Newton, 1994; 由井, 1976; 小林・藤巻, 1985; Lindenmayer *et al.*, 2002a; Yamaura *et al.*, in press)。したがって、樹洞営巣者、樹幹探索者、フライキャッチャーなどにとって人工林は不適な生息地で、これらの種群は広葉樹林の人工林への転換に脆弱だと考えられる。

### 2. 林分レベルの要因が鳥類群集に及ぼす影響

広葉樹林では、構造が複雑な林分ほど資源が多様化するために、鳥類の種数が高い (由井, 1988; 加藤, 2005)。また、遷移が進行すると林分構造が複雑になることから、鳥類の種数と密度は増加する (Brokaw and Lent, 1999)。遷移に伴い、樹洞営巣者、樹幹探索者、樹冠探索者、フライキャッチャーなど多くの種群の密度が増加する (Helle and Mönkkönen, 1990)。一方、構造が比較的単純な遷移の初期段階を選好する種 (遷移初期種) や、遷移の中期段階で樹冠が閉鎖した階層構造が単純な林分を選好するエリマキラ



イチョウ *Bonasa umbellus* やアメリカヤマシギ *Scolopax minor* といった種も存在する (Brawn *et al.*, 2001; Thompson and DeGraaf, 2001)。林分の樹種組成も鳥類群集に影響し、樹種の種数は鳥類の種数を増加させる (日野, 2004)。特に、対象とする林分間で林分構造が類似していると、樹種組成は鳥類群集に大きな影響を及ぼす (Bersier and Meyer, 1994; Fleishman *et al.*, 2003)。

人工林でも、構造が複雑な林分ほど鳥類の種数は多い (Lindenmayer and Hobbs, 2004)。林分高 (Bibby *et al.*, 1989; Patterson *et al.*, 1995) や下層植生 (Díaz *et al.*, 1998; Brotons and Herrando, 2001)、立ち枯れ木 (Land *et al.*, 1989)、末木枝条 (Curry, 1991) が人工林の鳥類の種数を増加させる。伐採地と若齢林では鳥類の種数と密度は小さいが (Bibby *et al.*, 1989; Patterson *et al.*, 1995)、ホオジロ科などの遷移初期種は伐採地と若齢林を選好する (由井, 1976; Bibby *et al.*, 1989)。また、間伐林は一時的に遷移初期種の生息地となる (Lindenmayer and Hobbs, 2004)。樹種組成も鳥類群集に影響し、混生する広葉樹が多いほど鳥類の種数が高い (由井・鈴木, 1987; Ohno and Ishida, 1997)。したがって、林分構造および樹種組成が複雑な人工林は鳥類の種数が高いといえる。なお、林分高が大きく、立ち枯れ木や混生広葉樹が多いと、人工林での樹洞営巣者や樹幹探索者、フライキャッチャーの密度は増加する (Yamaura *et al.*, 2006)。

なお、人工林ではないものの、北米では伐採が鳥類群集に及ぼす影響に特に注目した研究や、皆伐と間伐後の鳥類群集の動態を追跡した研究が行われている。伐採の影響を扱った研究は、伐採区の方が非伐採区よりも種数が高いという結果 (Webb *et al.*, 1977; Annand and Thompson, 1997) と非伐採区の方が高いという結果 (Lance and Phinney, 2001) を報告している。伐採地で種数が高い原因として、伐採地に発達した更新木が多くの種の採食・営巣場所として機能していることが挙げられている (Thompson *et al.*, 1992; Annand and Thompson, 1997)。また、皆伐と間伐後の鳥類群集の動態を追跡した研究は、草本層や低木層に依存する鳥類の密度は伐採の翌年から増加するが、特に2~3年目での密度の増加が大きく、その後密度は4~10年間持続することを報告している (Webb *et al.*, 1977; Robinson and Robinson, 1999; Hayes *et al.*, 2003)。

### 3. 生物的遺産, 粗大有機物

自然攪乱跡地に維持された生立木や立ち枯れ木、倒木などの生物的遺産 (biological legacy: Franklin *et al.*, 2000) は、攪乱後の林分の回復を早め、また攪乱後の林分の生物多様性の維持に大きく貢献する (Hansen *et al.*, 1991; Turner *et al.*, 2003)。これから、伐採の生物への負の影響を抑えるため、伐採跡地に生立木や立ち枯れ木を残す保残伐の一形態 (variable retention harvest: Franklin *et al.*, 1997) が開発された。皆伐は樹洞営巣者などの高木で営巣・採食する種の密度を減少させるが (Thompson and Capen, 1988)、保残伐の施業地ではそれらの種と遷移初期種の両方を維持することができるために、保残伐地は皆伐地よりも

鳥類の種数は多い (Tittler *et al.*, 2001; Harrison *et al.*, 2005)。Schieck *et al.* (2000) は、保残木はまとめた方が成熟林種の密度を増加させることを示している。なお、中程度の伐採強度を選好するギャップ依存種と呼ばれる種も存在する (Chambers *et al.*, 1999; Hunter *et al.*, 2001)。

また、森林管理の歴史が長くなるほど、立ち枯れ木や倒木などの粗大有機物 (coarse woody debris) が減少し (Angelstam *et al.*, 2004)、樹洞営巣者など粗大有機物に依存した多くの生物が減少する (松岡・高田, 1999)。種によって粗大有機物の選好性 (樹種、腐朽段階、粗大有機物が存在する生息地タイプ) が異なることから、多様な粗大有機物を経時的に林分に維持する必要がある (McComb and Lindenmayer, 1999)。また、大きな粗大有機物は大きなサイズの動物に樹洞を提供し、長期間林分内で維持されるために重要な資源である (DeGraaf and Shigo, 1985)。なお、伐採地の粗大有機物は遷移初期種の密度を増加させることが示されている (Titterton *et al.*, 1979; Rodewald and Yahner, 2000)。近年、粗大有機物の量は樹洞営巣性者のみではなく、鳥類群集全体の種数や密度も増加させることが示されている (Lohr *et al.*, 2002; Mac Nally and Horrocks, 2007)。

### 4. 人工林マトリックスの管理手法の提案

既往研究から、人工林は樹洞営巣者、樹幹探索者、フライキャッチャーにとって不適な生息地であることが示された。したがって、広葉樹林の人工林への置き換えに伴う広葉樹林パッチ面積の縮小、広葉樹林の消失・分断化にこれらの種群は影響を受けやすいと考えられる。これらの影響は、樹洞営巣者、樹幹探索者、フライキャッチャーにとっての人工林の質を向上させることにより緩和できるだろう。具体的には、面積が縮小した広葉樹林パッチの周囲に質の高い人工林を創出すれば、広葉樹林パッチ面積の縮小の影響を緩和することができるだろう (パッチレベルでの人工林マトリックス管理: Dunning *et al.*, 1992; Yamaura *et al.*, 2005)。広葉樹林の消失・分断化が進行したランドスケープに質の高い人工林を創出すれば、広葉樹林の消失・分断化の影響を緩和することができるだろう (ランドスケープレベルでの人工林マトリックス管理: Wiegand *et al.*, 2005; Betts *et al.*, 2006)。さらに、これら人工林管理と広葉樹林管理 (III. 参照) を両方行うことができれば、両管理の相乗効果が生まれ、広葉樹林と人工林管理を別々に行った場合以上に、鳥類の種数や密度を増加させることができるだろう (Pulliam *et al.*, 1992; Baum *et al.*, 2004)。

樹洞営巣者、樹幹探索者、フライキャッチャーにとっての人工林の質を向上させるためには、人工林の林分高を大きくし、人工林内の立ち枯れ木や混生広葉樹を増加させる必要がある。また、下層植生を発達させれば、下層植生で採食・営巣する種群にとっての人工林の質を向上させることができるだろう。したがって、人工林の林分構造および樹種組成を複雑化することにより、樹洞営巣者や樹幹探索者、フライキャッチャーを含めた多くの鳥類にとって質の

高い人工林を創出することができるだろう(林分レベルでの人工林マトリックス管理)。これらは、長伐期施業や強度の間伐、間隔を空けた植栽、広葉樹や粗大有機物の維持、保残伐により達成することができるだろう(Moore and Allen, 1999; Hartley, 2002)。

## VI. 日本の森林景観での鳥類多様性の保全

本総説が整理・提案した内容を踏まえ、広葉樹林の人工林への転換が進行した日本の森林景観での鳥類多様性の保全について考察する。

日本のスギ・ヒノキ人工林、カラマツ人工林が生息地として機能しにくい種群として、樹洞営巣者とフライキャッチャーが指摘されている(小林・藤巻, 1985; Ohno and Ishida, 1997; Yamaura *et al.*, in press)。さらに、日本の多くの人工林は、成熟しているが間伐が行われておらず、下層植生が発達しない鬱閉した単純な林分構造である(林野庁, 2006)。したがって、人工林は、樹洞営巣者とフライキャッチャーに加えて、下層植生で営巣・採食を行う種、開放的な環境を選好する遷移初期種にとって不適な生息地だと考えられる。人工林率の高い地域では、人工林による広葉樹林パッチ面積の減少、広葉樹林の消失・分断化はこれらの種群の種数や密度を減少させているだろう。これらの影響は、人工林の林分構造と樹種組成の複雑化によって緩和することができると考えられる(Ohno and Ishida, 1997; 由井・鈴木, 1987; Yamaura *et al.*, 2006)。

近年、日本の人工林は伐採が行われなくなり伐採地は大きく減少している(林野庁, 2006)。このような地域的な森林の成熟は遷移初期種の減少をもたらす(Hunter *et al.*, 2001; 井上, 2005)。特に、遷移初期種の中には、保残伐地よりも伐採強度が高い皆伐地を選好する種や(Tittler *et al.*, 2001; Harrison *et al.*, 2005)、小面積の伐採地よりも大面積の伐採地を選好する種が存在する(Costello *et al.*, 2000; Moorman and Guynn, 2001)。そのような種は、鬱閉して階層構造が単純な人工林の割合が高い地域では、伐採地のパッチ面積の縮小、伐採地の消失・分断化によって個体群の持続性が低下していると予想される(DeGraaf and Yamasaki, 2003)。また、遷移の後期段階で繁殖を行う多くの種が、繁殖後に遷移の初期段階の生息地を利用していることも近年明らかになってきた(Marshall *et al.*, 2003; Bulluck and Buehler, 2006)。したがって、伐採地が少ない地域では遷移初期種を含む多くの種が減少している可能性がある(Hunter *et al.*, 2001; DeGraaf and Yamasaki, 2003)。

保残伐を行っても伐採により密度が低下する遷移後期種が存在するように(Bourque and Villard, 2001; Jobes *et al.*, 2004)、遷移初期種の保全を目的とした強度の大面積の伐採は成熟林種の局所的な減少をもたらすことになる。これは、小スケールで生物多様性を維持することは難しいことを示す(Simberloff, 2001)。一方、遷移初期種を保全するために大面積の皆伐地を創出したとしても、遷移の後期段階の生息地が強度に消失・分断化しない限りは、遷移後期種も同

一のランドスケープで維持することができるだろう(Thompson and DeGraaf, 2001)。実際、森林景観は攪乱と遷移を伴う動的なシステムで、ランドスケープ内には遷移段階が異なる複数の生息地タイプが存在し(Angelstam and Kuuluvainen 2004; Kimmins, 2004)、各生息地はある程度消失・分断化しながら(Wiens, 1994; Haila, 1999)、種の多様性が維持されていると考えられる(Simberloff, 2001)。したがって、遷移段階の異なる多様な生息地を互いに強度に消失・分断化しないように経時的に維持することができれば、森林景観で鳥類多様性を保全することができるだろう(Akçakaya *et al.*, 2004; Wintle *et al.*, 2005)。

近年、ランドスケープレベルでの生息地の多様性を維持するために、自然攪乱を模倣する生態系アプローチが注目を浴びている(Perera and Buse, 2004)。自然の改変が進行した日本では模倣すべき自然攪乱耐性の情報を得ることは難しいかもしれないが(Peterken, 1999)、海外などの原生的な自然が残存している場所での調査から自然攪乱耐性を明らかにすることができるかもしれない(Angelstam *et al.*, 1997)。しかし、日本の森林景観で大きな割合を占める人工林は広葉樹林と大きく林分構造・樹種組成が異なるため、日本の森林景観で生態系アプローチを直接応用することは難しいかもしれない(Peterken, 1999)。いずれにせよ、自然攪乱体制を研究すれば、人間による影響が小さい状況下で生物多様性がどのように維持されているのかを明らかにすることができる(Lindenmayer and Franklin, 2002)。得られた知見は、日本の森林景観における生物多様性の保全手法の開発に生かすことができるだろう(Lindenmayer and Franklin, 2002)。日本の森林景観で鳥類多様性を保全するためのランドスケープレベルの森林管理手法の開発は容易ではないと考えられるが、重要な課題である。

## VII. 今後の課題

多くの生物多様性の保全手法と同様に(Roberge and Angelstam, 2004)、特に大きなスケールでの人工林管理による生物多様性の保全の有効性はほとんど検証されていない(Lindenmayer and Franklin, 2002)。したがって、人工林管理による生物多様性の保全の有効性を検証することが今後の課題としてまず挙げられる。以下では、生物多様性の保全に配慮した森林管理手法を発達させる上で特に重要と考えられる今後の課題を四つ挙げる。

1. 人工林管理が鳥類に及ぼす影響の日本における解明  
広葉樹林の人工林への転換がパッチレベルおよびランドスケープレベルで鳥類に及ぼす影響や、林分レベルの人工林の管理が鳥類群集に及ぼす影響は、主として海外の研究によって明らかにされてきた(Lindenmayer and Hobbs, 2004)。しかし、生物地理学的な位置や地域的な歴史、人工林の植栽樹種によって広葉樹林の人工林への転換が鳥類に及ぼす影響は異なる可能性がある(Bestelmeyer *et al.*, 2003; 山浦・加藤, 2007)。さらに、ランドスケープエコロジーはこれまで農地景観で発達してきたこと、人工林は木



材生産の場としてのみとらえられてきたことなどから、人工林管理が鳥類に及ぼす影響に関する知見は世界的にも不足している (Schmiegelow and Mönkkönen, 2002)。したがって、日本における広葉樹林の人工林への転換が鳥類に及ぼす影響およびその緩和手法は明らかになっていないといえる。日本の森林景観で鳥類多様性を保全するためには、人工林の管理が林分レベル、パッチレベル、ランドスケープレベルで鳥類に及ぼす影響を日本で明らかにする必要がある。

## 2. 生物多様性の保全アプローチの統合

本総説は、森林景観における生物多様性の脅威として広葉樹林の人工林への転換に注目し、広葉樹林の人工林への転換がパッチレベルおよびランドスケープレベルで鳥類に及ぼす影響を整理した。そしてその影響の緩和手法として人工林管理 (人工林の林分構造と樹種組成の複雑化) を提案した。他の分類群も広葉樹林の人工林への転換に負の影響を受け、その影響を人工林管理によって緩和することができることが示されれば、人工林管理は森林景観で生物多様性を保全するための一般的な手法になりうる。しかし、指標種アプローチや生態系アプローチの議論にみられるように (Landres *et al.*, 1988; Lambeck, 1997; Lindenmayer *et al.*, 2002b), 人工林管理という単一のアプローチのみによって生物多様性を保全することは難しい (Lindenmayer and Fischer, 2003)。森林景観で生物多様性を保全するためには、複数の生物多様性を保全するためのアプローチを用いる必要があるだろう (Lindenmayer and Franklin, 2002)。

ここでは、人工林管理を他のアプローチによって補完する保全戦略を提案する (Fischer *et al.*, 2006)。大スケールでの人工林管理の有効性の検証は今後の課題であるが、人工林管理を用いることによって、少なくとも林分レベルでは多くの種を保全することができるだろう。人工林管理で保全することができず特別な配慮が必要な種は、各種を対象とした単一種アプローチで保全することができる (Hunter, 2002)。しかし、単一種アプローチを複数の種に対して行うことは難しい (Franklin, 1993)。人工林管理および単一種アプローチで保全できない種は、複数指標種 (Fleishman *et al.*, 2005)、キーストーン種 (Simberloff, 1998)、エコシステムエンジニア (Byers *et al.*, 2006)、機能群 (McGill *et al.*, 2006)、メソフィルター (Hunter, 2005) といった両アプローチの中間に位置するアプローチで保全することができるだろう (Schulte *et al.*, 2006)。

特に機能群アプローチは、他地域および他の分類群への応用可能性が見込める点から近年注目されている (Lavorel *et al.*, 1997)。機能群は、類似した生態学的特性 (生活史) を有し対象とする環境要因に対して類似の反応を示す種群として定義される (Keddy, 1992)。たとえば、ある地域で広葉樹林の消失に対して脆弱な機能群を特定できれば、他の地域で広葉樹林の消失に対して脆弱な種を生態学的特性に基づいて予測できるかもしれない (McGill *et al.*, 2006)。また、機能群を特定することができれば、保全戦略で考慮

すべき対象の数を減少させることができる (McIntyre and Hobbs, 1999)。たとえば Thompson and Capen (1988) は、鳥類 24 種を林分の遷移に対する反応から 4 グループ (皆伐地選好種, 低木選好種, 成熟林種, 成熟混交林種) に分けている。機能群内のある種は、同一機能群内の他種の環境に対する反応を指標する指標種とすることができると考えられる (Vos *et al.*, 2001)。機能群の数は、適用する時空間的な範囲と目的、コストに応じて決定する必要がある (Noss, 1990; Simberloff, 1998; Grime, 2001)。機能群の数が多くなると指標種の精度が上がるが応用可能な空間的な範囲が小さくなり計測コストが増加する。機能群の数が少ないと指標種の精度は落ちるが応用可能な範囲は大きくなり計測コストは減少する。また、類似の生態学的特性を有した種でも長期的な個体群動態や分布域の変化は異なることがある (Hunter *et al.*, 1988; Taper *et al.*, 1995)。したがって、対象とする時空間的な範囲や環境要因を明確にし、森林管理に応用できるほど数が多すぎず、目的に適した精度の機能群を特定する必要があるだろう (Mannan *et al.*, 1984)。

## 3. 人工林管理が鳥類に及ぼす影響のメカニズムの解明

パッチレベルおよびランドスケープレベルの視点を用いた森林管理の信頼性を高めるために、パッチレベルおよびランドスケープレベルの要因が鳥類に及ぼす影響のメカニズムを明らかにする必要がある (Wiens, 1995)。そのためには、個体の行動を扱う行動生態学とランドスケープエコロジーの統合が有効だと考えられる (Bélisle, 2005)。応用可能な時空間的な範囲の広い (一般性の高い) 機能群が明らかになれば、機能群内の特定の種を対象としたメカニズムを探る研究が促進されるだろう (Lawton, 1996)。スケールが大きくなると行動に関する研究が困難になるという問題は (Koenig *et al.*, 1996)、実験に供しやすい分類群を用いた実験 (Ims, 2005)、モデルを用いたメカニズムの類推 (Grimm *et al.*, 2005)、同位体や遺伝子情報の利用 (Manel *et al.*, 2003; Kelly *et al.*, 2005) によって補うことができるだろう。

## 4. ランドスケープを連続的に扱う手法の開発

これまでのランドスケープエコロジーは広葉樹林パッチとマトリックスの間に明確な境界が存在する農地景観で発達し (Schmiegelow and Mönkkönen, 2002)、パッチレベルおよびランドスケープレベルの要因は広葉樹林パッチの境界を定めることによって定量化してきた (Wiens *et al.*, 1985)。しかし、森林景観では広葉樹林パッチは明確な境界をもたないことがある (Mönkkönen and Reunanen, 1999)。そして、人工林マトリックス管理による生物多様性の保全は、広葉樹林パッチと人工林マトリックスのコントラストを小さくするように行われる (Franklin, 1993)。したがって、ランドスケープは連続的な要素から構成されると概念化してパッチレベルおよびランドスケープレベルの要因を定量化した方が効果的に森林で生物多様性を保全できるかもしれない (Manning and Lindenmayer, 2004)。そのため

には、ランドスケープを連続的に扱い、パッチおよびランドスケープの複数の属性（従来のパッチの面積と形状、生息地の面積と配置など）を数値化する手法を開発する必要がある（McGarigal and Cushman, 2005）。

### VIII. 最 後 に

森林における生物多様性の保全は、木材生産機能を含む生態系機能を保つために重要だと指摘されている（Franklin, 1989; Fischer *et al.*, 2006）。森林管理を含む人間活動は生態学的システムの属性を複数のスケールで変化させ、その影響は遺産として後世に継続する（Landres *et al.*, 1999; Foster *et al.*, 2003）。Franklin *et al.* (2002) は、攪乱後にパイオニア種が消失するような遷移の後期段階まで林分が回復するまでには1000年程度かかると指摘している。ランドスケープ構造の改変のように大きなスケールで森林を強度に改変した場合、林分構造やランドスケープ構造の回復にはさらに長い時間がかかり（Turner *et al.*, 1998）、完全な回復は現実的にはほぼ不可能だろう（Paine *et al.*, 1998）。したがって、今後の森林管理は、未来の生物多様性および生態系の機能を決定するといえる（Carpenter and Turner, 2000; Foley *et al.*, 2005）。林分の構造や樹種組成、ランドスケープの組成と配置（ランドスケープ内の各生息地タイプの面積と配置）が生物多様性および生態系の機能に及ぼす影響を明らかにすることができれば、未来の生物多様性および生態系の機能を維持もしくは向上させるように林分およびランドスケープを形作ることができるだろう（Hobbs, 1999）。大スケールで森林管理が生物多様性や生態系の機能に及ぼす影響の解明は困難ではあるが（山浦, 2004）、森林管理者と研究者が協力し合えば、大スケールでの森林管理活動の影響を頑健に調査し、得られた結果を以後の森林管理に生かすことができるだろう（Schulte *et al.*, 2006）。森林管理者と研究者の連携の重要性はこれまで以上に高い。

本総説を執筆するにあたり、匿名の査読者3人、小泉透氏、天野達也氏、伊藤浩二氏、加藤和弘氏、東條一史氏には原稿を読んでいただき多くのご助言をいただきました。特に、査読者の皆様には大変有益なご助言を数多くいただきました。本研究を進めるにあたり、上記の皆様および本田裕紀郎氏、笠原里恵氏、高橋俊守氏をはじめとする東京大学緑地植物実験所の皆様、尾崎研一氏、杉浦真治氏には多くのご助言およびご示唆をいただきました。ここに記して謝意を表します。

### 引用文献

- Addicott, J.F., Aho, J.M., Antolin, M.F., Padilla, D.K., Richardson, J.S., and Soluk, D.A. (1987) Ecological neighborhoods: scaling environmental patterns. *Oikos* 49: 340-346.
- Akçakaya, H.R., Radeloff, V.C., Mladenoff, D.J., and He, H.S. (2004) Integrating landscape and metapopulation modeling approaches: viability of the sharp-tailed grouse in a dynamic landscape. *Conserv. Biol.* 18: 526-537.
- Andrén, H. (1994) Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71: 355-366.
- Angelstam, P. and Kuuluvainen, T. (2004) Boreal forest disturbance regimes, successional dynamics and landscape structures: a European perspective. *Ecol. Bull.* 51: 117-136.
- Angelstam, P., Mikusiński, G., and Fridman, J. (2004) Natural forest remnants and transport infrastructure: does history matter for biodiversity conservation planning? *Ecol. Bull.* 51: 149-162.
- Angelstam, P.K., Anufriev, V.M., Balciuskas, L., Blagovidov, A.K., Borgegård, S.-O., Hodge, S.J., Majewski, P., Ponomarenko, S.V., Shvarts, E.A., Tishkov, A.A., Tomialojc, L., and Wesolowski, T. (1997) Biodiversity and sustainable forestry in European forests: how East and West can learn from each other. *Wildl. Soc. Bull.* 25: 38-48.
- Annand, E.M. and Thompson, F.R.III. (1997) Forest bird responses to regeneration practices in central hardwood forests. *J. Wildl. Manage.* 61: 159-171.
- Askins, R.A., Philbrick, M.J., and Sugeno, D.S. (1987) Relationship between the regional abundance of forest and the composition of forest bird communities. *Biol. Conserv.* 39: 129-152.
- Batáry, P. and Báldi, A. (2004) Evidence of an edge effects on avian nest success. *Conserv. Biol.* 18: 389-400.
- Baum, K.A., Haynes, K.J., Dilleuth, F.P., and Cronin, J.T. (2004) The matrix enhances the effectiveness of corridors and stepping stones. *Ecology* 85: 2671-2676.
- Bélisle, M. (2005) Measuring landscape connectivity: the challenge of behavioral landscape ecology. *Ecology* 86: 1988-1995.
- Bender, D.J., Contreras, T.A., and Fahrig, L. (1998) Habitat loss and population decline: a meta-analysis of the patch size effect. *Ecology* 79: 517-553.
- Bersier, L.-F. and Meyer, D.R. (1994) Bird assemblages in mosaic forests: the relative importance of vegetation structure and floristic composition along the successional gradient. *Acta Oecol.* 15: 561-576.
- Bestelmeyer, B.T., Miller, J.R., and Wiens, J.A. (2003) Applying species diversity theory to land management. *Ecol. Appl.* 13: 1750-1761.
- Betts, M.G., Forbes, G.J., Diamond, A.W., and Taylor, P.D. (2006) Independent effects of fragmentation on forest songbirds: an organism-based approach. *Ecol. Appl.* 16: 1076-1089.
- Bibby, C.J., Aston, N., and Bellamy, P.E. (1989) Effects of broadleaved trees on birds on birds of upland conifer plantations in north Wales. *Biol. Conserv.* 49: 17-29.
- Blake, J.G. and Karr, J.R. (1987) Breeding birds of isolated woodlands: area and habitat preferences. *Ecology* 68: 1274-1284.
- Bock, C.E. and Jones, Z.F. (2004) Avian habitat evaluation: should counting birds count? *Front. Ecol. Environ.* 2: 403-410.
- Bourque, J. and Villard, M.-A. (2001) Effects of selection cutting and landscape-scale harvesting on the reproductive success of two neotropical migrant bird species. *Conserv. Biol.* 15: 184-195.
- Brawn, J.D., Robinson, S.K., and Thompson, F.R. III. (2001) The role of disturbance in the ecology and conservation of birds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 32: 251-276.
- Brokaw, N. and Lent, R. (1999) Vertical structure. *In* Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems. Hunter, M.L., Jr. (ed.), Cambridge University Press, Cambridge, 373-399.
- Brotans, L. and Herrando, S. (2001) Factors affecting bird communities in fragments of secondary pine forests in the north-western Mediterranean basin. *Acta Oecol.* 22: 21-31.
- Brotans, L., Mönkkönen, M., and Martin, J.L. (2003) Are fragments islands? Landscape context and density-area relationships in boreal forest birds. *Am. Nat.* 162: 343-356.
- Brown, J.H. (1995) *Macroecology*. 269 pp, University of Chicago Press, Chicago and London.
- Brown, W.P. and Sullivan, P.J. (2005) Avian community composition in isolated forest fragments: a conceptual revision. *Oikos* 111: 1-8.
- Bulluck, L.P. and Buehler, D.A. (2006) Avian use of early successional



- habitats: are regenerating forests, utility right-of-ways and reclaimed surface mines the same? *For. Ecol. Manage.* 236: 76–84.
- Byers, J.E., Cuddington, K., Jones, C.G., Talley, T.S., Hastings, A., Lambrinos, J.G., Crooks, J.A., and Wilson, W.G. (2006) Using ecosystem engineers to restore ecological systems. *Trends Ecol. Evol.* 21: 493–500.
- Carpenter, S.R. and Turner, M.G. (2000) Hares and tortoises: interactions of fast and slow variables in ecosystems. *Ecosystems* 3: 495–497.
- Chalfoun, A.D., Thompson, F.R., III., and Ratnaswamy, M.J. (2002) Nest predators fragmentation: a review and meta-analysis. *Conserv. Biol.* 16: 306–318.
- Chambers, C.L., McComb, W.C., and Tappeiner, J.C., III. (1999) Breeding bird responses to three silvicultural treatments in the Oregon coast range. *Ecol. Appl.* 9: 171–185.
- Connor, E.F., Courtney, A.C., and Yoder, J.M. (2000) Individual-area relationships: the relationships between animal population density and area. *Ecology* 81: 734–748.
- Cooper, C.B. and Walters, J.R. (2002) Independent effects of woodland loss and fragmentation on Brown Treecreeper distribution. *Biol. Conserv.* 105: 1–10.
- Cooper, C.B., Walters, J.R., and Priddy, J. (2002) Landscape patterns and dispersal success: simulated population dynamics in the brown treecreeper. *Ecol. Appl.* 12: 1576–1587.
- Costello, C.A., Yamasaki, M., Pekins, P.J., Leak, W.B., and Neefus, C.D. (2000) Songbird response to group selection harvests and clearcuts in a New Hampshire northern hardwood forest. *For. Ecol. Manage.* 127: 41–54.
- Curry, G.N. (1991) The influence of proximity to plantation edge on diversity and abundance of bird species in an exotic pine plantation in north-eastern New South Wales. *Wildl. Res.* 18: 299–314.
- Cushman, S.A. and McGarigal, K. (2003) Landscape-level patterns of avian diversity in the Oregon coast range. *Ecol. Monogr.* 73: 259–281.
- DeGraaf, R.M. and Shigo, A.L. (1985) Managing cavity trees for wildlife in the northeast. USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. NE-101.
- DeGraaf, R.M. and Yamasaki, M. (2003) Options for managing early-successional forest and shrubland bird habitats in the northeastern United States. *For. Ecol. Manage.* 185: 179–191.
- Díaz, M., Carbonell, R., Santos, T., and Telleria, J.L. (1998) Breeding bird communities in pine plantations of the Spanish plateau: biogeography, landscape and vegetation effects. *J. Appl. Ecol.* 35: 562–574.
- Donovan, T.M. and Thompson, F.R., III. (2001) Modeling the ecological trap hypothesis: a habitat and demographic analysis for migrant songbirds. *Ecol. Appl.* 11: 871–882.
- Drapeau, P., Leduc, A., Giroux, J.-F., Savard, J.-P., Bergeron, Y., and Vickery, W.L. (2000) Landscape-scale disturbance and changes in bird communities of boreal mixed-wood forests. *Ecol. Monogr.* 70: 423–444.
- Dunning, J.B., Danielson, B.J., and Pulliam, H.R. (1992) Ecological processes that affects populations in complex landscapes. *Oikos* 65: 169–175.
- Edenius, L. and Sjöberg, K. (1997) Distribution of birds in natural landscape mosaics of old-growth forests in northern Sweden: relations to habitat area and landscape context. *Ecography* 20: 425–431.
- Elmqvist, T., Folke, C., Nyström, M., Peterson, G., Bengtsson, J., Walker, B., and Norberg, J. (2003) Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Front. Ecol. Environ.* 1: 488–494.
- Enoksson, B., Angelstam, P., and Larsson, K. (1995) Deciduous forest and resident birds: the problem of fragmentation within a coniferous forest landscape. *Landsc. Ecol.* 10: 267–275.
- Estades, C.F. and Temple, S.A. (1999) Deciduous-forest bird communities in a fragmented landscape dominated by exotic pine plantations. *Ecol. Appl.* 9: 573–585.
- Ewers, R.M. and Didham, R.K. (2006a) Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biol. Rev.* 81: 117–142.
- Ewers, R.M. and Didham, R.K. (2006b) Continuous response functions for quantifying the strength of edge effects. *J. Appl. Ecol.* 43: 527–536.
- Fahrig, L. (1997) Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. *J. Wildl. Manage.* 61: 603–610.
- Fahrig, L. (2001) How much habitat is enough? *Biol. Conserv.* 100: 65–74.
- Fahrig, L. (2002) Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: a synthesis. *Ecol. Appl.* 12: 346–353.
- Fahrig, L. (2003) Effect of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 487–515.
- Fischer, J. and Lindenmayer, D.B. (2002) Small patches can be valuable for biodiversity conservation: case studies on birds in south-eastern Australia. *Biol. Conserv.* 106: 129–136.
- Fischer, J. and Lindenmayer, D.B. (2007) Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecol. Biogeogr.* 16: 265–280.
- Fischer, J., Lindenmayer, D.B., and Manning, A.D. (2006) Biodiversity, ecosystem function, and resilience: ten guiding principles for commodity production landscapes. *Front. Ecol. Environ.* 4: 80–86.
- Flaspohler, D.J., Temple, S.A., and Rosenfield, R.N. (2001) Species-specific edge effects on nest success and breeding bird density in a forested landscape. *Ecol. Appl.* 11: 32–46.
- Flather, C.H. and Bevers, M. (2002) Patchy reaction-diffusion and population abundance: the relative importance of habitat amount and arrangement. *Am. Nat.* 159: 40–56.
- Fleishman, E., Thompson, J.R., Mac Nally, R., Murphy, D.D., and Fay, J.P. (2005) Using indicator species to predict species richness of multiple taxonomic groups. *Conserv. Biol.* 19: 1125–1137.
- Fleishman, E., McDonal, N., Mac Nally, R., Murphy, D.D., Walters, J., and Floyd, T. (2003) Effects of floristics, physiognomy, and non-native vegetation on riparian bird communities in a Mojave desert watershed. *J. Anim. Ecol.* 72: 484–490.
- Fletcher, R.J., Jr. (2005) Multiple edge effects and their implications in fragmented landscapes. *J. Anim. Ecol.* 74: 342–352.
- Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., Helkowski, J.H., Holloway, T., Howard, E.A., Kucharik, C.J., Monfreda, C., Patz, J.A., Prentice, I.C., Ramankutty, N., and Snyder, P.K. (2005) Global consequences of land use. *Science* 309: 570–574.
- Foster, D., Swanson, F., Aber, J., Burke, I., Brokaw, N., Tilman, D., and Knapp, A. (2003) The importance of land-use legacies to ecology and conservation. *BioSci.* 53: 77–88.
- Franklin, J.F. (1989) Toward a new forestry. *Am. For.* 95: 37–44.
- Franklin, J.F. (1993) Preserving biodiversity: species, ecosystems, or landscapes? *Ecol. Appl.* 3: 202–205.
- Franklin, J.F., Rae Berg, D., Thornburgh, D.A., and Tappeiner, J.C. (1997) Alternative silvicultural approaches to timber harvesting: variable retention harvest systems. *In* *Creating a Forestry for the 21st Century*. Kohm, K.A. and Franklin, J.F. (eds.), Island Press, Washington, D.C., 111–139.
- Franklin, J.F., Lindenmayer, D.B., MacMahon, J.A., McKee, A., Magnuson, J., Perry, D.A., Waide, R., and Foster, D. (2000) Threads of continuity. *Conserv. Pract.* 1: 8–16.
- Franklin, J.F., Spies, T.A., van Pelt, R., Carey, A.B., Thornburgh, D.A., Rae Berg, D., Lindenmayer, D.B., Harmon, M.E., Keeton, W.S., Shaw, D.C., Bible, K., and Chen, J. (2002) Disturbance and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir as an example. *For. Ecol. Manage.* 155: 399–423.
- 藤森隆郎・由井正敏・石井信夫 (1999) 森林における野生生物の保護管理：生物多様性の保全に向けて。255 pp, 日本林業調査会, 東京。
- Gascon, C. and Lovejoy, T.E. (2001) Ecological impacts of forest fragmentation in central Amazonia. *Zoology* 101: 273–280.
- Gascon, C., Lovejoy, T.E., Bierregaard, R.O., Jr., Malcom, J.R., Stouffer,

- P.C., Vasconcelos, H.L., Laurance, W.F., Zimmerman, B., Tocher, M., and Borges, S. (1999) Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biol. Conserv.* 91: 223-229.
- Gobeil, J.-F. and Villard, M.-A. (2002) Permeability of three boreal forest landscape types to bird movements as determined from experimental translocations. *Oikos* 98: 447-458.
- Grime, J.P. (2001) Plant functional types, communities and ecosystems. *In Ecology: Achievement and Challenge*. Press, M.C., Huntly, N.J., and Levin, S. (eds.), Blackwell, New York, 161-181.
- Grimm, V., Revilla, E., Berger, U., Jeltsch, F., Mooji, W.M., Railsback, S.F., Thulke, H.-H., Weiner, J., Wiegand, T., and DeAngelis, D.L. (2005) Pattern-oriented modeling of agent-based complex systems: lessons from ecology. *Science* 310: 987-991.
- Gutzwiller, K.J. and Anderson, S.H. (1992) Interception of moving organisms: influences of patch shape, size and orientation on community structure. *Landsc. Ecol.* 6: 293-303.
- Haila, Y. (1999) Islands and fragments. *In Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems*. Hunter, M.L., Jr. (ed.), Cambridge University Press, Cambridge, 234-264.
- Haila, Y. (2002) A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecol. Appl.* 12: 321-334.
- Hansen, A. and Rotella, J. (1999) Abiotic factors. *In Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems*. Hunter, M.L., Jr. (ed.), Cambridge University Press, Cambridge, 161-209.
- Hansen, A.J., Spies, T.A., Swanson, F.J., and Ohmann, J.L. (1991) Conserving biodiversity in managed forests: lessons from natural forests. *BioSci.* 41: 382-392.
- Hanski, I. and Ovaskainen, O. (2002) Extinction debt at extinction threshold. *Conserv. Biol.* 16: 666-673.
- Hanski, I.K. and Haila, Y. (1988) Singing territories and home ranges of breeding chaffinches: visual observation vs. radio-tracking. *Ornis Fenn.* 65: 97-103.
- Harper, K.A., MacDonald, S.E., Burton, P.J., Chen, J., Brososke, K.D., Saunders, S.C., Euskirchen, E.S., Roberts, D., Jaiteh, M.S., and Esseen, P.-A. (2005) Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conserv. Biol.* 19: 768-782.
- Harrison, R.B., Schmiegelow, F.K.A., and Naidoo, R. (2005) Stand-level response of breeding forest songbirds to multiple levels of partial-cut harvest in four boreal forest types. *Can. J. For. Res.* 35: 1553-1567.
- Harrison, S. and Taylor, A.D. (1997) Empirical evidence for metapopulation dynamics. *In Metapopulation Biology: Ecology, Genetics, and Evolution*. Hanski, I.A. and Gilpin, M.E. (eds.), Academic Press, San Diego, 27-42.
- Hartley, M.J. (2002) Rationale and methods for conserving biodiversity in plantation forests. *For. Ecol. Manage.* 155: 81-95.
- Hartley, M.J. and Hunter, M.L., Jr. (1998) A meta-analysis of forest cover, edge effects, and artificial nest predation rates. *Conserv. Biol.* 12: 465-469.
- Hayes, J.P., Weikel, J.M., and Huso, M.M. (2003) Response of birds to thinning young Douglas-fir forests. *Ecol. Appl.* 13: 1222-1232.
- Haynes, K.J., Dilleuth, F.P., Anderson, B.J., Hakes, A.S., Jackson, H.B., Jackson, S.E., and Cronin, J.T. (2007) Landscape context outweighs local habitat quality in its effects on herbivore dispersal and distribution. *Oecologia* 151: 431-441.
- Helle, P. and Mönkkönen, M. (1990) Forest successions and bird communities: theoretical aspects and practical implications. *In Biogeography and Ecology of Forest Bird Communities*. Keast, A. (ed.), SPB Academic Publications, The Hague, The Netherlands, 299-318.
- Henle, K., Davies, K.F., Kleyer, M., Margules, C., and Settele, J. (2004) Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodiv. Conserv.* 13: 207-251.
- 日野輝明 (2004) 鳥たちの森. 242 pp, 東海大学出版会, 神奈川.
- Hinsley, S.A., Bellamy, P.E., Newton, I., and Sparks, T.H. (1995) Habitat and landscape factors influencing the presence of individual breeding bird species in woodland fragments. *J. Avian Biol.* 26: 94-104.
- Hobbs, R.J. (1999) Clark Kent or Superman: where is the phone booth for landscape ecology? *In Landscape Ecological Analysis: Issues and Applications*. Klopatek, J.M. and Gardner, R.H. (eds.), Springer, New York, 11-23.
- Howe, R.W., Davis, G.J., and Mosa, V. (1991) The demographic significance of 'sink' populations. *Biol. Conserv.* 57: 239-255.
- Huggett, A.J. (2005) The concept and utility of 'ecological thresholds' in biodiversity conservation. *Biol. Conserv.* 124: 301-310.
- Hunter, M.L., Jr. (2002) *Fundamentals of Conservation Biology*. Second ed. 547 pp, Blackwell, New York.
- Hunter, M.L., Jr. (2005) A mesofilter conservation strategy to complement fine and coarse filters. *Conserv. Biol.* 19: 1025-1029.
- Hunter, M.L., Jr., Jacobson, G.L., Jr., and Webb, T., III. (1988) Paleocology and the coarse-filter approach to maintaining biological diversity. *Conserv. Biol.* 2: 375-385.
- Hunter, W.C., Buehler, D.A., Canterbury, R.A., Confer, J.L., and Hamel, P.B. (2001) Conservation of disturbance-dependent birds in eastern North America. *Wildl. Soc. Bull.* 29: 440-455.
- Ims, R.A. (2005) The role of experiments in landscape ecology. *In Issues and Perspectives in Landscape Ecology*. Wiens, J. and Moss, M. (eds.), Cambridge University Press, Cambridge, 70-78.
- 井上大成 (2005) 日本のチョウ類の衰亡理由. 昆虫 8 : 43-64.
- Jansson, G. and Angelstam, P. (1999) Threshold levels of habitat composition for the presence of the long-tailed tit (*Aegithalos caedatus*) in a boreal landscape. *Landsc. Ecol.* 14: 238-290.
- Jobs, A.P., Nol, E., and Voigt, D.R. (2004) Effects of selection cutting on bird communities in contiguous eastern hardwood forests. *J. Wildl. Manage.* 68: 51-60.
- Kallimanis, A.S., Kunin, W.E., Halley, J.M., and Sgardelis, S.P. (2005) Metapopulation extinction risk under spatially autocorrelated disturbance. *Conserv. Biol.* 19: 534-546.
- 加藤和弘 (2005) 都市のみどりとう. 122 pp, 朝倉書店, 東京.
- Keddy, P.A. (1992) Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *J. Veg. Sci.* 3: 157-164.
- Kelly, J.F., Ruegg, K.C., and Smith, T.B. (2005) Combining isotopic and genetic markers to identify breeding origins of migrant birds. *Ecol. Appl.* 15: 1487-1494.
- Kimmins, J.P. (2004) Emulating natural forest disturbance: what does this mean? *In Emulating Natural Forest Landscape Disturbances: Concepts and Applications*. Perera, A.H., Buse, L.J., and Weber, M.G. (eds.), Columbia University Press, New York, 8-28.
- 小林茂雄・藤巻裕蔵 (1985) 落葉広葉樹林とカラマツ人工林における繁殖期の鳥類群集. 鳥 34 : 57-63.
- Koenig, W.D., Van Vuren, D., and Hooge, P.N. (1996) Detectability, philopatry, and the distribution of dispersal distances in vertebrates. *Trends Ecol. Evol.* 11: 514-517.
- Kupfer, J.A., Malanson, G.P., and Franklin, S.B. (2006) Not seeing the ocean for the islands: the mediating influence of matrix-based processes on forest fragmentation effects. *Global Ecol. Biogeogr.* 15: 8-20.
- Lahti, D.C. (2001) The "edge effect on nest predation" hypothesis after twenty years. *Biol. Conserv.* 99: 365-374.
- Lambeck, R.T. (1997) Focal species: a multi-species umbrella for nature conservation. *Conserv. Biol.* 11: 849-856.
- Lance, A.N. and Phinney, M. (2001) Bird response to partial retention timber harvesting in central interior British Columbia. *For. Ecol. Manage.* 142: 267-280.
- Land, D., Marion, W.R., and O'Meara, T.E. (1989) Snag availability and cavity nesting birds in slash plantations. *J. Wildl. Manage.* 53: 1165-1171.
- Landres, P.B., Verner, J., and Thomas, J.W. (1988) Ecological use of vertebrate indicator species: a critique. *Conserv. Biol.* 2: 316-328.
- Landres, P.B., Morgan, P., and Swanson, F.J. (1999) Overview of the use of natural variability concepts in managing ecological systems. *Ecol. Appl.* 9: 1179-1188.



- Laurance, W.F. (1991) Ecological correlates of extinction proneness in Australian tropical rain forest mammals. *Conserv. Biol.* 5: 79–89.
- Laurance, W.F. and Yensen, E. (1991) Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. *Biol. Conserv.* 55: 77–92.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., and Forbes, T.D.A. (1997) Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends Ecol. Evol.* 12: 474–478.
- Lawton, J.H. (1996) Patterns in ecology. *Oikos* 75: 145–147.
- Lichstein, J.W., Simons, T.R., and Franzreb, K.E. (2002) Landscape effects on breeding songbird abundance in managed forests. *Ecol. Appl.* 12: 836–857.
- Lindenmayer, D.B. and Fischer, J. (2003) Sound science or social hook—a response to Brooker's application of the focal species approach. *Landsc. Urban Plann.* 62: 149–158.
- Lindenmayer, D.B. and Fischer, J. (2006) Habitat Fragmentation and Landscape Change: An Ecological and Conservation Synthesis. 328 pp, Island Press, Washington, D.C.
- Lindenmayer, D.B. and Franklin, J.F. (2002) Conserving Forest Biodiversity: A Comprehensive Multiscaled Approach. 351 pp, Island Press, Washington.
- Lindenmayer, D.B. and Hobbs, R.J. (2004) Fauna conservation in Australian plantation forests: a review. *Biol. Conserv.* 119: 151–168.
- Lindenmayer, D.B. and Luck, G. (2005) Synthesis: thresholds in conservation and management. *Biol. Conserv.* 124: 351–354.
- Lindenmayer, D.B., Fischer, J., and Cunningham, R.B. (2005) Native vegetation cover thresholds associated with species responses. *Biol. Conserv.* 124: 311–316.
- Lindenmayer, D.B., Cunningham, R.B., Donnelly, C.F., Nix, H., and Lindenmayer, B.D. (2002 a) Effects of forest fragmentation on bird assemblages in a novel landscape context. *Ecol. Monogr.* 72: 1–18.
- Lindenmayer, D.B., Manning, A.D., Smith, P.L., Possingham, H.P., Fischer, J., Oliver, I., and McCarthy, M.A. (2002b) The focal-species approach and landscape restoration: a critique. *Conserv. Biol.* 16: 338–345.
- Lohr, S.M., Gautheraux, S.A., and Kilgo, J.C. (2002) Importance of coarse woody debris to avian communities in loblolly pine forests. *Conserv. Biol.* 16: 767–777.
- Loyd, P., Martin, T.E., Redmond, R.L., Langner, U., and Hart, M.M. (2005) Linking demographic effects of habitat fragmentation across landscapes to continental source-sink dynamics. *Ecol. Appl.* 15: 1504–1514.
- MacArthur, R.H. and MacArthur, J.W. (1961) On bird species diversity. *Ecology* 42: 594–598.
- Mac Nally, R. and Horrocks, G. (2007) Inducing whole-assemblage change by experimental manipulation of habitat structure. *J. Appl. Ecol.* 76: 643–650.
- Manel, S., Schwartz, M.K., Luikart, G., and Taberlet, P. (2003) Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends Ecol. Evol.* 18: 189–197.
- Mannan, R.W., Morrison, M.L., and Meslow, E.C. (1984) The use of guilds in forest bird management. *Wildl. Soc. Bull.* 12: 426–430.
- Manning, A.D., Lindenmayer, D.B., and Nix, H.A. (2004) Continua and unwelt: novel perspectives on viewing landscapes. *Oikos* 104: 621–628.
- Manolis, J.C., Andersen, D.E., and Cuthbert, F.J. (2000) Patterns in clearcut edge and fragmentation effect studies in northern hardwood-conifer landscapes: retrospective power analysis and Minnesota results. *Wildl. Soc. Bull.* 28: 1088–1101.
- Marshall, M.R., DeCecco, J.A., Williams, A.B., Gale, G.A., and Cooper, R.J. (2003) Use of regenerating clearcuts by late-successional bird species and their young during the post-fledging period. *For. Ecol. Manage.* 183: 127–135.
- 松岡 茂・高田由紀子 (1999) キツキ類にとっての立ち枯れ木と森林管理における立ち枯れ木の扱い. *日本鳥学会誌* 47: 33–48.
- McCarthy, M.A., Thompson, C.J., and Williams, N.S.G. (2006) Logic for designing nature reserves for multiple species. *Am. Nat.* 167: 717–727.
- McComb, W. and Lindenmayer, D. (1999) Dying, dead, and down trees. *In* Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems. Hunter, M.L., Jr. (ed.), Cambridge University Press, Cambridge, 335–372.
- McGarigal, K. and McComb, W.C. (1995) Relationships between landscape structure and breeding birds in the Oregon coast range. *Ecol. Monogr.* 65: 235–260.
- McGarigal, K. and Cushman, S.A. (2005) The gradient concept of landscape structure. *In* Issues and Perspectives in Landscape Ecology. Wiens, J. and Moss, M. (eds.), Cambridge University Press, Cambridge, 112–119.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., and Westoby, M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecol. Evol.* 21: 178–185.
- McIntyre, S. and Hobbs, R. (1999) A framework for conceptualizing human effects on landscape and its relevance to management and research models. *Conserv. Biol.* 13: 1282–1292.
- Mladenoff, D.J., White, M.A., Pastor, J., and Crow, T.R. (1993) Comparing spatial pattern in unaltered old-growth and disturbed forest landscapes. *Ecol. Appl.* 3: 294–306.
- Mönkkönen, M. and Reunanen, P. (1999) On critical thresholds in landscape connectivity: a management perspective. *Oikos* 84: 302–305.
- Moore, S.E. and Allen, H.L. (1999) Plantation forestry. *In* Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems. Hunter, M.L., Jr. (ed.), Cambridge University Press, Cambridge, 400–432.
- Moorman, C. and Guynn, D.C. (2001) Effects of group-selection size in breeding bird habitat use in a bottomland forest. *Ecol. Appl.* 11: 1680–1691.
- Murakami, M. and Nakano, S. (2000) Species-specific bird functions in a forest-canopy food web. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 267: 1597–1601.
- Nagaike, T. and Kamitani, T. (1999) Factors affecting changes in landscape diversity in rural areas of the *Fagus crenata* forest region of central Japan. *Landsc. Urban Plann.* 43: 209–216.
- Newton, I. (1994) The role of nest sites limiting the number of hole-nesting birds: a review. *Biol. Conserv.* 70: 265–276.
- Norton, M.R., Hannon, S.J., and Schmiegelow, F.K. (2000) Fragments are not islands: patch vs. landscape perspectives on songbird presence and abundance in a hardwood forest. *Ecography* 23: 209–222.
- Noss, R.F. (1990) Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conserv. Biol.* 4: 355–364.
- 農林水産省 (2002) 2000年世界農林業センサス. 第14巻. 林業総合統計報告書. 農林統計協会, 東京.
- Ohno, Y. and Ishida, A. (1997) Differences in bird species diversities between a natural mixed forest and a coniferous plantation. *J. For. Res.* 2: 153–158.
- Paine, R.T., Tegner, M.J., and Johnson, E.A. (1998) Compounded perturbations yield ecological surprises. *Ecosystems* 1: 535–545.
- Parker, T.H., Stansberry, B.M., Becker, C.D., and Gipson, P.S. (2005) Edge and area effects on the occurrence of migrant forest songbirds. *Conserv. Biol.* 19: 1157–1167.
- Paton, P.W.C. (1994) The effect of edge on avian nest success: how strong is the evidence? *Conserv. Biol.* 8: 17–26.
- Patterson, I.J., Ollason, J.G., and Doyle, P. (1995) Bird populations in upland spruce plantations in northern Britain. *For. Ecol. Manage.* 79: 107–131.
- Perera, A.H. and Buse, L.J. (2004) Emulating natural disturbance in forest management: an overview. *In* Emulating Natural Forest Landscape Disturbances: Concepts and Applications. Perera, A.H., Buse, L.J., and Weber, M.G. (eds.), Columbia University Press, Columbia, 3–7.
- Peterken, G.F. (1999) Applying natural forestry concepts in an intensively managed landscape. *Global Ecol. Biogeogr.* 8: 321–328.
- Pulliam, H.R. and Danielson, B.J. (1991) Sources, sinks, and habitat

- selection: a landscape perspective on population dynamics. *Am. Nat.* 137: S50–S66.
- Pulliam, H.R., Dunning, J.B., Jr., and Liu, J. (1992) Population dynamics in complex landscapes: a case study. *Ecol. Appl.* 2: 165–177.
- Radford, J.Q., Bennette, A.F., and Cheers, G.J. (2005) Landscape-level thresholds of habitat cover for woodland-dependent birds. *Biol. Conserv.* 124: 317–337.
- Raivio, S. and Haila, Y. (1990) Bird assemblages in silvicultural habitat mosaics in southern Finland during the breeding season. *Ornis Fenn.* 67: 73–83.
- Ries, L. and Sisk, T.D. (2004) A predictive model of edge effects. *Ecology* 85: 2917–2926.
- Ries, L., Fletcher, R.J., Jr., Battin, J. and Sisk, T.D. (2004) Ecological response to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35: 491–522.
- 林野庁 (2006) 平成十八年度森林・林業白書. 279 pp, 日本林業協会, 東京.
- Robbins, C.S., Dawson, D.K., and Dowell, B.A. (1989) Habitat area requirements of breeding birds of the middle Atlantic states. *Wildl. Monogr.* 103: 1–34.
- Roberge, J.-M. and Angelstam, P. (2004) Usefulness of the umbrella species concept as a conservation tool. *Conserv. Biol.* 18: 76–85.
- Robinson, W.D. and Robinson, S.K. (1999) Effects of selective logging on forest bird populations in a fragmented landscape. *Conserv. Biol.* 13: 58–66.
- Rodewald, A.D. and Yahner, R.H. (2000) Bird communities associated with harvested hardwood stands containing residual trees. *J. Wildl. Manage.* 64: 924–932.
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J., and Margules, C.R. (1991) Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conserv. Biol.* 5: 18–32.
- Schieck, J., Stuart-Smith, K., and Norton, M. (2000) Bird communities are affected by amount and dispersion of vegetation retained in mixedwood boreal forest harvest areas. *For. Ecol. Manage.* 126: 239–254.
- Schlaepfer, M.A., Runge, M.C., and Sherman, P.W. (2002) Ecological and evolutionary traps. *Trends Ecol. Evol.* 17: 474–480.
- Schmiegelow, F.K.A. and Mönkkönen, M. (2002) Habitat loss and fragmentation in dynamic landscapes: avian perspectives from the boreal forest. *Ecol. Appl.* 12: 375–389.
- Schrott, G.R., With, K.A., and King, A.W. (2005) On the importance of landscape history for assessing extinction risk. *Ecol. Appl.* 15: 493–506.
- Schulte, L.A., Mitchell, R.J., Hunter, M.L., Jr., Franklin, J.F., McIntyre, R.K., and Palik, B.J. (2006) Evaluating the conceptual tools for forest biodiversity conservation and their implementation in the U.S. *For. Ecol. Manage.* 232: 1–11.
- Şekercioğlu, Ç.H. (2006) Increasing awareness of avian ecological function. *Trends Ecol. Evol.* 21: 464–471.
- Şekercioğlu, C.H., Daily, G.C., and Ehrlich, P.R. (2004) Ecosystem consequences of bird declines. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101: 18042–18047.
- Simberloff, D. (1998) Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passé in the landscape era? *Biol. Conserv.* 83: 247–257.
- Simberloff, D. (2001) Management of boreal forest biodiversity—a view from the outside. *Scand. J. For. Res. Suppl.* 3: 105–118.
- Takahashi, K. and Kamitani, T. (2003) Colonization of fleshy-fruited plants beneath perch plant species that bear fleshy fruit. *J. For. Res.* 8: 169–177.
- Taper, M.L., Bohning-Gaese, K., and Brown, J.H. (1995) Individualistic responses of bird species to environmental change. *Oecologia* 101: 478–486.
- Taylor, P.D., Fahrig, L., Henein, K., and Merriam, G. (1993) Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* 68: 571–573.
- Temple, S.A. and Cary, J.R. (1988) Modeling dynamics of habitat-interior or bird populations in fragmented landscapes. *Conserv. Biol.* 2: 340–347.
- Thompson, F.R., III. (1993) Simulated responses of a forest-interior bird population to forest management options in central hardwood forests of the United States. *Conserv. Biol.* 7: 325–333.
- Thompson, F.R., III and Capen, D.E. (1988) Avian assemblages in seral stages of a Vermont forest. *J. Wildl. Manage.* 52: 771–777.
- Thompson, F.R., III and DeGraaf, R.M. (2001) Conservation approaches for woody, early successional communities in the eastern United States. *Wildl. Soc. Bull.* 29: 483–494.
- Thompson, F.R., III, Kijak, W.D., Kulowiek, T.G., and Hamilton, D.A. (1992) Breeding bird populations in Missouri Ozark forests with and without clearcutting. *J. Wildl. Manage.* 56: 23–30.
- Titterton, R.W., Crawford, H.S., and Burgason, B.N. (1979) Songbird responses to commercial clear-cutting in Maine spruce-fir forests. *J. Wildl. Manage.* 43: 602–609.
- Tittler, R., Hannon, S.J., and Norton, M.R. (2001) Residual tree retention ameliorates short-term effects of clear-cutting on some boreal songbirds. *Ecol. Appl.* 11: 1656–1666.
- Tscharntke, T., Steffan-Dewenter, I., Kruess, A., and Thies, C. (2002) Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscapes. *Ecol. Appl.* 12: 354–363.
- Tubelis, D.P., Lindenmayer, D.B., and Cowling, A. (2004) Novel patch-matrix interactions: patch width influences matrix use by birds. *Oikos* 107: 634–644.
- Turner, I.M. and Corlett, R.T. (1996) The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. *Trends Ecol. Evol.* 11: 330–333.
- Turner, M.G., Gardner, R.H., and O'Neill, R.V. (2001) *Landscape Ecology in Theory and Process.* 401 pp, Springer, New York.
- Turner, M.G., Romme, W.H., and Tinker, D.B. (2003) Surprise and lessons from the 1988 Yellowstone fires. *Front. Ecol. Environ.* 1: 351–358.
- Turner, M.G., Baker, W.L., Peterson, C.J., and Peet, R.K. (1998) Factors influencing succession: lessons from large, infrequent natural disturbances. *Ecosystems* 1: 511–523.
- Van Bael, S.A., Brawn, J.D., and Robinson, S.K. (2003) Birds defend trees from herbivores in a Neotropical forest canopy. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100: 8304–8307.
- Van Dorp, D. and Opdam, P.F.M. (1987) Effects of patch size, isolation and regional abundance on forest bird communities. *Landsc. Ecol.* 1: 59–73.
- Van Horne, B. (1983) Density as a misleading indicator of habitat quality. *J. Wildl. Manage.* 47: 893–901.
- Villard, M.-A. (1998) On forest-interior species, edge avoidance, area sensitivity, and dogmas in avian conservation. *Auk* 115: 801–805.
- Villard, M.-A., Trzcinski, M.K., and Merriam, G. (1999) Fragmentation effects on forest birds: relative influence of woodland cover and configuration on landscape connectivity. *Conserv. Biol.* 13: 774–783.
- Vos, C.C., Verboom, J., Opdam, P.F.M., and Ter Braak, C.J.F. (2001) Toward ecologically scaled landscape indices. *Am. Nat.* 157: 24–41.
- Webb, W.L., Behrend, D.F., and Saisorn, B. (1977) Effect of logging on songbird populations in a northern hardwood forest. *Wildl. Monogr.* 55: 5–35.
- Wiegand, T., Revilla, E., and Moloney, K.A. (2005) Effects of habitat loss and fragmentation on population dynamics. *Conserv. Biol.* 19: 108–121.
- Wiens, J.A. (1989) *The Ecology of Bird Communities.* Vol. 1. Foundations and Patterns. 539 pp, Cambridge University Press, Cambridge.
- Wiens, J.A. (1994) Habitat fragmentation: island v landscape perspectives on bird conservation. *Ibis* 137: S97–S104.
- Wiens, J.A. (1995) Landscape mosaic and ecological theory. *In* *Mosaic Landscape and Ecological process.* Hansson, L., Fahrig, L., and



- Merriam, G. (eds.), Chapman & Hall, London, 1-26.
- Wiens, J.A. (1997) Metapopulation dynamics and landscape ecology. *In* Metapopulation Biology: Ecology, Genetics, and Evolution. Hanski, I.A. and Gilpin, M.E. (eds.), Academic Press, San Diego, 43-62.
- Wiens, J.A., Crawford, C.S., and Gosz, J.R. (1985) Boundary dynamics: a conceptual framework for studying landscape ecosystems. *Oikos* 45: 421-427.
- Williams, N.S.G., Morgan, J.W., McCarthy, M.A., and McDonnell, M.J. (2006) Local extinction of grassland plants: the landscape matrix is more important than patch attributes. *Ecology* 87: 3000-3006.
- Wintle, B.A., Bekessy, S.A., Venier, L.A., Pearce, J.L., and Chisholm, R.A. (2005) Utility of dynamic-landscape metapopulation models for sustainable forest management. *Conserv. Biol.* 19: 1930-1943.
- With, K.A. and King, A.W. (1999) Extinction thresholds for species in fractal landscapes. *Conserv. Biol.* 13: 314-326.
- With, K.A. and King, A.W. (2001) Analysis of landscape source and sinks: the effect of spatial pattern on avian demography. *Biol. Conserv.* 100: 75-88.
- 山浦悠一 (2004) 生物多様性の保全に配慮した森林管理に向けて：ランドスケープエコロジーと階層性理論. *日林誌* 86 : 287-297.
- 山浦悠一・加藤和弘 (2007) カラマツ人工林による落葉広葉樹林の消失が鳥類群集に及ぼす影響. *日本鳥学会誌* 56 : 9-21.
- 山浦悠一・由井正敏 (2001) 都市近郊林におけるバードウォッチングポイントの定量的解析. *岩大演報* 32 : 49-60.
- Yamaura, Y., Amano, T., and Katoh, K. Ecological traits determine the affinity of birds to a larch plantation matrix, in montane Nagano, central Japan. *Ecol. Res.*: in press.
- Yamaura, Y., Katoh, K., Fujita, G., and Higuchi, H. (2005) The effects of landscape contexts on wintering bird communities in rural Japan. *For. Ecol. Manage.* 216: 187-200.
- Yamaura, Y., Katoh, K., and Takahashi, T. (2006) Reversing habitat loss: deciduous habitat fragmentation matters to birds in a larch plantation matrix. *Ecography* 29: 827-834.
- Yamaura, Y., Tojo, H., Hirata, Y., and Ozaki, K. (2007) Landscape effects in bird assemblages differ between plantations and broad-leaved forests in a rural landscape in central Japan. *J. For. Res.* 12: 298-305.
- 由井正敏 (1976) 森林性鳥類の群集構造解析. I. 林相類似性と類型化および種構成 (繁殖期). *山階鳥研報* 8 : 223-248.
- 由井正敏 (1988) 森に棲む野鳥の生態学. 237 pp, 創文, 東京.
- 由井正敏・鈴木祥悟 (1987) 森林性鳥類の群集構造解析. IV. 繁殖期の林相別生息密度, 種数および多様性. *山階鳥研報* 19 : 13-27.
- Zollner, P.A. and Lima, S.L. (2005) Behavioral tradeoffs when dispersing across a patchy landscape. *Oikos* 108: 219-230.