河畔林の鳥類群集

村上正志[#]

北海道大学苫小牧研究林 〒053-0035 苫小牧市字高丘

Bird Community in Riparian Forest

Masashi MURAKAMI[#]

Tomakomai Research Station, Hokkaido University Forests, Takaoka, Tomakomai,
Hokkaido 053-0035, Japan

Riparian forests are often identified as prime habitat for wildlife including birds. Several factors have been proposed to explain the value of riparian forests. Among those factors suggested are: the diversity of the vegetation structure; the greater productivity of riparian sites related to nutrient inputs from upland sites; the biological interaction provided by the presence of riparian ecotones; the horizontal diversity of water, riparian and upland ecosystems creating an interspersed of different elements of the landscape; and the allochthonous inputs of aquatic production. These factors are reviewed and the importance of the linkages among multiple ecosystems are considered in order to enhance understanding of the population and community dynamics of forest birds.

Key Word: Allochthonous energy flow, Bird community, Edge effect, Riparian forest

河畔林 (riparian forest) は野生生物の生育・生息環境として非常に重要である (Naiman *et al.* 1993). 例えば, 米国北部オレゴン州の温帯林に生息する脊椎動物種の75%が生活史のある局面で河畔林に依存していることが示されている (Thomas *et al.* 1979). 植物についてもスウェーデンの全維管束植物種の13%が (Nilsson 1992), また, アマゾン川流域の樹木種の20%以上が (Junk 1989), 河畔植生でみられることが示されている. いずれの結果も, 陸上生態系に占める河畔林の面積と比較して (例えば, 米国の全面積に占める河畔林の割合は1%以下である; Knopf *et al.* 1988) 極めて高く, 河畔林が陸上生態系の生物多様性の維持に果たす役割の大きさを示している.

鳥類についても, 数多くの研究により河畔林に

おいて高い生息密度や種多様度が見られることが示されている (Table 1 参照). Johnson *et al.* (1977) によれば, 米国南西部の鳥類168種のうち78種 (47%) が河畔林に限って生息している. 米国北部ニューメキシコ州に生息する鳥類種の約半数がやはり河畔林に依存していることが報告されている (Hubbard 1977). 河畔林は, 河川水の存在, 土壌中の水循環, 河川による浸食・堆積によって特徴づけられる. 川に沿って帯状に続く河畔林, およびその周辺環境においては, しばしば, 川—河畔林—後背地という景観が河川に対して垂直方向に連続的に連なり, 河畔林と背後の景観との間には極めて長い境界面が形作られる. 河畔林における高い野生生物の生育・生息密度や種多様性は, このような境界における, エッジ効果 (edge effect) として説明される. エッジ効果は

[#] E-mail: masa@exfor.agr.hokudai.ac.jp

Table 1. Factors explaining the value of riparian forest for bird communities.

Factors	References
Vegetation diversity	MacArthur & MacArthur 1961; MacArthur <i>et al.</i> 1962; Stauffer & Best 1980; Swift <i>et al.</i> 1984; Farley <i>et al.</i> 1994
Horizontal landscape diversity	Salomonson & Balda 1977; Rice <i>et al.</i> 1980; Szaro & Jakle 1985; Anthony <i>et al.</i> 1996; Ammon & Stacey 1997
Corridor function	Knopf & Samson 1994; Forman 1995; Bentley & Catterall 1996; Schmiegelow <i>et al.</i> 1997; Skagen <i>et al.</i> 1998
Complex biological interaction	Gates & Gysel 1978; Angelstam 1986; Ammon & Stacey 1997; Tewksbury <i>et al.</i> 1998
Greater productivity related to flux from upland forest	Harris 1984; Elliot 1988; Bentley & Catterall 1996
Prey flux from stream	Ormerod & Tyler 1991; Ormerod <i>et al.</i> 1991; Gray 1993; Nakano & Murakami 2001

元来、二つのハビタットまたは景観の境界において高い生息密度や多様性が見られるという「現象」を指すものである (Odum 1971, Fagan *et al.* 1999). 近年, Fagan *et al.* (1999) はこのエッジ効果を生じるメカニズムに注目し, その包括的な理解を試みている. 彼らは, 境界域における物理環境の変化, 生物間相互作用, 系の間での物質および生物の移流など, 様々なメカニズムが「エッジ効果」を引き起こすことを示している. 河畔林に見られる鳥類の高い多様性は「エッジ効果」の典型的な例であり, 多くの研究においてそのメカニズムの解明が試みられている (LaRue *et al.* 1995 参照). この中では, 次のような要因が挙げられている (Table 1). この総説では, これらの要因を概観し, 河畔林の鳥類群集を例に, 鳥類群集の研究におけるより大きなスケール, 景観レベルの視点を導入することの必要性を強調したい.

植生構造の複雑性と鳥類の多様性

植生構造と鳥類群集の関係は, MacArthur らによる先駆的研究の延長上にあるといえる. MacArthur & MacArthur (1961) は, 鳥類の種多様性が, 森林の垂直構造の複雑性, いいかえると森林が何階層の葉群により成り立っているかと正の相関を持つことを示している. 河畔林では, しばしば川に面した森の一方が開放しているた

め, 植生の階層構造が複雑になる. 一方, 生息地の水平的な異質性もまた, 生物の多様性を促進する (MacArthur *et al.* 1962). 河畔林においては, 河川からの距離によりしばしば土壌の水分条件あるいは栄養塩の条件に傾度が見られ, それに伴う樹種, 植生の変化が見られる (Bull 1978). また, 流れに伴う河岸の浸食, あるいは堆積により (Farley *et al.* 1994), その植生は水平方向にも高い異質性を示す. Stauffer & Best (1980) は, 河畔林の鳥類群集の高い多様性が, 群落の垂直構造の複雑性により説明されることを示している. 一方, Farley *et al.* (1994) や Swift *et al.* (1984) は, 河畔の林齢が生息環境の水平的な異質性と関り, より成熟した河畔林において高い鳥類の多様性が見られることを示している. 河畔林における, 垂直的, 水平的な植生の複雑さは, 鳥類の生存に必要とされる様々な要因, 例えば, 造巣場所や採餌場所, 捕食者や競争者からの隠れ場所の提供等を通じて, 多様な鳥類群集を維持している (Stauffer & Best 1980).

景観の多様性

河畔林とその周辺環境においては, 川—河畔林—後背林という景観が連続的に連なる. また, 河畔やその後背地は, しばしば農地や牧草地等に利用され, 河畔林は带状の細長い林に改変されている. このように, 河畔林は常に他の景観とその境界を

接しており、また、他の景観との境界が極めて長いという特徴を持つ (Ammon & Stacey 1997)。一方、鳥類はその生活史のなかで、様々な環境を必要とする。例えば、森林内部で繁殖する鳥類は水を飲むために川を訪れる。また多くの鳥は繁殖期と越冬期でその生息場所を変える。例えば、Anthony *et al.* (1996) は、河川の洪水などにより攪乱頻度の高い河畔林には倒木が多く、また攪乱に伴うギャップに低木や草本が繁茂し、繁殖期に倒木を営巣場所として利用する種が、越冬期には低木や草本の種子を利用する種が河畔林に集まることを示している。Rice *et al.* (1980) は、コロラド川流域の河畔林111カ所の鳥類群集を12カ月にわたって調査することにより、多くの鳥が季節的に生息環境を変えており、資源量の減少する冬期間にはその生息環境が狭められ、とくに河畔林の利用頻度が高いことを示している。これは、多くのヒワ類が、繁殖期には森林で昆虫を利用するが、冬期間には河畔の草地を頻繁に利用することによる (Salomonson & Balda 1977)。Szaro & Jakle (1985) は、アリゾナの乾燥地帯を流れる河川において、繁殖している鳥類種の60%が河畔林およびその後背の砂漠の両方を利用しており、河畔林のみ、あるいは、後背地のみに見られる種はそれぞれ12%、および28%に限られることを示し、この地域の鳥類群集の構成要素として、河畔林と後背地の組み合わせの重要性を示唆している。また、渡り鳥は、繁殖地、越冬地、中継地など極めて広い範囲を移動し、様々な景観を必要とする。とくに、河畔林は海から内陸へ帯状に続くため、渡り鳥の移動経路として機能していることが予想される。

コリドーとしての河畔林

コリドーとは回廊のことであり、景観と景観、あるいは、ハビタット間を連結し、生物の移動経路となる「道」として機能する。流路方向に連続的に続く河畔林は、森と森を、そして海と内陸部を繋ぐコリドーであり、森林棲の鳥類の移動 (分散、あるいは、渡り) の経路として利用されていると考えられている (Knopf & Samson 1994,

Bentley & Catterall 1996)。Skagen *et al.* (1998) の研究では、河畔林の連続性の重要性については十分に検討されていないが、渡り途中の鳥類が河畔林を飛び石的に利用していることが示され、渡りの際の通路として機能することを示している。コリドーが生物多様性に与える影響としては、生物の移動分散を促進し、個体群間の遺伝的交流、あるいは、個体にとっての生活域を広く保つという利点がある。例えば、Schmiegelow *et al.* (1997) は、大規模な操作実験により、1, 10, 40, 100haの孤立化した森林を造成し、小面積の孤立林であっても、わずか幅100mの河畔林によって天然林に接続されているだけで、鳥類の密度および多様度が高く保たれることを確かめている。一方、米国ではヨーロッパからの移入種であるクロウタドリ (*Turdus merula*) が河畔林などのコリドーを通じて広がっている。このように、コリドーの存在は、捕食あるいは競争的な排除により在来の鳥類の生息を脅かす生物の移動も促すという欠点も合せ持っている (Forman 1995)。近年、開発手法の評価、あるいは、野生生物の生育・生息環境の管理の手段として、コリドーという概念は極めて頻繁に用いられているにもかかわらず、実際に生物がコリドーをどのように利用し、それが生物多様性にどのような影響を与えているかについてはほとんど明らかになっていない (近年の成果については Forman 1995 が参考となる)。分断化された緑地を、コリドー (またはグリーンベルト) により接続し、野生生物の移動経路を確保しようとする試みが数多く見られるが、その有効性の評価、さらには有効なコリドーの形状や配置についての検討が必要である。

生物間相互作用

鳥類の密度、多様性にはその他の生物の存在も大きく関わる。鳥は捕食者や寄生者 (托卵者)、あるいは競争者、および、資源である昆虫や植物と常に関係を持ち、複雑な生物間の相互作用を生じている (例えば、Székely *et al.* 1989, Murakami & Nakano 2000)。例えば、Ammon & Stacey (1997) は、農地により孤立化した河

畔林では開発されていない河畔林より卵への捕食圧が1.2から1.3倍高くなると同時に、托卵率も孤立した森林で高くなることを示している。河畔林は細長く、しばしば、孤立した環境であり、常にその周囲を他の景観に囲まれている。外部との交流がなければ、孤立した場所に生息する生物の密度あるいは多様性はその面積と正の相関を持つ (Pimm 1991)。一方、孤立化した場所は周囲の景観から常に他の生物の侵入を受けるが、その影響の程度は、「単位面積」あたりの「境界の長さ」によって示され (Fagan *et al.* 1999)、この値は面積と負の相関関係にある。さらに、このような関係は、鳥類群集にだけ当てはまるものではなく、鳥類にとっての捕食者、餌資源である昆虫類など河畔林内のすべての生物群集に当てはまるが、それぞれの群集は生息地の面積あるいは境界の形状に対して異なった反応をする。例えば、Gates & Gysel (1978) や Angelstam (1986) は、河畔林において、植生の複雑性により鳥は多様な営巣場所を利用でき、また、餌資源量が多いため繁殖密度が高くなるが、同時に捕食率、托卵率も高くなり、結果として、河畔林における個体あたりの繁殖成功度は、対象区である後背林のそれと差がなかったことを示している。一方、Tewksbury *et al.* (1998)、孤立化した河畔林において、鳥類の主要な捕食者であるアメリカアカリス (*Tamiasciurus hudsonicus*) の密度が低下し、鳥類に対する捕食圧が下がるため、逆に、河畔林において繁殖成功がより高くなることを示している。このように、河畔林において、生物間の相互作用、さらにはその帰結としての群集構造は、系内の要因に加えて系外からの影響により、様々な影響を受けていると考えられる。しかし、河畔林において、鳥類の多様性と他の生物、あるいは、物理的環境との関係を明確にし、評価した研究は極めて少ない (Allen *et al.* 1999a, 1999b, 参照)。

系外からの資源供給

集水域レベルでの物質の流れを考えると、河川は後背林からの栄養塩の供給を受けとるシンクとなる (Stuart *et al.* 1993)。河畔の樹木や草本は

栄養塩に富んだ地下水を利用し、後背林の樹木に比べて高い成長量、そして多様性を示す (Bull 1978)。この高い一次生産が、昆虫などを介して豊富な鳥類群集を維持していると考えられる (Harris 1984, Elliot 1988)。Bentley & Catterall (1996) は、河畔林と後背林に明確な境界のない灌木林において、約2倍の鳥類種が観察されることを示している。その背景として、河畔では湿度が高く栄養塩が豊富で有るため植物の多様性が高く、植生の複雑性と資源の豊富さが鳥類の多様性を支えていることを明らかにしている。

一方、河畔林の生物群集は、河川の生産物を利用することができる。Gray (1993) は米国中央部カンザス州のプレーリーを流れる河川から30 mg(乾重)/m²/日の水生昆虫が羽化し、オオヒタキモドキ (*Myiarchus crinitus*) や、アメリカコガラ (*Parus atricapillus*) の重要な餌資源となっていることを示している。彼らの計算では、河畔林にすむ鳥の約60%を羽化水生昆虫によって維持することが可能である。さらに、洪水に伴う水生昆虫の現存量の増減により、鳥類の個体数が増減することを示している。しかし、これ以外にと河川から羽化する水生昆虫が河畔の鳥類群集に与える影響を研究した例はない。

河川の生産物に依存する鳥類としては、他にカワガラス類があげられる。カワガラスは川に潜り水生昆虫を捕食するが、Ormerod らのグループは、カワガラスと水生昆虫の関係について一連の研究を行っている。彼らは、ムナジロカワガラス (*Cinclus cinclus*) による水生昆虫の利用様式を示すとともに (Ormerod & Tyler 1991, Ormerod *et al.* 1991)、河川の生産性、あるいは汚染の指標として、ムナジロカワガラスの生息密度を指標として用いることの有効性を示している (Ormerod *et al.* 1987, Ormerod *et al.* 1991, Ormerod & Tyler 1991)。彼らの研究では、さらに、ムナジロカワガラスが河川内の水生昆虫の分布様式に与える影響も示されている (Jenkins & Ormerod 1996)。

また、河畔林に生息する鳥類群集への河川からの影響の程度は、川の上流部と下流部とでは異なる

Fig. 1. Seasonal dynamics of allochthonous prey contributions to forest birds. Proportion by frequency of aquatic prey foraging to the total observations in each forest bird species. Pm, great tit; Pp, marsh tit; Se, nuthatch; Dk, pigmy woodpecker; MI, brown flycatcher; Pht, Eastern pale-legged willow warbler; Fn, narcissus flycatcher; Pho, crowned willow warbler; Es, black-faced bunting; Tt, wren (after Nakano & Murakami 2001, copyright (2001) National Academy of Sciences, U.S.A.).

ることが予想される。河畔林の河川生態系に対しての影響については、河道の鬱閉や落葉の供給を通じて河畔林が河川におよぼす影響の程度が、河川上流から下流へと変化することが河川連続体概念 (river continuum concept: RCC; Vannote *et al.* 1980) として広く認められている。このような変化は、その逆の経路として、河川から河畔林の生物群集に対する影響についても予想される。しかし、流程に沿った鳥類の河川の利用様式や水生昆虫への依存度の変化を流域スケールで扱った研究例はなく、今後このような視点による取組みが求められる。

苫小牧研究林における取り組み

北海道大学苫小牧研究林を流れる幌内川において、Nakano & Murakami (2001) は河畔林における鳥類の採餌行動を通年にわたって定量的に観察し、同時に餌となる節足動物の季節動態を詳細に計測することにより、森林棲の鳥類にとっての水生昆虫の重要性を定量的に把握した。幌内川においては6月には日に水表面積 1 m^2 あたり、約 $7 \text{ mg (乾重) / m}^2 \text{ / 日}$ の、冬期間でも $0.1 \text{ mg (乾重) / m}^2 \text{ / 日}$ の水生昆虫が羽化し陸上に供給されていた (Nakano & Murakami 2001)。年間では、 $961 \text{ mg (乾重) / m}^2$ の水生昆虫が河川から羽化し、河畔林に生息する森林棲の鳥類は餌の26%を河川からの羽化水生昆虫に依存してこ

Fig. 2. Food web linkage at a forest-stream interface representing bird subsidies by aquatic prey flux. Relative contributions of terrestrial and aquatic prey to the annual total resource budget of each species were represented by line thickness (after Nakano & Murakami 2001, copyright (2001) National Academy of Sciences, U.S.A.).

とが明らかとなった (Fig. 1). しかし、水生昆虫への依存度は種によって、また季節によって大きく異なっていた (Fig. 2). 鳥類が水生昆虫に強く依存するのは、樹木が葉を落とした後の11月から樹木が再び芽吹く前の5月にかけてである (Fig. 2). そして、河川上を群飛する水生昆虫を利用するコサメビタキ (*Muscicapa latirostris*) やキビタキ (*Ficedula narcissina*) などのヒタキ類、川岸を歩いて分散するカワゲラ類を利用するシジュウカラ (*Parus major*) やミソサザイ (*Troglodytes troglodytes*) の依存度が極めて高かったのに対し、林冠で採餌を続けるハシブトガラ (*Parus palustris*) やセンダイムシクイ (*Phylloscopus coronatus*) の水生昆虫への依存度は低かった. 樹木が葉を落とし、日射が河床にまで達する秋、冬には森林に対して河川内の生産が卓越する. 一方、葉の生茂る春、夏には森林の生産が卓越する. このような川と森林での生産

性の傾度がエネルギーの流れを生じる原動力となる.

幌内川において、鳥類が水生昆虫を盛んに利用するのは秋から早春にかけてのみである. しかし、生活史の一断面にのみ河畔林への依存が見られる種であっても、それが極めて重要な意味を持つことが考えられる. これは Wiens (1977) により、ecological crunch (土壇場) と呼ばれるものである. 苫小牧での我々の研究の結果、冬期間 (12月から3月) には、河畔林に生息する、全鳥類種が必要とする資源量の6割以上が河川から供給されていることがわかっている (中野ら、準備中). 冬期は鳥類にとって最も厳しい時期であり、この期間の餌の供給源としての河川の重要性は極めて高いと考えられる. 森林に占める河畔林の割合はごく僅かであるが、森林に生息する生物にとっての河畔林の重要性は、その割合よりはるかに高いと予想される.

人為的攪乱と鳥類の多様性

今回取り上げた研究例の9割以上が米国、およびカナダで行われている。これほど盛んに河畔林の生物群集に関する研究が行われる理由としては、これらの地域においてすでに8割以上の河畔植生が失われ、残された河畔植生も農場や牧場の拡大により分断化されている現状がある (Knopf *et al.* 1988)。河畔林の伐採により、河畔林に依存する鳥類種の90%が消滅すると予想されている (Stauffer & Best 1980)。米国では、このような河畔林をいかに管理すべきかという研究も盛んに行われている。例えば Hodges, Jr. & Krementz (1996) は米国東南部の湿性森林において、幅約50mから1000mの河畔林における夏鳥の繁殖状況を比較し、幅100m以上の森であれば生息する鳥類の種数にほぼすべての種が確認されたことを示している。一方、Darveau *et al.* (1997) はカナダケベック州の寒帯針葉樹林において幅20mから300mの河畔林を比較し、幅60mが必要とされることを示している。このような値そのものにさほど意味があるとは考えにくい、河畔林の開発に対しての取組みの姿勢がうかがえる。

日本においても高い人口密度と、その急峻な地形、夏期の頻繁な集中豪雨により生じる洪水の対策としてほとんどの河川の中流、下流域は護岸、直線化され、河畔林はほとんど残されていない。上流域においても植林や伐採による大規模な森林の改変や、ダムの建設により良好な河畔植生はほとんど残されていない。しかし、わが国で鳥類の生息状況を河畔林の消失、あるいは分断化と関連付けた研究例はほとんどない。さらに、モンスーン地帯に位置する日本では、初夏に梅雨、秋に台風により大雨が降り河川が攪乱を受ける。それにたいして、例えば地中海性気候である米国の西岸では冬期間に大雨が降る。このような攪乱の規模や頻度、そしてタイミングの違いは河川内、さらには河畔林の生物群集に大きな影響を与えると予想される。その他、地形、地史など様々な要因が鳥類の群集構造に関っており、他地域での研究結果から得られた、河畔林の鳥類の利用パターンを

そのまま日本に当てはめることはできない。日本における鳥類の多様性の保全を考えるうえでは、モンスーン環境の下での鳥類群集と河畔林の、さらには、様々な景観との関りを機能的に明らかにし、他の地域での結果と比較していく必要がある。

ま と め

ここで述べたような生息環境、あるいは景観の多様性と生物の多様性の関係は河川と森林の組み合わせに限られるものではない。飛ぶことができる鳥類は移動のコストが小さいため、より好適な生息場所を次々と選択することができ、非常に広い生活空間をもつ。渡り鳥にとっては繁殖地と越冬地、海鳥にとっては採餌場所である海と繁殖地である陸地というように、多くの鳥類は、複数の生息環境あるいは景観を必要としている。例えば、アフリカとヨーロッパを移動するノドジロムシイ (*Sylvia communis*) は、1960年代後半、英国全土で激減したが、これは越冬地であるサハラでの大干ばつにより個体群が縮小し、以降回復できなかったことによる (Winstanley *et al.* 1974)。近年の環境の破壊は、遠く離れた場所の鳥類群集に対しても大きな影響をおよぼすことが確実である。今後、鳥類の生態・保護に関する研究では、ある一定の地域の場所だけではなく、その近隣の、さらに渡り鳥のような場合には、極めて広い地域を結んだ視点が必要とされるであろう。

鳥類学会において発表の場を与えていただいた、兵庫県人と自然の博物館の江崎保男氏、ならびに九州大学の江口和洋氏に心から感謝いたします。また、二人の査読者の助言に感謝いたします。

摘 要

河畔林 (riparian forest) は野生生物の生育・生息環境として非常に重要である。鳥類についても数多くの研究が河畔林における高い生息密度や種多様性を示しているが、その高い多様性を説明する要因としては、(1) 河畔林の複雑な植生構造、(2) 河川—河畔林—後背林という景観の多様性、(3) コリドーとしての機能 (4) 境界における生物間相互作用の複雑さ、(5) 後背

林からの栄養塩の供給による河畔林における生産性の高さ、(6) 河川からのエネルギーの移流があげられる。とくに近年は、水域と陸域の境界面としての河畔林の機能が注目されている。しかし、わが国においては鳥類の群集研究、とくに景観生態学的な視点を組み入れた研究は極めて少ない。鳥類の多様性保全における河畔林さらには景観の多様性の機能解明に向け、今後このような研究が必要とされるであろう。

引用文献

- Allen, A. P. Whittier, T. R., Larsen, D. P., Kaufmann, P. R., O'Connor, R. J., Hughes, R. M., Stemberger, R. S., Dixit, S. S., Brinkhurst, R. O., Herlihy, A. T. & Paulsen, S. G., 1999a. Concordance of taxonomic composition patterns across multiple lake assemblages: Effects of scale, body size, and land use. *Can. J. Fish. Aqua. Sci.* **56**: 2029-2040.
- Allen, A. P. Whittier, T. R., Kaufmann, P. R., Larsen, D. P., O'Connor, R. J., Hughes, R. M., Stemberger, R. S., Dixit, S. S., Brinkhurst, R. O., Herlihy, A. T. & Paulsen, S. G., 1999b. Concordance of taxonomic richness patterns across multiple assemblages in lakes of the northeastern United States. *Can. J. Fish. Aqua. Sci.* **56**: 739-747.
- Ammon, E. M. & Stacey, P. B., 1997. Avian success in relation to past grazing regimes in a montane riparian system. *Condor* **99**: 7-13.
- Angelstam, P., 1986. Predation on ground-nesting birds' nests in relation to predator densities and habitat edge. *Oikos* **47**: 365-373.
- Anthony, R. G., Green, G. A., Forsman, E. D. & Nelson, S. K. 1996. Avian abundance in riparian zones of three forestry types in the cascade mountains, Oregon. *Wilson Bull.* **108**: 280-291.
- Bentley, J. M. & Catterall, C. P., 1996. The use of bushland, corridors, and linear remnants by birds in Southeastern Queensland, Australia. *Cons. Biol.* **11**: 1173-1189.
- Bull, E. L., 1978. Specialized requirements of birds: snag management, old growth, and riparian habitat. DeGraaf, R. M. (tech coord.), Proc. workshop on nongame bird habitat management in the coniferous forests of the western united States. U. S. For. Serv. Gen. Tech. Rep. SE-14.
- Darveau, M., Bélanger, L., Huot, J., Mélançon, É. & DeBellefeuille, S., 1997. Forestry practices and the risk of bird nest predation in a boreal coniferous forest. *Ecol. Appl.* **7**: 572-580.
- Elliot, C. A., 1988. Riparian zones and wetlands. *A forester's guide to managing wildlife habitats in Maine*. Maine Chapter of the Wildlife Society and University of Maine Cooperative Extension Service, Orono.
- Fagan, W. F., Cantrell, R. S. & Cosner, C., 1999. How habitat edges change species interactions. *Am. Nat.* **153**: 165-182.
- Farley, G. H., Ellis, L. M., Stuart, J. N. & Scott, Jr., N. J., 1994. Avian species richness in different-aged stands of riparian forest along the middle Rio Grande, New Mexico. *Cons. Biol.* **8**: 1098-1108.
- Forman, R. T. T., 1995. *Land Mosaic*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Gates, J. E. & Gysel, L. W., 1978. Avian nest dispersal and fledging success in field-forest ecotones. *Ecology* **59**: 871-883.
- Gray, L. J., 1993. Response of insectivorous birds to emerging aquatic insects in riparian habitats of a tallgrass prairie stream. *Am. Midl. Nat.* **129**: 288-300.
- Harris, L. D., 1984. *The fragmented forest*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Hodges, Jr., M. F. & Krementz, D. G., 1996. Neotropical migratory breeding bird communities in riparian forests of different widths along the Altamaha River, Georgia. *Wilson Bull.* **108**: 496-506.
- Hubbard, J. P., 1977. Importance of riparian ecosystems: biotic considerations. Johnson, R. R. & Jones, D. A. (tech coord.), *Importance, preservation and management of riparian habitat: A symposium. General Technical Report RM-166*: 1-12. U.S. Forest Service, Rocky Mountain forest and Range Experiment Station, Fort Collins, Colorado.
- Jenkins, R. K. B. & Ormerod, S. J., 1996. The influence of a river bird, the dipper (*Cinclus cinclus*) on the behaviour and drift of its invertebrate prey. *Freshwater Biol.* **35**: 45-56.
- Johnson, R. R., Jones, Jr. D. A., & technical coordinators, 1977. *Importance, preservation and management of riparian habitat: A symposium. General Technical Report RM-166*: 13-20. U.S. Forest Service, Rocky Mountain forest and Range

- Experiment Station, Fort Collins, Colorado.
- Junk, W., 1989. Flood tolerance and tree distribution in central Amazonian floodplains. Holm-nielsen, L. B., Nielsen, I. C. & Balsley, H. (eds.) *Tropical forests; botanical dynamics, speciation, and diversity*: 47-64. Academic Press, Orlando, Florida, USA.
- Knopf, F. L. & Samson, F. B., 1994. Scale perspectives on avian diversity in Western riparian ecosystems. *Conserv Biol.* **8**: 669-676.
- Knopf, F. L., Johnson, R. R., Rich., T., Samson, F. B. & Szaro, R. C., 1988. Conservation of riparian ecosystems in the united States. *Wilson Bull.* **100**: 272-294.
- LaRue, P., Bélanger, L. & Huot, J., 1995. Riparian edge effects on boreal balsam fir bird communities. *Can. J. For. Res.* **25**: 555-566.
- MacArthur, R. H. & MacArthur J. W., 1961. On bird species diversity. *Ecology* **42**: 594-599.
- MacArthur, R. H., MacArthur, J. W. & Preer, J., 1962. On bird species diversity. II. Prediction of bird census from habitat measurements. *Am. Nat.* **96**: 167-174.
- Moss, D., 1978. Diversity of woodland songbird populations. *J. Anim. Ecol.* **47**: 521-527.
- Murakami, M. & Nakano, S., 2000. Bird function in a forest canopy food web. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **267**: 1597-1601.
- Naiman, R. J., Décamps, H. & Pollock, M., 1993. The role of riparian corridors in maintaining regional biodiversity. *Ecol. Appl.* **3**: 209-212.
- Nakano, S. & Murakami, M., 2001. Reciprocal subsidies: Dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* **91**: 166-170.
- Nilsson, C., 1992. Conservation management of riparian communities. Hansson, L. (ed.) *Ecological principles of nature conservation*: 352-372. Elsevier Applied Science, London.
- Odum, E. P., 1971. *Fundamentals of ecology*. 3rd ed. W.B. Saunders Co., Philadelphia.
- Ormerod, S. J. & Tyler, S. J., 1991. Predatory exploitation by a river bird, the dipper *Cinclus cinclus* along acidic and circumneutral streams in upland Wales. *Freshwater. Biol.* **25**: 105-116.
- Ormerod, S. J., Boole, P., McCahon, P., Weatherley, N. S., Pascoe, D. & Edwards, R. W., 1987. Short-term experimental acidification of a Welsh stream: comparing the biological effects of hydrogen ions and aluminium. *Freshwater. Biol.* **17**: 341-356.
- Ormerod, S. J., O'Halloran, J., Gribbin, S. D. & Tyler, S. J., 1991. The ecology of Dipper *Cinclus cinclus* in relation to nestling growth. *J. Appl. Ecol.* **28**: 419-433.
- Pimm, S. L., 1991. *The Balance of Nature: Ecological Issues in the Conservation of Species and Communities*. University of Chicago Press, Chicago.
- Rice, J., Anderson, W. B. & Ohmart, D. R., 1980. Seasonal habitat selection by birds in the lower Colorado river valley. *Ecology* **61**: 1402-1411.
- Salomonson, M. G. & Balda, R. P., 1977. Winter territoriality of Townsend's Solitaire (*Myadestes townsendi*) in a pinyon-juniper-Ponderosa pine ecotone. *Condor* **79**: 148-161.
- Schmiegelow, F. K. A., Machatans, C. S. & Hannon, S. J., 1997. Are boreal birds resilient to forest fragmentation? An experimental study of short-term community responses. *Ecology* **78**: 1914-1932.
- Skagen, S. K., Melcher, C. P., Howe, W. H. & Knopf, F. L., 1998. Comparative use of riparian corridors and oases by migrating birds in Southeast Arizona. *Conserv. Biol.* **12**: 896-909.
- Stauffer, D. F. & Best, L. B., 1980. Habitat selection by birds of riparian communities: evaluating effects of habitat alterations. *J. Wildl. Manage.* **44**: 1-15.
- Stuart, D. F., Andrew, G. W., Dolloff, C. & Corbett, E. S., 1993. Riparian area functions and values - A forest perspective. *Riparian Ecosystems in the Humid U.S.; Functions, Values and Management Conference*, Atlanta Georgia. 81 p.
- Swift, B. L., Larson, J. S. & DeGraaf, R. M., 1984. Relationship of breeding bird density and diversity to habitat variables in forested wetlands. *Wilson Bull.* **96**: 48-59.
- Szaro, R. C. & Jakle, D. J., 1985. Avian use of a desert riparian island and its adjacent scrub habitat. *Condor* **87**: 511-519.
- Székely, T., Szép, T. & Juhász, T., 1989. Mixed species flocking of tits (*Parus* spp.): A field experiment. *Oecologia* **78**: 490-495.
- Tewksbury, J. J., Hejl, J. S. & Martin, E. T., 1998.

- Breeding productivity does not decline with increasing fragmentation in a western landscape. *Ecology* **78**: 2890-2903.
- Thomas, J. W., Maser, C. & Rodisk, J. E., 1979. Riparian zones. Thomas, J. W. (ed.) *Wildlife habitats in managed forests*: 15-19. The Blue Mountains of Oregon and Washington. U.S. Dep. Agric. Agric. Handb. 553.
- Vannote, R. L., Minshall, G. W., Cummins, K. W., Sedell, J. R. & Cushing, C. E. 1980. The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aqua. Sci.* **37**: 130-137.
- Wiens, J. A., 1977. On competition and variable environments. *Am. Sci.* **65**: 590-597.
- Winstanley, D., Spencer, R. & Williamson, K., 1974. Where have all the Whitethroats gone? *Bird Study* **21**: 1-14.

(受付2001年3月5日; 受理2001年4月11日)