

本州における森林の連続性と陸生哺乳類の分布

Relationships between Connectivity of Forests and Distributions of Terrestrial Mammals in Honshu, Japan

原科幸爾* 恒川篤史* 武内和彦* 高槻成紀**

Koji HARASHINA Atsushi TSUNEKAWA Kazuhiko TAKEUCHI Seiki TAKATSUKI

摘要：森林の連続性を評価するための指数 CON を定義し、国土数値情報 3 次メッシュ（約 1 km²）を単位とした既存の植生データを用いて、本州における森林の連続性を評価した。指数 CON による森林連続性と陸生哺乳類 13 種の分布とのオーバーレイをおこない、CON と分布の対応関係を把握した。指数 CON に対する各動物の分布の反応を類型化したところ、1) 奥山の動物群、2) 準奥山の動物群、3) 里山の動物群、4) 生息特性との関係があまりみられなかった動物群、の 4 群に分けられた。

1), 2), 3) の動物群に関しては、一般に知られている分布特性とほぼ一致しており、森林連続性の評価の妥当性が示された。

1. 研究の背景と目的

今日、国土環境施策において、生物多様性の保全が大きな課題の 1 つとなっているが、これを進めるためには、まず森林と野生動物の現況を把握することが必要である。日本は世界でも有数の森林国であるが、こうした森林も戦後の拡大造林によって人工林の比率が高まり、各種開発行為により自然林の多くが伐採された。

近年、野生動物保全の立場から生息地の連結性 (habitat connectivity) に関する議論¹⁾ がされるようになってきたが、それは生息地の分断化が問題となっていることに起因する。一般に、生息地が分断されると、面積の減少や孤立化によって、個体群の絶滅の危険性が増加するといわれている²⁾。

一方、景観生態学でも、connectivity (連結性) は、重要な概念である。Forman (1995)³⁾ は、これを「コリドーやネットワーク、マトリクスなどが、どのくらいつながりを持つか、あるいは空間的に連続的であるかを表す尺度」と定義している。connectivity は「連結性」と訳されることが多いが、実際には、むしろ「空間的な連続性」の意味で用いられていることが多い。

GIS (地理情報システム) 技術の進歩にともない、空間的位置関係の解析による生息地評価をおこなった研究⁴⁾ もみられるようになった。その意味で、都市近郊域を中心として森林分断化の進行する日本でも、野生動物のおもな生息地としての森林を「空間的な連続性」の視点から評価していくことが必要である。

幸い、日本では自然環境データベースが充実しており、これまでもその活用がはかられてきた (哺乳類分布調査研究グループ, 1979⁵⁾ など)。しかし、国土スケールにおける空間的連続性という視点からの森林の評価は行われてこなかった。

そこで、本研究では自然環境データベースを用いて、森林連続性の評価を試みた。しかし、既存のデータは約 1 km グリッドという粗い空間スケールであり、1) グリッド内が一様に森林であるとは限らないこと、2) 動物によって行動圏や行動様式が異なること、を前提としたうえで森林連続性の評価に意味があるのか検討する必要がある。そこで、動物分布との対応関係をみることにし、動物ごとに評価の妥当性を検証することを目的とした。

対象動物としては、森林連続性の影響を強く受けると考えられる陸生哺乳類の分布をとりあげた。なお、草原や水辺なども生息地としては重要だが、面積規模の点で国土スケールの議論には適さないことから本研究では森林のみを対象とした。

2. 研究の方法

(1) 用いたデータ

本研究では、環境庁による第 4 回自然環境保全基礎調査 (1989~1993) の植生調査ファイルおよび動物分布調査ファイルのデータを用いて解析をおこなった。いずれも、国土数値情報の標準地域メッシュコード体系に準拠しており⁶⁾、3 次メッシュ (約 1 km²) を単位として数値情報化したものである。解析に用いたのは、以下のデータであり、本州に該当する範囲を解析の対象とした。

①植生データ：1/50,000 の現存植生図を数値情報化したもので、植生自然度、植物群落およびその他の土地利用が収められている。メッシュ内の中心に直径約 250 m の円を描き、円内で最大面積を占める植生でメッシュを代表させる小円法が採用されている⁷⁾。対象範囲内では、サンプル数は 224,346 である。

②動物分布データ：動物ごとに、出現が確認されたメッシュコードが収められている。対象としたのは、本州に生息する代表的な陸上哺乳類 13 種で、種名、サンプル数、体重および行動圏面積は表-1 のとおりである。サンプル数は本州の範囲内のものである。

(2) 森林と哺乳類分布との関連性の解析

各哺乳類種の分布と森林の関連性を検証するために、まず、土地被覆を植生データの植生自然度にもとづいて、1) 森林、2) 非森林、に区分した。つぎに、対象範囲の各 3 次メッシュを、動物

表-1 対象とした哺乳類とサンプル数

種名	サンプル数	体重(kg)	行動圏(ha)
ツキノワグマ <i>Ursus thibetanus</i>	6,595	40~130	10 ² ~10 ⁴
ニホンカモシカ <i>Capricornis crispus</i>	13,671	30~45	10 ¹
ニホンジカ <i>Cervus nippon</i>	6,243	40~90	10 ¹ ~10 ²
ニホンザル <i>Macaca fuscata</i>	6,414	8~16	10 ² ~10 ³
アナグマ <i>Meles meles</i>	3,794	5~14	10 ¹ ~10 ²
イノシシ <i>Sus leucomustax</i>	14,784	~100	-
タヌキ <i>Nyctereutes procyonoides</i>	21,602	4.0~8.0	10 ¹ ~10 ²
キツネ <i>Vulpes vulpes</i>	15,305	4.0~7.0	10 ¹ ~10 ³
テン <i>Martes melampus</i>	1,408	0.8~1.9	10 ²
ニホンリス <i>Sciurus lis</i>	1,194	0.2~0.3	10 ¹
ハクビシン <i>Paguma larvata</i>	447	2.0~3.5	-
ムササビ <i>Petaurista leucogenys</i>	780	0.7~1.3	1~10 ¹
ニホンイタチ <i>Mustela itatsi</i>	1,848	0.1~0.7	-

*体重、行動圏に関しては文献(8, 9)をもとに作成した。

**行動圏に関しては個体差および地域差が大きいため、そのオーダを表示した。

分布データをもとにして、種ごとに1)出現, 2)未確認, に区分した。そのうえで、種ごとに、土地被覆(「森林」, 「非森林」)と動物分布(「出現」, 「未確認」)のオーバーレイをおこなった。

(3) 森林の連続性の評価手法

森林連続性評価のための指数 CON を以下のように定義し、対象範囲内の全ての森林グリッドについて計算した。すなわち、ある森林グリッドの連続性指数 CON とは、それを中心とした $3 \times 3 = 9$ グリッドの範囲内の森林グリッド数とする (con=1~9)。なお、指数 CON は、森林グリッド同士の比較評価を目的とするので、非森林グリッドについては定義しない。図-1に CON の計算例を示す。 $3 \times 3 = 9$ グリッド内の中心グリッドの CON 値を図中に示した。指数 CON は、ある森林グリッドをとり囲んでどれぐらいの森林があるか、つまり、その森林がどれほど空間的に連続しているのかを示す指数である。したがって、この指標値が高いほど、森林の連続性が高いことを意味する。

図-2に、広域的に CON を計算した例を示す。図中の各森林グリッド内にそれぞれの CON の値を示した。CON 値は、まとまった連続的な森林 (CON 値=7~9) では高く、モザイク状の森林 (CON 値=5~7) や、小規模な孤立林 (CON 値=1~4) では低くなる。

(4) 森林連続性と哺乳類分布との関連性の解析

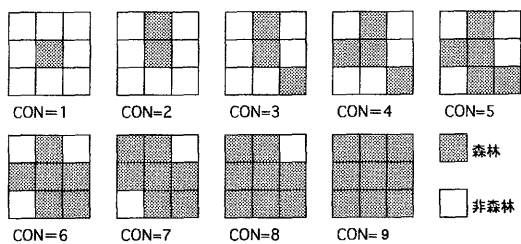
上記の方法で計算した3次メッシュごとの指数 CON (1~9) と、13種の哺乳類の分布データ(「出現」, 「未確認」)との重ね合わせを行った。ここでも、非森林グリッドは除外して考えた。

まず、動物の出現した森林グリッドの CON 値の平均を種ごとに求めた。つぎに、動物が「出現」, 「未確認」のグリッドで CON 値の度数分布を比較して、動物分布と指数 CON の関連性を検証した。

また、森林の連続性と哺乳類の分布がどのような関係を持つかを検討するために、以下のように分布選択指数を定義した。

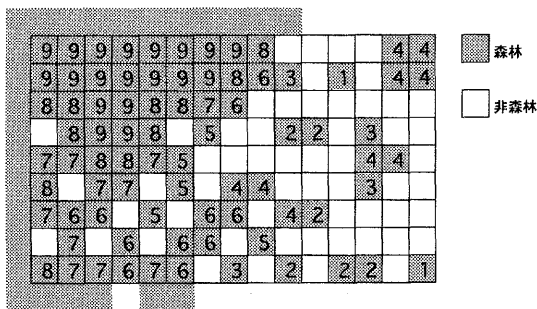
$$\text{分布選択指数} = \frac{\text{実測度数} - \text{期待度数}}{(\text{期待度数})^{1/2}}$$

これは、上甬木(1998)¹⁰⁾の標準化残差の考え方と同質のものである。これにもとづき、各動物の出現が確認されたグリッドについて



ある森林グリッドを中心とした、 $3 \times 3 = 9$ の範囲内にある森林グリッド数を、そのグリッドのCONの値とする。図中に、中心グリッドのCONの値を示した。中心グリッドが森林でないときは、定義しない。

図-1 指数 CON の計算方法



各グリッドのCONの値を図中のグリッド内に示す。まとまった森林ではCONは高い値 (7~9) をとり、モザイク状の森林 (5~7) や、小規模な孤立林 (1~4) では、低い値をとる

図-2 具体的な指数 CON の計算例

て CON の値ごとに分布選択指数を求めた。期待度数は、動物の出現が指数 CON と無関係なときに期待されるグリッド数であり、クロス表の周辺度数 s_1, s_2 と合計 S から、 $s_1 \times s_2 / S$ で求められる。分布選択指数の値が大きいほど当該種の出現がその CON 値に偏ることを示し、0のときは期待通りの出現を、マイナスのときは、値が小さいほど期待度数よりも出現度数が低いことを示す。

横軸に CON 値、縦軸に分布選択指数をとり、曲線 (以下、反応曲線) を描いて、指数 CON に対する各動物分布の反応性を検討した。

3. 結果

(1) 森林と哺乳類分布との関連性

土地被覆(「森林」, 「非森林」)と各動物の分布(「出現」, 「未確認」)の間で、 χ^2 検定を行った結果、ハクビシンを除く全ての種において、1%水準で有意な結果が得られ、両者の関連性が示された。これらの種で、クロス表の値を期待度数と比較したところ、ニホンイタチは「非森林」に、それ以外の11種では、「森林」に出現が偏っていることがわかった。

(2) 森林連続性の評価

本州における森林グリッド数は、224,346グリッドのうち148,329であった(森林率66.1%)。森林全体の CON 値の平均は、 7.51 ± 1.73 (mean \pm SD) だった。CON 値の相対度数 (%) を図-3に示す。CON 値が大きいほど、その割合も高かった。CON=8, 9で6割以上を占めており、本州の森林の多くは依然として連続的に分布している一方で、連続性の低い森林の存在も明らかになった。

(3) 森林連続性と哺乳類の分布の関連性

各種が出現した森林グリッドの CON の平均値は、ツキノワグマ、ニホンカモシカ、ニホンジカなどで高く、タヌキ、キツネ、ニホンイタチなどで低かった。全体的に見ると大型種が上位、小型種が下位という傾向があった(具体的な数値は図-6参照)。

動物分布の「出現」と「未確認」の2群で CON 値の分布についてKolmogorov-Smirnovの2試料検定を行った結果、ニホンリスとムササビを除く11種については、1%水準で CON の分布が有意に異なっており、動物分布と指数 CON の関連性が示された。

各動物の分布選択指数を CON 値ごとに求めて、反応曲線を描いたものを図-4に示す。これにもとづき、多次元尺度法を用いて、13種を平面上に配置した(図-5)。さらに、これをもとにクラスター分析を行い、A, B, C, Dの4グループに類型化した。

グループAには、ツキノワグマとニホンカモシカが含まれた。これらは、CON=9を最大とする右上がりの曲線となった(図-4)。これは、森林の連続性が高いほど出現が偏ることを意味する。これらは、CON 値が7以下では、期待以下にしか出現しなかった。

グループBには、ニホンジカ、ニホンザル、イノシシが含ま

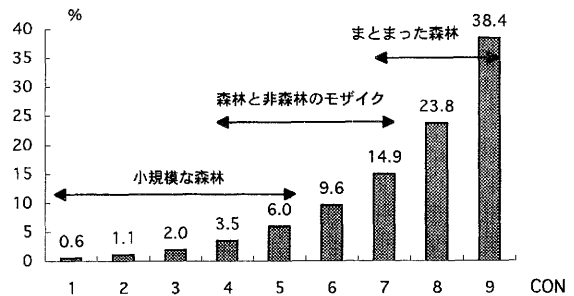


図-3 本州における森林グリッドの CON の値の相対度数分布

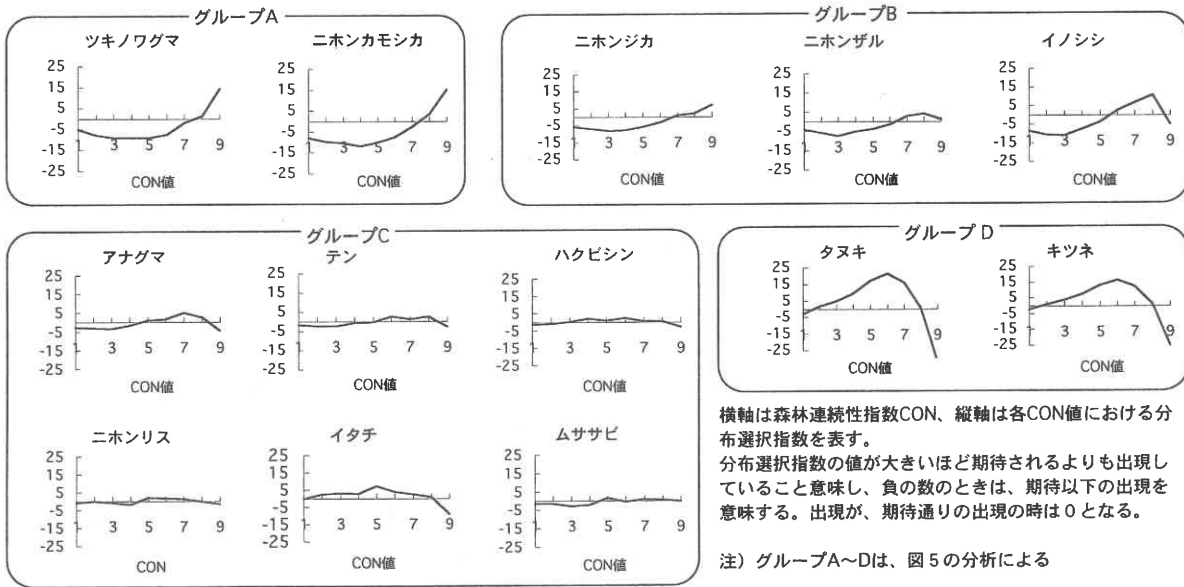


図-4 各動物の出現の CON 値に対する反応曲線

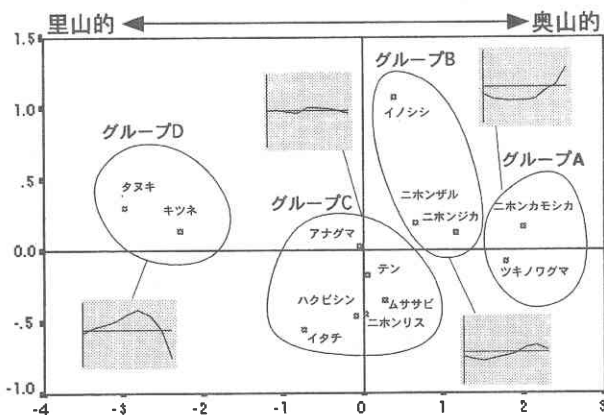
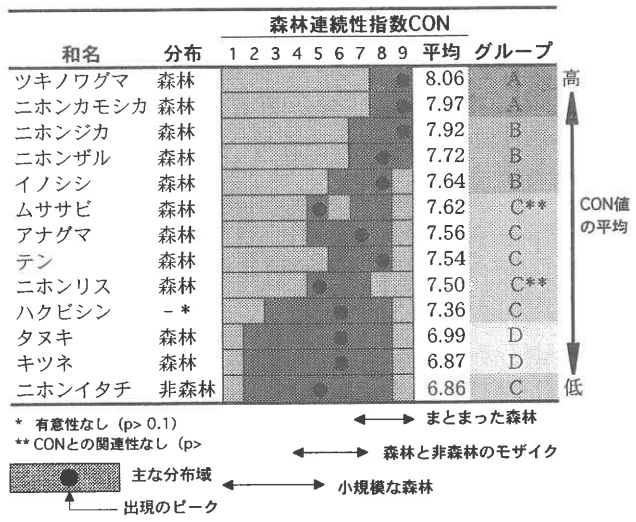


図-5 多次元尺度法による CON 値に対する反応の類似性

れた。これらは、右上がりの傾向がグループ A に次いで強かった (図-4)。ニホンジカは最後まで右上がりだったが、ニホンザルとイノシシは、CON=8 をピークとして、右下がりとなった。このことは、連続性があまり高い (CON=9) と、むしろ出現が減少することを意味する。CON=9 では、ニホンザルは依然として、期待以上に出現したが、イノシシでは期待以下の出現であった。

グループ C には、アナグマ、テン、ニホンリス、ハクビシン、ムササビ、ニホンイタチが含まれた。アナグマは、ニホンザルの曲線と類似していたが、右上がりの勾配がやや緩く、極大となるのが CON=7 であり、CON=9 で期待以下の出現であるところが異なっていた (図-4)。アナグマ以外では、いずれも分布選択指数の変動が小さく、曲線の傾向が不明瞭だった。つまり、これらの動物の出現が、CON 値によってあまり変わらないことを意味する。

グループ D には、タヌキとキツネが含まれた。これらは、CON=2 から期待以上に出現し、CON=6 で極大となるまで右上がりであり、その後、急激に右下がりとなった (図-4)。



注) 分布選択指数が正の値をとる (期待されるよりも出現が多い) ところを「主な分布域」とし、その値が最大となるところを「出現のピーク」とした。

図-6 結果のまとめ

図-5 では、各グループが第 1 軸に沿って並んでおり、グループ間で、最も類似度の低いのが A と D だった。その中間に、A に近い方から B, C の順で布置された。図-5 内には、各グループにおける典型的な曲線を図示した。

4. 考察

本研究の結果を図-6 にまとめた。図中には、出現グリッドにおける CON 値の平均が高い順に、上から各動物を羅列した。また、分布選択指数が正の値のところ、つまり期待されるよりも出現が多いところを、その種の「主な分布域」とし、分布選択指数が最大になるところを「出現のピーク」として図示した。

CON 値の平均は、おおむね、A, B, C, D の順に高かった。グループ A のツキノワグマとニホンカモシカは、森林連続性に対する要求が大きく、もっとも奥山的なグループであるといえる。

その理由として、ツキノワグマは単独で行動し、行動圏が広いことがあげられる。しかし、ニホンカモシカは体のサイズの割に行動圏が狭く (表-1)、行動圏面積だけでは、森林連続性への要

求性を十分に説明できないことが示唆された。

グループBのニホンジカと、ニホンザル、イノシシは、グループAに次ぐ準奥山的なグループであるといえる。ニホンジカの反応曲線は、グループAに類似しているが、右上がりの勾配がやや緩く、CON=7から期待以上に出現している点が異なる。ニホンザルとイノシシは、CON=8をピークとして右下がりになることも、グループBの種が準奥山的であることを表していると考えられる。

グループCでは、アナグマ以外の種はいずれも指数CONに対する反応性が低く、1kmグリッドにおける指数CONがあまり意味を持たないと考えられる。これは、ニホンリスとムササビの出現がCONとの間に有意な関連性がみられないことと一致する。この理由として、1)サンプル数が少ないこと(表-1)、2)一般に小型獣は行動圏が狭いため¹⁰⁾、約1kmグリッドを単位とした評価では空間スケールが粗すぎることを、考えられる。とくに、ニホンリスとムササビは樹上で活動するため、森林連続性には強く依存すると考えられるが、今回のデータではこの点を把握することができなかった。今後は、より詳細なスケールでの評価が必要である。

グループDのタヌキとキツネはCON=6の森林に最も多く生息し、CON=2でも期待以上に出現していたことから、里山的な性格を強く持つと考えられ、一般的に知られている生息特性と一致する。

図-6を全体的にみると、奥山的な動物では、「主な分布域」の幅が狭く、里山的な動物では広がった。これは、奥山的な動物はCON値が高い森林(CON=8,9)しか分布域とすることができないが、里山的な動物は、森林連続性の制約をあまり受けず、CON値の広い範囲(CON=2~8)で分布することを示唆する。なお、ツキノワグマやニホンカモシカも、人里に出没し、農作物被害を引き起こしているが、人里近くでの出現は他種でも同様であり、相対的な比較のうえでは奥山的であるといえる。両種のおもな分布域がCON値の高い森林に限定されていることから、人里近くとはいえ平野部までは出現せず、山間部に限られていることが示唆される。

図-5における第1軸に沿った各グループの配置から、第1軸が、奥山性と里山性を表す軸であることが示唆される。その座

標値が大きいほど奥山的、小さいほど里山的であり、第1軸に沿って連続的に動物の生息特性が変化していると推測される。その意味では、本結果における類型化は便宜的なものであったといえる。

5. 結論

各動物の指数CONに対する反応性を類型化した結果、1)奥山的な性格をもつ動物群、2)準奥山的な性格を持つ動物群、3)里山的な性格をもつ動物群、4)生息特性との関係があまりみられなかった動物群、に分けられた。1),2),3)については、指数CONとの関係やその類型化が、一般に知られている生息特性とほぼ一致し、森林の連続性が重要な生息環境特性であることが確認された。これにより1kmグリッドを単位とした指数CONによる森林連続性の評価が、1),2),3)の動物群にとっては有意義であったが、4)の動物群にとっては不適等であることが明らかになった。

6. 今後の課題

指数CONは、中・大型哺乳類の保護管理を考えるうえでは、森林分布の空間的特性をあらわす指標として有効である。これを地図化し地域的特徴を把握することで、国土レベルでの環境管理計画の策定におけるゾーニングなどへの適用の可能性が示唆されるが、以下の点が不十分であり、今後の課題として残されている。

今回は、議論の単純化のために森林の質は無視して計算したが、一般に森林の質は、野生動物にとって重要な生息要因である。また、まとまった森林でも道路建設などで寸断される事もあり、指数CONではこの点を評価できない。さらに、本研究では3×3グリッドとした指数CONの計算範囲も、どれぐらいの範囲が適当であるか、各動物の行動圏および行動様式との関係において検討する必要がある。

謝辞

本論文をまとめるにあたって、科学技術庁特別研究員の久保悟氏、東京大学大学院農学生命科学研究科の立入郁氏には、多くの助言をいただいた。この場を借りて心よりお礼申し上げたい。本論文は、文部省科学研究費補助金基盤研究(A)(2)No.09300623(研究代表者:武内和彦)による研究成果の一部である。

参考文献

- | | | |
|--|--|---|
| 1) Fahrig, L. and Merriam, G. (1985): Habitat patch connectivity and population survival: <i>Ecology</i> 66, 1762-1768 | 4) Schumaker, N.H. (1996): Using landscape indices to predict habitat connectivity: <i>Ecology</i> 77, 1210-1225 | 8) 日高敏隆監修 (1996): 日本動物大百科 1 哺乳類 I: 平凡社, 156pp |
| 2) Wilcox, D. A. & Murphy, D. (1985): Conservation strategy: The effects of fragmentation on extinction: <i>American Naturalist</i> 125, 879-887 | 5) 哺乳類分布調査科研グループ (1979): カモシカ・シカ・ヒグマ・ツキノワグマ・ニホンザル・イノシシの全国的な生息分布ならびに被害分布: <i>生物科学</i> 31, 96-112 | 9) 日高敏隆監修 (1996): 日本動物大百科 2 哺乳類 II: 平凡社, 155pp |
| 3) Forman, R. T. T. (1995): Land mosaics: the ecology of landscape and regions: Cambridge University Press, 632pp, | 6) 建設省国土地理院 (1992): 数値地図ユーザーズガイド: 日本地図センター, 471pp | 10) 上浦木照春 (1998): 居住環境形成に資する戸建て住宅地の庭空間の公的役割に関する研究: <i>ランドスケープ研究</i> 61(5), 793-796 |
| | 7) 環境庁自然保護局 (1994): 第4回自然環境 | 11) McNab, B. K. (1963): Bioenergetics and the determination of home range size: <i>American Naturalist</i> 63, 133-140 |

Summary: Connectivity of forests was evaluated using standard grid (about 1 km grid cell) database of vegetation for Honshu, the main island of Japan. The connectivity was evaluated by calculating the index CON which expresses the number of forest grid cells surrounding the central grid among 3×3 grids. The connectivity of forests was overlaid with the distributions of 13 species of terrestrial mammals.

These mammals were classified into four groups according to the reaction of each species to the CON-value; 1) mountain-dwelling mammals, 2) semi-mountain-dwelling mammals, 3) hill-dwelling mammals, and 4) mammals showing low reactions to CON-value. For the species in groups 1), 2), and 3), the classification and reactions to CON-value corresponded well with their characteristics, suggesting the significance of evaluating forest connectivity.