

都市から近郊森林の環境変化に沿った生物群集
の推移パターンに関する研究

— 大阪地方における鳥，チョウおよび
アリの群集を題材として —

2000

夏 原 由 博

都市から近郊森林の環境変化に沿った生物群集
の推移パターンに関する研究

大阪地方における鳥，チョウおよび
アリの群集を題材として

2000

夏 原 由 博

目次

I 序論	1
I-1 都市開発と自然保護	1
I-2 種数と群集 (assemblage) 予測のためのモデル	2
I-3 都市の自然の価値評価	3
I-4 空間スケール	4
I-5 調査地 (大阪市) の現況	4
II 都市-森林の環境変化に沿った鳥群集の変化	6
II-1 序論	6
II-2 環境のモザイクと鳥群集の環境傾度分析	7
1 方法	7
2 結果	8
3 考察	16
II-3 大阪府の都市公園における繁殖期の鳥の種数の予測	19
1 方法	19
2 結果	21
3 考察	27
III 森林から都市への環境野変化に沿ったチョウ群集の変化	31
III-1 序論	31
III-2 季節的なチョウ群集におけるサンプルの群集指数の評価	33
1 調査地および方法	33
2 結果および考察	36
III-3 地域-景観スケール	42
1 材料と方法	42
2 結果	45
3 考察	61
III-4 景観-局所生息場所スケール	64
1 調査地と方法	64
2 結果	66
3 考察	76
IV 都市緑地におけるアリの種組成に影響をおよぼす環境要因	80
IV-1 序論	80
IV-2 方形区の調査個数によるアリの種数の変化	81
1 方法	81
2 結果および考察	81
IV-3 都市緑地におけるアリの種組成に影響をおよぼす環境要因	83
1 生息場所によるアリの類型化	83
2 調査地および方法	84
3 結果	85
4 考察	92
V 総合考察	98
V-1 都市の生息場所と空間生態学	98
1 種数-面積関係	98

2 生息場所の配置	100
3 メタ個体群からとらえた生息場所保全	101
4 種の生活史や種間競争の効果	102
5 生息場所をとりまく景観構造	103
V-2 都市における生物群集の保護	106
1 現状からの展望	106
2 生息場所復元の事例	107
3 保護水準によるゾーニングと管理	109
4 森の生息場所	110
5 ネットワーク	114
V-3 都市における自然の機能と価値評価	115
1 都市の森の自然的機能	116
2 都市の森の文化的機能	116
3 都市の森の環境的機能	117
4 都市の森の社会的機能	119
5 諸機能の統合と利用	120
要約	122
謝辞	124
引用文献	125
付表	141

1 序論

地球上での種の多様性の保全が世界的な合意に達したにもかかわらず、種の絶滅速度は加速されている。多様性を衰退させている主な原因は人類による森林や湿地の開発であるが、開発が避けられないものであるならば、自然への影響を許容できる限度内にとどめる開発の方法論の探求が焦点の課題となろう。開発による生物への影響のうちで重要なもののひとつは、生息場所の分断であると考えられる。そこで、生物多様性の保全という面から、種ごとの空間要求や移動能力との関わりにおいて、生息場所の空間配置の研究は重要である。

1-1 都市開発と自然保護

人類による開発が最も集中しているのは都市である。都市は通常、中心から同心円状に発達するため、都市化は高度に発達した核から郊外あるいは自然地域までの環境の変化（環境傾度）を提供している(Numata 1976; McDonnell and Pickett 1990)。ここでは、生物の生息場所は連続した大きなものから小さな断片へと変化している。それゆえ、都市-郊外の環境の変化は、生物群集への環境改変の影響を検討するための有効な実験室である。現実には、都市化による森林など生息場所の断片化が、生物多様性を減少させていることが知られている(樋口ら 1982; Patterson and Atmer 1986; Soule *et al.* 1988)。

一方、都市計画においても、新たに開発する地域内の緑地の保全や既存街区内での新たな緑地の建設に際して、生物の多様性の保護は重要な関心事のひとつとなりつつある。それは、地球スケールでの生物多様性の保護の流れに基づくものから、市民が身近に自然とふれあえる場を設けるというまちづくりの考え方に基づくものまで、広い範囲の目的に依存している。しかし、どんな目的によるものであれ、計画の実施により変化するであろう種数や群集の特徴を土地利用の変化などによって予測することは、都市計画にとって必要不可欠である。

本研究は、特に、都市から郊外に至る環境の変化において、異なる空間要求を持つ生物グループの種組成と環境要因との関係を明らかにし、開発影響下での生物多様性の保全の方法を探ることを目的とする。本研究の成果は、都市計画において、都市緑化の価値の付加と算出という二つの面に応用されるだろう。すなわち、生物多様性の回復と保全が可能な緑地の設計と配置、ならびに緑地の対費用効果を考える際の価値の算出の基礎資料の提出である。

I-2 種数と群集 (assemblage) 予測のためのモデル

都市の生息場所は、海洋島に例えられ、森林面積によって、都市林の鳥の種数がうまく予測された例もある (樋口ら 1982)。孤立した生息場所における種数面積関係を説明するためにいくつかの経験式が提唱されてきた。べき乗関数、対数関数がよく用いられるが、種数が限りなく増加してしまうという問題点もある。より大きな面積の生息場所も含む予測には、ロジスティック関数が用いられることもある (樋口ら 1982)。

島に生息する種数を決める要因を説明する仮説としては、生息場所多様性仮説 (Williams 1964) と動的平衡仮説 (MacArthur and Wilson 1967) が影響力において重要であろう。MacArthur and Wilson (1967) では、島における種数が、種のソースとして的大陸からの移入と島での種の絶滅とのバランスによって決定するとした。このモデルの背景にある、種間競争による平衡群集の形成という主張の当否は別として、生息場所の面積とソースからの距離という二つの変数を組み込んだことによって、より予測力のあるものとなった。

こうした理論の進歩とともに、多くの実証的研究が海洋の島や陸上の孤立した生息場所 (Diamond 1975; Willis 1979; 樋口ら 1982; Howe 1984; Opdam *et al.* 1984; Askins *et al.* 1987; Soule *et al.* 1988; Bolger *et al.* 1991; Haila *et al.* 1993) でなされた。

しかし、陸上の孤立した生息場所は、島とは異なる (Janzen 1983)。これは、例えば原生林の面積が減少すると、周囲の二次的な環境からの生物の侵入のため、原生林の生物が影響を受けるかもしれない。実際、森林の分断が進行することによる鳥の種の消失の原因としては、brood parasitism の増加 (Brittingham and Temple 1983)、巢の捕食 (Robbins 1980; Ambuel and Temple 1983; Wilcove 1985) などが観察されている。Wilcove *et al.* (1986) は、この捕食率は林縁で大きいことを報告している。このような外部からの干渉は、林縁性よりも林内性の種に対して大きな影響を及ぼすことが予測される。そのため、陸上の孤立した生息場所の群集の理解には、種の微小生息場所要求の特徴と生息場所の周囲の環境の把握が必要である。

同時に、都市の生息場所を土地利用のモザイクと見ることもできる (Forman and Godron 1986)。この場合には、島の生物地理学において、均質な生息場所と非生息場所に二分して取り扱われていた環境が、いくつかの異質な生息場所の複合として扱われる。このように異質な生息場所が接する場所は、エッジや推移帯として、生息する生物の種

数と個体数が多い場所として知られている。

さらに、都市の生息場所の特殊性は、かつて大きな面積だった生息場所の断片だけでなく、人工環境の中に新たに造成された自然を含んでいることである。このように建設されて間もない都市林には種が飽和しておらず、他の地域とは異なるパターンを示すかも知れない。人工的な都市林が生物の生息場所として機能しているかどうかの検討も必要である。

本研究では、主にこの島の生物地理学モデルを前提とした解析を行い、島ではなく陸上の生息場所としての補正を行った。その補正とは、都市緑地周囲の平均的土地利用などである。島とモザイクの両方の性質を持つであろう都市と近郊の生息場所であるが、生物群集の分布パターンへのこれらの影響を分離して、影響の相対的な強さを評価することは重要である。そして、これらの影響は生物の空間利用様式に応じて異なることが予想される。

そこで、異なる空間要求を持つグループとして、鳥、チョウ、アリを選択した。これらはすべて、生活史が良く知られ、環境指標性についての研究がすすんでいる（例えば、Furness and Greenwood 1993; 日本環境動物昆虫学会 1998; Holldobler and Wilson 1990）。特に鳥とチョウは愛好家も多く、比較的調査データが得やすい。また、多くが昼間活動性で目立つため、調査が簡単である。一方、アリは鳥やチョウと著しく異なる空間利用をしている。隠蔽的な種を含むが、リターをふるうことによってたやすく採集でき、同定もたやすい。

1-3 都市の自然の価値評価

都市計画において、緑地を保全する代償として、他の都市機能の変更や維持管理費用の支出などのコストを支払わねばならない。それには、緑地として保全される土地の地代、人口密度の低下による都市インフラの効率の低下などが含まれる。これらのコストに対して見合う価値を緑地から見いだすことなしには、都市経営は成り立たないだろう。

都市緑地の価値として、1.自然的価値、2.文化的価値、3.環境的価値、4.社会的価値の4つがあげられる（上田 1984; 夏原 1998b）。これらは緑地の持つ様々な機能に基づいている。例えば、都市緑地の植物はたとえ植えられたものであろうと、自然としての機能を持つ。特に、都市緑地や人工干潟が国境を越えて移動する渡り鳥の重要な休息の場となっている意義は大きい。1983年に開園し、1995年秋に干潟拡大に成功した南港野

鳥園には、トウネンが最高 400 羽観察されたが、これはわが国全体で記録された 3140 羽の 13%に達する。湿地に限らず、大阪城公園をはじめ市内の公園の樹林には春と秋には多種の渡り鳥が観察される。他にも、蒸散作用によるヒートアイランド現象の緩和やみどりの持つ「いやし」効果など、枚挙にいとまがない（夏原 1998b）。

これらの機能の多くは、本来非金銭的であり、交換可能な価値を与えるためには、効果の定量化が必要である（栗山 1997）。ある水準の自然環境の創造に必要な緑被率や緑地面積を確保するための緑化費用と、このような自然の価値が釣り合えば、緑地計画は決定されうる。地価の高い大都市においては、緑地の確保は困難であり、市民への負担をし、市民の理解と協力無くては緑化は遂行できない。それゆえ、緑化によってどのように生物の多様性が回復されるか等の効果を定量的に予測することは重要である。

1-4 空間スケール

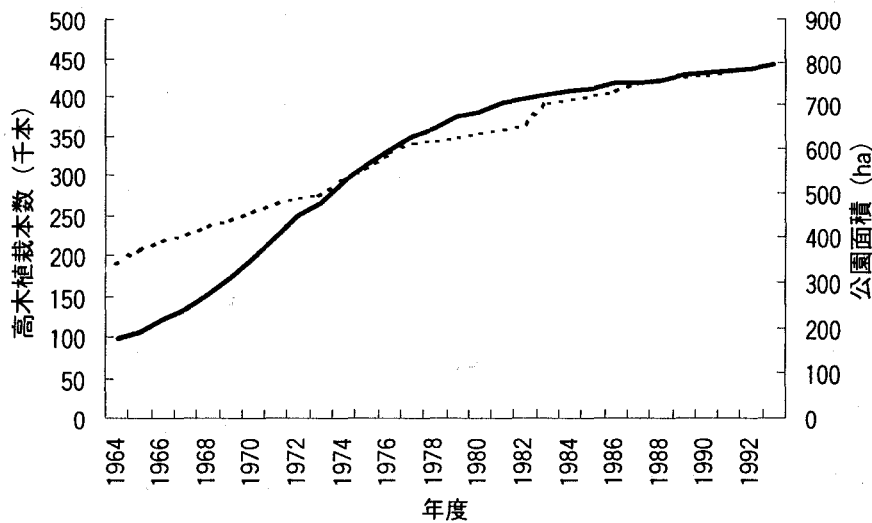
空間スケールについて次の 5 レベルを想定した。地域 *region*、景観 *landscape*、景観要素 *landscape element*、局所生息場所 *local habitat*、微小生息場所 *micro habitat*。地域は大阪府あるいはもう少し広く近畿地方といった、同じ気候をもつ地理的範囲である。景観は北米では数キロメートル程度のエリアとされているが（Forman 1995）、我が国ではもう少し狭い範囲によって定義されるかもしれない。景観は含まれる景観要素の組み合わせによって区別される。景観要素は比較的均質な単位で、落葉樹林や水田といったものである。しかし、局所生息場所以下のスケールは対象とする生物に依存する。局所生息場所は、鳥などにとっては、景観要素と同義であり、昆虫にとっては、景観要素内にあり、その中の道路幅や森林管理といった環境の変化によって区別される。微小生息場所は、こずえや花など生物が利用する最小単位である。都市緑地は、規模によって景観要素から景観までのスケールであることが普通であるが、場合によっては、景観要素内の局所生息場所でもありうる。

1-5 調査地（大阪市）の現況

主な対象とした、大阪市は、大阪府のほぼ中心に位置し、大阪府は、面積 1864 km² である。年間平均気温と降水量は、16.2°C、1400 mm であり、月平均気温は 1 月の 5.5°C から 8 月の 28.2°C まで変化し、降水量は 12 月の 34.4 mm から 7 月の 206.4 mm まで変化する。標高は海水面の平野部から 1125 m の金剛山までの差がある。潜在自然植生は大部分がシイなど照葉樹林帯であるが、一部ブナ帯を含んでいる。

大部分がシイなど照葉樹林帯であるが、一部ブナ帯を含んでいる。

大阪市の面積は 135 km²で、市域の大部分は沖積平野か埋立地であり、標高の最高点は 40 m にすぎない。そのため、今から 6 千年程前の縄文時代の温暖期には、大部分が干潟や湖水面下にあった(梶山・市原 1986)。その後の海退によって陸地面積が増加した後も、水田耕作の開始によって、森林の回復が妨げられた。さらに、千数百年前から大阪は日本の政治経済の中心として都市化が拡大したが、明治以前は土地利用の大部分は農地と、その中に社寺林や屋敷林が点在する景観を呈していたと思われる。大阪は淀川河口の湿地に 2000 年前から発達してきた。かつては、いくつかの社寺林を除いて、森林や公園はほとんどなく、市内の多くの樹木が最近 50 年以内に植樹された。公園と街路における高木数は 1964 年に 97,392 本であったのが、1993 年には 439,896 に増加した(図 I-1)。これらの努力にも関わらず、大阪市の現在の緑被率は 7.8%、樹木面積率(樹木に覆われた地表)は 4%にすぎず(大阪市建設局 1995)、他の大都市と比べても低い(表 I-1)。



図I-1 大阪市内の高木植栽本数と公園面積

—— 高木植栽本数 公園面積

表 1-1 大阪市の緑被率

	面積	割合
総面積	22,045 ha	
樹木	967 ha	4.4%
草地	612 ha	2.8%
農地	134 ha	0.6%
緑地合計	1,713 ha	7.8%

東京都区部は緑被率 22.6%、京都市(市街化区域) 22.9%、横浜市 33.2%、名古屋市 26.7%

II 都市－近郊森林の環境変化に沿った鳥群集の変化

II-1 序論

鳥は食物連鎖の最上位を占め、活動範囲も広いことから、環境の変化に敏感である。少なくない種が開発など人間活動によって絶滅させられたり、絶滅の危機にさらされている。また、人目につきやすく、温帯に限れば、捕獲しないで種の同定が可能であり、生活史も比較的よく調べられている。このような理由から、開発に伴って実施される環境影響評価において利用される頻度も高く、イヌワシなど絶滅危惧種の生息が開発計画を変更させる例も増加している。

都市環境が鳥に与える影響を扱った研究には、開発前後の比較によるもの (Batten 1972; Walcott 1974; Aldrich and Coffin 1980)、開発後の異なる年代の比較によるもの (Vale and Vale 1976)、あるいは傾度分析によるもの (Lancaster and Rees 1979; Jokimaki and Suhonen 1993; Blair 1996)、都市化により分断された生息場所に焦点をあてたもの (樋口ら 1982; Patterson and Atmer 1986; Soule, *et al.* 1988) などがある。

都市の生息場所は、よく鳥に例えられるが、種数面積関係について、多くの実証的研究が島 (Hamilton *et al.* 1964; Diamond 1975) と陸上の孤立した生息場所 (Willis 1979; Higuchi *et al.* 1982; Howe 1984; Opdam *et al.* 1984; Askins *et al.* 1987; Soule *et al.* 1988; Bolger *et al.* 1991; Haila *et al.* 1993) で報告されている。これらの研究において、鳥の種数に影響を及ぼす重要な環境変量は、森林面積、孤立度、島の標高、孤立後の年数、およびこれらの組み合わせであった。種数の決定要因はしばしば複雑で、面積だけでは予測できず、生息場所の異質性の程度やリソースの利用可能性など、他の環境変量の導入が必要なようであった (Boecklen and Gotelli 1984)。もうひとつの重要な発見は、孤立した生息場所の鳥の種は入れ子集合を示すことであった (Simberloff and Abele 1976; Patterson and Atmar 1986)。つまり、孤立した生息場所に、種はランダムに分布するのではなく、個体群密度や生活史の特性に従って分布していた。

II-2 節では、方形区単位の土地利用と生息する鳥の種の関係について、以下の問題について焦点を絞る。(1)どの環境変量が鳥相の多様性に影響を与えているか、(2)鳥の種組成は環境の変化に沿って連続して変化するか、それとも不連続な単位を形成しているか、(3)鳥の種は生息場所に関してどのように分類されるか。そして、II-3 節で

は、緑地単位の環境と生息する鳥の種の関係について、重回帰分析による解析を行うとともに、鳥の生活史と都市緑地における分布の关系到論及する。

11-2 環境のモザイクと鳥群集の環境傾度分析

1 方法

(1) 鳥の分布と土地利用データ

日本野鳥の会大阪支部（1988）を鳥の分布のデータとして用いた。鳥のデータは国土地理院の2次メッシュの1/4の方形区（図 II-1）ごとに種の分布の有無が記録されている。これらの方形区は緯度 2'30"、経度 3'45"の長さであり、面積は北端では 26.36 km²、南端では 26.57 km²である。繁殖鳥だけを比較するために、5月20日から7月20日の間に記録された種だけを用いた。この季節の前後には通過鳥も記録されてしまう。87方形区で繁殖鳥が記録されていた。

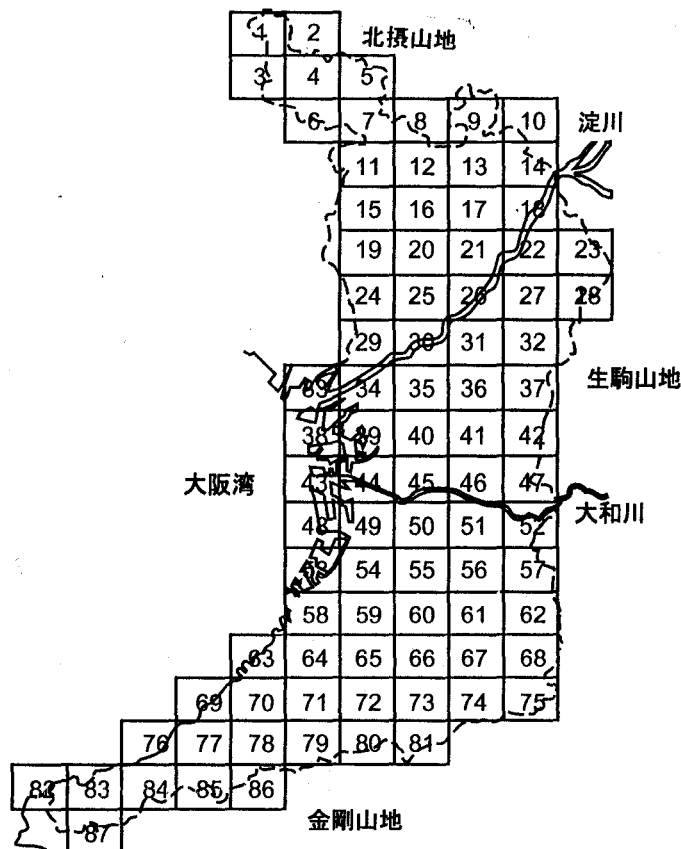


図 II-1 大阪府の 87 方形区。

大阪府内の土地利用データは大阪府公害監視センターより提供を受けた。これは、1988年のランドサット TM データをもとにして、30 m 四方を 16 種類の土地利用に分類している。解析では、これを 9 種類に再編して利用した（表 II-1）。

表 II-1 土地利用の分類

	使用したカテゴリー	最初のカテゴリー
1	コンクリート建築物	コンクリート建築物
2		工場
3	住宅地	住宅地
4		密集住宅地
5	裸地	裸地
6		舗装
7	草地	草地
8		芝生
9	農地	農地
10	疎林	疎林
11	森林	松林
12		竹林
13		落葉樹林
14		杉・檜林
15	海面	海面
16	池・河川	池・河川

(2) オーディネーションとクラスター分析

土地利用の概観を得るために主成分分析(PCA)によるオーディネーションを行い、種の分布について、正準対応分析 Canonical correspondence analysis (CCA; ter Braak 1986)を用いた。CCA は直接傾度分析の手法であり、対応分析 CA においてオーディネーション軸が環境変量の加重平均となるように修正を加えられている(ter Braak 1986)。各解析はパーソナルコンピューター用ソフトウェア CANOCO 3.10 (Agricultural Mathematics Group, Wageningen 1990)によって行った。なお、土地利用面積率は次式により逆正弦変換した。

$$x = \arcsin \sqrt{p}$$

ここで、 p は各タイプの土地利用面積率、 x は変換後の値である。

オーディネーション平面において、方形区を k -means クラスタリング法により分類した。この方法は分割法で、各クラスターのメンバーとメンバーの重心の間の距離の平方和が最小になるように、2以上のクラスターに分割される。最大の F 値が得られるように分割数を決定した。

2 結果

(1) 土地利用プロフィール

87 方形区は土地利用の第1および第2主成分のオーディネーション平面において、

少数の互いに相関のある変量によって生み出されていることを示唆している (Hill and Gauch 1980)。第1主成分の固有値は非常に高く、第2主成分までで方形区間の土地利用の変異の74.7%を説明した (表 II-2)。第1主成分の固有ベクトルで最も大きな要素を持つ土地利用タイプは森林で、最も大きな負の要素は裸地とコンクリート建築物であった。それゆえ、第1主成分は森林から都市への変化を代表している。第2主成分において、海が最大の要素で、農地が最小であった。それゆえ、第2主成分は海から農地への変化を代表している。第1第2主成分において、草地と疎林の要素は近い値を示し、農地と森林の値の間であった。

表 II-2 土地利用の主成分

	主成分		
	1	2	3
固有値	4.18	2.54	0.92
寄与率 (%)	46.4(46.4)	28.3(74.7)	10.2(84.9)
コンクリート建築物	-0.456	0.023	-0.243
住宅地	-0.275	-0.450	-0.127
裸地	-0.465	-0.044	-0.096
草地	0.252	-0.391	0.272
農地	-0.073	-0.519	0.184
疎林	0.227	-0.508	0.129
森林	0.453	0.151	-0.235
海面	-0.145	0.296	0.850
池・河川	-0.391	-0.042	0.114

累積寄与率をカッコ内に示した。

方形区を土地利用の主成分分析のスコアに従って *k*-means クラスタリング法によって分類した (図 II-2)。4つのクラスターの森林面積の平均値 (±SD) は、それぞれ、 76.23 ± 17.01 , 29.92 ± 15.38 , 1.15 ± 2.85 , 0.01 ± 0.02 であった。したがって、これらの位置は4つのクラスターが森林、森林と農地の混合、農地、都市化された湾岸域を代表していることを示唆する。これらのクラスターの地図上での分布は都市の核が農地、森林と農地の混合、そして森林に取り囲まれている様子を示した (図 II-3)。

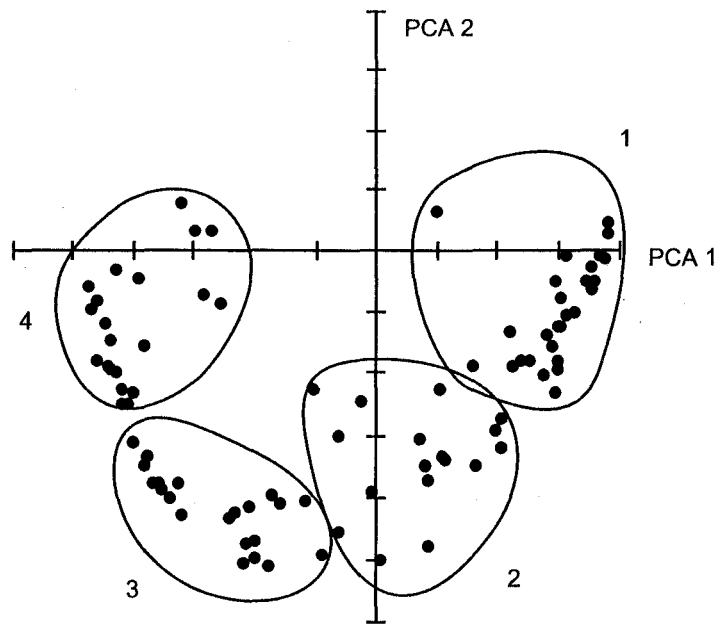


図 II-2 土地利用の主成分分析。土地利用率は逆正弦変換した。
k-means クラスタ分析により分割した。

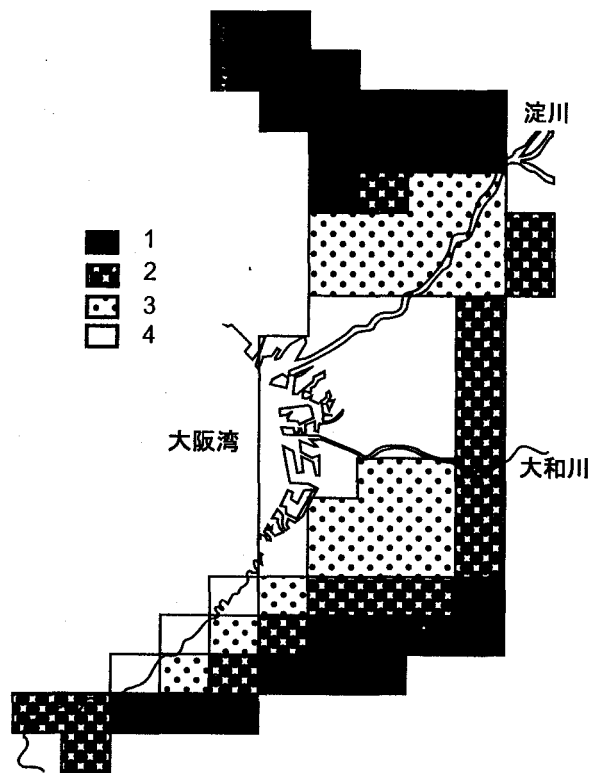


図 II-3 PCA によって分割した方形区の位置。

(2) 鳥群集の土地利用と結びついたオーディネーション

鳥の種と方形区を二つのオーディネーション平面に図示した (図 II-4, 5). CCA においては, 種のスコープは調査地のスコアと同時に求められる. さらに, 種組成は, CCA オーディネーション平面上で直接環境変量と関連づけられ, 矢印の方向と長さは環境変量のオーディネーション平面への相関の方向と強さを示す. 第1軸に沿って最も長い矢印をもつ土地利用のタイプは, 森林面積率であった. ゆえに, 土地利用の中で, 森林が鳥の種組成に最も主要な影響をおよぼしているといえる. 第2軸は, 農地, 疎林, 草地との間に負の相関があった. このように, 主成分分析で最も高い固有ベクトルの値を示した二つのタイプの土地利用, 森林と農地が, 鳥群集に対しても, 最も高い相関を示した. 固有値と種-環境の相関係数は, 第1軸で, それぞれ 0.270 と 0.928, 第2軸で, 0.068 と 0.877 であった. これらの値は, 第1軸が鳥の種組成の変化に単独で強い影響を与えていることを示している. 言い換えれば, 森林面積率により鳥の種組成の変化の大部分を説明できるということである.

オーディネーション平面上でのサンプルスコアの分布は, 鳥の種組成の変化が連続的であることを示した (図 II-4). *k*-means 法で, 87 方形区を5群に分類したが, これらの群は群集の固定した単位ではない. また, 5個以外に2, 3, 4, 6個の群への分割も試みたが, そのいずれにおいても *F*-値は有意であった. それらの中で, 最も高い *F*-値が得られたのが5分割であった. したがって, 方形区の群への所属は人為的であるとも言える. 図 II-4 に示したように, 35番や40番の方形区は不自然かもしれないが, 群への分割は環境傾度に沿った種組成の特性を見いだす上で必要である.

5群は鳥の種と土地利用によって, 以下のように特徴的づけられた. 第1群は広い森林面積が特徴であり, クマタカ *Spizaetus nipalensis*, オオアカゲラ *Dendrocopos leucotos*, ミソサザイ *Troglodytes troglodytes*, ヒガラ *Parus ater*, クロツグミ *Turdus cardis* が分布していた方形区の60%以上が, この群に属していた.

第2群は第1群より森林面積が小さく, アオバト *Phasianus soemmerringii*, センダイムシクイ *Phylloscopus occipitalis*, ツミ *Accipiter gularis*, アオゲラ *Picus awokera* が分布していた方形区の60%以上が, この群に属していた.

農地面積は第3群で増加した. 第3群は明瞭な鳥の種組成を示さなかったが, ヒヨドリ *Hypsipetes amaurotis*, キジバト *Streptopelia orientalis*, ツバメ *Hirundo daurica*, スズメ *Passer montanus*, およびムクドリ *Sturnus cineraceus* は第3群のすべての方形

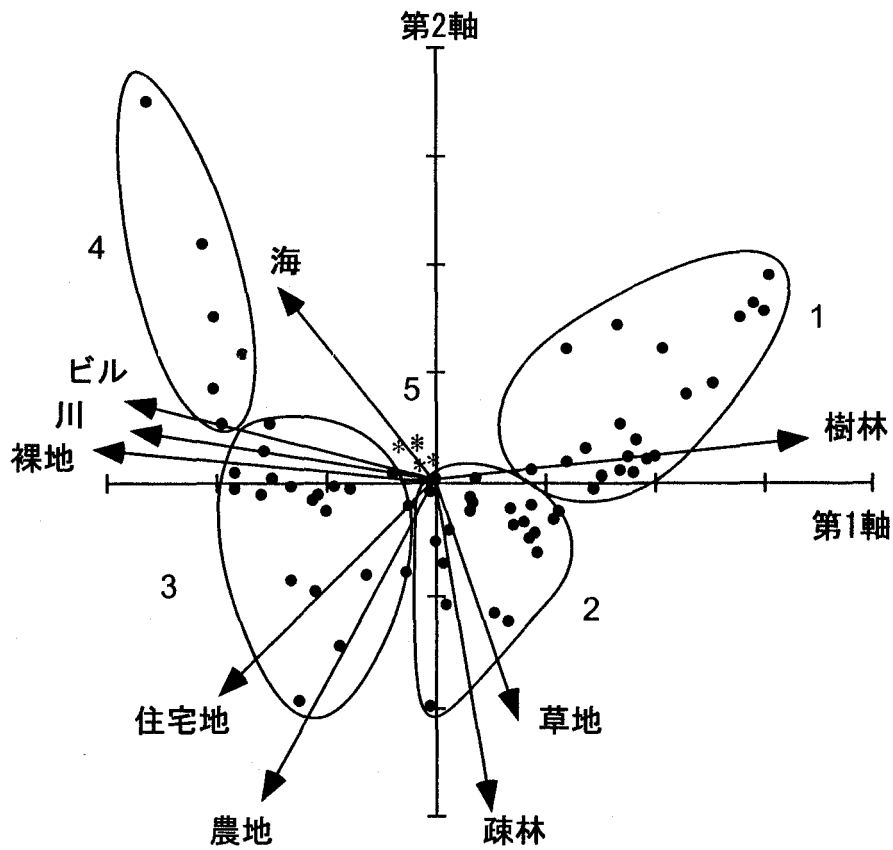


図 II-4 76種の鳥のCCAによる序列化. アステリスクは90%以上の方形区に出現した種. 矢印は環境要因を示す.

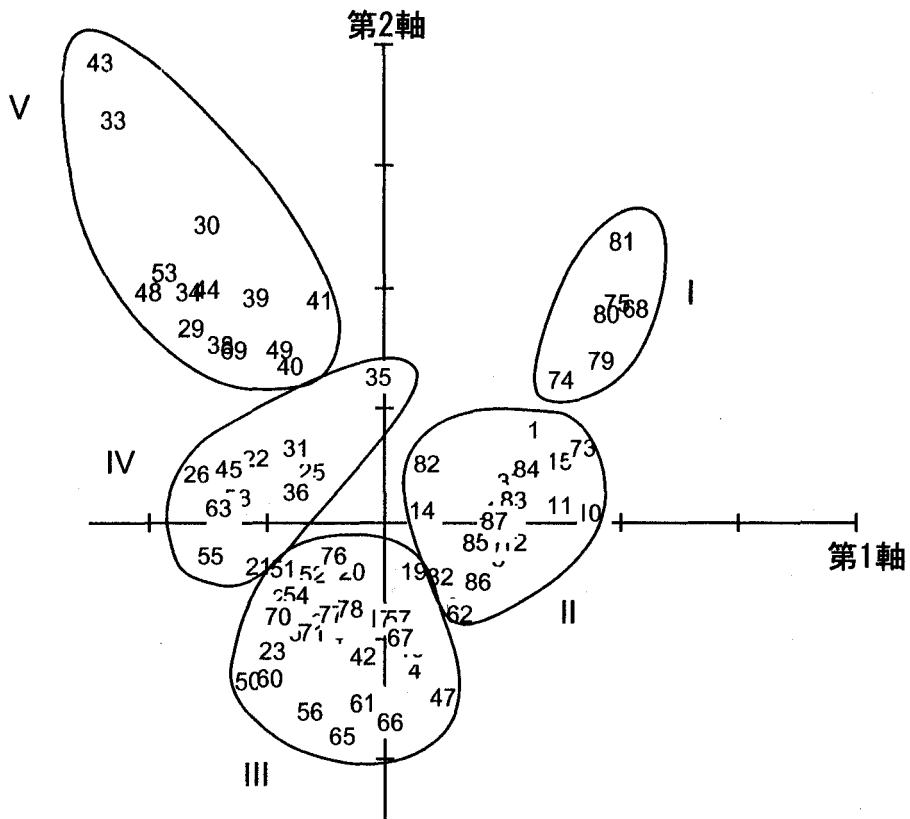


図 II-5 87方形区のCCAによる序列化. ローマ数字は方形区番号, アラビア数字はクラスター分析により分類したグループ番号.

区に分布していた。しかし、この群の方形区は、水鳥から疎林に住む鳥まで多様な種を含んでいた。

第4および第5群は水面と建築物によって特徴づけられるが、第5群は第4群から、海岸の存在と疎林の減少によって区別される。第4群の全ての方形区にヒクイナ *Porzana fusca*, イカルチドリ *Charadrius placidus*, オオタカ *Accipiter gentilis*, アオバズク *Ninox scutulata*, タマシギ *Rostratula benghalensis*, サンショウクイ *Pericrocotus divaricatus*, ケリ *Microsarcops cinereus*, カワセミ *Alcedo atthis*, アマサギ *Bubulcus ibis*, フクロウ *Strix uralensis*, ムクドリおよびハシボソガラス *Corvus corone* が分布していた。

オオバン *Fulica atra* は第5群の方形区にのみ分布していた。また、ヨシゴイ *Ixobrychus sinensis* とシロチドリ *Charadrius alexandrinus* が分布していた方形区の50%以上が第5群に属していた。

これら5群の地理的な位置(図II-6)は都市の核から近郊森林までの環境の変化の空間配置を保存していた。図II-6と図II-3とは水面の存在の影響の大きさによって異なっている。図II-6の5群の地図上の位置は、水面(海岸と河川)が土地利用パタ

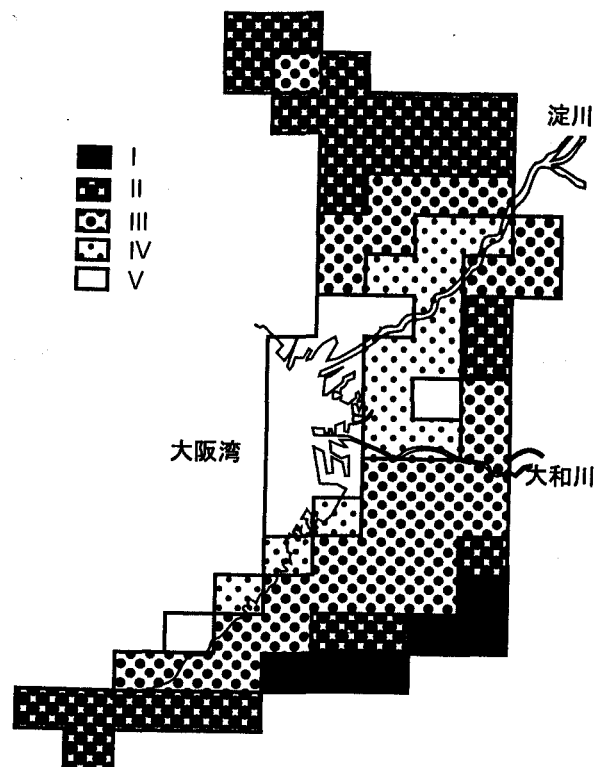


図 II-6 鳥の種組成によって分割した(図 II-4)方形区の4群の位置。

ーンで見た以上に鳥の種組成に影響を及ぼしていることを示している。第5群の位置は海岸に限られているが、これは当然で、第5群は広い面積の芦原や広い水面を必要とする種によって特徴づけられているからである。方形区41番は例外である。この方形区に分布していた種数は5種で、種数が少ないのは調査が不十分であったためと考えられる。

鳥の種をCCAのオーディネーションの位置によって分類した(図II-5)。オーディネーションで周辺部に配置された種は限られた方形区にのみ分布している。他方、中心近くに配置された種は、多くの方形区に分布している。図II-5で*で示した5種は、90%以上の方形区に分布していた。これら5種を第5群とした(表II-3)。第1群の右端から第3群の下端までの変化は、森林の減少と農地の増加という土地利用の変化と一致した。第3群の下端から第4群の上端に向かって、農地は減少していた。第4群は海岸の存在によって特徴づけられた。

したがって、鳥の種の5群は、以下のように要約される。第1群は森林の鳥、第2群は疎林と草原の鳥、第3群は農地の鳥、第4群は海岸の鳥、第5群はどこにでもいる鳥。しかし、これらの群の境界は固定的でなく、群内でも環境の変化に沿って種の分布は変化した。

表 II-3 5群に分割した鳥の種

群	種		
1	ハチクマ ヤマドリ アオゲラ カワガラス クロツグミ キビタキ サンコウチョウ カケス	ツミ アオバト オオアカゲラ ミソサザイ ヤブサメ オオルリ ヒガラ	クマタカ ツツドリ イワツバメ トラツグミ センダイムシクイ コサメビタキ ヤマガラ
2	トビ コジュケイ ホトトギス ヨタカ キセキレイ エナガ ホオジロ ハシブトガラス	オオタカ キジ アオバズク コゲラ サンショウクイ シジュウカラ カワラヒワ	サシバ カッコウ フクロウ コシアカツバメ ウグイス メジロ イカル
3	カイツブリ ダイサギ カルガモ タマシギ ケリ ヒバリ オオヨシキリ	ゴイサギ コサギ ヒクイナ コチドリ イソシギ セグロセキレイ セッカ	アマサギ アオサギ バン イカルチドリ カワセミ モズ ムクドリ
4	ヨシゴイ シロチドリ	ササゴイ コアジサシ	オオバン ハクセキレイ
5	キジバト スズメ	ツバメ ハシボソガラス	ヒヨドリ

(3) 土地利用への種の反応パターン

CCA オーディネーションでの位置によって分類した種の5群(表 II-3)は土地利用の変化への異なる反応を示した。方形区の群ごとに、土地利用の組成と各種群に属する鳥の種数が異なっていた(表 II-4)。前述したように、方形区の第1群は、森林が豊かで、第5群は海岸、他群はその中間にある。最も多種の鳥が分布した方形区群は、すべての土地利用を等しく含んでいた、第3群であった。これは生息場所の多様性が種多様性を生じさせるという仮説を支持する。けれども、第1群の方形区に分布する種数も第3群とほとんど変わらなかった。種と環境の関係についてのより詳細な分析が必要である。

種の第1群の種数は森林面積率と相関があり($\tau = 0.641, P < 0.0001$)、特に森林面積率が70%以上で増加した。この第1群の種のあるものは森林面積率の高い方形区にのみ分布した。クマタカとオオアカゲラは森林面積率88%以上の方形区にのみ分布し、アオバト、ミソサザイおよびヒガラは森林面積率60%以上の方形区で出現した。

第2群の種の種数は疎林面積率と相関があった($\tau = 0.534, P < 0.0001$)。第2群は森林から草地までの広い範囲の種を含んでいた。すなわち、コゲラ *Dendrocopos kizuki*

はキツツキで樹洞に営巣し、キジ *Phasianus colchicus* は灌木や草地に営巣し、カワセミ *Alcedo atthis* は池や川で魚を捕っている。

第3群の種の種数は、農地面積率と相関があった ($\tau = 0.435, P < 0.0001$)。この群は池や水田で採餌するサギ科やオオヨシキリ *Acrocephalus arundinaceus* のような草地の種を含んでいた。例外はムクドリで、樹洞の他、都市で信号機などに営巣し、低茎草地や農地で採餌する。

第4群の種数と相関のある土地利用はなかったが、海岸を含む方形区に出現した。この群はオオバンやシロチドリのように河口や広い河原で採餌したり営巣する種を含んでいた。

表 II-4 方形区群の土地利用と鳥の種群の比較

		方形区群				
		1	2	3	4	5
方形区数		6	25	30	13	13
土地利用	農地	1.6 ± 0.7	6.7 ± 1.9	19.2 ± 3.1	12.3 ± 4.8	4.0 ± 2.2
	疎林	5.9 ± 2.0	11.5 ± 2.5	21.7 ± 3.9	3.8 ± 1.5	1.4 ± 0.5
	森林	91.4 ± 2.7	69.5 ± 7.8	17.0 ± 7.3	0.0 ±	0.0 ±
	海面	0.0 ±	2.2 ± 3.3	2.2 ± 4.3	2.5 ± 4.8	26.4 ± 14.2
	池・河川	0.0 ±	0.3 ± 0.2	1.8 ± 0.5	3.5 ± 1.3	8.8 ± 2.4
種群	1	14.2 ± 3.8	5.9 ± 1.4	2.0 ± 0.7	0.3 ± 0.5	0.5 ± 0.5
	2	15.5 ± 4.2	14.1 ± 1.6	17.4 ± 1.2	7.2 ± 2.3	4.4 ± 2.0
	3	0.3 ± 0.4	1.8 ± 0.8	10.9 ± 1.3	9.2 ± 2.9	9.0 ± 2.4
	4	0.0 ± 0.0	0.1 ± 0.1	1.1 ± 0.3	1.7 ± 0.8	3.5 ± 1.0
	5	4.5 ± 0.4	4.4 ± 0.4	5.0 ± 0.0	4.9 ± 0.2	4.4 ± 0.4
Total		34.5 ± 7.4	26.2 ± 3.5	36.3 ± 2.3	23.4 ± 5.6	21.8 ± 5.5

平均値 ± 95% 信頼区間

3 考察

(1) 連続体か不連続な単位か

都市化はまず農地の拡大による森林伐採として、その後都市の拡大による農地の減少として進行してきた。都市地域は植生の乏しい高密度の核と、それをとりまく農地と森林の輪を形作る。本研究の結果から、大阪府の鳥の群集に最も重要な変量は、森林、疎林、農地の面積率の変化、そして海岸の存在であった。鳥の種組成は、これらの土地利用の変化にそって連続的に変化し、鳥の種群に不連続な境界は認められなかった。これらの4つの土地利用と種群の分布との間に相関がみられた。都市の環境変化に沿った、生物群集の一般的变化は、単純から複雑へのゆるやかな傾斜を示す場合が多い(沼田 1987)。これらの結果は、傾度パラダイム (Whittaker 1967) を支持するものである。都市から森林への変化以外でも、テキサス州で、哺乳類の群集が群集構造の連続体概念と一致したように変化するという例が報告されている (Owen 1990)。

本節では鳥の種組成を孤立した生息場所単位でなく、固定した方形区単位で検討した。5 km 四方には2つ以上の生息場所が含まれているかも知れず、そのことが種組成の連続体を作り上げたのかも知れない。けれども、不連続な群集を抽出できるだろうか。それぞれの種は固有の生息場所を持ち、ある種は他の種の生息場所の境界を越える分布をもつ。群集組織を所属する種の生活史から分析する、ボトムアップ的手法が必要であろう。しかし、この労力の必要な作業の前に、本研究のような鳥瞰的な方法を用いることは有意義であろう。

(2) 生息場所による鳥の分類

鳥の種は「森林の鳥」、「草地の鳥」のように、生態的特性からラフに分類される。しかし、それぞれの種は環境の変化に沿って独自の分布を持ち、個体群密度曲線的位置や形は種ごとに異なっている。その結果、鳥の種組成は環境の変化に沿って連続的に変化する。森林面積と森林性の鳥の種数の関係を記述するロジスティック式で、樋口ら（1982）は種数は面積 1ha 以下では、面積と相関がみられなかったと報告し、森林面積 0 のときにも 3 種は存在する形とした。これは森林の種以外を解析に含めていたことを示唆する。また、森林の面積の推移によって、種ごとに出現のしかたに差があることを示した

本節で分類した、第1群の種だけが、真の森林性の鳥とみなせるだろう。第3群に属したムクドリやモズ *Lanius bucephalus* や第5群に属したスズメ、キジバト、ハシボソガラスおよびヒヨドリはよく森林性の鳥に含められる。しかし、大阪府での分布パターンからは、これらの種は森林性の鳥に含めることはできない。

(3) 生息場所の断片化と種の生起パターン

鳥の種組成の、都市一近郊森林の変化に沿って連続的な変化を、好適な生息場所の断片化の結果と仮定すると、森林や農地の面積率の変化に感受性の高い種は生息場所の断片化により、絶滅しやすいと考えられる。

表 II-3 と II-4 で示した、種ごとの生起パターンは種によっては、限られた生息場所だけに分布していることを示唆している。特に、第1群の種、森林性の鳥、は森林面積率の小さな方形区には分布していない。これは、そのような種が森林内の生息場所を必要とし、森林の小さな断片には生息しないためである。この結果は、群島での

群集パターンがランダムではなく、種数の少ない場所の種組成は、より種数の多い場所の種組成の一部である、という入れ子集合仮説 (Patterson and Atmar 1986) を支持する。Taylor (1991) は広い面積を必要とする種は、どのような個数であろうと小さな断片では、決して見つからないとしている。

他方、二つの環境の境界を利用している種は生息場所が断片化されても存続する。それは、断片化がもともとの生息場所の周縁から始まるからである。それゆえ、群集中の種の生活史は、ランドスケープの変化に対する群集の反応を予測するために重要である (Hansen and Urban 1992)。しかし、群集のアウトラインに注目することも、保全上のもうひとつの重要事項である。本研究の分析は都市計画において、鳥の多様性保全のために重視すべき土地利用の価値を示すものである。

11-3 大阪府の都市緑地における繁殖期の鳥の種数の予測

1 方法

(1) 緑地環境

都市緑地内の樹林面積および形状は国土地理院発行の縮尺 1/10,000 の地形図および 1/2,500 の航空写真（1988 年撮影）をイメージスキャナー(120 dpi)で取り込み、パーソナルコンピューター用ソフトウェア NIH image（アメリカ合衆国国立保健衛生研究所提供）で画素数を求めて推定した。都市緑地から山地までの距離は国土地理院発行の縮尺 1/25,000 地形図上で計測した。周囲の土地利用面積率は前節（II-2）で用いたデータを使用し、森林面積に疎林面積の 1/2 を加えたものを樹木面積率とした。

(2) 鳥の記録と森林性の種の選択

大阪府内の緑地（表 II-5）に生息する鳥の種は既存のデータ（中上ら 1995; 夏原 1989; Natuhara and Imai 1992, 1996; Natuhara *et al.* 1991; 夏原ら 1993; 日本野鳥の会大阪支部 1994, 1995; 大阪府東部公園事務所 1984; 山岸 1985, 1988）によった。ほとんどは 1 ヶ月に 1-2 度のトランセクト調査による記録であるが、山岸（1985）および山岸（1988）は不定期にそれぞれ、48 回と 113 回の調査を行った。この記録努力の違いは繁殖期の記録種数にそれほど大きな影響は与えていないと考えられる。なぜなら、繁殖期にほとんどの種は 3 回の調査で記録され得るからである（樋口ら 1982）。また大阪府の山地内で観察された全種数は日本野鳥の会大阪支部（1988）から得た。

そこから樋口ら（1982）にしたがって、森林性の 43 種を選んだ。ハチクマ *Pernis apivorus*, オオタカ, ツミ, サシバ *Butastur indicus*, クマタカ, コジュケイ *Bambusicola thoracica*, ヤマドリ *Phasianus soemmerringii*, キジ, キジバト, アオバト, カッコウ *Cuculus canorus*, ツツドリ *C. saturatus*, ホトトギス *C. poliocephalus*, アオゲラ, オオアカゲラ, コゲラ, サンショウクイ, ヒヨドリ, モズ, ミソサザイ *Troglodytes troglodytes*, トラツグミ *Turdus dauma*, クロツグミ *T. cardis*, ヤブサメ *Cettia squameiceps*, ウグイス *C. diphone*, センタイムシクイ, キビタキ *Ficedula narcissina*, オオルリ *Cyanoptila cyanomelana*, コサメビタキ *Muscicapa latirostris*, サンコウチヨウ *Terpsiphone atrocaudata*, エナガ *Aegithalos caudatus*, ヒガラ, ヤマガラ *Parus varius*, シジュウカラ *P. major*, メジロ *Zosterops japonica*, ホオジロ *Emberiza cioides*, カワラヒワ *Carduelis sinica*, イカル *Eophona personata*, スズメ, ムクドリ, ヒヨドリ, カケス *Garrulus glandarius*, ハシボソガラス, ハシブトガラス *Corvus*

macrorhynchos である。ここでは、森林性であっても夜行性で昼間の調査ではみづかりにくいアオバズクなどは含んでいない。

表 II-5 調査地の環境と鳥の種数

緑地名	樹林面積 (ha)	5 x 5 km ¹⁾ の 土地利用率		緑地までの距離 (km) ²⁾		樹林の細さ ³⁾	建設年	種数
		樹木	草地	山地	>10ha			
大阪市大植物園	37.5	52.51	20.94	0.0	0.0	1.5	-	16
枚岡公園	43.4	53.29	7.89	0.0	0.0	1.1	-	14
多奈川第2発電所	8.9	52.45	29.12	0.8	0.1	2.0	1977	11
山田池公園	42.7	24.41	25.20	1.5	0.9	1.2	-	16
万博記念公園	41.9	23.18	12.43	2.5	2.5	1.7	1970	16
服部緑地	41.2	10.62	6.18	6.3	3.0	1.1	1983	12
鶴見緑地	29.6	2.66	8.29	6.3	4.5	1.3	1972	12
大泉緑地	38.2	3.13	27.18	9.0	3.0	1.6	1968	12
城北公園	2.84	4.29	7.59	9.8	3.3	1.5	1934	8
大阪城公園	38.0	0.84	0.52	11.0	2.0	1.3	1931-	9
宰相山	1.57	2.57	0.87	11.0	1.0	1.2	-	6
真田山公園	1.31	1.70	0.86	11.3	1.5	2.3	1939	7
万代池公園	1.17	2.44	2.60	11.3	1.3	2.0	1940	6
桃が池公園	0.81	1.58	1.14	11.3	1.5	1.7	1933	5
長池公園	2.20	2.07	2.34	11.3	0.5	9.5	1971	4
環境科学研究所	0.06	1.72	0.82	11.5	2.3	1.3	1974	3
五条公園	0.15	0.66	0.67	12.0	2.5	1.1	1950	3
生玉公園	5.79	2.02	0.76	12.5	1.8	2.0	1942	8
天王寺公園	2.50	1.02	0.63	12.5	3.0	2.7	1909	6
扇町公園	1.65	4.13	3.41	12.8	2.0	1.2	1923	6
住吉大社	4.70	1.28	2.37	13.0	2.0	1.2	-	6
住吉公園	2.67	0.98	1.55	13.3	2.3	1.2	1873	5
住之江公園	7.89	0.98	1.55	14.0	3.0	1.6	1930	6
靱公園	5.83	0.62	0.75	15.0	2.3	4.5	1955	5
千島公園	7.23	0.35	0.82	15.5	4.5	1.2	1976	7
堺港発電所	7.0	4.11	7.88	17.5	1.8	1.9	1968	8
南港野鳥園	3.81	3.66	7.57	22.0	10.5	1.5	1983	7
南港発電所	13.3	5.17	5.20	22.0	8.2	1.1	1986	4
生駒山地	8200	-	-	-	-	-	-	36
紀泉高原	11200	-	-	-	-	-	-	34
泉山地	64700	-	-	-	-	-	-	44

1) 調査地の外側 5km 方形区内の樹木面積率%. 2) 調査地にもっとも近い山または、10 ha 以上の樹林までの距離. 3) 樹林の長さとの比.

(3) 回帰モデル

種数-面積関係

孤立した生息場所の種数を推定するために用いられている種数面積曲線は、以下の3種に要約できる。

$$S = CA^Z \quad (1)$$

$$S = C + z \log A \quad (2)$$

$$S = \frac{K}{1 + e^{-(C+z \log A)}} \quad (3)$$

ここで、 S は種数、 A は生息場所の面積、 C と z は定数である。 K は種のソースにお

ける種数である。(1)と(3)は以下のように変換した。

$$\log S = \log C + z \log A \quad (1)'$$

$$\log(S/(K-S)) = C + zA \quad (3)'$$

主成分回帰

独立変数間の相関係数が高い場合には、共線性の影響をの効果を除くために、主成分による重回帰モデルを使用した(Chatterjee and Price 1977)。このモデルは独立変数の主成分分析を行い、その第1第2主成分を新たに独立変数とした重回帰モデルを推定し、もとの説明変数の係数へ再変換して得た。

モデルの選択

最小二乗法により回帰係数を求め、自由度調整決定係数により最適なモデルを選択したが、 F 値、AIC 値 (Akaike 1973) を参考にした。

2 結果

(1) 種数面積関係

推定値は、(1)' べき乗関数 $C=1.595$, $z=0.235$, $r^2=0.704$ ($P<0.001$), (2) 対数関数 $C=5.072$, $z=1.844$, $r^2=0.637$ ($P<0.001$) そして (3)' ロジスティック関数 $C=-2.041$, $z=0.290$, $r^2=0.696$ ($P<0.001$) となった。べき乗関数モデル (1)' とロジスティックモデル (3)' のあてはまりが良かった(図 II-7)。式(3)'において、 $K (=43)$ は大阪府内で繁殖している総種数とした。3山地を含む 31 の生息場所の回帰の場合には、3モデルの決定係数は、それぞれ、(1)' 0.880 ($P<0.001$), (2) 0.858 ($P<0.001$), (3)' 0.902 ($P<0.001$, $K=51$) と推定された。この場合の K は繰り返し法により最大の決定係数が得られる値とした。

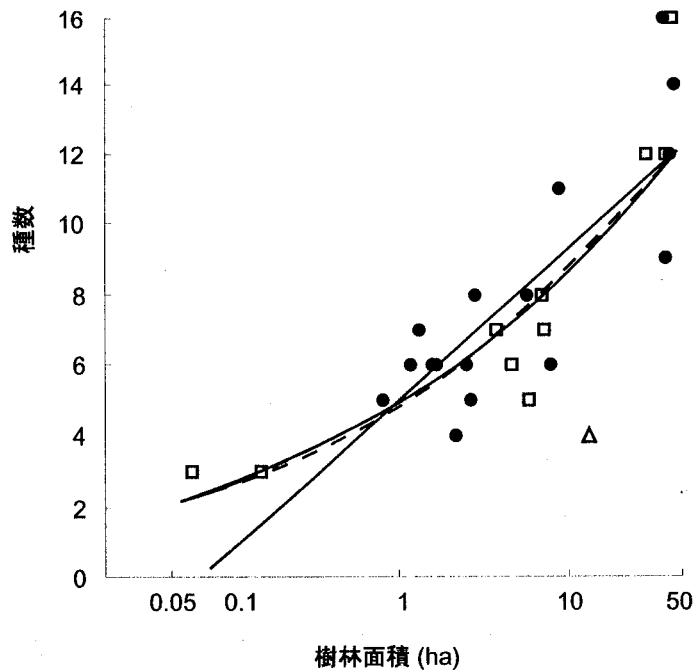


図 II-7 種数-面積関係. 直線：対数関数，実線：べき乗関数，破線：ロジスティック関数建設後の年数により 10 年未満△，10-50 年●，50 年以上□の 3 つに分類した。

都市林を建設後の年数により 10 年未満，10-50 年，50 年以上の 3 つに分類して，それぞれの面積と種数の関係を図示した（図 II-7）。図で△で示した南港発電所は，建設後 3 年と 7 年の樹林からなり，非常に少ない種数しか生息していなかった。特に，建設後 3 年の樹林は樹高 2m 以下であり，森林とはみなせなかった。そこで，南港発電所を重回帰分析から除外した。しかし，50 年未満と 50 年以上の林の間には種数の差は認められなかった。

(2) 種数に影響する環境要因と重回帰モデル

樹林面積 (A)，山までの距離 (D)，樹木面積率 (P_w) および農地草地面積率 (P_f) が種数との間に相関があった（表 II-6）。ところが， D と P_w の間および P_w と P_f の間もまた高い相関係数が得られ，これらの変数間で強い共線性の存在が予想されたので，同時にひとつのモデルにこれらの変数を用いることはできない。

表 II-6 環境変数間の相関行列

	log A	log Pw	log Pf	D	D ₁₀	E	log S
樹林面積, log A	1						
樹木面積率, log Pw	0.510	1					
草地面積率, log Pf	0.593	0.818	1				
山地からの距離, D	-0.410	-0.701	-0.496	1			
樹林からの距離 >10 ha, D ₁₀	0.022	-0.243	-0.100	0.659	1		
細長さ, E	-0.119	-0.150	-0.140	0.077	-0.208	1	
種数, log S	0.839	0.700	0.696	-0.696	-0.201	-0.266	1
log (S/(43-S))	0.785	0.773	0.708	-0.784	-0.243	-0.243	0.958

山地を除く 28 地点について計算

仮に 6 変数全てを用いた重回帰モデルでは, log Pf, D, and D₁₀ は有意な説明変数とはならなかった ($P > 0.15$, $n = 27$) (表 II-7). そこで変数漸減法により, 補正 R^2 が最大で, かつ AIC が最小となる最適なモデルは,

$$\log S = 1.655 + 0.190 \log A + 0.122 \log Pw - 0.0493E$$

$$(\text{自由度調整 } R^2 = 0.937, \text{ AIC} = -32.56)$$

であった. しかし, 種のソースである山からの距離は重要な要因であると考え, Pw と D の両方を組み込むモデルを試みた. 共線性の効果を除くために, 主成分による重回帰モデルを構築した (Chatterjee and Price 1977). このモデルでは D, A, Pw, および E の主成分分析の第 1, 第 2 主成分を独立変数とした. べき乗関数モデルでは,

$$\log S = 1.731 + 0.187 \log A - 0.00543D + 0.107 \log Pw - 0.0492E$$

$$(\text{自由度調整 } R^2 = 0.936, \text{ AIC} = -31.25)$$

一方, 最適な通常のリジスティックモデル (表 II-8)は,

$$S = 43 / (1 + \exp(1.978 - 0.228 \log A - 0.164 \log Pw + 0.0591E))$$

$$(\text{自由度調整 } R^2 = 0.937, \text{ AIC} = -21.00)$$

が得られ, 主成分によるリジスティックモデルは,

$$S = 43 / (1 + \exp(1.820 - 0.224 \log A - 0.133 \log Pw + 0.0113D + 0.0588E))$$

$$(\text{自由度調整 } R^2 = 0.939, \text{ AIC} = -21.01)$$

と推定された. この主成分回帰モデルにより, もし, 樹木面積率を現行の 4% から 30% に増加させることができれば, 最大 2 種の繁殖鳥が大阪市の中心 (山から 13 km) に加わることが予想された (図 II-8).

表 II-7 ベキ乗関数モデルの結果

変数の数	標準モデル			PCA
	5	3	3	3
定数	1.630*	1.655*	2.040*	1.731
log <i>A</i>	0.178*	0.190*	0.201*	0.187
log <i>P_w</i>	-0.128*	0.122*	-	0.107
log <i>P_f</i>	0.0028	-	-	-
<i>E</i>	-0.0405*	-0.0493*	-0.0528*	-0.0492
<i>D</i>	-0.0060	-	-0.0251*	-0.00543
<i>D₁₀</i>	0.0379	-	-	-
調整 <i>R</i> ²	0.935	0.937	0.898	0.936
AIC	-29.60	-32.56	-19.51	-31.25

*: $P < 0.05$

AIC: 赤池の情報量基準

表 II-8 ロジスティックモデルの結果

変数の数	標準モデル			PCA
	5	3	3	3
定数	-1.948*	-1.978*	-1.435*	-1.820
log <i>A</i>	0.210*	0.228*	0.240*	0.224
log <i>P_w</i>	0.158*	0.164*	-	0.133
log <i>P_f</i>	0.0070	-	-	-
<i>E</i>	-0.0475*	-0.0591*	-0.0633*	-0.0588
<i>D</i>	-0.0123	-	-0.0358*	-0.0113
<i>D₁₀</i>	0.0495	-	-	-
調整 <i>R</i> ²	0.940	0.937	0.901	0.939
AIC	-19.95	-21.00	-8.64	-21.01

* $P < 0.05$

AIC: 赤池の情報量基準

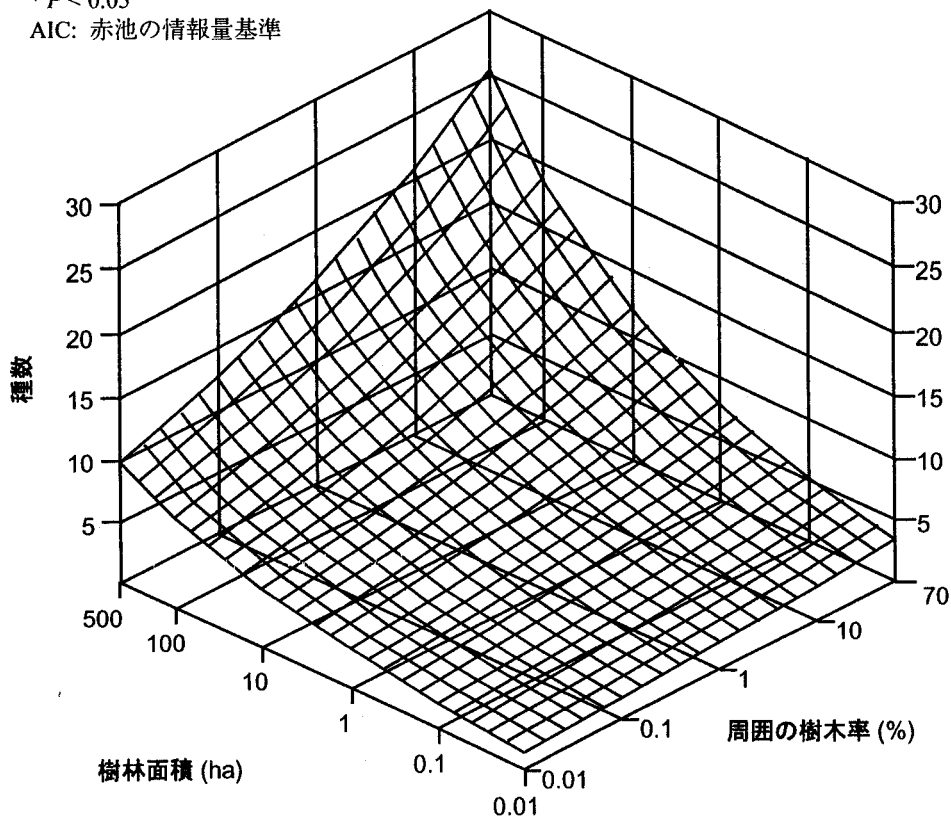


図 II-8 樹林面積と樹木面積率による種数の予測. 変数の主成分によるロジスティック回帰モデルを使用した. 山からの距離は 13km, 細長さは 1 とした.

4 種の分布パターン

それぞれの都市林で記録された種と環境要因との間の関係を CCA により解析した (図 II-9)。固有値は第 1 軸で第 2 軸以下に対してかなり高く、種の分布が、ひとつまたは互いに相関のある少数の要因によって決定されていることが示唆された。樹林面積と第 1 軸の相関係数は 0.976 であることから、種の分布は樹林面積によって大部分決定されていると考えられた。この結果は重回帰モデルの係数からの予測とも一致している。

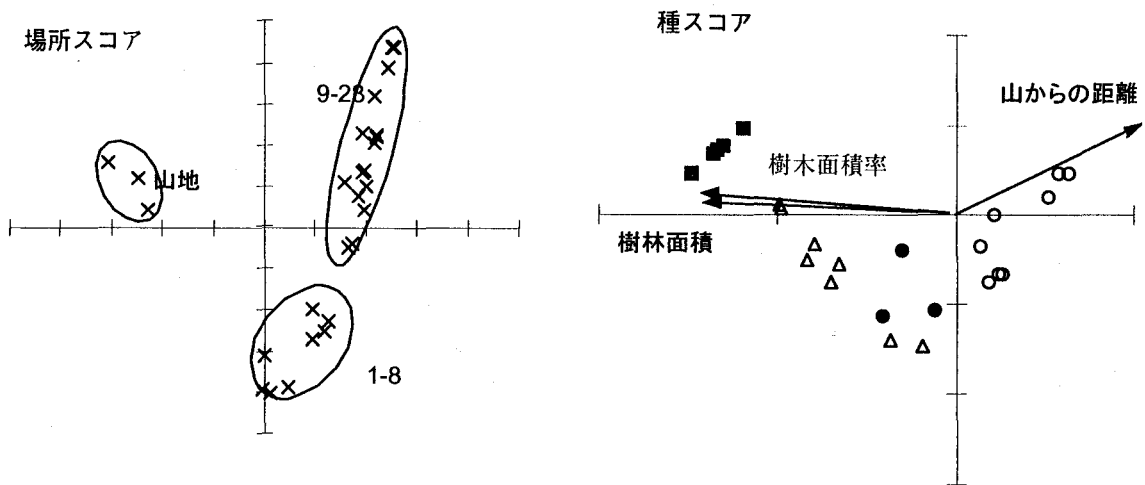


図 II-9 緑地と鳥の種の CCA によるオーディネーション。左図、緑地の番号は表 II-5 を参照のこと。右図、鳥の種のシンボルは表 5 で示した種群で、■：山地のみで記録された種、△：20 ha 以上の緑地で記録された種、●：>5 ha 以上の緑地で記録された種、○：どこにでもいる種。矢印は環境変量。

小さな都市林における種組成は、より大きな都市林の種組成の入れ子集合パターンを示した (表 II-9)。分布パターンは種によって異なった。都市で繁殖する種は 15 種と見られ、小さな都市林にも出現した。キジバト、ヒヨドリ、メジロ、スズメおよびムクドリはすべての都市林に分布した。それ以外の 10 種の出現率は、都市林の面積の増加とともに増加した。樹林面積の減少にともなって、肉食や昆虫食の種が種子食や雑食の種よりも急速に減少した (図 II-10)。

表 II-9 樹林面積の変化に伴う鳥の種の出現率の変化

	樹林面積 (ha)			
	20.1-	5.1-20	2.1-5	≤2
地点数	8	7	6	7
平均面積	38.5	7.99	3.12	0.96
アオゲラ	13	0	0	0
ヤマガラ				
キジ	25	0	0	0
ヤブサメ				
イカル				
ウグイス	63	0	0	0
コゲラ	88	0	0	0
ホオジロ	50	14	0	0
コジュケイ	38	29	0	0
エナガ	75	29	0	0
ハシブトガラス	88	14	33	0
ハシボソガラス	100	43	17	14
モズ	63	43	33	14
シジュウカラ	100	29	33	14
カワラヒワ	88	29	33	29
メジロ	100	57	67	71
ムクドリ	88	100	83	71
キジバト	100	100	100	100
ヒヨドリ				
スズメ				

以下の種は山地にのみ出現した: クマタカ, ツミ, サシバ, オオタカ, ミソサザイ, トラツグミ, ゴジュウカラ, ハチクマ, ヤマドリ, アオバト, カッコウ, ツツドリ, ホトトギス, オオアカゲラ, センダイムシクイ, クロツグミ, ヒガラ, サンショウクイ, キビタキ, オオルリ, サンコウチョウ, コサメビタキ, カケス.

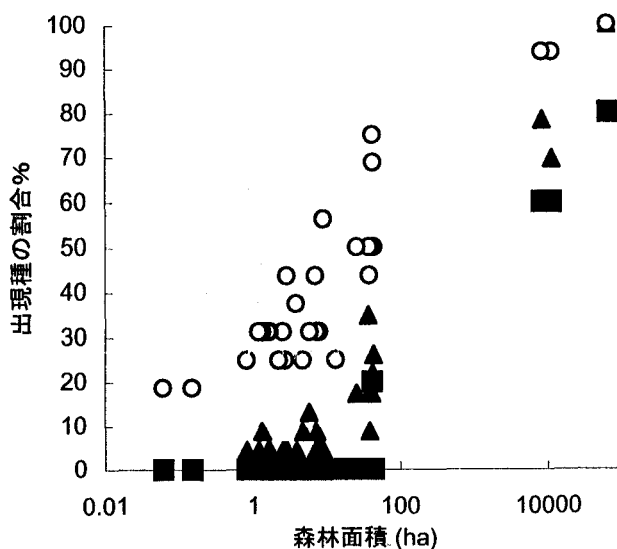


図 II-10 樹林面積と鳥の種の出現率の関係. ■: 猛禽類, ▲: 食虫類, ○: その他. 逆正弦変換した出現率は, これら3群の間で有意な差が認められた ($p < 0.0001$, 共分散分析).

5 考察

(1) 種数面積関係

べき乗関数モデルが種数面積関係に最もよく適合したことから、樹林面積の増加は鳥にとっての生息場所の多様性を増加させたか、そこでの絶滅率を減少させたかのいずれかであるかもしれない。対数関数は小さな一様な地域内でよく適合し、サンプリング努力とサンプル内の種数の関係も対数関数にしたがうと報告されている (May 1975)。鳥の種数面積関係を調べた 16 例のうち、10 例は対数関数や無変換の回帰よりべき乗関数の適合がよかったとされている (Connor and McCoy 1979)。しかし、いくつかの例外が日本でも報告されている。たとえば、冬鳥 (Ichinose and Kato 1994) ではべき乗関数より対数関数の適合がよかった。この不一致は、調査した生息場所のスケールの違いや、分類群の違いを反映しているものと思われる。本研究では、ロジスティックモデルもべき乗関数モデルと同様に適合が良かったが、もし、山が都市林に住む種のソースであるとする、あるいは、種数に地域的な上限がある場合には、ロジスティックモデルがべき乗関数モデルよりもふさわしいだろう。ロジスティックモデルが採用されていなくとも、孤立した生息場所の種数が種のプールの種数に近づいたときに種数面積関係がシグモイド曲線を示すばあいは多い (例えば Soule *et al.* 1988)。

本研究での回帰式では、東京での推定 (樋口ら 1982) より高い z と低い C が推定された。これは、大阪と東京では種のソースでの種数はほぼ等しいが、小さな生息場所では、大阪は東京より種数が少ないことを示唆している。これは、2 地域の緑被率の違いによるものであるかも知れず、平均緑被率 (樹木+草地+農地) は東京では 22.6%、大阪では 7.8% である。

孤立した生息場所での鳥の種の z は 0.2 から 0.4 までの範囲の値をとることが多い (Connor and McCoy 1979)。例えば、イリノイ州では $z = 0.223$, $C = 11.588$ (Blake and Karr 1984)、オランダでは $z = 0.37$, $C = 2.586$ (Opdam *et al.* 1984)、アメリカのチャパラルに住む種では $z = 0.391$, $C = 2.117$ (Soule *et al.* 1988) であった。本研究の値 ($z = 0.235$, $C = 1.595$) は中間である。高い z は小さな生息場所での種数の急激な減少を示している。しかし、種数面積曲線の傾きの意味への一般的な説明はないとされている (Connor and McCoy 1979)。 C や z は鳥の種のグループによっても異なる。Blake and Karr (1984) は林内種では z と C はそれぞれ、0.568 と -0.394、近距離の渡り鳥と留

鳥では 0.177 と 8.58, 長距離の渡り鳥では 0.296 and 3.29 と報告している. Soule *et al.* (1988)は対立する条件を含む様々な条件が急な傾き ($z \approx 0.5$) を生み出すと論じている. ひとつの条件は, 競争, 高い移動力, そして $S \ll K$ の組み合わせ (Schoener 1976) であり, 一方, 低い移動力と高い S / K でも高い z が生じるという. 閾値効果もまた高い z を生じさせる. 昆虫食の鳥の z が種子食や雑食の鳥よりも高いのは, 面積 10 ha 以下の樹林には昆虫食の鳥がほとんど分布していない (図 II-4) ことによる.

(2) 種数に影響を及ぼす環境要因と重回帰モデル

樹林面積と山からの距離が種数に関して重要な説明変数であるという結果は, 都市公園のチョウの種数に関する解析結果と一致した (今井・夏原 1996). 平衡理論 (MacArthur and Wilson 1967) は, 種数が移入と絶滅との間の平衡によって決まり, それらはそれぞれ, 種のソースからの距離と島の面積に依存していると仮定する. 実際には, 島と大陸の間の距離が島の種数に影響する要因であることは実証されている (Hamilton *et al.* 1964; Simberloff and Wilson 1970; Diamond 1972).

島の生物地理学理論は陸上の孤立した生息場所における鳥や哺乳類の種数を説明するためにも応用されてきた. しかし, 例外 (Opdam *et al.* 1984) はあるものの, これらのモデルの多くにおいて, 種のソースからの距離と種数の間に重要な関係は見いだされなかった (樋口ら 1982; Askins *et al.* 1987; Soule *et al.* 1988; Ichinose and Kato 1994). 例えば, Askins *et al.* (1987) は広い山地からの距離でなく, 調査地から 2 km の範囲の樹林面積の合計を, 孤立度を示す指標として用いた. 彼らの調査した孤立林は面積 1.5 から 1600ha の範囲であり, 大きな孤立林は, 多くの種にとって飛び石状の繁殖場所の役割を果たしている. 対照的に, 本研究で調査した都市林は小さくて, 多くの種にとって, 過剰の個体を近隣に移出するソースとしての役割を果たしておらず, 最隣の都市林までの距離は種数にあまり寄与していなかった. また, Soule *et al.* (1988) は孤立したチャパラルに住む鳥の種数が, 山からの距離によって影響されなかったと報告している. チャパラルに住む鳥はチャパラル間の障壁が 50 から 100m より広ければ, 越えることができないからだという. Ichinose and Kato (1994) の場合は, 5 km の範囲内にある小さな森林で越冬する鳥の種数を調査したため, 森林ごとの種のソースからの距離は無視できる程度であったと考えられる.

種-生息場所モデルのもうひとつの問題は, 種数を予測する説明変数としての環境

要因間の複雑な相互関係である。本研究において、高い相関が山からの距離と樹木面積率の間などに見いだされた。けれども、両変数とも鳥の種数にとって重要だと考えられたため（平野ら 1985; Knick and Rotenberry 1994; Wiens 1994; Blair 1996; Sisk *et al.* 1997), 共線性の効果を除去するために、主成分回帰モデルを適用した。この方法は複雑な要因を取り扱うために強力な方法である。主成分分析や因子分析を用いた鳥群集のモデルは Askins *et al.* (1987)や Pearson (1993)によっても用いられている。

(3) 種の分布パターン

ランダムな移動と絶滅という平衡理論の仮定は現実的ではない (Patterson and Atmar 1986)。鳥の種の分布はランダムでなく、種ごとに特有のパターンを示す (Lancaster and Rees 1979; 樋口ら 1982; Ambuel and Temple 1983; Blake 1991; Hansen and Urban 1992; Canaday 1997)。その特有のパターンは、本研究では樹林面積に依存し、入れ子集合パターンの存在を示唆した。これは、小さな生息場所に分布する種のすべてが、より大きな生息場所に分布するというものであり、鳥の生活史の違いが入れ子集合パターンを生じさせている (Bolger *et al.* 1991)。種のソースにおける個体数や体のサイズ (Soule *et al.* 1988; Bolger *et al.* 1991)、林内環境の必要性 (Blake 1991) などが、分布パターンの違いを生み出す生活史の特性として重要な要因である。

種の分布と生活史の関係について若干の検討を行う。最も重要な特性は種による微小生息場所利用の多様性である。中村 (1988) は生息場所を林内の空地、空地の縁、林縁、林内に分類し、これらへの種の出現パターンを報告している。林縁を利用するシジュウカラ、エナガ、ホオジロは本研究では中規模の都市林にも分布していた (表 II-9)。林縁だけでなく、林内の空地を利用するウグイスは小さな都市林には分布せず、大規模な都市林にのみ分布していた。林内を利用する種は都市林にはまったく分布していなかった。

猛禽類や昆虫食の鳥も都市林には分布していなかった (表 II-9, 図 II-10)。猛禽類は狩りのための広いホームレンジを必要とするため、都市林に分布しないのは当然である。Canaday (1997)は昆虫食の種と人間の干渉の程度との間の負の関係の原因について論じている。微気象の変化による昆虫相の変化、昆虫食の種は生態学的に特殊化しているため生息場所にたいする感受性が高いこと、昆虫食の種に対する捕食圧の変化、および、攪乱環境に適応した雑食性の種による干渉的競争などをあげている。カ

リフォルニア州で、郊外にいて都心にはいない 12 種の中で 6 種が昆虫食であり、昆虫食種は都心にはまったくいなかった (Blair 1996)。Lancaster and Rees (1979)は、カナダの森林では 63%の種が昆虫食であるのに対して、商業地域では 1%であると報告している。

樹林面積が 1 ha から 20 ha の間の種の増加は、シジュウカラや カワラヒワの出現によるものである。これらの種の生息場所である林縁や疎林の環境が、このサイズの樹林で加わるものと思われる。同様に、ウグイスやコゲラに必要な林内と林内空地の環境は、面積 20 ha 以上の都市林で加わるようである。

(4) 都市における生息場所の復元

都市における鳥群集は生息場所の面積、形、周囲の土地利用、山からの距離によって影響を受けていた。これらの中で、面積が最も重要な要因であった。孤立した樹林は鳥にとって良好な生息場所を提供しない。Askins *et al.* (1987)によると、林縁の鳥の個体数は大きな森林 (>187 ha)とそれより小さな森林の間で差がなかったが、林内の種の個体数は有意差がみられたという。とくに、昆虫食で林内の種は、森林の断片化に対して最も感受性が高い。しかし、林縁の種は 20ha 以上の面積の森林に生息することができる。もし大規模な都市林を建設することができないならば、小さな木立などで、その地域の樹木面積率を増加させれば、林縁の種を生息させることができることを、本研究のモデルは示している。

本研究ではまた、比較的年数の若い (10-50 年)都市林も、同じ面積でより古い樹林と変わらない種数を生息させていることを示した。Vale and Vale (1976) もまた、荒地における住宅開発にともなう庭木の植樹が、10 年以内で、鳥の分布と個体数を増加させたと分析している。

III 都市から近郊森林への環境の変化に沿ったチョウ群集の変化

III-1 序論

チョウは、昆虫の中では、研究者や愛好家による調査が最も進んでおり、世界の種の90%が記載されているという (Robbins and Opler 1997)。成虫は一般に昼間飛ぶため目立ち、同定がたやすく、生活史も知られているため、環境指標や多様性保護のモデルとして好適である。

植生など自然環境によるチョウの種組成の変化の解明や、逆にチョウの環境指標化は、多くの研究者により試みられてきた (日浦 1973a; 田中 1988; 巢瀬 1993; 服部ら 1997 など)。けれども、これまでの研究の多くにおいて、環境はいくつかの段階に区別されているのみで、環境の変化を定量してチョウ群集の変化と対応させる試みはなされなかった。そのため、異なる種類の環境の変化を分離せずに考察されている場合もみられる。しかし、近年、環境を定量的に把握して、チョウ群集との関係を解析した研究が増加している (Sparks and Parish 1995; 山本 1996; 今井・夏原 1996; Blair and Launer 1997)。

日浦 (1973a) は人による自然の改変が、植生遷移の逆方向であることに着目して、環境を人による歴史的開発段階と対応させ、I 原始的自然 (森林)、II 農村的自然、III 都市的自然に分け、後2者をさらに a, b に2分し、計5段階とした。これは自然林、山村 (二次林と耕地のモザイク)、平地農村 (耕地)、住宅地、都心に相当する。生息場所のこの変化は、二つの要素を含んでいる。それは、生息場所モザイクの程度と生態遷移である。田中 (1988) はこの考えを継承して、チョウの指標化を試みた。これらのモデルで、チョウの種は、西日本では照葉樹林から都心まで一次的に推移していくと仮定されている。

しかし、チョウの種数と個体数は自然林よりもむしろ二次林周辺において多いことが、日浦 (1973a) 自身が指摘し、植生のモザイクがこの高い多様性をもたらしていることを示唆した。一方で、チョウの種数は、都市の拡大による郊外の森林の分断によって減少させられた (Kitahara and Fujii 1994; 今井・夏原 1996)。種数を減少させる断片化と、種数を増加させるモザイクは何が異なるのだろうか。中程度の攪乱が多様性を高めることは、多くの分類群で知られ (Connell 1978; Huston 1979; Petraitis *et al.* 1989)、カリフォルニアのチョウでも報告されている (Blair and Launer 1997)。しかし、チョウというグループはもともと攪乱された環境に適応したグループであり、自然林も含めた環境の指標には不向きであるという限界を知るべきだとする指摘もある (巢瀬 1993)。

モザイクの生息場所で、種数が増加するとすれば、それは以下のようなメカニズムによって増加させられると考えられる。マント群落やツル群落のような隣り合う要素の間に新しい生息場所が形成されることや、モザイクそれ自身の効果、すなわち、森林とオープンランドのモザイクは森林性の種とオープンランド性の種の両方を生息させる。一方、生息場所の断片化によって、局所的な絶滅が生じて、モザイクから消滅する種もある。その際、移動力の劣る種はパッチ状の生息場所間を移動できず、再移入による回復が期待できない。

ところで、環境のモザイクは、いくつもの空間スケール、地域、景観、局所群集などに存在し、チョウ群集もそれぞれのスケールで取り扱うことができる。たとえば、局所の種多様性は地域のプロセスと局所のプロセスの平衡によって決定されるという (Ricklefs 1987; Caswell and Cohen 1993)。すなわち、局所個体群密度はその場所での資源量、競争、捕食とによって決定され、局所間の種の移動が局所のプロセスを増加させたり減少させたりする。同時に、地域の種多様性は、局所の種多様性と局所群集間の異質性によって決定される。チョウにとっての生息場所は、地域に含まれる景観においてパッチ状に分布し、このモザイクは数キロメートルの範囲で、景観として繰り返し出現する (Forman, 1995)。もちろん、景観要素は種にとって最小の単位ではなく、種にとってのいくつもの微小生息場所を含んでいる。さまざまな空間スケールにおける生息場所の同定は生態学研究において重要である (Knight and Morris 1996)。

本章ではチョウ群集への環境の影響を、以下の点に焦点を絞る。(1) モザイクの空間スケールの効果、(2) 生息場所モザイクにおける種の付加と減少、(3) 人間のインパクトの程度を反映した環境の変化の効果。III-2 節で、季節消長のあるチョウの群集調査に必要な調査回数を検討する。III-3 節では、土地利用をチョウ群集に影響をおよぼす主要な環境要因であると仮定して、地域から景観スケールにおける植生遷移とチョウ群集の関係、群集指数やチョウの指標値の性質について検討する。そして、III-4 節では、前節よりも小さな空間スケールである景観内の景観要素のモザイクや局所生息場所の構造の違いがチョウ群集に及ぼす影響について検討する。

III-2 季節的なチョウ群集におけるサンプルの群集指数の評価

トランセクト調査はチョウのモニタリングでもっとも一般的な方法である (森下 1967; Pollard and Yates 1993; 石井 1993). トランセクト調査の重要な目的は, 種の個体群変動のモニタリングのみならず, 群集構造を比較し, 自然環境を評価することにもある (日浦 1973a; 田中 1988). トランセクトカウントはチョウ群集の多様性と構造を推定したり群集の変化をモニタリングするのに適している. しかし, この方法により全ての種が記録されるわけではない. チョウの種組成は季節的に変化し, 標本誤差もともない, 種数は調査努力すなわち調査回数によって影響を受ける.

トランセクト調査に影響をおよぼす要因に関して, 集中的な研究が Pollard and Yates (1988)や山本(1988)に要約されている. しかし, すべての結果が統計的に検討されているわけではない. これはデータが統計手法の前提を満たさなかったり, 環境要因が複雑であること起因する.

Natuhara *et al.* (1996)は同日同ルートでの繰り返し調査において, 調査者の違いや調査時刻の影響を無作為化検定によって検討した. 無作為化検定は標準的な検定法より少ない前提しか必要とせず, このことは研究者が不等分散などのような問題と直面する群集データにとって好都合である (Manly 1991). Solow (1993)は鳥群集の多様度指数の変化を検定するために個体単位の無作為化検定を用いたが, チョウや鳥の群集データにおいて, 個体はランダムに出現しておらず, この方法には問題がある (Natuhara and Imai 1998a).

本節では, モニタリングに必要な最少調査回数を決定することを目的とし, トランセクト調査を再配列し, 種数, 多様度指数, 種組成の推定値を評価するために, 調査日単位の無作為化を用いた.

1 調査地および方法

(1) 調査地とチョウの記録

トランセクトルートに沿った 10 m 幅 (片側 5 m ずつ), 高さ 5 m 以内でみられた全てのチョウを記録した. 調査に要した時間は, 枚岡, 鳴川, それぞれ, 90 分と 120 分であり, 調査は, 枚岡, 鳴川の順に 10:00 から 14:00 までの間に行った. もし記録者を周りこんで飛んだチョウが同じ個体であった場合は, 1 度しかカウントせず, 同じ個体かどうかわからなかった場合には, 2 個体としてカウントした. 灌木や草地からチョウをたたき出すようなことはしなかった. シジミチョウ科のように容易に同定できないチョウ

は、捕虫網で捕獲し、同定後に放した。

これらに加えて、1990年代に枚岡と鳴川を含む生駒山系で記録されている種を文献(宇山 1997)により調べた。

(2) 調査記録の組み合わせと反復

枚岡での18回の記録から、6組のデータを、また、鳴川での15回の記録から5組のデータの組み合わせを作った(表 III-1)。記録の組み合わせは、枚岡では、1)年1回、2)4月、6月、10月の各月から1回、3)5月、7月、9月の各月から1回、4)4月から10月までの(8月を除く)6ヶ月の各月から1回、5)各月から2回ずつ、6)18回すべてとし、鳴川では、1)1回、2)6月と10月から1回、3)5月、7月、9月から1回ずつ、4)5ヶ月の各月から1回ずつ、5)15回すべてとした。枚岡では、各月の調査回数は、それぞれ2,3,4,4,2,3回ずつであり、各月から1回ずつ取り出す組み合わせは、 $2 \times 3 \times 4 \times 4 \times 2 \times 3 = 480$ とおりであった。この組み合わせから、各指数の平均値と2.5パーセントイル、97.5パーセントイルを求めた。

(3) 群集の諸指数

Shannon index H' (Shannon and Weaver 1949), Simpson(1949)の多様度指数 $\beta(1/\lambda)$, Pielou (1969)の均衡指数 J , Hurlbert (1971)の密度あたり期待種数 $E(S_n)$ および調査距離 d 当たりの期待種数 $E(S_d)$, Itow (1984)の b を推定した。用いた指数の定義は以下のとおりである。なお、特にことわらなければ、 N は群集中の総個体数、 n_i は i 番目の種の個体数、 S は種数である。

Shannon index H' (Shannon and Weaver 1949)

$$H' = -\sum p_i \ln p_i$$

ただし、 $p_i = n_i / N$

Simpson(1949)の多様度指数 $\beta=1/\lambda$

$$\lambda = \sum \frac{n_i(n_i-1)}{N(N-1)}$$

Pielou (1969)の均衡指数 J

$$J = H' / \ln S$$

Hurlbert (1971)のサンプルあたり期待種数 $E(S_n)$

S 種が N_i 個体ずつ合計 N 個体からなる群集からランダムに n 個体のサンプルを抽出したときの期待種数 $E(S_n)$ が超幾何分布にしたがうとして、以下の式が提案されている。

$$E(S_n) = S \frac{\sum \binom{N-N_i}{n}}{\binom{N}{n}}$$

これを利用して、調査距離 d 当たりの期待種数、 $E(S_d)$ を求めた。この場合の n は調査距離 d で観察された個体数である。

Itow (1984)の b

Itow の b はサンプルサイズが n_1 から n_2 へ増加したときの $E(S_n)$ の増加率である。

$$b = \frac{E(S_{n_2}) - E(S_{n_1})}{\log(n_2 - n_1)}$$

種数推定1 新オクターブ法(篠崎 1959)

オクターブ法において、現存する総種数 S_t は、次式により推定される。

$$S_t = \frac{\sqrt{\pi}}{a} S_0$$

ここで、 a は次式の最小2乗値を得るように反復法により決められる。

$$S_R = S_0 e^{-(aR)^2}$$

S_0 は個体数の最頻値のオクターブの種数であり、 S_R は R 番目のオクターブの種数である。

種数推定2 森下の Q_M (森下 1996)

多様度指数 β に基づく予測種数 Q_M が提案されている。

$$\hat{Q}_M = S + \frac{M}{1 - 2\sqrt{\frac{S}{N} \cdot \frac{1}{\beta}}}$$

$$M = S_1 \frac{S}{S - S_1}$$

ここで、 S_1 はサンプル中で 1 個体だけ出現した種の種数である。

また、 H の期待値 H^* (森下 1996) は以下のように定義される。

$$H^* = \hat{H} + \frac{M}{2N + M/3.3}$$

重複度指数 C_λ (Morisita 1959)

組み合わせデータと年間調査結果との間の類似度指数として用いた。 N_1, N_2 をそれぞれ群集 1 および 2 の総個体数、 n_{1i} および n_{2i} をそれぞれの群集の種 i の個体数とするときに、

$$C_\lambda = \frac{2 \sum n_{1i} \cdot n_{2i}}{(\lambda_1 + \lambda_2) N_1 \cdot N_2}$$

$$\lambda_1 = \frac{\sum n_{1i}(n_{1i} - 1)}{N_1(N_1 - 1)}, \quad \lambda_2 = \frac{\sum n_{2i}(n_{2i} - 1)}{N_2(N_2 - 1)}$$

2 結果および考察

(1) チョウ出現の季節性

枚岡では、18 回の調査で 46 種 708 個体が記録された (表 III-1)。年 1 化種は、46 種のうち、8 種であり、これらの発見は調査の時期に対して感受性が高かった。すなわち、主に 6 月 3 日から 22 日の間に限って記録されたほか、1 化性 3 種と多化性 7 種が 1 度しか記録されなかった。それゆえ、もし、調査回数が 18 回でなく 17 回ならば、平均 0.56 種を失うことになった。これらのテンポラリーな種は 9 回の調査のいずれかに出現した。一方、鳴川では、15 回の調査により、52 種 1397 個体を記録した。年 1 化種は 8 種であった。年 1 化性 4 種と多化性 6 種が 1 度だけ記録された。個体数の最大値は、枚岡では 6 月 22 日と 25 日、鳴川では、6 月 3 日と 17 日であった。両調査地をあわせると、57 種 2105 個体であった。

それぞれの種の記録頻度は年 1 化種と多化種で異なっていた (表 III-2)。多化種は 1 化種より頻繁に記録された。1 化種の記録頻度の中央値は 1.0 回で、多化種は 6.5 回であった。この違いは、両者の飛翔期間の違いにあると考えられる。1990 年代に採集者により記録されたが、我々の調査では記録されていない種は 15 種であったが、これらは、調査回数を増やせば記録されたかも知れない。

表 III-1 調査日の気象および記録種数と個体数

調査日	天候	気温 °C	風速 m	枚岡				鳴川			
				年1化種		年多化種		年1化種		年多化種	
				S	N	S	N	S	N	S	N
4/15	F	16.6	3.5	2(1)	5(1)	7(1)	29(1)	-	-	-	-
30	F/C	20.2	5.6	2(1)	4(1)	7(0)	13(0)	-	-	-	-
5/7	F/C	19.8	3.2	0(0)	0(0)	10(1)	28(1)	0(0)	0(0)	8(0)	25(0)
18	F	18.5	4.1	0(0)	0(0)	8(1)	28(1)	0(0)	0(0)	15(1)	50(18)
28	F	21.4	6.0	0(0)	0(0)	15(1)	57(1)	2(1)	3(2)	17(0)	54(0)
6/3	F	24.2	3.1	4(1)	17(1)	13(0)	78(0)	4(2)	13(2)	23(0)	189(0)
17	LC	25.6	3.3	4(0)	21(0)	9(0)	48(0)	3(0)	14(0)	26(2)	229(2)
22	F-C	22.3	2.4	4(0)	43(0)	14(0)	45(0)	2(0)	12(0)	20(0)	186(0)
25	F	26.8	2.5	0(0)	0(0)	18(0)	48(0)	2(1)	3(1)	17(0)	118(0)
7/1	C	27.1	3.5	2(0)	6(0)	13(1)	32(1)	2(0)	2(0)	16(0)	113(0)
7	C	29.2	5.9	1(0)	1(0)	13(0)	41(0)				
15	F	31.8	3.3	0(0)	0(0)	12(0)	31(0)	0(0)	0(0)	17(1)	73(1)
23	F-C	29.8	6.5	0(0)	0(0)	6(0)	14(0)	1(0)	7(0)	17(0)	43(0)
9/8	F	28.7	3.3	0(0)	0(0)	17(1)	36(2)	0(0)	0(0)	17(0)	90(0)
24	C	24.1	2.9	0(0)	0(0)	11(1)	22(1)	0(0)	0(0)	18(0)	57(0)
10/2	F	22.8	2.8	0(0)	0(0)	10(0)	21(0)	1(1)	1(1)	15(1)	40(1)
8	C	22.1	3.6	0(0)	0(0)	8(0)	21(0)	0(0)	0(0)	10(1)	51(1)
18	F	18.3	3.3	0(0)	0(0)	6(0)	19(0)	0(0)	0(0)	8(0)	25(0)
合計				8(3)	97(3)	38(7)	623(8)	8(5)	55(6)	44(6)	1342(23)

S: 種数 (カッコ内は1度だけ記録された種), N: 個体数 (カッコ内は1度だけ記録された種の個体数), F: 晴, C: 曇, LC: 薄曇, R: 雨, F/C: 晴時々曇, F-C: 晴後曇

表 III-2 チョウの記録頻度

化性	記録頻度	種数		
		枚岡	鳴川	合計
1化	0*	-	-	4
	1	3	5	7
	>1	5	3	6 ⁺⁺
	合計	8	8	17
多化	0*	-	-	11
	1	7	6	2
	>1	31	38	43 ⁺⁺
	合計	38	44	56

* 1990年代に記録されているが、今回は記録されなかった種。

1化種と多化種で記録頻度に有意差あり (+: $P < 0.05$, ++: $P < 0.01$, χ^2 -test).

(2) 調査回数と指数の関係

記録種数は、調査回数により増加した (図 III-1)。垂線は、組み合わせの結果の95%区間である。たとえば、枚岡での6回の組み合わせ (各月1回ずつ) の95%は31種から39種の間に含まれていた。推定種数 Q_M は平均して安定していたが、95%区間はかなり広がった。調査回数が3回未満のときは、推定値は年間の種数である46種と53種より少なくなった。調査回数が5回以上のときは、年間のサンプルからの推定値である枚岡での58.8種と鳴川での67.0に近づいた。推定値と実際に記録した種数との差は、それぞれ、12.8種と14.0種であった。両調査区の合計から推定した Q_M は70.7種で

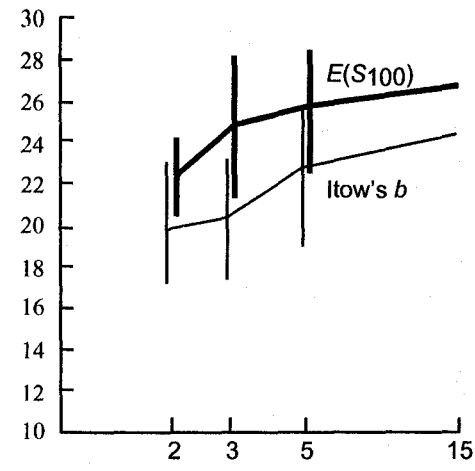
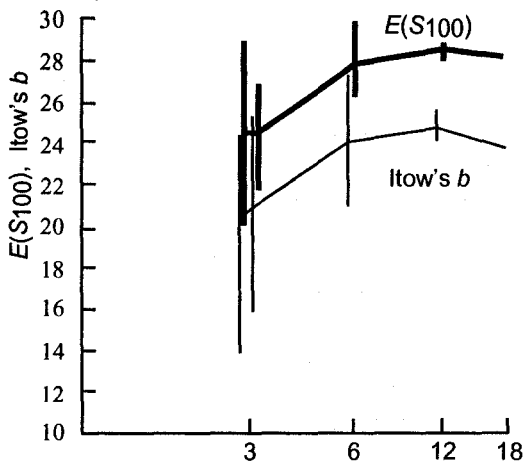
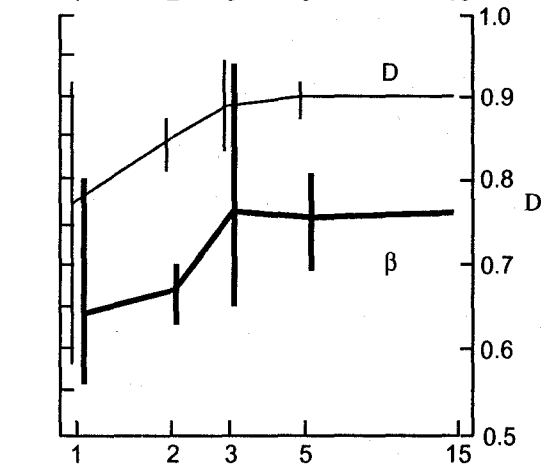
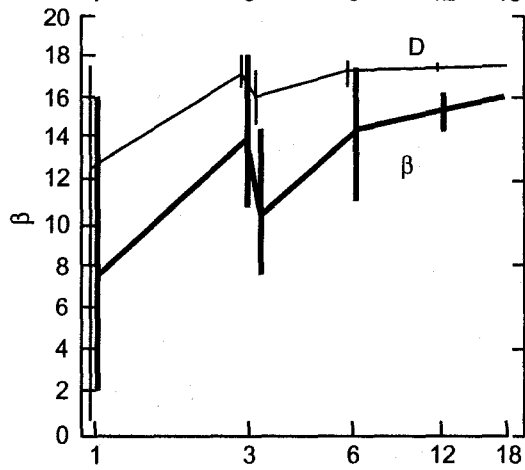
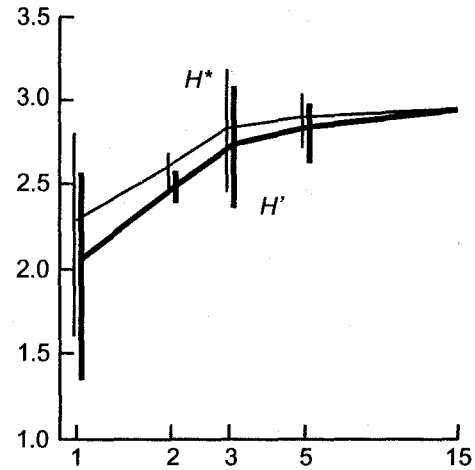
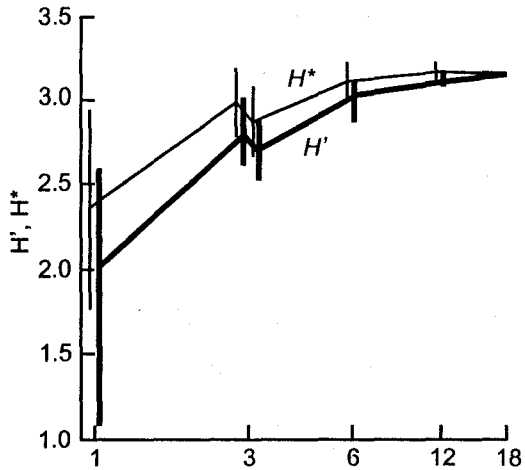
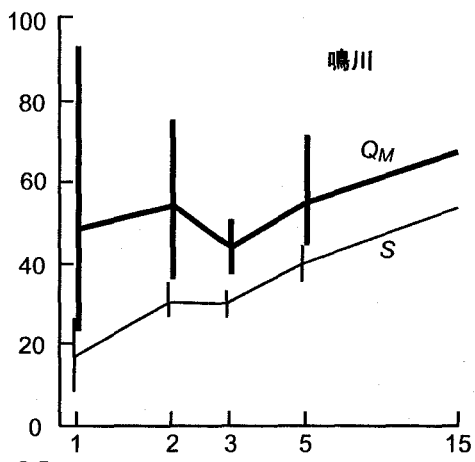
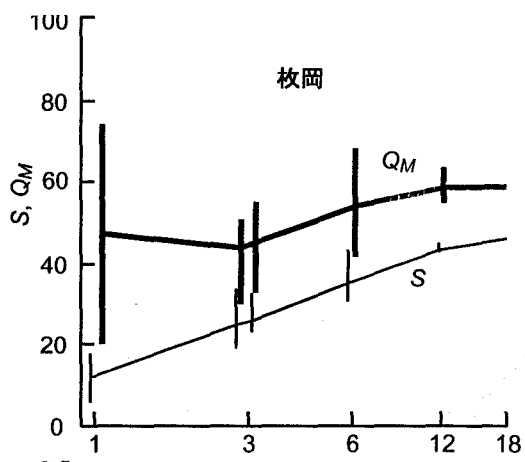
あったが、1994年までの4年間に調査地を含む生駒山西側で、74種が記録されていた。

6回のサンプルからのオクターブ法による推定値 S^* は、枚岡と鳴川の両方で、年間サンプルの種数よりも小さかった。個体数順位種数が対数正規分布するという仮定を満たすには、本研究よりも大きなサンプルサイズを必要とするものと思われる。

多様度指数 H' は調査回数が5回未満のときには、調査回数の増加とともに急速に増加した。そして、5回以上で、増加率は低下した。推定のためには、少なくとも5、6回以上の調査が必要である。 H' の推定値である H^* は、調査回数が1回のときには年間サンプルの H' より小さかったが、調査回数が3回以上でよく一致した。

Simpsonの多様度指数 β もまた、調査回数が1回のときは、年間サンプルから求めた値よりも小さかったが、5、6回でプラトーに達した。枚岡では、5、7、9月の組み合わせによって、4、6、10月の組み合わせよりも良い推定値が得られた。もし、チョウの発生に季節変化がなく、各回のサンプルが年間のチョウ群集からのランダムサンプルであるならば、Simpsonの多様度指数は、調査回数に関わらず一定である(夏原1996; 森下1996)。そのため、 H' と比較すると変動が小さかったが、小数回の調査からの推定値の分散が大きいことに変わりはない。また、調査回数が少ないときは、 D は β よりも良い推定値が得られた。これは、 D は0から1に圧縮されているのに対し、 β は0から ∞ に発散しているからであろう。それゆえ、 β は群集間の比較のためには D よりも感受性が高い。 $E(S_{100})$ とItowの b は5回以上の調査回数で安定した。

部分サンプルと年間サンプルの群集の類似度は5回ないしは6回の調査で0.9以上の値をとった(図 III-2)。



調査回数

図 III-1 異なる調査頻度での群集指数の比較. 縦線は無作為化により推定した 2.5 および 97.5 パーセントイル.

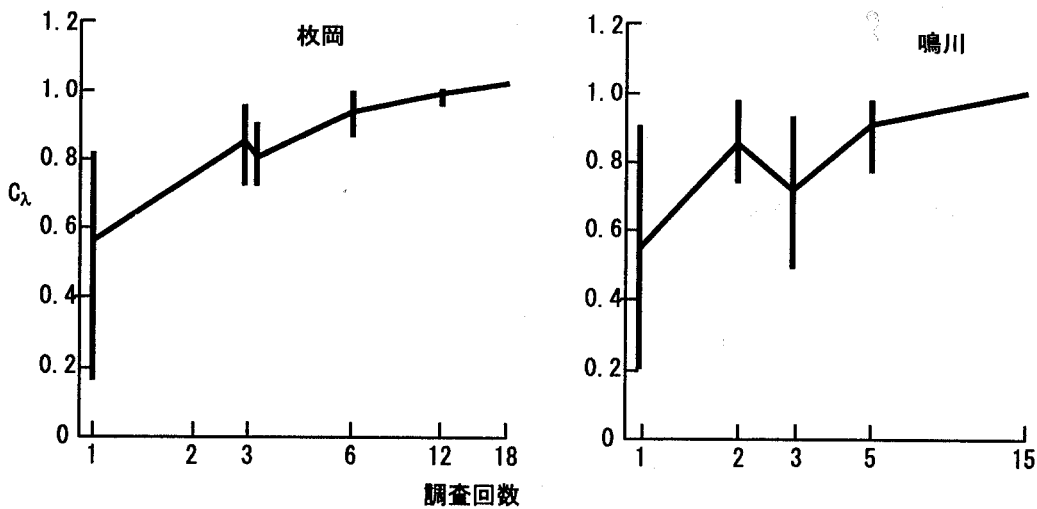


図 III-2 異なる頻度のサブサンプルと年間サンプルの間の類似度指数 C_λ の変化。縦線は無作為化により推定した 2.5 および 97.5 パーセントイル。

(3) 化性と希少性の影響

年 1 化種と多化種の間で、記録頻度は有意に異なっていることから、多様度の過小推定は、年 1 化性種の出現期間が短いためかもしれない。年 1 化種は出現時期が非常に集中しているが、希少種（1 回しか記録されていない種）や群集全体の出現時期はランダムないしは弱い集中分布であった(表 III-3)。

年 1 化種と希少種を除いて、諸指数を推定した (表 III-4)。枚岡では、 Q_M は 6 回の調査と 18 回の調査のそれぞれで推定したところ、比率は 0.906 であった。年 1 化種を除くと、比率は 0.950 に増加し、95%区間は 0.444 から 0.436 に減少した。他の 3 指数も年 1 化種を除くことにより改善された。他方、希少種を除くことによっては、諸指数の推定値は改善されなかった。同様な結果は鳴川でも得られた。

表 III-3 チョウ群集の季節的な分布パターン¹⁾

	種数		個体数	
	枚岡	鳴川	枚岡	鳴川
年 1 化	2.09	1.35	4.90	2.61
希少種 ²⁾	0.36	0.74	0.60	5.60
全体	1.02	1.06	1.32	1.50

1) m^*/m (Lloyd 1967). 2) 1 回だけ記録された種

表 III-4. 全体 (15 または 18 回) に対する月 1 度の調査 (年 5-6 回) の多様度指数の比率

	枚岡*			鳴川**		
	全種	1化種	希少種	全種	1化種	希少種
Q_M	0.906	0.950	1.165	0.827	0.940	1.130
H'	0.962	0.969	0.9571	0.966	0.970	0.976
H^*	0.984	0.993	0.979	0.980	0.985	0.989
$1/\lambda$	0.904	0.972	0.893	0.975	0.983	0.976

* 6回 / 18回; ** 5回 / 15回

(4) 何回の調査が必要か?

チョウ群集は季節変化するから、一般に数回以上の調査が必要だと認識されている。本研究においては、種数や群集諸指数の推定のためには、少なくとも月1回の調査が必要だと結論した。

森下(1967)はそれぞれの種について月ごとの平均個体数を合計した、年間補正個体数を用いた。これは、少なくとも月1回の調査を前提としている。対照的に、山本(1988)は、5日ごとに調査すべきだとしている。イギリスにおけるチョウのモニタリングは、毎週調査すべきことを標準化している (Pollard and Yates 1993)。石井(1993)は、日本におけるチョウのモニタリングについて、標準的な方法を用いる必要性を強調し、トランセクト調査は4月から11月まで月2回行うことを推奨している。上記のどれもが調査は晴天の日に行うことが必要だとしている。

調査回数が増えれば、情報量は増えるが、必要な労力も増加する。本研究において、群集構造と多様度指数は、月1回の調査により推定でき、推定値は年1化種の発生時期に合わせることでより改善されることを示した。もちろん、希少種を記録するためにはそれ以上の調査が必要である。これは、局所群集において、優占種は安定しており、希少種の個体数は不安定であるという事実によっても明らかである(森下 1967; Kitahara and Fujii 1997)。

III-3 地域—景観スケールでのチョウ群集の変化

1 材料と方法

(1) 調査データ

解析に用いたチョウ群集データは近畿地方周辺のトランセクト法による記録に限った(表 III-5, 図 III-3). トランセクト調査の方法は, 多くは記録の範囲を幅 10 m に設定していたが, いくつか範囲を限っていないものもあったため, 個体群密度にはやや偏りが生じている可能性もある. 樹木面積率は, 大阪府下についてのみ, 調査地を含む

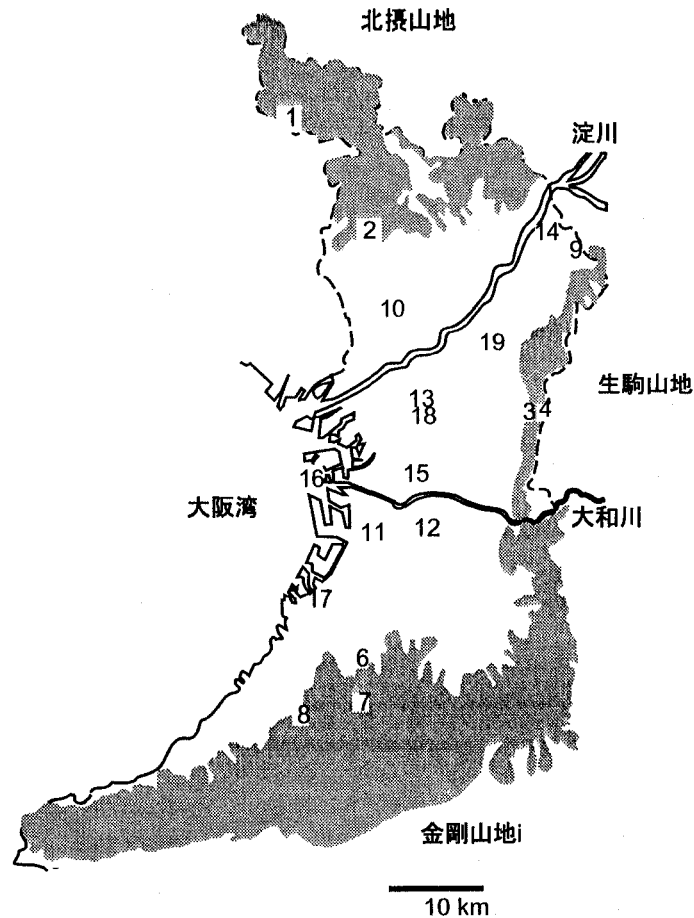


図 III-3 本章で使用したトランセクト調査記録を記録した場所の地図

4 km²の範囲について, ランドサット 5 TM データから推定したデータを用いた. 4 km²としたのは, トランセクトルートが多くが, 2 km 程度の距離に設定されているからである. 土地利用面積率を推定できない調査地も含めて, 土地利用とチョウ群集の関係を評価するために, 文献の調査コースに関する記載から, 調査コースを 6 つの景観, 照葉樹林 (遷移の進んだ二次林), 落葉広葉樹林 (二次林), 里山モザイク (山林と農地の混

合), 農村, 都市近郊 (農地と住宅地の混合), 都市, に分類した. 大阪府内のデータから, これらの景観は, この順に樹木面積率が減少するものと考えられた.

表 III-5. チョウの調査地の環境

	調査地	高度(m)	4km ² の土地利用率%		景観	データソース
			農地	樹木		
1	箕面	100-160	0	93.5	照葉樹林	石井ら (1991)
2	枚岡	100-440	2	72.5	落葉樹林	夏原ら (1998)
3	三草	400-500	1	91	落葉樹林	石井ら (1995)
4	二上山	100-520	2	72.5	落葉樹林	日浦 (1976)
5	鳴川	400-520	11	76	里山モザイク	夏原ら (1998)
6	若壱	120-270	12	67.4	里山モザイク	本田 (1997)
7	馬場	100	19.5	44.5	里山モザイク	石井 (1996)
8	春木	70-80	21	28	農地	本田 (1997)
9	長尾台	70-90	22.8	19.9	近郊	吉田 (1997)
10	服部	20-40	9.25	11.5	近郊	石井ら (1991)
11	大仙	<10	11.3	7.5	都市	石井ら (1991)
12	大泉	15	45	6.25	近郊	石井ら (1991)
13	大阪城	10-20	3.5	5.63	都市	石井ら (1991)
14	牧野	15-20	14	5.38	都市	吉田 (1997)
15	長居	15	0	3.75	都市	日浦 (1973b)
16	南港発電所	<10	-	2.49	都市	今井ら (1996)
17	穴師	<10	24	1.25	都市	本田 (1997)
18	真田山	10	0	0.88	都市	今井ら (1992)
19	大和田	<10	6	0.25	都市	吉田 (1997)
20	春日山	150-300	-	-	照葉樹林	日浦 (1976)
21	箸喰	70-100	-	-	農地	日浦 (1973b)
22	猿投 A	140-230	-	-	照葉樹林	田中 (1988)
23	猿投 B	230-470	-	-	照葉樹林	田中(1988)
24	猿投 C	150-470	-	-	落葉樹林	田中(1988)
25	猿投 D	120-150	-	-	里山モザイク	田中(1988)
26	猿投 E	120-140	-	-	農地	田中(1988)
27	上賀茂 36	105-118	-	-	里山モザイク	森下 (1967)
28	上賀茂 50	105-118	-	-	里山モザイク	森下 (1967)
29	上賀茂 51	105-118	-	-	里山モザイク	森下 (1967)

(2) 解析

オーディネーション

土地利用パターンと生物の種の分布パターンとの関係を調べるために Detrended correspondence analysis (DCA) (Hill and Gauch 1980) または Canonical correspondence analysis (CCA; ter Braak 1986) を用いた. DCA は, 対応分析 CA でスコアの歪みが出る場合に, それを修正するために, 第 1 軸を分節して, 節ごとに補正を行った手法である. また, CCA は直接傾度分析の手法であり, CA においてオーディネーション軸が環境変量の加重平均となるように修正を加えられている(ter Braak 1986). 各解析はパーソナルコンピュータ用ソフトウェア CANOCO 3.10 (Agricultural Mathematics Group, Wageningen 1990)によって行った.

正規分布モデル

環境の変化に沿って, チョウの個体数が対数正規分布にしたがうという仮定のもとに,

回帰分析をおこなった。対数正規分布への回帰は、調査コース 100 km あたりの個体数 n の対数 $z = \log(n)$ とし、正規分布曲線

$$z = c \exp[(x - m)^2 / (2s^2)] \quad (1)$$

を仮定した。ここで、 x は環境傾度、 m は分布のモード、 s は分布の標準偏差、 c はモードでの密度である。(1)式の両辺の対数をとると、2次式

$$\begin{aligned} \log z &= \log c - (x - m)^2 / 2s^2 \\ &= -(1/2s^2)x^2 + (m/s^2)x + (\log c - m^2/2s^2) \\ &= b_0 + b_1x + b_2x^2 \quad (2) \end{aligned}$$

が得られる。

正規分布曲線および以下のモデル、

$$\log z = b_0 + b_1x \quad (3)$$

$$z = b_0 + b_1x + b_2x^2 \quad (4)$$

$$z = b_0 + b_1x \quad (5)$$

について、比較した。

非類似度 コード距離 (Pielou 1984)

二つの隣り合うトランセクト区間の間を測定し、次に隣り合う区間を結合し、新しい組合せの区間間の距離を測定した。コード距離は、

$$CD = \sqrt{2 \left(1 - \frac{\sum n_{1i} \cdot n_{2i}}{\sqrt{\sum n_{1i}^2 \cdot \sum n_{2i}^2}} \right)}$$

で定義され、比較する群集の総個体数の影響を受けず、種ごとの比率だけで大きさが決まる距離である。ここで n_{1i} は群集 1 での種 i の個体数である。また、 $CD = (2(1-\alpha))^{1/2}$ のように Pianka (1973) のニッチ重複度指数 α の関数である。

(3) 種数面積関係

定性的な記録を含め、都市緑地内だけで調査されたデータ (表 III-6, 今井・夏原 1996) について、都市緑地の面積と生息するチョウの種数の関係を検討した。鳥のデータより件数も面積の範囲も小さいため、ロジスティック関数による回帰は行わず、対数関数およびべき乗関数による回帰をおこなった。

表 III-6 都市緑地の面積と生息するチョウの種数

緑地名	面積 ha	山からの距離 km	種数
北加賀屋公園	2.0	15.5	6
万代池公園	4.3	11.6	10
真田山公園	5.3	11.4	13
鞆公園	9.7	14.2	16
南港発電所	50.0	21.3	20
大阪城公園	108.0	11.3	15
長居公園	65.7	10	28
鶴見緑地	72.0	6.1	26
大泉緑地	88.0	9	23
服部緑地	126.0	5.8	33

データは今井・夏原 (1996)

2 結果

(1) 群集間の関係と環境傾度の探索

チョウ群集を DCA によって比較した(図 III-4). 地点スコアの図の右側は都市公園や住宅地であり, 中間に農村および郊外の緑地, 左側は森林がプロットされた. DCA の第 1 軸は多様度指数 H' と高い相関 ($r = -0.927, P < 0.0001, n = 29$) がみられた (表 III-7). また, 土地利用率のわかっている大阪府内の調査地について, 第 1 軸は樹木面積率と高い相関 ($r = -0.961, P < 0.0001, n = 19$) がみられた (表 III-8). したがって, チョウ群集は, 森林から都市へと変化し, この変化に最大の影響を与えている環境の変化は樹木面積率だと推定される. また, 図で左側に位置する森林は第 2 軸に沿って分散している. 環境の記載 (表 III-5) と対照すると, 上側は照葉樹林, 下側は落葉広葉樹林であるという傾向が見られた. また, 第 2 軸はチョウの密度と弱い相関がみられた ($r = -0.527, P = 0.003, n = 29$). 第 1 軸に沿った森林-都市の連続はやや右上がりであり, 都市化に伴い, 密度が減少しているか照葉樹林系のチョウが増加しているのかもしれない.

表 III-7 DCA スコアと群集諸指数との間の相関係数

	DCA1	DCA2
N	-0.111	-0.369 ⁺
S	-0.885 ⁺⁺	-0.206
D	-0.082	-0.527 ⁺⁺
$E(S_{10km})$	-0.788 ⁺⁺	-0.332
b_{10km}	-0.909 ⁺⁺	-0.053
$E(S_{100})$	-0.925 ⁺⁺	-0.037
b_{100}	-0.913 ⁺⁺	-0.059
H'	-0.927 ⁺⁺	-0.034
β	-0.860 ⁺⁺	0.033
J	-0.697 ⁺⁺	0.212

Pearson's $r, n = 29, +: P < 0.05, ++: P < 0.01$

DCA では, 地点と種は概ね対応した関係に図示される. すなわち, 左上にプロットされた種は左上の地点を特徴づける種である場合が多い. ただし, エゾスジグロチョウ *Pieris napi*, ミスジチョウ *Neptis philyra*, オオウラギンヒヨウモン *Fabriciana nerippe*, サカハチチョウ *Araschnia burejana* などである. オオミスジ *Neptis alwina* とミヤマチャバネセセリ *Pelopidas jansonis* も含まれるが, この 2 種は 1 地点のみの出現であり, 群

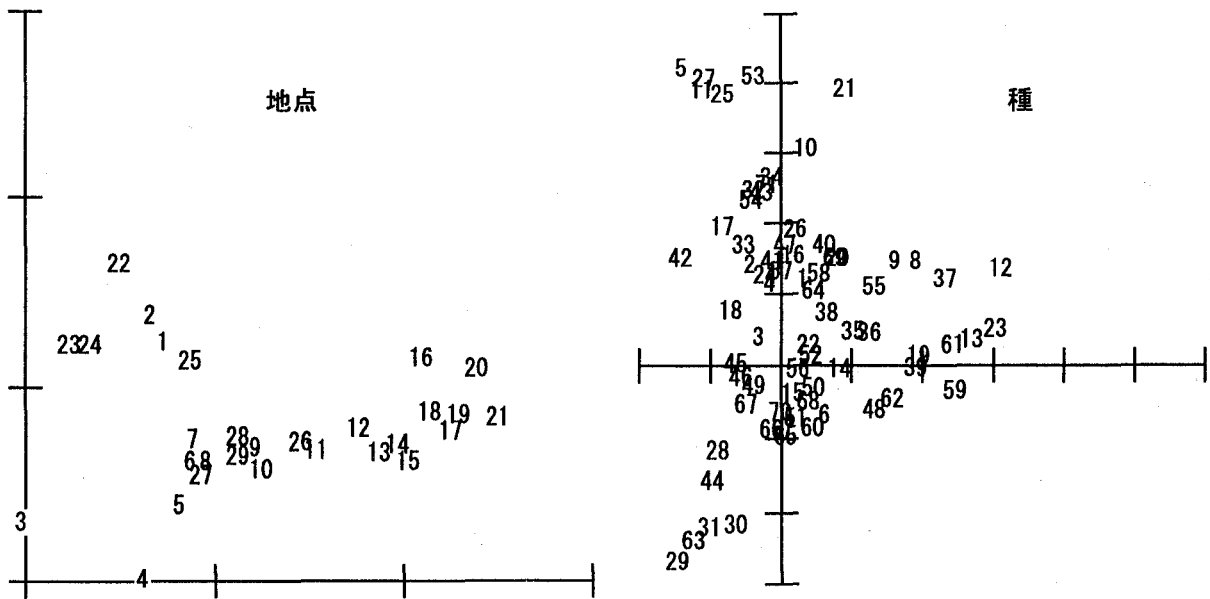


図 III-4 29 地点で記録されたチョウの DCA. 地点の番号は表 III-1 と同じ. 種の番号は, 1: ミヤマセセリ, 2: ダイミョウセセリ, 3: アオバセセリ, 4: コチャバネセセリ, 5: ホソバセセリ, 6: ヒメキマダラセセリ, 7: キマダラセセリ, 8: オオチャバネセセリ, 9: ミヤマチャバネセセリ, 10: チャバネセセリ, 11: イチモンジセセリ, 12: ギフチョウ, 13: ジャコウアゲハ, 14: アオスジアゲハ, 15: アゲハ, 16: キアゲハ, 17: モンキアゲハ, 18: クロアゲハ, 19: オナガアゲハ, 20: カラスアゲハ, 21: ミヤマカラスアゲハ, 22: モンキチョウ, 23: キチョウ, 24: ツマグロキチョウ, 25: ツマキチョウ, 26: モンシロチョウ, 27: スジグロシロチョウ, 28: エゾスジグロシロチョウ, 29: ムラサキシジミ, 30: ムラサキツバメ, 31: ウラゴマダラシジミ, 32: アカシジミ, 33: ウラナミアカシジミ, 34: ダイセンシジミ, 35: ミズイロオナガシジミ, 36: ミドリシジミ, 37: オオミドリシジミ, 38: ヒロオビミドリシジミ, 39: ウラジロミドリシジミ, 40: コツバメ, 41: トラフシジミ, 42: ゴイシシジミ, 43: ベニシジミ, 44: クロシジミ, 45: ウラナミシジミ, 46: ヤマトシジミ, 47: ルリシジミ, 48: ツバメシジミ, 49: ウラギンシジミ, 50: テングチョウ, 51: アサギマダラ, 52: ウラギンスジヒョウモン, 53: オオウラギンスジヒョウモン, 54: メスグロヒョウモン, 55: クモガタヒョウモン, 56: ミドリヒョウモン, 57: ウラギンヒョウモン, 58: オオウラギンヒョウモン, 59: ツマグロヒョウモン, 60: イチモンジチョウ, 61: アサマイチモンジ, 62: コミスジ, 63: ホシミスジ, 64: ミスジチョウ, 65: オオミスジ, 66: サカハチチョウ, 67: キタテハ, 68: ヒオドシチョウ, 69: ルリタテハ, 70: アカタテハ, 71: ヒメアカタテハ, 72: スミナガシ, 73: イシガケチョウ, 74: コムラサキ, 75: ゴマダラチョウ, 76: オオムラサキ, 77: ヒメウラナミジャノメ, 78: ウラナミジャノメ, 79: ジャノメチョウ, 80: ヒカゲチョウ, 81: クロヒカゲ, 82: サトキマダラヒカゲ, 83: ヒメジャノメ, 84: コジャノメ, 85: クロコノマチョウ

の共通種とは言えない. 三草山と枚岡はウラジロミドリシジミ *Favonius saphirinus*, オオミドリシジミ *F. orientalis* など落葉コナラ属を食草とするミドリシジミ類の存在が特徴的であった. 最も右側の都市環境を特徴づける種は, アオスジアゲハ *Graphium sarpedon*, アゲハ *Papilio xuthus*, モンシロチョウ *Pieris rapae*, コムラサキ *Apatura metis* などであった. ただし, いくつかの種は 1 地点でしか記録されていなかった.

(2) 森林-都市の変化に沿った諸指数の変化

DCA の結果, チョウ群集を支配する主要な環境の変化は森林-都市の樹木面積率の

変化であると推測された。そこで、大阪府内の調査地について、土地利用面積率や諸指数間の相関を求めた(表 III-8)。樹木面積率は、DCA の第 1 軸だけでなく、種数、諸多様度指数、チョウ指数の多くとの間で相関係数は高かった。とはいえ、それぞれの関係は必ずしも直線回帰されなかった(図 III-5)。最も高い相関係数を示した Itow の b と WA は、直線的に増加したが、樹木面積率が高い部分で WA のばらつきが大きかった。種数は樹木面積率が約 70% でピークとなり、それ以上ではやや低下したが。その他、 H' 、 EI は樹木面積率が 50% 程度以下では比例して増加し、それ以上では増加率がやや減少する飽和型の曲線を示した。Simpson の β もこれらと類似した曲線を描いたが、樹木面積率が高い部分で、 β 値のばらつきが大きかった。 N は樹木面積率 10% 以下でばらつきが大きく、それ以上では樹木面積の変化と関わりなくほぼ一定の値を示した。調査距離あたりの密度は樹木面積率 30% 程度にピークを持つ一山形分布を示した。対照的に、草地・耕地面積率はどの指数とも相関は得られなかった。

表 III-8 群集指数間の相関係数行列

	<i>S</i>	<i>D</i>	<i>E(Sd)</i>	<i>bd</i>	<i>E(Sn)</i>	<i>bn</i>	<i>H'</i>	$1/\lambda$	<i>J'</i>	DCA1	DCA2	α	β	γ	δ	<i>ER'</i>	<i>WA</i>	<i>EI</i>	Wood	Field
<i>S</i>		0.576	0.987	0.937	0.970	0.962	0.958	0.900	0.668	-0.929	-0.552	0.517	0.902	-0.854	-0.888	0.839	0.893	0.999	0.867	0.091
<i>D</i>	0.576		0.624	0.315	0.470	0.415	0.532	0.431	0.266	-0.394	-0.481	0.074	0.394	-0.335	-0.312	0.286	0.370	0.551	0.198	0.335
<i>E(Sd)</i>	0.987	0.624		0.912	0.972	0.958	0.961	0.898	0.697	-0.926	-0.601	0.502	0.910	-0.859	-0.882	0.836	0.903	0.984	0.836	0.110
<i>bd</i>	0.937	0.315	0.912		0.946	0.968	0.905	0.835	0.632	-0.966	-0.503	0.530	0.939	-0.888	-0.919	0.869	0.933	0.947	0.954	-0.032
<i>E(Sn)</i>	0.970	0.470	0.972	0.946		0.987	0.983	0.934	0.761	-0.960	-0.492	0.573	0.918	-0.885	-0.921	0.878	0.910	0.973	0.914	0.028
<i>bn</i>	0.962	0.415	0.958	0.968	0.987		0.943	0.885	0.682	-0.963	-0.502	0.578	0.937	-0.898	-0.942	0.893	0.926	0.968	0.929	-0.005
<i>H'</i>	0.958	0.532	0.961	0.905	0.983	0.943		0.955	0.817	-0.933	-0.472	0.540	0.879	-0.848	-0.873	0.835	0.871	0.958	0.874	0.089
$1/\lambda$	0.900	0.431	0.898	0.835	0.934	0.885	0.955		0.837	-0.859	-0.442	0.528	0.812	-0.791	-0.819	0.786	0.801	0.901	0.830	0.075
<i>J'</i>	0.668	0.266	0.697	0.632	0.761	0.682	0.817	0.837		-0.708	-0.233	0.431	0.658	-0.650	-0.653	0.636	0.672	0.676	0.682	-0.027
DCA1	-0.929	-0.394	-0.926	-0.966	-0.960	-0.963	-0.933	-0.859	-0.708		0.480	-0.577	-0.963	0.926	0.948	-0.907	-0.967	-0.942	-0.961	0.059
DCA2	-0.552	-0.481	-0.601	-0.503	-0.492	-0.502	-0.472	-0.442	-0.233	0.480		-0.131	-0.510	0.455	0.401	-0.384	-0.586	-0.537	-0.375	-0.277
α	0.517	0.074	0.502	0.530	0.573	0.578	0.540	0.528	0.431	-0.577	-0.131		0.544	-0.776	-0.728	0.838	0.610	0.530	0.639	-0.257
β	0.902	0.394	0.910	0.939	0.918	0.937	0.879	0.812	0.658	-0.963	-0.510	0.544		-0.946	-0.959	0.912	0.973	0.914	0.899	-0.096
γ	-0.854	-0.335	-0.859	-0.888	-0.885	-0.898	-0.848	-0.791	-0.650	0.926	0.455	-0.776	-0.946		0.972	-0.988	-0.953	-0.867	-0.897	0.176
δ	-0.888	-0.312	-0.882	-0.919	-0.921	-0.942	-0.873	-0.819	-0.653	0.948	0.401	-0.728	-0.959	0.972		-0.980	-0.953	-0.903	-0.921	0.136
<i>ER'</i>	0.839	0.286	0.836	0.869	0.878	0.893	0.835	0.786	0.636	-0.907	-0.384	0.838	0.912	-0.988	-0.980		0.926	0.854	0.896	-0.183
<i>WA</i>	0.893	0.370	0.903	0.933	0.910	0.926	0.871	0.801	0.672	-0.967	-0.586	0.610	0.973	-0.953	-0.953	0.926		0.907	0.918	-0.095
<i>EI</i>	0.999	0.551	0.984	0.947	0.973	0.968	0.958	0.901	0.676	-0.942	-0.537	0.530	0.914	-0.867	-0.903	0.854	0.907		0.887	0.068
Wood	0.867	0.198	0.836	0.954	0.914	0.929	0.874	0.830	0.682	-0.961	-0.375	0.639	0.899	-0.897	-0.921	0.896	0.918	0.887		-0.152
Field	0.091	0.335	0.110	-0.032	0.028	-0.005	0.089	0.075	-0.027	0.059	-0.277	-0.257	-0.096	0.176	0.136	-0.183	-0.095	0.068	-0.152	

Pearson's の相関係数 r

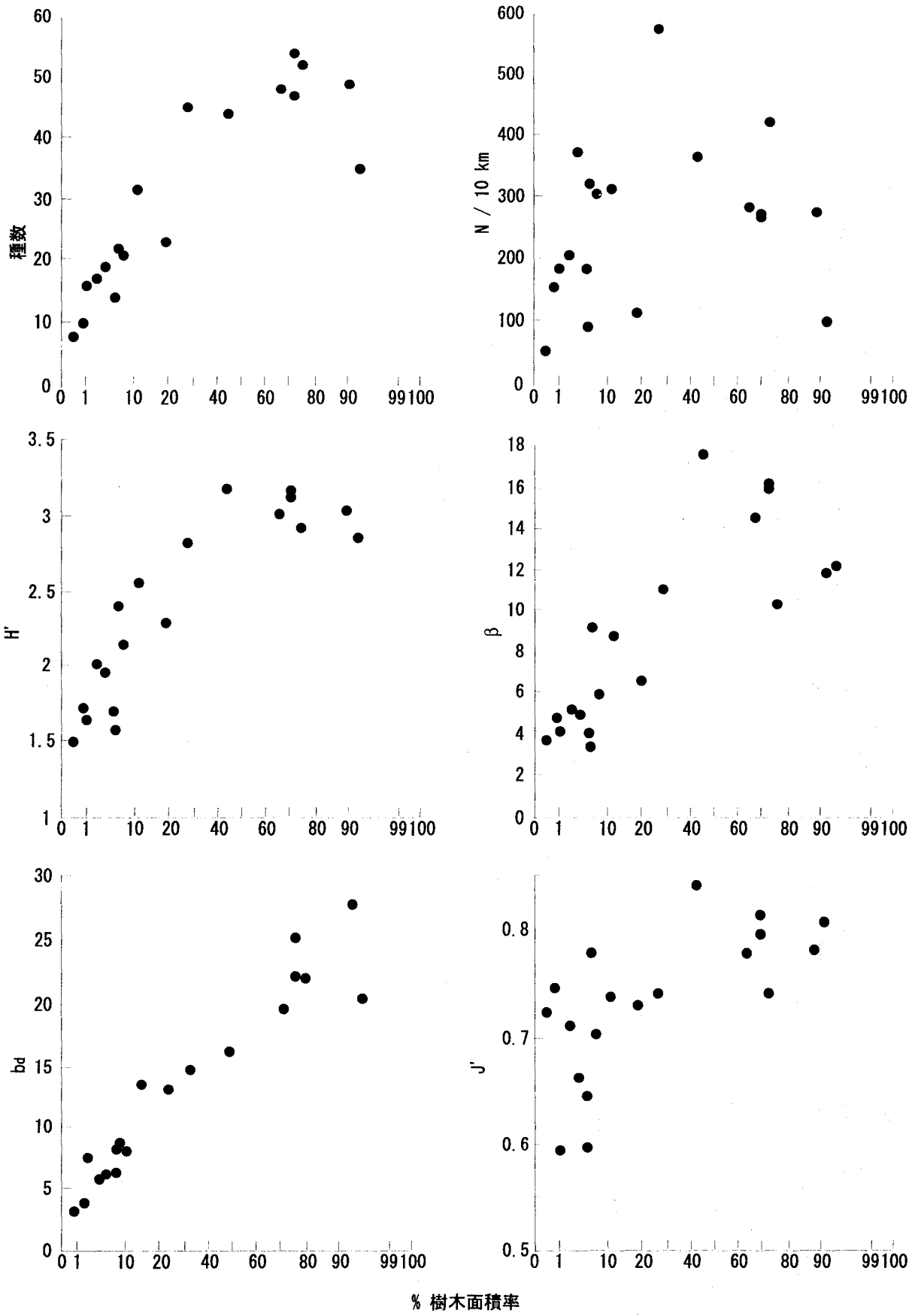


図 III-5 樹木面積率とチョウの群集諸指数との関係

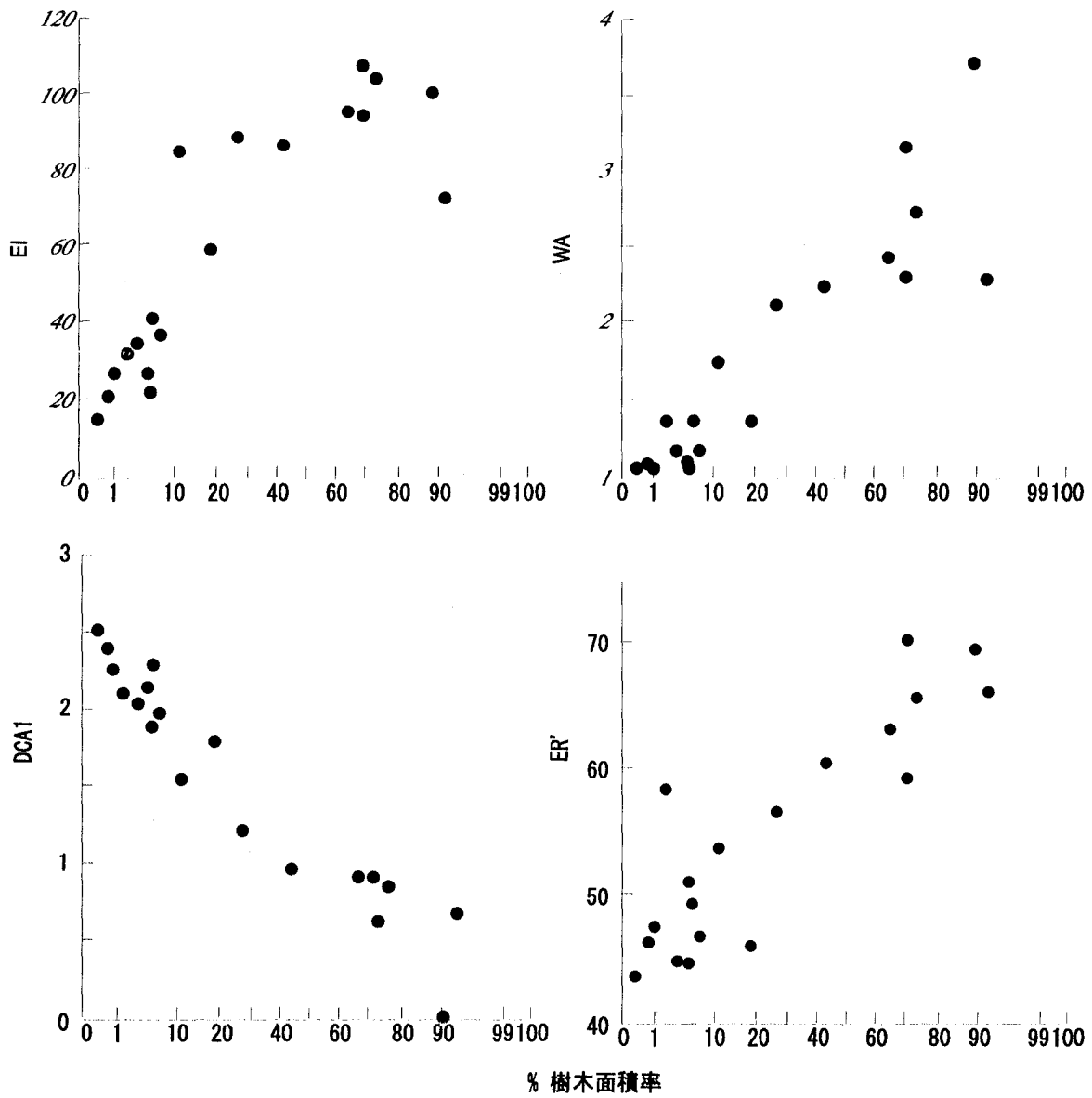


図 III-5 続き

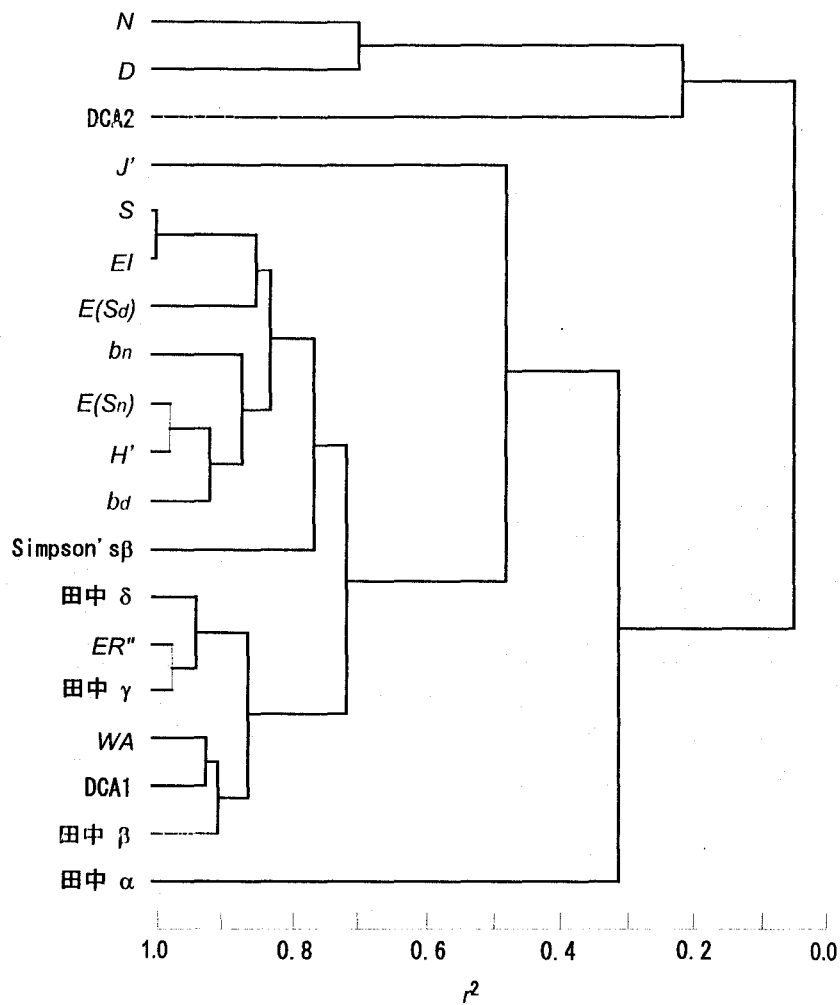


図 III-6 チョウの群集指数間の相関を示す樹状図

チョウの群集指数や環境評価指数で、相関係数の絶対値の高いものからクラスターをつくと、性格の異なる指数のまとまりが認められた (図 III-6)。まず個体数、密度、DCA の第 2 軸とそれ以外の指数とに別れ、前者は量の指標、後者は質の指標と考えられた。また、後者の中でも、田中の α と均等指数 J' は他の指数とは異なっていた。それ以外の指数では、種数、 EI 、 $E(Sd)$ 、 bd 、 $E(Sn)$ 、 bn 、 H' 、Simpson の β は種数ないしは種多様性の指標、それ以外の、田中の β 、 δ 、 γ 、 ER'' 、 WA 、DCA の第 1 軸は、共通の傾度の指標と考えられる。環境評価指数の中では、田中の β と WA は多様度指数 H' と高い相関があり、樹木面積率や多様度指数との相関の高さを基準とするならば WA がチョウ指数として優れていると考えられる。

大阪府外の調査場所も含め、景観の分類ごとの平均出現種数を比較すると、総種数は落葉樹林と里山で多く、攪乱の度合いがそれらより高くても低くても種数は漸次低下する、一山型の分布を示した（図 III-7）。一方、密度は農地で高い一山形分布を示した。景観ごとに特徴をあげると、照葉樹林のチョウ群集は、低密度だが多様度指数は高かった。落葉広葉樹林では密度は中程度で、多様度は高かった。農地では高密度で中程度の

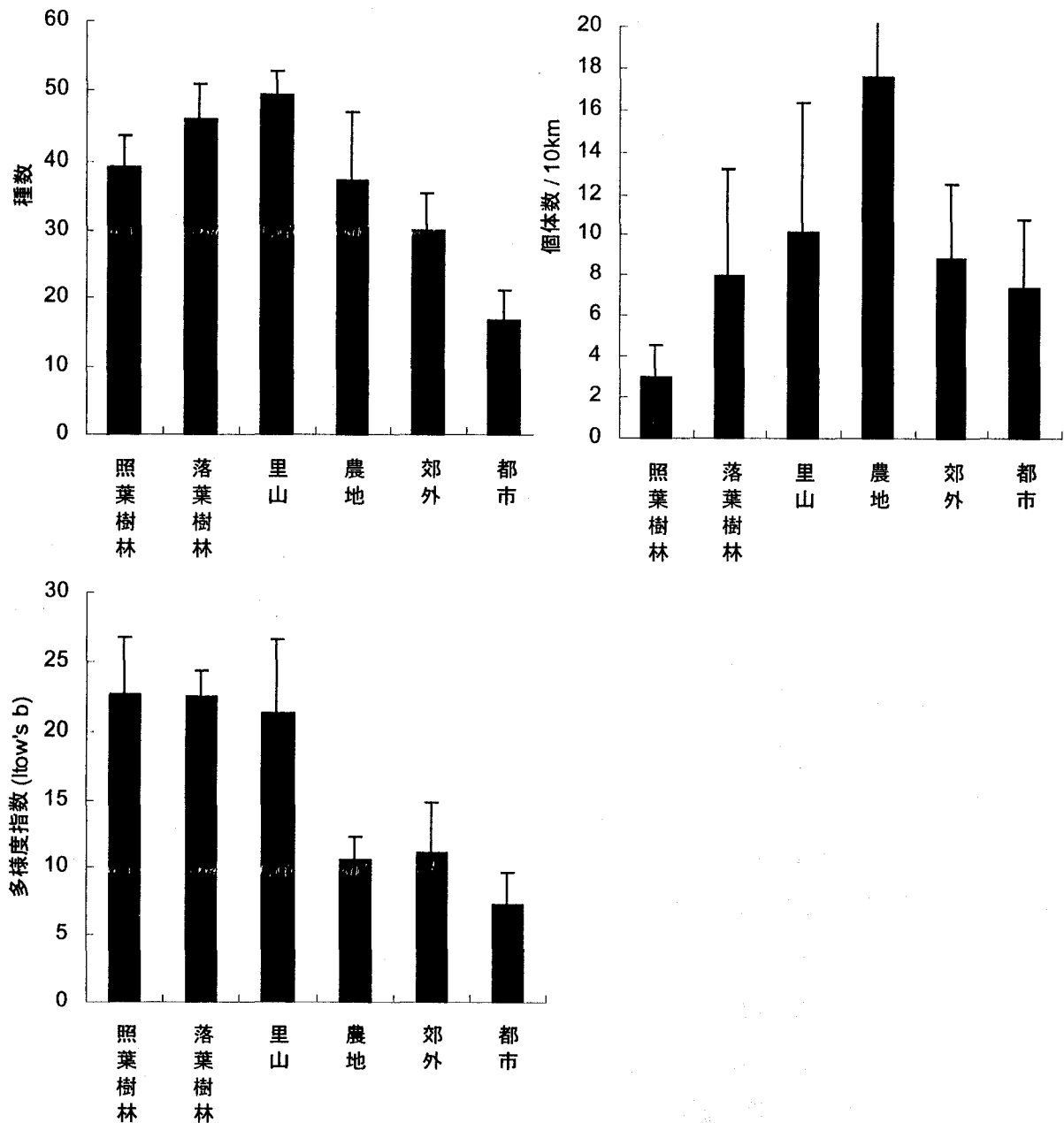


図 III-7 景観ごとの種数と密度.

多様度であり、都市緑地のそれは密度、多様度ともに低かった。

(3) 生活史による都市化の影響の違い

種数や個体数が異なるモードではあるものの、中程度の樹木面積率あるいは環境の変化の中間に位置する景観において高いことは、環境の異質性とチョウの生活史に関わっていると考えられる。そして、環境の変化に沿った変化は、当然種単位で生じている。種ごとの密度の対数を樹木面積率および農地面積率の関数として予測するモデルを検討した。密度の変化は単調増加（減少）型（モデル1）、指数増加型（モデル3）、一山形（モデル2、4）に分類された（図 III-8）。

種ごとに、もっとも当てはまりの良いモデルについて、係数を示した（表 III-9）。単調増加型を示したのは4種あったが、決定係数は高くなかった。単調減少型はアオスジアゲハのみであった。指数増加型を示したのは11種で、これらの種の分布の特徴は、樹木面積率の低い調査地の多くに出現していないことである。一山型分布は36種であるが、モデル2（二次曲線）と4（正規分布）の区別には意味はないものと思われる。モデルから推定されたモードを表 III-9 に示したが、実際の最大密度が実現されている樹木面積率とは差があるものもあった。なお、一山型モデルがあてはまったうち、カラスアゲハ *Papilio bianor*、トラフシジミ *Rapara arata* は、凹型曲線であり、クロヒカゲ *Lethe diana*、コジャノメ *Mycalesis francisca* はモードが樹木面積率100%にあり、これら4種は指数増加型といえる。また、どのモデルも当てはまらなかったものは24種であった。

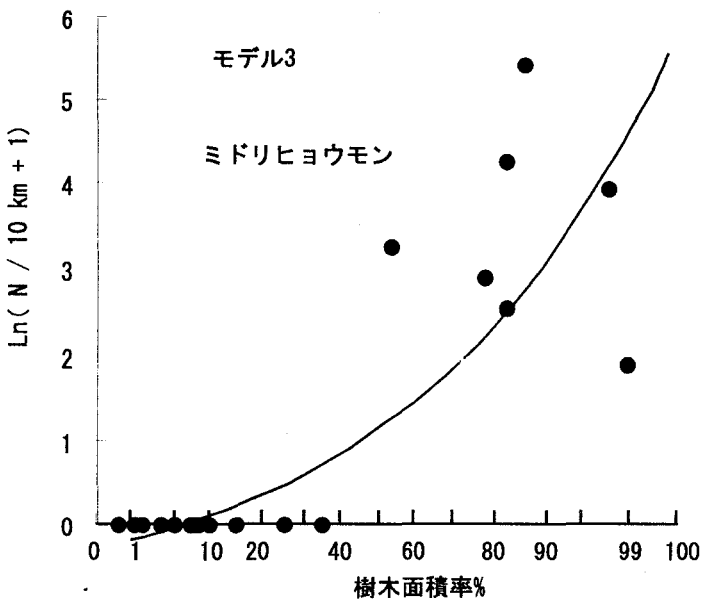
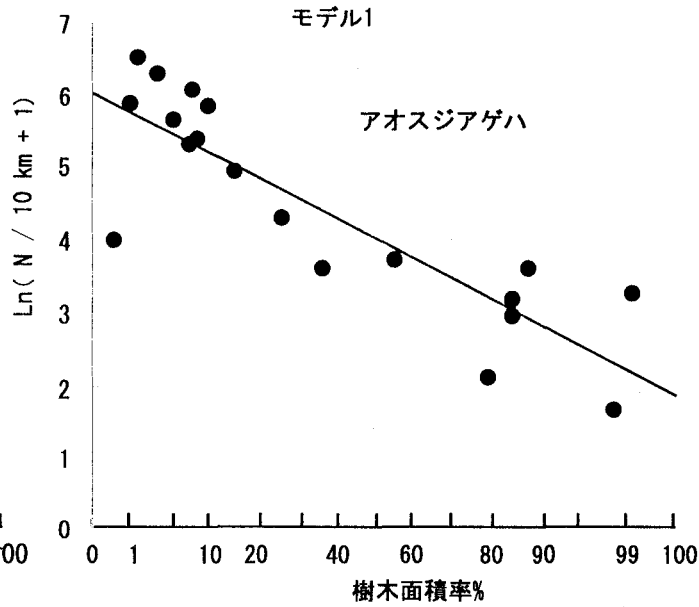
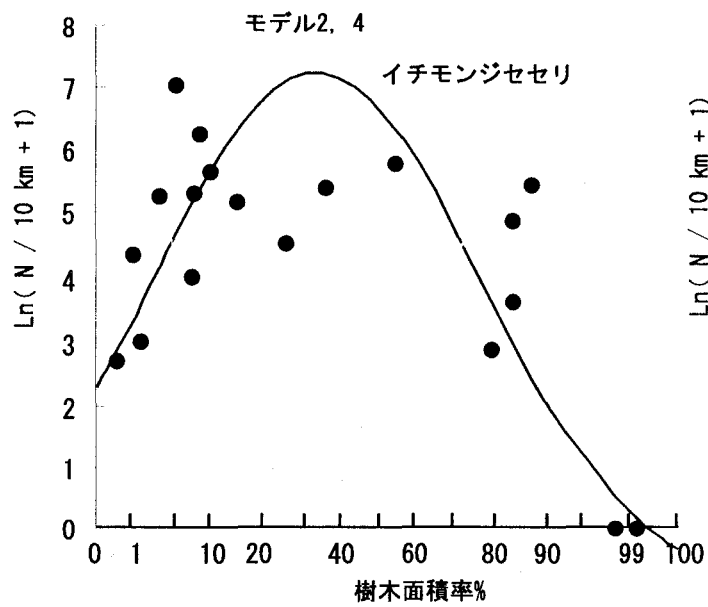


図 III-8 森林面積率の変化に伴う種の個体数の変化

表 III-9 樹木面積率による個体数の回帰モデルのパラメーター

種名	モデル	r^2	a0	a1	a2	モード
ミヤマセセリ	0					
ダイミョウセセリ	3	0.817 ⁺⁺	-0.266	1.618 ⁺⁺		
アオバセセリ	0					
コチャバナセセリ	4	0.724 ⁺⁺	-0.511 ⁺	3.152 ⁺⁺	-1.266	1.244
ホソバセセリ	3	0.427 ⁺⁺	-0.146	0.97 ⁺⁺		
キマダラセセリ	3	0.422 ⁺⁺	0.017	1.212 ⁺⁺		
オオチャバナセセリ	2	0.68 ⁺⁺	0.014	0.143	2.539	-0.028
チャバナセセリ	0					
イチモンジセセリ	4	0.568 ⁺⁺	1.296 ⁺⁺	2.796 ⁺⁺	-2.616 ⁺⁺	0.534
ギフチョウ	0					
アオスジアゲハ	3	0.773 ⁺⁺	1.994	-0.65 ⁺⁺		
アゲハ	0					
キアゲハ	4	0.351 ⁺	-0.17	3.97 ⁺⁺	-2.603 ⁺	0.763
モンキアゲハ	3	0.316 ⁺⁺				
クロアゲハ	2	0.826 ⁺⁺	-1.027 ⁺	10.604 ⁺⁺	-5.757 ⁺⁺	0.921
オナガアゲハ	0					
カラスアゲハ	2	0.889 ⁺⁺	0.088	-1.214	3.221 ⁺⁺	0.188
ミヤマカラスアゲハ	4	0.406 ⁺⁺	0.184	-1.231	1.235 ⁺	0.499
モンキチョウ	2	0.3 ⁺	0.597	12.195 ⁺⁺	-9.189 ⁺⁺	0.664
キチョウ	4	0.419 ⁺⁺	1.062 ⁺⁺	2.318 ⁺⁺	-1.537 ⁺	0.754
ツマキチョウ	4	0.533 ⁺⁺	-0.477	3.735 ⁺⁺	-2.103 ⁺	0.888
モンシロチョウ	4	0.738 ⁺⁺	1.675 ⁺⁺	1.392 ⁺⁺	-1.476 ⁺⁺	0.472
スジグロシロチョウ	4	0.761 ⁺⁺	-0.669 ⁺	4.013 ⁺⁺	-1.694	1.184
ムラサキシジミ	0					
ムラサキツバメ	0					
ウラゴマダラシジミ	4	0.406 ⁺⁺	0.153	-1.026	1.029 ⁺	0.499
アカシジミ	4	0.539 ⁺⁺	0.149	-1.235	1.835	0.337
ウラナミアカシジミ	2	0.403 ⁺⁺	0.607	-4.197	4.57 ⁺	0.459
ダイセンシジミ	0					
ミズイロオナガシジミ	2	0.57 ⁺⁺	0.197	-1.964	4.293	
ミドリシジミ	0					
オオミドリシジミ	4	0.831 ⁺⁺	0.228 ⁺	-1.637 ⁺⁺	1.863 ⁺⁺	0.439
ヒロオビミドリシジミ	2	0.406 ⁺⁺	0.686	-4.597	4.611 ⁺	0.499
ウラジロミドリシジミ	2	0.73 ⁺⁺	0.798 ⁺	-5.521 ⁺⁺	5.845 ⁺⁺	0.472
コツバメ	2	0.454 ⁺⁺	0.094	-1.041	2.013	0.259
トラフシジミ	3	0.545 ⁺⁺	-0.139	0.904 ⁺⁺		
ゴイシシジミ	0					
ベニシジミ	2	0.553 ⁺⁺	0.208	14.873 ⁺⁺	-10.139 ⁺⁺	0.733
クロシジミ	0					
ウラナミシジミ	0					
ヤマトシジミ	4	0.662 ⁺⁺	1.767 ⁺⁺	1.122 ⁺	-1.19 ⁺⁺	0.471
ルリシジミ	2	0.288 ⁺	0.578	8.756 ⁺	-5.111	0.857
ツバメシジミ	0					
ウラギンシジミ	2	0.293 ⁺	0.275	9.549 ⁺	-6.24 ⁺	
テングチョウ	4	0.453 ⁺⁺	-0.106	2.8	-1.199	1.168
アサギマダラ	2	0.755 ⁺⁺	0.329	-2.481 ⁺	3.176 ⁺⁺	0.391
ウラギンスジヒョウモン	0					
オオウラギンスジヒョウモン	4	0.406 ⁺⁺	0.153	-1.026	1.029 ⁺	0.499
モン						
メスグロヒョウモン	3	0.481 ⁺⁺	-0.173	0.863		
クモガタヒョウモン	4	0.406 ⁺⁺	0.184	-1.231	1.235 ⁺	0.499
ミドリヒョウモン	3	0.826 ⁺⁺	-0.347	1.706 ⁺⁺		
ウラギンヒョウモン	0					
ツマグロヒョウモン	0					

表 III-9 つづき

種名	モデル	r^2	a0	a1	a2	モード
イチモンジチョウ	3	0.845 ¹¹	-0.301	1.76 ¹¹		
アサマイチモンジ	4	0.488 ¹¹	-0.72 ¹	4.662 ¹¹	-3.078 ¹¹	0.757
コムスジ	2	0.862 ¹¹	-1.784 ¹¹	12.901 ¹¹	-5.896 ¹¹	1.094
ホシミスジ	0					
サカハチチョウ	0					
キタテハ	4	0.558 ⁺⁺	-0.191	5.399 ⁺⁺	-4.289 ⁺⁺	0.629
ヒオドシチョウ	3	0.318 ⁺⁺	-0.114	0.538 ⁺⁺		
ルリタテハ	3	0.576 ⁺⁺	-0.089	1.291 ⁺⁺		
アカタテハ	0					
ヒメアカタテハ	4	0.354 ⁺	0.114	4.433 ⁺⁺	-3.425 ⁺⁺	0.647
スミナガシ	3	0.311 ¹¹	-0.132			
イシガケチョウ	0					
コムラサキ	0					
ゴマダラチョウ	0					
オオムラサキ	4	0.406 ¹¹	0.225	-1.511	1.515 ¹	0.499
ヒメウラナミジャノメ	4	0.741 ¹¹	-0.807 ¹	6.206 ¹¹	-3.557 ¹¹	0.872
ジャノメチョウ	2	0.493 ¹¹	0.135	-1.151	2.581	
ヒカゲチョウ	1	0.84 ¹¹	-0.827 ¹¹	5.375 ¹¹		
クロヒカゲ	3	0.89 ⁺⁺	-0.356	1.909 ⁺⁺		
サトキマダラヒカゲ	4	0.536 ⁺⁺	-0.596	4.648 ⁺⁺	-2.67 ⁺	0.871
ヒメジャノメ	2	0.243 ⁺	-0.439	11.582 ⁺	-8.509 ⁺	0.681
コジャノメ	4	0.828 ¹¹	-0.5 ¹	2.91 ¹¹	-0.867	1.679
クロコノマチョウ	0					

a) モデル 0: 密度, D ($y = \ln D$), が樹木面積率と無関係, W ($x = \arcsin(\sqrt{W}/100)$), 調査コースに沿った 4 km^2 .
 モデル 1: $y = a_0 + a_1 x$, モデル 2: $y = a_0 + a_1 x + a_2 x^2$, モデル 3: $y = \exp(a_0 + a_1 x)$, モデル 4: $y = \exp(a_0 + a_1 x + a_2 x^2)$.

b) 正規分布の最頻値の樹木面積率.

樹木面積率の変化に対応した種の消長を, チョウの生活史によってまとめると, 樹木面積率の減少にともない, 1 化性のチョウの減少が著しかった (図 III-9). 特に, 樹木面積率 10%未満では, 1 化性の種がまったくいない場所が多かった. また, 幼虫の寄主植物が何であるかによっても消長に違いがみられた (図 III-10). 草本食種は中程度の樹木面積率の場所で密度が高く, 両端で低かった. 樹木食種は密度に大きな変化はなかったが, 中程度の樹木面積率でやや低く, 両端で高い傾向がみられた. ササ食種は樹木面積率と正の相関がみられ, 都市緑地にはまったく出現しなかった. なお, ササ食種が回帰直線より著しく低い密度であった地点は, 箕面公園と長尾台であった.

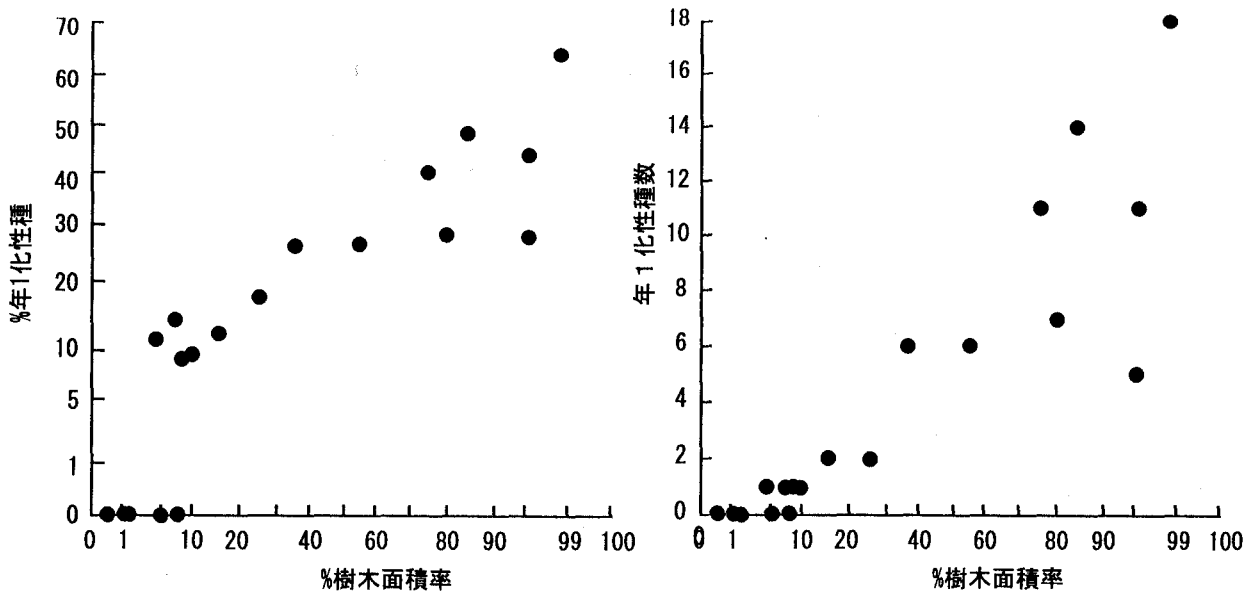
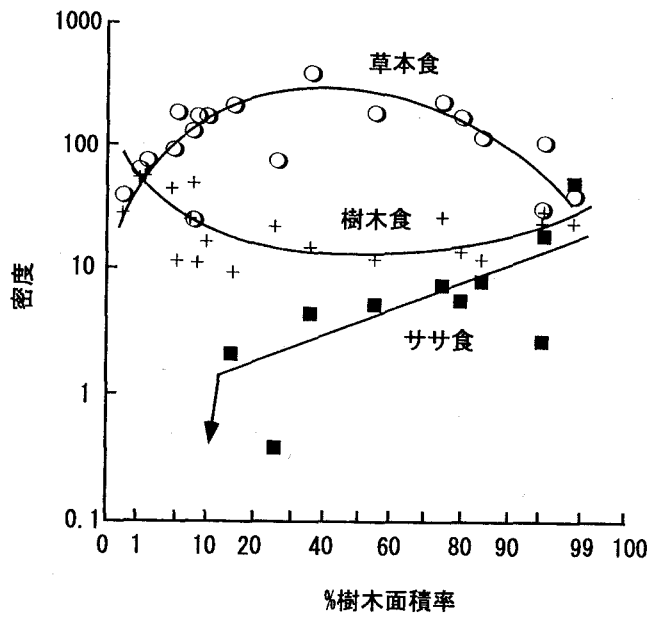


図 III-9 樹木面積率による1化性種の割合の変化



図III-10 食草が異なるチョウの密度の変化.

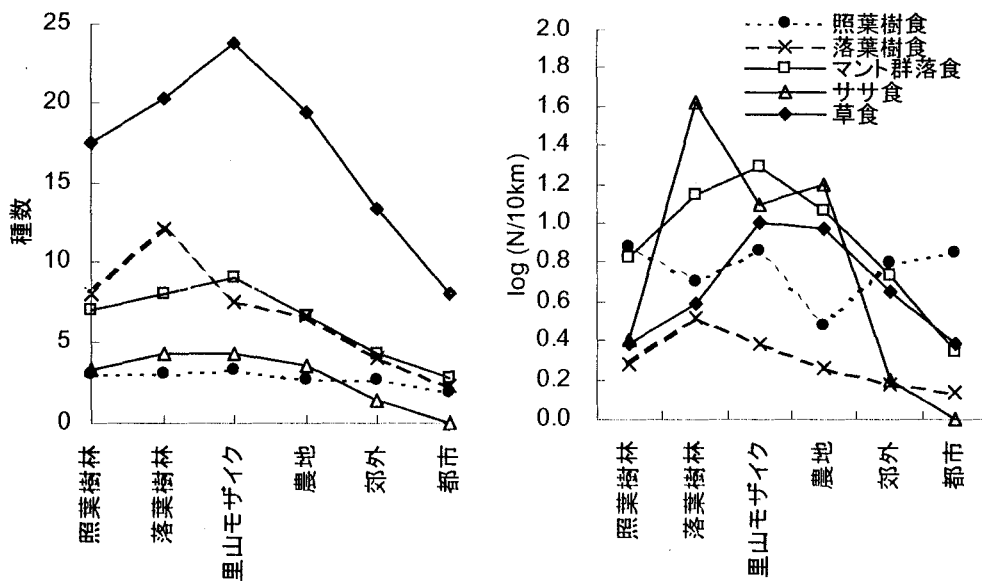


図 III-11 異なる景観型における食草によるチョウの種数と密度の比較。

大阪府外の調査場所も含め、景観の分類ごとに平均出現種数を比較すると (図 III-11), 草本食種とマント群落食種は里山で多い一山型, ササ食種と落葉樹食種は落葉樹林で多い一山型を示し, 照葉樹食種には景観による種数の変化がほとんど見られなかった。ササ食種は都市域にはまったく出現しなかった。落葉樹食種の種数が農地より落葉樹林で多いのに対して, 草本種は里山で多く, 農地と落葉樹林ではほぼ同数であった。その結果, 総種数は, 落葉樹林と里山にモードを持つ分布となった。これは, 落葉樹食種の多くが連続した樹林を必要とするのに対し, 草本食種の多くが, 農地のような広いオープンスペースだけでなく, 樹林内に点在するそれほど広くない草地にも生息する可能性を示唆している。一方, 食性グループごとの個体数で比較すると, 草本食種とマント群落食種はピークが農地に移動し, ササ食種は落葉樹林と農地の二山型, 落葉樹食種は種数の分布と同じく落葉樹林で高く, 照葉樹食種は照葉樹林と都市で高い山型の分布を示した。この結果は, チョウの密度が農地で高い原因は, 主に増殖率の高い

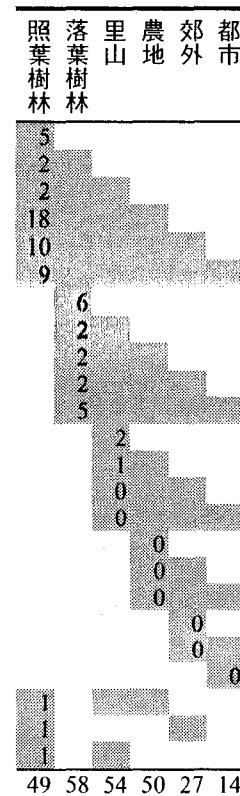


図 III-12 景観への種の出現パターン。数字は塗りつぶした範囲に分布する種数を示す。

草本食種が集中的に分布するためであることを示唆するものである。

種数を増加させる要因として、環境の異質性が考えられる。それぞれの種について、各景観における出現頻度を求め、里山における環境の異質性が種数の増加に寄与しているかどうかを検討した（図 III-12）。なお、偶然的な出現による偏りを排除するため、景観タイプごとの出現頻度が 50%以上の種についてのみ、その景観に分布しているとみなした。各景観に特異的に出現した種は、落葉広葉樹林が 6 種で最も多く、以下照葉樹林>里山=農村の順であり、近郊と都市にはなかった。照葉樹林から落葉樹林に移行することによって、8 種が脱落するが、17 種が加入し、結果として 9 種が増加する。落葉樹から里山に移行することによって 8 種が脱落するが、4 種が加わり、結果として 4 種が減少する。一方、里山から農地に移行することによって、7 種が脱落して 2 種が加わり、結果として 5 種が減少する。落葉樹林から里山への移行における耕地の出現は、落葉樹に分布していない種を追加するが、それ以上に樹林性の種の減少を伴っていた。

(4) 照葉樹-落葉樹の変化

DCA の第 2 軸に現れた環境傾度として、照葉樹と落葉樹の比率の変化を仮定した。西日本における重要な森林遷移は落葉コナラ属の林から照葉樹林への変化である。しかし、樹木の種組成に関する定量的なデータはないので、調査地間で照葉樹林と関係の深いチョウの種の割合を比較した（図 III-13）。なお、照葉樹林と関係の深い種としては、

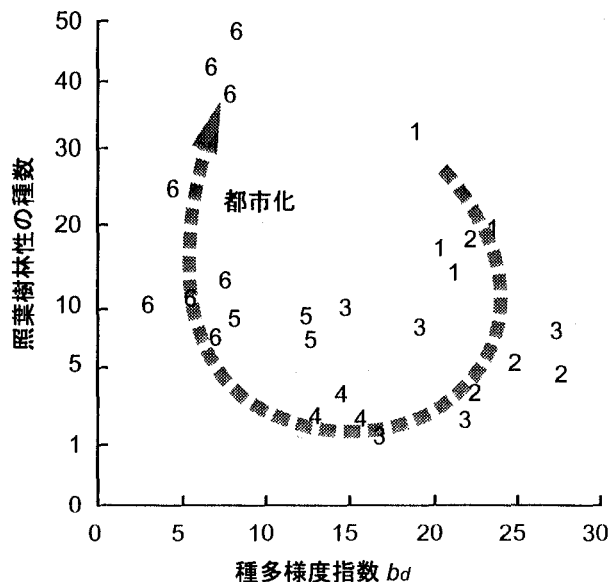


図 III-13 照葉樹林性のチョウの割合. 1: 照葉樹林, 2: 落葉樹林, 3: 里山モザイク, 4: 農地, 5: 近郊, 6: 都市.

アオスジアゲハ, モンキアゲハ *Papilio helenus*, ムラサキシジミ *Narathura japonica*, ムラサキツバメ *Narathura bazalus*, ウラギンシジミ *Curetis aucta*, クロコノマ *Melanitis phedima*, イシガケチョウ *Cyrestis thyodama* とした。その結果, 照葉樹種の割合は照葉樹林と都市緑地で高かった。

(5) 都市緑地における種数面積関係

種数-面積関係について, 対数関数およびべき乗関数により, 以下の回帰式が得られた (図 III-14)。

$$S = 10.6 \log A + 4.09 \quad (r^2 = 0.699, P = 0.00260)$$

$$S = 0.818 A^{0.293} \quad (r^2 = 0.762, P = 0.00097)$$

森林性の鳥と同様に, べき乗関数でより高い決定係数が得られた。

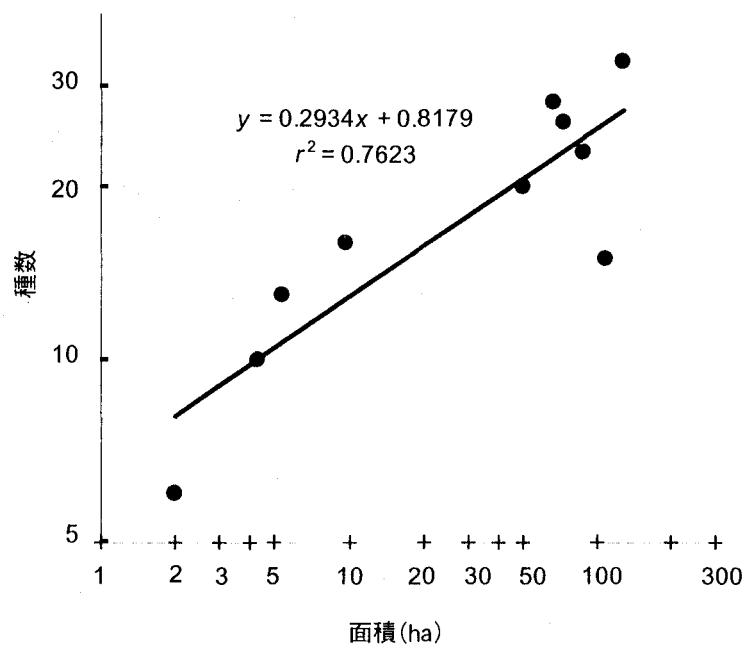


図 III-14 チョウの種数面積関係。

一方, 山からの距離と種数との関係は対数関数では有意な回帰係数が得られたが, 直線回帰では有意な係数は得られず,

$$S = -32.4 \log D + 52.5 \quad (r^2 = 0.433, P = 0.0386)$$

$$S = -1.01 D + 30.7 \quad (r^2 = 0.294, P = 0.0884)$$

面積と山からの距離を用いた重回帰式でも, 距離の係数は有意な値が得られず, 決定係数は単回帰式より小さかった (表 III-10)。しかし, 関西電力南港発電所を除くと傾き

が -2.365 ($r^2 = 0.730$, $P = 0.0149$) の有意な回帰直線が得られた。

表 III-10 重回帰式の結果

目的変数	説明変数		定数	補正 R ²	P
	logA (P 値)	logD (P 値)			
S	8.55(0.013)	-15.9 (0.160)	23.4	0.713	0.00523
logS	0.260 (0.0059)	-0.260 (0.350)	1.13	0.733	0.00410

3 考察

(1) 森林—都市の環境の変化

都市と周辺におけるチョウ群集に最も大きな影響を与えている要因は、森林から都市にいたる樹木面積（率）の変化であった。森林から都市への環境の変化に沿って、種数と個体数はモードの異なる一山型の分布を示した。これは中程度の攪乱を受けている場所で多様性が高いという説（Connell 1978）を支持するよう見えるが、生じさせているプロセスは異なるものである。個々の種にとって、食草や成虫の吸蜜源など必要なリソースのセットは森林—都市の環境の変化の中間にある程度まとまって分布している。このリソースのセットは種によって異なり、そのため、種ごとの分布は異なるモードを持ち、この種ごとに異なる分布の和として、チョウ全体の個体数と種数の分布が形成される。

今回比較した範囲では、照葉樹林の群集は照葉樹林の種によって特徴づけられてはいなかった。DCA の地点スコアは第二の環境傾度として、照葉樹林と落葉広葉樹林を区別したが、これは主に、落葉樹林性のチョウが照葉樹では欠落していることによる結果であった。対応する種スコアは照葉樹林の種を抽出するのではなく、一部に渓谷に生息する種を含んでいた。これは、今回用いたデータで典型的な二次林である三草山や枚岡の調査コースに渓谷が含まれず、照葉樹林の色彩が濃い箕面や猿投が渓谷沿いのコースであったためと考えられる。それに対して、落葉樹林の群集は落葉樹林の種によって特徴づけられた。興味深いことは、アオスジアゲハやムラサキツバメなど照葉樹林性のチョウが都市緑地へ進出していたことである。

農村から都市への推移は、落葉樹食、1 化性の種の消失、ササを餌とするジャノメチョウ科の消失、さらにキアゲハ *Papilio machaon*、タテハチョウ科など草原性の大型種の消失という連続した変化が読みとれた。この空間的な変化は、時間的な遷移としての都市化にともなう変化と一致している（福田 1988; 今井 1995）。

(2) 攪乱と種多様性

照葉樹林、落葉樹林、農地の順に攪乱の程度が強まっていると仮定すると、本研究の結果は、種数や個体数が中程度の攪乱を受けた場所で増加するという仮説を支持するものである。一般にこの説は攪乱の程度を定義しない限り、循環論に陥ってしまう。しかし、本研究においては、具体的なメカニズムは未知であるとはいえ、樹木面積率で示される環境の変化によって、攪乱の程度が定義されている。本研究で攪乱が中程度と考えられる里山モザイクないし落葉広葉樹林にモードを持つ種は、互いに性格が異なっていた。イギリスでは、長期間のモニタリングによって、萌芽更新や林道脇の伐採がチョウ群集を豊かに維持していることが報告されている (Pollard and Yates 1993)。わが国でも、京都市西賀茂で、1960年代に落葉樹林の一部伐採による環境の多様化によって、チョウの種数が増加した例が報告されている (今井 1995)。

ところで、中程度の攪乱は全ての種を増加させるわけではなく、種によって個体数のモードが異なっていた。樹木食の種は逆に、中程度の攪乱を受けた場所で低密度であったが、1化性の種は攪乱の程度の低い場所に限られ、攪乱の程度の高い場所では多化性の種が増加する傾向がみられた。その結果、多様度指数、種数、個体数は最大値をとる環境が異なっていた。個体数の増加には主に多化性で草本食の種が貢献していた。

(3) チョウの指数による環境評価

DCAによる傾度分析は、森林から都市に至るチョウ群集の変化を明らかにした。これは、田中(1988)の4段階や田下・市村(1997)や服部ら(1997)の指数による結果と一致した。言い換えれば、提案されている多くの指数は、主に森林—都市の環境の変化を代表する数値と言える。田中の指数は日浦のアイデアを受け、4段階の環境のそれぞれに独自のチョウ群集が存在するという発想から、環境に対応する α 、 β 、 γ 、 δ それぞれにスコアを与えた。そして、それぞれへの配点パターンによって環境を分類することを提唱した。しかし、田中によって原始段階とされた、春日山のパターンよりも原始的とみなされるパターンが、二次林である三草山や枚岡から得られた。この原因のひとつとして、田中により α に高い重みづけを与えられた種は本州の照葉樹林にはあまり分布していない種が多いことがあげられる。

WA、HI および EI は、森林から都市への環境傾度が1次元であるという立場に立っている。しかし、この単純化はそれ以外の環境の違いを見失わせるか、現実のチョウ相

の違いを指数だけで表現できないジレンマに立たされる。そこで、田下・市村（1997）は気候帯の違いによる変化を *HI* と多様度指数を組み合わせることで解決しようとしたが、種ごとに重みづけを与える方法は、地域が異なれば修正の必要が生じるし、発案者の経験の範囲から抜け出せないという制約を抱えている。石井ら（1995）はより客観的な方法として、密度と多様度指数との組合せによる分類を試みている。

本研究でとりあげた範囲では、植生遷移にともなう照葉樹林化によって照葉樹林性のチョウが増加するのではなく、落葉樹林性のチョウが減少することによって、照葉樹林のチョウ群集が特徴付けられた。これは石井（1996）が示唆するように、縄文時代後期ないしは弥生時代以後の焼畑や水田耕作にともなう照葉樹林の消滅によって、照葉樹林性のチョウがこの地方からは絶滅してしまった結果とも考えられる。あるいは、栗瀬（1993）が指摘するように、ブナ原生林は二次林よりチョウの多様性と個体数で劣る事実から、チョウがもともと攪乱された自然に適應した生活史を持つ種が中心のグループであり、原始的段階に対応する指標とはなり得ないのかも知れない。とはいえ、本研究では、照葉樹に関係の強い種を区別することによって植生遷移の指標とする可能性は示唆された。

III-4 景観一局所生息場所スケール

1 調査地と方法

(1) 調査地

調査を行った生駒山は大阪府と奈良県との境にあり、両側からの都市化によって侵食されている。森林はかつて薪炭林として利用されていたが、現在は大部分が放置されている。一部の地域は針葉樹が植林されており、小部分がレクリエーション林として管理されている。レクリエーション林では下草が刈られ、登山道に沿って万葉集に詠まれた植物が植えられている。

ルートは二つの異なる景観、枚岡と鳴川を通る（図 III-15）。このうち、枚岡ルートは 1.65 km で、落葉コナラ属の林と枚岡神社の鎮守の森からなり、農地は含んでいない。生駒山の西斜面で、標高は 100-440 m である。鳴川ルートは、ゆるやかな尾根付近の 2.19 km で、落葉コナラ属の林、草地、農地のモザイクであり、標高は 400-500 m である。空間レベルを、枚岡と鳴川を景観レベルと仮定し、もうひとつ下位の景観要素、そして、景観要素の内部のチョウの局所生息場所を明示することを試みた。

(2) 景観の測定

土地利用と植生は航空写真（1987年7月撮影、1/2,500、日下わらじ屋、大阪）と現地調査により識別した。各パッチの面積は、航空写真を 120 dpi でイメージスキャナーに取り込み、アップルコンピュータで NIH image により測定した。トランセクトルートを植生、林管理、道路舗装、道路幅（両側の高木間の距離）によりチョウの生息場所として 21 の区間に細分した（表 III-II）。各区間において、高木層の優占種、樹高、低木層と草本相の相対量、道路幅（両側の高木間の距離）を記録した。

(3) チョウの調査方法

生駒山のトランセクトルートに沿って、1994年4月から10月まで（8月を除く）、チョウを記録した。チョウは一定の方法（Naruhara *et al.* 1998）に従い、記録者の左右 5 m、高さ 5 m の範囲で目撃したチョウを記録した。シジミチョウ科などのように種の識別の困難なチョウについては、捕獲して種名を確認した後に放逐した。

表 III-11 調査コースの特徴

局所 ¹⁾	長さ (m)	景観要素 ²⁾	相観による分類 ³⁾	管理 ⁴⁾	プロファイル		微小生息場所 ⁵⁾				
					樹高 (m)	道幅 (m)	Fl	G	H	Mn	S
1	200	W	ナナミノキ, アラカシ林	H	12.-14	13-25	+	+	+	-	+
2	100	W	ナナミノキ, アラカシ林	H	13	4	-	-	-	-	++
3	200	W	アベマキ, コナラ林	H	12-13	6.5-16	-	+	+	-	++
4	155	W	アベマキ, コナラ林	H	12	3	-	-	+	-	++
5	20	S	クヌギ林	C	12	25	+	+	++	+	++
6	90	W	ヤマザクラ, クヌギ林	H	15	13	-	-	+	-	++
7	30	W	ナラガシワ林	H	6-8	16	-	+	++	+	+
8	108	W	R: ヒノキ林 L: コナラ林	P H	9	1.5	-	-	-	-	++
9	45	W	R: ヒノキ林 L: ススキ草原	P H	12	20	-	+	++	+	++
10	72	W	R: ヒノキ林 L: ヤマザクラ	P S	11.-12	18.5-30	+	+	++	+	+
11	350	S	コナラ林	Y	7.5-13	6.5	+	-	++	-	+
12	275	W	クヌギ林	H	14	4	-	-	+	-	++
13	30	W	クヌギ林	H,S	16	6	+	+	+	-	+
14	405	W	クヌギ林	H,S	7-16	6	+	-	+	-	-
15	245	P	ススキ草原		-	3	+	-	++	+	+
16	250	S	コナラ林	Y	4-13	3-3.5	-	-	+	-	+
17	450	W	R: コナラ林 L: ハチク林	H	6	4.5-7	-	+	+	+	++
18	250	F			-	10	-	-	++	+	+
19	275	W	コナラ林	H	6	7	-	+	++	+	+
20	170	W	R: コナラ林 L: スギ林	H P	15	2.4	-	+	+	+	++
21	113	F			-	4	-	-	++	+	+

1) 1-12: 枚岡, 13-21: 鳴川.

2) F: 農地, P: 公園, S: 疎林, W: 森林.

3) R: 調査コースの右側, L: 左側.

4) C: 萌芽更新林, H: 成木林, P: 植林, S: 下草刈り地, Y: 幼年林.

5) Fl: 花木 (植樹), G: 林内空地, H: 草本層, Mn: マント群落, S: 低木層.

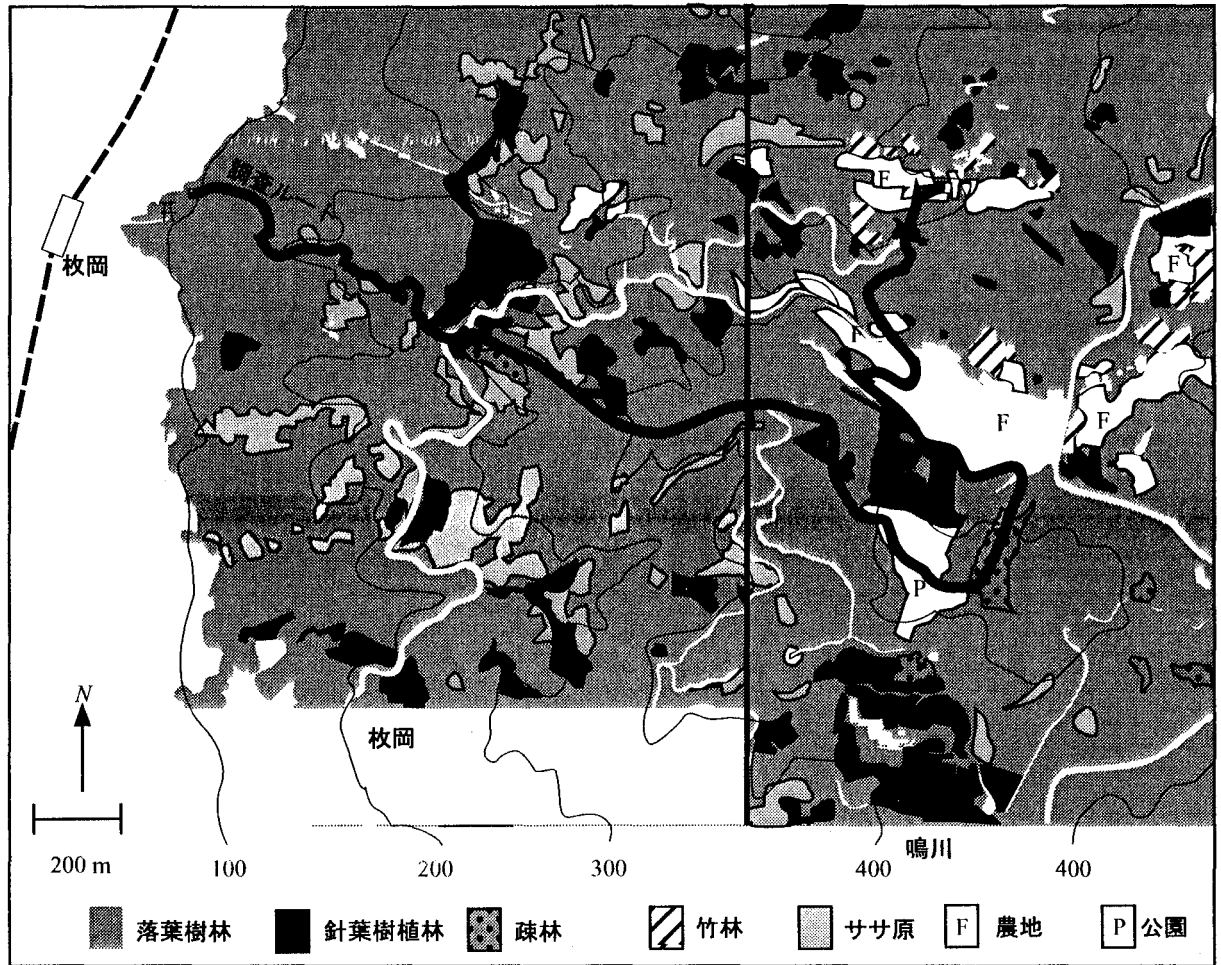
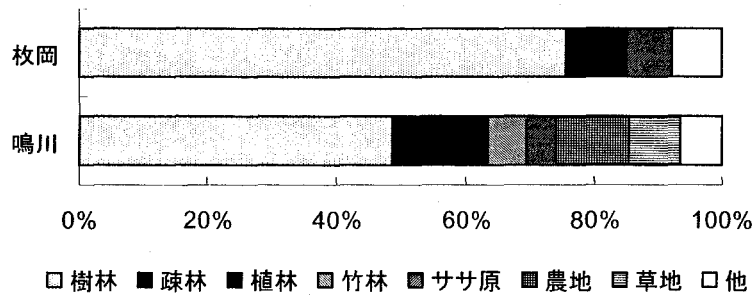


図 III-15 調査地の地図.

2 結果

(1) 土地利用と植生

トランセクトルートに沿った景観は、森林と耕地、草地の顕著なモザイクを呈した。枚岡は豊富な放棄二次林（75.8%）と急斜面のササ原（7.3%）が特徴的であり、鳴川は二次林（48.7%）、谷沿いの農地（11.5%）とのモザイクが特徴的であった（図 III-16）。両景観とも、二次林の優占種はクヌギ *Quercus acutissima*、コナラ *Q. serrata*、アベマキ *Q. variabilis*、ナラガシワ *Q. aliena* あり、疎林はクヌギの萌芽更新かコナラ属の若年林であった。鳴川にのみあった公園は、尾根の放棄された草地につくられ、芝生、ススキ草原、花壇を含んでいた。農地も鳴川にのみあり、大部分は水田で、一部に野菜や花卉が栽培されていた。



図III-16 枚岡と鳴川の土地利用の比較

景観要素内の局所生息場所は、含まれる微小生息場所によって区別された（表 III-10）。二次林の低木層は、サカキ *Cleyera japonica*, ヒサカキ *Eurya japonica*, サネカズラ *Kadsura japonica*, ヤブニツケイ *Cinnamomum japonicum*, アセビ *Pieris japonica*, ツバキ *Camellia japonica*, ゴンズイ *Euscaphis japonica*, イヌビワ *Ficus erecta*, ネザサ *Pleioblastus Fortunei* などであり、区間 14 では下刈りされていた。草本層は、針葉樹人工林およびナナミノキとアラカシの優占する林では貧弱であった。マント群落は森林とフィールドの境界および森林内の草地で発達していた。マント群落とツル群落に見られた種はクズ *Pueraria lobata*, アケビ *Akebia quinata*, ネザサ *Pleioblastus Fortunei*, フジ *Wisteria floribunda* であり、花木であるアジサイ *Hydrangea macrophylla* f. *macrophylla*, *Viburnum macrophyllum*, ツツジ *Rhododendron Oomurasaki*, シモツケ *Spiraea japonica* がいくつかの区間の道路沿いに植えられていた。区間 15 の草地にはススキ *Miscanthus sinensis*, シロツメクサ *Trifolium repens* が多かった。

(2) 景観スケールでの生息場所のモザイクとチョウ群集

景観要素の多様度指数は枚岡より鳴川で高く、密度、種数、期待種数 $E(Sd)$ もまた枚岡より鳴川で高かった（表 III-12）。対照的に、チョウの多様度指数は、鳴川より枚岡で高かった。これはスジグロシロチョウ *Pieris melete* やテングチョウ *Libythea celtis* の個体数が鳴川で多かったためである。優占種は両者ともスジグロシロチョウで、総個体数にたいし、鳴川では 20%、枚岡では 13% を占めた。

表 III-12. 土地利用とチョウ群集の多様度指数

	枚岡	鳴川	合計
土地利用の多様度 (β)	1.693	3.583	2.616
土地利用の多様度 (H')	1.254	2.398	1.438
個体数 N	598	1416	2014
密度 (N/km)	24.24	43.14	35.03
種数	42	52	56
H'	3.105	2.937	3.117
β	16.34	10.43	13.06
$E(S_d)$	14.05	17.87	17.37
b	16.92	19.86	20.39

H' : Shannon index (nat), β : Simpson's index ($1/\lambda$), $E(S_d)$: 期待種数 / km, b : 調査コースを 0.5 km から 1 km にのばしたときの種数の増加率.

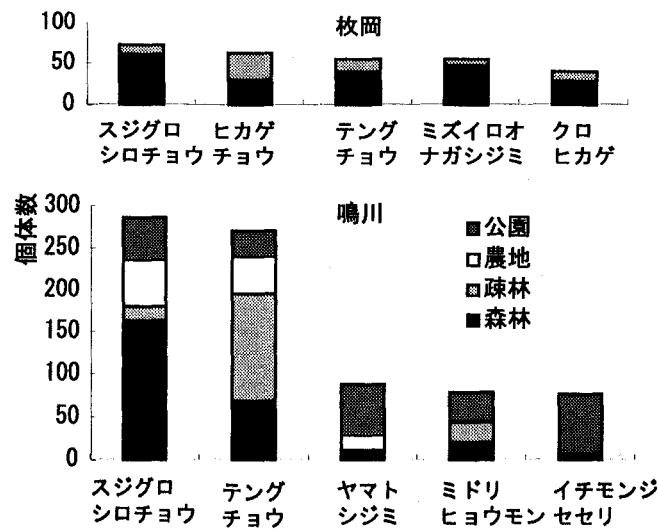
景観要素スケールでは、森林を比較すると、枚岡と鳴川の間で、密度と種数は同程度であった (表 III-13). しかし、多様度指数は、鳴川より枚岡のほうが高かった. 疎林では枚岡は鳴川より密度は低く、多様度は高かった. さらに、密度と調査距離 1 km あたりの期待種数 $E(S_d)$ は森林よりオープンランドで高かった. それゆえ、密度と $E(S_d)$ が枚岡より鳴川で高かった原因は、鳴川での公園と農地の存在によるだけでなく、枚岡と鳴川の間での森林と疎林の生息環境の違いにも帰される. これは、図 III-17 に示した枚岡と鳴川における優占種 5 種の密度の比較によっても明らかである. 鳴川では、スジグロシロチョウとテングチョウが、それぞれ森林と疎林で多かった. 鳴川ではモザイク状の景観がこれらの種の優占を拡大し、多様度指数を減少させたものと考えられる. 公園と農地はどちらもオープンランドであるが、密度も $E(S_d)$ も農地より公園で高かった. 植生の違いがこの原因であると思われる. 公園には多種の低木や草本が植えられ、花が咲いていたが、農地の大部分は単作の水田であった.

表 III-13 景観要素ごとのチョウの密度、多様度指数、および優占種

	枚岡		鳴川			
	森林	疎林	森林	疎林	公園	農地
長さ m	1275	370	1330	250	245	363
密度 (N/km)	22.4	30.6	26.0	66.1	112.9	43.2
種数	40	31	41	23	37	31
H'	3.084	2.895	2.694	1.928	2.801	2.548
β	15.74	13.68	7.49	3.50	11.60	8.168
$E(S_d)$	14.5	10.9	12.4	13.8	24.1	14.7
b	16.52	16.76	14.79	12.94	20.0	15.32

表 III-11 を参照.

枚岡と鳴川の各景観要素に特徴的な種を比較した (表 III-14). 枚岡の森林だけで記録された 2 種は年 1 化樹木食で、枚岡の疎林だけで記録された 1 種は年 2 化樹木食であった. このように、枚岡だけで記録された種はすべて樹木食であった. 他方、鳴川の森



図III-17 枚岡と鳴川における優占種5種の比較.

林か疎林だけで記録された6種は、樹木食3種、草本食2種、マント群落食1種を含んでいた。鳴川のみに出現したウラナミアカシジミ *Japonica saepestriata* は年1化樹木食であるが、成木林よりも攪乱された林を好む。鳴川のオープンランド（公園と農地）のみで記録されたのは草本食4種とマント群落食1種であった。典型的なオープンランド種、モンシロチョウが鳴川の森林で記録されたが、これは隣接する農地から分散してきたものと考えられる。

以上のように、枚岡の森林と鳴川の森林は、単一の景観要素にのみ出現した種が明らかに異なっていた（表 III-14）。枚岡は森林性の種で、鳴川は林縁種によって特徴づけられていた。枚岡と鳴川の種数の違いは、鳴川において森林種に加えてオープンランドの種が加わったことによる。しかし、樹木食種は7種が枚岡だけで記録されたのに対し、鳴川だけで記録されたのは3種であった。

表 III-14 3つ以下の景観要素でのみ記録されたチョウの種

	枚岡		鳴川		公園	農地
	森林	疎林	森林	疎林		
ダイセンシジミ (T1)	+	-	-	-	-	-
オオミドリシジミ (T1)	+	-	-	-	-	-
ウラジロミドリシジミ (T1)	+	+	-	-	-	-
コムスジ (T2)	+	+	+	-	-	-
ウラギンシジミ (M2)	+	-	+	-	-	-
アオバセセリ (T2)	-	+	-	-	-	-
チャバネセセリ (Gm)	-	-	+	-	-	-
メスグロヒヨウモン (H1)	-	-	+	-	-	-
アサマイチモンジ (M1)	-	-	+	-	-	-
ヒオドシチョウ (T1)	-	-	+	+	-	-
モンキアゲハ (T2)	-	-	+	+	-	-
ウラナミアカシジミ (T1)	-	-	-	+	-	-
ホソバセセリ (G1)	-	-	-	-	+	-
キタテハ (Hm)	-	-	-	-	+	+
ヒメジャノメ (Gm)	-	-	-	-	-	+
ウラギンヒヨウモン (H1)	-	-	-	-	-	+
トラフシジミ (M2)	-	-	-	-	-	+
カラスアゲハ (Tm)	+	-	-	-	+	-
ムラサキシジミ (Tm)	+	-	-	+	-	+
スミナガシ (T2)	+	-	+	-	+	-
ホシミスジ (M2)	-	-	+	-	+	-
モンシロチョウ (Hm)	-	-	+	-	+	+
サトキマダラヒカゲ (B2)	-	-	+	-	+	+

B: ササ食, G: 単子葉草本食, H: 双子葉草本食, M: マント群落植物食, T: 樹木食

1: 年1化, 2: 年2化, m: 多化

(3) 局所生息場所での種多様性

前段に記した景観要素は、チョウにとっての様々なタイプの局所生息場所を含んでいる。そうした局所生息場所単位の種数-調査距離 ($S-D$) 関係には、大きな差が見られた (図 III-18 左図)。図中の曲線は、全記録からランダムにサンプリングしたときの期待種数 (Hurlbert 1971) を示している。3曲線は、それぞれ、枚岡、鳴川の全体の記録とその合計からの期待種数である。 $S-D$ 比率が期待値より高いのは、公園 (15)、農地 (21)、および林内草地を含む局所生息場所 (5, 7, 9) であった。これらの局所生息場所では、調査距離あたりの種数は、景観全体からのランダムサンプルによる期待値より多かったことを示す。しかし、これは、これらの局所生息場所で多様度指数が高いことを意味するのではない。なぜなら、もし個体数密度も増加すれば多様度指数は増加しないからである。

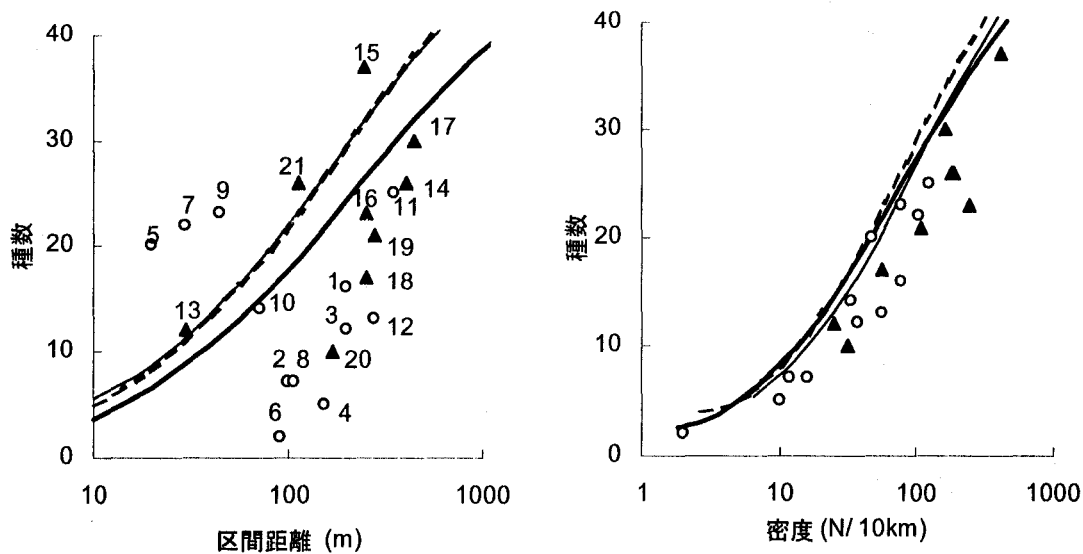


図 III-18 左図：局所生息場所スケールにおける種数-距離関係。枚岡の局所生息場所(○)，鳴川の局所生息場所(▲)を局所生息場所番号とともに図示した。曲線は枚岡(太線)，鳴川(細線)，両方の合計(波線)からの無作為抽出を仮定したときの，距離あたりの期待種数を示す。右図：局所生息場所スケールにおける種数-密度関係。

対照的に，局所生息場所間のこの差は，種数-個体数 ($S-N$) 関係では消失した (図 III-18 右図)。 $S-N$ 比はランダムサンプリングによる期待値 (図 III-18 右図の曲線) よりも低かった。これは，チョウの種が局所生息場所単位でランダムに分布しているのではなく，集中分布していること，しかし，多くの種が同調して同じ局所生息場所に分布しているのでもないことを示唆している。もし，チョウがランダムに分布していれば， $S-N$ 比は期待値と一致し，もし，多くの種が同調して分布していれば， $S-N$ 比はいくつか特定の局所生息場所で高い値となる。

このように局所生息場所の群集の $S-N$ 比率が景観の群集からのランダムサンプルの期待値より低いことは，これらの群集の種多様度が，局所生息場所スケールでの異質な群集が結合することによって増加することを示唆している。その結果，群集の種組成の違いを表す平均コード距離は，隣り合う局所生息場所の間で高く，隣り合う二つごとに結合した新しい単位の間で低下した (表 III-15)。これは，隣り合う二つの局所生息場所が，生息場所のタイプとしては異なっているからである。これらの生息場所とは，林内や草地，林縁といったものである。ひとつの局所生息場所は別のタイプの局所生息場所と接し，林内草地と林縁を含む森林のような異なった環境の組み合わせをつくる。この組み合わせは景観の内部で繰り返し出現した。

表 III-15 隣り合う局所生息場所間とそれらを結合したときの新しい単位間での群集の種組成の弦距離

	1 生息場所間	2 生息場所間	$P^{1)}$	枚岡と鳴川
枚岡	$1.049 \pm 0.261^{2)}$	0.741 ± 0.375	0.0250	
鳴川	0.888 ± 0.208	0.802 ± 0.265	0.5078	
両方	0.989 ± 0.243	0.762 ± 0.306	0.0160	0.734

1) 1生息場所間と2生息場所間の値の平均値の差のStudent's t-test.

2) 平均値 \pm 標準偏差.

前述のように、異質な局所生息場所の組み合わせは、景観スケールでの種数の多い群集をつくりあげた。同様の関係が局所生息場所スケールでも現れている (図 III-19)。ここでは種数への調査距離の影響を縮小するため、調査距離 10km あたりの期待種数 $E(S_d)$ を示した。このように、局所生息場所間の種数の差は、局所生息場所内に含まれる微小生息場所の種類数によって説明された。

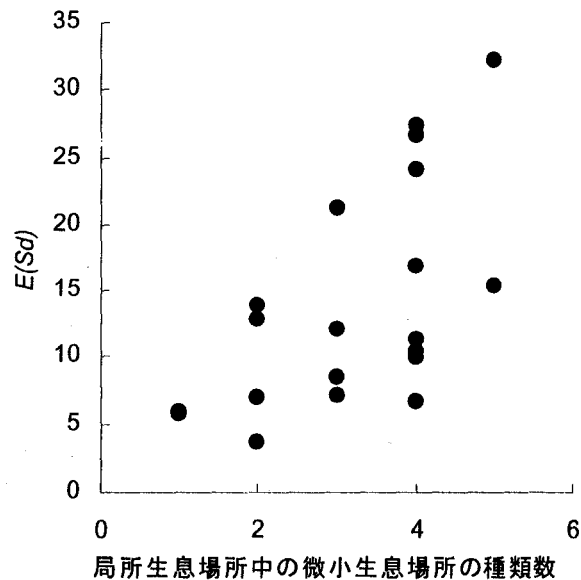


図 III-19 微小生息場所の多様度と種多様度 $E(S_d)$ の関係 (Spearman の順位相関係数, $R = 0.646$, $P = 0.00377$).

そこで、どのような微小生息場所が、種数に影響しているのか、森林の局所生息場所だけを比較したときの各微小生息場所の効果を検討した (表 III-16)。すると、豊富な低木層は種数を減少させ、林内草地は増加させた (Mann-Whitney U-test)。微小生息場所の他の要素は、統計的に有意ではなかったけれども、種数を増加させた。

表 III-16 期待種数 $E(S_d)$ への微小生息場所の効果

微小生息場所	貧弱 ¹⁾	豊富 ²⁾	$P^3)$
低木層	14.73 ± 5.57 (8)	10.59 ± 10.262 (10)	0.041
草本層	8.41 ± 4.618 (12)	20.47 ± 9.211 (6)	0.087
マント群落	8.65 ± 5.192 (11)	17.16 ± 9.834 (7)	0.076
花木	10.44 ± 8.427 (12)	16.40 ± 7.98 (6)	0.061
林内空地	7.79 ± 4.755 (8)	16.14 ± 9.266 (10)	0.041

$x \pm SD (n)$.

1) 草本層と低木層は表 III-1 の- および + スコア, 他は-スコア.

2) 草本層と低木層は表 III-1 の++ スコア, 他は+スコア.

3) Mann-Whitney U -test.

(4) 景観要素間のチョウの生活史の違い

前段で種数と多様性へのモザイクの効果を景観およびより低いスケールで解析した。しかし、モザイクは異なる生活史をもつ種に対して、異なる効果を及ぼすことが予想される。そこで、チョウの種を食草と年間世代数で分類し、景観要素ごとの平均密度を比較し、景観要素ごとに最大密度であった種数を示した (表 III-17)。草本食者と1化性樹木食者はそれぞれ、公園と枚岡の森林というように、主に特定の景観要素に分布する傾向がみられた。樹木食多化種は種によって最も好む景観要素が異なっていたが、公園で最高密度を示した4種はすべてアゲハチョウ科であった。マント群落食者も、最も好む景観要素は種によって異なっていたが、景観による密度の違いは少なかった。

表 III-17 各景観要素で最高密度であったチョウの種数

	枚岡		鳴川				$P^{1)}$
	森林	疎林	森林	疎林	公園	農地	
距離 (m)	1275	370	1330	250	245	363	
食草							
草本	3	0	2	1	12	4	0.0001
マント群落植物	2	2	1	2	3	1	0.9078
ササ	1	1	0	2	0	1	0.6386
樹木・年1化	4	0	0	2	0	0	0.0156
樹木・年多化	1	1	0	4	4	1	0.1513
合計	11	4	3	11	19	7	0.0020

1) どの景観要素にも等しい割合で出現するという帰無仮説に対する χ^2 -test.

このように、種を食性で区別したとき、好む景観要素は異なっていた。次に、年1化性の種の密度を景観要素間で比較した (表 III-18)。年1化種は環境の変化に感受性が高いと言われているからである (日浦 1973a; 今井 1993; Kitahara and Fujii 1994)。3種ウラジロミドリシジミ、オオミドリシジミおよびダイセンシジミ *Wagimo signatus* が枚岡の森林でのみ記録され、1種ウラナミアカシジミが鳴川の疎林でのみ記録された。これら4種はシジミチョウ科であるが、ミズイロオナガシジミだけは広い範囲で記録された。

表 III-18 景観要素ごとの年1化樹木食種の密度

	枚岡		鳴川			
	森林	疎林	森林	疎林	農地	公園
ダイセンシジミ	0.05	0	0	0	0	0
オオミドリシジミ	0.10	0	0	0	0	0
ウラジロミドリシジミ	0.31	0.36	0	0	0	0
ミズイロオナガシジミ	2.56	1.08	0.30	1.07	0.18	0
アカシジミ	0.84	0.90	0.25	5.33	0	2.99
ウラナミアカシジミ	0	0	0	0.27	0	0
ヒオドシチョウ	0	0	0.05	0.27	0	0

(5) チョウ群集の環境傾度分析

種と場所の関係を環境の変化に沿って、正準対応分析 CCA によって分析し、最初の 2 成分のスコアを図 III-20 にプロットした。CCA には少なくとも 3 区間以上で出現した 40 種を用いた。図中に、CCA の最初の 4 成分によって *k*-means クラスタリングによって 21 区間を 6 群に分割し (図 III-20a)、チョウの種も 6 群に分割した (図 III-20b) 結果を示した。最初の 4 軸の固有値の合計は 0.54 であった。b 図において、矢印で示した環境要素をみると、右下から時計回りに、左下、左上を通り右上に至り、人による攪乱の強度が増加していることがわかる。低木層を刈った落葉樹林は草本層が豊かであったから、ここでは、低木層と草本層の量を森林の管理の指標とすることができる。

a 図において、枚岡と鳴川はオーディネーション平面で分割された。I と III の全ての局所生息場所は枚岡、そして V と VI は鳴川に属し、II は枚岡の局所生息場所 2 地点と鳴川の 2 地点、III は枚岡 3 地点と鳴川 1 地点を含んでいた。鳴川のほとんど全ての局所生息場所が平面上で上側にプロットされた。

景観要素スケールでは、農地と公園がオーディネーションの上側にプロットされた (図 III-20a)。しかし、落葉樹林、混合樹林および疎林は混在していた。こうした森林タイプよりも、低木層の量のような森林の中の微小生息場所の存在が、チョウ群集に影響をおよぼした。

種組成の推移が環境傾度に沿ってオーディネーション平面上でみられた (図 III-20b)。上述したように、この環境傾度は景観要素と微小生息場所の両方のレベルを含んでいる。局所生息場所の第 I 群は放棄林の内部であり、共通する環境の特徴は豊かな低木層である。対応する種グループ i は、クロヒカゲ、ヒカゲチョウ *Lethe sicelis* およびコジャノメの 3 種を含んでおり、これらの種はササまたはイネ科植物を食草とする種であった。局所生息場所の第 II 群は管理されたあるいは明るい森林であり、局所生息場所の第 III 群は林内草地と落葉コナラ属の萌芽更新林によって特徴づけられていた。

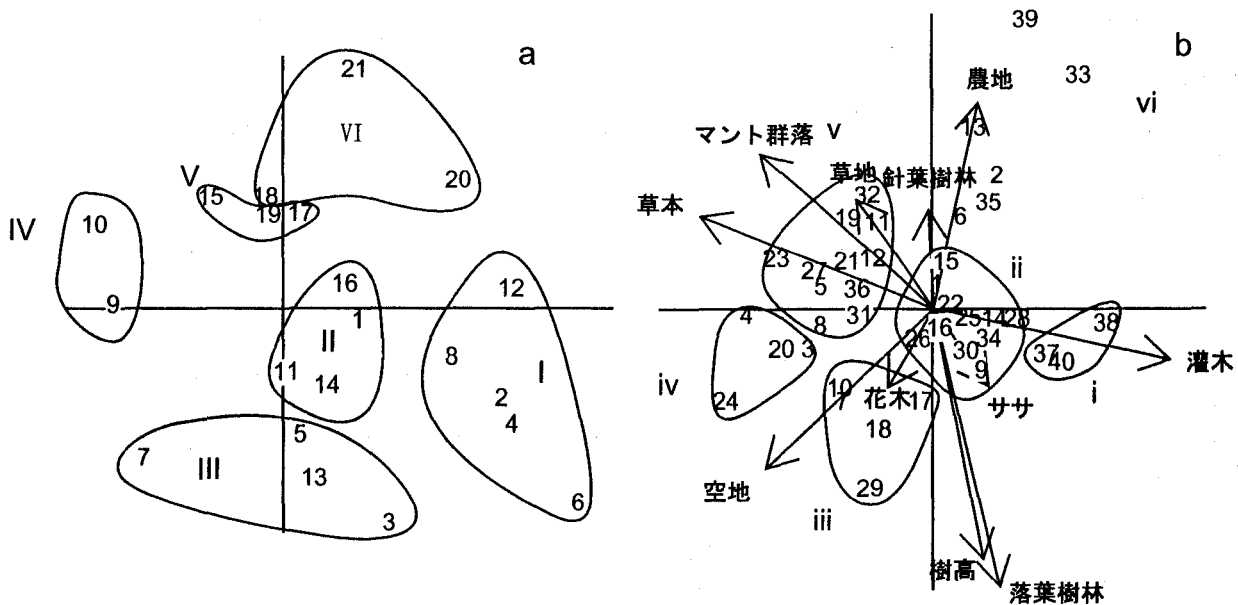


図 III-20 生駒における 40 種 21 局所生息場所のオーデイネーション。 a: 地点のスコア, b: 種のスコア。 矢印は環境変量; 草本は草本層の量, 低木は低木層の量。 曲線で囲った地点と種の番号は, k 平均クラスタリングによる集団。 地点番号は表 III-1 を参照。 種の番号は, 1: ミズイロオナガシジミ, 2: ツマグロヒョウモン, 3: ミドリヒョウモン, 4: ルリシジミ, 5: ヒメアカタテハ, 6: モンキチョウ, 7: スミナガシ, 8: ダイミョウセセリ, 9: キチョウ, 10: ツバメシジミ, 11: ウラジロミドリシジミ, 12: ウラギンシジミ, 13: アオスジアゲハ, 14: ゴマダラチョウ, 15: アカシジミ, 16: ルリタテハ, 17: イチモンジチョウ, 18: ウラナミシジミ, 19: テングチョウ, 20: クロヒカゲ, 21: ベニシジミ, 22: ヒカゲチョウ, 23: ジャノメチョウ, 24: コジャノメ, 25: サトキマダラヒカゲ, 26: ムラサキシジミ, 27: コミスジ, 28: カラスアゲハ, 29: キマダラセセリ, 30: イチモンジセセリ, 31: スジグロシロチョウ, 32: キアゲハ, 33: オオチャバネセセリ, 34: クロアゲハ, 35: モンシロチョウ, 36: アゲハ, 37: コチャバネセセリ, 38: アカタテハ, 39: ヒメウラナミジャノメ, 40: ヤマトシジミ。

これらのグループには里山に住む種, 例えば種の第 ii 群の アカシジミ *Japonica lutea*, 第 iii 群のコミスジ *Neptis sappho* が対応していた。種の第 iii 群の全ての種は樹木を幼虫の餌としていた。局所生息場所の第 IV 群もまた林内草地であったが, 針葉樹林や舗装道路と隣接していた。この局所生息場所にはウラナミシジミ *Lampides boeticus* およびツバメシジミ *Everes argiades* などマメ科食のシジミチョウが対応していた。これらの種はマント群落や森林近くの草地を好む。局所生息場所の第 V 群は草地で, 草地性の種により特徴づけられた。第 VI 群は農地で, モンシロチョウが特徴的であった。しかし, このグループには以下のように異質な種が含まれていた。都市にも分布するアオスジアゲハおよびモンシロチョウ, 本来, 場所の第 II 群を特徴付ける種だと思われるスミナガシ *Dichorragia nesimachus*。また, サトキマダラヒカゲ *Neope goschkevitschii* は吸蜜源である区間 21 の農地に植えられたアキニレで記録された。このように里山景観におけ

る農地のチョウ群集は、周囲に生息する種によって修正されているようである。

3 考察

(1) 土地のモザイクと種多様性

環境のモザイクの種多様性への効果にはポジティブなものやネガティブなもの両方がある。ポジティブな効果は、隣り合う要素間のエッジにおける新しい生息場所の形成とモザイクそれ自身の効果がある。

エッジにおける生息場所としては、ハギやクズなどマント群落やツル群落と呼ばれる環境がある。では、マント群落やツル群落を食草としているチョウは林縁で増加したのだろうか。鳴川には森林とオープンランドの間の明瞭なエッジがある。もし、マント・ツル群落食の種がそのような環境を好むならば、これらの種数は枚岡よりも鳴川で多くなるはずである。しかし、マント・ツル群落食種の種数は鳴川が枚岡より多かったものの、統計的に有意な差はなかった（表 III-16）。逆に、11種のうち4種が枚岡で最高密度を示した。これは、これらの種が、生息場所として、景観要素間の境界のような大きな面積のエッジを必要とせず、森林の中のギャップのようなより小さなスケールの生息場所ですら十分のためであろう。一方、モザイク自身の効果は、景観スケールでは、表 III-12、局所生息場所スケールでは図 III-18 に明らかである。

このような効果は幾人かの著者によって報告されている。矢田（1996）は、種数と密度の両方が、ギャップや林縁が豊富なモザイク林の生息場所で大きかったと報告し、石井（1996）もまた、里山景観における異質な環境のモザイクがチョウの多様性と個体数の維持に重要であると論じている。しかし、モザイクの空間スケールは明示的には検討されていなかった。

モザイクの生息場所のポジティブな効果について、他に2つのメカニズムが唱えられている。複数の生息場所を利用する種の生息が可能になること（Diamond 1973）と、非平衡群集の形成、すなわち、どの種も局所で飽和密度に達しないこと（Levins 1969; Tilman *et al.* 1997）である。しかし、これらについては、本研究での議論の範囲を超えている。

他方、モザイクのネガティブな効果は種数を減少させる。生息場所の断片化は局所における種の絶滅を引き起こすことと、移動力の乏しい種はパッチ状の生息場所の間の障壁を越えられないことである。このネガティブ効果は、主にスペシャリストに影響する。

年1化性のシジミチョウ4種は、分布が枚岡の森林に限られていた。一般に、森林種はオープンランド種より移動力が劣り（日浦 1973a）、年1化種は食草のフェノロジーに生活史を特殊化させている。これらの種は連続した大きな生息場所を必要とする。外部の種の干渉による内部の種の絶滅も論じられている（Janzen 1983）。競争や捕食などの干渉の有無は本研究からは議論できないが、今後の研究課題として重要である。

(2) チョウ群集の空間スケール

生息場所のモザイクは様々な空間スケールで現れ、モザイクの空間スケールがチョウ群集に異なる影響をおよぼしている。より大きな空間スケールの種数は、より小さなスケールの種数の積み重ねであった。景観スケールでは、枚岡と鳴川は種組成と個体数が異なっており、これは景観要素の組成が異なる結果と考えられた。このスケールにおいて、土地利用がモザイクを呈している鳴川では、少数の林縁種が優占し、数種のオープンランド種が加わるかわりに、断片化した森林から年1化樹木食種が消滅する。結果的に、モザイク状に断片化されていない森林よりも個体数と種数は多く、多様度指数は小さくなる。

逆に、小さな空間スケールの多様性はより大きなスケールの多様性によって影響を受けていた。種数と種組成は異なっていたけれども、種数-個体数関係は調査区間間で一定であった（図 III-17）。これは局所群集が景観あるいはそれ以上のレベルの母集団からの非ランダム標本であることを意味する。局所の種組成は種特異的な生息場所選択で決まるだろうし、たいていの種は景観内の生息場所の間を自由に分散するであろう。同時に、局所生息場所の種組成は、同じタイプの生息場所の分布だけによって決まるのではなく、異なるタイプの生息場所の分布の影響も受けていた。

(3) 環境の変化

本研究において、チョウ群集を決定する主要な環境の変化は、オープンランドから密な森林までの土地利用、すなわち植生の変化であった。この変化の重要性は、多くによって指摘されてきた（日浦 1973a; 田中 1988; Natuhara and Imai 1996; Blair and Launer 1997）。日浦（1973a）は景観を人的干渉の強さによって3つに分類した。それは、(I) 原始段階：西日本では常緑の自然林、(II) 農村段階：農地と二次林の混合、(III) 都市段階である。彼は、種多様度は農村段階の地域で最も高く、これはこの地域が森林と草

原のモザイクであるためだと指摘した。本研究の結果は彼の考えを支持している。森林から都市景観までの攪乱の程度の変化は景観スケールのチョウ群集に影響をおよぼし、種数は枚岡よりも、モザイク景観である鳴川で多かった。

同様な変化は景観内の景観要素やより小さな空間スケールの局所生息場所にも存在した。景観要素スケールでは、チョウ群集は農地から森林へと変化した（図 III-20）。森林において、チョウ群集は林内草地の局所生息場所から密な低木層のある局所生息場所へ、すなわち、より高い攪乱から低い攪乱へと、変化した。これは景観スケールの原始段階から都市段階までの変化と対応する。局所生息場所におけるチョウの種数は、豊富な草本層、林内草地やマント群落の存在によって増加した（表 III-15）。草本食種は、公園や農地だけでなく、林内草地やマント群落のある局所生息場所で豊富であった。種数は密な低木層によって減少し、低木層の下刈りが種数を増加させた。

(4) 近郊林におけるチョウの多様性の保護

本調査では、1994年に56種に加えて、5種を記録した（Natuhara *et al.* 1998）ので、総種数は61となる。これは大阪での1年間の記録としては高い水準の種数である。他の場所では、三草山での49種（石井ら 1995）、貝塚市馬場での45種（石井 1996）、和泉市若樫での48種（本田 1997）、奈良県二上山での57種（日浦 1976）が報告されている。生駒山でのこの豊富なチョウ相はチョウにとっての微少生息場所から景観スケールまでのモザイクによって形成され、そのモザイクは中程度の人為攪乱によって維持されてきたのであろう。

当然、種数だけがチョウ群集の指標ではない。希少性や人為攪乱や環境の変化への感受性もまた、チョウ群集の重要な属性である。Kitahara and Fujii (1994)は、年1化で単食か寡食性の種は絶滅しやすいと指摘している。本研究では、数種の年1化のミドリシジミ類が枚岡の森林だけに分布していたが、そこでは森林は農地や公園によって分断されていなかった。しかし、より小さな空間スケールでは、これらの種は林内草地や低木層を下刈りした局所生息場所を好むようである。Pollard and Yates (1993)は、Monks Woodにおけるチョウのモニタリングの結果を、林道の縁の伐採がチョウにとって有益であると要約している。感受性の森林種のためには、林道沿いの伐採など小面積の攪乱を含んだ管理された森林を可能な限り広い面積で維持するべきである。

本研究において、チョウ群集は環境の変化に沿って、放棄林の林内から農地まで変化

した。環境のこの多様性が生駒山の豊富なチョウ相を生み出したと考えられる。農地もまた、豊かなチョウ群集を生み出すために重要な景観要素であり、農地における多様度指数が低いからといって、農地を保護計画から除外してはならない。伝統的な萌芽更新の放棄は低木層のまばらな若い落葉樹林から低木層の密な成木林、さらには照葉樹林への遷移を促進し、この遷移によって、チョウ群集は図 III-20 の第1群へと偏り、種数は減少するであろう。様々な遷移段階が、チョウの種多様性維持にとって必要である。モザイク景観は林縁種の個体数と総種数を増加させる。対照的に、局所生息場所や微少生息場所のモザイクを伴う連続した森林は、いくつかの森林性の種にとって必要である。土地管理は、地域スケールでの目標となる種（群）によって計画されるべきである。

IV 都市緑地におけるアリの種組成に影響をおよぼす環境要因

IV-1 序論

鳥やチョウとくらべて、アリは定住的で、移動力に劣っている。また、鳥やチョウが植物体の上や上空を主に利用するのに対して、アリは、温帯では、主に地表や地中などに生息する。したがって、都市-森林の環境傾度において、鳥やチョウとは異なる分布パターンを示すことが予想される。そして、近年、アリは環境指標として重視されつつある（近藤 1972; 寺山 1982; Andersen 1990）。それは、アリは比較的定住性で、比較的小さなスケールの時空でおこる変化に反応しやすい（例えば Kremen *et al.* 1993）。また、たいていのアリは採集、観察がしやすく、生態は比較的良好にわかっており（Holldobler and Wilson 1990, Andersen 1995）、捕食性が強く、体のサイズが小さいにもかかわらず、食物連鎖の上位に位置するため、周囲の群集構造の変化に敏感であることなどからである。アリの高い指標性のため、鉱山でアリの種数と種組成を自然回復の指標とされたり（Majer *et al.* 1984; Andersen 1997）、森林管理においても、火事、放牧、伐採などのモニタリング計画にアリが加えられている（Neumann 1992; York 1994; Vanderwoude *et al.* 1997）。

アリ群集の多様性や種組成に影響を及ぼす要因としては、植生構造（Room 1975; Greenslade and Greenslade 1977; Risch and Carroll 1982; Majer 1985; Galle 1991; Mackay *et al.* 1991; Touyama *et al.* 1997）、微気候（Torres 1984; Puntila *et al.* 1991; Bestelmeyer and Wiens 1996）、生息場所の異質性（Wisdom and Whitford 1981）などが報告されている。一般に、森林伐採や火災などの攪乱はアリの種多様性を低下させるが、植生の回復にともなうアリの再移住は、種の生活様式によって異なっている（Puntila *et al.* 1991; MacKay *et al.* 1991; 頭山・中越 1992）。一方、生息場所の面積と種数との関係は、多くは島嶼において研究されているが（Wilson 1961; Goldstein 1975; 寺山 1986）、陸上の孤立した生息場所においても、種数と面積の関係が指摘されている（寺山 1991; 橋本ら 1994）。

本研究では、以下のふたつに焦点を絞る。まず、どの環境要因がアリ群集の多様性に影響をあたえているか、そして、環境の指標となるような種組成の変化を検出することである。さらに、これらの分析に基づいて、都市と近郊におけるアリの種多様性の保護に言及する。

IV-2 方形区の調査個数によるアリの種数の変化

地表性および地中性のアリの調査のための方法としては、リターや土をふるう方法が一般的である。調査場所間のアリの種組成を定量的に比較するために、サンプルサイズに基準を設ける必要がある。予備的な検討として、サンプルサイズの変化による期待種数の変化を求めた。

1 方法

規模の異なる3調査地(108 ha, 5.3 ha, 2.7 ha)でランダムに120地点を選び、25 cmの方形枠内にいたアリの直接拾うとともに、リターを採取し、目の大きさが5 mmのふりいであらって、白いプラスチックバットに落ちたアリの種を記録した。採集したアリは80%エタノールで保存し、研究室に持ち帰って同定した。

調査努力(方形区数)による採集種数の期待値をShinozaki(1963)の $E(S_q)$ (Kobayashi 1982)、およびresamplingにより求めた。Shinozaki(1963)の方法は、調査サンプル数を Q としたとき、 S 種を含む Q サンプル中で、 i 番目の種の出現サンプル数が F_i であるとき、 $q(q < Q)$ サンプルあたりの出現種数の期待値 $E(S_q)$ は、

$$E(S_q) = \sum_{j=1}^S \left[1 - \frac{\binom{Q-F_j}{q}}{\binom{Q}{q}} \right]$$

で求められる。

resamplingによる方法は、調査した Q サンプルからランダムに q サンプル($q < Q$)抜き取って、出現する種数を求めた。この操作を5000回繰り返し、 q サンプルあたりの平均出現数を求めた。ただし、非復元抜き取りとしたが、 q サンプルの組み合わせは、モンテカルロ法により、重複を許した。

2 結果および考察

Shinozaki法とresamplingの2方法による推定はほぼ同じ値を示した(図IV-1)。したがって、一定調査方形区数あたりの種数は、計算のたやすいShinozaki法を用いて推定することができる。得られた曲線は、ここでの調査方形区数では生息していたすべてのアリの種を記録できてはおらず、調査方形区数を増加させれば種数が増加する可能性のあることを示唆するものであるが、調査地間の差の検討のためには60方形区程度で十分であると思われる。

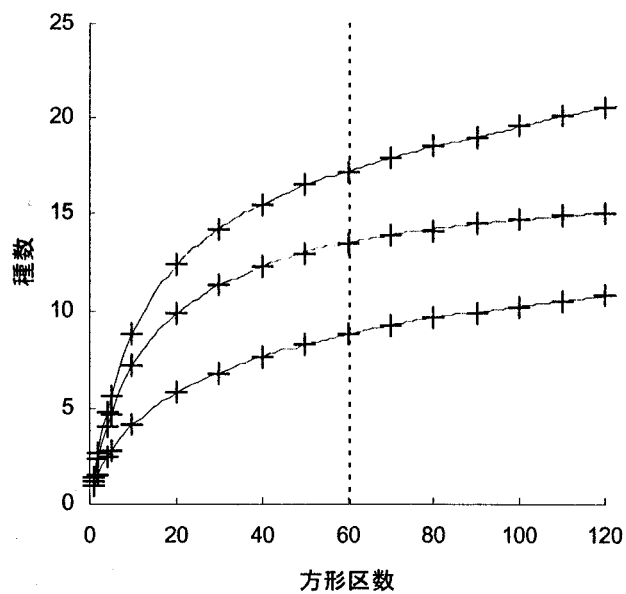


図 IV-1 方形区数と種数の関係. 実線: $E(Sq)$, +: リサンプリング

IV-3 都市緑地におけるアリの種組成に影響をおよぼす環境要因

1 生息場所によるアリの類型化

アリの種は、日本蟻類研究会（1989, 1991, 1992）の記述に基づいて、生息場所によって8グループに分類した（表 IV-1）。それとは別に、森林環境と結びつきの深い森林性の種を文献（頭山・中越 1994a; 橋本 1994）および大阪府内での分布（夏原 1998a）にしたがって選択した。

表 IV-1. アリの種にとっての生息場所の分類

	林内	林縁	オープンランド
樹上	ミカドオオアリ* ヤマヨツボシオオアリ*	ムネボソアリ ハヤシムネボソアリ クボミシリアゲアリ テラニシシリアゲアリ ヨツボシオオアリ イトウオオアリ ウメマツオオアリ	
地上	アズマオオズアリ* ヒメオオズアリ* コツノアリ* ウメマツアリ* カドフシアリ* ムネアカオオアリ*	オオハリアリ アシナガアリ ヤマトアシナガアリ オオズアリ クロヒメアリ ヒメアリ キイロヒメアリ トフシアリ アミメアリ キイロシリアゲアリ ルリアリ ヒラフシアリ アメイロアリ サクラアリ トビイロケアリ アメイロケアリ クロクサアリ クサアリモドキ ハヤシケアリ クロヤマアリ ハヤシクロヤマアリ サムライアリ	クロナガアリ ハリナガムネボソアリ トビイロシワアリ クロオオアリ インドオオズアリ** ハダカアリ** オオシワアリ** ヒゲナガアメイロアリ**
地中	ノコギリハリアリ* イトウハリアリ* ワタセハリアリ* メクラハリアリ* テラニシハリアリ* ニセハリアリ* ベッピンニセハリアリ* ヒラタウロコアリ* セダカウロコアリ*	ウロコアリ* イガウロコアリ* トカラウロコアリ*	クロニセハリアリ

* 森林種

** 外来種

2 調査地および方法

大阪府内の都市緑地 26 地点において、1992 年から 1994 年の間に、アリの生息状況を調査した。また、比較のために、大阪府内の二次林 3 ヶ所を調査した（図 IV-2、表 IV-2）。都市緑地は、工場緑地（F）、埋立地（L）、都市公園（P）、社寺林（S）を含み、面積は 0.2 から 130ha まで様々であった。樹林部分の植樹時期により、10 年未満、1-50 年、50 年以上に分類した。また、高さ 4m 以上の樹木の有無、落ち葉が除去されないで安定した落葉層の有無、草地の有無について分類した。

各調査地内でランダムに 60 地点を選び、25 cm の方形枠内にいたアリの直接拾うとともに、リターを採取し、目の大きさが 5 mm のふるいでふるって、白いプラスチックバットに落ちたアリの種を記録した。採集したアリは 80%エタノールで保存し、研究室に持ち帰って同定した。種名は日本蟻類研究会（1989, 1991, 1992）にしたがった。それぞれの種について、出現した方形枠の数を記録した。

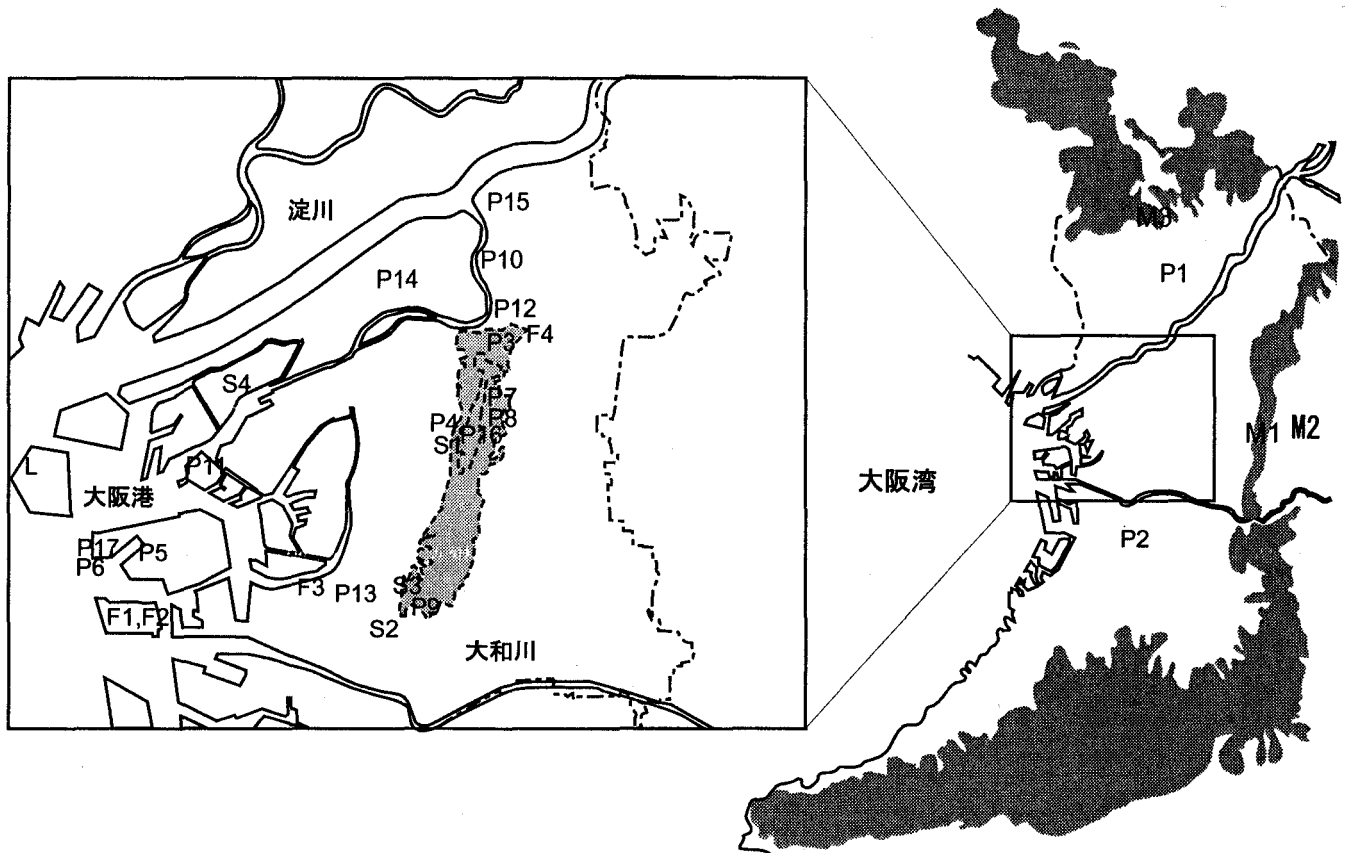


図 IV-2 アリの調査地。調査地点アルファベットは、表 IV-2 参照。

表 IV-2. 調査地の環境

場所	面積 (ha)	樹林面積 (ha)	山からの 距離 (km)	樹木面積率% ¹⁾	建設年 ²⁾	樹木量 ³⁾	落葉層 ³⁾	草 ³⁾
F1	3.0	3.0	22	1.52	0	1	1	0
F2	3.0	0.0	22	1.64	0	0	0	1
F3	2.7	0.4	14	0.91	0	1	1	1
F4	1.1	0.2	10	2.42	1	1	0	0
L	130	0.0	22	0.00	0	0	0	1
P1	126	41.2	6	10.31	2	1	1	1
P2	88	38.2	9	2.88	1	1	1	1
P3	108	38.0	11	0.74	1	1	1	1
P4	2.9	5.8 ⁴⁾	13	1.83	2	1	1	1
P5	5.0	5.0	22	1.51	1	1	1	1
P6	6.5	3.8	22	1.70	1	1	1	1
P7	2.2	1.6	11	2.21	1	1	1	0
P8	5.3	1.3	11	1.52	1	1	0	1
P9	4.3	1.2	11	2.29	1	1	0	0
P10	3.8	1.2	11	2.96	1	1	0	1
P11	2.1	1.0	17	0.39	1	1	0	1
P12	1.5	1.0	11	1.82	1	1	1	1
P13	2.0	0.4	14	0.39	1	1	0	1
P14	0.4	0.37	13	1.05	0	1	1	0
P15	1.0	0.3	11	3.00	1	1	1	0
P16	0.3	0.14	12	1.60	1	1	0	0
P17	12.8	0.0	22	1.85	1	0	0	1
S1	0.5	5.8 ⁴⁾	13	1.83	2	1	1	0
S2	8.8	4.7	13	1.17	2	1	1	0
S3	0.3	0.2	13	1.56	2	1	1	1
S4	0.2	0.1	15	0.48	1	1	0	0

F: 工場緑地, L: 埋め立て地, P: 都市公園, S: 社寺.

1) 調査地の外側 25 km² の樹木面積率

2) 0: <10 年, 1: 10-50 年, 2: >50 年.

3) 0: 欠如または管理下, 1: 存在または非管理.

4) 調査地はより広い樹林の一部

3 結果

(1) 種数と多様度に影響をおよぼす環境要因

緑地ごとの種数は、4 種から 23 種まで大きな差がみられた (表 IV-3)。種数面積関係の傾きは緑地の建設後の年齢によって分類した集団間で異なっており、建設後 10 年未満の緑地では種数と面積の関係は認められなかった (図 IV-3)。また、回帰直線の傾きは森林性の種数より総種数において大きかった。ただし、3つの年齢集団のうち、建設後 10-50 年の緑地集団においてのみ有意な相関係数が得られた (表 IV-4)。

表 IV-3 アリ群集の多様度指数

調査地	S	H'	1/λ	J'
F1	6	1.588	4.757	0.886
F2	8	1.683	4.750	0.809
F3	9.5	1.570	3.366	0.698
F4	11	2.0323	5.884	0.848
L	5	1.161	2.510	0.721
P1	23	2.725	12.206	0.869
P10	14	2.244	7.992	0.850
P11	13.5	2.112	6.865	0.823
P12	13	2.152	7.282	0.839
P13	7	1.707	5.394	0.877
P14	4	1.091	2.667	0.787
P15	13.0	2.258	8.837	0.882
P16	9	1.729	5.083	0.787
P17	10	2.034	7.667	0.883
P2	13	2.078	7.068	0.810
P3	16.0	2.413	10.070	0.872
P4	18.5	2.365	8.159	0.814
P5	16	2.250	6.790	0.812
P6	17	2.478	10.675	0.875
P7	13.0	2.289	9.370	0.894
P8	13.7	2.245	8.260	0.860
P9	13.5	2.157	6.835	0.830
S1	15	2.443	11.224	0.902
S2	15	2.363	9.686	0.873
S3	16	2.426	9.781	0.875
S4	8	1.909	9.100	0.918
M1	12	1.884	4.381	0.758
M2	32	2.979	15.672	0.860
M3	20	2.541	10.260	0.848

調査地の区分は表 IV-2 参照, M は山地

表 IV-4 全種と森林性種についての回帰結果

	全種			森林性種		
	生息場所の古さ (年)			生息場所の古さ (年)		
	<10	<10	10-50	>50	10-50	>50
n	5	15	5	5	15	5
P	0.944	0.207	0.00898	0.322	0.00237	0.252
r ²	0.0019	0.462	0.396	0.319	0.495	0.400
傾き	-0.0390	0.120	0.691	0.613	0.978	1.130

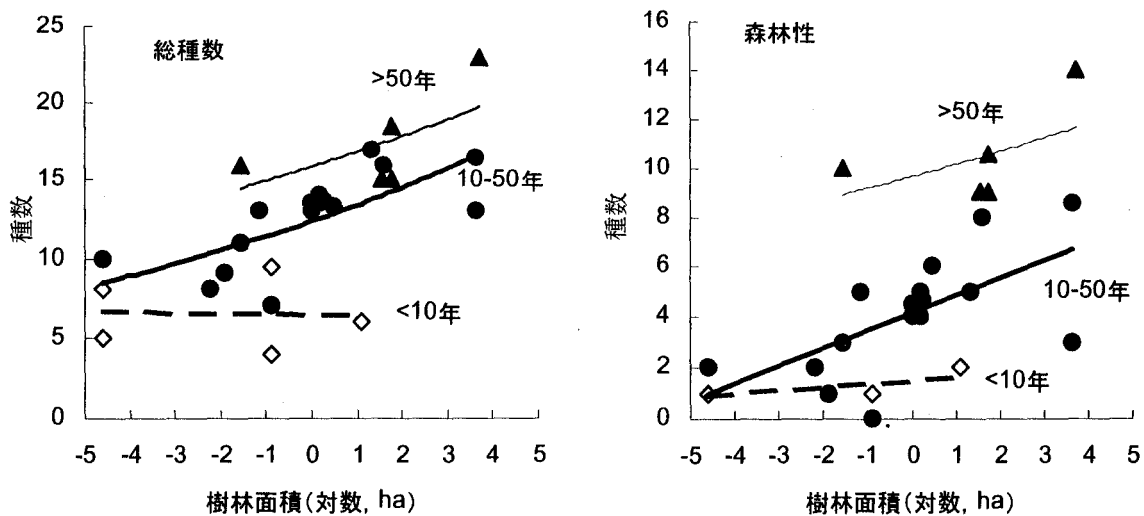


図 IV-3 樹林面積とアリの種数の関係 ▲: >50 年, ●: 10-50 年, ◇: <10 年.

このように、緑地の年齢がアリの種数に大きな影響を与えており、種数の変異は、緑地の年齢、森林面積、緑地周辺の樹木面積率によって重回帰モデル、

$$S = 4.802 + 4.709Age1 + 7.642Age2 + 0.666FA + 24.603W$$

$$FA = \log(\text{樹林面積}), W = \arcsin(\sqrt{\text{樹木面積率}/100})$$

で、説明された (表 IV-5)。ここで、Age1 と Age2 はダミー変数であり、緑地年齢が 10 年未満のとき、age1=0 かつ age2=0, 10 年から 50 年のとき、Age1=1 かつ Age2=0 として、50 年以上のときは、age1=0 かつ age2=1 とした。森林性の種数は、緑地年齢、落葉層の豊富さ、および緑地面積 (モデル 1)、あるいは、緑地年齢、森林面積および緑地周辺の樹木面積率 (モデル 2) によって説明された。山からの距離は、Shannon の多様度指数 H' について正の回帰係数が得られたが、草地の存在は均衡指数 J' について負の回帰係数が得られた。草地ではトビイロシワアリ *Tetramorium caespitum* など少数種が優占することによって、均衡係数を低下させるものと考えられる。なお、変数間の相関関係は表 IV-6 に示した。

種ごとの出現に注目すると、環境要因との間に有意な関係は見出せなかったが、山地でのみ見られ都市緑地に出現しなかったのは 12 種であった。

表 IV-5 重回帰分析の結果

従属変数	独立変数	調整 R^2
全種	+Age*** +FA*** +%wood***	0.781
森林種	+Age*** +Litter** +A**	0.788
	+Age*** +FA*** +%wood*	0.787
H'	+Age*** +%wood** +FA** +D**	0.820
$1/\lambda$	+Age*** +FA*	0.667
J	+Age*** -Grass**	0.443

有意確率: *, $P < 0.15$; **, $P < 0.05$; ***, $P < 0.01$

表 IV-6 環境変数の相関行列

	面積	樹林面積	山からの距離	25 km ² の樹木面積率	種数	森林性種数
面積	1.000	0.330	0.037	0.165	0.209	0.347
樹林面積	0.392	1.000	-0.475	0.440	0.691	0.615
山からの距離	0.010	0.056	1.000	-0.502	-0.430	-0.326
25 km ² の樹木面積率	0.225	0.223	-0.308	1.000	0.648	0.498
種数	0.166	0.550	-0.513	0.478	1.000	0.900
森林性種数	-0.211	-0.191	-0.259	0.227	0.792	1.000

右上: Pearson's r , 左下: Kendall's τ

(2) 都市傾度におけるアリの生息場所

DCA によってアリの種と緑地の関係を解析した (図 IV-4). 場所のスコア (上図) において, 第1軸は山から湾岸までの環境傾度と関連しており, アリの種数と正の相関がみられた ($r = 0.641$). 第2軸で最も小さな値である M3 は照葉樹林であり, 大きな値を持つ M1 は下草の刈られたクヌギ林であった. 前者は低木層が豊富で草本層が貧弱であり, 後者は低木層はなく, 草本層が豊かであった. それゆえ, 第2軸は, 森林管理の程度と関係があると考えられる. 第2軸で大きな値を持つ緑地は小さな値の緑地より管理強度が強いと見える. 結果として, オープンランドと林縁は第2軸の値の大きな緑地で豊富であった.

DCA 平面で, 調査地は k -平均クラスタリング法により 8 グループに分類された. これらのうち, 第 I 群は埋立地, 第 II 群は湾岸に近い緑地, 第 III 群から第 VI 群は都市公園と社叢林を含んでいるが, III と IV にくらべて, V と VI は面積や建設後年数がより大きな公園か社叢林であった. そして, 第 VII 群は落葉樹林, 第 VIII 群は照葉樹林であった.

種のスコア (下図) において, 林内種は右に, 外来種は左にプロットされている. DCA において, 種の位置の近くに対応する地点はその種が豊富であることが普通である (ter Braak 1995). 実際, 外来種は調査地のスコアの図で左端にある調査地で記録されている (付表 IV-1). 樹上種の多くは, 図の右下にプロットされた. 図の中心近くに

プロットされた種は多くの調査地に分布しており、周縁近くの種は分布が少数の調査地に限られていた。種は7群に分類され、I群とII群は、外来種が多く、III-V群は林縁性地表種、VI群は地中種、VII群は樹上種が特徴的であった。

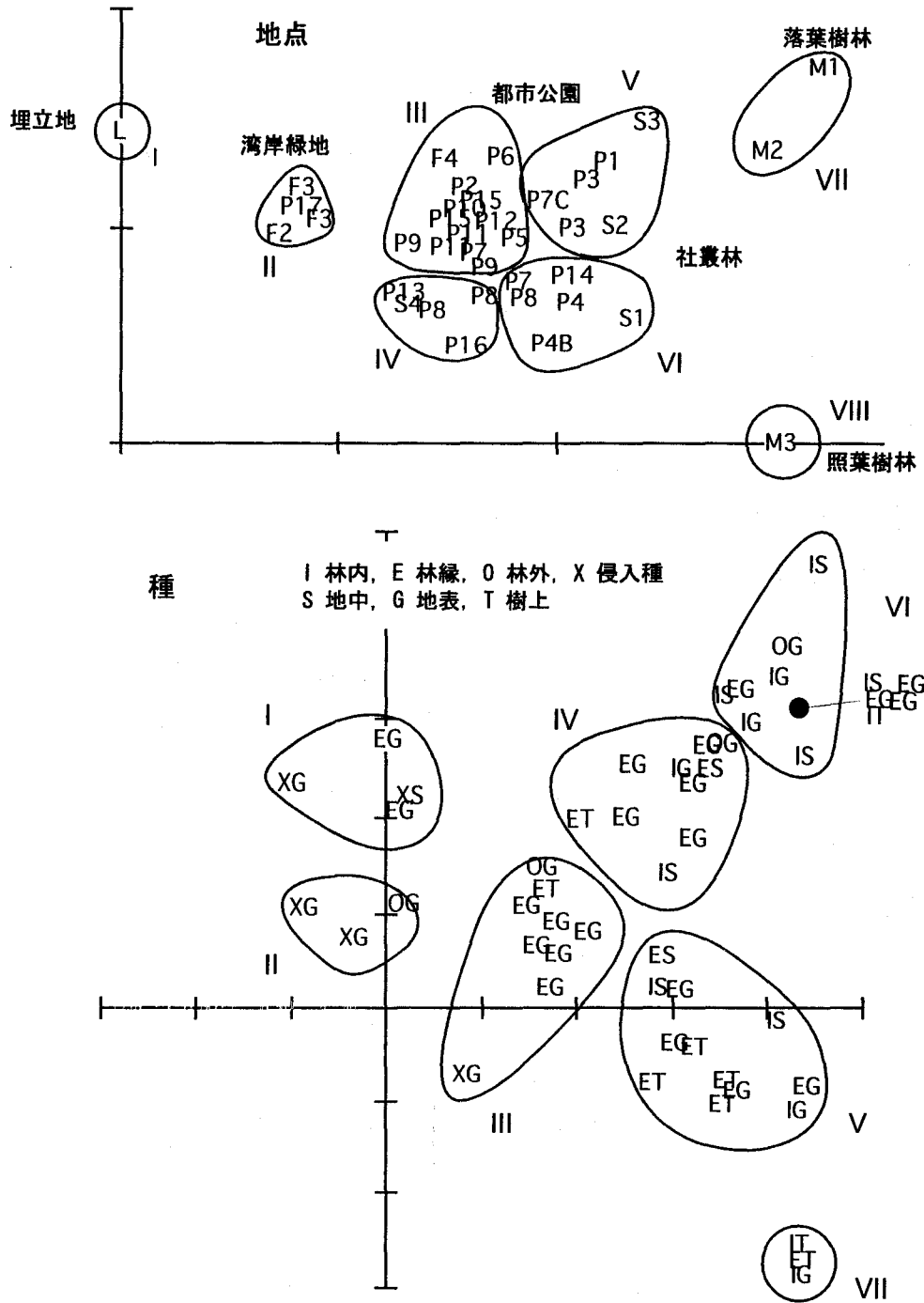


図. IV-4 大阪府内の生息場所と種のDCAによる座標付け。

(3) 微小生息場所

緑地内部は樹林、芝生、道路など異なる環境にわかれている。そして、アリの種は、緑地の中でランダムに分布するのではなく、種ごとに特定の環境を利用している。それぞれの種と利用している環境の関係を CA によりまとめた (図 IV-5)。第 1 軸は地中から樹上への環境傾度であり、第 2 軸は、地中ないしは落葉層から乾燥した草地への環境傾度であると言える。アズマオオズアリ *Pheidole fervida*、アメイロケアリ *Lasius umbratus*、LM などは林内の落葉層や石の下など、クロヒメアリ *Monomorium chinense* は芝生や裸地、ヒラフシアリ *Technomyrmex gibbosus* は枯れ木や枯れ枝をよく利用していた。

これら微小生息場所利用の種間の重複をデンドログラムに示した (図 IV-6)。重複度 0.7 を基準に分割すると、2 つのグループとそれらに属さない数種に分かれた。図中で中央の大きな集団は、ウロコアリ *Strumigenys lewisi* に代表されるように落葉層を多く利用しているグループであり、下方のグループはトビイロシワアリ *Tetramorium caespitum* など裸地や短茎草地を利用するグループである。しかし、それぞれのグループ内でも本来異質な生息場所を好む種が含まれている。落葉層グループでは、ウメマツアリ *Vollenhovia emeryi* からアメイロアリ *Paratrechina flavipes* までのサブグループは地中や落葉層内に生息場所が限られていたのに対して、それ以外の種は、地表徘徊的でより広い生息場所を利用していた。また、ウメマツオオアリ *Camponotus tokioensis* は樹上営巣性であり、ムネボソアリ *Leptothorax congruus* もよく樹上を利用していた。裸地・草地性のグループにまとめられたが、ハリブトシリアゲアリ *Crematogaster matsumurai* とトビイロケアリ *Lasius japonicus* は草地を利用する種ではなく、落葉層のない公園の樹木や根元といった微小生息場所が、クロヤマアリ *Formica japonica* などと重複していた。

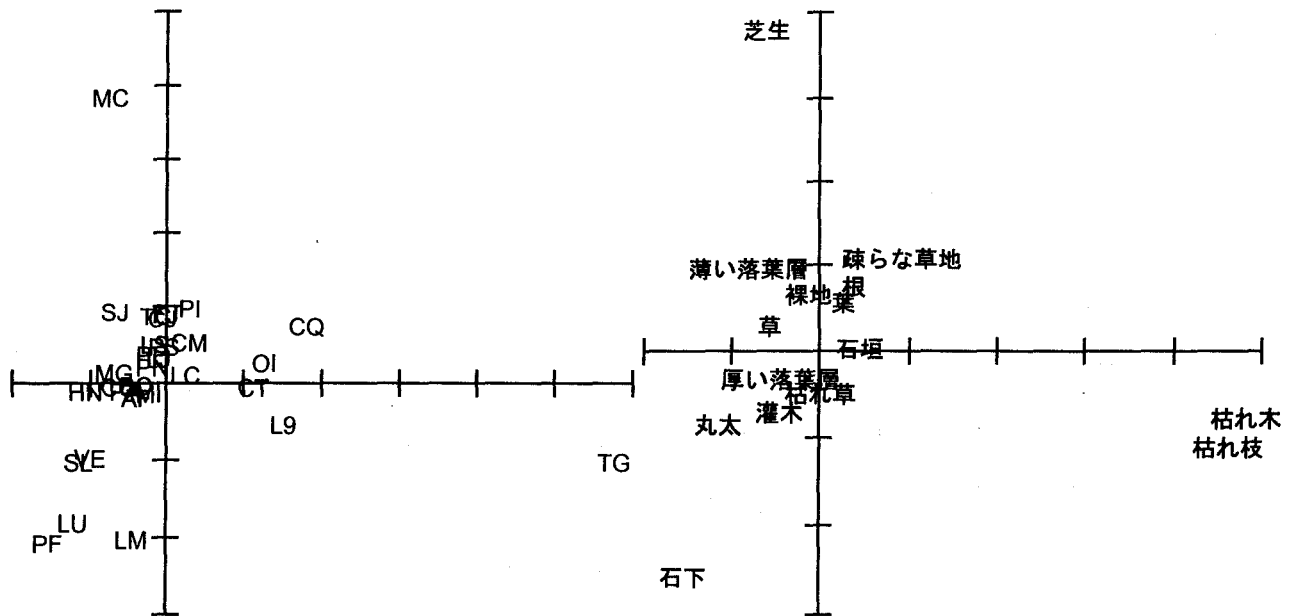


図 IV-5 17の微小生息場所と30種のCAによるオーディネーション。AF: アシナガアリ, BC: オオハリアリ, CJ: クロオオアリ, CM: ハリプトシリアゲアリ, CO: キイロシリアゲアリ, CQ: ヨツボシオオアリ, CT: ウメマツオオアリ, FJ: クロヤマアリ, HN: クロニセハリアリ, L9: ハヤシムネボソアリ, LC: ムネボソアリ, LJ: トビイロケアリ, LM: ヒゲナガアメイロアリ, LS: ハリナガムネボソアリ, LU: アメイロケアリ, MC: クロヒメアリ, MG: カドフシアリ, MI: ヒメアリ, OI: ルリアリ, PA: アメイロアリ, PF: アズマオオズアリ, PI: インドオオズアリ, PN: オオズアリ, PP: アミメアリ, PS: サクラアリ, SJ: トフシアリ, SL: ウロコアリ, TC: トビイロシワアリ, TG: ヒラフシアリ, VE: ウメマツアリ

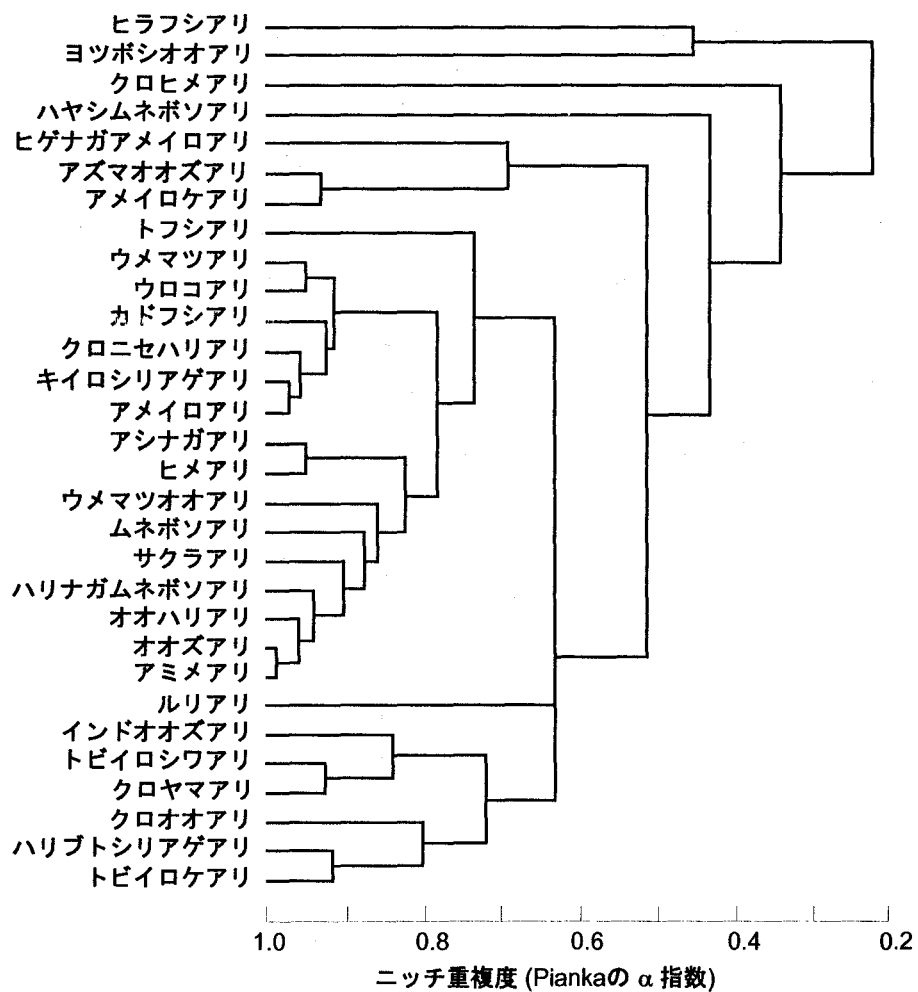


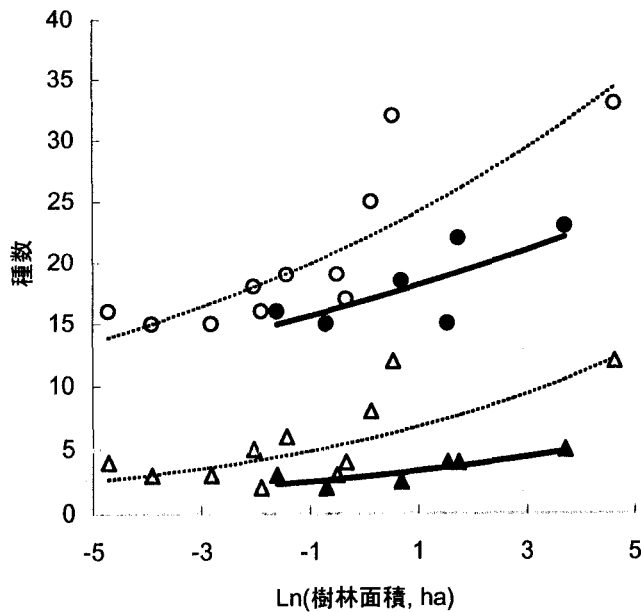
図 IV-6 アリの種の利用する微小生息場所の類似による樹状図

4 考察

(1) アリにとっての生息場所の歴史の重要性

アリの種数は、建設後 50 年以上の生息場所が多く、10 年未満の生息場所では少なかった。この結果は同地域での鳥の結果と比較して興味深い。鳥の場合には、建設後 10 年以上の生息場所で、年代によって種数に差は認められず（第 2 章; Natuhara and Imai 1999）、チョウでも幼虫の餌となる植物が豊富な場合には、建設後間もない緑地に、面積から予測されるよりも多種の生息が確認されている（今井・夏原 1996）。このようなアリと鳥やチョウとの差は移動能力の差に基づくもので、鳥やチョウはアリよりもたやすく新しい生息場所を開拓することができるだろう。アリの中でも、特に、ウロコアリ類のような地中性の種は、移動能力が乏しいために、古い生息場所に分布が限られていた。本研究での古い生息場所は、かつて大きな生息場所の一部で、互いにつながっていたであろう。そして、地中性の種のあるものは、断片化した生息場所の遺存種で、これらの種は新しい生息場所に移住する機会を持っていないのかも知れない。一方、外来種は湾岸に新しく建設された公園に移住している。そうした場所では在来種の競争者が少ないためであろう。

Soule et al. (1988)は、生息場所の面積と断片化した生息場所が孤立して以来の時間が、チャパラルの鳥の種数を最もよく説明すると報告し、チャパラルの鳥は孤立した谷で非常に高い絶滅率であることを示唆した。本研究では、生息場所が孤立してからの時間は決められないが、少なくとも、古い地形図を参照することのできる約 100 年以上は孤立している。森林性の種について、これらの長期に孤立した生息場所と、近年ニュータウン建設により断片化した生息場所（橋本ら 1994）とを比較した（図 IV-8）。過半数の種が、長期の孤立によって大阪では絶滅したと考えられる。



図IV-7 三田市と大阪市の孤立した生息場所のアリの種数の比較

● 全種(大阪) ▲ 林床種(大阪)
○ 全種(三田) △ 林床種(三田)

伐採や火災などによって攪乱された生息場所において、時間とともにアリ群集が回復する過程はいくつか報告されているが、それらのすべてが、攪乱されていない生息場所と接しており、アリの移入が比較的速やかに行われる (Higashi *et al.* 1985; MacKay *et al.* 1991; Punttila *et al.* 1991; Touyama 1996)。本研究で調査した生息場所は、種のソースから隔離されており、それが群集の回復を阻んだと思われる。しかし、種のソースからの距離と種数との関係は本研究では不明であり、これまでも研究例は見あたらない。

(2) 種数-面積関係

緑地面積あるいは森林面積の増加によって、アリの種数は増加したものの、鳥やチョウにおいてみられた種数-面積関係ほど高い相関係数は得られなかった。この原因としては、アリがより小さな生息場所を利用しているという点と、サンプリング法の問題を指摘せねばならない。

第1の問題に関して、森林性の種は、面積による出現パターンから二つのグループに分けられる。ひとつは、山地や比較的大きな都市林にのみ出現した地表性の大型種で、ムネアカオオアリ *Camponotus obscuripes* やアシナガアリ *Aphaenogaster famelica* などである。もうひとつは、小面積でも歴史の古い都市林に散発的に出現した地中性の種で、ウロコアリ類やハリアリ類の一部である。前者は広いホームレンジを必要とするため、

都市林には生息できなかったと考えられる。それに対して、後者はホームレンジが狭く、広く連続した生息場所を必要とせず、また、地中という垂直なすみわけが可能な生息場所のため、多種との競争が緩和されて、小面積の都市林に生息可能であったのかも知れない。そして、これらの種の存在が、種数-面積関係を不鮮明にしていたと考えられる。しかし、ハリアリ類でも、テラニシハリアリ *Ponera scabra* やワタセハリアリ *Proceratium watasei* などは、山地では普通に見られるが、小面積の都市林ではまれであった。

サンプリングに関して、各調査地で調査枠数を一定にした。しかし、この方法では、実際に生息していた種数のうち、採取された種の割合は、面積の小さな調査地ほど高いことが予想される。しかし、ランダムサンプリングの仮定のもとでは、Simpson(1949)の多様度指数 $\beta = 1/\lambda$ は、調査努力によらず一定である(夏原 1996; 森下 1996)。 β もまた、建設年代と森林面積によって有意な回帰モデルが得られたことは、緑地面積と比例した調査枠数で調査した場合にも、結論に大きな変更が生じないだろうことを示唆するものである。

種ごとの出現率が森林面積や樹木面積率などによって回帰されなかった原因は、出現率の低い土壌性の種は森林面積が比較的小さくても生息可能で、かつ場所ごとの出現がランダムであることである。また、出現率の高い地表徘徊性の種についても、密度と出現率との間に相関があるとは限らないことや、微小生息場所の選択や種間の干渉によって、出現方形区に限られることなどが原因と考えられる。リター内で生活する種にとっては、都市緑地そのものが異質な環境を含んでおり、調査単位を細分する必要があるだろう。

(3) 環境指標としてのアリ

環境指標としては、種数、多様度指数、優占種、希少種、そして特定の環境にのみ生息するような種が利用される。特に、都市化や農耕などの攪乱による植生の変化によって生ずるアリの種の変化は数多く報告されている(Room 1975; Greenslade and Greenslade 1977; 寺山 1982; Roth *et al.* 1994; Majer and Beeston 1996; Wisdom and Whitford 1981; Bestelmeyer and Wiens 1996)。

植生の違いの何が至近要因となってアリの種数を決定しているのか十分解明されていないが、物理的、生物的な多数の要因が関係しているようである。熱帯では、オープンスペースにおける温度上昇や乾燥が生息可能な種を制限している(Torres 1984; Bestelmeyer and Wiens 1996)。温帯地方でも微気象はアリの生息に影響をおよぼしてい

るものと思われるが、研究例はないようである。植生構造の減少はアリの多様性の減少と優占度の増加をもたらす場合が多い (Room 1975; Greenslade and Greenslade 1977; Risch and Carroll 1982; Majer 1985; Galle 1991; Mackay *et al.* 1991; Touyama *et al.* 1997)。たとえば、Touyama *et al.* (1997)によれば、様々な遷移段階の照葉樹林間の比較で、あまり攪乱を受けておらず極相に近い樹林ほどアリの種数が多く、その傾向は、地中性の種で最も顕著であった。さらに、地中性の種とそれ以外の種の両方とも、有機土壌層の深さよりも植生の各層の被覆度の合計と種数の相関が高かった。これは、よく発達した森林において、一次生産が高く、土壤動物の餌としての落葉・落枝量が多いことが原因だと示唆している。しかし、フィンランドのタイガでは、アリの種数は伐採後 10 年で最大となり、その後減少した (Punntila *et al.* 1991)。この場合には、樹冠が閉じることによって地表へ到達する日射量が減少することが、減少の原因ではないかと推測されている。個体群レベルでも、日射量の減少によって、コロニーサイズや生殖個体の生産能力が低下するという実験結果の報告がある (Brian and Brian 1955; Elmes and Wardlaw 1982)。

他方で、攪乱が生息場所の異質性を増加させることによって (Wisdom and Whitford 1981)、また、優占種の活動を減少させることによって (Galle 1981; Andersen and Yen 1985; Majer 1985; Anthony *et al.* 1991)、アリの多様度を増加させる場合もある。寺山 (1982) は、人口 13 万人の都市において、照葉樹林から市街地の歩道までのさまざまな植生間で、生息したアリの種を比較した。出現種数は、コナラ・クヌギ林で最も多く (26 種)、市街地の歩道で最も少ないという (2 種)、植生構造の複雑さに対応した傾向を示した。しかし、都市緑地の種数は 20 種であり、照葉樹林 (19 種) よりも多かった。

環境への適応は種によって異なっているため、トータルの種数よりも、特定の環境に適応した種あるいはグループによって環境の評価を行うことがより合理的である。例えば、生息種数のうちで、攪乱環境に適応した放浪種 (広域分布種) の割合に注目して環境を評価したり (Yamauchi and Ogata 1995)、より細かい環境利用グループへの分類が試みられている (寺山 1982; 頭山・中越 1994a; Andersen 1997)。日本での研究では、生息する植生や食性の違いによって、アリの種は 4 群 (橋本ら 1994) ないし 5 群 (頭山・中越 1994a; 寺山 1997) に分けられた。頭山・中越と寺山の分類は同じ考え方に基づいており、植生の相観から環境を森林、公園、開放地の 3 タイプに分け、それらへの出現頻度からアリの種をグループに分けている。そして、4 群以外は、森林のみに分布が限られる種から、すべての環境に出現する種まで順に分布が広がっている。4 群は逆

林以外に分布が限られている種である。一方、橋本ら(1994)は林のみを調査対象とし、より小さな棲息環境の違いや食性の違いによるアリの種を分類した。2群と3群は寺山らの分類とほぼ同じであるが、1群をウロコアリ類やハリアリ類などリター内と地中に棲息し、食性が特殊化したグループとそれ以外に2分していることと、森林には棲息しない4群に触れていない点で異なっている。

これらをふまえながら、アリの指標化を再整理する。アリにとって生息場所は水平と垂直の両方の属性を持っており、基本的には表 IV-1 で示したように、アリの生息場所を垂直に、樹上、地表、地中の3つ、水平には林内、林縁、オープンランドという3つに区分できる。これに、山地と都市という2つを区別するべきかも知れない。水平のスケールを2つに分けたのは、トゲアリ *Polyrhachis lamellidens* やシベリアカタアリ *Dolichoderus sibiricus* などは萌芽更新された落葉広葉樹林や林縁の地表から樹上にかけて生活しており、トビイロシワアリやクロヤマアリなどと行動圏が重なっているが、これらと異なり都市ではまったく見られないからである(表 IV-7)。食性については、多くの種が雑食性であるため、指標化の基準とはなりにくい。主に林床のリター内に生息する種は特殊化がすすみ、カドフシアリ *Myrmecina graminicola nipponica* はササラダニなど、ウロコアリ類はトビムシを捕食し、ハリアリ類もクモ類の卵だけを捕食するイトウハリアリ *Proceratium itoi* をはじめとして、節足動物を捕食している。これらの種はリターの豊富な安定した森林の指標である。都市のアリの指標としては、これらに帰化種を加える必要がある。

表 IV-7 大阪府内の山地では普通だが、大阪市ではまれな山地性の種

	林内	林縁	オープンランド
樹上	ミカドオオアリ ヤマヨツボシオオアリ	シベリアカタアリ トゲアリ	
地上	コツノアリ キイロカドフシアリ ムネアカオオアリ	アシナガアリ ヤマトアシナガアリ	クロオオアリ
地中	ワタセハリアリ		

ア리를指標とした都市緑地の評価を表 IV-8 に示した。表に出ていない調査場所は、林内種、地中種のいずれも出現しなかった。林内種と地中種とも都市公園では P1, P3, P4, P5, P6 の順であり、P2 以外は、面積の順位と一致する。また、社寺林では S1, S2, S3 がほぼ同じ値を示した。また、建設後 50 年以上を経た緑地 (P1, P4, S1, S2, S3) はすべて上位に含まれた。

アリの保護のためには、林内地表性の大型種と地中性の種が鍵となろう。都市緑地に出現していないムネアカオオアリなどの大型種の保護のためには、ある程度以上の面積の森林が必要であり、トゲアリのように木のうろに営巣する種などでは、一定範囲内にうろを持つ古い木が複数本安定して供給されるような環境が必要である。地中種は広い面積を必要としないが、リター層が攪乱されない場所がコリドーによりつながっているか、十分近い位置に点在している必要がある。

表 IV-8 機能集団による調査場所の序列

序列	林内種 (S)	地中種 (S)
1	M2 (8)	M1 (5)
2	M1 (6)	M2, P1 (4)
3	M3, P1 (5)	
4		M3 (3)
5	S3 (3)	P3, P4 (1.5)
6	P4, P3 (1.5)	
7		S2 (2)
8	P2, P5, S1, S2, (1)	P5, P6, S1, S3 (1)
9		
10		
11		
12	P11 (0.5)	P7 (0.7)
13		P11, P15 (0.5)

V 総合考察

本研究の成果は、都市計画において、都市緑化の価値の付加と算出という二つの面に応用されるだろう。第1の場面については、生物多様性の回復と保全が可能な緑地の設計と配置であり、第2の場面は緑地の対費用効果を考える際の価値の算出の基礎資料の提出である。

V-1 都市の生息場所と空間生態学

本研究では、緑地面積、すなわち局所生息場所の収容力、緑地の構造、孤立化の程度と歴史、周囲（マトリックス）の環境が重要であり、さらに食性や移動能力など生物の主体的な問題によっても分布が左右されることを明らかにした。このように、不連続な生息空間において、空間的・時間的な異質性が個体群の維持や種の共存に持つ意味を探ることは、空間の異質性を中心にすえて個体群（集団）や群集の挙動を解析しようという、空間生態学として発展してきている。

空間生態学のモデルは、抽象的から現実的なものまでを含んでいる。これらは主に三つの現象（生息場所の空間配置、生活史、種間関係）の取り扱い方が異なる。本研究では、孤立した生息場所という条件を満たすモデルとして、島の生物地理学モデルを前提とした解析を行ったが、もう一つの可能性としてのメタ個体群モデルについても検討する。

1 種数-面積関係

生息場所の面積と種数の関係を示す経験式には、べき乗関数や対数関数がよく用いられる。本研究においては、べき乗関数がよくあてはまったが、II章で述べたように、べき乗関数がすぐれているという理論的根拠はない。けれども、母集団からランダム抽出を行ったときの種数-面積は対数関数にしたがう（May 1975）ことから、大きな生息場所における、対数関数からの種数の差は、異質な環境が加わることによる種数の増加であると考えられる。

予測のためのモデルとしては、べき乗関数は種数が限りなく増加してしまうという問題点もある。調査面積の範囲が比較的限られた場合には、べき乗関数で十分だと思われるが、より大きな面積の生息場所も含む予測には、ロジスティック関数の適用が考えら

れ (樋口ら 1982), 本研究の鳥の種数の予測にも有用であった。

本研究において, 種数と面積の関係は, 鳥, チョウ, アリの3者で異なっており, 傾きは鳥, チョウ, アリの順であった (図 V-1)。

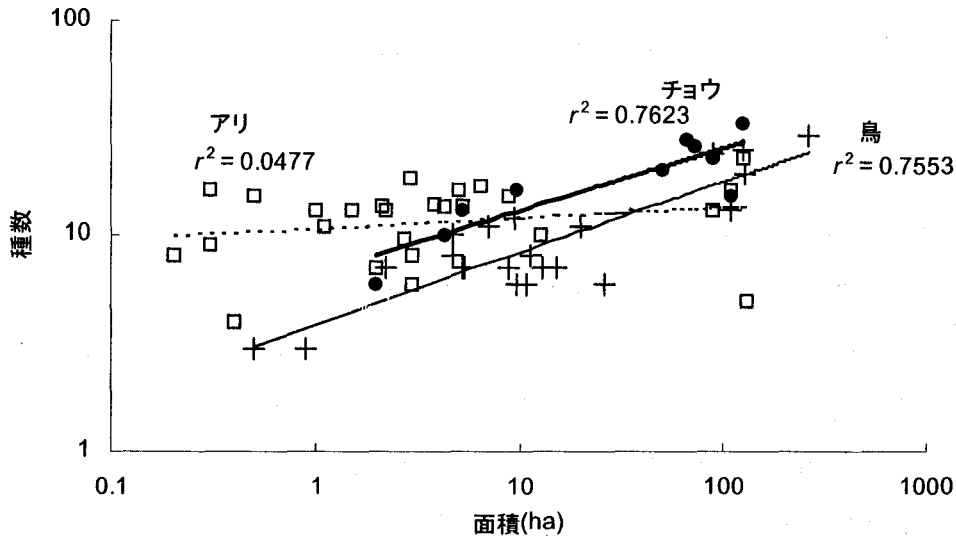


図 V-1 種数-面積関係の比較

鳥の種数は, 10ha 以下のほとんどの緑地で 10 種以下と少なく, 多くの鳥の種にとって, 生息場所として利用されないことを示唆する。それゆえ, 今回調査した, 小面積中心の都市緑地では, 都市鳥を除く鳥にとってもつばら個体群のシンクとしてのみ存在し, 山地からの移入なしには成立し得ないと思われる。

それに対して, チョウは 10ha 以下でも最高 16 種が生息しており, 一部の種にとっての持続的な生息条件を満たしていることを示す。特に, アオスジアゲハのように, 樹木面積率が低いほど個体数が増加した種などは, 都市緑地がソースとなり, 都市内でのメタ個体群が成立している可能性が高い。しかし, 1 化性の種や林床のササを寄主植物とする種などは, 分布が山地と山に近く樹木面積率の高い場所に限られた。

アリは, 緑地 (森林と緑地全体) の面積の影響をあまり受けなかったが, これは, 生息場所として必要とする面積が小さく, 小さな面積の緑地であっても生息可能であるためであろう。もうひとつには, 後述するように移動力が劣ることが, 山からの距離の効果を加速させ, 都市緑地における種個体群の主なソースが, 山でなく, 隣接した緑地であるのかもしれない。

2 生息場所の配置

MacArthur and Wilson (1967)では、島における種数が、種のソースとしての大陸からの移入と島での種の絶滅とのバランスによって決定するとした。このモデルの背景にある、種間競争による平衡群集の形成という主張の当否は別として、生息場所の面積とソースからの距離という二つの変数を組み込んだによって、より予測力のあるものとなった。本研究でも、この仮定に基づいた解析を行った。

山からの距離の種数への影響は、鳥において最も明瞭で、有意な回帰直線が得られたが、傾きは比較的小さかった。チョウでは、すべての緑地については有意な回帰係数が得られず、特異的な1緑地を除くと高い傾きを持つ回帰直線が得られ、アリでは有意ではあったものの決定係数は0.162と小さかった(表V-1)。これらの差の原因としては、移動力の違いが考えられる。3者のうち鳥の移動力が最も大きいと考えられ、10-20 km程度の距離による移動の阻害は比較的小さいのに対してチョウにとっては移動の阻害効果が大きい。アリは最も自力での移動力が乏しいにも関わらず傾きが小さいのは、逆に山からの移動がほとんどないためではないかと考えられる。

表 V-1 山からの距離による種数の回帰

	傾き	r ²	P
鳥	-0.530	0.600	<0.0001
チョウ	-1.008	0.294	0.0884
除発電所	-2.365	0.730	0.00149
アリ	-0.377	0.162	0.0198

$$S = a + bD$$

アリのように自力で山から都市まで移動できないと予想される場合、大陸-島関係を仮定するよりも、後述する、大陸の存在しないメタ個体群 (Levins 1969; Hanski 1994) の構造が適合する。大陸を持たないメタ個体群構造の生息場所における、種数面積関係に関して、種ごとの出現関数 Incidence Function, IF からの予測が得られている (Hanski and Gyllenberg 1997)。そして、このモデルから、以下のように予測されている。(1) 種数面積曲線の傾きは生息場所の孤立とともに増加する。しかし、例外として、ほとんどの孤立した海洋の群島においては傾きが小さい。これは、非常に孤立した群島では移住は大陸からよりも主に島間で生じるということから (3) によって説明される。(2) 傾きは、移住率の絶滅率に対する比の関数である。(3) 傾きは外部の大陸を持たない古典的メタ個体群よりも大陸-島メタ個体群において大きい。大陸を持たないメタ個体群での種数面積関係の傾きの多くが $0.1 < z < 0.2$ であることはアリの場合と一致している。

3 メタ個体群からとらえた生息場所保全

Levins (1969)のメタ個体群モデルは、抽象的で空間非明示的なものである。ここでは、口述する Hanski らの空間明示的メタ個体群モデルと区別して、古典メタ個体群モデルと呼ぶ。無限の広さの空間に生息場所がパッチ状に存在するとき、ある種のパッチへの移入と絶滅がランダムであれば、その種が占めているパッチの割合（の平衡値）は、パッチへの移入率 c と絶滅率 m によって、次式で表される。

$$p = 1 - m/c$$

あまりにも単純な前提であるが、このモデルからいくつかの興味深い予測が示唆される。そのひとつは、 m が 0 かあるいは c とくらべて非常に小さくない限り、種が分布しない生息場所のパッチが必ず生じることである。

一方、空間明示的なメタ個体群モデルは、Hanski (1992)によるところが大きい。Diamond (1975)は島の生物地理学の研究において、種ごとの移住率と絶滅率の違いを考えるために、incidence function model (IFM)を導入した。Hanski (1992)はこれをメタ個体群の考え方と結びつけて、空間明示型のメタ個体群モデルを提案した。

あるパッチ i における、種の移入率 C_i と絶滅率 E_i とすると、その種がパッチを占有する率 J_i は、

$$J_i = C_i (1 - J_i) + (1 - E_i) J_i$$

と書け、これは

$$J_i = \frac{C_i}{C_i + E_i}$$

と変形できる (Hanski 1992)。ここで、移入率 C_i と絶滅率 E_i にさまざまな定義を与えることで、より現実的なモデルとなる (Hanski 1994)。

モデルから示唆される個体群の絶滅について、もう一つの重要な点は、生息場所の孤立化に関する問題である。格子モデルにおいて、生息場所をランダムに消していった場合、連続した最大の生息場所の大きさは、ある閾値を境に急変する。生息場所の消失が個体群に与える影響は、最初は総面積の減少として、後には生息場所の孤立となる。その結果、隣接した生息場所の減少にしたがって、孤立した生息場所における種の占有確率は減少し、ある閾値以下でメタ個体群全体が絶滅する。

生息場所の配置の把握やサブ個体群間の移動、サブ個体群の絶滅などのデータを得るには、広範囲かつ長期間の調査が必要であるが、開発による絶滅から種や群集を保護する上で避けて通れない。

4 種の生活史や種間競争の効果

大阪府全体に分布する種数に対して、大阪市内に分布している種数を比較すると、都市緑地の種数(最大値)/府内種数は、森林鳥では 18(16)/45、チョウ（トランセクト調査の記録のみ）では 37(33)/78、アリ（総種数）では 52(28)/87 であり、都市緑地には府内の種数のそれぞれ、40.0%、47.4%、59.8%が生息していることになる。この割合の違いは、必要な生息場所の広さの違いによるものだろう。

都市に進出できない種には、共通する生活史の側面がみられた。すなわち、生息場所の断片化や時間的な攪乱によって、鳥、チョウ、アリとも食性や生息場所が特殊化した種は絶滅し、ジェネラリストが生き残る傾向が認められた。生息場所に対する要求が強いグループは、鳥では猛禽類と林内を利用する食虫性の種、チョウでは 1 化性の樹木食の種と 1 化性のタテハチョウ科、アリでは、大型の地表性種と地中の特殊化した捕食性の種である。これら特殊化した生活史を持つグループについては、目標となる種を設定して、その種の生息が可能な環境を維持する必要がある。

種間関係も重要な制限要因となりうる。特に、アリの分布が種間競争によって制限される例は、多く報告されている (Hoffmann *et al.* 1999; Holway 1999)。本研究では、種間関係を調査していないが、先にコロニーを形成した種が後から来た種を排除するという先取権がある場合には、偶然的な飛来順位の決定により、緑地ごとの種組成が異なるという結果の説明となる。しかし、競争は、種数依存的な絶滅率の増加を引き起こし、その結果、種数-面積曲線の傾きを大きくするはずである。この点は本研究の結果とは矛盾する。

本研究で行った生息場所解析は、生物群集の水平軸を眺めるものであった。他方、垂直軸の属性としては、食物網を介した生態系がある。鳥とアリはそれぞれ、食物ピラミッドの頂点を占める種を含んでいる。食肉性や食虫性の鳥が生息場所の面積の減少に対して感受性が高く、都市緑地に出現しない原因の一つは、行動圏内で十分な餌が確保できないことにあるだろう。疎林にも見られるシジュウカラでも、孤立化した生息場所の面積が小さいほど、雛の巣立ち率や大きさが減少することが知られている (Hinsley *et al.* 1999)。アリの場合にも、ムネアカオオアリなど大型の捕食性種が、都市緑地で見られず、土壌動物補食に特化したウロコアリ類やハリアリ類の分布が限定された。これらも、おそらく生態系を介した分布の限定であるとも考えられる。

このような都市化にともなう景観構造（土地利用モザイク）が生態系を介して、生物

の分布を決めるプロセスに関する研究が今後重要となろう。

5 生息場所をとりまく景観構造

空間生態学と重複しながら、異なるアプローチを持つ分野に景観生態学がある。景観生態学は、地理学と生態学の結合を目指して生まれ、実際の土地の記述とパターンの抽出から出発することが多い。景観生態学で取り扱われる概念のうち、本研究であつかった都市の生息場所の特徴を分析する上で重要だと思われることについて、検討する。

(1) マトリックス

動物の生息には、局所生息場所それ自身の質だけでなく、それをとりまくマトリックスの状態が重要な影響を与えている。それぞれのグループがどの程度の広さの環境の影響を受けているか、別の表現をすれば、どの程度の範囲の環境の指標となるかを比較すると、鳥やチョウは 1km^2 よりも 9 ないし 25km^2 の樹木面積率との相関が高く、広い範囲の環境の影響を受けていることがわかる (表 V-2)。ところが、アリの場合には、 1km^2 の樹木面積率との相関がもっとも高く、範囲を広げるとともに相関係数が低下した。Arnold (1983) は、イギリスの農村で 5ha, 100ha, 250 ha の範囲の土地利用と鳥の種数や個体数との相関係数を求め、5 ha と 250 ha の範囲の組み合わせで最も高い相関係数を得ている。5ha は本研究では、ひとつの緑地の広さに相当する。また、250 ha は 2.5km^2 であり、本研究で検討した面積の最大値よりも小さいが、局所の生息場所の状態と周囲数 km の環境の組み合わせが鳥の生息に強い影響を及ぼすという点で一致する。同様に、北アメリカのニシヨコジマフクロウの生息は半径 2-3km の範囲にある成熟した森林の分布に左右されるという (Ripple *et al.* 1991)。

表 V-2 樹木面積率と種数の相関係数

方形区サイズ (km^2)	鳥	チョウ	アリ
1	0.809	0.858	0.611
4	0.793	0.890	0.560
9	0.905	0.894	0.547
25	0.779	0.896	0.531

ところが、本研究と同様に、衛星データによる土地被覆データを用いて、イギリスで $10 \times 10\text{km}$ 方形区内の哺乳動物の種数と分布を予測しようとしたところ、変異の半分未満しか説明しなかったという (Cardillo *et al.* 1999)。その理由として、外来種などの分布拡大など、多くの種で分布が急激に変化していることをあげている。移動距離が長く、

つ障壁の影響を受けにくい鳥やチョウに対して、ほ乳類の移動は道路や都市によって妨げられるため、土地利用の変化に対して分布のタイムラグが生じることもあるだろう。

マトリックスでは、建物やアスファルトの道路によって生物の移動が妨げられる。この度合いは、土地利用の変化に対応している。オランダでの推定では、この度合いは森林面積率の対数とほぼ反比例し、森林面積率5%未満で、増加率が急増した (Knaapen *et al.* 1992)。また、チョウと鳥を比較すると、チョウの方が増加率が高く、都市化による森林面積率の減少により、移動が妨げられる影響が大きいという。これは両者の体のサイズや移動能力を考慮して、納得のいく推定である。移動力の欠如した種については、孤立はより深刻なものである。ドイツの研究例では、もし樹林地の周囲に他の樹林があれば、林床により多くのオサムシ類とヤスデ類の個体が現れる傾向があるが、ムカデ類と等脚類、アリ類は増えないという (Mabelis 1990)。林床性の草本もまた移動力が乏しく、セイタカセイヨウサクラソウなどの分布は、古い森林に限られている。数十年から数百年の間に 100m から数 km の距離を越えた移住がほとんど起こっていない例も報告されている (Peterken 1993)。こうしたマトリックスの質は、メタ個体群動態に大きな影響をおよぼす。

(2) モザイク

鳥とチョウにおいて、モザイク状の土地利用である場所において種数が多いことが認められた。このように異質な環境の境界や推移帯で、生息する種数が多いことは多数報告されている (Helle and Muona 1985; Yahner 1988)。森林では、花や果実の生産量や受粉者、果実を採食する動物の密度、種の拡散量は周縁部において高くなっている (Thompson and Willson 1978)。面積あたりの境界の総延長は、たとえば図 V-2 の 2 のように土地利用が適度にモザイク化した場所で長く、このような場所で林縁に特有な花や果実が多いことが予想される。こうしたリソースの分布の特徴に加えて、生活史の中で、森林とオープンスペースの両方を利用する種はモザイク状の景観に生息することが考えられる。

そうしたモザイクの場所には、林内性の種が欠如する傾向があった。鳥では、林縁部において、外部からの捕食者の侵入等により林内性の種の繁殖成功度が低いことが知られている (Angelstam 1986)。そのため、半径の小さなパッチ状の生息場所では、このことが林内性の種の分布を妨げる原因ともなっている (Andren and Angelstam 1988)。

しかし、ホオジロやウグイスなど林縁性の鳥が都市に出現しない。これは、樹林面積が小さいためではなく、都市緑地では樹林の林床や林縁の低木や草本が完全に除去されるため、これらの種の生息場所となる林縁環境がほとんど存在しないためである。

(3) 開発程度と生息場所配置のモデル

森林－都市の環境傾度において、開発の程度によって生息場所の分布様式が異なり、それぞれにふさわしいモデルが存在する（図 V-2）。森林面積の減少といった、土地利用の変化に応じた、空間的なプロセスの変化は穿孔 perforation, 切開 dissection, 分断 fragmentation, 縮小 shrinkage, 消耗 attrition に分類されている（Forman 1995）。ほとんど人手の入らない森林においては、倒木や崩壊によって小面積のオープンランドができ、群集の多様性に貢献する。この段階では、ギャップダイナミックスが、群集構造に重要な役割を占める（Hubbel and Foster 1985）。ギャップの生物の動態はメタ個体群と見なせる場合もあるが、生息場所パッチの変動がより大きく、ギャップを利用するための生活史戦略は、通常のパッチ状の生息場所とは異なるだろう。人間による森林利用や農地化によって森林と農地や草地のモザイクが形成されると、異なる生息場所の間にできた新しい生息場所や生息場所間の生物の移動が群集構造に大きな影響を及ぼす。この段階では、モザイクが群集構造に重要な役割を占める（Forman 1995）。さらに、農地面積が拡大し、森林は農地の中に点在するようになると、異質な生息場所の境界の重要性は変わらないものの、孤立した生息場所での種の絶滅や移動が群集構造により大きな影響を及ぼす。この段階では、パッチーコリドーマトリックス（Diamond and May 1986）やメタ個体群（Levins 1969; Hanski 1991）が群集の動態に重要である。都市化により、アスファルトの中に森林や耕地が孤立するようになると、もはや海洋島と変わらず、島の生物地理学（MacArthur and Wilson 1967）の適用が意味をもつだろう。最後の場合で、近くに頼るべき個体群のソースを持たない場合には、より不安定なメタ個体群の構造が現れる。

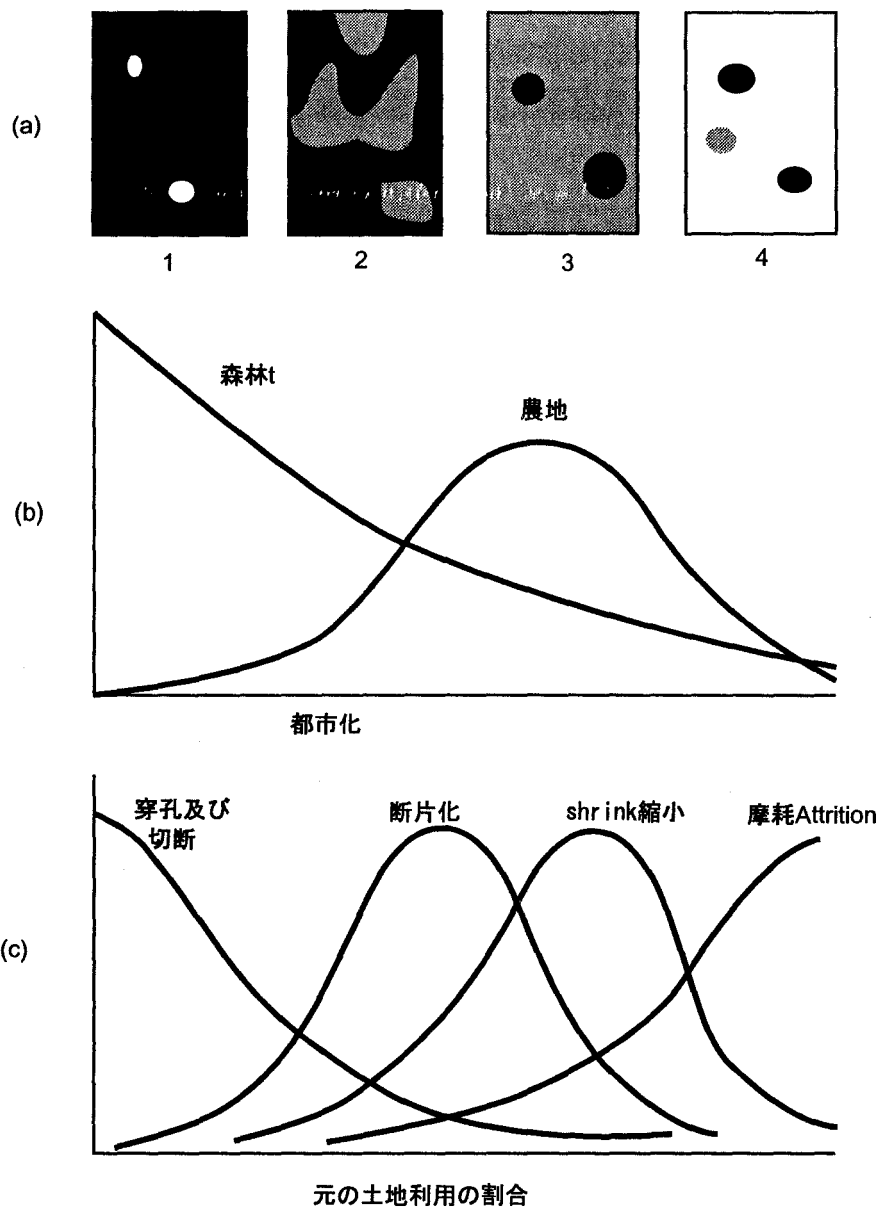


図 V-2 土地利用パターンの変遷. (a) 1: 森林の穿孔すなわちギャップ, 2: 森林と農地のモザイク, 3: 農地の中の森林のパッチ, 4: 都市の中の森林や農地のパッチ. (b) それらに対応する森林と農地の面積率の変化. (c) Forman (1995)より

V-2 都市における生物群集の保護

1 現状からの展望

都市域で生物の生息に配慮する空間づくりは、わが国では1990年ころから、見られるようになり、建設省が「アーバンエコロジーパーク」(石原 1992)、運輸省 (1994)も「環境と共生する港湾」を提唱した。前者では、「アーバンエコロジーパーク事業は、都市において身近に自然とのふれあいが得られ、自然観察、自然教育の機会を提供する

ための都市公園」であり、「地域の潜在自然植生の構成種や食餌植物などの積極的導入を行い、植樹植物の多様化を図る。野鳥などの小動物の生息地、代表的な植物群落などをサンクチュアリ（聖域）として保全・整備し、これらを観察したり、自然とのふれあいの場とするための施設（自然観察路、観察小屋など）を整備する。なお、サンクチュアリの保護・育成のため利用制限区域あるいは立入禁止区域を、必要に応じ設ける」としている。造園業界も日本ビオトープ協会を設立し（秋山 1993）、生物の生息を積極的に意識した緑地、水辺づくりが盛んになっている。

2 生息場所復元の事例

生態園の例は多いが、中部電力新清水火力発電所（清水市三保）はカブトムシや水辺の生き物について配慮した例として知られている。工場敷地の緑地帯の一角に約 2000 m² の生態園を造成し、この中にカブトムシの幼虫のための堆肥小屋もつくられている（中部電力新清水火力発電所 1994）。小川、池のほか、ヨシやガマなど水生植物の湿地帯、小鳥の水浴び場、歩道、広場などを配している。ホタルのえさとなるカワニナやドジョウ、フナ、貝類などを放流し、ヘイケボタルの幼虫も放した。水源は工業用水と構内の排水を再利用し、30 l/min を循環させている。他に、植物が生育しやすい杉の皮を張り付けたあずま屋などのほか、昆虫などのすみかとするため、あちこちに樹木や石が 1 m ほど積み上げられている。このような試みは、関西電力の発電所においてもなされている。

京都市は 1996 年 4 月に JR 操車場跡に造成した梅小路公園内（11.6 ha）に、生態園「いのちの森」（約 1 ha）を開園した。3 方を山に囲まれた京都市は市街地に 10 ha 以上の面積を持つ公園は数カ所しかなく、市内の緑のシンボルとなることが期待されている。21 世紀の京都のシンボルとして「多様な生命を育む質の高い（多様性の豊かな）緑を形成する」とともにその緑には京都らしさを盛り込むとしている（ビオトープ研究会 1996）。具体的には下鴨神社の糺の森をイメージした、落葉広葉樹林である。多様な生き物を生息させるために、環境の異なる 5 つの池と湿地をつくり、それぞれを小川で結び、地下水を循環して利用している。落葉広葉樹をベースとしつつ、照葉樹の密集した部分や草地も設けている。サンショウなどチョウの幼虫の食草や鳥の好む実のなる木も多植えられている。倒木を持ち込み、腐朽菌（キノコ）や朽ち木に住む昆虫の住み場所も設けている。利用者の通路としては木橋を設け、踏み込みによる攪乱を防止している。さら

に、建設後の活用計画としても①モニタリング、②自然教育、③学術研究の三つが位置づけられている。

丸太や枯れ枝を放置するなど、生き物を住まわせるための仕組みがあまりにも作為的であるという批判もある（武内 1997）。しかし、以下の理由から、筆者はこれらの作意を必要だと考えている。(1)都市公園に植栽以外の生き物を住まわせることは、従来考えられなかった（むしろ拒まれていた）実験であり、どのような仕組みによってどのような生き物が住みついたかを明らかにする必要がある。(2)都市の小規模な緑地を、農村でみられるような多様な生き物の住み場所とすることには無理があり、自然にまかせておくだけでは実現しない。杉山（1987）がいう「自然濃縮」がある程度必要である。(3)利用者にも生態園の意図がはっきりとわかるようにする必要がある。特に、多くの都立公園に「サンクチュアリ」が設けられている東京と違い、関西の都市公園はこうした経験があさく、市民の間での理解に差があることも予想される。

大阪のビオトープは 1983 年に開園した南港野鳥園が最初であろう。1992 年には、新梅田シティに自然を意識した「中自然の森」が造成された。ビオトープという名称は 1997 年 6 月に完成した大阪ビジネスパーク OBP のツイン 21 ビルの公開空地、「ほたるの森」が最初である。ここは、都市型ビオトープとして、ビオトープとしての機能を備えていることはもとより、都市の景観の面からも高品位であることを目標としている。

こうした生態園は、子どもたちがのびのびと遊び、その中で環境に対する関心と理解を深めていく場となる。千葉県松戸市にある小金高校では、「都市から姿を消した生き物たちを呼び戻したい」という願いのもとにビオトープ建設が計画され、1996 年 4 月に完成した（川北・山田 1997）。中庭につくられたビオトープは面積 1100 m²で、井戸水を水源とした池（71 m²）、水路（18 m）、ミニ雑木林（200 m²）、畑（170 m²）、雑草園（250 m²）から構成されている。畑は無農薬であり、一部（生物科農場）に野鳥の餌となる実のなる木やチョウの幼虫の食草、成虫の蜜源の花なども植えられている。また、小川で発生したヒドラやプラナリアを生物の教材として活用している。

大阪市の小学校でも、同様の試みがなされつつある。1998 年度に新設された茨田小学校には、約 500m²のビオトープがつけられた。盛り土をして、クヌギ、コナラ、アラカシなど生駒山にある樹木が植えられている。水辺は 3 つに分かれ、上流からトンボ池、水田、ハス田とされている。このような立派なものでも学校ごとに様々な工夫をこらしている。調査報告（谷村 1996）によると、樹木園のある学校が 272 校中 108 校

(39.7%)、野草園は116校(42.6%)、池が183校(67.3%)であり、池を生態観察用に利用している学校は79校である。また、落葉・落枝を保存して土壌生物の観察に活用しているのは4校であった。

3 保護水準によるゾーニングと管理

規模の大きな公園では、人の利用を許す段階を設けるべきである。野生の保護のために人の立ち入りが禁じられ、人は外から観察するサンクチュアリ、人為の影響を与えず、自然性の高い環境を創造する目的で、立入禁止ではないが、動植物の生息・生息の保全が優先される保全地区、自然性の高い樹林などの環境を維持しつつ、公園利用者の自然観察をおこなうことを目的とする自然観察区、その他の一般利用区などである。ロンドンや東京の公園の多くにはサンクチュアリや自然の保護を目的としたゾーンが設けられている。

森として使える面積によっても目標や管理手法が異なる。鳥の繁殖を考えるならば、10ha以上の森が必要である。このレベルの森にはサンクチュアリ等利用を制限する場を設けたり、雑木林を0.2-1haに区切って伐採年の異なる萌芽更新を行える。それ以下の広さなら、落葉樹の疎林と草地にひとまとまりの照葉樹林ひとつづつの組み合わせになろう。上田(1984)の滋賀県での調査では、鎮守の森が良好な状態で残されていたのはおおよそ0.5-1ha以上の面積がある場合であった。しかし、小学校の生態園はさらに小さな面積しかとれないだろう。シンボルとなるエノキやケヤキの大木とクヌギ、コナラやミカンなどチョウの食草を含む十数本ほどの樹林と野草園、池からなる最小単位のものが想定される。

都市の森には時間の概念も必要である。森は、はじめから完成されたものとしてつくられるのではなく、樹木の生長とともに変化しながらつくられていく。イギリスの経験に基づくと、灌木種-先駆種-極相種をこの順序で植えることが推奨される(Trust for Urban Ecology 1995)。また、草地では周期的な掘り返しや除草、樹林では伐採や更新などの管理が必要である。

しかし、孤立した森には目的とする生き物が移住してくれるとは限らないから、樹木だけでなく、草本や魚、昆虫も人為的に導入することもある。しかし、もともとその地域にいなかった動物・昆虫を持ち込んではいけない。植物も最小限にすべきである。また、都市化以前に生息していた種を再導入(あるいは移植)する場合には、以下のよう

な条件を満たす必要がある。

○再導入する種がその地域にかつて分布していたか、現在周辺に生息しているものである。

○再導入する生物は近くでとられたものであること。また、そのことによって、採取場所の自然を攪乱しないこと。

○再導入先の森の条件がその生物にとって好適であること。

○再導入の予定を公表し、経過を記録すること。

4 森の生息場所

生物が生活し、繁殖するためにはいくつかのリソース（餌や住み場所、環境）の組み合わせが必要である。必要なリソースは種それぞれ異なっていたり、一部分共通していたりする。ここで、森をつくる際に提供してやれる、種ごとに必要なリソースの組合せを環境ユニットと呼ぶ。たとえば、ミカンの木1本がアゲハの幼虫に必要なリソースであるが、これだけではアゲハが生息するには不十分で、成虫が蜜を吸うための花（たとえばウツギやクサギ）、飛び回るための明るい開けた空間などが必要である。このようにそれぞれの種を生息させるためにはいくつかのリソースの組み合わせである環境ユニットが必要である。

一般に、多くの種を生息させるためには、総面積が同じであれば、大きな森ひとつが多数の小さな森に勝る。これは面積が広いほど含まれる環境ユニットの種類が多いからでもあるが、「広さ」も条件のひとつとも考えられる。猛禽類や林奥に住む種はある程度の面積がないと生息できない。本研究の解析結果からも、1 ha で 4.7 種、100 ha で 10 種と予測されている。小さな森はみどりの通路でつなぐことによって孤立による種の衰退を防ぐ必要がある。

森は林縁、林内、林内の空き地といった構造を持ち、種それぞれに好む場所は異なっているが、林内ギャップ（空き地）はもっとも重要な場所である。例えばドイツで 2-3 ha 未満の林内の空き地が陸生動物が最も豊かであったという（Warren and Key 1991）。

ひとつの環境と隣あう環境との間の推移帯（エコトーン）も生息場所として重要である。推移帯とは水と陸との間の水辺、森と草地との間の林縁などである。イギリスでの調査では、大蛾類の 60%は開けた林地、林道、伐採地、低木のような推移的な林の生息場所に生息していた。都市の森は広さに関しては本当の森とはなり得ず、本当の森の

林縁的環境といえる。その意味で、林縁について詳しく知ることが大切である。とはいえ、どこからどこまでが林縁かと定義するのは難しい。植生から見た林縁は森林と草地との間の灌木やマント群落のみられる範囲とすることもできるし、草地の草本がもっとも深く森林に侵入している地点とすることもできる。前者は 11-12 m (Gates and Mosher 1981)、後者は 40 m 以内 (Matlack 1994) といった測定値がある。動物による林縁の定義はもっとばらついている。林縁に営巣する鳥の巣の場所を調査した例 (Gates and Mosher 1981) では、林内 50 m 程度までという一方、林内性の鳥は林縁から 200 m 以上入らないと増加しないという報告がある (Kroodsmas 1984)。

時間的な推移も重要である。灌木—先駆種—極相種といった森の遷移段階に応じて異なる生物が生活する。イギリスで、伐採後の年数と森林、チョウ (Warren 1987) および数種の鳥 (Fuller et al. 1989) の密度の変化が調べられている。このように萌芽更新される雑木林では、伐採後の回復によって生物相が変化するので、森を区画化して伐採年を変え、いつも様々な回復段階の樹林があることが望ましい。

古くから残された森があるならば、それを保護し、取り込むことが重要である。古い森には大木や枯れ木があり、これらの場所を必要とする小動物を保護している。また、移動能力の小さな陸貝や土壌動物などが生息している。そうした種は新しい森をつくっても自然に住み着くまでには数百年以上かかるかも知れない。南港発電所のエコロジー緑地に生息するアリの種を調査では (夏原ら 1997)、植樹後 7 年ではうっそうとした林ができあがっていたが、アリはわずか 6 種で、兵庫県の同規模の二次林に生息していた 32 種 (橋本ら 1984) と比較して少なかった。

森は生きた木だけによってつくられているのではなく、落葉、枯れ木など「死んだ」木の存在が重要なことである。斉藤 (1974) によれば、樹齢 40 年のヒノキ林では、枝と葉の量が 44 t/ha に対して、枯れ枝が 9 t で地表に落ちている落葉落枝 (A0 層) は 17 t であった。イギリスでの調査では、完全な森林の全有機物量の 17% は枯死材だということ (Harmon et al. 1986)。古い森ほど枯死材の量は多く、枯死材を利用している生物の種も豊富である。菌類やカミキリムシなどの昆虫が代表的だが、枯死材を利用する昆虫の多くは幼虫期を枯れ木ですごすが、成虫は林内の開けた場所ですごし、花の蜜や花粉を食べている。

(1) 野鳥の保護

鳥にとっての森の生息場所は林縁、林内、林内の空き地にわけられる。ひとつの環境しか利用しないのではないが、種によってよく利用する環境が異なっている。また、森は垂直にも高木層、低木層などに層別でき、層別多様度の高い、すなわち、各層とも茂っている森ほど鳥の多様度が高く、個体数も多い（由井 1988）。複雑な構造を持つ樹林は鳥にとって多種の生息場所を提供するからであり、これは、同じ場所において同じ様な生態の鳥でも、枝先、太い枝、幹、林床などと採餌場所が異なったり、営巣場所が異なったりしていることなどからも理解できる（中村 1988）。それに対して、樹種の構成の違いはさほど影響しないようである。

鳥の生活には採餌場所と隠れ場所が不可欠であり、さらに繁殖するためには営巣場所が必要である。餌を食べている間はずっとも無防備で危険が多く、隠れ場所のない場所では餌をとることがないという。たとえば、ホオジロは背の低い草地で種子をついばむが、オープンな場所ではタカなどに襲われやすい。そこで、隠れ場所である樹林から離れることはなく、林縁を主な生活場所としている。このように採食するためには隠れ場所がなくてはならずこの一組のことをF・Hユニットと呼んでいる（中村 1988）。このことから、森の基本単位として水平、垂直両方の構造が重要である。

繁殖期には多くの鳥の種がヒナに昆虫を与える。鳥の繁殖期にあたる4-6月に昆虫の生息数が多いのは落葉広葉樹であり、エノキ、コナラ、サクラなどガの幼虫が好む木が森にあると、鳥の採餌場所となる。間違ってもこの時期に森やその周辺で殺虫剤をまいてはならない。また、安全な場所に設置された浅い水飲み場は多くの鳥を集める。

都市の森で繁殖させたい種は、シジュウカラ、メジロ、モズ、カワラヒワなどである。理想はコゲラやアオバズクが繁殖してくれることである。これらは、本研究で比較的小面積の都市緑地あるいはわずかな樹木面積率の増加により、分布すると予測された種である。メジロ、モズはよく茂った枝に巣をつくるので、数年に一度剪定を行い、枝を茂らすと巣を作りやすい。また、カワラヒワは背の高い落葉広葉樹を営巣場所やソングポスト（なわばり宣言のさえずりをする場所）として利用する。シジュウカラ、コゲラやムクドリは本来樹洞に巣を作るが、若い森には巣を作るような樹洞のある木はないので、巣箱をかけると良い。シジュウカラとムクドリは巣箱をよく利用する。両種は体の大きさが異なるので、シジュウカラだけに巣場所を提供したい場合は、巣箱の穴を小さくする（2.5 cm）。夏に鎮守の森にやってくるアオバズクも大木の樹洞に営巣し、ネズミや

昆虫を食べる。最近都市で見かけることが多くなったカワセミは池で小魚を捕らえ、赤土の崖に穴を掘って巣を作る。カワセミ用の巣箱も考えられている。

冬には、昆虫などの餌が不足し、果実や堅果を利用する鳥が増える。油の多いマツの実にはカラ類やコゲラに好まれ、アキニレやサワグルミなどはカワラヒワやシメ、イカルなどが好む。また、メジロ、ヒヨドリなどは、ツバキなど花の蜜も好む。実のなる木やツバキ、サザンカ類は冬の間の鳥の餌としての価値が高い。冬に鳥に好まれる実のなる木はよく調べられている（日本鳥類保護連盟 1971）。それらのなかでもヒヨドリ、ツグミ等の好む果実としては、イイギリが成績が良く、ついでアメリカヒイラギ、カナメモチ、クログネモチ、サカキ、ヤマガキの順であったとされている（阿部ら 1990）。しかし、越冬中のガの蛹や卵、カイガラムシなども鳥にとって重要な食糧となる。

アオジ、ウグイス等は常緑の藪づたいに移動するので、常緑の灌木を植えて通路とする。このほか冬季にはメジロなど多くの鳥が落葉樹林より常緑樹林を好むという観察結果が知られている。また、冬鳥として飛来するツグミ、シロハラなど大型ツグミ類は低木があまり密でなく、落ち葉の深い林床を好む。これらのツグミ類は果実のほか、落ち葉の下のカタツムリやミミズなどを食べている。

(2) チョウの保護

チョウの生息にとって重要な要素は、幼虫の食草・食樹、成虫の吸蜜源、成虫の飛翔場所や求愛場所である。これらの組み合わせによって、種ごとの生息場所が決まっている。緑地の面積や種の供給源としての山からの距離も種数に影響している（今井・夏原 1996）。大阪市内の森に生息させることを目標とする種は、1970年代以降に大阪市内や周辺の平野部の都市緑地で記録されている種（日浦 1972; 今井・夏原 1988; 石井ら 1991; 今井ら 1992）を参考とすべきであろう。

樹木を食べる場合は、木の大きさにも好みがあり、アゲハ、アオスジアゲハなどは若くて背の低い木を好む。成虫の吸蜜源は花だけでなく、樹液や水たまり、動物の糞などを好むチョウもいる。食草や吸蜜源以外に生息場所として以下の環境を整備することが必要である。

i) 落葉広葉樹林：クヌギ、エノキなどを含み、林床には草花が生える程度の低密度であることが必要。10-15年で萌芽更新を行うことにより、環境を維持する。落葉広葉樹を食樹とするアカシジミやミドリシジミ類、樹液を吸蜜源とするオオムラサキやタテハ

チョウ類などの生息が可能となる。また、チョウばかりでなく、カブトムシや多くの昆虫の生息が期待できる。

- ii) 照葉樹林：林冠が閉鎖されていない、若木による常緑樹林にはアゲハ、アオスジアゲハ、ムラサキシジミなど常緑樹を食草とし、かつ明るい場所を好むチョウが生息する。チョウを生息させるためには、照葉樹林も一部は萌芽更新による管理を実施する。
- iii) 林内の草地、林縁：このような場所には灌木やつる植物が茂る。ハギヤクズ、ヤブカラシなど林縁植物の多くがチョウの成虫の蜜源となる花をつけ、幼虫の食草となる。
- iv) 林内の道：クロアゲハなどは比較的暗い林の中の道を飛翔コースとして利用する。
- v) 林床にササのある林：ヒカゲチョウ類など、ササやイネ科草本を食草とし、林床の茂みの中で休息する
- vi) 草地と畑：モンシロチョウ（アブラナ、キャベツ）、キアゲハ（ニンジン）など作物に依存し、かつオープンスペースを好む。キタテハ、ツマグロヒョウモン、ベニシジミなど草本を食草とし、広い草地を好む。

5 ネットワーク

本研究の結果から、地域スケールにおける自然環境の保全においては、まず猛禽類など広い生息面積を必要とする生物が生息可能な土地利用を計画し、その上で、広い面積を必要としないが移動能力の劣る生物の生息場所を、移動が可能なネットワーク状に確保していく方法が示唆される。この場合に、広い面積を必要とする生物が生息できる条件がより狭い面積しか必要としない生物の生息条件と一致するとは限らないことは、本研究で、広い面積の緑地に必ずしも多種のアリが生息していなかったことから明らかである。

都市やさらに小さな空間でとらえると、森は景観や環境の保全に不可欠であるとともに、物質循環を完結させ得る最小単位の生物の生息場所として機能する。最小単位とは、植物を食べる昆虫、それらの昆虫を食べるクモや捕食性昆虫、さらにそれらを食べる小鳥、そして落葉や小動物の死体を分解する土壤生物などがセットとして生息できる空間である。しかし、昆虫や鳥のほとんどはひとつの生息場所のみで何世代も持続することはできず、複数の生息場所を結ぶみどりの通路（コリドー）が必要である。野鳥等の小動物が生息していくためには、繁殖場所、採餌場所、逃避場所の3つの場所が備わった環境が必要とされる。そして生息場所の面積が大きいほどそこに生息する鳥などの種数

が増加する。

広い面積を緑地として確保することが困難な都市では、規模の小さい緑でも、それらを野鳥等が自由に活動できるような緑のネットワークの一部として配置すれば、それぞれの緑の存在意義が高まる（井上 1987）。

地域レベルの、みどりのネットワークは郊外の山や田畑などの“みどりの大陸”と都市の中の“みどりの島”，“みどりの通路”，“みどりの点”から成り立つ。このうち，“みどりの大陸”は森林性の鳥をはじめ、多くの昆虫や小動物の都市への補給源としての役割を果たす。たとえば、大阪府内の山地や郊外で繁殖している陸の鳥 53 種のうち大阪市内で繁殖が確認されているのは 16 種にすぎないが、53 種のうちの多くが冬の間を市内ですごしたり、春秋に渡り鳥として通過する。チョウについても府内に 90 種近く生息する内で大阪市内では 36 種が観察されるが、山に近い緑地ほど種数が多い傾向が見られる（今井・夏原 1996）。“みどりの島”は都市内部における鳥、昆虫や小動物の生息場所としての役割を果たす。また，“みどりの通路”と“みどりの点”は野鳥等の小動物の移動ルートを確保し，“みどりの大陸”と“みどりの島”を結びつける役割を果たすとともに、都市のみどりのマトリックス（基質）として、疎林や林縁に住む種のための環境をつくる。

たとえば、国立博物館自然教育園においてシジュウカラは繁殖テリトリーとして約 1 ha、すなわち 100 m 四方を必要としていた（千羽 1978）。そこで 1 ha 以上の森を緑道で結んで配置すればシジュウカラの分布を広げることが容易になるであろう。大阪市内にはシジュウカラの繁殖場所は少ないが、大阪城公園で繁殖したシジュウカラが、夏には大川沿いの毛馬桜宮公園や大阪城から住吉大社に至る上町台地という緑の帯で頻繁にみられる。その他にも大野川緑道、南港ポートタウンなどの緑道や、敷地内に草木の茂った JR 城東貨物線などがあり、生き物の移動に貢献している。

都市では、建築物の老朽化による再開発や、快適さの維持のための除草や剪定などの緑地管理がなされ、安定した生息場所が乏しい。地中性のアリの多くが、古墳や社寺林などにのみ生息していたことから、数百年単位で維持されるような生息場所ネットワークの確保も必要である。

V-3 都市における自然の機能と価値評価

都市計画において、緑地を保全する代償として、他の都市機能の変更や維持管理費用

の支出などのコストを支払わねばならない。それには、緑地として保全される土地の地代、人口密度の低下による都市インフラの効率の低下などが含まれる。これらのコストに対して見合う価値を緑地から見いだすことなしには、都市経営は成り立たないだろう。

都市緑地の価値として、1.自然的価値、2.文化的価値、3.環境的価値、4.社会的価値の4つがあげられる（上田 1984; 夏原 1998）。これらは緑地の持つ以下のような機能に基づいている。

1 都市の森の自然的機能

森はたとえ植えられたものであろうと、自然の一部であり、自然としての価値を持つ。都市の森の空間軸として、地球規模、国あるいは地域、都市、町内などいくつかのレベルが想定される。地球レベルでは、都市緑地や人工干潟が国境を越えて移動する渡り鳥の重要な休息の場となっている意義は大きい。1983年に開園し、1995年秋に干潟拡大に成功した南港野鳥園には、トウネンが最高400羽観察されたが（南港グループ 96 1996）、これはわが国全体で記録された3140羽（日本湿地ネットワーク・シギチドリ委員会 1996）の13%に達する。湿地に限らず、大阪城公園をはじめ市内の公園の樹林には春と秋には多種の渡り鳥が観察される。地球レベルで見た場合のもうひとつの意義は、地球上でその地域にしかない種が都市の自然の中に残されている場合がある点である。大阪市でいうならば、すでに絶滅したヨドシロヘリハンミョウや危機に瀕しているヒヌマイトトンボなど河川の河口付近を生息場所とする種の保護も重要である。

もっと小さな範囲、町内あるいは校区レベルのみどりは、生物多様性保護という側面よりも身近なみどりとして、日頃から生き物や自然に親しみ、自然と人間の関わりに意識を向けるためにも重要である。

2 都市の森の文化的機能

歴史的な人里の森である鎮守の森や雑木林は、地域の気候の制約のもとで自然と農業生産や生活のスタイル、信仰などが相まって形づくられた。数百年の歴史を経て、鎮守の森は社寺の建築物とあわせて文化財として保護されている。また、雑木林も公園とされたり、農村生活とあわせて新しいレクリエーションの場やエコミュージアムとして保存されつつある。

文化としての都市の森には、象徴としての生態系が再現されるべきだ。小規模な森をいくつか作ったところで、ワシやタカ、クマなどの住む本来の森の生態系が復元されるわ

けではない。百歩譲って林の奥に住むような小鳥が繁殖できる森を考えても最低 187 ha (1.4 km 四方) は必要であるという見解もある (Askins et al. 1987)。たしかに 187 ha 程度なら、将来大阪の都市文化がもっと成熟したときに、実現する夢を捨ててはいないが、今すぐできるものではない。それならば、その地域の自然とそこに住む人の歴史の象徴として、生息可能な生き物の組合せを想定した都市の森のデザインを考えることがより現実的だろう。

地域の自然とそこに住む人の象徴として、デザインされる都市の森は、長い歴史の評価に耐え得るものでなくてはならない。吉村 (1986) は脅威と愛という自然への矛盾する思いをいかに調和し、都市化の波の中に自然性を組み立てていくかが大切だとし、「わたしたちの生活身边にあるいろいろな緑は『装置化』されたもの (利用のためのシステム化)」すなわち、「中自然」だとしている。都市の森は都市の人に共用され利用されなければ意味がないが、単に公共空地をつくり、造花の木を配置するのでは空虚な文化である。人類の未来が地球環境の保全にかかっている現代では、「中自然」という制約のもとでいかに多様な種の生息を実現するかが、都市の文化のひとつの評価関数となる。

3 都市の森の環境的機能

都市の緑には、ヒートアイランド現象と呼ばれる都市気候の緩和 (梶元ら 1995; 今井ら 1996; 浜田 1996) や自動車排ガスの吸着・吸収, 防音など, 多くの機能が報告されている (高原 1988; 丸田 1983)。都市の環境問題を解決する鍵は、都市の中での自然システムと人工システムを適切に構築するかにある。近代都市は、人工システムを膨張させてきたと同時に、都市内の自然システムを縮小させてきた。そして、都市の人工システムは、系外の資源 (エネルギー, 食糧, 水等) を取り込み消費して、廃棄物 (ごみや二酸化炭素, 汚水) を系外に垂れ流してきた。その結果、都市周辺のみならず地球全体の自然システムを悪化させている。たとえば、大阪市で消費する水は年間約 2500 mm であるが、これはすべて淀川から取水している大阪市外の水である。そして、使われた水は下水道に入り、下水処理した後、大阪湾へと流されている。一方、大阪市内に降り注ぐ雨は年間 1,300 mm 程度だが、これらのうち、60%は地表面を流れて、下水道や川に入り、20%が蒸発、地下にしみこむのは 20%以下にすぎない。蒸発する部分は地表の熱を奪って夏の暑さを緩和するが、表面を流れる水は、利用されることがない。地

表面の不透水化が、都市の自然のシステムを変質させている（土永 1996）。

また、ヒートアイランド現象とも呼ばれている気温上昇は、大阪市では 3 度程度とされている。このため、夏には熱帯夜がつづき、市民の健康をむしばむとともに、電力消費の増大を招く原因ともなっている。

都市のヒートアイランド現象の原因としては、

- 1) アスファルトやコンクリートは緑地のような自然地表にくらべて熱伝導率や熱容量が大きく、日射が熱として蓄えられること。また、アスファルトやコンクリートは水の浸透・蒸発が少なく、水の蒸発に伴う気化熱の放出が少ないこと。
- 2) 高層、超高層建築によって風が弱くなり、放熱が少なくなること。
- 3) 都市では、クーラーや自動車などエネルギー消費に伴う排熱が多いことなどがあげられる。

このため、ヒートアイランド現象の緩和のためには、都市の緑をふやすことと、人工排熱を少なくすることが必要である。緑が温度上昇を抑制するのは、主に葉の蒸散作用によるもので、樹木による日影は舗装面への蓄熱も防いでくれる。

みどりの増加によって、都市の気温はどの程度下げることができるのか。森山（1992）によれば、大阪市の緑被率が 30% あれば現状（約 5%）よりも 1℃ 気温が低下するという。緑被率を 30% にふやす方法として、1) 公開空地の利用、2) 大阪市の道路面積率は 20% で、その 1/2 を緑被とすると、緑被率は 10% 増える、3) 屋上緑化により、10% ふやすことなどをあげている。

ところで、大阪市の面積は 22,045 ha であり、その 30% は約 6,600 ha である。日本の森林の純生産量は暖温帯広葉樹林で 9 t-C/ha/year 程度、スギ林で 8 t-C/ha/year と推定されており（品田ら 1992）、これは吸収する二酸化炭素(CO₂)量（C 換算）と等しいから、6,600 ha をすべて樹木で緑化すると CO₂ 59,400 t-C を吸収すると推定できる。

気温 1℃ の低下による経済と地球環境への効果は大きい。関西電力では、気温 30℃ 以上の場合に、1℃ 上昇するごとに電力需要が数十万 kW 増加するという。これは大規模な水力発電所ひとつの発電量に相当する。関西電力火力発電所の 1kWh あたり CO₂ 排出量は 156g-C（石油を燃料とする火力発電所では 200g-C）である。気温 1℃ 低下による電力需要抑制が 40 万 Kw とすると、大阪で気温が 30 度をこえるのは 403 時間程度であり、その間の電力使用量削減は 16,132 万 kWh と推定され、CO₂ 排出削減量は 25,166t-C となる。前段落での森林によるの吸収量とあわせると、84,566t-C となるが、

1990年の大阪市の二酸化炭素排出量 514 万 t-C の 1.6%に相当する。

都市緑地は気温の上昇した市街地の中で、気温の低いクールアイランドを形成することも知られている。梶元ら（1995）は大阪市内の小規模緑地で気温を測定し、長さ 90 m、幅 40 m の帝塚山古墳で 8 月 12 日の最高気温が周囲の住宅地より 6℃低かったのはじめいずれの緑地でも周辺街路より 1.5-3℃涼しかったと報告している。また、今井ら（1996）は大阪市上町台地斜面の社寺林と隣接した裸地（墓地）において気温を通年測定したところ、林内は日平均気温が夏は 2℃低く、冬は 1℃高かったという結果を得た。屋上緑化等の手段で、住宅やオフィス周辺に集中的に緑を配すことにより、より高い省エネルギー効果が得られるであろう。このように、都市の中に自然を復元することにより、都市のシステムをより持続性の高い、循環・省エネスタイルに変換することが可能である。

このほか、人が満足するみどりの量を環境の目標値とすることも考えられる。しかし、その値は人それぞれ違い、一般化するのは難しそうに思える。その人の育った環境や、民族性といったこともあるだろうし、緑は単に量だけでなく、質の違いもある。とはいっても、これまで多くの人がこの厄介な問題に取り組んできた。進士（1987）は、主婦や子供が動き回る範囲を、300m 四方とし、その中の自然面率（緑と土と水）と住民の満足度との関係をグラフにし、住民の緑充足度が満足から不満足に変わる点が自然面率 50%であったとしている。彼はこれをグリーン・ミニマムと呼んでいる。品田（1980）は東京近辺で、1 平方キロの地区あたりの緑地率（緑で覆われた土地の割合）と住民の意識との関係を調べ、緑地率 50%が満足度の変化点だとしている。丸田（1983）によれば、1975 年に緑豊かといわれている東京の田園調布の住宅地で緑被率（水面を含む）は、民有地で 43%、地域合計で 64%であった。

4 都市の森の社会的機能

都市の森の社会的価値は、自然教育や環境教育のみならず人が育っていく場としての利用、都市の景観としての資産、近隣の共同体意識を培う場など多岐にわたる。とりわけ、子供にとっての自然の重要性はたびたび指摘されており、高橋（1992）は「子どもは、自然との接触を通じて、命あるものの存在を実感し、自然の多様性に刺激される感受性と創造性を学び、生きた知識を獲得し、それらの過程において、自分の能力の発見と発達を促されるだけでなく、的確な判断力や決定力を身につける」と指摘し、また、

仙田 (1992) は、子供のあそび空間には「自然スペース、オープンスペース、道スペース、アナーキスペース、アジトスペース、遊具スペース」の六つの空間があるとし、「こどもたちは自然のあそびを通して、生命というものを知るゆえに、自然スペースはこどものあそび空間の中で最も基本的かつ重要なものである」と書いている。

上田 (1984) は鎮守の森が、現代都市の中で失われてしまった心を内へ向けるような場であったとしている。鎮守の森は神のいる神聖な場所であるとともに、狼の住む奥山のような、真っ暗で立ち入れない場を人里の中につくり出したものでもあった。未知なるものの脅威を借りて、心をみつめる場としたのかも知れない。それとは逆のイメージになるが、自然との日々のふれあいによっても、ストレスの解消をもたらす。森林浴やアニマルセラピーなどとも共通する効果もあろう。社会形成という意味では、地域住民が自然環境を保全するための作業に参加することにより共同体意識が高まることなどがあげられる

5 諸機能の統合と利用

このような機能にどの程度の価値を与えるかについて、いくつかの評価手法が存在する (栗山 1997)。その内容についてはふれないが、もともと非金銭的な機能に交換可能な価値を与えるためには、効果の定量化が必要である。例えば、シジュウカラが営巣し、ゴマダラチョウが舞うような自然の価値は CVM 等によって計算できる。それに対してそれらの種の生息に必要な緑被率と核となる緑地面積を本研究により提案可能であり、そのための緑化費用と、上記の自然の価値に社会的価値など他の3価値を加えたものが釣り合えば、緑地計画は決定されうる。

その際に、それぞれの機能を別々にとらえるのではなく、統合することによって総合的な価値が高まる。都市の自然は人の利用を前提としてこそ意味を持つ。利用には様々な形態があるが、重要なひとつに生き物とのつきあいかたを学ぶことがある。宮武 (1995) は、「虫嫌いは自然に対して無関心になることにつながり、」「親が虫嫌いでは『人と自然の共生』という大事な理念の継承はおぼつかない」と指摘している。

都市緑地を利用した遊びとして、京都の糺の森では、ハトへの餌やり、虫採り、ザリガニ採り、シジミ採り、川での水遊び、落ち葉遊び、キノコ探し、木の枝を使ったチャンバラ、泥遊びなどの自然物遊びが非常に多く、次にボール遊びが多かった (関西女性造園家協会 1994)。こうした自然あそびの場として活用されることは大切である。学校

の授業や課外教育などではもう少し計画的に、生態園の中の生き物の標本とリストづくりや生態の観察などができるだろう。

市民が主体的に自然環境づくりに取り組む仕組みも都市緑地に新しい機能を与え、価値を高める。大阪市立環境科学研究所では環境保健局の主催する、「環境マップによる身近な環境づくり」の事業に協力し、市民ボランティアとともに大阪市内のビオトープマップを作成した。これは市内を4地域に分けて、それぞれで毎月1回コースを決めて調査した成果である。年に一日ビオトープの日を設けて、区対抗、町内対抗で公園にすんでいる生き物を何種記録できるかを競うのも面白そうだ。点数をあげるためにはその日一日頑張るだけではだめで、日頃から生き物が住めるような公園管理をまちぐるみですすめておく必要がある。

市民有志による果樹や農作物の栽培なども、コミュニティ形成と自然環境の保全など何重もの効果が期待できるとして、取り組みが進みつつある。1998年6月大阪市鶴見緑地に開園した、自然体験学習園には、水田、畑、草地など、谷津田の里山風景を再現し、市民が田植えなどを体験できる。このような場所を増やし、たとえば下水の高度処理水などを活用して、無農薬で水田をつくり、無農薬農業の難しさを体験することも都市住民にとって必要かも知れない。

VI 要約

都市計画において、開発や新たな緑地の建設に際して、変化するであろう生物の種や群集の特徴を予測することは、必要不可欠である。本研究は、都市-郊外の環境変化において、異なる空間要求を持つ動物グループの種組成と環境要因との関係を明らかにし、開発影響下での生物多様性の保全の方法を探ることを目的とした。

土地利用は地形図およびランドサット TM により推定した。異なる空間要求を持つ動物として、鳥、チョウ、アリを選択した。これらは、生活史が良く知られ、環境指標性についての研究がすすんでいる。各生物の分布データは既存のデータを用い、独自調査を追加した。

5km 方形区単位で 9 タイプの土地利用面積率と 76 種の繁殖鳥の有無から、正準対応分析によって、鳥の分布は、森林と農地の面積変化に沿って変化することを示された。方形区と種は 5 群に分類され、土地利用が多様な方形区群で種数は最多で、樹林の多い方形区群が僅差で続いた。鳥の種群は土地利用と相関があり、4 群はそれぞれ、樹林、疎林、耕地、水面の各面積と相関がみられ、第 5 群は環境と無相関で 90%以上の方形区に出現した。

大阪府内の都市林における森林性の鳥の種数は、森林面積と山からの距離、調査地周辺 25 km² 範囲の樹木面積率、緑地の細長さによる主成分重回帰により推定された。予測値の実測値からの偏りは、樹木管理の差によるようであった。また、鳥の種の出現パターンは食性や生息場所利用の違いによって異なった。

大阪府内の 19 地点でのチョウ群集を、土地利用のモザイクに注目して、比較した結果、種数、個体数とも樹木面積率が中程度の地点にモードを持つ山型の分布を示した。種によって分布パターンは異なり、樹木食で 1 化性の種は連続した森林に多く、モザイク化のすすんだ場所からは消失した。山型分布を持つ種は林縁生息性であると予想された。

生息場所のモザイクの影響を複数の空間スケール（景観、景観要素、局所生息場所、微小生息場所）で比較した。景観スケールでは、チョウの種数と個体数は土地利用の多様度の高い場所の方が高かったが、多様度指数は低く、樹木食で年 1 化の種が少なかった。局所生息場所単位の種数は、含まれる微小生息場所の存在によって増加したが、密な低木層は種数を減少させた。このように、様々なスケールで環境のモザイクが種組成

に影響を及ぼしていた。

大阪府内の都市緑地 26 地点において、1992-1994 年に調査したアリの種数は、緑地の年齢、樹林面積、緑地周辺の樹木面積率による重回帰によって予測された。特に地中性の種は、古い生息場所に分布が限られていた。面積の増加による種数の増加率は、鳥やチョウより小さかった。これは地中性の種は樹林面積が比較的小さくても生息可能なことと、局所的な絶滅の後の再移住率が低いと考えられた。一方、近郊林に普通な大型種は都市緑地にはいなかった。

連続した森林が農地や住宅地によりモザイク化し、孤島状になる変化を示した。そこでの群集の推移パターンを比較すると、種数の減少率と種組成の規則性は鳥、チョウ、アリの順に高かった。しかし、アリのように小型で移動力の劣る種は孤立化の影響が大きく、時間的な変動に対しても感受性が高いことが予想された。都市近郊における生物群集の保護への応用は、種の生活史とともに、複数の空間・時間スケールを考慮すべきであると考えられた。

これらの知見をふまえ、都市における自然の復元の方法とその価値評価について論じた。

VII 謝辞

以下の皆様に感謝します。京都大学大学院農学研究科久野英二教授には、論文の組立から完成に至るまでご指導いただいた。大阪府公害監視センターには大阪府の土地利用データを提供いただいた。立教大学上田恵介教授には、鳥の食性についてご教示いただいた。アリの種の同定に際して、白梅学園短期大学近藤正樹教授、久保田政雄博士、兵庫県人と自然の博物館橋本佳明博士、寺山守博士にお世話になった。大阪府立大学農学部石井実教授、近畿大学農学部桜谷保之助教授、大阪環境保全株式会社田中真一氏からは共同研究などを通じて、生物群集の調査についての重要な示唆を得た。Harvard 大学 R. T. Forman 教授、広島大学中越信和教授には、景観生態学に目を向けるきっかけを与えていただいた。久留米医科大学木元新作教授、長崎大学伊藤秀三教授、故森下正明教授には、群集指数についてご教示いただいた。土地利用面積の計測については大阪府立大学農学部平野高司博士にお世話になった。生駒山でのチョウの調査に同行して下さった、みどり生き物会議の会員各位。大阪市立環境科学研究所山田浩一課長には研究遂行においてお世話になった。同研究所今井長兵衛研究主幹、山崎一夫研究員には日頃から共同で調査・研究にあたり、生態学について多くを御教示いただいたともに、原稿を読んで助言をいただいた。京都大学高藤晃雄教授、大崎直太助教授、岡山大学中筋房夫教授、京都大学農学部昆虫学研究室で同室した当時の大学院生諸氏、同理学部故寺元英教授の研究室の大学院生諸氏からは、大学院在学中に生態学や研究の方法論について多くをお教えいただいた。京都大学生態学研究センター故井上民二教授には、生態学のみならず、研究生活上の大きな影響を受けた。何より、故巖俊一教授には大学院生としての研究の場を与えていただき、生態学への道を開いていただいた。最後に、妻やよいは、精神と家庭生活の両面で支えとなってくれた。

引用文献

- 阿部学・福山研二・楨原寛・谷本丈夫・柳次郎・山井正敏・山家敏雄・桜井尚武・加藤宏明・田畑勝洋・北原英治・河原輝彦・篠原修 (1990) 都市近郊樹林等森林の公益的機能の維持強化のための管理技術の開発に関する研究. 環境庁.
- Akaike, H. (1973) Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In *2nd International Symposium on Information Theory*. (Petrov, B. N. and Csaki, F. eds). Akademiai Kiado, Budapest. pp. 267-281.
- 秋山恵二郎 (1993) 日本ビオトープ協会設立趣意書. ビオトープ 創刊号: 1.
- Aldrich, J. W. and Coffin, R. W. (1980) Breeding bird populations from forest to suburbia after thirty-seven years. *American Birds* **34**: 3-7.
- Ambuel, B. and Temple, S. A. (1983) Area-dependent changes in the bird communities and vegetation of southern Wisconsin forests. *Ecology* **64**: 1057-1068.
- Andersen, A. N. (1990) The use of ant communities to evaluate change in Australian terrestrial ecosystems: a review and recipe. *Proc. Ecol. Soc. Aust.* **16**: 347-357.
- Andersen, A. N. (1995) A classification of Australian ant communities, based on functional groups which parallel plant life-forms in relation to stress and disturbance. *Journal of Biogeography* **22**: 2297-2311.
- Andersen, A.N. (1997) Using Ants as bioindicators: Multiscale Issues in Ant Community Ecology. *Conservation Ecology* [online] **1**(1): 8. Available from the Internet. URL: <http://www.consecol.org/vol1/iss1/art8>.
- Andersen, A. N. and Yen, A. L. (1985) Immediate effects of fire on ants in the semi-arid mallee region of north-western Victoria. *Australian Journal of Ecology* **10**: 25-30.
- Andren, H. and Angelstam, P. (1988) Elevated predation rates as an edge effect in habitat islands: experimental evidence. *Ecology* **69**: 544-547.
- Angelstam, P. (1986) Predation on ground-nesting birds' nests in relation to predator densities and habitat edge. *Oikos* **47**: 365-373.
- Anthony, C. D., Formanowicz, D. R. Jr. and Brodie, E. D. Jr. (1991) Effect of mine reclamation on ant community structure in eastern Texas. *Texas Journal of Science* **43**: 261-272.
- Arnold, G. W. (1983) The influence of ditch and hedgerow structure, length of hedgerows, and area of woodland and garde on bird numbers in farmland. *Journal of Applied Ecology* **20**:

731-750.

- 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. *Biological Conservation* **39**: 129-52.
- Batten, L. A. (1972) Breeding bird species diversity in relation to increasing urbanisation. *Bird Study* **19**: 157-166.
- Bestelmeyer, B. T. and Wiens, J. A. (1996) The effects of land use on the structure of ground-foraging ant communities in the argentine chaco. *Ecological Applications* **64**: 1225-1240.
- ビオトープ研究会 (1996) ビオトープ研究会報告書. ビオトープ研究会, 京都.
- Blair, R. B. (1996) Land use and avian species diversity along an urban gradient. *Ecological Applications* **6**, 506-519.
- Blair, R. B. and Launer, A. E. (1997) Butterfly diversity and human land use: species assemblages along an urban gradient. *Biological Conservation* **80**: 113-125.
- Blake, J. G. (1991) Nested subsets and the distribution of birds on isolated woodland. *Conservation Biology* **5**: 58-66.
- Blake, J. G. and Karr, J. R. (1984) Species composition of bird communities and the conservation benefit of large versus small forests. *Biological Conservation* **30**: 173-87.
- Boecklen, W. J. and Gotelli, N. J. (1984) Island biogeographic theory and conservation practice: species-area or species-area relationships. *Biological Conservation* **29**: 63-80.
- Bolger, D. T., Alberts, A. C., and Soule, M. E. (1991) Occurrence patterns of bird species in habitat fragments: Sampling, extinction, and nested species subsets. *The American Naturalist* **137**: 155-66.
- Brian, M. V. and Brian, A. D. (1955) On the two forms macrogyna and microgyna of the ant *Myrmica rubra* (L). *Evolution* **9**: 280-290.
- Brittingham, M. C. and Temple, S. A. (1983) Have cowbirds caused forest songbirds to decline? *BioScience* **33**: 31-55.
- Canaday, C. (1997) Loss of insectivorous birds along a gradient of human impact in Amazonia. *Biological Conservation* **77**: 63-77.
- Cardillo, M., Macdonald, D. W. and Rushton, S. P. (1999) Predicting mammal species richness

- and distributions: testing the effectiveness of satellite-derived land cover data. *Landscape Ecology* **14**: 423-435.
- Caswell, H. and Cohen, J. E. (1993) Local and regional regulation of species-area relations: a patch-occupancy model. In: *Species Diversity in Ecological Communities* (eds. Ricklefs, R. E. and Schluter, D.) University of Chicago Press, Chicago, pp. 99-107.
- Chatterjee, S. and Price, B. (1977) *Regression Analysis by Example*. New York: John Wiley and Sons, Inc
- 千羽晋示(1978) 自然教育園の鳥類について. 自然教育園報告 **8**: 75-106.
- 中部電力新清水火力発電所 (1994) ビオトープ実証研究施設のご案内. 中部電力新清水火力発電所, 清水.
- Connell, J. H. (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs, *Science* **199**: 1302-1310
- Connor, E. F. and McCoy, E. D. (1979) The statistics and biology of the species-area relationship. *The American Naturalist* **113**: 791-833.
- Diamond, J. M. (1972) Biogeographic kinetics: estimation of relaxation times for avifaunas of southwest Pacific islands. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* **69**: 3199-203.
- Diamond, J. M. (1973) Distributional ecology of New Guinea birds. *Science* **179**: 759-769.
- Diamond, J. M. (1975) Assembly of species communities. In *Ecology and Evolution of Communities* (Cody, M. L. and Diamond, J. M. eds). Harvard University Press, Cambridge, pp. 342-444.
- Diamond, J. M. and May, R. M. (1981) Island biogeography and the design of natural reserves. In *Theoretical Ecology*. (May, R. M. ed.) Blackwell, Oxford, pp. 228-252.
- Elmes, G. W. and Wardlaw, J. C. (1982) A population study of the ants *Myrmica sabuleti* and *Myrmica scabrinodis* living at two sites in the south of England. II. Effect of above-nest vegetation. *Journal of Animal Ecology* **51**: 665-680.
- Forman, R. T. T. (1995) *Land Mosaics*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Forman, R. T. T. and Godron, M. (1986) *Landscape Ecology*. John Wiley, New York.
- 福田晴男 (1988) 移りゆく東京のチョウー世田谷区からみて. 都市の昆虫誌 (長谷川仁編). 思索社, 東京, pp. 135-178.
- Fuller, R. J., Stuttard, P. and Ray, M. (1989) The distribution of breeding songbirds within

- mixed coppiced woodland in Kent, England, in relation to vegetation age and structure. *Ann. Zool. Fennici* **26**: 265-275
- Furness, R. W. and Greenwood, J. J. D. (1993) *Birds as Monitors of Environmental Change*. Chapman & Hall, London.
- Galle, L. (1991) Structure and succession of ant assemblages in a north European sand dune area. *Holarctic Ecology* **14**: 31-37.
- Gates, J. E. and Mosher, J. A. (1981) A functional approach to estimating habitat edge width for birds. *The American Midland Naturalist* **105**: 189-192.
- Goldstein, E. L. (1975) Island biogeography of ants. *Evolution* **29**: 750-762.
- Greenslade, P. and Greenslade, P. J. M. (1977) Some effects of vegetation cover and disturbance on a tropical ant fauna. *Insect Societaux* **24**: 163-182.
- Haila, Y., Hanski, I. K. and Raivio, S. (1993) Turnover of breeding birds in small forest fragments: The sampling colonization hypothesis corroborated. *Ecology* **74**: 714-25.
- 浜田崇 (1996) 都市気候に及ぼす緑地・水面の効果. *生活衛生* **40**: 3-11.
- Hamilton, T. H., Barth, R. H. Jr., and Rubinoff, I. (1964) The environmental control of insular variation in bird species abundance. *Proc. N. A. S.* **52**: 132-40.
- Hansen, A. J. and Urban, D. L. (1992) Avian response to landscape pattern: The role of species' life histories. *Landscape Ecology* **7**: 163-180
- Hanski, I. (1991) Single-species metapopulation dynamics: Concepts, models and observations. *Biol. J. Linn. Soc.* **42**: 17-38.
- Hanski, I. (1992) Inferences from ecological incidence functions. *The American Naturalist* **139**: 657-662.
- Hanski, I. (1994) A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology* **63**: 151-162.
- Hanski, I. and Gyllenberg, M. (1997) Uniting two general patterns in the distribution of species. *Science* **275**: 397-400.
- Harmon, M. E., Franklin, J. F., Swanson, F. J., Sollins, P., Gregory, S. V., Lattin, J. D., Anderson, N. H., Cline, S. P., Aumen, N. G., Sedell, J. R., Lienkaemper, G. W., Cromack, K. and Cummins, K. W. (1986) The ecology of coarse woody debris in temperate

- ecosystems. *Adv. Ecol. Res.* **15**: 133-302.
- 橋本佳明・上甫木昭春・服部保(1994). アリ相を通してみたニュータウン内孤立林の節足動物相の現状と孤立林の保全について. *造園雑誌* **57**: 223-228.
- 服部保・矢倉資喜・浅見佳世・武田義明・石田弘明 (1997) 三田市ニュータウンにおける蝶類群集からみた植生の自然性評価. *植生学会誌* **14**: 47-60.
- Helle, P. and Muona, J. (1985) Invertebrate numbers in edges between clear-fellings and mature forests in northern Finland. *Silva Fennica* **19**: 281-294.
- Higashi, S., Sato, H., Sugawara, H. and Fukuda, H. (1985) Myrmecofaunal changes since the 1977/78 eruptions on Mt. Usu. *Japanese Journal of Ecology* **35**: 469-479.
- 樋口広芳・塚本洋三・花輪伸一・武田宗也 (1982) :森林面積と鳥の種数の関係: *Strix* **1**: 70-78.
- Hill, M. O. and Gauch, H. G. (1980) Detrended correspondence analysis, an improved ordination technique. *Vegetatio* **42**: 47-58.
- Hinsley, S. A., Rothery, P. and Bellamy, P. E. (1999) Influence of woodland area on breeding success in Great Tits *Parus major* and Blue Tits *Parus caeruleus*. *Journal of Avian Biology* **30**: 271-281.
- 平野敏明・遠藤孝一・仁平康介・金原啓一・樋口広芳 (1985) :宇都宮市における樹木率と鳥の種数との関係: *Strix* **4**: 33-42.
- 日浦勇 (1973a) 海を渡る蝶. 蒼樹書房, 東京.
- 日浦勇 (1973b) 奈良県橿原市箸喰および大阪市長居公園における蝶の生態. *自然史研究* **1**: 51-64.
- 日浦勇 (1976) 大阪・奈良地方低地における蝶相とその人為による変貌. *自然史研究(大阪市立自然史博物館)* **1**: 189-205.
- Hoffmann, B.D., Andersen, A. N., and Hill, G. J. E. (1999) Impact of an introduced ant on native rain forest invertebrates: *Pheidole megacephala* in monsoonal Australia. *Oecologia* **120**: 595-604.
- Holldobler, B. and E. O. Wilson (1990) *The ants*. Belknap Press, Cambridge.
- Holway, D. A. (1999) Competitive mechanisms underlying the displacement of native ants by the invasive argentine ant. *Ecology* **80**: 238-251.

- 本田悦義 (1997) 大阪府和泉地方の自然環境の異なる 3 地域のチョウ類群集. 日本環境動物昆虫学会誌 **8**: 129-138.
- Howe, R. W. (1984) Local dynamics of bird assemblages in small forest habitat islands in Australia and North America. *Ecology* **65**: 1585-1601.
- Hubbell, S. P. and Foster, R. B. (1985) Canopy gaps and dynamics of a neotropical forest. In *Plant Ecology* (Crawley, M. J. ed.). Blackwell, Oxford.
- Hurlbert, S. H. (1971) The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* **52**: 577-86.
- Huston, M. (1979) A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist* **113**: 81-101.
- Ichinose, T. and Katoh, K. (1994) The factors that influenced bird communities on the fragmented woodlots in the Tokorozawa City, Saitama Prefecture. *Journal of the Japanese Institute of Landscape Architects* **57**: 235-40.
- 今井長兵衛 (1993) 大阪市における都市化と蝶相の変化. 昆虫と自然 **28** (12): 16-19.
- 今井長兵衛 (1995) 京都市西賀茂における都市化とチョウ相の変化. 環動昆 **7**: 119-133.
- 今井長兵衛, 榎元慶子, 増田淳二, 夏原由博 (1996) 都市緑地機能の研究 3. 上町台地斜面緑地の気温の通年測定. 大阪市立環境科学研究所報告 **58**: 60-67.
- 今井長兵衛, 夏原由博 (1988) 大阪鶴見緑地で 1986, 87 年に観察されたチョウ類. 大阪市立環境科学研究所報告, **50**: 51-54.
- 今井長兵衛・夏原由博 (1996) 大阪市とその周辺の緑地のチョウ相の比較と島の生物地理学の適用. 環動昆 **8**: 23-34.
- 今井長兵衛・夏原由博・田中真一 (1996) 大阪湾岸のエコロジー緑化地域におけるチョウ類群集とトランセクト調査の精度. 環動昆 **7**: 182-190.
- 今井長兵衛, 夏原由博, 山田明男 (1992) 大阪市内の真田山・万代池両公園で観察したチョウ類. 大阪市立環境科学研究所報告 **54**, 104-108.
- 井上忠佳 (1987) 野鳥等の生息に配慮した都市緑化方策. 新都市, **41**(4): 40-57.
- 石原憲一郎 (1992) 都市環境. 自然環境復元の技術 (杉山恵一, 進士五十八編). 朝倉書店, 東京, pp.47-60.
- 石井実 (1993) チョウのトランセクト調査. 日本産蝶類の衰亡と保護 第 4 集. 日本鱗

- 翅学会, 大阪, pp. 91-101.
- 石井実 (1996) さまざまな森林環境における蝶類群集の多様性. 日本産蝶類の衰亡と保護 第4集. 日本鱗翅学会, 大阪, pp. 63-75.
- 石井実, 広渡俊哉, 藤原新也(1995) 「三草山ゼフィルス」のチョウ類群集の多様性. 日本環境動物昆虫学会誌 7: 134-146.
- 石井実, 山田恵, 広渡俊也, 保田淑郎 (1991) 大阪府内の都市公園におけるチョウ類群集の多様性. 日本環境動物昆虫学会誌 3: 183-195.
- Itow, S. (1984) Species diversity of Fagaceae-absent evergreen broadleaf forests on three NW-Kyushu satellite islands. *Japanese Journal of Ecology* 34: 225-8.
- Janzen, D. H. (1983) No park is an island: increase in interference from outside as park size decreases. *Oikos* 41: 402-410.
- Jokimaki, J. and Suhonen, J. (1993) Effects of urbanization on the breeding bird species richness in Finland: a biogeographical comparison. *Ornis Fennica* 70: 71-77.
- 梶山彦太郎, 市原実 (1986) 大阪平野のおいたち. 青木書店, 東京.
- 関西女性造園家協会 (1994) グリーンネットワークシティ. 学芸出版社, 京都.
- 川北裕之, 山田純念 (1997) 高校の中庭に作ったビオトープ. 小金高校, 松戸.
- Kitahara, M. and Fujii, K. (1994) Biodiversity and community structure of temperate butterfly species within a gradient of human disturbance: an analysis based on the concept of generalist vs. specialist strategies. *Researches on Population Ecology* 36: 187-199.
- Kitahara, M. and Fujii, K. (1997) An island biogeographical approach to the analysis of butterfly community patterns in newly designed parks. *Res. Popul. Ecol.* 39: 23-35.
- Knaapen, J. P., Scheffer, M. and Harms, B. (1992) Estimating habitat isolation in landscape planning. *Landscape and Urban Planning* 23: 1-16.
- Knick, S. T. and Rotenberry, J. T. (1995) Landscapt characteristics of fragmented shrubsteppe habitats and breeding passerine birds. *Conservation Biology* 9, 1059-1071.
- Knight, T. W. and Morris, D. W. (1996) How many habitats do landscapes contain. *Ecology* 77: 1756-64.
- Kobayashi, S. (1982) The rarefaction diversity measurement and the spatial distribution of individuals. *Japanese Journal of Ecology* 32: 255-258.

- 近藤正樹 (1972) 都市化に伴うアリ相の変化. *バイオテクノロジー* **3**: 5-12.
- Kremen, C., R. K. Colwell, T. L. Erwin, D. D. Murphy, R. F. Noss and M. A. Sanjayan (1993) Terrestrial arthropod assemblages: their use in conservation planning. *Conservation Biology* **7**: 796-802.
- Kroodsma, R. L. (1984) Effect of edge on breeding forest bird species. *Wilson Bull.* **96**: 426-436.
- 栗山浩一 (1997) 公共事業と環境の価値—CVM ガイドブック—. 築地書館, 東京.
- Lancaster, R. K. and Rees, W. E. (1979) Bird communities and the structure of urban habitats. *Canadian Journal of Zoology* **57**: 2358-2368.
- Levins, R. (1969) Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* **15**: 237-240.
- Lloyd, M. (1967) Mean crowding. *Journal of Animal Ecology* **36**: 1-30.
- Mabelis, A. (1990) Natuurwaarden in cultuurlandschappen. *Landschap* **7**: 253-268.
- MacArthur, R. and Wilson, E. O. (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- MacKay, W. P., Rebeles M., A., Arredondo B., H. C., Roderiguez R., A. D., Gonzales, D. A. and Vinson, S. B. (1991) Impact of slashing and burning on a native ant fauna (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* **18**: 257-268.
- Majer, J. D. (1985) Recolonization by ants of rehabilitated mineral sand mines on North Stradbroke Island, Queensland, with particular reference to seed removal. *Australian Journal of Ecology* **10**: 31-48.
- Majer, J. D. and Beeston, G. (1996) The biodiversity integrity index: An illustration using ants in Western Australia. *Conservation Biology* **10**: 65-73.
- Majer, J.D., J.E. Day, E.D. Kabay, and W.S. Perriman (1984) Recolonization by ants in bauxite mines rehabilitated by a number of different methods. *Journal of Applied Ecology* **21**: 355-375.
- Manly, B. F. J. (1991) *Randomization and Monte Carlo Methods in Biology*. Chapman and Hall, London.
- 丸田頼一 (1983) 都市緑地計画論. 丸善株式会社, 東京.

- 榊元慶子, 増田淳二, 夏原由博, 今井長兵衛 (1995) 都市緑地の研究 2. ヒートアイランド現象緩和機能の実態調査. 大阪市立環境科学研究所報告 **57**: 73-83.
- Matlack, G. R. (1994) Vegetation dynamics of the forest edge – trends in space and successional time. *Journal of Ecology* **82**: 113-123.
- May, R. M. (1975) Patterns of species abundance and diversity. In *Ecology and Evolution of Communities* (Cody, M. L. and Diamond, J. M. eds.). The Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts and London, pp. 81-120.
- Mcdonnell, M. J. and Pickett, S. T. A. (1990) Ecosystem structure and function along urban-rural gradients: an unexploited opportunity for ecology. *Ecology* **71**: 1232-1237.
- Mabelis, A. (1990) Natuurwaarden in cultuurlandschappen. *Landschap* **7**: 253-268.
- 宮武頼夫 (1995) 都市における生き物とのつき合い方 4. 人と自然の共存をどのように考えるか. 日本環境動物昆虫学会誌, **6**: 187-191.
- Morisita, M. (1959) Measuring the dispersion of individuals and analysis of distribution patterns. *Memoir Faculty of Science Kyushu University Series E (Biology)* **2**: 215-35.
- 森下正明 (1967) 京都近郊における蝶の季節分布. 自然, 生態学的研究 (森下正明・吉良竜夫編) 中央公論社, 東京, pp95-132.
- 森下正明 (1996) 種多様性指数値に対するサンプルの大きさの影響. 日本生態学会誌 **46**: 269-289.
- 森山正和 (1992) 熱帯夜を防ぐ都市の計画. 建築の研究 **92**: 1-6.
- 中上喜史、夏原由博、山本博子、脇川秀子、西尾フミ子(1995) :開園 9 年後の大阪南港野鳥園の鳥類相: 日本環境動物昆虫学会誌 **6**: 157-165.
- 中村登流 (1988) 森と鳥と. 信濃毎日新聞社, 長野.
- 南港グループ 96 (1996) 大阪南港における 1996 年度シギ・チドリ類の渡りの状況. 未刊行資料.
- 夏原由博 (1989) 大阪鶴見緑地における野鳥の生息状況 大阪市立環境学科研究所報告, **50**, 48-50.
- 夏原由博 (1996) 対数正規モデル群集による多様度指数の偏りの比較. 環動昆 **8**: 45-47.
- 夏原由博 (1998a) 大阪市および府内 3 地点でのアリの記録. 蟻 **22**: 1-5.
- 夏原由博 (1998b) 都市にどのような森をつくるか 生活衛生, **42**, 111-133.

- Natuhara, Y. and Imai, C. (1992) Birds in Mandaiike Park. *Annual Report of Osaka City Institute of Public Health and Environmental Sciences* **54**: 120-25.
- Natuhara, Y. and Imai, C. (1996) Spatial structure of avifauna along urban-rural gradients. *Ecological Research* **11**, 1-9.
- Natuhara, Y. and Imai, C. (1998a) Randomization test for the similarity index of communities. In *Population and Community Ecology for Insect Management and Conservation* (Baumgartner, J., Brandmayr, P. and Manly, B. F. J. eds.). Balkema, Rotterdam, pp.205-210.
- Natuhara, Y. and Imai, C. (1999) Prediction of species richness of breeding birds by landscape-level factors of urban woods in Osaka Prefecture, Japan. *Biodiversity and Conservation* **8**, 239-253.
- Natuhara, Y., Imai, C., Ishii, Y., Sakuratani, and S. Tanaka. (1996) Reliability of transect-count method for monitoring butterfly communities 1. Repeated Counts in an Urban Park. *Japanese Journal of Environmental Entomology and Zoology* **8**: 13-22.
- 夏原由博, 今井長兵衛, 高橋満子 (1998) 生駒山での 1994 年のチョウのトランセクト調査. *日本環境動物昆虫学会誌* **9**: 47-54.
- Natuhara, Y., Imai, C., and Takahashi, M. (1998) Evaluating community indices in seasonal assemblages of butterflies (Lepidoptera) at different frequency of transect count. *Biodiversity and Conservation* **7**: 631-639.
- 夏原由博, 今井長兵衛, 田中真一 (1997) 大阪南港発電所 (関西電力) の環境保全林 (エコロジー緑化) における樹林の発達と鳥, アリ群集の特徴 (1993-4 年). *大阪市立環境科学研究所報告* **59**, 68-82.
- Natuhara, Y., Imai, C., Yamada, A. (1991) Birds in the Botanical Garden of Osaka City University, north-eastern Osaka. *Annual Report of Osaka City Institute of Public Health and Environmental Sciences*, **53**, 117-122.
- 夏原由博, 今井長兵衛, 山田明男 (1993) 大阪市内の公園の鳥の種構成の比較. *大阪市立環境科学研究所報告* **55**: 58-66.
- Neumann, F.G. (1992) Responses of foraging ant populations to high intensity wildfire, salvage logging, and natural regeneration processes in *Eucalyptus regnans* regrowth forest of the

- Victorian central highlands. *Australian Forestry* **55**: 29-38.
- 日本蟻類研究会 (1989) 日本産アリ類の検索と解説 (I) . 日本蟻類研究会, 東京.
- 日本蟻類研究会 (1991) 日本産アリ類の検索と解説 (II) . 日本蟻類研究会, 東京.
- 日本蟻類研究会 (1992) 日本産アリ類の検索と解説 (III) . 日本蟻類研究会, 東京.
- 日本環境動物昆虫学会 (1998) チョウの調べ方. 文教出版, 大阪.
- 日本湿地ネットワーク・シギチドリ委員会 (1996) シギチドリ全国カウント報告書 1996年春.
- 日本鳥類保護連盟 (1971) 野鳥の保護, 東京.
- 日本野鳥の会大阪支部 (1988) 大阪の鳥 5. 大阪府, 大阪.
- 日本野鳥の会大阪支部 (1994) 日本野鳥の会大阪支部報 **83**, 日本野鳥の会大阪支部, 大阪.
- 日本野鳥の会大阪支部 (1995) 日本野鳥の会大阪支部報 **84**, 日本野鳥の会大阪支部, 大阪.
- Numata, M. (1976) Methodology of urban ecosystem studies. In: Science for Better Environment. *Proceeding of the International Congress on the Human Environment (1975, Kyoto)* . HESC, Tokyo, pp221-228.
- 沼田真 (1987) 都市の生態学. 岩波書店, 東京.
- Opdam, P., van Dorp, D., and ter Braak, C. J. F. (1984) The effect of isolation on the number of woodland birds in small woods in the Netherlands. *Journal of Biogeography* **11**: 473-478.
- 大阪府東部公園事務所 (1984) 山田池公園の野鳥 (中間報告 1983.4-1984.3) . 大阪府東部公園事務所, 大阪.
- 大阪市建設局 (1995) グリーナリー大阪・2005計画, 大阪市建設局, 大阪.
- Owen, J. G. (1990) An analysis of the spatial structure of mammalian distribution patterns in Texas. *Ecology* **71**: 1823-1832.
- Patterson, B. D. and Atmar, W. (1986) Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society* **28**: 65-82.
- Pearson, S. M. (1993) The spatial extent and relative influence of landscape-level factors on wintering bird populations. *Landscape Ecology* **8**: 3-18.
- Peterken, G. F. (1993) Woodland Conservation and Management. Chapman and Hall, London.

- Petraitis, P. S., Latham, R. E. and Niesenbaum, R. A. (1989) The maintenance of species diversity by disturbance. *Q. Rev. Biol.*, **64**: 393-418.
- Pianka, E. R. (1973) The structure of lizard communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **4**: 53-74.
- Pielou, C. (1969) *An Introduction to Mathematical Ecology*. John Wiley and Sons, Inc, New York.
- Pielou, E. C. (1984) *The Interpretation of Ecological Data*. John Wiley and Sons, New York
- Pollard, E. and Yates, T. J. (1993) *Monitoring Butterflies for Ecology and Conservation*. Chapman and Hall, London.
- Punttila, P., Haila, Y., Paunen, T. and Tukia, H. (1991) Colonisation of clearcut forests by ants in the southern Finnish taiga: a quantitative survey. *Oikos* **61**: 250-262.
- Ricklefs, R. E. (1987) Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* **235**: 167-171.
- Risch, S. J. and Carroll, C. R. (1982) The ecological role of ants in two Mexican agroecosystems. *Oecologia (Berlin)* **55**: 114-119.
- Robbins, R. K. and Opler, P. A. (1997) Butterfly diversity and a preliminary comparison with bird and mammal diversity. *Biodiversity 2* (Reaka-Kudla, M. L., Wilson, D. E. and Wilson, E. O. eds.). Joseph Henry Press, Washington D. C., pp. 69-82.
- Room, P. M. (1975) Diversity and organization of the ground foraging ant faunas of forest, grasland and tree crops in Papua New Guinea. *Aust. J. Zool.* **23**: 71-89.
- Rosenzweig, M. L. (1973) Habitat selection experiments with a pair of coexisting heteromyid rodent species. *Ecology* **54**: 111-117.
- Roth, D. S., Perfecto, I. & Rathcke, B. (1994) The effects of management systems on ground-foraging ant diversity in Costa Rica. *Ecological Applications* **4**: 423-436.
- 齊藤秀樹 (1974) 落ち葉. 森 そのしくみとはたらき(只木良也, 赤井瀧男編著). 共立出版, 東京, pp. 60-77.
- Schoener, T. W. (1976) The species-area relation within archipelagos: models and evidence from island land birds. In *Proceedings of the 16th International Ornithological Conference*. (Firth, H. J. and Calaby, J. H. eds.) Australian Academy of Science, Canberra.
- 仙田満(1992)都市におけることものの遊び場. 都市問題 **83**(12): 15-32.

- Shannon, C. E. and Weaver, W. (1949) *The Mathematical Theory of Communication*.
University of Illinois Press, Urbana.
- 品田穰 (1980) ヒトと緑の空間. 東海大学出版会, 東京.
- 品田泰, 松村秀幸, 坂口勇, 渡部良朋, 寺脇利信, 荒木洋, 河野吉久 (1992) 植物による炭素固定に関する文献調査—森林樹木・海産植物・微生物の炭素固定量—. 電力中央研究所報告, U91054.
- 進士五十八 (1987) 緑のまちづくり学. 学芸出版, 東京.
- 篠崎 吉郎 (1959) 植物共同体の分散構造. 生態学体系 1. 植物生態学(1) (沼田真・編.) pp 123-229. 古今書院, 東京.
- Shinozaki, K. (1963) Notes on the species-area curve. *10th Annu. Meet. Ecol. Soc. Jap. (abstract): 5* (cited from Kobayashi, 1982).
- Simberloff, D. S. and Abele, L. G. (1976) Island biogeography theory and conservation practice. *Science* **121**: 285-286.
- Simberloff, D. S. and Wilson, E. O. (1970) Experimental zoogeography of islands. A two-year record of colonization. *Ecology* **51**: 934-7.
- Simpson, E. H. (1949) Measurement of diversity. *Nature* **163**: 688.
- Sisk, T. D., Haddad, N. M. and Ehrlich, P. R. (1997) Bird assemblages in patchy woodlands: modeling the effects of edge and matrix habitats. *Ecological Applications* **7**: 1170-1180.
- Solow, A. R. (1993) A simple test for change in community structure. *Journal of Animal Ecology* **62**: 191-193.
- Soule, M. E., Bolger, D. T. Alberts, A. C., Wright, J., Sorice, M., and Hill, S. (1988) Reconstructed dynamics of rapid extinctions of chaparral-requiring birds in urban habitat islands. *Conservation Biology* **2**: 75-92.
- Sparks, T. H. and Parish, T. (1995) Factors affecting the abundance of butterflies in field boundaries in swabesey fens, Cambridgeshire, UK. *Biological Conservation* **73**: 221-227.
- 杉山恵一 (1987) 自然教育のための場の創造について. 環境教育のすすめ (沼田真編). 東海大学出版会, 東京, pp.74-94. .
- 巢瀬司 (1993) 蝶類群集研究の一方法. 日本産蝶類の衰亡と保護 第2集, 日本鱗翅学会, 大阪.

- 高橋勇悦(1992)都市とこども. 都市問題 **83**(12): 3-14.
- 高原栄重 (1988) 都市緑地. 鹿島出版会, 東京.
- 武内和彦 (1997) 都市の自然とつきあう, 岩波書店, 東京.
- 田中蕃 (1988) 蝶による環境評価の一方法. 日本鱗翅学会特別報告 **6**: 527-66.
- 谷村載美 (1996) 環境教育からみた学校内の自然環境の現状と課題. 大阪市教育センター研究紀要 **90**.
- 田下昌志, 市村敏文 (1997) 標高の高さの変化とチョウ群集による環境評価. 環動昆 **8**: 73-88.
- Taylor, B. (1991) Investigating species incidence over habitat fragments of different areas - a look at error estimation. *Biological Journal of the Linnean Society* **42**: 177-191
- ter Braak, C. (1986) Canonical correspondence analysis: a new eigenvector method for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* **67**: 1167-79
- 寺山守 (1982) 熊谷市の都市化に伴うアリ種組成の変化. 立正大学北埼玉地域研究センター年報 **5**: 25-35.
- 寺山守 (1986) アリ. 日本の昆虫—侵略と攪乱の生態学— (桐谷圭治 編). 東海大学出版会, 東京, pp. 43-51.
- 寺山守 (1991) アリ群集における種数・面積関係. 桐朋学園女子部研究紀要 **6**: 2-16.
- 寺山守 (1997) 多様性保護の視点からの環境保全 —アリ群集を用いた研究例を中心に—. 生物科学, **49**: 75-83.
- Thompson, J. N. and Willson, M. F. (1978) Disturbance and the dispersal of fleshy fruits. *Science* **200**: 1161-1163.
- Tilman, D., Lehman, C. L., and Kareiva, P. (1997) Population dynamics in spatial habitats. *Spatial Ecology* (Tilman, D. and Kareiva, P. eds). Princeton University Press, Princeton, pp.3-20.
- Torres, J. A. (1984) Diversity and distribution of ant communities in Puerto Rico. *Biotropica* **16**: 296-303
- Touyama, Y. (1996) Myrmecofaunal change under fire disturbance. *Edaphologia* **56**: 25-30
- 頭山昌郁, 中越信和 (1992) 山火跡地へのクロマツとエニシダの混植が植生及び地表性節足動物相の回復に及ぼす影響 日本緑化工学会誌 **17**: 139-150.

- 頭山昌郁・中越信和 (1994) 都市緑地の構造とアリ類の棲息. 日本緑化工学会誌 **20**: 13-20.
- Touyama, Y., Nakagoshi, N. and Yamamoto, T. (1997) Myrmecofauna of lucidophyllous forests in different developmental stages in south-western Japan. *Ecological Research* **12**: 131-138.
- Trust for Urban Ecology (1995) (自然教育研究センター訳) まちに自然をつくる. 中央法規, 東京.
- 土永恒彌 (1996) 都市の水環境の再生と創造, 生活衛生 **40**: 149-162.
- 上田篤 (1984) 鎮守の森. 鹿島出版会, 東京.
- 運輸省 (1994) 環境と共生する港湾. 大蔵省印刷局, 東京.
- 宇山喜士 (1997) 生駒山西側斜面を中心とする東大阪市域の蝶相. 緑蝶 **7**: 30-34
- Vale, T. R. and Vale, G. R. (1976) Suburban bird populations in west-central California. *Journal of Biogeography* **3**: 157-165.
- Vanderwoude, C., Andersen, A.N. and House, A.P.N. (1997) Ant communities as bioindicators in relation to fire management of spotted gum (*Eucalyptus maculata* Hook.) forests in southeast Queensland. *Memoirs of the Museum of Victoria* **56**: 671-675.
- Walcott, C. F. (1974) Changes in birdlife in Cambridge, Massachusetts from 1860-1964. *Auk* **91**, 151-160.
- Warren, M. S. (1987) The ecology and conservation of the heath fritillary butterfly, *Mellicta athalia*. III. Population dynamics and the effect of habitat management. *Journal of Applied Ecology* **24**: 499-513.
- Warren, M. S. and Key, R. S. (1991) Woodlands: past, present and potential. In *The conservation of insects and their habitats* (Collins, N. M. and Thomas J. A., eds). Academic Press, London, pp155-212.
- Whittaker, R. H. (1967) Gradient analysis of vegetation. *Biological Review* **42**: 207-64.
- Wiens, J. A. (1994) Habitat fragmentation: island v landscape perspectives on bird conservation. *Ibis* **137**, S97-S104.
- Wilcove, D. S. (1985) Nest predation in forest tracts and the decline of migratory songbirds. *Ecology* **66**: 1211-1214.
- Wilcove, D. S., McLellan, C. H. and Dobson, A. P. (1986) Habitat fragmentation in the

- temperate zone. In *Conservation Biology* (Soule, M. E. ed.) Sinauer Associates, Sunderland, pp. 95-117.
- Williams, C. B. (1964) *Patterns in the balance of nature*. Academic Press, London.
- Willis, E. O. (1979) The composition of avian communities in remnant woodlots in southern Brazil. *Papeis Avulsos de Zoologia (Sao Paulo)* **33**: 1-25.
- Wilson, E. O. (1961) The nature of the taxon cycles in the Melanesian ant fauna. *The American Naturalist* **95**: 169-193.
- Wisdom, W. and W. G. Whitford (1981) Effects of vegetation change on ant communities of arid rangelands. *Environmental Entomology* **10**: 893-897.
- Yahner, R. H. (1988) Changes in wildlife communities near edges. *Conservation Biology* **2**: 333-339.
- 山岸哲 (1985) 多奈川火力発電所周辺の緑のエリアと自然林における鳥類相の比較研究. *山階鳥研報* **17**: 118-126.
- 山岸哲 (1988) 堺火力発電所環境緑地における鳥類の生息調査. 関西自然保護機構会報 **16**: 33-40.
- 山本道也 (1988) 蝶類群集の研究法. 日本鱗翅学会特別報告 **6**: 191-210.
- 山本道也 (1996) 竜ヶ崎市周辺のチョウ相, 10年間の変化. 流通経済大学創立三十周年記念論文集 経済学部篇 流通経済大学, pp. 447-491.
- Yamauchi, K. and Ogata, K. (1995) Social structure and reproductive systems of tramp versus endemic ants (Hymenoptera: Formicidae) of the Ryukyu Islands. *Pac. Sci.* **49**: 55-68.
- 矢田脩 (1996) 北九州市山田緑地の照葉樹林の蝶群集. 日本産蝶類の衰亡と保護 (田中蕃・有田豊編). 日本鱗翅学会, 大阪, pp 49-56.
- York, A. (1994) The long-term effects of fire on forest ant communities: management implications for the conservation of biodiversity. *Memoirs of the Queensland Museum* **36**: 231-239.
- 吉田宗弘 (1997) チョウ類群集による大阪市近郊住宅地の環境評価. 日本環境動物昆虫学会誌 **8**: 198-207.
- 吉村元男 (1986) 都市は野生でよみがえる. 学芸出版, 京都.
- 由井正敏 (1988) 森に棲む鳥. 創文, 東京.

付表 IV-1 アリの採集記録

	F1	F2	F3A	F3B	F4	P1	P2	P3A	P3B	P4A	P4B	P5	P6	P7A	P7B	P7C
1 ノコギリハリアリ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2 イトウハリアリ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3 ワタセハリアリ	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
4 オオハリアリ	+	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	-	+	+	+
5 メクラハリアリ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
6 テラニシハリアリ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
7 クロニセハリアリ	+	-	+	+	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-
8 ニセハリアリ	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
9 アシナガアリ	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-	-	+	-
10 ヤマトアシナガアリ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
11 クロナガアリ	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+
12 アズマオオズアリ	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
13 インドオオズアリ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	-
14 オオズアリ	-	+	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
15 ムネボソアリ	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	-	+	-	+	+	+
16 ハリナガムネボソアリ	-	-	-	+	+	+	+	+	-	+	+	-	+	+	-	-
17 ハヤシムネボソアリ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
18 ハダカアリ	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
19 オオシワアリ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
20 トビイロシワアリ	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
21 クロヒメアリ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
22 ヒメアリ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
23 キイロヒメアリ	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-
24 トフシアリ	-	-	-	-	+	-	+	-	+	+	-	+	-	-	-	+
25 ウメマツアリ	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-
26 カドフシアリ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
27 アミメアリ	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
28 ハリプトシリアゲアリ	-	-	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	-	+	+
29 テラニシシリアゲアリ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
30 キイロシリアゲアリ	-	-	-	-	-	+	-	+	+	+	+	-	-	+	+	+
31 ウロコアリ	-	-	-	-	-	+	-	+	+	+	-	+	+	-	+	+
32 イガウロコアリ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
33 ヒラタウロコアリ	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
34 ルリアリ	-	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-	+	+	+	-	+
35 ヒラフシアリ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
36 アメイロアリ	+	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
37 ヒゲナガアメイロアリ	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
38 サクラアリ	-	-	+	-	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	-	+
39 ハヤシケアリ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
40 トビイロケアリ	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
41 アメイロケアリ	-	-	-	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
42 クロクサアリ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
43 クサアリモドキ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
44 クロヤマアリ	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
45 ハヤシクロヤマアリ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
46 サムライアリ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
47 クロオオアリ	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
48 ムネアカオオアリ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
49 ミカドオオアリ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
50 ヨツボシオオアリ	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
51 イトウオオアリ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
52 ナワヨツボシオオアリ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
53 ウメマツオオアリ	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-

付表 IV-1 つづき

	P8A	P8B	P8C	P9A	P9B	P10	P11A	P11B	P12	P13	P14	P15A	P15B	P16	P17	S1	S2	S3	S4	L	M1	M2	M3	
1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	
2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
4	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
5	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+
6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+
7	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-
8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	+
10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	+	+	-
13	+	+	+	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
14	+	+	+	-	-	+	+	+	+	-	-	+	+	-	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-
15	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-	+	-
16	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	-	+	+	-	+	+	-	+	-	-	-	-	+	-
17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	+
18	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
19	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
20	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	-	-	+	+	+	-	+	+
21	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
22	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	+	-
23	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
24	-	-	+	-	-	+	+	+	+	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-
25	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	+	-
26	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-
27	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	+	+
28	+	+	+	-	+	+	-	+	+	+	+	-	-	+	-	+	+	-	+	-	-	-	+	-
29	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
30	+	+	+	-	-	+	-	+	-	-	-	+	-	-	-	+	+	+	-	-	-	+	+	
31	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	+	+	+	-	-	-	+	+	
32	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
33	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
34	+	+	-	+	+	+	+	+	+	-	-	+	+	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-
35	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-
36	+	-	+	-	+	+	-	-	+	-	+	+	+	-	-	+	+	+	-	-	-	+	+	+
37	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-
38	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+
39	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
40	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+
41	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
42	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
43	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
44	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+	+
45	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+
46	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
47	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
48	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
49	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
50	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
51	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
52	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
53	-	+	-	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	+	+