

森林の分断化に伴う生物種の絶滅リスク評価および優先保護区域の抽出：多摩丘陵における複数の種群・スケールの生物多様性を対象とした複合研究

2014年

小池 伸介

東京農工大学大学院農学研究院森林生物保全学研究室 講師

共同研究者：曾我昌史 北海道大学 環境資源学専攻  
三瀬友美子 東京農工大学 農学部

## 目次

1. はじめに
2. 分断化景観における生物種の分布パターン
  2. 1. 蝶類の例
  2. 2. 中型哺乳類の例
3. 分断化景観における生物間相互関係
4. 分断化景観における生物種の遺伝構造
5. 分断化景観における保全優先種・地域の抽出
6. 研究成果の発表
7. 謝辞

## 1. はじめに

現在、森林の分断化は世界各地で生物多様性喪失の主要因として認識されている。特に、都市近郊は宅地化に伴う野生生物の生息地の分断化が顕著であり、多くの都市景観では貴重な野生生物が姿を消しつつある。東京都南西部の町田市・稲城市・多摩市・八王子市にまたがる通称「多摩丘陵」と呼ばれる地域もまた、そうした地域のひとつである。多摩丘陵は高度成長期の東京のベッドタウンとして70年代以降急激な宅地開発がなされた。そして、かつての雑木林が広大に広がる里山景観は日本有数のベッドタウンへと化し、この地域で一般的に見られた動植物の多くが姿を消した。そのため、現在では、希少動植物を中心に自然環境の保全の動きが強まり、これら動植物の将来的な生存の確保が、都市近郊の生物多様性を保全するうえで強く求められている。

生物多様性の保全を行う場合、通常資金や時間などの保全を行うための資源は限られているため、限られた資源の中で最も高い保全効果を発揮することが求められる。すなわち、保全上の優先順位を設定する必要がある、開発に敏感な種はどの種か、また種多様性が高い地域はどこか、といった情報は効果的な保全政策を行うために必要不可欠なものとなる。そのため、近年、生活史特性（各生物種が有する形態、フェノロジー、行動に関する特性のこと）を用いた種の絶滅リスク評価が盛んに行われている。しかしながら、それら種間の絶滅リスク評価は同一の生物分類群内（例えば、草本植物類、鳥類など）で行われることが多く、生物分類群間をまたいだ研究は世界的にも限られている。

さらに、生物多様性保全を行う際には、生物分類群の違いだけでなくスケールの違いにも注目する必要がある。なぜなら、生態系の中には多くの階層で多様性が存在するためである。最も有名なものは種多様性が挙げられるが、そのほかにも個体群内の遺伝子レベルの多様性を示す「遺伝的多様性」、さらに生物種間の繋がり多様性を示す「種間相互作用多様性」なども近年では注目されている。以上のことから、森林の分断化が生物多様性に及ぼす影響を包括的に解明するためには、様々な生物分類群・スケールで

の検証が必要だろう。そこで、本研究では、日本において最も森林の分断化の進行が顕著な地域である東京都多摩地域において、様々な特徴を有した複数の動物種群（蝶類・地表性甲虫類・中型哺乳類）の生物種を対象に、種多様性、種間相互作用多様性、遺伝的多様性といった複数の生物多様性スケールで調査することで、1) 分断化に対する絶滅リスクが高い種の予測手法を確立、2) 絶滅リスクが高い種が数多く集中している保全優先地域の抽出を試みることを目的とした。そして最終的には上記2つの課題を基に、東京都多摩地域において、保全上緊急性が高いエリアの図示化と、それらを踏まえた、効果的な多摩地域における生物多様性の保全計画を提言する。

## 2. 分断化景観における生物種の分布パターン

### 2. 1. 蝶類の例

#### 研究の背景

#### 島嶼生物地理学のパターンの検討

都市化に伴う森林の分断化は、昨今の世界的な生物多様性喪失の主要因であると認識されている (Fahrig 2003; Foley 2005)。連続的で大きな森林が分断化すると、孤立した森林 (以降、孤立林もしくは森林パッチと呼ぶ) が数多く生じる。この都市景観 (すなわち都市マトリクス) に存在する孤立林は、“海洋”に浮かぶ“島”と類似しているため、分断化景観における生物種の分布パターンを予測するために、古くから島嶼生物地理学 (the theory of island biogeography, MacArthur and Wilson 1967) が応用されてきた (Zschokke et al. 2000; Magura et al. 2001; Brose 2003)。そして、それらの先行研究の多くは、孤立林における生物種数は森林面積と正、また孤立度と負の関係があることを示してきた (Lomolino et al. 1989; Davies and Margules 1998; Magura et al. 2001)。島嶼生物地理学が提唱されてから数十年が経過したが、当該理論は分断化景観における生物種の分布を予測しそれらを保全に大きく貢献をしてきた。

しかしながら、島嶼生物地理学を適用するにあたり、多くの先行研究が重要なことを無視してきた。それは、海洋とは異なり都市マトリクスは必ずしも生物種の生息に不適ではない点である (Gustafson and Gardner 1996)。事実、最近の研究はマトリクスの構造が生物種の分布パターンに強い影響力を持つことを示唆している (Ricketts 2001; Tischendorf et al. 2003; Kupfer et al. 2006; Dormann et al. 2007; Prugh et al. 2008; Umetsu et al. 2008; Watling et al. 2011)。そのため、分断化景観における研究は、パッチだけを対象とした研究からマトリクスを含めた景観全体を扱う研究へと移行しつつある (Kupfer et al. 2006)。

特に、マトリクス環境を利用できる種にとっては、パッチとマトリクスの境界は曖昧

なものになると予想できる (Sisk et al. 1997)。事実、近年の研究では島嶼生物地理学のパターンはパッチに依存した種でより顕著に検出されている (Cook et al. 2002; Bender and Fahrig 2005; Guldmond and van Aarde 2010)。Cook et al. (2002) は、これらの現象をマトリクスに適応した種による“スピルオーバー効果”と名づけた。すなわち、今後の分断化景観における島嶼生物地理学研究では、パッチに依存した種 (以降、スペシャリスト種と呼ぶ) とそうではない種 (以降、ジェネラリスト種と呼ぶ) を分離して検討する必要があるだろう。

### 群集の入れ子パターンの検討

分断化景観において生物種が島嶼生物地理学のパターンを示すことは古くから知られている。そして、それと同様に、生息地がパッチ状に存在する景観では生物群集は入れ子構造 (Nested subset) を形成することが報告されている (Patterson and Atmar 2000)。入れ子構造とは、多様性が低い群集が常に多様性の高い群集の一部に属するような構造を示す。入れ子構造を形成する群集においては、分布域が狭い生物種は多様な種を持つ群集でしか出現せず、逆に多様性が低い群集は広域分布種によって占められている。この入れ子構造は様々な動植物分類群で確認されている (Hansson 1998; Fischer and Lindenmayer 2005; Schouten et al. 2007)。

分断化景観において生物群集が入れ子構造を形成する背景には様々な要因が考えられる。いくつかの先行研究では、生物種がそれぞれ異なる絶滅への脆弱性を持つことが入れ子構造を引き起こす大きな理由であることが指摘されている (Lomolino 1996; Hecnar & M'Closkey 1997)。そして、入れ子構造における各生物種の入れ子順位 (各生物種が、多様性が高い群集にしかいないか多様性が低い群集にもいるか、ということ) は生息地の分断化に対する生物種の敏感性の指標となることが分かっている (Feeley et al. 2007)。この場合、多様な生物相を持つ群集にしか生息しない種は分断化に対して脆弱性が高いことを意味する (Feeley et al. 2007)。生物種の入れ子順位と生活史

特性の関係を明らかにすることは、各生物種の環境変化に対するぜい弱性を予測する上で重要な役割を果たす。蝶類の場合、生活史特性と環境変化に対する脆弱性は関連している (Tscharrntke et al. 2002; Summerville et al. 2006; Ohwaki et al. 2007)。先述の通り、分断化景観においてはマトリクスに対する適応性も、生物種の環境変化に対する敏感性と関連している (Cook et al. 2002; Watling et al. 2011)

## 本研究の目的と仮説

そこで本研究では、東京都多摩地域の分断化景観において、蝶類の分布パターンが島嶼生物地理学理論および群集の入れ子構造パターンで説明できるのかを検証した。本調査地は、面積や孤立の程度が異なる200以上の孤立林が存在し、分断化景観を行う上で大きなアドバンテージを持つ。蝶類は、食物資源の幅（幼虫期の食物資源の幅）と季節性（年間の世代数）の面で、スペシャリストとジェネラリストに分類することができる。本研究では、我々は以下の2つの仮説の検証を行った。

1. 蝶類種数はパッチ面積と正の関係であり、孤立度（大規模な山塊からの距離）と負の関係である
2. ジェネラリスト種に比べてスペシャリスト種は、よりパッチ面積と孤立度の影響を受けやすい

そして最後に、入れ子構造解析の結果から、分断化に弱い蝶類種の生活史特性を探った。

## 調査地と研究の方法

調査対象とした孤立林は、東京都多摩地域の 10 ×15 km の地域から選んだ（図 2-1-1）。本調査地の西側には、高尾山（海拔 599 m）が含まれる大きな山塊が存在する。なお、本研究ではこの山塊を島嶼生物地理学における“大陸”に相当するものとする。孤立林の植生は、主にクヌギ・コナラを中心とした二次林で構成されている。孤立林の定義は、樹冠が互いに 10 m 以上離れた森林とした（Kurosawa and Askin 2003）。本研究では、多摩地域から計 20 ヶ所の孤立林を調査対象パッチとして選定した。面積は 1.1～121.6 ha である。調査対象森林パッチ間での偽反復を防ぐために、調査パッチ間は最低でも 800 m 以上分離して選択した。

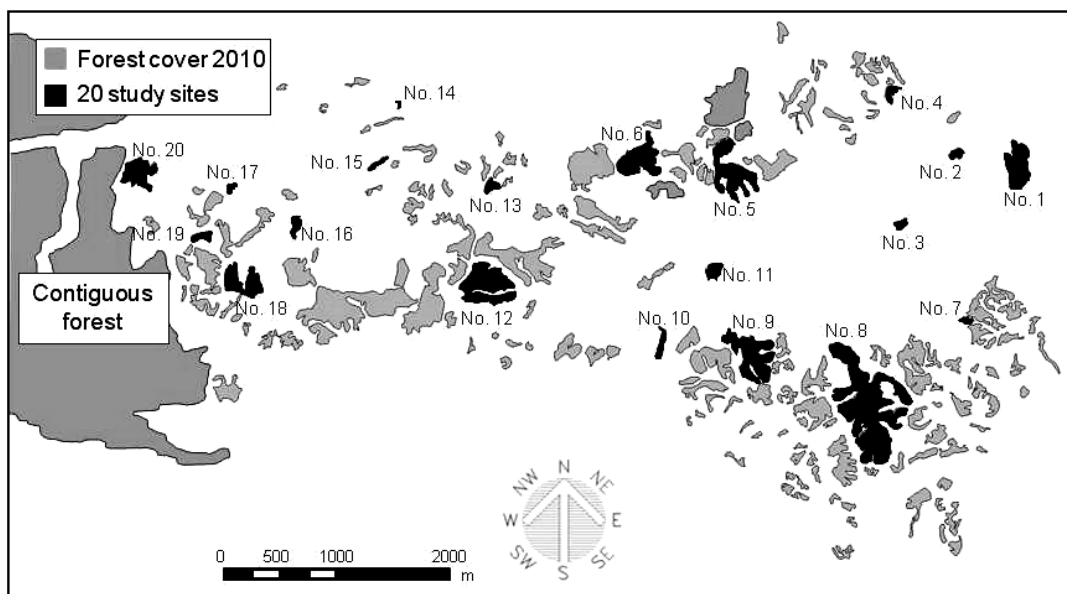


図 2-1-1. 本研究における調査地と 20 ヶ所の調査森林パッチ



## 蝶類の調査と各種の分類

蝶類はライントランセクト法を用いてカウント調査した (Pollard 1977)。トランセクト調査は、各調査パッチで月に一回 (8月を除く 4月~10月まで)、09:30~14:30 までの間に行った。調査はなるべく晴天無風の状態で行った。蝶類は調査ルートから左右前後 10 m 以内に飛翔した個体をカウントした (調査速度は 10 m/分)。トランセクトで同定が難しい種の場合は、その場で捕獲し確認した。また、*Pieris metele* と *P. rapae* に関しては、本研究では *Pieris* spp. として扱った。

調査では計 53 種類の蝶類が確認された。本研究では、これら 53 種類の蝶類を食物資源と季節性に注目してスペシャリスト種とジェネラリスト種に分類した。まず始めに、年に 1・2 化性の種は季節性スペシャリスト種、年に 3 化以上の種は季節性ジェネラリスト種とした。続いて、幼虫食物資源の幅が狭い種 (1 科 10 種以内) は食物資源スペシャリスト、その他の広食性の種は食物資源ジェネラリスト種とした (Kitahara and Fujii 1994 を微修正して使用した)。さらに本研究では、蝶類種のマトリクス適応性に関してもスペシャリストとジェネラリストに分類した。本研究では、幼虫食物資源がマトリクスで栽培利用されている種についてはマトリクス種、栽培利用されていない種についてはパッチ依存種とした。生活史特性に関わる文献は Fukuda et al. (1982, 1983, 1984a, 1984b) を用い、栽培利用に関する情報は Tokyo Metropolitan Government (2000) と the Ministry of Agriculture, Forestry and Fisheries (2010) を元に決定した。

## 解析方法

### 島嶼生物地理学の検証

本研究では、一般化線形モデル (generalized linear models) を用いて解析を行った。応答変数の誤差分布は Poisson 分布に従うと仮定し、リンク関数には log を用いた。モデルでは蝶類種数を応答変数にし、説明変数には調査パッチの面積 (log 変換後に使用) と孤立度 (大規模山塊からの距離) を用いた。最も説明力の高いモデルを選択する際には赤池情報量基準を用いて行い (AICc, Burnham & Anderson 2002)、AICc が最も小さなモデルをもっとも当てはまりがよいモデルとした。これらの過程は、MuMIn パッケージ (ver. 1. 0. 0) の dredge 関数を用いて行った (Barton 2009)。なお、本研究ではモデル平均を行い、各説明変数の一意の係数 (平均 $\pm$ 95%の信頼区間) を算出した。さらに、各説明変数のモデル内における相対的な重要度を算出するために、各説明変数で Relative Variance Importance (RIV) も算出した (結果章における表 2-1-1 を参照のこと)。上記の解析はすべて R software package (ver. 2. 12. 0, R Development Core Team) を用いた。

### 入れ子構造の検証

本研究では入れ子構造を検証するにあたり、BINMATNEST software (Rodríguez-Gironés and Santamaria 2006) を用いた。BINMATNEST を用いることで、対象の群集が有意に入れ子構造を形成するかどうかを検証できる。また、BINMATNEST は対象の群集を最も入れ子構造のあてはまりが良い状態で順位付けするため、各蝶類種の入れ子順位が算出される。本研究では、この入れ子順位と表 2 に示す 4 つの生活史特性 (幼虫食物資源のタイプ、幼虫食物資源の幅、年間の世代数、マトリクス適応性) の関係を、一般化線形モデルを用いて明らかにした。ここでは、入れ子順

位を応答変数（誤差分布には Poisson 分布、リンク関数には log を使用）とし、説明変数には上記 4 つの生活史特性を用いた（前章と同様の枠組み）。

## 結果

解析の結果、53 種 1625 個体の蝶類を確認することができた（平均  $24 \pm 7.3$  種）（表 2-1-2）。分類の結果、24 種は季節性スペシャリスト種、29 種は季節性ジェネラリスト種として分類された。26 種は食物資源スペシャリスト種、27 種は食物資源ジェネラリスト種として分類された。32 種はパッチ依存種、21 種はマトリクス種として分類された（表 2-1-2）。

### 島嶼生物地理学のパターンの検討

全蝶類種数は、森林パッチ面積と正の関係、大きな山塊からの距離と負の関係であった。森林パッチ面積は最も影響力の強い要因であった（表 2-1-1A）。山塊からの距離は蝶類種数に対して負の影響を持っていたが、それらは有意ではなく、一般化線形モデルで得られた係数の 95%信頼区間は 0 をまたいでいた。

そして、スペシャリスト種とジェネラリスト種を分離した解析を行った。まず始めに、森林面積についての結果を述べる。すべての分類群において、森林パッチ面積は蝶類種数に強い正の影響を及ぼしていた（表 2-1-1B, C, D, 図 2-1-2）。一般化線形モデルで得られた森林パッチ面積の係数は、すべての分類群において 95%信頼区間が 0 をまたいでいなかった。続いて、山地からの距離の結果について述べる。すべての分類群においてスペシャリスト種は、孤立度（山塊からの距離）と蝶類種数の間に負の関係が確認された（表 2-1-1B, C, D, 図 2-1-2）。一方で、ジェネラリスト種に対する孤立度の影響は、スペシャリスト種に比べて弱かった（表 2-1-1B, C, D）。

表 2-1-1.一般化線形モデルのモデル平均によって得られた森林パッチ面積と山塊からの距離の係数の平均値(95%信頼区間)と RVI を表す。

	係数	係数	標準誤差	上限 95%	下限 95%	RVI
<b>A 全種数</b>						
パッチ面積	0.36	0.08	0.21	0.52	1.00	
山塊からの距離	-0.01	0.01	-0.03	0.01	0.49	
<b>B 食物資源の幅</b>						
スペシャリスト						
パッチ面積	0.43	0.13	0.18	0.68	1.00	
山塊からの距離	-0.02	0.02	-0.06	0.01	0.74	
ジェネラリスト						
パッチ面積	0.32	0.10	0.12	0.53	1.00	
山塊からの距離	0.00	0.00	-0.01	0.01	0.20	
<b>C 季節性</b>						
スペシャリスト						
パッチ面積	0.61	0.15	0.31	0.91	1.00	
山塊からの距離	-0.03	0.02	-0.07	0.02	0.70	
ジェネラリスト						
パッチ面積	0.27	0.09	0.08	0.45	1.00	
山塊からの距離	0.00	0.00	-0.01	0.01	0.23	
<b>D マトリクス適応性</b>						
スペシャリスト(パッチ依存種)						
パッチ面積	0.38	0.12	0.15	0.61	1.00	
山塊からの距離	-0.03	0.02	-0.06	0.00	0.87	
ジェネラリスト(マトリクス種)						
パッチ面積	0.37	0.11	0.15	0.59	1.00	
山塊からの距離	0.00	0.00	-0.01	0.01	0.20	

表2-1-2. 本研究で確認された蝶類53種の一覧

学名	生活史特性			
	HT	HR	V	T
<i>Papilionoidea</i>				
<i>Parnassius glacialis glacialis</i>	h	o	s	l
<i>Atrophaneura alcinous</i>	h	o	g	l
<i>Graphium sarpedon nipponum</i>	w	o	g	h
<i>Papilio machaon hippocrates</i>	h	p	g	h
<i>Papilio xuthus</i>	w	p	g	h
<i>Papilio helenus nicconicolens</i>	w	p	g	h
<i>Papilio protenor</i>	w	p	g	h
<i>Papilio memunon thunbergii</i>	w	o	g	h
<i>Papilio bianor</i>	w	p	s	h
<i>Pieridae</i>				
<i>Colias erate poliographys</i>	h	p	g	h
<i>Eurema hecabe</i>	w	p	g	h
<i>Pieris spp</i>	h	p	g	h
<i>Arthocharis scolymus</i>	h	p	s	h
<i>Nymphalidae</i>				
<i>Argyreus hyperbius hyperbius</i>	h	o	g	h
<i>Limenitis camilla japonica</i>	w	o	g	l
<i>Neptis sappho intermedia</i>	w	p	g	h
<i>Neptis philyra excellens</i>	w	o	s	l
<i>Polygonia c-aureum</i>	h	o	g	l
<i>Nymphalis xanthomelas japonica</i>	w	p	s	l
<i>Cynthia cardui</i>	h	p	g	l
<i>Vanessa indica indica</i>	h	p	g	l
<i>Kaniska canace</i>	h	o	g	l
<i>Dichorragia nesimachus</i>	w	o	s	l
<i>Hestina persimilis japonica</i>	w	o	s	l
<i>Hestina assimilis</i>	w	o	s	l
<i>Parantica sita nipponica</i>	h	o	s	l
<i>Libythea celtis</i>	w	o	s	l
<i>Ypthima argus argus</i>	h	p	g	l
<i>Minois dryas bipunctata</i>	h	p	s	l
<i>Lethe diana</i>	w	p	g	l
<i>Lethe sicelis</i>	w	p	s	l
<i>Neope goschkevitsuchii</i>	w	p	s	l

表2-1-2. 続き

学名	生活史特性			
	HT	HR	V	T
<i>Lycaenidae</i>				
<i>Narathura japonica japonica</i>	w	o	g	h
<i>Narathura bazalus</i>	w	o	g	h
<i>Artopoetes pryeri</i>	w	o	s	l
<i>Japonica lutea lutea</i>	w	o	s	l
<i>Japonica saepestriata</i>	w	o	s	l
<i>Anrigius attilia attilia</i>	w	o	s	l
<i>Favonius orientalis</i>	w	o	s	l
<i>Rapala arata</i>	w	p	s	h
<i>Callophrys ferrea</i>	w	p	s	l
<i>Lycaena phlaeas daimio</i>	h	o	g	l
<i>Lampides boetieus</i>	h	p	g	h
<i>Pseudozizeeria maha</i>	h	o	g	l
<i>Celastrina argiolus ladonides</i>	w	p	g	h
<i>Everes argiades argiades</i>	w	p	g	h
<i>Curetis acuta paracuta</i>	w	o	g	h
<i>Hesperiidae</i>				
<i>Erynnis montanus montanus</i>	h	o	s	l
<i>daimio tethys tethys</i>	h	o	g	l
<i>Choaspes benjaminii japonica</i>	w	o	s	l
<i>Thoressa varia</i>	w	p	s	l
<i>Potanthus flavus flavus</i>	w	p	s	l
<i>Parnara guttata guttata</i>	h	p	g	h

生活史特性は、HT: 幼虫食物資源(w: 木本食、h: 草本食) HR: 幼虫食物資源幅(o: 狭食性、p: 広食性), V: 世代数(s: 1・2化、g: 3化以上), A: マトリクスの適応性(l: パッチ依存種、h: マトリクス種)

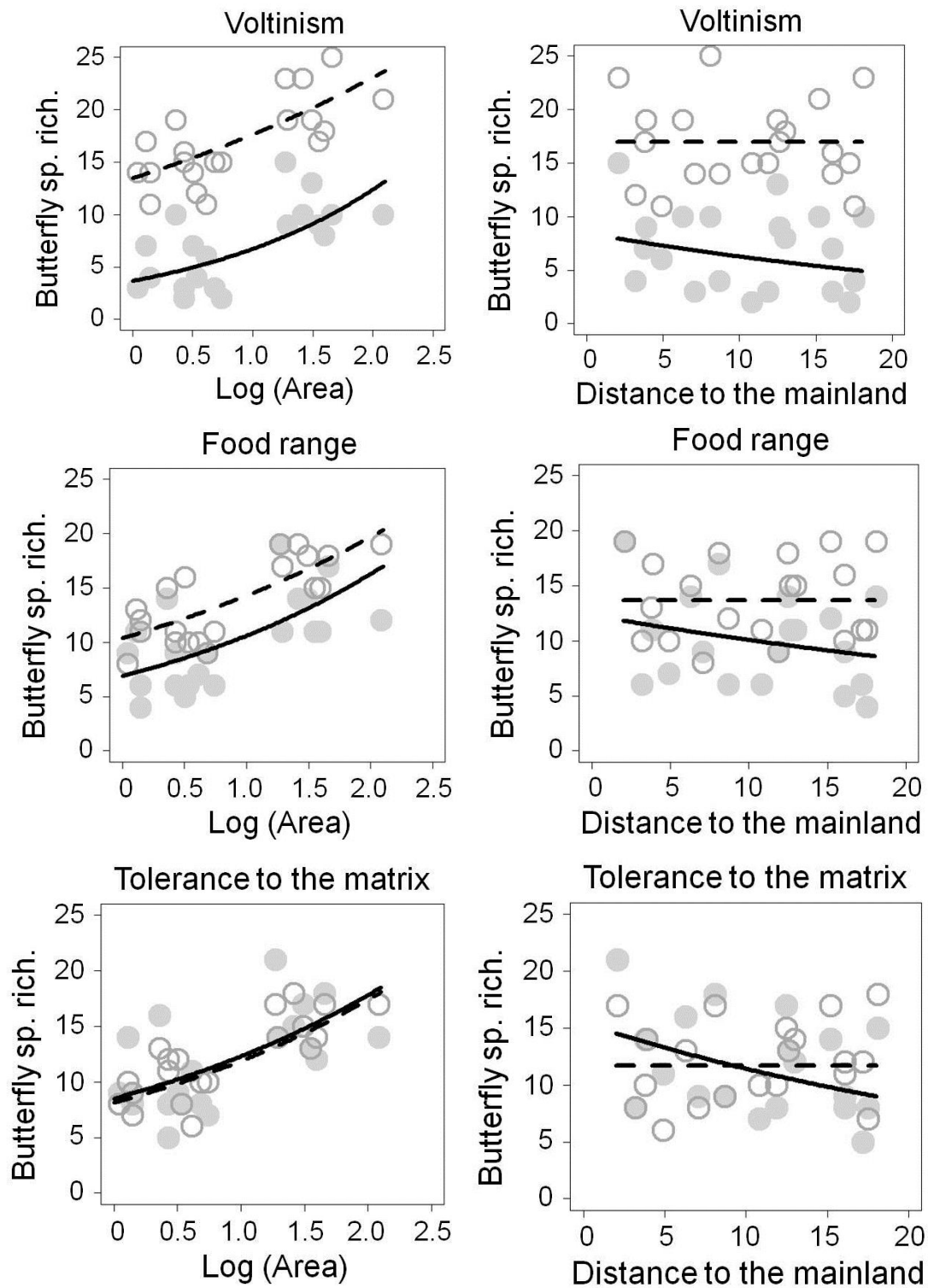


図 2-1-2. 各蝶類のスペシャリスト種（グレー色、実線）とジェネラリスト種（白色、破線）の機能群グループの種数とパッチ面積と山塊からの距離の関係を表す。実践と破線は、一般化線形モデルのモデル平均で算出された係数の平均値を基に作成した。





### 群集入れ子構造パターンの結果

本調査地において蝶類群集は有意に入れ子構造を形成していた ( $p < 0.001$ , 表 2-1-3)。本調査地における入れ子構造において、多様性が高い森林パッチは面積が多い森林パッチであった ( $r=0.469$ ,  $p<0.001$ )。

一般化線形モデルを用いた解析を行った結果、各蝶類種の入れ子順位は 4 つの生活史特性全てと関連していた。AICc を用いたモデル選択の結果、4 つの生活史特性が含まれたモデルが最も当てはまりがよかった。この結果は、4 つの生活史特性（幼虫食物資源のタイプ、幼虫食物資源の幅、年間の世代数、マトリクス適応性）が蝶類の分断化に対する脆弱性を予測する上で適していることを表している（図 2-1-3）。

表2-1-3. 本調査地における蝶類の入れ子構造 (BINMA TNESTで作成)

学名	順位	調査対象森林パッチ																				
		20	15	1	18	10	7	14	5	17	9	4	12	3	8	2	13	6	16	19	11	
<i>Eurema hecabe</i>	50																					
<i>Pieris spp</i>	50																					
<i>Neptis sappho intermedia</i>	50																					
<i>Pseudozizeeria naha</i>	50																					
<i>Celastrina argiolus ladonides</i>	50																					
<i>Parnara guttata guttata</i>	50																					
<i>Lethe diana</i>	50																					
<i>Lycaena phlaeas daimio</i>	46																					
<i>Polygonia c-aureum</i>	45																					
<i>Lethe sicelis</i>	44																					
<i>Neope goschkevitschii</i>	43																					
<i>Ypthima argus argus</i>	42																					
<i>Anrigius attilia attilia</i>	41																					
<i>Lampides boeticus</i>	40																					
<i>Papilio xuthus</i>	39																					
<i>Erynnis montanus montanus</i>	38																					
<i>Curetis acuta paracuta</i>	37																					
<i>Argyreus hyperbius hyperbius</i>	36																					
<i>Daimio tethys tethys</i>	35																					
<i>Narathura japonica japonica</i>	34																					
<i>Colias erate poliographys</i>	33																					
<i>Papilio bianor</i>	32																					
<i>Hestina assimilis</i>	31																					
<i>Papilio machaon hippocrates</i>	30																					
<i>Papilio protenor</i>	29																					
<i>Graphium sarpedon nipponum</i>	28																					
<i>Papilio memnon thunbergii</i>	27																					
<i>Everes argjades argjades</i>	26																					
<i>Libythea celtis</i>	25																					
<i>Narathura bazalus</i>	24																					
<i>Anthocharis scolymus</i>	23																					
<i>Minois dryas bipunctata</i>	22																					
<i>Kaniska canace</i>	21																					
<i>Parnassius glacialis glacialis</i>	20																					
<i>Hestina persimilis japonica</i>	19																					
<i>Potanthus flavus flavus</i>	18																					
<i>Callophrys ferrea</i>	17																					
<i>Japonica saepestriata</i>	16																					
<i>Favonius orientalis</i>	15																					
<i>Cynthia cardui</i>	14																					
<i>Thoressa varia</i>	13																					
<i>Atrophaneura alcinous</i>	12																					
<i>Parantica sita nipponica</i>	11																					
<i>Vanessa indica indica</i>	10																					
<i>Artopoetes pryeri</i>	9																					
<i>Papilio helenus nicconicolens</i>	8																					
<i>Japonica lutea lutea</i>	7																					
<i>Limnitis camilla japonica</i>	6																					
<i>Nymphalis xanthomelas japonica</i>	5																					
<i>Rapala arata</i>	4																					
<i>Neptis philyra excellens</i>	3																					
<i>Choaspes benjaminii japonica</i>	2																					
<i>Dichorragia nesimachus</i>	1																					

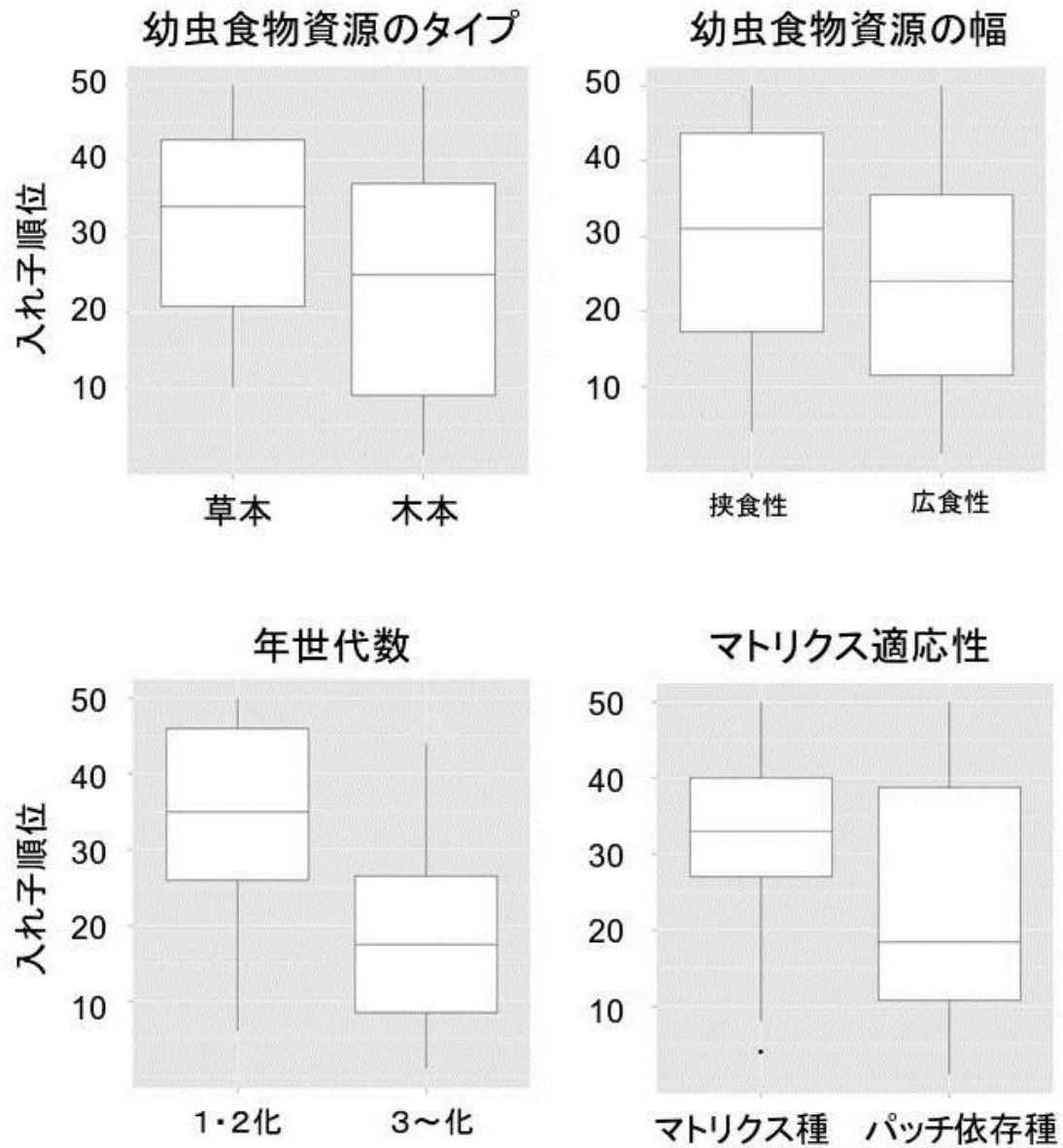


図 2-1-3. 蝶類種の入れ子順位と生活史特性の関係を表す。入れ子順位が滝ほど森林の分断化に対して脆弱性が高いことを意味する。

## 考察

### 島嶼生物地理学のパターンの検討

MacArthur and Wilson (1967) によって提案された島嶼生物地理学理論の通り、本研究では森林パッチ面積と蝶類種数の間に強い正の関係が確認された。この結果は、多くの先行研究と一致する（例えば、Kohn and Walsh 1994; Bellamy et al. 1996; Öckinger and Smith 2006）。パッチ面積と蝶類種数の間の正の関係はいくつかの理由によって説明できる。まず始めに、大きな森林では、通常生物個体群の絶滅率が低く、移入率が高いことが理由として考えられる。これらは島嶼生物地理学理論（MacArthur and Wilson 1967）だけでなく、メタ個体群理論（Hanski and Gyllenberg 1997）によっても説明できるだろう。そのほかの理由としては、大きな森林ほど、内部の環境がより異質的であるということも挙げられる（Connor and McCoy 1979; Forman and Godron 1986）。

本研究では、スペシャリスト種とジェネラリスト種の間でパッチ面積に対する反応に差が見られなかった（表 2-1-1）。Cook et al. (2002) や Guldemand and van Aarde (2010) は、パッチに依存した種は相でない種に比べてパッチ面積に敏感であることを報告している。しかしそれらの研究では、マトリクス環境は良好であり、多くのマトリクス種が生息していた。一方の本研究では、マトリクス環境は高度に都市化されており、マトリクスに適応できているジェネラリスト種であっても決して生息に好適とはいえない（Bastin and Thomas 1999; McKinney 2002）。こうしたマトリクス環境の違いが、本研究と先行研究の異なる結果の理由かもしれない。その一方で本研究では、山塊からの距離が蝶類種数に及ぼす負の効果はスペシャリスト種でのみ確認された（表 2-1-1, 図 2-1-2）。一般的に、多くの資源を食物資源として利用できる種はより広域に分布する傾向にある。そのため、ジェネラリスト種でのみ山塊からの距離の負の効果が確認できなかった背景には、それらの種の高い移動・分散能力が関係しているかもしれない。

本研究結果は、分断化景観における生物多様性の保全を行う上で2つの提言を行うことが出来る。一つ目は、分断化景観におけるマトリクスが持つ保全上の効果を見落とすはならないという点である。島嶼生物地理学が提唱されてから40年以上が経つが、当該研究理論は分断化景観における多様性保全に大きな貢献を果たしてきた。その結果、大きく、そして連結性が高い（山塊から距離の近い）森林パッチの保全上の重要性が認識されてきた。しかしその一方で、マトリクスが持つ保全上の重要性は最近になってようやく注目され始めた。Gascon et al. (1999) はマトリクスで生息できる種は生息に出来ない種に比べてより分断化景観で適応的であることを主張している。このことは、マトリクスの構造は時に分断化の負の影響を緩和させる働きを持つことを意味している。今回の研究の場合、森林パッチ面積は蝶類種数に対して極めて強い正の影響を持っていた。すなわち、広大な森林パッチが保全上重要であることを意味している。とはいうものの、現実社会において広大な森林を確保することは極めて難しく、マトリクス管理を用いた多様性保全策が重要な役割を持つ。いくつかの生活史戦略は既に先天的に決まってはいるものの（年世代数や食物資源の幅など）、マトリクスに対する親和性は我々の土地利用形態によって変えることが可能かもしれない。

2つ目の提言としては、分断化景観において生物種の分布を予測したり保全戦略を立案する際には、スペシャリスト種とジェネラリスト種を別個にして話を進めるべきであるという点である。本研究結果では、山塊からの距離が蝶類種数に及ぼす影響はスペシャリスト種のみで確認された。この結果は、生物種の分布パターンは生物機能群に大きく依存することを意味している。すなわち、スペシャリスト種とジェネラリスト種を混ぜて解析した場合、スペシャリスト種の分布パターンを隠してしまう危険があるだろう。一般的にスペシャリスト種はジェネラリスト種に比べて環境の変化に敏感であるため（Koh et al. 2004）、これは保全上重要な問題である。今後の研究では、他の分類群や調査地を対象とした研究が進展することが望まれる。

## 群集の入れ子パターンの検討

島嶼生物地理学のパターンに加えて、本研究では蝶類群集が入れ子構造を形成していた。これまで、入れ子構造の背景に生活史特性が関連していることは指摘されていたが、それらを実証した研究は多くなかった。本研究では、蝶類種の入れ子順位は4つの生活史特性（幼虫食物資源のタイプ、幼虫食物資源の幅、年間の世代数、マトリクス適応性）で説明された。すわなち、分断化景観において蝶類の保全政策を行う際には、これら4つの生活史特性を基にすることで分断化に敏感な種を予測できるだろう。

本研究では、蝶類の入れ子順位がマトリクス適応性と関連しており、マトリクス適応種は分断化に対して脆弱ではないことが示された。そのため、多様な蝶類の食草や食樹をマトリクス環境で植栽することは蝶類の分断化に対する潜在的な緩和策となるだろう。言い換えれば、本来は分断化に脆弱な生活史を持ち合わせているような種であっても、彼らの幼虫食物資源をマトリクスに植えることで、それらの種を森林の分断化に伴う個体群の縮小から救出させることができるかもしれない。とは言うものの、本研究ではマトリクス環境が蝶類に及ぼす影響を直接的に計測したわけではなく、この点においては将来的な研究の進展が待たれよう。

多摩丘陵を含め、都市の森林は現在世界的に分断化の煽りを受けている。そのため、都市化に伴う森林の分断化が生物多様性に及ぼす影響の解明が早急に求められている。こういった点から、生物種の分断化に対する脆弱性と生活史特性の関係を明らかにすることは保全上重要な意味を持つ。こうして得られた研究成果は、今後都市化に伴う生物多様性の損失を抑える上で、またより効果的な再生政策を検討する上で必須であることは言うまでも無い。

## 引用文献

- Barton K (2009) MuMIn: multi-model inference. R package version 1. 0. 0.
- Bastin L, Thomas CD, (1999) The distribution of plant species in urban vegetation fragments. *Landsc Ecol* 14: 493–507
- Bellamy PE, Hinsley SA, Newton I (1996) Factors influencing bird species numbers in small woods in south-east England. *J Appl Ecol* 33: 249–262
- Bender DJ, Fahrig L (2005) Matrix structure obscures the relationship between interpatch movement and patch size and isolation. *Ecology* 86: 1023–1033
- Brose U (2003) Island biogeography of temporary wetland carabid beetle communities. *J Biogeogr* 30: 879–888
- Burnham KP, Anderson DR (2002) Model selection and inference: a practical information-theoretic approach. Springer, New York
- Cook WM, Lane KT, Foster BL, Holt RD (2002) Island theory, matrix effects and species richness patterns in habitat fragments. *Ecol Lett* 5: 619–623
- Connor EF, McCoy ED (1979) The statistics and biology of the species–area relationship. *Am Nat* 113: 791–833
- Davies KF, Margules CR (1998) Effects of habitat fragmentation on carabid beetles: experimental evidence. *J Anim Ecol* 67: 460–471
- Dormann CF, Schweiger O, Augenstein I, Bailey D, Billeter R, de Blust G, DeFilippi R, Frenzel M, Hendrickx F, Herzog F, Klotz S, Liira J, Maelfait J, Schmidt T, Speelmans M, van Wingerden WKRE, Zobel M (2007) Effects of landscape structure and land-use intensity on similarity of plant and animal communities. *Glob Ecol Biogeogr* 16: 774–787
- Fahrig L (2003.) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34: 487–515
- Feeley KJ, Gillespie TW, Lebbin DJ, Walter HS (2007) Species characteristics associated with extinction vulnerability and nestedness rankings of birds in tropical forest fragments. *Animal Conservation* 10: 493–501



- Fischer J, Lindenmayer DB (2005) Perfectly nested or significantly nested - an important difference for conservation management. *Oikos* 109: 485–495.
- Foley JA, DeFries R, Asner GP, Barford C, Bonan G, Carpenter SR, Chapin FS, Coe MT, Daily GC, Gibbs HK, Helkowski JH, Holloway T, Howard EA, Kucharik CJ, Monfreda C, Patz JA, Prentice IC, Ramankutty N, Snyder PK (2005) Global consequences of land use. *Science* 309: 570-574
- Forman RTT, Godron M (1986) *Landscape ecol.* Wiley & Sons, New York
- Fukuda H, Hama E, Kuzuya T, Takahashi A, Tahakashi M, Tanaka B, Tanaka H, Wakabayashi M, Watanabe Y (1982) *The life histories of butterflies in Japan, vol I.* Hoikusha, Osaka (in Japanese)
- Fukuda H, Hama E, Kuzuya T, Takahashi A, Tahakashi M, Tanaka B, Tanaka H, Wakabayashi M, Watanabe Y (1983) *The life histories of butterflies in Japan, vol II.* Hoikusha, Osaka (in Japanese)
- Fukuda H, Hama E, Kuzuya T, Takahashi A, Tahakashi M, Tanaka B, Tanaka H, Wakabayashi M, Watanabe Y (1984a) *The life histories of butterflies in Japan, vol III.* Hoikusha, Osaka (in Japanese)
- Fukuda H, Hama E, Kuzuya T, Takahashi A, Tahakashi M, Tanaka B, Tanaka H, Wakabayashi M, Watanabe Y (1984b) *The life histories of butterflies in Japan, vol IV* Hoikusha, Osaka (in Japanese)
- Gascon C, Lovejoy TE, Bierregaard Jr RO, Malcolm JR, Stouffer PC, Vasconcelos HL, Laurance WF, Zimmerman B, Tocher M, Borges S (1999) Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biol Conserv* 91: 223–229
- Guldemon RAR, van Aarde RJ (2010) Forest patch size and isolation as drivers of bird species richness in Maputaland, Mozambique. *J Biogeogr* 37: 1884–1893
- Gustafson EJ, Gardner RH (1996) The Effect of Landscape Heterogeneity on the Probability of Patch Colonization. *Ecology* 77: 94–107
- Hanski I (1994) A practical model of metapopulation dynamics. *J Anim Ecol* 63: 151–162

- Hanski I, Gyllenberg M (1997) Uniting two general patterns in the distribution of species. *Science* 275: 397–400
- Hansson L (1998) Nestedness as a conservation tool: plants and birds of oak-hazel woodland in Sweden. *Ecology Letters* 1: 142–145
- Hecnar SJ, M'Closkey RT (1997) Patterns of nestedness and species association in a pond-dwelling amphibian fauna. *Oikos* 80: 371–381
- Kitahara M, 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. *Popul Ecol* 36: 187–199
- Koh LP, Sodhi NS, Brook BW (2004) Ecological correlates of extinction proneness in tropical butterflies. *Conserv Biol* 18: 1571–1578
- Kohn DD, Walsh DM (1994) Plant species richness - the effect of island size and habitat diversity. *J Ecol* 82: 367–377
- Kupfer JA, Malanson GP, Franklin SB (2006) Not seeing the ocean for the islands: the mediating influence of matrix-based processes on the forest fragmentation effects. *Glob Ecol Biogeogr* 15: 8–20
- Kurosawa R, Askin RA (2003) Effects of habitat fragmentation on birds in deciduous forests in Japan. *Conserv Biol* 17: 695–707
- Laurance WF (1991) Edge effects in tropical forest fragments: application of a model for the design of nature reserves. *Biol Conserv* 57: 205–219
- Laurance WF, Yensen E (1991) Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. *Biol Conserv* 55: 77–92
- Lomolino MV, Brown JH, Davis R (1989) Island biogeography of montane forest mammals in the American southwest. *Ecology* 70: 180–194
- Lomolino MV (1996) Investigating causality of nestedness of insular communities: selective immigration or extinctions? *Journal of Biogeography* 23: 699–703
- MacArthur RH, Wilson EO (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton

- Magura T, Ködövöcz V, Tóthmérész B (2001) Effects of habitat fragmentation on carabids in forest patches. *J Biogeogr* 28: 129–138
- McKinney ML (2002) Urbanization, biodiversity, and conservation. *Bioscience* 52: 883–890
- Ministry of Agriculture, Forestry and Fisheries., 2010. <http://www.maff.go.jp/j/tokei/index.html>.
- Öckinger E, Smith HG (2006) Landscape composition and habitat area affects butterfly species richness in semi-natural grasslands. *Oecologia* 149: 526–534
- Ohwaki A, Nalamura K, Tanabe S (2007) Butterfly assemblages in a traditional agricultural landscape: importance of secondary forests for conserving diversity, life history specialists and endemics. *Biodiversity and Conservation* 16: 1521–1539
- Patterson BD, Atmar W (2000) Analyzing species composition in fragments. *Bonner Zoological Monograph* 46: 9–24.
- Pollard E (1977) A method for assessing changes in the abundance of butterflies. *Biol Conserv* 12: 116–134
- Prugh LR, Hodges KE, Sinclair ARE, Brashares JS (2008) Effect of habitat area and isolation on fragmented animal populations. *Proc Nat Acad Sci USA* 105: 20770–20775
- R Development Core Team (2010) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Ricketts TH (2001) The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *Am Nat* 158: 87–99
- Ries L, Debinski DM (2001) Butterfly responses to habitat edges in the highly fragmented prairies of Central Iowa. *J Anim Ecol* 70: 840–852
- Rodríguez-Gironés MA, Santamaria L (2006) A new algorithm to calculate the nestedness temperature of presence-absence matrices. *Journal of Biogeography* 33: 924–935

- Schouten MA, Verweij PA, Barendregt A, Kleukers RJM, de Ruiter PC (2007) Nested assemblages of Orthoptera species in the Netherlands: the importance of habitat features and life-history traits. *Journal of Biogeography* 34: 1938–1946.
- Sisk TD, Haddad NM, Ehrlich PR (1997) Bird assemblages in patchy woodlands: modeling the effects of edge and matrix habitats. *Ecol Appl* 7: 1170–1180
- Summerville KS, Conoan CJ, Steichen RM (2006) Species traits as predictors of lepidopteran composition in restored and remnant tallgrass prairies. *Ecological Applications* 16: 891–900
- Tischendorf L, Bender DJ, Fahrig L (2003) Evaluation of patch isolation metrics in mosaic landscapes for specialist vs. generalist dispersers. *Landscape Ecol* 18: 41–50
- Tscharntke T, Steffan-Dewenter I, Kruess A, Thies C (2002) Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland–cropland landscapes. *Ecological Applications* 12: 354–363
- Tokyo Metropolitan Government (2000) Tokyo road side tree map. Tokyo metropolitan government, Tokyo (in Japanese)
- Umetsu F, Metzger JP, Pardini R (2008) Importance of estimating matrix quality for modeling species distribution in complex tropical landscapes: a test with Atlantic Forest small mammals. *Ecography* 31: 359–370
- Vos CC, Stumpel HP (1995) Comparison of habitat isolation parameters in relation to fragmented distribution patterns in the tree frog (*Hylea arborea*) . *Landsc Ecol* 11: 203–214
- Watling JI, Nowakowski AJ, Donnelly MA, Orrock JL (2011) Meta-analysis reveals the importance of matrix composition for animals in fragmented habitat. *Grob Ecol Biogeogr* 20: 209–217
- Zschokke S, Dolt C, Rusterholz HP, Oggier P, Braschler B, Thommen GH, Ludin E, Erhardt A, Baur B (2000) Short-term responses of plants and invertebrates to experimental small-scale grassland fragmentation. *Oecologia* 124: 559–572

## 2. 2. 中型哺乳類の例

### 多摩地域における中型哺乳類の分布調査

本研究では、前述の蝶類を対象とした分断化景観における生物種の分布調査に加えて、比較的森林の分断化に対して影響を受けやすい中型哺乳類の分布調査も行った。本調査では、前述の蝶類の調査と同じ地域において 21 箇所の調査対象の森林パッチを設定し、分布調査を行った。分布調査では自動撮影カメラを用い、カメラは National Geographic 社の自動撮影赤外線カメラ（5.0 Megapixel Infrared Digital Motion-detection Camera）を使用した。また、カメラの設置に際しては、中型哺乳類の誘因物質として腐肉を設置した。各調査森林パッチにて、3 台のカメラを 20 日間設置した（図 2-2-1）。

調査・データ収集の結果、20ヶ所の調査対象森林パッチにて4種類の中型哺乳類を撮影することに成功した。タヌキ (*Nyctereutes procyonoides*) が 443 枚、ハクビシン (*Paguma larvata*) が 21 枚、アナグマ (*Meles meles*) が 3 枚、アライグマ (*Procyon lotor*) が 1 枚の計 468 枚の写真が撮影された（一例を図 2-2-2 に示す）。

本研究では、このうち最も多くの枚数を撮影することが出来たタヌキを対象として、タヌキの分布要因を明らかにするための解析を行った。統計解析は PRESENCE software を用いた (Hines 2006)。本解析では、タヌキの発見率と占有率に対して森林パッチ面積と周囲の森林との連結性（対象の森林パッチから周囲 300m 以内に接する森林パッチの面積の合計値）が及ぼす影響を明らかにした。そのために本研究では、タヌキの占有率と発見率が森林パッチ面積と連結性でそれぞれ説明されるモデル（null モデルを含む 9 つのモデル）を構築した（表 2-2-1 に全モデルを記載）。そして、赤池情報量基準（AIC）を基準にしてもっとも当てはまりが良いモデルを選択した。

解析の結果、占有率が森林パッチ面積で説明されるモデルがもっとも当てはまりが良かった（表 2-2-1）。しかしながら、そのモデルは null モデル ( $\psi(\cdot) p(\cdot)$ ) と比較して AIC の差がわずかに 0.95 であった（表 2-2-1）。また、連結性をモデルに入れる

ことで、モデルの当てはまりが向上されることは無かった。これらの結果はタヌキの分布は森林パッチの面積や連結性で説明することが難しいことを示唆している。

そこで本研究では、撮影されたタヌキの写真のうち、親タヌキが子タヌキを連れていた写真を“繁殖個体”すなわち“繁殖成功の有無”と解釈し、森林パッチ面積と連結性がタヌキの繁殖成功に及ぼす影響を明らかにした。解析は先と同様に行った。その結果、タヌキの繁殖の成功は森林面積でうまく説明することができた（表 2-2-1）。この結果は、タヌキの繁殖成功率は面積が大きな森林パッチほど高いことを意味している。これはいくつかの理由で説明することが出来ると考えられる。まず始めに、日本ではタヌキは繁殖や採餌など多くの生活史段階において森林環境に依存しており、比較的大きな行動圏を要するという点である（佐伯 2008）。次に、タヌキの主な餌資源の一つである地表性の甲虫類は小さく孤立した森林では少ないという点である（Soga et al. 2013）。その一方で、本研究では森林の連結性がタヌキの繁殖に及ぼす影響は確認されなかった。一つの理由としては、都市マトリクスがタヌキの移動・分散に大きな障壁となっていたということが考えられる。事実、都市景観において生物種の移動は人為的な建築物や道路によって大きく遮られることが知られる（Mader 1984）。

生物種の繁殖成功に及ぼす要因を明らかにすることは、地域におけるその種の長期的な生息を達成させる上で必須である。そのため、都市が造成される前に、残存緑地の多様性保全上最適な配置計画を明らかにすることは、都市において生物多様性を保全する上で重要な鍵を握っているだろう。

## 引用文献

Hines JE (2006) PRESENCE2 – Software to estimate patch occupancy and related parameters. USGS-PWRC.

Mader HJ (1984) Animal habitat isolation by roads and agricultural fields. *Biol Conserv* 29: 81–96.

佐伯緑 (2008) 里山の動物の生態 – ホンドタヌキ. In: 「日本の哺乳類学」 高槻成紀・

山極寿一（編）. 東京大学出版会, 第2巻 第12章 pp. 321-345.

Soga M, Kanno N, Yamaura Y, Koike S (2013) Patch size determines the strength of edge effects on carabid beetle assemblages in urban remnant forests. *J Insect Conserv* 17: 421-428.

表2-2-4. PRESENCEによって得られら全9モデル

モデルの順位	説明変数	AIC	$\Delta$ AIC	w
<b>在・不在</b>				
Model 1	$\psi(.)$ $p(\text{Local})$	170.51	0.00	0.288
Model 2	$\psi(.)$ $p(.)$	171.46	0.95	0.179
Model 3	$\psi(.)$ $p(\text{Landscape})$	172.45	1.94	0.109
Model 4	$\psi(\text{Landscape})$ $p(\text{Local})$	172.51	2.00	0.106
Model 5	$\psi(\text{Local})$ $p(\text{Local})$	172.51	2.00	0.106
Model 6	$\psi(\text{Local})$ $p(.)$	173.46	2.95	0.066
Model 7	$\psi(\text{Landscape})$ $p(.)$	173.46	2.95	0.066
Model 8	$\psi(\text{Local})$ $p(\text{Landscape})$	174.45	3.94	0.040
Model 9	$\psi(\text{Landscape})$ $p(\text{Landscape})$	172.45	3.94	0.040
<b>繁殖成功</b>				
Model 1	$\psi(\text{Local})$ $p(.)$	115.96	0.00	0.437
Model 2	$\psi(\text{Local})$ $p(\text{Landscape})$	116.50	0.54	0.333
Model 3	$\psi(\text{Local})$ $p(\text{Local})$	117.81	1.85	0.173
Model 4	$\psi(.)$ $p(\text{Local})$	121.48	5.52	0.028
Model 5	$\psi(\text{Landscape})$ $p(\text{Local})$	123.47	7.51	0.010
Model 6	$\psi(.)$ $p(.)$	124.42	8.46	0.006
Model 7	$\psi(\text{Landscape})$ $p(.)$	124.50	8.54	0.006
Model 8	$\psi(\text{Landscape})$ $p(\text{Landscape})$	125.31	9.35	0.004
Model 9	$\psi(.)$ $p(\text{Landscape})$	126.08	10.12	0.003

\*w: Akaike weights (w).



## カメラの様子



図 2-2-1. 本研究における赤外線カメラの設置の様子を表す。



ハクビシン



タヌキ



アナグマ

図 2-2-2. 本研究で撮影された中型哺乳類の一例を示す。

### 3. 分断化景観における生物間相互関係

#### タヌキの種子散布者としての機能の評価

##### はじめに

植物の分散の多くは、種子を散布することによって行われる。さまざまな散布様式の中でも、動物が果実を採食し排便、あるいは採食後の吐き出しによって種子が散布される被食散布の形式は、熱帯から温帯にかけて森林を構成する木本植物の多くの種が有する散布型である (中西 1994、Willson et al. 1989)。そのため、被食散布型の種子散布がどのように行われるのかを知ることは森林の植物個体群の動態や遺伝的構造を理解する上で重要であることから、森林での重要な生物間相互関係の一つと考えられている。

被食散布の種子散布者としては鳥類や哺乳類がよく知られており、一度に散布される種子の量や種子の破壊率など、散布の特徴は散布者によって様々である (e.g. Perea et al. 2013)。そうした散布者に依存する散布の特徴の1つに種子の散布距離がある。種子の散布距離は散布された種子のその後の発芽や、実生の定着に影響を与えられ、種子が散布される距離の違いによって植物が散布者から受ける恩恵は異なると考えられる。

被食散布型の種子散布距離は、種子を含んだ糞やペリット等の場所とその種子の母樹の位置を結んだ直線距離となる。実際に野外で種子の散布距離を測る場合、鳥では直接観察といった方法がとられてきた。また、いくつかの研究では種子が散布者の体内を通過するのに要する時間 (以下、体内滞留時間) のデータと散布者の行動のデータから種子散布距離を推定する方法がとられてきた (e.g. Holbrook and Smith 2000)。この方法は直接観察および糞を拾うことが困難な多くの種に対して、また特別な環境の調査地を必要とせずに行うことができるといった利点をもつ。さらに、あくまで推定値ではあるが、その対象種が持つ潜在的な種子散布距離を推定できるという利点も存在する (Koike et al. 2011)。

そこで、本研究は散布者の体内滞留時間と移動のデータから間接的に算出した種子散

布距離の推定値から、都市や里山の森林における重要な種子散布者と考えられるホンドリタヌキ（以下、タヌキ）の種子散布距離を推定することを目的とした。

## 調査地・対象種

本研究は野外調査では東京農工大学農学部附属フィールドミュージアム多摩丘陵（以下 FM 多摩丘陵）で、飼育個体を用いた実験では神奈川県立自然環境保全センターで行った。

野外調査は FM 多摩丘陵（東京都八王子市：12.6ha）とその周辺緑地（16.3ha）の計 28.9 ha を調査地とした。敷地には草地、コナラ (*Quercus serrata*) の優占する広葉樹林、スギ (*Cryptomeria japonica*)・ヒノキ (*Chamaecyparis obtusa*) 林・クリ (*Castanea crenata*) 果樹園といった多様な環境が含まれている。カキノキ (*Dispyros kaki*) やイチヨウ (*Ginkgo biloba*)、サルナシ (*Actinidia arguta*) など、タヌキがよく果実を利用する樹種も多く生育している（長谷川ら 2010）。また、広い範囲で下層にはアズマネザサ (*Pleioblastus chino*) が繁茂している。調査地に生息する中型食肉目としては、タヌキの他、ニホンアナグマ・ホンドリツネ (*Vulpes vulpes*)・アライグマ・ノネコ (*Felis catus*) の生息が確認されている。

飼育実験は神奈川県立自然環境保全センター（神奈川県厚木市）にて行った。同施設は傷病鳥獣の救護を行っており、県下で保護された野生動物が搬送される。実験には保護されたタヌキのうち、容体が回復し野生復帰が可能となった個体を用いて行った。

## 方法

### 体内滞留時間の測定

2013 年 4 月から 10 月の間にかけて自然環境保全センターに飼育されていたタヌキの成獣の複数個体を用いて給餌実験を行い、体内滞留時間を測定した。給餌実験では種子の代わりに直径 5mm のプラスチック製のビーズを使用した。

実験では餌としてビーズとともに、キウイフルーツ (*Actinidia deliciosa*) を与えた。タヌキの食性は、夏は動物質が多く、秋は果実が多いことが知られている（Hirasawa et

al. 2006)。キウイフルーツはタヌキが野生下でよく利用するサルナシの近縁種であり、タヌキが果実を採食した際の体内滞留時間を求めるために餌として用いた。

実験は、縦 3.5m・横 1.7m の運動可能な野外ケージに 1 個体のみが入っている状態で行った。ケージ上部にはカメラを設置し、排便を確認した。

### 行動データの取得

タヌキを捕獲し、GPS 付きの首輪を装着させることでタヌキの行動データを取得した。捕獲は 2012 年 11 月から 2013 年 9 月にかけて FM 多摩丘陵にて箱罠を用いて行った。タヌキを捕獲した際は体重・性別を記録した後に首輪を装着し、麻酔から醒めたことを確認してから放獣を行った。

首輪は GPS 機能付きの携帯電話端末 (NTT ドコモ CTG-001G) にベルトを接着したもので、先行研究では定置試験やアライグマに装着した結果からその実用性が調査されている (山崎・佐伯 2012)。端末は 30 分間隔で時間と位置情報を自動で発信するよう設定しており、30 分間隔ごとの移動距離を求めた。

### 推定値による種子散布距離の算出

タヌキの移動距離は直線距離と累積距離の 2 通りの方法で求めた (図 3-1)。直線距離とは移動前の地点と t 分間の移動後の地点との 2 点間を直線で結んだものである。移動前の地点を母樹の位置と仮定すると、直線距離は種子が母樹からどれ程の離れた距離へ散布されるのかという実際の散布距離に当たると考えられる。一方で累積距離は、移動前の点から t 分間で測位された点間の距離を順々に足したもので、タヌキの潜在的な移動能力を把握するためのものである。累積距離により、タヌキが種子を排出するまでにどの程度の距離までならば到達し得るのかを求め、タヌキが種子を散布可能な距離を調べた。

GPS より得られた行動のデータと体内滞留時間の実験結果を用いて、先行研究と同様に以下の計算式から直線距離と累積距離のそれぞれで散布距離を計算した (e.g. Holbrook and Smith 2000)。

$$D_x = \sum (L_t \times P_d)$$

$D_x$  はある距離  $x$  に種子を散布する確率、 $L_t$  は タヌキが  $t$  分間 (30 分ごと) にある距離  $x$  まで移動する確率、 $P_d$  は種子が  $t$  分間でタヌキから排出される割合を示している。散布距離の算出では、あらかじめ散布距離  $x$  を 50m ごとにカテゴリー分け ( $x=50, 100, \dots, 750$ ) した。このようにして、ある距離に種子が散布される確率を求め、母樹からその周囲に散布された種子の分布を求めた。

## 結果

### 体内滞留時間

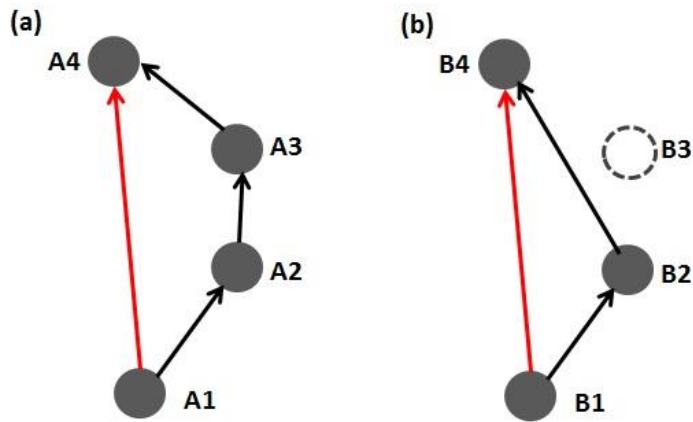
給餌実験の結果、タヌキの体内滞留時間の最小値は4時間、最大値は32時間50分となった。また、中央値は8時間50分となった。

### タヌキの行動の特徴

調査地ではタヌキの成獣6個体に首輪を装着した(図3-2)。30分あたりの移動距離は、昼間は平均12.2m、最大195.3m、夜間は平均38.7m、最大477.5mとなっており、夜間のほうが移動距離は長くなった(ウェルチ検定  $DF=3082.0$   $p<0.001$ )。捕獲した個体の行動圏は100%MCPでNo.3が最小(3.5 ha)、No.6が最大(43.4 ha)となった。

### 推定値による種子散布距離の算出

体内滞留時間の測定結果と首輪を装着した6個体の直線距離の行動データから、400mを超えると散布される種子の量は急激に減少し、950m以上の散布は見られなかった(図3-3)。累積距離から求めたタヌキの潜在的な散布能力をみると、1kmを超えた長距離散布の能力を有していることが分かった(図3-4)。特に、最も行動圏の大きかった個体では累積距離による推定値は最大で10950m以上11000m未満となった。



**図 3-1 推定法で使用する距離の計算方法**

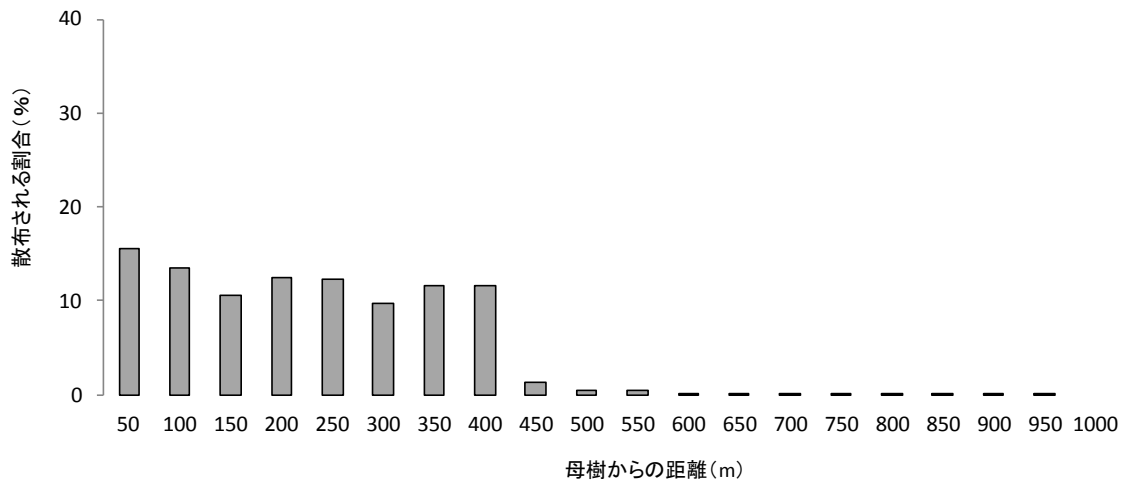
図の赤い矢印は直線距離を、黒い矢印の和は累積距離を示す。例えば、GPS で A1 から 30 分間隔で A4 まで測位されたとし、A1 から 3 点分 (90 分間) の移動距離を求めるとする。直線距離は、移動前 (A1) と移動後 (A4) の 2 点間を結んだもの (赤い矢印) とした。また、累積距離は、A1 から A4 までの移動を順次足したもの (黒い矢印の和) として求めた。

(b) のように、欠測値 (B3) が含まれる場合は、移動前 (B1) から欠測値の前 (B2) までと、欠測値の前後の点を結んだ距離の和 ( (b)、黒い矢印の和) を、B1 から 3 点分の累積距離とした。



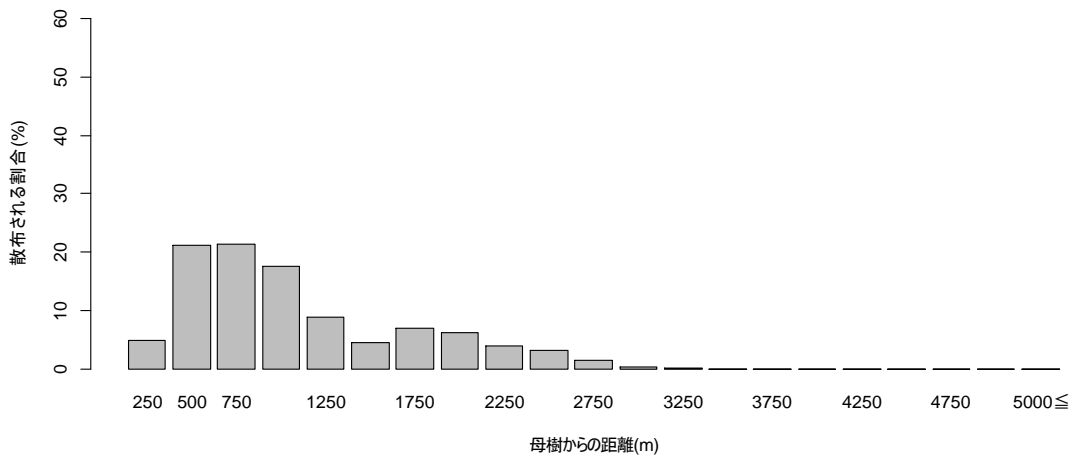


図 3-2 発信機を装着したタヌキ



**図 3-3 直線距離から求めたタヌキの種子散布距離の推定**

捕獲した個体の移動の直線距離から求めた種子散布距離の推定値。移動前の点を母樹の場所と仮定し、移動距離を母樹から移動した距離と表した。横軸は母樹からの距離 (m)、縦軸はそれぞれの距離に種子が散布される割合(%)を示す。



**図 3-4 累積距離から求めたタヌキの種子散布距離の推定**

捕獲した個体の移動の累積距離から求めた種子散布距離の推定値。移動前の点を母樹の場所と仮定し、移動距離を母樹から移動した距離と表した。横軸は母樹からの距離 (m)、縦軸はそれぞれの距離に種子が散布される割合(%)を示す。横軸は母樹からの距

離(m)、縦軸はそれぞれの距離に種子が散布される割合(%)を示す。

## 考察

直線距離による種子散布距離の推定の結果、調査地でのタヌキの種子散布距離は1000m以内であった。他の類似の散布者の種子散布距離は、アカギツネ・マツテン (*M. martes*) でそれぞれ最大 2846m、1233m (Gonzales-Varo et al. 2013)、アメリカテン (*M. americana*) で最大 3500m (Hickey et al. 1999) と報告されている。本研究の調査地は市街地に囲まれた孤立林であり、このような場所におけるタヌキの散布距離は上記の森林性の食肉目の半分以下となった。一方で、そもそも調査地のような都市環境では、生息できる哺乳類自体が限られており、一般的には主な種子散布者は鳥と考えられている。しかし、本調査地と類似した環境での研究例では、主な鳥類の種子散布者として考えられるヒヨドリによる種子散布の最大距離は 300m 前後と推定されている(福井 1996)。そのため、本調査地のような都市環境では、植物にとってタヌキは、散布距離という点において有効な散布者であると考えられる。加えて、タヌキの場合、鳥では飲み込むことのできない大型の種子を飲みこむことができるため、特に大型の種子をつくる植物にとってタヌキは重要な種子散布者であると思われる。さらに、タヌキの行動圏は地域によって大きく異なるために、他の場所ではタヌキの散布距離がさらに上回ることは十分に考えられる。

また、累積距離による種子散布距離の結果から、タヌキは潜在的には 11km 近く散布できる能力を有していることが分かった。したがって、行動圏が今回よりも広い地域では、タヌキの種子散布距離は広がる可能性が高い。特にタヌキの行動圏は秋季に大きくなると言われている (Saeki et al. 2007)。本研究でも秋季に捕獲した個体の累積の種子散布距離はいずれも 1km を超えており、各々の個体が長距離散布の能力を有することが分かる。したがって、特にタヌキが頻繁に果実を利用する秋季において、長距離散布の可能性が高まると考えられる。

しかしながら、散布者の有効性を評価するには、散布距離だけではなく果実の採食頻度や量、種子の破壊率、散布先の環境など多様な視点から判断する必要がある (Schupp et al. 2010)。タヌキによる種子散布では、散布場所はタメフン場に限定されると言われる。タメフン下の土壌は落葉層下の土壌よりも肥沃であり、タメフン上の実生の成長に有利に働く可能性があると考えられる (宮田ほか 1989)。その一方で、種子・実生に

としては糞が集積することで、他の場所よりも個体間の競争が生じるというデメリットもある。そのため、タヌキは散布距離という点では有効な散布者であると考えられるが、より総合的にタヌキの散布者としての有効性を求めるには、散布後の種子の発芽率や実生の成長などを把握する必要があるだろう。

## 引用文献

福井晶子 (1993) 第 13 章 被食種子散布における動植物の相互関係 ヒヨドリによる種子散布. (鷲谷いづみ, 大串隆之 編) シリーズ地球共生系 5 動物と植物の利用しあう関係, 222-235. 平凡社, 東京

Gonzalez-Varo JP, Lopez-Bao JV, Guitian J (2013) Functional diversity among seed dispersal kernels generated by carnivorous mammals. *Journal of Animal Ecology*, 82:562-571

長谷川奈美, 星野義延, 渡辺直明, 原宏 (2010) FM 多摩丘陵の 1ha 固定調査区における毎木調査および植生調査資料. *フィールドサイエンス*, 8:85-105

Hickey JR, Flynn RW, Buskirk SW, Gerow KG, Willson MF (1999) An evaluation of a mammalian predator, *Martes americana*, as a disperser of seed. *Oikos*, 87:499-508

Hirasawa M, Kanda E, Takatsuki S (2006) Seasonal food habits of the raccoon dog at a western suburb of Tokyo. *Mammal Study*, 31:9-14

Holbrook KM, Smith TB (2000) Seed dispersal and movement patterns in two species of *Ceratogymna* hornbills in a West African tropical lowland forest. *Oecologia*, 125:249-257

Koike S, Masaki T, Nemoto Y, Kozakai C, Yamazaki K, Kasai S, Nakajima A, Kaji K (2011) Estimate of the seed shadow created by the Asiatic black bear *Ursus thibetanus* and its characteristics as a seed disperser in Japanese cool-temperate forest. *Oikos*, 120:280-290

中西弘樹 (1994) 種子はひろがる-種子散布の生態学-. 平凡社, 東京

宮田逸夫, 小川智彦, 益岡卓史, 松室哲二 (1989) 島根半島築島に生息するホンドリタヌキの種子散布行動および実生に及ぼすタメフンの影響. *山陰地域研究(自然環境)*,

5:109-120

Perea R, Delibes M, Polko M, Suarez-esteban A, Fedriani JM (2013) Context-dependent fruit-frugivore interactions; partner identities and spatio-temporal variations. *Oikos*, 122:943-951

Saeki M., Johnson PJ, Macdonaldo DW (2007) Movements and habitat selection of raccoon dogs (*Nyctereutes procyonoides*) in a mosaic landscape. *Journal of Mammalogy*, 88(4):1098-1111

Shupp EW, Jordano P, Gomez JM (2010) Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist*, 188:333-353

Willson, MF, Irvine AK, Walsh NG (1989) Vertebrate dispersal syndromes in some Australian and New Zealand plant-communities, with geographic comparisons. *Biotropica*, 21:133-147

山崎晃司, 佐伯緑 (2012) 携帯電話 GPS 端末を利用したアライグマの行動追跡の実用性について. *哺乳類科学*, 52:47-54

## 4. 分断化景観における生物の遺伝構造

### はじめに

生息地の分断化は、景観に生息する生物個体群の遺伝構造を大きく改変する。中でも、都市景観に存在する森林は周囲が市街化されたマトリクスによって覆われてしまっているため、生物種の移動分散が極端に遮られてしまう (Tigas et al. 2002)。そのため、都市化に伴う森林の分断化は生物種の遺伝的構造や遺伝的多様性に特に大きなインパクトを及ぼす (例えば、Hirota et al. 2004; Aguilar 2008)。スイスの研究例では、飛翔能力が著しく低いオサムシ科甲虫類の場合、道路による生息地の分断化は短期間のうちに種の遺伝的多様性を低下させることが報告されている (Keller et al. 2003; 2004)。このような遺伝的多様性の低下は、生物種の長期的な生息に悪影響を及ぼし得る。そのため、分断化景観における生物多様性の保全を行うためには、景観内における対象の生物種の遺伝的構造を把握する必要がある。そこで本研究では、オサムシ科甲虫類のアオオサムシ (*Carabus insulicola*) に対象を研究対象事例として、東京都多摩地域におけるアオオサムシの基礎的な遺伝構造を把握することを目的として研究を行った。

### 調査地

本研究では、東京都多摩地域における 13 の調査対象森林パッチにおいてアオオサムシを採集し、得られた個体の DNA 解析を行った (調査地についての詳細な記述は 2 章に記載)。以降の DNA 解析では、13 の調査対象森林パッチで得られた 339 個体のアオオサムシを用いた。



## 実験方法

以下に本研究で行った実験におけるプロトコールを記載する。

### 反応液組成

- DNA テンプレート (抽出後に TE で 10 倍希釈したもの) : 1 $\mu$ l
- 10 $\times$ Ex Taq buffer : 1.05 $\mu$ l
- 10mM dNTP mix (200 $\mu$ M each) : 1.05 $\mu$ l
- 10 $\mu$ M Forward プライマー : 0.25 $\mu$ l (10 $\mu$ M)
- 10 $\mu$ M Reverse プライマー : 0.25 $\mu$ l (10 $\mu$ M)
- Takara Ex Taq : 0.05 $\mu$ l (1.25Unit)

### 反応条件

94 $^{\circ}$ C 2 分

→ (94 $^{\circ}$ C 30 秒 → アニール温度 1 分 → 72 $^{\circ}$ C 2 分)  $\times$  30

→ 反応後、4 $^{\circ}$ C で保存

### 使用機材

- PCR thermal cycler (BioRad Co. Ltd , Richmond , CA)
- PCR thermal cycler Dice (TaKaRa)
- C1000 thermal cycler (BioRad)

## フラグメント解析

- ABI PRISM 3500 DNA sequencer (Applied Biosystems)で解析
- PCR 産物をミリ Q 水で 5 倍に希釈し、6 組のプライマーによる産物を 1 $\mu$ l ずつ取り、
- Hidi 10 $\mu$ l とサイズスタンダード (Rox500) 0.5 $\mu$ l を加えて、機械にセットした (total 16.5 $\mu$ l)
- PCR 反応は、DNA テンプレートを 1 $\mu$ l、10 $\times$ Ex Taq buffer を 1.05 $\mu$ l、10mM dNTP mix (200 $\mu$ M each)を 1.05 $\mu$ l、10 $\mu$ M Forward プライマーおよび 10 $\mu$ M Reverse プライマーを 0.25 $\mu$ l (それぞれ 10 $\mu$ M)、Takara Ex Taq を 0.05 $\mu$ l (1.25Unit)、ミリ Q 水を 7.35 $\mu$ l の合計 11 $\mu$ l の反応液を作成して行った。
- PCR は、94 $^{\circ}$ Cで 2 分の最初の denature の後、94 $^{\circ}$ Cで 30 秒、アニーリング温度で 1 分、72 $^{\circ}$ Cで 2 分のサイクルを 30 回行い、反応後は 4 $^{\circ}$ Cで保存した。
- フラグメント解析は、ABI PRISM 3500 DNA sequencer (Applied Biosystems)で行った。6 組のプライマーによる PCR 産物をミリ Q 水で 5 倍に希釈し、それぞれを 1 $\mu$ l ずつ取った。それに Hidi を 10 $\mu$ l、Rox500 サイズスタンダードを 0.5 $\mu$ l を加え、機会にセットした。

## 結果

次ページ以降 (表 4-1) に、解析結果を記載する。本研究では、各調査対象森林パッチでのアオオサムシの遺伝的多様性を算出するまでには至らなかったが、多摩地域におけるアオオサムシの遺伝的構造の基礎情報を把握することが出来た。

表4-1. 全12の調査サイトにおける各サンプル個体の一覧を記載する。表内の黒字数値は増幅したフラグメントサイズを示し、赤字の数値は推定範囲には収まらないが、近いものを示す。本研究では下記の通り6つのプライマーを用いた。

サイトNo.1

sample No.	Hex			FAM			その他	
	Cins04 (size : 124)	Cins15 (size : 210)	Cins36 (size : 299)	Cins26 (size : 105)	Cins12 (size : 275)	Cins11 (size : 368)	Hex	FAM
1	103	200, 206	299, 300		267, 270			
2	103, 118	190, 204			272			
3					270, 274			
4					269			
5	103, 124	208, 210	300, 303	116		367		
6	103, 114	200, 210	300, 303		269			
7		194, 198			272			
8	103	194, 210	299, 300	99, 116	268, 271	352, 362		171
9	103, 113	194, 214	299, 300	102	268, 279			
10								
11	103, 116	192, 204	299, 300	102, 116	269, 270	349, 352		
12			299, 300					
13			299, 300					
14		194, 206	299, 300		270			
15	103, 119	192, 194	299, 300	99	267, 274	348		
16	103	210, 214	299, 300	99, 116	267, 276	348, 352		
17					268			
18								

サイトNo.2

sample No.	Hex			FAM			その他	
	Cins04 (size : 124)	Cins15 (size : 210)	Cins36 (size : 299)	Cins26 (size : 105)	Cins12 (size : 275)	Cins11 (size : 368)	Hex	FAM
1								
2								
3								
4								
5								
6								
7								
8					267			
9								
10								
11								
12			299, 300					
13								
14								
15		200	299, 300					
16		210			265, 278			

サイトNo.3

sample No.	Hex			FAM			その他	
	Cins04 (size : 124)	Cins15 (size : 210)	Cins36 (size : 299)	Cins26 (size : 105)	Cins12 (size : 275)	Cins11 (size : 368)	Hex	FAM
1	114, 118	213	300	110, 116	278, 280	362		
2	103				269, 276	367		
3	124		300, 301	108, 110	267, 269			
4	103, 116	194, 219	305	101, 110	269, 280	363		
5								
6	103, 116	200, 208	300	101, 110	269, 280	362		188, 241
7	103, 119	200, 211	301	101, 110	267, 272	365		293, 303,
8	116, 130	208, 221, 223	301, 305	101, 104	272, 280	363	111	192, 262

サイトNo.4

sample No.	Hex			FAM			その他	
	Cins04 (size : 124)	Cins15 (size : 210)	Cins36 (size : 299)	Cins26 (size : 105)	Cins12 (size : 275)	Cins11 (size : 368)	Hex	FAM
1								
2								
3	103, 124	204, 206	301, 304	101		365, 367		
4	103	204, 222			278	340, 342		
5	103, 116	194, 202	300	101	268, 272			
6					270, 283			
7								
8	103, 124	202, 210		101				
9								
10								
11	103				276, 296			

サイトNo.5

sample No.	Hex			FAM			その他	
	Cins04 (size : 124)	Cins15 (size : 210)	Cins36 (size : 299)	Cins26 (size : 105)	Cins12 (size : 275)	Cins11 (size : 368)	Hex	FAM
1								
2	104, 119			102, 110	269, 271	361		303, 475,
3								
4								
5								
6								
7								
8	119	199	300, 303	98, 111	272	353		
9	112, 117							
10	104, 117	195, 200	300, 304	109, 111	272, 274	369		302
11								
12	104	209, 214			272, 278			
13	112, 123	198, 216	300, 304	103, 111	263	352		
14								
15	104, 112, 125	204, 210	300, 304	104, 110	272, 274	359, 361		91, 303, 347
16	112, 117, 123	193, 208	300	102, 117	276, 289	361, 367		92, 318, 35
17	117	193		111	269, 271			
18	112, 129	193, 216	300, 303	102, 111	271, 274	361	103	
19	117	193, 206	300	102, 111	272, 274	352, 362		318
20	112, 115, 117	200, 208	300, 309	111, 117	272, 274	363, 367		35, 240, 31
21	112, 119	207, 209	301, 309	109, 111	268, 272	347	103, 193	
22	117, 119	195	300, 303	98, 102	271	355, 369		
23	104, 119	195, 208	300, 303	99, 111	269, 270	360		
24								
25	116	201, 208			269, 280			
26								
27	104, 129	216	300, 303	98, 102				
28								
29	104, 137	216		109, 111	269			
30	112	204, 210	300, 302	98, 111	269, 296			
31								
32								

サイトNo.6

sample No.	Hex			FAM			その他	
	Cins04 (size : 124)	Cins15 (size : 210)	Cins36 (size : 299)	Cins26 (size : 105)	Cins12 (size : 275)	Cins11 (size : 368)	Hex	FAM
33	104, 119	209	300, 303		269, 271			
34								
35	104, 125	206, 208	300, 305	98, 103	271, 291			
36	112, 119	191, 192, 204	300	98, 110	267, 269	361	103	
37	104		300	111	280, 287			
38	103, 117	193, 209			272, 282			
39	117	200, 216		102	270, 280	349		
40	103, 119	199, 211	300, 303	109	274			
41	104	195, 200	300, 307	111	287			
42	112, 117	200, 216	300, 303	109, 111	270, 280	362, 373		318, 349
43	117, 123	193, 209	300	102, 111	276, 289	361, 367		
44								
45								
46	112, 117	204, 210	300, 302	98, 111	269, 298	365		
47	104, 117	199, 204	300	102, 111	271			
48								
49								
50	95			94			160	147, 153
51	130, 139			105	276, 287			128, 130
52								
53				113				154
54								
55				117				133
56	140, 141						154, 160	154, 157,
57	117, 128				272, 280			156
58	103, 124	204, 210	300, 304	104, 116	272, 274	361	272	171, 302
59			299	102, 116	271, 289	361		
60	114, 116	200, 208	300, 308	99, 116	272, 274			171
61	103, 116		299, 300	99, 102, 116	272, 281			171
62	103, 116			102, 116	269, 280			
63	116, 119	194	300, 303		271			298
64	116	192, 206	299, 300	102, 116	271, 274			
65	120, 122	198, 216	300, 304	100, 102		352		
66								
67	116			158	269, 270	361		

サイトNo.7

sample No.	Hex			FAM			その他	
	Cins04 (size : 124)	Cins15 (size : 210)	Cins36 (size : 299)	Cins26 (size : 105)	Cins12 (size : 275)	Cins11 (size : 368)	Hex	FAM
1								
2								
3								
4								
5								
6								
7								
8	118	202, 204		103	267, 270			
9								
10	103	216	302	102	270	362		
11					276			
12								
13								
14	103, 118	194, 202	300, 303	101	267, 270	352, 353		
15	103, 116							
16	118	202, 204			267			
17								



サイトNo. 8

sample No.	Hex			FAM			その他	
	Cins04 (size : 124)	Cins15 (size : 210)	Cins36 (size : 299)	Cins26 (size : 105)	Cins12 (size : 275)	Cins11 (size : 368)	Hex	FAM
1								
2								
3								
4								
5								
6								
7								
8								
9								
10								
11								
12								
13								
14	117, 125	192, 206	302, 309	103	283, 292			
15								
16								
17								
18								
19								
20								
21								
22								
23								
24	117, 124	200, 212	300, 301	105	269	367		
25								
26								
27	103, 136	192, 208	301, 303	99, 102, 116	271, 278			
28								
29								
30								
31								
32								
33	116, 124	192, 206	302, 309		283, 292			
34								

サイトNo.9

sample No.	Hex			FAM			その他	
	Cins04 (size : 124)	Cins15 (size : 210)	Cins36 (size : 299)	Cins26 (size : 105)	Cins12 (size : 275)	Cins11 (size : 368)	Hex	FAM
1								
2								
3		215, 223	301	110, 116	269, 287	360		
4								
5					269, 282			
6								
7		206, 212	300, 301	97, 102	267	358, 360		
8								
9								
10	103	200, 210						
11								
12								

サイトNo.10

sample No.	Hex			FAM			その他	
	Cins04 (size : 124)	Cins15 (size : 210)	Cins36 (size : 299)	Cins26 (size : 105)	Cins12 (size : 275)	Cins11 (size : 368)	Hex	FAM
1	116, 118	203, 212	300, 309					
2				104			160	148, 154,
3								
4								
5								
6	135			113			160	50, 154, 20
7	103, 116		301	108, 110	280			137
8								
9								
10								
11								
12	116, 118	203, 212	300, 309	96				96
13	139, 142			98, 153				215
14	102, 112			101, 109	268, 277			138, 210
15								
16								
17								
18								
19								
20								153, 169
21	110, 112	199, 207	300, 302	96, 101, 115	275, 279	346, 353	103	240, 302
22								
23	118, 124	200, 205						
24								
25								
26								
27								
28								
29				102, 115	275, 278	367		137, 190
30				101, 109	270, 275	358, 367		318
31				101, 109	270, 292	366		97, 210, 30
32								
33	110, 118	213, 215		101, 109	277, 281	363, 365		
34								
35					268	357		
36	110	209, 211	300, 302	102	268, 275	351	193	
37								
38		203, 205						
39	110	205, 217	302	101		367		
40	112	201	300, 304	102	268, 274			
41				102, 109	281, 286	365, 372		
42								

サイトNo.11

sample No.	Cins04 (size : 124)	Cins15 (size : 210)	Cins36 (size : 299)	Cins26 (size : 105)	Cins12 (size : 275)	Cins11 (size : 368)	Hex	FAM
1	135, 141							153, 157
2	103, 118	204, 214	300, 307	102	270, 274	351		
3	112, 126	201, 206	300					
4	116, 118	204, 212	300, 309	108, 116	271, 276	365, 367		351
5	103, 112		301, 303	97, 101	276, 280			
6	102	204, 216	300		270, 275			
7								
8	126							
9								
10	102	193, 195, 206	291, 300		268, 270	369, 371		487
11								
12	102, 116							
13	116	203, 216	291, 300	101				
14	118, 126	207	297, 299	109, 116	290	348, 351, 378		171
15	102, 118	193, 199			268, 274	367		
16	118		299, 301	116	277, 285	363, 365		
17	102, 118				270	366		
18	102, 126	205, 218						
19								
20	116, 118	194, 211		102, 116	268, 275	351, 375		
21	102, 112	199	291, 300		268, 277	358		
22	102	193, 201						
23	102, 118	203, 205	299		268			156
24	102, 121	200, 205			270	364		
25	102, 118	194, 203	302, 306	102	270	364, 380		351, 490
26	112, 126	200, 203	299, 307		270	364		
27								
28								
29	112	193			281, 287			
30	114	211, 218	299, 301	101	268, 270			
31	118, 124	193, 199	300	102	274, 279			
32	102, 118	203, 212	300	101	270, 275	358, 368		
33								
34	102, 116							
35	118, 123	194, 203	299	101	268, 270			
36	118	193, 205	299, 307	101	268	351		
37	112	193, 200	299, 302		268, 270	361, 388		
38	112, 116	192, 193	299	101	274	367		156

サイトNo.12

sample No.	Cins04 (size : 124)	Cins15 (size : 210)	Cins36 (size : 299)	Cins26 (size : 105)	Cins12 (size : 275)	Cins11 (size : 368)	Hex	FAM
1								
2								
3								
4								
5								
6								
7								
8								
9	112, 119	195, 198	300	98, 102		362		
10	103, 127	194, 212	300	102	271, 274	361		
11		198, 206		102	267			
12	103		300, 304	102, 109	267	366, 368		
13								
14	103, 130	208, 212	300, 304	102		354		
15								
16	119	208	300		269, 274			
17	117		300					
18	117, 119	200, 218	299, 302	102		52, 366 (356, 364)		487
19	119	208	303, 307		289	368		
20	111, 122	200, 206		99		352, 365	103	
21					274			
22	113, 119	198	294, 300	102		361, 363		
23								
24								
25	117	198, 208	299, 309	102, 109	269, 281	362, 373		
26	117, 119	216, 218	295, 300	101, 109	269, 296	366, 368		
27	113, 123				259, 264			
28	103, 104	202, 204	299, 309	102, 104	269, 278	352		
29	117	204, 212		110				
30								
31								
32								
33								
34								
35								
36								
37		212	300					
38								
39								
40	119	194, 198	300	102, 110	272	362, 367		
41					272			

サイトNo.13

sample No.	Hex			FAM			その他	
	Cins04 (size : 124)	Cins15 (size : 210)	Cins36 (size : 299)	Cins26 (size : 105)	Cins12 (size : 275)	Cins11 (size : 368)	Hex	FAM
1		195, 210	294, 295					
2								
3								
4								
5								
6								
7								
8								
9	139, 142							153, 155
10	103, 125	206, 208	301, 309	102	276, 291	362		
11	113, 132	204, 208	301, 304	99, 102				
12								
13	117	206, 217	301, 307	101	267			
14	111, 122	204, 217	302, 303	98, 102		361		
15								
16	103, 119	210, 218	300, 301	98, 102	269, 274			
17								
18	119, 124	212, 216	300, 301	102		367, 368		
19	103	200, 202	299, 300					
20		200, 206						
21								
22	122, 124	206, 208	300, 301	102		367		
23								
24	103, 126	204, 216	304, 305	102		368		
25	125, 126	200, 210						
26	117, 119	200, 212	299, 300	102	267	365, 367		
27	114, 117	193, 206	300, 301	102				
28								
29	103, 117	194, 206	299, 300	102		352		
30	117, 126	204, 216	299, 300	102	269	359, 361		
31	103	192, 194	295, 305	97	283	364, 366		
32	103, 113	190, 216	301, 305	97, 102		365, 367		
33								
34								
35								

## 引用文献

- Aguilar, R., Quesada, M., Ashworth, L., HERRERIAS-DIEGO, Y. V. O. N. N. E., & Lobo, J. (2008). Genetic consequences of habitat fragmentation in plant populations: susceptible signals in plant traits and methodological approaches. *Molecular Ecology*, 17(24), 5177-5188.
- Hirota, T., Hirohata, T., Mashima, H., Satoh, T., & Obara, Y. (2004). Population structure of the large Japanese field mouse, *Apodemus speciosus* (Rodentia: Muridae), in suburban landscape, based on mitochondrial D-loop sequences. *Molecular Ecology*, 13(11), 3275-3282.
- Keller, I., & Largiader, C. R. (2003). Recent habitat fragmentation caused by major roads leads to reduction of gene flow and loss of genetic variability in ground beetles. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1513), 417-423.
- Keller, I., Nentwig, W., & Largiader, C. R. (2004). Recent habitat fragmentation due to roads can lead to significant genetic differentiation in an abundant flightless ground beetle. *Molecular Ecology*, 13(10), 2983-2994.
- Tigas, L. A., Van Vuren, D. H., & Sauvajot, R. M. (2002). Behavioral responses of bobcats and coyotes to habitat fragmentation and corridors in an urban environment. *Biological Conservation*, 108(3), 299-306.

## 5. 分断化景観における保全優先種・地域の抽出

人類が引き起こす生息地の分断化は生物多様性の喪失の主要因とされている。分断化に伴う生物種の衰退は生息地の分断化後に直ぐには生じず、数年から数十年経った後に起きる場合が多い (Relaxation time と呼ばれる、Diamond 1972)。この場合、生息地の分断化が進行した景観であっても、多くの生物種が「生ける屍 (一見安定しているように見えるが長期的には絶滅する運命にある生物種・個体群)」として生息していることがある (Janzen 1986)。そのような景観では、現状から生息地の分断化が進行しなくても将来的に生物種が衰退する可能性があり、こうした生物種の絶滅が遅れて生じる現象は「絶滅の負債」と呼ばれる (Tilman et al. 1994)。こうした生物群集は現在の景観ではなく過去の景観構造に依存していると考えられる (Kuussaari et al. 2009)。

今後、将来的な生物多様性の喪失を防ぐためには、景観内に起こりうる絶滅の負債をいち早く検出し生ける屍を救出することが重要であろう (Hanski and Ovaskainen 2002; Schrott et al. 2005)。生息地の分断化に対する生物種の反応は各種の生活史特性に大きく依存することから (Williams et al. 2010; Öckinger et al. 2010)、生ける屍も種の生活史特性を元に予測できるかもしれない。しかし、分断化景観における絶滅の負債には近年多くの注目が注がれている一方で (Helm et al. 2006; Krauss et al. 2010; Sang et al. 2010; Cousins et al. 2011)、それら生ける屍の予測手法を確立した研究は無い。生物種の中でも生息地に依存したスペシャリスト種はジェネラリスト種に比べて、分断化が進行した後も生息地に居続ける傾向にあるため (Kuussaari et al. 2009; Krauss et al. 2010)、それらの種は生ける屍として存在する可能性が高い。しかしながら、当該研究分野における既往研究のほとんどが植物種を対象としており

(Adriaens et al., 2006; Lindborg, 2007)、対象生物種に大きな偏りがある。絶滅の負債に伴う生物多様性の変化を予測するためには、今後様々な生物分類群を対象とした研究が望まれる。

景観生態学において蝶類はもっとも研究が進んだ生物分類群であり、生活史特性と分断化に対する敏感性の関係はよく研究されてきた (Koh et al. 2004; Dover and Settle



2009; Öckinger et al. 2010)。蝶類の場合、生息地に依存したパッチ依存種や寿命が長い季節性スペシャリスト種（年世代数が少ない種）は分断化の後に孤立した森林パッチにより居続けると考えられる。なぜなら、パッチ依存種は一般的にパッチの外（マトリクス）へ移出しにくく（Stamps et al. 1987; Ries and Debinski 2001）、世代サイクルが遅い種は生息地の分断化に対してゆっくりと反応するためである（Kuussaari et al. 2009）。保全上の観点からすれば、絶滅の負債が残る（生ける屍が存在する）地域を特定することは重要な意味を持つ。これまで保全生態学においては、図示化が生態系管理に大きく貢献してきたが（Conroy and Noon 1996; Rodríguez et al. 2011）、絶滅の負債を図示化した例は多くない（Cowlshaw 1999）。特に、造成後間もない都市においては絶滅の負債が数多く残っている可能性があるため（Hahs et al. 2009）、絶滅の負債の図示化は今まさに求められている。

多摩地域は、近年起きた多摩ニュータウン開発の影響で短期間に劇的な景観の変化を遂げた地域である（図 5-1）。こうした急速な都市化を経験した多摩地域は多くの絶滅の負債を抱えていることが予想される。そこで本研究では、2つの統計解析の手法を用いて、東京都多摩地域における絶滅の負債の有無の検証と、絶滅の負債が多く残っている地域の抽出を行った。最終的に、本研究では、分断化景観において残存する緑地の管理方法について議論したい。

## 調査地と研究の方法

### 調査地

調査は東京都多摩地域で行った（図 5-1）。調査地についての詳細な記述は本報告書の 2 章に記載した。本調査地は 1960 年代に始まった多摩ニュータウン開発の影響で短期間の中に景観構造が大きく変わった（Parthenon Tama 1998）。本研究では、2011 年と 1971 年の航空写真を基にして景観構造の変化を定量化した。1971 年当時、本調査地における孤立林の 20% が 100 ha 以上であり 30% が 20 ha 以下であったのに対して、2011 年には全孤立林の 90% が 20 ha 以下の小規模な孤立林となっている（図 5-1）。本研究では 35 ヶ所の調査対象森林パッチを選んだ（面積は 1.1～121.6 ha）。本研究では、調査対象森林パッチの面積と連結性を 2011 年（以降、現在と呼ぶ）と 1971 年（以降、過去と呼ぶ）の両時期で計測した。連結性の指標としては、対象森林パッチから 1 km 以内に存在する森林面積とした（Brückmann et al. 2002）。

### 蝶類の調査と分類

各調査対象森林パッチにおいて、トランセクト調査を用いて蝶類のカウント調査を実施した（Pollard 1977）。調査手法についての詳細な記述は本報告書の 2 章に記載した。本調査では野外で確認された 52 種類の蝶類を、各種の生活史特性を基にスペシャリスト種とジェネラリスト種に分類した。本研究では、3 つの生活史特性に注目して分類を行った。まず始めに各蝶類種の年間の世代数に注目して、季節性スペシャリスト（年間の世代数が 1 回）と季節性ジェネラリスト（年間の世代数が 2 回以上）に分類した。次に幼虫食物資源に注目して食物資源スペシャリスト（幼虫食物資源が木本植物）と食物資源ジェネラリスト（幼虫食物資源が草本植物）に分類した。最後に、各種のマトリクスへの適応性に注目してパッチ依存種（幼虫食物資源がマトリクスで栽培されていない種）とマトリクス種（幼虫食物資源がマトリクスで栽培されている種）に分類した。これらの分類を行うにあたり本研究では、Fukuda et al.（1982, 1983, 1984a, 1984b）を用いた。

## 解析方法

### 過去の景観構造が現在の蝶類種数に及ぼす影響の解明

対象の景観において絶滅の負債が生じているか否やを確認するための最も普遍的な方法として、現在の生物種数が過去の景観構造と関連しているかを調べる方法がある。もし過去の景観構造が現在の生物種数に対して現在の景観構造よりも強い効果を持っているのであれば、その景観には絶滅の負債が存在することを意味している (Kuussaari et al. 2009)。過去の景観構造が現在の生物種数に影響しているかを明らかにするために、本研究では一般化線形モデルを用いた (応答変数の誤差分布には Poisson 分布を、リンク関数には log を用いた)。各調査対象パッチにおける蝶類種数を応答変数、2011 年と 1971 年当時のパッチ面積と連結性の 4 つを目的変数として用いた。最も当てはまりがよいモデルを選ぶ際には赤池情報量基準を用いた (AICc; Burnham and Anderson 2002)。上記の過程は R software (ver. 2.12.0, R Development Core Team) の MuMIn package (ver. 1.0.0) を用いて解析した (Barton 2009)。加えて本研究では、上記の過程で生成されたモデルを加重平均するモデル平均を行い、各説明変数の影響力を一意で判断した (係数の平均値と 95% の信頼区間を算出したということ)。また、各説明変数の相対的な重要度を算出するために Relative Variance Importance (RVI) も算出した。

### 森林面積が変化したパッチと変化していないパッチの比較

各調査対象森林パッチにおける絶滅の負債の量を推定するために、本研究では 40 年間森林面積が安定していたパッチ (面積減少率が 80% 未満) と、減少したパッチ (面積減少率が 80% 以上) の蝶類種数を比較した (手法については以下の文献を参照のこと、Helm et al. 2006; Piqueray et al. 2011)。本研究では、調査対象とした 35 ヶ所の森林のうち 14 ヶ所が安定的なパッチ (パッチ面積の平均 = 9.2 ha) で 21 ヶ所が減少したパッチ (パッチ面積の平均 = 7.9 ha) であった。本研究では、安定的なパッチの蝶類種数は平衡状態にあると仮定した (Kuussaari et al., 2009)。事実、食物資源ジェネラリスト種を除く 5 つの分類群で、安定的なパッチでは有意な種数面積関係が得られている (表 5-1)。本研究では、この種数面積関係から予測された蝶類種数を「各森

林パッチが持つ平衡状態時の蝶類種数」とした。一方、全段落の解析で作成した一般化線形モデルで予測された蝶類種数を「現在、各森林パッチに生息している蝶類種数」とした。そして、この現在生息する蝶類種数から平衡状態時の種数を差し引いた種数を絶滅の負債（すなわち、「生ける屍」として存在する蝶類種数）とした（Kuussaari et al. 2009）。最終的には、調査地に存在する全森林パッチを対象として上記の解析を行い、調査地全体に潜む絶滅の負債を算出し図示化した。

## 結果

### 過去の景観構造が現在の蝶類種数に及ぼす影響の解明

解析の結果、季節性スペシャリストとパッチ依存種では、過去のパッチ面積が現在の蝶類種数に対して有意な正の影響を持っていた（表 5-2, 図 5-2）。一方、それらの分類群の蝶類種数は現在のパッチ面積では説明されなかった（表 5-2, 図 5-2）。食物資源スペシャリストの場合は、現在と過去の両方のパッチ面積が有意な正の影響を持っていた（表 5-2, 図 5-2）。一方で、季節性ジェネラリスト・マトリクス種・食物資源ジェネラリストに対しては現在と過去のパッチ面積のいずれも影響していなかった（表 5-2, 図 5-2）。本研究においては、連結性の有意な影響は一切確認されなかった（表 5-2, 図 5-2）。

### 森林面積が変化したパッチと変化していないパッチの比較

本研究でスペシャリストとして分類したいずれの分類群においても、絶滅の負債が確認された（Wilcoxon test, 季節性スペシャリスト:  $p < 0.001$ ; パッチ依存種:  $p = 0.002$ ; 食物資源スペシャリスト:  $p = 0.01$ ）。一方で、ジェネラリスト種では絶滅の負債の存在を確認することが出来なかった（Wilcoxon test, 季節性ジェネラリスト:  $p = 0.08$ , マトリクス種:  $p = 0.55$ ; 食物資源ジェネラリスト:  $p = 0.12$ ）（図 5-3）。

減少パッチ（面積減少率が 40 年間で 80%以上）における平均的な絶滅の負債は 2.3 種（季節性スペシャリスト）、3.8 種（パッチ依存種）、3.3 種（食物資源スペシャリスト）であり、いずれも有意に 0 より高かった（Wilcoxon test,  $p < 0.001$ ）（表 5-1）。また、絶滅の負債は現在面積の小さな森林に集中して多く見られた（図 5-3）。最後に絶滅の負債を図示化した結果（図 5-4）、現在大きな森林には絶滅の負債がほとんど見られない一方で、40 年間で面積が急激に縮小した森林では極めて多くの絶滅の負債が存在することが分かった。

表5-1. 14ヶ所の安定的な森林パッチを用いて作成した種数面積関係と、推定された絶滅の負債

蝶類の機能群	種数面積関係		絶滅の負債	
<b>季節性</b>				
スペシャリスト	$S = 5.40 \log A - 1.60$	$p < 0.001$	2.3 (-0.1 ~ 8.0) species	$p < 0.001$
ジェネラリスト	$S = 4.08 \log A + 19.57$	$p = 0.03$	1.8 (-3.6 ~ 7.6) species	$p = 0.06$
<b>マトリクス適応性</b>				
パッチ依存種	$S = 7.68 \log A + 5.88$	$p < 0.001$	3.8 (-1.1 ~ 13.3) species	$p < 0.001$
マトリクス種	$S = 1.80 \log A + 12.09$	$p = 0.04$	0.3 (-4.4 ~ 3.4) species	$p = 0.06$
<b>幼虫食物資源</b>				
スペシャリスト(木本)	$S = 8.16 \log A + 7.37$	$p < 0.001$	3.3 (-0.4 ~ 8.7) species	$p = 0.005$
ジェネラリスト(草本)	$S = 1.32 \log A + 10.60$	$p = 0.19$	0.8 (-2.5 ~ 6.3) species	$p = 0.10$

表5-2. 一般化線形モデルおよびモデル平均によって算出された現在(2011)と過去(1971)の森林パッチ面積と連結性が蝶類種数に及ぼす影響を示す(係数の平均値と95%の信頼区間、およびRVIを提示)。

蝶類の分類群	説明変数	係数	標準誤差	95% 信頼区間	RVI	
<b>季節性</b>						
スペシャリスト	切片	-0.30	0.73	-1.72	1.13	-
	現在のパッチ面積	0.28	0.25	-0.22	0.77	0.69
	過去のパッチ面積	0.76	0.20	<b>0.37</b>	<b>1.15</b>	*
	現在の連結性	0.24	0.25	-0.26	0.73	0.62
	過去の連結性	-0.13	0.26	-0.63	0.37	0.30
	ジェネラリスト	切片	2.95	0.20	<b>2.56</b>	<b>3.34</b>
ジェネラリスト	現在のパッチ面積	0.12	0.11	-0.06	0.33	0.70
	過去のパッチ面積	0.05	0.07	-0.09	0.20	0.51
	現在の連結性	0.00	0.02	-0.03	0.04	0.17
	過去の連結性	-0.02	0.06	-0.14	0.09	0.22
	<b>幼虫食物資源</b>					
	スペシャリスト(木本)	切片	2.05	0.25	<b>1.56</b>	<b>2.55</b>
現在のパッチ面積		0.31	0.11	<b>0.09</b>	<b>0.52</b>	*
過去のパッチ面積		0.22	0.09	<b>0.05</b>	<b>0.40</b>	*
現在の連結性		0.01	0.03	-0.05	0.07	0.16
過去の連結性		-0.02	0.06	-0.15	0.10	0.20
ジェネラリスト(草本)		切片	2.41	0.25	<b>1.93</b>	<b>2.89</b>
	現在のパッチ面積	0.02	0.05	-0.07	0.11	0.25
	過去のパッチ面積	0.04	0.07	-0.09	0.17	0.37
	現在の連結性	0.01	0.03	-0.05	0.06	0.19
	過去の連結性	-0.03	0.07	-0.16	0.11	0.21
	<b>マトリクス適応性</b>					
パッチ依存種	切片	2.14	0.42	<b>1.32</b>	<b>2.96</b>	*
	現在のパッチ面積	0.15	0.14	-0.13	0.42	0.67
	過去のパッチ面積	0.32	0.10	<b>0.12</b>	<b>0.52</b>	*
	現在の連結性	0.04	0.07	-0.11	0.18	0.33
	過去の連結性	-0.10	0.17	-0.43	0.23	0.38
	マトリクス種	切片	2.39	0.22	1.97	2.81
現在のパッチ面積		0.08	0.11	-0.13	0.30	0.48
過去のパッチ面積		0.02	0.04	-0.06	0.10	0.27
現在の連結性		0.01	0.03	-0.05	0.06	0.19
過去の連結性		0.00	0.04	-0.08	0.07	0.18

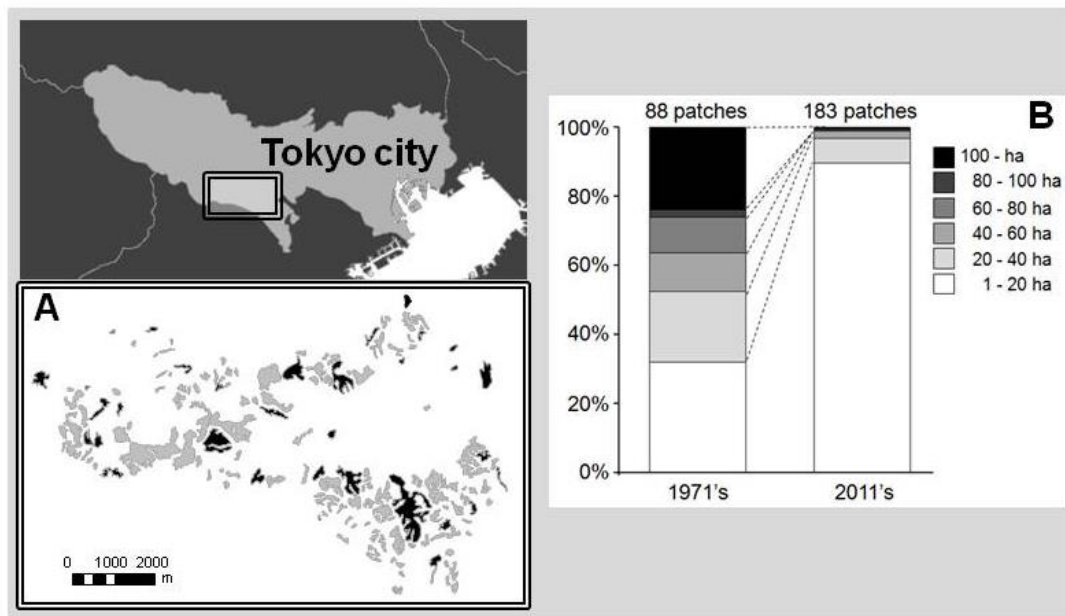


図 5-1. 本研究の調査地 (A) と調査地に存在する森林パッチの面積内訳を示す。面積内訳は現在 (2011 年) と過去 (1971 年) のものを示す。



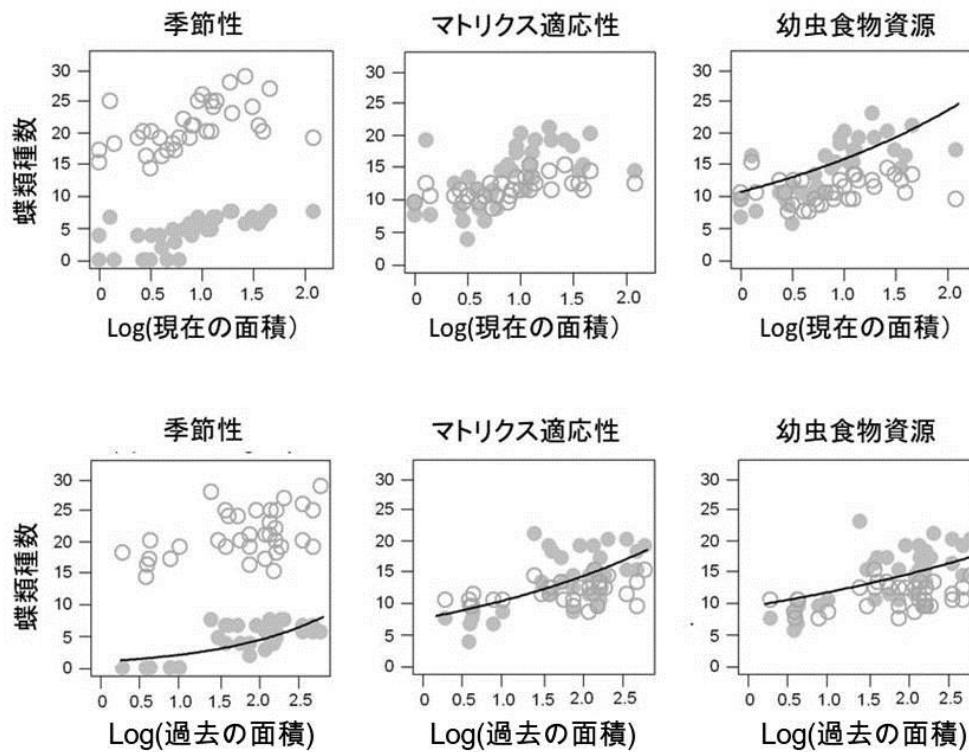


図 5-2. 各蝶類グループにおける蝶類種数と現在（2011 年）と過去（1971 年）の森林パッチ面積の関係を表す。それぞれのグループ分けにおいてグレー色プロットはスペシャリスト、白色プロットはジェネラリストを表す。なお、実線は一般化線形モデルのモデル平均によって得られた各説明変数の係数を表す（有意な影響のみを記載）。

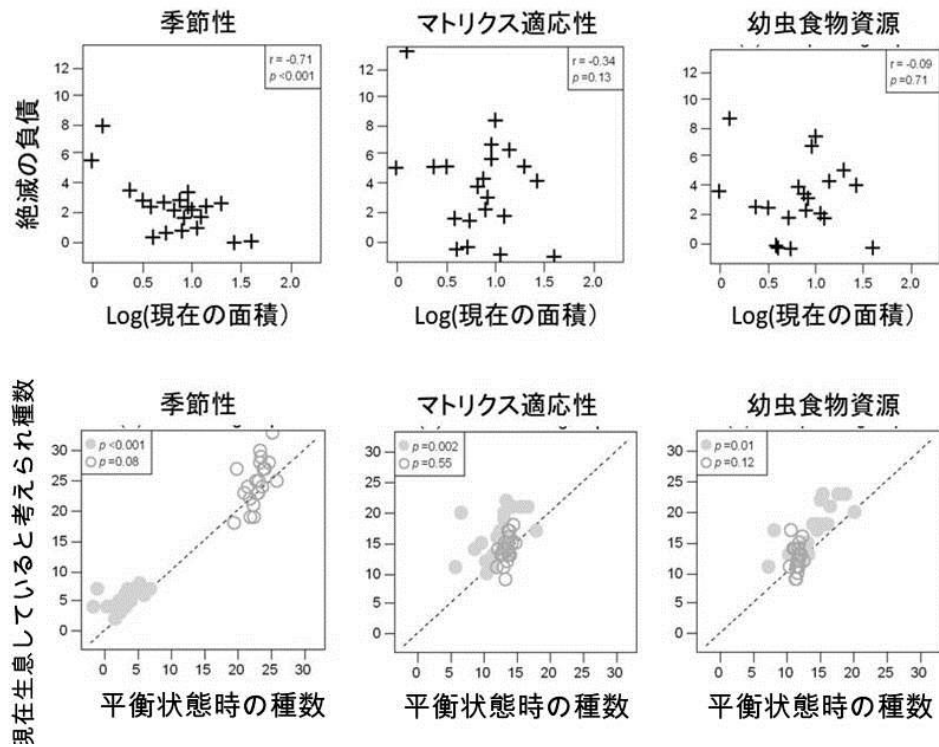


図 5-3. 上段に、各蝶類グループにおける絶滅の負債の数と現在（2011 年）の森林パッチ面積の関係を表す（本解析では、森林面積が 40 年間で 80%以上減少した 21ヶ所の森林パッチを対象とした）。右上の数値は両者の相関係数と有意性を示す。また下段には、同様に 21 カ所の森林パッチにおける「現在生息すると予想される蝶類種数（一般化線形モデル）」と「平衡状態時の蝶類種数（種数面積関係から算出）」の関係を表す。左上の数値は両者の差異の検定結果を示す（詳細は結果の章を参照のこと）。

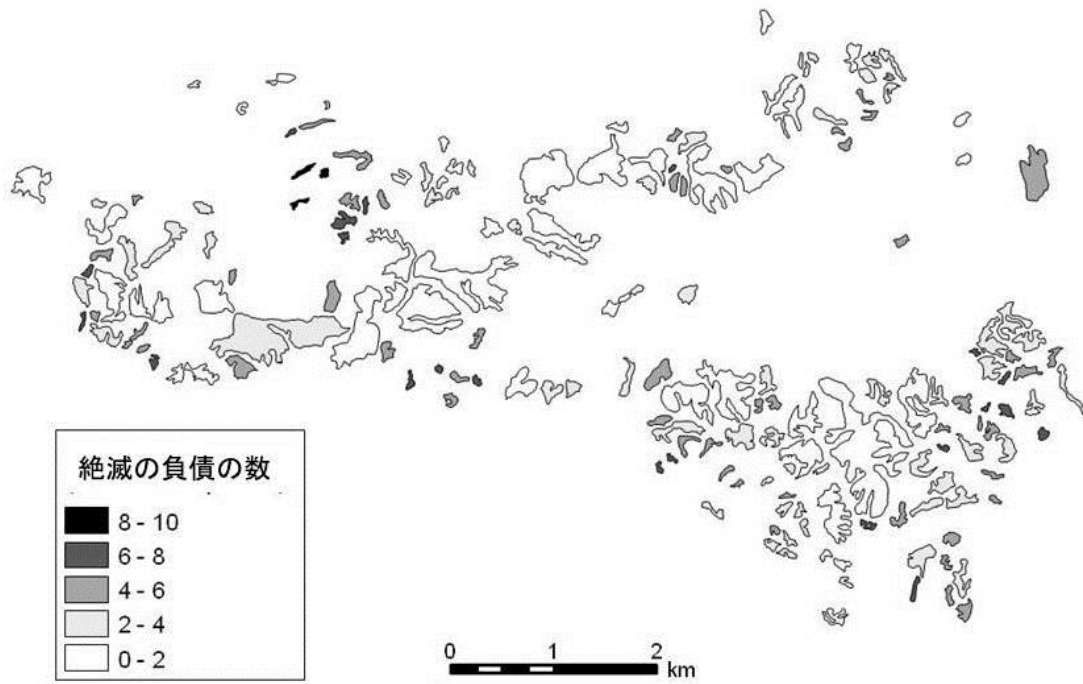


図 5-4. 本調査地の各森林パッチで推定された絶滅の負債の数を示す。

## 考察

絶滅の負債に関する研究は近年大きく注目されているが、どういった種が生ける屍として森林パッチに居残りやすいのかはこれまでほとんど明らかにされてこなかった。本研究では、仮説通りスペシャリスト種において絶滅の負債が顕著に確認された。一般的にスペシャリスト種は分断化の影響に弱く、比較的大きく連結性が高い森林を生息に要する (Öckinger et al. 2010)。にも拘らず本研究では、現在小さな森林パッチに極めて多くのスペシャリスト種が「生ける屍」として存在していることが示された。

本研究では、生ける屍が数多く存在する (保全上の優先順位が高い) 森林パッチを抽出することができた。そして、そうした生ける屍は特に現在面積が小さな森林に集中していることが分かった (図 5-4)。そのため、歴史が浅い都市景観においては面積が小さな森林パッチが持つ保全上の価値を過小評価するべきではなく、早急な保全策の検討が望まれよう。特に、生息地の分断化が起きた際、小さな森林パッチ (特に面積の減少率が激しい場所) では大きなパッチに比べて生物種がより早く衰退する傾向がある (Brooks et al. 1999; Cousins 2009; Kuussaari et al. 2009)。また、都市景観において生物多様性の保全政策を実施する際、景観の歴史性は無視できないほど重要な因子であることも示唆された。

現在、多くの先進国の都市で人口の縮小が始まっている。例えば本調査地の場合、2015 をピークに人口が減少することが予測されている。このことは、本調査地において森林の分断化のピークは過ぎたことを意味している。そのため、もし今後人口の過疎化により緑地再生が可能になった場合、本研究で開発した絶滅の負債の図示は当地域の生物多様性保全・再生に大きく貢献するだろう。すなわち、今後の緑地再生は生ける屍が数多く潜んでいる小さな森林パッチの周辺で精力的に行うべきであろう。そして、これは半世紀の森林の分断化に伴う負の影響を帳消しにできる千載一遇のチャンスといえるだろう。

## 引用文献

- Adriaens, D., Honnay, O., Hermy, M., 2006. No evidence of a plant extinction debt in highly fragmented calcareous grasslands in Belgium. *Biol. Conserv.* 133, 212–224.
- Barton, K., 2009. MuMIn: multi-model inference. R package version 1. 0. 0.
- Brückmann, S.V., Krauss, J., Steffan-Dewenter, I. 2010. Butterfly and plant specialists suffer from reduced connectivity in fragmented landscapes. *J. Appl. Ecol.* 47, 799-809.
- Brooks, T.M., Pimm, S.L., Oyugi, J.O., 1999. Time lag between deforestation and bird extinction in tropical forest fragments. *Conserv. Biol.* 13, 1140-1150.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. *Model Selection and Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer, New York.
- Conroy, M.J., Noon, B.R., 1996. Mapping of species richness for conservation of biological diversity: conceptual and methodological issues. *Ecol. Appl.* 6, 763–773.
- Cousins, S.A.O, 2009. Extinction debt in fragmented grasslands: paid or not? *J. Veg. Sci.* 20, 3-7.
- Cousins, S.A.O., Vanhoenacker, D., 2011. Detection of extinction debt depends on scale and specialisation. *Biol. Conserv.* 144, 782–787.
- Cowlishaw, G, 1999. Predicting the pattern of decline of African primate diversity: an extinction debt from historical deforestation. *Conserv. Biol.* 13, 1183–1193.
- Davies, K.F., Margules, C.R., Lawrence, J.F., 2004. A synergistic effect puts rare, specialized species at greater risk of extinction. *Ecology* 85, 265–271.
- Diamond, J.M., 1972. Biogeographic kinetics: estimation of relaxation times for avifaunas of southwest Pacific islands. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 69, 3199.
- Dover, J., Settele, J., 2009. The influences of landscape structure on butterfly distribution and movement: a review. *J. Insect Conserv.* 13, 3–27.
- Fukuda, H., Hama, E., Kuzuya, T., Takahashi, A., Tahakashi, M., Tanaka, B., Tanaka, H., Wakabayashi, M. & Watanabe, Y., 1982. *The Life Histories of Butterflies in Japan, Vol. I*. Hoikusha, Osaka (in Japanese with English summary).

- Fukuda, H., Hama, E., Kuzuya, T., Takahashi, A., Tahakashi, M., Tanaka, B., Tanaka, H., Wakabayashi, M. & Watanabe, Y., 1983. The Life Histories of Butterflies in Japan, Vol. II. Hoikusha, Osaka (in Japanese with English summary).
- Fukuda, H., Hama, E., Kuzuya, T., Takahashi, A., Tahakashi, M., Tanaka, B., Tanaka, H., Wakabayashi, M. & Watanabe, Y., 1984a. The Life Histories of Butterflies in Japan, Vol. III. Hoikusha, Osaka (in Japanese with English summary).
- Fukuda, H., Hama, E., Kuzuya, T., Takahashi, A., Tahakashi, M., Tanaka, B., Tanaka, H., Wakabayashi, M. & Watanabe, Y., 1984b. The Life Histories of Butterflies in Japan, Vol. IV. Hoikusha, Osaka (in Japanese with English summary).
- Grimm, N.B., Faeth, S.H., Golubiewski, N.E., Redman, C.L., Wu, J.G, Bai, X.M., Briggs, J.M., 2008. Global change and the ecology of cities. *Science* 319, 756–760.
- Hahs, A.K., McDonnell, M.J., McCarthy, M.A., Vesk, P.A., Corlett, R.T., Norton, B.A., Clemants, S.E., Duncan, R.P., Thompson, K., Schwartz, M.W., 2009. A global synthesis of plant extinction rates in urban areas. *Ecology letters* 12, 1165-1173.
- Hanski, I., Ovaskainen, O., 2002. Extinction debt at extinction threshold. *Conserv. Biol.* 16, 666–673.
- Helm, A., Hanski, I., Pärtel, M., 2006. Slow response of plant species richness to habitat loss and fragmentation. *Ecol. Lett.* 9, 72–77.
- Hodgson, J.A., Moilanen, A., Wintle, B.A., Thomas, C.D., 2011. Habitat area, quality and connectivity: striking the balance for efficient conservation. *J. Appl. Ecol.* 48, 148–152.
- Jackson, S.T., Sax, D.F., 2010. Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover. *Trends Ecol. Evol.* 25, 153–160.
- Janzen, D.H., 1986. The future of tropical ecology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 17, 305–324.

- Koh, L.P., Sodhi, N.S., Brook, B.W., 2004. Ecological correlates of extinction proneness in tropical butterflies. *Conserv. Biol.* 18, 1571–1578.
- Krauss, J., Bommarco, R., Guardiola, M., Heikkinen, R.K., Helm, A., Kuussaari, M., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Pöyry, J., Raatikainen, K.M., Sang, A., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M., Steffan-Dewenter, I., 2010. Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. *Ecol. Lett.* 13, 597–605.
- Kruess, A., Tscharntke, T., 1994. Habitat fragmentation, species loss, and biological control. *Science* 264, 1581.
- Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R.K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Rodà, F., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M., Steffan-Dewenter, I., 2009. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends Ecol. Evol.* 24, 564–571.
- Lindborg, R., 2007. Evaluating the distribution of plant life-history traits in relation to current and historical landscape configurations. *J. Ecol.* 95, 555–564.
- Moilanen, A., Nieminen, M., 2002. Simple connectivity measures in spatial ecology. *Ecology* 83, 1131–1145.
- Öckinger, E., Schweiger, O., Crist, T.O., Debinski, D.M., Krauss, J., Kuussaari, M., Petersen, J.D., Pöyry, J., Settele, J., Summerville, K.S., Bommarco, R., 2010. Life-history traits predict species responses to habitat area and isolation: a cross-continental synthesis. *Ecol. Lett.* 13, 969–979.
- Öckinger, E., Bergman, K.O., Franzén, M., Kadlec, T., Krauss, J., Kuussaari, M., Pöyry, J., Smith, H.G., Steffan-Dewenter, I., Bommarco, R., 2012. The landscape matrix modifies the effect of habitat fragmentation in grassland butterflies. *Landsc. Ecol.* 27, 121–131.
- Parthenon Tama, 1998. *The History of the Tama New Town*. Parthenon Tama, Tokyo.
- Piqueray, J., Bisteau, E., Cristofoli, S., Palm, R., Poschlod, P., Mahy, G., 2011. Plant species extinction debt in a temperate biodiversity hotspot: Community, species and functional traits approaches. *Biol. Conserv.* 144, 1619–1629.

- Pollard, E., 1977. A method for assessing changes in the abundance of butterflies. *Biol. Conserv.* 12, 116–134.
- Rieniets, T., 2009. Shrinking cities: causes and effects of urban population losses in the twenties century. *Nature and Culture*, 4, 231–254.
- Ries, L., Debinski, D.M., 2001. Butterfly responses to habitat edges in the highly fragmented prairies of Central Iowa. *J. Anim. Ecol.* 70, 840–852.
- Rodríguez-Soto, C., Monroy-Vilchis, O., Maiorano, L., Boitani, L., Faller, J.C., Briones, M.Á., Núñez, R., Rosas-Rosas, O., Ceballos, G, Falcucci, A., 2011. Predicting potential distribution of the jaguar (*Panthera onca*) in Mexico: identification of priority areas for conservation. *Divers. Distrib.* 17, 350–361.
- Sang, A., Teder, T., Helm, A., Pärtel, M., 2010. Indirect evidence for an extinction debt of grassland butterflies half century after habitat loss. *Biol. Conserv.* 143, 1405–1413.
- Schrott, G.R., With, K.A., King, A.W., 2005. On the importance of landscape history for assessing extinction risk. *Ecological Applications* 15, 493–506.
- Stamps, J.A., Buechner, M., Krishnan, V., 1987. The effects of edge permeability and habitat geometry on emigration from patches of habitat. *Am. Nat.* 129, 533–552.
- Summerville, K.S., Crist, T.O., 2004. Contrasting effects of habitat quantity and quality on moth communities in fragmented landscapes. *Ecography* 27, 3–12.
- Thomas, J., 2005. Monitoring change in the abundance and distribution of insects using butterflies and other indicator groups. *Phil. Trans. R. Soc. B* 360, 339–357.
- Tilman, D., May, R.M., Lehman, C.L., Nowak, M.A., 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371, 65–66.
- Tscharntke, T., Steffan-Dewenter, I., Kruess, A., Thies, C., 2002. Characteristics of insect populations on habitat fragments: a mini review. *Ecol. Res.* 17, 229–239.



- Vellend, M., Verheyen, K., Jacquemyn, H., Kolb, A., Van Calster, H., Peterken, G., Hermy, M., 2006. Extinction debt of forest plants persists for more than a century following habitat fragmentation. *Ecology* 87, 542–548.
- Williams, N.M., Crone, E.E., Minckley, R.L., Packer, L., Potts, S.G., 2010. Ecological and life-history traits predict bee species responses to environmental disturbances. *Biol. Conserv.* 143, 2280–2291.

## 6. 研究成果の発表

### 学術雑誌における発表

- Soga M., Koike S (2013) Large forest patches promote breeding success of a terrestrial mammal in urban landscapes. PLoS ONE 8: e51802

### 学会における発表

- 三瀬友美子, 曾我昌史, 山崎晃司, 小池伸介 (2014) 哺乳類における被食散布型種子の散布距離推定法の比較-ホンドタヌキを対象として-. 2013 年度日本生態学会. 広島.
- 小池伸介 (2014) 森林の分断化が哺乳類の分布とそれらによる種子散布に及ぼす影響. 森林景観の改変にともなう生物多様性と生態系機能の変化. 2013 年度日本生態学会. 広島.
- 曾我昌史, 小池伸介, 山浦悠一 (2013) 成立時期の異なる樹林地における群集比較: チョウ類とオサムシ科甲虫類を用いた検証. 2012 年度日本森林学会. 岩手.
- 曾我昌史, 小池伸介, 山浦悠一 (2013) 野生生物にやさしい都市計画: 保護区、共存、それともハイブリッド?. 2012 年度日本生態学会. 静岡.
- 曾我昌史, 小池伸介 (2013) 都市景観における保全・再生優先対象地の抽出手法の確立\_種の生態学的特性と景観の歴史性を指標として\_. 2012 年度日本景観生態学会. 東京.

(受賞)

- 2012 年度日本森林学会 ポスター優秀賞 (動物分野)

### 普及啓発活動における発表

本研究課題では、とうきゅう財団支援のもと、複数の普及啓発活動を行ってきた。こ

うした普及啓発活動では、一般市民向けの研究成果発表や昆虫類の野外観察調査が含まれる。

- 2012年6,7月：東京都府中市多摩川流域において、東京都府中市と連携して、複数の市立小学校を対象とした自然観察会を開催した。申請者らは昆虫観察の講師を担当し、身近に生息する昆虫類の生息場所や生態を野外で観察し、屋内で標本観察などを行った。
- 2012年8月：東京都奥多摩町多摩川源流部において、東京都府中市が開催した源流体験実習に参加した。本実習において申請者らは、参加した小学生らに対して奥多摩に生息する昆虫類について説明した。
- 2014年3月：東京都府中市において、東京都府中市が開催した府中市市民環境講座「動物の視点から見た府中の自然」に講師として参加し、参加した市民に対して本調査で得られた成果について解説した。
- 2014年3月：東京都千代田区日比谷公園において、東京都公園協会が開催したカレッジ講座「昆虫に見る都市の生物多様性の実態とその保全」に講師として参加し、受講した市民に対して本調査で得られた成果について解説した。
- こうした活動では、申請者らがオリジナルの講義資料やパンフレットを作成し、それらを基に普及啓発活動を行った。写真 6-1 に普及啓発活動の様子を示す。



写真 6-1. 申請者らが実施した普及啓発活動の様子

## 7. 謝辞

東京農工大学の宮崎泰雄さんと飯田泰地さん、日本獣医生命科学大学の關義和博士をはじめ多くの方々には昆虫類のサンプリング、ソーティング、および同定、タヌキを対象とした野外調査に際して大変お世話になりました。同じく、東京農工大学の藤津亜季子さんには野外調査の補助をしていただきました。タヌキの捕獲では、東京都環境局多摩環境事務所に学術捕獲の許可申請に際してお世話になりました。茨城県自然博物館の山崎晃司博士には、タヌキの行動のデータを取得するにあたって大変お世話になりました。神奈川県立自然環境保全センターの皆様には、タヌキの体内滞留時間の測定を行うにあたり、実験場所や実験個体の提供など非常に多くの面で協力していただき、深く感謝しております。東京農工大学の松田和秀准教授、FM多摩丘陵の小澤博幸氏には、タヌキの野外調査の場を提供していただきました。東京農工大学の赤坂宗光講師には、解析に際して有意義なご指摘をいただきました。

森林の分断化に伴う生物種の絶滅リスク評価および優先保護区域の抽出：多摩  
丘陵における複数の種群・スケールの生物多様性を対象とした複合研究

(研究助成・学術研究VOL. 43—NO. 312)

著 者 小池 伸介

発行日 2014年11月1日

発行者 公益財団法人とうきゅう環境財団

〒150-0002

東京都渋谷区渋谷1-16-14 (渋谷地下鉄ビル内)

TEL (03) 3400-9142

FAX (03) 3400-9141

<http://www.tokyuenv.or.jp/>