

ニュータウン開発による生息環境の断片化が 管住性ハチ類オオフタオビドロバチに与える影響

橋本佳明^{1)*}・遠藤知二²⁾

Effects of habitat fragmentation on a tube-nesting wasp, *Anterhynchium flavomarginatum* (Hymenoptera: Eumenidae) in newly developed urban area

Yoshiaki HASHIMOTO^{1)*} and Tomomi ENDO²⁾

Abstract

Habitat fragmentation strongly affects species distribution and abundance. However, mechanisms underlying fragmentation effects are still a matter of debate. We studied if nest-colonization pattern of tube-nesting wasp, *Anterhynchium flavomarginatum* (Smith) (Hymenoptera: Eumeninae), is affected by habitat fragmentation, and then examined what is the relative importance of mechanisms that influence pattern of nest colonization by wasp. Trap nests of *A. flavomarginatum* were set in 77 sites of a new town within satoyama area in Sanda City, Hyogo, Japan. In the sites, its original habitat has been fragmented into patches by development of the new town. The results showed that nest colonization by wasp was restricted to sites near marginal town edges bordered on satoyama areas. However, transplantation experiment of *A. flavomarginatum* into sites in the central zone of town revealed that colonized sites were significantly increased in the zone. Furthermore, results of model selection of the relationship between three measures of sensitivity to fragmentation, i.e. distance from satoyama area, remaining forest coverage, and connectivity of sites, with nest colonization by wasp extracted only the connectivity as an important parameter. Hence, we conclude that nest-colonization pattern of *A. flavomarginatum* in fragmented habitats was influenced more significantly by habitat connectivity than by habitat degradation and isolation.

Key words: *Anterhynchium flavomarginatum*, habitat fragmentation, network analysis, satoyama, trap-nest.

はじめに

伐採や都市化などによる急激な森林環境の断片化が、昆虫類の多様性を大幅に低下させる主要な原因になっていることが指摘されている (Fahrig, 2003; Stoner & Joern, 2004; Mortelliti et al., 2011). 森林の断片

化が昆虫類の多様性に及ぼすネガティブな作用としては、生息地の縮小・消失、生息環境の悪化、生息地の分断・孤立などが上げられるが、どの作用が強く影響するかは昆虫の分類群や生態的特性によって異なっている (Debinski & Holt, 2000). たとえば、巣を作って定住生活をするアリ類では樹林地面積の縮小が多

¹⁾ 兵庫県立大学 自然・環境科学研究所／兵庫県立人と自然の博物館 〒669-1546 兵庫県三田市弥生が丘6丁目 Museum of Nature and Human Activities, Hyogo Yayoigaoka 6, Sanda, Hyogo 669-1546, Japan

²⁾ 神戸女学院大学 〒662-8505 兵庫県西宮市岡田山4-1 Kobe College Okadayama 4-1, Nishinomiya, Hyogo 662-8505, Japan

* Corresponding author: yoshiaki@hitohaku.jp

様性を減少させる主要な要因になっており（橋本ほか，1993），歩行を主な移動手段とする地表性甲虫類などでは，樹林地の分断による移動の障害が多様性を減少させることが知られている（Niemele, 2001; Filgueiras et al., 2015）。一方，ハチ類のような比較的高い飛翔能力をもつ昆虫では，一般に，生息地の分断によって移動が妨げられることよりも，生息地の縮小や生息条件の悪化が多様性の低下に強く影響していると考えられている（Cane, 2001; Taki et al., 2008）。しかし，高い飛翔能力をもつ昆虫でも，断片化がすすみ，生息地が点在するようになると，生息地の孤立や生息地間の距離が多様性を低下させる主要な要因になっているという報告もあり（Klein et al., 2004, 2006; Coudrain et al., 2013），森林の断片化が，ハチ類のような昆虫に，どのような影響を及ぼしているのかは良くわかっていない。

われわれは，竹筒トラップを利用する管住性ハチ類を用いて，都市から農村域に断片的に残された里山林の環境評価や，里山林の断片化が昆虫類の多様性に与える影響を調査してきた（橋本・遠藤，1994, 1996, 2014; 池口ほか，1996; 須賀ほか，2001; 橋本ほか，2011）。管住性ハチ類は里地の竹垣や藁葺屋根，稲城などに使われた筒を主な営巣場所として利用し，その周囲の里山林を幼虫の餌や巣材の採集場所とする典型的な里山昆虫である（岩田，1971; 郷右近，1982; 市野，1992）。これらのハチ類は竹筒などを束ねたトラップネストを野外の適当な場所に設置することで誘引できるため，その出現や営巣数などを調べることでトラップ設置地点の里山環境を評価できるだけでなく，設置地点間の移動障害などを定量的に調べることができる。オオフタオビドロバチ *Anterhynchium flavomarginatum* (Smith)（以下，オオフタオビ）は，竹筒トラップを利用する代表的な管住性ハチ類である。橋本・遠藤（1996）は，本種が里山林を造成したニュータウン内中心部の残存林や住居地では出現や営巣数が少なく，農村域に隣接するニュータウン周辺部の残存林とその近辺では多いことを見いだした。オオフタオビは幼虫に与える獲物として，樹林地のマント群落にはえるノブドウなどを食草とするノメイガ亜科の蛾の幼虫を好んで狩り，泥を巣材に筒内に育房をつくる（郷右近，2003）。本種は一カ所の生息好適地に多くの個体が集中して営巣するのではなく，各個体が営巣場所を探して 300m から 400m ほどの距離を移動しながら，営巣を繰り返すことが知られている（市野，1992）。この営巣習性から，ニュータウンで見られた本種の出現パターンは周辺の農村域からタウン内への移入は起こっているが，タウン内部での移動分散が妨げられているか，あるいは，移入はしてもタウン内部の生息条件が悪化しているために営巣できないからだと考えられる。どちらの要因がオオフタオビの出現パターンを規

定しているのかを明らかにできれば，里山環境の断片化が飛翔性昆虫に及ぼす影響について重要な知見を提供できるであろう。

本研究の目的は，オオフタオビが営巣できる環境がタウン内部に維持されているのかを明らかにするとともに，タウン内部での本種の移動や出現を規定している環境要因の分析をおこない，里山林の断片化が本種の営巣活動に及ぼす影響を明らかにすることである。そのために，本研究では，まず，オオフタオビを人為的にタウン内部に移入する移植実験をおこなった。オオフタオビをはじめとするドロバチ類では自分の羽化場所で最初に営巣する帰郷性（natal philopatry）が強いことが知られている（市野，1992）。この習性を利用して，オオフタオビの前蛹を含む竹筒トラップを設置し，その地点で営巣がみられたかを調べ，生息条件の検証をおこなった。もし移植した地点で営巣可能な条件が揃っていれば，移植個体の多くは，その地点でのトラップをまず利用して営巣する確率が高いと期待される。逆に，移植地点で営巣がみられなければ，その地点は営巣可能な条件が十分ではないことを示唆していると考えられる。次いで，ネットワーク分析の手法を用いて，タウン周辺部に残された里山残存林からタウン内部のトラップ設置地点への連結構造を，オオフタオビの想定される移動距離と獲物・餌・巣材の採集場所になるタウン内の里山残存林との関係を踏まえて解析した。さらに，このネットワーク構造から算出した各設置地点の連結度，設置地点から周辺残存林への距離，設置地点周囲の樹林地面積とオオフタオビ出現の有無との関係を解析し，どの要因が本種のタウン内部での出現や移動に強く影響しているのかを調べた。

方 法

調査地

オオフタオビのニュータウンにおける生息調査および移植実験は，兵庫県三田市の既成市街地に隣接する丘陵部に開発された通称フラワータウン（339ha）で行った。フラワータウンは 1971 年頃から丘陵の頂部が造成され，現在は大部分が住宅地（商業地域や学校，児童公園，造成後放置された草地を含む）となっているが，ニュータウンを取り囲む丘陵外縁の傾斜地に樹林地が残されているほか，タウン内部にも樹林地が残されている。ここでは，前者を周辺残存林，後者をタウン内残存林と呼ぶことにする。どちらもアカマツ・コナラ林で，周辺残存林は比較的大面積の森林（102,700m²）を含む，300 から 3,000m² ほどの小面積の森林が隣接し，帯状の樹林地を構成している。これらの林の平地側は，農村集落があり水田耕作が行われている。一方，タウン内残存林

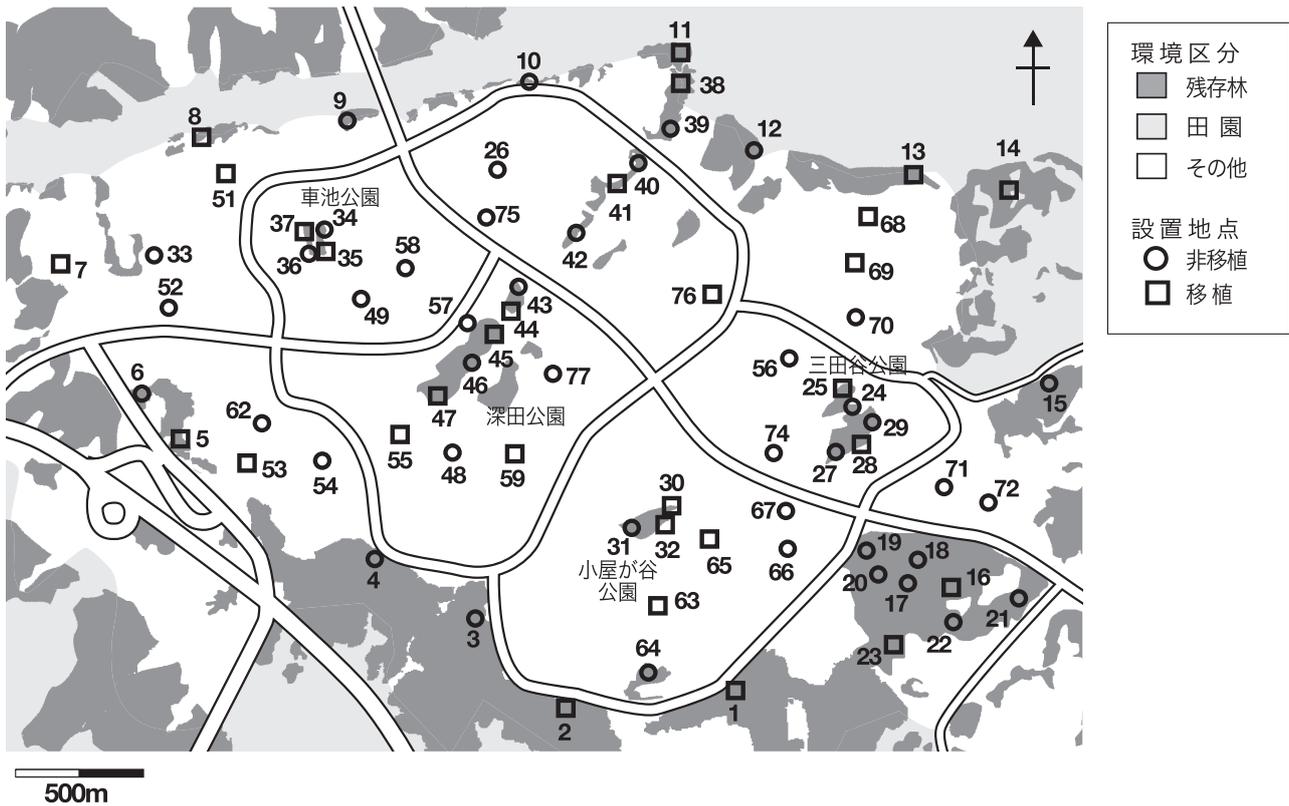


図1 フラワータウン内竹筒トラップの設置地点。

は円形ないし方形の100から17,200m²ほどの樹林地で、互いに住宅地などにより分断されている。

トラップの設置方法

フラワータウン内の77地点に(図1)、1994年、1995年とも5-6月に竹筒トラップを設置し、12月に回収した。それぞれのトラップ一基は、長さ30cmで、開口部の内径が16mm前後の竹5本、10mm前後の竹10本、6mm前後の竹10本、および4mm前後のヨシ10本の35本の筒からなっており、これらをまとめて針金で束ね、ポリプロピレン製の波板上半分を覆って雨よけの屋根としたものである。竹の一端は開口し、他端は節で閉じたものを使い、ヨシは中央部に節があり、両端が開口したものを用いた。トラップは各地点に1基ずつ、いずれも立木の高さ1.5mの幹にしばりつけた。トラップの設置地点の内訳(括弧内は回収地点数)は、周辺残存林24地点(24)、タウン内残存林24地点(22)、その他(独立住宅地、造成後の草地、集合住宅地内など)29地点(19)である。オオフタオビには内径6mmから10mmの筒をより選好する傾向があるが、内径4mmから16mmまでの筒サイズを営巣に利用できることがわかっている(橋本・遠藤, 2014)。

本種の営巣パターンの詳細は橋本・遠藤(1996)を参照されたい。回収したトラップは、橋本・遠藤(1994)の方法に従って処理した。

移植実験

1995年度におこなった移植実験には、前年のフラワータウンのトラップ調査で得られたオオフタオビの前蛹を含む竹筒を用い、前蛹を含む竹筒1-3本を余分に付け加えたトラップ一基を調査地点に設置することで移植をおこなった。移植地点は、1994年の調査でオオフタオビの営巣がみられた地点と営巣がみられなかった地点を区別して、移植地点と非移植地点がほぼ同数になるように選定した。すなわち、移植地点は周辺残存林のオオフタオビ出現地点10のうち5、非出現地点14のうち7、タウン内残存林の出現地点5のうち2、非出現地点17のうち8、タウン内人為的環境の出現地点2のうち2、非出現地点20のうち8である(表1)。

データの解析

トラップ設置地点間のネットワーク分析

ネットワークの分析は、オオフタオビの営巣移動の範囲が300~400mと考えられ(市野, 1992)、さらに

表1 フラワータワー内竹筒トランプ設置地点の環境(周辺残存林からの距離、周辺樹林地面積、連結度)と移植地点、オオトアタビの出現状況、地点番号は図1の設置場所番号と対応する。

地点	区分	95年移植	94年出現	95年出現	周辺残存林からの距離(m)	直径400m圏内森林面積(ha)	連結度(CI)	地点	区分	95年移植	94年出現	95年出現	周辺残存林からの距離(m)	直径400m圏内森林面積(ha)	連結度(CI)
1	周辺残存林	移植	0	1	5.89			38	周辺残存林	移植	0	0	2.53		
2	周辺残存林	移植	1	1	6.02			39	周辺残存林	非移植	0	0	2.68		
3	周辺残存林	非移植	0	1	6.43			40	タウン内残存林	移植	0	0	310.35	1.51	125.93
4	周辺残存林	非移植	1	1	6.30			41	タウン内残存林	非移植	0	0	389.79	1.12	231.79
5	周辺残存林	移植	0	0	2.19			42	タウン内残存林	非移植	1	0	527.34	1.07	376.35
6	周辺残存林	非移植	0	0	3.72			43	タウン内残存林	非移植	0	0	752.82	1.21	571.75
7	その他(住宅地等)	移植	0	NA	55.0	0.0140		44	タウン内残存林	移植	0	1	821.57	1.70	625.67
8	周辺残存林	移植	1	1	0.97			45	タウン内残存林	移植	0	0	791.70	2.92	681.83
9	周辺残存林	非移植	1	1	0.93			46	タウン内残存林	非移植	0	0	702.90	3.86	672.19
10	周辺残存林	非移植	0	0	0.80			47	タウン内残存林	移植	0	1	595.84	3.46	581.50
11	周辺残存林	移植	1	0	1.80			48	その他(住宅地等)	非移植	NA	0	404.04	0.47	328.16
12	周辺残存林	非移植	1	0	3.81			49	その他(住宅地等)	非移植	0	0	497.97	0.17	401.61
13	周辺残存林	移植	0	0	2.07			51	その他(住宅地等)	移植	0	1	149.37	0.86	109.93
14	周辺残存林	移植	1	1	5.11			52	その他(住宅地等)	非移植	0	0	481.03	0.00	274.79
15	周辺残存林	非移植	0	0	4.52			53	その他(住宅地等)	移植	0	0	433.75	1.55	29.22
16	周辺残存林	移植	0	1	8.64			54	その他(住宅地等)	非移植	0	0	336.90	0.88	199.00
17	周辺残存林	非移植	0	1	9.92			55	その他(住宅地等)	移植	0	0	423.93	0.65	351.12
18	周辺残存林	非移植	1	0	7.99			56	その他(住宅地等)	非移植	0	0	609.58	0.42	444.52
19	周辺残存林	移植	1	1	4.99			57	その他(住宅地等)	非移植	0	0	696.73	2.55	652.35
20	周辺残存林	非移植	1	1	7.38			58	その他(住宅地等)	非移植	NA	0	475.87	0.00	459.14
21	周辺残存林	非移植	0	0	4.58			59	その他(住宅地等)	移植	1	0	482.68	0.47	373.12
22	周辺残存林	非移植	0	0	6.11			62	その他(住宅地等)	非移植	NA	0	494.78	0.36	140.14
23	周辺残存林	移植	0	1	6.87			63	その他(住宅地等)	移植	0	0	350.17	0.21	300.46
24	タウン内残存林	非移植	0	0	396.45	0.0183		64	タウン内残存林	非移植	0	0	251.90	2.43	103.66
25	タウン内残存林	非移植	0	0	430.50	0.0225		65	その他(住宅地等)	移植	0	1	464.02	0.63	421.20
26	その他(住宅地等)	非移植	NA	0	207.73	0.0114		66	タウン内残存林	非移植	1	NA	294.46	0.06	210.00
27	タウン内残存林	非移植	0	0	267.77	0.0248		67	その他(住宅地等)	非移植	0	1	315.04	0.02	320.23
28	タウン内残存林	移植	0	1	299.40	0.0238		68	その他(住宅地等)	移植	1	1	295.21	2.63	79.00
29	タウン内残存林	非移植	0	0	333.22	0.0216		69	その他(住宅地等)	移植	0	1	382.64	0.08	252.10
30	タウン内残存林	移植	0	1	562.78	0.0210		70	その他(住宅地等)	非移植	0	1	508.62	0.00	365.08
31	タウン内残存林	非移植	0	0	537.09	0.0167		71	その他(住宅地等)	移植	0	0	275.11	0.86	171.74
32	タウン内残存林	移植	0	0	467.03	0.0219		72	その他(住宅地等)	非移植	0	NA	307.95	1.09	307.95
33	その他(住宅地等)	非移植	NA	0	242.26	0.0155		74	その他(住宅地等)	非移植	0	0	415.19	0.00	355.72
34	タウン内残存林	非移植	0	1	254.06	0.0231		75	その他(住宅地等)	非移植	0	0	450.03	0.00	363.09
35	タウン内残存林	移植	1	1	309.10	0.0234		76	その他(住宅地等)	非移植	0	1	376.77	0.10	278.14
36	タウン内残存林	非移植	1	0	283.01	0.0248		77	その他(住宅地等)	移植	0	0	770.74	1.07	677.92
37	タウン内残存林	移植	1	0	318.03	0.0232				非移植	0	0			

NAはトランプの消失による欠損値を示す

橋本・遠藤（1996）の解析から周辺残存林から 400 m 以上離れた地点では営巣が見られなくなる傾向があることが分かっているので、本種の移動習性と獲物や巣材の採集場所になる樹林地との関係を考慮し、以下のような手順でおこなった。

- 1) 本種の出現が見られた周辺残存林内のトラップ設置地点を起点とし、その 400m 圏内にあるタウン内の設置地点にリンクを張る。
- 2) リンクが張られた地点のうち、タウン内残存林内にある地点については、さらに、そこから 400m 圏内にあるタウン内の設置地点にリンクを張る。
- 3) 上記の作業を繰り返して得られたリンクのリストから各トラップ設置地点を頂点とし、頂点間を結ぶリンクに地点間の距離を重み付けしたネットワークグラフを作成する。
- 4) 得られたネットワークグラフの各頂点に対し、Stephenson & Zelen（1989）に従って情報中心性（information centrality）のスコアを求め、それを各トラップ設置地点の連結度（CI）とした。

ネットワークグラフの作成には、統計ソフト R ver.3.1.0（R Development Core Team, 2014）の igraph パッケージを使い、情報中心性スコアの算出には R の san（Social Network Analysis）パッケージを使用した。情報中心性スコアは、疾病の伝播経路分析などに使われるネットワーク分析の指標で、他の頂点と接続しているリンクの数が多く、その距離が短い頂点ほど高い値をとる（Stephenson & Zelen, 1989）。さらに、得られたネットワークが一つの緊密な連結性をもっているのか、あるいは、いくつかのサブグループに分離した構造をもつのかを分析するために、ネットワ

ーク密度（density）の算出とサブネットワークの抽出を R の igraph を用いておこなった。密度は、ネットワーク上の全ての頂点間に張ることができるリンクの数に対する、実際のリンク数の比率から得られる値で（鈴木, 2009）、完全グラフ（すべての頂点間にリンクがあるグラフ）では密度は最大値の 1 をとり、頂点間のリンク数が少なく連結性の低いネットワークほど小さな値をとる。サブネットワークの抽出には、連結性の高いリンクでつながる頂点群を一つのグループとしてまとめる Girvan-Newman 法を用いてデンドログラムを作成し、ネットワーク上の各頂点がいくつかのサブグループに分離されるのかを、Q 値（サブグループ内でのリンクが密であり、サブグループ間のリンクが疎であるほど高い値となる評価指数）を基準に、その値が最大になるように分割した（Girvan & Newman, 2002; 鈴木, 2009）。

Fisher の正確確率検定による移植効果の分析

移植によるオオフトアオビ出現率の違いを明らかにするために、1994 年度の出現地点と非出現地点に分けて、移植地点と非移植地点でのオオフトアオビの出現率について Fisher の正確確率検定をおこなった。さらに、周辺残存林とタウン内（タウン内残存林とその他）に区分して、前年度の非出現地点で移植によってオオフトアオビの出現率に違いが見られたかの検定もおこなった。Fisher の正確確率検定には統計ソフト JMP Ver.10 を用いた。

出現要因の分析

オオフトアオビのトラップ設置地点での出現にかかわる要因を明らかにするために、移植地点と非移植地点に分けて、周辺残存林からの最短距離（DI）、400m 圏内の

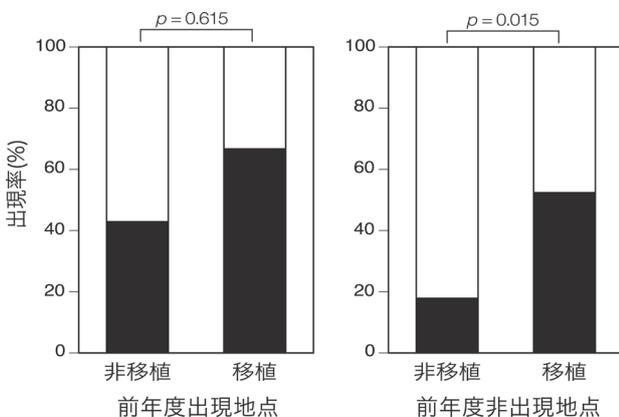


図 2 前年度オオフトアオビ出現地点と非出現地点での移植によるオオフトアオビ出現率の変化。黒塗り部分は出現有りの比率を示す。p 値は Fisher の正確確率検定の結果を示す。

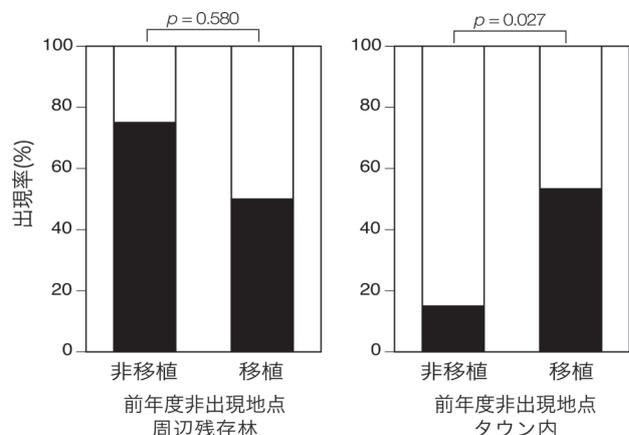


図 3 周辺残存林とタウン内部地点の前年度オオフトアオビ非出現地点での移植によるオオフトアオビ出現率の変化。黒塗り部分は出現有りの比率を示す。p 値は Fisher の正確確率検定の結果を示す。

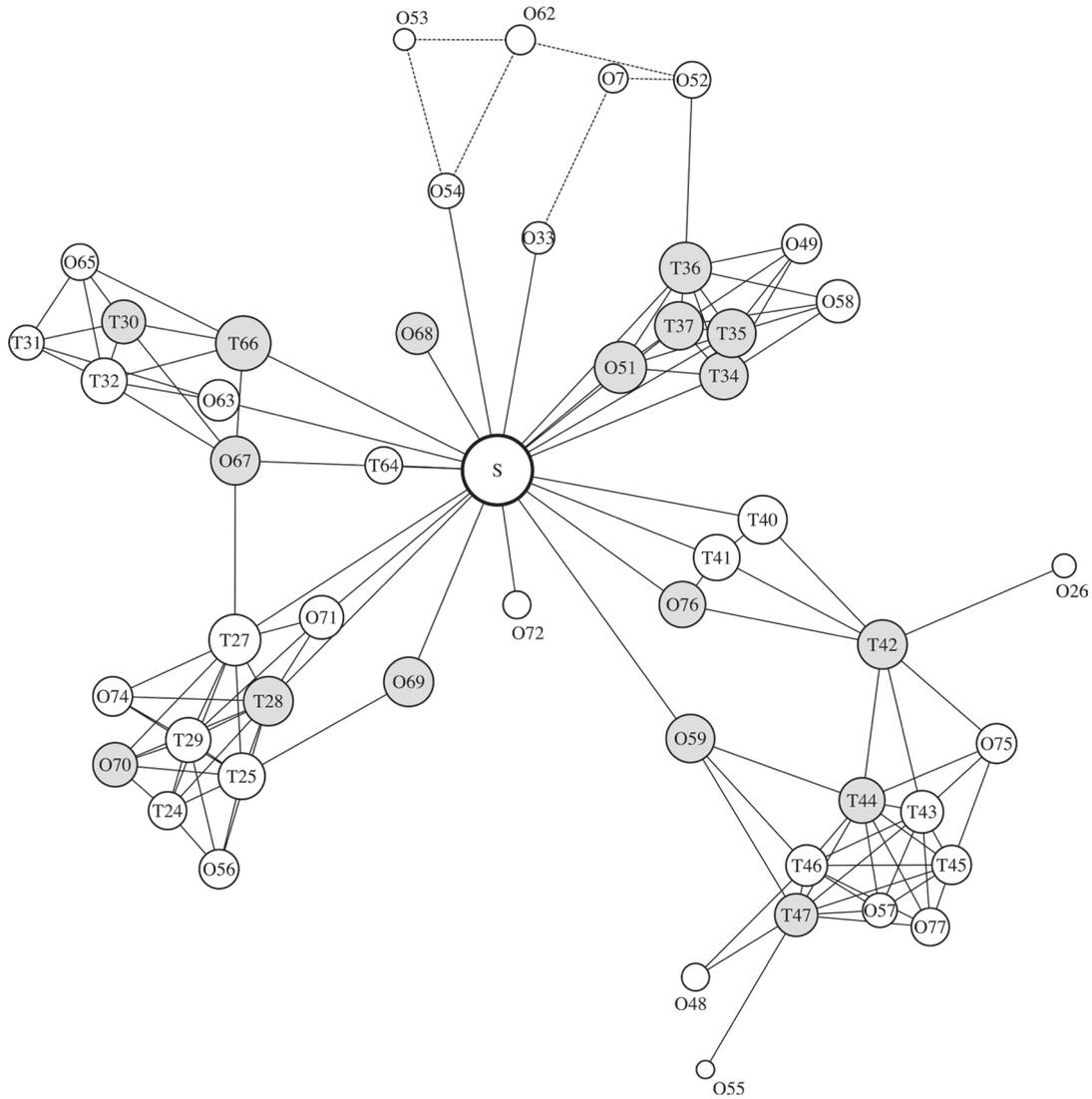


図4 竹筒トラップ設置地点のネットワークグラフ。各地点の大きさは連結度の大きさを、グレーに塗られた地点は94年と95年（移植実験も含む）でオオフトアオビが出現した地点を示す。S：周辺残存林，T：タウン内残存林，O：その他（住居地等），数字は竹筒トラップ設置地点番号。

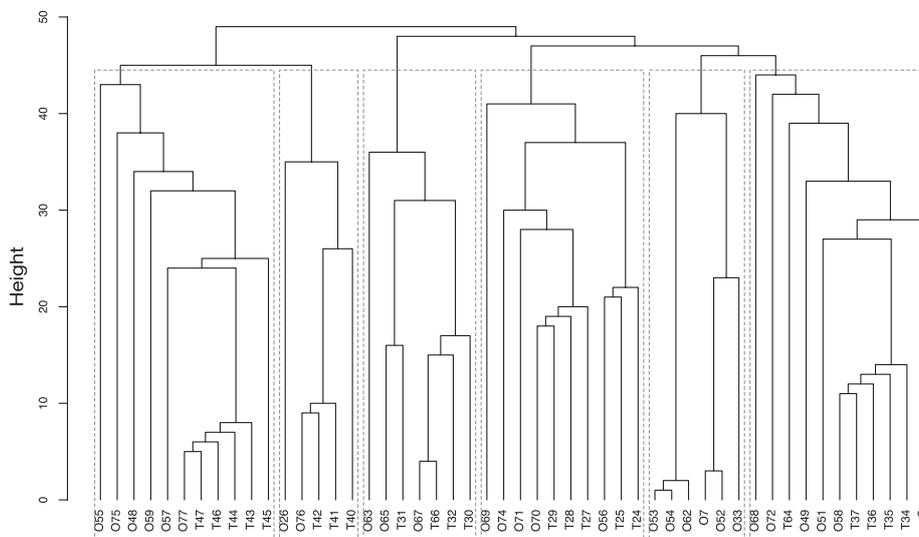


図5 竹筒トラップ設置地点のサブネットワーク構造。点線による区分は、最大Q値での分割を示す。T：タウン内残存林，O：その他（住居地等），数字は竹筒トラップ設置地点番号

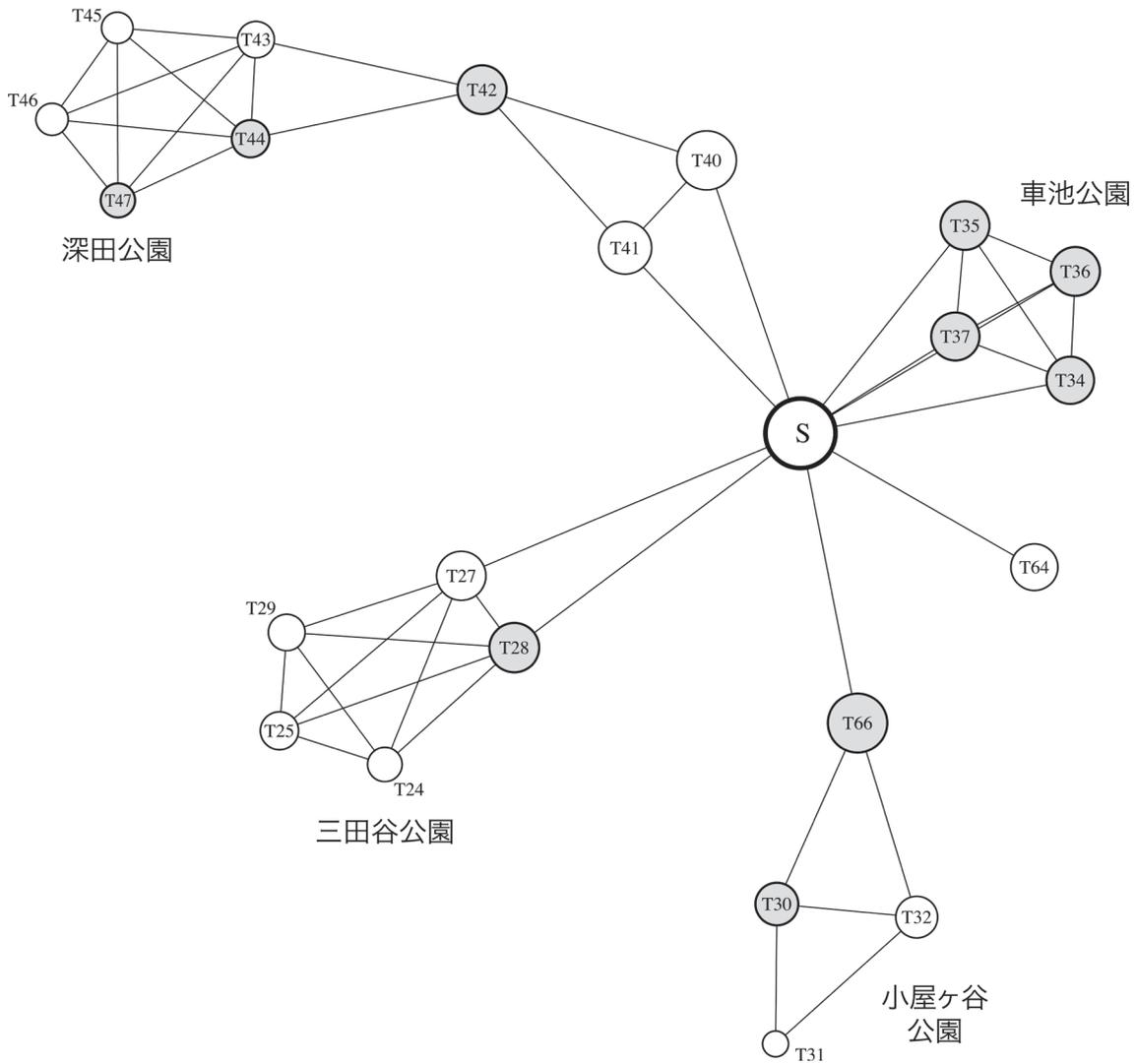


図6 タウン内残存林内のトラップ設置地点だけを抜き出したネットワークグラフ。各地点の大きさは連結度の大きさを、グレーに塗られた地点は94年と95年(移植実験も含む)でオオフタオビが出現した地点を示す。S: 周辺残存林, T: タウン内残存林, 数字は竹筒トラップ設置地点番号。

表2 オオフタオビ出現の有無に影響する要因を解析した一般化線形混合モデルのAIC(赤池情報量基準)による比較。ΔAICは最良モデルからのAIC値の差を示し、その値が4以下の上位モデル式を表示した。Xは交互作用を示す。CI: 連結度, TR: 移植の有無, AR: 周辺樹林地面積, DI: 周辺残存林からの距離。

応答変数	モデル	自由度	対数尤度	AIC	ΔAIC
出現	Model 1 = CI + TR	4	-35.22	78.87	0.00
	Model 2 = CI X TR	5	-34.71	80.08	1.22
	Model 3 = CI + TR X AR	6	-33.90	80.73	1.86
	Model 4 = CI + TR + AR	5	-35.15	80.94	2.08
	Model 5 = CI + TR + DI	5	-35.21	81.08	2.21
	Model 6 = CI + TR X DI	6	-34.58	82.08	3.21
	Model 7 = CI X TR + AR	6	-34.61	82.14	3.28
	Model 8 = CI X AR + TR	6	-34.64	82.20	3.33
	Model 9 = CI X TR + DI	6	-34.71	82.35	3.48
	Model 10 = CI X DI + TR	6	-34.74	82.40	3.54
	Model 11 = CI X TR + AR X TR	7	-33.67	82.58	3.71
	Model 12 = CI X AR + AR X TR	7	-33.73	82.71	3.85
	null model (切片のみ)	2	-49.59	103.30	24.44

表3 最適モデルにおける説明変数の係数推定値, 標準偏差, 有意確率. 有意確率はWald検定による値を示す. CI: 連結度, TR: 移植の有無.

	推定値	標準偏差	Z値	p-value
切片	-10.48	2.88	-3.64	< 0.001
CI	2.07	0.65	3.19	0.001
TR	0.03	0.01	3.16	0.002

樹林地面積 (AR), 連結度 (CI) と出現の有無との関係を一元配置分散分析によって解析した. 最短距離 (DI) と樹林地面積 (AR) は航空写真から判読した. 検定には統計ソフト JMP Ver.10 を用いた. さらに, この3つの環境要因に移植効果も含め, 今回の調査で見られたオオフタオビの出現パターンに最も影響を与えている要因を選択するために, 一般化線形混合モデル (GLMM) によるモデル選択をおこない, 最もよく説明できるモデルとそのモデルで結果に有意な影響を与えた要因を調べた. この解析では, 出現の有無を応答変数, それに従う確率分布を二項分布, 連結関数をロジット (logit) とし, 説明変数には, 周辺残存林からの最短距離 (DI), 400m 圏内の樹林地面積 (AR), 連結度 (CI), 移植の有無 (TR) を固定効果の説明変数, 調査年の別をランダム効果の説明変数に用いた. 統計解析には R の glmmML パッケージを使用し, 全組み合わせの交互作用を考慮したモデル解析を行い, モデルの選択は AIC (赤池情報量基準) を基に, 最も AIC が低くなったモデルを最適モデルとした.

結 果

移植実験

1994年の調査では17地点 (周辺残存林10地点, タウン内7地点) で, 1995年の調査では25地点 (周辺残存林13地点, タウン内12地点) でオオフタオビの出現が見られた (表1). 1995年にオオフタオビ前蛹の移植をおこなった地点では, 前年度に出現が見られた地点と見られなかった地点とも, 非移植地点よりもオオフタオビの出現率が高くなり (図2), とくに, 前年度非出現地点で有意な差が見られた. 周辺残存林とタウン内部 (残存林とその他の地点) で移植の効果を前年度非出現地点と比較すると (図3), 周辺残存林では移植による効果は見られなかったが, タウン内部では移植地点で非移植地点よりも出現率が有意に高くなった.

ネットワーク分析

タウン内部のトラップ設置地点をオオフタオビの想定される移動距離でリンクしたネットワーク (図4) の

密度は0.102とかなり小さな値で, 6つのサブネットワークに分断された構造 (Q値=0.6) をもっていることがわかった (図5). このネットワークの分断構造は, 採餌場所となる樹林地内の地点だけを抜き出したネットワークグラフ (図6) を見てみると, より顕著で, タウン内に比較的大きな公園として残された樹林地は周辺残存林との連結性は保っているが, タウン内残存林間は相互リンクの無い, 分離したネットワーク構造になっていた.

出現要因の分析

移植地点と非移植地点に区分して, タウン内部のトラップ設置地点における各環境要因 (周辺残存林からの最短距離, 400m 圏内の樹林地面積, 連結度) とオオフタオビ出現の有無との関係を一元配置分散分析で比較してみると (図7), 移植地点では, いずれの環境要因においても出現の有無で有意な違いは見られなかった. 一方, 非移植地点では連結度で有意な差が見られ, より連結度の高い地点でオオフタオビの出現が見られることが示された. さらに, この3つの環境要因に移植効果も含め, 全地点でのオオフタオビ出現パターンを最もよく説明するモデルの選択をおこなった結果, AIC値 (赤池情報量基準) の差が4以下までの上位モデルで共通して連結度と移植効果が説明変数として選択されることが示された (表2). また, 最適モデルにおける説明変数の検定からも連結度と移植効果がオオフタオビ出現の有無に重要な影響を与えていることが支持された (表3).

考 察

オオフタオビ前蛹の移植実験をおこなった結果, 前年度に本種の出現がみられなかったタウン内部の地点でも出現率が有意に高くなったことから (図3), オオフタオビの営巣を可能とする環境条件がタウン内部においても残されていることがわかった. 本種は幼虫に与える獲物としてノブドウを食草とするノメイガ亜科の蛾の幼虫を好んで狩ることが知られているが (郷右近, 2003), ノブドウはタウン内の面積300平方メートルほどに断片化した小規模残存林でも生息していることがフラワ

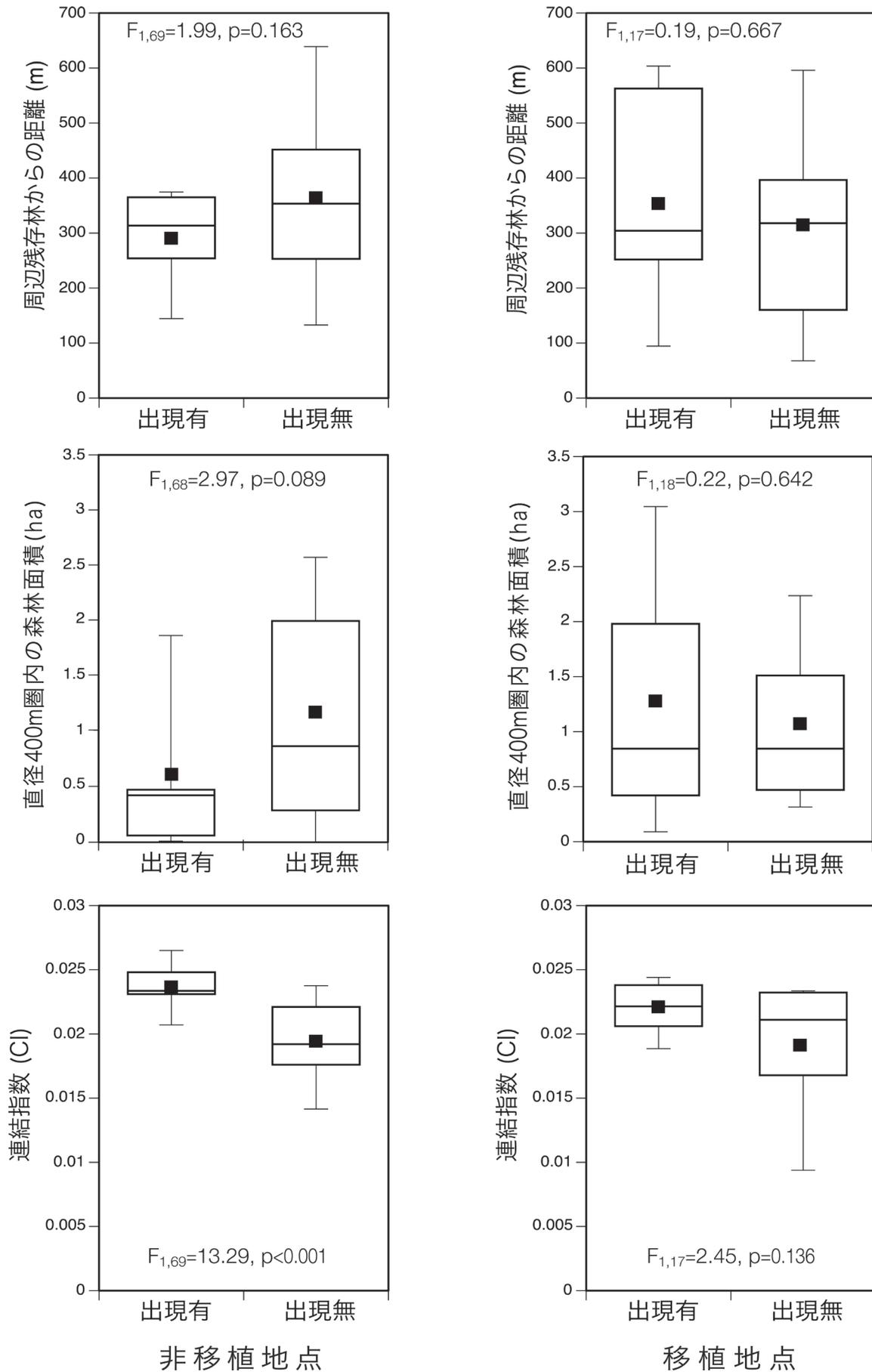


図7 トラップ設置地点におけるオオフトアオビ出現の有無と周辺残存林からの距離、周辺樹林地面積、連結度との関係。黒塗り四角は平均値を示す。F値とp値は、一元配置分散分析の結果を示す。

ータウンの植生調査で確認されており（服部，未発表），このことから，タウン内部にオオフトオビの営巣環境が残されていることが支持される。

それでは，なぜ，オオフトオビの出現がニュータウン内部では少なくなるのだろうか．本種の想定される移動距離を考慮したネットワーク分析の結果，分析した77地点は，互いに分離した6つのサブネットワークに分けられ，さらに各サブネットワーク内では，タウン内残存林（およびその周囲）と周辺残存林の間で連結性が保たれていることが分かった（図4，6）．このことは，少なくとも移動距離だけを考慮した場合，本種がサブネットワーク間では交流し難いが，サブネットワーク内では潜在的に交流出来ることを示している．いっぽう，このネットワークグラフ上で，オオフトオビの出現が見られた地点を確認してみると，本種が複数のリンクをもつ地点や複数の地点間の連結点になっている地点に出現しており，一つのリンクしかもたないような地点には出現が無いことが見て取れる．さらに，トラップ設置地点のネットワーク構造をスコア化した連結度と他の環境要因（周囲の樹林地面積と周辺部からの最短距離）とでオオフトオビ出現の有無に与える影響を分析した結果（図7）からも，本種の出現がネットワーク構造に最も強く影響されていることが支持された．さらに，人為的にタウン内部に本種の移入をおこなった移植効果を含めた解析でも，移植効果だけでなく，連結度がオオフトオビ出現の有無に有意に影響していることも示された（表2）．オオフトオビにとって，連結度の高い地点がどういう意味をもつのかは，本論文の解析からだけでは分からないが，オオフトオビは営巣筒を中心として，巣と採餌場所の間を往復するいわゆる中心点採餌者（Central Place Forager）で（郷右近，2003），複数の樹林地と短い距離でつながった地点は営巣に好適な中心点になると推測される．また，本種が一カ所の生息好適地に集中して営巣するのではなく，次の好適地を探して移動しながら営巣を繰り返す習性をもつことから（市野，1992），複数の樹林地とつながり，かつ樹林地間を連結するような地点は，営巣だけでなく効率的な移動分散に重要な機能を果たしていることも推測される．こうした観点で，オオフトオビの生息地としてのタウン内部の環境を見てみると，タウン内部は周辺部からの移入経路は担保されているが，本種にとって効率的な移動分散や営巣活動がおこなえる生息地の形態にはなっていないといえる．今後，生息地の連続性と営巣数や次世代生産数との関係を解析するなど，より詳細な検証をおこなっていく必要はあるが，タウン内でのオオフトオビの出現パターンに負の影響を与えている要因はニュータウン造成による生息地の分断化であると考えられよう．

本研究の調査地であるフラワータウンでは，これまで

に13種の管住性ハチ類の出現が確認されている（橋本・遠藤，1994，1996）．池口ほか（1996）は非集計型のロジット相関分析の手法を応用して，これらのハチ類のうち，ヒメベッコウは樹林地面積の広がり，コクロアナバチでは草地面積の広がりがあることがタウン内部での出現要因になっていることをあきらかにしている．同じ管住性ハチ類であっても，本研究で示されたように，オオフトオビの出現は断片化した生息場所の面積よりも，生息場所をつなぐネットワーク構造に大きく影響されていた．また，タウン内部へのオオフトオビの供給源と想定されるタウン周辺残存林からの距離が単純に近いか遠いかではなく，やはり生息場所ネットワーク構造が重要であった．このことは，里山環境の保全を図り，できるだけ多様な里山昆虫相を維持していくには，単に，生息地の面積や生息地間の距離だけを考慮するのではなく，生息地点間がどれだけ密なつながりをもって，一定の範囲内に配置されているのかにも留意した保全計画を考えていくことが必要であることを示している．なお，今回は森林面積を生息場所の分断化の指標として用いたが，断片化は林内環境の照度や湿度などにも影響を与える．オオフトオビは営巣場所として比較的明るい環境を好むことから（郷右近，2003），今後は照度を含めた，森林面積以外の指標も検討する必要があるだろう．

ネットワーク分析の手法を導入して，生息地の断片化の影響を調べた研究は，樹林地の断片化と鳥類群集との関係を調べたMokross et al. (2014)の研究など，まだ限られているが，ハチ類のように，比較的高い飛翔能力を有し，複数のルートを使って飛び石伝いに生息地間を移動していくことができる昆虫では，本手法は，その生息条件の解明に有効な手段になると考えられる．今後，生息環境のネットワーク構造に着目して，管住性ハチ類の生息条件や繁殖成功率などの解析を進めていくことで，里山の断片化がハチ類にどのような影響を与えているのかを，さらに，詳細に明らかにしていき，より望ましい里山環境の保全について検討を進めていきたいと考えている．

謝 辞

本研究は兵庫県立人と自然の博物館の総合研究「公園都市研究」の一環としておこなわれたものであり，博物館の諸氏にはさまざまな助力と指導をいただいた．また，郷右近勝夫氏（東北学院大学）にはオオフトオビドロバチについての有益なご教示を，服部保氏と石田明氏（人と自然の博物館）にはフラワータウンでの植生調査について有益な情報の提供をいただいた．これらの方々には，深く感謝申し上げます．

要 旨

これまでの研究で、里山林を造成したフラワータウン（兵庫県三田市）で竹筒トラップを用いて、管住性ハチ類オオフタオビの出現パターンを調べたところ、タウン内部の設置地点では周辺部と比べて本種の営巣が少ないことが示されている。しかし、その要因は分かっていない。本論文では、タウン内で本種が営巣できないような環境の悪化が起きているのか、あるいは造成による生息地の断片化が本種の出現パターンに負の影響を与えているのかを明らかにするため、本種の移植実験とネットワーク分析を行った。移植実験では、本種の前蛹を含む竹筒を余分に付け加えたトラップを設置し、出現率の違いを調べた。その結果、タウン内部の前年度に本種の出現が見られなかった地点でも移植によって出現率が有意に高くなったことから、営巣可能な環境が維持されていることが判明した。さらに、ネットワーク分析では、トラップ設置地点へのリンク構造を数値化した連結度を算出し、連結度、設置地点の周辺部からの距離、設置地点周囲の樹林地面積を要因として、タウン内部で見られたオオフタオビ出現の有無との関係を解析した。その結果、本種の出現が断片された生息場所の配置に強く影響されることが示された。これらのことから、里山林のニュータウン造成によって、オオフタオビが効率的に営巣活動をおこなえる生息環境に断片化が生じたことが、タウン内部での本種の出現パターンに大きく負の影響を与えていると考察した。

文 献

- Cane, J. H. (2001) Habitat fragmentation and native bees: a premature verdict? *Conserv. Ecol.*, **5**, 3.
- Coudrain, V., Herzog, F. and Entling, M. H. (2013) Effects of habitat fragmentation on abundance, larval food and parasitism of a spider-hunting wasp. *PLoS One*, **8**, e59286.
- Debinski, D. M. and Holt, R. D. (2000) A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conserv. Biol.*, **14**, 342-355.
- 遠藤知二・橋本佳明 (1994) 借坑性ハチ類の竹筒トラップの利用様式：トラップ間距離と口径の影響。人と自然，**4**, 71-79.
- Fahrig, L. and Merriam, G. (1985) Habitat patch connectivity and population survival. *Ecology*, **66**, 1762-1768.
- Filgueiras, B. K. C., Tabarelli, M., Leal, I. R., Vaz-de-Mello, F. Z. and Iannuzzi, L. (2015) Dung beetle persistence in human-modified landscapes: Combining indicator species with anthropogenic land use and fragmentation-related effects. *Ecol. Indic.*, **55**, 65-73.
- Girvan, M. and Newman, M. E. (2002) Community structure in social and biological networks. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **99**, 7821-7826.
- 郷右近勝夫 (1982) ススキの枯茎中に営巣するハチ類の生態。昆虫と自然，**17**, 2-6.
- 郷右近勝夫 (2003) 教材としての身近な昆虫「オオフタオビドロバチの巣の観察」。昆虫と自然，**38**, 30-32.
- 橋本佳明・上甫木昭春・服部 保 (1993) 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.
- 橋本佳明・遠藤知二 (1994) 三田市フラワータウンとその周辺地域の借坑性カリバチ・ハナバチ類相：竹筒トラップ調査による地域環境の評価。人と自然，**4**, 63-70.
- 橋本佳明・遠藤知二 (1996) 管住性ハチ類からみたニュータウンの環境形態とタウン内残存林のピオトープとしての活用。人と自然，**7**, 65-71.
- 橋本佳明・遠藤知二・西本 裕 (2011) 武庫川流域における管住性ハチ類相とその多様性による里山環境評価。人と自然，**22**, 1-12.
- 橋本佳明・遠藤知二 (2014) 竹筒トラップの形式が管住性ハチ類のサンプリングに与える影響。人と自然，**25**, 75-83.
- 市野隆男 (1992) ドロバチ類の個体群動態に関する比較生態学的研究。京都大学博士論文，324 p.
- 池口 仁・橋本佳明・遠藤知二 (1996) 確率モデルを用いた管住性ハチ類繁殖可能性の可視化。人と自然，**7**, 89-96.
- 岩田久二雄 (1971) 本能の進化：蜂類の比較習性学的研究。大和：眞野書店，神奈川，565 p.
- Klein, A. M., Steffan - Dewenter, I. and Tscharntke, T. (2004) Foraging trip duration and density of megachilid bees, eumenid wasps and pompilid wasps in tropical agroforestry systems. *J. Anim. Ecol.*, **73**, 517-525.
- Klein, A. M., Steffan - Dewenter, I. and Tscharntke, T. (2006) Rain forest promotes trophic interactions and diversity of trap - nesting Hymenoptera in adjacent agroforestry. *J. Anim. Ecol.*, **75**, 315-323.
- Mokross, K., Ryder, T. B., Côrtes, M. C., Wolfe, J. D. and Stouffer, P. C. (2014) Decay of interspecific avian flock networks along a disturbance gradient in Amazonia. *Proc. R. Soc. B*, **281**, 20132599.
- Morato, E. F. and Martins, R. P. (2006) An overview of proximate factors affecting the nesting behavior of solitary wasps and bees (Hymenoptera: Aculeata) in preexisting cavities in wood. *Neotrop. Entomol.*, **35**, 285-298.
- Mortelliti, A., Amori, G., Capizzi, D., Cervone, C., Fagiani, S., Pollini, B. and Boitani, L. (2011) Independent effects of habitat loss, habitat fragmentation and structural connectivity on the distribution of two arboreal rodents. *J. Appl. Ecol.*, **48**, 153-162.
- Niemelä, J. (2001) Carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) and habitat fragmentation: a review. *Eur. J. Entomol.*, **98**, 127-132.
- R Development Core Team (2014) "R: A language and environment for statistical computing", R Foundation for Statistical Computing, Vienna, <http://www>.

R-project.org.

Stephenson, K. and Zelen, M. (1989) Rethinking centrality: Methods and examples. *Soc. Networks*, **11**, 1-37.

Stoner, K. J. and Joern, A. (2004) Landscape vs. local habitat scale influences to insect communities from tallgrass prairie remnants. *Ecol. Appl.*, **14**, 1306-1320.

須賀 丈・遠藤知二・坂田宏志・橋本佳明 (2001) 竹筒トラップをもちいた管住性ハチ類の調査による生態影響評価手法の開

発. 長野県自然保護研究所紀要, **42**, 23-33.

鈴木努 (2009) R で学ぶデータサイエンス 8 ネットワーク分析. 共立出版, 東京, 178 p.

Taki, H., Viana, B. F., Kevan, P. G., Silva, F. O. and Buck, M. (2008) Does forest loss affect the communities of trap-nesting wasps (Hymenoptera: Aculeata) in forests? Landscape vs. local habitat conditions. *J. Insect Conserv.*, **12**, 15-21.

(2015年8月4日受付)

(2015年10月14日受理)