

神戸女学院中庭におけるスミレ類とアリの空間分布

遠藤知二香
石井友恵
西原光

Summary

Spatial Distributions of the *Viola* and Ants in the Courtyard of Kobe College: Implications for Ecology of Seed-dispersal Mutualism and its Conservation Issue

ENDO Tomoji, ISHII Yuka, and NISHIHARA Mitsue

Three species of *Viola* and at least three species of ants have colonized in the drainage ditch of the courtyard of Kobe College since the campus was established at Okadayama 70 years ago. The commonest species, *Viola mandshurica* was found over the entire ditch, and especially in northern half of the court at higher density. Distribution of *V. yedoensis* which becomes currently rare in the urban area of Nishinomiya, was restricted to the northern part of the court. *V. confuse* was found mainly in the south-eastern part of the court at low density. Dominant ant species *Tetramorium caespitum* was widely distributed in the entire range of the ditch, and supposed to play an important role of dispersing *Viola* seeds. Another ant species *Pheidole nodus* was less numerous, but may also contribute the seed dispersal in some portions of the ditch. However, our analysis on spatial distributions on small spatial scale didn't show any positive associations, which were expected as a consequence of their mutualistic interactions between *Viola* and ant species. We discussed some ecological factors influencing the spatial distributions of both plants and ants. In this study we first time addressed conservation problems of *Viola* and ants' populations potentially threatened by road improvement plan for 70 years anniversary of the campus establishment. Unfortunately, these populations had been largely destroyed before we obtained any suggestions for alternative methods of the improvement. From this we can learn a lesson that we should reconstruct a society to respect scientific procedures for promoting nature conservation.

はじめに

西宮市岡田山にある神戸女学院キャンパス内には、9種の在来種と2種の逸出種、あわせて11種のスミレ類の生育が確認されている（野嵩未発表）。なかでも、キャンパス内中央に位置する中庭には7種のスミレ類が見られ、学内でもっと多くの種のスミレ類が生育する場所の一つである。スミレ類は人里の植物として古くから身近な存在であり、多くの人々に愛されているが、本学中庭に咲き乱れるスミレ類の花も中庭に憩う学生たちに親しまれている。

中庭園路の両側に設けられた排水溝の玉石の隙間には、スミレ (*Viola mandshurica*)、ノジスミレ (*V. yedoensis*)、ヒメスミレ (*V. confusa* subsp. *nagasakiensis*) の3種のスミレが生育することが知られている（野嵩私信）。野嵩（私信）によれば、そのうちノジスミレは学内ではこの中庭の排水溝だけで確認されており、学外でも近在では稀な存在だという。

また、スミレ類は種子生産のあり方でも開放花と閉鎖花という花の二型性をもち、種子散布のあり方でも自発散布とアリ散布という二重散布様式をもつなど、興味深い適応的形質を兼ねそなえている。スミレ類を対象にした研究には、こうした花の二型性にかかわるもの (Masuda and Yahara 1992; 矢原 1995)、アリ散布や自発散布の適応的意義にかかわるもの (Beattie and Lyons 1975; Culver and Baettie 1978, 1980; Turnbull and Culver 1983; Beattie 1985; Ohkawara and Higashi 1994; 中西 1994)、さらに集団生物学的なもの (Solbrig *et al.* 1980; Solbrig 1981) など、さまざまな視点からの研究がある。したがって、学術的な研究対象となり、さらにそのような研究成果を活かした理科教育や環境教育の教材として活用することが可能である。

以上のように、学内のスミレ類は、(1) 春を彩る花として多くの学生に親しまれ、(2) 個体群が稀少化している種を含み、(3) 教育研究の素材として活用可能で、また実際に活用されてもいるということから、これを適正に保全していくことは学内の環境保全上重要な課題といえるだろう。本研究は、中庭園路の整備工事計画に即して何らかの保全対応策を講じる必要があるとの考えから行われた。2003年にキャンパス移転70周年記念事業のひとつとして、中庭の地中を通る雨水排水管の補修とともに、園路を整備する工事が計画された。当初の工事計画案では、園路とともに排水溝が全面的に撤去され、したがって排水溝の玉石の隙間にみられるスミレ類やアリの巣がすべて失われると予想された。

スミレ類の種子にはエライオソームと呼ばれるアリを誘引する成分を含む付属体がついており、種子が飛散して地面に落下すると、アリがそれを見つけ、巣に持ち帰る。アリの巣に運ばれた種子は、栄養分の豊富なエライオソームの部分だけが利用され、巣内に捨てられたり、巣外に土といっしょに放り出されたりする (Culver and Beattie 1980)。したがって、種子はいち早くアリの巣内に運ばれることで種子捕食者を回避できるため、あるいはアリの巣内やその周辺の土壤の栄養分が富んでいるため、種子の発芽率や種子、実生の生存率を高めることができる。

きると考えられている (Beattie 1985; 大河原 1999; Beattie 2002)。スミレ類は自発散布によって種子を散布することもできるけれども、この排水溝のような玉石の隙間に生育している植物ではアリ散布が強くかかわっており (中西 1988; 中西 1994; Nakanishi 1994)、スミレ類の保全を考える場合にはスミレ類だけでなくアリの保全についても対策を講じる必要がある。そこで、本研究は排水構内におけるスミレ類とアリの空間分布を把握し、これらの保全に配慮した工法を検討する基礎的資料を得るために研究を行うことにした。しかしながら、中庭改修工事は、本研究の結果が出るよりも先に、排水溝の芝生側にある玉石については手を加えないという工法への変更が決定され、本年(2004年)2月に着工される運びとなった。したがって、本研究の当初の目的はすでに失われてしまったものの、工事がスミレ類とアリの個体数と分布にどのように影響を与えるかを見るためにも、着工以前のスミレ類とアリの空間分布についての資料を公表しておくことも意義のあることと考え、ここに発表することにした。

なお、本稿では「スミレ類」はスミレ属の植物を指す総称として、「スミレ」は *Viola mandshurica* という種を指す種名として区別して用いる。

調査地および方法

(1) 調査地

神戸女学院は1933年に岡田山キャンパスに移転し、現在の本学の建造物や庭園は古いものでは70年の歴史をもつにいたっている。中庭は旧櫻井子爵別邸の母屋や庭園があった台地上の平坦地につくられ (神戸女学院百年史編集委員会 1976)、南側に図書館、北側に総務館、東側に文学館、西側に理学館が中庭を取り囲んでおり、文字どおり構造的にも位置的にも学院の中心にある。

南北約75m、東西約50m のほぼ長方形の中庭の内部には、道幅2.7m の園路が長径62m、短径41m の長円形状に設けられている。この園路から南北方向と東西方向の道幅1.8m の歩行者用園路が中央の噴水をはさんで十字に交差し、さらに中庭に出入りするための園路が文学館と総務館の間と総務館の両翼から伸びている (図1)。本研究では、これらの園路の両側にある幅30cm ほどの排水溝を対象として調査を行った。調査にあたっては、排水溝を3段階の空間スケールで区分した。ここでは、スケールの大きいほうから大区画、中区画、小区画と呼ぶことにする。まず中庭の全体を十字形歩行者用園路に沿って4分割し、4つの大区画に分けた (図1のA~D)。次に、各大区画の排水溝を、屈曲部位や位置関係を考慮しながら6~10個の中区画に分けた (図1のa~j)。小区画は原則として玉石20個分の長さを1単位とした (図1の黒丸が小区画の中央にほぼ対応)。その結果、小区画の長さは必ずしも同じではないが (平均±標準偏差=340±62cm)、中区画あたりの小区画数は4~7個となり、全体では169個の小区画に区分された。

(2) アリ類の空間分布

排水溝内のアリ類の種構成と空間分布を明らかにするために、ベイトトラップによるアリ類

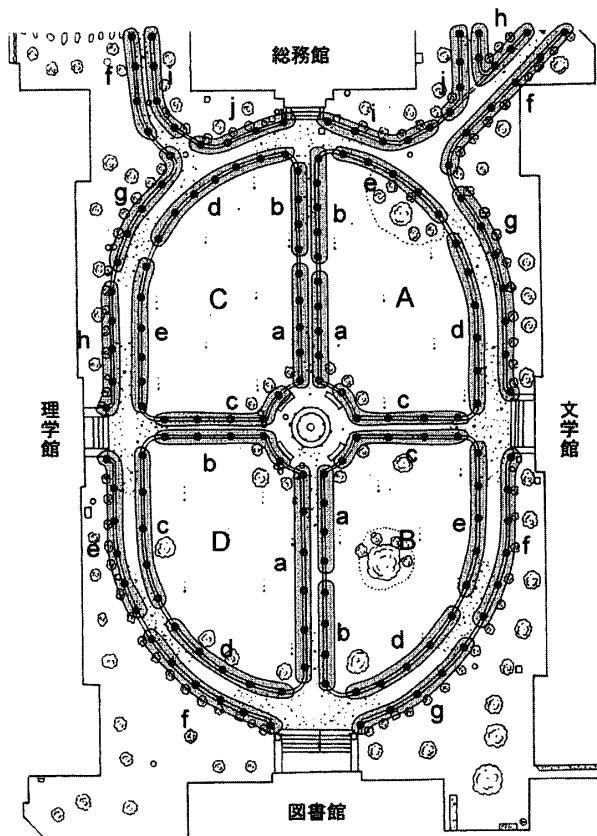


図1. スミレ類とアリの調査を行った神戸女学院中庭の排水溝. A~Dは大区画、a~jは中区画、黒丸はペイトトラップの設置場所とスミレ類の調査を行った小区画の中央を表す.

のサンプリングを行った。ペイトには市販の缶詰のツナ約0.5gを濾紙の上にのせたものを用いた。エライオソーム中のアリ誘引成分と考えられているジグリセリド (Marshall *et al.* 1979) がツナにも含まれていることから、Beattie and Culver (1981) の調査でもツナが用いられている。2003年10月8日13時から13時30分にかけて各小区画に1個ずつペイトトラップを配置した。約30分後ツナにアリが集まっているのを確認し、アルコールを入れたチャック式ビニール袋の中に集まったアリを濾紙ごと回収した。このトラップの回収は14時から14時50分の比較的短時間で行うことができたため、サンプル間の回収時間によるばらつきはあまりないものと考えられる。

回収したアリは、トラップごと、すなわち小区画ごとに、全個体を種まで同定し、種ごとに個体数を記録した。また排水溝だけでなく中庭にどのような種のアリが生息しているかを、福原 (2001) らが採集した既存のアリ標本の記録をもとに調べた。

(3) スミレ類の空間分布

中庭排水溝の小区画単位で、生育しているスミレ類の株ごとに、種、株の大きさ、詳細な生育部位を記録した。調査は2003年12月上旬から中旬の7日間をかけて行った。

この調査時期にはどのスミレも花はないため、排水溝内に見られる3種のスミレ類の種を次のような葉の形態的特徴にもとづいて識別した。すなわち、へら形で、表面に毛がなく、葉柄にははっきりとした翼がある葉をもつものはスミレ、葉縁が波打ちだらしない感じで、表面に

は微毛があり、翼はあるが、スミレほどはっきりしていないものはノジスミレ、形はノジスミレに似ているが小さく、表面には毛がなく、葉の裏が紫色、翼がないものはヒメスミレとした。

各株の大きさについては、株あたりの葉数にもとづいて大、中、小の3クラスに区分した。その基準は、スミレでは株あたりの葉数が21枚以上のものを大、11~20枚のものを中、10枚以下のものを小とした。また、ノジスミレとヒメスミレではスミレよりも比較的小さな株が多くたため、株あたり葉数が11枚以上のものを大、6~10枚のものを中、5枚以下のものを小として扱った。

排水構内で株の生育している位置については、芝生側にある玉石の隙間、園路側にある玉石の隙間、および溝の内部ではないが溝の周縁部の3つに分けて株ごとに記録した。スミレ類の密度については、排水溝1mあたりの株数を用いた。

結 果

(1) アリ類

本学の中庭では、合計12種のアリの生息が確認された(表1)。そのうち、今回のベイトトラップ調査では、トビイロシワアリ(*Tetramorium caespitum*)、オオズアリ(*Pheidole nodus*)、クロオオアリ(*Camponotus japonicus*)の3種が得られた。このうち、前2者は種子散布アリとして知られている(中西 1988、1999; 表1参照)。

トラップあたり平均アリ個体数はトビイロシワアリ93.8個体、オオズアリ11.7個体、クロオオアリ1.8個体で、圧倒的にトビイロシワアリが多かった(表2)。出現トラップ数でもトビイロシワアリは133トラップ(全体の78.7%)で捕獲され、オオズアリの11トラップ(6.5%)やクロオオアリの6トラップ(3.6%)に比べてはるかに多かった。今回の調査では、複数種の

表1. 神戸女学院中庭で確認されたアリ。*印はベイトトラップによって排水溝で捕獲された種。中西(1988, 1999)に種子散布アリとして挙げられている種を◎で、同属の別種が挙げられている種を○で示した。

亜科種	学名	種子散布
カタアリ亜科		
ルリアリ	<i>Iridomyrmex itoi</i>	◎
ヤマアリ亜科		
サクラアリ	<i>Paratrechina sakurae</i>	○
クロヤマアリ	<i>Formica japonica</i>	◎
*クロオオアリ	<i>Camponotus japonicus</i>	
チクシトゲアリ	<i>Polyrachis hippomanes var. moesta</i>	○
フタフシアリ亜科		
*オオズアリ	<i>Pheidole nodus</i>	◎
ムネボソアリ	<i>Leptothorax congruus</i>	
ハリナガムネボソアリ	<i>L. spinosior</i>	
*トビイロシワアリ	<i>Tetramorium caespitum</i>	◎
アミメアリ	<i>Pristomyrmex pungens</i>	○
ハリブシリアゲアリ	<i>Crematogaster matsumurai</i>	○
キイロシリアゲアリ	<i>C. osakensis</i>	○

表2. 中庭排水溝のペイトトラップによって捕獲された3種のアリのトラップあたり平均個体数とその標準偏差値。Iは内側排水溝、Oは外側排水溝を示す。

大区画	中区画	トラップ数	トビイロシワアリ	オオズアリ	クロオオアリ	アリ類総計
A	I (a~e)	26	72.7±62.8	15.8±80.4		88.5±89.6
	O (f~j)	27	128.8±151.8	36.3±110.3	1.0	165.1±159.7
A 計		53	101.3±119.3	26.2±96.5	1.0	127.5±134.6
B	I (a~e)	23	63.4±50.6	0.0		63.4±50.6
	O (f~j)	11	52.3±89.7	0.0		52.3±89.7
B 計		34	59.8±64.6	0.0		59.8±64.6
C	I (a~e)	27	61.5±92.4	0.1±0.6	2.0±0.7	62.0±92.1
	O (f~j)	22	175.0±151.1	26.4±72.1		201.4±135.5
C 計		49	112.5±133.7	11.9±49.5	2.0±0.7	124.6±132.4
D	I (a~e)	21	57.5±82.3	0.0		57.5±82.3
	O (f~j)	12	144.7±116.5	0.0		144.7±116.5
D 計		33	89.2±103.5	0.0		89.2±103.5
A~D	I	97	64.1±73.3	4.3±41.6	2.0±0.7	68.5±80.9
	O	72	133.9±141.5	21.7±79.0	1.0	155.6±142.7
A~D 計		169	93.8±112.8	11.7±60.8	1.8±0.8	105.6±119.2

アリが誘引されているトラップはトビイロシワアリとオオズアリが見られた1例、トビイロシワアリとクロオオアリが見られた2例、オオズアリとクロオオアリが見られた1例の、合計4例しかなかった。

中庭排水溝におけるトビイロシワアリの分布を図2に示した。トビイロシワアリは排水溝のほぼ全域にわたって分布しているが、大区画単位でみると北側の区画（AとC）は南側の区画（BとD）よりも多い傾向にあった（表2）。しかし、統計的には大区画間で有意差はなかった（ANOVA； $F_{\text{S}}=1.59$ 、 $df=3, 165$ 、 $P=0.19$ ）。中庭を周回する長円形園路よりも外側にある排水溝（A、B、Cのf以降、およびDのeとfの中区画）と内側にある排水溝（A、B、Cのaからeまで、およびDのaからdまでの区画）に区分すると、トビイロシワアリは外側の排水溝に有意に多かった（外側133.9個体 vs. 内側64.1個体； $F_{\text{S}}=17.33$ 、 $df=1, 167$ 、 $P=0.00005$ ）。

オオズアリがみられたのは北側の大区画（AとC）だけで、南側の大区画ではまったく捕獲されなかった（図2）。クロオオアリも同様であった。また、オオズアリも、統計的には有意とはいえないが、外側の排水溝で多く捕獲される傾向にあった（外側21.7個体 vs. 内側4.3個体； $F_{\text{S}}=3.45$ 、 $df=1, 167$ 、 $P=0.065$ ）。

（2）スミレ類

スミレ類の平均株密度（株/m）は、中庭全体でスミレ5.68、ついでノジスミレ0.68、ヒメスミレ0.21となり、ほぼ全域にわたってスミレが優占していた（表3）。スミレ類はおもに排水溝の底面に接した玉石と玉石のすき間に堆積したわずかな土壌に生育している。排水溝の芝生側の玉石間と園路側の玉石間でスミレ類の密度を比較したところ、いずれの種でも差はない。

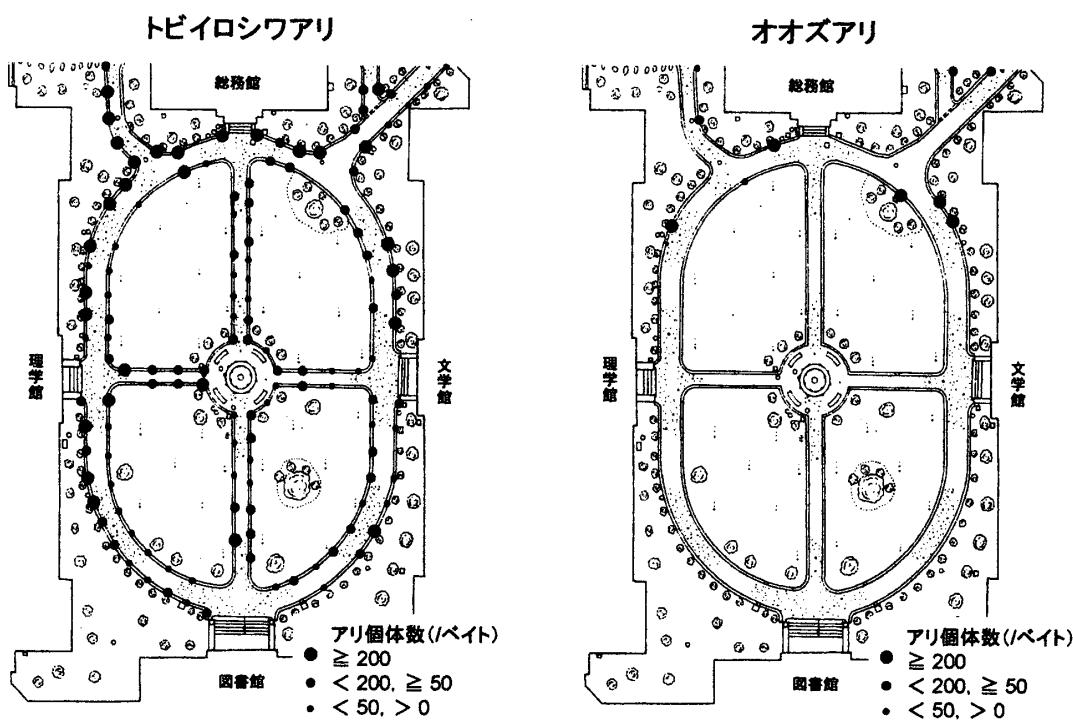


図2. 中庭排水溝におけるアリの分布. 黒丸は各アリ種がペイトトラップの位置とそこでの捕獲個体数を示す.

表3. 中庭排水溝における3種スミレ類の平均株密度 (/m) とその標準偏差. I は内側排水溝、O は外側排水溝での平均を示す.

大区画	中区画	スミレ	ノジスミレ	ヒメスミレ	総計		
A	I (a~e)	9.11±4.51	1.93±3.02	0.42±0.72	11.46± 6.78		
	O (f~j)	3.35±4.24	1.12±1.53	0.07±0.19	4.54± 5.45		
A 計			6.17±5.22	1.52±2.39	0.24±0.55		
B	I (a~e)	5.30±2.24	0.09±0.13	0.60±0.65	5.99± 2.41		
	O (f~j)	1.10±1.07	0.00	0.03±0.09	1.13± 1.09		
B 計			3.94±2.77	0.06±0.12	0.42±0.60		
C	I (a~e)	9.33±3.24	0.96±1.74	0.01±0.06	10.31± 3.46		
	O (f~j)	3.32±2.93	0.20±0.27	0.15±0.30	3.67± 2.88		
C 計			6.63±4.31	0.62±1.35	0.00		
D	I (a~e)	7.15±3.58	0.07±0.19	0.20±0.24	7.42± 3.68		
	O (f~j)	1.63±1.74	0.02±0.07	0.00±0.00	1.65± 1.78		
D 計			5.25±4.04	0.05±0.16	0.13±0.21		
A~D	I	7.85±3.83	0.82±1.95	0.30±0.55	8.97± 4.92		
	O	2.72±3.27	0.49±1.07	0.08±0.21	3.29± 3.99		
A~D 計			5.68±4.40	0.68±1.64	0.21±0.45		

かった (スミレ、芝生側2.67vs.園路側2.46、 $F_s=0.74$ 、 $df=1,334$ 、 $P=0.39$ ；ノジスミレ、芝生側0.31vs.園路側0.27、 $F_s=0.14$ 、 $df=1,334$ 、 $P=0.71$ ；ヒメスミレ、芝生側0.08vs.園路側0.09、 $F_s=0.17$ 、 $df=1,334$ 、 $P=0.68$)。

観察されたスミレのうち21枚以上の葉をもつ大きなサイズの株は4.0%しかなく、全体のほぼ4分の3は葉数10枚以下の小サイズ株だった (表4)。図3に示すとおり、大サイズ株のス

表4. 大区画単位における3種スミレ類のサイズ別株数およびその割合. 括弧内の数字は割合 (%).

種・株サイズ	大区画				全体
	A	B	C	D	
スミレ					
大	48 (4.6)	7 (1.6)	52 (4.9)	18 (2.8)	125 (4.0)
中	198 (19.1)	49 (11.5)	546 (23.4)	195 (30.0)	688 (21.7)
小	789 (76.2)	370 (86.9)	755 (71.7)	437 (67.2)	2351 (74.3)
総計	1035 (100.0)	426 (100.0)	1053 (100.0)	650 (100.0)	3164 (100.0)
ノジスミレ					
大	68 (27.1)	1 (14.3)	25 (26.0)	1 (14.3)	95 (26.3)
中	87 (34.7)	1 (14.3)	39 (40.6)	0 (0.0)	127 (35.2)
小	96 (38.2)	5 (71.4)	32 (33.3)	6 (85.7)	139 (38.5)
総計	251 (100.0)	7 (100.0)	96 (100.0)	7 (100.0)	361 (100.0)
ヒメスミレ					
大	3 (8.6)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	3 (2.6)
中	5 (14.3)	3 (6.1)	1 (7.7)	5 (29.4)	14 (12.3)
小	27 (77.1)	46 (93.9)	12 (92.3)	12 (70.6)	97 (85.1)
総数	35 (100.0)	49 (100.0)	13 (100.0)	17 (100.0)	114 (100.0)

ミレ密度は大区画間で有意差があり ($F_s=3.64$, $df=3,160$, $P=0.014$)、A と C の排水溝で高密度に分布していた。また、周回園路の内側・外側に注目すると、内側の排水溝で有意に密度が高かった ($F_s=7.63$, $df=1,160$, $P=0.006$)。一方、中、小サイズの株は分布が全体に広がるもの、大区画間でも、内側と外側の排水溝の間でも平均株数に有意な差があり、大サイズのスミレと同様、A と C で、また内側の排水溝で株密度が高かった（中サイズ、大区画間、 $F_s=5.24$, $df=3,160$, $P=0.002$ ；内側・外側、 $F_s=34.48$, $df=1,160$, $P<0.0001$ ；小サイズ、大区画間、 $F_s=5.06$, $df=3,160$, $P=0.002$ ；内側・外側、 $F_s=81.29$, $df=1,160$, $P<0.0001$ ；図3）。

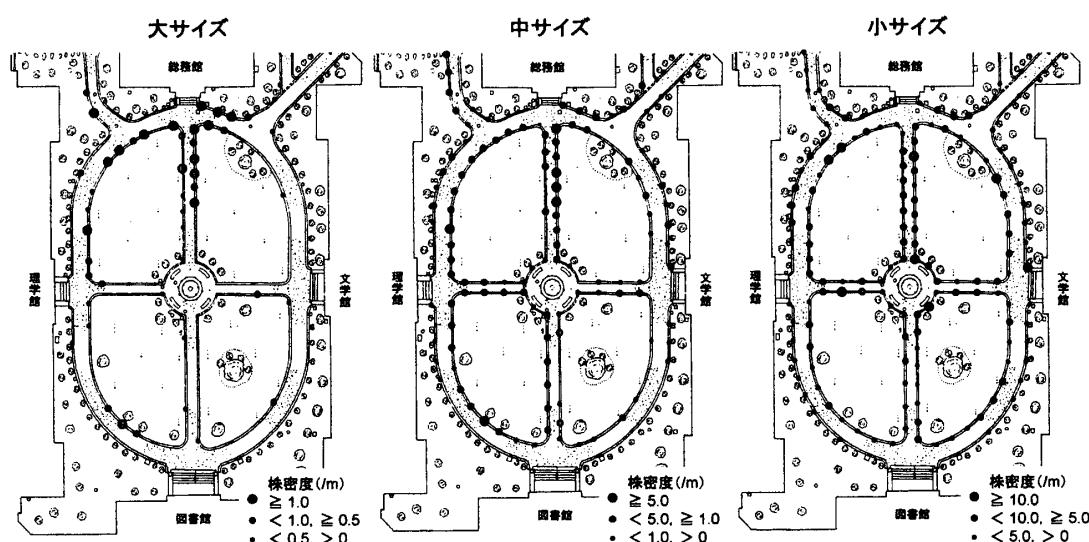


図3. 中庭排水溝におけるスミレの分布. 黒丸はスミレが記録された小区画の位置と各株サイズの密度を示す.

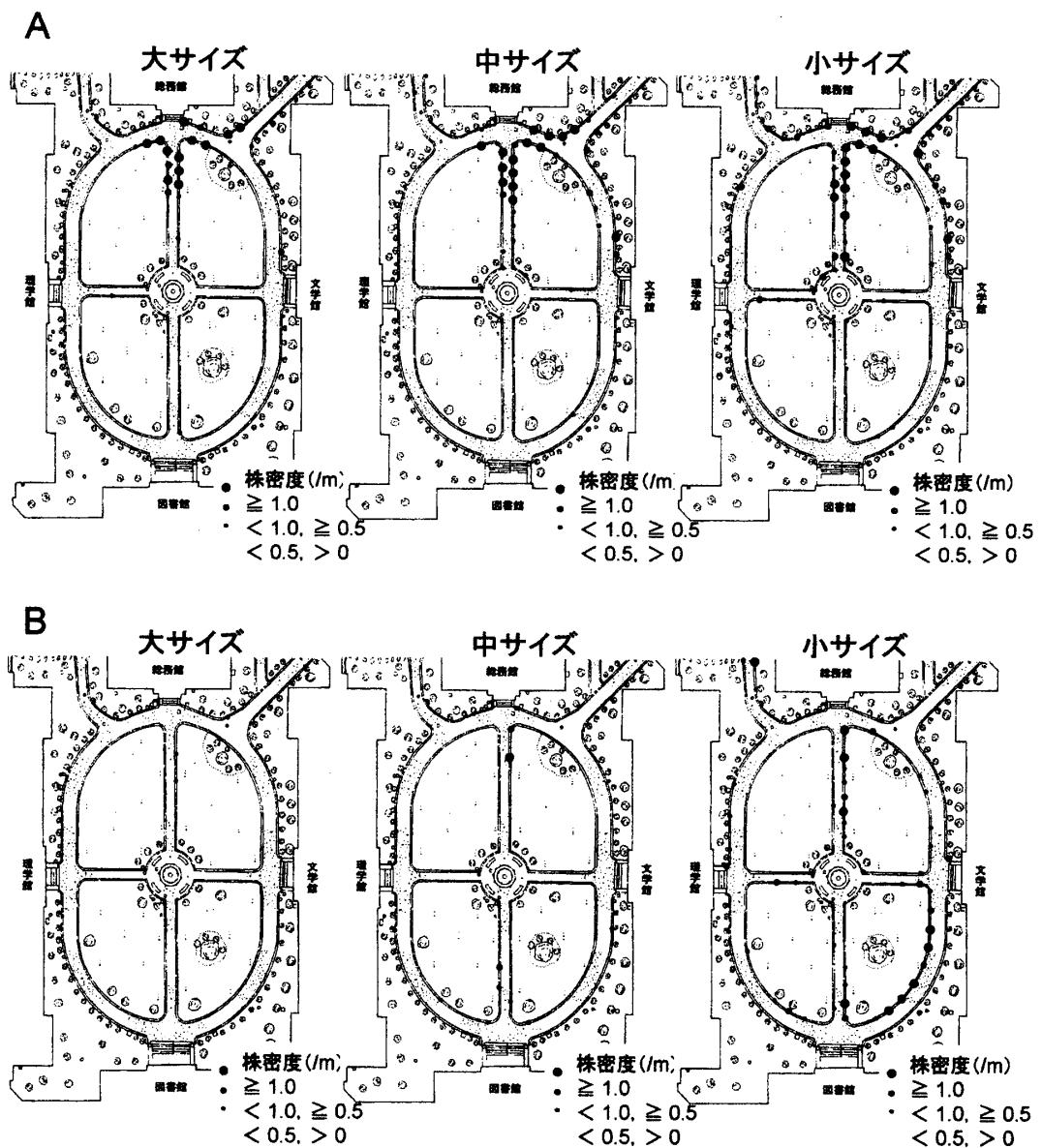


図4. 中庭排水溝におけるノジスミレ(A)とヒメスミレ(B)の分布。黒丸は各スミレ種が記録された小区画の位置と各株サイズの密度を示す。

株サイズを共通の基準で区分したノジスミレとヒメスミレの間で株サイズの分布を比較すると、あきらかにノジスミレのほうが大きな株が多かった(図4 ; $\chi^2=76.70$ 、 $df=2$ 、 $P<0.001$ ；表4)。このノジスミレの大、中サイズの株は図4 Aに示したように、中庭北側の総務館に近い区画 (Ab、Ae、Ai、Cb、Cd) に集中していた。小サイズ株はそれよりも分布範囲が南側にまで広がっていたが、株密度の高い場所をみると、大、中サイズの株と同じ区画を中心に分布していた(図4 A)。どのサイズの株についても大区画間では株密度の違いは有意だった(大サイズ、 $F_s=3.73$ 、 $df=3,160$ 、 $P=0.01$ ；中サイズ、 $F_s=7.08$ 、 $df=3,160$ 、 $P=0.0002$ ；小サイズ、 $F_s=10.91$ 、 $df=3,160$ 、 $P<0.0001$)。ノジスミレでは、外側と内側の排水溝の間で密度に有意な差はなかった(大サイズ、 $F_s=2.70$ 、 $df=1,160$ 、 $P=0.10$ ；中サイズ、 $F_s=3.08$ 、 $df=1,160$ 、 $P=0.08$ ；小サイズ、 $F_s=0.78$ 、 $df=1,160$ 、 $P=0.38$)。

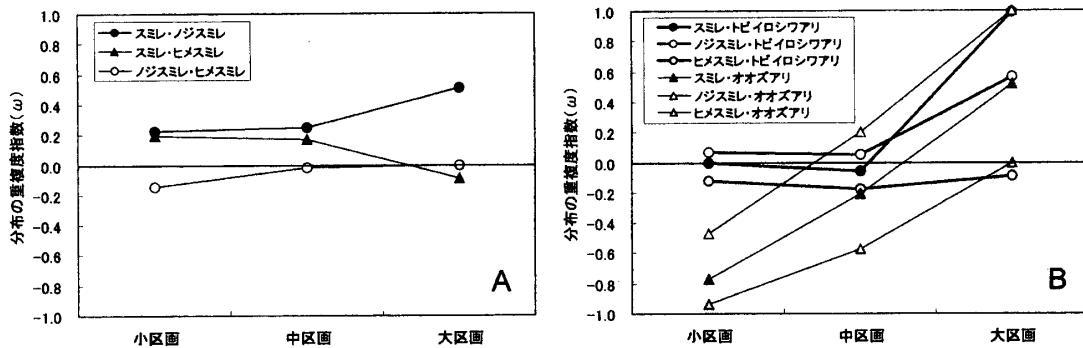


図5. 3種スミレ類の種間（A）および3種スミレ類と2種アリの間（B）での分布の重複度指数（ ω ）の空間スケールによる変化。

ヒメスマリの大、中サイズの株は大区画 A や D の一部にみられただけでほとんどなく（図 4 B）、大部分が 5 枚以下の葉しかもたない小サイズの株であった（表 4）。これらの小サイズ株の分布は他 2 種のスミレ類とは異なり、大区画 B、とくにその内側排水溝（Bd、Be）に多かった（図 4 B）。小サイズ株の密度は大区画間でも、内側・外側間でも有意に異なっていた（大区画間、 $F_S = 3.44$ 、 $df = 3, 160$ 、 $P = 0.02$ ；内側・外側間、 $F_S = 16.02$ 、 $df = 1, 160$ 、 $P < 0.0001$ ）。

（3）スミレとアリの関係

スミレ類同士、スミレ類とアリ間について、Iwao (1977) の種間こみあい度にもとづいた分布の重複度指数（ ω ）を小区画、中区画、大区画の各空間単位で算出した。 ω は 1 から -1 の間の値をとり、2 種の分布が完全に重複すれば 1、互いに独立であれば 0、完全に排他的であれば -1 となる。

まず、スミレ類同士の空間分布の重なりをみると（図 5 A）、スミレとノジスマリの両者は分布の重複が比較的大きく、大区画単位になるとその傾向がよりはっきりした。一方、ヒメスマリは前述したとおり他 2 種とは分布が異なっており、重複度指数はより低く、とくにノジスマリとはほぼ独立に分布していた。

次に、スミレ類とアリについて検討した（図 5 B）。トビイロシワアリとスミレ、ノジスマリは小区画、中区画では独立に分布し、大区画で分布の重なりが大きくなった。ヒメスマリに対してはどのスケールでもほぼ独立に分布していた。オオズアリは、小区画ではどの種のスミレ類とも排他的な分布を示したが、スミレ、ノジスマリに対しては中区画では独立、大区画では重複的な分布を示す、というふうに重複度指数はスケールとともに大きく変化した。また、ヒメスマリに対しては、各空間単位とも指標の値は低く、分布の重なりが少ないことを示した。

考 察

スミレ類の種子散布には自発散布とアリ散布の 2 通りがある（Beattie and Lyons 1975；中西 1994；Ohkawara and Higashi 1994）。中庭排水溝にみられる 3 種のスミレ類も、この 2 通

りの方法で種子を散布し、分布を拡大する。アリ散布の適応的な意味については、アリ散布植物によってさまざまな仮説が提唱され、検証される中で（総説については中西 1999；大河原 1999；Beattie and Hughes 2002など）、とくに二重散布をもつスミレ類では、土壤栄養化仮説（Culver and Beattie 1980；Beattie 1985）と捕食者回避仮説（Culver and Beattie 1978；Turnbull and Culver 1983；Ohkawara and Higashi 1994；大河原 1999）が重要視されてきた。これらの仮説は本来排他的な関係にあるわけではないが、日本の冷温帯の森林林床ではアリの巣と他の場所の間で土壤栄養分の差が見出されなかったことから（Higashi *et al.* 1989）、最近は後者の仮説の方がより一般性が高いと考えられている（大河原 1999）。一方、中西（1988、1994、1999）は、日本の暖温帯にみられるアリ散布植物の生育環境には林縁、草原、畑地、路傍、石垣隙間など半日陰あるいは日あたりのよい立地が多いとし、とくに石垣の間にはしばしばアリが営巣しており、それらに散布されたと思われるアリ散布植物が多いことを強調している。Nakanishi（1994）はキケマン属の植物を調べて、よりアリ散布適応の進んだとみられる形質をもった種が実際に石垣に多く生育していることを指摘している。石垣隙間にアリ散布植物が多く見られるのは、アリ散布の結果であり、付随的な現象であると考えられるが、これらの植物のアリ散布適応が選択的に有利になった環境を示唆するものかもしれない。中庭排水溝の玉石隙間はアリ散布植物にとって有利な環境であり、アリ散布を通じてスミレ類がこの場所をほぼ独占しているといえるだろう。さらに、このような環境ではアリの採餌活動が石のすき間など、もともと貧栄養な土壤の栄養化にかかわっている可能性もある。

排水溝で生息が確認された3種のアリのうちクロオオアリは種子散布の記録がないが、トビイロシワアリとオオズアリは種子散布者として記録されている（中西 1999）。実際、トビイロシワアリは調査を行った晩秋の時点でもスミレ類の種子を運ぶのがしばしば観察されたし、オオズアリもノジスミレの種子を Cd から園路を隔てた Cg へ運んでいるところが観察された。また、表1に示したように、中庭で記録されている他のアリ9種のうち3種は種子散布者として挙げられ、さらに4種は同属の別種が種子散布者として知られている（中西 1999）。これらのことから中庭には潜在的に多くの種子散布アリが生息していると言えるが、排水溝でのスミレ類の種子散布に重要な役割を果たしているのは、個体数のもっとも多いトビイロシワアリであり、場所によってはオオズアリも有効な種子散布者となっていると考えられる。

約70年前に本学中庭が造営されて以来、これらのスミレ類はもともと周辺に生育していた個体群から排水溝の玉石の隙間に侵入し、アリ散布を通じて次第に広がっていったものと考えられる。最初に、スミレ類が排水溝のなかで広がるのに、この70年という年月が十分であったかどうかを検討しておきたい。スミレ類の自発散布による種子の散布距離は30cm から 3m 程度（Beattie and Lyons 1975；中西 1994；Ohkawara and Higashi 1994）、アリによって運ばれる距離は 1m 以内とされている（Culver and Beattie 1978；Ohkawara and Higashi 1994）。また、スミレの1種(*Viola sororia*)では発芽後1～2年で開花し、種子を生産する（Solbrig *et al.* 1980）。これらのデータから単純計算すれば、最大で年間 4m 程度の分布拡大速度をもつことになる。かりに平均速度がその半分以下だとしても、70年は排水溝全体に広がるのに十分な年月といえ

るだろう。以下では、スミレ類が侵入して以来十分な時間が経過しているとの前提の下で、現在見られるスミレ類とアリの空間分布について論じる。

本研究で調査した中庭排水溝では、小区画や中区画の空間単位でスミレ類とアリの間に分布の重複度は概して低く（図5B）、両者の間に局所的レベルでの空間的な結びつきはみられなかった。なぜ相利共生者であるスミレ類とアリの空間分布に密接な関係が生じていないのだろうか。

相利共生者の空間分布は、定義上相互作用が生じる空間スケールでは正の相関をもつと考えられる。上述のようにアリによる種子散布の適応的意義が何であれ、スミレ類は少なくともある密度の範囲内ではアリのコロニー密度とともに適応度が増加するだろう。スミレ類の種子の最大散布距離が上述したとおり数m以内で、大部分の種子ではそれよりごく短距離だとすれば、その株密度の分布は局所的な種子散布アリ密度に反応すると期待される。しかし実際にスミレ類とアリの間に空間的な結びつきがみられなかつたのは、スミレ類の種子散布の主要な担い手と思われるトビイロシワアリが全体にわたって分布しており（図2）、アリの分布がスミレ類にとって制限要因になっていないからかもしれない。一方、アリの分布がスミレ類の密度にどのように影響を受けるかは、はっきりしない。アリ散布植物とアリの相利共生系では、アリ側の利益、とくにコロニーレベルでの利益については十分な研究が行われていない（Beattie and Hughes 2002）。Morales and Heithaus (1998) はケシ科のアリ散布植物 (*Sanguinaria canadensis*) の種子をアシナガアリの1種 (*Aphaenogaster rudis*) に実験的に与えると、コロニーの繁殖虫の性比が対照コロニーよりも有意にメスに偏ることを示した。これはエライオソーム利用がコロニーの増殖率を促進することを示唆している。しかし、アリの繁殖メスの分散距離はかなり大きいと予想されるので、アリのコロニー密度は局所的なエライオソーム資源量、言い換ればアリ散布植物の密度に対して感度の高い反応を示さないかもしれない。また、Morales and Heithaus (1998) は種子利用がコロニーのワーカー生産数には影響しないことも見出している。スミレ類のエライオソームが同様にアリのワーカー生産には影響しないなら、このこともスミレ類の密度とアリ密度の関係を検出しにくくする要因としてはたらくだらう。

排水溝におけるスミレ類やアリの分布がそれぞれの相利共生者以外の要因によって決まっている可能性もある。結果で述べたとおり、トビイロシワアリを主体とするアリは中庭の外側排水溝に多く分布していたのに対して、密度の高いスミレやノジスミレはおもに内側排水溝に分布していた。両者の空間的な結びつきを低下させていたのは、このような分布の違いである。

排水溝に生育していた3種のスミレ類は、いずれも人里環境にふつうに出現する種であり、日あたりの良好な環境を好むとされる（いがり 1996）。スミレやノジスミレが多く分布していた中庭北半分（AとC）の排水溝は、南側の建物の陰になることがなく、日照条件に恵まれている。そのため、これらのスミレ類にとって生育により好適なのかもしれない。たとえば、溝がほぼ東西方向に走っているAe、Ai、Cd、Cjの区画では、日陰になる溝の南側と日あたりのよい溝の北側の間でスミレの密度を比較してみると、有意に北側のほうが高密度で生育している（ $t = -3.62$ 、 $df = 20$ 、 $P = 0.002$ ）。また、内側（AeとCd）と外側（AiとCj）排水溝の間で、

日あたりのよい排水溝北側に生育しているスミレ密度を比較すると、両者間には有意な差がなかった ($t=0.70$ 、 $df=19$ 、 $P=0.49$)。これらのことは必ずしも内側の排水溝か外側の排水溝かという区別がスミレの株密度を決める要因として問題なのではなく、日照条件が重要であることを示唆している。全体として外側の排水溝で密度が低かったのは、外側のほうが建物の陰になる場所が多く、平均的に日あたりが悪いせいかもしれない。

アリの分布も物理的環境条件の空間勾配や資源分布によって影響されるだろう。一般には温帯域のアリは、日あたりのよい場所や比熱の高い石下などを好んで営巣すると言われる (ヘルドブラー・ウィルソン 1997)。このことはオオズアリの分布が A と C に限定されたり、トビイロシワアリでも A と C に多い傾向にあったりしたことを説明するかもしれない。しかし、アリが外側の排水溝に多いことは説明できない。この点については、餌資源の分布など別の角度からの調査が必要だろう。

また、大区画ではスミレ、ノジスミレとアリの空間的な結びつきがみられたが、これも相利共生相互作用によるものか、各種の環境選好性にもとづいて独立に生じたものかという問題があろう。

本調査によって確認された3種のスミレ類は、潜在的には種子運搬アリや場所をめぐって競争する関係にあったと考えられる。同様に、排水溝内で確認された3種のアリも餌資源などをめぐる競争関係にあったかもしれない。したがって、この排水溝は人為的につくられた単純な空間ながら、スミレ類と種子散布アリ、それぞれのギルド内に競争的な種間関係を含んだ、多様で複雑な相利共生系を維持していたといえる。そもそも排水溝という比較的異質性の低い人為的な環境のなかで3種のスミレ類の共存が、どのようにして可能だったのだろうか。複数種の共存を可能にする生態的プロセスに種子散布アリは関係していたのか、いなかったのか。関係していたとすればどのように関係していたのか。このように、排水溝は複雑な自然の多種共存系を支えている生態的メカニズムの解明に、格好のモデル系を提供していた。

上段の文章が過去形で書かれていることの異様さに気づいていただけただろうか。先述したとおり、本研究が結果を出し、具体的な保全策を検討するための資料を提供するまえに、中庭の改修工事の手法や着工時期が決定され、すでに工事が行われた。70年の年月をかけて相利共生関係を通じて次第にでき上がってきたと思われるアリとスミレ類の園を、キャンパス移転70周年記念事業で一瞬にうちに破壊するのは、あまりにも皮肉な話であるといえよう。この工事でも保全配慮がなされていないわけではない。既述したとおり、排水溝の芝生側玉石には手を加えず、セメント施工時には保護シートで覆うなどの配慮がなされた。本研究の結果、芝生側と園路側のスミレ類の密度には差はなかったので、半分のスミレ類の株はとりあえず残されることになる。しかし、新たにつくられた玉石はセメントで隙間が充填されるため、アリやスミレ類の再定着は困難な状況にある。また、保存された芝生側のアリやスミレ類の個体群も工事の影響を受けている可能性がある。今後アリとスミレ類がどのような経過をたどるか推移を追跡していく必要があろう。

もし本調査の結果が先に得られていたとしたら、有効な対応策を考えることができていただ

ろうか。スミレ類とアリの空間分布から考えると、たとえば、次のような比較的単純な保全のための指針が得られるだろう。(1) 中央の十字型歩行者用園路の排水溝は未改修区域として玉石構造を残す。(2) 改修区域の排水溝にアリが営巣可能な玉石の隙間を創出する。(3) 未改修区域の改修は、改修区域へのアリとスミレ類の再定着が進んだ時点で行う。スミレ類の繁殖は株サイズ（株あたりの葉数）に大きく依存しているので (Solbrig 1981)、大きな株の存在している区画を中心に保全するのが効果的である。中央十字型園路のとくに Ab や Cb にはノジスミレの大サイズの株が高密度に生育していた場所のひとつである。さらに、ここには他の 2 種のスミレ類と 2 種のアリもみられる区域であるため、改修後に各種個体群が再定着するための供給源となりうる。また、これらは歩行者用園路なので、車両の通行可能な園路とは異なる仕様が可能であり、排水溝の玉石を撤去しないで舗装する工法を検討する余地がある。あるいは部分的に古い舗装面が残るとしても、スミレ類とアリへの保全上の配慮を行ったためであることを明記した看板などを掲示することで、学院が保全配慮を十分に行っている姿勢を示すことができる。

このようなものはや検討されることのない保全策をわざわざ示したのは、保全上の問題に取組むさいに、対象についての基礎的な調査の必要性を再確認しておくためである。ここから今後のための教訓を得るなら、よりすぐれた保全の方策を講じるための科学的な調査を遂行し、その調査結果にもとづいた対応策の受入れを検討するシステムを社会や組織のなかにつくる必要があるということである。

謝 辞

本研究では多くの方々の協力を得て行うことができた。神戸女学院大学人間科学部の野崎玲児助教授にはスミレ類をはじめさまざまな点についてご教示いただいた。人間科学研究科博士前期課程の井上牧子さん、ならびに人間科学部動物生態学研究室に在籍していたゼミ生のみなさんには野外調査を手伝っていただいた。また、中庭での調査にあたって神戸女学院施設課の方々には便宜を図っていただいた。そのほか、多くの方にさまざまな側面から研究を支えていただいた。あわせて感謝の意を表する。

引用文献

- Beattie, A. J. (1985) *The Evolutionary Ecology of Ant-Plant Mutualisms*. Cambridge Univ. Press, 182p.
- Beattie, A. J. and Lyons, N. (1975) Seed dispersal in *Viola* (Violaceae): adaptations and strategies. *Amer. J. Bot.* 62: 714–722.
- Beattie, A. J. and Culver, D. C. (1981) The guild of myrmecochores in the herbaceous flora of West Virginia. *Ecology* 62: 107–115.
- Beattie, A. J. and Hughes, L. (2002) Ant-plant interactions. In: C. M. Herrera and O. Pellmyr (eds.) *Plant-Animal Interactions—An Evolutionary Approach*. pp. 211–235, Blackwell Sci. Pub.
- Culver, D. C. and Beattie, A. J. (1978) Myrmecochory in *Viola*: dynamics of seed-ant interactions in some West Virginia forests. *J. Ecol.* 66: 53–72.
- Culver, D. C. and Beattie, A. J. (1980) The fate of *Viola* seeds dispersed by ants. *Amer. J. Bot.* 67: 710–714.

- 福原由紀子 (2001) 岡田山に生息するアリ類の研究. 神戸女学院大学人間科学部人間環境科学専攻 2000 年度卒業論文, 36p.
- ヘルドブラー, B.・ウィルソン, E. O. (1997) 蟻の自然誌. (辻和希・松本忠夫訳) 朝日新聞社, 319p.
- いがりまさし (1996) 山溪ハンディ図鑑 6—日本のスミレ. 山と渓谷社, 247p.
- Iwao, S. (1977) Analysis of spatial association between two species based on the interspecies mean crowding. *Res. Popul. Ecol.* 18: 243–260.
- 菊沢喜八郎 (1995) 植物の繁殖生態学. 蒼樹書房, 283p.
- 神戸女学院百年史編集委員会 (1976) 神戸女学院百年史総説. 神戸女学院, 507 + 5 p.
- Marshall, D. L., Beattie, A. J. and Bollenbacher, W. E. (1979) Evidence for diglycerids as attractants in an ant-seed interaction. *J. Chem. Ecol.* 5: 335–344.
- Masuda, M. and Yahara, T. (1992) Dispersal of chasmogamous and cleistogamous seeds of *Viola hondoensis* W. Backer et H. Boiss. *Bot. Mag. Tokyo* 105: 323–326.
- Morales, M. A. and Heithaus, E. R. (1998) Food from seed-dispersal mutualism shifts sex ratios in colonies of the ant *Aphaenogaster rudis*. *Ecology* 79: 734–739.
- 中西弘樹 (1988) 日本の暖温帯に分布するアリ散布植物. 日生態会誌 38: 169–176.
- Nakanishi, H. (1994) Myrmecochorous adaptations of *Corydalis* species (Papaveraceae) in southern Japan. *Ecol. Res.* 9: 1–8.
- 中西弘樹 (1994) 種子はひろがる一種子散布の生態学. 平凡社, 255p.
- 中西弘樹 (1999) アリによる種子散布. 上田恵介 (編) 種子散布. 助けあいの進化論 2. 動物たちがつくる森. pp.104–117, 築地書館.
- 大河原恭祐 (1999) なぜアリ散布が進化したのか. 上田恵介 (編) 種子散布. 助けあいの進化論 2. 動物たちがつくる森. pp.118–132, 築地書館.
- Ohkawara, K. and Higashi, S. (1994) Relative importance of ballistic and ant dispersal in two diplochorous *Viola* species (Violaceae). *Oecologia* 100: 135–140.
- Solbrig, O. T., Newell, S. J. and Kincaid, D. T. (1980) The population biology of the genus *Viola*. I. The demography of *Viola sororia*. *J. Ecology* 68: 521–546.
- Solbrig, O. T. (1981) Studies on the population biology of the genus *Viola*. II. The effect of plant size on fitness in *Viola sororia*. *Evolution* 35: 1080–1093.
- Turnbull, C. L. and Culver, D. C. (1983) The timing of seed dispersal in *Viola nuttallii*: attraction of dispersers and avoidance of predators. *Oecologia* 59: 360–365.
- 矢原徹一 (1995) 花の性—その進化を探る. 東京大学出版会, 316p.

(原稿受理 2004年4月9日)