

博士論文

生物多様性指標としての頂点捕食者の有効性評価

Evaluating the efficacy of top predators as biodiversity indicators

国立大学法人 横浜国立大学大学院
環境情報学府

夏川 遼生

Haruki Natsukawa

2022年3月

目次

本博士論文の概要.....	1
学術論文の目録.....	3
第1章 本博士論文の背景と目的.....	4
第2章 鳥類多様性指標としての頂点捕食者の有効性：都市生態系における評価.....	6
第3章 木本植物多様性指標としての頂点捕食者の有効性：都市生態系における評価...27	
第4章 総合考察と結論：メタ解析による知見の一般化.....	37
謝辞.....	51
引用文献.....	52

現在は地球上に生命が誕生して以来6度目の大絶滅期と考えられており、生物多様性が急速に減少している。生物多様性は人類の生存と繁栄に不可欠な資源をもたらすため、その保全が保全科学における最大の課題となっている。生物多様性を保全するためには多様性の高い地域を特定する必要があるが、それに伴う網羅的な生物相調査は限定的な時間や予算、人的資源によって不可能な場合が多い。したがって、生物多様性の高い地域を効率的かつ費用対効果が高い方法で特定するための代替手段を講じなくてはならない。この問題の解決策として、生物多様性指標を使用した生物相調査の簡略化が提案されている。生物多様性指標は生物相調査が困難な場合や高価な場合に地域の生物相の代替として容易に使用できる種や分類群、機能群として定義され、古くから生物相を効率的に把握するための便法として活用されてきた。これまでに様々な生物多様性指標が提案されているが、その中で最も頻繁かつ扇情的に議論されるものは頂点捕食者であろう。頂点捕食者にはカリスマ性があり、市民や行政による保全への理解と資金の拠出を促進しやすい。さらに、頂点捕食者としての生態系機能の重要性とその希少性から、彼らとその生息地の保全が法制度や地域条例で義務化されている場合が多い。そのため、生物多様性指標としての頂点捕食者の有効性が実証されることで、市民や行政の協力の下、潤沢な保全資金を確保し、法的に担保された生物多様性保全を実現できる可能性がある。以上のことから、複数の先行研究によって生物多様性指標としての頂点捕食者の有効性が検証されてきた。しかし、その結果には一貫性がなく、一般化した結論には至っていない。

これらの背景を受けて、本博士論文では、地域規模の事例研究と地球規模のメタ解析を実施し、生物多様性指標としての頂点捕食者の有効性を再検証した。事例研究では、都市生態系に生息するオオタカ (*Accipiter gentilis*) の繁殖地周辺において鳥類と木本植物の多様性を調査し、無作為に選定した対照地においても同様の調査を実施した。これらを統計的に比較した結果、鳥類と木本植物の両方で、オオタカ繁殖地が非繁殖地よりも高い多様性を保持することを確認した。都市域は従来、生物多様性が低い生態系として認識されてきたが、無視できるほど低いということではなく、自然生態系よりも高い保全価値を持つことも珍しくない。このように都市生態系が重要であるにもかかわらず、これまでに都市域において生物多様性指標としての頂点捕食者の有効性を検証した研究はなかった。そのため、これらの事例研究は生物多様性保全を考えるうえで重要な意味を持つ。

次に、上記の事例研究と既存研究の結果をメタ解析により統合し、生物多様性指標としての頂点捕食者の有効性を総合的に評価した。その結果、全体的に頂点捕食者は生物多様性指標として機能することが示された。また、メタ回帰によって頂点捕食者の指標性能は彼らとの相互作用が強い分類群（すなわち、餌資源や主要な生息場所といった彼

らの生活に必要な資源を提供する分類群)を対象とした場合に高くなり、相互作用が弱い分類群(上記の資源を提供しない分類群)を対象とした場合に低くなることが明らかになった。以上の結果から、頂点捕食者を使用した保全計画は生物多様性保全に貢献できると考えられるが、これまでに報告されている他の生物多様性指標候補と同様に、あらゆる分類群の保全に有効であるとは限らないことを認識する必要がある。したがって実用の際には、頂点捕食者と保全対象になる分類群間の相互作用を考慮することが重要である。結論として本研究では、(1) 頂点捕食者は生物多様性指標として機能するが、実用にあたっては彼らの限界を認識することが重要であること、(2) 限界を理解したうえで状況に応じて使用することで、彼らが有する社会経済的な付加価値を活かしつつ、生物多様性の高い地域を効率的に特定できることが明らかになった。本メタ解析は生物多様性指標としての頂点捕食者の有効性を初めて一般化した研究であり、保全計画の立案と実践に活用できる。

学術論文の目録

本博士論文を構成する学術論文 (I と II は第 2 章, III は第 3 章, IV は第 4 章に相当)

本博士論文は以下に列挙した 4 編の学術論文を和訳・再構成したものである。すべて Science Citation Index (SCI) 収録誌に掲載済 (IV のみ審査中) である。

- I. **Natsukawa H (corresponding author)**. 2020. Raptor breeding sites as a surrogate for conserving high avian taxonomic richness and functional diversity in urban ecosystems. *Ecological Indicators* 119: 106874.
- II. **Natsukawa H (corresponding author)**. 2021. Raptor breeding sites indicate high species and functional diversity of wintering birds in urban ecosystems. *Urban Forestry & Urban Greening* 60: 127066.
- III. **Natsukawa H (corresponding author)**, Yuasa H, Komuro S, Sergio F. 2021. Raptor breeding sites indicate high plant biodiversity in urban ecosystems. *Scientific Reports* 11: 21139.
- IV. **Natsukawa H (corresponding author)**, Sergio F. Top predators as biodiversity indicators: a meta-analysis. (審査中)

参考論文として提出する学術論文

SCI 収録誌に掲載された筆頭著者かつ責任著者の論文を抜粋し、参考論文とする。すべて都市域に生息するオオタカに関する論文であり、本博士論文と直接的に関係する。

1. **Natsukawa H (corresponding author)**, Ichinose T, Higuchi H. 2017. Factors affecting breeding-site selection of Northern Goshawks at two spatial scales in urbanized areas. *Journal of Raptor Research* 51: 417–427.
2. **Natsukawa H (corresponding author)**, Mori K, Komuro S, Shiokawa T, Umetsu J, Ichinose T. 2019. Environmental factors affecting the reproductive rate of urban Northern Goshawks. *Journal of Raptor Research* 53: 377–386.
3. **Natsukawa H (corresponding author)**, Mori K, Komuro S, Shiokawa T, Umetsu J, Wakita N. 2020. Forest cover and open land drive the distribution and dynamics of the breeding sites for urban-dwelling Northern Goshawks. *Urban Forestry & Urban Greening* 53: 126732.

その他の学術論文

博士課程在学中に執筆したその他の学術論文を以下に付記する (1 と 3 が SCI 収録誌)。

1. Horita M, Imamori T, **Natsukawa H (corresponding author)**, Nonaka J. 2020. Use of tail feather traits to determine sex of adult Grey-faced Buzzards (*Butastur indicus*). *Journal of Raptor Research* 54: 311–315. ※著者全員が本研究に同等に貢献したため、アルファベット順に列挙している。
2. Ogden R, Fukuda T, Funo T, Komatsu M, Maeda T, Meredith A, Miura M, **Natsukawa H**, Onuma M, Osafune Y, Saito K, Sato Y, Thompson D, Inoue-Murayama M. 2020. Japanese Golden Eagle conservation science: current status and future needs. *Japanese Journal of Zoo and Wildlife Medicine* 25: 9–28.
3. Ishii H, Yamaji M, **Natsukawa H**, Ichinose T. Breeding habitat selection of the Daurian Redstart *Phoenicurus aureus* at the nest and territory scale. *Ornithological Science*. (印刷中)
4. 板谷浩男, **夏川遼生 (責任著者)**, 守屋年史. 営巣林への立入制限は都市近郊に生息するオオタカの繁殖成功を促進する. *日本鳥学会誌*. (印刷中) ※板谷・夏川は本研究に同等に貢献したため、アルファベット順に列挙している。

第1章 本博士論文の背景と目的

現在は地球上に生命が誕生して以来 6 度目の大絶滅期と考えられており (Barnosky et al. 2011, Cowie et al. 2022), 生物多様性がかつてないほどの速度で減少している (Johnson et al. 2017, Watson and Venter 2017). 生物多様性は人類の生存と繁栄に不可欠な資源をもたらすため (Rands et al. 2010, Cardinale et al. 2012), その保全が保全科学における最大の課題となっている (Wiens and Hobbs 2015). 生物多様性を保全するためには多様性の高い地域を特定する必要がある (Knight et al. 2008), そのために実施される生物相の調査はすべての分類群を網羅したものであることが理想的である. しかし, 生物多様性保全は限定的な時間や予算, 人的資源によって制約されるため (Waldron et al. 2017), 保全対象地域の生物相を網羅的に調査することは困難であり, 実際には不可能な場合が多い. したがって, 可能な限り効率的かつ費用対効果が高い方法で対象地域における生物相を把握する必要がある.

生物多様性指標は生物相調査が困難な場合や高価な場合に地域の生物相の代替として容易に使用できる種や分類群, 機能群として定義され (Landres et al. 1988, Noss 1990, Caro and O'Doherty 1999, Fleishman and Murphy 2009), 古くから生物相を効率的に把握するための便法として活用されてきた (Caro 2010). これまでに様々な生物多様性指標の候補が提案されているが, その中で最も頻繁かつ扇情的に議論されるものは頂点捕食者であるといえるだろう (Sergio et al. 2005, Sergio et al. 2008a, b). 頂点捕食者が生物多様性指標であると仮定される主な理由として, (1) 彼らがもたらす栄養カスケードによって生態系全体への好影響が期待できることや (Estes et al. 2011, Ripple et al. 2014), (2) 彼らが生息地の損失や化学的な汚染に敏感であることがあげられる (Ripple et al. 2014, McClure et al. 2018). そのため, 頂点捕食者の生息地は非生息地よりも高い生物多様性を保持すると考えられている.

頂点捕食者が生物多様性指標であるならば, 彼らが有する保全科学上重要な社会経済的付加価値によって指標としての彼らの実用性はさらに高まる. まず, 頂点捕食者が有する上述の特徴により, 彼らは様々な国や地域で包括的かつ継続的なモニタリング調査の対象となっている (Monsarrat and Kerley 2018, Sergio 2018). そのため, 彼らの分布情報は既に多く蓄積されており, これらは生物多様性の高い地域の効率的な特定に利用することができる. また, 頂点捕食者にはカリスマ性があるため (Albert et al. 2018, McClure et al. 2018), 市民・行政・保護団体による保全への理解と賛同, 資金の拠出を促進しやすく (Sergio et al. 2008a, Macdonald et al. 2017), 実用的な旗艦種としての役割を果たしている. さらに, 近年の頂点捕食者の世界的な減少に伴い (Estes et al. 2011, Ripple et al. 2014, McClure et al. 2018), 彼らとその生息地の保全は様々な国際法や国内法, 地域条例によって義務化されていることが多い (Trouwborst 2015, McClure et al. 2018). したがって, もし頂点捕食者が生物多様性指標として機能するな

らば、上記の社会経済的な付加価値を活かしつつ、迅速に保全策を計画することが可能になる。言い換えれば、頂点捕食者を用いた保全計画は、市民・行政・保護団体による経済的支援のもと、法的に担保された効率的な生物多様性保全を実現することができる可能性がある。

以上のことから、近年、生物多様性指標としての頂点捕食者の有効性が複数の事例研究によって検証されている。しかし、これらの結果には一貫性がなく、肯定的な報告がある一方で（例えば、Sergio et al. 2005, Burgas et al. 2014, Tshabalala et al. 2021）、否定的なものもある（例えば、Caro et al. 2004, Ozaki et al. 2006, Santangeli et al. 2015）。したがって、さらなる検証事例を蓄積するとともに利用可能な情報を使用して定量的かつ一般的な結論を導出することが重要である。この背景を受けて、第2章および第3章では、まず、生物多様性指標としての頂点捕食者の有効性に関する事例研究を実施する。そして第4章では、第2章および第3章の結果と既存研究の知見を統合することで「頂点捕食者が生物多様性指標として機能する」という仮説の一般性を総合的に評価し、指標性能が向上・低下する具体的な条件を特定する。さらに、得られた結果をもとに生物多様性指標として頂点捕食者を用いる際の推奨事項を提言し、このテーマに関する将来的な研究の方向性を示す。なお、本博士論文全体を通して、「頂点捕食者」とは、食肉目の哺乳類・猛禽類・コウノトリ類・ワニ類・サメ類といった主に脊椎動物を捕食する種として定義する（Sergio et al. 2008a, Sergio et al. 2014）。

第2章 鳥類多様性指標としての頂点捕食者の有効性：都市生態系における評価

本章の内容は以下の学術論文を博士論文用に和訳・再編集したものである。

- **Natsukawa H.** 2020. Raptor breeding sites as a surrogate for conserving high avian taxonomic richness and functional diversity in urban ecosystems. *Ecological Indicators* 119: 106874.
- **Natsukawa H.** 2021. Raptor breeding sites indicate high species and functional diversity of wintering birds in urban ecosystems. *Urban Forestry & Urban Greening* 60: 127066.

はじめに

国際的な人口増加に伴い、世界各国において都市化が急速に進行している (Bradley and Altizer 2007)。都市化は自然生態系の損失や劣化につながるため、生物多様性に対する主要な脅威として認識されている (Seto et al. 2012, Güneralp and Seto 2013)。そのため、都市生態系における生物多様性は自然生態系におけるそれよりも低くなることが多い (McKinney 2008, Faeth et al. 2011, Nielsen et al. 2014, Sol et al. 2017)。しかし、無視してよいほど低いということではなく、都市生態系が自然生態系と同等あるいはより高い生物多様性を保持することを示した事例もある (Luck 2007, McDonald et al. 2008, Aronson et al. 2014, Nielsen et al. 2014, Ives et al. 2016)。また、都市生態系は市民への環境教育の場としても適している。市民の生物多様性保全に対する意欲は、自然との接触頻度と正の関係がある (Soga and Gaston 2016)。都市域には世界人口の過半数の人々が居住しているため、都市生態系において高い生物多様性が維持されることにより、多くの市民の保全意欲の向上が期待できる。このプロセスにより都市生態系内外の生物多様性保全が促進されるため (Karvonen and Yocom 2011, Nielsen et al. 2014, Soga and Gaston 2016)、都市生態系における生物多様性の維持は生物多様性全体を保全するうえで重要である (Spotswood et al. 2021)。

第1章で説明したように、頂点捕食者(以降、本章では特に明記しない限り「捕食者」と簡略に表記する)が生物多様性指標として機能するならば、効率的な保全策の計画とその実践に貢献することができる。最近の研究によると、生物多様性指標としての捕食者の有効性は分断化された景観において顕著であることが示唆されている (Burgas et al. 2014, Senzaki and Yamaura 2016)。したがって、森林や草原が島嶼状に分断化された都市生態系では、捕食者の生息地が優れた生物多様性指標として機能する可能性がある。しかし、これまでに都市生態系における生物多様性指標としての捕食者の有効性を評価した研究はない。

生物多様性指標としての捕食者の有効性を検証した研究のほとんどは、分類学的多様性のみに着目している (例えば, Sergio et al. 2005, Sergio et al. 2006, Burgas et al. 2014)。分類学的多様性(特に種数)は生物多様性を定量化するために最も頻繁に使用され、信

頼性が高いうえに直感的に理解しやすい尺度である (Purvis and Hector 2000, Cardinale et al. 2006, Young et al. 2013). しかし, 分類学的多様性では群集内の各生物種が有する生態系機能を考慮することができない. そのため, 分類学的多様性を使用する場合は, すべての種が同様のニッチを占有することを仮定することになるが, 実際にはニッチは種によって異なるはずである (Kremen 2005). この問題の解決策として機能的多様性の使用が注目されている. 機能的多様性は群集内の生態系機能を定量化する尺度であり, これを使用することで, より多面的に生物多様性を捕捉することができる (Petchey and Gaston 2006, Cadotte et al. 2011). そのため, 分類学的多様性と機能的多様性を併用することにより, さらに適切な保全策を検討することが可能になる (De Bello et al. 2010). それにもかかわらず, 機能的多様性指標としての捕食者の有効性を検証した研究はわずか2事例のみである (Ibarra and Martin 2015, Sibarani et al. 2019).

これらの背景を受けて, 本研究では分類学的多様性と機能的多様性の両方に着目し, 都市生態系における生物多様性指標としての捕食者の有効性を評価することを目的とした.

方法

生物多様性指標候補と背景分類群

本研究では, 生物多様性指標の候補としてオオタカ (*Accipiter gentilis*) を選定した. オオタカは北半球に広く分布する中型猛禽類である (Kenward 2006). 本種は主に山地の森林地帯や森林と開放地が混在する農村地域に生息するが (Kenward 2006), 近年の日本や欧州では都市域においても繁殖を行うようになっている (Rutz et al. 2006, Natsukawa et al. 2017). 本種はその世界分布が広いだけでなく, 第1章で詳述した捕食者特有のカリスマ性を備えており, 実用的な旗艦種といえる. 実際, 分布域内における多数の国々で法制度や地域条例によって保全が義務化されているだけでなく, これらに法的な拘束力がない場合も繁殖環境の維持や整備への配慮が求められることが多い (Kenward 2006).

一方で, 背景分類群 (生物多様性指標の保全によって恩恵を受けると予想される分類群を指す, Caro 2003, Caro 2010) の候補としては鳥類群集を選定した. 鳥類は様々な環境に生息し, 花粉媒介や種子散布, 害虫防除といった人類の生存や経済活動に関わる重要な生態系機能を有している (Sekercioglu 2006, Wenny et al. 2011). さらに, 調査手法が十分に確立された分類群であり, 他分類群の多様性の指標として機能することが多いため (Gregory and Strain 2010, Fraixedas et al. 2020), 地域の生物多様性を評価する尺度として頻繁に使用されている (例えば, Sergio et al. 2005, Burgas et al. 2014, Lambertucci and Ruggiero 2016).

鳥類群集に関する研究は繁殖期のみに着目することがほとんどであり, 越冬期が対象になることは少ない (Tryjanowski et al. 2015). ただし, 越冬期は鳥類の生存率が顕著に

低下する時期であり、鳥類多様性の保全上、考慮されるべきである。越冬期における鳥類の生存率を制限する要因は、主に厳しい気象条件（低気温・降雨・降雪）とそれに伴う餌資源不足であるが（Williams et al. 2015）、都市域は相対的に温暖で気候が安定しており、厳冬期であっても鳥類が餌資源を獲得しやすい（Jokimäki et al. 1996）。そのため、繁殖期には都市生態系に生息しない種を含む、多くの鳥類が都市域で越冬する（Jokimäki et al. 1996）。また、これらの環境条件は都市域で越冬する鳥類の生存率向上に寄与すると考えられている（Jokimäki and Kaisanlahti-Jokimäki 2012a, b）。したがって、越冬期の都市生態系において鳥類を保全することは、自然生態系における彼らの存続にも重要である。そこで本研究では、繁殖期と越冬期の両方を対象に鳥類多様性を評価した。

調査地

すべての現地調査は神奈川県東部に位置する川崎市・横浜市・大和市・座間市・海老名市・綾瀬市・藤沢市・茅ヶ崎市・寒川町の合計面積 793km² の範囲で実施した（座標情報については図 1 を参照）。本調査地は世界の都市的地域の中で人口第 1 位、市街地面積率第 3 位である東京・横浜地区内に位置している（<http://www.demographia.com/db-worldua.pdf>, 2022 年 1 月 14 日アクセス）。調査地の人口密度は 9121.1 人/km² であり、土地被覆面積率は森林 13.0%、開放地（畑地・水田・草原の合計を指す）11.8%、水域 2.5%、市街地（舗装道路および住宅地の合計を指す）72.7%である。土地被覆面積率は宇宙航空研究開発機構（JAXA）の高解像度土地被覆図（https://www.eorc.jaxa.jp/ALOS/jp/dataset/lulc_j.htm, 2022 年 1 月 14 日アクセス）をもとに算出した。地形は主に平地となだらかな丘陵地で構成されており、最高標高は 159.4m である。本調査地におけるその他の詳細情報については Natsukawa et al. (2019) を参照されたい。

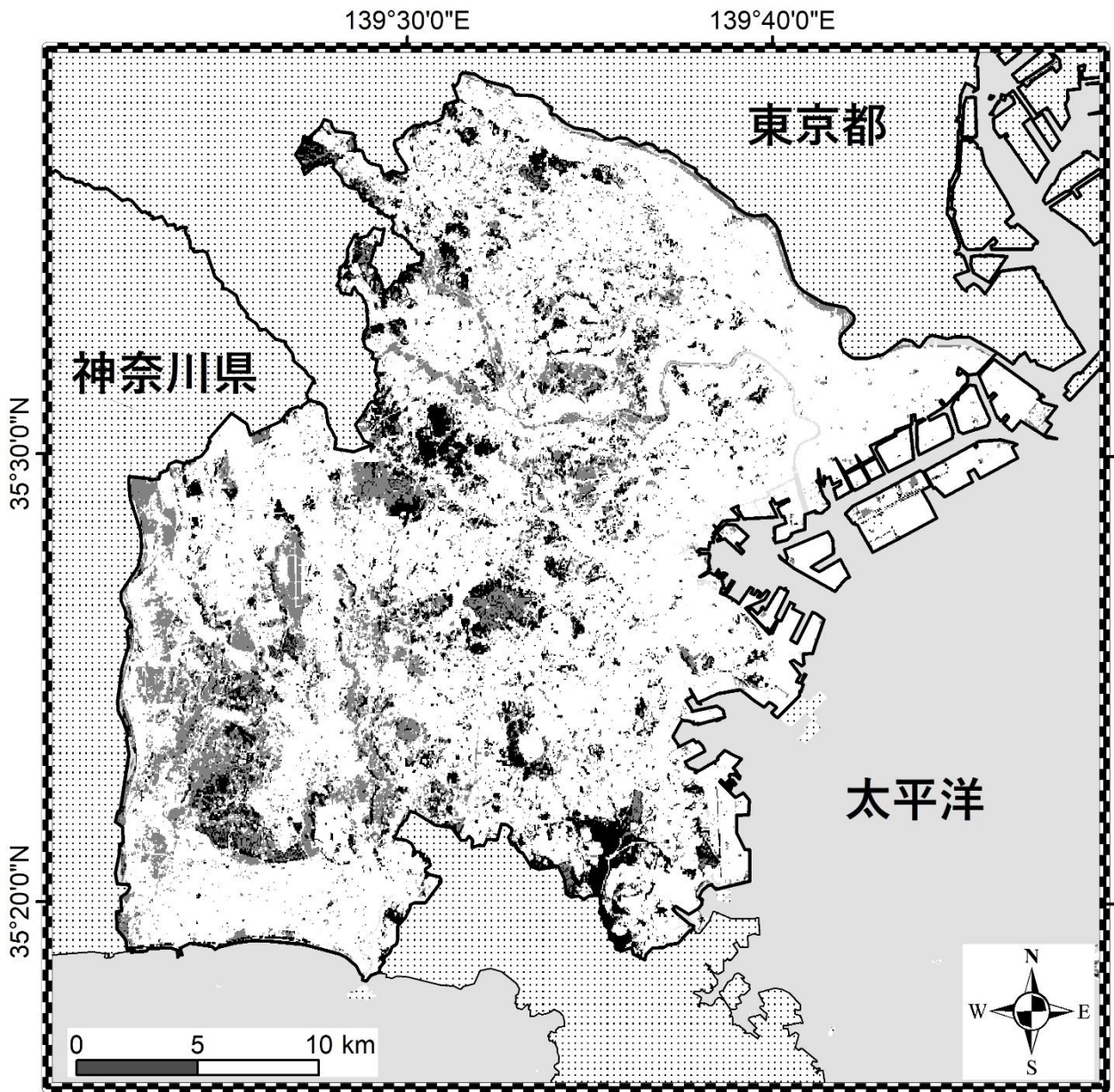


図1. 神奈川県東部に位置する本研究の調査地 (793km²). 本図は宇宙航空研究開発機構の高解像度土地被覆図 (https://www.eorc.jaxa.jp/ALOS/jp/dataset/lulc_j.htm, 2022年1月14日アクセス) をもとに作成した. 黒色が森林 (13.0%), 黒灰色が開放地 (11.8%, 畑地・水田・草原の合計を指す), 灰白色が水域 (2.5%), 白色が市街地 (72.7%, 舗装道路および住宅地の合計を指す) を示す.

オオタカ調査

2014年から2019年までの6年間、オオタカの抱卵期である4/10から5/15の間に、調査地内の森林を徹底的に踏査してオオタカの占有巣を探索した。発見した巣内に抱卵中の雌親を確認した場合、その巣は占有中であるとみなした。ただし、オオタカは強いなわばり性の鳥類であり (Kenward 2006)、占有巣から400m圏内に他の繁殖ペアが存在する可能性はほとんどないため、この範囲については同一の年内に調査を行わなかった。日本国内の多くの地域におけるオオタカの隣接巣間最短距離が2km程度であることを考えると (夏川遼生 未発表)、400mはきわめて保守的な数値であることがわかる。この調査により、合計37ヶ所のオオタカ繁殖地 (なわばり) を確認した。以降の調査や解析はすべてこのデータに基づくものである。すべてのオオタカが毎年繁殖活動を行うとは限らないため (Natsukawa et al. 2020)、6年間にわたる継続的な調査によって、頑健な繁殖地の位置情報を取得することができた。以上のオオタカ調査は Natsukawa et al. (2020) の一環として実施したものであり、より詳細な調査手法については同論文に記述がある。

鳥類調査

2019年5月から7月 (調査地における鳥類の繁殖期) と2019年12月から2020年2月 (調査地における鳥類の越冬期) にかけて、オオタカの占有巣から500m圏内の鳥類群集をスポットセンサスにより調査した。繁殖期では確認した37ヶ所すべてのオオタカ繁殖地を、越冬期には37ヶ所から無作為に選定した30ヶ所の繁殖地を、それぞれ対象とした。オオタカは年によって使用する巣を変更することがあるため (Kenward 2006)、最新の占有巣を対象に上記の調査を実施した。具体的な調査手法としては、各占有巣から500m圏内に19ヶ所の小円 (半径102.8m) を配置し (図2)、各円の中心で5分間のスポットセンサスを実施した。この配置様式は大円内部に可能な限り多くの小円を配置するための数学的理論に則したものである (Fodor 1999)。スポットセンサスでは調査半径を無制限とし、可能な限り多くの種を検出するように努めた (ただし半径500m圏外の鳥類は記録しなかった)。この調査は各繁殖地において繁殖期では3回、越冬期では4回繰り返した。繁殖期と越冬期における調査回数の差は、越冬期の方が繁殖期よりも鳥類の検出確率が低下すると考えられることに起因する。両時期ともに、スポットセンサスは日の出15分前から日の出後5時間以内 (鳥類が最も活発に活動する時間帯) に実施した。なお、偽陰性誤差 (実際には個体が生息しているが発見できない) を最小化するために、雨天や強風 (風速3.0 m/秒以上) の場合は調査を実施しなかった。また、オオタカ占有巣から500m圏内の森林面積率と開放地面積率の最小値よりも、これらの土地被覆面積率が高い地点を対照地として無作為に選定し (繁殖期では50ヶ所、越冬期では30ヶ所)、オオタカ繁殖地と同様の調査を行った。センサス対象範囲の重複を回避するために、占有巣と対照地間の距離および各対照地間の距離を1.0km以上とした。

結果として、これらの現地調査により、繁殖期では 27 種、越冬期では 36 種の鳥類を確認した。以降の解析はすべて、このデータに基づくものである。

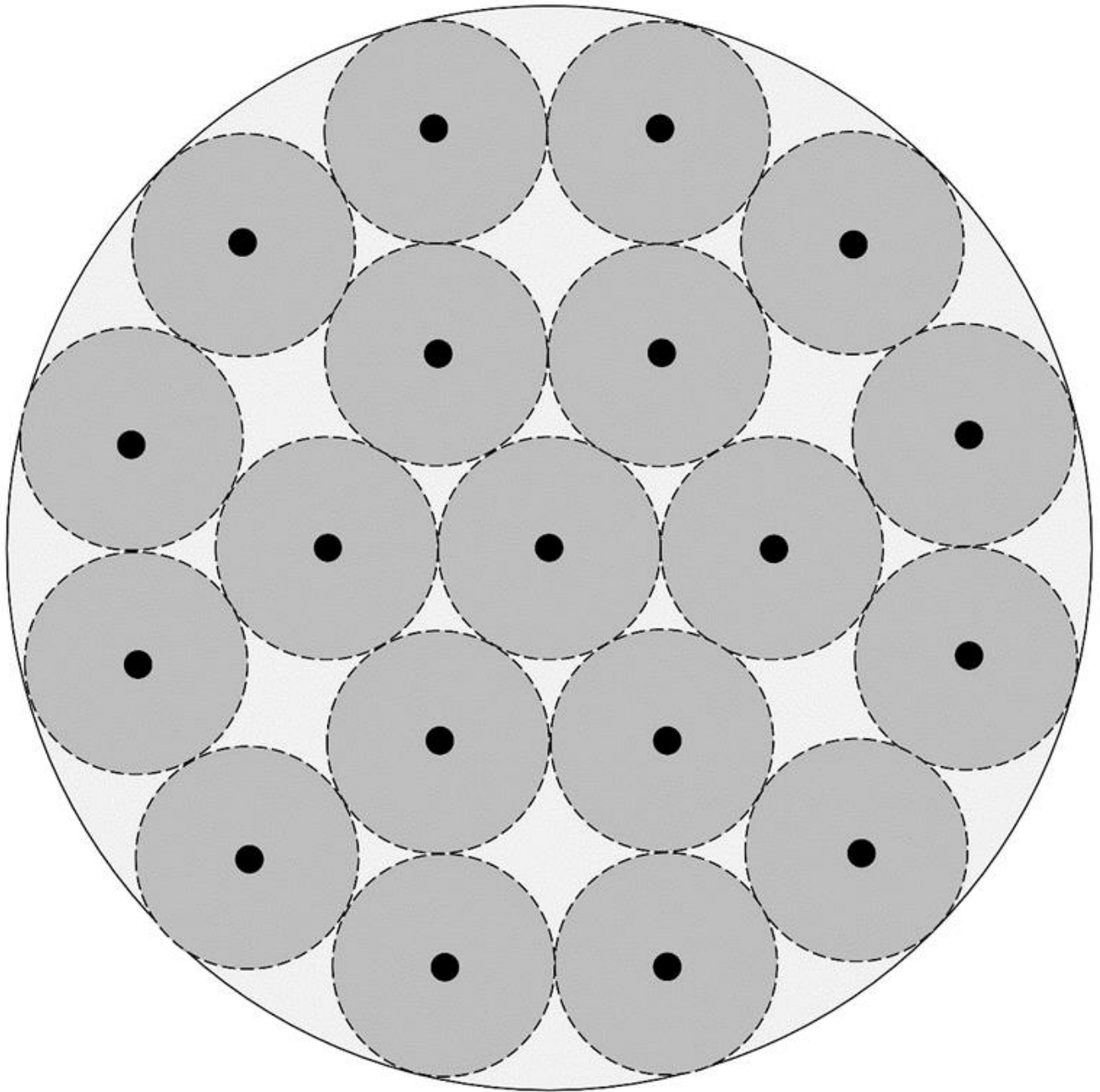


図2. オオタカ (*Accipiter gentilis*) 繁殖地 (なわばり) と対照地で実施したスポットセンサスにおける調査地点の配置図. 灰白色の大円は, オオタカ占有巣/対照地を中心とした半径 500m 圏内を示す. 黒点は各繁殖地/対照地における 19ヶ所の調査地点を示す. 灰色の小円は各調査地点を中心とした半径 102.8m 圏内を示す.

分類学的多様性と機能的多様性の定量化

繁殖期・越冬期における鳥類の種数（分類学的多様性）と機能的多様性（Petchey and Gaston 2002）を定量化した。いずれの時期においても、猛禽類・水鳥・夜行性鳥類・空中を主要な採食環境とする鳥類はスポットセンサス法での検出が困難なため、分析から除外した。また、生物多様性保全は在来種を対象とするものであるため、外来種も除外した。本研究では、種の機能形質を変数とした階層クラスター分析を実施し、作成した樹形図の総枝長を機能的多様性として定義した（Mouchet et al. 2008）。クラスター分析は鳥類の採食生態（種子散布・花粉媒介・害虫防除・生態系エンジニアの4形質、Sekercioglu 2006）、典型的な生息環境（森林性・開放地性・都市性の3形質）、渡りの有無、体重の合計9形質を変数として実施した。これらの変数は鳥類の機能的多様性を評価するために一般的に使用される機能形質であり（Lee and Martin 2017）、各形質は高川ら（2011）から抽出した。これらの形質情報は体重を除くすべてが二値変数であった。クラスター分析の実施にはウォード法を使用し、ガワー距離により距離行列を作成した（Mouchet et al. 2008）。機能的多様性はFDiversity（Casanoves et al. 2011）を使用して算出した。

統計解析

● 空間自己相関

空間自己相関とは距離的に近接した場所間で得られた測定値が類似する現象を指し、統計的推論を妨げる可能性がある（Dormann et al. 2007）。空間自己相関を無視すると、共変量の重要性を過大評価する可能性があるため、解析結果の誤解釈につながる（Lichstein et al. 2002）。そこで、各オオタカ繁殖地/対照地の座標情報からMoranのI統計量（Moran 1950）を算出し、繁殖期・越冬期における種数と機能的多様性に関して空間自己相関の有無を検証した（Dormann et al. 2007）。MoranのI統計量は-1から1の値をとり、0に近いほど種数と機能的多様性が空間的に独立している（すなわち空間自己相関がない）ことを示す。その結果、両変数とも小さいながらも有意な空間自己相関を示した。具体的には、繁殖期では種数が $I=0.12$ ($P=0.0002$) で機能的多様性が $I=0.17$ ($P<0.0001$) となり、越冬期では種数が $I=0.21$ ($P<0.0001$) で機能的多様性が $I=0.13$ ($P=0.0011$) となった。この結果を受けて、両時期における種数および機能的多様性の空間自己相関を補正するために自己共変量を作成し（Dormann et al. 2007）、以降の解析で使用することとした。以上の解析はR version 4.1.1（R Development Core Team 2021、本章における統計解析はすべて同様のversion 4.1.1を使用した）上でspdep（Bivand and Piras 2015）を使用して実施した。

● 偽陰性誤差

偽陰性誤差は野生動物の生態学的研究における基本的かつ重要な問題である

(Boulinier et al. 1998). 鳥類の種数や機能的多様性の計測値は各種の検出確率によって偏る可能性があり、この問題は検出確率が低い種を対象とする場合に特に懸念される (Kéry and Royle 2016, MacKenzie et al. 2017). 前述の通り、本研究では偽陰性誤差を最小限に留めるために調査努力量を可能な限り最大化した。そこで、本調査手法の有用性を確認するために、繁殖期・越冬期における各種の検出確率を占有モデルにより推定し、偽陰性誤差を定量化した (MacKenzie et al. 2002). 占有モデルは観測されない真の占有確率を表現する状態モデルと検出確率を表現する観測モデルの 2 つの方程式によって構成されている (いずれのモデルにおいても誤差構造の確率分布はベルヌーイ分布を、リンク関数はロジット関数を仮定する)。このモデルでは、同様の調査地における反復調査から得られる検出/非検出の履歴をもとに、種の検出確率を推定することができる。検出確率は調査を実施した時期と時刻によって変動する可能性があるため、観測モデルでは調査日と開始時刻を共変量として指定した。本研究における占有モデルの適用目的は種の占有確率の推定ではなく検出確率の推定であったため、状態モデルには共変量を指定しなかった。最尤法により占有モデルを推定し、2つの共変量の可能なすべての組み合わせでモデルを構築したうえで、赤池情報量規準 (以降 AIC とする, Akaike 1973) に基づいてモデル選択を行った。AIC が最も低いモデルを最良モデルと定義し、各種の最良モデルから種固有の検出確率を推定した。占有モデルは野生動物の検出確率を推定するための強力な手法であるが (Kéry and Royle 2016, MacKenzie et al. 2017), このモデルを適用するためには閉鎖個体群を仮定する必要がある (すなわち、調査期間中に個体の移入・移出・誕生・死亡がない)。この仮定に反すると、検出確率は過小評価され、占有確率は過大評価される (Kéry and Royle 2016, MacKenzie et al. 2017)。野生動物を対象とする研究において、閉鎖個体群を完全に仮定することはほぼ不可能であり (Lele et al. 2012), 本研究もその例外ではない。しかし本研究で占有モデルを適用する目的は、体系的かつ包括的な現地調査を実施することにより、偽陰性誤差が無視できるほど最小化できることを確認することにある。したがって、推定した検出確率が高ければ、たとえそれらが過小評価されたとしても、本解析の目的は果たされる。結果として、調査地における各種の推定検出確率は繁殖期で 90.4%–100%, 越冬期で 61.8%–100%となり、偽陰性誤差は無視できる範囲内と判断した。なお、調査期間中にすべての調査で検出された種 (つまり非検出の記録がない種) については、占有モデルを適用せずに検出率を 100%とした。以上の解析は R 上で unmarked (Fiske and Chandler 2011) および MuMIn (Bartoń 2020) を使用して実施した。

● 生物多様性指標としてのオオタカの有効性

一般化線形モデル (以降 GLM とする, Zuur et al. 2009) を使用して、繁殖期・越冬期における鳥類の種数・機能的多様性指標としてのオオタカ繁殖地の有効性を評価した。応答変数は両時期の種数と機能的多様性とし、共変量はオオタカ繁殖地の在/不在と前

述の自己共変量とした。応答変数が種数のモデルでは誤差構造の確率分布をポアソン分布（対数リンク）とし、機能的多様性のモデルではガンマ分布（同じく対数リンク）とした。いずれのモデルも最尤法により推定し、回帰係数の 95%信頼区間に 0 が含まれない場合に共変量の効果が有意であるとみなした。GLM の適合度は D^2 値により評価した（Guisan and Zimmermann 2000）。 D^2 値は GLM の適合度指標の 1 つであり、線形回帰モデルにおける決定係数（ R^2 値）とほぼ同様に解釈できる。具体的には 0 から 1 までの値を取り、1 に近いほど適合度が高いことを示す。以上の解析は R 上で modEvA（Barbosa et al. 2014）を使用して実施した。

● 指標性能の根底にある機構の特定

オオタカ繁殖地が生物多様性指標として機能することが示された場合、指標性能の根底にある機構を部分的に特定するために、追加の解析を行った。この解析の目的は、オオタカの繁殖地選択と鳥類多様性を同時に予測する環境要因を特定することにある。具体的には、合計 6 つの GLM を作成して、繁殖期・越冬期におけるオオタカ繁殖地の在/不在、鳥類の種数・機能的多様性と調査地点から 500m 圏内の土地被覆面積率（ここでは森林面積率と開放地面積率）の関係を解析した。これらの土地被覆はオオタカの繁殖地選択、鳥類の種数・機能的多様性を促進する環境要因として知られている（Schütz and Schulze 2015, Aida et al. 2016, Tzortzakaki et al. 2018, Natsukawa et al. 2020）。両土地被覆間の相関係数は低かったため（繁殖期では 0.02, 越冬期では -0.02）、多重共線性は発生しないと考えた。オオタカの繁殖地選択を解析する前に、オオタカ繁殖地の在/不在における空間自己相関の有無を前述の手順で検証したところ、有意な自己相関は確認されなかった。具体的には、繁殖期では $I=0.07$ ($P=0.1123$)、越冬期では $I=0.07$ ($P=0.2142$) であった。そして、両時期におけるオオタカ繁殖地の在/不在、鳥類の種数・機能的多様性の合計 6 つの応答変数について、それぞれ 2 つの土地被覆要因の組み合わせからなる 4 つのモデル（完全モデル、共変量を森林面積率のみとしたモデル、共変量を開放地面積率のみとしたモデル、帰無モデル）を作成し、AIC が最も低いモデルを推論に使用することとした。なお、オオタカ繁殖地の在/不在を応答変数としたモデルでは、誤差構造の確率分布をベルヌーイ分布（ロジットリンク）に指定した。土地被覆データは JAXA 発行の高解像度土地被覆図（https://www.eorc.jaxa.jp/ALOS/lulc/jlulc_jpn.htm, 2022 年 1 月 14 日アクセス）を用い、計測の際には ArcMap10.8（ESRI 社）を使用した。本土地被覆図の解像度は 10m × 10m で、2006 年から 2011 年までの平均的な土地被覆を示している。

結果

鳥類多様性指標としてのオオタカの有効性

繁殖期における鳥類の種数はオオタカ繁殖地で 18.0 ± 0.4 （平均 ± 標準誤差）、非繁

殖地で 12.6 ± 0.3 であり、機能的多様性についてはオオタカ繁殖地で 6.4 ± 0.1 、非繁殖地で 4.8 ± 0.1 であった。越冬期における鳥類の種数はオオタカ繁殖地で 23.2 ± 0.4 、非繁殖地で 17.4 ± 0.4 であり、機能的多様性については繁殖地で 7.2 ± 0.1 、非繁殖地で 5.5 ± 0.1 であった。繁殖期・越冬期ともに、オオタカ繁殖地の存在は種数および機能的多様性と有意な正の関係があり（図 3, 図 4）、いずれの多様性尺度もオオタカ繁殖地において非繁殖地よりも顕著に高かった（図 5, 図 6）。言い換えれば、オオタカ繁殖地は鳥類多様性の指標として機能していた。繁殖期における種数を応答変数としたモデルの D^2 値は 63.0%，機能的多様性を応答変数としたモデルの D^2 値は 56.9%であった。非繁殖期における種数を応答変数としたモデルでは D^2 値は 66.4%，機能的多様性を応答変数としたモデルの D^2 値は 66.0%であった。

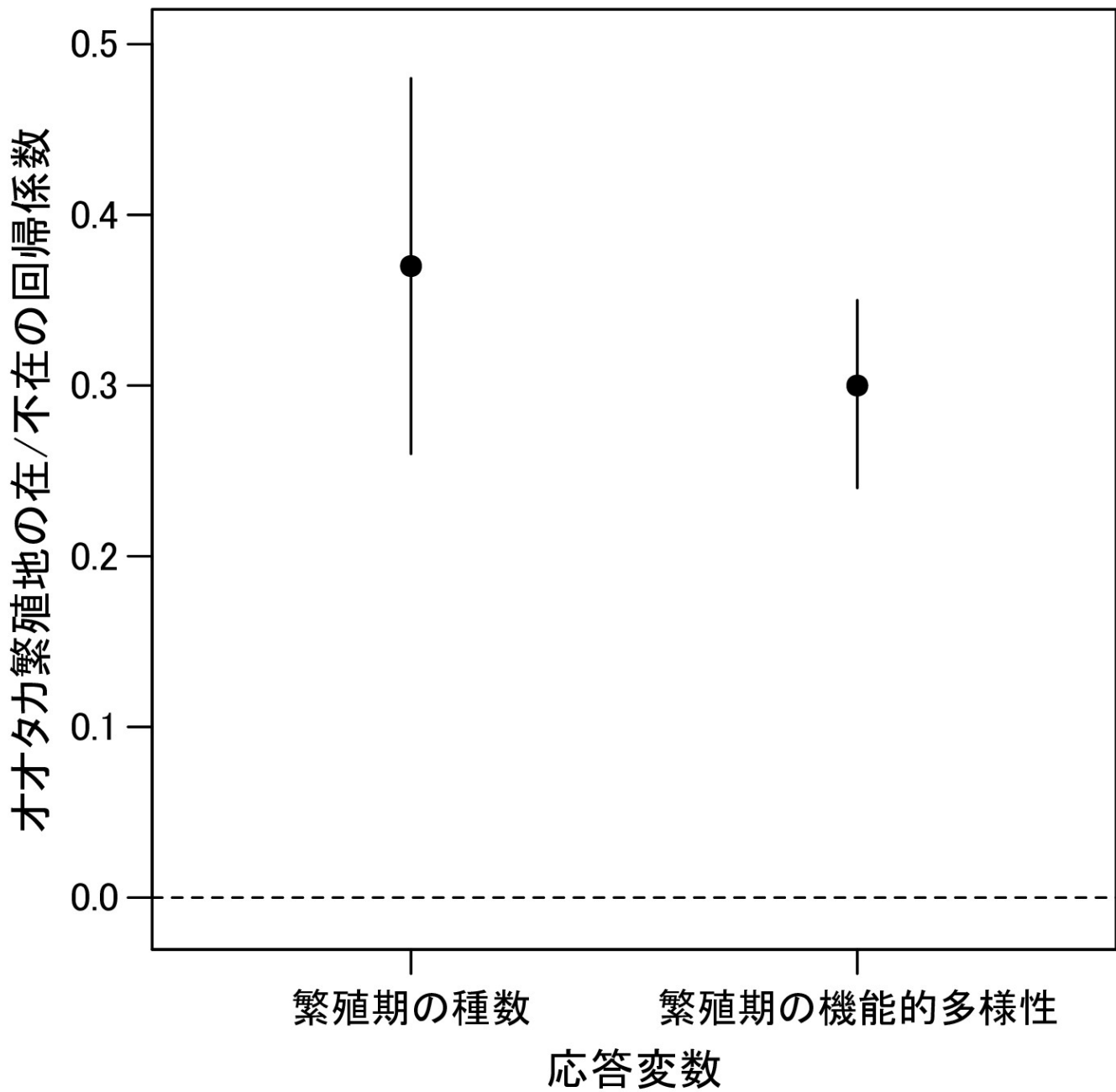


図3. 都市生態系における鳥類の種数と機能的多様性（いずれも繁殖期）を応答変数，オオタカ繁殖地の在/不在を共変量とした一般化線形モデルの回帰係数推定値とその95%信頼区間（CI）. 95%CIに0が含まれない場合に，共変量の効果が統計的に有意であるとみなした.

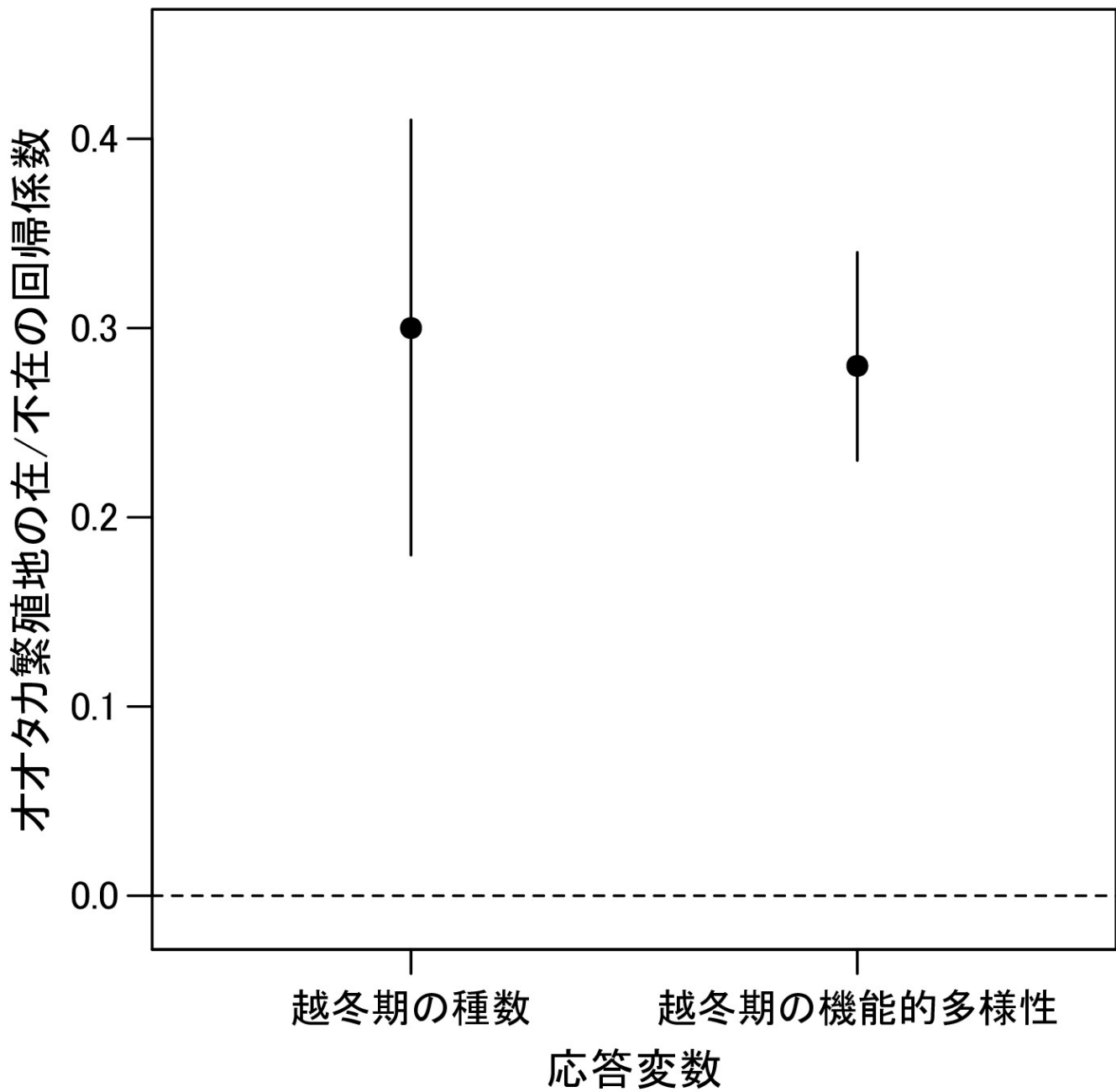


図4. 都市生態系における鳥類の種数と機能的多様性（いずれも越冬期）を応答変数，オオタカ繁殖地の在/不在を共変量とした一般化線形モデルの回帰係数推定値とその95%信頼区間（CI）. 95%CIに0が含まれない場合に，共変量の効果が統計的に有意であるとみなした.

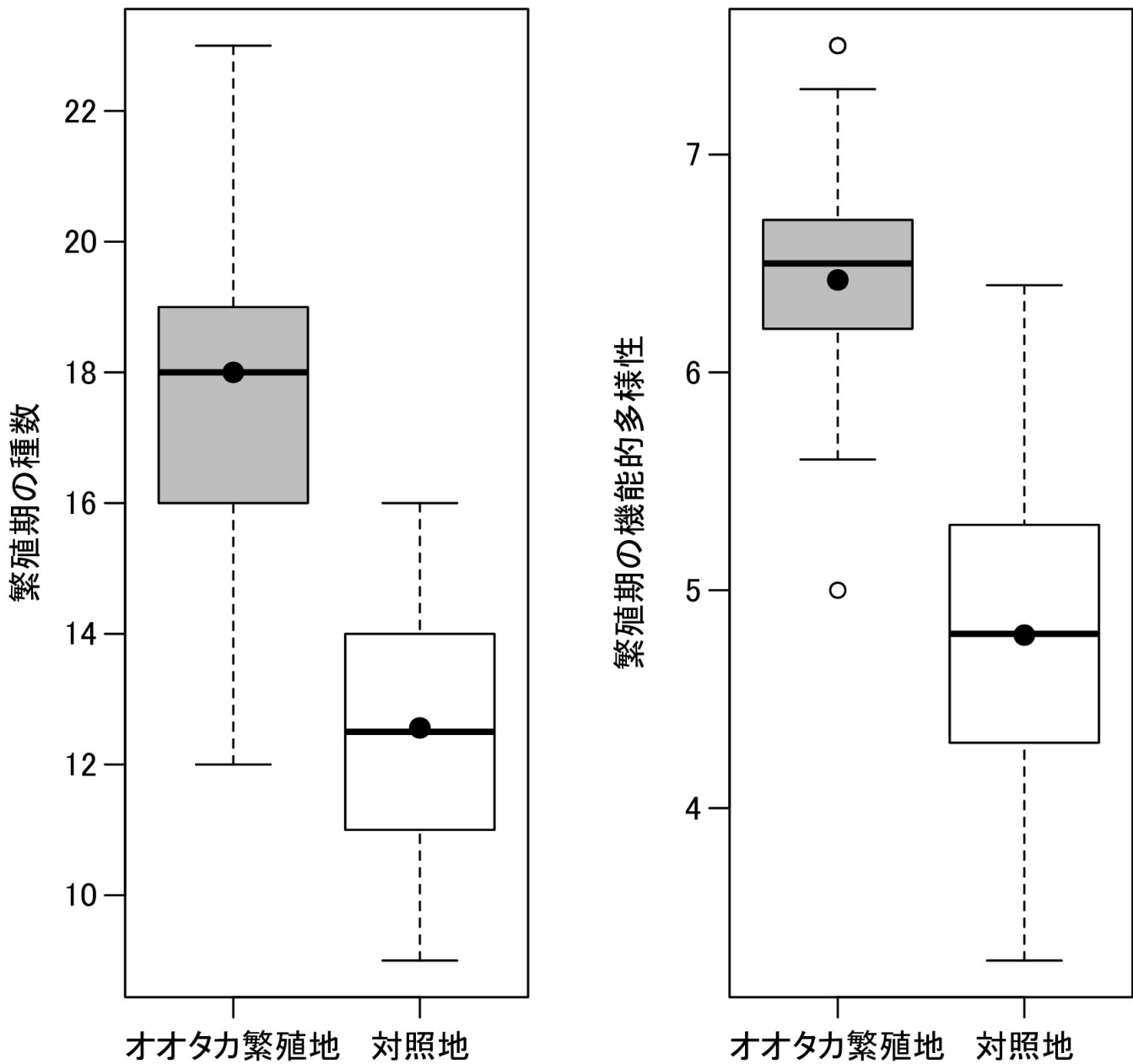


図5. 都市生態系におけるオオタカ繁殖地 ($N=37$) と対照地 ($N=50$) で収集した鳥類の種数と機能的多様性 (いずれも繁殖期) の箱ひげ図. 箱ひげ図では箱内部の黒い横線が中央値, 黒点が平均値, 箱の下端が第一四分位数, 箱の上端が第三四分位数, ひげの両端が箱の長さの 1.5 倍内にある最大値と最小値, ひげの外にある白丸が外れ値を示す.

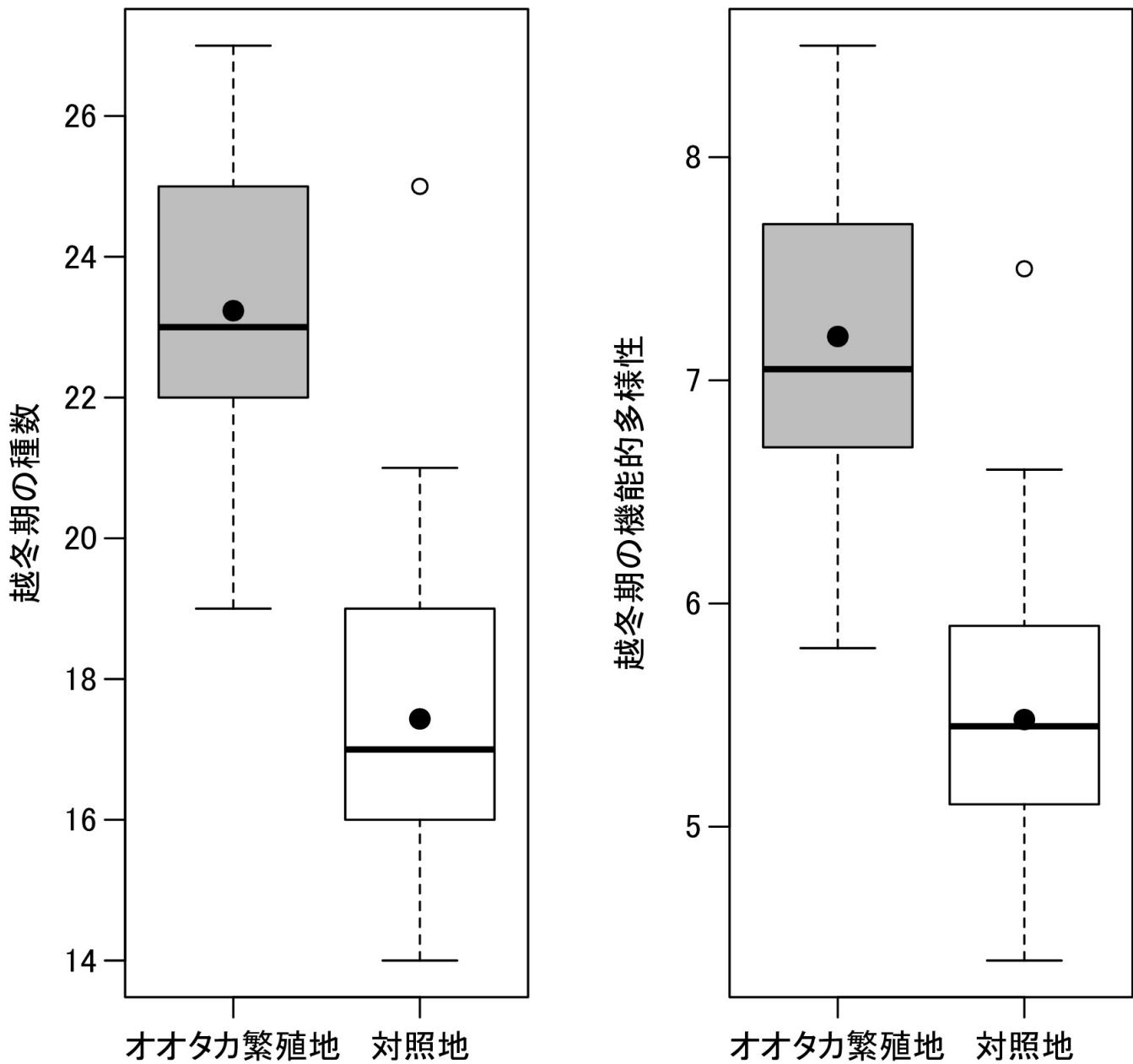


図 6. 都市生態系におけるオオタカ繁殖地 ($N=30$) と対照地 ($N=30$) で収集した鳥類の種数と機能的多様性 (いずれも越冬期) の箱ひげ図. 箱ひげ図では箱内部の黒い横線が中央値, 黒点が平均値, 箱の下端が第一四分位数, 箱の上端が第三四分位数, ひげの両端が箱の長さの 1.5 倍内にある最大値と最小値, ひげの外にある白丸が外れ値を示す.

指標性能の根底にある機構の特定

繁殖期と越冬期の両時期において、オオタカ繁殖地が鳥類多様性の指標として機能することが示されたため、オオタカ繁殖地の在/不在、鳥類の種数・機能的多様性と土地被覆要因間の関係をそれぞれ解析した。その結果、作成した6つのモデル（繁殖期におけるオオタカの繁殖地選択、鳥類の種数・機能的多様性、越冬期におけるオオタカの繁殖地選択、鳥類の種数・機能的多様性）すべてにおいて、森林面積率と開放地面積率の両方を共変量としたモデルの AIC が最も低かった。森林面積率と開放地面積率の符号はいずれも正であり、これら6つの応答変数と有意な関係がみられた（図7、図8）。ただし、土地被覆面積率を共変量としたモデルの D^2 値よりもオオタカ繁殖地の在/不在を共変量としたモデルの D^2 値は常に高かった。具体的な数値の差は繁殖期における種数で4.3ポイント、機能的多様性で3.6ポイント、越冬期における種数で9.3ポイント、機能的多様性で9.1ポイントであった。すなわち、両時期ともに、鳥類の種数と機能的多様性を予測するうえで土地被覆要因よりもオオタカ繁殖地の存在の方が優れていた。

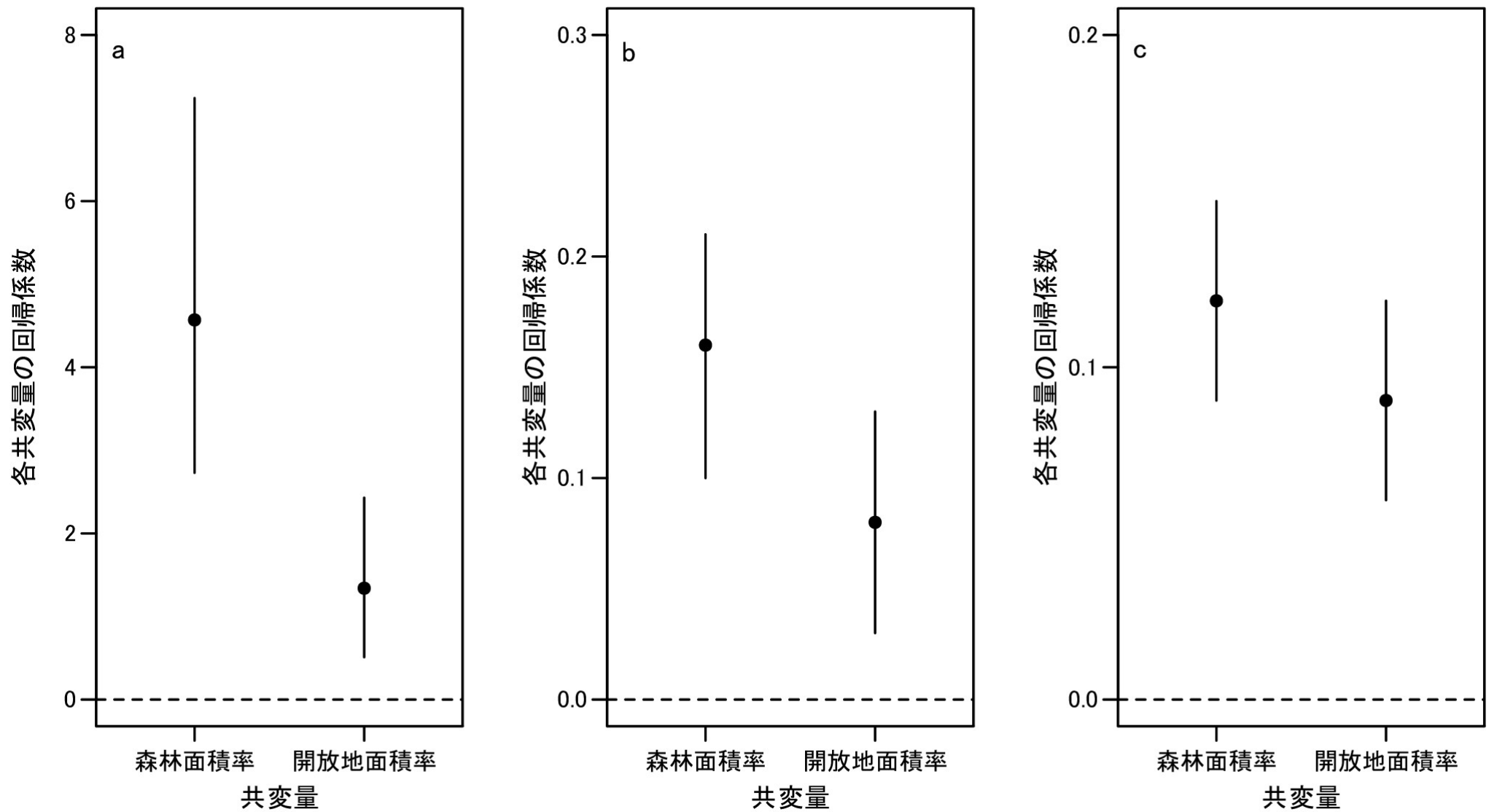


図7. オオタカ繁殖地の在/不在 (a), 繁殖期における鳥類の種数 (b)・機能的多様性 (c) を応答変数, オオタカ繁殖地/対照地から半径 500m 圏内の森林面積率と開放地面積率を共変量とした一般化線形モデルの回帰係数とその 95%信頼区間 (CI). 95%CI に 0 が含まれない場合に共変量の効果が有意であるとみなした.

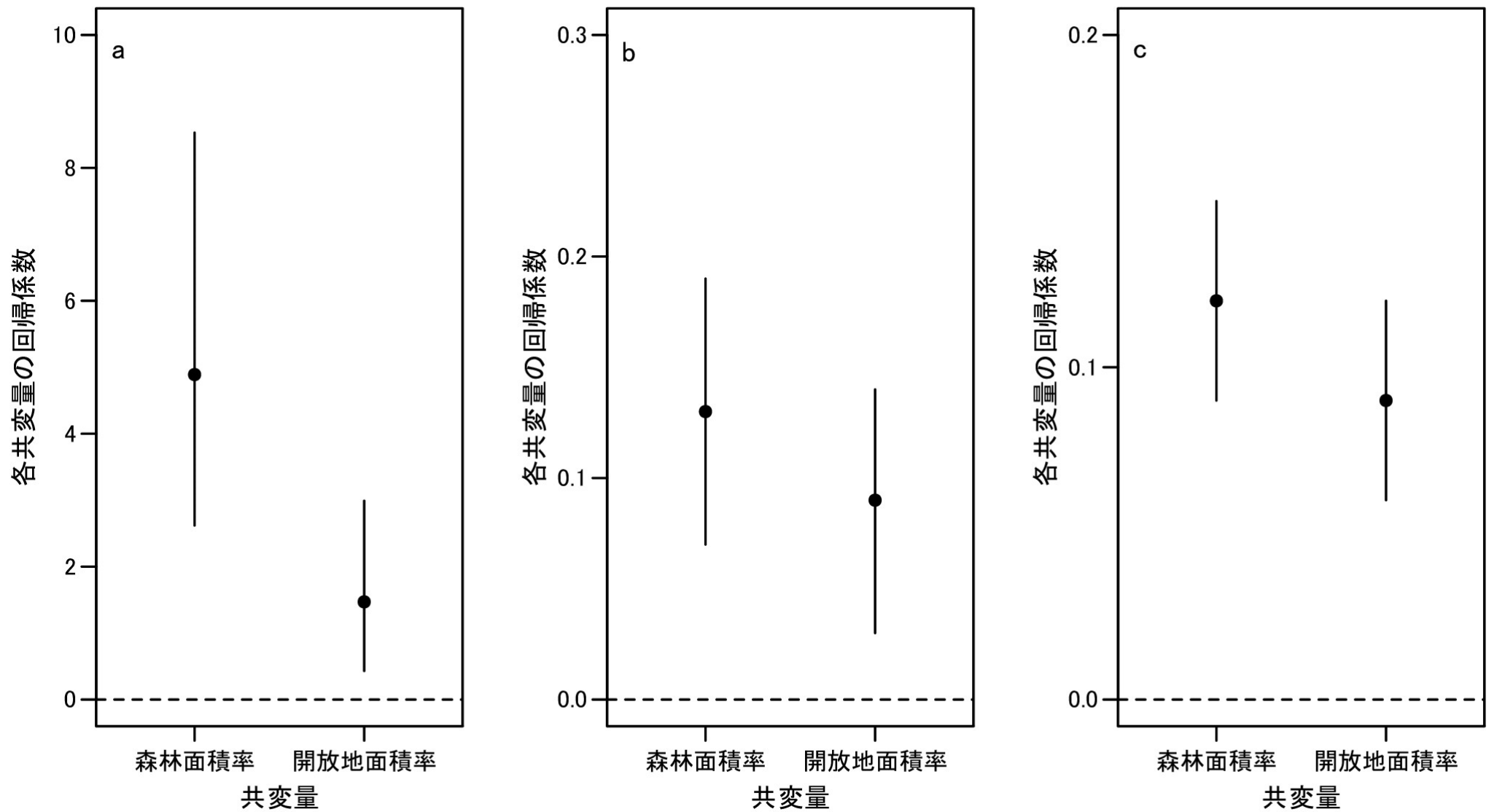


図 8. オオタカ繁殖地の在/不在 (a), 越冬期における鳥類の種数 (b)・機能的多様性 (c) を応答変数, オオタカ繁殖地/対照地から半径 500m 圏内の森林面積率と開放地面積率を共変量とした一般化線形モデルの回帰係数とその 95%信頼区間 (CI). 95%CI に 0 が含まれない場合に共変量の効果が有意であるとみなした.

考察

本研究では、オオタカ繁殖地が都市生態系における鳥類の種数と機能的多様性の指標として通年的に機能することが明らかになった（図 3, 図 4, 図 5, 図 6）。言い換えれば、都市生態系において、オオタカ繁殖地の維持によって多くの種の鳥類と彼らが提供する生態系機能を、季節にかかわらず保全できることを示唆している。本研究は捕食者が生物多様性指標として機能することを都市生態系で実証した最初の事例である。さらに本研究では、(1) 分類学的多様性だけでなく機能的多様性にも着目することで各鳥類が有する生態系機能の多様性を定量化し（Petchey and Gaston 2006）、(2) 繁殖期と越冬期の両方に着目することで季節性を考慮した。そのため、本研究結果は自然生態系で実施された先行研究の成果を支持するとともに（Sergio et al. 2005, Sergio et al. 2006, Burgas et al. 2014）、機能的多様性と季節性の概念を加えることで発展させたものといえる。重要なこととして、本研究では現地調査努力を可能な限り最大化し、検出確率と空間自己相関を明示的にモデル化することで偽陰性誤差と空間的非独立性（野生動物の分布を扱う際に考慮すべき主要な課題）に対処した。したがって、本研究結果はこれらの課題を考慮せずに実施したものよりも頑健であると考えられる（Dormann et al. 2007, MacKenzie et al. 2017）。

オオタカが鳥類多様性の指標として機能した理由は、彼らの繁殖適地が鳥類群集全体の生息条件と一致したためと考えられる。実際、オオタカの繁殖地選択、通年的な鳥類の種数・機能的多様性のいずれも、森林面積率および開放地面積率と有意な正の関数があった（図 7, 図 8）。この一致は、鳥類の種数・機能的多様性を高める環境条件（すなわち高い森林面積率と開放地面積率）がオオタカの繁殖に必要な資源であることに起因する可能性が高い。都市生態系に生息するオオタカは森林内で営巣し、森林や開放地において様々な鳥類を日和見的に捕食する（Rutz 2004, Rutz 2006, Natsukawa et al. 2017）。したがって、鳥類の種数と機能的多様性が高い地域はオオタカにとって餌資源が豊富かつ営巣林・採食地の可用性が高い場所であり、彼らの繁殖に適すると考えられる。さらに調査地に生息するオオタカは留鳥であり、通年的に繁殖地周辺に生息するため（夏川遼生 未発表）、これらの解釈は繁殖期だけでなく越冬期にもあてはまると考えられる。具体的には、餌資源量や営巣林・採食地の可用性は越冬期におけるオオタカの生存と翌春の繁殖準備に必要である（Kenward et al. 1999）。重要なことに、本研究結果と同様に、都市生態系における捕食者の分布と繁殖期・越冬期における鳥類多様性は、森林面積率や開放地面積率と正の相関があると報告されている（Carbó-Ramírez and Zuria 2011, Schütz and Schulze 2015, Aida et al. 2016, Tzortzakaki et al. 2018, Archer et al. 2019）。したがって、本研究結果は他の都市生態系にも適用できる可能性がある。ただし、この推察を確実なものにし、本研究で得られた知見

の一般性を高めるためには、様々な都市生態系において異なる捕食者の指標性能を検証することが必要である。

興味深いことに、繁殖期・越冬期ともにオオタカ繁殖地の有無を共変量としたモデルは土地被覆要因を共変量としたものよりも鳥類多様性を予測する性能が高かった。この結果は、湿地性鳥類の種数を予測するにはチュウヒ (*Circus spilonotus*) の在/不在の方が土地被覆要因よりも優れていることや (Senzaki and Yamaura 2016)、農地性鳥類の種数を予測するにはヨーロッパノスリ (*Buteo buteo*) の生息密度と土地被覆要因を組み合わせる方が土地被覆要因単体よりも望ましいことと一致する (Kosicki et al. 2016)。これは、捕食者と背景分類群の生息地選択が類似していることだけでなく、トップダウン効果による栄養カスケード、異種特異的誘引仮説 (heterospecific attraction hypothesis)、中枢種としての捕食者の生態系機能といった他の直接的な機構に起因する可能性がある。すなわち、捕食者が生物多様性の高い地域を選択することに加えて、捕食者が高い生物多様性を促進する可能性も考えられる (詳細は第4章の総合考察を参照)。

本研究では、オオタカ繁殖地の存在が都市生態系における鳥類多様性の優れた指標になることを示した。ただし、この結果を異なる都市生態系に外挿する場合は、対象地域における捕食者と背景分類群の生息地選択が一致している場合は有効である可能性が高いが、それ以外の場合は望ましい結果が得られない可能性があることに注意するべきである。本研究の結果によると、確かにオオタカ繁殖地の在/不在の方が土地被覆要因よりも種数と機能的多様性を予測する性能が高かったものの、土地被覆要因単体でも統計的に高い予測性能を有していた。この結果は、捕食者と背景分類群の生息適地が明確に異なる場合は、捕食者の指標性能が低下することを示唆している。実際、日本の農地生態系 (北海道) で実施された先行研究では、オオタカの繁殖地選択と背景分類群の生息・生育条件が一致しなかったため、彼らの生物多様性指標としての価値が低かったことが報告されている (Ozaki et al. 2006)。したがって、対象地域における捕食者の生息地選択が背景分類群の生息条件を反映していない場合は、異なる指標を開発する必要があると考えられる。

しかし、捕食者と背景分類群の生息適地が一致する場合、彼らを生物多様性指標として活用することで保全計画の立案やその実践に貢献できるはずである。多くの捕食者は、その希少性や人為的攪乱に対する感受性といった理由から様々な国や地域で継続的にモニタリングされている (Sergio 2018)。そのため、膨大な量の分布情報が既に蓄積されている場合が多く、これらの情報を使用して生物多様性の高い地域を効率的に特定することが可能である。そして、捕食者の多くは法制度や地域条例、種固有の指針によって保護が義務化あるいは推奨されている (Millsap et al. 2007, Maciorowski et al. 2021)。特に、本研究で対象としたオオタ

カについては、その分布域のほとんどで繁殖地の維持や環境整備が実施されている (Kenward 2006). 例えば、日本では環境省自然環境局が発行する「猛禽類保護の進め方 (<https://www.env.go.jp/press/files/jp/22992.pdf>, 2022 年 1 月 14 日アクセス)」および林野庁関東森林管理局が発行する「オオタカ営巣地における森林施業 (https://www.rinya.maff.go.jp/j/kokuyu_rinya/kakusyu_siryo/pdf/00271_3_h18.pdf, 2022 年 1 月 14 日アクセス)」でオオタカ繁殖地を維持・整備するための詳細な指針が提示されている。それだけでなく、調査地である神奈川県を含む様々な都道府県において、地域の環境に合わせて微調整された独自の保護指針が作成されており、各地方行政による生息状況の収集が行われているほどである (「神奈川県オオタカ保護指針 (<https://www.pref.kanagawa.jp/docs/t4i/cnt/f986/p10108.html>, 2022 年 1 月 14 日アクセス)」。したがって、オオタカ繁殖地を維持することで法的に担保された生物多様性保全が実現できる場合がある。これに関連して、土地所有者は自身の土地でオオタカ繁殖地を保護することに好意的であり、自発的な (補助金の受給なしで) 保護活動が行われている (Santangeli et al. 2012, Santangeli and Laaksonen 2015). 生物多様性の高い地域の多くが私有地であること (Kamal et al. 2015), 特に都市域ではこれらの地域の保全に法的な担保がない場合が多いこと (Matsushita 2002, Sirakaya et al. 2018), 生物多様性保全のための予算が不十分であること (Coad et al. 2019) を考えると、オオタカが有する社会経済的な付加価値は生物多様性保全に多大な利益をもたらす可能性がある。以上の付加価値の重要性は、オオタカ繁殖地の在/不在を共変量としたモデルが土地被覆要因を共変量としたモデルよりも鳥類多様性の予測性能が高かったことから、さらに強調される。重要なこととして、これらのオオタカにおける社会経済的付加価値は他の捕食者にも同様にあてはまる (詳細は第 4 章の総合考察を参照)。

結論として、捕食者が生物多様性指標として常に機能するとは限らないものの、指標としての価値が十分に実証されている種を対象地域の状況を考慮したうえで使用することで、都市生態系における生物多様性保全の実現に貢献できると考えられる。

第3章 木本植物多様性指標としての頂点捕食者の有効性：都市生態系における評価

本章の内容は以下の学術論文を博士論文用に和訳および再編集したものである。

- **Natsukawa H**, Yuasa H, Komuro S, Sergio F. 2021. Raptor breeding sites indicate high plant biodiversity in urban ecosystems. *Scientific Reports* 11: 21139.

はじめに

第2章では、都市生態系における生物多様性指標としての頂点捕食者（以降、本章では特に明記しない限り、「捕食者」と簡略に表記する）の有効性について、オオタカ（*Accipiter gentilis*）を指標候補、鳥類群集を背景分類群（生物多様性指標の保全によって恩恵を受けると予想される分類群を指す，Caro 2003, Caro 2010）として検証を行った。その結果はきわめて肯定的なものであったが、指標候補と背景分類群の間に強い生態学的相互作用（第2章の場合は、強い捕食-被食関係）があったことに留意する必要がある。これは、ある種や分類群の間に強い相互作用がある場合には、互いの分布や個体数が時空間的に密接な関係を持つ傾向があるためである（Estrada and Rodríguez-Estrella 2016, Rodríguez-Estrella et al. 2019）。例えば、ある捕食者とその被食者の個体数が共変動することは古くからよく知られており（Boutin et al. 1995, Tornberg et al. 2005）、捕食者の分布や生息密度と餌動物の多様性は正の相関関係にあることが多い（例えば、Sergio et al. 2003, Curveira-Santos et al. 2021, Tshabalala et al. 2021）。これらを考慮すると、生物多様性指標としての捕食者の有効性をより深く追求するためには、捕食者との間に捕食-被食関係がない背景分類群を対象とした場合の検証も必要である（Bifulchi and Lode 2005, Sergio et al. 2008a, b）。このような保守的な検証によって特定される生物多様性指標は、より信頼性が高いと考えられるため、幅広い状況下での実用が期待できる。そこで本研究では、指標候補となる捕食者との間に捕食-被食関係がない背景分類群を対象に、都市生態系における生物多様性指標としての捕食者の有効性を評価した。

方法

生物多様性指標候補と背景分類群

第2章と同様に、生物多様性指標の候補種としてオオタカを設定した。オオタカは鳥類を専食する猛禽類であり、捕食者特有のカリスマ性を備えた典型的な旗艦種である（Kenward 2006 および第2章を参照）。一方、背景分類群としては木本植物を選定した。したがって、指標候補と背景分類群の間に捕食-被食関係はない。木本植物は陸域生態系全体の生産性や多くの分類群の多様性と密接に関連し（Manning et al. 2006, Betts et al. 2017）、地球上の陸域生態系における総バイオマスの大部分を占有し（Ozanne et al. 2003, Pan et al. 2013）、文化的価値が高く（Lowman and Sinu 2017）、市民の「生活の質」の向上に重要な役割を果たすことが知られている（Luck et al. 2011）。これらを考慮して木本

植物に着目することとした。

木本植物調査

神奈川県東部に位置する第2章と同様の調査地において、Natsukawa et al. (2020) によって検出された37ヶ所のオオタカ繁殖地（なわばり）から30ヶ所を無作為に選定した（オオタカ調査の詳細は同論文を参照）。同一の繁殖地に複数巣が存在する場合は、最新の占有巣を対象とした。各繁殖地における占有巣から500m圏内の森林に半径12mの円形プロットを無作為に3つ選定し、2020年の4月から11月にかけて、プロット内にある木本植物（樹高1.2m以上の個体を対象とした）の種名と個体数を記録した（Yang et al. 2017）。森林面積率の差異（すなわち種数-面積関係、Rosenzweig 1995）による多様性の変動を回避するために、プロット内の森林面積率は必ず100%になるように設定した。また、空間的非独立性を回避するために、これら3つのプロット間の距離は50m以上になるようにした。そして、オオタカ占有巣から半径500m圏内における森林面積率と開放地面積率（畑地、水田、草原面積率の合計値）の最小値よりも、これらの土地被覆面積率が高い地点を無作為に30ヶ所選定し（すなわち対照地）、それぞれの対照地においてオオタカ繁殖地と同様の調査を行った。本研究で使用したオオタカ繁殖地の位置情報は2019年までのものであるが、2020年にこれらの対照地から半径1km圏内にオオタカ繁殖地がなかったことは現地調査によって確認した（調査方法の詳細はNatsukawa et al. 2020を参照）。調査対象範囲の重複を回避するために、占有巣と対照地間の距離および各対照地間の距離を1.0km以上に設定した。結果として、これらの現地調査により205種17489個体の木本植物を確認した。以降の解析はすべて、このデータに基づくものである。

木本植物多様性の定量化

種数・総個体数・Shannon-Wienerの多様度指数（Krebs 1998, 以降, 多様度指数）を使用して木本植物の多様性を定量化した。多様度指数は種数と均等度の両方を考慮できる尺度であり（Spellerberg et al. 2003）、多くの研究で使用されている（例えば、Sergio et al. 2006, Jenkins et al. 2011）。なお、これらの多様性を定量化する際、つる性の種を除外した。また、生物多様性保全は通常、在来種の維持と存続を目的としているため、外来種や園芸種も除外した（McKinney 2006）。これらの多様性尺度は、R version 4.1.1（R Development Core Team 2021, 本章における統計解析はすべて同様のversion 4.1.1を使用した）上でvegan（Oksanen et al. 2019）を使用して算出した。

統計解析

● 空間自己相関

空間的非独立性の影響を考慮するために、まず、種数・総個体数・多様度指数におけ

る空間自己相関の有無を Moran の I 統計量 (Moran 1950) を使用して検証した。その結果, すべての変数において小さいながらも有意な空間自己相関を確認した。具体的には, 種数では $I=0.19$ ($P=0.0001$), 総個体数では $I=0.14$ ($P=0.0026$), 多様度指数では $I=0.18$ ($P=0.0002$) であった。この結果を受けて, 種数・総個体数・多様度指数における空間自己相関を補正するために自己共変量を作成し, 以降の解析で使用することとした (Dormann et al. 2007)。以上の解析は R 上で `spdep` (Bivand and Piras 2015) を使用して実施した。

● 木本植物多様性指標としてのオオタカの有効性

一般化線形モデル (以降 GLM とする, Zuur 2009) を使用して, 木本植物の種数・総個体数・多様度指数の指標としてのオオタカ繁殖地の有効性を評価した。応答変数はそれぞれ種数・総個体数・多様度指数とし, 共変量はオオタカ繁殖地の在/不在と前述の自己共変量とした。応答変数が種数および総個体数のモデルでは誤差構造の確率分布をポアソン分布 (対数リンク) とし, 応答変数が多様度指数のモデルでは誤差構造の確率分布をガンマ分布 (同じく対数リンク) とした。いずれのモデルも最尤法により推定し, 回帰係数の 95%信頼区間に 0 が含まれない場合に共変量の効果が有意であるとみなした。GLM の適合度は D^2 値により評価した (Guisan and Zimmermann 2000)。 D^2 値は GLM の適合度指標の 1 つであり, 線形回帰モデルにおける決定係数 (R^2 値) とほぼ同様に解釈できる。具体的には 0 から 1 までの値を取り, 1 に近いほど適合度が高いことを示す。以上の解析は R 上で `modEvA` (Barbosa et al. 2014) を使用して実施した。

● 指標性能の根底にある機構の特定

オオタカ繁殖地が生物多様性指標として機能することが示された場合, 指標性能の根底にある機構を部分的に特定するために, 追加の解析を行った。この解析の目的は, オオタカの繁殖地選択と木本植物多様性を同時に予測する環境要因を特定することにある。具体的には, GLM を使用して, オオタカ繁殖地の在/不在・木本植物の種数・総個体数・多様度指数と調査地点から 500m 圏内の環境要因間 (ここでは市街地面積率と低木層の皆伐度) の関係を解析した。各繁殖地・対照地における低木層の皆伐度は, 低木層が皆伐された円形プロットの数として定義した。これらの環境要因はオオタカの繁殖地選択と木本植物多様性を制限すると考えられている (Atauri et al. 2004, Martín-Queller et al. 2011, Natsukawa et al. 2017, Rodriguez et al. 2016, Yan et al. 2019)。なお, 両環境要因間の分散拡大係数 (VIF) を計算したところ, 十分に低かったため ($VIF \leq 1.79$), 多重共線性は発生しないと考えられた (Dormann et al. 2013)。オオタカの繁殖地選択を解析する前に, オオタカ繁殖地の在/不在における空間自己相関の有無を前述の手順で検証したところ, 小さいながらも有意な空間自己相関がみられた ($I=0.15$, $P=0.0021$)。そのため, 空間自己相関を補正するために自己共変量を作成し, オオタカの繁殖地選択

を解析する際に使用することとした。なお、オオタカ繁殖地の在/不在を応答変数としたモデルでは、誤差構造の確率分布をベルヌーイ分布（ロジットリンク）に指定した。また、生物多様性指標の性能は容易に計測できる土地被覆要因のそれよりも高いことが望ましい。そこで、市街地面積率を共変量とした GLM を各応答変数について作成し、それらの予測性能をオオタカ繁殖地の在/不在を共変量とした GLM のものと D^2 値を使用して比較した。土地被覆データは宇宙航空研究開発機構発行の高解像度土地被覆図 (https://www.eorc.jaxa.jp/ALOS/lulc/jlulc_jpn.htm, 2022 年 1 月 14 日アクセス) を使用し、計測の際は ArcMap10.8 (ESRI 社) を使用した。本土地被覆図の解像度は $10\text{m} \times 10\text{m}$ で、2006 年から 2011 年までの平均的な土地被覆を示している。

結果

木本植物多様性指標としてのオオタカの有効性

木本植物の種数はオオタカ繁殖地で 35.3 ± 1.4 (平均 \pm 標準誤差)、非繁殖地で 23.0 ± 4.2 であり、総個体数ではオオタカ繁殖地で 402.0 ± 25.0 、非繁殖地で 181.0 ± 29.6 であり、多様度指数についてはオオタカ繁殖地で 3.7 ± 0.1 、非繁殖地で 3.4 ± 0.1 という結果であった。オオタカ繁殖地の存在は、種数・総個体数・多様度指数と有意な正の関係があり (図 1)、いずれの多様性尺度もオオタカ繁殖地において非繁殖地よりも高かった (図 2)。すなわち、オオタカ繁殖地は木本植物多様性指標として機能していた。種数を応答変数としたモデルの D^2 値は 33.9%、機能的多様性を応答変数としたモデルの D^2 値は 39.8%、多様度指数を応答変数としたモデルの D^2 値は 11.5% であった。

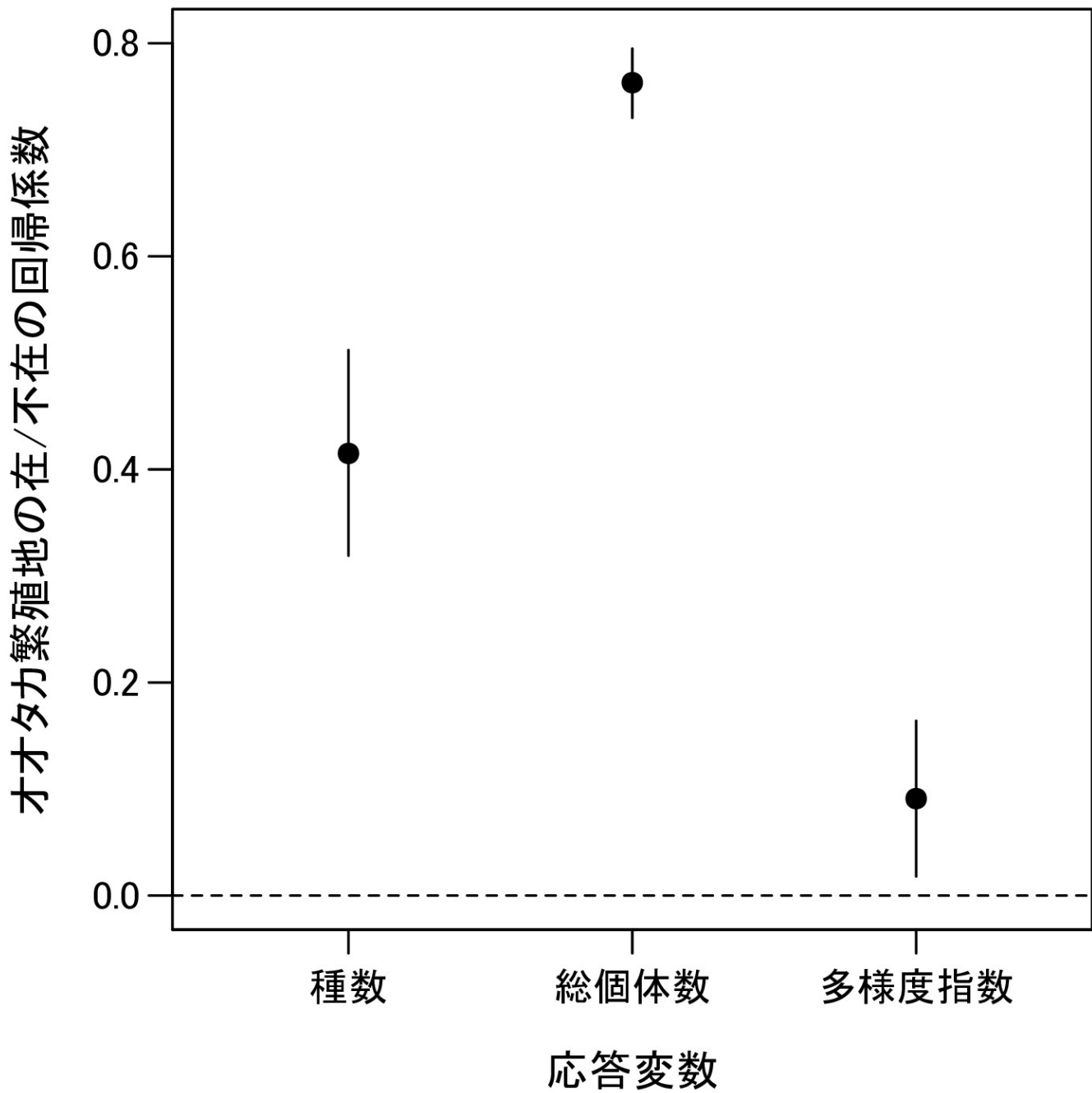


図 1. 都市生態系における木本植物の種数・総個体数・Shannon-Wiener の多様度指数を応答変数，オオタカ繁殖地の在/不在を共変量とした一般化線形モデルの回帰係数推定値とその 95%信頼区間 (CI). 95%CI に 0 が含まれない場合に，共変量の効果が有意であるとみなした.

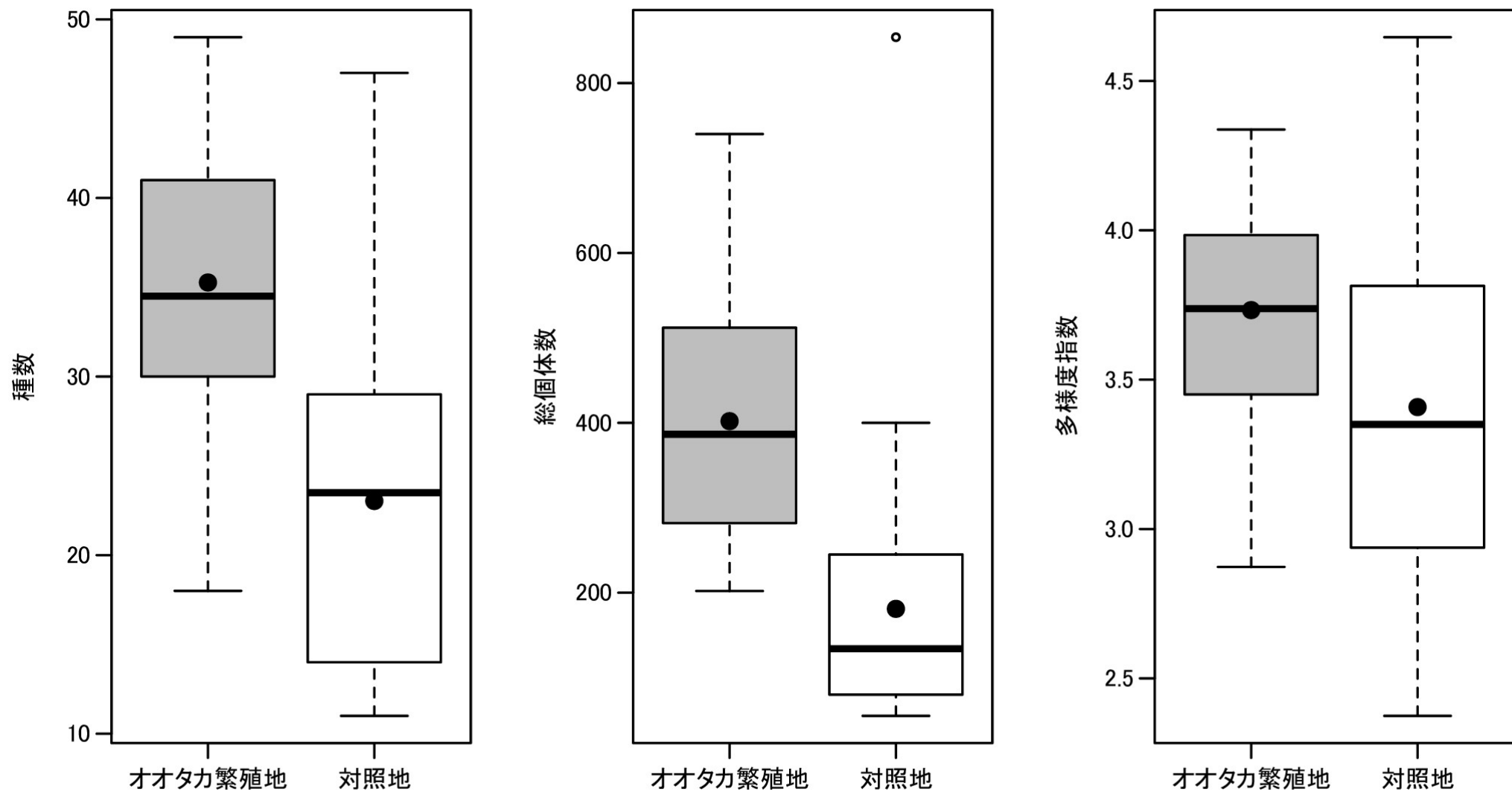


図2. 都市生態系におけるオオタカ繁殖地 ($N=30$) と対照地 ($N=30$) で調査した木本植物の種数・総個体数・Shannon-Wiener の多様度指数の箱ひげ図. 箱ひげ図では箱内部の黒い横線が中央値, 黒点が平均値, 箱の下端が第一四分位数, 箱の上端が第三四分位数, ひげの両端が箱の長さの1.5倍内にある最大値と最小値, ひげの外にある白丸が外れ値を示す.

指標性能の根底にある機構の特定

オオタカ繁殖地が木本植物多様性の指標として機能することが示されたため、オオタカ繁殖地の在/不在、木本植物の種数・総個体数・多様度指数と環境要因間（市街地面積率および低木層の皆伐度）の関係を解析した。その結果、これら4つの応答変数と市街地面積率および低木層の皆伐度の間には有意な負の関係があった（ただし、多様度指数と市街地面積率の関係のみ有意ではなかった、図3）。興味深いことに、市街地面積率を共変量としたモデルの D^2 値よりもオオタカ繁殖地の在/不在を共変量としたモデルの D^2 値の方が一貫して高かった。具体的な数値の差は種数で 0.5 ポイント、個体数で 6.4 ポイント、多様度指数で 3.3 ポイントであった。すなわち、木本植物の種数・総個体数・多様度指数を予測するうえで、市街地面積率よりもオオタカの繁殖地の存在の方が優れていた。

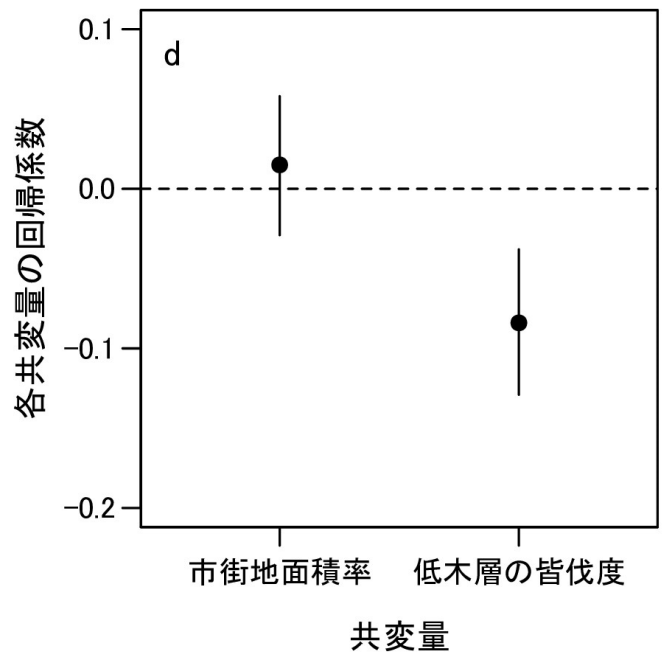
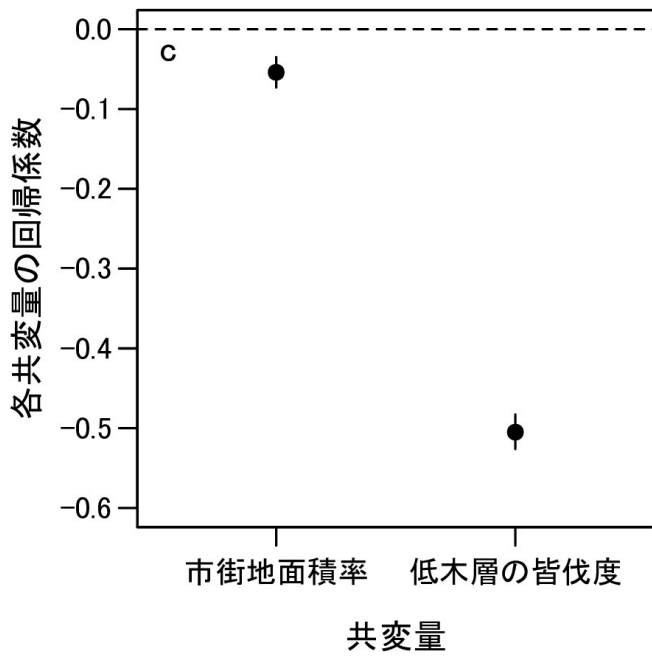
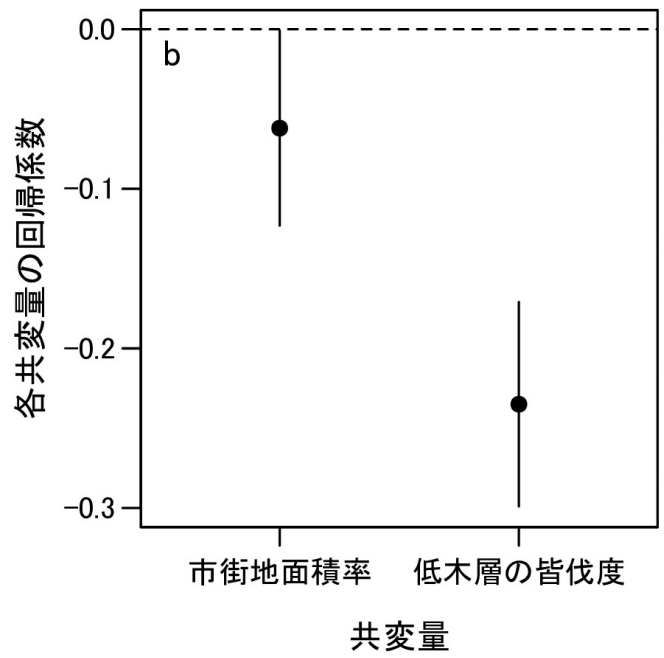
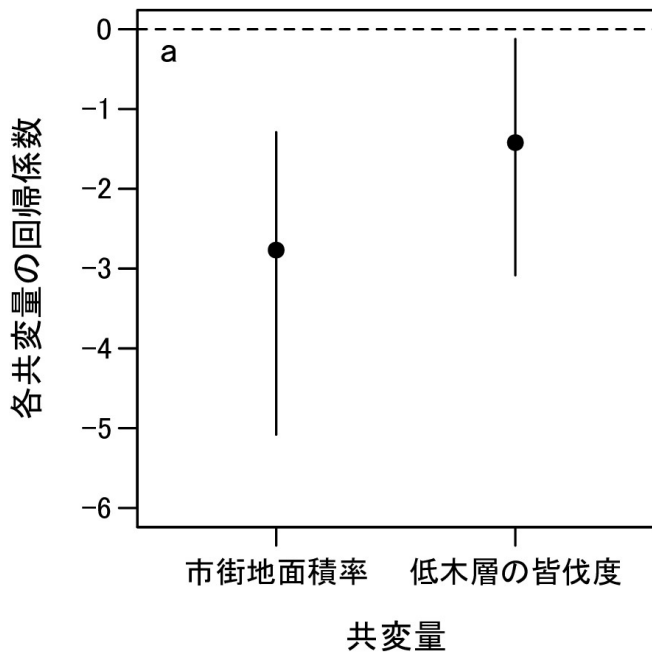


図 3. オオタカ繁殖地の在/不在 (a), 木本植物の種数 (b)・総個体数 (c)・Shannon-Wiener の多様度指数 (d) を応答変数, オオタカ繁殖地/対照地から半径 500m 圏内の市街地面積率と低木層の皆伐度を共変量とした一般化線形モデルの回帰係数とその 95%信頼区間 (CI). 95%CI に 0 が含まれない場合に, 共変量の効果が有意であるとみなした.

考察

本研究では、オオタカ繁殖地が都市生態系における木本植物の種数・総個体数・多様度指数の指標として機能することが明らかになった（図1，図2）。このことから、都市生態系においてオオタカ繁殖地を維持することが多くの木本植物種とその総個体数・均等性の保全につながると考えられる。本研究は、都市生態系において、捕食者の存在が彼らと捕食-被食関係のない背景分類群の多様性指標になることを実証した最初の事例となった。そのため、本研究は自然生態系で実施された先行研究の成果（捕食者が高い木本植物多様性や菌類多様性の指標として機能することを示した研究）を支持・発展させたものといえる（Sergio et al. 2005, Sergio et al. 2006, Burgas et al. 2014）。さらに、本研究では空間自己相関を明示的にモデル化することで、空間的非独立性（生物の分布を扱う際に考慮すべき主要な課題）に対処した。したがって、本研究結果はこの課題を考慮せずに実施したものよりも頑健であると考えられる（Dormann et al. 2007）。

オオタカが木本植物多様性の指標として機能した理由は、彼らの繁殖適地が木本植物群集の生育条件と一致したためと考えられる。実際、オオタカの繁殖地選択および木本植物の種数・総個体数・多様度指数は市街地面積率や低木層の皆伐度と負の関係があった（ただし多様度指数と市街地面積率の関係のみ統計的に有意ではなかった，図3）。この一致は、木本植物多様性を制限する環境条件（すなわち高い市街地面積率と低木層の皆伐度）がオオタカの繁殖地選択に強い負の影響を与えることに起因する可能性が高い。一般に、オオタカは人為的攪乱度の低い森林で繁殖し、営巣林の管理指針では低木層の維持が推奨されている（Rodriguez et al. 2016, Rosich et al. 2021）。都市生態系では残存する森林が限られており、必然的に人為的攪乱圧（例えば、レクリエーションを目的とした低木層の管理頻度）が高くなるため、攪乱頻度の低い森林はオオタカが繁殖するうえできわめて重要になる。これを支持するように、本調査地においてもオオタカは攪乱頻度が低くサイズの大きな森林パッチを営巣林として選択し、市街地面積率が高い地域を忌避していた（Natsukawa et al. 2017, Natsukawa et al. 2020）。重要なことに、本研究結果と同様、都市生態系における捕食者の分布と木本植物多様性は、市街地面積率や低木層の皆伐度と負の相関があることが報告されている（Atauri et al. 2004, Martín-Queller et al. 2011, McPherson et al. 2016, Bradsworth et al. 2017, Yan et al. 2019）。したがって、本研究結果は異なる都市生態系にも適用できる可能性がある。ただし、第2章でも述べたように、この推察を確実なものにし、本研究で得られた知見の一般性を高めるためには、様々な都市生態系において異なる捕食者の指標性能を検証する必要がある。

生物多様性指標を実用するには、指標性能の根底にある機構の理解が重要である（Caro 2010）。本研究で明らかになったように、オオタカの指標性能は彼らの繁殖地選択が背景分類群である木本植物群集の生育適地と一致することによって部分的に説明できる（図3）。しかし、捕食者が有する生態系機能が生物多様性に作用している可能性もある（詳細は第4章の総合考察を参照）。例えば、メンフクロウ（*Tyto alba*）は「恐怖

の景観 (landscape of fear, Laundré et al. 2010)」と呼ばれる状況を創出することで齧歯類の採食行動を制限し、結果として種子の残存量を増加させていた (Brown 1988)。これは飼育下の実験施設内で行われた研究であるが、野外でも類似したトップダウン効果が存在することは否定できない。このように、捕食者と背景分類群の生息条件が一致するという間接的な機構と捕食者が背景分類群の多様性を促進するという直接的な機構が混在することで、捕食者の存在が高い生物多様性と関係する可能性がある (Sergio et al. 2005, Byholm et al. 2012, Burgas et al. 2021)。しかし、これらの現象は同じ生物多様性指標を対象とした場合であっても、すべての生態系で普遍であるとは限らないことを留意する必要がある。実際、オオタカは日本 (北海道) の農地生態系においては生物多様性指標として機能しないことが報告されている (Ozaki et al. 2006)。したがって、異なる生態系で実施された研究成果を妄信するのではなく、対象地域の状況や指標性能の根底にある機構を十分に考慮したうえで外挿を計画することが重要である。

第2章で説明したように、捕食者が有する社会的付加価値は都市生態系における生物多様性を保全するうえで重要な役割を果たす。木本植物多様性の制限要因が低木層の皆伐度であることを考えると (図3)、オオタカ繁殖地の維持・整備を目的とした法制度や地域条例、保護指針が木本植物多様性の保全にも寄与する可能性が高い。本研究で示されたオオタカ繁殖地の指標性能は鳥類を背景分類群した場合よりも低かったものの (第2章の結果を参照)、容易に計測できる土地被覆面積率 (市街地面積率) よりはずべての多様性尺度において高かった。土地被覆要因には社会的付加価値が少ないため (Senzaki et al. 2017)、土地被覆要因よりも捕食者の指標性能が高いという結果は彼らの生物多様性指標としての有効性をより強固なものにする。以上を総合的に考慮すると、都市生態系において、捕食者に着目した生物多様性保全は十分に合理的であると考えられる。ただし、実用にあたっては対象地域の状況を考慮した計画が必要であることを再度強調しておきたい。

第4章 総合考察と結論：メタ解析による知見の一般化

本章の内容は以下の学術論文（審査中）を和訳および再編集したものである。

- Natsukawa H, Sergio F. Top predators as biodiversity indicators: a meta-analysis.

はじめに

第1章で概説したように、生物多様性指標としての頂点捕食者（以降、本章では特に明記しない限り、「捕食者」と簡略に表記する）の有効性を検証した先行研究は複数あるものの、それらの結果は一貫しておらず、明確な結論が得られていない。そこで本章では、先行研究を対象としたメタ解析を実施することで、「捕食者が生物多様性指標として機能する」という仮説を総合的に検証し、その指標性能が向上・低下する具体的な状況を特定することを目的とする。メタ解析は先行研究を統合することで仮説の一般性を評価する統計手法であり、本解析により得られる結果は最も信頼性の高い科学的知見の1つとして認識されている（Cadotte et al. 2012, Gurevitch et al. 2018）。

方法

一次研究の検索

Web of Science (<https://www.webofscience.com/wos/woscc/basic-search>, 2022年1月14日アクセス) を使用して、生物多様性指標としての捕食者の有効性に関する一次研究を包括的に検索した。一次研究を検索する際には、「(alpha predator OR apex predator OR super predator OR top predator) AND (focal species OR indicator species OR surrogate species OR umbrella species)」を検索用語とし、1975年以降に出版されたすべての査読付一次研究を対象とした。次に、上記の検索で見つけた一次研究のタイトルと要旨を精査し、生物多様性指標としての捕食者の有効性を明示的に検証しているものを保持した。また、保持した一次研究と2編の関連総説（具体的には、Sergio et al. 2008a, Branton and Richardson 2011）で引用されている一次研究を精査した。最後に、上記の手順で保持したすべての一次研究について、それらを引用した一次研究をさらに精査した。以上の手順を新たな一次研究が検出できなくなるまで反復した。すべての検索は2021年12月13日に実施した。

次に、以下の4つの基準によって検出した一次研究を選別した。まず、不要な擬似反復を回避するために、同一のデータを使用している一次研究が複数あった場合は、最新のもののみを保持した。次に、生物多様性の尺度を種数とした一次研究のみを保持した。これは各多様性尺度が非常に細分化されており、種数以外を使用したものを保持すると、統計的標本数がきわめて小さくなるためである。そして、保守的な結果を得るために、本文と図表で数値が異なる一次研究を除外した。最後に、捕食者として認識されているものの主に草食や腐肉食である種（例えば、一部のクマ類やコンドル類）を対象とした

一次研究も除外した。これらの選別によって合計で 32 編の一次研究を入手した。

メタ解析

メタ解析の質を確保するために、以下の 2 つの基準を設定し、解析に含める一次研究をさらに選別した。まず、統計的標本数を報告していない一次研究や統計的標本数がきわめて少ないもの（例えば、捕食者の生息地が 1 地点のみのもの）を除外した。次に、生物多様性指標としての捕食者の有効性を検証した一次研究では、「捕食者の生息地と無作為に選定した対照地との比較」や「捕食者の種数や個体数と背景分類群（生物多様性指標の保全によって恩恵を受けると予想される分類群を指す, Caro 2003, Caro 2010）の種数との相関解析」という主に 2 つの方法のいずれかを使用していた。後者は少数であり、各一次研究によって用いられた手法が大きく異なるため、メタ解析の対象から除外した。ただし、以上の手順で除外した一次研究は後述の補完的解析に含めた。これらの選別により、最終的に 18 編の一次研究が保持された。このうちの 16 編 (88.9%) が猛禽類に関するものであり、その他の捕食者に関するものは 2 編のみであった。このことから、このままメタ解析を行った場合、解析結果が猛禽類を対象とした一次研究に左右されるだけでなく、統計的標本数の不足によって捕食者群間の差異を検証することができないと考えられた。そのため、猛禽類のみをメタ解析の対象とすることにした。なお、ここでは結果を提示しないが、猛禽類以外を対象とした 2 編の一次研究を加えても得られた解析結果は同様であった。これ以降、捕食者の生息地と対照地における生物多様性の差を「比較データ」として定義する。したがって、1 編の一次研究に複数の比較データが含まれる場合がある。

メタ解析の応答変数は比較データの標準化平均値差 (Hedges の g 値, Hedges and Olkin 1985) とした。Hedges の g 値 (以降 g 値) はメタ解析において一般的に使用されている効果量である (Rosenberg et al. 2013)。本研究では、 g 値は捕食者の生息地と対照地における生物多様性の標準化平均値差であり、 $g > 0$ の場合は捕食者の生息地の方が対照地よりも生物多様性が高いことを示し、 $g < 0$ の場合は捕食者の生息地の方が対照地よりも生物多様性が低いことを示す。 g 値は $-\infty$ から ∞ の値をとり、 $|g| \approx 0.2$ は弱、 $|g| \approx 0.5$ は中、 $|g| \geq 0.8$ は大の効果量であることを示す (Cohen 1988, Rosenberg et al. 2013)。

g 値とその分散を算出するために、まず、各比較データにおける統計的標本数、平均値、標準偏差 (SD) を抽出した。これらの値は各一次研究の本文や図表、電子付録から入手した。図から数値を抽出する際には、GetData Graph Digitizer version 2.24 (<http://getdata-graph-digitizer.com/>, 2022 年 1 月 14 日アクセス) を使用した。データのばらつきの尺度が標準誤差や信頼区間として表現されていた場合は、Sokal and Rohlf (1987) に準拠し、それらを SD に変換した。また、中央値や四分位数のみを報告した一次研究については、Luo et al. (2018) の方法に準拠し、これらの値を平均値および SD に変換した。なお、4 編の一次研究から抽出した 18 件の比較データについては、ばら

つきの尺度が報告されていなかったため、以下の手順で仮想の SD を作成し、それを g 値の算出に使用した。(1) 平均値と SD の両方を報告した 12 編の一次研究から抽出した 59 件の比較データについて、ある比較データの SD を当該データの平均値で割り (SD/平均)、(2) 59 件すべての比較データにおける「SD/平均」の平均値を算出し、(3) SD が不明な 18 件の比較データにおける生物多様性の平均値に (2) で算出した「SD/平均」の平均値を乗じることで、仮想の SD を算出した。なお、ここでは結果を報告しないが、仮想の SD を 1/2 倍および 2 倍したデータを使用して解析を実施しても、得られる結果は同様であった。

以上の手順により、メタ解析に利用可能な 16 編の一次研究から 77 件の比較データを入手した。これらの中には同一の一次研究および同一あるいは系統的に近縁な捕食者にまたがる比較データが複数含まれていた。そこで、これらの非独立性を考慮するために、系統的階層メタ解析を使用した (Nakagawa and Santos 2012)。具体的には、個々の効果量の ID (いわゆるランダム効果モデルと同様, Mengersen et al. 2013)、各一次研究の ID (論文のタイトル)、各捕食者の ID (捕食者の学名)、各捕食者間の系統的近縁性をランダム効果として考慮した。系統的近縁性を考慮する際は、Open Tree of Life (Hinchliff et al. 2015) を使用して各捕食者の系統樹を作成し、系統樹から得られた相関行列をランダム効果として指定した (Nakagawa and Santos 2012)。最適なランダム効果構造を決定するために、すべてのランダム効果を指定した切片のみのモデル (帰無モデル) を制限付き最尤法により推定した。次に、すべてのランダム効果構造について赤池情報量基準 (AIC) を比較し、AIC が最も低い組み合わせを決定した (Bishop and Nakagawa 2021)。その結果、各一次研究の ID と各効果量の ID をランダム効果としたモデルの AIC が最も低かった。最後に、Cochrane の Q 検定 (Hedges and Olkin 1985) を実施して、効果量間の異質性の有無を判断した。

検定の結果、帰無モデルに有意な異質性が確認されたため ($Q=1227.69$, $P<0.0001$)、メタ回帰を実施することで、捕食者の指標性能に影響する要因を解析した。具体的には、各捕食者と背景分類群間の生態学的な相互作用と各捕食者の体重を調整変数とした。相互作用は、背景分類群が捕食者の生存に不可欠な資源を提供する場合には「強」(例えば、鳥類を専食する捕食者と鳥類の組み合わせ)、背景分類群が捕食者の生存に重要な資源を間接的に提供する場合には「中」(例えば、樹上に営巣し、森林内で狩りを行う捕食者と木本植物の組み合わせ)、背景分類群が捕食者の生存に必要な資源を提供しない場合には「弱」とした (例えば、魚類を専食する捕食者と蝶類の組み合わせ)。ただし、本メタ回帰は既存の一次研究に基づくものであるため、この分類は必然的に粗いものにならざるを得ず、相互作用が「強」や「中」の背景分類群においても、捕食者との相互作用が強い種と弱い種が混在していることには注意する必要がある。各捕食者の一般的な生態に関する情報は Ferguson-Lees and Christie (2001) および König and Weick (2008) から、体重に関する情報は Dunning (2008) からそれぞれ抽出した。

メタ解析は既存の一次研究に基づくものであるため、潜在的な出版バイアス (Jennions et al. 2013) の影響を考慮する必要がある。そこで、Rosenberg (2005) の手法に準拠して Fail-Safe-N (FSN) を算出し、得られた結果の頑健性を定量化した。FSN は統計的に有意なメタ解析の結果を否定するために必要となる非有意な効果量の数として定義されている。FSN が $5N + 10$ (N は統計的標本数であり、ここでは前述の通り 77) より大きい場合、解析結果は頑健であると解釈できる (Rosenberg 2005)。

以上の解析は、R version 4.1.1 (R Development Core Team 2021, 本章における統計解析はすべて同様の version 4.1.1 を使用した) 上で、ape (Paradis and Schliep 2019), meta (Schwarzer 2007), metafor (Viechtbauer 2010), rotl (Michonneau et al. 2016) を使用して実施した。

補完的解析

メタ解析では、使用できない形式でデータを提示している一次研究を除外せざるを得ない (Koricheva and Gurevitch 2013)。そこで利用可能なすべての一次研究 ($N = 32$) を使用したうえで結論を導出するために、捕食者が生物多様性指標として機能するとした一次研究と機能しないとしたものの頻度を評価し、メタ解析の結果を補完した。この方法はメタ解析を使用した総説研究で一般的に使用されている (詳細については Koricheva and Gurevitch 2013 を参照)。この補完的解析を実施するにあたって、まず、捕食者の全部あるいは一部が生物多様性指標として機能するとした一次研究を「肯定的」、機能しないとした一次研究を「否定的」と分類した。次に、 χ^2 検定 (Sokal and Rohlf 1987) を使用して、肯定的評価と否定的評価の頻度をランダム分布と比較した。

メタ回帰と同様、生物多様性指標としての捕食者の有効性に影響する要因を特定するために、各一次研究から抽出した比較データや相関データを応答変数 ($N = 147$)、生態学的相互作用を共変量とした一般化線形混合モデル (GLMM, Zuur et al. 2009) による解析を実施した。猛禽類以外の捕食者における一般的な生態に関する情報は Hunter and Barrett (2018) から抽出した。異なる分類群に属する捕食者間の体重差が非常に大きいため、GLMM では捕食者の体重を共変量に含めなかった。応答変数は二値変数であり、捕食者が生物多様性指標として機能するとしたデータは 1 (統計的有意性および各一次研究の著者の主張をもとに判断した)、機能しないとしたものは 0 とした。そのため誤差構造の確率分布にはベルヌーイ分布 (ロジットリンク) を指定した。モデルは最尤法によって推定し (Zuur et al. 2009)、メタ解析と同様の手順で GLMM における最適なランダム効果構造を決定した。考慮したランダム効果はメタ解析のものと基本的に同様であるが、GLMM の応答変数には不特定の捕食者と生物多様性間の関係性 (例えば、捕食者の種数と背景分類群の種数の関係性) についての結果も含まれるため、系統的近縁性は考慮することができなかった。結果として、一次研究 ID のみをランダム効果とするモデルが最良であったため、この効果のみを考慮した。以上の解析は R 上で lme4

(Rousset and Ferdy 2014) を使用して実施した。

結果

文献検索で検出した 32 編の一次研究のうち、26 編 (81.3%) が鳥類 (コウノトリ目) に関する 1 件の研究を除き、残りすべてが猛禽類) に関するもので、哺乳類 (食肉目) は 6 編 (18.7%) と少なく、魚類や両生爬虫類に関する研究はなかった (図 1)。これらの一次研究のうち、メタ解析に必要な比較データを提示した研究は 18 編のみであり、17 編 (94.4%) が鳥類 (猛禽類 16 編とコウノトリ目 1 編)、1 編 (5.6%) が哺乳類 (食肉目) に関するものであった (図 1)。そのため、猛禽類のみを対象にメタ解析を実施した (詳細は「方法」セクションを参照)。

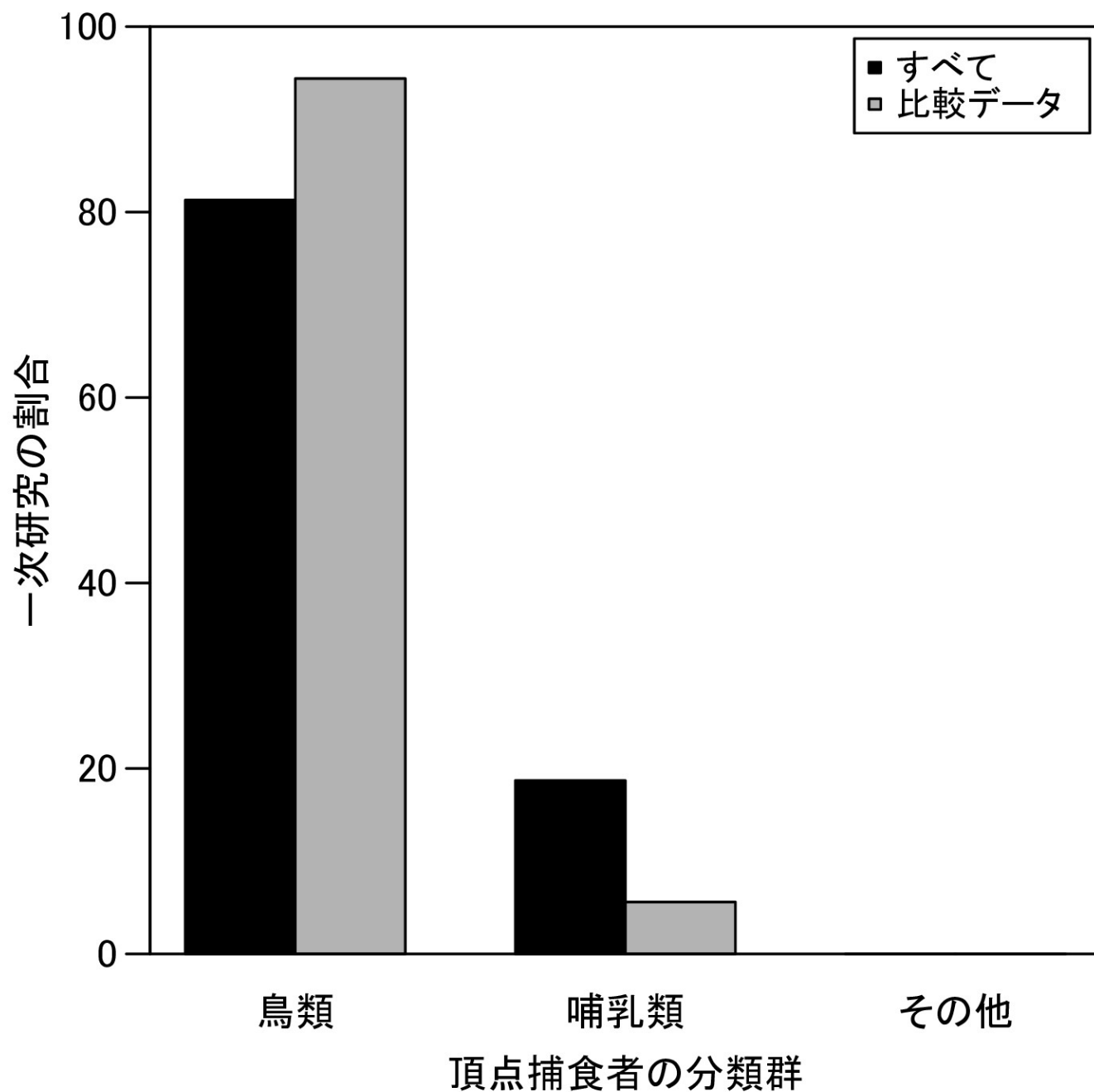


図 1. 黒色の棒グラフは、生物多様性（種数）指標としての頂点捕食者の有効性を検証した一次研究すべてを母数とした場合の、各分類群に属する捕食者を対象とした一次研究の割合を示す ($N=32$). 灰色の棒グラフは、比較データ（頂点捕食者の生息地と無作為に選定した対照地間の生物多様性の差）を提示した一次研究を母数とした場合の、各分類群に属する捕食者を対象とした一次研究の割合を示す ($N=18$).

メタ解析

各比較データの g 値は-1.17 から 2.77 まで異なっていた。メタ解析に使用した 77 件の g 値のうち、58 件 (75.3%) が正 (すなわち、捕食者の生息地の方が対照地よりも生物多様性が高い)、19 件 (24.7%) が負であった。帰無モデルにより推定した全体的な g 値は有意に正であり、その効果は大きかった ($g=0.82$, 図 2a)。言い換えれば、捕食者の生息地では対照地よりも生物多様性が有意に高く、顕著な差が認められた。

メタ回帰の結果、捕食者と背景分類群間の相互作用が g 値の変動に有意に影響することが明らかになった。具体的には、相互作用が「強」および「中」の場合には、「弱」の場合よりも g 値が有意に高かった (図 2b)。したがって、捕食者と背景分類群の相互作用が「中」以上の場合、生物多様性指標としての捕食者の有効性が高くなることが示された。一方、捕食者の体重は g 値の変動に有意な影響を与えていなかった (図 2c)。

FSN は 8672 であり、メタ解析で使用したデータセットに基づく $5N+10$ ($5 \times 77 + 10 = 395$) を大幅に上回った。これにより、出版バイアスが存在していたとしても、その影響は無視できることが示された。

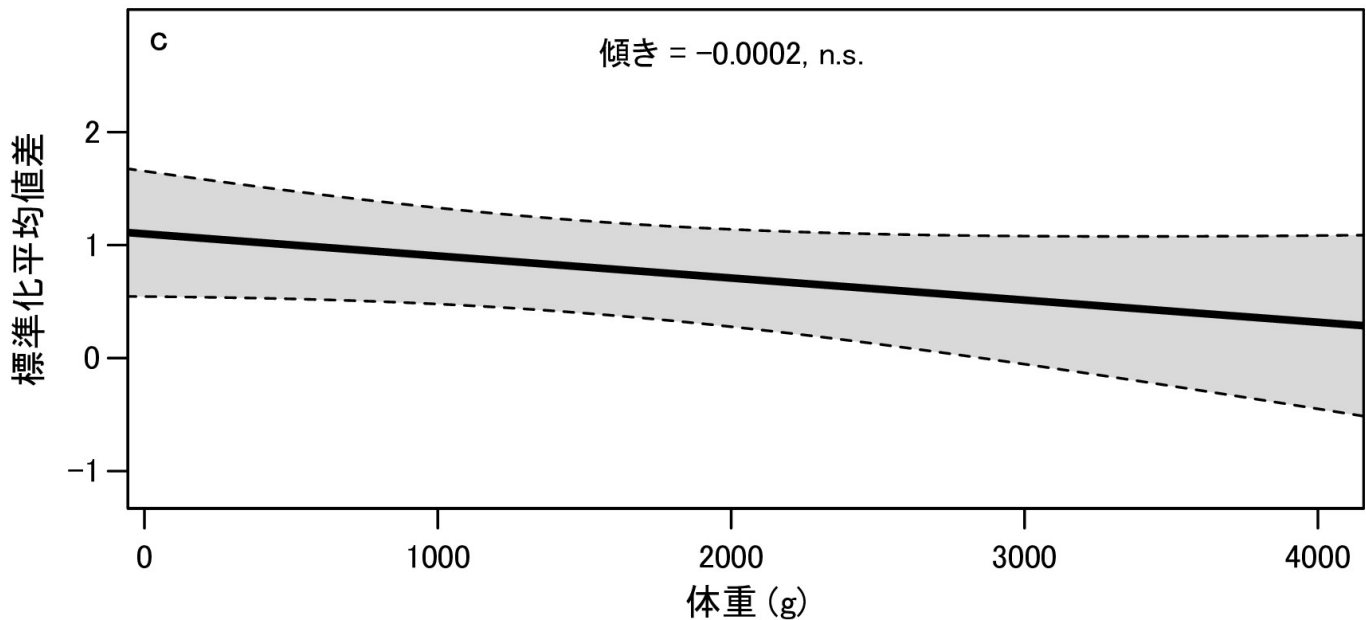
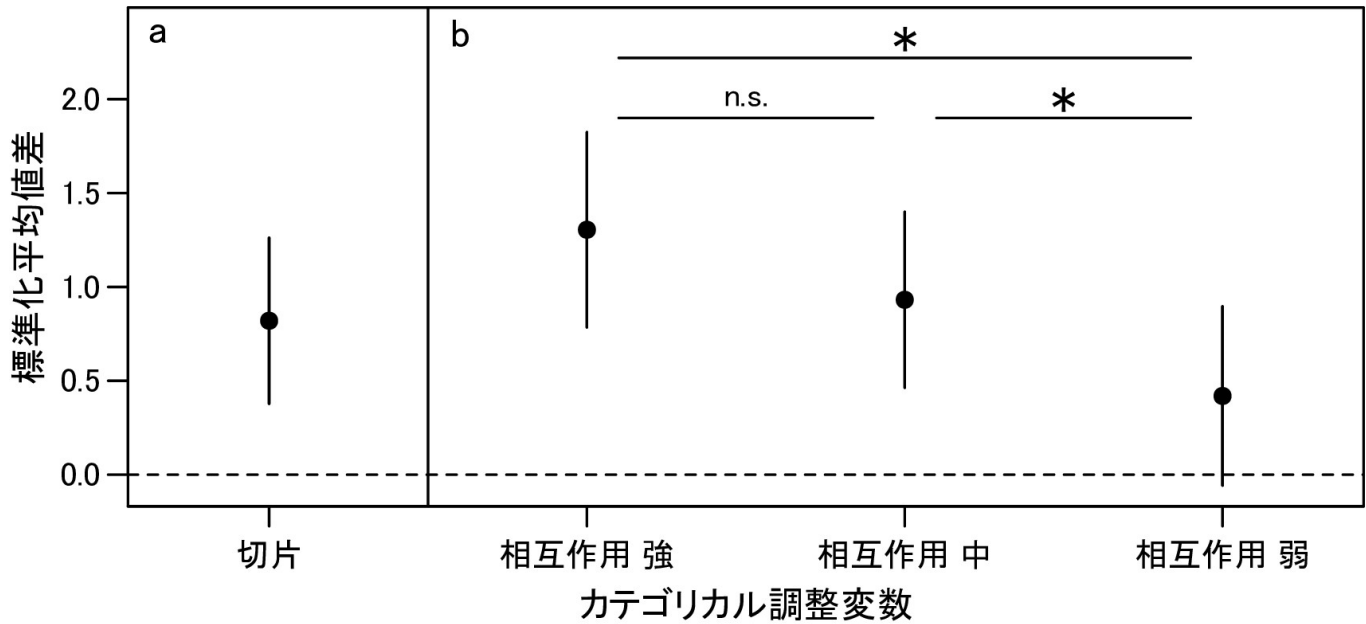


図 2. メタ解析により推定した頂点捕食者の生息地と対照地間の生物多様性 (種数) の効果量 (ここでは Hedges の g 値に基づく標準化平均値差) とその 95% 信頼区間 (CI). 推定した効果量は 16 編の一次研究から抽出した 77 件の比較データに基づくものである. 「*」は各調整変数の効果が統計的に有意であることを示しており, 「n.s.」は有意でないことを示す. 各調整変数や各効果量の 95% CI に 0 が含まれない場合に, それらが統計的に有意であるとみなす. (a) 切片のみの帰無モデルから得られた全体的な効果量. 捕食者の生息地が対照地よりも生物多様性が有意に高いことを示している. (b) 捕食者と背景分類群間の生態学的相互作用の各区分における効果量の推定値. 背景分類群が捕食者の生存に不可欠な資源を提供する場合は「相互作用 強」(例えば, 鳥類を専食する捕食者と鳥類の組み合わせ), 背景分類群が捕食者の生存に必要な資源を間接的に提供する場合は「相互作用 中」(例えば, 樹上に営巣し, 森林内で狩りを行う捕食者と木本植物の組み合わせ), 背景分類群が捕食者の生存に必要な資源を提供していない場合は「相互作用 弱」(例えば, 魚類を専食する捕食者と蝶類の組み合わせ) としている. (c) 各捕食者の体重と効果量の関係. 指標性能は捕食者の体重と有意な関係はない.

補完的解析

検出した 32 編の一次研究（比較データとそれ以外のデータの合計）のうち、23 編（71.9%）が肯定的な結果（捕食者が生物多様性指標として機能すること）を報告しており、否定的な結果を報告したものよりも有意に多かった（ $\chi^2 = 6.13$, $P = 0.0133$ ）。

GLMM による要因解析では、メタ回帰の結果が再現された。すなわち、捕食者と背景分類群間の相互作用が「中」以上の場合に、指標性能が有意に高くなった（図 3）。

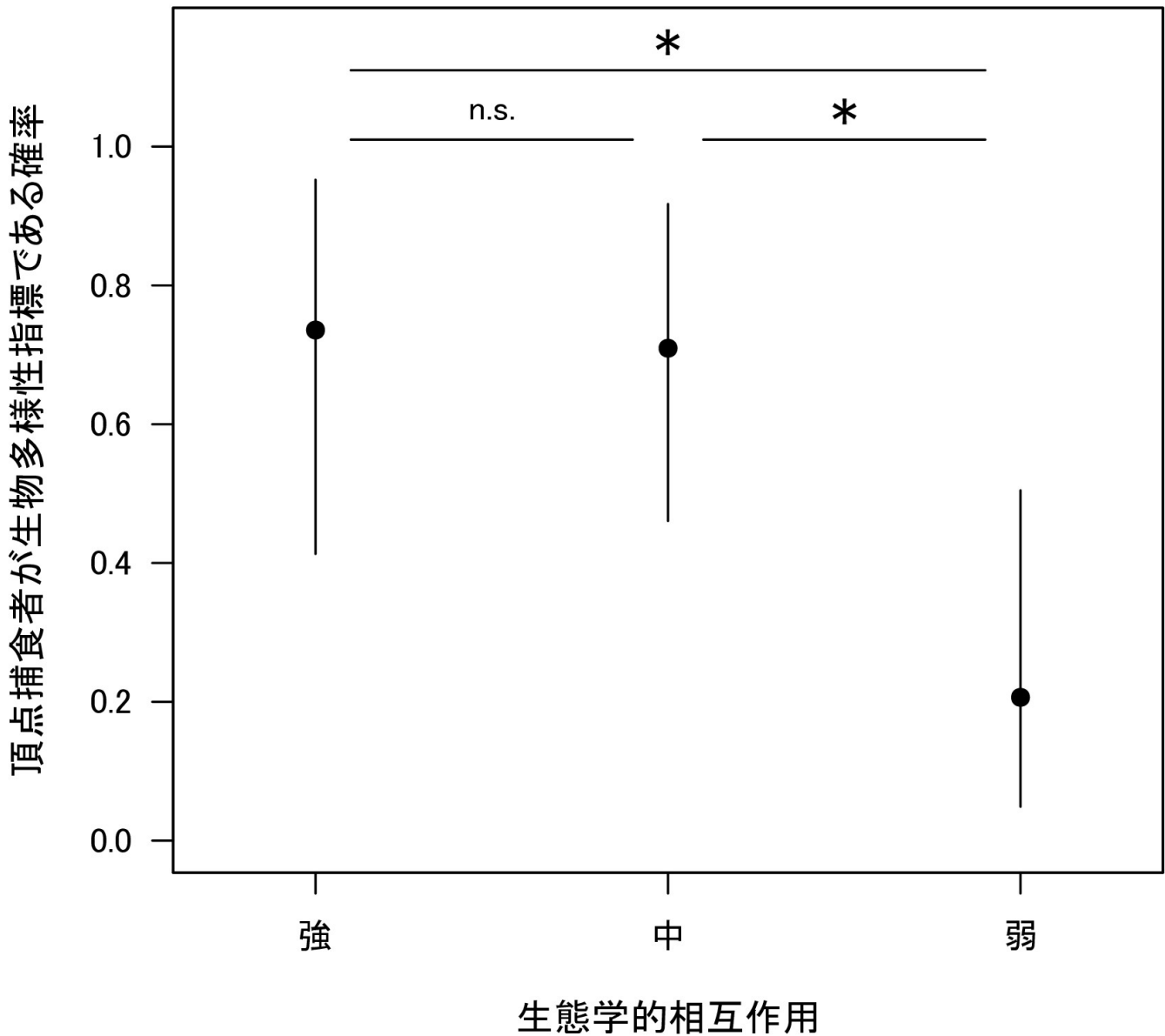


図 3. 一般化線形混合モデルにより推定した生態学的相互作用の各区分間における、頂点捕食者が生物多様性（種数）指標として機能する確率とその 95%信頼区間 (CI). 推定した確率は 32 編の一次研究から抽出した 147 件の検証データに基づくものである. 「*」は共変量の効果が統計的に有意であることを示しており, 「n.s.」は有意でないことを示す. 各共変量の 95%CI に 0 が含まれない場合に, その効果が統計的に有意であるとみなす. 背景分類群が捕食者の生存に不可欠な資源を提供する場合は「相互作用 強」(例えば, 鳥類を専食する捕食者と鳥類の組み合わせ), 背景分類群が捕食者の生存に必要な資源を間接的に提供する場合は「相互作用 中」(例えば, 樹上に営巣し, 森林内で狩りを行う捕食者と木本植物の組み合わせ), 背景分類群が捕食者の生存に必要な資源を提供していない場合は「相互作用 弱」(例えば, 魚類を専食する捕食者と蝶類の組み合わせ)としている.

考察

本研究では、(1) 平均して捕食者が生物多様性全体の指標になること、(2) その性能が捕食者と背景分類群間の生態学的な関係性に依存することを解明した。したがって、捕食者を生物多様性指標として使用することにより保全への貢献が可能と考えられるが、その有効性が状況によって異なることを認識する必要がある。以下では、これら2つの結果について考察する。

生物多様性指標としての頂点捕食者

生物多様性指標としての捕食者の有効性は、以下の4つの理由から高いものと考えられる。まず、本メタ解析の結果を否定するためには、非現実的な数(8672件)の有意でない比較データが必要となる。次に、利用可能なすべての研究結果を使用した補完的解析においてもメタ解析やメタ回帰と同様の結果が得られた。そして、本研究で対象とした一次研究は幅広い捕食者や地域、生態系にまたがるものであり、メタ解析やメタ回帰の結果が普遍的であったことを示唆している。最後に、本研究で確認した指標性能は体サイズに依存せず、捕食者一般にあてはまることが示唆された。したがって、捕食者のニッチそのものが、彼らと生物多様性全体の関係を促進している可能性がある。この解釈は複数の生態学的機構によって説明することができ、それらは主に直接的機構(捕食者が高い生物多様性を促進する)と間接的機構(捕食者が生物多様性が高い地域を選択する)に大別される。以下では、この2つの生態学的機構について説明する。

直接的機構は複数の生態学的プロセスから構成されると考えられる。第一に、頂点捕食者は捕食によって、あるいは「恐怖の景観(landscape of fear), Laundré et al. 2010」と呼ばれる状況を創出することによって、中間捕食者の行動や個体数を制限することができる。このトップダウン効果を介して、中間捕食者によるさらに低次の消費者に対する捕食圧が減少し、生物多様性が促進される(すなわち栄養カスケード)(Ritchie and Johnson 2009, Estes et al. 2011, Ripple et al. 2014)。第二に、頂点捕食者は特定の中間捕食者を捕食・排斥することで、低次消費者に天敵のいない空間を提供することができる。そのため、低次消費者が頂点捕食者の生息地周辺を選択的に利用することがある(すなわち異種特異的誘引仮説, heterospecific attraction hypothesis)(Lima 2009, Byholm et al. 2012, Greeney et al. 2015)。第三に、捕食者は巨大な巣や巣穴といった物理的な資源を創出することによって、様々な種の局所的な分布を促進することができる(すなわち生態系エンジニア)(Somaweera et al. 2020, Maciorowski et al. 2021)。第四に、捕食者は腐肉を生成することで、中枢種として機能することができる。腐肉は多くの種にとって貴重な食物資源であるとともに、生態系内の物質循環において重要な役割を果たしている(Barton et al. 2013, Moreno-Opo and Margalida 2013)。したがって捕食者の存在は生態系全体の生産性を高め、生態系内における利用可能なニッチを拡大できると考えられる。

直接的機構と同様に、間接的機構も複数の生態学的プロセスから構成されると考えられる。第一に、捕食者の餌動物は種や地域によって異なるが (Valkama et al. 2005, Wolf and Ripple 2016), 彼らの餌動物の存続にはさらに多くの低次消費者や生産者が生息・生育している必要がある。したがって、捕食者の生息地には複雑な食物網が維持されている可能性が高く、生物多様性の指標として機能しやすいと考えられる (すなわちボトムアップ理論)。これに関連して、捕食者は多様な土地被覆と複雑な地形が維持された地域を選好することが多い (Bouchet et al. 2015, Väli et al. 2020)。これらの環境要因は一般的に高い生物多様性と関係することが報告されており (Stein et al. 2014, Burgess et al. 2015), このこともボトムアップ理論による説明を裏付けている。第二に、捕食者は広大な行動圏を持つため、彼らの存在は広範囲にわたって特定の環境が維持されていることを意味する。したがって、種数-面積関係 (Rosenzweig 1995) に則して、捕食者の生息地における生物多様性は高くなる (すなわちアンブレラ種) (Newton 1979, Ripple et al. 2014)。第三に、捕食者は生息地の劣化や損失 (例えば、都市化や開墾、皆伐)、化学的な汚染 (例えば、殺虫剤や殺鼠剤) に敏感であるため、彼らの存在は健全な生態系を示すことになる (すなわちセンチネル種) (Ripple et al. 2014, McClure et al. 2018, Byholm et al. 2020)。これらの人為的攪乱は生物多様性を低下させる主要因として広く認識されている (Tilman et al. 2017, Bonebrake et al. 2019)。

全体として、捕食者の存在が高い生物多様性と関係する場合、その関係性の根底には直接的機構と間接的機構の両方が混在すると考えられる。例えば、オオタカ (*Accipiter gentilis*) は大径木の多い壮齢林に生息する猛禽類であり、鳥類を専食する捕食者である (Kenward 2006)。第2章および第3章で議論したように、本種は様々な地域や生態系において鳥類や木本植物の多様性指標として機能することが知られている (Sergio et al. 2005, Burgas et al. 2014, Natsukawa 2020, Natsukawa 2021, Natsukawa et al. 2021)。本種が直接的機構を介して鳥類多様性の促進に貢献するという実証事例が存在する一方で (Burgas et al. 2021)、木本植物多様性を促進するという仮説を立てることは容易ではなく、彼らの指標性能は互い (オオタカと木本植物) の生息・生育条件の一致に起因する可能性が高い (Natsukawa et al. 2021)。このような直接的機構と間接的機構の混在が一般的であるならば、捕食者は生物多様性を促進するとともに、自身の存続のために高い生物多様性に依存していると考えられる。しかしながら、指標性能の根底にある機構を解明した研究はほとんどない。このような相互作用関係を実証するためには、より俯瞰的な、すなわち生態系全体を対象とした研究の実施が必要である。

生物多様性指標としての頂点捕食者の有効性に影響する要因

主要な餌となる種を含む分類群 (例えば、鳥類を専食する捕食者と鳥類の組み合わせ) や、その他の重要資源を含む分類群 (例えば、樹上に営巣し、森林内で狩りを行う捕食者と木本植物の組み合わせ) を背景分類群とした場合、捕食者の指標性能が高くなった

(図 2b, 図 3). 一方で, 捕食者と背景分類群間の生態学的相互作用が弱い場合, 指標性能が低下した (例えば, 魚類を専食する捕食者と蝶類の組み合わせ). この結果は生物多様性指標候補となる捕食者を選定する際に重要な知見となる.

理想的には, 生物多様性指標はあらゆる背景分類群の多様性を反映していることが望ましい. しかし, そのような指標はおそらく存在せず, 非現実的な期待である可能性が高い. 実際, ある特定の種が生態系内のあらゆる構成要素と相互作用することはなく, すべての種は群集内の一部のみと密接に関係する (Schmitz et al. 2004). 同様に, ある種の生息地選択が他のあらゆる種と一致することもない (Caro 2010). したがって, どのような生物多様性指標であっても, 指標と背景分類群間の相互作用や生息地選択の類似性が弱くなるほど指標性能が低下すると考えることが妥当である. 例えば, 森林に生息するオオタカが深海に生息する魚類の指標になることはまずないだろう. 以上のことから, 生物多様性全体を表現するような究極の指標を期待するのではなく, 可能な限り幅広い分類群と相互作用する種を特定することこそが重要になる. この意味で捕食者は理想的な生物多様性指標である可能性が高い. 捕食者は中枢種であることが多く (Sergio et al. 2008a, Estes et al. 2011, Ripple et al. 2014), 様々な背景分類群と相互作用しているため, 平均すると生物多様性全体の指標として機能するという結果が得られた (図 2a). また前述したように, 捕食者と背景分類群間の相互作用の定義は粗いものにならざるを得ず, 「強」や「中」と定義した背景分類群であっても捕食者との相互作用が弱い種も含まれていることに注意する必要がある. したがって, 捕食者と背景分類群間の相互作用が指標性能に影響することは事実であるが, 相互作用を調整変数としたメタ回帰は保守的な解析だったといえる. ただし, 最大限の保全効果を得るためには, 捕食者との相互作用が「中」以上の分類群が保全対象の場合に適用し, 相互作用が「弱」である分類群の指標としては適用しないことが賢明だろう.

保全への提言

捕食者が有するカリスマ性とその希少性によって, 彼らの保全には国際的に多大な努力が払われており, 多額の保全資金が分配され, 法制度により保全が義務化されていることが多い (Sergio et al. 2008a). 生物多様性保全が限定的な予算や人的資源によって制約されることを考えると, 捕食者に充当された資源が生物多様性全体の保全に貢献できる状況を特定することが不可欠である. 本研究の結果, 捕食者が生物多様性指標として機能することが確認されたが, 他の指標と同様に, 彼らの限界を適切に理解したうえで実用することが重要である. 具体的には, 指標候補となる捕食者との相互作用が弱い分類群を保全対象とする場合, 他の指標を使用して補完することが望ましい. 例えば, ニッチの異なる複数の捕食者を併用することで, 相補性を確保した保全計画の立案が可能になる (Burgas et al. 2016). また, 捕食者と低次消費者を併用することで指標性能が向上する可能性がある (Rodríguez-Estrella et al. 2019). さらに, 捕食者と垂直構造や景観

構造といった環境要因を併用することも有望な手段となりえる (Ibarra and Martin 2015, Kosicki et al. 2016, Senzaki and Yamaura 2016). 複数の生物多様性指標の併用や指標と環境要因の併用は, 保全科学における一般的な手法になっている (De Cáceres et al.2012, Sattler et al.2013, Barton et al.2014).

将来の展望

これまでに蓄積された一次研究により, 生物多様性指標としての捕食者の有効性を初めて定量化することに成功したものの, 依然として課題も残されている. まず, 猛禽類以外の捕食者を対象とした一次研究が非常に限られていた. したがって, 他の捕食者群を対象とした研究を実施し, より多くの研究事例を蓄積することが望ましい. 次に, 捕食者が生物多様性指標となる機構をより深く追求する必要がある. 前述したように, これには直接的機構, 間接的機構を俯瞰的に考慮した生態系全体を対象とした研究が必要である. 指標としての有効性を支持する機構を明確にすることで, 指標候補の選定や実用後のモニタリングを柔軟に計画することが可能になる (Caro 2010). 以上の研究を並行して実施しつつ, 捕食者の長所と限界を理解したうえで実用することが今後の課題となるだろう.

謝辞

審査委員である松田裕之博士・小池文人博士・及川敬貴博士・森章博士・佐々木雄大博士には本博士論文に関する重要なお意見をいただきました。森要氏・小室静子氏・塩川孝氏・梅津潤氏・脇田信雄氏には現地調査にご協力いただくとともに、たくさんのお言葉をいただきました。湯浅拓輝氏には現地調査にご協力いただくとともに、本博士論文に関する重要なお意見をいただきました。平井克亥博士には本博士論文に関する重要なお意見をいただき、たくさんのお言葉をいただきました。Fabrizio Sergio 博士には本博士論文に関して重要なお意見をいただき、学術論文の執筆方法について懇切丁寧にご指導いただきました。以上の方々に心より感謝申し上げます。

引用文献

- Aida N, Sasidhran S, Kamarudin N, Aziz N, Puan CL, Azhar B. 2016. Woody trees, green space and park size improve avian biodiversity in urban landscapes of Peninsular Malaysia. *Ecological Indicators* 69: 176–183.
- Akaike H. 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. Pages 267–281 in Petrov BN, Caski F, eds. Proceedings of the second international symposium on information theory. Akademiai Kiado.
- Albert C, Luque GM, Courchamp F. 2018. The twenty most charismatic species. *PLoS ONE* 13: e0199149.
- Archer JMJ, Hostetler ME, Acomb G, Blair R. 2019. A systematic review of forest bird occurrence in North American forest fragments and the built environment. *Landscape and Urban Planning* 185: 1–23.
- Aronson MFJ, La Sorte FA, Nilon CH, Katti M, Goddard MA, Lepczyk CA, Warren PS, Williams NSG, Cilliers S, Clarkson B, Dobbs C, Dolan R, Hedblom M, Klotz S, Kooijmans JL, Kuhn I, MacGregor-Fors I, McDonnell M, Mortberg U, Pysek P, Siebert S, Sushinsky J, Werner P, Winter M. 2014. A global analysis of the impacts of urbanization on bird and plant diversity reveals key anthropogenic drivers. *Proceedings of the Royal Society B* 281: 20133330.
- Atauri JA, De Pablo CL, De Agar PM, Schmitz MF, Pineda FD. 2004. Effects of management on understory diversity in the forest ecosystems of Northern Spain. *Environmental Management* 34: 819–828.
- Barbosa AM, Brown JA, Jiménez-Valverde A, Real R. 2014. modEvA: model evaluation and analysis. R package version 1.1.
- Barnosky AD, Matzke N, Tomiya S, Wogan GOU, Swartz B, Quental TB, Marshall C, McGuire JL, Lindsey EL, Maguire KC, Mersey B, Ferrer EA. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471: 51–57.
- Bartoń K. 2020. MuMIn: multi-model inference: R package version 1.43.17.
- Barton PS, Cunningham SA, Lindenmayer DB, Manning AD. 2013. The role of carrion in maintaining biodiversity and ecological processes in terrestrial ecosystems. *Oecologia* 171: 761–772.
- Barton PS, Westgate MJ, Lane PW, MacGregor C, Lindenmayer DB. 2014. Robustness of habitat-based surrogates of animal diversity: a multitaxa comparison over time. *Journal of Applied Ecology* 51: 1434–1443.
- Betts MG, Wolf C, Ripple WJ, Phalan B, Millers KA, Duarte A, Butchart SHM, Levi T. 2017. Global forest loss disproportionately erodes biodiversity in intact landscapes. *Nature* 547: 441–444.

- Bifulchi A, Lodé T. 2005. Efficiency of conservation shortcuts: an investigation with otters as umbrella species. *Biological Conservation* 126: 523–527.
- Bishop J, Nakagawa S. 2021. Quantifying crop pollinator dependence and its heterogeneity using multi-level meta-analysis. *Journal of Applied Ecology* 58: 1030–1042.
- Bivand R, Piras G. 2015. Comparing implementations of estimation methods for spatial econometrics. *Journal of Statistical Software* 63: 1–36.
- Bonebrake TC, Guo F, Dingle C, Baker DM, Kitching RL, Ashton LA. 2019. Integrating proximal and horizon threats to biodiversity for conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 34: 781–788.
- Boulinier T, Nichols JD, Sauer JR, Hines JE, Pollock KH. 1998. Estimating species richness: the importance of heterogeneity in species detectability. *Ecology* 79: 1018–1028.
- Bouchet PJ, Meeuwij JJ, Salgado Kent CP, Letessier TB, Jenner CK. 2015. Topographic determinants of mobile vertebrate predator hotspots: current knowledge and future directions. *Biological Reviews* 90: 699–728.
- Boutin S, Krebs CJ, Boonstra R, Dale MRT, Hannon SJ, Martin K, Sinclair ARE, Smith JNM, Turkington R, Blower M, Byrom A, Doyle FI, Doyle C, Hik D, Hofer L, Hubbs A, Karels T, Murray DL, Nams V, O’Donoghue M, Rohner C, Schweiger S. 1995. Population changes of the vertebrate community during a snowshoe hare cycle in Canada’s boreal forest. *Oikos* 74: 69–80.
- Burgess EE, Maron M. 2015. Does the response of bird assemblages to fire mosaic properties vary among spatial scales and foraging guilds? *Landscape Ecology* 31: 687–699.
- Bradsworth N, White JG, Isaac B, Cooke R. 2017. Species distribution models derived from citizen science data predict the fine scale movements of owls in an urbanizing landscape. *Biological Conservation* 213: 27–35.
- Bradley CA, Altizer S. 2007. Urbanization and the ecology of wildlife diseases. *Trends in Ecology & Evolution* 22: 95–102.
- Branton M, Richardson JS. 2011. Assessing the value of the umbrella-species concept for conservation planning with meta-analysis. *Conservation Biology* 25: 9–20.
- Brown JS, Kotler BP, Smith RJ, Wirtz WO. 1988. The effects of owl predation on the foraging behavior of heteromyid rodents. *Oecologia* 76: 408–415.
- Burgas D, Byholm P, Parkkima T. 2014. Raptors as surrogates of biodiversity along a landscape gradient. *Journal of Applied Ecology* 51: 786–794.
- Burgas D, Juutinen A, Byholm P. 2016. The cost-effectiveness of using raptor nest sites to identify areas with high species richness of other taxa. *Ecological Indicators* 70: 518–530.
- Burgas D, Ovaskainen O, Blanchet FG, Byholm P. 2021. The ghost of the hawk: top predator shaping bird communities in space and time. *Frontiers in Ecology and Evolution* 9: 638039.

- Byholm P, Burgas D, Virtanen T, Valkama J 2012. Competitive exclusion within the predator community influences the distribution of a threatened prey species. *Ecology* 93: 1802–1808.
- Byholm P, Gunko R, Burgas D, Karell P. 2020. Losing your home: temporal changes in forest landscape structure due to timber harvest accelerate Northern Goshawk (*Accipiter gentilis*) nest stand losses. *Ornis Fennica* 97: 1–11.
- Cadotte MW, Carscadden K, Mirotchnick N. 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48: 1079–1087.
- Cadotte MW, Mehrkens LR, Menge DN. 2012. Gauging the impact of meta-analysis on ecology. *Evolutionary Ecology* 26: 1153–1167.
- Carbó-Ramírez P, Zuria I. 2011. The value of small urban greenspaces for birds in a Mexican city. *Landscape and Urban Planning* 100: 213–222.
- Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A, Hooper DU, Perrings C, Venail P, Narwani A, Mace GM, Tilman D, Wardle DA, Kinzig AP, Daily GC, Loreau M, Grace JB, Larigauderie A, Srivastava DS, Naeem S. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486: 59–67.
- Cardinale BJ, Srivastava DS, Duffy JE, Wright JP, Downing AL, Sankaran M, Jouseau C. 2006. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature* 443: 989–992.
- Caro T. 2003. Umbrella species: critique and lessons from East Africa. *Animal Conservation* 6: 171–181.
- Caro T. 2010. Conservation by proxy: indicator, umbrella, keystone, flagship, and other surrogate species. Island Press.
- Caro T, Engilis A Jr, Fitzherbert E, Gardner T. 2004. Preliminary assessment of the flagship species concept at a small scale. *Animal Conservation* 7: 63–70.
- Caro T, O’Doherty G. 1999. On the use of surrogate species in conservation biology. *Conservation Biology* 13: 805–814.
- Casanoves F, Pla L, Di Rienzo JA, Díaz S. 2011. FDiversity: a software package for the integrated analysis of functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 2: 233–237.
- Curveira-Santos G, Sutherland C, Tenan S, Fernández-Chacón A, Mann GK, Pitman RT, Swanepoel LH. 2021. Mesocarnivore community structuring in the presence of Africa’s apex predator. *Proceedings of the Royal Society B* 288: 20202379.
- Coad L, Watson JEM, Geldmann J, Burgess ND, Leverington F, Hockings M, Knights K, Di Marco M. 2019. Widespread shortfalls in protected area resourcing undermine efforts to conserve biodiversity. *Frontiers in Ecology and the Environment* 17: 259–264.
- Cohen J. 1988. Statistical power analysis for the behavioral sciences. Lawrence Erlbaum Associates.
- Cowie RH, Bouchet P, Fontaine B. 2022. The Sixth Mass Extinction: fact, fiction or speculation?.

- In press in *Biological Reviews*.
- De Bello F, Lavorel S, Gerhold P, Reier Ü, Pärtel M. 2010. A biodiversity monitoring framework for practical conservation of grasslands and shrublands. *Biological Conservation* 143: 9–17.
- De Cáceres M, Legendre P, Wisser SK, Brotons L. 2012. Using species combinations in indicator value analyses. *Methods in Ecology and Evolution* 3: 973–982.
- Dormann CF, Elith J, Bacher S, Buchmann C, Carl C, Carré G, García Marquéz JR, Gruber B, Lafourcade B, Leitão PJ, Münkemüller T, McClean C, Osborne PE, Reineking B, Schröder B, Skidmore AK, Zurell D, Lautenbach S. 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36: 27–46.
- Dormann CF, McPherson JM, Araújo MB, Bivand R, Bolliger J, Carl G, Davies RG, Hirzel A, Jetz W, Daniel Kissling W. 2007. Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography* 30: 609–628.
- Dunning JB. 2008. Handbook of avian body masses, 2nd edn. CRC Press.
- Estes JA, Terborgh J, Brashares JR, Power ME, Berger J, Bond WJ, Carpenter SR, Essington TE, Holt RD, Jackson JBC, Marquis RJ, Oksanen T, Paine RT, Pickett EK, Ripple WJ, Sandin AS, Scheffer M, Schoener TW, Shurin JB, Sinclair RE, Soulé ME, Virtanen R, Wardle DA. 2011. Tropic degrading of planet earth. *Science* 333: 301–306.
- Estrada CG, Rodríguez-Estrella R. 2016. In the search of good biodiversity surrogates: are raptors poor indicators in the Baja California Peninsula desert?. *Animal Conservation* 19: 360–368.
- Faeth SH, Bang C, Saari S. 2011. Urban biodiversity: patterns and mechanisms. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1223: 69–81.
- Ferguson-Lees J, Christie DA. 2001. Raptors of the world. Harcourt, Houghton Mifflin.
- Fiske I, Chandler R. 2011. Unmarked: an R package for fitting hierarchical models of wildlife occurrence and abundance. *Journal of Statistical Software* 43: 1–23.
- Fleishman E, Murphy DD. 2009. A realistic assessment of the indicator potential of butterflies and other charismatic taxonomic groups. *Conservation Biology* 23: 1109–1116.
- Fodor F. 1999. The densest packing of 19 congruent circles in a circle. *Geometriae Dedicata* 74: 139–145.
- Fraixedas S, Lindén A, Piha M, Cabeza M, Gregory R, Lehikoinen A. 2020. A state-of-the-art review on birds as indicators of biodiversity: advances, challenges, and future directions. *Ecological Indicators* 118: 106728.
- Greeney HF, Meneses MR, Hamilton CE, Lichter-Marck E, Mannan RW, Snyder N, Snyder H, Wethington SM, Dyer LA. 2015. Trait-mediated trophic cascade creates enemy-free space for nesting hummingbirds. *Science Advances* 1: e1500310.
- Gregory RD, Strien A. 2010. Wild bird indicators: using composite population trends of birds as measures of environmental health. *Ornithological Science* 9: 3–22.

- Guisan A, Zimmermann NE. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135: 147–186.
- Güneralp B, Seto KC. 2013. Futures of global urban expansion: uncertainties and implications for biodiversity conservation. *Environmental Research Letters* 8: 014025.
- Gurevitch J, Koricheva J, Nakagawa S, Stewart G. 2018. Meta-analysis and the science of research synthesis. *Nature* 555: 175–182.
- Hedges L, Olkin I. 1985. Statistical methods for meta-analysis. Academic Press.
- Hinchliff CE, Smith SA, Allman JF, Burleigh JG, Chaudhary R, Coghill LM, Crandalle KA, Deng J, Drew BT, Gazis R, Gude K, Hibbett DS, Katz LA, Laughinghouse HD, McTavish EJ, Midford PE, Owen CL, Reed RH, Rees JA, Soltis DE, Williams T, Cranston KA. 2015. Synthesis of phylogeny and taxonomy into a comprehensive tree of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112: 12764–12769.
- Hunter L, Barrett P. 2018. A field guide to the carnivores of the world. Bloomsbury Publishing.
- Ibarra JT, Martin K. 2015. Beyond species richness: an empirical test of top predators as surrogates for functional diversity and endemism. *Ecosphere* 6: 142.
- Ives CD, Lentini PE, Threlfall CG, Ikin K, Shanahan DF, Garrard GE, Bekessy SA, Fuller RA, Mumaw L, Rayner L, Rowe R, Valentine LE, Kendal D. 2016. Cities are hotspots for threatened species. *Global Ecology and Biogeography* 25: 117–126.
- Jenkins J, Simmons RE, Curtis O, Atyeo M, Raimondo D, Jenkins AR. 2013. The value of the Black Harrier *Circus maurus* as a predictor of biodiversity in the plant-rich Cape Floral Kingdom, South Africa. *Bird Conservation International* 23: 66–77.
- Jennions MD, Lortie CJ, Rosenberg MS, Rothstein HR. 2013. Publication and related biases. Pages 207–236 in Koricheva J, Gurevitch J, Mengersen K, eds. Handbook of meta-analysis in ecology and evolution. Princeton University Press.
- Johnson CN, Balmford A, Brook BW, Buettel JC, Galetti M, Guangchun L, Wilmshurst JM. 2017. Biodiversity losses and conservation responses in the anthropocene. *Science* 356: 270–275.
- Jokimäki J, Kaisanlahti-Jokimäki ML. 2012a. The role of residential habitat type on the temporal variation of wintering bird assemblages in northern Finland. *Ornis Fennica* 89: 20–33
- Jokimäki J, Kaisanlahti-Jokimäki ML. 2012b. Residential areas support overwintering possibilities of most bird species. *Annales Zoologici Fennici* 49: 240–256.
- Jokimäki J, Suhonen J, Inki K, Jokinen S. 1996. Biogeographical comparison of winter bird assemblages in urban environments in Finland. *Journal of Biogeography* 23: 379–386.
- Kamal S, Grodzińska-Jurczak M, Brown G. 2015. Conservation on private land: a review of global strategies with a proposed classification system. *Journal of Environmental Planning and Management* 58: 576–597.
- Karvonen AK, Yocom K. 2011. The civics of urban nature: Enacting hybrid landscapes.

- Environment and Planning A* 43: 1305–1322.
- Kenward RE. 2006. The Goshawk. T & AD Poyser.
- Kenward RE, Marström V, Karlbom, M. 1999. Demographic estimates from radio-tagging: models of age-specific survival and breeding in the goshawk. *Journal of Animal Ecology* 68: 1020–1033.
- Kéry M, Royle JA. 2016. Applied hierarchical modeling in ecology: analysis of distribution, abundance and species richness in R and BUGS. Academic Press.
- Knight AT, Cowling RM, Rouget M, Balmford A, Lombard AT, Campbell BM. 2008. Knowing but not doing: selecting priority conservation areas and the research–implementation gap. *Conservation Biology* 22: 610–617.
- König C, Weick F. 2008. Owls of the world. A & C Black.
- Koricheva J, Gurevitch J. 2013. Place of meta-analysis among other methods of research synthesis. Pages 3–13 in Koricheva J, Gurevitch J, Mengersen K, eds. Handbook of meta-analysis in ecology and evolution. Princeton University Press.
- Kosicki JZ, Zduniak P, Ostrowska M, Hromada M. 2016. Are predators negative or positive predictors of farmland bird species community on a large geographical scale? *Ecological Indicators* 62: 259–270.
- Krebs CJ. 1998. Ecological methodology. HarperCollins.
- Kremen C. 2005. Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology?. *Ecology Letters* 8: 468–479.
- Lambertucci SA, Ruggiero A. 2016. Cliff outcrops used as condor communal roosts are local hotspots of occupancy and intense use by other bird species. *Biological Conservation* 200: 8–16.
- Landres PB, Verner J, Thomas JW. 1988. Ecological uses of vertebrate indicator species: a critique. *Conservation Biology* 2: 316–328.
- Laundré JW, Hernández L, Ripple WJ. 2010. The landscape of fear: ecological implications of being afraid. *The Open Ecology Journal* 3: 1–7.
- Lee MB, Martin JA. 2017. Avian species and functional diversity in agricultural landscapes: does landscape heterogeneity matter?. *PLoS ONE* 12: e0170540.
- Lele SR, Moreno M, Bayne E. 2012. Dealing with detection error in site occupancy surveys: what can we do with a single survey?. *Journal of Plant Ecology* 5: 22–31.
- Lichstein JW, Simons TR, Shriener SA, Franzreb KE. 2002. Spatial autocorrelation and autoregressive models in ecology. *Ecological Monographs* 72: 445–463.
- Lima SL. 2009. Predators and the breeding bird: behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biological Reviews* 84: 485–513.
- Lowman MD, Sinu PA. 2017. Can the spiritual values of forests inspire effective conservation?.

- BioScience* 67: 688–690.
- Luck GW. 2007. A review of the relationships between human population density and biodiversity. *Biological Reviews* 82: 607–645.
- Luck GW, Davidson P, Boxall D, Smallbone L. 2011. Relations between urban bird and plant communities and human well-being and connection to nature. *Conservation Biology* 25: 816–826.
- Luo D, Wan X, Liu J, Tong T. 2018. Optimally estimating the sample mean from the sample size, median, mid-range, and/or mid-quartile range. *Statistical Methods in Medical Research* 27: 1785–1805.
- Macdonald E, Hinks A, Weiss D, Dickman A, Burnham D, Sandom C, Malhi Y, Macdonald D. 2017. Identifying ambassador species for conservation marketing. *Global Ecology and Conservation* 12: 204–214.
- Maciorowski G, Jankowiak Ł, Sparks TH, Polakowski M, Tryjanowski P. 2021. Biodiversity hotspots at a small scale: the importance of eagles’ nests to many other animals. *Ecology* 102: e03220.
- MacKenzie DI, Nichols JD, Lachman GB, Droege S, Royle JA, Langtimm CA. 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology* 83: 2248–2255.
- MacKenzie D, Nichols J, Royle A, Pollock K, Bailey L, Hines J. 2017. Occupancy estimation and modeling: inferring patterns and dynamics of species occurrence. Elsevier.
- Manning AD, Fischer J, Lindenmayer DB. 2006. Scattered trees are keystone structures – implications for conservation. *Biological Conservation* 132: 311–321.
- Matsushita K. 2002. Forest planning. Pages 118–144 in Iwai Y, ed. *Forestry and the forest industry in Japan*. UBC Press.
- Martín-Queller E, Gil-Tena A, Saura S. 2011. Species richness of woody plants in the landscapes of Central Spain: the role of management disturbances, environment and non-stationarity. *Journal of Vegetation Science* 22: 238–250.
- McClure CJW, Westrip JRS, Johnson JA, Schulwitz SE, Virani MZ, Davies R, Symes A, Wheatley H, Thorstrom R, Amar A, Buij R, Jones VR, Williams NP, Buechley ER, Butchart SHM. 2018. State of the world’s raptors: distributions, threats, and conservation recommendations. *Biological Conservation* 227: 390–402.
- McDonald RI, Kareiva P, Forman RTT. 2008. The implications of current and future urbanization for global protected areas and biodiversity conservation. *Biological Conservation* 141: 1695–1703.
- McKinney ML. 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation* 127: 247–260.
- McKinney ML. 2008. Effects of urbanization on species richness: a review of plants and animals.

- Urban Ecosystems* 11: 161–176.
- McPherson SC, Brown M, Downs CT. 2016. Crowned eagle nest sites in an urban landscape: requirements of a large eagle in the Durban Metropolitan Open Space System. *Landscape and Urban Planning* 146: 43–50.
- Mengersen K, Schmid CH, Jennions MD, Gurevitch J. 2013. Statistical models and approaches to inference. Pages 89–107 in Koricheva J, Gurevitch J, Mengersen K, eds. *Handbook of meta-analysis in ecology and evolution*. Princeton University Press.
- Michonneau F, Brown JW, Winter DG. 2016. rotI: an R package to interact with the Open Tree of Life data. *Methods in Ecology and Evolution* 7: 1476–1481.
- Millsap BA, Cooper ME, Holroyd G. 2007. Legal considerations. Pages 365–382 in Bird DM, Bildstein KL. Eds, *Raptor research and management techniques*. Hancock House Publishers.
- Moran PAP. 1950. Notes on continuous stochastic phenomena. *Biometrika* 37: 17–23.
- Moreno-Opo R, Margalida A. 2013. Carcasses provide resources not exclusively to scavengers: patterns of carrion exploitation by passerine birds. *Ecosphere* 4: 105.
- Monsarrat S, Kerley GI. 2018. Charismatic species of the past: biases in reporting of large mammals in historical written sources. *Biological Conservation* 223: 68–75.
- Mouchet M, Guilhaumon F, Villéger S, Mason NW, Tomasini JA, Mouillot D. 2008. Towards a consensus for calculating dendrogram-based functional diversity indices. *Oikos* 117: 794–800.
- Nakagawa S, Santos ES. 2012. Methodological issues and advances in biological meta-analysis. *Evolutionary Ecology* 26: 1253–1274.
- Natsukawa H. 2020. Raptor breeding sites as a surrogate for conserving high avian taxonomic richness and functional diversity in urban ecosystems. *Ecological Indicators* 119: 106874.
- Natsukawa H. 2021. Raptor breeding sites indicate high taxonomic and functional diversities of wintering birds in urban ecosystems. *Urban Forestry & Urban Greening* 60: 127066.
- Natsukawa H, Ichinose T, Higuchi H. 2017. Factors affecting breeding-site selection of Northern Goshawks at two spatial scales in urbanized areas. *Journal of Raptor Research* 51: 417–427.
- Natsukawa H, Mori K, Komuro S, Shiokawa T, Umetsu J, Ichinose T. 2019. Environmental factors affecting the reproductive rate of urban Northern Goshawks. *Journal of Raptor Research* 53: 377–386.
- Natsukawa H, Mori K, Komuro S, Shiokawa T, Umetsu J, Wakita N. 2020. Forest cover and open land drive the distribution and dynamics of the breeding sites for urban-dwelling Northern Goshawks. *Urban Forestry & Urban Greening* 53: 126732.
- Natsukawa H, Yuasa H, Komuro S, Sergio F. 2021. Raptor breeding sites indicate high plant biodiversity in urban ecosystems. *Scientific Reports* 11: 21139.
- Newton I. 1979. *Population ecology of raptors*. T & AD Poyser.
- Nielsen AB, Van Den Bosch M, Maruthaveeran S, Van Den Bosch CK. 2014. Species richness in

- urban parks and its drivers: a review of empirical evidence. *Urban Ecosystems* 17: 305–327.
- Noss RF. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology* 4: 355–364.
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O’Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Wagner H. 2011. Vegan: community ecology package.
- Ozaki K, Isono M, Kawahara T, Ida S, Kudo T, Fukuyama K. 2006. A mechanistic approach to evaluation of umbrella species as conservation surrogates. *Conservation Biology* 20: 1507–1515.
- Ozanne CMP, Anhof D, Boulter SL, Keller M, Kitching RL, Körner C, Meinzer FC, Mitchell AW, Nakashizuka T, Silva Dias PL, Stork NE, Wright SJ, Yoshimura M. 2003. Biodiversity meets the atmosphere: a global review of forest canopies. *Science* 301: 183–186.
- Pan Y, Birdsey RA, Phillips OL, Jackson RB. 2013. The structure, distribution, and biomass of the world’s forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 44: 593–622.
- Paradis R, Schliep P. 2019. ape 5.0: An environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics* 35: 526–528.
- Petchey OL, Gaston KJ. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5: 402–411.
- Petchey OL, Gaston KJ. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741–758.
- Purvis A, Hector A. 2000. Getting the measure of biodiversity. *Nature* 405: 212–219.
- R Development Core Team. 2021. R: a language and environment for statistical computing, version 4.1.1. R Foundation for Statistical Computing.
- Rands MRW, Adams WM, Bennun L, Butchart SHM, Clements A, Coomes D, Entwistle A, Hodge I, Kapos V, Scharlemann Jr, PW, Sutherland WJ, Vira B. 2010. Biodiversity conservation: challenges beyond 2010. *Science* 329: 1298–1303.
- Ripple WJ, Estes JA, Beschta RL, Wilmers CC, Ritchie EG, Hebblewhite M, Berger J, Elmhagen B, Letnic M, Nelson MP, Schmitz OJ, Smith DW, Wallach AD, Wirsing AJ. 2014. Status and ecological effects of the world’s largest carnivores. *Science* 343: 1241484.
- Ritchie EG, Johnson, CN. 2009. Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecology Letters* 12: 982–998.
- Rodríguez SA, Kennedy PL, Parker TH. 2016. Timber harvest and tree size near nests explains variation in nest site occupancy but not productivity in Northern Goshawks (*Accipiter gentilis*). *Forest Ecology and Management* 374: 220–229.
- Rodríguez-Estrella R, Estrada CG, Alvarez-Castañeda ST, Ferrer-Sánchez Y. 2019. Comparing individual raptor species and coarse taxonomic groups as biodiversity surrogates in desert ecosystems. *Biodiversity and Conservation* 28: 1225–1244.

- Rosenberg MS. 2005. The file-drawer problem revisited: a general weighted method for calculating fail-safe numbers in meta-analysis. *Evolution* 59: 464–468.
- Rosenberg MS, Rothstein HR, Gurevitch J. 2013. Effect sizes: conventional choices and calculations. Pages 61–71 in Koricheva J, Gurevitch J, Mengersen K, eds. Handbook of meta-analysis in ecology and evolution. Princeton University Press.
- Rosich J, Peris A, Mampel T, Hernández-Matías A, Miño À, Real J. 2021. Northern Goshawk breeding sites indicate the presence of mature forest in Mediterranean pinewoods. *Forest Ecology and Management* 479: 118602.
- Rosenzweig ML. 1995. Species diversity in space and time. Cambridge University Press.
- Rousset F, Ferdy JB. 2014. Testing environmental and genetic effects in the presence of spatial autocorrelation. *Ecography* 37: 781–790.
- Rutz C. 2004. Breeding season diet of Northern Goshawks *Accipiter gentilis* in the city of Hamburg, Germany. *Corax* 19: 311–322.
- Rutz C. 2006. Home range size, habitat use, activity patterns and hunting behaviour of urban-breeding Northern Goshawks *Accipiter gentilis*. *Ardea* 94: 185–202.
- Rutz C, Bijlsma RG, Marquiss M, Kenward RE. 2006. Population limitation in the Northern Goshawk in Europe: a review with case studies. *Studies in Avian Biology* 31: 158–197.
- Santangeli A, Kunttu P, Laaksonen T. 2015. The surrogacy potential of White-tailed Sea Eagle nesting habitat on islands of the Baltic Sea. *Ecological Indicators* 57: 215–218.
- Santangeli A, Laaksonen T. 2015. Voluntary nonmonetary conservation approaches on private land: a review of constraints, risks, and benefits for raptor nest protection. *Environmental Management* 55: 321–329.
- Santangeli A, Lehtoranta H, Laaksonen T. 2012. Successful voluntary conservation of raptor nests under intensive forestry pressure in a boreal landscape. *Animal Conservation* 15: 571–578.
- Sattler T, Pezzatti GB, Nobis MP, Obrist MK, Roth T, Moretti M. 2013. Selection of multiple umbrella species for functional and taxonomic diversity to represent urban biodiversity. *Conservation Biology* 28: 414–426.
- Schmitz OJ, Krivan V, Ovadia O. 2004. Trophic cascades: the primacy of trait-mediated indirect interactions. *Ecology Letters* 7: 153–163.
- Schütz C, Schulze CH. 2015. Functional diversity of urban bird communities: effects of landscape composition, green space area and vegetation cover. *Ecology and Evolution* 5: 5230–5239.
- Schwarzer G. 2007. meta: an R package for meta-analysis. *R News* 7: 40–45.
- Sekercioglu CH. 2006. Increasing awareness of avian ecological function. *Trends in Ecology & Evolution* 21: 464–471.
- Senzaki M, Yamaura Y. 2016. Surrogate species versus landscape metric: does presence of a raptor species explain diversity of multiple taxa more than patch area?. *Wetlands Ecology and*

- Management* 24: 427–441.
- Senzaki M, Yamaura Y, Shoji Y, Kubo T, Nakamura F. 2017. Citizens promote the conservation of flagship species more than ecosystem services in wetland restoration. *Biological Conservation* 214: 1–5.
- Sergio F. 2018. Raptor monitoring: challenges and benefits. *Bird Study* 65: S3.
- Sergio F, Caro T, Brown D, Clucas B, Hunter J, Ketchum J, McHugh K, Hiraldo F. 2008a. Top predators as conservation tools: ecological rationale, assumptions, and efficacy. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39: 1–19.
- Sergio F, Newton I, Marchesi L. 2005. Top predators and biodiversity. *Nature* 236: 192.
- Sergio F, Newton I, Marchesi L. 2008b. Top predators and biodiversity: much debate, few data. *Journal of Applied Ecology* 45: 992–999.
- Sergio F, Newton I, Marchesi L, Pedrini P. 2006. Ecologically justified charisma: preservation of top predators delivers biodiversity conservation. *Journal of Applied Ecology* 43: 1049–1055.
- Sergio F, Pedrini P, Marchesi L. 2003. Reconciling the dichotomy between single species and ecosystem conservation: Black Kites (*Milvus migrans*) and eutrophication in pre-Alpine lakes. *Biological Conservation* 110: 101–111.
- Sergio F, Schmitz OJ, Krebs CJ, Holt RD, Heithaus MR, Wirsing AJ, Ripple WJ, Ritchie E, Ainley D, Oro D, Jhala Y, Hiraldo F, Korpimäki E. 2014. Towards a cohesive, holistic view of top predation: a definition, synthesis and perspective. *Oikos* 123: 1234–1243.
- Seto KC, Güneralp B, Hutyra LR. 2012. Global forecasts of urban expansion to 2030 and direct impacts on biodiversity and carbon pools. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109: 16083–16088.
- Sibarani MC, Di Marco M, Rondinini C, Kark S. 2019. Measuring the surrogacy potential of charismatic megafauna species across taxonomic, phylogenetic and functional diversity on a megadiverse island. *Journal of Applied Ecology* 56: 1220–1231.
- Sirakaya A, Cliquet A, Harris J. 2018. Ecosystem services in cities: towards the international legal protection of ecosystem services in urban environments. *Ecosystem Services* 29: 205–212.
- Soga M, Gaston KJ. 2016. Extinction of experience: the loss of human–nature interactions. *Frontiers in Ecology and the Environment* 14: 94–101.
- Sokal RR, Rohlf FJ. 1987. Introduction to biostatistics, 2nd edn. Freeman Publications.
- Sol D, Bartomeus I, González-Lagos C, Pavoine S. 2017. Urbanisation and the loss of phylogenetic diversity in birds. *Ecology Letters* 20: 721–729.
- Somaweera R, Nifong J, Rosenblatt A, Brien ML, Combrink X, Elsey RM, Grigg G, Magnusson WE, Mazzotti FJ, Percy A, Platt SG, Shirley MH, Tellez M, van der Ploeg J, Webb G, Whitaker R, Webber BL. 2020. The ecological importance of crocodylians: towards evidence-based justification for their conservation. *Biological Reviews* 94: 936–959.

- Spellerberg IF, Fedor PJ. 2003. A tribute to Claude Shannon (1916–2001) and a plea for more rigorous use of species richness, species diversity and the ‘Shannon-Wiener’ Index. *Global Ecology and Biogeography* 12: 177–179.
- Spotswood EN, Beller EE, Grossinger R, Grenier JL, Heller NE, Aronson MF. 2021. The biological deserts fallacy: cities in their landscapes contribute more than we think to regional biodiversity. *BioScience* 71: 148–160.
- Stein A, Gerstner K, Kreft H. 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters* 17: 866–880.
- 高川晋一 , 植田睦之, 天野達也, 岡久雄二, 上沖正欣, 高木憲太郎, 高橋雅雄, 葉山政治, 平野敏明, 三上修, 森さやか, 森本元 , 山浦悠一 . 2011. 日本に生息する鳥類の生活史・生態・形態的特性に関するデータベース「JAVIAN Database」. *Bird Research* 7: R9–R12.
- Tilman D, Clark M, Williams DR, Kimmel K, Polasky S, Packer C. 2017. Future threats to biodiversity and pathways to their prevention. *Nature* 546: 73–81.
- Trouwborst A. 2015. Global large carnivore conservation and international law. *Biodiversity and Conservation* 24: 1567–1588.
- Tshabalala T, McManus J, Treves A, Masocha V, Faulconbridge S, Schurch M, Goets S, Smuts B. 2021. Leopards and mesopredators as indicators of mammalian species richness across diverse landscapes of South Africa. *Ecological Indicators* 121: 107201.
- Tryjanowski P, Morelli F. 2015. Presence of cuckoo reliably indicates high bird diversity: a case study in a farmland area. *Ecological Indicators* 55: 52–58.
- Tryjanowski P, Sparks TH, Biaduń W, Brauze T, Hetmański T, Martyka R, Skórka P, Indykiewicz P, Myczko Ł, Kunysz P, Kawa P, Czyż S, Czechowski P, Polakowski M, Zduniak P, Jerzak L, Janiszewski T, Goławski A, Duduś L, Nowakowski JJ, Wuczyński A, Wysocki D. 2015. Winter bird assemblages in rural and urban environments: a national survey. *PLoS ONE* 10: e0130299.
- Tornberg R, Korpimäki E, Jungell S, Reif V. 2005. Delayed numerical response of goshawks to population fluctuations of forest grouse. *Oikos* 111: 408–415.
- Tzortzakaki O, Kati V, Kassara C, Tietze DT, Giokas S. 2018. Seasonal patterns of urban bird diversity in a Mediterranean coastal city: the positive role of open green spaces. *Urban Ecosystems* 21: 27–39.
- Väli Ü, Mirski P, Sein G, Abel U, Tonisalu G, Sellis U. 2020. Movement patterns of an avian generalist predator indicate functional heterogeneity in agricultural landscape. *Landscape Ecology* 35: 1667–1681.
- Valkama J, Korpimäki E, Arroyo B, Beja P, Bretagnolle V, Bro E, Kenward R, Manosa S, Redpath SM, Thirgood S, Vinuela J. 2005. Birds of prey as limiting factors of gamebird populations in Europe: a review. *Biological Reviews* 80: 171–203.

- Viechtbauer W. 2010. Conducting meta-analyses in R with the metafor package. *Journal of Statistical Software* 36: 1–48.
- Waldron A, Miller DC, Redding D, Mooers A, Kuhn TS, Nibbelink N, Roberts JT, Tobias JA, Gittleman JL. 2017. Reductions in global biodiversity loss predicted from conservation spending. *Nature* 551: 364–367.
- Watson JE, Venter O. 2017. A global plan for nature conservation. *Nature* 550: 48–49.
- Wenny DG, Devault TL, Johnson MD, Kelly D, Sekercioglu CH, Tomback DF, Whelan CJ. 2011. The need to quantify ecosystem services provided by birds. *Auk* 128: 1–14.
- Wiens JA, Hobbs RJ. 2015. Integrating conservation and restoration in a changing world. *BioScience* 65: 302–312.
- Williams CM, Henry HA, Sinclair BJ. 2015. Cold truths: how winter drives responses of terrestrial organisms to climate change. *Biological Reviews* 90: 214–235.
- Wolf C, Ripple WJ. 2016. Prey depletion as a threat to the world’s large carnivores. *Royal Society Open Science* 3: 160252.
- Yan Z, Teng M, He W, Liu A, Li Y, Wang P. 2019. Impervious surface area is a key predictor for urban plant diversity in a city undergone rapid urbanization. *Science of the Total Environment* 650: 335–342.
- Yang J, Yan P, He R, Song X. 2017. Exploring land-use legacy effects on taxonomic and functional diversity of woody plants in a rapidly urbanizing landscape. *Landscape and Urban Planning* 162: 92–103.
- Young JS, Ammon EM, Weisberg PJ, Dilts TE, Newton WE, Wong-Kone DC, Heki LG. 2013. Comparison of bird community indices for riparian restoration planning and monitoring. *Ecological Indicators* 34: 159–167.
- Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith GM. 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer.