

管理されたヨシ原における  
安定同位体を用いた食物網解析

岩手大学大学院連合農学研究科  
生物環境科学専攻  
佐藤 臨

# 目次

<b>I. 緒言</b> .....	4
<b>II. 研究地</b> .....	13
<b>III. 本論</b> .....	16
<b>第1章 ヨシ原の節足動物群集と人為的管理による影響</b>	
緒言 .....	16
材料および方法 .....	18
結果 .....	24
考察 .....	31
<b>第2章 ヨシ原の食物網構造</b>	
緒言 .....	36
材料および方法 .....	38
結果 .....	42
考察 .....	48
<b>第3章 人為的管理が食物網へ与える影響</b>	
緒言 .....	51
材料および方法 .....	52
結果 .....	55
考察 .....	60

## 第4章 鱗翅目昆虫の変態に伴う同位体濃縮

緒言 .....	63
材料および方法 .....	65
結果 .....	68
1. ♂♀間の湿重量	
2. 成虫と繭内物質, 成虫部位ごとの安定同位体比	
考察 .....	72
1. 変態に伴う $\delta^{15}\text{N}$ の濃縮	
2. 変態に伴う $\delta^{13}\text{C}$ の変化	
3. 性差	

## 第5章 草原性鳥類の食物利用履歴と餌ニッチ分割

緒言 .....	77
材料および方法 .....	81
結果 .....	87
考察 .....	93

## 第6章 節足動物の餌ニッチ分割と人為的管理に伴うニッチ変化

緒言 .....	97
• オサムシ科5種における餌ニッチ分割と管理に伴う餌資源の変化	
緒言 .....	99
材料および方法 .....	100
結果 .....	103
考察 .....	110

<ul style="list-style-type: none"> <li>• マークオサムシにおける幼虫期の餌資源推定 <ul style="list-style-type: none"> <li>緒言 ..... 112</li> <li>材料および方法 ..... 114</li> <li>結果 ..... 115</li> <li>考察 ..... 117</li> </ul> </li> <li>• シデムシ科における餌ニッチ分割 <ul style="list-style-type: none"> <li>緒言 ..... 120</li> <li>材料および方法 ..... 122</li> <li>結果 ..... 124</li> <li>考察 ..... 127</li> </ul> </li> <li>• 徘徊性クモ類における餌ニッチ分割 <ul style="list-style-type: none"> <li>緒言 ..... 128</li> <li>材料および方法 ..... 129</li> <li>結果 ..... 131</li> <li>考察 ..... 133</li> </ul> </li> </ul>	
<b>IV. 総合考察</b> .....	134
謝辞 .....	140
引用文献 .....	141
付表 .....	162

## I. 緒言

湿地 (wetlands) は, 「湿地及び水鳥の保全のための国際会議」 (1971 年 2 月 2 日, イラン・ラムサール) において採択された「特に水鳥の生息地として国際的に重要な湿地に関する条約 (Convention on Wetlands of International Importance especially as Waterfowl Habitat)」(ラムサール条約) において, 「天然のものであるか人工のものであるか, 永続的なものであるか一時的なものであるかを問わず, 更には水が滞っているか流れているか, 淡水であるか汽水であるか鹹水 (海水) であるかを問わず, 沼沢地, 湿原, 泥炭地又は水域をいい, 低潮時における水深が 6 メートルを超えない海域を含む」(条約第 1 条 1) と定義されている.

世界における湿地面積はおよそ  $6.8 \sim 8.6 \times 10^6 \text{ km}^2$  と推測されており, これは全陸地面積の 6.4% を占める (Mitsch & Gosselink, 2015). しかし, こうした湿地環境は農耕地や放牧地の増加といった土地利用の変化, ダムや水路・運河などによる水の流れの改変, 河川流域や沿岸部における開発, 水質汚濁や富栄養化, 温暖化などの気候変動によって, かつて存在していた多くが既に失われたものであり, 1900 年以降 100 年のうちに世界中から 64 ~ 71% の湿地が消失したと推計されている (Davidson, 2014). また, ラムサール条約湿地に登録されているのは 169 か国 2243 か所の湿地で, その総面積は約  $2.16 \times 10^6 \text{ km}^2$  (2016 年 11 月時点, Ramsar Secretariat: <http://www.ramsar.org/>)

であるが、1970年から2008年にかけて世界1000か所以上の湿地で得られたデータによれば、登録湿地においてさえ全体平均でおよそ40%の湿地規模の縮小が報告されている。湿地の減少は沿岸部よりも内陸部において顕著であり（Davidson, 2014）、特に氾濫原などゆるやかな平野部に発達する湿地帯は宅地や農耕地の造成に伴って大規模に開発されてきた環境である。

日本においては明治・大正時代には全国で2110.62 km<sup>2</sup>の湿地が存在していたが、1999年には820.99 km<sup>2</sup>まで減少しており、全体の61.1%の湿地が消失したとされている。山地が多く平野の少ない日本では湿地の大半は低地の氾濫原地帯であったため、耕作や宅地造成によって開発され、現在では河川下流のごく限られた範囲で僅かに残されているに過ぎない。最も減少したのは北海道の釧路湿原（33%減, 110.83 km<sup>2</sup>）で、それに次いで青森県の屏風山湿地群（90%減, 13.83 km<sup>2</sup>）が知られ、日本北部での内陸の湿地減少が著しい（国土地理院, 2000）。

青森県では、県西部を流れる岩木川の下流部河川敷や太平洋側の小川原湖畔および仏沼湿地に広い低湿地帯が現在も残存している。岩木川は白神山地（世界自然遺産 Ib）、十和田山地、大鱒山地を源流に津軽平野を縦断して河口の十三湖に注ぐ一級河川であり、津軽地方の農水産業をはじめ人間生活にとって非常に重要な河川となっている。下流域はかつて氾濫原であった場所に広大な水田地帯が広がっているが、過去頻繁に河川氾濫による洪水害が起きていたため、河川両岸には高く土を盛った堤防が造られている。堤

外地もかつては水田や農耕馬の採草地として利用されていたが、管理の難しさなどの理由から長く放棄されており、現在は広大なヨシ原に置き換わっている。岩木川河口部から上流 10km の河川敷（北津軽郡中泊町およびつがる市）に広がるヨシ原の総面積は 3.95 km<sup>2</sup> と日本において最大級の規模であり、オオセッカ *Locustella pryeri*（環境省レッドデータブック 2015・IB 類） やコジュリン *Emberiza yessoensis*（環境省・II 類），チュウヒ *Circus spilonotus*（環境省・IB 類）などの草原性鳥類の繁殖地として知られるほか、昆虫類ではマークオサムシ *Apotomopterus maacki aquatilis*（環境省・II 類） やアカガネオサムシ *Carabus granulatus telluris*（環境省・II 類），ゲンゴロウ *Cybister japonicas*（環境省・II 類），ゲンゴロウモドキ *Dytiscus dauricus*（環境省・準絶滅危惧） など、希少な湿地性の指標種が数多く生息している。この地域では伝統的なヨシの商業利用が盛んに行われてきた歴史があり、ヨシの品質保持を目的として冬季のヨシ刈りや春季の野焼きがなされてきた（Fig. 1a, b）。これらの人為的な管理は屋根葺き、暗渠、防砂用などの材料となる良質なヨシの安定的収穫を目的に行われてきたものであるが、これが結果として湿地の植生遷移を抑制しヨシ原の維持に貢献してきたことが明らかになっている（寺林, 2008）。ヨシ刈りや野焼きはヨシを加害する病害虫および下草の除去を行い、野焼きでは生じた灰が肥料になることで良質なヨシの生産を可能にする。攪乱の行われないヨシ原では枯れた植物が堆積し続けて湿地を覆っていくため（Fig. 1 c），人為的な管理は厚く堆積していたリター（ヨシなど植物の

枯死体) が除去されることによって植物が繁茂しやすい環境を形成し、湿地植生の多様性や遷移段階を維持するのに効果的である。本来、低湿地は洪水によって頻繁に攪乱される不安定な環境であるが、河川拡幅や上流でのダム整備によって流路と流量が操作される現在においては自然的要因による攪乱はごく小規模かきわめて少ない頻度であるため、湿地の遷移維持には人の手による直接的な管理が必要不可欠である。しかし近年、黒煙・降灰などに伴う火入れ管理問題やヨシ需要の減少で資源的価値が低くなったことにより、2005年以降は湿地への大規模な火入れが行われなくなったうえ、ヨシ刈取りの規模も縮小されているため、攪乱頻度の減少による湿地全体の荒廃が懸念されている(寺林, 2008)。このようなことは日本各地の湿地で問題視されているものの、具体的な保全活動が行なわれている地域はラムサール条約の登録湿地となっている渡良瀬遊水地・蕪栗沼・仏沼などを除けば未だ少なく、日本の湿地保全に関する対応は国際的に見てやや遅れている。東ヨーロッパ諸国においては産業革命以降の河川改修等によって多くの湿地が失われたため、1970年代以降には低湿地に発達するヨシ原の資源的価値や生態系における役割、生物のハビタットとしての機能について多くの研究が行われ、その重要性が見直されてきた。遊水地としての湿地が失われたことによって各地で洪水が頻発したことから、コンクリートで固めてしまった水路を、氾濫原機能をもつ本来の河川に戻そうとする動きが高まっており(Nijland, 2004)、EU諸国の水域全てにおいて「良い生態的状态 (good ecological status)」を実現することを掲げた「水枠組み指令



(Water Framework Directive)」により、現在では生態系を考慮した河川環境の復元を推進している (Irvine, 2004) .

低湿地帯に優占しヨシ原を形成するヨシ *Phragmites australis* は対塩性や環境適応性が高く、汽水～やや乾いた陸上まで幅広い湿地環境に生息しているイネ科の草本である。地下茎繁殖での強い増殖力と高い成長速度によって特定の物質を取り込む能力に優れており、シアン、フェノールなどの有害物質や重金属元素の選択的取り込み、根圏における有機物分解作用を持つことから水質と土壌の浄化に有用であるほか、水流の静穏化や微細粒子の下降と再懸濁防止効果、さらに地下茎と根の構造が地形の変状や浸食防止機能を持つことがわかってきた (Hosokawa *et al.* 1991; Bonanno & Giudice, 2010). 複雑に絡み酸素に富んだ抽水植物の根圏は、水中においては魚類の稚魚や甲殻類にとっての住処や餌場として機能し、水圏の生態系においてきわめて重要な存在である (藤原ら, 1995; Weinstein & Balletto, 1999; Able & Hagen, 2000; 2003). また、ヨシの群落は密な草原を形成することによって昆虫・クモなど陸上の節足動物や草原性鳥類の重要な繁殖場所となっているなど、多様な動植物の生息場所であることが分かっている (Flade, 1994; Ostendorp, 1999; Tschardtke, 1999). ヨシ管理に伴う攪乱が生物群集に与える影響については主に草原性鳥類を対象に行われ (Leisler *et al.*, 1995; Graveland, 1999; Poulin *et al.*, 2002a; 2002b), そして彼らの餌である節足動物や活動の場所となる植生を含めた包括的研究が行われており、ヨシ原の環境および生物の保全

と商業的管理の在り方が論じられている (Vickery *et al.*, 2001; Erber *et al.*, 2002; Poulin *et al.*, 2002a; 2002b; Schmidt *et al.*, 2005).

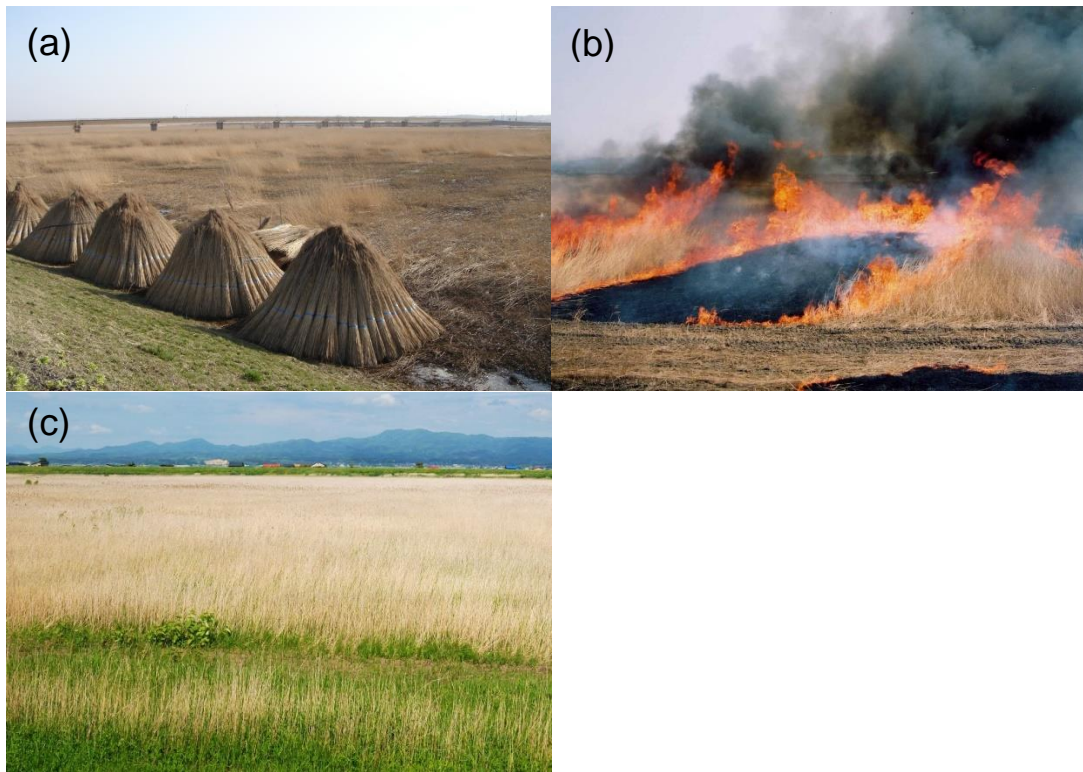
一方、日本国内でも琵琶湖岸において 1980 年代前半からヨシの人口栽植が行なわれているなど (藤井, 2001), 一部地域では古くからヨシ原の再生に向けた事業と持続的なヨシ利用による維持が行なわれてきた。ヨシ群落及び湿地植生に刈取りや野焼きが及ぼす影響 (湯谷ら, 2002; 2003; 小田ら, 2005; 吉田・西山, 2008; 野副ら, 2010) や草原性鳥類の繁殖や分布に刈取りや野焼きが及ぼす影響が数多く示されている (日置ら, 1999; 西海, 1997; 杉浦ら, 2003; 永田, 2008; 三上, 2012; 三上・高橋, 2013; 平野, 2013; Takahashi *et al.*, 2013; 平野, 2015)。しかしながら、日本国内の湿地に関するこれら研究の多くはヨシ原生態系の上位捕食者たる鳥類と、一次生産者である植物に関してのものが多く、二者間の食物連鎖の間に存在する昆虫や土壌動物に関する知見はきわめて少ない。藤澤 (2013) は淀川水系河川敷の微少環境を含む多様な環境において、環境指標生物として広く用いられる地表性甲虫の群集構造を解析し、河川改修など人為的インパクトが群集に与える影響を評価した。そのほか、堀ら (1994) においても河川敷の微少環境によって地表性甲虫の群集組成が異なることが明らかにされているが、いずれも環境ごとの群集とその動態を報告したものであり、湿地における全体の食物網は明らかにされておらず、種間の捕食-被食関係や資源における棲み分けなどは分かっていない。

岩木川においては、ヨシ原の植生管理がオオセッカの個体数・分布や繁殖場所に与える影響（竹内・東, 2005; 竹内, 2006）や岩木川下流部ヨシ原の管理の変遷（寺林, 2008; 2015）、下流域環境の管理とモニタリング手法（瀧田ら, 2013）などの研究が行われヨシ原環境と生物保全の必要性が求められているが、他地域と同様、鳥類と植物以外の知見はほとんど皆無と断言している。管理放棄されたヨシ原における乾燥化と植生遷移が進む昨今、これから絶滅の危機に瀕するであろう生物が、それまで十分な調査が行われていなかったために効果的な対策をとられないまま絶滅してしまうことは大いに起こり得るだろうと予測される。したがって、ヨシ原環境と湿地性生物の保全を目的とした計画およびその実行は急務であり、その為にヨシ原生物群集の現状と個々の種における食物連鎖の複雑な繋がりを把握することは、管理の計画・実施に際しての基礎的な情報を提供する点で重要である。

そのため、本研究では第1章で岩木川下流域のヨシ原において火入れ・刈取り・放置されたヨシ原それぞれでの地表性甲虫をはじめとする節足動物群集を比較し、人為的管理が節足動物の群集構造と種多様性に与える影響について考察した。第2章ではヨシ原全体の食物網構造を調べるため、鳥類・小型哺乳類・両生類・昆虫類・クモ類・腹足類およびその他の土壌動物・植物・土壌について安定同位体分析を行い、食物連鎖の起点となるエンドメンバーから高次消費者に至るまでの網羅的な食物網解析を行った。更に、第3章で異なる植生管理がその食物網にもたらす影響についても明らかにした。

以降の章では主に高次消費者における詳細な資源利用を明らかにするため、それぞれの分類群について種または個体ごとの解析を行った。第4章では、鱗翅目昆虫の変態過程で生じる特殊な同位体濃縮の存在を明らかにし、第5章で草原性鳥類の資源利用履歴と種間の餌ニッチ分割を、同位体混合モデルとニッチモデルを用いて示した。第6章においては肉食性節足動物における個体の資源利用履歴と種間の餌競合、および人為的管理に伴って生じる餌資源の変化を、混合モデルやニッチモデルを用いて議論した。

総合考察では、これらの成果をもとに火入れや刈り取りによる人為的管理、または管理の放棄がヨシ原の生態系に与える影響を評価し、今後のヨシ原管理の意義と在り方について提議する。



**Fig. 1** Different types of management in Iwaki-river reed bed. (a) Cut area in early winter, (b) Burnt area in early spring. (c) Control (non-management) area in spring. Reed bed is covered by many dead reed and other grasses.

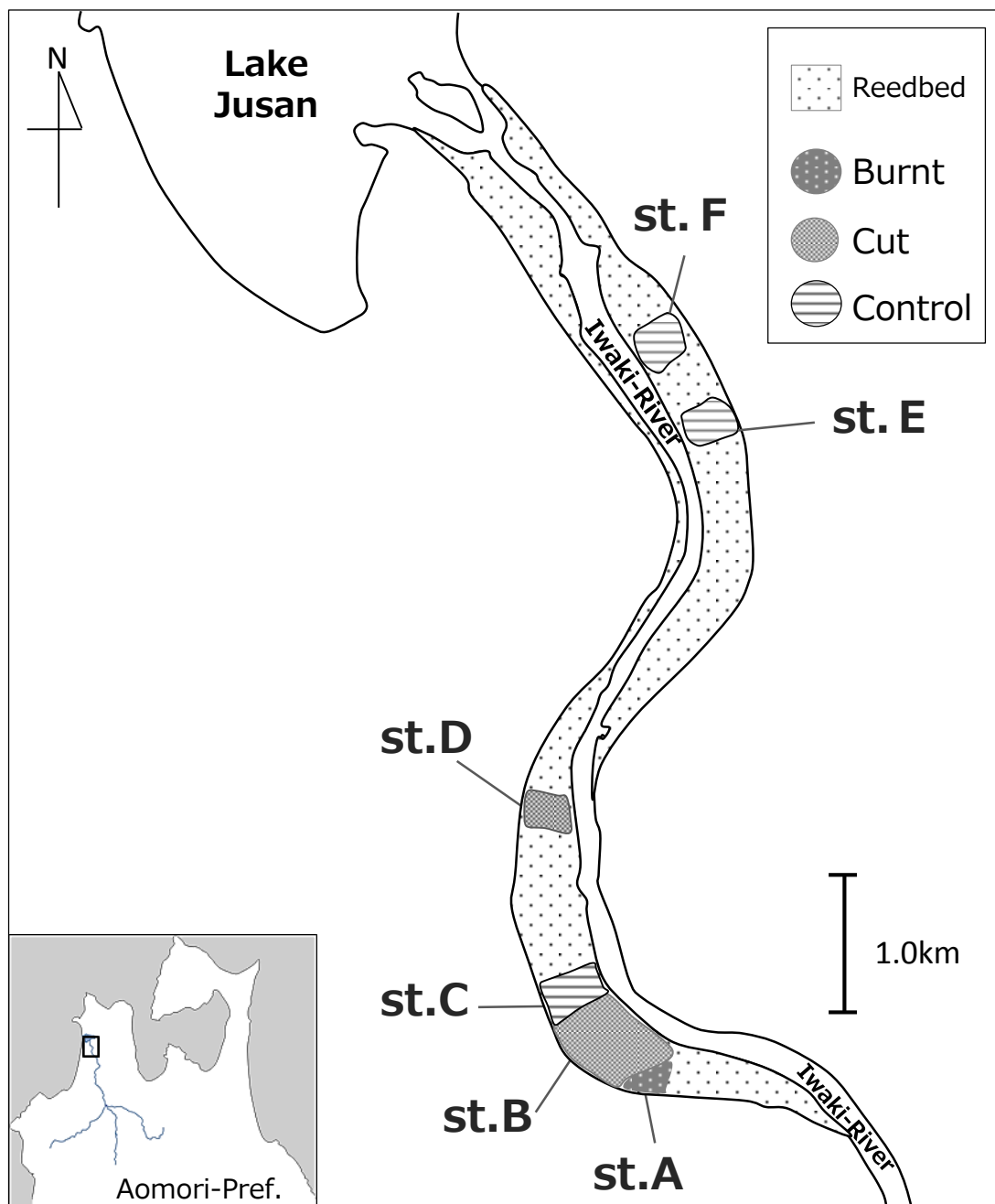
## II. 研究地

岩木川下流域は青森県北津軽郡中泊町とつがる市の境界に位置し、大部分は北津軽郡中泊町（旧中里町）に含まれる。ヨシ原は岩木川の河口部から上流へおよそ 10km までの河川敷両岸に発達しており、総面積は約 395ha で青森県内では最大の面積を持つ湿地帯である。河川敷と周辺の水田や集落は堤防によって分断されている。管理は国土交通省下にあり、定期横断測量のための杭が約 200m 間隔で堤防上に設けられている。国土交通省が設定した河口の No.0 ~ 50 までの杭番号があり、刈り取り作業等は概ねこの区分けに従って行われるため、本研究でも調査区設定の目安として用いた。

研究地は人為的管理が頻繁に行われている左岸上流部に、火入れ区 No.46-47 (st.A)、刈取区 No.45-46 (st.B)・放置区 No.43-44 (st.C)・刈取り区 No.36-37 (st.D) の 4 区を、さらに、近年管理がほとんど行われていない左岸中央部に放置区として No.20-21 (st.E)、No.15-16 (st.F) の 2 区を設定し、計 6 区を調査区とした (Fig. 2)。

st.A・B・C は隣接した区画で、これらの間を物理的に遮るものは見受けられず、生物の自由な行き来が可能である。また、st.A の火入れ区は刈取り区の一部であったが、2010 年の春に部分的に火入れが行われた区である。st.B および st.D は区全体で毎年決まって冬季の全面刈取りが行われており、比較的安定した人為攪乱地といえる。st.C は 2005 年以降の人為的攪乱が行われずに枯れたヨシなどが堆積した結果、植生遷移と乾燥化が進んでいる区である。右岸部は st.C と同様 2005 年以降に大規模な管理は行われ

ておらず、左岸上流部と比べて元来管理頻度の少ない地域であったことから、st.C よりもさらに遷移の進んだ状態のヨシ原が広範囲に広がっている。st.E および st.F のどちらも低木が侵入して乾燥化が目立ち、st.F は全調査区で最も乾燥化が激しく、ヨシ群落がやや衰退しニセアカシアやヤナギ類の樹木が多く侵入している場所となっている。



**Fig. 2** The reed bed and study sites in the Iwaki-River downstream.



### Ⅲ. 本論

#### 第1章 ヨシ原の節足動物群集と人為的管理による影響

##### 緒言

環境ごとの生物群集の比較においては、地表性甲虫群集が用いられることが多い。地表性甲虫の多くは地上や植物体上を徘徊しながら節足動物や土壌動物などを広範に捕食する肉食性昆虫であるが、中には植物の種子から死肉や獣糞に好んで集まる群もおり、その食性は非常に多様である。これらの甲虫の中には後翅が退化（オサムシ亜科のほとんどの種が該当）して瞬間的な移動力が比較的小さい（大きく長期的な環境攪乱に弱い）種が存在すること、微小な環境内でも種数・個体数がきわめて豊富で採集が簡便なこと、環境変化への応答性が高い、などの理由から環境評価における指標種として広く利用されている。耕作地に生じた遷移初期の湿地帯における植生構造および植物多様性の変化に対する応答性（Brose, 2003）や、河川敷において種ごとの環境選好性が異なること（Eyre & Lott, 1996; Eyre *et al.*, 2001; Eyre & Luff, 2002）、河川の微小環境に応答して群集の組成が変化すること（堀ら, 1994; Ishii *et al.*, 1996 ; Ishitani *et al.*, 1997 ; 松良ら, 2006; Hiramatsu, 2007; 李・石井, 2010）、森林環境において林床管理（下草刈りや落葉掻き）がされている区と対照区での研究（谷脇ら, 2007）など、多くの知見が蓄積されている。人為的な攪乱だけでなく、草食獣の増加によって植生構造が変化した

際にも群集構成種が変化する例も報告されている(上田ら, 2009)。これらの研究から、地表性甲虫は植生の被度や構造にきわめて敏感に応答することが明らかになっており、ヨシ原の人為的管理による影響を評価する指標として優れていると考えられる。

また、火入れや刈取りといった人為的管理は地表性甲虫だけでなくあらゆる生物群集に影響を与える。植生においては、草地における火入れは絶滅危惧種を含む草本種の種多様性保存に有効であること(Middleton, 2002)や刈取りが植物群落の種多様性を高めることが知られている(Cowie *et al.*, 1992; Ostendorp, 1999)。動物では、Schmidt *et al.* (2005)が刈取りによって鱗翅目やトビムシ目、ワラジムシ目の個体数が大きく減少すること、一方でアブラムシ類やヨコバイ類などの半翅目、双翅目(蚊)、ダニ類、コモリグモ類の個体数が増加することを報告している。よって、様々な分類群における影響の違いを考慮する必要があるため、本研究では上述の地表性甲虫や土壌性の甲殻類(ヨコエビ類・ワラジムシ類)のほか、飛翔性の昆虫類も採集し、様々な節足動物に対する管理の影響を評価した。

## 材料および方法

ヨシ原で成立している節足動物の群集構造と人為的管理による影響を評価するため、地表性甲虫、飛翔性の鱗翅目・鞘翅目・半翅目・膜翅目の昆虫類、土壌性動物を材料として用いた。地表性甲虫については、本研究においてはオサムシ科・ホソクビゴミムシ科・シデムシ科の3科の甲虫群を調査対象とした (Fig. 3)。

深さ 9cm, 口径 7cm のプラスチックコップを地表面と水平になるように埋め込んだピットフォールトラップ (Fig. 4) により、地表を徘徊する甲虫類や甲殻類を捕獲した。トラップは各地点に 20 個, 4 地点で合計 80 個を設置した。各コップはそれぞれ 2m 以上離れるようにし、設置する際にはトラップ周辺の植生と空間構造を大きく変更することがないように可能な限り留意している。コップ内には保存液を入れ一週間以上の長期間設置するのが通常行われる手法であるが、低湿地においては地下水位の変動が激しく長期的な設置が困難であったため、短期間でのサンプリングを目的として誘引餌 (サナギ粉) を使用した。対象とする甲虫類のほとんどが夜行性であるため、トラップは夕方

に設置して一晩放置した後、翌日の朝にコップごと回収し、コップ内の虫を地点毎にフリーザーパックに分け入れて持ち帰った。また回収時には CO<sub>2</sub> による麻酔を施し、パック内での生物同士で食い合いが起こらないようにした。

サンプリング期間は 2011 年の 6 月～9 月に月一回、計 4 回行い (10 月に行な

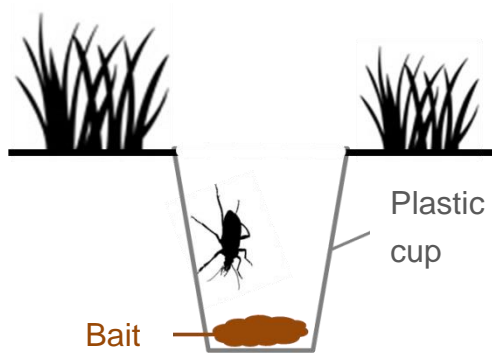
調査では1サンプルも得られなかったため除外), 捕獲したサンプルは研究室に持ち帰って-30°Cの冷凍庫で一時冷凍保存した. 後日解凍した地表性甲虫を分別・種同定した後, 種数と個体数を地点ごとの群集データとして集計した.

飛翔性の昆虫の採集はマレーズトラップを用いて2012年の7月~10月にかけて行なった. マレーズトラップはトラップ布にぶつかった昆虫が上方に向けて飛翔する性質を利用し, 布上部に備えた保存液(エタノール)の入った瓶に誘導する罠である. 全方向型のもの(SLAM trap, BugDorm社製・L156 x W156 x H170 cm; Fig. 5)を, 管理の異なる隣接した左岸上流の3区(st.A・st.B・st.C)にそれぞれ2基ずつ設置し, 10日~14日ごとに保存液の交換と昆虫類の回収を行なった. その後, 実験室にて分類群ごとに分別し, 調査回ごとの各昆虫群の総個体数は各区2基のトラップで得られたものを合算したものとした. また, 鱗翅目については乾燥重量も計測した.



**Fig. 3** Epigeal beetles in reed bed.

From the left: *Apotomopterus maacki aquatilis* (Carabidae), *Pheropsophus jessoensis* (Brachinidae), *Nicrophorus japonicus* (Silphidae).



**Fig. 4** Pit-fall trap.



**Fig. 5** Malaise trap (SLAM trap).

## ・データ解析

地表性甲虫の種数および個体数の群集データをもとに Shannon-Wiener の多様度指数  $H'$  と Simpson の多様度指数  $D$  (木元, 1976) を用いて各地点の群集の種多様性を評価すると共に2つの指数を比較した. また,  $H'$  を用いた Pielou の均衡度指数  $J'$  (Pielou, 1966) により群集の複雑さを評価した. 群集間の類似度を求めるために Horn の重複度指数  $R_0$  (Horn, 1966) を用い, 単純連結法 (SLINK: single linkage clustering method) によるデンドログラムを作成してクラスター解析を行なった. 各指数の式は以下の通りである.

## ・ Shannon-Wiener の多様度指数 $H'$

情報理論に基づいた, 個体数が少ない稀な種の数に着目した指数. 種数が多いほど, 各種の個体数が均等であるほど高い値を示す.

$$H' = - \sum_{i=1}^s P_i \log_2 P_i$$

ここで,  $S$  は総種数,  $P_i$  は相対優占度であり,  $i$  番目の種の個体数/全個体数で求められる. また,  $H'$  は 0 以上の値をとる.

## ・ Simpson の多様度指数 $D$

確立論に基づく指数である. 得られた個体全ての中からランダムに 1 個体を選んだ場

合に、i 番目の種を選ぶ確率。これを 2 回繰り返したときに両方が同じ種になる確率を 1 から引いた値。(1 に近づくほど種多様性が高い)

$$D = 1 - \sum_{i=1}^s P_i^2$$

ここで、H' と同様に S は総種数、P<sub>i</sub> は i 番目の種の相対優占度を表す。また、D は 0 以上 1 未満の値をとる。

・ Pielou の均衡度指数 J'

Shannon-Wiener の多様度指数 H' を用いて、相対多様度を示す。J' は 0~1 の値をとる。群集を構成する種のすべてが同一の個体数であるとき、最大値 1 をとる。また、0 に近いほど特定種の独占が強い群集であることを示す。

$$J' = H' / H_{\max} = H' / \log_2 S \quad (0 \leq J' \leq 1)$$

・ Horn の重複度指数 R<sub>0</sub>

種数・個体数を含めた群集間の類似性を求める指数。R<sub>0</sub> は 0~1 の値であり、0 の場合には群集に全く重複がなく、1 の場合には群集が完全に重複していることを示す。

$$R_0 = \frac{\sum_i (x_i + y_i) \log (x_i + y_i) - \sum_i x_i \log x_i - \sum_i y_i \log y_i}{(x + y) \log (x + y) - x \log x - y \log y}$$

ここで、 $x$  は  $a$  地点の総個体数、 $y$  は  $b$  地点の総個体数、 $x_i$  は  $a$  地点の  $i$  番目の種の個体数、 $y_i$  は  $b$  地点の  $i$  番目の種の個体数を表す。



## 結果

### ・ 地表性甲虫群集

計4回の調査全体で3科20属34種1105個体の地表性甲虫が確認された(Table 1.)。種数では刈取り区である st.B は 25 種と最多で、最も遷移の進んだ放置区の st.F では 5 種と全調査区で最少であった。全ての区で確認され、かつ全体の個体数に占める割合が高く優占していた種は、トックリゴミムシ *Lachnocrepis prolixa* (17.7%)、ヒメホソナガゴミムシ *Pterostichus rotundangulus* (14.8%)、ササジホソナガゴミムシ *Pterostichus sasajii* (12.4%)、マークオサムシ (11.7%) などの低地の泥炭湿地や水田に生息する湿地性種であった。オオクロナガゴミムシ *Pterostichus prolongatus* は st.B でのみ非常に個体数が多かったが、他の区ではほとんど確認されなかった。草地に広く一般的に生息するマルガタゴミムシ *Amara chalcites*、コキベリアオゴミムシ *Chlaenius circumdatus*、エゾカタビロオサムシ *Campalita chinense* などのオープンランドを好む草地性種は少数派であり、本研究地の地表性甲虫群集は湿地に特徴的な種群で構成されていた。また、脊椎動物の死体を食べるヤマトモンシデムシ *Nicrophorus japonicus* は右岸放置区以外の地点全てで見られたが、オオヒラタシデムシは st.B の刈取り区でしか得られなかった。

Shannon-Wiener (H') および Simpson (D) の多様度指数による結果はおおよそ同じ傾向で、個体数の割に種数の多かった刈取り区 st.D が最も種多様性が高いと評価さ

れた (Table 2). 次いで刈取り区 st.B, その次に火入れ区 st.A が高く, 放置区 st.C は左岸部の調査区中で最も種多様性の低い環境であると評価された. st.E, F についてはサンプルサイズが小さく個体数の分散が均一であったために多様度指数や均衡度指数による評価が実際よりも過剰に評価されているため, 参考値として示した. 均衡度  $J'$  は種ごとの個体数が少なかった st.D において高く, st.B などよりも特定種による優占が少ない.

Horn の重複度指数  $R0$  を用いたデンドログラムより, 二つの刈取り区と他の管理区の群集間で異なるクラスターが形成された. また, 刈取り区に隣接する火入れ区 st.A および放置区 st.C の群集と刈取り区の群集との間における類似性が示された (Fig.6)

#### ・その他節足動物

土壌性の甲殻類である等脚目 (ワラジムシ目) のニホンヒメフナムシ *Ligidium japonicum* と端脚目 (ヨコエビ目) のハマトビムシ科の数種 *Talitridae spp.* はピットフールトラップで地表性甲虫とともに得られた. ニホンヒメフナムシは放置区のみで見られ, 一方でハマトビムシ科は多様な環境で見られたが, 特に刈取り区において個体数が多かった (Fig. 7). マレーズトラップにより採集された飛翔性昆虫 (鱗翅目・鞘翅目・半翅目・膜翅目) の調査回ごとの個体数を Fig. 8 に示す. 半翅目 (ウンカ・ヨコバイ類) においては刈取り区は他区よりも捕獲個体数が多い傾向にあり (特に 2012 年 8 月 9 日

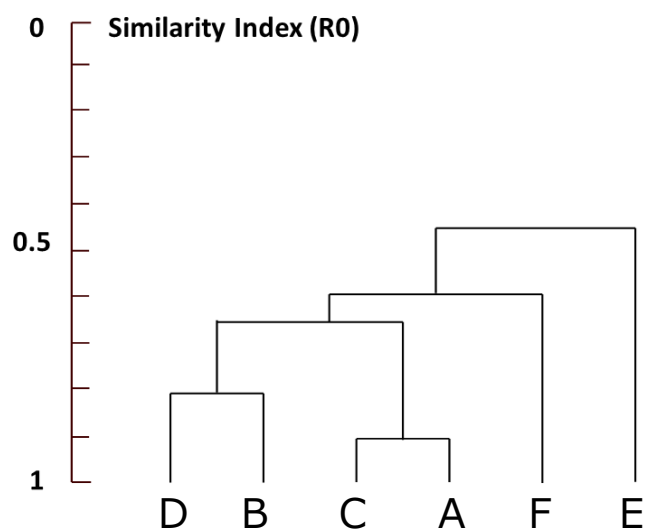
～18日), 一方で火入れ区は期間を通してこれらの個体数が少なかった. その他の目についても調査回ごとの個体数変動が大きく3区でおおよそ同じ増減傾向を示しているが, 刈取り区は鱗翅目, 鞘翅目, 膜翅目の捕獲個体数が他の区よりも少ない傾向があった. また, 鱗翅目の乾燥重量においても他の区よりも少なかった (Fig. 9).

**Table 1** List of epigeal beetles captured by pit-fall trap from June to September in 2011. Species with complete hind wing were classified as ○, and without them as ×.

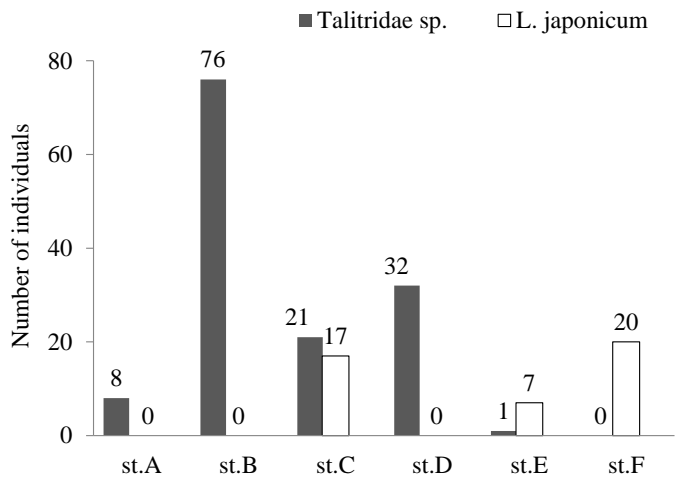
Species	Hind wing	Site						Total	Degree of dominance (%)
		st.A	st.B	st.C	st.D	st.E	st.F		
<b>Carabidae</b>									
<i>Campalita chinense</i>	○				2			2	0.2
<i>Carabus granulatus telluris</i>	×		10					10	0.9
<i>Apotomopterus maacki aquatilis</i>	×	34	58	3	29	1		125	11.7
<i>Elaphrus</i> sp.	○		1		7			8	0.7
<i>Paratachys sericans</i>	○	1						1	0.1
<i>Pterostichus versicolor</i>	○		40	3	11		1	55	5.1
<i>Pterostichus dulcis</i>	○	4	10	8	1			23	2.1
<i>Pterostichus sulcitaris</i>	○	3	10	3	2			18	1.7
<i>Pterostichus sasajii</i>	○	56	48	22	7			133	12.4
<i>Pterostichus prolongatus</i>	×		148	2	9	1		160	14.9
<i>Pterostichus rotundangulus</i>	○	41	89	18	11			159	14.8
<i>Platynus magnus</i>	○	1	2			1		4	0.4
<i>Platynus suavissimus</i>	○					2	1	3	0.3
<i>Agonum thoreyi</i>	○	6		4	1			11	1.0
<i>Agonum fallax</i>	○				3			3	0.3
<i>Colpodes japonicus</i>	○				1			1	0.1
<i>Amara chalcites</i>	○		1					1	0.1
<i>Harpalus capito</i>	○		1					1	0.1
<i>Harpalus vicarius</i>	○		2		1			3	0.3
<i>Harpalus jureceki</i>	○		1		1			2	0.2
<i>Trichotichnus longitarsis</i>	○	1						1	0.1
<i>Acupalpus inornatus</i>	○					1		1	0.1
<i>Epomis nigricans</i>	○				1	2	1	4	0.4
<i>Chlaenius variicornis</i>	○		1		1			2	0.2
<i>Chlaenius circumdatus</i>	○		1		1			2	0.2
<i>Chlaenius pallipes</i>	○	7	13	2	7			29	2.7
<i>Chlaenius micans</i>	○		3		4			7	0.7
<i>Chlaenius circumductus</i>	○		43		30			73	6.8
<i>Chlaenius inops</i>	○		4		11			15	1.4
<i>Chlaenius gebleri</i>	○	1						1	0.1
<i>Lachnocrepis prolixa</i>	○	61	26	78	21		4	190	17.7
<i>Oodes tokyoensis</i>	○	21	1	12	3			37	3.5
<b>Brachinidae</b>									
<i>Pheropsophus jessoensis</i>	○		1			1	1	3	0.3
<b>Silphidae</b>									
<i>Nicrophorus japonicus</i>	○	1	3	2	4			10	0.9
<i>Eusilpha japonica</i>	○		7					7	0.7
Total population		238	524	157	169	9	8	1105	100
Species richness		14	25	12	24	7	5	34	

**Table 2** Two diversity indexes by Shannon-Wiener ( $H'$ ) and Simpson ( $D$ ).  
And Pielou's Evenness Index ( $J'$ ).

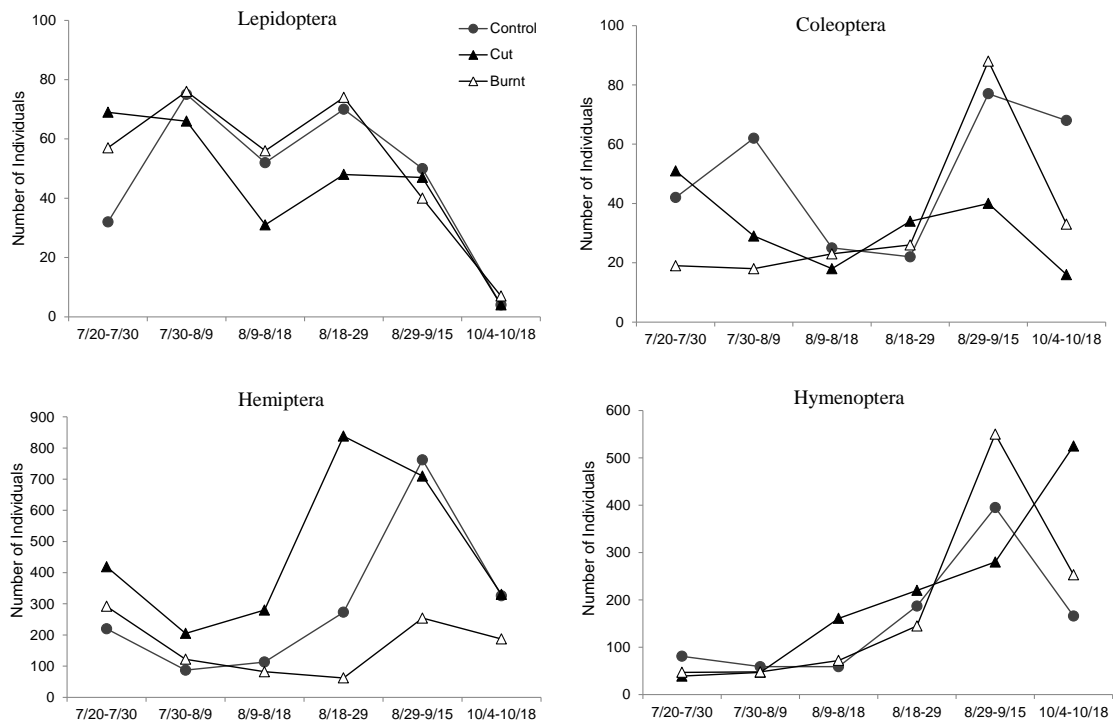
Site	Diversity Index		Evenness Index
	$H'$	$D$	$J'$
st.A	2.770	0.819	0.727
st.B	3.292	0.854	0.709
st.C	2.503	0.717	0.698
st.D	3.758	0.899	0.820
st.E	2.725	0.840	0.971
st.F	2.000	0.688	0.861



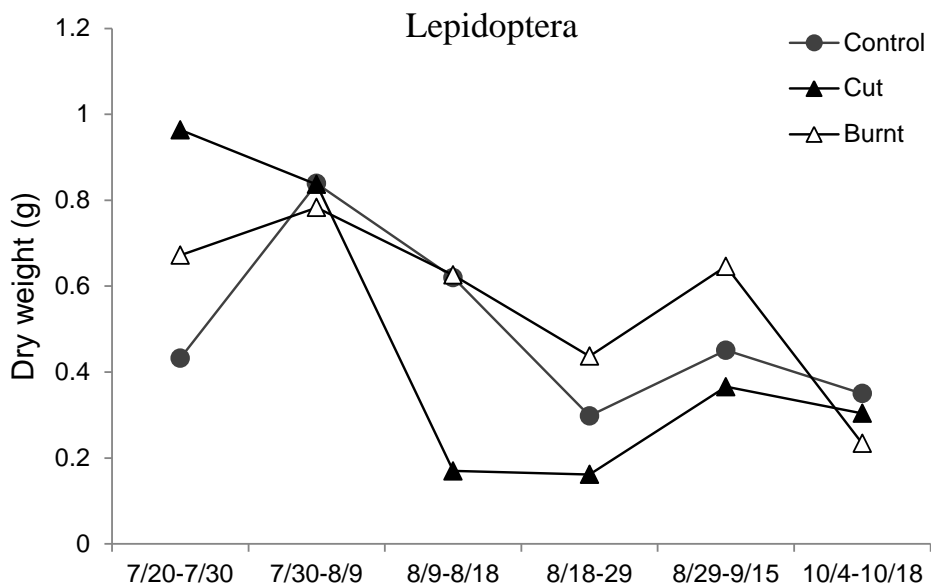
**Fig. 6** Dendrogram by Horn's similarity index ( $R_0$ ). The vertical axis shows the distance between clusters.



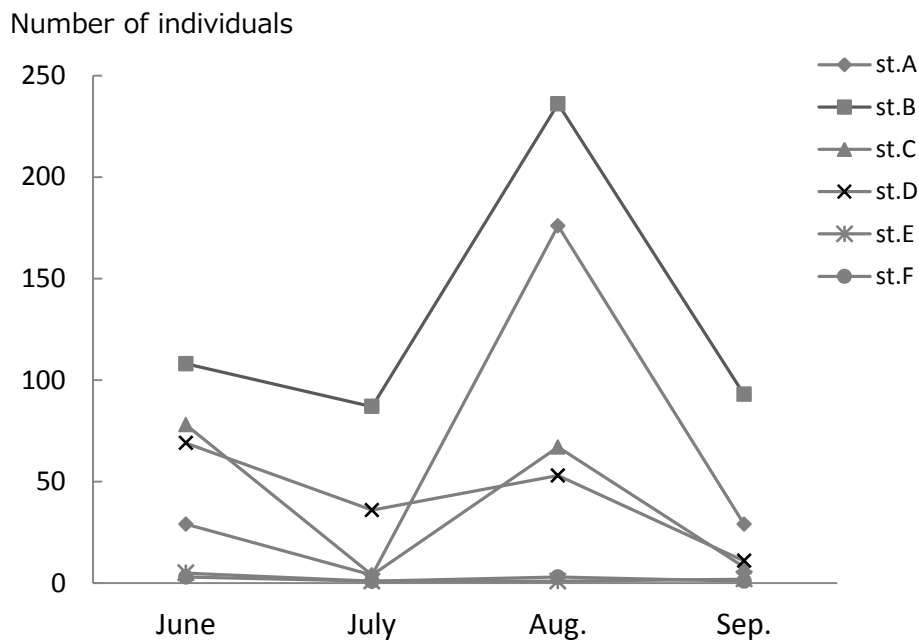
**Fig. 7** Soil crustaceans collected by pit-fall trap from June to September in 2011.



**Fig. 8** Seasonal population change of flight insect collected by Malaise trap from July to October in 2012.



**Fig. 9** Dry weight of Lepidoptera collected by Malaise trap from July to October in 2012.



**Fig. 10** Seasonal population change of ground beetels collected by pit-fall trap from June to September 2011.

## 考察

ピットフォールトラップにより捕獲された種のうち後翅が痕跡的で明らかに飛翔能力を持たない湿地性種はアカガネオサムシ *Carabus granulatus telluris*, オオクロナガゴミムシ, マークオサムシの 3 種のみである. この 3 種はいずれも刈取り区で捕獲個体数が多かったが, st.D の刈取り区ではアカガネオサムシは確認されず, 他の 2 種の個体数も st.B より明らかに少なかった (特にオオクロナガゴミムシ) ほか, 各種の個体数が全体的に少ない傾向にあった. st.D はヨシ原の下層にミズバショウ群落が発達しており, オギなどやや乾燥した土壌を好む植物も存在する st.B に比べると内水氾濫の頻度が高く (雪融け水で河川の水位が増す 4 月~降水量の多い 8 月まで, st.D の大部分が水没と陸地化を繰り返す), 湿潤な環境であることがこの要因として考えられる. 藤澤 (2013) においても増水時に冠水のある河川敷環境では湿地性の種が優占することが報告されていることから, st.D は st.B と同様に湿地性種の生息に適した環境であると推測されるが, 高い頻度で起こる規模の大きい攪乱が地表性甲虫の個体数に強く影響しているものと考えられる. 相対的に氾濫する頻度の少ない st.B は先に挙げた大型の湿地性種に加え, 好湿地性のアオゴミムシ類 *Chlaenius*, 攪乱された草地環境に先駆的に進出するオオゴモクムシ *Harpalus capito*, ケゴモクムシ *Harpalus vicarius* などのパイオニア種も確認されており, 湿地性種のみならず草地性種も多く生息可能な複雑性の高い環境であることが示された. st.A の火入れ区は刈取り区 st.B の一部であっ



たが、2010年に火入れが行われたことで地上部の植物体とリターが消失し、ヨシやスゲ類が密に生える植物の種多様性に乏しい植生が形成されている。地表性甲虫群集は放置区の st.C と似ており種数も同程度であるが、マークオサムシ・ササジホソナガゴミムシ・ヒメホソナガゴミムシの個体数は st.C と比べ 2 倍以上多く、刈取り区と比較してもこれらの種はほぼ同等の規模で生息していることから、これらは短期的な、あるいは小規模の攪乱による環境変化に抵抗性のある種と推測された。刈取り区に隣接した st.A および st.C では、st.B で多く見られる種が少なからず確認されており、st.B で発生した個体群の一部が周辺環境の火入れ区や放置区へ移動・分散しているものと考えられる。Fig. 10 に示した月ごとの捕獲個体数・種数の変化では、多くの地点で 8 月に種数・捕獲個体数が急増していた。これは地表性甲虫の生活史によるもので、一般に成虫越冬していた個体が 5 月中旬～6 月頃に越冬から目覚めると間もなく繁殖期を迎え、交尾・産卵し、繁殖を終えた個体が死ぬため 7 月には個体数は一時減少するが、8 月頃には新成虫が発生して個体数が増す。10 月中に実施した調査では地表性甲虫が 1 個体も捕獲されなかったことから、羽化した新成虫は移動分散したのち 10 月初め頃には越冬に入るものと思われる。オサムシ亜族において 1 日の活動範囲は 50～60m ほど、1 世代では 1km 以上の分散をするものと考えられている（曾田, 2000）。st.A から st.C 間の距離はおよそ 600m ほどであり、st.A から st.B, st.C から st.B へはそれぞれ最大でも 200m ほどであることから、地表性甲虫がこれらの区画を行き来することは十分に

可能である。以上のことから、st.A と st.C においては 6 月の越冬成虫および 8 月の新成虫による移動分散期に移動中の個体が多く捕獲されるが、その他の季節には刈取り区にその多くが移動してしまうために捕獲個体数が激減するものと推察された。そして、これらの区における種多様性には、刈取り区 st.B の存在が重要であることが示唆された。

刈取りされたヨシ原は植物の種多様性が高くなり、多様な植生構造が様々な微少環境をつくっている (Cowie *et al.*, 1992; Ostendorp, 1999)。地表性甲虫はこの植生ごとに異なる環境選好性をもつ (藤澤, 2013) ため、この異質な微少環境に依存した種が多く存在することで刈取り区における多様性の高い群集が形成されていると考えられた。半翅目昆虫の種多様性は植物の種多様性が豊富であるほど高くなることが知られており

(Helden & Leather, 2004)、刈取りによって植物の種多様性が増したことによって半翅目の個体数が増加したと推測される。土壌性甲殻類についてはワラジムシ目とヨコエビ目とで生息する環境が異なり、土壌中に生息するハマトビムシ類 (ヨコエビ目) は刈取り区においては多く捕獲され、放置区ではハマトビムシ類が少なくなる一方でリター食のニホンヒメフナムシ (ワラジムシ目) が捕獲された。また、火入れ区は刈取り区と同様にハマトビムシ類のみ捕獲され、刈取り区と類似した。湿地の刈り取りによる攪乱は節足動物、特にワラジムシ目の個体数を減少させることが報告されているが (Erber *et al.*, 2002; Thorbek & Bilde, 2004; Schmidt *et al.*, 2005)、これは本調査で得られた

結果と矛盾しない。ワラジムシ目の減少には食物となる腐植物の堆積量が影響し、刈取りや火入れによる管理は堆積したリターを除去することによって、リター食性の生物の多様性を低下させると考えられる (Erber *et al.*, 2002)。

鱗翅目昆虫は刈取り区において個体数およびバイオマスがやや減少する傾向が見られ (Fig. 9), これは Schmidt *et al.* (2005) で示された結果と同様だった。ヨシ原においてはヨトウガ類やツトガ類などヨシの茎に穿孔する種類が多く存在し、これらは枯れ残ったヨシの中などで越冬を行うため、冬季・春季における管理の影響を強く受ける。ヨシ原に普遍的に生息する *Archana* 属のヨトウガではヨシの茎などに卵を産み付けて卵越冬するため、冬季の刈取りと春季の火入れによってそのほとんどが除去され発生数が著しく低下する (Van & Mook, 1982)。2012 年の調査において火入れ区での鱗翅目の減少が見られず放置区と類似した結果になったのは、火入れが 2010 年の春季に行われたのみで、それ以降の攪乱が無かったためと思われる。鞘翅目についても放置区と火入れ区では類似した結果になっているが、マレーズトラップにより採集された甲虫類は土壌やリターに生息する微少な種が多かった。そのため、2012 年の火入れ区は枯れヨシが堆積したことでおよそ放置区と類似した環境になっているものと推測される。

よって、ヨシ原の刈取りによる管理は捕食性の甲虫や半翅目昆虫の多様性を高めるが、一方でリターを食べる分解者や枯れヨシで越冬する昆虫類にとっては負の影響を与えることがわかった。火入れは地上部のリターを灰にしてしまうため、リターを利用する

生物に対して刈取りよりもより大きなインパクトを与えると予想された。放置されたヨシ原は豊富なリターによりワラジムシ目や鱗翅目昆虫には正の影響を及ぼすが、乾燥した土壌環境は湿地性の甲殻類や地表性甲虫にきわめて大きい負の影響を与えており、放置区の増加は湿地環境を必要とする節足動物の種多様性を減少させることが示唆された。

## 第2章 ヨシ原の食物網構造

### 緒言

生物間の複雑な食物連鎖，すなわち食物網構造を調査するツールとしては，古くから安定同位体元素を用いた研究が行われてきた．窒素および炭素の安定同位体比 ( $\delta^{15}\text{N}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$ ) はそれぞれ生物間の食地位や食物源の解析に利用されており，直接的観察の難しい野生生物の食物利用履歴と食物網における相対的な地位を可視化できる点において優れている．

あるサンプル中の炭素安定同位体比 ( $\delta^{13}\text{C}$ ) および窒素安定同位体比 ( $\delta^{15}\text{N}$ ) は (a) 式のように求められる．

$$\delta^{13}\text{C or } \delta^{15}\text{N} (\text{‰}) = \left( \frac{R_{\text{sample}}}{R_{\text{standard}}} - 1 \right) \times 1000 \quad \dots \text{ (a)}$$

(R= $^{13}\text{C} / ^{12}\text{C}$ ,  $^{15}\text{N} / ^{14}\text{N}$ )

$R_{\text{sample}}$  は測定サンプル中の比率， $R_{\text{standard}}$  は国際標準物質 (Vienna Pee Dee Belemnite, 大気中の窒素) 中の比率を示す．ある被食者と捕食者間での  $\delta^{15}\text{N}$  濃縮値は文献平均で  $+3.4 \pm 1.1\text{‰}$ , (Minagawa & Wada, 1984)  $\delta^{13}\text{C}$  は  $0 \sim +1.0$  の範囲 (DeNiro & Epstein, 1978) であるとされ，この値は栄養段階 (Trophic level = TL) 1 段階ごとの濃縮係数として一般的に用いられている．しかしながら，もとになる知見が主に海洋生態系におけるものに偏っていること，また，生物間での同位体濃縮値は生息環境，餌の種類，飢餓など個体の生理状態 (Scrimgeour *et al.*, 1995)，部位，成長段階などに

よっても大きく変化するため (DeNiro & Epstein, 1981; Checkley & Miller, 1989; Tominaga *et al.*, 2003; Boecklen *et al.*, 2011; Le Vay & Gamboa-Delgado, 2011), この文献平均値はしばしば適当ではない. 近年, 分析装置の普及と高性能化が目覚ましく, より多くのサンプルを簡便に分析できるようになったことから水域・陸域の様々な生態系における食物網の研究が数多く行われており, その蓄積データに基づいた同位体濃縮値の再提案, 餌寄与率を計算する混合モデルの検討が行われている (McCutchan *et al.*, 2003; Caut *et al.*, 2009; Boecklen *et al.*, 2011). 昆虫類は脊椎動物に比べて同位体の研究例が少なく (Boecklen *et al.*, 2011), 既存の知見は河川や湖沼の水生昆虫類に関する報告が多いため, 陸上昆虫の同位体特性については明らかになっていない点が多い.

湿地における食物網の研究は, Cattin Blandenier (2004) がスイスのヨシ原を含む湿地帯において網羅的な生物群集解析を行い,刈取りによる群集の変化と群集構造から食物網モデルを推定した例のみである. 国内においては, ヨシ原を象徴するオオセッカ *L. pryeri* など鳥類の雛への給餌内容 (節足動物) に関する報告 (オオセッカ生息環境グループ, 1994; 西出, 1995; 津曲・宮, 1995) 以外は皆無と言ってよく, 生態系構造がわかっていない.

そのため, 本章では安定同位体比分析を用いて岩木川ヨシ原に生息する生物間の捕食-被食関係を網羅的に解析し, 食物網の全体像を明らかにする. また, 安定同位体ニッチモデルを用いて, 分類群ごとの食性ニッチを推定した.

## 材料および方法

### ・ 分析試料

生物試料として鳥類・哺乳類・カエル類・昆虫類・土壌動物・陸生巻貝・陸上植物を、その他の有機物試料として泥炭土・リターを安定同位体比分析のサンプルとして用いた。試料の採集は第1章で先述したトラップと任意採集によって st.A ~ st.F それぞれの地点で行なった。分析試料は 2010 年と 2011 年 6 月～8 月に採集されたものを主な分析対象としたが、一部の哺乳類は 2012 年または 2014 年 6 月に採集されたものを用いている。

草原性鳥類の安定同位体比は先行研究（羽根田，未発表）で得られた 2010 年および 2011 年に採取された羽毛の分析値を用いた。捕獲はヨシ原内にかすみ網（ATX 36mm メッシュ×12m）を張って行われ、捕獲された鳥類は速やかに網から外し、種名・性別・年齢判定・胸部羽毛の採取後、捕獲場所にて放鳥された。オオセッカをはじめ多くの草原性鳥類は青森県には 5 月以降に夏鳥として飛来するものである。ゆえに成鳥は岩木川以外の性質の異なる環境を利用した履歴があり安定同位体比がそれを反映していると思われるため、本研究地における食性を推定する材料としては妥当でない。一方で、夏以降に捕獲される幼鳥は岩木川において生まれ、ヨシ原内または近隣環境の生物資源を食べて成長したものであるため、本研究では幼鳥の羽毛のみを用いることとした。羽毛は分析されるまでユニパックで密閉し、常温で保存された。羽毛は非常に細かい構造を

持ち、塵などの外的要因による汚染が起こる可能性があったため、分析前処理として蒸留水と超音波洗浄機によって羽毛の洗浄を行なった。

ニホンジネズミ *Crocidura dsinezumi* およびハタネズミ *Microtus montebelli* の小型哺乳類、カエル類は後脚大腿筋を解剖によって切り取り、これを分析に用いた。また、調査区で確認・捕獲された種はニホンアマガエル *Hyla japonica* とアズマヒキガエル *Bufo japonicus formosus* の 2 種である。ニホンアマガエルは体長 19mm~35mm、アズマヒキガエルは体長 33mm~71mm の個体を用いた。なお、ハタネズミは胃腸の内容物を取り出し、餌の種類を同定した。昆虫類・その他節足動物は 1 個体を丸ごと粉碎（重量が軽いものは 4 個体を混合して粉碎）した。陸生巻貝類はオカモノアラガイ *Succinea lauta* 一種のみが確認された。貝殻に含まれる炭酸カルシウムにより  $\delta^{13}\text{C}$  の値が大きく変動してしまうため、殻を除いた軟体部全てを分析に用いるものとした。陸上植物は優占植生であるヨシとスゲ類 *Carex* spp. のほか、シロネ *Lycopus lucidus* など比較的多くみられる C3 植物に加え、湿地では少数派である C4 植物のススキ *Miscanthus sinensis* も、C3 植物との比較として用いた。植物は一株の植物体から得た葉一枚を 1 サンプルとして扱うものとした。

これらの生物試料は洗浄した後、60°C のオーブンで 24 時間乾燥させた。鳥類羽毛以外のこれら乾燥試料は粉末状に粉碎し、粉末が均質になるように十分に攪拌した。また、その他有機物試料としてリター（地表に堆積するヨシやスゲ類の枯死体）と泥炭土も採



取した。リター層内部から破片を一定量を採集し、表面を洗浄してから生物試料と同様に乾燥させ、粉末状に破碎した。泥炭土サンプルは堆積したリター層を除去した地表面から 1cm×1cm の正方体で土壌を切り取り、実験室にて 60°C のオーブンで 24 時間乾燥させた。完全乾燥した土壌試料は 0.5mm メッシュのふるいに通して植物の根やリターを除去したうえで、更に有機物が均質になるように乳鉢と乳棒で細かく粉碎した。

以上の試料は安定同位体比質量分析装置、DELTA-plus Isotope Ratio Mass Spectrometer + NC2500 Elemental Analyzer (Thermo Fisher Scientific, Waltham, Massachusetts, USA) を用いて分析を行なった。本研究では L-Alanine ( $\delta^{13}\text{C} = 19.6\%$ ,  $\delta^{15}\text{N} = 5.0\%$ ) を分析中のランニングスタンダードとして使用し、これを基準とした分析値の補正を行なった。なお、測定誤差は $\pm 0.2\%$ である。

## ・データ解析

食性ごとの同位体ニッチサイズとニッチの重複度を評価するため、ベイズ推定を用いた同位体ニッチモデル SIBER package (Stable Isotope Bayesian Ellipses in R; Jackson *et al.*, 2011) を用いた。なお、ニッチサイズは標準楕円 (Batschelet, 1981) を用いた以下のパラメータにより表現される。

TA …convex hull area. プロットの外殻で囲まれる凸包領域で表され、外れ値に大きく影響される。

SEA …standard ellipse area. TA を包括する円で同様に外れ値の影響を強く受ける。

SEA<sub>B</sub> …ベイズで推定したニッチサイズ。推定の良さはサンプル数に依存するため、少サンプルでは良い結果が得られない (Jackson *et al.*, 2011)。

SEA<sub>c</sub> …全プロットのうち重心に近い 40%のデータを用いる (Batschelet, 1981) ニッチサイズで、サンプル数や外れ値の影響を受けにくく、より妥当なニッチサイズを示す。

SEA<sub>c</sub> overlap …SEA<sub>c</sub> 同士 (コミュニティー間あるいは種間) の重複の割合 (%) を示す。

本章では分類群および食性ごとにこれらのパラメータを計算し、各群の栄養的ニッチの大きさと、食性間で安定同位体比がどの程度似ているのかを求めた。なお、データ解析はフリー統計ソフト R version 3.1.1 (R Development Core Team, Vienna, Austria) により行なった。

## 結果

各サンプルの安定同位体比分析は食性や分類群ごとに集計し、その結果をTable 3 に示し、これを基にしたCN比の散布図をFig. 11に示した。ヨシやスゲ類（C3植物）とスキ（C4植物）には $\delta^{13}\text{C}$ 値に10%以上の差が見られた（Fig.14）。ヨシの $\delta^{15}\text{N}$ （平均値 $\pm\text{SD}$ ,  $4.3\pm 1.4\%$ ）は他のどの植物よりも高く、スゲ類の値（ $2.8\pm 1.2\%$ ）も比較的高い傾向にあった。植食者の多くはヨシまたはスゲ類の葉および根を食べる種で、これらの同位体比の変動は植物の変動とおおよそ同程度であった。ヨシの枯死体であるリターの $\delta^{13}\text{C}$ は生きているヨシの葉と大きく変わらなかったが、 $\delta^{15}\text{N}$ 値が低く幅が大きい（ $1.3\pm 1.7\%$ ）。リターが分解された泥炭土表層の有機物では $\delta^{15}\text{N}$ 値がリターよりやや高い傾向にあり幅は小さい（ $2.8\pm 0.6\%$ ）が、 $\delta^{13}\text{C}$ 値の幅は大きかった（ $-27.3\pm 1.6\%$ ）。リターおよび泥炭の分解者である土壤動物は $\delta^{13}\text{C}$ の幅が非常に大きい（ $-24.6\pm 2.9\%$ ）。肉食性の地表性甲虫やトンボ、カエル、クモ、腐肉食性のシデムシなどはこれら一次消費者の上であり、更により大型の捕食者である草原性鳥類とジネズミはこの食物網で最も高い $\delta^{15}\text{N}$ 値を示した。

各食性の栄養的ニッチと各種の重複は、連鎖系の起点となるエンドメンバーにおいてC3植物と腐植とで30%前後のoverlapがあった（Table 4）。一次消費者（Table 5）では、ニッチの大きさを示すSEAcは葉食性と腐植食性でおおよそ同じで（13.754 vs 12.269），

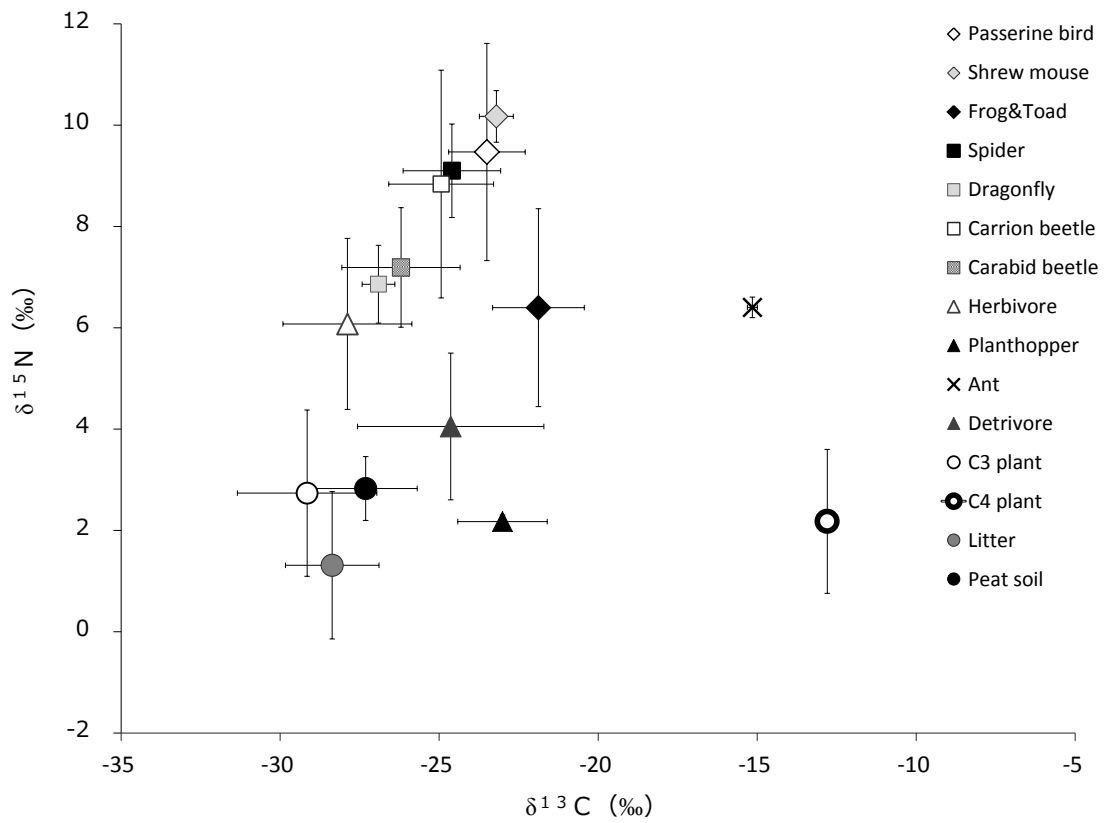
一部ニッチが重複していた（20%以下）。植物根を食べる根食性のものは食葉性と変わらないが、 $\delta^{15}\text{N}$ 値が高い傾向にある。吸汁性の半翅目はいずれの食性とも重複が無かったが、他の植食者よりも腐植食の生物に近い値を示した。

無脊椎動物の捕食者は互いに似た同位体比を持つが、クモ類と地表性甲虫は $\delta^{15}\text{N}$ が異なり、クモはより上位の地位にある。トンボは地表性甲虫と同等の値で、SEAcは88%で大きく重複している（Table 6）。腐肉食のシデムシ類は地表性甲虫とクモの両方をまたぐ値を示し、SEAcは両者と重複する。特にクモ類では99%が重複した。

脊椎動物の捕食者では鳥類とジネズミは共に似た値を示すが、カエル類は両者と異なり、SEAcもほとんど重複しない腐食者寄りの値であった（Table 6）。

**Table 3** List of isotope samples and analysis values for Fig. 11.

		Species	n	Sample	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)		$\delta^{15}\text{N}$ (‰)			
					Mean	$\pm$ SD	Mean	$\pm$ SD		
<b>Passerine bird</b>					<b>All</b>	<b>113</b>	<b>-23.5</b>	<b>1.3</b>	<b>9.5</b>	<b>1.9</b>
Passeriformes	Acrocephalidae	<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	オオヨシキリ	11	Feather	-23.2	0.9	8.8	1.2	
		<i>Acrocephalus bistrigiceps</i>	コヨシキリ	37	Feather	-23.0	1.4	9.9	1.7	
	Emberizidae	<i>Emberiza schoeniclus</i>	オオジュリン	17	Feather	-24.7	1.0	9.4	2.2	
		<i>Emberiza spodocephala</i>	アオジ	8	Feather	-23.3	1.1	8.7	1.7	
		<i>Emberiza yessoensis</i>	コジュリン	12	Feather	-24.9	0.6	7.6	1.8	
Locustellidae	<i>Locustella pryeri</i>	オオセツカ	28	Feather	-23.5	0.9	10.5	1.5		
<b>Shrew mouse</b>										
Soricomorpha	Soricidae	<i>Crocidura dsinezumi</i>	ニホンジネズミ	4	Mussule	-23.2	0.5	10.2	0.5	
<b>Frog &amp; Toad</b>					<b>All</b>	<b>14</b>	<b>-21.9</b>	<b>1.4</b>	<b>6.4</b>	<b>2.0</b>
Anura	Bufoiidae	<i>Bufo japonicus formosus</i>	アズマヒキガエル	3	Mussule	-20.7	1.2	7.7	0.3	
	Hylidae	<i>Hyla japonica</i>	ニホンアマガエル	11	Mussule	-22.2	1.5	6.0	2.2	
<b>Spider</b>					<b>All</b>	<b>39</b>	<b>-24.6</b>	<b>1.5</b>	<b>9.1</b>	<b>0.9</b>
Araneae	Lycosidae	<i>Arctosa ebicha</i>	エビチャコモリグモ	21	Whole body	-24.3	1.2	9.1	0.4	
		<i>Pardosa agraria</i>	イナダハリゲコモリグモ	12	Whole body	-24.9	1.4	9.2	0.8	
	Pisauridae	<i>Dolomedes</i> sp.	ハシリグモ属の一種	6	Whole body	-25.2	0.4	9.5	0.8	
<b>Dragonfly</b>										
Odonata	Aeshnidae	<i>Aeschnophlebia longistigma</i>	アオヤンマ	6	Whole body	-26.9	0.5	6.9	0.8	
<b>Carabid beetle</b>					<b>All</b>	<b>127</b>	<b>-26.2</b>	<b>1.9</b>	<b>7.2</b>	<b>1.2</b>
Coleoptera	Carabidae	<i>Apotomopterus maacki aquatilis</i>	マークオサムシ	48	Whole body	-25.6	1.1	7.8	0.8	
		<i>Carabus granulatus</i>	アカガネオサムシ	7	Whole body	-23.4	2.9	7.0	1.2	
		<i>Chlaenius pallipes</i>	アオゴミムシ	12	Whole body	-26.3	1.5	7.8	0.8	
		<i>Lachnocrepis prolixa</i>	トックリゴミムシ	15	Whole body	-26.5	1.7	7.6	1.6	
		<i>Pterostichus sasajii</i>	ササジホソナガゴミムシ	15	Whole body	-27.4	1.4	7.4	0.8	
		<i>Pterostichus rotundangulus</i>	ヒメホソナガゴミムシ	15	Whole body	-27.1	1.8	7.3	1.6	
		<i>Pterostichus prolongatus</i>	オオクロナガゴミムシ	10	Whole body	-26.5	2.7	7.1	0.7	
		<i>Chlaenius circumductus</i>	キベリアオゴミムシ	5	Whole body	-27.4	1.1	6.4	0.9	
<b>Carrion beetle</b>					<b>All</b>	<b>12</b>	<b>-24.9</b>	<b>1.7</b>	<b>8.8</b>	<b>2.3</b>
Coleoptera	Silphidae	<i>Eusilpha japonica</i>	オオヒラタシテムシ	5	Whole body	-24.2	1.9	6.5	1.1	
		<i>Nicrophorus japonicus</i>	ヤマトモンシテムシ	7	Whole body	-25.5	1.2	10.5	1.0	
<b>Herbivore</b>					<b>All</b>	<b>85</b>	<b>-27.9</b>	<b>2.0</b>	<b>6.1</b>	<b>1.7</b>
Rodentia	Cricetidae	<i>Microtus montebelli</i>	ハタネズミ	6	Mussule	-26.3	1.0	6.5	0.8	
Lepidoptera	Arctiidae	<i>Chionarctia nivea</i>	シロヒトリ	4	Whole body	-31.5	0.8	7.1	1.3	
		<i>Chilo</i> sp.	<i>Chilo</i> 属の一種	5	Whole body	-27.0	1.0	7.3	1.3	
Noctuidae	Archanara	<i>Archanares resoluta</i>	ハガタウスキヨトウ	12	Whole body	-27.8	0.9	6.7	1.0	
		<i>Mythimna loreyi</i>	クサシロキヨトウ	6	Whole body	-28.9	0.8	7.9	0.8	
		<i>Euthrix potatoria</i> (larva)	ヨシカレハ (幼虫)	5	Whole body	-27.2	0.3	5.5	0.7	
		<i>Lycophotia</i>	スゲドクガ	5	Whole body	-30.2	1.7	4.1	0.8	
		<i>Oxya yezoensis</i>	コバネイナゴ	5	Whole body	-29.2	0.7	5.1	1.6	
Orthoptera	Gryllotalpidae	<i>Gryllotalpa orientalis</i>	ケラ	9	Whole body	-27.2	1.2	6.5	1.0	
		<i>Tettigonia</i>	コバネササキリ	20	Whole body	-26.1	1.4	5.5	1.9	
		<i>Chrysolina virgata</i>	オオルリハムシ	4	Whole body	-31.0	1.2	2.1	0.4	
Coleoptera	Chrysomelidae	<i>Oulema oryzae</i>	イネクビソナハムシ	4	Whole body	-30.4	0.4	7.6	1.5	
<b>Planthopper</b>										
Hemiptera	Cixiidae	<i>Oliarus apicalis</i>	ヒシワンカ	4 (×4)	Whole body	-23.0	1.4	2.2	0.1	
<b>Ant</b>										
Hymenoptera	Formicidae	<i>Lasius sakagamii</i>	カワラケアリ	4 (×4)	Whole body	-15.2	0.2	6.4	0.2	
<b>Detrivore</b>					<b>All</b>	<b>44</b>	<b>-24.6</b>	<b>2.9</b>	<b>4.1</b>	<b>1.5</b>
Amphipoda	Talitridae	<i>Talitridae</i> sp.	ハマトビムシ科の一種	11	Whole body	-25.8	0.4	5.4	0.5	
Isopoda	Ligididae	<i>Ligidium japonicum</i>	ニホンヒメフナムシ	8	Whole body	-21.4	2.9	3.5	0.4	
Opisthoptera	Megascolecidae	<i>Megascolecidae</i> sp.	フトミズミ科の一種	4	Whole body	-26.2	0.4	5.0	1.5	
Orthoptera	Gryllidae	<i>Teleogryllus emma</i>	エンマコオロギ	4	Whole body	-26.8	0.8	2.7	1.6	
Polydesmida	Polydesmidae	<i>Polydesmidae</i> sp.	オビヤステ科の一種	10	Whole body	-22.4	1.5	3.0	0.9	
Pulmonata	Succineidae	<i>Succinea lauta</i>	オカモノアラガイ	7	Without shell	-27.6	0.5	4.3	1.3	
<b>C3 plant</b>					<b>All</b>	<b>42</b>	<b>-29.2</b>	<b>2.2</b>	<b>2.7</b>	<b>1.6</b>
Asterales	Asteraceae	<i>Artemisia indica</i> var. <i>maximowiczii</i>	ヨモギ	8	One leaf	-30.3	0.4	0.8	1.0	
Poales	Cyperaceae	<i>Carex</i> spp.	スゲ属の数種	12	One leaf	-28.1	1.5	2.8	1.2	
Lamiales	Lamiaceae	<i>Lycopus lucidus</i>	シロネ	4	One leaf	-32.8	0.5	1.9	0.6	
Poales	Poaceae	<i>Phragmites australis</i>	ヨシ	14	One leaf	-27.4	0.5	4.3	1.4	
Caryophyllales	Polygonaceae	<i>Polygonum thunbergii</i>	ミソソバ	4	One leaf	-32.5	0.6	1.6	0.7	
<b>C4 plant</b>										
Poales	Poaceae	<i>Miscanthus sinensis</i>	ススキ	6	One leaf	-12.8	0.2	2.2	1.4	
<b>Peat soil</b>										
				泥炭土表層	15	Fixed amount	-27.3	1.6	2.8	0.6
<b>Litter</b>										
				リター	15	Fixed amount	-28.4	1.1	1.3	1.7



**Fig. 11** Food web structure of the reed bed by stable isotope ratios. The symbols and the bar indicate mean value and standard deviation. Circle, triangle, cross, square, rhombus symbols indicates end member, herbivore and detrivore, ant, carnivorous invertebrate, carnivorous vertebrate, respectively.

**Table 4** Isotopic niches of the end member as the basis of reedbed food web. SEA indicates the median of SEA<sub>B</sub>, and SEAc is small sample size corrected standard ellipse area. Humus contains litter and peat soil.

Sample	n	TA	SEA	SEAc	SEAc overlap (%)		
					C3	C4	Humus
C3 plant	45	28.828	9.472	9.692		0	25.7
C4 plant	6	0.738	0.643	0.803	0		0
Humus	30	28.078	6.736	6.976	35.7	0	

**Table 5** Isotopic niches of different feeding habitat in primary consumers.

Feeding habitat	n	TA	SEA	SEAc	SEAc overlap (%)			
					leaf	root	Sup-sucking	Detrivore
Herbivore (leaf)	76	57.025	13.571	13.754		22.9	0	15.3
Herbivore (root)	15	6.008	3.266	3.517	89.6		0	0
Sup-sucking	4	0.359	0.386	0.580	0	0		0
Detrivore	44	39.161	11.983	12.269	17.2	0	0	

**Table 6** Isotopic niches of different carnivorous predators (vertebrate and invertebrate).

Taxa	n	TA	SEA	SEAc	SEAc overlap (%)						
					Passerine	Shrew	Frog	Spider	Carabid	Carrion	Dragonfly
Passerine bird	50	41.017	8.099	8.268		12.0	3.0	32.1	0	67.3	0
Shrew mouse	4	0.64	0.761	1.141	86.9		0	0	0	25.0	0
Frog & Toad	15	21.933	7.908	8.516	2.9	0		0	0	0.4	0
Spider	39	16.987	3.908	4.014	66.1	0	0		0	99.4	0
Carabid beetle	127	53.124	6.692	6.746	0	0	0	0		41.8	20.1
Carrion beetle	12	29.037	12.619	13.881	40.1	2.1	0.3	28.7	20.3		0
Dragonfly	6	1.4226	1.227	1.533	0	0	0	0	88.4	0	



## 考察

植物の  $\delta^{13}\text{C}$  は光合成における炭素固定回路の違いによって異なることが知られ、C3 植物と C4 植物では  $\delta^{13}\text{C}$  値に 10~20‰の差があることが米山・笹川 (1994) により明らかになっており、本研究においても同様の結果が得られた。消費者の多くが C4 植物よりも C3 植物の上にプロットされることから、ヨシ原に生息する動物のほとんどはヨシ・スゲ類の C3 植物を起源とする生食連鎖系と、C3 植物の枯死体を由来とするリターや泥炭土の有機物を起源とする腐食連鎖系を利用していることが分かった。C3 植物と C4 植物の利用度の違いは消費者の炭素安定同位体比に反映するため、住宅地に出没するクマの体毛の同位体比からトウモロコシ畑 (C4) に依存する個体における畑の利用履歴の推定などに用いられている (泉山, 2011)。乾燥地に生息するススキは岩木川ヨシ原において少数派であることから、この食物連鎖における C4 植物の寄与はきわめて少ないと考えられる。生食連鎖における一次消費者にはヨシカレハなど鱗翅目やコバネイナゴなど直翅目の植食性昆虫が属し、腐食連鎖における消費者すなわち分解者には巻貝やミミズ類、土壌性甲殻類など土壌層やリター層に生息する生物群が属する。アリ類、特に *Lasius* 属の多くはアブラムシ類やカイガラムシ類などの半翅目昆虫と栄養共生し甘露に依存することが知られており (山根ら, 2010)、カワラケアリは 2 つの連鎖系から外れた、いずれの消費者とも異なる同位体比を示した。これら一次消費者・分解者を捕食する高次消費者である肉食性昆虫 (地表性、トンボ、シデムシ類)・クモ類

は同位体比におけるニッチが重複し、両連鎖系を広く利用していると予想される。鳥類やジネズミは  $\delta^{15}\text{N}$  値が高くこの食物網解析においてはアンブレラ種であり、どちらも  $\delta^{15}\text{N}$  値の高いクモ類を多く捕食していると推測される。ハタネズミはヨシ原において優占する小型哺乳類であり、浅い土中に長い坑道を掘る地中生活者である。ほぼ完全な植食者で動物質を食べる事は稀であり（小原，1970），本研究で採集された個体の胃内容物も全てヨシの根で満たされていた。また，ケラ *Gryllotalpa orientalis* は湿った土中に坑道を掘り植物質から動物質まで広範に摂食する雑食者であるが，農地においてイネ科植物の根を大きく食害することが知られており（リバーフロント整備センター編，1996），安定同位体比の値もハタネズミとよく類似していることから，両者は主にヨシおよびスゲ類の根を食べる植食者であると推定された。

地表性甲虫はその種数・生物量が豊富でヨシ原食物網において重要な地位を占めるプレデターであり，生食連鎖および腐食連鎖の中間的な値を示すことから，両連鎖系を広く利用していることが示唆された。クモ類は地表性甲虫よりも栄養段階が相対的に高い位置にあり，これらの甲虫も餌として利用しているものと思われる。シデムシ類は鳥類やネズミ類，モグラ類など脊椎動物の死体を食べるため，これらの値を反映した高い  $\delta^{15}\text{N}$  値を示す（Bennet & Hobson, 2009）。アオヤンマ *Aeschnophlebia longistigma* など *Aeschnophlebia* 属のトンボは湿地帯の植物群落内を飛びながら鱗翅目や双翅目のほか，造網性のクモを探索・捕食する生態をもつ（石田ら，1988）。しかしながらその

安定同位体比はオサムシ科の地表性甲虫と同等で、地表性クモよりも低い栄養段階にあったことから、本調査地においてアオヤンマの餌資源は生食連鎖系の資源（あるいはそれらを食べる造網性のクモ）によるものが多いことが示唆された。カエル類は地表性甲虫と  $\delta^{15}\text{N}$  が似ており同等の栄養段階にあると思われるが、 $\delta^{13}\text{C}$  の値が高く、腐食連鎖系の餌資源を多く利用していると考えられた。以上より、炭素および窒素の安定同位体比分析を用いることで、ヨシ原生態系における各生物群の栄養段階の位置づけと、鳥類およびジネズミを頂点とした大まかな食物網構造を明らかにすることができた。

## 第3章 人為的管理が食物網へ与える影響

### 緒言

人の手による環境管理がその場所の空間構造と生物群集を変化させ、結果的に食物網構造にまで影響を及ぼすことがいくつかの研究により明らかになっている。農耕地では2つの異なる作物を栽培する区と非栽培区が隣接した畑地において、区画ごとにクモ類と地表性甲虫の炭素・窒素の安定同位体比が異なる例（Girard *et al.*, 2011）が報告されている。

そのため、本研究においても岩木川ヨシ原における火入れや刈取り、または放置が安定同位体比に与える影響の有無を調べる必要があると考えた。食物網が人為的管理に影響を受けるとすれば、その結果と先に実施した群集構造の結果とを対応させることでその要因についての考察が可能であり、人為的管理の効果を評価できると思われる。

## 材料および方法

### ・比較対照区とサンプル

異なる3つの管理区ごとの食物網マップを作成し比較するため、st.A 火入れ区・st.B 刈取り区・st.C 放置区を比較対象区として設定した。上記3区は密接しており、区間を分断する環境要素が見受けられないため、管理の有無を除けば本来的にはほぼ同質な環境であると判断した。全ての区において確認された同一生物種と土壌・リターを採集し、IR-MS で安定同位体比分析を行なった（各種 4~5 サンプル）。用いた試料は以下の通りである。

(肉食性節足動物)

イナダハリゲコモリグモ *Pardosa agraria*

マークオサムシ *A. maacki aquatilis*

アオゴミムシ *Chlaenius pallipes*

ヒメホソナガゴミムシ *Pterostichus rotundangulus*

ササジホソナガゴミムシ *P. sasajii*

トックリゴミムシ *Lachnocrepis prolixa*

(植食性)

ハガタウスキヨトウ *Archanara resolute*

(腐食性)

ハマトビムシ科の一種 *Talitridae* sp.

(植物)

ヨシ *P. australis*

スゲ類 *Carex* spp.

(腐植)

泥炭土表層 (1cm deep), リター

#### ・データ解析

分析した各種について、窒素および炭素の安定同位体比分析値をそれぞれクラスカル・ウォリス法で検定し、有意差 ( $p < 0.05$ ) が認められた場合には Scheffe 法による 3 群の対比較により、区間の  $\delta$  値の検定を行なった。

CN 安定同位体比の 2 軸散布図上において、Layman *et al.* (2007a; 2007b) は食物連鎖で繋がる一つのコミュニティー (ある地域・時間における食物連鎖系) が占める栄養的ニッチの大きさを表すための、以下の 6 つの尺度 community-wide metrics を提案している。

- ①  $\delta^{13}\text{C}$  range (CR) … $\delta^{13}\text{C}$  において最も大きい値の種 (or 個体) と最も低い値の種 (or 個体) との差 ( $\delta^{13}\text{C}_{\text{最大値}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{最小値}}$ ) で表される。食物網の基盤におけるニッチ多様化をもたらす複数の基礎資源 (多様な  $\delta^{13}\text{C}$  をもつ) が存在する食物網では、

CN は増加する.

- ②  $\delta^{15}\text{N}$  range (NR) … $\delta^{15}\text{N}$  において最も大きい値の種 (or 個体) と最も低い値の種 (or 個体) との差 ( $\delta^{15}\text{N}_{\text{最大値}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{最小値}}$ ) で表される.  $\delta^{15}\text{N}$  の範囲が広いほど栄養多様性の高い系といえる.
- ③ Total area (TA) …全てのプロットを取り囲む凸包領域 (Convex hull area) で, ニッチスペースや栄養多様性の総量の尺度を表す. 外れ値をもつ個体に強く影響される.
- ④ Mean distance to centroid (CD) …食物網の重心 (全種の同位体比の平均値) からの平均ユークリッド距離で, 食物網における栄養多様性の平均度合いを示す. 外れ値が TA に大きく影響する場合には全体的な栄養多様性をより良く反映する.
- ⑤ Mean nearest neighbor distance (MNND) …最も近い距離にある種同士のユークリッド距離の平均, 種の詰込みの全体密度を示す尺度. MNND が小さい食物網は, 似た栄養生態を持つ種の割合が多く, 栄養重複度が高いことを示す.
- ⑥ Standard deviation of nearest neighbor distance (SDNND) …種の詰込みの均等性を示す尺度. 低い SDNND は栄養的ニッチのより均一な分布を示す.

これらの尺度を SIBER によって計算し, 管理区ごとの食物網 (コミュニティー) の比較を行なった.

## 結果

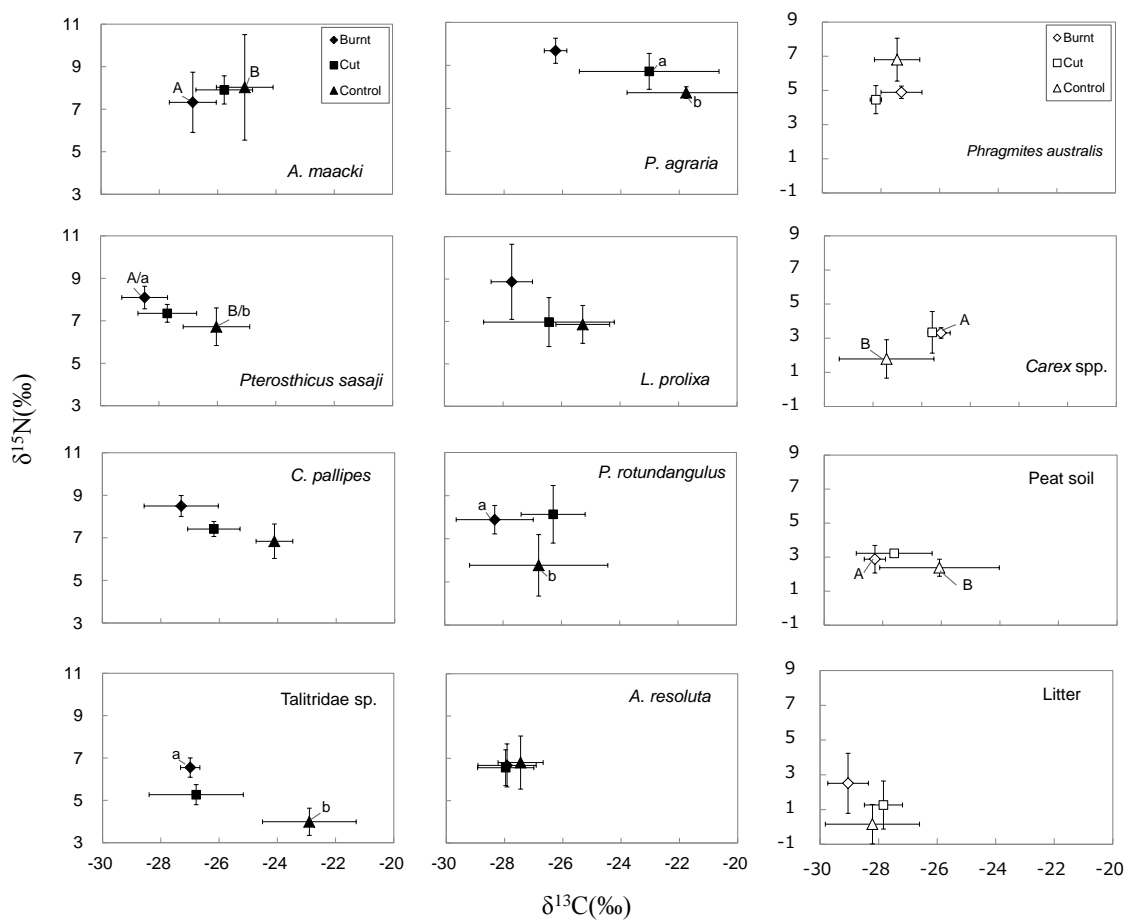
3つの区全てで確認された種の一覧と区ごとの分析値をTable 7に示した。Scheffeの多重比較により地点間の $\delta^{13}\text{C}$ に有意差が認められたサンプルはマークオサムシ・ササジホソナガゴミムシ・スゲ類・泥炭土で、これらは全て火入れ区vs放置区の場合だった。 $\delta^{15}\text{N}$ ではイナダハリゲコモリグモ（刈取りvs放置）、ササジホソナガゴミムシ（火入れvs放置）、ヒメホソナガゴミムシ（火入れvs放置）、ハマトビムシ科の一種（火入れvs放置）の場合で有意な差があった。ヨシの $\delta$ 値は放置区でやや $\delta^{15}\text{N}$ が高い他には地点間で大きい変化は見られず、比較的安定である。泥炭土表層の $\delta^{13}\text{C}$ 値は刈取り区や放置区は $\delta^{13}\text{C}$ が上昇し、値幅も非常に広がったが、火入れ区では値幅が少なく均質的であった。リターは放置区で $\delta^{13}\text{C}$ 値幅が広くなり、 $\delta^{15}\text{N}$ 値は顕著に低下していた。ほとんどヨシの茎のみを食べるハガタウスキヨトウは地点間で $\delta$ 値に違いが見られず、餌であるヨシの $\delta$ 値を反映した。地表性甲虫・ハリゲコモリグモ・ハマトビムシ科など腐食性のグループはいずれも火入れ区→刈取り区→放置区へ $\delta^{13}\text{C}$ 値および値幅の増加と $\delta^{15}\text{N}$ 値の低下の傾向が一樣に確認され、腐植の $\delta$ 値の変化に伴った (Fig. 12)。ベイズ推定による各区のd15N range, d13C range, TA (convex hull area) では、区間の $\delta^{15}\text{N}$ の幅に差は見られなかったが、 $\delta^{13}\text{C}$ とTAにおいては火入れ→刈取り→放置区の順に顕著な増加が見られた。また、SEA,およびSEAcでも同様の傾向があった。SEAcのoverlapは全ての地点間で見られたが、刈取り区は火入れ区と放置区両方のコミュニティとそれぞれ重複が大きく、中間的な



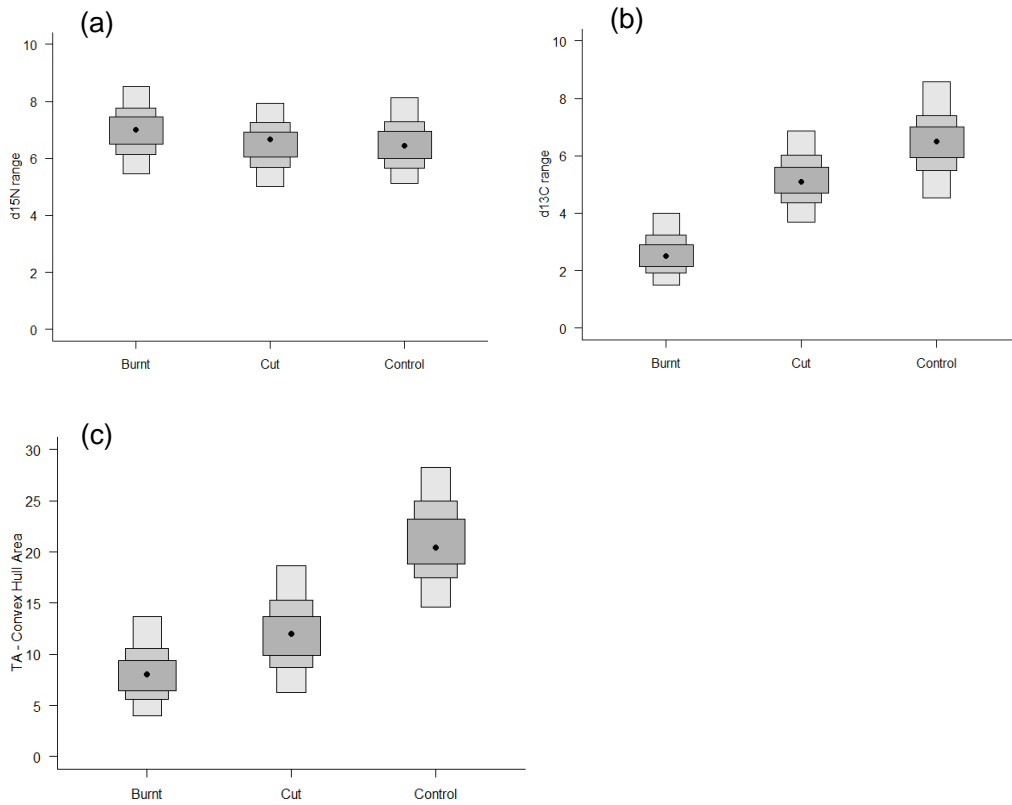
性質を持つ (Table 8) .

**Table 7** The stable isotope ratios each three management sites (Mean±SD). Significant difference in the ratios among sites are indicated by asterisk\* (Kruskal-Wallis test,  $P < 0.05$ ; Scheffé's method,  $P < 0.05$ ).

Species & materials	n / Site	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)			Kruskal-Wallis (d.f.=2.0)		$\delta^{15}\text{N}$ (‰)			Kruskal-Wallis (d.f.=2.0)		
		Site			$\chi^2$	P	Site			$\chi^2$	P	
		Burnt	Cut	Control			Burnt	Cut	Control			
<u>Spider</u>												
<i>Pardosa agraria</i>	イナダハリゲコモリグモ	4	-26.2±0.4	-23.0±2.4	-21.8±2.0	7.212	0.027	9.7±0.6	8.7±0.8*	7.7±0.3*	6.962	0.031
<u>Carabid beetle</u>												
<i>Chlaenius pallipes</i>	アオゴミムシ	3~5	-27.3±1.3	-26.2±0.9	-24.1±0.6	5.915	0.052	8.5±0.5	7.4±0.4	6.8±0.8	7.269	0.026
<i>Lachnocrepis prolixa</i>	トックリゴミムシ	5	-27.7±0.7	-26.4±2.2	-25.3±0.9	5.180	0.075	8.9±1.8	7.0±1.2	6.9±0.9	3.261	0.196
<i>Apotomopterus maacki aquatilis</i>	マークオサムシ	5	-26.9±0.8*	-25.8±1.0	-25.1±1.0*	6.540	0.038	7.3±1.4	7.9±0.7	8.0±2.5	0.180	0.914
<i>Pterostichus sasajii</i>	ササジホソナガゴミムシ	5	-28.5±0.8*	-27.7±1.0	-26.0±1.1*	7.620	0.022	8.1±0.5*	7.4±0.4	6.7±0.9*	7.740	0.021
<i>Pterostichus rotundangulus</i>	ヒメホソナガゴミムシ	5	-28.3±1.3	-26.3±1.1	-26.8±2.4	3.780	0.151	7.9±0.7*	8.1±1.3	5.8±1.4*	8.029	0.018
<u>Herbivore</u>												
<i>Archanara resoluta</i>	ハガタウスキヨトウ	4	-27.9±1.0	-28.0±1.0	-27.5±0.8	0.731	0.694	6.7±1.0	6.6±0.9	6.8±1.3	0.000	1.000
<u>Decomposer</u>												
Talitridae spp.	ハマトビムシ科	4	-27.0±0.3	-26.8±1.6	-22.9±1.6	6.182	0.046	6.6±0.5*	5.3±0.5	4.0±0.6*	8.326	0.016
<u>C3 plant</u>												
<i>Carex</i> spp.	スゲ属	4	-27.2±0.4*	-27.6±0.2	-26.8±2.4*	8.346	0.015	3.3±0.3	3.4±1.2	1.8±1.1	4.192	0.123
<i>Phragmites australis</i>	ヨシ	4~5	-27.3±0.7	-28.2±0.8	-26.8±2.5	4.895	0.087	4.9±0.4	4.5±0.2	3.4±1.4	4.524	0.104
<u>Detritus</u>												
Peat soil	泥炭土表層	5	-28.3±0.4*	-27.6±1.3	-26.8±2.8*	7.473	0.024	2.9±0.8	3.2±0.2	2.4±0.5	4.568	0.102
Litter	リター	5	-29.0±0.7	-27.8±0.7	-26.8±2.9	3.260	0.196	2.5±1.7	1.3±1.4	0.2±1.1	4.500	0.105



**Fig.12.** Stable isotope ratios of each species and materials (Mean  $\pm$  Standard deviation). Burnt (st.A) is diamonds, Cut (st.B) is squares, and Control (st.C) is triangles. Filled symbols indicate consumers plot, and open symbols represent plants and detritus as the source of food chain. Significant differences in the ratios among three sites are indicated by different letters ( $\delta^{13}\text{C}$ : A or B,  $\delta^{15}\text{N}$ : a or b). Kruskal-Wallis test and Scheffé's method used ( $P < 0.05$ ).



**Fig.13** Comparison of three communities (different management areas).  $\delta^{15}\text{N}$  range (a),  $\delta^{13}\text{C}$  range (b), TA - Convex hull area (c) were estimated by SIBER.

**Table 8** Isotopic niche of each community. SEA indicates the median of  $\text{SEA}_B$ , and  $\text{SEAc}$  is small sample size corrected standard ellipse area. Percentage overlap in  $\text{SEAc}$  between pairs of community.

Sites	n	TA	SEA	SEAc	SEAc overlap (%)		
					Burnt	Cut	Control
Burnt	108	39.369	8.300	8.420		72.7	49.5
Cut	129	76.572	12.940	13.072	46.9		68.8
Control	92	94.175	18.598	18.903	22.0	47.6	

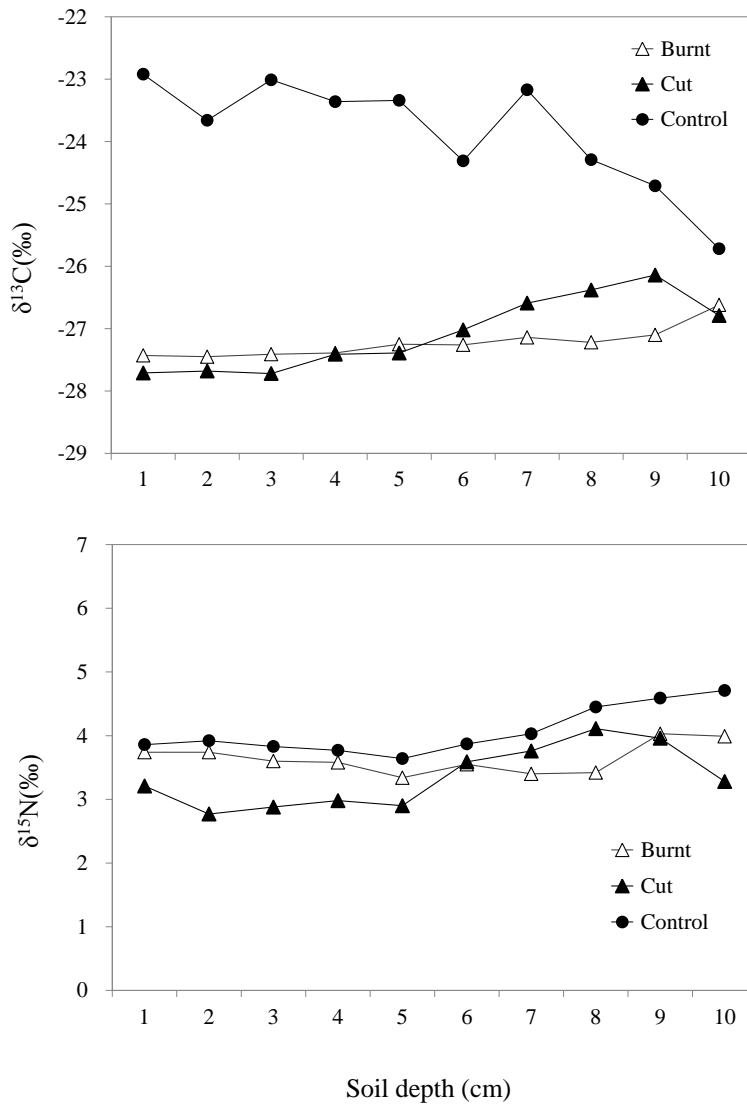
## 考察

種ごとに管理区間の同位体比を比較した結果では、放置区の泥炭土とリターの  $\delta^{13}\text{C}$  値および値幅が他の区より大きく、それに伴って腐食連鎖を利用する消費者の  $\delta^{13}\text{C}$  値も変動していた。土壌の  $\delta^{13}\text{C}$  値は有機物の分解が進み糸状菌やバクテリアなどの分解者が増加するほど、土壌の深い部分ほど値が高くなることが知られており(米山, 1987)、放置区は毎年様々な状態のリターが堆積して有機物の分解が他区よりも盛んであると考えられ、これが腐食連鎖系の多様性に影響していると推察される。2012年秋季に地表面から10cmまでの土壌を採取し、これを1cmごとに区分してそれぞれ同位体比分析した結果、 $\delta^{13}\text{C}$ は火入れ・刈取り区で土壌深度によって増加する傾向が見られた(Fig.14)。

一方で放置区では他の2区とは大きく異なる値を示し、土壌深度によって  $\delta^{13}\text{C}$  値が減少していく対照的な傾向が見られた。また、 $\delta^{15}\text{N}$  値は各区で土壌深度が深くなると増加する傾向が得られたが、深さ5cmまではどの地点においても減少傾向にある。刈取り区では5cm以下となると急激に  $\delta^{15}\text{N}$  値が増加しており、これは地表から5cm以下で粘土質の層が発達していることが要因と思われる。本研究で扱った腐食性の土壌動物の多くはリター層から浅い土壌までを主に利用していると考えられるが、種によっては深い土壌層までを利用していると思われ、土壌深度による安定同位体比変化は浅層種と深層種で異なる可能性がある。

火入れ区では地上部のリターと植物体が全て燃え、ヨシやスゲ類の C3 植物が優占する食物源の単純な ( $\delta^{13}\text{C}$  幅が狭い) 連鎖系が形成されている。刈取り区は地上部の植物体とともにリターが除去されるが、細かいリターは除去されずにある程度が残されるため堆積量は火入れ区と放置区の間と言え、各種の  $\delta^{13}\text{C}$  値も両区の間値を示している。

以上から、人為的管理はヨシ原の植生やリター堆積量を操作することにより、腐食連鎖系の多様性に影響を及ぼすことがわかった。また、距離の近い隣接した管理区間でも食物連鎖に顕著な違いが生じることが示された。また、管理に伴うリター除去は遷移段階を維持するだけでなく、食物連鎖の構造にも影響を及ぼすことが安定同位体比分析によって推定された。



**Fig.14** Stable isotope ratios with the soil depth up to 10 cm.

## 第4章 鱗翅目昆虫の変態に伴う同位体濃縮

### 緒言

一般に完全変態をする昆虫類は幼虫時と成虫時で食物が異なるため、この食物源の変化が安定同位体比に反映される (Ostrom *et al.*, 1997; Okuzaki *et al.*, 2010; Chikaraishi *et al.*, 2011). 一方で、蛾類の一部には成虫が退化した口器を持ち羽化後の後食を一切行わないで生涯を終えるものが多く存在する. 後食をしない蛾類の安定同位体比は幼虫時に摂食したエサ資源 (植物) 由来の同位体組成のみを反映しているはずであり、つまり成虫の同位体組成は幼虫の同位体組成と同等であるべきものと考えられる. しかし、第2章で行なった安定同位体比分析の結果、ヨシやスゲ類を食べる鱗翅目昆虫において、その幼虫と成虫の同位体の値には大きな違いが見られた ( $\delta^{13}\text{C}_{\text{成虫}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{幼虫}} = -2\%$ ,  $\delta^{15}\text{N}_{\text{成虫}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{幼虫}} = +4\%$ ). これらは成虫の口器が退化している種であったため、先に述べた予測と矛盾している.

蛾類をはじめ蛹の段階を経る完全変態昆虫は羽化までに終齢幼虫と蛹の時の表皮を抜け殻として脱ぎ捨てるほか、羽化直後には蛹期間のうちに体内に溜まった老廃物を蛹便 (meconium) として排泄する. また、鱗翅目昆虫の多くは蛹になる直前に繭糸を放出して繭をつくるが、この繭糸にはフィブロインとセリシンなどのタンパク質が多量に含まれる (Magoshi *et al.*, 2010). 近年、鱗翅目昆虫におけるこれらの物質を含めた安



定同位体比分析の結果、蛹便の排出によって羽化成虫の  $\delta^{15}\text{N}$  値が幼虫時よりも著しく高くなることが明らかになっており、これは食物の変化なしに生じていた (Tibbets *et al.* 2008). この現象は Coleoptera, Diptera, Trichoptera, Neuroptera, Hymenoptera (Scrimgeour *et al.*, 1995; Mihuc & Toetz, 1994; McCutchan *et al.*, 2003; Patt *et al.*, 2003; Doi *et al.*, 2007; Barriga *et al.*, 2013) でも同様に報告されていることから完全変態昆虫に共通して見られるものと考えられる. しかしながら、これらの既往研究では  $\delta^{15}\text{N}$  のみに注目しており、変態に伴う  $\delta^{13}\text{C}$  の変化についてはほとんど報告がない. 食物網の研究において  $\delta^{13}\text{C}$  値は生物のエサ資源を推定するための重要な情報を提供するので、 $\delta^{15}\text{N}$  と同様の変化がないかを調べる必要がある. さらに、昆虫の多くは♂と♀間で体サイズや体の構造が大きく異なっているにもかかわらず、安定同位体比における♂♀差についてほとんどわかっていない.

よって、本項では昆虫の変態におけるどの段階で同位体濃縮が起こるのかを確かめたうえで、♂♀間における  $\delta^{15}\text{N}$  および  $\delta^{13}\text{C}$  それぞれの違いについて鱗翅目昆虫を用いた検証を行なった.

## 材料および方法

青森県三沢市の仏沼（40°49'N, 141°22'E）周辺の休耕田には、イネ科 Poaceae・ヨシ *P. australis* とカヤツリグサ科 Cyperaceae・アゼスゲ *Carex thunbergii* が優占する低層湿原が発達している。成虫の口吻が退化した カレハガ科の蛾であるヨシカレハ *Euthrix potatoria* はヨシやスゲ属 *Carex* をはじめとしたイネ科の湿地性植物を広範に摂食し、これらの群落が発達する湿地においてしばしば多産する。本種の幼虫は初夏に群落内の植物茎に長さ 5cm ほどの黄白色の繭を作り、その中で蛹化を行う。成虫は夏季に繭上部を破り羽脱する。羽脱後の繭内には幼虫殻・蛹殻のほか、蛹殻の中に液体状の蛹便が残される (Fig.15) ため、変態過程で排出される物質をすべて確保できる点で本種が本研究に有用であると考えた。

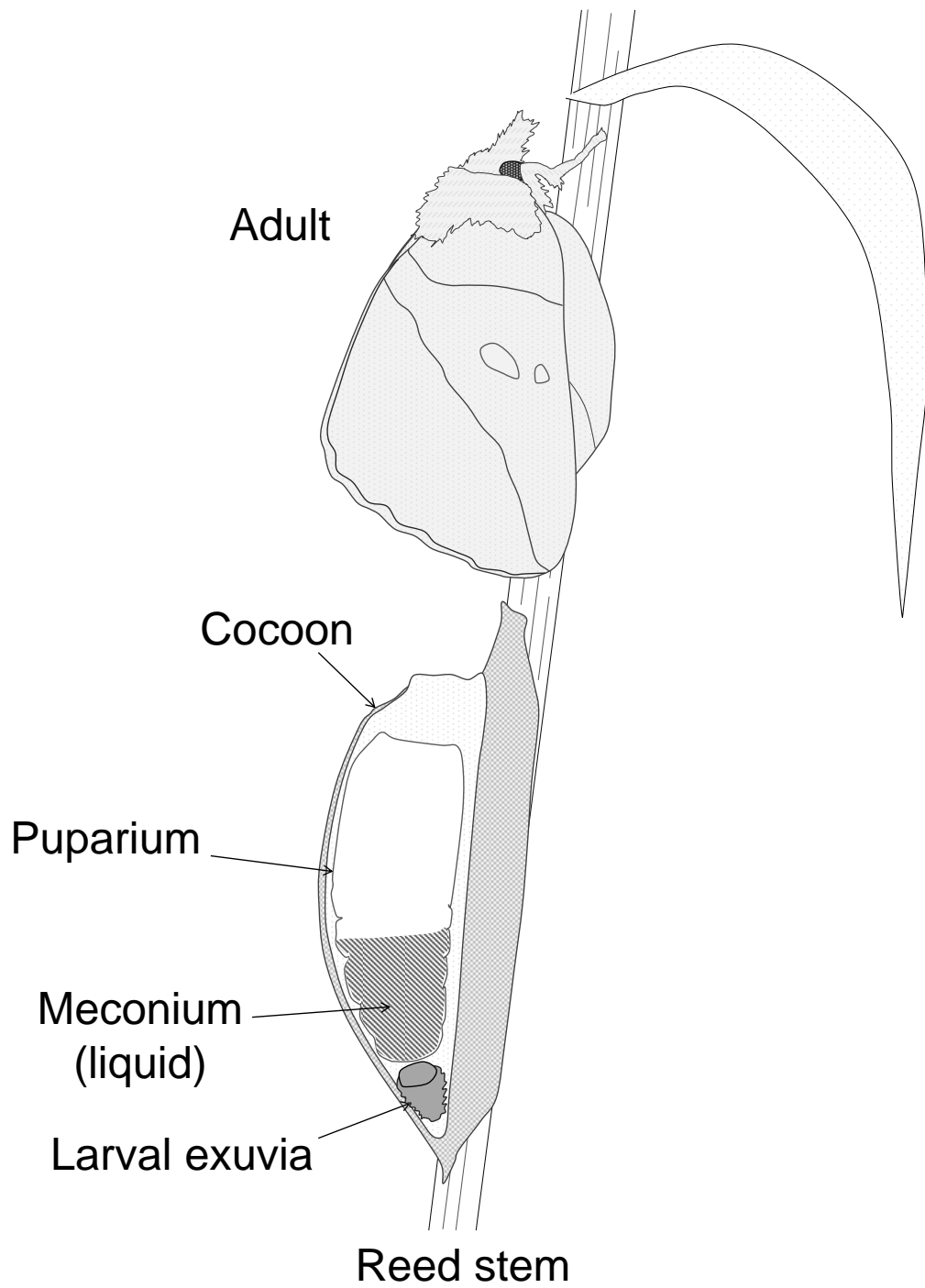
### ・分析試料

2013年5月下旬にヨシカレハの終齢幼虫および幼虫の食草であるアゼスゲを採集した。また、6月中旬にはヨシの茎につくられた本種の繭を同地点から採集し、これを室内で飼育して羽化させた成虫と、繭および繭内の物質を得た。採集できた20個体の繭のうち9個体がヤドリバエ類やヒメバチ類の寄生などによって死亡したため、♂8個体と♀3個体の計11個体の羽化成虫をサンプルとして用いた。

全サンプルは採集後、分析前まで $-30^{\circ}\text{C}$ の冷凍庫にて保存するものとした。ヨシカレハの羽化成虫は羽化直後、翅が伸びきった段階で繭とともに冷凍庫に入れ、殺虫した。幼虫は消化器官内に摂食した多量の植物葉が詰まっていたため、これを消化管ごと除去した。成虫は部位ごとに濃縮差がみられるかどうか、触角を含む頭部・胸部・前翅および後翅・全ての脚・腹部の5つの部位に分割した。成虫とそれぞれの部位、繭および繭内の物質は湿重量を計測し、全身で分析した場合の分析値については、部位の分析値と体重に対する重量比から算出するものとした。♀成虫の腹部は卵を含んで分析を行なったほか、数個の卵を摘出して卵のみの値も測定した。以上のサンプルは個体ごとに分け、たとえば、それぞれ乾燥機にて $60^{\circ}\text{C}$ で24時間乾燥させ(蛹便は蛹殻に入れたまま乾燥)、マイクロスマッシュ Beads Cell Disrupter MS-100 (Tomy Seiko, Tokyo, Japan) により粉砕・攪拌した。

#### ・ データ解析

Wilcoxon-Mann-Whitney test (有意水準  $\alpha = 0.05$ ) により、成虫♂♀間の質重量、幼虫 vs 成虫♂♀間の  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$  それぞれについて、さらに各部位の  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$  についても安定同位体の存在比が♂♀間で有意に異なるかどうか検定を行なった。これらの統計解析はフリー統計ソフト R version 3.1.1 (R Development Core Team, Vienna, Austria) により行なった。



**Fig.15** The samples used in this study. *Euthrix potatoria* emerges from the cocoon, and then excretes liquid meconium into its pupal exuvia.

## 結果

### 1. ♂♀間の湿重量

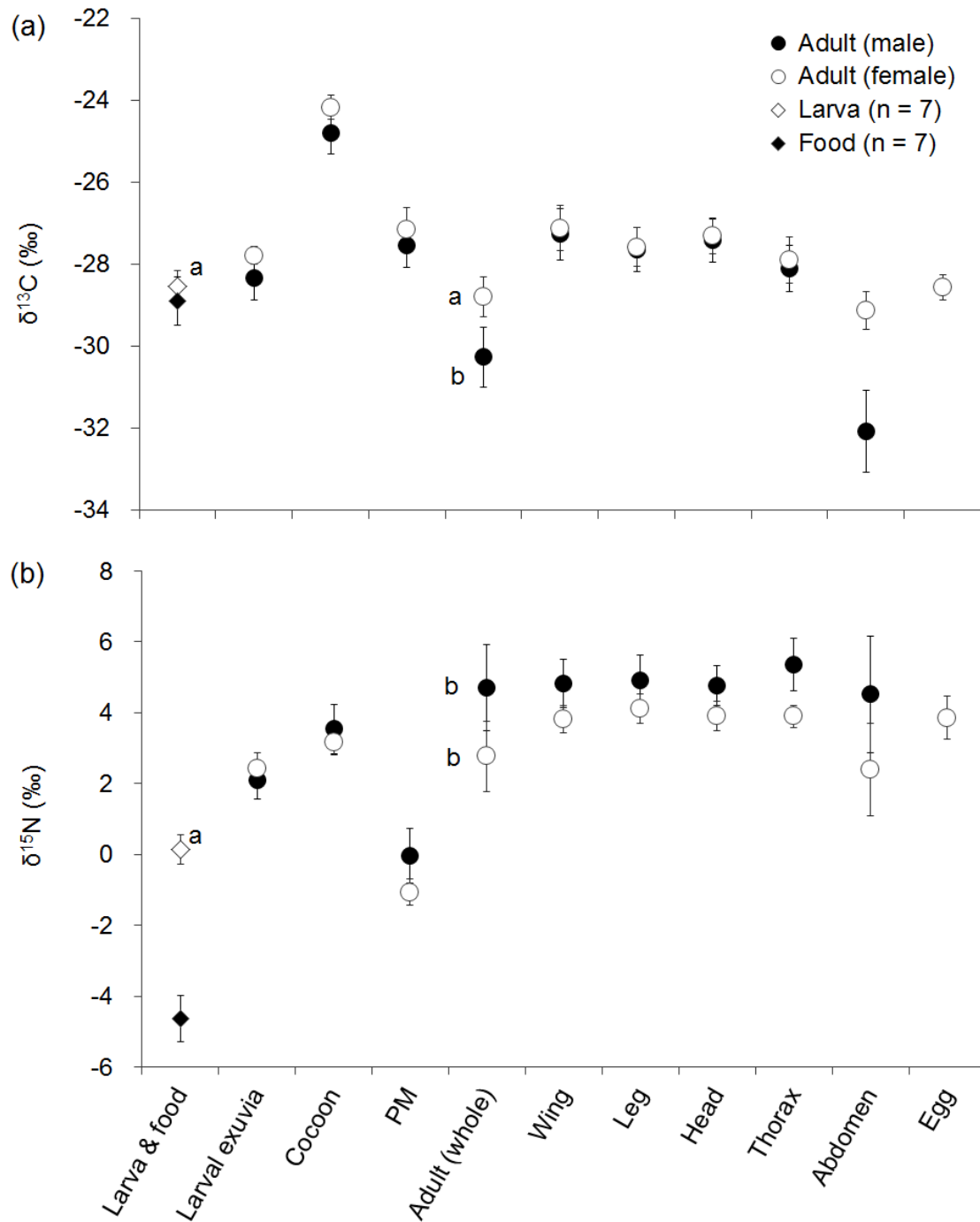
成虫♂と成虫♀の湿重量比は1 : 3であった (Table 9). メスが大量の卵を持つために腹部の重量差が大きかったが、その他の部位では大きな差はなかった。ただし、♂♀で終齢幼虫の最終サイズが異なるため、幼虫殻や繭などの重量は♀の方がやや大きくなる。蛹殻+蛹便 (puparia+meconium, 以下 PM) の成虫体重に対する割合の♂♀差が特に顕著であり、♂では成虫体重の100%を超えるのに対し、♀では体重の4分の1程度であった。羽化までに排出される繭・幼虫殻・蛹殻・蛹便をすべて合計すると重量では♂ : ♀ = 0.761g : 0.624g とやや♂が多いものの大きな差はないが、成虫体重に対する割合では♂ : ♀ = 110.8% : 30.2%となり、♂成虫は終齢幼虫時に持っていたであろう重量の半分以上に相当する物質を体外に排出していることがわかった。

### 2. 成虫と繭内物質、成虫部位ごとの安定同位体比

Wilcoxon-Mann-Whitney test により♂♀間で  $\delta^{13}\text{C}$  に有意に異なったのは体重の多くを占める腹部であり、その結果として体全体での値にも有意差が認められた (Table 9).  $\delta^{15}\text{N}$  においては翅、胸部に有意な差が認められた ( $P < 0.05$ ) ほか、蛹殻と蛹便、頭部、体全体においても♂♀で異なる傾向があった ( $P < 0.10$ ). 幼虫と成虫間では、♂♀ともに  $\delta^{15}\text{N}$  の値が幼虫に比べて有意に高かった (♂ :  $+4.59 \pm 1.21\%$ , ♀ :

+2.63±0.98‰,  $P < 0.05$ ). 一方で,  $\delta^{13}\text{C}$  では♀の値は幼虫とほぼ同じかやや低下 (+0.27±0.49‰,  $P > 0.05$ ) したが, ♂は幼虫より明らかに低い値 (-1.73 ±0.72‰,  $P < 0.05$ ) となった.

Fig.2 より,  $\delta^{13}\text{C}$  が大きく異なったのは繭 (♂♀とも) と♂の腹部および体全体の場  
合であり, ♀の値は卵を含めほぼ変化がない. また  $\delta^{15}\text{N}$  において PM 以外は全て幼虫  
時よりも値が高く, かつ幼虫殻を除く全ての部位で♂の方が高い値を示す傾向にあった.



**Fig.16.** Mean ( $\pm$  SD) stable (A) carbon and (B) nitrogen isotope values of *E. potatoria* larvae and adults. PM shows puparium and meconium. Significant differences in the isotope ratios between larvae and adults are indicated by different letters (Wilcoxon-Mann-Whitney test:  $P < 0.05$ ), and non-significant indicated by the same letters.

**Table 9** Mean ( $\pm$  SD) wet weight (g) of samples of cocoon, larval exuvia, puparium and meconium, and adult body (whole and various parts) for male and female *Euthrix potatoria*, and their percentages for the adult whole-body weights.

Sample	Wet weight		% adult weight		Male vs Female					
	Male	Female	Male	Female	P-values					
					Wet weight	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$			
<i>Euthrix potatoria</i> (Male=8, Female=3 individuals)										
cocoon	0.047 $\pm$ 0.010	0.063 $\pm$ 0.009	6.89%	3.03%	0.1333	n.s.	0.1249	n.s.	0.4970	n.s.
larval exuvia	0.025 $\pm$ 0.003	0.036 $\pm$ 0.005	3.58%	1.74%	0.0121	*	0.2788	n.s.	0.3758	n.s.
puparia+meconium	0.689 $\pm$ 0.140	0.525 $\pm$ 0.201	100.32%	25.44%	0.2788	n.s.	0.4970	n.s.	0.0849	n.s.
<b>adult</b> (whole)	0.687 $\pm$ 0.081	2.065 $\pm$ 0.206	100%	100%	0.0121	*	0.0242	*	0.0849	n.s.
wing	0.092 $\pm$ 0.049	0.088 $\pm$ 0.007	13.33%	4.28%	0.9012	n.s.	0.7758	n.s.	0.0485	*
leg	0.019 $\pm$ 0.001	0.034 $\pm$ 0.008	2.77%	1.63%	0.0121	*	0.9212	n.s.	0.1939	n.s.
head	0.039 $\pm$ 0.004	0.031 $\pm$ 0.004	5.63%	1.51%	0.1939	n.s.	0.9212	n.s.	0.0849	n.s.
thorax	0.176 $\pm$ 0.008	0.322 $\pm$ 0.049	25.84%	15.57%	0.0040	**	0.6303	n.s.	0.0121	*
abdomen	0.360 $\pm$ 0.047	1.590 $\pm$ 0.196	52.42%	77.01%	0.0121	*	0.0121	*	0.1333	n.s.

\*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$  (Wilcoxon-Mann-Whitney test)

n.s. = non significant



## 考察

### 1. 変態に伴う $\delta^{15}\text{N}$ の濃縮

幼虫と飼育下で羽化させた直後の成虫間で、明らかな  $\delta^{15}\text{N}$  の上昇が認められた。つまり、完全変態を行うヨシカレハでは変態の過程において  $\delta^{15}\text{N}$  を増大させる方向の同位体分別が起こっている。変態の過程で排出される物質のうち、幼虫殻と繭は幼虫の  $\delta^{15}\text{N}$  値より高く成虫の値に近かったが、蛹殻+蛹便の値だけが幼虫時の値より低くなっていた。しかしながら、本研究では蛹殻と蛹便を混合して分析したため、どちらの物質が低い  $\delta^{15}\text{N}$  値を示すのかわからなかった。Tibbets *et al.* (2008) は昆虫の変態に伴う  $\delta^{15}\text{N}$  の濃縮を鱗翅目・双翅目・鞘翅目について室内実験により検証し、蛹便によって食性の変化無しに  $\delta^{15}\text{N}$  の濃縮が達成されていることを明らかにしている。この研究では成虫の排出した蛹便を蛹殻と分割してそれぞれの値を分析し、その結果、蛹便の  $\delta^{15}\text{N}$  が蛹殻に比べて著しく低い値をもつことを示している。このことから、本研究においても  $\delta^{15}\text{N}$  の濃縮が主に蛹便に因るものであると推測された。鱗翅目昆虫における蛹便は蛹の期間に体内で生じた不要な物質が蓄積されたもので、尿酸 ( $\text{C}_5\text{H}_4\text{N}_4\text{O}_3$ ) と水を主成分とする液体である。尿酸は多くの陸上生物の体内で行われる窒素代謝の最終生成物であり、完全前変態昆虫の蛹期など閉鎖系のステージにおいては体内に多量の尿酸が蓄積し、羽化前には全窒素量の3分の1にまで達することが知られている (Gilmour, 1961; Tojo, 1971)。 $\delta^{15}\text{N}$  値が低い蛹便は、言い換えると  $^{14}\text{N}$  rich な物質であるといえ

る。窒素代謝によって大量の  $^{14}\text{N}$  がおそらく選択的に尿酸として排出されること（同位体分別によって軽い  $^{14}\text{N}$  のほうが重い  $^{15}\text{N}$  よりも反応がはやく進む）によって成虫体内の  $^{15}\text{N}$  濃度が相対的に上昇し、 $\delta^{15}\text{N}$  の濃縮が達成されていると考えられる。この現象は完全変態昆虫に共通するものと思われるが（Tibbets *et al.*, 2008）、直翅目など蛹期間のない不完全変態昆虫における事例は未だ報告されていない。

## 2. 変態に伴う $\delta^{13}\text{C}$ の変化

成虫の  $\delta^{13}\text{C}$  は幼虫よりやや低い値となる傾向があった。繭は幼虫時より 3‰以上高く、全サンプル中最も高い値を示した。蛾類の繭の主成分はフィブロイン（70~80%）とセリシン（20~30%）であり、繭糸はフィブロインタンパク質からなる2つのフィラメントをセリシンタンパク質で覆った構造からなる（Magoshi *et al.*, 2010）。繭の特異性として、カレハガ科に近縁なカイコガ科カイコ *Bombyx mori* では繭が形成される際に繭糸のタンパク質中に大気中の  $\text{CO}_2$  が吸収されること、また  $^{13}\text{C}$  マーカーを用いた実験で繭糸の  $^{13}\text{C}$  濃度が周囲の  $^{13}\text{C}$  濃度に応じて高くなることが明らかになっている（Magoshi *et al.*, 2003; 2010）。彼らの実験結果では繭が  $^{12}\text{C}$  に比べ  $^{13}\text{C}$  を選択的に固定する機能があるとは言えないものの、繭が大気中の  $\text{CO}_2$  を固定する作用によって  $\delta^{13}\text{C}$  値が変化する可能性が示唆された。成虫の  $\delta^{13}\text{C}$  が低下しているため、繭によって  $^{13}\text{C}$  の排出が起こっている可能性はあるが大気中の C の影響がどの程度あるのかについて

は今後の検討が必要であろう。また、蛹便による炭素の同位体分別についても詳しい研究が必要と思われる。

### 3. 性差

既往研究では昆虫の♂♀を分別せずに分析が行われていたが、♂♀間における顕著なサイズの違いや生殖機能の違いがある種においては、性差が安定同位体に与える影響は少なくないものと考えられる。例えば本研究で用いたヨシカレハは♀が♂よりも体サイズが大きく（開長♂45-60mm，♀50-80mm）、かつ♀は腹部に大量の卵をもつため、♂の約3倍もの重量（湿重）をもっている。δ<sup>15</sup>Nについて♂♀間の違いは成虫時において顕著で、すべての部位で♀より♂の値の方が高い傾向にあった（全身試料では♂と♀は約2%異なる）。一方で幼虫殻および繭の値は差がない（ $P>0.05$ ）ことから、羽化時の蛹便による濃縮の程度が♂♀間で異なることが示唆された。♂は成虫の体サイズが小さいにもかかわらずPMの重量が♀よりわずかに重い傾向にあるほか、驚くべきことに成虫体量に対する割合は100%を超えており、羽化に伴って成虫体重と同質量の物質が体外へ排出されている。一方で♀のPM割合は成虫体重の4分の1ほどであることから、♂と比べて<sup>15</sup>Nの相対的な濃度上昇が小さいことが予想される。

δ<sup>13</sup>Cは雌雄とも幼虫より低い傾向にあったが、♂の腹部でより顕著な<sup>13</sup>Cの減少が見られた。δ<sup>13</sup>C値の減少要因としては脂肪組織による影響が考えられる。脂質のδ<sup>13</sup>C値

はタンパク質や炭水化物よりも著しく低くなることが知られており (DeNiro & Epstein, 1977; Focken & Becker, 1998; McCuchan *et al.*, 2003; Boecklen *et al.*, 2011), 季節または個体の栄養状態など脂質の含有量の変動に伴って  $\delta^{13}\text{C}$  値は変動する (Takai & Tominaga, 2008). ♂の腹部には成虫の活動エネルギー源となる脂肪組織が蓄えられており, これによって♂の  $\delta^{13}\text{C}$  値が低下したものと思われる. ♀の腹部にも脂肪は蓄えられているため他の部位よりやや低い値を示したものの, 鱗翅目成虫の卵の成分は幼虫時に食べた食草の成分をよく反映するため卵の  $\delta^{13}\text{C}$  値は幼虫とおよそ同じ値を示す (O'Brien *et al.*, 2004; 2005) ことから, 卵を含めた♀腹部の分析値が♂腹部よりも高くなったものと考えられる.

完全変態昆虫において幼虫と成虫間の  $\delta^{15}\text{N}$  が異なることは既往研究および本研究の結果から明らかである. また, 本研究によって (1)  $\delta^{13}\text{C}$  値も変態に伴って負の方向に変動する傾向があること, (2) 変態による  $\delta^{15}\text{N}$  および  $\delta^{13}\text{C}$  の変動は♂の方が♀より一般に大きく雌雄差があることが示された. そして性による差は蛹便の相対的な排出量や生殖機能の違いに因るものと考えられた. これらの現象から, 幼虫時の食物履歴を成虫の安定同位体比から推定しようとすることは (特に♂において) 困難である. ある成虫の安定同位体比からその幼虫期の餌内容を推定したい場合には, ♀成虫がもつ卵の分析値を用いるのが適当であると思われる. しかしながら, 捕食性のテントウムシにおいては成虫期の餌内容が腹部や翅の安定同位体比に反映される (Ouyang *et al.*, 2014) こと

が明らかになっていることから、食物を食べることが可能な機能的な口器をもつ種においてはその餌利用に伴って卵の安定同位体比は変化してしまうだろう。

変態によって大きく上昇した蛾類成虫の  $\delta^{15}\text{N}$  は地表性甲虫やクモ類など 1~2 栄養段階上位の肉食性動物の  $\delta^{15}\text{N}$  値と同等であるため、節足動物を広範に食べる捕食者の餌資源や利用率の解析を難しくするかもしれない。多くの同位体研究では鱗翅目の幼虫と成虫は別々のソースとして分けないことがあり、同位体の差が餌種あるいは餌グループとしての大きな誤差として表されるためである。また、ある蛾の成虫と幼虫の両方を捕食する、ある捕食者について、成虫を多く食べた個体と幼虫を多く食べた個体では  $\delta^{15}\text{N}$  値に大きな個体差が生じるだろう。これは餌の性（♂か♀か）に置き換えても同じことが言える。逆に言えば、蛾類におけるこの同位体特性を把握すれば、捕食者が成虫または幼虫のどちらを多く利用しているか、さらには♀と♂のどちらがより食べられているかなどの利用率を、同位体混合モデルを用いることで推定できる可能性がある。しかしながら、捕食者は昆虫の幼虫と成虫を分別しそのどちらかを選択して食べるものは少なく、かつ幅広い生物を捕食しているため、野外個体におけるこれらの寄与率推定は困難な場合が多いと考えられる。安定同位体比による食物網解析は未だ多くの不確定な問題（個体の生理状態などによる変化など）を抱えているが、特に昆虫類を用いる場合には昆虫類のステージの違いや捕食者に利用される部位、性による差を考慮したうえで解析を行っていく必要があると思われる。

## 第5章 草原性鳥類の食物利用履歴と餌ニッチ

### 緒言

ヨシ原をはじめ、湿地草原を象徴する種群としてスズメ目 Passeriformes に属する小型鳥類がよく知られている。岩木川においてはオオセッカ *Locustella pryeri*・コジュリン *Emberiza yessoensis*・オオジュリン *Emberiza schoeniclus*・コヨシキリ *Acrocephalus bistrigiceps*・オオヨシキリ *Acrocephalus arundinaceus* など多くの種が確認されており、本研究における調査地でもほぼ全域に生息している。これらの鳥類は湿地および草原環境の縮小に伴って減少している生物であり、オオセッカとコジュリンは環境省や各県のレッドリストにおいて絶滅の危険性が特に高い種であるとされている。そのため、鳥類の繁殖場所と生息数の増加を目的とした保全活動が各地で行われており、例えば青森県三沢市の仏沼においては近年耕作放棄地でのオオセッカ個体数増加が報告されている（高橋ら, 2010）など、鳥類のモニタリングが長く続けられている。

草原性鳥類は互いによく似た習性を持ち同所的に生息しているが、その研究事例は希少種であるオオセッカの繁殖環境選択（藤田ら, 1994; 西出, 1993; 1994; 竹内・東, 2005; Fujita & Nagata, 1997; 永田, 2007; 三上, 2012; Takahashi *et al.*, 2013）に関するものが多い。西出（1994）や三上（2012）は複数の草原性鳥類の環境選択について述べており、オオセッカ、オオジュリン、コジュリンは下層植生のよく発達した丈の低いヨシ原を好み、

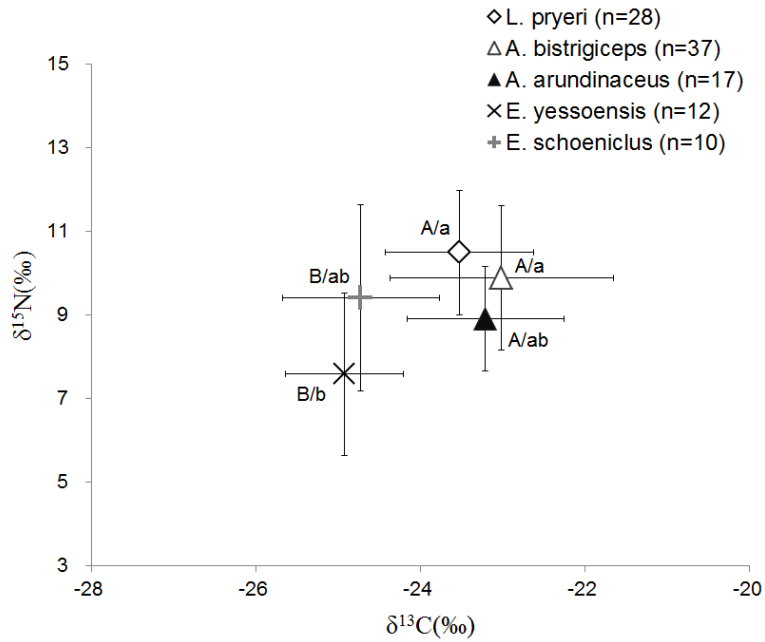
3種はよく似た環境を利用するとしている。とりわけオオセッカはオスのソングポストとして中程度の丈のヨシが重要であることが示唆され、ハビタットの選好性にヨシの存在が大きく関与している(永田, 1997)。一方, オオヨシキリは丈の高いヨシ原を利用し, コヨシキリは丈のやや高いヨシ原を好むが, 比較的幅広いヨシ原を利用していることがわかっている。また, 三上・高橋(2013)はヨシ原環境の変化が鳥類の分布と個体数に影響し, ヨシの草丈が低くなったことでオオセッカ, コジュリン, オオジュリンの個体数が増加する一方, オオヨシキリとコヨシキリの個体数が減少することを報告している。その他, 香川(1989)によるオオヨシキリとコヨシキリにおける同所的な共存関係が確認されている。このように同属近縁種が同所性を示しながらも共存する例は多くの鳥類で古くから知られている(Lack, 1971)が, 種間の餌利用の違いについては知見が少なく, 明らかになっていないことが多い。ダーウィンフィンチ(Lack, 1947)で知られるように鳥類の嘴と利用する餌資源には強い関係性があり, 草原性鳥類においても種間の嘴の違いと餌の資源の分割が報告されている(Xiong & Lu, 2014)。また, 近縁種間で採餌を行う場所の高さや範囲など採餌空間による種間競争回避の例も知られている(Hogstad, 1971; Kisiel, 1972)。

オオセッカの餌資源についてはいくつかの報告があり, 巢内雛への主な給餌内容は鱗翅目幼虫および成虫, 直翅目, 双翅目, クモ類である。福岡県北九州市の蒲生ではメイガ類・ハマキガ類・イナゴなど(竹谷, 1938)で秋田県男鹿半島の八郎潟ではメイガ類

成虫 (64%)・直翅目 (32%) であった (西出, 1975)。また, 青森県三沢市の仏沼では鱗翅目幼虫がおよそ 30%, 成虫が 26%, クモ類 11%, ガガンボ 3%, トンボ・カゲロウが 2% で (津曲・宮, 1995), 岩木川ヨシ原においてはクモ類が半数を占めており (羽根田, 未発表), 餌の種類は類似しているものの地域によってその割合が異なっている。羽根田 (未発表) はオオセッカのほかコジュリン, コヨシキリ, アオジ *Emberiza spodocephala*, ホオアカ *Emberiza fucata* の巣内雛への給餌内容や環境選択についても明らかにし, 岩木川ヨシ原においてこれら 5 種の鳥類が明確に棲み分けていることを確認している。しかしながら, 以上の食性記録は少数の巣における観察であるため一部の特殊な個体による偏ったものである可能性があり, 地域個体群全体の傾向を示すデータとしては十分でないこと, 巣から巣立った後の餌資源を観察することは困難であるため幼鳥および成鳥が食べる餌については不明であることなどが問題として挙げられる。

第 2 章の食物網解析において複数の鳥類幼鳥の羽毛を分析した結果, 安定同位体比の値は種間で異なる傾向があった (Fig. 17)。よって, 本章では鳥類の羽毛と餌資源の安定同位体比を用いて, 同位体混合モデルによる各餌資源の寄与率と各種鳥類の餌ニッチにおける重複度の推定を試みた。鳥類を殺傷することなく採取された羽毛の安定同位体比を用いて個体の資源利用履歴や各種鳥類の資源分割を説明することが可能であれば, 足環などによる個体標識とあわせることで, 鳥類の種または個体レベルでの採餌ニッチや競争の程度を推量する, より簡便な手法として提案できると思われる。





**Fig.17** Feather stable isotopes of five passerine birds in 2010 and 2011 (Mean±SD. Significant differences in the ratios among three sites are indicated by different letters ( $\delta^{13}\text{C}$ : A or B,  $\delta^{15}\text{N}$ : a or b), Pairwise t test, Bonferroni method ( $P < 0.01$ )).

## 材料および方法

鳥類の生体サンプル採取に当たっては可能な限り個体に負担をかけない非殺傷的な方法で分析サンプルを得る必要がある。羽毛は数枚を採取することで十分な同位体分析が行なえるため、特に胸部の羽毛は風切り羽や尾羽と比べて個体の活動を損ねない点で適当であると考えられた。2010年と2011年の7～8月にかけてヨシ原内に張ったカスミ網によってオオセッカ、コジュリン、オオジュリン、オオヨシキリ、コヨシキリを捕獲し、その年生まれの幼鳥を判別したうえで胸部の羽毛を少量切り取った。なお、これらの成鳥は夏鳥として他地域から飛来する(岩木川ヨシ原以外の資源を反映する羽をもつ)ため、成鳥は除外し、確実にその年に岩木川にて生まれ巣立った幼鳥の羽毛のみを用いることとした。幼鳥の羽毛の安定同位体比は生まれてから捕獲されるまでのエサを反映するため、巣内育雛期以降を含めたトータルの餌資源についての知見を得ることができると考えられる。東北地方においてオオセッカの繁殖期は5月～9月とされ、抱卵日数が11～12日、孵化から巣立ちまでの巣内育雛日数は11～13日とされている(西出, 1975)。また、巣立ち後は飛翔能力が発達して単独で採餌するようになるまでは10日ほどかかるといわれていることから(竹谷, 1938)、かすみ網で7～8月に捕獲された幼鳥(Fig. 18)は巣立ってから少なくとも巣内育雛と同程度の期間を巣外で活動した個体と推定でき、羽毛はその期間に得た食物の同位体特性を反映していると考えられた。

採取した羽毛は実験室に持ち帰ったのち蒸留水と超音波洗浄機でよく洗浄し、表面構造に付着した微少ごみを取り除いたものを安定同位体比分析に用いた。また、各種エサ資源として同時期にヨシ原内でクモ類、バッタ類、ガ類（幼虫および成虫）など節足動物を採集し、分析を行なった。安定同位体比を用いた餌の寄与率の計算について、従来は捕食者と被食者の安定同位体比の平均値が既知でエサ候補が3つまでの場合には、簡単な連立方程式によってエサ種ごとの寄与率が求められてきた（例： $\delta^{15}\text{N}$  [捕食者]= $a*\delta^{15}\text{N}$  [餌 a] +  $b*\delta^{15}\text{N}$  [餌 b] +  $c*\delta^{15}\text{N}$  [餌 c],  $a+b+c=1$ ) が、餌種ごとの値のばらつきが考慮できないこと、4つ以上のエサの寄与率が求められないこと、餌種あるいは部位ごとに異なる同位体の濃縮値を考慮できないことが問題であった。現在ではこれらの問題を解決し、エサの利用率を統計的に説明するために様々な同位体混合モデルが考案されており、近年は統計ソフト R を用いた Stable Isotope Analysis in R = SIAR (Parnell *et al.*, 2010) が一般に用いられている。SIAR はベイズ推定を用いた統計モデルであり、与えられている捕食者とエサの安定同位体比と濃縮係数を用いて各エサのとりうる寄与率を推定することができる。このモデルでは同位体比の平均値だけでなくばらつきを組み込めるほか、4つ以上のエサ候補でも解析可能であり、エサごとに異なる濃縮係数を設定できるため、先述の寄与率推定の問題点をほぼ解決できている点で有用である。SIAR に用いる各種鳥類の餌候補（ソース）には、羽根田によるビデオ解析結果から得られた給餌内容で割合の多かった餌種を選び、それぞれの採餌割合を算出するものとした。鳥

類羽毛および餌の安定同位体比は第2章で得られたものを用いた。オオセッカについては主要なエサと思われる鱗翅目幼虫および成虫、コモリグモ類、ササキリ類を用いた。オオヨシキリ及びコヨシキリについては給餌割合が多かった直翅目のササキリ類と鱗翅目幼虫成虫に加え、雛に持ってきた頻度の高かったハナアブ類を含めた。オオジュリン、コジュリンは鱗翅目幼虫および成虫、コモリグモ類をソースとして用い、同属種間で餌利用の違いを調査した。第4章で明らかにしたように、鱗翅目昆虫において幼虫と成虫では安定同位体比が大きく異なる (Tibetts *et al.*, 2009; Sato & Azuma, 2016) ため、同一のソースとしてではなく別々のものとして扱い、幼虫と成虫それぞれの利用割合を算出できるようにした。なお、鳥類の羽毛の同位体特性として、 $\delta^{13}\text{C}$  値が餌の数値と大きくずれる事が知られているため (松原・南, 1998), これを考慮した解析を行う必要がある。餌生物から鳥類羽毛への濃縮係数として、 $\delta^{15}\text{N}: +3.8 \pm 1.1\text{‰}$ ,  $\delta^{13}\text{C}: +2.2 \pm 1.5\text{‰}$  (Caut *et al.*, 2009) の文献値を用いた。SIAR による餌寄与率は個体ごとに各餌種で推定された寄与率の中央値を用いて、種ごとの箱ひげ図を作成して表した。

さらに、種間の栄養的ニッチの大きさ (TA, SEA, SEAc) と重複度 (overlap) を SIBER によって求めた。SIBER および安定同位体比質量分析装置については第2章で既に述べたとおりである。データ解析はフリー統計ソフト R version 3.1.1 (R Development Core Team, Vienna, Austria) により行なった。

以下に羽根田（未発表）による、親鳥が雛に与える給餌メニュー内容と食性について示す（Fig. 19）。なお、オオジュリンとオオヨシキリについては給餌のビデオ解析は行われていない。（）内には分析に用いた各種の個体数と採集年月を示した。

・オオセッカ（28 個体，2010 年 8 月および 2011 年 8 月，Fig. 18A）

岩木川においては、給餌メニュー全体の 50%が地上徘徊性のコモリグモ類とその卵のうちであり、40%以上を鱗翅目の幼虫および成虫が占めている。採餌空間はヨシ原の地表付近であると推定されている。

・オオヨシキリ（11 個体，2010 年 7・8 月および 2011 年 7・8 月）

昆虫類全般、カエル類やカタツムリ類など、広範に捕食する。また、岩木川ではヨシカレハの♀など大型の鱗翅目成虫を捕食するのを、野外観察により確認している（佐藤，未発表）。

・コヨシキリ（37 個体，2010 年 7・8 月および 2011 年 7・8 月，Fig. 18B）

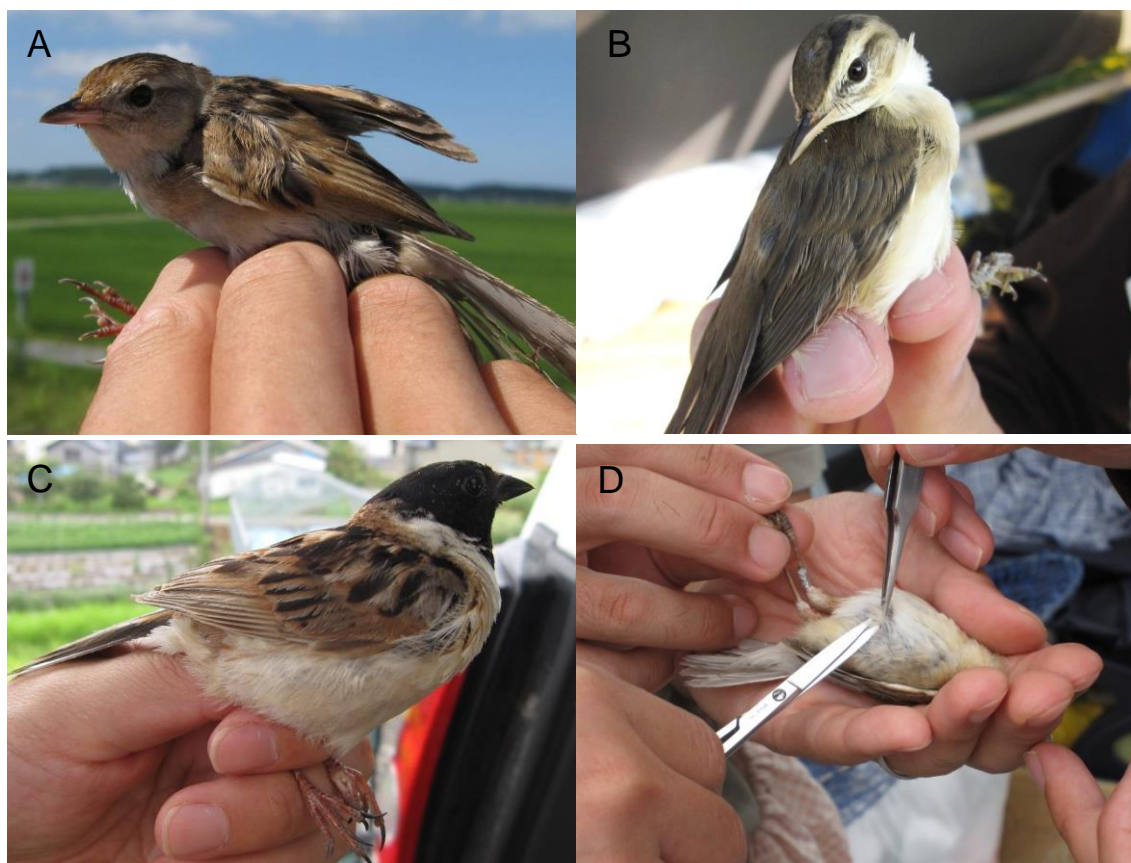
全 7 巣における給餌メニューは直翅目昆虫が 45%，鱗翅目が 26%，双翅目は 17%であった。このことから、これらの昆虫が利用する空間であるヨシ群落の中～上層部を主な採餌場所としていると考えられる。また、給餌メニューの幅が広く、非選好的な採餌を行なっている可能性があった。

・オオジュリン（17 個体，2010 年 8 月および 2011 年 8 月）

植物の種子， ヨシの茎に穿孔するヨトウガ類など， 昆虫類を食べる（鳥類アトラス 2002）。

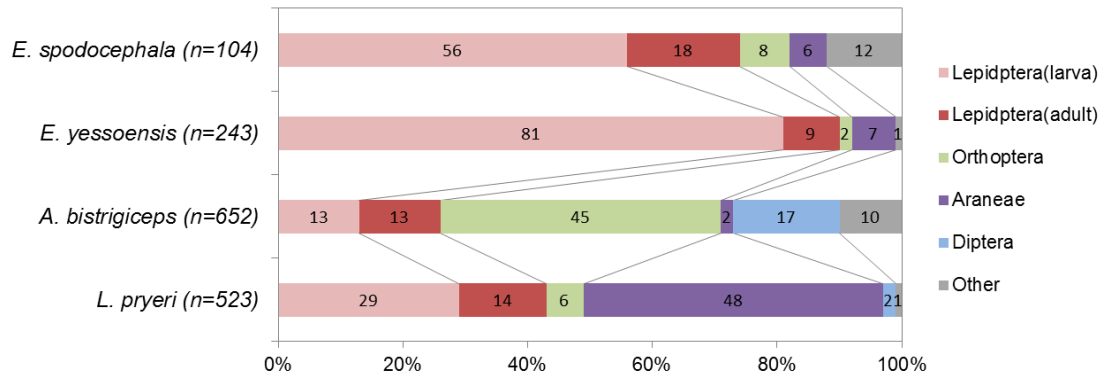
・コジュリン（12 個体， 2010 年 8 月および 2011 年 7・8 月， Fig. 18C）

全 4 巢の給餌メニューは 80%以上が鱗翅目の幼虫で， 成虫は 9%程度であった。採餌はヨシ原以外の休耕田などで行っている。本種の食性は動物質では鞘翅目や真正蜘蛛目などを好み植物質では雑草の種子をついばむ（清性，1978）とされているが，岩木川の場合とは大きく異なっている。



**Fig. 18** Passerine birds used in this study.

**A:** Japanese marsh warbler (*Locustella pryeri*) , **B:** Black-browed reed-warbler (*Acrocephalus bistrigiceps*) , **C:** Reed bunting (*Emberiza schoeniclus*) , **D:** Collecting breast feathers from the young bird captured by mist net.



**Fig.19** 岩木川ヨシ原において同所生息する4種のスズメ目鳥類の巣内雛への給餌内容。巣内ビデオ録画による(2010年)。草原性鳥類3種の育雛期(5月~9月)の巣内雛給仕内容(ビデオ解析)。nは親が雛に与えたエサの数。目が判別できなかったものは除外している。巣の数はそれぞれ、オオセッカ(5巣)、コジュリン(4巣)、コヨシキリ(7巣)、アオジ(2巣)となっている。

## 結果

### ・オオセッカ (Fig. 20 & Fig. 21)

$\delta^{15}\text{N}$  の幅が大きく (約 6‰) 個体ごとのばらつきが大きかった。高い  $\delta^{15}\text{N}$  をもつ個体は  $\delta^{15}\text{N}$  値の高い餌であるクモまたは鱗翅目成虫を多く利用しているもので、低いものは幼虫や直翅目の利用が多かった。巣内雛への給餌内容の結果と比べてクモの割合が少なく (巣内 48%に対して推定寄与率は 12~36%)、直翅目の割合が高かった (巣内 6%に対して 推定 16~52%)。

### ・コヨシキリ (Fig. 22 , Fig. 23)

$\delta^{15}\text{N}$  の幅はオオセッカよりも大きく (9‰以上)、個体のばらつきが非常に大きかった。寄与率は直翅目の割合が比較的多く、巣内給餌の観察結果と類似していた。また、ほとんどササキリ類に依存した個体 (外れ値としてプロットされた) が少なからず見られる一方で、利用率の低い個体も確認された。また、 $\delta^{15}\text{N}$  値の高い餌であるハナアブ類の利用が多い。

### ・オオヨシキリ (Fig. 22, Fig. 23)

コヨシキリと同様にササキリ類の利用が多いが、他の資源の利用率のばらつきが少なくそれぞれの寄与率が類似していたことから、コヨシキリに比べて様々な種類の餌を均等に利用している可能性があった。



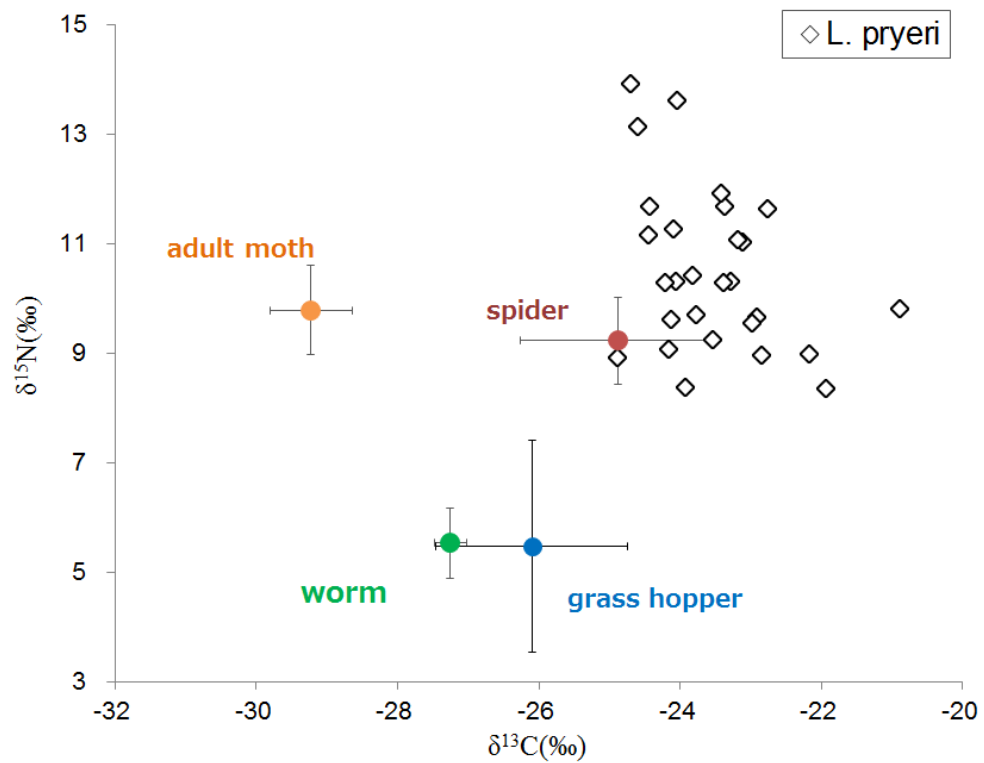
・コジュリン (Fig. 24, Fig. 25)

巢内給餌の結果同様、ほとんどの個体で鱗翅目幼虫にほぼ依存した傾向が見られた (40~92%)。鱗翅目幼虫の利用が少ない一部個体は成虫やクモを多く利用しており、これらは他の個体よりも  $^{15}\text{N}$  値が高い位置にプロットされた。

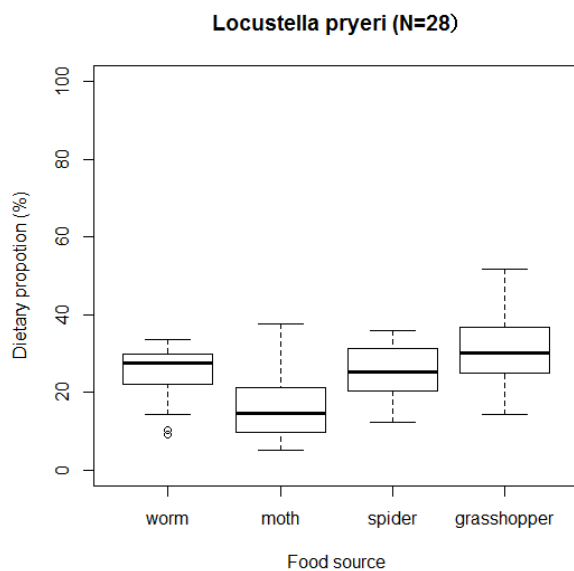
・オオジュリン (Fig. 24, Fig. 25)

コジュリンと同様に鱗翅目幼虫の利用の多い個体が多く幼虫利用は個体によって変動が大きく (8~92%)、コジュリンと比べて鱗翅目成虫やクモなど他の資源の利用が多かった。そのためオオジュリンの  $\delta^{15}\text{N}$  はコジュリンよりも全体的にやや高い傾向がある (Wilcoxon-Mann-Whitney test,  $W = 52$ ,  $P = 0.2669$ )。

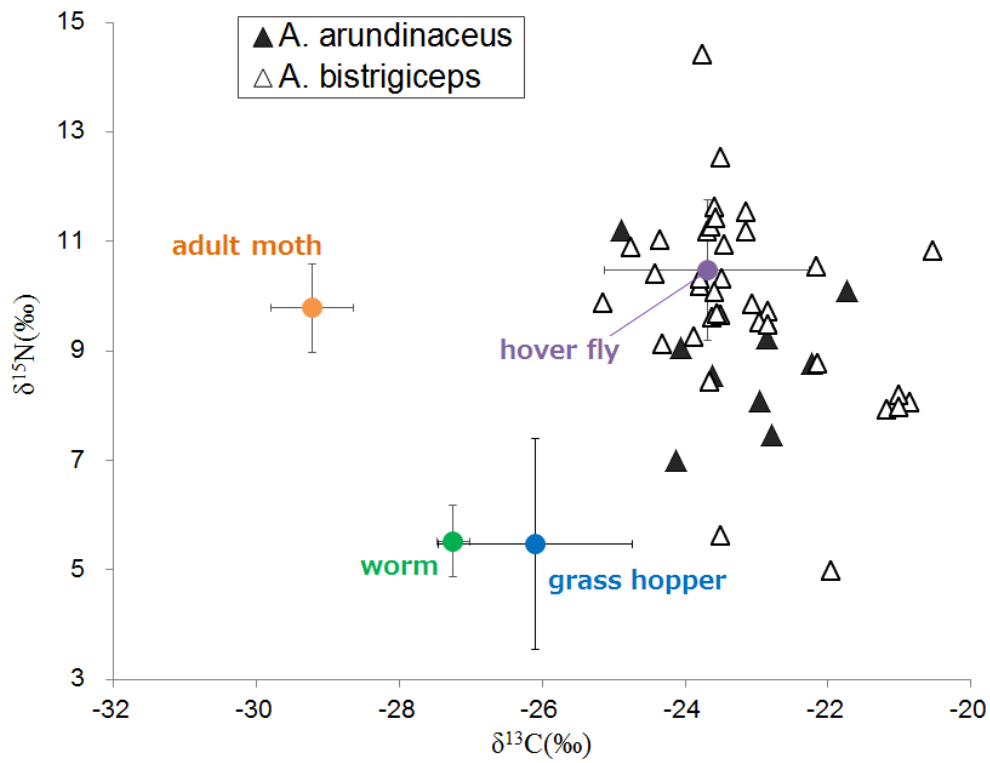
Table 10 より、プロットの外殻の範囲を表す TA (convex hull area) は個体のばらつきが大きかったコヨシキリにおいて大きかったが、ベイズにより推定された SEA および SEAc は他種と大きく変わらなかった。SEAc の overlap によりオオヨシキリ、コヨシキリ、オオセッカはニッチが重複し類似性が高いことが示された。また、コジュリンとオオジュリンは前 3 種とは重複が少なく異なるニッチを示したが、2 種間では互いに 3 割以上の重複が見られた。



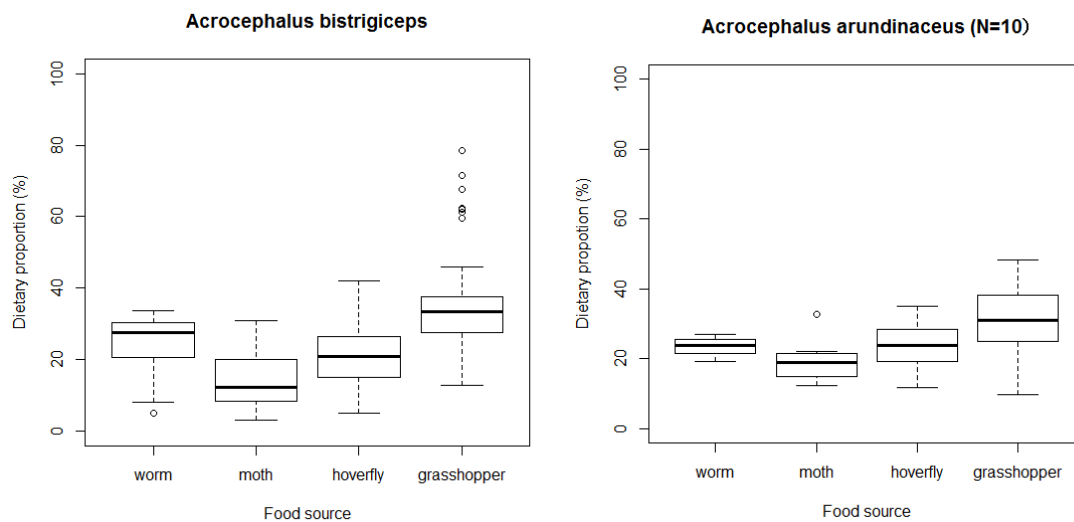
**Fig. 20** Diamond symbols indicate *Locustella pryeri*, circle symbols are each food sources (Mean $\pm$ SD).



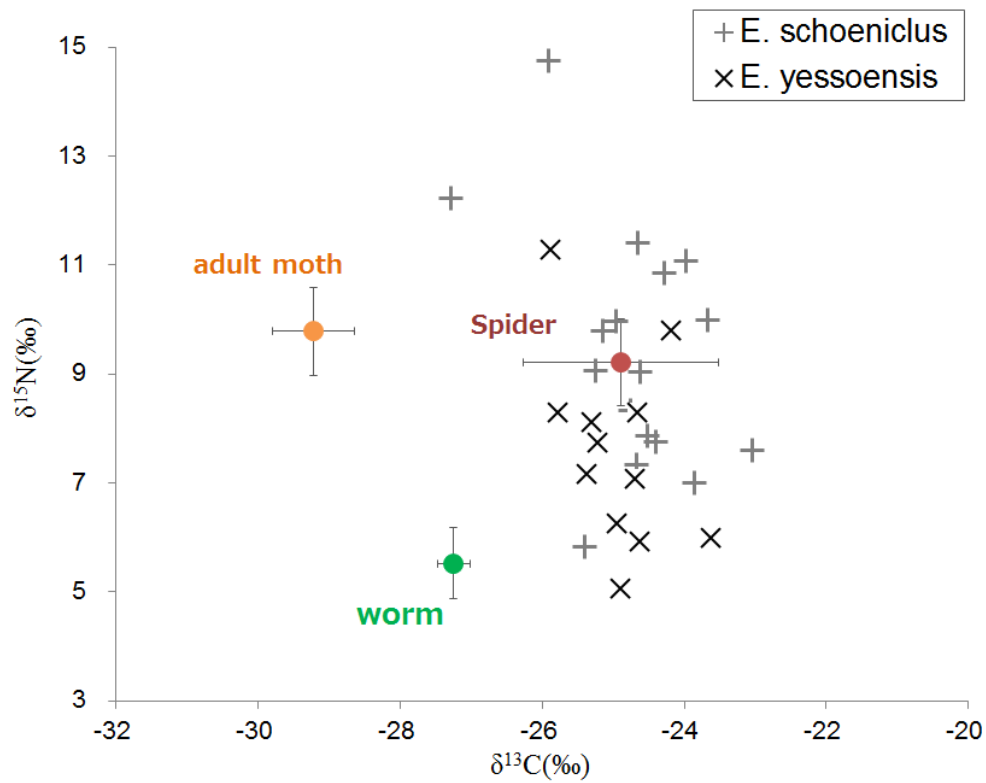
**Fig. 21** Dietary proportion rate by SIAR. Box plot using the median estimated for each individual.



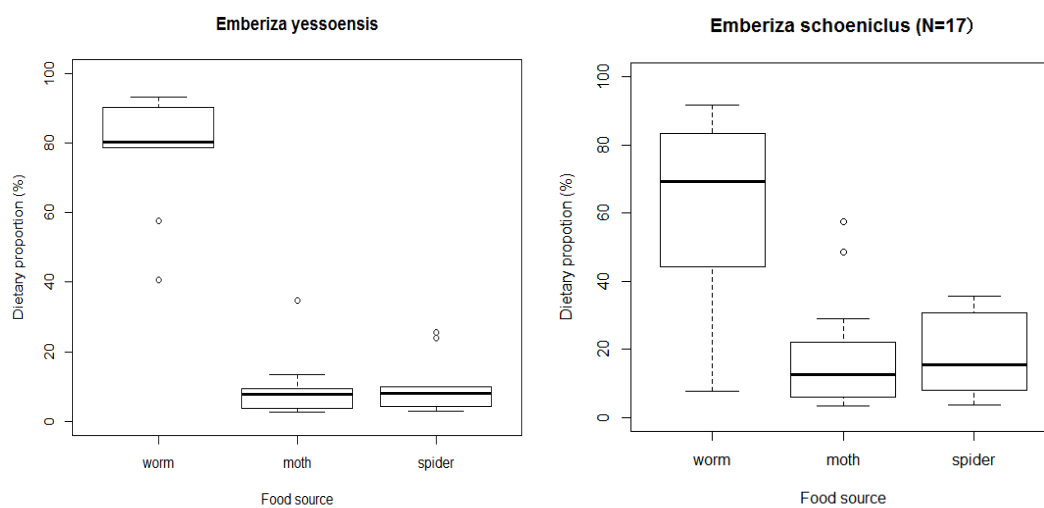
**Fig. 22** Triangle symbols indicate two *Acrocephalus* species, circle symbols are each food sources (Mean $\pm$ SD).



**Fig. 23** Dietary proportion rate by SIAR. Box plot using the median estimated for each individual.



**Fig. 24** Triangle symbols are two *Emberiza* species, circles indicate each food sources (Mean $\pm$ SD).



**Fig. 25** Dietary proportion rate by SIAR. Box plot using the median estimated for each individual.

**Table 10** Isotopic niches on each bird species. SEA indicates the median of SEA<sub>B</sub>, and SEAc is small sample size corrected standard ellipse area. Percentage overlap in SEAc between pairs of species.

Species	n	TA	SEA	SEAc	SEAc overlap (%)				
					<i>A. arundinaceus</i>	<i>A. bistrigiceps</i>	<i>E. schoeniclus</i>	<i>E. yessoensis</i>	<i>L. pryeri</i>
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	11	7.805	3.713	4.178		66.9	15.0	0	36.0
<i>Acrocephalus bistrigiceps</i>	37	26.404	5.645	5.811	48.1		5.1	0	68.3
<i>Emberiza schoeniclus</i>	17	19.473	6.001	6.401	9.7	3.1		30.7	4.8
<i>Emberiza yessoensis</i>	12	8.355	3.704	4.167	0	0	47.1		0
<i>Locustella pryeri</i>	28	18.524	5.31	5.493	27.4	72.2	5.5	0	

## 考察

安定同位体比および同位体混合モデルにより、同所的に生息する鳥類の餌資源の違いが示された。各種鳥類における個体間の安定同位体比の違いは鱗翅目成虫・クモ・ハナアブ類と、鱗翅目幼虫および直翅目の  $\delta^{15}\text{N}$  値の違いによって説明される。つまり、 $\delta^{15}\text{N}$  値の低い鱗翅目幼虫を専門に捕食するコジュリンは  $\delta^{15}\text{N}$  値の低い個体が多く、鱗翅目成虫やクモの利用が多いオオジュリンはコジュリンよりも  $\delta^{15}\text{N}$  値の高い個体が多かった。羽根田（未発表）による巣内雛への給餌内容との比較では、コジュリンの巣立った幼鳥は巣内において親鳥に与えられた餌と概ね同じ傾向を示したが、コヨシキリは個体差が非常に大きく特定の餌ばかりを選択的に利用している個体も推定された。オオセツカにおいては巣内雛への給餌内容の大半がクモだったのに対し、幼鳥は直翅目を食べる個体が多い可能性があった。鳥類においては個体ごとの食性や採食方法の異なる同種内の個体変異が以前から指摘されている。20種の鳥類の種内個体変異を調べた Bolnick *et al.* (2003) の研究によれば、採餌行動圏が広大な種において採食技術や学習程度の差による個体変異が生じやすいとされ、亀田 (2004) はウ類において採餌における潜水深度、採食場所、食性、採食ハビタットなどに個体変異が存在することを報告している。また、動物における食物選択は全て生得的に決定されているわけではなく、過去にどのような食物を摂取しどのような結果を得たかという経験的要因に依存する（長谷川, 1983）とされ、個体における食性の差異は、それぞれの個体が過去に何種類の食物を

摂取したかによる (Braveman & Jarvis, 1978). 特に親や周囲の他個体による食性を  
含む様々な行動の種内における伝播が古くから議論されており, これは「社会的促進  
(social facilitation)」と呼ばれている. 社会的促進は Crawford (1939), Allee *et al.*  
(1950) や Armstrong (1951) などによって規定され, 脊椎動物においてこれまで数  
多くの研究が行われてきた. 食性の伝播においては, 出生後の一定期間に与えられた食  
物に対して成長後も高い指向性を示し, これは刷り込み (imprinting) に類似した効果  
があることが知られる (Burghardt & Hess, 1966; Fuchs & Burghardt, 1971). オー  
ストラリアに生息しユーカリのみを食べるコアラでは, 離乳期の子に未消化の排せつ物  
を与え, これが彼らの単一的な食性に影響すると考えられている (Garcia *et al.*, 1977).  
霊長類やネズミ類においては子が親の後ろをついて歩くことで親の食べた餌のおこぼ  
れを拾い (Carpenter, 1934; Hall, 1963; Galef & Clark, 1971), ミーアキャットや野鶏  
では見たことのない食物を避け, 親個体が食べるのを確認してから食べることが知られ  
る (Ewer, 1963; Hogen, 1966). これらの例は, 子にとって未知な食物に対しての安全  
学習や嗜好学習が行われることで, 結果的に子が親と同じ食性を持つことを示している  
(長谷川, 1983). ニホンザルでは群れに特異な食性が代々継承されていくことが報告  
されており (伊谷, 1958; Kawamura, 1959), 同種の地域個体群間における食性の違い  
を生じさせる一因となっている. よって, 本研究で草原性鳥類に見られた安定同位体比  
と餌利用率の種内個体変異は, 巣内および巣外育雛期において親によって与えられた餌

内容や、親の採食行動の学習による食性の伝播が強く影響している可能性があった。また、個々の個体が用いる採食場所に生息する餌の種類や密度の影響も考えられるが、このような個体における差異についても羽毛の安定同位体比によって推定できる可能性がある。

国内に生息する鳥類の換羽については知見が少なく、捕獲された幼鳥の羽毛がどの期間の餌利用を反映するかは明らかではない。一般に巣立ちした幼鳥は *post-juvenile moult* のために冬までに一度換羽を行なうとされ、オオヨシキリでは8月以降に幼鳥の換羽が始まると推定されている（江崎, 1984）。また、アオジでは8月下旬から換羽に入り初列、次列風切と尾羽を除いて全身換羽し第一回冬羽となる（山階, 1934）とされている。しかしながら、鳥類の *post-juvenile moult* において全身換羽を行うか部分的な換羽を行うかは種によって異なり、種内における変異なども知られている（山階, 1934; 安部ら, 1974）ため、その機構の把握は容易でない。本研究において幼鳥は7月または8月に捕獲され、サンプルとして採取された胸部の体羽は未換羽でおよそ誕生してから利用した餌資源を反映したと考えられたものの、どの程度直近の餌を反映しているかは不明である。より直近の餌を示すものとして、血液の血漿および血球の安定同位体比が用いられているが（松原・南, 1998; Quillfeldt *et al.*, 2008）、生きた小型鳥類への適用は個体への負担の大きさから難しく、この方法は中大型の種に限られる。よって、本項における羽毛の安定同位体比と混合モデルを用いた餌寄与率の推定は野外の小型



鳥類における餌利用解析に最も適した手段と思われるが、そのより妥当な推定には、種ごとの換羽時期を把握し、羽毛がどの程度の期間の餌を反映するかについての詳細な知見を得る必要があるだろう。

ニッチモデルによる種間餌ニッチの推定により、*Emberiza* 属 2 種が属するニッチと、*Acrocephalus* 属 2 種とオオセッカが属するニッチとに大別された。この 2 つのニッチの違いは、それぞれの種の採餌空間に伴うものと推測される。つまり、繁殖期においてオオセッカ、コヨシキリ、オオヨシキリは巣周囲のヨシ原内にて採餌を行っているが、オオジュリンやコジュリンは巣から離れた休耕田や採草地を往復しており、他種と異なる環境で採餌を行う様子が頻繁に観察される。さらに、種間の餌利用の違いから *Emberiza* 属は鱗翅目昆虫への選好性が極めて強いことが伺え、他 3 種とは採餌環境だけでなく餌資源においても性み分けが生じていることがわかった。一方、*Acrocephalus* 属は同位体におけるニッチが重複し利用する餌資源も似通っていることから、2 種間のニッチ分割を説明することはできなかった。オオセッカはコヨシキリと安定同位体比が類似したが、徘徊性のクモ類を多く食べていることから、地表を多く利用することで採餌空間でのニッチ重複を避けている可能性があった。以上から、ヨシ原に生息する草原性鳥類は繁殖場所の選択が異なる（西出, 1994; 三上, 2012）だけでなく、餌の選択性と栄養的ニッチにおいても種間で異なること、同種内における餌資源の個体変異を羽毛の安定同位体比によって説明できることが本研究によって示された。

## 第6章 節足動物の餌ニッチ分割と人為的管理に伴うニッチ変化

### 緒言

肉食性の節足動物、特に地表性甲虫の潜在的な餌資源は種間で完全に重複している (Niemelä, 1993)。特定の餌種を選択的に食べるスペシャリストは貝食性のマイマイカブリ類などを除けば少なく、大半はあらゆる小動物を捕食するジェネラリスト捕食者である。それゆえに食地位は種間で重複し、限られた範囲に多数種が存在するハビタットでは餌資源を巡る強い競争が起きていると考えられる。甲虫類におけるニッチ分割の例としては、環境にスポット的に存在する獣糞を利用する食糞性コガネムシ類において、体サイズに伴う糞のサイズへの選好性・糞の鮮度など質への選好性・ハビタット選好性・活動時間や成虫の出現時期のずれ等によって多数種が同じ資源を利用しながらも共存することがわかっている (Hauski & Combefort, 1991; 赤嶺・佐藤, 2011)。一方で地表性甲虫などは動く餌生物を探索する夜行性の捕食者であり、その採餌生態の全容を観察することは極めて困難であるため、個々の種の食性情報は飼育条件下における観察記録による。捕食性の節足動物の食性解析においては安定同位体比分析と胃内容・糞中の DNA 解析の組み合わせが最も有効であるとされているが (Birkhofer, 2017)、次世代シーケンサーを用いた餌種の特定は捕食者自身の DNA が大量に検出されることによる餌種の情報の精度が落ちてしまうこと、餌の候補となる広い分類群に対応できるジェ

ネラルプライマーを作成する必要があること (Piñol et al., 2014), 実際に食べている餌であっても糞中の DNA 解析では検出されない事例があることなどが問題である。また, 節足動物は代謝が早く野生個体の糞を得ることも困難なため, この解析ではきわめて短期的な (ほぼ捕獲する直前の) 餌内容しか得られない。対して, 安定同位体比は捕食者の全身を用いることでその体を構成するのに利用されたより長期的な餌資源を推定でき, 直接観察の困難な肉食性節足動物の野外における資源利用履歴の推定を可能にすると考えられる。

よって本章では, 安定同位体比と同位体混合モデル SIAR, ニッチモデル SIBER を用いて, 食地位の重複する 1) オサムシ科 5 種における餌ニッチ分割と管理に伴う餌資源の変化, 2) マークオサムシにおける幼虫期の餌資源推定, 3) シデムシ科 2 種における餌ニッチ分割, 更に, 4) 徘徊性クモ類における餌ニッチ分割についてそれぞれ解析を行ない, ヨシ原にて同所的に生息する肉食性節足動物の生態的役割と食性ニッチ分割による複数種の共存機構についてそれぞれ考察した。

- ・オサムシ科 5 種における餌ニッチ分割と管理に伴う餌資源の変化

## 緒言

地表性甲虫における種間の餌ニッチを安定同位体比分析によって解析した試みとして、Okuzaki *et al.* (2009; 2010) が、餌資源であるリター層動物と土壤層動物への依存度がオサムシ科種間で異なることを  $\delta^{13}\text{C}$  値の違いから説明している。Zalewski *et al.* (2015) はオサムシ科において後翅の発達した種と退化した種、種内で二型が見られる種の安定同位体比を比較し、一般に飛翔能力を有している方が無い方に比べてより広範な餌資源を利用している可能性を示している。よって、潜在的に食性が重複するとされるオサムシ科甲虫においても種間で利用する資源の傾向は異なり、餌ニッチの分別が生じていると考えられる。本研究では、第一章の群集調査により岩木川ヨシ原においてオサムシ科甲虫は同所的に多数種が生息していること、また第二章の安定同位体比の結果から、種間の  $\delta^{15}\text{N}$  値はほぼ同等で互いによく似た食地位をもつ一方で、 $\delta^{13}\text{C}$  値は種間でやや異なる傾向が示された (Table 3)。そのため、岩木川ヨシ原においても肉食性のオサムシ科甲虫は餌資源を食い分けることによって同所的に多数種が共存できている可能性があり、本項では混合モデルとニッチモデルを用いて餌ニッチ分別の程度を推定した。

## 材料および方法

### ・分析試料

2011年, 2012年に st.A, st.B, st.C のピットフォールトラップにより採集されたオサムシ科で優占的であり, サイズの異なる複数種を用いて安定同位体分析を行なった (Fig. 26). St.C はサンプル数が少なかったため, 2014年に採集した 5 個体を含めた. 3区全てで確認されたマークオサムシ, ヒメホソナガゴミムシ, ササジホソナガゴミムシの 3 種を比較するものとしたが, 刈取り区についてはアカガネオサムシ, オオクロナガゴミムシを含め 5 種間で比較した.

### [ オサムシ科甲虫 ]

- ・マークオサムシ (体長 25 ~ 34mm) st.A: 23 個体, st.B: 58 個体, st.C: 10 個体
- ・アカガネオサムシ (体長 18 ~ 24mm) st.B: 27 個体
- ・オオクロナガゴミムシ (体長 14 ~ 18mm) st.B: 30 個体
- ・ヒメホソナガゴミムシ (体長 10 ~ 12mm) st.A: 23 個体, st.B: 31 個体, st.C: 10 個体
- ・ササジホソナガゴミムシ (体長 7 ~ 8mm) st.A: 23 個体, st.B: 15 個体, st.C: 10 個体

### [ エサ資源 ]

- ・植食性 (ケラ, ハガタウスキョトウ) st.A: 4 個体, st.B: 13 個体, st.C: 9 個体
- ・腐食 (土壌) 性 (ミミズ, ハマトビムシ類) st.A: 8 個体, st.B: 8 個体, st.C: 7 個体
- ・オカモノアラガイ (リター食) st.A: 7 個体, st.B: 3 個体

・リター食性（ニホンヒメフナムシ・オビヤスデ） st.C のみ: 11 個体

・カエル類（筋肉） 6 個体（各区共通の値）



**Fig.26** Five carabid species used in this analysis.

### ・データ解析

各地点において、各種の  $\delta^{15}\text{N}$  と  $\delta^{13}\text{C}$  について pairwise t test (Bonferroni 法) による対比較を行なった。安定同位体比の濃縮の程度は餌資源の質によっても変動するため、それぞれ異なる濃縮係数を用いる必要がある (McCutchan *et al.*, 2003)。餌資源から昆虫類およびクモへの濃縮係数としては、節足動物の（質の低い）餌資源  $\delta^{15}\text{N}$  :  $+1.4 \pm 0.2\text{‰}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$  :  $+0.3 \pm 0.14\text{‰}$ , 巻貝やカエルなどの（質の高い）餌資源は  $\delta^{15}\text{N}$  :  $+3.3 \pm 0.26\text{‰}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$  :  $+0.3 \pm 0.14\text{‰}$  (McCutchan *et al.*, 2003) を用いて SIAR による各種餌寄与率の解析を行なった。さらに、種間の栄養的ニッチの幅 (TA, SEA, SEAc) と

重複度 (overlap) を SIBER によって求めた。SIBER および安定同位体比質量分析装置については第 2 章で述べたとおりである。また、全ての解析はフリー統計ソフト R version 3.1.1 (R Development Core Team, Vienna, Austria) により行なった。

## 結果

### ・火入れ区 (Fig. 27, 28, Table 11)

大型種であるマークオサムシはカエル類，巻貝の利用が多く，これに強く依存する個体が観察された．一方，小型種のアメホソナガゴミムシとササジホソナガゴミムシは植食者の利用が多かった．この2種は SEAc の重複も大きく，マークオサムシとはニッチが異なる．また，Bonferroni 法による pairwise t test において，マークオサムシの  $\delta^{13}\text{C}$  と小型種の  $\delta^{13}\text{C}$  は有意に異なった ( $P < 0.01$ )．

### ・刈取り区 (Fig. 29, 30, Table 12)

刈取り区の5種は大きく2つのグループに大別された．大型種マークオサムシと中型種のアオクロナガゴミムシおよびアカガネオサムシを含むグループと，小型の *Pterophticus* 属の2種のグループである(中大型種  $\delta^{13}\text{C}$  vs 小型種  $\delta^{13}\text{C}$ : pairwise t test, Bonferroni 法,  $P < 0.01$ )．中大型3種はそれぞれ食性が似ており，ニッチが強く重複している(60%以上の overlap)．また，小型2種もそれぞれ重複が大きかった．アオクロナガゴミムシは小型種との重複も大きく，5種の中で最も広いニッチをもつ．

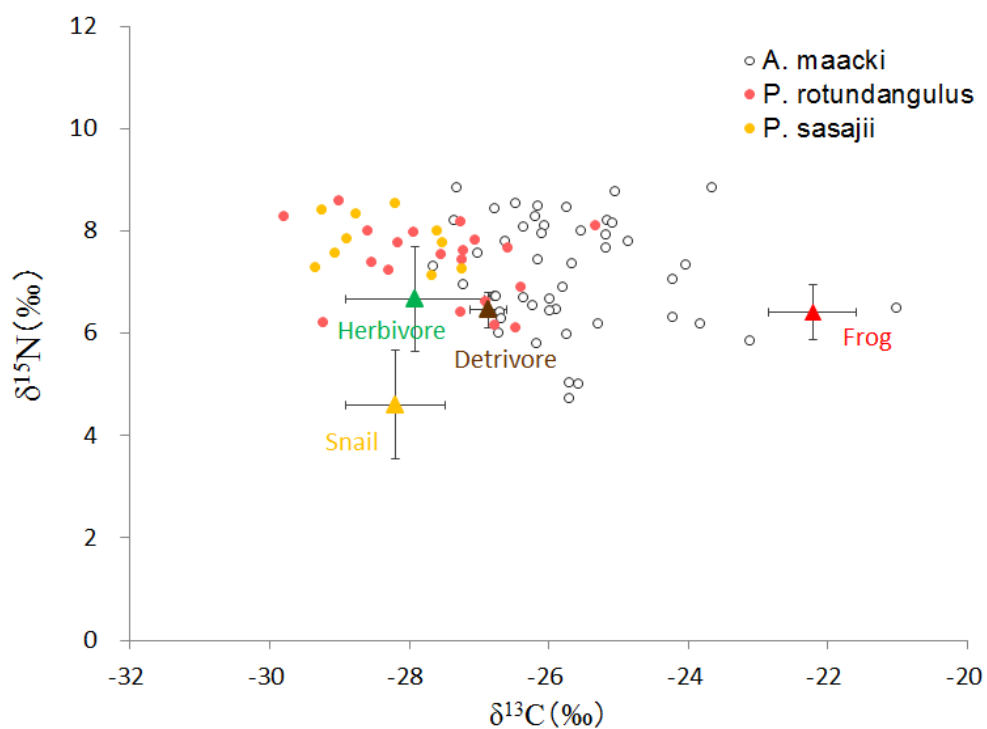
### ・放置区 (Fig. 31, 32, Table 13)

マークオサムシにおいて植食者の資源利用が増加，その他の資源利用が低下していた．

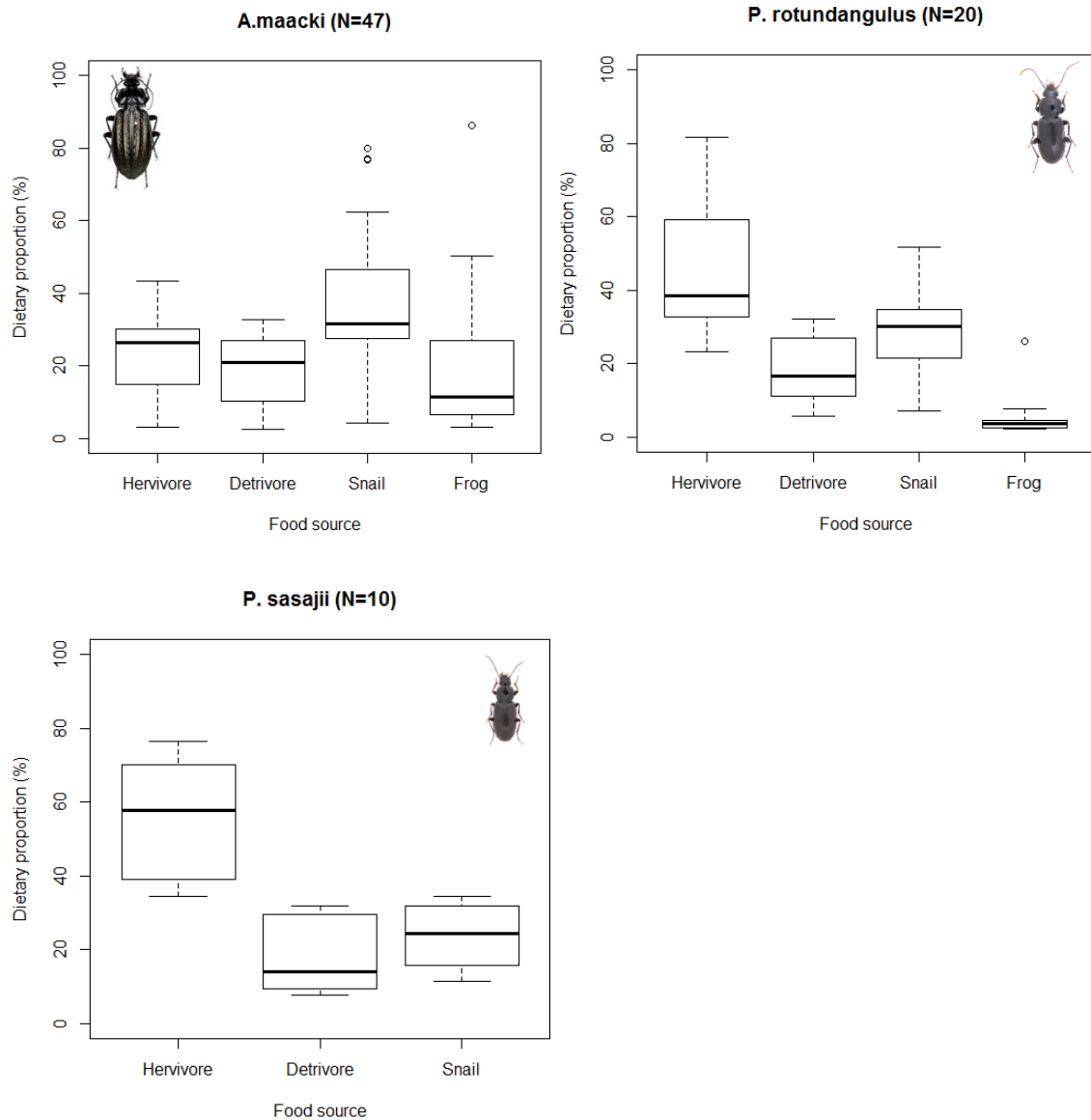


そのため、3種の $\delta^{13}\text{C}$ は重複し (pairwise t test, Bonferroni,  $P > 0.05$ ) 特にササジホソナガゴミムシとのニッチ重複が大きい。ヒメホソナガゴミムシは前2種と比べ $\delta^{15}\text{N}$ が著しく低く腐植性の資源への依存が増す傾向があった。また、放置区でのみササジホソナガゴミムシとニッチが異なる。

( Burnt area )



**Fig. 27** Circle symbols are three species of carabid beetle in Burnt area, triangles indicate each food sources (Mean $\pm$ SD).

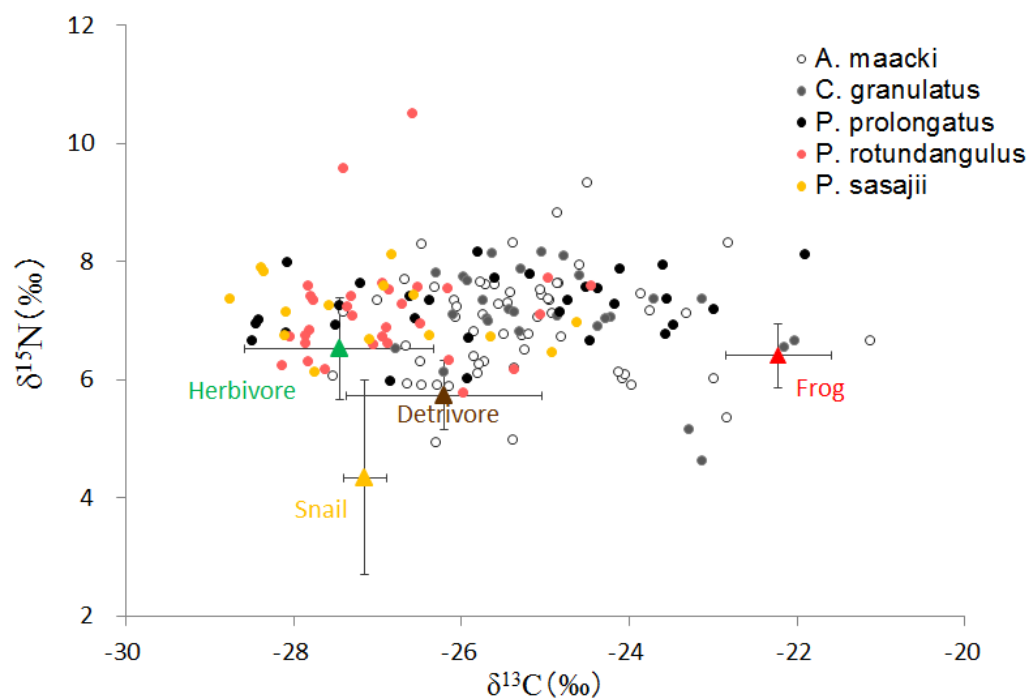


**Fig. 28** Dietary propotion rate by SIAR. Box plot using the median estimated for each individual.

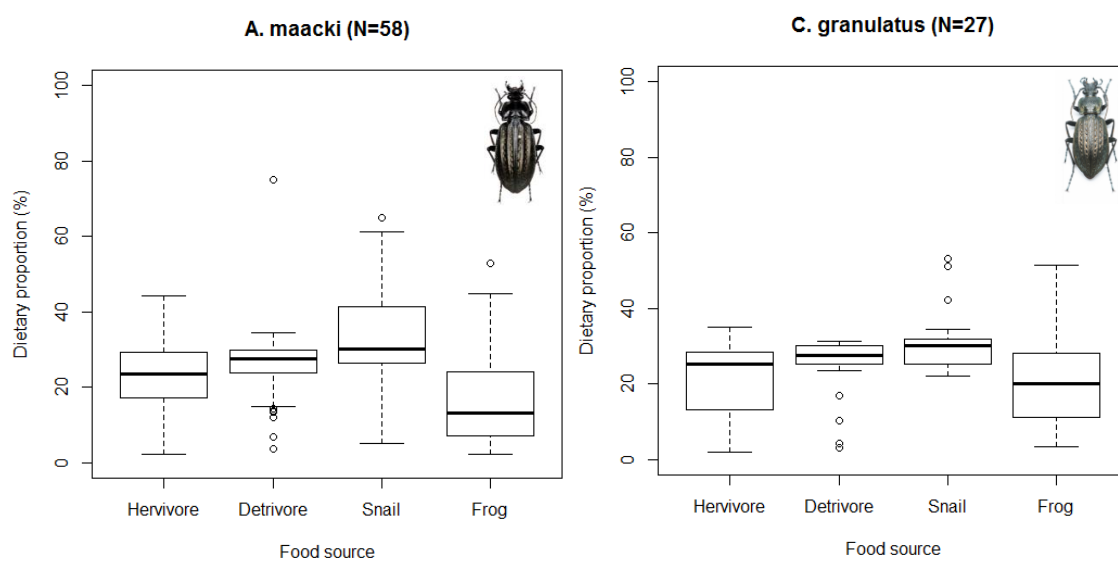
**Table 11** Isotopic niches of three carabid species in Burnt area. Percentage overlap in SEAc between pairs of species.

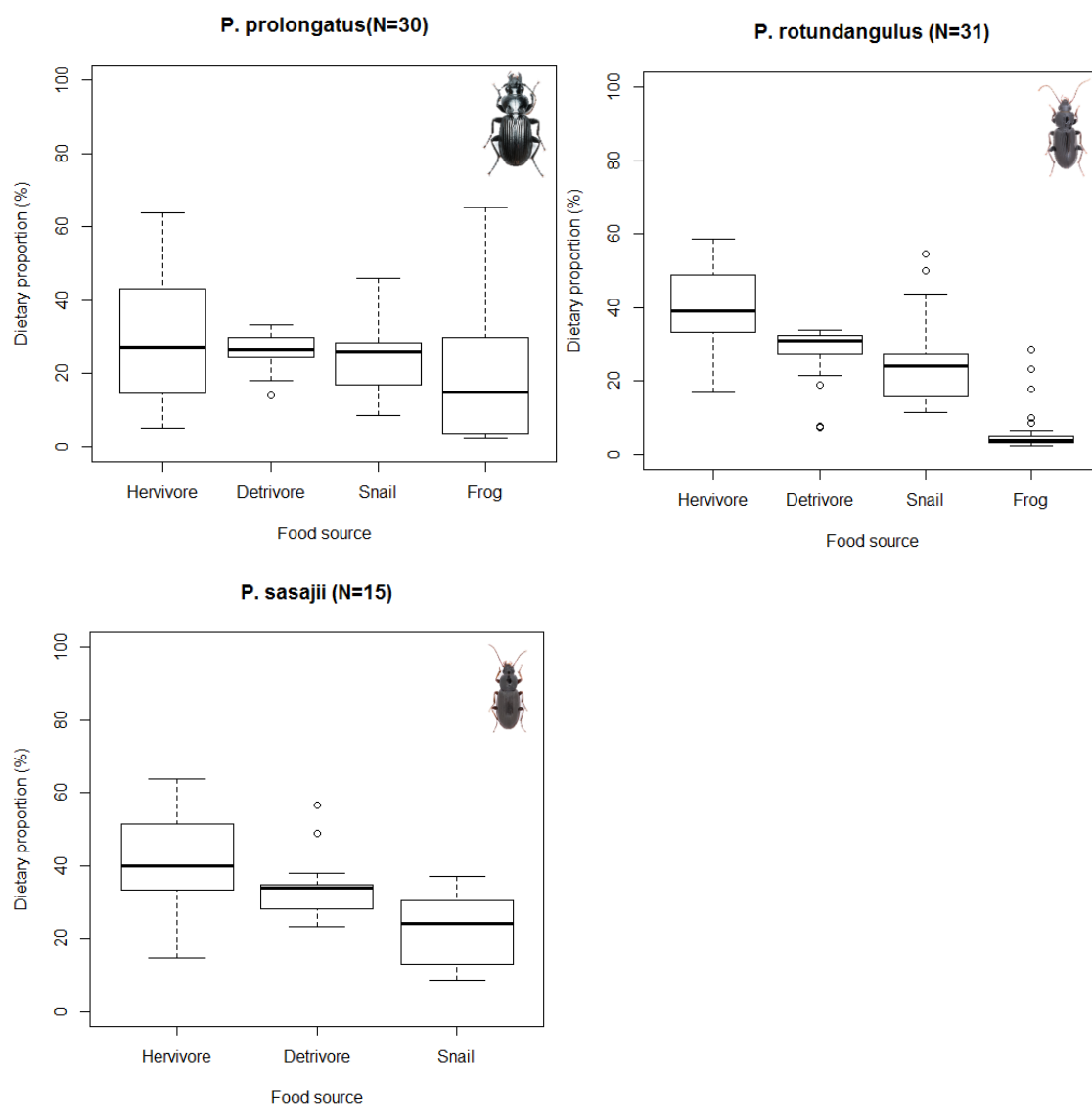
Species	n	TA	SEA	SEAc	SEAc overlap (%)		
					<i>A. maacki</i>	<i>P. rotundangulus</i>	<i>P. sasajii</i>
<i>Apotomopterus maacki</i>	47	17.382	4.105	4.197		9.2	0
<i>Pterostichus rotundangulus</i>	20	8.140	2.549	2.690	14.4		31.4
<i>Pterostichus sasajii</i>	10	2.175	1.223	1.375	0	61.3	

( Cut area )



**Fig. 29** Circle symbols are five species of carabid beetle in Cut area, triangles indicate each food sources (Mean $\pm$ SD).



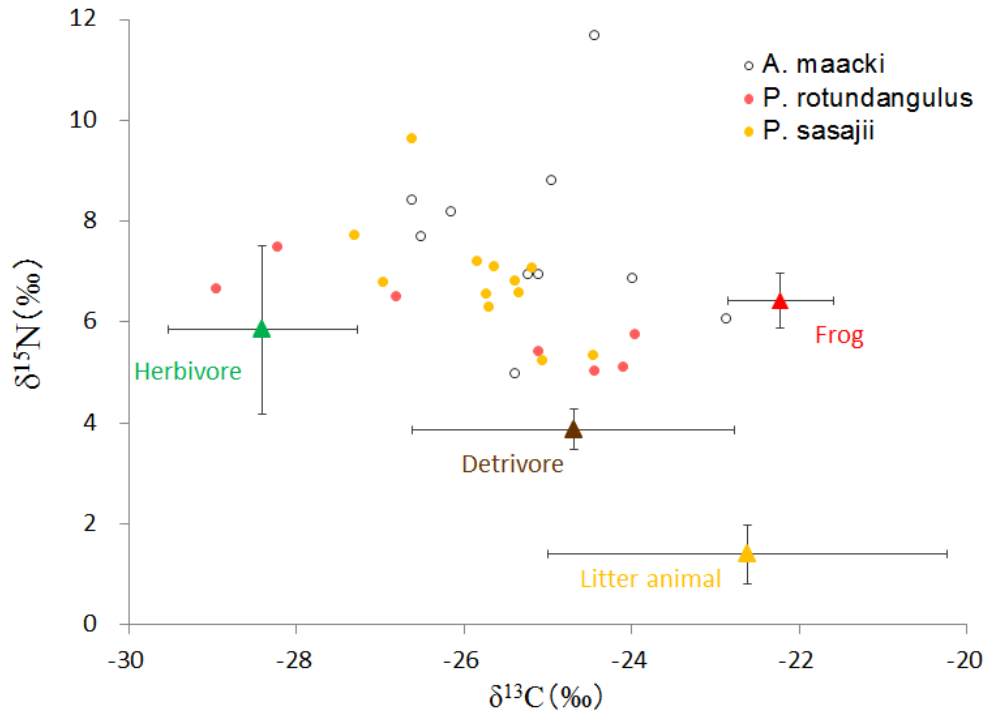


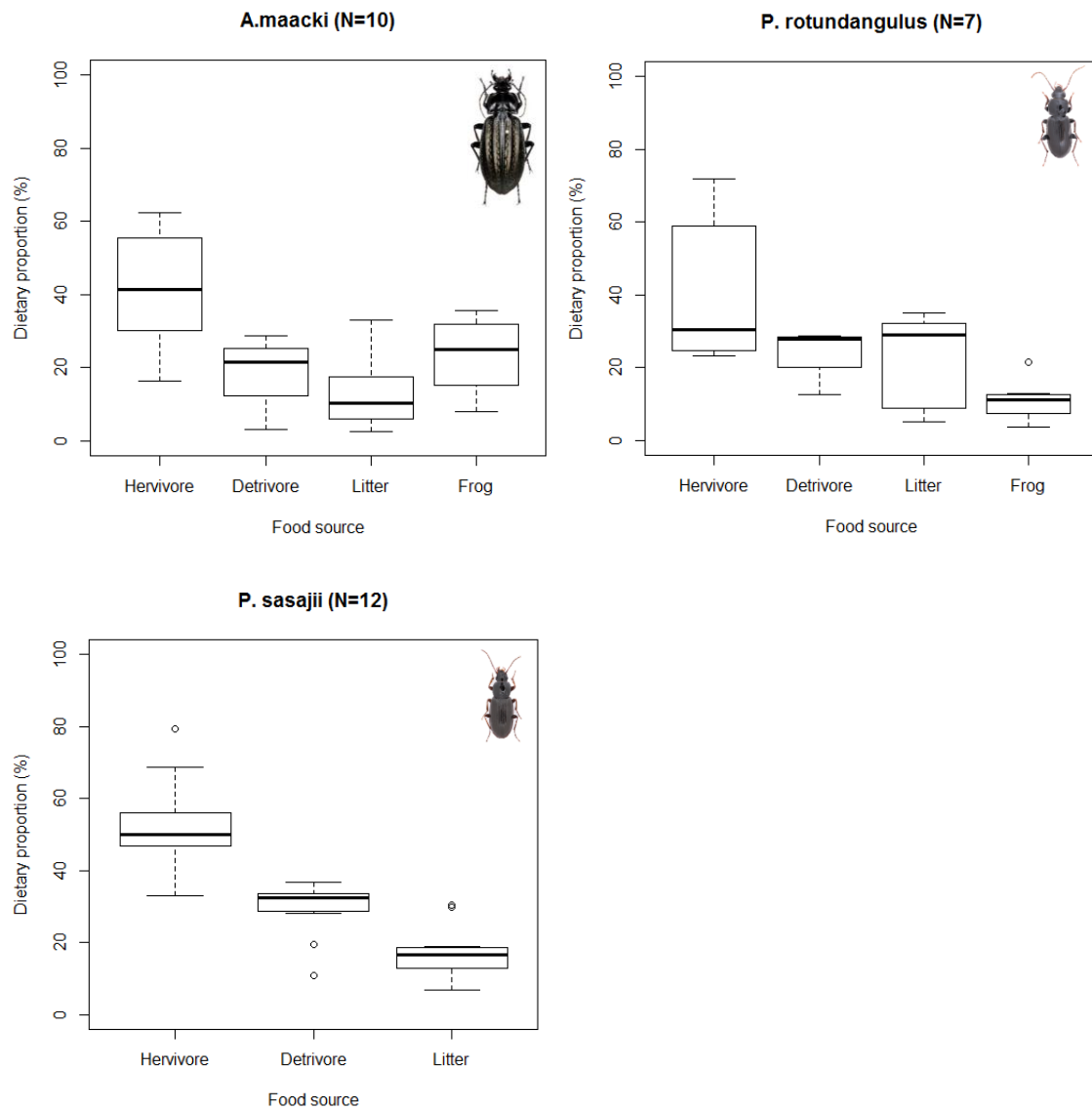
**Fig. 30** Dietary propotion rate by SIAR. Box plot using the median estimated for each individual.

**Table 12** Isotopic niches of five carabid species in Cut area. Percentage overlap in SEAc between pairs of species.

Species	n	TA	SEA	SEAc	SEAc overlap (%)				
					<i>A. maacki</i>	<i>C. granulatus</i>	<i>P. prolongatus</i>	<i>P. rotundangulus</i>	<i>P. sasajii</i>
<i>Apotomopterus maacki</i>	58	18.135	3.314	3.373		69.5	59.8	12.3	13.2
<i>Carabus granulatus</i>	27	9.841	3.004	3.124	75.0		60.3	3.3	3.1
<i>Pterostichus prolongatus</i>	30	9.843	3.051	3.160	63.9	59.6		38.3	36.7
<i>Pterostichus rotundangulus</i>	31	10.384	2.828	2.925	14.2	3.5	41.4		62.9
<i>Pterostichus sasajii</i>	15	5.349	2.135	2.299	19.4	4.2	50.4	80.0	

( Control area )





**Fig. 32** Dietary propotion rate by SIAR. Box plot using the median estimated for each individual.

**Table 13** Isotopic niches of three carabid species in Control area. Percentage overlap in SEAc between pairs of species.

Species	n	TA	SEA	SEAc	SEAc overlap (%)		
					<i>A. maacki</i>	<i>P. rotundangulus</i>	<i>P. sasajii</i>
<i>Apotomopterus maacki</i>	10	13.952	6.584	7.407		5.4	25
<i>Pterostichus rotundangulus</i>	7	4.502	2.840	3.408	11.7		15.1
<i>Pterostichus sasajii</i>	12	5.324	2.177	2.394	77	21.6	

## 考察

ヒメホソナガゴミムシにおいて餌資源候補としてカエルと巻貝を用いたが、本種の体サイズではカエル類を食物とする可能性は低く、推定された寄与率も低かったため、これらの資源はほとんど利用していないと考えられる。ササジホソナガゴミムシにおいても巻貝は餌として大きく、利用できない可能性がある。一方、マークオサムシはこれら大型の餌を好み、小型種とは異なる餌ニッチを獲得していた。刈取り区においては、中～大型種または小型種の2つのグループ間には体サイズに伴った餌資源分割が見られた。ただし、中型種のおオクロナガゴミムシは腐食連鎖に加え生食連鎖も多く利用しており、2つのグループにまたがる広い餌ニッチを保有していると考えられる。中～大型3種においては、その体サイズ比により「(昆虫・鳥類・哺乳類において) 同所的に共存する近縁種は体サイズ(あるいは口器のサイズ)比が1.3倍(体重比は2倍)となることが多い」とした Hutchinson 則 (Hutchinson, 1959) がおおよそ適用できるが、実際には本項で用いた種の他にも様々な体サイズの種が少なからず存在しているため、これらの種における餌資源の解析を含めた検討が必要であろう。

放置区のマークオサムシは他区と比べて生食連鎖の利用が多く、一方で腐食連鎖の利用、特にリター食動物の利用が減少していた。その結果、生食連鎖を多く利用する小型種と餌ニッチが重複する傾向を示した。Table 14 は各調査区において確認された主なリターおよび表層の分解者の在不在とサイズを示しているが、放置区ではリターを食べ

る陸生巻貝のオカモノアラガイが見られず、代わりに小型のニホンヒメフナムシが出現する。オサムシ科の小型種は主に土壌性無脊椎動物を捕食することが報告されているが（曾田，2000），本研究における推定では小型種はむしろ生食連鎖系の資源（植食性の鱗翅目や直翅目の幼虫など）を利用する割合が高いことが示唆された。ヒメホソナガゴミムシも火入れ区や刈取り区では生食連鎖の利用が多かったが，放置区においては腐食性の傾向を強く示す個体もあり，ニホンヒメフナムシなどリター食の資源へと食性がシフトしている可能性がある。小型種が放置区で極端に減少しないのは，放置区に生息する小型の分解者に依ると推測される（第1章 Table1）。対して，中～大型種の放置区における（競争種が少ないにもかかわらず）顕著な個体数の減少は，生息するリター食性の餌生物が異なることによる。オカモノアラガイは中～大型のオサムシ類にとって重要な餌資源であると考えられ，これらの生息に不適合な乾燥した放置ヨシ原は，湿地に生息するオサムシ類においても食物を得るうえで困難なものとなっていると推測される。

**Table 14** Soil animal confirmed on each management area.

Species	Body length (mm)	Burnt	Cut			Control		
		A	B	D	C	E	F	
<i>Succinea lauta</i> オカモノアラガイ	~ 25 (shell)	+	+	+	—	—	—	
<i>Ligidium japonicum</i> ニホンヒメフナムシ	~ 10	—	—	—	+	+	+	
<i>Talitridae</i> spp. ハマトビムシ科数種	~ 8	+	+	+	+	+	+	
<i>Polydesmidae</i> sp. オビヤスデ科一種	~ 10	+	+	+	+	+	+	



## ・マークオサムシにおける幼虫期の餌資源推定

### 緒言

刈取り区において大型種成虫の餌資源は強く重複していて激しい資源競争状態にあると予想されたものの、それぞれ多数の個体が生息できており、成虫の安定同位体比では餌ニッチ分割の説明がつかなかった。オサムシ科の成虫は幅広い餌資源を利用することができるため、特定資源を奪い合う事なく、餌における競争は激しくないかもしれない。一方で、幼虫期は限定的な資源を利用することがわかっており、幼虫期において餌資源の分割が知られる。オサムシ亜族においては、幼虫は特定の餌資源に特化しており、餌に合わせた大顎形態の特化が系統ごとにみられる（曾田, 2000）。また、Okuzaki *et al.* (2010) はオサムシ類の種間および幼虫成虫間で餌資源の分割が見られることを安定同位体比分析によって明らかにした。アカガネオサムシはミミズ類を捕食して生育（船越ら, 1998）し、幼虫の大型形態もミミズ食に適応したものとなっている。オオクロナガゴミムシなど大型の *Pterosthicus* 属の幼虫は蛾類やハエ類の幼虫食であることがわかっている（Schelvis & Siepal, 1988）。マークオサムシはトゲオサムシ群であることから系統的に昆虫類幼虫を捕食するものと推測されている（曾田, 2000）が、観察された例はない。飼育下では昆虫類幼虫でなくオカモノアラガイを与えた場合に幼虫が正常に発育すること、成虫および幼虫の生息環境にはオカモノアラガイが多く生息し本種が

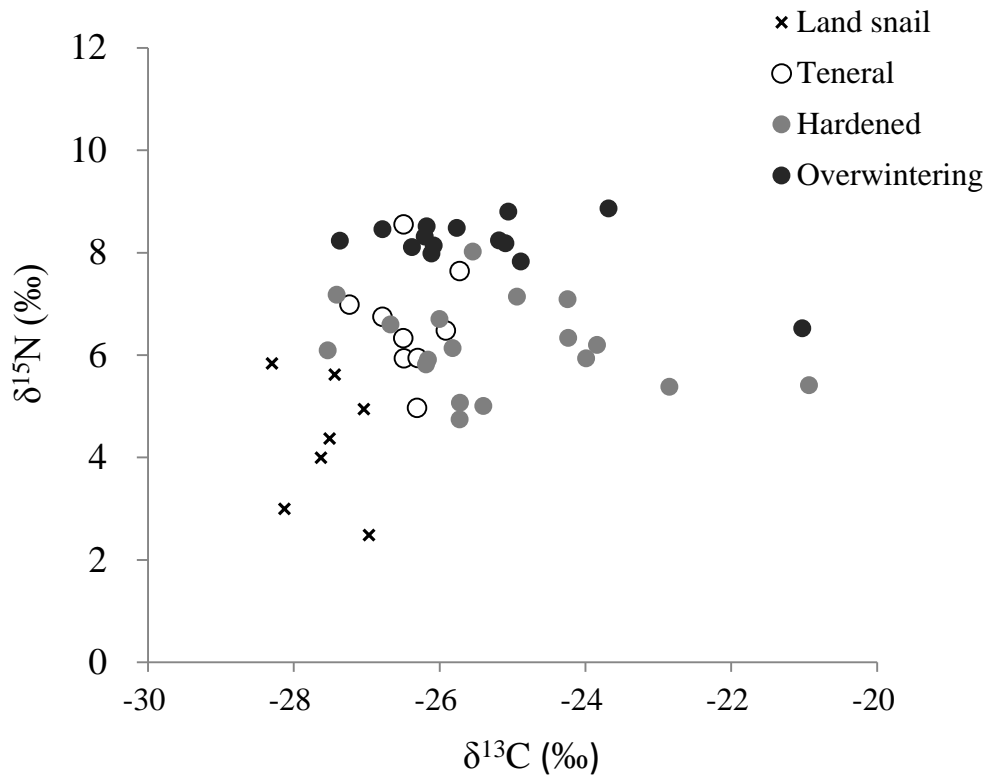
これを好んで捕食することから、本種の幼虫は主に陸生巻貝を捕食するものと推測された（佐藤，未発表）。テネラル個体は羽化後数日以内の個体であるため、ほぼ幼虫期の餌資源を反映していると考えられる。そのためこれらの安定同位体比を用いることで幼虫期の餌資源を推定できる可能性があるが、第4章で述べたように完全変態の昆虫は変態過程の同位体分別により  $^{14}\text{N}$  の排出と  $^{15}\text{N}$  の濃縮が生じ  $\delta^{15}\text{N}$  値が大きく上昇する事（Sato & Azuma, 2016）に留意する必要があるかもしれない。しかし、濃縮は鱗翅目昆虫において特徴的である一方で甲虫類における同位体変化は大きくないこと（Tibetts *et al.*, 2008）、同位体濃縮の要因となる蛹便（尿酸）の排出がオサムシ類ではごく少量であること（佐藤，未発表）から、この推定は可能であると思われる。

## 材料および方法

新成虫の出現する 8 月に st.A と st.B で採集したマークオサムシ成虫および幼虫期のエサと考えられるオカモノアラガイは 2011 年にピットフォールトラップや任意採集で捕獲したものをを用いた。また、翌 2012 年の 6 月に採集された越冬個体も比較に用いた。オカモノアラガイは殻を除いた可食部を、マークオサムシは消化管を取り除いたものをを用いて安定同位体比分析を行なった。オサムシ類は羽化して間もない（テネラルな）うちに採餌活動を始めるため、体や上翅の硬化具合で羽化直後の個体かどうかを判別可能であり、羽化してから暫く活動して外骨格が硬化済みの成虫についても、前年からの生存個体よりは体が柔らかく卵巣などの生殖腺が未発達であるため、区別は容易である。

## 結果

各サンプルのプロットを Fig. 33 に示す. オカモノアラガイの同位体比の平均値と標準誤差は  $\delta^{15}\text{N} : 4.32 \pm 1.17\text{‰}$ ,  $\delta^{13}\text{C} : -27.57 \pm 0.46 \text{‰}$  で, マークオサムシのテネラル個体 (新成虫) においては  $\delta^{15}\text{N} : 6.62 \pm 0.98\text{‰}$ ,  $\delta^{13}\text{C} : -26.42 \pm 0.42\text{‰}$  であり, それぞれの値のばらつきは類似していた. また, 両者の平均値の差は  $\delta^{15}\text{N} : +2.30\text{‰}$ ,  $\delta^{13}\text{C} : 1.16\text{‰}$  であった. 外骨格が硬化した新成虫 ( $\delta^{15}\text{N} : 6.15 \pm 0.84\text{‰}$ ,  $\delta^{13}\text{C} : -25.18 \pm 1.58\text{‰}$ ) とオカモノアラガイの平均値の差は  $\delta^{15}\text{N} : +1.83\text{‰}$ ,  $\delta^{13}\text{C} : 2.39\text{‰}$  で, 6 月に採集された越冬個体 ( $\delta^{15}\text{N} : 8.19 \pm 0.54\text{‰}$ ,  $\delta^{13}\text{C} : -25.41 \pm 1.50\text{‰}$ ) とでは  $\delta^{15}\text{N} : +3.87\text{‰}$ ,  $\delta^{13}\text{C} : 2.16\text{‰}$  の差が見られ, 羽化後の活動とともに  $\delta^{15}\text{N}$  値と  $\delta^{13}\text{C}$  値が高くなる傾向にあった.



**Fig. 33** The land snail *Succinea lauta* is cross symbol (N=7), and three circle symbols indicate different conditions of *Apotomopterus maacki aquatilis*. Open circle (N=9) indicate the teneral (August, 2011), grey circle (N=18) is the adult with hardened exoskeleton (August, 2011), black circle (N=14) is overwintering adult (June, 2012), respectively.

## 考察

オカモノアラガイとテネラル成虫の安定同位体は  $\delta^{15}\text{N}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$  とともに値のばらつきが類似しており, 餌と消費者としての対応が示唆された. Caut *et al.* (2009) らが提案したモデル式 ( $\Delta\delta^{15}\text{N} = -0.311\delta^{15}\text{N}_{\text{diet}} + 4.065$ ,  $\Delta\delta^{13}\text{C} = -0.113\delta^{13}\text{C}_{\text{diet}} - 1.916$ ) を用いると, 餌であるオカモノアラガイから消費者であるマークオサムシへの濃縮係数は  $\Delta\delta^{15}\text{N}$  が 2.72%,  $\Delta\delta^{13}\text{C}$  が 1.20%と推定され, テネラル個体とオカモノアラガイとの平均値の差に近い値と推定され, 安定同位体比の結果は室内観察による予測を支持した. また, 外骨格の硬化した成虫の結果から, 羽化後の成虫が活動した時間(硬化の進行)に伴って安定同位体比は変化すると思われる. これは, 成虫期と幼虫期の餌資源が分割されていることを示しており, 羽化したオサムシ成虫は幼虫よりも広範な餌資源を利用できる(曾田, 2000) ためである. 甲虫類においては成虫の餌利用に伴って体内の組織だけでなく外骨格・翅の安定同位体比が一様に変化することが知られている(Gratton & Forbes, 2006; Ouyang *et al.*, 2014). オサムシ科甲虫各種の餌資源推定で示されたように, 火入れ区 st.A 及び刈取り区 st.B におけるマークオサムシ成虫の餌資源としてオカモノアラガイのほか  $\delta^{13}\text{C}$  値の高い土壌動物やカエル類が多く消費される傾向にあり, 硬化した成虫における  $\delta^{13}\text{C}$  の多様化はこれらの餌の同位体特性と個体ごとの資源利用の違いを反映したものと推定される. 一方でテネラル成虫における  $\delta^{13}\text{C}$  のまともりは幼虫期の餌が限定されたものであることを示しており, オカモノアラガイの同位体比と

の類似性から、本種幼虫期の餌資源は湿地に生息する巻貝に依存している可能性が示唆された。越冬後 6 月に採集された成虫については、 $\delta^{13}\text{C}$  の傾向は前年秋の硬化成虫と同程度であると思われるが、 $\delta^{15}\text{N}$  は平均で 2%以上の増加が見られた。これは  $\delta^{15}\text{N}$  の比較的高い餌を多く利用していた可能性もあるが、越冬中の自家消費による同位体濃縮 (Scrimgeour *et al.*, 1995) によるものかもしれない。

以上のことから、羽化間もないテネラル個体を用いることで羽化後の活動に伴う成虫の安定同位体比の変化と、幼虫期における専門的な餌利用の可能性を示すことができた。マークオサムシはその幼虫期に、湿地に生息する巻貝であるオカモノアラガイを好んで捕食しており、その生育・羽化にはオカモノアラガイが多数生息する環境が重要であることが予想される。また、アカガネオサムシおよびオオクロナガゴミムシなど他のオサムシ科との成虫期の食性におけるニッチの重複は大きいですが、これらの種とは幼虫期の餌資源を分けることによって性み分けを行い、複数種の共存が可能となっている可能性がある。Table 3 (第 1 章) より、マークオサムシは本研究の調査区の多くに生息していることがわかったが、放置区では大型の土壤動物が乏しく、利用可能な腐食系の資源が少ないため個体数が少なくなる可能性があった。火入れ区は一時的に利用可能であるが餌資源に乏しく (リターがないため腐食連鎖乏しい) 火入れが中断されると放置区に似た環境となり、生息地として不適な環境となりうる。

幼虫期において重要な餌であるオカモノアラガイが存在しないかきわめて少ない環

境である乾燥したヨシ原はマークオサムシの生息にとって不利な環境であり、ヨシ利用の衰退に伴う放置区の増加は本種の生息環境が狭められることを意味している。さらに、ヨシ原の管理は河川敷を縦断する形で行われるが、刈取り区と刈取り区の間には帯状の広範な放置区があることは両環境間における集団の交流を妨げると考えられる。本種をはじめ比較的大型の湿地性オサムシは飛翔能力が無く長距離の移動ができないため、個体の移動力では放置区を越えることは難しいと考えられる。今後、更に刈取りの規模縮小が進んだ場合、生息地の分断化と個体群の縮小が促進され、絶滅のリスクが高まっていくものと推定される。



## ・シデムシ科における餌ニッチ分割

### 緒言

ヨシ原において確認されたヤマトモンシデムシ *Nicrophorus japonicus* とオオヒラタヒデムシ *Eusilpha japonica* は鞘翅目シデムシ科に属する肉食性の昆虫で、それぞれモンシデムシ亜科とヒラタシデムシ亜科に分類され、体型や体色が大きく異なる。どちらも草地などオープンランドに生息する一般種であるが、ヤマトモンシデムシは低地の湿地や草地に生息するため、近年各地で減少しつつある希少種である（環境省・準絶滅危惧）。シデムシ類は主に脊椎動物の死体に集まるスカベンジャーで、同所的に多くの種が見られることが多い（Shubeck, 1983; De Jong & Hoback, 2006）。

脊椎動物の死体は限られた資源であるため、シデムシ類は餌資源をめぐる強い競争があるとみられていたが、近年腐肉食性のシデムシ類における生態的な分化が明らかになりつつある。モンシデムシ亜科は発達した後翅を持ち、点在する脊椎動物の死体（餌であり繁殖のための資源）を探索・利用するのに適した形質を持つ（Scott, 1998; Scott & Gladstein, 1993）。一方、ヒラタシデムシ亜科は後翅を持ち基本的にはモンシデムシ亜科同様に飛翔することができるが、一部の種において飛翔筋に二型が存在し、翅があるもののほとんどあるいはまったく飛べないものが存在する。オオヒラタシデムシはその典型で、地表を徘徊しミミズなどの土壌無脊椎動物などを捕食、またはその死体を食

べているものと考えられている (Ikeda *et al.*, 2007; Ikeda *et al.*, 2010). これは安定同位体比によっても確かめられており, モンシデムシ亜科の *Nicrophorus* 属の  $\delta^{15}\text{N}$  はオサムシ科の甲虫よりも高い値を示し (Bennet & Hobson, 2009), かつ体長の大きい種ほど栄養段階の高い資源を利用することが示唆されている (Ikeda *et al.*, 2006). 一方, ヒラタシデムシ亜科の種群はオサムシ科の甲虫と同等である (Ikeda *et al.*, 2007). さらに, Hoking *et al.* (2007) によって体サイズに伴う種間の資源分割や, Ikeda *et al.* (2010) によって飛翔活動性と餌資源の分割が安定同位体比を用いて示されている. よって, 岩木川ヨシ原においてもヤマトモンシデムシとオオヒラタシデムシは餌資源を明確に分割していると思われ, 安定同位体比および混合モデルを用いてニッチ分割を説明できると考えられた.

## 材料および方法

- ・ 分析試料

2011年に刈取り区 st.B のピットフォールトラップにより採集されたシデムシ科 2 種を用いた。シデムシ科 2 種および餌となる動物の筋肉それぞれの分析値は第 2 章の Table 3 および Fig. 11 に示している。

[シデムシ科] (Fig. 34)

- ・ ヤマトモンシデムシ *Nicrophorus japonicus* (体長 14 ~ 25mm), 7 個体
- ・ オオヒラタシデムシ *Eusilpha japonica* (体長 18 ~ 23mm), 5 個体

[エサ資源]

- ・ ニホンジネズミ (筋肉)
- ・ ハタネズミ (筋肉)
- ・ 鳥類 (筋肉補正值)
- ・ 土壌動物 (2011 年刈取り区のデータ)

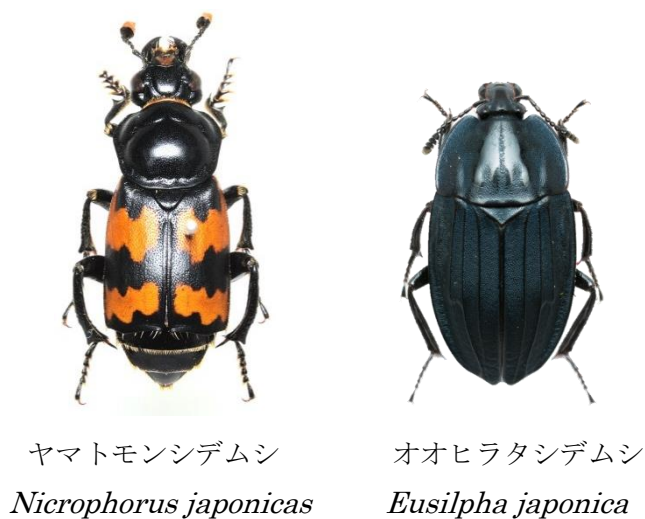
- ・ データ解析

Caut *et al.* (2009) より, 鳥類の羽毛と筋肉の安定同位体比の濃縮値の差から羽毛の値を補正し, 筋肉のおおよその安定同位体比を推定した。鳥類の筋肉と羽毛における同

位体濃縮の平均値の差は、鳥類(筋肉)…筋肉-羽毛,  $\delta^{13}\text{C}$ :  $0.9 - 2.2 = -1.3\text{‰}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ :  $1.7$

$-3.8 = -2.1\text{‰}$ であり、羽毛の濃縮係数からこれらの値を差し引いたものを用いた。

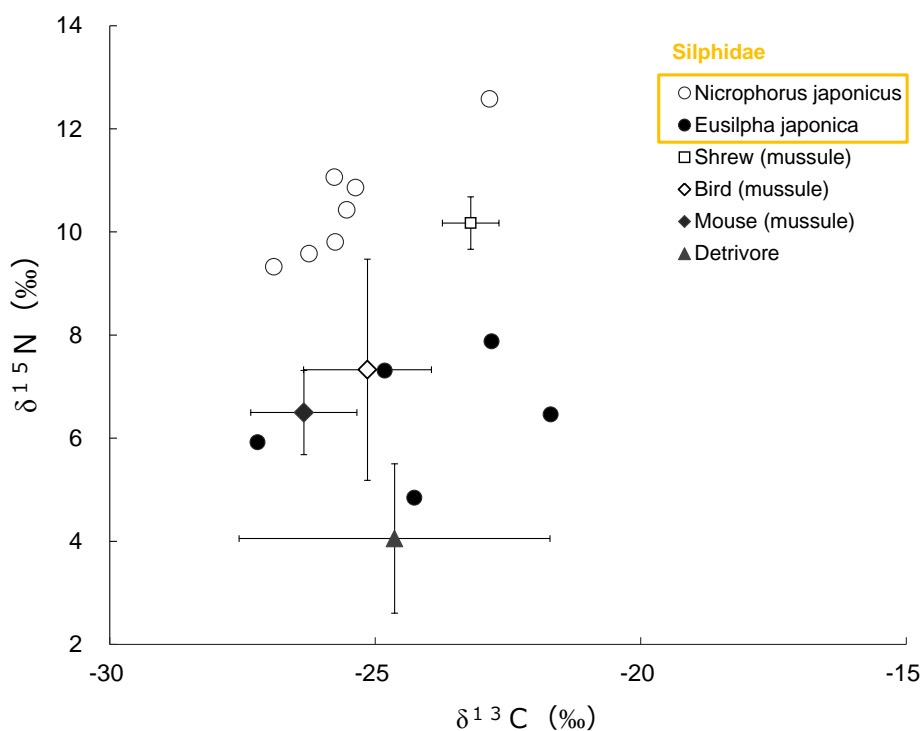
SIARにより個体ごとの寄与率を推定, 中央値による種ごとの箱ひげ図を作成し種間の餌資源利用を比較した. また, SIBERにより各種の栄養的ニッチのサイズ(TA, SEA, SEAc)を求め, SEAcのoverlapによりニッチの重複性を検証した. 2種間の $\delta^{13}\text{C}$ および $\delta^{15}\text{N}$ についてはWilcoxon-Mann-Whitney tsetを行った. 解析はフリー統計ソフト R version 3.1.1 (R Development Core Team, Vienna, Austria)による.



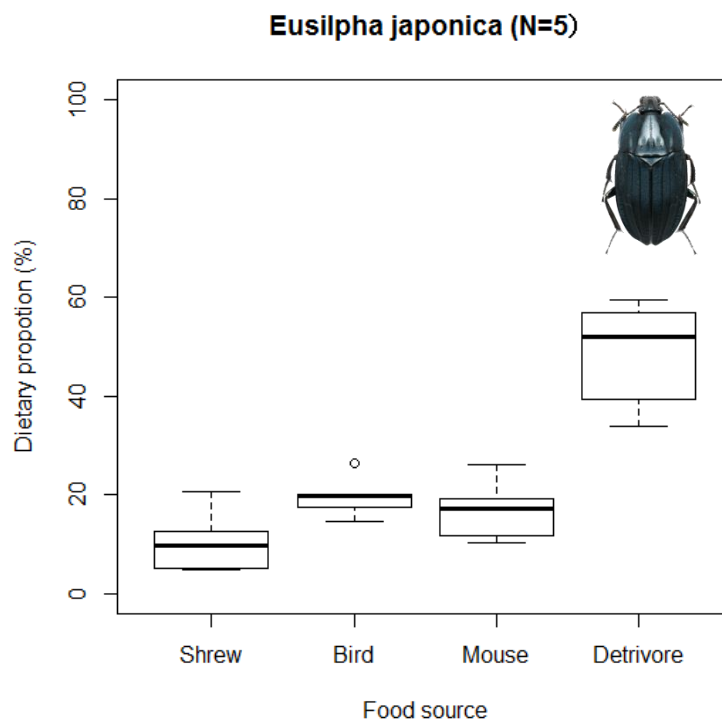
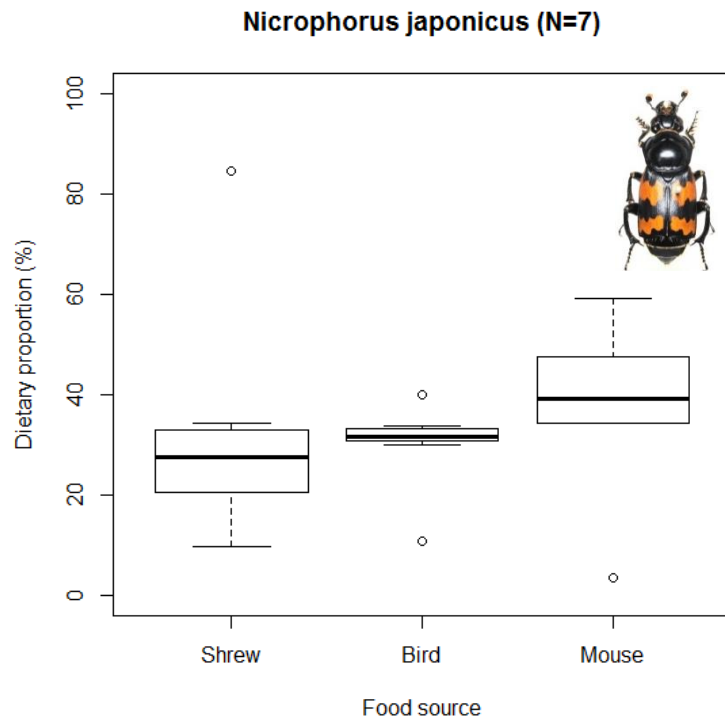
**Fig. 34** Two species of carrion beetles examined in this study.

## 結果

シデムシ 2 種の安定同位体比は  $\delta^{13}\text{C}$  において差はなかった (Wilcoxon-Mann-Whitney test,  $W = 9$ ,  $P = 0.202$ ) が,  $\delta^{15}\text{N}$  においてヤマトモンシデムシはオオヒラタシデムシより有意に高かった ( $W = 35$ ,  $P = 0.0025$ ) (Fig. 35). 各種の餌寄与率では, ヤマトモンシデムシの多くはネズミ類や鳥類を利用しているが, 一個体のみジネズミに強く依存していた (Fig. 35, 36). オオヒラタシデムシは  $\delta^{15}\text{N}$  が前種と比べて低く, 腐食系の資源を多く利用していることが推定された. 2 種の SEAc の overlap が 0 で, ニッチは重複しない (Table 15).



**Fig. 35** Circle symbols indicate two species of carrion beetle in Cut area, other symbols are each food sources (Mean $\pm$ SD).



**Fig.36** Dietary propotion rate by SIAR. Box plot using the median estimated for each individual.

**Table 15** Isotopic niche on each carrion beetles. SEA indicates the median of SEAB, and SEAc is small sample size corrected standard ellipse area.

Species	n	TA	SEA	SEAc	SEAc overlap (%)	
					<i>Nicrophorus</i>	<i>Eusilpha</i>
<i>Nicrophorus japonicus</i>	7	2.594	1.651	1.981		0.0
<i>Eusilpha japonica</i>	5	8.696	7.430	9.907	0.0	

## 考察

Ikeda *et al.* (2010) により明らかになっているように、モンシデムシとヒラタシデムシでは安定同位体比が異なることが、本項でも示された。発達した後翅をもつヤマトモンシデムシは広いヨシ原内でスポット上に存在するハタネズミや草原性鳥類の死体を多く利用していると推定された。また、外れ値として検出された個体の餌資源はニホンジネズミに強く依存した傾向が見られ、これはニホンジネズミの死体を食べて生育したものと考えられる。草原性の希少種とされているヤマトモンシデムシは、岩木川ヨシ原においては様々な湿地環境に広く生息し、同じく広範な生息範囲を持つ小型哺乳類の死体を主に利用していることから、全国における本種の減少要因は餌資源となる動物の分布よりも湿地や草地の減少に伴うものかもしれない。一方、飛翔力がないオオヒラタシデムシはオサムシ科甲虫と同等の栄養段階を示し、主に土壤動物食であると考えられた。脊椎動物の利用率もまた推定されたが、徘徊性の本種がこれらの点在する資源を利用できる機会は少ないと予想され、実際にはほとんど土壤動物資源に依存しているものと思われる。よって、ヨシ原で確認された2種のシデムシにはその食性において明瞭なニッチ分割が確認された。



## ・ 徘徊性クモ類におけるニッチ分割

### 緒言

ヨシ原における上位捕食者としてコモリグモ類とハシリグモ類の徘徊性クモ類が多く確認された。これらのクモは地表や水面、草本上において小昆虫などを広範に捕食しており、コモリグモ類においてはウンカ・ヨコバイ類を頻繁に捕食する (Döbel *et al.*, 1990; Denno *et al.*, 2002) ほか、捕食性カメムシや他種クモを捕食することが知られている (Denno *et al.*, 2004; Gratton & Denno, 2003; Finke & Denno, 2003; 2004)。また、ハシリグモ類は昆虫類のほか小型の魚類やカエル類幼生 (新海, 2006)、自分のサイズと同等かそれ以上のカエル成体を獲物とする事があり (Menin *et al.*, 2005; 中島, 2014)、比較的大型の餌を好む傾向がある。第 2 章の安定同位体比の値では地表性甲虫よりも高かったことから、岩木川ヨシ原において徘徊性クモ類は肉食性昆虫よりも上位の捕食者であると推察された (佐藤・東, 2013)。本項ではヨシ原で同所的に採集されたコモリグモ 2 種とハシリグモ 1 種の種ごとの餌資源とニッチの重複度を推定し、各種の餌ニッチに分割が見られるか検証を行なった。

## 材料および方法

### ・分析試料

2011年6~8月に刈取り区 st.B のピットフォールトラップにより採集されたコモリグモ2種とハシリグモの一種を対象とした。

### [ 徘徊性クモ類 ]

- ・イナダハリゲコモリグモ *Pardosa agaria* (体長 5 ~ 8mm), 23 個体
- ・エビチャコモリグモ *Arctosa ebicha* (体長 10 ~ 14mm), 24 個体
- ・ハシリグモ属の一種 *Dolomedes* sp. (体長 12 ~ 25mm), 6 個体

### [ 餌資源 ]

- ・食植性および腐食性…オサムシ科甲虫で用いた餌候補の同位体比
- ・ヒシウシカ (第2章 Table 3)
- ・カワラケアリ (第2章 Table 3)
- ・地表性甲虫 (小型種) …ヒメホソナガゴミムシ, ササジホソナガゴミムシ
- ・カエル類

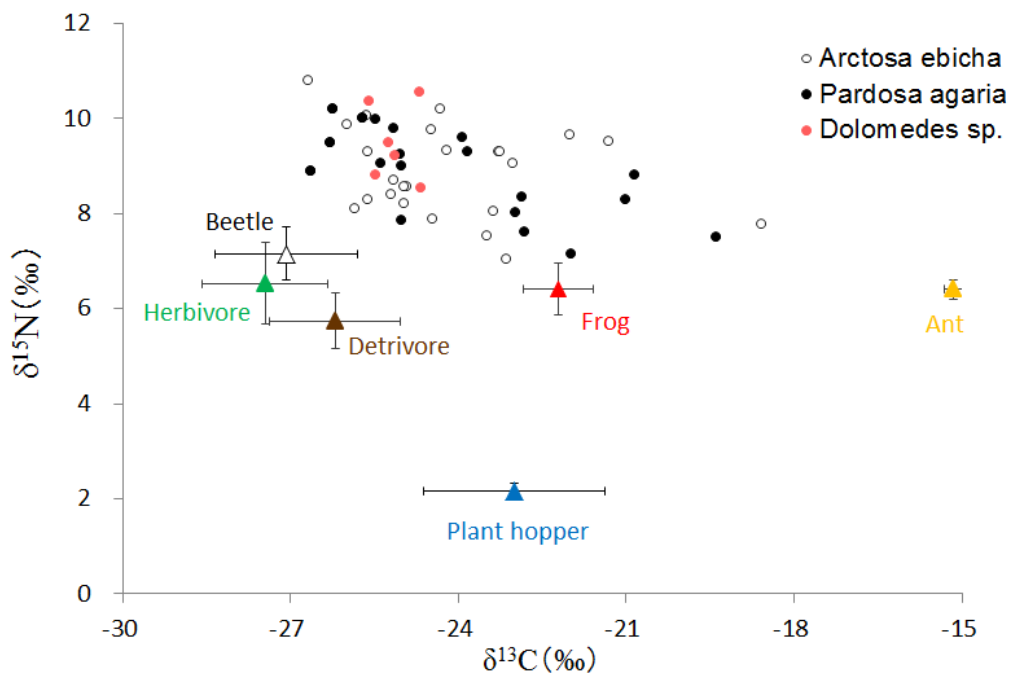
### ・データ解析

SIARにより個体ごとの寄与率を推定, 中央値による種ごとの箱ひげ図を作成し種間の餌資源利用を比較した。また, SIBERにより各種の栄養的ニッチサイズ (TA, SEA,

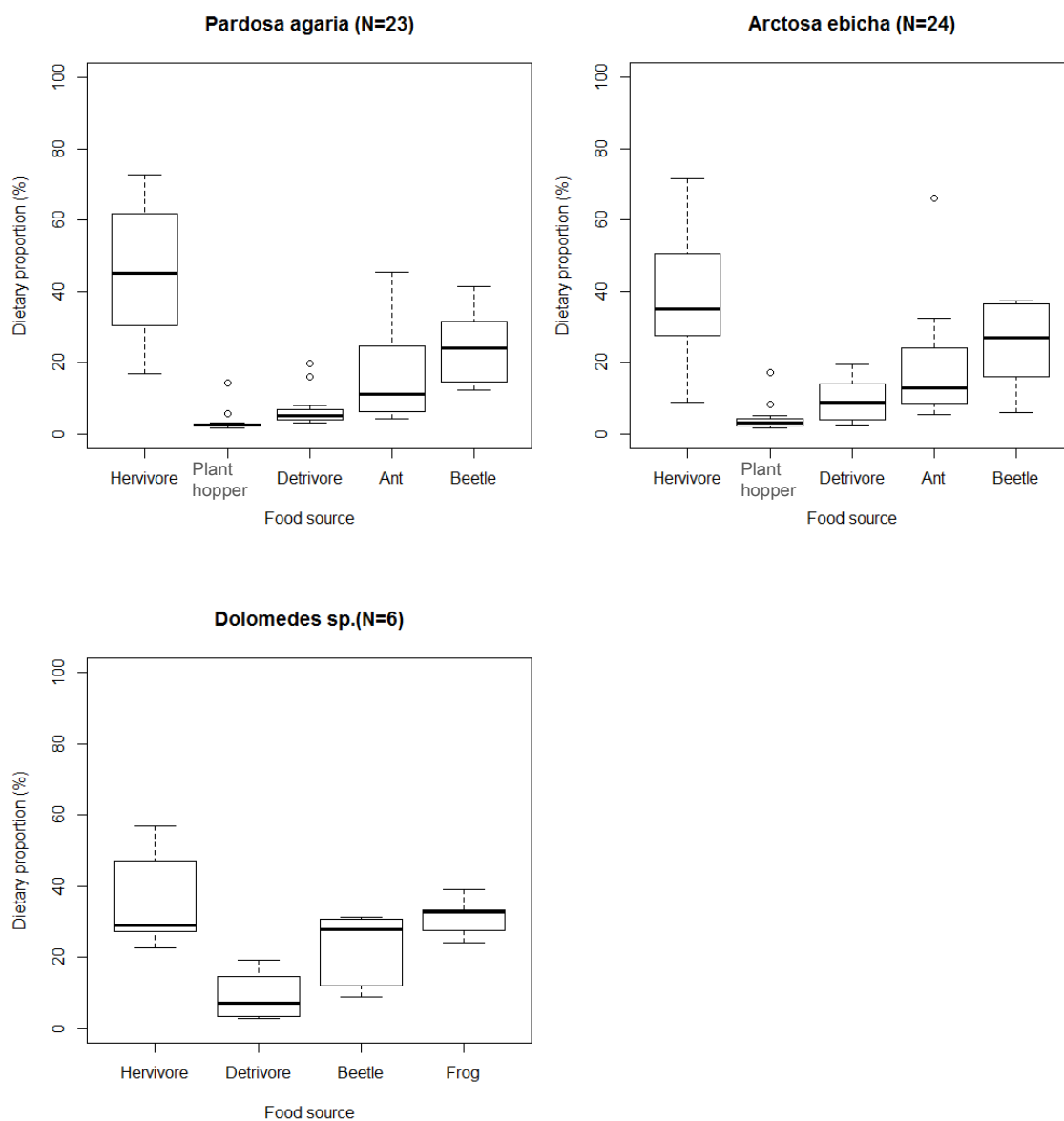
SEAc) を求め, SEAc の overlap によりニッチの重複性を検証した. また, 各種の  $\delta^{15}\text{N}$  と  $\delta^{13}\text{C}$  について pairwise t test (Bonferroni 法) による 3 群の対比較を行なった. 解析はフリー統計ソフト R version 3.1.1 (R Development Core Team, Vienna, Austria) による.

## 結果

3種の安定同位体比には $\delta^{15}\text{N}$ 、 $\delta^{13}\text{C}$ ともに有意な差は見られなかった (Fig. 37; pairwise t test, Bonferroni,  $P > 0.10$ ). 3種ともに植食性・甲虫の寄与が大きく、コモリグモ類ではアリ、ハシリグモではカエルの寄与が大きかった. 腐食性の土壌動物の寄与はいずれも少ない (Fig. 38). SEAcは3種で強く重複しており、特にコモリグモ2種はニッチがよく類似していた (Table 16). ハシリグモ属はサンプル数が少ないが、TA, SEA (ベイズ), SEAcともに低く、各個体の $\delta^{13}\text{C}$ が類似していた.



**Fig. 37** Circle symbols indicate three species of spider in Cut area, triangle symbols are each food sources (Mean $\pm$ SD).



**Fig. 38** Dietary propotion rate by SIAR. Box plot using the median estimated for each individual.

**Table 16** Isotopic niche on each spider species. Percentage overlap in SEAc between pairs of species.

Species	n	TA	SEA	SEAc	SEAc overlap (%)		
					<i>A. ebicha</i>	<i>D. sp.</i>	<i>P. agraria</i>
<i>Arctosa ebicha</i>	24	16.113	5.022	5.251		16.6	73.0
<i>Dolomedes sp.</i>	6	1.532	0.999	1.248	69.8		73.9
<i>Pardosa agraria</i>	23	11.531	4.252	4.455	86.0	20.7	

## 考察

Döbel *et al.* (1990) と Denno *et al.* (2002) の報告では、コモリグモ類がイネ科植物に寄生するウンカ・ヨコバイ類の主要な天敵になっているとされているものの、本項における餌利用率の推定ではヒシウンカの寄与はきわめて少なかった。徘徊性のコモリグモ類においては植食性の直翅目昆虫やアリ類、地表性甲虫類が主な餌資源となつていると考えられる。クモ類では卵の孵化直後から同種間で激しい共食いがあるほか、ギルド内捕食 (Intraguild predation) が頻繁に起こっているために  $\delta^{15}\text{N}$  が種間で似通った値を示すことが多いと言われている (Halaj *et al.*, 2005; 松村, 2005) が、実際に野外においてどの程度の頻度で共食いが起きているかはわかっていない。

コモリグモ類より大型のハシリグモ属は植食者のほか、カエル類や甲虫類の寄与が示唆されたものの、個体間の  $\delta^{13}\text{C}$  幅が小さく、より限定的な資源を選択している可能性があった。以上より、同所的に生息しサイズの異なる 3 種の徘徊性クモ類の安定同位体比および利用資源は類似し、いずれも地表を徘徊する昆虫類をよく捕食していると考えられるが、大型種における食性はやや狭食的である可能性が示唆された。

## IV. 総合考察

### ・岩木川ヨシ原の食物網構造

第1章において、岩木川下流部のヨシ原には湿地性種を主体とする地表性甲虫群集が成立していることがわかった（佐藤・東, 2013）。毎年行われるヨシの刈取りは湿地性種だけでなく草地性種にとっても生息場所として好適な環境を提供するが、一方で刈取りに伴う枯れヨシ除去は越冬する鱗翅目昆虫やリターを食物とする土壌動物に負の影響をもたらす。第2章では安定同位体比によってヨシ原の食物網を可視化し、優占種であるヨシとスゲ類を起源にした生食・腐食連鎖系がこの食物網の主軸となっていることがわかった。これにより、ヨシ原に生息する生物の、各分類群あるいは食性群ごとの食物連鎖における相対的地位を明らかにできた。第3章では地点ごとの食物網と種ごとの同位体比を比較し、火入れ区における $\delta^{13}\text{C}$ の単純化と放置区のリター堆積に伴う $\delta^{13}\text{C}$ の多様化から、人為的管理がヨシ原の植生やリター堆積量を操作し、腐食連鎖系の多様性に影響を及ぼすことが推定された（佐藤・東, 2013）。第4章ではヨシ原に生息し様々な生物の餌資源となる鱗翅目昆虫において変態過程で生じる急激な同位体濃縮の原因を特定し、幼虫・成虫間での同位体特性の違いを示した（Sato & Azuma, 2016）。第5章では鱗翅目の結果を用いつつ、同所的に生息する草原性鳥類5種の餌資源の利用率とニッチの違いを混合モデルやニッチモデルにより、種における採餌空間の違いと餌資源におけるニッチ分割の存在が示された。また、羽毛の安定同位体比を用いた解析は小型

鳥類における種または個体レベルでの資源利用を推定する簡便な手法として利用できることが示された。第6章は肉食性の節足動物であるオサムシ科甲虫とシデムシ科甲虫、徘徊性のクモ類について餌利用を推定し、種間で餌の選択性およびニッチが異なること、個体間においても餌の利用率に差が確認された。オサムシ科においてはサイズの近い種類間で食性はほとんど同質であるが、幼虫期の餌資源が異なることによって発育段階における種間競争を回避し共存している可能性があった。飛翔能力を持つヤマトモンシデムシと持たないオオヒラタシデムシでは、Ikeda (2010) で明らかにされたように生態と食性が異なり、前者は植食性のネズミや鳥類など脊椎動物の死体を利用するのに対し、後者は土壌動物の資源を利用しており、オサムシ科と同等の栄養段階にあることがわかった。徘徊性のクモ類は小型の地表性甲虫やアリ類を含むより広範な餌資源を利用していると考えられ、コモリグモ種間で同位体比と利用率は類似していた。ヨシ原で最も大型なクモであるハシリグモ属は  $\delta^{13}\text{C}$  の幅が狭く、専門的な資源利用が示唆された。よって、同所的に多数種が混在する鳥類、地表性節足動物において種間において資源をめぐる競争が存在し、餌ニッチ分割が生じていることがわかった。中大型のオサムシ科に関してはオカモノアラガイなど比較的大型のリター食性の湿地性生物が重要な餌資源となっているため、これらの生物が見られない放置ヨシ原では大型種の個体数は著しく減少する可能性がある。

ヨシ原の湿地性昆虫として重要な種であるマークオサムシは、かつて東北地方各地の



泥炭湿地やその周囲の水田に広く生息していたが湿地の減少とともに急速に減少した昆虫のひとつであり、青森県でも湿地環境の消失や改変によって近年の記録が途絶え、現在では岩木川下流部と仏沼の2か所で確認されているのみの希少種である（青森県レッドデータブック 2010）。本種の個体群縮小・絶滅の要因としては、植生遷移や埋め立てによる湿地の乾燥化および消失・水田の整備に伴う環境改変・農薬の影響などが挙げられており（永幡, 2010）、岩木川下流部においても管理されず放置されたヨシ原における乾燥化が、本種の減少要因になっているものと考えられた。本研究によって一部の管理区域では相当数の個体群が未だ残存していることが分かったが、遷移の進んだ放置ヨシ原の存在は個体群間の交流を阻害する障壁となっているものとみられ、ヨシ刈取りの規模縮小によって絶滅のリスクがより高まるものと考えられる。

#### ・ヨシ原管理の展望

ヨシ原の管理が生物群集に与える影響についてこれまで様々な知見が得られてきた。まず刈取りについては、中程度の攪乱は攪乱後に侵入するパイオニア種の増加をもたらすし、環境内の生物多様性を高める（Connell, 1978）。特に、湿地性のオサムシ科甲虫が増加することがわかっており（Erber *et al.*, 2002; 藤澤, 2013）、本研究でも刈取り区において地表性甲虫の種多様性は高く、かつ湿地に特有な種が多数確認された（佐藤・東, 2013）。火入れは絶滅危惧種を含む草本種の種多様性を維持させるが（Middleton, 2002）

毎年の火入れは必ずしもこれらの草本種の現存量を高めず (Brackrey & Lewis, 1997), かつ火入れの長期中断は立ち枯れ量やリター量増大, その後に木本の侵入, 植生遷移が進行するため好ましくない (Yamamoto *et al.*, 2002) ため, 草本種に合わせた最適な火入れ周期を考慮して行なう必要がある (Pendergrass *et al.*, 1999; 澤田, 2010).

これらの人為的攪乱はヨシ原の維持のために欠かせない重要な管理方法であるが, 管理直後に節足動物の個体数を減少させ (Thorbek & Bilde, 2004), 鳥類の餌量を減少させる影響がある (Vickery, 2001). 本研究でも岩木川ヨシ原に生息する希少な鳥類は鱗翅目昆虫を多く利用していることが分かったが, 刈取りや火入れは鱗翅目の越冬場所となるリターや立ち枯れたヨシを除去してしまう (Van der Toorn & Mook, 1982) ので, 餌資源の面からはマイナスの影響をもたらす. また, ヨシの茎の中で越冬する穿孔性の蛾類幼虫は冬季あるいは早春季に鳥類の重要な餌資源であることが指摘されている (Kaneko, 2005). リターや立ち枯れたヨシの豊富な放置区は, これら蛾類の越冬場所および周辺環境への供給源となっているとみられ, 刈取り区あるいは火入れ区における蛾類の生産に寄与していると考えられる. オオセッカにとっては刈取り区や火入れ区において植生が回復していない春季から初夏には身を隠す場所やテリトリー, 営巣場所として特に重要であるとされ (竹内・東, 2005), 杉浦 (2003) や三上 (2012) も飛来当初に焼け残ったヨシ原が重要であることを報告している. 三上 (2012) は前年の枯れヨシの存在がオオセッカの早期定着を促すため, 管理がマイナスになると報告しており,

特に、飛来初期の火入れは繁殖ピークを二カ月ほど遅らせ、オオセッカの繁殖成績を低下させる影響がある（古川・高橋 2010）。しかしながら、放置区のように土壌が高くなり冠水による攪乱が無く安定的になった河川敷は非湿地性（草地性）種が増加し、一方で湿地性種の減少が起こる（藤澤, 2013）ほか、特に湿地性で大型な重要種の減少（佐藤・東, 2013）、生息地の分断化が生じるため、湿地性生物の保全の面で適当でない。

また本研究で、放置区が広いほど地表性甲虫の減少リスクは高まる可能性があった。草原性鳥類においても放置ヨシ原は利益的な面ばかりではなく、春季以外は寧ろ刈取りや火入れされたヨシ原を営巣場所として利用すること、植生遷移が進行するとやがて鳥類の繁殖地としても適さなくなることが指摘されている（竹内・東, 2005）。現在の岩木川ヨシ原はその半分以上が放置されたヨシ原であり、特に木本植物が侵入した右岸部において植生遷移が顕著である。現在も管理が行われている左岸部においても、刈取り区同士は広い放置区によって分断され、湿地性の生物の生息環境はそれぞれ孤立した状態にある。今後のヨシ需要の低下によって刈取り規模や頻度の低下あるいは管理を放棄された場合には、これらの限られた湿地では速やかに植生遷移が進行し、湿地性種の多くが失われていくものと予想される。したがって、仮に今後岩木川ヨシ原においては、放置されたヨシ原における再管理と、現在も刈取りが行なわれている区での継続的な管理を行なうことが求められる。しかし、ヨシ原の重要種たる草原性鳥類の定着とその餌となる鱗翅目昆虫の越冬場所として枯れたヨシ群落が少なからず必要であることから、刈

取りや火入れによる画一的な管理はかえってヨシ原生態系の多様性を損なう可能性がある。Schmidt *et al.* (2005) は節足動物の多様性の観点から「刈取り区の中に非刈取り区を設けるのが良い」とし、藤澤 (2013) は「攪乱の程度が群集構造に影響するため、環境スペシャリストな種の存在を考慮した多様な微少環境を含むような自然再生工事が望ましい」としており、小規模な管理が生息地の不均質性と種多様性を増加させることが指摘されている。よって、湿地環境と湿地性生物の種多様性を維持していくためには、刈取りの際に枯れヨシ群落を部分的に残す、放置区の中に刈取りが行われる区画を設ける、あるいは数年おきに部分的な火入れを行うなど、異なる処理がもたらす効果を考慮し環境内に複雑性を持たせるような管理方法が肝要であるだろう。

## 謝辞

本研究の計画および実施について適切な御指導と御助言を賜った弘前大学野生生物管理学の東信行教授に、深く感謝申し上げます。弘前大学の中村剛之准教授、岩手大学の東淳樹講師、帯広畜産大学の赤坂卓美助教には、研究遂行と論文の作成にあたって多くの御助言を賜った。また、鳥類捕獲の際に御指導と御助言をいただいた三上かつら博士、作山宗樹氏、蛭名純一氏、宮彰男氏に御礼申し上げます。弘前大学の池田紘士准教授には、同位体モデルの使い方のほか、論文投稿へのアドバイスや修正をしていただいた。荒川修教授には分析室および安定同位体比分析装置をお借りし、機器の取り扱いやトラブル時の対応についてもご指導をいただいた。森林総合研究所の中下留美子博士には研修の受け入れや分析装置の調整、分析に関して御教示いただいた。また、本研究の実施にあたっては、国土交通省東北地方整備局青森河川国道事務所に現地調査への便宜を図っていただいた。野生生物管理学研究室の笠原里恵博士と工藤誠也博士には分析や解析手法の相談に乗っていただき、関連論文のご提供など、多くの助力と激励をいただいた。また、高橋雅雄博士には鳥類の生態や研究に関してはもちろん、女性の扱い方に至るまで様々な面でご指導いただいた。そして、同研究室で共に過ごした研究室の皆様には日々他愛のない雑談や気晴らしにも付き合ってください、大変感謝している。

最後に、これまで支えてくださった全ての方々に、この場を借りて心からの感謝を申し上げます。

## 引用文献

- 安部直哉・樋口広芳・斎藤隆史・松山資郎・笹川昭雄 (1974). 富士山, 須走で夏秋季に捕獲した鳥類の換羽状態. 山階鳥類研究所研究報告, 7(4), 404-426.
- Able, K.W. & Hagan, S.M. (2000). Effects of common reed (*Phragmites australis*) invasion on marsh surface macrofauna: response of fishes and decapod crustaceans. *Estuaries*, 23(5): 633-646.
- Able, K. W. & Hagan, S. M. (2003). Impact of common reed, *Phragmites australis*, on essential fish habitat: influence on reproduction, embryological development, and larval abundance of mummichog (*Fundulus heteroclitus*). *Estuaries*, 26(1): 40-50.
- 赤嶺真由美・佐藤宏明 (2011). 大型糞虫 3 種 (Scarabaeidae) のニッチ分割. 昆虫. ニューシリーズ, 14(4): 290-296.
- Barriga, P. A., Sloan, J. V., Porter, S. D. & Sagers, C. L. (2013). Stable isotope enrichment in laboratory ant colonies: effects of colony age, metamorphosis, diet, and fat storage. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 149(3): 265-272.
- Batschelet, E. (1981). *Circular Statistics in Biology*. Academic Press, London.
- Bedford, A. P. & Powell, I. (2005). Long-term changes in the invertebrates associated with the litter of *Phragmites australis* in a managed reedbed. *Hydrobiologia*, 549(1): 267-285.
- Bennett, P. M. & Hobson, K. A. (2009). Trophic structure of a boreal forest arthropod community revealed by stable isotope ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ) analyses. *Entomological Science*, 12(1): 17-24.
- Blackburn, N. D. (1936). Illustrations of external anatomy *Silpha americana* Linn. (Silphidae, Coleoptera). *Ohio Journal of Science*, 36: 284-299.

- Boecklen, W. J., Yarnes, C. T., Cook, B.A. & James, A. C. (2011). On the use of stable isotopes in trophic ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 42: 411-440.
- Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., Davis, J. M., Hulseay, C. D., & Forister, M. L. (2003). The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist*, 161(1): 1-28.
- Bonanno, G. & Giudice, R. L. (2010). Heavy metal bioaccumulation by the organs of *Phragmites australis* (common reed) and their potential use as contamination indicators. *Ecological indicators*, 10(3): 639-645.
- Bonn, A., Hagen, K. & Reiche, D.W. (2002). The significance of flood regimes for carabid beetle and spider communities in riparian habitats -a comparison of three major rivers in Germany. *Riv. Res. Appl.* 18: 43-64.
- Braveman, N. S. & Jarvis, P. S. (1978). Independence of neophobia and taste aversion learning. *Animal Learning & Behavior*, 6(4): 406-412.
- Birkhofer, K., Bylund, H., Dalin, P., Ferlian, O., Gagic, V., Hambäck, P. A., & Stenberg, J. A. (2017). Methods to identify the prey of invertebrate predators in terrestrial field studies. *Ecology and Evolution*, 00:1-12.
- Brockway, D. G. & Lewis, C. E. (1997). Long-term effects of dormant-season prescribed fire on plant community diversity, structure and productivity in a longleaf pine wiregrass ecosystem. *Forest Ecology and Management*, 96(1): 167-183.
- Brose, U. (2003). Bottom-up control of Carabid beetle communities in early successional wetlands: mediated by vegetation structure or plant diversity? *Oecologia* 135: 407-413.
- Burghardt, G. M. & Hess, E. H. (1966). Food imprinting in the snapping turtle, *Chelydra serpentina*. *Science*, 151(3706): 108-109.

- Carpenter, C. R. (1934). A field study of the behavior and social relations of howling monkeys. *Comparative psychology monographs*.
- Cattin Blandenier, M. F. (2004). Food web ecology: models and application to conservation (Doctoral dissertation, Ph. D. Thesis).
- Caut, S., Angulo, E. & Courchamp, F. (2009). Variation in discrimination factors ( $\Delta^{15}\text{N}$  and  $\Delta^{13}\text{C}$ ): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *Journal of Applied Ecology*, 46(2): 443-453.
- Checkley, Jr D.M. & Miller, C. A. (1989). Nitrogen isotope fractionation by oceanic zooplankton. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 36(10):1449-1456.
- Chikaraishi, Y., Ogawa, N. O., Doi, H. & Ohkouchi, N. (2011).  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  ratios of amino acids as a tool for studying terrestrial food webs: a case study of terrestrial insects (bees, wasps, and hornets). *Ecological research*, 26(4): 835-844.
- Choy, E. J., Anb, S., Kang, C.K. (2008). Pathways of organicmatter through foodwebs of diverse habitats in the regulated Nakdong River estuary (Korea). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 78: 215-226.
- 鳥類アトラス (2002). Atlas of Japanese Migratory Birds from 1961 to 1995 鳥類回収記録解析報告書.
- Cowie, N. R., Sutherland, W. J., Dithlago, M. K., & James, R. (1992). The effects of conservation management of reed beds. II. The flora and litter disappearance. *Journal of Applied Ecology*, 277-284.
- Davidson, N. C. (2014). How much wetland has the world lost? Long-term and recent trends in global wetland area. *Marine and Freshwater Research*, 65(10): 934-941.
- De Jong, G. D. & Hoback, W. W. (2006). Effect of investigator disturbance in experimental forensic entomology: succession and community composition.



Medical and veterinary entomology, 20(2): 248-258.

- DeNiro, M. J. & Epstein, S. (1977). Mechanism of carbon isotope fractionation associated with lipid synthesis. *Science*, 197(4300): 261-263.
- DeNiro, M. J. & Epstein, S. (1981). Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et cosmochimica acta*, 45(3): 341-351.
- Denno, R. F., Gratton, C., Peterson, M. A., Langellotto, G. A., Finke, D. L., & Huberty, A. F. (2002). Bottom - up forces mediate natural - enemy impact in a phytophagous insect community. *Ecology*, 83(5): 1443-1458.
- Döbel, H. G., Denno, R. F., & Coddington, J. A. (1990). Spider (Araneae) community structure in an intertidal salt marsh: effects of vegetation structure and tidal flooding. *Environmental Entomology*, 19(5): 1356-1370.
- Doi, H., Kikuchi, E., Takagi, S. & Shikano, S. (2007) Changes in carbon and nitrogen stable isotopes of chironomid larvae during growth, starvation and metamorphosis. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 21: 997-1002.
- Erber, C., Felix-Henningsen, P., Handk,e K., Kundel, W., Schreiber, K-F. (2002) Management of moist grassland in a fresh-water marsh of the Weser river: effects on soil, vegetation and fauna. In: Broll G, Merbach W, Pfeiffer E-M (eds) *Wetlands in Central Europe*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 71-98
- Eyre, M. D. & Lott, D. (1996). Assessing the potential for environmental monitoring using ground beetles (Coleoptera: Carabidae) with riverside and Scottish data. *Annales Zoologici Fennici*, 33: 157-163.
- Eyre, M. D., Luff, M. L. & Phillips D. A. (2001).The ground beetles (Coleoptera: Carabidae) of exposed riverine sediments in Scotland and northern England. *Biodiversity and Conservation*, 10: 403-426.
- Eyre, M. D. & Luff , M. L. (2002). The use of ground beetles (Coleoptera :Carabidae) in conservation assessments of exposed riverine sediment habitats in Scotland

and northern England. *Journal of Insect Conservation*, 6: 25-38.

Ewer, R. F. (1963). The behaviour of the meerkat, *Suricata suricatta* (Schreber). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 20(5): 570-607.

江崎保男 (1984). オオヨシキリ *Acrocephalus arundinaceus orientalis* の換羽について. 山階鳥類研究所研究報告, 16(1): 88-91.

Finke, D. L. & Denno, R. F. (2003). Intra - guild predation relaxes natural enemy impacts on herbivore populations. *Ecological Entomology*, 28(1): 67-73.

Finke, D. L. & Denno, R. F. (2004). Predator diversity dampens trophic cascades. *Nature*, 429(6990): 407-410.

Flade, M. (1994). Die Brutvogelgemeinschaften Mittel- und Norddeutschlands: Grundlagen für den Gebrauch vogelkundlicher Daten in der Landschaftsplanung. IHW, Eching.

Focken, U. & Becker, K. (1998) Metabolic fractionation of stable carbon isotopes: implications of different proximate compositions for studies of the aquatic food webs using  $\delta^{13}\text{C}$  data. *Oecologia*, 115(3): 337-343.

Folmer, K. & Henle, K. (2006). The performance of plants, molluscs, and carabid beetles as indicators of hydrological conditions in floodplain grasslands. *International Review of Hydrobiology*, 91: 364-379.

Folmer, K. , Hofacker, A. & Glaeser, J. (2009). Accurate environmental bioindication in floodplains in spite of an extreme flood event. *River Research and Applications*, 26: 877-886.

Fry B., Joern A., Parker P.L. (1978). Grasshopper food web analysis : Use of carbon isotope ratios to examine feeding relationships among terrestrial herbivores. *Ecology*, 59 : 498-506.

Fuchs, J. L. & Burghardt, G. M. (1971). Effects of early feeding experience on the responses of garter snakes to food chemicals. *Learning and Motivation*, 2(3):

271-279.

藤井滋穂 (2001). 2001 年環境技術展望 水環境 (1) 琵琶湖岸におけるヨシ群落の機能と現状. 環境技術, 30(2): 102-106.

藤澤 貴弘 (2013). 淀川水系の河川敷における地表性甲虫類の群集生態学的研究, 大阪府立大学博士 (緑地環境科学) 学位論文.

藤田剛・永田尚志・福井和二・Minton, J. S. (1994). 青森県仏沼湿原でのオオセッカの繁殖場所選択. 平成 5 年度希少野生動植物種生息状況調査報告書, 30-35.

Fujita, G. & Nagata, H. (1997). Breeding habitat characteristics of Japanese Marsh Warblers, *Megalurus pryeri* at Hotoke-numa reclaimed area, northern Honshu, Japan. *Journal of the Yamashina Institute for Ornithology*, 29: 43-49.

藤原公一・臼杵崇広・小林徹・水谷英志. (1995). 琵琶湖の固有種ニゴロブナ *Carassius auratus grandoculis* を育む場としてのヨシ等植物群落の重要性. 環境システム研究, 23: 414-419.

船越崇嗣・高見泰興・氏家昌行. (1998). ホソアカガネオサムシの生活史. 昆虫と自然, 33(9): 38-43.

Garcia, J., Hankins, W. G. & Coil, J. D. (1977). Koalas, men, and other conditioned gastronomes. In *Food aversion learning* (pp. 195-218). Springer US.

Galef, B. G. & Clark, M. M. (1971). Social factors in the poison avoidance and feeding behavior of wild and domesticated rat pups. *Journal of comparative and physiological psychology*, 75(3): 341.

Gerisch, M., Schanowski, A., Figura, W., Gerken, B., Dziock, F. and Henle, K. (2006) Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) as indicators of hydrological site conditions in floodplain grasslands. *International Review of Hydrobiology*, 91: 326-340.

Gilmour, D. (1961). *The biochemistry of insects*, Academic Press, New York

- Girard J., Baril A., Mineau P., Fatrig L. (2011). Carbon and nitrogen stable isotope ratios differ among invertebrates from field crops, forage crops, and non-cropped land uses. *Ecoscience*, 18(2): 98-109.
- Gratton, C. & Denno, R. F. (2003). Seasonal shift from bottom-up to top-down impact in phytophagous insect populations. *Oecologia*, 134(4): 487-495.
- Gratton, C. & Forbes, A. E. (2006). Changes in  $\delta^{13}\text{C}$  stable isotopes in multiple tissues of insect predators fed isotopically distinct prey. *Oecologia*, 147(4): 615-624.
- Graveland, J. (1999). Effects of reed cutting on density and breeding success of Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* and Sedge Warbler *A. schoenobaenus*. *Journal of Avian Biology*, 469-482.
- Halaj J., Peck R.W., Niwa C.G. (2005). Trophic structure of a macroarthropod litter food web in managed coniferous forest stands: a stable isotope analysis with  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$ . *Pedobiologia*, 49: 109-118.
- Hall, K.R.L. (1963). Observational learning in monkeys and apes. *British Journal of Psychology*, 54(3): 201-226.
- Hanski, I. & Cambefort, Y. (1991). Resource partitioning. *Dung beetle ecology*, 330-349.
- 長谷川芳典 (1982). 食物選択における学習の役割. *哺乳類科学 (Mammalian Science)*, 22(3): 29-51.
- Helden, A. J. & Leather, S. R. (2004). Biodiversity on urban roundabouts -Hemiptera, management and the species-area relationship. *Basic and Applied Ecology*, 5(4): 367-377.
- 日置佳之・百瀬浩・水谷義昭・松林健一・鈴木明子・太田望洋 (1999). 湿地植生計画のための鳥類の潜在的生息地図化とシナリオ分析に関する研究. *ランドスケープ研究*, 63(5): 759-764.

- Hiramatsu, S. (2007). Species composition of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae and Brachinidae) on a riverbank of the Tedor river. *Biogeography* 9:31-40.
- 平野敏明 (2013). 渡良瀬遊水地におけるヒバリの個体数とヨシ焼きとの関係. *Bird Research*, 9: A1-A11.
- 平野敏明 (2015). 渡良瀬遊水地における繁殖期のオオセッカの生息状況の変化と生息環境. *Bird Research*, 11: A1-A9.
- Hocking, M. D., Darimont, C. T., Christie, K. S., & Reimchen, T. E. (2007). Niche variation in burying beetles (*Nicrophorus* spp.) associated with marine and terrestrial carrion. *Canadian Journal of Zoology*, 85(3): 437-442.
- Hogan, J. A. (1965). An experimental study of conflict and fear: an analysis of behavior of young chicks toward a mealworm. Part I. The behavior of chicks which do not eat the mealworm. *Behaviour*, 25(1): 45-96.
- Hogstad, O. (1971): Stratification in winter feeding of the great spotted woodpeckers *Dendrocopos major* and the three-toed woodpecker *Picoides tridactylus*. : *Ornis Scand*, 2: 143-146.
- 堀 繁久・宮本雅美・西川洋子 (1994). 天塩川下流域の歩行性甲虫群集と地表植生との関係. *北海道環境化学研究センター所報*, 21: 78-86.
- Horn. H. S., 1966. Measurement of “overlap” in comparative ecological studies. *American Naturalist*, 100: 419-424.
- Hosokawa, Y., & Miyoshi, E. (1991). Measurement of nutrient release from withered reed. *Environmental systems research*, 19: 106-111.
- Hutchinson, G. E. (1959). Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals. *American Naturalist*, 93: 145-159.
- Ikeda, H., Kubota, K., Kagaya, T., & Abe, T. (2006). Niche differentiation of burying beetles (Coleoptera: Silphidae: Nicrophorinae) in carcass use in relation to

body size: estimation from stable isotope analysis. *Applied entomology and zoology*, 41(4): 561-564.

Ikeda, H., Kubota, K., Kagaya, T., & Abe, T. (2007). Flight capabilities and feeding habits of silphine beetles: are flightless species really “carrion beetles”? *Ecological research*, 22(2): 237-241.

Ikeda, H., Kubota, K., Kagawa, A., & Sota, T. (2010). Diverse diet compositions among harpaline ground beetle species revealed by mixing model analyses of stable isotope ratios. *Ecological Entomology*, 35(3): 307-316.

Irvine K. (2004). Classifying ecological status under the European Water Framework Directive: the need for monitoring to account for natural variability. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 14: 107-112.

石田昇三・石田勝義・小島圭三・杉村光俊. (1988). 日本産トンボ幼虫・成虫検索図説. 東海大学出版会. 神奈川.

Ishii, M., Hirowatari, T., Yasuda, T. and Miyake, H. (1996). Species diversity of ground beetles in the riverbed of the Yamato River. *Japanese Society of Environmental Entomology and Zoology*, 8: 1-12.

Ishitani, M., Tukamoto, T., Ikeda, K., Yamakawa, K. and Yano, K. (1997). Faunal and biological studies of ground beetles (Coleoptera: Carabidae and Brachinidae) (1) Species compositions on the banks of the same river system. *Japanese Journal of Entomology*, 65: 704-720.

伊谷純一郎 (1958). 高崎山のニホンザル自然群における新しい食物の獲得と伝播. *Primates*, 1: 84-98.

泉山茂之・中下留美子・木戸きらら・林秀剛, (2011). 安定同位体比解析による松本市街地に出没したツキノワグマ(*Ursus thibetanus*)の食性履歴の推定. 信州大学農学部 AFC 報告, 9: 69-73.

Jackson, A. L., Inger, R., Parnell, A. C., & Bearhop, S. (2011). Comparing isotopic

niche widths among and within communities: SIBER—Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, 80(3), 595-602.

香川敏明 (1989). 同所性オオヨシキリとコヨシキリの種間関係. *日本鳥学会誌*, 37(3): 129-144.

亀田佳代子 (2004). 魚食性鳥類における採食生態の個体変異 ウ類の採食生態における個体変異. *日本鳥学会誌*, 53(1): 11-21.

KANEKO, S. (2005). Seasonal population changes of five parasitoids attacking the scale insect *Nipponaclerda biwakoensis* on the common reed, with special reference to predation by wintering birds. *Entomological Science*, 8(4): 323-329.

環境省自然保護局野生生物課希少種保全推進室 (2014a): レッドデータブック 2014 - 日本の絶滅のおそれのある野生生物- (2) 鳥類: ぎょうせい, 東京.

環境省自然保護局野生生物課希少種保全推進室 (2014b): レッドデータブック 2014 - 日本の絶滅のおそれのある野生生物- (5) 鳥類: ぎょうせい, 東京.

Kawamura, S. (1959). The process of sub-culture propagation among Japanese macaques. *Primates*, 2(1): 43-60.

Kisiel D. S. (1972). Foraging behavior of *Dendrocopos villosus* and *D. pubescens* in eastern New York State. *Condor*, 74: 393-398

木元新作, 1976. 動物群集研究法 I - 多様性と種類組成. 生態学研究法講座, 14.

清性幸保, 1978. 増補改訂版日本鳥類大図鑑 I, 講談社, 東京.

古川 博・高橋雅雄 (2010). 仏沼のこれまでと現状そして未来. おおせつからんど年報, 2: 52-56.

国土地理院 2000. 日本全国の湿地面積の変化.

URL: <http://www1.gsi.go.jp/geowww/lake/shicchimenseki2.html> (2016年11月アクセス).

- Kwak, T. J. & Zedler, J. B. (1997). Food web analysis of southern California coastal wetlands using multiple stable isotopes. *Oecologia*, 110(2): 262-277.
- Lack, D. (1947). Darwin's finches. CUP Archive.
- Lack, D. (1971): *Ecological Isolation in Birds*, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Layman, C. A., Quattrochi, J. P., Peyer, C. M., & Allgeier, J. E. (2007a). Niche width collapse in a resilient top predator following ecosystem fragmentation. *Ecology letters*, 10(10): 937-944.
- Layman, C. A., Arrington, D. A., Montaña, C. G., & Post, D. M. (2007b). Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology*, 88(1): 42-48.
- Le Vay, L. & Gamboa-Delgado, J. (2011). Naturally-occurring stable isotopes as direct measures of larval feeding efficiency, nutrient incorporation and turnover. *Aquaculture*, 315(1): 95-103.
- Leisler, B., Beier, J., Heine, G., & Siebenrock, K. H. (1995). Age and other factors influencing mating status in German great reed warblers (*Acrocephalus arundinaceus*). *日本鳥学会誌*, 44(3): 169-180.
- Lessel, T., Marx, Thomas, M. and Eisenbeis, G. (2011). Effects of ecological flooding On the temporal and spatial dynamics of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) and springtails (Collembola) in a polder habitat. *ZooKeys*, 100: 421-446.
- 李 哲敏・石井 実 (2010). 大和川の河川敷における地表性甲虫類群集の種多様. *日本環境動物昆虫学会誌*, 21:15-28.
- リバーフロント整備センター編. (1996). *川の生物図典*. 山海堂. 東京



- Magoshi, J., Tanaka, T., Sasaki, H., Kobayashi, M., Magoshi, Y., Tsuda, H., Becker, M. A., Inoue, S. & Ishimaru, K. (2003). Uptake of atmospheric carbon dioxide into silk fiber by silkworms. *Biomacromolecules*, 4(3): 778-782.
- Magoshi, Y., Hata, T., Nagayasu, K., Tanaka, T., Magoshi, J. (2010). Fiber Formation by Sophisticated Spinning Technologies of the Silkworm and the Uptake of Atmospheric Carbon Dioxide into Silk Fiber. *Journal of the Society of Japanese Women Scientists*, 11: 29-43.
- 松原健司・南浩史。(1998). 鳥類生態学における安定同位体測定法の応用 その現状と今後の課題. *山階鳥類研究所研究報告*, 30(2): 59-82.
- 松良俊明, 三上由記, 若林陽子, 山崎一夫 (2006). 木津川砂州における地表性甲虫群集: 微小生息域間での差異. *日本環境動物昆虫学会誌*, 17: 59-6.
- McCutchan, J. H., Lewis, W. M., Kendall, C. & McGrath, C. C. (2003.) Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos*, 102(2): 378-390.
- Menin, M., de Jesus Rodrigues, D., & de Azevedo, C. S. (2005). Predation on amphibians by spiders (Arachnida, Araneae) in the Neotropical region. *Phyllomedusa. Journal of Herpetology*, 4(1): 39-47.
- Middleton, B. (2002). Winter burning and the reduction of *Cornus sericea* in sedge meadows in southern Wisconsin. *Restoration Ecology*, 10(4): 723-730.
- Mihuc, T. & Toetz, D. (1994). Determination of diets of alpine aquatic insects using stable isotopes and gut analysis. *American Midland Naturalist*: 146-155.
- 三上修 (2012). 仏沼干拓地におけるオオセッカの繁殖期環境選択: 植生の季節変化にともなう変化. *山階鳥類学雑誌*, 43(2): 153-167.
- 三上修・高橋雅雄 (2013). 湿性草原の環境変化に対する鳥類の応答: 仏沼干拓地における 1998 年と 2010 年の比較. *山階鳥類学雑誌*, 44(2): 67-78.

- Minagawa, M. & Wada, E. (1984). Stepwise enrichment of  $^{15}\text{N}$  along food chains: Further evidence and the relation between  $\delta^{15}\text{N}$  and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 48(5): 1135-1140.
- Mitsch, W. J. & Gosselink, J. G. (2015). *Wetlands*. 5<sup>th</sup> ed., John Wiley & Sons, Inc.
- 永幡嘉之 (2010). 山形県のマークオサムシはどこにゆくのか. *月刊むし*, 477: 2-10.
- 永田尚志 (1997). オオセッカの現状と保全への提言: *山階鳥研報*, 29: 27-42.
- 中島淳 (2014). スジボソハシリグモによるヌマガエルの捕食. *ホシザキグリーン財団研究報告*, 第 17 号: 14.
- Niemelä, J., Langor, D., & Spence, J. R. (1993). Effects of Clear - Cut Harvesting on Boreal Ground - Beetle Assemblages (Coleoptera: Carabidae) in Western Canada. *Conservation biology*, 7(3): 551-561.
- 西出隆 (1975). 八郎潟干拓地におけるオオセッカの生態 1. 干拓地内の分布と繁殖生態の概要. : *山階鳥研報*, 7: 113-127.
- 西出隆 (1993). 八郎潟干拓地におけるオオセッカの生態 3 個体数変動とその変動要因. *Strix*, 12: 41-52.
- 西出隆 (1994). 八郎潟干拓地のオオセッカの生息状況. 平成 5 年度希少野生動植物種生息状況調査報告書: 36-47.
- Nijland, H. J. (2004). Transnational cooperation on Sustainable Development of Floodplains. In: 3rd ECCR international conference on river restoration in Europe (ed. D. Geres) pp. 239-247, Zagreb, Croatia.
- 西海功・山岸哲 (1999). ヨシ原の火入れがオオヨシキリの社会構造に及ぼす影響. *関西自然保護機構会報*, 21(2): 179-186.
- 野副健司・西廣淳・ホーテスシュテファン・鷺谷いづみ. (2010). 霞ヶ浦湖岸「妙岐の鼻湿原」における植物の種多様性指標としてのカモノハシ. *保全生態学研究*, 15(2): 281-290.

- 小原巖 (1970). 多摩川河原で採集されたハタネズミの胃内容物. 哺乳動物学雑誌: *The Journal of the Mammalogical Society of Japan*, 5(2): 67-70.
- O'Brien, D. M., Boggs, C. L. & Fogel, M. L. (2004). Making eggs from nectar: the role of life history and dietary carbon turnover in butterfly reproductive resource allocation. *Oikos*, 105(2): 279-291.
- O'Brien, D. M., Boggs, C. L. & Fogel, M.L. (2005). The Amino Acids Used in Reproduction by Butterflies: A Comparative Study of Dietary Sources Using Compound - Specific Stable Isotope Analysis. *Physiological and Biochemical Zoology*, 478(5): 819-827.
- 小田倉碧・矢部徹・藤田光則・土谷岳令・大塚俊之・野原精一 (2005). 季節や高さを変えた刈り取りがヨシ実験個体群に及ぼす影響. 日本生態学会大会講演要旨集 第 52 回日本生態学会大会 大阪大会 (pp. 416-416). 日本生態学会.
- O'Farrell, S., Bearhop, S., McGill, R. A., Dahlgren, C. P., Brumbaugh, D. R., & Mumby, P. J. (2014). Habitat and body size effects on the isotopic niche space of invasive lionfish and endangered Nassau grouper. *Ecosphere*, 5(10): 1-11.
- Okuzaki Y., Tayasu I., Okuda N., Sota T. (2009). Vertical heterogeneity of a forest floor invertebrate food web as indicated by stable-isotope analysis. *Ecological Research*, 24: 1351-1359.
- Okuzaki, Y., Tayasu, I., Okuda, N. & Sota, T. (2010). Stable isotope analysis indicates trophic differences among forest floor carabids in Japan. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 135(3): 263-270.
- オオセッカ生息環境研究グループ (1995). 北国の湿原湿地帯のシンボルであるオオセッカの好む環境に関する研究. 三沢市仏沼湿原: オオセッカ生息環境研究グループ.
- Ostendorp, W. (1999). Susceptibility of lakeside Phragmites reeds to environmental stresses: examples from Lake Constance-Untersee (SW-Germany). *Limnologica-Ecology and Management of Inland Waters*, 29(1): 21-27.

- Ostrom, P. H., Colunga-Garcia, M. & Gage, S. H. (1996). Establishing pathways of energy flow for insect predators using stable isotope ratios: field and laboratory evidence. *Oecologia*, 109(1):108-113.
- Ouyang, F., Yang, B., Cao, J., Feng, Y. & Ge, F. (2014). Tracing prey origins, proportions and feeding periods for predatory beetles from agricultural systems using carbon and nitrogen stable isotope analyses. *Biological Control*, 71: 23-29.
- Parnell, A. C., Inger, R., Bearhop, S. & Jackson, A. L. (2010). Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PLOS one*, 5(3): e9672.
- Patt, J. M., Wainright, S.C., Hamilton, G. C., Whittinghill, D., Bosley, K., Dietrick, J. & Lashomb, J. H. (2003). Assimilation of carbon and nitrogen from pollen and nectar by a predaceous larva and its effects on growth and development. *Ecological Entomology*, 28(6): 717-728.
- Peatzold, A., Yoshimura, C. and Tockner, K. (2008). Riparian arthropod responses to flow regulation and river channelization. *Journal of Applied Ecology*, 45: 894–903.
- Pendergrass, K. L., Miller, P. M., Kauffman, J. B., & Kaye, T. N. (1999). The role of prescribed burning in maintenance of an endangered plant species, *Lomatium bradshawii*. *Ecological Applications*, 9(4): 1420-1429.
- Pielou, E. C. (1966). The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology*, 13: 131-144.
- Piñol, J., San Andres, V., Clare, E. L., Mir, G., & Symondson, W. O. C. (2014). A pragmatic approach to the analysis of diets of generalist predators: The use of next-generation sequencing with no blocking probes. *Molecular Ecology Resources*, 14: 18–26.
- Poulin, B. & Lefebvre, G. (2002a). Effect of winter cutting on the passerine breeding assemblage in French Mediterranean reedbeds. *Biodiversity and Conservation*, 11: 1567-1581.

- Poulin, B., Lefebvre, G., Mauchamp, A. (2002b). Habitat requirements of passerine and reedbed management in southern France. *Biological Conservation*, 107: 315-325.
- Quillfeldt, P., Bugoni, L., McGill, R. A., Masello, J. F., & Furness, R. W. (2008). Differences in stable isotopes in blood and feathers of seabirds are consistent across species, age and latitude: implications for food web studies. *Marine Biology*, 155(6): 593-598.
- 佐藤臨・東信行 (2013). 堤外地におけるヨシ原植生管理の違いがもたらす食物連鎖と物質循環の特性. *河川技術論文集*, 第 19 巻: 447-452.
- 佐藤臨・東信行 (2013). 人為的管理がヨシ原の地表性甲虫群集に与える影響, *白神研究*, 9 巻: 11-19.
- Sato, N. & Azuma, N. (2016). Isotopic fractionation with morphological change and sexual specificity in the lappet moth *Euthrix potatoria*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 161(3): 181-186.
- 澤田みつ子・小幡和男・上條隆志・中村徹. (2010). 茨城県菅生沼における火入れがオギ二次草原のタチスミレに及ぼす影響. *ランドスケープ研究 (オンライン論文集)*, 3: 11-15.
- Schelvis, J. & Siepel, H. (1988). Larval food spectra of *Pterostichus oblongopunctatus* and *P. rhaeticus* in the field (Coleoptera: Carabidae). *Entomologia generalis*, 13(1-2): 61-66.
- Schmidt, H. M., Lefebvre, G., Poulin, B., Tschardtke, T. (2005). Reed cutting affects arthropod communities, potentially reducing food for passerine birds. *Biological Conservation*, 121: 157-166.
- Scott, M. P., & Gladstein, D. S. (1993). Calculating males? An empirical and theoretical examination of the duration of paternal care in burying beetles. *Evolutionary Ecology*, 7(4): 362-378.

- Scott, M. P. (1998). The ecology and behavior of burying beetles. *Annual review of entomology*, 43(1): 595-618.
- Scrimgeour, C.M., Gordon, S.C., Handley, L. L. & Woodford, J.A.T. (1995). Trophic levels and anomalous  $\delta^{15}\text{N}$  of insects on raspberry (*Rubus idaeus* L.). *Isotopes in Environmental and Health Studies*, 31(1): 107-115.
- 新海栄一 (2006). ネイチャーガイド 日本のクモ. 文一総合出版, 東京.
- Shubeck, P. P. (1983). Habitat preferences of carrion beetles in the Great Swamp National Wildlife Refuge, New Jersey (Coleoptera: Silphidae, Dermestidae, Nitidulidae, Histeridae, Scarabaeidae). *Journal of the New York Entomological Society*, 333-341.
- Sienkiewicz, P. and Zmihorski, M. (2012). The effect of disturbance caused by rivers flooding on ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *European Journal of Entomology*, 109:535-541.
- 曾田貞滋 (2000). オサムシの春夏秋冬ー生活史の進化と多様性. 京都大学学術出版会. 京都.
- Spence, K. O. & Rosenheim, J. A. (2005). Isotopic enrichment in herbivorous insects: a comparative field-based study of variation. *Oecologia*, 146(1): 89-97.
- 杉浦俊弘・飯田健蔵・樺沢豪・黒岩愛・小林裕志・馬場光久. (2003). 湿性草原への火入れが絶滅危惧種オオセッカ (*Megalurus pryeri*) の分布に及ぼす影響. *日本緑化工学会誌*, 29(1): 255-256.
- Takahashi, M., Aoki, S., Kamioki, M., Sugiura, T., & Ueda, K. (2013). Nest types and microhabitat characteristics of the Japanese Marsh Warbler *Locustella pryeri*. *Ornithological Science*, 12(1): 3-13.
- 高橋雅雄・宮彰男・津曲隆信・古川博 (2010). 仏沼における 2007 年から 2009 年のオオセッカの生息状況. *おおせつからんど年報*, 2: 10-16.

- Takai, N. & Tominaga, O. (2008). In: Discoveries in aquatic animal ecology presented by stable isotope scope: bivalve to whale, 9-30. Kouseisha-kouseikaku Corporation, Tokyo.
- 高村典子・中川恵・仲島広嗣・若菜勇・伊藤富子・五十嵐聖貴 (2007). 炭素・窒素安定同位体比による達古武沼生態系の評価. 陸水学雑誌, 68: 169-186.
- 瀧田陽平・坂之井和之・平和樹. (2013). 岩木川下流域の河川環境の管理に関する研究. リバーフロント研究所報告 Report of Riverfront Japan Research Institute, (24): 18-25.
- 竹内健吾・東信行 (2005). 岩木川下流におけるオオセッカの繁殖場所選択. 野生生物保護, 9(2): 59-68
- 竹内健悟 (2006). 農業地域における自然環境管理の研究 ～岩木川下流部におけるオオセッカ繁殖地を事例として～. 弘前大学大学院地域社会研究科年報, 2: 21-36.
- 竹内健悟・寺林暁良 (2010). 多様な価値・目的が生み出す環境管理の正当性: 岩木川下流部ヨシ原における火入れ実施の課題と 3 事例の比較. 環境社会学研究, (16): 169-178.
- 竹谷彦蔵 (1938). 蒲生における日本特有オオセッカの蕃殖に就いて(2). 野鳥, 5(9): 4-11.
- 谷脇徹・久野春子・岸洋一, 2007. 都市近郊林の林床管理区および短期・長期放逐における地表性甲虫相の比較. 日緑工誌, 31(2): 260-268.
- 寺林暁良 (2008). 生態系保全における社会的諸条件への考慮のあり方 -岩木川下流部のヨシ原を事例とした環境史による提言-. 保全生態学研究, 13: 169-177.
- 寺林暁良 (2015). 地域環境管理の社会学的研究: ヨシ原管理にみる「複数の利害」のダイナミズム. 北海道大学博士 (人間システム科学専攻) 学位論文.
- Thorbek, P. & Bilde, T. (2004). Reduced numbers of generalist arthropod predators after crop management. Journal of Applied Ecology, 41(3), 526-538.

- Tibbet, T. M., Wheelless, L. A. & Del Rio, C.M. (2008). Isotopic enrichment without change in diet: an ontogenetic shift in  $\delta^{15}\text{N}$  during insect metamorphosis. *Functional Ecology*, 22(1): 109-113.
- Tojo, S. (1971). Uric acid production in relation to protein metabolism in the silkworm, *Bombyx mori*, during pupal-adult development. *Insect Biochemistry*, 1(3): 249-263.
- Tominaga, O., Uno, N. & Seikai, T. (2003). Influence of diet shift from formulated feed to live mysids on the carbon and nitrogen stable isotope ratio ( $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ ) in dorsal muscles of juvenile Japanese flounders, *Paralichthys olivaceus*. *Aquaculture*, 218(1): 265-276.
- Tscharntke, T. (1999). Insects on common reed (*Phragmites australis*): community structure and the impact of herbivory on shoot growth. *Aquatic Botany*, 64(3): 399-410.
- 津曲隆信・宮彰男 (1995). 当地域を含む広域的な野生生物の行動に関する調査. 平成6年度三沢地区公共牧場設置基礎調査報告書.: pp.39-74. 青森県農林部畜産課, 青森.
- 上田明良・日野輝明・伊東宏樹 (2009). ニホンジカによるミヤコザサの採食とオサムシ科甲虫の群集構造との関係. *日林誌*, 91: 111-119.
- 植松辰美 (1971). グッピーにおける摂食行動の社会的促進: II 社会的促進の機構. *日本生態学会誌*, 21(1), 54-67.
- Van der Toorn, J. & Mook, J. H. (1982). The influence of environmental factors and management on stands of *Phragmites australis*. I. Effects of burning, frost and insect damage on shoot density and shoot size. *Journal of Applied Ecology*: 477-499.
- Vickery, J. A., Tallwin, J. R., Feber, R. E., Asteraki, E. J., Atkinson, P. W., Fuller, R. J. & Brown, V. K. (2001). The management of lowland neutral grasslands in Britain: effects of agricultural practices on birds and their food resources. *Journal of Applied Ecology*, 38(3): 647-664.



- Weinstein, M. P., & Balletto, J. H. (1999). Does the common reed, *Phragmites australis*, affect essential fish habitat? *Estuaries*, 22(3): 793-802.
- Werner, T. K., & Sherry, T. W. (1987). Behavioral feeding specialization in *Pinaroloxias inornata*, the “Darwin's finch” of Cocos Island, Costa Rica. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 84(15), 5506-5510.
- Whittaker, R. H. and G. E. Linkens (1973). Carbon in the biota. In: G. M. Woodwell and E. R. Peacan, eds., *Carbon in the Biosphere*, National Technical Informatio Serices, 281-302. .
- Xiong, L. H., Wu, X. & Lu, J. J. (2010). Bird predation on concealed insects in a reed-dominated estuarine tidal marsh. *Wetlands*, 30(6): 1203-1211.
- Xiong, L. H. & Lu, J. J. (2014). Food resource exploitation strategies of two reedbed specialist passerines: Reed Parrotbill and Oriental Reed Warbler. *The Wilson Journal of Ornithology*, 126(1): 105-114.
- Yamamoto, Y., Shindo, K., Hagino, K., Hirano, K., Nakanishi, Y., & Otaki, N. (2002). Changes in vegetation due to the stopped controlled burns in the semi-natural grassland of Aso region. *Grassland Science*, 48(5): 416-420.
- 山根正気・原田豊・江口克之 (2010). アリの分類と生態—南九州のアリの自然史. 南方新社. 鹿児島
- 山階芳麿 (1934). 日本の鳥類と其生態 I. 梓書房, 東京.
- 安田弘法 (1996). 食物連鎖とギルド内捕食. *日本農薬学会誌*, 21: 223-230.
- 米山忠克 (1987). 土壌-植物間における炭素, 窒素, 酸素, 水素, イオウの安定同位体自然存在比: 変異, 意味, 利用. *日本土壌肥料科学雑誌*, 58: 252-268.
- 米山忠克・笹川英夫 (1994). 土壌-植物系における炭素, 窒素, 酸素, 水素, イオウの安定同位体自然存在比: 1987年以降の研究の進歩. *土肥誌*, 65(5): 585-598

吉田馨・西山久美子 (2008). 定期的な刈り取りがヨシ群落の種構成に与える影響. 伊豆沼・内沼研究報告, 2: 89-96.

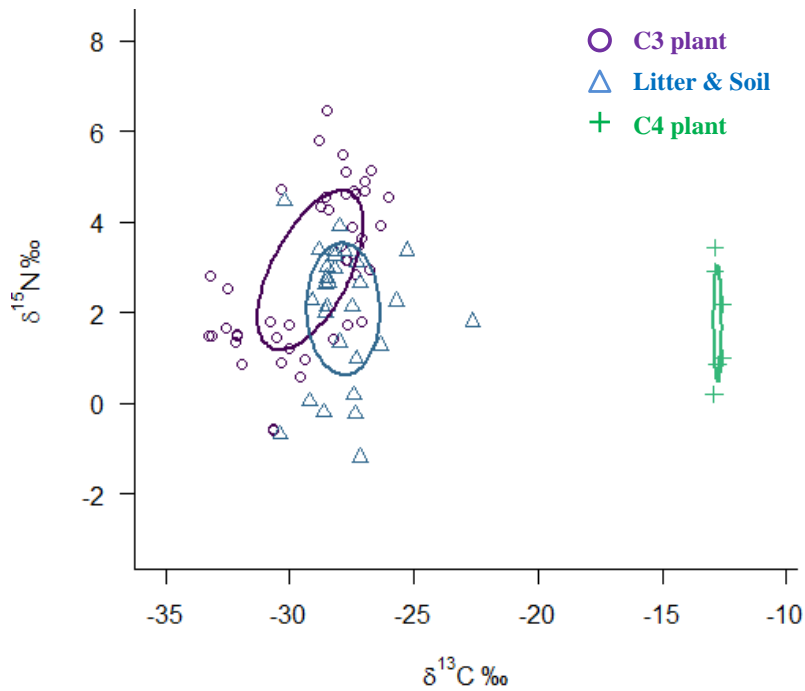
湯谷賢太郎・浅枝隆・シロミカルナラツヌ (2002). 夏季の刈取りがヨシ (*Phragmites australis*) の生長に及ぼす影響. *Journal of Japan Society on Water Environment*, 25(3): 157-162.

湯谷賢太郎・浅枝隆・佐原範也 (2003). 地下茎に着目した刈取られたヨシ *Phragmites australis* の回復戦略についての研究. *水工学論文集*, 47: 1057-1062.

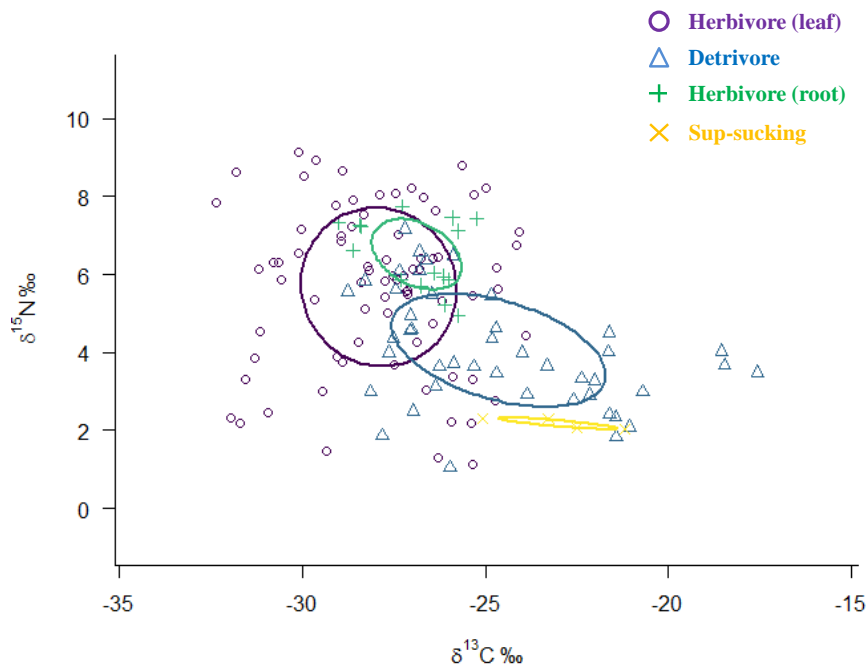
Zalewski, M., Dudek-Godeau, D., Tlunov, A. V., Godeau, J. F., Okuzaki, Y., Ikeda, H., & Ulrich, W. (2015). Wing morphology is linked to stable isotope composition of nitrogen and carbon in ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *European Journal of Entomology*, 112(4): 810-817.

Zhao, Q., Bai, J., Liu, P., Gao, H., & Wang, J. (2015). Decomposition and carbon and nitrogen dynamics of *Phragmites australis* litter as affected by flooding periods in coastal wetlands. *CLEAN—Soil, Air, Water*, 43(3): 441-445.

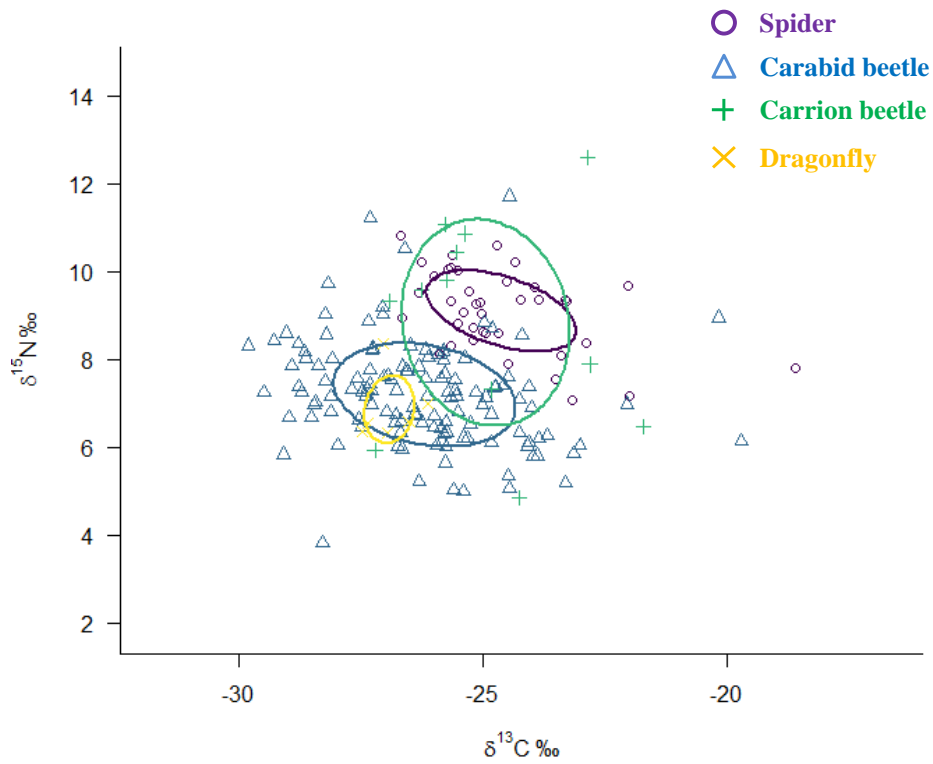
付表：SEAc (第2章)



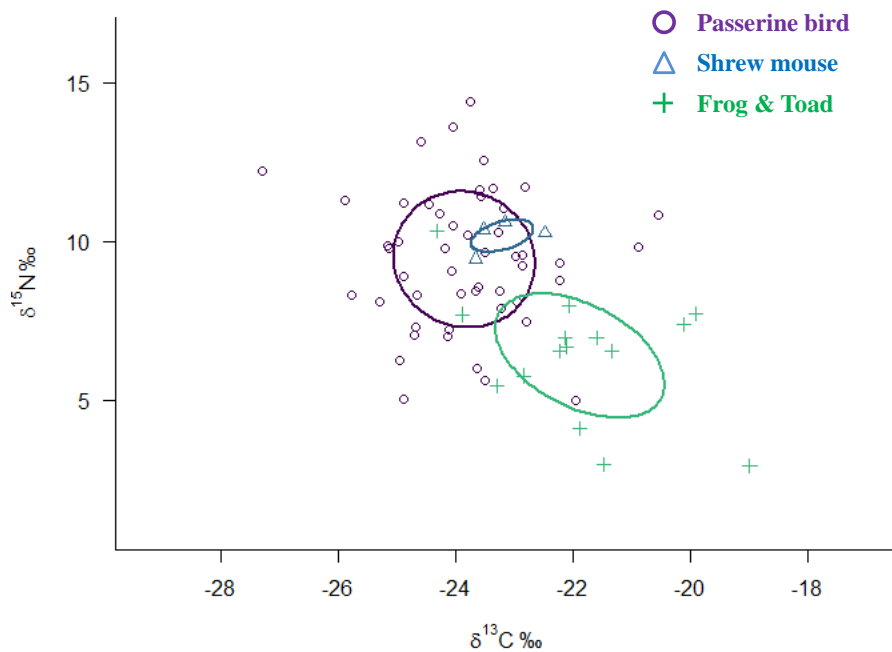
1. The isotopic niche spaces of end members. Ellipse indicates SEAc (containing 40% of data). Values are shown in the **Table 4**.



2. The isotopic niche spaces of primary consumers. Sup-sucking indicate a plant hopper *Oliarus apicalis* (Hemiptera). Values are shown in the **Table 5**.

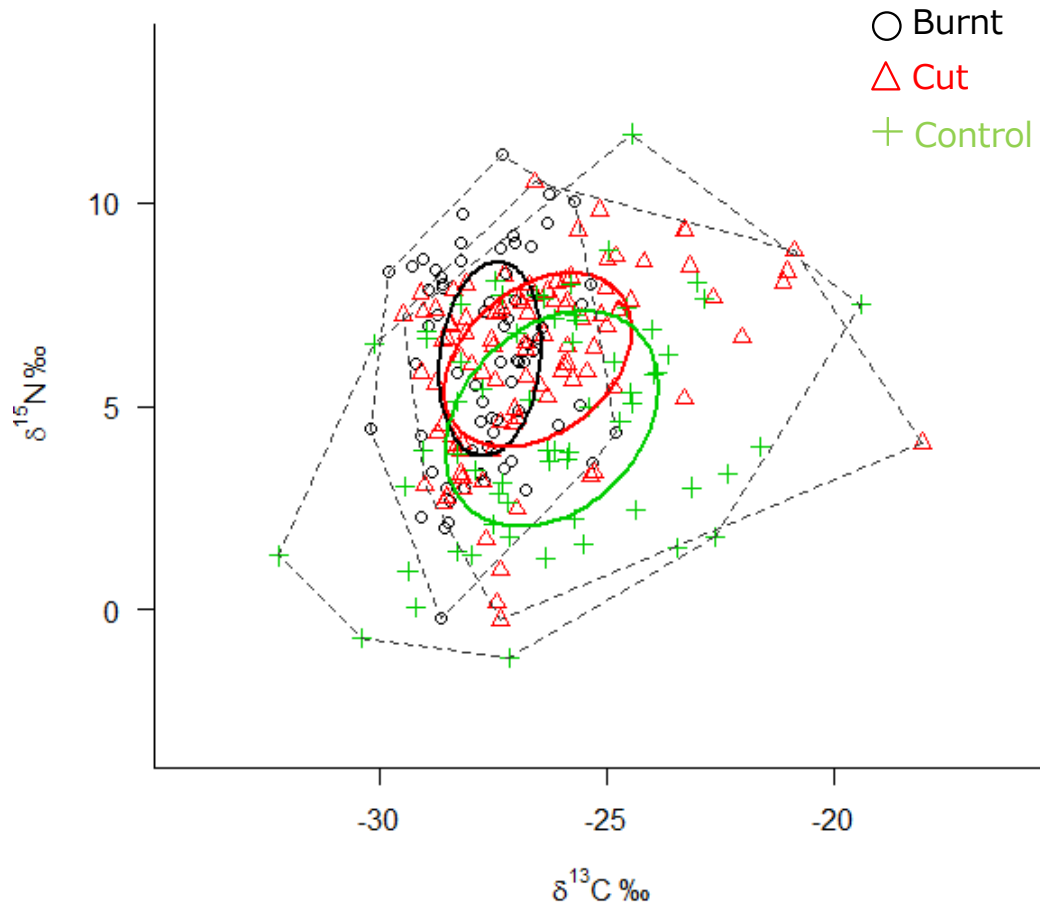


3. The isotopic niche spaces of carnivorous invertebrates. Values are shown in the **Table 6**.



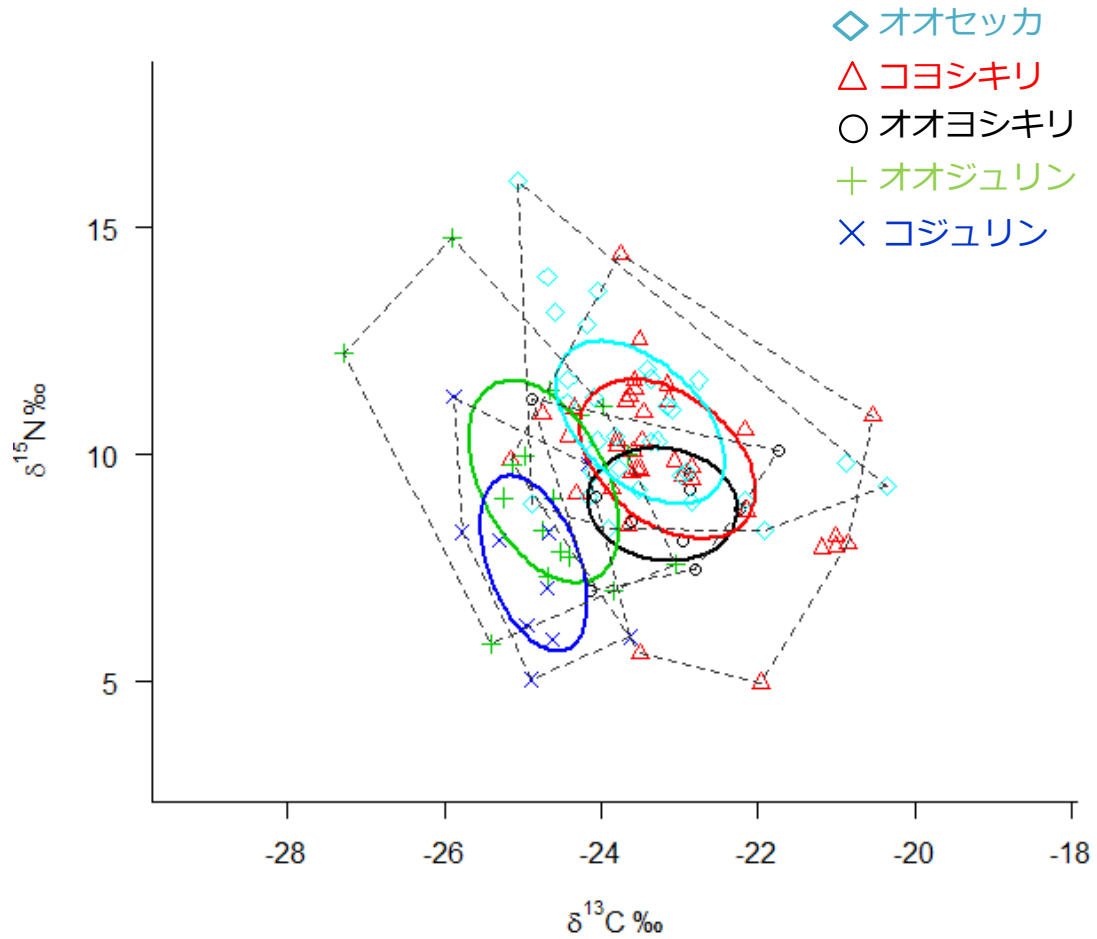
4. The isotopic niche spaces of carnivorous vertebrates. Ellipse indicates SEAc. Values are shown in the **Table 6**.

## TA & SEAc (第3章)

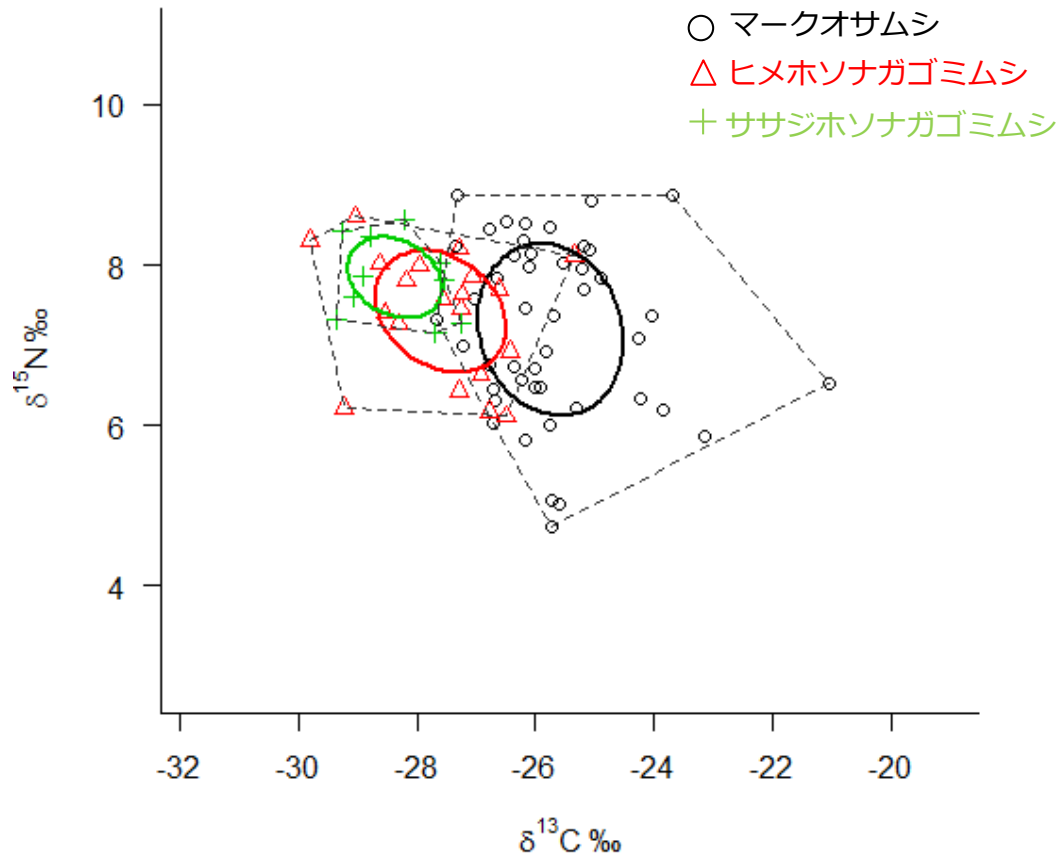


5. The isotopic niche spaces of each management (community) sites. Solid lines small sample size corrected standard ellipse areas (SEAc). Dotted lines convex hull areas (TA). Values are shown in the **Fig.13** and **Table 8**.

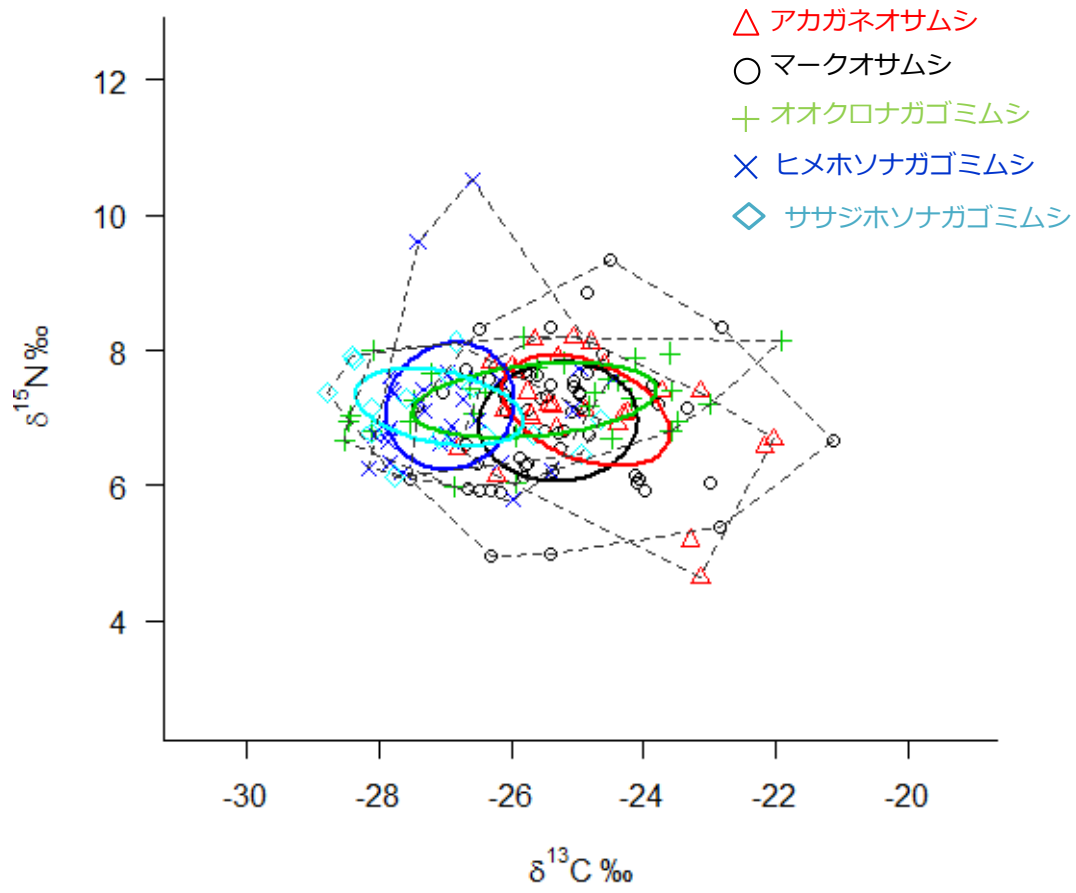
TA & SEAc (第5章 ~ 第6章)



6. The isotopic niche spaces of passerine birds. Solid lines small sample size corrected standard ellipse areas (SEAc). Dotted lines convex hull areas (TA). Values are shown in the **Table 10**.

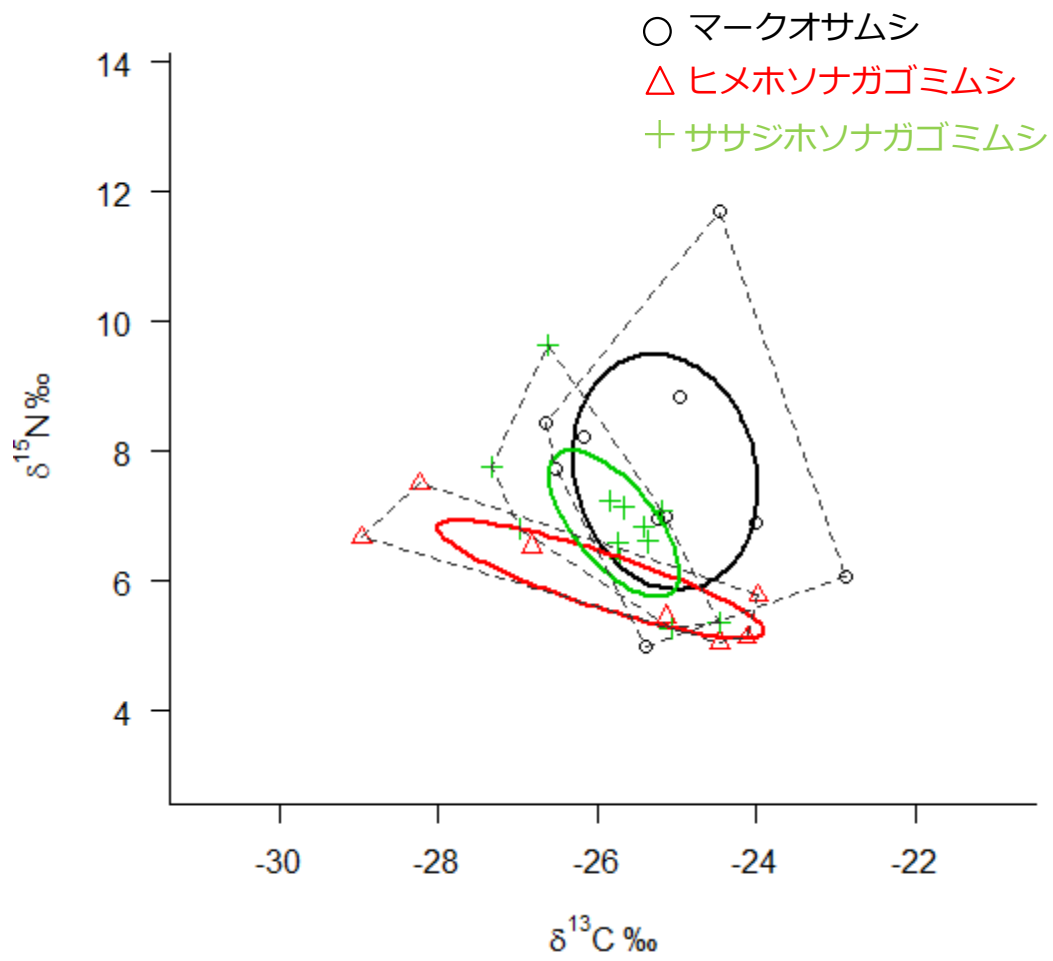


7. The isotopic niche spaces of carabid beetles in Burnt area. Values are shown in the **Table 11**.

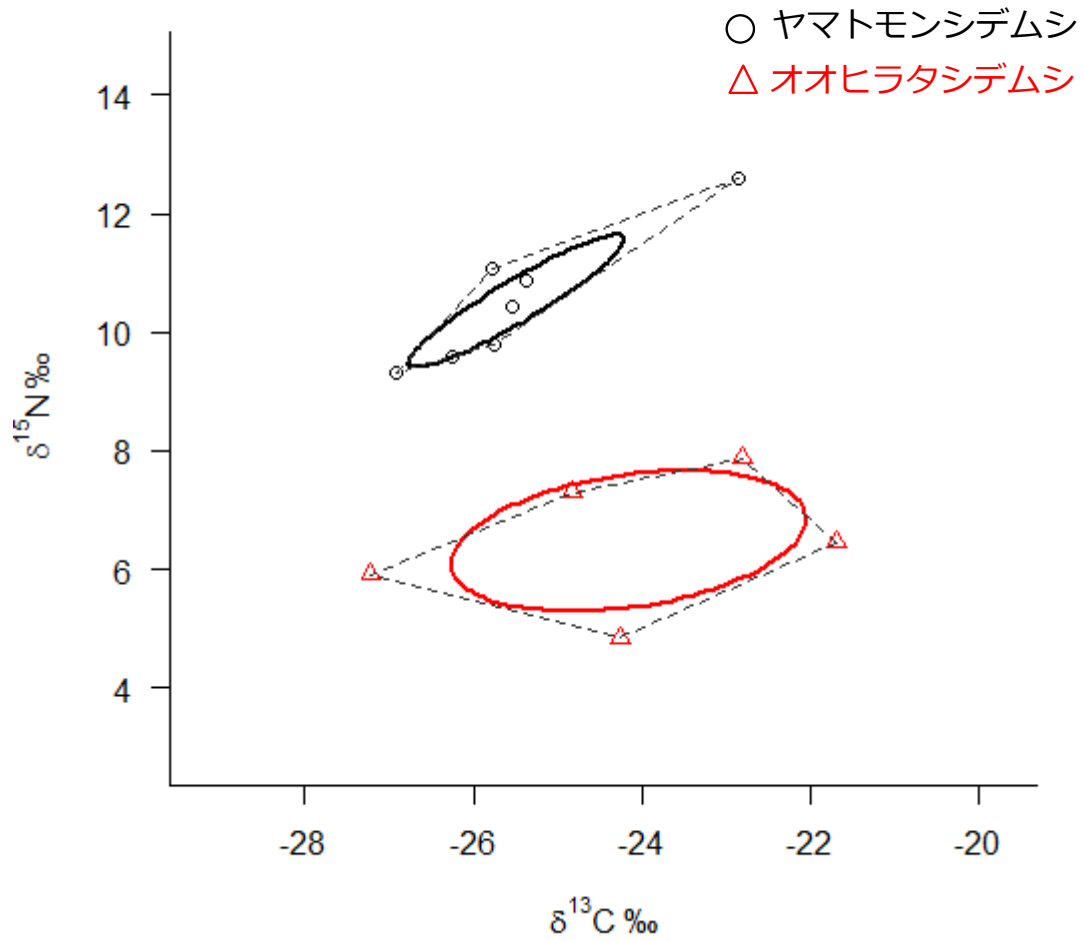


8. The isotopic niche spaces of carabid beetles in Cut area. Values are shown in the **Table 12**.

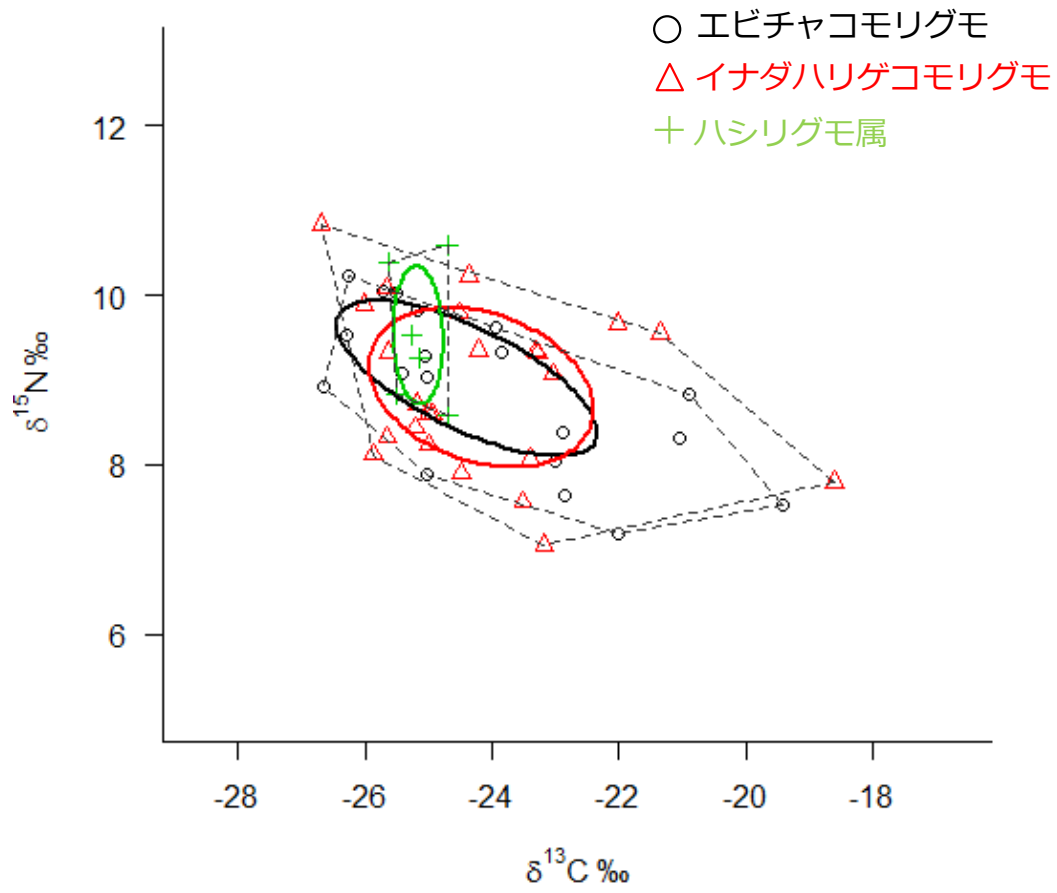




9. The isotopic niche spaces of carabid beetles in Control (non-management) area. Values are shown in the **Table 13**.



10. The isotopic niche spaces of carrion beetles in Cut area. Values are shown in the **Table 15**.



11. The isotopic niche spaces of carrion beetles in Cut area. Values are shown in the **Table 16**.