

博士論文

論文題目 攪乱に対する地表性甲虫群集の反応
(Response of ground beetle community to disturbance)

氏 名 神保 克明

博士論文

攪乱に対する地表性甲虫群集の反応

(Response of ground beetle community to disturbance)

2016 年 3 月修了

東京大学大学院新領域創成科学研究科

自然環境学専攻 自然環境評価学分野

神保 克明

目次

第1章 序論	1
第2章 富士山南東斜面における一次遷移と地表性甲虫群集の変化	11
第1節 富士山の一次遷移過程の異なる環境における地表性甲虫群集とその季節変動	
第2節 植生一次遷移に伴う地表性甲虫群集の遷移	
第3章 河川による高頻度の地表攪乱が地表性甲虫群集に与える影響	51
第4章 人為攪乱を受けた都市林における地表性甲虫群集	76
第5章 総合考察	112
謝辞	124
引用文献	126
要旨	143
Abstract	146

第1章 序論

1. 生物多様性

近年、地球温暖化や異常気象などからの地球環境の保全、生物の生息環境の悪化や生態系の破壊などによる野生生物の種の絶滅への関心が高まっている。生物の多様性を包括的に保全する国際的な枠組みとして、生物多様性条約が1992年リオデジャネイロで開催された国連環境開発会議において締結された。そこでは生物多様性は「生態系」「種」「遺伝子」の3つのレベルでとらえられている。種の多様性は、種の豊富さ、すなわち種数と均等度で表される多様性である。遺伝子の多様性は、種内の変異などの集団内や集団間での遺伝的違いである。生態系の多様性は、森林や草原などといった生物と環境との相互作用が行われる生態系という場の多様性である。

わが国の生物多様性国家戦略2012-2020（環境省，2012）においては、生態系と種の多様性低下をもたらす4つの危機が挙げられている。第1の危機として、乱獲・開発による生物種の生息地・生育地の減少、第2の危機としては、人為的管理の減少による里山生態系の変化、第3の危機としては、外来種などの持ち込みによる生態系の攪乱、第4の危機としては、地球温暖化など地球環境の変化が位置づけられている。いずれも全国的に大きな影響を与えているが、特に都市部においては、第1の危機としての開発による生物種の生息・生育地の減少、第2の危機としての二次林の管理放棄による生態系の変化により、生物多様性低下が著しく、保全の必要性が高まっている（Gonzalez *et al.*, 1998 ; Niemelä, 1999 ; Tschardtke *et al.*, 2002 ; Samways, 2005 など）。

森林生態系の機能を理解するためには、地上部と地下部の生物の相互作用を理解する

必要がある (Wardle *et al.*, 2004). また, 気候変動や地球環境の変化は, 地上部と地下部の生物の相互作用を通して森林の変化をもたらすと考えられる (Tylianakis *et al.*, 2008). したがって, 生物多様性の保全のためには, 地上部の生態学的研究のみならず, 地下部との相互作用を含めた生態学的研究が必要である.

そこで近年, 土壌生態系の構成要素としての地表性甲虫類が注目されている. 地表性甲虫類とは, 主に甲虫目オサムシ科に属する種で, 寿命は約 1 年と短く, 地表を主な生息地とするものである. 主にチョウやガの幼虫やミミズなどを餌にする捕食者であるため, その地の土壌動物相を反映すると考えられ, 生物指標として有効な昆虫類として研究されるようになった (Rainino & Niemelä, 2003).

2. 地表性甲虫類

地表性甲虫類は, 「地表徘徊性甲虫」, 「ゴミムシ類」などと呼ばれ, 主に甲虫目 Coleoptera オサムシ亜目 Adepaga に属するオサムシ科 Carabidae およびホソクビゴミムシ科 Brachinidae などの分類群の総称であり, 40,000 種類以上が全世界で報告されている (Thiele, 1977 ; Luff, 1987). 地表性甲虫類は, 地表を主な生息場所とし, 後翅が退化している種も多く, 移動範囲が制限されているため地理的な隔離が起きやすく, 種分化と生物地理学に関する研究が行われてきた (Noonan *et al.*, 1992). 地理的にも環境的にも広い範囲に分布し個体数も多い上に, 環境の微細な変化に反応するため (Niemelä, 1997 ; Duchesne *et al.*, 1999 ; Yu *et al.*, 2006), 個体数や種構成の変化がその地の環境変動の指標となると考えられている (Butterfield *et al.*, 1995 ; Rainio & Niemelä, 2003). さらに, 地表性甲虫類は捕獲が容易であり, かつ定量的に採集できる方法が確立されて

いる．地表性甲虫類の捕獲には，ピットフォールトラップ法（落とし穴法）が一般的に使われている（Southwood, 1978 ; Niemelä *et al.*, 1992 ; Pekár, 2002 ; Phillips & Cobb, 2005)．ピットフォールトラップ法は，簡単に設置ができること，多数のトラップを同時に広範囲に設置できること（Niemelä *et al.*, 1993），調査者による個人差が少ないこと（Pekár, 2002），などの理由から，定期定量調査が容易である．ピットフォールトラップ法により普遍的かつ正確なデータが取得できる（Niemelä *et al.*, 1992）ため，環境を評価する多くの研究や調査で採用されている．

地表性甲虫類の生物指標としての有効性は，1998 年にヘルシンキで開催されたシンポジウム"Global biodiversity and its Monitoring"において “Global Network for Monitoring Landscape Change using Carabid Beetles (Globenet)” プログラムが提唱され，生物多様性に及ぼす人為の影響をモニターするための普遍的かつ定量的な指標として地表性甲虫群集を調査することになったことにも表れている．生物多様性への人為の影響は Globenet を通じて，ブルガリア・カナダ・フィンランド（Niemelä *et al.*, 2002），フィンランド（Alaruikka *et al.*, 2002 ; Venn *et al.*, 2003），日本（Ishitani *et al.*, 2003），ハンガリー（Magura *et al.*, 2004, 2008），ベルギー（Gaublomme *et al.*, 2005, 2008），イギリス（Sadler *et al.*, 2006）とデンマーク（Sapia *et al.*, 2006 ; Elek & Lövei, 2007）の国々で，都市，都市近郊，郊外の森林といった土地利用の異なった地域で地表性甲虫群集を比較することによって評価されてきた．これらの結果は，Niemelä & Kotze（2009） や Magura *et al.*（2010）によってまとめられており，都市化が進むことで森林性の種が減少することが示されている．

地表性甲虫類の研究は，はじめは害虫の捕食者として農業上重要な種について生活史を解明することに重点が置かれていた（Allen, 1979）．その後，地表性甲虫類の群集生

態学的研究は、ヨーロッパを中心に開始された (Thiele, 1977 ; Stork, 1990 ; Desender *et al.*, 1994).

地表性甲虫類の分布や生態と環境要因との関係についての研究も多くなされており、光環境、温度、湿度、土壤水分や植生との関係が指摘されている。光環境については、森林性の種や秋繁殖の種は夜間に活動する割合が高いこと (Thiele & Weber, 1968)、地表性甲虫類が暗所を好むこと (Lauterbach, 1964) や地表性甲虫類の産卵活動期が光周期の変化に対応していること (Paarmann, 1979) が古くから知られており、各種の生態に強く影響していることが示唆されている。温度の選好性についても研究されており、Thiele & Lehmann (1967) は、森林性の種が日照時間に反応するのに対し、非森林性の種は温度に反応することを示唆している。土壤水分については、Niemela *et al.* (1992) は地表性甲虫類の生息場所決定に最も関与している環境要因であると述べている。また、森林のリター量が森林性の地表性甲虫種の個体数に影響を与えることも指摘されている (Magura *et al.*, 2000, 2003, 2005)。

地表性甲虫群集と環境の関係や地表性甲虫種の環境選好性についての研究は 1990 年代から欧米で盛んに行われるようになった。Niemelä *et al.* (1992) は、カナダのアルバータ州で森林 4 か所と牧草地の合計 5 か所での地表性甲虫調査を行い、5 か所すべてに多数出現していた種を生息域ジェネラリスト、4 か所の森林に多数出現していた種を森林ジェネラリスト、1 か所か 2 か所の森林に出現した種を森林スペシャリスト、クローバーの草地のみに出現した種を草原種と 4 つの生息環境タイプに分類した。また、森林種の分布は土壤水分環境に影響を受けるなど、微細な環境の変化に反応することを示した。Halme & Niemelä (1993) は、フィンランド郊外農地の面積の異なる 15 の孤立林の地表性甲虫調査から、孤立林の林縁部や小面積の孤立林では連続した森林より多様性が

高く、小面積の孤立林に出現していた種とエッジに生息していた種に大きな差はないこと、連続した森林には出現するが大面積の孤立林には出現しない森林性の種の存在を明らかにした。また、Spence *et al.* (1996) はカナダで、Magura *et al.* (2001) はハンガリーで、Heliölä *et al.* (2001) はフィンランドで、地表性甲虫群集に対する森林のエッジ効果について報告している。すなわち、林縁部では森林内部から森林性種が侵入する一方、オープンランドから草地性種や生息地ジェネラリストが侵入することにより、林内ともオープンランドとも異なる群集が形成されることを示した。

一方、ヨーロッパの人工林では、植林のサイクルにおいて林齢が大きく異なると地表性甲虫群集が異なること、林齢が進むと地表性甲虫群集が遷移することが示唆されている (Niemelä *et al.*, 1996; Butterfield, 1997; Koivula *et al.*, 2002; Du Bus de Warnaffe & Lebrun, 2004; Magura *et al.*, 2006)。Butterfield (1997) は、地表性甲虫群集の多様性には林床の植物種数と構成が影響を与えるとした。また、Koivula *et al.* (2002) は、針葉樹一斉林の皆伐、植林のサイクルにおいて稚樹がある程度大きくなって林冠が閉鎖すると森林性の群集に変わることを示唆した。Magura *et al.* (2006) は、リター量、草本層の植被率、低木層の植被率、林冠の閉鎖と餌資源の密度が、地表性甲虫群集の集合に影響していることを明らかにした。森林の植生との関係については、林床の植被率と樹木の被覆 (Niemela & Spence, 1994) 林床植生の構造の影響が大きいとした研究 (Brose, 2003)、樹木の種構成と林床植生の多様性が地表性甲虫群集に影響があるとした研究がある (Jukes *et al.*, 2001)。森林管理との関係に関しては、樹木伐採後の植生回復初期に地表性甲虫の種の多様性が増加すること (Butterfield *et al.*, 1995; Niemelä, 1997; Fahy & Gormally, 1998; Huber & Baumgarten, 2005) や、移動能力のある種は伐採後に回復するが、一部の種は消失したまま回復しないことも知られている (Niemelä *et al.*, 1993;

Michaels & McQuillan, 1995 ; Butterfield, 1997 ; Werner & Raffa, 2000).

また、ヨーロッパでは氷河退行に伴う一次遷移と地表性甲虫群集についての研究も盛んに行なわれている。Gobbi *et al.* (2006, 2007, 2010) がイタリアの中央アルプスの氷河後退域の地上性節足動物の遷移について、Bråten *et al.* (2012) はノルウェーでの地表性甲虫類とクモ類の遷移について、Schlegel & Riesen (2012) はスイスのモルテラッシュ氷河の後退域での地表性甲虫群集の遷移について調査し、Kaufmann (2001) はオーストリアのロトムス氷河での脊椎動物相の遷移について調査を行った。遷移初期の裸地や植生がまばらな場所に出現する種は、移動分散能力が高く、植物や土壌の発達がなくとも耐えられるという生態的特徴を持つと考えられている。植物の定着後は、植物群落の組成や構造により地表性甲虫の群集構造が異なるため複雑であるが、植生の発達に伴い一般的に植食者や雑食性の種が増加するとされる (Kaufmann, 2001)。

洪水などの攪乱の影響についても調査されており、ドイツのイーザル川、北米のリオ・グランデ川やポーランドのヴァルタ川でも、河川氾濫による地表の冠水によって地表性甲虫相が影響を受けることが報告されている (Ellis *et al.*, 2001 ; Carton *et al.*, 2003 ; Sienkiewicz & Zmihorski, 2012) 。イギリスでは地表性甲虫類の種数や多様性を比較し、河川敷の環境評価を行っている (Eyre *et al.* , 2001 ; Eyre & Luff, 2002 ; Sadler *et al.*, 2004) 。このように、欧米で地表性甲虫群集が指標生物として利用されるに至った理由の1つは、多くの種の生態的特徴や環境選好性が解明されていることにある。

日本においても、環境の変化に対してその地域に生息する地表性甲虫群集がどのように変化するかを定量的に解析した研究として、標高による差異や (山本・中村, 2006) , 河川敷の微小生息域間での甲虫群集の差異に関する研究 (堀ほか, 1994 ; 松良ほか, 2006 ; Hiramatsu, 2007) があり、地表性甲虫類を生物指標として生息環境や生物多様性

評価を行うことを目指した研究（石谷, 1996 ; 松本, 2005, 2008, 2009 ; 谷脇ほか, 2005 ; Shibuya *et al.*, 2008 ; Fujita *et al.*, 2008 ; 李・石井, 2009, 2010など）が多く行われるようになっていく。

地表性甲虫群集の環境の変化に対する反応を正しく評価するためには、それぞれの種の生態的特徴を正しく把握する必要がある。日本においては、まず土生・貞永（1961, 1963, 1965, 1969）が畑や水田での地表性甲虫類の幼虫の形態の記載をおこない、Sota（1985a）は京都盆地に生息するヤオコンオサムシ *Carabus yaconinus yaconinus* とオオクロナガオサムシ *Leptocarabus kumagaii* が春繁殖型と秋繁殖型に生活史を分化し、異なる生殖戦略と餌選択を行っていることを示した。Sota（1985b）は山地において、オサムシ亜科の数種の垂直分布パターンが異なることを示し、オサムシ亜科の棲み分けに繁殖時期と食性の分化が関係していることを明らかにした。Kubota（1996）は、マヤサンオサムシ *Carabus maiyasanus*、イワワキオサムシ *Carabus iwawakianus* とヤマトオサムシ *Carabus yamato* の移動能力を明らかにした。オサムシ亜科の生態的特徴については、曾田（2000, 2013）や川那部・八尋（2008）によってまとめられるなど、少しずつ明らかにされつつある。

一方、日本のオサムシ亜科以外の地表性甲虫種の生態的特徴については研究が少ないが、地表性甲虫種全般を対象とした群集調査から、いくつかの種の生息環境が明らかになっている。Ishitani *et al.*（1994）は山口県の飼料作物畑における地表性甲虫類の構成及び季節消長を明らかにした。石谷（1996）は広島市の森林、農地、河川など複数調査地点の地表性甲虫群集を比較し、出現した地表性甲虫種の生息環境や攪乱に対する反応を明らかにした。久保田（1998）は東京大学演習林田無試験地（東京都西東京市）で、出現種の繁殖の季節性を明らかにした。また、森林の施業や都市化が地表性甲虫群集に与

える影響を検討した研究では、出現種を生息環境から草地性、森林性などに分類している（松本, 2005, 2008, 2009 ; 谷脇ほか, 2005 ; Shibuya *et al.*, 2008, 2011 ; 李・石井, 2009, 2010 ; Kaizuka & Iwasa, 2015など）。一方、地表性甲虫種の移動・分散能力に関しては、Fujita *et al.* (2008) が都市化と孤立化が地表性甲虫群集に与える影響を明らかにした研究で、種ごとに後翅の有無を観察した例や、Shibuya *et al.* (2014) が関東の平地の地表性甲虫類数種の後翅の有無と生息環境の関係について明らかにした例があるが、ほとんどの種は知見がない状態である。食性については、石谷 (1996) が広島市での調査に出現した25種の地表性甲虫の胃の内容物の調査から捕食者と植食者に分類し、Sasakawa (2007, 2009ab, 2010) は、飼育実験により植食性を示す地表性甲虫種への動物質の餌が与える卵の質と幼虫の成長に及ぼす影響について検討している。また、Ikeda *et al.* (2010) や Okuzaki *et al.* (2010) は安定同位体分析が食性を特定する手段としての有効であることを示した。近年、渋谷ほか (2015) は、環境指標性が高いクロツヤヒラタゴミムシ *Synuchus cycloderus* について、消化管内容物の顕微鏡観察により餌生物の分類群がある程度まで同定可能であること、同種は広食の捕食者であることを明らかにした。このように、オサムシ亜科以外の地表性甲虫種の生態的特徴については、ごく少数の種について断片的な知見が積み重ねられている段階である。

以上のように、環境指標としての活用が期待される地表性甲虫であるが、生物多様性の保全に結びつけるためには、生息環境の選好性や食性といった生態的特徴に加えて、攪乱や土地改変への地表性甲虫群集の反応のメカニズムを理解する必要がある。たとえば、Niemelä & Kotze (2009) や Magura *et al.* (2010) によって、都市部の森林では森林性スペシャリストが減少することが示されている。また、Magura *et al.* (2010) は、都

市部では生息地ジェネラリストが増えることも示唆している．しかし、それらの現象のメカニズムについてはほとんど明らかにされていない．

群集が形成される過程では、まず、進化を経るなどしてその地域に適応できるようになったすべての種からなる地域的種プールが形成される (Mcpeck & Brown, 2000) ．地域的種プールの中の種は、分散制限と環境制限の影響を受け局所の種プールを形成する (平尾ほか, 2005) ．分散を制限する要因は、種の移動・分散能力や種の移入順序などである (Schreiber & Rittenhouse, 2004) ．環境によって制限される要因としては、それぞれの種が選好する環境かどうかや、攪乱などがある (Fukami & Morin, 2003) ．

したがって、攪乱に対する地表性甲虫群集の反応を把握し、地表性甲虫群集の保全への基礎的知見を得るためには、個々の種の環境に対する選好性を明らかにするだけでなく、分散制限すなわち種の移動能力についても明らかにし、攪乱の履歴やその後の時間経過、生息地の分断の影響などについても評価できるようにする必要がある．

3. 本研究の目的

本研究は、攪乱に対する地表性甲虫群集の反応のメカニズムの一端を明らかにし、地表性甲虫群集の保全への基礎的知見を得ることを目的として、植生変化と分散制限が地表性甲虫群集に与える影響を明らかにする．まず自然攪乱からの長期的な回復過程である植生の一次遷移過程に着目し、植生の発達に伴う地表性甲虫群集の遷移過程を明らかにする．次に、短期的に繰り返される河川による攪乱が河畔林の地表性甲虫群集に与える影響を明らかにする．最後に、都市の孤立化した樹林地において攪乱後の地表性甲虫群集に与える分散制限の影響を明らかにする．なお、生態的特徴の中でも生活史や食性

は基本的な項目であり、餌資源は地表性甲虫種の分布を決める主要な要因でもある。しかしながら、日本では地表性甲虫種の生活史や食性などの基本情報がほとんどの種で不明であり、個々の種の生活史や食性の解明には多大な時間を要するため、本研究ではそれらの要因についての検討は対象外とした。

第2章では、大規模な自然撓乱により生息地の植生ごと失われた地表性甲虫群集が、植生遷移とともに回復する過程に着目し、富士山南東斜面における地表徘徊性甲虫群集と植物群落の関係を明らかにする。1707年の宝永噴火の影響により裸地化してからの遷移の進行程度が大きく異なる荒原（イタドリパッチ）、遷移途中相の二次林、原生状態に近い成熟林の各段階における地表性甲虫群集を明らかにする。

次に、第3章では、頻繁に小規模な地表の撓乱が生じる河原に着目して、撓乱が地表性甲虫群集に与える影響を検討する。河原に隣接する安定した二次林、増水時に冠水の影響を受ける河畔林、森林化の進んでいない河畔草地における地表性甲虫群集の組成を比較する。

第4章では、都市部の地表性甲虫群集の多様性の低下（Fujita *et al.*, 2008 ; Niemelä & Kotze, 2009 ; 李・石井, 2009 など）をもたらす要因として、撓乱後の分散制限の重要性を明らかにする。森林の成立履歴の違いが都市林の地表徘徊性甲虫の種組成に与える影響に着目し、埋立地から造成した森林、伐採後植林した森林地、里山、自然林が孤立した土地、などの地表徘徊性甲虫群集の組成を比較することにより、埋め立てや皆伐という撓乱の履歴が孤立化した都市林の地表性甲虫群集に与えている影響を明らかにし、そのメカニズムを推定する。

第2章 富士山南東斜面における一次遷移と地表性甲虫群集の変化

第1節 富士山の一次遷移過程の異なる環境における地表性甲虫群集とその季節変動

1. はじめに

第1章で述べたように、地表性甲虫類は、餌動物相を反映し、低地から高地にかけて広く分布する指標生物として、幅広く研究の対象となっている (Rainino & Niemelä, 2003). その研究の焦点は、土地利用 (Eyre *et al.*, 1996 ; Rykken *et al.*, 1997), 標高 (山本・中村, 2006), 微小生息域間での群集間の差異 (松良ほか, 2006), 森林管理と攪乱の影響 (Niemela *et al.*, 1993; Koivula & Vermeulen, 2005) など、非常に多岐にわたっている. 地表性甲虫群集を指標として都市化などの人為が土壌生物群集に与える影響を評価するにするためには、まず自然攪乱が地表性甲虫群集に与える影響についての知識がなければならない. 地表性甲虫群集に関する知見が蓄積されているヨーロッパと異なり、日本においては地表性甲虫群集の基礎的なデータの蓄積が不十分であり、個々の種の生態的知見が不足している (堀, 2006 ; 石谷, 1996). そこで、本章では、大規模な自然攪乱からの回復過程である植生の一次遷移に着目して、地表性甲虫群集と植生との関係を明らかにする.

植生の生態遷移 (succession) の研究は古くから多数行われてきたが、動物や微生物を含む生態系全体の遷移過程の研究は限られている. 一般に、遷移過程では、植生遷移の初期には動物相もごく限られている. Dammerman (1948) は、1883 年に大噴火が起こったインドネシアのクラカタウ島では、植物が生育する前に風や海流で運ばれた有機物を餌とする腐食者がまず侵入し、雑食者が次に続き、植生の発達に伴い植食者が定着

し、そして捕食者が続くとしている。氷河退行に伴う一次遷移と地表性甲虫群集については、Kaufmann (2001) はオーストリアのロトムス氷河での脊椎動物相の遷移について調査を行い、Gobbi *et al.* (2006, 2007, 2010) がイタリアの中央アルプスの氷河後退域の地上性節足動物の遷移について、Bråten *et al.* (2012) はノルウェーでの地表性甲虫類とクモ類の遷移について、Schlegel & Riesen (2012) はスイスのモルテラッシュ氷河の後退域での地表性甲虫群集の遷移について調査した。Bråten *et al.* (2012) は、遷移初期の裸地や植生がまばらな場所に出現する種は、移動分散能力が高く、植物や土壤の発達がなくても耐えられるという生態的特徴をもつとまとめている。植物の定着後は、植生により地表性甲虫の群集構造が異なるが、植生の発達に伴い植食者や雑食性の種が増えてくる (Bråten *et al.*, 2012)。地表性甲虫類は移動能力が低い高次捕食者であり、Szyszko (1986) は、ポーランドの針葉樹の林分で大型土壤動物の量が地表性甲虫群集の種数と個体数に影響することを示しているため、一般的に土壤生態系の発達と対応して地表性甲虫群集も多様化していくと考えられる。しかしながら、地表性甲虫はオサムシ亜族 (Carabina) に属する特定の大型種以外は生活史や食性、移動能力等の種特性がわかっていないため (曾田, 2013)、植物の定着後に具体的にどのような特徴をもつ地表性甲虫種が定着しうるのか、またどのような性質をもつ種が発達した遷移後期の森林の優占種となるのかについては、ほとんど知見がない。また、二次遷移については、ボルネオ島では、自然林の伐採、焼畑後の植生遷移の進行とともに土壤が形成され、土壤動物相が多様化していくことが知られている (青木・原田, 1982)。一方、ヨーロッパの植林のサイクルにおいては、林齢が進むとともに地表性甲虫群集が遷移することが示唆されている (Niemelä *et al.*, 1996; Butterfield, 1997; Koivula *et al.*, 2002; Du Bus de Warnaffe & Lebrun, 2004; Magura *et al.*, 2006)。

地表性甲虫は、飛翔能力が弱体化しており移動範囲が小さいと考えられている一方、世界各地に多様な種が分布している (Thiele, 1977; Niemelä *et al.*, 1993)。移動能力が低

いため特定の環境との結びつきが強いことは、ヨーロッパ (Irmeler, 2003 ; Rainio & Niemelä, 2003 ; Niemelä *et al.*, 2007) , 北アメリカ (Scott & Anderson, 2003), 日本 (石谷, 1996 ; Ishitani *et al.*, 2003 ; Shibuya *et al.*, 2008, 2011) で報告されている。したがって、地表性甲虫は遷移に伴う植物相の変化や地表面温度や湿度条件の変化、さらに土壤の発達による土壤動物群集の多様化などの環境変化に対応して変化していると考えられる。しかし、広範囲に影響を及ぼす火山噴火などの攪乱による一次遷移においては、環境変化だけでなく、周囲の生態系からの移入の制限 (分散制限) も影響を与えることから、植生遷移過程での動物群集の変化を単に環境要因の変化だけに帰すことはできない。

たとえば、アメリカワシントン州セントヘレンズ山 (Parmenter *et al.*, 2005) では噴火直後から 20 年後、有珠山 (Kuranishi *et al.*, 1986) で噴火から 6 年後に攪乱強度の異なる地点の地表徘徊性甲虫群集の調査を行い、いずれも攪乱強度の異なる地点間で生息する甲虫群集が異なっていたことが報告されている。しかし、こうした攪乱後の時間経過が比較的短い調査地では、分散制限による影響も含まれている可能性がある。一次遷移に伴う地表性甲虫群集の変化と、環境要因や土壤生態系の発達との関係を明確に示すためには、より長い時間スケールでの遷移系列における地表性甲虫群集を調査し分散制限の影響を排除し考察する必要があると考えられる。

富士山の南東斜面には 1707 年の宝永山の噴火により、一次遷移の初期の砂礫地から遷移後期の成熟した森林までさまざまな植生パッチが形成されている。そのため、異なる遷移段階の調査地を確保でき、一次遷移に伴う地表性甲虫群集の変化と、環境要因や土壤生態系の発達との関係を明確に示すことができる。このことから、富士山南東斜面での地表性甲虫群集の調査は、指標性検討のための基礎資料を集積するのみならず、火山性一次遷移初期段階における甲虫相と植生を含めた包括的な生態系の遷移を明らかにする上で重要であると考えられる。地表性甲虫の調査には、各種の繁殖季節を考慮する必要がある (久保田, 1998)。地表性甲虫種は基本的には春繁殖型と秋繁殖型に分け

られる (Thiele, 1977) が、標高が高くなると春繁殖型と秋繁殖型の種の活動ピークが近づき、ほぼ一山型のピークとなる (Sota, 1996) . したがって、富士山南東斜面の地表性甲虫群集を正確に理解するためには、地表性甲虫の個々の種の活動の季節性を把握する必要がある.

本章では、富士山南東斜面の異なる遷移段階にある植物群落において、地表性甲虫群集の種構成と季節変動を明らかにすることを目的とする. なお、本研究において対象とする地表性甲虫とは、「甲虫目に属し、地表を主たる生息環境とすると考えられる種」とし、ハンミョウ科、オサムシ科、シデムシ科、ゴミムシダマシ科を対象とした.

2. 調査地および調査方法

2.1. 調査地

富士山南東斜面の御殿場口付近では 1707 年の宝永山 (2693m) の噴火によりそれ以前の生物相が失われ、玄武岩性の砂礫 (スコリア) が標高 1400m 以上の地点で幅 2~3km にわたって堆積している. 富士山の気候条件による本来の森林限界は 2500m であるのに対して、南東斜面の森林限界は現在 1300m で、噴火後 300 年以上経過して植生遷移が進行しても、いまだ回復途上にあることがわかる (Ohsawa, 1984). 調査地は富士山南東斜面で多様な遷移段階が見られる標高 1500m 付近とした. 年間降雨量は 2600mm 以上、植物の生育期は 6 月から 11 月で年平均気温は 6.6℃である (藤村, 1971). 植生は、噴火の影響が小さかったところでは途中相の森林や遷移後期の成熟した森林が分布し、スコリアが厚く堆積したところでは、イタドリがパッチ状に点在する遷移初期段階の特徴を示している (図 2-1-1).

植生環境の異なる地点として標高 1440m-1550m の範囲内に、火山性砂礫地上のイタ

ドリ *Polygonum cuspidatum* (タデ科の多年草) を主とした草本群落、御殿場口付近の噴火からの植生遷移の途中相であるクマシデやイタヤカエデなどが生える二次林、ミズナラなどが優占し下層はスズタケで覆われている原生林に近いと考えられる遷移後期の成熟林の 3 地点を選定した。調査地点の位置関係を図 2-1-2 に示す。

2.2. 調査方法

地表性甲虫の採集にはピットフォールトラップ法を用いた。プロットは、地表性甲虫の 2, 3 日の移動範囲が 10m 程度であること (Kubota, 1996) を考慮し、プロットサイズ 5m×10m, 各プロットの間隔は 5m 以上とした。各プロットに直径 8cm・高さ 15cm のプラスチックカップを格子状に 2m 間隔で各プロットに 3×5 列、計 15 個ずつ設置した。プロットの面積はイタドリパッチの大きさによらず、一定の大きさ (5m×10m) とした。集中的な降雨が予想される山間地域であることと、誘引剤や餌の嗜好によるバイアスを避けるため、各カップには誘引餌や保存液を入れず、水抜き穴を 8 か所底に開けた。調査プロットは、イタドリ群落の 4 つのイタドリパッチ上に 4 プロット (P1–P4), 途中相の林に 2 プロット (SF1–SF2), 成熟林に 2 プロット (CF1–CF2), 合計 10 プロット設置した。設置時期は雪解けから降雪までの、2008 年 6 月から 11 月まで、月 2 回行い、設置後 1 週間おいて回収した (設置–回収日 6/12–19, 7/20–27, 8/12–19, 9/10–17, 10/9–16, 11/9–16)。

甲虫種の同定は、上野ら (1985), 黒沢ら (1985) によった。各プロットにおける地表性甲虫の種ごとの個体数割合から相対優占度 (RD) を求め、Kikvidze & Ohsawa (2002) の方法を用いて以下の計算式を用い優占種判定を行った。

シンプソン指数 (D) は以下の式で求められる。

$$D = \sum p_i^2, \quad p_i \text{ は種 } i \text{ の相対優占度.}$$

優占種数を 1/D により求め、優占種を決定した。

また、地表面の温度の日変化、季節変化を記録するため、データロガー (Tidbit v2, 米国 Onset 社製) を、途中相と、成熟林のプロットの中心の地表面に各 1 個、イタドリパッチ (P4) の中心部の地表に 1 個、周りに植物がない裸地上に 1 個の合計 4 個をそれぞれ支柱を立てチェーンで固定した。

3. 結果

3.1. 地表面温度の変動

地温の日中変化は、夏場の晴天の日に最も変化が大きかった。日較差が最も大きかった 2008 年 8 月 20 日の 30 分毎の各地点の地表面温度変化の例を図 2-1-3 に示した。裸地上は、平均 19.6℃、日較差 30.9℃であった。イタドリパッチ内では平均 18.1℃、日較差は 4.1℃であった。途中相は平均 18.3℃、日較差は 4.1℃であった。成熟林は平均 17.3℃、日較差 2.9℃であった。1 日の変動は裸地上が最も大きく、植物が存在する他 3 地点の変動は小さく、変動のパターンも似ている。4 地点の 30 分ごとの温度の 1 日の平均を比較するために分散分析を行った結果、有意な差はなかった ($F(3, 192)=2.2530$, $P=0.0836$)。

すべてのプロットの日平均地表面温度を週ごとに平均した値の推移を図 2-1-3 に示した。地表面温度が最も高くなったのは 7 月第 4 週で、日平均気温の 1 週間平均値が 21℃となった。その後は温度が下がり続け、雪が積もり地表面の凍結が始まる 11 月下旬には 5.8℃となった。

3.2. 地表性甲虫群集の季節変動

捕獲された地表性甲虫の総捕獲個体数は 24 種 724 個体であった。各地点の地表性甲虫の総捕獲個体数（各植生タイプにおけるプロットあたりの平均値）の変化を図 2-1-4 に示した。イタドリ群落の個体数が最も多く、6 月から 11 月までの合計が 1 プロットあたり 152 個体であった。続いて成熟林が 1 プロットあたり 72 個体、途中相が 58.5 個体であった。全植生タイプの合計個体数が最も多かったのは 7 月下旬で、イタドリ群落では特にピークが顕著だった。途中相、成熟林の各森林においても夏季にピークがあり、途中相では 8 月下旬のピークが顕著であった。

各プロットでの各種の捕獲個体数を表 2-1-1 に、イタドリ群落の各プロットにおける総個体数と優占種の個体数の変動を図 2-1-5 に示した。イタドリ群落における捕獲種数は 11、プロットあたり捕獲個体数は 124 であった。すべてのイタドリパッチにおいて最優占種はホソスナゴミムシ *Gonocephalum sexuale* で、スナゴミムシ *G. japanum* がこれに次いでいた。これらの個体数のピークは 7 月下旬から 9 月中旬にかけて一山型もしくは二山型となった。イタドリ群落では、オサムシ科の種はほとんど捕獲されなかった。

途中相のプロット SF1 の個体数変動を図 2-1-6 に、SF2 を図 2-1-7 にそれぞれ示した。捕獲種数は 13 種、プロットあたり捕獲個体数は 84 個体であった。SF1 の優占種は、ミヤマナガゴミムシ *Pterostichus rhanis angustistylis* (全体の 28%)、ルイスオサムシ *Carabus lewisianus* (14%)、ミトウナガゴミムシ *P. mitoyamanus* (14%)、クロナガオサムシ *Leptocarabus procerulus* (10%)、キタクロナガオサムシ *L. arboreus fujisanus* (10%)、の 5 種であった。SF2 の優占種はミヤマナガゴミムシ (24%)、キタクロナガオサムシ (17%)、クロナガオサムシ (15%)、ルイスオサムシ (15%)、アカガネオオゴミムシ *Trigonognatha cuprescens* (11%) の 5 種であった。総捕獲個体数のピークは 8 月下旬であり、優占種の出現期間はおおむね 6 月下旬から 9 月までであった。

成熟林の CF1 の地表性甲虫の個体数変動を図 2-1-8 に、CF2 を図 2-1-9 にそれぞれ示

した。捕獲種類数は 18 種，プロットあたり捕獲個体数は 144 個体であった。CF1 の優占種は，ミヤマナガゴミムシ(29%)，クロツヤヒラタゴミムシ *Synuchus cycloderus* (14%)，キタクロナガオサムシ (12%)，ミトウナガゴミムシ (10%)，アカガネオオゴミムシ (6%) の 5 種であった。CF2 の優占種は，ミヤマナガゴミムシ (35%)，クロツヤヒラタゴミムシ (13%)，キタクロナガオサムシ (10%)，ミトウナガゴミムシ (10%)，アマギナガゴミムシ *Pterostichus amaginus* (6%)，アカガネオオゴミムシ (6%) の 6 種であった。総捕獲個体数のピークは CF1 では 8 月中旬と 9 月上旬，CF2 では 9 月上旬であった。優占種の出現期間はやはりおおむね 6 月下旬から 9 月までで，8 月後半の前後に活動のピークがあったが，ピーク時期は種によって違いがあった。

4. 考察

地表面の温度の日中変化 (8 月 20 日) は裸地上でもっとも激しく，最低気温と最高気温の差が 30℃あった。同じスコリア堆積上であっても，イタドリパッチ内では地表面温度の変化が小さく，森林とほぼ同じ変化をしていた。また，多くの地表性甲虫が夜行性であると考えられるため，イタドリパッチ上に出現した種は，昼間に直射日光が当たり温度が 40℃近くになる裸地上での移動は観察されず，昼間は植物群落内にいるかスコリアの中に潜っていると推察された。このように，地表面の環境は裸地と植物が存在する地点では大きく異なり，植生の有無が甲虫相に与える影響がきわめて大きいことが示唆された。

地表面の最高温度は 7 月下旬に観察され，各地点の個体数密度の変化では，3 植生タイプとも主な出現期間は 6 月下旬から 9 月下旬までであった。イタドリ群落では 7 月下旬のピークが顕著であった。途中相，成熟林ではピークが 8 月中旬から 9 月中旬で，イタドリ群落より遅れて出現した。各地点で多くの種が夏に出現しているが，短い出現期

間でも種ごとに変動パターンが異なることが示唆された。

イタドリ群落では出現種数が少なく、ホソスナゴミムシダマシとスナゴミムシダマシの個体数が圧倒的に多かった。すなわち、富士山の高標高地域での地表性甲虫のパイオニア種はこの2種であることが明らかになった。これらの2種は平地での観察では春期に卵を保持しており、繁殖タイプは春繁殖型であると判断できるが、1500mの標高では繁殖期が夏にシフトしていた。また、P4において詳細に見るとホソスナゴミムシダマシとスナゴミムシダマシの出現ピークは重なることはなく、何らかの排他的関係が存在する可能性があると考えられた。

オサムシ科の繁殖タイプについての研究は多く、春繁殖型と秋繁殖型に大別される(Thiele, 1977)。春繁殖型は、新成虫が夏から秋に羽化し、その後越冬する。秋繁殖型は幼虫越冬し、春に羽化した後、新成虫は夏に休眠し秋に繁殖する。特にオサムシ類では、標高が高くなると活動期間が限られ、春型の繁殖が遅くなり羽化が早まり、秋型は幼虫の羽化が遅くなり、夏の休眠をせず繁殖時期を早め、標高が高くなると、捕獲数の変動が複数のピークから夏のみの単一ピークとなることが知られている(Sota, 1996)。また、ゴミムシ類については、産卵行動や新生成虫の羽化といった活動はトラップによる捕獲数変動に反映され、低標高の調査地では複数のピーク時期が観察されている(石谷, 1996; 久保田, 1998)。本調査で出現した種の中で、*Ohomopterus* 亜属(曾田, 2000, 久保田, 1998)のルイスオサムシ、*Pterostichus* 属(久保田, 1998)のミヤマナガゴミムシ、ミトウナガゴミムシ、アマギナガゴミムシは春繁殖型、*Leptocarabus* 属(曾田, 2000)のクロナガオサムシ、フジクロナガオサムシ、*Synuchus* 属(久保田, 1998)のクロツヤヒラタゴミムシは秋繁殖型と考えられるが、今回の富士山の標高1500m付近における調査では、Sota(1996)が指摘したように、オサムシ類、ゴミムシ類ともに、標高の影響で春繁殖型・秋繁殖型の活動ピークが近づき、ほぼ一山型のピークとなることが明らかになった。したがって、今後このような環境・標高の場所で詳細なインベントリー調

査をする際には, 特に夏場の集中的な調査により地表性甲虫群集を把握すればよいことが明らかにされた.

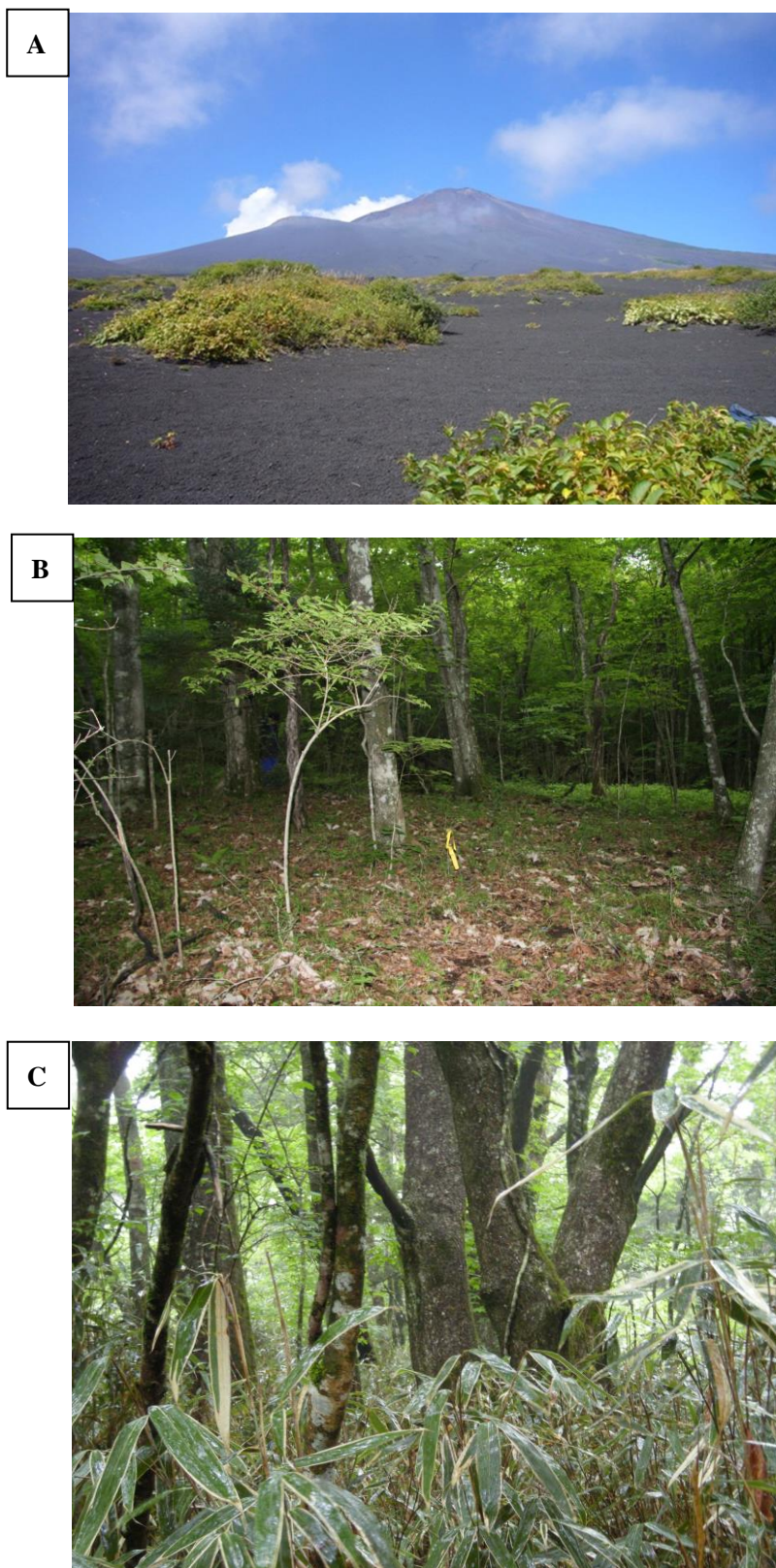


図 2-1-1 調査地 (A, イタドリ群落 ; B, 二次林 ; C, 成熟林)

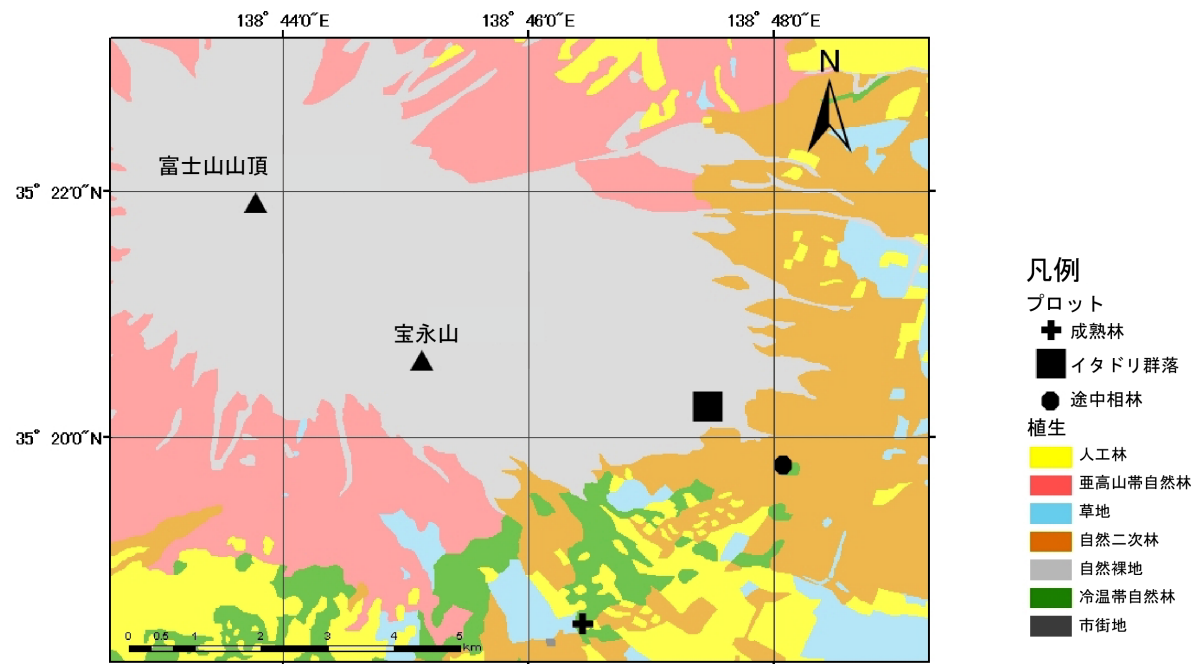


図 2-1-2 調査地周辺の植生と調査地の位置

(環境省自然環境局生物多様性センター (2004) に加筆)

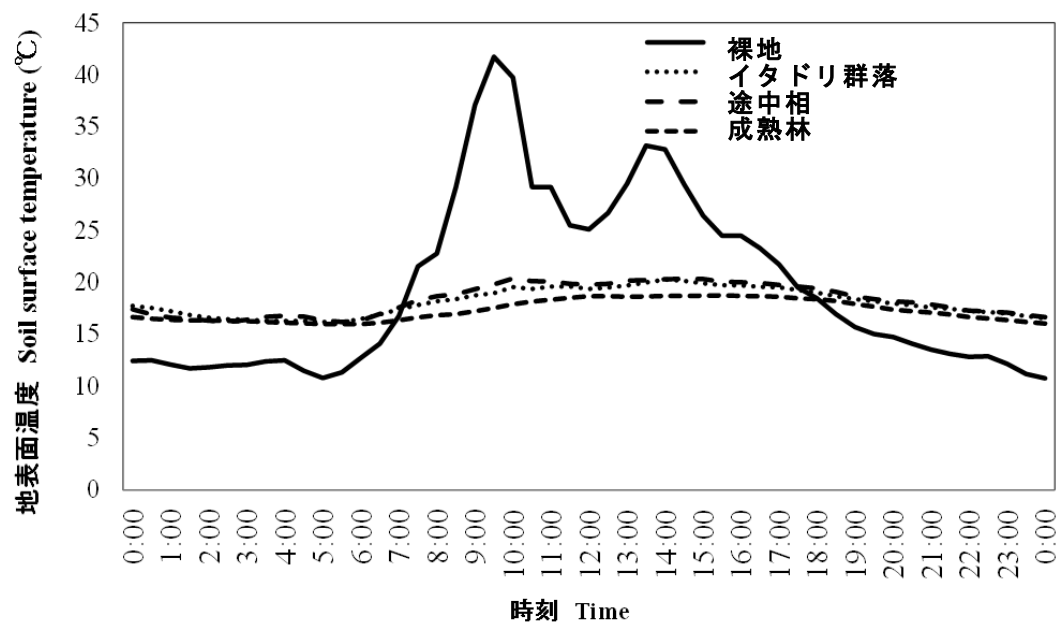


図 2-1-3 地表面温度の日中変化 (2008 年 8 月 20 日測定)

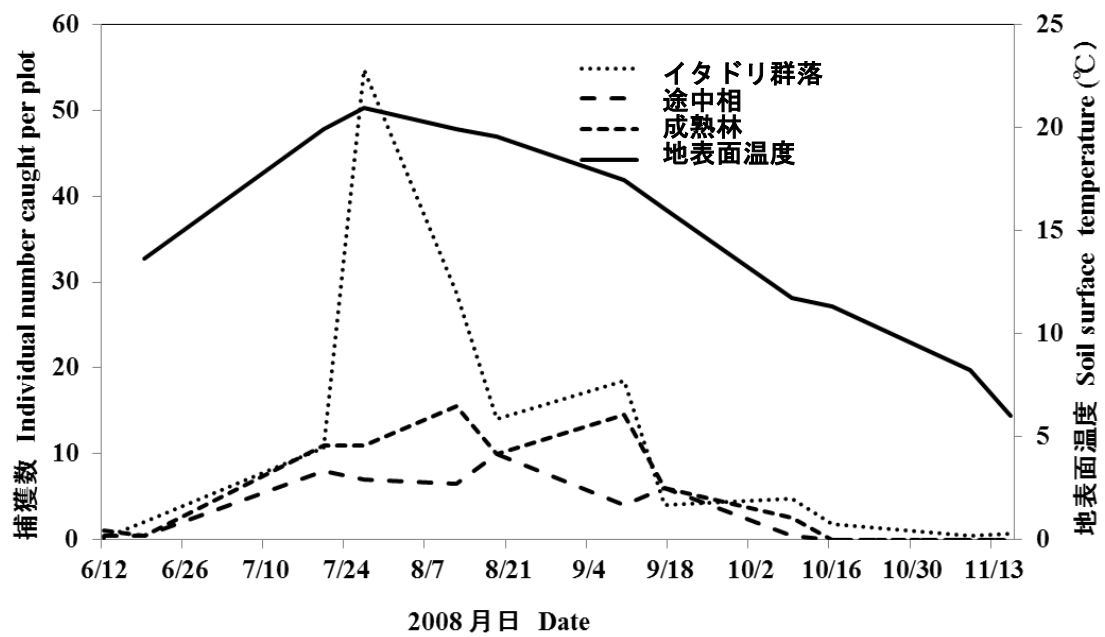


図 2-1-4 各植生タイプのプロットあたりの平均捕獲個体数と地表面温度の季節変化
地表面温度は全プロットの日平均値を週ごとに平均した値.

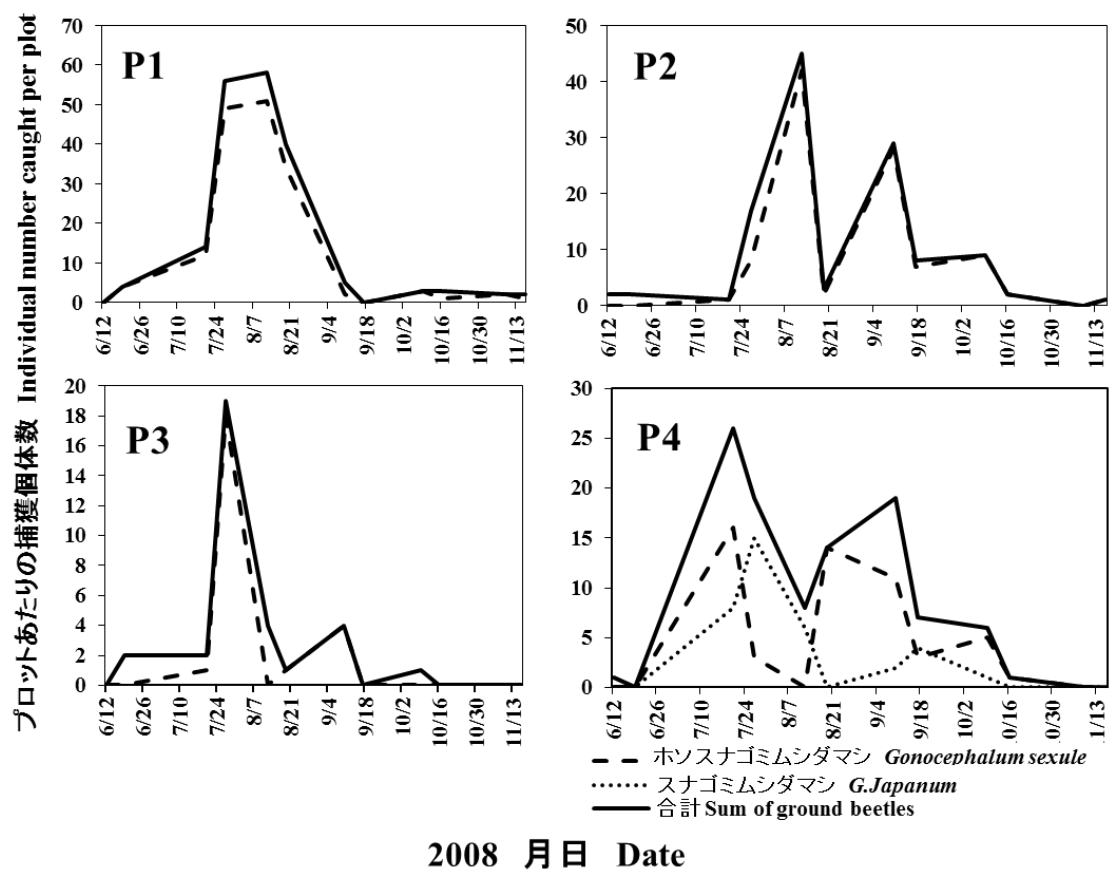


図 2-1-5 イタドリ群落におけるプロットあたり捕獲個体数の季節変化

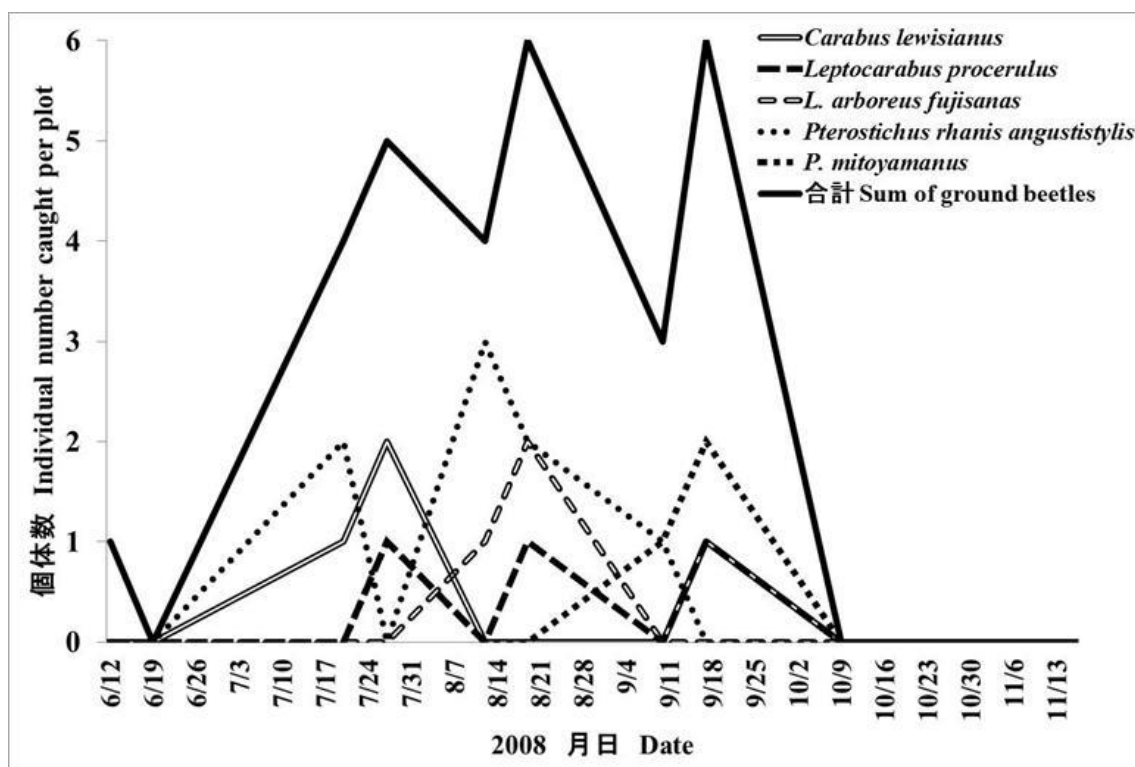


図 2-1-6 途中相プロット SF1 における捕獲個体数の季節変化

Carabus lewisianus : ルイスオサムシ

Leptocarabus procerulus : クロナガオサムシ

L. arboreus fujisanus : キタクロナガオサムシ

Pterostichus rhanis angustistylis : ミヤマナガゴミムシ

P. mitoyamanus : ミトウナガゴミムシ

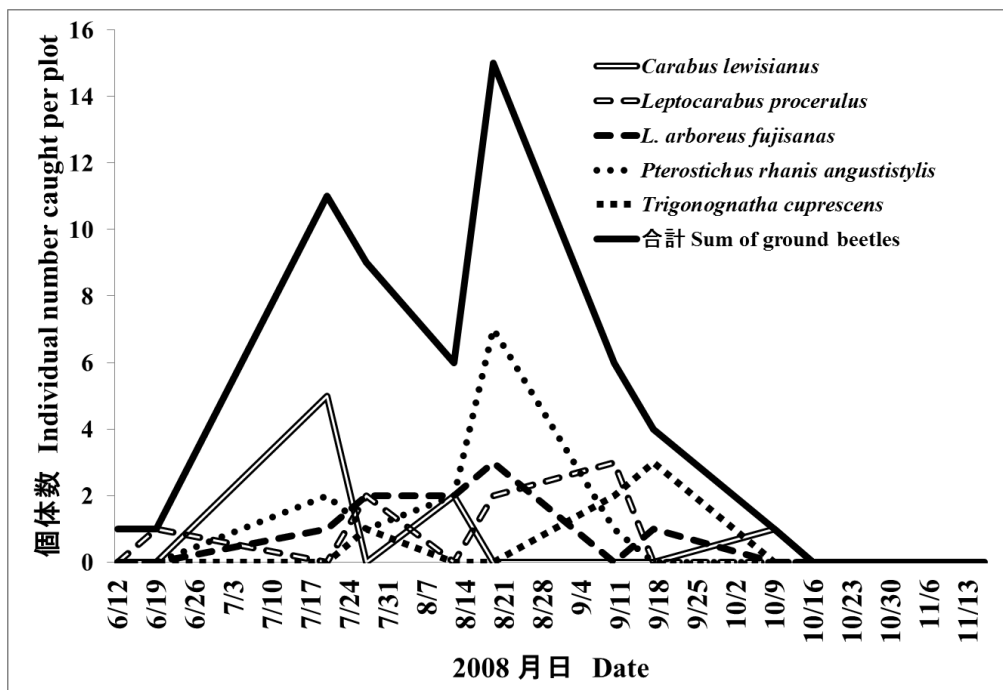


図 2-1-7 途中相プロット SF2 における捕獲個体数の季節変化

Carabus lewisianus : ルイスオサムシ

Leptocarabus procerulus : クロナガオサムシ

L. arboreus fujisanus : キタクロナガオサムシ

Pterostichus rhanis angustistylis : ミヤマナガゴミムシ

Trigonognatha cuprescens : アカガネオオゴミムシ

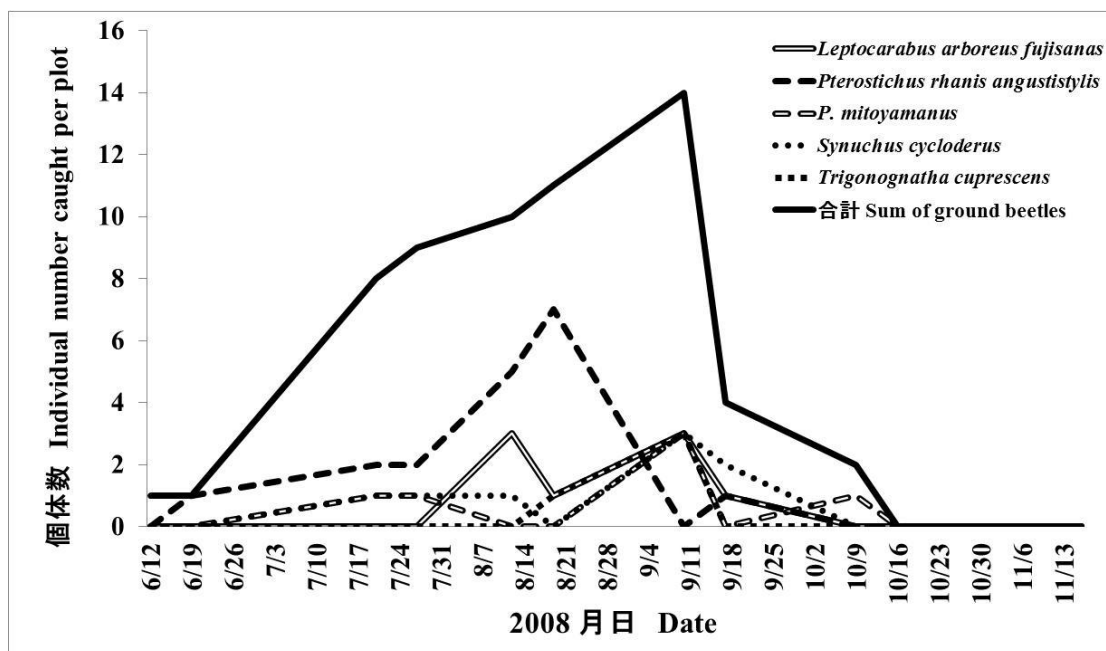


図 2-1-8 成熟林内プロット CF1 の捕獲個体数の季節変化

Leptocarabus arboreus fujisanus : キタクロナガオサムシ

Pterostichus rhanis angustistylis : ミヤマナガゴミムシ

P. mitoyamanus : ミトウナガゴミムシ

Synuchus cycloderus : クロツヤヒラタゴミムシ

Trigonognatha cuprescens : アカガネオオゴミムシ

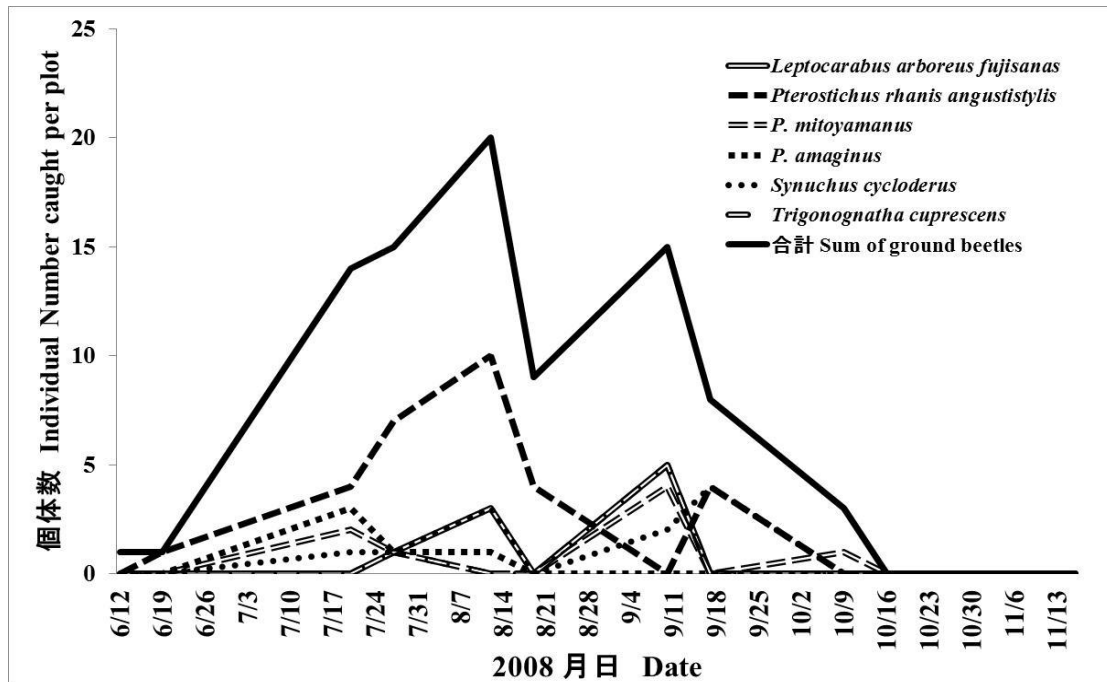


図 2-1-9 成熟林内プロット CF2 の捕獲個体数の季節変化

Leptocarabus arboreus fujisanus : キタクロナガオサムシ

Pterostichus rhanis angustistylis : ミヤマナガゴミムシ

P. mitoyamanus : ミトウナガゴミムシ

P. amaginus : アマギナガゴミムシ

Synuchus cycloderus : クロツヤヒラタゴミムシ

Trigonognatha cuprescens : アカガネオオゴミムシ

表 2-1-1 各プロットの地表性甲虫の種組成と総捕獲個体数

和名	species	イタドリ群落				途中相		成熟林		Total
		P1	P2	P3	P4	SF1	SF2	CF1	CF2	
ミヤマハンミョウ	<i>Cicindela sachalinensis</i> Morawitz	3	3	1	1					8
ルイスオサムシ	<i>Carabus lewisianus</i> Breuning					4*	8*	2	3	17
クロナガオサムシ	<i>Leptocarabus procerulus</i> (Chaudoir)			1	4	3*	8*			16
キタクロナガオサムシ	<i>Leptocarabus arboreus fujisanus</i> (Bates)					3*	9*	8*	9*	29
マイマイカブリ	<i>Damaster blaptoides oxuroides</i> (Shaum)							1	1	2
ミヤマナガゴミムシ	<i>Pterostichus rhanis angustistylis</i> Tanaka				1	8*	13*	18*	30*	70
ミトウナガゴミムシ	<i>Pterostichus mitoyamanus</i> Tanaka					4*	2	6*	9*	21
アマギナガゴミムシ	<i>Pterostichus amaginus</i> Tanaka et Ishida							3	5*	8
ニッコウオオズナガゴミムシ	<i>Pterostichus macrogenys</i> Bates								1	1
フジヒメナガゴミムシ	<i>Pterostichus harponifer</i> Tanaka	1						1	1	3
コクロツヤヒラタゴミムシ	<i>Synuchus melantho</i> (Bates)								1	1
コガシラツヤヒラタゴミムシ	<i>Synuchus angusticeps</i> Tanaka							2	4	6
クロツヤヒラタゴミムシ	<i>Synuchus cycloderus</i> (Bates)			1		2		8*	11*	22
キバナナガゴミムシ	<i>Stomis prognathus</i> Bates						1		1	2
アカガネオオゴミムシ	<i>Trigonognatha cuprescens</i> Motschulsky			1			6*	4*	5*	16
サドマルクビゴミムシ	<i>Nebria sadona</i> Bates								1	1
コアマルガタゴミムシ	<i>Amara chalcophaea</i> Bates	1			2					3
スジミズタマアトギリゴミムシ	<i>Apristus grandis</i> Andrewes		9							9
ホソヒラタシデムシ	<i>Silpha longicornis</i> Portevin	1	2	3	5	1	1	3	1	17
オオヒラタシデムシ	<i>Eusilpha japonica</i> (Motschulsky)					1	2			3
ヨツボシモンシデムシ	<i>Nicrophorus quadripunctus</i> Kraatz							1	1	2
ホソスナゴミムシシダマシ	<i>Gonocephalum sexuale</i> (Marseul)	177*	172*	24*	8*	2	2	1		386
スナゴミムシシダマシ	<i>Gonocephalum japonum</i> Motschulsky	21	14	4	36*	1	2			78
ヒサゴミムシシダマシ	<i>Misolampidius rugipennis</i> Lewis						1		2	3
Total		204	200	35	57	29	55	58	86	724
Number of species		6	5	7	7	10	12	13	17	24

* : 優占種

種の並びは、上野ら (1985) と黒澤 (1985) による。

第 2 章

第 2 節 植生一次遷移に伴う地表性甲虫群集の遷移

1. はじめに

本節では、富士山南東斜面の植生遷移に伴う地表面の環境や土壤生態系の発達と地表性甲虫群集の関係を明らかにする。前節において述べたように、富士山の南東斜面は 1707 年の宝永山の噴火により広範囲に植生が破壊されたが、その後の一次遷移の進行が標高や残存した森林からの距離に伴って異なるため、現在でもまったく植生のない遷移初期の砂礫地から遷移後期の成熟した森林までさまざまな植生が互いに隣接して存在する。また、宝永噴火以降には大規模な攪乱が生じておらず 300 年以上が経過しているのに対して、遷移初期の砂礫地と遷移後期の成熟した森林との間の距離が数百 m 程度であることから、地表性甲虫群集や土壤生態系の発達を考える上で、分散制限の影響はほとんど問題とならないと推測される。

前節に引き続き、遷移初期のイタドリ *Polygonum cuspidatum* 群落、途中相の二次林、遷移後期の成熟林について甲虫群集の群集組成の違いを明らかにする。次に、遷移初期のイタドリ群落においてより詳細な遷移段階に応じたイタドリパッチ間での甲虫群集の組成差異を明らかにする。

2. 調査地および調査方法

2.1. 調査地

調査地は、植生環境の異なる地点としてイタドリ群落、御殿場口付近の噴火による攪乱回復途中のクマシデやイタヤカエデなどが生える遷移途中相の二次林、ミズナラなどが優占し下層はスズタケで覆われている原生林に近いと考えられる遷移後期の成熟林の3地点を選定した（第1節 図2-1-1, 2参照）。さらに、遷移初期段階での変化を明らかにするために、富士山南東斜面の砂礫地御殿場口付近、幅2-3km、標高1440-1550m地点に互に5-40m離れているイタドリのパッチを計20個選定した。そのうち2個は調査期間中の風雨によるスコリアの移動により破壊されたため、18個を分析対象とした。

2.2. 植生調査

すべての調査地点において植生調査を行った。イタドリ群落においては、各イタドリパッチ内のすべての植物種の種名、最大自然高、被度を記録した。イタドリパッチ内の草本種については被度×高さをバイオマスの指標値として算出した。この値を用いてプロットごとの相対優占度（Relative Dominance, RD）を算出した。イタドリパッチの形状はそれぞれ楕円とみなし、長径と短径を計測して面積を算出した。途中相および成熟林においては、各林内に20m×15mの方形区を設置し、木本（樹高1.3m以上）の種名、胸高直径、草本層（1.3m未満）の種名、最大自然高、被度を記録した。

2.3. 地表生甲虫群集調査

地表性甲虫調査は前節と同様にピットフォールトラップ法を用いた。プロットの大きさは5m×10m、各プロット間の距離は5m以上とし、直径8cm・高さ15cmのプラスチックカップを2m間隔で15個ずつ2日間設置した。甲虫調査においては、プロットはパッチの大きさによらず、個体の移動範囲内として5m×10mで統一した。調査プロッ

トは、イタドリ群落の 18 のイタドリパッチに 18 プロット (P1-P18), 途中相の林に 5 プロット (SF1-SF5), 成熟林に 5 プロット (CF1-CF5), 合計 28 プロット設置した. 前節の季節変動調査の結果, 夏期が地表性甲虫の活動のピークであったことを踏まえて, 調査時期はイタドリ群落内は 2008 年 8 月 2-4 日, 各森林内は 8 月 4-6 日とした.

2.4. 環境要因

各プロットの環境要因として, 土壤水分条件と光環境を測定した. 土壤水分は, TDR 土壤水分計 (HydroSence, Cambell Scientific 社, USA) を用い, 各プロットで 15 か所ずつ土壤表層 12cm の体積含水率 (%) を測定した. 測定は 3 日間降水がなかった 2008 年 9 月 26 日に行った. また, 光環境の調査のため地上 3cm からの全天写真 (2008 年 9 月 3 日) の撮影を各プロットそれぞれ 10 点ずつ行い, CanopOn 2.02 (<http://takenaka-akio.org/etc/canopon2>) により開空度の測定を行い平均化した. リター厚を 1cm 単位で各プロット 10 点ずつ 2008 年 10 月 2 日に測定した.

2.5. 統計解析

イタドリパッチの植物種の優占種は, RD を用いてシンプソン指数 (D) を算出し, 前節と同様に優占種数を $1/D$ により求め決定した. 地表性甲虫優占種の決定には, 個体数を用いて同様の方法で判定した.

各イタドリパッチの植生は RD 値を用いてクラスター分析 (ユークリッド平均距離法, ウォード法) し, 除歪対応分析 Detrended correspondence analysis (DCA) により序列化した. 解析は PC-ORD Ver. 5 (MjM Software, USA) にて行った.

イタドリ群落の地表性甲虫群集の分類は, 個体数を用いクラスター分析 (ユークリッド

ド平均距離法，ウォード法）を PC-ORD Ver. 5（MjM Software, USA）にて行った．各イタドリパッチの地表性甲虫群集の序列化は，地表性甲虫種個体数を第 1 マトリックスとし，各環境要因の実測値を用いて正準対応分析 Canonical correlation analysis（CCA）解析を CANOCO 4.5（Microcomputer Power, USA）で行った．ただし，イタドリパッチの面積が地表性甲虫のプロット面積（5m×10m）よりも極端に小さかった P8（1 m²），P10（8.3m²），P13（3.4m²）と P18（6.1m²）は群集解析から除外した．

また，各環境要因の相関分析には JMP 9（SAS Institute, USA）を使用し，相関係数にはピアソンの相関係数を用いた．

3. 結果

3.1. イタドリ群落の植生遷移過程

イタドリ群落には，草本種 22 種，低木 4 種，高木 3 種が確認された．18 パッチは，クラスター分析と DCA により 4 グループに分類された（図 2-2-1）．A グループにはイタドリが一種優占している 5 パッチが含まれた．B グループにはイタドリの他にカリヤスモドキ *Miscanthus oligostachyus* が優占種となっている 3 パッチが含まれた．C グループにはイタドリの他に ミネヤナギ *Salix reinii* が優占種となっている 3 パッチが含まれた．D グループには，木本種などを含め複数優占種となっている 7 パッチが含まれた．環境要因と DCA 1 軸の値を表 2-2-1 に示す．パッチ面積，草本種数，木本種数，植物最大自然高，土壌水分は DCA1 軸に対して増加傾向，開空度は減少傾向にあった．DCA1 軸は，環境要因とそれぞれ有意に相関があり（表 2-2-2），植生遷移に伴う環境や植生変化を反映していることが示された．そこで，以下の解析では DCA 第 1 軸の値を植生の遷移度の指標とみなした．

3.2. イタドリ群落（遷移初期）・二次林・成熟林における地表性甲虫群集の比較

地表性甲虫の総捕獲数は 15 種 1879 個体であった。各プロットの地表性甲虫種個体数を表 2-2-3 に示した。次に、イタドリ群落、途中相、成熟林の地表性甲虫の組成の亜科レベルでの出現率の違いを図 2-2-2 に示す。スナゴミムシダマシ亜科 Opatrinae がイタドリ群落で、オサムシ亜科 Carabinae が二次林で、ナガゴミムシ亜科 Pterostichinae が成熟林でそれぞれ優占していた。種レベルでみると、イタドリ群落全体ではホソスナゴミムシダマシ *Gonocephalum sexuale*、途中相林ではルイスオサムシ *Carabus lewisianus*、キタクロナガオサムシ *Leptocarabus arboreus fujisanus*、ミヤマナガゴミムシ *Pterostichus rhanis angustistylis* が、成熟林ではキタクロナガオサムシとミヤマナガゴミムシが優占していた。

次に、地表性甲虫組成からイタドリ群落、途中相、成熟林 28 プロットを DCA により序列化すると、大きくイタドリ群落、途中相、成熟林のグループに分かれ、第 1 軸が遷移系列を示すと考えられた（図 2-2-3）。

3.3. イタドリ群落内の甲虫相の遷移

遷移初期の甲虫相の細かい遷移を明らかにするため、イタドリ群落内の甲虫相の組成を比較した。地表性甲虫組成から 14 パッチをクラスター分析により分類すると、Information Remaining = 80% で 3 つのグループに分かれた（図 2-2-4）。3 グループはそれぞれ、ホソスナゴミムシダマシ優占のグループ、ホソスナゴミムシダマシとスナゴミムシダマシ *G. japanum* の 2 種優占のグループ、森林種を含むグループであった。

続いて、植生の遷移度を示す DCA 第 1 軸の値は、パッチ面積の拡大、開空度の減少、草本種数・木本種数の増加、リターの増加と土壤水分量の増加と相関があった（表 2-2-2）。

各イタドリパッチの地表性甲虫組成と環境因子を用いて CCA を行った (図 2-2-5). 地表性甲虫群集はイタドリ群落の環境の変化と関連性があることが示され, 植生遷移と対応していることが示された.

地表性甲虫種の組成と植生 DCA 第 1 軸の値をもとにして CCA を行った結果 (図 2-2-6), 植生 DCA 第 1 軸に沿って, ホソスナゴミムシダマシ, スナゴミムシダマシ, オオヒラタシデムシ *Eusilpha japonica*, ホソヒラタシデムシ *Silpha longicornis*, オオキンナガゴミムシ *P. samurai* が順に配列された.

ホソスナゴミムシダマシの相対優占度とスナゴミムシダマシの相対優占度には有意に負の相関があり ($r=-0.6836$, $p=0.0070$), 植生 DCA 第 1 軸の値の増加に従い, ホソスナゴミムシダマシの相対優占度が下がる傾向, スナゴミムシダマシの相対優占度は増加する傾向にあった (図 2-2-7).

地表性甲虫種数は草本の種数の相関はなく, 木本種数と地表性甲虫種数には有意な正の相関がみられた ($r=0.792$, $p<0.0001$); 図 2-2-8).

4. 考察

本研究により地表性甲虫群集と植生遷移には強い関連性があることが示された. すなわち, 地表性甲虫群集は植生の種組成の変化と環境変化に対応して変化していた.

富士山における植生一次遷移の初期過程は, イタドリ 1 種優占の面積の小さいパッチに始まり, 面積の拡大に伴い他の草本・木本の種数が増加するという過程で進行しており, 先行研究 (Ohsawa, 1984; Adachi *et al.*, 1996; 増沢, 1997) の研究と同様の順に遷移していた. イタドリパッチの植生をもとにした DCA 第 1 軸の値は, パッチ面積, 木本種数, 土壌水分量の値と強い相関があり, 植生遷移を指標する値とみなすことができた.

次に, イタドリ群落から途中相, 遷移後期の成熟林に向かう植生遷移過程では, 異な

る段階で地表生甲虫群集が亜科レベルで大きく異なっていた。まず、スナゴミムシ亜科が遷移初期のイタドリ群落で優占していた。有珠山 (Kuranishi *et al.*, 1986) においては、タデ科のオオイタドリ *Polygonum sachalinense* が噴火後の森林性の地表性甲虫種の生息地として機能しており、遷移初期の地表性甲虫種の生息地としてタデ科の植物が機能していることを示唆している。また、アメリカワシントン州セントヘレンズ山 (Parmenter *et al.*, 2005) は、噴火後の火山荒原にゴミムシダマシ科の 1 種の *Scaphidema pictum* が侵入してくることが報告されている。一方、ヨーロッパの氷河退行に伴う一次遷移では、遷移初期の裸地や植生がまばらな場所に出現する種としてマルガタゴミムシ属 *Amara* の種、マルクビゴミムシ属 *Nebria* の種、ミズギワゴミムシ属 *Bembidion* の種、*Oreonebria castanea* などがあげられている (Gobbi *et al.*, 2006, 2007, 2010; Bråten *et al.*, 2012; Schlegel & Riesen, 2012)。Bråten *et al.* (2012) は、マルトゲムシ科はコケなどを餌資源にするなどの植食者、オサムシ科でも *Nebria nivalis*, *Bembidion hastii* は捕食者、マルガタゴミムシ属の種は雑食と、それぞれ食性は異なるが、いずれも移動分散能力が高く、植物や土壌の発達がなくても耐えられるという生態的特徴により、遷移初期に出現するのではないかと議論している。植物の定着後は、植生により地表性甲虫の群集構造が異なるため複雑になるが、植生の発達に伴い植食者や雑食性の種が増えるとされている (Bråten *et al.*, 2012)。このような植生の定着と発達に伴う土壌動物相の変化は、餌資源の供給状況が重要な規定要因であると考えられる。したがって、富士山火山荒原では特にスナゴミムシ亜科の生態的機能の解明が今後の重要な課題であると考えられる。松尾ら (未発表) によれば、富士山火山荒原で初期に優占するホソスナゴミムシダマシ *Gonocephalum sexuale* とスナゴミムシダマシ *G. japanum* の 2 種について、2 種とも腐食または植食者であるが環境選好性が両種で異なることが示唆されている。

スナゴミムシ亜科が遷移初期のイタドリ群落で優占していたのに対して、オサムシ亜科が途中相で優占し、成熟林ではナガゴミムシ亜科が優占していたことが明らかにされ

た．成熟林では，ナガゴミムシ亜科は，白山麓ブナ林でも優占しており（平松，2003），本州の成熟林として普遍的な傾向であろう．

イタドリパッチ間の詳細な植生遷移と地表性甲虫群集組成の比較から，地表性甲虫群集も細かく植生遷移に対応して遷移していることが明らかとなった．まずホソスナゴミムシダマシが面積の小さい遷移初期イタドリパッチに侵入する．イタドリパッチが拡大し，その他草本種の侵入，そして木本種の侵入という順に植生遷移が進行するのに伴い，スナゴミムシダマシに優占種が交代し，森林性の地表性甲虫種が侵入していた．Schlegel & Riesen（2012）は，氷河退行に伴う一次遷移では，地表性甲虫群集には，距離による分散制限の影響はなく，経過した時間の長さと植生の発達が影響するとしている．Gobbi *et al.*（2010）は，氷河退行後 40 年と 150 年とを比較し，植生発達に伴い地表性甲虫の種数と個体数が増加し，特に移動能力に乏しい捕食者が増加していくとしており，本研究で植生の発達と時間経過に対応して地表性甲虫群集が遷移していることと一致している．

スナゴミムシ亜科甲虫種に関する研究は少ないが，ホソスナゴミムシダマシは河原や砂浜などの砂地に生息するのに対し，スナゴミムシダマシは砂地から明るい森林まで生息する（秋田勝巳氏私信）．このことは，ホソスナゴミムシダマシが面積の小さなイタドリパッチを選好しているのに対して，遷移が進み木本が侵入している大面積のパッチをスナゴミムシダマシが選好し出現していることを示唆している．

途中相の森林では，ルイスオサムシほか 2 種が出現した．ルイスオサムシは明るい森林を好むことが知られており（Yamashita *et al.*, 2006），本研究において比較的明るい環境である途中相林に出現していたことは，植生遷移に伴う環境変化と対応している．

成熟林に出現した地表性甲虫種では，キタクロナガオサムシはクロナガオサムシ *Leptocarabus procerulus* の近縁種であり，森林的環境に生息する（曾田，2013）．また，クロツヤヒラタゴミムシ *Synuchus cycloderus* は森林を主な生息地とする種であり（松本，

2005 ; Fujita *et al.*, 2008) , 攪乱から時間が経過して比較的安定した環境を好むとされる (石谷, 1996 ; 谷脇ら, 2005) . 本研究で選定した成熟林は暗く, リターが厚い環境であった. リターが厚い森林を好む種が多くいることはヨーロッパでも報告されており (Magura *et al.*, 2000, 2003, 2005), 成熟林に出現した地表性甲虫種はリターが厚く安定した環境を選好する移動能力の乏しい種であると考えられる.

Halme & Niemelä (1993) は, フィンランド郊外農地での面積の異なる 15 の孤立林の地表性甲虫調査において, 小面積の孤立林に出現していた種とエッジに生息していた種に大きな差はないこと, 林分の周辺部の種も小面積の孤立林には侵入できること, 大面積でも孤立林には出現しない森林種がいることを示している. 本研究で, 遷移が進行し面積が拡大したイタドリパッチに, 生息できる環境の幅が広い種や明るい森林を好む種が出現した. これらの種は, エッジや林分周辺部にも生息できる種であることが推察された. 以上のように, 途中相と成熟林に出現した地表性甲虫種が異なっていたことは, 成熟林に出現した種は安定した森林を好み, 移動能力が低く途中相などに定着しない種であることを示唆している.

5. 結論

地表性甲虫群集は環境の変化に鋭敏に反応することが知られているが, 日本では植生一次遷移に伴う地表性甲虫群集の遷移についてはほとんどわかっていなかった. 本研究により, 植生一次遷移に対応して地表性甲虫群集が遷移することが明らかとなった. しかしながら, 本研究では富士山南東斜面のイタドリ群落, 途中相, 成熟林はそれぞれ 1 地点ずつの調査であったため, 地理的影響も含まれている可能性がある. 今後, 他の地点で同様の調査を行い, データを蓄積することが必要である.

また, スナゴミムシ亜科が火山性一次遷移初期の地表性甲虫群集を代表することが示

唆された。昆虫は火山荒原の植生遷移の進行に正の影響を及ぼすことが報告されており (Edwards & Sugg, 1993 ; Fagan & Bishop, 2000), 今後は植生遷移それぞれの段階に出現する地表性甲虫種の生態的機能を明らかにすることが求められる。特に、富士山火山荒原では、スナゴミムシ亜科 2 種の生態的機能が重要であることが考えられ、さらなる研究が求められる。

さらに、地表性甲虫群集の多様性は、木本種の侵入の有無により大きな影響を受けていることが示された。Magura *et al.* (2006) は、リター量、草本層の植被率、低木層の植被率、林冠の閉鎖と餌資源の密度が地表性甲虫群集の集合に影響し、林齢が進むと地表性甲虫群集が遷移することを示唆しており、日本の植生一次遷移過程においても木本種の定着により森林性の地表性甲虫群集の侵入が促されていることが示唆された。

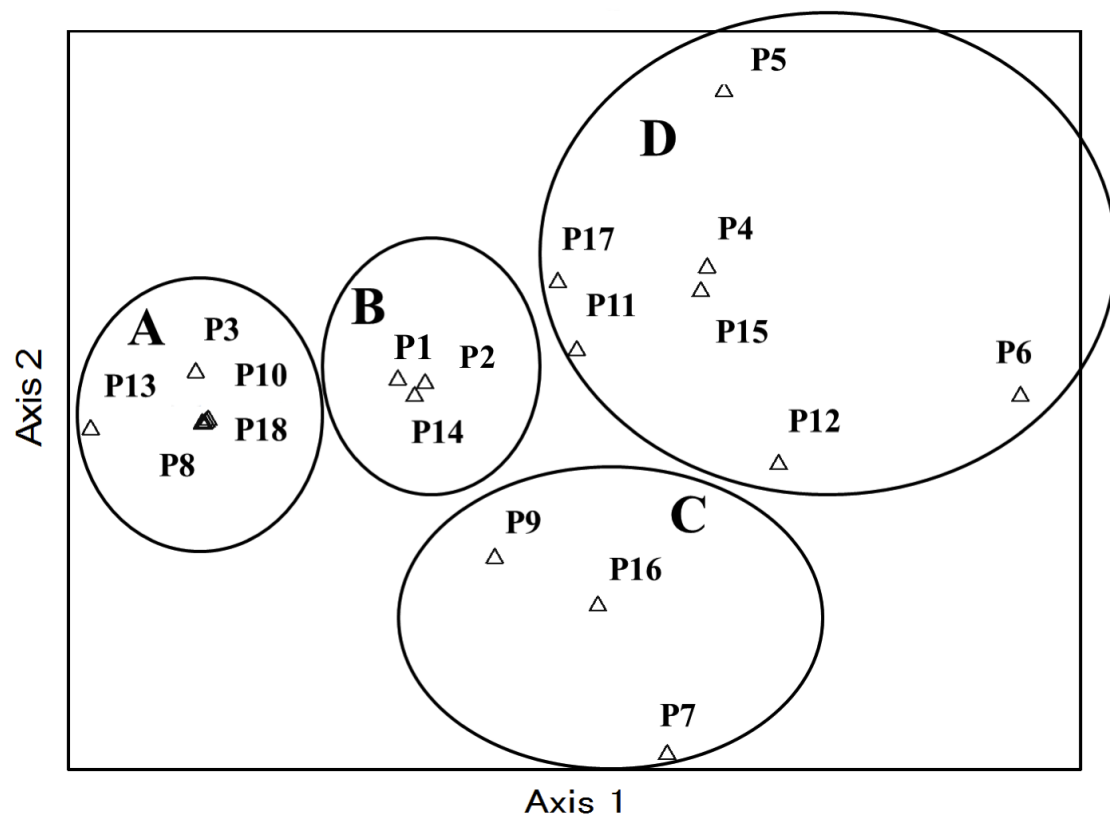


図 2-2-1 イタドリ群落 18 プロットの植生の DCA による序列化

A : イタドリ *Polygonum cuspidatum* 一種優占

B : イタドリ, カリヤスモドキ *Miscanthus oligostachyus* を含む複数種優占

C : イタドリ, ミネヤナギを含む複数種優占

D : 木本種を含む複数種優占

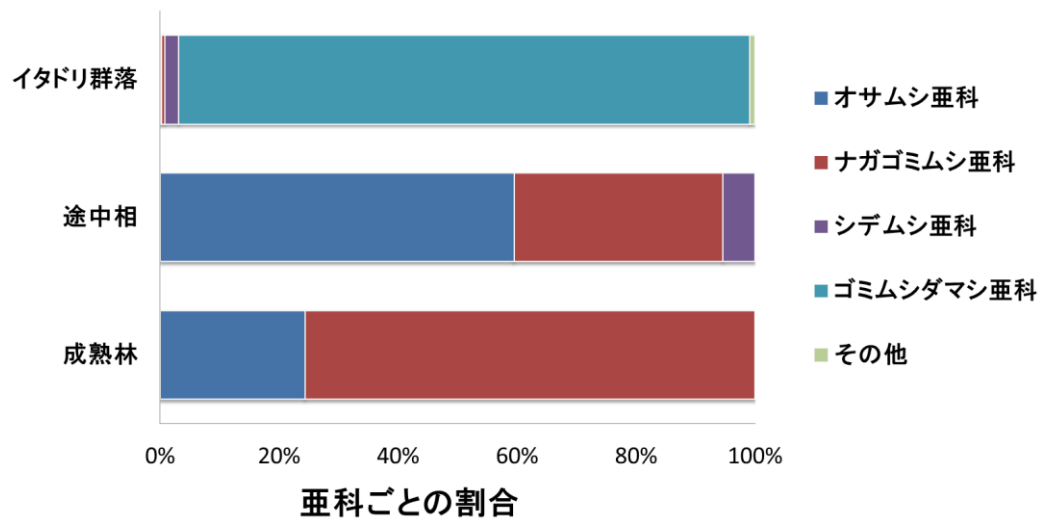


図 2-2-2 イタドリ群落，途中相，成熟林の地表性甲虫群集の亜科構成

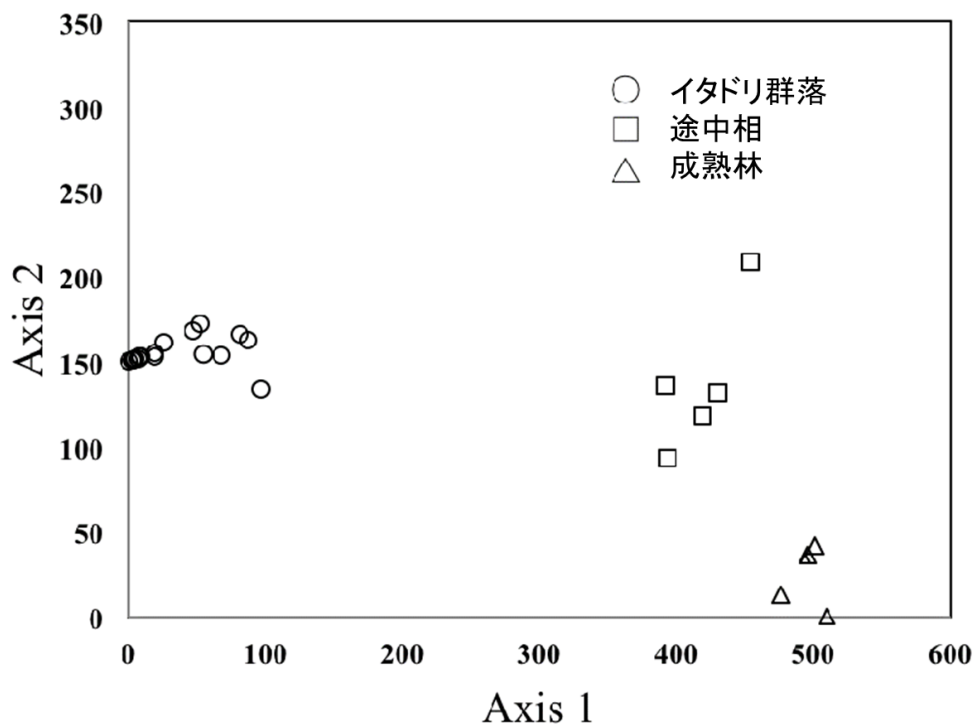


図 2-2-3 イタドリ群落，途中相，成熟林の地表性甲虫群集の DCA による序列化

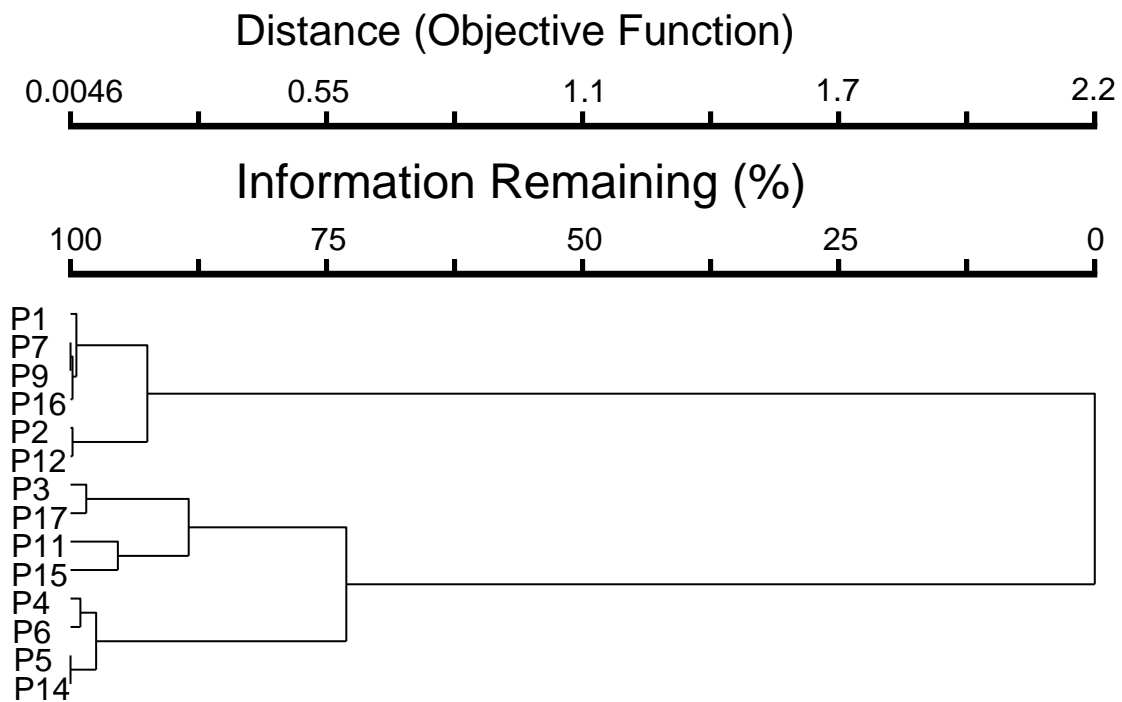


図 2-2-4 イタドリパッチの地表性甲虫群集のクラスター分析

Information remaining = 80% で 3 グループに分類された。

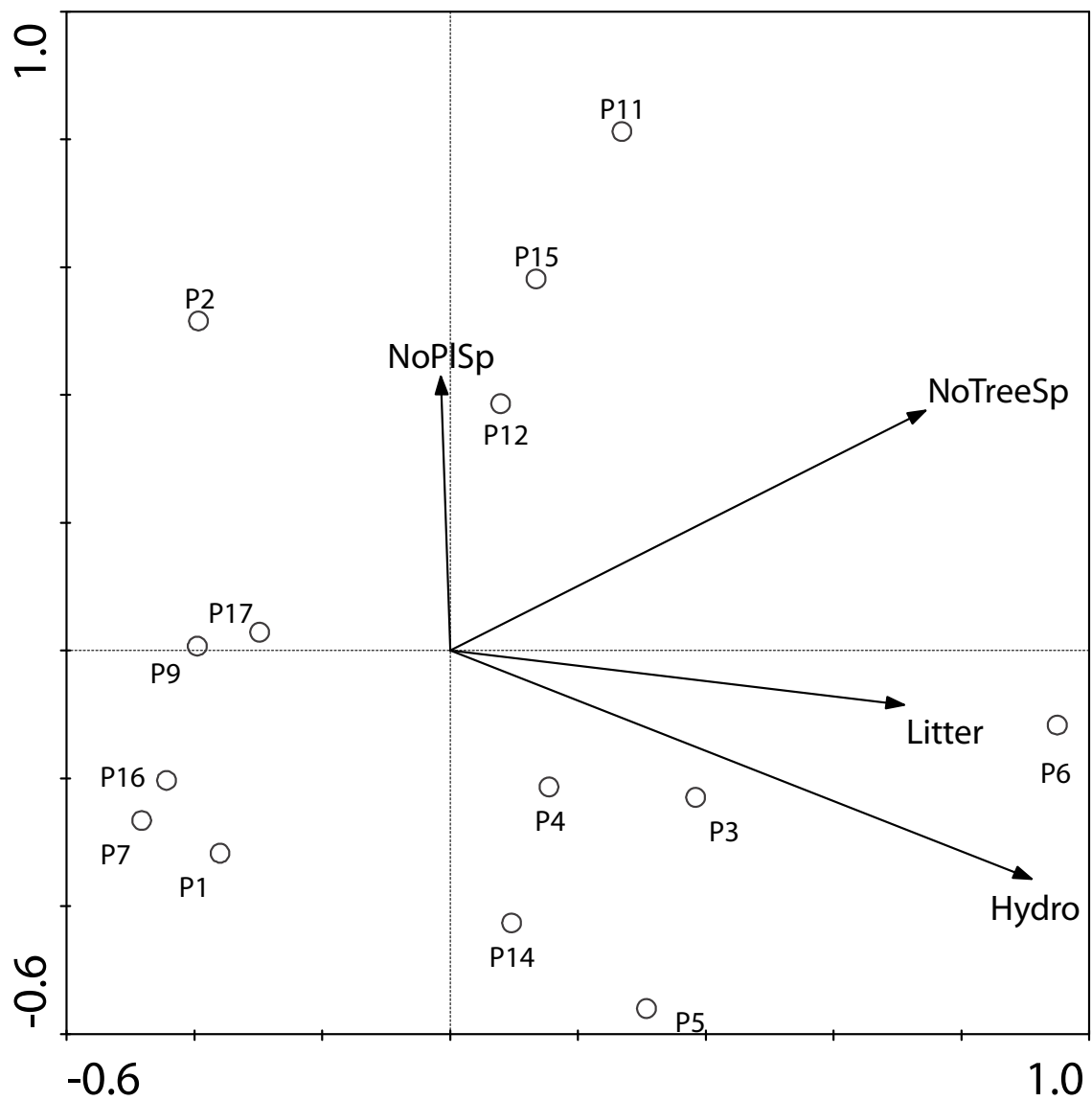


図 2-2-5 イタドリ群落の地表性甲虫群集の CCA による序列化

○は各イタドリパッチ，数字はプロット番号を示す．

環境要因は，植物種数（NoPlSp），木本種数（NoTreeSp），リター厚（Litter），
土壌水分（Hydro）を示す．

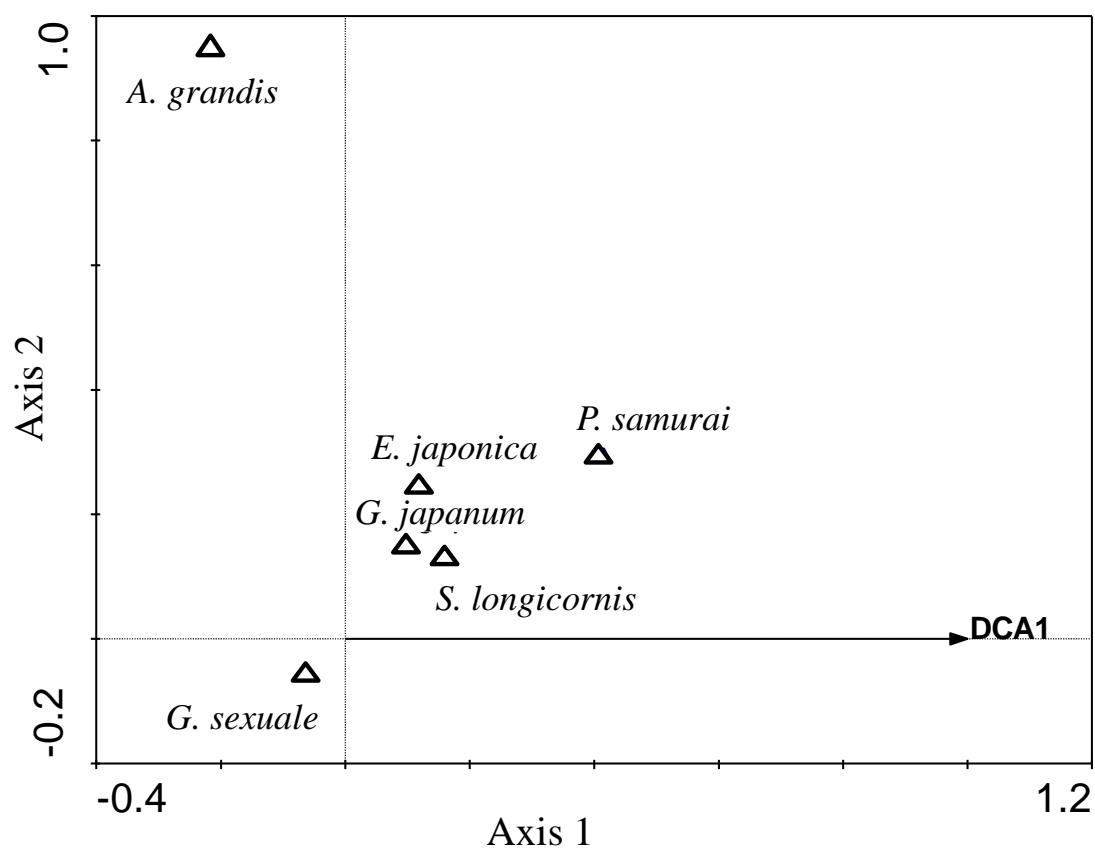


図 2-2-6 イタドリ群落に生息する主な地表性甲虫種の CCA による序列化

DCA1 : 植物群落組成による DCA 第 1 軸

A. grandis : スジミズアトキリゴミムシ

G. sexuelle : ホソスナゴミムシダマシ

G. japanum : スナゴミムシダマシ

E. japonica : オオヒラタシデムシ

S. longicornis : ホソヒラタシデムシ

P. samurai : オオキンナガゴミムシ

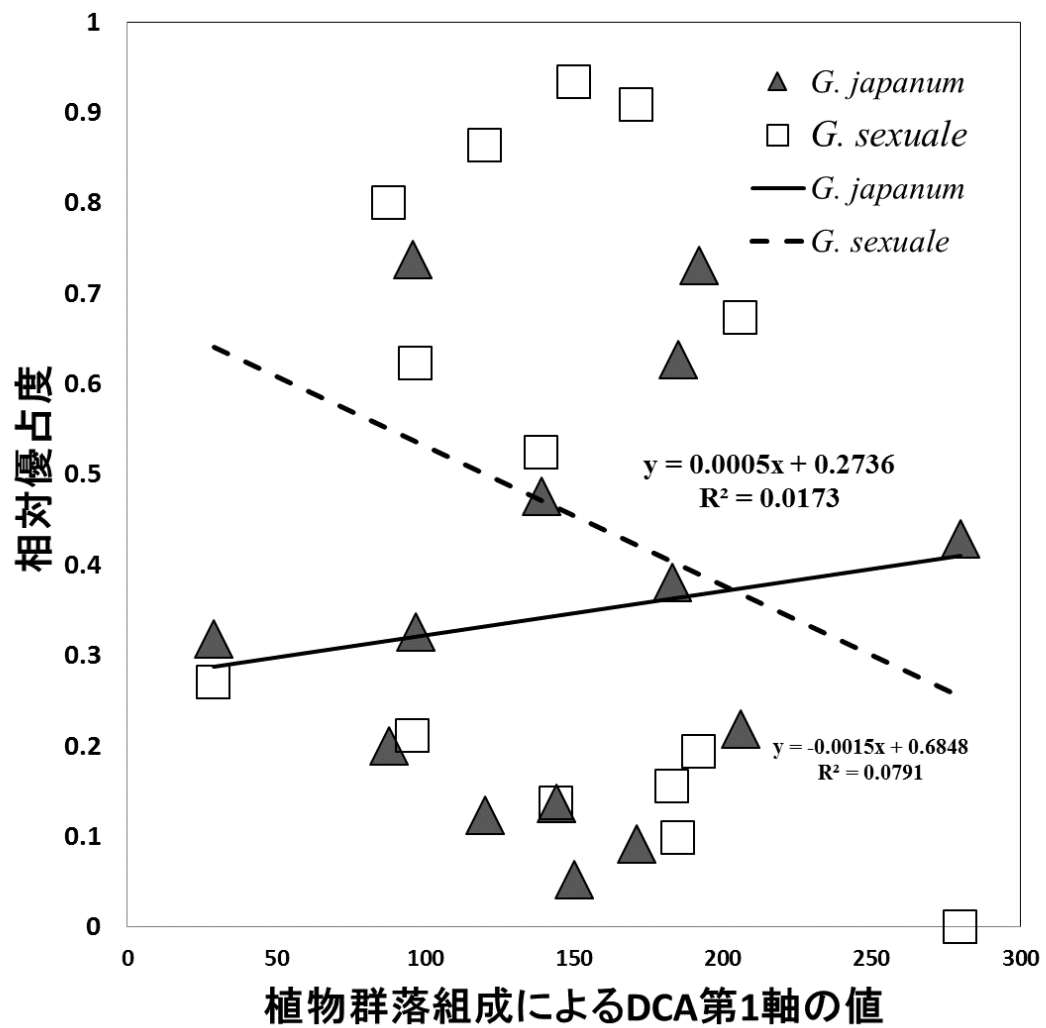


図 2-2-7 植物群落の遷移とゴミムシダマシ亜科 2 種の優占度の変化

G. japonum : ホソスナゴミムシダマシ

G. sexuelle : スナゴミムシダマシ

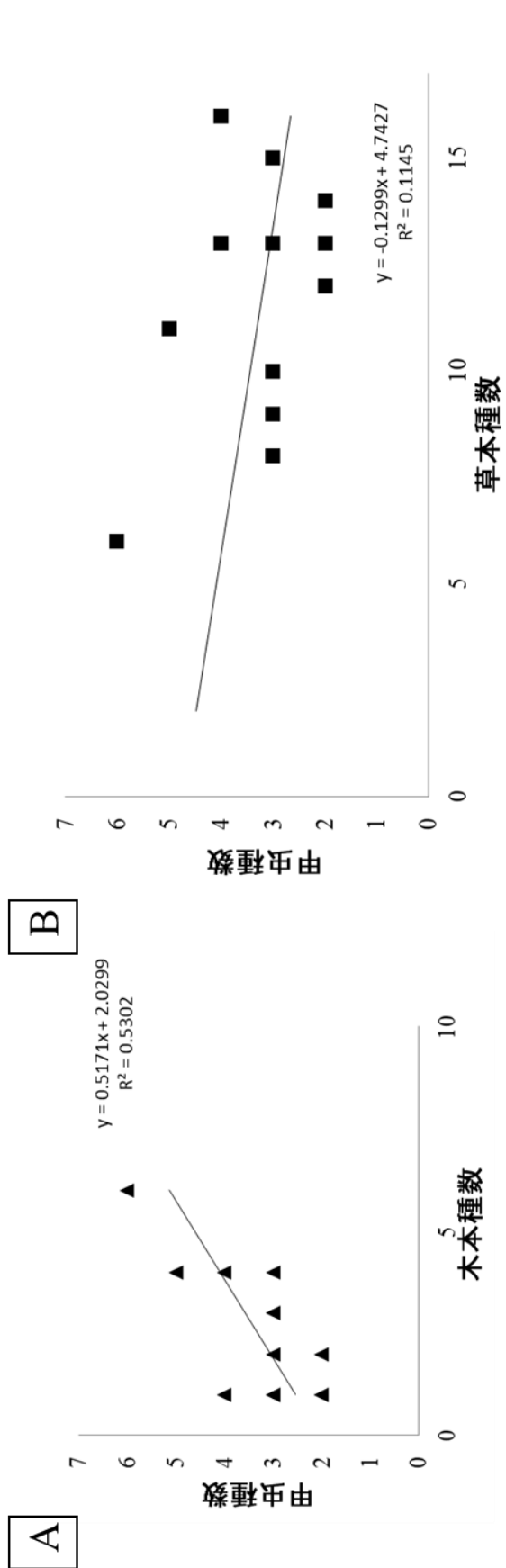


図 2-2-8 イタドリパッチの植物種数と地表性甲虫種数の関係

A : 木本種数 ; B : 草本種数

表 2-2-1 イタドリパッチの環境

	P13	P3	P8	P18	P10	P1	P14	P2	P9	P17	P11	P16	P7	P15	P4	P5	P12	P6
面積 (m ²)	3.4	80	1	6.1	8.3	21	204	11	41	43	289	38	41	322	102	79	68	466.5
草本種数	6	10	6	6	6	15	17	13	12	15	15	14	9	17	11	12	19	12
木本種数	0	1	0	0	1	1	1	1	2	2	4	1	1	4	3	3	4	6
最大自然高 (cm)	45	106	70	100	75	104	90	80	100	110	95	80	100	200	480	160	87	350
開空度 (%)	79	39	88	68	66	50	33	60	49	48	46	62	42	40	47	47	43	39.7
土壌水分 (%)	4.4	9.1	5.1	5.1	5.8	6.8	7.9	5.8	6.8	6.7	7.6	6.5	7	7.4	8.8	9.6	7.3	11.35
リター厚 (cm)	0.2	2.5	0	0.2	0.2	0.7	1.5	1.3	0.6	0.7	1.5	0.7	0.8	1	1.3	1.3	0.7	1.76
DCAI	0	29	33	35	36	88	96	97	120	139	144	150	171	183	185	192	206	280

プロットの順序は植物群落組成をもとにしたDCA 第1軸の値の昇順.

表 2-2-2 イタドリパッチの環境要因と植物群落組成による DCA 第 1 軸の相関

	面積	植物種数	木本種数	最大自然高	開空度	土壌水分	リター厚
面積 (m ²)	1.000						
植物種数	0.416	1.000					
木本種数	0.809 *	0.546 *	1.000				
最大自然高 (cm)	0.502 *	0.082	0.593 *	1.000			
開空度 (%)	-0.563 *	-0.692 *	-0.602 *	-0.363	1.000		
土壌水分 (%)	0.688 *	0.379	0.745 *	0.657 *	-0.748 *	1.000	
リター厚 (cm)	0.549 *	0.375	0.457	0.376	-0.727 *	0.798 *	1.000
DCA1	0.628 *	0.582 *	0.861 *	0.597 *	-0.630 *	0.716 *	0.358

*: p<0.05

表 2-2-3 地表性甲虫組成

甲虫目 科	亜科	和名	Species	P13	P3	P8	P18	P10	P1	P14	P2	P9	P17	P11	P16	P7	P15	P4	P5	P12	P6	イタドリパッチ合計	
オサムシ科 Carabidae	オサムシ亜科 Carabinae	ルイスオサムシ	<i>Carabus lewisianus</i> Breuning																1			1	
		クロナガオサムシ	<i>Leptocarabus procerulus</i> (Chaudoir)																			1	
ナガゴミシ亜科 Pterostichinae		キタクロナガオサムシ	<i>Leptocarabus arboreus fujisanus</i> (Bates)															1		2		3	
		ミヤマナガゴミシ	<i>Pterostichus rhanis angustistylis</i> Tanaka													1				1		2	
		アマキナガゴミシ	<i>Pterostichus amagiisanus</i> Tanaka et Ishida																		0	0	
		ニッコウオオズナガゴミシ	<i>Pterostichus macrogenys</i> Bates																			0	
		オオキンナガゴミシ	<i>Pterostichus samurai</i> (Lutshnik)																			0	
		クロツヤヒラタゴミシ	<i>Synuchus cycloderus</i> (Bates)																	3	5	8	
		スジミズアトキリゴミシ	<i>Apristus grandis</i> Andrewes			3					2												5
		ホソヒラタシデムシ	<i>Silpha longicornis</i> Portevin							1	2	1			1			7			3	1	16
		オオヒラタシデムシ	<i>Eusilpha japonica</i> (Motschulsky)												11			7					18
		ゴミシシダマシスナゴミシシダマシ亜科 Tenebrionidae	ホソナゴミシシダマシ	<i>Gonocephalum sexuale</i> (Marseul)	7	4	3	167	86	142	18	100	333	62	20		112	139	24	2	25	87	1331
ヒサゴミシシダマシ亜科 Misolampinae	スナゴミシシダマシ	<i>Gonocephalum japonicum</i> Motschulsky	1	3	1	14	11	22	45	35	33	43	15		5	1	41	9	72	23	42	416	
	ヒサゴミシシダマシ	<i>Misolampidius rugipennis</i> Lewis							1						1							2	
ハムシダマシ科	ハムシダマシ亜科 Lagriinae	ハムシダマシsp	<i>Lagriidae</i> sp.												2							2	
合計個体数				8	8	7	181	97	164	65	139	367	105	48	118	142	79	12	101	113	51	1805	
甲虫種数				2	3	3	2	2	2	4	4	3	2	5	3	3	4	3	4	3	5	13	

甲虫目 科	亜科	和名	Species	SF1	SF2	SF3	SF4	SF5	途中相合計	CL1	CL2	CL3	CL4	CL5	成熟株合計	
オサムシ科 Carabidae	オサムシ亜科 Carabinae	ルイスオサムシ	<i>Carabus lewisianus</i> Breuning	1	3	2	3	2	12					1	1	
		クロナガオサムシ	<i>Lepocarabus procerulus</i> (Chaudoir)		1	1			2						0	
ナガゴミシ亜科 Pterostichinae		キタクロナガオサムシ	<i>Lepocarabus arboreus fujisanus</i> (Bates)	1	3	2	1	1	8	1	2	2	2	1	8	
		ミヤマナガゴミシ	<i>Pterostichus rhanis angustistylis</i> Tanaka	2	4	2	3	1	12	2	7	3	4	2	18	
		アマキナガゴミシ	<i>Pterostichus amagisanus</i> Tanaka et Ishida								1	2	2		1	6
		ニッコウオオズナガゴミシ	<i>Pterostichus macrogenys</i> Bates					1	1						0	
		オオキンナガゴミシ	<i>Pterostichus samurai</i> (Lutshnik)												0	
		クロツヤヒラタゴミシ	<i>Synuchus cycloderus</i> (Bates)								2		1	1	4	
アトキリゴミシ亜科 Lebinae		スジミズアトキリゴミシ	<i>Apristus grandis</i> Andrewes												0	
		ホソヒラタシデムシ	<i>Silpha longicornis</i> Portevin	1					1						0	
		オオヒラタシデムシ	<i>Eusilpha japonica</i> (Motschulsky)				1		1						0	
		オオヒラタシデムシ	<i>Eusilpha japonica</i> (Motschulsky)												0	
		ゴミシシダマシスナゴミシシダマシ亜科	<i>Gonocephalum sexuale</i> (Marseul)												0	
		スナゴミシシダマシ	<i>Gonocephalum japonicum</i> Motschulsky												0	
		ヒサゴミシシダマシ亜科	<i>Misolampidius rugipennis</i> Lewis												0	
		ヒサゴミシシダマシ													0	
		ハムシシダマシsp	<i>Lagriidae</i> sp.												0	
		ハムシシダマシ													0	
合計個体数				5	11	6	9	5	37	4	13	7	7	6	37	
甲虫種数				4	4	3	5	4	7	3	4	3	3	5	15	

イタドリパッチプロットは植物群落組成をもとにした DCA 第 1 軸の値の昇順、数字は各プロット捕獲数を表す。

種の並びは、上野ら (1985) と黒澤ら (1985) による、ハイライイトは優占種を示す。

補表 1 イタドリパッチの植物群落組成

	P13	P3	P8	P18	P10	P1	P14	P2	P9	P17	P11	P16	P7	P15	P4	P5	P12	P6
面積	3,432	80.11	1,037	6.15	8,294	20.73	204.1	11.4	41.22	43.35	289.1	38.45	41.86	322.2	102.3	79.31	67.73	466.5
被度	5	5	5	5	5	5	5	5	4	5	4	5	4	5	4	5	4	5
最大自然高 (cm)	40	106	70	100	75	104	90	86	70	110	75	80	100	200	480	160	87	350
種数	6	10	6	6	6	6	15	17	13	12	15	15	14	9	17	11	12	19
一年草																		
コウゾリナ	0.568	0.706	0	0.016	0.063	0.25	0.42	0	0.055	0.064	0.058	0.034	0.052	0.036	0.164	0	0.043	0
マツムシソウ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
タチコゴメザサ	0	0	0	0	0	0	0.053	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.12	0
多年草																		
ヤマハハコ	0	0	0	0	0	0.206	6.563	0.286	0	0	0	0	0	0	4.052	0	0.086	8.589
フジハタザオ	0.284	0	0.011	0	0	0.005	0	0.057	0	0.014	0.013	0.007	0	0.008	0	0	0.009	0
ヨモギ	0	0.579	0	0.587	0.674	0.51	0.263	10.23	5.518	12.08	16.85	13.4	0	4.155	13.23	1.399	6.442	0
ノコンギク	0	0.494	0.034	0.198	0.232	3.921	7.088	0.305	0.077	7.992	7.865	0.255	0.094	4.558	0.121	1.119	12.88	0.03
イワオウギ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ノガリヤス	5.323	0.318	0.567	0.024	0	0.113	0.336	0.167	0.028	0.249	0.045	0.047	0.031	0.057	0	0.149	0.017	0
ヤマホタルブクロ	0	0	0	0	0	0	0.263	0	0.121	0.071	0.09	0.134	0	0	0	0	0.026	0
コタスキラン	0	0.141	0.011	0	0	0.172	7.088	0.152	0.138	3.552	3.371	3.015	0.157	3.039	0.027	0	3.221	0
フジアザミ	0	0.749	0	0	0	0.105	2.328	0	3.569	0.11	1.776	2.472	2.513	0.209	0.041	1.005	0	0.129
クサバタン	0	0	0	0	0	0	0.078	0.158	0	0	0	0	0	0	0	0.022	0	0
オトギリソウ	0	0	0.159	0	0	0	0.315	0.076	0	0.213	0	0.02	0.052	0.024	0	0.034	2.577	0.024
カリヤスモドキ	0.142	0.367	0	0.04	0	19.85	18.38	17.85	16.56	14.21	11.8	10.05	13.83	12.16	10.05	15.38	8.589	21.07
イタドリ	79.84	79.45	99.22	99.14	98.72	49.01	57.75	47.59	48.29	34.63	33.71	28.81	20.35	22.79	25.12	25.64	19.32	0.12
オンタデ	13.84	0	0	0	0	0	0.032	0	0	0.071	0	0	0	0	0.122	0	0	0
ウツボグサ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
キオン	0	17.13	0	0	0	4.289	0.158	0.333	0.099	5.328	0.09	0.147	0	0.142	0.05	0.086	0	0
ヒメシダ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
シロバナノヘビイチゴ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
オトコエシ	0	0	0	0	0	0.025	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.015
イワニンジン	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.013	0	0	0	0	0.017	0
クルマユリ	0	0	0	0	0	0	0.158	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ベニバナイチヤクソウ	0	0	0	0	0	0	0.032	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
低木																		
ミネヤナギ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	28.97	0	9.887	41.55	65.23	9.825	5.024	0	4.294
ノイバラ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10.67	0	0	13.17	0	41.12	0
シモツケ	0	0.071	0	0	0	5.514	0	5.116	0	0	3.034	0	0	5.571	5.024	0.048	15.03	5.268
ウツギ	0	0	0	0	0	0	0.945	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
イスコリヤナギ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
高木																		
ダケカンバ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.213	0	0	0	0	0	0	18.68	26.34
ヤマボウシ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
カラマツ	0	0	0	0	0.211	0	0	0	0.039	19.54	0.045	0	0	20.26	40.19	14.92	0.009	26.34
ナナカマド	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.452
イスエンジュ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
グループ																		
	A	A	A	A	A	B	B	B	B	C	D	C	C	D	D	D	D	D

イタドリパッチプロットは植物群落組成をもとにした DCA 第1 軸の値の昇順。それぞれの値は相対優占度 (%) を表す。

ハイライトは優占種を示す。グループはクラスター分析による 4 グループ。

第3章 河川による高頻度の地表攪乱が地表性甲虫群集に与える影響

1. はじめに

第2章では、大規模な攪乱による一次遷移過程での地表性甲虫群集の遷移を明らかにしたが、本章では、小規模な攪乱が高頻度で発生する場合の地表性甲虫群集の反応について、河川氾濫を事例として検討する。

水源から河口まで連続した水辺環境を形成している河川には、地形、地質や水質など様々な環境条件、瀬や淵など様々な微地形が存在する。また、河川敷には頻度や強度の異なる冠水、洪水の影響により、砂礫などで覆われている裸地から、植生遷移が抑制され草地が維持された環境、遷移の進行した河畔林まで多様な環境が存在し、多様な生物の生育地、生息地となっている (Ward, 1998 ; Ward *et al.*, 1999 ; Sadler *et al.*, 2004 ; Osawa *et al.*, 2010 ; 川那部ほか, 2013)。また、都市部を流れる河川は、連続した自然地として野生生物の貴重な生息場所・移動経路となっている (Ishii *et al.*, 1996 ; Gerish *et al.*, 2006 ; 李・石井, 2010 ; 川那部ほか, 2013)。河川は連続した生態系であり、流域の生態系をつなぐネットワークとして、生物多様性保全を考える上で重要な場所である。

地表性甲虫群集からみた河川敷環境は、植生、地形、土壤環境が多様で、生物的環境も変動するので、多様な群集が存在しうるとされている (Ishitani *et al.*, 1997)。洪水などの攪乱の影響については欧米で調査されており、ドイツのイーザル川、北米のリオ・グランデ川やポーランドのヴァルタ川でも、河川氾濫による地表の冠水によって地表性甲虫の種数や個体数が変化することが報告されている (Ellis *et al.*, 2001 ; Carton *et al.*, 2003 ; Sienkiewicz & Zmihorski, 2012)。また、イギリスでは地表性甲虫類各種の河川敷

内における選好性が研究されている (Eyre *et al.* , 1996, 2001 ; Eyre & Luff, 2002 ; Sadler *et al.*, 2004) .

日本の地表性甲虫群集と河川の関係については、異なる微環境間で構成種が異なることを明らかにした研究がある。天塩川流域の海岸から、草地、湿地や内陸の針葉樹林まで連続的に変化する地表環境と地表性甲虫との対応を明らかにした研究 (堀ほか, 1994) , 木津川で砂州内の水際、礫地、砂地、斜面草地という異なる微環境間で地表に生息する昆虫が異なることを明らかにした研究 (松良ほか, 2006) や手取川の河岸の異なる環境で種構成が異なるという研究 (Hiramatsu, 2007) などがある。また、奈良県と大阪府を流れる大和川の河川敷 (Ishii *et al.*, 1996 ; 李・石井, 2010) や山口県を流れる槇野川水系の河川敷 (Ishitani *et al.*, 1997) に出現する地表性甲虫種が調査されている。

このように、河川敷の地表性甲虫群集の特徴を明らかにした研究はある程度存在するものの、これらは主に森林から河原の裸地にいたる植生の違いに対応して地表性甲虫群集が異なることを明らかにしたもので、高頻度の攪乱に対する反応という視点からの検討はあまりなされていない。第2章の結果から、攪乱後の木本種の侵入・定着は、森林性の甲虫種の定着に極めて強い影響を与えていることが示されているが、森林であっても河畔林では冠水の頻度が地点ごとに大きく異なるため、リターや土砂の浸食・堆積環境、土壌含水率、下層植生などの地表面の環境が異なる。また、洪水時に流されたり微高地に避難した地表性甲虫の再定着には、洪水の規模や頻度と甲虫種の移動・分散能力が影響するはずである。したがって、冠水頻度の異なる環境に成立した河畔林の地表性甲虫群集を、河原の裸地や草原と比較することにより、高頻度の攪乱による地表面の環境の違いが森林性の地表性甲虫群集に与える影響を明らかに出来ると考えられる。

本章では、森林の高木層には大きな影響を与えないが地表面の環境には大きな影響を与える高頻度の冠水という攪乱に対する地表性甲虫群集の反応を明らかにするため、関東地方の3つの河川で、河原に隣接する安定した二次林、増水時に冠水の影響を受ける河畔林、冠水の影響を受け森林化の進んでいない河畔草地における地表性甲虫群集の組成を比較した。

2. 調査地および調査方法

2.1. 調査地

小貝川、渡良瀬川、鬼怒川の河川敷を調査地と選定した。第2章と同様に、プロットの大きさは5m×10m、各プロットの間隔は5m以上とした。安定した二次林、河畔林、河畔草地の3タイプに計20プロットを設置した。

小貝川では、茨城県つくばみらい市の福岡橋下流100m左岸を調査地とした(図3-1)。マルバヤナギ *Salix chaenomeloides* が優占する樹林地に河畔林タイプの4プロット(KR1-KR4)、隣接するオギ *Miscanthus sacchariflorus* などが点在する草地に河畔草地タイプの2プロット(KG1, KG2)の合計6プロットを設置した。プロット間の最短距離は、KR1とKR2の間、KR3とKR4の間、KG1とKG2の間でそれぞれ5mである。KR1, 2とKR3, 4の距離は50m, KR3, 4とKG1, 2の距離は20m, KR1, 2とKG1, 2の距離は100mである。水情報国土データ管理センター水文水質データベースによる小貝川水海道観測所の水位データより、調査を行った2011年には、5月13日、29-31日、6月13-14日、7月20-21日、8月19-20日、22-23日、26-27日、9月21-23日、10月6-7日まで9回、

のべ 19 日間の増水時に、最高水位が 2.5m を超えており、調査プロットを含む高水敷全体が冠水したと推定した。

渡良瀬川では、8 プロットを設置した（図 3-2）。渡良瀬遊水地の谷中池付近から、ヨシ *Phragmites australis* が優占する河畔草地タイプ 4 プロット（WP1-WP4）を設置した。WP1-4 のそれぞれの距離は 5m である。また、谷中池のプロットから約 3.5m 離れた渡良瀬川の野渡橋 150m 下流左岸のヤマグワ *Morus bombycis* が優占する樹林地に河畔林タイプの 2 プロット（WR1, WR2）と、隣接するヨシなどが点在する草地に河畔草地タイプの 2 プロット（WG1, WG2）の合計 4 プロットを設置した。WR1 と WR2 の間、WG1 と WG2 の間の距離はそれぞれ 5m である。WR1, 2 と WG1, 2 の距離は 20m である。水情報国土データ管理センター水文水質データベース古河観測所の水位データより、2011 年には 5 月 29-31 日、7 月 19-23 日、7 月 27 日-8 月 4 日、9 月 1-10 日、9 月 21-28 日 5 回、のべ 35 日間の増水時に最高水位が 2m を超えており、調査プロットを含む高水敷全体は冠水していたと推定した。

鬼怒川では、茨城県常総市の水海道大橋約 150m 下流左岸を調査地とした。クヌギ *Quercus acutissima* やシラカシ *Q. myrsinifolia* が優占する樹林地に二次林タイプの 3 プロット（NF1, NF2, NF3）、隣接するオギなどが優占する河畔草地タイプ 3 プロット（NG1, NG2, NG3）の合計 6 プロットを設置した（図 3-3）。プロット間の最短距離は、NF1 と NF2 の間、NG1 と NG2 と NG3 それぞれの間は 5m である。NF1, 2 と NG1, 2, 3 の距離は 70m、NF3 と NF1, 2 との距離は 50m である。NF3 と NG1, 2, 3 の距離はそれぞれ 100m である。水情報国土データ管理センター水文水質データベース鬼怒川水海道観測所の水位データより、2011 年には 9 月 3-5 日、21-23 日の 2 回、のべ 4 日間の増水時に最高水位が 0.5m を超えて、調査プロットを含む高水敷全体は冠水していたと推定した。

2.2. 環境要因

各プロットの地表面として、土壌含水率、土壌硬度、リター厚、光条件を測定した。これらの環境要因は、リターが大量に堆積する落葉期を除けば年間通じて変化が小さいものとみなし、落葉前の10月の測定値を代表値とした。前章と同様に TDR 土壌水分計 (HydroSence, Cambell Scientific 社, USA) を用いて、土壌表層 12cm の体積含水率を各プロットで 15 か所ずつ測定した。測定は 3 日以上降水のなかった 2011 年 10 月に行った。並行して、光環境の調査のため地上 3cm からの全天写真の撮影を各プロットそれぞれ 10 点ずつ行い、CanopOn 2.02 (<http://takenaka-akio.org/etc/canopon2>) により開空度の測定を行い平均化した。また、リター厚は各プロット 10 点ずつ測定した。土壌硬度には、山中式土壌硬度計 (藤原製作所, 東京) を用いて、各プロットで 5 か所ずつ測定した。

2.3. 地表生甲虫群集調査

地表性甲虫調査は前章と同様ピットフォールトラップ法を用い、プラスチックカップを 5m×10m のプロット範囲内に格子状に 2m 間隔で 3×5 列, 15 個ずつ 2 日間設置した。地表性甲虫種の調査には春秋の繁殖季節を含む 2011 年 5 月に 2 回と 10 月 2 回の計 4 回行った。

2.4. 統計解析

地表性甲虫優占種の決定は、前章と同様に個体数を用いてシンプソン指数（D）を算出し、 $1/D$ を優占種数とした。

各プロットの地表性甲虫群集の分類は、クラスター解析（ユークリッド平均距離法，ウォード法を PC-ORD Ver. 5（MjM Software, USA）にて行った。さらに地表性甲虫種個体数を第 1 マトリックスとし，各環境要因の実測値を用いた正準対応分析 Canonical correlation analysis（CCA）を CANOCO 4.5（Microcomputer Power, USA）にて行った。各環境要因の平均値の比較には JMP 9（SAS Institute, USA）を使用し，一元配置分散分析を行った。

3. 結果

3.1. 環境要因

タイプ別の環境要因を図 3-4 に示した。リター厚は，鬼怒川二次林のみ有意に高かった。小貝川河畔草地，渡良瀬川谷中池河畔草地と渡良瀬川野渡橋河畔草地にはリターの堆積はほとんどなかった（図 3-4-a）。開空度は，小貝川河畔草地，渡良瀬川野渡橋河畔草地と鬼怒川河畔草地で他に比べ有意に高かった（図 3-4-b）。土壌硬度は，小貝川河畔林と小貝川河畔草地で他地点より有意に高かった。小貝川の河畔林と河畔草地の土壌硬度を比べると，河畔林の方が有意に高かった（図 3-4-c）。土壌水分は，渡良瀬川野渡橋河川草地が他に比べ有意に高く，鬼怒川二次林が他に比べ有意に低かった（図 3-4-d）。

3.2. 地表性甲虫群集組成

各プロットの地表性甲虫組成を表 3-1 に示した。総種数と総捕獲数は、28 種 2229 個体であった。優占上位 5 種は、ホシボシゴミムシ *Anisodactylus punctatipennis*, オオゴモクムシ *Harpalus capito*, オオヒラタシデムシ *Eusilpha japonica*, キンナガゴミムシ *Pterostichus versicolor*, アオゴミムシ *Chlaenius pallipes* であった。オオヒラタゴミムシ *Platynus magnus* は小貝川のみで出現した。ナガヒョウタンゴミムシ *Scarites terricola*, ヒメホソナガゴミムシ *Pterostichus rotundangulus*, オオマルガタゴミムシ *Amara gigantea*, オオアトボシゴミムシ *Chlaenius micans*, フタホシスジバネゴミムシ *Planetes puncticeps* とオオホソクビゴミムシ *Brachinus scotomedes* は渡良瀬川でのみ出現した。エゾカタビロオサムシ *Camalita chinense*, アオオサムシ *Carabus insulicola*, クロナガオサムシ *Leptocarabus procerulus*, クロツヤヒラタゴミムシ *Synuchus cycloderus*, オオクロツヤヒラタゴミムシ *Synuchus nitidus* とハコダテゴモクムシ *Harpalus discrepans* は鬼怒川の調査プロットのみで出現した。

小貝川流域のタイプ別の 1 プロットあたりの平均個体数をもとにした地表性甲虫組成を表 3-2 に示した。小貝川河畔林は、総種数 15, 平均個体数 113 頭/プロット, 多様度 6.6, 優占種は 7 種であった。小貝川河畔草地は、総種数 14, 平均個体数 111.7 頭/プロット, 多様度 8.0, 優占種は 8 種であった。ホシボシゴミムシ, ヒメゴミムシ *Anisodactylus tricuspidatus*, オオクロオナガゴミムシ *Pterostichus versicolor*, コゴモクムシ *Harpalus tridens*, アオゴミムシ *Chlaenius pallipes* とマルガタゴミムシ *Amara chalcites* の 6 種は、共通して優占種であった。セアカヒラタゴミムシ *Dolichus halensis* は小貝川河畔林でのみ, キンナガゴミムシ, キアシヌレチゴミムシ *Archipatrobus flavipes* の 2 種は小貝川河畔草地のみで優占種であった。オオヒラタゴミムシは、小貝川河畔林のみに出現した。

渡良瀬川流域のタイプ別 1 プロットあたりの平均個体数をもとにした地表性甲虫組成を表 3-3 に示した。渡良瀬川野渡橋河畔草地は、総種数 9、平均個体数 217.5 頭/プロット、多様度 1.5、優占種は 2 種であった。渡良瀬川野渡橋河畔林は、総種数 11、平均個体数 178 頭/プロット、多様度 4.3、優占種は 4 種であった、渡良瀬川谷中池河畔草地は、総種数 16、平均個体数 39.3 頭/プロット、多様度 5.6、優占種は 6 種であった。優占種で共通していたのは、キンナガゴミムシの 1 種であった。マルガタゴミムシとスジアオゴミムシ *Haplochlaenius costiger* は、渡良瀬川野渡橋河畔草地のみに出現した。キアシヌレチゴミムシとオオアトボシアオゴミムシは、渡良瀬川渡橋河畔林のみに出現した。ナガヒョウタンゴミムシ、ヒメホソナガゴミムシ、オオマルガタゴミムシ、フタホシスジバネゴミムシとオオホソクビゴミムシは、渡良瀬川谷中池河畔草地にのみ出現した。

鬼怒川流域のタイプ別 1 プロットあたりの平均個体数をもとにした地表性甲虫組成を表 3-4 に示す。鬼怒川二次林は、総種数 7、平均個体数 32 頭/プロット、多様度 1.5、優占種は 2 種であった。鬼怒川河畔草地は、総種数 16、平均個体数 45.7 頭/プロット、多様度 3.61、優占種は 4 種であった。優占種として共通していたのは、オオヒラタシデムシの 1 種であった。オオクロツヤヒラタゴミムシは鬼怒川二次林のみで優占種であった。クロナガオサムシ、クロツヤヒラタゴミムシとハコダテゴモクムシの 3 種は、鬼怒川二次林のみに出現した。

3.3. クラスタ分析による調査プロットと地表性甲虫種の分類

地表性甲虫種の存否のデータを用いたクラスター分析よりプロットと地表性甲虫群集を分類した（図 3-5）。プロットは Information Remaining = 70% で 4 グループに分かれた。グループはそれぞれ、NF1-3, NG2, WP3 からなるグループ, WG1, 2 のグループ, WP1, 3, 4 のグループとそれ以外の 10 プロットのグループであった。地表性甲虫種は、40% で大きく 4 グループに大きく分かれた。グループはそれぞれ、クロナガオサムシ、ハコダテゴモクムシとクロツヤヒラタゴミムシのグループ、フタホシスジバネゴミムシとヒメホソナガゴミムシのグループ、アオオサムシとオオクロツヤヒラタゴミムシのグループ、その他 21 種のグループであった。その他 28 種のグループは 70% で、4 グループに分かれた。グループは、ナガヒョウタンゴミムシ、オオアトボシゴミムシとエゾカタビロオサムシがそれぞれ独立したグループとその他 18 種のグループであった。

3.4. CCA による調査プロットと地表性甲虫種

各プロットの地表性甲虫組成と環境要因をもとに CCA を行った。各プロットと環境要因の関係（図 3-6）から、各プロットはリター厚、土壌硬度、土壌水分の違いによって分類されていることが示された。クラスター分析により分類された調査プロットは 4 グループに分類され、それぞれ（1）鬼怒川河畔林とそれに隣接する河畔草地 NG2、渡良瀬川谷中池河畔草地 WP2 からなるグループ、（2）渡良瀬川野渡橋河畔草地のグループ、（3）WP2 を除く渡良瀬川谷中池河畔草地、（4）その他 10 プロットからなるグループであった。大きく鬼怒川流域二次林のグループ、渡良瀬川野渡橋河畔草地のグループ、渡良瀬川谷中池河畔草地グループ、と小貝川流域と鬼怒川流域の河畔草地のグループと地点とタイプにより大きく分類された。鬼怒川流域二次林のグループには、隣接する河

畔草地のグループ NG2 と渡良瀬川流域谷中池河畔草地の WP2 とタイプが異なるプロットを含んでいた。NG2 が含まれたのは、鬼怒川河川流域二次林にも出現したオオクロツヤヒラタゴミムシが出現したことが要因となっていると考えられる。WP2 が含まれたのは、ナガヒョウタンゴミムシがこのプロットのみにも出現したことと、多くの調査地に出現したホシボシゴミムシ、ヒメゴミムシ、コゴモクムシが出現しなかったことが要因となり他のグループとは大きく異なるためこのグループに分類されたと考えられる。

各地表性甲虫種と環境要因の関係（図 3-7）から、各地表性甲虫種の出現に、リター厚、土壌硬度、土壌水分の違いが影響していることが示された。クラスター分析により地表性甲虫種は、大きく 4 グループに分かれた。クロナガオサムシ、ハコダテゴモクムシとクロツヤヒラタゴミムシは同じグループに分類された。これら 3 種は、鬼怒川流域二次林のみにも出現しており、またこれらの種は共通して森林を主な生息としているグループであった。フタホシスジバネゴミムシとヒメホソナガゴミムシのグループは、渡良瀬川流域 WP1 のみにも出現していたため他の種と異なるグループに分類されたと考えられる。アオオサムシとオオクロツヤヒラタゴミムシは、本来森林を主な生息地とする種であるが、鬼怒川流域二次林以外でも出現した種であった。その他 21 種は、草地を主な生息地とするグループと考えられる。ナガヒョウタンゴミムシ、オオアトボシゴミムシとエゾカタビロオサムシはそれぞれ出現したプロットが一つしかないため、その 21 種の中で独立したグループとして分類されたと考えられる。

4. 考察

リター厚が鬼怒川流域の二次林のみ有意に高かったこと、小貝川流域の河畔林と河畔草地の土壌硬度が他地点より有意に高かったことは、高頻度の冠水により、氾濫原のリターや粒状有機物などが水位上昇の際に下流に流されること（中村，2013）によるリター堆積阻害と固い土層の表出が原因と考えられる．*Bonn et al.*（2002）は氾濫期間の長さや、氾濫が一時的か周期的かなどの違いにより地表性甲虫相の種組成や個体数が異なるとしている．本研究においても冠水の頻度により地表性甲虫相が異なっていた．

全調査地を通じて個体数が多かった優占上位5種は、ホシボシゴミムシ、オオゴモクムシ、オオヒラタシデムシ、キンナガゴミムシ、アオゴミムシであった．これらの種は、いずれも生息地ジェネラリスト（*Niemela et al.*, 1992）と分類されるような種といえる．ホシボシゴミムシとオオゴモクムシは日本全域に分布し（上野ら，1985），平地的環境に広く分布する種（石谷，1996）とされており，河川敷での出現報告も多い（*Ishii et al.*, 1996；石谷，1996；*Ishitani et al.*, 1997；李・石井，2010）．キンナガゴミムシも日本全域に分布し（上野ら，1985），河川敷にも出現する（石谷，1996）．オオヒラタシデムシは二次林で優占する種であるが様々な環境に出現する（*Shibuya et al.*, 2008）．アオゴミムシは本来河川性の種（石谷，1996）であるが雑木林でも出現している（松本，2008）．

小貝川のみに出現した種は1種、渡良瀬川のみに出現した種は6種であった．小貝川のみに出現したオオヒラタゴミムシは河川敷（李・石井，2010）や都市公園（李・石井，2009）での記録がある．渡良瀬川流域でのみ出現したナガヒョウタンゴミムシは農地、河川敷や都市公園（石谷，1996；李・石井，2010），ヒメホソナガゴミムシは湿地や森林（木元・保田，1995）オオマルガタゴミムシは河川敷（李・石井，2010），オオアトボシゴミムシは河川敷（石谷，1996；李・石井，2010）や雑木林（松本，2008），フタホシスジバネゴミムシとオオホソクビゴミムシは森林性（石谷，1996；松本，2008）と

の記載がある。これらの種も生息地ジェネラリスと分類されるような種であり、出現した調査地の環境を特異的に選好しているとは考えられなかった。

鬼怒川の調査プロットのみで出現した種は6種であった。エゾカタビロオサムシは平地的環境（石谷，1996），アオオサムシは森林を含む広範囲な環境（谷脇ら，2005；松本，2008，松本 2009），ハコダテゴモクムシは河川敷（Ishitani *et al.*, 1997；李・石井，2010），農地広葉樹林（松本，2008），都市林（Fujita *et al.*, 2008）と森林も生息地とするジェネラリストであった。クロナガオサムシは森林的環境に生息する（曾田，2013）。クロツヤヒラタゴミムシ，オオクロツヤヒラタゴミムシは森林スペシャリスト（Fujita *et al.*, 2008；Kaizuka & Iwasa, 2015）であり，攪乱から時間が経過して比較的安定した環境を好むとされる（石谷，1996；谷脇ら，2005）。このように，これらの種は二次林の環境を選好して出現したと考えられる。

河畔林の群集組成は安定した森林とは大きく異なっていた。したがって，高頻度の冠水という攪乱による地表面の環境変化が影響していると考えられる。CCA 解析により，調査プロットと地表性甲虫種はリター厚と土壤硬度の影響を強く受けていることが示唆された。小貝川のプロットは，土壤硬度が高く，他のプロットと離れて序列化されていた。冠水の影響を大きく受けていた小貝川のプロットに出現した種は，土壤硬度の軸に沿って序列化されており，土壤硬度の影響を強く受けていることが示唆された。特に，オオヒラタゴミムシ，キアシヌレチゴミムシ，マルガタゴミムシ，ヒメゴミムシ，ホシボシゴミムシ，オオクロナガゴミムシは，土壤硬度に反応していることが示唆された。特に，キアシヌレチゴミムシとマルガタゴミムシは河川敷を主な生息地としている（石谷，1996）。オオクロナガゴミムシは，河川敷（李・石井，2010）や湿原（木元・保田，1995）で出現し，湿地を主な生息地としている種である。このことから小貝川流域のプ

ロットは、高頻度の冠水の影響により、特に河川敷の環境を選好する種が生息する環境であったことが示唆された。Sienkiewicz & Zmihorski (2012) は、地表性甲虫類を河川の洪水に耐性がある種とない種に分けており、洪水に耐性のある種は分散能力が高く、攪乱に強いという特徴があるとしている。これらの結果と本研究の結果をあわせて考察すると、河川に出現する種は、分散能力が高い生息地ジェネラリストであるという特性を持っていることが推測された。

冠水の影響が小さかった鬼怒川流域の二次林のプロットはリターが厚く堆積しており、そこに出現したクロナガオサムシ、オオクロツヤヒラタゴミムシ、クロツヤヒラタゴミムシ、ハコダテゴモクムシ、アオオサムシは森林を主な生息地としていることから、これらの森林性種はリターが厚い安定した環境を選好していることが示唆された。イタリアでの河畔林での地表性甲虫の調査 Mazzei *et al.* (2015) では、攪乱から 65-175 年と時間が経ち安定した河畔林での地表性甲虫群集は、分散能力に乏しく、生息環境や食性が限られた種と特徴付けられるとしている。また、北米の溪畔林の無脊椎動物相を調査した Rykken *et al.* (2007) では、溪畔林の地表性甲虫群集は、森林であっても河川からの距離によって異なり、河川に近いと冷涼で湿度の高い環境を好む種が出現すると言われている。本研究でも二次林に出現した種は、比較的安定した河畔林環境を選好していたと考えられる。これらの種が他の調査地点では全く出現しなかったことは、高頻度の冠水という地表の攪乱により森林性の甲虫種の定着が妨げられていることを示している。

以上より、河畔林の群集組成は安定した森林とは大きく異なり、高頻度の冠水という地表の攪乱により森林性の甲虫種の定着が妨げられていることが明らかにされた。

5. まとめ

樹木の有無は森林性の地表性甲虫種にとって重要であり、河川敷環境においても本研究の小貝川流域の河畔林プロット同様にヤナギ群落が存在する場所では森林性の地表性甲虫種が多く生息していることが報告されている（李・石井, 2010）。しかしながら、本研究の二次林以外のプロットは、河畔林であっても河畔草地であっても河川敷を主な生息地とする種がほとんどであった。以上より、河畔林の群集組成は安定した森林とは大きく異なり、高頻度の冠水という地表の攪乱により森林性の甲虫種の定着が妨げられていることが示された。

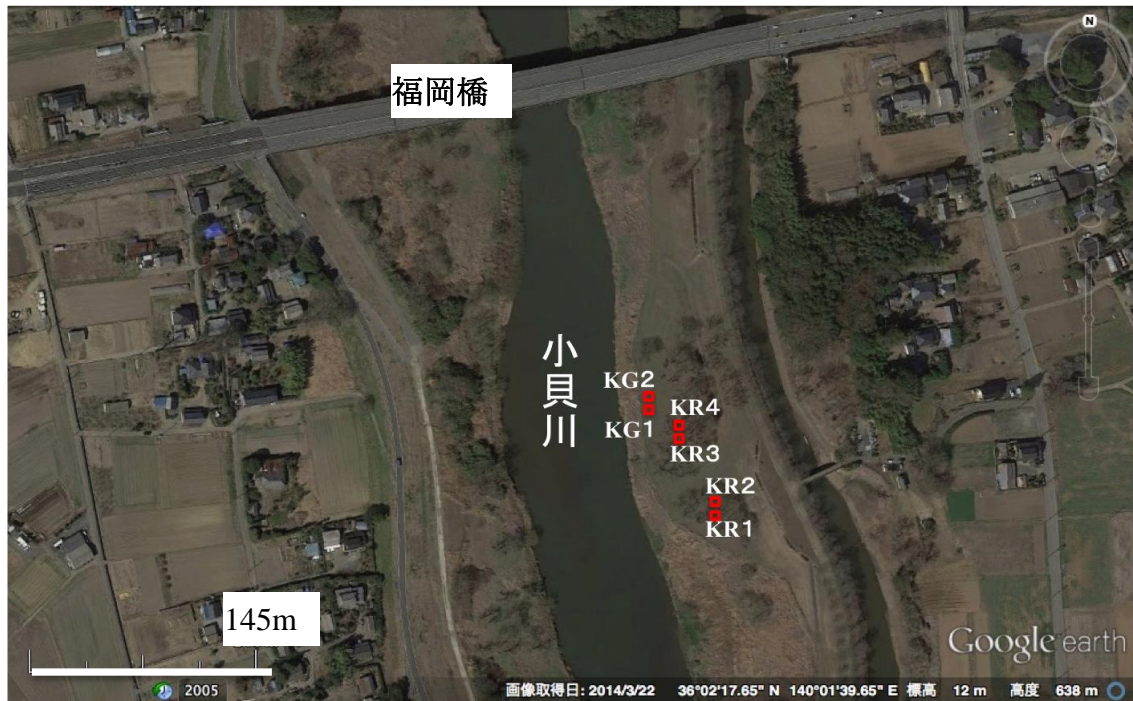


図 3-1 小貝川の調査プロット位置 (Google earth に加筆)

KR1-4 : 河畔林, KG1, 2 : 河畔草地

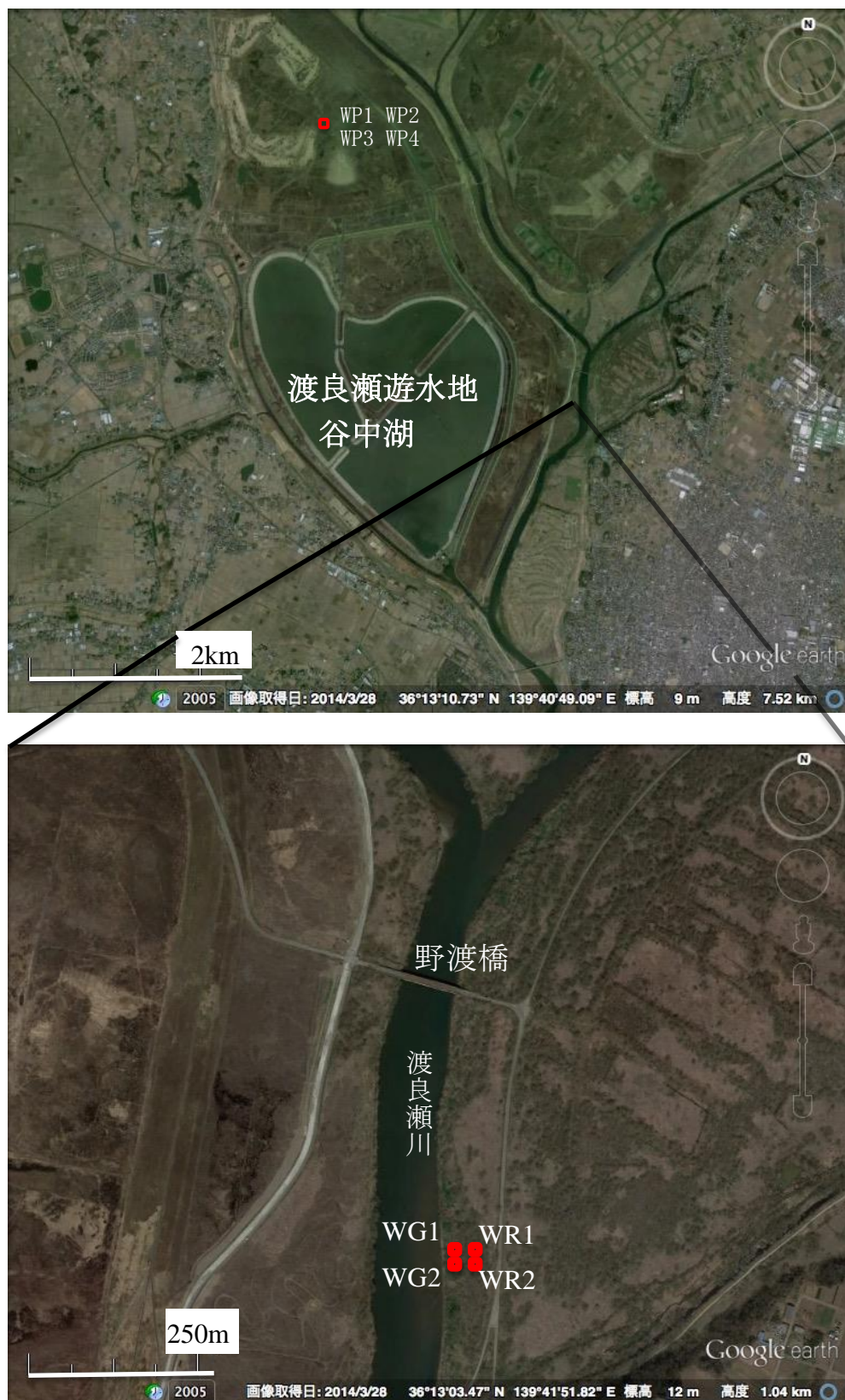


図 3-2 渡良瀬川の谷中湖と野渡橋の調査プロット位置 (Google earth に加筆)

WP1-4 : 谷中湖河畔草地. WG1, 2 : 野渡橋河畔草地, WR1, 2 : 野渡橋河畔林



図 3-3 鬼怒川流域調査プロット位置図（Google earth に加筆）

NG1-3：河畔草地，NF1-3：二次林

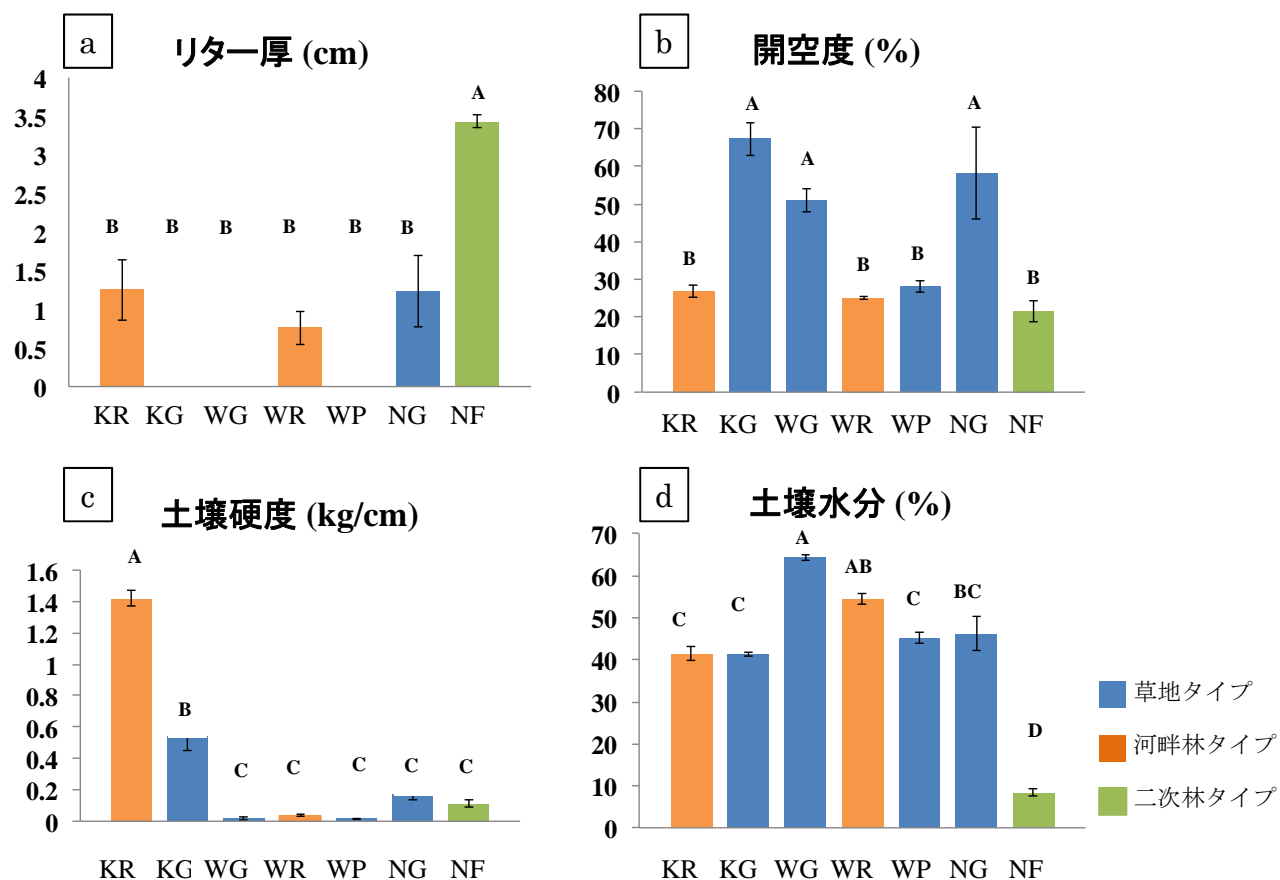


図 3-4 地点，タイプ別の環境要因の比較

KR：小貝川 河畔林 (KR1-4)，

KG：小貝川 河畔草地 (KG1, 2)

WG：渡良瀬川 野渡橋 河畔草地 (WG1, 2)

WR：渡良瀬川 野渡橋 河畔林 (WR1, 2)

WP：渡良瀬川 谷中池 河畔草地 (WP1-4)

NG：鬼怒川 河畔草地 (NG1-3)

NF：鬼怒川 二次林 (NF1-3)

棒グラフ上の異なる文字は有意差があることを示す。

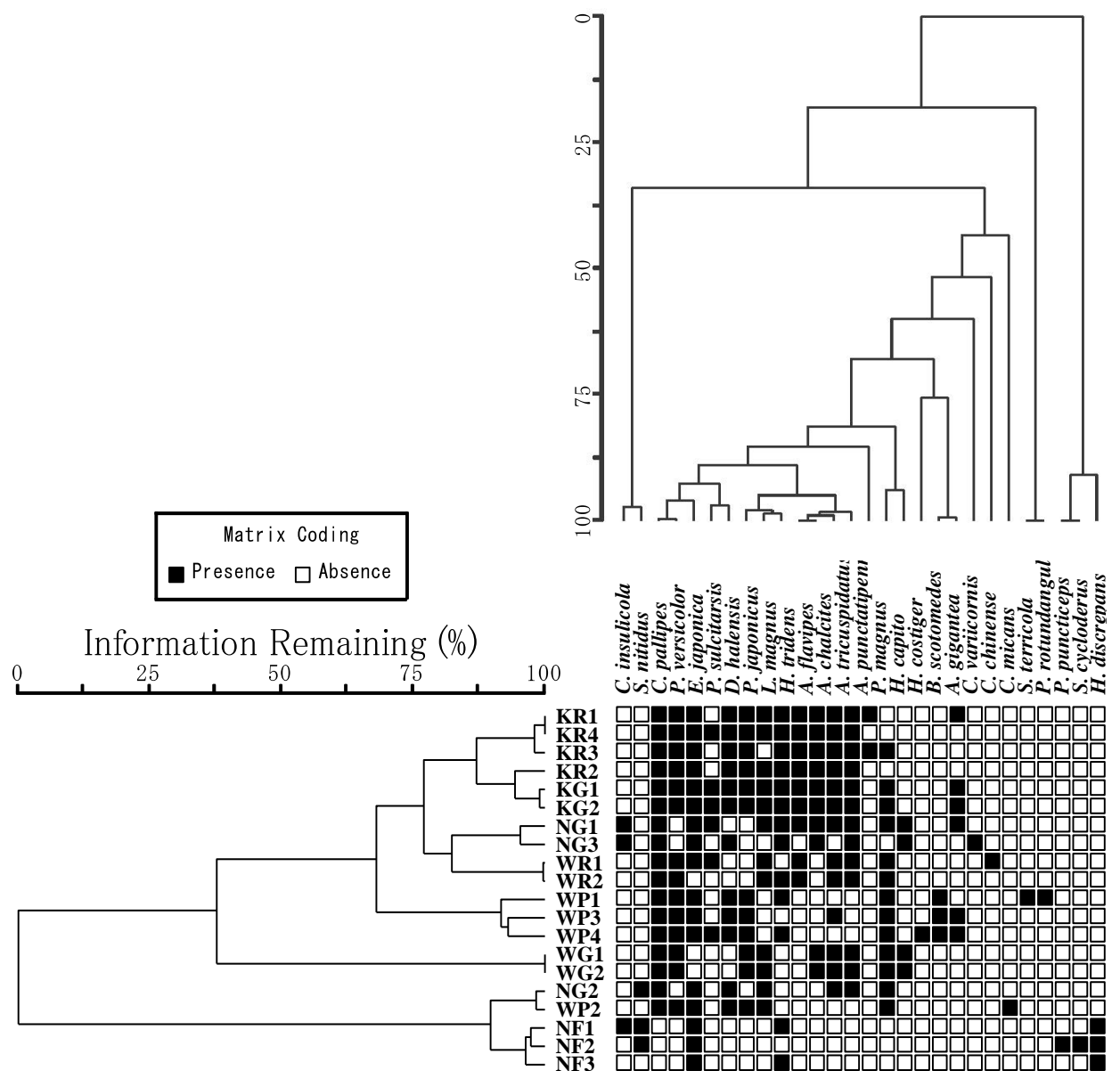


図 3-5 地表性甲虫群集の Two-way クラスター分析の結果

C. insulicola アオオサムシ, *S. nitidus* オオクロツヤヒラタゴミムシ, *C. pallipes* アオゴミムシ, *P. versicolor* キンナガゴミムシ, *E. japonica* オオヒラタシデムシ, *P. sulcitaris* アシミゾナガゴミムシ, *D. halensis* セアカヒラタゴミムシ, *P. japonicus* オオクロナガゴミムシ, *L. magnus* オオゴミムシ, *H. tridens* コゴモクムシ, *A. flavipes* キアシヌレチゴミムシ, *A. chalcites* マルガタゴミムシ, *A. tricuspidatus* ヒメゴミムシ, *A. punctatipennis* ホシボシゴミムシ, *P. magnus* オオヒラタゴミムシ, *H. capito* オオゴモクムシ, *H. costiger* スジアオゴミムシ, *B. scotomedes* オオホソクビゴミムシ, *A. gigantea* オオマルガタゴミムシ, *C. variicornis* はコガシラアオゴミムシ, *C. chinense* エゾカタビロオサムシ, *C. micans* オオアトボシアオゴミムシ, *S. terricola* ナガヒョウタンゴミムシ, *P. rotundangul* ヒメホソナガゴミムシ, *P. puncticeps* フタバシスジバネゴミムシ, *S. cycloderus* クロツヤヒラタゴミムシ, *H. discrepans* ハコダテゴモク, *L. procerulus* クロナガオサムシ

KR : 小貝川 河畔林 (KR1-4), KG : 小貝川 河畔草地 (KG1, 2), WG : 渡良瀬川 野渡橋 河畔草地 (WG1, 2),
 WR : 渡良瀬川 野渡橋 河畔林 (WR1, 2), WP : 渡良瀬川 谷中池 河畔草地 (WP1-4), NG : 鬼怒川 河畔草地 (NG1-3)

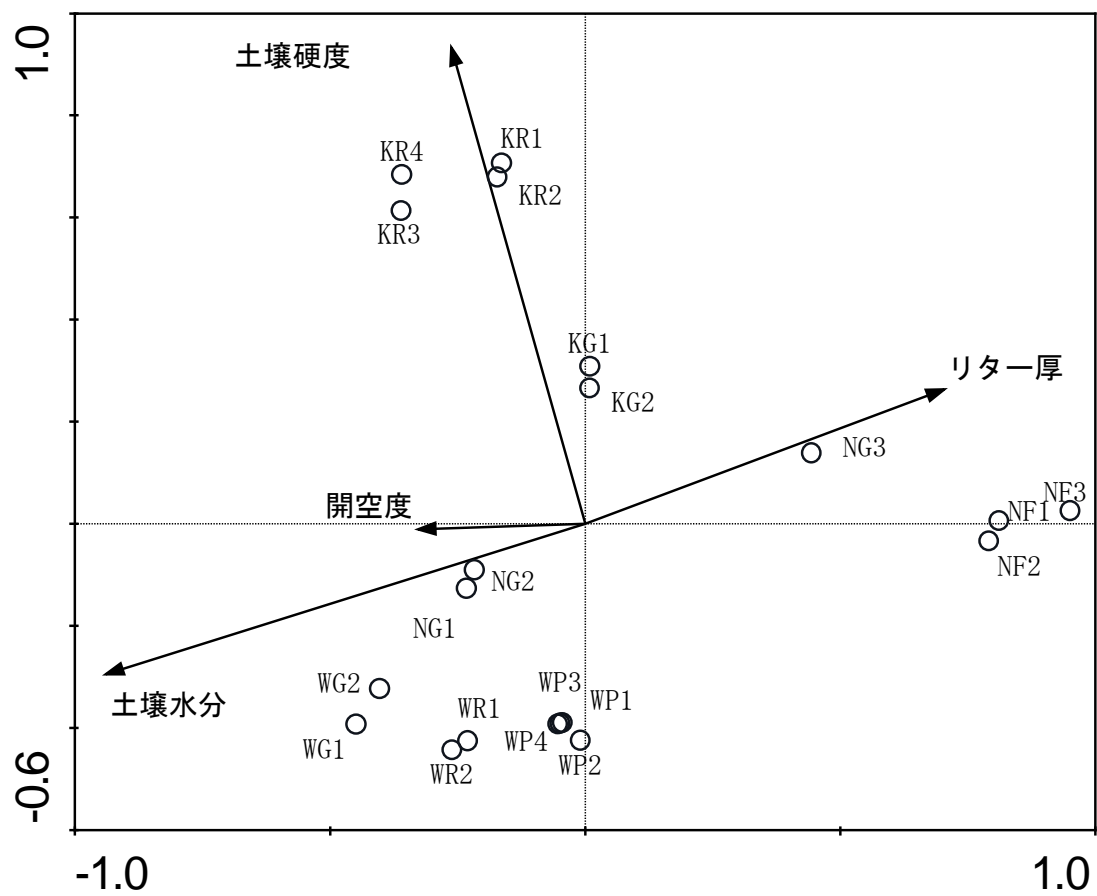


図 3-6 CCA によるプロットの序列化と環境要因

- KR : 小貝川 河畔林 (KR1-4),
- KG : 小貝川 河畔草地 (KG1, 2)
- WG : 渡良瀬川 野渡橋 河畔草地 (WG1, 2)
- WR : 渡良瀬川 野渡橋 河畔林 (WR1, 2)
- WP : 渡良瀬川 谷中池 河畔草地 (WP1-4)
- NG : 鬼怒川 河畔草地 (NG1-3)
- NF : 鬼怒川 二次林 (NF1-3).

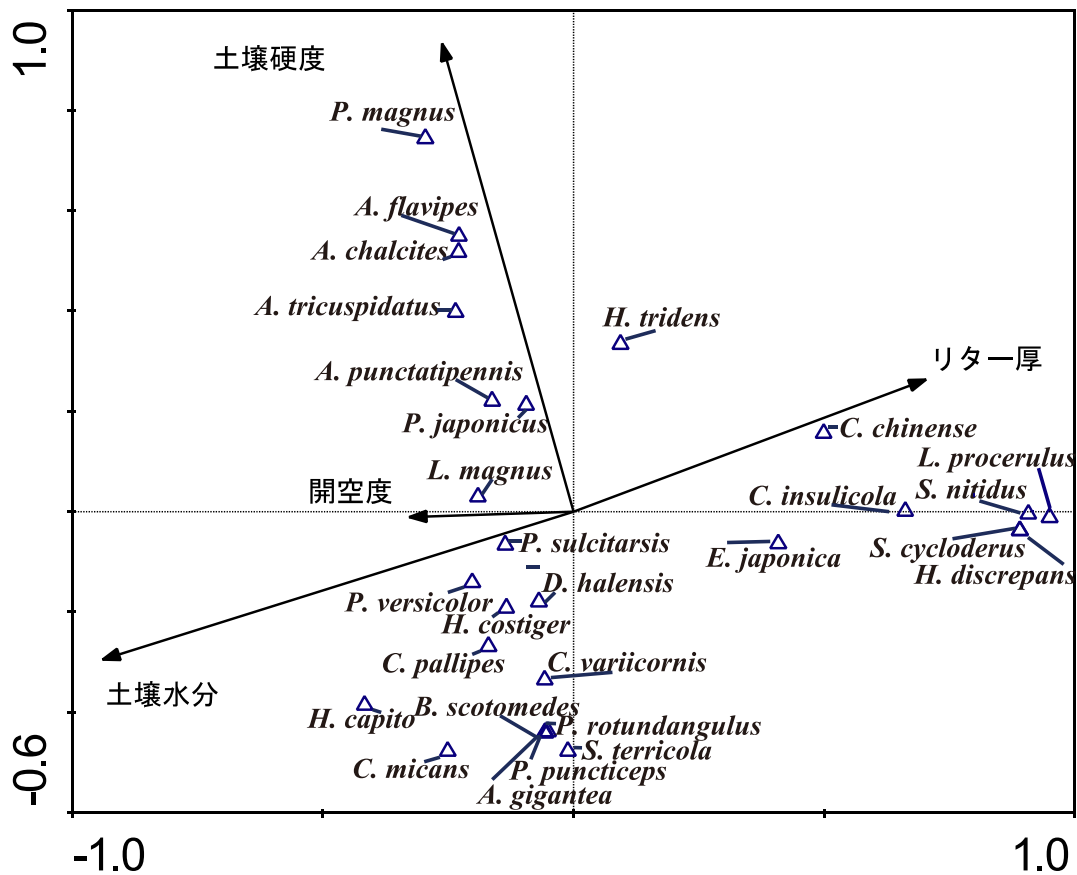


図 3-7 CCA による地表性甲虫種の序列化と環境要因

C. insulicola アオオサムシ, *S. nitidus* オオクロツヤヒラタゴミムシ,
C. pallipes アオゴミムシ, *P. versicolor* キンナガゴミムシ,
E. japonica オオヒラタシデムシ, *P. sulcitaris* アシミゾナガゴミムシ,
D. halensis セアカヒラタゴミムシ, *P. japonicus* オオクロナガゴミムシ,
L. magnus オオゴミムシ, *H. tridens* コゴモクムシ,
A. flavipes キアシヌレチゴミムシ, *A. chalcites* マルガタゴミムシ,
A. tricuspidatus ヒメゴミムシ, *A. punctatipennis* ホシボシゴミムシ,
P. magnus オオヒラタゴミムシ, *H. capito* オオゴモクムシ,
H. costiger スジアオゴミムシ, *B. scotomedes* オオホソクビゴミムシ,
A. gigantea オオマルガタゴミムシ, *C. variicornis* コガシラアオゴミムシ,
C. chinense エゾカタビロオサムシ, *C. micans* オオアトボシアオゴミムシ,
S. terricola ナガヒョウタンゴミムシ, *P. rotundangulus* ヒメホソナガゴミムシ,
P. puncticeps フタボシスジバネゴミムシ, *S. cycloderus* クロツヤヒラタゴミムシ,
H. discrepans ハコダテゴモク, *L. procerulus* クロナガオサムシ

表 3-1 各プロットの地表性甲虫組成

地名		小貝川				鬼怒川				渡良瀬				合計								
タイプ	学名	河畔林		河畔草地		河畔草地		二次林		河畔草地		河畔林		河畔草地								
		KR1	KR2	KR3	KR4	KG1	KG2	NG1	NG2	NG3	NF1	NF2	NF3	WG1	WG2	WP1	WP2	WP3	WP4			
エゾカタビロオサムシ	Campalita chinense (Kirby)									1										1	1	
アオオサムシ	Carabus insulicola Chaudoir							3		1	7										11	
クロナガオサムシ	Leptocarabus procerulus (Chaudoir)										2	3	1								6	
ナガヒョウタンゴミムシ	Scarites terricola pacificus Bates																	1			1	
キアシスレチゴミムシ	Archipatrobus flavipes Motschulsky	10	9	9	15	13	6	1							3	2					68	
オオゴミムシ	Lesticus magnus (Motschulsky)	1	1	2	8	2	2	1							2	2	3	1			27	
オオクロナガゴミムシ	Pierostichus japonicus (Motschulsky)	18	25	3	4	17	31								1	4		2	5	2	114	
ヒメホンナガゴミムシ	Pierostichus rotundangulus Morawitz																	1			1	
アシミソナガゴミムシ	Pierostichus sulcitaris Morawitz					1	1	1	1								1				6	
キンナガゴミムシ	Pierostichus versicolor (Sturm)	10	17	9	7	19	15								16	21	55	36	3	5	221	
セアカヒラタゴミムシ	Dolichus halensis (Schaller)	14	3	3	9	1	6			1	2								5	7	71	
オオヒラタゴミムシ	Platynus magnus (Bates)	1		1																	2	
クロツヤヒラタゴミムシ	Synuchus cycloderus (Bates)																				1	
オオクロツヤヒラタゴミムシ	Synuchus nitidus (Motschulsky)									1		9	1								11	
マルガタゴミムシ	Anara chalcites DeJean	15	13	36	17	26	11	5	1						6	1					131	
オオマルガタゴミムシ	Anara gigantea Motschulsky																		1		5	
ホシボンゴミムシ	Anisodactylus punctatipennis Morawitz	54	19	71	42	40	19	29	8	20					6	7	60	53		2	428	
ヒメゴミムシ	Anisodactylus tricuspidatus Morawitz	18	38	24	17	13	4	1	1	1					2	3	10	2			135	
オオゴモクムシ	Harpalus capito Morawitz			1		2	2	1	5						127	226	15	13	1	2	397	
ハコダテゴモクムシ	Harpalus discrepans Morawitz													2							2	
コゴモクムシ	Harpalus tridens Morawitz	13	11	3	10	46	21	1	5	1	1						1	1			115	
アオゴミムシ	Chlaenius pallipes Gebler	6	3	1	7	6	8	23	9	1					3	2	36	49	5	6	177	
オオアトボンシアオゴミムシ	Chlaenius micans (Fabricius)																1				1	
コガシアラオゴミムシ	Chlaenius varicornis Morawitz	1				1	3	2													14	
スジアオゴミムシ	Haplochaenius costiger (Chaudoir)							1	1						4	2					8	
フタホシスジハネゴミムシ	Planetes puncticeps Andrewes																	1			1	
オオホソクビゴミムシ	Brachinus scotomedes Redtenbacher																				1	
オオヒラタシデムシ	Eusilpha japonica (Motschulsky)	9	17	10	4	12	1	35	36	19	45	13	10		14		8	37	1	2	273	
総個体数		170	156	171	135	205	130	105	62	51	64	20	12	167	268	197	159	28	64	20	45	2229
種数		13	11	12	12	14	14	13	8	9	5	5	3	9	9	10	8	10	8	9	11	28
シンブゾン多様度(1/D)		6.5	7.2	4.1	6.3	7.5	7.4	4.2	2.6	3.3	1.9	2.2	1.4	1.7	1.4	4.6	3.8	5.9	2.7	7.1	4.7	8.72

種の並びは、上野ら (1985) による。

表 3-2 小貝川のタイプ別の地表性甲虫群集

地点		小貝川			
タイプ	河畔林		河畔草地		
	和名	学名	和名	学名	平均個体数 RD(%)
	ホシボシゴミムシ	<i>Anisodactylus punctatipennis</i> Morawitz	コゴモクムシ	<i>Harpalus tridens</i> Morawitz	22.3 20.0
	ヒメゴミムシ	<i>Anisodactylus tricuspidatus</i> Morawitz	ホシボシゴミムシ	<i>Anisodactylus punctatipennis</i> Morawitz	19.7 17.6
	オオクロナガゴミムシ	<i>Pterostichus japonicus</i> (Motschulsky)	オオクロナガゴミムシ	<i>Pterostichus japonicus</i> (Motschulsky)	16.0 14.3
	コゴモクムシ	<i>Harpalus tridens</i> Morawitz	マルガタゴミムシ	<i>Anara chalcites</i> DeJean	12.3 11.0
	セアカヒラタゴミムシ	<i>Dolichus halensis</i> (Schaller)	キンナガゴミムシ	<i>Pterostichus versicolor</i> (Sturm)	11.3 10.1
	アオゴミムシ	<i>Chlaenius pallipes</i> Gebler	キアシスレチゴミムシ	<i>Archipatrobus flavipes</i> Motschulsky	6.3 5.7
	マルガタゴミムシ	<i>Anara chalcites</i> DeJean	ヒメゴミムシ	<i>Anisodactylus tricuspidatus</i> Morawitz	5.7 5.1
	キンナガゴミムシ	<i>Pterostichus versicolor</i> (Sturm)	アオゴミムシ	<i>Chlaenius pallipes</i> Gebler	4.7 4.2
	キアシスレチゴミムシ	<i>Archipatrobus flavipes</i> Motschulsky	オオヒラタシデムシ	<i>Eusilpha japonica</i> (Motschulsky)	4.3 3.9
	オオヒラタシデムシ	<i>Eusilpha japonica</i> (Motschulsky)	オオゴミムシ	<i>Lesicus magnus</i> (Motschulsky)	3.3 3.0
	オオゴミムシ	<i>Lesicus magnus</i> (Motschulsky)	セアカヒラタゴミムシ	<i>Dolichus halensis</i> (Schaller)	2.3 2.1
	オオヒラタゴミムシ	<i>Platynus magnus</i> (Bates)	オオゴモクムシ	<i>Harpalus capito</i> Morawitz	1.3 1.2
	コガシラアオゴミムシ	<i>Chlaenius varicornis</i> Morawitz	コガシラアオゴミムシ	<i>Chlaenius varicornis</i> Morawitz	1.3 1.2
	オオゴモクムシ	<i>Harpalus capito</i> Morawitz	アンミソナガゴミムシ	<i>Pterostichus sulcitaris</i> Morawitz	0.7 0.6
	アンミソナガゴミムシ	<i>Pterostichus sulcitaris</i> Morawitz			
平均総個体数(1プロット)		113.0			111.7
種数		15			14
シンブゾン多様度(1/D)		6.6			8.0

ハイライトは優占種，RD は相対優占度を示す。

表 3-3 渡良瀬川のタイプ別地表性甲虫群集

地点 タイプ	野渡橋 河畔草地				野渡橋 河畔林				谷中池 河畔草地			
	和名	学名	平均個体数	RD(%)	和名	学名	平均個体数	RD(%)	和名	学名	平均個体数	RD(%)
オオゴモクムシ キンナガゴモムシ ホンボシゴモムシ マルガタゴモムシ スジアオゴモムシ オオクロナゴゴモムシ ヒメゴモムシ アオゴモムシ オオゴモムシ	オオゴモクムシ	<i>Harpalus capito</i> Morawitz	176.5	81.1	キンナガゴモムシ	<i>Anisodactylus punctatipennis</i> Morawitz	56.5	31.7	オオヒラシデムシ	<i>Eusilpha japonica</i> (Motschulsky)	12.0	30.6
	キンナガゴモムシ	<i>Pterostichus versicolor</i> (Sturm)	18.5	8.5	アオゴモクムシ	<i>Pterostichus versicolor</i> (Sturm)	45.5	25.6	セアガヒタゴモムシ	<i>Dolichus balanus</i> (Schaller)	8.0	20.4
	ホンボシゴモムシ	<i>Anisodactylus punctatipennis</i> Morawi	6.5	3.0	アオゴモムシ	<i>Chlaenius pallipes</i> Gebler	42.5	23.9	アオゴモムシ	<i>Chlaenius pallipes</i> Gebler	5.8	14.6
	マルガタゴモムシ	<i>Anura chalcites</i> Dejean	3.5	1.6	オオゴモクムシ	<i>Harpalus capito</i> Morawitz	14.0	7.9	キンナガゴモムシ	<i>Pterostichus versicolor</i> (Sturm)	4.0	10.2
	スジアオゴモムシ	<i>Haplochaenius costiger</i> (Chaudoir)	3.0	1.4	オオヒラシデムシ	<i>Eusilpha japonica</i> (Motschulsky)	7.0	3.9	オオクロナゴゴモムシ	<i>Pterostichus japonicus</i> (Motschulsky)	2.8	7.0
	オオクロナゴゴモムシ	<i>Pterostichus japonicus</i> (Motschulsky)	2.5	1.1	ヒメゴモムシ	<i>Anisodactylus tricuspidatus</i> Morawitz	6.0	3.4	コガシラアオゴモムシ	<i>Chlaenius varicornis</i> Morawitz	1.8	4.5
	ヒメゴモムシ	<i>Anisodactylus tricuspidatus</i> Morawitz	2.5	1.1	キンナガゴモムシ	<i>Archiparabius flavipes</i> Motschulsky	2.5	1.4	オオマルガタゴモムシ	<i>Anura gigantea</i> Motschulsky	1.3	3.2
	アオゴモムシ	<i>Chlaenius pallipes</i> Gebler	2.5	1.1	オオゴモクムシ	<i>Lesicus magnus</i> (Motschulsky)	2.5	1.4	オオゴモクムシ	<i>Harpalus capito</i> Morawitz	1.3	3.2
	オオゴモムシ	<i>Lesicus magnus</i> (Motschulsky)	2.0	0.9	アンミンナガゴモムシ	<i>Pterostichus sulciatarius</i> Morawitz	0.5	0.3	ヒメゴモムシ	<i>Anisodactylus tricuspidatus</i> Morawitz	0.5	1.3
					コゴモクムシ	<i>Harpalus tridens</i> Morawitz	0.5	0.3	コゴモクムシ	<i>Harpalus tridens</i> Morawitz	0.5	1.3
					オオアトボシアオゴモムシ	<i>Chlaenius micans</i> (Fabricius)	0.5	0.3	ナガヒヨウタンゴモムシ	<i>Scarites terricola</i> pacificus Bates	0.3	0.6
									オオゴモムシ	<i>Lesicus magnus</i> (Motschulsky)	0.3	0.6
平均総個体数(1プロット) 種数 シンパソン多様度(1/D)			217.5		ヒメボソナゴゴモムシ	<i>Pterostichus ronaldangulus</i> Morawitz			アンミンナゴゴモムシ	<i>Pterostichus sulciatarius</i> Morawitz	0.3	0.6
			9		フタボスシハネゴモムシ	<i>Planetes puncticeps</i> Andrewees			フタボスシハネゴモムシ	<i>Planetes puncticeps</i> Andrewees	0.3	0.6
			1.5		オオホソクヒゴモムシ	<i>Brachinus scutellatus</i> Redtenbacher			オオホソクヒゴモムシ	<i>Brachinus scutellatus</i> Redtenbacher	0.3	0.6
							178.0				39.3	
							11				16	
							4.3				5.6	

ハイレイトは優占種，RD は相対優占度を示す．

表 3-4 鬼怒川のタイプ別地表性甲虫群集

地点		鬼怒川							
タイプ	河畔草地	学名	平均個体数	RD(%)	二次林	和名	学名	平均個体数	RD(%)
		<i>Anisodactylus punctatipennis</i> Morawitz	19.0	41.6		オオヒラタシデムシ	<i>Eusilpha japonica</i> (Motschulsky)	22.7	70.8
		<i>Chlaenius pallipes</i> Gebler	11.0	24.1		オオクロツヤヒラタゴミムシ	<i>Synuchus nitidus</i> (Motschulsky)	3.3	10.4
		<i>Eusilpha japonica</i> (Motschulsky)	3.0	6.6		アオオサムシ	<i>Carabus insulicola</i> Chaudoir	2.3	7.3
		<i>Amara chalcites</i> Delean	2.0	4.4		クロナガオサムシ	<i>Lepticarabus procerulus</i> (Chaudoir)	2.0	6.3
		<i>Harpalus capito</i> Morawitz	2.0	4.4		ハコダテゴモクムシ	<i>Harpalus discrepans</i> Morawitz	0.7	2.1
		<i>Harpalus tridens</i> Morawitz	2.0	4.4		コゴモクムシ	<i>Harpalus tridens</i> Morawitz	0.7	2.1
		<i>Carabus insulicola</i> Chaudoir	1.3	2.9		クロツヤヒラタゴミムシ	<i>Synuchus cycloderus</i> (Bates)	0.3	1.0
		<i>Lesticus magnus</i> (Motschulsky)	1.0	2.2					
		<i>Dolichus halensis</i> (Schaller)	1.0	2.2					
		<i>Anisodactylus tricuspidatus</i> Morawitz	0.7	1.5					
		<i>Chlaenius varicornis</i> Morawitz	0.7	1.5					
		<i>Haplochaenius costiger</i> (Chaudoir)	0.7	1.5					
		<i>Campalita chinense</i> (Kirby)	0.3	0.7					
		<i>Archipatrobus flavipes</i> Motschulsky	0.3	0.7					
		<i>Pterostichus sulcitaris</i> Morawitz	0.3	0.7					
		<i>Synuchus nitidus</i> (Motschulsky)	0.3	0.7					
			45.7					32.0	
			16					7	
			3.6					1.5	
						</			

ハイライトは優占種, RD は相対優占度を示す.

第4章 人為攪乱を受けた都市林における地表性甲虫群集

1. はじめに

第1章で述べたように、地表性甲虫は移動能力が低く環境選好性が高いことから環境指標として世界各地でモニタリングの対象となっているが (Rainino & Niemelä, 2003), 分散制限が地表性甲虫種に大きな影響を与えている場合は、地表性甲虫群集は物理化学的な環境を反映しない。第2章および第3章において、自然攪乱に伴う環境変化が地表性甲虫群集に与える影響を明らかにしたが、都市林のような分断・孤立化した自然環境の保全においては、環境変化のみならず分散制限による生物多様性の低下にも注意する必要がある (宮下ほか, 2012 ; 平尾ほか, 2005)。地表性甲虫類は、都市化が進むことで森林種が減少することが世界各地の調査で明らかにされており (Niemelä & Kotze, 2009 ; Magura *et al.*, 2010), 都市化による物理化学的環境の悪化だけでなく孤立化が地表性甲虫群集に影響を与えていることが明らかにされている。そこで本章では、都市の孤立化した樹林地を対象として、攪乱後の地表性甲虫群集に与える分散制限の影響を明らかにする。

都市の自然地は、都市の安定性、持続性を高める役割を果たすものとして、市街化の進展に伴いその価値が一層高まっている。生物多様性国家戦略 2012-2020 (環境省, 2012) では、都市化された日本平地部の生態系ネットワークを再生することが、生物多様性の保全の実現に不可欠であるとしており、生物多様性の保全に配慮した都市の緑地の保全・再生が、重要な課題となっている。

日本における都市林は、里山の二次林のようにもともと山地の森林や里地の農用林から連続していたような森林ばかりではなく、社寺林などの孤立林や、公園として整備され新たに植樹された森林など、様々な変遷をたどって現在に至っている。特に大規模開発地や埋立地では、生物多様性の保全のため元々森林のなかった場所に樹林地を造成し鳥類の生息地とする等の試みも盛んに行われている（東京都港湾局，2011）。しかしながら、都市部の孤立林では、生物の移入率や種数の減少が起こることが報告されている（山本，1987）。したがって、都市部に存在する森林は、鳥類のように移動能力の高い生物の棲みかとはなりうるが（日本野鳥の会グループ，2011）、地表性甲虫類など移動能力の低い生物が移動定着できるかについては十分検討されていない。

日本における都市近郊林や都市林の林床管理と地表性甲虫類の多様性の関係については松本（2005，2008）や Shibuya *et al.*（2008，2014）などが明らかにしているが、Ishitani *et al.*（2003）は広島市で、李・石井（2009）は南大阪地域で、Fujita *et al.*（2008）は阪神地域の都市部で、それぞれ森林の孤立化が森林性の種に負の影響を及ぼすことを示しており、変化が著しい大都市圏の関東平野では土地改変、分断化などの負の影響が甚大であることが危惧される。

本章は、都市の孤立化した樹林地において攪乱後の地表性甲虫群集に与える分散制限の影響を明らかにするため、特に森林の成立履歴の違いが地表性甲虫群集の種組成へ与える影響に着目した。特に、皆伐や土地造成などの攪乱を受けた樹林地であっても、一部には攪乱を生き延びた種が存在した可能性がある一方で、埋立地に新たに植栽された樹林地では地表性甲虫がほぼ全く存在しない状態からスタートしていると考えられる。そこで、都市部に存在する埋立地に造成された森林、もともとの林を伐採後に植林や庭園化などを行った植林地、半自然林として残されてきた林という3つの成立履歴

タイプの樹林地において、地表性甲虫群集の組成を比較することとした。なお、本章では都市林の成立履歴が土壌生態系に与える影響を明らかにするため、土壌動物や地表を徘徊する昆虫・小動物類に大きな影響を与えるような林床管理（落葉層の除去など）を行っている樹林地は調査対象外とした。

2. 調査地および調査方法

2.1. 調査地

調査地として、都市部の森林のうち、保存林・保護区域などに指定され、現在人による管理がほとんど行われていない樹林地を9地点選定した（図4-1）。地点間の最短距離は地点1と地点2の約600m、最長距離は、地点1と地点8の約38kmである。地表性甲虫の調査は、前章までと同様に大きさ5m×10mの調査プロット、各プロットの間隔は5m以上とした。半自然林・造成地・埋立地の3タイプの樹林地に合計41プロットを設置した（表4-1）。調査地点の概要は以下の通りである。

地点1. 東京大学柏キャンパス（千葉県柏市）：北側に残存する半自然林（2010年の調査実施当時の面積は約3ha）に半自然林タイプのプロットとして、N1, N2を設置した。1997年から管理を開始し造成、植林などを行った樹林地（篠沢・武内, 2001）に、造成地タイプのプロットP1-3を設置した（図4-2）。地点1と最も近い調査地は地点2で、約500m離れていた。地点1内のプロット間の最短距離は、N1とN2, P1とP2の間の5m、最長距離は、N1, 2とP3の間の600mである。N1, 2は、P1, 2と約300m離れていた。P3は、P1, P2とそれぞれ約400m離れていた。

地点 2. こんぶくろ池自然博物公園（千葉県柏市）：薪炭林や農業用林として落葉広葉樹林が維持されてきた樹林地（NPO 法人こんぶくろ池自然の森アドバイザー会議，2010）に，半自然林タイプのプロット N3 と N4 を設置した（図 4-3）．地点 2 と最も近い調査地は地点 1 で，約 500m 離れていた．地点 2 内のプロット N3 と N4 の距離は 5m である．

地点 3. 市野谷の森（千葉県流山市）：薪炭林や農業用林として落葉広葉樹然林が維持されてきた樹林地（新保，2000）に半自然林タイプのプロット N5 と N6 を設置した（図 4-4）．地点 3 と最も近い調査地は地点 1 で，距離は約 5km．地点 3 内のプロット N5 と N6 の距離は 10m である．

地点 4. 千葉県立中央博物館生態園（千葉県千葉市中央区）：生態園は，農水省の畜産試験場の跡地を 1987 年 12 月に整地し，1988 年 2 月から植栽工事を行って造成された（大野・林，2009）．造成地タイプのプロット P4, P5 を広葉樹植栽地に，P6 をコナラ再生林に，P7, P8 を常緑樹植栽地に設置した．また，造成以前から存在し，北側保存林に半自然林タイプの N7, N8，南側保存林に N9, N10 を設置した（図 4-5）．地点 4 と最も近い調査地は地点 7 で，約 25km 離れていた．地点 4 内のプロットの最短距離は，N9 と N10，N7 と N8，P4 と P5，P7 と P8 の間の 5m で，最長距離は N9, 10 と P7, 8 の間の約 250m であった．N7, 8 は N9, 10 と約 70m，P4, 5 とは約 70m 離れていた．P6 は，P4, 5 と約 50m，P7, 8 と約 150m 離れていた．

地点 5. 東京大学大学院理学系研究科附属小石川植物園（東京都文京区）：小石川植物園は，1600 年代より薬草園として使われるようになり，1877 年より東京大学の附属施設となり現在に至る（東京大学大学院理学系研究科附属植物園，2004）．庭園や標本木が生育している場所ではなく，人の立ち入りが少ない樹林地に，半自然林タイプのプ

ロット N11-17 を設置した (図 4-6) . 地点 5 と最も近い調査地は地点 6 で, 約 2km 離れていた. 地点 5 内のプロットの最短距離は, N11 と N12, N14 と N15, P16 と P17 の間の 5m で, 最長距離は N11, 12 と N14, 15 の間の約 550m である. N13 は N11, 12 と約 300m, N16, 17 と約 160m 離れていた. N16, 17 は, N14, 15 と約 130m 離れていた.

地点 6. 東京大学本郷キャンパス懷徳園 (東京都文京区) : 懷徳園は, 江戸時代より加賀藩の上屋敷にあり, 明治時代より日本庭園として整備され現在に至る (木下ほか, 2005) . 庭園内の樹林地に造成地タイプ P9-12 の 4 プロットを設置した (図 4-7) . 地点 6 と最も近い調査地は地点 5 で, 約 2km 離れていた. 地点 6 内のプロットの最短距離は, P9 と P10, P11 と P12 の間の 5m で, P9, 10 と P11, 12 の距離は約 70m である.

地点 7. 葛西臨海公園鳥類園 (東京都江戸川区) : 葛西臨海公園は, 1985 年に埋立工事が完了した場所に 1989 年に開園し, 1994 年には野鳥等に生息の場を提供する目的で整備し鳥類園を開園させた (東京都港湾局, 2011) . 鳥類園内の樹林地に埋立地タイプのプロット R1-4 の 4 つを設置した (図 4-8) . 地点 7 と最も近い調査地は地点 9 で, 約 10km 離れていた. 地点 7 内のプロットの最短距離は, R1 と R2, R3 と R4 の間の 5m で, R1, 2 と R3, 4 の距離は約 100m である.

地点 8. 東京港野鳥公園自然生態園 (東京都大田区) : 東京港野鳥公園は, 1975 年に埋立工事が完了した土地を野鳥観察の場として 1989 年に開園し, その後, 公園西側に農村を再現した自然生態園を開園させた (東京都港湾局, 2011) . 自然生態園内の人の立ち入りが制限されている樹林地に, 埋立地タイプのプロット R5-8 の 4 つを設置した (図 4-9) . 地点 8 と最も近い調査地は地点 9 で, 約 1.5km 離れていた. 地点 8 内のプロットの最短距離は, R5-8 のそれぞれの間の 5m で, R5, 6 と R7, 8 の距離は約 180m である.

地点 9. 大井ふ頭中央海浜公園なぎさの森（東京都品川区）：大井ふ頭中央海浜公園は、1975 年に埋立工事が完了した土地に 1978 年に開園した（東京都港湾局，2011）。公園西側の京浜運河沿いの樹林地であるなぎさの森に，埋立地タイプのプロット R9, R10, R11 と R12 の 4 つを設置した（図 4-10）。地点 9 と最も近い調査地は地点 8 で，約 1.5km 離れていた。地点 9 内のプロットの最短距離は，R9 と R10, R11 と R12 の間の 5m で，R9, 10 と R11, 12 の距離は約 100m である。

2.2. 地表性甲虫調査

地表性甲虫は前章までと同様にピットフォールトラップ法を用い 1 プロットあたり 15 カップ（2m 間隔, 3×5 のグリッド）設置し，2 日間放置した後に回収した。誘引剤は用いなかった。頻度は月 1 回とし，2010 年 4 月から 11 月まで調査を行った。

2.3. 植生調査

植生調査は，調査プロット内の 1.3m 以上の木本種を対象に樹種・樹高・胸高直径を測定した。

2.4. 環境要因

前章と同様に TDR 土壌水分計（HydroSence, Cambell Scientific 社，USA）を用いて，土壌表層 12cm の体積含水率を各プロットで 15 か所ずつ測定した。測定は 1 週間以上

降水がなかった 2010 年 9 月に行った．並行して，光環境の調査のため地上 3cm からの全天写真の撮影を各プロットそれぞれ 10 点ずつ行い，CanopOn 2.02 (<http://takenaka-akio.org/etc/canopon2>) により開空度の測定を行い平均化した．また，リター厚は各プロット 10 点ずつ測定した．土壌硬度には，山中式土壌硬度計（藤原製作所，東京）を用いて，各プロットで 5 か所ずつ測定した．

2.5. 統計解析

地表性甲虫優占種の決定は，前章までと同様に個体数を用いてシンプソン指数（D）を算出して決定した．

クラスター分析（ユークリッド平均距離法，ウォード法）を PC-ORD ver. 5 (MjM Software, USA) にて行った．分散分析と Tukey の HSD 検定による平均の多重比較，共分散分析による効果の検定と相関係数にピアソンの相関係数を用いた相関分析には JMP 9 (SAS Institute, USA) を用いた．

3. 結果

3.1. 地表性甲虫群集組成の概要

捕獲された各プロットの地表性甲虫の組成を表 4-2 に示した．総捕獲数は 28 種 1437 個体であった．造成地のうち 4 プロット，埋立地のうち 6 プロットでは地表性甲虫種は全く出現しなかった．

埋立地のプロットからの地表性甲虫の出現種数および出現個体数は 5 種 24 個体, 造成地で 15 種 351 個体, 半自然林では 27 種 1062 個体であった. 1 プロットあたりの平均個体数をもとにした地表性甲虫群集組成を表 4-3 に示した. オオヒラタシデムシ *Eusilpha japonica*, アオオサムシ *Carabus insulicola*, ハコダテゴモクムシ *Harpalus discrepans*, オオクロツヤヒラタゴミムシ *Synuchus nitidus*, スナゴミムシダマシ *Gonocephalum japanum* の 5 種は履歴の 3 タイプ全体にわたって出現した.

ヒメツヤヒラタゴミムシ *Synuchus dulcigradus*, クロツヤヒラタゴミムシ *Synuchus cycloderus*, マルガタツヤヒラタゴミムシ *Synuchus arcuaticollis*, オオスナハラゴミムシ *Diplocheila zeelandica*, オオホソクビゴミムシ *Brachinus scotomedes*, クロシデムシ *Nicrophorus concolor*, アトボシアオゴミムシ *Chlaenius naeviger*, アオゴミムシ *Chlaenius pallipes*, キマワリ *Plesiophthalmus nigrocyaneus* キンナガゴミムシ *Pterostichus versicolor* は造成地と半自然林の 2 つの履歴タイプで出現した.

それ以外の 12 種は半自然林のみに出現し, 造成地, 埋立地には出現しなかった.

履歴タイプごとの個体数を比較するため, 通年の捕獲個体数の総計を 1 プロットあたりの平均値としてグラフを図 4-11 に示した. 半自然林の平均個体数は 62.47 ± 11.95 と, 埋立地の 2.0 ± 0.83 , 植林地の 29.25 ± 7.73 と比較し有意に高い値を示した.

3.2. 半自然林タイプの地表性甲虫群集

1 プロットあたりの平均個体数をもとにした半自然林タイプのプロット地点別の地表性甲虫組成を表 4-4 に示した. 5 地点の種数は 11-17 と多く, また大差はなかった. 5 地点のうち 4 地点で優占種であったオオヒラタシデムシを含む 6 種は, 東京大学大学院

理学系研究科附属小石川植物園には出現しなかった。東京大学大学院理学系研究科附属小石川植物園では、アオオサムシが個体数の大部分を占めており偏りが見られた。また、クロナガオサムシ *Leptocarabus procerulus* は、東京大学柏キャンパスのみで出現した。

3.3. 造成地タイプの地表性甲虫組成比較

1プロットあたりの平均個体数をもとにした造成地タイプのプロット地点別の地表性甲虫組成を表 4-5 に示した。東京大学柏キャンパス造成地と千葉県立中央博物館生態園造成地には多くの地表性甲虫種が出現したが、東京大学本郷キャンパス懷徳園には地表性甲虫種は出現せず、地点間で組成が異なっていた。オオヒラタシデムシは、出現した2地点で第1優占種であった。オオクロツヤヒラタゴミムシとスナゴミムシダマシは、東京大学柏キャンパス造成地で優占種であった。

3.4. 埋立地タイプの地表性甲虫群集

1プロットあたりの平均個体数をもとにした埋立地タイプのプロット地点別の地表性甲虫組成を表 4-6 に示した。3地点の出現種数は1-3と少なく、地点間で大差はなかった。共通して出現した種は、オオクロツヤヒラタゴミムシの1種のみであった。

3.5. クラスタ分析による調査プロットの分類

41の調査プロットのうち出現した地表性甲虫が全くなかった上述の10プロットを除

いた 31 プロットを対象に，地表性甲虫の個体数のデータに基づくクラスター分析を行った（図 4-12）．プロットは 20%で大きく 2 グループに分かれ，それぞれ半自然林タイプのプロットのグループ，造成地タイプと埋立地タイプのプロットのグループであった．半自然林タイプのプロットのグループは，Information Remaining = 30%でさらに，N11-17 のグループとそれ以外の 10 プロットのグループに分かれた．

3.6. 地表性甲虫群集に対する環境要因の影響

地表性甲虫群集に対する環境要因の影響を明らかにするために，地表性甲虫種数と個体数，環境要因との相関関係を示した（表 4-7）．地表性甲虫個体数は，リター厚，土壤硬度と有意な正の相関があった．地表性甲虫種数は，リター厚，土壤硬度，樹木密度と有意な正の相関があった．

3.7. 土地履歴が地表性甲虫群集に与える効果

各履歴タイプ間の環境要因の平均（表 4-8）を比較するため分散分析を行った結果，開空度（ $F(2, 38) = 0.9078$, $P = 0.4120$ ），土壤硬度（ $F(2, 38) = 0.3735$, $P = 0.6908$ ），リター厚（ $F(2, 38) = 3.1016$, $P = 0.0565$ ）と 土壤水分（ $F(2, 38) = 2.2$, $P = 0.1247$ ）のどの要因も有意差はなかった．地表性甲虫群集に与える土地の履歴の影響を明らかにするため，地表性甲虫種数と地表性甲虫個体数に対する履歴と有意に相関があった環境要因の効果の検定を行った（表 4-9）．地表性甲虫種数に対して有意に正の相関があった環境要因であるリター厚，土壤硬度，樹木密度と履歴とを組み合わせ分析した結果，い

ずれの場合も履歴に有意な効果があった。また、地表性甲虫個体数に対して有意な正の相関があったリター厚、土壌硬度と組み合わせた場合も、履歴に有意な効果があった。

4. 考察

以上の結果より、都市林の過去の履歴の違いによって地表性甲虫の個体数や種数に大きな違いが生まれることが示された。履歴の異なる地点の平均の種数や個体数には有意な差があったが、土壌動物群集に影響すると考えられる樹林地の面積は、種数や個体数と有意な相関を示さなかったこと、履歴の効果は種数や個体数と有意に影響していたことから、埋立や造成という土地履歴の違いが、地表性甲虫の種数や個体数を制限している主な要因であると考えられる。

造成地の種数が半自然林に比べ有意に少ないのは、皆伐・庭園化といった人為の介入により多くの種が消失したまま、近隣の樹林地からの移入による回復が生じていないことが原因であろう。Koivula & Vermeulen (2005) は、フィンランドで森林種は高速道路を横断しておらず、路側帯も含めた道路が森林種の分散を制限しているとしている。また、Koivula (2003) や Yamada *et al.* (2010) も 2-3m 幅の狭い道路であっても森林種の移動を阻害していると指摘している。したがって、孤立化が著しく周囲が自動車道路で囲まれているような都市部の樹林地の場合は、地表性甲虫種が供給地となりうる森林から侵入することはきわめて難しいことが推測される。

同じ造成地タイプであっても、東京大学本郷キャンパス懐徳園には地表性の甲虫種が全く出現しなかった一方で、千葉県立中央博物館と東京大学柏キャンパスの造成地には、地表性甲虫種が多数出現した。この違いは、半自然林など種の供給源となる樹林地から

の距離によって説明されうる。千葉県立中央博物館と東京大学柏キャンパスの造成地は、それぞれに近接して半自然林が存在する。また、千葉県立中央博物館生態園内には保存林があり、造成地と連続した形で半自然林として維持されているため、地表性甲虫の移動が容易である。東京大学柏キャンパスでは、キャンパスの北側には半自然林として長期間維持されてきた樹林地（本研究のプロット N1, N2 を設置した樹林地）があり、造成地タイプのプロット P1, P2 からの距離は約 300m である。東京大学柏キャンパス内の造成地タイプのプロット P3 も、直線距離約 350m にこんぶくろ池自然博物公園が存在する。また、東京大学柏キャンパス近くには、地表性甲虫種が多数出現することが報告されている大青田緑地（Shibuya *et al.*, 2014）も存在し、東京大学柏キャンパスの造成地タイプのプロットでは、東京大学本郷キャンパスに比べ孤立化の度合いは小さい。一方、東京大学本郷キャンパスの 1km 以内には上野公園などの樹林地は存在するが造成地であり、半自然林として長期間維持されてきたと考えられる樹林地で最も近いのは小石川植物園（直線距離約 2km）であった。

また、一般的に伐採などの攪乱を受けてから時間が経過すれば分散制限の影響は少なくなると考えられる。しかし、東京大学本郷キャンパス懷徳園は庭園化から 100 年以上経過しても地表性甲虫が定着していないのに対して、東京大学柏キャンパスの造成地は植栽から 10 年強、千葉中央博物館生態園は植栽されてから約 25 年という短期間で、比較的多くの種が定着していた。このことは、東京大学本郷キャンパスのように孤立化の影響が顕著な場合は、人間社会の時間スケールでは種の移入定着がほとんど不可能とみなせることを示している。埋立地の種数が造成地に比べさらに少ない傾向にあるのは、種のプールとなりうる半自然林からの距離が遠いことに加えて、造成地では皆伐や土地造成などの攪乱を生き延びた種も存在した可能性がある一方で、埋立地では地表性甲虫

がほぼ全く存在しない状態からスタートしているという違いのためであろう。

さらに、半自然林として樹林地が維持されていても孤立化が顕著である場合には、地表性甲虫群集の多様性の低下が生じていることが示唆された。クラスター分析の結果からも、小石川植物園の半自然林のプロット (N14-17) は他の半自然林タイプのプロットとは異なるグループに分類された。小石川植物園の地表性甲虫組成は、オオヒラタシデムシの出現がないことや、アオオサムシの個体数が多く種群が偏っていたことが特徴的であった。このことは、都市近郊の孤立林では地表性甲虫の種構成が時間の経過にしたがって偏るという報告 (谷脇ほか, 2005) や、土壤生態系が単純化するとの報告 (山本, 1987) と一致しており、小面積で孤立した半自然林では長期間の間には何らかの要因によって一部の種が消滅し、環境変化に対する耐性の強い種やその地の環境に適している特定の種群が優占するようになることを示唆している。

以上のように、孤立した樹林地では地表性甲虫群集の多様性を維持することは困難である。Niemelä & Kotze (2009) と Magura *et al.* (2010) は、Globenet を通じた各国での生物多様性への人為の影響について、いずれも都市化では地表性甲虫群集の多様性は低下するとしており、本章の結果と一致している。したがって、都市林の地表徘徊性甲虫を含む土壤生態系の保全のためには、現存の半自然林の保全と、埋立地や造成地と半自然林との連続性を確保することが重要であることが示された。

本研究で捕獲された 27 種は、半自然林のみに出現した種、半自然と造成地に出現した種、半自然と造成地と埋立地のすべてに出現した種に分類され、埋立地のみに出現した種や造成地のみに出現した種は存在しなかった。この結果は、造成地や埋立地の樹林においては、半自然林にもともと生息している種のうち、何らかの生態的特性を持った種だけが造成地にも出現し、さらにその中で何らかの特性を持つ種が埋立地にも出現で

きたということを意味する。

埋立地に出現した種は 5 種であった。オオヒラタシデムシは二次林で優占する種であるが様々な環境に出現する (Shibuya *et al.*, 2008)。アオオサムシは広範囲な環境に生息し森林にも出現すること (谷脇ら, 2005 ; 松本, 2008, 2009) から、生息地ジェネラリストとされており (松本, 2005) , 河川草地や公園などの自然地などから埋立地まで移動してきたものと考えられる。オオクロツヤヒラタゴミムシは森林スペシャリストとされており (松本, 2005 ; Fujita *et al.*, 2008 ; Kaizuka & Iwasa, 2015) 河川草地などからの侵入は考えにくい。しかし広島で行われた石谷 (1996) でも出現していることから、極めて移動・分散能力が高い種であろう。ハコダテゴモクムシは河川敷 (Ishitani *et al.*, 1997 ; 李・石井, 2010), 農地周辺の広葉樹林 (松本, 2008), 都市林 (Fujita *et al.*, 2008) や白山麓のスギ林 (平松, 2003) と森林も生息地とする森林ジェネラリストであった。スナゴミムシダマシは砂地から明るい森林まで生息し (秋田私信), 第 2 章の富士山においても遷移初期のイタドリ群落に出現した。このように、埋立地に出現した種は、いずれも移動・分散能力が高い種であることが示唆された。

造成地に出現した種は 10 種であった。ヒメツヤヒラタゴミムシ, クロツヤヒラタゴミムシ, マルガタツヤヒラタゴミムシの 3 種はいずれもツヤヒラタゴミムシ属 (*Synachus*) に属し、森林性種として知られている (石谷, 1996 ; 松本, 2005)。ツヤヒラタゴミムシ属では種ごとに都市化に対する耐性は異なるとされている (李・石井, 2009) が、クロツヤヒラタゴミムシは森林的環境を選好する (石谷, 1996) とされる一方で、樹林地で樹木の伐採後、間伐やササを刈り取った後に個体数が増加することが観察されている (Shibuya *et al.*, 2014 ; Osawa *et al.*, 2005)。このように造成地と半自然林に出現した種は、埋立地に出現した種よりは移動能力が劣るが、攪乱に対する耐性ない

し選好性がある種群であろうと推測される。

半自然林のみに出現した種は 12 種であった。ヨリトモナガゴミムシ *Pterostichus yoritomus*, アカガネオオゴミムシ *Trigonognatha cuprescens* は、草原には出現しない森林種とされる (松本, 2005)。ルイスオオゴミムシも雑木林 (谷脇ら, 2005) や成熟林 (松本, 2008) などでの出現が報告されており、森林性の種とみなせる。クロナガオサムシは、森林的環境に生息するとされており (曾田, 2013), 移動能力に乏しく都市化により衰退しやすい大型のオサムシ亜科 (Fujita *et al.*, 2008 ; 李・石井, 2009) に属する種である。このように半自然林のみに出現した種は、森林性の種のうち都市化の影響を特に受けやすい種であろう。

Niemelä *et al.* (1992) などでは、生息地ジェネラリストと森林スペシャリストという生態的な区別を行っており、松本 (2005) も森林が安定しているかどうかで出現パターンが異なるとしている。しかし、本研究調査地はいずれも落葉掻きや伐採などの人為による攪乱が少ない樹林地であり、短期的に見れば比較的安定した森林環境として維持されているといえる。したがって、都市の樹林地における地表性甲虫の群集組成は、種の環境選好性や森林の安定性の程度のみによって決定されているのではなく、移動分散能力の差異による影響もきわめて大きいことが証明された。半自然林のみに出現した種は、移動分散能力が弱く、伐採などの人為の介入や孤立で生息地が奪われた後には回復の難しい種であろう。逆に、埋立地のみに出現した種は分散能力が高いことが示唆される。また、地表性甲虫は、樹木や土砂の運搬の際に土に紛れて運ばれることが指摘されており (久保田, 2008), 埋立地に出現した種は人為により運搬されやすい特性を持つ可能性も考えられる。

今後は、これらの種の後翅の有無や大きさ、飛翔筋の有無、歩行能力などの特性や植

物や土壌とともに人為によって運ばれやすい性質など、種ごとの分散制限の差異をもたらす生態的性質を明らかにすることが必要である。

5. まとめ

本研究の結果から、都市の孤立林では分散制限が働くため、森林履歴により地表性甲虫群集の種組成に大きな違いがあることが明らかとなった。特に、皆伐や庭園化といった人為の介入により消失する種も多く、その後の回復は難しい種が存在することが明らかにされた。したがって都市林の保全には、半自然林の維持と緑地の連続性の確保が重要であることが示された。また、今後の環境変化に対してより耐性が低く保全に注意を要する種や、移動・分散能力が高く都市環境でも広く分布しうる種を特定することができた。



図 4-1 調査地点位置図

- 地点 1. 東京大学柏キャンパス（千葉県柏市）
- 地点 2. こんぶくろ池自然博物公園（千葉県柏市）
- 地点 3. 市野谷の森（千葉県流山市）
- 地点 4. 千葉県立中央博物館生態園（千葉県千葉市中央区）
- 地点 5. 東京大学大学院理学系研究科附属小石川植物園（東京都文京区）
- 地点 6. 東京大学本郷キャンパス懐徳園（東京都文京区）
- 地点 7. 葛西臨海公園鳥類園（東京都江戸川区）
- 地点 8. 東京港野鳥公園自然生態園（東京都大田区）
- 地点 9. 大井ふ頭中央海浜公園なぎさの森（東京都品川区）



図 4-2 東京大学柏キャンパス（地点 1）のプロット位置図（Google earth に加筆）
 N1, 2：半自然林
 P1-3：造成地



図 4-4 市野谷の森（地点 3）のプロット位置図（Google earth に加筆）
N5, 6：半自然林



図 4-5 A 千葉県立中央博物館生態園 (地点 4) のプロット位置図 (Google earth に加筆)

N7-10 : 半自然林

P4-8 : 造成地

B 千葉県立中央博物館生態園概要図 (大野・林, 2009)

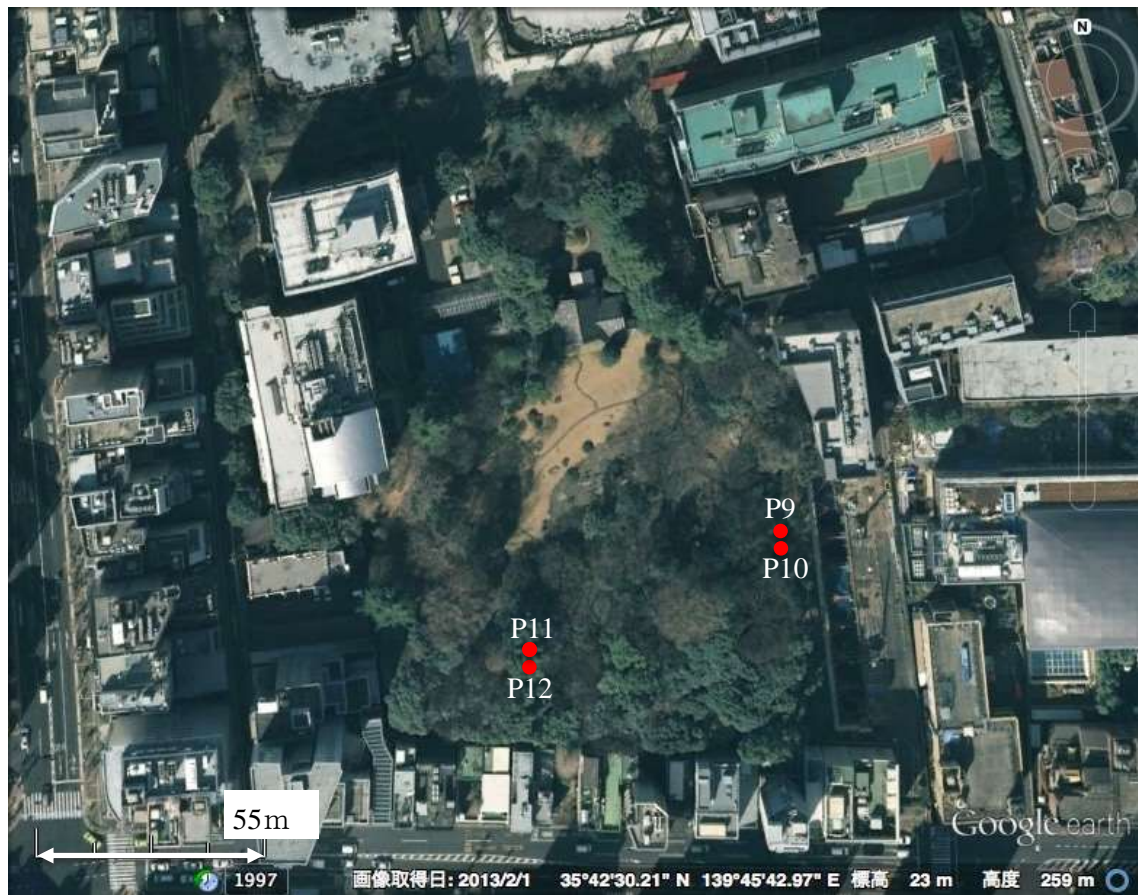


図 4-7 東京大学本郷キャンパス懐徳園（地点 6）のプロット位置図（Google earth に加筆）
 P9-12：造成地



図 4-8 葛西臨海公園鳥類園（地点7）のプロット位置図（Google earth に加筆）

R1-4：埋立地



図 4-9 A 東京港野鳥公園自然生態園（地点 8）のプロット位置図（Google earth に加筆）

R5-8：埋立地

B 東京港野鳥公園自然生態園案内図（日本野鳥の会グループ，2011）



図 4-10 大井埠頭中央海浜公園なぎさの森（地点 9）のプロット位置図（Google earth に加筆）

R9-12：埋立地

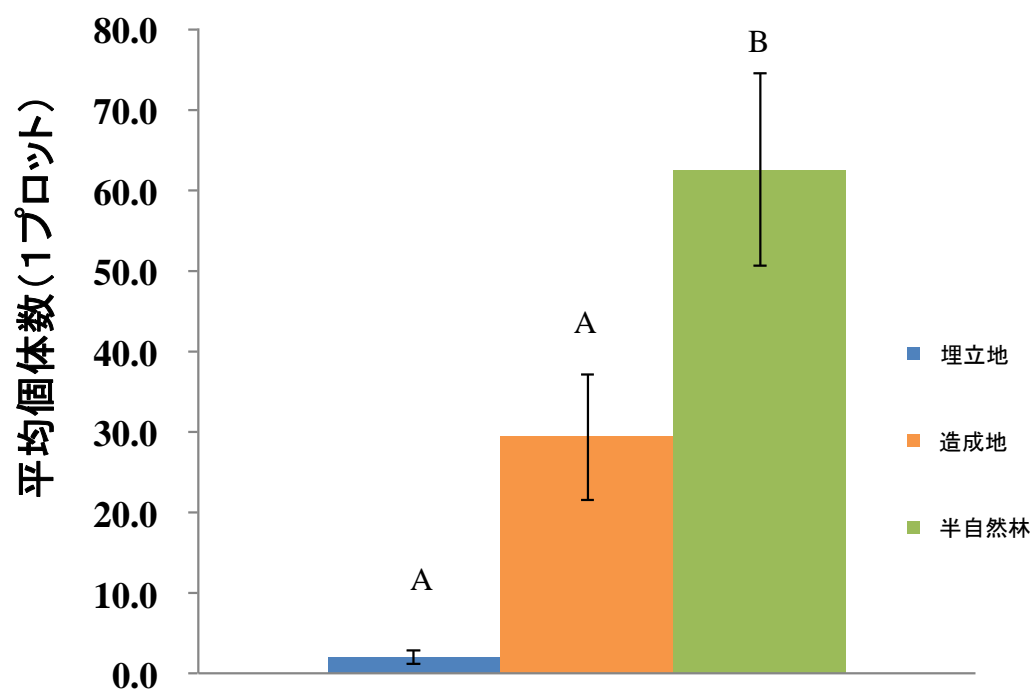


図 4-11 履歴タイプ別地表性甲虫平均個体数（1 プロットあたり）の比較

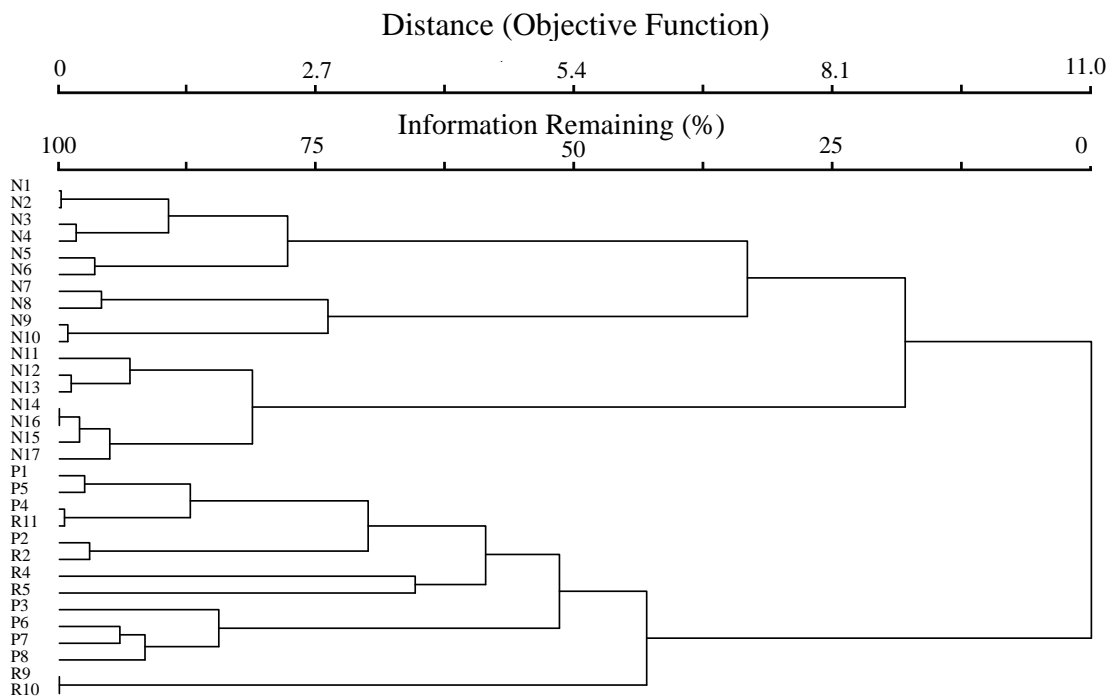


図 4-12 クラスタ分析によるプロットの分類

- N1, 2 : 東京大学柏キャンパス 半自然林
- N3, 4 : こんぶくろ池自然博物公園 半自然林
- N4, 5 : 市野谷の森 半自然林
- N 7-10 : 千葉県立中央博物館生態園 半自然林
- N11-17 : 小石川植物園 半自然林
- P1-3 : 東京大学柏キャンパス 造成地
- P4-8 : 千葉県立中央博物館生態園 造成地
- R2, 4 : 葛西臨海公園鳥類園 埋立地
- R5 : 東京港野鳥公園自然生態園 埋立地
- R9-11 : 大井埠頭中央海浜公園なぎさの森 埋立地

表 4-1 調査プロットの概要

履歴タイププロット	地名	履歴	参考文献	GPS	樹種	開空度(%)	リター層(cm)	土壌硬度(kg/cm ²)	土壌水分(%)	面積Ha
N1	地点1: 東大 柏キャンパス裏	1987年 管理開始 (伐採・移植含む) 管理開始	Yamashita <i>et al.</i> (2007) NPO法人 こんぶくろ池自然の森と アドバイザリー会 (2011) 新保 (2000) 大野・林 (2009) 半自然林として維持	35.902304, 139.933467	コナラ・ヤマザクラ・スギ	23.6	3.7	0.78	22.4	3
N2	柏キャンパス 雑木林			35.902352, 139.933547	ミズキ・シラカシ・ミズキ	24.4	3.7	1.04	25.6	3
N3	地点2: こんぶくろ池自然博物館公園			35.869917, 139.917442	ミズキ・ムクノキ・コナラ	18.1	4.7	0.39	20	18.5
N4	地点3: 市野谷の森			35.869986, 139.917271	ムクノキ・ミズキ・コブシ	19.1	4.2	0.47	19.8	18.5
N5	地点4 千葉県立 中央博物館生 態園			35.870134, 139.917309	シラカシ・コナラ・クヌギ	14.2	5.7	0.30	14.8	24.1
N6	地点5: 東京大学大学院 理学系研究科附属 小石川植物園			35.870134, 139.917309	コナラ・クヌギ	15.7	5	0.40	15.4	24.1
N7	地点6 千葉県立 中央博物館生 態園			35.599076, 140.137428	イヌシデ・タブノキ・ヒサカキ	17.8	1.3	0.46	15.6	6.6
N8	地点7 千葉県立 中央博物館生 態園			35.599479, 140.137699	イヌシデ・タブノキ	18	2.2	0.67	17	6.6
N9	地点8 千葉県立 中央博物館生 態園			35.870134, 139.917309	イヌシデ・コナラ	22	1.6	6.19	19	6.6
N10	地点9 千葉県立 中央博物館生 態園			35.599479, 140.137699	コナラ・ミズキ・ムクノキ	20.6	1.5	3.98	15.8	6.6
N11	地点10 千葉県立 中央博物館生 態園	35.718874, 139.745159	マテバシイ・シュロ	18.8	3.9	0.93	19.8	6.6		
N12	地点11 千葉県立 中央博物館生 態園	35.718926, 139.745063	ケヤキ・マテバシイ・シュロ	17.9	3.6	0.39	19.2	16		
N13	地点12 千葉県立 中央博物館生 態園	35.721038, 139.742922	コナラ・クスノキ	18.3	4.3	0.25	16.2	16		
N14	地点13 千葉県立 中央博物館生 態園	35.722049, 139.741319	イチョウ・ネズミモチ・シロダモ	15	2.5	0.54	18.8	16		
N15	地点14 千葉県立 中央博物館生 態園	35.722114, 139.741367	イチョウ・ミズキ・コブシ	16	2.6	0.67	18.8	16		
N16	地点15 千葉県立 中央博物館生 態園	35.721914, 139.74291	ヤブツバキ・ミズキ	22.2	1.4	0.28	25	16		
N17	地点16 千葉県立 中央博物館生 態園	35.721905, 139.742893	オガタマノキ・シュロ	15.6	1.4	0.30	21.6	16		
P1	地点1: 東大 柏キャンパス	1987年 管理開始 (伐採・移植含む) 管理開始	横沢・竹内 (2001) 大野・林 (2009) 江戸時代: 加賀藩庭園 明治時代より : 東大管理の庭園	35.899184, 139.934533	ムクノキ・ミズキ	26.8	0.9	1.10	31	0.2
P2	柏キャンパス 雑木地			35.899349, 139.934662	ムクノキ・ミズキ	20.2	0.9	1.06	22.6	0.2
P3	地点4 千葉県立 中央博物館生 態園			35.901235, 139.938814	コブシ・ミズキ・ムクノキ	26.3	2	0.95	14.6	0.2
P4	地点5 千葉県立 中央博物館生 態園			35.598729, 140.137146	コナラ・クスノギ・ムクノキ	17.3	2.5	0.28	17	6.6
P5	地点6 千葉県立 中央博物館生 態園			35.599479, 140.137699	コナラ・イヌシデ・ムラサキシキブ	18.4	2.5	0.42	14.6	6.6
P6	地点7 千葉県立 中央博物館生 態園			35.598668, 140.137377	コナラ・クスノギ	23	3	1.49	15.4	6.6
P7	地点8 千葉県立 中央博物館生 態園			35.597285, 140.136947	シラカシ・タブノキ・スダジイ	23.7	3.3	1.78	14.4	6.6
P8	地点9 千葉県立 中央博物館生 態園			35.597292, 140.136886	スダジイ・タブノキ・シラカシ	19.3	3.2	0.98	19.8	6.6
P9	地点10 千葉県立 中央博物館生 態園			35.708507, 139.762262	ミズキ・スダジイ	19.4	2.5	0.70	27.6	1.5
P10	地点6 本郷キャンパス徳徳館			35.708436, 139.762261	スダジイ・シロダモ	19.9	3.1	0.78	25.4	1.5
P11	地点12 本郷キャンパス徳徳館	1985-1975埋め立て 1977開園	木下ほか (2005) 東京都港湾局 (2011)	35.708137, 139.76164	シロダモ・ネズミモチ	16.5	3.3	0.71	24	1.5
P12	地点13 本郷キャンパス徳徳館			35.70819, 139.761634	ケヤキ・シラカシ	12.6	3.2	0.55	22.8	1.5
R1	地点7 葛西臨港公園 鳥園			35.639554, 139.867195	マテバシイ・クロマツ	17.8	1.7	0.69	23.6	27
R2	地点7 葛西臨港公園 鳥園			35.639546, 139.866975	マテバシイ	15.7	2.0	0.92	24	27
R3	地点8 野鳥公園 自然生態園			35.63931, 139.866122	マテバシイ・マダケ	19	1.7	1.14	20.4	27
R4	地点8 野鳥公園 自然生態園			35.63935, 139.865998	マテバシイ・マダケ	21.2	2.0	1.03	21.2	27
R5	地点9 野鳥公園 自然生態園			35.583812, 139.756268	タブノキ・ネズミモチ	22.6	2.5	0.62	32.6	5
R6	地点9 野鳥公園 自然生態園			35.583861, 139.756228	クロマツ・ネズミモチ・シラカシ	23.1	2.7	0.68	30.4	5
R7	地点9 野鳥公園 自然生態園			35.584174, 139.756411	タブノキ・マテバシイ	18.9	2.3	0.44	20.2	5
R8	地点9 野鳥公園 自然生態園			35.584133, 139.756349	タブノキ・ネズミモチ・シラカシ	20	2.7	0.50	22	5
R9	地点9 大井ふ頭中央海浜公園 なぎさの森	35.59409, 139.748836		タブノキ・ネズミモチ・ネズミモチ	15	2.8	0.49	18.2	5	
R10	地点9 大井ふ頭中央海浜公園 なぎさの森	35.594162, 139.74884		ネズミモチ・ケヤキ	18.8	2.0	0.86	21.2	5	
R11	地点9 大井ふ頭中央海浜公園 なぎさの森	35.595075, 139.749277		ケヤキ・アラカシ	18.8	1.8	0.74	18	5	
R12	地点9 大井ふ頭中央海浜公園 なぎさの森	35.595092, 139.749332		マテバシイ・ネズミモチ	18.3	1.8	0.49	19.4	5	

表 4-2 各プロットの地表性甲虫群集

[illegible]

種の並びは上野ら (1985) による。

表 4-3 履歴タイプ別の地表性甲虫組成

和名	学名	埋立地	造成地	半自然林
オオヒラタシデムシ	<i>Eusilpha japonica</i> (Motschulsky)	1.0 *	22.6 ***	21.1 **
アオオサムシ	<i>Carabus insulicola</i> Chaudoir	0.4 *	1.1 **	15.4 ***
ハコダテゴモクムシ	<i>Harpalus discrepans</i> Morawitz	0.3 *	0.1 *	1.1 **
オオクロツヤヒラタゴミムシ	<i>Synuchus nitidus</i> (Motschulsky)	0.3 *	1.4 ***	4.1 **
スナゴミムシダマシ	<i>Gonocephalum japanum</i> Motschulsky	0.1 *	0.8 *	1.1 *
ヒメツヤヒラタゴミムシ	<i>Synuchus dulcigradus</i> (Bates)		1.0 *	0.6 **
クロツヤヒラタゴミムシ	<i>Synuchus cycloderus</i> (Bates)		0.9 **	3.6 **
マルガタツヤヒラタゴミムシ	<i>Synuchus arcuaticollis</i> (Motschulsky)		0.4 *	0.9 *
オオスナハラゴミムシ	<i>Diplocheila zealandica</i> (Redtenbacher)		0.3 *	1.2 **
オオホソクビゴミムシ	<i>Brachinus scotomedes</i> Redtenbacher		0.2 *	1.3 **
クロシデムシ	<i>Nicrophorus concolor</i> Kraatz		0.2 *	0.2 *
アトボシアオゴミムシ	<i>Chlaenius naeviger</i> Morawitz		0.1 *	0.1 *
アオゴミムシ	<i>Chlaenius pallipes</i> Gebler		0.1 *	0.2 *
キマワリ	<i>Plesiophthalmus nigrocyaneus</i> Motschulsky		0.1 *	0.2 *
キンナガゴミムシ	<i>Pterostichus versicolor</i> (Sturm)		0.1 *	0.1 *
ヨリトモナガゴミムシ	<i>Pterostichus yoritomus</i> Bates			5.4 **
オオゴミムシ	<i>Lesticus magnus</i> (Motschulsky)			2.3 ***
コガシラナガゴミムシ	<i>Pterostichus microcephalus</i> (Motschulsky)			1.1 **
スジアオゴミムシ	<i>Haplochlaenius costiger</i> (Chaudoir)			0.6 *
オオアトボシアオゴミムシ	<i>Chlaenius micans</i> (Fabricius)			0.1 *
キボシアオゴミムシ	<i>Chlaenius posticalis</i> Motschulsky			0.1 *
アトワアオゴミムシ	<i>Chlaenius virgulifer</i> Chaudoir			0.5 *
コクロシデムシ	<i>Ptomascopus morio</i> Kraatz			0.4 *
アカガネオオゴミムシ	<i>Trigonognatha cuprescens</i> Motschulsky			0.4 *
クロナガオサムシ	<i>Leptocarabus procerulus</i> (Chaudoir)			0.2 *
ルイスオオゴミムシ	<i>Trigonotoma lewisii</i> Bates			0.2 *
ヨツボシモンシデムシ	<i>Nicrophorus quadripunctatus</i> Kraatz			0.1 *
コウチュウ目合計個体数(1プロット平均)		2.0	29.3	62.5
コウチュウ目種数		5	15	27
多様度指数		2.01	1.57	4.51

数値は1プロットあたり平均個体数を示す。

地表性甲虫種の並びは、すべてのタイプに出現した種、造成地と半自然林に出現した種、半自然林のみに出現した種、それぞれの平均個体数の多い順。

*, **と***は、タイプ別出現プロット率を示す。

0%<*<33%, 33%≤**<66%, 66%≤***<100%

表 4-4 半自然林タイプの調査地の地表性甲虫群集

		東京大学 柏 キャンパス		こんぶくろ池 自然博物 公園		市野谷 の森		千葉県立 中央博物館 生態園		東京大学大学院 理学系研究科附属 小石川植物園	
		プロット数		2		2		4		7	
和名	Scientific name	平均個体数	RD(%)	平均個体数	RD(%)	平均個体数	RD(%)	平均個体数	RD(%)	平均個体数	RD(%)
オサムシ科 Family Carabidae											
クロナガオサムシ	<i>Leptocarabus procerulus</i> (Chaudoir)	1.5	1.1								
アオオサムシ	<i>Carabus insulicola</i> Chaudoir	11.5	8.8	26.5	18.1			0.3	1.0	26.3	67.6
アトワアオゴミムシ	<i>Chlaenius virgulifer</i> Chaudoir					1.5	2.3			0.9	2.2
オオアトボシアオゴミムシ	<i>Chlaenius micans</i> (Fabricius)									0.1	0.4
キボシアオゴミムシ	<i>Chlaenius posticalis</i> Motschulsky									0.1	0.4
アトボシアオゴミムシ	<i>Chlaenius naeviger</i> Morawitz	0.5	0.4								
アオゴミムシ	<i>Chlaenius pallipes</i> Gebler			1.0	0.7					0.1	0.4
オオスナハラゴミムシ	<i>Diplocheila zeelandica</i> (Redtenbacher)	3.5	2.7	1.0	0.7					1.6	4.0
オオゴミムシ	<i>Lesticus magnus</i> (Motschulsky)	2.5	1.9	3.0	2.0			0.3	1.0	3.3	8.5
ハコダテゴモクムシ	<i>Harpalus discrepans</i> Morawitz			0.5	0.3	1.0	1.5	0.3	1.0	2.0	5.1
キンナガゴミムシ	<i>Pterostichus versicolor</i> (Sturm)			0.5	0.3					0.1	0.4
ヨリトモナガゴミムシ	<i>Pterostichus yoritomus</i> Bates	1.0	0.8	13.5	9.2	1.5	2.3	15.0	57.7		
コガシラナガゴミムシ	<i>Pterostichus microcephalus</i> (Motschulsky)	1.5	1.1	2.5	1.7	1.5	2.3	2.0	7.7		
オオクロツヤヒラタゴミムシ	<i>Synuchus nitidus</i> (Motschulsky)	18.0	13.7	3.0	2.0	13.5	20.6	0.3	1.0		
クロツヤヒラタゴミムシ	<i>Synuchus cycloclerus</i> (Bates)	16.5	12.6	8.5	5.8	4.5	6.9	0.5	1.9	0.1	0.4
マルガタツヤヒラタゴミムシ	<i>Synuchus arcuaticollis</i> (Motschulsky)	3.0	2.3	1.0	0.7	3.5	5.3				
ヒメツヤヒラタゴミムシ	<i>Synuchus dulcigradus</i> (Bates)	1.5	1.1	1.0	0.7	2.5	3.8	0.3	1.0		
ルイスオオゴミムシ	<i>Trigonotoma lewisii</i> Bates	1.5	1.1								
アカガネオオゴミムシ	<i>Trigonognatha cuprescens</i> Motschulsky	0.5	0.4	1.0	0.7	1.5	2.3				
スジアオゴミムシ	<i>Haplochaenius costiger</i> (Chaudoir)	1.0	0.8	1.5	1.0	3.0	4.6				
オオホソクビゴミムシ	<i>Brachinus scotomedes</i> Redtenbacher	6.5	5.0	3.0	2.0	0.5	0.8	0.5	1.9		
シデムシ科 Family Silphidae											
オオヒラタシデムシ	<i>Eusilpha japonica</i> (Motschulsky)	60.0	45.8	78.5	53.6	28.5	43.5	6.3	24.0		
ヨツボシモンシデムシ	<i>Nicrophorus quadripunctatus</i> Kraatz			0.5	0.3	0.5	0.8				
クロシデムシ	<i>Nicrophorus concolor</i> Kraatz									0.4	1.1
コクロシデムシ	<i>Ptomascopus morio</i> Kraatz									1.0	2.6
ゴミムシダマシ科 Family Tenebrionidae											
キマフリ	<i>Plesiophthalmus nigrocyaneus</i> Motschulsky	0.5	0.4					0.5	1.9		
スナゴミムシダマシ	<i>Gonocephalum japonum</i> Motschulsky									2.7	7.0
コウチュウ目合計個体数(1プロット平均)		131.0		146.5		65.5		26.0		38.9	
コウチュウ目種数		17		17		13		11		13	
多様度指数		3.9		3.0		4.1		2.5		2.1	

種の並びは上野ら（1985）による。

RD は相対優占度，ハイライトは優占種を示す。

表 4-5 造成地タイプの調査地の地表性甲虫群集

和名Scientific name		プロット数	東京大学 柏 キャンパス		千葉県立 中央博物館 生態園		東京大学 本郷キャンパス 徳徳園	
			3		5		4	
			平均個体数	RD(%)	平均個体数	RD(%)	平均個体数	RD(%)
オサムシ科	Family Carabidae							
クロナガオサムシ	<i>Leptocarabus procerulus</i> (Chaudoir)							
アオオサムシ	<i>Carabus insulicola</i> Chaudoir		2.0	6.6	1.4	2.7		
アトワアオゴミムシ	<i>Chlaenius virgulifer</i> Chaudoir							
オオアトボシアオゴミムシ	<i>Chlaenius micans</i> (Fabricius)							
キボシアオゴミムシ	<i>Chlaenius posticalis</i> Motschulsky							
アトボシアオゴミムシ	<i>Chlaenius naeviger</i> Morawitz		0.3	1.1				
アオゴミムシ	<i>Chlaenius pallipes</i> Gebler		0.3	1.1				
オオスナハラゴミムシ	<i>Diplocheila zeelandica</i> (Redtenbacher)		0.7	2.2	0.2	0.4		
オオゴミムシ	<i>Lesticus magnus</i> (Motschulsky)							
ハコダテゴモクムシ	<i>Harpalus discrepans</i> Morawitz				0.2	0.4		
キンナガゴミムシ	<i>Pterostichus versicolor</i> (Sturm)		0.3	1.1				
ヨリトモナガゴミムシ	<i>Pterostichus yoritomus</i> Bates							
コガシラナガゴミムシ	<i>Pterostichus microcephalus</i> (Motschulsky)							
オオクロツヤヒラタゴミムシ	<i>Synuchus nitidus</i> (Motschulsky)		3.0	9.9	1.6	3.1		
クロツヤヒラタゴミムシ	<i>Synuchus cycloderus</i> (Bates)		1.0	3.3	1.6	3.1		
マルガタツヤヒラタゴミムシ	<i>Synuchus arcuaticollis</i> (Motschulsky)		0.7	2.2	0.6	1.2		
ヒメツヤヒラタゴミムシ	<i>Synuchus dulcigradus</i> (Bates)		1.3	4.4	1.6	3.1		
ルイスオオゴミムシ	<i>Trigonotoma lewisii</i> Bates							
アカガネオオゴミムシ	<i>Trigonognatha cuprescens</i> Motschulsky							
スジアオゴミムシ	<i>Haplochaenius costiger</i> (Chaudoir)							
オオホソクビゴミムシ	<i>Brachinus scotomedes</i> Redtenbacher		0.7	2.2				
シデムシ科	Family Silphidae							
オオヒラタシデムシ	<i>Eusilpha japonica</i> (Motschulsky)		16.3	53.8	44.4	85.4		
ヨツボシモンシデムシ	<i>Nicrophorus quadripunctatus</i> Kraatz							
クロシデムシ	<i>Nicrophorus concolor</i> Kraatz		0.7	2.2				
コクロシデムシ	<i>Ptomascopus morio</i> Kraatz							
ゴミムシダマシ科	Family Tenebrionidae							
キマワリ	<i>Plesiophthalmus nigrocyaneus</i> Motschulsky				0.2	0.4		
スナゴミムシダマシ	<i>Gonocephalum japanum</i> Motschulsky		3.0	9.9	0.2	0.4		
コウチュウ目合計個体数(1プロット平均)			30.3		52		0	
コウチュウ目種数			13		10		0	
多様度			3.1		1.4		0	

種の並びは上野ら（1985）による。

RD は相対優占度，ハイライトは優占種を示す。

表 4-6 埋立地タイプの調査地の地表性甲虫群集

		地点名	高西臨海公園		東京港 野島公園		大井ふ頭 中央海浜公園 なぎさの森	
		プロット数	4		4		4	
和名	Scientific name		平均個体数	RD(%)	平均個体数	RD(%)	平均個体数	RD(%)
オサムシ科		Family Carabidae						
クロナガオサムシ	<i>Leptocarabus procerulus</i> (Chaudoir)							
アオオサムシ	<i>Carabus insulicola</i> Chaudoir						1.25	27.8
アトワアオゴミムシ	<i>Chlaenius virgulifer</i> Chaudoir							
オオアトボシアオゴミムシ	<i>Chlaenius micans</i> (Fabricius)							
キボシアオゴミムシ	<i>Chlaenius posticalis</i> Motschulsky							
アトボシアオゴミムシ	<i>Chlaenius naeviger</i> Morawitz							
アオゴミムシ	<i>Chlaenius pallipes</i> Gebler							
オオスナハラゴミムシ	<i>Diplocheila zeelandica</i> (Redtenbacher)							
オオゴミムシ	<i>Lesticus magnus</i> (Motschulsky)							
ハコダテゴモクムシ	<i>Harpalus discrepans</i> Morawitz		0.75	60				
キンナガゴミムシ	<i>Pterostichus versicolor</i> (Sturm)							
ヨリトモナガゴミムシ	<i>Pterostichus yoritomus</i> Bates							
コガシラナガゴミムシ	<i>Pterostichus microcephalus</i> (Motschulsky)							
オオクロツヤヒラタゴミムシ	<i>Synuchus nitidus</i> (Motschulsky)		0.5	40			0.25	5.6
クロツヤヒラタゴミムシ	<i>Synuchus cycloderus</i> (Bates)							
マルガタツヤヒラタゴミムシ	<i>Synuchus arcuaticollis</i> (Motschulsky)							
ヒメツヤヒラタゴミムシ	<i>Synuchus dulcigradus</i> (Bates)							
ルイスオオゴミムシ	<i>Trigonotoma lewisii</i> Bates							
アカガネオオゴミムシ	<i>Trigonognatha cuprescens</i> Motschulsky							
スジアオゴミムシ	<i>Haplochaenius costiger</i> (Chaudoir)							
オオホソクビゴミムシ	<i>Brachinus scotomedes</i> Redtenbacher							
シデムシ科		Family Silphidae						
オオヒラタシデムシ	<i>Eusilpha japonica</i> (Motschulsky)						3	66.7
ヨツボシモンシデムシ	<i>Nicrophorus quadripunctatus</i> Kraatz							
クロシデムシ	<i>Nicrophorus concolor</i> Kraatz							
コクロシデムシ	<i>Ptomascopus morio</i> Kraatz							
ゴミムシシダマシ科		Family Tenebrionidae						
キマワリ	<i>Plesiophthalmus nigrocyanus</i> Motschulsky							
スナゴミムシシダマシ	<i>Gonocephalum japonum</i> Motschulsky				0.25	100		
コウチュウ目合計個体数	Number of individuals		1.25		0.25		4.5	
コウチュウ目種数	Number of species		2		1		3	
多様度			1.92		1		1.91	

種の並びは上野ら（1985）による。

RD は相対優占度，ハイライトは優占種を示す。

表 4-7 地表性甲虫個体数，地表性甲虫種数と各環境要因との相関

	開空度 (%)	リター厚 (cm)	土壌硬度 (kg/cm ²)	土壌水分 (%)	面積 (ha)	樹木密度	max DBH
個体数	0.038	0.379 ※	0.399 ※	-0.108	0.274	0.178	0.186
種数	0.162	0.501 ※	0.526 ※	-0.238	0.212	0.349 ※	0.116

※ P<0.05

max DBH は，プロット内樹木最大胸高直径を表す.

表 4-8 履歴タイプごとの環境要因

	埋立地	造成地	半自然林
開空度 (%)	19.1±0.7	20.3±1.19	18.7±0.73
リター厚 (cm)	2.14±0.11	2.53±0.25	3.14±0.34
土壌硬度 (kg/cm ²)	0.72±0.07	0.89±0.12	1.06±0.38
土壌水分 (%)	22.6±1.32	20.8±1.63	19.1±0.78

数値は平均値±SD を示す.

表 4-9 地表性甲虫種数，個体数に対する履歴と環境要因の効果の検定（共分散分析）

1. 種数に対する効果の検定

	要因	パラメータ数	自由度	平方和	F値	p値(Prob>F)
樹木密度	密度	1	1	6.79536	0.6168	0.4375
	履歴	2	2	251.39925	11.4086	0.0002*
	密度*履歴	2	2	7.20395	0.3269	0.7233
.....						
土壌硬度	土壌硬度(kg/cm ²)	1	1	0.00388	0.0005	0.9826
	履歴	2	2	155.51342	9.6325	0.0005*
	土壌硬度(kg/cm ²)*履歴	2	2	63.35218	3.924	0.0290*
.....						
リター厚	リター厚(cm)	1	1	0.05321	0.0065	0.936
	履歴	2	2	166.09808	10.2117	0.0003*
	リター厚(cm)*履歴	2	2	67.21211	4.1322	0.0245*

2. 個体数に対する効果の検定

	要因	パラメータ数	自由度	平方和	F値	p値(Prob>F)
土壌硬度	土壌硬度(kg/cm ²)	1	1	0.0083	0	0.9956
	履歴	2	2	9108.1026	17.0682	<.0001*
	土壌硬度(kg/cm ²)*履歴	2	2	319.0336	0.5979	0.5555
.....						
リター厚	リター厚(cm)	1	1	0.3565	0.0013	0.971
	履歴	2	2	9477.7185	17.7623	<.0001*
	リター厚(cm)*履歴	2	2	344.769	0.6461	0.5302

第5章 総合考察

本研究は、攪乱に対する地表性甲虫群集の反応を把握し、地表性甲虫群集の保全と地表性甲虫群集の環境指標としての応用への基礎的知見を得るため、植生変化と分散制限が地表性甲虫群集に与える影響を明らかにすることを目的とした。本研究の概要を模式図（図 5-1）に示す。

まず自然攪乱からの長期的な回復過程である植生の一次遷移過程に着目し、植生の発達に伴う地表性甲虫群集の遷移過程を明らかにした。地表性甲虫群集は環境の変化に鋭敏に反応することが知られているが、植生遷移、特に植生一次遷移に伴う地表性甲虫群集の遷移については十分に解明されていなかった。第 2 章の結果により植生一次遷移に伴い地表性甲虫群集が科・亜科レベルで遷移することが明らかとなった。緒勝・塘（2015）も裏磐梯地域の地表性甲虫調査から、1888 年の磐梯山の噴火後の地表性甲虫群集の遷移を示唆しており、植生一次遷移に伴う地表性甲虫群集の遷移は普遍的な現象であろう。昆虫は遺骸が土壌の養分を供給するなど火山荒原の植生に正の影響を及ぼすことが報告されており（Edwards & Sugg, 1993 ; Fagan & Bishop, 2000）、植生遷移それぞれの段階に出現する地表性甲虫種の生態的機能を明らかにすることが求められる。本研究ではゴミムシダマシ科スナゴミムシ亜科が火山性一次遷移初期に出現する地表性甲虫種を代表することが明らかにされた。アメリカワシントン州セントヘレンズ山でも、噴火後の火山荒原にゴミムシダマシ科の 1 種の *Scaphidema pictum* が侵入してくることが報告されているが（Parmenter *et al.*, 2005）、ヨーロッパの氷河退行に伴う一次遷移では、遷移初期の裸地や植生がまばらな場所に出現する種としてマルガタゴミムシ *Amara* 属の種、マルクビゴミムシ属 *Nebria* の種、ミズギワゴミムシ属

Bembidion の種, *Oreonebria castanea* などがあげられている (Gobbi *et al.*, 2006, 2007, 2010 ; Bråten *et al.*, 2012 ; Schlegel & Riesen, 2012). これらに共通しているのは移動分散能力が高く, 植物や土壌の発達がなくとも耐えられるという生態的特徴とされ, 植生の発達に伴い植食者や雑食性の種が増え, 捕食者になっていくとされる. 第 2 章の結果から, 富士山火山荒原で初期に優占するホソスナゴミムシ *Gonocephalum sexuale* とスナゴミムシ *G. japanum* の 2 種の生態的機能の解明が今後の重要な課題であると考えられる. また, イタドリパッチ間の詳細な植生遷移と地表性甲虫群集組成の比較から, 地表性甲虫群集は植生と対応して遷移していることが明らかとなった. Kaufmann (2001) は, 氷河退行後の脊椎動物相の遷移について, 不毛なモレーン状態時に最初に侵入するのは捕食性の地表性甲虫種とクモ類で, 40 年から 50 年経過し植生の発達に伴い植食者が侵入し, 100 年経過し土壌相が発達しヤスデなどの腐食者がふえてくるとしているが, 本研究で遷移初期種と考えられたホソスナゴミムシとスナゴミムシはいずれも腐食から植食である可能性が高く, 上記とは一致していない. 富士山の遷移初期に出現した捕食性の昆虫種としては, 飛翔性の高いミヤマハンミョウ *Cicindela sachalinensis* が出現しており, 本種はイタドリパッチの定着よりも早く侵入している可能性が高い.

イタドリパッチが拡大し, その他草本種の侵入, そして木本種の侵入という順に植生遷移が進行するのに伴い, スナゴミムシ亜科の種から, 森林性の地表性甲虫種に遷移していた. Halme & Niemelä (1993) は, 小面積の孤立林に出現していた種とエッジに生息していた種に大きな差はないこと, 林分の周辺部の種も小面積の孤立林には侵入できること, 大面積でも孤立林には出現しない森林種がいることを示している. 本研究で遷移が進行し面積が拡大したイタドリパッチには, 生息できる環境の幅が広い

種や明るい森林を好む種が出現したと一致した傾向と考えられる。また、途中相と成熟林に出現した地表性甲虫種が異なっていたことは、成熟林に出現した種は安定した森林を好み、移動能力が低く途中相などに定着しない種であることを示唆している。

遷移初期には、地表性甲虫群集の多様性は、木本種の侵入の有無により大きな影響を受けていることが示された。このことは、ヨーロッパの植林のサイクルにおいて、林齢が大きく異なると地表性甲虫群集が異なり、林齢が進むと地表性甲虫群集が遷移し、リター量、草本層の植被率、低木層の植被率、林冠の閉鎖と餌資源の密度が地表性甲虫群集の集合に影響し、林齢が進むと地表性甲虫群集が遷移すること (Niemelä *et al.*, 1996 ; Butterfield 1997 ; Koivula *et al.*, 2002 ; Du Bus de Warnaffe & Lebrun, 2004 ; Magura *et al.*, 2006) と一致した傾向と考えられる。面積が拡大したイタドリパッチは木本種の定着により、林縁部 (Spence *et al.*, 1996; Magura *et al.*, 2001; Heliölä *et al.*, 2001) と同様の環境を提供し、森林性の地表性甲虫群集の侵入が促されたと考えられる。

次に第 3 章では、短期的に繰り返される河川による攪乱が河畔林の地表性甲虫群集に与える影響を明らかにした。Bonn *et al.* (2002) は氾濫期間の長さや、氾濫が一時的か周期的かなどが地表性甲虫相に影響するとしている。本研究においても冠水の頻度により地表性甲虫群集に差があった。冠水の影響が少ない二次林に出現した種は、森林的環境に生息する (曾田, 2013) クロナガオサムシや、森林スペシャリスト (Fujita *et al.*, 2008 ; Kaizuka & Iwasa, 2015) であり、攪乱から時間が経過して比較的安定した環境を好む (石谷, 1996 ; 谷脇ら, 2005) とされるクロツヤヒラタゴミムシ、オオクロツヤヒラタゴミムシなどであったことから、二次林の環境を選好して出現し

た種と考えられ、イタリア (Mazzei *et al.*, 2015) や北米 (Rykken *et al.*, 2007) の河畔林の出現種の特徴と一致した。

一方、河川の氾濫が高頻度に地表を攪乱する場所では、森林が成立していても森林性種が定着できないことが明らかとなった。樹木の有無は森林性の地表性甲虫種にとって重要であり、河川敷環境においても本研究の小貝川流域の河畔林プロット同様にヤナギ群落が存在する場所では森林性の地表性甲虫種が多く生息していること (李・石井, 2010) が報告されている。しかし、本研究の二次林以外のプロットは、河畔林であっても河畔草地であっても河川敷を主な生息地とする種がほとんどであった。つまり、河畔林の群集組成は安定した森林とは大きく異なり、高頻度の冠水という攪乱による地表面の環境の変化により森林性の甲虫種の定着が妨げられていることが示された。ドイツのイーザル川、北米のリオ・グランデ川やポーランドの河川でも、河川氾濫による地表の冠水によって地表性甲虫相が影響を受けることが報告されている (Hering, D. & Plachter, H., 1997 ; Ellis *et al.*, 2001 ; Carton *et al.*, 2003 ; Sienkiewicz & Zmihorski, 2012)。したがって、河畔林では、森林性種ではなく分散能力が高い生息地ジェネラリストが分布することが示唆された。

最後に第 4 章において、都市の孤立化した樹林地において地表性甲虫群集に与える分散制限の影響を明らかにした。攪乱の履歴が異なる地点ごとに平均種数や個体数には有意な差があったが、土壌動物群集に影響があると考えられる樹林地の面積とは有意な相関はみられなかったこと、履歴の効果が有意であったことから、埋立や造成という土地履歴の違いが、地表性甲虫の種数や個体数を制限している主な要因であると考えられた。したがって、都市林では攪乱後の分散制限が大きな影響を与えていることが明らかとなった。造成地の種数が半自然林に比べ有意に少ないのは、皆伐・庭園

化といった人為の介入により多くの種が消失したまま、近隣の樹林地からの移入による回復が生じていないことが原因であると考えられる。東京大学本郷キャンパス懷徳園のように、造成後 100 年以上経過しても地表性甲虫種が出現しない例があることから孤立化が著しく周囲が自動車道路で囲まれているような都市部の樹林地の場合は、地表性甲虫種の侵入はきわめて難しいことが示された。また、埋立地の種数が造成地に比べさらに少ない傾向にあったのは、種のプールとなりうる半自然林からの距離が遠いことに加えて、造成地では皆伐や土地造成などの攪乱を生き延びた種も存在した可能性がある一方で、埋立地では地表性甲虫がほぼ全く存在しない状態からスタートしているという違いのためと考えられた。また、埋立地に出現した種は、樹木や土砂の運搬の際に土に紛れて運ばれた可能性も高い。このような埋立地を対象にした既往研究は見当たらないが、孤立した埋立地の森林では地表性甲虫が全く採集されない調査地が多数あったことは、埋立地の土壤生態系の健全性を考える上で注目すべき成果と考えられる。

さらに、半自然林として樹林地が維持されていても孤立化が顕著である場合には、地表性甲虫群集の多様性の低下が生じていることが示唆された。このことは、都市近郊の孤立林では移入率の低下により種数や個体数が減少し土壤生態系が単純化するため（山本，1987）地表性甲虫群集が時間の経過にしたがって種数と個体数が減少するという報告（谷脇，2005）と一致しており、小面積で孤立した半自然林では長期間の間には何らかの要因によって一部の種が消滅し、環境変化に対する耐性の強い種やその地の環境に適している特定の種群が優占するようになることを示唆している。

こうしたことから、孤立した樹林地では地表性甲虫群集の多様性を維持することは困難である。GloboNet を通じた各国での生物多様性への人為の影響について、都市化

では地表性甲虫群集の多様性は低下するとしているという世界各地での結果 (Niemelä *et al.*, 2002 ; Ishitani *et al.*, 2003 ; Sadler *et al.*, 2006 ; Elek & Lövei, 2007) を, 本研究も支持したといえる. Magura *et al.* (2010) は, 都市部では生息地ジェネラリストが増えることも示唆しているが, 本研究では造成地タイプの森林や埋立地に出現した種はすべて半自然林タイプにも出現した種であり, むしろ森林性種が主であったと考えられる. 都市林の地表性甲虫群集の多様性保全のためには, 現存する半自然林の保全と, 埋立地や造成地と半自然林との連続性を確保することが重要であることが示された.

半自然林のみに出現した 12 種は, 移動分散能力が弱く伐採などの人為の介入や孤立で生息地が奪われた後の回復は難しいであろう. 一方, 埋立地にも出現した 5 種は, 分散能力が高い種であることが示唆された.

本研究で出現した 63 種の組成表を表 5-1 に示す. 本研究において, 攪乱に弱く今後の環境変化に対してより鋭敏に反応する種と, 移動・分散能力が高いために攪乱に強い種を特定することができた. 石谷 (1996) は, 地表性甲虫類を攪乱を避ける攪乱回避型と攪乱された環境に素早く侵入する攪乱後侵入型に分類している. 攪乱回避型の種は, 特定の環境のみに生育するため分布域が狭く, 攪乱に弱く安定した環境を好む. 攪乱後侵入型の種は, 攪乱後に素早く侵入し分布域を拡大する能力を持っており, 様々な環境に適応できる. 第 4 章で半自然林タイプのプロットのみに出現した種は攪乱回避型, 埋立地タイプのプロットと造成地タイプのプロットに出現した種は攪乱後侵入型の種が主であると考えられる. 半自然林に出現した種は, 攪乱回避型の種であり, 攪乱に弱く伐採などの人為の介入や孤立で生息地が奪われた後の回復は難しいであろう. 埋立地のみに出現した種は, 攪乱後侵入型で, 攪乱に対して特に強いことが示唆された.

本研究第 4 章で埋立地に出現した 5 種は、特に攪乱に強い種と考えられ、その特性について分布域と合わせて考察する。オオクロツヤヒラタゴミムシ *Synuchus nitidus* は、第 3 章で河川の二次林、第 4 章で都市林の埋立地、造成地と半自然林に出現し移動分散能力が高いことが示唆された。本種は、第 2 章で富士山イタドリ群落、途中相と成熟林、第 3 章で河川二次林、第 4 章で都市林の造成地と広範囲に出現したクロツヤヒラタゴミムシ *Synuchus cycloderus* と同属で、ツヤヒラタゴミムシ *Synuchus* 属に属する森林種である（石谷，1996；松本，2005）。さらに、石谷（1996）は、この 2 種は攪乱から時間がたち比較的安定した環境に出現する種としている。したがって、この 2 種は、適応できる環境が比較的安定した森林に限られており攪乱に弱いとされている。しかし、クロツヤヒラタゴミムシは本研究では富士山、河川の二次林、都市林と広範囲に出現しており、上野ほか（1985）でも、北海道、本州、四国、九州、朝鮮半島と中国と広く分布するとされている。また、クロツヤヒラタゴミムシは、樹木の伐採後、間伐やササを刈り取った後に個体数が増加することが観察されており（Shibuya *et al.*, 2014；Osawa *et al.*, 2005）攪乱に強いことが示唆されている。また、オオクロツヤヒラタゴミムシも本研究では、河川の二次林と埋立地の樹林地に出現しており、上野ほか（1985）でも、北海道、本州、四国、九州、千島、朝鮮半島と中国と広範囲に分布するとされている。李・石井（2009）でも都市公園の樹林地に出現しており、都市化に強い種である。このように、これらの 2 種は、適応できる環境は森林に限られているが、移動分散能力が極めて高いことで攪乱に対応していることが示唆された。

アオオサムシ *Carabus insulicola* は、第 4 章では河畔草地と二次林に出現し、第 5 章では埋立地、造成地と半自然林に出現しており、広範囲な環境に生息し森林にも出現するなど（谷脇ら，2005；松本，2008；松本，2009）、生息地ジェネラリスト（松本，

2005) とされており森林も生息地とし環境適応範囲が広い。アオオサムシは富士山には出現しなかったが、同じオサムシ亜属に属するルイスオサムシ *Carabus lewisianus* は第2章の富士山火山荒原のイタドリ群落、途中相、成熟林のすべてのタイプの群落にわたって出現している。アオオサムシは神奈川県が基産地とされ、ルイスオサムシは富士、箱根と丹沢の一部を主な生息域としている（上野ほか，1985）。このグループは種分化により地域ごとに別種が分布しアオオサムシがより開放的な環境を、ルイスオサムシがより森林的な環境を好むようであるが、環境適応範囲が広く攪乱に強い点が共通であることが示唆された。

オオヒラタシデムシ *Eusilpha japonica* は第2章では富士山イタドリ群落と途中相、第3章では河畔草地、河畔林と二次林、第4章では都市林の埋立地、造成地と半自然林で出現とほぼ全てのタイプで出現した。オオヒラタシデムシは、分布範囲も広く環境適応範囲も広く攪乱に強い種であることが示唆された。しかし、都市の半自然林や造成地でも出現しなかった地点があったことから、オオヒラタシデムシは都市化の影響や孤立化の影響も受けていることが示された。Shibuya *et al.* (2008) でも、オオヒラタシデムシは二次林で優占する種であるが様々な環境に出現するとともに、環境指標性が高いとされており、本研究でも同様の傾向を示している。オオヒラタシデムシを含めた地表性甲虫群集による環境調査が有効であると示唆された。

ハコダテゴモクムシ *Harpalus discrepans* は第3章では二次林、第4章では都市林の埋立地、造成地と半自然林で出現した。河川敷（Ishitani *et al.*, 1997；李・石井，2010）、里地の広葉樹林（松本，2008）、都市林（Fujita *et al.*, 2008）や白山麓のスギ林（平松，2003）に出現したという報告もあり、ハコダテゴモクムシは、森林を主な生息地とし環境適応範囲も広く、攪乱に強いことが示唆された。

スナゴミムシダマシは第2章では富士山イタドリ群落と途中相，第4章では都市林の埋立地，造成地と半自然林で出現した．環境適応範囲が広く，都市林では埋立地に出現していることから，移動・分散能力が高く，攪乱に強いと考えられる．

本研究の第4章で埋立地に出現した種以外に，第2，3，4章に共通して出現した種はクロナガオサムシ *Leptocarabus procerulus* であった．クロナガオサムシは，第2章では富士山イタドリ群落と途中相，第3章では二次林のみに出現し，第4章では半自然林のみに出現した．したがって主な生息環境は森林であり，分布は広いが，移動能力が低いため都市の埋立地や造成地の森林には侵入できていないことが示唆された．

Halme & Niemelä (1993) は，フィンランド郊外農地の孤立林の地表性甲虫調査から，大面積の林分でもが孤立化していれば出現しない森林種がいることが示唆されている．Niemelä & Kotze (2009) や Magura *et al.* (2010) でも，各国で都市化が進むことで地表性甲虫群集の多様性が低下し，その原因は森林種の減少であると示している．この結果は，クロナガオサムシは森林的環境に生息すること（曾田，2013），移動能力に乏しく都市化により衰退しやすいとされる大型のオサムシ亜科（Fujita *et al.*, 2008；李・石井，2009）に属することと一致する．したがって，今後，クロナガオサムシは，都市林における孤立化の影響を知る指標種として使える可能性がある．

以上より本研究は，植生変化と分散制限が地表性甲虫群集に与える影響を明らかにし，地表性甲虫群集の保全への提言と攪乱に対する地表性甲虫群種の反応を把握した．今後，さらなる地表性甲虫種のそれぞれの生態的特徴についての知見の蓄積により，地上部と地下部の生態系を含めた生物多様性保全の手法の確立を期待する．

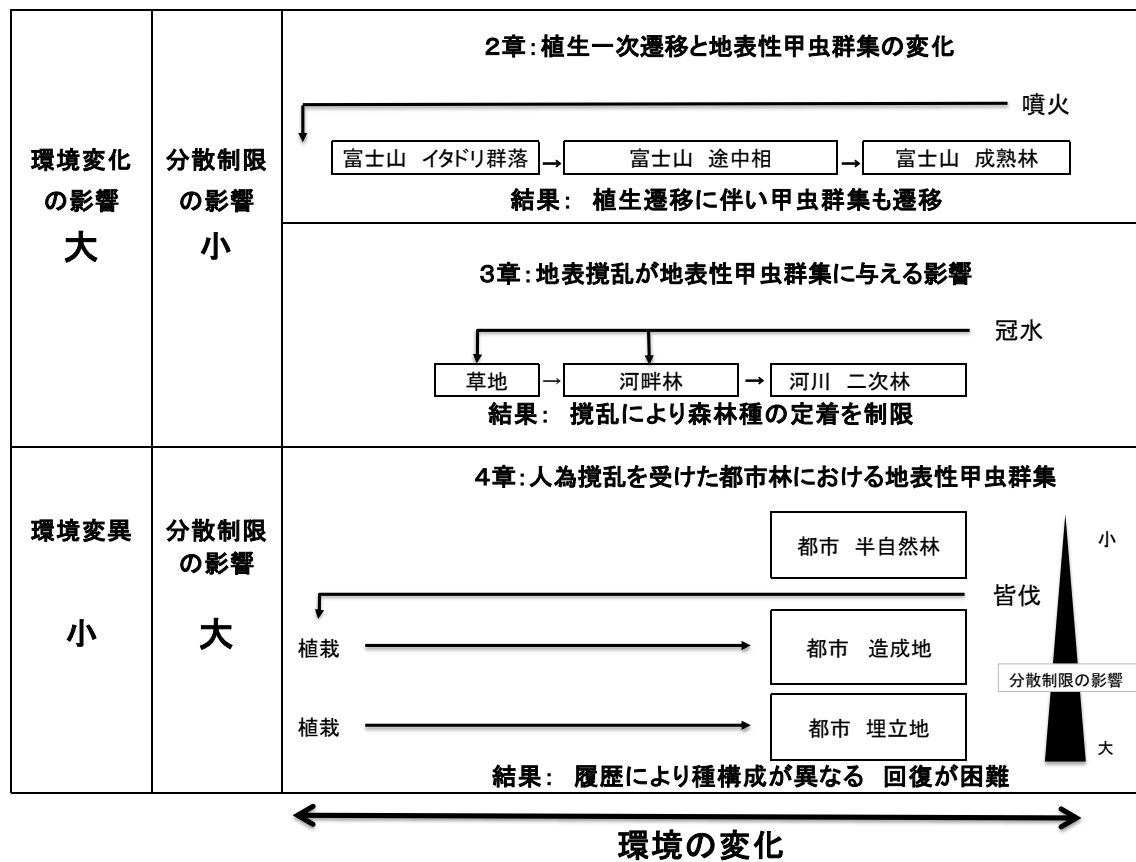


図 5-1 本研究の概要

表 5-1 地表性甲虫組成

科	和名	species	イタドリ群落				2章				3章				4章																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																									
			遠中相				成熟林				草地				二次林				埋立地				造成地				半自然林																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																													
ハンミョウ科	Cicindelidae	Cicindela sachalinensis	Morawitz	*																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																				

		2章			3章			4章		
		イタドリ群落 途中相 成熟林			草地 河畔林 二次林			埋立地 造成地 半自然林		
科	和名	species								
オサムシ科 Carabidae	コアマルガタゴミムシ	*								
	マルガタゴミムシ				**					
	オオマルガタゴミムシ				*					
	ホシボシゴミムシ				**					
	ヒメゴミムシ				**					
	オオゴモクムシ				**					
	コゴモクムシ				**					
	ハコダテゴモクムシ				**					
	オオスナハラゴミムシ									
	スジアオゴミムシ				**					
	コガシラアオゴミムシ				**					
	アオゴミムシ				**					
	アトワアオゴミムシ									
	オオアトボシアオゴミムシ									
	アトボシアオゴミムシ					*				
	キボシアオゴミムシ									
	スジミズタマアトキリゴミムシ	*								
	フタボシスジバネゴミムシ				*					
	オオホソクビゴミムシ				*					
シデムシ科 Silphidae	ホソヒラタシデムシ	**	*	*	*					**
	オオヒラタシデムシ	*	*		*				*	*
	クロシデムシ				*				*	*
	コクロシデムシ								*	*
	ヨツボシモンシデムシ								*	*
ゴミムシダマシ科 Tenebrionid	ホソスナゴミムシシダマシ	***	*	*	*				*	*
	スナゴミムシシダマシ	***	*	*	*			*	*	*
	ヒサゴミムシシダマシ	*	*	*	*			*	*	*
	キマワリ	*						*	*	*
ハムシダマシ科 Lagriidae	*	16	14	17	22	16	7	5	15	27
種数										
		63								

並びは上野ら (1985) と黒澤ら (1985) による. * ~**** : 出現プロット率を示す.

0% ≦ * <33%, 33% ≦ ** <66%, 66% ≦ *** ≦ 100%

謝辞

本研究を進めるにあたり、多くの方々にお世話になりました。まず指導教員の東京大学大学院新領域創成科学研究科の福田健二教授にお礼を申し上げます。研究全般に対する姿勢を正していただき、生物多様性の保全活動やこんぶくろ池自然博物公園の活動など様々な活動に参加させていただくことなどを通じて、博士論文をまとめるまでに至りました。ありがとうございました。また、博士課程入学から博士論文提出まで長い時間がかかりましたが、その間温かくご指導いただきましたことに感謝します。

東京大学大学院農学生命科学研究科の久保田耕平准教授には、地表性甲虫に関すること全般について指導していただきました。研究の枠組み、調査方法、地表性甲虫に関する様々な知見をいただきました。また、種の同定もしていただきました。相談させていただく度に地表性甲虫研究の奥深さに気付きました。この場を借りて深くお礼を申し上げます。

ザール・キクビツェ先生にお礼を申し上げます。研究の出発点として富士山というフィールドを勧めていただいたことに始まり、生態学の基礎から群集解析の手法、手順まで丁寧に教えていただきました。

大澤雅彦先生には、植物生態学の視点から様々な意見をいただきました。富士山での調査の機材の準備や手続き、植物の同定、群集解析の手法まで様々なことに対してお世話になりました。深く感謝したいと思います。

東京大学大学院新領域創成科学研究科の斎藤馨教授、奈良一秀准教授、鈴木牧准教授、同大学院農学生命科学研究科の久保田耕平准教授には、博士論文を校閲していただき、大変有効な助言をいただきました。厚く御礼申し上げます。

渋谷園実氏にも大変お世話になりました。地表性甲虫研究へ導いて頂いたことから始まり、トラップの仕掛け方から、研究枠組みや発表練習まで幅広くご指導いただきました。昆虫研究者との交流を図っていただきましたことにも心より感謝いたします。

秋田勝己氏には *Gonocephalum* 属の種名の確認をお願いしました。また、本研究に当たり、千葉県立中央博物館生態園、こんぶくろ池自然公園、東京大学大学院理学系研究科附属小石川植物園、葛西臨海公園鳥類園、大井ふ頭海浜公園なぎさの森、東京都立野鳥公園の関係者の方々には調査の便宜を図っていただきました。ここに記して御礼申し上げます。

論文執筆で多忙な生活を送っている折に、様々な形で励ましてくれた皆さまに大変感謝いたします。研究室の枠を超えてアドバイスをくれた方、気分転換を図ってくれた方、同期が少ない私にとって大変励みになりました。本当にありがとうございました。

上谷良憲社長以下株式会社修明の社員の方々には、多大な迷惑をかけているにも関わらず、温かく見守り博士論文執筆を支援していただきました。御礼申し上げます。

調査活動や博士論文執筆の過程で温かく見守ってくれた家族にも感謝します。

最後に、この研究の犠牲になった、およそ 5000 頭の地表性甲虫をはじめとする小動物たちに心から哀悼の意を表すとともに、感謝の意を表し、謝辞に代えさせていただきます。

引用文献

- Adachi, N., Terashima, I. and Takahashi, M. (1996) Central die-back of monoclonal stands of *Reynoutria japonica* in an early stage of primary succession on Mount Fuji. *Annals of Botany* 77 : 477-486.
- Alaruikka, D., Kotze, D. J., Matveinen, K. and Niemelä, J. (2002) Carabid beetle and spider assemblages along a forested urban-rural gradient in southern Finland. *Journal of Insect Conservation* 6 : 195-206.
- Allen, R. T. (1979) The occurrence and importance of ground beetles in agricultural and surrounding habitats. In Erwin, T.L., Ball, G.E., Whitehead, D.R. and Halpern, A.L. (eds.) Carabid beetles. Their evolution, natural history, and classification. pp. 485-505. Springer, Netherlands.
- 青木淳一・原田 洋 (1982) 東カリマンタン (ボルネオ) の土地利用による環境変化と土壌物相. 横浜国立大学環境科学研究センター紀要 12 : 125-135.
- Bonn, A., Hagen, K. and Reiche, D. W. V. (2002) The significance of flood regimes for carabid beetle and spider communities in riparian habitats - a comparison of three major rivers in Germany. *River Research and Applications* 18 : 43-64.
- Bråten, A. T., Flø, D., Hågvar, S., Hanssen, O., Mong, C. E. and Aakra, K. (2012) Primary succession of surface active beetles and spiders in an alpine glacier foreland, central south Norway. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 44 : 2-15.
- 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.
- Butterfield, J., Luff, M. L., Baines, M. and Eyre, M. D. (1995) Carabid beetle communities as indicators of conservation potential in upland forests. *Forest Ecology and Management* 79 : 63-77.

- Butterfield, J. (1997) Carabid community succession during the forestry cycle in conifer plantations. *Ecography* 20 : 614-625.
- Cartron, J. L. E., Molles, M. C., Schuetz, J. F., Crawford, C. S. and Dahm, C. N. (2003) Ground arthropods as potential indicators of flooding regime in the riparian forest of the middle Rio Grande, New Mexico. *Environmental entomology* 32 : 1075-1084.
- Dammerman, K. W. (1948) The fauna of Krakatau: 1883-1933. Verhandl. Koninkl. Ned. Akad. Wetenschap. Afdel. *Natuurk* 44 : 1-594.
- Desender, K., Dufrêne, M. and Maelfait, J. P. (1994) Long term dynamics of carabid beetles in Belgium: a preliminary analysis on the influence of changing climate and land use by means of a database covering more than a century. In Desender, K., Dufrêne, M., Loreau, Luff, M. and Maelfait, J. P. (eds.) Carabid beetles: ecology and evolution. pp. 247-252. Springer, Netherlands.
- Du Bus de Warnaffe, G. D. B. and Lebrun, P. (2004) Effects of forest management on carabid beetles in Belgium: implications for biodiversity conservation. *Biological Conservation* 118 : 219-234.
- Duchesne, L. C., Lautenschlager, R. A. and Bell, F. W. (1999) Effects of clear-cutting and plant competition control methods on carabid (Coleoptera: Carabidae) assemblages in northwestern Ontario. *Environmental Monitoring and Assessment* 56 : 87-96.
- Edwards, J. and Sugg, P. (1993) Arthropod fallout as a resource in the recolonization of Mount St. Helens. *Ecology* 74 : 954-958.
- Elek, Z. and Lövei, G. (2007) Patterns in ground beetle (Coleoptera: Carabidae) assemblages along an urbanisation gradient in Denmark. *Acta Oecologia* 32 : 104-111.
- Ellis, L. M., Crawford, C. S. and Molles Jr, M. C. (2001) Influence of annual flooding on terrestrial arthropod assemblages of a Rio Grande riparian forest. *Regulated Rivers:*

Research and Management 17 : 1-20.

Eyre, M., Lott, D. and Garside, A. (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. and 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. and 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.

Fagan, W. and Bishop, J. (2000) Trophic interactions during primary succession: herbivores slow a plant reinvasion at Mount St. Helens. *The American Naturalist* 155 : 238-251.

Fahy, O. and Gormally, M. (1998) A comparison of plant and carabid beetle communities in an Irish oak woodland with a nearby conifer plantation and clearfelled site. *Forest Ecology and Management* 110 : 263-273.

Fujita, A., Maeto, K., Kagawa, Y. and Ito, N. (2008) Effects of forest fragmentation on species richness and composition of ground beetles (Coleoptera: Carabidae and Brachinidae) in urban landscapes. *Entomological Science* 11 : 39-48.

藤村郁夫 (1971) 富士山の気象. 国立公園協会 (編) 富士山. pp. 211-345. 富士急行, 東京.

Fukami, T. and Morin, P. J. (2003) Productivity–biodiversity relationships depend on the history of community assembly. *Nature* 424 : 423-426.

Gaublomme, E., Dhuyvetter, H., Verdyck, P. and Desender, K. (2005) Effects of urbanisation on carabid beetles in old beech forests. *DIAS Report* 114 : 111-123.

- Gaublomme, E., Hendrickx, F., Dhuyvetter, H. and Desender, K. (2008) The effects of forest patch size and matrix type on changes in carabid beetle assemblages in an urbanized landscape. *Biological Conservation* 141 : 2585-2596.
- 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.
- Gobbi, M., Bernardi, F. D., Pelfini, M., Rossaro, B. and Brandmayr, P. (2006) Epigeal arthropod succession along a 154-year glacier foreland chronosequence in the Forni Valley (Central Italian Alps). *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 38 : 357-362.
- Gobbi, M., Caccianiga, M., Cerabolini, B., Bernardi, F., Luzzaro, A. and Pierce, S. (2010) Plant adaptive responses during primary succession are associated with functional adaptations in ground beetles on deglaciated terrain. *Community Ecology* 11 : 223-231.
- Gobbi, M., Rossaro, B., Vater, A., De Bernardi, F., Pelfini, M. and Brandmayr, P. (2007) Environmental features influencing carabid beetle (Coleoptera) assemblages along a recently deglaciated area in the alpine region. *Ecological Entomology* 32 : 682-689.
- Gonzalez, A., Lawton, J. H., Gilbert, F. S., Blackburn, T. M. and Evans-Freke, I. (1998) Metapopulation dynamics, abundance, and distribution in a microecosystem. *Science* 281 : 2045-2047.
- Halme, E. and Niemelä, J. (1993) Carabid beetles in fragments of coniferous forest. *Annales Zoologici Fennici* 30 : 17-30.
- 土生昶申・貞永仁恵 (1961) 畑や水田付近に見られるゴミムシ類 (オサムシ科) の幼虫の同定手引き (I) . 農業技術研究所報告 C 13 : 207-248.
- 土生昶申・貞永仁恵 (1963) 畑や水田付近で見られるゴミムシ類 (オサムシ科) の幼虫の同定手引き (II) . 農業技術研究所報告 C 16 : 151-179.

- 土生昶申・貞永仁恵（1965）畑や水田付近で見られるゴミムシ類（オサムシ科）の幼虫の同定手引き（Ⅲ）．農業技術研究所報告 C 19 : 81-216.
- 土生昶申・貞永仁恵（1969）畑や水田付近で見られるゴミムシ類（オサムシ科）の幼虫の同定手引き（補遺 I）．農業技術研究所報告 C 23 : 113-143.
- Heliölä, J., Koivula, M. and Niemelä, J. (2001) Distribution of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) across a boreal forest–clearcut ecotone. *Conservation Biology* 15 : 370-377.
- Hering, D. and Plachter, H. (1997) Riparian ground beetles (Coleoptera, Carabidae) preying on aquatic invertebrates: a feeding strategy in alpine floodplains. *Oecologia* 111 : 261-270.
- 平松新一（2003）白山麓の樹林における地表性ゴミムシ類の分布. 石川県白山自然保護センター研究報告 30 : 17-24.
- Hiramatsu, S. (2007) Species composition of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae and Brachinidae) on a riverbank of the Tedor river. *Biogeography* 9 : 31-40.
- 平尾聡秀・村上正志・小野山敬一（2005）群集集合に影響を及ぼす要因. 日本生態学会誌 55 : 29-50.
- 堀 繁久（2006）オサムシの眼を通して自然環境を見る. 丸山宗利（編）森と水辺の甲虫誌. pp. 47-65. 東海大学出版会, 神奈川.
- 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.
- Huber, C. and Baumgarten, M. (2005) Early effects of forest regeneration with selective and small scale clear-cutting on ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in a Norway spruce stand in Southern Bavaria (Höglwald) . *Biodiversity and Conservation* 14 : 1989-2007.
- Ikeda, H., Kubota, K., Kagawa, A. and Sota, T. (2010) Diverse diet compositions among harpaline ground beetle species revealed by mixing model analyses of stable isotope ratios. *Ecological Entomology* 35 : 307-316.

- Irmeler, U. (2003) The spatial and temporal pattern of carabid beetles on arable fields in northern Germany (Schleswig-Holstein) and their value as ecological indicators. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 98 : 141-151.
- Ishii, M., Hirowatari, T., Yasuda, T. and Miyake, H. (1996) Species diversity of ground beetles in the riverbed of the Yamato River. *Japanese Journal of Environmental Entomology and Zoology* 8 : 1-12.
- 石谷正宇 (1996) 環境指標としてのゴミムシ類 (甲虫目: オサムシ科, ホソクビゴミムシ科) に関する生態学的研究. 比和科学博物館研究報告 34 : 1-110.
- Ishitani, M., Watanabe, J. and Yano, K. (1994) Species composition and spatial distribution of ground beetles (Coleoptera) in a forage crop field. *Japanese Journal of Entomology* 62 : 275-283.
- Ishitani, M., Kotze, D. J. and Niemelä, J. (2003) Changes in carabid beetle assemblages across an urban-rural gradient in Japan. *Ecography* 26 : 481-489.
- 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.
- Jukes, M. R., Peace, A. J. and Ferris, R. (2001) Carabid beetle communities associated with coniferous plantations in Britain: the influence of site, ground vegetation and stand structure. *Forest Ecology and Management* 148 : 271-286.
- Kaizuka, J. and Iwasa, M. (2015) Carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) in coniferous plantations in Hokkaido, Japan: effects of tree species and environmental factors. *Entomological Science* 18 : 245-253.
- Kaufmann, R. (2001) Invertebrate succession on an alpine glacier foreland. *Ecology* 82 :

2261-2278.

川那部浩哉 (監修) 八尋克郎 (編) (2008) オサムシ: 飛ぶことを忘れた虫の魅力. 222pp.

八坂書房, 東京.

川那部浩哉・水野信彦 (監修) 中村太士 (編) (2013) 河川生態学. 366pp. 講談社, 東京.

京.

環境省 (2012) 生物多様性国家戦略 2012-2020 ~豊かな自然共生社会の実現に向けた

ロードマップ~. 260pp. <http://www.env.go.jp/press/files/jp/20763.pdf> (2015年12月12

日参照) .

環境省自然環境局生物多様性センター (2004) 自然環境保全基礎調査植生調査.

木元新作・保田信紀 (1995) 北海道の地表性歩行虫類—その生物環境学的アプローチ.

315pp. 東海大学出版, 東京.

Kikvidze, Z. and Ohsawa, M. (2002) Measuring the number of co-dominants in ecological communities. *Ecological Research* 17 : 519-525.

木下直之・岸田省吾・大場秀章 (2005) 東京大学本郷キャンパス案内. 211pp. 東京大学出版, 東京.

Koivula, M. (2003) The forest road network - a landscape element affecting the distribution of boreal carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) . In: Szyszko J., den Boer P.J. and Bauer T. (eds.) How to protect or what we know about carabid beetles. pp. 287-299. University of Warsaw Press, Warsaw.

Koivula, M., Kukkonen, J. and Niemelä, J. (2002) Boreal carabid-beetle (Coleoptera, Carabidae) assemblages along the clear-cut originated succession gradient. *Biodiversity and Conservation* 11 : 1269-1288.

Koivula, M. J. and Vermeulen, H. J. (2005) Highways and forest fragmentation-effects on carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). *Landscape Ecology* 20 : 911-926.

- 国土交通省（2015）水文水質データベース [http:// www1.river.go.jp/](http://www1.river.go.jp/)（2015 年 11 月 20 日 参照）.
- Kubota, K. (1996) Movements of three *Carabus* (*Ohomopterus*) species and a hybrid population (Coleoptera, Carabidae). *Japanese Journal of Entomology* 64 : 861-869.
- 久保田耕平（1998）東京大学演習林田無試験地におけるオサムシ科昆虫（Carabidae）の活動性の季節変動. 東京大学農学部演習林報告 100 : 1-11.
- 久保田耕平（2008）オサムシの種分化と種間交雑. 川那部浩哉監修・八尋克郎（編）, オサムシ-飛ぶことを忘れた虫の魅惑. pp.114-126. 八坂書房, 東京.
- Kuranishi, R., Higashi, S., Sato, H. and Fukuda, H. (1986) Ground Beetles on Mt. Usu. Six Years after the 1977-78 Eruptions. *Environmental science, Hokkaido. Journal of the Graduate School of Environmental Science, Hokkaido University, Sapporo* 9 : 69-78.
- 黒澤良彦・久松定成・佐々木寛之（1985）原色日本甲虫図鑑（III）. 514pp. 保育社, 大阪.
- Lauterbach, A. W. (1964) Verbreitungs-und aktivitätsbestimmende Faktoren bei Carabiden in sauerländischen Wäldern. *Abhandle. Landesmus. Naturkunde Munster* 26 : 1-100.
- 李 哲敏・石井 実（2009）南大阪の都市緑地における地表性甲虫類の種多様性. 環動昆 20 : 47-58.
- 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性. 環動昆 21 : 15-28.
- Luff, M. L. (1987) Biology of polyphagous ground beetles in agriculture. *Agricultural Zoology Reviews* 2 : 237-278.
- Magura, T., Tóthmérész, B. and Molnár, T. (2001) Forest edge and diversity: carabids along forest-grassland transects. *Biodiversity and Conservation* 10 : 287-300.
- Magura, T., Lövei, G. L. and Tóthmérész, B. (2008) Time-consistent rearrangement of carabid

- beetle assemblages by an urbanisation gradient in Hungary. *Acta Oecologica* 34 : 233-243.
- Magura, T., Lövei, G. L. and Tóthmérész, B. (2010) Does urbanization decrease diversity in ground beetle (Carabidae) assemblages? *Global Ecology and Biogeography* 19 : 16-26.
- Magura, T., Tóthmérész, B. and Bordán, Z. (2000) Effects of nature management practice on carabid assemblages (Coleoptera: Carabidae) in a non-native plantation. *Biological Conservation* 93 : 95-102.
- Magura, T., Tóthmérész, B. and Elek, Z. (2003) Diversity and composition of carabids during a forestry cycle. *Biodiversity and Conservation* 12 : 73-85.
- Magura, T., Tóthmérész, B. and Elek, Z. (2006) Changes in carabid beetle assemblages as Norway spruce plantations age. *Community Ecology* 7 : 1-12.
- Magura, T., Tóthmérész, B. and Molnár, T. (2004) Changes in carabid beetle assemblages along an urbanisation gradient in the city of Debrecen, Hungary. *Landscape Ecology* 19 : 747-759.
- Magura, T., Tóthmérész, B. and Elek, Z. (2005) Impacts of leaf-litter addition on carabids in a conifer plantation. *Biodiversity and Conservation* 14 : 475-491.
- 増沢 武弘 (1997) 高山植物の生態学. 220pp. 東京大学出版会, 東京.
- 松本和馬 (2005) 森林総合研究所多摩試験地および東京都立桜ヶ丘公園のゴミムシ類群集と林床植生の管理. 環動昆 16 : 31-38.
- 松本和馬 (2008) 里山林の管理とゴミムシ群集の多様性. 昆虫と自然 43 : 20-26.
- 松本和馬 (2009) 東京農工大 Field Museum 多摩丘陵および東京都立七生公園のゴミムシ類群集と林床植生の管理. 環動昆 20 : 115-125.
- 松良俊明・三上由記・若林陽子・山崎一夫 (2006) 木曽川砂州における地表性昆虫群集 : 微小生息域間での差異. 環動昆 17 : 59-65.

- Mazzei, A., Bonacci, T., Gangale, C., Pizzolotto, R. and Brandmayr, P. (2015) Functional species traits of carabid beetles living in two riparian alder forests of the Sila plateau subject to different disturbance factors (Coleoptera: Carabidae) . *Fragmenta Entomologica*, 47 : 37-44.
- McPeck, M. A. and Brown, J. M. (2000) Building a regional species pool: diversification of the *Enallagma* damselflies in eastern North America. *Ecology* 81 : 904-920.
- Michaels, K. F. and McQuillan, P. B. (1995) Impact of commercial forest management on geophilous carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) in tall, wet *Eucalyptus obliqua* forest in southern Tasmania. *Australian Journal of Ecology* 20 : 316-323.
- 宮下直・井鷲裕司・千葉聡 (2012) 生物多様性と生態学. 176pp. 朝倉書店, 東京.
- 中村太士 (2013) 氾濫の生態学的意義. 川那部浩哉・水野信彦 (監修) 中村太士 (編) 河川生態学. pp.191-198. 講談社, 東京.
- Niemelä, J. (1997) Invertebrates and boreal forest management. *Conservation biology* 11 : 601-610.
- Niemelä, J. (1999) Ecology and urban planning. *Biodiversity and Conservation* 8 : 119-131.
- Niemelä, J., Haila, Y. and Punttila, P. (1996) The importance of small-scale heterogeneity in boreal forests: variation in diversity in forest-floor invertebrates across the succession gradient. *Ecography* 19 : 352-368.
- Niemelä, J., Koivula, M. and Kotze, D. J. (2007) The effects of forestry on carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) in boreal forests. *Journal of Insect Conservation* 11 : 5-18.
- Niemelä, J., Kotze, D. J., Venn, S., Penev, L., Stoyanov, I., Spence, J., Hartley, D. and De Oca, E. M. (2002) Carabid beetle assemblages (Coleoptera, Carabidae) across urban-rural gradients: an international comparison. *Landscape Ecology* 17 : 387-401.

Niemelä, J. and Kotze, D. J. (2009) Carabid beetle assemblages along urban to rural gradients: A review. *Landscape and Urban Planning* 92 : 65-71.

Niemelä, J., Langor, D. and Spence, J. R. (1993) Effects of clear-cut harvesting on boreal ground beetle assemblages (Coleoptera: Carabidae) in western Canada. *Conservation Biology* 7 : 551-561.

Niemelä, J., Spence, J. R. and Spence, D. H. (1992) Habitat associations and seasonal activity of ground-beetles (Coleoptera, Carabidae) in central Alberta. *The Canadian Entomologist* 124 : 521-540.

Niemelä, J. and Spence, J. R. (1994) Distribution of forest dwelling carabids (Coleoptera) : spatial scale and the concept of communities. *Ecography* 17 : 166-175.

日本野鳥の会グループ (2011) 東京港野鳥公園ガイド. 4pp. 日本野鳥の会グループ, 東京.

Noonan, G. R., Ball, G. E. and Stork, N. E. (1992) The biogeography of ground beetles of mountains and islands. 256pp. Intercept Ltd, Andover.

NPO 法人こんぶくろ池自然の森 (2015) こんぶくろ池自然博物公園ホームページ
<http://www.konbukuroike.com/cn26/pg114.html> (2015 年 11 月 25 日参照) .

NPO 法人こんぶくろ池自然の森とアドバイザー会議 (2011) 市民の力で湧水自然を守る・柏市こんぶくろ池物語. 国立大学法人千葉大学房総研究会 (編) 千葉学ブックレット 都市と環境-4. 75pp. 千葉日報社, 千葉.

Ohsawa, M. (1984) Differentiation of vegetation zones and species strategies in the subalpine region of Mt. Fuji. *Vegetatio* 57 : 15-52.

緒勝祐太郎・塘忠顕 (2015) 福島県裏磐梯地域におけるオサムシ相 (甲虫目: オサムシ科) . 磐梯朝日遷移プロジェクト : 187-192.

- Okuzaki, Y., Tayasu, I., Okuda, N. and Sota, T. (2010) Stable isotope analysis indicates trophic differences among forest floor carabids in Japan. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 135 : 263-270.
- 大野啓一・林紀男 (2009) 生態園 20 年—写真でたどる自然の再生と保全へのとりくみ—. 大野啓一・林紀男 (編) . 生態園観察ノート 15. 30pp. 千葉中央博物館, 千葉.
- Osawa, N., Terai, A., Hirata, K., Nakanishi, A., Makino, A., Sakai, S. and Sibata, S. (2005) Logging impacts on forest carabid assemblages in Japan. *Canadian Journal of Forest Research* 35 : 2698-2708.
- Osawa, T., Mitsuhashi, H. and Ushimaru, A. (2010) River confluences enhance riparian plant species diversity. *Plant Ecology* 209 : 95-108.
- Paarmann, W. (1979) Ideas about the evolution of the various annual reproduction rhythms in carabid beetles of the different climatic zones. *Miscellaneous Papers* 18 : 119-132.
- Parmenter, R., Crisafulli, C., Korbe, N., Parsons, G., Kreutzian, M. and MacMahon, J. (2005) Posteruption arthropod succession on the Mount St. Helens volcano: the ground-dwelling beetle fauna (Coleoptera) . In: Dale, V.H., Swanson, F.J. and Crisafulli, C.M. (eds.) Ecological responses to the 1980 eruption of Mount St. Helens. pp. 139-150. Springer, New York.
- Pekár, S. (2002) Differential effects of formaldehyde concentration and detergent on the catching efficiency of surface active arthropods by pitfall traps. *Pedobiologia* 46 : 539-547.
- Phillips, I. D. and Cobb, T. P. (2005) Effects of habitat structure and lid transparency on pitfall catches. *Environmental Entomology* 34 : 875-882.
- Rainio, J. and Niemelä, J. (2003) Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. *Biodiversity and Conservation* 12 : 487-506.

- Rykken, J. J., Capen, D. E. and Mahabir, S. P. (1997) Ground beetles as indicators of land type diversity in the Green Mountains of Vermont. *Conservation Biology* 13 : 522-530.
- Rykken, J. J., Moldenke, A. R. and Olson, D. H. (2007) Headwater riparian forest-floor invertebrate communities associated with alternative forest management practices. *Ecological Applications* 17 : 1168-1183.
- Sadler, J. P., Bell, D. and Fowles, A. (2004) The hydroecological controls and conservation value of beetles on exposed riverine sediments in England and Wales. *Biological Conservation* 118 : 41-56.
- Sadler, J. P., Small, E. C., Fiszpan, H., Telfer, M. G. and Niemelä, J. (2006) Investigating environmental variation and landscape characteristics of an urban–rural gradient using woodland carabid assemblages. *Journal of Biogeography* 33 : 1126-1138.
- Samways, M. J. (2005) Insect diversity conservation. 324pp. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sapia, M., Lövei, G.L. and Elek, Z. (2006) Effects of varying sampling effort on the observed diversity of carabid (Coleoptera: Carabidae) assemblages in the Dangle Project, Denmark. *Entomologica Fennica* 17 : 345-350.
- Sasakawa, K. (2007) Laboratory studies on larval feeding habits of *Amara macronota* (Coleoptera: Carabidae: Zabriniz) . *Applied entomology and zoology* 42 : 669-674.
- Sasakawa, K. (2009a) Effects of maternal diet on fecundity and larval development in the ‘primitive’ granivorous carabid *Amara* (*Curtonotus*) *macronota*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 130 : 106-112.
- Sasakawa, K. (2009b) Diet affects male gonad maturation, female fecundity, and larval development in the granivorous ground beetle *Anisodactylus punctatipennis*. *Ecological Entomology* 34 : 406-411.

- Sasakawa, K. (2010) Laboratory studies on the larval food habits of the ground beetle *Amara* (*Curtonotus*) *gigantea* (Motschulsky) (Coleoptera: Carabidae: Zabrinini) . *Entomological Science* 13 : 358-362.
- Schlegel, J. and Riesen, M. (2012) Environmental gradients and succession patterns of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) in an Alpine glacier retreat zone. *Journal of Insect Conservation* 16 : 657-675.
- Schreiber, S. J. and Rittenhouse, S. (2004) From simple rules to cycling in community assembly. *Oikos* 105 : 349-358.
- Scott, W. A. and Anderson, R. (2003) Temporal and spatial variation in carabid assemblages from the United Kingdom Environmental Change Network. *Biological Conservation* 110 : 197-210.
- Shibuya, S., Kubota, K., Kikvidze, Z. and Ohsawa, M. (2008) Differential sensitivity of ground beetles, *Eusilpha japonica* and Carabidae, to vegetation disturbance in an abandoned coppice forest in central Japan. *Eurasian Journal of Forest Research* 11 : 61-72.
- Shibuya, S., Kubota, K., Ohsawa, M. and Kikvidze, Z. (2011) Assembly rules for ground beetle communities: What determines community structure, environmental factors or competition? *European Journal of Entomology* 108 : 453-459.
- Shibuya, S., Kikvidze, Z., Toki, W., Kanazawa, Y., Suizu, T., Yajima, T. and Fukuda, K (2014) Ground beetle community in suburban Satoyama - A case study on wing type and body size under small scale management. *Journal of Asia-Pacific Entomology* 17 : 775-780.
- 渋谷園実・桐谷圭治・村上 健・深谷 緑・森廣信子・矢島民夫・福田健二 (2015) 解剖によるクロツヤヒラタゴミムシの食性調査. 昆虫 (ニューシリーズ) 18:95-103.
- 篠沢健太・武内和彦 (2001) 多機能貯留池の創出と既存樹林の保全による東京大学柏キヤンパスのランドスケープ整備. 造園技術報告集 1 : 112-115.

- 新保國弘（2000）オオタカの森—都市林「市野谷の森公園」創生への道. 226pp. 崙書房, 千葉.
- 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.
- Sota, T. (1985a) Activity patterns, diets and interspecific interactions of coexisting spring and autumn breeding carabids: *Carabus yaconinus* and *Leptocarabus kumagaii* (Coleoptera, Carabidae). *Ecological Entomology* 10 : 315-324.
- Sota, T. (1985b) Life history patterns of carabid beetles belonging to the subtribe *Carabina* (Coleoptera, Carabidae) in the Kinki District, western Japan. *Kontyû, Tokyo* 53 : 370-378.
- Sota, T. (1996) Altitudinal variation in life cycles of carabid beetles: life-cycle strategy and colonization in alpine zones. *Arctic and Alpine Research* 28 : 441-447.
- 曾田貞滋（2000）オサムシの春夏秋冬—生活史の進化と種多様性. 248pp. 京都大学学術出版会, 京都.
- 曾田貞滋（編）（2013）新オサムシ学—生態から進化まで. 223pp. 北隆館, 東京.
- Southwood, T. R. E. (1978) Ecological methods, with particular reference to the study of insect populations. 548pp. Chapman and Hall, London.
- Spence, J. R., Langor, D. W., Niemelä, J., Carcamo, H. A. and Currie, C. R. (1996) Northern forestry and carabids: the case for concern about old-growth species. *Annales Zoologici Fennici* : 173-184.
- Stork, N. E. (ed.) (1990) The role of ground beetles in ecological and environmental studies. 424pp. Intercept, Andover.
- Szysko, J. (1986) The occurrence of Carabidae (Coleoptera) in pine stands in fresh coniferous forest habitats in the district Niedzwiady. In den Boer P. J., Grüm, L. and Szysko J. (eds.)

Feeding behaviour and accessibility of food for carabid beetles. pp.133-147. Warsaw
Agricultural University, Warsaw.

谷脇徹・久野春子・細田浩司（2005）都市近郊の小規模孤立林における地表性甲虫類の
群集構造の経年変化. 日緑工誌 30 : 552-560.

Thiele, D. D. H. and Lehmann, H. (1967) Analyse und Synthese im tierökologischen
Experiment. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 58 : 373-380.

Thiele, H. U. (1977) Carabid beetles in their environment. A study on habitat selection by
adaptation in physiology and behaviour. pp372. Springer Verlag, Berlin.

Thiele, H. U. and Weber, F. (1968) Tagesrhythmen der Aktivität bei Carabiden. *Oecologia*
1 : 315-355.

東京大学大学院理学系研究科附属植物園（編）（2004）小石川植物園と日航植物園. 79pp.
小石川植物園講演会, 東京.

東京大学大学院理学系研究科附属植物園（2015）東京大学大学院理学系研究科附属植物
園（小石川植物園）案内図. 1pp. 東京大学大学院理学系研究科附属植物園, 東京.

東京都港湾局（2011）事業概要平成 23 年度. 240pp. 東京都港湾局, 東京.

Tscharntke, T., Steffan - Dewenter, I., Kruess, A. and Thies, C. (2002) Characteristics of insect
populations on habitat fragments: a mini review. *Ecological research* 17 : 229-239.

Tylianakis, J. M., Didham, R. K., Bascompte, J. and Wardle, D. A. (2008) Global change and
species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology letters* 11 : 1351-1363.

上野俊一・黒澤良彦・佐藤正孝（1985）原色日本甲虫図鑑（Ⅱ）. 513pp. 保育社, 大
阪府.

Venn, S. J., Kotze, D. J. and Niemelä, J. (2003) Urbanization effects on carabid diversity in
boreal forests. *European Journal of Entomology* 100 : 73-80.

- Ward, J. V. (1998) Riverine landscapes: biodiversity patterns, disturbance regimes and aquatic conservation. *Biological conservation* 83 : 269-278.
- Ward, J. V., Tockner, K. and Schiemer, F. (1999) Biodiversity of floodplain river ecosystem: ecotones and connectivity. *Regulated rives: research and management* 15 : 125-139.
- Wardle, D. A., Bardgett, R. D., Klironomos, J. N., Setälä, H., Van Der Putten, W. H. and Wall, D. H. (2004) Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science* 304 : 1629-1633.
- Werner, S. M. and Raffa, K. F. (2000) Effects of forest management practices on the diversity of ground-occurring beetles in mixed northern hardwood forests of the Great Lakes Region. *Forest Ecology and Management* 139 : 135-155.
- Yamada, Y., Sasaki, H. and Harauchi, Y. (2010) Effects of narrow roads on the movement of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in Nopporo Forest Park, Hokkaido. *Journal of Insect Conservation* 14 : 151-157.
- 山本晶子・中村寛志 (2006) 南アルプスにおける地上性甲虫 (オサムシ科, クビボソゴミムシ科) の群集構造と標高のニッチ幅. 環動昆 17 : 143-152.
- 山本進一 (1987) 孤立林のダイナミクス. 生物科学 39 : 121-127.
- Yamashita, H., Kiritani, K., Togashi, K. and Kubota, K. (2006) Wing dimorphism in three carabid species living in the grasslands of Mt. Omuro, Shizuoka, Japan. *Applied Entomology and Zoology* 41 : 463-470.
- Yu, X. D., Luo, T. H. and Zhou, H. Z. (2006) Distribution of carabid beetles among regenerating and natural forest types in Southwestern China. *Forest ecology and management* 231 : 169-177.

論文の内容の要旨

論文題目 攪乱に対する地表性甲虫群集の反応
(Response of ground beetle community to disturbance)
氏 名 神保 克明

近年、生物多様性保全の必要性が高まっている。乱獲・開発による生物種の生息地・生育地の減少、人為的管理の減少による里山生態系の変化は、全国的に大きな影響を与えている。生物多様性を保全するには、生態系全体を健全に維持する必要があり、植物相や動物相の保全だけでなく、土壌生態系の保全も必要とされる。そこで近年、地表性甲虫類が注目されている。

地表性甲虫類は、主にチョウやガの幼虫やミミズなどを餌にする捕食者であるため、その地の動物相を反映するとされ、飛翔能力が退化または弱体化しており、大きな河川や山脈などの地理的障壁を越えられず、各地で隔離された集団が多様な種に分化している。また、ピットフォールトラップ法（落とし穴法）により調査者の採集能力によることなく定量的に採集でき、環境の急激な変化に鋭敏に反応して種組成や個体数が増減することから、環境指標として有効であると考えられている。以上のように指標生物としての活用が期待される地表性甲虫であるが、攪乱や土地改変への地表性甲虫群集の反応のメカニズムを理解し生物多様性の保全に結びつけるためには、個々の種の環境に対する選好性を明らかにするだけでなく、分散制限すなわち種の移動能力についても明らかにし、攪乱の履歴やその後の時間経過、生息地の分断の影響などについても評価できるようにする必要がある。

本研究は、攪乱に対する地表性甲虫群集の反応を把握し、地表性甲虫群集の保全への基礎的知見を得るため、植生変化と分散制限が地表性甲虫群集に与える影響を明らかにすることを目的とした。

第1章では、既往の知見を整理し、本研究の課題と目的を明らかにした。

第2章では、分散制限の影響のない植生の一次遷移に伴う地表性甲虫群集の遷移過程を明らかにした。富士山南東斜面の1707年の宝永噴火の影響を受けた幅3km、標高1,440m-1,550m地点にある大きさの異なるイタドリ群落、途中相の森林、成熟した森林において、2008年6月から11月に行った。その結果、高標高地では春繁殖型と秋繁殖型の種の活動ピークがいずれも夏にシフトするため出現パターンが一山型となることが明らかにされた。この結果を踏まえて夏季に遷移段階の異なる計28プロットで行った調査の結果、15種1,879個体が捕獲され、地表性甲虫群集は、イタドリ群落、途中相、成熟林で大きく異なることが明らかにされた。またイタドリ群落においては、木本種の侵入とともに地表性甲虫の出現種数が増加することが明らかにされた。すなわち、植生遷移にともない草地性の甲虫種が最初に出現し、樹木の侵入とともに森林種が加入、最後に安定した暗い森林を好む種に遷移することが示された。

第3章では、森林の高木層には大きな影響を与えないが地表の環境に大きな変化をもたらす高頻度の攪乱に対する地表性甲虫群集の反応を明らかにするため、河畔林における冠水の影響を調べた。関東地方の渡良瀬川、鬼怒川、小貝川で、河原に隣接する安定した二次林、増水時に冠水の影響を受ける河畔林、森林化の進んでいない河畔草地に計20プロットを設置し、2011年5月と10月の地表性甲虫群集の組成を比較した。合計28種2,292個体が捕獲され、河畔林の地表性甲虫群集は、安定した二次林とは大きく異なり、河畔草地と類似していることが明らかにされた。すなわち、高頻度の冠水と

いう地表の攪乱により森林性の甲虫種の定着が妨げられていることが示された。

第4章では、孤立した都市林の地表性甲虫群集に与える分散制限の影響を明らかにするために、土地の履歴の異なる東京周辺の樹林地の地表性甲虫群集を明らかにした。すなわち、埋立地に植栽された森林（埋立地）、皆伐や土地造成を行った後に植栽された森林（造成地）、古くから森林として維持されてきたが周囲の開発により孤立化した森林（半自然林）に計41プロットを設け、地表性甲虫群集の組成を比較した。2010年4月から11月の調査の結果、27種1,437個体が捕獲された。埋立地や造成地の地表性甲虫は半自然林に比べて種数・個体数ともに有意に少なく、半自然林に出現した27種のうち15種が造成地に、造成地に出現した15種のうち5種が埋立地に出現した。造成地や埋立地のみに出現した種はなかった。埋立地や造成地に出現した種は、移動能力の高い森林種と、森林からオープンランドにまたがって生息する種のうち環境適応能力の高いものであると考えられた。都市林は分断され孤立化しているため、植栽によって森林を造成しても分散制限により森林性の地表性甲虫種群は侵入・定着することができなかったと考えられ、古くから森林として維持されてきた半自然林を保全することは地表性甲虫群集の保全において非常に重要であることが明らかにされた。

本研究により、攪乱に弱く今後の環境変化に対してより鋭敏に反応する種と、移動・分散能力が高いために攪乱に強い種を特定することができた。これらの種の生態的特性を解明する事が今後の課題である。

ABSTRACT

Conservation of biodiversity is an important aspect of environmental policy. Habitat deterioration caused by human activities, such as development and overexploitation, and changes in the semi-natural ecosystems in Satoyama landscapes caused by reduced human activities are major factors in the biodiversity crisis in Japan. In the conservation of biodiversity, ground beetles are receiving much attention as biological indicators of soil ecosystems. Ground beetles are generally carnivorous, with restricted spatial ranges, as they are mostly flightless. Therefore, ground beetles depend on the local environmental conditions, and their abundance and species richness can be monitored easily using pitfall traps. However, we need to know more about the response of the ground beetle community to natural and artificial disturbances to utilize them as indicator species of environmental changes.

This study sought to clarify the response of the ground beetle community to disturbance and to distinguish the influence of environmental and dispersal constraints on the ground beetle community.

Chapter 1 states the objective of this study based on a literature review.

Chapter 2 focuses on the primary succession of vegetation in the volcanic desert at 1,440–1,550 m above sea level on the southeast slope of Mt. Fuji, which has been undergoing long-term recovery since the last eruption in 1707. The ground beetle species assemblage was surveyed in three successional stages: vegetation patches on volcanic desert dominated by *Polygonum cuspidatum* as the first stage of the succession; seral forest; and mature forest. Ground beetles were captured in 15 unbaited pitfall traps for 2 days at each plot every month from June to November, 2008. To

characterize the environment, vegetation, soil moisture content, litter depth, soil hardness, and sky openness were recorded. The peak of ground beetle activity was in summer, when the breeding seasons of spring and autumn species overlap in summer at high altitude. From the 1,879 individual ground beetles of 15 species collected in the summer survey in 28 plots, the ground beetle communities of *P. cuspidatum* patches, seral forests and mature forests were clearly distinguished from each other. The species assemblage of ground beetles in *P. cuspidatum* patches was found to be strongly influenced by tree establishment.

Chapter 3 examines the effect of repeated disturbance by flooding in riparian forests, which changes the ground surface environment. The species composition of ground beetles was compared between stable secondary forests near riverbeds, riparian forests disturbed repeatedly by flooding, and grasslands in riverbeds of the Kokaigawa, Watarasegawa and Kinugawa Rivers. Ground beetles were trapped in their breeding seasons in May and October 2011, and 2,229 individual beetles of 28 species were captured in 20 plots. The beetle species composition in the riparian forests was completely different to that in the secondary forests, but shared many species with riverbed grasslands. This showed that repeated disturbance by flooding prevented beetle species that preferred stable forest environments from establishing in riparian forests.

Chapter 4 focuses on the effect of dispersal limitation on the ground beetle community in isolated forest patches. We sampled ground beetles in urban forests with various land use histories in the Kanto area of central Japan. Ground beetles were captured every month from April to November 2010 in 41 plots with three different land-use histories: remnants of semi-natural forest; reforested stands after clear-cutting; and afforested stands in reclaimed land. A total of 1,437 individuals belonging to 27

species were captured and there were significantly fewer individuals and species from afforested reclaimed lands and reforested stands than from semi-natural forests. Of the 27 species found in the semi-natural forests, 15 species were found in reforested stands, and of these 15 species only five appeared in the reclaimed lands. Species found in reclaimed land and reforested stands were thought to be forest species with a high dispersal ability or species with a broad habitat range, from forest to open land, that have a high tolerance for environmental changes. As most ground beetle species cannot migrate into isolated urban forests, conservation of remnant semi-natural forests is important for conserving ground beetle diversity in urban areas.

In this study, some ground beetle species were identified as highly sensitive to environmental changes and some were found to be highly tolerant of disturbance, with a high dispersal ability. The ecological traits of these species (life cycle, reproduction, feeding behavior, wing type, etc.) should be clarified in further studies.