(研究ノート)

長野県塩田地域のため池の移行帯における食物網構造

Food web structure on ecotone at a reservoir pond in Shioda District, Nagano Prefecture

髙橋大輔*

Daisuke TAKAHASHI

はじめに

里地里山とは、人間の居住地を含め、二次林や農地、ため池など、様々なタイプの生態系が複合した景観を示す言葉である。里地里山では、森林などの陸域生態系だけでなく、水田およびため池などの水域生態系も含まれることから環境の異質性が高く、様々な生物が共存するため、豊かな生物多様性を見ることができる。そのため、里地里山は我が国の自然環境の保全を考える上で重要な生態系要素として位置づけられている(日本の里山・里海評価 2010)。

長野大学が所在する長野県上田市の塩田平は、農 業用の水を確保することを目的としたため池が数多 くみられる地域である(上田小県近現代史研究 会 2000)。2010年に農林水産省の「ため池百選」(農 林水産省 2010) にも選定されたこのため池群は、塩 田平特有の里地里山景観を生み出す重要な環境要素 であるといえる。また、ため池や接続する小川および 水田を中心としたモザイク状の土地利用は、希少な 水牛牛物を含め里地里山に特徴的な種の牛息を可能 にすると考えられており、塩田平は環境省の「生物多 様性保全上重要な里地里山」 にも選定されている (環 境省 2015)。以上のように、塩田平のため池群は、 本地域の里地里山景観を構成する重要な要素の一つ であるが、昭和50年代以降、平坦部のほ場整備事業や 山間部の荒廃化などにより、小規模なため池の多く は消滅しており(塩田平ボランティアガイドの 会 2016)、加えて、農業従事者の減少や安全管理上

のリスクなどから、本地域におけるため池は年々数 を減らしているため、里地里山景観への悪影響が懸 念されている。

ため池が里地里山の生物の種多様性に及ぼす効果を検証するために、長野大学の里山林に小規模のため池を造成したところ、節足動物を中心とした種多様性が増加すると共に(高橋ら 2016)、炭素-窒素安定同位体比分析の結果からこれまでその里山林ではみられなかった食物網構造が生み出された可能性が示唆されている(高橋 2018)。このように、ため池の存在はその周辺の陸域環境の生物間相互作用にも影響を及ぼすことが予想される。しかしながら、塩田平のため池が周辺の陸域生態系とどのような関係性を有しているのかは不明である。

今回、塩田平のため池の里地里山景観における生態学的役割の一端を知るために、本地域の代表的なため池の一つである舌喰池の移行帯において、水生動物および捕食性の陸生節足動物を中心とした食物網構造を炭素・窒素安定同位体比分析により予備的に調査を行ったので報告する。

方法

調査場所

動植物の採集は、長野県上田市舌喰池(築造年:1623年、貯水量:138000㎡)の南西側の移行帯(36°20'N、138°10'E)において、2019年8月23日および10月4日にそれぞれ約1時間実施した。今回の

調査では、水際から陸側ならびに池側にそれぞれ 約2mの範囲を移行帯とした。この移行帯に生息する 水生植物は、抽水植物のハスNelumbo nuciferaやヒ メガマTypha angustifolia、浮葉植物のヒシTrapa japonicaである。

生物採集

水生および陸生動物の採集にはタモ網を使用した。 陸生動物の採集は移行帯の植物の水上部をスイーピングして行うと共に、いくつかのトンボ類成虫については移行帯周辺を飛翔している個体を採集した。 また、動物の安定同位体比と比較するために、水生植物のヒメガマ(2019年8月23日および10月4日に採集)およびヒシ(2019年8月23日採集)の葉も採集した。加えて、2019年10月4日には池底のデトリタスも採集した。

採集された動物は肉眼あるいは実体顕微鏡を用い て種同定を行った。同定には「日本産水生昆虫検索図 説」(川合 1992)、「日本産クモ類」(小野 2009)、「日 本産トンボ幼虫・成虫検索図説」(石田ら 1988) を主 に使用した。今回、消費者である動物はその食性よ り、魚類、水生捕食者、水生植食者、水生雑食者、陸 生捕食者:トンボ類、陸生捕食者:クモ類に分け、そ して生産者である水生植物と合わせて7つの栄養段 階に分類した。今回の調査で採集された水生生物の 内、コミズムシおよびオオミズムシが属するコミズ ムシ科は、植物プランクトン (底生の珪藻など) や藻 類などから吸汁する植食性の食性を示すが、捕食肉 食性を示す種も含まれる (川合・谷田 2018)。後述 のように、炭素および窒素安定同位体比は両種の間 に明白な違いがみられ、両安定同位体比共にコミズ ムシが低く、オオミズムシが高い値を示した。そのた め、本研究では、コミズムシを水生植食者とし、オオ ミズムシを水生捕食者とみなした。

炭素・窒素安定同位体比の測定

採集された動植物は精製水で洗浄された後、炭素および窒素安定同位体比の測定まで−20℃で冷凍保存した。測定は株式会社同位体研究所(https://www.isotope·lab.com/)に委託して行った。測定前に、植物体は乳棒および乳鉢を用いて粉砕し、−45℃で24時間凍結乾燥を行った。動物体は魚類および両生類は有機溶剤による脱脂を実施し、凍結乾燥後に粉砕した。乾燥重量が1mgよりも小さい動植物は、複数個

体をまとめて分析した。検体はシリカゲルの入ったデシケーター内で室温保存した。そして、 ϕ 5×8mm 固体試料用錫コンテナへ0.6~0.8mgを分取して封入した。続いて、サンプルトレイに試料コンテナをセットし、試料5検体毎に標準試料 Alanineを配した。そして、オープンスプリットで接続された元素分析計(Thermo Scientific Flash 2000 Organic Elemental Analyzer)と安定同位体比質量分析計(Thermo Scientific Delta V Advantage Isotope Ratio MS)で測定し、炭素安定同位体比および窒素安定同位体比を得た。AirとVPDB(Vienna Pee Dee Belemnite)に対する δ 表記で得られた測定値に対し、二次標準試料 [L-Alanine (δ ¹⁵NAIR: 1.6, δ ¹³CPDB: -19.6: 昭光通商)]の測定結果を用いて校正を行った。

解析

各動物の食性のグループ化を行うために、炭素および窒素安定同位体比を用いてクラスター分析を行った。結合距離にはユークリッド距離を用い、結合方法にはウォード法を採用した。クラスター分析はEZR ver.1.415 on R commander(Kanda 2013)で行った。また、クラスター分析により大別された各月のグループ間の炭素および窒素安定同位体比を比較するために、それぞれの同位体比の平均値をMann-WhitneyのU検定で解析した。解析には、JMP10.0.2(SAS Institute Inc)を用いた。サンプルサイズが小さいため、サブグループ間の各安定同位体比の差異については検定を伴う統計解析は行わなかった。

結果

クラスター分析によるグループ化

舌喰池の移行帯において、計16科21種の動植物が 採集された(表1)。魚類はドジョウやモツゴなど3種 が、そして水生捕食者はクロイトトンボ幼生とオオ ミズムシの2種が採集された。水生植食者は、コミズ ムシとコガムシ成虫が、そして水生雑食者はスジエ ビが確認された。陸生捕食者として、チョウトンボな どの6種のトンボ類成虫とスジアカハシリグモなど の6種のクモ類が得られた。

動物群集は炭素安定同位体比(6¹³C)および窒素安定同位体比(6¹⁴N)のクラスター分析の結果(図1)、8月は魚類と水生雑食者によるグループAと水生植食者から成るグループB、そして水生捕食者と陸生捕食

表1.舌竜池の移行帯で緊縄された動植物の炭素安定同位体比(゚゚¹⁵)と窒素安定同位体比(゚゚¹⁵N)。表中のサブグルーブは、クラスター分析により分類されたサブグルーブ番号を示す。

AN AN AN AN	ş	4 8	* 777		8/23			10/4	
米養政階	ŧ.	種名	4.4	§ 13°C (%)	(%) N ₅₁ §	サブゲループ	§ 13°C (%)	(%) N ₅₁ §	サブゲループ
魚類	ロイ挙	キツゴ	Pseudorasbora parva	-22.8	8.4	A-2			
	ドジョウ科	ドジョウ	Misgurnus anguillicaudatus	-22.4	6.7	A-2	-22.8	9.5	E-1
	イゼ科	ヨシノボリ属の一種	Rhinogobius sp.	-22.4	10.9	A-1	-22.7	10.5	E-1
水生捕食者	イトトンボ科	クロイトトンボ (幼生)	Cercion calamorum calamorum				-26.9	5.1	G-1
	ミズムシ科	オオミズムシ	Hesperocorixa kolthoffi	-24.9	5.1	C-2	-26.9	4.7	G-1
水生植食者	ミズムシ科	コミズムシ	Sigara substriata	-29.6	3.5	B-1	-31.2	2.9	F-1
	ガムツ巻	コガムシ (成虫)	Hydrochara affinis				-30.7	3.6	F-1
水生雑食者	テナガエビ科	スジエビ	Palaemon paucidens	-21.5	7.6	A-2			
陸生捕食者									
トンボ類	オンスを	チョウトンボ (成虫)	Rhyothemis fuliginosa	-25.3	4.9	C-2			
		シオカラトンボ (成虫)	Orthetrum albistylum speciosum	-24.1	6.2	C-2			
		ウスバキトンボ (成虫)	Pantala flavescens	-25.6	5.3	C-2			
		アキアカネ (成虫)	Sympetrum frequens				-25.8	3.9	6-1
	イトトンボ科	クロイトトンボ (成虫)	Cercion calamorum calamorum	-23.5	6.2	C-2	-26.5	6.4	6-2
	アオイトトンボ科	アオイトトンボ (成虫)	Lestes sponsa				-26.6	7.6	6-2
クモ類	アシナガグモ科	アシナガグモ科の一種	Araneae sp.	-25.6	7.0	C-1	-28.1	9.4	D-1
	キンダグモ科	スジアカハシリグモ	Dolomedes silvicola	-26.3	9.2	C-1			
		イオウイロハシリグモ	Dolomedes sulfureus L.				-24.9	9.6	E-2
	コモリグモ科	コモリグモ科の一種	Lycosidae sp.				-26.1	10.6	E-2
	ワシグモ科	ハイタカグモ属の一種	Haplodrassus sp.				-28.8	7.6	D-1
	カニグモ科	ハナグモ	Ebrechtella tricuspidata				-25.0	7.5	G-2
水生植物	ガマ科	ヒメガマ	Typha angustifolia	-26.1	2.5		-28.5	9.2	
	ヒツ拳	ヒシ	Trapa japonica	-26.0	5.2				
デトリタス							-27.7	4.1	

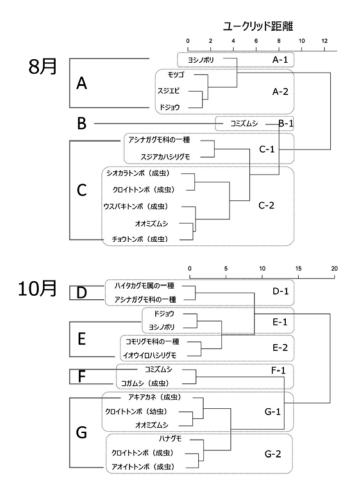


図1. 8月および10月に採集された動物の炭素ならびに窒素安定同位体比を用いたクラスター分析によるデンドログラム。図中のアルファベットはクラスター分析により大別された食性グループならびにそのサブグループを示す。

者のトンボ類およびクモ類から構成されるグループ Cの3つのグループに大別された。グループAは、魚類によるサブグループA・1と魚類および水生雑食者から成るサブグループA・2に分けられた。グループBは 構成種が1種のみであるが、これをサブグループB・1 とした。グループCは、陸生捕食者のクモ類から成るサブグループC・1と水生捕食者および陸生捕食者のトンボ類によるサブグループC・2に分けられた。

10月は陸生捕食者のクモ類から成るグループD、 魚類および陸生捕食者のクモ類によるグループE、水 生植食者のグループF、そして水生捕食者および陸生 捕食者のクモ類およびトンボ類により構成されるグループGの4つのグループに大別された。そして、グループDおよびグループFは、クラスター分析の結果からそれぞれのグループ内の種に明確な差異が認められず、それぞれサブグループD・1およびサブグループF・1とした。グループEは、魚類から成るサブグループE・2に分けられた。グループGは、水生捕食者および陸生捕食者のトンボ類から成るサブグループG・1と陸生捕食者のトンボ類およびクモ類によるサブグループG・2に分けられた。

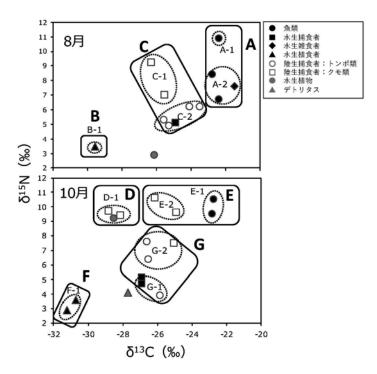


図2. 採集された動植物の炭素ならびに窒素安定同位体比のプロット図。図中のシンボルにおいて、黒抜きは水生動物、白抜きは陸生動物、グレーは水生植物とデトリタスを示す。また、図中のアルファベットは図1の食性グループならびにそのサブグループを表す。

食物網における各グループの位置関係

食物網におけるそれぞれのグループの位置関係を 比較すると(図2)、8月においては、8¹³Cは、グルー プA (-22.3‰±0.4SE、N=4) が最も高く、次いでグ ループC $(-25.0\%\pm0.3SE, N=7)$ 、グループB (-29.6‰、N=1) の順となった (グループBはサンプ ルサイズが1のため、グループAとグループCの平均 δ¹³Cを比較; Mann-WhitneyのU検定、Z=2.55、 P<0.05)。また、水生植物における δ^{13} C (-26.1%) は、 水生植食者によるグループBよりも大きな値を示し た。一方、 δ^{14} Nにおいては、グループB (3.5‰、N=1) が最も低い値を示した。そして、グループC (6.3‰±0.6SE、N=7) よりもグループA (8.4‰±0.8SE、N=4) の方がやや高い傾向がみられ たが、平均値に有意な差は認められなかった(Z=1.79、 P>0.07)。水生植物 (2.9%) はグループBに近い値を 示した。サブグループにおいては、グループAでは、 δ¹³Cは魚類によるA-1と魚類および水牛雑食者から

成るA-2とに明瞭の違いは認められなかったが、 δ ¹⁴NはA-2よりもA-1の方が高い傾向を示した。水生植食者1種から成るグループBのサブグループB-1は、前述のように両安定同位体比共に低い値を示した。グループCにおいては、 δ ¹³Cは陸生捕食者のクモ類によるC-1よりも水生捕食者および陸生捕食者のトンボ類から成るC-2の方がやや高い値を示し、 δ ¹⁴NはC-2よりC-1の方が高かった。

10月では、 δ^{13} Cは、グループE ($-24.1\%\pm0.5$ SE、N=4) が最も高く、次いでグループG ($-26.3\%\pm0.4$ SE、N=6)、グループD ($-28.5\%\pm0.8$ SE、N=2)、グループF ($-31.0\%\pm0.8$ SE、N=2) の順となった (グループDおよびグループFはサンプルサイズが小さいため、グループEとグループGとの平均 δ^{13} Cのみを比較;Z=2.03、P<0.05)。デトリタス (-27.7%) はグループDとがループGとの中間的な値を示し、水生植物 (-28.5%) はグループDと同様の値だった。 δ^{14} Nにおいては、グループE ($10.1\%\pm0.6$ SE、N=4) と

グループD (9.6‰±0.8SE、N=2) が同程度に高く、 次いでグループG(5.9‰±0.5SE、N=6)、グループ F (3.3‰±0.8SE、N=2) の順で低かった (グループ DおよびグループFはサンプルサイズが小さいため、 グループEとグループGとの平均814Nのみを比較; **Z=**2.45、P<0.05)。デトリタス (4.1%) はグループ FとグループGの中間的に値を示し、水生植物 (9.2%) はグループDと類似した値だった。サブグループに おいては、陸生捕食者のクモ類から成るグループD のサブグループD-1は、前述のように8¹³Cはグループ EおよびグループGに比べて低く、グループFよりは 高い傾向がみられ、δ¹⁴NはグループDと同様に高い 値を示した。グループEでは、δ¹³Cは陸生捕食者のク モ類のE-2と比べて魚類によるE-1の方が高い傾向が みられたが、 δ^{14} NはE-1とE-2の間で明瞭な違いは認 められなかった。水生植食者から成るグループFのサ ブグループF-1では、前述のように両安定同位体比共 に最も低い値を示した。グループGでは、δ13Cは水生 捕食者および陸生捕食者のトンボ類から成るG-1と 陸生捕食者のトンボ類およびクモ類によるG-2との 間に明瞭な違いはみられなかったが、δ¹⁴NはG-1より もG-2の方が高い値を示した。

考察

安定同位体比のクラスター分析の結果、それぞれ の採集時期において3から4つのグループと5から6つ のサブグループが確認された。安定同位体比の配置 図では、8月および10月共に、水生植食者が最も左下 に配置され、一方、魚類が最も右上に位置するグルー プに属していた。そして、水生捕食者はその中間に位 置するグループに含まれた。魚類は、沿岸生態系の食 物網の上位に位置する機能群であり(奥田 2008)、 舌喰池の移行帯においても水生植食者を利用する水 生捕食者、そして水生捕食者を利用する魚類を上位 とする食物網構造が存在すると推察される。ただし、 今回の調査で採集された水生植物よりも水生植食者 の炭素安定同位体比は低く、また窒素安定同位体比 は同程度か水生植物の方が水生植食者よりも高い傾 向がみられた。これらの結果は、舌喰池で確認された 水生植食者はハスやヒメガマを利用しないことを意 味する。今回の水生植食者は採集しなかった付着藻 類や植物プランクトンなどの生産者を食物源として いるのかもしれない。

また、8月および10月において、陸生捕食者のクモ

類の窒素安定同位体比は魚類と同様に高い値を示し、 陸生捕食者のトンボ類がしばしば水生捕食者と同じ グループに属した。そして、これらの陸生捕食者は水 生捕食者と類似した炭素安定同位体比を示したこと から、水生捕食者から陸生捕食者のトンボ類、そして クモ類へと移行する食物網構造も存在すると考えら れる。水田や河川においては、幼生期を水中で過ご し、羽化して陸域に移動するカワゲラ類やトビケラ 類を陸生のクモ類が捕食するなど、捕食-被食関係を 通じて、水域から周辺の陸域生態系へのエネルギー や物質の流れが存在することが知られている (Kato et al. 2004; Mori et al. 2015)。今回の調査地 である舌喰池においても、同様の現象が起こってい るといえるだろう。また、8月は別グループだったク モ類と魚類が、10月においては一部同グループに属 した。この結果は、夏季よりも秋季の方が、水生由来 の餌生物を利用する魚類にクモ類の食性が近づくこ とを意味する。舌喰池においては、特に秋季に水域か ら陸域への捕食-被食関係が顕著になるのかもしれ ない。ただし、移行帯に生息するクモ類は、造網性か 地上徘徊性かなど、その生活型によって水生由来の 餌生物への依存度が変わることが知られており(森 ら 2007)、生活型ごとに安定同位体比を評価したり、 クモ類が餌として利用する陸生植食者などのデータ も踏まえるなど、より詳細な調査が必要である。

両時期共に陸生捕食者と水生捕食者が混在するサブグループ (C-2およびG-1) が存在した。この結果から、陸生捕食者と水生捕食者とが類似の餌生物を利用することが予想される。同様の結果は、長野大学の里山林内に造成された小規模水域における食物網調査においても示されている(高橋 2018)。水域と陸域生態系の境界領域において直接的あるいは間接的な生物間相互作用がみられることがしばしば知られている(Romero & Srivastava 2010など)。舌喰池においても、移行帯を中心に水域と陸域の境界領域において、水生捕食者と陸生捕食者の間で餌を巡る種間競争などの生物間相互作用があるのかもしれない。

おわりに

今回の調査から、舌喰池の移行帯においては、水生 捕食者から最終的に魚類へとつながる食物網構造だ けでなく、陸生捕食者のクモ類へとつながる食物網 構造も存在することが示された。また、一部の水生捕 食者と陸生捕食者とは同様の餌生物を利用する可能性が示唆された。以上の結果は、ため池という水域から周辺の陸域生態系へのエネルギーや物質の流れが存在することや、水域生態系と陸域生態系とで複雑な生物間相互作用が存在していることを意味し、これらはため池が豊富な塩田地域の里地里山景観を特徴づける要素であると考えられる。今後は、池内の付着藻類や植物プランクトン、そして陸生植物などの生産者や、陸生植食者なども交えたより詳細な分析を行い、本地域の里地里山景観におけるため池の生態学的機能の理解をさらに深めたい。

謝辞

本研究を進めるにあたり、上田市手塚自治会には 舌喰池での生物採集についてサポートを頂いた。ま た、ため池を愛する会の皆様には塩田平のため池群 について様々な情報を提供頂いた。そして、長野大学 環境ツーリズム学部水環境学ゼミナールの学生には 生物採集の一部を補助して頂いた。この場を借りて お礼を申し上げたい。本研究は、平成29~令和1年度 長野大学研究助成金(地域・社会貢献研究)の助成を 受けて行われた。

引用文献

- 石田昇三・石田勝義・小島圭三・杉村光敏『日本産トンボ幼虫・成虫検索図説』東海大学出版会、1988年 上田小県近現代史研究会『農業の文化財 ため池をたずねる』上田小県近現代史研究会、2000年
- 奥田 昇「食物網解析にもとづく沿岸生態系の健全性評価」永田 俊・宮島利宏編『流域環境評価と安定同位体 水循環から生態系まで』京都大学学術出版会、2008年、309-330頁
- 小野展嗣編『日本産クモ類』東海大学出版会、2009年 Kato C, Iwata T, Wada E"Prey use by web-building spiders: stable isotope analyses of trophic flow at a forest-stream ecotone" Ecological Research

- Vol. 19, 2004, pp. 633-643
- 川合禎次編『日本産水生昆虫検索図説』東海大学出版 会、1992年
- 川合禎次・谷田一三編『日本産水生昆虫-科・属・種へ の検索【第二版】』東海大学出版部、2018年
- 環境省『生物多様性保全上重要な里地里山』 https://www.env.go.jp/nature/satoyama/20_naga no/no20-5.html (2020年8月17日確認)、2015年
- Kanda Y "Investigation of the freely available easy-to-use software 'EZR' for medical statistics" Bone Marrow Transplant Vol. 48, 2013, pp. 452–458
- 塩田平ボランティアガイドの会『信州上田 塩田平ガ イドブック』塩田平ボランティアガイドの会、2016 年
- 高橋大輔「里山林に造成されたため池および周辺林 内に生息する動植物の炭素・窒素安定同位体比分 析に関する予備的研究」『長野大学紀要』40巻、2018 年、49-56頁
- 高橋大輔・西 順平・斉藤大地・堀内聖志・海津 亮・ 馬場文秋・朝妻裕之・小林 慧・山崎 尊「ため池 が里山林に生息する節足動物を中心とした動物相 に及ぼす影響」『長野大学紀要』38巻、2016年、1-7 頁
- 日本の里山・里海評価『里山・里海生態系と人間の福利:日本の社会生態学的生産ランドスケープー概要版』国際連合大学、2010年
- 農林水産省『ため池百選』https://www.maff.go.jp/j/nousin/bousai/tameike/pdf/101213_t_pamph_all.pdf (2020年8月17日確認)、2010年
- 森 淳・水谷正一・松澤真一「炭素安定同位体比を利用した谷津内クモ類の炭素起源の推定」『農業農村工学会論文集』251巻、2007年、89-95頁
- Romero GQ, Srivastava DS "Food-web composition affects cross-ecosystem interactions and subsidies" Journal of Animal Ecology Vol. 79, 2010, pp.1122-113