

博士論文

蝶翅上捕食痕の生態学的研究

Ecological study of beak mark on the wings of butterflies

2014年 1月

龍谷大学大学院 理工学研究科
博士後期課程 環境ソリューション工学専攻
T11D002 太田 真人

目次

第1章 序論	1
引用文献	
第2章 野外におけるビークマークと捕食圧	8
1 概要	
2 諸言	
3 方法	
3-1 調査地及び方法	
3-2 解析	
4 結果	
4-1 科ごとのビークマーク率	
4-2 ビークマークと捕食圧	
5 考察	
引用文献	
第3章 生息環境と捕食-被食関係	23
1 概要	
2 諸言	
3 方法	
3-1 調査地及び方法	
3-2 解析	
4 結果	
4-1 調査地の特徴	
4-2 生息タイプ別の比較	
4-3 蝶類種組成の類似度	
5 考察	
引用文献	

第4章 樹林構造と捕食-被食関係	38
1 概要	
2 諸言	
3 方法	
3-1 調査地の概要	
3-2 調査方法	
3-3 解析	
4 結果	
4-1 樹林構造の比較	
4-2 樹林構造と蝶の種組成	
5 考察	
引用文献	
第5章 総合考察	53
引用文献	
謝辞	57
業績	58

第1章 序論

蝶は古くから人にとって身近な生き物であり、山や人里、または町中など多様な環境に生息をしている。しかし、種類によって生息環境は異なっているため、すべての蝶がどんな場所にでも生息しているわけではない。したがって、蝶の種名や種数、個体数などを調査すると環境の評価や多様性の推定が可能である(宮武 1998)。実際に蝶の生息環境の分け方としては、気候帯や植生帯で分ける方法(沼田ら 1973)、植生や樹林・草原のタイプで分ける方法(文化庁 1972, 日浦・宮武 1978, 沼田ら 1973)、自然環境の様々なタイプで分ける方法(福田ら 1972)、自然の人為度によって環境を分類する方法(日浦 1976, 日浦・宮武 1978, 田中 1988)などがある。蝶は、多様な環境で多様な種がそれぞれ生息しており、また昼行性で体サイズも小さすぎず観察しやすいことから環境指標生物として扱われている(巢瀬 1993, 石井 1993, など)。

蝶成虫の主な餌となるのが花の蜜や樹液であり、生態系の中では一次消費者にあたる。一次消費者であり、また針や鎌などの外的武器を体に持たないため鳥やカマキリ、トカゲなど多くの動物や昆虫に対しての被食者に位置づけられる(Dempster 1984, 木村 2000, など他多数)。その中でも主な蝶の捕食者が鳥とされている(Dempster 1984, Brakefield *et al* 1992)。その鳥と鱗翅目の生態学的関係は多くの研究者の関心を集めてきた。なぜなら、鳥の捕食は鱗翅目の対捕食者戦略が影響していると考えられてきたからである。武器を持たない蝶もただ捕食者に捕食されるわけではなく対捕食者戦略を備えることにより捕食を回避している。たとえば眼状紋と呼ばれる目玉模様を翅に持つ蝶がいる。その中でもクジャクチョウ(*Inachis io*)のように大きな眼状紋は翅を開いた際に捕食者を驚かしその隙に逃げるとされている。またサトキマダラヒカゲ(*Neope goschkevitschii*)やヒカゲチョウ(*Lethe sicelis*)など小さな眼状紋を持つ種は頭から最も離れた翅の淵に眼状紋が付いており、捕食者にそちらが頭だと思わせ狙わせている(Martin *et al* 2010)。頭を間違わせるものとして尾状突起という突起物が下翅の先についている種もあり、アゲハチョウ科やシジミチョウ科において多く見られる。シジミチョウ科の中には

この尾状突起と併せて下翅のみを擦るような動きを行い、そちらが頭であると思わせ捕食者の目をそちらに向けている(春田 1977)。また翅の色彩によって被食を免れている蝶もいる。色彩のパターンには大きく 3 つあり、一つは派手な色彩により捕食者を遠ざける警告色。主にアゲハチョウ(*Papilio xuthus*)やツマグロヒョウモン(*Argyreus hyperbius*)などが当てはまる。また、毒蝶の模様に擬態することによって捕食者に警告を与えている種も存在する。このような蝶の擬態については多くの研究がなされている(Ohsaki 2005 など他多数)。二つ目に茶色など地味な色彩によって捕食者から見つかりにくくしている地味色。主に森林性の蝶に多くクロコノマチョウ(*Melanitis phedima*)やヒメジャノメ(*Mycalesis gotama*)、草地性であればヒカゲチョウ(*Lethe sicelis*)などが当てはまる。そして、翅を閉じているときに見える裏翅は地味だが捕食者に襲われそうになった際に翅を広げ派手な色の表翅を見せることにより捕食者から一瞬の隙を作り逃げるものがおり、これにはルリタテハ(*Kaniska canace*)などが当てはまる(春田 1977)。このような例は蛾でも多く知られている(Wickler 1968)。また、一般的に蝶はトンボなどのように直線的ではなくふわふわと不規則に飛ぶことが知られているが、この飛び方は捕食者から身を守るためのものである。また一方で鳥よりも敏速に飛ぶことが可能な種、例えばセセリチョウ科などは小型であることに加え、葉裏に隠れることにより身を守っている(高桑 1999, Chai & Srygley 1990)。つまり、飛行方法だけではなく捕食者に襲われた際に逃げ込む、あるいは隠れる場所が異なることが知られている(高桑 1999)。一方、哺乳類や魚などにおいては環境構造が捕食圧に影響を与えることが知られている(阿部ら 2005, 板野 2012, など他多数)が、蝶ではそのような研究は進められていない。このように蝶は様々な対捕食者戦略を持ち、捕食者からの捕食を回避していると考えられるものの、その効果の検証は特定の対捕食者戦略のみに限られている。

鳥が蝶の捕食者であるという証拠とされているのが、蝶の翅に残されたビークマークである。ビークマークとは蝶の翅に左右対称に付けられた傷のことであり、主に鳥がアタックしたものの捕食には失敗したことにより残されたものとされている(Edmunds 1974, Kassarov 1999)。幼虫から成虫に羽化し、採餌やメスを探すために飛翔を続けると嫌でも翅はボロボロになってい

く。その中でビークマークが本当に捕食者によって付けられたものであるかを調べるために、蝶の生息できる空間に片方は蝶のみ、片方には蝶と鳥を生存させ数日後に蝶の翅上の傷の大きさを調べるという室内実験を行った (Johki 1985)。その結果、捕食者と一緒に生存していた蝶の翅上の傷の方が蝶のみのときよりも大きかったため、蝶の翅上の傷は鳥によって付けられたものであることが証明された。ビークマークの形は左右対称または片方だけに付けられた V 字傷や直線状に切り取られたような傷とされている (常喜 2002)。このような傷はカマキリからの攻撃を受けた際にも付くという報告 (木村 2000)があることから捕食者として鳥だけでなくカマキリも扱うべきであると考えられる。

しかし、実際に野外で蝶が捕食者に襲われている場面に出会うのは極めて稀であり、日本で蝶が鳥に襲われている瞬間を目撃し報告されているのは 1957 年から 1999 年の間で 41 件のみである (津吹・上田 2001)。そこで、捕食者に襲われた証拠であるビークマークが捕食圧の指標になりうると考えられた。捕獲した蝶の雌雄のビークマーク率を比較したところ捕獲数の少ないメスの方がオスよりもビークマーク率が高かったことから、捕食者によるオスとメスの襲撃率比が推定できると考え、Ohsaki(1995)が推定式により、計算を行った結果、推定値よりビークマーク率が示す以上にメスはオスに比べ襲われている可能性が示された。したがって、ビークマーク率の高い性や高い種は、より鳥に襲われていると考えられる。また、野外において二ヶ月間のヒカゲチョウ (*Lethe sicelis*) とクロヒカゲ (*Lethe diana*) のビークマーク率と平均寿命を比較した結果、ビークマーク率が高い時期ほど平均寿命が短くなる負の相関が見られた (Ide 2006)。これはビークマーク率が高い場合は捕食圧が高いということを支持している。これらのことからビークマークは捕食圧の指標として利用されてきた (Brakefield & Reitsma 1991 など他多数)。また、Ohsaki(1995)はメスがオスよりも多く襲われている理由として胸部がオスよりも太いことや卵を持っていることから鳥にとって摂取カロリーがオスよりも良いため (最適餌戦略) だと述べている。そのため、種で見た際も胸部の太い蝶が狙われていると考えられる。実際に Kiritani ら (2013) は蝶の科毎のビークマーク率と前翅長の間には正の相関が見られ最も前翅長の長いアゲハチ

ヨウ科のビークマーク率が高いことを示した。一般的に蝶の前翅長と胸部の太さには正の相関が認められているため、鳥は大型の個体を多く捕食していると考えられる。しかし、捕食圧に最も直結する捕食者の情報とビークマークを比較した研究はほとんどない。常喜(2002)が蝶のビークマークの大きさと観察された鳥の種を比較し、ビークマークの大きな個体は大きな体サイズの捕食者に、ビークマークの小さな個体は小さな体サイズの捕食者に襲われたと報告をしている程度であり、捕食圧とビークマークの関係は見えていない。

そこで本研究では、野外において蝶類のビークマークを用いて実際に鳥及びカマキリからの捕食圧にどれほどの影響を受けているかを検証し、そこから捕食-被食関係に影響を与える対捕食者戦略の検証を行うことを目的とした。

引用文献

- 阿部聖哉, 梨本真, 矢竹一穂, 松木吏弓, 石井 孝 (2005) 秋田駒ヶ岳のイヌワシ行動圏におけるノウサギの生息密度と森林植生との関係. *日本森林学会誌*, 87(2), 117-123
- 文化庁 (1972) 天然記念物緊急調査植生図・主要動植物地図. 27, 大阪府
- Brakefield PM, Reitsma N (1991) Phenotypic plasticity, seasonal climate and the population biology of *Bicyclus* butterflies (Satyridae) in Malawi. *Ecological Entomology*, 16, 291-303.
- Brakefield PM, Shreeve TG, Thomas JA (1992) Avoidance, concealment, and defence. In: Dennis, R.L.H. (ed.) The ecology of butterflies in Britain. *Oxford University Press*, Oxford, 93-119s.
- Chai P, Srygley RB (1990) Predation and the flight, morphology, and temperature of Neotropical rain-forest butterflies. *American Naturalist*, 135, 748-765.
- Dempster JP (1984) The natural enemies of butterflies. In: Vane-Wright RI, Ackery PR (eds) The biology of butterflies. Princeton University Press, Princeton, N.J., 97-104
- Edmunds M (1974) Significance of beak marks on butterfly wings. *Oikos*, 25, 117-118.
- 福田晴夫, 久保快哉, 葛谷健, 高橋昭, 高橋真弓, 田中 蕃, 若林守男 (1972) 原色日本昆虫生態図鑑チョウ編. 保育社, 大阪
- 春田俊郎 (1977) 産報デラックス 99 の謎, 日本の蝶・世界の蝶, *自然科学シリーズ*(5), 産報ジャーナル編, 東京
- 日浦 勇 (1976) 大阪・奈良地方低地における蝶相とその人為による変貌. *自然史研究* 1(10), 189-206
- 日浦 勇, 宮武頼夫 (1978) 大阪の昆虫陸生編. In: 日浦 勇, 宮武頼夫 大阪市立自然史博物館
- Ide JY (2006) Sexual and seasonal differences in the frequency of beak marks on the wings of two *Lethe* butterflies. *Ecological Research*, 21, 453-459.

- 石井 実 (1993) 蝶類のトランセクト調査 In: 矢田 修, 上田 恵介, 日本産蝶類の衰亡と保護第2集, 63-75.
- Johki Y (1985) Wing damages of butterflies and birds' attacks. *Tyô to Ga*, **35**, 202-207.
- 常喜 豊 (2002) チョウ類の翅の傷と鳥の攻撃: 京都における野外調査 昭和女子大学院生活機構研究科紀要Vol.11, 31-38.
- Kassarov L (1999) Are birds able to taste and reject butterflies based on 'beak mark testing'? A different point of view. *Behaviour*, **136**, 965-981.
- 木村春夫 (2000) チョウを見物するための庭づくり 茅ヶ崎市での実践, *昆虫と自然*, **35**(8), 21-25
- Kiritani K, Yamashita H, Yamamura K (2013) Beak marks on butterfly wings with special reference to Japanese black swallowtail. *Population Ecology*, **55**, 451-459.
- Martin O, Adrian V, Sven J, Christer W (2010) Marginal Eyespots on Butterfly Wings Deflect Bird Attacks Under Low Light Intensities with UV Wavelengths, *PloS ONE*, **5**, p. e10798.
- 宮武頼夫 (1998) 生息環境. In: 日本環境動物昆虫学会, *チョウの調べ方*, 文教出版, 1-15
- 沼田 真ら (1973) ライフネーチュアライブラリー, *日本の生物*, タイムライフブックス, 東京
- Ohsaki N (1995) Preferential predation of female butterflies and the evolution of Batesian mimicry. *Nature*, **378**, 173-175.
- Ohsaki N (2005) A common mechanism explaining the evolution of female-limited and both-sex Batesian mimicry in butterflies. *Journal of Animal Ecology*, **74**, 728-734.
- 坂野博之 (2012). 外来魚による捕食を軽減する植生の効果. *日本水産学会誌*, **78**(5), 988-990.
- 巢瀬 司 (1993) 蝶類群集研究の一方法. In: 矢田 修, 上田恵介, 日本産蝶類の衰亡と保護第2集, 83-90

高桑正敏 (1999) 美しいチョウには毒がある？生存戦略から見たチョウの色彩や斑紋の意味. *擬態〈だましあいの進化論 1〉昆虫の擬態*, In: 上田恵介, 1-10, 築地書館, 東京

田中 蕃 (1988) 蝶による環境評価の一方法 蝶類学の最近の進歩, *日本鱗翅学会特別報告書第6号*. 527-566

津吹 卓, 上田恵介 (2001) ビークマーク:蝶の翅につけられた嘴の跡 *STRIX* vol.19, 129-140.

Wickler, W (1968) *Mimicry in Plants and Animals*. McGraw-Hill, New York. (『擬態-自然も嘘をつく』, 羽田節子訳, 平凡社, (1970))

第2章 野外におけるビークマークと捕食圧

1 概要

本章では捕食圧の指標として用いられていたビークマークが実際に野外での捕食圧と関係しているかを検証した。調査地として滋賀県内の種組成が類似する4か所選定し、2010年5月から11月の間に調査を行った。初めに蝶の科ごとにビークマークの付く割合に差があるか検証した結果、アゲハチョウ科とタテハチョウ科はビークマーク率が高く、シジミチョウ科とシロチョウ科、セセリチョウ科はビークマーク率が低いことが分かった($P < 0.05$, ライアン法)。次にビークマーク率の高い2科とビークマーク率の低い3科をそれぞれグループに分け、ビークマークが付くことに影響している要因を検証した。本研究で検証した要因は調査月、捕食者密度、捕食圧の3つとした。捕食圧に関しては捕食者と蝶の存在比を利用した。この3つの要因とビークマークの有無で解析を行った結果、ビークマーク率の高かったグループ(アゲハチョウ科、タテハチョウ科)は捕食圧がビークマークの有無に影響を有意に与えていた。また、ビークマークとの関係は正に働いており、捕食圧が高くなればビークマークを持った個体が増えるという結果となった($P < 0.05$, GLMs, ロジスティック回帰分析)。また、ビークマーク率の低かったグループ(シジミチョウ科、シロチョウ科、セセリチョウ科)でも同様の解析を行ったが有意に影響を与えている要因は検出されなかった。これらのことから、アゲハチョウ科とタテハチョウ科のビークマーク率を知るにより捕食圧が推定できることが解明された。

2 諸言

里山は日本で貴重な自然環境の一つである。その里山は生物多様性の評価を監視、保全する効果的な生物指標の確立が必要である(Kiritani *et al.* 2013)。蝶類は種の確認が比較的容易であることから自然環境評価によく利用される(巢瀬 1993, 石井 1993, など)。その蝶の主な捕食者は鳥類と考えられている(Dempster 1984, Brakefield *et al.* 1992)。これまでに鳥と鱗翅目の生態学的関係は多くの研究者の関心を集めてきた。なぜなら、鳥の捕食は鱗翅目の翅の色や模様(Robbins 1981, Sargent 1981, Anne *et al.* 2003, Stevens 2005, Martin *et al.* 2010, Chang-Ku *et al.* 2011)、回避飛行方法(Chai & Srygley 1990)、そして毒性の物質(Nishida 2002)などによる防衛的機能が影響していると考えられてきたからである。そこで注目されたのが襲われた証拠として用いられるビークマークである。ビークマークとは蝶の翅に付けられた傷であり、鳥の攻撃を受けたが捕食されずに逃げ切れた個体に付く傷のことである(Edmunds 1974, Kassarov 1999)。

実際に野外で蝶類を採集すると翅に傷を負った個体が多くみられる。この傷が、枝や障害物によって生じるのではなく、鳥の攻撃によって生じることは室内実験により証明されている(Sargent 1976, Johki 1985a)。また、鳥によく似たビークマークをカマキリが付けることも報告されている(木村 2000)。つまり、ビークマークは蝶類の捕食者からの攻撃回避履歴であるといえる。Ide(2006)はビークマーク率の高かった時期の方がビークマーク率の低かった時期よりも蝶類の生存期間が短くなることを証明した。つまり、蝶の翅に付けられたビークマークは捕食圧の指標として利用できるとされる(Benson 1972, Shapiro 1974, Bowers & Wiernasz 1979, Wourms & Wasserman 1985, Brakefield & Reitsma 1991, Ohsaki 1995, 2005, Ide 2006)。しかし、捕食者が直接蝶を襲う瞬間を見ることは稀であり、野外でどれほどの数の蝶が襲われているかを調べることは極めて困難である。実際に日本で、蝶が鳥に襲われている瞬間を目撃し報告されているのは41件のみである(津吹&上田 2001)。これまで捕食圧の指標として利用できるとされていたビークマークを用いて実際に野外で捕食者との関係を研究したものが極めて少なく、既出研究はヒカゲチョウ(*Lethe sicelis*)、クロヒカゲ(*Lethe*

diana)、シロオビアゲハ(*Papilio polytes*)、ベニモンアゲハ(*Pachilioptaristrochia*)など調査対象種を絞って行われたものばかりである(Ohsaki 1995, Ide 2006)。そこで本研究では、捕食者の密度と蝶のビークマーク率を比較し、実際に野外でも捕食圧の指標として利用できるかについて検証を行った。

3 方法

3-1 調査地及び方法

滋賀県内の蝶の種組成が類似している 4 地点(龍谷の森(大津市, Fig. 1a)、一里山(大津市, Fig. 1b)、ロクハ公園(草津市, Fig. 1c)、河辺いきものの森(東近江市, Fig. 1d))を選定し、各調査地においてルートセンサスを行った。ルートセンサスの範囲は蝶の翅に付けられたビークマークを確認可能である上下左右 3m以内とした。

調査期間は 2010 年 5 月から 11 月の間、各調査地において 11 時から 14 時の間で 12 回(計 48 回)行った。

蝶は各種名を記録し、翅にビークマークが付いているかを確認した。ビークマークの判定には Johki(1985b, 2002)が用いた方法を参考に行った。すなわち、ビークマークの主な特徴として翅に V 字の深い切れ込みがあるもの、翅の一部が直線状に切り取られているもの、V 字型に鱗粉が削り取られたもの、上下の翅で傷が重なるもの、切れ込みの淵が縮れているものである。捕食者は蝶の観察と同時にルート上で目視できたものの種を記録した。本研究では捕食者を昆虫食及び雑食の鳥(Table 1)とカマキリとした(Dempster 1984, Brakefield et al. 1992, Kimura 2000)。

Table 1 鳥のリスト

Species	Food habit
<i>Hirundo rustica</i>	omnivorous
<i>Motacilla sp.</i>	insect
<i>Hypsipetes amaurotis</i>	insect
<i>Laniusbucephalus</i>	omnivorous
<i>Cettia diphone</i>	insect
<i>Zosterops japonicus</i>	omnivorous
<i>Sturnus cineraceus</i>	omnivorous
<i>Parus minor</i>	insect
<i>Aegithalos caudatus</i>	insect
<i>Passer montanus</i>	omnivorous

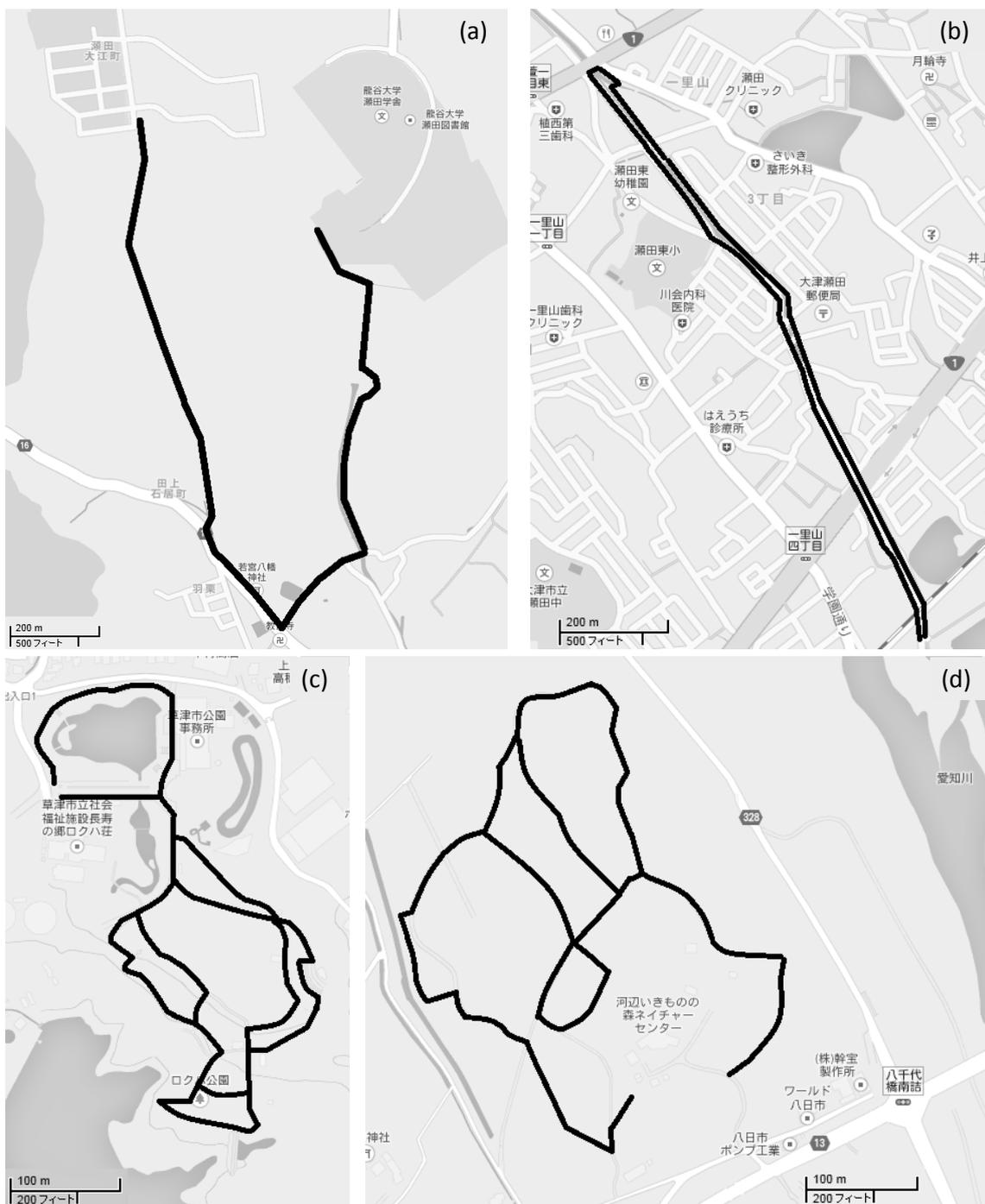


Fig. 1 各調査地のルート地図 (a:龍谷の森, b:一里山, c:ロクハ公園, d:河辺いきものの森) (Google マップ 地図データ©2014 Google, ZENRIN を改編)

3-2 解析

ビークマーク率はビークマークの付いていた個体数を観察されたすべての個体数で除したものをを用いた。全科の蝶を含めたビークマーク率と各科ごとのビークマーク率を算出した。また、4つの調査地のデータをまとめ各月ごとの平均値を求めた。蝶の科間においてビークマーク率に差が見られるか判定するために多重比較のライアン法を用いて解析を行った。

ビークマークの有無に影響を与える要因は GLMs (generalized linear models)によるロジスティック回帰分析を用いて判定した。目的変数にはビークマークの有無(0, 1 データ)、説明変数にはビークマーク率の高い、低い両グループの調査月、捕食者密度、そして捕食圧とした。本研究では捕食圧として、ひと月当たりの捕食者密度をひと月当たりの蝶の個体数で割り算出した。また、AIC(赤池情報量基準)を用いてベストモデルを選出した(Quinn & Keough 2002)。これらの解析はすべて R(2.15.1)を用いた。

4 結果

4-1 科ごとのビークマーク率

調査期間中に観察された蝶は合計 5 科、42 種、1216 個体であった。最も個体数が多かったのはシジミチョウ科で 401 個体(8 種)、次にタテハチョウ科(18 種、338 個体)、シロチョウ科(3 種、260 個体)、セセリチョウ科(6 種、149 個体)、アゲハチョウ科(7 種、68 個体)となった(Table. 2)。また、ビークマークの付いていた個体は全部で 88 個体であった。アゲハチョウ科が最もビークマーク率が高く(27.9%)、次にタテハチョウ科(11.2%)、シジミチョウ科(4.7%)、シロチョウ科(3.8%)、セセリチョウ科(1.3%)であった(Fig. 2)。

アゲハチョウ科のビークマーク率はその他の科よりも有意に高かった(ライアン法, $P < 0.01$)。タテハチョウ科のビークマーク率はシジミチョウ科、シロチョウ科、セセリチョウ科よりも有意に高かった(ライアン法, $P < 0.01$)。

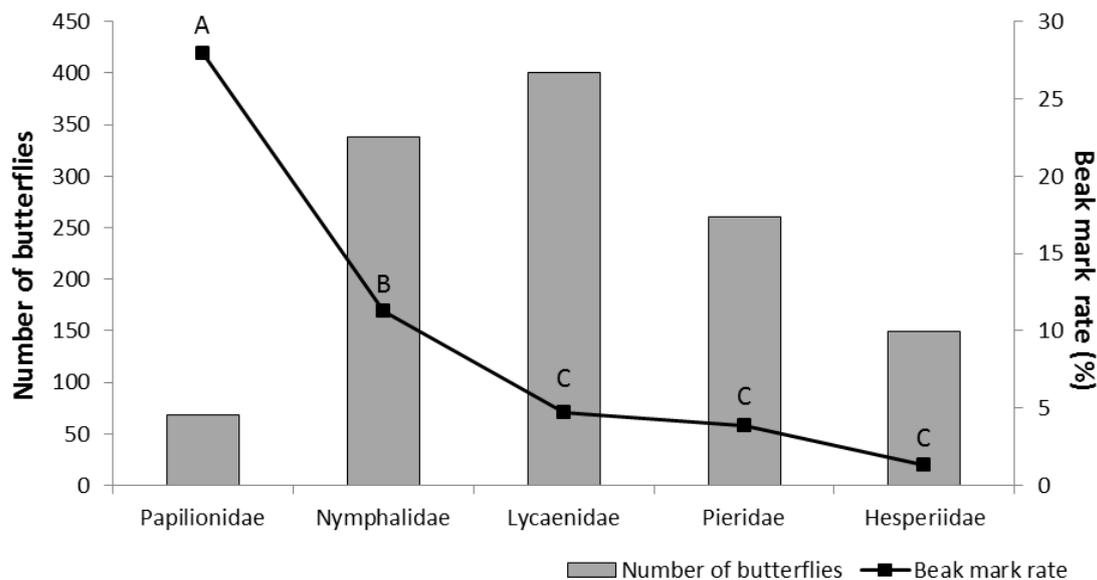


Fig. 2 各科の個体数とビークマーク率(ライアン法, A, B, C <0.01)

Table 2 蝶の種とビークマークの頻度

Family	Species	Number of individuals observed	Number of individuals with beak marks
Papilionidae	<i>Graphium sarpedon</i>	6	0
	<i>Papilio xuthus</i>	36	11
	<i>Papilio machaon</i>	5	3
	<i>Papilio memnon</i>	10	1
	<i>Papilio helenus</i>	5	2
	<i>Papilio protenor</i>	4	2
	<i>Papilio dehaanii</i>	2	0
	Total	68	19
Nymphalidae	<i>Parantica sita</i>	1	0
	<i>Vanessa cardui</i>	2	0
	<i>Vanessa indica</i>	4	0
	<i>Kaniska canace</i>	2	0
	<i>Polygonia c-aureum</i>	105	4
	<i>Damora sagana</i>	10	3
	<i>Argynnis paphia</i>	6	0
	<i>Argyreus hyperbius</i>	88	14
	<i>Ladoga glorifica</i>	5	2
	<i>Neptis sappho</i>	35	9
	<i>Neptis pryleri</i>	1	0
	<i>Hestina persimilis</i>	1	0
	<i>Ypthima argus</i>	8	1
	<i>Minois dryas</i>	3	0
	<i>Lethe sicelis</i>	17	0
	<i>Neope goschkevitschii</i>	39	2
	<i>Mycalesis gotama</i>	10	3
	<i>Melanitis phedima</i>	1	0
Total	338	38	
Lycaenidae	<i>Curetis acuta</i>	16	2
	<i>Taraka hamada</i>	1	0
	<i>Lycaena phlaeas</i>	77	2
	<i>Narathura japonica</i>	52	0
	<i>Lampides boeticus</i>	15	1
	<i>Zizeeria maha</i>	196	10
	<i>Everes argiades</i>	37	3
	<i>Celastrina argiolus</i>	7	1
Total	401	19	
Pieridae	<i>Eurema hecabe</i>	205	6
	<i>Colias erate</i>	15	1
	<i>Pieris rapae</i>	40	3
	Total	260	10
Hesperiidae	<i>Daimio tethys</i>	3	0
	<i>Thoressa varia</i>	1	0
	<i>Potanthus flavus</i>	2	0
	<i>Polytremis pellucida</i>	3	0
	<i>Pelopidas mathias</i>	61	1
	<i>Parnara guttata</i>	79	1
	Total	149	2

4-2 ビークマークと捕食圧

ビークマーク率の高かった 2 科のグループ(アゲハチョウ科、タテハチョウ科)においてビークマークの有無に最も影響を与えている要因は捕食圧となった。また、AIC におけるベストモデルでも捕食圧のみのモデルが選出された(Table 3)。ビークマーク率の低かった 3 科のグループ(シジミチョウ科、シロチョウ科、セセリチョウ科)ではどの要因も選出されなかった。全捕食者密度と各科グループの捕食圧は各調査月の平均値を用いた。

Table 3 ビークマークと要因の GLMs 解析(* < 0.05)と AIC の結果

Factors	AIC
Predation pressure	324.7 *
Predation pressure + density of predator	326.3
Density of predators	326.8
Predation pressure + density of predators + month	330.4
Month	331.6

5 考察

ビークマークは蝶が捕食されかけた証拠であるとされてきた中で(Johki 1985a, Ohsaki 1995)、本研究は一部の蝶の科のビークマークの頻度が捕食圧と正の関係であることを明らかにした。ビークマーク率の高い科は蝶 1 個体に対する捕食者数の割合によって算出した捕食圧がより高いことが分かった。つまりビークマーク率は蝶にかかる捕食圧を測る指標といえる。Ide(2006)は 2 か月間の標識再捕法を用いてクロヒカゲ(*Lethe diana*)の観察を行った結果、ビークマーク率と平均生存期間との間に負の相関があったと報告している。これらのことからビークマーク率は野外においても捕食圧の指標として利用可能である。

蝶の科の間でビークマーク率に有意な差が見られた。さらに、AIC によるベストモデルの選択では捕食者の個体数ではなく、本研究での捕食圧のみが選択された。ビークマーク率の低かった科のグループではどの要因も選択されなかった。これらの結果より、捕食者はビークマーク率の低かった科の蝶よりもビークマーク率の高かった科の蝶を選択して襲っていると考えられる。Ohsaki(1995)は捕獲した蝶の性比とそれらのビークマーク率より数理モデルをたて、捕食者の襲撃率を推定した。その結果および報告によると鳥はオスよりもメスの蝶をより襲撃しており、またビークマーク率の高い蝶はより襲撃されているとしている。本研究では、野外において蝶全種の性を判定することは困難であるため科間での捕食圧の比較のみ行った。本研究においてアゲハチョウ科とタテハチョウ科は高いビークマーク率を示し、かつその他の科の蝶よりも有意に高いという結果であった。これはアゲハチョウ科とタテハチョウ科が残りの 3 科の蝶よりも高い捕食圧に晒されていると考えられる。一方、Ohsaki(2005)は最適餌戦略(MacArthur 1972)を用いて胸部の太い蝶が捕食者により狙われていると考察している。さらに、Kiritani ら(2013)は、蝶の各科のビークマーク率と前翅長の長さを比較し、アゲハチョウ科が最も前翅長が長く、またビークマーク率が高かったと結論付けている。彼はまた、前翅長が最短であったシジミチョウ科とセセリチョウ科はビークマーク率も最も低く、タテハチョウ科とシロチョウ科は中型でありビークマーク率も中間であったと報告している。これらの知見は本研究の結果とほぼ一致してい

る(Fig. 2)。ビークマーク率は科の中の種組成の違いによってある程度変動する可能性はある。それでもなお、アゲハチョウ科とタテハチョウ科は高いビークマーク率であり、小さな蝶はビークマーク率が低いといえる。

ビークマークの形から捕食者を特定することは困難であるが、津吹・上田(2001)は日本各地で観察された記録をまとめている。その結果、41回の記録中、鳥の同定がなされていたのは12種であった。その中でも特に、ヒヨドリ(*Hypsipetes amaurotis*)、ツバメ(*Hirundo rustica*)、スズメ(*Passer montanus*)の観察例が多かった。これらの鳥の種のうち、ヒヨドリは大型の蝶を襲う傾向が見られた。また、ツバメとスズメはシロチョウ科やシジミチョウ科、セセリチョウ科など小型のチョウを襲っており、稀に大型の蝶も襲っていた。従って、昆虫食の鳥は主に大型から中型の蝶を捕食していると考えられる(津吹・上田 2001)。さらに前翅長の長さでビークマーク率の関係から体長の大きな蝶はビークマーク率が高くなる(Kiritani *et al.* 2013)。これらのことは、アゲハチョウ科とタテハチョウ科が他の科の蝶よりも高い捕食圧を受けていることを示唆している。従って、アゲハチョウ科とタテハチョウ科のビークマーク率は小型の蝶(e.g. シロチョウ科、シジミチョウ科、セセリチョウ科)と比較することによってアゲハチョウ科、タテハチョウ科にどれほど捕食圧がかかっているか知ることができる。しかしながら、ビークマークは捕食を試みたが失敗したというものであり、ビークマーク付個体数には完全に捕食された個体数は含まれていない(Smith 1979; Burger & Gochfeld 2001)。従って、ビークマーク率の低い科または種の蝶は完全に捕食されビークマークがあまり残らない、または襲われているが種または科毎に捕食者から逃げる戦略を備えている可能性があるため原因を解明することは難しい。

もう一方で、同じ種であるにも関わらず調査地及び(または)生息地でビークマーク率に違いが見られた場合は捕食圧が異なっていると考えられる。常喜(2002)はビークマークの深さ(大きさ)を森と草原で比較した結果、森の方が深い傷が多く草原の方が浅い傷が多いことから調査場所によって捕食者が異なるのではないかと述べている。

引用文献

- Benson WW (1972) Natural selection for Miillerian mimicry in *Heliconius erato* in *Costa Rica*. *Science*, **176**, 936–939.
- Bowers MD, Wiernasz DC (1979) Avian predation on the palatable butterfly, *Cercyonis pegala* (Satyridae). *Ecological Entomology*, **4**, 205–209.
- Brakefield PM, Reitsma N (1991) Phenotypic plasticity, seasonal climate and the population biology of *Bicyclus* butterflies (Satyridae) in Malawi. *Ecological Entomology*, **16**, 291–303.
- Brakefield PM, Shreeve TG, Thomas JA (1992) Avoidance, concealment, and defence. In: Dennis, R.L.H. (ed.) *The ecology of butterflies in Britain*. *Oxford University Press*, Oxford, 93–119s.
- Burger J, Gochfeld M (2001) Smooth-billed ani (*Crotophaga ani*) predation on butterflies in Mato Grosso, Brazil: risk decreases with increased group size. *Behavioral Ecology Sociobiology*, **49**, 482–492.
- Chai P, Srygley RB (1990) Predation and the flight, morphology, and temperature of Neotropical rain-forest butterflies. *American Naturalist*, **135**, 748–765.
- Dempster JP (1984) The natural enemies of butterflies. In: Vane-Wright RI, Ackery PR (eds) *The biology of butterflies*. Princeton University Press, Princeton, N.J., 97–104
- Edmunds M (1974) Significance of beak marks on butterfly wings. *Oikos*, **25**, 117–118.
- Ide JY (2006) Sexual and seasonal differences in the frequency of beak marks on the wings of two *Lethe* butterflies. *Ecological Research*, **21**, 453–459.
- 石井 実 (1993) 蝶類のトランセクト調査 In: 矢田 修, 上田恵介, 日本産蝶の衰亡と保護第 2 集, 63–75.
- Johki Y (1985a) Wing damages of butterflies and birds' attacks. *Tyô to Ga*,

35, 202–207.

- Johki Y (1985b) Ecological studies on the relationship between Lepidoptera and avian predators. In: Ethological research of small animals in the humid tropics (Grant-in aid for scientific research report for overseas scientific survey), Department of Zoology, Kyoto University, 33–47.
- 常喜 豊 (2002) チョウ類の翅の傷と鳥の攻撃:京都における野外調査 昭和女子大学院生活機構研究科紀要 Vol.11, 31-38.
- Kang C.-K, Lee S.-I, Jablonski PG (2011) Effect of sex and bright coloration on survival and predator-induced wing damage in an aposematic lantern fly with startle display. *Ecological Entomology*, **36**, 709–716.
- Kassarov L (1999) Are birds able to taste and reject butterflies based on ‘beak mark testing’? A different point of view. *Behaviour*, **136**, 965–981.
- 木村春夫 (2000) チョウを見物するための庭づくり 茅ヶ崎市での実践, *昆虫と自然*, 35(8), 21-25
- Kiritani K, Yamashita H, Yamamura K (2013) Beak marks on butterfly wings with special reference to Japanese black swallowtail. *Population Ecology*, **55**, 451–459.
- Lyytinen A, Brakefield PM, Mappes J (2003) Significance of butterfly eyespots as an anti-predator device in ground-based and aerial attacks. *OIKOS*, **100**, 373–379.
- MacArthur RH (1972) Geographical Ecology: Patterns in Distribution of Species. Haper & Row, NY.
- Martin O, Adrian V, Sven J, Christer W (2010) Marginal Eyespots on Butterfly Wings Deflect Bird Attacks Under Low Light Intensities with UV Wavelengths, *PloS ONE*, **5**, p. e10798.
- Nishida R (2002) Sequestration of defensive substances from plants by Lepidoptera. *Annual Review of Entomology*, **47**, 57–92.

- Ohsaki N (1995) Preferential predation of female butterflies and the evolution of Batesian mimicry. *Nature*, **378**, 173–175.
- Ohsaki N (2005) A common mechanism explaining the evolution of female-limited and both-sex Batesian mimicry in butterflies. *Journal of Animal Ecology*, **74**, 728–734.
- Quinn G, Keough M (2002) *Experimental Design and Data Analysis for biologists*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Robbins RK (1981) The false head hypothesis: predation and wing pattern variation of Lycaenidae butterflies. *American Naturalist*, **118**, 770–775.
- Sakurai R (2011) Field observation of predation on adult lepidopterans by the tree sparrow *Passer montanus saturates*. *Entomology Science*, **14**, 162–165.
- Sargent TD (1976) Legion of Night. The Underwing Moths. Massachusetts University press, Amherst, 222.
- Sargent TD (1981) Antipredator adaptations of underwing moths. In: Kamil, A.C. & Sargent, T.D. (ed) Foraging Behavior: *Ecological, Ethological and Psychological Approaches*, Garland STPM Press, New York., 259–284.
- Shapiro AM (1974) Beak-mark frequency as an index of seasonal predation intensity on common butterflies. *American Naturalist*, **108**, 229–232.
- Smith DAS (1979) The significance of beak marks on the wings of an aposematic, distasteful and polymorphic butterfly. *Nature*, **281**, 215–216.
- Stevens M (2005) The role of eyespots as anti-predator mechanisms, principally demonstrated in the Lepidoptera. *Biological Review*, **80**, 573–588.
- 巢瀬 司 (1993) 蝶類群集研究の一方法. In: 矢田 修, 上田恵介, 日本産蝶類の衰亡と保護第2集, 83-90

津吹 卓, 上田恵介 (2001) ビークマーク:蝶の翅につけられた嘴の跡
STRIX vol.19, 129-140.

Wourms MK, Wasserman FE (1985) Bird predation on Lepidoptera and
reliability of beak-mark in determining predation pressure. *Journal
of the Lepidopterists' Society*, **39**, 239–261.

第3章 生息環境と捕食-被食関係

1 概要

本章では蝶の生息環境の違いが捕食-被食関係にどれほど影響を与えるのか検証した。調査は龍谷の森(実習林)、ロクハ公園(多目的緑地公園)、一里山(住宅地)、河辺いきものの森(里山)の4か所で行った。その結果、蝶密度と捕食者密度は調査地間に有意な差は見られなかった。また、蝶の生息場所は開空率の影響を受けることから開空率を比較した結果、各調査地においてそれぞれに有意な差が見られた($P < 0.05$, t検定)。次に、調査地間での蝶の種組成類似度 C_{λ} を算出したところ、最も種組成が類似していたのは龍谷の森とロクハ公園であった。しかし、ビークマークの付いていた種だけの種組成類似度を算出した結果、龍谷の森とロクハ公園でのビークマーク付種の組成は類似していなかった。つまり、種組成が類似していることから類似した環境であると考えられる場所であっても捕食-被食関係に当てはまる蝶が一概に同じだとは言えないことが分かった。ビークマークの付けられた蝶の種が異なる要因として龍谷の森とロクハ公園との間で有意な差が見られたのは開空率のみであり、開空率などの空間構造が鳥など捕食者の捕食行動に影響を与えることから、蝶と捕食者の関係にも空間構造が影響を与えていると考えられた。また蝶の種組成に影響を与えず、捕食-被食関係にのみ影響を与えるのは些細な空間構造の違いによるものだと考察した。

2 諸言

蝶類は昆虫の中では生息場所などの生態的知見が豊富であり、また近年では絶滅の危機に瀕している種が出てきていることから保全を目的とした研究例も多い(矢田・上田 1993, 田中・有田 1996)。

蝶の翅には、しばしばビークマークと呼ばれる左右対称の傷がついていることがある。ビークマークは、鳥やカマキリなどの捕食者から攻撃行動を受けたが、捕食されず逃げ切ることのできた個体に付けられた傷痕であるとされている(Edmunds 1974, Kassarov 1999)。つまりビークマークは蝶類の攻撃回避履歴といえ、蝶に対する捕食圧を知るための有効な捕食圧の指標として利用できることされている(Johki 1985a, Brakefield & Reitsma 1991, Ohsaki 1995, 2005, Ide 2006)。

捕食被食関係は生物群集に広く認められる一般的な種間関係要素であり、個体群や群集、生態系の動態に影響を及ぼす主要な生態学的要因の一つである(Sergio *et al.* 2006)。一方で、林冠高など環境構造の違いが捕食者の捕食行動に影響を与えると考えられるものの(阿部ら 2005)、生息環境が捕食被食関係に及ぼす影響について昆虫類を対象にした研究は乏しい。

そこで本研究では、樹冠の発達度の異なる環境でビークマークの野外調査を行い、環境構造が蝶の被食に与える影響について考察することを目的とした。

3 方法

3-1 調査地及び方法

本研究では西日本に位置する滋賀県南部地域(緯度 34 度、経度 135 度、平均気温 14.9℃、年間降水量 1529.7mm)を対象に、人の利用用途及び景観の異なる地点、「龍谷の森及び堂町」、「一里山」、「ロクハ公園」、「河辺いきものの森」の 4 箇所で調査を行った。各調査地点の特徴については Table 1 に示す。

各調査地においてルートセンサス法(ルート距離: 1.87km~2.45km)により蝶類及び捕食者の種・個体数について記録を行った。また蝶類については種・個体数に加えてビークマークの有無も記録した。ビークマークの判定は Sargent(1976)および常喜(1985b, 2002)の判定基準(左右対象に付けられた V 字傷、または直線状に切り取られているもの)を参考にし、鳥類、カマキリ類を捕食者とした(木村 2000)。観察範囲はライン上からビークマークの有無が確認可能である約 3m以内とした。カマキリ類は蝶と同じ範囲で記録を行ったが、鳥は樹冠の高さまでいるものも記録をした。蝶類各個体は可能な限りデジタル一眼レフカメラ(Canon KissX2, EF100mm f/2.8 MACRO USM)で撮影し、画像で再度確認を行った。また、環境構造の指標の一つとして、樹木の開空率について記録を行った。開空率はルートライン上の 20m間隔の地点で魚眼レンズ(SIGMA EX DG FISHEYE)を用いて上空を撮影し、解析ソフト(CanopOn2)により算出した。調査は 2010 年 5 月末~11 月中旬までの晴天または薄雲の日を選び、時間帯は気温が上がり蝶類の活動が活発になる正午前後に行った。

Table 1. 調査地の概要

study site	route length(km)	Forest Type	land use
Kawabe Park	1.87	Secondary forest	Park
Rokuha Park	1.99	Plantation	Park
Ryukoku Forest	2.45	Secondary forest	Satoyama
Ichiriyama	2.36	Plantation	Housing estate

3-2 解析

調査地間で蝶の個体数や捕食者数を比較するため、個体数密度と捕食者数

密度を求めU検定を行った。また、調査地ごとの開空率は平均値を求めアー
クサイン変換した後t検定を用いて比較を行った。また林内の開空率の分布を
知るために開空率のヒストグラムを作成し、調査地間で分布に差があるかコ
ルモゴロフ - スミルノフ検定を行った(以下k-s検定)。これらの検定は多重比
較に対応していないためボンフェローニ法を用いた。また、蝶を主な生息場
所ごとにグループ分け分析を行った。本研究では矢田(1998)及び横田、武内
(2006)を参考に草地性、森林性の2つに分けた。この二つの生息地タイプの
存在割合を調査地間で比較をするために多重比較のライアン法を用いた。各
調査地において草原性と森林性の蝶のビークマークの差の検証を行う為に χ^2
検定を行った。

各調査地での種組成及びビークマーク有種組成の違いを比較するため、
Morisita(1959)の類似度指数 C_s を算出した。また、群平均法を用いてデンド
ログラムを作成した。

4 結果

4-1 調査地の特徴

各調査地で観察した蝶の種と個体数を Table 2 に示した。蝶類の平均密度について調査地間に有意な差は見られなかった(U 検定 $P > 0.05$, Fig.1a)。平均捕食者密度もどのように調査地間において有意な差は見られなかった(U 検定 $P > 0.05$, Fig. 1b)。開空率は全ての調査地間で有意な差が見られた(t 検定 $P < 0.01$, Fig. 1c)。また、各調査地の開空率の分布を比較した結果、すべての調査地で開空率の分布が異なるという結果となった(k-s 検定 $P < 0.05$, Fig. 2)。龍谷の森と河辺いきものの森は開空率が 30%未満の地点が半分以上存在し(Fig. 2a, 2c)、一里山は開空率 60%以上である地点が大半を占め、ロクハ公園は開空率 10%未満の地点がほとんどなく、それ以外はおよそ均等に存在していた(Fig. 2b, 2d)。

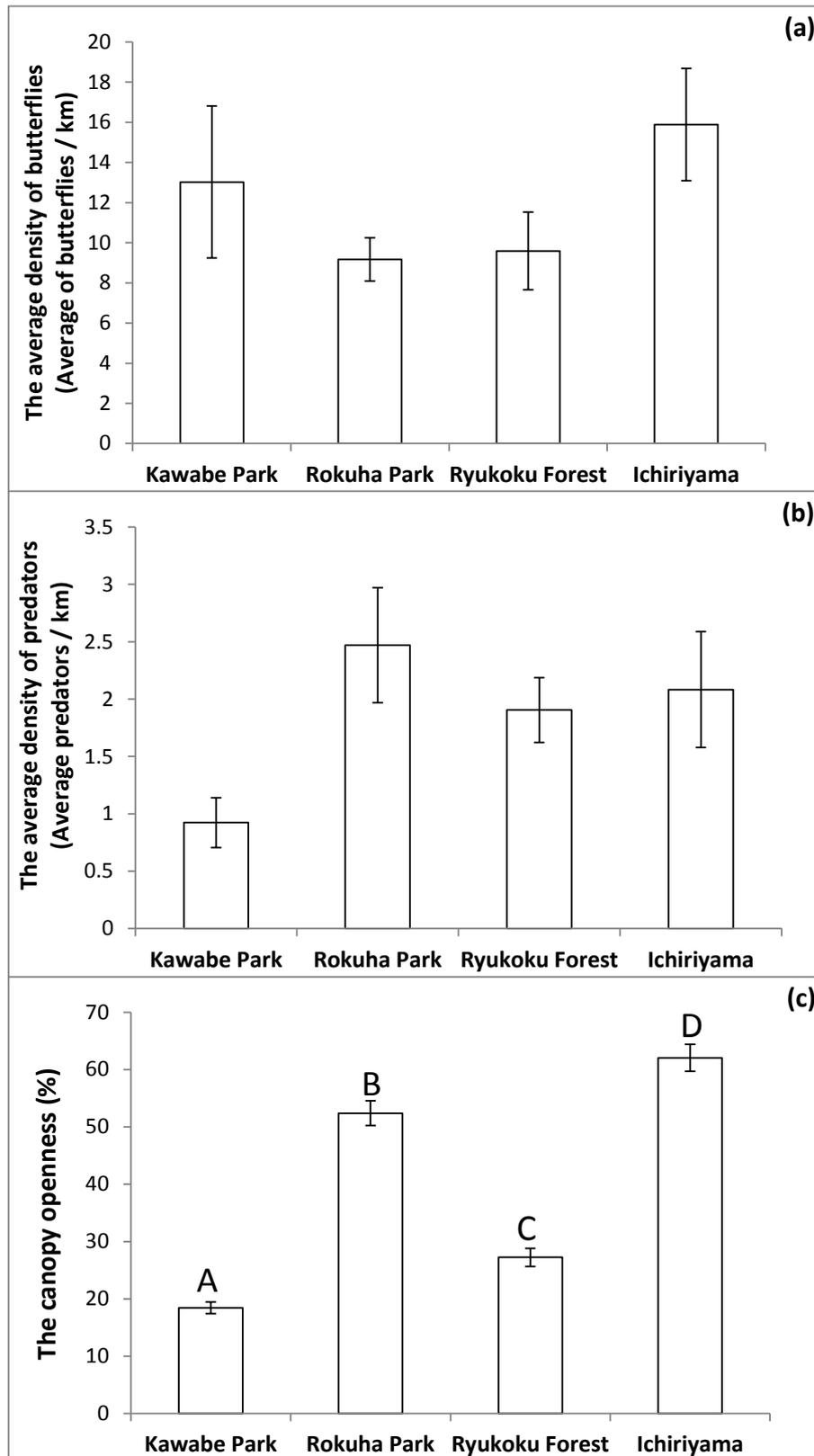


Fig. 1 調査地間の比較 (a)蝶の平均個体数密度±SE (b)平均捕食者密度±SE (c)平均開空率±SE (A-B-C-D P<0.05)

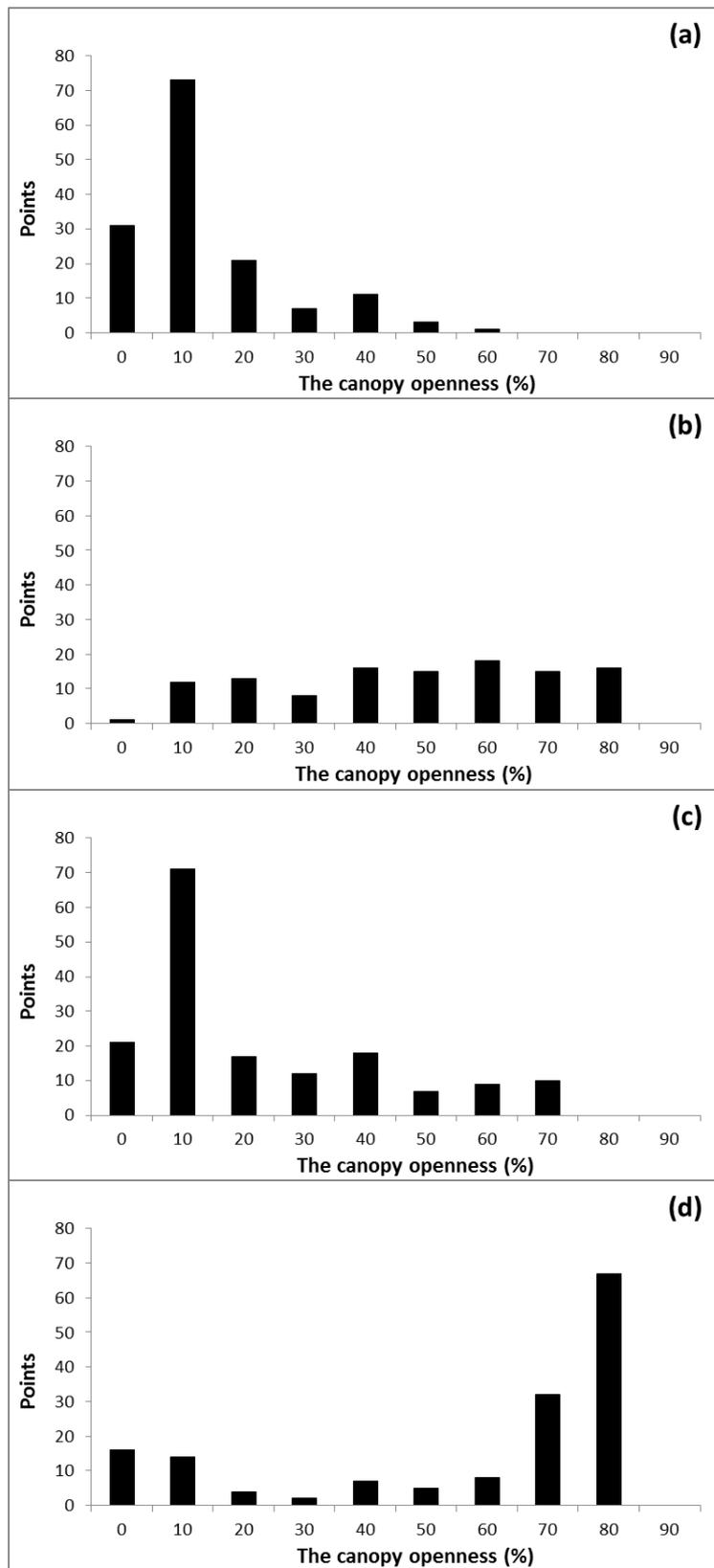


Fig. 2 開空率の頻度分布 (a)河辺いきものの森 (b)ロクハ公園 (c)龍谷の森 (d)一里山 (全調査地間において有意な差が見られた k-s 検定 $P < 0.05$)

Table 2. 各調査地での記録種とその個体数リスト

Family	Species	Number of individuals observed			
		Kawabe Park	Rokuha Park	Ryukoku Forest	Ichiriyama
Papilionidae	<i>Graphium sarpedon</i>	1	3	2	
	<i>Papilio xuthus</i>		1	10	25
	<i>Papilio machaon</i>		1	4	
	<i>Papilio memnon</i>	5	2	3	
	<i>Papilio helenus</i>	2	1	2	
	<i>Papilio protenor</i>	1	2	1	
	<i>Papilio dehaanii</i>				2
Nymphalidae	<i>Parantica sita</i>	1			
	<i>Vanessa cardui</i>			2	
	<i>Vanessa indica</i>	1		2	1
	<i>Kaniska canace</i>		1	1	
	<i>Polygonia c-aureum</i>		5	19	81
	<i>Damora sagana</i>	7		3	
	<i>Argynnis paphia</i>	2		4	
	<i>Argyreus hyperbius</i>	1	5	18	64
	<i>Ladoga glorifica</i>	2	1	1	1
	<i>Neptis sappho</i>	24	5	5	1
	<i>Neptis pryeri</i>		1		
	<i>Hestina persimilis</i>			1	
	<i>Ypthima argus</i>		5	3	
	<i>Minois dryas</i>	3			
	<i>Lethe sicelis</i>	16	1		
	<i>Neope goschkevitschii</i>	37	2		
<i>Mycalesis gotama</i>	8		2		
<i>Melanitis phedima</i>			1		
Lycaenidae	<i>Curetis acuta</i>	8	4	4	
	<i>Taraka hamada</i>	1			
	<i>Lycaena phlaeas</i>	13	8	18	38
	<i>Narathura japonica</i>	39	6	7	
	<i>Lampides boeticus</i>		1	4	10
	<i>Zizeeria maha</i>	38	61	27	70
	<i>Everes argiades</i>	1	9	15	12
	<i>Celastrina argiolus</i>	2	2	2	1
Pieridae	<i>Eurema hecabe</i>	37	54	80	34
	<i>Colias erate</i>		5	6	4
	<i>Pieris rapae</i>		6	5	29
Hesperiidae	<i>Daimio tethys</i>	2		1	
	<i>Thoressa varia</i>	1			
	<i>Potanthus flavus</i>		1	1	
	<i>Polytremis pellucida</i>	3			
	<i>Pelopidas mathias</i>	7	13	16	25
	<i>Parnara guttata</i>	1	13	12	53
Total	264	219	282	451	

4-2 生息タイプ別の比較

蝶の生息タイプ別に個体数割合を比較したところ、ロクハ公園と龍谷の森との間以外で有意な違いが認められた(ライアン法, A-B-C $P < 0.05$, Fig. 3)。龍谷の森とロクハ公園は主に草地性の蝶(それぞれ 87.2%, 88.6%)が多く見られた。一里山は草地性の蝶が大半の割合を占めていた(99.1%)。河辺いきものの森は他の調査地よりも森林性の蝶(53.0%)が多く見られた(Fig.3)。生息タイプ別のビークマーク率を調査地ごとに比較した結果、河辺いきものの森とロクハ公園では草地性と森林性の蝶のビークマーク率との間に有意な差が見られた(χ^2 検定, $P < 0.05$, Fig. 4a, 4b)。一方、龍谷の森と一里山では草地性と森林性の蝶のビークマーク率に差は見られなかった(χ^2 検定, $P > 0.05$, Fig. 4c, 4d)。

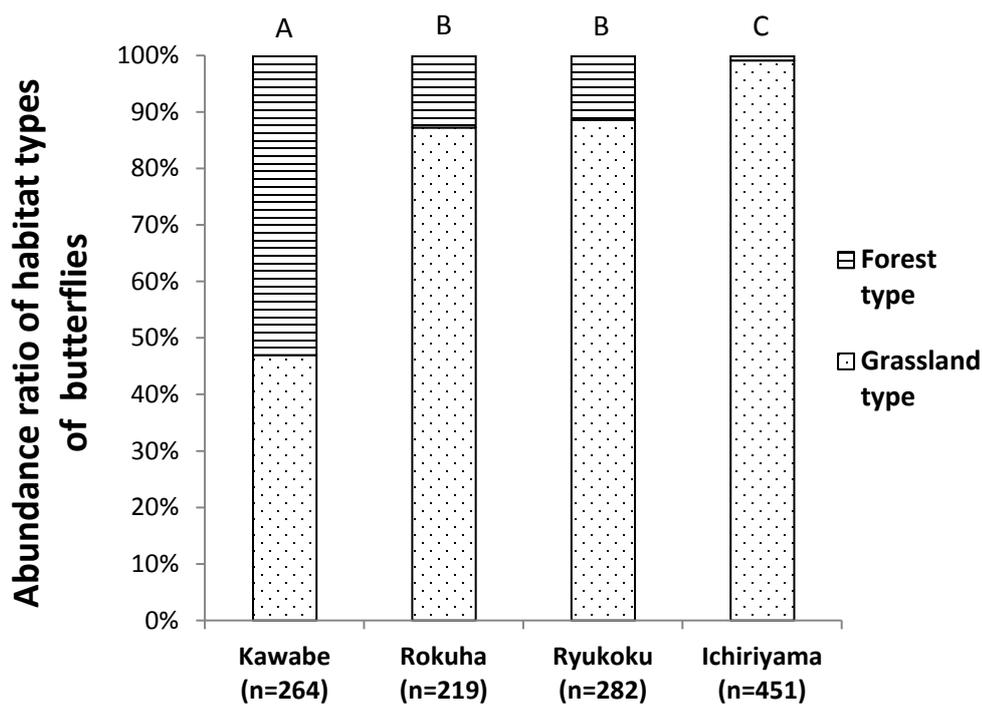


Fig. 3 各調査地における蝶の生息タイプ別の存在割合 (ライアン法, A-B-C $P < 0.05$)

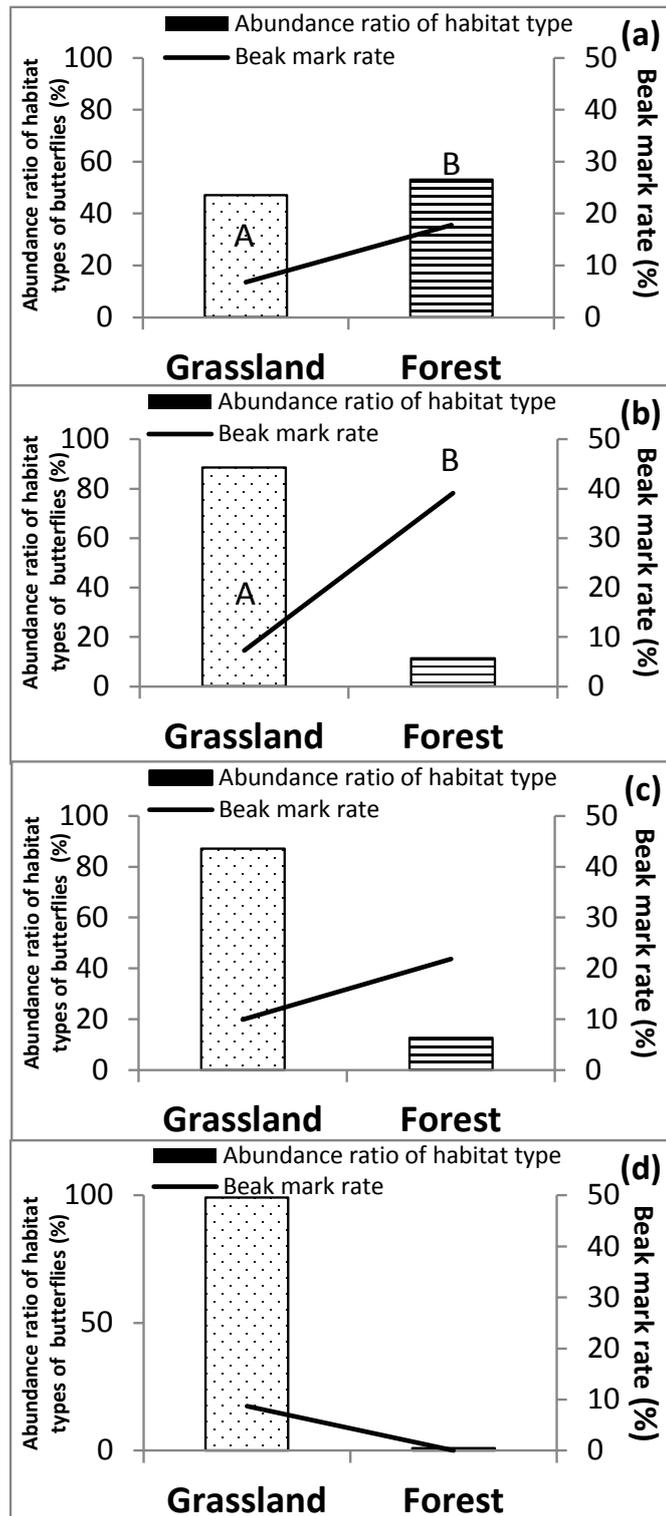


Fig. 4 生息タイプ別の蝶の個体数密度とビークマーク率 (a)河辺いきものの森 (n=264, 生息タイプのビークマーク率間において有意な差が見られた χ^2 検定 $P < 0.05$) (b)ロクハ公園(n=219, 生息タイプのビークマーク率間において有意な差が見られた χ^2 検定 $P < 0.05$) (c)龍谷の森(n=282) (d)一里山(n=451)

4-3 蝶類種組成の類似度

調査地ごとの蝶類種組成の類似度をMorisitaの類似度(C_λ)を用いて求めたところ、龍谷の森とロクハ公園がよく類似した種組成であった。一里山は最も異なった蝶の種組成となっていた(Fig. 5a)。次にビークマークが付けられていた蝶の種組成の類似度 C_λ を求めた結果、ビークマーク有の蝶の種組成はロクハ公園と河辺いきものの森が最も似ており、次に一里山と龍谷の森が似ているという結果となった。この二つのグループの類似度指数 C_λ は 0.36 とかなり異なったものとなっていた(Fig. 5b)。

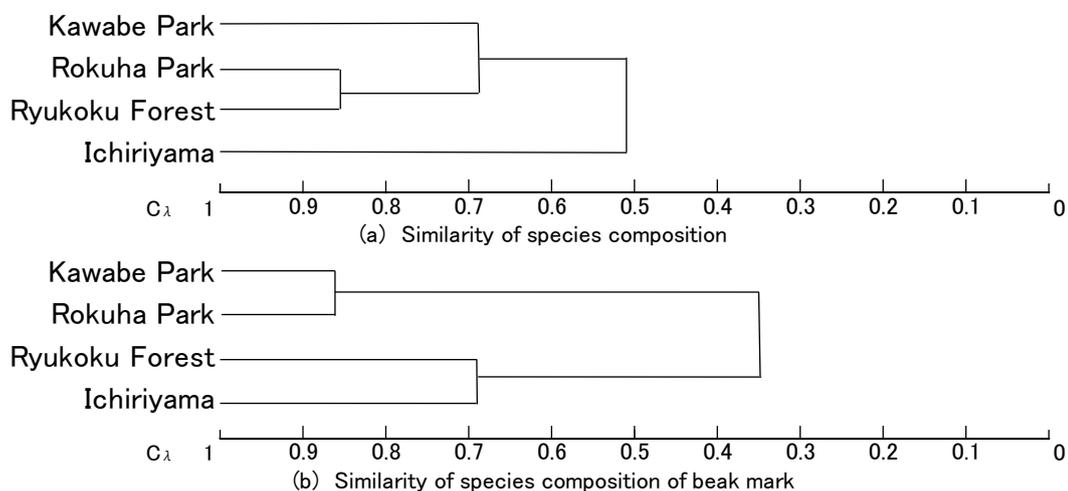


Fig. 5 調査地間の蝶類種組成の類似度(Morisita の C_λ)

5 考察

蝶の種組成はロクハ公園と龍谷の森との間で類似していた。しかし、ビークマークの付いていた種組成はロクハ公園と河辺いきものの森、龍谷の森と一里山が類似していた(Fig. 5)。ロクハ公園と龍谷の森では生息地タイプ別の蝶組成も似た割合であり(Fig. 3)、さらに蝶密度や捕食者密度に差は見られず(Fig. 1a, 1b)、蝶の生息環境としてこの二つの調査地は類似していると考えられる。しかし、ビークマーク付の種組成ではこの二つの調査地は類似していなかった。

この二つの調査地においてビークマーク付の種組成が異なった理由として龍谷の森とロクハ公園間の開空率の差が考えられる。なぜなら、ロクハ公園の方が龍谷の森よりも開空率が高く(Fig. 1c)、さらに開空率の低い地点数もロクハ公園の方が龍谷の森よりも少なかった(Fig. 2b, 2c)。すなわちロクハ公園の方が、より林内が開放的であるため捕食者から蝶が逃げ切ることができなかったと考えられるためである。つまり、蝶は密な植生環境(低開空率など)において捕食されにくいと考えられる。実際に生息タイプ別にビークマーク率を比較した結果、ロクハ公園は森林性の蝶のビークマーク率が他の調査地よりも有意に高かった(Fig. 3b)。このことは、Ota(in press)によって蝶のビークマーク率が高いと捕食圧が高いとされていることより、ロクハ公園の森林性の蝶は草地性の蝶よりも捕食者により頻繁に襲われていると解釈できる。

また、龍谷の森が一里山とビークマーク付の蝶類種組成が類似した理由は、龍谷の森では森林性の種のビークマーク率が低いことから捕食者に襲われておらず、一里山は森林性の蝶が少ないためビークマークが付けられていた草原性の蝶の種組成が類似していたと考えられる。一方、河辺いきものの森では森林性の蝶の種が多かったが、樹冠が覆われた環境の中でそれらの多くは襲われていない、あるいは逃げ延びているため、ビークマークの付いた蝶の種がロクハ公園でビークマークの付いた森林性の蝶と同じであったため、ビークマーク付の種組成が類似したと考えられる。

イヌワシの主要な餌であるノウサギは生息場所の樹冠高と生息密度との間に正の相関がみられた(阿部 2005)。樹冠は身を隠すカバーの役割を果たしており、ノウサギはイヌワシからの被食を回避している可能性がある。また、

植生密度を上げることにより外来種に捕食される在来種の数が増減したという報告がある（中村ら 2004）。これらのことから、林内の開空率の違いは、蝶の逃避行動の成否に関係していると考えられる。実際に森林に生息している蝶(サトキマダラヒカゲ(*Neope goshkevitschii*)やヒメジャノメ(*Mycalesis gotama*)など)が捕食者を避けるために木の多い空間や茂みなどに逃げ込む行動が観察された。つまり、蝶にとって捕食回避に利用する林内や茂みが繁茂することが重要であり、それにより蝶の生存率が高くなると考えられる。よって今後、捕食-被食間の相互作用と樹林構造との関係を明確にするためには、蝶の各種が持つ対捕食者戦略と樹林構造に関するさらなる研究が必要である。

引用文献

- 阿部聖哉, 梨本真, 矢竹一穂, 松木吏弓, 石井 孝 (2005) 秋田駒ヶ岳のイヌワシ行動圏におけるノウサギの生息密度と森林植生との関係. *日本森林学会誌*, **87**(2), 117-123
- Brakefield PM, Reitsma N (1991) Phenotypic plasticity, seasonal climate and the population biology of *Bicyclus* butterflies (Satyridae) in Malawi. *Ecological Entomology*, **16**, 291-303.
- Edmunds M (1974) Significance of beak marks on butterfly wings. *Oikos*, **25**, 117-118.
- Ide JY (2006) Sexual and seasonal differences in the frequency of beak marks on the wings of two *Lethe* butterflies. *Ecological Research*, **21**, 453-459.
- Johki Y (1985-a) Wing damages of butterflies and birds' attacks. *Tyô to Ga*, **35**, 202-207.
- Johki Y (1985-b) Ecological studies on the relationship between Lepidoptera and avian predators. In: *Ethological research of small animals in the humid tropics* (Grant-in-aid for scientific research report for overseas scientific survey), Department of Zoology, Kyoto University, 33-47.
- 常喜 豊 (2002) チョウ類の翅の傷と鳥の攻撃: 京都における野外調査 *昭和女子大学院生活機構研究科紀要* Vol.11, 31-38.
- Kassarov L (1999) Are birds able to taste and reject butterflies based on 'beak mark testing'? A different point of view. *Behaviour*, **136**, 965-981.
- 木村春夫 (2000) チョウを見物するための庭づくり 茅ヶ崎市での実践, *昆虫と自然*, **35**(8), 21-25
- Morisita M (1959) Measuring of interspecific association and similarity between communities. *Memoirs of the Faculty of Science of Kyushu University Series E. [Biology]*, **3**, 65-80.

- 矢田 修, 上田恵介 編 (1993) 日本産蝶の衰亡と保護第 2 集. 日本鱗翅学会, 大阪.
- 田中 蕃, 有田 豊 編 (1996) 日本産蝶の衰亡と保護第 4 集. 日本鱗翅学会, 大阪.
- Ohsaki N (1995) Preferential predation of female butterflies and the evolution of Batesian mimicry. *Nature*, **378**, 173-175.
- Ohsaki N (2005) A common mechanism explaining the evolution of female-limited and both-sex Batesian mimicry in butterflies. *Journal of Animal Ecology*, **74**, 728-734.
- Ota M, Yuma M, Mitsuo Y, Togo Y. (in press) Beak marks on the wings of butterflies and predation pressure in the field. *Entomological Science*
- 中村智幸, 片野 修, 山本祥一朗. (2004) コクチバスによる在来魚への捕食圧を軽減する水草帯の効果. *水産増殖* **52**, 287-291.
- Sergio F, Newton I, Marchesi L, and Pedrini P (2006) Ecologically justified charisma: preservation of top predators delivers biodiversity conservation. *Journal of Applied Ecology*, **43**, 1049-55.
- 矢田 修 (1998) 日本産チョウ類のデータバンク, 日本環境動物昆虫学会編 『チョウの調べ方』, 文教出版. 211-270
- 横田樹広, 武内和彦 (2006) 高解像度緑被モニタリングによる都市内小規模緑被の分布把握とチョウ類を指標として生態系ネットワーク機能の評価. (社)日本都市計画学会 *都市計画論文集*, **41-3**, 361-366

第4章 樹林構造と捕食-被食関係

1 概要

本章では樹林構造の違いが捕食-被食関係にどのように影響するか検証した。調査地は放置林である龍谷の森と多目的公園であるロクハ公園で行った。各調査地において樹林構造の指標として開空率と林内見通し率を測定した。また、蝶の樹林構造の利用方法として考えられる逃避利用場所のタイプとして樹冠型、林内型、茂み型、開放空間型の4タイプに分け解析を行った。その結果、龍谷の森では開空率が高くなると見通し率が低くなるという負の関係が見られた($P < 0.05$)。逆にロクハ公園では正の関係が見られた($P < 0.05$)。次に開空率の高低、林内見通し率の高低で分けし、樹林構造を4つのグループに分けた。樹林構造の4グループ間での蝶の種組成類似度 C_{λ} を算出した結果、龍谷の森は類似していたが、ロクハ公園は2つずつに環境が分かれた。ロクハ公園の2群において蝶の逃避利用場所タイプのビークマーク率を比較した結果、林内型の蝶のビークマーク率に差が見られた。2群間で異なる樹林構造は林内見通し率であることから、林内見通し率が高い環境では林内型の蝶は捕食者に襲われていると考えた。よって、林内見通し率が林内型の蝶と捕食者の捕食-被食関係に影響を与えていることが示唆された。

2 諸言

蝶の成虫は高い飛翔能力を持っているものの昼行性であるがゆえに目立ちやすく、多様な生物に捕食されているとされている(Dempster 1984, 木村 2000, など他多数)。また、蝶は多様な防衛戦略(擬態、眼状紋、逃避飛翔)を持つものの戦闘武器は備えていないため捕食者からの攻撃を受けやすい。主な捕食者として挙げられるのが鳥であり、日本でも直接の観察例は少ないもののいくつかの報告がまとめられている(津吹・上田 2001)。蝶が鳥に襲われた際に捕食されず逃げ延びた蝶の翅に付けられた傷をビークマークという(Edmunds 1974, Kassarov 1999)。このビークマークは捕食圧の指標とされており、野外でも利用可能な指標である(Ohsaki 1995, Ide 2006, Ota *et al in press*)。ビークマークと蝶の防衛戦略の研究は擬態や眼状紋などで多く行われている(Robbins 1981, Sargent 1981, 他多数)。しかし、逃避飛翔の際に利用する森林や樹冠などといった場所の環境構造の比較した研究はほとんどない。ただし、蝶以外の鳥や魚などにおいては生息空間の植生などの構造の違いが捕食行動に影響を与えるという研究(阿部 2005, 板野 2012, など他多数)は多い。

同種内でビークマーク率に違いがあるとき、そのエリアまたは生息地の捕食圧が異なっていると考えられる(Ota *et al in press*)。しかし、蝶の種組成が類似しており捕食圧にも差が見られない調査地間においてビークマークのつけられていた種組成が異なっていた(Ota *et al* 投稿中)。本来であれば捕食圧と種組成が同じであるのならば調査地の環境は類似しており、ビークマークのつけられる種に差は見られないはずである。よって、調査地の間において襲われていると考えられる蝶の種に違いが見られたのは、細かな樹林構造の違いが影響を与えたのではないかと考えられる。そこで本研究では、捕食圧の指標であるビークマークを利用することにより樹林構造が与える捕食-被食関係への影響を検証することを目的とした。

3 方法

3-1 調査地の概要

調査対象地は滋賀県大津市東部の龍谷大学瀬田キャンパスの隣接地(以下、龍谷の森)と草津市南西部の草津市立ロクハ公園(以下、ロクハ公園)の2か所(標高125~155m)とした(Fig. 1)。

龍谷の森は龍谷大学が所有する林地である。昔は里山林として利用管理されていた場所であったが50年ほど前から管理が行われておらず、里山としての様相は残しているものの事実上放置林となっている。現在では学生の実習や研究の調査地として利用されている。また、生態系保全や環境教育、市民参加の里山活動に供する場として活用している(丸山・宮浦、2007、2009)。龍谷の森における蝶類のセンサスは遊磨(2006)を参考に約1,100mのルートを往復して行った。センサスルートは龍谷大学瀬田キャンパス南西端から大津市堂町に下る林道を抜け、大津市堂町内の家屋や庭、ため池、田畑の脇の舗装された生活道路沿いを通り、再び龍谷の森に入り200mほど北へ林内を進んだところにあるバイオトイレ近くまでとした。

ロクハ公園は草津市立の公園であり管理運営は公益財団法人草津市コミュニティ事業団が草津市から委託を受け行っている。自然を活かした総合公園であり、大型遊具などが芝生に設置された多目的広場や貯水池、デイキャンプ場などがある。また、夏場には屋外プールも開放されているため一年を通して利用者数は多い。その公園の中に遊歩道などが通してある林が存在する。林の奥にはロクハ池(緑波池)があり野鳥観察小屋なども設置されている。センサスルートには公園入口から貯水池、多目的広場の脇の道を進み、林内の遊歩道を抜け、おおよそ公園内を一周する約1,400mのルートを設定した。

トの中央から撮影を行った(Canon KissX2, EF100mm f/2.8 MACRO USM)。林内見通し率は画像処理ソフト(Pixel Counter)を用いて算出した。1区画の環境要因の数値は、開空率では3つの平均値、林内見通し率では左右3か所ずつ(計6か所)の平均値を求め解析に用いた(Fig.3)。なお、本研究では樹林構造と捕食-被食を比較することを目的としているため龍谷の森及びロクハ公園に設置したルート内で住居や管理棟など人工構造物が占める区画は省いて解析を行った。

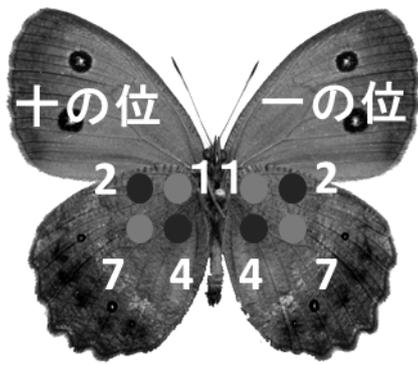


Fig. 2 マーキングポイント

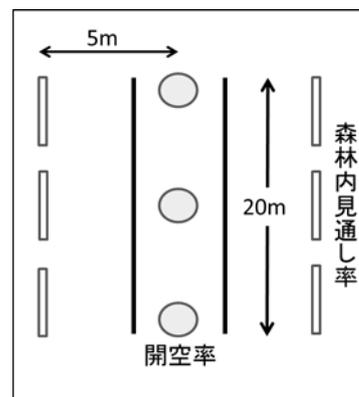


Fig. 3 樹林構造調査

3-3 解析

龍谷の森とロクハ公園の開空率と林内見通し率の平均値の比較にt検定、頻度分布の比較に二標本コルモゴロフ・スミルノフ検定(以下、k-s検定)を用いた。蝶のピークマーク率の比較には χ^2 検定及び多重比較のライアン法を用いた。これらの検定は解析ソフトR(2.15.1)を用いて行った。また、蝶の種組成の類似度を比較するためにMorisita(1959)の類似度指数 C_λ を用いてデンドログラムを作成した。 C_λ の計算式は以下のとおりである。

$$C_\lambda = 2 \sum n_{iA} * n_{iB} / (\lambda_A + \lambda_B) N_A N_B$$

$$N_A = \sum n_{iA}, N_B = \sum n_{iB}, \lambda_A = \sum n_{iA}(n_{iA}-1) / N_A(N_A-1), \lambda_B = \sum n_{iB}(n_{iB}-1) / N_B(N_B-1) \quad (\text{式 1})$$

ただし、 $N_A, \sum n_{iA}$: 地域Aの総個体数 n_{iA} : 地域Aのi番目の種の個体数

$N_B, \sum n_{iB}$: 地域Bの総個体数 n_{iB} : 地域Bのi番目の種の個体数

3-4 蝶の逃避利用場所タイプ

蝶は捕食者に襲われると逃避飛翔という行動に出る。その行動の中に林内に逃げ込む種などタイプが分かれている。本研究では(高桑 1999)を参考とし逃避利用場所別に蝶を4つのタイプに分けた。

林内型・・・通常は林縁など比較的広い空間を飛翔しているが、捕食者に攻撃されると林内を飛び捕食者から逃げるタイプ。本研究ではクロアゲハ(*Papilio protenor*)、モンキアゲハ(*Papilio helenus*)、ナガサキアゲハ(*Papilio memnon*)、オナガアゲハ(*Papilio macilentus*)、クロコノマチョウ(*Melanitis phedima*)がこれに該当する。

樹冠型・・・捕食者に攻撃されると一気に飛翔高度を上げ樹冠部に逃避するタイプ。本研究ではアサマイチモンジ(*Limenitis glorifica*)、ホシミスジ(*Neptis pryeri*)、コムミスジ(*Neptis sappho*)、ルリタテハ(*Kaniska canace*)、テングチョウ(*Libythea celtis*)、メスグロヒョウモン(*Damora sagana*)がこれに該当する。

茂み型・・・捕食者に襲われると密集した低い茂みなどに逃げ込み出てこなくなるタイプ。本研究ではヒカゲチョウ(*Lethe sicelis*)、ヒメジャノメ(*Mycalesis gotama*)、ジャノメチョウ(*Minois dryas*)、サトキマダラヒカゲ(*Neope goschkevitschii*)、ミドリヒョウモン(*Argynnis paphia*)がこれに該当する

開放型・・・捕食者に襲われると樹林構造を利用するのではなく自らの飛翔能力のみで捕食者から逃げるタイプ。本研究ではアゲハチョウ(*Papilio xuthus*)、アオスジアゲハ(*Graphium sarpedon*)、キアゲハ(*Papilio machaon*)、ヒメアカタテハ(*Cynthia cardui*)、キタテハ(*Polygonia c-aureum*)、アカタテハ(*Vanessa indica*)、ツマグロヒョウモン(*Argyreus hyperbius*)がこれに該当する。

4 結果

4-1 樹林構造の比較

各調査地の開空率と林内見通し率の頻度分布を比較した。その結果、平均値の比較と同様に開空率の頻度分布には龍谷の森とロクハ公園との間に違いが見られた(k-s 検定, $P < 0.01$, Fig.4)が、林内見通し率の頻度分布では違いが見られなかった(k-s 検定, $P > 0.05$, Fig.5)。

各調査地の樹林構造の特徴を見るため小区画ごとの開空率と林内見通し率の関係を散布図に表した(Fig.6)。その結果、龍谷の森では開空率と林内見通し率に負の関係が見られた($P < 0.01$, Fig.6a)。逆にロクハ公園では開空率と林内見通し率の間では正の関係となった($P < 0.01$, Fig.6b)。

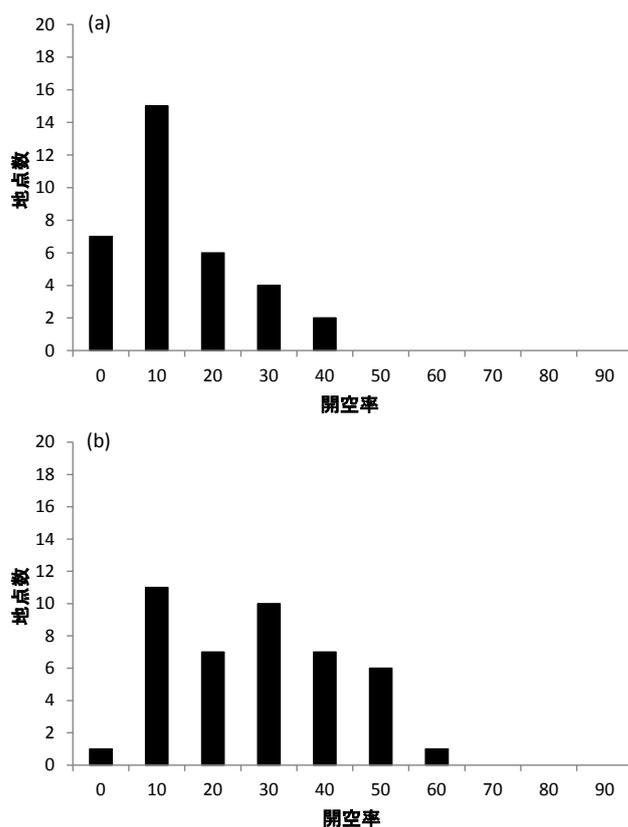


Fig.4 開空率の頻度分布 (a) 龍谷の森, (b) ロクハ公園 調査地間において有意な差が見られた(k-s test $P < 0.05$)

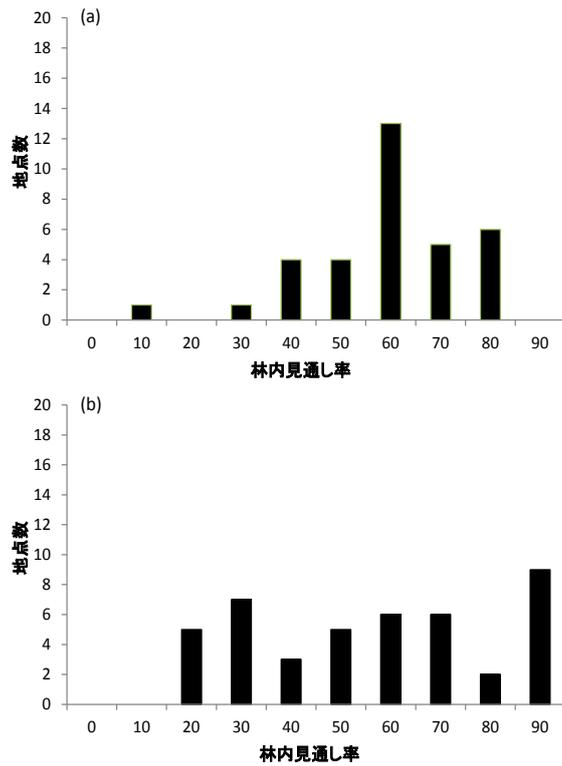


Fig.5 林内見通し率の頻度分布 (a) 龍谷の森, (b) ロクハ公園 調査地間で有意な差は見られなかった

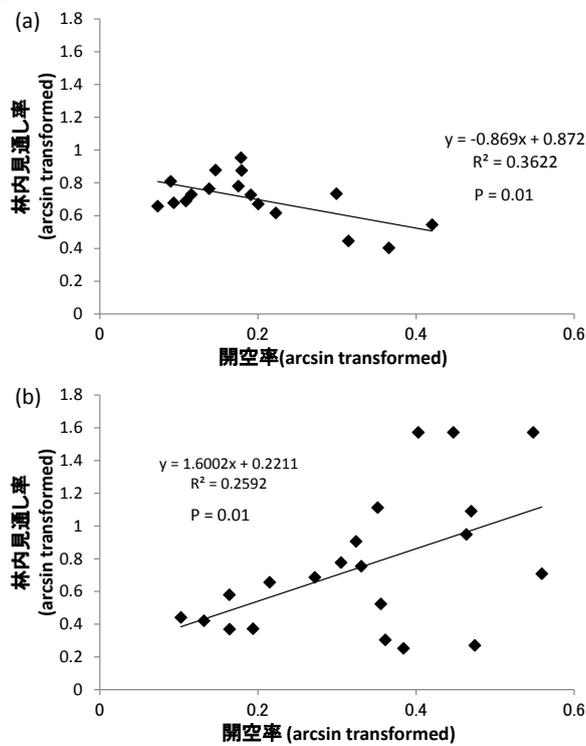


Fig.6 開空率と林内見通し率の関係 (a) 龍谷の森 (開空率と林内見通し率の間に正の関係 $P < 0.01$), (b) ロクハ公園 (開空率と林内見通し率の間に負の関係 $P < 0.01$)

4-2 樹林構造と蝶の種組成

各調査地 9 回のセンサスを行った結果、龍谷の森では 25 種 75 個体、ロクハ公園では 34 種 92 個体記録した。樹林構造を立体的に評価する為に森林を上から見た開空率と森林を横から見た林内見通し率を軸に各調査地を樹林構造の異なる 4 つの環境に分けた。Fig. 7 において第一象限は開空率、林内見通し率がともに高い環境。第二象限は開空率が低く、林内見通し率が高い環境。第三象限は開空率、林内見通し率がともに低い環境。最後に第四象限は開空率が高く、林内見通し率が低い環境である。樹林構造の違いによって 4 つの環境に分けた結果、龍谷の森は第二象限と第四象限にのみ区画が存在した。また、ロクハ公園は多少の偏りはあるものの 4 つの環境すべてに区画が存在した(Fig.7)。この 4 つの環境ごとに蝶の種組成を求め、類似度指数 C_{λ} を算出した結果、龍谷の森の第二象限と第四象限、ロクハ公園の第一象限と第二象限、第三象限と第四象限の 3 つのグループに分かれた(Fig.8a)。次に各環境のビークマークが付けられていた蝶の種組成類似度指数 C_{λ} を算出した結果、龍谷の森の第二象限と第四象限は種組成のときよりも類似しているという結果となった。ロクハ公園では種組成の類似度と同様にビークマークが付けられた種の類似度のグループも 2 つに分かれた。しかし、類似度指数は種組成の値よりも低かった(Fig.8b)。

同じ調査地内で種組成とビークマーク付種組成がともに類似していないという結果となったロクハ公園の第一象限と第二象限、第三象限と第四象限をそれぞれ一つにまとめ、蝶の逃避利用場所タイプごとの個体数密度とビークマーク率を比較した。その結果、第一・第二象限と第三・第四象限との間で捕食者密度に差は見られなかった(t検定, $P>0.05$)。次に第一・第二象限では林内型の蝶のビークマーク率と茂み型の蝶のビークマーク率に差が見られた(ライアン法, $P<0.05$, Fig.9a)。また、第三・第四象限内では逃避利用場所タイプ間においてビークマーク率に差は見られなかった(Fig.9b)。次に第一・第二象限と第三・第四象限間において林内型と茂み型のビークマーク率を比較した結果、第一・第二象限の林内型の蝶のビークマーク率が高かった(χ^2 検定, $P<0.05$)。

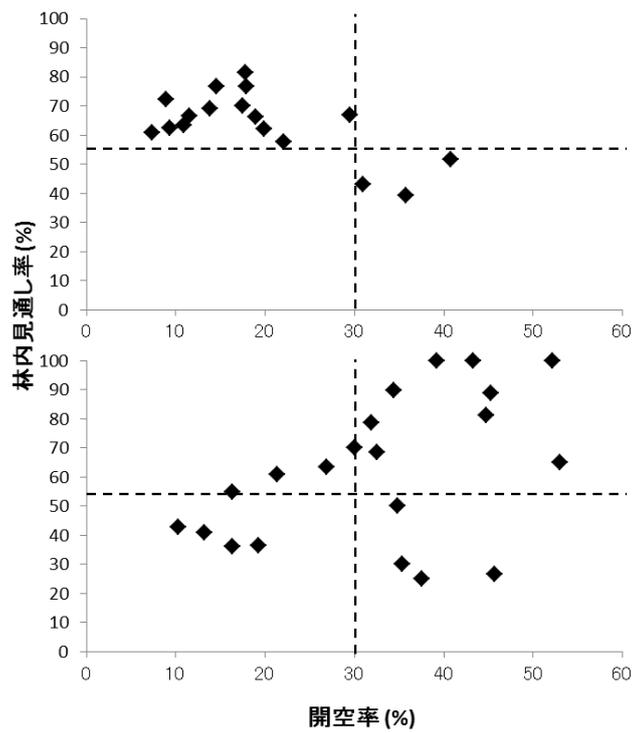


Fig.7 樹林構造別の環境分け (a) 龍谷の森, (b) ロクハ公園

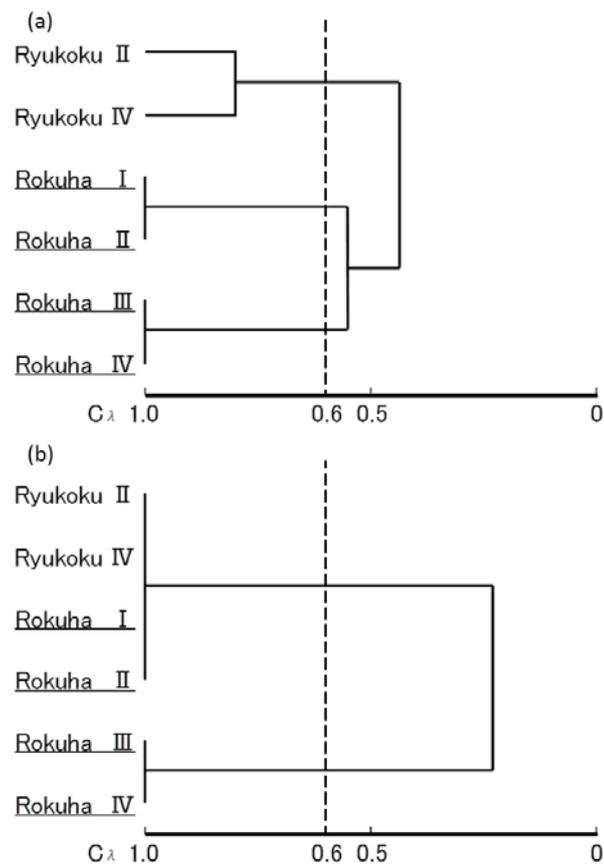


Fig.8 種組成類似度のデンドログラム (a) 蝶の種組成, (b) bm 付の種組成

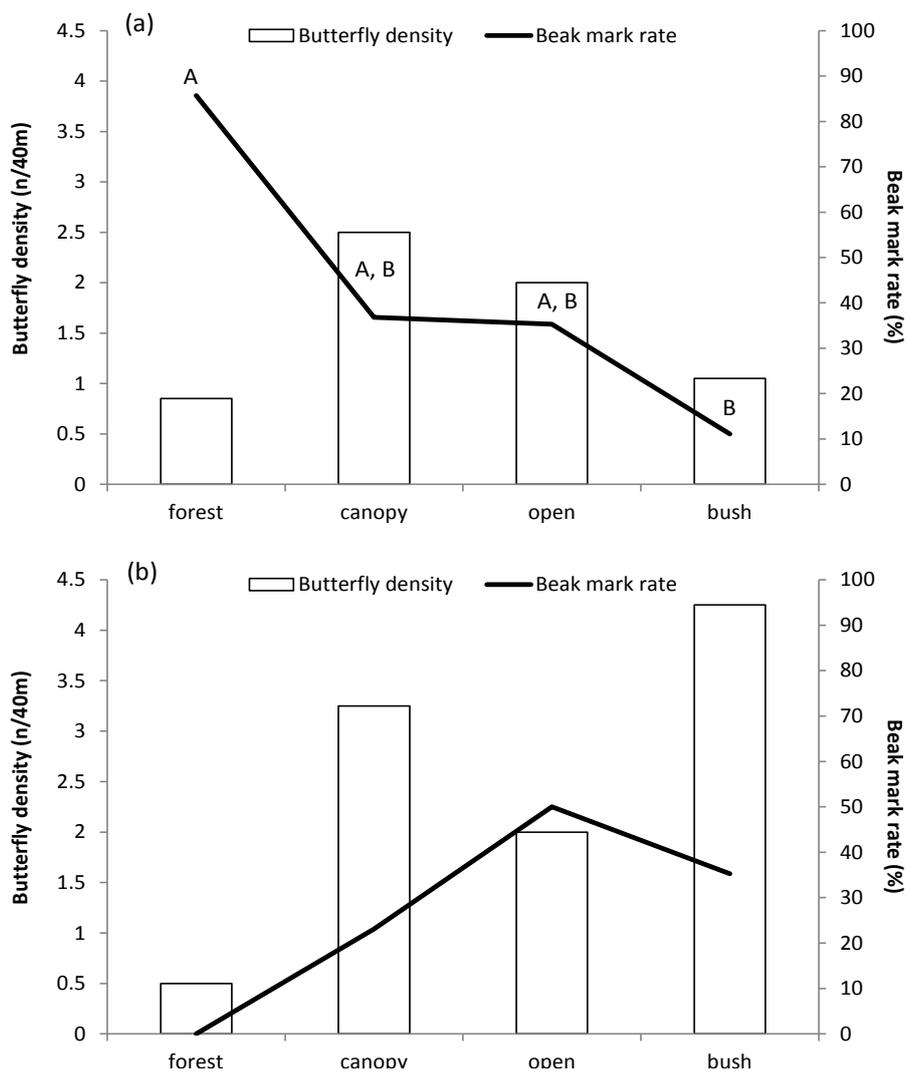


Fig.9 ロクハ公園の逃避利用場所タイプ別の個体数密度と bm 率 (a) 第一・第二象限 (ライアン法, A-B $P < 0.05$), (b) 第三・第四象限

5 考察

龍谷の森とロクハ公園の樹林構造を比較した結果、ロクハ公園は龍谷の森より平均開空率が高く、また開空率の頻度分布も龍谷の森とは異なっていた。しかし、林内見通し率には平均も頻度分布にも差は見られなかった。これらのことから龍谷の森とロクハ公園では、林内の見通しはほとんど同じであるが樹冠の覆い茂り方に違いがあると考えられる。実際に開空率と林内見通し率の関係を比較した結果、龍谷の森は負の関係が見られ、ロクハ公園では正の関係が見られた。つまり、龍谷の森は林内の樹冠が覆われれば覆われるほど林内の見通しはよくなり、樹冠が開けるにつれて枝や低木などが増え見通しは悪くなる半自然的な環境であると考えられる。逆にロクハ公園は樹冠が開けているところでも見通しはよく、また樹冠が茂っているところでも低木などが存在していると考えられる。これは、ロクハ公園が市営の多目的公園であり草刈など定期的に管理が行われていることが影響していると考えた。本来であれば遷移の進んだ森では低木や下草などは日が当たらないため生育しないが、ロクハ公園は平均開空率の結果からもわかるように龍谷の森よりも全体的に明るいため、樹冠が覆われているとされる環境であっても低木などが育つ日照が得られていると考えられる。また、樹林構造の違いによって4つの環境に分けた際も龍谷の森の調査区画は第二象限と第四象限に収まったのに対し、ロクハ公園の区画は4つの環境すべてが存在していたことから、龍谷の森よりも樹林構造の異なる環境が多く存在しているといえる。

蝶の種組成類似度指数を求めた結果、龍谷の森は第二象限と第四象限が類似し、ロクハ公園は第一象限と第二象限、第三象限と第四象限が互いに類似していた。ロクハ公園の2グループ間の類似度指数は龍谷の森との指数よりも高かった。これらのことから調査地ごとに種組成は開空率や林内見通し率に限らずグループに分かれたと考えられる。また、ロクハ公園の第一・第二象限と第三・第四象限に分かれたのは林内見通し率によって種組成に違いが生じたと考えられる。

次にビークマークが付いていた蝶の種組成類似度指数を求めた結果、龍谷の森の第二・第四象限とロクハ公園の第一・第二象限が類似しており、ロクハ公園の第三・第四象限とは類似していなかった。本来であれば龍谷の森の

第四象限とロクハ公園の第三・第四象限は林内見通し率が低い環境であるためビークマークが付いていた種組成も類似すると考えられるが、蝶の種構成自体が類似していなかったため同じグループにならず、また龍谷の森の第四象限でビークマークが付いていた蝶の種がロクハ公園の第一・第二象限でもビークマークが付いていた種と共通していたことから龍谷の森の第二象限、ロクハ公園の第一・第二象限と同じグループに含まれたと考えられる。

次にロクハ公園の第一・第二象限と第三・第四象限のそれぞれで確認された蝶を逃避利用場所タイプごとに分けビークマーク率を比較した結果、第一・第二象限の林内型と茂み型に有意な差が見られ、第三・第四象限内では特に有意な差は見られなかった。また、第一・第二象限の林内型と第三・第四象限の林内型との間でビークマーク率を比較した結果、第一・第二象限の林内型の方が有意にビークマーク率は高かった。捕食者密度は第一・第二象限と第三・第四象限との間において差は見られなかった。さらに茂み型では有意な差は見られなかったことから、第一・第二象限の林内型が多く襲われていると考えられる。上述のように第一・第二象限と第三・第四象限の樹林構造の違いが林内見通し率であるとしたとき、第一・第二象限は見通しが良いため林内型の蝶が回避するために林内に逃げ込んだとしても見通しがよく、障害物が少ないために捕食者に多く襲われていると考えられる。イヌワシの主要な餌であるノウサギは生息場所の樹冠高と生息密度との間に正の相関がみられ、このことから樹冠が身を隠すカバーの役割を果たしておりイヌワシからの被食を回避している可能性があるという報告がある(阿部 2005)。また、水中では水草の植生が捕食者の視界を遮り、その中に入り込んだ魚にとって被食を回避する隠れ家となることが知られている(Savino & Stein 1982, 中村ら 2004)。これらのことを踏まえると林内の見通しの良さが蝶と捕食者の捕食-被食関係に影響を与えていると考えることは妥当であるといえる。

引用文献

- 阿部聖哉, 梨本真, 矢竹一穂, 松木吏弓, 石井 孝 (2005) 秋田駒ヶ岳のイヌワシ行動圏におけるノウサギの生息密度と森林植生との関係. *日本森林学会誌*, **87**(2), 117-123
- Dempster JP (1984) The natural enemies of butterflies. In: Vane-Wright RI, Ackery PR (eds) *The biology of butterflies*. Princeton University Press, Princeton, N.J., 97-104
- Edmunds M (1974) Significance of beak marks on butterfly wings. *Oikos*, **25**, 117-118.
- 石井 実 (1993) 蝶類のトランセクト調査 In: 矢田 修, 上田恵介, *日本産蝶の衰亡と保護 第2集*, 63-75.
- Ide JY (2006) Sexual and seasonal differences in the frequency of beak marks on the wings of two *Lethe* butterflies. *Ecological Research*, **21**, 453-459.
- Kassarov L (1999) Are birds able to taste and reject butterflies based on 'beak mark testing'? A different point of view. *Behaviour*, **136**, 965-981.
- 木村春夫 (2000) チョウを見物するための庭づくり 茅ヶ崎市での実践, *昆虫と自然*, **35**(8), 21-25
- 丸山徳次, 宮浦富保 編 (2007) *里山学のすすめ*, 昭和堂, 京都
- 丸山徳次, 宮浦富保 編 (2009) *里山学のまなざし*, 昭和堂, 京都
- Morisita M (1959) Measuring of interspecific association and similarity between communities. *Memoirs of the Faculty of Science of Kyushu University Series E. [Biology]*, **3**, 65-80.
- 中村智幸, 片野 修, 山本祥一郎. (2004) コクチバスによる在来魚への捕食圧を軽減する水草帯の効果. *水産増殖* **52**, 287-291.
- Ohsaki N (1995) Preferential predation of female butterflies and the evolution of Batesian mimicry. *Nature*, **378**, 173-175.
- Ota M, Yuma M, Mitsuo Y, and Togo Y. (in press) Beak marks on the wings

- of butterflies and predation pressure in the field. *Entomological Science*
- Ota M, Yuma M, and Togo Y. (in press) Effects of Environmental Structure on Beak Marks found on Butterflies. *Journal of Environmental Information Science*
- Robbins RK (1981) The false head hypothesis: predation and wing pattern variation of Lycaenidae butterflies. *American Naturalist*, **118**, 770–775.
- Sargent TD (1981) Antipredator adaptations of underwing moths. In: Kamil, A.C. & Sargent, T.D. (ed) *Foraging Behavior: Ecological, Ethological and Psychological Approaches*, Garland STPM Press, New York., 259–284.
- Savino JF, Stein RA. (1982) Predatory-prey interaction between largemouth bass and bluegills as influenced by simulated, submersed vegetation. *Transactions of the American Fisheries Society*, **111**, 255-266.
- 高桑正敏 (1999) 美しいチョウには毒がある？生存戦略から見たチョウの色彩や斑紋の意味. *擬態〈だましあいの進化論 1〉昆虫の擬態*, In: 上田恵介, 1-10, 築地書館, 東京
- 津吹 卓, 上田恵介 (2001) ビークマーク:蝶の翅につけられた嘴の跡 *STRIX* vol.19, 129-140.
- 遊磨正秀 (2006) 蝶相からみた大津市瀬田丘陵の特徴 2 - 龍谷の森、文化公園、瀬田公園の比較 -, *里山から見える世界 自然と文化の多様性*, 龍谷大学, 里山学・地域共生学オープン・リサーチ・センター, 207-220.

第5章 総合考察

蝶の翅に付けられたビークマークは捕食者によって付けられたものであり、また捕食者の攻撃を受けたが捕食されずに逃げ延びた個体に付くことから捕食攻撃を受けた証拠であるため、蝶にかかる捕食圧の指標として利用可能と考えられてきた(Benson 1972, Shapiro 1974)。しかし、実際の野外において蝶が捕食者に捕食される場面や捕食行動を受けている場面に遭遇することは稀である。そのため、捕獲した蝶の性比とその性別のビークマーク率から数理モデルを作り、ビークマーク率が高いほど捕食者に襲われていると示した研究(Ohsaki 1995)や、ビークマーク率と蝶の生存期間との間に負の相関が見られたことからビークマーク率が高いと捕食されていると示した研究(Ide 2006)などから野外においてもビークマークが捕食圧の指標である裏付けがされてきた。

本研究ではこれまでの研究で用いられた蝶の情報だけではなく、捕食者の情報を加えることで、より直接的にビークマークが捕食圧の指標であることを示すための検証を行った。まず蝶の科ごとにビークマーク率が異なるか検証した結果、ビークマークが多く付いている科(アゲハチョウ科、タテハチョウ科)と少ない科(シジミチョウ科、シロチョウ科、セセリチョウ科)に分けられた。この結果は Ohsaki(1995)を参考にすると、ビークマークの多い科が捕食者に多く襲われていることを示している。これを踏まえ、ビークマークの多い科と少ない科においてビークマークが付く要因を検証した結果、ビークマークが多い科では捕食者密度を蝶密度で除した本研究における捕食圧が最も影響を与えていることが示され、少ない科では有意な要因は選択されなかった。このように、ビークマークの多い科において捕食圧との間に関係があるため野外においてビークマーク率は捕食圧の指標であることが示された。また、同じ種であるにも関わらず調査地及び(または)生息地でビークマーク率に違いが見られた場合は捕食圧が異なっていると考えられる。

これまでの既存研究においては特定の蝶種を対象に行われてきたが、本研究では蝶群集を対象に調査地間の蝶の種組成とビークマークが付いていた蝶

の種組成の比較を行った。その結果、二つの調査地龍谷の森とロクハ公園との間において蝶の種組成は類似していたが、ビークマーク付の蝶の種組成はこの二つの調査地では類似していなかった。この調査地の間では蝶密度、捕食者密度に有意な差が見られないことから生息環境として類似していることが予想される。しかし、ビークマーク付の種組成が類似していなかったことから、生息環境として類似していても捕食-被食関係は異なっていることが示唆された。龍谷の森とロクハ公園との間で異なっていたのは開空率の平均と頻度分布であった。ロクハ公園は龍谷の森よりも開空率が高く、また開空率の頻度分布も低い値から高い値まで全体的に広がっていた。龍谷の森の開空率の頻度分布は低い値に偏っていた。開空率が低くなると被食者の生存密度が高くなるという研究(阿部ら 2005)や水草密度が高くなることによって被食者の生存率が高くなるという研究(中村ら 2004 など)は多く、本研究結果もこれらと同様に開空率が捕食-被食関係に影響を与えていたと考えられる。よって全体の種組成には影響を与えない程度の開空率の違いであっても捕食-被食関係には影響を与えるということが示唆された。

これらのことから次に、樹林構造と捕食-被食関係について検証した。これまでは各調査地のルート全体での比較であったが、本調査ではルート上に 40m の区画を設置し比較を行った。樹林構造の指標として本研究では開空率と林内見通し率を用いた。龍谷の森とロクハ公園を対象として調査を行った結果、全体の開空率はロクハ公園の方が高く、また頻度分布も龍谷の森は低い値が多かったがロクハ公園は低い値から高い値まで存在し、差が見られた。全体の林内見通し率と林内見通し率の頻度分布は共に調査地間において差は見られなかった。次に各調査地の樹林構造の特徴を見るために開空率と林内見通し率の関係を散布図で示した。その結果、龍谷の森は開空率と林内見通し率に負の関係。ロクハ公園は正の関係が見られた。つまり、龍谷の森は樹冠が覆い茂ると低木などが減り林内の見通しがよくなり、逆に樹冠が開けると低木や下草などによって林内の見通しが悪くなるという半自然的な環境であった。また、ロクハ公園は開空率が高いため林内でも低木が多く、また樹冠が開けている地点では公園管理によって下草などが刈られているため林内の見通しがよくなっていると考えられる。このことから、開空率の高低、林内見

通し率の高低により環境を 4 つの区分に分け、それぞれの区分についての蝶の種組成類似度を求めた。その結果、4 つの区分のうち龍谷の森は 2 つの区分にのみ調査区画の環境が存在しなかったが、互いに蝶の種組成は類似した。またロクハ公園は調査区画が 4 つの区分すべてに存在し、区分間で種組成が類似した。しかし、ビークマーク付の種組成では龍谷の森の 2 つの区分とロクハ公園の見通し率の高い 2 つの区分が類似した。一方でロクハ公園の見通し率の低い環境の 2 つの区分が類似し、先の類似したグループとは類似していない結果となった。ロクハ公園内で 4 つの区分が 2 グループに分かれたことから蝶が捕食者に襲われた際に利用する場所のタイプごとにビークマーク率を比較した。その結果、捕食者に襲われた際、林内へ逃げ込むタイプの蝶が林内見通し率の高い環境においてビークマーク率が高かった。このことから林内見通し率が高い環境では林内に逃げ込むタイプの蝶が多く襲われていることが示唆された。林内へ逃げ込むタイプの蝶はクロアゲハ(*Papilio protenor*)などであり、林内の木々をすり抜けて逃げていくタイプであるため、林内の見通し率の違いが被食回避の成否に影響を与えていると考えられる。これは陸上生物ではあまり研究例がないが、魚類では水草の植生密度などによって被食者の生存率が変化することが多くの研究(Savino & Stein 1982, 中村ら 2004)で報告されており、林内の見通しの良さが蝶と捕食者の捕食-被食関係に影響を与えていると考えることは妥当である。

よってビークマークは野外において捕食圧の指標として利用可能であり、そのことから蝶群集には影響を与えない程度の樹林構造の差異によって捕食-被食関係は影響を受けることが明らかになり、環境ごとの捕食-被食関係を類推するのに有効であることが示された。

今後、ビークマークの意義を明確にするために捕食者のタイプや蝶の種毎の対捕食者戦略、飛行パターンなどを含めてさらなる研究が必要である。また、蝶が逃げ込んだ環境の植生の密度や高さを調査することにより、蝶にとって重要な樹林構造を更に詳しく把握し、より明確な捕食-被食関係が評価できると考える。

引用文献

阿部聖哉, 梨本真, 矢竹一穂, 松木吏弓, 石井 孝 (2005) 秋田駒ヶ岳のイヌワシ行動圏におけるノウサギの生息密度と森林植生との関係. *日本森林学会誌*, **87**(2), 117-123

Benson WW (1972) Natural selection for Miillerian mimicry in *Heliconius erato* in *Costa Rica*. *Science*, **176**, 936-939.

Ide JY (2006) Sexual and seasonal differences in the frequency of beak marks on the wings of two *Lethe* butterflies. *Ecological Research*, **21**, 453-459.

中村智幸, 片野 修, 山本祥一郎. (2004) コクチバスによる在来魚への捕食圧を軽減する水草帯の効果. *水産増殖* **52**, 287-291.

Ohsaki N (1995) Preferential predation of female butterflies and the evolution of Batesian mimicry. *Nature*, **378**, 173-175.

Savino JF, Stein RA. (1982) Predatory-prey interaction between largemouth bass and bluegills as influenced by simulated, submersed vegetation. *Transactions of the American Fisheries Society*, **111**, 255-266.

Shapiro AM (1974) Beak-mark frequency as an index of seasonal predation intensity on common butterflies. *American Naturalist*, **108**, 229-232.

謝辞

おわりに臨み、本研究の遂行と本論文の執筆にあたり、多くの方々からご指導とご支援を賜った。

遊磨正秀 龍谷大教授には学部生の頃から蝶の「ち」の字も知らなかった私に根気強く、時に厳しく、時に優しくご指導をしていただき心よりお礼を申し上げます。こうして本論文を取りまとめることができたのも偏に先生のご尽力によるものであり、多くのことを学ばせていただいた。

宮浦富保 龍谷大学教授、近藤倫生 龍谷大学准教授、岸本直之 龍谷大学教授、横田岳人 龍谷大准教授は本論文の副査、審査員だけでなく、あらゆる場面で気にかけていただき多くのご意見や叱咤激励のお言葉を賜った。お忙しい中、ご議論いただいたことに厚くお礼を申し上げます。

日本学術振興会研究員の満尾世志人氏と山中裕樹 龍谷大講師には論文執筆にあたりお忙しい中、多くの相談にのっていただき助言を賜った。また時には伸び悩む私の尻を叩き奮い立たせてくださったことに心よりお礼申し上げます。

井出純哉 久留米工業大学准教授、大崎直太 山形大学教授、桐谷圭治氏には学会やメールなどにおいてブックマークに関する多くのご意見を賜った。論文執筆にあたり非常に参考となり本論文に多く反映されている。心よりお礼申し上げます。

調査地として利用させていただいたロクハ公園の草津公園事務所の職員の方々、河辺いきものの森の里山保全活動団体「遊林会」の皆様には嫌な顔一つせず貴重なデータを記録させていただき、ここに深謝する次第である。

遊磨正秀研究室に所属している学生諸子並びに多くの卒業生には炎天下の中、延々歩き回ったり、人が入る隙間もない茂みの中に入ってもらったり、時にはスズメバチなどの危険生物と遭遇するなど過酷な調査に付き合ってください心より感謝申し上げます。特に森洋希氏や出水大和氏、稲井拓人氏、大槻広太氏、小澤真帆氏、中村俊哉氏には大変助けられた。また、論文執筆中に励ましあった小澤元生氏や東郷有城氏に厚く感謝申し上げます。個々には書き挙げられないほど多くの人々の協力により本論文はまとまったことを心より感謝申し上げます。

最後に、ずっと温かく見守り協力してくれた家族にも心より感謝する。

業績

I 本研究に関する業績

査読付き論文

Ota M, Yuma M, Mitsuo Y, and Togo Y. (in press) Beak marks on the wings of butterflies and predation pressure in the field. *Entomological Science*

Ota M, Yuma M, and Togo Y. (投稿中) Effects of Environmental Structure on the Beak Mark of Butterfly. *Journal of Environmental Information Science*

学会発表(国内)

太田真人, 遊磨正秀 (2010) チョウ類のビークマークは捕食頻度を表しているのか, 第 22 回日本環境動物昆虫学会年次大会, 要旨集 p22

太田真人, 遊磨正秀 (2011) 蝶翅上捕食痕の生態学的研究, 第 23 回日本環境動物昆虫学会年次大会, 要旨集 p43

太田真人, 遊磨正秀 (2012) 蝶翅上捕食痕の種間比較, 第 44 回種生物学シンポジウム, プログラム・講演資料集 p43

太田真人, 遊磨正秀 (2013) 蝶翅上捕食痕の種間比較, 第 57 回日本応用動物昆虫学会大会, 講演要旨集 p162

学会発表(国際)

Ota M, Yuma M. (2012) Ecological study of beak mark on the wings of butterflies. Joint Meeting of The 59th Annual Meeting of ESJ and The 5th EAFES International Congress, Abstract p365

報告書

太田真人, 遊磨正秀 (2009) 「龍谷の森」におけるチョウ類のピークマーク,
里山学研究 自然・歴史・文化と景観, 龍谷大学, 里山学研究セ
ンター 2009 年次報告書, p152

太田真人, 遊磨正秀 (2011) 「龍谷の森」におけるチョウ類のピークマーク
—過去三年間での比較—, 里山学研究 里山が支える文化と暮
らし, 龍谷大学, 里山学研究センター 2011 年次報告書, p104

II 本研究以外の業績

査読付き論文

遊磨正秀, 太田真人, 満尾世志人 (2013) 大津市瀬田丘陵の蝶類群集 —蝶類
群集の推定種数と発見率—, *環動昆* Vol.24 第2号, 59-67

遊磨正秀, 太田真人, 満尾世志人 (in press) 大津市瀬田丘陵の蝶類の季節消
長, *環動昆*