

特集：釧路湿原達古武沼の自然再生に向けて

原著 [Original article]

トンボ成虫群集による湖沼の自然環境の評価

— 釧路湿原達古武沼を例に —

生方秀紀¹⁾・倉内洋平^{1),2)}

Assessment of lake environment using dragonfly assemblage: A case study at Lake Takkobu, Kushiro Marsh, northern Japan

Hidenori UBUKATA¹⁾ and Yohei KURAUCHI^{1),2)}

Abstract

A periodical census of mature dragonflies (Odonata) was conducted at 11 investigation sites along the shore of Lake Takkobu, Kushiro Marsh, Hokkaido in 2004, resulting in a record of 2,572 individuals of 18 species belonging to six families. Dragonfly abundance is analyzed in relation with the following five environmental factors: i.e., width of reed bed, water depth, coverage of aquatic macrophytes, ratios of gravels ($\geq 2\text{mm}$) and silt ($\leq 0.075\text{mm}$). The two-dimensional pattern in the dispositions of investigation sites observed on a detrended correspondence analysis (DCA) diagram of dragonflies broadly coincided with that of an actual pattern on the map, whereas this was not the case for that of a DCA diagram of the environmental factors. As the result of a canonical correspondence analysis (CCA) using both dragonfly and environmental data, the investigation sites were separated into four clusters: i.e., deep sites with rich aquatic macrophytes and wide reed beds; deep sites scarce in macrophytes; shallow sites with poor macrophytes and narrow reed beds; and shallower sites with an abundance of macrophytes. Based on the results of the CCA, most dragonfly species are selected as possible indicators of the environmental conditions of the lake: e.g., *Cercion calamorum* (Ris), *Enallagma circulatum* Selys and six other species as those preferring sites rich in aquatic macrophytes, *E. circulatum*, *Epitheca bimaculata sibirica* and five others as those favoring wider reed beds and deeper water; *Sympetrum striolatum imitoides* Bartenef, *Trigomphus melampus* (Selys) and three others as those preferring sites scarce in macrophytes; *Orthetrum albistylum speciosum* (Uhler) preferring the shallowest water with the fewest macrophytes and reed beds; and *T. melampus* and *Sympetrum croceolum* (Selys) favoring deeper water. Finally, some other factors that may influence the microdistribution of dragonflies in the lake are discussed.

Key words: Kushiro Marsh, eutrophication, Odonata, bioindicator

¹⁾ 北海道教育大学釧路校理科教育研究室 〒085-8580 北海道釧路市城山 1-15-55. Department of Science Education, Hokkaido University of Education at Kushiro, Shiroshima 1-15-55, Kushiro, Hokkaido 085-8580, Japan

²⁾ 現所属 筑波大学大学院環境科学研究科 〒305-8577 茨城県つくば市天王台 1-1-1. Master's Program in Environmental Science, University of Tsukuba, Tennodai 1-1-1, Tsukuba, Ibaraki Prefecture 305-8572, Japan

摘 要

北海道釧路湿原，達古武沼の岸沿いの 11 調査区でトンボ目の成熟成虫のセンサスを行い，6 科 18 種 2,572 個体のトンボ目を記録した。環境要因として，ヨシ原の奥行き，水草の被度，水深および底質（細礫以上とシルト以下）を分析に用いた。各調査区のトンボ群集による DCA の散布図上の配置パターン（平面上の相対的位置関係）は地図上の調査区の配置パターンとほぼ一致したが，環境要因による DCA では調査区の配置パターンは地図上のそれとほとんど一致しなかった。CCA の結果，沼の水辺は，水草が多くヨシ原が広くやや深い場所（沼の南岸），水草が少なく深い場所（北岸），ヨシ原が狭く水草が少なく浅い場所（東岸キャンプ場付近，西岸の護岸沿い）および水草が多くやや浅い場所（東岸）の 4 類型に分かれた。水草の被度と相関するクロイトトンボなど 8 種，ヨシ原の奥行きと水深に対して相関するルリイトトンボなど 7 種，水草と負の相関するコサナエなど 3 種，ヨシ原の奥行きおよび水深と負の相関を示すシオカラトンボ，深い場所を好むキトンボなど 2 種を列挙し，これらの種が環境変化の指標として有効性を持つことを指摘した。また，DCA と CCA の結果の比較を元に，沼におけるトンボ成虫の局所分布に影響しうる上記以外の環境要因について考察した。

キーワード：釧路湿原，富栄養化，トンボ目，環境評価，生物指標

(2005 年 11 月 21 日受付；2006 年 11 月 1 日受理)

はじめに

トンボ目 (Odonata) は，大型の水生昆虫で観察や同定が容易であり，種数や環境選好性の多様性も適度に大きいことから (Cannings and Cannings, 1987; Samways et al., 1996; Corbet, 1999)，淡水生態系の環境を評価するためやモニターするための指標として適しており (Wildermuth, 1994)，国内外で多くの研究例がある (Osborn and Samways, 1996; Kinvig and Samways, 2000; von Ellenrieder, 2000; Christofer, 2001; Kadoya et al., 2004; Osborn, 2005)。

トンボの成熟成虫は，晩春から秋にかけて，好天の日であれば必ず水辺で活動が見られ，陸上からの目視や捕獲による個体数データ収集が容易である。そのため，稀少な種も発見しやすいし，量的分析に耐えるデータも得られる。それだけでなく，トンボ成虫は主に視覚により環境の中に好適な幼虫生息場所，配偶場所の手がかりを探す (Wildermuth 1994; Corbet, 1999)，この配偶・産卵場所選択の様式が種によって微妙に異なるために，生息地間でまた同一生息地内でも種ごとに異なる空間配置を示すことが知られている (Wildermuth 1994; Wildermuth and Knapp, 1996)。この性質を利用すれば，われわれがトンボ成虫の個体数や分布を調査することによって，トンボの目を通した生息地の環境評価を行えるであろう。

トンボが生息地としている淡水生態系の中で，湖沼は水深，底質，水質，植生などの条件が部位により異なることが多く，これらの条件がトンボの局所的な（長径で

数メートルから数十メートルの範囲内の）群集構造（個体数比率）の差異に反映していることが予想される。もし同一湖沼において部位による水質や底質，植生構造の違いに対応するかたちで，異なる構造のトンボ群集が観察されるなら，個々のトンボの種がもつ環境選好性を推定することや，特定の環境要因あるいはそれらの組み合わせを反映する指標的なトンボの種を明らかにすることができる。この対応関係を基礎に置けば，トンボ群集を通して過去および将来における水質や植生構造の長期変化をモニターすることができるだけでなく，今後の環境変化についてのいくつかのシナリオのもとでトンボ相がどのような変化を示すかを予測することも可能となる。それに加えて，本来のトンボ群集を維持するためや復活させるための自然環境の保全管理や再生への指針を得ることもできるだろう。

北海道東部，釧路湿原の東縁には，塘路湖，シラルトロ沼，達古武沼の三つの海跡湖がある。これらの湖沼は，過去 30 年ほどの間に，主として富栄養化等による水質の悪化や水草，水生昆虫の衰退が起こっている (角野ら，1992；片桐ら，2002; 伊藤ら，2002a,b；Takamura et al., 2003；林原ら，2004)。その中でも達古武沼では，集水域に大規模な牧畜施設が存在することが主要因と考えられる急速な富栄養化が進んでおり (高村，2005)，1990 年代初頭までは沼全域に存在していた沈水植物群落の大部分がその後消失するなどの大きな変化が起こっている (角野，2007)。このような中で，環境条件が微妙に異なる沼の部位間で広範囲な環境条件や生物生息状況を

比較することにより、生物相衰退の原因の一端が浮き彫りにされるであろう。このような観点から、環境省は、2003、2004の両年にわたって達古武沼を主な対象として水文、水質、底質、プランクトン、水草、魚類、水生無脊椎動物、昆虫などについての総合的な調査である「釧路湿原東部湖沼自然環境調査」を実施した（環境省自然保護局東北海道地区自然保護事務所・野生生物総合研究所、2005）。本研究はその調査の一環として達古武沼のトンボ群集を対象として行われたものである。

調査場所

達古武沼（Fig. 1）は、周囲約5 km、最大深度約2 mの楕円形をした沼であり、達古武川をはじめ6本の小河川が流れ込み、北東部で釧路川に流出する小河川につながる。ほぼ全周にわたってヨシ *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. を主体とした低層湿原が取り囲む。北東岸の一部にオートキャンプ場がありその部分の岸辺は無植生の砂地となっている。またキャンプ場の対

岸の一部には丘陵地が迫り、コンクリート護岸を伴った2車線道路が接している。この護岸沿いには水面から突き出す形でヨシがまばらに生えている。水面は、沼の南半分に偏ってヒシ *Trapa japonica* Flerov, センニンモ *Potamogeton maackianus* A. Benn. を主とする水草に覆われる（若菜ら、2005）。

沼の南東の丘の上に規模の大きい畜産施設があって多数の豚や牛が飼育されているほか、主要な流入河川である達古武川流域でも酪農が行われており、これらは、キャンプ場利用者による負荷および釧路川からの逆流による負荷もある中で、沼の富栄養化の主要な原因となっている（三上ら、2005）。

トンボ目成虫のセンサス用の区画として、水辺に沿って長さ10 m、水辺側に幅2 mの大きさの調査区を、この沼の11箇所に配置した（Fig. 1）。

以下に各調査区の調査時点における概要を述べる。St. 1～25は「釧路湿原東部湖沼自然環境調査」における共通参照ポイントを意味する。

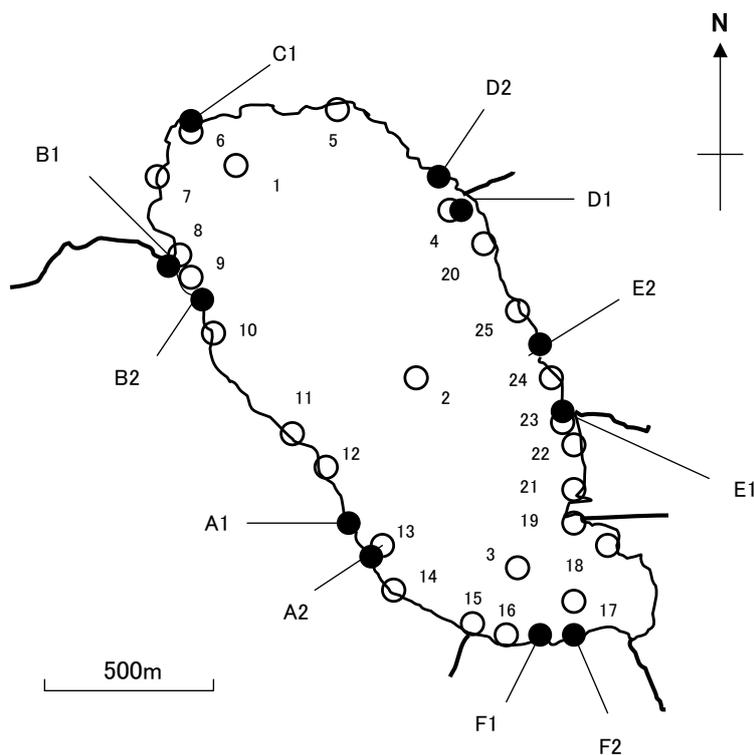


Fig. 1. Lake Takkobu, showing 11 investigation sites (A1 ~ F2) and the reference points (1 ~ 25) common to all the researchers who visited the lake during the study period. The main river (the Takkobu) flows into the lake at point 19 and out at point 8. The other smaller rivers are inflowing.

図1. 達古武沼における11の調査区（A1～F2）の位置。1～25は「釧路湿原東部湖沼自然環境調査」における共通参照ポイント。主要河川である達古武川は地点19で流入し、8で流出する。他の小河川はすべて流入河川である。

A1：沼の南西側（St.12 と 13 の間）にあり，道路の侵食防止用の護岸が迫っていて，ヨシがまばらに生育するが，湿原状のヨシ原は存在しない。水面にはヒシがまばらに生育している。

A2：沼の南西側でヨシ原が発達しているところ（St.13）にあり，調査区内には水草を欠いている。

B1：沼の西側，釧路川に繋がる流出河川付近（St.8）で，ヨシ原が発達し，水面にはヒシがまばらに存在する。

B2：沼の西側（St.9）にあり，ヨシ原が発達し，水面の半分以上がヒシに被われている。

C1：沼の北側（St.6）にあり，ヨシ原が発達し，水草はヒシがごくわずかにあるだけである。上野ら（2005）によれば細礫以上がかなり多い地点である。

D1：沼の北東側，細い川が流れ込む地点とオートキャンプ場にはさまれ（St.4），ヨシ原を欠き，砂浜状の岸に小規模にヨシが生育している。水深は非常に浅く，沼底は砂状で，水草を欠く。

D2：沼の北東側（St.4 の 100 m 北）にあり，ヨシ原が発達し，ヒシがまばらに生育する。

E1：沼の東側（St.23）にあり，細い川が流れ込む地点の近くであるため，水深は非常に浅い。岸にはヨシ原が発達し，水面には水草としてヒシがごくわずかにあるだけである。上野ら（2005）によれば細礫以上が非常に多く，シルト以下が少ない地点である。

E2：沼の東側（St.24 と St.25 の間）にあり，ヨシ原が発達する。開放水面が見当たらないほど，ヒシが繁茂している。若菜ら（2005）によれば，この一帯は，この沼の中では水草の種数の多いところである。

F1：沼の南側（St.16 の 100 m 東）にあり，ヨシ原が非常に発達する。水面はヒシなどの浮葉植物で一面に被われ，若干の浮遊水草も存在した。若菜ら（2005）によれば，この一帯は，この沼の中では水草の種数の多いところである。

F2：沼の南側（St.16 の 200 m 東）にあり，ヨシ原が非常に発達する。水深，植生は F1 と同様であるが，水草としてヒシのほかにヒツジグサ *Nymphaea tetragona* Georgi も含まれている。

調査方法

成熟成虫の個体数調査は，2004 年 6 月 18 日から 11 月 11 日まで（8 月までは毎週 2 回，9 月から 11 月までは上，中，下旬の各旬ごとに 2 回）合計 37 回行った。いずれも，晴れまたは曇りの日の午前 7 時（9 月以降は

9 時から）から午後 1 時まで（9 月以降は午後 3 時まで）実施し，各調査区内で，約 10 分間かけて飛翔または静止しているすべてのトンボ目成虫について，種，性別，成熟度，行動，個体数を記録した。岸にそって各調査区を巡回する方向（右周りまたは左周り）は，原則として直前の調査日とは逆方向とした。これは，調査時間帯の差異に基づく調査区間のトンボ群集の偏りを少なくするためである。成虫調査に際しては，原則として捕獲しないで判別し，種の同定困難な一部の種については捕虫網で捕獲し，手にとって同定したあとその場で放逐した（現場で同定困難なものは持ち帰って図鑑により同定した）。捕獲に失敗し，種の判別ができなかったものについては属または科の名を記録した。成熟度については羽化当日のもの（テネラル）と，成熟を完了して生殖活動のために水辺を訪れたもの（成熟個体）のいずれかに類別した。今回の報告ではテネラル個体は集計から省いた。

トンボが水域を繁殖場所として選ぶ際の手がかりは，主に水面の存在，産卵基質（水草，朽木など）の存在，水辺を囲む植生の大きさや形である（Wildermuth, 1994; Corbet, 1999）。今回の調査では，トンボ成虫が配偶場所および産卵場所を選択する際の手がかりとしうる要因（もしくはそれに直接かかわると思われるもの）として，ヨシ原（陸上ヨシ群落，および陸と連続した浮きマット状のヨシ群落）の奥行き，水草（浮葉植物と水面に達している沈水植物）の被度（%），水深，底質のうち細礫以上（粒径 2.0 mm 以上）とシルト以下（粒径 0.075 mm 以下）のそれぞれの乾燥重量%を採用した。ヨシ原の奥行きは，各調査区の水辺側ライン中央を中心とした同心円にヨシ原の外側（例：道路法面，樹林）が接するときの半径として定義した。航空写真（環境省自然環境局東北海道自然保護事務所発注，2003 年 4 月撮影；解像度 20 cm）でヨシ原と湖岸道路または樹林との境界を確認し，地形図（12500 分の 1；国土地理院，1994）上で計測した。水草の被度（%）調査は，2004 年 10 月 4 日と 5 日に，各成虫調査区と同じ範囲で行った。水深は，2004 年 12 月 14 日に各成虫調査区の水際から 50 cm のところ三箇所を目盛りをつけた棒を差し込んで測定し，その平均値を採用した。底質のデータは，上野ら（2005）から 2003 年 7 月 22～24 日に調査されたものの一部を引用し，近傍のデータのないトンボ調査区（A1，B2，D2，E2，F1，F2）についてはもっとも近い二つの共通参照ポイントの底質データから，距離によりデータを補間した近似値をあてた。多変量解析（DCA，CCA）には MJM Software Design 社の PCORD を用いた。

Table 1. Environmental parameters of each investigation site in Lake Takkobu.

表 1. 達古武沼の各調査区の環境測定値.

	Investigation site												Date of survey
	A1	A2	B1	B2	C1	D1	D2	E1	E2	F1	F2		
Width of reed bed (m) ¹⁾	0	50	150	120	110	2	100	160	130	260	240	18 Apr., 2003	
Water depth (cm)	50	60	42	53	84	7	49	18	45	69	51	14 Dec., 2004	
Coverage of aquatic macrophytes (%)	22.5	0	22.5	65	2.5	0	16.3	1.3	100	87.5	80	4-5 Oct., 2004	
Gravels or larger ²⁾ (%)	<i>1.1</i>	2.83	0.5	<i>1.62</i>	9.18	0.98	<i>0.95</i>	38.08	<i>1.41</i>	<i>1.76</i>	2.32	22-24 Jul., 2003	
Silt or smaller ³⁾ (%)	<i>54</i>	47	58	55	58	38	<i>44</i>	10	<i>71</i>	75	74	22-24 Jul., 2003	

1) Measured from aerial photographs and map (1/25000) of the lake.

2) Particle size ≥ 2 mm; Cited from Ueno et al. (2005) .

3) Particle size ≤ 0.075 mm; Cited from Ueno et al. (2005) .

Italicized: Interpolated value from the values of nearest two points reported by Ueno et al. (2005).

結果と考察

各調査区の環境要因

各調査区の環境要因（引用データ、およびデータから補間した数値を含む）を Table 1 に示す。この表から、ヨシ原の奥行きと水草被度が大きく変異し、水深と底質もかなりの変動幅を示す、多様な調査区が対象となっていることがわかる。

環境要因相互の相関

環境要因相互の相関係数を Table 2 に示す（危険率：#: $p < 0.2$; *: $p < 0.1$; **: $p < 0.05$; ***: $p < 0.01$; t-検定, d.f.=9; 以下すべて同様）。正の相関の高い順に、水草被度とシルト以下 ($r = 0.75^{***}$)、水草被度とヨシ原の奥行き ($r = 0.63^{**}$)、水深とシルト以下 ($r = 0.62^{**}$)、ヨシ原の奥行きとシルト以下 ($r = 0.41\#$) などとなっていた。負の相関の高い順に、細礫以上とシルト以下 ($r = -0.73^{**}$)、細礫以上と水草被度 ($r = -0.34$)、細礫以上と水深 ($r = -0.33$) となっていた。

環境要因の DCA 分析

今回取り上げた環境要因についての除歪対応分析 (DCA) の結果を Fig. 2 に示す。決定率は、第一軸において 82.8 %、第二軸において 5.3 %であった。各環境要因の第一軸および第二軸のそれぞれに対する相関係数

(以後、それぞれを便宜的に r_1 , r_2 で表すことにする) は、ヨシ原の奥行き (0.72**; 0.73^{**})、細礫以上 (0.68**; -0.13)、水草 (0.12; 0.90^{***})、水深 (0.12; 0.02)、シルト以下 (-0.21 ; $0.52\#$) であった。

ヨシ原の奥行きがあり、水草およびシルト以下の豊富な F1, F2, E2 および B2 が中央上方に、ヨシ原の奥行きはあるが、水草が少なく、細礫以上が多くシルト以下の少ない調査区 E1 が中央右に、ヨシ原が貧弱で水草も少ない D1 と A1 が左下に、ヨシ原はあるが水草が少ない A2, C1 が中央下に配置された。どの要因についても中間的であった D2 と B1 はほぼ中央に配置された。水深は極端に浅い D1 と E1 が左右両端に配置される結果となり、一様な勾配を示さなかった。

環境要因による DCA の散布図上の調査区の配置パターン（平面上の相対的位置関係）は地図上の調査区の配置パターンとほとんど一致しなかった。このことから、達古武沼ではトンボ成虫に関連する環境要因の組み合わせが連続的に変化するというよりも、異質な環境がモザイク状に配置されているといえる。これには、沼全体が北で深く南で浅いというもともとの地形や、流入、流出河川による礫やシルト以下の堆積場所や速度の偏り（安ら, 2005）や、それともなう水生植物の偏った分布（若菜ら, 2005）などが影響しているのであろう。

Table 2. Correlation coefficients among environmental factors.

表 2. 環境要因相互の相関係数

	Silt or smaller (%)	Gravels or larger (%)	Coverage of aquatic macrophytes (%)	Water depth (cm)
Width of reed bed (m)	0.41	0.16	0.63**	0.29
Water depth (cm)	0.62**	-0.33	0.25	
Coverage of aquatic macrophytes (%)	0.75***	-0.34		
Gravels or larger (%)	-0.73**			

#: $p < 0.2$; *: $p < 0.1$; **: $p < 0.05$; ***: $p < 0.01$ (t-test, d.f.=9)

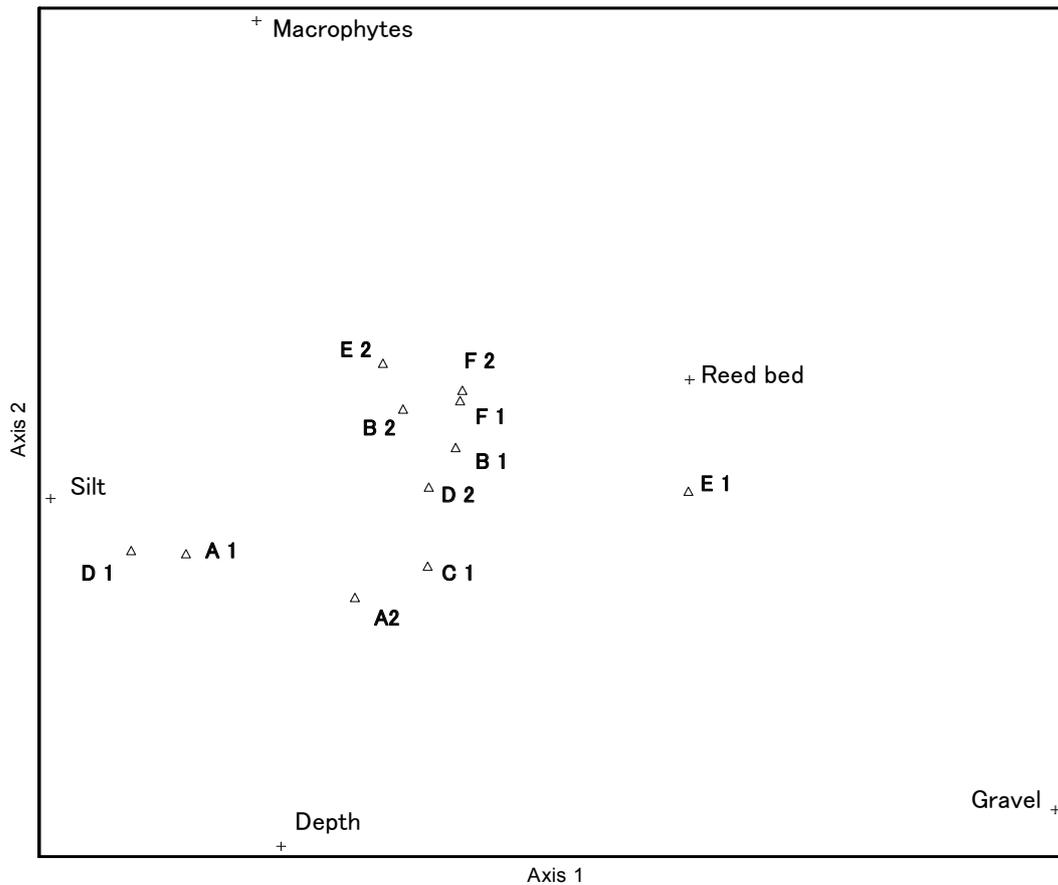


Fig. 2. Result of detrended correspondence analysis (DCA) of the environmental factors of Lake Takkobu. Reed bed: width of reed bed (m); Macrophytes: Coverage of aquatic macrophytes (%); Depth: water depth (cm); Gravel: percentage of particles 2 mm or larger; Silt: % particles 0.075 mm or smaller.

図 2. 達古武沼の各調査区における環境要因の除歪対応分析 (DCA) の結果. Reed bed: ヨシ原の奥行き (m); Macrophytes: 水草の被度 (%); Depth: 水深 (cm); Gravel: 底質中の細礫以上 (2 mm 以上) の重量%; Silt: 底質中のシルト以下 (0.075 m 以下) の重量%.

トンボ成虫の種数および個体数と環境要因

各調査区におけるトンボ目成熟成虫の年間を通じた種別確認個体数を Table 3 に示す。全調査区の合計で 6 科 18 種 2,572 個体のトンボ目を確認された。ただし、ルリボシヤンマ *Aeshna juncea* (Linne) とオオルリボシヤンマ *A. nigroflava* Martin はそれぞれ確認されたが、この科のトンボは目視だけでは同定不能の個体が圧倒的に多かったため、分析では他のヤンマ科の同定不能個体と合わせて「ヤンマ科」として取り扱う。

中谷 (2005) は同じ 2004 年に達古武沼の西岸の一箇所 (調査区 A1 の少し北から共通参照ポイント 12 までの護岸上 200 m のラインの左右 3 m) で 6 月から 10 月まで 17 日間トンボ成虫の定量調査を行い、17 種 530 個体を採集している。その結果は、今回の調査区 A1 と

A2 を加えたデータとおおまかに一致しているが、個体数比率に若干の相違が見られた。この相違の主な原因は調査範囲と調査法の差異であると思われる。なお、中谷 (2005) は、本研究では確認されなかったセスジイトトンボ *Cercion hieroglyphicum* (Brauer)、ホソミモリトンボ *Somatochlora arctica* (Zetterstedt) およびウスバキトンボ *Pantala flavescens* (Fabricius) をそれぞれ少数採集している。これを加えると、2004 年には達古武沼で 21 種のトンボ成虫が確認されたことになる。

今回の調査結果を用いて調査区同士を比較すると、個体数では南岸の F1 と F2 および東岸の E2 で最も多く、西岸の A1 と東岸の D1 で最少であった。種数にはあまり差がなかったが、南岸の F1 と F2 で 14 種と多く、北岸の C1 で 9 種と最少であった。他の調査区はほとんど

トンボ成虫群集による湖沼の自然環境の評価

Table 3. Number of individuals of mature dragonflies observed at each investigation site in Lake Takkobu, 2004.

表 3. トンボ目成熟成虫の確認個体数の調査区別年間総計.

Species	Quadrat												Total
	A1	A2	B1	B2	C1	D1	D2	E1	E2	F1	F2		
<i>Cercion calamarum</i> (Ris) クロイトトンボ	29	40	37	80	9	35	61	34	152	139	122	738	
<i>Somatochlora viridiaenea</i> Selys エゾトンボ	34	54	49	73	96	76	75	90	71	51	68	737	
<i>Enallagma circumlatum</i> Selys ルリイトトンボ	8	40	23	23	0	5	2	17	17	71	85	291	
<i>Sympetrum croceolum</i> (Selys) キトンボ	11	34	37	34	31	0	10	10	3	20	14	204	
<i>Sympetrum striolatum imitoides</i> Bartenef タイリクアカネ	9	24	21	33	31	14	11	17	7	7	5	179	
<i>Sympetrum eroticum eroticum</i> (Selys) マユタテアカネ	9	16	11	14	8	9	4	5	9	6	4	95	
<i>Libellula quadrimaculata asahinai</i> Schmidt ヨツボシトンボ	1	2	4	1	4	3	5	13	12	8	3	56	
Aeshnidae* gen. spp. ヤンマ科, 同定不能個体	3	2	6	4	2	2	6	5	1	13	9	53	
<i>Trigomphus melampus</i> (Selys) コサナエ	1	0	9	7	18	2	9	1	5	0	0	52	
<i>Epitheca bimaculata sibirica</i> Selys オオトラフトンボ	1	4	2	5	2	0	1	8	3	7	6	39	
<i>Coenagrion lanceolatum</i> (Selys) エゾイトトンボ	9	1	0	0	0	2	2	0	2	13	4	33	
Corduliidae gen. spp. エゾトンボ科, 同定不能個体	2	2	2	1	5	1	2	4	3	1	8	31	
Libellulidae gen. spp. トンボ科, 同定不能個体	0	4	4	2	3	1	0	0	0	4	2	20	
<i>Erythromma humerale</i> Selys アカメイトトンボ	0	0	0	0	0	0	0	3	0	6	0	9	
Coenagrionidae gen. spp. イトトンボ科, 同定不能個体	0	0	0	0	3	0	2	3	0	0	0	8	
<i>Coenagrion ecornutum</i> (Selys) キタイトトンボ	0	0	0	0	0	0	0	0	2	4	2	8	
<i>Cordulia aenea amurensis</i> Selys カラカネトンボ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	3	7	
<i>Orthetrum albistylum speciosum</i> (Uhler) シオカラトンボ	0	0	0	0	0	4	2	0	0	0	0	6	
<i>Somatochlora graeseri aureola</i> Oguma キバネモリトンボ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	4	
<i>Sympecma paedisca</i> (Brauer) オツネントンボ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	
Total number of individuals	117	223	205	277	212	154	192	210	287	357	338	2572	
Total number of species*	11	10	10	10	9	10	12	11	12	14	14	17	

*Though both *Aeshna nigroflava* and *A. juncea* were recorded in the census, they are incorporated into Aeshnidae in the Table because most of the aeshnid species observed could not be identified to the species level. As the latter species was only observed once, the data of Aeshnidae are dealt with as a single 'species' when the number of species is counted in the Table, while the data of Coenagrionidae, Corduliidae and Libellulidae, which were not identified to the species level, are not incorporated into the number of species to avoid double counting of identified species.

が個体数（192～277）、種数（10～12種）とも大同小異であった。トンボの種数と個体数との間の相関係数は0.67**で、個体数の多い調査区では種数も有意に多い傾向を示した。

環境要因についてのDCAの結果と関連づけると、個体数が（F1とF2は種数も）最も多いE2, F1およびF2は、ヨシ原が広く水草被度が高い調査区であった。また、個体数が少ないA1とD1はヨシ原が狭く水草が少ないという共通の特徴を持っていた。一方、種数が少ないC1は、ヨシ原は発達しているが水草が少ない場所であった。

このことから、達古武沼ではヨシ原が発達し、水草が豊富な場所（南岸に多い）において個体数、種数とも多く、

逆にヨシ原または水草が少ない場所（北岸に多い）では個体数、種数が少ないという傾向があることが示唆される。

特徴的な種構成をもつ調査区

種構成を調査区間で直接比較すると、いくつか特徴のある調査区が見出される。南岸のF1, F2ではクロイトトンボ *Cercion calamorum* (Ris), エゾトンボ *Somatochlora viridiaenea* Selys に次いでルリイトトンボ *Enallagma circumlatum* Selys が優占種になるのに対し、北岸のC1ではエゾトンボが最優占となり、次いでタイリクアカネ *Sympetrum striolatum imitoides* Bartenef, キトン

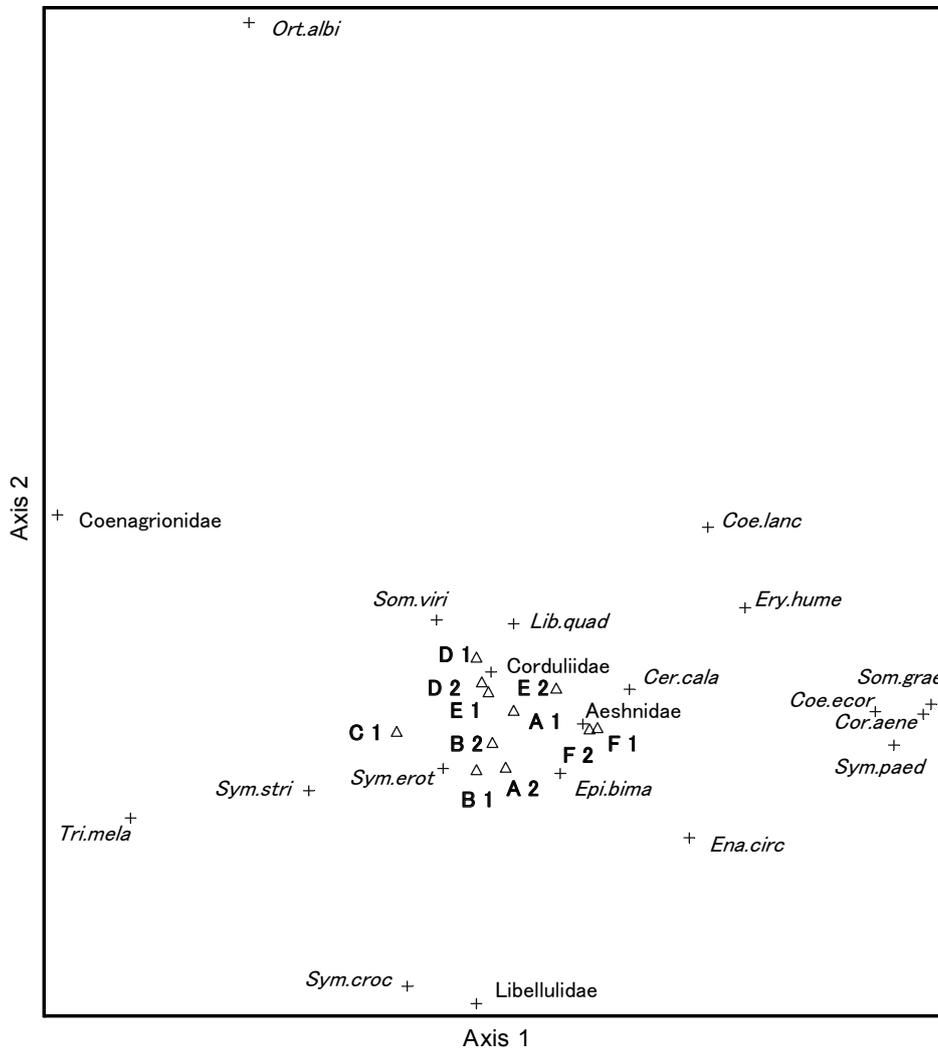


Fig. 3. Result of the DCA of dragonfly assemblages (data of number of individuals of each species at each investigation site) in Lake Takkobu.

図3. 達古武沼のトンボの調査区ごとの群集データ（種別個体数データ）による除歪対応分析（DCA）の結果。

ボ *Sympetrum croceolum* (Selys) が上位を占め、クロイトトンボ、ルリイトトンボは非常に少なくなっている。また、F1 と F2 では他の調査区で確認されていないカラカネトンボ *Cordulia aenea amurensis* Selys, キバネモリトンボ *Somatochlora graeseri aureola* Oguma, オツネントンボ *Sympecma paedisca* (Brauer) が確認される一方で、他の大部分の調査区で確認されたコサナエ *Trigomphus melampus* (Selys) が確認されていない。一方、C1 では他の大部分の調査区で確認されているルリイトトンボ、エゾイトトンボ *Coenagrion lanceolatum* (Selys) を欠いている。このように、群集構成要素の点でもこの両端の場所の間ではっきりした差異が見られた。

トンボ成虫の群集データによる DCA

調査区ごとのトンボ群集（種別個体数）データに基づく DCA の結果を Fig. 3 に示す。決定率は、第一軸において 52.9 %, 第二軸において 19.5 % であった。

第一軸に沿って右端に南岸の F1 と F2 が、左端に北岸の C1 が配置され、中央で第二軸に沿った上方に東岸の D1 と D2 および E1 が、下方に西岸の B1, A2 および B2 が、右やや上方に E2 が、全体の中央に A1 が配置され、それぞれ特徴的なトンボ群集を持つことが示された。

トンボ群集データを用いた DCA の散布図上の調査区の配置パターン（平面上の相対的位置関係）は、「A1 と A2」, 「B1 と B2」, 「C1」, 「D1 と D2」, 「E1 と E2」, 「F1 と F2」という 6 つの組で見た場合、沼における調査区の平面的配置パターンとおよそ一致した。ただし A1 がやや上に、E1 がやや左にずれて配置されている点、相対的位置関係をゆがめている。これは E1 のトンボ群集が第一軸にかかわって E2 よりもむしろ D2 に類似し、また A1 が第二軸にかかわって A2 よりもむしろ対岸の E1, E2 に類似しているためである。

DCA において各調査区の配置に作用したトンボの種を見ていくと（括弧内は、 r_1 および r_2 の値）、F1 と F2 が配置された右方向には、キバネモリトンボ (0.67**; -0.12), オツネントンボ (0.48#; -0.11), カラカネトンボ (0.75***; -0.14) およびキタイトトンボ *Coenagrion ecornutum* (Selys) (0.81***; 0.00) が配置され、中央からやや右にルリイトトンボ (0.80***; -0.40), クロイトトンボ (0.85***; 0.07), アカメイトトンボ *Erythromma humerale* Selys (0.44#; 0.03), エゾイトトンボ (0.65**; 0.07) およびオオトラフトンボ *Epiheca bimaculata sibirica* Selys (0.50#; -0.26) が配置された。

C1 が配置された左方向にはコサナエ (0.74***; -0.13)

とタイリクアカネ (-0.73**; -0.48#) が、D1, D2 および E1 が配置された中央上方向にはシオカラトンボ *Orthetrum albistylum speciosum* (Uhler) (-0.23; 0.69**), エゾトンボ (-0.48#; 0.37) およびヨツボシトンボ *Libellula quadrimaculata asahinai* Schmidt (0.23; 0.38) が、そして B1, A2 および B2 が配置された中央下方向にキトンボ (-0.30; -0.93***) とマユタテアカネ *Sympetrum eroticum eroticum* (Selys) (-0.23; -0.54*) が配置された。

トンボの種別個体数と環境要因の相関

トンボのそれぞれの種における個体数と環境要因の間の相関を Table 4 に示す。コサナエやカラカネトンボをはじめ多くの種の個体数と強い正の相関を示したのはヨシ原の奥行きと水草被度であった。シオカラトンボ、マユタテアカネおよびタイリクアカネはこれとは逆の相関を示した。シルト以下は、オオトラフトンボとマユタテアカネを除いてヨシ原の奥行きおよび水草被度とほぼ同様の相関の傾向を示した。

各環境要因との相関のタイプによってトンボの種を類型分けすると以下ようになる。相関が比較的高いもののみ ($|r| > 0.41$; $p < 0.2$) を取り上げる。

①ヨシ原と正の相関を示す種：

- ・ヨシ原、水草およびシルト以下と正の相関：カラカネトンボ、キバネモリトンボ、キタイトトンボ、ルリイトトンボ、クロイトトンボ
- ・ヨシ原、細礫以上と正の相関：オオトラフトンボ、ヨツボシトンボ
- ・ヨシ原と正の相関：アカメイトトンボ

②上記以外で水草と正の相関を示す種：

- ・水草、シルト以下が正の相関：エゾイトトンボ

③ヨシ原と負の相関を示す種：

- ・ヨシ原、水深と負の相関：シオカラトンボ
- ・ヨシ原と負の相関：マユタテアカネ

④水草と負の相関を示す種：タイリクアカネ

⑤ヨシ原および水草との相関が弱い種：

- ・水深と正の相関：キトンボ、コサナエ
- ・細礫以上と正の相関：エゾトンボ

各調査区のトンボの個体数は、個々の環境要因への反応としてだけでなく、調査区間の空間的な関係や成虫トンボの「供給源」の位置などの影響も受けていると考えられるので、それらの影響を考慮した検討を行うために正準対応分析 (CCA) を行った。

Table 4. Correlation coefficients among the numbers of dragonfly individuals and environmental parameters at each investigation site.

表 4. 各調査区のトンボの個体数と環境要因の間の相関係数。

Species name	Environmental parameters				
	Width of reed bed (m)	Coverage of aquatic macrophytes (%)	Silt or smaller (%)	Gravels or larger (%)	Water depth (cm)
<i>Cordulia aenea amurensis</i> Selys カラカネトンボ	0.76***	0.60*	0.56*	-0.16	0.30
<i>Epitheca bimaculata sibirica</i> Selys オオトラフトンボ	0.75***	0.39	-0.03	0.55*	0.09
<i>Enallagma circulatum</i> Selys ルリイトトンボ	0.73**	0.59*	0.52#	-0.14	0.24
<i>Coenagrion ecornutum</i> (Selys) キタイトトンボ	0.72**	0.80***	0.66**	-0.20	0.29
<i>Somatochlora graeseri aureola</i> Oguma キバネモリトンボ	0.70**	0.55*	0.50#	-0.14	0.33
<i>Cercion calamarum</i> (Ris) クロイトトンボ	0.64**	0.95***	0.65**	-0.29	0.14
<i>Erythromma humerale</i> Selys アカメイトトンボ	0.59*	0.27	0.01	0.35	0.09
<i>Sympetma paedisca</i> (Brauer) オツネイトンボ	0.47#	0.37	0.37	-0.10	0.05
<i>Libellula quadrimaculata asahinai</i> Schmidt ヨツボシトンボ	0.42#	0.25	-0.22	0.61**	-0.24
<i>Coenagrion lanceolatum</i> (Selys) エゾイトトンボ	0.25	0.42#	0.45#	-0.28	0.25
<i>Sympetrum croceolum</i> (Selys) キトンボ	0.16	-0.13	0.19	-0.13	0.58*
<i>Somatochlora viridiaenea</i> Selys エゾトンボ	0.11	-0.20	-0.39	0.52#	-0.11
<i>Trigomphus melampus</i> (Selys) コサナエ	-0.08	-0.23	0.08	-0.08	0.43#
<i>Sympetrum striolatum imitoides</i> Bartenef タイリクアカネ	-0.24	-0.43#	-0.26	0.13	0.25
<i>Sympetrum eroticum eroticum</i> (Selys) マユタテアカネ	-0.46#	-0.16	0.03	-0.31	0.12
<i>Orthetrum albistylum speciosum</i> (Uhler) シオカラトンボ	-0.47#	-0.37	-0.32	-0.19	-0.59*

#: $p < 0.2$; *: $p < 0.1$; **: $p < 0.05$; ***: $p < 0.01$ (t-test, d.f.=9)

達古武沼のトンボ成虫群集と環境要因の CCA

達古武沼のトンボ成虫群集のデータと Table 1 に示した環境要因（ヨシ原の奥行き，水草の被度，水深，細礫以上%，シルト以下%）のデータにより CCA を行った (Fig. 4)。決定率は，第一軸において 22.3%，第二軸において 9.3% であった。

CCA における配置への環境条件の寄与を見ると（括弧内は r_1 および r_2 の値），水草 (0.94***; 0.04) とシルト以下 (0.63**; -0.28) が第一軸に沿って右方向へ，ヨシ原の奥行き (0.74***; -0.58*) が右下方向へ，そして水深 (0.04; -0.69**) が第二軸に沿って下方向へ寄与しているが，細礫以上 (-0.26; -0.04) は両軸とも相関が弱

かった。

その結果，CCA の散布図の右端やや下に，水草が多くてヨシ原が広くそしてやや深い F1 と F2 が，左下端に水草が少なくして深い C1 が配置され，上端やや左にヨシ原が狭くて水草が少なくして浅い D1 と A1 が，右上に水草が多くてやや浅い E2 が配置されるパターンが得られた。散布図上の調査区の相対的な配置パターンは，環境要因の類似性の影響で A1 と A2 が対岸に引きつけられ，B2, D2 および E1 が中央寄りに入り混じって配置されたため，トンボ群集の DCA 結果が示した沼の平面上的配置パターンとのおおまかな一致は大きく崩れた。

以下，CCA における環境要因の配置傾向とトンボの配置傾向について述べる（括弧内は， r_1 および r_2 の値）。

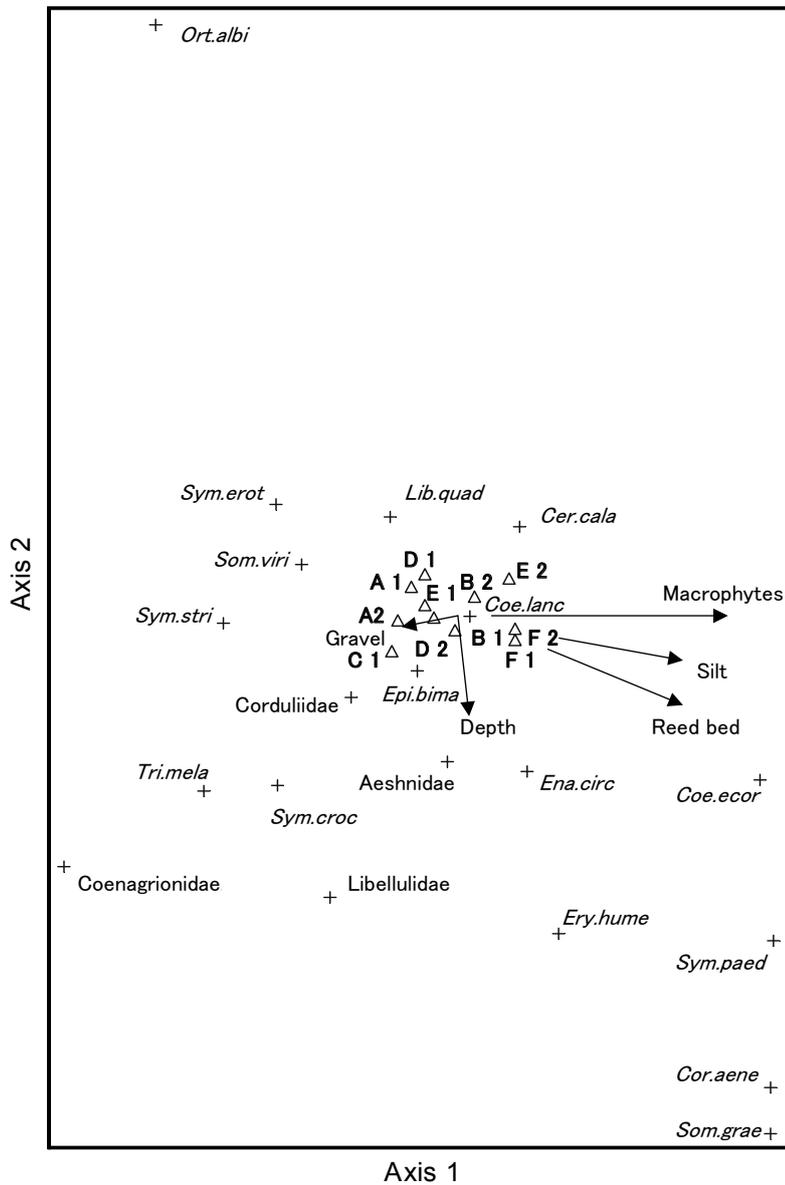


Fig. 4. Result of Canonical Correspondence Analysis (CCA) of the dragonfly assemblage, and environmental factors of Lake Takkobu. For definition of each data set, see the captions of Figs. 2.

図4. 達古武沼の各調査区におけるトンボの群集データと環境条件の正準対応分析(CCA)の結果. データの定義は図2を参照.

特に水草の多さに相関する形で散布図上で中央から右への配置を示したものとして、キバネモリトンボ (0.60*; -0.43#), カラカネトンボ (0.68**; -0.45#), オツネントトンボ (0.47#; -0.22), キタイトトンボ (0.81***; -0.23), アカメイトトンボ (0.35; -0.31), クロイトトンボ (0.94***; 0.06), ルリイトトンボ (0.67**; -0.39), およびオオトラフトンボ (0.46#; -0.30) がある。逆に、タイリクアカネ (-0.51#; -0.23), コサナエ (-0.31; -0.38), マユタアアカネ (-0.28; 0.20) シオカラトンボ (-0.22; 0.42#) および

エゾトンボ (-0.16; -0.09) は水草が少ない調査区が並ぶ左側に配置された。ヨシ原の奥行きと水深に相関する形で右下方の配置を示したものとして、キバネモリトンボ, カラカネトンボ, オツネントトンボ, キタイトトンボ, アカメイトトンボ, ルリイトトンボおよびオオトラフトンボがあり, これらは水草とも相関している。逆にヨシ原の奥行きがなく水草が少ない左上方向と一致してシオカラトンボが配置された。水草が少なく深い左下のほうに偏って配置されたのは, コサナエとキトンボ (-0.17;

-0.62**)であった。浅い上方向にシオカラトンボとヨツボシトンボ (0.31; 0.08) が配置された。

トンボ成虫の群集構造に作用する諸要因

環境要因とトンボ成虫群集データのそれぞれについての DCA および両者を総合した CCA の結果に基づき、沼におけるトンボ成虫の群集構造にどのような要因あるいは条件が作用しているかについて検討する。

トンボ成虫群集データを用いた DCA における調査区全体の平面的配置パターンはかなりの程度、地図上の相対的な位置関係と一致した。このことから、トンボは今回とりあげた環境要因のレベルに比例するように反応して活動場所を選択するのではなく、次に述べるような空間的条件の影響も相当程度受けて場所選択を行っているものと考えられる。すなわち、このパターンの一致はもともと空間的に不均質な供給源 (たとえば、ヨシ原づたいに遠方から移動してくる種であれば連続的なヨシ原が供給源に、採餌場所や休息所としてよく利用される日当たりのよい林縁から移動してくる種であれば、そのような場所) からの距離や供給量が、トンボによる場所選択に影響していることを反映していると思われる。言い換えれば、トンボは沼全体を見渡してもっとも好適な場所を選択しているのではなく、沼の 1 箇所に着き、そこがそのトンボが持つ要求を満たす一定のレベル以上の環境条件をもつ場所であればそこにひとまず定着するであろう。そのような場所でなければ、より好適な (必ずしも最も好適ではない) 場所を求めて移動し、一応の要求を満たす場所にたどりつければ、そこに定着するのである。もっと遠くまで移動すれば最も好適な場所が見つかることがありうるが、トンボの多く (特に小型の均翅亜目) はそれを見通すことが困難であろうし、そこまで移動するためには時間やエネルギー、捕食圧にさらされるといったコストがかかるから、一定のレベルに達していればそこで移動をやめるであろう。その結果、大規模な供給源が近くにある調査区では、それほど環境条件が適さなくても、よりよい場所を求めて移動中の個体を含め、トンボが多く観察されるであろう。

今回のデータから実例をあげるならば、ヨシ原奥行きが狭く水草も少ない A1 にエゾイトトンボとルリイトトンボが、ヨシ原奥行きはあるが水草がない A2 にルリイトトンボとクロイトトンボがというふうに、本来それらを好まない種が割合多く見られている。これは、F1 と F2 に代表されるヨシ原、水草ともに発達した沼の南部地域に隣接しているので、そちらからのトンボの移動が見込

まれることで説明可能である。同様に、ヨシ原が発達し、水草もある程度存在し、それほど浅くもない D2 でシオカラトンボが確認されたのは、シオカラトンボが好む環境である隣接の D1 から移動してきたとも考えられる。

したがって、トンボによる環境評価やモニタリングにおいては、このような異なる環境の場所からの距離やトンボの供給源なども考慮して判断する必要がある。

達古武沼の環境変動とトンボの盛衰

主に CCA の結果に基づき、各種トンボの環境指標性と、それに基づく達古武沼の環境変動のモニタリング可能性について検討する。

達古武沼では過去 10 年ほどの間に水草、特に沈水植物の急激な衰退が確認されている (角野, 2007)。さらにさかのぼると 1970 年代には沿岸部全体に浮葉植物、特にネムロコウホネやヒツジグサ、オヒルムシロが豊富で、沼の東側にはオヒルムシロの大群落が存在したという (角野, 2007)。今回トンボ調査区で水草被度として調査した対象植物はほとんどがヒシであったが、トンボがヒシとオヒルムシロを浮葉植物として同様に選好すると仮定すれば、CCA で判明したキバネモリトンボ、カラカネトンボ、オツネイトンボ、キタイトトンボ、アカメイトトンボ、クロイトトンボ、ルリイトトンボおよびオオトラフトンボなどの水草を好む種が 2, 30 年前には沼全域に広く分布していたと想像される。残念ながら過去においてそのような沼全域をカバーするようなトンボの調査は行われていない。

今後これらの水草を好む種が減少したり、逆に特に水草を必要としないシオカラトンボ、タイリクアカネ、コサナエ、マユタテアカネおよびエゾトンボが増加したりするようなことがあれば、それは水草に対するトンボ群集の反応であるといえよう。

CCA の結果、ヨシ原との相関が指摘された、キバネモリトンボ、カラカネトンボ、オツネイトンボ、キタイトトンボ、アカメイトトンボ、ルリイトトンボおよびオオトラフトンボは、今後ヨシ原の衰退があればマイナスの影響を受けるであろう。

CCA において、シオカラトンボはヨシ原が少なく水深が浅く水草の少ないところに一致して分布することが判明した。生方 (1993) は、本種を非湿原性池沼に多い種で、成熟雄は平坦な岸の上に静止してなわばりを占有すると述べているが、今回の結果はそれと矛盾しない。今後シオカラトンボが増加するようなことがあれば、それはヨシ原だけでなく、水草もなく、浅い場所が増加し

ていることを示すといえるだろう。

マユタテアカネおよびヨツボシトンボもシオカラトンボ同様、浅い所を好む傾向があるので、これらの種の相対的な増加と、深い所を好むキバネモリトンボ、カラカネトンボ、オツネトンボ、コサナエおよびキトンボなどの相対的な減少が今後観察されるなら、沼全体に土砂堆積等による水深の減少を反映している可能性がある。

以上とりあげた種は達古武沼において当該の環境条件への選好性を示す種であると言え、それを裏返せば、これらの種が沼の他の所よりも多い場所がそのような環境を持つ可能性が高いことを示す指標となりうる。ただし、確認個体数が少ない (< 10)、オツネトンボ、キバネモリトンボ、シオカラトンボ、カラカネトンボ、キタイトンボおよびアカメイトトンボについては偶然による分布の偏りの影響を受けやすいので、今後の他の水域での調査によって環境指標性を再検討する必要がある。

Osborn and Samways (1996) は南アフリカの 8 つの池においてトンボ成虫群集と 14 の環境要因との関係を CCA により分析し、第一軸の相関係数が高い順に、沈水植物の被度、酸素溶存量、浮葉植物の被度、浮遊植物の被度、水温、日当たり、岸の植被率、植被率そして水深であったと報告している。南アフリカのケースと今回の達古武沼での調査結果のいずれにおいても、水草の被度や岸の植生が共通してトンボ成虫の分布に大きく影響していることがわかる。

環境指標としてのトンボ成熟成虫

倉内・生方 (未発表) は、同じ年に行った幼虫調査においてエゾイトトンボ、オオトラフトンボなど 8 種 170 個体を、羽化殻調査においてクロイトトンボ、ルリイトトンボ、タイクアアカネなど 9 種 244 個体を採集し、テネラル成虫の調査においてクロイトトンボなど 6 種 26 個体を確認した。これらをすべてあわせると 13 種であった。調査区別で見ると、F1, F2 および E2 では幼虫および羽化殻のいずれにおいても個体数が (F1 では種数も) 多かった。したがって、達古武沼では成熟個体が見られた種の大部分が幼虫としても生息していること、成熟成虫個体数・種数の多かった F1, F2 および E2 では幼虫も同様に多いというデータが得られている。2003 年に達古武沼の共通参照ポイントで水生大型無脊椎動物の採集調査を行った伊藤ら (2005) は、St.4, 13, 17, 18, 21 および 26 でトンボ目の幼虫を得、これらの場所は St.4 をのぞいて浮葉植物や沈水植物が豊富で浅い場所であり、残りの採集されなかった地点は大部分深いか水草が

非常に貧弱な場所であったとしている。

達古武沼では、現在、主に富栄養化による水質汚濁、水草の衰退が問題となっているが、その場合、幼虫が先に棲みにくくなって減少を始めるだろう。それに伴って、成虫の移動性の低い (すなわち達古武沼自身が供給源である) 種の減少が目立つようになるであろう。移動性のある種を含めて、成虫がその場所にほとんど来なくなるのは、それよりも遅れて、水草の全体的な衰退や大量の土砂の堆積といったように目に見える変化がおきてからであろう。その意味で、成熟成虫によるモニタリングだけでも変化の兆候を把握できるであろう。もちろん、成虫だけでなく、幼虫または羽化殻を調査対象とすることで、より早期の診断が可能になるであろう。ただし、幼虫、羽化殻は労力に比して個体数データが集まりにくいという難点がある。これは工夫次第で解消されていくかもしれない。

成虫のモニタリングは労力が比較的かからず、かつ多量のデータを得ることができる利点がある。幼虫や羽化殻による調査が困難であれば、とりあえず成虫によるモニタリングを行うべきである。その際、成虫が羽化当日の軟弱な体のもの (テネラル状態) であるかどうかを区別して記録すると価値が高まる。

謝 辞

初期の原稿を通読され、本特集号への投稿を勧められた高村典子氏、有益な修正意見を頂いた匿名の査読者にお礼申し上げる。なお、本研究は、環境省による「平成 16 年度釧路湿原東部湖沼自然環境調査」ならびに環境省、農林水産省による一括計上調査研究「自然と人の共存のための湿原生態系および湿原から農用地までの総合的管理手法の確立に関する研究」の一環として行われたものである。

文 献

- 安 榮相・水垣 滋・中村太士 (2005) : II-iv. 達古武沼の沼底堆積物と過去 300 年の堆積速度. 平成 16 年度釧路湿原東部湖沼自然環境調査業務報告書. 環境省自然保護局東北海道地区自然保護事務所, (株) 野生生物総合研究所.
- Cannings, R. A. and S. G. Cannings (1987) : The Odonata of some saline lakes in British Columbia, Canada: ecological distribution and zoogeography. *Advance in Odonatology*, 3:

- 7-21.
- Christofer B. Jr. (2001) : Constructed wetlands: high-quality habitats for Odonata in cultivated landscapes. *International Journal of Odonatology*, 4: 1-15.
- Corbet, P. S. (1999): *Dragonflies: Behavior and Ecology of Odonata*. Cornell University Press, Ithaca.
- 林原広幸・木村直人・生方秀紀 (2003) : 釧路湿原および周辺の止水域における水生昆虫の生息密度一目・科レベルでの場所間・年度間の比較－. *環境教育研究*, 6: 79-90.
- 伊藤富子・大高明史・福原晴夫・伊藤哲也・Jihua Wu・三上英敏・石川 靖・五十嵐聖貴・永洞真一郎・高野敬志・安富亮平 (2002a): 北海道釧路湿原, 塘路湖とシラルトロ湖の底生動物. *陸水生物学報*, 17: 17-24.
- 伊藤富子・大高明史・福原晴夫・伊藤哲也・Jihua Wu・三上英敏・石川靖・五十嵐聖貴・永洞真一郎・高野敬志・安富亮平 (2002b): 北海道釧路湿原, 塘路湖とその周辺のトビケラ相. *陸水生物学報*, 19: 9-18.
- 伊藤富子・大高明史・上野隆平・榎原康裕・生方秀紀・堀 繁久・伊藤哲也・蛭田眞一・富川 光・松本典子・北岡茂男・富樫繁春・若菜 勇・大川あゆ子 (2005) : 釧路湿原達古武沼の水生無脊椎動物相. *陸水学雑誌*, 66: 117-128.
- 角野康郎 (2007): 達古武沼における過去 30 年の水生植物相の変遷. *陸水学雑誌*, 68: 105-108.
- 角野康郎・中村俊之・渡辺恭子・植田邦彦 (1992): 釧路湿原 3 湖沼の水生生物の現状. *植物地理・分類研究*, 40: 41-46.
- Kadoya, T., Suda, S. and Washitani, I. (2004): Dragonfly species richness on man-made ponds: effects of pond size and pond age on newly established assemblages. *Ecological Research* 19: 461-467.
- 環境省自然保護局東北海道地区自然保護事務所, (株) 野生生物総合研究所 (2005): 平成 16 年度釧路湿原東部湖沼自然環境調査業務報告書.
- 片桐浩司・伊藤富子・安富亮平・三上英敏・石川 靖・五十嵐聖貴・永洞真一郎・高野敬志 (2002): 塘路湖およびシラルトロ湖の水草. *北海道立水産孵化場研究報告*, 56: 139-142.
- Kinzig, R. G. and M. J. Samways (2000): Conserving dragonflies (Odonata) along streams running through commercial forestry. *Odonatologica*, 29, 195-208.
- 三上英敏・石川 靖・上野洋一 (2005) : I-i 達古武沼への栄養塩類負荷に関する解析. 平成 16 年度釧路湿原東部湖沼自然環境調査業務報告書. 環境省自然保護局東北海道地区自然保護事務所, (株) 野生生物総合研究所.
- 中谷正彦 (2005) : 達古武沼のトンボ目. *Sylvicola*, 22: 9-16.
- Osborn, R. (2005) : Odonata as indicators of habitat quality at lakes in Louisiana, United States. *Odonatologica*, 34: 259-270.
- Osborn, R. and M. J. Samways (1996) : Determinants of adult dragonfly assemblage patterns at new ponds in South Africa. *Odonatologica*, 25: 49-58
- Samways, M. J., P. M. Caldwell and R. Osborn (1996) : Spatial patterns of dragonflies (Odonata) as indicators for design of a conservation pond. *Odonatologica*, 25: 157-166.
- Takamura, N., Y. Kadono, M. Fukushima, M. Nakagawa and B.-H. Kim (2003): Effects of aquatic macrophytes on water quality and phytoplankton communities in shallow lakes. *Ecological Research*, 18: 381-395.
- 高村典子・若菜 勇・中村太士 (2005): II-i. 近年の急激な達古武沼の自然環境の劣化. 平成 16 年度釧路湿原東部湖沼自然環境調査業務報告書. 環境省自然保護局東北海道地区自然保護事務所, (株) 野生生物総合研究所.
- Ueno et al. (2005): See 上野ら (2005).
- 上野洋一・三上英俊・石川 靖 (2005) : II-iii. 底質環境. 平成 16 年度釧路湿原東部湖沼自然環境調査業務報告書. 環境省自然保護局東北海道地区自然保護事務所, (株) 野生生物総合研究所.
- 生方秀紀 (1993) : 釧路湿原自然ガイド: 釧路湿原のトンボ. 日本鳥類保護連盟釧路支部.
- Von Ellenrieder, N. (2000) : Species composition and temporal variation of odonate assemblages in the subtropical-pampasic ecotone, Buenos Aires, Argentina. *Odonatologica*, 29: 17-30
- 若菜 勇・辻 ねむ・野坂拓馬・渡辺雅子・佐藤雅俊・角野康郎 (2005) : III-ii. 達古武沼における水生植物の分布・現存量と群集構造. 平成 16 年度釧路湿原東部湖沼自然環境調査業務報告書. 環境省自然保護局東北海道地区自然保護事務所, (株) 野生生物総合研究所.
- Wildermuth, H. (1994) : Habitatselektion bei Libellen. *Advances in Odonatology*, 6: 223-257.
- Wildermuth, H. and Knapp, E. (1996): Räumliche Trennung dreier Anisopteranarten an einem subalpinen Moorweiher. *Libellula*, 15: 57-73.