関西自然保護機構会報 *21* (*2*) : *167*−*177*, *1999*

霞ヶ浦におけるオオヨシキリの個体群構造

国立環境研究所野生生物保全研究チーム　永田尚志
東京大学大学院農学生命科学研究科野生動物学教室　吉田保志子[1)]
ブロツロフ大学動物研究所鳥類生態学研究室　アンドレ・ディルツ

POPULATION STRUCTURE OF THE GREAT REED WARBLER AT LAKE KASUMIGAURA

HISASHI NAGATA *Laboratory of Wildlife Conservation, National Institute for Environmental Studies*
HOSHIKO YOSHIDA *School of Agriculture and Life Sciences, The University of Tokyo*
ANDRZEJ DYRCZ *Laboratory of Avian Ecology, Zoological Institute of Wroclaw University*

はじめに

かつては連続個体群として存在していた野生動物の集団の多くは，人間活動の拡大によって生息ハビタットが分断化され不連続なパッチに生息するようになってきている。そのため，野生動物の個体群を保全するためには，対象種の個体群構造を明らかにしたうえで保全計画を立てる必要がある。ヨシ *Phragmites australis* やスゲ *Carex* spp. が優占する湿地は，河川敷，湖沼沿岸に発達するので，不連続に分布し，洪水などにより繰り返し攪乱を受けていたハビタットであると考えられる。このような環境に適応し生息している鳥類は，ヨシ原が空間的に不連続な分布をしていても高い分散力で連続した個体群を形成していたはずである。しかし，近年の河川や湖岸の改修や護岸工事，湖沼の干拓などにより，ヨシ原は急激に減少し，湿地に生息する鳥類個体群も急速に縮小し，分断化してきている。

オオヨシキリ *Acrocephalus arundinaceus*（スズメ目ウグイス科）は，本州では河川の中下流域のヨシ原に普通に生息する夏鳥であり，その繁殖生態についてはこれまでに詳細に調査されている（羽田・寺西 1968; Saitou 1976a,b; Ezaki 1981; Urano 1985; 浦野ほか 1993; Ezaki 1994; 山岸ほか 1994)。本種は，放棄水田や湖岸に好適なヨシ原が出現すると，すぐに定着し繁殖を開始するため，分散能力が比較的高く不連続なヨシ原でも連続した個体群を形成できると考えられるが，本種の個体群構造に関しては，ヨーロッパでの研究例があるにすぎない（Hasselquist 1995)。本研究では，霞ヶ浦（西浦）に生息しているオオヨシキリの個体群構造を研究し，ヨシ原の縮小・断片化が個体群構造に与える影響を考察した。

霞ヶ浦は，西浦，北浦，外浪逆浦の３つの水域からなる湖面積 220 km² の琵琶湖に次ぐ大きさの湖であり，昭和 38 年（1963 年）に常陸利根川水門が完成する前は，塩水が遡上する汽水湖であった（建設省関東地方建設局ほか 1995)。霞ヶ浦（西浦と北浦）湖岸の総延長は 197 km であり，1993 年現在，約 200 ha のヨシ原がひろがっている（(財)リバーフロント整備センター 1996)。西

関西自然保護機構業績　第 241 号
1) 現所属：農水省農業研究センター病害虫防除部鳥害研究室

浦の湖岸に 1972 年には 423 ha 存在していたヨシ原を含む抽水植物群落が，1978 年に 302 ha，1993 年には 170 ha と急速に減少している（桜井 1981;（財）リバーフロント整備センター 1996）。霞ヶ浦湖岸の湿地では，オオヨシゴイ，オオセッカ，コジュリンなどの希少種に加え，カイツブリ，ヨシゴイ，カルガモ，バン，オオバン，ヒバリ，セッカ，コヨシキリ，オオヨシキリ等の鳥類が繁殖している。また，生息種類数および生息個体数は，ヨシ原の面積が大きくなるにしたがって，増加することが報告されている（吉田 1995）。

本研究は，環境庁地球環境研究総合推進費生物多様性 F－1 課題の成果の一部である。現地での調査を快く許可していただいた建設省霞ヶ浦工事事務所，水資源開発公団の関係者，および，現地調査を手伝っていただいた方々に厚く御礼を申し上げる。

調査地および調査方法

調査地

本研究ではヨシの純群落だけではなく，ヨシが優占しマコモ *Zizania latifolia*，カサスゲ *Carex dispalata*，オギ *Miscanthus sacchariflorus* などが混成する群落をも含めてヨシ原と定義する。ヨシ原は湖岸に帯状に分布するが，開水面または裸地でヨシ原間が 10 m 以上，隔てられていれば，一塊の別のヨシ原であると定義した。西浦の北岸（中岸）の 2 カ所（K1, K2），南岸（右岸）に 9 カ所（K3～K11）の合計 11 カ所のヨシ原を調査地として選択した（図 1）。ヨシ原の面積は，航空写真または 1 ：2500 の都市計画地図から，プラニメーターまたはデジタイザを用いて計測した。選択した調査地のヨシ原の面積は，0.1 ha から 43.5 ha であるが妙岐ノ鼻（43.5 ha）を除くと 2 ha 以下の小さいヨシ原であった（表 1）。また，ヨシ原の餌密度を評価するために，1995 年に 8 つのヨシ原で 20 振×10 回のスウィープサンプルを 1～5 サンプルずつ採集した。採集した昆虫は，体長を 2 のべき乗で区切ってサイズごとに目のレベ

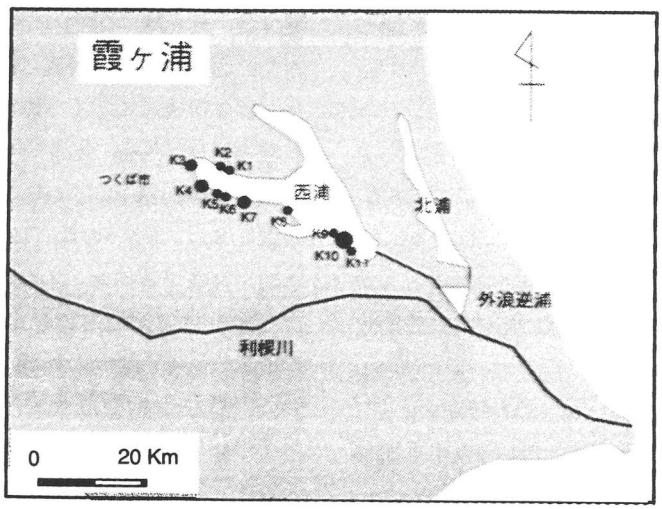


図 1　調査地の地図. 調査地点のシンボルの大きさが大まかな個体群サイズを表している.

表1　調査地の位置と面積.

記号	調査地名	緯度（北緯）	経度（東経）	面積(ha)	なわばり数*1	密度(♂/ha)
K1	土浦市田村池	36°04′14″	140°14′37″	0.32	7	21.9
K2	土浦市田村2	36°04′21″	140°14′34″	0.35	9	25.7
K3	土浦市桜川	36°04′11″	140°13′25″	0.81	16	19.8
K4	阿見町大室	36°02′22″	140°14′15″	1.05	26	24.8
K5	阿見町大室2	36°01′46″	140°16′59″	0.1	4	40.0
K6	阿見町防技研	36°02′13″	140°14′58″	0.19	7	36.8
K7	美浦村清明川	36°01′46″	140°16′59″	2.02	51	25.2
K8	美浦村馬掛	36°01′13″	140°21′25″	0.25	3	12.0
K9	桜川村浮島和田岬	35°57′57″	140°26′49″	0.59	11	18.6
K10	桜川村妙岐ノ鼻	35°57′28″	140°27′42″	43.5	140*2	3.2
K11	桜川村浮島本新	35°57′09″	140°27′57″	0.33	6	18.2

*1：1995年の最大縄張り数（最大さえずり♂数）
*2：5.6 haの地域のマッピングセンサスからの推定個体数

ルまでソーテイングを行い，体長2 mm以上の無脊椎動物を餌としてカウントした。

ヨシ原間の面積による効果をみるために，0.5 haを境にしてヨシ原を大小2つのグループに分けて解析した。数値は断らないかぎり，平均±標準偏差（サンプル数）で示し，有意水準5％で両側検定を行った。

捕獲調査

1995年には，大室（K4），清明川（K7），妙岐ノ鼻（K10）の3ヶ所で大規模な捕獲調査を行ない，それ以外の小さいヨシ原では巣内ビナの標識時に，数枚の網で成鳥を捕獲したのみである。1996年には，田村（K1, K2），桜川（K3），清明川（K7）の4つのヨシ原で全数捕獲を試み，8割以上の個体を標識した。1997年は，清明川（K7）の西半分でのみ捕獲調査を行った。3年間で，375羽の巣内ビナを含む，合計866個体を捕獲した。捕獲した個体は，各部位を計測し，色足環と環境庁アルミ足環を装着した後，翼下静脈に注射針で穴を開けて，ヘパリン処理したマイクロキャピラリチューブで，血液を採取後に，放鳥した。採取した血液は，STEバッファーに移した後，冷蔵して研究室に持ち帰り，－20度の冷凍庫で保存した。

渡来状況と繁殖成功の調査

各ヨシ原でのオオヨシキリの雄の渡来状況を調査するために，1996年から1998年の4月下旬から6月上旬にかけて，3－5日間隔で，午前5時から8時半に堤防の上から双眼鏡（x10）またはスポッティングスコープ（x20－x45）を用いてマッピングセンサスを行ない，地図上にさえずり雄の色足環標識とさえずり位置を記録した。繁殖調査は，1995年には11個のヨシ原で予備的に行い，1996年には大室（K4）と浮島地域（K9～11）の4つのヨシ原を除く，7つのヨシ原で平行して行なった（表1）。1995年は全域を粗く調査し，1996年は7つの調査地で6月以降，毎週1回，ヨシ原内をジグザグに歩きながら巣の探索を行なった。発見した巣は，3－4日おきにチェックし，繁殖成功を確認した。台風や強風などで転倒や落下したことが明らかな巣を除き，雛が8日齢以前に消失した巣は捕食されたと判断した。繁殖成功度のヨシ原間の比較については，おもに1996年のデータを用いて解析した。1995年と1997年の繁殖データは補足的に用いた。

DNA 解析

研究室に持ち帰り冷凍保存されていた血液は，解凍後，真空遠心乾燥し，Lysis バッファーを 200 μl 加えて，ハンドミキサーでホモジネートした。MicroProbe 社の IsoQuick を使って DNA を抽出し，50 μl/ml に濃度調整して，Nishiumi *et al.*（1996）が開発した 3 種類のプライマー G7，G61，G62 を用いて PCR 増幅を行い，マイクロサテライト多型の変異を解析した。マイクロサテライト解析には，ファルマシア・バイオテック社製の ALFII シークエンサーを使用し，対立遺伝子の抽出は同社製ソフト Allel Link を用いた。本研究では，1995 年に採取した 222 個体分の血液の解析結果について報告する。G7 は常染色体上にあるため雌雄とも解析に使ったが，G61，G62 は，性染色体（Z 染色体）上にあるため，解析には雄個体のデータのみを使った。

結　果

雄の渡来状況および個体の質

オオヨシキリ雄は 4 月下旬から 6 月上旬にかけて渡来した。清明川（K7）のように大きなヨシ原では，最初の雄が早く到着してから 1 ヶ月以上にも渡って，新たな雄の加入があるのに対して，小さいヨシ原では大きいヨシ原より到着が 1 週間から 10 日ほど遅れ，早い時期に飽和してしまう傾向が認められた（図 2）。実際には，渡来初期には短期間だけヨシ原に滞在して，すぐに別の個体に入れ替わってしまう雄もいるため，ヨシ原になわばりを持つ雄ののべ個体数は定着数よりも多かった。霞ヶ浦では，ヨシ原の大きさが大きくなるにつれて雄のなわばり数は増加するが（$r_s = -0.93$, $P < 0.05$, $n = 12$），ヨシ原の面積が大きくなるにつれて密度は有意ではないが減少する傾向が認められた（$r_s = -0.40$, $P = 0.2$, $n = 12$, 表 1）。1 ha あたりの平均なわばり数は 23.3 ± 9.01/ha（n = 12）であった。

個体の質とヨシ原の面積の関連について解析した。測定した体の大きさを表す 3 つの形質値，翼長，ふしょ長，体重のいずれも，ヨシ原のサイズによる差は認められなかった。個体の質を反映する翼長とふしょ長の左右対称性のゆらぎにも差は認められなかった（表 2）。また，ヨシ原サイズとヨシ原で採集された昆虫密度にも有意な相関は認められなかった（図 3）。

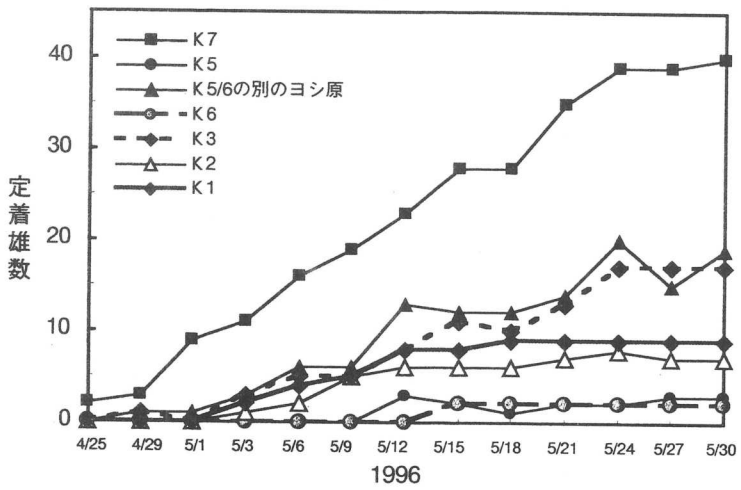


図 2　各ヨシ原での雄の定着状況（1996 年）.

表2　大小のヨシ原に定着した雄の形質の差.

形質	ヨシ原のサイズ 大	小（0.5 ha 以下）	検定結果*
翼長（mm）	84.20±3.88（53）	85.26±2.87（31）	NS
ふしょ長（mm）	28.86±0.98（53）	29.16±0.87（31）	NS
体重（g）	31.13±3.09（53）	31.33±2.51（30）	NS
左右対称性のゆらぎ			
翼長（%）	1.17±0.91（53）	1.06±0.81（31）	NS
ふしょ長（%）	0.67±0.49（53）	0.83±0.60（31）	NS

*Mann-Whitney の U 検定：NS：有意差なし

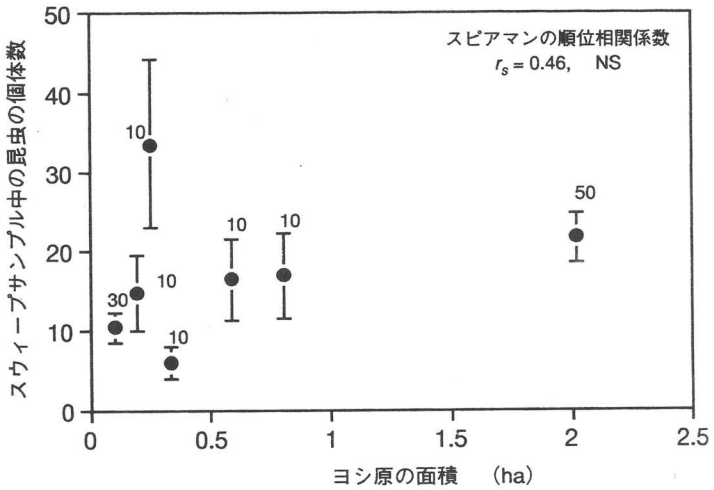


図3　スウィープ法で得られた無脊椎動物の密度（平均値±標準偏差）とヨシ原の大きさの関係.

ヨシ原の面積による繁殖成績の違い

繁殖失敗による営巣のやりなおしと2回目繁殖を除いて，1回目繁殖のみについて繁殖成績を大小のヨシ原間で比較した。一腹卵数および巣立ちビナ数は，いずれも 0.5 ha 以上の大きいヨシ原でやや大きい傾向があったが，有意差は認められなかった（表3）。1回目繁殖の初卵日も，大きいヨシ原のほうが少し早い傾向が認められたが有意ではなかった（Mann－Whitney U－test, Z＝1.84, P＝0.06）。しかし，巣あたりの繁殖成功率には差があり，0.5 ha 以下の小さいヨシ原では，田村池（K1）を除いて，ほとんど雛を巣立たせることができなかった。1996 年には繁殖成績がよかった田村池（K1，72%）も，1995 年の巣あたりの繁殖成功率は 45%と低かった。一方，大きいヨシ原の代表である清明川（K7）の繁殖成功率は，1995 年から 1997 年の 3 年間の平均で 52%（46－65%）であった。大きいヨシ原では，2回目の繁殖が頻繁に観察されたが，小さいヨシ原では2回目の繁殖はほとんど観察されなかった。そのため，1996 年の観察例では，大きいヨシ原では6月 12 日から8月4日までほぼ2ヶ月にわたって巣立ちが観察されたのに対し，小さいヨシ原では6月 20 日から7月 22 日までの1ヶ月しか巣立ちは観察されなかった（1996 年）。

小さいヨシ原ではサンプルサイズが小さく（n

表3　大小のヨシ原の繁殖成功度の差(1996年).

繁殖成功度	ヨシ原のサイズ 大	小（0.5 ha以下）	検定結果
一腹卵数	5.00±0.24（73）	4.89±0.26（26）	NS*1
巣立ち雛数	4.43±0.71（53）	4.21±1.51（19）	NS*1
初卵日	96.6.1±8.3（64）	96.6.5±9.5（17）	P=0.06*1
巣あたり繁殖成功率*3	60.3%	38.5%	P<0.01*2
捕食率	28.8%	23.1%	P<0.01*2

*1：Mann-Whitney のU検定　*2：Fisherの正確確率検定
*3 クラッチが完成した巣のうちで，巣立ち雛を生産した巣の割合で算出.

＝2−8)，ヨシ原ごとで検定ができないため，大小の2つのヨシ原にまとめて差を解析した。小さいヨシ原では大きいヨシ原に比べて有意に繁殖成功率が低かった（表3，Fisherの正確確率検定，P＜0.05)。大きいヨシ原における29例の繁殖失敗のうち，72%は巣の捕食によるもので，次が，強風や波浪で巣が傾き卵やヒナが落下したことによるもの（17%)，残りが疾病（寄生虫？）による雛の死亡であった。いっぽう，小さいヨシ原では16例の繁殖失敗のうち，56%が強風・波浪によるもので，38%が巣の捕食，残りが疾病であった。1997年の繁殖期には2個の台風が1ヶ月の間隔で通過したため，繁殖成績はきわめて悪かった。

帰還率と分散

翌シーズンの同じ繁殖地への帰還率も大きいヨシ原では高く，3調査シーズンの平均で50.7%（n＝136）の雄が戻ってきたのに対して，小さいヨシ原では22.2%（n＝27）の個体が戻ってきたにすぎなかった（Fisherの正確確率検定，P＜0.01)。翌シーズンの繁殖分散については5例が観察され，繁殖シーズン内の定着後の移動が1例，観察された。1995年に清明川（K7）で捕獲した雄のうち，4個体が1 km以内で発見され，大室2（K5）から600 m離れたとなりのヨシ原へ移動した雄個体も観察された（図4)。出生分散については，3年間で標識した375羽の巣内ヒナのうち，たった5羽の行方がわかっているだけである。大きいヨシ原で巣立った4羽の雄が翌シーズンに出生ヨシ原に定着加入し，1羽の雌が，翌シーズンに約100 km南南西の千葉県鴨川市で捕獲された（前原，私信)。

ヨシ原間の遺伝的距離

オオヨシキリで開発された3つのマイクロサテライト遺伝子座の遺伝的多様性を表4に示した。各ヨシ原のオオヨシキリの繁殖集団が保持している対立遺伝子数は，繁殖なわばり数が多いほど多くなった。また，対立遺伝子の遺伝子頻度から期待されるヘテロ接合率H_eと実際のヘテロ接合率H_oが一致し，ハーディワインベルグ平衡に達している傾向がみられた（表4)。小さいヨシ原では個体のサンプリング効果によって観察される対立遺伝子数が決まってしまうため，ハーディワインベルグ平衡には達しないと考えられるが，浮島（K10）ではサンプルサイズが十分であるにも関わらずヘテロ接合度が期待値より低くハーディワインベルグ平衡には達していなかった。3つのマイクロサテライト遺伝子座の対立遺伝子頻度から各ヨシ原間のNeiの遺伝的距離（D）を求め（Nei 1987)，求められた遺伝的距離を平均してヨシ原をクラスタリングした。集団間の地理的距

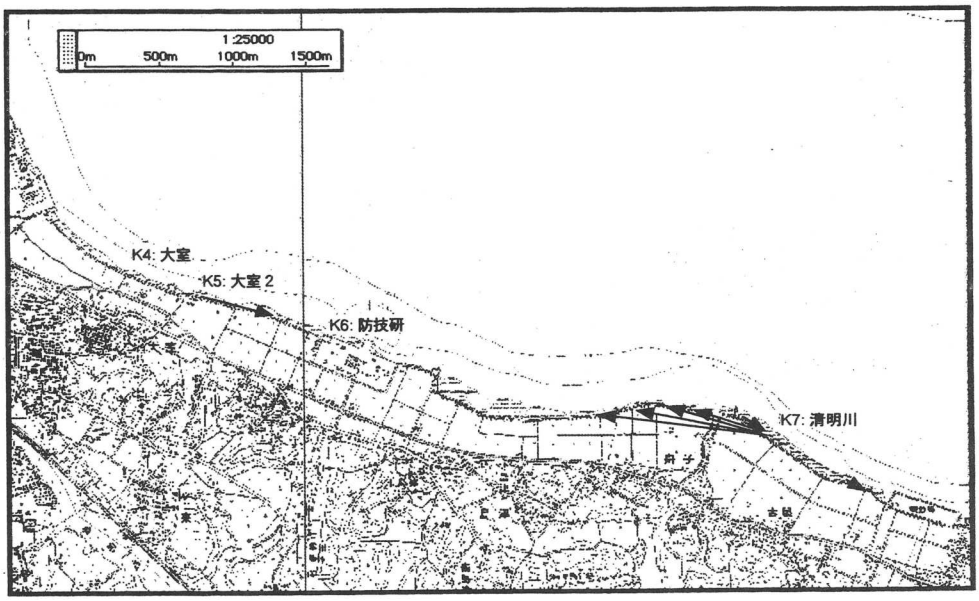


図4 確認された標識個体のヨシ原間の移動. 実線は翌シーズンの繁殖分散を示し，破線は雄の1シーズン内の定着位置の移動を示している.（地図は国土地理院数値地図25000より作成した).

表4 霞ヶ浦のヨシ原ごとの繁殖集団間の遺伝的多様性（大きい個体群は，下線で示してある).

遺伝子座		K1	K2	K3	K4	K5	K6	K7	K8	K9	K10	K11	西浦合計
	サンプル数	8	13	5	42	17	9	89	4	4	26	5	222
G61	対立遺伝子数 A	6	7	4	8	6	4	9	2	6	7	—	14
	有効対立遺伝子数 A_0	4.1	3.5	3.6	5.6	4.4	3.0	5.1	1.6	5.4	4.9		6.0
	観察ヘテロ接合度 H_0	0.80	0.88	1.00	0.73	1.00	1.00	0.83	1.00	1.00	0.54	—	0.80
	期待ヘテロ接合度 H_e	0.76	0.71	0.72	0.82	0.78	0.67	0.80	0.38	0.82	0.80	—	0.83
													N=92
G62	対立遺伝子数 A	5	6	3	8	7	4	13	3	2	6	6	13
	有効対立遺伝子数 A_0	4.6	5.0	2.6	3.6	5.2	3.6	5.9	2.0	1.8	4.5	5.4	5.7
	観察ヘテロ接合度 H_0	0.75	0.75	0.00	0.76	0.89	1.00	0.79	1.00	1.00	0.27	1.00	0.74
	期待ヘテロ接合度 H_e	0.78	0.80	0.61	0.73	0.81	0.72	0.83	0.50	0.44	0.78	0.82	0.83
													N=97
G7	対立遺伝子数 A	5	8	3	12	8	5	12	4	3	8	4	13
	有効対立遺伝子数 A_0	3.1	5.5	2.7	6.4	5.4	3.7	5.0	3.6	2.5	4.8	3.3	6.2
	観察ヘテロ接合度 H_0	0.57	0.73	1.00	0.71	0.65	1.00	0.79	0.75	1.00	0.53	0.80	0.74
	期待ヘテロ接合度 H_e	0.67	0.82	0.63	0.84	0.81	0.73	0.80	0.72	0.59	0.79	0.70	0.84
													N=222
	平均ヘテロ接合度	0.71	0.78	0.67	0.73	0.85	1.00	0.81	0.92	1.00	0.45	0.90	0.76

離が離れるにつれて遺伝的距離も離れる傾向が認められ，桜川（K3）をのぞいて近傍のヨシ原が近くにクラスタリングされた（図5)。

論　議

霞ヶ浦（西浦）に繁殖するオオヨシキリは，いままで報告されたどの地域よりも高密度（23.3個体/ha）で繁殖している（Saitou 1976b; 藤波 1983; 浦野ほか 1993; 山岸ほか 1994)。富栄養化

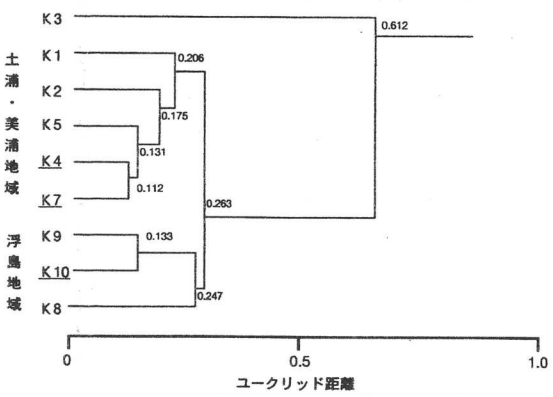


図5　遺伝的距離をもとにクラスタリングしたデンドログラム.

した霞ヶ浦では，ヨシの丈が3.5 mくらいにまで成長し湖岸線1 mあたりの現存量は28.9 kg/mにも達し（桜井 1981），高密度の個体群を支えるのに十分な一次生産量があると考えられる。霞ヶ浦ではヨシ原サイズが大きくなるにしたがって，オオヨシキリの生息密度が減少し，他種の生息種類数が増加していく傾向がみられる（吉田 1995）。これは，0.1 ha程度の小さいヨシ原には，数個体のなわばりがコンパクトに畳み込まれるため，最高40雄/haと超高密度なヨシ原が出現するのと，以下に説明するような原因で大きいヨシ原では生息密度が低くなるためである。つまり，ヨシ原の面積が大きくなるにしたがって，ヨシ原内の微地形が多様になり，植生構造が不均一になってくると考えられる。そのため，ヨシ原の面積が大きくなると，オオヨシキリが好まない植生が増えオオヨシキリの生息密度は減少し，オオセッカ，コヨシキリ，セッカ，コジュリンなどの他の種の生息できる環境が増加していくために生息種数は増加すると考えられる。また，ヨシ原内のオオヨシキリの餌として適当な無脊椎動物の生息密度は，ヨシ原の大きさとは関係がない（図3）。オオヨシキリは堤防の内側の農耕地を採餌場所として使用するため（Ezaki 1992; 山岸ほか 1994），ヨシ原の高い一次生産力に加えて，霞ヶ浦湖岸にひろがった水田や蓮田が高密度な個体群を維持するのに十分な餌を提供していると考えられる。

クロウタドリ（*Turdus merula*）では，左右対称性のゆらぎの大きい質的に劣った個体が小さいハビタットで繁殖していることが報告されているが（Møller 1995），本研究では小さいヨシ原になわばりを持つ個体の形質には差がなかった（表2）。つまり，質的に劣った個体が小さいヨシ原に追い出されたのではない。小さいヨシ原には遅れて個体が到着することと，小さいヨシ原で繁殖した翌年の帰還率が低いことから，これらのヨシ原に定着する個体は若い個体（1歳）が多いかもしれない。

本研究結果から，オオヨシキリの繁殖成功度は，ヨシ原のサイズに依存していることがわかった。小さいヨシ原では繁殖の失敗の割合が高く，0.5 ha以下のヨシ原では，ほとんど雛が巣立っていなかった。生息ハビタットサイズが小さくなるにつれて，捕食圧は高くなることが報告されているが（Burger *et al.* 1994），小さいヨシ原での繁殖失敗の原因は捕食圧の増加ではなく，ヨシ原の面積が小さくなるにつれてヨシ原の幅が小さくなり，強風や波浪の影響が大きくなるためであると考えられる。Dyrcz & Nagata（1998）は，霞ヶ浦では大きいヨシ原の方が潜在的な捕食者が多いため捕食圧が高いと考えられ，逆に釣り客が頻繁に訪れる小さいヨシ原では捕食がほとんどないことを報告している。シーズン初めの雌の定着状況ははっきりしないが，小さいヨシ原では初卵日がやや遅いことから，雄の定着過程とほぼおなじであると考えられる。大きいヨシ原では繁殖期間が長く2回繁殖が可能であるため，小さいヨシ原との繁殖成功度の差はもっと大きくなる。

個体を標識することで，個体がどのような移動をしているか明らかにしようと試みたが，繁殖分

散および幼鳥の出生分散については断片的なデータが得られただけであった（図4）。オオヨシキリのために設計開発された3つのマイクロサテライトプライマー（Nishiumi *et al.*1996）を使って得られた3つの遺伝子座の対立遺伝子頻度からヨシ原間の遺伝的距離は実際の距離と関連があると考えられた。このことは，地理的により近いヨシ原間でより頻繁に遺伝的な交流があることを意味している。ヨーロッパの個体群では，数百キロを分散した例も知られているし（Hasselquist 1995），本研究でも雌1個体が100 kmの距離を出生分散しているので，かなり広範囲で遺伝子の交流は起こっている可能性がある。今回は，G61，G62遺伝子座は雄しか解析に用いていないので，雄の移動しか反映していないかもしれない。鳥類では雌が長距離を分散するので（Greenwood & Harvey 1982），雌雄間でどのような差が生じるかは今後の検討課題である。

霞ヶ浦では，例外はあるものの，0.5 ha以下の小さいヨシ原はほとんど巣立ち雛を生産できないため，シンク個体群となっていると考えられる。したがって，霞ヶ浦のオオヨシキリの個体群は大きなヨシ原がソース個体群として機能し，周辺の小さいヨシ原に個体を供給する典型的なシンクーソース個体群構造（Pulliam 1988）をしていると考えられる（図6）。このようなシンク・ソース構造をもつ種では，シンク・ハビタットだけを保全してもあまり意味はなく，ソース・ハビタットを保全する必要がある。つまり，小さいヨシ原のほうが生息密度が高いからといって，小さいヨシ原をたくさん創成してもあまり意味がない。渡来初期には短期間だけ滞在してなわばりを構えるが，その後消失する雄が毎年少なからず観察される。そのような個体は，定着し繁殖するヨシ原を探索している若い個体かもしれない。とすれば，ソース・ハビタット間を結ぶ飛び石として役立つシンク・ハビタットは，個体群間の遺伝的交流を助けるために重要であると考えられる。

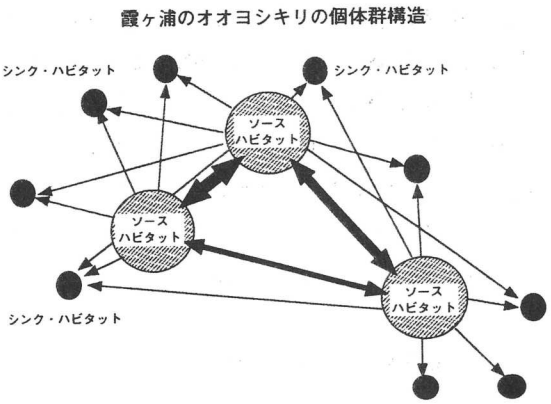


図6 オオヨシキリの個体群構造のシェマ．大きいヨシ原（0.5 ha以上）がソース・ハビタットとなり周囲の小さいヨシ原に個体を供給する典型的なシンク・ソース個体群構造となっている．

霞ヶ浦では，この約30年間にヨシ原（抽水植物群落）の面積が，半分以下に減少し，分断化してしまった（桜井 1981;（財）リバーフロント整備センター 1996）。霞ヶ浦では，1 haを越える大きいヨシ原は，土浦市周辺から美浦村にかけての西浦中岸，右岸と桜川村浮島妙岐ノ鼻周辺に残っているだけである。特に，北浦と外浪逆浦ではまとまった面積のヨシ原は残っていない。オオヨシキリが，霞ヶ浦に残っている200 ha（1993年現在）の抽水植物群落に平均密度で分布し，性比に偏りがないとすれば，霞ヶ浦全体でおよそ9200羽が生息していることになる。ヨーロッパでは，ヨシ原の減少にともなってオオヨシキリは激減してしまい，いくつかの国で希少種に分類されている（Hasselquist 1995）。日本では，オオヨシキリは，今のところ，希少種に分類される心配はないが，ソース・ハビタットとなるような大きいヨシ原がつぎつぎと消失していくと，ある日突然，減少してしまう可能性は否定できない。霞ヶ浦で

は，希少種のオオセッカやコジュリンが妙岐ノ鼻と利根川下流域を中心として分布している。同じ草原性湿地に分布するオオヨシキリで得られた個体群構造に関する知見が，これらの種の保全にも役立つであろう。また，オオヨシキリを含めてどのくらいの地理的スケールで，個体群の保全を考えるべきであるかは今後の課題である。

引用文献

Burger, L. D., Burger, L. W. and Faaborg, J. 1994. Effects of prairie fragmentation on predation on artificial nests. J. Wildlife Management. 58: 249－254.

Dyrcz, A. & H. Nagata. 1998. Effect of human activities on breeding ecology of the Eastern Great Reed Warbler., Ostrich, 69: 283.

Ezaki, Y. 1981. Female behaviour and pair relation of the polygynous great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. Physiol. Ecol. Japan 18: 77－91.

Ezaki, Y. 1992. Importance of communal foraging grounds outside the reed marsh for great reed warblers. Ecol. Res. 7: 63－70.

Ezaki, Y. 1994. Habitat, ecology and social organisation of the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus* during the breeding season. pp. 29－42. in "Animal Societies: Individuals, interactions and organisation." Eds. P. J. Jarman & A. Rossiter, Kyoto Univ. Press, Kyoto.

藤波不二雄. 1983.ヨシ原の面積とオオヨシキリの囀り雄の個体数との関係. Strix 2: 41－46.

Greenwood, P. J. and P. H. Harvey. 1982. The natal and breeding dispersal of birds. Ann. Rev. Ecol. Syst. 13: 1－21.

Hasselquist, D. 1995. Demography and lifetime reproductive success in the polygynous Great Reed Warbler. Jpn. J. Ornithol. 44: 181－194.

羽田健三・寺西けさい 1968. オオヨシキリの生活史に関する研究 I. 繁殖生活. 日本生態学会誌 18 (3) : 100－109.

建設省関東地方建設局・水資源開発公団. 1995. 霞ヶ浦人と自然の共存を求めて：霞ヶ浦の保全と利用について. pp.94

Mϕller, A. P. Developmental Stability and Ideal Despotic Distribution of Blackbirds in a Patchy Environment. Oikos 72 (2) : 228－234.

Nei, M., 1987 Molecular Evolutionary Genetics. Columbia University Press, New York.「邦訳：根井正利，1990. 分子進化遺伝学（五条堀孝・斎藤成也共訳），p.433，培風館，東京」

Nishiumi, I., S. Yamagishi, *et al.* 1996. Paternal expenditure is related to brood sex ratio in polygynous great reed warblers. Behav. Ecol. Sociobiol. 39: 211－217.

Pulliam, H. R. 1988. Source, sinks, and population regulation. Am. Nat. 132 (5) : 652－661.

Saitou, T. 1976a. Breeding biology of the Eastern Great Reed Warbler, *Acrocephalus arundinaceus orientalis*. Misc. Rep. Yamashina Inst. Ornithol. 8: 135－156.

Saitou, T. 1976b. Territory and breeding density in the Eastern Great Reed Warbler, *Acrocephalus arundinaceus orientalis*. Misc. Rep. Yamashina Inst. Ornithol. 8: 157－173.

桜井善雄. 1981. 霞ヶ浦の水生植物のフロラ，植被面積および現存量：特に近年における湖の富栄養化に伴う変化について. 国立公害研究所報

告. 第22号 (R－22－'81) : 229－279.
Urano, E. 1985. Polygyny and the breeding success of the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. Res. Popul. Ecol. 37: 393－412.
浦野栄一郎・山岸哲・布谷知夫. 1993. 淀川水系河川敷におけるヨシ原の形状・植生とオオヨシキリの生息状況との関係. 関西自然保護機構会報 15 (1) : 47－61.
山岸哲・田悟和巳・大月光雄. 1994. オオヨシキリの生息密度はヨシ原の面積・奥行きだけで決まるのか？ 関西自然保護機構会報 16 (2) : 203－216.
吉田保志子. 1995. ヨシ原の面積と形状の違いが鳥類の種数と密度に及ぼす影響. pp.35＋xxxii. 平成7年2月, 筑波大学環境科学修士論文.
財団法人リバーフロント整備センター. 1996. 平成5年度河川水辺の国勢調査年鑑, 植物調査編. pp.51. & CD-ROM.