

白山における地表性ゴミムシ類の垂直分布の 17年間 (1997-2014年) の変化

平 松 新 一

白山自然保護調査研究会

The change of vertical distribution of carabid beetles during seventeen years at Mt. Hakusan

Shin-ichi HIRAMATSU

Hakusan Nature Conservation and Investigation Research Society

はじめに

山地生態系は環境変化に敏感と言われており (Hock *et al.*, 2019; Knight, 2022), 近年温暖化による影響が多くの山岳地域で現れている。北アメリカやスイスアルプスの積雪深や降雪量の減少 (Mote *et al.*, 2005; Laternser & Schneebeli, 2003), チベット山岳地域での温度上昇率増加 (Kuang & Jiao, 2015) などの気象現象だけでなく, 植物, 鳥類の分布高度の上昇 (Pauli *et al.*, 1996; Freeman *et al.*, 2018; He *et al.*, 2019), チョウ類の活動時期の変化 (MacLean *et al.*, 2016) や種数の減少, 分布標高の上昇 (Wilson *et al.*, 2005; Forister *et al.*, 2010), 山岳域ガ類の発生サイクルの変化 (Johnson *et al.*, 2010) など, 生物にも温暖化の影響と考えられる現象が発生している。我が国においても北海道大雪山での高山植生の変化 (川合・工藤, 2014), 大雪山雪溪の雪解けの早期化 (工藤, 2014), 大雪山五色ヶ原や新潟県平ヶ岳雪田草原へのササ類の侵入 (Kudo *et al.*, 2011; 大丸・安田, 2009), 石川県白山弥陀ヶ原, 南龍ヶ馬場における湿原面積の縮小 (古池・白井, 2014; 古池他, 2015) などの事例が報告されているが, 高山の生物に関する研究は植物が多く, 昆虫類の研究例はまだ多くはない (Yoccoz *et al.*, 2010)。このことに加えて昆虫類に関する多くの研究は北米とヨーロッパが中心で (Menéndez, 2007), 日本を含むアジア地域で

はまだ少ないのが現状で, 本邦では2009年より環境省生物多様性センターが2009年から白山を含む6サイトで昆虫類を含むモニタリングが始められた程度である (生物多様性センター, 2023)。山岳地域や高緯度地域に分布が限定される種は, 温暖化の結果, 絶滅する可能性が高いと言われており (Menéndez, 2007), 本邦においても高山地域の生物の状況を把握することは喫緊の課題となっている。

ゴミムシ類はコウチュウ目オサムシ科Carabidaeに属する昆虫類のうち, ハンミョウ亜科Cicindrerinaeを除くグループの総称である。ゴミムシ類の多くは歩行生活に適応し地表を主な生活場所としている (Thiele, 1977)。このことにより, これらの中には翅が退化して飛べなくなった種が多く, その結果行動範囲が限られ, 種類ごとに好適な環境を選択して生息している場合が多い。そのため農地 (Ohwaki *et al.*, 2015; Muneret *et al.*, 2022; Makwela *et al.*, 2023), 草地 (Feng *et al.*, 2021; Liu *et al.*, 2022; Pozsgai *et al.*, 2022), 森林 (Jelaska *et al.*, 2011; Negro *et al.* 2014; Kaizuka *et al.*, 2020), 河川敷 (Hiramatsu, 2007; Sprössig *et al.*, 2020; Sprössig *et al.*, 2022) など, さまざまな生息地で多くの調査研究が行われてきた。ゴミムシ類が生息地好適性を持つことから, 出現種を生息地タイプごとに類型化した報告も多く (Niemi *et al.*, 1992; Magura *et al.*, 2001; Koivula *et al.*, 2002; 平松, 2008), これらの結果を基に環境の

指標種としての有効性が議論されてきた (Rainio & Niemelä 2003; Koivula, 2011; Brandmayr *et al.*, 2013; Tamburini *et al.*, 2016)。

ゴミムシ類は地理的条件などで隔離されると、種・亜種レベルで分化したり、孤立した地域で遺存種化、固有種化したりする傾向がある。本邦の山岳地域でも、ツヤゴモクムシ類 *Trichotichnus leptopus* 種群 (Morita, 1997) およびナガゴミムシ類 *Pterostichus cristatoides* 種群の種分化 (Morita, 1997; 2007), コクロナガオサムシ *Leptocarabus arboreus*, ホソヒメクロオサムシ *Leptocarabus harmandi* の亜種分化 (Ishikawa, 1986; 1992) などが知られている。したがって、白山のように亜高山帯、高山帯が独立した山岳地域で地表性ゴミムシ類を調査することは、種の分布と生息環境との関係を明らかにする生態学的な側面だけでなく、生物地理学的・分類学的な面からも有用な研究であると考えられる。

筆者は1997年に白山において調査を行い、ゴミムシ類の分布標高が種ごとに異なっていることを報告した (平松他, 1999; 平松, 2000a)。白山にも温暖化の影響があるとすれば、その後ゴミムシ類の分布傾向に変化が生じている可能性がある。そこで筆者は、ゴミムシ類の分布標高が前回の調査時から上昇していると推測し、17年後の2014年に同様の調査を行い、調査結果の比較・検討を行った。

なお本調査は環境省および石川県から国立公園特別保護地区における採集許可を得て行った。

材料と方法

1. 調査地域

調査地域は、石川県白山市白峰の市ノ瀬 (標高830m) から別当出合 (同1,250m) を経て、砂防新道と呼ばれる登山道を通り、室堂 (同2,450m) から白山の主峰である御前峰山頂 (同2,702m) までの範囲である (Fig. 1)。

調査地域内の植生は、高度上昇に伴い夏緑広葉樹林帯 (ブナクラス域, 標高1,500m未満), 亜高山帯 (コケモモトウヒクラス域, 同1,500m以上2,400m未満), 高山帯 (高山植生域, 同2,400m以上) へと移行する (古池, 1997)。

夏緑広葉樹林帯は市ノ瀬から別当出合を経由し、砂防新道コースの中飯場 (標高1,550m) 付近までの範囲である。市ノ瀬は、手取川本流柳谷川の左岸に位置し、川沿いにはドロノキ *Populus suaveolens*, トチノキ *Aesculus turbinata*, サワグルミ *Pterocarya*

rhoifolia などの高木が多い。市ノ瀬から上部は、ブナ *Fagus crenata*, ミズナラ *Quercus crispula* を中心とする落葉広葉樹林で、土壌表面には厚い落葉層とそれが分解されてできた有機物層がある。

亜高山帯は別当出合から砂防新道エコーライン分岐 (標高2,100m) を経由し室堂手前までの範囲である。ブナに代わってダケカンバ *Betula ermanii* が樹冠を形成するようになり、低木層にはカエデ類, リョウブ *Clethra barbinervis*, オオカメノキ *Viburnum furcatum* が多い。表層はブナ林と同じく有機質に富む。エコーライン分岐付近から高木はほとんどなくなり、ミヤマハンノキ *Alnus maximowiczii*, ミヤマナカマド *Sorbus sambuchifolia* var. *pseudoglacilis* を中心とする低木林が成立している。雪解けの遅い斜面にはこれらの木本はなく、ミヤマシシウド *Angelica pubescens* var. *matsumurae*, オオハナウド *Heracleum lanatum* var. *lanatum*, ハクサンアザミ *Cirsium matsumurae*, ニッコウキスゲ *Hemerocallis middendorffii* var. *esculenta* などの草本類が高茎広葉草原を形成している。弥陀ヶ原など比較的平坦な場所では、アオノツガザクラ *Phyllodoce aleutica*, ハクサンコザクラ *Primula cuneifolia* var. *hakusanensis* などが生育する雪田群落やイワイチヨウ *Nephrophyllidium crista-galli*, ショウジョウスゲ *Carex blepharicarpa* などから成る湿原群落が成立している。このように亜高山帯は下部と上部で大きく環境が変わるため、標高2,000m未満を亜高山帯下部、それ以上を亜高山帯上部として区分した。

高山帯は室堂手前から御前峰山頂までの範囲である。室堂平周辺には雪田群落やハイマツ *Pinus pumila* を中心とする低木林が広く存在している。山頂付近の風衝地にはガンコウラン *Empetrum nigrum* var. *japonicum*, コケモモ *Vaccinium vitis-idaea* などから成る風衝低木群落やオンタデ *Aconogonon weyrichii* var. *alpinum*, ミヤマタネツケバナ *Cardamine nipponica*, イワツメクサ *Stellaria nipponica* などを構成種とする高山荒原植生が存在する。ハイマツ林内にはその落葉, 落枝が多く、これらが堆積してできた有機物層があるが、他の環境の表層は石礫が多く、有機物層はほとんど存在していない。また、雪渓やその周辺部には、地表面の砂礫が凍結融解の繰り返しによってできた構造土 (階状土) と呼ばれる地形が広い範囲に存在する。構造土の地表面は石礫があるが水分を多く含むため、地表を数センチメートル掘ると水が浸み出るような環境である。

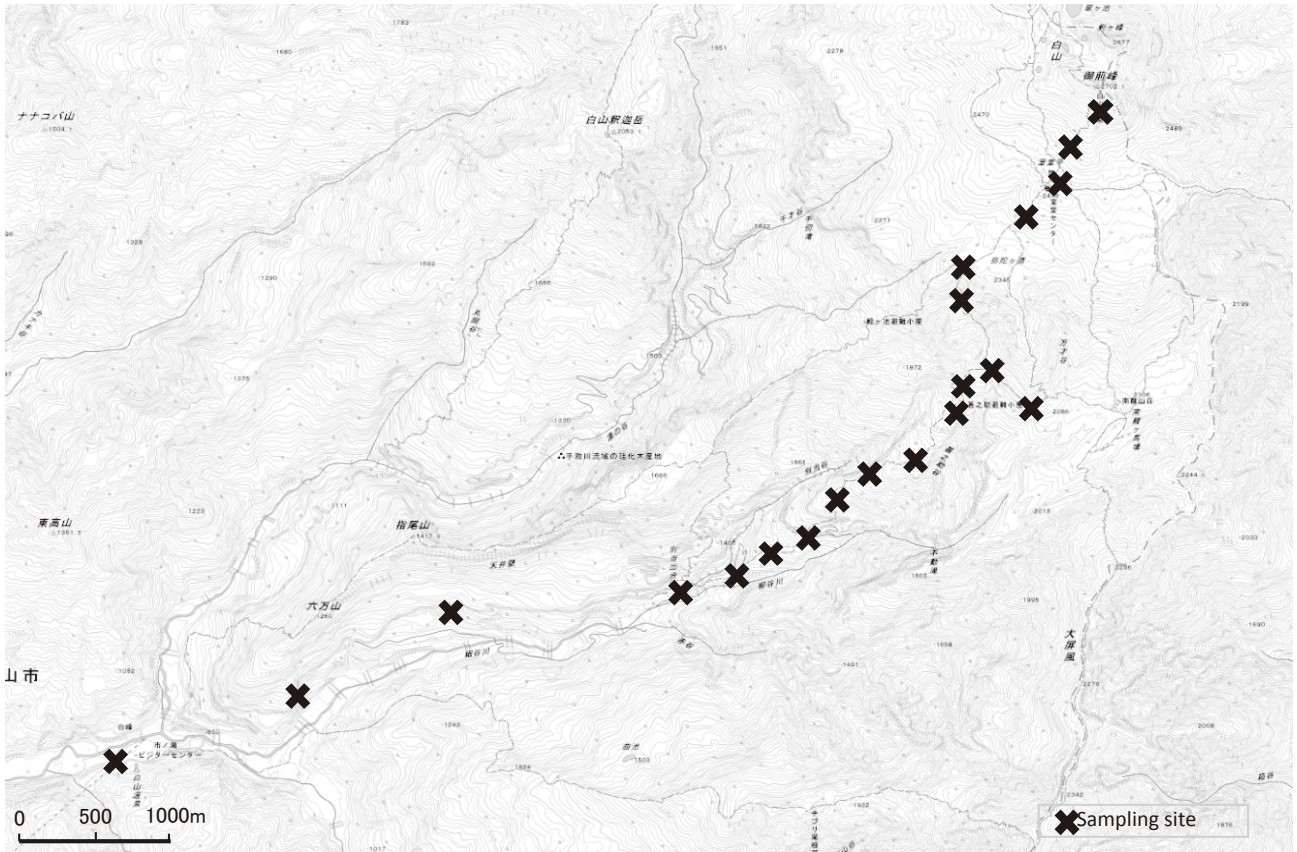


Fig. 1 Maps showing the location of the study area and the 20 study sites in the alpine-montana zone on Mt. Hakusan (Geospatial Information Authority scale of 1/50,000; Japan Topographic Map).

2. 調査方法

2014年7月中旬から9月下旬にかけてオサムシ科Carabidaeのゴミムシ類昆虫についてピットフォールトラップ法により調査を行った。調査地点は市ノ瀬から標高約100mおきに御前峰山頂付近まで夏緑広葉樹林帯6地点、亜高山帯下部5地点、亜高山帯上部5地点、高山帯4地点の合計20地点を設定した (Fig. 1)。1997年にも同様の調査を行っており (平松他, 1999; 平松, 2000a), 2014年の調査地点はその調査時とほぼ同じであるが, 登山道の改修などにより同じ場所を調査地点として選定できなかった場合は, できるだけ同じ標高, 同じ環境になるようにして選定した。トラップには口径7cmのプラスチック製のコップを用い, コップの開口部が地面と同じ高さになるように埋設した。調査方法も1997年と同様で, コップはいずれの地点とも2個ずつ埋設し, トラップの間を2m以上空けて設置した。トラップには誘引物質としてすし酢を10ml程度入れた。トラップは2014年7月15日に設置し, 7月25日, 8月6日, 8月14日, 8月20日, 8月28日, 9月7日, 9月12日, 9月25日にトラップに入ったゴミ

ムシ類の回収とすし酢の補充を行った。回収したゴミムシ類は全て同定し, 高度ごとに計数した。学名及び種の配列は鈴木 (2023) に基づき, これに記載されていないものは, 過去の記録 (平松, 2000aなど) や種の記載に関する報告 (Kasahara, 1989; Morita, 2007など) を参考に記録した。

この結果と過去の結果を比較検討するために, 1997年に行ったゴミムシ類調査結果を用いた。ただし, 1997年は高山帯上部の調査を行っていなかったため, 1999年7月から9月にかけて標高2,550mおよび2,650mの2地点で同様の方法で行った結果を比較に用いた (以下この結果を1997年調査結果として表す)。なお, 調査地域は白山国立公園特別保護地区でもあり, 登山道の改修は一部区間で行われているものの, 1997年から2014年にかけて大きな環境の変化はない。

それぞれの調査年で5個体以上記録された種について, 分布高度の平均値に有意差が認められるかをExcelによるt検定を行った。

結 果

両調査時を通しての結果

本調査では両調査合わせて45種1,488個体のゴミムシ類が採集された (Table 1)。種数ではゴモクムシ亜科Harpalinaeが30種と最も多く、全体の 2/3 を占めており、同亜科の中ではツヤヒラタゴミムシ属 *Synuchus* が 9 種、ナガゴミムシ属 *Pterostichus* が 8 種と多かった。採集数が最も多かったのはクロナガオサムシ *Carabus procerulus procerulus* で315個体 (1997年153個体, 1997年162個体) だった。コクロナガオサムシ白山亜種 *Carabus arboreus hakusanus* の137個体 (1997年61個体, 2014年76個体)、コクロツヤヒラタゴミムシ *Synuchus melantho* の112個体 (1997年39個体, 2014年73個体) がこれに続き、調査時の合計が100個体以上だったのはこの3種だった。

両調査で記録された種のうち、夏緑広葉樹林帯だけで記録されたのは14種だった。このうち10個体以上採集されたのはマヤサンオサムシ北陸地方亜種 *Carabus maiyasanus hokurikuensis* (13個体)、およびマルガタツヤヒラタゴミムシ *Synuchus arcuaticollis* (45個体) の2種だけで、これら以外の12種はすべて3個体以下しか採集されなかった。また、14種のうち6種がツヤヒラタゴミムシ属で、これら以外にも同属のクロツヤヒラタゴミムシ *Synuchus cycloderus* は72個体中68個体、コクロツヤヒラタゴミムシは112個体中111個体が夏緑広葉樹林帯からの記録だった。亜高山帯下部だけで記録された種はヤマトクロヒラタゴミムシ *Platynus subovatus* (1個体) だけだったが、ハクサンナガゴミムシ *Pterostichus hakusanus* は、27個体中26個体が亜高山帯下部からの記録だった。亜高山帯上部だけで記録されたのはハクサンヌレチゴミムシ *Apatrobus hasemiya* (5個体) だけで、高山帯だけで記録されたのはオンタケチビゴミムシ *Trechus vicarius* (6個体) およびキタノヒラタゴミムシ *Agonum kitanoi* (4個体) の2種だった。これに対して、マイマイカブリ関東・中部地方亜種 *Carabus blaptoides oxuroides* (8個体)、サドマルクビゴミムシ *Nebria sadona* (67個体)、アカガネオオゴミムシ *Myas cuprescens cuprescens* (30個体)、およびタケウチツヤヒラタゴミムシ *Synuchus takeuchii* (65個体) の4種はすべての植生帯から記録された。

調査時ごとの結果

出現種数については1997年が40種、2014年が38種だった。ゴモクムシ亜科は両調査時とも最も多く、1997年が26種、2014年が23種だった。ゴモクムシ亜科以外ではオサムシ亜科Carabinaeが5種、マルクビゴミムシ亜科が4種で、その他の亜科はすべて両調査時とも2種以下だった。1地点あたりの出現種数は1997年では夏緑広葉樹林帯が最も多く、2014年は亜高山帯下部が最も多く、亜高山帯下部以上の植生帯では標高が上昇するにつれ出現種数が減少していた (Fig. 2)。

両調査時ともに記録されたゴミムシ類は33種だった (Table 1)。2014年の個体数が1997年よりも多かったのは23種、少なかったのは17種だった。1997年だけに採集されたのはケウスゴモクムシ *Harpalus griseus*、コゴモクムシ *Harpalus tridens* サドモリヒラタゴミムシ *Colpodes limodromoides*、セアカヒラタゴミムシ *Dolichus halensis*、キアシツヤヒラタゴミムシ *Synuchus callitheres*、シラハタツヤヒラタゴミムシ *Synuchus crocatus*、およびヤマトツヤヒラタゴミムシ *Synuchus narae* の7種で、2014年だけに採集されたのはハクサンヌレチゴミムシ *Apatrobus hasemiya*、フクシマモリヒラタゴミムシ *Colpodes mutator*、ヤマトクロヒラタゴミムシ *Platynus subovatus*、ニッコウヒメナガゴミムシ *Pterostichus polygenus* およびフクハラツヤヒラタゴミムシ *Synuchus fukuharai* の5種だった。一方の年でだけ記録された種について、ハクサンヌレチゴミムシが2014年に5個体採集された以外は、すべて2個体以下だった。さらに、どちらか一方の年で採集された種のほとんどは夏緑広葉樹林帯からの記録だった。

出現個体数については1997年が655個体、2014年が833個体だった。1地点あたりの出現個体数は両年とも亜高山帯下部が最も多く、亜高山帯下部以上では標高が上昇するにつれ個体数が減少していた (Fig. 3)。

両調査時にそれぞれ5個体以上記録された18種のうち、2014年が1997年の2倍以上だったのはツヤモリヒラタゴミムシ *Colpodes xestus* (1997年21個体, 2014年46個体)、ホシナガゴミムシ *Pterostichus oblongopunctatus* (1997年5個体, 2014年14個体)、オオシンシュウナガゴミムシ *Pterostichus cristatoides* (1997年6個体, 2014年16個体)、ヤノナガゴミムシ *Pterostichus janoi* (1997年15個体, 2014年35個体)、ムナビロナガゴミムシ *Pterostichus abaciformis* (1997

Table 1 The altitudinal range of carabid species recorded in Mt. Hakusan, 1997 and 2014.

Species	Altitudinal range	Abundance	Altitudinal range	Abundance
Nebrinae				
マルクビゴミムシ亜科				
<i>Leistus subaeneus</i> Bates	アオキノカワゴミムシ	2,300—2,650	7	2,300—2,550 6
<i>Nebria niohozana</i> Bates	チュウブヒメマルクビゴミムシ	1,250—2,300	52	1,750—2,300 12
<i>Nebria sadona</i> Bates	サドマルクビゴミムシ	850—2,200	34	1,350—2,400 33
<i>Nippononebria pusilla pusilla</i> (S. Ueno)	チビマルクビゴミムシ	2,300—2,650	33	2,300—2,650 12
Carabinae				
オサムシ亜科				
<i>Carabus blaptoides oxuroides</i> (Schaum)	マイマイカブリ関東・中部地方亜種	1,150—2,000	3	1,350—2,450 5
<i>Carabus arboreus hakusanus</i> (Nakane)	コクロナガオサムシ白山亜種	1,750—2,650	61	1,850—2,650 76
<i>Carabus procelurus procelurus</i> (Chaudoir)	クロナガオサムシ	850—2,100	153	850—2,200 162
<i>Carabus maiyasanus hokurikuensis</i> Ishikawa & Kubota	マヤサンオサムシ北陸地方亜種	850—1,150	5	850—1,150 8
<i>Carabus harmandi mizunumai</i> (Ishikawa)	ホソヒメクロオサムシ白山飛騨御嶽木曾亜種	1,150—1,550	9	1,450—1,750 4
Broscinae				
オサムシモドキ亜科				
<i>Broscosoma doenitzi</i> (Harold)	ミヤマヒサゴゴミムシ	1,250	1	2,050 1
Trechinae				
チビゴミムシ亜科				
<i>Bembidion koikei</i> Habu & Baba	コイケミズギワゴミムシ	2,050—2,650	21	2,050—2,650 12
<i>Trechus vicarius</i> Bates	オントケチビゴミムシ	2,450—2,550	3	2,450—2,650 3
Patrobinae				
ヌレチゴミムシ亜科				
<i>Apatrobis hasemiya</i> Morita	ハクサンヌレチゴミムシ			2,050—2,300 5
Brachininae				
ホソクビゴミムシ亜科				
<i>Brachinus nigridorsis</i> Nakane	セグロホソクビゴミムシ	1,350—1,450	4	1,550 4
<i>Brachinus stenoderus</i> Bates	コホソクビゴミムシ	1,250	1	1,450 1
Pterostichinae				
ナガゴミムシ亜科				
<i>Harpalus griseus</i> (Panzer)	ケウスゴモクムシ	850	1	
<i>Harpalus tridens</i> Morawitz	コゴモクムシ	850	1	
<i>Trichotichnus</i> sp.	ツヤゴモクムシの1種	1,750—1,850	3	1,550—2,050 5
<i>Agonum charillus</i> (Bates)	オントケヒメヒラタゴミムシ	2,050—2,550	30	2,050—2,650 10
<i>Agonum kitanoi</i> Habu	キタノヒラタゴミムシ	2,650	2	2,450—2,550 2
<i>Metacolpodes limodromoides</i> (Bates)	サドモリヒラタゴミムシ	1,150	1	
<i>Negreum mutator</i> (Bates)	フクシマモリヒラタゴミムシ			1,450—1,550 2
<i>Platynus subovatus</i> (Putzeys)	ヤマトクロヒラタゴミムシ			1,650 1
<i>Xestagonum xestum</i> (Bates)	ツヤモリヒラタゴミムシ	1,550—2,550	21	1,650—2,650 46
<i>Myas cuprescens cuprescens</i> Motschulsky	アカガネオオゴミムシ	1,650—2,650	13	1,450—2,550 17
<i>Pterostichus oblongopunctatus honshuensis</i> Habu & Baba	ホシナガゴミムシ	2,050—2,550	5	1,950—2,450 14
<i>Pterostichus subovalus subovatus</i> Motschulsky	マルガタナガゴミムシ	1,250	2	1,250 1
<i>Pterostichus cristatoides</i> Straneo	オオシンシウナガゴミムシ	1,450—2,050	6	1,550—1,950 16
<i>Pterostichus hakusanus</i> Kasahara	ハクサンナガゴミムシ	1,650—2,000	10	1,650—1,950 17
<i>Pterostichus janoi Jedlicka</i>	ヤノナガゴミムシ	1,950—2,650	15	1,750—2,550 35
<i>Pterostichus abaciformis</i> Straneo	ムナビロナガゴミムシ	1,050—2,000	12	850—2,100 68
<i>Pterostichus uenoi uenoi</i> Straneo	ウエノオオナガゴミムシ	1,650—2,100	10	1,750—2,100 44
<i>Pterostichus polygenus</i> Bates	ニッコウヒメナガゴミムシ			1,150—1,450 2
<i>Dolichus halensis</i> (Schaller)	セアカヒラタゴミムシ	850	2	
<i>Pristosia aeneola</i> (Bates)	ホソヒラタゴミムシ	850—2,200	15	850—2,100 23
<i>Synuchus arcuaticollis</i> (Motschulsky)	マルガタツヤヒラタゴミムシ	850—1,350	16	850—1,450 29
<i>Synuchus callitheres</i> (Bates)	キアシツヤヒラタゴミムシ	850	1	
<i>Synuchus crocatus</i> (Bates)	シラハタツヤヒラタゴミムシ	1,050	1	
<i>Synuchus cycloderus</i> (Bates)	クロツヤヒラタゴミムシ	850—1,750	41	850—1,550 31
<i>Synuchus fukuharai</i> (Habu)	フクハラツヤヒラタゴミムシ			1,350—1,450 2
<i>Synuchus melantho</i> (Bates)	コクロットヤヒラタゴミムシ	850—1,550	39	850—1,350 73
<i>Synuchus montanus montanus</i> Lindroth	ミヤマツヤヒラタゴミムシ	1,250—1,350	2	1,250 1
<i>Synuchus narae</i> Lindroth	ヤマトツヤヒラタゴミムシ	1,250	1	
<i>Synuchus takeuchii</i> (Habu)	タケウチツヤヒラタゴミムシ	1,450—2,300	17	1,450—2,400 48
<i>Trephionus kinoshitai</i> Habu	シロウマホソヒラタゴミムシ	1,650	1	1,950—2,200 2
Total abundance			655	833
Species richness			40	38

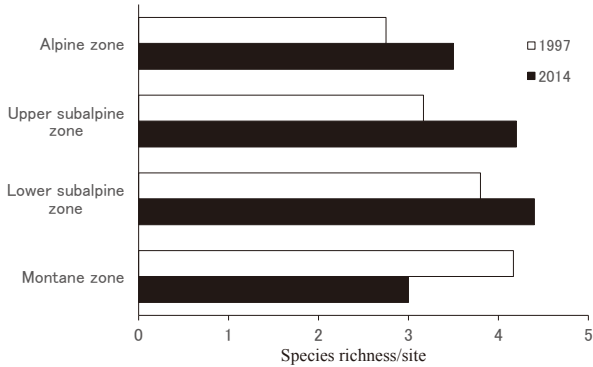


Fig. 2 Species richness per site of carabid beetle in each vegetation zone at Mt. Hakusan.

年12個体, 2014年68個体), ウエノオオナガゴミムシ *Pterostichus uenoi* (1997年10個体, 2014年44個体), タケウチツヤヒラタゴミムシ (1997年17個体, 2014年48個体) の7種, 1997年が2014年の2倍以上だったのはチュウブヒメマルクビゴミムシ *Nebria niohozana* (1997年52個体, 2014年12個体), チビマルクビゴミムシ *Nippononebria pusilla pusilla* (1997年33個体, 2014年12個体), オンタケヒメヒラタゴミムシ *Agonum charillus* (1997年30個体, 2014年10個体) の3種だった。

上記18種のうち, 記録された最低標高が2014年に300m以上上昇していたのはチュウブヒメマルクビゴミムシ, サドマルクビゴミムシの2種で, 300m以上下降した種はいなかった。一方, 記録された最高標高が2014年に300m以上上昇, または下降していた種はいなかった。

両調査年の分布高度の平均値に有意差が認められるかについてt検定を行った結果, 多くの種は1997年と2014年の出現高度の間に有意差は認められなかった (Table 2)。しかし, サドマルクビゴミムシ ($P < 0.001$), クロナガオサムシ ($P < 0.001$), およびムナビロナガゴミムシ ($P = 0.002$) の3種については2014年の出現高度が1997年の出現高度よりも有意に高かった。これに対して, 2014年の出現高度が1997年よりも有意に低くなっている種はいなかった。

論議

1997年, 2014年の調査結果を通して, 白山に生息するゴミムシ類は種ごとに一定の分布範囲を有していることが明らかになった。この傾向は本研究でも同様で, 日本の南アルプス, ヨーロッパアルプス, 中国西南部地域, アンデス山脈など他地域の調査結

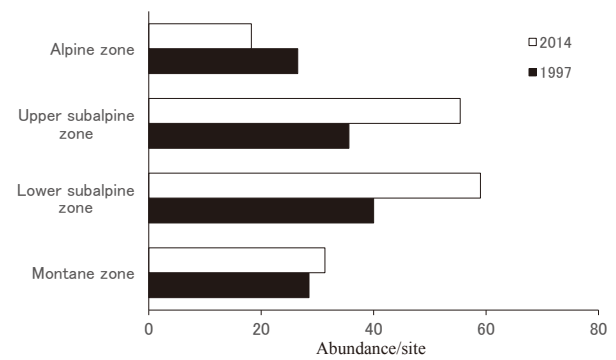


Fig. 3 Abundance per site of carabid beetle in each vegetation zone at Mt. Hakusan.

果とも一致している (Suttiprapan *et al.*, 2006; Yu *et al.*, 2013; Maveety *et al.*, 2014; Groot & Vrezec, 2019; Gobbi *et al.*, 2021)。さらに, ツヤヒラタゴミムシ属の多くは夏緑広葉樹林帯, ナガゴミムシ属は亜高山帯下部を中心に生息しており, これらのこともこれまでの白山における報告と一致している (平松, 2000b; 2002; 2019)。このように, 種や属が一定の分布標高を有していることは, 標高がゴミムシ類分布の指標として利用し得ることを示唆している。

2014年に行った調査結果と, 1997年の調査結果について種類数, 種類相, 優占種など, 全体に関わる項目については, 両年間での大きな変化は認められなかった。

1 地点あたりの出現種数は1997年が夏緑広葉樹林帯で多かった (Fig. 2) が, これは1997年調査時だけに記録された7種すべてが夏緑広葉樹林帯から採集されていることが大きく寄与している。これらの種のほとんどはこれまでも白山麓の照葉樹林帯や夏緑広葉樹林帯で広く記録されている (平松, 2002; 2003; 2004; 2013; 2022; Hiramatsu, 2007)。さらに, 2014年にだけ採集された5種のうち, ハクサンヌレチゴミムシを除く4種は上記種と同様, 石川県での分布記録は夏緑広葉樹林帯以下の地域からだった (高羽, 1998; 平松, 2002; 2003; 2013; 2022)。これらの種は採集数が2個体以下で, もともと種の分布上限近くであることや採集された場所では個体数が少なかったことが一方の調査年だけで記録された理由と考えられる。一方, ハクサンヌレチゴミムシは2014年だけに亜高山帯上部で採集されているが, これまでも白山亜高山帯からの記録があり (平松, 2000b; 2008)。このことから, 同種はある程度湿潤な場所に局所的に出現する傾向があり, 2014年の調査地が同種の生息に適した環境だった可能性

Table 2. Summary of carabid beetle abundance from the results of altitudinal distribution in 1997 and 2014 survey on Mt. Hakusan in central Japan. The P-values are based on the results of t-tests of differences in carabid abundance altitudinal distribution in 1997 and 2014 survey.

Species	1997			2014			t	df	P
	n	Mean ± SD	Range	n	Mean ± SD	Range			
<i>Leistus subaeneus</i>	7	2,421 ± 128	2,300–2,650	6	2,408 ± 73	2,300–2,550	0.204	11	0.842
<i>Nebria niohozana</i>	52	1,969 ± 159	1,250–2,300	12	1,979 ± 204	1,750–2,300	0.181	62	0.857
<i>Nebria sadona</i>	34	1,737 ± 360	850–2,200	33	2,052 ± 276	1,350–2,400	3.951	65	<0.001
<i>Nippononebria pusilla pusilla</i>	33	2,506 ± 106	2,300–2,650	12	2,525 ± 123	2,300–2,650	0.496	43	0.622
<i>Leptocarabus arboreus hakusanus</i>	61	2,175 ± 226	1,750–2,650	76	2,160 ± 181	1,850–2,650	0.444	135	0.658
<i>Leptocarabus procelurus procelurus</i>	153	1,705 ± 325	850–2,100	162	1,836 ± 267	850–2,200	3.901	313	<0.001
<i>Bembidion koikei</i>	21	2,421 ± 219	2,050–2,650	12	2,425 ± 227	2,050–2,650	0.043	31	0.965
<i>Agonum charillus</i>	30	2,258 ± 212	2,050–2,550	10	2,255 ± 230	2,050–2,650	0.041	38	0.967
<i>Xestagonum xestum</i>	21	2,071 ± 324	1,550–2,550	46	1,969 ± 220	1,650–2,650	1.498	65	0.139
<i>Myas cuprescens</i>	13	2,173 ± 313	1,650–2,650	17	1,985 ± 318	1,450–2,550	1.510	28	0.142
<i>Pterostichus oblongopunctatus honshuensis</i>	5	2,310 ± 215	2,050–2,550	14	2,158 ± 142	1,950–2,450	1.342	17	0.197
<i>Pterostichus cristatoides</i>	6	1,733 ± 234	1,450–2,050	16	1,800 ± 128	1,550–1,950	0.812	20	0.426
<i>Pterostichus hakusanus</i>	10	1,755 ± 129	1,650–2,000	17	1,756 ± 70	1,650–1,950	0.022	25	0.983
<i>Pterostichus janoi</i>	15	2,237 ± 193	1,950–2,650	35	2,211 ± 190	1,750–2,550	0.395	48	0.694
<i>Pterostichus abaciformis</i>	12	1,479 ± 272	1,050–2,000	68	1,760 ± 257	850–2,100	3.160	78	0.002
<i>Pterostichus uenoi</i>	10	1,870 ± 198	1,650–2,100	44	1,961 ± 127	1,750–2,100	1.761	52	0.084
<i>Pristosia aeneola</i>	15	1,690 ± 280	850–2,200	23	1,687 ± 355	850–2,100	0.023	36	0.981
<i>Synuchus arcuaticollis</i>	16	1,094 ± 174	850–1,350	29	1,174 ± 77	850–1,450	1.901	43	0.064
<i>Synuchus cycloderus</i>	41	1,209 ± 173	850–1,750	31	1,202 ± 154	850–1,550	0.174	70	0.862
<i>Synuchus melantho</i>	39	1,104 ± 158	850–1,550	73	1,140 ± 170	850–1,350	1.102	110	0.273
<i>Synuchus takeuchii</i>	17	1,756 ± 216	1,450–2,300	48	1,852 ± 222	1,450–2,400	1.506	63	0.137

がある。

1 地点あたりの個体数は両調査時とも亜高山帯上部および下部で多く、高山帯で少なかった。ただ、その傾向は1997年の方が顕著だった。山岳地域のゴミムシ類個体数については変化が大きく（平松, 2000b; Gnetti *et al.*, 2015), 特に亜高山帯・高山帯では好適な時期に一斉に出現し、その後急激に減少することが知られている（平松, 2011; Hiramatsu & Usio, 2018)。さらに、年ごとの出現個体数も大きく異なっており、このことが本研究における地点ごとの個体数の違いに影響していると考えられる。

全体的な傾向は大きく変化しなかったものの、種ごとには分布状況や個体数などが変化している場合もあった。種ごとに環境要因の変化に対する応答が異なることはこれまでも指摘されており（Menéndez, 2007; Robinet & Roques, 2010), 本報告もこのことを支持する結果となった。

2014年の個体数の減少が大きい3種のうち、チュウブヒメマルクビゴミムシは記録された標高の下限が1,250mから1,750mに上昇している。これに対してチビマルクビゴミムシ、オンタケヒメヒラタゴミムシの2種について、記録標高は大きく変わってい

なかった。その一方で、これら2種は2009年から毎年行われているモニタリングサイト1000高山帯調査からも記録数の減少傾向が認められている（環境省生物多様性センター, 2023)。両種とも亜高山帯上部以上に分布しており、チビマルクビゴミムシは高山帯風衝地、オンタケヒメヒラタゴミムシは亜高山帯以上の湿原や雪田を主な生息場所としている（平松, 2008; Hiramatsu & Usio, 2018)。近年山岳地域の高山帯では雪田の乾燥化やそれに伴うササ類が侵入しており（Kudo *et al.*, 2011; 大丸・安田, 2009), 白山の雪田においては雪解け時期の早期化の可能性が報告されている（環境省生物多様性センター, 2023) ことから、雪解けの早期化により土壌表層の乾燥化が進み、地表を生活場所とする生物への影響が生じ、これらの種の生息状況にも変化を及ぼしていることが推察できる。

2014年に個体数が増加した7種のうち5種はナガゴミムシ属だった。このうちホシナガゴミムシは亜高山帯から高山帯にかけての雪田などの開けた環境を好む（平松, 2008; Hiramatsu & Usio, 2018) が、同種以外のナガゴミムシ属は亜高山帯の林内や林縁を主な生息場所としており（平松, 2000a; 2000b),

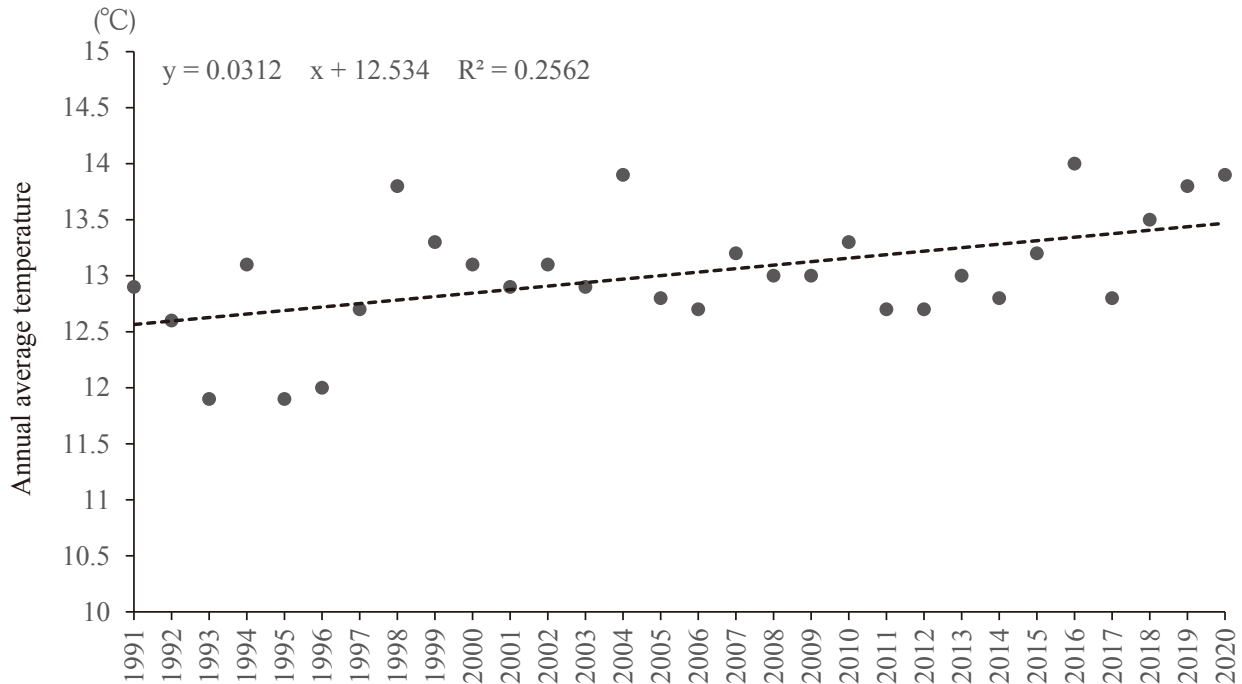


Fig. 4 Dots indicate annual average temperature from 1991 to 2020 at Hakusannkawachi station, Ishikawa Prefecture, under the Japan Meteorological Agency. The broken line indicates the regression line obtained by linear approximation. The data was cited from annual average temperature of the Japan meteorological Agency homepage.

ヤノナガゴミムシは高山帯のハイマツ林にも生息している（平松，2008；Hiramatsu & Usio, 2018）。これらの種が記録された標高は両年で大きく変わってはいなかった。白山のゴミムシ類について、個体数の年次変動は雪田などの開けた環境では大きいですが、ハイマツ林などの樹冠が形成されている閉じた環境では小さいことが報告されている（生物多様性センター，2023）。亜高山帯でナガゴミムシ属の個体数だけが増えた理由は不明で、今後の動向が注視される。ナガゴミムシ属以外ではツヤモリヒラタゴミムシは常緑広葉樹林帯上部から高山帯までの広い範囲で記録されている種で（高羽，1998；平松，2000b；2008），高山帯ではハイマツ林の他，風衝地からも多く記録されている（Hiramatsu & Usio, 2018; 2020; 2021）。タケウチツヤヒラタゴミムシも夏緑広葉樹林帯から亜高山帯上部まで広い範囲から記録がある（平松，2000b；2002；2004）が，2014年の調査では高山帯ハイマツ林から記録され，近年は高山帯の室堂平でも記録されるようになっており（生物多様性センター，2023），分布標高が上昇していることが推察される。

t検定による結果では多くの種の分布標高に両調査年間の有意差が認められなかった一方で，サドマ

ルクビゴミムシ，クロナガオサムシおよびムナビロナガゴミムシの3種は分布標高が上昇していた。これらはいずれも1997年には夏緑広葉樹林帯から亜高山帯上部まで広い範囲に分布していたが，サドマルクビゴミムシが2014年には高山帯からも記録されたように徐々に分布範囲を上方に移動させている可能性がある。サドマルクビゴミムシやクロナガオサムシは白山に生息するゴミムシ類の中でも比較的大型種で，他種よりも移動能力が高いと考えられ，このことが高所への早期の移動を可能にしていることが考えられる。実際に，南龍ヶ馬場雪田群落では，それまで確認されていなかったクロナガオサムシが近年記録されるようになってきている（生物多様性センター，2023）。

本研究で認められたゴミムシ類数種の高所への移動は，温暖化の影響が大きいと考えられる。気象庁が観測している白山河内地域では，本調査が行われた前後の1991年から2020年までの年平均気温は，年ごとのばらつきは大きいものの，緩やかに上昇していた（Fig. 4）。さらに，本調査期間とは重なっていないが，2009年から毎年行われているモニタリングサイト1000高山帯調査白山サイトの調査では，白山の南龍ヶ馬場および室堂水屋尻の雪解けが早まり，

高山植物の開花時期が早まっているなど、温暖化の影響とみられる現象が報告されている（生物多様性センター，2023）。

高所に分布の中心を持つ種は分布標高の上昇が認められなかったが、今後温暖化の進行によってこれらの種に影響が及ぶ可能性は十分にある。亜高山帯上部以上の地域は微少な環境の違いで局所的にさまざまな植生が成立し、それぞれの環境に適したゴミムシ類が生息している（平松，2008；Hiramatu & Usio, 2018）。高山地域の多様な環境が維持されているうちは、多少の温度変化があったとしてもそれぞれの種の生育環境が避難所となつて、顕著な影響は生じないだろう。しかし、前述のように雪田や湿原など特殊な環境に特異的に生息しているコイケミズギワゴミムシやオンタケヒメヒラタゴミムシなどの個体数減少も指摘されており、今後の温暖化に伴う乾燥化などにより生息環境が消失してしまえば、種の減少、絶滅が急激に進むことが予想される。

結 論

今回の調査は白山における地表性ゴミムシ類17年間の変化を追求したものである。多くの項目で変化が認められなかった一方で、いくつかの種については分布範囲や分布上限の上昇が認められており、その変化の兆しが現れ始めている。実際にヨーロッパアルプスでは、*Nebria germari*の分布高度の上昇や一部生息地における個体群の絶滅が報告され（Pizzolotto *et al.*, 2014）、南米エクアドルの山岳地域でも*Dyscolus diopsis*の分布域が上方へ移動していることが確認されている（Moret *et al.*, 2016）。今後温暖化が続くことによってゴミムシ類や他の生物群にその影響が及ぶ可能性は高い。今回の研究は17年間という比較的短い間隔のモニタリングで、より長期的な傾向を追うことで今後の変化傾向が明らかになると考える。

生物の経年的な変化についてモニタリングを行う場合、種の分布変化に影響するのは気候要因だけではないことに注意せねばならない。例えば、ヨーロッパアルプスで30年間のゴミムシ類の変化を調査したPizzolotto *et al.* (2014) は、森林限界より下部では放牧の影響がゴミムシ類の変化に寄与していることを述べている。本調査を行ったのは白山国立公園特別保護地区が大部分で、人為的な改変が大規模に行われることはない。したがって調査地域の環境は大きく変わっておらず、今後も人為的な環境変化は少な

いだろう。このような地域で継続的なモニタリングを行うことは、温暖化の影響を判断しやすいと考える。環境省生物多様性センターは、白山において2009年から継続的に気温/地温・地表面温度、植生、開花フェノロジー、チョウ類、地表徘徊性甲虫類の調査を行っている（環境省生物多様性センター，2023）。その結果、雪溪の雪解け時期の早期化、高山植物開花の早期化、低地に分布している種の高山地域での確認など、少しずつ温暖化の影響と考えられる現象が現れ始めている。モニタリング実施のためには多大な労力が必要である。しかしながら、これらを継続することによって高山の生態系の保護だけでなく、温暖化の影響をいち早く検知することが可能となる。今後も高山地域における調査を行い、今後生物に起こりうる変化を見極めていく必要がある。

引用文献

- Brandmayr, P., F. Giorgi, A. Casale, et al. (2013) Hypogean carabid beetles as indicators of global warming? *Environmental Research Letters*, 8, 044047. DOI: 10.1088/1748-9326/8/4/044047
- 大丸裕武, 安田正次 (2009) 地球温暖化と山地湿原. *地球環境*, 14, 175-182.
- Feng, R., F. Arvidsson, H. G. Smith, K. Birkhofer (2021) Fallows and permanent grasslands conserve the species composition and functional diversity of carabid beetles and linyphiid spiders in agricultural landscapes. *Insect Conservation and Diversity*, 14, 825-836. DOI: 10.1111/icad.12520
- Forister, M. L., A. C. McCall, N. J. Sanders, J. A. Fordyce, J. H. Thorne, J. O' Brien, D. P. Waetjen, A. M. Shapiro (2010) Compounded effects of climate change and habitat alteration shift patterns of butterfly diversity. *PNAS*, 107 (5), 2088-2092.
- Freeman, B. G., M. N. Scholer, V. Ruiz-Gutierrez J. W. Fitzpatrick (2018) Climate change causes upslope shifts and mountaintop. *PNAS*, 115 (47), 11982-11987.
- 古池博 (1997) 石川県の植生の概要と特性. *石川県植生誌*, 石川県植生誌編集委員会 (編), 石川県, 金沢市, 230pp., 33-42.
- 古池博, 白井伸和 (2014) 白山の高山帯・亜高山帯の植生地理とその長期変動 1. 南龍ヶ馬場の雪田群落の最近約半世紀間の減少. *石川県立自然史資料館研究報告*, 4, 17-22.
- 古池博, 白井伸和, 吉本敦子 (2015) 白山の高山帯・亜高山帯の植生地理とその長期変動 2. 弥陀ヶ原の雪田群落の最近約半世紀間の減少. *石川県立自然史資料館研究報告*, 5, 19-24.
- Gnetti, V., P. Bombi, A. V. Taglianti, M. A. Bolonga, E. D'

- andrea, M. Cammarano, M. Bascietto, B. Decinti, G. Matteucci (2015) Temporal dynamic of a ground beetle community of Eastern Alps (Coleoptera Carabidae). *Bulletin of Insectology*, 68 (2), 299–309.
- Gobbi, M., M. Armanini, T. Boscolo, R. Chirichella, V. Lencioni, S. Ornaghi, A. Mustoni (2021) Habitat and landform types drive the distribution of carabid beetles at high altitudes. *Diversity*, 13, 142. DOI/10.3390/d13040142
- Groot, M., A. Vrezec (2019) Contrasting effects of altitude on species groups with different traits in a non-fragmented montane temperate forest. *Nature Conservation*, 37, 99–121. DOI: 10.3897/natureconservation.37.37145.
- He, X., K. S. Burgess, X. F. Yang, A. Ahrends, L. M. Gao, D. Z. Li (2019) Upward elevation and northwest range shifts for alpine *Meconopsis* species in the Himalaya–Hengduan Mountains region. *Ecology and Evolution*, 9, 4055–4064. DOI: 10.1002/ece3.5034.
- 平松新一, 富樫一次, 富沢章 (1999) 白山におけるオサムシ亜族の垂直分布. *日本生物地理学会会報*, 54, 1–7.
- 平松新一 (2000a) 白山における地表性ゴミムシ類の垂直分布. *日本生物地理学会会報*, 55, 1–6.
- 平松新一 (2000b) 白山における地表性ゴミムシ類の種類相と出現時期. *石川県白山自然保護センター研究報告*, 27, 11–20.
- 平松新一 (2002) 白峰村市ノ瀬における地表性ゴミムシ類の種類相. *石川県白山自然保護センター研究報告*, 29, 25–31.
- 平松新一 (2003) 白山麓の樹林における地表性ゴミムシ類の分布. *石川県白山自然保護センター研究報告*, 30, 17–24.
- 平松新一 (2004) 白山麓の森林, 草地および畑地における地表性ゴミムシ類 (オサムシ科およびホソクビゴミムシ科) 集団の種構成. *石川県白山自然保護センター研究報告*, 31, 55–65.
- 平松新一 (2008) 白山の亜高山帯および高山帯における地表性ゴミムシ類 (コウチュウ目, オサムシ科) の種類相と分布. *昆虫 (ニューシリーズ)*, 11, 1–12.
- 平松新一 (2011) 高山帯雪田環境における地表性ゴミムシ類 (オサムシ科) の出現状況. *昆虫 (ニューシリーズ)*, 14, 281–289.
- 平松新一 (2013) 小規模生息地におけるゴミムシ類 (オサムシ科およびホソクビゴミムシ科) の出現状況. *石川県白山自然保護センター研究報告*, 40, 23–28.
- 平松新一 (2019). 白山北縦走路北部で採集された地表性ゴミムシ類. *石川県白山自然保護センター研究報告*, 45, 33–36.
- 平松新一 (2020) 5. 高山帯における地表徘徊性甲虫類の特徴と変化予測. *モニタリングサイト1000高山帯調査2008–2017年度とりまとめ報告書*, 環境省自然環境局生物多様性センター, 富士吉田市, 115pp., 78–81.
- 平松新一 (2022) 中宮展示館周辺におけるゴミムシ類の種構成. *石川県白山自然保護センター研究報告*, 48, 29–37.
- Hiramatsu, S. (2007) Species composition of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae and Brachinidae) on a riverbank of the Tedor River. *Biogeography*, 9, 31–40.
- Hiramatsu, S., Usio N. (2018) Assemblage characteristics and habitat specificity of carabid beetles in a Japanese alpine-subalpine zone. *Psyche*, 2018. DOI: /10.1155/2018/9754376
- Hiramatsu, S., Usio N. (2020) Diel activity patterns of alpine carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) differ according to habitat type. *The Pan-Pacific Entomologist*, 96 (2), 99–107.
- Hiramatsu, S., Usio N. (2021) Sporadic dwarf shrubs in alpine fellfields provide important habitats for carabid beetles (Coleoptera: Carabidae). *Japanese Journal of Environmental Entomological Zoology*, 32 (4), 175–179.
- Hock, R., G. Rasul, C. Adler et al. (2019) High Mountain Areas. In: Pörtner, H-O, D. C. Roberts, V. Masson-Delmotte et al. eds. *IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate*. Cambridge: Cambridge University Press, 131–202.
- Ishikawa, R. (1986) Taxonomic studies on *Leptocarabus harmandi* (Lapouge) (Coleoptera, Carabidae). *Transactions of the Shikoku Entomological Society*, 17, 221–238.
- Ishikawa, R. (1992) Taxonomic studies on *Leptocarabus (Adelocarabus) arboreus* (Lewis) (Coleoptera, Carabidae). *Tokyo Metropolitan University Bull. Natural History*, 1, 1–40.
- Jelaska, L. S., V. Dumbovic, and M. Kucinic (2011) Carabid beetle diversity and mean individual biomass in beech forests of various ages. *ZooKeys*, 100, 393–405.
- Johnson, D. M., U. Büntgen, D. C. Frank, K. Kausrud, Haynes, K. J., A. M. Liebhold, J. Esper, N. C. Stenseth (2010) Climatic warming disrupts recurrent Alpine insect outbreaks. *PNAS*, 107 (47), 20576–20581.
- Kaizuka, J., T. Yamaguchi, M. Iwasa (2020) Carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) in several types of forests on Hokkaido, Japan, with implications for forest management practices and beetle preservation. *European Journal of Entomology*. 117, 400–408. DOI: 10.14411/eje.2020.044
- 環境省生物多様性センター (2023) (6) 地表徘徊性甲虫. 2022年度モニタリングサイト1000高山帯調査報告, 環境省自然環境局生物多様性センター, 富士吉田市, 150pp., 105–114.
- Kasahara, S. (1989) Two New Relatives of *Pferostzchus crzstatozdes* (Coleoptera, Carabidae) from Central Japan. *Elytra*, Tokyo, 17 (1), 35–43.
- 川合由加, 工藤岳 (2014) 大雪山国立公園における高山植生変化の現状と生物多様性への影響. *地球環境*, 19, 23–32.
- Knight, J. (2022) Scientists' warning of the impacts of climate change on mountains. *PeerJ*, 10:e14253. DOI: 10.7717/peerj.14253
- Kuang, X, J. J. Jiao (2015) Review on climate change on the Tibetan Plateau during the last half century. *Journal of*

- Geophysical Research. Atmosphere, 121, 3979–4007. DOI:10.1002/2015JD024728
- 工藤岳（2014）気候変動下での山岳生態系のモニタリングの意義とその方向性. 地球環境, 19, 3–11.
- Kudo, G., Y. Amagai, B. Hoshino, M. Kaneko (2011) Invasion of dwarf bamboo into alpine snow-meadows in northern Japan: pattern of expansion and impact on species diversity. *Ecology and Evolution*, 1 (1), 85–96. DOI: 10.1002/ece3.9
- Latenser, M., M. Schneebeli (2003) Long-term snow climate trends of the Swiss Alps (1931–99). *International Journal of Climatology*, 23, 733–750.
- Liu, X., X. Wang, M. Bai, J. J. Shaw (2022) Decrease in carabid beetles in grasslands of northwestern China: further evidence of insect biodiversity loss. *Insects*, 13, 35. DOI: 10.3390/insects13010035
- MacLean, H. J., J. G. Kingsolver, L. B. Buckley (2016) Historical changes in thermoregulatory traits of alpine butterflies reveal complex ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Climate Change Responses*, 3, 13. DOI:10.1186/s40665-016-0028-x
- Magura, T., G. B. Tothmeresz, T. Molnar (2001) Edge responses are different in edges under natural versus anthropogenic influence a meta-analysis using ground beetles. *Ecology and Evolution*, 7 (3), 1009–1017.
- Makwela, M. M., R. Slotow, T. C. Munyai (2023) Carabid Beetles (Coleoptera) as indicators of sustainability in agroecosystems: a systematic review. *Sustainability*, 15, 3936. DOI: 10.3390/su15053936
- Maveety, S. A., R. A. Browne, T. L. Erwin (2014) Carabid beetle diversity and community composition as related to altitude and seasonality in Andean forests. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 48, 165–174.
- Menéndez, R. (2007) How are insects responding to global warming? *Tijdschrift voor Entomologie*, 150 (2), 355–365.
- Moret, P., M. A. Arauz, M. Gobbi, A. Barragan (2016) Climate warming effects in the tropical Andes: first evidence for upslope shifts of Carabidae (Coleoptera) in Ecuador. *Insect Conservation and Diversity*, 9, 342–350. DOI: 10.1111/icad.12173
- Morita, S. (1997) The group of *Trichotichnus leptopus* (Coleoptera, Carabidae) of Japan. *Japanese Journal of Systematic Entomology*, 13, 141–169.
- Morita, S. (2007) A group of *Pterostichus* (*Epinapple*) *cratoides* Straneo (Coleoptera, Carabidae) of Japan. *Japanese Journal of Systematic Entomology*, 13, 141–169.
- Mote, P. W., A. F. Hamlet, M. P. Clark, D. P. Lettenmaire (2005) Declining mountain snowpack in western north America. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 86, 39–49.
- Muneret, L., B. Ricci, A. Vialatte, S. Aviron et al., (2023) Carabid beetles have hump-shaped responses to disturbance and resource gradients within agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 60, 581–591. DOI: 10.1111/1365-2664.14357
- Negro, M., G. Vacchiano, R. Berretti et al. (2014) Effects of forest management on ground beetle diversity in alpine beech (*Fagus sylvatica* L.) stands. *Forest Ecology and Management*, 328, 300–309. DOI: 10.1016/j.foreco.2014.05.049
- Ohwaki, A., Y. Kaneko, H. Ikeda (2015) Seasonal variability in the response of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) to a forest edge in a heterogeneous agricultural landscape in Japan. *European Journal of Entomology*, 112 (1), 1–10. DOI: 10.14411/eje.2015.022
- Pauli, H., M. Gottfried, G. Grabherr (1996) Effects of climate change on mountain ecosystems -- Upward shifting of alpine plants. *World resource review*, 8, 382–390.
- Pizzolotto, R., M. Gobbi, P. Brandmayr (2014) Changes in ground beetle assemblages above and below the treeline of the Dolomites after almost 30 years (1980/2009). *Ecology and Evolution*, 4 (8), 1284–1294. DOI:10.1002/ece3.927
- Pozsgai, G., L. Quinzo-Ortega, N. A. Littlewood (2022) Grazing impacts on ground beetle (Coleoptera: Carabidae) abundance and diversity on semi-natural grassland. *Insect Conservation and Diversity*, 15, 36–47. DOI: 10.1111/icad.12533
- Rainio, J., Niemela J. (2003) Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. *Biodiversity and Conservation*, 12, 487–506.
- Robinet, C., A. Roques (2010) Direct impacts of recent climate warming on insect populations. *Integrative Zoology*, 5, 132–142. DOI: 10.1111/j.1749-4877.2010.00196.x
- Sprössig, C., S. Buchholz, F. Dziock (2020) Defining the baseline for river restoration: comparing carabid beetle diversity of natural and human-impacted riparian habitats. *Journal of Insect Conservation*, 24, 805–820. DOI: 10.1007/s10841-020-00253-z
- Sprössig, C., F. Dziock, S. Buchholz (2022) Changes in carabid diversity indicate successful restoration of riparian habitats. *International Review of Hydrobiology* 107, 68–75. DOI: 10.1002/iroh.202102098
- Suttiprapan, P., S. Yamamoto, H. Nakamura (2006) Species composition and the vertical niche breadth of ground beetles (Carabidae, Brachinidae) in the Southern Japan Alps. *World resource review*, 8, 382–390.
- 鈴木茂（2023）日本列島の甲虫全種目録。
<https://japanesebeetles.jimdofree.com/>（2024年1月15日確認）。
- Tamburini, G., I. Pevere, N. Fornasini et al. (2016) Conservation tillage reduces the negative impact of urbanisation on carabid communities. *Insect Conservation and Diversity*. 9 (5), 438–445. DOI: 10.1111/icad.12181
- Thiele, H. U. (1977) *Carabid Beetles in Their Environment*. H. U. Thiele (Ed.), Springer- verlag, New York, 369 pp.
- 高羽正治（1998）オサムシ科. 石川県の昆虫, 石川むしの会・百万石蝶談会（編）, 石川県自然保護課, 金沢市, 537pp., 102–103.

Wilson, R. J., D. Gutierrez, J. Gutierrez et al. (2007) An elevational shift in butterfly species richness and composition accompanying recent climate change. *Global Change Biology*, 13, 1873–1887. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2007.01418.x

Yoccoz, N. G., A. Delestrade, A. Loison (2010) Impact of climatic change on alpine ecosystems: inference and prediction. *Journal of Alpine Research*, 98 (4), 11. DOI:10.4000/rga.1293

Yu, X.-D., L. Lu, T.-H. Luo, H.-Z. Zhou (2013) Elevational Gradient in Species Richness Pattern of Epigeic Beetles and Underlying Mechanisms at East Slope of Balang Mountain in Southwestern China. *PLoS ONE*, 8 (7), e69177. DOI: 10.1371/journal.pone.0069177