特集 わくわくドキドキ, おもしろバイオロジー 雑草サイエンス最前線

水田の種子食昆虫コオロギ類による雑草抑制機能

市原 実^{*}

キーワード: 生物的雑草防除, 散布後種子捕食, コオロギ類, 水田, 農地管理

Keywords: biological weed control, postdispersal weed seed predation, crickets, rice paddy field, farmland management

はじめに

雑草の植物体から地表に散布された種子は, その多くがコオロギ類やゴミムシ類等の種子食動物の捕食によって失われることが, 近年の研究で明らかになってきた (Westerman *et al.* 2003, 2005; Ichihara *et al.* 2011)。雑草にとって種子散布は, 世代交代や分布拡大, 個体群の増減に関わる重要な過程であり, 種子捕食の強度によっては雑草個体群が強く抑制される (Zhang *et al.* 1997; Westerman *et al.* 2005)。そのため種子捕食は, 雑草の生物的防除手段の一つとして, 総合的雑草管理 (IWM: Integrated Weed Management) における利用が期待されている (Westerman *et al.* 2003, 2005; 浅井 2011; Ichihara *et al.* 2011, 2012, 2014a, b; 山下 2011)。

種子捕食を雑草の生物的防除に適用するためには, 種子食者による雑草種子の低減効果や, 雑草の個体群動態への影響を明らかにする必要がある。さらに, 種子食者による雑草抑制機能を高めるためには, 農地の種子食者を保全できる適切な農地管理技術を明らかにする必要がある。このような, 雑草管理の観点からの種子捕食の研究は, 主に欧米諸国で進展しつつある (Menalled *et al.* 2000; Westerman *et al.* 2003, 2005; Heggenstaller *et al.* 2006; Davis and Raghu 2010)。一方, アジアの水田地域での研究は極めて少ないが, 最近では日本でも, 種子食者による雑草種子の低減効果を評価する取り組みが始まった (Ichihara *et al.* 2011, 2012, 2014a, b; 山下 2011)。日本の農地では, コオロギ類やゴミムシ類等の種子食昆虫類, げっ歯類および鳥類が主な種子捕食者である (Ichihara *et al.* 2011, 2014a, b)。これらの中でも, 特にコオロギ類は農地に多く生息し, またげっ歯類や鳥類と比べ, 作物等に対する害が生じ

にくいため, IWM における生物的防除資材として有用と考えられる。

静岡県農林技術研究所では水田における環境保全型農業技術の開発の一環として, 水田の重要な種子食昆虫であるコオロギ類による雑草抑制効果の解明と, コオロギ類の密度を高める農地管理技術の開発に取り組んでいる。本稿では, (1) コオロギ類による雑草抑制効果, (2) 落水後の水田内におけるコオロギ類の種子捕食, (3) コオロギ類の密度を高める水田周辺管理について, これまでの研究成果を紹介する。

1. コオロギ類による雑草抑制効果 (Ichihara *et al.* 2012; Ichihara *et al.* 2014c)

コオロギ類やゴミムシ類等の種子食昆虫による散布後種子捕食は, 耕地雑草種子の主要な死滅要因の一つである (Zhang *et al.* 1997; Westerman *et al.* 2003, 2005; Heggenstaller *et al.* 2006; O'Rourke *et al.* 2006; Ichihara *et al.* 2011, 2012, 2014a, b)。特にコオロギ類は種子採食能力が極めて高く (Carmona *et al.* 1999; Lundgren and Rosentrater 2007; White *et al.* 2007), 農地に多く生息する場合, 雑草の生物的防除への貢献度が高いと考えられる (Davis and Liebman 2003; Heggenstaller *et al.* 2006; O'Rourke *et al.* 2006)。北アメリカに広く分布する *Gryllus pennsylvanicus* Burmeister (コオロギ科フタホシコオロギ属) については, 種子の採食能力 (Carmona *et al.* 1999; Lundgren and Rosentrater 2007; White *et al.* 2007) や雑草の出芽への影響 (Brust 1994; White *et al.* 2007), 圃場における個体群密度 (Carmona *et al.* 1999; Davis and Liebman 2003; O'Rourke *et al.* 2006; Westerman *et al.* 2008; Davis and Raghu 2010) が比較的多く調査されているものの, 日本に生息するコオロギ類については雑草の生物的防除への貢献度を評価した研究がない。雑草個体群の抑制要因についての詳細な理解は, 農地の雑草個体群動態の解明および雑草管理戦略の計画において重要である。そこで Ichihara *et al.* (2012) は, 日本の農地に多く生息するエンマコオロギ (*Teleogryllus emma* (Ohmachi et Matsuura)) による散布後種子捕食が雑草の出芽に及ぼす影響を解明するため, エンマコオロギの密度と外来イネ科雑草ネズミムギ (*Lolium multiflorum* Lam.) の出芽率の関係を調査した。

調査は静岡県農林技術研究所 (静岡県磐田市) の試験圃場で行った。圃場を耕起し, 生育していた雑草および地表面の雑草種子を埋没した後, 圃場に畦畔板を用いて 15 区画の試

静岡県農林技術研究所
〒438-0803 静岡県磐田市富丘 678-1

^{*} minoru1_ichihara@pref.shizuoka.lg.jp

Minoru Ichihara^{*}: Weed suppression by seed-eating crickets in paddy fields

Shizuoka Prefectural Research Institute of Agriculture and Forestry,
678-1 Tomigaoka, Iwata-shi, Shizuoka 438-0803, Japan

(2014 年 11 月 27 日受付, 2015 年 11 月 24 日受理)

験区 (1.5 m × 1.5 m, 2.25 m²) を設けた。各区画の中央部に、園芸用土を敷きつめた育苗箱 (24 cm × 32 cm × 7 cm) を埋設し、その地表面にネズミムギ種子を 1000 粒播種した。エンマコオロギの密度は 5 水準 (0, 1, 2, 4, 8 個体/2.25 m²) とし、各区画に 3 反復ずつ無作為に割り付けた。エンマコオロギを放飼して 2 週間後に育苗箱を回収し、網室内でネズミムギの出芽個体数を調査した。これらの試験はエンマコオロギの発生がピークとなる 9～10 月 (2010 年) に 2 回行った。

その結果、エンマコオロギを入れないとネズミムギの出芽率は 90.9～97.2 % であったが、一方エンマコオロギが 2 個体/2.25 m² の場合は 49.7～50.3 % と出芽率が半減した。さらに、8 個体/2.25 m² の場合の出芽率は 0.5～2.5 % と大きく低下した。このように、エンマコオロギの密度が高まるにつれて、ネズミムギの出芽率が低下することがわかった。本研究の結果は、農地のコオロギ類の密度が高まるほど、種子捕食が強化され、雑草の生物的防除への貢献度が高まることを示唆している。

さらに、コオロギ類は雑草の種子のみでなく実生も捕食することがわかっている。Ichihara *et al.* (2014c) は、土壌を敷き詰めた大型容器の深さ 0 cm と 1 cm にネズミムギ種子 100 粒を播種して出芽させた後、エンマコオロギ成虫を異なる密度 (0, 1, 2, 3 個体/0.57 m²) で 5 日間放飼し、捕食による実生死滅率を算出した。その結果、実生死滅率は出芽深度 1 cm (4.7～13.1 %) よりも、0 cm (33.3～61.3 %) のほうが高く、エンマコオロギの密度の増加とともに実生死滅率が高まることが明らかとなった (第 1 図)。本研究の結果は、特に雑草種子が地表面に集中する不耕起圃場や圃場周辺部において、コオロギ類による実生捕食は雑草死滅の重要な要因となることを示唆している。これらのことから、コオロギ類は種子と実生の両方を捕食することで、雑草個体群を抑制していると考えられる。

第 1 図 エンマコオロギの密度と、各深度から出芽したネズミムギの捕食による実生死滅率の関係 (Ichihara *et al.* 2014c)
垂線は標準誤差を示す。

2. 落水後の水田内におけるコオロギ類の種子捕食 (Ichihara *et al.* 2014a)

水田では稲栽培期間中は湛水されているため、コオロギ類 (コオロギ科) 等の種子食昆虫は畦畔等の水田周辺部に生息している。水田の落水後にコオロギ類が水田内部に侵入するならば、コオロギ類は水田内の雑草種子低減に貢献するであろう。そこで Ichihara *et al.* (2014a) は、落水後の水田内におけるコオロギ類の密度と種子捕食強度を明らかにするため、水田縁からの距離 (0～15 m) と、コオロギ類の密度および種子捕食率の関係について調査を行った。

調査は静岡県御殿場市内の水田において、2011 年 9 月中旬に 2 回行った。水田縁から 0 m, 5 m, 10 m, 15 m の距離の水田内におけるコオロギ類の密度と種子捕食率を調査するため、各距離に粘着トラップ (ごきぶりホイホイ、アース製薬株式会社) と種子カード (雑草種子 50 粒を糊付けした布やすり) を設置した。調査 1 回目ではネズミムギの種子 (種子長: 約 5 mm) を、調査 2 回目では水田の強害雑草であるイヌビエ (*Echinochloa crus-galli* (L.) P. Beauv. var. *crus-galli*) の種子 (種子長: 約 5 mm) を、種子カードに供試した。なお、調査 1 回目でネズミムギの種子を供試した理由は、コオロギ類によって忌避されないことがわかっており (Ichihara *et al.* 2011, 2012)、水田縁からの各距離における種子捕食強度の違いを適正に評価できると考えられたためである。種子カードの周囲は、金網 (目開 2.6 cm²) で囲み、上部をプラスチック製のザル (目開 0.03 cm²) で覆うことにより、鳥類およびげっ歯類による種子捕食を防いだ。種子カードの上部には自動撮影カメラ (GardenWatchCam, Brinno Incorporated) を設置し、種子捕食者を特定した。

さらに、風雨等の捕食以外の要因による種子減少を評価するため、種子カードを入れた金網箱 (目開き 0.25 cm²) を水田内に設置した。金属棒で箱の四隅を固定することにより地上 10 cm の高さに設置し、棒の上部には両面粘着テープを巻き、下からの種子食動物の侵入を防いだ。各地点における種子カードの残存種子数は、Abbott (1925) の補正式: $M = (C - R)/C$ を用いて、種子捕食率に変換した。M は種子捕食率、R は各地点の種子カードの残存種子数、C は金網箱内の種子カードの残存種子数を示す。

水田内におけるコオロギ類の捕獲個体数は、2.8～4.6 個体 (調査 1 回目) および 2.4～6.0 個体 (調査 2 回目) / トラップ/日であり、水田縁からの距離による有意な差は認められなかった (第 2 図)。ただし、コオロギ類の種または属によって空間分布は有意に異なった。エンマコオロギ (体長: 約 32 mm) の密度は水田縁から 5 m の水田内において高い傾向があり、ツヅレサセコオロギ (*Velarifictorus micado* (Saussure)) (体長: 約 16 mm) の密度は水田縁から最も離れた 15 m に

(a) 調査1回目

(b) 調査2回目

第2図 (a) 調査1回目と (b) 2回目における、水田畦畔および水田縁から0, 5, 10, 15 mの水田内でのコオロギ類の捕獲個体数と種構成 (Ichihara *et al.* 2014a)

異符号間には Tukey の多重比較において5%水準で有意差があることを示す。

垂線は標準誤差を示す。

において高い傾向が認められた。一方、ハラオカメコオロギ (*Loxoblemmus campestris* (Matsuura)) (体長: 約 14 mm) 等のオカメコオロギ属は、水田内よりも畦畔において密度が高かった。種子捕食率については、水田縁からの距離による有意な差は認められなかった (第3図)。調査1回目のネズミムギの種子捕食率は86~99%/日であり、調査2回目のイヌビエの種子捕食率は24~41%/日であった。ネズミムギとイヌビエの種子捕食率が異なった理由として、調査日が異なっていたことの他に、種子の物理的 (大きさ、硬さなど)・化学的 (栄養価など) 特性が影響した可能性も考えられる。カメラ画像より、主な種子捕食者はエンマコオロギ等のコオロギ類であることがわかった。調査期間中に撮影された51840枚の画像の中で、種子カード上にコオロギ類が確認された画像は3934枚であり、ゴミムシ類が確認された画像は1枚のみであった。また、コオロギ類以外による種子捕食は観察されなかった。

コオロギ類は畦畔からの距離によらず、落水後の水田内に

(a) 調査1回目

(b) 調査2回目

第3図 (a) 調査1回目と (b) 2回目における、水田縁から0, 5, 10, 15 mの水田内での昆虫による種子捕食率 (Ichihara *et al.* 2014a)

異符号間には Tukey の多重比較において5%水準で有意差があることを示す。

垂線は標準誤差を示す。

ほぼ均一に分布しており、その結果、種子捕食率も距離によらず同程度であったと考えられる。日本の整備水田の標準的な圃場面積は30 a (30 m×100 m) 程度である。本研究より、コオロギ類は畦畔から少なくとも15 mは侵入することが明らかとなったため、圃場幅が30 m程度の水田であれば、水田内においてコオロギ類が均一に分布し、雑草種子を捕食すると考えられる。熱帯フィリピンの水田ではアカカミアリ (*Solenopsis geminata* Fabricius) およびげっ歯類が主な種子捕食者であり、これらがコヒメビエ (*Echinochloa colona* (L.) Link) 等の雑草種子を多く持ち去ることが知られている (Chauhan *et al.* 2010)。本研究より、日本の水田においては、コオロギ類が重要な種子食昆虫であり、水田内の雑草の生物的防除に貢献しうることが示された。

3. コオロギ類の密度を高める水田周辺管理 (Ichihara *et al.* 2014b)

圃場周辺部の畦畔草地や休耕地は、コオロギ類の重要な生息地であり、農地の種子食昆虫の生息を支えるうえで重要な役割を果たしている。そのため、農業地域における畦畔草地・

休耕地の割合や、これらの形状、空間的な配置は、圃場内の種子捕食に影響する。アメリカ・ミシガン州のトウモロコシ圃場では、農地の景観構造によって圃場内の種子捕食率が変わることが示されており、森林の多い多様な景観に位置する圃場では、森林の少ない単純な景観に位置する圃場よりも種子捕食率が高い (Menalled *et al.* 2000)。日本の水田地域においては、地域内の畦畔面積率が高いほど、コオロギ類等の種子食昆虫の密度が高い傾向がある (市原ら 未発表)。そのため、水田の種子食昆虫の保全において畦畔は重要な役割を果たしていると考えられる。そこで、畦畔等の水田周辺部を適切に管理することにより、水田の種子食昆虫による雑草抑制機能がさらに高まる可能性がある。

水田畦畔の植生管理は、高強度の草刈りや非選択性除草剤の利用が一般的である。しかし、種子食昆虫は攪乱の少ない、植生に被覆された環境を好むと考えられる。近年では、畦畔の草刈り高を通常よりもやや高めることで、斑点米カメムシ類の発生源となるイネ科雑草の再生を抑制する新たな草刈り技術 (高草刈り) (稲垣ら 2012) や、雑草を枯死させずに生育を抑制することで畦畔の裸地化を防ぐ抑草剤が開発されている。これらの攪乱の少ない植生管理技術が種子食昆虫に及ぼす影響を評価することにより、種子食昆虫の保全にも有効な管理技術を見いだせる可能性がある。また、畦畔の省力的管理技術の一つとして、カバープランツの植栽が注目されており、雑草抑制や土壌侵食防止等の効果が期待されている (大谷ら 2007)。このような、カバープランツの植栽畦畔では、草刈りや除草剤等の攪乱が少ないため、種子食昆虫が増加する可能性がある。そこで Ichihara *et al.* (2014b) は、畦畔のカバープランツの存在がコオロギ類の密度と雑草種子捕食率に及ぼす影響を調査した。

調査は静岡県御殿場市内の水田 (カバープランツ展示圃場) において、2010 年 (調査 1 回目) と 2011 年 (調査 2 回目) の 9 月中旬に行った。この水田畦畔では、センチピードグラス (*Eremochloa ophiuroides* (Munro) Hack.)、ヒメイワダレソウ (*Phyla canescens* (Kunth) Greene)、シバザクラ (*Phlox subulata* L.) およびシバ (*Zoysia japonica* Steud.) が、2008 年から植栽されている。これらのカバープランツの植栽畦畔と、定期的に地際での高強度の草刈りが行われている雑草植生 (メシバ優占) の畦畔に、粘着トラップ (ごきぶりホイホイ、アース製薬株式会社) と種子カード (ネズミムギ種子 50 粒を糊付けした布やすり) を設置し、コオロギ類の密度と種子捕食率を調査した。種子カードの周囲は、金網 (目開 2.6 cm²) で囲み、上部をプラスチック製のザル (目開 0.03 cm²) で覆うことにより、鳥類およびげっ歯類による種子捕食を防いだ。種子カードの上部には自動撮影カメラを設置し、種子捕食者を特定した。

水田畦畔において種子を捕食した昆虫は、エンマコオロギ

(a) 調査1回目

(b) 調査2回目

第4図 (a) 調査1回目と (b) 2回目の各植生におけるコオロギ類の捕獲個体数と種構成 (Ichihara *et al.* 2014b)

異符号間には Tukey の多重比較において 5% 水準で有意差があることを示す。

垂線は標準誤差を示す。

等のコオロギ類であることがカメラ画像より確認された。コオロギ類の捕獲個体数は 2 回の調査ともに、ヒメイワダレソウ、シバザクラおよびセンチピードグラス畦畔 [5.8~7.2 個体 (調査 1 回目) および 5.4~7.6 個体 (調査 2 回目) / トラップ / 日] において、シバおよび雑草畦畔 [1.0~2.2 個体 (調査 1 回目) および 2.2~3.2 個体 (調査 2 回目) / トラップ / 日] よりも多い傾向が認められた (第4図)。特にヒメイワダレソウおよびシバザクラ畦畔では、種子捕食率についても 2 回の調査ともに、他の畦畔よりも高い傾向が認められた (第5図)。

ヒメイワダレソウ、シバザクラおよびセンチピードグラス畦畔において、コオロギ類が増加した理由として次の 2 つが考えられる。1 つ目は、これらのカバープランツは地表面を全体的に覆っていたことである。雑草畦畔では植被率が約 75% であったのに対して、カバープランツ畦畔ではほぼ 100% であった。コオロギ類は植生によって被覆された環境を好むと考えられる。*G. pennsylvanicus* については、コムギ圃場内にムラサキツメクサを植栽することによって増加し、種子

(a) 調査1回目

(b) 調査2回目

第5図 (a) 調査1回目と (b) 2回目の各植生における昆虫によるネズミムギ種子捕食率 (Ichihara *et al.* 2014b)
 異符号間には Tukey の多重比較において5%水準で有意差があることを示す。
 垂線は標準誤差を示す。

捕食率が高まることが知られている (Davis and Liebman 2003)。2つ目は、センチピードグラス、ヒメイワダレソウおよびシバザクラの畦畔では、葉と茎の隙間や、これらと地表面の隙間にコオロギ類の移動できる空間が存在することである。このような空間に、コオロギ類が多く生息していることが実際に観察された。コオロギ類は天敵による捕食を免れるために、このような空間を好んで生息しているのかもしれない。

本研究より、水田畦畔へのヒメイワダレソウ、シバザクラおよびセンチピードグラスの植栽はコオロギ類を増加させ、特にヒメイワダレソウおよびシバザクラは種子捕食を安定的に強化しうることが示された。さらに畦畔はコオロギ類の水田内への重要な侵入源と考えられるため、畦畔へのこれらのカバープランツの植栽は、水田内の雑草種子捕食も強化しうる (Ichihara *et al.* 2014a, b)。

4. 今後の研究の展望

種子食昆虫による雑草種子の捕食は、農地の在来生物が人間にもたらす恵み (生態系サービス) の一つと捉えることができる。農地生態系は、種子食昆虫による雑草種子捕食の他にも、クモ類等の天敵による害虫捕食や、ハチ類等の送粉者による作物授粉など、多様な生態系サービスを提供することで、持続的な農業生産を支持している (Kremen and Ostfeld 2005; Isaacs *et al.* 2009; Taki *et al.* 2010; Kobayashi *et al.* 2011; Takada *et al.* 2011)。まずはこれらの生態系サービスを適正に評価することが重要であり、さらには複数のサービスを高める環境条件や農地管理方法についても明らかにしていく必要があるだろう。多様な生態系サービスを活用するためには、サービス間のトレードオフや相乗効果について理解する必要がある (Wratten *et al.* 2012)。例えば、農地において肉食性のクモ類が増加すると、種子食昆虫が多く捕食され、雑草種子捕食に負の影響を及ぼす可能性がある。Davis and Raghu (2010) は、アメリカ・イリノイ州のトウモロコシ圃場において、クモ類の増加が、種子食昆虫による雑草種子捕食を低下させることを示している。クモ類による害虫捕食と、種子食昆虫による雑草種子捕食の両方のサービスを高めるためには、これらの生物の共存を促進する環境条件および管理条件を解明することが必要であろう。

近年では、農地生態系の劣化が国内外で深刻な問題となっている。農地の生態系サービスの評価や利用、生物間相互作用についての研究は、欧米諸国において進展しつつあるが、日本を含むアジア地域での取り組みはまだ始まったばかりである。農地生態系のもたらすサービスを適正に評価し、これらの活用および保全手法を考えていくことは、生態系を重視した持続的農業の発展に必須であり、さらに農地生態系の保全と再生を前進させるだろう。

謝 辞

本稿は、第29回日本雑草学会シンポジウムにおける講演内容について取りまとめたものである。シンポジウムの関係者の皆様に心より感謝いたします。

引用文献

- Abbott, W. S. 1925. A method of computing the effectiveness of an insecticide. *Econ. Entomol.* 18, 265–267.
- 浅井元朗 2011. 雑草の個体群動態予測モデルと耕地生態系の生物間相互作用: IWM から IPM, IBM へ. *雑草研究* 56, 191–196.
- Brust, G. E. 1994. Seed-predators reduce broadleaf weed growth and competitive ability. *Agric. Ecosyst. Environ.* 48, 27–34.
- Carmona, D. M., F. D. Menalled and D. A. Landis 1999. *Gryllus pennsylvanicus* (Orthoptera: Gryllidae): laboratory weed seed predation and within field activity-density. *J. Econ. Entomol.* 92, 825–829.

- Chauhan, B. S., T. Migo, P. R. Westerman and D. E. Johnson 2010. Post-dispersal predation of weed seeds in rice fields. *Weed Res.* 50, 553–560.
- Davis, A. S. and M. Liebman 2003. Cropping system effects on giant foxtail (*Setaria faberi*) demography: I. Green manure and tillage timing. *Weed Sci.* 51, 919–929.
- Davis, A. S. and S. Raghu 2010. Weighing abiotic and biotic influences on weed seed predation. *Weed Res.* 50, 402–412.
- Heggenstaller, A. H., F. D. Menalled, M. Liebman and P. R. Westerman 2006. Seasonal patterns in post-dispersal seed predation of *Abutilon theophrasti* and *Setaria faberi* in three cropping systems. *J. Appl. Ecol.* 43, 999–1010.
- Ichihara, M., K. Maruyama, M. Yamashita, H. Sawada, H. Inagaki, Y. Ishida and M. Asai 2011. Quantifying the ecosystem service of non-native weed seed predation provided by invertebrates and vertebrates in upland wheat fields converted from paddy fields. *Agric. Ecosyst. Environ.* 140, 191–198.
- Ichihara, M., H. Inagaki, K. Matsuno, C. Saiki, M. Yamashita and H. Sawada 2012. Post-dispersal seed predation by *Teleogryllus emma* (Orthoptera: Gryllidae) reduces the seedling emergence of a non-native grass weed, Italian ryegrass (*Lolium multiflorum*). *Weed Biol. Manage.* 12, 131–135.
- Ichihara, M., H. Inagaki, K. Matsuno, C. Saiki, S. Mizumoto, S. Yamaguchi, M. Yamashita and H. Sawada 2014a. Postdispersal weed seed predation by crickets in a rice paddy field after irrigation water recedes. *JARQ* 48, 63–69.
- Ichihara, M., K. Matsuno, H. Inagaki, C. Saiki, S. Mizumoto, S. Yamaguchi, M. Yamashita and H. Sawada 2014b. Creation of paddy levees to enhance the ecosystem service of weed seed predation by crickets. *Landscape Ecol. Eng.* 11, 227–233.
- Ichihara, M., S. Uchida, S. Fujii, M. Yamashita, H. Sawada and H. Inagaki 2014c. Weed seedling herbivory by field cricket *Teleogryllus emma* (Orthoptera: Gryllidae) in relation to the depth of seedling emergence. *Weed Biol. Manage.* 14, 99–105.
- 稲垣栄洋・丹野夕輝・山下雅幸・済木千恵子・松野和夫・市原実 2012. 高刈りによるイネ科雑草と斑点米カメムシの抑制。「農業技術体系作物編追録 33」. 農文協, 東京, pp. 1077–1081.
- Isaacs, R., J. Tuell, A. Fiedler, M. Gardiner and D. Landis 2009. Maximizing arthropod-mediated ecosystem services in agricultural landscapes: the role of native plants. *Front. Ecol. Environ.* 7, 196–203.
- Kobayashi, T., M. Takada, S. Takagi, A. Yoshioka and I. Washitani 2011. Spider predation on a mirid pest in Japanese rice fields. *Basic Appl. Ecol.* 12, 532–539.
- Kremen, C. and R. S. Ostfeld 2005. A call to ecologists: measuring, analyzing, and managing ecosystem services. *Front. Ecol. Environ.* 3, 540–548.
- Lundgren, J. G. and K. A. Rosentrater 2007. The strength of seeds and their destruction by granivorous insects. *Arthropod Plant Interact.* 1, 93–99.
- Menalled, F. D., P. C. Marino, K. A. Renner and D. A. Landis 2000. Post-dispersal weed seed predation in Michigan crop fields as a function of agricultural landscape structure. *Agric. Ecosyst. Environ.* 77, 193–202.
- O'Rourke, M. E., A. H. Heggenstaller, M. Liebman and M. E. Rice 2006. Post-dispersal weed seed predation by invertebrates in conventional and low-external-input crop rotation systems. *Agric. Ecosyst. Environ.* 116, 280–288.
- 大谷一郎・渡辺修・伏見昭秀 2007. 畦畔法面への利用を前提としたグラウンドカバープランツの生育および土壌保全機能と植栽斜面方位との関係. 近中四農研報 6, 39–53.
- Takada, M. B., A. Yoshioka, S. Takagi, S. Iwabuchi and I. Washitani 2011. Multiple spatial scale factors affecting mirid bug abundance and damage level in organic rice paddies. *Biol. Cont.* 60, 169–174.
- Taki, H., K. Okabe, Y. Yamaura, T. Matsuura, M. Sueyoshi, S. Makino and K. Maeto 2010. Effects of landscape metrics on *Apis* and non-*Apis* pollinators and seed set in common buckwheat. *Basic Appl. Ecol.* 11, 594–602.
- Westerman, P. R., J. S. Wes, M. J. Kropff and W. van der Werf 2003. Annual losses of weed seeds due to predation in organic cereal fields. *J. Appl. Ecol.* 40, 824–836.
- Westerman, P. R., M. Liebman, F. D. Menalled, A. H. Heggenstaller, R. G. Hartzler and P. M. Dixon 2005. Are many little hammers effective? Velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) population dynamics in two- and four-year crop rotation systems. *Weed Sci.* 53, 382–392.
- Westerman, P. R., J. K. Borza, J. Andjelkovic, M. Liebman and B. Danielson 2008. Density-dependent predation of weed seeds in maize fields. *J. Appl. Ecol.* 45, 1612–1620.
- White S. S., K. A. Renner, F. D. Menalled and D. A. Landis 2007. Feeding preferences of weed seed predators and effect on weed emergence. *Weed Sci.* 55, 606–612.
- Wratten, S. D., M. Gillespie, A. Decourtye, E. Mader and N. Desneux 2012. Pollinator habitat enhancement: Benefits to other ecosystem services. *Agric. Ecosyst. Environ.* 159, 112–122.
- 山下伸夫 2011. 無脊椎動物による畑地雑草の種子損耗とその雑草管理への利用性. 雑草研究 56, 182–190.
- Zhang, J., F. A. Drummond, M. Liebman and A. Hartke 1997. Insect predation of seeds and plant population dynamics. *MAFES Tech. Bull.* 163, 32 pp.