

## 解説

# エゾシカの高密度化がマルハナバチおよび糞虫群集におよぼす影響

赤羽俊亮<sup>1</sup>・日野貴文<sup>2</sup>・吉田剛司<sup>3</sup>

## 1. はじめに

シカ類の個体数増加・分布拡大は、様々な昆虫群集へ影響を及ぼしている（例えば、Strauss 1991; Baines *et al.* 1994; Stewart 2001; Barrett and Stiling 2007）。シカ類の昆虫群集への影響は、生息地の改変や餌資源の増減を通じて生じる。我が国においてニホンジカ (*Cervus nippon*) の個体数が増大すると採食できる高さの植物量が減少し（梶 1993）、それらを餌や住処とする昆虫に負の影響を、逆に植物量の減少や植物の体サイズ縮小等の状況に適合する昆虫には正の影響を与えることが知られている（Kanda *et al.* 2005; 国武ら 2008; 上田ら 2008, 2009）。これらの研究は、ニホンジカについて行われたもので、より体の大きな亜種であるエゾシカ (*Cervus nippon yesoensis*, 以下 シカ) について行われたものはない。

本稿で取り扱うマルハナバチを含むハナバチ類とシカ類の関係については、シカ類による植生改変の結果、個体数や多様性の低下などがこれまで示唆されている（中村・小野 1999; Allombert *et al.* 2005; Kolb 2008; Brousseau *et al.* 2013; 奥田ら 2014）。しかし、これらの先行研究はハナバチ類の群集全体の傾向を示したのみで、構成種の特性にまで踏み込んで検証した研究例はない。また、糞虫に関しては研究例によって結果が異なり、Stewart (2001) はシカ類の増加に伴う糞量の増加が糞虫群集の多様性を高めると指摘している一方で、Kanda *et al.* (2005) は糞量の増加は糞虫群集の多様性に影響はなく、シカによる植生改変が糞虫群集の多様性を低下させたと結論づけており、統一的な見解は得られていない。

本稿で紹介する研究は、北海道南西部にある洞爺湖中島（以下 中島）とその湖畔の森林内で実施した。

中島では、1950年代後半から60年代半ばに導入されたシカの個体数が増加し、1983年にはシカが採食できる範囲の草木が消失するディアラインが形成された（梶 1993）。林床はササ群落が消失し、ハンゴンソウ (*Senecio cannabifolius*) やフッキソウ (*Pachysandra terminalis*) などのシカが好まない植物が残り、植生構造が単一化している（梶 1993; 助野・宮木 2007）。また、中島では1980年からほぼ毎年、追い出し法により島内のシカの生息数がカウントされており、シカの高密度状態が30年近く維持されていることが明らかになっている（梶ら 2006）。これに対し、湖畔はシカ密度が低く、植生が維持されている（本稿参照）。そのため、中島と湖畔を比較することはシカの高密度化による昆虫群集への影響を調べるのに非常に適した地域といえる。

そこで、シカが長期間高密度に生息している中島において、シカによって餌資源である開花植物が減少していると予想されるマルハナバチ群集と、逆にシカによって餌資源となる糞が増加していると予想されるコガネムシ上科食糞群（以下、糞虫）群集を調査し、シカ密度が低い湖畔と比較する研究を行った。なお、本稿の詳細については、赤羽ら（2014, 2016）を参照されたい。

## 2. 研究方法

調査は中島と湖畔の森林内各3ヶ所、合計6ヶ所（図-1）で行った。中島の調査地点は、中島の植生を代表する、裸地に近い環境や林床がハンゴンソウやフッキソウで覆われた環境に設定した。また、湖畔の調査地点は、中島と同様の林齢・森林管理履歴を持つ3地点を選定した。事前調査として2012年に湖畔の3地点で糞粒法を実施し、湖畔のシカの生

Influence of high density of Yezo sika deer (*Cervus nippon yesoensis*) on bumblebee and dung beetle communities

<sup>1</sup>AKABA, Shunsuke, 酪農学園大学（現在 自然環境研究センター）; <sup>2</sup>TAKAFUMI, Hino, 責任著者, 酪農学園大学;

<sup>3</sup>YOSHIDA, Tsuyoshi, 酪農学園大学

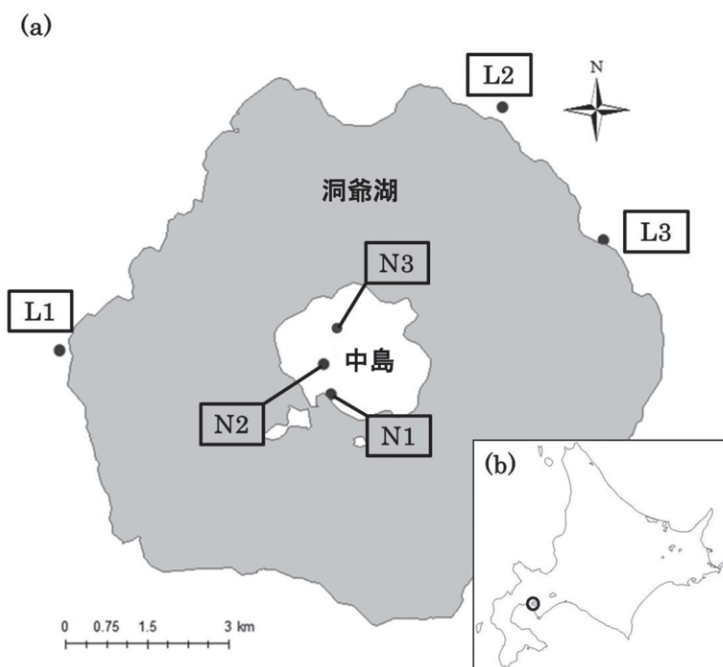


図-1 調査地域の位置と調査対象地

(a) 調査対象地 (N1-N3: エゾシカ高密度地域, L1-L3: エゾシカ低密度地域), (b) 調査地域の位置 (140° 50'N, 42° 36'E).

息密度を推定した。その結果, L1: 0 頭/km<sup>2</sup> (シカ糞を発見できなかった), L2:  $3.1 \times 10^{-2}$  頭/km<sup>2</sup>, L3:  $6.9 \times 10^{-4}$  頭/km<sup>2</sup>と推定され, 中島 (11.5頭/km<sup>2</sup>: 環境省 2014) よりもシカ密度が低いことがわかった。

マルハナバチ調査は2014年6月から8月の月1~2回実施した。採集には直径36cmの捕虫網を使用し, 各調査地点とも30m×33mの方形区内で9時から11時および16時から18時に約30分間見つけ採りを行い採集した。また中島と湖畔の花資源の違いを比べるために2013年5月下旬から8月上旬までの約10日に1度, 各方形区とその周辺約0.1ha内を約30分間踏査して開花している花種を記録した。

糞虫調査は2012年6月から10月に実施した。糞虫の採集には早川ら (1976) のザルトラップを参考として, 直径22cm, 深さ9cmのザルを地面と平行になるように埋め, 8分目まで腐植土を入れた上にベイトとなる牛糞300gを敷いた。各調査地点ともこのトラップを20m×20mの調査区中央と四辺の中点の合計5箇所を設置した。トラップの設置から回収までは24時間とした。設置は6月17日, 7月8日, お

よび9月20日と10月4日 (天候不順のため, 中島と湖畔で別日に設置) に行った。

マルハナバチ群集の個体数解析には, 採集個体数を目的変数, 調査地域 (中島または湖畔) を説明変数とした, ポアソン回帰の一般化線形モデル (GLM) を使用した。また種数の解析には, 希薄化法を用いて採集個体数ごとの期待種数を求めた。加えて, マルハナバチ群集の種構成解析を行うにあたり, 両群集の独立性を調べるため $X^2$ 検定を行った。糞虫群集についてはMann-WhitneyのU検定を用いて, 調査地域間の種数と個体数を比較した。さらに, マルハナバチおよび糞虫群集内の種構成を比較するため, 算出した非類似度 (Bray-Curtisの指数) を距離測定値として非計量多次元尺度法 (NMDS) を使用し解析した。また, 中島と湖畔で観察された調査地域間の総開花植物種数を比較するために, Mann-WhitneyのU検定を行った。

統計解析にはすべてR version 3.0.3 (R Core Team 2014) を用いた。

### 3. 結果と考察

#### (1) マルハナバチ群集へのシカの影響

中島と湖畔合わせて、7種152個体のマルハナバチが採集された(表-1)。中島よりも湖畔で多くのマルハナバチが採集された( $z = 7.76, P < 0.001$ )。一方で、種数に関しては、希薄化曲線の95%信頼区間が大きく重なっており、差はなかった(図-2)。種構成に関して両群集は互いに異なり( $X^2 = 64.9, P < 0.001$ )、NMDSの結果、群集間には隔たりが見られた(図-3)。

これらの結果から、シカの高密度化は、マルハナバチ群集の個体数減少と種構成の変化をもたらしていることが示唆された。シカはサイズの小さい植物種よりもサイズの大きい(現存量の大きい)植物種を好んで採食する(藤井 2010)。また、藤井(2010)はニホンジカによる採食圧の顕在化に伴い、開花植物種数及び開花株数が減少したことを報告している。実際に、両地域の開花植物種調査の結果、中島では6月から7月の頭にかけて開花している植物の種数が乏しく、開花フェノロジーの連続性が断たれていた。一方で、湖畔側のフェノロジーは連続的であり、両調査地域の開花植物種数には有意差があった

( $U = 0.00, P < 0.05$ )。

マルハナバチ群集の個体数と開花植物調査の結果を総合的に考察すると、中島内における高密度のシカによる長期の採食圧は、マルハナバチの餌となる花資源の低下をもたらすことで、マルハナバチの個体数を減少させたと考えられる。これは、シカ類の採食圧に長期間さらされた地域ではハチ類の個体数が減少したとするこれまでの報告と一致した(Allombert *et al.* 2005; Brousseau *et al.* 2013)。

群集の構成種について、両調査地域とも下唇の短いエゾオオマルハナバチ(*Bombus hypocrita sapporoensis*, 以下 オオマル)の全採集個体数に占める比率が最も高いものの、中島ではオオマル以外のマルハナバチ種の個体数が著しく少なかった(表-1)。マルハナバチ群集のうち下唇の長い種は花冠筒長の長い花を好んで訪花し、下唇の短い種は花冠筒長の短い花を好むことが知られている(Inouye 1978, 1980; Ishii 2013)。中島では6月から7月にかけてフェノロジーの断絶が見られ、また強度のシカの採食圧によりフッキソウやハンゴンソウなどのシカ不嗜好性植物が優占しており、これらは花冠筒の短い種であることから相対的に他の種よりも下唇のより長い種、

表-1 採集された各マルハナバチの個体数および下唇長(赤羽ら(2016)を改変)

種名	下唇長	中島			湖畔		
		N1	N2	N3	L1	L2	L3
エゾトラマルハナバチ <i>Bombus diversus tersatus</i>	長い	0	0	2	6	3	2
ミヤママルハナバチ <i>Bombus honshuensis</i>	中間	0	0	1	10	0	0
ニセハイイロマルハナバチ <i>Bombus pseudobaicalensis</i>	中間	0	0	1	0	2	1
ハイイロマルハナバチ <i>Bombus deuteronymus deuteronymus</i>	短い	0	0	0	0	1	1
エゾコマルハナバチ <i>Bombus ardens sakagamii</i>	中間	2	0	1	1	10	7
アカマルハナバチ <i>Bombus hypnorum koropokkrus</i>	中間	0	0	0	0	3	4
エゾオオマルハナバチ <i>Bombus hypocrita sapporoensis</i>	短い	3	3	16	3	51	18
合計		5	3	21	20	70	33

種名(学名)と下唇長の分類分けは木野田ら(2013)に拠った。  
下唇長, 長い:  $\geq 12\text{mm}$ , 中間:  $< 12\text{mm}, \geq 8\text{mm}$ , 短い:  $< 8\text{mm}$

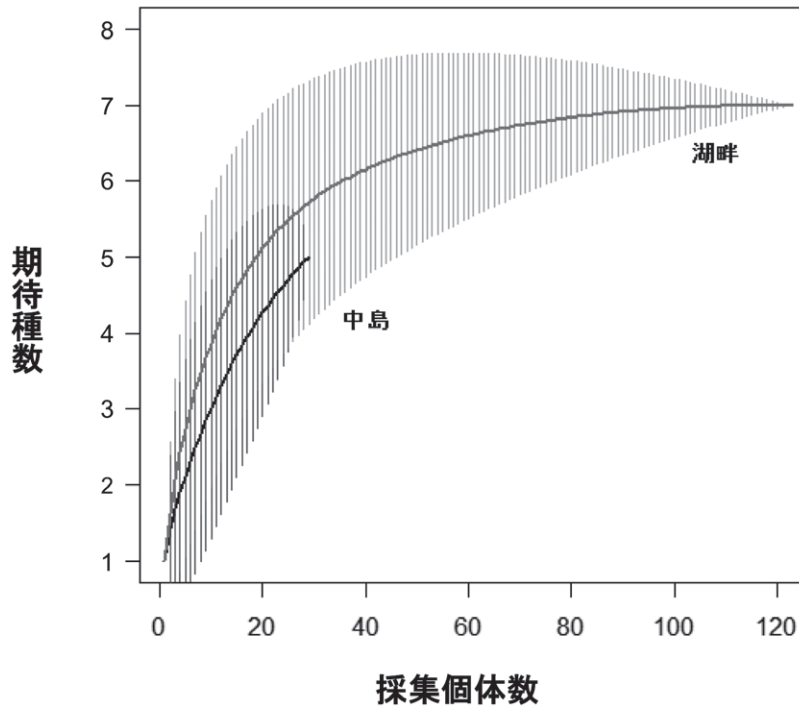


図-2 中島と湖畔におけるマルハナバチ類種数の希薄化曲線  
 濃斜線部は中島，薄斜線部は湖畔の95%信頼区間を示す。赤羽ら（2016）を改変。

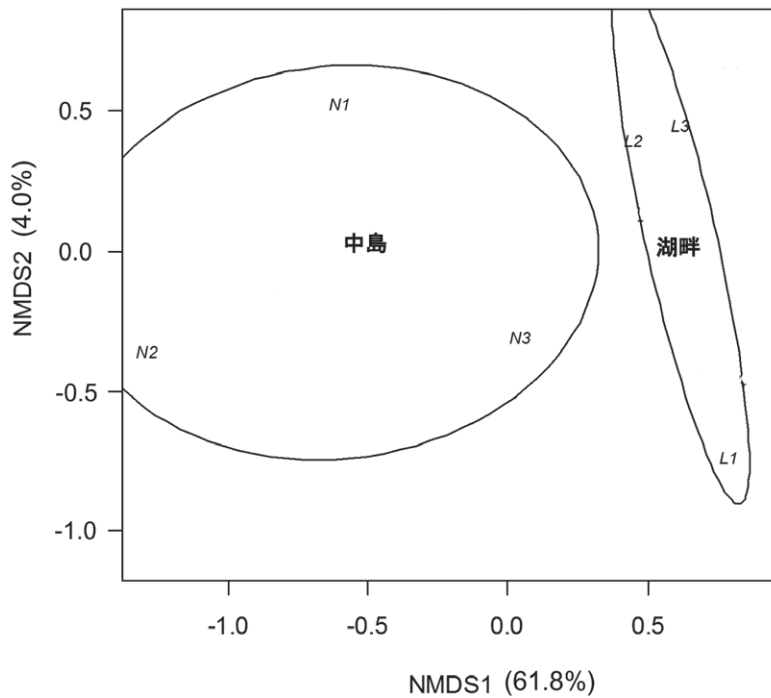


図-3 中島と湖畔のマルハナバチ群集のNMDSによる解析結果（ストレス値 = 9.7%）  
 楕円は95%信頼区間を示す。赤羽ら（2016）を改変。

例えばエゾトラマルハナバチ (*Bombus diversus tersatus*) の生息地としては適さない可能性が高い。これらの結果から、植物の多様性が低く開花フェノロジーが断続的な中島はマルハナバチ群集の生息地として不適であると考えられる。

## (2) 糞虫群集へのシカの影響

9種2,351個体の糞虫が採集された(表-2)。マルハナバチ類とは対照的に、採集個体数は湖畔よりも中島で非常に多く、7倍近い差があった( $U = 2.3 \times 10^5$ ,  $P < 0.001$ )。種数には有意な差は見られなかった( $U = 111.0$ ,  $P = 0.82$ )。一般に、糞虫の個体数と糞の供給者である哺乳類の個体数とは相関があることが知られ(Estrada *et al.* 1998; Estrada and Coates-Estrada 2002; Harvey *et al.* 2006)、これらの先行研究と同様に高密度にシカが生息する中島では、糞虫の個体数増加につながったと推測できる。

両調査地域間の種構成には明確な隔たりが見られ(図-4)、中島の糞虫群集はマエカドコエンマコガネ (*Caccobius jessoensis*, 以下 マエカド)、コマグソコガネ (*Aphodius pusillus*, 以下 コマグソ) お

よびマグソコガネ (*Aphodius rectus*, 以下 マグソ) により特徴づけられ、湖畔の群集はセンチコガネ (*Phelotrupes laevistriatus*, 以下 センチ) とツノコガネ (*Liatongus minutus*) により特徴づけられた。中島の糞虫群集を特徴づけた3種のうちマエカドは草地など開けた場所を好み、残り2種も草地性の糞虫種である(川井ら 2008)。それに対して、湖畔の群集を特徴づけた種であり、湖畔側で最も多く採集されたセンチは森林性の糞虫種である(川井ら 2008)。湖畔側では、草地を好むマエカドやその他の草地性の種は採集個体数全体の10%程度だったのに対し、中島では全採集個体数の64%に上った。

森林性の糞虫種は草地などの開けた場所へ生息範囲を広げることはできず(Nummelin and Hanski 1989; Estrada *et al.* 1998)、樹木が減少すると開けた場所を好む種に取って代わられる(Halffter and Arellano 2002)ことが指摘されている。中島で最も多く採集されたマエカドは、森林内だけでなく放牧草地などの開けた場所にも生息している(川井ら 2008)ため、シカの高密度化による森林植生の衰退

表-2 採集された糞虫とその個体数(平均値±SE)および主な生息環境(赤羽ら(2014)を改変)

種名	生息環境	中島	湖畔
コブナシコブスジコガネ <i>Trox nohirai</i>	森林	0.3±0.3	-
センチコガネ <i>Phelotrupes laevistriatus</i>	森林	33.7±11.6	61.3±7.1
ダイコクコガネ <i>Copris ochus</i>	草地	2.0±0.8	-
ツノコガネ <i>Liatongus minutus</i>	草地・森林	-	3.3±1.5
マエカドコエンマコガネ <i>Caccobius jessoensis</i>	草地・森林	431.3±130.1	9.3±2.2
クロマルエンマコガネ <i>Onthophagus ater</i>	草地・森林	212.0±36.3	22.7±4.8
コマグソコガネ <i>Aphodius pusillus</i>	草地	4.0±0.5	-
マグソコガネ <i>Aphodius rectus</i>	草地	3.3±0.3	-
オオフトホシマグソコガネ <i>Aphodius elegans elegans</i>	草地	-	0.3±0.3
合計		686.6±58.0	96.9±10.0

種名(学名)と生息環境は川井ら(2008)に拠った。

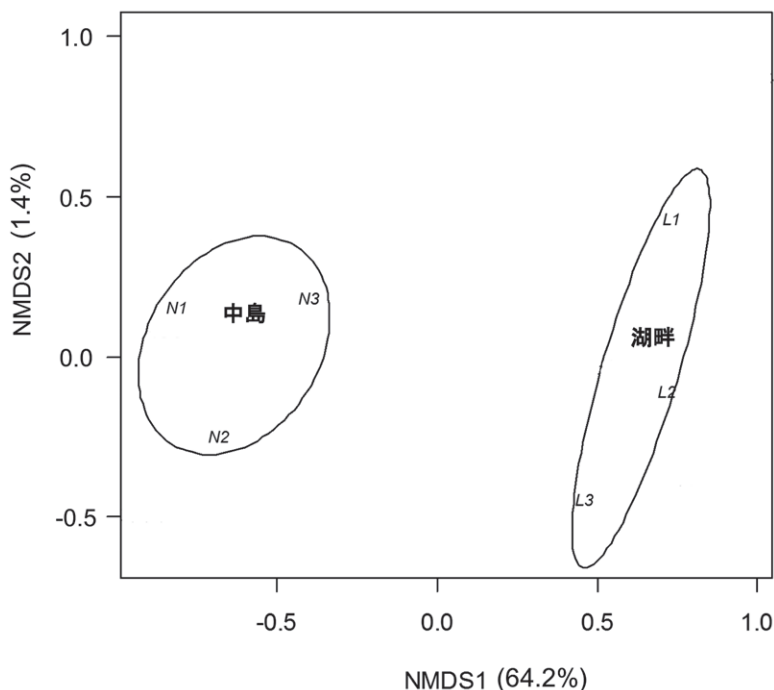


図-4 中島と湖畔の糞虫群集のNMDSによる解析結果 (ストレス値 = 11.5%)

楕円は95%信頼区間を示す. 赤羽ら (2014) を改変.

した中島の環境に適応出来たのではないかと考えられる。一方で、湖畔で多く採集されたセンチは、森林内でよく採集される種である (川井ら 2008) ため、中島に比べて林冠鬱閉率・林床被度の高い湖畔の森林の糞虫群集を特徴づけたと考えられる。

#### 4. まとめ

以上2つの研究結果から、長期に渡り高密度化したシカ (エゾシカ) は昆虫群集に対して影響を与えていることが明らかになった。高密度のシカが餌資源や住処を減少、あるいは餌資源を供給することで、マルハナバチ群集及び森林性の糞虫種の個体数に対しては負の、草地性・好光性の糞虫種の個体数には正の影響があることが明らかになった。そして、マルハナバチ群集と糞虫群集の両群集の組成は、シカにより改変された餌や住処に対応して変化したと推察された。これらの結果は、シカが昆虫群集に与える影響を検討する際には、対象となる昆虫種がどのような生態的特性を持っているかを考慮する必要があることを示している。

中島では、一時期は島内に400頭以上生息していたシカを、2014年3月時点で50頭以下にまで減少させ、島内の植生回復に向けて大きな一歩を踏み出した (環境省 2014)。先行研究において、長期間シカ類の採食圧が続いた場合には、埋土種子や地下器官が減少するためシカ類を排除して採食圧を軽減しても、植生の回復は難しいことが指摘されている (田村 2009; 奥田ら 2014)。ところが昆虫群集に関しては、植生回復がどの程度進めば前の状態に戻るのか? そもそも回復するのか? といった点について検証例がない。全国的にシカ類が増えて昆虫群集を含め生態系の改変が報告され、それに対応する形でシカ類の個体数管理が進められている。今後は、シカ類を減らした後に生態系が回復したかどうかについての検討が求められるだろう。本稿で紹介した中島と湖畔において、マルハナバチ群集および糞虫群集のモニタリングを継続することによって、シカ類の個体数削減が生態系の保全へ寄与するかどうかの検証ができると考えられる。

## 謝辞

UWクリーンレイク洞爺湖の室田欣弘氏には野外調査にて様々な便宜を図っていただいた。湖畔の植生データは酪農学園大学地域環境保全学研究室の宮木雅美教授から提供していただいた。また酪農学園大学野生動物保護管理学研究室の学生諸氏には野外調査などにご協力いただいた。ここに深謝の意を表したい。

本稿で紹介した研究は、環境省環境研究総合推進費(4D-1103 支笏洞爺国立公園をモデルとした生態系保全のためのニホンジカ捕獲の技術開発)および日本学術振興会科学研究費(25292085 過採食のもたらす植生とシカへのフィードバック効果: 過採食の生態学的意義)の一環として実施した。

## 引用文献

- 赤羽俊亮・日野貴文・吉田剛司(2014) エゾシカの高密度化が食糞性コガネムシ群集に与える影響. 応動昆 58: 269 ~ 274
- 赤羽俊亮・日野貴文・吉田剛司(2016) エゾシカの高密度化に対するマルハナバチ群集の応答. 森林野生動物研究会誌 41: 1 ~ 9
- Allombert S, Stockton S, Martin JL (2005) A natural experiment on the impact of overabundant deer on forest invertebrates. *Conserv Biol* 19: 1917 ~ 1929
- Baines D, Sage RB, Baines MM (1994) The implications of red deer grazing to ground vegetation and invertebrate communities of Scottish native pinewoods. *J Appl Ecol* 31: 776 ~ 783
- Barrett MA, Stiling P (2007) Relationships among Key deer, insect herbivores, and plant quality. *Ecol Res* 22: 268 ~ 273
- Brousseau PM, Hébert C, Cloutier C, Côté SD (2013) Short-term effects of reduced white-tailed deer density on insect communities in a strongly overbrowsed boreal forest ecosystem. *Biodivers Conserv* 22: 77 ~ 92

- Estrada A, Coates-Estrada R, Dadda AA, Cammarano P (1998) Dung and carrion beetles in tropical rain forest fragments and agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *J Trop Ecol* 14: 577 ~ 593
- Estrada A, Coates-Estrada R (2002) Dung beetles in continuous forest fragments and in an agricultural mosaic habitat island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biodivers Conserv* 11: 1903 ~ 1918
- 藤井伸二(2010) 芦生研究林枕谷におけるシカ摂食にともなう林床開花植物相の変化. 保全生態学研究 15: 3 ~ 15
- Halfpeter G, Arellano L (2002) Response of dung beetle diversity to human-introduced change in a tropical landscape. *Biotropica* 34: 144 ~ 154
- Harvey CA, Gonzalez J, Somarriba E (2006) Dung beetle and terrestrial mammal diversity in forests, indigenous agroforestry systems and plantation monocultures in Talamanca, Costa Rica. *Biodivers Conserv* 15: 555 ~ 585
- 早川博文・川崎金治・神長每夫(1976) 岩手県西根町における牛糞内のフン虫類. 北病虫研会報 27: 114
- Inouye DW (1978) Resource partitioning in bumblebees: experimental studies of foraging behavior. *Ecology* 59: 672 ~ 678
- Inouye DW (1980) The effect of proboscis and corolla tube lengths on patterns and rates of flower visitation by bumblebees. *Oecologia* 45: 197 ~ 201
- Ishii HS (2013) Community-dependent foraging habits of flower visitors: cascading indirect interactions among five bumble bee species. *Ecol Res* 28: 603 ~ 613
- 梶 光一(1993) シカが植生を変える - 洞爺湖中島の例 -. 生態学から見た北海道. (東 正剛・阿部 永・辻井達一編), 北海道大学図書刊行会, 札幌, 242 ~ 249
- 梶 光一・宮木雅美・宇野裕之(2006) エゾシカの

- 保全と管理. 247pp, 北海道大学出版会, 札幌  
Kanda N, Yokota T, Shibata E, Sato H (2005)  
Diversity of dung-beetle community in declining  
Japanese subalpine forest caused by increasing  
sika deer population. *Ecol Res* 20: 135 ~ 141
- 環境省 (2014) 環境研究総合推進費終了成果報告書  
「4D-1103 支笏洞爺国立公園をモデルとした生態  
系保全のためのニホンジカ捕獲の技術開発」.  
104pp, 環境省, 東京
- 川井信矢・堀 繁久・河原正和・稲垣政志 (2008)  
日本産コガネムシ上科図説第1巻食糞群. 197pp,  
昆虫文献六本脚, 東京
- 木野田君公・高見澤今朝雄・伊藤誠夫 (2013) 日本  
産マルハナバチ図鑑. 191pp, 北海道大学出版会,  
札幌
- Kolb A (2008) Habitat fragmentation reduces plant  
fitness by disturbing pollination and modifying  
response to herbivory. *Biol Conserv* 141:  
2540~2549
- 国武陽子・寺田佐恵子・宮下 直 (2008) シカの採  
食による植物へのフィードバック型間接効果－花  
粉媒介と果実寄生を介して－. *日林誌* 90: 342  
~ 347
- 中村和夫・小野悌子 (1999) シカ食害が日光の野生  
ハナバチ相に及ぼす影響. *宇大農學報* 17: 1 ~ 8
- Nummelin M, Hanski I (1989) Dung beetles of the  
Kibale Forest, Uganda; comparison between  
virgin and managed forests. *J Trop Ecol* 5: 349  
~ 352
- 奥田 圭・田村宜格・關 義和・山尾 僚・小金澤  
正昭 (2014) ニホンジカの高密度下における防鹿  
柵の設置がマルハナバチ群集の回復に寄与する効  
果. *保全生態学研究* 19: 109 ~ 118
- R Core Team (2014). R: A language and environment  
for statistical computing. R Foundation for  
Statistical Computing, Vienna, Austria. URL  
<https://www.R-project.org/>, 2014.3.14参照
- Stewart AJA (2001) The impact of deer on lowland  
woodland invertebrates: a review of the evidence  
and priorities for future research. *Forestry* 74:  
260 ~ 270
- Strauss SY (1991) Direct, indirect, and cumulative  
effects of three native herbivores on a shared  
host plant. *Ecology* 72: 543 ~ 558
- 助野実樹郎・宮木雅美 (2007) エゾシカの増加が洞  
爺湖中島の維管束植物に与えた影響. *野生生物保  
護* 11: 43 ~ 66
- 田村 淳 (2009) 植生保護柵の設置年の違いが土壌  
中の埋土種子と地下器官に及ぼす影響. *神奈川県  
自然環境保全センター報告* 7: 59 ~ 71
- 上田明良・田淵 研・日野輝明 (2008) シカの採食  
がササにゴールを形成するタマバエとその寄生蜂  
2種に与える間接効果. *日林誌* 90: 335 ~ 341
- 上田明良・日野輝明・伊東宏樹 (2009) ニホンジカ  
によるミヤコザサの採食とオサムシ科甲虫の群集  
構造との関係. *日林誌* 91: 111 ~ 119  
(2016.3.31受付, 2016.5.23掲載決定)