

平成21年3月31日現在

|   |
|---|
| 研究種目：基盤研究（B）  |
| 研究期間：2006～2008  |
| 課題番号：18380090   |
| 研究課題名（和文） シカの被食による植物の質と形態の変化が植食性昆虫の生活史と個体群動態に及ぼす影響  |
| 研究課題名（英文） Effects of deer browsing and debarking on life history and population dynamics of insects through the changes of morphology and quality of host plants. |
| 研究代表者<br>柴田 叡 弑 (Shibata Eiichi)<br>名古屋大学・大学院生命農学研究科・教授<br>研究者番号：30252282   |

## 研究成果の概要：

ニホンジカによる樹木剥皮と林床植生の採食が激しい大台ヶ原と奈良公園において、シカをめぐる生物間相互作用を明らかにした。大台ヶ原では、シカの採食はササの小型化をもたらすが、それは接触刺激によることが示唆された。またゴールを形成するタマバエの間接効果を明らかにした。奈良公園では、防御形質と考えられるイラクサ刺毛密度の進化にシカの被食が淘汰圧として作用していることが示唆された。

## 交付額

(金額単位：円)

|        | 直接経費       | 間接経費      | 合計         |
|--------|------------|-----------|------------|
| 2006年度 | 6,200,000  | 1,860,000 | 8,060,000  |
| 2007年度 | 5,100,000  | 1,530,000 | 6,630,000  |
| 2008年度 | 3,700,000  | 1,110,000 | 4,810,000  |
| 年度     |            |           |            |
| 年度     |            |           |            |
| 総計     | 15,000,000 | 4,500,000 | 19,500,000 |

## 研究分野：農学

科研費の分科・細目：森林学・森林科学

キーワード：森林生物

## 1. 研究開始当初の背景

ニホンジカの被食による森林生態系に与える影響に関するこれまでの研究は、被食による植生の変化および植物の形態的・生理的变化のありように重点がおかれ、シカと植物の二者間の関係に焦点が当てられてきた。しかし、植物のそのような変化がシカ以外の植食者、特に植食性昆虫にも影響することは十分予想されるにもかかわらず、このことは検証されてこなかった。この理由として、(1) 植物の形態的・生理的变化をもたらすシカの被食と昆虫の被食を峻別することが困難で

あること、(2) シカの研究者は昆虫の生態に疎いこと、(3) 昆虫の被食の研究者はその影響を抽出するために、他の被食が無視できる系で研究してきたこと、(4) シカ-植物-植食性昆虫の相互作用系を検証するための適切な実験系の存在に気づいていないこと、が挙げられる。

このような現状を鑑みると、本研究の特色として(1) シカの被食がもたらした植物の形態的・生理的变化に着目し、その影響が植食性昆虫にも及ぶ可能性に着目していること、(2) 被食による植物の形態的・生理的

変化を、自然淘汰による進化的変化と、即時的な応答的变化に分けて、植食性昆虫に対する影響を比較していること、の二つが挙げられる。その上で、本研究の独創性は、同じ植物資源を利用する植食者間の関係を単なる種間競争としてではなく、植物の形態的・生理的变化を介した種間の相互作用としてとらえている点にある、と考える。

## 2. 研究の目的

近年、日本では全国規模でニホンジカの個体数が増加の一途をたどっている。その結果、農作地や植林地での食害のみならず、樹皮剥ぎや林床植物の採食により二次林や原生林の衰退や森林更新の阻害が各地で生じている。しかし一方では、植物が形態や生理を変えることにより、シカの被食に対し耐性を発達させたり、被食を忌避したりして、自生地を維持あるいは拡大している場合もある。被食によるこのような植物の形態的・生理的变化は、その植物に寄生している昆虫の生態や生理に影響を及ぼすことは十分に予想される。

植物は哺乳類の強い被食に対する防御機構として、堅固な刺や毒成分を含む刺、あるいは消化阻害剤を含む器官をしばしば進化させてきた。また、植物は強い被食に対する短期的応答として、形態や化学的組成を変えることにより被食に対する耐性を示す場合もある。前者のような進化的変化の例として、イラクサの刺毛を挙げることができる。我々の研究によると、(1) イラクサにおける葉の刺毛密度の地理的変異は遺伝的に固定されていること、(2) シカの生息密度が極端に高い地域のイラクサでは葉の刺毛密度が高いこと、(3) イラクサはシカの被食を受けても葉の刺毛密度は増加しないこと、(4) その淘汰圧としてシカの被食が関わっていること、(5) 葉の刺毛密度が高い個体はシカによる被食を受けにくいこと、が明らかになっている。また、ヌルデにおいては我々の予備的研究から、高密度にシカが生息する地域の個体は、稚樹のときは植物体全体に高濃度に毒物を蓄えるが、成長するにつれてシカの被食を受けやすい下層部のみを高濃度に毒物を蓄える、ことが予想されている。一方、後者の応答的变化の例としては、やはり我々の研究によるミヤコザサを挙げることができる。ミヤコザサはシカによる強い被食にさらされると、形態的には(1) 稈と葉の矮小化、(2) 稈密度の増加がみられ、生理的には(1) 窒素量の増加、(2) N/C比の増加、(3) タンパク質量の増加等が生じる。

そこで、本研究ではシカの被食によって植物が示すこのような進化的変化および応答的变化によって植食性昆虫がどのような影響を受けるのかを明らかにするために、以下の調査を行なう。

- ①. シカの被食によるミヤコザサの矮小化と化学組成的变化が、ア) カイガラムシの密度、繁殖、成長、分散に与える影響、イ) 鱗翅目幼虫の群集構造に与える影響、ウ) タマバエとその寄生蜂の密度、生活史に与える影響。
- ②. シカの被食によるイラクサの葉刺毛密度の増加がアカタテハ幼虫の密度と成長に与える影響
- ③. シカの被食によるヌルデの化学的組成変化がホソガ幼虫の密度と成長に与える影響

以上の調査により、生態系におけるシカの植食へ直接的な影響のみならず、植物の進化的・応答的变化を介した植食性昆虫への相対的重要性を明示する。

森林生態系における生物間相互作用の解明は、最近の生態学の流れに沿って、二者間の直接的な関係から、第三者を介した二者間の間接的な関係に重心が移っている。その意味で、本研究はこの流れに乗ったものではある。しかし、そのような種間相互作用の実証的研究は、実際上の制約から、第三者の応答的变化が及ぼす影響に主眼がおかれ、進化的変化が及ぼす影響はほとんど扱われてこなかった。本研究の意義は、応答的变化のみならず進化的変化にも主眼を置き、その比較を通じて森林生態系における種間相互作用の実体を解明する、ことにこそある。

## 3. 研究の方法

### (1). ミヤコザサの矮小化と化学組成的变化がカイガラムシ、タマバエ、鱗翅目幼虫の生態に与える影響

奈良県大台ヶ原にて以下の調査を行なう。

①防鹿柵内外でのミヤコザサの形態的・生理的形質 (酒井担当)

ア) 4月から10月にかけて2ヶ月毎に、防鹿柵内外それぞれに30cm×30cmの方形区5個を設定し、ミヤコザサの稈数、稈高、葉数、器官別現存量を測定する。

ウ) 4月から10月にかけて2ヶ月毎に、防鹿柵内外それぞれから10本の稈を採取し、葉と稈の窒素・炭素量をC/Nコーダーで、またタンパク量をブラッドフォールド法で測定する。

②防鹿柵内外でのカイガラムシの密度、繁殖、成長 (柴田担当)

ア) 4月から10月にかけて毎月、防鹿柵内外それぞれ100本の稈をランダムに採取し、

ナガシロカイガラムシの齢別個体数と幹母の産卵数を数える。

イ) 4月に防鹿柵内外それぞれ 50 本に標識し、10月まで毎月それらの稈を調査し、ナガシロカイガラムシの個体数を記録する。

③防鹿柵内外でのタマバエの密度と寄生率 (日野担当)

ア) 4月から10月にかけて毎月に、防鹿柵内外それぞれに 30cm×30cm の方形区5個を設置し、タマバエの個体数を数える。

イ) タマバエを実験室に持ち帰って飼育し、寄生蜂を羽化させる。

(4) 防鹿柵内外での鱗翅目幼虫・成虫の種組成 (佐藤担当)

ア) 4月から10月にかけて2ヶ月毎に、防鹿柵内外それぞれに 50cm×1000cm の帯状区を設置し、鱗翅目幼虫を採集する。

ウ) 採集した個体のうち、種の同定が困難な種については飼育して成虫を羽化させる。

エ) 4月から10月にかけて毎月、防鹿柵内外それぞれでスウィーピング法と視認採集法により鱗翅目成虫を採集する。

#### (2). イラクサの葉刺毛密度の増加がアカタテハ幼虫の密度と成長に与える影響

①自然条件下における刺毛高密度個体と刺毛低密度個体に対するアカタテハの産卵嗜好性および幼虫密度を以下の方法で測定する (佐藤担当)

ア) 櫻井市の調査地に、刺毛高密度個体と刺毛低密度個体各 12 個体をすでに移植している。

イ) アカタテハの産卵期である4月中旬の数日間、飛来した雌の産卵行動を観察し、どちらのイラクサ個体に産卵するかを測定する。

ウ) 産卵期後半に、葉に産み付けられた卵を数え、1シュート当たり産卵数を算出する。

エ) アカタテハ幼虫の孵化後、1週間間隔で幼虫の葉巻数を数える。

②飼育実験によって刺毛高密度個体の葉と刺毛低密度個体の葉でアカタテハの成長量を以下の方法で測定する。

ア) 刺毛高密度個体が自生する地区と刺毛低密度個体が自生する地区からアカタテハの卵を採集し、実験室で孵化させる。

イ) それぞれの地区から得られた卵を二つの群に分け、一方に刺毛高密度個体の葉を、他方に刺毛低密度個体の葉を与え、個別に 20℃、14L:10D で飼育する。

ウ) 3 齢眠のときの湿重量を測定し、数個体については乾燥させて乾燥重量も測定す

る。

エ) 4 齢眠のときの湿重量を測定し、すべての個体を乾燥させ、乾燥重量を測定する。

オ) 乾燥重量と齢期間をもとに相対成長量を算出する。

③イラクサの葉形質について刺毛高密度個体と刺毛低密度個体を4月と5月に以下の方法で測定する (酒井担当)。

ア) 葉面積を画像処理によって測定する。

#### 4. 研究成果

(1). イラクサにおいて防御形質と考えられる刺毛密度の進化にシカの被食が淘汰圧としてどの程度重要かを明らかにすることを目標として、シカが多数生息する奈良公園およびその近接地で 11 箇所、シカの生息が確認されていないかあるいはこの数年でシカがみられるようになった 8 箇所の計 19 箇所においてイラクサの刺毛密度とシカの糞粒密度を調査した。これまでの研究では、極端に高い刺毛密度を有するイラクサ個体群と非常に低い刺毛密度を有するイラクサ個体群しか見つかっていなかったが、あらたに中間の密度を有するイラクサ個体群が奈良公園およびその周縁部でみつかった。これにより、刺毛密度の変異機構をさらに詳しく研究するための材料を得ることができた。

(2). 刺毛密度の変異が被食防御応答によるものである可能性を検証するため、極端に高い刺毛密度を示す個体群と非常に低い刺毛密度を示す個体群から個体を奈良女子大学構内に移植し、人為的に茎を切除した後にあらたに伸びてきた茎の葉の刺毛密度を切除前の葉と比較した。いずれの個体群においても刺毛密度の増加はみられたが、それは前者の個体群では葉面積の減少によって、後者の個体群では葉面積の減少に加え刺毛数の増加によるものであった。このことは、刺毛密度の変異には被食防御応答もかかわることを示すとともに、個体群間で応答の過程が異なることも示唆している。

(3). これまでの研究で、(1)奈良公園のアカタテハは高取城址のイラクサよりも奈良公園のイラクサで成長がよく、逆に高取城址のアカタテハは奈良公園のイラクサよりも高取城址のイラクサで成長がよい、という結果をえている。そこで、奈良公園のアカタテハと他地域のアカタテハが遺伝的に異なる可能性をさぐるため、奈良公園と他の4地域のアカタテハ個体群から採集したそれぞれ 25 個体、計 100 個体で mtDNA の COI 領域の塩基配列を調べたところ、二つのハプロタイプが検出され、ひとつは奈良公園で採集さ

れた 6 個体で共有されていた。このことは、奈良公園のアカタテハ個体群は、遺伝的に分化している可能性を示唆している。

#### (4). シカの採食がミヤコザサに及ぼす影響

研究開始当初の背景：大台ヶ原正木峠に設置された防鹿柵内外のミヤコザサの性質を比較した結果から、大台ヶ原のミヤコザサはニホンジカによる物理的接触刺激により小型化し、小型化に伴い窒素含量が増加し、その結果光合成能力が向上しているのではないかと推測されていた。

研究の目的：小型化の原因、メカニズム、意義を明らかにすること、小型化が連鎖反応的に窒素含量の増加と光合成能力の向上をもたらすという仮説を検証することを目的とする。

研究の方法：1. 栽培環境下および野外において、接触刺激、摘葉処理によりミヤコザサが小型化するか検討する。その際、窒素含量や光合成能力が連動して変化するかも検討する。2. ミヤコザサの成長の継時観察、および柵内外のミヤコザサの組織切片観察により、サイズ調節のメカニズムを明らかにする。3. ミヤコザサのサイズ変化がニホンジカによる食害に対してどのような影響を及ぼすか検討する。

研究の成果：1. 摘葉処理はミヤコザサの大幅な小型化をもたらさなかった。接触刺激は栽培下、野外条件下のいずれにおいてもミヤコザサの著しい小型化をもたらした。しかし、ミヤコザサの小型化は、必ずしも窒素含量や光合成能力の向上を伴わなかった。2. ミヤコザサの葉面積は、まだ極めて小さな芽の段階において、細胞数を調節することで制御される。一方、稈高は、まだ伸長中の節間における細胞数の調節によって制御される。3. プロテクトケージで保護することにより大型化したミヤコザサは、ケージによる保護を解除するとニホンジカによる集中的な被食を受けた。また、自然群落内においても大型のミヤコザサはより食害を受けやすい傾向があった。これらの結果から、接触刺激による小型化は、食害回避に有効と思われる。

#### (5). 大規模防鹿柵内におけるミヤコザサフシコブタマバエ寄生蜂 2 種の寄生率変化

奈良県大台ヶ原ではニホンジカ（以下シカ）による樹木剥皮と林床植生の採食を防止するための防鹿柵が設置されてきている。演者らは 1997 年から防鹿柵が生物多様性に及ぼす影響を検討している。これまでに、ミヤコザサ（シカの主要餌）にゴールを形成するミヤコザサフシコブタマバエの寄生蜂 2 種

のうち、*Pediobius sasae* の寄生率がシカによって高まるという間接効果を明らかにした。これは、シカの採食がササを小さくすることでゴールが小さくなり、短い産卵管しか持たない *P. sasae* でも寄生可能になるために生じると考えられた。この結果は 0.02ha の小規模防鹿柵内外の調査から得られたもので、柵外からの虫の侵入が容易な環境下で得られた。2005 年にこの小規模柵が撤去され、これを囲む約 2ha の大規模柵が設置された。この柵内の中央部で調査した結果、2007 年に 80% であった *P. sasae* の比率が 2008 年は 38% へ減少し、もう 1 種の寄生蜂の比率は 0% から 16% へ増加した。今後、柵内でサササイズがさらに大きくなると予想されることから、大規模防鹿柵内では、*P. sasae* の寄生率はさらに低下すると推察された。

#### (6). 樹種選択性、選好性樹木の分布および土地利用頻度からみた大台ヶ原におけるニホンジカによる樹木剥皮の発生

高密度に生息するニホンジカによる樹木剥皮が森林衰退の大きな原因となっている大台ヶ原において、植生の異なる東大台地域と西大台地域における剥皮害の地域的分布の違いおよびその要因を明らかにすることを目的とし、樹木剥皮の程度、ニホンジカによる樹種選択性、シカの選好性が認められた樹木の分布状況およびニホンジカの土地利用頻度に関する調査を行った。その結果、針葉樹ではウラジロモミ、トウヒ、ヒノキ、広葉樹ではヒメシャラ、リョウブ、コバノトネリコがニホンジカによって選択的に剥皮を受けていることが明らかになった。この 6 種をニホンジカによる選好性樹木と定義し、東大台、西大台間で選好性樹木における剥皮強度を比較した。その結果、西大台よりも東大台で、樹木剥皮が激しいことが明らかになった。また、東西でニホンジカの樹種選択性およびニホンジカの選好性樹木であるウラジロモミ、ヒノキおよびリョウブの分布状況はほぼ同一であった。一方、西大台よりも東大台でニホンジカの土地利用頻度は有意に高かった。以上のことから、ニホンジカの土地利用頻度が高いため、東大台で剥皮害が激しいと考えられた。またその背景には、ニホンジカが主要な餌としているミヤコザサの存在が関係していることが示唆された。

#### (7). 大台ヶ原におけるニホンジカによる針葉樹剥皮様式

大台ヶ原においてニホンジカによる樹木剥皮被害が激しいウラジロモミとトウヒを対象として、45 カ所のトランセクトを設置し、樹木サイズによる剥皮頻度、樹木部位（幹・

根張り)での剥皮頻度と剥皮痕のサイズおよび以前の剥皮痕の存在位置と新しい剥皮の発生位置の関係という3つの観点から樹木剥皮様式を明らかにした。両種ともどの樹木サイズにおいても、剥皮の選択性はみられなかった。両種において、幹よりも根張りでの剥皮痕の数は有意に多く、シカは幹よりも根張りを高頻度に剥皮していた。両種とも約10ヶ月間に発生した剥皮は、以前の剥皮痕や角とぎ痕に隣接したものが大半であった。すなわち、シカは以前に剥皮された傷痕に隣接した部分を選択的に剥皮し、徐々にその剥皮部位を広げていることが示唆された。

#### 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計13件)

- ① 釜田淳志、安藤正規、柴田叡 (2008) 大台ヶ原におけるニホンジカによる針葉樹剥皮様式. 日本森林学会誌. 90:404-410.
- ② 福田秀志・高山元・井口雅史・柴田叡 (2008) カメラトラップ法で明らかにされた大台ヶ原の哺乳類相とその特徴. 保全生態学研究. 13:265-274
- ③ Shibata, E. and Torazawa, Y. (2008) Effects of bark stripping by sika deer, *Cervus nippon*, on wind damage to coniferous trees in subalpine forest of central Japan. *Journal of Forest Research*.13:296-301.
- ④ Goda, R., Ando, M., Sato, H. and Shibata, E. (2008) Application of fecal pellet group count to sika deer (*Cervus nippon*) population monitoring on Mt. Ohdaigahara, central Japan. *Mammal Study* 33:93-97.
- ⑤ 釜田淳志、安藤正規、柴田叡 (2008) 樹種選択性、選好性樹木の分布および土地利用頻度からみた大台ヶ原におけるニホンジカによる樹木剥皮の発生. 日本森林学会誌. 90:174-181.
- ⑥ Shibata, E., Saito, M. and Tanaka, M. (2008) Deer-proof fence prevents regeneration of *Picea jezoensis* var. *hondoensis* through seed predation by increased woodmouse populations. *Journal of Forest Research*13:89-95
- ⑦ Shibata, E. (2007) Effects of deer debarking on mast and trunk radial growth of Hondo spruce, *Picea jezoensis* var. *hondoensis*, in a subalpine forest of central Japan. *Forest Ecology and Management*. 252: 159-164.
- ⑧ Kumar, S. and Shibata, E. (2007) Effect of deer browsing on the survival and growth of *Abies homolepis* and *Picea jezoensis* var. *hondoensis* seedlings after fencing on Mt.

Ohdaigahara. *Journal of Forest Research*. 12: 312-315.

- ⑨ Kumar, S. and Shibata, E. (2007) Establishment and growth of coniferous seedlings in an altered forest floor after long-term exclusion of deer. *Journal of Forest Research*.12: 306-311.
- ⑩ 田中美江、柴田叡 (2006) 人工林における野ネズミの微生息環境選好性. 名古屋大学森林科学研究. 25:1-6.
- ⑪ Kumar, S., Takeda, A. and Shibata, E. (2006) Effects of 13-year fencing on browsing by sika deer on seedlings on Mt. Ohdaigahara, central Japan. *Journal of Forest Research*.11 : 337-342.
- ⑫ 田中美江、斎藤麻衣子、大井圭志、福田秀志、柴田叡 (2006) 大台ヶ原におけるササの繁殖とネズミ類の生息状況—特に防鹿柵の設置と関連づけて—. 日本森林学会誌. 88:348-353.
- ⑬ Ando, M., Itaya, A., Yamamoto, S. and Shibata, E. (2006) Expansion of dwarf-bamboo, *Sasa nipponica*, grassland under feeding pressure of sika deer, *Cervus nippon*, on subalpine coniferous forest in central Japan. *Journal of Forest Research*. 11:51-55.

[学会発表] (計6件)

- ① 柴田叡 (2009) 大台ヶ原のシカ・森林・生態系. (2009年3月17日、日本生態学会第56回大会自由集会「大台ヶ原の自然再生と生態学」、岩手県立大学)
- ② 堀川千佳・川合静・南野寛子・柴田叡・佐藤宏明 (2007) 奈良公園においてニホンジカの強い採食圧がアカタテハの遺伝的分化を促している? (2007年9月17日、日本昆虫学会第67回大会、神戸大学)
- ③ 合田禄・安藤正規・佐藤宏明・柴田叡 (2007) 大台ヶ原におけるニホンジカ (*Cervus nippon*) 生息分布の季節変化. (2007年9月15日、日本哺乳類学会2007年度大会、東京農工大学)
- ④ 安藤正規・柴田叡 (2007) 大台ヶ原のシカと森林管理. 鳥獣研究者の自由集会、森林生態系管理へ. (2007年4月4日、第118回日本森林学会大会、九州大学)
- ⑤ 福田秀志・高山元・井口雅史・柴田叡 (2006) カメラトラップ法で示された大台ヶ原の哺乳類相. 第55回日本林学会中部支部大会 (2006年10月14日、富山県)
- ⑥ 酒井敦・森さやか・田草川真理・澤井優・柴田叡 (2006) ニホンジカによる被食圧下で見られるミヤコザサの小型化とその影響 (日本植物学会第70回大会、2006年9月15日、熊本)

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

柴田 叡 弍 (Shibata Eiichi)

名古屋大学大学院・生命農学研究科・教授

研究者番号：30252282

### (2) 研究分担者

佐藤 宏 明 (Sato Hiroaki)

奈良女子大学理学部・准教授

研究者番号：20196265

酒井 敦 (Sakai Atsushi)

奈良女子大学理学部・准教授

研究者番号：20235098

日野 輝 明 (Hino Teruaki)

独立行政法人森林総合研究所関西支所・チーム長

研究者番号：80212166