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

上田 明 良^{*1}・田 渕 研²・日 野 輝 明³

上田明良・田渕 研・日野輝明：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, 2008 奈良県大台ヶ原において、ニホンジカ (*Cervus nippon*) の主要餌であるミヤコザサ (*Sasa nipponica*) の稈にゴールを形成するタマバエ (Oligotrophini 族) の生残と、これに寄生する 2 種の寄生蜂, *Pediobius sasae* と *Torymus* sp. の寄生を防鹿柵内外で比較した。シカの採食は間接的にゴールの幅を小さくしていた。防鹿柵内では柵外と比べるとタマバエの生残率が高く, *Torymus* sp. の寄生率も高かったが, *P. sasae* の寄生率は低かった。*P. sasae* の寄生は、防鹿柵内では幅の小さなゴールに集中していたが、柵外ではゴール幅に関係なかった。*Torymus* sp. は *P. sasae* よりも産卵管が長く、羽化が短期間で完了した。これらのことから、タマバエと *Torymus* sp. は, *P. sasae* の短い産卵管では届かないような大きなゴール内では生残でき、これが防鹿柵内外の生残率と寄生率の違いを生じさせていると考えられた。このように、シカによるミヤコザサの採食は、間接的にゴール幅を小さくし, *P. sasae* の寄生を助長して、タマバエの生残と *Torymus* sp. の寄生を妨げていた。

キーワード：間接効果, シカの採食, タマバエ, 捕食寄生, ミヤコザサ

A. Ueda, K. Tabuchi, and T. Hino: Indirect Effect of Deer Browsing on a Gall Midge of the Dwarf Bamboo and Its Parasitoids. J. Jpn. For. Soc. 90: 335~341, 2008 At Mt. Ōdaigahara, in west-central Japan, we compared the survivorship of an unidentified gall midge (Cecidomyiidae: tribe Oligotrophini) that forms galls on the culms of dwarf bamboo (*Sasa nipponica*), the major forage for sika deer (*Cervus nippon*), between in- and outside deer exclosures. We also compared the parasitism rates by two parasitoid wasps, *Pediobius sasae* (Eulophidae) and *Torymus* sp. (Torymidae), on the gall midge between in- and outside deer exclosures. Deer browsing reduced the gall width indirectly. Both the survivorship of the gall midge and the parasitism rate by *Torymus* sp. was higher inside deer exclosures than outside deer exclosures, but the parasitism rate by *P. sasae* was higher outside deer exclosures than inside deer exclosures. The parasitism of *P. sasae* concentrated on the galls with smaller width inside deer exclosures but it occurred irrespectively of the gall width outside deer exclosures. *Torymus* sp. has a longer ovipositor and finishes its emergence period earlier than *P. sasae*. These results suggested that both the gall midge and *Torymus* sp. was able to survive in larger galls that *P. sasae* could not penetrate with its shorter ovipositor, making the different survivorship and parasitism between in- and outside deer exclosures. Thus, deer browsing on the dwarf bamboo indirectly reduces the gall width, and this favors *P. sasae* by improving access to host and disturbs both the survival of the gall midge and the parasitism of *Torymus* sp.

Key words: deer browsing, gall midge, indirect effect, parasitoid, *Sasa nipponica*

I. は じ め に

本特集の緒言にあるように、生物間相互作用による間接効果についての研究が、近年盛んに行われている。これらの研究は、生物はさまざまな生物と関わり合いをもちながら生きており、一見何の関係もないもの同士が間接的に影響を及ぼしあう現象を具現化し、その要因を明らかにする研究といえよう。間接効果の研究は、特定生物の保全方法を開発するための指標となったり、ある人為的処理を行うと思わぬ種が絶滅したり大発生したりする可能性を示唆することから、生物多様性保全上重要である。ここでは、ニホンジカ (*Cervus nippon*: 以下シカ) を起点とし、ミヤ

コザサ (*Sasa nipponica*: 以下ササ)、ミヤコザサフシコブタマバエ (Oligotrophini 族の未記載種: 以下コブタマバエ)、コブタマバエの 2 種の捕食寄生蜂までの 4 段階の間接効果について明らかにした研究を紹介する。草食動物の採食とゴール形成昆虫についての間接効果の研究の多くは、これまで欧米を中心に行われてきた。

草食動物の採食からゴール形成昆虫までの 3 段階の間接効果についての研究した Danell and Huss-Danell (1985) によると、スウェーデンで冬期にムース (ヘラジカ) による採食箇所が多いカバノキ類では、その後芽吹く葉が大きく、重く、色が濃くなり、養分が多くなった。この葉は、C/N 比が低く、二次代謝物質量が少ないので、葉に

* 連絡・別刷請求先 (Corresponding author) E-mail: akira@ffpri.affrc.go.jp

¹ (独)森林総合研究所北海道支所 (062-8516 札幌市豊平区羊ヶ丘 7)
Hokkaido Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute, 7 Hitsujigaoka, Toyohira, Sapporo 062-8516, Japan.

² 日本学術振興会特別研究員 (062-8516 札幌市豊平区羊ヶ丘 7 森林総合研究所北海道支所)
JSPS Research Fellow, Hokkaido Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute, 7 Hitsujigaoka, Toyohira, Sapporo 062-8516, Japan.

³ (独)森林総合研究所関西支所 (612-0855 京都市伏見区桃山町永井久太郎 68)
Kansai Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute, 68 Nagaikyutaro, Momoyama, Fushimi, Kyoto 612-0855, Japan.
(2008 年 3 月 10 日受付; 2008 年 5 月 15 日受理)

形成されたゴール数やさまざまな食葉性昆虫が多く、一連の葉の変化が昆虫を増加させたと考えられている。アラスカでは、ムースやユキウサギの採食がポプラやヤナギのシュートを長くし、古い萌芽を早く枯死させた。これが *Phyllocolpa* 属のハバチ類やその他昆虫によるゴール数を増していると考えられた (Roininen *et al.*, 1997)。同様のことが、米国でヤナギの1種の剪定やウサギによる樹皮剥ぎでも生じることが知られている (Hjältén and Price, 1996)。また、Olofsson and Strengbom (2000) は、ノルウェーで30年前に設けられたトナカイ防鹿柵の内外でのヤナギの1種 (*Salix lanata*) の調査を行い、柵外でハバチの1種 (*Pontania glabrifrons*) やダニ類によるゴール数が多いのは、葉の非対称性が大きく関わっているとしている。イスラエルでは、牛の放牧地においてピスタチオの1種 (*Pistacia atlantica*) は採食を受けると側生芽を多く出し、3種のゴール形成アブラムシ (*Smynthuroides betae*, *Forda riccobonii*, *Slavum wertheimae*) のゴール数が増すことが報告されている (Martinez and Wool, 2003)。これらの例はみな、草食動物の採食が植物に変化をもたらし、これがゴール形成昆虫にとってプラスに働く間接効果を示している。

逆に、ゴール形成昆虫にとって採食がマイナスに働く場合の例として、米国でポプラの1種へのエルク (ワピチ、アメリカアカシカ) による採食が、葉を小さくし、ハバチの1種 (*Phyllocolpa bozemanii*) のゴール数を減らすことが知られている (Bailey and Whitham, 2002, 2003)。そして、このことが食虫性鳥類によるゴール食が防鹿柵内に集中する原因であると考えられている (Bailey and Whitham, 2003)。フィンランドでは、トナカイによるヤナギの1種 (*Salix phylicifolia*) の萌芽への採食は萌芽とシュートを短くし、シュートの枯死をもたらすことで、3属からなるハバチ類全体のゴール数を減らしていた (Herder *et al.*, 2004)。スペインでは、エゾスズシロ属の草本 (*Erysimum mediohispanicum*) への有蹄類の採食が、草本の密度と高さを低くし、タマバエの1種 (*Dasineura* sp.) のゴール数を減らすことが知られている (Gómez and González-Megías, 2007)。

間接効果がゴール形成昆虫にプラス・マイナスどちらの影響も生じるときがある。すなわち、米国でタマバエの1種 (*Dasineura lupinorum*) のゴールに寄生されたルピナスの1種 (*Lupinus chamissonis*) の割合は、ブラックテイルドディア (オグロジカ) 防鹿柵内で高かった。これは、柵内の寄主が大きくなり、タマバエが目立つ寄主に多く産卵するためと考えられた。しかし、ルピナスの体積あたりのゴール密度は柵外で高く、これは植物体の質の変化が影響したと考えられた (Warner and Cushman, 2002)。

草食動物の採食からゴール形成昆虫の消費者、すなわち捕食者や寄生者までの4段階の間接効果の研究例としては、先に述べた食虫性鳥類によるゴール食がゴールの多い防鹿柵内に集中することを示した Bailey and Whitham (2003) の報告がある。このほか、採食がない場所のカモ

ガヤ (*Dactylis glomerata*) は、羊の放牧地のカモガヤより大きく、そこではゴール形成昆虫を含む内部植食昆虫による被食率が高く、内部植食昆虫の種類が多く、それらの捕食寄生昆虫の種類が多くなった (Tscharntke, 1997)。ただし、この報告では、ゴール形成昆虫の寄生者種数が示されていない。このほか、ゴール形成昆虫に対する寄生ではないが、草食動物の採食ダメージが大きい場所のアシ (*Phragmites australis*) では、植食昆虫への捕食寄生率が低かった例や (Tscharntke, 1997)、草食動物の採食により群落がパッチ状になったり、群落のサイズが小さくなったムラサキツメクサ (*Trifolium pratense*) では、その茎内や種子を摂食するマメホソクチゾウムシ属 (*Apion* spp.) の種数と個体数が減り、それらの捕食寄生者の種数が少なく、寄生率が低くなった例が知られている (Kruess and Tscharntke, 1994; Tscharntke, 1997)。

以上の研究はいずれも、草食動物が間接的にゴール数や、ゴール形成昆虫および他の植食昆虫の捕食者の行動、寄生者の種数と全体の寄生率に及ぼす影響に注目したものである。ここで紹介する研究では、草食動物が間接的にゴール形成昆虫に与える影響として、これまでにない点に注目し、それが捕食寄生者群集にまで及ぼす影響を明らかにした。すなわち、草食動物のササの採食がゴール数ではなく、ゴールのサイズを変化させることに注目し、それが2種の捕食寄生蜂の寄生率を変化させ、特定の捕食寄生者に有利に働くことを示した。

この数十年、シカ類の増加による森林衰退が世界的に生じている (Côté *et al.*, 2004)。吉野熊野国立公園の特別保護区に指定されている大台ヶ原においても、約50年前に襲った台風による風倒地で乾燥が進み、ササの分布が拡大し、これを餌とするシカが増加したと考えられていて、現在増えすぎたシカによる樹皮剥ぎや実生・若木の採食による森林衰退が急速に進んでいる (日野ら, 2003, 2006 など)。その対策の一つとして、公園内では防鹿柵の設置が進んでいる。しかし、防鹿柵によって森林は回復するのか、生物や土壌にどのような影響をもたらすのかは不明であった。そこで、森林総合研究所関西支所では、防鹿柵を大台ヶ原に設置し、さまざまな操作実験をとおして、シカが生物や土壌に与える影響を評価し、生物多様性を考慮した適切な森林管理指針の策定に寄与するための研究を行ってきた (古澤ら, 2001, 2003; 日野ら, 2003; Itô and Hino, 2004, 2005, 2007; Furusawa *et al.*, 2005)。

ここで紹介するのはその研究の一部で、すでに公表した一編の論文を基に加筆したものである (Ueda *et al.*, 2006)。本研究はシカの主要餌であるササ (Yokoyama *et al.*, 1996) 上でのゴール形成昆虫とその寄生蜂のパフォーマンスに対するシカの採食の影響を観察したものである。すなわち、採食が間接的にゴールの質を変化させ、これがゴール形成昆虫の生残とその捕食寄生蜂の寄生に与える効果を明らかにし、現在の寄生蜂の群集構造が生じた要因を考察した。そして、シカの排除が間接的に特定の昆虫個体群を崩壊さ

せる可能性について議論した。

II. 材料と方法

1. 調査地

1996年11月、大台ヶ原の主要な植物群落の一つであるブナ-ウラジロモミ-ミヤコザサ群落内の90×150 mの試験地(北緯34°11′, 東経136°06′, 標高1,540 m)に、10×20 m, 高さ2 mの防鹿柵を5基設置した。試験地内の主要樹種は、ブナ(相対胸高断面積合計48.2%), ウラジロモミ(23.9%), ミズナラ(12.3%)およびオオイタヤメイゲツ(8.4%)である(Ito and Hino, 2004)。林床には、シカの採食によって丈の低くなったササ(Yokoyama and Shibata, 1998)が一面を覆い、シカが好まないツルシキミ(*Skimmia japonica* var. *repens*)が点在する。1996, 97年の試験地近くのシカ密度は22.3~34.1頭/km²であった(Maeji *et al.*, 1999)。

2. コブタマバエとその寄生蜂の生態

コブタマバエ(体長約2.5 mm)は、現在のところ大台ヶ原のみから知られる。そのゴール(長さ3.8~23.5 mm, 幅2.1~7.4 mm)の中心には、楕円体の幼虫室(長軸径1.8~4.9 mm, 短軸径0.7~3.2 mm)が、1~8室長軸を稈方向にして1列に並んでいる。この室数に応じて、ゴールの形は球形から小豆形、長楕円体となる。ゴールは必ず上から二つめの節のすぐ上に形成される。ただし、防鹿柵外の小さなササでは上から一つめの節がはっきりしない。ゴールが形成された稈の多くは、ゴール部で稈が折れ曲がる。防鹿柵外では、ゴールがあるササへのシカの採食がみられるが、稈が短い場合頂部の葉をかじられるだけで、ゴールが直接採食されることはほとんどないと考えられる。成虫は5月中旬から6月上旬に羽化し、芽吹いたばかりの新稈に産卵すると考えられる。7月に突然ゴールが目立つようになり、フルサイズまで成長する。この頃のゴールの色は緑色で、中の幼虫は白色の若齢幼虫であり、幼虫室ははっきりしない。ゴールの色が淡褐色になる9月に、繭のような白くて薄い膜に覆われた黄色の終齢幼虫があらわれ、9月から翌年春にかけてオレンジ色の蛹になる。また、ごく一部の個体は蛹にならずに長期休眠をする。

コブタマバエには、2種の捕食寄生性単寄生蜂が確認されている。成虫が黒緑色のものは、本研究で得られた標本をもとに、ヒメコバチ科の新種 *Pediobius sasae* (和名なし: 以下ヒメコバチ)(体長、雄約2.4 mm, 雌約2.9 mm)として記載されている(Hansson, 2006)。雌成虫の産卵管は腹部に折りたたまれている。幼虫は光沢のある白色で、体毛がない。9月に幼虫室内で、タマバエ同様白くて薄い膜に覆われた幼虫が確認されるようになるが、それ以前の状態は不明である。翌年4~7月に蛹化し、6月中旬から8月中旬にかけて徐々に羽化すると考えられている。もう1種の緑色の成虫は、オナガコバチ科の1種、*Torymus* sp. (以下オナガコバチ)(体長約2.6 mm)で、産卵管は腹部から出ている。幼虫は光沢のない白色を呈し、直立し

た体毛が体全体に生えている。9月に幼虫室内で膜に覆われない幼虫が確認されるようになるが、それ以前の状態は不明である。6月上旬に集中して蛹になり、6月中旬から7月上旬の短期間に羽化すると考えられている。

3. 防鹿柵内外でのサササイズ、ゴールサイズ、ゴール内昆虫の比較

2001~2003年の9月下旬から10月上旬に、それぞれ五つの防鹿柵の内側で、無操作のササから約20個のゴールを、また柵から5 m以上離れた外側でも約20個のゴールをササごと稈の根元から採集し、前者を防鹿柵内(シカ採食なし)のゴール、後者を防鹿柵外(シカ採食あり)のゴールとした。2004年はゴール密度が低下したため、10月上旬にそれぞれ約10個ずつのゴールを採集するにとどまった。平均ゴール密度は、2001~2003年は13.8~20.1ゴール/m²であったのに対し、2004年は1.1ゴール/m²であった(上田, 未発表)。ゴールが形成されたササの稈長および稈の上から第2節と第3節の間で最も細い部分の稈の太さと、さらにゴールの最大幅(以下、ゴール幅)を測定し、防鹿柵内外で比較した。

幼虫室観察のためすべてのゴールをカッターナイフで割り、幼虫室をコブタマバエ(白色膜内の黄色幼虫またはオレンジ色の蛹)、ヒメコバチ(白色膜内の白色光沢無毛幼虫)、オナガコバチ(膜なしの白色つやなし有毛幼虫)、空室の四つに分類した。2002年と2004年は、各幼虫室の短軸方向の最大径(以下幼虫室幅)を測定し、ゴール壁厚を(ゴール幅マイナス幼虫室幅)/2として計算し(Ito and Hiji, 2004)、防鹿柵内外で比較した。

ゴールサイズとゴール壁厚は、ゴール形成昆虫寄生蜂の群集構造に影響する要因として知られている(Washburn and Cornell, 1981; Price and Clancy, 1986; Schönrogge *et al.*, 1996; Plantard and Hochberg, 1998; Ito and Hiji, 2002, 2004)。そこで、ゴールサイズとしてゴール幅を、全サンプルについて各昆虫あるいは空室の間で比較した。また、ゴール壁厚については、2004年のサンプルの各幼虫室に番号をつけ、それぞれにどの虫が入っていたか、あるいは空室であったかを記録し、各昆虫あるいは空室の幼虫室幅およびゴール壁厚を比較した。

4. 寄生蜂の羽化時期と産卵管長の比較

早く羽化した寄生蜂は未熟な壁の薄いゴールに産卵できることから、成虫の羽化時期もゴール形成昆虫の寄生蜂群集構造に影響する(Plantard and Hochberg, 1998)。そこで、2003年4月24日と6月4日にゴールを採集し、23℃暗黒下に置き、コブタマバエと寄生蜂の羽化数を1~5日ごとに記録した。

長い産卵管は厚いゴール壁に囲われた寄主への産卵が可能にすることから、長い産卵管長はゴール形成昆虫の寄生蜂群集構造に影響する(De Bruyn, 1994; Plantard and Hochberg, 1998; Ito and Hiji, 2004)。そこで、寄生蜂雌成虫(ヒメコバチ20頭, オナガコバチ16頭)の産卵管長を測定し、比較した。また、同時に体長(*Torymus* sp. では

産卵管を除いた体長)も測定し、産卵管長指標として体長に対する産卵管長の割合(産卵管長/体長)を計算して、比較した。

III. 結 果

1. ササ、コブタマバエと寄生蜂へのシカの採食の効果

シカの採食は、ササ稈長、稈の太さ、ゴール幅、幼虫室幅および、ゴール壁厚のすべての値を有意に減少させていた(図-1)。稈長および稈の太さとゴール壁厚の間には有意な正の相関がみられた(Pearsonの相関係数、稈長:

図-1. 各年の防鹿柵内(白色バー)と柵外(黒色バー)におけるミヤコササの稈長と稈の太さ、コブタマバエのゴール幅、ゴール内幼虫室幅およびゴール壁厚の平均値

バー上の線は標準誤差(SE)を示す。すべての測定値において、毎年防鹿柵内外間で同じレベルの有意差あり(Wilcoxonの順位と検定: $p=0.031$, $N=5$)。Ueda *et al.* (2006)を改変。

$r=0.597$, $n=428$, $p<0.0001$, 稈の太さ: $r=0.662$, $n=609$, $p<0.0001$ 。

シカの採食は、コブタマバエとオナガコバチのいる幼虫室数の割合を有意に減少させていたが、ヒメコバチのいる幼虫室数の割合を有意に増加させていた(図-2, 表-1)。空室については採食の影響はなかった(図-2, 表-1)。

防鹿柵内では、コブタマバエゴールとオナガコバチゴ

表-1. 年とシカ採食の有無を説明変数としたロジスティック回帰解析によるWald検定結果(p 値)

	コブタマバエ	ヒメコバチ	コガネコバチ	空室
年	<0.0001	0.0001	0.052	0.40
シカ	<0.0001	<0.0001	0.0002	0.36
年×シカ	0.0048	0.0019	0.21	0.085

Ueda *et al.* (2006)を改変。

図-2. 各年の防鹿柵内と柵外における各虫が入居する幼虫室と空室の割合

ヒストグラム上の数値は幼虫室数。Ueda *et al.* (2006)を改変。

図-3. 防鹿柵内(左図)と柵外(右図)におけるゴール幅(上図)とゴール壁厚(下図)に対する各昆虫および空室の出現頻度分布

図-4. ゴールから羽化した各虫の累積羽化率

2003年4月24日(左図)と6月4日(右図)にゴールを採集し、23℃暗黒下に置いた。標本数を図中に示した。Ueda *et al.* (2006) を改変。

図-5. ゴヒメコバチ ($n=20$) とオナガコバチ ($n=16$) 雌の平均産卵管長(左図)と平均産卵管長指標(産卵管長/体長)(右図)

バー上の線は標準誤差(SE)を示す。Kruskal-Wallis 検定結果を図中に示した。Ueda *et al.* (2006) を改変。

ルは幅の大きなゴールに比較的多く、逆にヒメコバチゴールは幅の小さなゴールに集中してみられた(図-3)。そのため、コブタマバエゴール(平均幅(mm) $\pm$ SE=5.57 $\pm$ 0.07, $n=152$)とオナガコバチゴール(5.65 $\pm$ 0.05, $n=112$)は、ヒメコバチゴール(4.77 $\pm$ 0.05, $n=134$)や空室のゴール(5.23 $\pm$ 0.05, $n=316$)よりも、ゴール幅が有意に大きかった(Tukey-Kramer HSD 検定, $p<0.05$)。ヒメコバチゴールは、さらに空室のゴールよりもゴール幅が有意に小さかった(Tukey-Kramer HSD 検定, $p<0.05$)。幼虫室幅には各昆虫および空室の間に差はなかった(Kruskal-Wallis 検定, $p=0.63$; コブタマバエ平均幼虫室幅(mm) $\pm$ SE: 1.50 $\pm$ 0.03, $n=48$, 同ヒメコバチ: 1.46 $\pm$ 0.08, $n=9$, 同オナガコバチ: 1.76 $\pm$ 0.17, $n=13$, 同空室: 1.53 $\pm$ 0.04, $n=46$)。そのため、ゴール壁厚についてはゴール幅と同じ傾向がみられ、コブタマバエゴールとオナガコバチゴールは、ゴール壁が厚いものが比較的多く、逆にヒメコバチゴールは壁の薄いものが多かった(図-3)。そして、オナガコバチゴールの壁厚(平均(mm) $\pm$ SE=2.23 $\pm$ 0.11)は、ヒメコバチ(1.73 $\pm$ 0.03)と空室(2.01 $\pm$ 0.05)よりも有意に厚く、コブタマバエのゴール壁厚(2.06 $\pm$ 0.05)および空室のゴール壁厚も、ヒメコバチよりも有意に厚かった(Tukey-Kramer HSD 検定, $p<0.05$)。

防鹿柵外では、幅の大きなゴールや小さなゴールへの明確な集中はみられなかった(図-3)。しかし、コブタマバエゴール(平均幅(mm) $\pm$ SE=4.40 $\pm$ 0.11, $n=55$)は防鹿柵内と同様に、ヒメコバチゴール(4.13 $\pm$ 0.03, $n=359$)や空室のゴール(4.04 $\pm$ 0.04, $n=271$)よりもゴール幅が有

意に大きかった(Tukey-Kramer HSD 検定, $p<0.05$)。オナガコバチゴール(4.28 $\pm$ 0.08, $n=66$)と、ヒメコバチゴールや空室のゴールの間に有意差はなかった(Tukey-Kramer HSD 検定, $p>0.05$)。防鹿柵内と同様に、幼虫室幅には各昆虫および空室の間に差はなかった(Kruskal-Wallis 検定, $p=0.90$; コブタマバエ平均幼虫室幅(mm) $\pm$ SE: 1.31 $\pm$ 0.03, $n=15$, 同ヒメコバチ: 1.30 $\pm$ 0.03, $n=32$, 同オナガコバチ: 1.29, $n=1$, 同空室: 1.28 $\pm$ 0.04, $n=30$)。また、ゴール壁厚についても、各昆虫および空室の間に差はなかった(図-3)(Kruskal-Wallis 検定, $p=0.20$; コブタマバエ平均壁厚(mm) $\pm$ SE: 1.30 $\pm$ 0.06, 同ヒメコバチ: 1.30 $\pm$ 0.04, 同オナガコバチ: 0.93, 同空室: 1.38 $\pm$ 0.06)。

2. 寄生蜂の羽化時期と産卵管長の比較

コブタマバエの羽化は、寄生蜂よりも早かった(図-4)。また、6月4日採集のゴールからの羽化数は、すでに野外での羽化時期に入っていたため、わずか2頭であった。ヒメコバチとオナガコバチの羽化は、コブタマバエの羽化開始から約10日遅れで同時に始まった(図-4)。しかし、オナガコバチが20日以内に羽化を完了したのに対し、ヒメコバチの羽化は60日におよんだ(図-4)。6月4日採集のゴールからの羽化は、いずれの虫においても、4月24日に採集したものよりも約10日早かった(図-4)。雌雄間の羽化時期の違いは、ヒメコバチとオナガコバチともなかった。

産卵管は、オナガコバチがヒメコバチより有意に長く、産卵管長指標(産卵管長/体長)も有意に大きかった(図-5)。

IV. 考 察

シカの採食は、ササのサイズを直接小さくし、ゴール幅とゴール壁厚を間接的に小さくしていた。そのうえに、シカの採食は、ヒメコバチの寄生率を上げ、コブタマバエの生残率とオナガコバチの寄生率を間接的に下げていた。

シカの採食がない防鹿柵内ではゴールの幅が大きく、そのなかでヒメコバチの寄生はより幅の小さなゴールに集中してみられた。これはヒメコバチの短い産卵管と柵内の厚いゴール壁厚で説明できる(De Bruyn, 1994; Plantard and Hochberg, 1998; Ito and Hiji, 2004)。また、ヒメコバチの長い羽化期間も、小さなゴールへの集中をもたらしたと考えられる。すなわち、ヒメコバチは産卵管が短いので、防鹿柵内でみられるゴールのうち、幅の大きなゴール内の寄

主には産卵できないと考えられる。さらに、ヒメコバチのなかでも、遅く羽化したものは、すでに大きくなったゴール（＝壁厚が厚くなったゴール）と対峙することになり、ますます寄生が困難になったとも考えられる。これに対し、オナガコバチの短い羽化期間中はゴールがまだ小さく、その長い産卵管と相まって、オナガコバチはすべてのゴール内のコブタマバエへの寄生が可能であったと考えられる。しかし、小さなゴール内のオナガコバチは、ゴール壁厚が薄いため、遅くに羽化したヒメコバチの寄生（重寄生）を受け、結果的にコブタマバエと同じように幅の大きい（＝壁厚が厚い）ゴールに集中するようになったと考えられる。この考察は、コブタマバエとオナガコバチ間でゴール幅とゴール壁厚のどちらも差がなかったことから支持される。ただし、今後、ヒメコバチによるオナガコバチへの重寄生が実際に生じるのかを確認する必要がある。

シカの採食がある防鹿柵外では、採食によって間接的にゴールの幅が小さくなっているため、ヒメコバチは産卵管が短くても、ゴールの幅にかかわりなくほぼすべてのゴール内のコブタマバエに寄生可能であった。その結果、ヒメコバチの寄生率が高く、コブタマバエの生残率が低くなったと考えられる。ただし、柵外でも幅の大きなゴールが一部あり、その中の寄主にヒメコバチが産卵できなかったため、コブタマバエとヒメコバチの間でゴール幅に防鹿柵内と同じように有意差が生じたと考えられる。オナガコバチの寄生率が低かった原因としては、ヒメコバチによる重寄生が考えられる。すなわち、オナガコバチは、防鹿柵外でも柵内と同様にすべてのゴール内のコブタマバエに寄生可能であったが、すべてのゴール壁厚が薄いため、コブタマバエと同じように、ほとんどの個体が遅くに羽化したヒメコバチの寄生（重寄生）を受けたと考えられる。ただし、先にも述べたように、今後重寄生の事実を確認する必要がある。

大台ヶ原の動植物は、現在過密なシカの影響下にさらされている（Yokoyama and Shibata, 1998; Maeji *et al.*, 1999）。本研究は、この過密状態が間接的にオナガコバチの大幅な減少をもたらしていることを示した。現在、我が国のいたるところでシカの過密が進んでいる（常田, 2006 など）。今後研究が進めば、その間接効果によって、今回のオナガコバチのように人知れず個体群の大幅な縮小にみまわれている動植物がいくつかみつかるであろう。実際、徳島県では県の準絶滅危惧種に指定されているクロオビシロタマゾウムシ（*Cionus latifasciatus*）の剣山個体群が、シカによる食草の採食によって絶滅に瀕しているという（小島, 2008）。本特集からもおわかりのように、我が国でもシカの採食の間接効果に注目した研究が増え、新しい知見が得られている（Shimazaki and Miyashita, 2002 など）。間接効果によって、減少している個体群を抽出し、その減少を食い止める方法を考えるには、シカ過密地域でのさまざまな動植物の個体群変動を注意深くモニタリングしていく必要がある。

先に述べたように、大台ヶ原では、森林再生を目的と

した防鹿柵の設置が進んでいる。我々の試験地では、2006年に今回用いた五つの実験用防鹿柵が撤去されたが、同時に試験地全体を大きく覆う大規模な防鹿柵が建設された。そこでは、ササの成長に応じて、幅の大きなゴールが大面積で生じることになるであろう。そしてオナガコバチの増加とヒメコバチの排除が生じると予測される。すなわち現在の大台ヶ原とは逆に、大規模防鹿柵の中心部では、オナガコバチの寄生率が非常に高くなる一方、ヒメコバチの寄生率が大幅に減少すると考えられ、ヒメコバチは絶滅に瀕する可能性もある。大台ヶ原での大規模防鹿柵の設置が生物に及ぼす影響を評価する研究の一つとして、今後、大規模防鹿柵内でヒメコバチとオナガコバチの逆転現象が生じるかを観察する必要がある。防鹿柵は、大台ヶ原だけでなく、各地で建設されている。そのあおりを受け、個体群を減少させる動植物もあるに違いない。今後は、防鹿柵の建設が間接的に動植物に及ぼす影響についても注目していく必要がある。

本論文の投稿の機会と助力をいただいたうえに、研究に関しアドバイスをいただいた名古屋大学の柴田叡弼博士に深謝する。寄生蜂とタマバエの同定にご助力をいただいた美唄市の上条一昭博士、九州大学の湯川淳一博士と佐藤信輔博士に深謝する。調査にご協力をいただいた森林総合研究所の古澤仁美博士、同関西支所の高畑義啓博士、近口貞介氏、楢山真司氏、同東北支所の島田卓哉博士、同多摩森林科学園の伊藤宏樹博士、大台ヶ原ビジターセンター職員の方々、および大台教会の田垣内夫妻に深謝する。研究に関しアドバイスをいただいた東北大学の中静 透博士、日本学術振興会特別研究員の伊藤正仁博士、森林総合研究所の尾崎研一博士に深謝する。なお、本研究は環境省地球環境保全等試験研究費、文部科学省科学研究費 No. 14206019 と No. 18380097 の補助を受けている。

引用文献

- Bailey, J.K. and Whitham, T.G. (2002) Interactions among fire, aspen, and elk affect insect diversity: reversal of a community response. *Ecology* 83: 1701–1712.
- Bailey, J.K. and Whitham, T.G. (2003) Interactions among fire, aspen, galling sawflies and insectivorous birds. *Oikos* 101: 127–134.
- De Bruyn, L. (1994) Life cycle strategies in a guild of dipteran gall forms on the common reed. *In* Plant galls. Williams, M.J.A. (ed.), Oxford University Press, Oxford, 253–274.
- Côté, S.D., Rooney, T.P., Tremblay, J.P., Dussault, C., and Waller, D.M. (2004) Ecological impacts of deer overabundance. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35: 113–147.
- Danell, K. and Huss-Danell, K. (1985) Feeding by insects and hares on birches earlier affected by moose browsing. *Oikos* 44: 75–81.
- 古澤仁美・荒木 誠・日野輝明 (2001) シカとササが表層土壌の水分動態に及ぼす影響—大台ヶ原の事例—. *森林応用研究* 10(1): 31–36.
- 古澤仁美・宮西裕美・金子真司・日野輝明 (2003) ニホンジカの採食によって林床植生が劣化した針広混交林でのリターおよび土壌の移動. *日林誌* 85: 318–325.
- Furusawa, H., Hino, T., Kaneko, S., and Araki, M. (2005) Effects of dwarf bamboo (*Sasa nipponica*) and deer (*Cervus nippon centralis*) on the

- chemical properties of soil and microbial biomass in a forest at Ohdaigahara, central Japan. *Bull. For. Prod. Res. Inst.* 4: 157–165.
- Gómez, J. M. and González-Megías, A. (2007) Long-term effects of ungulates on phytophagous insect. *Ecol. Entomol.* 32: 229–234.
- Hansson, C. (2006) *Pediobius sasae* (Hymenoptera: Eulophidae), a new species from galls on dwarf bamboo (*Sasa nipponica*) in Japan. *Zootaxa* 1249: 37–45.
- Herder, M.D., Virtanen, R., and Roininen, H. (2004) Effects of reindeer browsing on tundra willow and its associated insect herbivores. *J. Appl. Ecol.* 41: 870–879.
- 日野輝明・古澤仁美・伊藤宏樹・上田明良・高畑義啓・伊藤雅道 (2003) 大台ヶ原における生物間相互作用にもとづく森林生態系管理. 保全生態学研究 8: 145–158.
- 日野輝明・古澤仁美・伊藤宏樹・上田明良・高畑義啓・伊藤雅道 (2006) シカによる適切な森づくり. (世界遺産をシカが喰う シカと森の生態学. 湯本貴和・松田祐之編, 文一総合出版, 東京). 125–146.
- Hjältén, J. and Price, P.W. (1996) The effect of pruning on willow growth and sawfly population densities. *Oikos* 77: 549–555.
- Ito, M. and Hijii, N. (2002) Factors affecting refuge from parasitoid attack in a cynipid wasp, *Aphelonyx glanduliferae*. *Popul. Ecol.* 44: 23–32.
- Ito, M. and Hijii, N. (2004) Relationships among abundance of galls, survivorship, and mortality factors in a cynipid wasp, *Andricus morioka* (Hymenoptera: Cynipidae). *J. For. Res.* 9: 355–359.
- Itô, H. and Hino, T. (2004) Effects of deer, mice and dwarf bamboo on the emergence, survival and growth of *Abies homolepis* (Piceaceae) seedlings. *Ecol. Res.* 19: 217–223.
- Itô, H. and Hino, T. (2005) How do deer affect tree seedlings on a dwarf bamboo-dominated forest floor? *Ecol. Res.* 20: 121–128.
- Itô, H. and Hino, T. (2007) Dwarf bamboo as an ecological filter for forest regeneration. *Ecol. Res.* 22: 706–711.
- 小島弘昭 (2008) ゾウムシ研究の現状. 月刊むし 443: 17–27.
- Kruess, A. and Tscharutke, T. (1994) Habitat fragmentation, species loss, and biological control. *Science* 264: 1581–1584.
- Maeji, I., Yokoyama, S., and Shibata, E. (1999) Population density and range use of sika deer, *Cervus nippon*, on Mt. Ohdaigahara, central Japan. *J. For. Res.* 4: 235–239.
- Martinez, J.-J.Y. and Wool, D. (2003) Differential response of trees and shrubs to browsing and pruning: the effects on *Pistacia* growth and gall-inducing aphids. *Plant Ecol.* 169: 285–294.
- Olofsson, J. and Strengbom, J. (2000) Response of galling invertebrates on *Salix lanata* to reindeer herbivory. *Oikos* 91: 493–498.
- Plantard, O. and Hochberg, M.E. (1998) Factors affecting parasitism in the oak-galler *Neuroterus quercusbaccarum* (Hymenoptera: Cynipidae). *Oikos* 81: 289–298.
- Price, P.W. and Clancy, K.M. (1986) Interactions among three trophic levels: gall size and parasitoid attack. *Ecology* 67: 1593–1600.
- Roininen, H., Price, P.W., and Bryant, J.P. (1997) Response of galling insects to natural browsing by mammals in Alaska. *Oikos* 80: 481–486.
- Schönrogge, K., Stone, G.N., and Crawley, M.J. (1996) Abundance patterns and species richness of the parasitoids and inquilines of the alien gall-former *Andricus quercuscalicis* (Hymenoptera: Cynipidae). *Oikos* 77: 507–518.
- Shimazaki, A. and Miyashita, T. (2002) Deer browsing reduces leaf damage by herbivorous insects through an induced response of the host plant. *Ecol. Res.* 17: 527–533.
- 常田邦彦 (2006) 自然公園におけるシカ問題. (世界遺産をシカが喰う シカと森の生態学. 湯本貴和・松田祐之編, 文一総合出版, 東京). 20–37.
- Tscharutke, T. (1997) Vertebrate effects on plant-invertebrate food webs. *In* Multitrophic interactions in terrestrial systems. Gange, A.C. and Brown, B.K. (eds.), Blackwell Science Ltd., Cambridge, 277–297.
- Ueda, A., Hino, T., and Tabuchi, K. (2006) Deer browsing on dwarf bamboo affects the interspecies relationships among the parasitoids associated with a gall midge. *In* Gallling arthropods and their associates: Ecology and evolution, Ozaki, K., Yukawa, J., Ohgushi, T., and Price, P.W. (eds.), Springer-Verlag, Tokyo, 229–240.
- Yokoyama, S. and Shibata, E. (1998) The effects of sika-deer browsing on the biomass and morphology of a dwarf bamboo, *Sasa nipponica*, in Mt. Ohdaigahara, central Japan. *For. Ecol. Manage.* 103: 49–56.
- Yokoyama, S., Koizumi, T., and Shibata, E. (1996) Food habits of sika deer as assessed by fecal analysis in Mt. Ohdaigahara, central Japan. *J. For. Res.* 1: 161–164.
- Warner, P.J. and Cushman, J.H. (2002) Influence of herbivores on a perennial plant: variation with life history stage and herbivore species. *Oecologia* 132: 77–85.
- Washburn, J.O. and Corneil, H.V. (1981) Parasitoids, patches, and phenology: their possible role in the local extinction of a cynipid gall wasp population. *Ecology* 62: 1597–1607.