

尾瀬地域の湿原における 訪花昆虫の訪花頻度と周辺の森林面積との関係

水澤 玲子¹⁾

1) 福島大学人間発達文化学類

キーワード

防鹿柵 森林の下層植生 湿原生植物 送粉サービス ハナアブ類 膜翅目

要旨

尾瀬地域では1990年代ごろからニホンジカの過採食や踏みつけによる湿原植生への被害が問題となり始めた。現在は、湿原を取り囲むように防鹿柵を設置することで湿原生植物の保護が図られているが、森林域では依然としてニホンジカの過採食による下層植生の衰退が目につく。本研究では、下層植生の劣化による森林生の訪花性昆虫の減少が湿原生植物の送粉システムにまで波及する可能性に着目し、花に昆虫が訪花する頻度と周辺の森林面積との関係を調べた。尾瀬ヶ原周辺、尾瀬沼周辺、および御池田代周辺の、湿原と隣接する森林において訪花昆虫の調査を実施し、31の植物カテゴリーで6目12カテゴリーの訪花昆虫を確認した。このうち、ハナアブ類、その他の双翅目、マルハナバチ類、およびその他の膜翅目（アリ類を除く）の4つの訪花昆虫カテゴリーについて、訪花頻度と半径100m以内に含まれる森林面積との相関を分析したところ、ハナアブ類を除く3カテゴリーで正の相関が検出された。この結果は、湿原の訪花昆虫の多くが、湿原ではなく森林で発生していることを示唆している。今後は、森林における送粉者の減少が湿原生植物の繁殖状況に及ぼす影響の強さについて明らかにする必要がある。

1. はじめに

尾瀬地域では1990年代ごろからニホンジカの増加による湿原生植物の被食被害が問題となり始めた（庄司・後藤 2019）。湿原植生をニホンジカの採食圧から保護する目的で、2014年から大江湿原で、2020年からは御池田代で、それぞれ防鹿柵が設置されており、尾瀬ヶ原でも試験的な柵の設置が開始されている。一方で、防鹿柵の外側、すなわち森林域では依然としてニホンジカの採食圧が高い状態が続いている。大江湿原と浅湖湿原をつなぐ木道沿いや元湯山荘から大櫛沢までの木道沿いなどで、森林下層植生の衰退が目につく。

このようなニホンジカの過採食による下層植生の衰退は、植物に依存した生活史を持つ森林生昆虫の密度にも影響を及ぼすことが知られている（上田ほか 2008, Sakata & Yamasaki 2015）。Sakata & Yamasaki (2015)によれば、ニホンジカの過採食によって森林の下層植生が衰退すると、蜜源植物や食草といった昆虫類の餌資源および営巣・産卵環境が減少し、その結果としてマルハナバチ類やヒメハナバチ類などの送粉者が減少し、少なくともタニウツギ属 *Weigela* では種子の生産量が減少することが報告されている。

森林生の送粉者は、森林に隣接する非森林環境の植物の送粉者としても機能する。Taki *et al.* (2010)は、茨城県常陸太田市の蕎麦畑における研究から、半径3km以内の森林面積が大きい畠ほど森林生送粉

者であるニホンミツバチの訪花頻度が高く、結実率も高くなることを報告している。

これらの先行研究の結果は、森林における下層植生の劣化が送粉昆虫の減少を介して、湿原生植物の種子生産にも影響しうることを示唆している。しかし、尾瀬地域の主要な湿原はいずれも亜高山帯に成立した高層湿原であり、低地や山地、あるいは耕作地の研究成果をそのまま尾瀬地域の湿原環境に外挿して理解しようとするることは適切とは言えない。本研究では、尾瀬地域の湿原の送粉者相と訪花頻度が、周囲の森林からどの程度影響を受けているのかを明らかにするために、福島県側の湿原および周辺の森林において訪花昆虫の訪花頻度と周囲の森林面積との相関を調べた。

2. 方法

2-1 訪花昆虫の観察

2020年から2024年にかけての6月から9月に、図1に示す尾瀬ヶ原周辺、尾瀬沼周辺、及び御池田代周辺において、開花している植物を任意に抽出して訪花昆虫の観察をおこなった。観察地点の位置情報はGPS（OREGON 750TJ, Garmin Ltd.）を用いて記録した。訪花昆虫は目視により可能な限り下位の分類単位まで同定し、必要に応じて採集も併用した。

観察の時間帯は6時30分から16時30分、1パッチ当たりの観察時間は10分間とした。1パッチとは、観察対象が木本種の場合は1株を、草本種の場合は近い位置で開花している株の塊を指すものとし、木本種の場合は1パッチ内の花序数を、草本種の場合は株数をディスプレイサイズと見なして記録・解析をおこなった。

2-2 データ解析

記録された訪花昆虫はデータ解析のために、ハナアブ類、その他の双翅目、マルハナバチ類、アリ類、その他の膜翅目、セセリチョウ類、ヒヨウモンチョウ類、その他の鱗翅目、ハナカミキリ類、その他の甲虫目、カメムシ類、およびハサミムシ類の12カテゴリーに便宜的に分けられた。植物はおおむね種をそのまま解析上のカテゴリーとして扱ったが、アザミ類、リンドウ類、およびヒヨドリバナ類は、同じ属に分類される複数の種を一つのカテゴリーにまとめた。

データの解析には統計解析ソフト R 4.4.2 を用いた（R Core Team 2024）。周囲の森林環境が訪花頻度に影響するかどうかを分析するために、R パッケージ glmmTMB 1.1.10 を用いて（Brooks *et al.* 2017），訪花回数を応答変数、周囲の森林面積を説明変数に含む一般化線形混合モデルを作成し、AIC によるモデル選択を行った。対象となった訪花昆虫カテゴリーは、ハナアブ類、その他の双翅目、マルハナバチ類、およびその他の膜翅目の4カテゴリーで、統計モデルはカテゴリーごとに作成した。説明変数（固定効果）には、観察地点から半径 100 m 以内に含まれる森林面積に加えて、調査日、観察開始時刻、およびディスプレイサイズを含み、交互作用項は考慮していない。ランダム効果には植物カテゴリーを設定し、応答変数の確率分布はポアソン分布を仮定した。AICに基づくモデル選択には R パッケージの MuMIn 1.48.4 を用いた（Barton 2024）。観察地点から半径 100m の範囲に含まれる森林面積の算出には QGIS 3.16 Hannover を用い（QGIS.org 2020），地理院タイルの森林（国有林）の空中写真（林野庁）および Google マップの航空写真を併用して森林と湿原の境界を手動でデジタイ징した。さらに、湿原と森林の間で植物と訪花昆虫の関係を比較するために、湿原内と森林内のそれについて、R パッケージの bipartite 2.20 を

用いたエコロジカルネットワークを描画した (Dormann *et al.* 2008, Dormann *et al.* 2009).

3. 結果

全体で, 31 の植物カテゴリーについて合計 128 回, 21.3 時間の観察を行い (表 1), 27 の植物カテゴリーで 6 目 12 カテゴリーの訪花昆虫が確認された (表 2). このうち, モデル選択には, ディスプレイサイズと開始時刻に欠損値を含むデータを除去した 30 の植物カテゴリーの 107 回分の観察データを用いた.

モデル選択の結果, ハナアブ類, その他の双翅目, マルハナバチ類, およびその他の膜翅目のうち, ハナアブ類を除く 3 つのカテゴリーで, 半径 100 m 以内に含まれる森林面積が訪花頻度に対して意味のある説明変数として選択され, その効果は正であった (図 2, 表 3, 表 4).

植物と訪花昆虫のエコロジカルネットワークでは, 湿原ではハナアブ類が, 森林ではその他の膜翅目が優占していた (図 3). ハナアブ類は湿原ではサワギキョウ, アキノキリンソウ, およびイワショウブに多く訪花していたのに対し, 森林ではミツバオウレンへの訪花が多かった. その他の膜翅目は湿原では様々な植物を訪花していたのに対して, 森林ではアキノキリンソウおよびハナニガナへの訪花が多かった. また, マルハナバチ類は湿原と森林のどちらにおいても, オクトリカブトに良く訪花する傾向が見られた.

4. 考察

訪花頻度の分析の対象となった訪花昆虫カテゴリーのうち, ハナアブ類を除く三つのカテゴリーで, 湿原の中心部ほど訪花頻度が低くなる傾向が見られた. この結果は, 湿原生植物に訪花するこれらの昆虫が, 湿原ではなく森林の中で多く発生していることを示唆している. 例えば, マルハナバチ類は土中や家屋に作られた野ネズミ類の古巣, あるいは樹上の小動物の古巣などに営巣するとされており (木野田ほか 2013), スポンジのように水を吸った湿原の中心部には営巣に適した環境が乏しいと考えられる. その他の双翅目とその他の膜翅目はどちらも目レベルのカテゴリーであるためそれをひとまとめにして議論することは難しいが, その他の膜翅目のカテゴリーにまとめられたギングチバチ類やハナバチ類は, 地中や朽ち木に穴をあけたり, ヨシのような植物の茎の空洞を利用したりして巣をつくるものが多いとされる (多田内 2020, 寺山・須田 2016). 本研究で調査地とした地域では林床にはササ類が, 湿原周縁部にはヨシが自生するが, 湿原の中心部には産卵環境となりそうな植物が乏しい. 双翅目についても同様に, 湿原の中よりも森林において多く発生しているものと推測されるが, 筆者の力量ではハナアブ科以外の双翅目昆虫については科の同定すらおぼつかないためここでは産卵環境についての議論は控える.

このように, 湿原には膜翅目昆虫の産卵環境が乏しいにも関わらず, 尾瀬地域の湿原には送粉シンドロームの観点からマルハナバチ媒と考えられる湿原生植物が多数生育する. 本研究で観察した植物では, オクトリカブト, サワギキョウ, ヒオウギアヤメ, あるいはエゾリンドウなどがこれに該当する. また尾瀬地域の湿原の主要な観光資源の一つであるニッコウキスゲも, 操作実験に基づく厳密な検証研究は見当たらないもののマルハナバチ類による訪花の観察事例は珍しくない (田中 1999, Lelej & Kupianskaya 2000, 安元 2011). 本研究でもマルハナバチ類の訪花が確認されている. 森林におけるマルハナバチ類の発生状況はこのような湿原生植物の繁殖状況に影響する可能性がある.

一方で, ハナアブ類の訪花頻度は湿原の中心部でも減少しなかった. さらに訪花者全体に対するハナアブ類の割合は森林と比べて湿原で顕著に高く, この傾向は先行研究とも一致している (鈴木ほか 2008).

筆者がこれまでに尾瀬地域の湿原で採集したハナアブ類としては、ナミハナアブ、ホソヒラタアブ、ヒメヒラタアブ、およびフタホシヒラタアブなどが多く見られたが、いずれも湿原で発生することが可能な繁殖生態を持つ。ナミハナアブの幼虫は止水中の有機物を食べて成長する (Sasaki & Mikami 2007, 岸 2020)。ホソヒラタアブ、ヒメヒラタアブ、およびフタホシヒラタアブは植物に産卵し、幼虫はその植物につくアブラムシ類を捕食する (奥野 1972)。

個々の植物種に対するハナアブ類の送粉者としての貢献は現在のところ十分に解明されていないが、筑波実験植物園で実施された体表花粉のDNA分析では、ハナアブ類の体表から多様な植物の花粉が検出されている (Horiuchi *et al.* 2022)。したがって、本研究でハナアブ類の訪花が確認された植物カテゴリーのうち、花が小さくかつ雄蕊や雌蕊が露出している植物では、ハナアブ類が送粉者として十分に機能しているものと考えられる。本研究で観察された植物では、ヒヨドリバナ類、チョウジギク、アキノキリンソウ、ウメバチソウ、アザミ類、イワショウブ、ミズギク、リュウキンカ、オオバセンキュウ、ハンゴンソウ、コバイケイソウ、ミツバオウレン、ヤマハハコ、およびハナニガナなどがこれに該当する。湿原を取り囲むように防鹿柵を設置するという現行の鹿害対策は、湿原で発生する送粉者であるハナアブ類の涵養という観点からも効果が期待される。

本研究の結果は、森林における訪花性昆虫の減少が湿原生植物に対する送粉サービスの減少にまで波及する可能性があることを示唆した。湿原に防鹿柵を設置する際には、意図的に森林環境を含むようするなど、森林で発生する送粉者を涵養するための配慮が必要かもしれない。ただし、本研究では森林における訪花性昆虫の減少が湿原生植物の繁殖成功の低下を招くほど深刻なものになりうるかどうかまでは明らかにしていない。今後は、森林における訪花性昆虫の密度と近隣の湿原生植物の繁殖状況との関連を明らかにする必要がある。

謝辞

本調査の遂行にあたり、次の方々にご協力いただきました。ここに深く感謝申し上げます。石橋舞咲、工藤みなみ、後藤柚香、齋藤佑樹、佐藤うらら、根本翼、野崎琉樹也、山下由美、および吉成真人（順不同、敬称略）。

引用文献

- Bartoń K. (2024) MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.48.4, <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>.
- Brooks M. E., Kristensen K., van Benthem K. J., Magnusson A., Berg C. W., Nielsen A., Skaug H. J., Maechler M., Bolker B. M. (2017) glmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *The R Journal*, 9: 378-400.
doi:10.32614/RJ-2017-066
- Dormann C., Fruend J., Bluethgen N., Gruber B. (2009) Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal*, 2: 7-24.
- Dormann C., Gruber B., Fruend J. (2008) Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R News*, 8: 8-11.

- Google (2025) Google Maps. <https://www.google.com/maps> (2025年2月24日確認)
- Horiuchi, Y., Ishii, C., Kamijo, T., & Tanaka, N. (2022) Generalist flower-visiting hoverflies as non-negligible actors in pollen transport network in a botanical garden: Verification of a hoverfly pollen transport network using pollen DNA barcoding. *Arthropod-Plant Interactions*, 16: 171-181. doi:10.1007/s11829-022-09896-y
- 岸茂樹 (2020) 花を訪れる昆虫たち. 昆蟲(ニューシリーズ), 23: 156-159.
- 木野田公君・高見澤今朝雄・伊藤誠夫 (2013) 日本産マルハナバチ図鑑. 北海道大学出版会, 札幌.
- 国土地理院ウェブサイト, 地理院タイル, 森林(国有林)の空中写真(林野庁),
<https://maps.gsi.go.jp/development/ichiran.html> (2025年2月23日確認)
- Lelej, A. S., & Kupianskaya, A. N. (2000) The bumble-bees (HYMENOPTERA, APIDAE, BOMBINAE) of the Kuril islands. *Far Eastern Entomologist*, 95: 1-17.
- 奥野孝夫 (1972) ヒラタアブ類の生活. *植物防疫*, 26: 231-237.
- QGIS.org (2020) QGIS Geographic Information System. QGIS Association. <https://qgis.org>. (2025年2月23日確認)
- R Core Team (2024) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Sakata, Y., & Yamasaki, M. (2015) Deer overbrowsing on autumn-flowering plants causes bumblebee decline and impairs pollination service. *Ecosphere*, 6: 1-13. doi:10.1890/ES15-00401.1
- Sasaki, H., & Mikami, A. (2007) Droneflies (Diptera: Syrphidae) occurring from manure and effluent of manure in Hokkaido, Japan. *Medical Entomology and Zoology*, 58: 63-71. doi:10.7601/mez.58.63_1
- 庄司亜香音・後藤拓弥 (2019) 尾瀬国立公園におけるニホンジカ対策. *水利科学*, 62: 99-118. doi:10.20820/suirikagaku.62.6_99
- 鈴木まほろ・千葉武勝・長谷川勉 (2008) 春子谷地の訪花昆虫相. In 春子谷地生物相調査報告書 (pp. 34-36). 春子谷地生物相調査グループ, 盛岡.
- 多田内修 (2020) 野生ハナバチ類の分類, 生態, その減少と保全. 農業および園芸, 95: 291-300.
- Taki, H., Okabe, K., Yamaura, Y., Matsuura, T., Sueyoshi, M., Makino, S., & Maeto, K. (2010) Effects of landscape metrics on *Apis* and non-*Apis* pollinators and seed set in common buckwheat. *Basic and Applied Ecology*, 11: 594-602. doi:10.1016/j.baae.2010.08.004
- 田中肇 (1999) 尾瀬の花の受粉生態学的研究—基礎データと保全に関する提言—. In 尾瀬の総合研究(福島・群馬・新潟三県合同調査) (pp. 529-571). 尾瀬総合学術調査団 1998, 前橋.
- 寺山守・須田博久 (2016) 日本産有剣ハチ類図鑑. 東海大学出版部, 平塚.
- 上田明良・田渕研・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. doi:10.4005/jjfs.90.335
- 安元暁子 (2011) キスゲ属植物における送粉シンドロームの平行進化:交雑による遺伝子浸透仮説の検証. 科学研究費補助金研究成果報告書, 課題番号: 21770025.

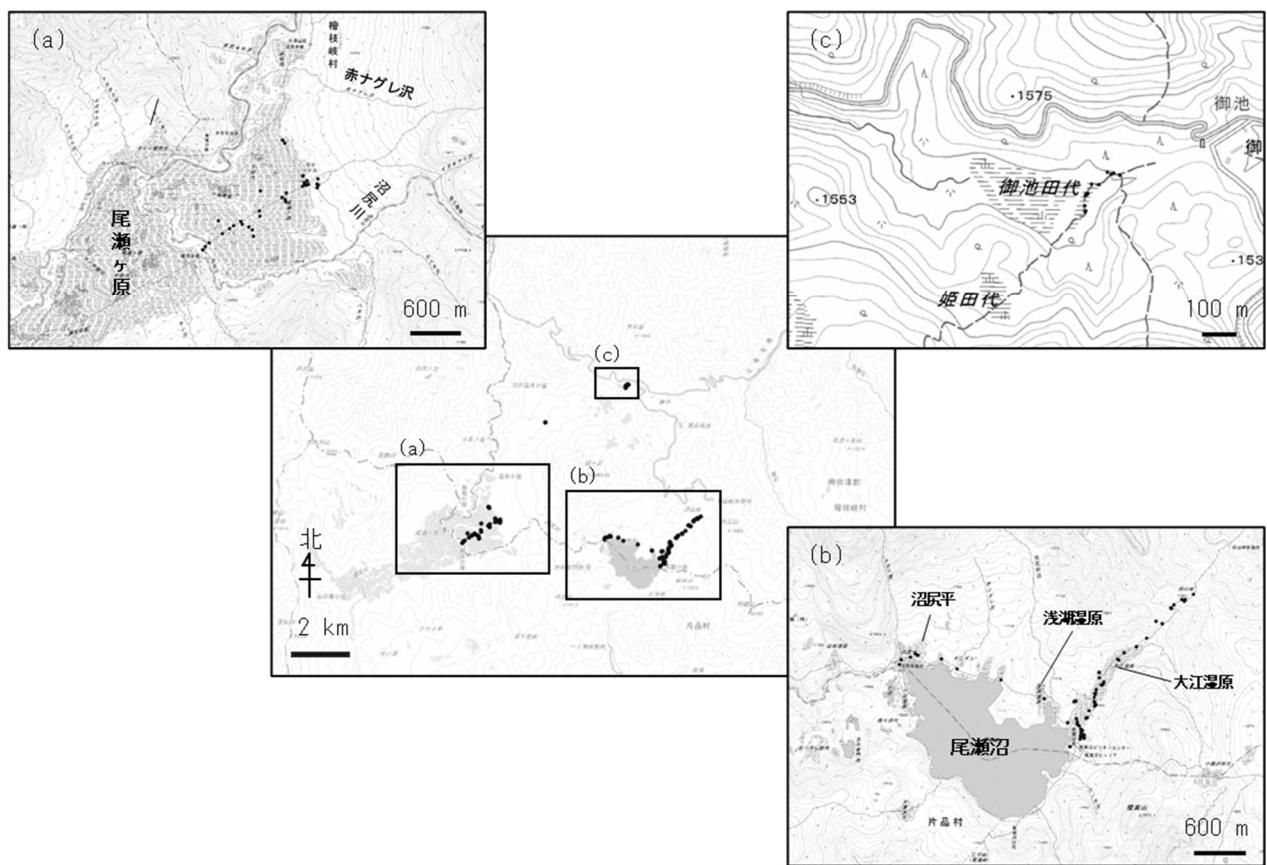


図1 調査地点. 尾瀬ヶ原周辺 (a), 尾瀬沼周辺 (b), および御池田代周辺 (c) において調査を実施した. 地理院地図 (電子国土 web) (<https://maps.gsi.go.jp/>) を加工.

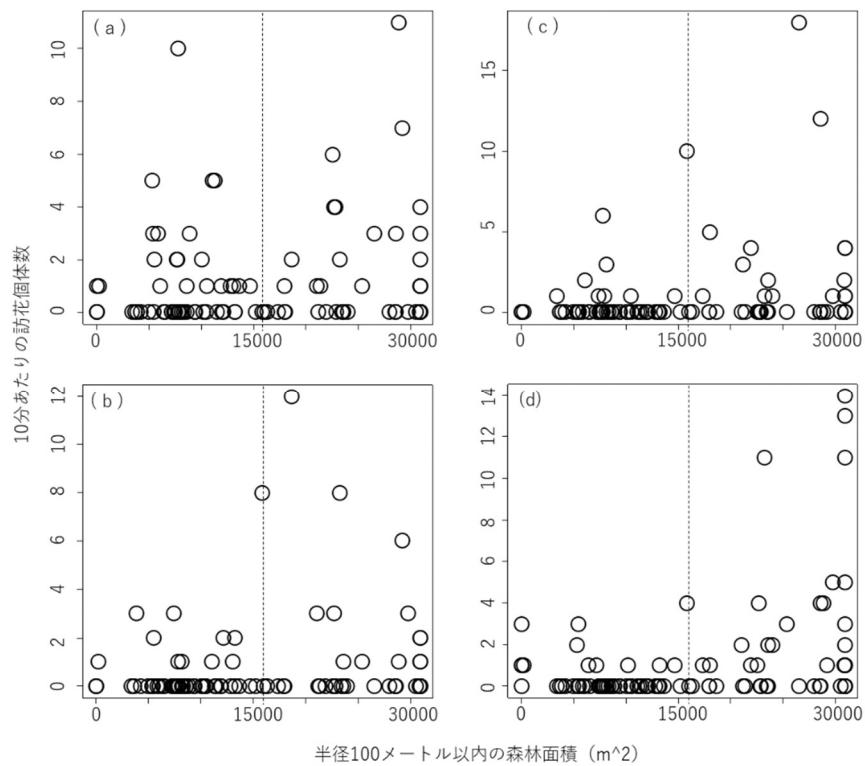


図2 ハナアブ類 (a),
その他の双翅目 (b), マ
ルハナバチ類 (c), およ
び他の膜翅目 (アリ
類を除く) (d) の訪花頻度
と半径 100 m 以内に含ま
れる森林面積との関係.
破線は、半径 100 m の円
の面積の 50% にあたる
15707.5 m² を示す.

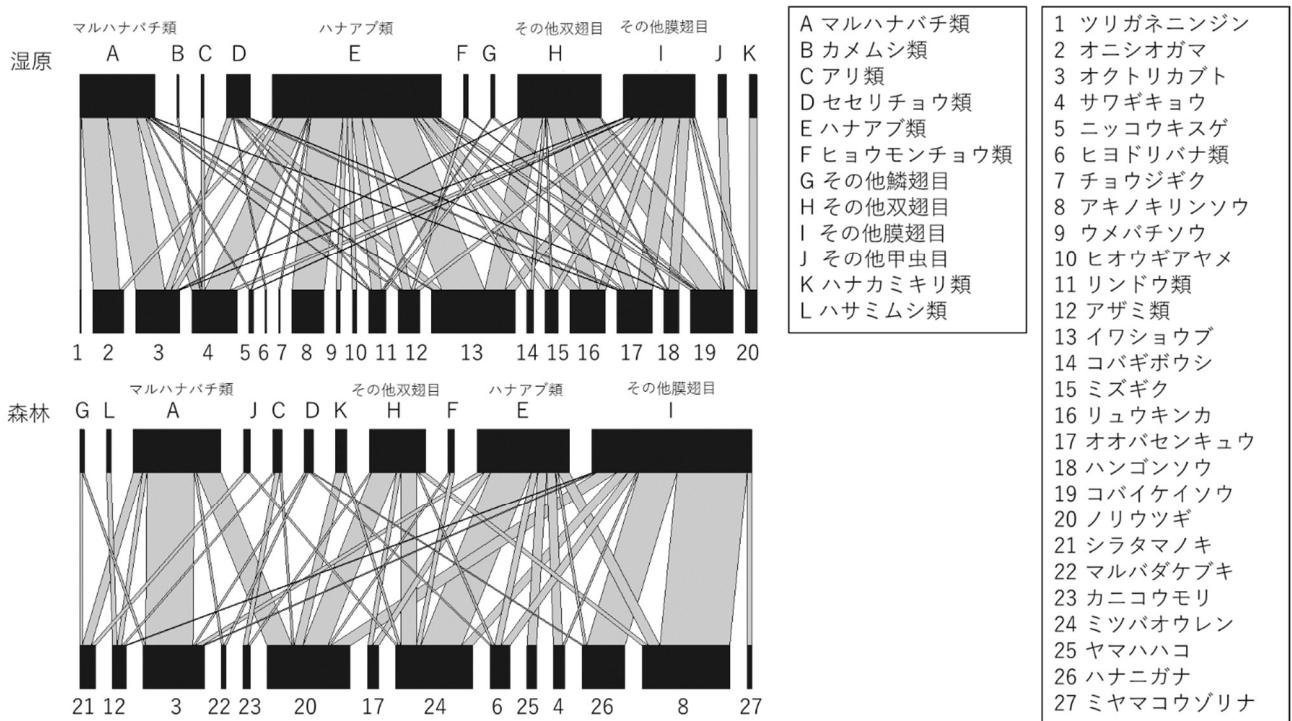


図3 湿原内および森林内の訪花昆虫カテゴリー (A-L) と植物カテゴリー (1-27) のネットワーク.

表1 植物カテゴリーの観察回数および比率.

科	植物カテゴリー	観察回数	比率
チシマゼキショウ科	イワショウブ	24	18.8%
シュロソウ科	コバイケイソウ	2	1.6%
アヤメ科	ヒオウギアヤメ	2	1.6%
ススキノキ科	ニッコウキスゲ	2	1.6%
キジカクシ科	コバギボウシ	2	1.6%
キンポウゲ科	オクトリカブト	13	10.2%
	ミツバオウレン	1	0.8%
	リュウキンカ	3	2.3%
バラ科	ワレモコウ	1	0.8%
ニシキギ科	ウメバチソウ	1	0.8%
ミズキ科	ゴゼンタチバナ	1	0.8%
アジサイ科	ノリウツギ	3	2.3%
ツツジ科	ギンリョウソウ	1	0.8%
	シラタマノキ	1	0.8%
リンドウ科	リンドウ類（エゾリンドウ, オヤマリンドウ, ツルリンドウ）	12	9.4%
ハマウツボ科	オニシオガマ	1	0.8%
キキョウ科	サワギキョウ	11	8.6%
	ソバナ	1	0.8%
	ツリガネニンジン	1	0.8%
キク科	アキノキリンソウ	8	6.3%
	アザミ類（オゼヌマアザミ, ナンブアザミ, ノアザミ）	10	7.8%
	カニコウモリ	1	0.8%
	ヒヨドリバナ類（サケバサワヒヨドリ, ヨツバヒヨドリ）	4	3.1%
	チョウジギク	1	0.8%
	ハナニガナ	1	0.8%
	ハンゴンソウ	3	2.3%
	マルバダケブキ	2	1.6%
	ミズギク	8	6.3%
	ミヤマコウゾリナ	1	0.8%
	ヤマハハコ	3	2.3%
セリ科	オオバセンキュウ	3	2.3%
合計		128	

表2 訪花昆虫カテゴリーの出現回数および比率.

目	訪花昆虫カテゴリー	訪花回数	比率
双翅目	ハナアブ類	156	30.1%
	その他の双翅目	82	15.8%
膜翅目	マルハナバチ類	90	17.3%
	アリ類	6	1.2%
	その他の膜翅目	120	23.1%
鱗翅目	ヒヨウモンチョウ類	6	1.2%
	セセリチョウ類	20	3.9%
	その他の鱗翅目	5	1.0%
甲虫目	ハナカミキリ類	10	1.9%
	その他の甲虫目	9	1.7%
革翅目	ハサミムシ類	2	0.4%
半翅目	カメムシ類	1	0.2%
	不明	12	2.3%
合計		519	

表3 フルモデルおよびベストモデルに含まれる説明変数 (+) と含まれない説明変数 (-).
ディスプレイはディスプレイサイズ, χ^2/df はピアソンのカイニ乗統計量を残差自由度で割った値を表す.

訪花昆虫カテゴリー	モデル	森林面積	調査日	調査時刻	ディスプレイ	AIC	残差自由度	χ^2/df
ハナアブ類	フル	+	+	+	+	343.6	101	1.88
	ベスト	-	-	+	+	339.9	103	1.84
その他の双翅目	フル	+	+	+	+	205.9	101	0.89
	ベスト	+	-	-	+	203.3	103	0.88
マルハナバチ類	フル	+	+	+	+	192.2	101	0.68
	ベスト	+	-	-	+	188.9	103	0.64
その他の膜翅目	フル	+	+	+	+	311	101	1.87
	ベスト	+	+	-	-	307.5	103	1.80

表4 ベストモデルの要約. いずれもデータ数は107個,
ランダム効果には植物カテゴリーを用いている.

ハナアブ類 (AIC: 339.9, BIC: 350.6, LogLik: -166, dev: 331.9, df.res: 103)

ランダム効果	Groups	Name	Variance	Std.Dev.	
	植物カテ	(Intercept)	0.9763	0.9881	
固定効果	Estimate	Std.	Error	z値	p値
(Intercept)	-1.77788	0.592671	-3	0.0027	**
時刻	0.022557	0.009703	2.325	0.0201	*
ディスプレイサイズ	0.008062	0.005318	1.516	0.1295	

その他の双翅目 (AIC:203.3, BIC:214, LogLik: -97.6, dev: 195.3, df.res: 103)

ランダム効果	Groups	Name	Variance	Std.Dev.	
	植物カテ	(Intercept)	3.578	1.892	
固定効果	Estimate	Std.	Error	z値	p値
(Intercept)	-1.38048	0.729761	-1.892	0.0585	
半径100m以内の森林面積	-0.00341	0.002301	-1.482	0.1382	
ディスプレイサイズ	0.01957	0.008416	2.325	0.0201	*

マルハナバチ類 (AIC:188.9, BIC:199.5, LogLik: -90.4, dev: 180.9, df.res: 103)

ランダム効果	Groups	Name	Variance	Std.Dev.	
	植物カテ	(Intercept)	19.29	4.392	
固定効果	Estimate	Std.	Error	z値	p値
(Intercept)	-6.42324	1.728234	-3.717	0.000202	***
半径100m以内の森林面積	0.005413	0.001566	3.456	0.000548	***
ディスプレイサイズ	0.048267	0.011824	4.082	4.46E-05	***

その他の膜翅目 (AIC: 307.5, BIC: 318.2, LogLik: -149.7, dev: 299.5, df.res: 103)

ランダム効果	Groups	Name	Variance	Std.Dev.	
	植物カテ	(Intercept)	1.445	1.202	
固定効果	Estimate	Std.	Error	z値	p値
(Intercept)	-5.81748	1.304693	-4.459	8.24E-06	***
半径100m以内の森林面積	0.005101	0.001453	3.512	0.000445	***
調査日	0.038187	0.011043	3.458	0.000544	***

Signif. codes: *** p < 0.001, ** p < 0.01, * p < 0.05