

令和 4 年 6 月 15 日現在

機関番号：24302

研究種目：基盤研究(C)（一般）

研究期間：2018～2021

課題番号：18K05750

研究課題名（和文）暖温帯林におけるブナ科樹種の構成割合の変化が種子生産の年変動に与える影響の解明

研究課題名（英文）Effects of changes in mixed ratios of fagaceous species on their annual variability in acorn production patterns in a warm-temperate region

研究代表者

平山 貴美子 (Hirayama, Kimiko)

京都府立大学・生命環境科学研究科・准教授

研究者番号：10514177

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,500,000円

研究成果の概要（和文）：西日本の暖温帯域において、遷移の進行などによりブナ科樹種の構成割合が異なる複数林分において、各ブナ科樹種の種子生産パターンを調べたところ、古くから当該樹種の分布密度が高いところでは、その樹種を加害する種子食昆虫の密度も高く、それが雌繁殖器官や成熟健全堅果の生産に大きく影響し、年変動が引き起こされている可能性が明らかとなった。一方、当該樹種の密度が近年になって増加しているところでは、その樹種を加害する種子食昆虫の密度が低く、雌繁殖器官生産量に応じた成熟健全堅果の生産がなされていることが考えられた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

京都盆地周辺では急速なコジイの分布拡大・落葉広葉樹林から常緑広葉樹林への遷移が見られるが、そのような森林の変化に、各常緑ブナ科樹種の低密度時における種子生産性の高さが関係しているかもしれないことが明らかとなった。散布前の種子食昆虫の種子生産に対する影響を様々な林分で包括的に調べた研究はこれまでになく、森林動態や種多様性維持機構の解明に大きく貢献する成果であると考えられる。

研究成果の概要（英文）：We investigated the relationships between the annual variation in acorn production and pre-dispersal insect damage to acorns in fagaceous species in several warm-temperate forests that had different mixed ratios of their species. In stands where the density of species had been high, pre-dispersal insect damage to their acorns was severe, which contributed to annual variability in female flowers or sound acorn production of the species. On the other hand, in stands where the density of species had increased recently, impact of pre-dispersal insect damage was low, and amount of their sound acorn production were mainly regulated by the amount of their female flower production. Such changes in impact of pre-dispersal damage on acorn production patterns with respect to mixed-ratio of fagaceous species in forest stands may relate to forest succession in a warm-temperate region.

研究分野：森林生態学

キーワード：種子生産の年変動 ブナ科樹種 種子食昆虫 種子散布前加害 密度効果 遷移 暖温帯林

### 1. 研究開始当初の背景

温帯域の森林の主要構成種であるブナ科樹種の種子（堅果）は、開花直後から結実に至るまで様々な種子食昆虫に被害され、それが種子生産に大きな影響を与えることが知られている。近年、様々な森林での研究において、ある種の個体密度が高くなると、捕食者や種特異的に感染する菌が集中しやすく、同種の実生や稚樹といった子個体の死亡率が高くなるといった負の密度依存効果が存在することが報告されてきている。このような生物的要因は、森林の更新動態や種多様性の維持に大きく影響することが指摘されている。

我が国は、かつて薪炭林など人が利用する森林（いわゆる里山林）が広く見られたが、燃料革命以降その多くが放置され、遷移が進行している。西日本の暖温帯域では、アカマツ・コナラを中心とする林からコナラ・アベマキなどが優占する落葉広葉樹林、シイ・カシが優占する常緑広葉樹林へと変化してきており、優占的なブナ科樹種の構成割合の変化が認められる。このような林分におけるブナ科樹種の構成割合（各樹種の密度）は、種子食昆虫の密度や加害パターンといった生物的要因を変化させ、それが各ブナ科樹種の種子生産にも影響している可能性がある。

近年、西日本暖温帯域の森林では、遷移の進行と同時に、ナラ枯れの拡大、シカによる下層植生の喪失、森林面積の減少や分断化が進行している。森林の構成種の変化に伴って、優占種である各ブナ科樹種の種子生産パターンがどのように変化するのか明らかになれば、科学的な知見に基づいた森林の変化予測や適切な更新管理の構築に貢献できると考えられる。

### 2. 研究の目的

本研究の目的は、暖温帯域のブナ科樹種の構成割合の異なる複数林分において、林分における各ブナ科樹種の構成割合の変化が、散布前の種子食昆虫による加害という生物的要因を介し、種子生産パターンにどのような影響を与えるのかを解明することである。その際、開花後初期におこる昆虫による加害から着目すると共に、これまでの研究で重要視されてきた気象要因や資源要因と種子生産の年変動の関連性についても可能な限り解析した。これにより、種子食昆虫による加害という生物的要因が種子生産にどのくらい影響を及ぼすのか定量的に把握した（図1）。

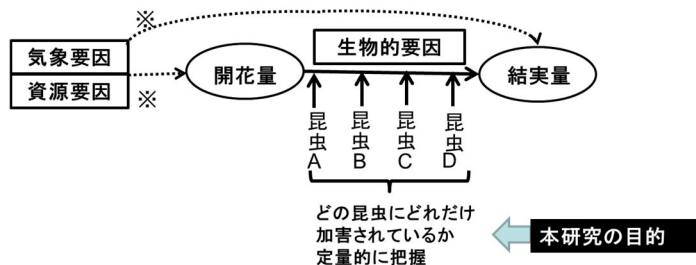


図1 開花から結実までに至る過程で影響する要因と本研究の着目点

### 3. 研究の方法

本研究は、主に人為攪乱の影響の大きな京都盆地周辺の森林とともに、人為攪乱の影響の小さい宮崎県綾町の常緑広葉樹林を対象に調査を行った。調査対象林分は表1の2地域6林分となっており、人為攪乱からの時間とブナ科樹種の構成割合がそれぞれ異なっている。

表1 本研究の調査対象林分と各林分の胸高断面面積合計におけるブナ科樹種の構成割合

調査対象林分	調査開始	落葉性 アベマキ	落葉性 コナラ	常緑性 アラカン	常緑性 コジイ	常緑性 スダジイ	常緑性 イチイガン	常緑性 ウラジロガン
<b>京都盆地周辺の森林</b>								
① 宝ヶ池・落葉広葉樹林(50年生)*	H22~	26%	15%	15%	1%			
② 宝ヶ池・常緑広葉樹林(70年生)	H22~	12%	6%	2%	68%			
③ 東山・常緑広葉樹林(100年生)	H23~			0.03%	77%			
④ 上賀茂・落葉広葉樹林(60年生)	H26~		12%	0.3%	3%			
<b>宮崎県綾町の森林</b>								
⑤ 綾・常緑広葉樹林A(100年生以上)	H27~				17%	12%	9%	5%
⑥ 綾・常緑広葉樹林B(100年生以上)	H27~				42%	4%	4%	2%

\*人の利用から放置された時間をもとにおおよその林齢をしめた。

具体的な研究方法は以下の通りである。

( 1 ) 林分レベルでの各ブナ科樹種の雌花開花量、各種子食昆虫の加害割合、成熟健全堅果量の把握

各林分において定期的に設けられたシードトラップにおいて、各ブナ科樹種の雌花から種子(堅果)を定期的に回収し、各年度毎の雌花の開花量や、各種子食昆虫の加害時期、加害割合、成熟健全堅果量を継続的に把握した。

( 2 ) ブナ科樹種における種子食昆虫の種子摂食パターン、生活史の把握

林分レベルで見られた各ブナ科樹種の種子食昆虫について飼育し、成虫を羽化させて、形態観察とDNA分析を行い、できる限り種同定を行った。羽化については、野外とほぼ同等の飼育条件下で羽化時期を特定できるよう試みた。また、種子への幼虫の摂食パターンを観察するとともに、羽化した成虫の種子への摂食、種子への産卵パターンを観察した。これらにより、主要ブナ科種子食昆虫について、寄主範囲、樹種選好性、種子摂食量、産卵率などを求めた。

( 3 ) 主要ブナ科樹種における個体レベルでの雌花開花量、各種子食昆虫の加害割合、成熟健全堅果量の年変動の把握

各林分における主要ブナ科樹種(コジイ、コナラ、アラカシ、ツクバネガシ)について5個体程度選び出し、その樹冠下にシードトラップを設置して季節的な回収を行った。(1)と同様に、各年度毎の雌花開花量、各種子食昆虫の加害時期、加害割合、成熟健全堅果量を継続的に把握するとともに、個体内の年変動、個体間の年変動の同調性の解析を行った。

( 4 ) 主要ブナ科樹種における個体レベルでの雌花開花量、成熟健全堅果量の年変動と気象要因・資源動態との関連性の把握

(3)で選び出した主要ブナ科樹種の個体のうちコナラ、アラカシ、ツクバネガシについて、季節的に枝を採取し、堅果成長パターンや次年度の花芽がいつ形成されるか調べるとともに、枝内の窒素・炭素濃度を計測した。これらにより、各成長期での気象や養分動態と次年度雌花開花量や成熟健全堅果量の関連性についても調べた。

以上の方法で得られた結果を統合し、林分における各ブナ科樹種の構成割合の変化が種子生産の年変動パターンにどのような影響を与えるか、散布前の種子の加害という生物的要因に着目して定量的な解明を行った。

#### 4. 研究成果

得られた研究成果について主要ブナ科樹種別に示す。

( 1 ) コジイ

京都盆地周辺において、最近コジイが優占してきた宝ヶ池・常緑広葉樹林(「宝ヶ池」)と古くからコジイの優占が見られた東山・常緑広葉樹林(「東山」)、さらに人為の影響が少ないと考えられている宮崎県綾・常緑広葉樹林(「綾」)において、コジイの雌繁殖器官及び成熟健全堅果の落下量や散布前における種子食昆虫による加害の季節パターンを調べたところ、いずれの林分においても他のブナ科樹種には見られないツヤコガ科の蛾の一種の幼虫やカタビロコバチ科のハチの一種による種子への加害が優占していた。これらはいずれも未記載種であり、コジイのスペシャリストであると考えられた。しかしながら、最近コジイが優占してきた「宝ヶ池」ではそれらの加害割合は少なく、毎年比較的多くの成熟健全堅果が生産されていたものの、「東山」や「綾」ではそれらの加害割合が非常に高く、特に「綾」では殆ど成熟健全堅果が生産されない年もあることが明らかとなった。

「宝ヶ池」と「綾」において、コジイの個体レベルでの雌繁殖器官及び成熟健全堅果の落下量や昆虫の加害の影響を調べたところ、「宝ヶ池」では個体における雌繁殖器官の生産の年変動が小さく、昆虫の加害の影響も小さかったが、「綾」では個体における雌繁殖器官の生産の年変動が非常に大きく、それが個体間で同調していることが明らかとなった。綾では雌繁殖器官の生産が少ない年には、特にコジイのスペシャリストと考えられるツヤコガ科の蛾の幼虫による加害が卓越し、成熟健全堅果が殆ど生産されていなかった。一方、雌繁殖器官の生産が多い年にはそれらの加害が少なくなり、成熟健全堅果が多く落下していた。また雌繁殖器官の生産量の前年比と虫害率の間には負の関係性が認められた。すなわち「綾」では、コジイの繁殖器官生産の年変動にコジイのスペシャリスト昆虫との関係が大きく影響している可能性が示唆された。

( 2 ) コナラ

京都盆地周辺において、アベマキとコナラの優占する宝ヶ池・落葉広葉樹林(「宝ヶ池」)と、アベマキが欠落しコナラ・アラカシ・ヒノキなどが混交する上賀茂・落葉広葉樹林(「上賀茂」)でコナラの雌繁殖器官及び成熟健全堅果の落下量や散布前における種子食昆虫による加害の季節パターンを調べたところ、いずれの林分においてもブナ科のジェネラリストであるハイイロ

チョッキリによる吸汁と産卵が成熟健全堅果生産に大きな影響を与えていた。アベマキが優占し林分におけるブナ科樹種の混交割合の高い「宝ヶ池」でハイロチョッキリの個体数がやや多く推定され、吸汁の影響が少し大きくなってはいたが、いずれの林分においてもハイロチョッキリの影響が成熟健全堅果生産量の年変動に最も影響していた。

「上賀茂」において、コナラの個体レベルでの雌繁殖器官及び成熟健全堅果の落下量、各種子食昆虫の加害量を詳細に調べ解析したところ、雌繁殖器官の生産量の年変動は開花当年の4月と前年の4月の気温差と相関性が見られたものの、その変動は小さく、個体間の同調性も小さかった。当年枝内の花芽の分化は8月前半頃から確認され始めたが、それに伴う枝への窒素濃度の年変動は殆ど見られなかった。さらに、前年の雌繁殖器官の生産量と成熟健全堅果生産量は次の年のそれらの生産量とは関係性が見られなかった。

一方、成熟健全堅果の生産量の年変動は大きく、同調性も高くなってはいた。このような同調性は、種子食昆虫の加害の同調性により起こっており、特にハイロチョッキリの影響が大きくなってはいた。雌花から成熟堅果への結実率は、ハイロチョッキリが羽化する時期である6月の気温との相関が高くなってはいた。

これらのことから、京都盆地周辺の林分におけるコナラの雌繁殖器官の生産には、養分の変動などは殆ど影響しておらず、年変動が小さいこと、また成熟健全堅果の生産の変動には主要な種子食昆虫であるハイロチョッキリの加害が大きく関わっていることが明らかとなった。

### (3) アラカシ・ツクバネガシ

アラカシについては、アベマキとコナラの優占する宝ヶ池・落葉広葉樹林（「宝ヶ池」）と、コナラ・アラカシ・ヒノキなどが混交する上賀茂・落葉広葉樹林（「上賀茂」）の両林分、ツクバネガシについては「上賀茂」において、雌繁殖器官及び成熟健全堅果の落下量や散布前における種子食昆虫による加害の季節パターンを調べた。いずれの樹種においても、種子食昆虫の加害としてはハイロチョッキリによる吸汁が多く見られたものの、その加害割合は総じて低く、コナラのように成熟健全堅果生産量の年変動に大きな寄与はしていなかった。

コナラ、アラカシ、ツクバネガシの堅果の成長フェノロジーを調べたところ、アラカシの成長は最も遅く、ハイロチョッキリが羽化、産卵を行う時期には他の2種よりもかなり小さな堅果サイズとなっていた。二年かけて堅果が成熟するツクバネガシは、3種の中で最も成長が早かったが、ハイロチョッキリが羽化する時期には、ハイロチョッキリが吸汁可能な殻斗の厚さよりも分厚くなってはいた。これらのことから、ハイロチョッキリは、コナラが混交している林分ではコナラ堅果を選好して吸汁・産卵を行い、アラカシ・ツクバネガシでの加害割合が低くなっていることが考えられた。

アラカシ・ツクバネガシにおいて、花芽分化期における当年枝内の窒素濃度を調べたところ、年変動が見られ、特にアラカシについては、次年度の雌繁殖器官生産量との相関性が見られた。アラカシ・ツクバネガシいずれの樹種においても、雌繁殖器官生産量と成熟健全堅果生産量の間には強い正の相関がみられ、これらの樹種は、養分条件の年変動により自律的に雌繁殖器官生産量を変動させ、雌繁殖器官生産量に応じた成熟健全堅果が生産されていることが示唆された。

以上より、ブナ科樹種について、綾・常緑広葉樹林や東山・常緑広葉樹林のコジイや、京都盆地の落葉広葉樹林のコナラのように、古くから当該樹種の分布密度が高いところでは、その樹種を加害する種子食昆虫の密度も高く、それが雌繁殖器官や成熟健全堅果の生産に大きく影響し、年変動が引き起こされている可能性が示された。一方、宝ヶ池・常緑広葉樹林のコジイや宝ヶ池・落葉広葉樹林、上賀茂・落葉広葉樹林のアラカシ、ツクバネガシのように、当該樹種の分布密度が近年になって増加しているところでは、その樹種を加害する種子食昆虫の密度が低く、雌繁殖器官生産量に応じた成熟健全堅果の生産がなされていると考えられた。

京都盆地周辺では急速なコジイの分布拡大・落葉広葉樹林から常緑広葉樹林への遷移が見られるが、そのような森林の変化に、各常緑ブナ科樹種の低密度時における種子生産性の高さも関係しているかもしれないという、これまでにない全く新しい可能性が指摘された。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計1件（うち査読付論文 1件 / うち国際共著 0件 / うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Kimiko Hirayama, Kenta Mizo, Manaka Tatsuno, Mizuki Yoshikawa, Chieri Tachikawa	4. 巻 -
2. 論文標題 Annual variability in the sound acorn production of <i>Quercus serrata</i> is regulated by a seed-predatory weevil in western Japan	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Ecological Research	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/1440-1703.12339	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計6件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 平山貴美子・溝健太・龍野真佳・吉川瑞紀・立川智恵理
2. 発表標題 コナラの成熟種子生産の年変動：開花から結実に至るプロセスと気象要因の関係
3. 学会等名 第69回生態学会大会（福岡）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 池本拓真・溝健太・平山貴美子
2. 発表標題 コナラ属3属における堅果成長フェノロジーの違いが種子食昆虫の加害に与える影響
3. 学会等名 第69回生態学会大会（福岡）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 池本拓真・溝健太・平山貴美子
2. 発表標題 京都市近郊二次林におけるアラカシの種子生産と種子食昆虫の影響：コナラとの比較
3. 学会等名 第68回日本生態学会（岡山）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 大久保朔美（京府大・院・生命環境），河野円樹（宮崎県綾町），河野耕三（宮崎県綾町），田中一成（京府大・生命環境学部），福濱有喜子（京府大・生命環境学部），平山貴美子（京府大・院・生命環境）
2. 発表標題 コジイの種子生産と種子食昆虫の加害パターン：京都盆地と綾照葉樹林の比較
3. 学会等名 第67回日本生態学会（名古屋）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 溝健太，立川知恵理，吉川瑞紀，龍野眞佳，平山貴美子（京都府立大学）
2. 発表標題 コナラにおける種子食昆虫の動態が種子生産の年変動に与える影響
3. 学会等名 第67回日本生態学会（名古屋）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 平山貴美子・河野円樹・河野耕三・細淵文孝・田中一成・福濱有喜子・松尾和典
2. 発表標題 暖温帯林主要構成種コジイの種子生産の年変動：種子食昆虫の重要性と林分による違い
3. 学会等名 第66回日本生態学会大会（神戸）
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

#### 6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	宮崎 祐子  (Miyazaki Yuko)  (20443583)	岡山大学・環境生命科学研究所・准教授    (15301)	

#### 7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8 . 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------