

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 6 年 6 月 12 日現在

機関番号：24405

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2021～2023

課題番号：21K05688

研究課題名(和文) 日本産樹木の鳥散布型果実の光反射スペクトル：その多様性と適応的意義

研究課題名(英文) Light reflection spectra of bird-dispersed fruits of Japanese trees: the diversity and adaptive significance

研究代表者

名波 哲 (Nanami, Satoshi)

大阪公立大学・大学院理学研究科・教授

研究者番号：70326247

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,200,000円

研究成果の概要(和文)：果実の反射スペクトルと生育地の太陽光スペクトルを用いて、生息地の光環境を考慮して果実の色を定量した。さらに、種子散布者である鳥類および哺乳類の果実の色に対する嗜好性を調べるため、人工果実を用いた採餌実験を野外で行った。その結果、ウグイスは赤色、メジロは黒色を好んだ。また、紫外線を反射する果実の選択頻度は黒色の果実よりも高かった。紫外線領域を含む果実の色が鳥類の行動に影響した。また、哺乳類のハクビシンは赤い餌を好まず、タヌキは色に対する嗜好性がなかった。ヒヨドリは緑の餌を好まず、赤色と黒色の餌を好んだ。以上の結果から、果実の色の多様性には散布者の行動や嗜好性が関係していることが示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

動物が食べる多肉質の果実をつける植物は、生態系の維持管理のために重要な存在である。例えば、日本の森林政策の1つである針葉樹人工林から広葉樹林への転換のために、人工林内へ様々な広葉樹種の種子が動物によって散布されることが、低コストである。また、生物多様性を実現するため、果実は動物の食物資源として欠かせない。都市域や農村域にパッチ状に分布する小面積の植生においても、植物の種構成は動物による種子散布の影響を受ける。この中には外来樹種が侵入・繁茂した植生もあり、動物による種子散布は生態系に負の影響を与えている。したがって、動物が、いつ、どの植物の果実を、どの程度、採食するかが大きな問題となる。

研究成果の概要(英文)：Plants that bear fleshy fruits that animals eat are important for maintenance of ecosystems. For example, it is a low-cost way to have animals disperse the seeds of various broad-leaved tree species within the artificial forests for a forest policy by the Japanese government is to convert coniferous artificial forests to broad-leaved forests. In addition, fleshy fruits are essential as food resources for animals to conserve biodiversity. In patchy-distributed vegetation in urban or rural areas, the species composition of plants is affected by seed dispersal by animals. Since vegetations are invaded by non-native plant species dispersed by animals in some cases, seed dispersal by animals can have negative impacts on ecosystems. Therefore, when, which plant fruits, and how much of them animals will eat are major topics.

研究分野：森林科学，生態学，多様性生物学

キーワード：果実色 紫外線反射 種子散布 人工果実 太陽光スペクトル 鳥類 光反射スペクトル 哺乳類

## 様式 C-19、F-19-1 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

固着生活を営む植物にとって、種子散布は個体や遺伝子が移動することの出来る数少ない機会の一つである。種子散布様式は植物の種によって多様であるが、中でも被食型種子散布を行う植物種は熱帯林で80%から90%、温帯林で50%から60%と大きな割合を占める。被食型種子散布を行う植物種の多くは、水分を多く含んだ果肉に包まれた果実を持ち、種子散布を担う動物への報酬餌資源となる。種子散布者となる動物は、果実の存在や成熟度を認識するシグナルの一つとして、果実の色を用いる事が知られている。そのため、被食型種子散布を行う植物にとって、果実の色は植物の繁殖成功や集団の維持を左右する重要な形質であると考えられる。どんな何色の果実がより適応的か、それを決定する要因として、動物の採食行動が注目されている。この課題に取り組むために、本研究では、種子散布者の色覚と果実を取り巻く光環境を考慮した果実食の評価を行い、さらに人工果実を用いた採餌実験により主たる種子散布者である鳥類と哺乳類の果実食に対する嗜好性を調べた。

我々が一般的に「色」と呼んでいるものは、光、対象の物体、観測者の三者の相互作用によって知覚される。例えば、ヒトは3種類の錐体細胞を持っており、これらの興奮度の程度の違いによって色を認識している。一方で、鳥類は、4色型色覚を持つものが多く、ヒトが感知できない近紫外線領域(UV)の波長を感知することができる。また、霊長類をのぞく多くの哺乳類は2色型色覚であり、赤と緑のコントラストがない。そのため、観測者の色覚によって果実の見え方が異なる。従来の研究では、ヒトの視覚に基づいて評価していたものが多いが、紫外線領域の反射を含めた色の定量的な評価が必要である。

果実の色と主たる散布者である鳥類との関係性についてはすでにいくつもの先行研究が見つかる。一方で、哺乳類も種子散布者として鳥類と並んで重要な役割を担っているが、未だ果実の色と哺乳類の関係に関する研究は少ない。そのため、種子散布研究においては、鳥類と哺乳類の両方を種子散布者として考慮に入れる必要がある。

散布者の色覚に加えて考慮すべきことは、果実の周囲の光環境である。光環境が異なれば、同じ果実であっても種子散布者である動物からの見え方が異なることが予想される。実際に、シグナルとして動物の眼に届く果実の反射光は、果実の反射スペクトルと、環境の太陽光スペクトルの2つの要因により決まることが報告されている。しかし、光環境を考慮して果実の色を定量的に評価した研究はほとんど見当たらない。そのこの評価方法を用いた上で、被食型種子散布を行う植物果実の色の適応度を左右する要因について調べることは、自然界における果実の色の生態的意義について議論する上で重要である。

果実色に対する種子散布者の嗜好性については、人工果実を用いて実験的に鳥類の嗜好性を検証した研究例があるが、鳥籠の中にいる鳥類の目の前に果実を提示し、半ば強制的に人工果実を食べさせるものであった。種子散布者の自由な行動が許される野外における採餌実験はほとんど見当たらないため、本研究では自然環境下に設置した餌台に人工果実を並べ、鳥類および哺乳類の採餌行動を観察した。

### 2. 研究の目的

本研究では、(1) ヒトの可視光領域だけでなく、紫外線領域を含む果実の"色"を評価、(2) 生育地の光環境が果実の色に与える影響、(3) 野外実験による種子散布者である鳥類と哺乳類の果実の色への嗜好性の評価、を行う。これらを通して、多様な果実の色と種子散布者の関係を明らかにすることを目的とした。

### 3. 研究の方法

種子による動物被食散布を行うと考えられる日本在来の植物を対象とし、2020~2022年に日本各地で果実の採集を行った。また、偽果や種子など、器官としては果実ではないが、動物被食散布を行う種も対象とした。文献の写真や観察に基づき、十分に熟したと判断した果実を採集した。1種につき熟した果実10個を採取したが、中には見つけることができず採取した果実の総数が10個に満たない種もあった。

果実表面の分光反射率を、分光光度計(Flame-S-UV-VIS, Ocean Optics社, USA)とソフトウェア(Ocean View, Ocean Optics社, USA)により測定した。光源は人工光源(DH-2000-BAL, Ocean Optics社, USA)とし、果実表面の分光反射を、標準白色板(WS-1, Ocean Optics社, USA)の分光反射に対する相対値として測定した。付属の専用機器を用いて光源を固定し、光が45°の角度で5mm先の果実に当たるよう調節することにより、光沢を持つ果実の正反射の測定を防ぎ、拡散反射のみを測定した。各種について、分光光度計から得られた1~10個の分光反射率を300~700nmの範囲で1nm毎に平均した。なお、幾つかの種で、ある波長1nmあたりの値が負の値を取った場合のみ、その種が持つ最も小さい正の値の半分に値を変換した。

光環境を考慮した果実の色の定量化を行うため、果実の分光反射率と生育地の太陽光の分光放射照度を掛け合わせ、結実個体がおかれた環境下での果実の分光反射照度(spectral intensity)を計算した。

太陽光スペクトルには、新エネルギー・産業技術総合開発機構(NEDO)が過去に公開していた日射スペクトルデータベースを用いた(宇都宮ら2018)。このデータベースでは、日本の5地

点、北海道長沼町(北緯 43° 03' 00", 東経 141° 45' 00"), 茨城県つくば市(北緯 36° 03' 00", 東経 140° 08' 00"), 岐阜県岐阜市(北緯 35° 28' 00", 東経 136° 44' 00"), 佐賀県鳥栖市(北緯 33° 22' 00", 東経 130° 30' 00"), 鹿児島県沖永良部島(北緯 27° 21' 00", 東経 128° 32' 00")で測定された、2011年から2015年の毎日午前4時から午後8時まで10分ごとの太陽光の分光放射照度(W/m<sup>2</sup>/μm)が、350~700 nmの範囲で記録されている。地表に降り注ぐ太陽光の放射照度は、その入射角によって変わるため、生育地の光環境は季節や緯度によって変化する。そのため、データベースの中から、各種ごとの生育地の緯度と結実期に対応する太陽光の分光放射照度を選択した。次に、対象種の分布の北限を種子島以南、本州、北海道の3つに分類した。その後、分布の北限が種子島以南の種には沖永良部島で、本州の種には筑波市で、北海道の種には長沼町で計測された太陽光の分光放射照度を対応させた。

鳥類の果実の色の嗜好性を実験的に検証するため、実験には色のみ条件を変えた人工果実を用いた。人工果実は水に食品着色料と砂糖を溶かした着色液を、ゼラチンで固めたグミ状のものを使用した。野外に置いて果実が柔らかい状態を保ち、本物の果実のようなツヤを出すためグミ状の人工果実をさらに油でコーティングした。鳥類が採餌の際に紫外線反射を用いるかを検証する研究では、紫外線を吸収する二酸化チタンという物質がしばしば用いられる。先行研究に従い、本実験においては紫外線を反射しない人工果実には二酸化チタンを加え、紫外線を反射する人工果実には炭酸マグネシウムを加えて紫外線を反射する果実への鳥類の嗜好性について検証した。大阪市立大学杉本キャンパス内、大阪公立大学附属植物園内に異なる色の人工果実を並べた餌場を計12ヶ所設置し、鳥類の果実の色への嗜好性を実験的に検証した。

果実色に対する哺乳類の嗜好性をしらべるために、リンゴとドッグフードを食紅で着色した2種類の人工果実を用意した。食紅は、赤、黄、緑、青、黒の5色を使った。爪楊枝にさした餌を5個×5色を5列にランダムに地表に配置した。

鳥類、哺乳類のどちらに対しても、餌台の前に赤外線センサー付きの自動撮影カメラ(LtI-Acorn6210MC, Shenzhen LtI Acorn Electronics Co., Ltd., Shenzhen, China)を設置し、採食行動を撮影した。

宇都宮健志, 板垣昭彦, 佐々木潤 (2018) NEDO 日射スペクトルデータベース (VER-3) の公開とその活用. In 太陽/風力エネルギー講演論文, Proceedings of JSES・JWEA Joint Conference, 217-220, 日本太陽エネルギー学会.

#### 4. 研究成果

##### (1) 光環境を考慮した果実の色の定量化

果実の反射スペクトルと生育地の太陽光スペクトルにより計算した、生育環境における果実の分光放射照度の例を図1に示す。図鑑では黒色と評価されているクスノキの果実では、どの波長においても分光反射率が低かったため、太陽光があたっても、分光放射照度も低かった。一方、可視光領域(400~700 nm)で分光反射率が高かったクサトベラの果実では、同領域における分光反射率の曲線と分光放射照度の曲線の形がやや異なった。アオハダとツルリンドウの果実は、長波長の領域の分光反射率が高いという点で共通していたが、生育地の太陽光の分光放射照度が異なったため、果実の分光放射照度の曲線の形状は大きく異なった。以上の例から、生育地における果実の分光放射照度は、光環境に影響を受けることが分かった。果実の分光反射率が似た種間でも、生育地における果実の分光放射照度は、与えられる太陽光の分光放射照度の違いによって大きく異なることが分かった。一方で光環境による影響の程度は、クスノキの果実で分光反射率、分光放射照度の両方で値が低かったように、果実自体の分光反射率によっても様々である可能性が示唆された。

##### (2) 鳥類の果実色に対する嗜好性

大阪市立大学杉本キャンパス内、大阪市立大学附属植物園内における選択実験の結果、メジロ、ウグイスが餌台に訪れた。色のペア、訪れた鳥類種ごとに分け、ウィルコクソンの符号順位検定を行った(図2)。その結果、メジロは赤よりも黒、黒よりもUV、UVよりも赤の果実を好むことが示された。ウグイスについても果実の選択に有意な差があり、最も選ばれたのは赤、次にUV、最後に黒であった。多くのデータが集まった全ての鳥類種(メジロ、ウグイス)で、色のみ条件が異なる人工果実の選択に有意な差が見られ、鳥類に果実の色の嗜好性が存在することが示唆された。植物の種子散布が鳥類によるものであるとすると、果実への嗜好性は個体の適応度に大きく関わる。鳥が色の嗜好性を持ち、果実が色に基づいて選ばれているとすると、鳥によって好まれる色が積極的に散布される適応的な果実の色であると考えられる。

##### (3) 哺乳類の果実色に対する嗜好性

地上に設置した餌台では、タヌキとハクビシンの採食行動が夜間に観察された。タヌキでは、色の違いによって好みに有意差が認められなかったが、ハクビシンは赤色を好まなかった(図3)。霊長類をのぞく多くの哺乳類は2色型色覚で、夜行性であるため、果実の選択において視覚よりも嗅覚などその他の指標が相対的に重要であると考えられている。しかし、ハクビシンが赤を好まないという嗜好性を示した理由は不明であり、今後の課題である。

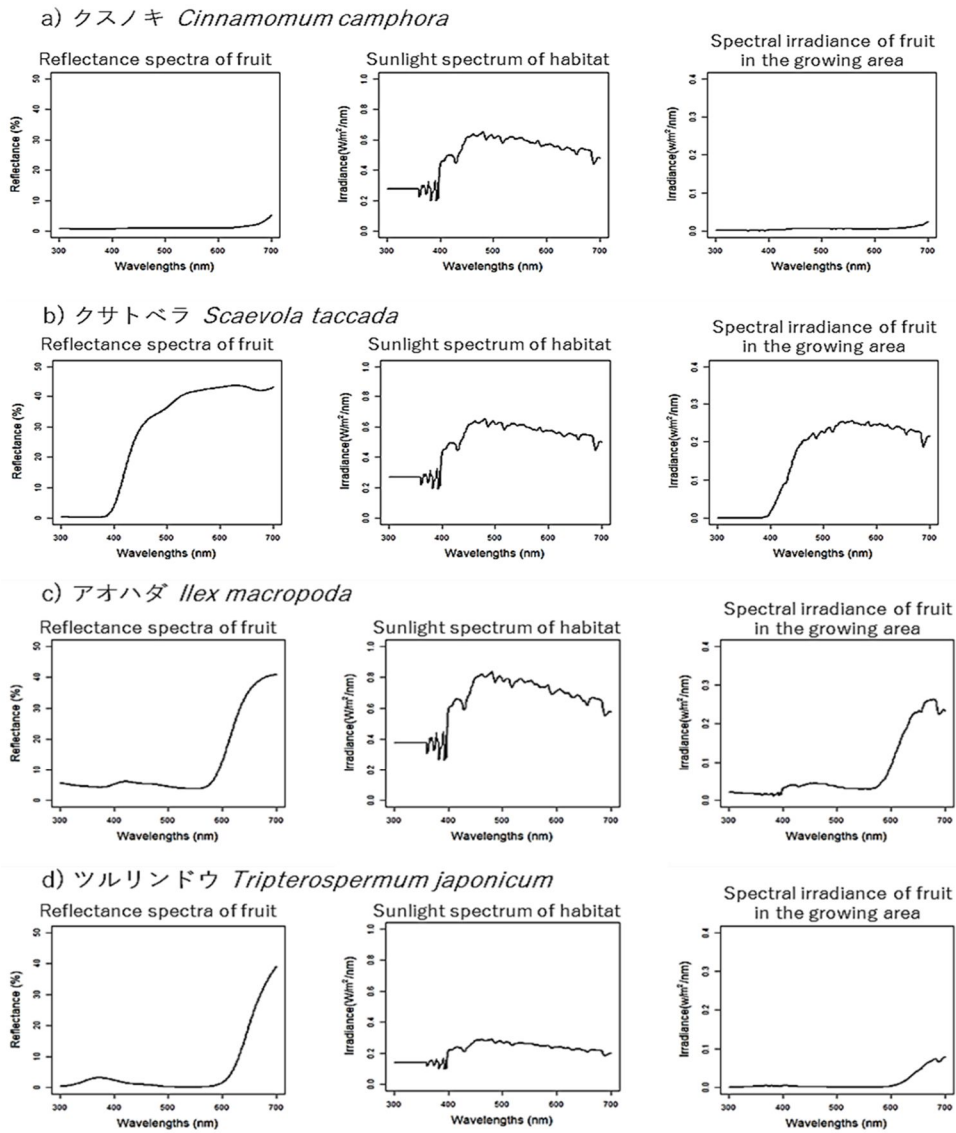


図1. 果実表面の反射スペクトルと光環境を考慮した果実の色の定量化の例(a)クスノキ、b)クサトベラ、c)アオハダ、d)ツル lindou)。左：果実の反射スペクトルと、中央：生育地の太陽光スペクトル(分光放射照度)を掛け、右：生育地における果実の分光反射照度を計算した。

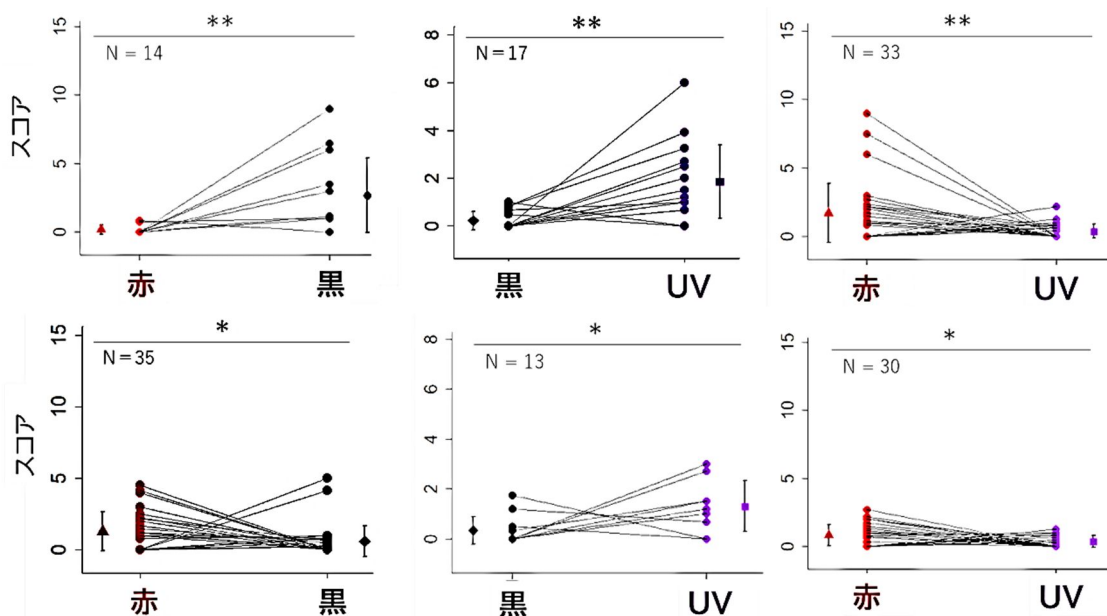


図2. 赤(●)・黒(○)・UV(◇)の3色について、異なる2色の果実を同時に提示し、鳥が果実を食べるごとに食べた色にスコアを与えた実験結果。色のペア、訪れた鳥類種ごとに分け、ウィルコクソンの符号順位検定を行った結果を表す。

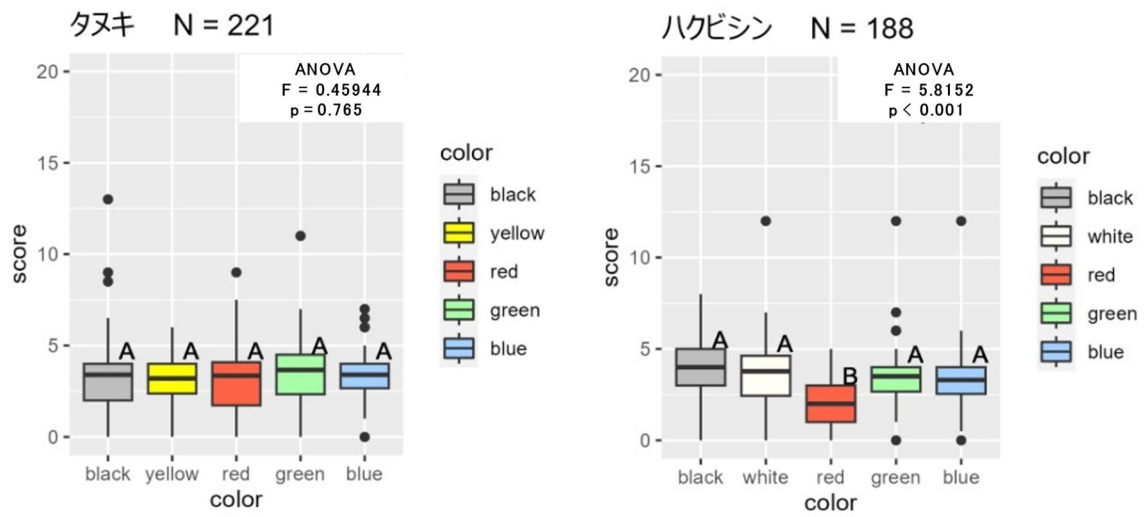


図3. 動物種ごとの採餌実験から得られた、各色の餌に対する嗜好性を表すスコアのボックスプロット。ボックスは四分位範囲(25~75%)を、ボックス内の実践は中央値を、ウィスカーは四分位範囲の1.5倍の範囲を、黒点は外れ値を示す。Nは食べられた餌の総数。右上の数値は、Two-Way ANOVAを行った結果。アルファベットはTukey検定(p<0.05)。

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 Yudai Nagami, Satoshi Nanami & Akira Itoh	4. 巻 28
2. 論文標題 Frugivorous bird foraging is related to pericarp color and ultraviolet reflectance in fruiting shrub species	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Journal of Forest Research	6. 最初と最後の頁 136-144
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1080/13416979.2022.2137095	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8件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 3件）

1. 発表者名 山岡里帆, 名波哲, 松浦真央, 上羽亮太郎, 伊東明
2. 発表標題 人工果実を用いた野外実験による鳥類の果実の色の嗜好性の評価
3. 学会等名 日本生態学会第70回全国大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 松浦真央, 名波哲, 山岡里帆, 上羽亮太郎, 伊東明
2. 発表標題 日本産被食散布型植物の各階層における果実の色の多様性
3. 学会等名 日本生態学会第70回全国大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Ryotaro Ueba, Satoshi Nanami, Yudai Nagami, Akira Itoh
2. 発表標題 Relationship between the reflectance spectra of fleshy fruit and the growing environment in Japanese woody plants
3. 学会等名 The 9th EAFES International Congress (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 上羽亮太郎, 名波哲, 永見侑大, 松浦真央, 山岡里帆, 伊東明
2. 発表標題 光環境を考慮した日本産植物の果実の色の定量化
3. 学会等名 日本生態学会第69回全国大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 松浦真央, 名波哲, 山岡里帆, 上羽亮太郎, 伊東明
2. 発表標題 日本産被食散布型植物の分類群間における果実の色の多様性の比較
3. 学会等名 日本生態学会第69回全国大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 山岡里帆, 名波哲, 松浦真央, 上羽亮太郎, 伊東明
2. 発表標題 果実の色に対する鳥類の嗜好性：野生果実と人工果実を用いた野外実験
3. 学会等名 日本生態学会第69回全国大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Riho YAMAOKA, Satoshi NANAMI, Mana MATSUURA, Ryotaro UEBA, Akira ITOH
2. 発表標題 Fruit color preferences of Japanese birds based on field experiments using wild and artificial fruits
3. 学会等名 The 10th EAFES International Congress (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Mana Matsuura, Satoshi Nanami, Riho Yamaoka, Ryotaro Ueba, Akira Itoh
2. 発表標題 Diversity of fruit color in wild plants and color preference among seed dispersers in Japan
3. 学会等名 The 10th EAFES International Congress (国際学会)
4. 発表年 2023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	伊東 明 (Itoh Akira)  (40274344)	大阪公立大学・大学院理学研究科・教授  (24405)	

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
---------	---------