

令和 3 年 6 月 1 日現在

機関番号：23602

研究種目：基盤研究(C)（一般）

研究期間：2017～2020

課題番号：17K07849

研究課題名（和文）高山帯のツツジ科小低木・花粉媒介者・種子散布者をめぐる相利共生ネットワークの解明

研究課題名（英文）Mutualistic networks among dwarf shrubs of the family Ericaceae, pollinators, and seed dispersers in an alpine region

研究代表者

高橋 一秋（Takahashi, Kazuaki）

長野大学・環境ツーリズム学部・教授

研究者番号：10401184

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,700,000円

研究成果の概要（和文）：オオマルハナバチがクロマメノキ・シラタマノキ・コケモモの主要な花粉媒介者であることが特定できた。これら3樹種は自家受粉より他家受粉の方が結実率が高くなる傾向が認められた。ツキノワグマとハシブトガラスがガンコウランの果実を高頻度で利用する主要な種子散布者であることと、果実利用は低頻度ではあるが、ツグミがクロマメノキ、ツキノワグマとキツネがシラタマノキの種子散布者であることが特定できた。種子中の酸素安定同位体比の分析から、ツキノワグマはガンコウランの高標高への種子散布に貢献していることが示された。ツキノワグマは地球温暖化の影響からガンコウランを救う可能性のある重要な種子散布者だと推測される。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究は、地球温暖化の影響が最も懸念されるスポットの一つである高山帯に着目し、植物の繁殖（花粉媒介と種子散布）にとって重要な作用系であるにもかかわらず、研究が遅れていた“生物が相互に利用しあう”「相利共生」と気温上昇との関係の全貌解明を試みた。送粉系と種子散布系をめぐる動植物の「相利共生ネットワーク」と「気温上昇の影響」の基本的なパターンを解明し、地球温暖化が「植物-花粉媒介者-種子散布者」相利共生ネットワークに与える影響を推測するで、地球温暖化が高山帯の生物に及ぼす影響に関する研究の基礎を構築することに貢献できる。

研究成果の概要（英文）：Bombus hypocrita hypocrite was identified as a major pollinator of *Vaccinium uliginosum* var. *japonicum*, *Gaultheria pyroloides*, and *V. vitis-idaea*. In these three species, the fruiting rates tended to be higher with cross-pollinators than with self-pollinators. Japanese black bears (*Ursus thibetanus japonicus*) and Jungle Crow (*Corvus macrorhynchos*) were identified as major seed dispersers of *Empetrum nigrum* var. *japonicum*, with high frequency of fruit use. We identified *Turdus eunomus* as a seed disperser of *V. uliginosum* var. *japonicum*, and black bears and *Vulpes vulpes japonica* as a seed disperser of *G. pyroloides*, although they used the fruits less frequently. Analysis of stable oxygen isotope ratio in the seeds indicated that black bears contribute to seed dispersal of *E. nigrum* var. *japonicum* to high altitudes. The black bear may become an important seed disperser that could save *E. nigrum* var. *japonicum* from the effects of global warming.

研究分野：森林生態学

キーワード：ツキノワグマ ガンコウラン 酸素安定同位体 地球温暖化 ハシブトガラス オオマルマルハナバチ
クロマメノキ シラタマノキ

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

地球温暖化は生物多様性と生態系サービスの劣化を招き、人類の福利に深刻な影響を与えることと推測される。今後は、気温上昇が生物や生態系に及ぼす影響の現状把握と将来予測のために、早急な調査と長期モニタリングが求められる。特に高山帯は、気温上昇の影響が集中しやすい脆弱な生態系の一つである。本研究では、高山帯の礫帯や岩場に分布するツツジ科小低木(ガンコウラン・クロマメノキ・コケモモ・シラタマノキ)と、その花粉媒介者および種子散布者と予想されるマルハナバチとツキノワグマに着目する。ツツジ科小低木の多くは、蜜を出す筒状の花と可食部を持つ果実をつけることから、花粉媒介者はマルハナバチなどの昆虫、種子散布者は哺乳類や鳥類であると予想される。このように、これらの動植物は、送粉系と種子散布系を通じて相互に利用しあう「相利共生ネットワーク」で結ばれていると考えられる。しかし、今後予測される気温上昇は、新たな動物に高山帯への侵入を許し、これらの密接な「相利共生ネットワーク」を攪乱してしまう恐れがある。

2. 研究の目的

本研究は浅間山をフィールドに、ツツジ科小低木(主にガンコウランとクロマメノキ)と、その繁殖に関わる花粉媒介者(主にマルハナバチ)と種子散布者(主にツキノワグマ)の3者をめぐる相利共生ネットワークの全貌を解明すると同時に、気温上昇が高山帯の相利共生ネットワークに与える影響を推測することを目的とした。

3. 研究の方法

調査は、浅間山(標高2,568m、長野県軽井沢町)山腹に位置する長倉山国有林で実施した。プロット(20m×50m)を高山帯に位置する標高1,670m地点(P1)から標高差50mあるいは100mごとに、1,720m地点(P1.5)、1,770m地点(P2)、1,870m地点(P3)、1,970m地点(P4)、2,070m地点(P5)、2,170m地点(P6)、2,270m地点(P7)、2,370m地点(P8)の9か所に設置した。また、プロットP1~P8の範囲に設置した幅100m×2.5kmのトランセクトを設置した。これらのプロット内とトランセクト内で以下の5つの調査を行った。

(1) 花粉媒介者としてのマルハナバチを特定するために、クロマメノキ・コケモモ・シラタマノキの開花期間に、花を訪れるマルハナバチの捕獲を調査プロットP1~P3で行った。低標高種や外来種との競争や盗蜜(花びらに穴を開けて蜜を盗み、花粉を運ばない)の状況を確認した。

(2) 受粉様式(自家受粉、他家受粉)を把握するために、プロットP1とP3に出現したクロマメノキ・コケモモ・シラタマノキを対象に、人工受粉実験と結実調査を行った。

(3) 種子散布者と種子捕食者としての哺乳類と鳥類(低標高種や外来種を含む)と垂直分布を特定するために、ガンコウラン・クロマメノキ・コケモモ・シラタマノキの結実期間に、センサーカメラをプロットP1~P8の各樹種の群落に設置し、果実の採食を訪れる哺乳類と鳥類を調査した。また、トランセクト内を踏査し、哺乳類(ツキノワグマ、キツネ、テン)の糞を採取した。プロットP1~P8に、人工とまり木付き種子トラップを2個ずつセットで設置し、鳥類の糞を捕捉した。センサーカメラを種子トラップの片方に設置し、もう片方のとまり木を訪れた鳥類を調査した。

(4) 果実の形態的特徴と栄養価を把握するために、浅間山で採取したガンコウラン・クロマメノキ・コケモモ・シラタマノキの果実・種子の短径・長径、湿重量・乾重量を計測し、その栄養成分(粗たんぱく質・粗脂肪・粗繊維・粗灰分・可溶無窒素物・総アスコルビン酸・糖度・ポリフェノール)を分析した。また、トランセクト内の果実生産量を推定した。

(5) ガンコウランの種子が、ツキノワグマと鳥類によって高標高へ散布されているかどうかを、種子の酸素安定同位体比を分析することで推定した。トランセクト内で採集されたクマの糞と種子トラップで捕捉された鳥の糞から検出された種子を分析に用いた。また、標高差930mを50m間隔に区切った22地点でガンコウランの種子を結実木から直接採取し、種子中の酸素安定同位体比を分析することで、糞中の種子の酸素安定同位体比からその親個体の標高を推定するための検量線を求めた。

4. 研究成果

(1) クロマメノキの花では、オオマルハナバチ、ミヤママルハナバチ、コマルハナバチ、ヒメ

マルハナバチが捕獲された。コケモモの花ではオオマルハナバチ、シラタマノキではオオマルハナバチがそれぞれ捕獲された。低標高種や外来種（セイヨウオオマルハナバチ）は観察されなかった。これらの結果から、いずれの樹種にも訪れたオオマルハナバチが重要な花粉媒介者であることが示唆された。ただし、特にクロマメノキには盗蜜の痕が多く認められた。オオマルハナバチは盗蜜を行う習性を持つことから、有効な花粉媒介者かどうかを今後調査する必要がある。

(2) 人工受粉実験の結果、コケモモでは「コントロール」と「ネット掛け」より「他家受粉」で、クロマメノキでは「コントロール」と「自家受粉」より「他家受粉」で有意に高い値を示した。シラタマノキでは「コントロール」と「ネット掛け」より「自家受粉」で、かつ「ネット掛け」より「他家受粉」で有意に高い値を示した。よって、他家受粉への依存はクロマメノキが最も強く、次いでコケモモ、シラタマノキの順であることが示唆された。地球温暖化による気温上昇が進めば、開花時期と花粉媒介者であるマルハナバチが蜜を集める時期の季節的な不一致が起こることが予想されている。コケモモは3樹種のうち最も開花時期が早く、最も結実率が低かったため、地球温暖化の影響を受けやすい樹種であることが推測された。

(3) 森林限界（標高 1,670m）から最も高い標高で哺乳類が確認された地点までの標高差は、カモシカの 700m（P8：標高 2,370m）が最も大きく、次いでツキノワグマ・キツネ・ニホンジカの 500m（P6：標高 2,170m）、イノシシの 400m（P5：標高 2,070m）、ノウサギの 75m（標高 1,745m）、テンの 50m（P1.5：標高 1,720m）、タヌキの 0m（P1：標高 1,670m）の順であった。鳥類については、ノスリ・チョウゲンボウ・チゴハヤブサ・ツバメの 700m（P8：標高 2,370m）が最も大きく、次いでトビ・フクロウの 600m（P7：標高 2,270m）、アマツバメ・オオコノハズク・ツグミの 500m（P6：標高 2,170m）、ハヤブサ・ハシブトガラス・ヤマガラ・イワツバメ・ノビタキの 400m（P5：標高 2,070m）、コノハズク・ピンズイの 300m（P4：標高 1,970m）、シジュウカラ・マミチャジナイの 200m（P3：標高 1,870m）、ヤマドリ・ツミ・モズの 50m（P1.5：標高 1,720m）、キジバト・ヤマシギ・アカゲラ・アオゲラ・アカハラ・ハギマシコ 0m（P1：標高 1,670m）の順であった。そのうち、ガンコウランの果実利用が確認された哺乳類と鳥類はツキノワグマ・キツネ・ノウサギ・ニホンジカ・カモシカ・イノシシ、ハシブトガラス・ツグミ・キジバト、クロマメノキの果実利用が確認された哺乳類と鳥類はニホンジカ・カモシカ、ツグミ・ヤマドリ、シラタマノキの果実利用が確認された哺乳類はキツネ・ニホンジカであった。果実の利用頻度が高かった樹種はガンコウランであり、次いでシラタマノキ、クロマメノキの順であった。哺乳類ではツキノワグマ、鳥類ではハシブトガラスが最もガンコウランの果実を利用していた。ツキノワグマ・キツネと鳥類の糞を分析した結果、ツキノワグマとキツネの糞からはガンコウランとシラタマノキの種子、鳥類の糞からはガンコウランの種子がそれぞれ検出された。これらの結果から、ガンコウランの主要な種子散布者はツキノワグマとハシブトガラス、シラタマノキの種子散布者はツキノワグマとキツネ、クロマメノキの種子散布者はツグミであることが示された。一方、種子捕食者の可能性の高いニホンジカやイノシシ、ノウサギによる高山帯への侵入が認められた。今のところ、高い摂食圧などの影響は認められなかったが、今後、地球温暖化による気温上昇がさらに進めば、これらの哺乳類による高山帯への侵入が高頻度で起こる可能性も懸念される。

(4) 糞分析の結果、ツキノワグマは4樹種のうち、ガンコウランの果実を高頻度で利用し、シラタマノキを低頻度で利用していた。また、クロマメノキとコケモモは全く利用していなかった。そこで、仮説「4樹種のうちガンコウランの果実が最も種子（コスト）が小さく、最も栄養価（ベネフィット）が高いため、ツキノワグマはガンコウランの果実を選ぶ」を検証するために、浅間山で採取したガンコウラン・クロマメノキ・コケモモ・シラタマノキの果実・種子の短径・長径、湿重量・乾重量を計測し、その栄養成分（粗たんぱく質・粗脂肪・粗繊維・粗灰分・可溶無窒素物・総アスコルビン酸・糖度・ポリフェノール）を分析した。単位コスト当たりのベネフィット（果肉の湿重量/種子の湿重量）は、4樹種の中でガンコウランが最も低い値を示した。栄養成分については、粗たんぱく質・可溶無窒素物・総アスコルビン酸・糖度の4項目でガンコウランの果実が最も低い値を示した。仮説を支持する結果は得られなかった。また、トランセクト内の果実生産量はガンコウランが最も多く、次いでシラタマノキ、クロマメノキ、コケモモであった。これらの結果からツキノワグマは果実を栄養価ではなく、生産量で選択していることが示唆された。

(5) 酸素安定同位体比分析用の種子を確保するために、トランセクト内でガンコウラン種子を含んだクマの糞を13個、鳥類の糞を9個採集した。そこからランダムにクマ糞由来の種子を23個、鳥類由来の種子を13個選び出し、酸素安定同位体比を分析した。その値を検量線（決定係数 0.48）に当てはめて、その親個体の標高を推定し、垂直方向の散布距離を算出した。散布距離は鳥類よりクマで長く、クマの場合は高標高に偏って散布されている傾向が認められた。これらの結果から、ツキノワグマはガンコウランの高標高への種子散布に貢献していることが示された。植物は地球温暖化による気温上昇の影響から逃れるためには、高標高へ分布を移動させる必要がある。今後、地球温暖化が進行した場合でも、ツキノワグマは地球温暖化の影響からガンコウランを救う可能性のある重要な種子散布者だと推測される。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計3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 2件）

1. 著者名 高橋一秋・高橋香織	4. 巻 41(1)
2. 論文標題 浅間山高山帯におけるツツジ科小低木の開花・結実フェノロジーと果実特性 - ガンコウラン・クロマメノキ・シラタマノキ・コケモモ -	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 長野大学紀要	6. 最初と最後の頁 49-56
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

1. 著者名 井出萌・芳賀由奈・高橋一秋	4. 巻 41(3)
2. 論文標題 浅間山高山帯におけるツツジ科小低木の受粉様式 - クロマメノキ・コケモモの人工受粉実験 -	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 長野大学紀要	6. 最初と最後の頁 13-26
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

1. 著者名 Kazuaki Takahashi and Kaori Takahashi	4. 巻 -
2. 論文標題 Alpine ericaceous dwarf shrubs as summer food resources for Asiatic black bears in Japan	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Ursus	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） なし	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 2件）

1. 発表者名 Kazuaki Takahashi, Shoji Naoe, Kosuke Saeki, Yutaro Koide, Taiga Amari, Yoshihiro Tsunamoto, Ichiro Tayasu, Takashi F. Haraguchi, Kaori Takahashi
2. 発表標題 Vertical seed dispersal of Japanese crowberry by Japanese black bears and birds: estimation using stable oxygen isotope ratios
3. 学会等名 7th International Symposium on Frugivores and Seed Dispersal (FSD 2020) (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Kaori Takahashi, Taiga Amari, Moe Ide, Kosuke Saeki, Yutaro Koide, Kengo Kawamoto, Kazuaki Takahashi
2. 発表標題 Morphological and nutritional characteristics of Japanese crowberry 's berries that are used by Japanese black bears
3. 学会等名 7th International Symposium on Frugivores and Seed Dispersal (FSD 2020) (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 高橋一秋・佐伯幸祐・小出悠太郎・甘利大河・高橋香織
2. 発表標題 ツツジ科小低木の果実利用と種子散布： 浅間山高山帯の事例
3. 学会等名 第131回日本森林学会（名古屋大会）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 井出萌・芳賀由奈・黒岩爽真・高橋香織・高橋一秋
2. 発表標題 ツツジ科小低木の強制受粉実験： 浅間山高山帯の事例
3. 学会等名 第131回日本森林学会（名古屋大会）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 高橋一秋、直江将司、佐伯幸祐、小出悠太郎、甘利大河、綱本良啓、陀安一郎、原口岳、高橋香織
2. 発表標題 ツキノワグマと鳥類によるガンコウランの垂直種子散布： 酸素安定同位体を用いた推定
3. 学会等名 日本生態学会（第66回神戸大会）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 高橋 一秋、向山 大智、佐伯 幸祐、小出 悠太郎、川本 謙伍、甘利 大河、井出 萌、高橋 香織
2. 発表標題 哺乳類と鳥類によるツツジ科小低木（ガンコウラン、クロマメノキ、シラタマノキ、コケモモ）の果実利用： 浅間山高山帯における果実食者の垂直分布に着目して
3. 学会等名 日本生態学会（第65回札幌大会）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 ツツジ科小低木（ガンコウラン、クロマメノキ、シラタマノキ、コケモモ）の果実特性 ～形態と栄養成分～
2. 発表標題 高橋 香織、甘利 大河、井出 萌、佐伯 幸祐、小出 悠太郎、川本 謙伍、高橋 一秋
3. 学会等名 日本生態学会（第65回札幌大会）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 井出 萌、高橋 一秋
2. 発表標題 ツツジ科小低木（ガンコウラン・クロマメノキ・シラタマノキ・コケモモ）とマルハナバチの関係性
3. 学会等名 千曲川流域学会（第10回大会）
4. 発表年 2018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
---------------------------	-----------------------	----

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