

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 6 月 16 日現在

機関番号：22604

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2014～2016

課題番号：26850094

研究課題名(和文) 果肉食性昆虫と種子食性昆虫が創り出す間接効果による種子散布阻害の解明

研究課題名(英文) Inhibition of seed dispersal by indirect effects of fruit- and seed-feeding insects

研究代表者

高木 悦郎 (Takagi, Etsuro)

首都大学東京・都市環境科学研究科・助教

研究者番号：60718675

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)：果肉食性昆虫と種子食性昆虫が、果実の形質を変化させることによって、果肉食性鳥類による種子散布を阻害するかを明らかにすることを目的とした。2014年からの3年間に、各地でモチノキの果実サンプリングと果実量推定を行った。また、近縁種や他の森林生態系における果実に関する間接効果を含む生物間相互作用の調査を行った。

その結果、1)モチノキタネオナガコバチの近縁種であるニホンオナガコバチがクロガネモチを加害することが明らかになった。また、2)ブナの堅果量と野生動物の人里への出没が夏前までの雄花序量で推定できることが示唆された。しかし、モチノキに関する生物間相互作用は、更なる継続的な研究が必要であった。

研究成果の概要(英文)：To demonstrate the inhibition of seed dispersal by frugivorous birds via trait-mediated indirect effects of fruit- and seed-feeding insects, fruit sampling and estimation of fruit amount were conducted from 2014 to 2016. To reveal trait-mediated indirect effects of fruit- and seed-feeding insects which are closely related to the study species and inhabit in other forest ecosystems, field surveys and experiments were also conducted.

I revealed the following phenomenon: 1) *Macrodasyceus japonicum*, which is the closely related wasp to *M. hirsutum*, infested the novel host tree species *Ilex serrata*, which is the closely related tree to *I. integra*, and 2) it is suggested that number of total and sound nuts of *Fagus crenata* could be estimated by the amount of male inflorescences captured in a few traps until summer; therefore, emergences of Japanese black bear might be predicted with less effort. On the other hands, further studies about species interactions related to *I. integra* were needed.

研究分野：森林動物学

キーワード：生物間相互作用 間接相互作用 モチノキ モチノキタネオナガコバチ ニホンオナガコバチ クロガネモチ 種子食性昆虫 果肉食性昆虫

1. 研究開始当初の背景

果実と昆虫間の相互作用には多くの敵対関係がある。たとえば、多くの昆虫が植物の球果や種子を摂食することによって樹木の適応度を直接低下させる (Sallabanks & Courtney 1992, Turgeon et al. 1994)。それに対して樹木は、果実や種子生産量の大きな年次変動 (豊凶) によって、果実・種子食性昆虫の個体群密度を抑える (捕食者飽食仮説; Janzen 1971)。

一方、樹木と鳥類は共生関係で結ばれている (Darwin 1859)。樹木は、赤や黒などの目立つ色をした果実を付けて鳥類を誘引し、果実の摂食によって、その種子を鳥類に散布させる (Willson & Whelan 1990)。また、樹木の中には、種子が鳥類の消化管を通過して始めて発芽する種類もある (Moore 2001)。

2000 年頃から、複数の 2 種間相互作用が生み出す多種間相互作用に大きな注目が集まるようになっていた (Thompson 1999)。果実や種子を中心とした樹木 - 動物間相互作用では、樹木 - 果実・種子食性昆虫間相互作用や樹木 - 鳥類間相互作用のような 2 者系として個別に研究されていたが、果実・種子食性昆虫が樹木 - 鳥類間相互作用に与える影響が考慮され始め、樹木 - 果実・種子食性昆虫 - 鳥類間相互作用という 3 者系として捉えられるようになってきていた。しかし、こうした樹木 - 果実・種子食性昆虫 - 鳥類間相互作用では、果実・種子食性昆虫が鳥類に与える影響は弱いと考えられていた。

研究開始当初、植物の形質を介した間接効果が注目され始めていた (Ohgushi et al. 2007)。こうした多種間相互作用は、直接的な生物間相互作用だけでなく、間接的な生物間相互作用を生み出す。この間接的な生物間相互作用は、直接的な 2 種間相互作用で予想される結果とは生態学的・進化学的に異なる結果を生み出すことが明らかになりつつあった (Ohgushi et al. 2007)。しかし、果実や種子には多くの生物間相互作用があるにも関わらず、その形質を介した間接的な生物間相互作用に関する研究は行われていなかった。

しかし、果実に関する研究は、種子食性昆虫による加害が種子生産に及ぼす直接的影響と、種子散布に関する樹木と鳥類の相利共生、という二つの果実・種子 - 動物間相互作用に大別されて別々に研究されていた。さらに、散布される種子が健全であるかすら考慮されていなかった。また、間接効果を含む生物間相互作用は、2 種間の直接的な相互作用による予想とは生態学的・進化学的に異なる結果を生み出すことが明らかにされつつあった (Ohgushi et al. 2007)。

照葉樹林における樹冠構成樹種であり、代表的な鳥散布樹種であるモチノキ *Ilex integra* の種子は、そのスペシャリスト種子食性昆虫であるモチノキタネオナガコバチ *Macrodasyceras hirsutum* によって加害される。モチノキタネオナガコバチがモチノキの受

精種子の 70% 以上を加害するだけでなく (Takagi et al. 2010)、果実色操作による間接効果によって種子散布を阻害することを示唆している (Takagi et al. 2012)。さらに、果肉食性昆虫のモチノキハマダラミバエ *Prochetostoma expandens* は果実を劣化させ、鳥類がその果実を忌避することが予測された。このような生物間相互作用系では、種子食性昆虫による加害だけでなく、種子食性昆虫と果肉食性昆虫による種子散布阻害が植物個体の適応度に影響すると考えられた。さらに、寄主植物の分布様式は地域ごとに異なり、生物間相互作用に影響することが予想された。そこで、複数地点間において、果肉食性昆虫と種子食性昆虫が生み出す間接効果を含むモチノキの果実を中心とした間接相互作用網の比較を行うことが、果肉食性昆虫と種子食性昆虫が森林生態系の機能や持続可能性に及ぼす影響の重要性を評価するうえで不可欠だと考えた。

また、こうした果実食性昆虫と種子食性昆虫による間接効果はほとんど報告されていなかった。このようなモチノキ - モチノキハマダラミバエ - モチノキタネオナガコバチ - 果実食性鳥類系に類似した系が、他にも存在するかを明らかにすることが、果実や種子に関する間接効果を含んだ生物間相互作用を理解するうえで不可欠だと考えた。

2. 研究の目的

果実や種子は高い栄養価を持つことから多くの生物にとって魅力的な資源であるため、様々なタイプの植物 - 生物間相互作用を生み出している (Sallabanks & Courtney 1992)。これまでの研究では、種子食性昆虫による加害と、種子散布に関する樹木と鳥類の相利共生という二つの果実・種子 - 動物間相互作用に大別されてきた。しかし、種子食性昆虫が樹木の更新に与える影響は限定的だとされ (Crawley 1992)、種子食性昆虫が種子散布に与える影響は考慮されていない。また、果実食性昆虫が種子散布に与える影響についてはほとんど無視されていた。

間接効果を含む生物間相互作用は、直接的な 2 種間相互作用で予想される結果とは生態学的・進化学的に異なる結果を生み出す (Ohgushi et al. 2007)。また、果実は果肉と種子から構成されている。種子散布は鳥類が果実 (= 果肉 + 種子) を摂食することで始まる。つまり、種子散布を考えるうえで、種子だけに注目するのでは不十分であると予想された。そこで、果実を果肉と種子に分けて考え、

果肉食性昆虫が果実の形質の変化を介して鳥類に与える間接的影響と、種子食性昆虫が果実の形質の変化を介して鳥類に与える間接的影響を明らかにすることで、種子散布に関する果実を中心とした間接相互作用網を解明することを目的とした。さらに、寄主の分布様式や密度は加害率を変化させ、果実を中心とした間接相互作用網に影響を与

えると考えられたことから、寄主の分布様式が異なる複数の調査地を対象にし、果実を中心とした間接相互作用網の地理的変異を明らかにすることを目的とした。また、モチノキの近縁種、草原生態系、および他の森林生態系で、類似の系が存在するかを明らかにすることを目的とした。

3. 研究の方法

果実や種子には様々な植物 - 生物間相互作用がある。また、形質媒介間接効果を考慮すると、さらに多くの相互作用系が存在すると考えられた。モチノキの果実を中心とした系では、主にモチノキハマダラミバエとその寄生蜂、モチノキタネオナガコバチ、および鳥類が間接相互作用網を構成していると予想された。また、寄主である樹木の空間分布は、果肉・種子食性昆虫の分散・定着や遺伝子流動に影響し (Keyghobadi et al. 2005)、さらに間接効果によって種子散布にも影響すると考えられた。

そこで、果肉食性昆虫と種子食性昆虫が創り出す間接相互作用網の解明と、森林の空間構造が間接相互作用を通じて種子散布に与える影響に分け、以下の仮説を検証することとした。

<仮説 1>モチノキハマダラミバエはモチノキの種子散布を阻害する。

<仮説 2>モチノキハマダラミバエの寄生蜂はモチノキハマダラミバエ個体群を抑制する。

<仮説 3>モチノキタネオナガコバチは果実色操作によって種子加害以上に影響を及ぼす。

<仮説 4>モチノキタネオナガコバチは植物ホルモンによって果実色を操作する。

<仮説 5>モチノキハマダラミバエとモチノキタネオナガコバチによる加害率は地域によって異なる。

<仮説 6>鳥による果実の持ち去り率は地域によって異なる。

仮説を検証するにあたり、毎年1月、7月、9月、11月にモチノキの果実のサンプリングを行った。また、袋かけによる各昆虫除去区、および鳥除去区 (鳥による持ち去りを除去) を作った。

また、モチノキタネオナガコバチとモチノキハマダラミバエによる加害が、モチノキの近縁種に対しても存在するかを明らかにするために、モチノキの近縁種であるクロガネモチ、タラヨウ、およびソヨゴの果実のサンプリングによって明らかすることを試みた。

同時に、果実食性昆虫と種子食性昆虫が創り出す間接相互作用網が、草本群落や日本を代表する極相林優占種であるブナでも存在するかを明らかにするために、筑波大学菅平高原実験センター (現・筑波大学山岳科学センター菅平高原実験所) 内の草原と付近のブナ天然林において、果実食性昆虫と種子食性昆虫を中心とした植食性昆虫のインベント

リ調査を行った。

4. 研究成果

本申請による研究により、以下の2点が明らかになり、査読付き学術雑誌に受理、掲載された。

(1)モチノキタネオナガコバチの近縁種であるニホンオナガコバチ (図1) による、クロガネモチとソヨゴの種子への加害。

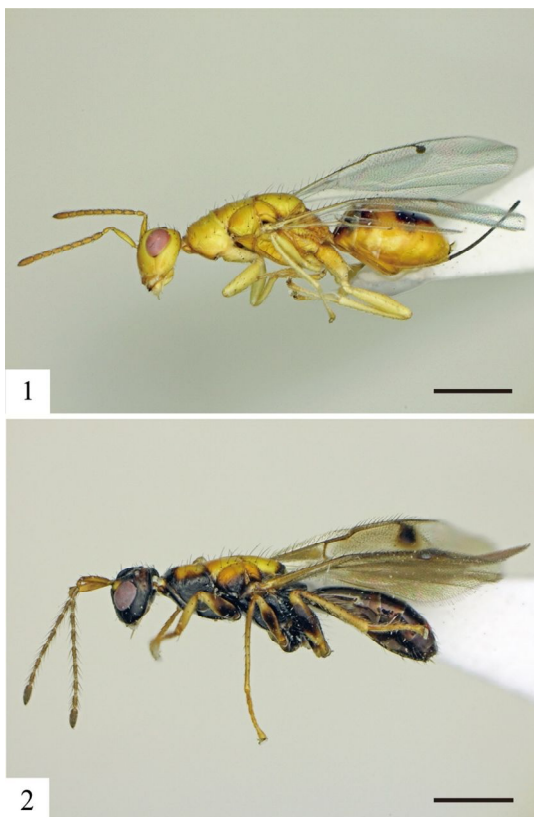


図1. クロガネモチから脱出したニホンオナガコバチの雌成虫 (1) と雄成虫 (2)。

モチノキ科樹木の種子を加害する昆虫は、世界で4種おり、そのうち2種は日本に生息している。日本に生息する、モチノキ科樹木の種子を加害する昆虫は、*Macrodasyceras* 属の2種だけである。1種は本課題で主に注目していた *M. hirsutum* であり、もう1種はナナミノキとウメモドキの種子を加害する *M. japonicum* である。

本研究課題において、モチノキ科の他樹種の種子をサンプリングし、モチノキ科樹木の種子を加害する昆虫を調査した結果、*M. japonicum* の寄主として、新たにクロガネモチとソヨゴが明らかになった。

これまで、*M. japonicum* の形態や寄主などの基本的な情報は、不十分であった。本研究課題による研究は、*M. japonicum* の詳細な形態の記載を行い、さらに新寄主を明らかにした。モチノキ - モチノキタネオナガコバチ - 果実食性鳥類間相互作用系をモチノキ科 - *Macrodasyceras* 属 - 果実食性鳥類間相互作用

系へと発展させるための重要な基礎的知見であると期待される。

(2) 小規模天然ブナ林における雄花序量によるブナの凶作年の推定(図2),とニホンツキノワグマなどの野生動物の人里への出没を早期予測。

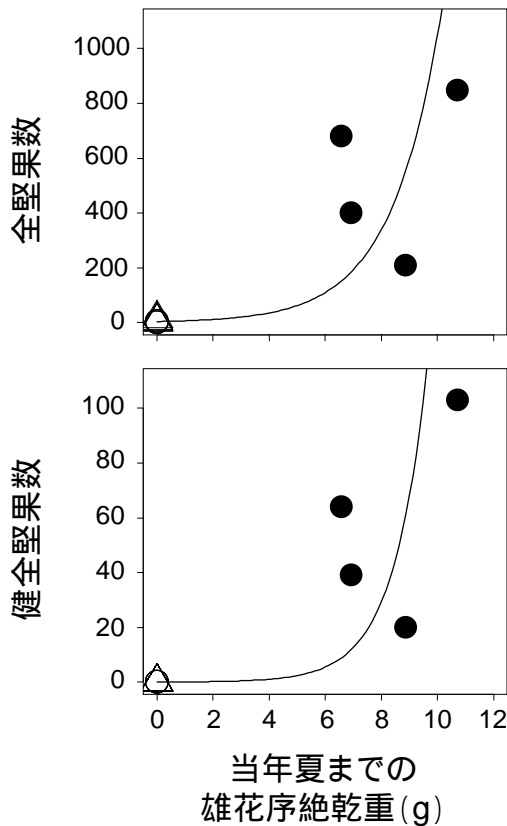


図2. 夏までのブナ雄花序量と、当年の全堅果数(上段)と健全堅果数(下段)の関係。

ブナ *Fagus crenata* は日本を代表する極相林優占種である。これまでブナの生態に関しては、多くの研究が行われてきた。特に、ブナの堅果生産量には、著しい豊凶があり、豊凶の状況、予測、機構に関して、数多くの研究が行われてきた。そのため、モチノキ-モチノキタネオナガコバチ-果実食性鳥類間相互作用系が森林生態系の機能や持続可能性に及ぼす影響の重要性を評価するうえで、ブナの果実食性昆虫と種子食性昆虫が創り出す間接相互作用網の存在を明らかにすることが可能であると考えられた。

ブナの豊凶は林分間でばらつくことがあるにもかかわらず、小規模林分における堅果生産量のモニタリングは、十分ではなかった。さらに、ブナの豊凶に関連した、ニホンツキノワグマやイノシシの人里への出没が社会問題となっている。

そこで、2012年から2014年に、長野県上田市菅平高原の大洞地区にある、孤立した小規模天然ブナ林において、リター・シードトラップを用いた、雄花序量と堅果量の調査を行った。トラップ内容物の解析から、雄花序

を全く付けない年があることが明らかになった。雄花序を全く付けない年の堅果量は、ほぼ0であった。このことから、本調査地の豊凶は、雌雄で同調していることが示唆された。また、少数のトラップによる調査でも、その年の堅果量がほぼ0である場合には、そのことを夏までの雄花序量に基づいて予測でき、ニホンツキノワグマの人里への大量出没を予測できることを示唆した。

現時点までの成果では、ブナ林における果実食性昆虫と種子食性昆虫が創り出す間接相互作用網にまでは到達していない。しかし、果実食性昆虫と種子食性昆虫に関わる基礎的知見が得られた。

また、3年間のサンプリングにより、各地におけるモチノキタネオナガコバチのモチノキへの加害率に関するデータを蓄積できた(図3)。これは、現在投稿準備中である。

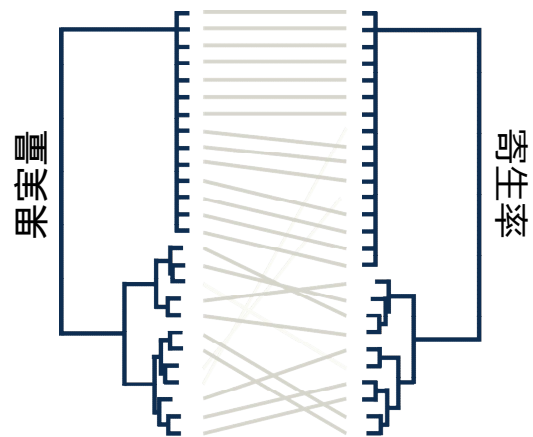


図3. モチノキの果実量とモチノキタネオナガコバチの寄生率の年次変動、およびその関係性。各リーフは、それぞれ1本のモチノキ個体を表し、同一個体における果実量と寄生率のリーフ間を直線で結んだ。

さらに、モチノキタネオナガコバチによるモチノキの果実色操作が、モチノキの健全種子のうち約40%の散布を阻害することが明らかになった(仮説3の検証)。これも現在投稿準備中である。

一方、モチノキの果実生産には、大きな年変動があった。そのため、各年で計画した量の果実サンプリングや、袋掛け実験を行うことができなかった。この点に関しては、さらに数年分のデータを収集することで、当初予想した仮説の検証を、引き続き行っていく必要がある。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計2件)

正木大祐, 長岡講二, 高木悦郎 (2017) 野

生哺乳動物の餌としてのブナの堅果量推定
ー長野県上田市菅平高原の小規模ブナ天然
林におけるブナ結実状況.環動昆(印刷中).
(with English abstract) *Corresponding author.
査読有り

Matsuo, K. & Takagi, E. (2016) New host records of *Macrodasyceas japonicum* (Ashmead, 1904) (Hymenoptera, Torymidae), with notes of its morphology. Japanese Journal of Systematic Entomology, 22, 175-178. 査読有り

〔学会発表〕(計0件)

〔図書〕(計0件)

〔産業財産権〕

出願状況(計0件)

取得状況(計0件)

〔その他〕

なし

6. 研究組織

(1)研究代表者

高木 悦郎 (TAKAGI, Etsuro)

首都大学東京・都市環境科学研究科・助教

研究者番号：60718675