

報告番号 第 7544 号

コナラ属における種子食昆虫の資源利用様式と
その食害が寄主植物の種子生産と発芽に及ぼす影響

名古屋大学大学院生命農学研究科

林学専攻森林保護学研究室

福本浩士

2000年

目 次

第1章 序論.....	1
1-1. 植物の繁殖に関わる昆虫類.....	1
1-2. 本研究の意義と目的.....	3
第2章 調査地と調査樹種.....	5
2-1. 調査地の概要.....	5
2-2. 調査地の植性.....	5
2-3. 調査樹種.....	6
2-3-1. アベマキ.....	6
2-3-2. コナラ.....	7
2-3-3. アベマキおよびコナラの雌繁殖器官のフェノロジー.....	8
第3章 散布前の種子食昆虫相と堅果の季節的な落下パターン.....	9
3-1. 緒言.....	9
3-2. 材料と方法.....	10
3-2-1. トラップによる雌繁殖器官の採集.....	10
3-2-2. 昆虫類の野外飼育および室内飼育.....	11
3-3. 結果.....	12
3-3-1. 散布前の種子食昆虫相.....	13
3-3-2. 堅果の季節的な落下パターン.....	15
3-4. 考察.....	15
3-4-1. 種子食昆虫群集における優占種の生態的特徴.....	15
3-4-2. 種子食昆虫の樹種選好性.....	16
3-4-3. 虫害堅果の落下時期の違いをもたらす要因.....	18
第4章 堅果の発育過程に関連した種子食昆虫のギルド構造.....	19
4-1. 緒言.....	19
4-2. 材料と方法.....	20
4-2-1. 堅果の発育過程.....	20
4-2-2. 種子食昆虫の野外飼育と成虫の脱出消長.....	21
4-2-3. 連続網掛け法.....	21
4-3. 結果.....	22
4-3-1. 堅果の発育過程.....	22

4-3-2. 成熟堅果を食害する昆虫類の脱出消長.....	23
4-3-3. 網袋内に落下した堅果の数とその内部状態.....	24
4-3-4. 網袋内における堅果の落下経過.....	25
4-3-5. 網袋内に落下した堅果の長さ.....	26
4-4. 考察.....	27
4-4-1. 摂食時期からみた種子食昆虫のギルド構造.....	27
4-4-2. 種子食昆虫ギルド間の相互関係.....	29
第5章 樹冠内における堅果および種子食昆虫類の垂直分布.....	31
5-1. 緒言.....	31
5-2. 材料と方法.....	32
5-2-1. 雌繁殖器官のマーキング.....	32
5-2-2. トラップによる堅果の採集.....	32
5-3. 結果.....	33
5-3-1. 各層における堅果の分布と落下堅果数.....	33
5-3-2. 各層における落下堅果の内部状態.....	33
5-3-3. 各層における種子食昆虫相.....	34
5-4. 考察.....	35
5-4-1. アベマキおよびコナラ堅果の樹冠内分布.....	35
5-4-2. 樹冠内における種子食昆虫の空間的な摂食パターン.....	37
第6章 雌繁殖器官の減少の過程と樹木個体間におけるその変動主要因.....	40
6-1. 緒言.....	40
6-2. 材料と方法.....	41
6-2-1. トラップによる雌繁殖器官の採集.....	41
6-2-2. 変動主要因分析.....	42
6-2-3. 統計解析.....	43
6-3. 結果.....	43
6-3-1. 雌繁殖器官の生産.....	43
6-3-2. 発育不全による死亡.....	44
6-3-3. 種子食昆虫の摂食による死亡.....	45
6-3-4. 変質による死亡.....	46
6-3-5. 健全堅果の生産.....	47
6-3-6. 雌繁殖器官の減少過程.....	48

6-3-7. 雌繁殖器官の減少過程において樹木個体間変異をもたらす要因.....	48
6-4. 考察.....	49
6-4-1. 雌繁殖器官生産の時間的・空間的変異.....	49
6-4-2. 生理的落下による死亡の時間的・空間的変異.....	51
6-4-3. 種子食昆虫の摂食による死亡の時間的・空間的変異.....	52
6-4-4. 健全堅果生産の時間的・空間的変異.....	54
6-4-5. 雌繁殖器官における死亡の累積効果.....	55
第7章 種子食昆虫の摂食がアベマキ堅果の胚軸および幼根の生存と発芽に及ぼす影響.....	57
7-1. 緒言.....	57
7-2. 材料と方法.....	58
7-2-1. 堅果の採集.....	58
7-2-2. 発芽試験.....	58
7-3. 結果.....	59
7-3-1. 調査木における成熟堅果の虫害率.....	59
7-3-2. 発芽率の時間的变化.....	59
7-3-3. 摂食の程度と胚軸・幼根および発芽率の関係.....	60
7-4. 考察.....	61
第8章 総合考察.....	63
8-1. コナラ属の種子食昆虫群集における資源分割と共存機構.....	63
8-2. 種子食昆虫の摂食が寄主植物の次世代生産に及ぼす影響.....	67
8-3. コナラ属の次世代生産と種子食昆虫の相互作用の解明に向けて.....	71
謝辞.....	74
引用文献.....	76
摘要.....	82
図、表、写真.....	87

第1章 序 論

1-1. 植物の繁殖に関わる昆虫類

地球上にはこれまでに記載されただけでも約30万種の植物が存在し (Southwood, 1978)、そのうちの7~8割を被子植物が占めている。このような植物の繁栄は、植物自身が自分の遺伝子をできるだけ多く次世代に残そうと様々な手段を使って繁殖を繰り返してきた結果であるといえる。とくに、風や水などの物理的手段を用いて花粉の運搬を行っていた裸子植物から、花粉媒介に動物 (哺乳類、鳥類、昆虫類) を利用する被子植物が出現するようになり、その種数は爆発的に増加していった。また、花粉媒介の過程では送粉者である昆虫と植物の間には密接な関係があるため、その生物間相互作用が断ち切られることは植物の繁殖に致命的な影響を与えることになる。たとえば、サクラソウ (*Plimula sieboldie* E.) では自生地の分断孤立化によってパートナーである送粉昆虫が失われ、送粉共生系が破壊されることよって絶滅の危機にある (鷲谷・矢原, 1996)。したがって、花粉の生産から受粉までの段階において植物の繁殖に昆虫類の存在が与える効果は重大であると考えられる。

種子の散布段階においても、昆虫類は重要な役割を果たしている。アリ類による種子の散布は、ネムノキ科アカシア属、スミレ科スミレ属、ケマンソウ科キケマン属、ヒメハギ科ヒメハギ属、イグサ科スズメノヤリ属、シソ科オドリコソウ属など様々な植物群において報告されている (大原, 1992)。これらの植物の種子は、エライオソーム (elaiosome) という甘酸っぱいゼリー状の付属器官を備えており、これに誘引されてやってくるアリに種子を巣穴まで運んでもらい、エライオソームだけをアリに食べさせる。そして、アリが種子を巣穴の外に捨てた後、その場所で発芽する (大河原, 1997)。このように、アリ散布型種子をもつ植物とアリの間には共生関係が成立しているが、この例が示すように植物の繁殖に昆虫類の果たす役割は大

きいと考えられる。

植物の繁殖過程における昆虫類との相互関係は、両者に正の効果を与える関係ばかりではない。植物の雌繁殖器官は他の器官（葉、茎、幹など）に比べて栄養的な価値が高く、昆虫類によって摂食されやすい。植物の雌繁殖器官（雌花や種子など）を摂食する昆虫類は種子食昆虫とよばれ、成虫が雌繁殖器官の表面や内部に卵を産みつけ、孵化幼虫がその内部を摂食して発育するという生活史をもつ。種子食昆虫による植物の雌繁殖器官に対する摂食は、寄主植物の次世代生産に大きな影響を及ぼすため、古くから植物学者の関心を集めていた。近年では樹木の豊凶（masting）現象との関連で注目されるようになっており、植物の研究者だけでなく昆虫の研究者の関心も集めている。

また、種子食昆虫の研究の歴史は、天然林、造林地、採種園における針葉樹の球果・種子害虫の研究の歴史でもある。とくに、採種園では、造林計画のために遺伝的に優良な個体の種子を安定して供給することが望まれており、球果・種子生産量の予測とともに種子害虫の駆除が重要な問題となっている。そのために、針葉樹の球果・種子害虫に関して様々な視点から精力的な調査が行われてきた（Turgeon *et al.*, 1994）。具体的には、針葉樹の球果・種子における害虫相（Dolgin, 1995; Dormont and Roques, 1999; Prevost *et al.*, 1988; Rauf *et al.*, 1985; Ros *et al.*, 1993; Shea, 1989; Yates and Ebel, 1978）、各害虫の生態・生活史（Annala, 1982; Chatelain and Goyer, 1980; Hedlin *et al.*, 1982; Kinzer *et al.*, 1970; Miller, 1986; Rauf *et al.*, 1985; Schowalter, 1994; Sweeney and Turgeon, 1994）、害虫の密度や球果・種子への影響（Connelly and Schowalter, 1991; Debarr and Ebel, 1974; Dormont and Roques, 1999; Goyer and Nachod, 1976; Hedlin, 1964; Kraft, 1968; Krugman and Koerber, 1969; McClure *et al.*, 1996; Rappaport and Roques, 1991; Rauf *et al.*, 1985; Schowalter and Sexton, 1990; Schowalter *et al.*, 1985; Singh and Singh, 1995; Skrzypczynska, 1998; Stevens, 1959; Werner, 1964）が詳細に調べられている。採種園では、これらの調査結果をもとにし

て、種子食昆虫の総合防除管理 (Integrated Pest Management) が行われている。

1-2. 本研究の意義と目的

一般に、1種の植物に対して複数種の昆虫類がその雌繁殖器官を餌資源・生息場所として利用しており、また近縁な植物間では共通の種子食昆虫も存在するため、これらの昆虫類によって「種子食昆虫群集」が形成されることが普通である。植物の雌繁殖器官を単位として考えた場合、その量は少なく、またそれらが分離して存在している。そして、各単位資源において多種の昆虫が発育を完了させることはできず、昆虫間で資源をめぐる種間競争が厳しくなると考えられる。このように、限られた資源の中で多くの昆虫類がいかにして共存しうるのか、という問題は生態学的に大変興味深いものである。そして、各種子食昆虫の資源利用様式を明らかにすることは、種子食昆虫の群集構造を解明する上で強力な手段となりうる。

また、植食性昆虫の摂食は、植物のパフォーマンス (performance) や個体群動態にどのような影響を及ぼしているのかという興味ある問題を検証する上でも、植物の雌繁殖器官と種子食昆虫の関係はきわめて有用な題材である。植物の雌繁殖器官はそれ自身が次世代であることから、種子食昆虫の摂食は寄主植物の数や分布に大きく関係していると考えられる。そして、寄主植物が生産する雌繁殖器官の死亡に、昆虫類がどの程度関与しているのか、また昆虫類の摂食は寄主植物の個体群への実生の加入を制限しているのか、などの疑問を解決することは上記の問題を解明していく上で重要となる。

そこで本研究は、同所的に生育するブナ科コナラ属2種、アベマキ (*Quercus variabilis* Blume) とコナラ (*Q. serrata* Thunb. ex Murray)、を対象として、種子食昆虫の資源利用様式および昆虫類の摂食が寄主植物の次世代生産に及ぼす影響を解明することを目的とした。本研究における研究内容と本論文の構成は、以下の通りで

ある。

まず、アベマキおよびコナラの散布前堅果の種子食昆虫相をトラップによる落下堅果の採集と昆虫類の野外・室内飼育により調査した（第3章）。また、堅果の季節的な落下パターンについても同時に検討した。第4章では、堅果の発育パターンと種子食昆虫の脱出消長および産卵時期から孵化幼虫の摂食時期を推定し、堅果の発育フェノロジーに対応した昆虫類の堅果利用様式を明らかにした。第5章においては、樹冠内における堅果および種子食昆虫の分布を調査し、昆虫類の空間的な資源利用様式を検証した。第6章では、アベマキおよびコナラの雌繁殖器官の死亡パターンを繁殖期の間、調査地の間で検討し、さらに樹木個体間における変動主要因を検出することで、雌繁殖器官の生存過程における昆虫類の影響を評価した。第7章においては、虫害堅果の胚軸・幼根の残存率と種子食昆虫の摂食割合との関連性を明らかにするとともに、その発芽能力を検討した。最後に、本研究から示された成果にもとづき、種子食昆虫群集における資源分割と共存機構、種子食昆虫の摂食が寄主植物の次世代生産に及ぼす影響を考察した。そして、コナラ属の種子生産と種子食昆虫の相互作用系の解明にむけて本研究の果たす役割について検討した（第8章）。

第2章 調査地と調査樹種

本研究におけるコナラ属2種（アベマキとコナラ）の種子生産様式と種子食昆虫の生態に関する調査はすべて、以下の調査地内で行った。

2-1. 調査地の概要

調査地は、名古屋大学東山キャンパス内の二次林（以下、調査地A）（図2-1、写真2-1）と、名古屋市千種区天白町植田山地区の二次林（以下、調査地B）（図2-2、写真2-2）である。調査地Aは二次林の内部を道路が通り抜けているため分断化されているが、調査地Bは名古屋市東山総合公園の管理下にあるため大規模な面積で二次林が保存されている。両調査地ともに東山丘陵地帯の一部である。地質はほとんどが第四紀層に属し、レキを多く含むのが特徴である。土壌は黄色型褐色森林土（ γ B）に属し、尾根近くでは乾性、谷筋では適潤性になる。両調査地の近くに位置する名古屋地方気象台（北緯 $35^{\circ} 10'$ 、東経 $136^{\circ} 58'$ 、標高51.1 m）における年平均気温と年間降水量は、それぞれ 15.1°C と1543.9 mmである（国立天文台, 1994）。調査を行った5年間（1995～1999年）の気温と降水量を図2-3に示す。

2-2. 調査地の植生

調査地Aの植生調査は、1994年10月20日に行った。調査地内に 10×25 mのプロットを設置し、その内部に出現した樹高1.3 m以上の樹木について、種名、胸高周囲長（GBH）、樹高を測定した。なお、萌芽しているものについては、それぞれを1個体としてカウントした。また、胸高周囲長から以下の式を用いて、胸高直径（DBH）

を算出した。

$$DBH = GBH / \pi$$

植生調査の結果、プロット内の立木密度は7,240本/haであった。林冠を形成する上層木（樹高10 m以上）は、アカマツ（*Pinus densiflora* Sieb. et Zucc.）、アベマキ、コナラおよびソヨゴ（*Ilex pedunculosa* Miq.）の4樹種であった（表2-1）。中・下層を構成する（樹高10 m以下）主要な樹種（個体数10本以上）は、出現頻度の高い順にヒサカキ（*Eurya japonica* Thunb.）、アラカシ（*Quercus glauca* Thunb. ex Murray）、シャシヤンボ（*Vaccinium bracteatum* Thunb.）であった。

調査地Bの植生は、参鍋（1994）の植生調査の結果を用いて解析した。その結果、調査地Bの立木密度は4,567本/haと推測された。上層木は、アベマキ、コナラ、ソヨゴ、アオハダ（*Ilex macropoda* Miq.）、ネジキ（*Lyonia ovalifolia* (Wall.) Drude var. *elliptica* (Sieb. et Zucc.) Hand.-Mazz）の5樹種であった（表2-2）。また、中・下層の主要樹種は、出現頻度の高い順にヒサカキ、サカキ（*Cleyera japonica* Thunb.）であった。

2-3. 調査樹種

本研究の調査樹種であるアベマキおよびコナラの概要は以下のとおりである（大場, 1989）。

2-3-1. アベマキ

アベマキ（*Quercus variabilis* Blume）はブナ科コナラ属の落葉性の高木で、樹高15 m、直径40 cmあるいはそれ以上に達する。コルク層が比較的によく発達し、樹皮は灰褐色で、縦に不規則に割れる。

雌雄同株で花期は4～5月である。雄花序は新枝の下部につき下垂する。長さは

10 cm内外で軟毛を密生する。苞は線形で長さ約3 mmである。雄花は径約2.5 mmで、花被は膜質で3～4個に中裂する。雄しべは3～4個で花被より超出する。雌花はふつう、新枝の上部の葉腋に単生し、長さ1 mmほどの柄があり花柱は3個である。

堅果は球形で、2年目に熟し、径約1.8 mmで殻斗（総苞ともいう。鱗片状の葉が集まってできた器官のこと）から上半が抜きんでている（写真2-3）。殻斗は半球形で径3 cmほどである。総苞片（鱗片葉）は針形で密にらせん状につき、灰白色の短い毛を密生し、長さ1 cmくらいである。下部や中部のものは反り返り、上部のものは立つ。

本種は、本州（山形県以西）・四国・九州に産し、朝鮮・中国（台湾・大陸）にも分布する。

2-3-2. コナラ

コナラ（*Q. serrata* Thunb. ex Murray）はブナ科コナラ属の落葉性の高木で、樹高15 m、直径60 cmに達する。樹皮は灰白色で縦に不規則な割れ目が入る。

雌雄同株で花期は4～5月である。雄花序は新枝の基部に多数ついて下垂し、長さ2～6 cmほどで、絹毛を密生する。苞はまれにあって線形である。雄花は軟毛を密生し、径約1.5 mmである。花被は膜質で軟毛を密生し、不規則に5～7個に分裂し、裂片は被針形である。雄しべは4～6個である。雌花序は新枝の上部の葉腋に出て、2～3（～15）個の花からなり、花柱は3個である。

堅果は長楕円形または楕円形で、長さ1.6～2.2 cm、幅0.8～1.2 cmであり、年内に成熟する（写真2-4）。殻斗は杯状で径1.1～1.4 cmほどである。総苞片は卵形で、先は鈍り、瓦重ね状に密生して圧着し、背部に白色の微毛を密生して上部のものほど小さくなる。

本種は、北海道・本州・四国・九州の温帯下部から暖帯にかけて広く分布し、関東・中部・近畿地方の暖帯では二次林の優占種の一つとなっている。

2-3-3. アベマキおよびコナラの雌繁殖器官のフェノロジー

アベマキとコナラはともにブナ科コナラ属の樹木であるが、それぞれ異なる節 (section) に属する。アベマキはクヌギ節に、コナラはコナラ節に属する (大場, 1989)。この二つの節では、開花から受精までの期間が大きく異なることが特徴である。アベマキが属するクヌギ節では、受粉後まもなく、堅果の発育が停止する (以下、本研究では1年目の堅果を「1年果」とよぶ)。2年目の春に受精が行われ、その年の秋に堅果が成熟する (以下、本研究では2年目の堅果を「2年果」とよぶ)。これに対して、コナラが属するコナラ節では、受粉後すぐに受精が行われ、その年の秋に堅果が成熟する。

第3章 散布前堅果の種子食昆虫相と堅果の季節的な落下パターン

3-1. 緒言

ブナ科 (Fagaceae) コナラ属 (*Quercus*) の樹木は全世界に500種以上存在し、北アメリカ、ヨーロッパ、地中海沿岸、アジアなど世界に広く分布している (Hora, 1981)。コナラ属の種子、いわゆる堅果は、昆虫類、鳥類、哺乳類などの多くの捕食者によって摂食される (たとえば、Darley-Hill and Jhonson, 1981; Gibson, 1971; Kikuzawa, 1988)。このうち、昆虫類は散布前 (落下前) における堅果の最も重要な捕食者であると考えられている。たとえば、北アメリカに生育する51種のコナラ属は、67種の植食性昆虫によって堅果が摂食され (Williams, 1989)、昆虫類による摂食は散布前堅果の主要な死亡要因のひとつであるという (Kautz and Liming, 1939)。

現在、日本には15種のコナラ属の樹木が自生している (大場, 1989)。近年、コナラ属の堅果生産と種子食昆虫による堅果捕食の相互関係に多くの関心が集まり、様々な地域、樹種で研究が行われ始めている (Fujii, 1993; Maeto, 1995; Matsuda, 1982)。ところが、これらの研究はいずれも、ミズナラ (*Quercus mongolica* var. *grosseserrata* (Blume) Rehd. et Wils.) 林 (Maeto, 1995) やコナラ林 (Fujii, 1993; Matsuda, 1982) などのように、ただ1種のコナラ属の樹木が優占する林分において行われている。コナラ属では複数の種が同所的に生育することがあり、このような林分では、各樹種が非同調的に堅果を生産するため (Koenig *et al.*, 1994)、また種子食昆虫の種間で寄主特異性の程度が異なるため (Gibson, 1964; Kelbel, 1996)、両者の関係は複雑になると考えられる。上田ら (1992) は複数種のコナラ属が生育する林分において、それぞれの樹種について種子食昆虫相と昆虫の生活史を調査する必要性を強調している。

本研究の調査樹種であるアベマキとコナラは、本調査地において他の樹種とともに混生している（表2-1、2-2）。本章では、まず両樹種の散布前堅果を摂食する種子食昆虫相を明らかにし、同時に堅果の季節的な落下パターンについても評価した。

3-2. 材料と方法

本章における調査はすべて調査地Aにおいて行った（図2-1）。

3-2-1. トラップによる雌繁殖器官の採集

1995年5月下旬に、調査地内においてアベマキおよびコナラの成木をそれぞれ5本ずつ選び、調査木とした（V1~5とS1~5）。調査木の胸高直径および樹高を表3-1に示す。なお、落下してくる雌繁殖器官（アベマキでは1年果と2年果、コナラでは雌花と堅果、定義は以下で説明する）の親木を特定するために、同種の木の樹冠が重なっていないものを調査木として選んだ。そして、調査木の樹冠下に開口部面積0.24 m²の種子トラップ（プラスチック製コンテナ、0.4×0.6m）（写真3-1）を2基設置した（以下、「実験1」という）。

1995年および1996年の5月下旬から11月下旬にかけて、トラップ内に落下した雌繁殖器官を一週間に一度、定期的に採集した。採集した雌繁殖器官を実験室に持ち帰り、アベマキは1年果と2年果に区分し、その数を数えた。コナラはデジタルノギスで雌繁殖器官の幅を測定し、またMatsuda（1982）の定義により、殻斗の幅が2 mm未満のものを雌花、2 mm以上のものを堅果としてその数を数えた。なお、本論文で「雌繁殖器官」という表現は、アベマキでは「1年果」と「2年果」の両方を、コナラでは「雌花」と「堅果」の両方をさす。本章では、コナラは堅果のみを解析の対象とした。

アベマキの雌繁殖器官とコナラの堅果をカッターナイフで切開し、その内部状態を健全 (sound)、発育不全 (abortion)、虫害 (insect damage)、変質 (degeneration)、鳥獣害 (animal damage) に分類した。これら5つのカテゴリーは以下のように定義した。

健全：内部が鳥獣類または昆虫類に摂食されず、菌類にも冒されず、かつ、胚が十分に形成されているもの

発育不全：内部が鳥獣類または昆虫類に摂食されず、菌類にも冒されていないが、胚の形成が認められないもの (生理的死亡)

虫害：内部が昆虫類に摂食されているもの

変質：内部が菌類に冒されているもの、あるいは乾燥して硬化しているもの

鳥獣害：内部が鳥獣類に摂食されているもの

ただし、鳥獣害に分類されるものについては親木から落下していない可能性があるため、解析から除外した。虫害については、摂食している昆虫の種を同定した。

実験1では、調査木の樹冠下に2基のトラップを設置した。しかし、この方法では樹冠の一部の雌繁殖器官しか採集できず、とくに調査木の雌繁殖器官の生産量が少ない場合は、種子食昆虫相を十分に把握できない可能性がある。そこで、1996年6月に新たな調査木 (V6とS6) を選び (表3-1、図2-1)、その樹冠下のほぼ全面に開口部面積1 m²の種子トラップ (ナイロンメッシュ製、1×1 m) を9基設置した (以下、「実験2」という)。そして、実験1と同様にトラップ内に落下した雌繁殖器官を採集し、落下数のカウント、内部状態の判別および摂食している昆虫種の同定を行った。

3-2-2. 昆虫類の野外飼育および室内飼育

実験1および2において、鱗翅目およびシギゾウムシ属の幼虫については種の段階までは同定できなかった (本章の結果を参照)。そこで、別に林床で採集した堅

果を切開せず、昆虫類を成虫段階まで飼育して同定した（以下、「実験3」という）。1995年および1996年の10月から11月にかけて、調査地内の林床に落下しているアベマキおよびコナラの成熟堅果をランダムに採集した。1996年はアベマキの成熟堅果145個とコナラの成熟堅果268個を採集した。1995年は採集した堅果の数を数えなかったが、1996年とほぼ同数であると思われる。採集した堅果は、滅菌土壌を敷き詰めた飼育容器（直径210 mm、高さ170 mmの素焼きの植木鉢）に約100個ずつ入れ、調査地Aの林内に放置した（写真3-2）。また、齧歯類による堅果の捕食を防ぐために、飼育容器の上部をナイロンメッシュ（60目）で覆った。翌年以降、土壌中で休眠して羽化脱出する成虫を4月から11月にかけて毎日採集し、その種類を記録した。

さらに、アベマキでは未熟堅果を摂食する鱗翅目が確認されたので、その飼育も試みた。1996年8月に鱗翅目の摂食が認められる（虫糞（フラス）が殻斗の表面に出ている）樹上の未熟堅果を5個採集した。採集した堅果は1個ずつプラスチック管（直径25 mm、高さ65 mm）に入れ、実験室内（約25℃）で成虫の段階まで飼育した。

なお、本論文では、堅果を外見上の大きさによって成熟堅果、未熟堅果の2つに区分した。成熟堅果は堅果の長さや幅が十分な大きさで、堅果の先端が大きく殻斗より突出しているもの、未熟堅果は堅果の先端が殻斗で覆われているものをさす。

3-3. 結果

実験1および2において、少数のアベマキ1年果がトラップ内に落下した。この落下の原因は、おもに枝折れによるものであった。また、アベマキ1年果に対する昆虫類の摂食はみられなかった。そこで本章では、アベマキは2年果のみを取り扱う。

実験3において、ヘリオビヒメハマキ (*Cryptasasma marginifasciata* (Walsingham)) (鱗翅目: ハマキガ科) とクロサンカクモンヒメハマキ (*Cryptasasma trigonana* (Walsingham)) (鱗翅目: ハマキガ科) が飼育箱内で羽化脱出した。クロサンカクモンヒメハマキは、散布後(落下後)における堅果の捕食者として知られている (Maeto, 1993; 上田ら, 1993)。また、ヘリオビヒメハマキはクロサンカクモンヒメハマキの近縁種であり、散布後堅果の捕食者であると考えられている (駒井古実, 私信)。したがって、散布前堅果の種子食昆虫について取り扱う本論文では、これら2種を以後の解析から除外した。

3-3-1. 散布前堅果の種子食昆虫相

実験1、2および3において、アベマキおよびコナラの散布前堅果を摂食した昆虫の種は表3-2のとおりであった。本調査地において、合計甲虫目5種、膜翅目1種および鱗翅目6種を確認した。

アベマキ堅果を摂食する昆虫は、クヌギシギゾウムシ (*Curculio robustus* (Roelofs)) (甲虫目: ゾウムシ科) (写真3-3)、シギゾウムシ属の一種(未同定種) (甲虫目: ゾウムシ科) (以下、本文では「Curculionidae sp.1」という)、クリノミキクイムシ (*Poecilips cardamomi* (Shaufuss)) (甲虫目: キクイムシ科) (写真3-4)、ネマルハキバガ科の一種(未同定種) (鱗翅目: ネマルハキバガ科) (以下、本文では「ネマルハキバガ」という) (写真3-5)、ネモロウサヒメハマキ (*Pammene nemorosa* Kuznetzov) (鱗翅目: ハマキガ科) (写真3-6)、サンカクモンヒメハマキ (*Cydia glandicolana* (Danilevsky)) (鱗翅目: ハマキガ科) (写真3-7) およびネスジキノカワガ (*Characoma ruficirra* (Hampson)) (鱗翅目: ヤガ科) (写真3-8) の7種であった。

一方、コナラ堅果を摂食する昆虫は以下の7種であった。ハイイロチョッキリ (*Mechoris ursulus* (Roelofs)) (甲虫目: オトシブミ科) (写真3-9)、クリシ

ギゾウムシ (*Curculio sikkimensis* (Heller)) (甲虫目:ゾウムシ科) (写真3-10)、クリノミキクイムシ、タマバチ科の一種(未同定種) (膜翅目:タマバチ科) (以下、本文では「タマバチ」という)、ヨツメヒメハマキ (*Cydia danilevskyi* (Kuznetsov)) (鱗翅目:ハマキガ科) (写真3-11)、サンカクモンヒメハマキおよびシロツメモンヒメハマキ (*Cydia amurensis* (Danilevsky)) (鱗翅目:ハマキガ科) (写真3-12)である。これらのうち、クリノミキクイムシとサンカクモンヒメハマキは、アベマキとコナラの両方の堅果を摂食した(表3-2)。

図3-1に種子食昆虫の種構成とその相対頻度を示した。これは、実験1および2において、種子トラップ内に落下したアベマキおよびコナラの堅果のデータを解析したものである。両実験において、12個の堅果が2種の昆虫によって摂食されていたが、本研究では複数種による摂食というカテゴリーは設けなかった。したがって、図中の虫害堅果総数(N)は実際の虫害堅果数よりも多くなっている。アベマキでは、ネスジキノカワガが優占的で、次いでクリノミキクイムシの割合が大きかった(図3-1)。クヌギシギゾウムシとCurculionidae sp.1が摂食したアベマキ堅果は(写真3-13)、実験1および2ともに10%以下であった。ハマキガ類(ネモロウサヒメハマキ、サンカクモンヒメハマキ)とネマルハキバガは実験2においてのみ摂食がみられ、その割合は約3%であった。1996年の実験1と実験2の種子食昆虫相の違いは、種子トラップで採集した堅果の数が実験間で大きく異なっていたことが原因である。すなわち、実験1ではごくわずかな堅果しかトラップ内に落下しなかったため、昆虫相を正確に把握することができなかったと考えられる。

コナラでは、タマバチの摂食(写真3-14)とハイイロチョッキリ成虫の吸汁(ハイイロチョッキリの成虫は後食のためコナラ堅果を吸汁する)(写真3-15)および産卵(写真3-16)が優占的であったが、その相対頻度は調査年(χ^2 -test, $\chi^2 = 37.85$, d.f. = 3, $p < 0.001$)および実験方法の違い(χ^2 -test, $\chi^2 = 186.69$, d.f. = 3, $p < 0.001$)により有意差があった(図3-1)。しかしながら、この原因について

は今回特定することができなかった。ハマキガ類（ヨツメヒメハマキ、サンカクモンヒメハマキ、シロツメモンヒメハマキ）（写真3-17）とクリシギゾウムシ（写真3-18）の摂食は、虫害堅果の2～15%を占めていた。

3-3-2. 堅果の季節的な落下パターン

実験2におけるアベマキおよびコナラの発育不全堅果、虫害堅果および健全堅果の落下経過を図3-2に示した。虫害堅果については、昆虫種ごとに示した。アベマキでは、クリノミキクイムシおよびネスジキノカワガの摂食堅果が8月にピークをもちながら7月から10月にかけて落下した。これに対して、ハマキガ類、ネマルハキバガおよびクヌギシギゾウムシの摂食堅果は10月以降に落下した。発育不全堅果は6月から10月にかけて連続的に落下したが、健全堅果は10月にのみ落下した。

一方コナラでは、タマバチ、ハイイロチョッキリの吸汁、ハイイロチョッキリの産卵およびクリシギゾウムシの摂食堅果は、それぞれ7月、8月、9月、10月におもに落下した（図3-2）。ハマキガ類の摂食堅果は、9月から10月に落下した。発育不全堅果は7月にピークをもちながら6月から10月に落下したのに対して、健全堅果は9月から11月に落下した。

3-4. 考察

3-4-1. 種子食昆虫群集における優占種の生態的特徴

本調査地において、甲虫目3種と鱗翅目4種がアベマキ堅果を摂食した（表3-2）。これらの昆虫類の中で、サンカクモンヒメハマキとネスジキノカワガを除く5種はこれまでにアベマキ堅果を摂食することは記載されておらず、本研究によって初めて確認された（表3-3）。また、ネスジキノカワガはアベマキ堅果を摂食する昆虫として最も優占的な種であった（図3-1）。本種は食葉性昆虫として知

られているが(寺本, 1993)、アベマキ堅果を摂食する能力をもっていたことになる。さらに、ネスジキノカワガは成熟堅果を摂食することではなく、未熟堅果のみを摂食した(表3-2)。アベマキの殻斗は未熟期には緑色を呈し、かつ葉に似た形質をもっている。これらの事実は、おそらく、ネスジキノカワガの食性幅が葉食から葉食および種子食へと拡大してきたこと示しているのであろう。

本研究で確認されたハイイロチョッキリ、クリシギゾウムシ、クリノミキクイムシ、タマバチ、鱗翅目数種がコナラ堅果を摂食することはすでに報告されている(表3-3)。さらにFujii (1993)、Matsuda (1982)、上田ら(1992)は、コナラシギゾウムシ(*Curculio dentipes* (Roelofs)) (甲虫目: ゾウムシ科)とアカコブゾウムシ(*Kobuzo retictirostris* (Roelofs)) (甲虫目: ゾウムシ科)もコナラの散布前堅果を摂食することを報告している。本調査地において特徴的であったことは、コナラにおいてタマバチによる摂食が優占的であったことである(図3-1)。本種はコナラの雌花に産卵し、未熟堅果にゴール(虫こぶ)を形成する(湯川・柁田, 1996)。そして、このゴール内部で幼虫が発育する。イギリスでも、タマバチ科の一種(*Andricus quercuscalicis* (Burgsdorf))がヨーロッパナラ(*Quercus robur* Pall.)の未熟堅果にゴールを形成し(Claridge, 1962; Collins *et al.*, 1983)、35~60%の堅果を死亡させている(Hails and Crawley, 1991)。このように、タマバチの仲間はコナラ属の堅果生産に重大な影響を及ぼすものと考えられる。

3-4-2. 種子食昆虫の樹種選好性

過去の研究を総合して考えると、ネモロウサヒメハマキを除いて、コナラ属の種子食昆虫は2種以上のコナラ属の堅果を餌資源として利用できることになる(表3-3)。実際、サンカクモンヒメハマキとクリノミキクイムシは本調査地においてもアベマキとコナラの両方の堅果を摂食した(表3-2)。しかし、その他の種子食昆虫相はアベマキとコナラとの間で著しい違いがみられた。すなわち、クヌギシ

ギゾウムシ、Curculionidae sp.1、ネマルハキバガ、ネモロウサヒメハマキとネスジキノカワガはアベマキ堅果のみを利用したのに対して、ハイイロチョッキリ、クリシギゾウムシ、タマバチ、ヨツメヒメハマキとシロツメモンヒメハマキはコナラ堅果のみを利用した（表3-2）。とくに、ネスジキノカワガはアベマキでは優占的な種であったが（図3-2）、コナラ堅果での摂食は全くみられなかった。ところが、他の地域では本種によるコナラ堅果への摂食も確認されている（寺本, 1993）。したがって、本調査地ではネスジキノカワガはコナラ堅果よりもアベマキ堅果を選好しているものと思われる。また、ネマルハキバガとシロツメモンヒメハマキも多くのコナラ属の堅果を摂食するが（表3-3）、本調査地ではそれぞれアベマキとコナラの堅果のみを摂食した。この結果も、種子食昆虫の堅果に対する選好性を反映しているであろう。

本調査地において、クヌギシギゾウムシとクリシギゾウムシは、それぞれアベマキ堅果とコナラ堅果のみを摂食した（表3-2）。クヌギシギゾウムシはクヌギ（*Quercus acutissima* Carruth.）の堅果（森本, 1984）を、クリシギゾウムシはミズナラ、アラカシおよびシラカシ（*Quercus myrsinaefolia* Blume）の堅果（Maeto, 1993, 1995; 上田ら, 1992）を摂食することがこれまでに報告されている（表3-3）。アベマキとクヌギは針形の総苞片がらせん状につく厚い殻斗を持つのに対して、その他のコナラ属は卵形の総苞片が瓦重ね状に圧着する薄い殻斗を持つ。クヌギシギゾウムシは果皮の外側、すなわち厚い殻斗の内側に産卵する（岡本, 1987）のに対して、クリシギゾウムシは果皮の内側に産卵する（上田ら, 1992）。クヌギシギゾウムシの産卵様式はコナラ属を摂食するシギゾウムシの中でも例外的なものであり、コナラのような殻斗をもつ堅果に産卵することは不可能であると考えられている（岡本, 1987）。一方、アベマキやクヌギなどは厚い殻斗を持っているため、堅果内部に直接産卵するクリシギゾウムシはうまく産卵できないのかもしれない。このように、殻斗の形質はシギゾウムシ類の産卵の成功に強い影響を及ぼしていると考えられる。

クリシギゾウムシと同様に、ハイイロチョッキリもアベマキとクヌギ以外のコナラ属を繁殖に利用している（表3-3）。したがって、本種も堅果内部に直接産卵するという習性をもっているため、厚い殻斗をもつアベマキやクヌギには産卵できないと考えられる。以上のように、種子食昆虫の一部については、その樹種選好性を説明する要因として殻斗の形質の違いをあげることができる。

3-4-3. 虫害堅果の落下時期の違いをもたらす要因

虫害堅果の落下時期には、種子食昆虫の種間で明瞭な違いがあった（図3-2）。アベマキでは、ネスジキノカワガとクリノミキクイムシが摂食した堅果のほとんどが8月に落下した。また、9月以前に落下したコナラ堅果には、タマバチによるゴール形成とハイイロチョッキリによる吸汁が認められた。Matsuda (1982) も三鷹市近郊の二次林において、ハイイロチョッキリに吸汁された堅果が7月下旬から8月中旬に落下することを報告している。一方、ハマキガ類やシギゾウムシ類に摂食された堅果は9月以降に健全堅果とともに落下した（図3-2）。この落下パターンは、アベマキとコナラともに同じであった。このような虫害堅果の落下時期の違いは、成虫の出現時期あるいは産卵時期の違いによるものと推測される。次章では堅果の発育フェノロジーと種子食昆虫の加害時期（成虫の産卵と幼虫の摂食）を明らかにし、両者の関係について考えてみる。

第4章 堅果の発育過程に関連した種子食昆虫のギルド構造

4-1. 緒言

多くの場合、ある種の植物の雌繁殖器官は、様々な分類群に属する昆虫類によって摂食される。たとえば、タンザニアに生育するマメ科タヌキマメ属の一種 (*Crotalaria pallida* Ait.) の種子は、鱗翅目 (おもにシジミチョウ科 (Lycaenidae) 3種)、膜翅目 (カタビロコバチ科 (Eurytomidae) 1種) および甲虫目 (ゴミムシダマシ科 (Tenebrionidae) 1種、ヒラタムシ科 (Cucujidae) 1種、マメゾウムシ科 (Bruchidae) 1種、コメツキムシ科 (Elateridae) 1種、キクイムシ科 (Scolytidae) 1種) などの昆虫類によって摂食されている (Moore, 1978a)。また、Yates and Ebel (1978) は鱗翅目 (ハマキガ科 (Tortricidae) 数種、シママイガ科 (Pyralidae) 数種)、双翅目 (タマバエ科 (Cecidomyiidae) 1種) と膜翅目 (ナギナタハバチ科 (Xyelidae) 1種) がテーダマツ (*Pinus taeda* L.) の球果を摂食をすることを明らかにしている。さらに、Prevost *et al.* (1988) は5目19種の昆虫類がクロトウヒ (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) の球果・種子を摂食することを報告している。

このような種非特異的な関係は、種子食昆虫群集のギルド構造から解析されている。たとえば、Shea (1989a) はコロラドモミ (*Abies concolor* (Gord. and Glend.) Lindl.) の球果を摂食する昆虫種群 (Insect complex) を、それらの摂食部位および摂食様式の違いから種子摂食ギルド (Seed-feeding guild)、球果・種子潜入ギルド (Cone- and Seed-mining guild)、鱗片・苞摂食ギルド (Scale- and Bract-feeding guild) に区分した。この区分の特徴は、球果の物理的構造に着目していることである。そして、複雑な物理的構造が多種の昆虫の空間的な共存を可能にしていると推測している。一方、Johnson (1981) は、23種のマメ科植物の種子を摂食するマメゾウムシ類16種を産卵部位と産卵時期から3つのギルド (mature pod guild, mature seed guild,

and scatter seed guild) に分類した。このギルド区分は、産卵部位という空間的な違いだけでなく、産卵時期という時間的な違いを考慮に入れていることが特徴である。

アベマキとコナラにおいても、多くの昆虫類がそれぞれの堅果を摂食している(第3章)。しかし、コナラ属の堅果の構造は、種子が薄い果皮で覆われているだけであり、針葉樹の球果の構造ほど複雑ではない。そのため、摂食部位から分類されるギルドの構造からは、多くの種子食昆虫が共存可能な理由を十分に説明できないと考えられる。そこで注目されるのは、堅果に対する産卵時期や利用時期の違いである。虫害堅果が長期間にわたって落下し、その落下時期が利用する昆虫種と関係していることは、種子食昆虫の摂食時期に起因するものと推測されるのである。

本章では、堅果の発育過程と成虫の脱出時期および産卵時期を調査し、種子食昆虫群集を昆虫類の摂食時期の違いからいくつかのギルドに区分することを目的とした。そして、そのギルド構造から種子食昆虫群集の共存機構について考察した。

4-2. 材料と方法

本章における調査はすべて調査地Aにおいて行った(図2-1)。

4-2-1. 堅果の発育過程

1996年7月、調査地内に生育するアベマキ(V7~9)およびコナラ(S7~9)の成木それぞれ3本をサンプル木として選択した(図2-1)。10月まで毎月2回(1日頃と15日頃)、樹冠の中央部から下部にかけて堅果が付着している枝を高枝バサミで切り落とし、1本のサンプル木から毎回約10個の堅果を採集した。なお、S9の木からは8月中旬以降に堅果を採集した。アベマキは1年果と2年果が付着しているが、2年果のみを採集した。また、サンプル木の堅果がすべて落下した後は、その樹冠下から堅果を採集した。採集した堅果は実験室に持ち帰り、堅果の長

さをデジタルノギスで測定した。

4-2-2. 種子食昆虫の野外飼育と成虫の脱出消長

成虫の脱出時期を明らかにするために、第3章と同様の方法で種子食昆虫を野外飼育した。1996年および1997年の9月から10月にかけて、アベマキおよびコナラの成熟堅果を調査地内の林床から採集した。1996年はアベマキ堅果145個、コナラ堅果350個を採集した。1997年はアベマキとコナラともに1996年の約2倍の堅果を採集した（アベマキ: 290個、コナラ: 643個）。4月から11月までの間、1997年と1998年は1～4日ごとに、1999年は7～10日ごとに飼育容器内で脱出した成虫を捕獲し、その種類と個体数を記録した。なお、脱出時期は約10日ごとにまとめて解析した。

4-2-3. 連続網掛け法

1997年と1998年の2年間、昆虫類の堅果への産卵時期（クリノミキクイムシは成虫の穿入時期）を、独自に考案した連続網掛け法（Sequential Mesh Bag Method）（以下、「SMB法」という）を用いて調査した。アベマキ（V6）およびコナラ（S6）の成木それぞれ1本ずつを調査木として選択した。この調査木は、第3章の実験2で用いたものと同じものである。各調査木の周囲を取り囲む様に樹冠部観測タワー（鉄パイプ製、高さ約11 m）を2基建設し（写真4-1）、樹冠部での調査・実験が行えるようにした。

6月から10月までの各月の第1週に、雌繁殖器官（雌花および堅果）が付着している枝を5本から13本ランダムに選び、枝ごとナイロンメッシュ（80目）製の網袋を掛け、口をヒモで縛った（写真4-2）。なお、この時網袋内には昆虫が入らないように注意した。このようにして、アベマキとコナラともに5つの処理区（処理区A～E）を設けた。SMB法の基本的な概念を図4-1に示す。SMB法では、網袋を掛けた後は実験終了時（11月下旬）まで網袋を取り外すことはない。したがって、

種子食昆虫が網袋内の雌繁殖器官に対して産卵できるのは処理前だけである（図4-1では、各処理区の灰色で示した期間が産卵可能な期間である）。そして、各処理区において摂食の有無を比較することによってそれぞれの種の産卵時期を推定した。たとえば、ある種の摂食が処理区Bのみで確認された場合、この種は6月に堅果に対して産卵したことになる。また、摂食が処理区B、CおよびDで確認された場合、この昆虫の産卵は6月に行われ、その後8月まで継続する可能性が示される。ただし、虫害堅果が長期間落下しない場合、虫害堅果の長さから産卵時期を推定した。

網袋内に落下した雌繁殖器官は一週間に一度、定期的に採集し、第3章と同様に数を数えたのち、それぞれの長さと幅をデジタルノギスで測定した。なお、本章においても、コナラでは殻斗の幅が2 mm未満のものを雌花とみなして解析から除外した。その後、すべての堅果をカッターナイフで切開し、内部の状態を健全、発育不全、虫害、変質、鳥獣害に分類した。なお、本実験では鳥獣害堅果は確認されなかった。虫害堅果については、摂食している昆虫の種を同定した。

4-3. 結果

4-3-1. 堅果の発育過程

アベマキ2年果およびコナラ堅果の長さの季節変化を図4-2に示す。アベマキ2年果の成長パターンはサンプル木間でやや異なっていた。V7およびV8の堅果の長さは8月中旬まではゆるやかに増加し、堅果の先端が殻斗より突出した後は急速に増加した。10月には長さは20~25 mmでほぼ一定になった。V9の堅果は初期から一定の速度で増加する傾向があり、9月中旬に最大となった。

一方コナラでは、堅果の成長パターンだけでなく、最終的な堅果の長さもサンプル木間で大きく異なっていた（1way-ANOVA, $F_{2,27} = 299.53$, $p < 0.001$ ）（図4-2）。

S 7では、7月中旬までは堅果の長さは約7 mmで一定であったが、それ以降急速に増加した。10月には堅果の長さは約30 mmに達した。S 8の堅果の成長は8月中旬まで緩やかであったが、それ以降は急激であった。10月上旬に成長が停止し、堅果の長さは最終的に約22 mmとなった。S 9は8月中旬以前の堅果の長さの変化は不明であるが、8月中旬以降の成長パターンはS 8と同様であった。また、すべてのサンプル木において8月中旬に堅果の先端が殻斗より突出した。

4-3-2. 成熟堅果を摂食する昆虫類の羽化脱出消長

アベマキの成熟堅果からは、クヌギシギゾウムシ、クリシギゾウムシとサンカクモンヒメハマキの3種が脱出した（表4-1、図4-3）。クヌギシギゾウムシは堅果を採集した翌年と翌々年に脱出したが、両年とも脱出期間は7月下旬から8月下旬であった。クリシギゾウムシは1997年に採集した堅果から1個体のみ確認され、翌年の9月中旬に脱出した。サンカクモンヒメハマキは堅果を採集した翌年のみ脱出し、その期間は9月上旬から中旬であった。なお、第3章の実験3で脱出したネマルハキバガとネモロウサヒメハマキは脱出しなかった。

コナラの成熟堅果から脱出したのは、ハイイロチョッキリ、クリシギゾウムシ、ヨツメヒメハマキ、サンカクモンヒメハマキとキバガ科の一種（未同定種）（鱗翅目:キバガ科）（以下、「キバガ」という）であった（表4-1、図4-4）。ハイイロチョッキリはほとんどの個体が堅果を採集した翌年に脱出したが、一部の個体は2年目に脱出した。また、脱出期間は6月下旬から7月下旬であった。クリシギゾウムシはアベマキ成熟堅果を摂食したクヌギシギゾウムシと同様に、堅果を採集した翌年および翌々年に成虫が脱出した。脱出時期も脱出年とは無関係で、9月上旬から10月中旬でありクヌギシギゾウムシよりも遅かった。ヨツメヒメハマキとサンカクモンヒメハマキは堅果を採集した翌年のみ羽化し、脱出期間はともに8月下旬から9月中旬であった。キバガは1997年に採集した堅果から2個体が翌年の7月中

旬に脱出した。なお、第3章の実験3で脱出したシロツメモモンヒメハマキは脱出しなかった。

4-3-3. 網袋内に落下した堅果の数とその内部状態

表4-2にSMB法において網袋内に落下したアベマキ2年果の数とその内部状態を示した。1997年と1998年ともに、落下堅果の合計数に対する健全および虫害の堅果数の割合は処理区間で有意差があった（1997年 健全, χ^2 -test, $\chi^2 = 35.43$, d.f. = 4, $p < 0.001$; 虫害, $\chi^2 = 21.52$, d.f. = 4, $p < 0.001$; 1998年 健全, $\chi^2 = 14.64$, d.f. = 3, $p < 0.05$; 虫害, $\chi^2 = 17.87$, d.f. = 3, $p < 0.001$ ）。処理区AおよびBでは虫害堅果の割合が最も大きく、処理区C、DおよびE（1997年のみ）では健全堅果の割合が最大となった（表4-2）。また、発育不全堅果は全体的に少なく、変質堅果も1998年の合計2個のみであった。

同様に、表4-3にSMB法において網袋内に落下したコナラ堅果の数とその内部状態を示す。コナラでは、1997年において落下堅果の合計数に対する発育不全堅果の割合は処理区の違いにかかわらず一定であったが（ $\chi^2 = 7.35$, d.f. = 3, $p > 0.05$ ）、虫害堅果の割合には処理区間で有意差があった（ $\chi^2 = 8.43$, d.f. = 3, $p < 0.05$ ）。発育不全堅果がどの処理区においても50%以上を占めて最も割合が大きく、次いで虫害堅果の割合が大きかった（表4-3）。一方1998年は、健全、発育不全および虫害堅果の割合は処理区間で有意差があった（健全, $\chi^2 = 36.29$, d.f. = 4, $p < 0.001$; 発育不全, $\chi^2 = 75.19$, d.f. = 4, $p < 0.001$; 虫害, $\chi^2 = 28.60$, d.f. = 4, $p < 0.001$ ）。すべての処理区で健全堅果の割合が最も大きく、60%以上であった（表4-3）。しかし、健全堅果に次いでその割合が大きかったのは、処理区A、B、CおよびDでは発育不全堅果、処理区Eでは虫害堅果であった。変質堅果はアベマキ2年果と同様に1998年のみ確認され、その割合は10%以下と小さかった。

4-3-4. 網袋内における堅果の落下経過

図4-5に、SMB法の各処理区におけるアベマキの発育不全堅果、虫害堅果および健全堅果の落下経過を示した。発育不全堅果は1997年の処理区Cを除くすべての処理区で落下した。また、落下時期に特定の傾向はみられなかった(図4-5 a)。クヌギシギゾウムシとクリシギゾウムシによる摂食堅果は、1997年の処理区DおよびEと1998年の処理区Dでみられ、9月下旬から10月下旬に落下した(図4-5 b)。したがって、これらは8月以降に堅果に産卵すると推定される。Curculionidae sp.1の摂食堅果は1997年の処理区A、クリノミキクイムシの摂食堅果は1997年の処理区AおよびBで確認され、ともに8月上旬に落下した(図4-5 c、d)。おそらくCurculionidae sp.1の産卵時期は6月以前、クリノミキクイムシの穿入時期は7月以前であると推測される。ハマキガ類の摂食堅果は1997年の処理区Eのみでみられ、堅果は10月に落下した(図4-5 e)。したがって、これらは9月以降に産卵を行うと考えられる。ネスジキノカワガの摂食堅果は、1997年の処理区A、BおよびCと1998年の処理区A、B、CおよびDでみられ、6月から11月の長き間にわたり落下した(図4-5 f)。1998年の処理区Dにおいて1個の摂食が確認されたが、これは袋掛けを行う時期まで落下せずに枝に付着していたものであった。おそらく、本種の産卵時期は8月以前であると推定される。ハマキガ類とネスジキノカワガを除く鱗翅目の摂食は、1997年の処理区Dと1998年の処理区CおよびDで確認され、9月以降に堅果が落下した(図4-5 g)。健全堅果はすべての処理区でみられ、9月から11月に落下した(図4-5 h)。

コナラの発育不全堅果は、1997年と1998年ともにいずれの処理区においても確認された(図4-6 a)。また、6月上旬から11月上旬まで連続的に落下した。ハイイロチョッキリの摂食堅果は1998年の処理区DおよびEでみられ、堅果は9月以降に落下した(図4-6 b)。本種の産卵時期は8月以降であると思われる。クリシギゾウムシの摂食堅果は1998年の処理区Eのみでみられ、10月に落下した(図4-

6 c) = したがって、この種は9月以降に産卵を行うと推定される。ハマキガ類とキバガの摂食は1998年の処理区A、C、DおよびEで確認され、どの処理区でも堅果は9月以降に落下した(図4-6 d)。ハマキガ類が8月下旬から9月中旬に、キバガが7月中旬に脱出することから、ハマキガ類とキバガの産卵時期はそれぞれ8月以降と7月であると予想される。また、処理区Aにおいて認められた摂食についてはその原因は不明である。タマバチの摂食堅果は1997年の処理区A、BおよびCと1998年の処理区Aでみられた(図4-6 e)。この昆虫は雌花に産卵することから(湯川・柘田, 1996)、その産卵時期は開花時期である4月中旬から5月上旬であると考えられる。いずれの処理区においても堅果の落下は網掛け後すぐに始まり、9月頃まで継続した。健全堅果は1997年の処理区Aと1998年のすべての処理区でみられ、その多くが9月以降に落下した(図4-6 f)。

4-3-5. 網袋内に落下した堅果の長さ

表4-4にSMB法において各処理区の網袋内に落下したアベマキ2年果の長さを内部状態別に示した。発育不全堅果とCurculionidae sp.1およびクリノミキクイムシの摂食堅果の長さは、健全堅果よりも短い傾向にあった。1998年の処理区CおよびDにおいては、発育不全堅果と健全堅果の間で平均長に有意差があった(表4-4)。ネスジキノカワガの摂食堅果の長さは、1997年の処理区BおよびCと1998年のすべての処理区で健全堅果よりも有意に短かった(Kruskal-Wallis test, $p < 0.05$)。クヌギシギゾウムシとクリシギゾウムシの摂食堅果の長さは、1997年の実験では健全堅果の長さとはほぼ同じであったが($p > 0.05$)、1998年の実験では健全堅果よりも有意に短かった($p < 0.05$)。ハマキガ類の摂食堅果の長さと健全堅果の長さとの間に有意差はなかった($p > 0.05$)。その他の鱗翅目が摂食した堅果の長さは、1997年の実験では健全堅果の長さとの間に有意差はなかったが($p > 0.05$)、1998年の実験では健全堅果よりも有意に短かった($p < 0.05$)。

一方コナラでは、1997年の実験において、発育不全堅果の長さは健全堅果に比べて短い傾向があった（表4-5）。1998年の実験では、発育不全堅果の長さはいずれの処理区においても健全堅果より有意に短かった（Kruskal-Wallis test, $p < 0.05$ ）。ハイイロチョッキリの摂食堅果の長さは、処理区Dでは健全堅果よりも有意に短かったが（ $p < 0.05$ ）、処理区Eでは健全堅果との間に有意差はなかった（ $p > 0.05$ ）。クリシギゾウムシの摂食堅果の長さは健全堅果の長さと同程度であった（ $p > 0.05$ ）。ハマキガ類とキバガの摂食堅果の長さも、処理区A、CおよびEでは健全堅果の長さと有意差はなかったが（ $p > 0.05$ ）、処理区Dでは健全堅果よりも有意に短かった（ $p < 0.05$ ）。タマバチの摂食堅果は健全堅果よりも短い傾向があった。

4-4. 考察

4-4-1. 摂食時期からみた種子食昆虫のギルド構造

本章で試みた堅果サイズの定量化、種子食昆虫の野外飼育およびSMB法によって、アベマキとコナラにおける雌繁殖器官の発育過程に関連した昆虫類の摂食パターンを明らかにすることができる。図4-7にアベマキ2年果の発育フェノロジーと成虫の脱出時期、産卵時期および孵化幼虫の摂食時期の関係を示した。なお本章では、アベマキ1年果は昆虫類に摂食されないため両者の関係については考察しない。アベマキでは、その摂食パターンから、堅果が殻斗で覆われている未熟期に産卵し、未熟堅果の内部を幼虫が摂食するCurculionidae sp.1、クリノミキクイムシ（この場合、成虫が穿入して内部を摂食する）、ネスジキノカワガと、堅果の先端が殻斗より突出してくる成熟期に産卵し、成熟堅果の内部を幼虫が摂食するクヌギシギゾウムシ、クリシギゾウムシ、ハマキガ類という2つのグループに区分することができた。そこで本研究では、前者のグループを未熟堅果食ギルド（Immature acorn-feeding guild、以下「IAFギルド」という）、後者のグループを成熟堅果食ギルド（Mature

acorn-feeding guild、以下「MAFギルド」という）とよぶことにした。

IAFギルド昆虫が摂食した堅果は発育が停止し（表4-4）、その多くがMAFギルド昆虫が産卵を開始する前に落下した（図4-5）。このように、種子が発育の初期段階において昆虫類に摂食された場合、その後の発育が停止して早期に落下することは多くの植物において報告されている（Stephenson, 1981の総説を参照）。たとえば、クルミ科ペカン属の一種（*Carya glabra* (Miller)）では、昆虫に摂食された種子は9月以前に落下するという（Boucher and Sork, 1979）。また、テーダマツやダグラスファー（*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.)）においても、発育初期の球果が昆虫類に摂食された場合、その球果は早期に落下することが知られている（Schowalter and Sexton, 1990; Yates and Ebel, 1978）。一方、MAFギルドの昆虫が摂食する堅果の多くは発育が停止することなく（表4-5）、未摂食堅果（健全堅果）と同時期に落下した（図4-5）。シギゾウムシ類やハマキガ類はミズナラでも十分に発育した堅果に対して産卵を行い、幼虫が内部を摂食するという（前藤, 1993）。さらに Maeto (1995) は、これらの昆虫による摂食堅果は健全堅果と同時期に落下し、かつその長さも健全堅果と同程度であることを報告している。このように、昆虫類の摂食時期の違いと種子の摂食に対する植物の反応の違いによって、アベマキ2年果の発育過程において2つの種子食昆虫ギルドが形成されているものと考えられる。

図4-8に、コナラにおける雌繁殖器官の発育フェノロジーと成虫の脱出時期、産卵時期および孵化幼虫の摂食時期の関係を示した。今回、ハイイロチョッキリの成虫による吸汁堅果は観察されなかった。ハイイロチョッキリの成虫は羽化後、後食のためにコナラの未熟堅果を吸汁する。このため、ハイイロチョッキリの吸汁時期は、成虫の脱出時期と第3章の結果から推定した。コナラにおける種子食昆虫の摂食パターンは、1) 雌花に産卵し、未熟堅果にゴールを形成するタイプ：タマバチ、2) 未熟堅果を吸汁するタイプ：ハイイロチョッキリ（吸汁）および3) 成熟堅果に産卵し、内部を幼虫が摂食するタイプ：ハイイロチョッキリ、クリシギゾウ

ムシ、ハマキガ類、キバガ、の3つに分類することができた。なお、キバガは未熟堅果に産卵すると考えられたが、幼虫が成熟堅果を摂食することから第3のグループに含めた。本研究では、1)を雌花食ギルド(Pistillate flower-feeding guild、以下「PFFギルド」という)、2)と3)をそれぞれIAFギルドとMAFギルドと名付けた。PFFギルド昆虫とIAFギルドが摂食した堅果は発育が停止し(表4-5)、その多くがMAFギルド昆虫が産卵を開始する前に落下した(図4-6)。一方、MAFギルド昆虫が摂食する堅果は発育が停止することなく(表4-5)、未摂食堅果(健全堅果)と同時期に落下した(図4-6)。このように、コナラにおいてもアベマキ2年果と同様に雌繁殖器官の発育過程において種子食昆虫ギルドが形成されたが、雌花に産卵するタマバチが存在することによって、アベマキ2年果ではみられない新たなギルド(PFFギルド)が存在している。

4-4-2. 種子食昆虫ギルド間の相互関係

成虫の産卵時期の違いにもとづく摂食時期の違いは、カラマツ属の一種(*Larix gmelini* Ruprecht)の球果を摂食する*Strobilomyia*属5種(双翅目:ハナバエ科)の種群においても報告されている(Yao *et al.*, 1991)。このハナバエ科種群では、苞が球果を覆っている4月下旬から5月上旬に産卵するグループ、鱗片が成長する5月中旬に産卵するグループ、下部の鱗片が硬化する5月下旬に産卵するグループに区分された。そして、ハナバエ科種群における成虫の微妙な産卵時期の違いが、カラマツ球果という限られた資源をめぐる昆虫間の競争を緩和している可能性を提示している(Yao *et al.*, 1991)。アベマキとコナラでは、種子食昆虫の産卵時期の違いが種間競争を軽減しているかどうかは現在のところ不明であるが、成虫の産卵時期の違いにもとづいて幼虫の摂食時期が違うことが、5ヶ月という長期の堅果の発育期間において種子食昆虫群集の時間的共存をもたらしていると考えられる。

コナラ属と同じブナ科に属するブナ(*Fagus crenata* Blume)は、1年に一度しか開

花しない。また、秋に落下することによって毎年リセットがかかり、開花—受粉—受精—発育—成熟—散布という雌繁殖器官の一連の発達過程が季節的にほぼそろっている（鎌田, 1999）。このためブナの種子を摂食する昆虫には餌資源をめぐる資源開発型競争（exploitative competition）が存在すると考えられている。ブナの場合、最も早い時期に殻斗に直接産卵するブナヒメシクイ（*Pseudopammene fagivora* Komai）（鱗翅目：ハマキガ科）が多くのブナ種子を摂食することができ、それよりも遅い時期に出現する昆虫類はブナヒメシクイが利用しなかった残りの種子しか摂食できない（鎌田, 1999）。すなわち、早い時期に出現する昆虫は、遅い時期に出現する昆虫の餌資源利用に対して間接的に負の影響を及ぼしていると考えられる。Crawley and Pattrasudhi（1988）は、キク科キオン属の一種（*Senecio iacobaea* L.）の未熟な頭花を摂食するヒトリガの一種（*Tyria iacobaeae* L.）（鱗翅目：ヒトリガ科）とその種子を摂食するハナバエ科の一種（*Pegohylemyia seneciella* (Meade)）（双翅目：ハナバエ科）の種間関係を実験的に調査した。この実験で、ヒトリガの一種を排除した処理区では、対照区（排除しなかった場合）に比べてハナバエ科の一種の摂食率が増加したことを確かめた。この結果は、両者の間に餌資源をめぐる間接的な時間遅れの種間競争があることを示唆している。

アベマキやコナラにおいても、早い時期に出現して堅果を摂食するPFFおよびIAFギルド昆虫と、遅い時期に出現して堅果を摂食するMAFギルド昆虫との間に同様な間接的競争が存在する可能性が考えられる。今後、その可能性をPFFギルド昆虫やIAFギルド昆虫の排除実験などによって検証していく必要がある。

第5章 樹冠内における堅果および種子食昆虫類の垂直分布

5-1. 緒言

森林の林冠部は生物（とくに昆虫類）の多様性が高い。林冠部は光が最もよくあたる場所であり、植物の生産が最も盛んに行われるからである（Holbrook and Lund, 1995）。樹冠部には葉や花、果実など植物にとって重要な器官が集中しているため、花と花粉媒介者のように昆虫との共進化が起こりやすく、長い間の様々な相互作用の結果、植物の多様な形態や生活型に特殊化した昆虫、植物の活動と密接な関係をもつ昆虫が存在する（福山, 1997）。また、複雑な林冠層の構造も、多様性をもたらし要因の一つである。たとえば、マレーシアの熱帯林では、訪花昆虫類の垂直分布に違いがあり、ゾウムシ類、コガネムシ類、キクイムシ類はそれぞれ、林冠上部、中部、下部に多く存在している（Fukuyama, 1995）。すなわち、林冠部では表層から内部への環境傾斜やそれにともなう生息環境や植物側の異質性が多くの昆虫類の空間的な共存を可能にしている（福山, 1997）。

一本の樹木においても、上層から下層への環境傾斜（光条件など）にともない、植物の雌繁殖器官の分布は大きく変化すると考えられる。そして、この垂直変異が種子食昆虫の堅果利用パターンに大きな影響を及ぼす可能性がある。また、それぞれの昆虫がもつ非生物的環境に対する反応（日射量や湿度などに対する耐性）、餌資源をめぐる昆虫の種間競争なども樹冠内における堅果の利用様式と深く関係しているかもしれない。

そこで本章では、調査地内に建設した樹冠部観測タワーを利用して、アベマキおよびコナラ樹冠内における堅果および種子食昆虫の垂直分布を調査し、種子食昆虫の空間的な共存の可能性を探ろうとした。

5-2. 材料と方法

本章における調査はすべて調査地Aにおいて行った(図2-1)。

5-2-1. 雌繁殖器官のマーキング

1997年4月に、調査地内に生育するアベマキ(V10とV11)とコナラ(S10とS11)をそれぞれ2本ずつ調査木として選び、その周囲を取り囲むように樹冠部観測タワーを4基建設した。そして、それぞれの調査木の樹冠部を垂直方向に3分割し、樹冠上部からそれぞれ「上層部」、「中層部」、「下層部」とした。さらに、1998年4月に1本のアベマキ(V12)を調査木に加え、その周囲にタワーを建設した。調査木の各樹冠層の地上高および厚さを表5-1に示す。タワー建設時には上層部の厚さは約1.5 mであったが、一部の調査木(アベマキ(V10)とコナラ(S10))はその後成長して厚さが約2.5 mになった。なお、アベマキ(V11)のタワーは1998年の秋に襲来した台風の強風で倒壊したため、1999年に調査を行うことはできなかった。

1997年から1999年の3年間、6月上旬と9月上旬の年2回、各樹冠層に存在するアベマキ2年果およびコナラ雌繁殖器官(この時点で残存する雌花と堅果)をそれぞれ異なる色の速乾性水性マーカーで着色し(上層部:赤色、中層部:青色、下層部:白色または黄色)(写真5-1)、その数を数えた。

5-2-2. トラップによる堅果の採集

各調査木の樹冠下に開口部面積1 m²の方形トラップ(ナイロンメッシュ製、1×1 m)を5基設置し、6月から12月まで落下するアベマキ2年果とコナラ雌繁殖器官を定期的に採集した。採集したアベマキ2年果とコナラ雌繁殖器官は実験室に持ち帰り、トラップごとに着色している堅果の数を計測した。着色していないものは

どの樹冠層に存在していたか判別できないため「不明」として取り扱った。なお本章でも、コナラについては殻斗の幅が2 mm未満のものは雌花とし、以後の解析から除外した。堅果をカッターナイフで切開し、内部状態を健全、発育不全、虫害、変質および鳥獣害に分類した。虫害堅果については、摂食している昆虫の種を同定した。本章においても鳥獣害堅果は除外して解析した。

5-3. 結果

5-3-1. 各層における堅果の分布と落下堅果数

調査木の各樹冠層においてマーキングしたアベマキ2年果とコナラ堅果（一部雌花を含む）の数を表5-2に示す。1997年はマーキング数を計測しなかった。アベマキ（V10）は1998年、1999年ともに上層部に2年果が多く、次いで中層部に2年果が多かった。また、下層部の2年果はわずかであった。アベマキ（V11）も上層部に多くの2年果が集中し、中層部と下層部にほとんど2年果が存在しなかった。アベマキ（V12）では中層部に2年果が最も多く存在し、上層部は2番目に多かった。下層部の2年果はわずかであった。コナラ（S10とS11）はほとんどの堅果が上層部に存在し、中層部と下層部では上層部に比べて堅果数は少なかった。

1997年から1999年の3年間にトラップ内に落下した樹冠層ごとの堅果数、および落下総数に対する割合を表5-3に示す。アベマキ（V11）（1997年と1998年）、コナラ（S10）（1997年、1998年と1999年）とコナラ（S11）（1997年）では、落下総数に対する「不明」の堅果の割合が50%以上を占めていた。「不明」の割合が特定の調査木で大きいことは、隣接する同種他個体から堅果が落下している可能性を示唆している。

5-3-2. 各層における落下堅果の内部状態

調査木の各樹冠層における堅果の内部状態を表5-4に示す。アベマキ(V10)では調査期間を通じて、上、中、下すべての層で虫害堅果の割合が最も大きく、次いで發育不全堅果の割合が大きかった。アベマキ(V11とV12)もアベマキ(V10)と同様に、どの層でも虫害堅果の割合が最大であった。1997年の内部状態の比率には各層間で顕著な差がみられなかった。コナラ(S10)では1998年の發育不全堅果の割合は、いずれの層でも最大となった。コナラ(S11)では1997年から1999年の3年間、いずれの層においても發育不全堅果の割合が最大であった。

5-3-3. 各層における種子食昆虫相

種子食昆虫がアベマキ2年果を摂食した樹冠層を表5-5、5-6および5-7に示す。この結果は、摂食が確認されたか確認されなかったかという、二者択一にもとづくものである。IAFギルド(第4章参照)の主要構成種であるネスジキノカワガの摂食は樹冠全体で確認された。一方、Cuculionidae sp.1は樹冠の上層部に摂食場所が限られていた。クリノミキクイムシ(第4章では、未熟堅果のみを摂食したためIAF-ギルドの構成種であったが、本実験で1999年に成熟堅果への摂食を確認した。そこでクリノミキクイムシはIAFとMAFギルドの両方に属する昆虫とした)は、1997年と1999年は様々な層で堅果を摂食したが、1998年には摂食は確認されなかった。MAFギルドに属するクヌギシギゾウムシ、クリシギゾウムシ、ネマルハキバガ、ハマキガ類およびその他の鱗翅目の摂食がみられる層には特定の傾向は認められなかった。

アベマキ調査木の各樹冠層における種子食昆虫相とその相対頻度を図5-1に示す。アベマキ(V10)では、ネスジキノカワガが1997年と1999年のすべての層で優占的であり、両年とも摂食堅果の合計数(N)に対する割合は各層間で有意差はなかった(χ^2 -test, 1997年: $\chi^2=3.10, p>0.05$; 1999年: $\chi^2=0.26, p>0.05$) (図5-1a)。しかし、1998年は上層部と中層部では最優占種であったが、下層部では摂食はみら

れなかった。クリノミキクイムシの割合は年によって大きく変化し、1999年には各層でネスジキノカワガに次いで大きかった。クヌギシギゾウムシとクリシギゾウムシの割合も年変動が大きく、1998年には中層部と下層部で15～30%を占めていた。アベマキ（V11）では、1997年にすべての層でネスジキノカワガの摂食堅果の割合が大きかった（図5-1b）。1998年は種子食昆虫の摂食が確認されたのは上層部だけであったが、やはりネスジキノカワガが優占的であった。アベマキ（V12）の1998年の調査では、上層部と中層部でネスジキノカワガが最優占種であった（図5-1c）。しかし、1999年には上層部と中層部ではネスジキノカワガが優占種であったが、下層部ではクリノミキクイムシが優占していた。

コナラではS10とS11ともに、上層部で多くの種子食昆虫の摂食が確認された（表5-8、5-9および5-10）。またコナラ（S11）では、中層部と下層部でも一部の種（クリシギゾウムシ、クリノミキクイムシ、タマバチ、ハマキガ類、キバガ）の摂食がみられた。

コナラ調査木の各樹冠層における種子食昆虫相とその相対頻度を図5-2に示す。コナラ（S10）では、1998年における摂食堅果の合計数（N）に対する各昆虫種の摂食堅果数の割合は、クリノミキクイムシを除いてほぼ同じであった（図5-2a）。しかし、1999年には、ハイイロチョッキリの吸汁の優占度が最も高かった。コナラ（S11）では、1997年に上層部でタマバチの摂食のみが確認された（図5-2b）。1998年には、上層部でハイイロチョッキリ、ハマキガ類とキバガの摂食の合計割合が80%以上に達した。1999年はすべての層でハマキガ類とキバガの摂食の割合が大きく、40～100%を占めていた。

5-4. 考察

5-4-1. アベマキおよびコナラ堅果の樹冠内分布

本実験において、アベマキ（V11を除く）とコナラの堅果は樹冠上層部に多く分布していることが明らかとなった（表5-2、5-3）。コナラ属の一種（*Quercus agrifolia* Nee）では樹冠の中層部と下層部で堅果生産量が多くなるという報告もあるが（Lewis, 1992）、樹冠上部で多くの種子が分布するという現象はバンクスマツ（*Pinus banksiana* Lamb.）やマツ属の一種（*Pinus resinosa* Ait.）など、多くの種子植物でみられる現象である（たとえば、Fleming *et al.*, 1990; Mattson, 1979）。倉本（1994a）はミズナラにおいて、成熟堅果の生産は、地上からの高さが10.8~18.0 mの樹冠上層部に限られていることを報告している。また、沖津（1985）はコナラにおいて、樹冠の頂部にもっとも近い枝から順番に順位をつけ、直径8 cm以下の枝では上位の枝ほど堅果生産量が多く、直径8 cmより大きい枝では下位の枝ほど着果量が多いことを報告している。下位（下部）の太い枝は樹冠の上層に達することが多いことから、堅果の生産量は樹冠上層部で多くなるものと考えられる（倉本, 1994a）。

また、堅果生産量は樹冠内での環境傾度、とくに光条件と大きく関係している。群落の表層に達した太陽輻射（おもに光）は、おもに植物の同化部分（葉）によってさえぎられ、しだいに減衰しながら地表に達する（依田, 1971）。倉本（1994b）は、ミズナラの樹冠部を覆う格子状のアングルを建設し、樹冠を1.8×1.8×1.8 mの立方体に分割して（倉本はこれをセルとよんだ）、このセル内部の当年枝の密度を4段階で評価した。その結果、樹冠の上部ほど当年枝は多く分布し、かつ密度も高くなることが明らかとなった。当年枝の分布と密度は、おおまかに葉密度分布を表すことから（倉本, 1994b）、樹冠上層部では葉密度が高く、光合成生産力が大きくなるため堅果の生産量も多くなると推測される。これに対して、樹冠の中層部から下層部では光の量も少なく葉密度も低いために堅果の生産量が少なくなる。さらに、倉本（1994b）は、樹冠の上部にある当年の枝密度がその下部の雌花生産量に負の影響を与えることを報告している。以上のことから、樹冠上層部では光条件が良く、

光合成生産も活発になるため、雌花生産量、さらには堅果生産量が多くなると考えられる。

5-4-2. 樹冠内における種子食昆虫の空間的な摂食パターン

林冠部の階層構造にともなう昆虫群集の階層化は、森林性のショウジョウバエにおいて報告されている（戸田, 1987）。戸田（1987）は、林冠から林床にかけて生息しているショウジョウバエ各種を、群分析によって大きく4つの集団に分類した。さらに、対応分析を行うことで、これら4つの集団がそれぞれ異なる階層に分布するショウジョウバエのグループであることを見い出した。このような昆虫の垂直分布のパターンの違いは林冠層という空間単位だけでなく、一つの樹木の樹冠という空間単位でもみられる。たとえば、ハマキガの一種（*Cydia latiferreana* (Walsingham)）（鱗翅目：ハマキガ科）は樹冠の上層部で多くみられ（Peacock *et al.*, 1988）、ペカン属の樹木類の種子を摂食するシギゾウムシ属の一種（*Curculio caryae* (Horn)）（甲虫目：ゾウムシ科）は樹冠の下層部で多く採集されるという（Raney *et al.*, 1969）。

このように、それぞれの種子食昆虫は餌資源である堅果を利用する特有の空間を持っていると考えられるが、今回の調査では種子食昆虫の摂食が樹冠内の特定の層でみられるという結果は得られなかった。しかし、樹冠部における空間的な利用パターンは、昆虫種ごとに大きく異なっていた。アベマキでは、最も早い時期に2年果を摂食するIAFギルド昆虫のネスジキノカワガは、どの調査木においても樹冠全体で2年果を摂食し、また各層における摂食堅果総数に占める割合が大きかった（表5-5、5-6および5-7、図5-1）。これは、ネスジキノカワガが2年果に産卵する時点では樹冠全体に堅果が分布しているためであると考えられる。一方、ネスジキノカワガと同じIAFギルドに属するCurculionidae sp.1が摂食した堅果の数は非常に少なく、また摂食堅果は樹冠内において点在していた（表5-5、5-6およ

び5-7、図5-1)。IAFギルドだけでなくMAFギルドの構成者でもあるクリノミキクイムシは、ほぼ樹冠全体で堅果を摂食していた（ただし、1998年では堅果の摂食が全くみられなかった）（表-5、5-6および5-7、図5-1）。一般に、キクイムシの仲間は非常に大きな移動能力をもつ。たとえば、コーヒーの種子を摂食するキクイムシの一種（*Hypothenemus hampei* Ferrai）（甲虫目：キクイムシ科）は、約370 mもの飛翔距離をもつ（野淵, 1980）。また、シラベザイノキクイムシ（*Trypodendron lineatum* (Olivier)）（甲虫目：キクイムシ科）は、8時間継続して飛ぶことが可能である（野淵, 1980）。さらに、キクイムシの一種（*Ips tridens* Mannerheim）（甲虫目：キクイムシ科）では1回の飛行距離が約1600mであるという（野淵, 1980）。クリノミキクイムシの飛翔能力はまだ明らかにされていないが、おそらく樹冠内を自由に動き回れる能力を保持しているものと思われる。したがって、クリノミキクイムシは樹冠全体の堅果を探索し、摂食することが可能であると考えられる。

最も遅い時期に出現するMAFギルド昆虫（シギゾウムシ類とハマキガ類）が摂食した堅果は、樹冠内でパッチ状に分布し（表-5、5-6および5-7、図5-1）、いずれの昆虫も樹冠内の特定の層に集中するという傾向はみられなかった。これは、先行するIAFギルド昆虫の摂食を免れた堅果が、パッチ状に存在するためか、あるいは昆虫の移動能力が小さく、最初に到達した堅果に産卵するためであると考えられる。ハマキガ類は数百m以上飛翔することが可能であるため（Debouzie *et al.*, 1996）、堅果がパッチ状に存在していた場合でも十分に探索して産卵することができると推測される。一方、シギゾウムシの仲間は移動能力がきわめて小さい。Brooks (1910) は、堅果を摂食するシギゾウムシ類の多くは歩行速度が遅く、飛翔することも稀であることを報告している。したがって、クヌギシギゾウムシとクリシギゾウムシは、土中から脱出したのち、最初に到達した層で堅果を摂食していると考えられる。

コナラでは堅果の生産がほとんど上層部に限られており（表5-2）、種子食昆

虫の摂食堅果もほとんど上層部に集中していた（表5-8、5-9および5-10、図5-2）。また、昆虫種ごとでも摂食した堅果の数は上層部にやはり多かった。この結果は単に、樹冠の上層部に堅果が多く生産されたためであると考えられる。

以上のことから、樹冠が数十mに及ぶ熱帯林とは異なり、樹冠の厚さが小さいアベマキやコナラでは、種子食昆虫は樹冠部の垂直方向で空間的な住み分けを行っていないと考えられた。

第6章 雌繁殖器官の減少の過程と樹木個体間におけるその変動主要因

6-1. 緒言

多くの植物で散布前の雌繁殖器官に対する昆虫類の摂食の影響が調査されている (Crawley, 1989aの総説を参照)。その結果、大部分の雌繁殖器官が昆虫類によって摂食され、死亡していることが明らかになっている (Andersen, 1989; Auld, 1983; Auld and Myerscough, 1986; De Steven, 1981b; Goyer and Nachod, 1976; Krugman and Koerber, 1969; Mattson, 1978, 1980; Rauf *et al.*, 1985)。さらに、昆虫類の摂食は、寄主植物個体群への実生の加入 (recruitment) を制限する場合もあるという (Louda, 1982a, b)。これらのことから、散布前の雌繁殖器官に対する昆虫類の摂食は、寄主植物の分布や密度を決定する強い選択圧として働いていると考えられる (Ehrlen, 1996)。

昆虫類による雌繁殖器官の摂食には、大きな時間的変異が存在する。De Steven (1982, 1983) とAuld (1986) は、マンサク科マンサク属の一種 (*Hamamelis virginia* L.) とネムノキ科アカシア属 (*Acacia*) 7種において、種子食昆虫 (ゾウムシの仲間) による種子の摂食割合が、寄主植物の雌繁殖器官の生産数 (fecundity) の年変動にもなって大きく変化することを報告している。一方で、昆虫類の摂食の程度には、空間的 (樹木個体間、地域間) な変異もみられる。Ehrlen (1996) は、昆虫類による摂食の割合は植物の個体間で大きく異なり、多数の花序をもつ個体が激しく摂食されることを見い出している。さらに、Andersen (1989) は、フトモモ科ネズモドキ属4種において、昆虫類 (おもに、甲虫目、鱗翅目および双翅目の幼虫) によって摂食される種子の割合は、寄主植物の種間、季節間、調査地間、個体間で著しく異なっていることを明らかにし、寄主植物の雌繁殖器官数が虫害率の時間的変異 (季

節間の変異)を、昆虫類の密度がその空間的変異(調査地間の変異)を生み出している」と報告している。

植物の雌繁殖器官は昆虫類の摂食だけでなく、様々な死亡要因(たとえば、受粉の失敗、受精の失敗、光合成産物の不足による生理的落下など)にさらされている。また、それらの要因は雌繁殖器官の発育過程において連続的に作用していく。他の要因の影響を同時に定量化して比較することにより、はじめて昆虫類の摂食の影響を正確に評価することが可能となる(Heithaus *et al.*, 1982)。

そこで本章では、コナラ属2種(アベマキとコナラ)の雌繁殖器官の生産数および各要因による死亡数を、2回の繁殖期にわたって調査した。さらに、雌繁殖器官の死亡パターンを樹種間で比較し、樹木個体間における変動主要因(key factor)を検出した。

6-2. 材料と方法

本章における調査は、調査地AおよびBにおいて行った(図2-1、2-2)。

6-2-1. トラップによる雌繁殖器官の採集

1997年6月中旬に、両調査地内においてアベマキおよびコナラの成木を調査木として選定した。調査木の胸高直径、樹高および樹冠の厚さを表6-1、6-2に示す。なお、落下してくる雌繁殖器官の親木を特定するために、可能な限り同種の樹冠が重なっていないものを調査木として選んだ。調査地Aでは、調査木の樹冠下に開口部面積 0.24 m^2 の種子トラップ(プラスチック製コンテナ、 $0.4 \times 0.6\text{ m}$)を4基設置した(4基で開口部面積の合計が約 1 m^2 になる)。また、調査地Bでも、開口部面積 0.24 m^2 の種子トラップ(ナイロンメッシュ製、 $0.49 \times 0.49\text{ m}$)を同様に設置した(写真6-1)。

1997年の6月中旬から11月下旬、および1998年と1999年の4月上旬から11月下旬にかけて、トラップ内に落下した雌繁殖器官を定期的に採集した。採集した雌繁殖器官を実験室に持ち帰り、アベマキは1年果と2年果に区分し、その数を数えた。コナラでは、デジタルノギスで雌繁殖器官の幅を測定し、Matsuda (1982) の定義により、殻斗の幅が2 mm未満のものを雌花、2 mm以上のものを堅果とし、その数を数えた。その後、雌繁殖器官をカッターナイフで切開し、その内部状態を健全 (sound)、発育不全 (abortion)、虫害 (insect damage)、変質 (degeneration)、鳥獣害 (animal damage) に分類した。虫害堅果については、摂食している昆虫の種を同定した。なお、本章においても鳥獣害を除いて解析した。また、コナラは6月以前に60~95%の雌繁殖器官が落下するため (Matsuda, 1982)、1998年と1999年のデータのみ解析した。

6-2-2. 変動主要因分析

個体数変動をもたらす死亡要因を検出する方法として、生命表による解析法がある (伊藤ら, 1992)。生命表のデータから Varley and Gradwell (1960) によって開発された k 法を用いて検出する方法が、変動主要因分析 (Key-factor analysis) である。

Haldane (1949) はある期間の初めと終わりの個体数を対数で表し、その差を k として表した。一生を通じての k の値を K (total mortality) とおくと、それは各齢期の k_i (i は齢期を表す) (sub mortality) の和で表される。すなわち、

$$K = k_1 + k_2 + \cdots + k_n.$$

Varley and Gradwell (1960) は、 K と各齢期の k_i を時間 (年または世代) に対してとり、最も K に連動して変化する k に関する死亡要因を変動主要因とした。しかしながら、この方法では変動主要因が検出できない場合もあり、またその他の k の相対的な重要性を評価できない (Podoler and Rogers, 1975)。そこで、Podoler and Rogers (1975) は、 K に対する各齢期の k_i の回帰係数を求め、最大の回帰係数を示

した k_i の死亡要因を変動主要因とする方法を開発した。Heithaus *et al.* (1982) は、この方法を散布前の雌繁殖器官の死亡の林分間変異に対して適用し、林分間における変動主要因を検出しようと試みた。そこで本研究においても同様の手法を用いて解析を行った。

6-2-3. 統計解析

アベマキおよびコナラの雌繁殖器官の生産数と各内部状態の数および雌繁殖器官数に対するその割合を繁殖期の間と調査地の間で比較するために、2元配置の分散分析 (2-way ANOVA) を行った。なお、実数値は対数変換を、百分率値は逆正弦変換を行い、統計処理した。

6-3. 結果

6-3-1. 雌繁殖器官の生産

調査地 A および B において落下したアベマキの雌繁殖器官 (1 年果と 2 年果) 数と内部状態を表 6-3 に示す。雌繁殖器官の生産数 (総落下数) は、2 回の繁殖期 (1997-1998 年と 1998-1999 年) の間で有意差はみられなかったが (2-way ANOVA, $F_{1,16} = 0.19, p > 0.05$)、調査地 A (1997-1998 年: 90.2 ± 20.5 個/ m^2 ; 1998-1999 年: 81.8 ± 29.3 個/ m^2) の方が調査地 B (1997-1998 年: 18.8 ± 9.3 個/ m^2 ; 1998-1999 年: 22.8 ± 23.9 個/ m^2) よりも多かった ($F_{1,16} = 37.66, p < 0.01$) (表 6-3)。また、1997-1998 年の繁殖期において調査地 B では雌繁殖器官の生産数と調査木の胸高直径の間に有意な正の相関関係がみられたが ($r_s = 0.95, p < 0.05$)、雌繁殖器官数と調査木の各形質 (胸高直径、樹高、樹冠の厚さ) との間には有意な相関関係はみられなかった ($r_s, p > 0.05$)。両調査地において、1997-1998 年の繁殖期における雌繁殖器官の生産数と 1998-1999 年の繁殖期における生産数との間には有意な相関関係はみられなかったが

(調査地 A: $r_s = 0.70, p > 0.05$; 調査地 B: $r_s = 0.79, p > 0.05$)、雌繁殖器官を多く生産する樹木個体は翌年も生産数が多い傾向があった。

コナラでも、雌繁殖器官(雌花と堅果)の生産数(総落下数)は2回の繁殖期(1998年と1999年)の間では有意差はなかったが($F_{1,34} = 3.90, p > 0.05$)、場所の比較では調査地 A (1998年: 687.6 ± 179.5 個/ m^2 ; 1999年: 511.8 ± 142.1 個/ m^2)の方が調査地 B (1998年: 334.0 ± 228.3 個/ m^2 ; 1999年: 174.2 ± 105.3 個/ m^2)よりも有意に多かった($F_{1,34} = 21.87, p < 0.01$) (表 6-4)。また、1998年の調査地 B では、雌繁殖器官の生産数と調査木の樹高との間に有意な正の相関関係があったが($r_s = 0.90, p < 0.05$)、それ以外では雌繁殖器官数と調査木の形質の間に有意な関係はみられなかった($r_s, p > 0.05$)。雌繁殖器官を多く生産する樹木個体は翌年も雌繁殖器官を多く生産する傾向があり、とくに調査地 B では、1998年の生産数と1999年の生産数の間に有意な正の相関関係が認められた($r_s = 0.76, p < 0.05$)。

6-3-2. 発育不全による死亡

アベマキの雌繁殖器官における発育不全による生理的落下は、1年果の生理的落下と2年果の生理的落下の2つに大きく分けることができる。1年果の発育不全数は調査地 A で 6.0 ± 4.1 個/ m^2 (1997-1998年) と 21.0 ± 13.1 個/ m^2 (1998-1999年)、調査地 B で 1.8 ± 1.9 個/ m^2 (1997-1998年) と 5.6 ± 5.3 個/ m^2 (1998-1999年)であり、調査地間 (2-way ANOVA, $F_{1,16} = 7.78, p < 0.05$) と繁殖期の間 ($F_{1,16} = 6.63, p < 0.05$) でそれぞれ有意に異なっていた (表 6-3)。しかしながら、雌繁殖器官数に対する1年果の発育不全数の割合は、調査地間 ($F_{1,16} = 1.41, p > 0.05$) と繁殖期の間 ($F_{1,16} = 3.65, p > 0.05$) で有意差はみられなかった (表 6-5)。2年果の発育不全数は繁殖期の間で有意差はなかったが ($F_{1,16} = 0.01, p > 0.05$)、調査地間で有意差が認められた ($F_{1,16} = 20.12, p < 0.01$) (表 6-3)。また、雌繁殖器官数に対する割合も繁殖期の間で有意差はなかったが ($F_{1,16} = 4.27, p > 0.05$)、調査地間で有意な差が認め

られた ($F_{1,16} = 10.15, p < 0.01$) (表 6-5)。

アベマキと同様に、コナラでも雌繁殖器官の発育不全による生理的落下は、雌花の生理的落下と堅果の生理的落下に分けることができる。雌花の発育不全数は調査地 A で 482.6 ± 151.0 個/ m^2 (1998 年) と 252.8 ± 119.5 個/ m^2 (1999 年)、調査地 B で 237.3 ± 132.0 個/ m^2 (1998 年) と 76.6 ± 47.5 個/ m^2 (1999 年) であり、調査地 A の方が調査地 B よりも有意に多く (2-way ANOVA, $F_{1,34} = 20.02, p < 0.01$)、1998 年の方が 1999 年よりも有意に多かった ($F_{1,34} = 17.08, p < 0.01$) (表 6-4)。しかしながら、雌繁殖器官数に対する雌花の発育不全数の割合は調査地の間で有意差はなく ($F_{1,34} = 0.53, p > 0.05$)、繁殖期の間でのみ有意差が認められた ($F_{1,34} = 9.59, p < 0.01$) (表 6-6)。堅果の発育不全数は、繁殖期の間では有意差はなかったが ($F_{1,34} = 0.52, p > 0.05$)、調査地間では有意な差があった ($F_{1,34} = 6.22, p < 0.05$) (表 6-4)。しかしながら、雌繁殖器官数に対する割合には、繁殖期の間 ($F_{1,34} = 0.18, p > 0.05$) と調査地の間 ($F_{1,34} = 0.10, p > 0.05$) いずれにおいても有意差は認められなかった (表 6-6)。

6-3-3. 種子食昆虫の摂食による死亡

アベマキにおいて昆虫類の摂食は 2 年果にのみ認められた。摂食された雌繁殖器官の数 (食害器官数) は、調査地 A では 17~90 個/ m^2 、調査地 B では 0~24 個/ m^2 であった (図 6-1)。両調査地において、雌繁殖器官数と食害器官数の間に有意な関係は認められなかった (調査地 A: 1997-1999 年, $r = 0.76, p > 0.05$; 1998-1999 年, $r = 0.49, p > 0.05$; 調査地 B: 1997-1998 年, $r = 0.77, p > 0.05$; 1998-1999 年, $r = 0.19, p > 0.05$)。食害器官数は繁殖期の間で有意差はなかったが (2-way ANOVA, $F_{1,16} = 0.02, p > 0.05$)、調査地 A の方が調査地 B よりも有意に多かった ($F_{1,16} = 49.25, p > 0.05$) (表 6-3)。また、雌繁殖器官数に対する食害器官数の割合も、繁殖期の間では有意差はなかったが ($F_{1,16} = 0.00, p > 0.05$)、調査地 A (1997-1998 年: $60.7 \pm 25.2\%$; 1998-1999 年: 54.4

±16.8%)の方が、調査地B (1997-1998年: $12.9 \pm 10.5\%$; 1998-1999年: $21.7 \pm 21.0\%$) よりも有意に大きかった ($F_{1,16} = 21.41, p < 0.01$) (表6-5)。

コナラの雌繁殖器官では、昆虫類によって摂食された数は、調査地Aで3~87個/m²、調査地Bで0~61個/m²であった(図6-2)。1998年の調査地Aを除き ($r = 0.45, p > 0.05$)、食害器官数は雌繁殖器官の生産数にともない増加した(調査地A: 1999年, $r = 0.88, p < 0.05$; 調査地B: 1998年, $r = 0.88, p < 0.01$; 1999年, $r = 0.75, p < 0.01$)。食害器官数は繁殖期の間 (2-way ANOVA, $F_{1,34} = 8.44, p < 0.01$) と調査地の間 ($F_{1,34} = 14.76, p < 0.01$) で有意差があった(表6-4)。一方、雌繁殖器官数に対する食害器官数の割合は調査地の間に有意差はなく ($F_{1,34} = 0.20, p > 0.05$)、1999年(調査地A: $7.6 \pm 3.4\%$, 調査地B: $7.7 \pm 4.9\%$)の方が1998年(調査地A: $2.3 \pm 1.2\%$, 調査地B: $1.1 \pm 0.9\%$) よりも有意に大きかった ($F_{1,34} = 24.39, p < 0.01$) (表6-6)。

6-3-4. 変質による死亡

アベマキ雌繁殖器官の変質器官数は、調査地の間 (2-way ANOVA, $F_{1,16} = 0.00, p > 0.05$) と繁殖期の間 ($F_{1,16} = 2.00, p > 0.05$) でいずれも有意差はみられなかった(表6-3)。また、雌繁殖器官数に対する変質器官数の割合も、調査地の間 ($F_{1,16} = 0.40, p > 0.05$) と繁殖期の間 ($F_{1,16} = 1.60, p > 0.05$) とともに有意差はなかった(表6-5)。なお、変質による死亡はごくわずかであった。

コナラにおいても、変質器官数は調査地の間 (2-way ANOVA, $F_{1,34} = 1.07, p > 0.05$) と繁殖期の間 ($F_{1,34} = 2.74, p > 0.05$) で有意差はなかった(表6-4)。ただし、調査地と繁殖期の交互作用に有意性が認められた ($F_{1,34} = 10.37, p < 0.01$)。雌繁殖器官数に対する変質器官数の割合には調査地の間 ($F_{1,34} = 1.93, p > 0.05$) と繁殖期の間 ($F_{1,34} = 1.52, p > 0.05$) で有意差はみられなかった(表6-6)。アベマキと同様に、変質による死亡はごくわずかであった。

6-3-5. 健全堅果の生産

アベマキの雌繁殖器官において発育不全による生理的落下、昆虫類や菌類の摂食を免れたもの、すなわち、健全堅果の生産数は表6-3に示す通りである。健全堅果の生産数は、調査地Aで 4.6 ± 4.5 個/ m^2 (1997-1998年) と 0.2 ± 0.4 個/ m^2 (1998-1999年)、調査地Bで 0.2 ± 0.4 個/ m^2 (1997-1998年) と 0.2 ± 0.4 個/ m^2 (1998-1999年) であり、調査地間 (2-way ANOVA, $F_{1,16} = 9.64, p < 0.01$) と繁殖期の間 ($F_{1,16} = 9.64, p < 0.01$) で有意差があった。さらに、調査地と繁殖期の交互作用にも有意性が認められた ($F_{1,16} = 9.64, p < 0.01$)。雌繁殖器官数に対する健全堅果数の割合は、調査地の間 ($F_{1,16} = 4.48, p = 0.05$) と繁殖期の間 ($F_{1,16} = 4.48, p = 0.05$) で異なる傾向があった (表6-5)。健全堅果の生産数と植物の形質との間には、明瞭な関係は認められなかった ($r_s, p > 0.05$)。また、両調査地において、1997-1998年の健全堅果数と1998-1999年の健全堅果数の間にも明瞭な関係はみられなかった ($r_s, p > 0.05$)。

コナラの健全堅果の生産数は、調査地Aで 46.2 ± 17.0 個/ m^2 (1998年) と 120.4 ± 128.5 個/ m^2 (1999年)、調査地Bで 14.1 ± 18.6 個/ m^2 (1998年) と 29.1 ± 28.6 個/ m^2 (1999年) であり、調査地間 (2-way ANOVA, $F_{1,34} = 18.82, p < 0.01$) と繁殖期の間 ($F_{1,34} = 4.98, p < 0.05$) で有意差があった (表6-4)。アベマキとは異なり、調査地と繁殖期の交互作用に有意性は認められなかった ($F_{1,34} = 0.02, p > 0.05$)。雌繁殖器官数に対する割合にも、調査地の間 ($F_{1,34} = 6.21, p < 0.05$) と繁殖期の間 ($F_{1,34} = 28.84, p < 0.01$) で有意差があった (表6-6)。健全堅果の生産数と植物の形質の関係については、1998年の調査地Aにおいて樹高との間に正の相関関係 ($r_s = 0.9, p < 0.05$) が、調査地Bにおいて樹冠の厚さとの間に負の相関関係が認められた ($r_s = -0.63, p < 0.05$)。また、1998年に健全堅果を多く生産する個体は、1999年も生産数が多い傾向がみられた (調査地A: $r_s = 0.60, p > 0.05$; 調査地B: $r_s = 0.73, p < 0.01$)。

6-3-6. 雌繁殖器官の減少過程

アベマキにおける雌繁殖器官の減少過程を図6-3に示す。雌繁殖器官の散布前段階において、以下の5つの死亡要因が連続的に作用した: 1) 1年果の発育不全、2) 2年果の発育不全、3) IAFギルド昆虫(第4章参照)による摂食、4) MAFギルド昆虫(第4章参照)による摂食、5) 変質。一部の2年果においては、発育不全はIAFギルド昆虫による摂食後も作用するが、ここではすべて昆虫類の摂食の前に作用していると仮定して解析した。調査地Aでは2回の繁殖期ともに、雌繁殖器官数はステージ3から4にかけて急激に減少した(表6-7、図6-3)。すなわち、IAFギルド昆虫による摂食が雌繁殖器官数を大きく減少させた。一方調査地Bでは、1997-1998年の繁殖期においてステージ2から3の段階で雌繁殖器官数が大きく減少した(表6-7、図6-3)。この減少は、2年果の発育不全による生理的落下によって引き起こされていた。1998-1999年の繁殖期では、ステージ1から6にかけて雌繁殖器官が段階的に減少した。

コナラの雌繁殖器官には、以下の6つの死亡要因が連続的に作用した(図6-4)。作用する時期の早い順に、1) 雌花の発育不全、2) PPFギルド昆虫(第4章参照)による摂食、3) 堅果の発育不全、4) IAFギルド昆虫による摂食、5) MAFギルド昆虫による摂食、6) 変質、である。コナラの場合にも、堅果の発育不全がIAFギルド昆虫による摂食後も作用する場合もあるが、すべて昆虫類の摂食の前に作用していると仮定して解析した。コナラの雌繁殖器官は調査地AとBともにステージ1から2にかけて数が急激に減少した(表6-7、図6-4)。とくに、1998年は両調査地において減少が著しかった。この減少の原因は、雌花の発育不全による生理的落下であった。二番目に大きく減少したのはステージ3から4にかけてであり、堅果の発育不全による生理的落下がその原因であった(表6-7、図6-4)。

6-3-7. 雌繁殖器官の減少過程において樹木個体間変異をもたらす要因

アベマキおよびコナラの雌繁殖器官の死亡パターンには、樹木個体間で大きな変異がみられた（表6-7）。本章では、その変異に最も寄与する要因を変動主要因分析によって解析した。その結果、調査地Aのアベマキでは、IAFギルド昆虫による摂食が最も高い回帰係数を示し、1997-1998年の繁殖期は0.838、1998-1999年の繁殖期は1.600であった（表6-7）。これに対し調査地Bのアベマキでは、MAFギルド昆虫による摂食の回帰係数が0.612（1997-1998年）、0.659（1998-1999年）と、他の死亡要因と比べて最も高い値を示した。

一方コナラでは、調査地AおよびBともに2回の繁殖期において、雌花の発育不全が最も高い回帰係数を示し（調査地A: 0.562（1998年）、0.789（1999年）；調査地B: 0.516（1998年）、0.924（1999年））、これが変動主要因であることが示唆された（表6-7）。

6-4. 考察

6-4-1. 雌繁殖器官生産の時間的・空間的変異

本研究の両調査地では、アベマキとコナラにおける雌繁殖器官の生産数は2回の繁殖期の間ではほぼ一定であった（表6-3、6-4）。Travest（1995）も、トウダイグサ科の一種（*Euphorbia dendroides* L.）において同様の結果を報告している。トウダイグサ科の一種では、雌繁殖器官（Cyathia）の生産数は3年間変動せずほぼ一定であった。Travest（1995）は、3年間の開花期の気象条件が類似していたことがこの原因であると述べている。Allen and Platt（1990）は、ナンキョクブナ科ナンキョクブナ属の一種（*Nothofagus solandri* var. *solandri* (Hook. f.)）の雌繁殖器官数は開花期の気温と密接な関係があり、気温が高くなるほど生産数が増加することを報告している。さらに、雌繁殖器官の生産数は、花芽形成期の気温とも正の相関があるという（Allen and Platt, 1990）。アベマキとコナラでも、雌繁殖器官の生産数は花芽

形成期、開花期の気象条件に強く依存していると考えられるため、本調査地における花芽形成期および開花期の気象条件が2回の繁殖期の間で類似していた推測される。今後、花芽形成期および開花期の気象条件と関連づけて雌繁殖器官の生産数を継続して調査していく必要がある。

両調査地では、アベマキとコナラにおける雌繁殖器官の生産数には樹木の個体間で大きな変異がみられた（表6-3、6-4）ものの、雌繁殖器官の生産数と樹木の形質（胸高直径、樹高、樹冠の厚さ）との間には明瞭な関係は認められなかった。Travest（1995）はトウダイグサ科の一種の15個体（2年目と3年目にはさらに3個体追加している）について、植物の形質と雌繁殖器官の生産数を調査した。その結果、胸高直径と樹高が大きく、樹冠の幅が広い個体が多く、雌繁殖器官を生産することが明らかとなった。今回は、調査した樹木の個体数が少なかったため、雌繁殖器官の生産数と植物の形質の有意な関係を検出できなかったと考えられる。また、アベマキとコナラともに、多数の雌繁殖器官を生産する個体は連年的に多くの雌繁殖器官を生産する傾向があった。Travest（1995）もトウダイグサ科の一種において同様の現象を発見している。このような現象は、雌繁殖器官の生産数が遺伝的な差異あるいは環境条件（光条件など）の違いと密接に関係していることを示唆しているのであろう。

アベマキとコナラともに、雌繁殖器官の生産数は調査地間でも大きく異なっていた（表6-3、6-4）。調査地Aのアベマキは1997-1998年および1998-1999年の繁殖期に、それぞれ調査地Bの約4.8倍および約3.6倍の雌繁殖器官を生産した。コナラでも同様に、調査地Aでは1998年および1999年の繁殖期に、調査地Bのそれぞれ約2.1倍および約2.9倍の雌繁殖器官を生産した。一般に、雌繁殖器官の生産数は、樹体内に蓄積されている光合成産物の量によって決まる。アベマキとコナラともに、調査地Aでは調査地Bよりも調査木の樹高が高く、かつ樹冠も厚い傾向がある（表6-1）。これは、調査地Aの方が調査地Bよりも当年枝量および葉量が多い可能

性を示唆している。葉量が多くなるほど光合成生産量も多くなると考えられるため、おそらく、調査地Aの方が調査地Bよりも樹体内に蓄積される光合成産物の量が多くなり、雌繁殖器官の生産数が多くなったのであろう。

6-4-2. 生理的落下による死亡の時間的・空間的変異

発育不全による生理的落下は、アベマキの雌繁殖器官の死亡に大きくかかわっていた（表6-3、6-5）。1年果の落下数は1997-1998年よりも1998-1999年の方が多かったが（表6-3）、雌繁殖器官数に対する1年果落下数の割合は繁殖期の間で一定であった（表6-5）。また、2年果の落下は、落下数、割合ともに繁殖期の間で差がみられなかった（表6-3、6-5）。1年果の生理的落下は受粉の失敗、2年果の生理的落下は堅果の発育に必要な光合成産物の不足が原因であると思われる、これらの要因に関わる気象条件が2回の繁殖期（1997-1998年と1998-1999年）において類似していた可能性が考えられる。

コナラにおいても、雌繁殖器官の死亡に大きくかかわっていたのは、雌花および堅果の発育不全による生理的落下であった（表6-4、6-6）。とくに、雌花の発育不全による落下数は多く、1998年には雌繁殖器官の約70%（調査地A）と約80%（調査地B）、1999年には約50%（調査地AおよびB）を占めていた。雌花の発育不全数と雌繁殖器官数に対する割合には繁殖期の間で著しい差があった（表6-4、6-6）。一方、堅果の発育不全数とその割合は繁殖期の間で違いはみられなかった（表6-4、6-6）。雌花の生理的落下は、受粉・受精の失敗、堅果の生理的落下は光合成産物の不足が原因であるとされている（Stephenson, 1981の総説を参照）。したがって、コナラでは受粉・受精の成功に関係する気象要因が2年間（1998年と1999年）で大きく異なっていたと推測される。

調査地の間で比較すると、アベマキの発育不全による落下数は、1年果と2年果ともに調査地Aの方が調査地Bよりも多かった（表6-3）。しかしながら、雌

繁殖器官数に対する發育不全数の割合は1年果では差がなく、2年果では逆に調査地Bの方が調査地Aよりも多かった（表6-5）。一方コナラでは、雌花と堅果ともに落下数は調査地Aの方が調査地Bよりも多かったが（表6-4）、雌繁殖器官に対する割合に違いはなかった（表6-6）。この原因については不明である。

6-4-3. 種子食昆虫の摂食による死亡の時間的・空間的変異

アベマキでは、昆虫類に摂食された雌繁殖器官の数と割合はともに繁殖期の間では違いがみられなかった（表6-3、6-5）。つまり、2回の繁殖期の間で雌繁殖器官の生産数が一定であり、かつ種子食昆虫による摂食数がほぼ一定であったため、虫害率の年次変動をもたらさなかったことになる。一方コナラでは、昆虫類に摂食された雌繁殖器官の数とその割合は、2回の繁殖期の間で有意な差があった（表6-4、6-6）。1999年は1998年よりも虫害数が多く、また雌繁殖器官数に対する割合も大きかった。繁殖期の間で雌繁殖器官数の生産数に違いがなかったことから、1999年において昆虫の摂食数が増加したことが虫害率の上昇をもたらしたものと考えられる。Nilsson and Wastljung (1987) はヨーロッパナ (*Fagus sylvatica* L.) において、雌繁殖器官の生産数とハマキガの一種 (*Cydia fagiglandana* Z.) (鱗翅目; ハマキガ科) による摂食器官数を2年間調査し、ハマキガによる摂食数は一定であったが、雌繁殖器官の生産数が調査の2年目に大きく増加したために翌年の虫害率が低下したことを報告している。すなわち、雌繁殖器官数の年次変動が、虫害率の時間的変異を作り出しているのである。ところが、アベマキやコナラでは雌繁殖器官数に年次変動がなく、むしろ昆虫類による摂食器官数の変化が虫害率を決定していた。これはAndersen (1989) が主張している、寄主植物の雌繁殖器官数の変動が虫害率の時間的変異を生み出すという説とは異なるものであった。今後、調査を継続して行い、虫害率の時間的変異を生み出すメカニズムをさらに詳しく検証していく必要がある。

本研究では、昆虫類によるアベマキ雌繁殖器官の摂食数は樹木個体間で明瞭な違いはなかったが（図6-1）、コナラでは多くの雌繁殖器官を生産する個体において摂食数が有意に増加した（図6-2）。De Steven（1983）もマンサク属の一種において、雌繁殖器官を数多く生産する個体ほど昆虫の摂食数も多くなることを報告したが、雌繁殖器官の生産数と虫害率の間には有意な関係を見い出すことはできなかった。Moore（1978b）はマメ科の一種において、樹木個体間における種子虫害率の差異は生息地の微環境（川や湖との距離、樹冠下の植生）、種子内部の二次代謝物質濃度、種子食者に対する寄生率が大きく関係しており、植物のサイズ（樹高、樹冠直径）、同種他個体との距離、果実序の特徴（莢数、樹冠内での位置）とは無関係であることを報告している。またEhrlen（1996）は、マメ科レンリソウ属の一種（*Lathyrus vernus* (L.) Bernh.）において、マメゾウムシの一種（*Bruchus atomarius* L.）（甲虫目：マメゾウムシ科）による種子の虫害率を調べ、植物のサイズ（樹高、茎直径）と開花フェノロジーの間には関連性がなく、開花数と正の相関関係があることを明らかにした。このように、種子の虫害率における樹木個体変異に関与する生物的・非生物的要因は植物の種ごとに異なっており、一貫性は認められない。今回、アベマキとコナラにおける雌繁殖器官の虫害数および虫害率と生物的・非生物的要因との関係については詳細に検討することはできなかった。今後、多くの樹木個体について散布前の雌繁殖器官の虫害率を調べ、環境要因との関連性を解明する必要がある。

アベマキでは、調査地の間で虫害数と虫害率ともに大きな違いがあり、調査地Aの方が調査地Bよりも虫害が激しかった（表6-3、6-5）。とくに、調査地Aでは半数以上の雌繁殖器官が昆虫類に摂食されていた。一方コナラでは、虫害数に調査地間で違いがみられたが、虫害率に差はなかった（表6-4、6-6）。Auld（1986）は、ネムノキ科アカシア属5種について散布前の雌繁殖器官に対する昆虫類の摂食を調査し、そのうち3種において虫害率が調査地間で大きく異なることを

明らかにしている。Andersen (1989) もネズモドキ属 4 種において、昆虫類によって摂食された種子の割合が調査地の間で著しく異なることを報告している。さらに、彼は調査地の植生タイプと虫害率との関連性を検出しようと試みたが、有意な関係を見出すことはできなかった (Andersen, 1989)。Janzen (1975) は、アオギリ科グアズマ属の一種 (*Guazuma ulmifolia* (Sterculiaceae)) の散布前種子について、マメゾウムシの一種 (*Amblycerus cistelinus* (Gyllenhal)) (甲虫目: マメゾウムシ科) による摂食の割合が調査地の間で差があることを発見し、乾燥した地域では虫害率が 2~22% であったのに対して、湿潤な地域では虫害率が 7~75% に達することを報告している。このように、昆虫類による雌繁殖器官の摂食数および摂食割合の地域間 (調査地間) の変異は、環境条件の違いや Andersen (1989) が主張する昆虫の密度の違いが大きく関係していると考えられ、本研究のアベマキではコナラよりもその影響が顕著に現れていたものと推測される。

6-4-4. 健全堅果生産の時間的・空間的変異

アベマキでは、生産した雌繁殖器官の 0.3% (調査地 B: 1998-1999 年) ~ 5.7% (調査地 A: 1997-1998 年) しか健全堅果として生き残らなかった (表 6-5)。一方コナラでは、3.2% (調査地 B: 1998 年) ~ 24.1% (調査地 A: 1999 年) が健全堅果として最終的に生産された (表 6-6)。そして、アベマキとコナラともに、健全堅果の生産数および雌繁殖器官数に対する割合は、繁殖期の間と調査地の間で著しい違いが認められた (表 6-3~6)。健全堅果数は、雌繁殖器官の生産数から発育不全、昆虫類による摂食、変質による死亡を差し引いたものである。アベマキとコナラともに、2 回の繁殖期における雌繁殖器官の生産数が一定であったことから、健全堅果の数や割合に年次変化が生じたのは、死亡に関係する様々な要因が複雑に作用したためであると考えられる。また、アベマキとコナラともに雌繁殖器官の生産数は調査地 A の方が調査地 B よりも多く、かつ健全堅果の生産数および雌繁殖器官

数に対する割合も調査地Aの方が調査地Bよりも大きかった。したがって、調査地Aの方が調査地Bよりも多くの雌繁殖器官を生産し、死亡数も多いにもかかわらず、最終的には健全堅果をより多く生産していることになる。

アベマキとコナラにおける健全堅果の生産数には、樹木個体間で著しい違いが認められた（表6-3、6-4）。しかしながら、健全堅果の生産数と樹木の形質（胸高直径、樹高、樹冠の厚さ）との間には明瞭な関係が認められなかった。Travest（1995）もトウダイグサ科の一種において、健全種子の生産数は樹木の形質とは無関係であると報告している。また、コナラでは多数の健全堅果を生産する個体は、いずれの年においてもそうした傾向が認められた。したがってコナラでは、雌繁殖器官の生産と同様に健全堅果の生産に関しても、生産数の樹木個体差は遺伝的差異または環境条件の差異にもとづくものであると考えられる。

6-4-5. 雌繁殖器官における死亡の累積効果

雌繁殖器官の散布前段階において、アベマキでは5つの要因（1年果の発育不全、2年果の発育不全、IAFギルド昆虫による摂食、MAFギルド昆虫による摂食、変質）が、コナラでは6つの要因（雌花の発育不全、PPFギルド昆虫の摂食、堅果の発育不全、IAFギルド昆虫による摂食、MAFギルド昆虫による摂食、変質）が死亡を引き起こしていた（表6-7、図6-3、6-4）。アベマキでは、数を大きく減少させたのは、IAFギルド昆虫による摂食（調査地A）と2年果の発育不全（調査地B）であった。ところが、雌繁殖器官の死亡における樹木個体間の変異に最も寄与する要因は、IAFギルド昆虫による摂食（調査地A）とMAFギルド昆虫による摂食（調査地B）であった。調査地Bにおいて、MAFギルド昆虫による摂食は、それによる死亡数は少ないものの、変動主要因であった。Heithaus *et al.*（1982）はジャケツイバラ科バウヒニア属の一種（*Bauhinia unguolata* L.）において、散布前段階における雌繁殖器官の死亡には7つの要因が関与していることを明らかにし、種子の発育不全と昆

虫類の摂食による死亡は、雌繁殖器官の総数に占める割合は小さいものの、変動主要因となっていることを見い出している。Jordano (1989) と Traveset (1995) も、同様の結果をウルシ科ピスタキア属の一種 (*Pistacia Lentiscus* L.) と トウダイグサ科の一種において報告している。一方コナラでは、雌花の発育不全 (調査地 A および B) が雌繁殖器官数を大きく減少させ、かつ変動主要因として作用していた。すなわち、死亡の規模に最も寄与する要因と変異に最も寄与する要因が一致する結果となった。

以上の結果から、アベマキでは種子食昆虫による摂食が散布前の繁殖器官の生存に強い負の影響を与えているのに対して、コナラではその影響はそれほど強くは作用していないものと考えられた。

第7章 種子食昆虫の摂食がアベマキ堅果の胚軸および幼根の生存と発芽に及ぼす影響

7-1. 緒言

古くから、シギゾウムシ類に摂食された堅果でも発芽することが経験的に知られている（大場ら, 1988; 斉藤, 1982）。すなわち、昆虫類の摂食は、完全に堅果を死亡させるわけではない。種子食昆虫による堅果の摂食は、発芽の成功やその後の実生の成長と密接な関係がある。Kaushal and Kalia (1989) は、コナラ属の一種（*Quercus leucotrichophora* A. Camus）において、オトシブミ科の一種（*Dicranognathus nebulosus* Redt.）（甲虫目: オトシブミ科）の幼虫による堅果内部の摂食が、発芽率と幼根の伸長速度を低下させることを明らかにしている。また、Oliver and Chapin (1984) は、シギゾウムシ属の一種（*Curculio fluvius* Chittenden）（甲虫目: ゾウムシ科）が摂食したコナラ属の一種（*Quercus vaiginiana* Miller）の堅果は、摂食されなかった堅果よりも発芽率が有意に低いことを報告している。Weckerly et al. (1989) は *Quercus alba* L. および *Quercus rubra* L. の堅果において、シギゾウムシ属の幼虫による堅果内の摂食割合が大きくなるほど発芽率が有意に減少することを見い出している。これらの研究はいずれも、種子食昆虫による堅果の摂食が発芽率に負の影響を及ぼすことを示しているが、その原因については明らかにしていない。Maeto (1995) は、昆虫類による摂食が堅果の発芽率に及ぼす影響を解明するためには、摂食された堅果における胚軸（hypocotyl）・幼根（radicle）の残存率を評価する必要があると述べている。

そこで本章では、アベマキを調査材料として、胚軸・幼根の残存率と発芽の成功率を摂食の程度と関連づけて調査した。なお、コナラについても同様の調査を行ったが、摂食された堅果を十分に得られず解析することができなかった。

7-2. 材料と方法

7-2-1. 堅果の採集

堅果の採集は、すべて調査地Aにおいて行った。同種他個体と樹冠が重なっていないアベマキの成木3本(V7、V8、V23)を、サンプル木として選定した(表7-1)。1998年9月28日、各サンプル木の樹冠下に落下している堅果をそれぞれ約100個ずつ採集した。その後、堅果の休眠を打破するために、採集した堅果は発芽試験を行うまで人工気象室(EYELATRON FLI-301NH, 東京理化)内の一定条件下(4~6℃、相対湿度95%、24時間暗)で保存した。採集した堅果の長さおよび幅は、表7-1のとおりである。

7-2-2. 発芽試験

発芽試験は、1998年12月12日から1999年1月16日までの42日間実施した。蒸留水で湿らした濾紙2枚を敷いたシャーレ(直径90 mm)に堅果を2個ずつ置き(写真7-1)、その後、堅果を置いたシャーレすべてを人工気象室内で保管した(25℃、相対湿度75%、16時間明8時間暗)。試験期間中、3~4日ごとに発芽した堅果の数を記録した。なお本実験では、Weckerly *et al.* (1989) の定義に従い、幼根が果皮から突出した時点を発芽とした。

発芽試験が終了したのち、すべての堅果をカッターナイフで切開し、その内部状態(健全、虫害、変質)と胚軸・幼根の有無を記録した。虫害堅果については、摂食していた昆虫の種類と摂食の程度(FD)(以下、摂食度という)を調べた。摂食度は、堅果を縦断し、その断面積に対する摂食部分の面積の割合で評価した。摂食度はWeckerly *et al.* (1989) の記述を参考にし、5段階に区分した(写真7-2): 摂食度0 (FD = 0%)、摂食度1 (0% < FD ≤ 33%)、摂食度2 (33% < FD ≤ 67%)、摂食度3 (67% < FD < 100%)、摂食度4 (FD = 100%)。本実験におい

て、変質堅果は昆虫類に摂食されておらず、菌類（未同定）による加害のみが認められた。そのため、摂食度0は健全と変質の2つを含む結果となっている。

7-3. 結果

7-3-1. 調査木における成熟堅果の虫害率

サンプル木の成熟堅果の虫害率は17.0% (V23) ~51.6% (V7) で、樹木個体間で有意に異なっていた (χ^2 -test, $\chi^2 = 25.54$, d.f. = 2, $p < 0.001$)。1998年におけるアベマキ成熟堅果の生産数は 10.2 ± 5.1 個/m² (2~16個/m²) で (第6章)、Imada *et al.* (1990) の分類によると中程度 (medium crop) に相当する。Weckerly *et al.* (1989) は、成熟堅果生産数が中程度の年における*Q. alba*および*Q. rubra*堅果の虫害率がそれぞれ25.6%と8.5%であったことを報告している。したがって、本研究のアベマキにおける堅果の虫害率は*Q. alba*と*Q. rubra*よりもわずかに高いと考えられる。

7-3-2. 発芽率の時間的变化

発芽試験中における虫害堅果および非虫害堅果（健全と変質）の発芽率の変化を図7-1に示す。種子食昆虫の摂食の有無とサンプル木の違いにかかわらず、発芽率は発芽試験開始7日後に最大値に達し、その後は変化しなかった。また、試験期間中、虫害堅果と非虫害堅果の発芽率に有意差はみられなかった (Mann-Whitney *U*-test, $p > 0.05$)。

本実験では、終齢幼虫段階まで達した種子食昆虫の92%が、試験開始後3週間以内に堅果から脱出した。試験開始後3週間は幼虫の摂食が進行していた場合も考えられ、摂食度2や3において発芽率が過大評価となっている可能性もある。しかしながら、発芽後に幼虫が胚軸・幼根を摂食することことはなかった。この事実は、昆虫類による摂食が胚軸の残存率と最終的な発芽の成功には影響を及ぼしていないこ

とを示唆している。

7-3-2. 摂食の程度と胚軸・幼根の残存率および発芽率の関係

それぞれの摂食度における堅果数を種子食昆虫ごとに示したものが表7-2である。摂食度0（健全）がいずれのサンプル木においても最も数が多かった。また、昆虫類と菌類が同時に加害した堅果は存在しなかった。虫害堅果のうち、シギゾウムシ類による摂食数が最も多く、とくに、摂食度1が高頻度で認められた。鱗翅目（おもにハマキガ類）によって摂食された堅果は2個のみであり、そのうち1個はシギゾウムシ類にも摂食されていた。

シギゾウムシ類によって摂食された堅果について、それぞれの摂食の程度における胚軸・幼根の残存率（採集した堅果に対する胚軸・幼根を有する堅果の割合）、胚軸・幼根を有する堅果の発芽率（胚軸・幼根を有する堅果に対する発芽した堅果の割合）、および堅果の発芽率（採集した堅果に対する発芽した堅果の割合）を表7-3に示す。表7-3では、サンプル木3本のデータをまとめて解析した。摂食度2および3における胚軸・幼根の残存率は、摂食度0（健全）における残存率よりも有意に低かった（Fisher's exact probability test, 摂食度2 vs. 摂食度0（健全）, $\chi^2 = 23.39$, d.f. = 1, $p < 0.001$; 摂食度3 vs. 摂食度0（健全）, $\chi^2 = 36.86$, d.f. = 1, $p < 0.001$ ）。しかしながら、摂食度1と摂食度0（変質）の残存率は100%で、違いはなかった。

胚軸・幼根を有する堅果の発芽率は摂食度にかかわらず一定であり、すべて80%以上であった。さらに、摂食度0（健全）との間に有意差は認められなかった（Fisher's exact probability test, 摂食度1 vs. 摂食度0（健全）, $\chi^2 = 0.89$, d.f. = 1, $p > 0.05$; 摂食度2 vs. 摂食度0（健全）, $\chi^2 = 0.12$, d.f. = 1, $p > 0.05$; 摂食度3 vs. 摂食度0（健全）, $\chi^2 = 0.01$, d.f. = 1, $p > 0.05$ ）。一方、堅果の発芽率は、摂食度2および3において摂食度0（健全）よりも低くなる傾向があった（摂食度2 vs. 摂食度0（健全）, $\chi^2 = 5.78$, d.f. = 1, $p < 0.05$; 摂食度3 vs. 摂食度0（健全）, $\chi^2 = 2.61$, d.f. = 1, $p =$

0.07) 。胚軸・幼根を有する変質堅果もわずかながら発芽したが、発芽率は摂食度 0 (健全) よりも有意に低かった ($\chi^2 = 21.67$, d.f. = 1, $p < 0.001$) 。

7-4. 考察

アベマキでは種子食昆虫の種類や摂食の程度を考慮しなかった場合、虫害堅果と非虫害堅果の間で発芽率に有意差は認められなかった (図 7-1) 。しかしながら、シギゾウムシ類によって摂食された堅果において、堅果の発芽率は摂食の程度が大きくなるほど低下し、胚軸・幼根の残存率も減少することが明らかとなった (表 7-3) 。Weckerly *et al.* (1989) も、シギゾウムシ類による摂食割合が増加するほど、発芽率が有意に低下することを報告している。これらの事実は、堅果の発芽率が胚軸・幼根の損傷によって直接に制限されていることを示唆しており、とくにシギゾウムシ幼虫の摂食量に強く依存していることが考えられる。

一方で、シギゾウムシ幼虫の摂食が停止するまでに胚軸・幼根が生存した場合は、虫害堅果も発芽できる可能性がある。このことは、胚軸・幼根を有するアベマキ堅果の発芽率が、摂食の程度の違いにかかわらず、一定であったという結果からも支持される。クリシギゾウムシなどのシギゾウムシ属の成虫は堅果の下部に産卵する習性があることが、コナラ、アラカシ、シラカシにおいて観察されている (上田ら, 1992) 。Kanazawa (1975) はミズナラにおいて、シギゾウムシ類 (コナラシギゾウムシとニセコナラシギゾウムシ (*Curculio conjugaris* (Faust)) (甲虫目: ゾウムシ科)) の摂食は堅果の中央部から下部にかけて多く、虫害堅果でも発芽して実生まで発育可能であったことを報告している。また、コナラ属 2 種 (*Q. laevis* Walt. と *Q. phellos* L.) ではタンニン含有率が堅果の下部よりも上部において高くなることが明らかにされている (Steele *et al.*, 1993) 。本実験においても、摂食の程度 1 におけるアベマキ堅果はすべて子葉の下部から中央部にかけてシギゾウムシ幼虫に摂食されていた。したがって、コナラ属の堅果では化学的防御はシギゾウムシ幼虫の摂食に

よる胚軸・幼根の損傷から有効に回避するように機能していると考えられる。

第8章 総合考察

これまでの各章では、コナラ属における種子食昆虫の資源利用様式について、1) アベマキとコナラの堅果における種子食昆虫相(第3章)、2) 堅果の発育フェノロジーに関連した種子食昆虫ギルドの構造(第4章)、3) 樹冠内における空間的な利用パターン(第5章)、を明らかにしてきた。また、種子食昆虫による堅果の摂食がアベマキとコナラの次世代生産に及ぼす影響について、1) 各要因による死亡数の時間的・空間的変異とその累積効果(第6章)、2) 摂食された堅果の発芽能力(第7章)、を通して評価してきた。本章では、このようにして得られた情報を総合し、コナラ属の次世代生産と種子食昆虫群集の相互関係について議論していく。

8-1. コナラ属の種子食昆虫群集における資源分割と共存機構

本調査地において、3目12種の昆虫類がコナラ属2種(アベマキとコナラ)の堅果を摂食していることが明らかとなった(第3章)。Fujii (1993) と Maeto (1995) は、コナラとミズナラの種子食昆虫としてそれぞれ2目5種と2目6種の昆虫類を確認している。Kelbel (1996) はコナラ属3種(*Q. petraea* Mattuch. / Liebl., *Q. robur*, *Q. rubra*) において、3目6種の昆虫類が堅果を摂食していることを報告している。上田ら(1992)も、2目7種の昆虫類がコナラ属3種(アラカシ、シラカシ、コナラ)の堅果を摂食していることを明らかにしている。したがって、本調査地におけるコナラ属の種子食昆虫の種数は他の研究に比べて多いものと推測される。では、なぜ本調査地においてコナラ属を摂食する多種の昆虫が共存可能なのであろうか。Root (1967) は、群集において同一の資源を似たような方法で利用することによって結びついている種のグループを、分類学上の位置によらず"ギルド(guild)"と定

義した。この概念は、アベマキとコナラの種子食昆虫群集の構造を解明する上でも有効な手段となりうる。本研究における種子食昆虫群集を、アベマキでは1) IAFギルド (Curculionidae sp.1、クリノミキクイムシとネスジキノカワガ) と2) MAFギルド (クヌギシギゾウムシ、クリシギゾウムシ、クリノミキクイムシ、ハマキガ類とネマルハキバガ) に、コナラでは1) PPFギルド (タマバチ)、2) IAFギルド (ハイイロチョッキリ成虫 (吸汁)) と3) MAFギルド (ハイイロチョッキリ、クリシギゾウムシ、クリノミキクイムシ、ハマキガ類とキバガ) に区分した (第4章)。そして、これらのギルドは、昆虫類の摂食時期の違いと種子の摂食に対する植物の反応の違いによって形成されているものと考えられた。

PPFギルドはコナラにおいてのみ認められ、IAFギルド昆虫はアベマキとコナラの間で構成種が全く異なっていた (第4章)。すなわち、アベマキではCurculionidae sp.1、クリノミキクイムシとネスジキノカワガが、コナラではハイイロチョッキリ成虫 (吸汁) がその構成種であった。また、これまでのところ、アベマキ、コナラそれぞれのIAFギルド構成者が他方の樹種の未熟堅果を摂食した例はない。(ネスジキノカワがコナラ堅果を摂食するという報告 (寺本, 1993) もあるが、本来、食葉性昆虫である本種がアベマキのような軟質の殻斗を持たないコナラを摂食することは考えにくい)。したがって、これらの昆虫は種間競争の結果として異なる寄主植物を利用しているのではなく、それぞれが堅果や殻斗の形質に適応した結果、種特異的な餌資源として寄主植物を利用しているものと推測される。

各ギルドに属する昆虫は異なる生活史 (脱出時期、産卵時期、摂食時期) を持っていたため、堅果をその発育段階の全く異なる時期において堅果を餌資源として利用していた (摂食時期はギルド間で完全に重複しない) (第4章)。一般に、ギルド間ではギルド内よりも種間競争は強くない (Pianka, 1978, 1980)。アベマキとコナラにおける種子食昆虫のギルド間競争はギルド内競争よりも厳しくなく、第4章で述べたような時間遅れの間接的なギルド間競争のみが存在するだけであろう。今後、

この点を明らかにするためには、野外操作実験による検証が必要である。

アベマキのIAFギルドとアベマキおよびコナラのMAFギルドでは、複数の種が同じ堅果を利用することは稀であった（第3章）。これについては、以下の2つの立場から解釈できる。1つの考え方は、ギルド内では昆虫種間に強い競争排除が作用している、というものである。一般に、同一ギルド内に属する種は似たようなニッチ要求度を持つため、種間競争は厳しいと考えられている（Pianka, 1978, 1980）。ミズナラでは、成熟堅果を摂食するサンカクモンヒメハマキの摂食率とシギゾウムシ属3種の摂食率には弱い負の相関関係がある（前藤, 1993）。Debouzie and Pallen (1987) も、ブナ科クリ属の一種（*Castanea sativa* Miller）の成熟果において、ハマキガの一種（*Cydia splendana* Hb.）の摂食率とクリシギゾウムシの一種（*Curculio elephas* Gyll.）の摂食率に、樹木の個体レベルで負の相関関係があることを報告している。しかし、この結果は単にいずれか一方の密度が低かったために、結果的に引き起こされている可能性が考えられたため、Debouzie *et al.* (1996) は両者の種間関係を操作実験と統計的手法を用いて明らかにしようとした。その結果、すでにハマキガの一種が摂食しているクリの成熟果に対してクリシギゾウムシの一種は産卵をしないことを発見した（ただし、ハマキガの一種はクリシギゾウムシの一種による摂食の有無に関わらず、クリの成熟果に穿入して摂食する）。すなわち、両者の間には方向性のある強い干渉型の種間競争が存在していることを示した。Blatt and Borden (1998) も、ダグラスファーの種子を摂食するヘリカメムシの一種（*Leptoglossus occidentalis* Heidemann）（半翅目：ヘリカメムシ科）とオナガコバチの一種（*Megastigmus spermotrophus* Wachtl.）（膜翅目：オナガコバチ科）の種間関係を明らかにするために操作実験を行っている。オナガコバチの一種が摂食している種子と健全種子を混ぜ、その割合に勾配（0、20、40、60、80、100%）をつけてヘリカメムシの一種に与えた。その結果、摂食されている種子を60%以上含む処理区では、ヘリカメムシの一種は種子を摂食しなかった。この場合も、両者の間には干渉

型の競争が存在している可能性が示唆される。Mattson (1986) はマツ属の一種 (*P. resinosa*) において、球果を摂食する昆虫2種 (*Conophthorus resinosae* Hopkins (甲虫目: キクイムシ科) と *Dioryctria disclusa* Heinrich (鱗翅目: シマメイガ科)) の種間関係を調査した。Mattson (1986) は両種が同一の球果を摂食する頻度はきわめて少なく、また分割表による連関性の検定は両種の摂食率が負の関係を示すことを明らかにした (ただし、球果の生産量に対して昆虫の個体群密度が相対的に低いときには正の連関性が認められている)。すなわち、両者の間には干渉型の種間競争が存在していると考えられる。さらにMattson (1986) は、球果の虫害率が高くなるほど両種が同一の球果を摂食する割合が大きくなることも報告している。この結果は、*C. resinosae* と *D. disclusa* において1個体あたりの資源が減少し、食物資源をめぐる両者の種間競争が厳しくなっていることを示唆している。本研究のアベマキとコナラでも、雌繁殖器官の生産数が多くなるほど昆虫類に摂食される雌繁殖器官の数が増加する傾向があった (とくに、コナラでは有意性があった) (第6章)。この結果は、種子食昆虫が餌資源に制限されていることを示唆している。そして、アベマキやコナラのギルド内で干渉型競争が強く働き、競争排除が生じている可能性がある。

もう一方の考え方は、捕食や寄生の効果によって昆虫の密度は種間競争が生じるレベル以下に低く抑えられている、というものである。捕食や寄生は、群集を構成する種の種間関係に重要な影響を及ぼす (たとえば、Paine, 1966)。コロラドモミの3つの摂食ギルドでは、球果・種子潜入ギルドにおいてのみ競争関係が認められており (Shea, 1989b)、必ずしもギルド内において構成種の上に種間競争が強く作用していると結論づけていない。Debouzie *et al.* (1996) によると、クリの一種の成熟果を摂食する昆虫類2種において、ハマキガの一種に対するコマユバチ科の一種 (*Ascogaster quadridentata* Wesmael) の寄生率は平均32.6%であるのに対して、クリシギゾウムシの一種はヒメバチ科やコマユバチ科に属する捕食寄生者によってその個体群の0.5%しか寄生されていないという。すなわち、捕食寄生がクリ成熟果ギル

ドの構成種に対して非対称に作用していることになる。これらのことから、ハマキガ類の個体群増加率は捕食寄生者によって低く抑えられており、シギゾウムシ類との種間競争を緩和している可能性が考えられる。福本（1994）は、コマユバチ科の一種がアベマキおよびコナラの種子食昆虫に対して捕食寄生していることを報告しているが、本研究ではその寄生率を定量化することはできなかった。今後、アベマキのIAFギルドとアベマキおよびコナラのMAFギルドの構成種について、食物資源の変動と捕食・寄生の影響を考慮に入れながら、様々な種の組み合わせで種間関係を調査する必要がある。

以上のことから、アベマキとコナラにおける種子食昆虫群集では、昆虫が季節的に質と量が変化する資源に適応することで、時間的に分離したギルドを形成していることが明らかとなった。また、ギルド内において複数の種が同一の堅果を摂食することはほとんどなかった。これは、各昆虫種が被寄生宿主と未寄生宿主を区別することによって競争を回避しているため、あるいは捕食寄生者による寄生の効果が作用しているためであると推察された。

8-2. 種子食昆虫の摂食が寄主植物の次世代生産に及ぼす影響

昆虫などの無脊椎動物は、脊椎動物に比べて植物の個体群動態に及ぼす役割は小さいと考えられている（Crawley, 1989b）。Duggan（1985）は、アブラナ科タネツケバナ属の一種（*Cardamine pratensis* (L.)）において、昆虫類による雌繁殖器官の摂食は寄主植物の個体群動態にほとんど影響を及ぼさないと主張している。しかしながら、散布前種子の昆虫による捕食は植物のパフォーマンスに対して決定的に重要な役割を果たしている（たとえば、Janzen, 1971; Louda, 1978）。実際に多くの植物では、大部分の種子が昆虫類によって食べられて死亡している（Andersen, 1989; Auld, 1983; Auld and Myerscough, 1986; De Steven, 1981; Goyer and Nachod, 1976;

Krugman and Koerber, 1969; Mattoson, 1978, 1980; Rauf *et al.*, 1985)。また、昆虫類の摂食は、寄主植物個体群への実生の加入 (recruitment) を制限している場合もある (Louda, 1982a, b)。本研究においても、アベマキでは、昆虫類による摂食は散布前の雌繁殖器官数を大きく減少させ、さらに樹木個体間における変動主要因であった (第6章)。したがって、アベマキでは、昆虫による摂食が他の死亡要因よりも植物の次世代生産に対して強い負の影響を及ぼしていると考えられる。一方コナラでは、昆虫類による散布前の摂食はごくわずかであり、また雌繁殖器官の死亡における樹木個体間変異への寄与も相対的に小さかった (第6章)。種子食昆虫による摂食の影響の樹種間での違いは、両者の繁殖戦略の違いを反映しているものと考えられる。アベマキの雌花生産数は少なく、発育不全による死亡数も少なかったのに対して、コナラは潜在的に生産可能な堅果の数よりも多くの雌花を生産していた (第6章)。このため、アベマキでは種子食昆虫による摂食が雌繁殖器官の死亡に大きな影響を及ぼしていると考えられた。

本研究において、種子食昆虫の摂食の相対的な重要性を評価することはできたが、種子食昆虫の摂食の有無が最終的に生産される健全堅果の数に影響を及ぼしているのか、という点を明らかにすることはできなかった。Andersen (1988) は、種子食昆虫を排除して対照区 (排除しなかった処理区) と健全種子数を比較することで、種子食昆虫による散布前の雌繁殖器官の摂食の影響 (絶対的な影響) を評価できると主張している。Andersen (1988) は、フトモモ科ユーカリノキ属の一種 (*Eucalyptus baxteri* (Benth.) Maiden & Blakely)、フトモモ科ネズモドキ属2種 (*Leptospermum myrsinoides* Schlecht. と *L. juniperinum* Sm.) とモクマオウ科の一種 (*Casuarina pusilla* E. D. Macklin) において、雌繁殖器官をつけた枝を袋掛けすることで種子食昆虫による摂食を排除し、それぞれ対照区の3.0倍、3.0倍、2.6倍および5.8倍の健全種子を生産することができたことを報告している。また、Zammit and Hood (1986) はヤマモガシ科バンクシア属2種 (*Banksia ericifolia* L.f. と *B.*

oblongifolia Car.) における散布前種子の死亡への昆虫類の影響を評価するために、殺虫剤 (endosulphan 水溶液) を散布して昆虫類を排除し、対照区 (殺虫剤を散布しない処理区) と花序数、健全種子数を比較した。その結果、*B. ericifolia* において排除区では花序数が対照区の 2 倍となり、健全種子数も 40% 増加したという。Louda (1982) もキク科フォリスマ属の一種 (*Haplopappus squarrosus* H. and A.) において、殺虫剤を散布することによって種子食昆虫の摂食を排除し、対照区と健全種子の生産数を比較した。この実験においても、排除区は対照区に比べて健全種子を有意に多く生産し、かつ実生への加入も多くなっていることが明らかとなった。したがって、アベマキやコナラにおいても、種子食昆虫が寄主植物の種子生産に及ぼす影響を正當に評価するためには、種子食昆虫を排除するなどの操作実験が必要である。さらに、種子食昆虫による雌繁殖器官の摂食が寄主植物個体群への実生の加入を制限しているかどうかを検証していく必要がある。

昆虫類はまた、散布後 (落下後) の堅果も摂食する。上田ら (1993) は、アラカシとシラカシにおいて散布後の堅果を摂食する昆虫の種類相を調査し、クロサンカクモンヒメハマキ、ドングリキクイムシ (*Poecilips graniceps* (Eichhoff)) (甲虫目: キクイムシ科)、ケシキスイ類 2 種 (マルキマダラケシキスイ (*Stelidota multiguttata* Reitter) とアカマダラケシキスイ (*Lasiodactylus pictus* (MacLeay)) (甲虫目: ケシキスイムシ科) などが存在していることを明らかにした。これらの昆虫は、シギゾウムシ類やハマキガ類などの散布前の堅果を摂食する昆虫類によって形成された脱出口から侵入して内部を摂食することがある (上田ら, 1993)。たとえば、胚軸・幼根がシギゾウムシ類やハマキガ類の摂食から免れたとしても (第 7 章)、これらの昆虫によって摂食されれば、その生存の可能性は健全堅果が散布後に摂食されるよりも低くなる。したがって、散布前の堅果を摂食する昆虫類は、散布後の堅果を摂食する昆虫類の摂食率を促進させて、植物の次世代生産に負の影響を及ぼす可能性がある。

コナラ属の堅果は一般に、齧歯類（ネズミやリスの仲間）によって貯食されることが知られており、それによって分布を拡大していると考えられる（藤井, 1996; 中西, 1994）。ところが、Crawley and Long (1995) によるとシギゾウムシ類に摂食された堅果は健全堅果に比べて持ち運ばれる確率が低くなるという。したがって、貯食散布に適応しているコナラ属では、種子食昆虫による摂食が散布者を通じて間接的にその繁殖成功に負の影響を及ぼしていると考えられる。今後、散布前の堅果を摂食する昆虫類が植物の適応度、さらには個体群動態に及ぼす影響を、このような間接効果の観点から検証していく必要性がある。

種子食昆虫による雌繁殖器官の摂食は、実生のパフォーマンスにも影響を及ぼす。コナラ属は植物の中でもサイズの大きい種子を生産する植物群である。Baker (1972) は、カリフォルニアにおける灌木を除く樹木の種子の乾重サイズが、 10^{-2} g d.w. をピークに 10^{-5} ~ 10^1 g d.w. の範囲に分布していることを発見した。広木・松原 (1982) によれば、アベマキ堅果のサイズは 3.81 g d.w.、コナラ堅果のサイズは 1.12 g d.w. であることから、本研究の調査対象であるアベマキとコナラも比較的大きい種子を生産すると種であると考えられる。実生のパフォーマンスにおける種子サイズの役割については多くの関心が集まっており（たとえば、Seiwa and Kikuzawa, 1996）、コナラ属においても、堅果サイズと実生の発育速度および生存率との関係について精力的に調査が行われてきた。サイズの大きい種子由来の実生は、サイズの小さい種子からの実生よりも初期成長量が大きく（たとえば、Aizen and Woodcock, 1996; Bonfil, 1998; 桜井・斉藤, 1984; 田中・米田, 1995）、また、実生のストレス（摂食、霜など）に対する耐性が大きく生存率も高くなることが明らかにされている（Aizen and Woodcock, 1996; Bonfil, 1998）。アベマキ成熟堅果では、虫害堅果も胚軸・幼根が生き残れば摂食の程度にかかわらず発芽可能であることが明らかとなったが（第7章）、摂食の程度が大きくなるほど子葉に貯蔵されている養分量が少なくなり、実生の初期成長に負の影響を及ぼす可能性がある。大場ら (1988) はミズナラにおいて、子

葉を人工的に切断して成立した実生の形質を測定した。その結果、切断割合が大きいほど実生高、根長、現存量と葉面積が小さくなることを見出した。したがって、たとえ虫害堅果が発芽したとしても、非虫害（健全）堅果からの実生に比べて初期の生存や競争において不利であると考えられる。このように、種子食昆虫による散布前の雌繁殖器官の摂食は、実生のパフォーマンスを通じて寄主植物の個体群に影響を及ぼす可能性があり、実生の生存過程を長期的に観測していく必要がある。

8-3. コナラ属の次世代生産と種子食昆虫の相互作用の解明に向けて

コナラ属の樹木には、マस्टィングとよばれる堅果生産の大きな年次変動があることはよく知られている（Crawley and Long, 1995; Fujii, 1993; Healy *et al.*, 1999; Koenig *et al.*, 1994; Sork *et al.*, 1993）。Kelly（1994）はマस्टィングを「植物個体群における同調して起こる年変動の大きな種子生産」と再定義し、4つのタイプ（厳密なマस्टィング（strict masting）、通常のマस्टィング（normal masting（bimodal）、normal masting（switching））、マस्टィングらしきもの（putative masting））に区分した。そして、Kelly（1994）は、これまでに報告されているコナラ属樹木の堅果生産の年変動は、通常のマस्टィングまたはマस्टィングらしきものに含まれるとした。これまでも様々な仮説がマस्टィング現象の適応的意義を説明するために提唱されている（Fenner, 1991; Kelly, 1994; 田中, 1995の総説を参照）。このうち、現在のところ最も支持されている仮説は捕食者飽食仮説（Janzen, 1971; Silvertown, 1980）と受粉効率仮説（Smith *et al.*, 1990）である。捕食者飽食仮説は、植物が不規則な種子生産を行うことには、種子生産が非常に乏しいかあるいは全くない年に飢えさせることで種子捕食者の個体数を減少させ、他方大量の種子を生産する年には種子捕食者を飽食させて、捕食を逃れるメリットがある、というものである。Silvertown（1980）はマस्टィングに対するこの仮説を支持する条件として次の3つを提示し

ている。それは、1) 捕食者を飽食させるために十分な種子数を生産していること、2) 豊作年から次の豊作年までの期間に捕食者の個体数を抑制していること、3) 同じ個体群内の個体間だけでなく、同じ捕食者をもつ異種個体間でも種子生産の同調が認められること、である。これまでの捕食者飽食仮説の検証は、特定の樹種についてのみ行われており（たとえば、De Steven, 1982, 1983; Mattson, 1971; Nilsson and Wastljung, 1987）、3) の条件を軽視してきた傾向がある。近年、Shibata *et al.* (1998) が同所的に生育するクマシデ属4種について捕食者飽食仮説の検証を行っており、同じ種子捕食者を共有する場合、属レベルでもこの仮説が支持されることを明らかにしている。本研究で取り扱っているアベマキとコナラは同所的に生育しているものの、種子食昆虫群集には種特異的なものとジェネラリスト的なものが混在する（第3章）ために、クマシデ属よりも複雑な系を形成している。田中（1995）が主張するように、特定の地域個体群および森林群集における種子生産の変動と種子捕食者集団の変動の相互関係、また種子生産の同調性の強さとそれに対する捕食者の影響力の強さに関しても詳細に検証していく必要がある。

また、捕食者飽食仮説の検証は、植物と動物の相互作用を個体群生態学的な手法によって具体的に解析・議論しうる場の一つでもある（中静, 1995）。しかしながら、両個体群の動態が同時に研究された例は少なく、マンサク属の一種とその種特異的な種子捕食者の個体群にみられるだけである（De Steven, 1981）。中静（1995）が強調するように、動物側からの視点として種子捕食者の個体群変動に対する資源量（種子生産量）の寄与、植物側からの視点として種子期のデモグラフィーにおける種子捕食者の重要性、を同時に評価していくことでコナラ属の種子生産と種子食昆虫の相互作用の強さを明確にすることができるであろう。今後、本調査地の特性を活かし、同所的に生育するコナラ属2種における種子生産の年次変動と種子捕食者群集の相互作用系を両者の動態を考慮に入れながら解明していく予定である。そして、植物の雌繁殖器官を摂食するという負の効果を与える種子食昆虫の存在が、マ

スティングという植物の繁殖戦略においてどのような意義をもつのかを明らかにしたい。

謝辞

本研究は、名古屋大学農学部森林保護学研究室の梶村恒博士のご指導のもとで行われた。学部学生の時代より、研究の遂行から論文の作成にいたるまで丁寧かつ的確なご指導をいただいた。ここに心から感謝の意を表したい。

森林保護学研究室の柴田叡弐教授には本研究の遂行ならび本論文の作成において、貴重なご助言と絶大なる激励をいただいた。また、同研究室の肘井直樹助教授には日頃より多くの貴重なご助言をいただいた。ここに心より深く感謝したい。名古屋大学農学部森林生態生理学研究室の山本進一教授、広島大学総合科学部の富樫一巳教授、名古屋大学農学部環境昆虫学研究室の市岡孝朗博士からは、ご多忙にもかかわらず、それぞれご専門の立場から本論文に関して数々の貴重な意見、ご批評をいただいた。厚く御礼申し上げる。

大阪芸術大学の駒井古実博士にはハマキガ類を、元九州大学農学部昆虫学研究室の森本桂博士にはシギゾウムシ類を、元大阪府立大学農学部昆虫学研究室の上田達也氏にはキバガ類を、森林総合研究所関西支所の上田明良氏にはキクイムシ類を同定していただくとともに、多くのご助言をいただいた。歴代の名古屋市東山総合公園事務局長、同事務局企画建設課の吉田文雄氏、忠田友幸氏には東山総合公園内での調査に数々の便宜を図っていただいた。心から厚く御礼申し上げる。

名古屋大学農学部附属演習林の今泉保次技官、山口法雄技官には、樹冠部観測タワーの建設をはじめとして数々の便宜を図っていただいた。厚く御礼申し上げる。

森林保護学研究室の大野義徳氏（現：障害者・友達の会「愛実」）、彭旭東博士（現：（株）小林三之介商店）、石田朗博士（現：愛知県林業センター）、福田秀志博士（現：日本福祉大学）、平野恭弘博士（現：森林総合研究所関西支所）、吉田和広氏（現：愛知県林業センター）、松田陽介博士（現：東京大学アジア生物資

源環境研究センター)、横山昌太郎氏(現:環境庁)、大谷達也氏(現:森林総合研究所東北支所)、中島美幸氏(現:岐阜県森林科学研究所)、伊藤正仁氏、前地育代氏(現:(株)関西総合環境センター)、水谷瑞希氏、植田剛志氏、入野拓也氏、馬淵圭氏、安藤正規氏、山下聡氏、鶴田大介氏、歴代の森林保護学研究室卒業生諸氏、林学専攻の卒業生諸氏には数々のご助力とご助言をいただいた。これらの方々にも、心から感謝の意を表したい。

最後に、本研究の遂行を陰ながら応援してくれた家族に深く感謝の意を表するとともに、私の大学院進学を心より祝福し、在学中に他界した祖父福本正男に本論文の完成を報告したい。

引用文献

- Aizen, M. A. and Woodcock, H. (1996) Effects of acorn size on seedling survival and growth in *Quercus rubra* following simulated spring freeze. *Can. J. Bot.* **74**: 308-314.
- Allen, R. B. and Platt, K. H. (1990) Annual seedfall variation in *Nothofagus solandri* (Fagaceae), Canterbury, New Zealand. *OIKOS*, **57**: 199-206.
- Andersen, A. N. (1988) Insect seed predators may cause far greater losses than they appear to. *OIKOS* **52**: 337-340.
- Andersen, A. N. (1989) Pre-dispersal seed losses to insects in species of *Leptospermum* (Myrtaceae). *Aust. J. Ecol.* **14**: 13-18.
- Annala, E. (1982) Diapause and population fluctuations in *Megastigmus specularis* Walley and *Megastigmus spermatrophus* Wachtl. (Hymenoptera, Torymidae). *Ann. Ent. Fenn.* **48**: 33-36.
- Auld, T. D. (1983) Seed predation in native legumes of south-eastern Australia. *Aust. J. Ecol.* **8**: 367-376.
- Auld, T. D. (1986) Variation in predispersal seed predation in several Australian *Acacia* spp. *OIKOS* **47**: 319-326.
- Auld, T. D. and Myerscough, P. J. (1986) Population dynamics of the shrub *Acacia suaveolens* (Sm.) Willd.: Seed production and predispersal seed predation. *Aust. J. Ecol.* **11**: 219-234.
- Baker, H. G. (1972) Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology* **53**: 997-1010.*
- Blatt, S. E. and Borden, J. H. (1998) Interactions between the Douglas-fir seed chalcid, *Megastigmus spermatrophus* (Hymenoptera: Torymidae), and the western conifer seed bug, *Leptoglossus occidentalis* (Hemiptera: Coreidae). *Can. Entomol.* **130**: 775-782.
- Bonfil, C. (1998) The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q. laurina* (Fagaceae). *Am. J. Bot.* **85**: 79-87.
- Boucher, D. H. and Sork, V. L. (1979) Early drops of nuts in response to insect infestation. *OIKOS* **33**: 440-443.
- Brooks, F. E. (1910) Snout beetles that injure nuts. *West Va Agric. Tech. Bull.* **130**.*
- Chatelain, M. P. and Goyer, R. D. (1980) Seasonal attack periods of cone-feeding insects of loblolly pine cone. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **73**: 49-53.
- Claridge, M. F. (1962) *Andricus quercuscalicis* (Burgsdorf) in Britain (Hym.: Cynipidae). *Entomologist* **95**: 60-61.
- Collins, M., Crawley, M. J. and McGavin, G. C. (1983) Survivorship of the sexual and agamic generations of *Andricus quercuscalicis* on *Quercus cerris* and *Q. robur*. *Ecol. Entomol.* **8**: 133-138.
- Connelly, A. E. and Schowalter, T. D. (1991) Seed losses to feeding by *Leptoglossus occidentalis* (Heteroptera: Coreidae) during two periods of second-year cone development in western white pine. *J. Econ. Entomol.* **84**: 215-217.
- Crawley, M. J. and Pattasudhi, R. (1988) Interspecific competition between insect herbivores: asymmetric competition between cinnabar moth and the ragwort seed-head fly. *Ecol. Entomol.* **13**: 243-249.
- Crawley, M. J. (1989a) Insect herbivores and plant population dynamics. *Ann. Rev. Entomol.* **34**: 531-564.
- Crawley, M. J. (1989b) The relative importance of vertebrate and invertebrates herbivores in plant population dynamics. *In* *Insect - plant interactions* Vol. 1 (Bernays E. A. ed.), pp. 45-71. C. R. C. Press, Boca Raton.
- Crawley, M. J. and Long, C. R. (1995) Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur* L. *J. Ecol.* **83**: 683-696.
- Darley-Hill, S. and Jhonson, W. C. (1981) Acorn dispersal by blue jay (*Cyanocitta cristata*).

Oecologia, 50: 231-232.

- Debarr, G. L. and Ebel, B. H. (1974) Conelet abortion and seed damage of shortleaf and loblolly pines by a seedbug, *Leptoglossus corculus*. For. Sci. 20: 165-170.
- Deboutzie, D. and Pallen, C. (1987) Spatial distribution of chestnut weevil *Balaninus* (= *Curculio*) *elephas* populations. In Insects - plants (Labeyrie, V., Fabres, G. and Lachaise, D. ed.), pp. 77-83. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Deboutzie, D., Heizmann, A., Desouhant, E. and Menu, F. (1996) Interference at several temporal and spatial scales between two chestnut insects. Oecologia 108: 151-158.
- De Steven, D. (1981a) Abundance and survival of a seed-feeding weevil, *Pseudanthrenus hamamelidis* (Coleoptera: Curculionidae), on its variable-fruitlest host plant, witch-hazel (*Hamamelis virginiana*). Ecol. Entomol. 6: 387-396.
- De Steven, D. (1981b) Predispersal seed predation in a tropical shrub (*Mabea occidentalis*, Euphorbiaceae). Biotropica 13: 146-150.
- De Steven, D. (1982) Seed production and seed mortality in a temperate forest shrub (witch-hazel, *Hamamelis virginiana*). J. Ecol. 70: 437-443.
- De Steven, D. (1983) Reproductive consequences of insect seed predation in *Hamamelis virginiana*. Ecology 64: 89-98.
- Dolgin, M. M. (1995) Entomofauna of conifer generative organs in the north-east of European Russia. Acta Zool. Fenn. 199: 71-72.
- Dormont, L. and Roques, A. (1999) A survey of insects attacking seed cones of *Pinus cembra* in the Alps, the Pyrenees and Massif Central. J. Appl. Entomol. 123: 65-72.
- Duggan, A. E. (1985) Pre-dispersal seed predation by *Anthocharis cardamine* (Pierida) in the population dynamics of the perennial *Cardamine pratensis* (Brassicaceae). OIKOS 44: 99-106.
- Ehrlén, J. (1996) Spatiotemporal variation in predispersal seed predation intensity. Oecologia 108: 708-713.
- Fenner, M. (1991) Irregular seed crops in forest trees. Quart. J. For. 85: 166-172.
- Fleming, R. A., de Groot, P., Obarymskyj, A. and Burns, T. (1990) Devising sampling methods for inventory of receptive seed cones of jack pine. Can. J. For. Res. 20: 1704-1713.
- Fujii, S. (1993) Studies on acorn production and seed predation in *Q. serrata* -Growth, falling phenology, estimation of production, and insect seed predators-. Bull. Osaka Mus. Nat. Hist. 47: 1-17.
- 藤井伸二 (1996) コナラ 動物たちに狙われるどんぐり. 植物の生き残り作戦 (井上 (編), pp. 122-131, 平凡社, 東京.
- 福本浩士 (1994) アヘマキおよびコナラの堅果に対する昆虫類の加害様式. 名古屋大学農学部卒業論文.
- Fukuyama, K., Maeto, K. and Kirton, L. (1994) Field tests of a balloon-suspended trap system for studying insects in the canopy of tropical rainforest. Ecol. Res. 9: 357-360.
- 福山研二 (1997) 林冠部の多様性. 森林科学 20: 24-29.
- Gibson, L. P. (1964) Biology and life history of acorn-infesting weevils of the genus *Conotrachelus* (Coleoptera: Curculionidae). Ann. Entomol. Soc. Am. 57: 521-526.
- Gibson, L. P. (1971) Insects of bur oak acorns. Ann. Entomol. Soc. Am. 64: 232-234.
- Goyer, R. A. and Nachod, L. H. (1976) Loblolly pine conelet, cone, and seed losses to insects and other factors in a Louisiana seed orchard. For. Sci. 22: 386-391.
- Hails, R. S. and Crawley, M. J. (1991) The population dynamics of an alien insect: *Andricus quercuscalicis* (Hymenoptera: Cynipidae). J. Anim. Ecol. 60: 545-562.
- Haldane, J. B. S. (1949) Disease and evolution. Symposium sui fattori ecologici e genetici della speciazione negli animali. Ric. Sci. 19 (suppl.): 3-11.*
- Healy, W. M., Lewis, A. M. and Boose, E. F. (1999) Variation of red oak acorn production. For. Ecol. Manage. 116: 1-11.
- Hedlin, A. F. (1964) A six-year plot study on Douglas-fir cone insect population fluctuations. For.

Sci. 10: 124-128.

- Hedlin, A. F., Miller, G. E. and Ruth, D. S. (1982) Introduction of prolonged diapause in *Barbara colfaxiana* (Lepidoptera: Olethreutidae): Correlations with cone crops and weather. Can. Entomol. 114: 465-471.
- Heithaus, E. R., Stashko, E. and Anderson, P. K. (1982) Cumulative effects of plant-animal interactions on seed production by *Bauhinia ungulata*, a neotropical legume. Ecology 63: 1294-1302.
- 広本昭三・松原輝男 (1982) ブナ科植物の生態学的研究 III. 種子-実生期の比較生態学的研究. 日生態会誌 32: 227-240.
- Holbrook, N. M. and Lund, C. P. (1995) Photosynthesis in forest canopies. In Forest canopies (Lowman, M. D. and Nadkarni, N. M., ed.), pp. 411-430. Academic press, USA.
- Hora, B. (1981) The Oxford encyclopedia of trees of the world. Oxford University, Oxford.*
- Imada, M., Nakai, T., Nakamura, T., Mabuchi, T. and Takahashi, Y. (1990) Acorn dispersal in natural stands of mizunara (*Quercus mongolica* var. *grosseserrata*) for twenty years. J. Jpn. For. Soc. 72: 426-430.
- 伊藤嘉昭・山村則男・嶋田正和 (1992) 動物生態学. 蒼樹書房, 東京.
- Janzen, D. H. (1971) Seed predation by animals. Ann. Rev. Ecol. Syst. 7: 465-492.
- Janzen, D. H. (1975) Intra- and interhabitat variations in *Guazuma ulmifolia* (Sterculiaceae) seed predation by *Amblycerus cistelinus* (Bruchidae) in Costa Rica. Ecology 56: 1009-1013.
- Johnson, C. D. (1981) Interactions between bruchid (Coleoptera) feeding guilds and behavioral patterns of pods of the leguminosae. Environ. Entomol. 10: 249-253.
- Jordano, P. (1989) Pre-dispersal biology of *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae): cumulative effects on seed removal by birds. OIKOS 55: 375-386.
- 鎌田直人 (1999) 変動する資源を共有するギルド種の共存機構: ニッチ分割とトレードオフーブナの種子食性昆虫ギルドー. 「生物群集を考える」ニュースレター No.7 (佐藤宏明 (編)), pp. 7-18.
- Kanazawa, Y. (1975) Production, dispersal and germination of acorns in natural stands of *Quercus crispula* -A preliminary report-. J. Jpn. For. Soc. 57: 209-214.
- Kaushal, B. R. and Kalia, S. (1989) The effects of *Dicranognathus nebulosus* (Coleoptera: Attelabidae) on acorns of *Quercus leucorhophora*. Ecol. Entomol. 14: 239-241.
- Kautz, L. G. and F. G., Liming (1939) Acorn crops in the Missouri Ozarks. J. For. 37: 904.
- Kelbel, P. (1996) Damage to acorns by insects in Slovakia. Biologia. 51: 575-582.
- Kelly, D. (1994) The evolutionary ecology of mast seeding. TREE 9: 465-470.
- Kikuzawa, K. (1988) Dispersal of *Quercus mongolica* acorns in a broadleaved deciduous forest. 1. Disappearance. For. Ecol. Manage. 25: 1-8.
- Kinzer, H. G., Ridgill, B. J. and Watts, J. G. (1970) Biology and cone attack behavior on *Conophthorus ponderosae* in southern New Mexico (Coleoptera: Scolytidae). Ann. Entomol. Soc. Am. 63: 795-798.
- Koenig, W. D., Mumme, R. L., Carmen, W. J. and Stanback, M. T. (1994) Acorn production by oaks in central coastal California: Variation within and among years. Ecology 75: 99-109.
- 国立天文台 (1994) 理科年表. 丸善, 東京.
- Kraft, K. J. (1968) Ecology of the cone moth *Laspeyresia toreuta* in *Pinus banksiana* Stands. Ann. Entomol. Soc. Am. 61: 1462-1465.
- Krugman, S. L. and Koerber, T. W. (1969) Effect of cone feeding by *Leptoglossus occidentalis* on ponderosa pine seed development. For. Sci. 15: 104-111.
- 倉本恵生 (1994a) 北海道北部天然林におけるミズナラ堅果生産の林冠内変異. 日林論 105: 353-356.
- 倉本恵生 (1994b) ミズナラ開花量の林冠内における差異. 日林北支論 42: 13-15.
- Lewis, V. R. (1992) Within-tree distribution of acorns infested by *Curculio occidentis* (Coleoptera: Curculionidae) and *Cydia latiferreana* (Lepidoptera: Tortricidae) on the coast live oak. Environ. Entomol. 21: 975-982.

- Louda, S. M. (1978) A test of predispersal seed predation in the population dynamics of *Haplopappus* (Asteraceae). Dissertation. University of California, Riverside, California, USA, and San Diego State University, San Diego, California, USA.*
- Louda, S. M. (1982a) Limitation of the recruitment of the shrub *Haplopappus squarrosus* (Asteraceae) by flower- and seed-feeding insects. *J. Ecol.* **70**: 43-53.
- Louda, S. M. (1982b) Distribution ecology: variation in plant recruitment over a gradient in relation to insect seed predation. *Ecol. Monogr.* **52**: 25-41.
- 前藤 薫 (1993) 羊ヶ丘天然林のミスナラ種子食昆虫 - 主要種の生活史と発芽能力への影響 - . *日林北支論* **41**: 88-90.
- McClure, M., Quiring, D. T. and Turgeon, J. J. (1996) Oviposition, temporal distribution, and potential impact of *Strobilomyia laticornis* Michelsen and *S. viaria* (Huckett) (Diptera: Anthomyiidae) on eastern larch, *Larix laricina* (Du Roi) K. Koch. *Can. Entomol.* **128**: 67-78.
- Maeto, K. (1995) Relationships between size and mortality of *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* acorns due to pre-dispersal infestation by frugivorous insects. *J. Jpn. For. Soc.* **77**: 213-219.
- Matsuda, K. (1982) Studies on the early phase of the regeneration of a konara oak (*Quercus serrata* THUNB.) secondary forest. I. Development and premature abscissions of konara oak acorns. *Jpn. J. Ecol.* **32**: 293-302.
- Mattson, W. J. (1971) Relationship between cone crop size and cone damage by insects in red pine seed-production areas. *Can. Entomol.* **103**: 617-621.
- Mattson, W. J. (1978) The role of insects in the dynamics of cone production of red pine. *Oecologia*, **33**: 327-349.
- Mattson, W. J. (1979) Red pine cones: distribution within trees and methods for sampling. *Can. J. For. Res.* **9**: 257-262.
- Mattson, W. J. (1980) Cone resources and the ecology of the red pine cone beetle, *Conophthorus resinosae* (Coleoptera: Scolytidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* **73**: 390-396.
- Mattson, W. J. (1986) Competition for food between two principal cone insects of red pine, *Pinus resinosa*. *Environ. Entomol.* **15**: 88-92.
- Miller, G. E. (1986) Distribution of *Contarinia oregonensis* Foote (Diptera: Cecidomyiidae) eggs in Douglas-fir seed orchards and a method of estimating egg density. *Can. Entomol.* **118**: 1291-1295.
- Moore, L. R. (1978a) Seed predation in the legume *Crotalaria*. I. Intensity and variability of seed predation in native and introduced population of *C. pallida* Ait. *Oecologia* **34**: 185-202.
- Moore, L. R. (1978b) Seed predation in the legume *Crotalaria*. II. Correlates of interplant variability in predation intensity. *Oecologia* **34**: 203-223.
- 森本 桂 (1984) ソウムシ科. 原色日本甲虫図鑑 (IV) (林ら (編)), pp. 269-345. 保育社, 大阪.
- 中西弘樹 (1994) 種子ひろがる 種子散布の生態学. 平凡社, 東京.
- 中静 透 (1995) マスティング研究が示唆する樹木個体群生態学の現状と問題点. 個体群生態学会会報 **52**: 63-66.
- Nilsson, S. G. and Wastljung, U. (1987) Seed predation and cross-pollination in mast-seeding beech (*Fagus sylvatica*) patches. *Ecology* **68**: 260-265.
- 野淵 輝 (1980) わかりやすい林業研究解説シリーズ No.66 外材のキクイムシ類(上) - 生態. 南洋材と米材のキクイムシの同定分類 -, 林業科学技術振興所, 東京.
- 岡本素治 (1987) ロバシで孔をあけ甘い汁を吸うゾウムシ. 甲虫 - その繁栄のナゾをさぐる - (宮武ら (共著)), pp. 57-59. 大阪自然史博物館, 大阪.
- 仲津 進 (1985) 落葉広葉樹二次林におけるコナラの種子生産. 千葉大園学報 **36**: 149-155.
- Oliver, A. D. and Chapin, J. B. (1984) *Curculio fulvus* (Coleoptera: Curculionidae) and its effects on acorns of live oaks, *Quercus virginiana* Miller. *Environ. Entomol.* **13**: 1507-1510.
- 大場秀章 (1989) ブナ科. 日本の野生植物 木本 I (佐竹ら (編)), pp. 66-78. 平凡社, 東京.
- 大場貞男・石塚森吉・菅原セツ子・金沢洋一 (1988) ミズナラ堅果の虫害駆除の2、3の試み. *日林論* **99**: 281-282.

- 大原 雅 (1992) 林床植物の生活史と昆虫の相互作用。様々な共生: 生物種間の多様な相互作用 (大串隆之 (編)), pp. 71-96. 平凡社, 東京。
- 大河原恭祐 (1997) アリによる種子散布の適応的意義。生物科学, 49: 125-130。
- Paine, R. T. (1966) Wood web complexity and species diversity. Am. Nat. 100: 65-75.*
- Peacock, J. W., Wright, S. L. and Galford, J. R. (1988) Attraction of acorn-infesting *Cydia latiferreana* (Lepidoptera: Tortricidae) to pheromone-baited traps. Great Lakes Entomol. 21: 151-156.
- Pianka, E. R. (1978) Evolutionary Ecology (2nd ed.), Harper and Row, New York.*
- Pianka, E. R. (1980) Guild structure in desert lizards. OIKOS 35: 194-201.
- Podoler, H. and Rogers, D. (1975) A new method for the identification of key factors from life-table data. J. Anim. Ecol. 44: 85-114.
- Prevost, Y. H., Laing, J. E. and Haavisto, V. F. (1988) Seasonal damage by insects and squirrels to female reproductive structures of black spruce, *Picea mariana* (Mill.) B. S.P. Can. Entomol. 120: 1113-1121.
- Raney, H. G., Eikenbary, R. D. and Flora, N. W. (1969) Investigation on dispersal of the pecan weevil. J. Econ. Entomol. 62: 1239-1241.
- Rappaport, N. and Roques, A. (1991) Resource use and clonal difference in attack rate by the Douglas-fir seed chalcid, *Megastigmus spermotrophus* Wachtl. (Hymenoptera: Torymidae), in France. Can. Entomol. 123: 1219-1228.
- Rauf, A., Benjamin, D. M. and Cecich, R. A. (1985) Insects affecting seed production of jack pine, and life tables of conelet and cone mortality in Wisconsin. For. Sci. 31: 271-281.
- Root, R. B. (1967) The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. Ecol. Monogr. 37: 317-350.
- Ros, N. (1993) Insect damage to cones of exotic conifer species introduced in arboreta. I. Interspecific variations within the genus *Picea*. J. Appl. Entomol. 115: 113-133.
- 齊藤新一郎 (1982) 果実と種子の形態用語図説 (2) —ミズナラ・ブナ—。北方林業 34: 23-26。
- 桜井尚武・齊藤勝郎 (1984) ミズナラ稚樹の成立過程に関する研究 (Ⅲ) —種子の大きさとメバエの成長—。日林論 95: 387-388。
- 参鍋秀樹 (1994) 都市近郊の二次林の構造。名古屋大学農学部卒業論文。
- Schowalter, T. D. (1994) Cone and seed insect phenology in a Douglas-fir seed orchard during three years in western Oregon. J. Econ. Entomol. 87: 758-765.
- Schowalter, T. D., Haverty, M. J. and Koerber, T. W. (1985) Cone and seed insects in Douglas-fir, *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, seed orchards in the western united states: Distribution and relative impact. Can. Entomol. 117: 1223-1230.
- Schowalter, T. D. and Sexton, J. M. (1990) Effect of *Leptoglossus occidentalis* (Heteroptera: Coreidae) on seed development of Douglas-fir at different times during the growing season in Western Oregon. J. Econ. Entomol. 83: 1485-1486.
- Seiwa, K. and Kikuzawa, K. (1996) Importance of seed size for the establishment of seedlings of five deciduous broad-leaved tree species. Vegetatio. 123: 51-64.
- Shea, P. J. (1989a) Phytophagous insect complex associated with cones of white fir, *Abies concolor* (Gord. and Glend.) Lindl., and its impact on seed production. Can. Entomol. 121: 699-708.
- Shea, P. J. (1989b) Interactions among phytophagous insect species colonizing cones of white fir (*Abies concolor*). Oecologia 81: 104-110.
- Shibata, M., Tanaka, H. and Nakashizuka, T. (1998) Causes and consequences of mast seed production of four co-occurring *Carpinus* species in Japan. Ecology 79: 54-64.
- Silvertown, J. W. (1980) The evolutionary ecology of mast seeding in trees. Biol. J. Linn. Soc. 14: 235-250.
- Singh, P. and Singh, A. P. (1995) *Pinus gerardiana* (Chilgoza) cone borers of Kinnaur district in Himachal Pradesh. Ind. For. 99: 126-133.
- Skrzypczynska, M. (1998) Relationships between the number of seed in the cones of *Abies alba* Mill. and their infestation with *Megastigmus suspectus* Borr. (Hym., Torymidae). J. Appl. Entomol.

122, 145-148.

- Smith, C. C., Hamrick, J. L. and Kramer, C. L. (1990) The advantage of mast years for wind pollination. *Am. Nat.* **136**: 154-166.
- Sork, V. L., Bramble, J. and Sexton, O. (1993) Ecology of mast-fruiting in three species of north American deciduous oaks. *Ecology*, **74**: 528-541.
- Southwood, T. R. E. (1978) The components of diversity. *Symp. R. Entomol. Soc. Lond.* **9**: 19-40.*
- Steele, M. A., Knowles, T., Bridle, K. and Simms, E. L. (1993) Tannins and partial consumption of acorns: Implications for dispersal of oaks by seed predators. *Am. Midl. Nat.* **130**: 229-238.
- Stephenson, A. G. (1981) Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **12**: 253-279.
- Stevens, R. E. (1959) Surveys of Douglas-fir cone and seed insect damage in northwestern California, 1954-1958. *J. For.* **57**: 897-899.
- Sweeney, J. D. and Turgeon, J. J. (1994) Life cycle and phenology of a cone maggot, *Strobilomyia appalachensis* Michelsen (Diptera: Anthomyiidae), on black spruce, *Picea mariana* (Mill.) B. S. P., in eastern Canada. *Can. Entomol.* **126**: 49-59.
- 田中 浩 (1995) 樹木はなぜ種子生産を大きく変動させるのか. 個体群生態学会会報 **52**: 15-25.
- 田中正臣・米田吉宏 (1995) 種子の大きさ・断根処理・播種時期がコナラの初期成長に及ぼす影響について. 奈良県林試林業資料 **10**: 1-7.
- 寺本憲之 (1993) 日本産鱗翅目害虫食樹目録 (ブナ科). 滋賀県農業試験場研究報告別号 **1**: 1-185.
- 戸田正憲 (1987) 森林性ショウジョウバエ群集の成層構造. 日本の昆虫群集 (木元・武田 (編)), pp. 133-140. 東海大学出版会, 東京.
- Traveset, A. (1995) Spatio-temporal variation in pre-dispersal reproductive losses of a mediterranean shrub, *Euphorbia dendroides* L. *Oecologia* **103**: 118-126.
- Turgeon, J. J., Roques, A. and de Groot, P. (1994) Insect fauna of coniferous seed cones: Diversity, host plant interactions, and management. *Ann. Rev. Entomol.* **39**: 179-212.
- 上田明良・五十嵐正俊・伊藤賢介・小泉 透 (1992) アラカシ・シラカシ・マテバシイの堅果に対する虫害 (I) - 落下前堅果への昆虫の加害時期と程度及びコナラとの比較 -. *日林論* **103**: 529-532.
- 上田明良・五十嵐正俊・伊藤賢介 (1993) アラカシ・シラカシ・マテバシイの堅果に対する虫害 (II) - 落下後堅果への昆虫の加害時期と程度 -. *日林論* **104**: 681-684.
- Varley, G. C. and Gradwell, G. R. (1960) Key factor in population studies. *J. Anim. Ecol.* **29**: 399-401.
- 鷲谷いづみ・矢原徹一 (1996) 保全生態学入門 - 遺伝子から景観まで -. 文一総合出版, 東京.
- Weckerly, F. W., Sugg, D. W. and Semlitssch, R. D. (1989) Germination success of acorns (*Quercus*): insect predation and tannins. *Can. J. For. Res.* **19**: 811-815.
- Werner, R. A. (1964) White spruce seed loss caused by insects in interior Alaska. *Can. Entomol.* **96**: 1462-1464.
- Williams, C. E. (1989) Checklist of north American nut-infesting insects and host plants. *J. Entomol. Sci.* **24**: 550-562.
- Yao, W.-S., Fang, S.-Y. and Roques, A. (1991) Specific composition, bio-ecological characteristics and population dynamics of the larch cone fly (*Strobilomyia* spp., Dipt., Anthomyiidae) complex in the Da Khinggan and Xiao Khinggan mountains in China. *J. Appl. Entomol.* **112**: 454-463.
- Yates, H. O. III, and Ebel, B. H. (1978) Impact of insect damage on loblolly pine seed production. *J. Econ. Entomol.* **71**: 345-349.
- 依田恭二 (1971) 森林の生態学. 築地書館, 東京.
- 湯川淳一・柘田 長 (1996) 日本原色虫えい図鑑. 全国農村教育協会, 東京.
- Zammit, C. and Hood, C. W. (1986) Impact of flower and seed predators on seed-set in two *Banksia* shrub. *Aust. J. Ecol.* **11**: 187-193.

(*) 間接引用

摘要

植物の雌繁殖器官（雌花、果実、種子など）を摂食する昆虫類は種子食昆虫とよばれ、成虫が雌繁殖器官の表面や内部に卵を産みつけ、孵化幼虫がその内部を摂食して発育する。種子食昆虫の研究は、天然林、造林地、採種園における針葉樹の球果・種子害虫については、様々な視点から精力的な調査が行われてきた。しかしながら、広葉樹の種子食昆虫の研究は大きく立ち遅れている。また、植物の雌繁殖器官のフェノロジーに関連した種子食昆虫の摂食パターン、さらに植物側の受ける影響を同時に調査してその相互関係を検証することはなかった。

そこで本研究は、同所的に生育するブナ科コナラ属2種、アベマキ (*Quercus variabilis* Blume) とコナラ (*Q. serrata* Thunb. ex Murray) を対象として、種子食昆虫の資源利用様式と昆虫類の摂食が寄主植物の種子生産と発芽に及ぼす影響を明らかにすることを目的として様々な調査・実験を行った。具体的な調査・実験内容と結果は以下の通りである。

(1) 散布前堅果の種子食昆虫相と堅果の季節的な落下パターン

①アベマキおよびコナラの調査木の樹冠下にトラップを設置して落下してくる堅果を採集し、種子食昆虫相を調査した。また、一部の昆虫類については、野外飼育と室内飼育により種を確認した。さらに、堅果の季節的な落下パターンも調査した。

②アベマキの散布前堅果を摂食する昆虫類は、クヌギシギゾウムシ (*Curculio robustus* (Roelofs)) (甲虫目:ゾウムシ科)、シギゾウムシ属の一種(未同定種)(甲虫目:ゾウムシ科)、クリノミキクイムシ (*Poecilips cardamomi* (Shaufuss)) (甲虫目:キクイムシ科)、ネマルハキバガ科の一種(未同定種)(鱗翅目:ネマルハキバガ科)、ネモロウサヒメハマキ (*Pammene nemorosa* Kuznetzov) (鱗翅目:ハ

マキガ科)、サンカクモンヒメハマキ (*Cydia glandicolana* (Danilevsky)) (鱗翅目: ハマキガ科)、ネスジキノカワガ (*Characoma ruficirra* (Hampson)) (鱗翅目: ヤガ科) の7種であった。

③コナラの散布前堅果を、ハイイロチョッキリ (*Mechoris ursulus* (Roelofs)) (甲虫目: オトシブミ科)、クリシギゾウムシ、クリノミキクイムシ、タマバチ科の一種 (未同定種) (膜翅目: タマバチ科)、ヨツメヒメハマキ (*Cydia danilevskyi* (Kuznetsov)) (鱗翅目: ハマキガ科)、サンカクモンヒメハマキ、シロツメモンヒメハマキ (*Cydia amurensis* (Danilevsky)) (鱗翅目: ハマキガ科) の7種が摂食していた。

④アベマキとコナラの両方の堅果を摂食したのは、クリノミキクイムシとサンカクモンヒメハマキの2種のみであった。

⑤アベマキとコナラともに、虫害堅果の落下時期には昆虫の種間で明瞭な違いがあった。

(2) 堅果の発育過程に関連した種子食昆虫のギルド構造

①樹上または林床の堅果のサンプリングにより堅果の発育過程を、昆虫類の野外飼育により成虫の脱出時期を、独自に考案した「連続網掛け法」 (Sequential Mesh Bag Method: SMB法) により成虫の産卵時期をそれぞれ調査した。

②アベマキとコナラの堅果はともに、その先端が殻斗に覆われている8月中旬頃まではゆっくりと成長し、殻斗より突出した後は堅果のサイズ (長さ) は急速に増加した。

③成虫の脱出時期は種子食昆虫の種類ごとに大きく異なっていた。

④一部の種子食昆虫については、堅果への産卵時期をSMB法によって特定することができた。

⑤種子食昆虫の摂食時期の違いからアベマキでは2つの種子食昆虫ギルド (未熟堅

果食ギルドと成熟堅果食ギルド)に、コナラでは3つの種子食昆虫ギルド(雌花食ギルド、未熟堅果食ギルドと成熟堅果食ギルド)に区分することができた。

(3) 樹冠内における堅果の垂直分布と種子食昆虫相の垂直変異

①調査木の周囲を取り囲むように樹冠部観測タワーを建設し、各層(上層部、中層部、下層部)の堅果をマーキングすることで、樹冠内における堅果の垂直分布を調べた。また、落下するこれらの堅果を採集し、種子食昆虫相の垂直分布を調べた。

②アベマキとコナラともに多くの調査木において、堅果は上層部に集中していた。中層部は上層部に次いで堅果が多く存在し、下層部にはほとんど堅果はなかった。また、この傾向はコナラでとくに顕著であった。

③アベマキでは、調査期間を通じていずれの調査木においても種子食昆虫の種類相とその相対頻度は樹冠の垂直方向で大きな変異は認められなかった。これに対してコナラでは、同一の調査木でも調査年により各層で大きく変化した。

(4) 雌繁殖器官の減少過程と樹木個体間における変動主要因

①2つの調査地(調査地AおよびB)で調査木ごとにトラップを設置して落下してくる雌繁殖器官を採集し、その生産数と各要因による死亡数を計測して樹種間で比較した。また、樹木個体間の死亡の変異に寄与する要因、「変動主要因」の検出を試みた。

②アベマキの雌繁殖器官には5つの死亡要因が存在し、未熟堅果に対する昆虫類の摂食(調査地A)と2年果の発育不全(調査地B)が散布前の雌繁殖器官数を大きく減少させた。また、変動主要因は未熟堅果に対する昆虫類の摂食(調査地A)と成熟堅果に対する昆虫類の摂食(調査地B)であった。

③コナラの雌繁殖器官には6つの死亡要因が作用していた。調査地AおよびBともに雌花の発育不全が変動主要因であり、さらに散布前の雌繁殖器官数を大きく減少

させた。

(5) 種子食昆虫の摂食が胚軸・幼根の生存と発芽に及ぼす影響

①アベマキ堅果は、摂食の有無と調査木の違いに関わらず、発芽率が播種後7日間で最大値に達した。

②シギゾウムシ類に摂食されたアベマキ堅果は、摂食の程度（堅果の断面積に対する摂食部位の面積の割合）が大きくなるほど胚軸・幼根の生存率が低下し、発芽率も減少した。

③胚軸・幼根がシギゾウムシ類の摂食を免れた場合、摂食の程度に関わらず発芽率は一定で80%以上であった。

以上の結果を総合して、次のことが示唆された。

①アベマキとコナラでは種子食昆虫相が大きく異なり、種子食昆虫の樹種選好性がある原因であると考えられた。また、一部の種については堅果の形質の違いが樹種選好性に関与するものと考えられた。

②虫害堅果の落下時期の違いは、種子食昆虫の産卵時期の違いにもとづくものであった。そして、堅果の発育過程において種子食昆虫のギルドが時間的に分離していた。

③樹冠内において種子食昆虫は特定の部位で堅果を利用することはなく、また昆虫種間で利用層が異なるという結果も得られなかった。したがって、種子食昆虫には樹冠内において種間競争による空間的な利用層の分離は生じていないと考えられた。

④アベマキでは、種子食昆虫の摂食が散布前の雌繁殖器官の死亡の規模と変異に大きな影響を及ぼしていたが、コナラでは雌花の発育不全が大きく関係しており、種子食昆虫の影響は小さいものと考えられた。

⑤アベマキでは、シギゾウムシ類の摂食が大きくなるほど胚軸・幼根の生存率と発芽率が低下したが、胚軸・幼根がシギゾウムシ類の摂食を免れた場合には堅果は十分に発芽能力を有すると考えられた。

⑥最後に、本研究から示された成果にもとづき、種子食昆虫群集における資源分割と共存機構、種子食昆虫による雌繁殖器官の摂食が寄主植物の次世代生産に及ぼす影響を考察した。そして、コナラ属の種子生産と種子食昆虫の相互作用系の解明にむけて本研究の果たす役割について検討した。

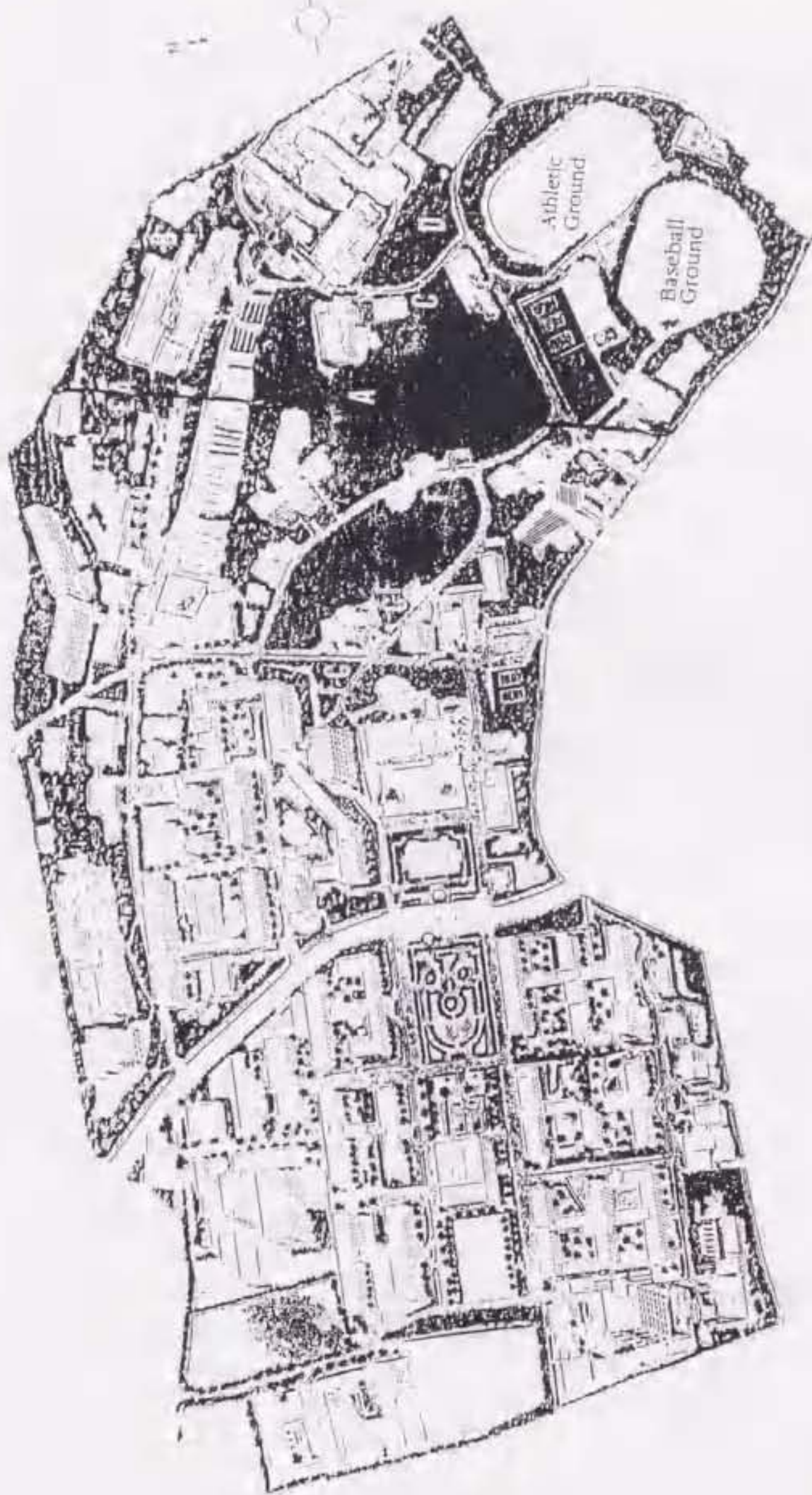


図2-1. 調査地Aにおける調査木の位置図。

A: 第3章でトラップを設置した樹木(実験1)、B: 第3章でトラップを設置した樹木(実験2)(第4章において連続網掛け実験も行っている)、C: 第4章で樹上の堅果を採集した樹木、D: 第5章で堅果をマーキングした樹木、E: 第6章でトラップを設置した樹木、F: 第7章で発芽試験に供試した堅果を採集した樹木。

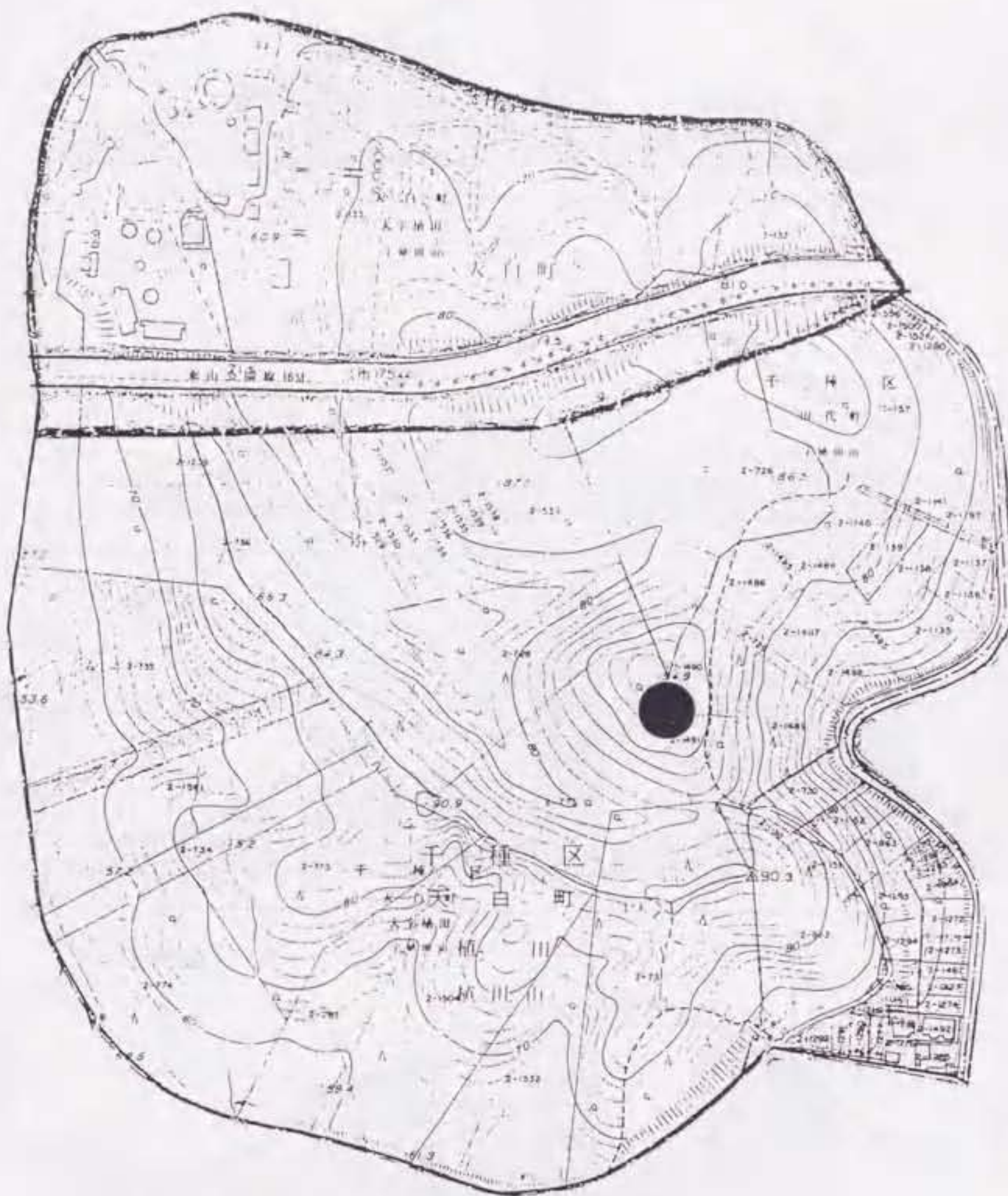


図2-2. 調査地Bにおける調査木の位置図。
黒丸は調査木の位置を示す。

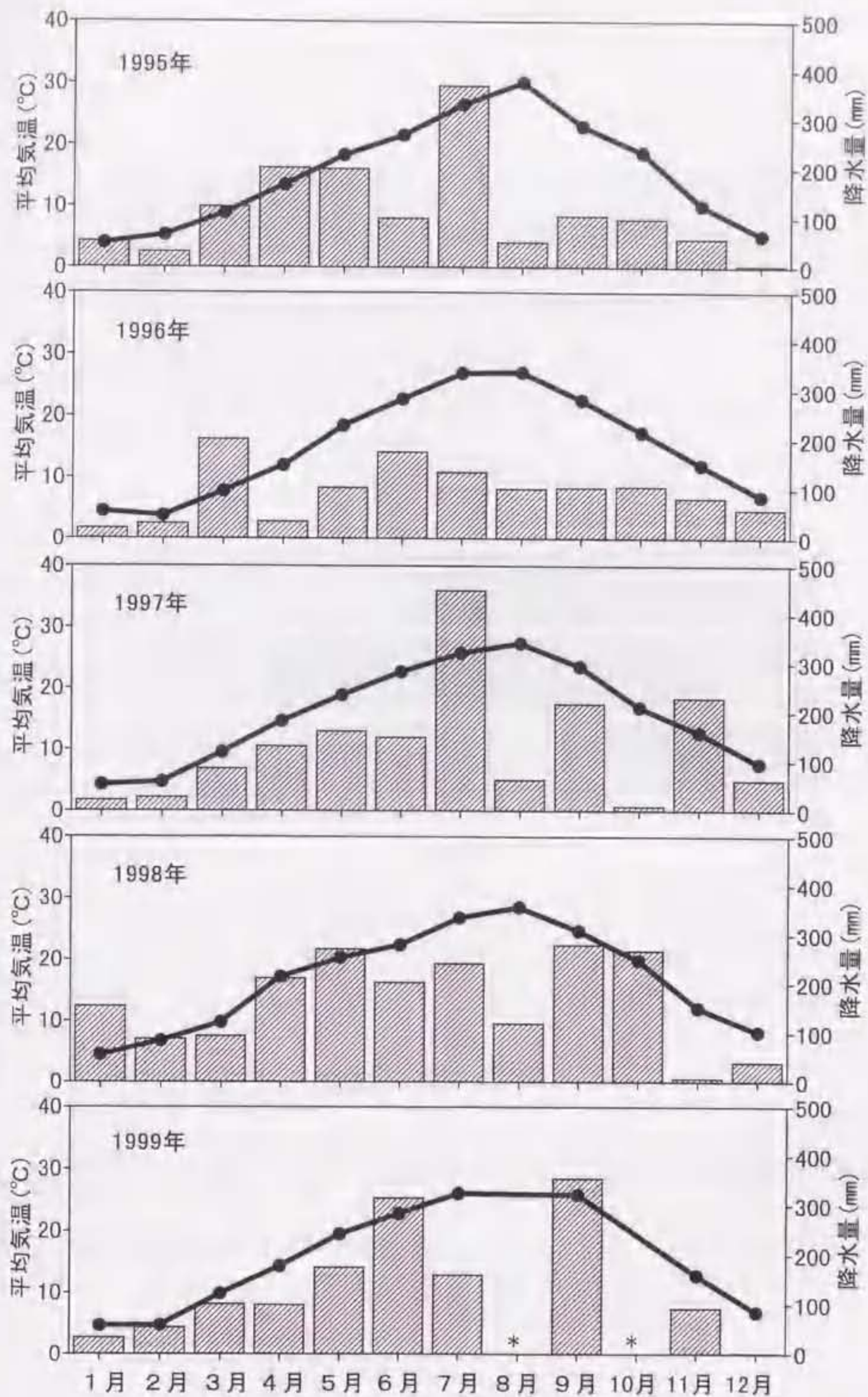
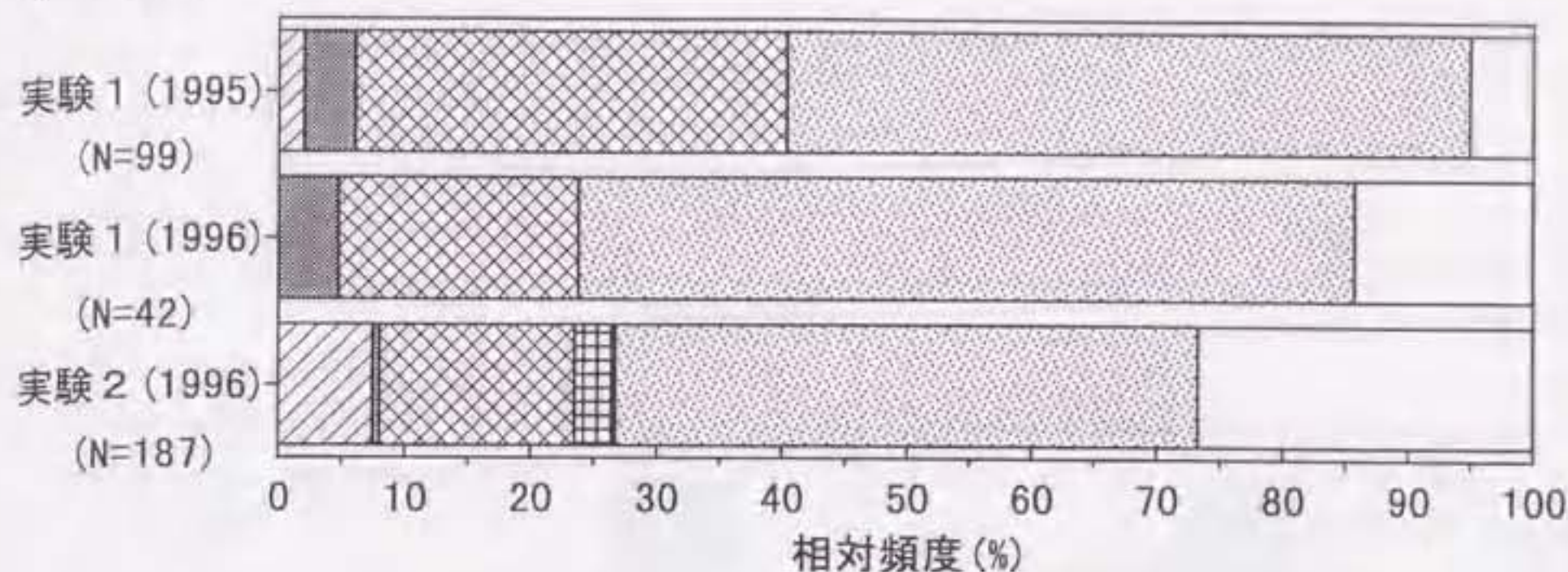
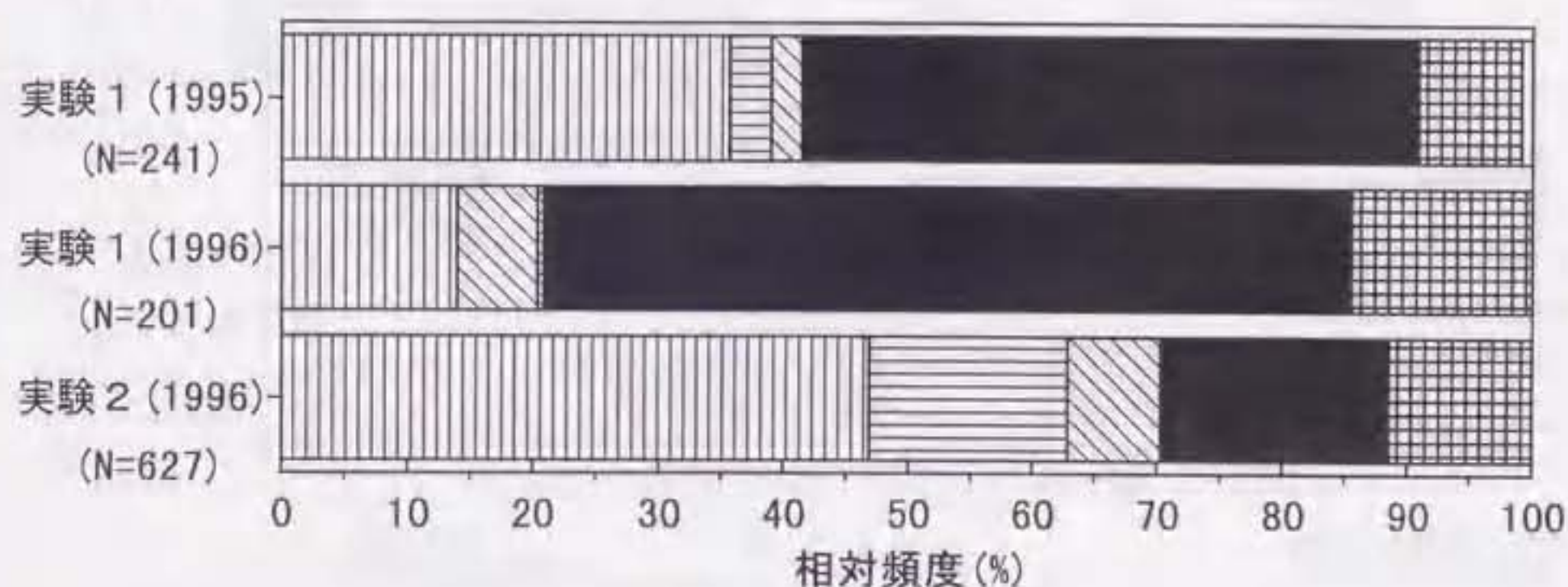


図2-3. 調査期間中(1995~1999年)の月平均気温および月降水量。
愛知県気象月報(1995~1999年)より作成。
アスタリスクで示した月は気象データを入手することができなかった。

アベマキ



コナラ



- | | |
|---------------------------------|-------------------|
| ハイイロチョッキリ (成虫による吸汁) | クリノミキクイムシ |
| ハイイロチョッキリ | タマバチ科の一種 |
| クヌギシギゾウムシ | ハマキガ類とネマルハキバガ科の一種 |
| クリシギゾウムシ | ネスジキノカワガ |
| シギゾウムシ属の一種 (Curculionidae sp.1) | 不明 |

図3-1. トラップ内に落下したアベマキおよびコナラの堅果の種子食昆虫相とその相対頻度(実験1および2).

Nはそれぞれの昆虫が摂食した堅果の合計である.

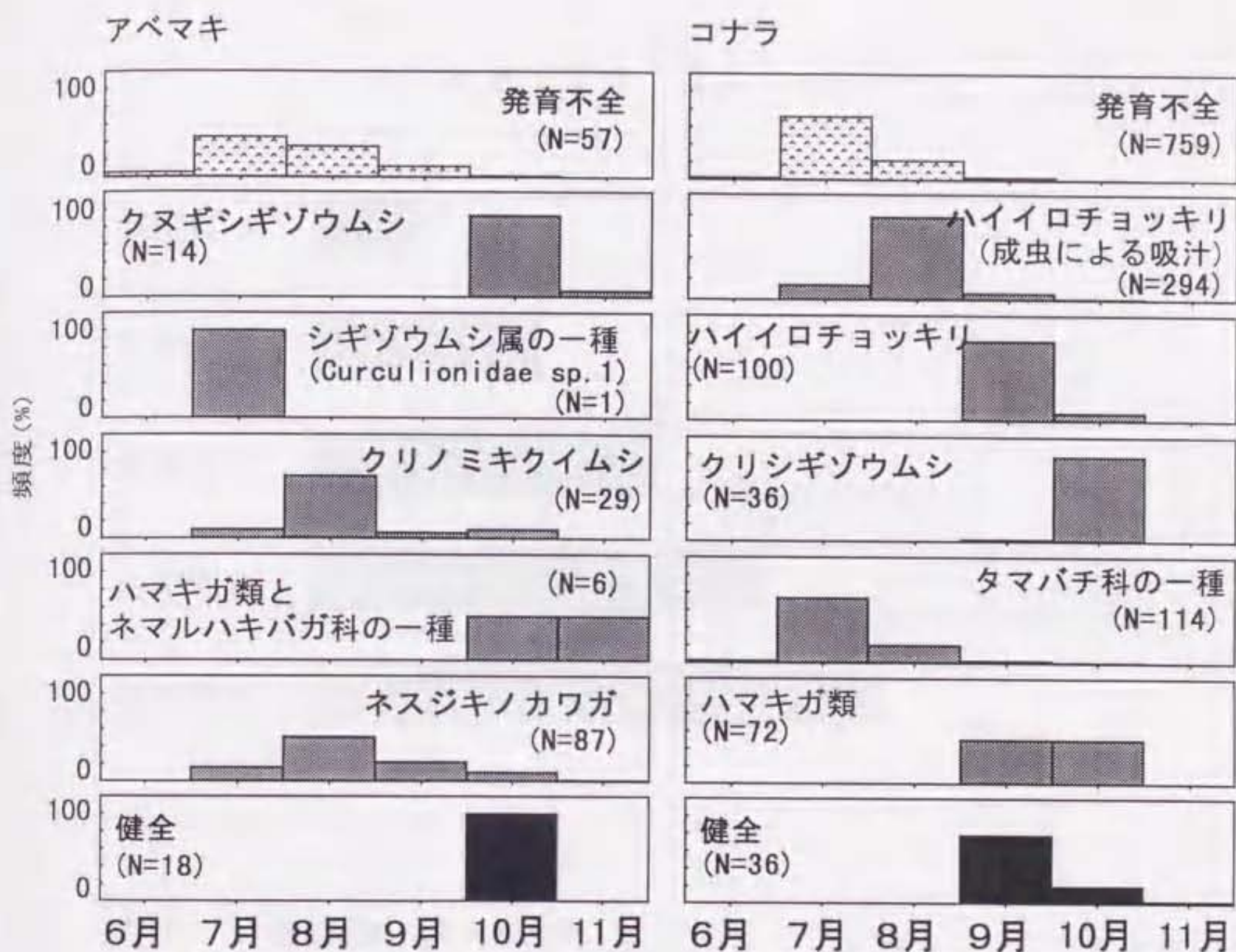


図3-2. アベマキおよびコナラの健全堅果、虫害堅果および发育不全堅果の季節的な落下パターン(実験2).

それぞれの月における落下堅果数は、各週に採集した堅果の合計である。



図 4 - 1 . 連続網掛け法の概念図.

矢印は、各処理区において網掛けを行った時期を示す。
 灰色で示した期間は、種子食昆虫が堅果に対して産卵可能な期間である。
 白色で示した期間は、網袋内に落下した堅果を採集した期間である。

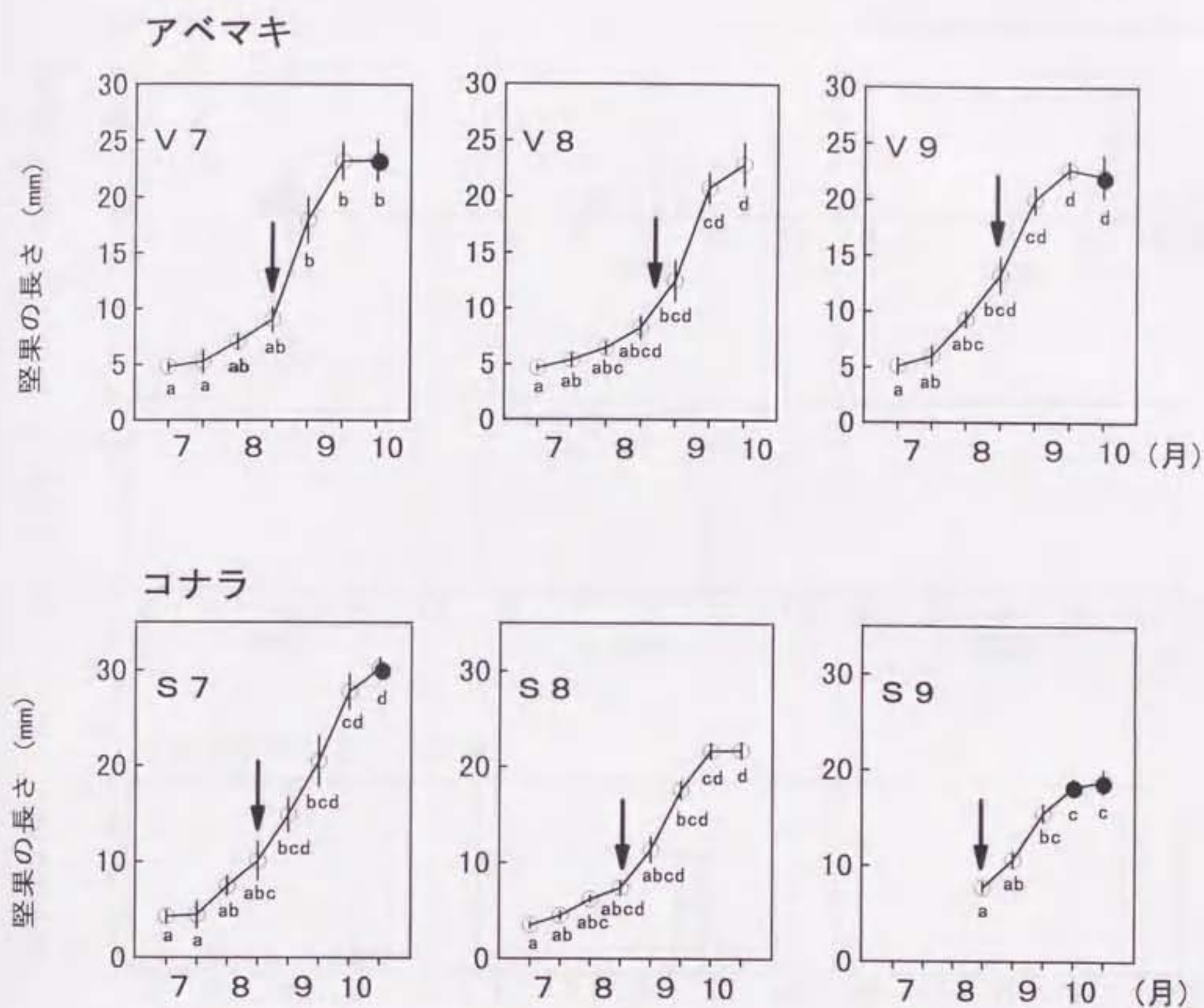


図4-2. アベマキ2年果およびコナラ堅果の長さ(平均値±標準偏差)の季節変化.

白丸は樹冠から採集した堅果、黒丸は林床から採集した堅果である.

矢印は、堅果の先端が殻斗より突出する時期を示す.

異なる英文字を付した値は有意差があることを示す(Kruskal-Wallis test, $p < 0.05$).

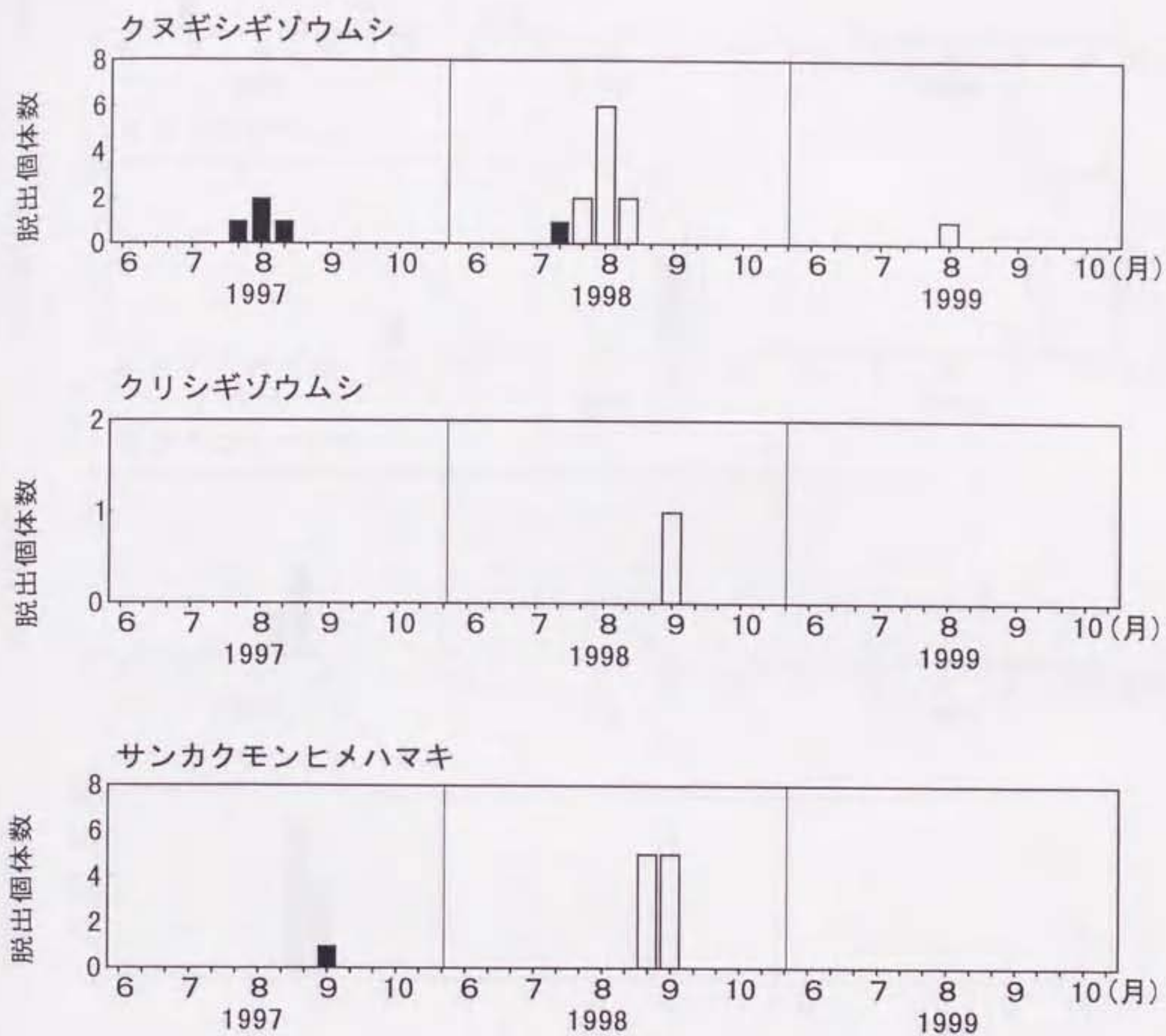


図4-3. アベマキ成熟堅果からの昆虫類の脱出消長.

黒色の縦棒は1996年に採集した堅果、白色の縦棒は1997年に採集した堅果から脱出したことを示す.

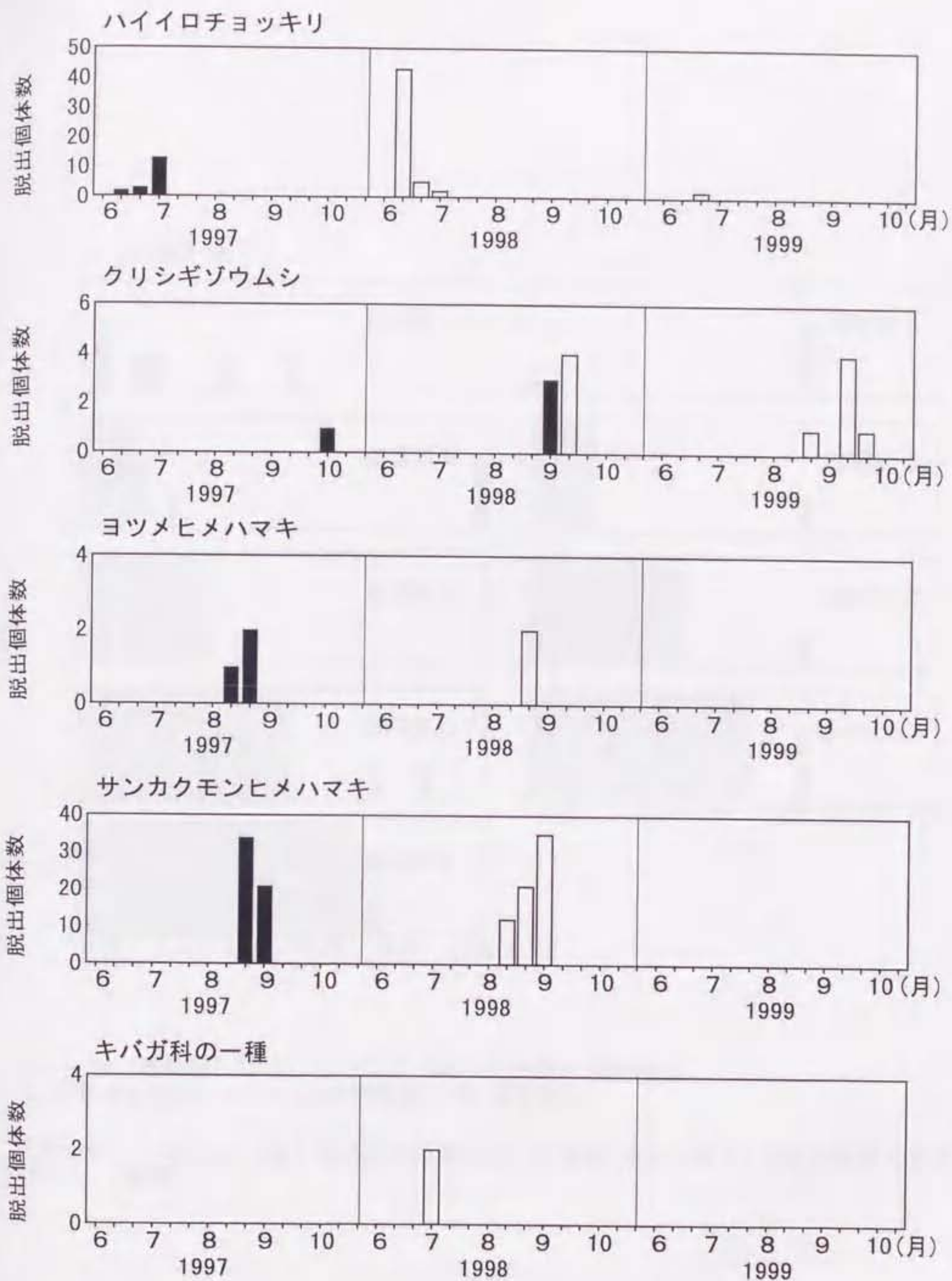


図4-4. コナラ成熟堅果からの昆虫類の脱出消長.

黒色の縦棒は1996年に採集した堅果、白色の縦棒は1997年に採集した堅果から脱出したことを示す.

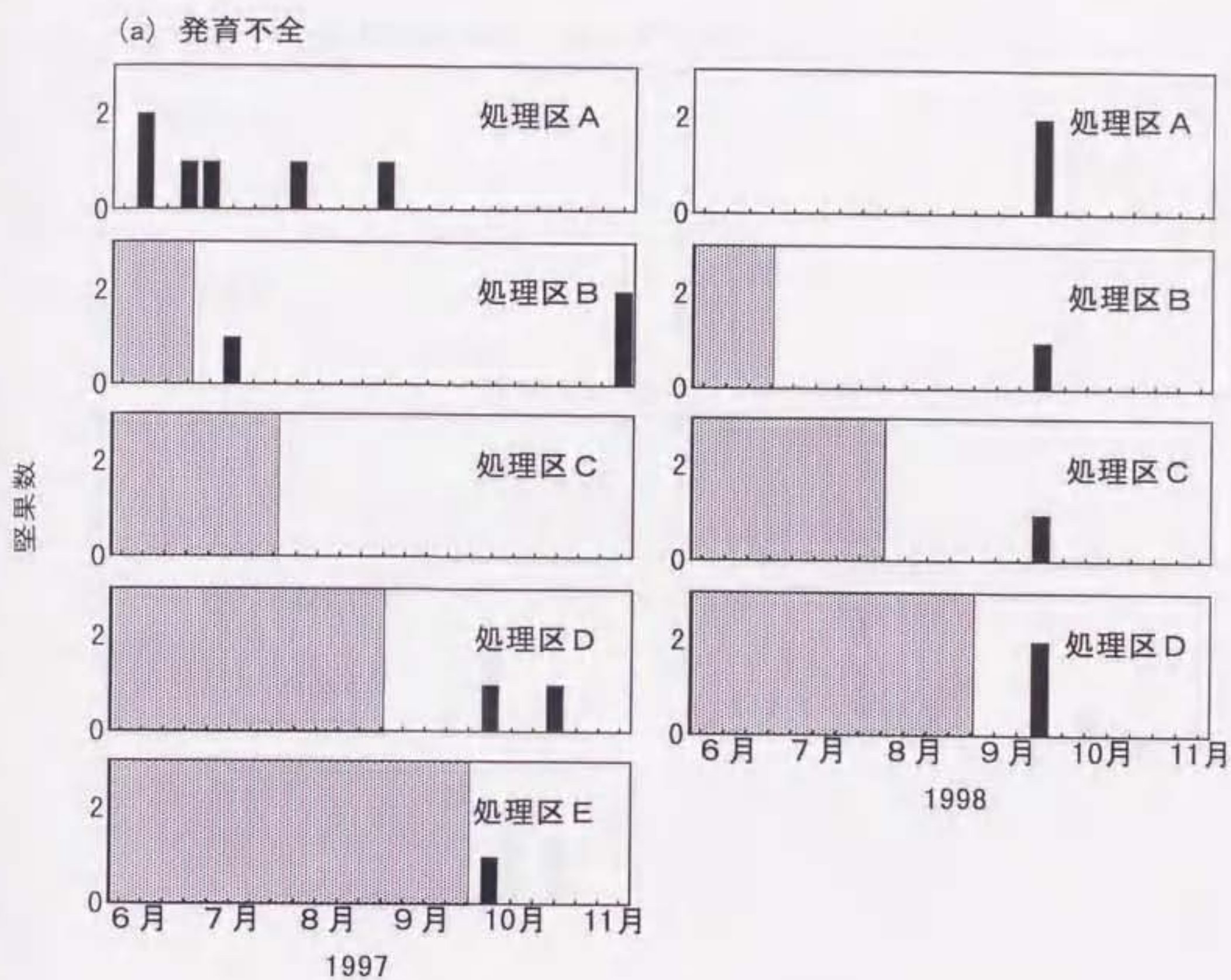


図4-5. 連続網掛け法におけるアベマキ2年果の落下経過.
(a)发育不全坚果、(b)~(g)虫害坚果、(h)健全坚果

灰色で示した期間は、種子食昆虫が坚果に対して産卵(または穿入)可能な期間である(図4-1参照).

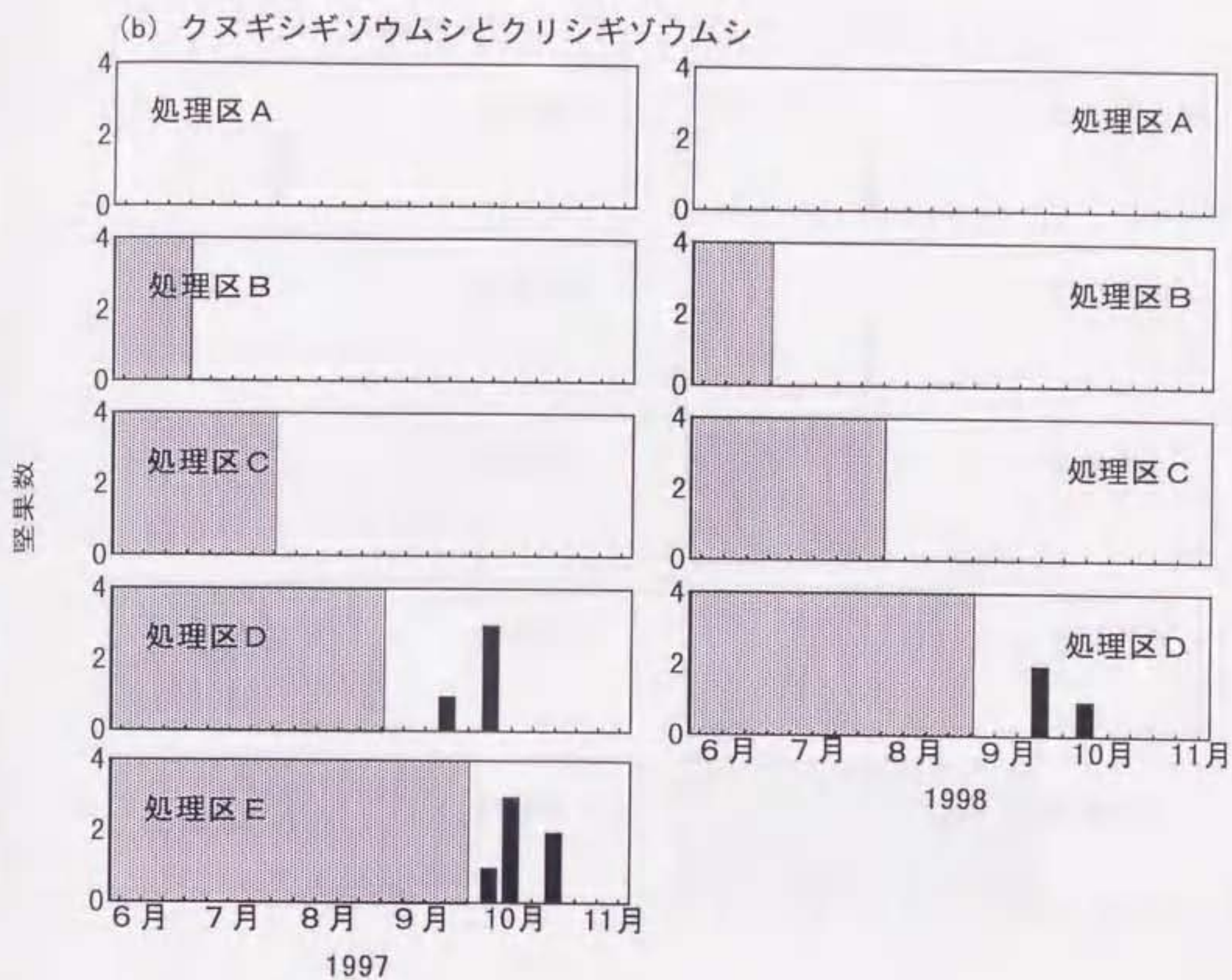


図4-5のつづき、連続網掛け法におけるアベマキ2年果の落下経過。

(a) 发育不全堅果、(b)～(g) 虫害堅果、(h) 健全堅果

灰色で示した期間は、種子食昆虫が堅果に対して産卵(または穿入)可能な期間である(図4-1参照)。

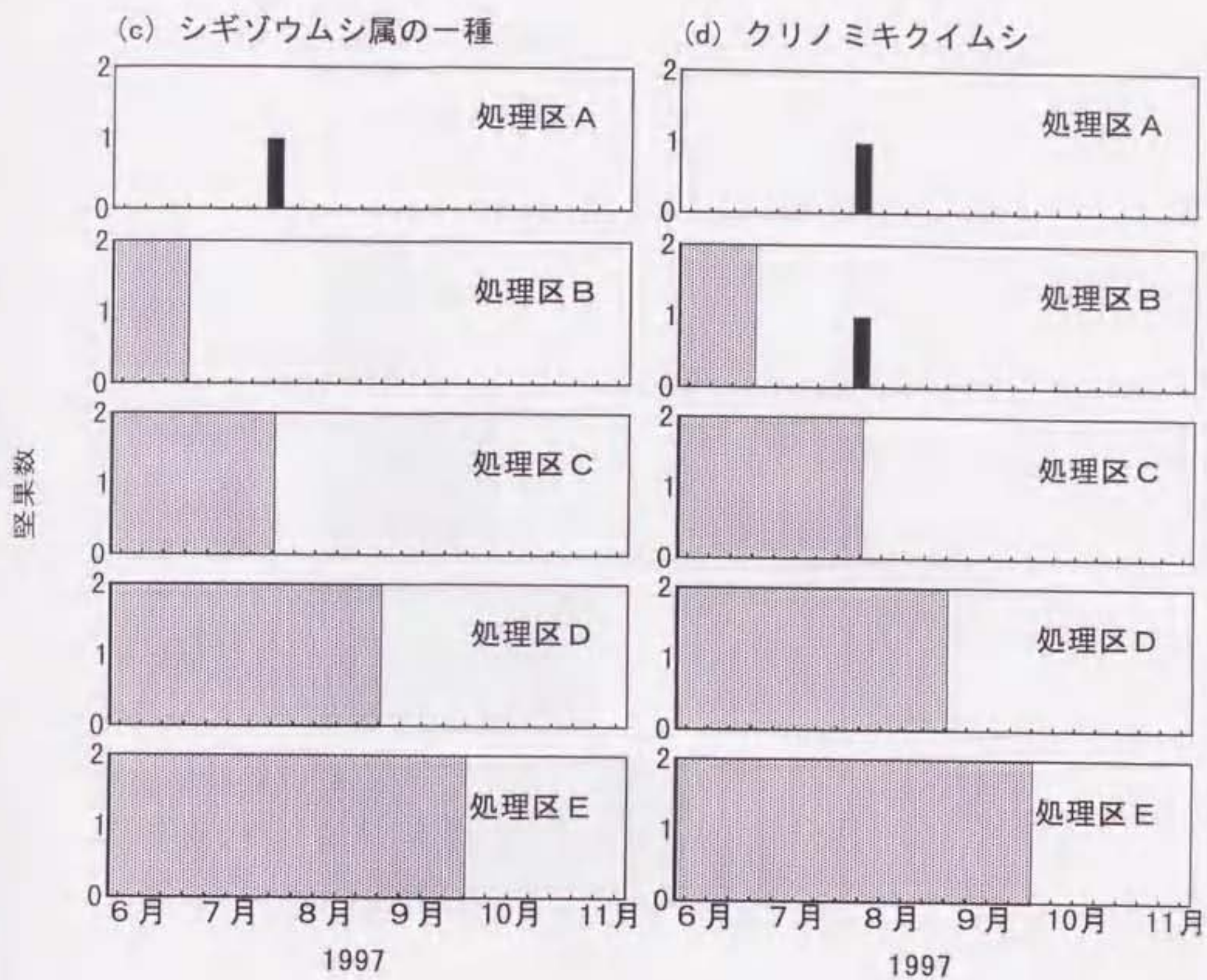


図 4-5 のつづき. 連続網掛け法におけるアベマキ 2 年果の落下経過.
(a) 发育不全堅果、(b) ~ (g) 虫害堅果、(h) 健全堅果

灰色で示した期間は、種子食昆虫が堅果に対して産卵(または穿入)可能な期間である(図 4-1 参照).



図4-5のつづき. 連続網掛け法におけるアベマキ2年果の落下経過.
(a) 発育不全堅果、(b)～(g) 虫害堅果、(h) 健全堅果

灰色で示した期間は、種子食昆虫が堅果に対して産卵(または穿入)可能な期間である
(図4-1 参照).

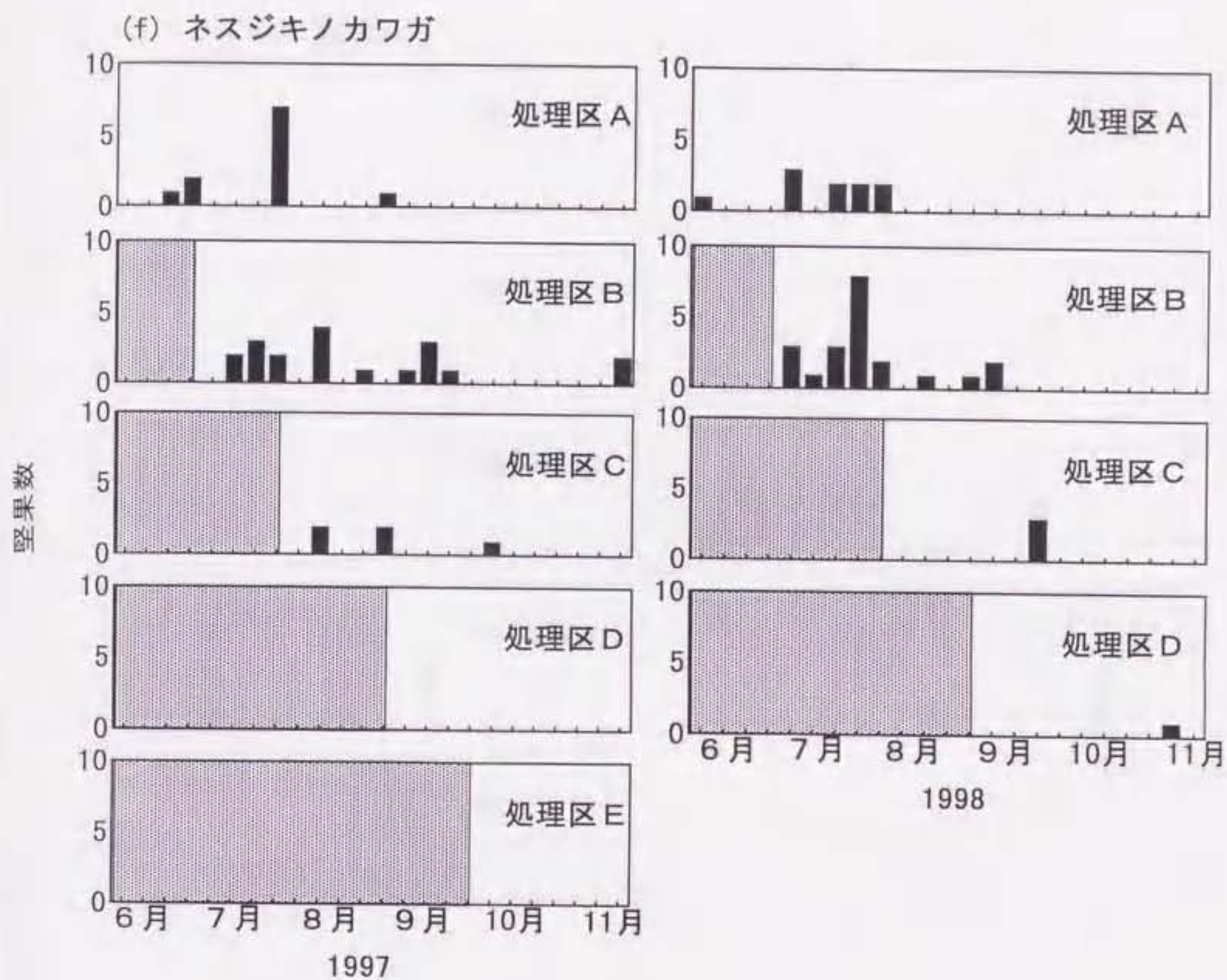


図4-5のつづき. 連続網掛け法におけるアベマキ2年果の落下経過.
(a) 发育不全堅果、(b)~(g) 虫害堅果、(h) 健全堅果

灰色で示した期間は、種子食昆虫が堅果に対して産卵(または穿入)可能な期間である(図4-1参照).

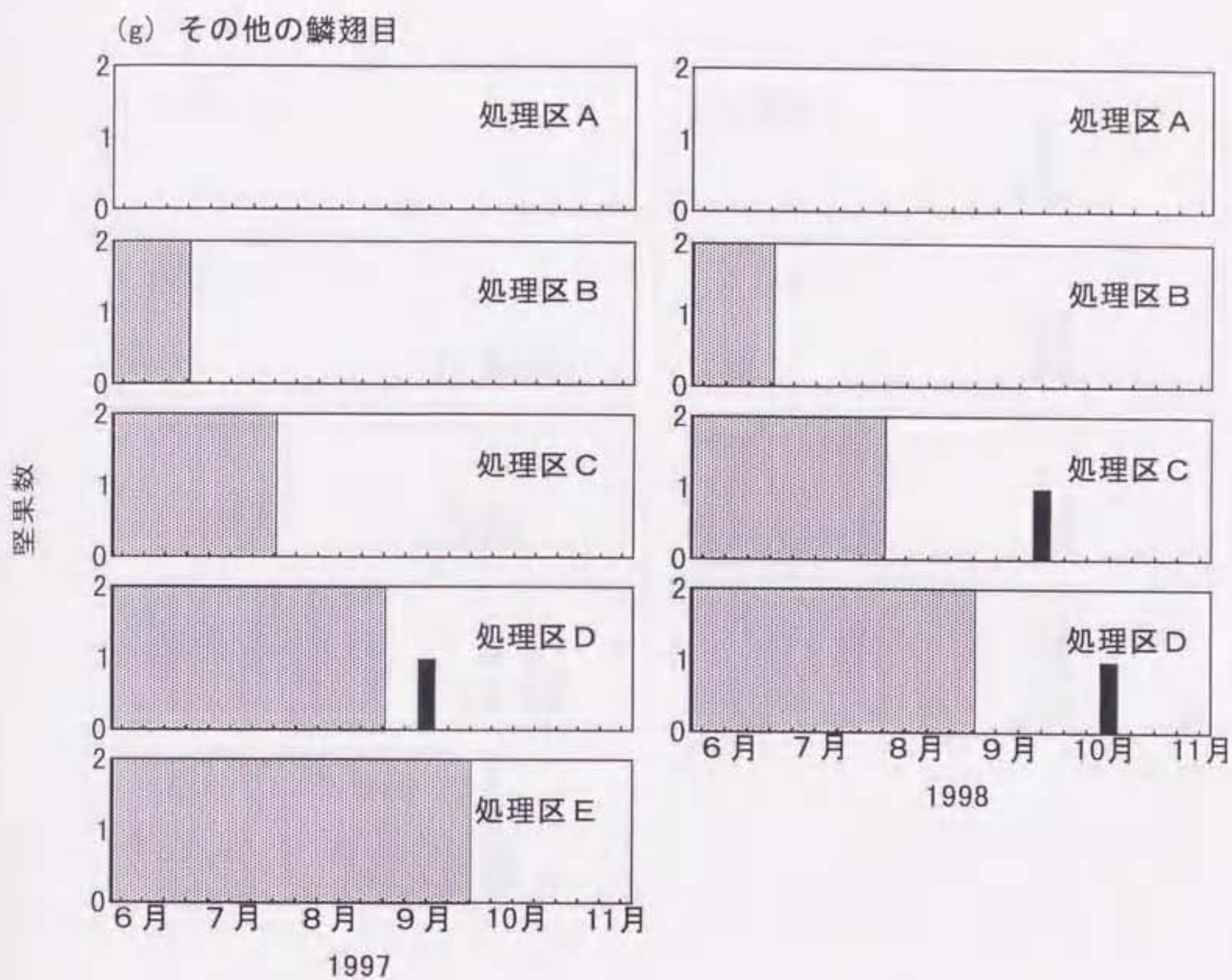


図4-5のつづき. 連続網掛け法におけるアベマキ2年果の落下経過.
(a)発育不全堅果、(b)~(g)虫害堅果、(h)健全堅果

灰色で示した期間は、種子食昆虫が堅果に対して産卵(または穿入)可能な期間である(図4-1参照).

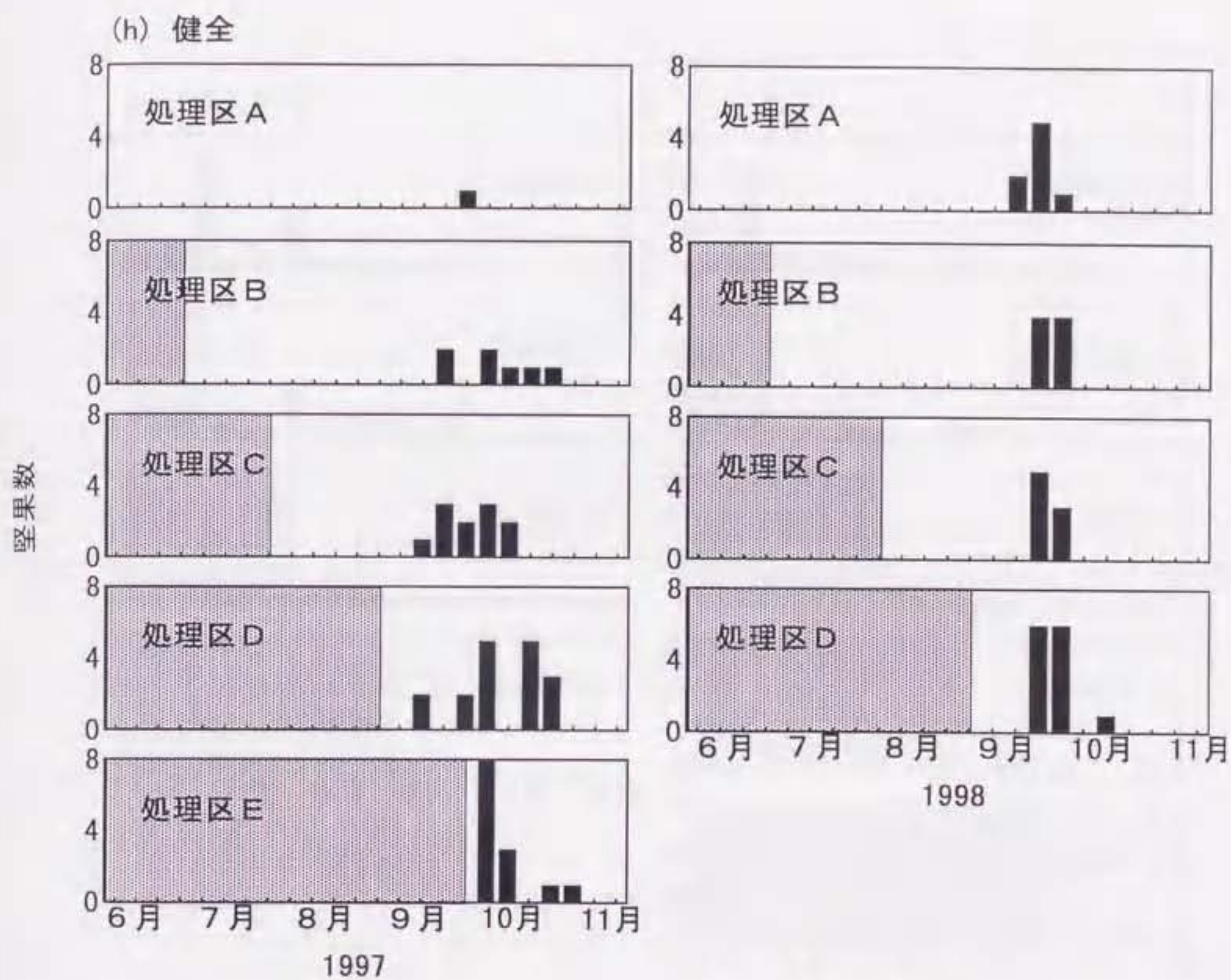


図4-5のつづき. 連続網掛け法におけるアベマキ2年果の落下経過.
(a) 发育不全堅果、(b)~(g) 虫害堅果、(h) 健全堅果

灰色で示した期間は、種子食昆虫が堅果に対して産卵(または穿入)可能な期間である(図4-1参照).

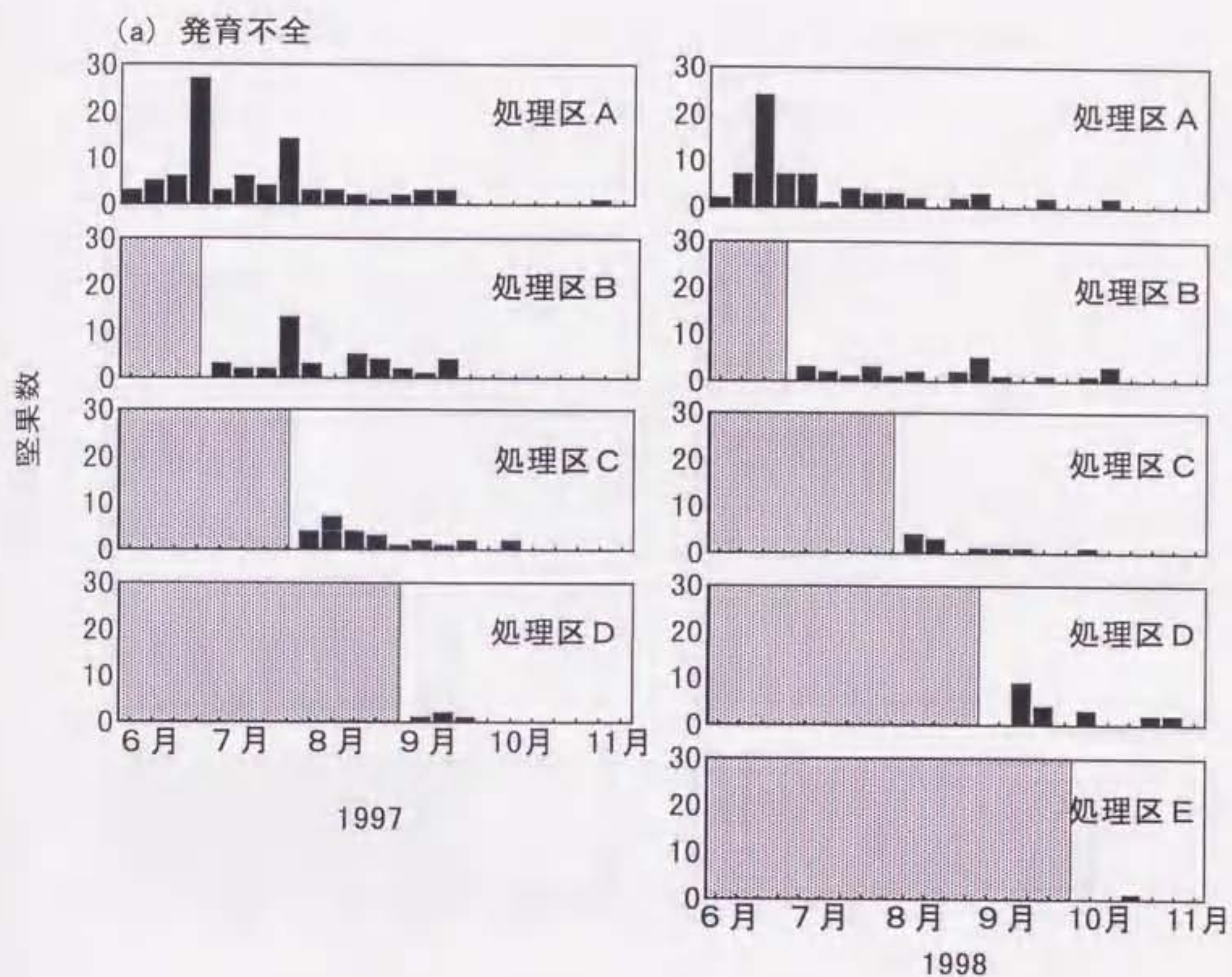


図4-6. 連続網掛け法におけるコナラ堅果の落下経過.
(a)发育不全堅果、(b)~(e)虫害堅果、(f)健全堅果

灰色で示した期間は、種子食昆虫が堅果に対して産卵可能な期間である(図4-1参照).

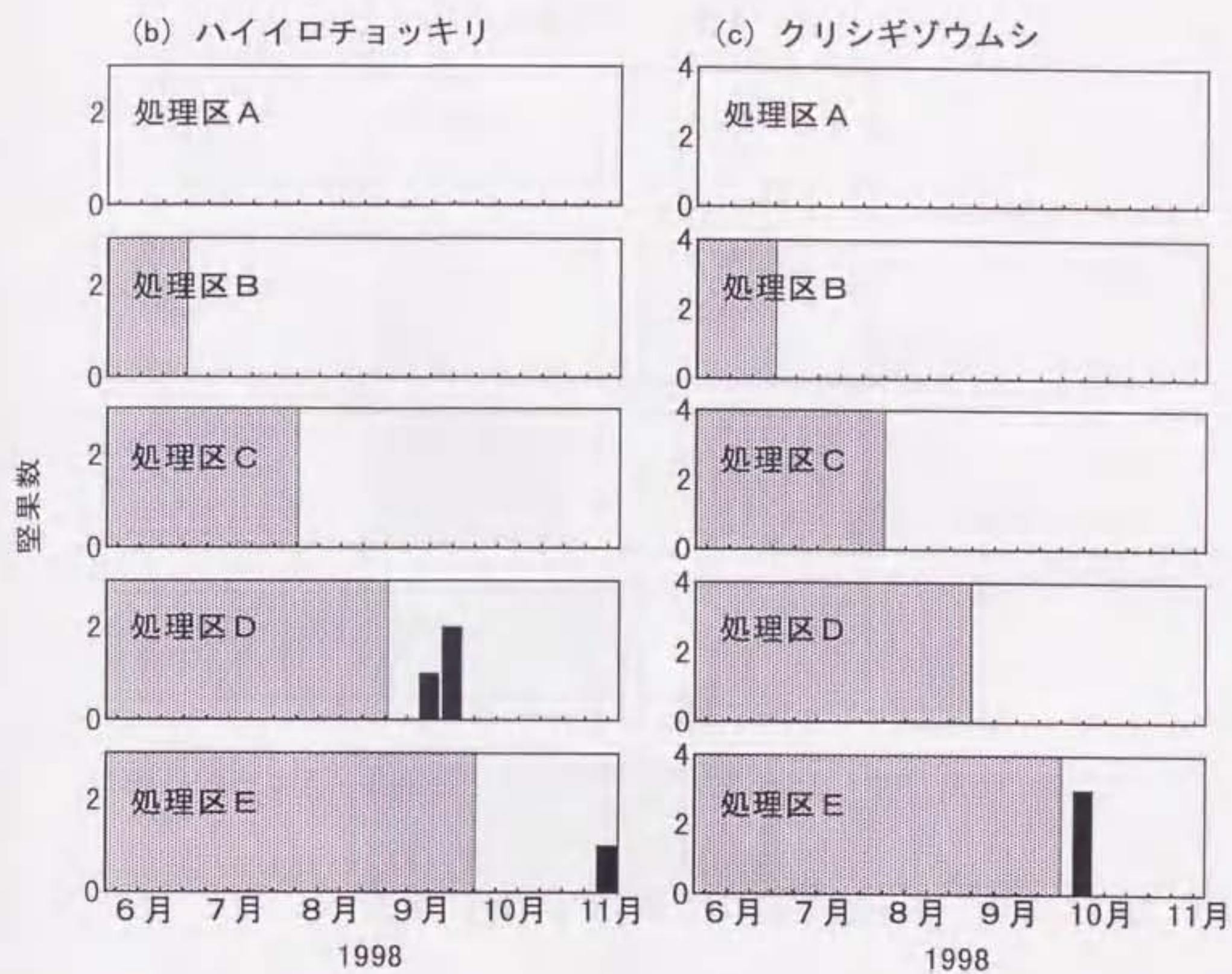


図 4-6 のつづき。連続網掛け法におけるコナラ堅果の落下経過。
(a) 発育不全堅果、(b)～(e) 虫害堅果、(f) 健全堅果

灰色で示した期間は、種子食昆虫が堅果に対して産卵可能な期間である(図 4-1 参照)。

(d) ハマキガ類とキバガ科の一種

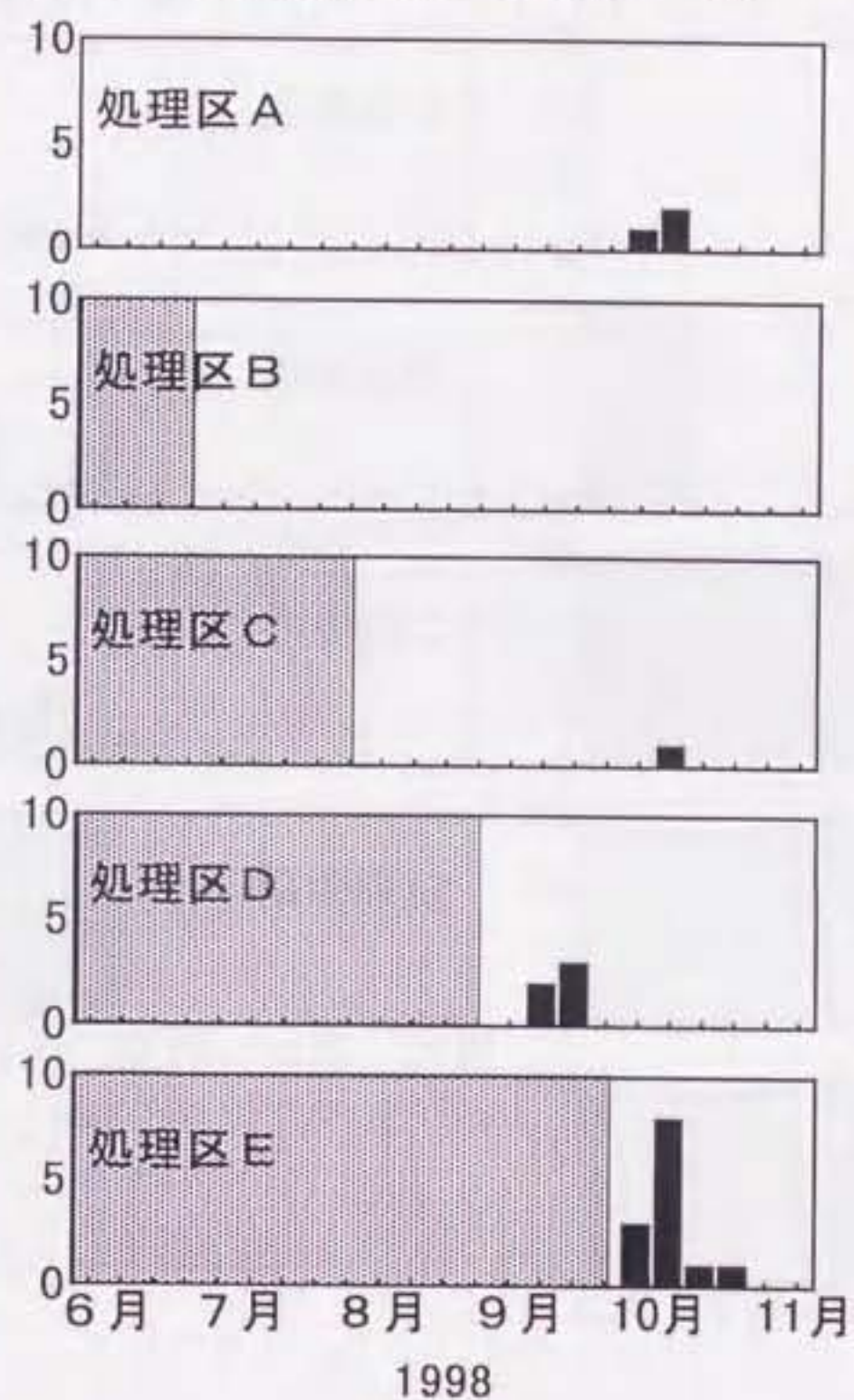


図 4-6 のつづき. 連続網掛け法におけるコナラ堅果の落下経過.
(a) 発育不全堅果、(b)~(e) 虫害堅果、(f) 健全堅果

灰色で示した期間は、種子食昆虫が堅果に対して産卵可能な期間である(図 4-1 参照).

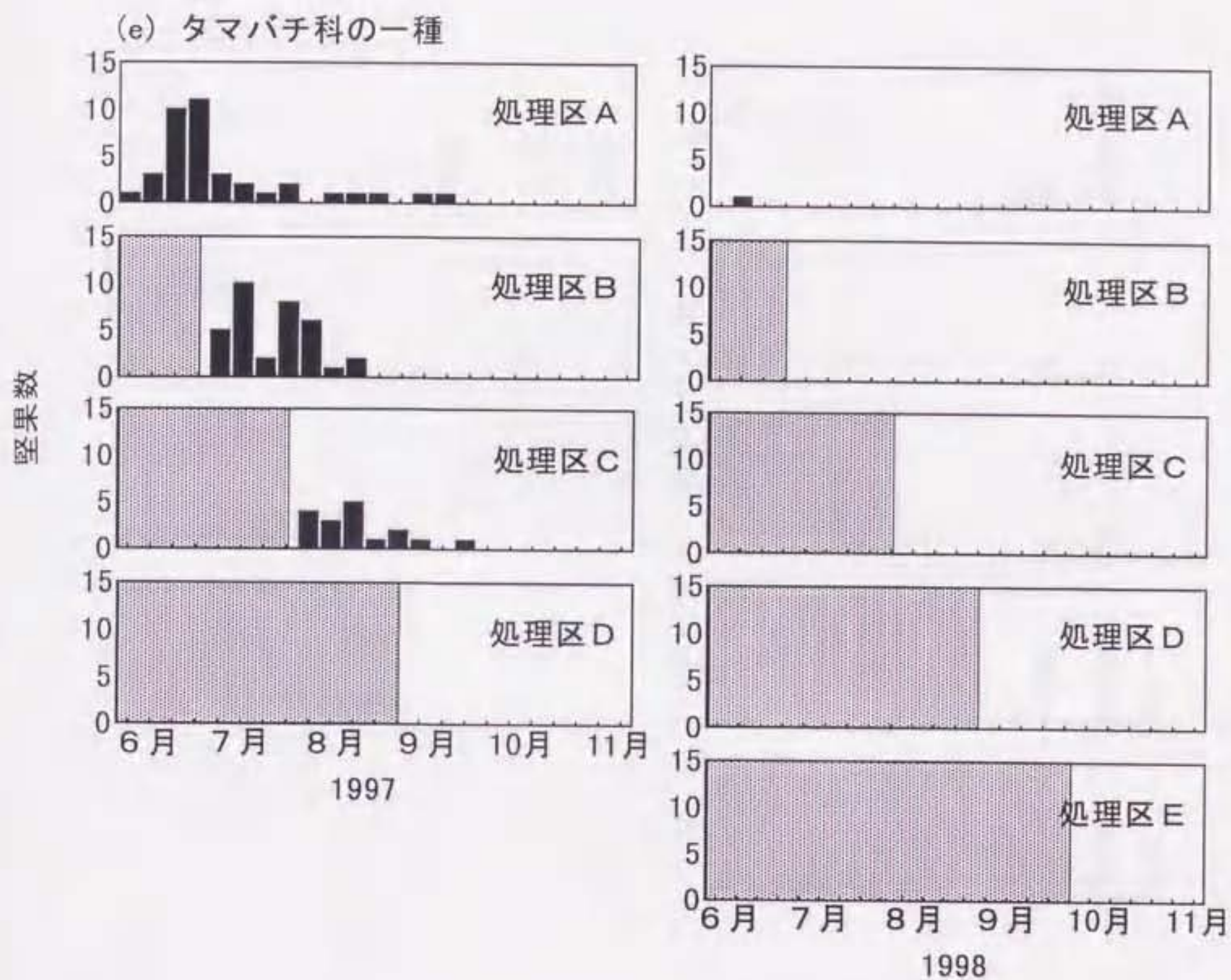


図 4-6 のつづき. 連続網掛け法におけるコナラ堅果の落下経過.
(a) 发育不全堅果、(b)~(e) 虫害堅果、(f) 健全堅果

灰色で示した期間は、種子食昆虫が堅果に対して産卵可能な期間である(図 4-1 参照).

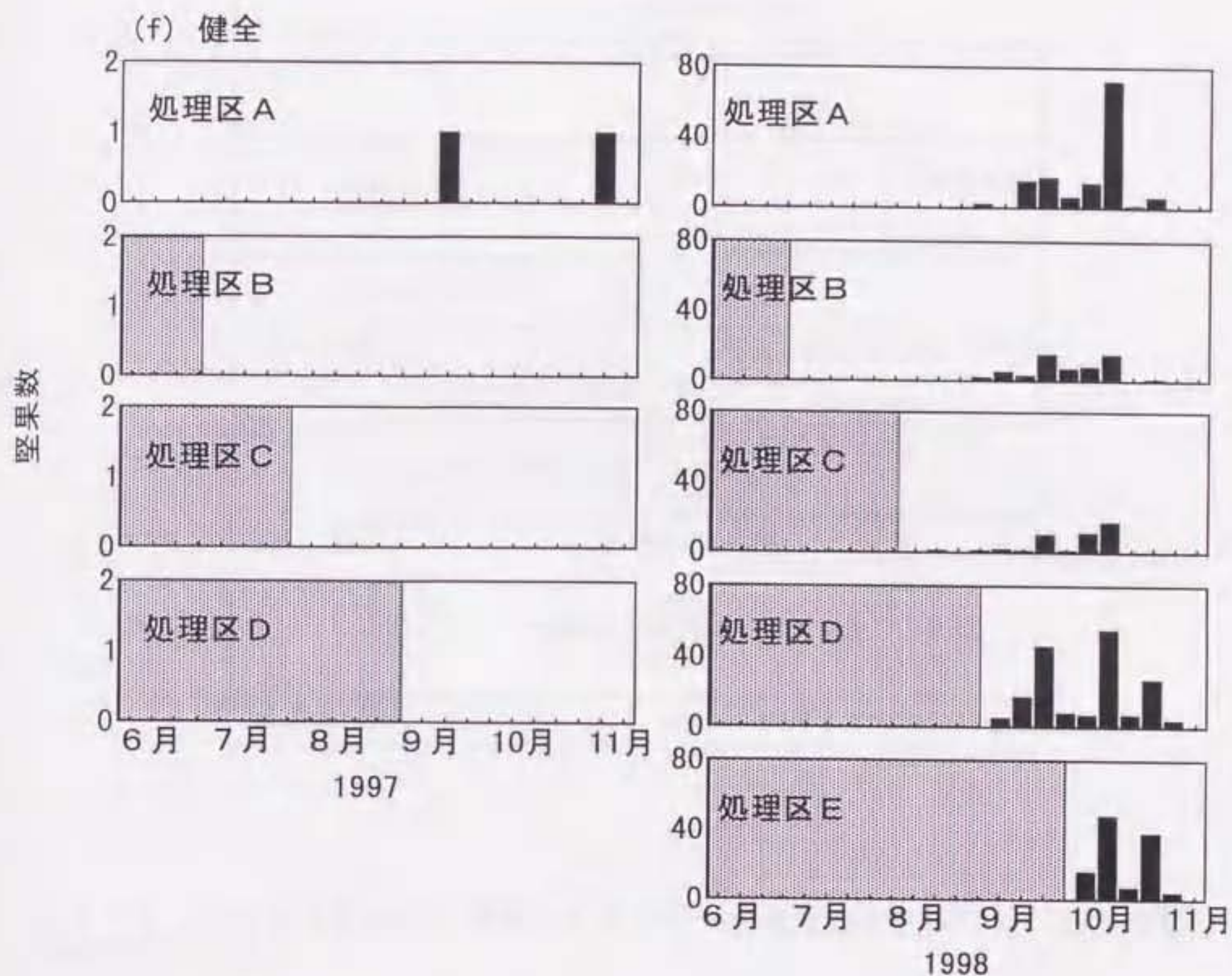


図4-6のつづき. 連続網掛け法におけるコナラ堅果の落下経過.
(a)発育不全堅果、(b)～(e)虫害堅果、(f)健全堅果

灰色で示した期間は、種子食昆虫が堅果に対して産卵可能な期間である(図4-1参照).

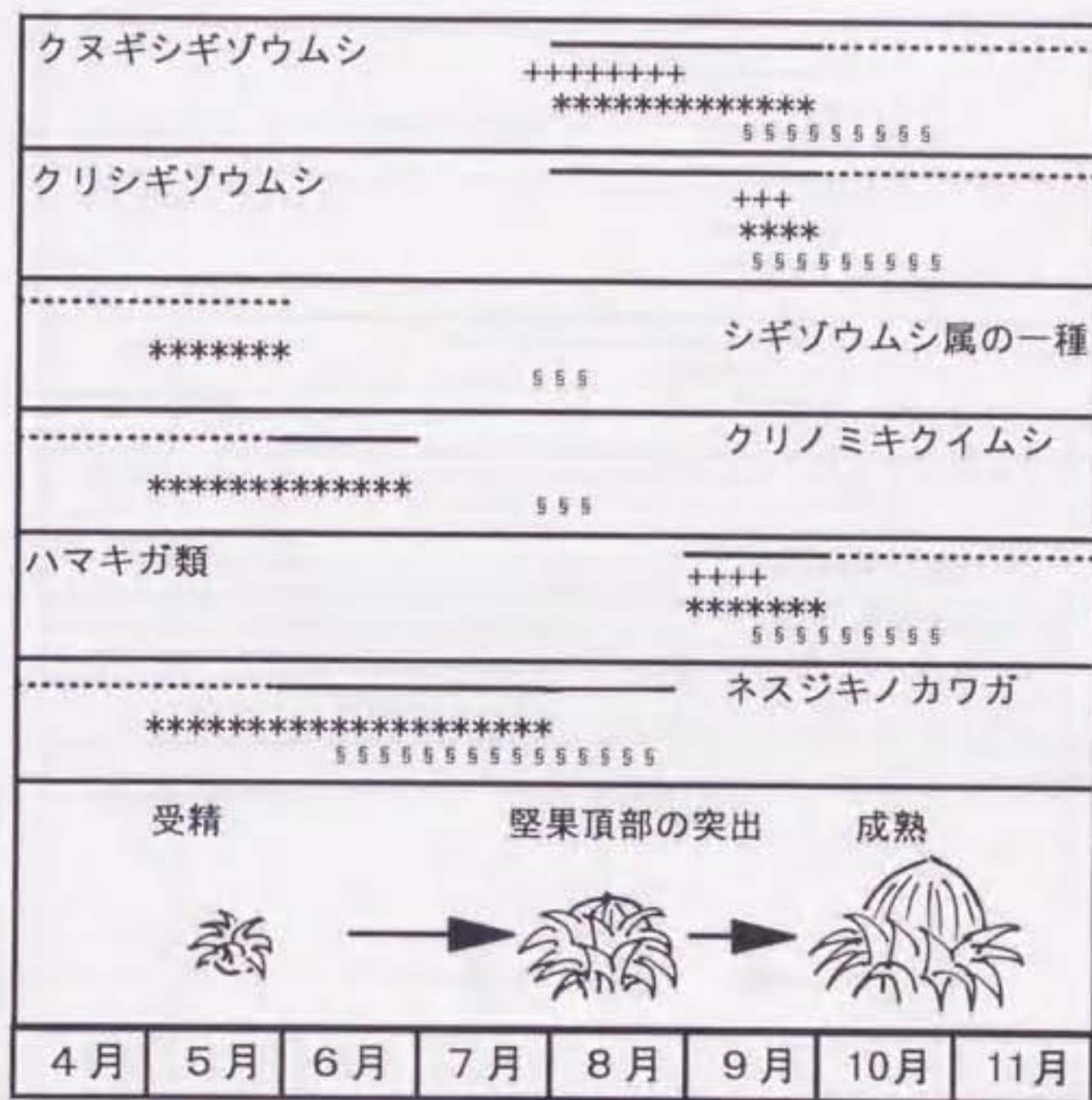


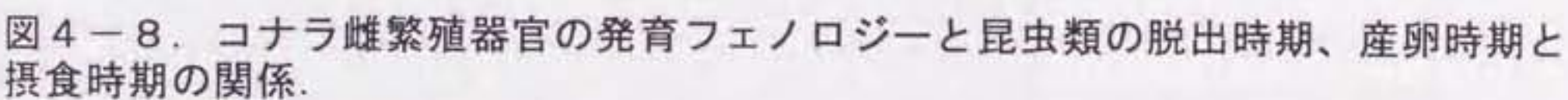
図4-7. アベマキ2年果の発育フェノロジーと昆虫類の脱出時期、産卵時期と摂食時期の関係。

実線はSMB法から確認された産卵期間(最大期間)、点線はSMB法から期待される産卵期間を示す。

十は成虫の脱出時期を示す。

*は雌繁殖器官に対する推定産卵時期(クリノミキクイムシは成虫の穿入時期)を示す。産卵時期は成虫の脱出時期とSMB法の結果から推定した。

§ 幼虫または成虫の摂食時期を示す。



§ 幼虫の摂食時期を示す.

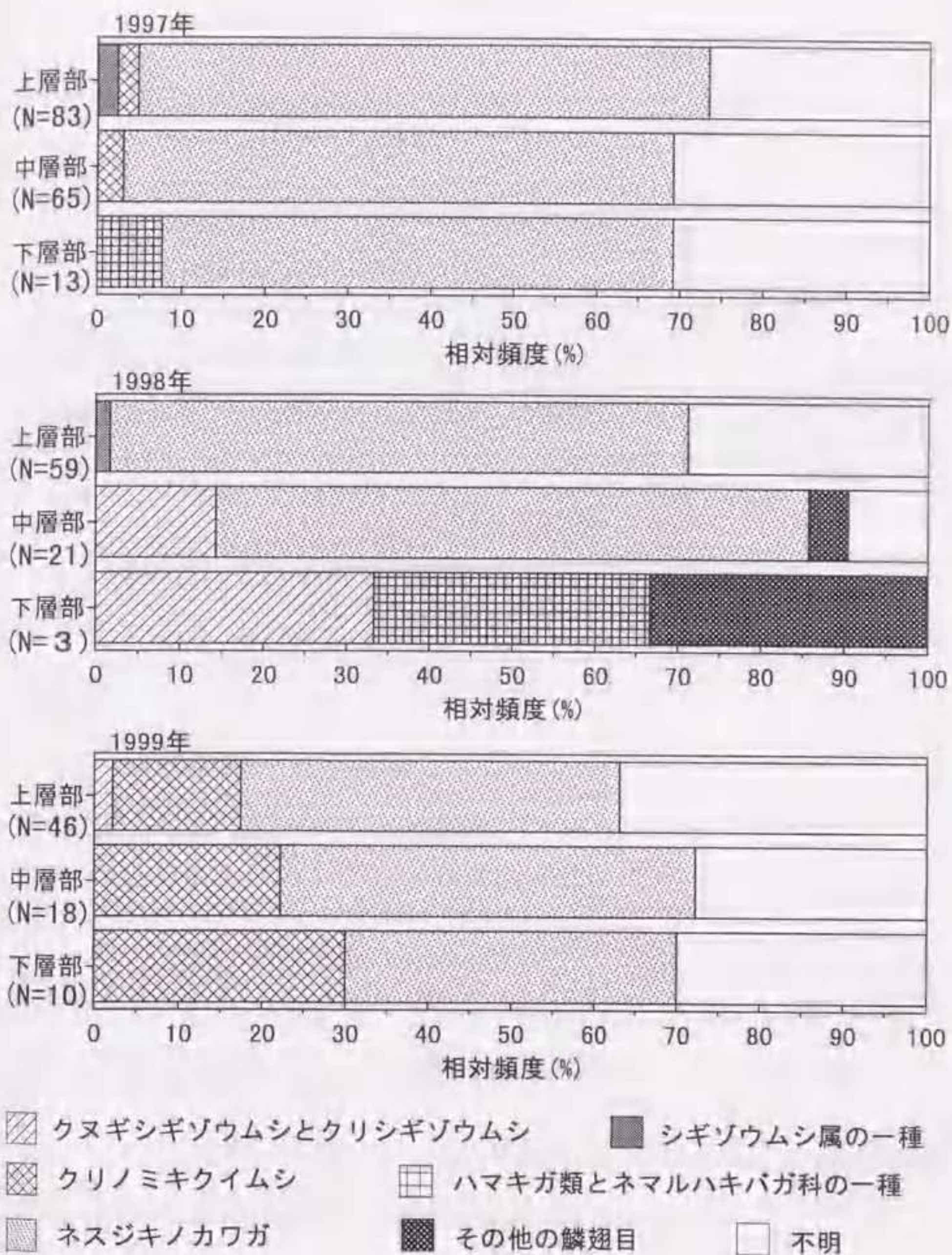


図5-1a. アベマキ(V10)における種子食昆虫相とその相対頻度の樹冠内変異。
Nはそれぞれの昆虫が摂食した堅果の合計数である。

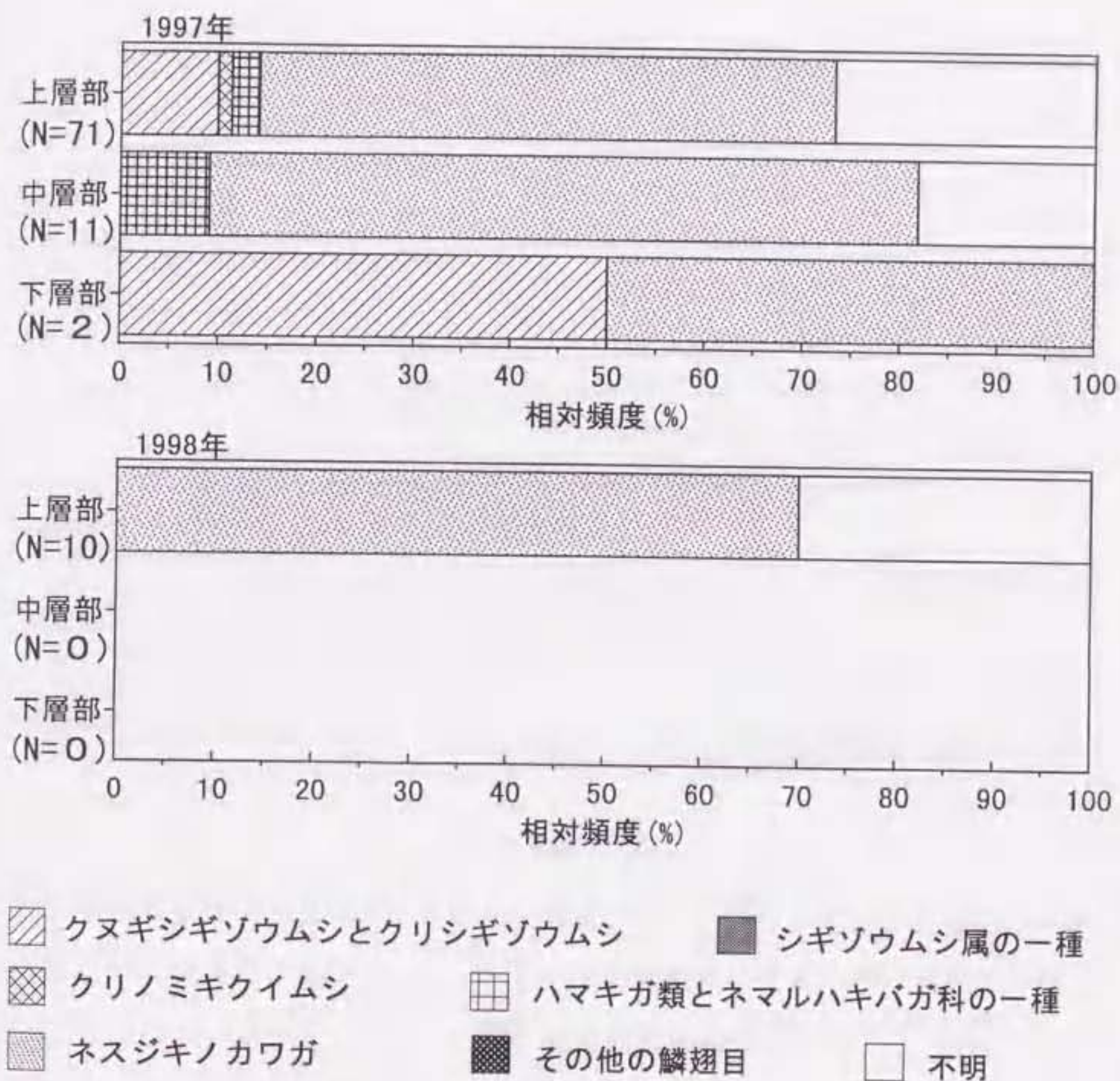


図5-1b. アベマキ(V11)における種子食昆虫相とその相対頻度の樹冠内変異.
Nはそれぞれの昆虫が摂食した堅果の合計数である.

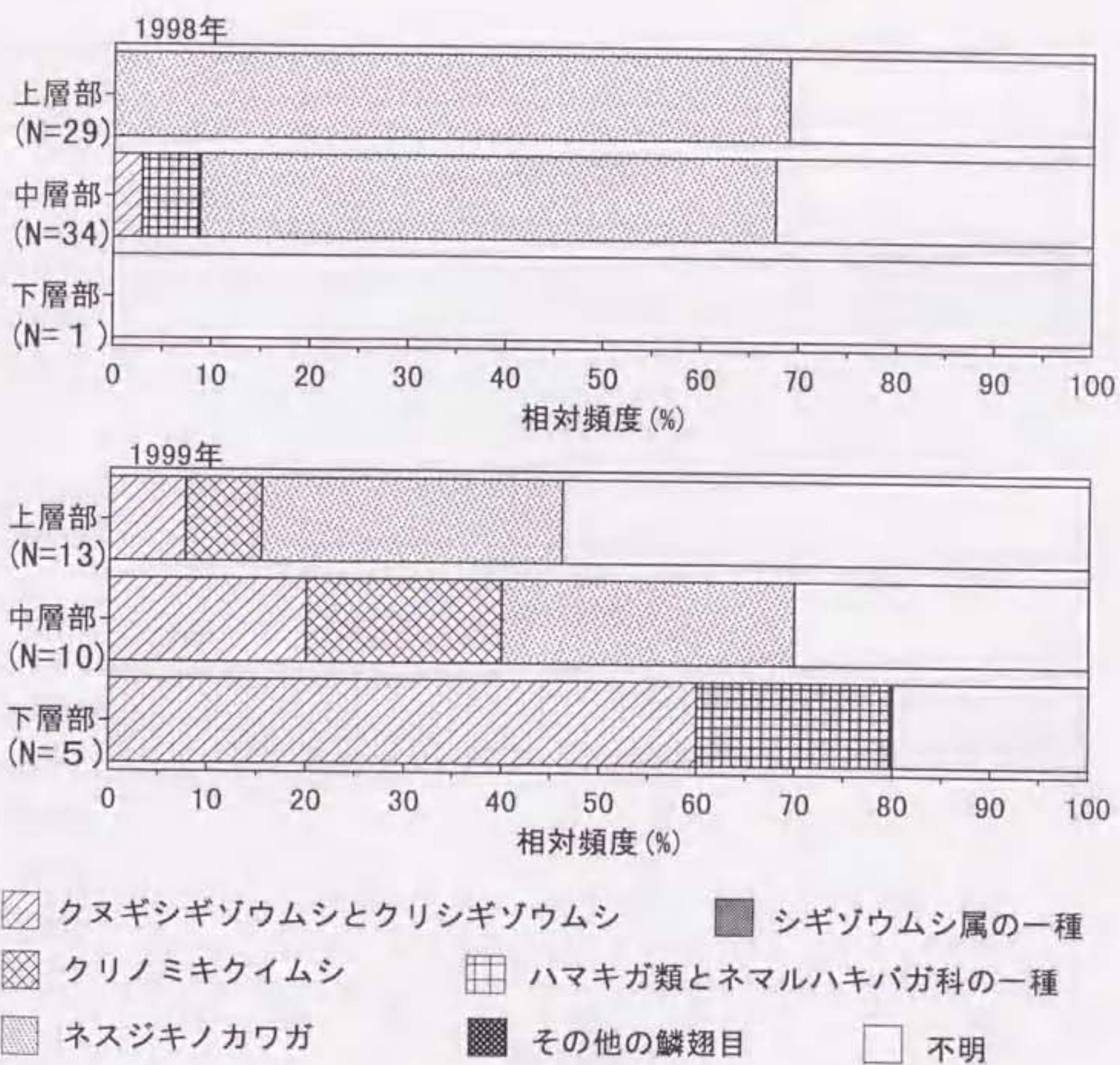


図5-1c. アベマキ(V12)における種子食昆虫相とその相対頻度の樹冠内変異。
Nはそれぞれの昆虫が摂食した堅果数の合計である。

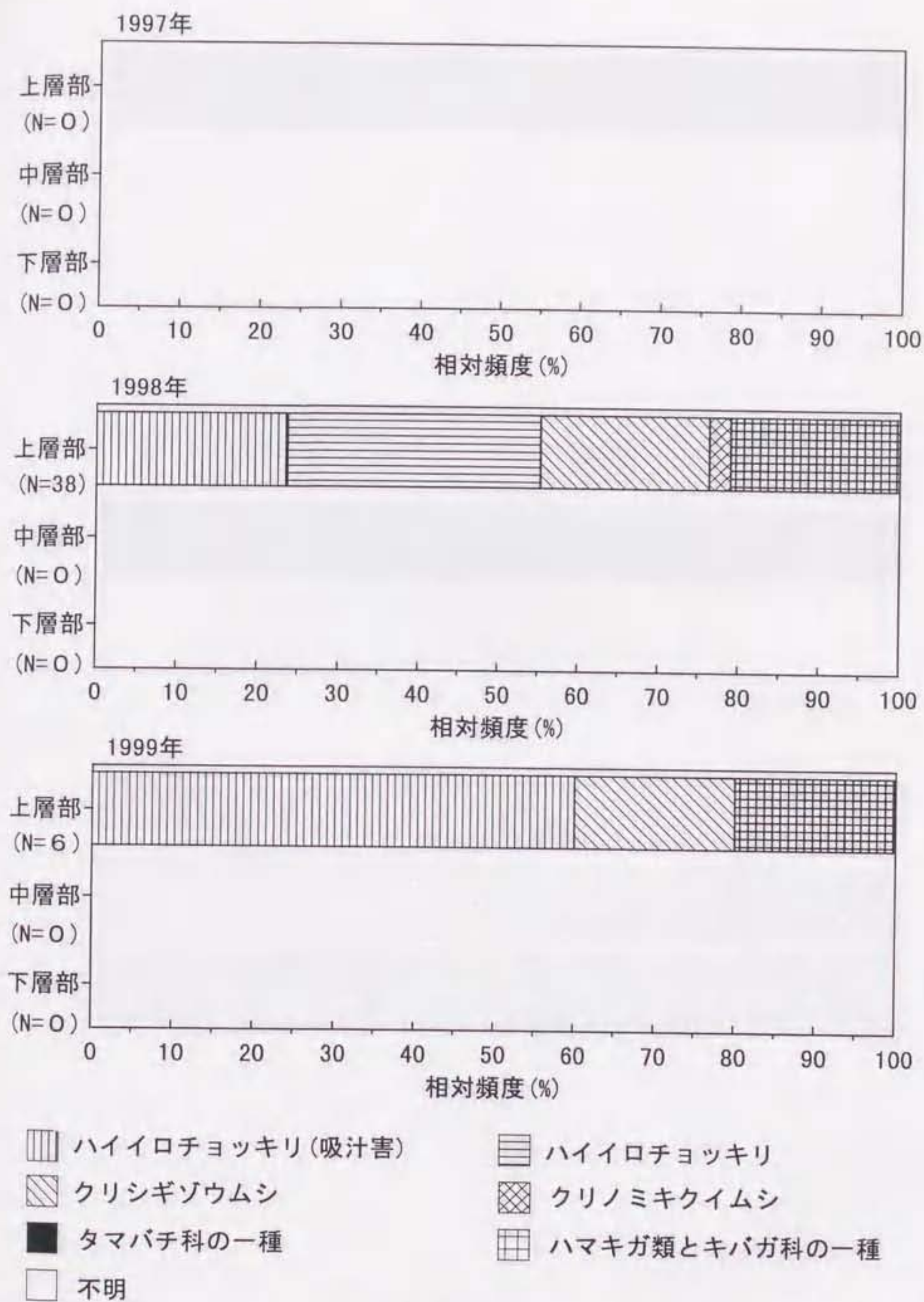


図5-2a. コナラ(S10)における種子食昆虫相とその相対頻度の樹冠内変異.

Nはそれぞれの昆虫が摂食した堅果の合計数である.

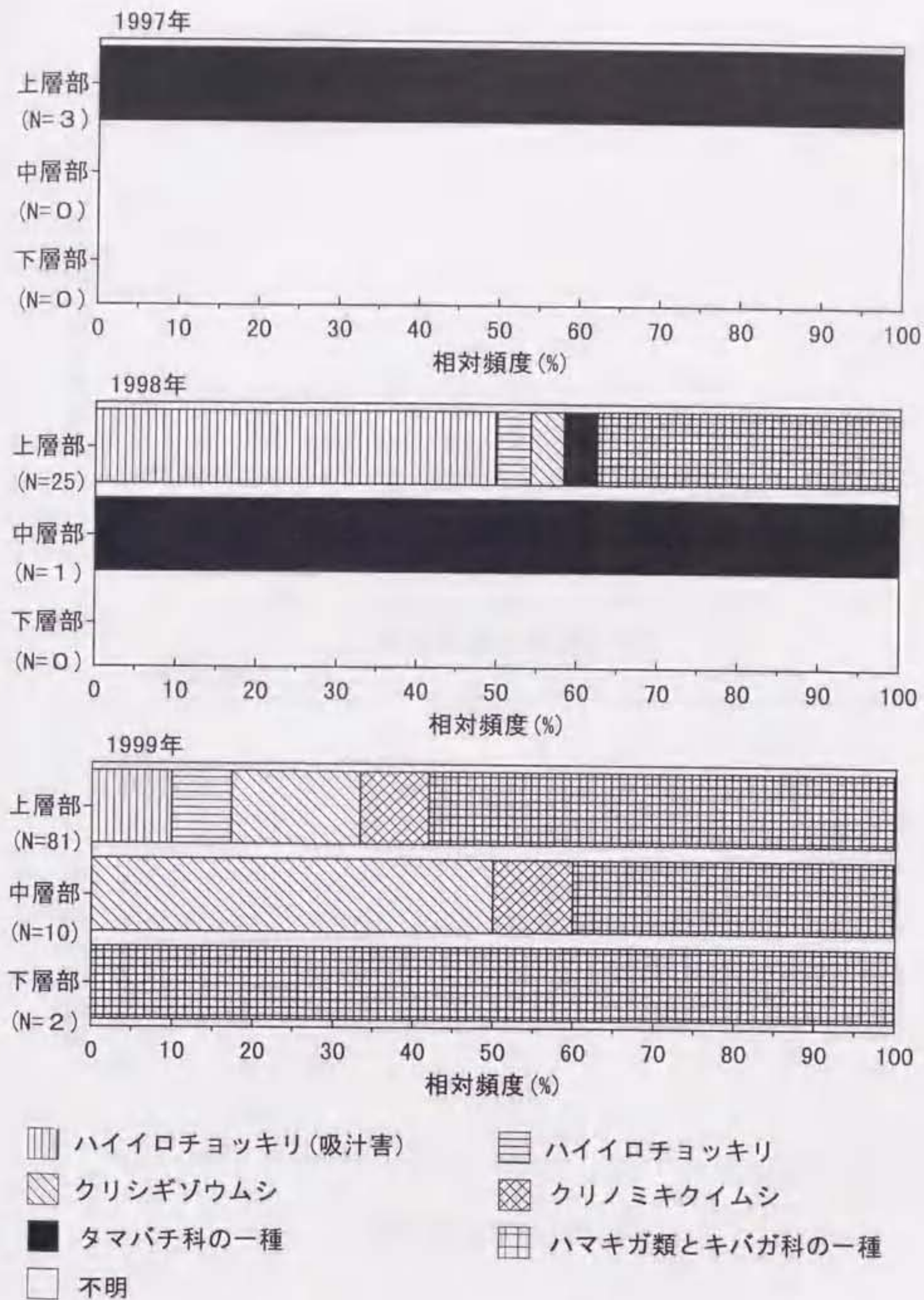


図5-2b. コナラ(S11)における種子食昆虫相とその相対頻度の樹冠内変異.

Nはそれぞれの昆虫が摂食した堅果の合計数である.

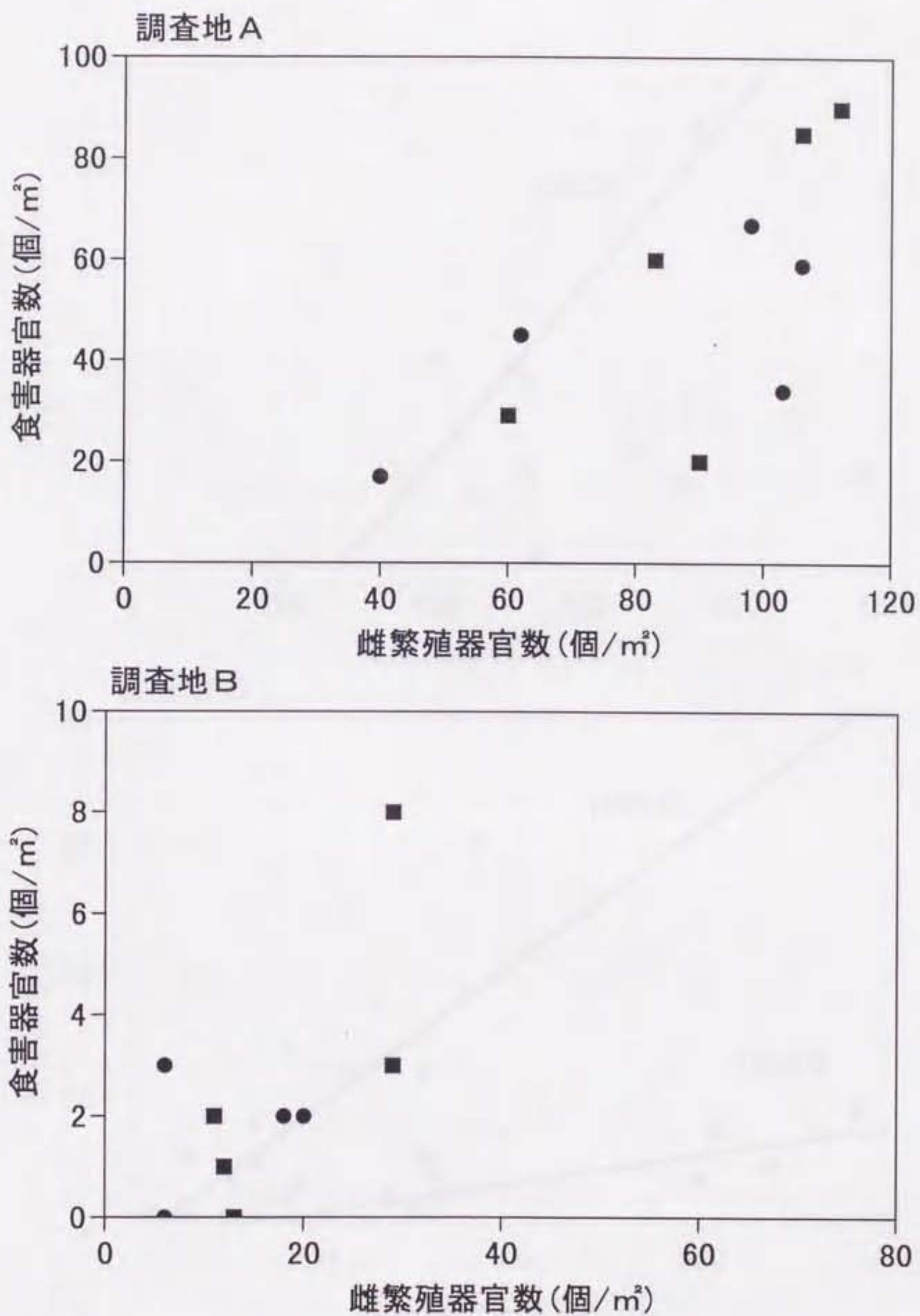


図 6-1. アベマキの雌繁殖器官数と食害器官数の関係.
(■は1997-1998年、●は1998-1999年のデータ)

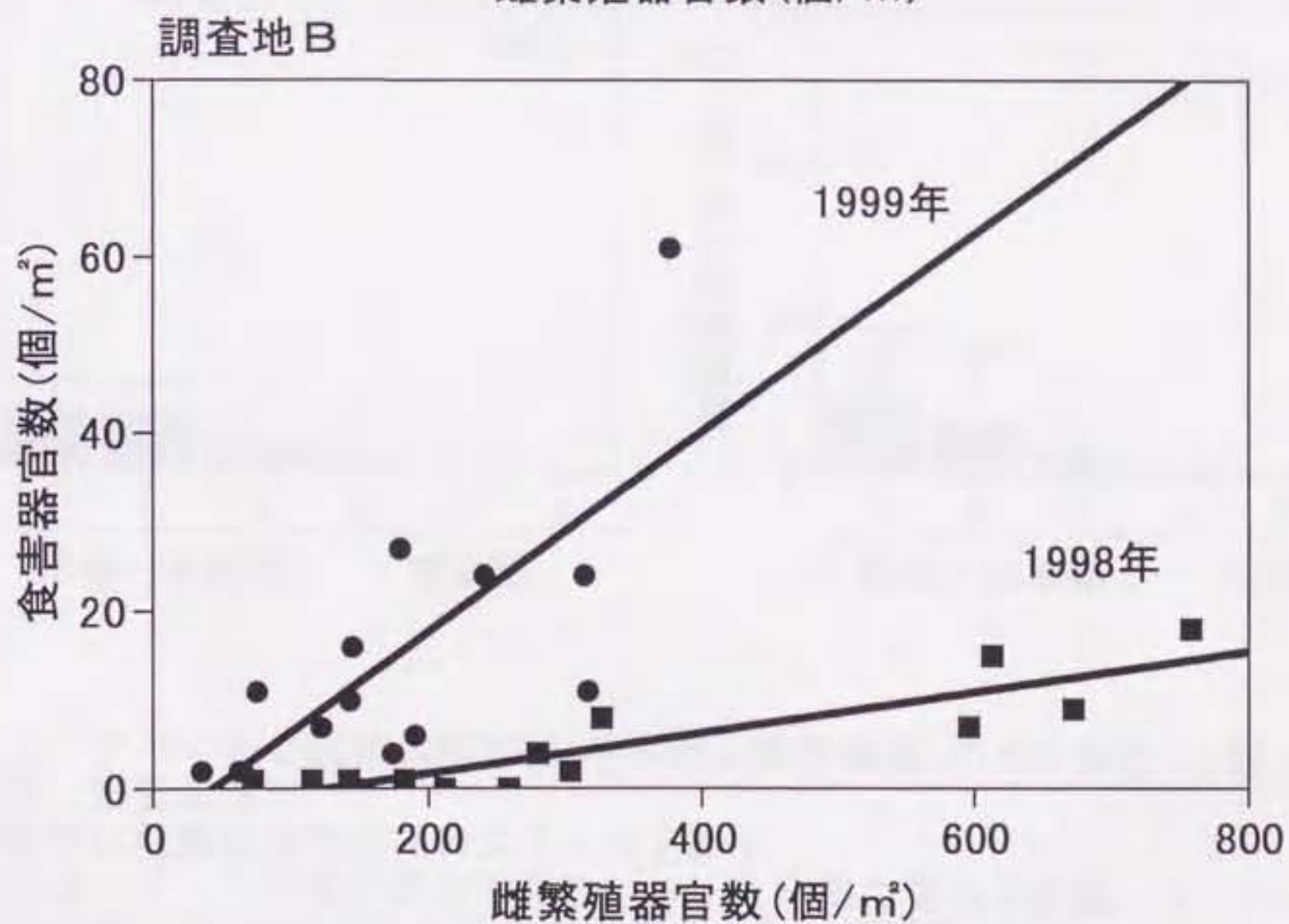
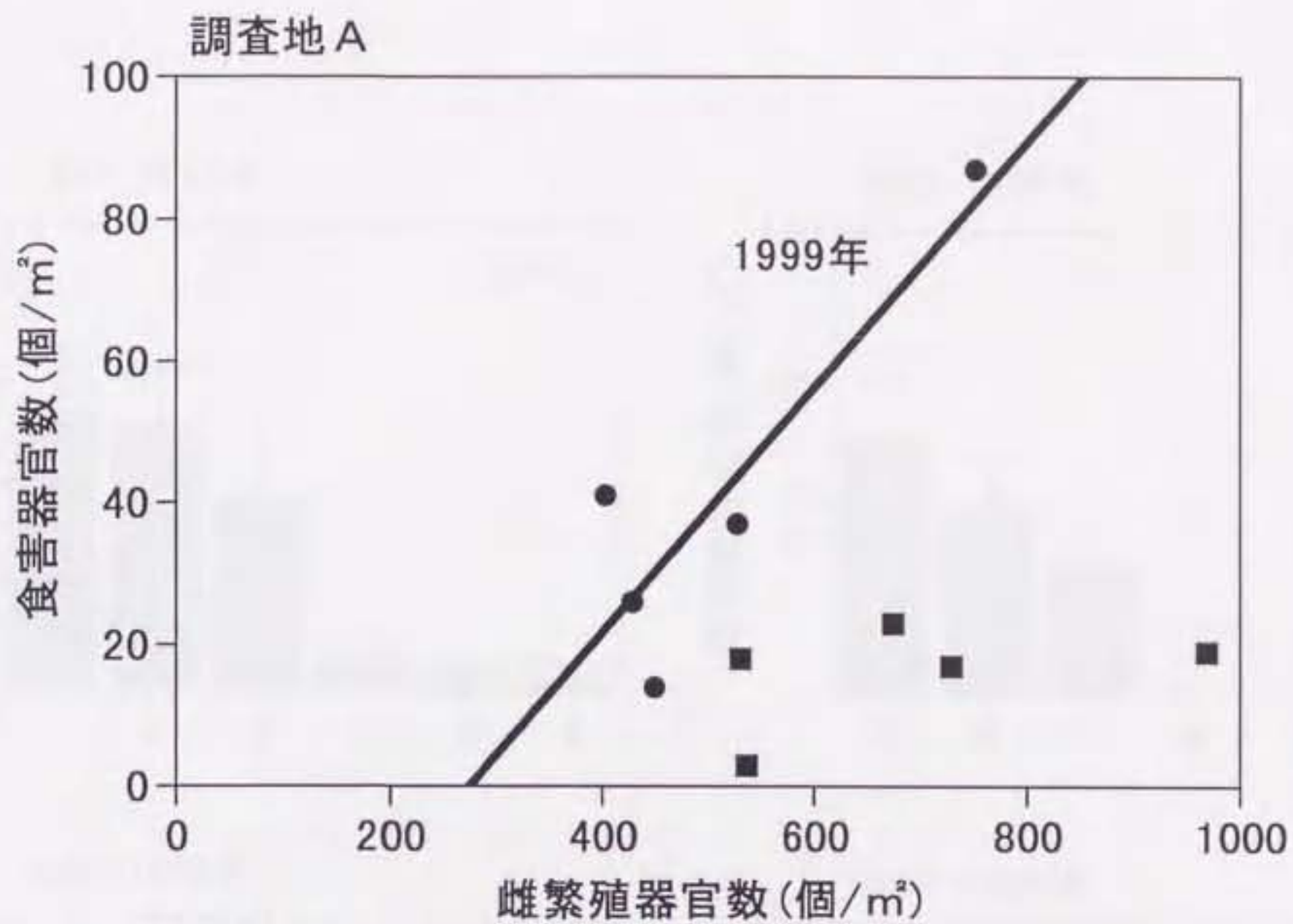


図 6-2. コナラの雌繁殖器官数と食害器官数の関係.
(■は1998年、●は1999年のデータ)

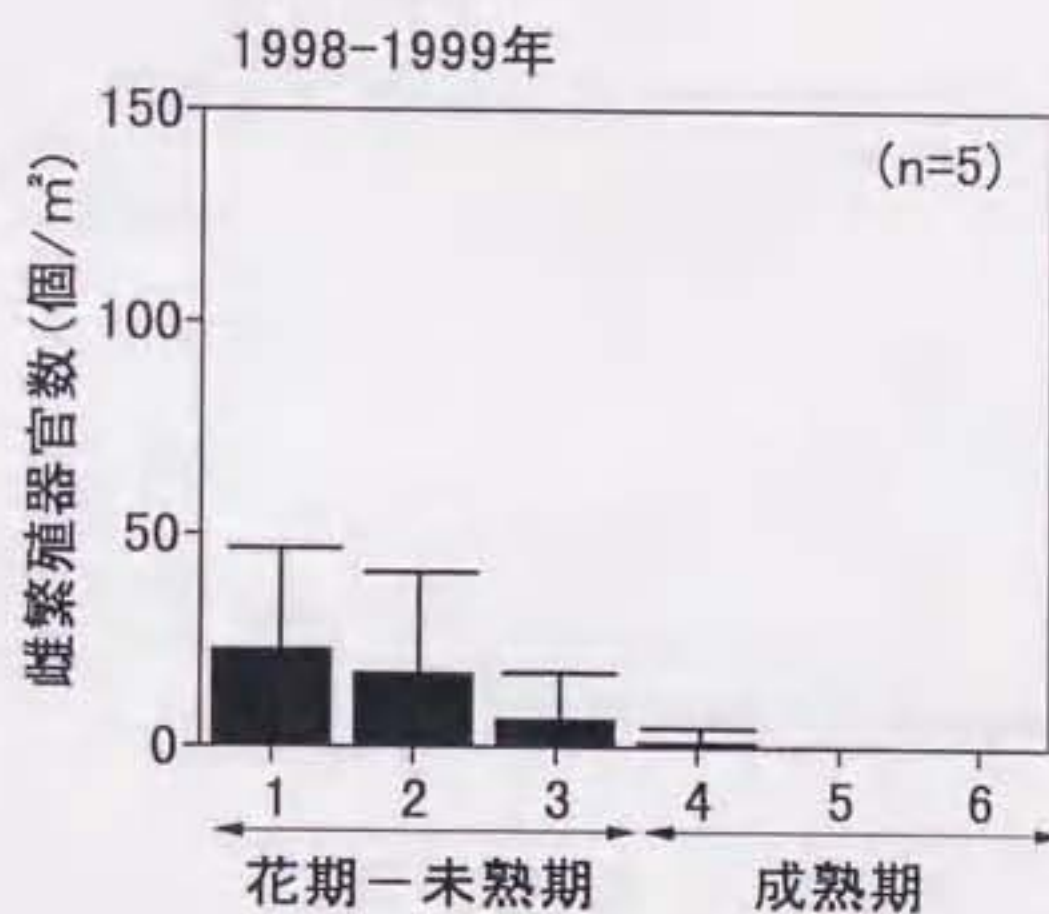
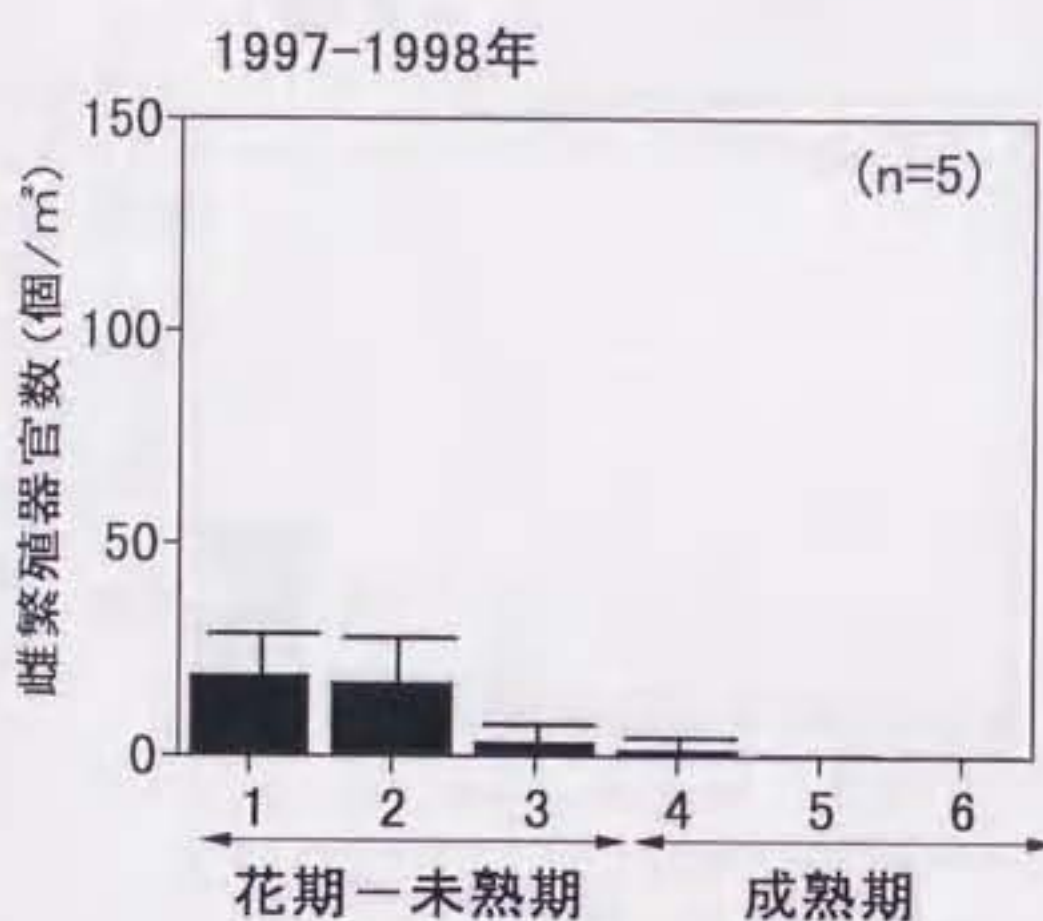
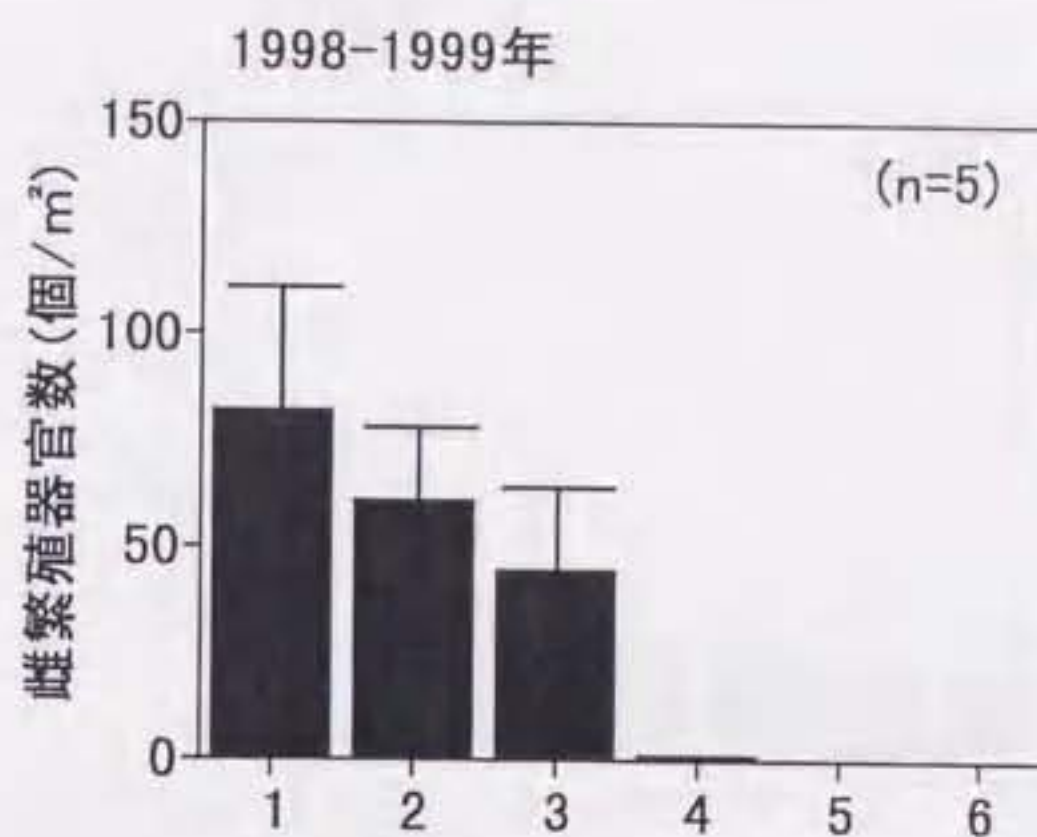
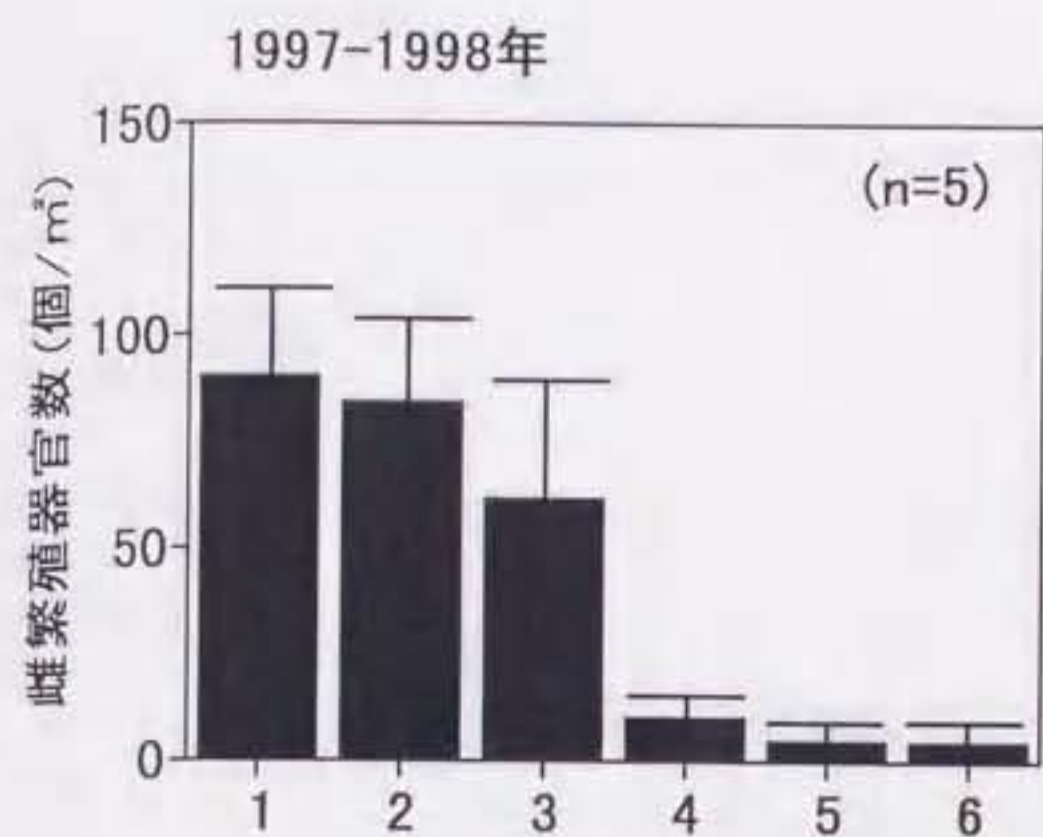


図6-3. アベマキの雌繁殖器官数(平均値±標準偏差)の減少過程(上図: 調査地A、下図: 調査地B)。

X軸の数字は雌繁殖器官の発育ステージを示す。

1: 開花時、2: 1年果の発育不全後、3: 2年果の発育不全後、4: IAFギルド昆虫の摂食後、5: MAFギルド昆虫の摂食後、6: 変質後

カッコ内の数字は、調査木の数を示す。

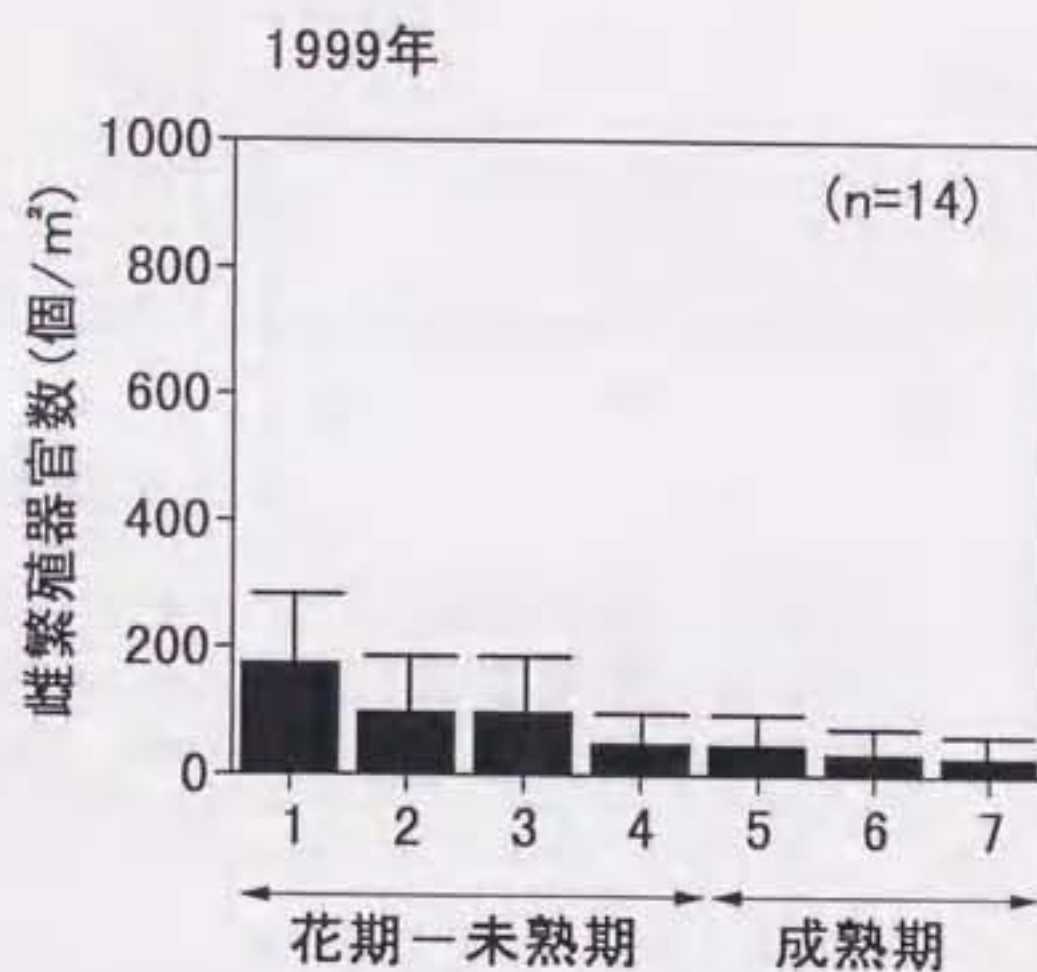
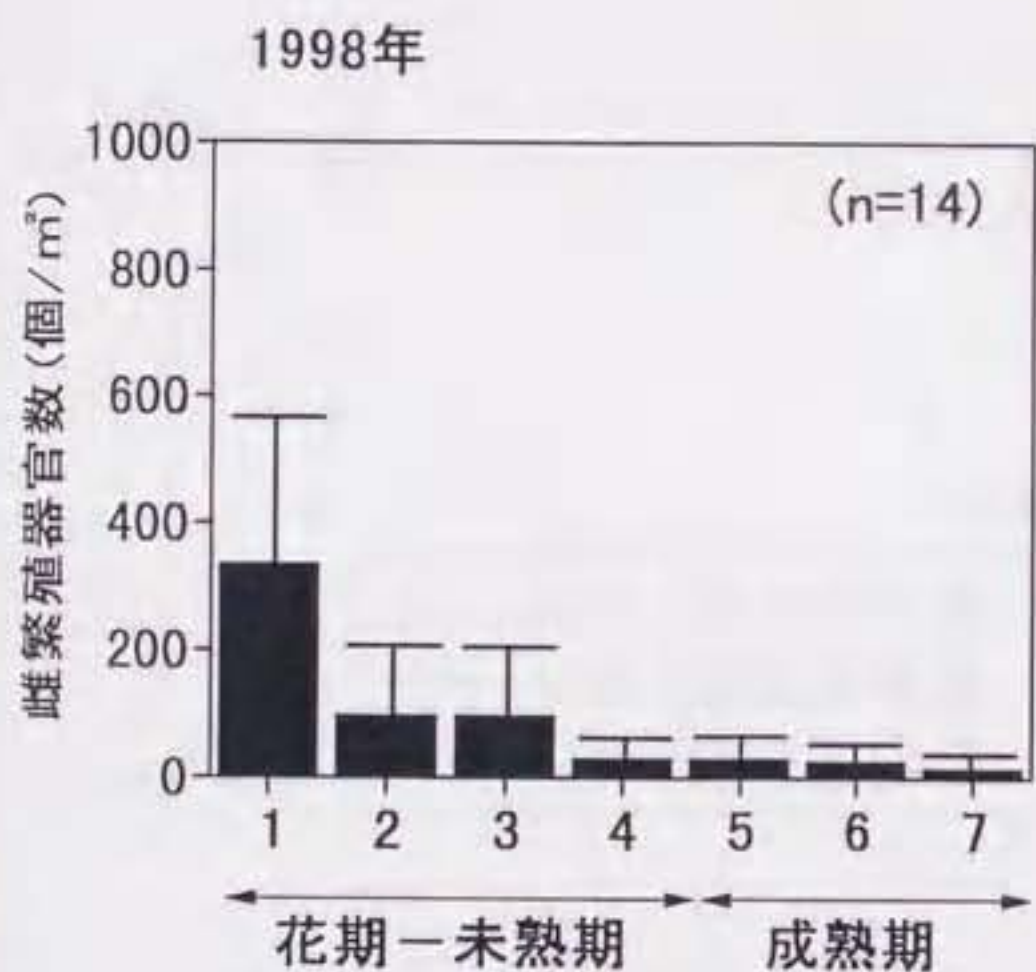
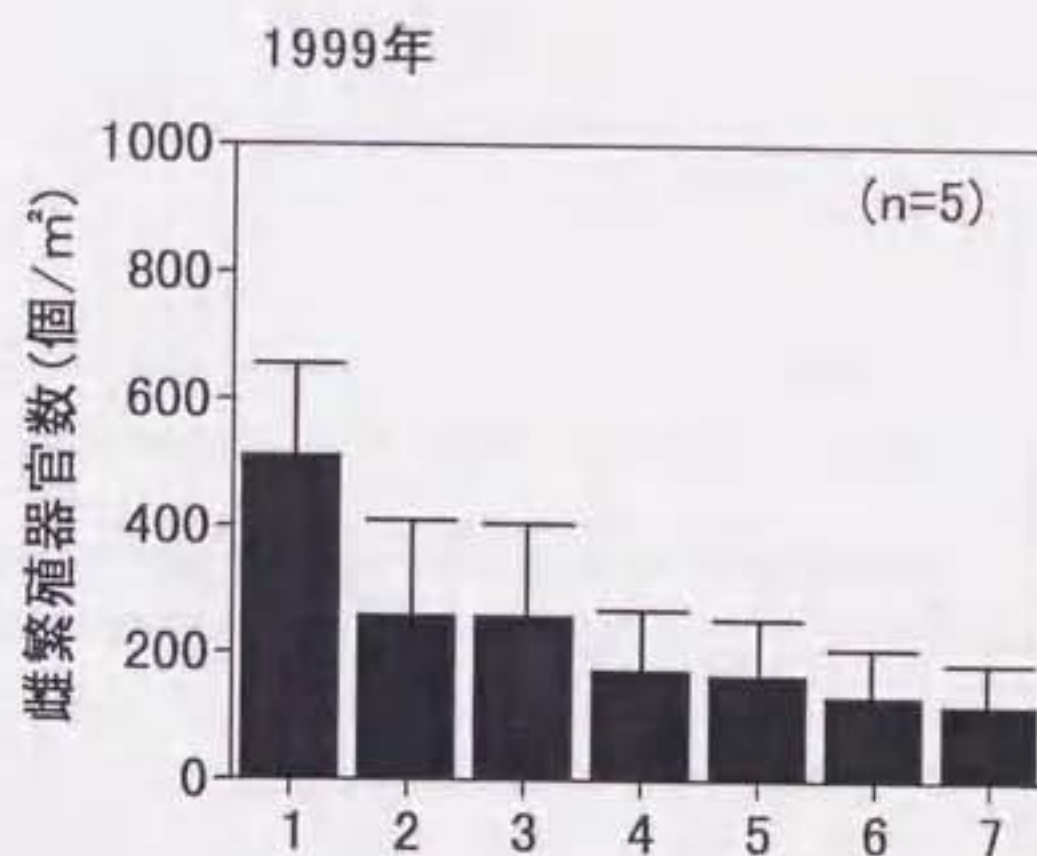
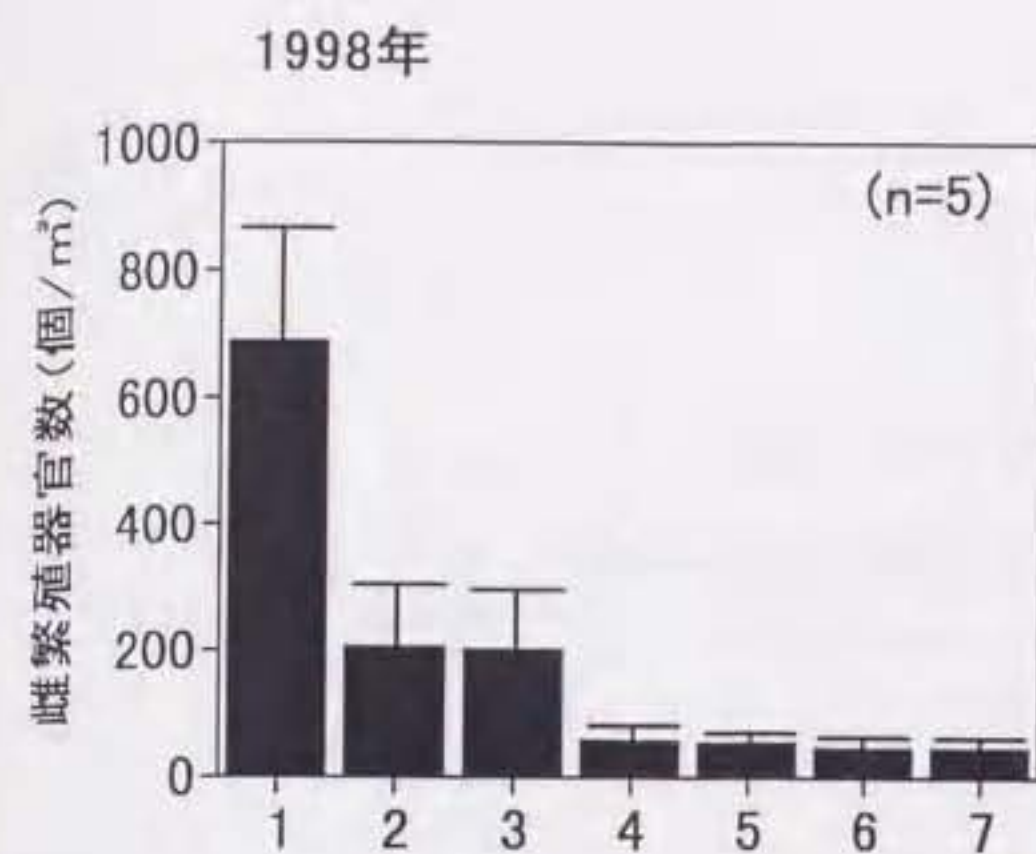


図6-4. コナラの雌繁殖器官数(平均値±標準偏差)の減少過程(上図:調査地A、下図:調査地B).

X軸の数字は雌繁殖器官の发育ステージを示す.

1:開花時、2:雌花の发育不全後、3:PPFギルド昆虫の摂食後、4:堅果の发育不全後、5:IAFギルド昆虫の摂食後、6:MAFギルド昆虫の摂食後、7:変質後
カッコ内の数字は、調査木の数を示す.

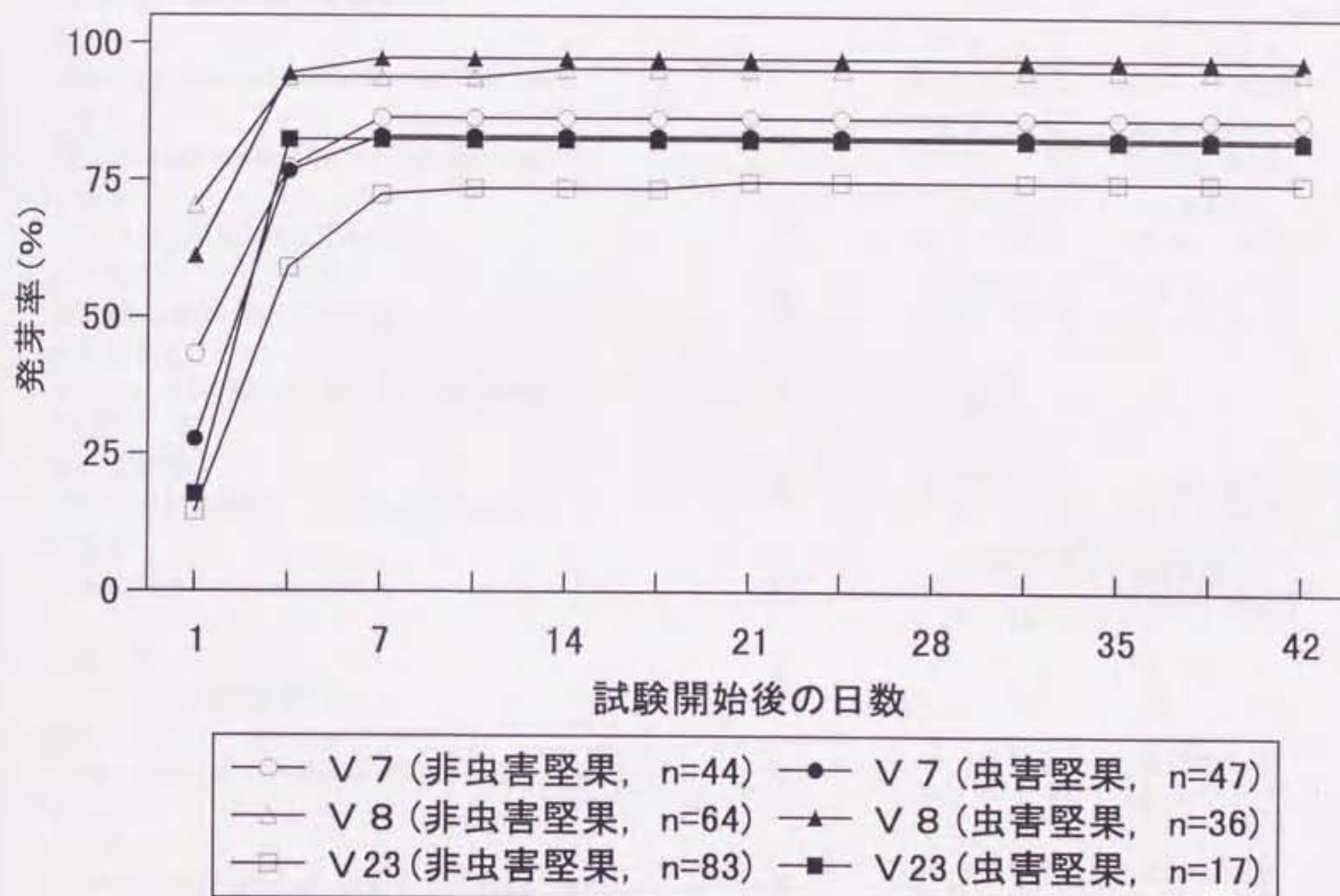


図 7-1. アベマキにおける虫害堅果と非虫害堅果の発芽率の経過.

表2-1. 調査地Aの植生調査プロット(10×25m)に出現した樹木(樹高≥1.3m)の個体数、胸高直径および樹高.

樹種	出現個体数* (本)	胸高直径** (cm)	樹高** (m)
アカマツ (<i>Pinus densiflora</i> Sieb. et Zucc.)	20	14.6±4.3 (9.8 - 23.8)	8.6±1.7 (6.1 - 11.8)
アベマキ (<i>Quercus variabilis</i> Blume)	1	19.9	14.5
コナラ (<i>Quercus serrata</i> Thunb. ex Murray)	6	17.8±9.3 (5.7 - 33.5)	10.7±2.4 (7.0 - 13.5)
アラカシ (<i>Quercus glauca</i> Thunb. ex Murray)	12	3.8±2.9 (0.4 - 7.6)	4.9±2.6 (1.4 - 9.3)
サカキ (<i>Cleyera japonica</i> Thunb.)	3	3.1±1.0 (2.1 - 4.1)	2.9±0.4 (2.5 - 3.3)
ヒサカキ (<i>Eurya japonica</i> Thunb.)	62	2.3±2.1 (0.5 - 17.3)	2.8±1.1 (1.4 - 5.3)
アズキナシ (<i>Sorbus alnifolia</i> (Seib. et Zucc.) C. Koch.)	1	5.9	7.7
カナメモチ (<i>Photinia glabra</i> (Thunb.) Maxim.)	2	2.0±0.6 (1.6 - 2.4)	3.8±0.2 (3.7 - 4.0)
ソヨゴ (<i>Ilex pedunculosa</i> Miq.)	44	7.6±4.3 (0.5 - 19.3)	6.8±2.8 (1.7 - 15.4)
アオハダ (<i>Ilex macropoda</i> Miq.)	5	4.3±1.0 (3.3 - 5.8)	6.3±1.0 (4.7-7.2)
タカノツメ (<i>Evodiopanax innovans</i> (Sieb. et Zucc.) Nakai)	9	4.4±1.7 (2.7 - 7.4)	5.9±1.2 (3.8 - 7.7)
ネジキ (<i>Lyonia ovalifolia</i> (Wall.) Drude var. <i>elliptica</i> (Seib. et Zucc.) Hand.-Mazz.)	5	5.6±1.7 (3.7 - 6.6)	5.9±1.2 (4.4 - 7.0)
シャシャンボ (<i>Vaccinium bracteatum</i> Thunb.)	11	4.5±2.8 (1.0 - 9.6)	4.6±1.9 (2.3 - 8.6)
合計	181		

* 萌芽しているものは、それぞれを1個体として取り扱った.

** 平均値 ± 標準偏差(最小値 - 最大値).

表2-2. 調査地Bの植生調査プロット(15×20m)に出現した樹木(樹高≥1.3m)の個体数、胸高直径および樹高(参鍋(1994)より作成)。

樹種	出現個体数* (本)	胸高直径** (cm)	樹高** (m)
アベマキ (<i>Quercus variabilis</i> Blume)	1	36.1	15.1
コナラ (<i>Quercus serrata</i> Thunb. ex Murray)	8	23.2±2.6 (19.0 - 26.5)	12.8±0.6 (11.8 - 13.5)
アラカシ (<i>Quercus glauca</i> Thunb. ex Murray)	1	8.9	7.8
モッコク (<i>Ternstroemia gymnanthera</i> (Wright et Arn.) Beddome)	1	4.5	4.9
サカキ (<i>Cleyera japonica</i> Thunb.)	15	3.7±3.3 (0.7 - 9.6)	4.1±3.8 (1.3 - 8.1)
ヒサカキ (<i>Eurya japonica</i> Thunb.)	37	2.6±1.3 (0.8 - 6.1)	3.2±1.1 (1.5 - 6.0)
ウラジロノキ (<i>Sorbus japonica</i> (Decne.) Hedlund)	1	8.1	7.3
ウリカエデ (<i>Accer crataegifolium</i> Sieb. et Zucc.)	8	5.5±3.3 (0.9 - 10.3)	5.3±2.4 (1.6 - 8.5)
ソヨゴ (<i>Ilex pedunculosa</i> Miq.)	38	7.7±4.3 (0.9 - 17.6)	6.7±2.7 (1.4 - 11.3)
アオハダ (<i>Ilex macropoda</i> Miq.)	14	7.7±7.7 (0.9 - 14.4)	6.7±6.7 (1.5 - 10.2)
タカノツメ (<i>Evodiopanax innovans</i> (Sieb. et Zucc.) Nakai)	6	5.4±3.7 (1.4 - 10.5)	5.2±2.7 (2.1 - 8.6)
ネジキ (<i>Lyonia ovalifolia</i> (Wall.) Drude var. <i>elliptica</i> (Seib. et Zucc.) Hand.-Mazz.)	4	8.5±4.7 (3.9 - 14.9)	7.2±2.5 (4.4 - 10.4)
シャシャンボ (<i>Vaccinium bracteatum</i> Thunb.)	1	8.5	7.6
ミヤマガマズミ (<i>Viburnum wrightii</i> Miq.)	1	2.1	2.8
ツクバネウツギ (<i>Abelia spathulata</i> Sieb. et Zucc.)	1	1.4	2.1
合計	137		

* 萌芽しているものは、それぞれを1個体として取り扱った。

** 平均値 ± 標準偏差(最小値 - 最大値)。

表 3-1. トラップを設置した樹木個体の胸高直径および樹高.

樹種	樹木番号	胸高直径 (cm)	樹高 (m)
アベマキ	V 1 (実験 1)	23.0	18.0
	V 2 (実験 1)	29.0	18.5
	V 3 (実験 1)	36.0	21.5
	V 4 (実験 1)	22.0	20.5
	V 5 (実験 1)	33.0	19.0
	V 6 (実験 2)	24.0	11.0
コナラ	S 1 (実験 1)	24.0	11.9
	S 2 (実験 1)	18.0	12.4
	S 3 (実験 1)	35.0	13.5
	S 4 (実験 1)	25.0	16.2
	S 5 (実験 1)	21.0	10.1
	S 6 (実験 2)	21.0	10.0

表3-2. アベマキおよびコナラの散布前堅果を摂食する昆虫類(実験1、2および3).

目	科	種	寄主植物
甲虫目	オトシブミ科	ハイイロチョッキリ (<i>Mechoris ursulus</i> (Roelofs))	コナラ
		クヌギシギゾウムシ** (<i>Curculio robustus</i> (Roelofs))	アベマキ
	ゾウムシ科	クリシギゾウムシ** (<i>Curculio sikkimensis</i> (Heller))	コナラ
		未同定種 (<i>Curculionidae</i> sp. 1)	アベマキ
		クリノミキクイムシ (<i>Poecilips cardamomi</i> (Schaufuss))	アベマキ、コナラ
膜翅目	タマバチ科	未同定種	コナラ
鱗翅目	ネマルハキバガ科	未同定種** (<i>Blastobasidae</i> sp.)	アベマキ
		ネモロウサヒメハマキ** (<i>Pammene nemorosa</i> Kuznetzov)	アベマキ
	ハマキガ科	ヨツメヒメハマキ** (<i>Cydia danilevskyi</i> (Kuznetzov))	コナラ
		サンカクモンヒメハマキ** (<i>Cydia glandicolana</i> (Danilevsky))	アベマキ、コナラ
		シロツメモンヒメハマキ** (<i>Cydia amurensis</i> (Danilevsky))	コナラ
	ヤガ科	ネスジキノカワガ* (<i>Characoma ruficirra</i> (Hampson))	アベマキ

* 実験3の未熟堅果から羽化した.

** 実験3の成熟堅果から羽化した.

表 3-3. 本調査地で確認された種子食昆虫の寄主植物.

昆虫種	寄主植物					
	クヌギ	アベマキ	ミズナラ	コナラ	アラカシ	シラカシ
甲虫目						
ハイイロチョッキリ				●○ ^{1, 3, 4}	○ ³	○ ³
クヌギシギゾウムシ	○ ²	●				
クリシギゾウムシ			○ ^{5, 6}	●○ ^{1, 3, 4}	○ ³	○ ³
シギゾウムシ属の一種		●				
クリノミキクイムシ		●		●○ ^{3, 4}	○ ³	○ ³
膜翅目						
タマバチ科の一種			○ ⁸	●○ ⁶		
鱗翅目						
ネマルハキバガ科の一種		●	○ ^{5, 6}	○ ³	○ ³	○ ³
ネモロウサヒメハマキ		●	○ ^{5, 6}			
ヨツメヒメハマキ			○ ^{5, 6}	●		○ ³
サンカクモンヒメハマキ	△	●△	○ ^{5, 6}	●△	△	△
シロツメモンヒメハマキ	△	△	△	●△	△	○ ³
ネスジキノカワガ	○ ⁷	●○ ⁷		○ ⁷		

●: 本研究

○: 過去の記載 (¹Matsuda (1982), ²森本 (1984), ³上田ら (1992), ⁴Fujii (1993), ⁵前藤 (1993), ⁶Maeto (1995), ⁷寺本 (1993) および ⁸湯川・柊田 (1996))

△: 寺本 (1993) により推測された寄主植物

表4-1. アベマキおよびコナラの成熟堅果から脱出した種子食昆虫の種類と個体数.

樹種	昆虫種	堅果採集年	個体数		
			1997	1998	1999
アベマキ	クヌギシギゾウムシ	1996	1♀3♂	1♂	脱出なし
		1997	—	5♂5♀	1♀
	クリシギゾウムシ	1996	脱出なし	脱出なし	脱出なし
		1997	—	1♂	脱出なし
	サンカクモンヒメハマキ	1996	1♀	脱出なし	脱出なし
		1997	—	6♀4♂	脱出なし
コナラ	ハイイロチョッキリ	1996	13♀5♂	脱出なし	脱出なし
		1997	—	23♀27♂	1♀1♂
	クリシギゾウムシ	1996	1♀	2♀1♂	脱出なし
		1997	—	1♀3♂	6♀1♂
	ヨツメヒメハマキ	1996	1♀2♂	脱出なし	脱出なし
		1997	—	2♂	脱出なし
	サンカクモンヒメハマキ	1996	33♀22♂	脱出なし	脱出なし
		1997	—	36♀32♂	脱出なし
	キバガ科の一種	1996	脱出なし	脱出なし	脱出なし
		1997	—	2*	脱出なし

* この種はオスとメスの区別が不可能であった.

表4-2. 連続網掛け法において網袋内に落下したアベマキ2年果の数とその内部状態.

調査年	処理区	A	B	C	D	E
	網袋数	5	5	4	7	13
1997	健全	1 (3.4)	7 (21.2)	11 (57.9)	17 (68.0)	13 (59.1)
	発育不全	6 (20.7)	3 (9.1)	0 (0.0)	2 (8.0)	1 (4.5)
	虫害	22 (75.9)	23 (69.7)	8 (42.1)	6 (24.0)	8 (36.4)
	変質	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)
	合計	29 (100.0)	33 (100.0)	19 (100.0)	25 (100.0)	22 (100.0)
1998	網袋数	5	5	4	5	
	健全	8 (20.5)	8 (18.2)	8 (47.0)	13 (56.5)	
	発育不全	2 (5.1)	1 (2.3)	1 (5.9)	2 (8.7)	
	虫害	28 (71.8)	35 (79.5)	7 (41.2)	8 (34.8)	
	変質	1 (2.6)	0 (0.0)	1 (5.9)	0 (0.0)	
	合計	39 (100.0)	44 (100.0)	17 (100.0)	23 (100.0)	

カッコ内の数字は比率(%)を示す.

表4-3. 連続網掛け法において網袋内に落下したコナラ堅果の数とその内部状態.

調査年	処理区	A	B	C	D	E
	網袋数	5	5	5	5	
1997	健全	2 (1.5)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	
	発育不全	91 (68.9)	39 (53.4)	26 (60.5)	4 (100.0)	
	虫害	39 (29.5)	34 (46.6)	17 (39.5)	0 (0.0)	
	変質	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	
	合計	132 (100.0)	73 (100.0)	43 (100.0)	4 (100.0)	
	網袋数	4	3	3	5	5
1998	健全	133 (83.6)	56 (62.2)	44 (77.2)	176 (82.6)	113 (85.6)
	発育不全	69 (33.0)	25 (27.8)	11 (19.3)	20 (9.4)	1 (0.8)
	虫害	4 (1.9)	0 (0.0)	1 (1.8)	8 (3.8)	16 (12.1)
	変質	3 (1.4)	9 (10.0)	1 (1.8)	9 (4.2)	2 (1.5)
	合計	209 (100.0)	90 (100.0)	57 (100.0)	213 (100.0)	132 (100.0)

カッコ内の数字は比率(%)を示す.

表4-4. 連続網掛け法において網袋内に落下したアベマキ2年果(発育不全、虫害および健全)の長さ(平均値±標準偏差).

1997年

内部状態	堅果の長さ(mm)				
	処理区 A	処理区 B	処理区 C	処理区 D	処理区 E
発育不全	4.25±0.82 ^a (3)	6.41±3.27 ^{ab} (3)		4.98±0.95 ^a (2)	4.72 ^a (1)
クヌギシギゾウムシ とクリシギゾウムシ	-	-	-	22.44±0.62 ^b (4)	20.55±2.24 ^a (6)
シギゾウムシ属の一種	3.27 ^a (1)	-	-	-	-
クリノミキクイムシ	5.35 ^a (1)	6.15 ^{ab} (1)	-	-	-
ハマキガ類	-	-	-	-	21.88±0.33 ^a (2)
ネスジキノカワガ	5.14±0.51 ^a (9)	5.58±2.51 ^a (18)	5.68±0.81 ^a (5)	-	-
その他の鱗翅目	-	-	-	20.11 ^{ab} (1)	-
健全	22.07 ^a (1)	20.39±2.46 ^b (7)	21.83±0.94 ^b (11)	20.81±1.95 ^{ab} (17)	20.39±1.69 ^a (13)

1998年

内部状態	堅果の長さ(mm)			
	処理区 A	処理区 B	処理区 C	処理区 D
発育不全	5.41±0.89 ^{ab} (2)	3.56 ^{ab} (1)	5.25 ^a (1)	8.72±3.20 ^a (2)
クヌギシギゾウムシ とクリシギゾウムシ	-	-	-	19.35±1.81 ^a (3)
ネスジキノカワガ	4.62±1.18 ^a (9)	5.50±0.74 ^a (21)	5.23±0.63 ^a (3)	4.96 ^a (1)
その他の鱗翅目	-	-	18.63 ^b (1)	21.16 ^a (1)
健全	19.20±3.88 ^b (8)	20.67±1.34 ^b (8)	21.90±0.83 ^c (8)	22.32±1.50 ^b (13)

カッコ内の数字は長さを測定した堅果の数を示す.

異なる英文字を付した平均値は、同列内において有意差があることを示す(Kruskal-Wallis test, $p < 0.05$).

表4-5. 連続網掛け法において網袋内に落下したコナラ堅果(発育不全、虫害および健全)の長さ(平均値±標準偏差).

1997年

内部状態	堅果の長さ(mm)			
	処理区 A	処理区 B	処理区 C	処理区 D
発育不全	3.47±1.62 ^a (4)	-	-	-
タマバチ科の一種	2.22±0.32 ^a (2)	2.25±0.69 (3)	-	-
健全	22.43±3.38 ^a (2)	-	-	-

1998年

内部状態	堅果の長さ(mm)				
	処理区 A	処理区 B	処理区 C	処理区 D	処理区 E
発育不全	3.86±3.15 ^a (61)	6.74±3.16 ^a (20)	8.29±3.00 ^a (11)	5.98±5.97 ^a (14)	-
ハイイロチョッキリ	-	-	-	14.57±1.03 ^a (3)	21.68 ^a (1)
クリシギゾウムシ	-	-	-	-	22.64±1.28 ^a (3)
ハマキガ類と キバガ科の一種	22.34±1.00 ^b (3)	-	23.57 ^b (1)	16.79±1.12 ^a (5)	21.60±1.58 ^a (12)
健全	21.58±1.56 ^b (133)	20.87±1.79 ^b (56)	21.94±1.52 ^b (44)	21.38±1.97 ^b (176)	22.04±1.61 ^a (113)

カッコ内の数字は長さを測定した堅果の数を示す.

異なる英文字を付した平均値は、同列内において有意差があることを示す(Kruskal-Wallis test, $p < 0.05$).

表5-1. 調査木の各樹冠層の地上高、厚さおよび調査年.

樹種	樹木番号	樹冠層	地上高(m)	樹冠厚(m)	調査年
アベマキ	V10	上層部	10.4 - 12.9	2.5	1997~1999年
		中層部	8.9 - 10.4	1.5	
		下層部	6.4 - 8.9	2.5	
	V11*	上層部			1997~1998年
		中層部			
		下層部			
	V12	上層部	13.0 - 14.4	1.4	1998~1999年
		中層部	11.4 - 13.0	1.6	
		下層部	8.4 - 11.4	3.0	
コナラ	S10	上層部	10.5 - 13.0	2.5	1997~1999年
		中層部	9.0 - 10.5	1.5	
		下層部	6.0 - 9.0	3.0	
	S11	上層部	10.0 - 11.5	1.5	1997~1999年
		中層部	8.6 - 10.0	1.4	
		下層部	6.2 - 8.6	2.4	

* V11は1998年の台風の強風で倒れたため各樹冠層の地上高を測定できなかった.

表5-2. 調査木の各樹冠層におけるマーキング堅果数.

樹種	樹木番号	樹冠層	マーキング堅果数		
			1997年	1998年	1999年
アベマキ	V10	上層部	未計測(未計測)	334(2)	597(5)
		中層部	未計測(未計測)	182(5)	307(26)
		下層部	未計測(未計測)	37(8)	63(2)
	V11	上層部	未計測(未計測)	58(0)	—
		中層部	未計測(未計測)	9(0)	—
		下層部	未計測(未計測)	2(0)	—
	V12	上層部	—	150(7)	108(12)
		中層部	—	252(33)	141(33)
		下層部	—	60(7)	27(14)
コナラ	S10	上層部	未計測(未計測)	901(93)	171(64)
		中層部	未計測(未計測)	90(15)	39(21)
		下層部	未計測(未計測)	0(0)	3(1)
	S11	上層部	未計測(未計測)	2893(142)	1369(678)
		中層部	未計測(未計測)	465(25)	387(131)
		下層部	未計測(未計測)	40(1)	78(10)

カッコ内の数字は2回目(9月)にマーキングした堅果数を示す.

表5-3. 樹冠各層ごとの落下堅果数.

樹種	樹木番号	樹冠層	落下堅果数(個/5トラップ)		
			1997年	1998年	1999年
アベマキ	V10	上層部	115(35.1)	68(56.2)	60(45.1)
		中層部	97(29.7)	26(21.5)	19(14.3)
		下層部	27(8.3)	4(3.3)	10(7.5)
		不明	88(26.9)	23(19.0)	44(33.1)
	V11	上層部	113(40.6)	10(50.0)	—
		中層部	15(5.4)	0(0.0)	—
		下層部	3(1.1)	0(0.0)	—
		不明	147(52.9)	10(50.0)	—
	V12	上層部	—	40(28.6)	15(25.4)
		中層部	—	51(36.4)	18(30.5)
		下層部	—	1(0.7)	8(13.6)
		不明	—	48(34.3)	18(30.5)
コナラ	S10	上層部	0(0.0)	107(41.0)	15(30.6)
		中層部	0(0.0)	3(1.1)	1(2.0)
		下層部	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)
		不明	29(100.0)	151(57.9)	33(67.3)
	S11	上層部	48(28.6)	386(67.0)	256(62.4)
		中層部	8(4.8)	34(5.9)	39(9.5)
		下層部	3(1.8)	2(0.3)	7(1.7)
		不明	109(64.9)	154(26.7)	108(26.3)

カッコ内の数字は落下堅果の総数に対する割合(%)を示す.

表5-4. 調査木の各樹冠層における堅果の内部状態.

樹木番号	樹冠層	1997年				1998年				1999年			
		健全	発育不全	虫害	変質	健全	発育不全	虫害	変質	健全	発育不全	虫害	変質
V10	上層部	1 (0.9)	31 (27.0)	83 (72.2)	0 (0.0)	0 (0.0)	9 (13.2)	59 (86.8)	0 (0.0)	0 (0.0)	14 (23.3)	46 (76.7)	0 (0.0)
	中層部	0 (0.0)	32 (33.0)	65 (67.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	6 (23.1)	20 (76.9)	0 (0.0)	0 (0.0)	1 (5.3)	18 (94.7)	0 (0.0)
	下層部	2 (7.4)	12 (44.4)	13 (48.1)	0 (0.0)	0 (0.0)	1 (25.0)	3 (75.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	10 (100.0)	0 (0.0)
V11	上層部	7 (6.2)	32 (28.3)	71 (62.8)	3 (2.7)	0 (0.0)	0 (0.0)	10 (100.0)	0 (0.0)	-	-	-	-
	中層部	1 (6.7)	3 (20.0)	11 (73.3)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	-	-	-	-
	下層部	0 (0.0)	1 (33.3)	2 (66.7)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	-	-	-	-
V12	上層部	-	-	-	-	0 (0.0)	11 (27.5)	29 (72.5)	0 (0.0)	0 (0.0)	3 (20.0)	12 (80.0)	0 (0.0)
	中層部	-	-	-	-	0 (0.0)	17 (33.3)	34 (66.7)	0 (0.0)	0 (0.0)	7 (38.9)	10 (55.5)	1 (5.6)
	下層部	-	-	-	-	0 (0.0)	0 (0.0)	1 (100.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	4 (50.0)	4 (50.0)	0 (0.0)
S10	上層部	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	11 (10.3)	58 (54.2)	37 (34.6)	1 (0.9)	3 (20.0)	3 (20.0)	6 (40.0)	3 (20.0)
	中層部	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	1 (33.3)	2 (66.7)	0 (0.0)	0 (0.0)	1 (100.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)
	下層部	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)
S11	上層部	0 (0.0)	45 (93.8)	3 (6.3)	0 (0.0)	9 (2.3)	351 (90.9)	25 (6.5)	1 (0.3)	16 (6.3)	145 (56.6)	80 (31.3)	15 (5.9)
	中層部	0 (0.0)	8 (100.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	1 (2.9)	32 (94.1)	1 (2.9)	0 (0.0)	5 (12.8)	24 (61.5)	9 (23.1)	1 (2.6)
	下層部	0 (0.0)	3 (100.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	2 (100.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	5 (71.4)	2 (28.6)	0 (0.0)

カッコ内の数字は、各樹冠層の堅果の総数に対する割合(%)を示す.

表5-5. アベマキ調査木の各樹冠層で確認された種子食昆虫(1997年).

調査木	樹冠層	IAFギルド昆虫		IAF and/or MAF ギルド昆虫		MAFギルド昆虫		
		シギゾウムシ属の 一種	ネスジキノカワガ	クリノミキクイムシ	クスギシギゾウムシ と クリシギゾウムシ	ハマキガ類 と ネマルハマキバガ科の一種	その他の 鱗翅目	
V10	上層部	* (2)	* (57)	* (2)				
	中層部		* (43)	* (2)				
	下層部		* (8)				* (1)	
V11	上層部		* (42)	* (1)	* (7)		* (2)	
	中層部		* (8)				* (1)	
	下層部		* (1)		* (1)			

アスタリスク(*)は摂食が確認されたことを示す.

カッコ内の数字は摂食された堅果の数を示す.

表5-6. アベマキ調査木の各樹冠層で確認された種子食昆虫(1998年).

調査木	樹冠層	IAFギルド昆虫		IAF and/or MAF ギルド昆虫	MAFギルド昆虫		
		シギゾウムシ属の 一種	ネスジキノカワガ	クリノミキクイムシ	クヌギシギゾウムシ と クリシギゾウムシ	ハマキガ類 と ネマルハマキバガ科の一種	その他の 鱗翅目
V10	上層部	* (1)	* (41)				
	中層部		* (15)		* (3)		* (1)
	下層部				* (1)	* (1)	* (1)
V11	上層部		* (7)				
	中層部						
	下層部						
V12	上層部		* (20)				
	中層部		* (20)		* (1)		* (2)
	下層部						

アスタリスク(*)は摂食が確認されたことを示す.

カッコ内の数字は摂食された堅果の数を示す.

表5-7. アベマキ調査木の各樹冠層で確認された種子食昆虫(1999年).

調査木	樹冠層	IAFギルド昆虫		IAF and/or MAF ギルド昆虫		MAFギルド昆虫		
		シギゾウムシ属の 一種	ネスジキノカワガ	クリノミキクイムシ	クヌギシギゾウムシ と クリシギゾウムシ	ハマキガ類 と ネマルハマキバガ科の一種	その他の 鱗翅目	
V10	上層部		* (21)	* (7)	* (1)			
	中層部		* (9)	* (4)				
	下層部		* (4)	* (3)				
V12	上層部		* (4)	* (1)	* (1)			
	中層部		* (3)	* (2)	* (2)			
	下層部				* (3)			* (1)

アスタリスク(*)は摂食が確認されたことを示す.

カッコ内の数字は摂食された堅果の数を示す.

表5-8. コナラ調査木の各樹冠層で確認された種子食昆虫(1997年).

調査木	樹冠層	PFFギルド昆虫	IAFギルド昆虫	MAFギルド昆虫	
		タマバチ科の一種	ハイイロチョッキリ (成虫による吸汁)	ハイイロチョッキリ	クリノミクイムシ
	上層部				ハマキガ類 と キバガ科の一種
S10	中層部				
	下層部				
	上層部				
S11	中層部	* (3)			
	下層部				

アスタリスク(*)は摂食が確認されたことを示す.

カッコ内の数字は摂食された堅果の数を示す.

表5-9. コナラ調査木の各樹冠層で確認された種子食昆虫(1998年).

調査木	樹冠層	PFFギルド昆虫	IAFギルド昆虫	MAFギルド昆虫		
		タマバチ科の一種	ハイイロチヨツキリ (成虫による吸汁)	ハイイロチヨツキリ	クリノミクイムシ	ハマキガ類 と キバガ科の一種
S10	上層部		* (9)	* (12)	* (8)	* (1) * (8)
	中層部					
	下層部					
S11	上層部	* (1)	* (12)	* (2)	* (1)	* (9)
	中層部	* (1)				
	下層部					

アスタリスク(*)は摂食が確認されたことを示す.

カッコ内の数字は摂食された堅果の数を示す.

表5-10. コナラ調査木の各樹冠層で確認された種子食昆虫(1999年).

調査木	樹冠層	PFFギルド昆虫	IAFギルド昆虫	MAFギルド昆虫		
		タマバチ科の一種	ハイイロチヨツキリ (成虫による吸汁)	ハイイロチヨツキリ	クリノミキクイムシ	ハマキガ類 と キバガ科の一種
S10	上層部		* (3)		* (1)	* (1)
	中層部					
	下層部					
S11	上層部		* (8)	* (6)	* (13)	* (7)
	中層部				* (5)	* (1)
	下層部					* (4)
						* (2)

アスタリスク(*)は摂食が確認されたことを示す.

カッコ内の数字は摂食された堅果の数を示す.

表6-1. 調査地Aにおいて種子トラップを設置した樹木個体の胸高直径、樹高および樹冠の厚さ。

樹種	樹木番号	胸高直径 (cm)	樹高 (m)	樹冠の厚さ* (m)
アベマキ	V13	23.0	11.5	6.2
	V14	23.0	11.7	6.6
	V15	25.0	15.5	8.6
	V16	20.0	17.0	8.2
	V17	36.0	17.0	13.7

コナラ	S1	24.0	11.9	7.6
	S2	18.0	12.4	6.6
	S3	35.0	13.5	9.1
	S5	21.0	10.1	4.5
	S13	18.0	9.9	5.4

* 樹冠の厚さは、以下の式を用いて算出した。

樹冠の厚さ = 樹高 - 生枝下高。

表6-2. 調査地Bにおいて種子トラップを設置した樹木個体の胸高直径、樹高および樹冠の厚さ。

樹種	樹木番号	胸高直径 (cm)	樹高 (m)	樹冠の厚さ* (m)
アベマキ	V18	20.0	8.2	4.6
	V19	91.0	9.9	6.4
	V20	19.0	8.7	4.7
	V21	20.0	9.1	5.1
	V22	22.0	9.2	4.1
<hr/>				
コナラ	S14	21.0	9.0	3.2
	S15	12.0	8.4	5.9
	S16	14.0	9.1	3.7
	S17	8.0	7.8	2.3
	S18	20.0	9.7	4.6
	S19	14.0	9.4	5.4
	S20	11.0	8.8	5.4
	S21	13.0	9.4	5.7
	S22	17.0	9.2	4.1
	S23	10.0	8.6	2.1
	S24	14.0	9.1	4.4
	S25	25.0	10.1	6.9
	S26	24.0	9.7	6.2
	S27	13.0	9.2	3.9

* 樹冠の厚さは、以下の式を用いて算出した。

樹冠の厚さ = 樹高 - 生枝下高。

表6-3. アベマキにおける雌繁殖器官(1年果と2年果)の単位面積(1 m²)あたりの落下量
(平均値±標準偏差).

調査地	内部状態	1997-1998	1998-1999
A (大学構内)	雌繁殖器官	90.2±20.5	81.8±29.3
	発育不全(1年果)	6.0± 4.1	21.0±13.1
	発育不全(2年果)	22.6±16.0	16.2±12.1
	虫害(2年果)	56.8±31.8	44.4±19.9
	変質(2年果)	0.2± 0.4	0
	健全(2年果)	4.6± 4.5	0.2± 0.4
B (東山公園)	雌繁殖器官	18.8± 9.3	22.8±23.9
	発育不全(1年果)	1.8± 1.9	5.6± 5.3
	発育不全(2年果)	13.8± 7.6	10.8±13.7
	虫害(2年果)	2.8± 3.1	6.2±10.0
	変質(2年果)	0.2± 0.4	0
	健全(2年果)	0.2± 0.4	0.2± 0.4

表6-4. コナラにおける雌繁殖器官(雌花と堅果)の単位面積(1 m²)あたりの落下量(平均値±標準偏差).

調査地	内部状態	1998	1999
A (大学構内)	雌繁殖器官	687.6±179.5	511.8±142.1
	発育不全(雌花)	482.6±151.0	252.8±119.5
	発育不全(堅果)	142.2± 82.4	85.0± 96.2
	虫害(堅果)	16.0± 7.6	41.0± 44.0
	変質(堅果)	0.6± 0.5	12.6± 14.9
	健全(堅果)	46.2± 17.0	120.4±128.5

B (東山公園)	雌繁殖器官	334.0±228.3	174.2±105.3
	発育不全(雌花)	237.3±132.0	76.6± 47.5
	発育不全(堅果)	66.7± 83.0	48.6± 44.2
	虫害(堅果)	4.8± 5.9	14.8± 15.8
	変質(堅果)	10.9± 10.5	5.1± 6.5
	健全(堅果)	14.4± 18.6	29.1± 28.6

表6-5. アベマキにおける雌繁殖器官(1年果と2年果)の内部状態の割合(%) (平均値±標準偏差).

調査地	変数	1997-1998	1998-1999
A (大学構内)	発育不全(1年果)	6.4± 4.8	23.3± 9.3
	発育不全(2年果)	27.1±20.3	21.9±17.0
	虫害(2年果)	60.7±25.2	54.4±16.8
	変質(2年果)	0.2± 0.4	0
	健全(2年果)	5.7± 5.3	0.5± 1.1
B (東山公園)	発育不全(1年果)	12.7±16.0	40.3±42.3
	発育不全(2年果)	73.0±14.7	37.6±31.7
	虫害(2年果)	12.9±10.5	21.7±21.0
	変質(2年果)	0.7± 1.5	0
	健全(2年果)	0.7± 1.5	0.3± 0.7

表6-6. コナラにおける雌繁殖器官(雌花と堅果)の内部状態の割合(%) (平均値±標準偏差).

調査地	変数	1998	1999
A (大学構内)	発育不全(雌花)	70.6±12.9	50.2±25.9
	発育不全(堅果)	20.4±11.3	15.5±8.2
	虫害(堅果)	2.3±1.2	7.6±3.4
	変質(堅果)	0.1±0.1	2.5±2.6
	健全(堅果)	6.6±1.7	24.1±14.8
B (東山公園)	発育不全(雌花)	78.3±14.0	50.8±24.6
	発育不全(堅果)	14.6±11.6	23.9±15.9
	虫害(堅果)	1.1±0.9	7.7±4.9
	変質(堅果)	2.8±2.3	3.2±4.4
	健全(堅果)	3.2±2.9	14.4±7.6

表6-7. 雌繁殖器官の死亡要因と変動主要因分析の結果.

アベマキ		1997-1998年					1998-1999年				
調査地	死亡要因	平均	標準偏差	回帰係数	決定係数	平均	標準偏差	回帰係数	決定係数		
A	1年果の発育不全	k1 0.029	0.022	-0.009	0.044	0.117	0.052	0.260	0.844		
	2年果の発育不全	k2 0.168	0.154	-0.230	0.655	0.160	0.135	-0.229	0.098		
	IAFギルド昆虫による摂食	k3 0.823	0.528	0.838	0.740	1.547	0.350	1.600	0.705		
	MAFギルド昆虫による摂食	k4 0.389	0.224	0.258	0.390	0.060	0.135	-0.626	0.735		
	変質	k5 0.060	0.135	0.143	0.329	0	0	0			
	1年果の発育不全	k1 0.066	0.088	-0.192	0.213	0.290	0.342	-0.351	0.193		
	2年果の発育不全	k2 0.811	0.256	-0.384	0.101	0.399	0.346	0.353	0.192		
	IAFギルド昆虫による摂食	k3 0.200	0.205	0.577	0.358	0.340	0.232	0.339	0.391		
	MAFギルド昆虫による摂食	k4 0.095	0.213	0.612	0.370	0.156	0.348	0.659	0.659		
	変質	k5 0.060	0.135	0.386	0.370	0	0	0			
コナラ		1998年					1999年				
調査地	死亡要因	平均	標準偏差	回帰係数	決定係数	平均	標準偏差	回帰係数	決定係数		
A	雌花の発育不全	k1 0.561	0.176	0.562	0.182	0.367	0.285	0.789	0.911		
	PPFギルド昆虫による摂食	k2 0.010	0.007	0.044	0.685	0.001	0.001	-0.001	0.057		
	堅果の発育不全	k3 0.511	0.118	-0.002	6.18E-006	0.173	0.059	0.096	0.319		
	IAFギルド昆虫による摂食	k4 0.031	0.031	0.128	0.306	0.018	0.007	0.003	0.029		
	MAFギルド昆虫による摂食	k5 0.075	0.045	0.287	0.727	0.108	0.047	0.113	0.701		
	変質	k6 0.005	0.005	-0.019	0.248	0.040	0.023	-0.001	0.000		
	雌花の発育不全	k1 0.761	0.322	0.516	0.412	0.380	0.301	0.924	0.669		
	PPFギルド昆虫による摂食	k2 0.000	0.001	-0.001	0.172	0	0	0			
	堅果の発育不全	k3 0.439	0.249	0.242	0.151	0.273	0.127	-0.049	0.010		
	IAFギルド昆虫による摂食	k4 0.057	0.208	-0.073	0.020	0.025	0.038	0.095	0.451		
B	MAFギルド昆虫による摂食	k5 0.085	0.081	0.026	0.016	0.154	0.086	0.070	0.046		
	変質	k6 0.297	0.235	0.289	0.244	0.076	0.075	0.040	0.020		

表 7-1. アベマキのサンプル木における堅果の長さ、幅および虫害率.

樹木番号	採集堅果数	堅果の長さ* (mm)	堅果の幅* (mm)	虫害率 (%)
V 7	91	23.0 \pm 2.1 ^a	17.6 \pm 1.6 ^a	51.6
V 8	100	25.1 \pm 1.2 ^b	19.7 \pm 1.0 ^b	36.0
V 23	100	23.4 \pm 1.2 ^a	18.8 \pm 1.1 ^c	17.0

* 異なる英文字を付した平均値には、有意差があることを示す (Kruskal-Wallis test, $p < 0.05$).

表 7-2. 種子食昆虫による摂食の程度別のアベマキ堅果の数.

樹木番号	摂食の程度*												合計				
	0	0	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2		3	4		
健全		変質	シギゾウムシ類による摂食					鱗翅目による摂食					シギゾウムシ類および鱗翅目 による同時摂食				
V 7	41	3	27	12	7	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	91	
V 8	64	0	33	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	100	
V 23	55	28	15	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	

合計	160	31	75	14	9	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	291	

* 0: (堅果内の摂食された割合 $FD = 0\%$)、1: ($0\% < FD \leq 33\%$)、2: ($33\% < FD \leq 67\%$)、3: ($67\% < FD < 100\%$)、4: ($FD = 100\%$) (Weckerly *et al.* (1989) 参照).

表7-3. シギゾウムシ類の摂食堅果における胚軸・幼根の残存率、胚軸・幼根を有する堅果の発芽率と堅果の発芽率。

	摂食の程度 ^a					
	0	0	1	2	3	4
	健全	変質	シギゾウムシ類による摂食			
胚軸・幼根の残存率 (%) ^b	100.0 (160/160)	100.0 ^{n.s.} (31/31)	100.0 ^{n.s.} (75/75)	78.6 ^{***} (11/14)	66.7 ^{***} (6/9)	-
胚軸・幼根を有する堅果の発芽率 (%) ^b	90.0 (144/160)	54.8 ^{***} (17/31)	94.7 ^{n.s.} (71/75)	81.8 ^{n.s.} (9/11)	100.0 ^{n.s.} (6/6)	-
堅果の発芽率 (%) ^b	90.0 (144/160)	54.8 ^{***} (17/31)	94.7 ^{n.s.} (71/75)	64.3 [*] (9/14)	66.7 ^{n.s.} (6/9)	-

^a 表7-2の注釈を参照。

^b アスタリスク(*)を付した割合には、摂食の程度0(健全)の割合と有意差があることを示す(Fisher's exact probability test, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$; n.s. not significant)。



写真2-1. 調査地A(大学構内)の二次林の林況.



写真2-2. 調査地B(東山公園)の二次林の林況.



写真2-3. アベマキ堅果(上図: 1年目の堅果、下図: 2年目の成熟堅果).



写真2-4. コナラ堅果(上図: 未熟堅果、下図: 成熟堅果).



写真3-1. 調査木の樹冠下に設置したトラップ。



写真3-2. 調査地Aの林床に設置した種子食昆虫の飼育容器。

飼育容器内の土壌で種子食昆虫の幼虫が越冬し、翌年または翌々年に成虫が羽化する。

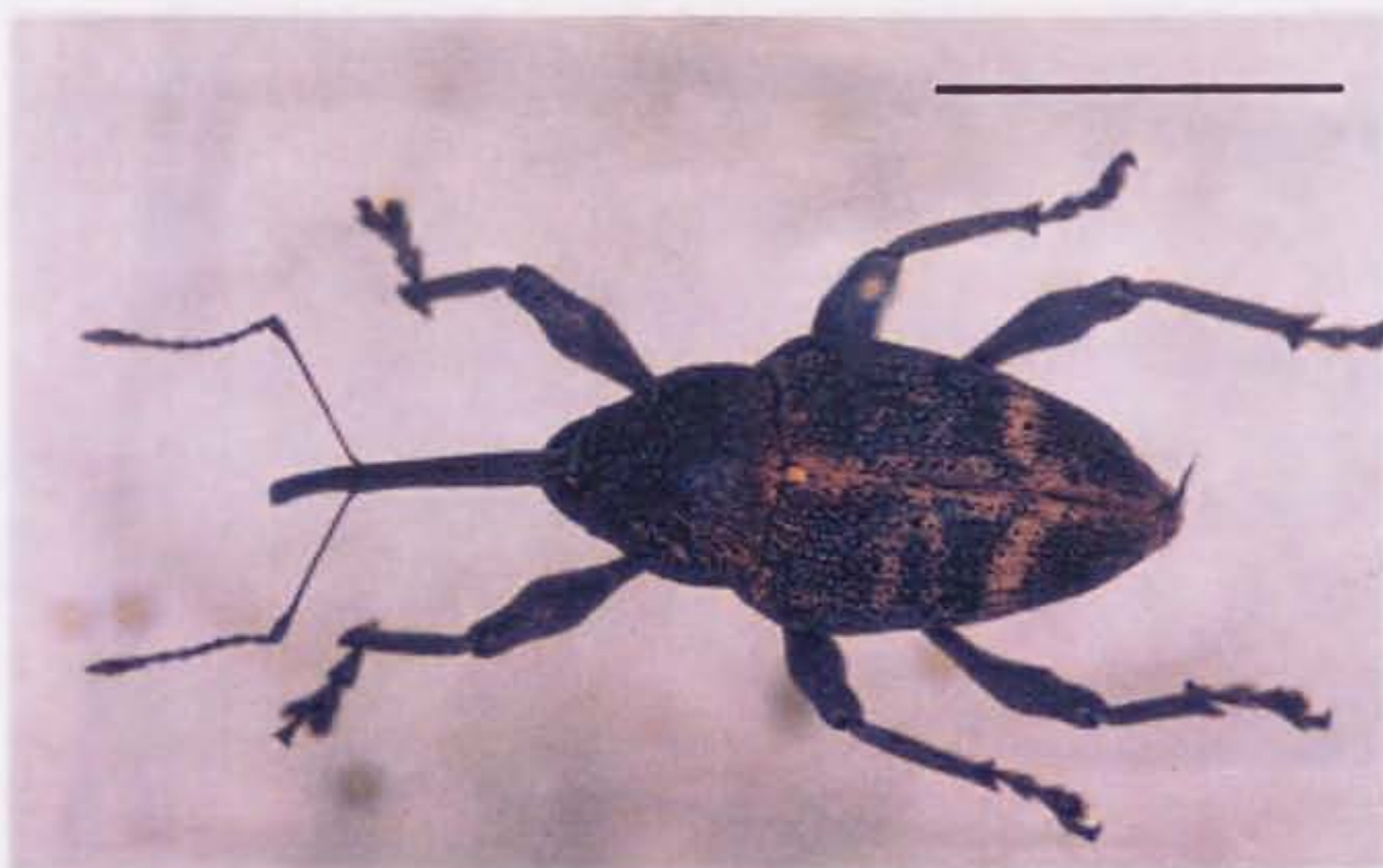


写真3-3. クヌギシギゾウムシの成虫. スケール=5 mm.



写真3-4. クリノミキクイムシの成虫. スケール=1 mm.



写真3-5. ネマルハキバガ科の一種の成虫。スケール=5mm.



写真3-6. ネモロウサヒメハマキの成虫。スケール=5mm.



写真3-7. サンカクモンヒメハマキの成虫. スケール=5mm.



写真3-8. ネスジキノカワガの成虫. スケール=5mm.

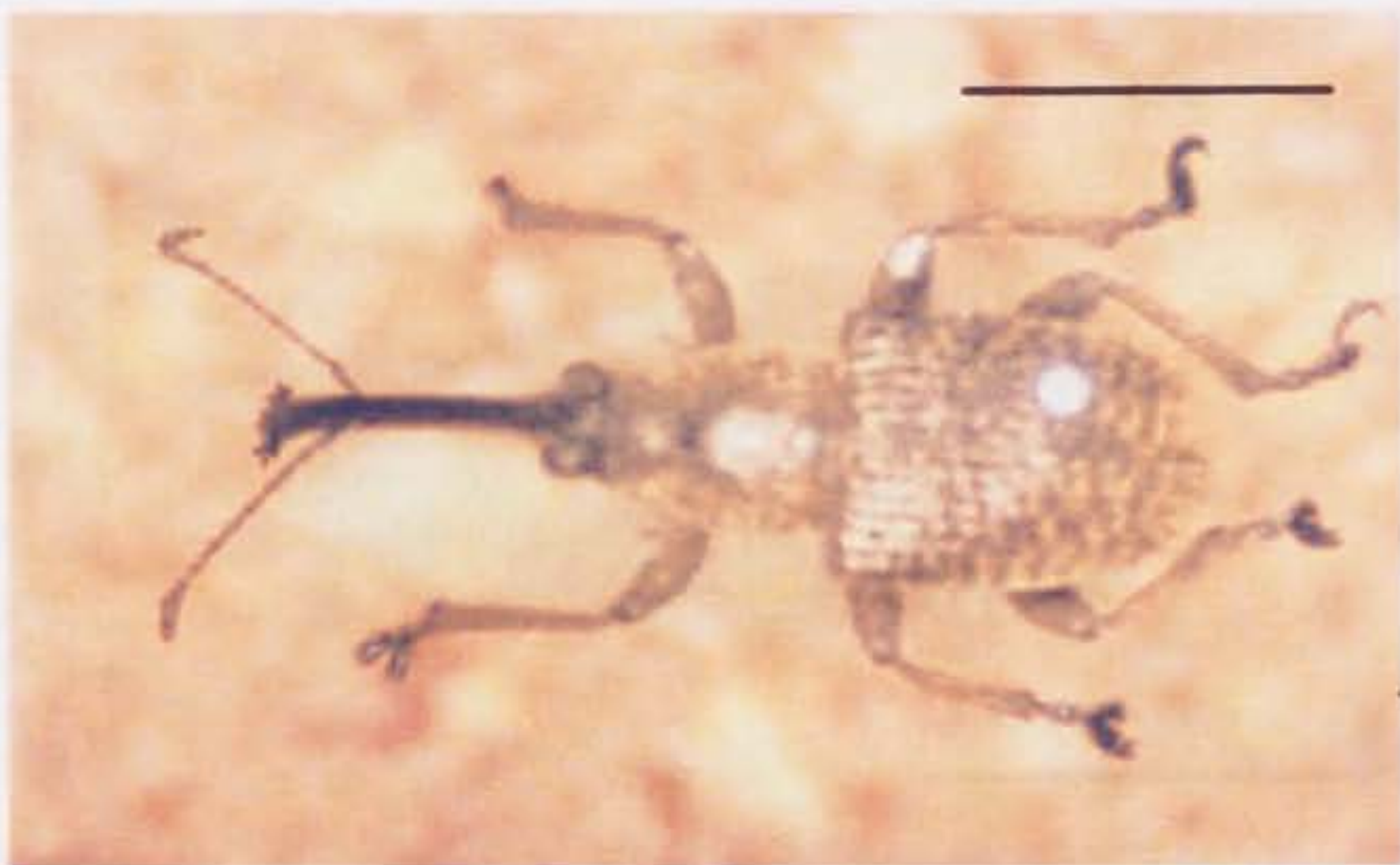


写真3-9. ハイイロチョッキリの成虫。スケール=5mm.



写真3-10. クリシギゾウムシの成虫。スケール=5mm.



写真3-11. ヨツメヒメハマキの成虫。スケール=5mm.

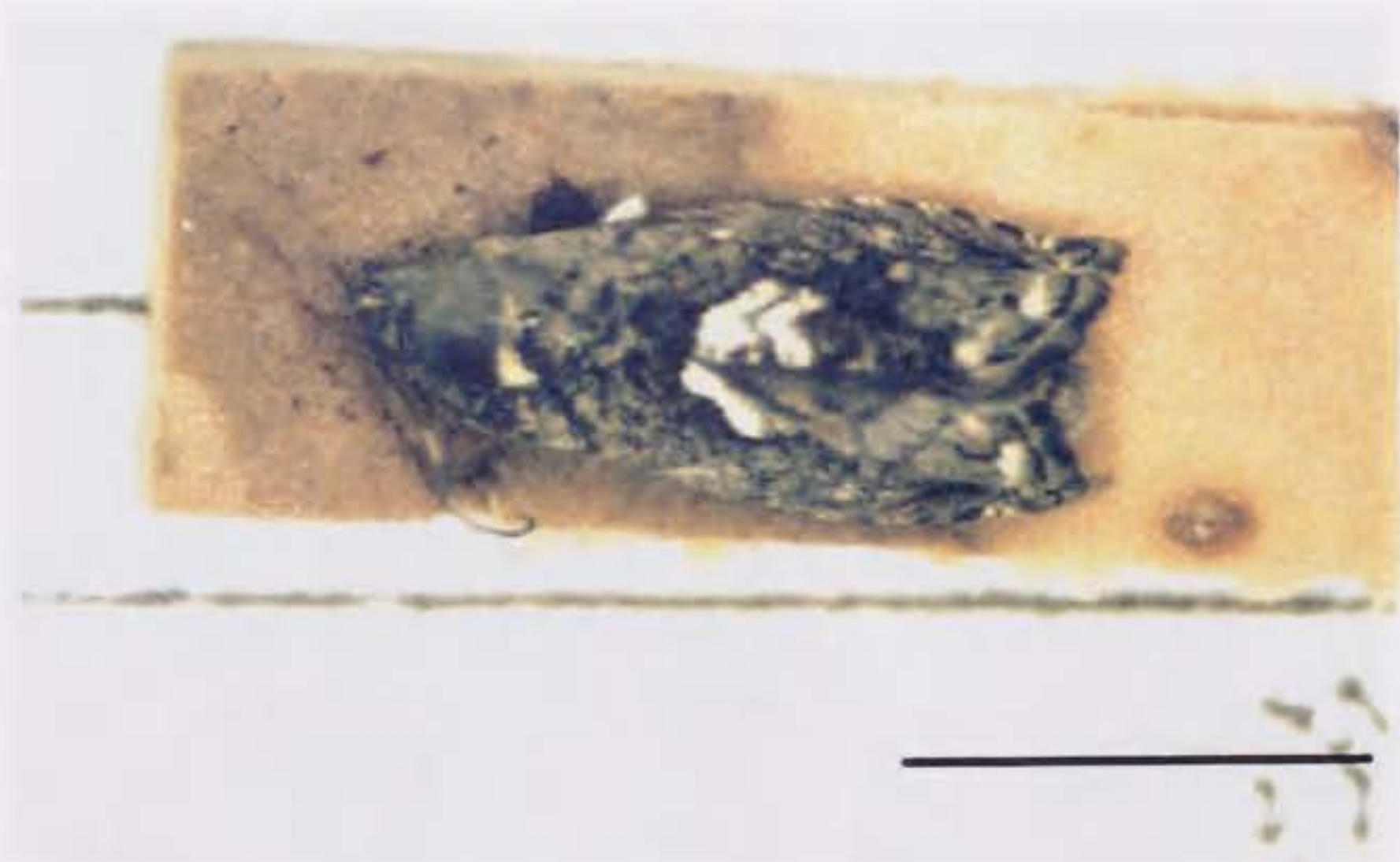


写真3-12. シロツメモンヒメハマキの成虫。スケール=5mm.



写真3-13. アベマキの成熟堅果を摂食するクヌギシギゾウムシの幼虫.



写真3-14. タマバチ科の一種によって形成されたコナラ未熟堅果のゴール.
ゴールの内部でタマバチの幼虫が発育する.



写真3-15. ハイイロチョッキリの成虫に吸汁されたコナラの未熟堅果.



写真3-16. コナラの成熟堅果に産卵されたハイイロチョッキリの卵.
孵化幼虫は堅果内部を摂食して発育する.



写真3-17. コナラの成熟堅果を摂食するハマキガ類の幼虫.

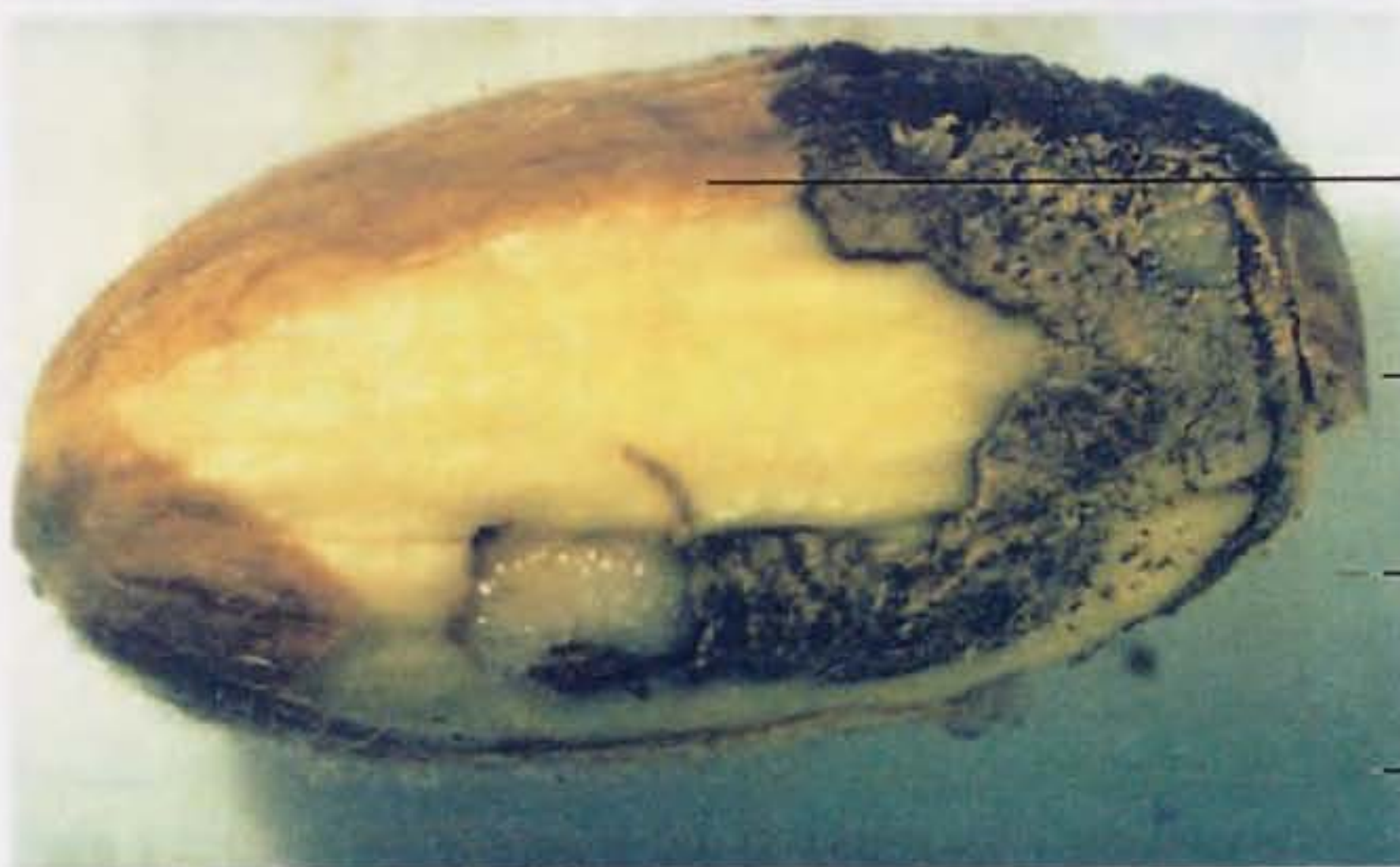


写真3-18. コナラの成熟堅果を摂食するクリシギゾウムシの幼虫.



写真4-1. 調査木の周囲を取り囲むように建設した樹冠部観測タワー。
このタワーを用いて、連続網掛け実験をおこなった。



写真4-2. 連続網掛け実験.

タワー上部で堅果が付着している枝に網を掛ける様子(上図)と
網袋の中のアベマキ堅果(下図).



写真5-1. 速乾性水性マーカーで着色したアベマキ成熟堅果.

赤色で着色した上層部の堅果(上図)、青色で着色した中層部の堅果(中図)と白色で着色した下層部の堅果(下図).



写真6-1. 調査地B(東山公園)の調査木の樹冠下に設置したトラップ。

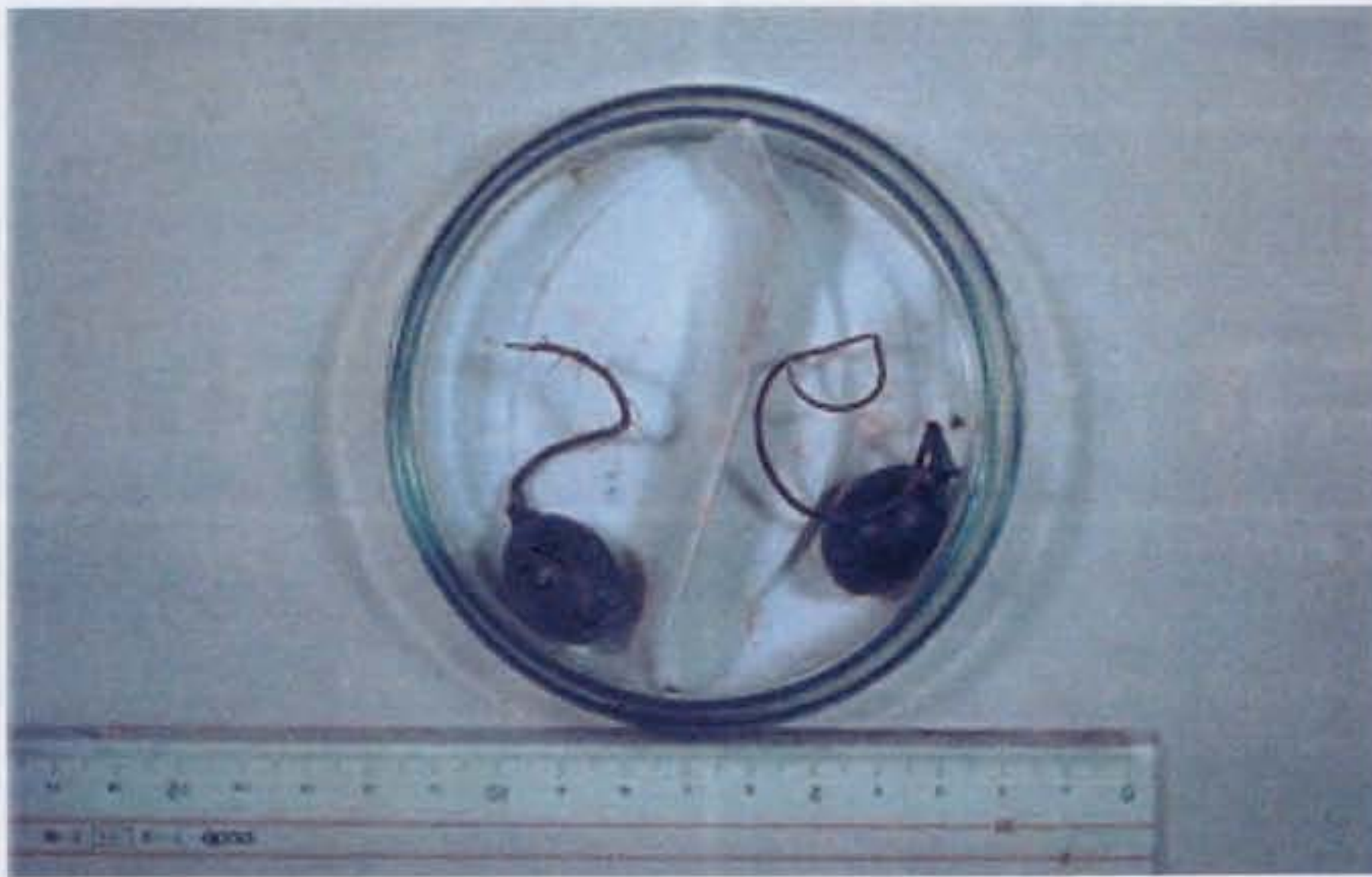


写真7-1. 発芽試験に用いたアベマキの成熟堅果.

シャーレに2個ずつ堅果を入れ、一定条件(25°C、75%R. H.、2000lx、16L8D)で42日間試験した.



摂食の程度 0



摂食の程度 1



摂食の程度 2



摂食の程度 3

写真 7-2. 昆虫類による摂食割合の評価.

Weckerly *et al.* (1989)に従い、5段階で評価した(詳しくは本文参照).

報文目録

- 1) Fukumoto, H. and Kajimura, H.

Seed-insect fauna of pre-dispersal acorns and acorn seasonal fall patterns of *Quercus variabilis* and *Q. serrata* in central Japan.

Entomol. Sci. 2: 197-203 (1999).

- 2) Fukumoto, H. and Kajimura, H.

Effects of insect predation on hypocotyl survival and germination success of mature *Quercus variabilis* acorns.

J. For. Res. 5: in press (2000).

- 3) Fukumoto, H. and Kajimura, H.

Guild structures of seed insects in relation to acorn development in two oak species.

Ecol. Res. : received

参考論文目録

1) 福本浩士・梶村 恒

アベマキおよびコナラの堅果に対する昆虫類の加害様式 (V)

—主要種の羽化脱出消長—.

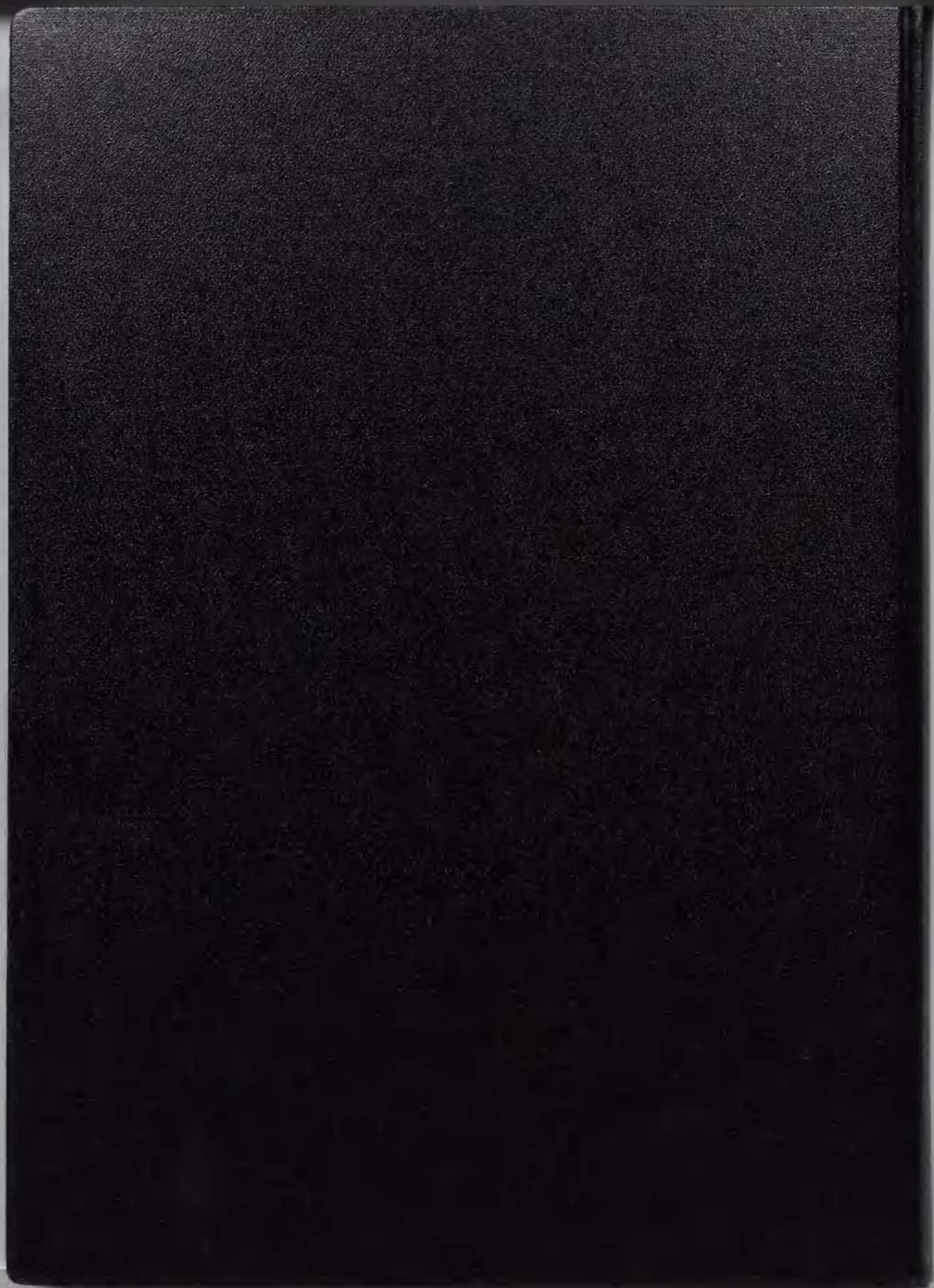
中部森林研究 47: 93-95 (1999).

2) 福本浩士・梶村 恒

アベマキおよびコナラの堅果に対する昆虫類の加害様式 (VII)

—コナラの堅果生産量と虫害堅果数の4年間の変動—.

中部森林研究 48: 印刷中 (2000).





Kodak Color Control Patches

© Kodak, 2007 TM: Kodak

Blue Cyan Green Yellow Red Magenta White 3/Color Black

Kodak Gray Scale

C M Y

© Kodak, 2007 TM: Kodak

A 1 2 3 4 5 6 M 8 9 10 11 12 13 14 15 B 17 18 19