

コナラの繁殖戦略に関する基礎的研究 —着花高度による送粉様式の違い—

石田祐子¹・佐野淳之^{1, 2}

Fundamental studies on the reproductive strategies of *Quercus serrata*
—Pollination patterns in different flowering heights—

Yuko Ishida¹ and Junji Sano^{1, 2}

¹ 鳥取大学農学部森林生態系管理学分野 (〒680-8553 鳥取市湖山町南 4-101)

Forest Ecology and Ecosystem Management Laboratory, Faculty of Agriculture, Tottori University, Tottori
680-8553, Japan

² Corresponding author: jsano@muses.tottori-u.ac.jp

要 旨

コナラは花の形質から風媒花とされているが、近年訪花昆虫が確認されており、その送粉様式は未解明である。そこで、送粉様式を解明するにあたり、次のような仮説を立てた。樹冠上部では、風媒の割合が下部より高く、下部では、虫媒の割合が上部より高いというものである。また、昆虫の訪花頻度は花のディスプレイサイズに影響を受けるため、コナラの花序数や花序長も考慮する必要がある。したがって、着花高度の違いによる送粉者の貢献度、着花高度と送粉者の違いによる結実への影響、着花高度と花のディスプレイサイズが訪花昆虫に与える影響を明らかにすることによってコナラの送粉様式を解明し、繁殖戦略を明らかにすることを目的とした。樹冠下部では、訪花昆虫を制限すると結実率が低下した。種子サイズは上部の方が大きかったが、ばらつきは上部と下部で変わらなかった。また、着花高度別の訪花昆虫については、下部の方が上部より個体数も種数も多かった。さらに、訪花昆虫は風速が一定以上に大きくなると訪花しなくなり、上部では訪花頻度が低下することが分かった。花のディスプレイサイズについては、上部の方が単位面積あたりの花序数が多いが花序は短く、下部では花序が長いものが多かった。昆虫の訪花頻度は風速だけでなく、花のディスプレイサイズにも影響を受け、それが花序数であるか花序長であるかは種によって異なった。以上のことから、送粉者である風と昆虫に対する依存度が着花高度によって異なることが示唆された。

キーワード：虫媒、ディスプレイサイズ、風媒、花粉、生物間相互作用

Summary

Quercus serrata is considered as anemophilous plant from its flower form. Nevertheless some insects visit the flowers. The aim of this study is to clarify the pollination pattern that the pollination ratio of wind on upper crown is higher than lower, and pollination ratio of insects on lower crown is higher than upper. As a result, the fruitation ratio declined cause of restriction on pollinators in lower. Seeds in upper crown are bigger than lower. Nevertheless the both of dispersions on upper and lower are same. Pollinator numbers and species in upper are less than lower. Furthermore, pollinators didn't visit flowers on condition that the wind velocity over certain speed, so it's considered that the frequency of visiting flowers by insects decline on upper. Flower numbers in upper are more than lower per area, but these flowers are short. Most of flowers in lower are long. The frequency of visiting flowers by insects was affected by not only wind velocity, but display size of flower. It depends on species of insects whether it's flower numbers or sizes that affect the frequency of visiting flowers. Thus, it was suggested that the contribution of pollination by wind and insects is different depends on the flowering height.

Keywords: anemophilous, biological interactions, display size, entomophilous, pollen

I. 序 論

植物にとって、送粉は種子散布と同様に遺伝子を空間的に移動させるための重要な手段である(菊沢 1995)。花粉媒介は主に生物的媒介と非生物的媒介に分けられる(Faegri and Pijl 1979)。生物的媒介の中では、昆虫を花粉媒介者としているものが極めて多く、非生物的媒介の中では、風が多いと考えられている(菊沢 1995)。親植物は送粉の方向性を明確にコントロールすることはできないので、繁殖成功度を高めるために花の形や開花時期、花粉のサイズなどがそれぞれの媒介者に適した進化を遂げ、また生物的媒介では植物と媒介者の双方向的な適応進化が見受けられる(菊沢 1995)。

植物には風媒花の種あるいは虫媒花の種のみで構成されるグループもあるが、ブナ科 Fagaceae、ナギ科 Salicaceae、タデ科 Polygonaceae、キク科 Asteraceae のように両方の種を含むものもある。ブナ科 Fagaceae ではクリ *Castanea crenata* やスダジイ *Castanopsis sieboldii* が虫媒花、ブナ *Fagus crenata* やナラ類が風媒花に位置づけされてい

る(石井ほか 1996)。しかし、コナラ *Quercus serrata* は風媒花に特徴的な花序の形態を持ちながらも、訪花昆虫が確認されており、昆虫が送粉になんらかの影響を与えている可能性がある。

コナラの花はクリやスダジイほど強くはないものの似たような香りがするので、それが昆虫を誘引している可能性もある。また、コナラは風媒花にしては花粉があまり飛散しないといわれている(波田 1997)。以上のことから、コナラの花が風媒花と虫媒花の両方の性質を持っており、昆虫による送粉の可能性も無視できないと考えられる。

本研究では、それぞれの媒介者、すなわち風と昆虫に対する依存の割合は着花の高さにより違いがあると仮定した。一般的に地面や葉群から離れるほど風速が強くなる傾向があるので、樹高が高く枝葉の末端になるほど花粉は風によって運ばれやすくなる。一方、樹高が低いところでは、周囲の樹木や植生に風が遮断されることにより風が弱まり(石崎・太田 1987)、雄花序にうまく風が当たらない可能性もあるので、花粉の飛散距離も短く効率も悪くなると考えられる。樹高と風

速の関係については樹高が高くなるほど、また、開空率が高くなるほど風速が大きくなること（齋藤 1996）が報告されており、代表的な訪花昆虫であるマルハナバチと風向・風速については、風速 3~4 m 以上の風が吹くと風上を向いて飛来すること（Woodell 1978）や、果樹園に防風垣をつけることで訪花昆虫の飛来が 3 倍になること（Lewis and Smith 1969）などが知られている。そのため、昆虫の場合は風が強いほど飛翔は困難になり、樹高が高いほど訪花する数や種類が限られてくるはずである。福山（1995）によると、熱帯林の林冠部で訪花性甲虫類の垂直分布を調査した結果、林冠中部にあたる地上 15 m 付近で最も多く、林冠の上・中・下部で捕獲された昆虫の構成種に違いがみられた。すなわち、林冠上部にはゾウムシ類が多く、最優占種であったハナムグリ類の中でも、中部に多いものと下部にもみられるものに二分された。また、Toda（1987）によると、北海道における森林内のショウジョウバエの垂直分布について、広葉樹林内のショウジョウバエ群集は林冠集団と林床集団によって構成されていた。その成層構造は季節を通して比較的安定に維持されたが、春には構成種の分布高度がやや上がり、秋には下がる傾向がみられた。秋に下がる理由としては、林床の食料源が豊かになったことが考えられる。春に構成種の飛翔高度が上がる原因について著者は述べていなかったが、昆虫の構成種の分布高度に季節変動があり、それに食料源が影響していると仮定するならば、春に飛翔高度が上がる昆虫は訪花に関わっている可能性がある」と推察される。以上のことから、昆虫の数や構成種は、林冠の高さや風速の影響を受けると考えられる。

訪花昆虫に影響を与えるのは林冠の高度や風速だけではない。花のディスプレイサイズと訪花昆虫の関係では、花あたりの訪花頻度が一定である場合、株あたりの訪花頻度はほぼ例外なくディスプレイサイズとともに増加するといわれている

ること（Ohashi and Yahara 1999）や、花粉媒介者は大きい花序を訪花する傾向がある（Nishikawa and Alatalo 未発表）。キキョウ科多年草のホタルブクロ *Campanula punctata* とトラマルハナバチの訪花に関しては、ホタルブクロの花冠が大きいほど昆虫の訪花数が多くなる（種生物学会 2000）。シソ科多年草のイヌハッカ *Nepeta cataria* とミツバチ、マルハナバチとの関係については、植物の個体あたりの花数が多いほど訪花数が増加する（Sih and Baltus 1987）。同様の研究がユリ科多年草のキバナノアマナ *Gagea lutea* でも行われており（Nishikawa 1998）、このように草本では、多くの植物で訪花昆虫が花のディスプレイサイズに影響を受けることが報告されているが、樹木の花と訪花昆虫の影響についてはあまり研究が行われていない。したがって、コナラについても訪花昆虫に対するディスプレイとして、花序数や花序長を調査する必要があると考えられる。

したがって本研究では、コナラの着花高度の違いによって花粉媒介者である風と昆虫がそれぞれの程度貢献しているか、また、着花高度と花粉媒介者の違いによって結実数に影響があるのか、さらに、着花高度によって異なる花のディスプレイサイズが昆虫に与える影響を解明することによって、コナラの繁殖戦略を明らかにすることを目的とする。

II. 調査地と調査方法

1. 調査地

調査地は、岡山県真庭市の北西端に位置する鳥取大学農学部フィールドサイエンスセンター教育研究林「蒜山の森」である。北緯 35° 17'、東経 133° 35' に位置している。本教育研究林は標高 560~870 m、大山（1729 m）の南東にあり、蒜山盆地を囲む山塊の一角を形成している。面積は約 573 ha であり、そのうちの約 344 ha は落葉広葉樹二次林を主体とする天然林であるが、

大部分はコナラ二次林である。1994年から1998年までの年平均気温 12.1°C、年最高平均気温 16.8°C、年最低平均気温 7.3°Cで、温量指数は 80～90 である。年平均降水量は 2163 mm、年平均降水日数は約 180 日である。また、最大積雪深は 2.1 m (1984年2月) である (鳥取大学農学部附属演習林 1999)。

本調査で使用した林冠観測用ジャングルジムは 24 林班の林内にあり、周囲は 60～70 年生のコナラ二次林である。ジャングルジムは底辺が 10 m、高さ約 20 m の四角柱で 11 段構造である。

本調査では樹冠がジャングルジム内に含まれるコナラ 9 個体について、花を多数付けていた 7 段目から 11 段目の樹冠を調査対象とした。着花高度の違いによる訪花昆虫や結実への影響を見るために、花序数を考慮し、花序が同数ずつになるように 7 段目～9 段目を下部、10～11 段目を上部とした。

2. 調査方法

(1) 袋がけ処理による結実調査

ジャングルジムを東西に二分し、西側の範囲で結実調査を行った。昆虫採集において、昆虫採集時に虫取り網で調査対象となる花序やシュートに傷つけないようにするためである。開花前の 2009 年 4 月 27 日から上部と下部でそれぞれ 45 シュートずつランダムに選定し、0.2～0.4 mm のメッシュ状のネットを雌花序に掛け、針金で固定した。使用したネット (すくすくネット、シーアイ化成) は非常に細い糸を使用しているため透光率、通風性に優れており、1.0 mm 目合いのものと同様である。ネット掛け処理を行ったのと同時期に、ネットを掛けないものも上部と下部で同数ずつランダムに選定した。花期終了後にネットをはずし、ネット掛けをしたものとしなかったもの両方にナンバリングした。開花期に紛失、破損したものを除き、それぞれ約 30 シュートずつにナンバリングを行った。Matsuda (1982) によ

ると種子が急激に成長する時期は 8～9 月ごろである。種子の成長期を考慮して、9 月 2 日からナンバリングした全シュートの種子が落下した 11 月 5 日まで、約 1 週間に 1 回、種子の長さ (殻斗を含む) と幅をそれぞれ計測した。さらに Ueda (2000) の手法を用いて種子の体積を推定した。

(2) 気象観測

開花前の 4 月 27 日から結実調査が終了した 11 月 5 日まで、データロガーを用いて温・湿度、風向・風速、光量子密度、雨量をそれぞれ計測した。温湿度センサー、光量子センサーは上部 (約 19 m)、下部 (約 14 m) にそれぞれ 1 台ずつジャングルジム北側に設置した。風向/風速センサーは上部 (約 18 m)、下部 (約 15 m) にそれぞれ 1 台ずつジャングルジム中央部に設置した。またそれらのセンサーを延長コードでデータロガーに接続し、1 分間隔でロギングを行った。データ回収は開花期には約 3 日～1 週間おきに、それ以外の期間は 1～2 週間おきに行った。調査に使用したのは HOBO ウェザーステーションロガー (H21-001)、温度/湿度センサー (S-THA-M002)、風速/風向センサー (S-WCA-M003)、光量子 PAR センサー (S-LIA-M003)、0.2 mm 転倒マス雨量センサー (S-RGB-M002) である。

(3) 昆虫の観察と採集

ジャングルジムの東側において、上部と下部それぞれの高さで昆虫観察と採集を行った。期間は 5 月 20～27 日までの 8 日間で、一度に見渡せる範囲内の数シュートを 5 分程度観察し、雄花序と雌花序に訪花した昆虫だけを採集した。昆虫を採集した時間は 9～19 時までであった。傍島・國村 (1953) によると、降雨時には昆虫の訪花頻度が激減するため、降雨や霧が確認された場合は、その時点で調査を終了した。観察時間の偏りを少なくするため、観察と採集を開始する段数と順番を日によって変えた。昆虫を採集した時間と場所を記録した。

(4) 雄花序調査

5月中旬に雄花序の数と長さを測定した。上部と下部で、雄花序の付いていたシュートをそれぞれ60ずつ無作為に選定し、ナンバリングを行った。ナンバリングしたシュートの雄花序の数と長さをそれぞれ測定した。齋藤ほか(1987)を参考に、雄花序長が3cm未満を「短」、3~5cmを「中」、5cm以上を「長」とし、それぞれに分類した。なお、調査期間中に得られたデータの統計解析にはJMP 8 (SAS Institute 2009)を用いた。有意水準は5%とした。

III. 結果

1. 袋がけ処理の有無による結実数と種子サイズ

着花位置の高低と袋がけ処理の有無による結実数と1シュートあたりの結実率を表1に示す。

表1 着花高度と処理別の結実数と結実率。異なるアルファベットは有意に差があることを表す(Tukey-KramerのHSD検定)。上部では袋がけ処理の違いにより結実率に差が生じなかったが、下部では差が生じた。

着花高度	処理	結実数	単位シュートあたりの結実率	標準偏差
上部	有	11	0.44 ab	0.87
	無	25	0.69 ab	1.05
下部	有	1	0.04 b	0.21
	無	34	0.76 a	1.16

結実数はそれぞれ、上部の袋がけ処理をしたものは11個/25シュート、袋がけ処理をしなかったものは25個/33シュート、下部の袋がけ処理をしたものは1個/25シュート、袋がけ処理をしなかったものは34個/41シュートであった。それぞれのシュート数が異なるのは、開花前に選定したシュートはそれぞれ45シュートずつで統一していたが、調査期間中にナンバープレートが紛失あるいは破損したもの、また、ナンバーを付けていたシ

ュート自体が枯損したものを除いたためである。また、単位シュートあたりの結実率は上部の袋がけ処理をしたものは0.44、袋がけ処理をしなかったものは0.69、下部の袋がけ処理をしたものは0.04、袋がけ処理をしなかったものは0.76であった。統計解析の結果、下部において袋がけ処理のあるものと無いもの間に有意な差が認められた($p < 0.05$ Tukey-KramerのHSD検定)が上部では差は認められなかった。

着花高度別に結実した種子サイズを図1に示す。

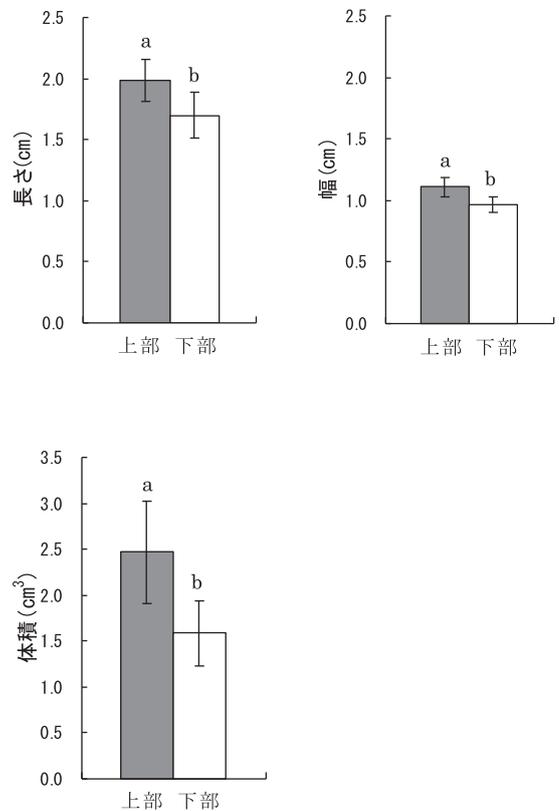


図1 着花高度別の種子サイズ。異なるアルファベットは有意に差があることを表す(Tukey-KramerのHSD検定)。エラーバーは標準偏差を表す。種子の長さ、幅、体積ともに上部の方が下部よりも有意に大きかった。

長さの平均は、上部では1.98cm、下部では1.70cmであった。また、幅の平均は、上部では1.11cm、

下部では 0.96 cm であった。体積の平均は、上部では 2.47 cm³、下部では 1.56 cm³ であった。長さ、幅、体積ともに上部の方が下部よりも有意に大きかった ($p < 0.05$ Tukey-Kramer の HSD 検定)。一方長さ、幅、積の分散に差は認められなかった。結実した種子の長さの変動係数は上部で 0.1734、下部で 0.2182 であった。幅の変動係数は上部で 0.1418、下部で 0.1294 であった。また体積の変動係数は上部で 0.4505、下部で 0.4544 であった。

2. 気象要因と訪花昆虫の関係

調査期間中の光量子密度、風速とも上部では下部に比べ大きかった。この調査で観測した気象要因のうち、光量子密度と昆虫の訪花頻度には関係がみられなかったため、昆虫の訪花頻度に影響を与えるのは、降雨、風向・風速、気温が考えられた。観察の結果、降雨時には昆虫が訪花しないことが分かった。平均風速と採集昆虫数について図 2 に示す。採集昆虫数は風速 1.5 m/s までに集中した一山分布となり、0.6~0.8 m/s のときに最大となった。また、風速 1.5 m/s 以上では昆虫は採集されなかった。また、気温が上昇するほど採集昆虫数も増加する傾向がみられた。

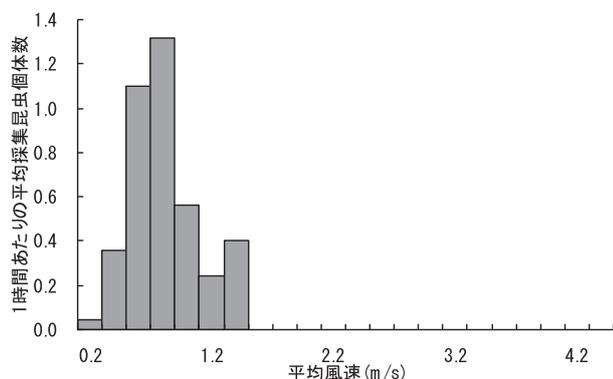


図 2 平均風速と採集昆虫個体数の関係。風速 0.6 ~ 0.8 m/s で採集昆虫数は最大となる一山分布となった。風速 1.5 m/s 以上では昆虫は採集されなかった。

3. 訪花昆虫の種類とその数

5月20~27日の間に林冠観測用ジャングルジムの上で採集した訪花昆虫の科名と採集昆虫数を表 2 に示す。

表 2 訪花昆虫の科名と採集個体数。採集昆虫については、クロヤマアリ以外は種の同定まではできなかった。

科名	学名	採集昆虫個体数
カスミカメムシ科	<i>Miridae</i>	18
ヒメバチ科	<i>Ichneumonidae</i>	1
オナガコバチ科	<i>Torymidae</i>	1
ゾウムシ科	<i>Curculionidae</i>	1
ハナノミ科	<i>Mordellidae</i>	1
ツチカメムシ科	<i>Cydnidae</i>	1
クロヤマアリ	<i>Formica japonica</i>	7
ゴミムシの一種	<i>Geadephaga</i>	2
カミキリモドキ科	<i>Oedemeridae</i>	4
ハエの一種	<i>Muscomorpha</i>	1
不明		1
不明		1

採集した昆虫の科数は 10 科で不明なものが 2 科あった。このうちカスミカメムシ類 *Miridae* が 18 個体で全体の約半数を占め、次に多かったのがクロヤマアリ *Formica japonica* で 7 個体、カミキリモドキ類 *Oedemeridae* が 4 個体、ゴミムシ類 *Geadephaga* が 2 個体と続き、ヒメバチ類 *Ichneumonidae*、オナガコバチ類 *Torymidae*、ハナノミ類 *Mordellidae*、ツチカメムシ類 *Cydnidae*、ゾウムシ類 *Curculionidae*、ハエ類 *Muscomorpha* はそれぞれ 1 個体で、合計 39 個体であった。

林冠観測用ジャングルジムにおける高度別の採集昆虫数は、上部で 15 個体、下部で 24 個体であった。また、採集された昆虫の体長と幅を計測したところ、採集昆虫の体長は科によって異なり、最小で 2.0 mm、最大で 13.2 mm であった(表 3)。また、採集昆虫の幅については、最小で 1.0 mm、最大で 11.1 mm であった。

表3 訪花昆虫のサイズ。昆虫の採集個体数が複数ある科では、その科の採集昆虫の最小～最大のサイズを示した。結実調査で使用した昆虫を防止するためのネットは0.2～0.4 mm 目合いのものなので、訪花昆虫の侵入を十分に予防できたと考えられる。

科名	学名	体長 (mm)	幅 (mm)
カスミカメムシ科	<i>Miridae</i>	5.8-7.4	1.4-2.2
ヒメバチ科	<i>Ichneumonidae</i>	13.2	11.1
オナガコバチ科	<i>Torymidae</i>	7.0	1.8
ゾウムシ科	<i>Curculionidae</i>	3.0	1.0
ハナノミ科	<i>Mordellidae</i>	2.0	1.0
ツチカメムシ科	<i>Cydnidae</i>	7.0	4.0
クロヤマアリ	<i>Formica japonica</i>	4.8-6.8	1.1-1.8
ゴミムシの一種	<i>Geadephaga</i>	9.7-10.5	3.9-4.0
カミキリモドキの一種	<i>Oedemeridae</i>	3.9-5.0	1.2-1.6
ハエの一種	<i>Muscomorpha</i>	5.0	5.0
不明		2.0	1.5
不明		5.0	2.0

採集された昆虫の高度別の種組成については、上部より下部の方が種数も採集個体数も多かった(図3)。採集昆虫の種類は、下部ではカスミカメムシ類をはじめカミキリモドキ類、ゴミムシ類、クロヤマアリ、ヒメバチ類、オナガコバチ類、ハナノミ類、ツチカメムシ類、ゾウムシ類、ハエ類の10科であったのに対し、上部ではカスミカメムシ類が多くを占め、カミキリモドキ類、クロヤマアリ、不明2科がわずかに出現しただけであった。上部では採集昆虫のほとんどがカスミカメムシ類によって占められていた。また、ハエ類・ハチ類は下部でのみ採集された。

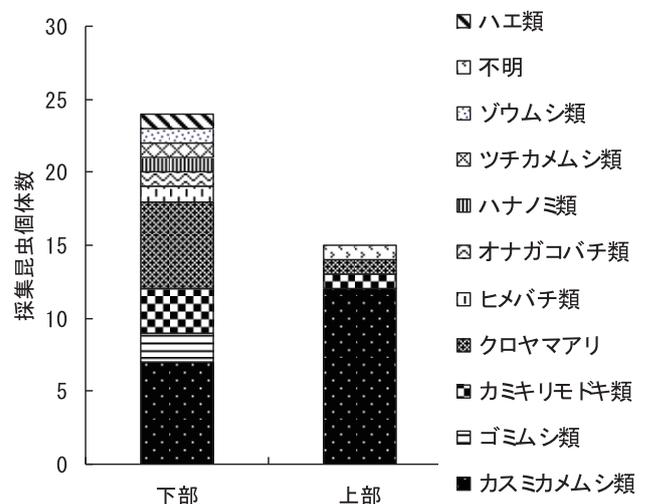


図3 着花高度別の昆虫種組成。採集昆虫は不明なものを含め、12科39個体であった。出現した科数は上部では4科、下部では10科であった。上部の採集昆虫はほとんどがカスミカメムシ類で占められていた。

4. 雄花序サイズと訪花昆虫の関係

ジャングルジムの雄花序数は段数が増えるにつれ増加し、10段目で最大となった。7段目の花序数は約24000本、8段目は約25500本、9段目は29000本、10段目は78000本、11段目は9120本であった。11段目内には樹冠がほとんど入って

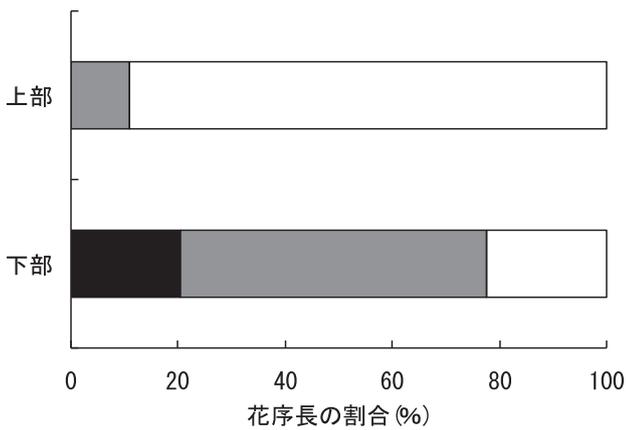


図 4 着花高度別花序長の割合。サンプル数は上部では 294、下部では 332 である。上部では長い花序は皆無であったが、下部では 8 割近くを長い花序と中程度の花序が占めた。

おらず、単位面積あたりの花序数は上部の方が多かった。着花位置別の雄花序長は、上部では花序の短いもの（雄花序長が 3 cm 未満）がほとんどで、花序の長いもの（雄花序長が 5 cm 以上）は皆無であった(図 4)。

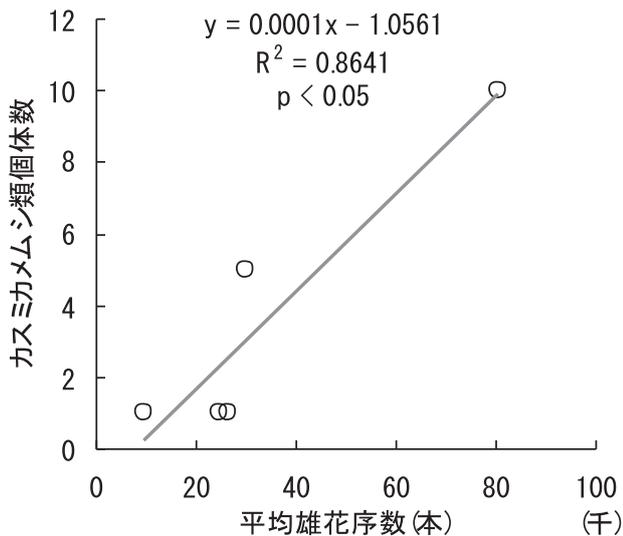


図 5 平均雄花序数とカスミカメムシ類個体数の関係。平均雄花序数が増加するとカスミカメムシの個体数も増加する傾向がみられ($p < 0.05$)。

一方、下部では中程度と長い花序を合わせて下部全体の 3/4 以上を占めており、上部とは明らかに花序長ごとの割合が異なった。このように、花序長の割合は上部と下部でまったく異なる傾向を示した。

訪花昆虫の中でも着花高度に関わらず出現し、採集数も比較的多かったカスミカメムシ類について、雄花序数との関係を示す(図 5)。雄花序指数が増加するとカスミカメムシ類の個体数には有意な正の相関が認められた ($p < 0.05$)。風速が 1.5 m/s 以上で昆虫が訪花しなかったことはすでに述べたとおりであるが、訪花時の風速が 1.4 m/s と、訪花昆虫の中でも風速が大きいにも関わらず訪花していたハエ・ハチ類は、比較的花序長の長いものが多い下部でのみ採集された。

IV. 考察

1. 送粉様式の違いが種子に与える影響

樹冠上部と下部で同じ袋がけ処理を施したにも関わらず、下部のみ結実率に差が生じた(表 1)。上部と下部の風速と光量子密度を比較すると上部の方がともに大きかったが、下部の無処理のシュートの結実率は上部と差がなかった。このことから、風速や光量子密度が直接結実率に影響しているとは考えにくい。また、処理を施したことによる結実率の低下は、上部と下部両方でみられたが、上部では無処理のシュートとの間に結実率の差がみられなかった(表 1)。これらのことから、袋がけ処理そのものが下部における結実率の違いの原因ではないと考えられる。採集された昆虫は体長 2.0~13.2 mm、幅 1.0~11.1 mm と処理に用いた袋の網目(0.2~0.4 mm)よりも大きく、開花中に昆虫が侵入した可能性は極めて低い(表 3)。したがって、処理の違いによって下部においてのみ結実率に差が生じたのは、下部では訪花昆虫が制限された影響が大きかったためであると考えられる。

コナラの種子の発達には特に結実期の光環境

が影響を与えるといわれている（岩田ほか 2006）。結実期における上部と下部の光量子密度の平均値と分散を比較すると、上部の方が有意に大きな値を示した(Tukey-Kramer の HSD 検定; F 検定 $p < 0.0001$)。本調査でも下部と比較して明かった上部で種子サイズが大きかった(図 1)。しかし、光量子密度の分散は上部で大きかったものの、種子サイズの分散について上部と下部で差がみられなかったのは光環境だけではなく、それ以外の要因も影響しているためであると考えられる。

菊沢 (1995) によると、一般的に、花粉が風によって運ばれる場合、個体同士が近いほど送受粉率が高くなり、遠くの個体同士では送受粉率が低下する傾向がある。一方昆虫は、風に比べある程度距離が遠くても効率よく花粉を媒介することができる。したがって、風媒より虫媒の方が遺伝的に多様な次世代を残すことができるといわれている。また、寺澤 (1997) によると、遺伝的な多様性は特に種子の長さに影響を与え、遺伝的に多様な種子ほど長く、ばらつきも大きいとされる。本調査における種子の長さの変動係数は、上部よりも下部の方が大きかった。すなわち、下部では昆虫による花粉媒介の割合が比較的高いため、上部よりも種子の形質に遺伝的な多様性が反映されたと考えられる。これらのことから、遺伝的に多様な種子をもつ樹冠下部では、送粉に対する昆虫の寄与率が上部と比較して高いと推察される。

2. 気象要因が訪花昆虫に与える影響

気象要因と昆虫の関係について、風向・風速との関係では、昆虫の飛翔する方向が風向・風速に影響を受けること (Woodell 1978) や、風の強い日には訪花昆虫が制限されること (小笠原ら 1993) が分かっている。また、降雨時に昆虫の訪花頻度が激減すること (傍島・國村 1953) や、気温の上昇とともに昆虫の飛来数が増加する (敖ほか 2003) ことが報告されている。今回の結果で

も、訪花昆虫は風速(図 2)や降雨、気温に影響を受けることが分かった。風速と昆虫について、古賀・生井 (2001) はヒラタアブを主な花粉媒介昆虫とするニンジン種子採種圃で研究を行ったところ、風向と直角方向で交雑率が高く、訪花時の平均風速は全て 2.5 m/s 以内であった。ヒラタアブは体長 1.0~1.5 cm 程度であるが、今回採集された昆虫は体長 0.2~1.3 cm 程度であり、ほとんどが 1.0 cm 未満であった(表 3)。小さな昆虫ほど風の影響を大きく受けると考えられ (古賀・生井 2001)、その結果、開花期間中に観測された風速は 0.0~4.4 m/s であったにも関わらず、風速 1.5 m/s 以上では昆虫が採集されなかったと考えられる。ハナバチ類では無風時よりも風速 2~3 m/s の方が昆虫の訪花頻度が高くなる (Woodell 1978)。今回の調査で風速 0.6~0.8 m/s で採集昆虫数が最大となった(図 2)のは、ハナバチ類よりも小型であるコナラの訪花昆虫にとっては風速 0.6~0.8 m/s が訪花に最適な風速であったためであると考えられる。また、コナラの花はクリやシイほどではないが香りがあるため、無風時よりも花の香りが遠くまで運ばれることによって、昆虫の訪花頻度が高くなったとも考えられる。このように、昆虫の訪花頻度は気象要因、特に、着花高度によって異なる風速に大きな影響を受けていると考えられる。開花期間全体を通して、上部の風速は下部の風速より大きかった。また、昆虫採集期間中の 1.5 m/s 以上の風速が観測された積算時間を計算すると下部では約 4 時間だったのに対し、上部では約 7 時間であった。これらのことから、上部では下部と比較して風速 1.5 m/s 以上の風が多く観測されたため、昆虫の訪花頻度が低下したと考えられる。

3. 訪花昆虫の特性が送粉に与える影響

昆虫の訪花特性については様々な種で研究が行われており、特に果樹において代表的な訪花昆虫であるミツバチ (中西・一井 1978) をはじめ、

ヒメハナバチ (宮本 1960) やコハナバチ (宮本 1969) などの訪花活動が報告されている。また、コナラと同じブナ科のクリではマメコガネ *Popillia japonica*、セスジノメイガ *Sinibotys evenoralis*、ベニカミキリ *Purpuricenus temminckii* などが訪花しており、ヒメハナバチやマルハナバチ類は少なかった (富樫・豊永 1983)。本調査で採集された昆虫は約半数がカスミカメムシ類 *Miridae* であり、クリと同様甲虫も比較的多く採集された。コナラでは、ミツバチやマルハナバチなどの代表的な訪花昆虫は確認されなかったことから、果樹よりクリの訪花昆虫の種組成に近いと考えられる (表 2)。カスミカメムシ科の昆虫は、植物の汁や昆虫を餌にしている (築地 2010) が、本調査で採集されたカスミカメムシはコナラ、ミズナラ *Quercus crispula*、カシワ *Quercus dentata* などに寄生し、葉や花の汁、樹液などを食料とするものである (築地 2010) と考えられる。さらに、築地 (2010) によると、これらのカスミカメムシ類が観察される期間は 4~6 月であり、本調査地におけるコナラの開花期間と一致していた。李ほか (1996) によるとコナラの開花期間には個体差や年変動があるものの、本調査地での開花期間はおおむね 5~6 月の間だった。実際に開花期間中、カスミカメムシ類は樹冠上部から下部にかけて多数確認されたことから、コナラの主要な訪花昆虫であると考えられる。一方、カミキリモドキ類 *Oedemeridae* などは下部と比較して上部では採集個体数が減少した (図 3)。これは比較的上部の風速が大きかったため、風速の影響を受けたと考えられる。ミツバチの採餌高度と遺伝子の交流範囲についての研究では、林内の同じ高さの樹木に訪花する割合が 7 割に及び、上下どちらの方向の訪花頻度が高くなるかは種によって異なった (Roubik et al. 1995)。コナラにおいても着花高度によって訪花昆虫の種組成が異なるため、種によって訪花高度に固執性があるとすれば、着花高度の違いによっ

て遺伝子の交流範囲に違いが生じると考えられる。

4. 花のディスプレイサイズが訪花昆虫に与える影響

昆虫を誘引するディスプレイとして働いている花のサイズには、花序や花弁の大きさ、花序数などがある (種生物学会 2000)。コナラの花のディスプレイサイズを花序数と花序長の 2 つに分けて、それぞれの訪花昆虫との関係を検討した。開花期間中、樹冠全体で確認されたカスミカメムシ類の訪花頻度に影響を与えているのは花序数であることが分かった (図 5)。雄花序調査の結果から、着花高度が高くなるにしたがって花序長は短くなり (図 4)、樹冠上部で単位面積あたりの花序数が多かった。これらのことから、樹冠上部では花序が短くても、多数集まることによって昆虫を誘引するディスプレイとして効果を発揮していたと考えられる。また、調査中に採集されたハエ類やハチ類は風速が 1.4 m/s 程度と、コナラの訪花昆虫の中では比較的大きな風速でも飛来できる (図 2) にも関わらず、上部ではまったく採集されなかった (図 3) ため、樹冠上部に訪花しなかったのは風速以外に原因があると考えられる。

Heinrich (1979) によるとマルハナバチは短期間で花蜜や花粉を効率よく集めるための能力を高度に進化させた昆虫であるとされる。また、花のディスプレイサイズが大きいとマルハナバチなどの花粉媒介者は一般的に株内訪花数を増やすことが知られている (Snow et al. 1996)。本調査地において、ハエ・ハチ類が長い花序の割合が高い下部でのみ採集されたのは、花序が長いものほど花序の個花数が多かったことから、ハエ・ハチ類が花の多い花序を選んで訪花したことに起因していると考えられる。したがって、上部では花序数が、下部では花序の個花数が昆虫を誘引する働きをしていると考えられる。すなわち、花序数がカスミカメムシ類に、花序内の個花数がハ

チ・ハエ類に影響を与えているように、ディスプレイとして効果を発揮するものが着花高度によって異なると考えられる。

謝辞

本研究をすすめるにあたり、野外調査にご協力いただいた鳥取大学農学部森林生態系管理学研究室の大学院生と学生の皆様、さらに鳥取大学農学部 FSC 教育研究林「蒜山の森」のスタッフの方々に深く感謝いたします。

引用文献

- 敖日格楽・竹田謙一・久馬 忠・松井寛二 (2003) 付属 AFC 構内ステーションの放牧牛に飛来するアブ,ハエ類の出現数とその数. 信州大学農学部 FSC 報告 1 : 87-93
- Faegri K, Pijl J (1979) *The Principles of Pollination Ecology* 3. Pergamon Press, Oxford, pp.224.
- 福山研二 (1995) いかにして熱帯林の林冠部での甲虫類の活動を探るかー半島マレーシア・パソナーでの試みー. *Tropics* 4 (4) : 317-326
- 波田善夫 (1997) 植物雑学事典
<http://had0.big.ous.ac.jp/plantsdic/zatsugakujiten.htm> (2010/02/18)
- Heinrich B (1979) *Bumblebee Economics*. Harvard Univ. Press, Cambridge
- 石井 実・常喜 豊・大谷 剛 (1996) 日本動物大百科 8 : 昆虫 I, 平凡社, 東京
- 岩田朋子・吉田博宣・森本淳子 (2006) 樹幹齡と密度の異なるコナラ二次林の種子生産と実生の成長に関する比較. *日本造園学会誌* 69 (5) : 483-486
- 石崎健二・太田路一 (1987) 森林上の風速の垂直分布. 北海道大学農学部演習林研究報告 44 (2) : 461-475
- 菊喜喜八郎 (1995) 植物の繁殖生態学. 蒼樹書房, 東京
- 古賀重成・生井兵治 (2001) ニンジン (*Daucus carota* L.) F 種子採種圃における花粉媒介昆虫による花粉流動に及ぼす風向の影響. *育種学研究* 3 : 81-86
- Lewis T, Smith BD (1969) The Insect faunas of pear and apple orchards and the effect of windbreaks on their distribution. *Ann Appl Biol* 64 : 11-20
- 李 廷鎬・橋詰隼人・山本福壽 (1996) カシワ, コナラ, ミズナラおよびそれらの中間型個体の開花期, 花粉の形態・稔性について. *日本林學會誌* 78 (4) : 452-456
- 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. *Jap J Ecol.* 32 : 293-302
- 宮本セツ (1960) ヒメハナバチ科花蜂 14 種の訪花性. *昆虫* 28 (2) : 65-86
- 宮本セツ (1969) コハナバチ科花蜂 11 種の訪花性. *生態昆虫* 8 (3) : 120-137
- 中西テツ・一井隆夫 (1978) ウメ無花粉品種の結実要因に関する研究(III) : 訪花昆虫の飛来と結実について(園芸農学). *神戸大学農学部研究報告* 13 (1) : 75-80
- Nishikawa Y (1998) The function of multiple flowers of a spring ephemeral, *Gagea lutea* (Liliaceae), with reference to blooming order. *Can J Bot* 76 : 1404-1411
- Nishikawa Y, Kudo G (1995) Relationship between flower number and reproductive success of a spring ephemeral herb, *Anemone flaccida* (Ranunculaceae). *Plant Species Biol* 10 : 111-118
- 小笠原滋和・萩原素之・俣野敏子 (1993) 普通ソバの受粉に影響する 2,3 の要因. *北陸作物学会報* 28 : 77-80
- Ohashi K, Yahara T (1999) How long to stay on,

- and how often to visit a flowering plant? —a model for foraging strategy when floral displays vary in size. *Oikos* 86 : 389-392
- Roubik DW, Inoue T, Hamid AA (1995) Canopy foraging by two tropical honeybees : Bee height fidelity and tree genetic neighborhoods. *Tropics* 5 (1/2) : 81-93
- 齋藤秀樹・中口努・久後地平・竹岡政治 (1987) コナラ成熟林における繁殖器官各部の乾物生産と種子生産における花粉粒及びめ花数の関係. 京都府立大学学術報告 39 : 40-48
- 齋藤武史 (1996) 落葉広葉樹林内における風速の垂直分布と開空度との関係. 日本林學會誌 78 (4) : 384-389
- Sih A, Baltus MS (1987) Patch size, pollinator behavior, and pollinator limitation in catnip. *Ecology* 68 : 1679-1690
- Snow AA, Spira TP, Simpson R, Klips RA (1996) The ecology of geitonogamous pollination. In : (D. G. Lloyd and C. H. Barrett eds.) *Floral Biology*, Chapman & Hall, New York
- 傍島善次・國村 昇 (1953) ポポウに関する研究 (第 1 報) : I ポポウの開花期並に花粉の生成に就いて / II ポポウの花の訪虫に就いて昆虫と降雨について. 西京大学学術報告, 農学 5 : 33-46
- 種生物学会編 (2000) 花生態学の最前線—美しさの進化的背景を探る—. 文一総合出版, 東京
- 築地琢郎 (2010) 虫ナビ <http://mushinavi.com/> (2010/02/18)
- 寺澤和彦 (1997) ブナの種子生産特性とその天然林施業への応用に関する研究. 北海道林業試験場研究報告 34 : 1-58
- Toda MJ (1987) Vertical microdistribution of drosophilidae (Diptera) within various forests in Hokkaido III. The Tomakomai Experiment Forest. Hokkaido University, Research Bulletins of The College Experiment Forests, Hokkaido University 44 (2) : 611-632
- 富樫一次・豊永継義 (1983) 石川県におけるクリの訪花昆虫相. 石川県農業短期大学研究報告 13 : 19-23
- 鳥取大学農学部附属演習林 (1999) 鳥取大学農学部附属演習林第 5 次管理計画書. 鳥取大学農学部附属演習林, 鳥取
- Ueda A (2000) Pre- and post-dispersal damage to the acorns of two oak species (*Quercus serrata* Thunb. and *Q. mongolica* Fischer) in a species-rich deciduous forest. *J For Res* 5 : 169-174
- Woodell ARJ (1978) Directionality in bumblebees in relation to environmental factors. In “ The pollination of flowers by insects ” Richards, A. J. (ed.), Academic Press, pp.31-39, London