

森林・農業班 A

ラオスの熱帯雨緑樹林における送粉共生系

加藤 真・川北 篤 (京都大学大学院 人間・環境学研究所)

キーワード：開花フェノロジー、送粉、熱帯雨緑樹林、絶対送粉共生、ハナバチ

調査期間・場所：2003 年 3 月 4～13 日，9 月 14～21 日，2004 年 3 月 23～30 日・ラオス中部

Pollination Mutualism in tropical deciduous forests in Laos

Makoto KATO and Atsushi KAWAKITA

(Graduate School of Human and Environmental Studies, Kyoto University)

Keywords: flowering phenology, pollination, tropical seasonal forest, obligate pollination mutualism, bee

Research Period and Site: 4–13 March, 14–21 September 2003, 23–30 March 2004, Central Laos

1. はじめに

東南アジアには、熱帯雨林帯と照葉樹林帯との間に、熱帯雨緑樹林帯（熱帯季節林、熱帯モンスーン林）が存在する。冬にチベット高原から吹き下ろしてくる乾燥した風が、この地域に乾燥した季節をもたらすのである。照葉樹林文化と称される文化要素は、日本から中国雲南省、タイ北部、ビルマ、アッサム、ブータン、ネパールへと、照葉樹林帯を貫いて東西に広がっている（中尾・佐々木，1992）。日本人が親しんできたこのような照葉樹林帯の自然と文化とは大きく異なる自然と文化が、インドシナ半島からビルマにかけて広がる熱帯雨緑樹林帯には息づいているはずである。四季のある照葉樹林とも、季節変化のほとんどない熱帯雨林とも異なり、そこにめぐり来るのは雨季と乾季という二つの季節だ。ラオスから北タイにかつて広がっていた熱帯雨緑樹林は、その多くが伐採されて消失してしまっただが、ラオスにはまだその一部が残されている。

ひとつの地域の自然は、その原生植生や二次的植生と、それらの植生の季節の移り変わりによって最も確に表現することができる。森にどのような植物が繁り、一年を通してどのような花が森に咲きついでゆくか、そしてそれぞれの花がどのように花粉をやりとりしているのか。このような開花フェノロジーと送粉共生系という視点に立つことによって、地域の自然をあざやかに記録することができるかもしれない。そしてこのような季節の移り変わりの中に、自然に溶け込んだ人々の生業があるはずである。

これまで、開花フェノロジーと送粉者群集についての知見は、照葉樹林（Yumoto 1987; Kato 2000）と熱帯雨林（Kato 1996; Momose et al. 1998）のものがあるが、熱帯雨緑樹林からの報告はない。私たちはラオス中部の数カ所で、森林や田園地域の開花フェノロジーと訪花者群集の調査を計画した。これまでに行なった調査は 3 回であるが、乾季と雨季を毎年繰り返す熱帯雨緑樹林の自然の片鱗が見えてきた。その概要を以下に報告する。

2. 調査地と方法

1) 調査場所

訪花者群集の調査を行なった場所は、ラオス中部の以下の 9 地点である。

A. Dong Makhai

ビエンチャン近郊の保護林であるが、盗伐によって退行しつつある熱帯雨緑樹林。高木層には *Dipterocarpus alatus*, *Shorea siamensis*, *Azalia xylocarpa* などがよく現れる。森林のまわりは天水田と灌漑田が広がっている。この森のはずれにある市場には、近隣地域のさまざまな山や野の幸が並ぶ。

B. Phialat

サントン地区にあるラオス国立大学林学科の演習林とその周辺の二次林。自然林は *Dipterocarpus* や *Hopea*, *Irvingia* が優占する熱帯雨緑樹林であるが、その面積は非常に狭く、ほとんどは退行した二次林であり、その周

りには焼畑と天水田が広がっている。

C. Samphana

山がメコン川に迫る場所に熱帯雨緑樹林の自然植生が残されている。川原には岩盤が露出しており、その岩盤の間には砂が堆積している。乾季の3月には *Homononia* などからなる特徴的な川原植生が見られたが、雨季の9月にはそれらは、増水したメコン川の水面下にあった。

D. Thakhek

過剰な利用と盗伐によって退行しつつある乾燥フタバガキ林で、周囲には天水田や焼畑が広がる。この二次林は、人々の利用において維持されてきたラオスの里山といってもよいもので、植物の多様性も高い。

E. Mahaxai

石灰岩地に発達した熱帯雨緑林。石灰岩でできた急斜面には自然植生が残るが、谷間の平地には天水田が発達している。雨季には石灰岩の露頭でツリフネソウ属などさまざまな草本の花が咲き乱れる。

F. Nam Hinbun

石灰岩地に発達した熱帯雨緑林。石灰岩の山の急斜面には自然植生が残るが、谷間の平地には天水田が発達している。

G. Sayphou Loyang

標高 300 ~ 500m の石灰岩の丘陵地に発達した熱帯雨緑樹林。 *Dracontomelon schmidii* の大木が残されており、その種子の利用が特徴的である。

H. Laksao

照葉樹林から熱帯雨緑樹林への移行帯で二次林が多く、谷間には天水田が広がっている。3月下旬には、半ば落葉した森で、葉を落としたままで *Bauhinia variegata* の木が、ちょうど日本のヒガンザクラのように開花していた。農耕地では最近、タチアワユキセンダングサの帰化が著しい。

I. Nam Phao

ベトナムとの国境付近（標高約 1200m）のシイ属やマテバシイ属が優占する照葉樹林。3月には、シイ属の樹木の花が林冠を黄色に染め、ベトナム側から海霧が峠までのぼってきていた。

2) 調査方法

それぞれの調査地で開花しているすべての植物を記録し、その標本を作成した。花に訪花する昆虫を捕虫網で8分間採集し、その後2分間、スウィーピングを行なった。この10分間で訪花者が観察されなかった花では、適宜、観察時間を、最高2時間まで延長した。訪花者が鳥またはコウモリであると予測された時には、花から離れた位置より双眼鏡で訪花者の観察を行なった。調査は基本的に雨の降っていない昼間に行なったが、昼間の訪花が観察されなかった植物では、夕方から夜にかけても調査した。採集された訪花昆虫は針に刺して乾燥標本とした。

3) 調査時期

これまでに行なった調査は、2003年3月4~13日、同年9月14~21日、2004年3月23~30日である。

3. 開花フェノロジー

調査地全域で開花と訪花を観察した植物の種数は、3月上旬に40種、3月下旬に89種、9月中旬に55種だった。また、重点的に調査を行なっている Dong Makhai において開花と訪花を観察した植物の種数は、3月上旬に18種、3月下旬に33種、9月中旬に11種だった。乾季の終わりに開花する種数が増加する傾向が認められた。

1) 2003年3月4~13日に開花していた植物とその主な訪花者

A. Dong Makhai (3月6, 10~12日)

Justica sp. (Acan.), *Polyalthia* sp. (Ann.), *Stereocarpus* sp. (Big.), *Murdannia* sp. (Comm.), *Shorea siamensis* (Dipt.),

Muntingia calabura (Elaeo.) Breynia retusa (Eup.), Breynia grauca (Eup.), Sauropus brevipes (Eup.), Fabaceae sp. (Fab.), Gnetum sp. (Gne.), Jasminum bifarium (Ole.), Ziziphus rugosa (Rha.), Rothmannia sootepensis (Rub.), Guioa bijuga (Sapi.), Harrisonia perforata (Sima.), Pterospermum cinamomum (Ster.), Callicarpa sp. (Ver.)

B. Phialat (3月6～10日)

Capparis micrantha (Cap.), Connarus sp. (Conn.), Merremia gemella (Conv.), Glochidion rubrum (Eup.), Phyllanthus roseus (Eup.), Suregada multiflora (Eup.), Archidendron sp. (Fab.), Bauhinia racemosa (Fab.), Saraca bijuga (Fab.), Memecylon sp. (Mela.), Mussaenda sp. (Rub.), Sterculia lanceolata (Ster.)

C. Samphana (3月7, 10日)

Homononia riparia (Eup.), Hibiscus sp. (Mal.), Eugenia sp. (Myrt.), Guioa bijuga (Sapi.), Muntingia sp. (Til.), Gmelina asiatica (Ver.),

2) 2003年9月14～21日に開花していた植物

A. Dong Makhai (9月14～15日)

Breynia grauca (Eup.), Bauhinia involucellata (Fab.), Desmodium sp. (Fab.), Crotalaria sp. (Fab.), Leea sp. (Lee.), Ziziphus oenoplia (Rha.), Grewia eriocarpa (Til.), Helicteres hirsuta (Ster.), Tectona grandis (Ver.), Curcuma sp. (Zin.), Globba sp. (Zin.)

B. Phialat (9月16日)

Costus speciosus (Cos.), Muntingia calabura (Elaeo.), Acassia sp. (Fab.), Cassia sp. (Fab.), Salaca bijuga (Fab.), Nymphoides lotus (Nym.), Melochia corchorifolia (Ster.)

C. Samphana (9月16日)

Ipomoea digitata (Conv.), Cassia tora (Fab.), Uraria crinita (Fab.), Mimosa pudica (Fab.), Mimosa pigra (Fab.), Borreria latifolia (Rub.), Globba sp. (Zin.),

D. Thakhek (9月17日)

Oroxylum indicum (Big.), Breynia grauca (Eup.), Muntingia calabura (Elaeo.), Helicteres sp.2 (Ster.), Helicteres sp.3 (Ster.)

E. Mahaxai (9月18日)

Impatiens sp.1 (Bal.), Sauropus garettii (Eup.), Desmodium sp. (Fab.), Chirita sp.1 (Ges.), Didyssaandra sp.1 (Ges.), Lagerstroemia speciosa (Lyt.), Biophytum sensitivum (Oxa.), Randia sp. (Rub.),

F. Nam Hinbun (9月19～20日)

Bidens pilosa var. radiata (Ast.), Impatiens sp.2 (Bal.), Impatiens sp.3 (Bal.), Impatiens sp.4 (Bal.), Chirita sp.2 (Ges.), Stauranthera sp.1 (Ges.), Hymenopyramis sp. (Ver.)

G. Sayphou Loyang (9月19～20日)

Chirita sp.3 aff. involucrata (Ges.), Chirita sp.4 (Ges.), Stauranthera sp.1 (Ges.), Stauranthera sp.2 (Ges.), Cyclea sp. (Men.), Torenia fournieri (Scr.)

H. Laksao (9月19～20日)

Bridelia sp. (Eup.), Breynia grauca (Eup.), Ziziphus jujuba (Rha.), Uncaria cordata (Rub.), Helicteres sp.4 (Ster.)

I. Nam Phao (9月19～20日)

Clerodendrum viscosum (Ver.), Bidens pilosa var. radiata (Ast.)

3) 2004年3月23～30日に開花していた植物

A. Dong Makhai (3月23～24, 29～30日)

Melodorum sp. (Ann.), Orophea sp. (Ann.), Polyalthia sp. (Ann.), Rauvolfia sp. (Apo.), Strophanthus sp. (Apo.), Capparis micrantha (Cap.), Murdannia sp. (Comm.), Hewittia sublobata (Conv.), Actephila sp. (Eup.), Breynia grauca (Eup.), Breynia retusa (Eup.), Cleistanthus tonkinensis (Eup.), Sauropus brevipes (Eup.), Sauropus quadrangularis (Eup.), Phyllanthus reticulatus (Eup.), Diospyros sp. (Ebe), Peltophorum dasyrrhachis (Fab.),

Strichnos nux-vomica (Fab.), *Gnetum montanum* (Gne.), *Azelia xylocarpa* (Fab.), *Tinospora crispa* (Men.), *Limacia oblonga* (Men.), *Eugenia* sp. (Myrt.), *Gardenia sootepensis* (Rub.), *Catuaregam* sp. (Rub.), *Ziziphus rugosa* (Rha.), *Pavetta* sp. (Rub.), *Glycosmis nana* (Rut.), *Psychotria* sp. (Rub.), *Paederia consimilis* (Rub.), *Trema orientalis* (Ulm.), *Xanthophyllum* sp. (Xan), *Zingiber* sp. (Zin),

D. Thakhek (3月25, 27日)

Alphonsea sp. (Ann.), *Goniiothalamus* sp. (Ann.), *Holarrhena pubescens* (Apo.), *Anogeissus acuminata* (Comb.), *Dillenia indica* (Dil.), *Diospyros* sp. (Ebe.), *Antidesma* sp. (Eup.), *Aporosa macrostachyus* (Eup.), *Breynia grauca* (Eup.), *Glochidion rubrum* (Eup.), *Glochidion sphaerogynum* (Eup.), *Dalbergia rimosa* (Fab.), *Dalbergia stipulacea* (Fab.), *Cratoxylon* sp. (Hyp.), *Melastoma normale* (Mela.), *Ochna* sp. (Och.), *Ziziphus oenoplia* (Rha.), *Pavetta* sp. (Rub.), *Morinda* sp. (Rub.), *Helicteres* sp.2 (Ster.), *Gmelina asiatica* (Ver.)

E. Mahaxai (3月26日)

Cananga sp. (Ann.), *Heliotropium indicum* (Bor.), *Pollia* sp. (Comm.), *Combretum quadrangulare* (Comb.), *Croton* sp. (Eup.), *Saraca bijuga* (Fab.), *Homononia riparia* (Eup.), *Sauropus androgynus* (Eup.), *Derris* sp. (Fab.), *Zizyphus* sp. (Rha.), *Lepisanthes rubiginosa* (Sapi.)

F. Nam Hinbun (3月27日)

Justica sp. (Aca.), *Cyathocalyx* sp. (Ann.), *Azelia xylocarpa* (Fab.), *Eugenia* sp. (Myrt.), *Rutaceae* sp. (Rut.), *Pterocymbium tinctorium* (Ster.), *Rinorea wallichiana* (Vio.)

G. Sayphou Loyang (3月27日)

Acanthus leucostachyus (Aca.), *Inula polygonata* (Ast.), *Begonia* sp. (Beg.), *Glochidion* sp. (Eup.), *Macaranga denticulata* (Eup.), *Milletia pulchra* (Fab.), *Cyrtandra* sp. (Ges.), *Mussaenda erosa* (Rub.), *Clausena excavata* (Rut.), *Alpinia speciosa* (Zin.)

H. Laksao (3月28日)

Colocasia gigantea (Ara.), *Protium serratum* (Bur.), *Aleurites moluccana* (Eup.), *Glochidion eriocarpum* (Eup.), *Glochidion daltonii* (Eup.), *Milletia* sp. (Fab.), *Vauhinia variegata* (Fab.), *Castanopsis calathiformis* (Fag.), *Melastoma* sp. (Mela.), *Lasianthus dinhensis* (Rub.), *Solanum torvum* (Sol.), *Duabanga grandiflora* (Son.), *Vitis* sp. (Vit.)

I. Nam Phao (3月28～29日)

Staurogyne sp. (Aca.), *Strobilanthes* sp. (Aca.), *Viburnum sambucinum* (Capr.), *Aeschynanthes* sp. (Ges.), *Scutellaria discolor* (Lam.), *Blastus cochinchinensis* (Mela.), *Agrostemma* sp. (Rub), *Randia canthioides* (Rub.), *Alpinia speciosa* (Zin.), *Alpinia* sp. (Zin.), *Kaempferia* sp. (Zin.)

4. 訪花者群集

訪花者群集に関してはデータ解析が終わっていないが、以下のような特徴が認められた。(1) 訪花者群集の中でハナバチ類が卓越しており、特にミツバチ属4種 (*Apis dorsata*, *A. melifera*, *A. florea*, *A. andreniformis*) とハリナシバチ属7種が多くの花で観察された。これらのミツバチ科の中でオオミツバチとアジアミツバチが養蜂の対象となっている。(2) 林床に生える、蜜源の深い花にはコシブトハナバチ属、シタナガコハナバチ属、アオスジコハナバチ属などの長舌のハナバチが巡回訪花をしていた。(3) ハキリバチ科とミツバチ科クマバチ亜科のハナバチが卓越する花がマメ科などで認められた。(4) 3月に開花する樹種は、開花期間は数日から1週間ほどと比較的短いものの、一斉に大量の花を咲かせるのでクマバチ属やコシブトハナバチ属を含む多くのハナバチを集めていた。(5) 鳥媒とコウモリ媒が示唆された花は見られたが、実際の訪花はほとんど確認できなかった。これらの花の送粉者と考えられるクモカリドリ類、タイヨウチョウ類、オオコウモリ類は生息している。(6) 3月はチョウの個体数が特に多く、チョウ媒の花が数多く見られた。(7) ガの訪花をいくつかの植物で観察した。(8) 林冠によじのぼるツヅラフジ科のつる植物でマメゾウムシの訪花を受けているものが発見された。(9) 雨季の終わりに草本の花が数多く咲き、それらの多くには単独性で長舌のハナバチが訪花するのが観察された。(10) フタバガキ科の多くは1～3月にかけて開花するが、3月に開花していた *Shorea* 属の1種では、甲虫の

訪花が観察された。(11) カキノキ科, バンレイシ科などでアザミウマ媒が観察された。

熱帯雨緑樹林の訪花者群集は、熱帯雨林のそれと似ているが、熱帯雨林では数年に一度しか一斉開花を経験しないのに対して、熱帯雨緑樹林では毎年乾季の終わりに一斉開花の時期が到来する。また熱帯雨林の林床では、一年を通して開花する多くの林床植物が存在するが、乾季の乾燥がきびしい熱帯雨緑樹林では、周年開花する林床植物は見られなかった。

また、熱帯雨緑樹林の訪花者群集は、社会性ハナバチが卓越する点において、単独性ハナバチが卓越する日本の照葉樹林のそれと対照的であった。コロニーを維持しつづけなくてはならない真社会性のハナバチたち（ミツバチ属とハリナシバチ属）にとって、照葉樹林の冬の存在はきびしいのであろう。

5. 絶対送粉共生

最近カンコノキ属で発見された絶対送粉共生 (Kato et al. 2003) がラオスの *Glochidion rubrum* でも観察された。Phialat において、*G. rubrum* の花にホソガの雌が訪花し、能動授粉し、子房に産卵するのが確認された。この種の他にも、カンコノキ属 6 種で、ホソガの幼虫が種子を加害しているのが観察された。またカンコノキ属に最も近縁なオオシマコバンノキ属の 1 種 *Breynia grauca* においても、絶対送粉共生が進化していることが発見された。カンコノキ属とオオシマコバンノキの外群にあたるアマメシバ属の 1 種 *Sauropus quadrangularis* はハナアブ媒であることが観察された。絶対送粉共生はアマメシバ属ではいまだ確認されていないことになる。熱帯雨緑樹林は特にアマメシバ属の多様性が高い地域であり、その送粉様式と種分化機構の解明が待たれている。

Abstract

Flowering phenology and flower visitor community were surveyed in various types of tropical seasonal forests in central Laos. Flowers of woody plants were abundant in March, whereas many herbaceous plants bloomed in September. The flower visitor community was dominated by bees, of which eusocial honeybees (*Apis*) and stingless bees (*Trigona*) were dominant. Many flowers of forest understory plants were visited by solitary long-tongued bees (*Amegilla*, *Nomia* and *Thrincostrima*). In addition to bees, butterflies, moths, beetles, flies, thrips, birds and bats were important pollinators of some plant species. Plant-pollinator mutualism in the tropical seasonal forests resembles that of tropical rain forests, but differs in the yearly mass flowering of canopy trees in the late dry season and in the mass flowering of understory herbaceous plants in the late rainy season.

謝辞

フィールド調査にあたって、京都大学の小坂康之さんとラオス国立大学の P. Thavy 先生にはひとかたならぬ御助力をいただいた。また調査を遂行する上で、竹田晋也先生に多大な便宜をはかっていただいた。心よりお礼申し上げたい。

引用文献

- Kato, M. 1996. Plant-pollinator interactions in the understory of a lowland mixed dipterocarp forest in Sarawak. *American Journal of Botany* 83: 732-743.
- Kato, M. 2000. Anthophilous insect community and plant-pollinator interactions on Amami Islands in the Ryukyu Archipelago, Japan. *Contributions from the Biological Laboratory, Kyoto University* 29: 157-252, pl. 2-3.
- Kato, M., A. Takimura & A. Kawakita. 2003. An obligate pollination mutualism and reciprocal diversification in the tree genus *Glochidion* (Euphorbiaceae). *Proceedings of National Academy of Sciences* 100: 5264-5267.
- Momose, K., T. Yumoto, T. Nagamitsu, M. Kato, M. Nagamasu, S. Sakai, R. D. Harrison, T. Itioka & T. Inoue. 1998. Pollination biology in a lowland dipterocarp forest in Sarawak, Malaysia. I. Characteristics of the plant-pollinator community in a lowland dipterocarp forest. *American Journal of Botany* 85: 1477-1501.

中尾佐助・佐々木高明. 1992. 『照葉樹林文化と日本—フィールド・ワークの記録』 くもん出版.

Yumoto, T. 1987. Pollination systems in a warm temperate evergreen broad-leaved forest on Yaku Island.
Ecological Research 2: 133-146.