

亜熱帯沖縄島に生育するブナ科堅果の生産フェノロジーと堅果食昆虫および

土壌環境に関する研究

(Research on acorn production phenology, granivorous pest insects of Fagaceous tree species and its soil

environment in subtropical Okinawa Island)

照屋 建太

2015

目次

第1章 序論	1
第2章 調査地と対象樹種	7
2.1. 調査地の概要	7
2.2. 調査地の植生	9
2.3. 対象樹種	13
2.3.1. マテバシイ	13
2.3.2. イタジイ	13
2.3.3. オキナワウラジロガシ	14
2.3.4. アマミアラカシ	14
第3章 沖縄島の赤黄色土（国頭マージ）地域における ブナ科3種の堅果の生産と堅果食昆虫	15
3.1. はじめに	15
3.2. 調査方法	15
3.2.1 堅果落下数	15
3.2.2 堅果食昆虫	17
3.2.3 ライトトラップによるシイシギゾウムシの発消長	17

3.3. 結果	18
3.3.1. 堅果生産の経年変動	18
3.3.2. 堅果食昆虫相	22
3.3.3. 堅果食昆虫の経年変動	28
3.3.4. シイシギゾウムシの発生活長	36
3.4. 考察	37
3.4.1. 堅果生産の経年変動	37
3.4.2. 堅果食昆虫相	38
3.4.3. 堅果食昆虫ギルド	39
第4章 沖縄島の暗赤色土（琉球石灰岩）地域における	
ブナ科堅果の生産と堅果食昆虫	43
4.1. はじめに	43
4.2. 調査方法	44
4.3. 結果	45
4.3.1. 堅果生産の経年変動	45
4.3.2. 堅果食昆虫相	46
4.3.3. 堅果食昆虫の経年変動	48
4.4. 考察	50
4.4.1. 堅果生産の経年変動	50
4.4.2. 堅果食昆虫相	51
4.4.3. 堅果食昆虫ギルド	52

第5章 亜熱帯沖縄島におけるブナ科の生育する土壤環境	54
5.1. はじめに	54
5.2. 調査方法	55
5.2.1. 化学性	55
5.2.2. 粒径組成および粘土鉱物組成	55
5.2.3. 物理性	56
5.2.4. 腐植物質	56
5.2.5. 統計処理	57
5.3. 結果	58
5.3.1 供試土壤理化学性と土壤物理性	58
5.3.2. 腐植物質	62
5.3.3. 腐植物質中の元素	63
5.3.4. 腐植物質量と腐植物質中の元素量との関係	64
5.4 考察	66
第6章 総合考察	69
謝辞	77
引用文献	79

第1章 序論

日本は国土の7割を森林が占めている。その多くは、二次林や人工林であり、原始的な森林が残されている場所は、少なくなりつつある。薪炭材を取るために利用されてきた里山には、広葉樹のブナ科樹木が多く植えられてきた。それらの植物は、薪炭材としての利用だけではなく、子どもたちが堅果などを利用して遊ぶ場にもなっていた。しかし、近年、石油が主流のエネルギー転換に伴い、薪炭材の利用が減り、里山の維持管理など人の手が加わりにくくなってきた。森林の機能は低下し、里山内にあった生物多様性も危機的な状態にある。2011年3月に起こった東日本大震災を踏まえ、翌年には今後の自然共生社会のあり方を示す“生物多様性国家戦略2012-2020”が閣議決定された。そこでは、(1)生物多様性を社会に浸透させる、(2)地域における人と自然の関係を見直し・再構築する、(3)森・里・川・海のつながりを確保する、(4)地球規模の視野を持って行動する、(5)科学的基盤を強化し政策に結びつけるの5つを基本戦略とした。そのうち、生物多様性を理解するためには、森林生態を植物の観点だけではなく、動物などを含め総合的に研究することが重要と考えられる。

我が国の多くの広葉樹林では、ブナ科樹木が優占し、それらは極相林を構成している。ブナ (*Fagus crenata*) やコナラ (*Quercus serrata*) などの堅果を生産する植物は、木材利用の観点から長年研究されてきた(紙谷, 1986; 八坂ら, 2001)。また、ブナの結実に関する天然更新の研究は、1960年代に菊池(1968)が、更新技術と天然更新新技術に関しては、前田(1988)が行っている。種子による繁殖は、多くの樹種にとって重要な繁殖方法である(寺澤・小山, 2008)。したがって、天然更新技術を開発する上で、樹木が生産する健全種子の量を把握することは大切なことと考える。ブナ科(Fagaceae)の堅果については、生産される堅果の生産量は年により

に変動し、成熟堅果の生産量が豊富な年や僅少な年があること、生産される堅果は、成熟、未熟、しいななどがあること、そして成熟した堅果も昆虫や鳥、獣による加害を受けることが明らかになった（橋詰・山本, 1974 ; Imada *et al.* 1990 ; Kanazawa, 1975, 1982 ; 水井, 1991 ; 大久保ら, 1989 ; 斉藤ら, 1988 ; 曾根ら, 1996 ; Sone *et al.* 2002 ; 武田, 1992 ; 寺澤ら, 1995 ; 生方ら, 2000 ; 山下, 1994）。

植物の種子生産における豊凶の要因には、至近要因と究極要因がある。至近要因は日照時間、気温、台風を含む気象条件のことで直接的要因となる。究極要因は、植物が豊凶を起こしているのか解明することで根源的な理由である。特に、究極要因を明らかにすることはブナ科を主とする日本の森林生態系の動態特性を知る上で重要である。寺澤・小山 (2008) や森廣 (2010) は、Kelly (1994) の研究から植物が豊凶を起こす究極要因について、①種子捕食者飽食、②風媒花の受粉効率、③環境予測、④資源適合、⑤動物送粉者、⑥動物散布、⑦繁殖の付帯コスト、⑧大型種子をあげている。これらのうちで、種子捕食者飽食が有力な説とされているが、現在も様々な議論が続いている。

ブナ科の堅果は、生産過程で多くの昆虫による加害を受ける。堅果を加害する昆虫には、雌花の時期に侵入するタマバチ科 (Cynipidae)、成熟堅果に産卵や侵入するハイイロチョッキリ (*Mechoris ursulus*) やコナラシギゾウムシ (*Curculio dentipes*) などのゾウムシ科 (Curculionidae)、チョウ目 (Lepidoptera)、キクイムシ科 (Scolytidae) など含まれるが、コウチュウ目 (Coleoptera) やチョウ目が成熟堅果を加害する割合が多いことも明らかになってきた (Igarashi and Kamata, 1997 ; Kanazawa and Nishikata, 1976 ; 箕口・丸山, 1984 ; 箕口, 1996)。寺澤・小山 (2008) は温帯域のブナの堅果食昆虫 35 種をあげている。そのうちブナ科のスペシャリストは、チョウ目 7 種とハエ目 (Diptera) 2 種で、ジェネラリストはとしてチョウ目 25 種、カメムシ目 (Hemiptera)

1種があげられている。日本の温帯域以北では、コナラ属 (*Quercus*)、クリ属 (*Castanea*)、シイ属 (*Castanopsis*)、マテバシイ属 (*Lithocarpus*) の堅果に堅果食昆虫のオトシブミ科 (*Attelabidae*)、ゾウムシ科、キクイムシ科、タマバチ科、ハマキガ科 (*Tortricidae*)、ヤガ科 (*Noctuidae*)、ガガンボ科 (*Tipulidae*) など数多くがアタックすると報告されている (福本, 2000 ; Fukumoto and Kajimura, 1999, 2000, 2001 ; 福本・梶村, 2000 ; 前藤, 1993a, b ; Maeto, 1995 ; 上田ら, 1992, 1993 ; Ueda, 2000a, b ; 上田, 2000 ; 上田・大住, 2003)。コナラ属の堅果食昆虫は、世界各地に分布しており、亜熱帯域に近い地中海や熱帯においてもオトシブミ科、ゾウムシ科、ハマキガ科、タマバチ科が報告されている (Bonal *et al.*, 2007 ; Branco *et al.*, 2002 ; Espelta *et al.*, 2008 ; Leiva and Fernández-Alés, 2005 ; Muñoz and Bonal, 2008)。

上田ら (1992) は、樹木の天然更新を考察するにあたり、種子とその昆虫の関係を調べるとは重要であると述べ、同一地域に生育するブナ科のコナラ、アラカシ (*Quercus glauca*)、シラカシ (*Quercus myrsinifolia*)、マテバシイ (*Lithocarpus edulis*) の堅果食昆虫を調査し、4樹種から8種類の堅果食昆虫を確認した。堅果食昆虫のアカコブコブゾウムシ (*kobuzo rectirostris*) は4樹種とも加害することが明らかになった。福本 (2000) は堅果食昆虫による加害が成熟堅果の死亡の主要因になっているとし、前藤 (1993b) は加害率が堅果生産量の豊凶に関係すると報告している。このように堅果生産量の経年変動は堅果食昆虫による加害率および健全堅果の残存数に密接な関係があると考えられる。

日本の南に位置する沖縄島は、琉球列島に属しており、日本列島と分離される過程で生じた固有の生物相や亜熱帯の照葉樹林とサンゴ礁が評価され、2003年に環境省と林野庁が自然世界遺産の候補地に指定している。過去に大陸から分離し一度もつながったことのない大陸島である沖縄島は、近隣の島々に似た生物は多く見られるが長い年月を経て、ヤンバルクイナ

(*Gallirallus okinawae*) やヤンバルテナゴコガネ (*Cheirotonus jambar*), オキナワトゲネズミ (*Tokudaia muenninki*), リュウキュウヤマガメ (*Geoemyda japonica*), オキナワセッコク (*Dendrobium okinawense*), オキナワスミレ (*Viola utchinensis*) など数多くの固有種が生息する学術的に貴重な地域である。伊藤 (1998) は、琉球列島は生物多様性の高い島で、固有種の数も多いとしている。沖縄島北部にある森林もイタジイが優占する森林で、戦後は薪炭材として利用されるだけでなく、生産される堅果は森林内のリュウキュウイノシシ (*Sus scrofa riukiuanus*) の餌になっており (石垣ら, 2007), オオサワガニ (*Geothelphusa levicervix*) とオキナワミナミサワガニ (*Candidiopotamon okinawense*) のサワガニ 2 種が貯食するという報告がある (佐々木, 2004)。

沖縄島には、マテバシイ, イタジイ (*Castanopsis sieboldii*), オキナワウラジログシ (*Quercus miyagii*), アマミアラカシ (*Quercus glauca* var. *amamiana*), ウラジログシ (*Quercus salicina*), ウバメガシ (*Quercus phillyraeoides*) のブナ科樹木が 6 種自生しており, そのうちオキナワウラジログシとアマミアラカシの 2 種は、琉球列島固有種である。アマミアラカシはマテバシイ, イタジイ, オキナワウラジログシの 3 樹種と生育地が異なる。堅果もマテバシイ, イタジイ, オキナワウラジログシの 3 種が 2 年果であるのに対し, アマミアラカシは、1 年果である。このように成育地や堅果生産フェノロジーが異なるため, アマミアラカシの成熟堅果の落下数, 落下パターン, 堅果食昆虫相に特異性がある可能性が考えられる。しかしながら, これらの植物の堅果を取り巻く生き物, 特に, 堅果食昆虫については, 研究されていない。

土壌表層に蓄積する土壌有機物は, 腐植物質と非腐植物質に分けられ, 腐植物質は暗色無定形の高分子有機化合物と定義づけられている (熊田, 1996)。この腐植物質には反応基があり, 代表的なものはアルコール性水酸基, フェノール水酸基, カルボキシル基, ケトン基, アルデ

ヒド基, メチル基, メトキシル基およびアミノ基などがある (渡辺ら, 2007)。この反応基の一部は, 陽イオンの保持, 重金属との錯形成, 陰イオンの保持などの機能を有することが知られている。この腐植物質は, 土壌中の粘土や種々の無機成分と様々な結合形態を有し, 結合形態には静電的結合, 配位結合および架橋結合がある (甲斐・橋元, 1979)。この腐植物質と粘土と無機成分の結合様式は腐植物質の分解および集積に大きく関与するが, 腐植物質の性質や量, 粘土の種類や量, 無機成分種類や量および土壌 pH によって, 結合の安定性は異なる。これまで, 黒ボク土やマングローブ林内の土壌において, 粘土由来のアルミニウムと鉄が腐植物質と粘土とで腐植粘土複合体を形成し, 安定的に存在することが報告されている (Egli *et al.*, 2008 ; Kinjo *et al.*, 2006 ; Wada and Higashi, 1976 ; Wada *et al.*, 1987)。近年, 腐植粘土複合体の安定性の研究の多くは比重分画法が適用され, 粒径別で吸着する腐植物質の性質や量が異なることが明らかにされてきた (Sollins *et al.*, 2006, 2009 ; Wagai *et al.*, 2008)。しかし, 他の土壌に関しては腐植粘土複合体の安定性に関連した研究は多くはなく, さらに赤黄色土は蓄積する腐植物質量も少ないことから, 研究はあまり進んでいないのが現状である。特に, 沖縄の森林では, その土壌中の腐植粘土複合体の研究はほとんどなく, 土壌特性が堅果生産に与える可能性もある。

本研究では, 沖縄島のブナ科樹木が優占する森林の生態的特質を究明するために, 沖縄島北部の森林内に多く見られるブナ科4種 (マテバシイ, イタジイ, オキナワウラジロガシ, アミアラカシ) の堅果生産の特性と堅果食昆虫について調査を行い, 調査地内の森林土壌環境を調査した。

本論文の構成は以下の通りである。第2章では, 調査地と対象樹種の概要について説明した。

第3章では, 沖縄島の北部にある赤黄色土 (国頭マーヅ) に多く生育するマテバシイ, イタ

ジイ、オキナワウラジロガシの堅果生産量の経年変動，堅果食昆虫を調べることによって，亜熱帯沖縄島の森林における堅果食昆虫相，堅果生産量と加害率および健全堅果の残存数の関係を明らかにした。

第4章では，沖縄島の北部暗赤色土（琉球石灰岩）に生育する琉球列島の固有変種であるアマミアラカシ（初島・吉永，1970；大野，1999；徳永，2004）の堅果生産の経年変動と堅果食昆虫について加害の関係を分析し，アマミアラカシの堅果食昆虫の特徴について考察した。

第5章では，沖縄島におけるブナ科堅果の生産量に関係している土壌要因について，土壌の養分保持能や透水性などに関係する腐植粘土複合体に着目して，その特徴を明らかにした。

第6章では，第3～5章の結果を踏まえ，沖縄島のブナ科堅果の生産と堅果食昆虫の関係，そして土壌環境について総合的に考察した。

第2章 調査地と対象樹種

2.1. 調査地の概要

マテバシイ, イタジイ, オキナワウラジロガシの調査地は, 沖縄島北部の中央山地にある西銘岳 (Site A, 北緯 26° 48', 東経 128° 16', 標高 351 m), 国立大学法人琉球大学農学部与那フィールド76林班 (Site B, 北緯 26° 44', 東経 128° 14', 標高 318 m ; Site C, 北緯 26° 44', 東経 128° 13', 標高 339 m), アマミアラカシの調査地は宜野座村漢那ウェヌアタイ (Site D, 北緯 26° 47', 東経 127° 96', 標高 26m) であった。調査地の地質および土壌は, Site Aおよび Site B, Site Cが赤黄色土 (国頭マージ), Site Dは暗赤色土 (琉球石灰岩) であった (Fig. 2-1, 2-2)。

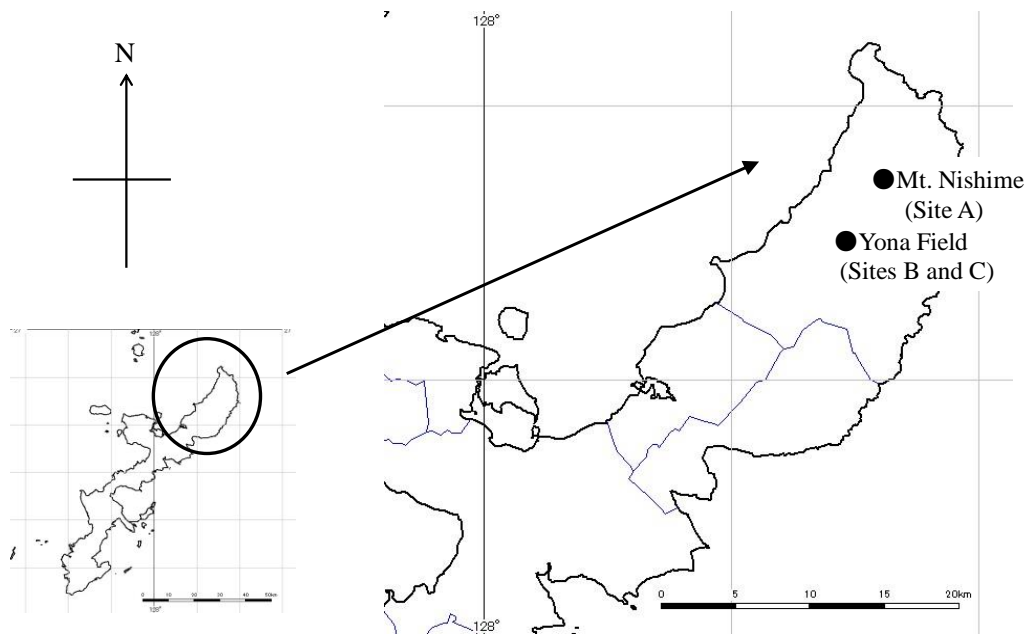


Fig. 2-1. Location of the study stands on Okinawa Island.
(Kunigami-Village)

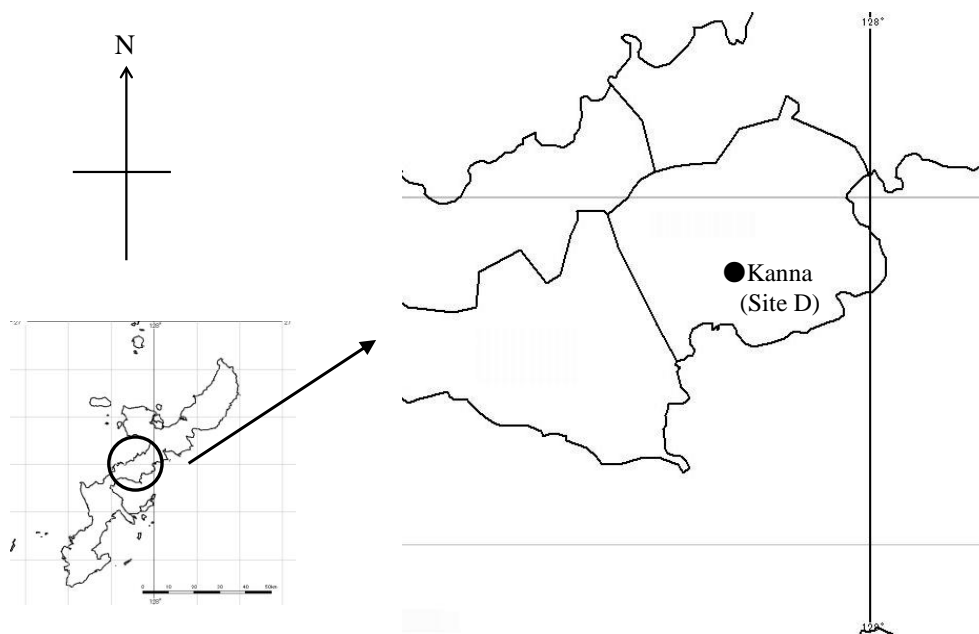


Fig. 2-2. Location of the study stands on Okinawa Island.
(Ginoza-Village)

2.2. 調査地の植生

Site A, B および C の植生については方形プロットを設置し (Site A ; 20m×20m, Site B ; 35m×35m, Site C ; 15m×25m), そのプロット内に出現する胸高直径 (DBH) 3.0cm 以上の樹木について毎木調査を行った。プロット内の立木密度は, Site A が 6,125 本/ha, Site B が 2,245 本/ha, Site C が 3,733 本/ha であった。

優占種が林冠を形成する樹木 (樹高 10m 以上) の中では, Site A では, イタジイが優占し, その他には, マテバシイ, イジュ (*Schima wallichii* ssp. *liukuensis*), トキワガキ (*Diospyros morrisiana*) が含まれていた (Table. 2-1)。Site B ではイスノキ (*Distylium racemosum*) とイタジイが優占し, その他には, ナンバンアワブキ (*Meliosma lepidota* ssp. *squmulata*), フカノキ (*Schefflera octophylla*), オオシイバモチ (*Ilex ficoidea*), イジュ, ヤブツバキ (*Camellia japonica*), ヤマビワ (*Meliosma simplicifolia* spp. *rigida*), モチノキ (*Ilex integra*), モクタチバナ (*Ardisia sieboldii*), オキナワウラジロガシ, ヤブニッケイ (*Cinnamomum pseudo-pedunculatum*), バリバリノキ (*Litsea acuminata*), タブノキ (*Persea thunbergii*), コバンモチ (*Elaeocarpus japonicus*), トキワガキ, シロダモ (*Neolitsea sericea*) が林冠を形成していた (Table. 2-2)。Site C では, エゴノキ (*Styrax japonicus*), オキナワウラジロガシが優占し, これら以外では, イタジイ, イジュ, タブノキ, ホソバタブ (*Persea japonica*), コバンモチが見られた (Table 2-3)。Site D の植生は, 島袋ら (2012) の調査では出現頻度が高い順にアマミアラカシ, ホソバムクイヌビワ (*Ficus ampelas*), ハマイヌビワ (*Ficus virgata*), クスノキ (*Cinnamomum camphora*), フクギ (*Garcinia subelliptica*), アデク (*Syzygium buxifolium*) であった。

Table 2-1. Number of individuals, DBH, and height of trees (DBH > 3.0 cm) in the vegetation plot (20 m × 20 m) of site A.

Tree species	Number of trees*	DBH (cm)**	Height (m)**
<i>Castanopsis sieboldii</i>	61	10.7±5.8 (3.0–30.3)	6.7±1.9 (3.0–11.0)
<i>Lithocarpus edulis</i>	53	8.8±3.9 (3.0–15.3)	7.5±1.8 (4.6–11.4)
<i>Schefflera octophylla</i>	31	7.5±3.6 (3.0–17.5)	5.6±1.2 (3.6–8.4)
<i>Elaeocarpus japonicus</i>	28	4.3±1.0 (3.0–5.5)	4.8±0.0 (4.7–4.8)
<i>Styrax japonicus</i>	10	6.2±2.2 (3.3–9.9)	6.4±1.3 (4.3–8.6)
<i>Schima wallichii</i> ssp. <i>liukiensis</i>	8	12.0±3.9 (5.0–16.1)	8.1±1.3 (6.7–10.5)
<i>Persea thunbergii</i>	7	6.7±2.9 (3.0–13.0)	6.7±1.4 (4.8–9.3)
<i>Distylium racemosum</i>	7	6.6±1.1 (5.3–8.8)	6.4±10.8 (5.4±8.0)
<i>Diospyros morrisiana</i>	4	9.3±6.1 (3.4–20.9)	6.4±2.0 (5.0–10.2)
<i>Daphniphyllum glaucescens</i> ssp. <i>teijsmannii</i>	4	7.9±2.3 (3.4–9.7)	7.1±0.9 (6.2–8.5)
<i>Rapanea neriifolia</i>	4	6.8±1.3 (5.7–14.9)	6.2±1.2 (5.3–8.6)
<i>Gardenia jasminoides</i> f. <i>grandiflora</i>	4	3.6±0.3 (3.0–3.9)	5.0±0.5 (4.0–5.4)
<i>Neolitsea aciculata</i>	3	7.6±2.8 (3.0–10.4)	7.2±1.1 (5.5–8.3)
<i>Neolitsea sericea</i>	2	5.8±1.9 (3.5–8.2)	3.8±0.2 (3.5–4.1)
<i>Dendropanax trifidus</i>	2	5.1±1.6 (3.1–7.0)	4.9±0.4 (4.4–5.4)
<i>Ilex integra</i>	2	5.1±1.4 (3.5–6.8)	6.4±1.4 (4.7–8.1)
<i>Persea japonica</i>	2	3.5±0.4 (3.0–4.0)	7.4±0.0 (7.3–7.4)
<i>Myrica rubra</i>	1	18.5	9.8
<i>Quercus miyagii</i>	1	7.0	5.3
<i>Eurya japonica</i>	1	6.8	6.1
<i>Ilex liukiensis</i>	1	6.5	6.7
<i>Camellia japonica</i>	1	6.1	6.9
<i>Ternstroemia gymnanthera</i>	1	6.1	6.5
<i>Ilex ficoidea</i>	1	6.1	5.0
<i>Meliosma lepidota</i> ssp. <i>squamulata</i>	1	5.6	5.1
<i>Cinnamomum pseudo-pedunculatum</i>	1	5.4	4.6
<i>Camellia lutchuensis</i>	1	3.3	3.6
<i>Viburnum japonicum</i>	1	3.2	5.2
<i>Tutcheria virgata</i>	1	3.0	4.2
<i>Syzygium buxifolium</i>	1	3.0	4.0
Total	245		

* Each sprout was treated as an individual.

** Average ± S.D. (Min – Max)

Table 2-2. Number of individuals, DBH, and height of trees (DBH > 3.0 cm) in the vegetation plot (35 m × 35 m) of site B.

Tree species	Number of trees*	DBH (cm)**	Height (m)**
<i>Distylium racemosum</i>	44	7.9±8.5 (3.0-41.2)	6.6±2.7 (3.4-15.5)
<i>Castanopsis sieboldii</i>	35	30.7±14.1 (3.2-58.7)	12.2±4.1 (3.3-18.5)
<i>Camellia lutchuensis</i>	30	7.6±4.8 (3.0-28.7)	6.6±1.6 (3.3-9.2)
<i>Randia canthioides</i>	15	4.3±1.2 (3.1-7.3)	5.4±1.2 (3.8-7.7)
<i>Meliosma lepidota</i> ssp. <i>squamulata</i>	14	10.7±4.9 (4.0-20.8)	8.3±1.8 (4.4-13.0)
<i>Schefflera octophylla</i>	13	13.1±6.3 (3.1-29.1)	8.5±2.1 (3.9-12.6)
<i>Ilex ficoidea</i>	11	7.8±4.0 (3.0-8.2)	7.9±1.9 (5.2-11.2)
<i>Turpinia ternata</i>	10	7.5±2.5 (3.3-11.6)	6.8±1.6 (4.3-9.4)
<i>Schima wallichii</i> ssp. <i>liukiensis</i>	9	26.1±8.1 (12.7-37.5)	13.6±1.8 (10.2-17.5)
<i>Camellia japonica</i>	9	8.9±3.5 (3.3-15.5)	7.9±3.3 (2.9-13.5)
<i>Meliosma simplicifolia</i> ssp. <i>rigida</i>	8	9.8±5.2 (3.0-17.7)	8.8±3.5 (3.7-14.0)
<i>Gardenia jasminoides</i> f. <i>grandiflora</i>	8	4.8±1.2 (3.0-7.0)	5.5±0.8 (4.0-8.6)
<i>Wendlandia formosana</i>	7	6.2±1.4 (4.0-8.8)	6.7±1.1 (4.5-8.5)
<i>Ilex integra</i>	6	15.5±7.3 (7.8-30.8)	10.5±2.6 (7.9-15.5)
<i>Ardisia sieboldii</i>	6	6.4±4.0 (3.0-15.8)	8.4±2.7 (4.7-13.2)
<i>Tutcheria virgata</i>	5	10.4±3.2 (5.3-14.6)	9.0±1.2 (6.3-9.9)
<i>Rapanea nerifolia</i>	5	6.2±3.2 (3.1-12.8)	5.9±1.2 (4.2-7.9)
<i>Dendropanax trifidus</i>	5	5.1±1.8 (3.0-18.7)	5.8±1.5 (3.9-6.9)
<i>Quercus miyagii</i>	4	40.4±13.3 (15.3-53.8)	13.9±2.8 (8.9-17.5)
<i>Cinnamomum pseudo-pedunculatum</i>	4	9.0±4.3 (3.1-15.9)	8.3±3.3 (4.0-15.5)
<i>Litsea acuminata</i>	3	19.6±10.5 (5.3-35.0)	10.8±2.8 (6.3-13.5)
<i>Persea thunbergii</i>	3	12.3±7.0 (3.1-22.7)	9.3±2.8 (5.2-13.0)
<i>Elaeocarpus japonicus</i>	3	11.4±2.9 (6.8-14.8)	9.3±2.3 (7.0-13.0)
<i>Daphniphyllum glaucescens</i> ssp. <i>teijsmannii</i>	3	7.7±3.6 (4.0-13.4)	8.2±0.8 (7.1-9.2)
<i>Psychotria rubra</i>	3	3.4±0.5 (3.0-4.3)	3.5±0.3 (3.0-3.8)
<i>Diospyros morrisiana</i>	2	16.3±5.6 (9.4-23.2)	10.4±0.9 (9.4-11.5)
<i>Neolitsea sericea</i>	2	10.7±5.4 (4.1-17.2)	9.7±3.1 (5.9-13.5)
<i>Ardisia quinquegona</i>	2	3.4±0.3 (3.0-3.8)	4.2±0.6 (3.4-4.9)
<i>Rhododendron tashiroi</i>	2	3.4±0.4 (3.0-3.8)	4.1±0.0 (4.1-4.2)
<i>Ilex goshiensis</i>	1	12.9	8.0
<i>Nageia nagi</i>	1	12.0	6.5
<i>Diplospora dubia</i>	1	7.4	6.2
<i>Ternstroemia gymnanthera</i>	1	5.6	5.7
Total	275		

* Each sprout was treated as an individual.

** Average ± S.D. (Min - Max)

Table 2-3. Number of individuals, DBH, and height of trees (DBH > 3.0 cm) in the vegetation plot (15 m × 25 m) of site C.

Tree species	Number of trees*	DBH (cm)**	Height (m)**
<i>Styrax japonicus</i>	17	7.3±3.7 (3.3–15.2)	7.0±2.1 (4.4–11.7)
<i>Quercus miyagii</i>	13	27.9±22.6 (3.5–84.1)	12.3±5.4 (2.4–20.0)
<i>Castanopsis sieboldii</i>	13	14.8±15.0 (3.9–62.8)	8.7±3.8 (4.3–18.5)
<i>Schima wallichii</i> ssp. <i>liukiensis</i>	10	15.2±8.9 (3.3–32.4)	8.8±2.6 (5.7–14.5)
<i>Ilex ficoidea</i>	10	5.4±2.0 (3.0–9.6)	5.7±1.2 (3.9–7.5)
<i>Gardenia jasminoides</i> f. <i>grandiflora</i>	9	4.7±1.6 (3.0–8.3)	4.8±0.9 (3.2–6.5)
<i>Schefflera octophylla</i>	8	8.3±3.3 (3.4–15.8)	6.0±1.3 (4.3–8.5)
<i>Persea thunbergii</i>	7	10.8±11.3 (3.0–40.2)	7.5±4.3 (3.5–18.5)
<i>Persea japonica</i>	6	10.8±7.3 (4.9–23.2)	6.6±2.2 (4.0–10.2)
<i>Wendlandia formosana</i>	6	4.3±0.8 (3.4–5.4)	5.2±0.5 (4.4–6.0)
<i>Ardisia quinquegona</i>	6	3.7±0.3 (3.1–4.0)	5.0±0.6 (3.6–5.7)
<i>Elaeocarpus japonicus</i>	4	7.6±4.3 (4.5–15.8)	5.6±2.4 (3.3–10.1)
<i>Ilex goshiensis</i>	4	5.2±2.0 (3.1–9.0)	5.8±1.3 (4.0–7.7)
<i>Meliosma lepidota</i> ssp. <i>squamulata</i>	4	4.2±0.7 (3.1–4.9)	3.8±0.7 (3.1–5.1)
<i>Ficus benguetensis</i>	2	9.9±5.1 (3.7–16.1)	6.7±2.0 (4.3–9.2)
<i>Camellia lutchuensis</i>	3	8.9±2.2 (5.7–11.8)	6.1±1.5 (4.8–8.6)
<i>Maesa montana</i>	3	4.7±0.4 (4.0–5.3)	5.8±1.0 (4.6–7.3)
<i>Eurya osimensis</i> var. <i>kanehirae</i>	2	5.3±0.8 (4.2–6.3)	6.1±0.1 (6.0–6.3)
<i>Diospyros morrisiana</i>	2	5.3±0.7 (4.4–6.1)	6.1±0.7 (5.2–7.1)
<i>Neolitsea sericea</i>	1	13.5	9.2
<i>Ilex maximowicziana</i> var. <i>mutchagara</i>	1	8.9	6.9
<i>Neolitsea aciculata</i>	1	5.4	5.5
<i>Turpinia ternata</i>	1	5.1	5.7
<i>Distylium racemosum</i>	1	4.7	5.6
<i>Glochidion acuminatum</i>	1	4.4	5.5
<i>Oreocnide pedunculata</i>	1	4.4	5.4
<i>Helicia cochinchinensis</i>	1	4.2	2.7
<i>Tarenna gracilipes</i>	1	3.6	3.8
<i>Psychotria rubra</i>	1	3.3	2.6
<i>Ilex liukiensis</i>	1	3.1	4.6
Total	140		

* Each sprout was treated as an individual.

** Average ± S.D. (Min – Max)

2.3. 対象樹種

本研究では、マテバシイ、イタジイ、オキナワウラジロガシ、アマミアラカシの4種について調査を行った。これら4樹種の分布や雌花フェノロジーは以下の通りである。

2.3.1. マテバシイ *Lithocarpus edulis*

勝田（1998b）によると、ブナ科マテバシイ属はアジアの東部、東南部に約50種、北アメリカ西部に1種が生育しており、暖温帯から亜熱帯に分布している。日本では、マテバシイとシリブカガシの2種が自生している。

マテバシイは、本州関東地方南部以西、四国、九州、沖縄の暖地の沿海地域に生育している。本州や四国の暖地では、古くから植栽されてきたため、天然分布は不明である。樹高は20mになる常緑高木で、陽樹のため日当たりの多い部分に生育し、乾燥や潮風に耐性があり、雌雄同株で単性花をつけ、雌花フェノロジーは、2年果である。

2.3.2. イタジイ *Castanopsis sieboldii*

勝田・横山（1998）によると、ブナ科シイノキ属は、アジア東部、東南部に約50種、北アメリカ西部に1種が生育し、主に世界の暖温帯に分布する。日本ではツブラジイとイタジイ（スダジイ、オキナワジイ）の2種が知られている。

イタジイは、本州の福島・新潟県以南、四国、九州、沖縄、済州島の暖地の沿海地域（やや内陸）に分布する。暖温帯のやや内陸の常緑広葉樹林を構成する代表的な樹種である。樹高は25mに達する常緑樹で、雌雄同株で単性花をつけ、雌花フェノロジーは、2年果である。

2.3.3. オキナワウラジロガシ *Quercus miyagii*

勝田 (1998a) によると、ブナ科コナラ属は、コナラ亜属とアカガシ亜属の2亜属がある。オキナワウラジロガシは、アカガシ亜属に属している。アカガシ亜属は北半球のアジア、ヨーロッパ地中海沿岸、北アメリカ南部など暖温帯から亜熱帯に約100種が分布している。日本では、アカガシ、アラカシ、シラカシ、イチイガシ、ウラジロガシ、ハナガカシ、ツクバネカシ、オキナワウラジロガシの8種5変種が自生している。

オキナワウラジロガシは琉球列島固有種である。樹高は約10mの常緑中高木で、雌雄同株で単性花をつけ、雌花フェノロジーは2年果である。

2.3.4. アマミアラカシ *Quercus glauca* var. *amamiana*

大野 (1999) や澤峠 (1983) によると、アマミアラカシはオキナワウラジロガシと同様にアカガシ亜属に属する。アラカシの変種で、分布は奄美大島から与那国島で、琉球列島の固有種である。樹高は約10m以上の常緑高木で、雌雄同株で単性花をつけ、雌花フェノロジーは1年果である。

第3章 沖縄島の赤黄色土（国頭マージ）におけるブナ科3種の堅果の生産と堅果食昆虫

3.1. はじめに

亜熱帯海洋性気候帯多雨林に属する琉球列島には、ブナ科6樹種（マテバシイ、イタジイ、オキナワウラジロガシ、アマミアラカシ、ウラジロガシ、ウバメガシ）が分布する（澤岨, 1983）。今回、対象樹種としたマテバシイとイタジイは分布の南限に生育しているものであり、オキナワウラジロガシおよびアマミアラカシは固有種である。堅果食昆虫は沖縄島北部森林の優占種となっているイタジイについてシイシギゾウムシが知られているが（東, 1996; Morimoto, 1981; 森本, 1984）、マテバシイとオキナワウラジロガシについては未だ報告がない。

そこで、マテバシイ、イタジイ、オキナワウラジロガシの堅果生産量の経年変動、堅果食昆虫を調査し、亜熱帯沖縄島の森林における堅果食昆虫相、堅果生産量と加害率および健全堅果の残存数の関係について解析した。

3.2. 調査方法

3.2.1 堅果落下数

調査は、2000年4月～2008年3月にかけて沖縄島北部のSite A～Cで行った（第2章, Fig. 2-1）。各Siteにおける調査木は、マテバシイ5本（Site A）、イタジイ6本（Site B）、オキナワウラジロガシ5本（Site B : 3本, Site C : 2本）を選定した。調査木のサイズは、マテバシイが胸高直径 9.8 ± 3.5 cm, 樹高 7.9 ± 1.8 m, イタジイが胸高直径 39.9 ± 10.3 cm, 樹高 13.6 ± 4.8 m, オキナワウラジロガシが胸高直径 55.6 ± 13.3 cm, 樹高 16.9 ± 1.9 mであった。

各調査木の樹冠が茂っている部分を選び、樹冠下に 1m^2 の円形トラップを1調査木当たり2器

ずつ設置し (Fig. 3-1), 落下した成熟堅果を定期的に回収した。

2000年のトラップ回収は, 堅果の成熟堅果の出現時期を確認するため1年を通し, 月2回 (中旬と下旬) 行った。2001年4月~2005年4月のトラップ回収は, 2000年の結果をもとに, 成熟堅果が生産される9月~1月は月2回 (中旬と下旬), 2月~8月は月1回 (下旬) 行った。

回収された内容物は, 雌花花穂と堅果を区別するため, 直径および短径が2mm未満のものは雌花花穂, 2mm以上のものは堅果とした。さらに, Matsuda (1982) と上田ら (1992) を参考に, 採集した堅果の果皮を全体が硬化して着生部を爪で押さえてもへこまないものを成熟堅果として分けた。オキナワウラジロガシの堅果は種皮と子房の成長が同調しているため, 長径および短径が2cm以上のものを成熟堅果とし, 2cm未満のものは未熟とした。マテバシイ2本とイタジイ1本は2004年9月の台風18号で幹が折れたため調査木を変更し, 調査を継続した。



Fig. 3-1. Circular traps under the canopy of a *C. sieboldii* tree.

3.2.2 堅果食昆虫

2000年の調査から、未熟堅果には堅果食昆虫の食害がほとんど無いことが明らかになった。そこで、2001年4月から2008年3月は、円形トラップから回収した成熟堅果を1個ずつ個別容器に入れ室温下で約2ヶ月間保管した後割って、堅果食昆虫を採集し、種を同定した。成熟堅果は健全と加害堅果、腐食に分け、加害堅果はシイシギゾウムシ、キクイムシ科、チョウ目、タマバチ科、その他の虫害、鳥獣害に分類した。各月の加害率は、成熟堅果数に対する加害堅果数の百分率比で表した。また、堅果食昆虫は散布後に林床で侵入する種も報告されている(上田ら、1993)。そこで、林床に落下した成熟堅果もランダムに採集し、1個ずつ個別容器に入れ室温下で保管し、約2ヶ月後に割って堅果食昆虫を採集し、種を同定した。林床の加害堅果に関する調査は、成熟堅果の堅果食昆虫についてのみ実施した。

堅果食昆虫の種名は、幼虫を飼育し成虫になった時点で決定した。成虫から判断できないキクイムシ科とチョウ目は、成虫を専門家に同定を依頼し、種を確認した。堅果食昆虫のハチ目(Himenoptera)とハエ目は採集した幼虫の数が少なく、成虫まで成長しなかったため、種は同定できなかった。

3.2.3 ライトトラップによるシイシギゾウムシの発消長

シイシギゾウムシ (*Curculio hilgendorfi*) の発消長を明らかにするため2000年1月～12月にかけて、Site B近くの大国林道で月1回、日没後に2時間のライトトラップ調査を行った。飛来したシイシギゾウムシは個体数と雌雄を記録した。

3.3. 結果

3.3.1. 堅果生産の経年変動

円形トラップにおける成熟堅果落下数の年次変動をFig. 3-2に示す。マテバシイの5本の調査木 (No.1~No.5) の成熟堅果総落下数は、2001年が最大の364個、2005年に11個の最少となり、その他の年は107個から277個の間で変動した。成熟堅果落下は豊作年 (2001年) の後4年間は減少し続けた。

しかし、マテバシイの個体間で成熟堅果落下数を比較すると、2000年はNo.5, 2001年はNo.2, 2002年はNo.1, No.2, No.4, 2003年および2004年, 2006年, 2008年の4年はNo.2の落下数が最大となり、2007年はNo.2とNo.3, 2005年は, No.2, No.3, No.5の3本での堅果落下数は大きな差がなかった。このように、No.1~No.5の調査木の堅果落下数の年次変動に同調性は認められなかった。

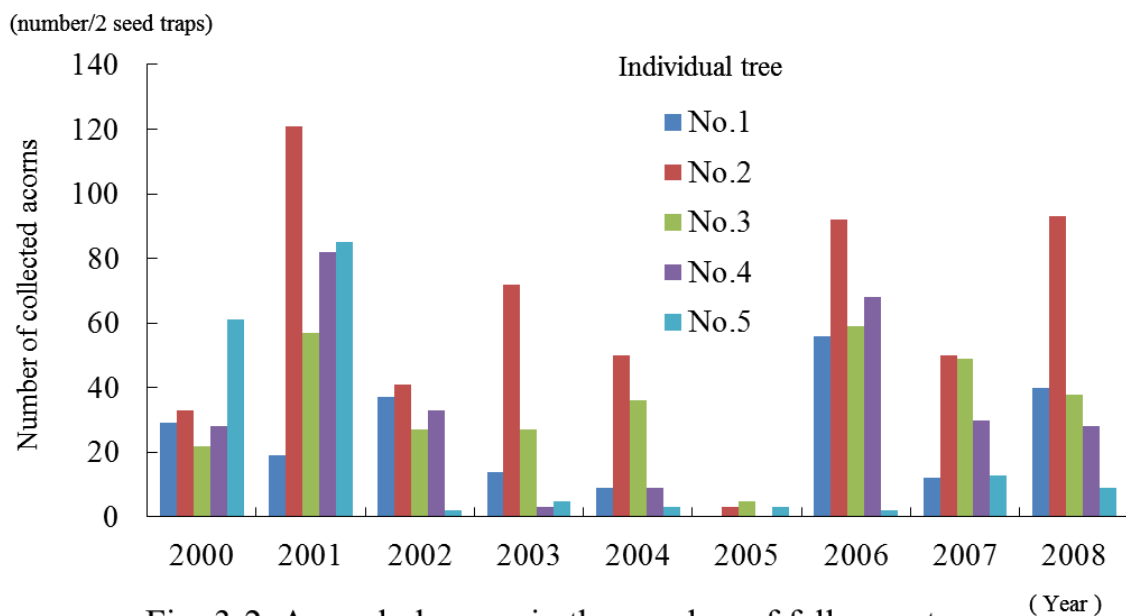


Fig. 3-2. Annual changes in the number of fallen mature acorns of *L. edulis*.

イタジイの成熟堅果の落下数の年次変動をFig. 3-3に示す。6本の調査木 (No. 1～No. 6) の成熟堅果の総落下数は、2007年に896個、2000年に789個、2003年に305個、2008年に102個であった。その他の年は5個～29個であった。成熟堅果落下は2年～3年に一度多くなり、それ以内の年には、ほとんど落下しなかった。

イタジイの個体間で成熟堅果落下数を比較すると、2000年はNo. 4とNo. 6、2001年はNo. 1、2002年および2003年はNo. 6、2004年はNo. 2、2007年はNo. 4、2008年はNo. 3の落下数が最も多かった。マテバシイと同様、No. 1～No. 6の調査木の堅果落下数の年次変動に同調性は認められなかった。

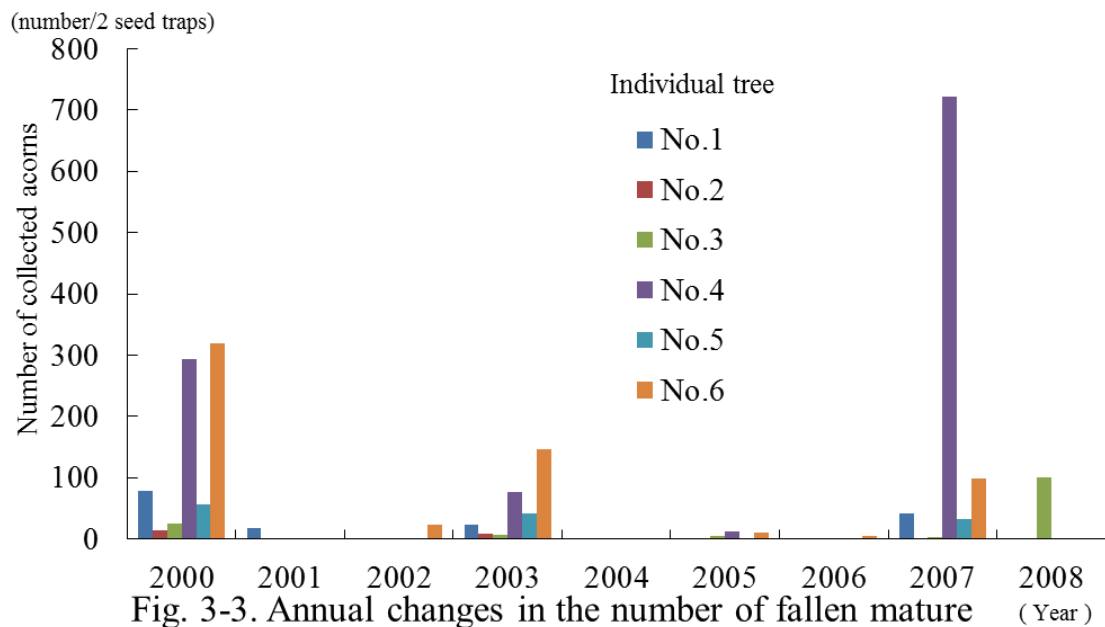


Fig. 3-3. Annual changes in the number of fallen mature acorns of *C. sieboldii*.

オキナワウラジログシの成熟堅果の年次変動をFig. 3-4に示す。5本の調査木 (No. 1~No. 5) の成熟堅果の総落下数は、2005年が94個で最大であった。それ以外の年では、2000年は55個と2番目に多く、2007年は17個、2001年、2003年、2008年の3年間は2~5個で、2002年、2004年、2006年の3年は0個であった。堅果サイズがマテバシイやイタジイと比べ大きいオキナワウラジログシの落下数は、調査期間を通してこれら2種の落下数より少なかった。しかし、成熟堅果の落下は1~2年の間隔で認められた。

オキナワウラジログシの個体間で成熟堅果落下数を比較すると、2000年はNo.5、2001年はNo.4、2005年はNo.1、2007年および2008年はNo.4が堅果落下数の最大であった。2003年は、No.1、No.4、No.5の3個体で落下が見られたが、落下数には著しい差は見られなかった。No.1~No.5の調査木の堅果落下数の年次変動に同調性は認められなかった。

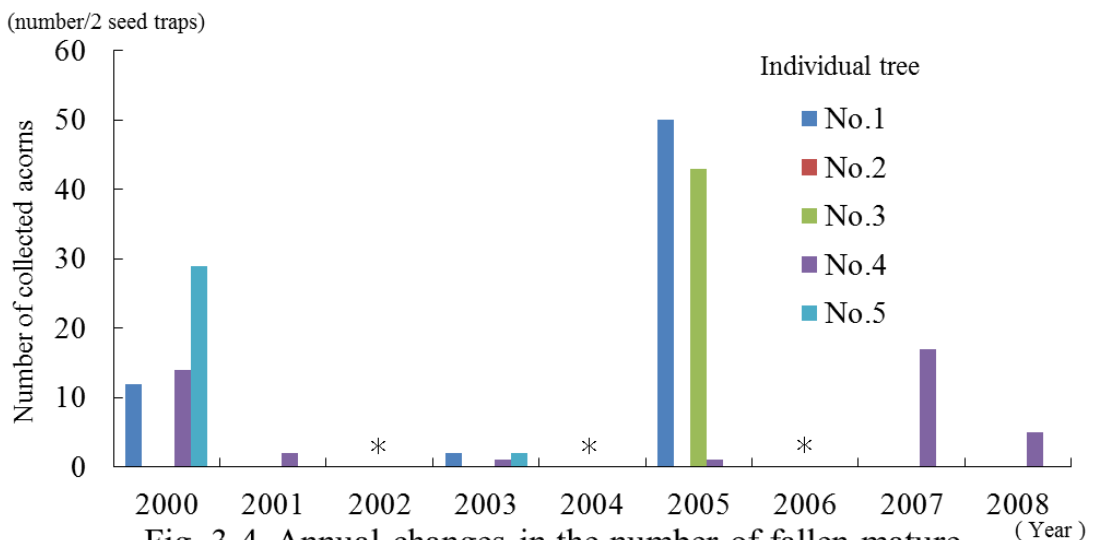


Fig. 3-4. Annual changes in the number of fallen mature acorns of *Q. miyagii*.

* 2002 and 2004, 2006 is none mature acorn

Fig. 3-5 に、マテバシイ、イタジイ、オキナワウラジロガシの個体あたりの9年間の総堅果落下数の平均値を示す。調査木個体当たりの堅果落下数は、イタジイが 361.5 ± 415.5 個、マテバシイが 311.0 ± 146.6 個、オキナワウラジロガシが 35.6 ± 23.3 個で、平均落下数と堅果サイズには負の関係が見られた。

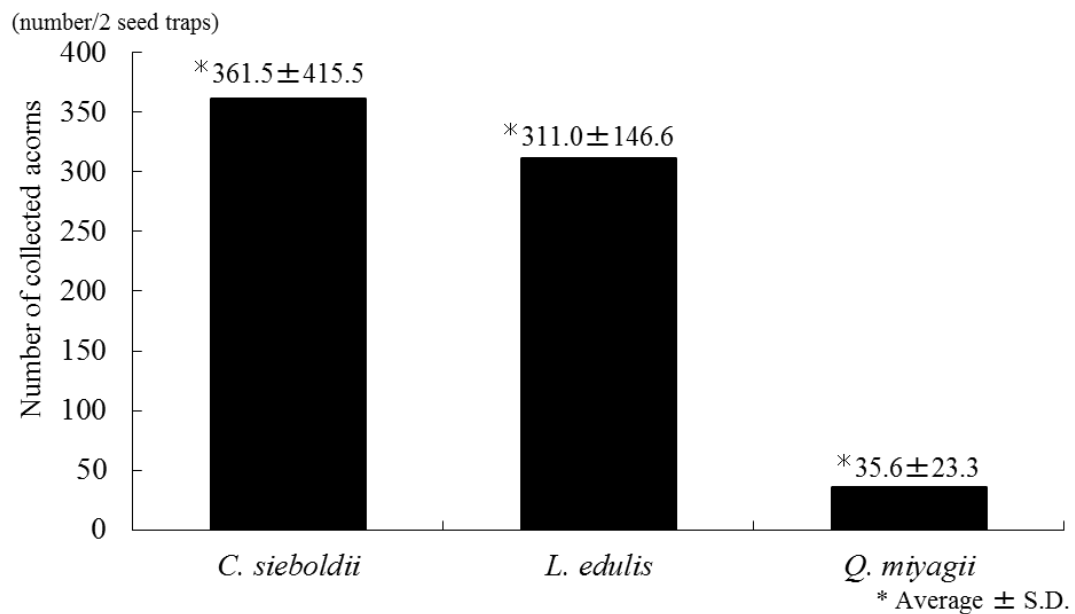


Fig. 3-5. Mean number of total mature acorns of *C. sieboldii*, *L. edulis*, *Q. miyagii* dropped into seed traps during the study period of nine years.

3.3.2. 堅果食昆虫相

円形シートトラップと林床から回収した成熟堅果で確認された堅果食昆虫の結果を Table 3-1 に示す。今回は、コウチュウ目 5 種、チョウ目 3 種、ハチ目 2 種、ハエ目 1 種の計 4 目 11 種を確認した。

マテバシイの加害が確認された堅果食昆虫は、コウチュウ目のシイシギゾウムシ、クリノミキクイムシ (*Poecilips cardamomi*)、ドングリキクイムシ (*Poecilips graniceps*)、*Poecilips variabilis* の 4 種、ハチ目はタマバチ科 (*Cynipidae* sp. 1) の 1 種、ハエ目はガガンボ科 (*Tipulidae* sp.) の 1 種、計 3 目 6 種であった。チョウ目は確認されなかった。

イタジイの加害が確認された堅果食昆虫は、コウチュウ目のシイシギゾウムシ、クリノミキクイムシ、ドングリキクイムシ、ヒメアカクイムシ (*Poecilips advena*)、*P. variabilis*、チョウ目のオオネマルハキバガ (*Neoblastobasis biceratala*)、ハナダカノメイガ近縁種 (*Camptomastyx* sp.)、ヒメハマキガ亜科 (*Tortricidae*, *Olethreutinae*, Gen. et sp.) の 1 種、計 2 目 8 種であった。ハチ目とハエ目は確認できなかった。

オキナワウラジログシでは、シイシギゾウムシ、クリノミキクイムシ、ドングリキクイムシ、ヒメアカクイムシ、*P. variabilis* の 5 種、チョウ目はオオネマルハキバガの 1 種、ハチ目はタマバチ科 (*Cynipidae* sp. 2) の 1 種、ハエ目はガガンボ科の 1 種、4 目 8 種の加害が確認された。

調査を行った 3 種の堅果で確認された堅果食昆虫のうち、主な堅果食昆虫の加害状況を Fig. 3-7~3-10 に示す。シイシギゾウムシに加害されると果皮側面もしくは肩付近から幼虫の頭部が通る程度の穴が開けられていた (Fig. 3-7)。また、堅果を割ってみると幼虫が食べた後の糞は、堅果内に残っていた (Fig. 3-8)。そのため、脱出痕がない場合は、加害の状況は見た目で判断し

にくい。シイシギゾウムシの成虫の性は、口吻の長さと言吻についている触角の位置で判断できる。オスは、口吻が短く、頭部よりやや離れた位置に触角がある。メスは、口吻が長く頭部に近い位置に触角がある (Fig. 3-9)。

チョウ目は、種にもよると考えられるが脱出痕はシイシギゾウムシより大きかった (Fig. 3-7)。堅果内で食害する際には、肩の近くに穴を開け、糞を糸で連ねて堅果外に出していることがあった。そのため、チョウ目の加害については、見た目で判断がつくこともあった (Fig. 3-10)。キクイムシ科の加害は、多くが散布後の加害であった。散布前の加害は、堅果の柔らかい座の部分から行っていた。散布後の加害は、発芽した後に割れた果皮から侵入しており、シイシギゾウムシが脱出した堅果を利用していた (Fig. 3-11)。鳥獣害については、果皮を割って中身を食べていた (Fig. 3-7)。

Table 3-1. List of the acorn-infested insect species and the Fagaceae species they affected.

Order	Family	Species	Acorns infested
Coleoptera	Curculionidae	<i>C. hilgendorfi</i>	<i>L. edulis</i> , <i>C. sieboldii</i> , <i>Q. miyagii</i>
	Scolytidae	<i>P. cardamomi</i> *	<i>L. edulis</i> , <i>C. sieboldii</i> , <i>Q. miyagii</i>
		<i>P. graniceps</i> *	<i>L. edulis</i> , <i>C. sieboldii</i> , <i>Q. miyagii</i>
		<i>P. advena</i>	<i>C. sieboldii</i> , <i>Q. miyagii</i>
		<i>P. variabilis</i> *	<i>L. edulis</i> , <i>C. sieboldii</i> , <i>Q. miyagii</i>
Lepidoptera	Blastobasidae	<i>N. biceratala</i> *	<i>C. sieboldii</i> , <i>Q. miyagii</i>
	Crambidae	<i>Camptomastyx</i> sp.	<i>C. sieboldii</i>
	Tortricidae	Olethreutinae sp.	<i>C. sieboldii</i>
Hymenoptera	Cynipidae	Cynipidae sp.1	<i>L. edulis</i>
	Cynipidae	Cynipidae sp.2	<i>Q. miyagii</i>
Diptera	Tipulidae	Tipulidae sp.	<i>L. edulis</i> , <i>Q. miyagii</i>

*New to Okinawa Island.



Fig. 3-7. The feeding damage of the insects and bird in *C. sieboldii*.



Fig. 3-8. Larva of *C. hilgendorfi*.



Fig. 3-9. Imago of *C. hilgendorfi*. (The top is male, the bottom is female)



Fig. 3-10. Imago of Lepidoptera.



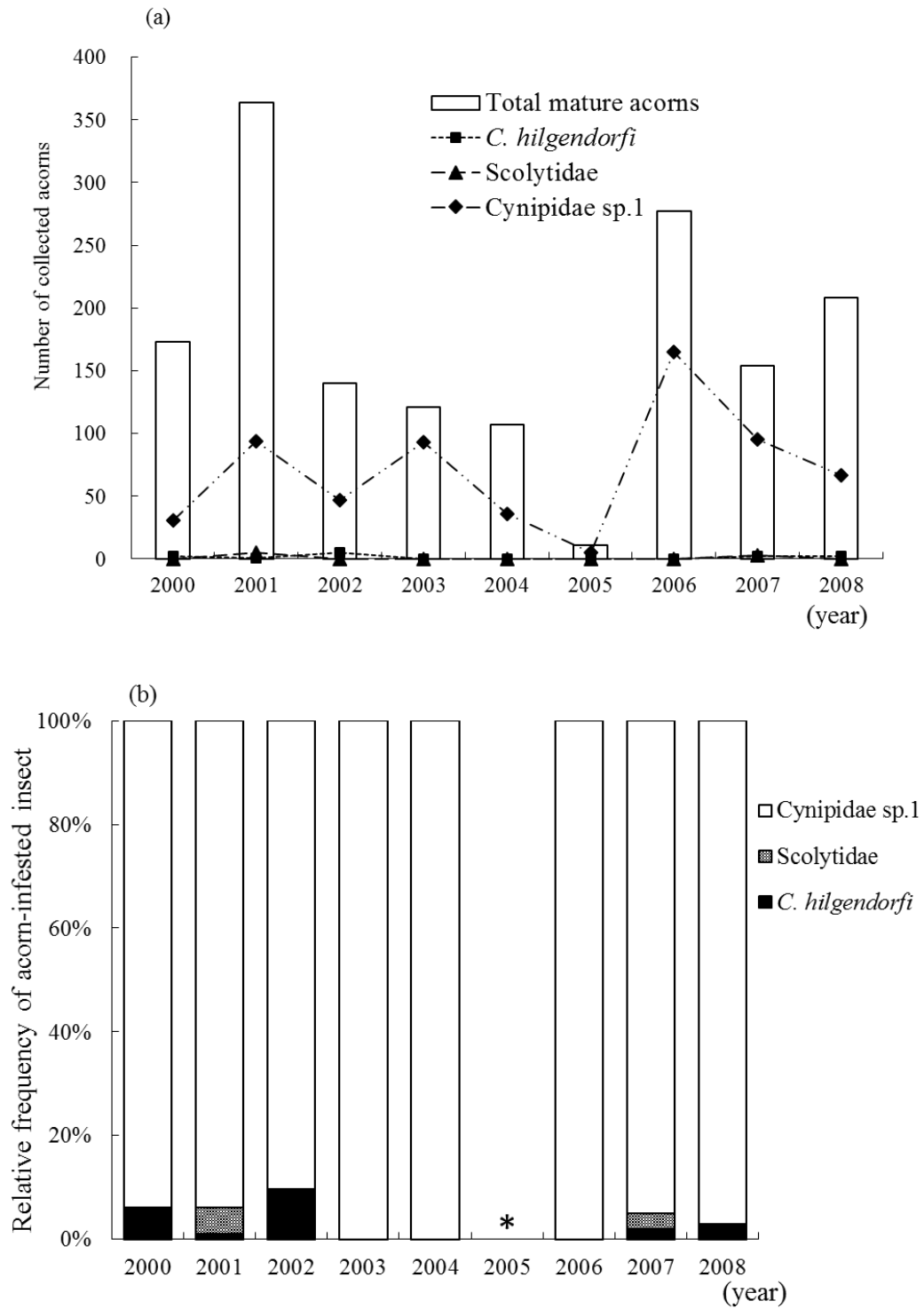
Fig. 3-11. Imago of *P. graniceps*.

3.3.3. 堅果食昆虫の経年変動

円形シートトラップにおける成熟堅果落下数と、堅果食昆虫の加害を受けた堅果個数の経年変動および堅果食昆虫の構成比を Fig. 3-11～3-13 に示す。落下数が m^2 当たり 30 個未満のマテバシイの 2005 年、イタジイの 2001 年～2002 年、2004 年～2006 年、オキナワウラジロガシの 2001 年～2004 年、2006 年～2008 年は信頼性が低いため、構成比を表記しなかった。また、堅果食昆虫の経年変動は、シイシギゾウムシとキクイムシ科、チョウ目として表記した。キクイムシとチョウ目は、数が少なかったため科と目にまとめた。

シイシギゾウムシにより加害された堅果数は、2000 年で $2.0 \text{ 個}/\text{m}^2$ 、2001 年で $1.0 \text{ 個}/\text{m}^2$ 、2002 年で $5.0 \text{ 個}/\text{m}^2$ 、2003 年～2006 年で $0.0 \text{ 個}/\text{m}^2$ 、2007 年、2008 年で $2.0 \text{ 個}/\text{m}^2$ 、キクイムシ科は 2000 年で $0.0 \text{ 個}/\text{m}^2$ 、2001 年で $5.0 \text{ 個}/\text{m}^2$ 、2007 年で $3.0 \text{ 個}/\text{m}^2$ 、2000 年、2002～2006 年、2008 年で $0 \text{ 個}/\text{m}^2$ であった。一方、タマバチ科は、2000 年で $31.0 \text{ 個}/\text{m}^2$ 、2001 年で $94.0 \text{ 個}/\text{m}^2$ 、2002 年で $47.0 \text{ 個}/\text{m}^2$ 、2003 年で $93 \text{ 個}/\text{m}^2$ 、2004 年で $36.0 \text{ 個}/\text{m}^2$ 、2005 年で $11.0 \text{ 個}/\text{m}^2$ 、2006 年で $165.0 \text{ 個}/\text{m}^2$ 、2007 年で $95.0 \text{ 個}/\text{m}^2$ 、2008 年で $67.0 \text{ 個}/\text{m}^2$ となり著しく多かった (Fig. 3-11a)。

構成比について 2000 年～2008 年の期間で最も多く確認できた堅果食昆虫は、タマバチ科の 1 種であった。タマバチ科の 1 種の相対頻度は、いずれの年も 90%以上で、2003 年～2004 年、2006 年は、ほぼ 100%であった。シイシギゾウムシとキクイムシ科の相対頻度はきわめて低く、シイシギゾウムシが 2002 年の 9.6%、キクイムシ科が 2001 年の 5.0%が最大の加害であった。成熟堅果落下数がおよそ 150 個以上になるとシイシギゾウムシやキクイムシ科の加害が確認できたが、150 個未満になるとタマバチ科の 1 種の加害のみが確認できた。タマバチ科の 1 種によるマテバシイの成熟堅果への加害は、健全堅果死亡の大きな要因になっていた (Fig. 3-11b)。

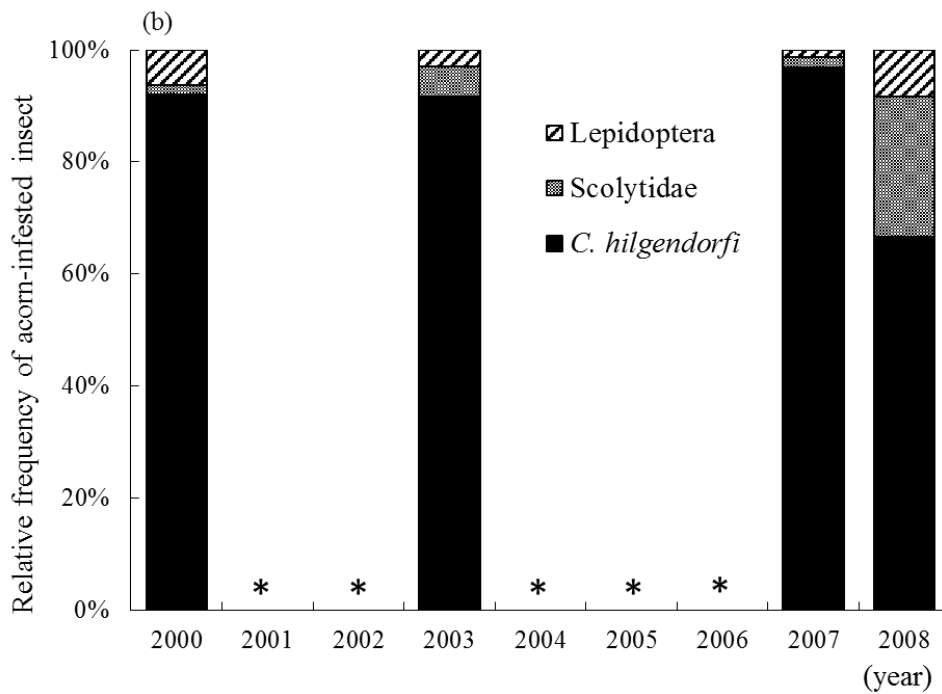
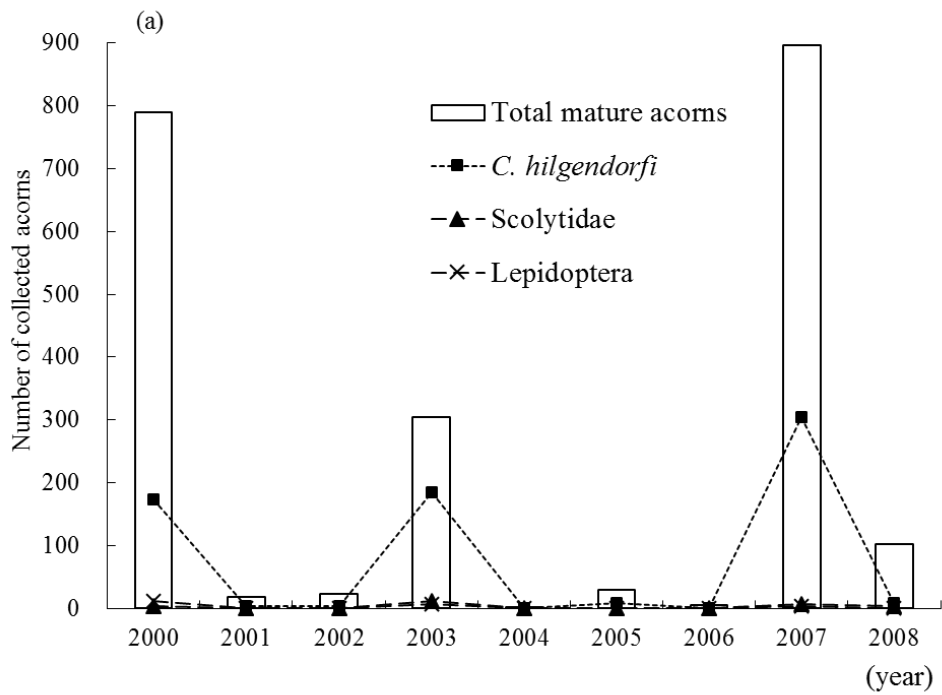


* Frequencies are not shown if acorn number < 30.

Fig. 3-11. Annual changes in the number of mature *L. edulis* acorns in seed traps damaged by acorn-infested insects (a) ; relative frequency of acorn-infested insect species found in *L. edulis* acorns (b).

シイシギゾウムシにより加害された堅果数は、2000年で173.0個/m²、2001年、2002年で4.0個/m²、2003年で184.0個/m²、2004年で0.0個/m²、2005年で8.0個/m²、2006年で1.0個/m²、2007年で304.0個/m²、2008年で8.0個/m²であった。キクイムシ科は2000年で3.0個/m²、2003年で10.8個/m²、2007年で6.0個/m²、2008年で3.0個/m²、2001年、2002年、2004年～2006年で0個/m²であった。チョウ目は、2000年で12.0個/m²、2003年で6.0個/m²、2007年で4.0個/m²、2008年で1.0個/m²、2001年、2002年、2004年～2006年で0.0個/m²であった (Fig. 3-12a)。イタジイで最も多い堅果食昆虫はシイシギゾウムシであった。

構成比については、堅果生産のある年のシイシギゾウムシによる相対頻度は2000年、2003年、2007年で90～95%、2008年で66.6%であった。チョウ目とキクイムシ科の相対頻度は低く、チョウ目は2000年の6.3%、キクイムシ科は2008年の25.0%が最大であった。成熟堅果の落下数が300個以上になるとシイシギゾウムシ以外の堅果食昆虫の加害が見られ、成熟堅果の落下数が約25個以下でによる加害しか確認できなかった (Fig. 3-12b)。イタジイの成熟堅果では、シイシギゾウムシの加害が、健全堅果死亡の大きな要因になっていた。

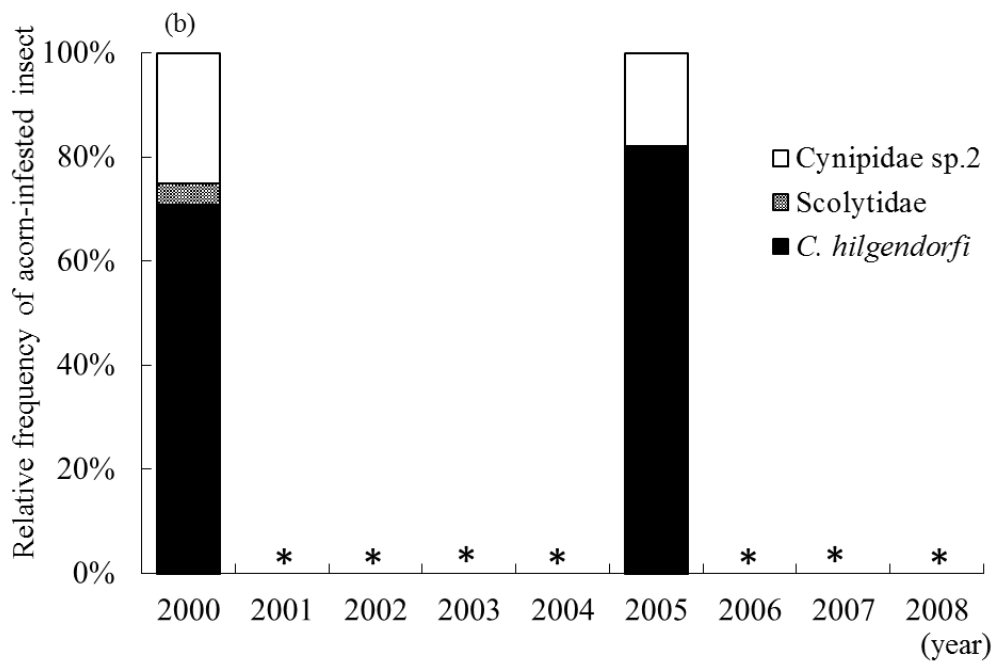
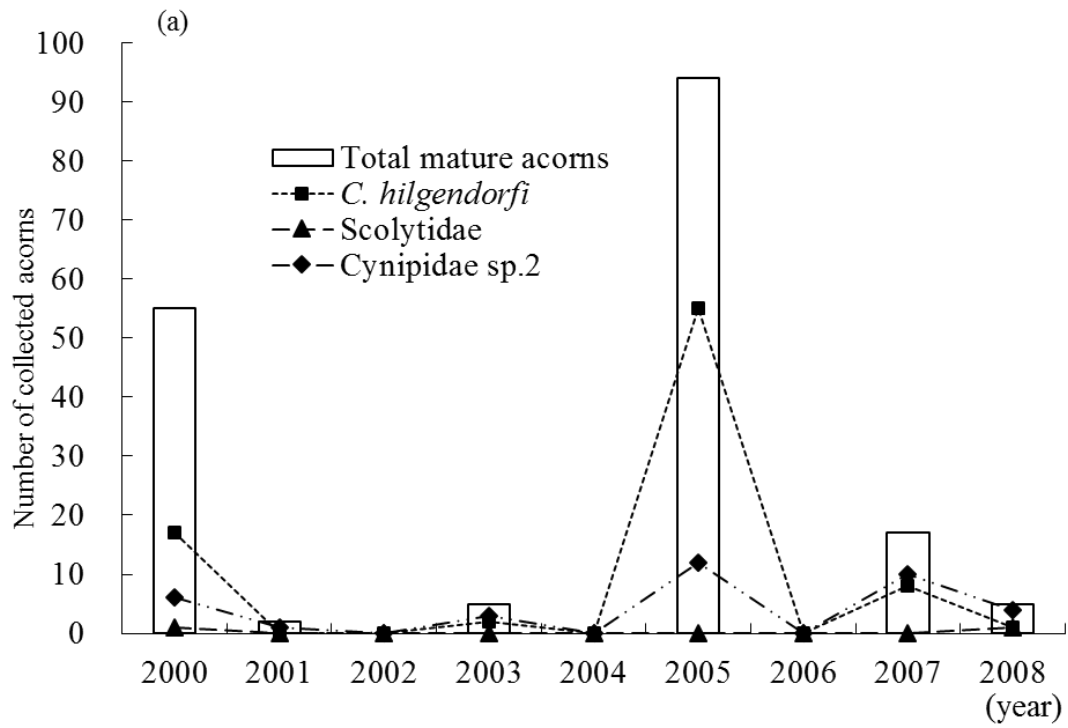


* Frequencies are not shown if acorn number < 30.

Fig. 3-12. Annual changes in the number of mature *C. sieboldii* acorns in seed traps damaged by acorn-infested insects (a) ; relative frequency of acorn-infested insect species found in *C. sieboldii* acorns (b).

Fig. 3-13 にオキナワウラジロガシの堅果食昆虫による加害数とその相対頻度の経年変動を示す。シイシギゾウムシにより加害された堅果数は、2000年で17.0個/m²、2001年、2002年で0.0個/m²、2003年で2.0個/m²、2004年で0.0個/m²、2005年で55.0個/m²、2006年で0.0個/m²、2007年で8.0個/m²、2008年で1.0個/m²であった。キクイムシ科は2000年、2008年で1.0個/m²、2001年～2007年で0個/m²であった。タマバチ科は、2000年で6.0個/m²、2001年で2.0個/m²、2003年で3.0個/m²、2005年で12.0個/m²、2007年で10.0個/m²、2008年で4.0個/m²、2002年、2004年、2006年で0.0個/m²であった (Fig. 3-13a)。オキナワウラジロガシで最も加害の多い堅果食昆虫はシイシギゾウムシであった。

構成比については、堅果生産の無かった2002年、2004年、2006年、堅果生産数が30個/m²以下の2003年、2007年、2008年のを除き、シイシギゾウムシの相対頻度は2000年が70.8%、2005年は82.0%であった。同様にタマバチ科の1種の相対頻度は17%～25%であった (Fig. 3-13b)。オキナワウラジロガシの成熟落下堅果におけるシイシギゾウムシの加害は、健全堅果死亡の大きな要因になっていた。



* Frequencies are not shown if acorn number < 30.

Fig. 3-13. Annual changes in the number of mature *Q. miyagii* acorns in seed traps damaged by acorn-infested insects (a) ; relative frequency of acorn-infested insect species found in *Q. miyagii* acorns (b).

成熟堅果落下数が比較的多かった 2000 年について円形トラップで回収した成熟堅果、堅果食昆虫によって加害された堅果、鳥獣害を受けた堅果および健全堅果の落下経過を Fig.3-14 に示す。成熟堅果の加害数の少なかったチョウ目とタマバチ科の 1 種については、それぞれ 1 つにまとめた。

マテバシイでは、シイシギゾウムシによって加害を受けた堅果の落下は、10 月のみ認められた。タマバチ科によって加害を受けた堅果の落下は、9 月から始まり、10 月でピークに達した後、12 月まで見られた。鳥獣害によって被害を受けた堅果の落下は、7 月にピークを示したが、その後 11 月まで僅かであるが認められた。健全堅果の落下は、10 月のみ見られた。キクイムシ科とチョウ目は、確認できなかった。

イタジイでは、シイシギゾウムシによって加害を受けた堅果の落下は、10 月から始まり、11 月でピークに達した後、1 月まで見られた。チョウ目によって加害を受けた堅果は、11 月のみ落下が見られた。鳥獣害によって被害を受けた堅果は、7 月～翌年 2 月まで継続して認められ、季節による変動は、小さかった。健全堅果の落下は、10 月から始まり、11 月でピークに達した後、翌年 1 月まで見られた。キクイムシ科とタマバチ科は、確認できなかった。

オキナワウラジログシでは、シイシギゾウムシとタマバチ科によって被害を受けた堅果も 11 月と 12 月に落下し、落下数は 11 月が多かった。キクイムシ科によって加害を受けた堅果は、11 月のみ見られた。鳥獣害によって被害を受けた堅果は、7 月と 9 月に落下し、落下数は、7 月の方が多かった。健全堅果の落下は、11 月と 12 月に見られ、11 月の方が多かった。チョウ目は、確認できなかった。

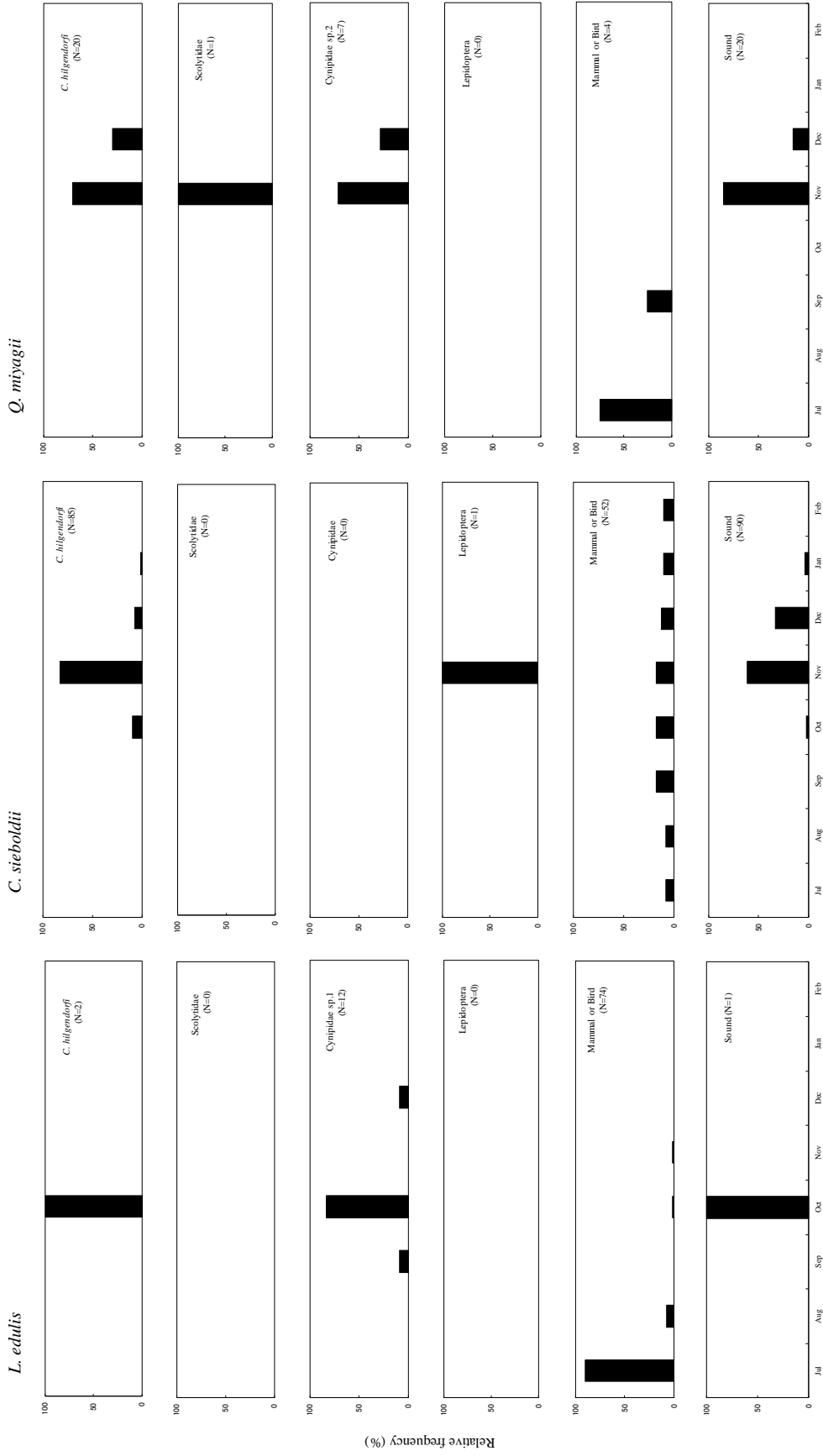


Fig. 3-14. Seasonal falling patterns of insect-infested and sound acorns of *L. edulis*, *C. sieboldii*, *Q. myyagii* from 2000 to 2001.

*Number of acorns per month is the total of the numbers of acorns collected each week.

3.3.4. シイシギゾウムシの発消長

シイシギゾウムシの成虫は、オスが9月に1個体、10月に4個体、11月に5個体を確認した。メスは、10月に6個体、11月に1個体確認した。シイシギゾウムシの成虫の発生最盛期は、10月～11月であると認められた (Fig. 3-15)。

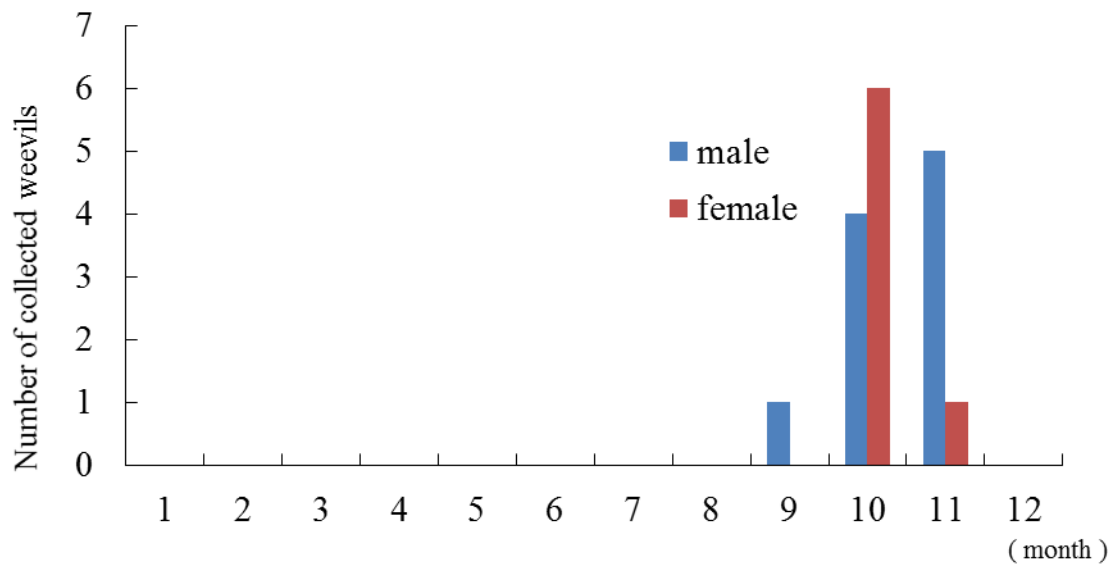


Fig. 3-15. Monthly changes in the number of *Curculio hilgendorfi* collected by the light trap in 2000.

3.4. 考察

3.4.1. 堅果生産の経年変動

マテバシイの温帯域での堅果生産パターンは、隔年結実現象や5年ごとに平均値を上回る結実現象が観察されており、豊凶が顕著である（勝田・森，1998）。Nakamamura *et al.*（2013）は、南九州では3~4年間隔で豊作があることを報告している。本研究では、成熟堅果が豊作であった後は、堅果生産量は減少し豊作から4年後には凶作であった。これらのことから、亜熱帯気候下ではマテバシイの生活戦略が温帯と異なることが示唆される。なお、勝田・森（1998）は15年ごとの豊凶現象を報告しているが、亜熱帯における長期間の変動の有無とそのパターンについては、今後明らかにする必要がある。

イタジイの成熟堅果の生産は、2年~3年ごとに豊作であった。イタジイの堅果生産は、勝田・森（1998）および山下（1994）によると、豊凶の差が顕著で、成熟堅果が生産されない年もあると報告している。沖縄では生産量には年次変動があるが、成熟堅果の生産は毎年見られた。これらのことから、亜熱帯気候下ではイタジイの生活戦略も温帯と異なることが示唆される。

オキナワウラジロガシの成熟堅果は1~2年の間隔で認められた。他の2樹種に比べ、生産量は著しく少なく、2002年、2004年、2006年の落下量はゼロであった。コナラ属には、毎年結実する種と周期的に結実する樹種があり、樹種のみならず生育条件によっても結実習性が異なると考えられている（勝田・森，1998）。オキナワウラジロガシの堅果生産は年次変動が大きく、全く生産されない年がある。このような事例は、現在研究されている他地域のコナラ属では確認されない。琉球列島の固有種であるオキナワウラジロガシの堅果サイズは同属の他樹種よりも大きいため、結実にコストが多くかかり、生産されない年があるものと考えられる。

また、澤岬（1983）によると、マテバシイの堅果サイズは長径18~26mm、短径12~17mm、

イタジイの堅果サイズは長径 12~15mm, 短径 9~11mm, オキナワウラジロガシの堅果サイズは長径 22~30mm, 短径 20~28mm と報告している。今回の調査で, 堅果生産量と堅果サイズの間には, 負の関係が見られた。このことから, 堅果サイズと堅果数の間にトレードオフの関係が存在している可能性が考えられる。中静 (2004) は, 「植物は小さい種子ほど, 母親がたくさん種子を生産できる。」「明らかに大きなサイズの種子をもつ樹木が生産する種子数は少ない。」と記している。また, 種子サイズと種子数のトレードオフについては (Harper *et al.* 1970 ; Harper, 1977 ; Stebbins, 1971) も報告している。堅果落下数の最大値が, マテバシイとイタジイ, オキナワウラジロガシによって異なるのは, 堅果のサイズが関係していると推察される。

3.4.2. 堅果食昆虫相

ブナ科 3 樹種のマテバシイ, イタジイ, オキナワウラジロガシの堅果食昆虫は 4 目 11 種が確認された (Table 3-1)。3 樹種すべてを加害している堅果食昆虫は, シイシギゾウムシ, クリノミキクイムシ, ドングリクイムシ, *P. variabilis* の 4 種であった。1 樹種のみを加害していたのは, イタジイのハナダカノメイガ近縁種とヒメハマキガ亜科の 1 種の 2 種, マテバシイのタマバチ科の 1 種, オキナワウラジロガシのタマバチ科の 1 種であった。福本 (2000) は, 9 種の種子食昆虫がコナラとアベマキ (*Q. variabilis*) の堅果に対して選好性を持つと報告している。亜熱帯の沖縄では, 上記の堅果食昆虫 4 種 (シイシギゾウムシ, クリノミキクイムシ, ドングリクイムシ, *P. variabilis*) が選好性を持っていると考えられる。他地域ではマテバシイ属, コナラ属, シイ属を加害するゾウムシ科は, 5 種が確認されている (Fukumoto *et al.* 1999 ; 前藤, 1993a, 1993b ; 上田ら, 1992, 1993 ; 上田, 2000 ; Ueda, 2000a, b)。沖縄におけるゾウムシ科はシイシギゾウムシ 1 種のみであった。上田 (2000) は, シイシギゾウムシはマテバシ

イとスダジイを加害するとしていたが、今回の調査で沖縄ではオキナワウラジロガシも加害することが明らかになった。

キクイムシ科のクリノミキクイムシは温帯から熱帯、*P. variabilis* は熱帯、ドングリキクイムシはアジア（日本）で生息が確認されている（Fukumoto and Kajimura, 1999 ; Steven, 1992）。また、チョウ目のオオネマルハキバガは、日本の本州、アムール、韓国で記録されている（Park, 1989 ; Sinev, 1999 ; Ueda, 2000a, b）。しかし、東ら（2002）の報告によると、上記の4種はこれまで沖縄島において確認されておらず、今回の調査により、沖縄島での分布が初確認されたと考えられる。さらに、オオネマルハキバガは沖縄島が生息域の南限であると考えられる。

3.4.3. 堅果食昆虫ギルド

成熟堅果の生産量には年次変動があり、それに伴って堅果食昆虫の構成も変動する。主要な堅果食昆虫であるシイシギゾウムシはイタジイとオキナワウラジロガシを、タマバチ科の1種はマテバシイを主に加害する。しかし、これら2種の堅果食昆虫によって成熟堅果のすべてが加害されることはなかった（Fig. 3-11~3-13）。堅果食昆虫の加害を免れた健全堅果も鳥獣害などを受ける。そして、これらの要因を免れ、生き残った健全堅果が、主として天然更新に寄与していると考えられる。

福本（2000）は、コナラとアベマキの加害堅果の落下時期には、加害した種子食昆虫の種間で明瞭な違いがあったとしている。しかし、本研究の円形シードトラップで回収した成熟堅果の堅果食昆虫、鳥獣害および健全堅果の落下経過を見ると、加害堅果と健全堅果の落下がほぼ同時期であった（Fig. 3-14）。亜熱帯沖縄島における堅果食昆虫の出現頻度は、タマバチ科を除いてほとんど同時期であると考えられる。

さらに福本（2000）は、コナラとアベマキにおいて種子食昆虫を加害ステージで PPF ギルド（Pistillate flower-feeding guild）、IAF ギルド（Immature acorn-feeding guild）、MAF ギルド（Mature acorn-feeding guild）の3つに分類した。また、鎌田（2005）は、この上記の3分類に散布後堅果食（PAF ギルド：Post-dispersal acorn-feeding guild）を加えて、前藤（1993a）のミズナラの堅果食昆虫種を分類した。その結果、コナラとアベマキに共通する MAF ギルドに属する昆虫は、クリシギゾウムシ（*C. sikkimensis*）、クロサンカクモンヒメハマキ（*Cydia glandicolana*）、クリノミキクイムシの3種であった。また、コナラのみ堅果食昆虫種では、ハイロチョッキリ、ヨツメヒメハマキ（*Cydia danilevskyi*）、キバガ科の未同定種（*Gelechiidae* sp.）の3種、アベマキのみ堅果食昆虫種では、クヌギシギゾウムシ（*C. robustus*）1種が MAF ギルドに属した。

本研究で確認された堅果食昆虫種のギルド分けの結果を Table 3-2 に示す。湯川・梶田（1996）によると、タマバチ科は雌花に産卵する。したがって、マテバシイのタマバチ科の1種とオキナワウラジロガシのタマバチ科の1種は、温帯域のコナラを加害するタマバチ科昆虫と同様、PPF ギルドに属していると推測される。マテバシイ、イタジイ、オキナワウラジロガシに共通する MAF ギルドに属すると考えられる種は、シイシギゾウムシのみであった。温帯域でもゾウムシ科が MAF ギルドに分類されている。クリノミキクイムシはマテバシイとオキナワウラジロガシで共通する MAF ギルドであった。イタジイのみ確認できた MAF ギルドは、ドングリクイムシと *P. variabilis*、ヒメハマキガ亜科の1種であった。その他の種は PAF ギルドであった。亜熱帯沖縄島の堅果食昆虫についてすべての樹種に共通しているのは、MAF ギルドのシイシギゾウムシであった。しかも、イタジイとオキナワウラジロガシにおいてシイシギゾウムシの加害率は高く、両樹種の健全堅果生存に大きな影響を与えている可能性が高い。また、堅果

食昆虫種は、温帯域に比べて亜熱帯沖縄島では明らかに PAF ギルドに属するものが多いと明らかになった。

また、キクイムシ科はイタジイでは MAF ギルドに属しているが、マテバシイやオキナワウラジログシでは PAF ギルドに属していた。加害する樹種によりギルドが異なる理由として、堅果内に含まれるタンニン含有量が影響していると考えられる。松本ら (1999) によると、堅果内のタンニン含有量はマテバシイで 0.4%、スダジイで 0.0%となっている。オキナワウラジログシについてはタンニン含有量に関するデータがないが、ウラジログシのタンニン含有量 3.1%となっている (松本ら, 1999)。近縁種であるため、オキナワウラジログシもタンニンが堅果内に多く含まれていると推測できる。また、Steele *et al.* (1992) は、コナラ属の *Q. laevis* と *Q. phellos* の堅果で胚のある子葉は胚のない部分に比べるとタンニンが多いと報告している。これらのことより、オキナワウラジログシは、イタジイに比べるとタンニン含有量が多く、アタックの時期を遅らせていると考えられる。マテバシイについては、果皮が堅く、散布後の発根後にできた果皮の隙間から加害していると考えられる。

亜熱帯沖縄島の森林に生育するブナ科の主要 3 樹種について、堅果生産の経年変動と堅果食昆虫の種および加害の関係が明らかにされた。亜熱帯産ブナ科の天然更新の仕組みを解明するには、これら 3 樹種の堅果生産の豊凶と堅果食昆虫の相互関係を明らかにする必要ある。

Table 3-2. Grouping acorn-infested insect species of *L. edulis*, *C. sieboldii*, *Q. miyagii* on the basis of infestation stages.

	<i>L. edulis</i>	<i>C. sieboldii</i>	<i>Q. miyagii</i>
Pistillate flower-feeding guild (PFF guild)	Cynipidae sp.1		Cynipidae sp.2
Mature acorn-feeding guild (MAF guild)	<i>C. hilgendorfi</i> <i>P. cardamomi</i>	<i>C. hilgendorfi</i> <i>P. cardamomi</i> <i>P. graniceps</i> <i>P. variabilis</i> Olethreutinae sp.	<i>C. hilgendorfi</i>
Post-dispersal acorn-feeding guild (PAF guild)	<i>P. graniceps</i> <i>P. variabilis</i> Tipulidae sp.	<i>P. advena</i> <i>N. biceratala</i> <i>Camptomastyx</i> sp.	<i>P. cardamomi</i> <i>P. graniceps</i> <i>P. advena</i> <i>P. variabilis</i> <i>N. biceratala</i> Tipulidae sp.

第4章 沖縄島の琉球石灰岩におけるブナ科堅果の生産と堅果食昆虫

4.1. はじめに

沖縄島北部の森林の優占種であるイタジイでは、堅果食昆虫としてシイシギゾウムシが知られている（東，1996；Morimoto，1981；森本，1984）。Teruya *et al.*（2010）は、この森林に同所的に生育するブナ科3種イタジイ、マテバシイ、オキナワウラジロガシについて、2000年から2005年まで堅果落下数とそれを餌資源としている堅果食昆虫相について報告をおこなった。そこで、確認された堅果食昆虫は、コウチュウ目5種、チョウ目3種、ハチ目2種、ハエ目1種の合計11種であった。これらの堅果食昆虫は、いくつかの樹種の堅果を食べるジェネラリスト7種と、1種の堅果しか食べないスペシャリスト4種に区分された。特にコウチュウ目5種は、すべてがジェネラリストで、そのうちの2種は、沖縄島における分布の新記録であった。

沖縄島北部には、上記の赤黄色土（国頭マーヅ）に生育する上記のブナ科3樹種以外に、暗赤色土（琉球石灰岩）にアマミアラカシが多く生育している。アマミアラカシは琉球列島の固有変種という説が有力であるが（初島・吉永，1970；大野，1999；徳永，2004）、アラカシと同種とする見解もある（北村・村田，1979）。アマミアラカシは、マテバシイ、イタジイ、オキナワウラジロガシの3樹種と生育地が異なる。堅果も、マテバシイ、イタジイ、オキナワウラジロガシの3種が2年果であるのに対し、アマミアラカシは1年果である（澤岬，1983）。このように生育地や堅果生産フェノロジーが異なるため、アマミアラカシの成熟堅果の落下数、落下パターン、堅果食昆虫相には、特異性がある可能性が考えられる。しかし、アマミアラカシに関するこれらの研究は皆無である。

そこで、亜熱帯島嶼域沖縄島北部の暗赤色土地帯に生育するアマミアラカシについて、堅果

落下状況と堅果食昆虫の加害状況を調査し、アマミアラカシの堅果生産と堅果食昆虫の特徴を究明しようと試みた。

4.2. 調査方法

沖縄島北部の宜野座村漢那ヨリアゲの森緑地公園を調査地とした（第1章, Fig. 1-2）。県道の開発の際に前原（めーばる）遺跡が発掘されている。そのため、周辺は原生林に近い形で保存されている（宜野座村教育委員会, 1999）。このヨリアゲの森緑地公園において、アマミアラカシ5本を調査木として選定した。調査木のサイズは、DBHが 9.8 ± 3.5 cm, 樹高が 7.9 ± 1.8 mであった。

各調査木の樹冠が茂っている部分を選び、樹冠下に1m²の円形トラップを1本当たり2器ずつ設置し、落下した成熟堅果を回収した。調査期間は2000年4月～2008年3月であった。第3章の調査と同様に、2000年は堅果の生産時期を調べるため1年を通して月2回（中旬と下旬）調査を行った。2001年4月から2008年4月は2000年の結果から成熟堅果の生産される9月から1月が月2回（中旬と下旬）、2月から8月は月1回（下旬）に行った。

調査では、雌花花穂と堅果を区別するために直径および短径が2mm未満のものは雌花花穂、2mm以上のものは堅果とした。堅果はさらにMatsuda (1982) と上田ら (1992) の基準を参考に、未熟堅果と成熟堅果に分けた。アマミアラカシはオキナワウラジロガシと同様に堅果の種皮と子房の成長が同調している。そのため、長径および短径が2cm以上のものを成熟堅果とし、2cm未満のものは未熟とした。

また、林床の堅果を加害する堅果食昆虫を確認するため、調査期間中に林床から成熟堅果を集め、1個ずつ個別容器に入れて脱出する堅果食昆虫を確認した。

4.3. 結果

4.3.1. 堅果生産の経年変動

アマミアラカシの成熟堅果の落下数の年次変動を Fig. 4-1 に示す。No.1～No.5 の成熟堅果落下数は、2000 年に 954 個、2001 年に 18 個、2002 年に 209 個、2003 年に 818 個、2004 年に 450 個、2005 年に 567 個、2006 年に 1190 個、2007 年に 152 個、2008 年に 537 個であった。堅果の落下数が最大の 2006 年と最小の 2001 年では、1172 個の開きが認められた。堅果落下が多かった年は、2000 年、2003 年、2006 年と 3 年おきに見られた。

各々の調査木での成熟堅果落下数を比較すると、2000 年、2001 年、2003 年、2006 年、2008 年は No.5、2002 年と 2005 年は No.1、2004 年と 2007 年は No.3 で堅果落下数が最も多かった。また、No.4 は調査期間を通して堅果生産量が少なかった。調査木間で堅果落下数の変動の同調性は認められなかった。

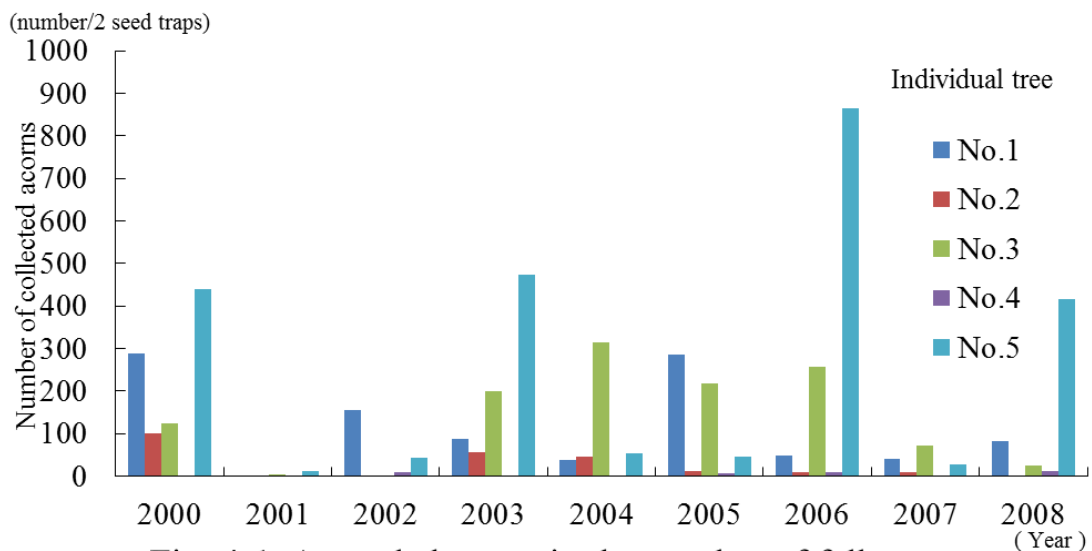


Fig. 4-1. Annual changes in the number of fallen mature acorns of *Q. glauca* var. *amamiana*.

4.3.2. 堅果食昆虫相

本研究の調査結果と文献調査より明らかになった、アマミアラカシの成熟堅果を加害する堅果食昆虫を Table 4-1 に示す。堅果食昆虫には、樹上の成熟堅果を加害する種と落下後に林床で加害する種があるが、Table 4-1 には、これらすべての堅果食昆虫が示されている。

堅果食昆虫はコウチュウ目でシイシギゾウムシ、クリノミキクイムシ、ドングリキクイムシ、ヒメアカキクムイシの4種、チョウ目でヘリオビヒメハマキ (*Cryptaspasma marginifascata*)、スネブトヒメハマキ (*Phaecdohora fimbriata*) の2種、ハエ目 (Diptera) でアサヒナショウジョウバエ (*Drosophila asahinai*) の1種、合計3目7種が確認された。コウチュウ目の4種 (シイシギゾウムシ、クリノミキクイムシ、ドングリキクイムシ、ヒメアカキクムイシ) は赤黄色土 (国頭マージ) で生育するマテバシイやイタジイ、オキナワウラジログシの成熟堅果の堅果食昆虫としても確認されていた (Teruya *et al.*, 2010)。チョウ目はヘリオビヒメハマキ、スネブトヒメハマキの2種、ハエ目はアサヒナショウジョウバエの1種が確認されたが、マテバシイやイタジイ、オキナワウラジログシの堅果食昆虫としては確認されていなかった (Teruya *et al.*, 2010)。

Table 4-1. List of the acorn-infested insects.

Order	Family	Species
Coleoptera	Curculionidae	<i>C. hilgendorfi</i>
	Scolytidae	<i>P. cardamomi</i>
		<i>P. graniceps</i>
		<i>P. advena</i>
Lepidoptera	Tortricidae	<i>C. marginifasciata</i> *
		<i>P. fimbriata</i>
Diptera	Tipulidae	<i>D. asahinai</i> *

*New to Okinawa Island.

4.3.3. 堅果食昆虫の経年変動

円形シートトラップにおける成熟堅果落下数と堅果食昆虫の加害を受けた堅果個数の経年変動および堅果食昆虫の構成比を Table 4-2 に示す。構成比については、落下数が m^2 当たり 30 個未満の 2001 年、2002 年、2007 年は信頼性が低く、表記しなかった。また、堅果食昆虫の経年変動は、シイシギゾウムシとキクイムシ科、チョウ目として表記した。キクイムシとチョウ目は、数が少なかったため科と目にまとめた。

シイシギゾウムシにより加害された堅果数は、2000 年で $15.1 \text{ 個}/\text{m}^2$ 、2001 年で $0.8 \text{ 個}/\text{m}^2$ 、2002 年で $9.9 \text{ 個}/\text{m}^2$ 、2003 年で $4.7 \text{ 個}/\text{m}^2$ 、2004 年で $9.1 \text{ 個}/\text{m}^2$ 、2005 年で $0.5 \text{ 個}/\text{m}^2$ 、2006 年で $2.2 \text{ 個}/\text{m}^2$ 、2007 年で $0.4 \text{ 個}/\text{m}^2$ と、キクイムシ科やチョウ目に比べて著しく多く、全体の 62.5%~94.0% を占めた。今回の調査では、アマミアラカシの堅果を優占的に加害しているのはシイシギゾウムシであった。しかし、2008 年は、シイシギゾウムシによる加害は確認できなかった。キクイムシ科により加害された堅果数は、調査期間を通して少なく、2004 年に $0.1 \text{ 個}/\text{m}^2$ 、2006 年に $0.7 \text{ 個}/\text{m}^2$ 落下しただけであった。加害された堅果に占める割合も、2004 年は 11%、2006 年は 21.9% と低かった。チョウ目により加害された堅果数は、両者の中間で 2000 年~2007 年の前加害堅果の 0.1%~37.5% を占めた。2008 年は、チョウ目のみ確認され、チョウ目による加害が 100% となった。

Tabel 4-2. Annual changes in the numbers of mature acorns dropped into seed traps and those damaged by acorn infested insects, and their relative frequencies.

	year	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008
<i>C. hilgendorfi</i>	number of collected acorns	15.1	0.8	9.9	4.7	9.1	0.5	2.2	0.4	0.0
	relative frequency	92.1	*	*	94.0	93.8	62.5	68.8	*	0.0
Scolytidae	number of collected acorns	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.7	0.0	0.0
	relative frequency	0.0	*	*	0.0	1.0	0.0	21.9	*	0.0
Lepidoptera	number of collected acorns	1.3	0.0	0.1	0.3	0.5	0.3	0.3	0.0	1.7
	relative frequency	7.9	*	*	6.0	5.2	37.5	9.4	*	100.0
Total mature acorns (number/m ²)		84.1	1.2	20.6	78.8	41.0	50.0	116.6	13.7	47.3

* Frequencies are not shown if acorn number < 30.

4.4. 考察

4.4.1. 堅果生産の経年変動

アマミアラカシは毎年堅果生産があり、堅果落下数は3年間に一度多くなることが明らかになった (Fig.4-1)。マテバシイ、イタジイ、オキナワウラジロガシでは、堅果生産のトレードオフの関係が見られた。しかし、アマミアラカシについては、雌花フェノロジーが1年であり、堅果サイズはマテバシイに近い。アマミアラカシが分布する暗赤色土（琉球石灰岩）の天然林の年間リター量 (11.7 t/ha/yr, 12.63 t/ha/yr) は、非石灰岩地のイタジイが優占する林 (5.9 t/ha/yr, 6.7 t/ha/yr, 6.59 t/ha/yr) より明らかに多い (Tokuyama *et al.*, 1996; 渡久山ら, 1997, 1998, 1999)。

一方、土壌中の栄養塩類は赤黄色土（国頭マージ）で Ca 2.5 cmol/kg¹, Mg 0.5 cmol/kg¹, K 2.1 cmol/kg¹, 島尻マージで Ca 18.2 cmol/kg¹, Mg 2.7 cmol/kg¹, K 0.6 cmol/kg¹, Na 0.6 cmol/kg¹ およびジャーガルで Ca 24.6 cmol/kg¹, Mg 8.4 cmol/kg¹, K 2.7 cmol/kg¹ となっており（日本ペドロジー学会 編, 2007）, 栄養塩類が異なっている。これらのことから、琉球石灰岩地では非石灰岩地より養分供給量が豊富で貯蔵物質の回転が速く安定した堅果生産が可能となり、堅果数を短期的に増やし3年ごとに多くの堅果を落下させることができるのではないかと考えられる。

4.4.2. 堅果食昆虫相

成熟堅果の落下時期はマテバシイが8月～11月、イタジイが9月～1月、オキナワウラジログシが9月～1月 (Teruya *et al.*, 2010), アマミアラカシが12月～1月であった。一方、著者は、Site B の調査地周辺でライトトラップ調査も行っており、シイシギゾウムシの発生時期は9月下旬～11月上旬であった。シイシギゾウムシの発生時期がアマミアラカシの成熟堅果の落下時期とずれていたにもかかわらず、加害昆虫の中で優占していた理由として、以下のことが考えられる。

1 つ目は、シイシギゾウムシでは発生が遅い個体群があり、その個体群が他の樹種の堅果を加害する時期にマテバシイやイタジイ、オキナワウラジログシの堅果は落下しており加害できないため、堅果成熟中のアマミアラカシに加害している。2 つ目は、アマミアラカシの調査地は、Sites A～C と Site D では距離的に離れている。シイシギゾウムシの成虫サイズを考えると、Site A～C から Site D へ飛翔し、アマミアラカシの堅果を加害するとは考えにくい。それゆえ、Site A～C の近くに生息するシイシギゾウムシと Site D の近くに生息するシイシギゾウムシは、成虫の発生活長が異なり、それによりアマミアラカシの優占的な加害昆虫となった。これらの仮説のうち、どれが正しいか明らかにするために、今後は Site D での成虫の飛翔調査を行う必要がある。

4.4.3. 堅果食昆虫ギルド

福本 (2000) および鎌田 (2005) のギルド分け (雌花食ギルド, 成熟堅果食ギルド, 散布後堅果食ギルド) を利用し, アマミアラカシの堅果食昆虫を加害ステージでギルド分けを行った。今回は, 成熟堅果食ギルド (MAF ギルド) は, 堅果食昆虫が円形シードトラップのみ, 円形シードトラップと林床で確認できたものとした。散布後堅果食ギルド (PAF ギルド) は, 床のみで確認できたものとした。その結果, 今回確認された堅果食昆虫は, 成熟堅果食ギルド, 散布後堅果食ギルドの2つに分類された (Table 4-3)。アマミアラカシの堅果食昆虫ギルドは, 散布後堅果食ギルドが成熟堅果食ギルドより多かった。澤岬 (1983) によると, アマミアラカシの堅果は, 散布後水分を得るとすぐ発芽する。沖縄島には降雪もなく, 冬季の気温は堅果食昆虫の幼虫あるいは成虫が活動可能なほど高く, チョウ目やキクイムシ科などは, 落下後に水分を得て発根した堅果の発芽孔などから侵入していると考えられる。また, チョウ目の幼虫やキクイムシ科の成虫は, コウチュウ目のシイシギゾウムシの幼虫のように口が発達していないため, 果皮を破って侵入するには労力がかかる。そのため, 発芽した後の発芽孔などから侵入するものと推測される。

今回, 沖縄島で分布が初記録となったヘリオビヒメハマキ (既報: Walsingham, 1900, 分布: 本州, 四国, 九州, 対馬) (江崎ら, 1971: 井上ら, 1982), アサヒナショウジョウバエ (既報: Okada, 1964, 東ら, 2002, 分布: 奄美大島, 徳之島, 石垣島, 西表島) も, 散布後堅果食ギルドであった。

Table 4-3. Grouping of acorn-infesting insect species on the basis on infestation stages.

Acorn-infested insect	Mature acorn-feeding guild (MAF guild)	Post-dispersal acorn-feeding guild (PAF guild)
<i>C. hilgendorfi</i>	○	
<i>P. cardamomi</i>		○
<i>P. graniceps</i>		○
<i>P. advena</i>	○	
<i>C. marginifascafa</i>		○
<i>P. fimbriata</i>		○
<i>D. asahinai</i>		○

第5章 亜熱帯沖縄島におけるブナ科の生育する土壌環境

5.1. はじめに

腐植粘土複合体の安定性についての多くの研究では、比重分画法が適用され、粒径別で吸着する腐植物質の性質や量が異なることが明らかにされてきた (Sollins *et al.*, 2006, 2009 ; Wagai *et al.*, 2008)。しかし、他の土壌に関しては、腐植粘土複合体の安定性に関連した研究は多くはなく、さらに赤黄色土は蓄積する腐植物質量も少ないことから、研究例は少ない。特に、沖縄の森林では、その土壌中の腐植粘土複合体の研究はほとんどない。Teruya *et al.* (2010) は、沖縄島におけるブナ科堅果の生産量の実態を明らかにしたが、これには土壌の要因が関係していることが考えられる。土壌要因の中で、土壌の養分保持能や透水性などに関係する腐植粘土複合体に着目し、沖縄のブナ科が生育する森林内の赤黄色土の腐植粘土複合体の特徴を明らかにし、その物質の安定性について考察した。

5.2. 調査方法

Site A, B, C, Dにおいて、土壌はリター層を除去し、腐植物質が集積した表層のA層、表層の腐植物質がやや溶脱したAB層、および表層からの腐植物質の溶脱が確認できないB層の比較的表層部分の土壌を採取した (Table 5-1)。採集した土壌の体積は、幅 50cm×奥深 20cm で、採集した土壌は風乾後、粒径 2 mm 以下に調製し、供試した。

5.2.1. 化学性

土壌 pH と EC (電気伝導度) は、風乾細土と蒸留水を 1 : 2.5 と 1 : 5 の割合で混合し、それぞれをガラス電極と EC メーター (HORIBAD-54) を用いて測定した。交換性塩基は 0.2M 塩化ナトリウム溶液 (土壌 : 抽水液を 1 : 10 の割合) で抽出し (Sparks, 1996), 抽出した交換性カルシウム, 交換性マグネシウム, 交換性カリウムおよび交換性ナトリウムを, ICP 発光分析装置 (Shimadzu, ICPE-9000) で測定した。炭素はチューリン法に準じて測定した (土壌養分測定法委員会 編, 1976)。これらの測定は, 4 地点のそれぞれの層 (A 層, AB 層, B 層) について, 1 試料あたり 3 回実施した。

5.2.2. 粒径組成および粘土鉱物組成

供試土壌 (10g) は 6% の過酸化水素水 (50mL) で有機物分解処理を行い, それにトリポリリン酸ナトリウム約 0.1 g を加え, 1 時間振とうし。水簸で分散した粘土をサイフォンで採取した。粘土採取後はシルトも水簸で同様にサイフォンを用いて採取し, 残ったものは砂とした。粘土, シルトおよび砂は 105°C で 5 時間加熱し, 重量を測定した。粘土鉱物組成は和田 (1966) の方法にしたがった。サイフォンで分画した粘土は, 1M 酢酸カリウムおよび酢酸

マグネシウム溶液で、カリウム飽和粘土とマグネシウム飽和粘土を作成した。カリウム飽和粘土は風乾処理、105°C、300°Cおよび550°C加熱処理をそれぞれ1時間行った。マグネシウム飽和粘土は、風乾処理およびグリセロール湿布処理をそれぞれ10時間行った。両飽和粘土におけるそれぞれの処理粘土は、X線回折分析 (Rigaku, Ultima+) を行った (測定条件: 2~30° (2θ), 電圧=30kV, 電流=15mA, スキャンスピード: 1° /min, 照射 XCuKα)。粒径組成および粘土鉱物組成は、4地点のそれぞれの層について1試料を1回ずつ測定した。

5.2.3. 物理性

土壌物理性を測定するための土壌試料は100mL試料円筒を用いた。試料はそれぞれのSiteのA層が薄く、各層ごとに試料採取はできなかったために、各地点において、A~AB層とB層のそれぞれの層から、3試料を採取した。土壌物理性は中野ら(1995)にしたがい、透水試験、三相分布および比重を測定した。透水試験は不飽和透水試験の変水頭法(大起理化工業株式会社, DIK-4012)を用いて、各地点の各層の3試料で行った。三相分布はデジタル容積計(藤原制作所, FV-466)で、固相、液相および気相を測定した。比重は真比重と仮比重を測定した。

5.2.4. 腐植物質

腐植物質の抽出は熊田(1996)の方法に準じ、逐次抽出法を行った。供試土壌は乾式の篩で粒径0.25mm以下に調製し、供試した。腐植物質(土壌0.5g)を0.1M水酸化ナトリウム(50mL)で30分間沸騰湯浴抽出し、その後、0.1Mピロリン酸ナトリウム(50mL)で同様に抽出した。抽出画分は遠心分離を行い、さらに、その画分中の微細土壌粒子を除去するために

ろ過（孔径 $0.8\mu\text{m}$ ）を行った。水酸化ナトリウムで抽出した腐植物質（NaO-C）とピロリン酸ナトリウムで抽出した腐植物質（NaP-C）を過マンガン酸カリウムで滴定し、炭素換算で定量した。また、水酸化ナトリウムおよびピロリン酸ナトリウムで抽出できない非抽出画分はヒューミンとした。そのヒューミン（Humin-C）量は、有機炭素量から水酸化ナトリウム抽出腐植炭素（NaO-C）量とピロリン酸ナトリウム抽出腐植炭素（NaP-C）量を差し引き、算出した。

水酸化ナトリウム抽出腐植炭素（NaO-C）とピロリン酸ナトリウム抽出腐植炭素（NaP-C）中の元素は、それぞれの抽出画分に硝酸-過塩素酸で有機物分解を行い、ICP 発光分析装置（Shimadzu, ICPE-9000）で、鉄、アルミニウム、マンガン、亜鉛、カルシウム、マグネシウム、カリウムおよびナトリウムを測定した。上記の実験は4地点のそれぞれの層についての1試料あたり3反復で測定した。

5.2.5. 統計処理

水酸化ナトリウムおよびピロリン酸ナトリウム抽出炭素と各抽出炭素中の Ca, Al, Fe および Mn 含量の単相関分析と重回帰分析は、IBM SPSS Statistics Desktop for Japan Version 19.0 を用いた。

5.3. 結果

5.3.1 供試土壌理化学性と土壌物理性

各 Site の供試土壌の理化学性を Table 5-1 に、土壌物理性を Table 5-2 に示す。交換性ナトリウムは検出限界以下だったために、Table 5-1 は表記しなかった。4 地点の各層の pH は 6 以下を示し、弱酸性～ごく酸性土壌であった。また、土性は軽埴土～重埴土だった。それぞれの Site の有機炭素は薄い A 層に蓄積し、下層の AB 層から B 層にかけての蓄積量は、A 層の約 1/2 から 1/6 の量だった。交換性塩基はカルシウムが他の 3 元素よりも多く含まれている傾向があった。Site B は交換性カルシウムが他の Sites よりもやや高めだったが、この地点の下層には石灰岩は確認できなかった。石灰岩が確認できたのは、Site D の B 層で、石灰岩の小礫が点在していた。それぞれの Site の各層では、粘土含量が 312～505 g/kg とシルトや砂の含有量より多い傾向が見られた (Table 5-1)。各 Site の A 層で値が高かった理由は、リター由来の水溶性成分が多かったためである。各 Site の B 層では、Solid phase, Bulk density および Particle density は高く、Liquid phase と Gaseous phase は低かった (Table 5-2)。

Table 5-1. Properties of red-yellow soil in forest land in Okinawa island (1).

Site	Horizon	Depth (cm)	pH (H ₂ O)	EC (mS/m)	Exchangeable			Organic carbon	Clay	Silt	Sand
					Ca	Mg	K				
					(cmol _c / kg)			(g / kg)			
A	A	0-3	4.1	21.1	1.5	1.0	0.04	100.9	312	356	332
A	AB	3-8	4.3	63.0	0.5	0.2	0.02	47.8	446	389	165
	B	3-15	4.1	19.9	0.2	0.2	0.01	36.3	421	355	224
	A	0-5	4.9	18.8	3.6	1.5	0.06	115.8	335	314	351
B	AB	5-8	5.0	5.2	2.2	0.9	0.03	74.6	398	357	245
	B	8-11	5.0	7.9	3.7	1.1	0.04	34.0	401	368	231
	A	0-3	4.2	9.6	0.6	1.2	0.04	120.9	402	344	254
C	AB	3-10	4.2	9.1	0.1	0.6	0.03	66.1	415	352	233
	B	10-14	4.4	7.6	0.1	0.3	0.02	27.2	400	336	264
	A	0-2	5.7	6.1	1.9	1.0	0.07	88.7	487	324	189
D	AB	2-6	5.2	9.7	0.9	0.2	0.05	48.6	505	367	128
	B	6-13	5.2	11.9	0.7	0.1	0.05	23.1	501	349	150

Table 5-2. Properties of red-yellow soil in forest land in Okinawa island (2).

Site	Horizon	Hydraulic conductivity (cm/s)	Solid phase	Liquid phase	Gaseous phase	Bulk density	
						(%)	(g / cm ³)
A	A~AB	1.8×10^{-2}	27.1	40.8	32.1	1.54	2.18
	B	2.1×10^{-3}	36.6	36.6	26.8	1.89	2.38
	A~AB	9.7×10^{-2}	33.7	42.5	23.8	1.57	2.34
B	B	2.3×10^{-4}	38.9	40.8	20.3	1.71	2.66
	A~AB	1.9×10^{-2}	35.7	44.8	19.5	1.65	2.43
	B	3.6×10^{-4}	42.7	39.5	17.8	1.86	2.79
C	A~AB	4.5×10^{-3}	47.7	41.7	10.6	1.89	2.43
	B	7.5×10^{-5}	56.7	38.3	5.0	1.99	3.36

Fig. 5-1 は供試土壌の粘土鉱物の X 線回折図である。Site A, B, C, D の粘土鉱物種も近似していたため、代表的なものを 1 つ (Site 2, B 層) のみ示す。同定された粘土鉱物は、カオリン鉱物 (0.71, 0.33 nm), 雲母および雲母様鉱物 (1.00, 0.50, 0.33 nm) およびバーミキュライト-クロライト中間種鉱物 (1.45 nm) であった。粘土鉱物組成はカオリン鉱物とバーミキュライト-クロライト中間種鉱物が主で、雲母および雲母様鉱物が若干含まれていた。

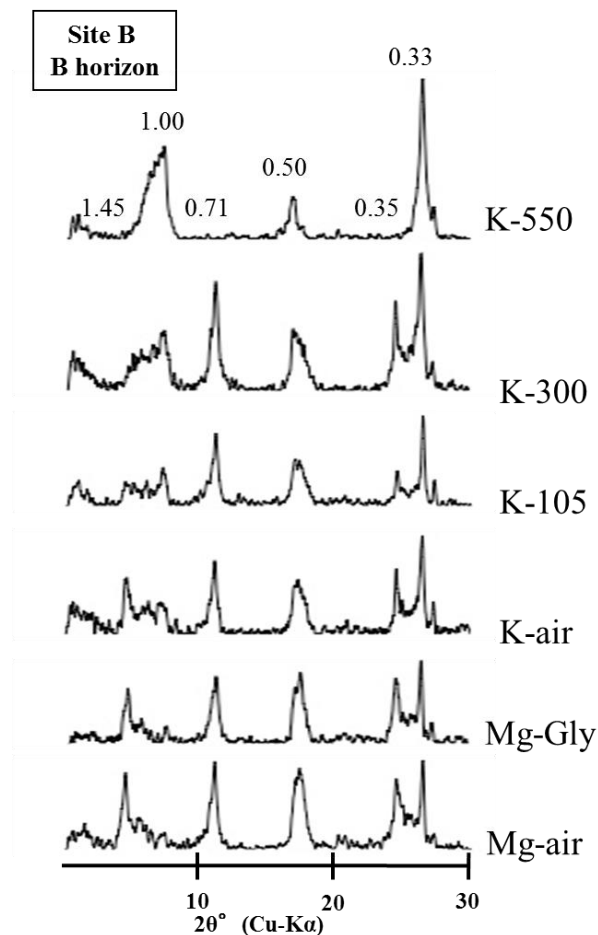


Fig. 5-1. X-ray diffraction patterns of red-yellow soil.

5.3.2. 腐植物質

Fig. 5-2 に各サイトの土壌の NaO と NaP 抽出画分炭素および非抽出画分炭素の濃度を示す。

いずれの Site のすべての各層で、非抽出画分炭素（ヒューミン炭素）が NaO および NaP 抽出画分炭素よりも多く含まれていた。土壌中の有機炭素中の約 50%はヒューミン炭素で、このことはヒューミンが土壌に対し、強固に固定され、安定的に存在していることを示している。

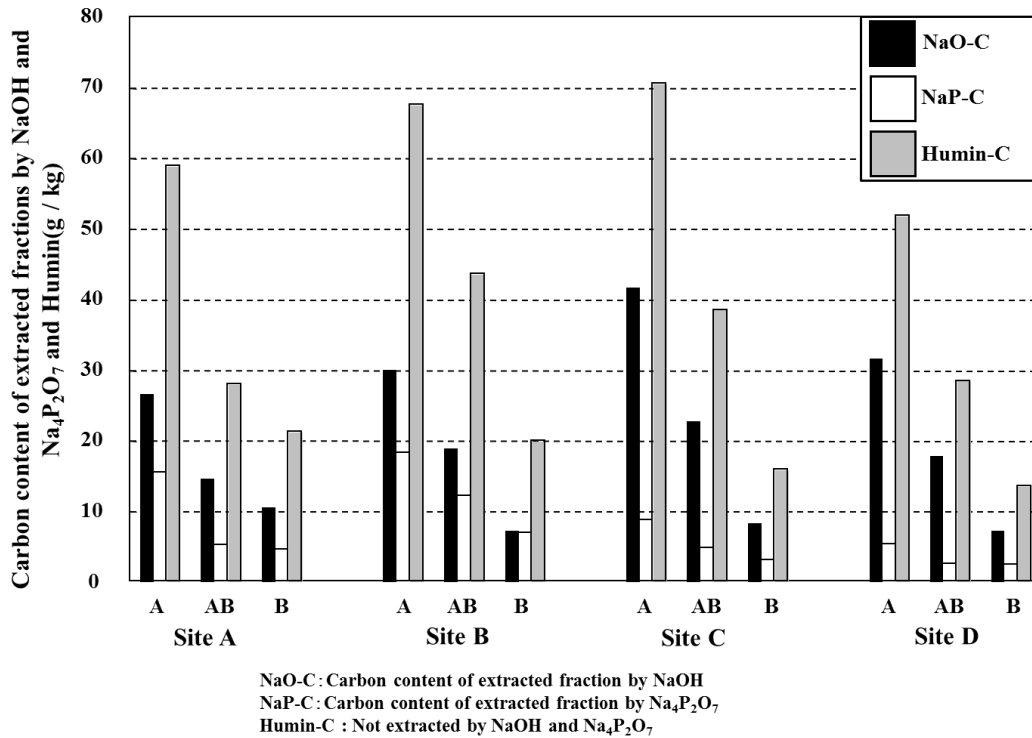


Fig. 5-2. Carbon content extracted from NaOH, Na₄P₂O₇, and humin.

5.3.3. 腐植物質中の元素

Fig. 5-3 に NaOH 抽出画分および NaP 炭素画分中の元素量を示す。両抽出画分からは、アルミニウム、鉄、カルシウムおよびマンガンが検出され、カリウム、マグネシウムおよび亜鉛は検出されなかった。各 Site の NaOH および NaP 抽出画分では、表層から下層に向けてアルミニウムは増加し、他の鉄、カルシウムおよびマンガンは減少傾向を示した。両画分の腐植物質を構成している主要な元素は、アルミニウムと鉄が主要であった。

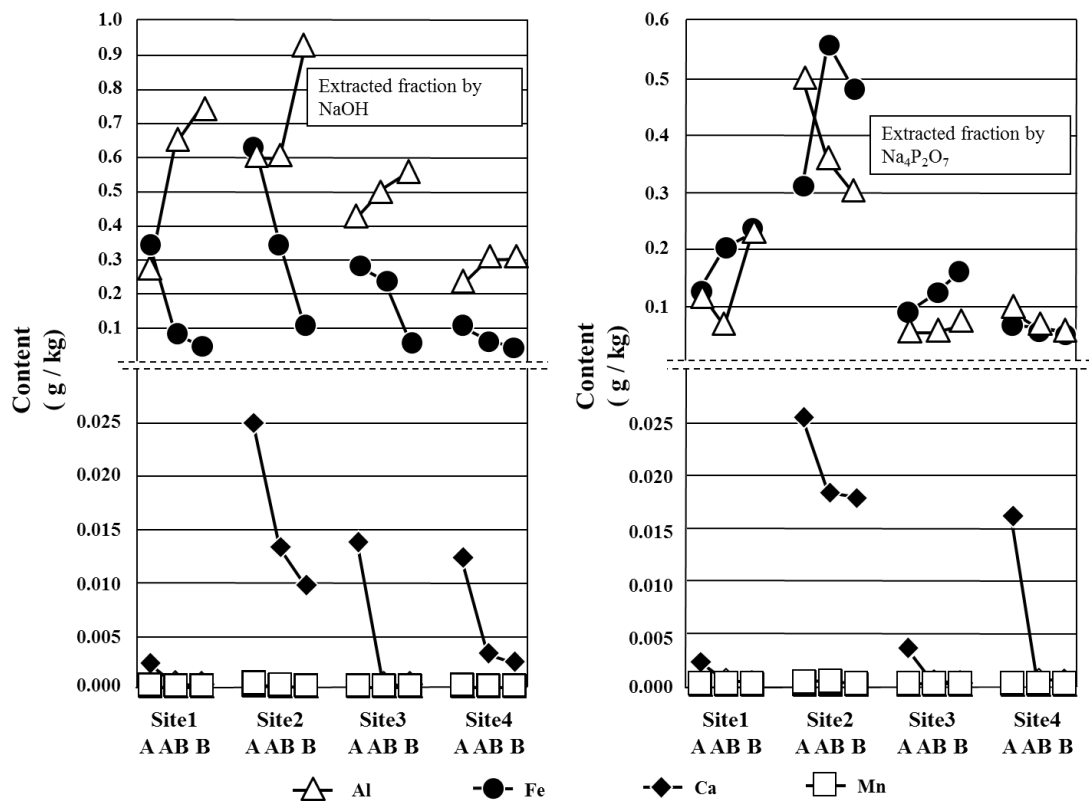


Fig. 5-3. Element content of extracted fractions by NaOH and Na₄P₂O₇.

5.3.4. 腐植物質量と腐植物質中の元素量との関係

Fig. 5-4 に腐植物質量と腐植物質中の元素量の関係を示す。NaO 抽出画分炭素量と NaO 抽出画分中のカルシウムと鉄との間に有意な正の相関関係が得られた (それぞれ, $r=0.57$, $r=0.63$, いずれも $P<0.05$)。さらに, NaP 抽出炭素量は NaP 抽出画分中のカルシウムとアルミニウムとの間に有意な正の相関関係が得られた (それぞれ, $r=0.62$, $P<0.05$, $r=0.71$, $P<0.01$)。これらの結果は, 両抽出画分炭素の安定性に寄与する元素が, カルシウム, 鉄およびアルミニウムであることを示唆している。

Table 5-3 に重回帰分析を行った結果を示す。NaO 抽出炭素は以下の関係式が得られた。

$$\text{NaO 抽出画分炭素} = 20.17 + 1225.49 \cdot \text{Ca} - 23.11 \cdot \text{Al} + 52.85 \cdot \text{Fe} - 160971.87 \cdot \text{Mn}$$

$$(r^2 = 0.809, P = 0.12)$$

標準偏回帰係数はカルシウムと鉄が 0.860 と 0.918 を示し, NaOH 抽出画分炭素量は腐植物質中のカルシウムと鉄含量が安定性に寄与していることが示唆された。さらに, NaP 抽出画分炭素は以下の関係式が得られた。

$$\text{NaP 抽出画分炭素} = 5.47 - 107.84 \cdot \text{Ca} + 36.43 \cdot \text{Al} - 14.11 \cdot \text{Fe} + 12560.32 \cdot \text{Mn}$$

$$(r^2 = 0.297, P = 0.59)$$

標準偏回帰係数が有意な元素は, 明らかにできなかった。重回帰分析の有意確率が 0.12 と 0.59 であった。

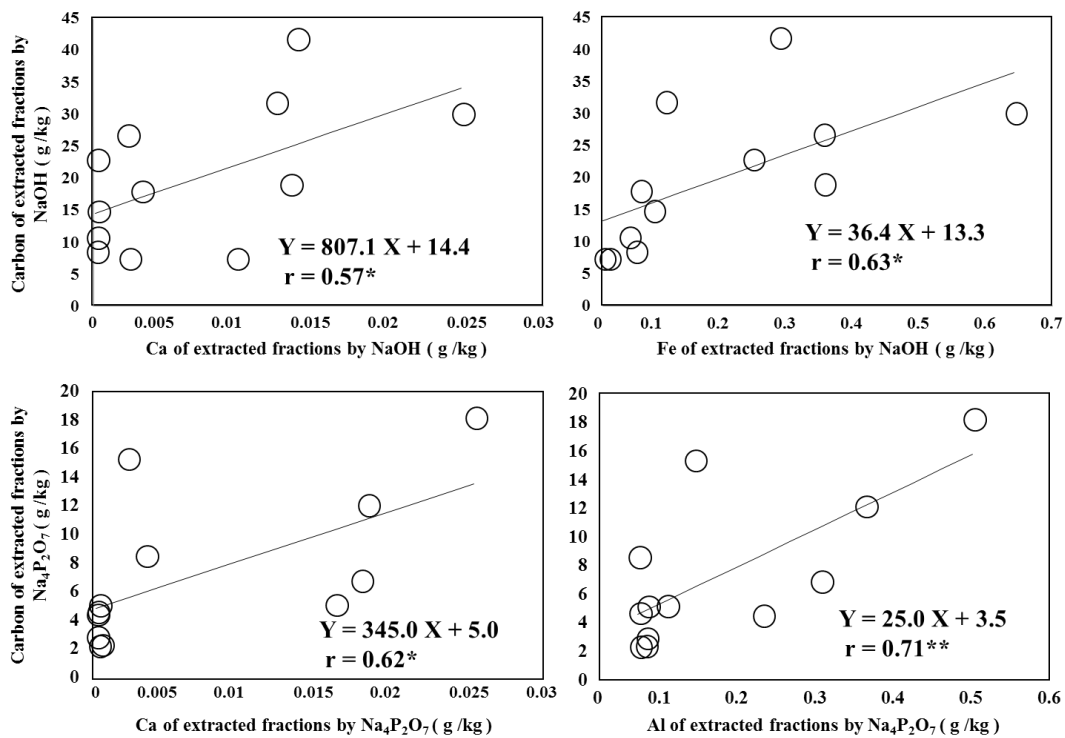


Fig. 5-4. Relationship between carbon of extracted fractions by NaOH and $Na_4P_2O_7$ and elements of those fractions by them. ^{**} $p < 0.01$, ^{*} $p < 0.05$

Table 5-3. Carbon of extracted fractions with NaOH (1) and $Na_4P_2O_7$ (2) by multiple regression analysis

(1)	Partial Regression Coefficient	Standard Regression Coefficient	t value	p value
(Constant)	20.17		3.81	0.007
Ca	1225.49	0.86	2.79	0.027
Al	-23.11	-0.45	-2.67	0.032
Fe	52.85	0.92	2.87	0.024
Mn	-160971.87	-1.08	-2.58	0.036
(2)	Partial Regression Coefficient	Standard Regression Coefficient	t value	p value
(Constant)	5.47		1.53	0.17
Ca	-107.84	-0.14	-0.21	0.84
Al	36.43	0.77	1.04	0.33
Fe	-14.11	-0.33	-0.66	0.53
Mn	12560.32	0.13	0.21	0.84

5.4 考察

調査 Site で採取した供試土壌の理化学性と土壌物理を解析した結果、それぞれの Site の各層では、粘土含量が 312~505 g/kg と比較的多く (Table 5-1), B 層は A 層よりも透水性が低くなり (Table 5-2), 土層が発達していなかった。各 Site において, A~AB 層は B 層よりも透水性は高い傾向を示した。その理由は固相率と気相率が B 層よりも A~AB 層で低かったためであると考えられる。表層土壌は, リターなどの供給, 生物活動により空隙ができ, 透水係数が高くなり, 逆に下層土壌はリターなどの供給は無く, 生物活動が限られ, 空隙が少なく, 透水係数が低くなったと考えられる。この土壌物理性は腐植物質の土壌中における安定性に関係があり, その安定性に関わる物質として腐植粘土複合体の存在が挙げられる。

沖縄島に分布する赤黄色土 (国頭マージ) の主要粘土鉱物はカオリン鉱物で, 他にバーミキュライト/クロライト混層鉱物, バーミキュライト-クロライト中間種鉱物および雲母および雲母様鉱物が随伴する粘土鉱物組成の特徴を有する (渡嘉敷ら, 1982 ; 金城・渡嘉敷, 2012)。また, この供試土壌は主要粘土鉱物がカオリン鉱物である。そのため, 供試土壌では腐植物質や無機イオンなどの吸着量が少ないと考えられる。これらの鉱物の陽イオン交換容量 (cmol_c / kg) がカオリナイトは 2~500, イライトは 100~400 で (足立・岩田, 2003), 他の粘土鉱物と比べて比較的低い。

腐植物質の土壌中における安定性とは, 微生物分解に対する抵抗性や複数の元素や粘土と結合し, 腐植粘土複合体を形成することである。チェルノーゼムでもヒューミンは他の腐植画分よりも多く, 約 5 割程度含むことが報告されている (Tishchenko and Bezuglova, 2012)。そのヒューミンは酸性溶液やアルカリ性溶液にも溶解せず, 脂肪族炭素を多く含むことで知られている (Almendros and Sanz, 1992 ; Rice, 2001)。ヒューミンに次いで多く含まれたのは, NaO

抽出炭素で、最も少なかったのはNaP抽出炭素であった (Fig.5-2)。NaP抽出画分は粘土由来のアルミニウムと複合体を形成しているために、NaO抽出画分よりは土壤中に安定的に存在していると考えられる。

腐植物質中の元素は腐植物質とイオン結合、錯体形成および架橋結合し、このことが腐植物質の土壤中における安定性につながると考えられる。また、カリウム、マグネシウムおよび亜鉛は、両画分中において検出できなかった。これは、腐植物質の官能基の部位（カルボキシル基やフェノール水酸基等）に結合していたこれらの元素が、降雨により溶出や元々微量だったためと考えられる。

腐植物質量と腐植物質中の元素量との関係では、微小なマイクロ団粒は、土壤中で粘土と有機物のマイクロ団粒を形成するために、多価イオンが必要であることが示され (Edwards and Bremner, 1967 ; Igwe *et al.* , 2009 ; Six *et al.* , 2004), その有機物の部分が微生物に分解されにくく、土壤中に安定的に存在するとされている (青山, 2010)。ナイジェリアの森林土壌の砂質土壌や埴土では、有機物量は交換性カルシウムと交換性マグネシウムとの間に有意な正の相関関係があり、またマイクロ団粒の形成に交換性カルシウムが要因の一つであることが示された (Opara, 2009)。さらに、南北大東島のサトウキビ圃場 (石灰質土壌) では、交換性カルシウムはヒューミン (水酸化ナトリウム不溶画分) と有意な正の相関関係があり、ヒューミンの安定蓄積に関与することが報告された (金城ら, 2009)。これらの報告のように、鉄やアルミニウムに加え、カルシウムは土壌有機物 (腐植物質) の安定性に関与していることがわかる。腐植物質には様々な解離基を有し、腐植物質中のカルシウムはイオン結合や配位結合をし、粘土とは架橋結合していることが推察できる。しかし、カルシウムの腐植物質中に存在する元素量は、鉄やアルミニウムの1/40以下であるが (Fig.5-3), NaOおよびNaP抽出腐植画分との間に有意な相関関係が得ら

れたこと (Fig. 5-4), 土壌中の腐植物質の安定性に多少は関与することが考えられる。今後は腐植物質中のカルシウムが腐植物質と粘土との間にどのように関与しているかを詳細に明らかにする必要がある。

第6章 総合考察

ブナ科の堅果は、他地域で豊凶があることが明らかになっている (Imada *et al.* 1990 ; 橋詰・山本, 1974 ; Kanazawa, 1975, 1982 ; 水井, 1991 ; 大久保ら, 1989 ; 斉藤ら, 1988 ; 曾根ら, 1996 ; Sone *et al.* 2002 ; 武田, 1992 ; 寺澤ら, 1995 ; 生方ら, 2000 ; 山下, 1994)。亜熱帯沖縄島に生育するマテバシイ, イタジイ, オキナワウラジロガシ, アマミアラカシでも, 第3章および第4章の調査結果 (Fig. 3-2, 3-3, 3-4, 4-1) から, 年により堅果生産量が大きく変動することが明らかになった。また, この豊凶は, 調査を行った9年間で個体単位での同調は認められなかった (Fig. 3-2, 3-3, 3-4, 4-1)。これは, 堅果サイズが影響していると考えられる。他地域においてもブナ科堅果については豊凶があると確認されている。沖縄においては, 強力な台風の接近に伴い森林内にギャップができることがある。今後は, これらの堅果豊凶の要因に関する究明を進めていき, ギャップ内での天然林更新に関するの貴重なデータとして利用して行く必要があるだろう。

沖縄には堅果を加害するシギゾウムシは, シイシギゾウムシのみが知られており, 東(1996), 東ら (2002), Morimoto (1981), 森本 (1984) によるとシイシギゾウムシは, 沖縄島, 石垣, 奄美大島, 九州, 本州, 対馬に分布するとされている。しかし, 堅果食昆虫に関する調査では, Nakamura *et al.* (2003) や上田 (2000) のマテバシイ堅果への加害以外では, ほとんど報告がない。沖縄島のブナ科堅果を加害する堅果食昆虫は 14 種確認できた (Table 6-1)。その内, シイシギゾウムシは, すべての樹種の堅果を加害していた。

Table 6-1. List of the acorn-infested insect species and the Fagaceae species in Okinawa Island.

Order	Family	Species	Acorns infested	
Coleoptera	Curculionidae	<i>C. hilgendorfi</i>	<i>L. edulis</i> , <i>C. sieboldii</i> , <i>Q. miyagii</i> , <i>Q. glauca</i> Thunb. var. amamiana	
	Scolytidae	<i>P. cardamomi</i> *	<i>L. edulis</i> , <i>C. sieboldii</i> , <i>Q. miyagii</i> , <i>Q. glauca</i> Thunb. var. amamiana	
		<i>P. graniceps</i> *	<i>L. edulis</i> , <i>C. sieboldii</i> , <i>Q. miyagii</i> , <i>Q. glauca</i> Thunb. var. amamiana	
		<i>P. advena</i>	<i>C. sieboldii</i> , <i>Q. miyagii</i> , <i>Q. glauca</i> Thunb. var. amamiana	
		<i>P. variabilis</i> *	<i>L. edulis</i> , <i>C. sieboldii</i> , <i>Q. miyagii</i>	
		<i>N. biceratala</i> *	<i>C. sieboldii</i> , <i>Q. miyagii</i>	
Lepidoptera	Blastobasidae	<i>C. sieboldii</i>	<i>C. sieboldii</i> , <i>Q. miyagii</i>	
	Crambidae	<i>C. sieboldii</i>	<i>C. sieboldii</i>	
	Tortricidae	<i>Camptomasyx</i> sp.	<i>C. sieboldii</i>	<i>C. sieboldii</i>
		Olethreutinae sp.	<i>C. sieboldii</i>	<i>C. sieboldii</i>
		<i>C. marginifasciata</i> *	<i>Q. glauca</i> Thunb. var. amamiana	<i>Q. glauca</i> Thunb. var. amamiana
		<i>P. fimbriata</i> *	<i>Q. glauca</i> Thunb. var. amamiana	<i>Q. glauca</i> Thunb. var. amamiana
Hymenoptera	Cynipidae	<i>L. edulis</i>	<i>L. edulis</i>	
	Cynipidae	<i>Q. miyagii</i>	<i>Q. miyagii</i>	
Diptera	Tipulidae	<i>Q. glauca</i> Thunb. var. amamiana	<i>Q. glauca</i> Thunb. var. amamiana	
	Tipulidae sp.	<i>L. edulis</i> , <i>Q. miyagii</i>	<i>L. edulis</i> , <i>Q. miyagii</i>	

* New to Okinawa Island.

2000年～2008年におけるマテバシイ、イタジイ、オキナワウラジロガシ、アマミアラカシの成熟堅果落下数の月別相対頻度と、2000年に行ったライトトラップによるシイシギゾウムシの捕獲数の月変化を見ると、マテバシイの成熟堅果の落下のピークは9月、イタジイ、オキナワウラジロガシのピークは11月、アマミアラカシのピークは12月、シイシギゾウムシの発生ピークは10月になっていた (Fig. 6-1)。落下前の成熟堅果が樹上に着果していると考え、シイシギゾウムシの発生ピークは、イタジイとオキナワウラジロガシの堅果生産は同時期に重なると考えられる。アマミアラカシは、若干ずれるが、成長過程の堅果が樹上にあり、シイシギゾウムシは産卵可能である。マテバシイの成熟堅果は、シイシギゾウムシの発生ピークには、果皮が堅くなり、林床へ多くが落下している。そのため、シイシギゾウムシは、イタジイ、オキナワウラジロガシ、アマミアラカシの成熟堅果へ数多くの加害をするのではないかと考えられる。

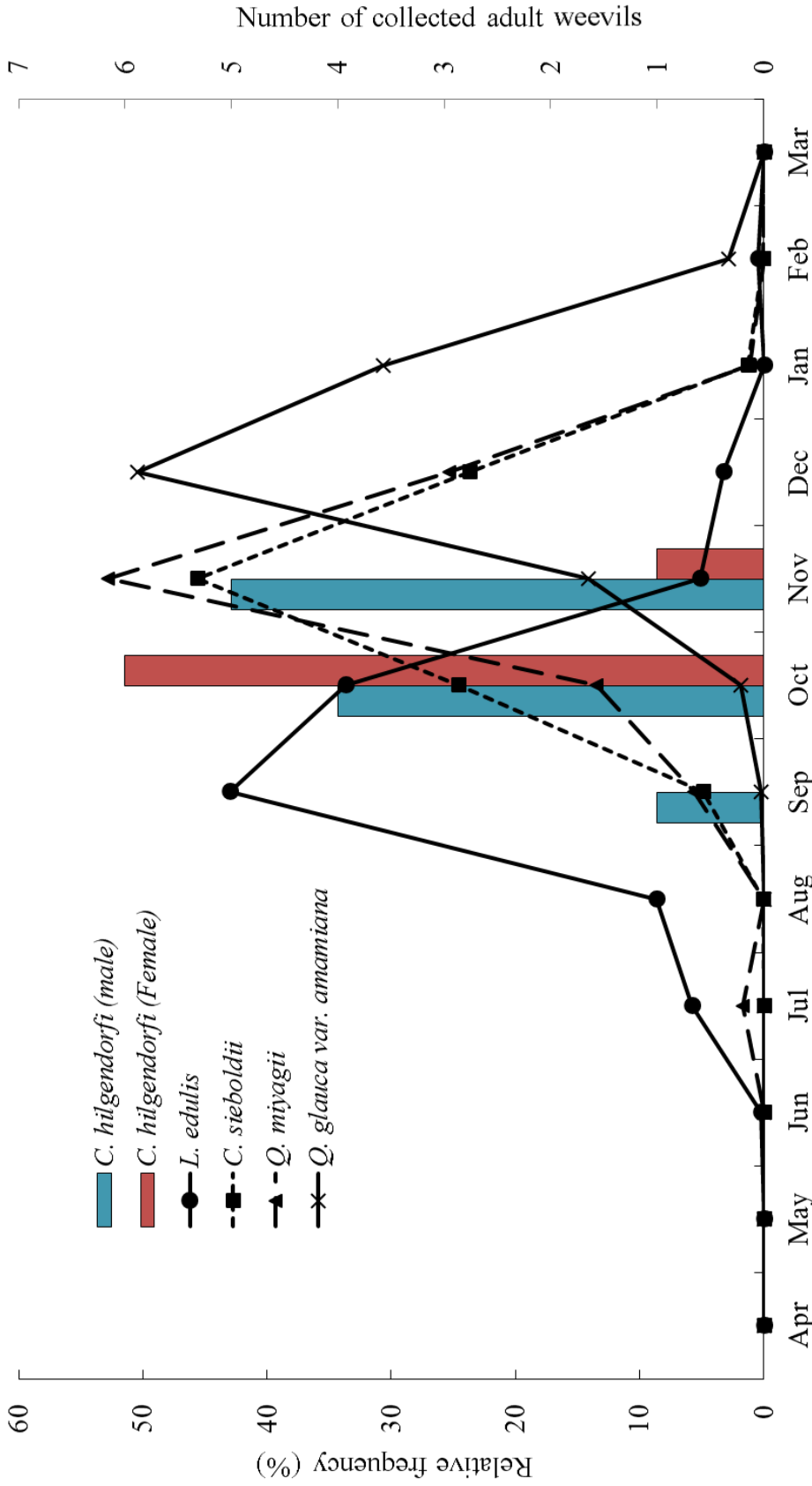


Fig. 6-1. The temporal patterns of acorn drop of the 4 oak species and the number of *C. hilgendorfi* collected by a light trap 2000.

堅果食昆虫が、堅果の生産されない年にはどのようにして生活をしているのかについては、今回の研究では明らかにできなかった。シイシギゾウムシは、マテバシイ、イタジイ、オキナワウラジロガシ、アマミアラカシを加害するので、1種の堅果が生産されない場合は、他の3種の堅果に産卵し、生き延びていると考えられる。しかし、沖縄島には数少ないがウラジロガシも生育している。目視確認ではあるが、ウラジロガシにもシイシギゾウムシの加害が確認できた。これらのことから、沖縄島においてシイシギゾウムシの餌資源は豊富にあると考えられる。

また、シギゾウムシの仲間は、生活史が他の昆虫と変わっている。黒木(1985)によると、同じ仲間のクリシギゾウムシは、堅果から脱出後蛹室を作るために土中に潜る。その後、土中に潜って蛹になるのではなく、翌年まで蛹にならずに幼虫の姿でいる。もし、環境が変化すると蛹室から脱出し、他の場所に潜って蛹室を作り成虫になる時期を待つ。さらに、前藤(1993b)は、コナラシギゾウムシやクロシギゾウムシ、クリシギゾウムシの大半の幼虫が、翌々年まで越冬することを確認している。本研究の堅果食昆虫であるシイシギゾウムシの幼虫も、飼育実験で、翌年および翌々年まで越冬する個体が数個体確認できた。堅果が生産されない年は、成虫になることなく幼虫のまま過ごすことで、資源の少ない時期を乗り越えていると考えられる。

キクイムシ科では、ドングリキクイムシはツバキの種子も加害すると報告している(上田ら, 2001)。また、クリノミキクイムシはイチゴのクラウンを加害する(野淵, 1981)。今回の調査地周辺にはヤブツバキが自生しているが、種子についての加害調査を行っていない。沖縄に生息するドングリキクイムシやクリノミキクイムシもこのような生活史を持っていると考えれば、堅果が生産されない年でも他樹種に加害して生きていくことが可能だろう。

調査を行ったブナ科堅果に関するギルド分けを行なった (Table 6-2)。沖縄島のブナ科堅果は温帯のミズナラ (鎌田, 2005) と比べると, 明らかに散布後堅果食ギルドに属する種が多かった。亜熱帯沖縄島は, 冬季の気温が氷点下以下になることなく, 林床の降霜や積雪もない。オキナワウラジロガシやアマミアラカシの堅果は散布後水分を得るとすぐ発芽する (澤岬, 1983)。一方, 散布後堅果を加害する京都におけるクロサンカクモンヒメハマキは林床のリター周辺に卵塊状に産卵し, 堅果が発芽し果皮が裂け, 子葉がむき出しになった部分などから侵入, 食害する (上田ら, 1993)。沖縄島の冬季の気温は堅果食昆虫の幼虫あるいは成虫が活動可能なほど高く, チョウ目やキクイムシ科などは, 落下後に水分を得て発根した堅果の発芽孔などから侵入していると考えられる。これらのことが, 亜熱帯沖縄島における堅果食昆虫が散布後堅果食ギルドに分散される原因の一つであると推察される。これらのことを確かめるには, 今後も堅果食昆虫のフェノロジーと堅果落下のフェノロジーを引き続き調査していく必要がある。

Table 6-2. Acorn-infesting insect species of *L. edulis*, *C. sieboldii*, *Q. miyagii*, *Q. glauca* var. *amamiana* on the basis of infestation stages.

Acorn-infested insect	<i>L. edulis</i>	<i>C. sieboldii</i>	<i>Q. miyagii</i>	<i>Q. glauca</i> var. <i>amamiana</i>
Cynipidae sp.1	△			
Cynipidae sp.2			△	
<i>C. hilgendorfi</i>	○	○	○	○
<i>P. cardamomi</i>	○	○	●	●
<i>P. graniceps</i>	●	○	●	●
<i>P. variabilis</i>	●	○	●	
<i>P. advena</i>		●	●	○
Olethreutinae sp.		○		
<i>N. basis bicaratala</i>		●	●	
<i>Camptomastyx</i> sp.		●		
<i>C. marginifasciata</i>				●
<i>P. fimbriata</i>				●
<i>D. asahinai</i>				●
Tipulidae sp.	●		●	

※△Pistillate flower-feeding guild (PFF guild), ○Mature acorn-feeding guild (MAF guild), ●Post-dispersal acorn-feeding guild (PAF guild)

Tokuyama *et al.* (1996), 渡久山ら (1997, 1998, 1999) によるとマテバシイやイタジイ, オキナワウラジロガシの生育する赤黄色土 (国頭マージ) のリター量は, 5.9t/ha/yr, 6.7 t/ha/yr, 6.59t/ha/yr でアマミアラカシの生育する暗赤色土 (琉球石灰岩) のリター量は, 11.7 t/ha/yr, 12.63 t/ha/yr と報告している。その結果より, 琉球石灰岩におけるリター量は, 国頭マージより多い。また, 日本ペドロロジー学会 編 (2007) によると土壤中の栄養塩類は, 国頭マージでは, Ca が $2.5\text{cmol}\cdot\text{kg}^{-1}$, Mg が $0.5\text{cmol}\cdot\text{kg}^{-1}$, K が $2.1\text{cmol}\cdot\text{kg}^{-1}$, 島尻マージでは, Ca が $18.2\text{cmol}\cdot\text{kg}^{-1}$, Mg が $2.7\text{cmol}\cdot\text{kg}^{-1}$, K が $0.6\text{cmol}\cdot\text{kg}^{-1}$, Na が $0.6\text{cmol}\cdot\text{kg}^{-1}$, そしてジャーガルでは, Ca が $24.6\text{cmol}\cdot\text{kg}^{-1}$, Mg が $8.4\text{cmol}\cdot\text{kg}^{-1}$, K が $2.7\text{cmol}\cdot\text{kg}^{-1}$ と推定されている。リター量と同様, 琉球石灰岩地において, 栄養塩類の含有率は, 他に比べては高かった。雌花フェノロジーもマテバシイやイタジイ, オキナワウラジロガシは2年果で, アマミアラカシは1年果である。堅果生産フェノロジーには土壤環境が大きく影響していると考えられる。

土壤環境は, 堅果生産だけではなく, 昆虫の生活にも影響を与えていると考えられる。シイシギゾウムシが, 土中に蛹室を作る際には, ヒューミンも関係している可能性がある。さらに, 土壤環境の違いが堅果食昆虫種が地域により異なる要因になっている可能性も推察される。今後も堅果食昆虫に与える影響について土壤環境も踏まえた調査研究を続ける必要があると思われる。

謝辞

本論文は、琉球大学農学部亜熱帯農林環境科学科井上章二教授のご指導の下でまとめた。お忙しい時間を割いていただき論文の構成、指導についての的確にご助言を賜った。また、鹿児島大学農学部生物環境学科の曾根晃一教授には、昆虫分野から内容の構成や文章の体裁など数多くのご助言を賜った。琉球大学農学部亜熱帯農林環境科学科の金城和俊准教授には、土壤環境の論文内容や文献などのご助言をいただいた。研究を進める上で、大切な部分を支えてくださり心より感謝を申し上げます。

元琉球大学農学部附属亜熱帯フィールド科学教育研究センター新里孝和教授には、在職期間から退官後にかげ長い期間にわたり数多くの指導と助言を賜った。ここに心から感謝の意を表します。また、論文の内容について元琉球大学農学部亜熱帯生物資源科学科の金城一彦教授、元宮崎大学農学部森林緑地環境科学科の中尾登志雄教授にも多くのご助言をいただいた。心より感謝を申し上げます。

学位論文審査において、鹿児島大学農学部生物生産学科の津田勝男教授、琉球大学農学部附属亜熱帯フィールド科学教育研究センターの芝正己教授からも論文の構成に関するご助言をいただいた。心より感謝を申し上げます。

本論文を作成するにあたり、琉球大学農学部亜熱帯農林環境科学科の谷口真吾教授、琉球大学資料館（風樹館）の佐々木健志学芸員に多くのご助言を賜った。深くお礼を申し上げます。

論文を作成するにあたり、昆虫の同定および関連文献の提供を多くの方々にお願ひした。大阪芸術大学初等芸術教育学科の駒井古実教授にはチョウ目の同定、森林総合研究所九州支所の上田明良博士にはキクイムシ科の同定と数多くの文献のご提示、鹿児島大学農学部生物生産学科の坂巻祥孝准教授にはチョウ目のヘリオビヒメハマキ、スネブトヒメハマキに関する文献の

ご提示、三重県林業研究所の福本浩士博士には、的確な文献のアドバイスをいただいたうえに文献の複写を送っていただいた。ここに厚くお礼を申し上げます。宜野座村博物館の田里一寿学芸員には、宜野座村漢那ウエーヌアタイの植物に関する文献についてご提供いただいた。心よりお礼を申し上げます。

現地調査には、数多くの方の協力をいただいた。新星出版株式会社出版部課長の村山望氏、当時研究室の仲間であった畑中大氏には、幾度も遠路の調査にも関わらず、快く同行していただいた。植生調査では、琉球大学農学部地域農業工学科の仲村渠将准教授、雪丸貴俊氏の協力をいただいた。琉球大学農学部森林生産環境学講座の研究室の当時の学生・院生のご協力を得て行った。この他、ここに書き切れないほど多くの方の協力をいただいた。心から感謝を申し上げます。

最後にいつも見守ってくれた両親、心の支えとなった妻、娘、息子へ心から感謝いたします。

引用文献

- 足立泰久・岩田進午 (2003) 土のコロイド現象. 学会出版センター, 東京, 251-291.
- Almendros, G. and Sanz, J. (1992) A structural study of alkyl polymers in soil after perborate degradation of humin. *Geoderma* 53 : 79-95.
- 青山正和 (2010) 土壤団粒. 農文協, 東京, 23-164.
- 東 清二 (1996) 沖縄昆虫野外観察図鑑 第6巻. 沖縄出版, 沖縄, 216-217.
- 東 清二・屋富祖昌子・金城政勝・林 正美・小濱継雄・佐々木健志・木村正明・河村 太 (2002) 増補改訂 琉球列島産昆虫目録. 榕樹書林, 沖縄, 594pp.
- Bonal, R., Muñoz, A. and Díaz, M. (2007) Satiation of predispersal seed predators: the importance of considering both plant and seed levels. *Evolutionary Ecology* 21 : 367-380.
- Branco, M., Branco, C., Merouani, H. and Almeida, M. H. (2002) Germination success, survival and seedling vigour of *Quercus suber* acorns in relation to insect damage. *Forest Ecology and Management* 166 : 159-164.
- 土壤養分測定法委員会 編 (1976) 土壤養分分析法. 養賢堂, 東京, 120-127.
- Edwards, A. P. and Bremner, J. M. (1967) Dispersion of soil particles by sonic vibration. *Journal Soil Science*, 18 : 64-73.
- Egli, M., Nater, M., Mirabella, A., Raimondi, S., Plotze, M., and Alioth, L. (2008) Clay minerals, oxyhydroxide formation, element leaching and humus development in volcanic soils. *Geoderma* 143 : 101-114.
- 江崎悌三・一色周知・六浦晃・井上 寛・岡垣 弘・緒方正美・黒子 浩 (1971) 原色日本蛾類図鑑 (上). 保育社, 大阪, 318pp.

- Espelta, J. M., Cortés, P., Molowny-Horas, R., Sánchez-Humanes, B. and Retana, J. (2008) Masting mediated by summer drought reduces acorn predation in Mediterranean oak forest. *Ecology* 89 : 805–817.
- 福本浩士 (2000) コナラ属における種子植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. 名古屋大学森林科学研究 19 : 102-144.
- Fukumoto, H. and Kajimura, H. (1999) Seed-insect fauna of pre-dispersal acorns and acorn seasonal fall patterns of *Quercus variabilis* and *Q. serrata* in central Japan. *Entomological Science* 2 : 197–203.
- Fukumoto, H. and Kajimura, H. (2000) Effects of insect predation on hypocotyl survival and germination success of mature *Quercus variabilis* acorns. *Journal of Forest Research* 5 : 31–34.
- 福本浩士・梶村 恒 (2000) 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) —コナラの堅果生産と虫害堅果数の4年間の変動. 中部森林研究 48 : 179–182.
- Fukumoto, H. and Kajimura, H. (2001) Guild structures of seed insects in relation to acorn development in two oak species. *Ecological Research* 16 : 145–155.
- 宜野座村教育委員会 編 (1999) 宜野座村乃文化財 14 集 前原遺跡 — 県道漢那松田線道路整備工事に伴う発掘調査報告書一. (有) サン印刷, 沖縄, 302pp.
- Harper, J. L. (1977) *Population biology of plants*. Academic Press, London. 892pp.
- Harper, J. L., Lovell, P. H. and Moore, K. G. (1970) The shapes and sizes of seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1 : 327–356.
- 橋詰隼人・山本進一 (1974) 中国地方におけるブナの結実 (I) 着果調査 日本林学会誌 56 : 165-170.

- 初島住彦・吉永和人（1970）日本産樹木の種子による分類（I）鹿児島大学農学部演習林報告，
2：71-110.
- Igarashi, Y. and Kamata, N. (1997) Insect predation and seasonal seedfall of the Japanese beech, *Fagus crenata* Blume, in northern Japan. *Journal of Applied Entomology* 121 : 65-69.
- Igwe, C.A., Zarei, M., and Stahr, K. (2009) Colloidal stability in some tropical soils of southeastern Nigeria as affected by iron and aluminium oxides. *Catena* 77 : 232-237.
- Imada, M., Nakai, T., Nakamura, T., Mabuchi, T. and Takahashi, Y. (1990) Acorn dispersal in natural stands of Mizunara (*Quercus mongolica* var. *grosseserrata*) over twenty years. *Journal of the Japan Forestry Society* 72 : 426-430.
- 井上 寛・杉 繁郎・黒子 浩・森内 茂・川辺 湛（1982）日本産蛾類大図鑑 第1巻：解説編。
講談社，東京，966pp.
- 石垣長健・新里孝和・新本光孝・呉 立潮（2007）西表島におけるリュウキュウイノシシの餌植
物と解体利用. 琉球大学農学部学術報告 54 : 23-27.
- 伊藤嘉昭（1998）はじめに. 『琉球列島の生き物』群馬県立自然史博物館，群馬，3-4.
- 甲斐秀昭・橋元秀教（1979）土壤腐植と有機物. 農文教，東京，22-34.
- 鎌田直人（2005）日本の森林／多様性の生物学シリーズ⑤ 昆虫たちの森. 東海大学出版，神
奈川，329pp.
- 紙谷智彦（1986）豪雪地帯におけるブナ二次林の再生過程に関する研究（III）平均胸高直径の
異なるブナ二次林6林分における種子生産. 日本林学会誌 68 : 447-253.
- Kanazawa, Y. (1975) Production, dispersal and germination of acorns in natural stands of *Quercus crispula*:
A preliminary report. *Journal of the Japan Forestry Society* 57 : 209-214.

- Kanazawa, Y. (1982) Some analyses of the reproduction process of a *Quercus crispula* Blume population in Nikko I: A record of acorn dispersal and seedling establishment over several years at three natural stands. *Japanese Journal of Ecology* 32 : 325-331.
- Kanazawa, Y. and Nishikata S. (1976) Disappearance of acorns from the floor in *Quercus crispula* forests. *Journal of the Japan Forestry Society* 58 : 52-56.
- 勝田 柁 (1998a) コナラ属, アカガシ亜属, *Quercus* Linn., *Cyclobalanopsis* Prantl. (Oak) . 日本の樹木種子 広葉樹編, 勝田 柁・森 徳典・横山敏孝 編, 社団法人 林木育種協会, 東京, 74-82.
- 勝田 柁 (1998b) マテバシイ属, *Pasania* Oerst. 日本の樹木種子 広葉樹編, 勝田 柁・森 徳典・横山敏孝 編, 社団法人 林木育種協会, 東京, 93-96.
- 勝田 柁・横山敏孝 (1998) シイノキ属, *Castanopsis* (D. Don) Spach. (Chinkapin) , 日本の樹木種子 広葉樹編, 勝田 柁・森 徳典・横山敏孝 編, 社団法人 林木育種協会, 東京, 88-92.
- Kelly D. (1994) The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends in Ecology & Evolution* 9 : 465-470.
- 菊池捷治郎 (1968) ブナ林の結実に関する天然更新論的研究. 山形大学紀要 (農学) 5 : 451-536.
- 金城和俊・渡嘉敷義浩 (2012) 炭酸カルシウム施用が赤黄色土の水分散土壌コロイドに与える影響. 日本土壌肥料学雑誌 83 : 594-598.
- 金城和俊・渡嘉敷義浩・鬼頭 誠 (2009) 南北大東島のサトウキビ栽培土壌の土壌理化学性と腐植物質の特徴. 熱帯農業研究 2 : 80-84.
- Kinjo, K., Tokashiki, Y., Sato, K., Kitou, M., and Shimo, M. (2006) Characteristics of the clay-humus complexes in mangrove surface soils. *Clay Science*, 13 : 51-58.

- 北村四郎・村田 源 (1979) 原色日本植物図鑑・木本編 II. 保育社, 大阪, 630pp.
- 熊田恭一 (1996) 土壤有機物の化学. 学会出版センター, 東京, 1-126.
- 黒木功令 (1985) クリシギゾウムシの生態と立木防除. 植物防疫 39 : 103-107.
- Leiva, M. J. and Fernández-Alés, R. (2005) Holm-oak (*Quercus ilex* subsp. *ballota*) acorns infestation by insects in Mediterranean dehesas and shrublands: Its effect on acorn germination and seedling emergence. *Forest Ecology and Management* 212 : 221–229.
- 前田禎三 (1988) ブナの更新特性と天然更新技術に関する研究. 宇都宮大学農学部学術報告特輯 46 : 1-79.
- 前藤 薫 (1993a) 羊ヶ丘天然林のミズナラ種子食昆虫 —主要種の生活史と発芽能力への影響—. 第41回日本林学会北海道支部論文集 : 88–90.
- 前藤 薫 (1993b) 樹木の種子生産と植食性昆虫. 森林防疫 42 : 6–10.
- Maeto, K. (1995) Relationships between size and mortality of *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* acorns due to pre-dispersal infestation by frugivorous insects. *Journal of the Japan Forestry Society* 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. *Japanese Journal of Ecology* 32 : 293-302.
- 松本通夫・影山拓一・柏木秀文・有福一郎・山下昭道・松田弘毅 (1999) ドングリ澱粉の加工利用. 鳥取県産業技術センター研究報告 2 : 60-67.
- 箕口秀夫 (1996) 野ネズミからみたブナ林の動態：ブナの更新特性と野ネズミの相互関係（ブナ林生態系のダイナミクス最新の研究成果から）. 日本生態学会誌 46 : 185–189.

- 箕口秀夫・丸山幸平（1984）ブナ林の生態学的研究（XXXVI）：豊作年の堅果の発達とその動態. 日本林学会誌 66 : 320-327.
- 水井憲雄（1991）種子重—種子数関係を用いた落葉広葉樹の種子の結実豊凶区分. 日本林学会誌 73 : 258-263.
- 森廣信子（2010）ドングリの戦略 森の生き物をあやつる樹木. 八坂書房, 東京, 255pp.
- Morimoto, K. (1981) On some Japanese Curculioninae (COLEOPTERA: CORCULIONIDAE). *ESAKIA*, 17 : 109-130.
- 森本 桂（1984）原色日本甲虫図鑑IV. 保育社, 大阪, 438pp.
- Muñoz, A. and Bonal, R. (2008) Seed choice by rodents: learning or inheritance? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62 : 913-922.
- Nakamura, M., Hirata, R., Oishi, K., Arakaki, T., Takamatsu, N., Hata, K., Sone, K. (2003) Determinant factors in the seedling establishment of *Pasania edulis* (Makino) Makino. *Ecological Research* 28 : 811-820.
- 中野政詩・宮崎 毅・塩沢 昌・西村 拓（1995）土壤物理環境測定法東京大学出版会, 東京, 18-114.
- 中静 透（2004）日本の森林／多様性の生物学シリーズ① 森のスケッチ. 東海大学出版, 神奈川県, 236pp.
- 日本ペドロロジー学会 編（2007）3.9 沖縄・小笠原の土壤, 『土壤を愛し, 土壤を守る —日本の土壤, ペドロロジー学会 50年の集大成—』. 博友社, 東京, 305-308.
- 野淵 輝（1981）イチゴのクラウンとクリの実を加害するクリノミキクイムシ. 日本応用動物昆虫学会誌 25 : 294-296.

- 大久保達弘・丹波 玲・梶 幹男・濱谷稔夫 (1989) 秩父山地イヌブナ (*Fagus japonica* MAXIM.)
天然林における堅果落下量と実生の消長. 日本生態学会誌 39 : 17-26.
- Okada, T. (1964) New and unrecorded species of Drosophilidae in the Amami islands, Japan. *Kontyu* 32 :
105-115.
- 大野照好 (1999) 琉球弧・野山の花. 南方新社, 鹿児島, 221pp.
- Opara, C.C. (2009) Soil microaggregates stability under different land use types in southeastern Nigeria.
Catena 79 : 103-112.
- Park, K.T. (1989) A review of Blastobasidae (Lepidoptera) in Korea. *Korean Journal of Applied
Entomology* 28 : 76-81.
- 齋藤秀樹・川瀬博隆・竹岡 政 (1988) 東向き及び西向き斜面のミズナラ老齢林における花粉,
雌花及び種子生産の比較. 京都府立大学学術報告 農学 40 : 39-47.
- 佐々木健志 (2004) 沖縄島におけるサワガニ類 2 種のブナ科堅果の貯食行動について. 第 51
回日本生態学会講演要旨集 : 163.
- 澤岬安喜 (1983) シリーズ沖縄の自然②⑦ 木の実・木のたね. 新星図書出版, 沖縄, 126pp.
- 島袋 暁・日越 國昭・新城 和治 (2012) ガラマン 漢那ウエーヌアタイ植物 ー漢那ウエー
ヌアタイ植物ー. 宜野座村立博物館紀要 18 : 21-69.
- Sinev, S. I. (1999) Blastobasidae. In: *Key to the Insects of the Russian Far East*. Vol. 5. *Lepidoptera and
Trichoptera*, Part. 2. (ed. Lerh, P.A.), 92-101. (in Russian)
- Six, J., Bossuyt, H., Degryze, S., and Denef, K. (2004) Colloidal stability in some tropical soils of
southeastern Nigeria as affected by iron and aluminium oxides. *Soil and Tillage Research* 79 : 7-31.
- Sollins, P., Swanston, C., Kleber, M., Filley, T., Kramer, M., Crow, S., Caldwell, B.A., Lajtha, K., and
Bowden, R. (2006) Organic C and N stabilization in a forest soil: Evidence from sequential density

- fractionation *Soil. Biology and Biochem* 38 : 3313-3324.
- Sollins, P., Kramer, M.G., Swanston, C., Lajtha, K., Filley, T., Aufdenkampe, A.K., Wagai, R. and Bowden, R.D. (2009) Sequential density fractionation across soils of contrasting mineralogy: evidence for both microbial- and mineral-controlled soil organic matter stabilization. *Biogeochemistry* 96 : 209-231.
- 曾根晃一・廣井佐知子・馬田英隆 (1996) マテバシイの結実パターン. 鹿児島大学農学部演習林研究報 24 : 65-68.
- Sone, K., Hiroi, S., Nagahama, D., Ohkubo, C., Nakano, E., Murano, S. and Hata, K. (2002) Hoarding of acorns by granivorous mice and its role in the population processes of *Pasania edulis* (Makino) Makino. *Ecological Research* 17 : 553-564.
- Sparks, D.L. (1996) Methods of Soil Analysis, part 3. Soil Science Society of America Madison, Wisconsin, 218-1220.
- Stebbins, G. L. (1971) Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, II: Seeds and Seedlings. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2 : 237-260.
- Steele, M. A., Knowles, T., Bridle, K. and Simms, E. L. (1992) Tannins and Partial Consumption of Acorns: Implications for Dispersal of Oaks by Seed Predators. *American Midland Naturalist* 130 : 229-238.
- Steven, L.W. (1992) A catalog of Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera), Part 2. Taxonomic index, Volume A. *Great Basin Naturalist monographs: Great Basin Naturalist Memoirs* 13, 833pp.
- 武田 宏 (1992) 野々海ブナ林における7年間のブナの結実評価. 日本林学会誌 74 : 55-59.
- 寺澤和彦・小山浩正 (2008) ブナ林再生の応用生態学. 文一総合出版, 東京, 310pp.
- 寺澤和彦・柳井清治・八坂通泰 (1995) ブナの種子生産特性 (I) 北海道南西部の天然林における1990年から1993年の堅果の落下量と品質. 日本林学会誌 77 : 137-144.

- Teruya, K., Shinzato, T., Kinjo, K., Sasaki, T. and Nakao, T. (2010) Annual fluctuation and seasonal falling pattern of mature acorns of the beech family and a survey of their acorn-infesting insect fauna on subtropical Okinawa Island. *TROPICS* 18 : 231-240.
- Tishchenko, S.A., and Bezuglova, O. S. (2012) The humus state of the soils of locally hydromorphic landscapes in the lower reaches of the Don River. *Eurasian Soil Science* 45 : 132-140.
- 渡嘉敷義浩・志茂守孝・大屋一屋 (1982) 国頭マージ地域における流出赤土の粘土鉱物 2, 3 の理化学性について. 琉球大学農学部学術報告 29 : 7-18.
- 徳永桂子 (2004) 日本どんぐり大図鑑. 偕成社, 東京, 156pp.
- 渡久山 章, 川満永公, 新里孝和 (1997) 同一斜面の異なる高度におけるリターの研究 — 亜熱帯照葉樹林の例 —. 沖縄生物学会誌 35 : 27-42.
- 渡久山 章・川満永公・新里孝和 (1998) 亜熱帯琉球石灰岩の照葉樹林におけるリターの研究. 琉球大学理学部紀要 66 : 39-62.
- Tokuyama, A., T. Shinzato, F. J. Mokolensang and E. Kawamitsu (1996) Seasonal variation of litterfall in the laurel forests of the northern part of Okinawa Island, Ryukyus. *The Biological Magazine Okinawa* 34 : 23-34.
- 渡久山 章・喜屋武裕子・翁長 健・新里孝和・川満永公 (1999) 亜熱帯照葉樹林におけるリターの研究 (I) — ケイ酸塩岩石と琉球石灰岩地域における比較 —. 琉球大学理学部紀要 67 : 53-76.
- 生方正俊・飯塚和也・板鼻直栄 (2000) ミズナラ交配園における堅果生産過程と堅果生産数の年次変動. 日本林学会誌 82 : 44-49.

- 上田明良 (2000) 鹿児島県におけるマテバシイ堅果への食害. 第 111 回日本林学会大会学術講演集 : 7.
- Ueda, A. (2000a) Pre- and post-dispersal damage to the nuts of two beech species (*Fagus crenata* Blume and *F. japonica* Maxim.) that masted simultaneously at the same site. *Journal of Forest Research* 5 : 21-29.
- Ueda, A. (2000b) 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. *Journal of Forest Research* 5 : 169-174.
- 上田明良・大住克博 (2003) 同一林内のコナラ, ナラガシワ, クヌギおよびアベマキ堅果への虫害. 森林応用研究 12 : 129-135.
- 上田明良・藤田和幸・浦野忠久 (2001) 堅果食性キクイムシの生態. 森林総合研究所所報 148 : 6-7.
- 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 -. 第 104 回日本林学会大会発表論文集 : 681-684.
- 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加害時期と程度及びコナラとの比較 -. 第 103 回日本林学会大会発表論文集 : 529-532.
- 和田光史 (1966) 粘土鉱物の同定および定量法. 日本土壌肥科学雑誌 37 : 9-17.
- Wada, K. and Higashi, T. (1976) The categories of aluminium- and iron-humus complexes in ando soils determined. *Journal of Soil Science* 27 : 357-368.

- Wada, K., Kakuto, Y., and Muchna, F. N. (1987) Clay minerals and humus complexes in five Kenyan soils derived from volcanic ash. *Geoderma* 39 : 307-321.
- Wagai, R., Mayer, L. M., Kitayama, K., and Knicker, H. (2008) Climate and parent material controls on organic matter storage in surface soils: A three-pool, density-separation approach. *Geoderma* 147 : 23-33.
- Walshingham, L. (1900) Asiatic tortricidae, *Annals and magazine of the natural history society* 7 : 451-490.
- 渡辺 彰・藤嶽暢英・長尾誠也 (2007) 腐植物質分析ハンドブック. 三恵社, 愛知, 72-82.
- 山下寿之 (1994) 分布北限域のスダジイ林内における種子散布と実生および稚樹の分布. 日本生態学会誌 44 : 9-19.
- 八坂通泰・小山浩正・寺澤和彦・今 博計 (2001) 冬芽調査によるブナの結実予測手法. 日本林学会誌 83 : 322-327.
- 湯川 淳一・梶田 長 (1996) 日本原色虫えい図鑑. 全国農村教育協会, 東京, 826pp.