

## 虎ノ門生態学研究会の合宿形式勉強会の報告

虎ノ門生態学研究会は、生態学を志す所属不問の集まりで、関東地方を中心とした大学の学生や先生、研究所の職員、OB・OGなどいろいろな方が参加している。毎年、合宿形式の研究会を春か秋に行っているが、本年度は秋に福島県南会津郡只見町で、町の学術調査研究助成事業の支援を受けて開催した。研究会全般に只見町の皆さんの聴講を受け入れることとして、特に、公開講演会を開催して話題提供を行う時間を設けた。以下、研究会の塩見正衛代表（茨城大学名誉教授）からの報告と公開講演会における2題の講演の要旨である。

10月11～13日（土～月）、いつもは毎月東京で行っている虎ノ門研究会を、今回は只見町で合宿して開催しました。第一日目は、朝日地区振興センターを会場にして、『生物の多様性について語ろう！』と銘打った公開講演会を開き、目黒町長をはじめ町民の方々および虎ノ門研究会の会員、約30名が参加しました。まず、吉田智弘氏（東京農工大学）が、「木のうろ（樹洞）が支える森の生物多様性 -樹洞に生きる虫たちのしくみ-」のテーマで講演しました。この研究では、木のうろの形状と大きさ、そこにたまった枯葉の量、昆虫の死骸の量などによって、そこに住んでいる昆虫類の種の多様性が異なっていることが明らかになりました。

2番手として、吉村 仁氏（静岡大学）が「素数ゼミの謎から生物多様性へ」というテーマで講演しました。アメリカ合衆国東部に生息するゼミの発生についての研究です。このゼミは毎年発生するのではなく、13年あるいは17年ごとに大発生することで有名です。吉村氏は、このように13あるいは17という1と13、あるいは17でしか割りきれない数（素数）の年だけに発生する珍しいゼミの生態的メカニズムを明らかにしました。それは、氷河期の低温化の時期におけるゼミの特異な進化によって生じました。最後は、河原崎里子氏（只見町ブナセンター）が、「ようこそ！自然首都・只見へ」というテーマで、只見の自然環境やブナセンターの活動を紹介しました。

研究会の2日目は、研究会会員の日ごろの研究成果の発表とブナセンターの見学を行いました。会員の専門分野はそれぞれ異なるので、話題は非常に多岐にわたり、また、質疑応答や議論は白熱しました。3日目は癒しの森を河原崎里子氏の説明を聴きながら見学し、参加者は生態学の知識を一つ増やすことができました。

塩見 正衛

## 公開講演会要旨集

# 木のうろが支える森の生物多様性 ～樹洞に生きる虫たちのしくみ～

吉田 智弘（東京農工大学）

### はじめに：樹洞とは？

樹洞は木の幹や枝にできる穴であり、枝が折れて腐った後にできる穴や、幹が波打ってできたくぼみなどがある<sup>1)</sup> (図1)。樹洞は、樹冠から落ちてきた枯枝葉や雨水を溜めていることが多く、生き物たちにとって良い棲みかとなっている<sup>2)</sup>。森林の地上部にある樹洞は、地面（林床）に棲む土壌動物や池・水溜まりに棲む水生生物にとって、メインの棲みかから離れて点在する“島”のようなものである。このような“島”は、数がたくさんあり、人為的に手を加えた実験もしやすいことから、生き物たちの生き様や多様性のしくみを知るうえで良い研究材料である。ここでは樹洞に棲む虫たちのしくみを調べた研究を紹介することで、樹洞が森林の生物多様性を支えていることを示したいと思う。

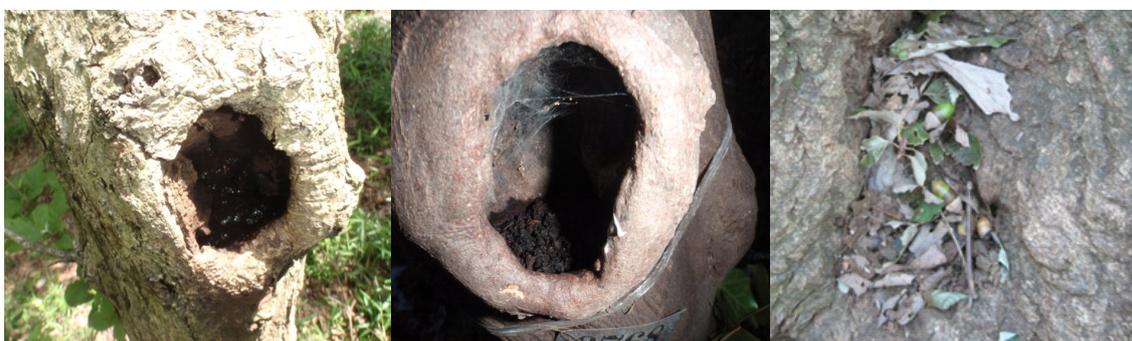


図1. 木の幹にある樹洞と中に溜まった枯死有機物

### 樹洞の虫たちに影響する環境因子

#### 1) 餌量

樹洞に棲む虫たちは、何によってその構成が決められているだろうか？ 一般的に生き物の構成を決める要因となっているのは、①餌の量と②棲みかのサイズである。大学の生物の教科書にも載っている有名な事例として、餌の量と樹洞の水生生物の関係について調べた調査がある<sup>3)</sup>。この調査では、6 g、0.6 g、0.06 g の落葉を別々の1 L の容器

に入れて、それらを木の根元にくくりつけて水生生物を定着させ、その食物連鎖の長さをみた。その結果、落葉量が10分の1、100分の1に減少することで、食物連鎖の長さが1つずつ減少した。これは、6 gの落葉が入った樹洞では、落葉→一次消費者→二次消費者→三次消費者、と存在していたのに対して、0.6 gの樹洞では三次消費者が、0.06 gの樹洞では三次と二次消費者がいなくなったということである。

樹洞の中に入ってくるのは落ち葉や水だけではない。樹上に棲んでいる昆虫（例えば、アリやクワガタムシなど）が落下したり水溜まりで溺れたりして、それらの遺体が樹洞に入り込むことによって、樹洞内の生物群集に大きな影響を及ぼすことが知られている。水と枯葉の入ったプラスチック容器にハエとコオロギの遺体を入れてカの幼虫を飼育した例では、動物遺体が入った容器では遺体を入れなかった容器よりも水の中の窒素やリンの濃度が高くなり、カの幼虫が速く生育した<sup>4)</sup>。動物遺体は植物質の枯葉に比べて分解が速く、生物が利用しやすい栄養源を含んでいるため、動物遺体の供給はそこに棲む生物にとってプラスに働くというわけである。

## 2) 棲みかのサイズ

棲みかのサイズと生物群集の関係を調べた研究も多数ある。棲みかのサイズが大きければ、上から落下してくる落葉や雨水をたくさん捕捉するするだろうし、他の個体との場所・餌をめぐる競争が減ると考えられるため、生き物の数が増えると想定される。対馬や西表島で調査された例では、樹洞が大きいほど、水量や枯葉量が多く、それに伴い水生生物の種数・生物量も多いと報告されている<sup>5), 6), 7)</sup>。また、棲みかのサイズと土壌動物の多様性・生態系機能を調べた研究がニュージーランドの温帯多雨林の樹上で行われている<sup>8)</sup>。この研究では樹洞と同様に木の上で落葉を溜めるものとして着生植物を対象として、その“島”のサイズと土壌動物の多様性、さらに枯死有機物の分解を調べている。それらを明らかにするために、自然状態の着生植物と、枯葉を溜めた金網のバスケットの両方で調査された。その結果は、大きな“島”ほど多様な土壌動物が棲んでおり、“島”のサイズによって有機物の分解速度（重量減少の割合）も変わっていたとしている。

## 3) 地上高

樹洞が存在する高さ（地上高）も樹洞の生き物たちに影響している。樹洞は樹木の幹や枝に存在しているため、垂直的にも水平的にも様々なところに分布している。パナマの森林において、下層植生の高さ（1.0～1.3 m）、中程度の高さ（10～16 m）、樹冠部の高さ（21～35 m）に樹洞を模した容器を設置した研究<sup>9)</sup>では、高さが高くなるほど、水

生生物の種数・個体数ともに減少していた。オーストラリアの森林の着生植物上の枯葉に棲むトビムシを対象とした研究<sup>10)</sup>でも同様に、低い所(0~7 m)を利用するトビムシよりも、高い所(14~21 m)のトビムシの方が種数は少なかったとしている。このように高さが高いほど種の数が増えるのは、棲みかが乾燥してしまう回数が多くなったり、周辺が高温になったりすることで、棲みかにいる集団が絶滅したり、新たな個体が棲みかに入り込みにくくなっているためと考えられている。しかし、各生物種でも、高い所が好きな種や地際が好きな種など、高さで棲み分けている場合もあり<sup>11)</sup>、このような棲み分けのしくみによって、同じ資源を奪い合ったり、強いものを避けたりして、同じ森林に共存できている可能性もある。

## おわりに

今回は樹洞を棲みかにする虫たちに影響する主な環境因子をとりあげたが、もちろんそれ以外の因子もたくさんある。ひとつひとつの樹洞の状態は、そのような多様な環境因子の組み合わせによって決まっているため、多様な集団(構成メンバーの異なる集団)が樹洞ごとにつくられている。今回は樹洞をとりあげたが、樹洞以外にも“島”のような棲みかは森林にはたくさん存在している(例、果実、種子、コケ、・・・)。森林を形作っているこのような構成要素に着目して、どのようなものが虫たちの多様性を高めているかを考えてみると、これまでと違った見方で森を見ることができるともかもしれない。

## 引用文献

- 1) Kitching, R.L. (2000) Food webs and container habitats. The natural history and ecology of phytotelmata. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- 2) Stokland, J.N., Siitonen, J., Jonsson, B.G. (2012) Biodiversity in dead wood. Cambridge University Press, Cambridge. (「枯死木の中の生物多様性」深澤 遊, 山下 聡 訳(2014), 京都大学出版会, 京都)
- 3) Jenkins, B., Kitching, R.L., Pimm, S.L. (1992) Productivity, disturbance and food web structure at a local spatial scale in experimental container habitats. OIKOS 65: 249-255.
- 4) Yee, D.A., Juliano, S.A. (2006) Consequences of detritus type in an aquatic microsystem: effects on water quality, micro-organisms and performance of the dominant consumer. Freshwater Biology 51: 448-459.

- 5) Sota T. (1996) Effects of capacity on resource input and the aquatic metazoan community structure in phytotelmata. *Researches on Population Ecology* 38: 65-73.
- 6) Sota, T. (1998) Microhabitat size distribution affects local difference in community structure: metazoan communities in treeholes. *Researches on Population Ecology* 40: 249-255.
- 7) 曾田貞滋 (2001) パッチ状生息場所の種多様性 —ファイトテルマータの生物群集. 群集生態学の現在 (佐藤宏明・山本智子・安田弘法 編著), p209-233.
- 8) Wardle, D.A., Yeates, G.W., Barker, G.M., Bellingham, P.J., Bonner, K.I., Williamson, W.M. (2003) Island biology and ecosystem functioning in epiphytic soil communities. *Science* 301: 1717-1720.
- 9) Yanoviak, S.P. (1999) Community structure in water-filled tree holes of Panama: effects of hole height and size. *Selbyana* 20: 106-115.
- 10) Rodgers, D.J., Kitching, R.L. (1998) Vertical stratification of rainforest collembolan (Collembola: Insecta) assemblages: description of ecological patterns and hypotheses concerning their generation. *Ecography* 21:392-400.
- 11) Rodgers, D.J., Kitching, R.L. (2011) Rainforest Collembola (Hexapoda: Collembola) and the insularity of epiphyte microhabitats. *Insect Conservation and Diversity* 4: 99-106.

## 素数ゼミの謎から生物多様性へ

吉村 仁（静岡大学創造科学技術大学院）

### はじめに：13年・17年周期で大発生

米国のミシシッピ川流域から東部にかけて、素数ゼミ（正しくは周期ゼミ）という世界で最もユニークな昆虫がいる（図1）。その名も素数ゼミの名のとおり、成虫の発生サイクルが17年または13年の周期で大発生する。どの生息場所でも17年または13年間に1度しか発生しないので、発生の前年の年も後の年も成虫は1匹も見られない。日本のセミが、毎年夏に鳴いているのと大違いである。素数ゼミの17年と13年は、今までに知られた昆虫の中で最長の生活史である。セミは生活史が長いことで有名であるが、アブラゼミの7年と比べても、素数ゼミがいかに飛びぬけているかがわかる。しかも、生息場所ではものすごい大発生をするので1本の木に数万匹を超えることもふつうである。ところが、一歩その地域の外に出るとまったく見られない。つまり、強い定着性・集合性をもっている（図2）。

この素数ゼミに対する最も大きな疑問は、17年や13年という素数の周期である。素数とは、“1とそれ自身以外では割切れない自然数”で、小さい数から2、3、5、7、11、13、17、19、23と続く。なぜ12年や14年、15年、16年、18年など非素数の周期がなく、また、なぜ11年や19年の素数はないのだろうか？そもそもなんでこんなに正確に素数周期で発生するのだろうか？また、なぜ発生年の異なる集団は13年と17年だけに限定されているのだろうか？

じつは、日本はセミがもっとも豊富な国で、国際的にもセミの研究がもっとも進んでいた



図1. 素数ゼミ（17年ゼミ、米国シカゴ近郊、2007年撮影）



図 2. 素数ゼミの大発生

左：17年ゼミ、右：17年ゼミの羽化（米国シカゴ近郊、2007年撮影）

のだ。そして、アブラゼミが約7年かけて成虫になることも昔から知られていた。普通のゼミは、幼虫がある大きさになると次の年に羽化して成虫になるのだ。つまり、温度やエサ（木の根の水分）などの環境条件で、成長速度が大きく変化するので、成虫になる年数は大きく変わるのだ。つまり、7年かかるゼミも、暖かく、エサが多いと早く成長するので、3-4年で成虫に羽化するのだ。素数ゼミの祖先もこのようなゼミと考えたのである。そして、1990年に、氷河期を想定した素数ゼミの進化物語、いわゆる創世記を創造（想像）したのである（1997年発表）。

### 素数ゼミのアダムとイブの物語

毎年発生していた5~8年で成虫になる素数ゼミの祖先は、氷河期に入ると幼虫の成長は抑えられ、成虫に至るまでの年数が延びて、ほとんどの幼虫は餓死してしまった。つまり、ほとんど絶滅していったのである。運良く成虫に羽化して交尾できたゼミたち、つまり素数ゼミのアダムとイブたちは、子孫同士の出会いが確実になる周期性を獲得した。10~18年の様々な周期が進化したが、のちに異なる周期が会うと交雑して子孫の周期がずれて絶滅してしまう。この時、素数の周期には「出会わない優位性」が際立ってくる。素数の周期とほかの周期との出会いは、その最小公倍数が両者の積になるため、非素数の周期に比べて出会い頻度（年数）が格段に低くなってしまふ（表1、表2）。

非素数の周期のゼミはほかの非素数の周期と交雑を繰返し、周期のずれた個体が多数抜けて、どんどん個体数が減少していった。もちろん、交雑で周期のずれた個体群はと

でも小さいので強い捕食や出会いの困難さですぐに絶滅してしまう。ここで、素数の周期は「数の優位性」がでてくる。17 や 13 年の素数周期のセミは、ほかの周期との出会いも少なく個体数を減らさないで維持していた。さらにこのとき、個体数の少なくなった非素数周期のセミは、何十倍の個体数を維持している素数周期のセミと出会ったとき、ほとんど全部の個体が交雑してしまい、絶滅していったのだろう。このプロセスは小さな個体群が不利になるので、正の頻度依存選択となる。つまり、素数周期のセミは、個体数の少なくなった他のすべての周期を吸収してしまったと考えられる。

**表 1.** 13 年ゼミの優位性 (12~15 年の周期ゼミでの出会い間隔)

13 年が他の周期と最も出会いが少ない

|      | 12 年 | 13 年 | 14 年 | 15 年 |
|------|------|------|------|------|
| 12 年 | —    | 156  | 84   | 60   |
| 13 年 | 156  | —    | 182  | 195  |
| 14 年 | 84   | 182  | —    | 210  |
| 15 年 | 60   | 195  | 210  | —    |

**表 2.** 17 年ゼミの優位性 (12~15 年の周期ゼミでの出会い間隔)

17 年が他の周期と最も出会いが少ない

|      | 15 年 | 16 年 | 17 年 | 18 年 |
|------|------|------|------|------|
| 15 年 | —    | 240  | 255  | 90   |
| 16 年 | 240  | —    | 272  | 144  |
| 17 年 | 255  | 272  | —    | 306  |
| 18 年 | 90   | 144  | 306  | —    |

## 地理と種の分布

このように、生物の進化を考える場合に、そのメカニズムを考えることと、歴史を考えることには大きな違いがある。素数ゼミの 13 年・17 年の素数の周期のような特殊な形質の進化は、その歴史背景が必要なのである。そして、その背景には絶滅を回避してきた進化の歴史が隠されている。この歴史は、日本の昆虫や生物相でも重要である。日本には、セミやコオロギやキリギリスなど、とても多くの鳴く昆虫がいる。この多様な昆虫相は、ヨーロッパや北アメリカなど、ほかの地域ではあまりみられない現象である。なぜ多様なのかは、新生代の気候変動にその原因を求められる。

新生代に始まる氷河期時代には、いくつもの氷河期と間氷期が繰り返して地球を襲った。そのとき、すべての生物相は、温暖化と寒冷化を交互に受けたのである。このとき、南

北に長い日本列島には、熱帯・亜熱帯の昆虫が温暖化とともに北上した。ところが、北上してきた多くの昆虫は、次に来た寒冷化で絶滅した。しかし一部の昆虫は素数ゼミのように、寒冷化に適応して種分化を達成して、絶滅を回避したのである。このプロセスは何回も、何十回も新生代には繰り返したのである。それが、日本にはとても多くの鳴く虫がいる理由である。

これに比べて、北アメリカではどうだろうか。熱帯・亜熱帯は、南アメリカ（特にアマゾン）や南北に細く伸びた中央アメリカ地峡だが、メキシコ高地が邪魔をしていて、北アメリカには侵入しにくいのである。唯一亜熱帯のフロリダは、間氷期にはしばしば海面下であり、陸上生物は生き残れない。つまり、間氷期の南アメリカと中央アメリカからの昆虫の移動は、限りなく難しかったと想定される。これが、鳴く虫を含む昆虫相や植物相が米国で貧弱な理由である。ヨーロッパは地理的にもっと最悪である。アフリカの赤道直下の熱帯の生物は、北上するとまず、北アフリカ全土を覆うサハラ砂漠にぶつかる。次に地中海があり、それを越えて大陸に上がっても東西にアルプス・ピレネーの山脈が控えている。英国はさらにドーバー海峡が横たわっている。このように、ヨーロッパは、大陸でもサハラ砂漠、地中海、アルプス・ピレネー山脈の3重苦を、英国にいったら、ドーバー海峡を含めて4重苦となって、殆どの生物の移入を防いでいるのだ。

## おわりに

日本の生物の豊かさは、このような氷河期・間氷期による生物相の多様化が原因と思われる。近年の近代化の中で、日本全土を覆った開発の下で、日本は多くの生物を失ってしまった。只見町とその周辺は、日本でも数少ない、日本本来の多様な生物相が色濃く残っているところである。その生物相を大事にしていきたいものである。