

令和元年6月10日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究(A) (海外学術調査)

研究期間：2015～2018

課題番号：15H02641

研究課題名(和文)ハナバチ送粉系の生態系機能の解明：植物群集の開花構造と形質進化

研究課題名(英文)Clarification of ecosystem functions of bee-pollination system: flowering structure of plant communities and evolution of floral traits

研究代表者

工藤 岳 (Kudo, Gaku)

北海道大学・地球環境科学研究院・准教授

研究者番号：30221930

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 31,200,000円

研究成果の概要(和文)：ハナバチによる送粉機能が植物群集や種レベルの花形質に及ぼす影響を調べた。群集レベルの研究では、ハナバチの多いモンゴルとハエ類が多い台湾で、開花フェノロジー特性と訪花昆虫の季節活性を対応させて解析した。ハナバチ媒花ではハエ媒花に比べて互いに開花期の重複を少なくするような特性が顕著であった。また、花色の構成比率は地域間で異なり、それぞれ優占する昆虫の色覚に対応した花色を持つ種が多かった。種レベルの研究では、ハチ類とそれ以外の送粉昆虫では季節活性が大きく異なり、それと対応した送粉系ネットワークが生じていること、送粉昆虫の組成の違いを反映した繁殖形質が標高間で分化していることなどが明らかにされた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

植物の受粉を担うハナバチは、陸域生態系でみられる様々な生態系サービスの中でも特に重要な機能を有している。多くの野生植物はハナバチに受粉を頼っており、その開花様式や花形態は、ハナバチによる送粉成功を高めるように進化してきたことが知られている。本研究では、山岳生態系を中心に、ハナバチへの受粉依存度が異なる地域(日本、モンゴル、台湾)を比較することにより、ハナバチが植物種の花形質だけでなく、植物群集の開花様式にも影響することを示した。ハナバチが陸域生態系で果たしている機能をより広い視野で明らかにした研究である。

研究成果の概要(英文)：Ecological functions of flower-visiting bees were studied in terms of the creation of flowering phenology at community scale and of floral traits at individual species level.

In the community-scale study, relationships between flowering structure and foraging activity of bees and flies were compared between bee-dominated Mongolian site and fly-dominated Taiwan alpine site. We revealed that flowering overlaps between plant species within a community were smaller in bee-pollinated plants than in fly-pollinated plants. Composition of floral colors within a community strictly reflected the proportion of bees within pollinator fauna across geographic sites.

In the species-level study, we revealed that pollination network varied among populations reflecting the seasonal variation in bee and fly activity and that plant reproductive traits varied reflecting local variation in pollinator composition along the elevation gradient.

研究分野：生態学(植物生態学、送粉系生態学)

キーワード：送粉系生態学 マルハナバチ 開花フェノロジー 花形質 生物間相互作用 山岳生態系 遺伝子流動
ハエ類

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19、CK - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

(1) ハナバチ類とハエ類はともに主要な送粉者（ポリネーター）である。送粉効率が高く、特定の花を好んで訪れる（定花性）ハナバチに依存するハチ媒花植物は、ポリネーター獲得競争が生じやすい。競争回避のためにハチ媒花植物はハエ媒花植物に比べて開花時期の重複を少なくするような選択圧が作用し、その結果、群集全体の開花構造も影響される可能性がある。しかしそれを実証した研究例はほとんどない。

(2) ハナバチ類やチョウ類は、ハエ類に比べて色を識別する能力が高く、花の色の違いをもとに特定の花を好んで訪れる性質がある。このため、ハナバチ類やチョウ類に受粉を依存しつつ、同所的に生育する植物種は、互いに異なる花色を進化させることが期待される。また、ハナバチ類やチョウ類は、ハエ類に比べ複雑な構造の花から採餌する傾向がある。その結果、植物群集内の花色や花形態の組成は、その地域の送粉者相の組成の影響を受けて決定される可能性がある。しかし、送粉者相が異なる植物群集間で、花形質の組成を比較した研究はほとんどない。

(3) 植物と送粉者の相互作用ネットワークは季節的に大きく変動する。高山生態系は季節性が明瞭であり、季節の進行とともに送粉者の活性と植物の開花量が同時に増加する。このとき、植物の繁殖成功度は、(i) 送粉者の種類や活性が増加することによる正の効果、(ii) 同時に開花する植物とのポリネーターを巡る競争による負の効果、の双方の影響を受ける。しかし、相互作用ネットワークの季節変動と植物の繁殖成功度の関係を明らかにした研究はほとんどない。

(4) 分担者らは、標高間で送粉者の平均サイズが変化するのに伴って、植物種内の花形質が標高間で変化することをこれまでに明らかにしてきた。一方、標高上下間での送粉者組成の変化に伴い、植物種内レベルの遺伝的分化が起こっている可能性もあるが、これを複数種の植物について包括的に実証した研究例はない。

2. 研究の目的

(1) 季節性が比較的明瞭で定花性が強いハチ媒花植物では、ハエ媒花植物に比べて種間の開花重複が少ない開花構造を有する可能性がある。この仮説を、多群集間の比較によって検証する。

(2) 送粉者群集の種組成と植物群集の花形質組成の間には一貫した対応関係が存在することが期待される。この仮説を、多群集間の比較によって検証する。

(3) 高山生態系における植物 - 昆虫および植物 - 植物の相互作用に着目し、その季節的な変動を明らかにする。同時に、異型花柱性を示すユキワリソウの繁殖成功度（花粉制限の強さ）を定量化し、繁殖成功を決定している生態学的要因について検証する。

(4) サラシナショウマでは、3つの送粉型が標高上下に分かれて分布する。これらの送粉型が遺伝的にも分化しているかを明らかにするとともに、他の山地性の草本植物数種について、標高上下間での種内レベルでの花形質の分化と遺伝的分化を明らかにする。

3. 研究の方法

(1) モンゴル高原での調査は、ホスタイ国立公園を調査地とし（標高 1440–1840m）、2015 年と 2016 年に各 3 回、2 年間で合計 6 回の現地調査を行った。台湾高山帯での調査は、合歡山を調査地とし（標高 2950–3230m）、2017 年と 2018 年に各 5 回、2 年間で合計 10 回の現地調査を行った。調査地内で開花を確認した虫媒花植物について、開花ステージを 3 段階に分け記録した（A：全体の 25% 以下の個体が開花、B：全体の 25–75% の個体が開花、C：ほぼ全ての個体が開花後）。さらに、それぞれ 20–30 箇所の固定調査区（2×10 m）を設定し、全ての虫媒花植物の開花量を計測した。ルートセンサス法による訪花性昆虫の観察をモンゴルでは合計 184 回、台湾では合計 208 回行った（1 回 30 分）。

(2) 調査はモンゴルのホスタイ国立公園（2015、2016 年）と、長野県上信越高原国立公園菅平高原のダボススキー場（標高 1330–1470m）と峰の原スキー場（標高 1400–1520m）で行った（2017、2018 年）。各調査地で毎年 3 回以上にわたり、各植物種の送粉者の観察を行った。また各調査地内で開花を確認した虫媒花植物（モンゴル 171 種、菅平高原 119 種）について、花色（花弁の反射スペクトル）と花形態（相称性・花筒長さなど）を計測した。花色は、ハチ目の色相モデルであるピーカラーヘキサゴン（Chittka 1992）で評価した。過去に同様の手法で調査した、ニュージーランドの高山帯、富山県立山の高山帯、スウェーデンアビスコ国立公園の高山帯および亜高山帯のデータを比較することで、送粉者相の組成と花形質（花色と花形態）の群集内組成にどのような相関関係があるのか検討した。

(3) 長野県白馬村八方尾根の北向き斜面（標高 2000 m）に 150 × 130 m の調査区を設置した。対象種のユキワリソウは他の植物に先駆けて開花する早咲き植物で、調査地では 6 月上旬～7

月下旬にかけて尾根、斜面、谷の順で開花が進行する。季節の進行とともに他の植物が開花していくため、ポリネーターを巡る競争も同じ順で強くなる。調査区内に複数の方形区を設置し、2016年と2017年に、6月上旬から7月下旬にかけて、開花植物の種類と花数、訪花昆虫の種類と訪花頻度を調査した。訪花昆虫はマルハナバチ類、その他ハナバチ類、ハエ・アブ類に分類し、さらに、口吻長に基づき3タイプ(長:4.0 mm以上、中:1.8 - 2.7 mm、短:1.1 mm以下)に区分した。これらのデータに基づいてネットワーク図を作成し、リンク数や多様度を推定した。2016年と2017年の2年間、尾根、斜面、谷、それぞれのユキワリソウ集団を対象に受粉操作処理をおこない、潜在的な種子生産能力および花粉制限の強さを推定した。

(4) 中部山岳地域の乗鞍岳、美ヶ原、御岳の標高約700–2500 mの地域において、2015年から2018年にかけてサラシナショウマ、キツリフネ、ウツボグサの3種の草本植物について調査をおこなった。サラシナショウマについて、長野県内の標高傾度に沿った6集団から採取した93個体を用いて、マイクロサテライトマーカー8座位を用いた集団遺伝解析をおこなった。キツリフネ、ウツボグサについても同様の調査をおこなった。乗鞍岳の標高上下に分かれて分布するサラシナショウマの3送粉型について、両性花を咲かせる株の雄期・雌期花序数、単性花を咲かせる株の開花花序数、および送粉者の訪花頻度を調べた。また、送粉者分類群ごとの一回訪花あたりの結果率および一回訪花あたり花序内移動小花数を調査した。

4. 研究成果

(1)

モンゴル高原: 全調査期間を通して23目43科138属218種の虫媒花植物の開花を確認し、そのうち2015年に開花を確認したのは182種、2016年は194種であった。開花種数の年変動が大きく、2015年は生育期初期の開花種数が少なく、中期と後期の開花種の重複が大きかった(図1a)。2015年は生育期初期の降水量が極めて少なく乾燥していたため、開花時期が後半にずれ込んだことが要因である。2016年は生育期を通して湿潤な環境であった。2016年は季節的な開花重複が少なく、開花種の季節的な移り変わりが明瞭であった。

固定調査区で開花を確認した虫媒花植物は合計151種で、センサスあたり平均16種であった。調査区内の開花種は調査時期で明瞭に入れ替わっており、生育期初期～中期間の開花種重複度(2回の調査時期の両方で開花を観察した種数/合計開花種数)は平均0.113、中期～後期間では0.177であった。

送粉者の組成および季節活性の調査では、生育期初期はハチ類の訪花頻度が高く、多くが単独性ハナバチ類であった。生育期中期の訪花頻度は全体的に低かったが、後期は単独性ハナバチ類とマルハナバチ類のワーカーが増加し、ハエ類とチョウ類も増加した。10回以上の訪花を観察した47植物種のうち、ハチ媒花植物とハエ媒花植物はそれぞれ18種(38%)と16種(34%)だった。

植物種間の開花量の時間的相関から、ハチ媒花植物は大きく2つのクラスターに分けられ、それぞれ生育期初期に開花する植物と後期に開花する植物に対応していた。生育期初期に咲く植物は単独性ハナバチ類やマルハナバチ類の越冬個体を、後期に咲く植物はマルハナバチ類のワーカーに依存し、開花フェノロジーが送粉者の出現時期と同調していた。一方、ハエ媒植物はほとんどが生育期中期以降に開花し、やはりハエ類の季節的訪花活性と同調していた。以上より、モンゴル高原ではハナバチ類による訪花頻度が相対的に高く、群集構成種の開花期間の重複が少なく、特にハチ媒植物では開花植物種が季節的に明瞭に入れ替わっていることを明らかにした。

台湾山岳域: 全調査期間で24目42科98属128種の虫媒花植物の開花を確認し、そのうち2017年に開花を確認したのは118種、2018年は115種だった。調査時期での開花種の重複が大きく、生育期初期から後期まで開花を確認した種も多かった(図1b)。固定調査区では合計151種の開花を確認し、センサスあたりの開花種数は平均15種であった。各調査区の調査時期における開花種重複度は、生育期初期～中期間で平均0.155、中期～後期間で0.392であった。

合歓山では季節を通してハエ類の訪花頻度が高く、ハナアブ類やイエバエ類などに加えて、後期にはオドリバエ類による訪花を多く観察した。一方、ハチ類は生育期中期から後期にかけてマルハナバチ類とミツバチのワーカーによる訪花が増加した。10回以上の訪花を観察した66植物種のうち、ハチ媒花植物とハエ媒植物はそれぞれ16種(24.2%)と43種(65.2%)であった。

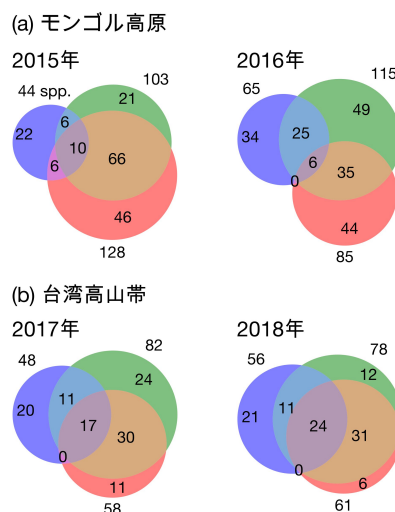


図1 (a) モンゴル高原において、2015年、2016年の各3回の調査(初期:6月上旬、中期:7月上旬、後期:8月上旬)で開花を確認した虫媒花植物種数。(b)台湾高山帯において、2017年、2018年の各3回の調査(初期:6月上旬、中期:7月中旬、後期:8月下旬)で開花を確認した虫媒花植物種数。円の重なった部分は、複数の調査時期で開花を確認した種を示す。

開花種数の季節変動を媒花タイプ間で比較した結果、ハエ媒花植物の開花種数は季節を通してほぼ一定であったのに対し、ハチ媒花植物の開花種数は初期に少なく、中期以降に増加した。

以上より、台湾高山生態系では、ハエ類による訪花頻度が季節を通して安定して高く、ハエ類に送粉を依存したハエ媒花植物種の割合が高いことが明らかとなった。台湾高山生態系における群集構成種の開花期間の重複度はモンゴル高原生態系と比較して大きく、ハナバチ類への依存度と、群集構成種間の開花重複度に負の相関関係があるであろうという当初の予測を支持する結果が得られた。

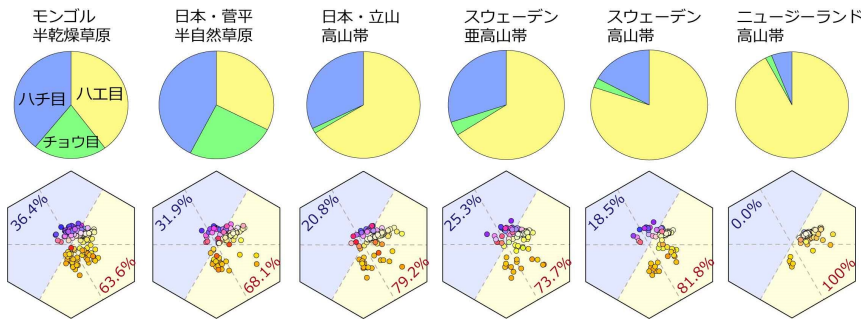


図2 上段の円グラフは各調査地の送粉者の組成を、下段の六角形は花の色をハチ目の色覚で評価するための色相図を表す。色相図の中の各点は各調査地内の各植物種と対応している。

(2) 植物群集の花色組成や花形態の組成は、6つの地域間で大きく異なっており、地域の送粉者群集組成と対応関係にあった。具体的には、ハチ目やチョウ目の割合が多い地域ほど、ピーカラーヘキサゴンの左上半分領域に含まれる花色（ヒトの目で見た場合に青や紫となる花色）の植物種が多く、送粉者群集に占めるハエ目の割合が多い地域ほど、右下半分の領域に含まれる花色（ヒトの目で見た場合に白や黄色となる花色）の植物種が多いという傾向があった（図2）。これらの調査地域の間ではさらに、ハチ目やチョウ目の割合が高い地域ほど長花筒の花の割合が高く、ハエ目の割合が高い地域ほど短花筒や花筒がない花（皿状花や碗状花）の花の割合が高いという傾向も見られた。これらの結果から、送粉者群集の種組成と植物群集の花形質組成の間には一貫した対応関係が存在することが明らかになった。

(3) 季節の進行とともにネットワークのリンク数と多様度は増加し、よりジェネラルな構造となった（図3）。特に、マルハナバチ類やハエ・アブ類の活性は7月上旬に急増していた。一方、ユキワリソウの繁殖成功度は6月上旬に開花する尾根集団で最大、7月上旬に開花する斜面集団で最小、7月下旬に開花する谷集団で中間的な値を示し、群集レベルでのネットワーク構造（リンク数や多様性など）とは相反する結果となった。これは、口吻の長い昆虫（マルハナバチなど）の多くが、同時に開花する他の植物種（ウラジロヨウラクやイブキジャコウソウなど）を選好訪花したためと推察された。本研究の結果は、ネットワークの多様性が必ずしも植物の繁殖成功度に反映されるわけではないことを示している。ユキワリソウの場合、訪花昆虫との形態的なマッチングに加えて、同時に開花する他の植物とのポリネーターを巡る競争が重要であることが示唆された。

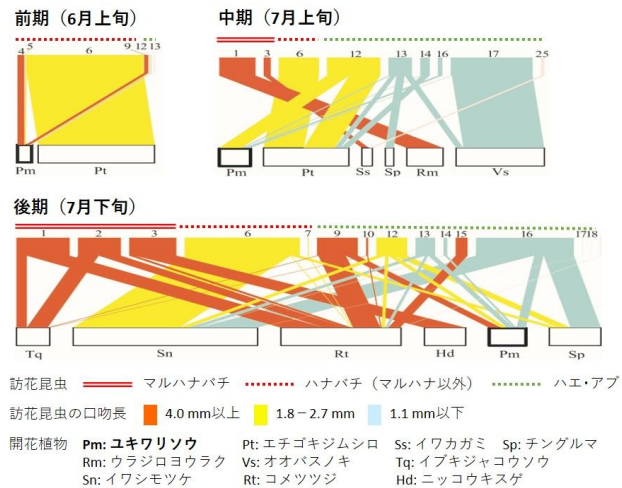


図3 開花植物（下段のアルファベット）と送粉者（上段の数字）の相互作用ネットワーク図（2016年）。植物と昆虫を結ぶ線の幅は訪花頻度、色は昆虫の口吻長を示す。

(4) サラシナショウマの集団遺伝解析の結果、3送粉型は明瞭に区別され、遺伝的なエコタイプ分化が実証された。送粉者は、夏に咲くタイプIではマルハナバチ類が比較的多く、夏～秋に咲くタイプIIにはチョウ類が訪れ、晩秋に咲くタイプIIIにはアブ・ハエ類が主に訪れていた。また、それぞれのタイプは異なる繁殖様式を示した。タイプIでは両性株の他に雌性株が高い頻度で見られ、タイプIIは両性株と雄性両全性同株（両性+雄性個体）が主に見られた。タイプIIIはほとんどが両性株で、自殖率が高かった（図4）。

送粉者の訪花頻度は、タイプIでは花期を通して高く、タイプIIでは花期の最初期と後半に著しく低く、タイプIIIは花期を通して低かった（図4）。また、タイプIに訪れるマルハナバチ類は高い送粉能力を持ち、タイプIIに訪れるチョウ類およびハエ類の送粉能力は低かった。以上から、(i) タイプIでは、送粉者の高い訪花頻度と送粉能力が集団内の過剰な花粉供給を引き起こし、花粉の受け取り手の雌性株が集団内に維持される要因であること、(ii) タイプIIでは、花期の後半に送粉者不足による花粉制限が生じることにより、花粉の供給源である雄性花が集団

内に維持されていること、(iii) タイプIIIでは、季節を通して訪花頻度がかなり低く、繁殖が保証される自殖を進化させたことを示唆した。

キツリフネには遺伝的分化を伴う2つのエコタイプ(早咲きのタイプIと遅咲きのタイプII)が存在することを明らかにした。ウツボグサについては、山域間および標高間での花サイズの変異が送粉昆虫サイズと相関していること、また、顕著な空間的遺伝構造は認められないことを明らかにした。

<引用文献>

Chittka L (1992) The colour hexagon: a chromaticity diagram based on photoreceptor excitations as a generalized representation of colour opponency. *Journal of Comparative Physiology A*, 170, 533–543

5. 主な発表論文等

[雑誌論文](計20件)

Ishii HS, Kubota MX, Tsujimoto SG, Kudo G (2019) Association between community assemblage of flower colours and pollinator fauna: a comparison between Japanese and New Zealand alpine plant communities. *Annals of Botany*, 123, 533–541. 査読有
DOI: 10.1093/aob/mcy188

Toji T, Kameyama Y, Hirao AS, Itino T (2018) Development and characterization of microsatellite markers for three pollination morphs of *Cimicifuga simplex* (Ranunculaceae). *American Journal of Plant Sciences*, 9, 599–605. 査読有
DOI: 10.4236/ajps.2018.94046

Mizunaga Y, Kudo G (2017) A linkage between flowering phenology and fruit-set success of alpine plant communities with reference to the seasonality and pollination effectiveness of bees and flies. *Oecologia*, 185, 453–464. 査読有
DOI: 10.1007/s00442-017-3946-9

Kuriya S, Hattori M, Nagano Y, Itino T (2015) Altitudinal flower size variation correlates with local pollinator size in a bumblebee-pollinated herb, *Prunella vulgaris* L. (Lamiaceae). *Journal of Evolutionary Biology*, 28, 1761–1769. 査読有
DOI:10.1111/jeb.12693

Kameyama Y, Watanabe M, Kurosawa H, Nishimori T, Matsue D, Takyu M (2015) Seasonal changes in pollen limitation and femaleness along the snowmelt gradient in a distylous alpine herb, *Primula modesta*. *Ecology and Evolution*, 5, 5352–5363. 査読有
DOI: 10.1002/ece3.1803

[学会発表](計55件)

田路翼 他、サラシナショウマの3送粉型間での繁殖様式の分化は送粉者数の季節変動に対応している。第66回日本生態学会大会、2019

角屋真澄 他、虫媒花における、花色と形態の相関進化 -送粉者相の異なる5地域間の比較-、第65回日本生態学会大会、2018

森脇大樹 他、ポリネータ種組成の季節変化が異型花柱性植物の繁殖成功率に与える影響、第65回日本生態学会大会、2018

甲山哲生 他、モンゴル・ホスタイ山脈における開花構造の季節変動および年変動、第64回日本生態学会大会、2017

渡邊裕人 他、ポリネーター相の違いが生み出す、群集間の花色素組成の違い、第64回日本生態学会大会、2017

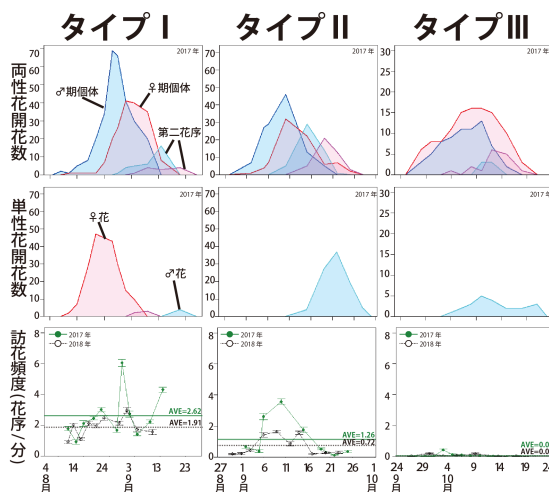


図4 サラシナショウマ3送粉型(タイプI、II、III)の、両性花を咲かせる株の雄期・雌期花序数(上段)、単性花を咲かせる株の開花花序数(中段)、送粉者の訪花頻度(下段)。

〔図書〕(計4件)

工藤岳、文一総合出版、生物学者、地球を行く-まだ知らない生きものを調べに、深海から宇宙まで、2018、pp. 74-80

Kudo G, Springer, Structure and Function of Mountain Ecosystems in Japan: Biodiversity and Vulnerability to Climate Change (ed. Gaku Kudo). 2016, pp. 41-62

Itino T & AS Hirao, Springer, Structure and Function of Mountain Ecosystems in Japan: Biodiversity and Vulnerability to Climate Change (ed. Gaku Kudo). 2016, pp. 63-88

6 . 研究組織

(1)研究分担者

研究分担者氏名：石井 博

ローマ字氏名：(ISHII, hiroshi)

所属研究機関名：富山大学

部局名：理工学研究部（理学）

職名：教授

研究者番号（8桁）：90463885

研究分担者氏名：亀山 慶晃

ローマ字氏名：(KAMEYAMA, yoshiaki)

所属研究機関名：東京農業大学

部局名：地域環境学部

職名：教授

研究者番号（8桁）：10447047

研究分担者氏名：市野 隆雄

ローマ字氏名：(ICHINO, takao)

所属研究機関名：信州大学

部局名：理学部

職名：教授

研究者番号（8桁）：20176291

(2)研究協力者

研究協力者氏名：星野 仏方

ローマ字氏名：(HOSHINO, buho)

研究協力者氏名：平尾 章

ローマ字氏名：(HIRAO, akira)

※科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。