

令和元年5月20日現在

機関番号：17401

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2016～2018

課題番号：16K07236

研究課題名(和文) 冬咲きランの花生態学：保全管理に有益な情報収集をめざして

研究課題名(英文) Winter flowering orchids: their ecology and conservation

研究代表者

杉浦 直人 (Sugiura, Naoto)

熊本大学・大学院先端科学研究部(理)・准教授

研究者番号：50304986

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,400,000円

研究成果の概要(和文)：絶滅危惧種ヘツカランとコゴメキノエランの花生態調査をそれぞれ鹿児島県の大隅半島と奄美大島で実施した。秋～冬に咲くヘツカランの花がニホンミツバチを騙すことで受粉されることを初めて明らかにし、温帯の冬であっても(鳥媒ではなく)ハナバチ媒というニッチが利用可能なことを明示した。また冬季に開花することで、他の採餌源植物が少なくハチが騙されやすいこと、ミツバチをめぐる他の開花種との競争が低減されること等の意義を示唆した。コゴメキノエランの花が小型ハエ類(ノミバエ?)を騙すことで受粉されることを示唆する結果を得た。今回得られた花生態やそれ以外の生態的知見等をもとに、両種の保全管理に有用な情報を提供した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

温帯産の冬咲き植物(ヘツカラン)の花であっても、ハナバチを利用することで受粉をおこなうことが可能なことを、花の形態機能、訪花昆虫相と各種の訪花行動、稔実率(=受粉成功度)の観点から、具体的かつ詳細なデータをもとに明示したこと。また、開花から受粉を経て稔実へと至る有性生殖の過程を明らかにすることで、絶滅が危惧されているラン科植物2種の自生地保全に関して有用な情報をいくつか得たこと。

研究成果の概要(英文)：Floral biology and pollination mechanisms of two endangered orchids, *Cymbidium dayanum* and *Liparis elliptica*, were investigated in south Kyushu, Japan. Fall-winter blooming flowers of *C. dayanum* exclusively depend on workers of the Japanese honeybee *Apis cerana japonica*. This finding explicitly indicates the bee pollination niche could be available to temperate plant species even during mid-winter in temperate climate. Flowering during the cold season may be advantageous, in terms of increasing honeybee availability, reducing competition among co-blooming plants for honeybees, warding off undesirable flower visitors and extending the floral lifespan. Only a single phorid fly was recorded as flower visitors of *L. elliptica*. Based on the findings of the present study, we provided some information useful for conservation management of the orchids.

研究分野：受粉生態学、保全生態学

キーワード：保全管理 ミツバチ媒花 冬咲き だまし受粉

## 1. 研究開始当初の背景

日本には約 300 分類群のラン科植物が分布するが、全分類群のおよそ 7 割にあたる分類群が絶滅の危機にある(環境省, 2015)。その主因は「生育地の開発/環境破壊」および「野生株の乱獲/違法採取」とされている。これらに加え、特に高緯度/高標高の地域(“cold biome”)に生育する植物では「温暖化の進行」に伴う絶滅リスクの増大も懸念され、冬季の開花を軸とした生活史をもつ冬咲き性のラン類も同様の脅威にさらされていると思われる。

数の減ったランの個体群を存続させていくには保全管理プランの策定が必要となる。そのプランの良否(実効性)は、当然のことながら「保全対象種に関する自然史情報が現時点でどれくらい蓄積されているか」によるところが大きい。特に開花から受粉・受精を経て稔実へと至る「有性生殖(種子生産)過程」の情報は、「個体群の構造・動態」と共に個体群の行く末を予測する際にたいへん重要な情報である。ランの花の多くは花粉の移送を昆虫に依存する「虫媒花」であるため、この情報を入手するためにはランと昆虫の両方を対象にして、それらの相互関係に着目して調査することが求められる。

ラン科を含む絶滅危惧植物の保全事業に投資可能な資金・人材・時間といった資源は、生物多様性保全に対する社会的な認知度が高まりつつあるとはいえ、依然としてその総量(配分)が明らかに不足している。したがって、Myers (1988)が提唱した「ホットスポット」概念にならって、合理的な基準のもとで“優先して”保存すべき分類群を選定し、それに対して資源を重点投資するという保全手法は(少なくとも当面は)有効な選択肢のひとつと考えられる。

## 2. 研究の目的

晩秋/真冬に花を咲かせる「コゴメキノエラン」と「ヘツカラン」(環境省レッドリスト 2015 では、いずれも「絶滅危惧 A 類」)の 2 種を優先的に保全措置が必要な分類群として選定し、花の機能形態・開花習性・交配システムといった“植物側からの観点”からと、訪花昆虫の形態・行動・生活史といった“花粉媒介者側からの観点”の両面を詳細に調査し、上記 2 種のランの「有性繁殖過程の特性」を解明する。また、実際に「どれくらい種子生産に成功しているのか」、その時空間変動も踏まえつつ現況を明らかにする。そして、得られた知見をもとに課題となる事項を整理し、「実効性のある保全提言」を示す。併せて、分布北限となる国内個体群が「敢えて晩秋/真冬に開花するその適応的な意義」も追究する。

本研究ではコゴメキノエラン *Liparis elliptica* とヘツカラン *Cymbidium dayanum* の 2 種を調査対象として選定した。これら 2 種を選定した理由は以下のとおりである。両種ともいつ“野生絶滅”と宣言されてもおかしくないほど現存する株数が少なく、早急な保全施策が必要であること。またいずれの種も国内生育地が種としての「分布北限」個体群であることに加え、花が「晩秋/真冬」に咲く特異なフェノロジーを示すこと。さらに暗い林内に着生するという特徴をもつこと(特に雲霧林帯は冬季に日照が乏しく気温も低い)。そのような「北限」「冬咲き」「暗条件」といった訪花昆虫が活動するのに不適な環境下に生育する虫媒性のランでは、有性繁殖過程こそが個体群の存続/増殖率を最も強く規定するステージである可能性が考えられる。そのため、保全生態学的な観点からその実態を解明し、得られた知見を保全に活用することの意義は決して小さくないと考えた。

## 3. 研究の方法

有性生殖(種子生産)過程を究明するためには調査対象種の花の形状を調べるだけでなく、花の諸形質が花粉媒介昆虫の形態・生態・行動に対していかに有効に機能するのか、花と昆虫との相互作用の実態まで踏み込んで調べる必要がある。そこで、本課題では「花粉媒介昆虫の観点からみた花の特徴」と「花の形状が花粉媒介昆虫の訪花行動に及ぼす効果」の両方を明らかにするための調査計画を立案した。また、花と昆虫が相互作用した結果の指標とみなせる「稔実率」の調査もあわせて実施した。なお、いずれの調査事項も時空間的に変動すると予想されることから、また保全管理上その変動幅を知ることが重要と考えられることから、調査期間を 3 年間に設定した。調査地はコゴメキノエランが奄美大島、ヘツカランが大隅半島である。

【花の形態機能】コゴメキノエランとヘツカラン両種について、花粉媒介者の誘引・花粉媒介行動に関連した花序および花の形質を調査した。主な調査項目は以下のとおりである。

〔花サイズ〕・全体サイズおよび唇弁等の各部サイズを測定。〔花色〕・全般的な色だけでなく、昆虫を特定の部位に誘導するような特別な模様等がないか精査。〔花香〕・ヒトが感じとれる匂いがあるかを確認し、匂いの拡散に関係する日照条件や風通り等の環境条件についても記録。〔花蜜〕・目視による調査に加え、糖試験紙を用いてその有無を確定。〔花構造〕・昆虫の訪花行動をふまえ、その機能形態を調査(特に蕊柱と唇弁について精査)。〔花序〕・花の配置・向き、花序サイズ等を記録。また、周辺植生等の背景からどれくらい視覚的に目立つのか等も記録。*Cymbidium* 属の他の国産種と同じく、ヘツカランは花粉媒介者の訪花が稀な「無蜜花」である可能性が高いので、開花フェノロジー(花序内での各花の開花様式と寿命、株間での開花タイミングの同調性、個花の寿命等)や花からとり去られた花粉塊の寿命または柱頭の受け入れ期間などの観点から「最小の訪花機会を花が無駄なく利用するための仕組み」の有無の究明も試みた。調査作業はできるだけ自生地で行ない、必要に応じて栽培株を使用した。

【訪花昆虫の種類および各種の訪花頻度/行動】それぞれの種の花を訪れる昆虫の種組成、各種の訪花頻度および訪花行動を調査し、その結果をもとにどの分類群が花粉媒介者なのか特定

した。また、花の形態機能が各種昆虫の訪花行動に及ぼす効果についても明らかにした。訪花昆虫の調査にあたっては、自生地環境/開花季節からみて昆虫の訪花頻度が高いとは到底思われないので、花の前で待機して行なう直接観察に加え、ビデオ撮影とデジタルカメラのインターバル撮影機能も使って、訪花昆虫に関する観察記録の増大をはかった。さらに観察補助者(大学院生)を雇用することでも観察時間の増加をはかり、行動解析等に十分な訪花事例数の収集をめざした。冬季の昆虫の活動状況を記録すると共に、調査対象以外の開花植物種への訪花にも気を配り、花粉塊を体に付着させた昆虫が訪花していないか十分に注意をはらった。花粉塊を付着させた昆虫を一時的に採集し、その付着部位と付着数、および昆虫個体の性別を記録し、得られたデータを花粉媒介者としての資質評価に供した。

【交配システム】ヘツカランが花粉媒介者なしには稔実できないことを確認するため、昆虫の訪花を阻止する処理実験を実施した。また、自家和合性の有無を確認するため、人工受粉処理実験(同株自花受粉・同株他花受粉・異株他花受粉)も行なった。いずれの実験においても栽培株の花を使用した。コゴメキノエランでは栽培株が入手できなかったので実験を断念し、自生地における訪花昆虫の活動状況や稔実率調査の結果から、花粉媒介者の必要性(自動自花受粉の有無)を判定した。

#### 【稔実率】

開花期の終わりに自生地を訪れ、花序あたりの花跡と若い実の数をカウントし、その結果をもとに花序あたりの稔実率(受粉成功率)および個体群の稔実率を算出した。

## 4. 研究成果

(1) 大隅半島におけるヘツカランの開花期は10月~1月の4か月間で、しばしば株内の花序の開花開始がずれていた。また個花の寿命は平均30日にも及んだ。したがって本種は典型的な長期開花型種である。こういった開花様式には、外交配を促進したり、隣花自家受粉が生じる機会を減らしたり、花粉媒介者の訪花頻度の低さや悪天候によるリスクを軽減したりする機能があるのかもしれない(Willmer 2011)。

(2) ヘツカランは自家和合性であるが自動自花受粉はできず、昆虫の非常に少ない季節であっても、稔実(種子生産)するためには訪花昆虫の手助けが必要であることが判明した。下垂する花序上の花は視覚的に花粉媒介者を誘引し、受粉された花は速やかに萎むことで未受粉の花への訪花確率が上昇するような仕組みを備えていた。長時間におよぶ観察にもかかわらず花粉媒介行動が確認されたのはニホンミツバチ *Apis cerana japonica* のみで、それらは例外なく花粉荷をもっていなかったことから、採蜜目的でヘツカランを訪花するとみなせた。訪花行動の解析から、ニホンミツバチによる受粉効率の推定値は5.8%となった。

(3) 温帯産の冬咲き植物のなかには、鳥類に受粉を依存するものが知られている(*Tristerix* 属, Aizen 2003; *Eriobotrya* 属, Fang et al. 2012; *Camellia* 属, Sun et al. 2017)。これは冬季に活動する昆虫が非常に少ないことに関連があるとみなせるが、本研究は冬季に開花する温帯産植物においてハナバチ受粉が可能な事を初めて詳細に明示したものである。日本産のヘツカランは、ニホンミツバチ媒に特化した以下の花形態を備えていた。ハチの体サイズに適合した唇弁室サイズ。ハチの胸背に花粉塊が確実に接着するための唇弁先端の反曲構造。

胸部・小楯板の形状によく適合した横長方形の粘着体。さらに、セイヨウミツバチなど近縁種が放射相称の模様を先天的に好むという報告(Benard et al. 2006; Biesmeijer et al. 2005; Orbán & Plowright 2014)があることからみて、花被片の色パターン(放射相称の模様)は、ニホンミツバチの視覚を効果的に刺激する形状かもしれない。ニホンミツバチはトウヨウミツバチ *A. cerana* (広義)の日本固有亜種だが、このトウヨウミツバチはヘツカランの分布域をカバーするようにアジアで広域分布しているので、日本以外の地域のヘツカランでもミツバチによって花粉媒介されている可能性がある。

(4) ヘツカランの花は無蜜で花粉媒介者のニホンミツバチに受粉報酬を提供しない。また、自生地には本種の花の形状によく似た有蜜花植物がみられない。これらのことから、本種は特定の有蜜花にベイツ型擬態することなく昆虫をだます受粉様式(generalized food-deception)を有すると考えられる。この受粉様式がヘツカランで機能するにあたって、日本で最も寒い時期を含む冬に花を咲かせることがカギであると思われた。すなわち、ニホンミツバチの働きバチは冬であっても気温が約10度あれば飛翔可能だったが、極端な花資源不足に直面していた。そのため、新たな花資源を探索中の働きバチがヘツカランの花を訪れる確率は他の季節よりも高まると推測される。これ以外にも冬季に花を咲かせるメリットとして、冬はミツバチをめぐる他の植物との競合レベルが低くなる、受粉に貢献しない花粉媒介者以外の昆虫による無駄な訪花をほとんど受けずに済む、あるいは花の寿命を延ばすうえで低温はむしろ好ましい等の諸事項もあり得る。

(5) 自然下における稔実率は年によって変動したが、いずれも低かった。これは花蜜がないことによる昆虫の訪花頻度の低下に加え、冬という季節それ自体がその主因のひとつであると考えられる。ただし、冬季に人工受粉された花は順調に蒴果を発育させたことから、低温それ自

体が受粉や蒴果の発育に顕著な悪影響を及ぼすことはないと考えられる。

(6) ヘツカランの名の由来となった南大隅町辺塚では、多くの民家の敷地内とその近辺でヘツカランがみられた。また山際にある民家では、それが裏山と一体化しているために庭先のヘツカランもハチ巣箱も野生のものと実質違いがない状態にあった。ランの稔実状況は非常に良好で蒴果が鈴なりに稔っていた。その一因はこの地域でニホンミツバチを用いる養蜂が盛んなためかもしれない。良好な稔実率を反映して栽培株から飛散した種子由来と思われる株が居住地のあちこちでみられ、民家の株がソース個体群の役目を果たしていると考えられた。

(7) コゴメキノエランの花は幅約 5 mm と非常に小さく、それらが各花序に最大 100 個弱、総状に配置されていた。花序は葉に埋もれないよう下垂し、視覚的にその存在を誇示していた。花にはヒトが感じられるような香りはなく、また花蜜も分泌されていなかった(糖試験紙による確認)。稔実率(後述)からみて、本種の受粉には昆虫による手助けが必要であると推測された。開花の開始時期は年によって大きく異なり、暖冬の年(2016~2017 と 2018~2019 のシーズン)には(おそらく)12 月下旬、寒さの厳しい年(2017~2018 のシーズン)には 2 月末になっても開花が確認されなかった。

(8) 花を訪れる昆虫はほぼ皆無だった。その原因は花が無蜜でだまし受粉をおこなうことに加えて、開花時期が冬であり、しかも自生地が雲霧林内という昆虫の活動があまり期待できない状況であったと思われる(さらに、開花時期の年変動が大きかったために、今回の調査では開花の初期にあわせた観察できなかったこともその一因かもしれない)。それでも、調査初年度に花の大きさによく適合した体サイズのノミバエの 1 種による訪花(唇弁に着地)が 1 回だけだが確認されたことから、ノミバエ媒花の可能性がいちおう考えられた(いずれにしても、ハナバチなどハエ以外の昆虫が花粉媒介者である可能性はまずあり得ない)。稔実率は暖冬の年は相対的に高く、寒さの厳しい年は低くなった。このことは、稔実率が花粉媒介者の活動レベルによって制限されている可能性を示唆する。今後は暖冬の年の開花初期(12 月下旬?)に調査を実施し、花粉媒介者を特定することが必要である。

(9) コゴメキノエランは毎年、確認できる開花株数が次第に減少し、少なくともその一因は盗掘であった。本種は盗掘にあいやすい以下の特性をもっていた。着生部位が低く、人の背丈以下の位置にみられることが普通にみられる。カシノキランなど他の着生ランに比べて根が細く、着生木から取り外すことが容易である(このことは、自然落下も起きやすいということでもある)。さらに自生地の林床にはノシランが繁茂していることが多いが、毎年、開花期になると(おそらく入林許可をもない)入山者があり、それらが付けた踏み跡を辿ることで、誰でも簡単に着生木を辿りつけてしまう点も大きな問題である。したがって、まずは株自体の減少を阻止する実効性のある対策をとることが急務である。

#### < 引用文献 >

- Aizen M. A. (2003) Influences of animal pollination and seed dispersal on winter flowering in a temperate mistletoe. *Ecology* 84: 2613-2627.
- Benard J., Stach S. & Giurfa M. (2006) Categorization of visual stimuli in the honeybee *Apis mellifera*. *Animal Cognition* 9: 257-270.
- Biesmeijer J. C., Giurfa M., Koedam D., Potts S. G., Joel D. M. & Dafni A. (2005) Convergent evolution: floral guides, stingless bee nest entrances, and insectivorous pitchers. *Naturwissenschaften* 92: 444-450.
- Fang Q., Chen Y.-Z. & Huang S.-Q. (2012) Generalist passerine pollination of a winter-flowering fruit tree in central China. *Annals of Botany* 109: 379-384.
- 環境省(2015) 第 4 次レッドリスト 植物(維管束). <https://www.env.go.jp/press/15619.html>
- Myer N (1988) Threatened biotas: "hot spots" in tropical forests. *Environmentalist* 8: 187-208.
- Orbán L. L. & Plowright C. M. S. (2014) Getting to the start line: how bumblebees and honeybees are visually guided towards their first floral contact. *Insectes Sociaux* 61: 325-336.
- Sun S.-G., Huang Z.-H., Chen Z.-B. & Huang S.-Q. (2017) Nectar properties and the role of sunbirds as pollinators of the golden-flowered tea (*Camellia petelotii*). *American Journal of Botany* 104: 468-476.
- Willmer P. (2011) *Pollination and Floral Ecology*. Princeton University Press, Princeton.

#### 5 . 主な発表論文等

[雑誌論文](計 1 件)

- Matsuda, Y. & Sugiura N. (2019) Specialized pollination by honeybees in *Cymbidium dayanum*, a fall-winter flowering orchid. *Plant Species Biology* 34: 19-26.

Doi:10.1111/1442-1984.12231 (査読有)

## 6 . 研究組織

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。