

平成22年4月20日現在

研究種目：若手研究 (B)
 研究期間：2007～2009
 課題番号：19770011
 研究課題名 (和文) 送粉動物の空間移動様式の変化が植物の花粉分散におよぼす影響
 研究課題名 (英文) Effects of changes in spatial movement of pollinators on pollen dispersal among plants.

研究代表者
 大橋 一晴 (OHASHI KAZUHARU)
 筑波大学・大学院生命環境科学研究科・講師
 研究者番号：70400645

研究成果の概要 (和文)：電動人工花を用いた室内実験により、マルハナバチの採餌におけるルート巡回は空間学習にもとづくこと、競争に強い採餌戦略であることを発見した。また、送粉動物が探索型から巡回型へと空間移動様式を変えるにつれ、交配距離や交配相手の多様性が増すだけでなく、新しいタイプの自家受粉 (出戻り受粉と命名) が減ることを理論的に明らかにした。さらに、キバナアキギリにおけるマイクロサテライト遺伝マーカーを開発した。

研究成果の概要 (英文)：In a series of indoor experiments with electric artificial flowers, I found that bees establish traplines based on spatial memory, and that traplining allows bees to compete more effectively. I also demonstrated with theoretical models that traplining increases mating distance and mate diversity, and decreases a novel type of self-pollination, coined "iterogamy." Finally, I developed the microsatellite DNA markers in *Salvia nipponica*.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2007年度	1,600,000	0	1,600,000
2008年度	900,000	270,000	1,170,000
2009年度	800,000	240,000	1,040,000
年度			
年度			
総計	3,300,000	510,000	3,810,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学・生態・環境

キーワード：種間関係 (および進化生態, 行動生態, 分子生態)

1. 研究開始当初の背景

(1) 送粉動物の空間移動様式については、動物行動学者によって調べられた例はあったものの、その多くは餌の探索における単純なパッチ間移動ルール (距離や角度の選択) にかぎられていた。研究代表者はそれまで、マルハナバチを用いた室内実験から、送粉動物

の空間移動様式にはルート巡回と探索という2つのモードが見られること、ルート巡回は株の位置を学習した個体によってのみ行われることなどを明らかにしつつあった。また一方で、コンピュータ・シミュレーションを用いた研究から、餌をめぐる競争が激しいほど探索型から巡回型への切り替えが適応

的になること、巡回型における過度の情報利用はかえって個体の採餌成績を低下させることを予測した。しかし、こうした理論の予測については、複数個体を同時追跡できる実験システムがなかったため、未検証のままであった。

(2) 90年代前半までの植物繁殖生態学では、訪花頻度や花あたりの花粉持ち出し量など、主に花レベルで見た場合の種子生産と花の形質とを関連づけ、その進化について議論する研究が中心であった。その後、個々の花だけでなく、同じ株上の花間で起こる自家受粉（隣花受粉）が、花の形質進化にかかわる大きな要因であることがわかってきた。一方、これらの研究では、株から持ち出された花粉は等しく他家受粉に寄与するものと仮定されていた。しかし、持ち出された花粉がどこにどれだけ運ばれるかは、送粉動物が株間をどのように移動するかによって異なる。よって持ちだされた花粉の運命は均等ではなく、花粉が届けられた先の個体と花粉親との血縁度によって変化する可能性が高い。研究開始当初は、このような送粉動物の空間移動様式と株から持ち出される花粉の運命との関係について詳しく調べた研究は、国内外を問わず皆無であった。

2. 研究の目的

(1) マルハナバチやハチドリなどの送粉動物は、株を一定の順路でくり返し訪問するルート巡回型、直前の情報だけを利用しながら株間を不規則に移動する探索型という2つの典型的な空間移動様式を示す。近年、ルート巡回は株の位置や配列を学習できる状況におかれた動物が見せる行動であり、探索は株の位置を覚えることがむずかしい状況、あるいは採餌経験の少ない餌場で動物が見せる行動であることが示唆されている。またコンピュータ・シミュレーションを用いた研究から、餌をめぐる競争が激しいほど探索型から巡回型への切り替えが適応的になること、巡回型における過度の情報利用はかえって個体の採餌成績を低下させることが予測されている。本研究ではこれらの予測を検証するため、複数個体の同時追跡を可能にするRFID式人工花を用いたケージ内実験で、マルハナバチの花および株間移動様式が、採餌経験、株の密度と配置の一定性、および競争者の有無によってどう変化するかを調べる。

(2) 送粉動物によるルート形成は、「交配距離」「交配相手の多様性」「他家受粉」という3つの点で花粉分散に影響をおよぼす可能性があると考えられるものの、具体的に探索型とくらべてどのような点が異なっているか、これまで予測・検証された例はない。本

研究では、探索型と巡回型という送粉動物の空間移動様式のちがいが植物の花粉分散にどのような影響をおよぼすかを明らかにするため、コンピュータ・シミュレーションをおこなう。また(1)から得たハチの行動データを花粉動態モデルに外挿し、株ごとの自家受粉量と交配パターンを定量的に予測する。さらに、シミュレーションの予測をキバナアキギリの鉢植え集団における野外実験と父性解析法を用いて検証するため、マイクロサテライトDNAマーカーを整備する。

3. 研究の方法

(1) 一定速度で蜜を分泌し、かつ複数個体のマルハナバチの訪花行動を追跡できる個体識別装置を組みこんだ人工花(図1)を開発し、室内実験をおこなった。人工花の開発にあたっては、RFID(微小タグを用いた個体識別装置)の欠点であるタグからの熱の発生をふせぐため、LEDセンサーによって訪花を検知した時のみRFIDタグの読み取りを実行するしくみを取り入れた。1つめの実験では採餌経験と株の配置の影響を調べ、2つめの実験では競争者の影響を調べ、3つめの実験では花資源の空間的不均一性の影響を調べた。

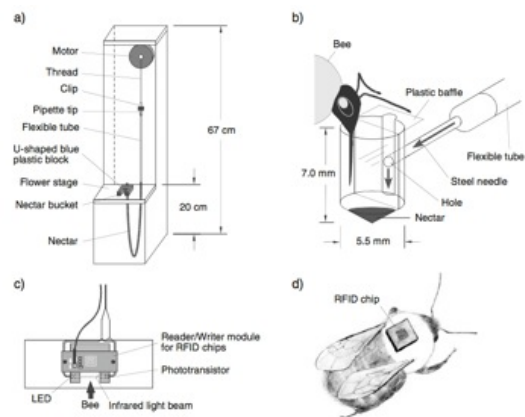


図1: 実験に用いた人工花: a) 全体図; b) ハチが吸蜜する「蜜孔」; c) 近赤外線センサーと無線ICタグ読み取り機を備えた花の開口部; d) マルハナバチの背中に無線ICタグを接着したところ。

(2) 先行研究で用いた採餌動物の空間移動をあらわすシミュレーション・モデルをもとに、新たに花粉動態モデルをモジュールとして組み込むことにより、株から持ちだされた花粉1つ1つの運搬先を追跡を可能にした。このモデルを用いて、株間移動ルールのアルゴリズムによって生じる空間移動様式のちが(探索型と巡回型)が、株からの花粉分散にどのような変化をもたらすかを定量的に予測した。

(3) 栃木県日光市とその周辺におけるキバ

ナアキギリ野生集団を6つえらんで個体をサンプリングし、キャンパス内に鉢植え集団を作成した。また、これらの株を用いて、農業環境技術研究所の小沼明弘博士の協力を得て、父性解析用マイクロサテライトDNAマーカーの開発をおこなった。

4. 研究成果

(1) いったん食いつくされても時間をかけて徐々に更新される、花粉や蜜などの更新資源をうまく利用するには、できるだけ多くのパッチを含み、かつ最短経路をたどるような一定の環状のルートをくり返したければよいことが、先行研究で理論的に示されている。一定のルートをくり返す採餌、つまりルート巡回は、「近くへ移動する」とか「まっすぐ移動する」といった、パッチ間の単純な移動ルールを組み合わせるだけでもある程度は実現できる。しかし、ポリネーターがパッチの位置やルートを学習できるならば、さらに効率的なルートの「かたち」を実現できるかもしれない。マルハナバチは個体ごとに比較的せまい採餌範囲を決め、ルート巡回をおこなうと言われてきた。そこで、図1の人工花をパッチとして使い、マルハナバチがいかに一定のルートを形成し、その形を効率化するかを調べるための室内実験をおこなった。その結果、ハチは採餌経験を積むほど一定のルートを何度もくりかえすようになり、その形は頻繁な再訪問や寄り道が少ない環状ルートに近づいていった(図2)。これらの傾向は、観察された花間の移動距離と角度の組み合わせから再現されるよりも有意に強かった。一方で、ハチはたとえ実現するルートの形が効率的にならない状況でも、直進移動よりも近くの花への移動を優先する傾向をもち、この傾向は採餌経験を積んでもほとんど改善されることがなかった。このため、私が試みた3種類の花の空間配置のうち、直進移動と一番近くの花への移動が一致しない配置(不一致型)については、他の2つ(一致型、独立型)の配置にくらべてルートの一定性が低く、またその形状も頻繁な再訪問やムダな寄り道を多く含んでいた。以上のように、本研究では、野外観察から推察されていたとおり、マルハナバチが記憶にもとづく一定のルートを形成し、その形を効率化する能力をもつことを初めて実験的に示すことができた。また同時に、効率的なルートを形成するためには、まず適切な位置関係にあるパッチをえらぶことが前提となることがわかった。このことは、野外において先に餌場に来たハチ個体が、後から来た個体よりも適切な位置関係にある株やパッチを採餌域としてえらび、より効率の高いルートを形成できる可能性を示唆している。

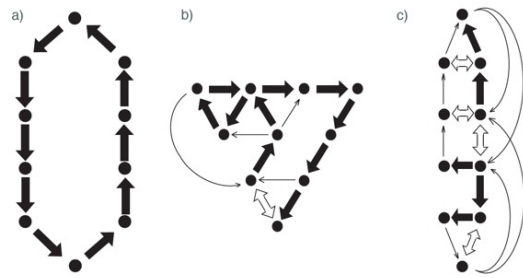


図2:異なる配置において形成されたルートの例:a) 一致型;b) 独立型;c) 不一致型。黒矢印の太さは観察された移動の頻度をあらわし、矢の向きは移動の方向性の偏りを示す。白い両矢印は両方向への頻繁な移動がみられたことを示す。

(2) マルハナバチやハチドリ採餌におけるルート巡回は、各パッチへの周期的な再訪問をつうじ、競争時において1つ1つのパッチで出会う蜜量を大きくする効果をもつことが、先行研究で理論的に示されている。また個体は環状ルートをもつことにより、再訪問の周期を長くしたり、パッチ間をすばやく移動したりできるようになるかもしれない。では実際にポリネーターの採餌における経験量のちがいは、ルート巡回をつうじてこれらの利益をもたらすだろうか?この問いに答えるため、図1の人工花を用いて、マルハナバチ個体の経験量のちがいと、それとともに空間移動パターンのちがいが、競争時の採餌成績(時間あたりの集蜜量)におよぼす影響を調べるための室内実験をおこなった。その結果、競争時の採餌成績は、ルート巡回がより顕著なほど、また花間の移動がより早いほど高くなることがわかった。したがって、競争する2匹のハチのあいだで採餌経験量が大きく異なる場合には、これらの点において勝る「熟練」個体が「新米」個体よりも常に採餌成績が高くなる傾向が見られた。ルート巡回は、1つ1つの花で出会う蜜量をふやす効果をつうじて、採餌成績を高めていた。また花間のすばやく移動は、時間あたりの訪花数をふやし、かつ貯まった蜜を相手よりも先に吸う頻度(先取り率)を高める効果をつうじて、採餌成績を高めていた。ただしその一方で、熟練個体であってもすばやく移動するときは、たどるルートが乱れる傾向も明らかになった。このことは、ルート巡回の「速度」と「精度」にはトレードオフの関係があること、つまり個体が環状ルートを形成するのは、パッチ間をすばやく移動するためではなく、パッチを周期的に訪れることによって得られる利益のためであることを示唆する。以上の結果は、なわばりを持たない動物であっても、餌場における経験が、その行動をつうじて他個体との競争において有利にはたらくことを示す、興味深い知見である。

(3) 上記の室内実験により、マルハナバチの採餌における空間移動様式は個体の採餌経験にともなう探索型からルート巡回型へと次第に変化することが明らかとなった。実際に植物集団を訪れる送粉動物においてこうした個体レベルの行動変化が起こっているならば、彼らによって株から持ちだされた花粉の運搬先は、時間と共にどのように変化するだろうか？送粉動物の空間移動と花粉動態の過程を組みこんだシミュレーション・モデルを用いて調べたところ、採餌経験にともなう巡回ルートの形成は、株どうしの交配距離をより長く、そして交配相手の多様性をより高くする方向へと変化させることがわかった。つまり、探索型は近接する株の間をランダムに移動するため、巡回型にくらべていつまでも同じエリア内で行ったり来たりする傾向が強く、花粉はごく近くの株に届けられることが多くなる。これにたいし環状ルートの形成は個体が広範囲にわたって分布する株を短時間で手際よく巡るのを助けるため、花粉をより遠くの、よりたくさんの株へと届けることができるのである。こうした花粉分散の促進効果に加え、巡回ルートの形成は、送粉動物の再訪問によって株からいったん持ちだされた花粉が、再び同じ株へと運ばれ自家受粉に使われてしまう危険も減らすことがわかった。このような、送粉動物の株への再訪問によって起こる自家受粉の影響は、従来の研究では完全に見落とされてきた。そこでこの現象を「出戻り受粉 (iterogamy)」と命名して株上の花間移動で起こる隣花受粉と明確に区別することを提唱した。シミュレーションでは、送粉動物が探索型ばかりの状況では、株への訪問頻度が高い株ほどかえって自家受粉率が高く交配相手の多様性も低くなってしまいが、逆に巡回型ばかりが訪れる状況では、訪問頻度が高い株ほど他家受粉率や交配相手の多様性が高まることがわかった。これらの結果は、株あるいは花あたりの訪問頻度が、遺伝マーカーを用いた雄の繁殖成功度の測定結果と一致しないという、従来の研究の矛盾点をうまく説明してくれるかもしれない。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

〔雑誌論文〕(計6件)

(1) Ohashi, K., D. D'Souza, and J. D. Thomson (2010) An automated system for tracking and identifying individual nectar foragers at multiple feeders. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 査読有, 64(5): 891-897.

(2) 大橋一晴 (2009) ポリネーターとの利害の対立がもたらす花の形質進化—虫をあやつる植物の戦略. *生物科学*, 査読有, 60(3):132-141.

(3) Ohashi, K. and J. D. Thomson (2009) Trapline foraging by pollinators: its ontogeny, economics and possible consequences for plants. *Annals of Botany*, 査読有, 103(9): 1365-1378.

(4) Ohashi, K., A. Leslie, and J. D. Thomson (2008) Trapline foraging by bumble bees: V. Effects of experience and priority on competitive performance. *Behavioral Ecology*, 査読有, 19(5):936-948.

(5) Makino, T. T., K. Ohashi, S. Sakai (2007) How do floral display size and the density of surrounding flowers influence the likelihood of bumble-bee revisitation to a plant? *Functional Ecology*, 査読有, 21(1):87-95.

(6) Ohashi, K., J. D. Thomson, and D. D'Souza (2007) Trapline foraging by bumble bees: IV. Optimization of route geometry in the absence of competitors. *Behavioral Ecology*, 査読有, 18(1):1-11

〔学会発表〕(計6件)

(1) 大橋一晴, 送粉動物の目から見た花色変化. 第41回種生物学シンポジウム, 2009年12月14日, 八王子セミナーハウス(東京都).

(2) Ohashi, K., Leslie, A., and Thomson, J. D. Trapline foraging by bumble bees: effects of experience and priority on competitive performance. 12th International Behavioral Ecology Congress, 2008年8月10日, イサカ(米).

(3) Ohashi, K., Leslie, A., and Thomson, J. D. Trapline foraging by bumble bees: effects of experience and priority on competitive performance. 93rd ESA Annual Meeting, 2008年8月4日, ミルウォーキー(米).

(4) Ohashi, K. and Thomson, J. D. Economics of trapline foraging by bumble bees: competition for artificial flowers. Conference on the Ecology and Evolution of Plant-Pollinator Interactions, 2008年8月3日, ミルウォーキー(米).

(5) Ohashi, K., D'Souza, D., and Thomson,

J. D. An automated system for tracking and identification of individual bumble bees collecting nectar from electric artificial flowers. Conference on the Ecology and Evolution of Plant-Pollinator Interactions, 2008年8月2日, ミルウォーキー (米) .

(6) Ohashi, K., Leslie, A., D'Souza, D., & Thomson, J. D. Trapline foraging by bumble bees: direct and indirect effects of foraging experience on competitive ability. Evolution 2007: the annual meeting of the Society for the Study of Evolution, 2007年6月17日, クライストチャーチ (ニュージーランド) .

6. 研究組織

(1) 研究代表者

大橋 一晴 (OHASHI KAZUHARU)

筑波大学・大学院生命環境科学研究科・講師

研究者番号：70400645