

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 15 日現在

機関番号：13201

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2011～2014

課題番号：23770017

研究課題名(和文)高山生態系の特性を利用した、送粉ネットワーク構造の解析

研究課題名(英文)A network analysis of plant-pollinator interactions in alpine ecosystems in japan.

研究代表者

石井 博 (Ishii, Hiroshi)

富山大学・大学院理工学研究部(理学)・准教授

研究者番号：90463885

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,500,000円

研究成果の概要(和文)：北アルプス高山帯の送粉群集を解析した結果、ネスト構造とモジュール構造が認められた。しかし、ネスト構造は種の観察数の偏りによってもたらされており、モジュール構造ではモジュールに当てはまらないリンク(相互作用が観察された訪花者と植物の組み合わせ)が多く存在した。そこで、訪花者と植物種を一定の基準でグループ分けし、各グループの訪花昆虫種が、数個の植物種グループを訪花すると仮定して解析したところ、説明できないリンクの数が激減した。この結果は、送粉群集を新しいネットワークモデルで説明することが妥当であることを示唆している。

研究成果の概要(英文)：We analyzed the pollination network structure of alpine ecosystem in Tateyama Mountains, central Japan. The pollination community was significantly nested and modular. However, significant nestedness resulted mainly from the bias of species abundance. In the modular matrix model, on the other hand, there existed many links outside the modules. We then categorized plants and flower visitors into several groups in accord with quantitative data of the flower visitation pattern, assumed the groups as units, and constructed model in which a single pollination group may use one to a few plant groups. In the new model, number of exceptional links was small, which implies that the model could adequately mentioned the structure of pollination network.

研究分野：送粉生態学

キーワード：送粉ネットワーク 高山生態系 植物群集

1. 研究開始当初の背景

40万種もの多様性を誇る被子植物種のおよそ9割が、花粉の媒介を動物(ポリネーター)に依存している。これは、ポリネーターによる花粉の媒介が、複数の植物種が同所的に生育する状況でも効果的であるためと言われる。このように、植物とポリネーターの関係は、種多様性の高い生物群集の安定に寄与する、非常に重要な生物間相互作用と考えられている。

近年、主に海外の研究者の間では、生態系の安定性評価や、絶滅リスクの高い種の選定などに有用であるとして、群集レベルの送粉ネットワークを解析する研究が盛んである。今世紀に入ってからは、ネスト構造やモジュール構造といった、群集内の非ランダムなネットワーク構造モデルが検討され、そうしたモデルの特性から、群集の安定性を評価する動きも始まっている。しかしこうしたモデルには、以下に挙げるように、重要な問題が幾つか含まれている。

1) 種間関係の量が考慮されていない: 多くの植物種を利用するポリネーター(ジェネラリストポリネーター)であっても、頻繁に利用する植物種と、稀にしか利用しない植物種を使いわけの傾向がある。しかし、ネットワーク構造の解析では、訪花が多く観察された場合も、数回しか観察されなかった場合も、同じ「訪花有り」として扱われるケースがほとんどである。このため、ジェネラリストポリネーターの影響が過大評価される傾向にある。

2) 観察頻度の偏りも考慮されていない: 観察頻度が少ない種では、たまたま観察された生物間相互作用が、その種の生物間相互作用全体を反映しているとは限らない。それにも関わらず、観察頻度の少ない種は、わずかな種のみと関係を持つ種(スペシャリスト)として扱われる傾向にある。このように、観察頻度の偏りが擬似ネスト構造を生み出している可能性は否定出来ない。

3) 結果が仮説に依存している: 送粉ネットワークの研究では、ランダムなネットワーク構造と比較して、統計的にネスト的(もしくはモジュール的)でありさえすれば、そのネットワークはネスト(もしくはモジュール)構造を持つとみなされる。このため、同じデータを用いながら、ネスト構造も、モジュール構造も持つという結果が得られることがある(Fortuna et al. 2010 J Anim Ecol 79: 811-817)。では、両方のネットワーク構造をあわせ持つとはどういうことなのだろうか? こうした検討はほとんど行われていない。そもそも送粉ネットワークは、ネスト構造やモジュール構造ではない「別の構造モデル」で表現することが適当かもしれないが、そうした可能性も検討されていない。

4) ネットワーク構造が形成される原因に対する考察が乏しい: ネットワーク研究の多くが、文献の記載データを元に行われており、解析

を行っている研究者が実際のフィールドを見ていないケースが少なくない。このため、群集構造の解析をしておきながら、群集の中でなにが起きているのかを、明確に考察していないケースが非常に多く見られる。

2. 研究の目的

本研究では、送粉ネットワークの構造が、ネスト構造やモジュール構造で表現することが本当に適当なのか、別の構造モデルで表現することが適当なのかを検討する。検討にあたっては、北アルプス高山帯の送粉群集を対象に定量的なデータを集め、これまで考慮されなかった、ジェネラリストポリネーターの相対的な花の好みを反映させる。4年間のデータを比較することで、ネットワーク構造のダイナミクスを明らかにする。送粉群集に特徴的なネットワークの構造が形成される原因について検討する。具体的には、植物種の空間分布、花の形態、花の報酬量と報酬の質、ポリネーターの形態、ポリネーターの属する分類群、植物及びポリネーター各種のフェノロジー(活動季節)などの要因で、観察されたネットワーク構造がどこまで説明可能なかを明らかにする。

3. 研究の方法

調査は北アルプス立山の高山帯(図1: 標高2450-2800m)でおこなった。2011-2014年6月下旬から9月初旬にかけて、週に約一回の頻度で、一周約4km(図1)の登山道を一定のペースでめぐり、登山道の両幅5m内に開花している植物種の開花数(概数)および訪花昆虫の種類と数を記録した。観察された、植物種の花とポリネーター種を採取し、その外部形態を記録した。定量データを元に、送粉ネットワークの構造を解析し、そのネットワーク構造が形成されたメカニズムを考察した。

図1: 調査地(富山県立山の地図)

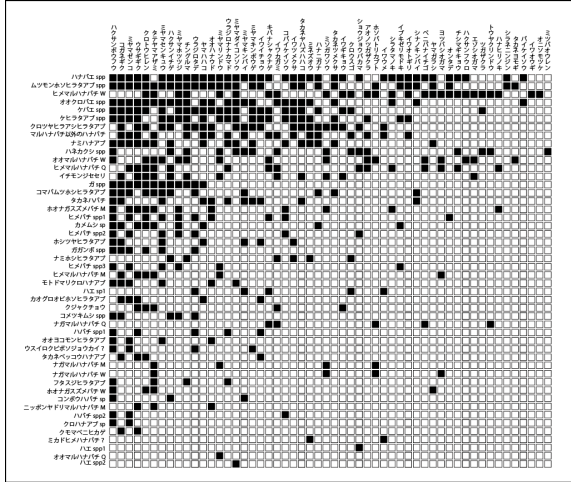


4. 研究成果

観察によって得られた13987回の訪花データをもとに、ネットワーク解析を行った。まず、

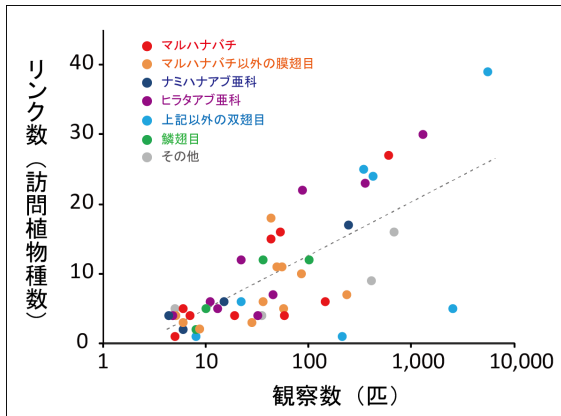
Guimarães and Guimarães (2006: Environmental Modelling and Software 21 1512-1513.)の開発したネスト構造モデルに当てはめた結果、有意にネスト構造をもつことが分かった(図2)

図2: ネスト構造モデルによる立山高山帯送粉ネットワーク構造の記述



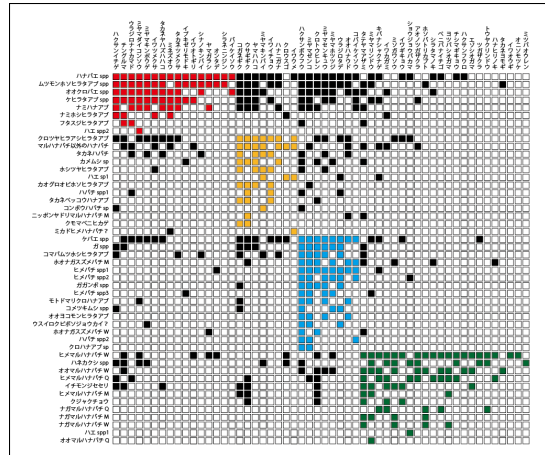
しかし、各訪花種が持つリンクの数は、その種の観察数の偏りによってもたらされており、分類群間とリンク数の間には明確な関係は見いだされなかった(図3)。このことは、ネスト構造モデルは、ネットワーク行動を理解するうえで有用なモデルとは言えないことを示唆する結果であった。

図3: 観察数および訪花者の分類群とリンク数の関係



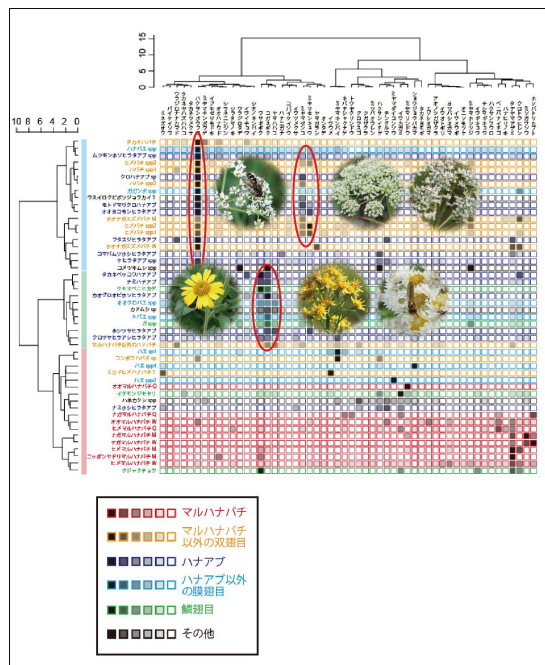
次に、モジュール構造モデル(Guimerà & Amaral, 2005: Nature 433 895-900)を検討した。その結果、やはり統計的に有為なモジュール性が認められた。しかし、モジュールの中に納まらないリンクもかなり多く見られた(図4)。さらに、モジュールの中に納まらないリンクの分布にはかなりの偏りが見られた(図4)。このことは、モジュール構造モデルも、送粉ネットワーク構造を的確に表現しているモデルとは言い難いことが示している。

図4: モジュール構造モデルによる立山高山帯送粉ネットワーク構造の記述。色付きのリンクがモジュール内リンク



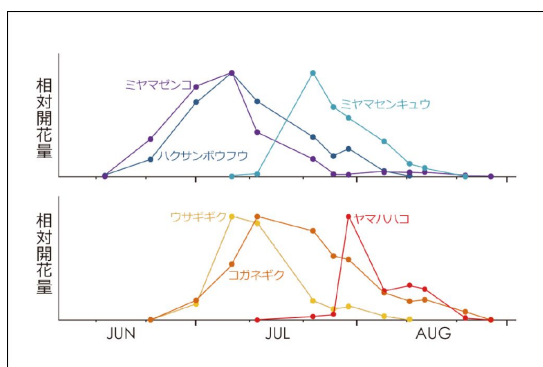
これまでのネットワーク解析では、リンクの有無のみが考慮され、リンクごとの種間関係の量が考慮されていない。そこで、訪花量を考慮し、植物種と訪花者種をクラスター解析でグループ分けした。これにもとづいて訪花者のグループは大きく3つに分けたところ、1つのグループにはマルハナバチの多くが含まれ、2つのグループには双翅目ポリネーターが多く含まれていた(図5)。双翅目ポリネーターが多く含まれていた2つのグループは、ハクサンボウフウやミヤマセンキュウなどのセリ科植物を主に訪花するか、ウサギギクやコガネギクなどのキク科植物を主に訪花するかで分かれていた(図5)。

図5: 訪花量を考慮して訪花者と植物種をグループ分けした結果。セルが濃い順に、その植物種の訪花者にしめるその種の割合が、それぞれ>40%, >20%, >10%, >5%, >0%, 0%であることを示す。



双翅目ポリネーターが多く含まれていた2つのグループが主に訪花していたセリ科3種とキク科3種の開花フェノロジーは、大きく重なっていた(図6)。このことから、2つのグループに属する双翅目訪花者の訪花傾向の違いは、フェノロジーに依存したものではないことが示された。

図5：双翅目ポリネーターが多く含まれていた2つのグループが主に訪花していたセリ科3種とキク科3種の開花フェノロジー



これまで、双翅目ポリネーターに関しては、その口吻がみじかいこともあり、作りが単純な花を非選択的に利用しているかのように記述されることも少なくはなかった。しかし、この結果は、双翅目ポリネーターにもグループごとに花への選好性が存在し、それがネットワーク構造に影響していることを示唆している。

双翅目ポリネーターに関しては、その口吻がみじかいこともあり、作りが単純な花を非選択的に利用しているかのように記述されることも少なくはなかった。しかし、この結果は、双翅目ポリネーターにもグループごとに花への選好性が存在し、それがネットワーク構造に影響していることを示唆している。

訪花者による選択的な訪花は、これまで主に膜翅目の研究をもとに進んできた。それらからは、主に口吻長と花形態の対応関係が、訪花者種の花選好性を決定する要因であることが報告されている。しかし、今回明らかにされた双翅目ポリネーター間の花選好性の違いは、口吻長と花形態の対応関係からは、ほとんど説明がつかないものであった。今後は、こうした選択的訪花が、どのように形成されているのかを知ることが、それぞれの系に特徴的なネットワーク構造が形成されるメカニズムを知るうえで重要になるだろうと思われる。

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7件)

Kadoya EZ, Ishii HS (in press) Host

manipulation of bumble bee queens by *Sphaerularia* nematodes indirectly affects foraging of non-host workers. *Ecology*

新庄康平・辻本翔平・石井博 (2014) 訪花動物群集と生息環境の関係 (企画：ハナバチと訪花性双翅目の多様性研究) *日本生態学会誌* 61 巻 pp7-15

鈴木まほろ・石井博・安部哲人 (2014) ハナバチと訪花性双翅目の多様性研究の必要性 (企画：ハナバチと訪花性双翅目の多様性研究) *日本生態学会誌* 61 巻 pp3-6

Ishii HS, Masuda H (2014) Effect of flower visual angle on flower constancy: a test of the search image hypothesis. *Behavioral Ecology* 25: 933-944

Ishii HS (2013) Community-dependent foraging habits of flower visitors: cascading indirect interactions among five bumble bee species. *Ecological Research* 28: 603-613

Ishii HS, Harder LD (2012) Phenological associations of within- and among-plant variation in gender with floral morphology and integration in protandrous *Delphinium glaucum*. *Journal of Ecology* 100: 1029-1038 corrigendum <日本語による解説>

Iwata T, Nagasaki O, Ishii HS, Ushimaru A (2012) Inflorescence architecture affects pollinator behaviour and mating success in *Spiranthes sinensis* (Orchidaceae). *New Phytologist* 193:196-203

[学会発表](計14件)

中村友香・中嶋岳詩・石井博「ヒメマルハナバチは高山帯で営巣しているのか? : フィーダーと巣の往復時間をもとにした営巣場所の推定<一般講演:ポスター>」第62回日本生態学会(鹿児島)PA1-123 2015年3月

居村尚・日下石碧・丑丸敦史・石井博「高山帯において同所的に生育する植物間の、ポリネーターを巡る競合、共同誘因効果、異種間送粉の査定<一般講演:ポスター>」第61回日本生態学会(広島)PB2-101 2014年3月

中村友香・居村尚・久保田将裕・増田光・石井博「中部山岳国立公園立山におけるマルハナバチ各種の花資源利用スケジュール:3標高帯の比較<一般講演:ポスター>」2014年3月 第61回日本生態学会(広島)PA2-096 2014年3月

久保田将裕・掛谷知世・辻本翔平・工藤岳・

石井博「日本とニュージーランドの高山帯およびイスラエルとオーストラリアの花色構成の比較から読み解く、花色の平行進化<一般講演:ポスター>」第61回日本生態学会(広島) PA2-023 2014年3月

日下石碧・新庄康平・久保田将裕・居村尚・石井博・丑丸敦史「立山高山帯における訪花昆虫体表付着花粉と柱頭付着花粉の関係<一般講演:ポスター>」第61回日本生態学会(広島) PA1-125 2014年3月

中村友香・居村尚・久保田将裕・増田光・石井博「中部山岳国立公園立山におけるマルハナバチ各種の花資源利用スケジュール:3標高帯の比較<一般講演:ポスター>」2013年度生態学会中部地区大会(富山) 2013年11月

久保田将大・増田光・居村尚・石井博「中部山岳国立公園立山におけるマルハナバチ各種の花資源利用スケジュール<一般講演:ポスター>」第60回日本生態学会(静岡) P2-196 2013年3月

角屋絵里・石井博「マルハナバチ女王を不妊化し行動を変化させるマルハナバチタマセンチュウによって引き起こされるマルハナバチカースト間の花資源を巡る競合:働きバチの大きさと採餌行動への影響<一般講演:ポスター>」第60回日本生態学会(静岡) P2-194 2013年3月

日下石碧・新庄康平・石井博・丑丸敦史「高山帯立山において柱頭付着花粉相は送粉者によって変化するのか?<一般講演:ポスター>」第60回日本生態学会(静岡) P1-16 2013年3月

平岩将良・新庄康平・掛谷知世・石井博・長谷川雅美・丑丸敦史「花形質から送粉者は予測できるか?<一般講演:ポスター>」第60回日本生態学会(静岡) P1-159 2013年3月

辻本翔平・石井博「花の見えやすさ(花色・大きさ)がマルハナバチの定花性に与える影響<一般講演:ポスター>」第60回日本生態学会(静岡) P1-151 2013年3月

Nikkeshi A, Shinjou K, Ushimaru A, Ishii HS Finding new links in an alpine pollination network by examining pollen deposited on the insect body surfaces <poster session> IPC/IOPC (国際花粉学会), Tokyo Aug 2012.

新庄康平・辻本翔平・石井博「立山高山帯における、植物と主要訪花昆虫間の非対称的な相互作用<一般講演:口頭>」第59回日本生態学会(大津) D1-04 2012年3月

増田光・石井博「立山高山帯におけるマルハ

ナバチを介した植物種間相互作用<一般講演:口頭>」第59回日本生態学会(大津) D1-01 2012年3月

〔図書〕(計1件)
石井博(2012) 多様は戦略の柔軟性から「季刊:生命誌74号」JT生命誌研究

〔産業財産権〕
出願状況(計0件)

名称:
発明者:
権利者:
種類:
番号:
出願年月日:
国内外の別:

取得状況(計0件)

名称:
発明者:
権利者:
種類:
番号:
出願年月日:
取得年月日:
国内外の別:

〔その他〕
ホームページ等
<http://www.sci.u-toyama.ac.jp/env/ishii/top.html>

6. 研究組織
(1)研究代表者
石井 博 (ISHII HIROSHI)
富山大学・大学院理工学研究部(理学)・准教授

研究者番号: 90463885

(2)研究分担者
なし

(3)連携研究者
工藤 岳 (KUDO GAKU)
北海道大学・大学院地球環境科学研究科・准教授

研究者番号: 30221930

丑丸 敦史 (USHIMARU ATSUSHI)
北海道大学・大学院地球環境科学研究科・准教授

研究者番号: 70399327