

平成30年9月5日現在

機関番号：13201

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2015～2017

課題番号：15K07216

研究課題名(和文)植物群集における双翅目ポリネーターの生態系機能評価：訪花行動と花粉流動の解析から

研究課題名(英文) Ecological function of dipteran pollinators in plant community: from the perspective of pollinators behavior and pollen flow.

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)・教授

研究者番号：90463885

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,900,000円

研究成果の概要(和文)：双翅目ポリネーターの割合が異なる植物群集間で、花形質の組成を比較した。その結果、翅目ポリネーターの割合が多く、結果としてポリネーターの多様性が小さい地域ほど、植物群集における花形質の多様性も低くなる傾向が見出された。一方、ポリネーターの体表花粉及び柱頭付着花粉の分析からは、双翅目ポリネーターに受粉を依存している植物種であっても、膜翅目ポリネーターに受粉を依存している植物種とほぼ同等に、同種植物種の花粉を受け取っていることが示された。また、双翅目訪花者にも色の好みが存在し、それが種類ごとに異なることがわかった。これらの結果は、双翅目ポリネーターの送粉機能が高いことを示唆するものであった。

研究成果の概要(英文)：To investigate the ecological significance of dipteran pollinators at a community scale, we compared plant-pollinator communities where the proportion of dipteran pollinators differs. In general, diversity of flower colors, as well as the diversity of flower morphology, appeared to decrease as the rate of dipteran pollinators in pollinator community increase. Differences in the composition of flower color and morphology between communities are due to differences in the pollinator fauna in these communities. We also found that color preference of dipterans differed between species. Our survey further revealed that rate of conspecific pollen grains to the total pollen grains on the stigma of the dipteran pollinated plants was large as much as those of the hymenopteran pollinated plants. Our results suggest that dipteran pollinators play a significant role in maintenance of plant community.

研究分野：送粉生態学

キーワード：双翅目 送粉者 ポリネーター 群集

1. 研究開始当初の背景

陸上植物種の 6-8 割は、花粉の媒介を送粉動物(ポリネーター)に依存していると見積もられている(最近の見積もりは Ollerton et al. 2011 による 87.5%)。植物とポリネーターの関係が、生態系における最も重要な生物間相互作用の 1 つと言われる所以である。

しかし、ポリネーターの訪花行動に関する今までの研究のほとんどは、限られた分類群のポリネーター(膜翅目、鱗翅目、脊椎動物)を対象に行われてきた。その他のポリネーター(たとえば双翅目や鞘翅目など)に関しては、分類群に対応した大まかな訪花傾向が報告されることはあるものの、特殊な送粉共生系を構築している一部のものを除き、選好性の種間差がどの程度存在しているのかの知見は乏しい。定花性に関しては、膜翅目、鱗翅目、脊椎動物以外のポリネーターにもそうした行動様式が存在するのかわかっている。

双翅目は膜翅目を凌いで、最も個体数の多いポリネーター群として記載される傾向が強い。これらの文献で報告される双翅目ポリネーターの多くは汎存属に属しており、同属種による様々な植物種への訪花が世界各地で確認されている。こうした状況を鑑みると、双翅目ポリネーターの訪花行動に関する知見を蓄積し、彼らの訪花行動が植物群集に及ぼす効果を把握することは、ポリネーター群集の生態学的機能を評価する上で、極めて重要な課題と言える。

2. 研究の目的

本研究の目的は、双翅目ポリネーターに選好性などの、選択的な訪花傾向がどの程度存在するのかや、双翅目ポリネーターの選択的な訪花は、どのような花形質に基づいて行われているのかを明らかにすることで、双翅目ポリネーターが、植物の多種共存にどれだけ貢献しているのか、また、植物の群集構造にどのような影響を与えているのかを明らかにすることである。

3. 研究の方法

双翅目ポリネーターが優占する高山の生態系(日本、富山県中部山岳国立公園立山の室堂~浄土山周辺)と高緯度地域の生態系(スウェーデン、アビスコ国立公園)の送粉群集、および双翅目ポリネーターの割合が比較的小さい温帯草原(日本、長野県菅平高原の半自然草原)を対象に、群集内の各植物種を利用する訪花昆虫の調査、ポリネーターの形態(口吻長など)および花形質(花筒長など、花被片の反射スペクトル)の測定、を行った。また、これらの結果の一部を、過去の調査で得た、ニュージーランド南島の高山帯、モンゴルの半乾燥高原草原のデータと比較した。立山の高山帯では、5色のパントラップ(シャレに界面活性剤を入れたもの)を設置することで、双翅目訪花者の色に対する選好性

の評価を行った。さらに、ポリネーター体表花粉及び柱頭付着花粉の分析を行った。

4. 研究成果

まず、パントラップの結果からは、双翅目訪花者にも、種ごとに色の好みの違いが存在し、それが種類ごとに異なることがわかった(図1)。訪花性のハエ目は、淡黄や黄のトラップに多く捕虫されたが、明度が高い白よりも淡黄や黄を好んだことから、彼らが明度ではなく、色情報に基づいて黄系の色を好んでいたことが伺えた。また、捕虫されたハエ目の中にも黄のトラップで特に多く捕虫される種類と、淡黄と黄のトラップで同程度に捕虫される種類まで、色の好み異なるものが含まれていた。種類ごとの色の好みは、実験の日付を変えても維持される傾向があり、周囲に開花している花の種類にもほとんど依存していなかった。このため、彼らの色に対する好みは、種類ごとに特異的な性質であると思われた。

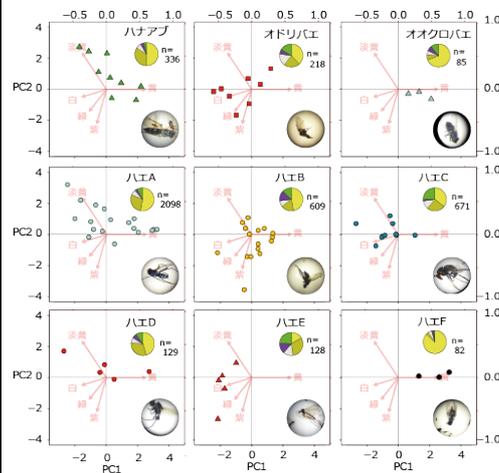


図1. 各色のトラップへの捕虫割合を主成分分析で解析した結果。ハエの種類によって異なる色を好んでいるのがわかる。

一方、ポリネーターの体表花粉及び柱頭付着花粉の分析からは、双翅目ポリネーターに受粉を依存している植物種であっても、膜翅目ポリネーターに受粉を依存している植物種とほぼ同等に、同種植物種の花粉を受け取っていることが示された。

一般に双翅目ポリネーターの多くはジェネラリストとして扱われ、膜翅目ポリネーターや鳥類ポリネーターなどに比べ、生態系サービスの観点からは評価が低い傾向にある。しかし、これらの結果は、双翅目ポリネーターの送粉機能が強く、彼らが多様であることも、地域の植物の多様性に貢献していることを示唆するものであった。

双翅目ポリネーターの割合が異なる群集間の花形質組成の比較では、双翅目ポリネーターの割合が多く、結果としてポリネーターの多様性が小さい地域ほど、植物群集における花形質の多様性も低くなる傾向が見出された。

まず、花の形態に関しては、双翅目ポリネーターの割合が多い地域（ニュージーランドの高山帯やスウェーデンの高山帯）ほど、花筒が短い花や、花筒がない皿状や碗状の花の割合が多く、群集内における花形態のバリエーションが小さいことがわかった。一方、双翅目ポリネーターの割合が少ない地域（モンゴルの半乾燥草原や長野県菅平の半自然草原）では、花筒が長い花も多く、花形態のバリエーションが大きかった。

花色に関しては、これまでに動物媒植物の花色を扱った研究には、ヒトの色覚で花色を評価してきたものが多かった。しかし、ハナバチやハエ等のポリネーターは、ヒトとは異なる色覚を有している。そこで本研究では、花の色を 300-700nm 域の反射スペクトルをもとに、ミツバチ（膜翅目）とキンバエ（双翅目）の色覚モデル（それぞれ Bee color hexagon [Chittka 1992 J Comp Physiol A 170: 533-543]モデルと Fly vision モデル [Troje 1993 Zeitschrift für Naturforsch 48:96-104]）および主成分分析を用いて評価した。

その結果、植物群集の花色組成は、地域間で大きく異なっており、地域のポリネーター群集組成と対応関係にあることが分かった（図2）。具体的には、双翅目ポリネーターの割合が多い地域ほど、花色が Bee color hexagon モデルにおける greenish および non-UVish に分類される植物種、または Fly vision モデルにおける p- および y- に分類される植物種が多く見られた。そして、膜翅目ポリネーターと鱗翅目ポリネーターの割合の多い地域ほど、花色が non-greenish や UVish、及び p+ や y+ に分類される植物種が多く見られた。ポリネーターの分類群ごとの花色に対する嗜好性を鑑みると、植物群集間の花色組成の違いは、各地域のポリネーター群集を構成する送粉者たちの、色に対する嗜好性を反映したものになっているように思われた。従ってこの結果は「各地域の植物群集の花色組成が地域のポリネーター群集の組成に応じて決定されている」という仮説を、強く支持するものと言えた。

各地域の植物群集の花色や花形態の組成がポリネーターの組成に応じて決定されているメカニズムに関しては、現時点では次の2つが考えられた。まず一つ目は、その地域に生育する各植物種の花色が、その地域のポリネーター群集の組成に応じて進化してきた結果、ポリネーター群集の組成と植物群集の花色組成が対応するようになったというものである。例えば、双翅目が優占している地域では、双翅目に送粉を依存する植物種が、他の地域よりも多くなることが期待される。こうした状況下で、各植物種の花色が、それぞれの主要な送粉者の色覚や色に対する嗜好性に合わせて進化したら、その植物群集の花色組成は、白や黄色に偏ったものになるだろう。事実、双翅目が優占するニュージーラ

ンドでは、リンドウ科やキキョウ科、ムラサキ科、アカバナ科といった、他の地域では青や紫の花色を持つことが多い分類群に属する植物種ですら、白や黄色の花色を持つことが多い。これは、ニュージーランドという隔離された地域の中で、もともとは膜翅目や鱗翅目に送粉を依存していたと思われるこれらの植物種の花色さえも、双翅目の色覚に合わせるよう進化した結果だと考えるのが妥当である。このように、現在の植物群集に見られる花色組成が、ポリネーター群集の組成に応じた各植物種の進化によってもたらされたという考えは、少なくとも一部の植物群集では当てはまる事実と言えそうである。

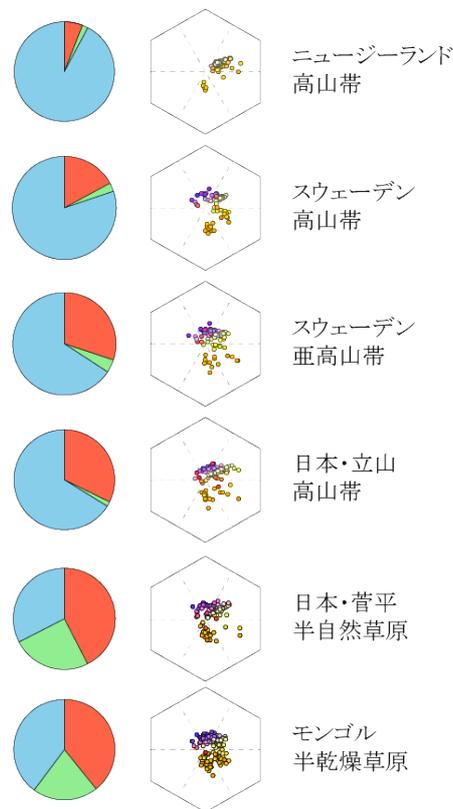


図2 各調査地域の送粉者の組成（左）と各植物種の花色（右）
 花色は膜翅目の色相モデルの一つである Bee color hexagon (Chittka 1992) 上にプロットしてあるが、プロットの色は、ヒトの色覚で見た時の色に概ね対応するようにした。双翅目送粉者の割合が高い地域ほど、ヒトの色覚で見たときの白や黄色の花の割合が多く、膜翅目の色覚上における色の多様性が低いことが見てとれる。双翅目の色覚モデルや主成分分析による解析でも、これと矛盾しない結果が得られている。

ポリネーター群集の組成と植物群集の花色組成が対応するようになった二つ目のメカニズムとして挙げられるのは、ポリネーター群集の組成が、どのような形質をもつ植物種がそこに定着できるのかを決定してきたというものである。例えば双翅目が優占している地域には、青や紫の花色を持つ植物種よりも、白や黄色の花色をもつ植物種よりも定着し易いだろう。逆に、膜翅目や鱗翅目が多い地域では、そうでない地域よりも、青や紫の花色を持つ植物種が定着しやすいたことが予想される。つまり、現在の各植物群集に見られる花色組成は、その群集内における各植物

種の進化によってもたらされたわけではなく、周囲からその地域に植物種が侵入してきた時に、その地域のポリネーター相に適合した花色を持つ植物種が、優先的に定着した結果もたらされたのかもしれない。現状の解析からは、2つのメカニズムのどちらが、送粉者群集の組成と植物群集の花組成の対応の原因として重要であるのかを決定することはできないが、おそらく、2つのメカニズムの両方が、ポリネーター群集の組成と植物群集の花組成の対応を生み出して来たのだろう。今後、各植物種の祖先形質を推定したり、地域間で植物群集を構成する植物分類群の組成を比較したりすることで、2つのメカニズムの相対的な重要度が明らかになると期待している。

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3件)

Toju H, Yamamoto S, Tanabe AS, Hayakawa T, Ishii HS (2016) Network modules and hubs in the symbiont fungal biome of plant roots. *Journal of the Royal Society Interface* 13: 20151097 査読有
doi:10.1098/rsif.2015.1097

Toju H, Tanabe AS, Ishii HS (2016) Ericaceous plant-fungus network in a harsh alpine-subalpine environment. *Molecular Ecology* 25: 3242-3257 査読有
doi: 10.1111/mec.13680

Tsujimoto SG, Ishii HS (2017) Effect of flower perceptibility on spatial-reward associative learning by bumble bees. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 71:105 査読有
doi: 10.1007/s00265-017-2328-y

[学会発表](計11件)

Kudo G, Kawai Y, Ishii H 「Phenology structure in the fly world: flowering pattern of alpine plant communities in New Zealand<一般講演:口頭>」第63回日本生態学会(仙台) D2-08 2016年3月

辻本翔平・徳江誠・石井博「第3の花の存在が、マルハナバチの訪花行動を介して無報酬花と報酬花の関係性に与える影響 ~人工花を用いた閉鎖系実験~<一般講演:ポスター>」第63回日本生態学会(仙台) p1-114 2016年3月

中村友香・増田光・久保田将裕・居村尚・石井博「高山帯で採餌するマルハナバチは高山帯で営巣しているのか?: フィーダーを用いた営巣場所の推定と各標高帯における花資

源利用フェノロジーからの考察<一般講演:ポスター>」第63回日本生態学会(仙台) p1-117 2016年3月

日下石碧・丑丸敦史・石井博「高山帯と低地帯(里草地)で訪花昆虫相・送粉効率は異なるのか?<一般講演:ポスター>」第63回日本生態学会(仙台) p2-183 2016年3月

角屋真澄・辻本翔平・久保田将裕・渡邊祐人・工藤岳・石井博「虫媒花における、花色と形態の相関進化<一般講演:ポスター>」第64回日本生態学会(東京) 2017年3月

渡邊祐人・辻本翔平・久保田将裕・角屋真澄・工藤岳・石井博「ポリネーター相の違いが生み出す、群集間の花色組成の違い<一般講演:ポスター>」第64回日本生態学会(東京) 2017年3月

辻本翔平・石井博「花の見つけやすさが、マルハナバチによる報酬量と位置の連合学習に与える影響<一般講演:ポスター>」第64回日本生態学会(東京) 2017年3月

久保田銀河・酒徳昭宏・甲山哲生・辻本翔平・石井博「マルハナバチタマセンチュウによるマルハナバチ女王の移動分散抑制の証拠<一般講演:ポスター>」第49回種生物学シンポジウム(福井) 2017年12月

辻本翔平・石井博「花の見つけやすさが、マルハナバチの報酬量と位置との連合学習に与える影響<一般講演:ポスター>」第49回種生物学シンポジウム(福井) 2017年12月

辻本翔平・角屋真澄・石井博「双翅目訪花者に色への好みはあるのか?-パントラップを用いた検証-<一般講演:ポスター>」第65回日本生態学会(札幌) 2018年3月

角屋真澄・辻本翔平・久保田将裕・渡邊祐人・伏黒陽大・平岩将良・丑丸敦史・工藤岳・石井博「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-<一般講演:ポスター>」第65回日本生態学会(札幌) 2018年3月

[図書](計0件)

[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：
取得年月日：
国内外の別：

〔その他〕
ホームページ等

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）・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・地球環境科学研究所・准教授

研究者番号：30221930

丑丸 敦史 (USHIMARU, Atsushi)

神戸大学・大学院人間発達環境学研究科・教授

研究者番号：70399327

(4) 研究協力者

なし