

令和 3 年 6 月 22 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2016～2020

課題番号：16H04830

研究課題名(和文) 花香が明らかにする二つの異なる送粉者への特殊化：「絞り込み型」と「新規獲得型」

研究課題名(英文) Pollinator

研究代表者

酒井 章子 (Sakai, Shoko)

京都大学・生態学研究センター・教授

研究者番号：30361306

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 10,700,000円

研究成果の概要(和文)：送粉生態学の中心的課題である植物の送粉者に対する特殊化は、その条件や要因について未だ定説はない。異なる特殊化過程が区別せずに議論されていることが、その理解を阻んでいると考えた。本研究では、多くの植物を訪れる動物の一部だけを使う絞り込み型と、他の植物が送粉者として利用しない動物を送粉者として利用する新規獲得型の区別を提案した。まず絞り込み型が起こる条件をゲーム理論を用いて検討し、同じ要因では新規獲得型が進化しないことを示した。また、新規獲得型の事例としていくつかの植物について、送粉者と植物の相互作用を、特に花香に焦点をあてて調査し、特殊な送粉様式の進化・維持に寄与している花香成分の特定を試みた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究ではまず、特殊化のおこる条件を検討した。特に注目したのは、送粉サービスの需要と供給のバランスである。絞り込み型では、送粉者が十分入るときにのみ特殊化できることが示された。一方、新規獲得型の特殊化は、むしろ送粉者が足りないときに進化することが示唆された。本研究では、新規獲得型の例であると考えられる、繁殖場所を報酬として送粉者に提供する送粉様式(オオバギ)、動物を騙す送粉様式(オルキダント、ウマノスズクサ)を持ついくつかの植物について、送粉者と植物の相互作用を調べた。オオバギやオルキダントでは、特殊な花香成分の寄与が示唆された。

研究成果の概要(英文)：Specialization of plants to pollinators has been a central issue in pollination ecology for a long time. However, its conditions and factors have not clearly been explained, possibly because different specialization processes are discussed without distinguishing between them. In this study, we proposed two different processes of specialization: 1) exclusion, in which the plant specializes by selecting some visitors as pollinators while excluding others, and 2) recruitment, in which the plant recruits an animal that are not used as pollinators by other plants as a new pollinator. First, we examined the conditions for specialization using game theory. The model revealed that the conditions for the two processes are different. We also investigated plant-pollinator interactions in selected plants of "recruitment" type, and identify floral scent compositions to evaluate its contributions to the evolution and maintenance of their specialized pollination systems.

研究分野：生態学

キーワード：送粉ネットワーク 化学生態学 花香 送粉様式

## 様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

現在見られる花・花序形質の多様性は、いかに効率的に同種他個体との花粉の授受を達成するかが選択圧となって進化してきたと考えられている。とくに、花粉媒介を担いうる多様な潜在的送粉者が存在する中で、限られた動物のみと関係を結ぶ「特殊化」は、被子植物の多様化の歴史において繰り返し進化しており、植物送粉者の共進化の重要な特徴である。しかし、どのような条件のもと、どのような要因によって特殊化が起こるのかについては、一致した見解はない。

この送粉生態学の中心的課題にいまだ答えられていないのは、異なる特殊化過程が区別せずに議論されているためである可能性がある。主に理論的な研究で想定されている特殊化は、多数の動物種に送粉されていた植物が、そのうちの送粉効率、費用対効果の高い一部のみに送粉されるように進化する（絞り込み型）というものである。この特殊化はいろいろな植物群に見られ、長舌の昆虫によって送粉される花はその代表的なものである。この場合では、植物側は少数の種に送粉を頼っているのに対し、動物側は多数の植物を利用する。

もう一つは、新しい報酬を進化させたり騙したりすることによって、それまでとまったく違った送粉者を獲得する（新規獲得型）特殊化である。花序の上で繁殖する動物によって送粉される植物、腐肉の匂いで腐肉食昆虫を騙して誘引する植物などがこれに含まれる。この関係では、少なくとも特殊化が起きた段階では他の植物と送粉者を共有することはなく、他の植物種との送粉者をめぐる競争の緩和が特殊化のメリットとなる。新規獲得型は限られた分類群でのみ、繰り返し起きている。とくに、熱帯に分布の中心を持つラン科、サトイモ科、トウダイグサ科などで、送粉者や報酬の種類や有無の異なる新規獲得型が見られる点で興味深い。

近年、植物送粉者ネットワークの形成（どの種がどの種と相互作用するのか）において、花香が果たす役割の重要性が明らかになってきた。植物は、幅広い訪花性動物を誘引する成分（共通成分）を共有する一方で、特殊な成分（Private channel）で限られた動物のみを誘引したり、共通成分の比率を変えて誘引する動物を変えたり、忌避効果のある成分で一部の訪花者を遠ざけたりして、特定の送粉者との関係を維持している。これまで Private channel は、新規獲得型のみで報告されている。新規獲得型が少数の分類群に偏っているのは、新しい花香成分の獲得しやすさの系統的な違いのためかもしれない。

### 2. 研究の目的

本研究では、上に述べた絞り込み型と新規獲得型で、その進化的条件を理論的に検討すること、また絞り込み型と新規獲得型の送粉様式の花成分の特徴を明らかにすることを目的とした。

### 3. 研究の方法

本研究では、絞り込み型の特殊化については、ゲーム理論を用いた解析により、その進化条件を検討した。新規獲得型については、いくつかの例について送粉様式について詳しく調べるとともに、花香の分析を行い、鍵となる成分を推定した。

### 4. 研究成果

#### (1) 絞り込み型：植物送粉者ネットワークの理論的解析

植物がどのような条件のもとで質の高い送粉サービスを得られるよう進化できるのか、ゲーム理論に基づいたモデルを解析することで検討した。このモデルでは、複数の植物種、複数の昆虫種がプレイヤーとなり、それぞれが利得にもとづいて、だれと取引するのかを決める。

特に注目したのは、送粉サービスの需要と供給のバランスである。サービスが十分供給されていて余り気味のときには、いわば買い手市場のような状況になり、買い手である植物は、蜜・花粉を与える昆虫を選ぶことで、受けるサービスの質を高めることができる。しかし、サービスが足りない売り手市場では、買い手はより好みできず、全体のサービスの質は下がってしまう。このとき植物は、昆虫をお互いに使い分けた方が得になるにも関わらず、取り合って損をしてしまう。このような状況を、ゲーム理論でよく知られている囚人のジレンマという状況とよく似ていることから、「送粉のジレンマ」と名付けた（図1）。

#### (2) 新規獲得型：特殊な送粉者を利用する植物とその花香

新規獲得型の植物として、オオバギ（トウダイグサ科、リュウキュウウマノスズクサ・アリマウマノスズクサ（ウマノスズクサ科）、オルキダント（ロウイア科）について、送粉者と植物の関係を調べた。

#### A. オオバギ（トウダイグサ科）

雌雄異株のトウダイグサ科のオオバギでは、開花している花序にはクロヒメカメムシ（クロヒメ）、アカヒメチビカスミカメ（アカヒメ）が多数存在すること、花序から分泌される花蜜が報酬となっていること、前者のカメムシのみが送粉に貢献することが明らかとなっていたが、送粉者が植物上で繁殖する blood-site pollination と呼べるのかどうかは明らかではなかった。

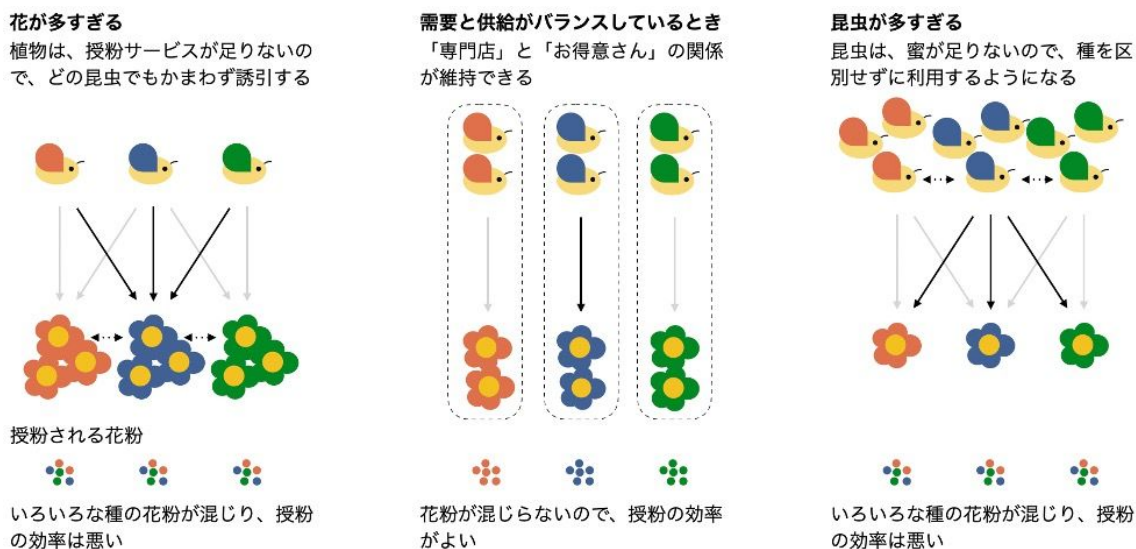


図1．絞り込みによる特殊化がおこる条件を検討した理論研究の概要。

本研究では、オオバギ上のクロヒメハナカメムシの個体群動態、花香、クロヒメとアカヒメの関係性を奄美大島において調査した。

いずれの種においても、開花の2週間以上前から成虫・幼虫が観察されたことから、クロヒメ、カスミカメともにオオバギの花序上で開花前から繁殖を行っていた。したがって、オオバギは送粉者が植物上で繁殖する blood-site pollination の送粉様式を持つといえる。他の多くの blood-site pollination とは異なり、開花前から送粉者を繁殖させることで個体数を増やしている点で、オオバギの送粉様式は興味深い。

送粉に直接寄与しないアカヒメは、クロヒメの餌となって送粉に間接的に寄与しているのではないかと考え、捕食実験および安定同位体分析によってこれを検討した。その結果、1) クロヒメは非常に弱った個体あるいは死体のアカヒメを捕食するが、アカヒメはほとんど捕食をしない、2) 開花ピークにカメムシ両種の密度が高くなったときに、クロヒメのみで同位体比が上昇した、ということが明らかになった。これらから、クロヒメは機会があればアカヒメを捕食するが、近縁のタイリクヒメハナカメムシなどに比べると肉食性は弱いこと、アカヒメはほとんど肉食しないことが示唆された。

オオバギの雄花序から採集した花香には主にリモネン、オシメン、 $\alpha$ -コパエン、ブチルシクロヘキシルの4つの成分が含まれていた。リモネンやオシメンは昆虫の誘引に寄与する花香の成分であるという報告が多数挙げられており、特殊な花香成分とはいえない。 $\alpha$ -コパエンはホソヘリカメムシ科やカスミカメムシ科などのカメムシ類の摂食行動を促進させると報告されており、オオバギの送粉におけるカメムシの利用に寄与している可能性がある。

## B. ウマノスズクサ属（ウマノスズクサ科）

ウマノスズクサ属は、世界の熱帯 - 亜熱帯を中心におよそ500種以上知られており、送粉者の餌や産卵場所に擬態した花香によって誘引されたハエ目の昆虫により送粉される。開花直後は雌で、誘引されたハエは花の中にとどまるが、雄になると花から開放される。ウマノスズクサ亜属では、毛の脱落が閉じ込め開放の変化に関わるが、オオバウマノスズクサ亜属では、雌期と雄期で目立った形態的变化は認められず、閉じ込め開放の変化の機構はわかっていない。

本研究で、蜜腺をとりぞいたリュウキュウウマノスズクサの花に訪花者のハエを導入すると、雌期の花に導入されたハエの全ては2時間が過ぎても花から脱出できないが、雄花に導入されたハエは花から脱出できた。そこで花表面を電顕で観察したところ、雌期には花筒の内側表面に突起が見られたが、雄期にはその突起が萎んで平坦に近くなるという違いが見られた。このように時間的に変化する表面構造が、送粉者の閉じ込め開放の変化と腐食性昆虫による送粉を可能にしたと考えられる。

花香については、リュウキュウウマノスズクサ・アリマウマノスズクサの2種について、テナックスやモノトラップを用いて花香の採集を試みたがうまく十分量を捕集できず、分析する

ことはできなかった。

### C. オルキダント

オルキダントは糞虫を糞あるいは腐肉に似た匂いで誘引し、送粉者として利用していると考えられている。人の鼻にも感じられる独特の花香を持つが、その成分は調べられていなかった。ボルネオ島のランビル国立公園で、テナックスおよびモノトラップを使って捕集し GC-MS によって分析をおこなった。送粉者の誘引に寄与していると考えられる物質としては、Butanoic acid のほか、糞中に含まれることが知られている para-cresol も検出された。そのほかにも、誘引への寄与は低いと思われるが、直鎖飽和炭化水素も含まれていた。未同定成分も多数あり、今後分析を重ねていく必要がある。

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 4件/うち国際共著 2件/うちオープンアクセス 1件）

|   |                           |
|---|---------------------------|
| 1. 著者名<br>Ushio, M., Osada, Y., Kumagai, T. O., Kume, T., Pungga, R. A. S., Nakashizuka, T., Itioka, T., Sakai, S.                      | 4. 巻<br>35                |
| 2. 論文標題<br>Dynamic and synergistic influences of air temperature and rainfall on general flowering in a Bornean lowland tropical forest | 5. 発行年<br>2020年           |
| 3. 雑誌名<br>Ecological Research   | 6. 最初と最後の頁<br>17-29       |
| 掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子）<br>10.1111/1440-1703.12057  | 査読の有無<br>有                |
| オープンアクセス<br>オープンアクセスとしている（また、その予定である）   | 国際共著<br>該当する              |
| 1. 著者名<br>Nagaoka Nobuyuki, Naoe Shoji, Takano-Masuya Yu, Sakai Shoko   | 4. 巻<br>287               |
| 2. 論文標題<br>Green greenhouse: leaf enclosure for fruit development of an androdioecious vine, <i>Schizopepon bryoniifolius</i>           | 5. 発行年<br>2020年           |
| 3. 雑誌名<br>Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences   | 6. 最初と最後の頁<br>1718-1718   |
| 掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子）<br>10.1098/rspb.2020.1718   | 査読の有無<br>有                |
| オープンアクセス<br>オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難  | 国際共著<br>-                 |
| 1. 著者名<br>Metelmann Soeren, Sakai Shoko, Kondoh Michio, Telschow Arndt  | 4. 巻<br>23                |
| 2. 論文標題<br>Evolutionary stability of plant-pollinator networks: efficient communities and a pollination dilemma                         | 5. 発行年<br>2020年           |
| 3. 雑誌名<br>Ecology Letters   | 6. 最初と最後の頁<br>1747 ~ 1755 |
| 掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子）<br>10.1111/ele.13588  | 査読の有無<br>有                |
| オープンアクセス<br>オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難  | 国際共著<br>該当する              |
| 1. 著者名<br>Sakai Shoko, Kitajima Kaoru   | 4. 巻<br>34                |
| 2. 論文標題<br>Tropical phenology: Recent advances and perspectives   | 5. 発行年<br>2019年           |
| 3. 雑誌名<br>Ecological Research   | 6. 最初と最後の頁<br>50 ~ 54     |
| 掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子）<br>10.1111/1440-1703.1131   | 査読の有無<br>有                |
| オープンアクセス<br>オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難  | 国際共著<br>-                 |

〔学会発表〕 計4件（うち招待講演 1件 / うち国際学会 2件）

|   |
|---|
| 1. 発表者名<br>鎌田 一徹, 木庭 啓介, 酒井 章子                |
| 2. 発表標題<br>オオバギの送粉共生：植物と花序で繁殖する 2 種のカメムシの三者関係 |
| 3. 学会等名<br>第67回日本生態学会                         |
| 4. 発表年<br>2020年                               |

|  |
|--|
| 1. 発表者名<br>Shoko SAKAI   |
| 2. 発表標題<br>Different pathways for specialization under pollination dilemma                       |
| 3. 学会等名<br>43rd New Phytologist Symposium Interaction networks and trait evolution (招待講演) (国際学会) |
| 4. 発表年<br>2019年  |

|  |
|--|
| 1. 発表者名<br>鎌田 一徹, 酒井 章子  |
| 2. 発表標題<br>オオバギの送粉生態：花序で繁殖する2種のカメムシの関係   |
| 3. 学会等名<br>マクロ生物学百花繚乱 ~世界一周~ Symposium of Integrative Biology: World Tour (国際学会) |
| 4. 発表年<br>2019年  |

|   |
|---|
| 1. 発表者名<br>Nobuyuki Nagaoka, Shoji Naoe, Yu Takano-Masuya, *Shoko Sakai   |
| 2. 発表標題<br>Green greenhouse for fruit development of an annual androdioecious liana Schizopepon bryoniifolius and its relationship with sex ratio |
| 3. 学会等名<br>日本生態学会第65回全国大会   |
| 4. 発表年<br>2018年   |

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

|           | 氏名<br>(ローマ字氏名)<br>(研究者番号)                       | 所属研究機関・部局・職<br>(機関番号)              | 備考 |
|-----------|---|------------------------------------|----|
| 研究<br>分担者 | 乾 陽子<br><br>(Inui Yoko)<br><br>(10343261)       | 大阪教育大学・教育学部・准教授<br><br><br>(14403) |    |
| 研究<br>分担者 | 岡本 朋子<br><br>(Okamoto Tomoko)<br><br>(50588150) | 岐阜大学・応用生物科学部・助教<br><br><br>(13701) |    |

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

| 共同研究相手国 | 相手方研究機関  |  |  |  |
|---------|----------|--|--|--|
| ドイツ     | ミュンスター大学 |  |  |  |
| マレーシア   | サラワク森林局  |  |  |  |
| 英国      | リバプール大学  |  |  |  |