

令和 2 年 4 月 27 日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2017～2019

課題番号：17K07551

研究課題名(和文) フェノロジカルミスマッチの発生メカニズムと送粉系機能への影響評価

研究課題名(英文) Clarification of the mechanism of phenological mismatch and its impacts on pollination systems

研究代表者

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

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,700,000円

研究成果の概要(和文)：冷温帯林春植物の開花時期と越冬マルハナバチのフェノロジカルミスマッチが起こるメカニズムを、長期観察と除雪実験により検証した。開花は雪解け後の地表積算温度で説明され、ハチの出現時期は土壌温度が閾値に達した日で説明できた。両者のミスマッチは、雪解けが早く起こるが土壌温度が緩やかに上昇するときに起きていた。

高山生態系では、雪田植物群集の開花時期は雪消消失速度によって年変動したが、マルハナバチの活性時期の変動は小さかった。ミスマッチは雪解けが早い年に、開花がハチのコロニー発達に先行することによって生じた。ミスマッチはポリネーターの季節性よりも開花の進行が早まることによって生じることが明らかになった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

地球温暖化が生態系に及ぼす影響のひとつに、生物の季節性攪乱がある。様々な生物でフェノロジーの早期化が報告されてきたが、それが生態機能に及ぼす影響については不明点が多かった。最も重要な生態系サービスのひとつである送粉機能は、ポリネーターと植物の季節的ミスマッチにより低下する。本研究では、寒冷圏生態系の重要なポリネーターであるマルハナバチに受粉を依存している北方林の春植物と高山植物を対象にして、温暖気候下で両者にミスマッチが起きることを実証し、その発生メカニズムを解明することができた。この成果は学術的な意義に留まらず、気候変動が生態系に及ぼす影響を広く社会に伝えるメッセージになると期待される。

研究成果の概要(英文)：The mechanism of phenological mismatch between spring ephemeral and overwintered bumble bees was revealed based on the long-term monitoring and the snow removal experiment in a deciduous forest. Flowering onset was explained with surface thermal degree-days after snowmelt, while bee emergence was determined by soil temperature. Phenological mismatch in early spring occurred when snow melted early but subsequent soil warming progressed slowly. Seed-set success of plants was strongly related to the extent of mismatch.

In the alpine ecosystem, flowering period of snowbed communities highly varied from year to year reflecting the fluctuation of snowmelt time. However, seasonal dynamics of bees were more conservative. Mismatch occurred in early-snowmelt summer in which flowering progressed rapidly and bee populations increased after the major flowering period. In both cases, therefore, acceleration of flowering phenology more than bee phenology is a major cause of mismatch.

研究分野：植物生態学、気候変動生態学、送粉系生態学

キーワード：気候変動 フェノロジー 送粉系 生物間相互作用 高山生態系 ポリネーター

1. 研究開始当初の背景

寒冷圏に生育する植物群集の開花フェノロジーは気温と雪解け時期によって規定されており、わずかな開花時期の違いが植物の繁殖成功度に強く作用する。温暖化に伴う気温上昇と雪解けの早期化は、開花時期の早期化と開花期間の短縮をもたらす、群集スケールでフェノロジー構造を大きく変化させる。一方で、気候変動に対するポリネーターの応答についての研究例はわずかであり、季節性の攪乱が植物-昆虫相互作用に及ぼす影響を予測するためのデータは極めて不足している。ポリネーターによる送粉作用は陸域生態系における根本的な生態系機能であり、気候変動によって現存する送粉系がどのように変化するかを予測することは極めて重要である。すなわち、フェノロジカルミスマッチの発生機構とその生態系インパクトの解明は急務である。

北米を中心とした研究では、植物群集の開花時期と花粉昆虫の季節性は連動して変化し、フェノロジカルミスマッチは生じ難いとの報告例がある。一方で、研究代表者は、日本の冷温帯林や高山帯ではマルハナバチとハチ媒花植物の開花期間にフェノロジカルミスマッチが生じることを報告してきた。これらの知見の違いが生じた原因として、季節の周辺部(初期と後期)のミスマッチを検出できているかどうか、ポリネーターの生活環を考慮しているか、地域生態系に特有のフェノロジー構造を考慮しているか、等の検討が必要である。北方林や高山生態系は、寒冷多雪な冬と温暖湿潤な夏に特徴づけられており、季節変化が顕著である。従って、フェノロジーの変化も生育シーズンの初期と後期で特に激しいと予測される。雪解けのタイミングは、特に高山植物の開花フェノロジーに強く作用するので、温度の効果と消雪時期の効果を区別することが重要となる。このような生態系の構造を十分考慮した温暖化影響予測が必要である。

寒冷圏生態系における主要なポリネーターは、マルハナバチ類である。ハチ媒植物は種間で開花時期の重複を減らすようにシーズン初期と後期に広くシフトしている傾向がある。したがって、シーズン末端に開花するハチ媒花植物で特にミスマッチが起こりやすいと予想される。また、コロニーを形成するマルハナバチなどの社会性昆虫は、短い生活環を持つ単独性の昆虫に比べて季節変動への順応性が低く、フェノロジカルミスマッチが生じやすいと予測される。さらに、コロニー成長時期の花資源量や気候環境は、働きバチや生殖虫(新女王とオスバチ)の出現時期や頻度にも影響すると考えられる。これらのことから、気候変動に対するポリネーターと植物の共生関係は、マルハナバチ媒送粉系で脆弱であると考えられる。

2. 研究の目的

本研究は、気候変動に伴う高山植物群集の開花フェノロジーと花粉媒介昆虫(ポリネーター)の訪花活性の季節同調性の攪乱、すなわちフェノロジカルミスマッチが発生するメカニズムを解明し、フェノロジー攪乱が生態系機能に及ぼす影響の評価を目的とする。

申請者がこれまでに北海道の北方林と大雪山系で集積した長期フェノロジーデータ、結実データ、気象データの解析を行い、寒冷圏生態系における植物とポリネーターのフェノロジカルミスマッチの発生メカニズムの解明と、フェノロジカルミスマッチが生態系に及ぼす影響の検出を試みる。具体的には、(1)北方林で雪解け直後に開花する春植物と越冬したマルハナバチ女王の出現時期のフェノロジカルミスマッチ発生要因を解明すること、(2)高山生態系の風衝地植物群集と雪田植物群集の開花フェノロジー変動要因を解明し、気候変動に対するフェノロジー改変を予測するモデルを構築すること、そして(3)マルハナバチのワーカー発生時期と高山植物群集の開花時期の同調性を解析し、両者の間に生じるフェノロジカルミスマッチの発生メカニズムを解明することを目的とする。

3. 研究の方法

(1)北方林の春植物に関する研究は、エゾノエンゴサク(ケシ科)と越冬女王バチの出現時期のミスマッチに着目した。申請者が1999年から札幌近郊の野幌自然林で行っている調査を継続し、除雪処理によって開花時期を早める除雪実験との結果も合わせ、春植物の開花を規定する要因と、マルハナバチが越冬から目覚める時期を規定する要因の解析を行った。そして、ミスマッチによりどの程度結実率が制約されるのかを解析した。

(2)高山植物群集の開花パタンの研究は、北海道大雪山系の黒岳と赤岳に設置した長期モニタリングプロットで行った。積雪の少ない風衝地植物群集と遅くまで雪が残る雪田植物群集に固定調査プロットを設定し、毎年季節を通して数日間隔で高山植物の開花状況を記録した。さらに、調査地に設置した自動撮影カメラによる雪解け進行パターンならびに主要種の開花フェノロジーを記録した。得られた開花情報を現地で観測した気温と雪解け時期のデータと対応させて、個々の種レベルで開花応答を解析し、温度と雪解け時期の変化に対する群落レベルの開花パターンを

予測した。

(3)マルハナバチと開花時期の同調性に関する研究は、高山植物群集の開花調査地周辺部において、ライトランセクト法によるマルハナバチ類の訪花頻度ならびに種構成の調査を定期的に行った。これまで大雪山で蓄積されたモニタリングサイト 1000 の蓄積データ(2011 年以降)と合わせ、マルハナバチ類の訪花頻度の経年変動の解析を行い、ワーカーの主要利用植物である雪田植物群集の開花パターンとの同調性を分析した。

4. 研究成果

(1)北方林の春植物に関する研究：長期観察データの解析により、雪解けの早期化に伴いエゾエンゴサクの開花時期とマルハナバチの出現時期はともに早まったが、その傾向は開花時期の方が顕著であった。その結果、春の雪解けが早い年には開花日がハチの出現日よりも早まる、季節的ミスマッチが起こることが判明した。そして両者のミスマッチが大きくなるに伴い、エゾエンゴサクの結実率が低下することが確かめられた。これはハチによる受粉がうまく行われなかったことによるものであった。除雪実験によって開花時期を早めた場合にも同様の傾向が再現され、開花時期とハチの出現時期のミスマッチは春植物の種子生産に影響することが実証された。

開花時期は雪解け時期に強く影響され、雪解け後の気温が高い時にはわずか数日で開花した。一方で、地中で越冬するマルハナバチは地温が6度に達した時に出現することが判明した。積雪下では地温は1~2度に保たれており、雪解け後にゆっくりと上昇するが、雪解けが早く起きた年には地温の上昇速度が緩やかになる傾向があり、その結果、雪解けが早い年にはマルハナバチの出現に先立って開花が起こる、季節的ミスマッチが生じやすいことが明らかになった。

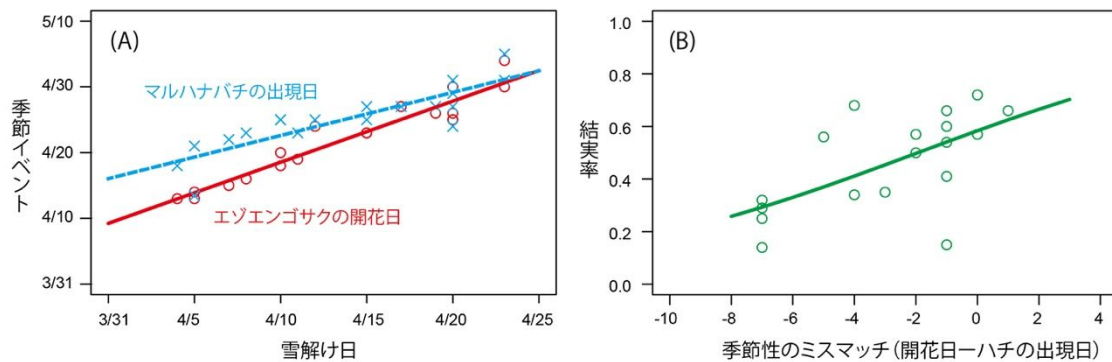


図1. 春植物エゾエンゴサクの開花日と越冬したマルハナバチの出現日間に生じる季節性のミスマッチ。(A) 雪解けが早い年にはエゾエンゴサクの開花もマルハナバチの出現も早まるが、開花がより早く起きて両者のミスマッチが生じる。(B) わずか数日のミスマッチによってエゾエンゴサクは受粉に失敗し、結実率は顕著に低下する。

(2)高山植物群集の開花パターンの研究：風衝地植物の開花開始は、それぞれの種に特有の積算温度によって表され、温度が高いほど開花の進行が促進された。1度の気温上昇により、風衝地植物群集の開花期間は4日間短縮されると予測された。一方で、雪解けの遅い雪田植物の開花開始は、積算温度よりも雪解け時期の影響を強く受け、雪解け時期の変動により開花時期も大きく変動することが分かった。高山生態系全体の開花パターンは、シーズン前半にピークとなる風衝地植物群集と後半にピークとなる雪田植物群集の組み合わせで構成されている。前者は温度に、後者は雪解け時期に応答して開花時期が変動することが明らかにされた。1度の気温上昇と10日間の雪解け早期化が起こった場合、高山帯全体の開花期間は5日間短縮されるという予測が得られた。この研究により、気温だけでなく積雪期間の変動によって高山帯の開花構造が改変されるメカニズムを解明することができた。

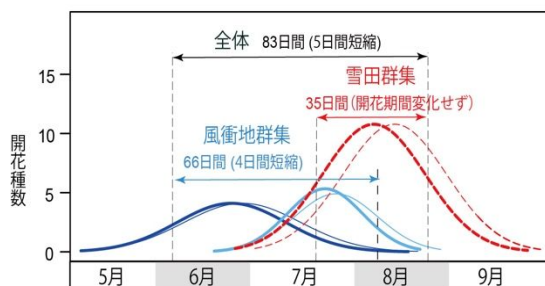


図2. 気候変動に対する高山植物群集の開花パターン予測。細線が現在、太線は「気温1度上昇と10日間の雪解け早期化」で予測される開花パターン。

風衝地群集は早咲き種(紺色)と遅咲き種(水色)に分けて示す。雪田群集は赤色で示す。

気温上昇により、風衝地群集の開花期間は4日間短縮。雪田群集の開花期間は変わらず、開花時期がシフトする。高山帯全体の開花期間は5日間短縮されると予測された。

(3)マルハナバチと開花時期の同調性に関する研究：マルハナバチのワーカーは7月後半から現れ、7月中旬以降に開花が始まる雪田植物群集を主な採餌場所として利用する。高山帯には3種の主要マルハナバチが分布しており、ワーカーの発生パターンは種間で異なっていた。高山帯で越冬・営巣するエゾオオマルハナバチは、営巣期の気温が高いほど働きバチの発生は早まり、暖かく雪解けの遅い夏に個体数が増加した。低標高で越冬し、高山帯で営巣するエゾヒメマルハナバチは、暖かく雪解けの遅い夏に個体数が増加し、営巣期に氷点下になる頻度が高いと個体数は減少したが、働きバチの発生時期は環境に影響されなかった。一方で、低標高で越冬・営巣し、高山帯には採餌に訪れるエゾナガマルハナバチは、ワーカーの発生時期・個体数ともに環境との関連性は見られなかった。ワーカー発生ピークと雪田植物群集の開花ピークとのミスマッチのリスクは、雪解けの早期化により高まることが明らかとなった。しかし、ミスマッチに対する脆弱性はマルハナバチ種により異なり、高山帯で生活環を完結するエゾオオマルハナバチは、比較的ミスマッチの影響を受けにくいことが示された。

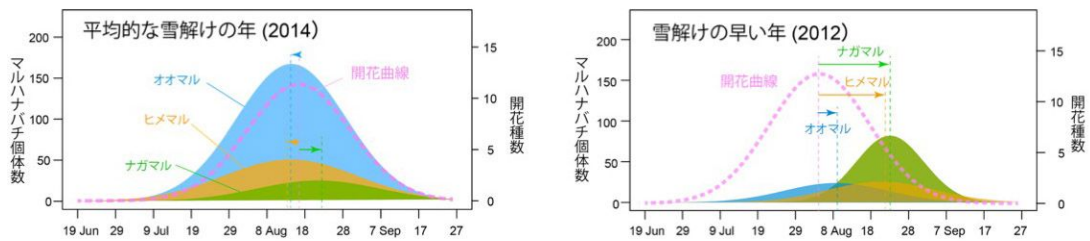


図3. 通常年(2014)と雪解けが早く進行した年(2012)の雪田植物群集の開花曲線(ピンク破線)と主要マルハナバチ3種の出現頻度の季節同調。通常年には開花ピークとマルハナバチの活性ピークは同調するが、雪解けが早い年には開花が早く進行し、マルハナバチとのミスマッチが生じる。

以上の研究により、ハナバチと植物間の送粉共生系は、気候変動によってフェノロジカルミスマッチが起こりうることを実証し、その発生メカニズムの解明に成功した。寒冷圏生態系では、植物のフェノロジーは雪解け時期の早期化により敏感に反応するが、社会性昆虫であるハナバチは開花の急速な進行には追いつけず、送粉機能が低下する可能性を明らかにできた。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計6件（うち査読付論文 4件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 0件）

| | |
|--|---------------------------|
| 1. 著者名 Kawai Yuka, Kudo Gaku | 4. 巻 105 |
| 2. 論文標題 Variations in ramet performance and the dynamics of an alpine evergreen herb, <i>Gentiana nipponica</i> , in different snowmelt conditions | 5. 発行年 2018年 |
| 3. 雑誌名 American Journal of Botany | 6. 最初と最後の頁 1813 ~ 1823 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/ajb2.1186 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス 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 - |
| 1. 著者名 工藤岳 | 4. 巻 45 |
| 2. 論文標題 ポリネーターの生息地保全と花資源の重要性 | 5. 発行年 2018年 |
| 3. 雑誌名 グリーン・エージ2018 | 6. 最初と最後の頁 2 ~ 3 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし | 査読の有無 無 |
| オープンアクセス 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 - |
| 1. 著者名 Mizunaga Yuki, Kudo Gaku | 4. 巻 185 |
| 2. 論文標題 A linkage between flowering phenology and fruit-set success of alpine plant communities with reference to the seasonality and pollination effectiveness of bees and flies | 5. 発行年 2017年 |
| 3. 雑誌名 Oecologia | 6. 最初と最後の頁 453 ~ 464 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00442-017-3946-9 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス 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 - |
| 1. 著者名 工藤岳 | 4. 巻 760 |
| 2. 論文標題 大雪山国立公園における気候変動と高山生態系の変化 | 5. 発行年 2018年 |
| 3. 雑誌名 国立公園 | 6. 最初と最後の頁 11 ~ 13 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし | 査読の有無 無 |
| オープンアクセス 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 - |

| | |
|---|------------------------|
| 1. 著者名 Kudo Gaku, Elizabeth Cooper | 4. 巻 286 |
| 2. 論文標題 When spring ephemerals fail to meet pollinators: mechanism of phenological mismatch and its impact on plant reproduction | 5. 発行年 2019年 |
| 3. 雑誌名 Proceedings of the Royal Society B | 6. 最初と最後の頁 20190573 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1098/rspb.2019.0573 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス 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 該当する |

| | |
|--|----------------------|
| 1. 著者名 Kudo Gaku | 4. 巻 170 |
| 2. 論文標題 Dynamics of flowering phenology of alpine plant communities in response to temperature and snowmelt time: Analysis of a nine-year phenological record collected by citizen volunteers | 5. 発行年 2019年 |
| 3. 雑誌名 Environmental and Experimental Botany | 6. 最初と最後の頁 103843 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.envexpbot.2019.103843 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス 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 - |

〔学会発表〕 計11件 (うち招待講演 1件 / うち国際学会 1件)

| |
|-------------------------------------|
| 1. 発表者名 工藤岳 |
| 2. 発表標題 送粉系におけるフェノロジカルミスマッチの起こり方 |
| 3. 学会等名 日本生態学会第66回全国大会 |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 川合由加・平野里佳・工藤岳 |
| 2. 発表標題 種子生産の変動が林床植物の個体群動態に及ぼす影響：エゾエンゴサクを用いた播種実験 |
| 3. 学会等名 日本生態学会第66回全国大会 |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 和久井彬実・工藤岳 |
| 2. 発表標題 北海道におけるコケモモの繁殖システムと形態特性の生態型変異 |
| 3. 学会等名 日本生態学会第66回全国大会 |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 塩谷悠希・工藤岳 |
| 2. 発表標題 同所的に生育するエゾイソツツジとヒメイソツツジの繁殖・形態特性の比較 |
| 3. 学会等名 日本生態学会第66回全国大会 |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 柴田あかり・工藤岳 |
| 2. 発表標題 マルハナバチの訪花パターンは何によって決まるのか？ 開花量と種間作用 |
| 3. 学会等名 第48回種生物学シンポジウム |
| 4. 発表年 2018年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 水永優紀・工藤岳 |
| 2. 発表標題 森林帯-高山帯エコトーンにおける開花構造と媒花タイプ間の比較 |
| 3. 学会等名 第65回日本生態学会大会 |
| 4. 発表年 2018年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 和久井彬実・工藤岳 |
| 2. 発表標題 標高が異なるコケモモ個体群間の遺伝構造と交配システムの比較 |
| 3. 学会等名 第65回日本生態学会大会 |
| 4. 発表年 2018年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 柴田あかり・亀山慶晃・工藤岳 |
| 2. 発表標題 雌性両全性異株植物における雌雄繁殖成功度の評価 - 両性花はどれだけ雄花に近いのか？ |
| 3. 学会等名 第65回日本生態学会大会 |
| 4. 発表年 2018年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 雨谷教弘・金子正美・工藤岳・久保雄広・小熊宏之 |
| 2. 発表標題 大雪山系における衛星画像を用いたハイマツとチシマザサ分布変化の定量化と将来予測 |
| 3. 学会等名 第65回日本生態学会大会 |
| 4. 発表年 2018年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 川合由加・工藤岳 |
| 2. 発表標題 環境変化に対する高山植物の個体群応答：推移行列を用いた局所的個体群動態モデル |
| 3. 学会等名 第65回日本生態学会大会 |
| 4. 発表年 2018年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 Kudo Gaku |
| 2. 発表標題 Phenological mismatch between bees and flowers early in the spring and late in the summer |
| 3. 学会等名 International Pollinator Conference (招待講演) (国際学会) |
| 4. 発表年 2019年 |

〔図書〕 計1件

| | |
|-----------------------------------|-----------------|
| 1. 著者名 日本生態学会 北海道地区会、小林 真、工藤 岳 | 4. 発行年 2018年 |
| 2. 出版社 文一総合出版 | 5. 総ページ数 228 |
| 3. 書名 生物学者，地球を行く | |

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

| | | | |
|---------|---------------------------|-----------------------|----|
| 6. 研究組織 | 氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号) | 所属研究機関・部局・職 (機関番号) | 備考 |
|---------|---------------------------|-----------------------|----|