

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 6 年 6 月 25 日現在

機関番号：14501

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2019～2022

課題番号：19H03303

研究課題名(和文) 複雑な花形態が適応的になる生態学的条件の解明：種間比較・群集間比較を通じた検討

研究課題名(英文) Adaptive significance of morphologically complex flowers in natural grassland communities

研究代表者

丑丸 敦史 (USHIMARU, ATSUSHI)

神戸大学・人間発達環境学研究所・教授

研究者番号：70399327

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,100,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、菅平高原で植物の花筒長・花色データを取得し、他の5調査地のデータと合わせて解析を行い、マルハナバチ類など大型ハナバチやチョウ類の訪花が多い群集では、複雑花が多くなり、複雑花では野外で定花性の強い大型ハナバチの訪花が多く、単純花では定花性がやや弱いハナアブや小型ハナバチに多く訪花されていた。複数の単純花で、自種開花密度の増加に伴い送粉者の訪花頻度と受粉量が増加した。一方、複雑花では自種開花密度が送粉者の訪花頻度や受粉量に影響なかった。以上は概ね仮説を支持し、複雑花が送粉者のスペシャリスト化により自種の開花密度に影響されず安定した繁殖を行うメリットを持つことが示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究で取り組んだ課題は、総説論文等で繰り返し議論された重要性な課題であるが、野外における実証研究は非常に少なかった。本研究は、申請者らが長年蓄積してきたデータに新データを加えた新しいデータセットで花形質と送粉者相の解析を定量的に行い、曖昧な議論がなされてきた仮説の頑強性について検討できた。まず、野外においてマルハナバチ類が小型ハナバチやハナアブに比べて定花性が高いことを定量的に示した点は新規性が高い。さらに、複雑花が低密度環境下でも安定した送粉成功を得ることができる点を複数の種を比較しながら明らかにした点も、送粉生態学の重要課題を解くのに必要な成果を得ることができた。

研究成果の概要(英文)：In this study, data on corolla tube length and flower color of entomophilous plants were obtained in the Sugadaira Highland, and analyzed together with data from five other survey sites. In plant communities with frequent visitation by large bees (e.g., bumblebees) and butterflies, complex flowers were more abundant. In complex flowers, large bees with strong flower constancy visited more frequently in the field, while simple flowers were more frequently visited by moderately constant bees such as honeybees and small bees. For several simple flowers, the visitation frequency of pollinators and pollen receipt increased with increasing conspecific floral density. On the other hand, for complex flowers, conspecific floral density did not affect the visitation frequency of pollinators or pollen receipt. Overall, our results support the hypothesis that complex flowers have the advantage of stable reproduction even with low conspecific floral density, due to specialization of pollinators.

研究分野：植物生態学

キーワード：複雑花 進化 送粉者 開花密度 送粉成功

様式 C - 19、F - 19 - 1 (共通)

1. 研究開始当初の背景

多様な花が群集で維持されるメカニズムを解明することは、送粉生態学や進化生態学の中心課題である。花は、放射相称花から左右相称花の進化、花弁融合による花筒の進化など、花形態の複雑化に伴い多様化してきた。古くから提唱され、最も有力とされる仮説では、単純花から複雑花への進化は、マルハナバチなどの定花性の強い動物に送粉者を限定(特殊化)することで、低い開花密度でも同種内送粉を確実にする適応だとされてきた。本仮説は、前半部の「複雑花と定花性の強い送粉者の関係」、後半部の「複雑花と同種内送粉成功の関係」に関する予測部分に分けられる。前半部に対する検証は多く行われてきたが、結果が研究ごとに異なり、一般的な結論は得られてない。その原因として、複雑性の指標とする形態形質(相称性、花筒、外形等)が研究ごとに異なっていること、複雑性の記述が定性的(花筒有/無、等)であること、形態以外の送粉者限定に寄与する花形質(色、香、報酬)の影響を無視していること、送粉者各種の定花性がきちんと把握されてないこと、などが挙げられる。そのため、複数の形態形質を定量的に扱い、形態以外の花形質も考慮し、送粉者の定花性を調べ、本当に複雑花は定花性の高い送粉者に多く訪花されているのかを検証する必要がある。一方、仮説後半部の検証結果も研究によって異なり、仮説を支持するもの、しないものが報告されている。これは、同種内送粉成功に与える競争種の個体密度の影響を考慮してこなかったためと思われる。この点を踏まえ、複雑花は、単純花に比べ、同種の開花密度の低い条件や、競争種の開花密度が高い条件でも、より確実に同種内送粉を行うことができるのかを検証することが必要である。

2. 研究の目的

本研究の目的は、「複雑花は、定花性の強い送粉者へ共生相手を限定することで、種多様性が高く、同種の開花密度の低い環境下で同種内送粉を確実にするための適応である」という仮説の包括的な検証である。本課題では、個体密度の低い場合に被りうる、同所的に開花する競争種から受ける繁殖干渉の影響も同時に扱う。

本研究では、下記の予測を検証する。

群集内で、複雑性がより高い花ほど、より限定的な送粉者機能群に訪花される。

複雑花を多く訪花する送粉者機能群(マルハナバチ、チョウ等)は、単純花へ多く訪れる送粉者機能群(ハエ目、小型ハナバチ、甲虫等)よりも、定花性が高い。

複雑花は単純花に比べ、同種の開花密度が低くても送粉成功が高く維持される。また、同所的に開花する競争種からの繁殖干渉の影響を受けづらいため、競争種の開花密度が高くても、送粉成功が高く維持される。このため、同種の開花密度が低い場合や競争種の開花密度が高い場合には、複雑花が有利になる。

3. 研究の方法

本研究では、2019年度に菅平高原のスキー場草原の虫媒植物種の花形質データベース(形態、花色、送粉者のデータ)を中心に作成し、他の地域これまで石井を中心に研究してきた同様のデータベースを合わせて、複数の花形質と主要送粉者の関係について解析を行った。

また、2020年度から2022年度、菅平高原スキー場草原において複雑花(花筒花や左右相称花)と単純花(皿状の放射相称花)を5ペアを対象として調査した。この調査では、同種および競争種の開花密度の送粉者誘引および送粉成功への影響評価を行なった。本調査では40mx50mの調査範囲内に開花する対象種の開花の空間分布と密度(範囲を2.5mx2.5mメッシュに区切り、各メッシュを方形区として全開花植物の開花数を記録した。また対象種を含むメッシュにて、各対象種への訪花観察と訪花後の柱頭の採取を行い、送粉成功を測定した。その後、自種・他種開花密度が送粉者の訪花頻度や受粉量、柱頭付着花粉に占める他種花粉の割合に与える影響について調査し、花形態間で比較を行った。

加えて2022年度から2023年度、任意に設定したプロットにおいて、多様な訪花昆虫について野外で個体ごとに訪花履歴を記録することで、異種間飛行率(定花性の指標、値が低いほど低下性が高い)を定量的に調べ、種・機能群間で比較を行った。

4. 研究成果

菅平高原の半自然草地の植物137種分の花筒長・花色データを取得し、他の5調査地のデータと合わせて解析を行い、マルハナバチ類など大型ハナバチやチョウ類の訪花が多い群集では、長花筒花や青色花が多くなること、複雑花(青色の長花筒花)ではマルハナバチ類など大型ハナバチやチョウ類の訪花が多く、複雑花(白色・黄色の皿型花)ではハナアブ類等ハエ目に訪花される種が多いことを見出し、概ね、複雑花はスペシャリストとされるマルハナバチ類など大型のハナバチ類に送粉者に訪花されていることを明らかにした(図1)。

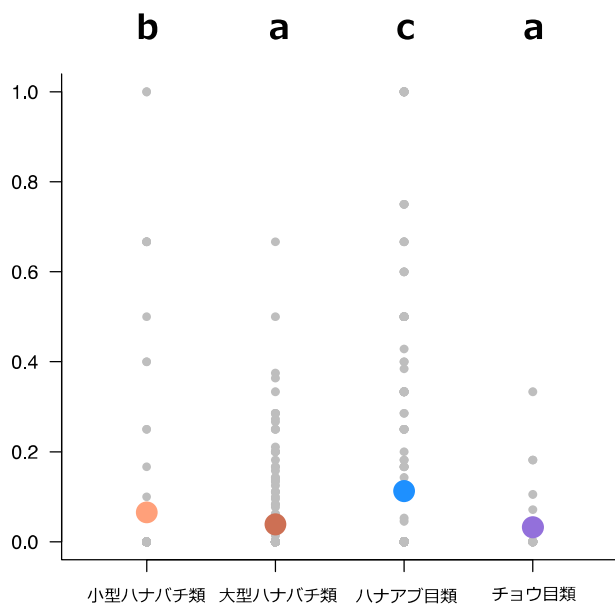


図1 小型ハナバチ、大型ハナバチ類、ハナアブ目類、チョウ目類の異種間飛行率

さらに、管平で多く訪花の見られた大型ハナバチ類、小型ハナバチ、ハナアブの定花性を比較した研究では、スペシャリスト送粉者とされる大型ハナバチ類は、ジェネラリスト送粉者とされる小型ハナバチ類やハナアブ類に比べて同種間飛行率は高かったものの、ジェネラリスト送粉者でも、特定種の花を多く連続的に訪花する行動がみられることが明らかになった。

また、多くの単純花では自種開花密度の増加に伴い送粉者の訪花頻度と受粉量が増加し(図2)、他種花粉の割合が減少することが分かった。一方、多くの複雑花では自種・他種開花密度が送粉者の訪花頻度や受粉量に影響せず(図2)、他種花粉の割合が単純花よりも小さくなることが明らかになった。以上の結果は概ね仮説を支持するもので、複雑花が送粉者のスペシャリスト化により自種・他種の開花密度に影響されない安定した繁殖を行うメリットを持ちうることを示唆された。

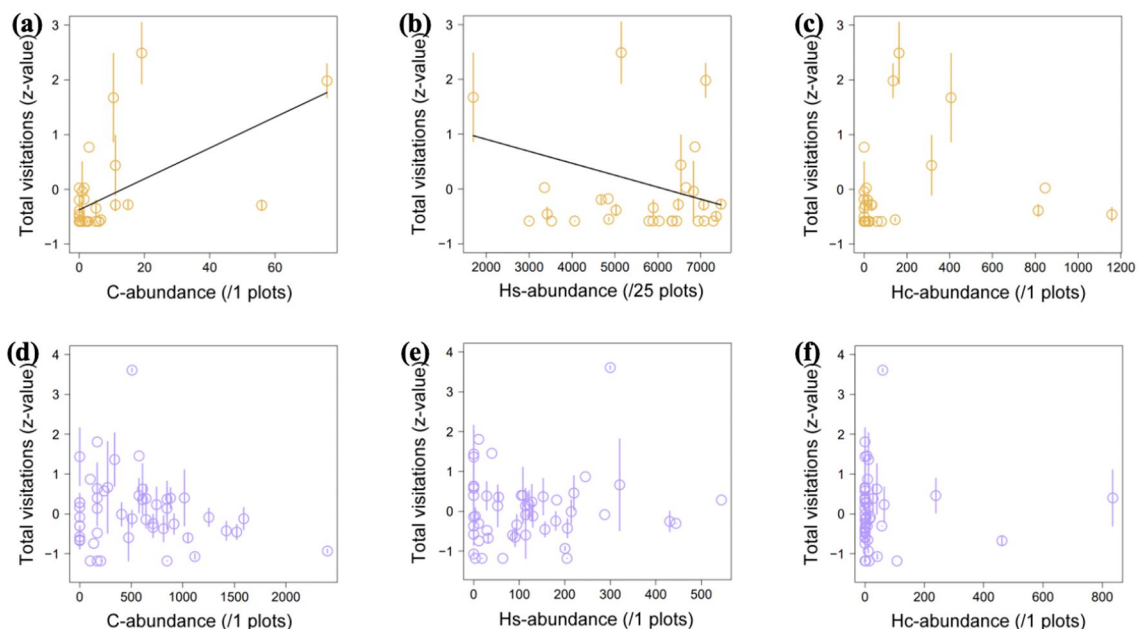


図2 単純花ニガナと複雑花ウツボグサにおける同種の開花密度 (C-abundance)、他の単純花密度 (Hs-abundance)、他の複雑花の密度 (Hc-abundance) の訪花頻度への影響。単純花ニガナでは、同種密度が高く、他種単純花の密度が低いときに、多く送粉者に訪花を受ける一方で、複雑花ウツボグサでは、同種および多種の開花密度に影響を受けなかった。

以上の成果から、単純花から複雑花への進化は、マルハナバチなどの定花性の強い動物に送粉者を限定（特殊化）することで、低い開花密度でも同種内送粉を確実にする適応だとする仮説を概ね支持する成果を得ることができた。

さらにこれらに加え、島嶼の海岸草原における送粉ネットワークにおけるマルハナバチ類などスペシャリスト送粉者の欠失の影響について調べた研究、ホタルカズラ、カラスウリ、キキョウなどの複雑花を持つ種を個別に調べ、それぞれの花にみられるスペシャリスト送粉者への適応について研究を行い、以下の論文を執筆した。

Hiraiwa MK and Ushimaru A (2024) Loss of functional diversity rather than species diversity of pollinators decreases community-wide trait matching and pollination function. *Functional Ecology* 38: 999-1337. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14527>

Ushimaru A, Seo N, Sakagami K and Funamoto (2023) Sexual dimorphism in dioecious species with complex, specialist pollinated flowers. *American Journal of Botany* 110:e16148. <https://doi.org/10.1002/ajb2.16148>

Nakata T, Ishii R, Yaida YA and Ushimaru A (2022) Horizontal orientation facilitates pollen transfer and rain damage avoidance in actinomorphic flowers of *Platycodon grandiflorous*. *Plant Biology* 24:798-805. <https://doi.org/10.1111/plb.13414>

Murakami K, Katsuhara KR and Ushimaru A (2022) Intersexual flower differences in an andromonoecious species: small pollen rich staminate flowers under resource limitation. *Plant Biology* 24:259-265. <https://doi.org/10.1111/plb.13383>

Ushimaru A, Ishii R and Katsuhara KR (2021) Covering and shading by neighbouring plants diminish pollinator visits to and reproductive success of a forest edge-specialist dwarf species. *Plant Biology* 23:711-718. <https://doi.org/10.1111/plb.13267>

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計7件（うち査読付論文 6件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Ushimaru A., Rin I., Katsuhara K. R.	4. 巻 23
2. 論文標題 Covering and shading by neighbouring plants diminish pollinator visits to and reproductive success of a forest edge specialist dwarf species	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant Biology	6. 最初と最後の頁 711 ~ 718
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/plb.13267	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 Murakami K., Katsuhara K. R., Ushimaru A.	4. 巻 24
2. 論文標題 Intersexual flower differences in an andromonoecious species: small pollen rich staminate flowers under resource limitation	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plant Biology	6. 最初と最後の頁 259 ~ 265
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/plb.13383	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 Nakata T., Rin I., Yaida Y. A., Ushimaru A.	4. 巻 24
2. 論文標題 Horizontal orientation facilitates pollen transfer and rain damage avoidance in actinomorphic flowers of <i>Platycodon grandiflorus</i>	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plant Biology	6. 最初と最後の頁 798 ~ 805
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/plb.13414	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 Hiraiwa Masayoshi K., Ushimaru Atushi	4. 巻 38
2. 論文標題 Loss of functional diversity rather than species diversity of pollinators decreases community wide trait matching and pollination function	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 Functional Ecology	6. 最初と最後の頁 1296 ~ 1308
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1365-2435.14527	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 Ushimaru Atushi, Seo Natsumi, Sakagami Kota, Funamoto Daichi	4. 巻 110
2. 論文標題 Sexual dimorphism in a dioecious species with complex, specialist pollinated flowers	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 American Journal of Botany	6. 最初と最後の頁 e16148
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/ajb2.16148	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 -

〔学会発表〕 計11件 (うち招待講演 1件 / うち国際学会 0件)

1. 発表者名 佐藤秋周, 中田泰地, 川上風馬, 村上渚, 朝田愛理, 増田祐季, 大谷素司, 白鳥裕太郎, 石井博, 丑丸敦史
2. 発表標題 送粉者相の違いが開花密度-繁殖成功関係にもたらす影響
3. 学会等名 日本生態学会第69回大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 富田誠之, 平山楽, 丑丸敦史
2. 発表標題 圃場整備と耕作放棄が水田畦畔の植物-送粉者ネットワークと送粉サービスに与える影響
3. 学会等名 日本生態学会第69回大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 平山楽, 田中健太, 石井博, 丑丸敦史
2. 発表標題 スキー場草地での植生再生過程における送粉ネットワーク構造・植物の繁殖成功の変化
3. 学会等名 日本生態学会第69回大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 丑丸敦史
2. 発表標題 都市水田植物群集における送粉者および送粉サービス
3. 学会等名 日本生態学会関東地区会シンポジウム（招待講演）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 佐藤秋周, 丑丸敦史, 川上風馬, 中土井洋平太, 朝田愛理, 石井博, 白鳥裕太郎
2. 発表標題 花形態の複雑化が開花密度-繁殖成功関係へもたらす影響
3. 学会等名 日本生態学会第70回大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Atushi Ushimaru, Masayoshi K. Hiraiwa
2. 発表標題 Community-wide difference in floral traits between continental and oceanic island coastal plants.
3. 学会等名 Island biology 2019: III International Conference on Island Evolution, Ecology, and Conservation.
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 富田誠之、平山楽、 丑丸敦史
2. 発表標題 水田における土地利用の変化が畦畔の植物-送粉者ネットワークの構造に及ぼす影響
3. 学会等名 第67回日本生態学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 瀬尾夏未、船本大智、阪上洸多、丑丸敦史
2. 発表標題 カラスウリの花におけるフリンジ状花卉の適応的意義
3. 学会等名 第67回日本生態学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 石井博、辻本翔平、丑丸敦史、工藤岳
2. 発表標題 訪花者群集の組成に応じた、植物群集の花形質組成
3. 学会等名 第67回日本生態学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 瀬尾夏未、丑丸敦史、石井博
2. 発表標題 ジェネラリスト送粉者は、個体レベルではスペシャリストであるのか？
3. 学会等名 第70回日本生態学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 佐藤秋周、丑丸敦史、川上風馬、中土井洋平太、朝田愛理、石井博、白鳥裕太郎
2. 発表標題 花形態の複雑化が開花密度-繁殖成功関係へもたらす影響
3. 学会等名 第70回日本生態学会
4. 発表年 2023年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 Ushimaru A, Uchida K, Ikegami M and Suka T	4. 発行年 2019年
2. 出版社 Elsevier	5. 総ページ数 15
3. 書名 Grasslands and shrublands in Japan. pp xx-xx. in Goldstein MI & DellaSala L (eds.) in press. The Encyclopedia of the World's Biomes	

〔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
研究分担者	石井 博 (Ishii Hiroshi) (90463885)	富山大学・学術研究部理学系・教授 (13201)	
研究分担者	岡本 朋子 (Okamoto Tomoko) (50588150)	岐阜大学・応用生物科学部・助教 (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
---------	---------