

平成 26 年 6 月 13 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2008～2013

課題番号：20405009

研究課題名(和文)ボルネオ低地フタバガキ林における植物-送粉者ネットワーク構造とその生成要因

研究課題名(英文)Network structure of plant-pollinator interactions in a Bornean tropical forest

研究代表者

酒井 章子 (Sakai, Shoko)

京都大学・生態学研究センター・准教授

研究者番号：30361306

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 12,800,000円、(間接経費) 3,840,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、熱帯林の送粉者と植物の関係が、どのように特徴づけられるのか、それがどのように進化してきたのかという問いに、特定のグループを対象とした送粉様式の進化の研究と、植物送粉群集全体のネットワーク構造の解析という2つのアプローチで取り組んだ。特定のグループを対象とした研究から、送粉様式は頻繁に変化してきたこと、しかし変化の道筋は限られており同じ送粉様式が何度も進化したことが確かめられた。群集全体のネットワークの解析では、送粉サービスの需要供給バランスがネットワーク構造に影響を与えていること、熱帯では送粉者は不足状態にあることが示唆された。

研究成果の概要(英文)：This study investigated what characterized plant-pollinator interactions in tropical forests and their evolution using two approaches. The first approach was to estimate evolution of pollination systems of selected plant groups. It confirmed that pollination system had frequently changed, while options of pollination systems each group had might be very limited. The second was analyses of plant-pollinator network structure of the whole community. Comparison of network structure of tropical communities with those of other regions revealed that tropical communities more severely suffer from pollinator shortage, and it is a major factor that structure plant-pollinator networks.

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：生態・環境

キーワード：熱帯林 送粉 ネットワーク

## 1. 研究開始当初の背景

生物間相互作用は、生物多様性の創出・維持に重要な役割を果たしており、陸上でもっとも生物多様性の高い熱帯林で温帯より強い依存関係や特殊化が見られるのは、その傍証であると考えられる。しかし、熱帯林群集の種間関係の構造にどのような特徴が見られるのか、また、その構造の生成要因については、十分なデータがなくほとんどわかっていない。例えば最もよく研究されている植物-植食者についても、熱帯雨林ではより特殊化しているのかという基本的な問いにすら定説はない。

近年、ネットワーク研究の興隆を受け、生体分子や遺伝子から群集内の種間関係まで、さまざまな生物要素の複雑な関係(ネットワーク)に注目した研究がさかんに行われるようになった。これを受けて、従来対象となってきた食物網ばかりでなく、植物-植食者、植物-送粉者、植物-種子散布者などの相互作用についても、群集レベルで構造を理解しようという気運が高まっている。たとえば、2者間の相互作用には入れ子構造(Nested structure、スペシャリストはジェネラリストとしか相互作用しない)が、普遍的に見られることが示唆されている。これが蜜源の深さなど形態の制約によることを示唆する研究もある一方で、主にサンプリング・バイアスのみで説明されるとの主張もあり、まだ研究は未熟で課題は多い。

これからの研究で信頼性が高く意味のある結論を導くためには、種間関係に加え、種間関係を規定する生態的要因を分析に含めること、送粉システムの進化についての知見と合わせ、構造の生成要因を検討することが重要であろう。

## 2. 研究の目的

種間相互作用にはさまざまなものが見られるが、植物-送粉者関係の重要な特徴の一つに、植物、送粉者双方で、特殊化の程度に著しい幅があることがあげられる。また、植物-送粉者相互作用は、成虫を得にくく同定の困難な植食者や観察に時間のかかる種子散布者に比べ調査が容易で、温帯ではすでに多くの群集レベルのデータが蓄積されている。したがって、植物-送粉者関係は、相利共生研究でもっとも重要な系となっている。

本研究では、ボルネオ低地フタバガキ林における植物-送粉者相互作用の構造を明らかにし、その特徴と生成要因を検討することを目的とする。

まず、熱帯の送粉ネットワークの特徴を明らかにする。また、いくつかの植物群について送粉システムとそれに関連した性質や系統関係を詳細に調べることで、その構造を形成する要因を検討することを目指す。送粉システムに深く関係した要因としては、花の形態や報酬、開花フェノロジー、それと関連し

た系統的制約などがあげられる。

## 3. 研究の方法

本研究では以下の2つのアプローチを組み合わせ、植物-送粉者相互作用の構造とその構造を形成する要因を検討する。

(1) 森林全体の植物-送粉者相互作用ネットワーク調査

同所的に共存している植物がどの送粉者と相互作用しているかを相互作用の有無、あるいは相互作用の頻度として、ネットワークとして記述する。それに基づいて、ボルネオ熱帯林の送粉ネットワークでの相互作用相手の特殊化の程度と他の生態系のそれを比較し、ボルネオ島のネットワーク構造にどのような特徴が見られるのか検討する。

(2) 送粉システムと花の形態や報酬の進化過程の検討

ショウガ目、トウダイグサ科など、送粉システムの異なるいくつかの植物グループについて自家不和合性、送粉システムや送粉者との関係(時間的変動も含む)、それに関わる形質を調べる。分子系統を構築し、その変化や進化傾向について解析する。

## 4. 研究成果

(1) ショウガ科における送粉様式の進化

調査地としたランビル国立公園には40種以上のショウガ科の植物が生息している。それらのうち過半数の種については、先行研究ですでに送粉者が明らかになっているが、本研究では一部の種で補足的な調査を行った。

それらの結果をもとに、花の形質(形態、報酬、色)と送粉者(クモカリドリ、コシブトハナバチ、コハナバチ)を系統樹上にマッピングし、送粉様式がどのような変遷をたどって進化したのかを推測した(図1)。また、送粉様式の変化と花形質の進化の相関関係について、検討した。

その結果、送粉様式はこれまでに何度も変化していることがわかった。しかし同時に、同じ送粉様式が何度も進化していることから、大きな進化的制約の存在が示唆された。また、送粉様式と花の形質の進化は強く相関して起こっていたが、形質によってその相関の強さは異なっていた。鳥による送粉様式では色が、ハチによる送粉様式では雄しべの長さなど送粉者への花粉の付着に関わる形態形質が、高い相関をもっていた。これらの結果は、*American Journal of Botany* に原著論文として発表済みである。

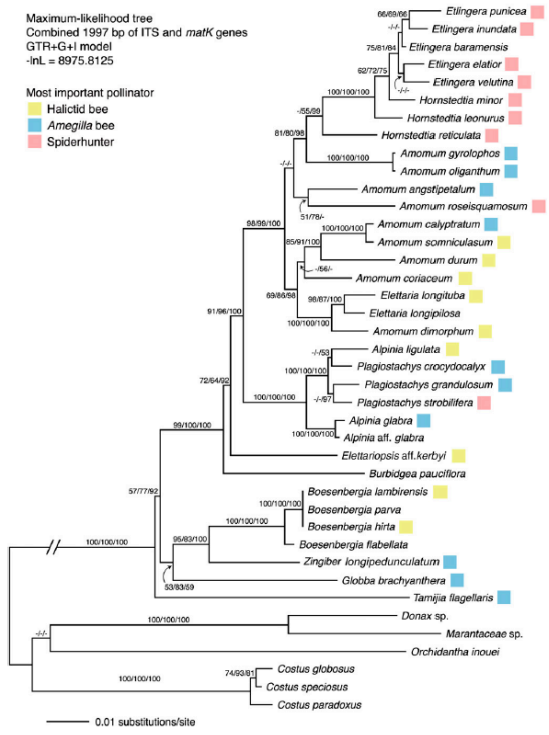


図1. ショウガ科の送粉様式の系統樹上での分布 (ピンク:クモカドリ蝶;水色:コシフトハナバチ蝶;黄色:コハナバチ蝶). (Sakai et al. 2013, American Journal of Botany 100: 546-555)

(2) トウダイグサ科オオバギ属の送粉様式と進化

オオバギ属の送粉様式は、花卉や萼など花の器官ではなく、苞葉など花の外器官が送粉者との相互作用に重要な役割を果たしている。

本研究では、オオバギ属 50 種を、花序の形態に基づいて、3つのグループに分類した。3つのグループは、風媒、花外蜜を求めて訪れるジェネラリスト昆虫による送粉、アザミウマやカメムシなど花序の上で繁殖する昆虫による送粉、という3つの送粉様式に対応していると考えられた。

分子データに基づく系統樹上にこれらの形態グループをマッピングし、祖先形質復元を試みたところ、それぞれの形態は繰り返し獲得されたことが示唆された(図2)。この結果から、これまで花卉など花の器官で明らかにされたように、花序の形態も送粉様式によって柔軟に変化すること、しかしながら、同じ送粉様式が繰り返し進化していることがわかった。

この成果は、2014年3月の生態学会で発表を行ったほか、国際誌に投稿済である。

(3) 送粉ネットワークのメタ解析

熱帯林の送粉ネットワークの特徴を明らかにするため、さまざまな生態系の56の送粉者ネットワークのデータを集め、メタ解析を行った。群集ごとに、相互作用相手の種数の均等度を調べた結果、動物と植物の均等度

の間に負の相関があることがわかった。また、これらの変数と、送粉者の訪花頻度、群集全体の特殊化の程度の間には、相関関係があった(図3)。このような相関関係は、種子散布ネットワークには見られなかった。

次に、ゲーム理論モデルを構築し、送粉者の頻度とネットワーク構造の関係について検討をおこなった。少数の種のみ含む系の解析的な分析、および、より多い種数を含む系のシミュレーションによる分析の結果、群集全体の特殊化の程度は送粉者の数(あるいは送粉サービスの供給量)が増えると上がること、また植物の均等度は下がり、動物の均等度は上がること、が予測された。これらの結果は、メタ解析の結果と合致する。

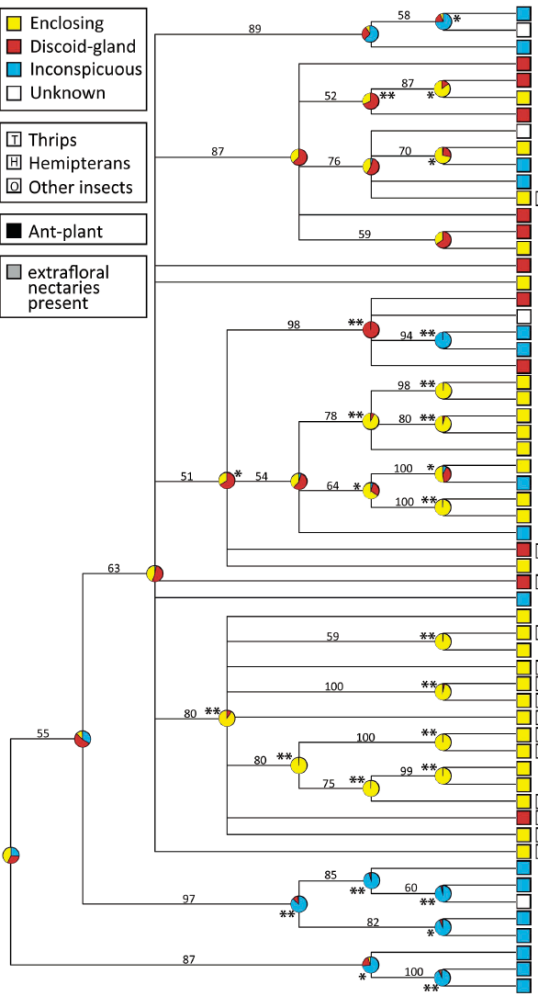


図2. 花序形態から推測されたオオバギ科の送粉様式の系統樹上での分布 (水色:風媒;黄色:花序上で繁殖する送粉者による送粉;赤:花外蜜腺に誘引されるジェネラリストによる送粉). (Yamasaki et al. 未発表)

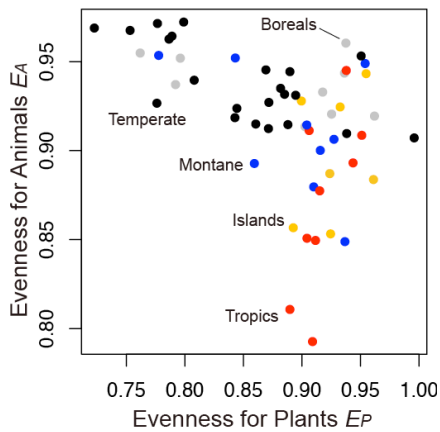


図3. 送粉ネットワークにおける植物の均等度（横軸）と動物の均等度（縦軸）の間にみられる負の相関。赤い点で示した熱帯の送粉ネットワークは植物の均等度が高く、動物の均等度が低い (Sakai et al. 未発表)。

熱帯林の送粉ネットワークは植物の均等度が高く、動物の均等度が高かった (図3) ことから、より送粉者不足であることが示唆された。これは、温帯には見られない、あるいは少ない脊椎動物媒などの送粉様式が、熱帯林では多く見られること、熱帯林では花粉制限が大きいこと、など、これまで知られている送粉の地理的パターンを説明する。

この成果は、2014年3月の生態学会で発表を行ったほか、国際誌に投稿済である。

#### 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 6 件)

- ① Eri Yamasaki, Yoko Inui, Shoko Sakai. 2013. Production of food bodies on the reproductive organs of myrmecophytic *Macaranga* species (Euphorbiaceae): effects on interactions with herbivores and pollinators. *Plant species biology*. DOI: 10.1111/1442-1984.12015. (査読有)
- ② Eri Yamasaki, Atsushi Kawakita, Shoko Sakai. 2013. Modified leaves with disk-shaped nectaries of *Macaranga sinensis* (Euphorbiaceae) provide reward for pollinators. *American Journal of Botany* 100: 628-632. DOI: 10.3732/ajb.1200600. (査読有)
- ③ Shoko Sakai, Atsushi Kawakita, Kazuyuki Ooi, Tamiji Inoue. 2013. Variation in the strength of association among pollination systems and floral traits: Evolutionary changes in the floral traits of Bornean gingers (Zingiberaceae). *American Journal of Botany* 100:546-555. DOI: 10.3732/ajb.1200359. (査読有)
- ④ Eri Yamasaki, Shoko Sakai. 2013. Wind

and insect pollination (ambophily) of *Mallotus* spp. (Euphorbiaceae) in tropical and temperate forests. *Australian Journal of Botany* 61: 60-66. DOI: 10.1071/BT12202. (査読有)

- ⑤ Yuji Tokumoto, Michinari Matsushita, Ichiro Tamaki, Shoko Sakai, Michiko Nakagawa. 2009. How does flowering magnitude affect seed survival in *Shorea pilosa* (Dipterocarpaceae) at the predispersal stage in Malaysia? *Plant Species Biology* 24: 104-108. (査読有)
- ⑥ Keiko Kishimoto-Yamada, Takao Itioka, Shoko Sakai, Tomoaki Ichie. 2009. Seasonality in light-attracted chrysomelid populations in a Bornean rainforest. *Insect Conservation and Diversity* 3: 266-277. (査読有)

[学会発表] (計 10 件)

- ① Shoko Sakai. Pollination in tropical forests: specialization, network structure and pollinator availability. 日本生態学会第61会大会. (広島県広島市) (2014年3月18日)
- ② 山崎絵理・川北篤・酒井章子. オオバギ属植物 (トウダイグサ科) の送粉に係る花序形態の進化. 日本生態学会第61会大会. (広島県広島市) (2014年3月15日)
- ③ Eri Yamasaki, Shoko Sakai. Interactions among plants, protective ants and pollinator thrips on myrmecophytic *Macaranga* (Euphorbiaceae). Association for Tropical Biology and Conservation, Asia-Pacific Chapter, Annual meeting. (シーサンパンナ植物園中国) (2012年3月25日).
- ④ 山崎絵理・酒井章子. アリ植物オオバギ属における植物・防衛アリ・送粉者の三者関係. 日本生態学会第59回大会. (滋賀県大津市) (2012年3月21日).
- ⑤ 山崎絵理・乾陽子・酒井章子. アリ植物 *Macaranga* の繁殖にアリは役立っているのか? 日本生態学会第58会大会 (北海道札幌市) (2011年3月10日).
- ⑥ 酒井章子・徳永幸彦・Arndt Telschow. 植物-送粉者ネットワーク構造の地理的パターン. 日本生態学会第58会大会. (北海道札幌市) (2011年3月10日)
- ⑦ Eri Yamasaki, Shoko Sakai. Pollination of *Mallotus* (Euphorbiaceae) in tropical and temperate forests. Sarawak Biological Resources Forum 2010. (クチン・マレーシア) (2010年3月30日)
- ⑧ 酒井章子・鮫島弘光. 一斉開花の森にみる植物-動物相互作用. 日本生態学会第57会大会. (東京都文京区) (2010年3月)

- 19日)
- ⑨ Shoko Sakai. Broodsite pollination of *Macaranga* (Euphorbiaceae). 5<sup>th</sup> International Canopy Conference. (バンガロール・インド) (2009年10月19日)
  - ⑩ 酒井章子. 熱帯の植物フェノロジー: 多様な開花頻度はどのように説明できるのか. 日本生態学会第56会大会. (青森県盛岡市) (2009年3月20日).

[図書] (計 0件)

[産業財産権]

○出願状況 (計 0件)

○取得状況 (計 0件)

[その他]

ホームページ等

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

酒井 章子 (SAKAI, Shoko)

京都大学・生態学研究センター・准教授

研究者番号: 30361306