

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 6 月 6 日現在

機関番号：12102

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2010～2013

課題番号：22770012

研究課題名(和文)送粉動物の認知学習および空間利用行動から見た花色変化の適応的意義

研究課題名(英文)Adaptive significance of floral color change from the viewpoint of cognitive learning and spatial use behavior in pollinators

研究代表者

大橋 一晴(Ohashi, Kazuharu)

筑波大学・生命環境系・講師

研究者番号：70400645

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,300,000円、(間接経費) 990,000円

研究成果の概要(和文)：紫外域を含む花色の評価、および被子植物219種の系統情報を考慮した形質比較により、古花をつけたまま色を変える「花色変化」の進化が、祖先形質や含有色素の変異性による制約を受ける一方で、同じ分類群内でもハナバチ媒花において生じやすいことを発見した。この結果は、報酬をもたない古花の色を変えるこの形質が、花色が変化しない場合よりもマルハナバチの同一個体による長期的な株の利用をうながす、という室内実験の結果とよく一致した。さらにタニウツギ属に焦点を当てた野外調査でも、花色変化する種はハナバチ類、花色変化しない近縁種はハエ・アブ類の訪問により強く依存した繁殖をおこなっていることが示された。

研究成果の概要(英文)：By integrating approaches for evaluating floral colour through animal vision, phylogenetic effects on trait evolution, and phylogenetically independent correlations among traits, we conducted a screening search for floral colour change in 219 angiosperms species. We detected (i) a significant phylogenetic signal in the amount of floral colour change; that (ii) the evolution of floral colour change appeared constrained by pigment chemistry; and (iii) a possible association between floral colour change and bee pollination in an evolutionary sense. These results agree well with those from our laboratory experiments, in which we found that color-changing plants were visited by the same bumble-bee foragers more frequently and persistently than non-color-changing ones. In consistent with these results, we further found in field observations that a floral color-changing *Weigela* species depends more strongly on bee pollinators in reproduction than its non-colour-changing congener.

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学・生態・環境

キーワード：種間関係 進化生態

1. 研究開始当初の背景

90年代前半までの植物繁殖生態学では、訪花頻度や花あたりの花粉持ち出し量など、主に花レベルで見た場合の種子生産と花の形質とを関連づけ、その進化について議論する研究が中心であった。その後、個々の花だけでなく、同じ株上の花間で起こる自家受粉（隣花受粉）が、花の形質進化にかかわる大きな要因であることがわかってきた。一方、これらの研究では、株から持ち出された花粉は等しく他家受粉に寄与するものと仮定されていた。しかし、持ち出された花粉がどこにどれだけ運ばれるかは、送粉動物が株間をどのように移動するかによって異なる。よって持ちだされた花粉の運命は均等ではなく、花粉が届けられた先の個体と花粉親との血縁度によって変化する可能性が高い。

研究代表者は先行研究において、送粉動物の空間利用行動、すなわち株選びの基準に用いる形質や株間の移動ルートが、個体の学習とともに劇的に変化することを発見した。また、そうした行動の変化が植物の花粉分散に大きな差をもたらす可能性を理論モデルによって指摘した。これらの知見は、花の形質の中には、学習にともなう動物の行動変化に対する適応として進化したものが含まれる可能性を強く示唆する。しかし研究を開始した当初は、こうした送粉動物の認知学習および空間利用行動をふまえて花の形質進化を具体的に考察した研究は、国内外を問わず皆無であった。

2. 研究の目的

送受粉を終えた古い花の色を変えて維持する花色変化という形質は、これまで「古い花を維持して遠くはなれた送粉動物に株を大きく見せて誘引しつつ、いったん株を訪れた動物は若い繁殖力のある花へと誘導する」ための戦略と考えられてきた。しかし、色覚をもつ通常の送粉動物が相手ならば、こうした利益はどの植物でも同様に受けることができるはずだ。花色変化が自然界の一部の種でしか見られないという現実は、この予測と著しく矛盾する。

一方、研究代表者の送粉動物に関する先行研究にもとづけば、花色変化する植物は、ハナバチ類のような空間学習能力の高い送粉動物に対してのみ、経験量の少ない個体と多い個体の両方を誘引し、花粉の分散距離や交配相手の多様性を高める効果を発揮することが期待される。つまり花色変化には、ハナバチ媒（あるいは同等の空間学習能力をもつ送粉動物による花粉媒介）という特定の条件下でのみ成立する利益が存在する可能性がある。本研究では、以上の着想を作業仮説として3つの課題に取り組んだ。答えようとした主な疑問は以下の通りである。

(1) 自然界には、送粉動物の目からみてどれくらい花色変化植物があるのか？またそれ

らはどんな条件の種で多くみられるか？

(2) 同じ分類群に属する「変化型」と「不変型」の種は、それぞれどんな花形質の組み合わせをもち、どんな送粉動物に適した繁殖をおこなっているか？

(3) 空間学習に長けたマルハナバチの個体は、採餌経験にともない、古い花の色を変えずに維持する「不変型」の植物を避け、古い花の色を変えて維持する「変化型」の植物をくり返し訪れるようになるか？

3. 研究の方法

(1) 日本に自生する被子植物 219 種の花を対象に、紫外域を含む反射光波長スペクトルの経日変化を追跡し、送粉動物（ハナバチ、チョウ、ハエアブ類）の目からみた色変化量を算出した。さらに、変化型の植物がどのような状況で進化しやすいか（しにくい）かを明らかにするため、被子植物の系統関係を考慮した解析をおこない、系統関係やさまざまな要因が花色変化の進化におよぼす促進効果あるいは抑圧効果について検討した。

(2) 筑波実験植物園内で、ハコネウツギ（変化型）とタニウツギ（不変型）の花形質の組み合わせを比較した。また、これらの形質の組み合わせの違いが、送粉動物の誘引から受粉の過程においてどんな差を生じるかを定量的に調べた。

(3) 古い花を維持しない「落花型」、古い花の色を変えずに維持する「不変型」、古い花の色を変えて維持する「変化型」の人工花序を配置した室内ケージ内でマルハナバチに採餌経験を積ませ、各タイプの花序への訪問頻度が、時間とともにどのように変化するかを調べた。

4. 研究成果

(1) 調査した 219 種のおよそ 2 割が、昆虫の目からみて大きな花色変化を示す植物であることがわかった。この中には、紫外域でのみ大きく色変化する、小さな蜜標だけが色変化することなどが原因で、これまで見逃されてきた種も多く含まれた。また、花色変化の進化は祖先形質や含有色素の制約を受ける一方、同じ分類群内における花色変化量の種間差は、繁殖におけるハナバチ類への依存度によって説明できることがわかった。つまりハナバチ類によって送受粉される植物種では、そうでない種にくらべ花色変化量が多くなる傾向があった。

(2) 調査した 2 種の花はいずれも開花後 4 日が経過すると著しく蜜生産を低下させることがわかった。また、蜜生産の低下と花色変化がほぼ並行して起こるハコネウツギでは、訪花昆虫が古い花を避ける一方、蜜生産が低

下しても花色が変わらないタニウツギでは、訪花昆虫がどの花もほぼ同じ頻度で訪れることがわかった。この結果は、色を変えて訪花昆虫に古い花を識別する手がかりを与えるハコネウツギに対し、タニウツギは、古い花の蜜生産を低下させても訪花昆虫に識別の手がかりを与えない「だまし」をおこなっていることを示唆する。実際、ハナバチ類の訪問頻度はハコネウツギにおいて圧倒的に高く、一方のタニウツギはハエアブ類によって受粉される傾向が強かった。ハナバチ類が優占する植物園内ではハコネウツギの繁殖成功が高くなっていったものの、タニウツギの自生地では、ハナバチにくらべて採餌場所への固執性が低く空間学習能力も低いハエアブ類が多く、上記のような「だまし」がうまく機能していると考えられた。

(3) 採餌経験の少ないマルハナバチ個体は、はじめのうちは古い花の維持によって大きく見える「変化型」と「不変型」の花序を好んで訪れるものの、時間の経過にともない、しだいに古い花の色を変えない「不変型」を避け、古い花の色を変えて維持する「変化型」や、古い花を維持しない「落花型」だけを訪れるようになった。この結果は、花色変化は空間学習に長けた送粉動物に対してのみ有効な戦略となり得る、という作業仮説をよく支持するものと考えられる。送粉動物による空間学習がさほど顕著ではなく、かつ花色変化が植物にとってエネルギー的な負担が大きい場合には、(2)のタニウツギで観察されたような「不変型」がよりすぐれた戦略となると考えられる。

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) Suzuki, M. F. and Ohashi, K. (2014) How does a floral colour-changing species differ from its non-colour-changing congener? - a comparison of trait combinations and their effects on pollination. *Functional Ecology*, 査読有, doi: 10.1111/1365-2435.12209.

(2) Ohashi K., Leslie, A. and Thomson, J. D. (2013) Trapline foraging by bumble bees: VII. Adjustments for foraging success following competitor removal. *Behavioral Ecology*, 査読有, 24(3): 768-778.

(3) Ohashi, K. and Thomson, J. D. (2013) Trapline foraging by bumble bees: VI. Behavioral alterations under speed-accuracy trade-offs. *Behavioral Ecology*, 査読有, 62(5): 1365-1378.

(4) 大橋 一晴, 牧野 崇司 (2012) 送粉生態学における動物研究の重要性: 性淘汰ばかりではない生物間相互作用の面白さ - 伊藤嘉昭 (2009) への補足として - . *生物科学*, 査読有, 64(1): 51-64.

(5) 鈴木 美季, 大橋 一晴, 牧野 崇司 (2011) 生物間相互作用がもたらす形質進化を理解するために: 「花色変化」をモデルとした統合的アプローチのすすめ. *日本生態学会誌*, 査読有, 61(3): 259-274.

(6) Ohashi, K., D' Souza, D. and Thomson, J. D. (2010) An automated system for tracking and identifying individual nectar foragers at multiple feeders. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 査読有, 64(5): 891-897.

[学会発表](計14件)

(1) Suzuki, M. and Ohashi, K. How does a floral colour-changing species differ from its noncolour-changing congener? - a comparison of trait combinations and their effects on pollination. The 11th INTECOL Congress, 2013年8月20日, Excel 展覧会センター (英国).

(2) Ohashi, K., Makino, T., and Arikawa, K. Floral color change in the eyes of pollinators: phylogenetic and ecological characterizations with newly-discovered species. The 11th INTECOL Congress, 2013年8月20日, Excel 展覧会センター (英国).

(3) 鈴木 美季, 下川 悟史, 大橋 一晴 花色変化する植物のコストパフォーマンスは高いのか? - 不変型植物との違いをヒントにして. 日本植物分類学会第12回大会, 2013年3月16日, 千葉大学 (千葉).

(4) 牧野 崇司, 大橋 一晴 情けは八子の為ならず: 行動実験から探る花色変化の適応的意義. 日本生態学会第60回大会, 2013年3月7日, 静岡県コンベンションアーツセンター (静岡).

(5) 鈴木 美季, 大橋 一晴 How do pollinator fauna and return-visits by bees differ between a color-changing and a noncolor-changing species in *Weigela*? 日本生態学会第60回大会, 2013年3月6日, 静岡県コンベンションアーツセンター (静岡).

(6) 牧野 崇司, 大橋 一晴 情けは八子の為ならず: 行動実験から探る花色変化の適応的意義. 東北植物学会第2回大会, 2012年12月15日, 弘前大学 (青森).

(7) Suzuki, M. and Ohashi, K. How does floral color change affect the pollination process?: a comparison between a color-changing and a noncolor-changing species in *Weigela*. Joint Meeting of The 59th Annual Meeting of ESJ & The 5th EAFES International Congress, 2012年3月19日, 龍谷大学 (滋賀).

(8) Suzuki M. and Ohashi K. How does floral color change affect the pollination process?: comparison between a color-changing and a noncolor-changing species in *Weigela*. JSPS International Symposium on Pollinator Conservation, 2012年1月27日, 九州大学 (福岡).

(9) 鈴木 美季, 大橋 一晴 花色変化は送受粉の過程にどのような影響を及ぼすのか?: タニウツギ属の変化型と不変型における種間比較. 第43回種生物シンポジウム, 2011年12月10日, 富士 Calm (山梨).

(10) Makino, T. T and Ohashi, K. Spatial learning by pollinators behind the evolution of floral color change. Behavior 2011 (Joint meeting of the Animal behavior society and the International ethological conference), 2011年7月28日, インディアナ大学 (米国).

(11) Suzuki, M., Shimokawa, S., Ohashi, K., Iwashina, T. and Murakami, N. The evolution of flower color change: comparison between 'change' and 'non-change' species in *Weigela*. East Asian Botany: International Symposium 2011, 2011年3月19日, 筑波大学 (茨城).

(12) 鈴木 美季; 大橋 一晴 花色変化がポリネーションに及ぼす影響: 変化型と不変型における種間比較. 日本生態学会第58回大会, 2011年3月9日, 札幌コンベンションセンター (北海道).

(13) 大橋 一晴, Thomson, J. D. 精度か? スピードか? マルハナバチの空間移動におけるトレードオフと学習環境の関係. 日本生態学会第58回大会, 2011年3月9日, 札幌コンベンションセンター (北海道).

(14) 鈴木 美季, 大橋 一晴 花色変化とポリネーターの関係: 変化型と不変型における種間比較. 第42回種生物シンポジウム, 2010年12月11日, 京都大学理学研究科セミナーハウス (京都).

〔図書〕(計1件)

(1) 大橋 一晴 (2012) 共生植物図鑑2「キバ

ナアキギリ」. *milsi* 5(1):25.

〔その他〕

Google Scholar Citations 個人ページ
<http://p.tl/yg5G->

6. 研究組織

(1) 研究代表者

大橋 一晴 (OHASHI KAZUHARU)

筑波大学・生命環境系・講師

研究者番号: 70400645