

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 5 月 20 日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2011～2013

課題番号：23405006

研究課題名(和文) 開花フェノロジー構造の形成メカニズム：送粉系生物間相互作用の機能評価

研究課題名(英文) Mechanism of flowering-phenology formation in plant communities: functional evaluation of plant-pollinator interactions

研究代表者

工藤 岳 (KUDO, Gaku)

北海道大学・地球環境科学研究科(研究院)・准教授

研究者番号：30221930

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 11,600,000円、(間接経費) 3,480,000円

研究成果の概要(和文)：社会性ハナバチが欠如するニュージーランドの高山生態系では、日本の高山植物群集に比べて個々の植物種の開花様式が不明瞭であり、群集内で開花時期の種間重複が大きい。これは、訪花活性の季節性がハナバチに比べてルーズな双翅目昆虫に花粉媒介を依存しているために、個々の植物種の開花時期に作用する選択圧が低いためと考えられた。また、ニュージーランドの高山植物は日本の高山植物に比べて花形態の多様性が低く、花色の多様性も顕著に低いことが明らかとなった。これら花形態の多様性の低さは、ハナバチ類の不在によってもたらされたものであることが示唆された。

研究成果の概要(英文)：In New-Zealand alpine ecosystems, social bees are completely lacking and flies are major pollinators for most alpine plants. Flowering overlaps among species were large and flowering patterns of individual species were unclear in NZ alpine communities in comparison with Japanese alpine ecosystems in which social bees are major pollinators. Because foraging activity of flies did not show clear seasonal trend due to their opportunistic lifecycle, natural selection on flowering phenology might be not strong in NZ ecosystems. Furthermore, diversities of floral morphology and color were significantly lower in NZ alpine ecosystems. These results indicate that absence of social bees might cause different selective forces in floral evolution in NZ alpine ecosystems.

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：生態・環境

キーワード：生物間相互作用 送粉系 ニュージーランド 高山生態系 膜翅目昆虫 双翅目昆虫 開花フェノロジー
- 花形態

1. 研究開始当初の背景

植物と送粉昆虫を巡る相互作用は、生態系における共生関係の代表例であり、多様な花形質の進化を促進させる主要因である。北半球の高山生態系において、膜翅目昆虫である社会性ハナバチ(特にマルハナバチ)は多くの植物にとって極めて重要な花粉媒介者であり、ハナバチの花識別能力や訪花習性に対応した形質や開花様式が進化してきたと考えられる。一方で、南半球のニュージーランド(NZ)には元来社会性ハナバチが生息しておらず、高山植物は主に双翅目昆虫(ハエ類)により受粉される。ハナバチ類とハエ類は花識別能力や訪花習性に大きな違いがあり、それらの違いはそれぞれの昆虫に花粉媒介を依存している植物間に形質の違いを引き起こしていると考えられる(ポリネーションシンドローム)。しかし、植物群集スケールで花形質を比較した研究例はわずかであり、開花様式の比較に関してはこれまでに研究例はない。このような状況を鑑み、社会性ハナバチが欠如する NZ の高山帯と我が国の高山帯で同様の調査を行い、花粉媒介昆虫のタイプの違いが植物群集の花形質や開花様式にどのような違いをもたらすのかを比較することは、生物間相互作用の生態系機能を解明する上で重要である。

2. 研究の目的

本研究は、訪花行動や送粉効率の異なるハナバチ類とハエ類に着目し、日本と NZ の高山植物群集において、送粉系ネットワークと植物群集の開花構造ならびに花形質を比較し、送粉系を巡る生物間相互作用が群集スケールの開花構造を形成するプロセスを明らかにするものである。

第一の目的は、社会性ハナバチの優占する植物群集(日本の高山生態系)と社会性ハナバチを欠き双翅目昆虫に花粉媒介を依存する植物群集(NZ の高山生態系)で群集スケールの開花構造が異なるかどうかを検討し、送粉系を巡る生物間相互作用が生態系のフェノロジー構造に及ぼす影響を評価することである。

第二の目的は、膜翅目ポリネーターを利用する植物群と、双翅目ポリネーターを利用する植物群の、花形態とそれを利用するポリネーターの口器形態の一致/不一致、ならびに花色構成を比較することを通じて、双翅目ポリネーター、ならびに植物の花形質が、植物群集の多様性維持に果たす役割を明らかにすることである。

3. 研究の方法

日本国内の山域として北海道大雪山系(北緯 43°33' ヒサゴ沼周辺の標高 1900-1800 m 付近)と中部山岳立山(北緯 36°34' 室堂周

辺の標高 2450-2800 m)を調査地とした。似通った気候帯に位置する NZ の山域として、南島 Central Otago 地域の Oldman Range (南緯 45°21' 標高約 1600 m)と Remarkable Range (南緯 45°03' 標高約 1700-1850 m)を選定した。2011 年 6 月(日本)と 12 月(NZ)にそれぞれの山域に代表的な高山植物群集を含めるように固定調査区を設定した。また、地表面温度を年間計測するために、小型自記温度計を複数個設置した。国内での現地調査は 2011~2013 年度にかけて 6 月から 10 月上旬までの期間にほぼ毎週行った。NZ での現地調査は、同年度の間に 12 月(シーズン前期)、1 月(中期)、2 月(後期)にそれぞれ行った(総計 9 回調査)。

(1) 群集スケールの開花構造の比較研究

調査期間を通して開花している植物種と調査区内に含まれるそれぞれの種の開花数を記載した。同時に、固定調査区を循環するルート上で、訪花昆虫のタイプ・訪花植物種・訪花数を記録した。国内の調査地における群集構成種は、訪花昆虫のタイプを基に双翅目媒、膜翅目媒、双翅目+膜翅目媒の 3 タイプに分けた。生育シーズンを通してそれぞれのタイプ毎の開花種数の変化(重複度)を山域毎に比較した。訪花昆虫の活性は、膜翅目昆虫と双翅目昆虫それぞれについて、季節・気温・花資源量との関連を解析した。

NZ における調査は毎年 3 回であったため、それぞれの季節における開花種数の重複度を日本の植物群集における重複度と比較した。また、双翅目昆虫の訪花頻度と季節・気温・花資源量との関連を解析した。以上の解析により、日本と NZ の高山植物群集の開花構造に明確な違いがあるのか、あるとすればそれは訪花昆虫の季節性と関連しているかどうかを検討した。

(2) 群集構成種の花形質の比較研究

訪花昆虫の外部形態に基づき分類群に選別し、それぞれの分類群から 5-20 個体について口吻の長さを計測した。訪花昆虫が 20 個体以上観察できた植物種に関しては、膜翅目媒と双翅目媒のどちらかに分類した。次に、植物種の花形態とそれを利用する昆虫の口器形態との対応関係が、双翅目媒植物群と双翅目昆虫群の間にも存在するのかを明らかにするため、花形態の測定を行った。まず、虫媒植物の花を、1 種あたり 5 花採取し、花のタイプ(皿状・椀状・壺状・ラッパ状・筒状・キク科の別)と大きさ(直径:または縦径と横径)を測定した。また、壺状花・ラッパ状花・筒状花・キク科については、筒の深さと入口の広さも計測した。次に、筒の長い花には、筒の短い花にくらべ、口吻の長い昆虫機能群が訪花しているかどうかを、双翅目媒植物、および膜翅目媒植物間で比較した。

群集の花色構成や、花色の多様性が、その植物群集を利用する昆虫群集とどのような

関係にあるのかを調べるため、花色の測定を行った。花色(分散反射スペクトル)の測定には、分光器(BRC112, BWTEK Inc)、重水素タンゲステンミックス光源(BDS130)、光ファイバーケーブル(FRP 400-0.22-1.5UV)、およびスペクトル分析ソフト(BW Spec 3.27)を用いた。測定の際の校正にはBaSO₄の白色板を用い、200-900nmの波長域を1nm間隔で測定した。花色の測定は、植物1種につき3回、異なる個体から採取した花卉(または花)を対象に行った。測定した植物種は、日本の立山から110種、NZは90種である。得られた花色(分散反射スペクトル)を、人、膜翅目、双翅目それぞれの色受容細胞の感度に基づいた色覚モデルにおける色相図上にプロットした。膜翅目および双翅目の色覚モデルにはChittka (1992)およびTroje (1993)のモデルをそれぞれ用いた。

4. 研究成果

(1) 群集スケールの開花構造の比較研究

気候環境の比較：調査地に設置した地表温度を見ると、年平均温度は大雪山で3.8°C、立山で3.6°C、Oldmanで4.1°C、Remarksで3.7°Cと似通った温度環境にある。地表温度が持続的に5°C以上に保たれる植物の生育好適期間は、大雪山が6月上旬から9月下旬の16週間、立山が6月中旬から10月初旬の17週間、NZのサイトでは12月初旬から3月中旬の16週間程度であった。生育期の温度は、大雪山が11.0-12.4°C、立山が10.3-11.9°C、Oldmanが8.7-10.5°C、Remarksが9.5-10.3°Cであった。国内サイトでは、6月下旬から8月下旬の生育中期に日平均温度は10°C以上に保たれていた。一方NZサイトでは、真夏でもしばしば5°C以下に低下し、冠雪を伴うこともあり、生育期間中の温度変化が激しい傾向が見られた。各調査地に生育している虫媒花種数は、大雪山で54種、立山で72種、Oldmanで67種、Remarksで65種であった。

表1. 訪花昆虫の目別構成割合

	大雪山	立山	Oldman	Remarks
双翅目	61.4%	63.7%	85.3%	83.1%
膜翅目	35.8%	32.0%	1.7%	0.3%
鱗翅目	2.0%	1.6%	3.1%	0.7%
その他	0.8%	2.7%	9.9%	15.9%
観察数	N=4275	N=4955	N=2348	N=2320

訪花昆虫相と活性の比較：訪花昆虫の組成は、国内の大雪山と立山では双翅目昆虫(ハエ・ハナアブ類)が61-64%、膜翅目昆虫(大部分がマルハナバチ類)が32-36%を占め、それ以外の昆虫は5%以下であった。一方でNZでは双翅目昆虫が80%以上を占め、膜翅目昆虫(いずれも小型の単独性のハチ)は2%以下と極めて少なかった(表1)。大雪山の調査地に生育する虫媒花植物54種のうち、膜翅目

昆虫に訪花される植物(膜翅目媒花)が28%、双翅目昆虫に訪花される植物(双翅目媒花)が46%、双方に訪花される植物が26%であった。立山の調査地に生育する69種の虫媒花植物のうち、膜翅目媒花が27%、双翅目媒花が51%、双翅目+膜翅目媒花が22%とほぼ同様の比率であった。膜翅目昆虫の訪花比率と、膜翅目媒花植物の比率はほぼ同程度であった。

季節を通した訪花昆虫の頻度を山域毎に解析したところ、国内とNZいずれの山域でも双翅目昆虫の訪花活性は観察日の気温に強く依存し、季節的な傾向は認められなかった(負の二項分布に基づくGLM)。すなわち、生活環の短い双翅目昆虫は、その時々気温の上昇により機会発生的に現れ、季節的な傾向が不明瞭であることが分かった。一方で膜翅目昆虫(主にマルハナバチ類)の訪花頻度(大雪山と立山)は、外気温と同様、季節の進行に伴い増加傾向が認められた。これは、コロニーの発達に伴いシーズン中期に働きバチの活性が高まる傾向を示している。

生育シーズンを通した虫媒花植物種の開花期の重複は、国内の大雪山と立山ではいずれもシーズン中期に高く(50-60%)、初期と後期には20-30%と低い傾向が明瞭であった。一方でNZでは、生育シーズンを通して開花の種間重複は大きく(47-71%)、季節的なフェノロジー変化が乏しい傾向が認められた(図1)。NZサイトの主要構成種10種のうち、Oldmanでは5種、Remarksでは4種が生育シーズンを通して開花が維持されていた。

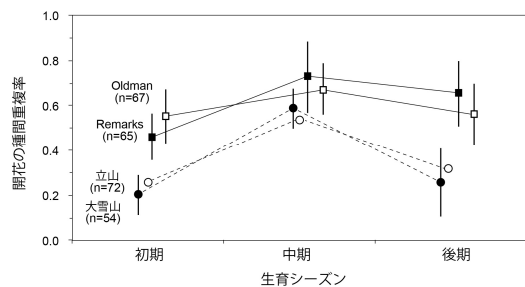


図1. 生育シーズン前期、中期、後期における各調査地に生育する虫媒花植物種の開花の種間重複. 国内サイトは大雪山と立山、NZサイトはOldmanとRemarks. 植物種数を括弧に示す.

固定調査区内の開花量は、国内サイトでは生育シーズン中期に高くなる傾向が見られ、開花量の年間変動はそれほど大きくない。一方でNZでは、開花量の季節変動と年変動が激しく、100倍以上の花生産の年変動が観察された。季節変動についても明瞭なパターンは見られず、開花ピークが起こるシーズンは年によって異なっていた。2011年は全体的に花生産の季節的変動が小さかったのに対し、2012年の生育中期と2013年の生育初期に大量開花が認められた(図2)。すなわち、NZ高山植物群集の開花フェノロジーは、種間の開

花重複が大きく、明瞭な季節性が欠如していることが判明した。その理由として、NZでは生育期の気温が大きく変動することに加えて、ほとんどの高山植物が季節性の乏しい双翅目昆虫に受粉を依存していることが考えられる。

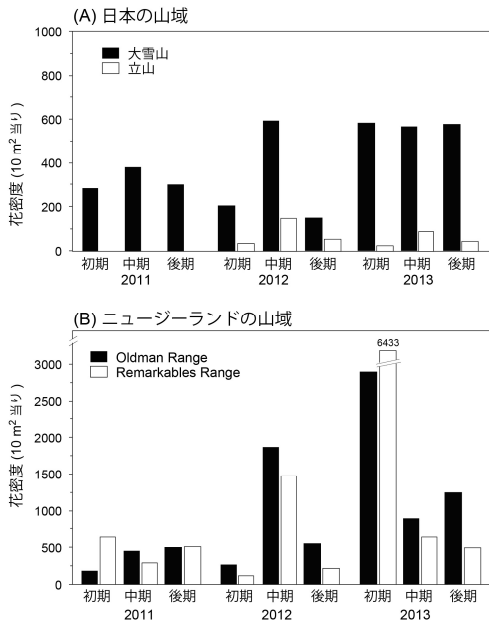


図 2. 生育シーズン前期、中期、後期における各調査地に生育する虫媒花植物種の開花密度。(A)国内サイトは大雪山と立山、(B)NZサイトはOldmanとRemarks.

以上の観察結果より、群集スケールのフェノロジー構造は、ポリネーターの季節動態と関連している可能性が強く示唆された。季節的活性が明瞭な社会性ハナバチに花粉媒介を依存している北半球の高山植物は、ハナバチの生活環に対応した開花構造を有していると考えられ、社会性訪花昆虫(ハナバチ類)は群集スケールの開花フェノロジー構造を方向付ける選択圧を有していることが示唆された。

(2) 群集構成種の花形質の比較研究

植物種の花形態と訪花昆虫の口器形態との対応関係：日本(立山)とNZの高山帯植物群集を比較すると、日本のほうが、花形態の多様性が顕著に高かった。例えば、立山では花筒の深さが、0mmのものから24mmのものまで多様であり、複雑な構造をもつ左右相称花も多かったが、NZでは花筒が深い植物種であっても最大で6mm程度であり、キク科を除くと、ほとんどが皿状か椀状の、放射相称花であった。さらに、日本の高山植物を、それらを利用する訪花性昆虫ごとにわけてみると、複雑な構造をもち、花筒が深い花は、ほとんどが膜翅目昆虫に訪花を受けていることがわかった。さらに、これらの植物種においては、筒の長い花をもつ植物種ほど、口吻の長い膜翅目昆虫が訪花する、顕著な傾向が見られた。

次に、双翅目昆虫に焦点をあて、機能分類

群ごとに訪花傾向に違いがあるのかを検討した。その結果、立山とNZのどちらにおいても、双翅目訪花者であっても、機能分類群ごとに訪花傾向に大きな違いが見られることがわかった。そこで、この訪花傾向の違いが、花形態と口器形態の一致/不一致に基づくものかを検討した。その結果、訪花者の口吻長さと、その訪花者が訪問する植物種の花筒長には、特にNZにおいては、緩やかな相関関係が検出された。しかし、この関係は、これまでに膜翅目昆虫で報告されてきた関係に比べると非常に弱く、訪花傾向の違いのほんの一部しか説明することはできなかった。

以上の結果から、これまで分類群ごとの訪花傾向の違いがよく分かっていなかった双翅目昆虫であったが、機能分類群ごとに固有の訪花傾向が存在していることが明らかになった。この訪花傾向の違いは、植物群集の多様性の維持に、双翅目昆虫も、少なからず寄与していることを示している。また、この訪花傾向の違いの一部が、花形態と口器形態の一致/不一致に由来していたことから、双翅目媒植物であっても、多様性の維持に、植物種の花形態が貢献していることが示された。しかし、膜翅目媒に比べると、花形態の重要性は相対的に低く、双翅目昆虫の訪花傾向の違いの多くは、膜翅目昆虫とは異なる要因によって説明されることがわかった。

群集の花色構成と昆虫群集の関係：日本(立山)と比べてNZでは花色の多様性が顕著に低いことが確認された。例えば膜翅目昆虫の色覚モデル(ビーカラーヘキサゴン)上で比較すると、日本の高山の植物群集にくらべ、NZの植物種は、一部の領域にのみプロットされている(図3)。それぞれの植物種を、その訪花者で区別して比較した結果、NZの花色の多様性の低さは、膜翅目媒植物の不在で、その多くが説明できることが確認された。

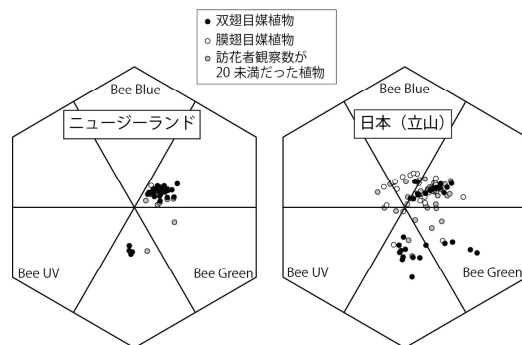


図 3. 膜翅目の色覚モデル(ビーカラーヘキサゴン: Chittka 1992 Journal of Comparative Physiology A 170: 533-543)に基づく各植物種の色座標。

次に、双翅目昆虫の機能群の訪花傾向の違いが各機能分類群の花色の選好性によって説明できるのかを検討した。その結果、立山とNZのどちらにおいても、双翅目昆虫の機

能分類群ごとの訪花傾向の違いは、機能分類群の花色の選好性では説明できなかった。

以上の結果は、地史的に由来の異なる植物区に属する、日本(全北区)とNZ(南極区)の両地域において、膜翅目昆虫は、双翅目媒植物群に、進化の過程で花色の多様性をもたらしてこなかったことを示している。花色がポリネーターの選好性や定花性を通じて、植物の多様性維持に果たす役割は、双翅目媒植物群では限定的であると結論できた。

5. 主な発表論文等

[雑誌論文](計 7件)

Sunmonu N, Kudo G (2014) How do sink and source activities influence the reproduction and vegetative growth of spring ephemeral herbs under different light conditions? *Journal of Plant Research* 127:(in press)、査読有
DOI:10.1007/s10265-014-0640-4

Kudo G (2014) Vulnerability of phenological synchrony between plants and pollinators in an alpine ecosystem. *Ecological Research* 29:(in press)、査読有
DOI:10.1007/s11284-013-1108-z

Kudo G, Ida TY (2013) Early onset of spring increases the phenological mismatch between plants and pollinators. *Ecology* 94:2311-2320、査読有
<http://dx.doi.org/10.1890/12-2003.1>

Sunmonu N, Ida TY, Kudo G (2013) Photosynthetic compensation by the reproductive structures in the spring ephemeral *Gagea lutea*. *Plant Ecology* 214: 175-188、査読有
DOI:10.1007/s11258-012-0157-7

工藤岳・井本哲雄 (2012) 大雪山国立公園高山帯におけるマルハナバチ相のモニタリング調査、保全生態学研究 17:263-269、査読有

<http://ci.nii.ac.jp/naid/110009553310>
Ishii HS, Harder LD (2012) Phenological associations of within- and among-plant variation in gender with floral morphology and integration in protandrous *Delphinium glaucum*. *Journal of Ecology* 100:1029-1038、査読有
DOI:10.1111/j.1365-2745.2012.01976.x

Iwata T, Nagasaki O, Ishii HS, Ushimaru A (2012) Inflorescence architecture affects pollinator behaviour and mating success in *Spiranthes sinensis* (Orchidaceae). *New Phytologist* 193:196-203、査読有
DOI:10.1111/j.1469-8137.2011.03892.x

[学会発表](計 12件)

居村尚・日下石碧・丑丸敦史・石井博「高山帯において同所的に生育する植物間の、

ポリネーターを巡る競合、共同誘因効果、異種間送粉の査定」第61回日本生態学会大会(広島国際会議場)2014年3月14-18日
中村友香・居村尚・久保田将裕・増田光・石井博「中部山岳国立公園立山におけるマルハナバチ各種の花資源利用スケジュール:3標高帯の比較」第61回日本生態学会大会(広島国際会議場)2014年3月14-18日

久保田将裕・掛谷知世・辻本翔平・工藤岳・石井博「日本とニュージーランドの高山帯およびイスラエルとオーストラリアの花色構成の比較から読み解く、花色の平行進化」第61回日本生態学会大会(広島国際会議場)2014年3月14-18日

日下石碧・新庄康平・久保田将裕・居村尚・石井博・丑丸敦史「立山高山帯における訪花昆虫体表付着花粉と柱頭付着花粉の関係」第61回日本生態学会大会(広島国際会議場)2014年3月14-18日

水永優紀・工藤岳「高山植物群落の開花フェノロジーと結実成功-マルハナバチ媒とハエ媒の比較」第61回日本生態学会大会(広島国際会議場)2014年3月14-18日

Kudo G (2014) "Phenological matching between plants and pollinators: comparisons between Japanese and NZ alpine ecosystems" 第61回日本生態学会大会(広島国際会議場)2014年3月14-18日

日下石碧・新庄康平・石井博・丑丸敦史「高山帯立山において柱頭付着花粉相は送粉者によって変化するのか?」第60回日本生態学会大会(静岡コンベンションアーツセンター)2013年3月5-9日

平岩将良・新庄康平・掛谷知世・石井博・長谷川雅美・丑丸敦史「花形質から送粉者は予測できるか?」第60回日本生態学会大会(静岡コンベンションアーツセンター)2013年3月5-9日

新庄康平・辻本翔平・石井博「立山高山帯における、植物と主要訪花昆虫間の非対称的な相互作用」第59回日本生態学会大会(龍谷大学)2012年3月17-21日

増田光・石井博「立山高山帯におけるマルハナバチを介した植物種間相互作用」第59回日本生態学会大会(龍谷大学)2012年3月17-21日

石井博「双翅目ポリネーターの機能再評価に向けて-高山生態系を例に-」第59回日本生態学会大会(龍谷大学)2012年3月17-21日

工藤岳「生態系の構造を作り出す植物群集の花暦」第59回日本生態学会大会(龍谷大学)2012年3月17-21日

[図書](計 1件)

石井博 (2012)多様は戦略の柔軟性から「生命誌年間号 73-76: 頁 151-157」新曜社

6 . 研究組織

(1)研究代表者

工藤 岳 (KUDO, Gaku)
北海道大学・大学院地球環境科学研究所・
准教授
研究者番号：30221930

(2)研究分担者

石井 博 (ISHII, Hiroshi)
富山大学・理工学研究部・准教授
研究者番号：90463885