

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 2 年 7 月 6 日現在

機関番号：12102

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2014～2019

課題番号：26440231

研究課題名(和文) 多様な送粉動物の利用における開花時刻の適応的意義

研究課題名(英文) Significance of flower opening time as adaptation to diverse pollinator assemblage

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) 4,000,000円

研究成果の概要(和文)：花には、しばしば送粉効率が大きく異なる動物たちが訪れる。このような多様な送粉動物の利用においては、送粉効率が低いものをできるだけ後回しにし、送粉効率が高い動物に優先的に訪れてもらうことが、花にとってかぎられた資源を有効に使うための戦略として重要であるはずだ。しかしながら、多くの植物は24時間以上花を咲かせつづける性質をもつため、開花時刻がわかっていない種が非常に多い。そこで日本産被子植物150種の開花時刻を低速度撮影によって定量化したところ、花のかたちや開花時期によって「朝咲き型」「昼咲き型」「夜咲き型」「開閉型」「二山型」の5つの開花パターンに分かれてい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

送粉効率が異なるさまざまな動物が花を訪れるとき、花はどのような順序で彼らと接するのが望ましいか？こうした「スケジュール最適化」の観点から植物の開花時刻の適応的意義を捉えた研究は、これまでほとんど例がなかった。本研究の広範な種間比較にもとづく、さまざまな植物種における開花時刻のパターンと他の花形質との関連の発見は、多様なパートナーに対する同時適応におけるジレンマ＝訪花者間トレードオフを最小限におさえるための花の戦略を明らかにした、先駆的な成果と言える。トレードオフを回避不能な制約としてではなく、解消可能な進化のターゲットと見なすことにより、従来の生物学にはなかった新たな視点を提供する。

研究成果の概要(英文)：Flowers are often visited by animals with different pollination efficiencies. In interacting with such a wide variety of partners, it is of crucial importance for flowers to postpone visits by inefficient pollinators as much as possible, while prioritizing visits by more efficient pollinators, which allow them to make the best use of limited floral resources or gametes. Despite this interest, the timing of anthesis is not known for most species because most of their flowers last for more than 24 hours. Therefore, I quantified flower opening time for 150 angiosperm species in Japan using time-lapse photography. I have found that the flower-opening patterns can be classified into five types, which correspond to flower shape and flowering time: "Morning type", "Day type", "Night type", "Open/closure type" and "Bimodal type".

研究分野：植物進化生態学

キーワード：種間関係 進化生態 行動生態

## 様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

動物媒花は、特定の送粉動物との協調を強める方向に進化すると長らく考えられてきた。ところが近年多くの花が、実はさまざまな動物に送受粉をまかせていることが指摘されている。送粉動物の時空間的な変動を考えれば、繁殖失敗のリスクを避けるため、複数の動物を利用することは理に適っている。ただしこのやり方をうまく機能させるためには、花は多様な送粉動物から受ける利益の合計を、いずれかの動物に単独で送受粉をまかせた場合より大きくしなければならぬ。これはしばしば花にとって困難である。というのも、ある動物の誘引や送受粉に適した花の形質は、他の動物には適さないことが多いからだ(表現型トレードオフ)。

多様な送粉動物の利用には、もう1つ深刻な問題がある。花粉や柱頭表面は有限であり、それぞれの動物が送受粉に貢献できる機会はかぎられている。また動物が報酬をめぐる競争する場合には、花が誘引できる動物の総数もかぎられている。よって送受粉効率の低い動物が訪れると、必然的に送受粉効率の高い動物による訪問や送受粉の機会は減り、送受粉の合計量はかえって低下する。こうした「機会トレードオフ」が強くはたらく状況では、多様な送粉動物の利用はそもそも花にとって最適戦略とならないはずなのだ。にもかかわらず大部分の花がさまざまな動物を利用しているという事実は、何を意味するのだろうか? 植物は何らかの形質によって負の動物間相互作用を軽減し、それによって繁殖失敗のリスクが低い、多様な送粉動物の利用への道を拓いたのだろうか?

多くの花は昼夜をつうじ花を咲かせる。よって、たとえば朝に開花すれば昼・夜、夕方に開花すれば夜・昼の順に、各時間帯に特有の送粉動物が訪れる。こうした訪問順序の差は、送受粉量に大きな差をもたらす。たとえば夕方に開花するスイカズラの花は、スズメガ・ハナバチの順に訪問を受ける。この順序は、数は少ないがハナバチよりも確実に花粉を柱頭へはこぶスズメガの貢献の機会をふやすため、逆の順序(ハナバチ・スズメガ)にくらべ送受粉量が多い。つまり開花時刻は、送受粉効率が異なる動物の訪問順序を調節し、負の相互作用が生じる機会を軽減する可能性があるのだ。野外では、昼と夜に加えて昼行性の動物間でもしばしば活動時間が大きく異なる。よって多くの花で、開花時刻にこうした自然淘汰がはたらく可能性がある。しかし、夜間のみ開く「夜咲き」の花、あるいは白い花弁や強い芳香などいわゆる「ガ媒」の特徴をそなえた花をのぞき、開花時刻がもたらす送受粉への影響について調べられた例は非常に少なかった。

過去15年以上にわたる送粉生態学の議論では、多様な送粉動物の利用が自然界で普遍的かどうか、その賛否に重点がおかれるあまり、トレードオフの克服という根本的な問題に焦点があてられる機会は、国内外を問わずほとんどなかった。本研究はこうした現状をふまえ、負の動物間相互作用が生じるメカニズムとその進化的帰結を解明し、多数の生物種から成り立つ拡散共進化系の理解に向けた先駆的業績として新たな研究の潮流づくりに貢献することを目指した。

### 2. 研究の目的

多くの花は繁殖失敗のリスクを避けるため、昼夜をつうじて花を咲かせ、多様な送粉動物を花粉の運搬に利用する。花がこうした状況で送受粉量を最大にするためには、送受粉効率が高い動物にまず訪れてもらい、送受粉効率が低い動物の訪問はなるべく先延ばしにすることで、かぎられた蜜、花粉、柱頭表面の浪費を最小限におさえるのが得策と考えられる。本研究は、多くの花で開花時刻がこうした役割を果たしている可能性に注目する。a) 広範な種間比較、b) 活動時間が異なる訪花動物の送粉効率の比較、c) 数理モデルによる訪花動物間トレードオフ緩和戦略の解析、という3つのアプローチを組み合わせ、動物媒花における開花時刻の多様性と進化を包括的に解明する。

### 3. 研究の方法

a) 広範な野生植物における開花時刻と関連形質の測定(種間比較)、b) イボタノキを訪れる多様な送粉動物群間における体表異種花粉率の比較(野外調査)、c) 開花時刻が訪花動物間トレードオフにおよぼす効果の検証(数理モデルと総説)という3つのサブ・プロジェクトを段階的におこなった。a) では、開花時刻の系統的な分布と制約、系統以外の花形質の影響を非線形回帰法によって解析した。b) では、異種間の花粉移動が花におよぼす損失という面から見た送粉動物群の定量的な比較をおこなった。c) では、機会トレードオフを緩和するための開花時刻の進化を「スケジュール最適化」というより一般的な戦略として検討した。また、先行研究に基づく帰納的手法と理論に基づく演繹的手法を組み合わせ、スケジュール最適化を含むさまざまなトレードオフ緩和戦略がもたらす花の表現型多様性の可能性について検討した。

### 4. 研究成果

a) 日本産被子植物150種の開花時刻をデジタルカメラの低速度撮影機能を用いて明らかにした。その結果、開花時刻は「朝咲き型」「昼咲き型」「夜咲き型」「開閉型」「二山型」の5つのパターンに分かれることが明らかになった。また、開花時刻のちがいは、花の形態や開花時期にみられる特徴とよく相関していた。これらの結果は、多様なパートナーの同時利用における花のジレンマ=機会トレードオフを最小限におさえるための花の最適戦略としての開花時刻が、花の形態に適合する動物のちがひ、あるいは時期による訪花動物相のちがひによって多様化することを示唆している。b) イボタノキを訪れた昆虫の体表花粉の異種混合率は、目のような大きな

分類群のレベルで異なっていただけでなく、通常は同一の機能群としてまとめられることの多いマルハナバチの雌雄間や小型ハナバチ類の属間などでも著しく異なっていた。これらの送粉動物は活動時間帯がずれることも多く、異種開花率の高い植物群集においては、開花時刻に強い自然淘汰圧をおよぼす要因となる可能性が高い。c) 訪問動物間トレードオフを表現型トレードオフと機会トレードオフに分け、それぞれが花の形質やその組み合わせにおよぼす進化的帰結について検討した。その結果、トレードオフを回避不能な制約ではなく進化のターゲットと見なすことにより、先行研究で散発的に報告された事例の多くが、トレードオフ緩和のための適応進化の産物として統一的に理解できることが示された。また従来、花の表現型多様化の主な原動力と考えられてきた適応的特殊化ではなく、むしろトレードオフ緩和をつうじた多様な送粉動物の同時利用 = 適応的一般化が花の表現型あるいは形質の典型的組み合わせ(シンドローム)の多様化をもたらした可能性が示唆された。これらの成果は、4本の原著論文(データ論文2報、総説論文2報)として、すでに1報は現在国際誌に投稿中である。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計5件（うち査読付論文 5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 Makino, T. T. and K. Ohashi	4. 巻 31
2. 論文標題 Honest signals to maintain a long lasting relationship: floral colour change prevents plant level avoidance by experienced pollinators.	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Functional Ecology	6. 最初と最後の頁 831-837
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1365-2435.12802	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 Funamoto, D. and K. Ohashi	4. 巻 19
2. 論文標題 Hidden floral adaptation to nocturnal moths in an apparently bee pollinated flower, <i>Adenophora triphylla</i> var. <i>japonica</i> (Campanulaceae).	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Plant Biology	6. 最初と最後の頁 767-774
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/plb.12579	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 Makino, T. T. and K. Ohashi	4. 巻 印刷中
2. 論文標題 Honest signals to maintain a long lasting relationship: floral colour change prevents plant level avoidance by experienced pollinators.	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Functional Ecology	6. 最初と最後の頁 印刷中
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1365-2435.12802	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 Ohashi, K., T. T. Makino, and K. Arikawa	4. 巻 29
2. 論文標題 Floral colour change in the eyes of pollinators: testing possible constraints and correlated evolution	5. 発行年 2015年
3. 雑誌名 Functional Ecology	6. 最初と最後の頁 1144-1155
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1365-2435.12420	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 Ohashi, Kazuharu	4. 巻 online early view
2. 論文標題 Floral colour change in the eyes of pollinators: testing possible constraints and correlated evolution.	5. 発行年 2015年
3. 雑誌名 Functional Ecology	6. 最初と最後の頁 1-12
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1365-2435.12420	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16件 (うち招待講演 6件 / うち国際学会 2件)

1. 発表者名 寺田昂平, 大橋一晴
2. 発表標題 「浮気」するのはどんな虫? イボタノキの訪花昆虫間における体表異種花粉率の比較
3. 学会等名 第51回種生物学会シンポジウム
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kazuharu Ohashi
2. 発表標題 Floral color change in the eyes of pollinators
3. 学会等名 Evolutionsbiologisches Kolloquium von Heinrich Heine Universitaet Duesseldorf (招待講演)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Kazuharu Ohashi
2. 発表標題 Keep the old, attract the new: floral color change by plants for a full exploitation of site-faithful pollinators.
3. 学会等名 The XIX International Botanical Congress. Shenzhen, China (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Kazuharu Ohashi
2. 発表標題 Keep the old, attract the new: floral color change by plants for a full exploitation of site-faithful pollinators.
3. 学会等名 The 31st Annual Meeting of the Scandinavian Association for Pollination Ecology (SCAPE 2017), Drobak, Norway (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Daichi Funamoto and Kazuharu Ohashi
2. 発表標題 Downward, bell-shaped flowers are not always bee pollinated: floral adaptations to nocturnal moths in <i>Adenophora triphylla</i> var. <i>japonica</i> (Campanulaceae).
3. 学会等名 The XIX International Botanical Congress. Shenzhen, China
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 高野美幸, 大橋一晴
2. 発表標題 花の向きは訪花者相の 'フィルター' として機能しうるか? ~操作実験における採餌行動の比較~
3. 学会等名 第48回種生物学会シンポジウム
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 高野美幸, 大橋一晴
2. 発表標題 花の向きは訪花者相の 'フィルター' として機能しうるか? ~操作実験における採餌行動の比較~
3. 学会等名 日本生態学会第64回全国大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 船本大智, 大橋一晴
2. 発表標題 夜行性ガ類によるツリガネニンジンの花粉媒介
3. 学会等名 第48回種生物学会シンポジウム (招待講演)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 船本大智, 大橋一晴
2. 発表標題 ツリガネニンジン属におけるガ媒
3. 学会等名 日本植物分類学会第16回大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 船本大智
2. 発表標題 ツリガネニンジンの花生態: 昼と夜の送粉者の貢献度
3. 学会等名 第63回日本生態学会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 鈴木美季
2. 発表標題 Keep regulars, attract vegabonds: 行動的に多様なポリネーターを利用するための花色変化
3. 学会等名 第63回日本生態学会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 亀岡慎一郎
2. 発表標題 ミスミソウにおける訪昆虫の色彩認識能力と花色多型の関係
3. 学会等名 第63回日本生態学会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 亀岡慎一郎
2. 発表標題 ミスミソウの色素成分と、訪花昆虫の色覚との関係
3. 学会等名 日本植物分類学会第15回大会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Ohashi, Kazuharu
2. 発表標題 Keep the old, attract the new: floral color change for a full exploitation of site-faithful pollinators by plants.
3. 学会等名 Joint 2014 Annual Meeting British Ecological Society and French Ecological Society (招待講演)
4. 発表年 2014年

1. 発表者名 大橋一晴
2. 発表標題 昆虫の眼から見た花色変化
3. 学会等名 日本生態学会第62回全国大会 (招待講演)
4. 発表年 2015年



1. 発表者名 鈴木美季
2. 発表標題 昆虫のリターン率の種間差が植物の進化にどう影響するのか？：個体の行動からネットワークをつなぐ
3. 学会等名 日本生態学会第62回全国大会（招待講演）
4. 発表年 2015年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

<p>Google Scholar Citations   Kazuharu Ohashi  <a href="http://bit.ly/kazohashi">bit.ly/kazohashi</a>          Research Gate   Kazuharu Ohashi profile  <a href="http://www.researchgate.net/profile/Kazuharu_Ohashi">www.researchgate.net/profile/Kazuharu_Ohashi</a></p>
--

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