

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 6 月 13 日現在

機関番号：11501

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2014～2016

課題番号：26840139

研究課題名(和文) 視覚がもたらす花序形態の適応進化：送粉者の種間比較から探る最適な「見た目」の解析

研究課題名(英文) Adaptive evolution of inflorescence driven by the visual system of pollinators: interspecific comparison of pollinators to find optimal appearances

研究代表者

牧野 崇司 (Makino, Takashi)

山形大学・理学部・研究支援者

研究者番号：00634908

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,200,000円

研究成果の概要(和文)：動物媒の植物が作る「花序」の役割のひとつに、花粉を運ぶ送粉者に対する誘因効果の増大があげられる。本研究では、花序の最適な見た目を左右する要因のうち、特に色の役割を明らかにすることを目的とした。初年度は野外の花の色を解析し、「同じ地域で同時に咲く花の色が種間で異なる傾向(花色の過分散)」を発見した。この花色の過分散と送粉者の種類を結びつけるため、翌年度以降は送粉者の種類と花色の関係を調査した。その結果「送粉者のグループと特定の花色との結びつき」が明らかになった。

研究成果の概要(英文)：One of the roles of inflorescences displayed by flowering plants is the attraction of pollinating animals. As one of the factors affecting the performance of inflorescences in pollinator attraction, we have focused on floral color. In the first year, I analyzed the composition of flower color in a plant community and found that that co-existing colors were overdispersed (flower color overdispersion). In the second and the third year, I examined the relationship between flower colors and pollinator species in that community to test whether there was any pattern in that community. I found that some hues showed some specific compositions of visitor species.

研究分野：送粉生態学

キーワード：送粉生態学 群集生態学 認知生態学 動物 植物間相互作用 行動生態学 進化生態学

1. 研究開始当初の背景

(1) 動物媒植物の多くは花を複数まとめて咲かせる。この「花序」の役割のひとつに、花粉を運ぶ送粉者に対する誘因効果の増大があげられる。たとえば限られた資源で同じ面積の花をつくるならば、大きな花をひとつ咲かせるよりも、小さな花を複数つくり、すき間をあけて花序の「見た目」を大きくした方が送粉者に見つかりやすくなるという効果である。花序の持つ最適な見た目や、その見た目に対応した送粉者の種類を明らかにすることは、多様な花の形質進化の理解に貢献することが大きく期待される。

2. 研究の目的

(1) 最適な花序の見た目を左右する要因のひとつに「花の色」があげられる。その効果の解明にはまず、野外においてどのような花の色が存在するのかを定量的におさえる必要がある。また、同一の群集を構成する花の色にどのようなパターンが潜んでいるのかを明らかにすることは、花色の多様化や植物群集の構成の理解の助けとなることが期待される。

(2) 山形県上山市のある植物群集における初年度の調査で、「同じ場所で同時に咲く種ほど花色が異なる傾向(過分散)」が検出された(Makino & Yokoyama 2015)。他種と異なる色の花を咲かせれば、訪花者が同種個体間を移動する可能性が高まり、花粉を効率良く受け渡すことができる可能性が予想されるが、異なる色の花を咲かせることで異なる訪花者を誘引しているのかは不明である。そこで(2)では同調査地における花色と送粉者タイプの関係を明らかにすることを目的とした。

(3) 花色は送粉者の誘引に大きな役割を果たすが、その花の色を、花を咲かせている途中で変化させる種が少数ながら存在する。この花色変化を呈する植物に共通の特徴として、色変化後の花における花粉の授受や蜜生産の終了があげられる。変化後の花の役割についてはこれまで、株を目立たせることで多くの送粉動物を誘引する効果などが指摘されている。申請者は、この花色変化は「空間学習に長けた送粉者の囲い込み」にも役立ちそうなことに気づいた。すなわち、ハナバチやハチドリなど、花粉をはこぶ動物のなかには蜜の少ない株の位置を覚えて避けるものがある。もしある株が色を変えずに古い花を維持すれば、蜜を出す若い花との見分けがつかなくなる。蜜あつめに手間のかかる株も、空間学習の得意な送粉者に避けられそうである。果たしてこのような事態が起こりうるのかを明らかにすることを目的とし、実験データを解析した。

(4) (3)で述べた花色変化には送受粉におけ

る利益があるにも関わらず、この形質を示す植物は少数派である。この事実は、なんらかの進化的な制約を反映しているのかもしれない。その一つに「報酬の停止」と同時に進化する必要性があげられる。すなわち花色のみの変化は、送粉動物に、送受粉に不都合となる行動の変化をもたらすのではないだろうか?この可能性の検証を目的として、クロマルハナバチと人工花を用いた室内実験を行った。

3. 研究の方法

(1) 山形県上山市において、様々な植物種の開花が期待できる林縁・湿地・耕作地などから、のべ約2.4kmにおよぶ調査路を定め、そこで開花する植物種を、2014年の4月下旬から11月上旬にかけて、週1回のペースで記録した。また、開花が確認された全244種の花の分光反射率を300nm~700nmの範囲で測定した。この分光反射率から、送粉者が視覚的に感じる種間の花色の隔たりの大きさ(色距離)を、ハナバチの色覚モデルにしたがって計算した。そして、ある種から残り243種に対する色距離の平均値を、その種他種に対する色距離の期待値として用いた。

(2) 山形県上山市の群集の訪花者を明らかにするため、2種類の調査を行った。ひとつは、約3.5kmの調査路を巡回しながら、花への訪問が確認された昆虫を捕獲する週1回の調査、もうひとつは、決められた植物種の前で1時間待機し、花を訪れた昆虫を捕獲する月1回の調査である。以上の調査を、2015年の4月中旬から11月上旬までの32週にわたり、合計で39回実施した。2016年も、週1の調査を同様に実施した。また、花の色の類似・相違の程度を評価するため、分光器で測定した花卉の反射率を訪花者の色覚モデルを用いて解析した。

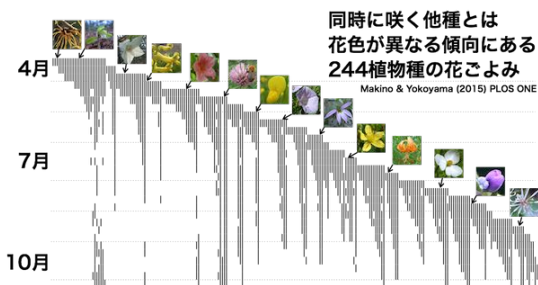
(3) 4.0 m x 5.5 m、高さ2.0 mのケージの中でクロマルハナバチと人工花を用いた実験のデータを、一般化線形混合モデルで解析した。この実験では3タイプの株(古い花を維持せず落とす「落花型」、古い花を蜜を出さずに維持する「不変型」、蜜を出さない古い花の色を変える「変化型」)8株ずつを並べ、ハチを放し、各タイプへの訪問回数を約4時間にわたって記録した。なお、変化前後の花色は白・黄・紫から選び、6通りの組み合わせを試している。

(4) 変化前と変化後の二色の花を同時に呈する株(変化型)と、花色変化せず、単一の色の花をつけた株(不変型)を、人工花を用いて8株ずつ作成し(6花/株)縦・横・高さが各2mのケージ内に格子状に並べた。ここにハチを1個体ずつ放し、行動をビデオカメラで記録した。なお、色の組み合わせによって行動が変わる可能性を考慮し、黄(Y)・

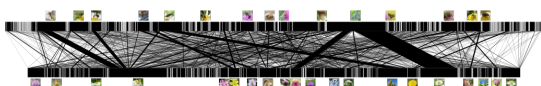
白(W)・青(B)の3色を変化前・変化後の色として組み合わせ、Y(不変型)とYB(変化型)、YとYW、WとWY、WとWB、BとBW、BとBY、合計6つの色の組み合わせについて実験を行った

4. 研究成果

(1) 色距離の期待値を、同時に開花する種に対する色距離の平均(実測値)と比較したところ、244種中170種で実測値が期待値を上回った。つまり約7割の植物種が、偶然から期待されるよりも他種と色の隔たる時期に花を咲かせていた。また、期待値と実測値の差の平均をランダムイゼーションで検定したところ、同時に開花する種の花色が偶然では考えにくいほど互いに異なることがわかった。さらに外来種32種を解析から取り除くと花色の過分散は有意に増加した。以上の結果は「他種の存在がもたらす花色の多様化」と矛盾しないものであり、今後は仮説の根拠となっている送粉者の動向についても検証する必要がある。またその調査においては、今回効果が確認された外来種のように、過分散を打ち消す要因に留意すべきである。



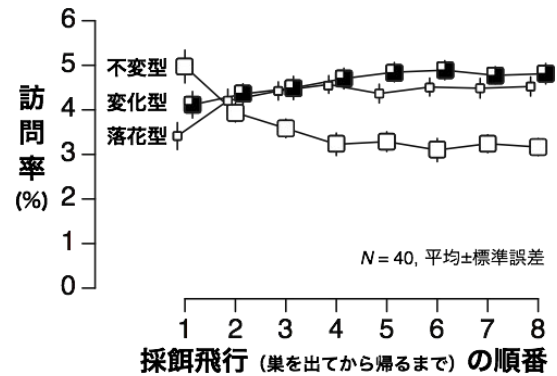
(2) 調査では、163種の植物に対し合計4747頭の訪花者を確認した(下図の上段は訪花者種、下段は植物種を表し、訪花が確認された回数が多い関係ほど太い線で結んだ)



これら訪花者は少なくとも313種の昆虫で構成され、大きく6つのタイプ(ハエ・ハナバチ・チョウ・コウチュウ・カリバチ・カメムシ)に分けられた。その構成比は個体数ベースで順に35%、24%、22%、12%、4%、2%だった。この構成比(訪花者相)を植物種間で比較し、色の似ている植物種のパアと異なる植物種のパアに分けたところ、訪花者相の違いは色の異なるパアでより大きくなっていた。そこで各植物の訪花者相を、訪花者から見た色相別にまとめたところ、例えば白系の花でハエの割合が高くなるといった、それぞれの色相に特徴的な訪花者タイプの偏りが見つかった。しかも、これらの偏りの多くが、色相や訪花者相の季節的な同調で説明できる範囲を超えていることも、ランダムイゼーションを用いた検証で明らかとなった。以上のように上山の植物は、異なる色の花を咲かせるこ

とで異なるタイプの訪花者を誘引していた。これにより繁殖に不利となる、異種植物間の花粉移動を抑えているのかもしれない。(なお、この結果は2015年のデータを解析したものである。今後は2016年のデータを解析し、再現性を確認することを予定している)

(3) 全ての組み合わせで「囲い込み」の効果が確認された: 不変型はハチにしだいに避けられたが、親切に色を変える変化型は繰り返し訪問されていた(下図参照)



また、不変型の変化型の株の位置を交換すると、ハチは、前に変化型があった場所に戻ってきたことから、ハチは空間学習を頼りに株を選んでいることも明らかとなった。なお、色の組み合わせによっては古い花の維持がハチの誘引に貢献しないことも明らかとなった。以上の結果は、花色変化が空間学習を駆使して餌を集める訪花者への適応である可能性や、その色の組み合わせが送粉者の生得的な好みなどに依存して変わる可能性を示唆するものであり、花色変化の進化の理解に大きく貢献した。

(4) 実験の結果、株訪問数はBYで、変化型よりも不変型で有意に多くなった。一方、YB・YWでは不変型よりも変化型で有意に多くなっていた。つまり、花色のみの変化で、ディスプレイ効果が弱まる場合と強まる場合があることがわかった。変化型において最初に訪れる花は、BW・WBではWよりもBが、BY・YBではYよりもBが、WY・YWではYよりもWが多くなっていた。クロマルハナバチには色の好み(黄<白<青)が存在し、この好みの変化型で最初に訪れる花を決定していた。こうした行動変化を組み込んだシミュレーションの結果、植物個体が最終的に新しい花で受け取る他家花粉数の合計は、BW・BY・WYにおいて変化型が不変型を上回った。すなわち実験の結果は、事前の予想に反し、花色のみの変化が送粉者の行動を都合良く操作し、繁殖成功を高める可能性を示す。それにも関わらず、花色のみを変化させる植物が稀な理由の1つとして、色変化にかかるコストが、送粉者を操作することで得られる利益を上回る可能性が挙げられる。今後は、色変化にかかるコストなど、変化型に不利にはたらくさまざまな要因を調べることで、花色のみの変化

が稀な理由を解明できるだろう。

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3件)

Makino TT and Ohashi K. (2017) Honest signals to maintain a long-lasting relationship: floral colour change prevents plant-level avoidance by experienced pollinators. *Functional Ecology*. 31:831-837

<http://dx.doi.org/10.1111/1365-2435.12802>

Makino TT and Yokoyama J. (2015) Nonrandom composition of flower colors in a plant community: mutually different co-flowering natives and disturbance by aliens. *PLoS ONE* 10: e0143443

<http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0143443>

Ohashi K, Makino TT and Arikawa K (2015) Floral colour change in the eyes of pollinators: possible constraints and correlated evolution with bee pollination. *Functional Ecology* 29:1144-1155

<http://dx.doi.org/10.1111/1365-2435.12420>

[学会発表](計19件)

牧野崇司・佐藤宏美・横山潤「花色の過分散を示す植物群集における訪花者の網羅的調査:花色で変わる訪花者タイプ?」第64回日本生態学会,早稲田大学早稲田キャンパス(東京都・新宿区),2017年3月16日

牧野崇司「送粉者の視点でせまる花形質の生態的役割」東北植物学会第6回大会・2015年度学会賞受賞者講演,東北大学青葉山キャンパス(宮城県・仙台市),2015年12月11日

土田洋子・牧野崇司・横山潤「花色変化の進化に蜜生産の停止は必須の条件か?:花色のみの変化に対する送粉者の反応の解析」東北植物学会第6回大会,東北大学青葉山キャンパス(宮城県・仙台市),2015年12月11日

牧野崇司・佐藤宏美・横山潤「花色の過分散を示す植物群集における訪花者の網羅的調査:花色で変わる訪花者タイプ?」東北植物学会第6回大会,東北大学青葉山キャンパス(宮城県・仙台市),2016年12月10日

牧野崇司・佐藤宏美・横山潤「花色の過分散を示す植物群集における訪花者の網羅的調査:花色で変わる訪花者タイプ?」日本生態学会東北地区会第61回大会,蔵王

センタープラザ(山形県・山形市),2016年10月29日

土田洋子・牧野崇司・横山潤「送粉者の行動実験から探る花色変化の生態的機能:色のみの変化がもたらす効果の解析」日本植物学会第80回大会,沖縄コンベンションセンター(沖縄県・宜野湾市),2016年9月16日

土田洋子・牧野崇司・横山潤「送粉者の行動実験から探る花色変化の生態的機能:色のみの変化がもたらす効果の解析」日本生態学会第63回大会,国際交流センター(宮城県・仙台市),2016年3月22日

牧野崇司・横山潤「植物群集の非ランダムな花色構成:互いに異なる在来種・その和を乱す外来種」日本生態学会第63回大会,国際交流センター(宮城県・仙台市),2016年3月21日

牧野崇司・横山潤「植物群集の非ランダムな花色構成:互いに異なる在来種・その和を乱す外来種」東北植物学会第5回大会,福島大学(福島県・福島市),2015年12月19日

土田洋子・牧野崇司・横山潤「送粉者の行動実験から探る花色変化の生態的機能:色のみの変化がもたらす効果の解析」東北植物学会第5回大会,福島大学(福島県・福島市),2015年12月19日

佐藤宏美・牧野崇司・横山潤「訪花昆虫との対応関係から読み解く植物群集の花色素構成:網羅的な捕獲調査からわかったこと」東北植物学会第5回大会,福島大学(福島県・福島市),2015年12月19,20日

牧野崇司・横山潤「植物群集の非ランダムな花色構成:互いに異なる在来種・その和を乱す外来種」日本生態学会東北地区会第60回大会,ユフォーレ(秋田県・秋田市),2015年12月5日

土田洋子・牧野崇司・横山潤「送粉者の行動実験から探る花色変化の生態的機能:色のみの変化がもたらす効果の解析」日本植物学会第79回大会,新潟コンベンションセンター(新潟県・新潟市),2015年9月8日

大橋一晴・牧野崇司・蟻川謙太郎・鈴木美希「昆虫の眼から見た花色変化」第62回日本生態学会,鹿児島大学(鹿児島県・鹿児島市),2015年3月21日

牧野崇司・横山潤「送粉者の目から見た花色構成の季節変化:互いに異なる夏を経て、似たもの同士がふえる秋?」東北植物学会第4回大会,山形大学(山形県・山形市),2014年12月13日

鈴木政紀・牧野崇司・山岸洋貴・横山潤「異なる花形質を持つエゾエンゴサク集団間にみられる訪花昆虫相の差異」東北植物学会第4回大会,山形大学(山形県・山形市),2014年12月13日

土田洋子・牧野崇司・横山潤「エゾエンゴサクの花色素2型に対するマルハナバチの

大橋一晴 (OHASHI, Kazuharu)

訪花行動：室内操作実験からわかったこと,東北植物学会第4回大会,山形大学(山形県・山形市),2014年12月13日
玉田容子・牧野崇司・横山潤「山形県に自生するコバノトンボソウの送粉生態に関する予察的研究」東北植物学会第4回大会,山形大学(山形県・山形市),2014年12月13日
鈴木政紀・牧野崇司・山岸洋貴・横山潤「東北地方に分布するエゾエンゴサク(ケシ科)の花形質と訪花昆虫相の対応関係」日本植物学会第78回大会,明治大学(神奈川県・川崎市),2014年9月13日

〔図書〕(計 0件)

なし

〔産業財産権〕

出願状況(計 0件)

なし

取得状況(計 0件)

なし

〔その他〕

ホームページ等

寄稿

「情けはハチの為ならず? - 花色変化に込められた植物のしたたかな戦略」
Academist Journal
<https://academist-cf.com/journal/?p=2791>

公開講演

牧野崇司「動物の行動からさぐる花の進化のヒミツ」愛知サマーセミナー,名古屋,2016年7月17日

牧野崇司「動物の行動からさぐる花の進化のヒミツ」愛知サマーセミナー,名古屋,2015年7月19日

牧野崇司「ハチの行動からさぐる花の進化のヒミツ」愛知サマーセミナー,名古屋,2014年7月19日

6. 研究組織

(1)研究代表者

牧野 崇司(MAKINO, Takashi)
山形大学・理学部・研究支援者
研究者番号:00634908

(2)研究分担者

なし

(3)連携研究者

なし

(4)研究協力者

横山潤 (YOKOYAMA, Jun)