

大山地域における送粉昆虫の多様性と植物の交配様式の関係

環境学部環境学科 笠木哲也

1. はじめに

中国地方で最も標高の高い大山は、多様な生物が分布する貴重な自然環境である。大山は標高が1,729mしかないが、独立峰的に存在し且つ日本海に面するという地形的及び地理的特徴により、生物にとっては厳しい気象条件となる。そのため、低温や強風に曝される山頂付近にはイチイが矮性化したダイセンキャラボクの純林が広がり、高山的な植生景観が形成されている。また、西日本には希少な高山性の植物も見られる。特に、ツガザクラやミヤマハンノキのように北海道から本州中部に分布しながら隔離的に大山に分布する植物もあり、これらは生物地理学的に非常に興味深いものである。一方、山裾に広がるブナ林は西日本随一の規模を誇る。人為的利用の影響が強く残る二次林が多いが、人為の影響が少なく、大サイズのブナからなる成熟した森林も少なくない。このようなブナ成熟林は構成植物種数が多く、オオカメノキやハウチワカエデなどを中心に多様な低木種や林床草本が生育する。このような大山地域の貴重な自然環境の中で生物たちがどのように生きているのか、その生活の一端を解き明かすことは地域の知的財産を増やすことに繋がる。

被子植物25万種のうち約9割は動物媒であり、そのほとんどが昆虫媒である (Ollerton 2010)。昆虫媒植物の花形態は、送粉者(花粉媒介者)となる昆虫との相互作用によって多様化したと考えられる。送粉成功は適応度に影響するため、花の形態には送粉者の行動やサイズが選択圧として強く作用する。マルハナバチ類は、体表面を覆う毛による高い花粉運搬能力をもち、さらに、特定の植物に対して高い忠実度を示す。そのため、マルハナバチ類に送粉される植物はマルハナバチに特化した独特の花形態をもつものが多い。このような一群はマルハナバチ媒花植物と呼ばれる。例えば、ツリフネソウのように深い花冠の奥に花蜜を分泌し、マルハナバチが花冠に口吻を挿し込んで吸蜜する際、花冠入り口付近に配置された生殖器官に接触させるような構造は、マルハナバチ媒花植物がとる典型的な花形態である (図1)。マルハナバチ媒花植物の送粉成功には、マルハナバチの体サイズと花のサイズの一一致が重要であり、花冠入り口付近に生殖器官がある植物の場合、花冠長はマルハナバチの口吻長に対応することが多い。



図1. ツリフネソウの花の形態とマルハナバチの訪花行動。

特定種のマルハナバチの行動や体サイズに合致した形態をとるマルハナバチ媒花植物は、他種の昆虫だけでなく、体サイズや行動特性の異なる他種マルハナバチの訪花を受けても送粉効果がない場合が多い (Suzukiら2002)。これは特異的な形態をとる花ほど顕著となる。大山地域の森林内にはミズキ科のウリノキ (*Alangium platanifolium*) というマルハナバチ媒花の低木が多く生育する (図2)。ウリノキは細長い花冠を下向きに咲かせ、さらに花冠から突き出すように長い雄しべと雌しべをぶら下げる (図3)。マルハナバチ媒花植物としては異例に生殖器官が花冠から突出している。ウリノキに飛来するマルハナバチは花冠の先端に前肢を引っ掛け、中肢や後肢で雄しべを掴み込むことが多い。このような訪花行動の際、マルハナバチの体は長い雌しべの先端の柱頭 (花粉を受容する部位) には触れないことが多い (図4)。ウリノキの長い生殖器官はマルハナバチ媒花植物としては不利な花形態であると予測される。ウリノキにおいて子孫 (種子) を残すことに結びつきにくい花形態が進化した原因を探るため、大山地域の森林でマルハナバチの行動とウリノキの交配システムの関係調べた。



図2. 多数の花をつけるウリノキ.



図3. ウリノキの花の形態.



図4. ウリノキに訪花するマルハナバチ類.

2. 結果と考察

2.1. 開花フェノロジー

大山（鳥取県大山町）の山麓、標高約900mの落葉広葉樹林を調査地とした。調査地は、樹高20mをはるかに超えるブナ、ミズナラ、イタヤカエデの他、古くに植えられたスギなどが林冠木となる成熟した林分であり、ウリノキは林内のやや土壤水分が高い場所に生育していた。ウリノキは、長さ4 cm程度の細長い蕾の先端部を裂開させ、花弁を巻き上げるように開花する。花弁はすべてを巻き上げず、深さ1.5 cm程度の花冠部を残す。蕾の中では既に雌しべと雄しべが成長しており、開花後、それらが花冠からぶら下がった状態で露出する。開花時には既に葯が裂開し、花冠から突出した雄しべ全体に花粉が噴出した状態になる。雌しべは雄しべより2-3 mm長く、花粉を受容する柱頭は雄しべから突き出た先端部に位置する（図3）。

2019年6月上旬、調査地でウリノキをランダムに50個体選んだ。各個体上で蕾をランダムに15花（計750花）選び、開花日を調べた（図5）。調査地のウリノキ個体群では20日間に渡って開花が続き、マルハナバチ媒花植物としては比較的長い開花期間を示した。ウリノキの個花の寿命は1日であった。選んだ750花の開花は6月16日から7月5日までの20日間続き、1日あたり平均約34花開花し、最大開花数は75花（6月23日）であった。

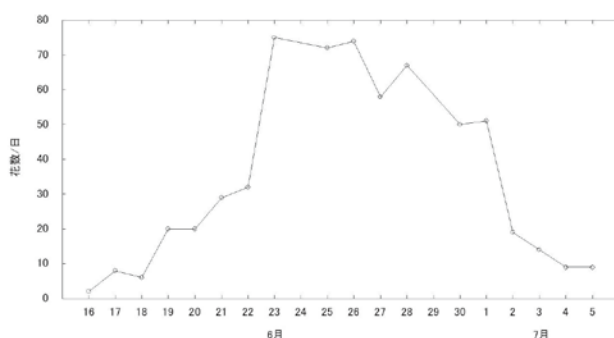


図5. 開花フェノロジー.

ウリノキは1花あたりの胚珠数が1なので、果実ができれば種子結実したことになる。選んだ750花の開花期間を通しての結実率は30%程度であった。開花期間（20日間）を3日または4日間隔で6期に区切り、各期の結実率を調べた。初期は結実率が10%程度であった。しかし、開花時期の進行に伴って結実率が上昇し、開花後期には50%程度であった（図6）。

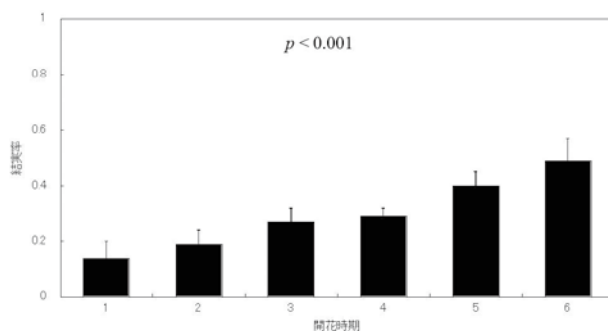


図6. 開花期間を6期に分けた結実状況.

2.2. マルハナバチ類の訪花

調査地では、コマルハナバチ (*Bombus ardens*) とトラマルハナバチ (*Bombus diversus*) がウリノキに訪花した。コマルハナバチは春早い時期に女王バチが活動を始め、コロニーを創設する。コロニーの寿命は短く、6月中には終了する。そのため、ウリノキの開花時期にはコマルハナバチのコロニーは終盤に入っており、雄バチの訪花が観察された。一方、トラマルハナバチはコロニー創設期に当たり、女王バチの活動も観察された。マルハナバチ類の訪花頻度 (1花、1時間あたり訪花数) は、開花期間の中期以後に高くなる傾向があったが(図7の白いバー)、開花期間を通して訪花は観察された。マルハナバチが雄しべと雌しべにぶら下がって吸蜜する際、雌しべ先端の柱頭に触れた場合を正当訪花とした。正当訪花は開花期間の前期にはほとんど見られず、中期以降、特に後期になってから著しく増加した (図7の黒いバー)。

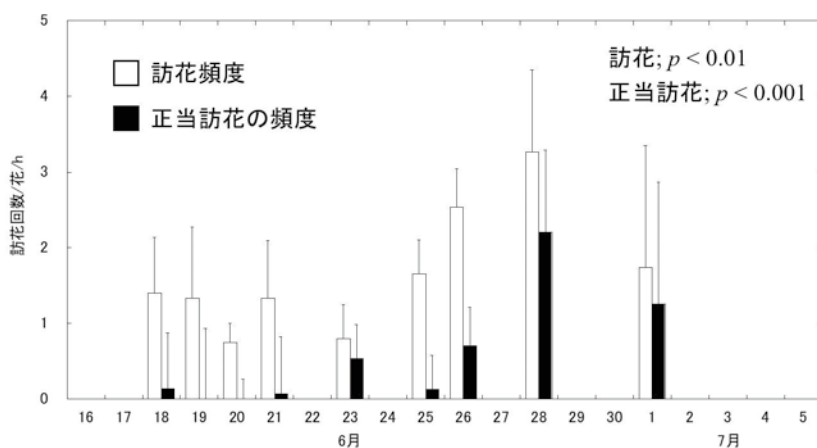


図7. 開花期間を6期に分けた結実状況

2.3. 花形態とマルハナバチのサイズ

ウリノキの花の各部位の平均サイズは、花冠の深さが16.0mm、雄しべの突出長が21.9mm、雌しべの突出長が23.3mmであった (図8)。マルハナバチは、種及びカーストによって体サイズに違いが認められた (図9)。トラマルハナバチは、女王バチの飛翔が観察されたことから、コロニー創設初期の時期であったと考えられた。マルハナバチ類は、コロニー創設後しばらくの間、体サイズの小さいワーカーが採餌行動を行い、徐々に体サイズの大きなワーカーと入れ替わっていく。そこで、トラマルハナバチについては、開花期間の前期と後期に体サイズを測定した。それぞれの体長と口吻長は、コマルハナバチの雄が18.0mm、3.4mm、コマルハナバチのワーカーが15.1mm、5.9mm、開花期間初期のトラマルハナバチのワーカーが20.2mm、9.2mm、後期が23.6mm、10.2mmであった。初期のトラマルハナバチはコマルハナバチよりも体サイズが大きい傾向があったが、有意差は認められなかった。コマルハナバチのワーカー及び雄、そしてトラマルハナバチの初期のワーカーの体長は、ウリノキの雌しべ突出長よりも短く、送粉には不利と推測された。後期のトラマルハナバチは、コマルハナバチだけでなく、初期のトラマルハナバチよりも有意に大きく、体長はウリノキの雌しべ突出長とほぼ同じ長さであった (図10)。このことから、調査地のウリノキ個体群では、開花後期に出現するトラマルハナバチが送粉に対する貢献度が高いと推測された。



図8. ウリノキの花の各部位のサイズ

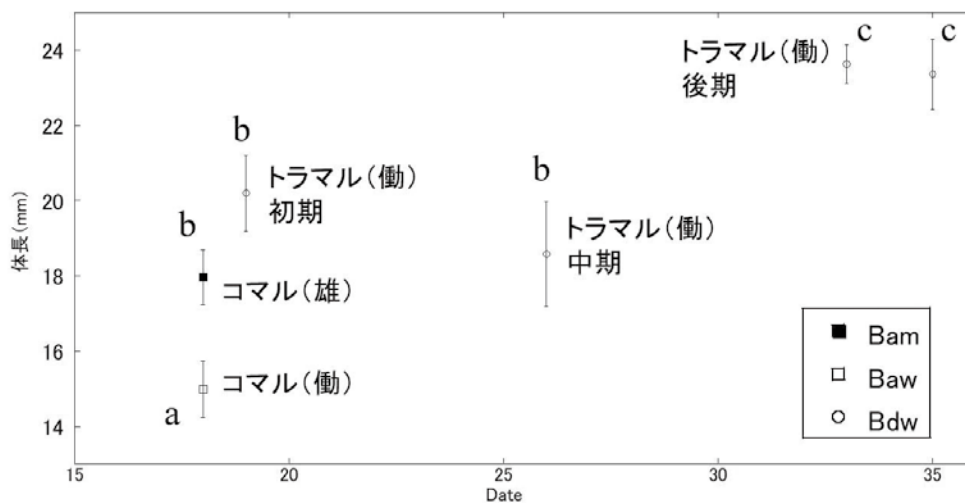


図9. マルハナバチの体長

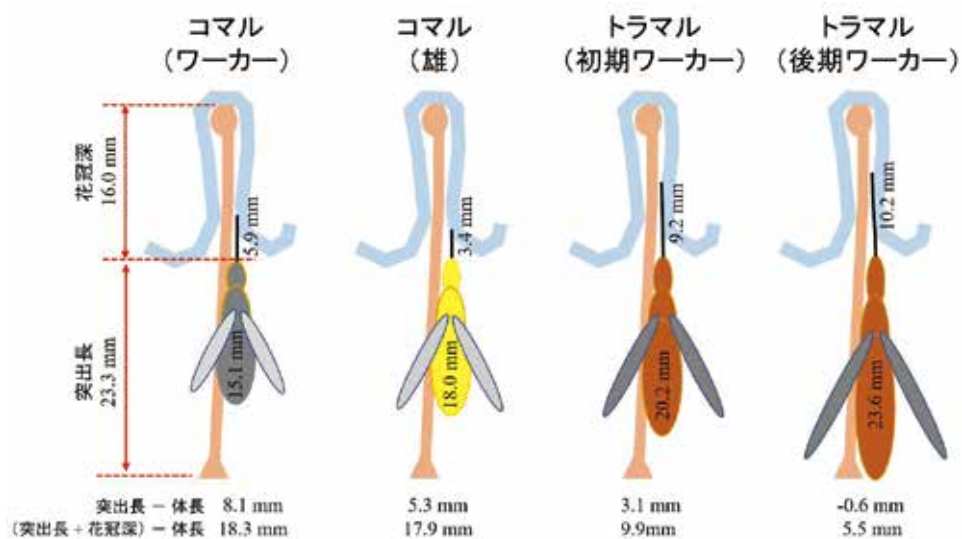


図10. ウリノキの花形態とマルハナバチの体サイズの関係

2.4. まとめ

大山のウリノキ個体群は、マルハナバチ媒花植物としては比較的長い3週間という開花期間を示した。ウリノキの個花の寿命は1日なので、開花日はそのままマルハナバチの送粉効果を反映する。個花レベルでの結実率データは、開花初期にはマルハナバチの送粉成功が低く、後期近くに開花した花ほど高くなることを示したが、このことは、ウリノキの結実成功にはマルハナバチの訪花頻度よりも正当訪花数が影響していることを示唆するものである。そして、この開花時期による正当訪花数の変化は、トラマルハナバチ集団の季節的なサイズ変化によるものであり、開花期間の後期に出現した体サイズの大きなトラマルハナバチがウリノキの結実成功を高めたものと推測された。ウリノキの花冠から大きく突出した生殖器官は、体サイズの大きなトラマルハナバチに対して適合性が高いと考えられる。植物の開花時期とマルハナバチの出現タイミングは年によって一致しないことがあり、特に春季に開花する植物では結実成功低下の大きな原因となることがある (Kudoら2019)。ウリノキの3週間という比較的長い開花期間は、トラマルハナバチの季節的な体サイズ変化の年変動性に対応するものである可能性がある。

しかしながら、なぜウリノキの生殖器官は短くなる方向に進化しないのかという疑問が残る。体サイズの小さなマルハナバチに適合するように、生殖器官が短くなる方向になぜ進化しなかったのだろうか。現時点では、黄色で目立つ雄しべがマルハナバチに対して誘引効果があり、その誘引効果を維持するために長くなる方向に進化したという可能性を考えている。今後、造花を使った野外での操作実験によって解明する予定である。本研究課題の成果によって今後の研究の展開に新たな見通しが立てられた。

謝辞

本研究は令和元年度公立鳥取環境大学特別研究費の助成を受けて実施した。本研究では和田祥馬氏、楠本淳貴氏に野外調査を補助していただいた。

参考文献

- [1] Kudo, G., Cooper, E.: When spring ephemerals fail to meet pollinators: mechanism of phenological mismatch and its impact on plant, Proc. R. Soc. B 286, 20190573, 2019.
- [2] Jeff Ollerton, J., Winfree, R., Tarrant, S.: How many flowering plants are pollinated by animals?, Oikos, 120:321-326, 2011.
- [3] Suzuki, K., Dohzono, I., Hiei, K., Fukuda, Y.: Pollination effectiveness of three bumblebee species on flowers of *Hosta sieboldiana* (Liliaceae) and its relation to floral structure and pollinator sizes, Plant Species Biology, 17:139-146, 2002.