

令和 元年 6 月 19 日現在

機関番号：12102

研究種目：国際共同研究加速基金（国際共同研究強化）

研究期間：2016～2018

課題番号：15KK0249

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（国際共同研究強化）

研究課題名（英文）Evolutionary significance of anthesis time in the adaptive generalization to pollinators(Fostering Joint International Research)

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） 4,900,000円

渡航期間： 14ヶ月

研究成果の概要（和文）：花にとってさまざまな送粉動物にたいし同時に適応することは難しく、花の進化は特定の送粉動物への特殊化に向かうという従来の考え方（トレードオフ仮説）は間違っており、実際は多くの花がさまざまな手段でトレードオフを適応的に解消し多様な送粉動物をうまく利用している、との仮説を提唱した。また、ハッコヤナギの自生集団で野外実験を実施した。ハッコヤナギの花は、放出する芳香成分を昼夜で入れ替え、昼の訪花動物（ハナバチ）と夜の訪花動物（ガ）の両方を誘引する。本実験の結果、夜のガによる送受粉は、昼のハナバチによる送受粉の失敗を埋め合わせ、立地環境の影響を小さくする効果をもつことがわかってきた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

従来の研究では、花にとってさまざまな送粉動物に対し同時に適応することは難しく、花の進化は特定の送粉動物への特殊化に向かうという考え方（トレードオフ仮説）が支配的であり、自然界の多くの花が、多様な動物を送粉に役立てている事実をうまく説明できなかった。我々が提唱する仮説は、異なる送粉動物が花にもたらすトレードオフが、進化的に解消可能である点に着目し、この大きな謎に解決の糸口を与える。さらに、昼と夜の動物に送粉をまかせるハッコヤナギの実験結果は、トレードオフの適応的な解消が花の多様化を促進した、という我々の新しい仮説を支持する強力な証拠として、広く国際的にアピールすることが期待される。

研究成果の概要（英文）：Against the classical notion that flowers evolve toward pollinator specialization to avoid tradeoffs between different pollinator guilds, we have proposed a hypothesis that the evolution of flowers often leads to an adaptive solution of pollinator-mediated tradeoffs and, in turn, adaptive generalization. Also, we have conducted field experiments to elucidate why *Salix caprea* flowers change floral odor from bee-specific one to moth-specific one between day and night. Data suggest that nocturnal pollination often complement the failure of diurnal pollination, diminishing the effects of local conditions on pollination.

研究分野：植物進化生態学

キーワード：種間関係 進化生態学 送粉生態学

1. 研究開始当初の背景

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には、送粉効率が高い夜の送粉動物にまず訪れてもらい、送粉効率が低い昼の送粉動物の訪問はなるべく先延ばしにすることで、かぎられた花粉、柱頭表面の浪費を最小限に抑えるのが得策と考えられる。筆者は、花の進化における開花時刻の重要性について国内での種間比較などの研究（基盤 C）を進める中で、さらに定量的な野外調査データおよび統合的な理論の提示によって、説得力のある主張を展開するのを感じていた。そこで、適切なモデル系 = 欧州のヤナギ属植物を用い、花香を介した植物-動物間相互作用研究の第一人者であるアンドレアス・ユルゲンス博士（独・ダルムシュタット工科大学）との共同研究を計画した。多様な動物間で送受粉の機会をめぐるトレードオフが生じることに注目した研究者はこれまでもいたが、その進化的な解消戦略としての花の形質進化に着目したのは我々が世界で初めてである。

2. 研究の目的

本研究では、昼夜の送粉動物相と、その誘引にかかわる花香成分がわかっている欧州のモデル系 = ヤナギ属植物を用いて、花の進化における開花時刻の重要性を示すことを目指した。野外データによって開花時刻にはたらく自然淘汰を可視化すると共に、開花時刻のちがいが花形質セットに引き起こす進化的帰結を定量的に示すことにより、負の動物間相互作用が花の進化において果たす役割の重要性を明らかにすることを目的とした。また野外調査と並行して、トレードオフの進化的な解消をもたらす花形質の多様性という新たなアイデアを提唱する論文の執筆を目指した。

3. 研究の方法

第一に、昼夜で花香の構成成分が大きく入れ替わることがすでに明らかになっているバッコヤナギの野生集団において、昼夜の送粉動物の積極的な利用がもたらす進化的な利益を測定した。具体的には、袋がけ実験により、昼の送粉動物のみによる結実率、夜の送粉動物のみによる結実率、風のみによる結実率を比較した。とくに、これら三つの異なる送粉様式が受ける空間的な制約（雄株と雌株の間の距離）の相補的な関係から、これらのやり方を併用することの進化的な意義について考察した。

第二に、花が多様な訪花動物との相互作用をつうじて適応進化を遂げる際の制約となるトレードオフについて、共同研究者のユルゲンス博士との議論を重ね、これまで混乱しがちであった諸概念の整理をおこなった。また、トレードオフの進化的な解消をつうじた「適応的一般化」の理論的な可能性を指摘すると共に、先行研究の報告の中に、いくつかのシナリオを支持するものがすでに散見されることを例示した。これらの指摘をもとに、送粉生態学の今後を大きく左右する鍵として、トレードオフとその進化的な解消戦略に注目した研究の必要性を訴える論文をまとめた。

4. 研究成果

2017年10月1日からドイツ・ダルムシュタット工科大学に滞在し、本研究の課題遂行を開始した。まず、渡航直後から滞在中をつうじ、花が多様な訪花動物との相互作用に適応する際の制約となる「表現型トレードオフ」と「機会トレードオフ」について、共同研究者のユルゲンス博士と議論を重ねた。その結果、これらのトレードオフの成因とその進化的帰結を正しく理解することが、生物間相互作用における「特殊化」に関する既存の概念の混乱の解決につながることに気づいた。

さらに、花にとってさまざまな送粉動物に対し同時に適応することは難しく、花の進化は特定の送粉動物への特殊化に向かうという従来の考え方（トレードオフ仮説）は間違っており、実際は多くの花がさまざまな手段でトレードオフを適応的に解消し多様な送粉動物をうまく利用している、そしてこのような多様な送粉動物の利用を可能にする「適応的一般化」が、花の形質の多様化、あるいは送粉シンドロームと呼ばれる特定の形質の進化的むすびつきをもたらしたのではないかと、というアイデアに至った。これらの議論を土台に、現在、トレードオフの概念を整理し、かつ新しい仮説を提唱する総説論文を、2本分の内容に分けて執筆中である。

また、2018年3月から5月にかけて、ヘッセン州オーデンバルド郡の4つのバッコヤナギ自生地において、昼夜の送受粉に関する野外調査を実施した。バッコヤナギの花は、放出する芳香成分を昼夜で入れ替え、昼の訪花動物（ハナバチ）と夜の訪花動物（ガ）の両方を誘引する。調査では、昼夜の送受粉の成否を左右しうるパラメータとして、花粉の寿命と温度の関係、開花時刻、雄株と雌株の距離を計測するとともに、風による送受粉、昼行性の昆虫（ハナバチ類、チョウ類）による送受粉、夜行性の昆虫（着花性ガ類）による送受粉が、それぞれ結実率にどれだけ貢献するかを定量的に明らかにするため、袋がけ実験をおこなった。本実験の結果、夜のガによる送受粉は、昼のハナバチによる送受粉の失敗を埋め合わせ、立地環境の影響を小さくする効果をもつことがわかってきた。現在、結果を原著論文にまとめているところである。

5. 主な発表論文等

（研究代表者は下線）

〔雑誌論文〕(計 4 件)

- (1) Funamoto, D. and Ohashi, K. (2017) Hidden floral adaptation to nocturnal moths in an apparently bee-pollinated flower, *Adenophora triphylla* var. *japonica* (Campanulaceae). *Plant biology*, 査読有, 19(5): 767-774.
- (2) Makino, T.T., Ohashi, K. (2017) Honest signals to maintain a long-lasting relationship: floral colour change prevents plant-level avoidance by experienced pollinators. *Functional Ecology*, 査読有, 31(4): 831-837.
- (3) 船本大智, 大橋一晴 (2017) 植食性昆虫における適応放散: 機能摂食群の進化的転換のパターンとメカニズムに着目して. *昆虫 ニューシリーズ*, 査読有, 20(1): 3-18.
- (4) Ohashi, K., Makino, T.T., Arikawa, K. (2015) Floral colour change in the eyes of pollinators: testing possible constraints and correlated evolution. *Functional Ecology*, 査読有, 29(9): 1144-1155.

〔学会発表〕(計 12 件)

- (1) Ohashi, K. Floral color change in the eyes of pollinators. *Evolutionsbiologisches Kolloquium von Heinrich Heine Universitaet Duesseldorf*, 2018 年 6 月 14 日, デュッセルドルフ(ドイツ).
- (2) Ohashi, K., Suzuki, M.F., Makino, T.T., and Arikawa, K. Keep the old, attract the new: floral color change by plants for a full exploitation of site-faithful pollinators. The 31st annual meeting of the Scandinavian Pollination Ecologists, 2017 年 10 月 27 日, ドローバツク(ノルウェー).
- (3) Ohashi, K. Keep the old, attract the new: floral color change by plants for a full exploitation of site-faithful pollinators. XIX International Botanical Congress, 2017 年 7 月 25 日, 深圳市(中国).
- (4) Funamoto, D. and Ohashi, K. Downward, bell-shaped flowers are not always bee pollinated: floral adaptations to nocturnal moths in *Adenophora triphylla* var. *japonica* (Campanulaceae). XIX International Botanical Congress. 2017 年 7 月 23~29 日, 深圳市(中国).
- (5) 高野美幸, 大橋一晴 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~. 日本生態学会第 64 年全国大会, 2017 年 3 月 15 日, 東京.
- (6) 船本大智, 大橋一晴 ツリガネニンジン属におけるガ媒. 日本植物分類学会第 16 回大会, 2017 年 3 月 10 日, 京都.
- (7) 船本大智, 大橋一晴 夜行性ガ類によるツリガネニンジンの花粉媒介. 第 48 回種生物学会シンポジウム, 2016 年 12 月 3 日, 北海道.
- (8) 高野美幸, 大橋一晴 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~, 第 48 回種生物学会シンポジウム, 2016 年 12 月 3 日, 北海道.
- (9) 亀岡慎一郎, 崎尾均, 阿部晴恵, 村井良徳, 大橋一晴, 瀬戸口浩彰 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. 第 63 回日本生態学会大会, 2016 年 3 月 22 日, 仙台.
- (10) 船本大智, 大橋一晴 ツリガネニンジンの花生態: 昼と夜の送粉者の貢献度. 第 63 回日本生態学会大会, 2016 年 3 月 22 日, 仙台.
- (11) 鈴木美季, 大橋一晴 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. 第 63 回日本生態学会大会, 2016 年 3 月 22 日, 仙台.
- (12) 大橋一晴 花の進化におけるチョウの役割を考える. 第 47 回種生物学シンポジウム, 2015 年 12 月 6 日, 岐阜.

〔図書〕(計 0 件)

〔産業財産権〕

出願状況（計 0 件）

取得状況（計 0 件）

〔その他〕

ホームページ等

- Google Scholar Profile: bit.ly/kazohashi

- ResearchGate: www.researchgate.net/profile/Kazuharu_Ohashi

6. 研究組織

研究協力者

〔主たる渡航先の主たる海外共同研究者〕

研究協力者氏名：アンドレアス・ユルゲンス

ローマ字氏名：Andreas Jürgens

所属研究機関名：ダルムシュタット工科大学

部局名：生物学科

職名：教授

〔その他の研究協力者〕

なし

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。