気候変動が虫媒花植物の送粉共生系に及ぼす影響予測

北海道大学大学院　生物圏科学専攻　生物多様性科学コース
博士後期課程１年　井田　崇（指導教官　工藤　岳）

1.　背景

近年の人間活動による地球温暖化・気候変動は、生物環境に影響を与え，生物多様性の減少を引き起こしている．生物多様性の減少は，生態系を形成する生物間の様々な共生系の崩壊により加速されると考えられ，その影響予測には多様な共生系を生み出すプロセスの解明が不可欠である．

気候変動が種や生物系に与える影響は，主に次の３つが予測される．1.生理機能への影響：大気中の二酸化炭素濃度，気温，降水は，生物の成長速度そのものや，植物の光合成，呼吸など生物に対して直接的な影響を与える．2.分布域への効果：気候変動，特に地球温暖化などは，生物に対して，極地（高緯度地域）への移動や，高山帯など高標高への生息域のシフトを促す．3.生物の生活史サイクルへの影響：気温や光や水分など，生活史サイクルのトリガーとなる環境要因の変化は，生物のフェノロジーの変化を引き起こす．こうした環境要因の変化に対する生物の応答について報告がなされている．その一方で，個別の種による環境変化への応答が種間相互関係の変化や共生系へ及ぼす影響については，多くの議論がなされていない．生物は種間の相互作用から生じる生物学的な過程において，様々なサービスを受けている．例えば，固着性である被子植物は，動物を媒介者とした花粉輸送が行われなければ，多く場合，有性繁殖を行うことができない．生物共生系の変化・崩壊は，植物の繁殖成功に大きな影響を持つ．

落葉広葉樹林帯の林床に生育する春植物は，高い光合成能力を持つなど，林冠閉鎖までの光が十分に獲得できる環境に強く依存しており，雪解け後まもなくから林冠閉鎖までの短い期間のうちに生活史を終える．こうした春植物の生活史は，気温や消雪時期といった開花を決定づける気候要因に対して敏感である．また，北海道の冷温帯落葉広葉樹林の訪花昆虫相は，特定種を選択的に訪花するマルハナバチ類と、ハエ・ハナアブ類に代表される多様な植物に訪花するグループで構成されている。林床植物群集は，系統的に多様な種で構成され、自家和合性の有無や、複数の花を咲かせる種や、自動的自家受粉が可能な種など様々な繁殖戦略を持つ種が群集内に混在しており、植物と動物の相互関係網の理解、送粉系に応じた植物の繁殖戦略，及びその環境応答を理解する上で最適な実験系である．

本研究では，陸域生態系において多様な進化を遂げている維管束植物の繁殖システムと送粉共生系に着目し，花粉媒介昆虫の行動に関連した植物の繁殖戦略形成プロセスの解明と送粉共生系の環境変動に対する感受性の解明を目的とする．特に，地球温暖化による気候変動が，植物の繁殖成功に与える影響について，植物と花粉媒介昆虫の相互作用の観点から予測を試みる．

2.　調査方法

本調査は，北海道の落葉広葉樹林帯（北海道大学苫小牧研究林・野幌森林公園・定山渓豊羽・北海

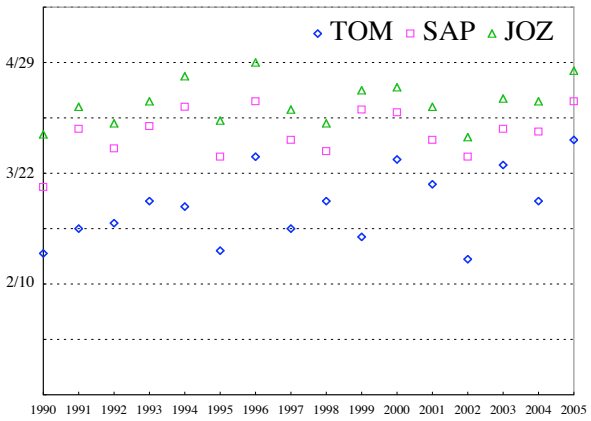

図1.　苫小牧(TOM)，札幌(SAP)，及び定山渓(JOZ)の消雪日の1990年から2005年の年変動．

道大学構内）の林床植物9種（表1）を対象に行った．これらの植物について，開花フェノロジー，受粉効率，花粉媒介昆虫の種と訪問頻度（5m×5mのプロットにおける１時間あたりの訪問数），及び繁殖成功（結実率）について調査した．また今年度の結果に加え，過去の結果及び気象データ（苫小牧気象台， www.data.kishou.go.jp）を含め解析を行った．

開花フェノロジー，気温については，一ヶ月を上旬，中旬，下旬に３区分し集計した．また，植物の受粉効率の評価には，「花粉媒介昆虫の一回の訪問によって柱頭に運ばれる花粉量に対する，開花開始一日後の柱頭に蓄積された花粉量の割合」を示すことにより行った．

3. 結果

【開花フェノロジー】

苫小牧の消雪日は，過去16年のうち2002年で最も早く，最も遅かった2005年ではその43日後であった．2002年と2005年を両端として，消雪日の年変動は大きい（図１）．春植物の開花フェノロジーは，消雪日の変動に応答しており，その変異も大きい（図2）．

【花粉媒介昆虫の種組成と訪問頻度】

各植物の2005年における花粉媒介昆虫は，表2に示すとおりである．多様なハエ類を主要な花粉媒介昆虫とするフクジュソウ，ヒメイチゲ，ニリンソウ，エンレイソウ属，ハナアブ類による訪問が特徴的なキバナノアマナ，マルハナバチによる専攻訪花を受けているカタクリ，エゾエンゴサクに分類される．

表1. 調査対象種と交配様式.

種名	科	交配様式
フクジュソウ	キンポウゲ科	条件的他殖
ヒメイチゲ	キンポウゲ科	条件的他殖
キバナノアマナ	ユリ科	条件的他殖
エゾエンゴサク	ケマンソウ科	完全他殖
カタクリ	ユリ科	完全他殖
エンレイソウ	ユリ科	自殖
ミヤマエンレイソウ	ユリ科	自殖
オオバナノエンレイソウ	ユリ科	自殖
ニリンソウ	キンポウゲ科	条件的他殖

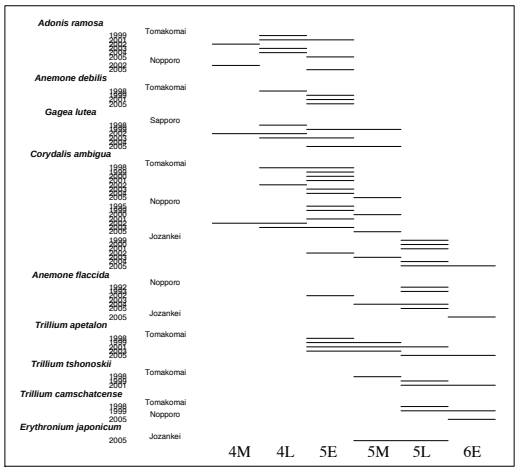

図2. 春植物9種の開花フェノロジーの1992年から2005年の年変動．一ヶ月を上旬(E)，中旬(M)，下旬(L)に区分．（4Mは4月中旬を示す．）

【受粉効率の種間変異】

フクジュソウ，ヒメイチゲ，ニリンソウでは，花粉媒介昆虫の訪問頻度が多いにも関わらず，24時間における受粉量と花粉媒介昆虫の一回の訪問時の受粉量に大きな差はなかった（図３）．この結果は，これらの種におけるポリネーションサービスの質が低いことを示唆している．また，カタクリとオオバナノエンレイソウでは，24時間における受粉量が花粉媒介昆虫の一回の訪問時の受粉量を下回っており（図3），量的にも低いポリネーションサービスを受けていることを示している．

【繁殖成功の年変動】

春植物の繁殖成功における年度間変異には3つのパターンがみられた（図4）．（1）ハエ類を中心と

表2. 花粉媒介昆虫相と訪問頻度（１時間あたりの訪問数[5*5mプロット]）.

種名 ＼ 花粉媒介昆虫	ハモグリバエ	ハエ(大)	ハエ(中)	ハエ(小)	ハムシ	甲虫	ハナアブ	コハナバチ	マルハナバチ
フクジュソウ	18.8	3.2	25.8	19.0	0.6		0.4		
ヒメイチゲ			3.3	2.3		0.2	2.5		
ニリンソウ			1.4	3.2	1.0	0.2	0.2		
キバナノアマナ		1.0	0.3	1.5			11.3	3	
オオバナノエンレイソウ				0.7					
エゾエンゴサク									350
カタクリ	0.3								2.0

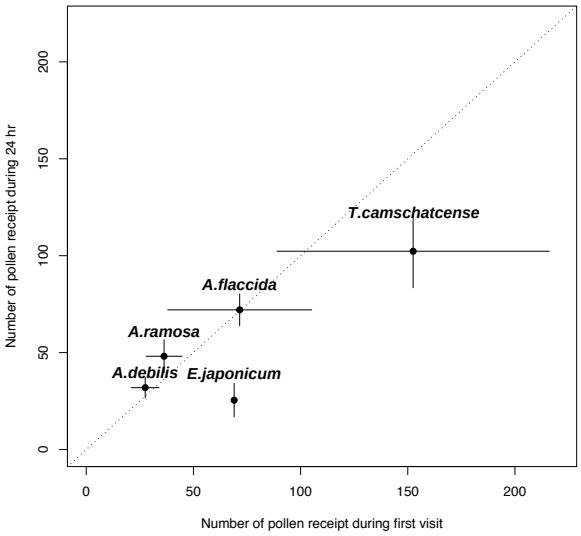

図3.　春植物5種間における受粉効率の変異．誤差線は標準誤差を示す．

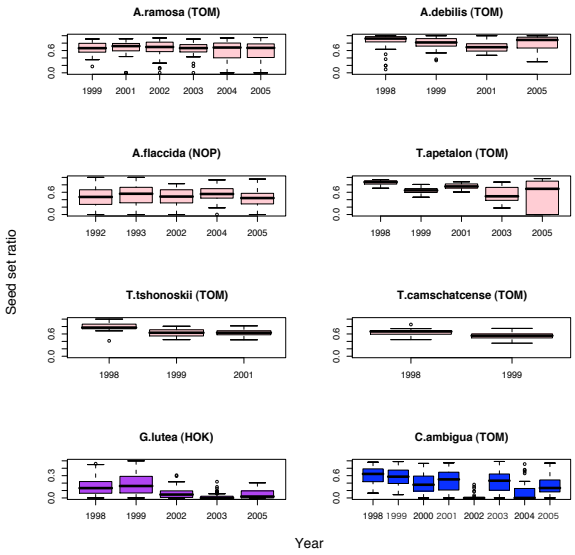

図4.　春植物8種の結実率の1992年から2005年の年変動．

した多くの種を花粉媒介者として利用しているフクジュソウ，ヒメイチゲ，ニリンソウでは，その結実率の年変異は小さかった．（2）ハエ類・甲虫類を花粉媒介者として持ち，開花時期が林冠閉鎖間際であるエンレイソウ属では，繁殖成功に年変異が見られた．雪解けが遅く，開花時期も遅い2003年と2005年には，平年よりも繁殖成功は平均的に低く，分散は大きかった．（3）マルハナバチを花粉媒介者として持つキバナノアマナ，エゾエンゴサクでは，調査期間のうち雪解けの最も早かった2002年では，ほとんど繁殖成功を行うことができなかった．

4.　考察

気候変動が春植物の繁殖成功に与える影響は，開花フェノロジーや花粉媒介昆虫相の異なる植物種間において一様でない．ハチ媒花のキバナノアマナやエゾエンゴサクは，強い自家不和合性を有しているが，花粉媒介昆虫による効率的な送粉により，高い繁殖効率を得ている．雪解けの早い2002年に，開花フェノロジーが大きく変化し，開花期と主要な花粉媒介昆虫であるハチ類の出現は，重複しなかった．強制他家受粉による結実率は平年並みであることから，2002年における結実率の減少は花粉媒介者の欠如によるものと結論できる．送粉者との密接な関係を持つ種では，環境変動に対する感受性が強い．一方で，ハエ類に花粉媒介を依存している種では，気候変動による影響は小さい．こうした種の多くは自家和合性を持っており，花粉媒介者が欠如しても，繁殖成功が行える．しかしながら，自家和合性を持たないニリンソウでも，安定した繁殖成功を得られているという結果は，一見すると送粉効率の低いハエ類との関係は，環境変動に対して安定的な送粉戦略であることを示している．

本調査の結果から，気候変動は春植物の繁殖成功に影響を及ぼすことが示された．特にこの影響は，マルハナバチを花粉媒介者として利用している植物種でより深刻であると示唆された．一方で，安定した送粉系を持つエンレイソウ属における繁殖成功の年変動は，植物種間の生物相互作用の結果だと考えられる．林床植物が雪解け時期を開花フェノロジーのトリガーとしているのに対して，林冠木の展葉フェノロジーは雪解け時期とは同調しない．同化産物の蓄積を林冠の開けた短期間の光合成に依存している春植物にとって，開花フェノロジーと林冠閉鎖のオーバーラップは深刻な資源不足を引き起こし，繁殖成功に影響を及ぼすであろう．気候変動が植物の繁殖成功へ及ぼす影響予測に当たっては，送粉共生系を含めた森林生態系全体の生物間における相互関係を解明する調査・解析手法が必要だろう．