Kobe University Repository : Kernel

PDF issue: 2025-07-12

特殊化した花形態の適応的意義：送粉者相の限定および送粉効率への影響

日下石，碧

(Degree)
博士（理学）
(Date of Degree)
2016-09-25
(Date of Publication)
2025-09-25
(Resource Type)
doctoral thesis
(Report Number)
甲第6754号
(URL)
https://hdl.handle.net/20.500.14094/D1006754

※ 当コンテンツは神戸大学の学術成果です。無断複製・不正使用等を禁じます。著作権法で認められている範囲内で、適切にご利用ください。

（別紙様式４）

論 文 内 容 の 要 旨

氏　　名　日下石　碧
専　　攻　人間環境学
指導教員氏名　丑丸　敦史

論文題目（外国語の場合は，その和訳を併記すること。）
特殊化した花形態の適応的意義：送粉者相の限定および送粉効率への影響
(Adaptive significance of specialized flower morphology: The effects on pollinator specialization and pollination efficiency)

論文要旨

被子植物における花形態の大きさ、色、蜜、匂いなどの形質は送粉者による選択圧によって進化し、それぞれ植物における特定の送粉者への特殊化が、花形質の進化・多様性を促進したと考えられている。花形質の代表的な例として、左右相称性と花筒が知られている。左右相称性や花筒は花の多様化の過程の後期に出現することが明らかになってきている。多様な植物分類群において、左右相称花は放射相称花から進化してきたことが明らかになっている。放射相称花では2つ以上の相称面があり、雌雄蕊が花の中心や放射状に配置していることが多く、送粉者は花形態を容易に認識でき、どの方向からでも花に取り付くことができる。一方で、左右相称花では雌雄蕊が特殊な位置にあり、放射相称花よりも複雑な形質を持っている。そのため、花形態を認識できるのはマルハナバチなどの大型のハナバチや鳥などの高い学習能力を持つ送粉者に限定されると考えられており、放射相称花よりも少ない機能群が訪花する事が知られている。また、送粉者への特殊化と関連した他の形質として多くの被子植物において、花冠の合着が起こり、筒状の形態をとる花筒の存在がある。花筒を持たない植物種では蜜腺や葯が露出するため、多様な送粉者が花蜜や花粉を採餌することができる。一方で、花筒を持つ植物種では、花蜜が花筒内で分泌され、時には、葯が花筒の内部に配置される。花筒は長い口器を持つ送粉者以外による盗蜜や盗花粉を防ぐ機能があると考えられている。

一般的に左右相称性や花筒は「これらの特殊化した花形態によって、送粉者を特定の種や機能群に限定することで、送粉効率が向上する」ために進化したと考えられてきたが、十分な検証はない。送粉者の限定における適応的意義に関しては、より厳密には2つの異なる仮説が考えられる。まず、送粉者多様性制限仮説が提案されている。この仮説は、特殊化した花形質は送粉者の多様性を限定するというものである。この仮説からは、左右相称花や花筒を持つ植物種では、訪花する送粉者の機能群数が少なく（1—2の送粉者機能群のみの訪花がみられ）、そのため高い送粉効率がみられることが予測される。この仮説の仮定においては、各植物種に訪花する送粉者機能群は必ずしも一致しない。もう一方の送粉者相限定仮説は、送粉シンドロームの概念を基に考えられた。左右相称性や花筒を持つ花には、大型ハナバチや鳥、鱗翅目などの特定の送粉者機能群のみが訪花するため、高い送粉効率が実現しているというものである。これらの送粉者は、特殊化した長い口器を持ち、記憶力が高いため再訪花が多く、訪花時に花の上で同じ行動をとることが知られている。この仮説では、それぞれの植物種には大型ハナバチ類や鳥類、鱗翅目類が同時に訪花する事もあるため、必ずしも送粉者機能群の多様性が低いとは限らないが、送粉者はこれらの機能群に限定されることを予測するものである。さらに、特殊化した花形態の適応的意義については、「これらの花形態は送粉者の機能群多様性や機能群相に関わらず、花における送粉者の行動を制限する（同じ姿勢で雌雄蕊に接触させる）ことで高い送粉効率を実現している」とする送粉正確性向上仮説も提案されている。左右相称花や花筒を持つ花では花冠の形態や雌雄蕊の特殊な配置（左右相称花では花の上部もしくは下部、花筒を持つものでは花筒の入口付近等）、開花時の花向き等によって送粉者の花へのアプローチや取り付きの姿勢を制御し、雌雄蕊に対して常に同じ姿勢で接触させることで送粉の正確性が向上するとした仮説である。特に、左右相称花では、花弁の機能分業や横向き咲きによって、訪花者の花へのアプローチが正面からのみに制限されることが知られている。この仮説では、特殊化した花形態によって、どのような送粉者機能群が訪花しても、訪花時の姿勢を制御でき、高い送粉効率がみられることを予測している。これらの仮説は訪花者相によって背反でなく、これらの予測に関して検証された研究例はない。

左右相称花では種内における花のサイズ変異が放射相称花に比べて小さいことが知られている。これまでの研究では、このサイズ変異はこれまで、送粉者の多様性制限仮説によって説明されており、単一の機能群のみに訪花されるため、花サイズ変異が小さくなるとされてきた。しかし、これまでの研究では送粉者多様性制限仮説と送粉者限定仮説を分離することができていなかった。また、ほとんどの左右相称花で花筒を持つため、送粉者の多様性を制限しているのが左右相称性であるのか、花筒であるのかも分離できていなかった。そこで、低地帯の多様な送粉者が存在する生態系を対象に花筒の効果を考慮した上で3つの仮説の検証を同時に行った。

花形態の特殊化の適応的意義は、高い送粉効率の実現にあると考えられているが、左右相称性と花筒の有無と送粉者相、送粉効率の関係を群集内の種間比較によって検証した例は見られない。そこで、低地帯と高山帯の群集を対象に送粉効率の検証を行った。本研究では送粉効率は柱頭付着自種花粉数と花粉胚珠比を用いた。送粉効率の高い植物種では余分な花粉の生産を抑えることができるため、花粉胚珠比が小さくなることが知られている。そのため、花粉胚珠比が小さくなることが予測されている。花形態の特殊化した植物種では送粉効率が高くなることが予測されていることから、花粉胚珠比も小さくなることが予測されている。一方で、花筒の有無に関しては送粉者を制限していると考えられているが、送粉効率については予測されていない。

本研究では、第2章で低地帯で花サイズ変異が小さいことが3つの仮説のうちどの仮説で説明されるかを検証した。第3章では柱頭付着花粉と花粉胚珠比を用いて特殊化した花形態で送粉効率が向上しているのかの検証を行った。次に、第4章では高山帯で調査

を行った。高山帯では特殊化していない放射相称花のみを用いて花筒の有無での効果の検証を行った。

その結果、低地帯の送粉者が多様な地点では、送粉者機能群の多様性は花筒がある植物種で低くなった。一方、特定の訪花昆虫機能群相である大中ハナバチの訪花割合は左右相称花で高くなった。花弁サイズ変異は相称性のみで有意に小さい結果が得られた。また、機能群多様性が高くなる植物種で送粉効率が低くなった。PO比は左右相称花で低くなり、大中ハナバチ率が高くなるとPO比が高くなる有意傾向があった。一方で、高山帯において、花筒のみの効果を検証したところ、花筒の存在は送粉者機能群、機能群相を制限していなかった。単位面積当たりの柱頭付着花粉数は花筒がある植物種で減少し、送粉者機能群多様性が高くなると付着花粉数が増える事が明らかになった。PO比は花筒の有無によって変化しなかった。以上の事から、低地帯の左右相称花で送粉者機能群多様性仮説および送粉者多様性仮説の一部を支持する結果になった。花サイズ変異は本調査地では送粉正確性向上仮説が支持される結果になった。花筒を持ち、送粉者機能群多様性が高い種で送粉成功度が低下することが明らかになった。PO比は左右相称花で低く、大型・中型ハナバチ類の訪花が多い種で増加する有意傾向が見られたのみで、必ずしも、送粉効率の良い植物種でPO比が低くなるとは限らない。この結果を受けて、高山帯おける花筒の適応的意義について3つの仮説の検証を行ったところ、花筒によって送粉者の機能群数や機能群相が制限されていることを示す結果は得られず、送粉成功度もPO比も花筒の有無と関係性がみられず、3つの仮説どれとも支持しない結果となった。

本研究結果はこれまでの研究結果と一貫した結果を得ることができなく、本結果を含め、この結果が一般的な傾向であるのかについて議論していく必要がある。また、花筒の存在については左右相称性よりも実証例が少なく、本博士論文の結果も含めて３例しかない。これらの傾向や予測については今後より多く調査地で調査・解析を行う必要がある。これらの一貫しない結果の要因の一つに、人間活動の影響も考えられる。都市化などにより、送粉者相が変化している事が報告されている。このような場所ではこれまでの研究の傾向や予測と異なる可能性もある。今後の研究においては、これらの要因にも注意したうえで調査を行う必要がある。

（注）3,000～6,000字（1,000～2,000語）でまとめること。

［課程博士用］

論文審査の結果の要旨

氏　　名	日下石　碧		
論文題目	特殊化した花形態の適応的意義： 送粉者相の限定および送粉効率への影響		
判　　定	(合　格)・不　合　格		
審査委員	区　分	職　名	氏　　名
	主　査	教授	丑丸敦史
	副　査	教授	榎本　平
	副　査	准教授	高見泰興
	副　査	農学研究科 准教授	杉浦真治
	副　査	理学研究科 准教授	佐藤拓哉

要　　旨

本博士論文は，陸上生態系で最も優占する生産者である被子植物の進化・多様化を促進した送粉者への花の特殊化に着目し，送粉者への特殊化と関連する花形態とされている左右相称花や花筒の進化の選択圧を明らかにすることを目的としている．

本論文は，摘要を含む5章構成で，序論(第1章)と個々の研究内容を示してある第2章～4章と研究結果の総括を行う議論(第5章)，謝辞，引用文献から構成されている．

序論では被子植物における花の進化，なかでも特殊化した花形質である左右相称性や花筒の進化に関する仮説群についての既往研究をレビューし，これまで送粉者多様性制限仮説に偏って仮説検証がなされていること，そのため他の仮説(送粉者相限定仮説と送粉正確性向上仮説)の検証が不十分であり，これらの仮説群を同時検証することが重要性であること，花筒の適応的意義に関する研究が非常に限られていることを述べている．

2章では，兵庫県宝塚市の棚田における水田畦畔や林縁に生育する植物種を対象に調査を行い，種間比較法を用いて3つの仮説を同時に検証した結果から，これまで送粉者多様性制限仮説で説明されてきた左右相称花における小さな花サイズ変異は，送粉正確性向上仮説によってのみ説明されることを明らかにしている．

3章では，2章と同一の調査データに柱頭へ送粉された花粉量や花粉:胚珠比のデータを加えて，左右相称性や花筒の有無によって送粉効率の向上がみられるのか検証している．その結果，花筒を持つ植物は，花筒により送粉者の多様性を制限することで，より多くの花粉の送粉に成功していることを明らかにしている．この結果は花筒の適応的意義が送粉者多様性限定仮説で説明されうることを示した初めての結果である．一方，左右相称性は送粉効率の向上と関係しないことを明らかにしている．

4章では，3章の結果の一般性を検証するために富山県立山の高山帯において3章と同じ調査を行い，花筒の適応的意義について3つの仮説を検証した．本章の研究結果は，どの仮説も支持せず，仮説の検証を行う上で複数地点を対象として研究を行わないと，一般性について議論できないことを示唆している．

5章では，これらの結果を総括し，本書博士論文のオリジナリティが，(1)3つの異なる仮説を同時に，複数地点のデータを用いて検証した点，(2)左右相称花の進化が送粉正確性向上仮説で説明されうることを示した点，(3)花筒の進化に関しては，低地帯では送粉者多様性制限仮説で説明されうるが，高山帯ではどの仮説でも説明が困難であることを示した点に新規性があり，この研究内容が世界的に見ても貴重な知見であることを述べている．さらにまとめとして，博士後期課程の研究から，本テーマにおいては仮説検証のために不足しているデータを世界中の多くの地点から集め，メタ解析を行うことが大切であることを提言として掲げている．

本博士論文は，複数の調査地において60 種を超える植物を対象として詳細なデータを5年間以上かけて集め，植物種間の系統関係を考慮した種間比較法を用いて適正に解析することで仮説検証を行った世界的にみても希有な報告であり，被子植物の多様化を考える上で非常に価値の高い論文である．

本論文を構成する各章(第2～4章)は個別の投稿論文としてまとめており，第2章は申請者が筆頭著者の論文としてAmerican Journal of Botany誌上で2015年に公表されている.下記に論文の詳細を示す.

2章: Nikkeshi A, Kurimoto D and Ushimaru A (2015) Low flower-size variation in bilaterally symmetrical flowers: a support for the pollination precision hypothesis. American Journal of Botany 102(12): 2032-2040.

また，4章に関連する査読付き和文論文が，申請者を筆頭著者として日本花粉学会会誌に短報として受理されており，印刷中である．

日下石碧・平岩将良・丑丸敦史・星崎和彦・蒔田明史・井上みずき (印刷中) 訪花昆虫の体表付着花粉分離手法の確立 日本花粉学会会誌 62巻1号

以上，本博士論文の内容及び成果公表の状況から学位申請者の日下石碧は，博士（理学）の学位を得る資格があると認める．

レフェリー付きの論文の発表について，記載すること。