

主論文の要約

論文題目

Plant reproductive strategy of continuous flowering shrub *Dillenia suffruticosa* (Dilleniaceae) in Malaysian Borneo

(ボルネオ島における連続開花型植物 *Dillenia suffruticosa* (ビワモドキ科) の繁殖戦略)

氏名

徳本 雄史

顕花植物の繁殖成功には、開花の時期、頻度、種内・種間の同調性といった開花フェノロジーが大きく関わっていることが知られている。特に花粉が他の生物によって媒介される植物では、送粉成功が他の生物の生活環や行動と密接に関与しているため、適切な条件下で開花を行わない場合、送粉成功そして繁殖成功が低下し、種の存続を左右することになる。東南アジアの熱帯地域では、林冠植物を中心に 1~10 年という不定期な間隔ながら群集レベルでの同調した開花フェノロジーを持つ植物（一斉開花型植物）が存在し、同調して開花をすることで繁殖成功を高めていると考えられている。原生林には、開花頻度が低い一斉開花型植物が多く生育している一方で、一年を通して連続的に繁殖する植物（連続開花型植物）が同所的に分布する。連続開花型は、主に短命なパイオニア植物や森林下層の草本類やつる植物などに見られる。これまでの理論的研究によると、連続開花型植物非社会性のハナバチに送粉されることが知られているが、定量的に送粉者を調査した研究はある調査地のみと事例的な研究に限られているうえ、連続開花型植物の繁殖成功に関する研究は行われていないため、この連続開花という繁殖様式の適応的意義や森林生態系内における役割は未だ解明されていない。対象樹種である *Dillenia suffruticosa* (ビワモドキ科) は連続開花型植物の一種で、主に林縁などに生育するパイオニア植物であり、周辺植生が異なる地域にも広く生育している。本研究では、*D. suffruticosa* を材料に、周辺植生が異なる 3 つの森林タイプを含む計 4 地域にて、特に花から結実までの繁殖成功と送粉者との生物間相互作用に着目し、1) *D. suffruticosa* の訪花昆虫相と送粉者相の定量化、2) 送粉者の採餌活動に影響を及ぼす外的要因、そして 3) 時空間的な繁殖成功の変動を調べ、連続開花型植物の繁殖戦略を明らかにし、その適応的意義と森林生態系内における役割について議論を行うことを目的とした。

まず、*D. suffruticosa* の訪花昆虫相について、特にハナバチ類に注目し、定量的にその群集構造を明らかにし、各訪花昆虫の行動や体サイズ、および *D. suffruticosa* の花の形態的特徴から送粉者を特定した。その結果、訪花昆虫としては東南アジア地域における主要な社会性のハナバチであるハリナシバチなど、未記載種 5 種を含む、計 52 種が確認された。そ

の中でも、クマバチやコシブトハナバチ類（合計7種）が *D. suffruticosa* にとって有効な送粉者であることが確認された。各種類の土地間での個体数の違いを明らかにするため、一般化線形モデルを構築し、各地域でグルーピングを行った。解析の結果、大木のうろなどに営巣するハリナシバチは攪乱地域において個体数が減少していたのに対し、*D. suffruticosa* の送粉者であるクマバチやコシブトハナバチ類は、土地間での違いは検出されなかった。*D. suffruticosa* の送粉者は、営巣場所として主に細い枝や土といったどこでも利用可能なものを利用しているため、周辺植生の違いに影響されにくいことが考えられ、対象樹種は生育地に関係なくどこでも一定の送粉成功が見込まれることが示唆された。

つぎに、各送粉者がどのような外的要因の条件下で、対象樹木への訪花活動を活発化させるのかについて明らかにした。これまでの温帯におけるハナバチ類の活動に関する研究では、気温、煙などの気象条件や周辺の開花状況の変化に伴い、訪花活動が制限されていることが知られており、東南アジア地域のハナバチも気温や煙などの短期的気象条件や、一斉開花やヘイズなどの中長期的な外的要因に対し、訪花活動に変化が生じる可能性があるうえ、それらの外的要因に対する応答性が種によって異なることが考えられる。そこで、送粉者7種のうち4地域で計20個体以上捕獲された4種各種と4種の合計個体数について、気温、湿度、煙(ヘイズ)の指標である **Particulate Matter (PM) 10** といった気象条件、および一斉開花型植物の開花状況といった外的要因と訪花活動との関連について解析を行い、送粉成功に与える影響について考察した。解析では各説明変数間の交絡を除去し、独立的な影響を調べるためにエラスティックネットを用い、さらに推定精度を高めるためにブートストラップを行った。解析の結果、各種の訪花密度と短期的気象条件との関係では、日最低気温が訪花活動に負の影響を与えていた。また、ヘイズ期には、個体数が多く採取された *Xylocopa latipes*（クマバチ科）が正の影響を受けており、体サイズが大きい同種は煙への耐性があることが示唆されたが、他の種類では、先行研究同様に負の影響を受けている種もあった。一方、周辺の一斉開花型植物の開花状況については、一斉開花期に *D. suffruticosa* での訪花活動を活発化させる種と、他種の花などに採餌に行くため訪花個体数が減少する種が混在しており、送粉者全体の個体数には周辺植物の開花割合は影響を及ぼしていなかった。これは、各送粉者の正反対の反応によって効果が打ち消されたためであり、一斉開花の有無に関係なく *D. suffruticosa* では、常に一定の送粉成功が見込まれることが示唆された。

最後に、周辺植生の違いや周辺の一斉開花型植物の開花が、連続開花型植物 *D. suffruticosa* で採餌している送粉者相の密度、およびその結果としての繁殖成功に与える影響について明らかにするため、4つの異なる地域間と一斉開花期か非一斉開花期かの2つの時期間での繁殖成功（結果率、結実率）の比較を行った。送粉者の解析には一般化線形モデルを用い、繁殖成功の解析には一般化線形混合モデルを用い、それぞれ地域と時期、さらにその交互作用の影響を調べた。また、繁殖成功のばらつきが個体、花序、果実間のうちのどの階層で大きいかを同じモデル中で解析した。その結果、対象種にやってくる送粉者相の密度は、

地域、時期間で差異はなく、どの地域のどの時期においても一定の送粉成功が見込まれることが示唆された。繁殖成功は、個体間、花序間、および果実間でのばらつきが等しく大きく、短期的にはかなり変動することが分かった。しかし、一部の例外を除いて、地域、時期の効果は有意ではなく、どの地域のどの時期でもほぼ一定の繁殖成功を保っていることが確認された。

この *D. suffruticosa* のほぼ一定の繁殖成功の理由としては、1) 送粉者としてクマバチやコシブトハナバチといった、営巣場所の制限が比較的緩いためどの地域でも一定量生息している可能性が高いハナバチ類を複数種選択している、2) 気象条件や開花個体割合によって送粉者各種の活動が変化するが、送粉者全体として考えると外的要因にあまり影響されない送粉者群に送粉を依存している、という 2 つの要因が考えられる。日最低気温のような短期的な気象条件によって各送粉者の訪花活動が変化し、その結果、個体間・花序間・果実間の繁殖成功のばらつきが大きくなったものの、1~3 カ月といったやや中長期間の繁殖成功として見ると、ほぼ一定の値を常に保っていた。一斉開花型植物は、種間での開花を同調させることによって送粉者を効率的に誘引し、送粉成功を高めているが、*D. suffruticosa* は一斉開花期に同調して開花しても送粉者の密度も繁殖成功にも影響が見られなかったことから、連続開花型植物では他種との同調した開花を行わなくても一定の繁殖成功が見込まれ、連続開花の適応的意義が示されたと考えられる。多くの植物が平均すると数年に一度しか開花しない森林に *D. suffruticosa* が生育していることを考えると、対象樹種を含めた連続開花型植物はハナバチ類にとって常に利用可能な餌資源として機能し、ハナバチ類の個体群維持に欠かせないため、この地域の森林生態系内におけるキーストーン種であると考えられる。