

三朝町俵原の湿地における、植物と昆虫の種間相互作用の解明

田川 一希 (Kazuki Tagawa)

【背景】

鳥取県三朝町俵原には、面積が 2000m² 程度の良好な湿地環境が残されている。この湿地は、水田と隣接した里山の一角に位置しており、適度な草刈り等の人為的攪乱が入ることで、遷移の進行が抑制されている。その結果、種間競争に弱い植物を含む貴重な種が自生する環境が残されている。

その学術的意義が評価され、湿地は三朝町天然記念物に指定されているものの、湿地に自生する植物の生態の研究は進んでいない。効果的な保全活動の展開にあたっては、植物の生態学的情報の把握が必要である。そこで、本地域研究では、三朝町俵原の湿地において、植物と昆虫の種間相互作用の実態を解明することを目的とした。特に、湿地に多く自生するミツガシワに着目し、その生態を昆虫との種間相互作用の観点から明らかにした。

【研究の概要】

ミツガシワの花弁表面の毛の適応的意義の解明：盗蜜者であるアリからの防御に着目して

(諸言)

植物の花形質の多様性(例：色、形態、においなど)は、地球上の生物多様性の中で最も顕著なもののひとつである。多様な花形質は、相利共生関係を築く送粉者、植物の適応度にネガティブな影響を与える生物(例：花食者、盗蜜者)、それぞれからの選択圧を受け、進化した(Frame, 2003; McCall and Irwin, 2006)。

植物の中には、花弁表面に毛が高密度に生えており、よく目立つ種が存在する(例：ミツガシワ科ミツガシワ属、ガガイモ科ガガイモ属、アカネ科ヘクソカズラ属など)。この花弁上の毛には、どのような生態学的意義があるのだろうか？これまで、植物の光合成器官(葉や茎)の表面に生える毛については、植食者からの防御や、乾燥地における過剰な蒸散の防止、紫外線からの器官の保護の機能を有することが示されてきた(Hanley et al., 2007)。一方、花弁表面の毛の生態学的機能に関する実証研究はなかった。

二型花柱性を示すミツガシワ *Menyanthes trifoliata* は、花弁表面に、目立つ高密度の毛を有する(図 1a)。著者は、三朝町俵原の湿地において、ミツガシワを観察している最中に、ミツガシワの茎やつぼみの表面に、小型のアリの1種、トビイロケアリ *Lasius japonicus* が存在することに気づき(図 1b)、「花弁表面の毛は、アリの花筒への侵入を防ぐ機能がある」という着想を得た。

多くの植物が、防衛や栄養分の授受のためにアリと相利共生関係を築く一方(Trager et al., 2010; Bazile et al., 2012; Mayer et al., 2014)、多くの花にとっては、アリは「招かれざる客」である。なぜなら、アリは多くの場合、送粉者として不適切な形質を持つからだ。その理由としては、1) 体サイズが小さいために雄ずいや雌ずいに触れず、盗蜜をしてしまう(Rostás and Tautz, 2010)、2) 体表面の腺点から分泌される対微生物物質が、花粉の生存率を低下させる(Beattie et al., 1984; Dutton and Frederickson, 2012)、3) 何度も同じ場所を訪れ、羽を持たないため、他家受粉に貢献しづらい(Fowler, 1983; Rostás and Tautz, 2010)ことが挙げられる。さらに、アリが花の表面や内部に存在すると、蜜量が減少したり(Galen and Geib, 2007; Willmer, 2011)、ハラスメントを加えたりすることによって(Tsuji

et al., 2004; Lach, 2007)、効果的な送粉昆虫の訪問が抑制されることが示されている。そのため、植物、特に二型花柱花のように自家受粉が不可能な形質を持つ種が、アリの花への訪問を阻止するような形質を進化させることは自然なことだろう。花がアリの訪問を阻止する戦略としては、花外蜜腺を用いて花以外の場所にアリを誘引する(Wagner and Kay, 2002)、蜜や花粉などに対しアリ防御物質を含む(Willmer et al., 2009)ことが知られてきた。これらの戦略のほか、がくに存在するトリコームや、花冠の毛といった物理的構造の存在が、アリの訪問の効果的な阻止につながると考えられてきたが(Willmer, 2011)、いずれも逸話的な範囲に留まっていた。

著者は、ミツガシワの花弁表面の毛を鼻毛カッターで切り取る、というシンプルな実験(図 1a)によって「ミツガシワは花表面に毛をもつことで、アリの訪問を阻害する」という仮説を検証した。具体的には、花表面に毛が存在する場合と、存在しない場合とで、アリの花筒への侵入成功率、侵入に要する時間、滞在時間を比較した。

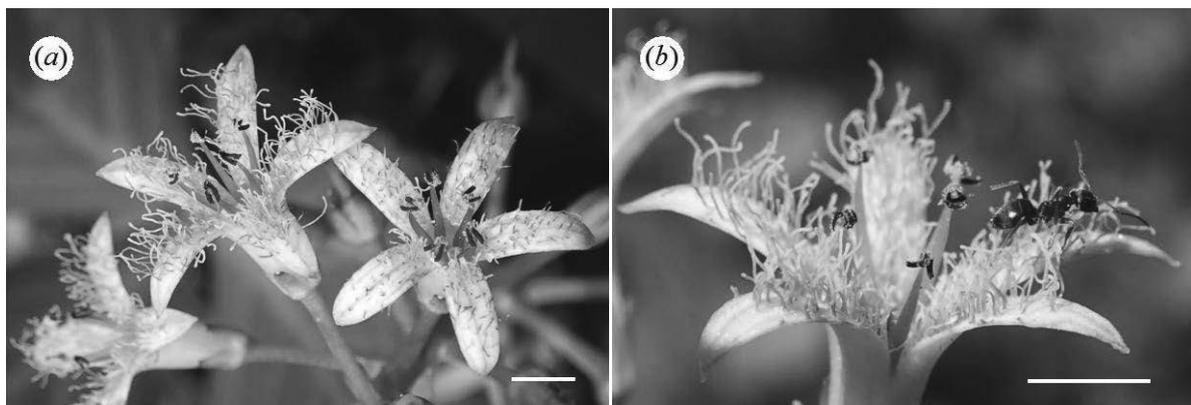


図 1. (a) 花弁上の高密度の毛を有する、ミツガシワの花。左側がコントロールの花、右側が鼻毛カッターで毛を切り取った花。(b) 毛の上を歩くトビイロケアリ。Bar = 5 mm.

Tagawa (2018) より引用. ©Elsevier

(方法)

実験は 2018 年 4 月-5 月の晴れた日に、鳥取県三朝町俵原の湿地において行った。まず、鼻毛カッターを用いて毛を切り取った花 (N = 30) とコントロールの花 (N = 30) を用意した。その後、トビイロケアリがミツガシワの花筒に侵入しようとする行動を観察し(処理花 67 回、コントロール花 50 回)、花筒への侵入の可否を記録した。また、それぞれの花に侵入するとき要する時間、花筒内での滞在時間を計測した(処理花 36 回、コントロール花 40 回)。毛の存在が侵入成功率に与える影響を評価するため Fisher の正確確率検定を行った。また、侵入に要する時間、滞在時間に与える影響を評価するため Wilcoxon の順位和検定を行った。すべての統計処理は R ver. 3.1 を用いた。

(結果)

毛を切り取った花におけるアリの花筒への侵入成功率 (80.0%, 53/67) は、コントロールの花 (53.7%, 27/50) と比較して有意に高くなった (Fisher の正確確率検定 $P < 0.01$)。侵入に成功した場合であっても、侵入に要する時間は、毛を切り取った花 ($8.85 \pm 10.0s$, mean \pm SD) は、コントロールの花 ($18.8 \pm 20.6s$, mean \pm SD) と比較して有意に短くなった (Wilcoxon の順位和検定 $P < 0.05$)。さらに花筒内部での滞在時間は、毛を切り取った花 ($46.5 \pm 63.5s$, mean \pm SD) は、コントロールの花 ($121.8 \pm 91.4s$, mean \pm SD) と比較して有意に短くなった (Wilcoxon の順位和検定 $P < 0.01$)。

(考察)

毛の切り取りにより、アリが花筒への侵入に成功する頻度が有意に低くなったこと、侵入に成功するまでの時間が有意に短くなったことから、ミツガシワの花弁表面の毛は、盗蜜を行うアリに対する物理的障壁として機能することが示唆された。

しかし、花弁上の毛の存在が、アリによるミツガシワの適応度へのネガティブな影響を緩和する効果を有するかどうかは慎重な検討が必要である。アリが花筒内部に留まる時間は、毛が存在する花では毛が存在しない花と比較して有意に長くなった。この結果は、毛が存在することで、アリによる花蜜消費量の増加や、送粉者とのコンタクト頻度の増加に繋がり、ミツガシワの適応度へのネガティブな影響に繋がる可能性を示唆する。

今後の実験では、これらの指標を考慮し、ミツガシワの花弁上の毛の存在と、アリが消費する蜜の量、アリによる送粉者のハラスメント頻度、そして種子数などの適応度指標との関連性を網羅的に調べ、パス解析を行うことで、ミツガシワの適応度への影響を評価する必要がある。

【成果・課題】

(成果)

本研究の成果の一部は、以下のように *Journal of Asia-Pacific Entomology* 誌（査読付き国際誌、韓国昆虫学会誌）にて発表した（2018年9月20日受理, 2018年12月1日発行）。

Tagawa K. (2018) Repellence of nectar-thieving ants by a physical barrier: Adaptive role of petal hairs on *Menyanthes trifoliata* (Menyanthaceae). *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 21: 1211-1214.

また、ミツガシワの保全上重要であると考えられる研究結果は、三朝町教育委員会に報告書として提出する予定である。

(課題)

本研究から、ミツガシワ花弁上の毛の存在は、盗蜜をするアリの花筒への侵入を抑制することが分かった。しかし、この効果は単なる適応進化の side effect であり、ほかの選択圧が花弁上の毛の進化を稼働した可能性もある。例えば、毛の存在によって相利共生関係にある送粉者の訪問頻度や、送粉者体表面への花粉付着数が増加する、という可能性も考えられる。よって、今後は送粉者との相互作用に着目した検証も必要である。

【参考文献】

- BAZILE, V., J.A. MORAN, G. LE MOGUÉDEC, D.J. MARSHALL, and L. GAUME. 2012. A carnivorous plant fed by its ant symbiont: A unique multi-faceted nutritional mutualism D. M. Gordon [ed.]. *PLoS ONE* 7: e36179. Available at: <http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0036179>.
- BEATTIE, A.J., C. TURNBULL, R.B. KNOX, and E.G. WILLIAMS. 1984. Ant inhibition of pollen function: A possible reason why ant pollination is rare. *American Journal of Botany* 71: 421. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1002/j.1537-2197.1984.tb12527.x>.
- DUTTON, E.M., and M.E. FREDERICKSON. 2012. Why ant pollination is rare: new evidence and implications of the antibiotic hypothesis. *Arthropod-Plant Interactions* 6: 561–569. Available at: <http://link.springer.com/10.1007/s11829-012-9201-8>.
- FOWLER, H. 1983. Individual specializations on nectaries of *Euphorbia esula* by *Formica pallidefulva* workers. *Sociobiology* 8: 99–104.
- FRAME, D. 2003. Generalist flowers, biodiversity and florivory: implications for angiosperm origins. *Taxon* 52: 681–685. Available at: <http://www.ingentaconnect.com/content/iapt/tax/2003/00000052/00000004/art00004>.

- GALEN, C., and J.C. GEIB. 2007. Density-dependent effects of ants on selection for bumblebee pollination in *Polemonium viscosum*. *Ecology* 88: 1202–1209. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1890/06-1455>.
- HANLEY, M.E., B.B. LAMONT, M.M. FAIRBANKS, and C.M. RAFFERTY. 2007. Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 8: 157–178. Available at: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1433831907000108>.
- LACH, L. 2007. Argentine ants displace floral arthropods in a biodiversity hotspot. *Diversity and Distributions* 14: 281–290. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1472-4642.2007.00410.x>.
- MAYER, V.E., M.E. FREDERICKSON, D. MCKEY, and R. BLATRIX. 2014. Current issues in the evolutionary ecology of ant-plant symbioses. *New Phytologist* 202: 749–764. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/nph.12690>.
- MCCALL, A.C., and R.E. IRWIN. 2006. Florivory: the intersection of pollination and herbivory. *Ecology Letters* 9: 1351–1365. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1461-0248.2006.00975.x>.
- ROSTÁS, M., and JÜ. TAUTZ. 2010. Ants as pollinators of plants and the role of floral scents. In *All Fresh Is Grass*, 149–161. Springer, Dordrecht. Available at: http://link.springer.com/10.1007/978-90-481-9316-5_6.
- TRAGER, M.D., S. BHOTIKA, J.A. HOSTETLER, G. V. ANDRADE, M.A. RODRIGUEZ-CABAL, C.S. MCKEON, C.W. OSENBERG, and B.M. BOLKER. 2010. Benefits for plants in ant-plant protective mutualisms: A meta-analysis N. E. Raine [ed.], *PLoS ONE* 5: e14308. Available at: <http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0014308>.
- TSUJI, K., A. HASYIM, HARLION, and K. NAKAMURA. 2004. Asian weaver ants, *Oecophylla smaragdina*, and their repelling of pollinators. *Ecological Research* 19: 669–673. Available at: <http://link.springer.com/10.1111/j.1440-1703.2004.00682.x>.
- WAGNER, D., and A. KAY. 2002. Do extrafloral nectaries distract ants from visiting flowers? An experimental test of an overlooked hypothesis. *Evolutionary Ecology Research* 4: 293–305. Available at: <http://www.evolutionary-ecology.com/abstracts/v04n02/mmar1370.pdf>.
- WILLMER, P. 2011. *Pollination and floral ecology*. Princeton University Press.
- WILLMER, P.G., C. V. NUTTMAN, N.E. RAINE, G.N. STONE, J.G. PATTRICK, K. HENSON, P. STILLMAN, ET AL. 2009. Floral volatiles controlling ant behaviour. *Functional Ecology* 23: 888–900. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2435.2009.01632.x>.