

繁殖戦略としての受粉様式

— 風媒花と動物媒花における受粉と結実 —

西 脇 亜 也

(東北大学農学部)

はじめに

受粉に関する Darwin の著作 (Darwin, 1876; Darwin, 1877) は, 植物の繁殖様式の進化についての先駆的業績であり, 重要な命題の多くを提出している. その後, 非常に多くの受粉に関する研究が行われ, 送粉者と植物との相互適応についての記述は豊富である. しかし, なぜ多様な繁殖様式が存在するのか? といった基本的な命題に答えようとする研究は, Darwin 以降はしばらく見られない.

近年になって, 動物学の二つの分野, 行動生態学と社会生物学からの貢献により, 植物の配偶システムの進化についての理解が急速に深まりつつある (加藤 1987). 部分的自家受粉の進化条件についての理論的研究 (Lande & Schemske, 1985; Schemske & Lande, 1987; Uyenoyama, 1986; Yahara, 1992), 送粉者をめぐる植物間の競争 (Waser, 1978; Rathcke, 1983; Jennersten & Kwak, 1991), 花の雌雄の役割についての研究 (Bell, 1985) などの研究は, いずれも植物個体の適応度を基本にして, 植物の繁殖様式の進化を考える点で Darwin の視点と共通している.

送粉者は利己的に花を訪れるのであり, それは必ずしも花の利益と一致するわけではないが, この確執の中で共進化系が成立するといった認識 (加藤 1987) が受粉生物学においても一般的となってきた. 花の形態や開花様式と送粉者のタイプとの関係のエネルギー論的分析 (Heinrich & Raven, 1972; Yumoto, 1987; Yumoto, 1988) において, 送粉者の行動は, 採餌する際に要する投資と花から得られる利益とのバランスによって決定されることが指摘されている.

植物の側から考えた場合, 花卉や花蜜の形成は送粉者を得る際に必要な投資であり, 植物はこの投資によって送粉者から得られる利益を最大限にするように行動していると予測される. 植物個体間での送粉者獲得量の差は適応度の差として反映されると予想されるので, いかに送粉者を獲得しているのかに注意を払う必要がある. 風媒受粉を行う植物では花卉や花蜜への投資が極端に低いため, 送粉者を獲得することは困難であると考えられる. しかし, 実際には受粉して種子を生産しているし,

地域によっては風媒受粉が卓越している (Regal, 1982; Whitehead, 1983). 植物にとっては, 風によって花粉が媒介された方が有利なのだろうか? 動物 (虫) で媒介された方が有利なのだろうか?

私は, 風媒と動物媒を繁殖戦略の違いと考え, どちらがより原始的かといった議論はあまり意味がないと考えている. それぞれの戦略は環境によって有利にも不利にもなりうるからである.

この小論のテーマは, (1) どのような個体がより多くの送粉者を獲得でき, 種子を生産できるのか, (2) 風媒受粉や動物媒受粉が植物個体にとってそれぞれどんな場合に有利となるのかを論述することである. 個体の繁殖成功度の平均値を集団間で比較することによって回答を得られないので, データの収集においては雌の繁殖成功度 (結実率) の測定を個体レベルで行うことを心がけている.

1. 受粉の集合効果の存在 (群れの効果)

体が大きい個体ほど種子を多く生産する植物は数多い (Andersson, 1988). 体の大きさは個体の性質であり, 種子を多く生産するほど適応度が高くなるとすると, 個体の性質と適応度との間に関係があることになる. しかし, 理論的には種子の生産や実生の生存は隣接した個体との相互作用によっても大きく影響される. 個体密度が低く周囲に交配可能な相手が少ない場合には, 受粉成功率が低くなることによって種子生産は制限される (Regal, 1982). 反対に個体密度が高い時には, 限られた送粉手段を巡っての花間 (個体間) の競争によって受粉成功率が低下したり (Waser, 1978), 光エネルギーや無機栄養物質などの資源を巡る競争によって, 受精した胚の成熟阻害のため種子生産が阻害される (Stephenson, 1979; McCall & Primack, 1987). では, 自然界ではどうなっているのか? これは実際に野外での観察や実験で確かめてみる必要がある.

a) 風媒花 (ススキ) の受粉の集合効果

風媒受粉の効率は, 空中花粉密度の低下によって減少する (Regal, 1982; Whitehead, 1983). この低い効率

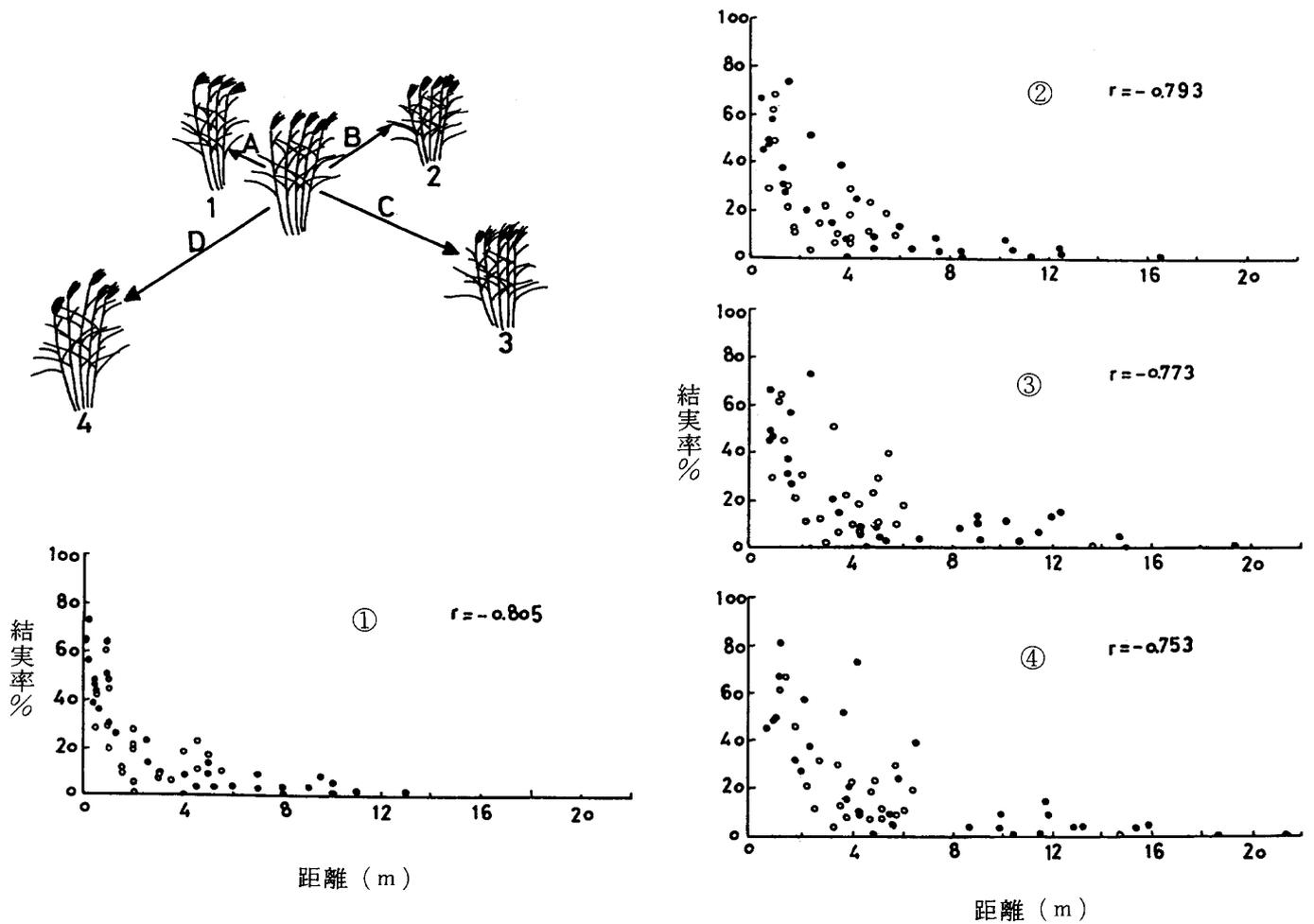


図1. ススキ個体の結実率と隣接個体間距離との関係 (西脇 未発表).

①: 最近接個体までの距離 = A, ②: 2番目に近接した個体までの平均距離 = $(A + B) / 2$, ③: 3番目に近接した個体までの平均距離 = $(A + B + C) / 3$, ④: 4番目に近接した個体までの平均距離 = $(A + B + C + D) / 4$. 相関係数は両対数関係で求めた. 白丸は KANSYA 地区, 黒丸は GATE 地区.

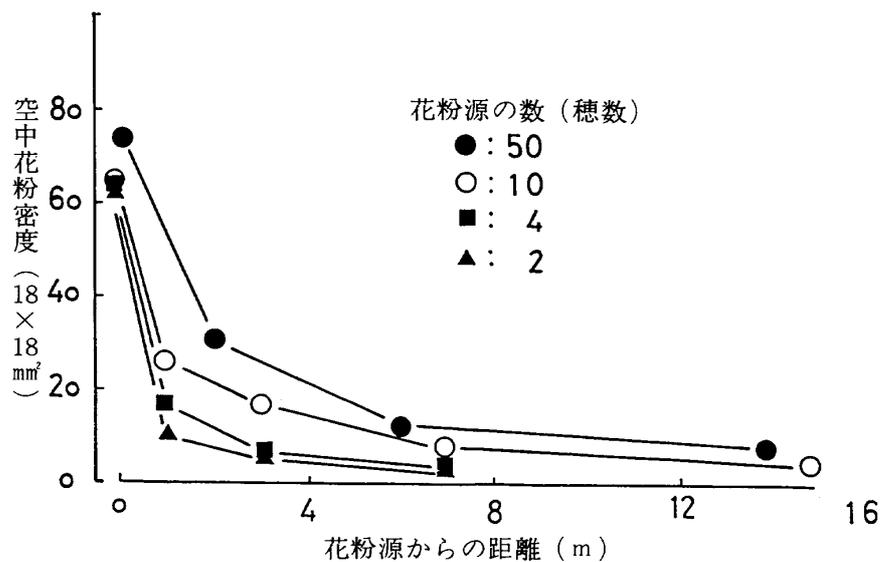


図2. 花粉源からの距離ともなうススキ空中花粉密度の変化 (西脇 未発表).

スライドグラス上のグリセリンジェリーによる花粉採取.

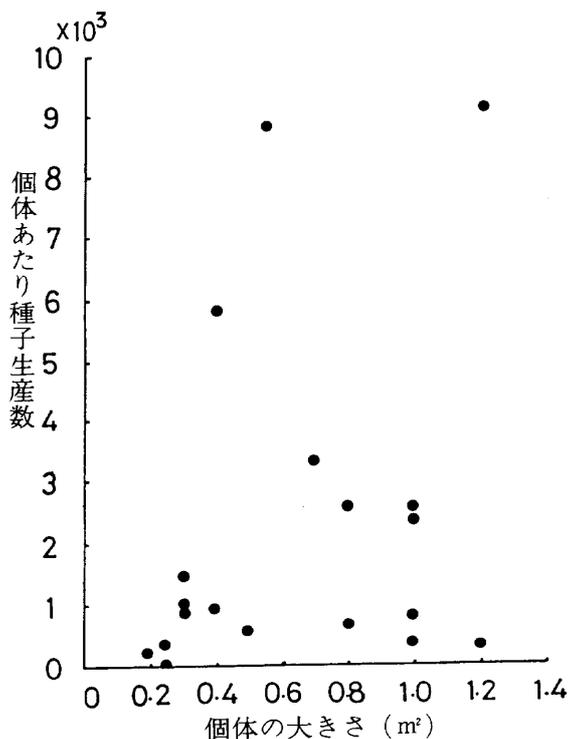


図3. ススキ個体の大きさ (genet size) と個体あたりの種子生産数との関係 (西脇 未発表).

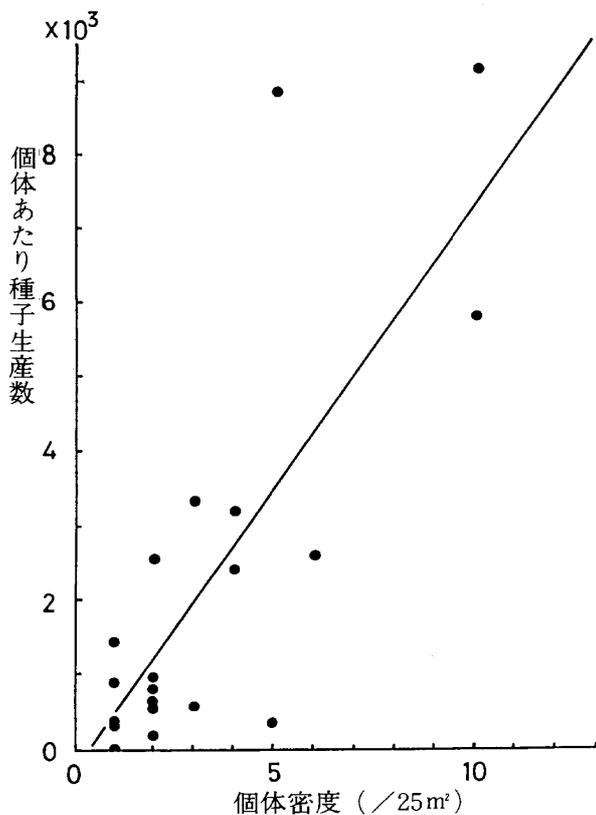


図4. ススキ個体密度 (genet density) と個体あたりの種子生産数との関係 (西脇 未発表).

は、個体間距離の増大、低い花粉生産能力、低い花粉散布能力などによると考えられている (Allison, 1990). 特に個体密度は、風媒受粉の効率に大きく影響すると予想される。

この点を明確にするために、東北大学附属川渡農場内で、ススキ *Miscanthus sinensis* の結実を調査した (西脇 未発表).

密度の低下 (個体間距離の増大) ともなつてススキ個体の結実率は大きく減少する (図1). これは空中花粉密度が花粉源からの距離に比例して指数関数的に減衰するために (図2), 個体密度が低い場所では受粉が制限されるためである. ススキの結実率と最近接個体までの距離との相関が最も高いこと (図1) から、ススキのような風媒花の場合、最近接個体間での交配関係が最も支配的であると考えられる. また、ススキの種子生産量は、個体サイズ (図3) だけでなく、個体密度にも大きく左右される (図4). 自家不和合性のススキでは、大きな個体であっても周囲に交配相手が存在しない場合には種子繁殖が困難なのである. このことはススキ個体の種子生産が、個体の性質だけでは決まらず、周囲の個体と相互作用をしている集団 (トレイト・グループ) の性質によつても影響されることを意味する. これら風媒花の種子生産は、個体密度が高くそれゆえ受粉確率の高い時に多くなると期待できるので、個体密度が高い集団、純群落を形成するような選択圧を受けるのではないかと考えられる.

b) 虫媒花の受粉と個体密度

花の量や質を正當に評価できない送粉者が一回の訪花飛行におけるエネルギーバランスを最大にすべく採餌を行うときには、蜜源植物は、まとまって高密度に存在するように選択圧を受ける (加藤 1987). この、まとまっ

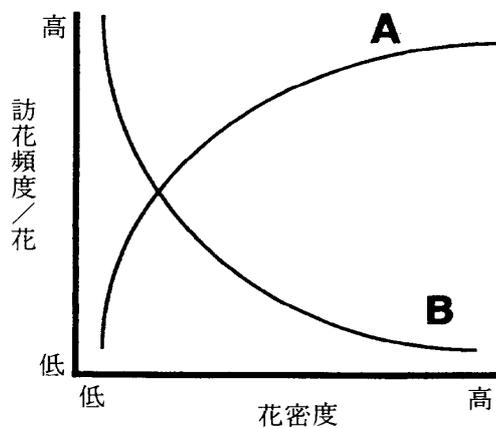


図5. 花密度と訪花者の訪花頻度との関係の二つの仮説. A: +の集合効果. B: 受粉者をめぐる花間の競争による-の効果.

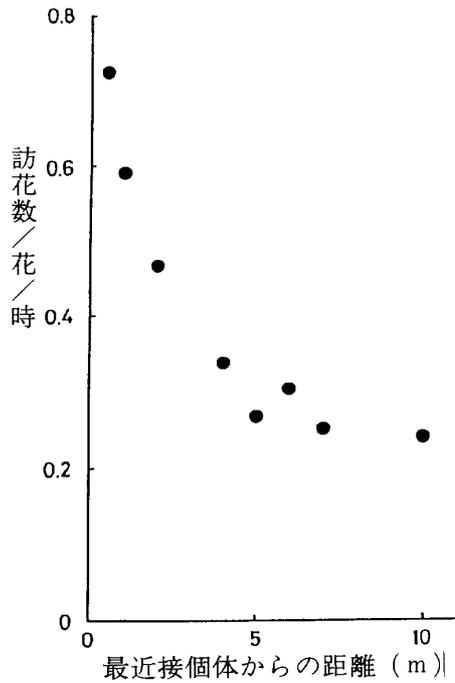


図6. タニウツギにおける最近接個体からの距離と昆虫の訪花頻度との関係 (西脇 未発表).

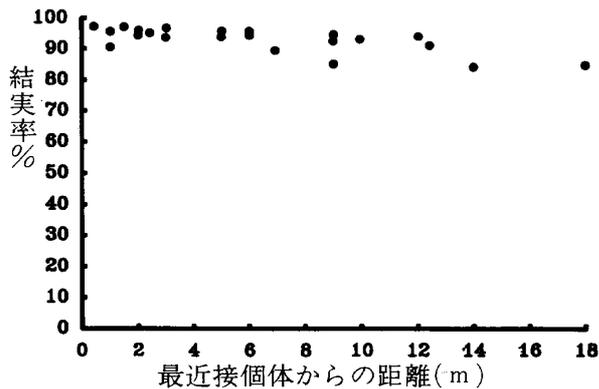


図7. タニウツギにおける最近接個体からの距離と結果率との関係 (西脇 未発表).

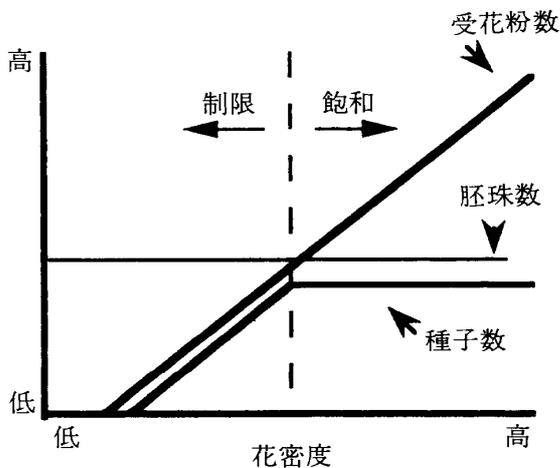


図8. 花密度にともなう受粉と結実のパターンの模式図. 花密度の増加につれて受粉量は増大するが、胚珠数以上の数の花粉が受粉される場合には結実は増大しない。

て高密度に存在すると言うことは、植物の花パッチのサイズが大きくかつ花密度が高いことを意味する。訪花昆虫の立場から見たときはその通りであろうが、花の立場から見ると、限られた送粉者資源をめぐる競争によるマイナスの効果は無視できない。送粉者数が限られている時、集団のなかの個体数が多ければ多いほど送粉者を利用できる確率は減少するはずである。この送粉者をめぐる花間の競争によるマイナスの効果と群れることによって送粉者の訪花確率が増加するプラスの効果のどちらが種子生産に強く影響するのは簡単には判断できない (図5)。そのため、個体密度の異なる場所での昆虫の訪花頻度や結実の実態調査が大切となる。送粉・受粉確率と結実率との関係を明らかにするため、自家不和合性の植物であるタニウツギ *Weigela hortensis* とアカツメクサ *Triforium paratense* を材料として調査した (西脇 未発表)。タニウツギは東北大学附属農場内のスキ草原に生育しているものであり、アカツメクサは草地試験場山地支場内の路傍にエスケープして生息しているものである。

タニウツギの花への昆虫の訪花頻度は、最近接個体までの距離が短いところ、すなわち個体密度が高い所ほど高くなる傾向にあった (図6)。これは、花の個体密度が高い場所への昆虫の誘引効果が強く働いたためと考えられ、花が集合することによる後代獲得のプラスの効果は、虫媒花の場合でも強いと考えられる。

しかし、密度の変化にともなう結果率 (結実した果実の割合) の変動はあまり大きくなく、常に高いレベルで維持されていた (図7)。このことは、花粉の制限 pollen limitation の程度が低いことを示している。タニウツギでは最近接個体までの距離が20 m と大きく個体密度が非常に小さい場合でさえ効率のよい種子生産が行われていた。訪花昆虫の行動のみからは、低密度環境下での植物個体は受粉の面で非常に不利であると思われたが、送粉昆虫の低い訪花頻度でもタニウツギの花にとっては結果的には十分だったのであろう。個体密度が高い場所では送粉昆虫が多く訪花し、個体あたりの花数や胚珠数以上に花粉が持込まれることにより飽和受粉していると判断される (図8)。このタニウツギのような虫媒花の場合には、風媒花の場合ほどは群れることによる種子生産の面でのプラスの効果期待できない。しかし、個体密度が高い場所で、花粉が送粉昆虫によってより多くの花粉親から柱頭に持込まれた場合には、よりよい花粉を選択できる可能性がある。花粉の散布距離から遺伝子流動の距離を推定すると過小評価になることから、受粉後 post-pollination の強い選択の存在が示唆されている (Campbell, 1991)。このような雌による花粉の選択の存在は未だ十分には確認されていないが、もし存在すれば集合効果の一つとして考えることができ

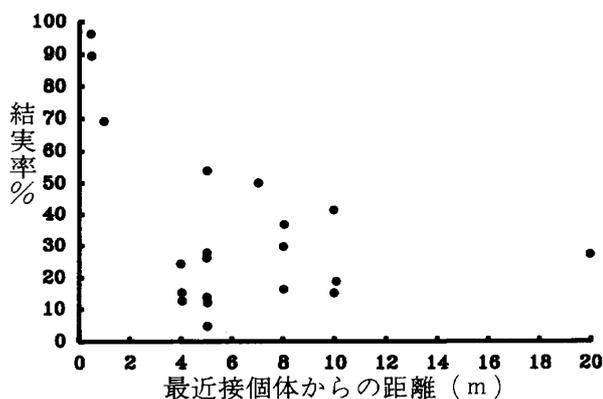


図9. アカツメクサにおける最近接個体からの距離と結実率との関係 (西脇ら 未発表).

る。また雄としての立場から考えると、多くの送粉昆虫が訪花するという事は、自分の花粉が他の個体の柱頭に運搬される確率が上昇することを意味する。胚珠数以上の花粉を受粉するとしても、雄としての繁殖成功度が高まるのであれば、群れることによるプラスの効果が期待できる。

アカツメクサでは個体密度が高い場所での結果率が高く、花が集合することによるプラスの効果が作用していると考えられる (図9)。このことは、タニウツギと異なり花粉の制限の程度が高いことを示しており、その理由としては受粉者の制限 pollinator limitation (Bierzychudek, 1981) が考えられる。しかし、個体密度が低下し、同種の個体から離れた場所に生育するアカツメクサ個体でも数割の確率で種子を生産できていたわけ (図9)、ススキのような風媒花の場合と比較すると、孤立個体の適応度は低くならないと予想される。このことから、虫媒花の集合効果は風媒花に比べると低いと考えられる。

虫媒花植物における花卉や蜜への投資は送粉昆虫の誘

引に大きな効果をもっており、周囲に交配相手が少ない場合でも遠距離から有効に花粉を運搬させることに役立っていると考えられる。

2. 訪花昆虫の送粉効率の評価

虫媒花には様々な昆虫が訪花するが、すべての訪花昆虫が有効な送粉昆虫であるとは限らない (Primack & Silander, 1975)。昆虫が数多く訪花する植物であっても、有効な送粉昆虫を利用できていない場合には十分に送粉されない。送粉昆虫の送粉効率はさまざまであり、その程度を明らかにすることは困難である。しかし、植物の配偶様式の進化には、送粉者の量や受粉効率が大きく関わっている (Inoue, 1990) から、どの訪花昆虫がどのような場合に有効な送粉昆虫として機能するのかを明らかにする必要がある。先の結果では、アカツメクサの方がタニウツギに比べて花粉制限の程度が大きかったがこれは訪花昆虫相の違いのためであろうか？

他花受粉植物の場合、花がまだつぼみの時期に袋がけ処理を行なって訪花昆虫を排除しておき、開花したら袋をとりはずし、じっと昆虫が花にくるのを待つ。昆虫の訪花後に、再び袋をかけてそれ以上の訪花昆虫を排除する。その後どの程度の種子が結実したのかを数えれば、訪花昆虫毎の送粉効率を測定できるはずである。この観察の結果、タニウツギではマルハナバチの送粉効率ももっとも高く、ミツバチ、コガタウツギノヒメハナバチ、その他の小型ハチ類、ジョウカイボン類と続いていた。アブやハエの類やチョウ類も訪花は見られたが、これらはほとんど結実に貢献していなかった (表1)。訪花頻度はコガタウツギノヒメハナバチでもっとも高かったために、受粉への寄与 (送粉効率×訪花頻度) はこのコガタウツギノヒメハナバチが最高であり、マルハナバチの寄与は低かった (表1)。なぜ送粉効率の高いマルハナ

表1. タニウツギにおける訪花昆虫頻度、訪花昆虫の送粉効率および訪花昆虫の受粉への寄与 (西脇 未発表).

訪花昆虫	訪花頻度 訪花数/花/時	送粉効率 結実数/訪花	寄与 %
マルハナバチ	0.004	72.0	3.94
ミツバチ	0.002	50.0	1.37
ヒメハナバチ	0.495	11.0	70.89
小型ハチ	0.154	12.0	20.09
甲虫	0.075	2.0	1.95
アブ	0.090	1.4	1.76
ハエ	0.001	0.0	0.00
チョウ	0.001	0.0	0.00

表2. アカツメクサにおける訪花昆虫頻度、訪花昆虫の送粉効率および訪花昆虫の受粉への寄与 (西脇ら 未発表).

訪花昆虫	訪花頻度 訪花数/頭花/時	送粉効率 結実数/訪花	寄与 %
マルハナバチ	0.457	10.25	79.60
ミツバチ	0.686	1.08	18.20
ヒメハナバチ	0.054	1.68	2.20
小型ハチ	0.001	0.00	0.00
甲虫	0.078	0.00	0.00
アブ	0.078	0.00	0.00
ハエ	0.004	0.00	0.00
チョウ	0.119	0.00	0.00

バチのような送粉者が訪花昆虫と送粉昆虫の主役とならないのだろうか？タニウツギの花にとってはマルハナバチのような送粉効率の高い昆虫が訪花するほうが、種子生産効率が高まるだろうが、マルハナバチにとっては、単位時間あたりにより多くの蜜が得られる他の植物の花に訪花するほうが利益が高いのでそちらを選ぶような、ドライな関係が成り立っていると考えられる。タニウツギにおいても、小型のハチ類は数多く訪花し、花はこれらの訪問を排除する構造になっていないため、マルハナバチに頼らなくとも十分効率良く種子生産できている。

アカツメクサでも同様にマルハナバチの送粉効率ももっとも高かった(表2)。ヒメハナバチ類やミツバチ類などの小型のハチでもわずかながら送粉していた。しかし、アブやハエ、甲虫、蝶の類はまったく送粉に寄与しておらず、アカツメクサの花は、これらを排除する構造になっていると推定される。訪花頻度はミツバチでもっとも高かったが、送粉効率が低いために受粉への寄与(送粉効率×訪花頻度)は低かった。結果として、アカツメクサの受粉には、マルハナバチがもっとも大きく寄与しているものと考えられる。タニウツギの場合と比べるとマルハナバチやミツバチのような社会性昆虫の訪花頻度は非常に高かった。アカツメクサは送粉効率の高いハナバチ類によって受粉されるが、低い個体密度では花粉供給が充分でなく結実が制限される。このことは、複雑な花の構造によって、ハナバチによる受粉さえも制限されていることを意味する。アカツメクサは、多くの訪花昆虫によって送粉されるタニウツギに比べると、忠実度の高い送粉昆虫のみによって送粉されるように特殊化しているとおもわれ、あまりの特殊化のために受粉効率が低下していると示唆される。

3. 受粉様式の地理的分布：種多様度と風媒および動物媒

虫媒花などの動物媒受粉の植物が結実を確実に行うためには、花弁や報酬としての花蜜や花粉に多くのコストをかけなければならない(蜜や花粉に対するコストをかけないペテンもありうる。ある種の花蜜を出さない植物は、花蜜をたくさん生産する植物種とともに集団を形成することにより種子を生産できるとされる(Laverty, 1992))。コストあたりの結実成功という点から見ると、個体密度が充分高く受粉が充分行われる場合には風媒の方がより有利に種子を生産できると考えられる。このような条件は、温帯における種多様度の低い植物群集とくに単一種の優占群集において期待される。実際、温帯の森林や草原においては風媒花が卓越する(Regal, 1982; Whitehead, 1983)。これに対し種の多様な群集においては、虫媒を含む動物媒花の植物がより有利であろうし、また特定の動物群への適応といった形で植物種

も多彩に分化するだろう。すると、さらに特殊化した動物群が出現するといった相互適応によって群集はさらに多様化することになる。このような多様な群集内の植物が空間的に遠く離れた位置にいる同種の交配相手と受精するには、群集内の他種の動物媒花の植物との受粉動物を巡る競争も厳しいこともあって、動物をひきつけるのに必要な報酬(コスト)を支払わなければならないだろう。このコストはけっして小さくないのではなかろうか？

あまりに特殊化した動物媒花(≡虫媒花)の植物を見ると、私には進化の袋小路にはまりこんだように感じられる。もしも生物の目的の一つが自己複製子の増加であるとするならば、動物媒花を続けている華やかな植物は、はたして成功者であろうか？

引用文献

- Allison, T.D. 1990. Pollen production and plant density affect pollination and seed production in *Taxus canadensis*. *Ecology* 71: 516-522.
- Andersson, S. 1988. Size-dependent pollination efficiency in *Anchusa officinalis* (Boraginaceae): causes and consequences. *Oecologia* 76: 125-130.
- Bell, G. 1985. On the function of flowers. *Proc. R. Soc. London. Ser. B, Biol. Sci.* 224: 223-265.
- Bierzychudek, P. 1981. Pollinator limitation of plant reproductive effort. *Am. Nat.* 117: 838-840.
- Campbell, D.R. 1991. Comparing pollen dispersal and gene flow in a natural population. *Evolution* 45: 1965-1968.
- Darwin, C. 1876. *The Effects of Cross and Self-fertilization in the Vegetable Kingdom*. Murray, London.
- Darwin, C. 1877. *The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species*. Murray, London.
- Heinrich, B. & P.H. Raven 1972. Energetics and pollination ecology. *Science* 176: 597-602.
- Inoue, K. 1990. Evolution of mating systems in island populations of *Campanula microdonta*: Pollinator availability hypothesis. *Plant Species Biol.* 5: 57-64.
- Jennerstern, O. & M.M. Kwak 1991. Competition for bumblebee visitation between *Melampyrum pratense* and *Viscaria vulgaris* with healthy and *Ustilago*-infected flowers. *Oecologia* 86: 88-98.

- 加藤 真 1987. 被子植物フロラとマルハナバチの共進化系 種生物学研究 11 : 1-13.
- Lande, R. & D.W. Schemske 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. I. Genetic models. *Evolution* 39 : 24-40.
- Laverty, T.M. 1992. Plant interactions for pollinator visits: a test of the magnet species effect. *Oecologia* 89 : 502-508.
- McCall, C. & R.B. Primack 1987. Resource limit the fecundity of three woodland herbs. *Oecologia* 71 : 431-435.
- Primack, R.B. & J.A. Silander 1975. Measuring the relative importance of different pollinators to plants. *Nature* 255 : 142-144.
- Rathcke, B. 1983. Competition and facilitation among plants for pollination. *In*: L. Real (ed.), *Pollination Biology*, p.305-329, Academic press, London.
- Regal, P.J. 1982. Pollination by wind and animals: Ecology of geographic patterns. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13 : 497-524.
- Schemske, D.W. & R. Lande 1987. On the evolution of plant mating systems: A reply to Waller. *Am. Nat.* 130 : 804-806.
- Stephenson, A.G. 1979. An evolutionary examination of the floral display of *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae). *Evolution* 33 : 1200-1209
- Uyenoyama, M.K. 1986. Inbreeding and the cost of meiosis: The evolution of selfing in populations practicing biparental inbreeding. *Evolution* 40 : 399-404.
- Waser, N.M. 1978. Interspecific pollen transfer and competition between co-occurring plant species. *Oecologia* 36 : 223-236.
- Whitehead, D.R. 1983. Wind pollination: some ecological and evolutionary perspectives. *In*: L. Real (ed.), *Pollination Biology*, p.97-108, Academic press, London.
- Yahara, T. 1992. Graphical analysis of mating system evolution in plants. *Evolution* 46 : 557-561.
- Yumoto, T. 1987. Pollination systems of a warm temperate evergreen broad-leaved forest in Yakushima Island. *Ecol. Res.* 2 : 133-145.
- Yumoto, T. 1988. Pollination systems in the cool temperate mixed coniferous and broad-leaved forest zone of Yakushima Island. *Ecol. Res.*