©2024 筑波大学生物学類

花は特殊化の産物か？：送粉シンドロームを多様な訪花動物への適応として捉えなおす

大西　礼（筑波大学 生物学類）　　指導教員：大橋　一晴（筑波大学 生命環境系）

【背景】

動物に花粉を運んでもらう多くの植物は、主要な訪花動物に対する適応的な花の形質セット＝送粉シンドロームをもつと考えられてきた。このアイデアは、多様な訪花動物に対する同時適応はトレードオフによって妨げられるため、異なる形の花は、それぞれ別の訪花動物の形態や行動に対する「特殊化」の結果生じた、との仮定に基づいている。しかしながら、現実の植物は多様な動物によって送受粉されている。この矛盾を解決するには、送粉シンドロームを、特定の訪花者に対する特殊化ではなく、特定の訪花者の組合せつまり「訪花者相」への同時適応として捉え直す必要があるのかもしれない（Ohashi et al. 2021, *Biol. Rev.*）。

そこで本研究では、これまでの特殊化の枠組みではうまく説明できなかった送粉シンドロームを、複数タイプの動物からなる訪花者相と花の形質セットの対応関係として再定義することを目的としたデータ解析をおこなった。植物群集内の花を訪れる動物を網羅的に調べた先行研究のデータセットに、ネットワーク解析、機械学習、多変量解析という３つの手法を統合的に適用し、花と動物の対応関係に隠された進化的な結びつきを定量的に探った。

【方法】

解析には、 日本（京都府芦生）とモーリシャス（Black River 峡谷自然公園）の植物群集で、それぞれ 93 種、74 種の花を訪れた動物の種類と訪花数を記録した先行研究のデータを用いた。また、各植物種の花の形質情報（筒状度、対称性、大きさ、向き、密集度、葯の突出度、色、蜜標の有無の８つ）を、文献の記述や写真から抽出した。

はじめに、各群集内の植物種を、最も多く訪れた訪花者のタイプでいくつかの群に分けた。次に、二部ネットワーク解析で用いられるモジュール化の手法により、植物種を、結びつきの強い訪花者相に基づいていくつかの群に分けた。「送粉シンドロームは特定の訪花者相への適応」という考えが正しければ、各種の花の形質は、最も多く訪れた訪花者よりも、最も結びつきの強い訪花者相との対応関係が強いはずである。そこで次に、機械学習アルゴリズム Random Forest を用いたモデル構築をおこなった。そして、８つの花の形質情報を予測子としたとき、各植物種について２種の応答変数 (1) 最も多く訪れた動物、あるいは (2) 強く結びついた訪花者相のどちらをより正確に予測できるかを、予測精度とその検定によって確かめた。

最後に、結びつきの強い訪花者相ごとにどのような花の形質セット（シンドローム）が共有されているかを明らかにするため、非計量多次元尺度法（NMDS）および環境傾度分析を用いて、花の形質セットの類似度に基づく２次元プロットを描き、プロット上の位置ごとの花の形質分布について調べた。

【結果】

最も多く訪れた動物には、6 つの群（ハナバチ、ハエ、甲虫、カリバチ、アリ、カメムシ）が認められた。また、モジュール化による訪花者相の分類では、３つの群（ハナバチ–チョウ、甲虫–ガ、各種ハエ類）が識別された。

最も多く訪れた動物を予測する Random Forest モデルの精度はさほど低くないものの、実質上ハナバチとそれ以外の動物を分けることしかできず、統計的には有意でなかった（平均正答率＝53.9%, P＝0.34, モンテカルロ無作為化検定）。一方、訪花者相を予測するモデルの精度は有意に高かった（60.4%, P＝0.024）。

NMDS では、３つの訪花者相ごとに、花の形質セットに違いがみられた（図 1）。これらの違いを pairwise-PERMANOVA によって検定したところ、いずれの群間の違いについても、有意水準 5%で帰無仮説が棄却された。まず、ハナバチ–チョウ媒花には、大まかに 2 つのタイプが認められた：1 つは大きく筒状で左右対称性をもち、葯が花冠に隠れ、蜜標をもつタイプ、もう 1 つは小さく浅い、葯が突出した花が密集するタイプである。一方、各種ハエ類媒花も小さく浅い、葯が突出した花を密集させる傾向があり、白い花をもつ種がやや多めに存在する点以外は、ハナバチ–チョウ媒花の２つ目のタイプとあまり変わらなかった。また、甲虫・ガ媒花は最もせまい範囲に分布し、白色、皿型の小さな放射対称花を密集させる傾向が強かった。

以上は日本のデータについての結果である。モーリシャスの予備解析でも同様の結果が得られており、詳細は発表会で報告する。

【考察】

主要な訪花者より訪花者「相」の方が、花の形質セットから正しく予測できるという Random Forest の結果は「送粉シンドロームは特定の訪花者への特殊化ではなく、特定の訪花者相への同時適応の産物ではないか」との予測を支持する。また NMDS の結果から、それぞれの訪花者相に対応するシンドロームの存在も示された。これらの形質の組み合わせは、長い口吻をもつハナバチやチョウが訪れる花で筒状形が多い、甲虫やガが訪れる花は白色が多いなど、いずれも自然に納得できるものが多い。一方で、モデルの予測力は 60%強にとどまり、一部のハナバチ–チョウ媒花はハエ媒花と区別がつかないなど、シンドローム間における形質の重複も認められた。今後は、花香の強さなどの形質を加えることで重複を減らすと共に、複数の訪花者への同時適応で潜在的な問題となるはずのトレードオフが、これらの「多媒シンドローム」でどのように回避されているのか、さらに調べてゆく必要がある。

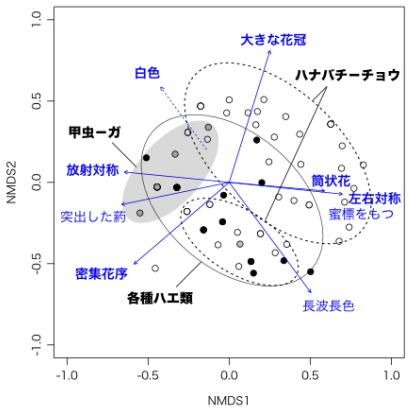

図１　花の形質と訪花者相の関係。各点は植物種を示す（白：ハナバチ–チョウ相、灰色：甲虫–ガ相、黒：各種ハエ類相）。形質が似た植物種ほど点が近い。円は各相に含まれる種のおおまかな形質セットの分布を示す。矢印は花の各形質の傾向を示しており、矢印の先端へ向かうほど、その傾向が強い。