

アオキの花粉媒介様式

誌名	日本森林学会誌
ISSN	13498509
著者名	国武,陽子 寺田,佐恵子 馬場,友希 宮下,直
発行元	日本森林学会
巻/号	92巻4号
掲載ページ	p. 217-220
発行年月	2010年8月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



アオキの花粉媒介様式 —訪花者排除実験と訪花昆虫の観察による推定—

国武陽子^{*1}・寺田佐恵子²・馬場友希³・宮下直⁴

アオキ (*Aucuba japonica*) の花粉媒介様式と主要な花粉媒介者を、網掛けによる訪花者の排除実験と訪花昆虫の観察から推定した。花序当たりの結果率は、花序に網 (1 mm または 3 mm メッシュ) を掛けて昆虫の接触を制限すると、無処理区に比べて著しく低下したが、網を掛けて人工授粉を施すと無処理区との差はみられなかった。また、1 mm と 3 mm メッシュの網では、網掛けの効果に有意な差はみられなかった。以上の結果より、アオキの種子生産は主に虫媒依存であることが示唆された。次に訪花昆虫の同定と体サイズの測定より、花粉媒介者は、ジョウカイボンおよびゾウムシなどのコウチュウ目や、クロバネキノコバエなどの長角亜目であることが推測された。花粉媒介はこれらの昆虫の機会的な訪花に依存していると考えられる。

キーワード: アオキ (*Aucuba japonica* Thunb.), 花粉媒介, 結果率, 訪花昆虫, ポリネーター

Yoko Kunitake,^{*1} Saeko Terada,² Yuki Baba,³ and Tadashi Miyashita⁴ (2010) Pollination System of *Aucuba japonica*: A Pollination Experiment and an Observation of Floral Visitors. *J. Jpn. For. Soc.* 92: 217-220. We studied the pollination system of a shrub, *Aucuba japonica* Thunb, by conducting a pollinator exclusion experiment (bagging and artificial pollination) and an observation of floral visitors. The fruit set was lower in the bagging treatments (either 1 mm or 3 mm mesh) than that under natural condition. Artificial pollination treatment with the bagging, however, did not decrease the fruit sets. Moreover, there was no difference in the fruit sets between 1 mm and 3 mm mesh treatments. These results suggest that *A. japonica* is mainly pollinated by insects. The main floral visitors were Coleoptera, mainly Cantharidae and Curculionidae, and Nematocera, such as Sciaridae. It is concluded that *A. japonica* depends on opportunistic visitations by small generalist insects for pollination.

Key words: *Aucuba japonica*, fruit set, floral visitor, pollination system, pollinator

I. はじめに

アオキ (*Aucuba japonica* Thunb.) は、ミズキ科アオキ属の常緑低木で、北海道南部から沖縄本島の暖温帯林、冷温帯林に広く分布し (Ohi *et al.*, 2003), スギ・ヒノキ人工林や、天然林の下層植生の主要な構成種となっている (Ito *et al.*, 1999)。また庭木としても広く用いられており、都市部にも生育している。

アオキは雌雄異株性である。4月に房状花序で開花し、1花序当たり、雄株は約1~300個、雌株は約1~30個の花をつける (Abe, 2001)。花は直径8~10 mmで雌株・雌株ともに紫褐色の4~5枚の花弁をもち、少量の花蜜を分泌する。一つの花が一つの胚珠をもち、1果実1種子を形成するが、花粉不足や資源不足により花や未成熟果実の脱落がみられる (菊澤, 1995; Abe, 2002)。アオキは萌芽によるクローン繁殖と、種子生産による有性生殖をするが (Ito *et al.*, 1999), 種子生産においては雌雄異株であるため、個体間の花粉の移動が重要である。アオキの花粉媒介は、花の形状と陰樹で風の少ない林床に生息することから、虫媒

と考えられてきた (菊澤, 1995)。これまでにアオキを材料として、雌雄異株植物の開花フェノロジーや繁殖コストの性差を調べた研究が行われているが (Abe, 2001, 2002), そこではアオキは虫媒で、ポリネーターはジェネラリスト昆虫であることが前提とされている (Abe, 2001)。しかし、種子生産における虫媒の役割の定量化は行われておらず、ポリネーターは未だ不明である。一方で、近年、全国に広く分布する雌雄異株の低木というアオキの特徴を生かし、植物の繁殖生態についてさまざまな研究が報告されている (Ito *et al.*, 1999; Abe, 2001, 2002; Ali and Kikuzawa, 2005a, 2005b)。このような状況から、アオキの花粉媒介様式という基礎的生態情報の解明は、本種を対象とした今後の研究や考察に有用と考えられる。

そこで本研究では、アオキの種子生産における虫媒の重要性の評価と、アオキの花粉媒介に貢献しうる送粉昆虫の特定を目的として、野外実験と訪花昆虫の観察を行った。まず、自生アオキ個体を用いて、訪花者排除実験を行い、受粉成功への虫媒の効果を明らかにした。次に、アオキの花粉媒介に貢献しうる送粉昆虫を特定するために、アオキ

* 連絡先著者 (Corresponding author) E-mail: kunitake@jiu.ac.jp

¹ 城西国際大学環境社会学部 〒283-8555 東金市求名1 (Faculty of Social and Environmental Studies, Josai International University, 1 Gumyo, Tougane 283-8655, Japan)

² 独立行政法人国際協力機構 〒151-0053 東京都渋谷区代々木2-1-1 (Japan International Corporate Agency, 2-1-1 Yoyogi, Shibuya-ku, Tokyo 151-0053, Japan)

³ 独立行政法人農業環境技術研究所 〒305-8604 つくば市観音台3-1-3 (National Institute for Agro-Environmental Sciences, 3-1-3 Kannondai, Tsukuba 305-8604, Japan)

⁴ 東京大学大学院農学生命科学研究科 〒113-8657 東京都文京区弥生1-1-1 (Graduate School of Agricultural and Life Sciences, The University of Tokyo, 1-1-1 Yayoi, Bunkyo-ku, Tokyo 113-8657, Japan)

(2009年12月15日受付; 2010年4月26日受理)

に訪花する昆虫群を採集し同定および体サイズの測定を行った。これらの結果をもとに、アオキの花粉媒介様式について議論した。

II. 調査地と方法

1. 調査地

調査は、千葉県房総半島南部（北緯 35 度 8 分，東経 140 度 1 分）で行った。訪花者排除実験は、君津市と鴨川市のスギ人工林の林縁で、また訪花昆虫の観察は、君津市のスギ人工林の林縁で行った。君津市の調査地は幅約 3 m の林道の脇，鴨川市の調査地は、空き地に隣接しているかあるいは幅約 3~4 m の遊歩道沿いである。いずれのスギ林も胸高直径 15~30 cm で林内は比較的明るい環境である。アオキのほかシロダモ、ヒサカキ、イヌビワなどが繁茂し、アオキは下層植生の優占種となっている。アオキの個体密度はかなり高く、両調査地のほとんどの個体で最隣接樹種はアオキである。

2. 訪花者排除実験

花序への昆虫類の訪花がアオキの結果率に与える影響を調べるために、訪花者排除実験を行った。開花直前の時期にあたる 2005 年 4 月 12 日に、30 の雌株をマークした。各株につき五つの花序をマークし、以下で述べる 4 種類の処理に無処理を加えた計 5 種類の花序をランダムに割り当てた。株をマークした日に、各株につき、1 mm ないしは 3 mm メッシュの網をそれぞれ 2 花序ずつ網掛けした（処理 A）。1 mm メッシュ網には網戸用の網を、3 mm メッシュ網には炊事場三角コーナー用ネットの網を、各々ミシン糸で縫い合わせて袋状に作製したものを用いた。網は結束バンドで茎に固定し、さらに茎との隙間にコーキングガンでシリコンを注入し、茎からの昆虫の侵入を防いだ。1 週間後に、マークした全ての花序について開花数を記録した。この際、各株から各メッシュサイズの網を一つずつ外して人工授粉を行い、網掛けにより昆虫による接触は制限されているが花粉は十分に付着している花序を作成した（処理 B）。これは、網掛けの効果が、網掛けそのものによる影響ではなく、花粉不足によるものであることを実証するための処理である。人工授粉は、雄花を花序内のすべての雌花の柱頭にこすりつける方法で行った。この際、一つの雌花に複数の雄個体由来の花粉をつけるために、周辺の雄 2, 3 個体からの雄花を用いた。人工授粉後は再び網をかけ、結束バンドとシリコンで開口部を閉じた。以上の処理により、各株につき、網掛けのみの処理 A を施したものが 2 種類（メッシュサイズ 1 mm, 3 mm）人工授粉をし網掛けをした処理 B を施したものが 2 種類（メッシュサイズ 1 mm, 3 mm）、そして無処理の計 5 種類の処理を施した花序を用意した。マーク株に開花花序が 5 個以上存在しない場合は、各メッシュサイズの網を一つずつ掛け、処理 A を施した花序を作成した。また、実験の途中で網が外れた花序や、処理の過程で誤って花を落としてしまった花序が生じた。このため、花数を得られた花序数は処理によって

異なった（無処理：29，処理 A・1 mm メッシュ：27，処理 A・3 mm メッシュ：29，処理 B・1 mm メッシュ：17，処理 B・3 mm メッシュ：22）。開花期の終了後，設置した網は全て取り外した。アオキの果実は 4 月の終わりの開花終了時から 12 月の初旬までの長期間かけて成熟し，その間多くの花あるいは果実が脱落する。その過程では花粉媒介，栄養制限，種子食害，アオキミタマバエによる寄生などが影響することが考えられる。今回，花粉媒介の程度が残存果実数に影響している段階を推定するために，6，7，8，9，11 月に，花序に残存している花数または果実数を記録した。

統計解析は，結果率を目的変数，5 種類の処理を固定要因，個体をランダム要因とした 2 元分散分析を行った。結果率は 4 月の花芽数に対する残存する果実数で算出した。各処理間で結果率の比較を行うため，各処理間で多重比較（Sequential Bonferroni 補正）を行った。結果率は，等分散性と正規性を満たすように arcsin 変換の後に解析を行った。

3. 訪花昆虫の観察

2005 年の 5 月上旬に，24 時間の断続的なアオキの訪花昆虫観察を 1 回行い，ポリネーターと考えられる候補昆虫（科，目）を特定した。スギ林の林床で，アオキ 46 株（雄 31，雌 15）をマークし，30 分ごとにすべての株を巡回する 20 分間のラインセンサスを行い，花序に接触していた訪花昆虫を採集した。早朝 6 時から深夜 24 時までは 30 分おきに 18 回，また，予備調査において夜間にはほとんど訪花昆虫がみられなかったため，深夜の 1 時から 5 時の間は約 2 時間ごとに 2 回のセンサスを行った。訪花昆虫は可能な限り吸虫管で捕獲し，後日同定した上で網掛け実験におけるメッシュ通過の可能性を推察するため，体サイズを測定した。測定は，頭部から腹部までの体長および，頭部から腹部までの最も横幅の広い部分である最大体幅に対し行った。

III. 結 果

1. 訪花者排除実験

開花した花数に対する残存果実の割合の変化は，無処理の花序または処理 B を施した花序と，処理 A の花序との間で明らかな違いがみられた（図-1）。無処理と処理 B を施した花序では，6 月にやや急な低下傾向がみられたが，その他の期間は一貫して緩やかな低下が続いた（図-1）。一方，処理 A の花序では，メッシュサイズに関わらず，4 月から 6 月末の間で急激に低下した（図-1）。したがって，この 5 月から 6 月初旬の急激な残存果実率の低下は，主に花粉不足によって受粉が成功しなかった果実の脱落を反映したものと考えられた。結実したアオキの果実にはアオキミタマバエが寄生した。寄生された果実は変形しその部分が赤く色づかないため容易に識別できたが，寄生された果実はほとんど脱落することなく 11 月まで残存していた。以上のことから本研究では，（6 月末の残存果実

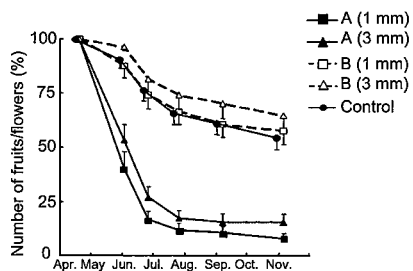


図-1. 訪花者排除実験における4月の開花した花数に対する果実数の割合

バーは標準誤差。Aは網掛け処理、Bは網掛け後に人工受粉を施して再度網掛けを行う処理、コントロールは無処理。カッコ内は処理に用いた網のメッシュサイズ。

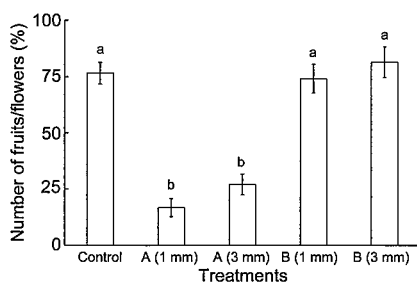


図-2. 訪花者排除実験における処理ごとの結果率

バーは標準誤差。Aは網掛け処理、Bは網掛け後に人工受粉を施して再度網掛けを行う処理、コントロールは無処理。カッコ内は処理に用いた網のメッシュサイズ。異なる小文字のアルファベットは結果率に処理間で有意差があることを示す (Sequential Bonferroni 補正, すべて $p < 0.001$)。

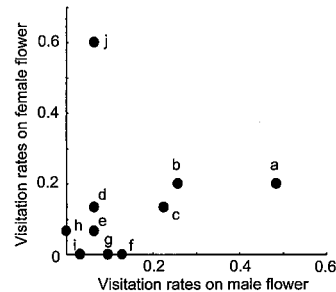


図-3. 雄花と雌花に対する各昆虫の訪花頻度 (観察個体数/株)

観察個体数は20回の観察の合計値。a, ジョウカイボン; b, 長角亜目 spp.; c, クロバネキノコバエ; d, ゾウムシ; e, 短角亜目; f, ガガンボ・カミキリムシ; g, ハムシ; h, カメムシ・ガ; i, コウチュウ spp.; j, アリ。

表-1. アオキの訪花昆虫の体サイズおよび訪花頻度

訪花昆虫	訪花頻度	体長 (mm)						最大体幅 (mm)						
		<1.0	1.0~2.0	2.1~3.0	3.1~4.0	4.1~5.0	>5.0	<1.0	1.0~2.0	2.1~3.0	3.1~4.0	4.1~5.0	>5.0	
ハエ目	クロバネキノコバエ	0.45	●	●				●						
	ガガンボ	0.20					●		●					
	長目亜目 spp.	0.55	●	●	●	●		●	●					
	短目亜目	0.15			●			●						
ハチ目	アリ	0.55	●	●				●	●					
チョウ目	ガ	0.05					●			●				
コウチュウ目	ゾウムシ	0.20					●		●					
	ハムシ	0.15	●	●										
	ジョウカイボン	0.90		●					●					
	コウチュウ spp.	0.05		●					●					
	カミキリムシ	0.20					●				●	●		
カメムシ目	カメムシ	0.05			●			●						

●印は観察されたサイズレンジ。訪花頻度は1センサス (20分間) 当たりの捕獲数を示す。

数)/(4月の開花した花数)を花粉媒介の成功度の指標となる結果率と考え、処理間での比較を行った。2元分散分析の結果、処理間で著しい有意差がみられた ($F(4,90) = 34.8, p < 0.001$)。多重比較の結果、無処理および処理Bのグループと、処理Aのグループの二つに大別された(図-2)。網掛け処理のみの花序の平均結果率は、メッシュサイズに関わらず、無処理の花序より有意に低かった(ともに $p < 0.001$)。一方、メッシュサイズ間で比較すると、結果率は1mmメッシュ網の方が3mmメッシュ網より若干低かったが、有意な差はなかった ($p = 0.123$)。また、1mmメッシュ網を掛けた花序でも、約17%の果実は残存していた。これに対し、網掛け後に人工授粉を施した花序の結果率は70%以上と高い値を示し、両メッシュサイズとも処理の花序と有意差はなかった。つまり、網掛け処理を施した花序でも、雌花の柱頭に花粉が十分に付着していれば、無処理の花序と同程度の結果率が得られることが示された。また、網掛け処理のみの花序同様、メッシュサイズによる差はなかった ($p = 0.297$)。なお、11月の時点の結果率についても上記と同様な検定を行ったが、処理間での有意差については、6月時点の結果と違いはみられなかった。

2. 訪花昆虫調査

さまざまな昆虫がアオキ花序を訪花しているのが確認された。訪花昆虫の1センサス当たりの訪花頻度、体長、最大幅の範囲を表-1に示す。総個体数は70個体で、そのうちハエ目が全体の39% (長角亜目35%、短角亜目4%)、コウチュウ目が43%を占めた。そのうち特に多かったものは、ハエ目ではクロバネキノコバエ (Sciaridae) が13%、ガガンボ (Tipulidae) が6%、コウチュウ目ではジョウカイボン (Cantharidae) が26%、カミキリムシ (Cerambycidae) が6%、ゾウムシ (Curculionoidae) が6%確認された。また、ハチ目のアリ (Formicidae) も16%を占めた。クロバネキノコバエ、長角亜目のうちジョウカイボンとガガンボを除いたもの (以下、長角亜目 spp.)、短角亜目、アリに最大体幅が1mmより小さいものが含まれた。一方、サイズが大きいものは、体長ではガガンボ、ガ、ゾウムシ、ジョウカイボン、カミキリムシ、カメムシ、長角亜目 spp.、最大体幅ではカミキリムシで3mm以上のものがみられた。時間帯による昆虫の訪花に関しては、1センサス当たり (20分間/46株対象) の訪花頻度は早朝5時から10時は1.8個体、10時から15時までの日中は5.6個体、

15時から19時までの夕方は3.0個体、19時から深夜1時までは3.18個体、1時から早朝5時までは1.5個体であり、夜間や早朝と比較して日中に多く捕獲された。株当たりの訪花頻度（個体数/株）を雌雄の花間で比較すると、長角亜目 spp. およびクロバネキノコバエが雌雄の株ともに比較的バランスよく訪れていた（図-3）。アリは相対的に雌株に、ジョウカイボンには雄株に偏った訪花が観察された。

IV. 考 察

訪花者排除実験の結果、6月末のアオキの結果率は、自然状態では7割以上だったが、網掛け処理によって花序への昆虫の接触を妨げると約1.5~3割まで低下した。しかし、網掛けと人工授粉を施すと、受粉率は自然状態と同程度に保たれた。このことから、網掛けによる花序の結果率の低下は、網掛けによる攪乱などの影響ではなく、昆虫の花序への接触が網により制限されたために生じた花粉不足が主要因であると考えられる。まず、3 mm のメッシュの網をかけた花序ではコントロールと比較して50%も結果率が低下し、またメッシュサイズ1 mm の網と大きな差はなかったことから、3 mm メッシュの網では通過することができない昆虫がアオキの花粉媒介者として貢献していたと考えられる。次に、1 mm メッシュの網をかけた花序でも、約17%の結果率が維持されたことから、二つの可能性が考えられる。一つはアオキの花粉媒介には虫媒と同時に風媒も部分的に貢献していることである。もう一つは、1 mm メッシュの網を通過可能な微小な昆虫による送粉も関与している可能性である。

訪花昆虫観察から、様々な分類群の昆虫が確認された。その中で体サイズのクラスごとに花粉媒介者の候補を考察する。まず体長あるいは最大体幅が3 mm を超えるものの中で、比較的訪花頻度が高く、アオキの雌雄個体間を行き来できる飛翔能力があるものは、ガガンボ、ゾウムシ、ジョウカイボン、カミキリムシである。長角亜目 spp. にも体サイズが3 mm を超えるものが含まれたが、1個体のみであった。また、この中でガガンボ、カミキリムシは雌株のみで採集された。一方、ゾウムシ、ジョウカイボンは多少の偏りはあるが雄株・雌株ともに訪花しており、以上のことから本調査地ではこの2種がアオキの花粉媒介者として寄与している可能性が高い。体長あるいは最大体幅が1 mm 以上3 mm 未満のクラスには最も多くの種類の分類群の昆虫が含まれた。特に長角亜目 spp. のほとんどが含まれ、訪花頻度も比較的高かった。しかしながら網掛け実験の結果よりこのクラスは花粉媒介者としての昆虫の受粉への寄与は高くはないと考えられる。最後に、体長あるいは最大体幅が1 mm 未満のグループで、訪花頻度が高かったものはクロバネキノコバエとアリであった。しかし多数採集されたアリは全てワーカーであり飛翔能力がないため花粉媒介者の候補からは除外できると考えられる。長角亜目 spp. のうち、体長および体幅が1 mm 未満のものは1個体に過ぎなかった。クロバネキノコバエは雄株・雌株共

に訪花しており、1 mm 未満のクラスでは1 mm メッシュの網をかけた花序にも到達可能なことから、受粉に貢献している可能性が示唆された。

一般に林床低木は、虫媒依存で花粉媒介者は小型のジェネラリスト昆虫であることが多く、また、雌雄異株は虫媒の比率が高い（菊澤, 1995）。しかし、アオキについては、風媒に対する虫媒の有効性は未検証であり、また訪花昆虫の定量的な報告も存在しなかった。本研究における網かけ実験と訪花昆虫の観察によりある程度アオキの花粉媒介に貢献している昆虫が絞り込まれたと考えられる。候補として挙げられたゾウムシ、ジョウカイボン、クロバネキノコバエのいずれも、本調査地域の林床で一般的にみられるものであり（Shimazaki and Miyashita, 2005）、特定の植物種の花粉などを餌資源としている学習能力の高い昆虫とは考えにくい。一般に学習能力の高い訪花昆虫は花蜜や花粉などの多い植物によく訪花するが、アオキは花粉や花蜜が少量であることや、目立たない小さな花卉などの特徴をもっており、本種の花粉媒介はジェネラリスト昆虫の機会的な訪花に依存していることを示唆している。実際に、今回の観察では学習能力の高いハチ類やチョウ類の訪花は全く確認できなかった。

今回の訪花昆虫の観察は24時間連続の1日間のみで、昆虫の訪花行動は気温や天候などによって変動することが知られていることから十分とはいえない。今後、アオキの花粉媒介者をより明確に特定するためには、訪花昆虫の花序内での行動観察や、雌花に訪花している昆虫にアオキの花粉が付着しているか、などさらに詳細な調査を行う必要があると考えられる。

湯川淳一氏と今井健介氏にはアオキミタマバエに関する貴重な情報をいただいた。高田まゆら氏および東京大学千葉演習林の方々には野外調査の遂行を援助いただいた。また、査読者の方々には貴重な意見をいただいた。以上の方々に心より感謝申し上げます。

引用文献

- Abe, T. (2001) Flowering phenology, display size, and fruit set in an understory dioecious shrub, *Aucuba japonica* (Cornaceae). *Am. J. Bot.* 88: 455-461.
- Abe, T. (2002) Flower bud abortion influences clonal growth and sexual dimorphism in the understory dioecious shrub *Aucuba japonica* (Cornaceae). *Ann. Bot.* 89: 675-681.
- Ali, M.S. and Kikuzawa, K. (2005a) Plasticity in leaf-area density within the crown of *Aucuba japonica* growing under different light levels. *J. Plant Res.* 118: 307-316.
- Ali, M.S. and Kikuzawa, K. (2005b) Shoot morphology of *Aucuba japonica* incurred by anisophylly: ecological implications. *J. Plant Res.* 118: 329-338.
- Ito, K., Ito, S., Gyokusen, K., and Saito, A. (1999) Ecological roles of stem sprouts and creeping sprouts of *Aucuba japonica* Thunb. *J. For. Res.* 4: 137-143.
- 菊澤喜八郎 (1995) 植物の繁殖生態学. 283 pp, 蒼樹書房.
- Ohi, T., Kajita, T., and Murata, J. (2003) Distinct geographic structure as evidenced by chloroplast DNA haplotypes and ploidy level in Japanese *Aucuba* (Aucubaceae). *Am. J. Bot.* 90: 1645-1652.
- Shimazaki, A. and Miyashita, T. (2005) Variable dependence on detrital and grazing food webs by generalist predators: aerial insects and web spiders. *Ecography* 28: 485-494.