

学位論文題名

Pollination network mediated by bumblebees in
cool-temperate forests, northern Japan

(北日本の冷温帯林におけるマルハナバチを介した送粉ネットワーク)

学位論文内容の要旨

植物と送粉者によって構成される送粉ネットワークは、陸上生態系の維持にかかわる重要なシステムであり、送粉者と植物の間の相互作用のバランスによって維持される。生息地の減少や改変、または外来生物の人為的導入などの作用は、しばしば送粉者や植物の個体群を極度に変動させ、このバランスを崩す。このような人為的影響による送粉ネットワークの変動を予測するために、このシステムが安定的に維持されるメカニズムについての理解が求められる。マルハナバチは北半球の温帯に広く分布し、森林を含む多くの陸上生態系における重要な送粉者であり、その生態学的機能については様々な側面からの研究がなされてきた。一方で、マルハナバチは優れた飛翔能力をもち、森林においても様々な空間の花資源を利用すると考えられているが、森林内における空間分布が定量的に調査されたことはない。本研究は、マルハナバチの行動範囲に近い、数百 m から数 km 圏内における、森林内でのマルハナバチの垂直分布と個体群動態を定量的に調査し、花資源や侵入種の分布との関係を明らかにした。

第一章と第二章については、北海道大学苫小牧研究林の冷温帯落葉広葉樹林で調査を行った。第一章では、森林におけるマルハナバチの垂直分布と林冠部の開花量との関係、およびそれらの季節変化を定量的に評価した。第二章では、大きな年次変動を示す林冠部の花資源（花蜜と花粉）の量が、マルハナバチ個体群の動態を介して、翌年早春に開花する林床植物、エゾエンゴサクの繁殖成功に対して間接効果を及ぼすという「送粉カスケード仮説」を検証した。第三章では千歳川流域の農地環境などにおいて、ヨーロッパ産のセイヨウオオマルハナバチ *Bombus terrestris* とそれが導入されたビニルハウスの空間分布、そして在来マルハナバチの分布との対応関係から、この地域のセイヨウオオマルハナバチが在来のマルハナバチにおよぼす潜在的な影響を評価した。

第一章 マルハナバチと花資源の垂直分布とその季節変化

森林で優占した2種、コマルハナバチ *B. ardens* とオオマルハナバチ *B. hypocrita* のいずれも、樹木開花量の多い季節には森林の高層部に集中する傾向を示す一方、樹木開花量が非常に

少ない季節には、低層から高層にかけて一様に分布していた。このことはマルハナバチは季節を通して林冠部をよく利用することを示した。これらの結果から、マルハナバチの個体群動態を評価するためには、林冠の花資源の評価が重要であることが示唆された。

第二章 林冠木の開花がマルハナバチを介して林床植物の繁殖成功に及ぼす間接効果

オオマルハナバチの場合、イタヤカエデの花資源が多いほど同年のワーカーの年間総捕獲個体数は多く、ワーカー個体数が多いほど翌年の越冬クイーン個体数が多いことが、それぞれ統計的に示された。また、エゾエンゴサクの花粉制限は越冬クイーン数がある一定水準よりも少ない年に検出された。このように、オオマルハナバチについては、いずれの結果も送粉カスケード仮説における予測と合致した。一方、コマルハナバチのワーカー個体数は同年のヤマモミジの花資源量と正の相関を示した。前年のワーカー個体数と越冬クイーンの個体数は正の相関の傾向を示したが、統計的に有意ではなかった。また、越冬クイーン個体数は、エゾエンゴサクの開花時期には非常に少なく、推定できない年もあったが、開花期後のトラップによる捕獲個体数は花粉制限の程度と対応していた。したがって、コマルハナバチに関する結果は、送粉カスケード仮説と矛盾はしなかったものの、統計的には部分的にしか支持されなかった。エゾエンゴサクから盗蜜訪花するオオマルハナバチと異なり、正当訪花するコマルハナバチはより効率的な送粉者であるため、個体数は少なくとも、その変動がエゾエンゴサクの花粉制限に影響を与える可能性は排除できない。

これらの結果から、林冠の花資源量の動態は、マルハナバチの個体群動態を介して、翌年に開花する林床植物の繁殖成功に影響を及ぼす可能性が示唆された。

第三章 北海道千歳川流域におけるセイヨウオオマルハナバチの分布および在来マルハナバチへの潜在的影響

セイヨウオオマルハナバチの各カーストの季節消長から、この種がすでに野外に定着していることが強く示唆された。またその捕獲個体数は最も近い温室から約4 km 以内の範囲に集中しており、この地域への侵入がまだ限定的な状態にあることが示された。さらにセイヨウオオマルハナバチの多い場所ではオオマルハナバチとコマルハナバチの密度が少ない傾向が見られた。このことは両者の間での資源をめぐる種間競争を示唆するが、それを実証するにはより精度の高い調査が必要である。

本研究では、林冠木が開花する季節においても活動期間全体を通して、マルハナバチの個体数は林冠で卓越する傾向が示された。これらのことは、森林を利用するマルハナバチの送粉ネットワークにおける機能を適切に評価するためには、林冠での活動の調査が必要であることを示唆する。したがって、外来の送粉者や植物が増えた場合にどのような変化がもたらされるかを予測するためには林冠を含めた空間分布を長期間モニターすることが有効と考えられる。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 戸 田 正 憲

副 査 教 授 日 浦 勉

副 査 助 教 授 工 藤 岳

学 位 論 文 題 名

Pollination network mediated by bumblebees in cool-temperate forests, northern Japan

(北日本の冷温帯林におけるマルハナバチを介した送粉ネットワーク)

植物と送粉者によって構成される送粉ネットワークは陸上生態系の維持にかかわる重要なシステムであり、送粉者と植物の間の相互作用のバランスによって維持される。生息地の減少や改変、または外来生物の人為的導入などの作用は、しばしば送粉者や植物の個体群を極度に変動させ、このバランスを崩す。このような人為的影響による送粉ネットワークの変動を予測するために、このシステムが安定的に維持されるメカニズムについての理解が求められる。マルハナバチは北半球の温帯に広く分布し、森林を含む多くの陸上生態系における重要な送粉者であり、その生態学的機能については様々な側面からの研究がなされてきた。一方で、マルハナバチは優れた飛行能力をもち、森林においても様々な空間の花資源を利用すると考えられているが、森林内における空間分布が定量的に調査されたことはない。申請論文は、マルハナバチの行動範囲に近い、数百 m から数 km 圏内における、森林内でのマルハナバチの垂直分布と個体群動態を、花資源や侵入種の分布と関連付けて明らかにしようとしたものである。

論文は三章から構成されている。第一章では、森林におけるマルハナバチの垂直分布と林冠部の開花量との関係、およびそれらの季節変化を定量的に評価している。その結果、優占2種、コマルハナバチ *Bombus ardens* (以下コマル)とオオマルハナバチ *B. hypocrita* (以下オオマル)のいずれも、樹木開花量の多い季節には森林の高層部に集中する傾向を示す一方、樹木開花量が少ない季節には、低層から高層にかけて一様に分布していた。このことは、マルハナバチが林冠部で大量に開花する樹木花資源をよく利用することを示しており、マルハナバチの個体群動態を評価するためには、林冠の花資源の評価が不可欠であることを示唆した点で重要である。

第二章では、大きな年次変動を示す林冠部の花資源(花蜜と花粉)の量が、マルハナバチ個体群の動態を介して、翌年早春に開花する林床植物、エゾエンゴサクの繁殖成功に対して間接効果を及ぼすという「送粉カスケード仮説」を検証している。その結果、オオマルの場合、イタヤカエデの花資源が多いほど同年のハタラキバチの採集個体数は多く、またハタラキバチが多いほど翌年の越冬女王個体数が多いことが示された。また、エゾエンゴサクの花粉制限と越冬女王数の間には予測どおり負の相関関

係があった。このように、オオマルについては、いずれの結果も送粉カスケード仮説からの予測と合致した。一方、コマルのハタラキバチ個体数は同年のヤマモミジの花資源量が多いほど有意に増加した。また、越冬女王個体数は、前年のハタラキバチ個体数と同調する傾向を示したが、統計的に有意ではなかった。また、越冬女王個体数とエゾエンゴサクの花粉制限の間にはオオマルと同様の関係が見られたが、統計的に有意ではなかった。したがって、コマルに関する結果は、送粉カスケード仮説と矛盾はしなかったが、部分的にしか支持されなかった。このように、比較的大きな時空間スケールでの、生物間相互作用に関する仮説を立て、それを長期間の緻密な連続観測によって、部分的にでも証明できたことは、さまざまな環境要因が変動する野外条件での研究成果としては、あまり例がなく、その仮説構築の先見性、モニタリング項目選択的的確性、しっかりした計画に基づく長期野外研究の継続によってもたらされたものであり、非常に高く評価できる。

第三章では千歳川流域において、ヨーロッパ産のセイヨウオオマルハナバチ *B. terrestris* (以下セイヨウ)とそれが導入されたビニルハウスの空間分布、そして在来マルハナバチの分布との対応関係から、この地域のセイヨウが在来のマルハナバチにおよぼす潜在的な影響を評価している。その結果、外来種であるセイヨウがすでに野外に定着していることが強く示唆された。しかし、その捕獲個体数は最も近い温室から約4km 以内の範囲に集中しており、この地域への侵入がまだ限定的な状態にあることが示された。

これらの結果は、温帯林における重要な花粉媒介昆虫であるマルハナバチを介した送粉ネットワークの一端を明らかにしたものであり、温暖化などの地球環境変動、外来種生物の侵入などによって、陸上植物生態系を長期的に支える送粉ネットワークがどのように変動・変容するかについて、非常に重要な視座を提供する。

審査委員一同は、これらの成果を高く評価し、また研究者として誠実かつ熱心であり、大学院課程における研鑽や取得単位なども併せ、申請者が博士(地球環境科学)の学位を受けるのに十分な資格を有するものと判定した。