



| | |
|---------------------|---|
| Title | 冷温帯生態系の森林帯 : 高山帯エコトーンにおける訪花性昆虫群集組成と開花構造との関連性 |
| Author(s) | 水永, 優紀 |
| Degree Grantor | 北海道大学 |
| Degree Name | 博士(環境科学) |
| Dissertation Number | 乙第7073号 |
| Issue Date | 2019-03-25 |
| DOI | https://doi.org/10.14943/doctoral.r7073 |
| Doc URL | https://hdl.handle.net/2115/74579 |
| Type | doctoral thesis |
| File Information | Yuki_MIZUNAGA.pdf |



冷温帯生態系の森林帯－高山帯エコトーンにおける

訪花性昆虫群集組成と開花構造との関連性

(Relationship between community structure of flower-visiting insects and flowering structure of plant communities along the forest–alpine ecotone in a cool-temperate ecosystem)

北海道大学大学院環境科学院

水永 優紀

2019年 博士論文

目次

| | |
|---|----------|
| Summary | i |
| 要旨 | 1 |
| はじめに | 4 |
| 調査地 | 7 |
| | |
| 第1章 森林帯－高山帯エコトーンにおける訪花性昆虫群集の季節動態 | 9 |
| 1.1 はじめに | 9 |
| 1.2 方法 | |
| 訪花性昆虫の観察 | 11 |
| 訪花性昆虫の収集 | 12 |
| データ解析 | 12 |
| 訪花性昆虫の観察数のサイト間比較 | 12 |
| 訪花性昆虫の季節性の比較 | 13 |
| 訪花活性に影響する環境要因 | 14 |
| 1.3 結果 | 15 |
| 森林帯－高山帯エコトーンの訪花昆虫相 | 15 |
| 機能分類群の空間分布パターン | 16 |
| 地域全体の訪花性昆虫の季節性 | 17 |
| 標高傾度に沿った季節活性の変化 | 18 |
| 1.4 考察 | 18 |
| 訪花性昆虫組成の標高変化 | 19 |
| 訪花頻度の季節的傾向 | 21 |
| 訪花活性に影響する気候要因 | 23 |
| | |
| 第2章 森林帯－高山帯エコトーンにおける植物群集の開花構造 | |
| 2.1 はじめに | 69 |
| 2.2 方法 | 71 |
| 花資源量の時空間変動 | 72 |

| | |
|----------------------------------|----|
| データ解析 | 72 |
| 媒花タイプ組成のサイト間の比較 | 72 |
| 種レベルの開花イベントならびに開花量の媒花タイプ・サイト間の比較 | 73 |
| 開花の種間重複の媒花タイプ・サイト間の比較 | 74 |
| 2.3 結果 | 74 |
| 群集スケールの開花構造の媒花タイプ・サイト間の比較 | 74 |
| 種レベルの開花イベントならびに開花量の媒花タイプ・サイト間の比較 | 75 |
| 開花の種間重複の媒花タイプ・標高間の比較 | 76 |
| 2.4 考察 | 77 |
| 媒花タイプ組成と群集スケールの開花量の標高変化 | 77 |
| 種レベルの開花イベントと花生産能力 | 78 |
| 開花時期の種間重複 | 79 |

第3章 森林帯－高山帯エコトーンにおける花形質と媒花タイプの関連性

| | |
|-------------------|-----|
| 3.1 はじめに | 102 |
| 3.2 方法 | 104 |
| 花形態の測定 | 104 |
| 花色の測定 | 104 |
| データ解析 | 105 |
| 花形態の媒花タイプ・サイト間の比較 | 105 |
| 花色の媒花タイプ・サイト間の比較 | 106 |
| 3.3 結果 | 107 |
| 花形態の媒花タイプ・サイト間の比較 | 107 |
| 花色の媒花タイプ・サイト間の比較 | 107 |
| 3.4 考察 | 109 |
| 花形態の媒花タイプ・サイト間の比較 | 109 |
| 花色の媒花タイプ・サイト間の比較 | 111 |
| 総合考察 | 122 |
| 謝辞 | 126 |
| 引用文献 | 127 |

Summary

Flowering schedule, i.e. phenology, of plants in the snowy mountain ecosystems is strongly regulated by abiotic factors, such as snowmelt time and temperature. On the other hand, biotic factors, such as the seasonal trend in pollinator availability, also influence the flowering pattern. Hymenopteran (bees) and dipteran insects (flies) are common and important pollinators in the mountain ecosystems. Among the hymenopteran insects, bumble bees are the most effective pollinators in the mountain and boreal ecosystems because of their high pollination efficiency, pollen transportation ability, and flower constancy. Dipteran insects are ubiquitous flower visitors across the wide elevational and latitudinal ranges, but the seasonality of activity and flower constancy of flies are obscure. In the mountain ecosystems, a variety of habitat types are formed reflecting the complexity of topographic features. Species composition of plant communities vary spatially with elevations, as well as the meteorological conditions, and these variations cause complex and dynamic phenology structures at the landscape scale in the mountain ecosystems. The composition of flower visitors may also vary with elevations, reflecting the differences in the meteorological situation, vegetation, and phenological structure. However, there are only a few studies on the ecological importance of the phenological structure at the landscape level of mountain ecosystems. In this study, I aimed to clarify how the flowering pattern of plant species relates to the spatiotemporal distribution of bees and flies by comparing the flower-visiting insect communities with the flowering structure in the forest–alpine ecotone.

In the first chapter, I aimed to clarify how seasonal activity of flower visitors differ between taxonomic groups, elevations, and habitat types (forest, mire, alpine). Flower-visiting insects were classified into 10 functional groups: that are (1) bumble bees, (2) solitary bees, (3) wasps, and (4) other bees in Hymenoptera; (5) syrphid flies and non-syrphid flies categorized as

(6) large, (7) medium and (8) small size in Diptera; (9) lepidopteran insects (moth and butterfly); and (10) coleopteran insects (beetles). Large part of observed insects were occupied by dipteran and hymenopteran insects, and the proportion of other insects was <5%. Throughout the observation records, seven of the 10 functional groups were frequently observed in the open habitats (alpine and mire). Seasonal activity of flower-visiting insects varied among hymenopteran, dipteran and coleopteran insects, while hymenopteran and lepidopteran insects showed similar seasonal trend. Within the hymenopteran insects, bumble bees appeared in early season and their foraging activity was maintained until late season, whereas three other bee groups showed a high activity only in the middle of season. In the dipteran insects, large non-syrphid flies and syrphid flies showed high activity in the middle of season, while the seasonal trend in the activity of small and medium non-syrphid flies varied between years. The similarity of insect communities between sites highly varied with seasonal progress, and the similarity highly increased in the middle of season. Many functional groups showed a positive relationship between the foraging activity and ambient temperature, and the activity of solitary bees and wasps was high under clear sky. In the forest–alpine ecotone, therefore, visitation frequency depended on habitat type more than elevation, and alpine habitat showed the highest activity.

In the second chapter, I aimed to clarify how flowering structure varies along the elevational gradient and between habitats, and if flowering structure depends on the pollination mode. Flowering structure was evaluated by comparing the proportion of pollination mode (bee-pollinated, fly-pollinated, mixture of bees and flies, unknown), flower production, and flowering events (onset date, peak date, and flowering period) along the elevational gradient and between habitats. The proportion of bee-pollinated species increased with elevation, and flower production was large in the open habitats (mire and alpine) regardless of pollination mode. The proportion of fly-pollinated species decreased with elevation, and flower production of fly-

pollinated species varied between years. Flower production per plot was larger in the fly-pollinated and mixture-pollinated plants than in the bee-pollinated plants, and flower production was larger in the alpine site than in other habitats. Flowering onset date and peak date tended to be later at higher elevations. Flowering periods of individual species were especially long in the alpine site, where snowmelt progressed slowly. Flowering overlap between species was smallest in the bee-pollinated plants in every site, while largest in the mixture-pollinated plants. The increasing number of bee-pollinated species in the alpine site and the small flowering overlap between the bee-pollinated species might be related to the existence of bumble bees. In contrast, large flower production with higher flowering overlaps in the fly-pollinated species might be related to the attractiveness of fly pollinators.

In the third chapter, I aimed to clarify how floral traits (flower size, corolla depth, inflorescence height, flower color) vary along the elevational gradient and between pollination modes. I measured floral traits of 128 species. Flower color was quantified by the reflection spectrum of petals, and they were arranged on two dimensional coordinates based on the bee-color vision model and the fly-color vision model. There was no significant difference in any floral trait between sites, while significant differences were detected between pollination modes. Flower size of the fly-pollinated species was larger than that of the bee-pollinated species, and corolla depth of the bee-pollinated species was longer than that of the fly-pollinated species. Flowers of the bee-pollinated species deviated to the bee-favorite color group (bee-blue and bee-UV-blue), while flowers of the fly-pollinated species deviated to the fly-favorite color group (fly-yellow and fly-purple). Furthermore, plant species with the fly-favorite color flowers tended to have larger flowers and denser flower production than species with the bee-favorite color flowers. These results support the pollination syndrome hypothesis in floral trait evolution.

This study revealed that alpine habitat has a specific ecosystem function in the pollination network of the forest–alpine ecotone. There were many flower-visiting insects in the alpine habitat reflecting large floral resource. Dipteran and hymenopteran insects dominated in the forest–alpine ecotone, but the seasonal trend varied among functional groups. Although the flowering structure of plant communities was influenced by abiotic factors, such as temperature and snowmelt time, it was suggested that interactions between plants and insects also affect the flowering structure at community scale. The bee-pollinated species might reduce interspecific competition for pollinators by reducing the flowering overlap. The fly-pollinated species might increase the pollinator attraction by increasing flowering overlap. In the mountain ecosystems, the diversity of flower-visiting insect communities is maintained by diverse and long-lasting floral resources in the alpine habitat.

要旨

多雪地域の山岳生態系において、植物群集の開花スケジュール（フェノロジー）は雪解け時期や気温などの非生物的要因に強く規定されている。一方で、花粉媒介昆虫の季節性などの生物学的要因も植物の開花パターンに影響を及ぼす。山岳生態系において、膜翅目昆虫（ハチ類）と双翅目昆虫（ハエ類）は重要な花粉媒介昆虫である。膜翅目昆虫の中でもマルハナバチ類は訪花活性の季節性が明瞭で、その時々で花資源量の多い種を選んで訪花する習性（定花性）を持ち、花粉の輸送能力が高いため、北方圏や山岳生態系では特に重要な花粉媒介昆虫である。それに対してハエ類は、訪花活性の季節性や定花性は不明瞭で、広い環境で至る所に存在する傾向がある。山岳生態系には地形の複雑性を反映した多様な生育環境が形成されており、標高変化に伴う気象環境変化と相まって植物の種構成や開花時期は空間的に大きく変化し、景観スケールで複雑かつ動的なフェノロジー構造を有している。このような気象環境、植生、フェノロジー構造の違いを反映し、訪花性昆虫群集の組成も変化すると考えられる。しかし、山岳生態系で見られるフェノロジー構造が持つ生態学的重要性についての知見は乏しく、景観スケールの開花構造が作り出す生態系機能について調べていく必要がある。本研究は、訪花性昆虫群集の組成と景観スケールの開花構造を対応させることで、各媒花タイプ植物の開花パターンがマルハナバチ類やハエ類の時空間分布とどのように関係しているのかを明らかにすることを目的とした。

第1章では、訪花性昆虫の季節的活性が分類群間、標高、ハビタット（森林帯、高層湿原、高山帯）間でどのように異なるのかを明らかにすることを目的とした。訪花性昆虫はハチ類（マルハナバチ類、単独性ハチ類、狩りバチ類、その他）、ハエ類（ハナアブ類、それ以外のハエ類を大・中・小サイズに分類）、チョウ類、ならびに甲虫類の10機能分類群に区分した。観察された訪花性昆虫の大半は双翅目と膜翅目昆虫が占め、それ以外の目の昆虫は5%未満であった。季節を通じた観察総数は、甲虫類とハエ中・小を除く7分類

群で、オープンハビタット（高山帯と高層湿原）に多く見られた。訪花性昆虫の季節活性は、膜翅目昆虫と双翅目・鞘翅目昆虫の間で違いがみられたが、鱗翅目昆虫は膜翅目昆虫と似通っていた。膜翅目昆虫の季節性をみると、マルハナバチ類がシーズン初期から現れるのに対し、その他のハチ類は出現時期が遅く、活性期が短かった。双翅目昆虫（ハエ類）の季節性をみると、ハエ大とハナアブ類は7月下旬以降にピークが見られたが、ハエ中・小は季節を通して活性が高かった。昆虫の群集組成は季節と共に大きく変化し、7~8月には標高間の群集類似度が大変高くなった。多くの機能分類群の訪花活性は気温と正の相関があり、単独性ハチ・狩りバチ・ハナアブの活性は晴天時に高かった。森林帯-高山帯エコトーンではハビタットタイプが訪花活性に及ぼす影響が強く、特に高山帯では訪花活性が高いことが示された。

第2章では、群集スケールの開花構造が、標高やハビタット間でどのように異なるのか、そして媒花タイプに固有の開花構造が見られるのかを明らかにすることを目的とした。開花構造は、媒花タイプ（ハチ媒花、ハエ媒花、ハチ・ハエ混合媒花、その他）の構成割合、開花量、開花イベント（開始日、ピーク時期、開花期間）を標高やハビタット間で比較することにより評価した。開花植物の群集構造は季節的に大きく変化し、標高に沿って明瞭な違いが見られた。ハチ媒花植物種の割合は標高とともに増加し、ハエ媒花植物は減少した。群集レベルで見た開花量は、ハエ媒花植物と混合媒花植物で多く、また高山帯で多かった。個々の種の開花開始日と開花ピーク時期は標高とともに遅くなり、開花期間は雪解け時期の場所間変動が大きい高山帯で長かった。高山植物は森林帯の植物に比べて花生産能力が高かった。いずれの標高域でも開花の種間重複はハチ媒花植物で最も小さく、マルハナバチ類の存在が強く影響していると考えられた。また、ハエ媒花と混合媒花植物で大きな開花量を示したのは、種間重複が大きいことによるものであり、ハエ類の誘因効果を高めている可能性が示された。

第3章では、花形質（花冠幅、花冠長、花茎高、花色）にサイトや媒花タイプ間で違い

が見られるかどうか、そして花色タイプと形態形質との関連性を明らかにすることを目的とした。花色は、花卉の反射スペクトルを測定し、ハナバチの色覚モデルとハエの色覚モデルで二次元座標に数値化した。その配列パターンに基づいて、ハチ選好性花色種、ハエ選好性花色種、その他の3タイプに分類した。いずれの花形質もサイト間では顕著な違いは見られなかったが、媒花タイプ間では明瞭な違いが認められた。ハチ媒花は花冠長が長く、ハチが好む青色系の花色が多かった。ハエ媒花とハチ・ハエ混合媒花は花冠幅が大きく、ハエが好む白・黄色系の花色が多かった。ハエ選好性花色種は、ハチ選好性花色種に比べて花冠幅が大きく、開花密度が高いことが示された。群集レベルで標高傾度に沿った花形質の違いが見られなかったのは、開花ピーク期における訪花性昆虫の群集類似度がサイト間で高かったことと関連していると考えられた。すなわち、どの標高域でもハエ類とハチ類が優占しているために、群集レベルでは明瞭な花形質の推移が起きていないと解釈できる。一方で、花色タイプと他の花形質との関連性が示され、送粉シンドローム仮説を支持するものである。

森林帯－高山帯エコトーンにおいて、多くの訪花性昆虫の活性は花資源が豊富な高山帯で高く、高山植物群集は森林帯の植物群集とは大きく異なる構造と機能を有していることが明らかとなった。いずれの標高域でもハエ類とハチ類が優占していたが、訪花活性の季節性は機能分類群によって異なることが判明した。植物群集の開花構造は気温や雪解け時期といった非生物的要因の影響を受けて形成されている一方で、訪花性昆虫との相互作用による影響を受けている可能性が強く示唆された。ハチ媒花植物では、種間で開花重複を少なくすることで、マルハナバチ類の訪花を巡る植物種競争を回避していると考えられた。ハエ媒花や混合媒花植物では、開花期の種間重複による花密度の増大がポリネーター誘引を高めている可能性が示された。厳しい気象環境にある高山帯で訪花性昆虫の活性が高く維持されているのは、多様な花資源を長期間利用できるためであろう。山岳生態系における訪花性昆虫群集の多様度は、高山帯の存在により維持されていることが示された。

はじめに

植物群落の開花フェノロジーは、非生物的要因と生物的要因の相互作用により形づくられる (Rathcke and Lacey 1985; Kudo 2006)。多雪地域の山岳生態系において、植物の開花パターンは雪解け時期や気温といった環境要因に強く規定されている (Holway and Word 1965; Molau et al. 2005; Kudo 1991)。一方で、花粉媒介昆虫を獲得するための植物種間相互作用は、それぞれの種の開花パターンが送粉成功を最大化させるように選択圧として働くだらう (Pleasants 1980; Rathcke and Lacey 1985)。例えば、同じ花粉媒介者を共有する植物種間に花粉媒介者を巡る植物種間競争が存在すれば、競争を回避するために開花時期を種間でずらすような選択が働くと予測される。高山植物群落におけるハチ媒花植物種間の開花時期の違いは、花粉媒介昆虫の獲得競争の結果であることを示唆する研究がいくつか報告されている (Pleasants 1980; Williams and Batzli 1982)。

膜翅目昆虫 (ハチ類) と双翅目昆虫 (ハエ類) は、山岳生態系において重要な花粉媒介昆虫である (Kudo 2016)。膜翅目昆虫の中でもマルハナバチ類は、その時々で花資源量の多い種を選んで訪花する習性 (定花性) があり、花粉の輸送能力が高く効率的な送粉が行われるため、北方域や山岳生態系では特に重要な花粉媒介昆虫である (Heinrich 1979; Bingham and Orthner 1998; Willmer 2011)。高山帯におけるマルハナバチ類の訪花活性は生育シーズンの進行に伴い大きく変動し、季節性が明瞭である (Kudo 2014)。この季節性は、植物の生育シーズン初めに低頻度で現れる越冬後の女王と、その後のコロニー発達に伴いシーズン半ばに現れる多数の働きバチの出現によるものである。一方で、クロバエやハナアブなどの双翅目昆虫の季節性は、社会性ハチ類に比べて不明瞭であることがいくつかの研究で報告されている (Kevan and Baker 1983; Kearns and Inouye 1994; Kudo 2016; Mizunaga and Kudo 2017)。そのため、ハエ類に送粉を依存するハエ媒花植物の開花パターンは、ハチ媒花植物とは異なっているかもしれない (Yumoto 1986; Kudo 2016)。

植物—花粉媒介者相互作用は、標高傾度に沿って様々に変化すると予測される。標高の上昇と共に平均気温は低下し、雪解け時期が遅くなるため、生育好適期間は短くなる。それに伴って、花粉媒介者の種構成は変化する (Kevan 1972; Hodkinson 2005)。また、森林帯から高山帯への標高変化に伴って植物群落のタイプは移り変わる。標高に沿った典型的な植生変化に加えて、地形や土壤水分条件といった局所的な環境を反映して湿地植生が現れる場合もある。訪花性昆虫の活性はハビタットタイプによって違いが生じることが報告されており (Cartar 2005; Jauker et al. 2009)、植物群落構成種の媒花タイプの種組成や開花量は訪花性昆虫のハビタット選好性に影響するだろう。さらに、同じ植物種であっても開花時期は標高傾度や雪解け時期に沿って変化することも考えられ、山岳生態系には景観レベルで多様かつ動的な開花フェノロジー構造が作り出されると考えられる。しかし、山岳生態系における群集スケールでのフェノロジー構造の生態学的重要性についての研究例は少ない (Kudo 1991, 2016)。さらに、群集スケールのフェノロジー構造は、気候変動により大きく改変される可能性がある (Ovaskainen et al. 2013)。山岳生態系は陸域生態系の中で最も気候変動に対して脆弱な生態系である (IPCC 2007)。気候変動による温暖化や降水量の変動は、標高傾度で植物の分布に影響することが報告されている (Kelly and Goulden 2008)。植物群落の開花フェノロジー構造も、気候変動によって大きく変わる可能性がある (CaraDonna et al. 2014)。フェノロジー構造の変化は送粉系相互作用を変化させ、山岳生態系の機能にも影響を与える可能性があるが、その詳細については不明点が多い (Memmott et al. 2007; Benadi et al. 2014)。

開花フェノロジー特性に加えて、花の形態的特性は植物—花粉媒介者の相互作用を考える上で非常に重要である。虫媒花植物の様々な花形質 (形態、色、匂いなど) は、花粉媒介者との相互作用によって進化してきたからである。特定の花粉媒介者に送粉を依存する植物種間に見られる花形質の収斂現象を“ポリネーションシンドローム”という

(Ollerton et al. 2009)。特定の花粉媒介者に送粉を依存するスペシャリスト植物がいる

一方で、多くの虫媒花植物は多様な花粉媒介者によって送粉されるジェネラリストである (Johnson and Steiner 2000)。例えば、皿状の花は口吻の短いハエ類でも訪花することができ、様々なタイプの昆虫の訪花が可能である (Olesen et al. 2007)。これに対して二唇形やベル型の花はハエ類にはアクセスが難しく、ほとんどがハチ類によって訪花される (Ramirez 2003; Westerkamp and Bockhoff 2007)。もし、訪花性昆虫の種構成が標高やハビタットで変化するのであれば、群集スケールでの植物の花形質もまたそれに対応して変化する可能性がある (Pellissier et al. 2010)。

以上述べてきたように、山岳地域の森林帯-高山帯エコトーンに沿った植物群落の開花構造と訪花性昆虫群集構造を定量化することは、山岳生態系の送粉系構造と機能を理解する上で大変重要である。本研究は、北海道大雪山系旭岳の森林帯-高山帯エコトーンにおいて、訪花性昆虫群集の季節動態と植物の媒花タイプに特有な開花構造の関連性を明らかにすることを目的とした。第1章では、山岳生態系における訪花性昆虫群集の時空間分布の定量化を試みた。ハチ類 (マルハナバチ類、単独性ハチ類、狩りバチ類などに区分)、ハエ類 (ハナアブ類、それ以外のハエ類を機能分類群で区分)、チョウ類、甲虫類に区分した昆虫グループ間の季節活性を標高・ハビタット間で比較し、さらに各昆虫グループの微気候に対する感受性についても考察した。第2章では、花資源量の時空間分布を定量化するために、標高傾度に沿った開花構造と開花の種間重複の傾向を、媒花タイプを関連させて比較した。第3章では、群落構成種の花形質 (花サイズ、花筒長、花茎高、花色) を標高と媒花タイプ間で比較した。これらの研究を通して、山岳生態系における空間スケールの開花構造が作り出す生態系機能について考察を行った。

調査地

本研究は、北海道大雪山国立公園に位置する旭岳(標高 2291 m; 43° 16' N, 142° 28' E)西斜面の亜高山帯林から高山帯下部に渡る標高傾度(1100–1600 m)に沿って行われた。大雪山国立公園は日本で最も大きな国立公園である。大雪山系の気候は、比較的温暖で湿潤な夏と、寒冷で積雪の多い冬に特徴づけられる。同山系の赤岳周辺(標高 1840 m) では、年平均気温 -2.9°C 、最暖月(7月)平均気温 12.5°C 、最寒月(1月)平均気温 -17.8°C であった(2010–2018年の平均値)。この気温データから気温逓減率 $0.5^{\circ}\text{C}/100\text{ m}$ として推測された、標高 1100 m の平均気温は 0.8°C 、最暖月(8月)の平均気温は 16.2°C 、最寒月(1月)の平均気温は -14.1°C である。標高 1600 m の平均気温は -1.7°C 、最暖月(8月)の平均気温は 13.7°C 、最寒月(1月)の平均気温は -16.6°C である。

上部針広混交林帯の標高 1100 m から 1300 m にかけてはダケカンバとアカエゾマツが優占しており、上部広葉樹林帯の標高 1300 m から 1500 m にはダケカンバが優占する。大雪山系の森林限界は、標高 1500–1600 m に位置している。標高 1200 m から 1300 m にかけての森林帯には高層湿原があり、ワタスゲとミタケスゲが優占する。森林限界を超えた高山帯では、雪が早く消える稜線付近や北西斜面にはハイマツ群落が発達し、雪が遅くまで残る窪地や南東向きの風下斜面には雪田植物群落が発達し、チングルマ・アオノツガザクラ・コエゾツガザクラなどの雪田植物が優占する。高山帯では地形の複雑性を反映した多様な積雪環境が形成されており、雪田部では6月初旬から7月中旬にかけて雪解けが進行する。日平均気温から推定された植物の生育期間(日平均気温が 5°C 以上の連続期間)は、標高 1100 m の森林帯では 2015 年が 5 月 21 日から 9 月 28 日までの 131 日間、2016 年が 5 月 11 日から 10 月 4 日までの 147 日間であった。標高 1600 m の高山帯では、2015 年が 6 月 9 日から 9 月 27 日までの 111 日間、2016 年が 6 月 6 日から 10 月 3 日までの 120 日間であった。

現地調査は、2015年と2016年に3.2kmの登山道を標高100mごとに分けた5つのサイト(S1~S5)で行った(図0-1)。S1とS3とS4は森林帯、S2は高層湿原、S5は高山帯である。S1の水平距離は947m、S2の水平距離は896m、S3の水平距離は475m、S4の水平距離は341m、S5の水平距離は494mである(表0-1)。2年間の平均雪解け開始時期は、どのサイトでも6月初旬(6月1日から7日)だが、最も標高の低いS1の雪解けが最も早く、次にS2とS4とS5が続いた。地形の影響で日陰になりやすいS3の雪解け開始時期は最も遅かった。S5は場所によって雪解け時期のばらつきが大きく、遅いところでは8月初旬まで雪が残っていた。

表0-1. 各サイトの特徴.

| サイト | 標高 | ハビタットタイプ | 水平距離 |
|-----|-------------|--------------|-------|
| S1 | 1100-1200 m | 森林帯 (針広混交林) | 947 m |
| S2 | 1200-1300 m | 高層湿原 | 896 m |
| S3 | 1300-1400 m | 森林帯 (針広混交林) | 475 m |
| S4 | 1400-1500 m | 森林帯 (ダケカンバ林) | 341 m |
| S5 | 1500-1600 m | 高山帯 | 494 m |

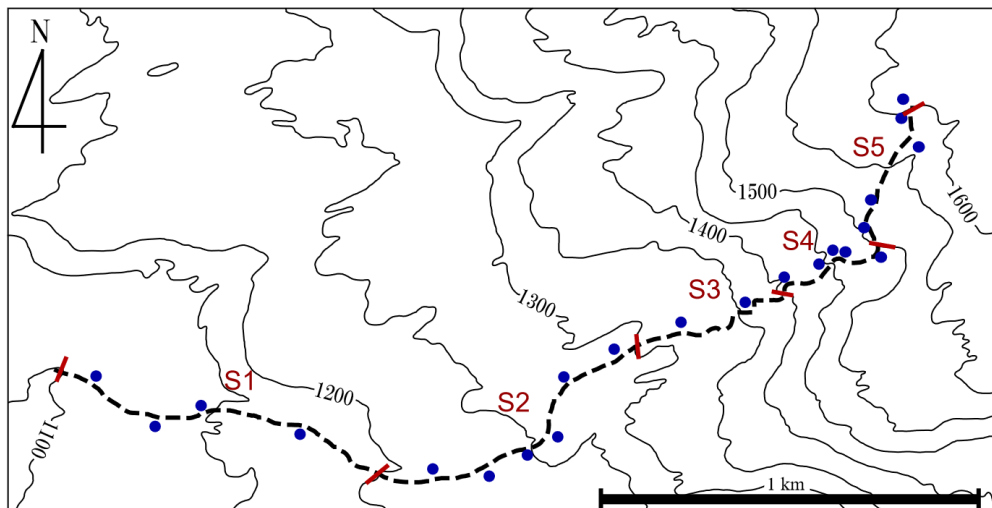


図0-1. 北海道大雪山国立公園の旭岳の地形図. 青の点は花資源量の調査のためのプロットを示す.

第1章 森林帯－高山帯エコトーンにおける訪花性昆虫群集の季節動態

1.1 はじめに

山岳生態系では、標高上昇に伴い生物にとっての生育環境は厳しさを増す。気温の低下に伴う生育期間の短縮、風速の増大、太陽放射強度の増加は、世界中の山岳地域に共通した環境変化である(Körner 2007)。このような気候の変化は訪花性昆虫の分布や活動活性に影響し

(Kevan and Baker 1983)、植物と昆虫の送粉系にも影響を及ぼすと考えられる。中緯度山岳地域において双翅目昆虫と膜翅目昆虫は最も一般的な訪花性昆虫であるが(Arroyo et al. 1982; Kevan and Baker 1983; Yumoto 1986; Totland 1993; Kudo 2016)、訪花性昆虫の分布パターンは個々の昆虫の生活史や温度環境への適応能力を反映し、標高に沿って変化する(Warren et al. 1988)。例えば北アメリカのロッキー山脈やヨーロッパのアルプス山脈では、双翅目昆虫の優占度は標高の増加とともに増加するが、鞘翅目と膜翅目は減少することが報告されている(Muller 1880; Warren et al. 1988; Kearns 1992)。

同じ標高域であっても、訪花性昆虫の組成は生育場所(ハビタットタイプ)によって大きく異なる。例えば、北方圏生態系において重要な花粉媒介者(ポリネーター)であるマルハナバチ類は、森林内よりも明るく開けたハビタットで多く見られる(Cartar 2005; Pengelly and Cartar 2010; Korpela et al. 2015)。一方で、ハナアブ類のハビタットの違いに対する訪花活性の感受性は、ハチ類に比べて低いことが報告されている(Jauker et al. 2009)。山岳生態系で標高傾度に沿った最も顕著なハビタットの変化は、森林限界を境とした森林帯から高山帯への移行である(Körner 2012)。高山植生は森林植生に比べて種組成や群落構造が大きく異なるので、訪花性昆虫相も森林限界を隔てて変わる可能性がある。また、森林帯にあっても小規模なギャップや湿地は明るい環境であり、周囲とは異なる

る植生が成立する場合が多い。従って、標高傾度に沿った訪花性昆虫相の変化を見ていく際に、ハビタットの違いを考慮することが重要である。

近年、これまでポリネーターとしての有効性があまり着目されてこなかった、ハエ類による送粉機能の重要性が強調されている(Larson et al. 2001; Borkent and Harder 2007; Borkent and Schlinger 2008; Tiusanen et al. 2016)。最も一般的なポリネーターであるにもかかわらず、ハチ類とハエ類の季節活性を比較した研究はわずかである(Kudo 2016, Mizunaga and Kudo 2017)。同じ目(Order)レベルの昆虫でも生活史特性は種間で多様であり、訪花活性の季節性が異なるので、主要なポリネーターの季節活性についての知見は送粉系機能を評価する上で重要である。しかし野外観察において、訪花性昆虫を種レベルで同定するのは難しい。特にハエ類の目視による種同定はほぼ不可能である。そのような状況では、サイズや形態に基づいた機能分類群による識別は有効である(Fenster et al. 2004; Brunet 2009)。サイズや形態は、しばしば似通った訪花習性を持つ種間で類似性が高いからである。環境要因が訪花性昆虫群集の構成と季節変動に及ぼす影響を明らかにするためには、気象条件やハビタットタイプが変化する環境傾度に沿って訪花性昆虫を機能分類群間で比較するのが有効である。冷温帯山岳地域の森林帯—高山帯エコトーンは、植生が明瞭に変化するため、送粉系の季節動態を研究する環境傾度としては最適である。本研究では、亜高山帯林から高山帯下部に至る標高傾度に現れる3つのハビタット(森林、高層湿原、高山草原)に着目した。

本章では、森林帯—高山帯エコトーンにおける訪花性昆虫群集の構成と季節活性に影響する要因を機能分類群と関連づけて明らかにすることを目的とした。まず、訪花性昆虫の標高とハビタット選好性を明らかにするために、各機能分類群の観察数を標高間とハビタット間で比較した。海外のいくつかの山域で報告されているように(Arroyo et al. 1982; Warren et al. 1988; Kearns 1992)、標高の増大に伴って膜翅目昆虫の活性が低下し、双翅目昆虫の相対的重要性が増大するかどうかは重要項目となる。次に、訪花活性の季節的傾

向を機能分類群間で比較した。各機能分類群の生活史の違いを反映して、訪花活性の季節パターンは異なると予想されるが、主要なポリネーターである膜翅目昆虫と双翅目昆虫で季節性に違いがあるのかどうか重要である。最後に、訪花活性の微気候条件に対する感受性を機能分類群毎に解析した。温度や風速に対する感受性が強い昆虫ほど、高標高での訪花活性が低下すると予測される。これらの解析に基づいて、山岳生態系における訪花性昆虫群集の空間構造と季節性、そして機能群の特性について考察を行った。

1.2 方法

訪花性昆虫の観察

標高傾度に沿った群集スケールで訪花性昆虫の組成と時空間変動を明らかにするために、ルートセンサス法による計測を行った。図 0-1 に示した各サイト(S1~S5)内で登山道をゆっくり歩きながら、観察された訪花性昆虫と訪花していた植物を記録した。2015 年は 6 月 21 日から 9 月 26 日の間にほぼ週 1 回の間隔で、2016 年は 6 月 5 日から 10 月 5 日の間にほぼ 4 日間隔でルートセンサスを行った。調査は各サイトの登山道の片側の観察を 1 セットとし、毎週原則として各サイト 2 セット（合計 10 セット）を行った。強風、濃霧、降雨など昆虫の活動に不向きな気象条件を避けてセンサスを行ったため、実際の観察間隔に多少の変動が生じた。2015 年は 141 セット、2016 年は 272 セットの観察を行った。総観察時間は、2015 年は 94.6 時間、2016 年は 143.7 時間であった。

携帯型風速・温湿度計(Kestrel 3000, Nielsen-Kellerman Co. USA)を用いて、観察の時間、天候、風速、気温、湿度も合わせて記録した。昆虫の分類は、主に目レベル（双翅目、膜翅目、鱗翅目、鞘翅目、半翅目など）で行ったが、双翅目に関しては可能な限りハナアブ類・オドリバエ類・その他のハエ類などに細分して記述した。ハナアブ以外のハエ類については大きさ(大 > 7 mm, 中 4-7 mm, 小 < 4 mm)も記録した。膜翅目について

は、マルハナバチ類は種レベルで、それ以外はスズメバチ類、ハバチ類、単独性ハナバチ類などに細分して記述した。鱗翅目に関しては、チョウ類・ガ類に分類し、同定可能な場合には種の記載を行った。また、バッタ類やクモ類は送粉者として機能していないと思われるため、記録から除外した。

訪花性昆虫の採集

訪花性昆虫の大まかな種組成を明らかにするために、各センサス時にサイト毎に訪花している昆虫を捕虫網で捕獲して、70%エタノールが入ったスクリュー管に液浸保管した。捕まえた昆虫は捕獲サイト、訪花していた植物種、日付ごとにラベリングした。野外で種の識別可能なマルハナバチ類やチョウ類は捕獲しなかった。採取した全ての昆虫標本は双眼実体顕微鏡下で少なくとも科(Family)レベルまで同定した。

データ解析

訪花性昆虫の観察数のサイト間比較: 訪花性昆虫の組成がサイト間と季節でどのように変化するかを調べるため、各サイトの機能分類群の合計観察数を調査日数で割った値を6月から9月までの各月で求め、昆虫組成の類似度をveganパッケージ(Oksanen et al. 2016)のChao指数での距離測定に基づいて、非計量多次元尺度構成法(NMDS)により昆虫組成を比較し、PERMANOVAで標高、ハビタットタイプ(森林帯、高層湿原、高山草原)、季節(6月、7月、8月、9月)、観察年(2015, 2016)を説明変数として検定を行った。捕獲した昆虫のデータから、ポリネーターとして機能していると考えられる膜翅目、双翅目、鞘翅目、鱗翅目において、サイト毎に科レベルの昆虫の多様度(シャノン・ウィナーの多様度指数 H')を求め、サイト間で比較した。次に各機能分類群の観察数が、標高間やハビタット間で異なっているかを調べるため、MASSパッケージ(Venables and Ripley 2002)を用いて負の二項分布(対数リンク関数)を仮定した一般化線形モデル(GLM)で解析を行った。主要な機能分類群であったマルハナバチ類、単独性ハナバ

チ類、狩りバチ類、その他ハチ類(以上膜翅目)、ハナアブ類、ハエ小、ハエ中、ハエ大(以上双翅目)、チョウ類(鱗翅目)、甲虫類(鞘翅目)に対して、機能分類群ごとに解析した。調査1セット当たりの観察数を応答変数とし、サイト(S1, S2, S3, S4, S5)、ならびに観察年(2015, 2016)を説明変数とした。サイト間で有意差があった場合、multcomp パッケージ(Hothorn et al. 2008)を用いて Tukey-test による多重比較を行った。次に、類似したハビタットタイプにおける標高の効果を評価するために、森林帯(S1, S3, S4)のデータを使用し、サイトと観察年を説明変数とした解析も行った。解析には訪花活性の高い7月から8月(5週から13週)までのデータを使用した。

訪花性昆虫の季節性の比較: 目レベル間で訪花活性の季節性が異なっているのかを調べるため、ポアソン分布(対数リンク関数)を仮定した GLM による解析を行った。センサス当たりの観察数を応答変数、年(2015, 2016)、季節進行(6月1日からの週番号、一次と二次の項を含む)、目レベル(膜翅目、双翅目、鱗翅目、鞘翅目)を説明変数とし、各回に観察を行ったサイト数と、各年に観察された各目レベルの昆虫の総観察数をオフセット項とした。季節進行の週番号で二次項を含めたのは、昆虫の季節活性は一般的に一山型分布を示すことが多いためである。GLM では、週と目レベル間の交互作用を含むモデルで解析を行った。交互作用が有意であれば、目レベル間で活性の季節性が異なることを意味する。

次に、主要な訪花性昆虫であった膜翅目と双翅目昆虫それぞれについて、訪花活性の季節パターンが機能分類群間で異なるかどうかを調べるため、GLM による解析を行った。年(2015, 2016)、季節進行(6月1日からの週番号、一次と二次の項を両方とも含む)、機能分類群を説明変数とし、各回に観察を行ったサイト数と、各年に観察された各機能分類群の総観察数をオフセット項とした。機能分類群に関しては、膜翅目ではマルハナバチ類、単独性ハナバチ類、狩りバチ類、その他ハチ類の4分類群に分類し、双翅目ではハナアブ類、ハエ大、ハエ中、ハエ小の4分類群に分類した。GLM では、週と機能分類群間の交互作用を含むモデルで解析を行った。交互

作用が有意であれば、機能分類群間で活性の季節性が異なることを意味する。それぞれの GLM では、AIC によるモデル選択を行った。

さらに、各機能分類群の季節活性パターンが標高間で異なるのかどうかを調べるため、付図 1-1 に示した各機能分類群の季節活性ヒストグラムから各年、サイト毎の観察数の積算値が 50% に達した週を求め、標高と週(50%)の相関関係をスピアマンの順位相関係数で求めた。サイト当たりの合計観察数が 10 未満であったサイトは、解析から除外した。有意な正の相関があれば、標高増大とともに訪花活性のピークが遅れることを意味する。

訪花活性に影響する環境要因： 最初に目レベルの訪花活性に影響する要因を明らかにするため、glmmADMB パッケージ(Skang et al. 2016)を用いて負の二項分布(対数リンク関数)を仮定した一般化線形混合モデル(GLMM)で、目レベル毎に解析を行った。センサスあたりの各機能分類群の観察数を応答変数、年(2015, 2016)、季節進行(6月1日からの週番号、一次と二次の項を両方とも含む)、サイト(S1~S5)、ならびに花資源量を説明変数とし、目レベル内の機能分類群をランダム変数とした。花資源量は、各機能分類群が季節を通して訪花した植物のうち、訪花頻度が 5%以上であった植物種を対象に、観察を行った週の開花数の総計とした(開花量の計測方法については、第 2 章を参照のこと)。鱗翅目昆虫については、チョウ類とガ類の 2 つの機能分類群に分けて解析を行った。鞘翅目昆虫は機能分類群に分けていないため、負の二項分布を仮定した GLM で解析を行った。次に、各機能分類群の訪花活性に影響する環境要因を明らかにするため、負の二項分布(対数リンク関数)を仮定した GLM で解析を行った。解析には昆虫の活性が比較的高い 7 月と 8 月(5 週から 13 週)のデータを用い、調査 1 セットあたりの観察数を応答変数、観察中の天気(晴天、曇天)、気温、湿度、風速、年(2015, 2016)、サイト(S1~S5)を説明変数とした。それぞれの GLM では、AIC によるモデル選択を行った。

すべての統計解析は、フリーソフトウェアである R version 3.4 (The R Foundation for Statistical Computing <http://www.R-project.org>)を用いて行った。

1.3 結果

森林帯—高山帯エコトーンの訪花昆虫相

調査期間を通して観察された訪花性昆虫総数は、2015年が7403匹（観察時間94.6時間）、2016年が11585匹（観察時間143.7時間）であった（表1-1）。2015年に膜翅目昆虫は19%、双翅目昆虫は76%を占め、2016年に膜翅目昆虫は29%、双翅目昆虫は63%を占めた。それ以外の目の昆虫の割合はいずれの年も5%未満であった。また、どのサイトでも双翅目昆虫の割合（52–88%）は膜翅目昆虫の割合（9–41%）より高かった（表1-2）。この地域では、膜翅目昆虫と双翅目昆虫が主要な訪花性昆虫であることが確かめられた。サイト間の機能分類群レベルでの昆虫組成の類似度を求め、PERMANOVAにより検定したところ、サイト間の昆虫組成の類似度は6月から8月にかけて高まり、9月に低くなるというように、季節で変化することが確かめられた。昆虫組成は主に標高($R^2 = 0.12$, $P = 0.003$)とハビタットの違いで変化し($R^2 = 0.10$, $P = 0.02$)、年度間の違い($R^2 = 0.14$, $P < 0.001$)もみられた（付図1-2, 付表1-1）。

ハナアブ科・ミズアブ科・オドリバエ科を除いて、野外でのハエ類の目視による分類は科レベルでさえも非常に困難であった。捕獲した昆虫の同定は、ハナバチ類とハナアブ科についてはほぼ種まで同定することができたが、それ以外はほとんど科までしか同定することができなかった。ハナアブ科を除き、双翅目の大半は科までしか同定できなかったにもかかわらず、識別できた双翅目の識別分類群数は最も多かった（表1-3, 付表1-2）。サイト毎に科レベルの訪花性昆虫の多様度(H')を求めたところ、高層湿原のS2で最も多様度が高く(1.93)、それ以外のサイトでは標高増大に伴って多様度は減少する傾向がみられた（表1-3）。訪花性昆虫の組成は、年度間で大きく変動した（図1-1）。単独性ハナバチ類が全膜翅目昆虫に占める割合は2015年が41%であったのに対し、2016年は54%と増加した。一方で、狩りバチ類は2015年が17%であったのに対し、2016年は5%と減少

した。双翅目昆虫では、ハエ小とハナアブ類の全双翅目昆虫に占める割合は 2015 年がそれぞれ 24%と 52%であったのに対し、2016 年は 10%と 35%と大きく減少した。一方で、ハエ中は 2015 年が 19%であったのに対し、2016 年は 47%と大きく増加した。

機能分類群の空間分布パターン

各機能分類群に対して GLM による解析を行ったところ、全ての機能分類群でサイト間に有意差がみられたため(付表 1-3)、多重比較を行った。観察数のサイト間変異はそれぞれの機能分類群で大きく異なるが、全体的に森林帯上部(S4)で観察数が少なくなる傾向が一般的であった(図 1-2)。観察数の標高やハビタット間の傾向は、以下の 4 タイプに分けられる。

- タイプ 1：高山帯で最も多い（マルハナバチ類、その他のハチ類、ハナアブ、ハエ大）
- タイプ 2：オープンハビタットで多い（単独性ハナバチ類、狩りバチ類、チョウ類）
- タイプ 3：低標高ほど多い（甲虫類）
- タイプ 4：標高・ハビタットが不明瞭（ハエ小、中）

高山帯で最も観察頻度が高かった機能分類群のうち、マルハナバチ類、ハナアブ類、ハエ大は高層湿原(S2)でも高い頻度を示しており、オープンハビタットを好む傾向が見られた。パターンが不明瞭であったハエ小は、年度間でサイト間の出現頻度が大きく変動したが、いずれの年も高層湿原で最も高い頻度を示した。ハエ中は S1 から S4 にかけて頻度が減少したが、高山帯の S5 では最も標高が低い森林帯 S1 と同程度の高頻度で観察された。

オープンハビタットを除いた森林帯サイトのみで GLM を行った解析では、狩りバチ類、その他のハチ類、ハエ大を除くすべての機能分類群で、標高上昇に伴い観察頻度が低下する傾向が見いだされた(表 1-4)。すなわち、林冠部が閉鎖された森林帯では標高上昇に伴い多くの昆虫の訪花活性は低下するが、オープンハビタットが存在することにより、訪花活性が高まることが明らかとなった。特に、森林限界を超えた高山帯では、甲虫類を除くほぼすべての機能分類群で高い訪花活性が見いだされた。

地域全体の訪花性昆虫の季節性

一般的には季節の進行に伴い訪花活性は高まり、7月下旬から8月にかけてのシーズン半ばで最大となった後に減少する傾向が見られたが、訪花頻度の季節的傾向は目レベル間で異なっていた(表 1-5, 図 1-3)。GLMの結果、膜翅目昆虫は双翅目、鞘翅目昆虫と季節性の交互作用が有意だったが ($P < 0.001$)、鱗翅目昆虫とは季節性の交互作用に有意差はみられなかった ($P > 0.1$ 表 1-5)。膜翅目昆虫と鱗翅目昆虫の訪花頻度は、どちらも7月下旬から8月中旬にかけて増加した。双翅目昆虫は他の目に比べて季節を通して訪花活性が高く、7月下旬から8月中旬にかけて増加した。鞘翅目昆虫は6月上旬から下旬にかけてと、7月中旬から8月上旬にかけての2回、訪花活性にピークが見られ、8月下旬以降のシーズン後期には観察数は減少した。

目レベルごとに GLM を行ったところ、膜翅目昆虫内では、マルハナバチ類とその他の3つの機能分類群では訪花活性の季節的傾向は有意に異なっていた(表 1-6 a)。マルハナバチ類の訪花頻度は2015年、2016年ともに7月中旬から8月上旬にかけて顕著に増大し、8月下旬以降に減少し始めた(図 1-4 a)。越冬女王バチは6月上旬に現れるが、訪花頻度は低い。7月中旬から8月上旬にかけての訪花頻度の上昇は、マルハナバチの働きバチの出現によるものである。働きバチの訪花頻度は8月下旬以降減少するが、それに代わって雄バチや新女王バチの出現により、マルハナバチの訪花は9月下旬まで見られる。単独性ハナバチ類・狩りバチ類・その他ハチ類の訪花頻度は、2両年度ともに8月上旬に顕著に増大し、8月下旬以降に減少し始めた(図 1-4 b~d)。単独性ハナバチ類は9月下旬まで見られたが、狩りバチ類とその他ハチ類は9月中旬までにはほぼ見られなくなった。

双翅目昆虫内では、ハナアブとハエ小、ハエ中の季節的傾向が有意に異なっていたが、ハナアブとハエ大では有意差がみられなかった(表 1-6 b)。ハエ小とハエ中は6月中旬から見られ、8月中旬にかけて徐々に増加したが、ハエ大とハナアブ類は7月下旬から増加し始めた(図 1-4 e~h)。

標高傾度に沿った季節活性の変化

各昆虫のグループの訪花頻度積算が 50%に達した週と標高との相関係数を求めた結果、どの昆虫グループでも訪花頻度の季節活性と標高との間に有意な相関関係はみられなかった($P > 0.05$)。すなわち、どの昆虫グループでも季節活性の傾向に標高間で違いはみられなかった。

各目レベルの訪花性昆虫の観察頻度について、季節進行の中でサイト間と開花量の影響を GLMM あるいは GLM で解析した結果、どの目レベルでもサイト間に違いがあり、かつ開花量が多いほど訪花活性が高い傾向が見いだされた(表 1-7)。全体的に標高の高いサイトで頻度が低下する傾向が見られるが、膜翅目昆虫と鱗翅目昆虫では高山帯(S5)で訪花頻度が最も高くなり、双翅目昆虫では高山帯サイトにおいて低標高森林帯サイト(S1)と同程度の頻度で訪花が観察された。すなわち、季節推移を考慮した解析においても、高山帯での訪花活性が高いことが示された。

訪花活性に影響する気象要因は、昆虫グループによって異なっていた(表 1-8, 付図 1-3)。単独性ハナバチ類・狩りバチ類・ハナアブ類は、晴天時よりも曇天時で活性が低かった。ハエ小以外の 9 つのグループの活性は、気温と正の相関があった。狩りバチ類・ハエ大・チョウ類の活性は、風速と正の相関があった。すべての機能分類群で、訪花活性は湿度と正の相関が見られた。

1.4 考察

今回の一連の訪花性昆虫の調査により、標高やハビタットの違いに対する分布応答、訪花活性の季節パターン、そして気候要因に対する訪花活性の感受性は機能分類群によって異なることが明らかになった。さらに、森林限界を超えた高山帯でハチ類、ハエ類、チョウ類の訪花活性が高いことが示された。

訪花性昆虫組成の標高変化

標高やハビタットによる分布の傾向は、4パターンに分かれた。特に膜翅目昆虫はすべての機能分類群で高山帯や高層湿原などオープンハビタットで活性が高かった。マルハナバチ類はオープンハビタットで活発に採餌する傾向がいくつかの研究でも報告されている (Cartar 2005; Pengelly and Cartar 2010; Korpela et al. 2015)。本研究においてもマルハナバチは高山帯で最も活発に採餌が確認され、中標高の高層湿原での活性も高かった。しかし、その傾向はマルハナバチ種間で異なっていた。例えばエゾナガマルハナバチは、比較的薄暗い低標高森林帯(S1)のエゾレイジンソウに多く訪花していた。森林帯ハビタットでの訪花を制限する程度は、マルハナバチの種によって異なることを示している (Yumoto 1987; Matsui 1991)。狩りバチ類もまたオープンハビタットで多く観察され、低標高森林帯(S1)での観察数は大変少なかった。これは、観察された狩りバチ類の大部分を占めるホオナガスズメバチ属が好むミヤマホツツジの開花量が、S1で特に少なかったためである。単独性ハナバチ類はオープンハビタットで多く観察されたが、標高が低いほど活性が高い傾向がみられた。ほぼ高山帯でしか観察されなかったその他ハチ類の大部分は、ハバチ類で構成されていた。高山帯でハバチ類はバイケイソウに多く訪花していたが、低標高森林帯(S1)と高層湿原(S2)のバイケイソウではほとんど観察されなかった。このエリアで観察されたハバチ類のほとんどは、高山帯に特異的な種なのかもしれない。

双翅目昆虫では、標高やハビタット利用の傾向が機能分類群間で異なっていた。ハエ大とハナアブ類は、高山帯で多く観察された。高山帯で観察されたハエ大の大部分は、クロバエ科とイエバエ科で占められていた。ハエ大には低標高森林帯(S1)でしか観察されなかった *Bibio matsumurana* やミズアブ科もいたため、必ずしもすべてのハエ大分類群がオープンなハビタットを好む訳ではない。高山帯で観察されたハナアブは、比較的体サイズの大きなハナアブ（特にケヒラタアブとナミハナアブ）が多かった。ハナアブ類の観察数は年変動が大きかったが、これはケヒラタアブが2016年に大発生したためである。ハエ

中とハエ小は明瞭な標高・ハビタットパターンが見られなかった。ハエ中は主にイエバエ科とハナバエ科とヤドリバエ科で構成されており、基本的には低標高に多い傾向が見られたが、高山帯で最も観察数が多かった。低標高と高山帯とでは種構成が大きく異なる可能性がある。ハエ小もまた、主にイエバエ科とハナバエ科で構成されており、オープンハビタットで比較的多く観察されたが、年変動も大きかった。全サイトを通して双翅目昆虫の訪花頻度が最も高かった背景には、ハビタット選好性や季節性の異なる多くの種群から構成されているためであろう。

チョウ類は、オープンハビタットで観察数が多かった。同様の傾向は、これまでも報告されている(Korpela et al. 2015)。観察されたチョウ類は、全標高を通してコヒオドシが多かったが、2016年は高山帯でモンキチョウが特に多かった。

甲虫類は他の9つの機能分類群と大きく異なり、低標高ほど観察数が多い明瞭な傾向がみられた。これは、甲虫の訪花が多く観察されたヤマブキショウマやオオハナウド、オニシモツケが低標高森林帯(S1)に特に多いためと考えられる。

北アメリカのワサッチ山脈の標高 1495 m と 3179 m で行なわれた訪花性昆虫相の研究では、ハチ類・チョウ類・甲虫類はいずれも低標高で出現頻度が高く、ハエ類は高標高で高い傾向が報告されている(Warren et al. 1988)。南アメリカ大陸のアンデス山脈の標高 2200 m から 3600 m で訪花性昆虫の構成を調べた研究でも、ハチ類とチョウ類は標高が低いほど割合が高く、ハエ類は標高が高いほど割合が高かった(Arroyo et al. 1982)。これらの傾向は、今回旭岳で見られた傾向とは異なる。標高 1100 m から 1600 m までの比較的低い標高域で行った今回の調査では、同じ目レベルの昆虫でも標高に対する感受性が機能分類群間で異なっており、ハビタットの違いによる影響が大きい傾向が示された。その要因として、500 m 程度の標高差で生じる気象環境条件の違いは、顕著な昆虫相の違いを引き起こすには小さすぎた可能性が考えられる。高山帯の上部までを含めた標高傾度で観察を行えば、標高傾度に沿った違いが検出できる可能性もある。

訪花頻度の季節的傾向

訪花活性の季節性は、機能分類群間で異なっていた。その違いはそれぞれの昆虫の生活史を反映したものと考えられる。膜翅目昆虫と鱗翅目昆虫は7月中旬から8月中旬にかけて増加する傾向が見られた。マルハナバチの訪花頻度は、早期から中期にかけての生育シーズンに顕著に増加したが、これはマルハナバチの生活史を反映したものである(Kwak and Bergman 1996; Kameyama and Kudo 2009; Pyke et al. 2011; Kudo 2014)。越冬女王バチはシーズン初期に現れ、働きバチは季節の進行に伴うコロニーの発達により増加する(Pyke et al. 2011; Amsalem et al. 2015)。従って、マルハナバチによる訪花活性は、コロニーが発達する季節の半ば以降に最大となる。狩りバチ類もまた、生育シーズンの中期にかけて増加した。この季節的傾向も、狩りバチ類の生活史を反映したものであると考えられる。狩りバチ類の大部分を占めるホオナガスズメバチ類は、マルハナバチ類と同様に真社会性の昆虫である。その他ハチ類も生育シーズンの中期にかけて増加したが、その大部分を占めるハバチ類は社会性昆虫ではない。この地域では、ハバチ類のほとんどは高山帯で観察された。ハバチ類のシーズン当たりの発生回数は種によって様々だが、生育期間の短い高山帯では、気温の高いシーズン中期に発生が集中するのかもしれない。単独性ハナバチ類の季節的傾向は年度間で大きく異なり、出現頻度が50%に達した週は、2015年は9.9週(8月初旬)だったのに対し、2016年は11.9週(8月下旬)と大きくシーズン後期にシフトしていた(図1-4b)。単独性ハナバチ類の多くはコハナバチ科かヒメハナバチ科だが、少なくとも22種は存在していることが確認できた。6月中旬にしか観察されないミズホキマダラハナバチや、7月下旬の限られた期間でしか観察されないメンハナバチ属など、種によって発生時期が異なるため、種構成の年変動が訪花活性の季節的傾向に影響したのかもしれない。

双翅目昆虫の訪花活性の季節的傾向は、膜翅目昆虫に比べて弱かった。双翅目昆虫の中でも、ハエ小とハエ中の訪花活性の季節的傾向は不明瞭だった。著者らにより大雪山系ヒサゴ沼周辺で行った先行研究でも、ハナアブ以外のハエ類の訪花活性の季節的傾向は不明瞭で、その活

性は周囲の気温の影響をあまり受けなかった(Mizunaga and Kudo 2017)。しかし、ハエ大は季節の進行に伴って訪花活性が増加した。ハエ大は、低標高森林帯(S1)では6月初旬から出現する(ほとんどは *Bibio matsumurana*)が、最も多く見られる高山帯(S5)では7月に入ってから増加する。ハナバチ類と同じように、高山帯のハエ大は、気温の高いシーズン中期に発生が集中するのかもしれない。ハナアブ類もまた、季節の進行に伴って訪花活性が増加した。この傾向は、先行研究結果と同様の傾向である(Mizunaga and Kudo 2017)。

鞘翅目昆虫の訪花活性のピークは、シーズン初期と半ばの2回みられた。これは、種による発生時期の違いを反映したものである。シーズン初期のピークは主にハムシ類、シーズン半ばのピークは主にハナカミキリ類、カミキリモドキ類、ジョウカイボン類であった。季節進行に伴って、種群が大きく入れ替わることが明らかとなった。

いずれの機能分類群グループにおいても、出現時期は標高とは明瞭な関係が見られなかった。この理由として、研究に用いた標高傾度では訪花性昆虫の発生時期が標高間で大きく違わなかったこと、あるいは標高間で訪花性昆虫が移動していたためであるという2つの可能性が考えられる。ロッキー山脈で低標高と高標高とで単独性ハナバチと狩りバチの巣箱を設置した研究では、植物のフェノロジーに関わらず、標高により昆虫の出現時期が異なっていた(Forrest and Thomson 2011)。しかし、実際の標高分布はそれぞれの訪花性昆虫の移動能力にも強く依存するはずで、長距離移動が可能な昆虫もいる。例えば、セイヨウオオマルハナバチは少なくとも1.5 kmの行動範囲を持つことが報告されている(Osborne et al. 2008)。本研究では花に訪花した昆虫のみを観察しているため、各標高域での出現時期と移動範囲については区別できていないが、機能分類群によっては標高間を移動している可能性がある。実際に北アルプスの乗鞍岳では、ヒメマルハナバチが高山帯と亜高山帯の間を移動することが報告されている(Tomono and Sota 1997)。

訪花活性に影響する気候要因

訪花活性に影響する気候要因は、機能分類群によって異なっていた。また、気温に対する感受性が高くても、高標高で活性が低下するとはいえなかった。ハエ小以外の全ての機能分類群は気温が高いほど活性が高い傾向があったが、マルハナバチ類・その他ハチ類・ハエ中・ハエ大・ハナアブ類・チョウ類は高山帯(S5)で最も活性が高かった。ハエ小の活性は気温の影響を受けなかった。北欧や北米の山岳地域での研究では、ハエ類においても共通して訪花頻度が周囲の気温に依存していた(McCall and Primack 1992, Totland 1994)。しかし著者らの先行研究では、ハナアブ類は周囲の気温が活性に大きく影響していたが、それ以外のハエ類の活性は気温の影響は見られなかった(Mizunaga and Kudo 2017)。今回の研究から、ハナアブ以外のハエ類は、体サイズによって気温の活性への影響が異なることが示唆された。中でもハナアブ以外の小型のハエ類は、気温が低くても活性が高い傾向がみられた。ハエ小は気温が低下する 15 時以降の日中に多く観察された。

狩りバチ類・ハエ大・チョウ類は、風速と訪花活性に正の相関が見られた。これらの機能分類群はオープンハビタット(S2, S5)で多く観察されたことから、強風時には訪花していた花から離れ難くなり、多く観察された可能性が考えられる。一概に風の強いときに訪花活性が高いとは言えないであろう。

まとめ

同じ目レベルの昆虫であっても、機能分類群によって標高とハビタットに対する反応は異なっていた。また、同じ機能分類群であっても種によっては標高とハビタットに対する反応が異なっている場合もみられた。狩りバチ類のように、特定の植物(ミヤマホツツジなど)の存在がそのサイトへの訪花頻度を決定している場合もあった。訪花活性の季節変化のパターンもまた、各機能分類群の構成種や生活史の違いを反映して異なっていたが、ケヒラタアブやモンキチョウのように、少数の優占種の活性の年変動がその機能分類群の傾向を示す場合もあることが示された。しかし、訪

花活性の季節性は、どの機能分類群でも標高傾度で明瞭には変化しなかった。森林帯のみで比較した場合には比較的明瞭な標高に沿った活性低下が見られたことから、閉鎖林冠を持つ森林帯では標高上昇に伴い活性は低下するが、オープンハビタットの存在が強く訪花性昆虫の分布に作用していることが示された。気象要因に対する感受性もまた機能分類群間で異なっていたが、必ずしも感受性が高いからといって高標高で訪花活性が低下するとはいえなかった。このことは、群集スケールでは標高よりハビタット選好性が訪花活性に影響することを反映している。

表 1-1. 2015 年と 2016 年に観察された訪花性昆虫の個体数. マルハナバチ類に関しては、カーストは括弧内で(女王/ワーカー/オス)の順番に示してある.

| 目 | 和名 | Family/Species | 観察数 (2015 年) | 観察数 (2016 年) | 解析用カテゴリー |
|----------------|--------------------------|---|---------------------|---------------------|----------|
| Hymenoptera | ミツバチ科 | Apidae spp. | | | |
| 膜翅目 | エゾオオマルハナバチ | <i>Bombus hypocrita sapporoensis</i> | 79 (12/54/13) | 436 (8/305/123) | マルハナバチ類 |
| | アイヌヒメマルハナバチ | <i>Bombus beaticola moshkarareppus</i> | 288 (4/187/97) | 554 (15/344/195) | マルハナバチ類 |
| | エゾナガマルハナバチ | <i>Bombus yezoensis</i> | 14 (0/14/0) | 33 (4/28/1) | マルハナバチ類 |
| | アカマルハナバチ | <i>Bombus hypnorum koroppokkrus</i> | 18 (6/10/2) | 38 (0/12/26) | マルハナバチ類 |
| | エゾトラマルハナバチ | <i>Bombus diversus tersatus</i> | 8 (0/8/0) | 20 (2/12/6) | マルハナバチ類 |
| | セイヨウオオマルハナバチ | <i>Bombus terrestris</i> | 1 (0/0/1) | 1 (0/1/0) | マルハナバチ類 |
| | ミズホキマダラハナバチ | <i>Nomada panzeri orientis</i> | 0 | 2 | 単独性ハナバチ類 |
| | 単独性ハナバチ類(コハナバチ科・ヒメハナバチ科) | Solitary bees (Halictidae or Andrenidae spp.) | 136 | 4 | 単独性ハナバチ類 |
| | コハナバチ科 | Halictidae spp. | 414 | 1767 | 単独性ハナバチ類 |
| | ヒメハナバチ科 | Andrenidae spp. | 24 | 45 | 単独性ハナバチ類 |
| | ムカシハナバチ科 | Colletidae spp. | 1 | 3 | 単独性ハナバチ類 |
| | 狩バチ類(主にホオナガスズメバチ) | Wasps (Vespidae spp.) | 228 | 119 | 狩りバチ類 |
| | ドロバチ科 | Eumenidae spp. | 2 | 20 | 狩りバチ類 |
| | フシダカバチ科 | Philanthidae spp. | 0 | 10 | 狩りバチ類 |
| | ギングチバチ科 | Crabronidae spp. | 2 | 9 | 狩りバチ類 |
| | ハバチ科 | Tenthredinidae spp. | 135 | 183 | その他ハチ類 |
| コンボウハバチ科 | Cimbicidae spp. | 0 | 2 | その他ハチ類 | |
| 寄生ハチ類 | Parasitoid wasps | 0 | 19 | その他ハチ類 | |
| コンボウヤセバチ科 | Gasteruptidae spp. | 6 | 1 | その他ハチ類 | |
| ヒメバチ科 | Ichneumonidae spp. | 41 | 67 | その他ハチ類 | |
| コマユバチ科 | Braconidae spp. | 0 | 10 | その他ハチ類 | |
| 膜翅目昆虫総計 | | Subtotal | 1397 (18.9%) | 3343 (28.9%) | |
| Diptera | ハエ(小)* | Fly (small)** | 1316 | 700 | ハエ(小) |
| 双翅目 | ミバエ科 | Tephritidae spp. | 6 | 18 | ハエ(小) |
| | ハエ(中)* | Fly (medium)** | 1005 | 3242 | ハエ(中) |
| | オドリバエ科 | Empididae spp. | 1 | 114 | ハエ(中) |
| | ヤドリバエ科 | Tachinidae spp. | 17 | 19 | ハエ(中) |
| | メバエ科 | Conopidae spp. | 0 | 18 | ハエ(中) |
| | ヤチバエ科 | Sciomyzidae spp. | 13 | 3 | ハエ(中) |
| | ケバエ科 | Bibionidae spp. | 31 | 0 | ハエ(中) |
| | クロバネキノコバエ科 | Sciaridae spp. | 0 | 3 | ハエ(中) |
| | フンバエ科 | Scathophagidae spp. | 6 | 22 | ハエ(中) |
| | ハエ(大)* | Fly (large)** | 291 | 537 | ハエ(大) |

| | | | | | |
|----------------|-------------------------------|---|---------------------|-------|---------|
| クロバエ科 | Calliphoridae spp. | 21 | 2 | ハエ(大) | |
| ケバエ(和名なし) | <i>Bibio matsumurana</i> | 0 | 20 | ハエ(大) | |
| ミズアブ科 | Stratiomyidae spp. | 0 | 16 | ハエ(大) | |
| ハナアブ科 | Syrphidae spp. | 2715 | 1621 | ハナアブ類 | |
| オオシマハナアブ | <i>Sericomyia sachalinica</i> | 1 | 7 | ハナアブ類 | |
| オオヨコモンヒラタアブ | <i>Leucozona glaucius</i> | 0 | 1 | ハナアブ類 | |
| ナミハナアブ | <i>Eristalomyia tenax</i> | 158 | 898 | ハナアブ類 | |
| カオグロオオモモブトハナアブ | <i>Matsumyia nigrofacies</i> | 0 | 4 | ハナアブ類 | |
| ベッコウハナアブ | <i>Volucella linearis</i> | 2 | 0 | ハナアブ類 | |
| ムナキハナアブ | <i>Pterallastes unicolor</i> | 0 | 1 | ハナアブ類 | |
| ホソヒラタアブ | <i>Episyrphus balteatus</i> | 35 | 15 | ハナアブ類 | |
| マルヒラタアブ | <i>Didea fasciata</i> | 1 | 0 | ハナアブ類 | |
| ナガハナアブ族 | Milesiini | 3 | 0 | ハナアブ類 | |
| 双翅目昆虫総計 | Subtotal | 5622 (75.9%) | 7261 (62.7%) | | |
| Lepidoptera | タテハチョウ科(コヒオドシ) | Nymphalidae (mainly <i>Aglais urticae connexa</i>) | 22 | 12 | チョウ類 |
| 鱗翅目 | コヒオドシ | <i>Aglais urticae connexa</i> | 26 | 7 | チョウ類 |
| | クジャクチョウ | <i>Inachis io</i> | 0 | 1 | チョウ類 |
| | アゲハチョウ科 | Papilionidae spp. | 0 | 1 | チョウ類 |
| | シロチョウ科 | Pieridae spp. | 7 | 20 | チョウ類 |
| | モンキチョウ | <i>Eurema hecabe</i> | 3 | 69 | チョウ類 |
| | セセリチョウ科 | Hesperiidae spp. | 35 | 2 | チョウ類 |
| | シジミチョウ科 | Lycaenidae spp. | 1 | 0 | チョウ類 |
| | ガ類 | Mothes | 26 | 60 | チョウ類・ガ類 |
| | フトモンコスカシバ | <i>Synanthedon scoliaeformis</i> | 1 | 0 | チョウ類・ガ類 |
| 鱗翅目昆虫総計 | Subtotal | 121 (1.6%) | 172 (1.5%) | | |
| Hemiptera | カスミカメムシ科 | Miridae ssp. | 40 | 325 | |
| 半翅目 | ヨコバイ科 | Cicadellidae ssp. | 1 | 0 | |
| | その他のカメムシ類 | Other bugs | 11 | 0 | |
| 半翅目昆虫総計 | Subtotal | 52(0.7%) | 325 (2.8%) | | |
| Coleoptera | コガネムシ科 | Scarabaeidae spp. | | | 甲虫類 |
| 鞘翅目 | アオアシナガハナムグリ | <i>Gnorimus subopacus</i> | 5 | 9 | 甲虫類 |
| | コアオハナムグリ | <i>Oxycetonia jucunda</i> | 0 | 4 | 甲虫類 |
| | ジョウカイボン科 | Cantharidae spp. | 0 | 21 | 甲虫類 |
| | アオジョウカイ | <i>Themus cyanipennis</i> | 2 | 60 | 甲虫類 |
| | ミヤマクビアカジョウカイ | <i>Cantharis nakanei</i> | 0 | 2 | 甲虫類 |
| | ハムシ科 | Chrysomelidae spp. | 0 | 15 | 甲虫類 |

表 1-2. 各サイトで 2015 年と 2016 年に観察された訪花性昆虫の各目レベルの個体数と構成割合.

| 目レベル | S1 | | S2 | | S3 | | S4 | | S5 | | 全体 | |
|------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|----------------|----------------|----------------|---------------|----------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| | 2015 | 2016 | 2015 | 2016 | 2015 | 2016 | 2015 | 2016 | 2015 | 2016 | 2015 | 2016 |
| 膜翅目 | 249 (17.8%) | 558 (22.5%) | 451 (20.7%) | 1400 (41.3%) | 130 (15.3%) | 268 (22.1%) | 55 (9.1%) | 79 (24.6%) | 512 (21.6%) | 1038 (24.8%) | 1397 (18.9%) | 3343 (28.9%) |
| 双翅目 | 1030 (73.7%) | 1606 (64.9%) | 1629 (74.8%) | 1763 (52%) | 673 (79.1%) | 911 (75.1%) | 535 (88.3%) | 199 (62%) | 1756 (74%) | 2782 (66.5%) | 5623 (75.9%) | 7261 (62.7%) |
| 鞘翅目 | 99 (7.1%) | 258 (10.4%) | 54 (2.5%) | 115 (3.4%) | 22 (2.6%) | 20 (1.6%) | 12 (2%) | 16 (5%) | 24 (1%) | 36 (0.9%) | 211 (2.8%) | 445 (3.8%) |
| 鱗翅目 | 13 (0.9%) | 36 (1.5%) | 43 (2%) | 43 (1.3%) | 24 (2.8%) | 12 (1%) | 4 (0.7%) | 10 (3.1%) | 37 (1.6%) | 70 (1.7%) | 121 (1.6%) | 171 (1.5%) |
| 半翅目 | 6 (0.4%) | 4 (0.2%) | 1 (0.05%) | 64 (1.9%) | 2 (0.2%) | 0 | 0 | 13 (4%) | 43 (1.8%) | 244 (5.8%) | 52 (0.7%) | 325 (2.8%) |
| 毛翅目 | 0 | 11 (0.4%) | 0 | 1 (0.03%) | 0 | 2 (0.2%) | 0 | 4 (1.2%) | 0 | 16 (0.4%) | 0 | 34 (0.3%) |
| 長翅目 | 0 | 1 (0.04%) | 0 | 2 (0.06%) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 (0.0%) |
| 楯翅目 | 0 | 1 (0.04%) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 (0.0%) |

表 1-3. 各サイトで観察された訪花性昆虫の主要な目毎の識別科数と分類群数ならびに多様度指数. 詳細なリストについては、付表 1-3 を参照.

| 目レベル | 科・分類群 | S1 | S2 | S3 | S4 | S5 | 全体 |
|----------|-------|------|------|------|------|------|------|
| 膜翅目 | 科数 | 11 | 11 | 11 | 8 | 13 | 17 |
| | 分類群数 | 29 | 26 | 18 | 14 | 36 | 64 |
| 双翅目 | 科数 | 16 | 14 | 14 | 13 | 14 | 22 |
| | 分類群数 | 48 | 37 | 31 | 30 | 46 | 80 |
| 鞘翅目 | 科数 | 10 | 8 | 6 | 6 | 7 | 12 |
| | 分類群数 | 28 | 24 | 13 | 12 | 10 | 43 |
| 鱗翅目 | 科数 | 5 | 6 | 5 | 4 | 4 | 7 |
| | 分類群数 | 9 | 8 | 7 | 5 | 6 | 12 |
| 多様度指数 H' | | 1.90 | 1.93 | 1.88 | 1.87 | 1.85 | 1.87 |

表 1-4. 各訪花昆虫タイプの訪花頻度の標高変化に関する GLM の解析結果. 森林帯のサイト (S1, S3, S4) を抜き出したデータセットで、サイト、年 (2015, 2016) を説明変数として解析を行った. AIC によるモデル選択を行った解析結果を示す.

| Variables | Coefficient | Std.Error | z value | P level |
|------------------------|-------------|-----------|---------|-----------|
| (a) マルハナバチ類頻度 | | | | |
| Intercept (S1, 2015 年) | 0.89 | 0.28 | 3.21 | 0.0013** |
| S3 | -0.50 | 0.31 | -1.61 | 0.11 |
| S4 | -1.68 | 0.34 | -4.97 | <0.001*** |
| 2016 年 | 1.07 | 0.28 | 3.86 | <0.001*** |
| (b) 単独性ハナバチ類頻度* | | | | |
| Intercept (S1) | 2.11 | 0.27 | 7.92 | <0.001*** |
| S3 | -1.32 | 0.39 | -3.42 | <0.001*** |
| S4 | -2.66 | 0.42 | -6.34 | <0.001*** |
| (c) 狩りバチ類頻度 | | | | |
| Intercept (S1, 2015 年) | -1.85 | 0.61 | -3.04 | 0.002** |
| S3 | 2.70 | 0.67 | 4.03 | <0.001*** |
| S4 | 2.23 | 0.68 | 3.31 | <0.001*** |
| 2016 年 | -0.94 | 0.45 | -2.09 | 0.04* |
| (d) その他のハチ類頻度* | | | | |
| Intercept | -1.02 | 0.20 | -5.08 | <0.001*** |
| (e) ハエ(小)頻度 | | | | |
| Intercept (S1, 2015 年) | 2.37 | 0.37 | 6.46 | <0.001*** |
| S3 | -0.37 | 0.43 | -0.85 | 0.39 |
| S4 | -1.67 | 0.45 | -3.71 | <0.001*** |
| 2016 年 | -1.42 | 0.36 | -3.89 | <0.001*** |
| (f) ハエ(中)頻度* | | | | |
| Intercept (S1) | 3.07 | 0.21 | 14.65 | <0.001*** |
| S3 | -0.52 | 0.30 | -1.76 | 0.08+ |
| S4 | -1.70 | 0.30 | -5.61 | <0.001*** |
| (g) ハエ(大)頻度* | | | | |
| Intercept (Year 2015) | 0.43 | 0.18 | 2.45 | 0.01* |
| (h) ハナアブ類頻度 | | | | |
| Intercept (S1, 2015 年) | 3.60 | 0.34 | 10.52 | <0.001*** |
| S3 | -0.34 | 0.40 | -0.85 | 0.39 |
| S4 | -1.12 | 0.40 | -2.79 | 0.005** |
| 2016 年 | -1.45 | 0.33 | -4.37 | <0.001*** |

| | | | | |
|----------------|-------|------|-------|-----------|
| (i) チョウ類頻度* | | | | |
| Intercept (S1) | -0.2 | 0.29 | -0.60 | 0.55 |
| S3 | -0.18 | 0.41 | -0.43 | 0.67 |
| S4 | -0.99 | 0.46 | -2.18 | 0.03* |
| (j) 甲虫類頻度* | | | | |
| Intercept (S1) | 1.80 | 0.26 | 6.86 | <0.001*** |
| S3 | -2.12 | 0.41 | -5.21 | <0.001*** |
| S4 | -2.31 | 0.41 | -5.61 | <0.001*** |

* AIC により、年あるいはサイトの変数が除外された結果を示す

表 1-5. 各目レベルの訪花頻度の季節変化に関する GLM の解析結果. 季節(週番号)、目、年 (2015, 2016)を説明変数とした.

| Variables | Coefficient | Std.Error | z value | P level |
|-------------------------|-------------|-----------|---------|-----------|
| Intercept (2015 年, 膜翅目) | -14.37 | 0.22 | -65.85 | <0.001*** |
| 季節 | 1.82 | 0.04 | 46.82 | <0.001*** |
| 季節 ² | -0.08 | 0.002 | -47.36 | <0.001*** |
| 鞘翅目 | 6.72 | 0.33 | 20.39 | <0.001*** |
| 双翅目 | 3.24 | 0.24 | 13.78 | <0.001*** |
| 鱗翅目 | -1.22 | 1.03 | -1.18 | 0.24 |
| 2016 年 | -0.43 | 0.02 | -28.36 | <0.001*** |
| 季節 × 鞘翅目 | -0.95 | 0.07 | -12.96 | <0.001*** |
| 季節 × 双翅目 | -0.48 | 0.04 | -11.28 | <0.001*** |
| 季節 × 鱗翅目 | 0.14 | 0.18 | 0.80 | 0.43 |
| 季節 ² × 鞘翅目 | 0.03 | 0.004 | 6.38 | <0.001*** |
| 季節 ² × 双翅目 | 0.02 | 0.002 | 8.48 | <0.001*** |
| 季節 ² × 鱗翅目 | -0.003 | 0.01 | -0.41 | 0.69 |

表 1-6. (a) 膜翅目昆虫と (b) 双翅目昆虫の訪花頻度の季節活性に関する GLM の解析結果. 季節 (週番号)、年 (2015, 2016)、訪花昆虫タイプを説明変数とした.

(a) 膜翅目昆虫

| Variable | Coefficient | Std.Error | z value | P level |
|-----------------------------|-------------|-----------|---------|-----------|
| Intercept (2015 年, マルハナバチ類) | -13.83 | 0.36 | -38.17 | <0.001*** |
| 季節 | 1.80 | 0.07 | 26.8 | <0.001*** |
| 季節 ² | -0.08 | 0.003 | -27.17 | <0.001*** |
| 他のハチ類 | -3.39 | 0.95 | -3.56 | <0.001*** |
| 単独性ハナバチ類 | -0.83 | 0.48 | -1.72 | 0.09+ |
| 狩りバチ類 | -13.14 | 1.76 | -7.47 | <0.001*** |
| 2016 年 | -0.42 | 0.03 | -12.59 | <0.001*** |
| 季節 × 他のハチ類 | 0.71 | 0.18 | 3.94 | <0.001*** |
| 季節 × 単独性ハナバチ類 | -0.02 | 0.09 | -0.25 | 0.8 |
| 季節 × 狩りバチ類 | 2.76 | 0.34 | 8.07 | <0.001*** |
| 季節 ² × 他のハチ類 | -0.03 | 0.01 | -4.19 | <0.001*** |
| 季節 ² × 単独性ハナバチ類 | 0.008 | 0.004 | 2.02 | 0.04* |
| 季節 ² × 狩りバチ類 | -0.14 | 0.02 | -8.45 | <0.001*** |

(b) 双翅目昆虫

| Variable | Coefficient | Std.Error | z value | P level |
|---------------------------|-------------|-----------|---------|-----------|
| Intercept (2015 年, ハナアブ類) | -15.61 | 0.23 | -67.7 | <0.001*** |
| 季節 | 2.08 | 0.04 | 50.0 | <0.001*** |
| 季節 ² | -0.09 | 0.002 | -50.3 | <0.001*** |
| ハエ 大 | 1.41 | 0.52 | 2.7 | 0.007** |
| ハエ 中 | 6.28 | 0.26 | 24.4 | <0.001*** |
| ハエ 小 | 6.01 | 0.30 | 20.2 | <0.001*** |
| 2016 年 | -0.42 | 0.02 | -22.2 | <0.001*** |
| 季節 × ハエ 大 | -0.19 | 0.10 | -1.9 | 0.05+ |
| 季節 × ハエ 中 | -1.01 | 0.05 | -20.9 | <0.001*** |
| 季節 × ハエ 小 | -1.02 | 0.06 | -18.0 | <0.001*** |
| 季節 ² × ハエ 大 | 0.01 | 0.004 | 1.2 | 0.23 |
| 季節 ² × ハエ 中 | 0.04 | 0.002 | 16.6 | <0.001*** |
| 季節 ² × ハエ 小 | 0.04 | 0.003 | 15.4 | <0.001*** |

表 1-7. (a) 膜翅目昆虫、(b) 双翅目昆虫、(c) 鱗翅目昆虫、(d) 鞘翅目昆虫の訪花頻度の季節活性に関する解析結果. (a) 膜翅目昆虫、(b) 双翅目昆虫、(c) 鱗翅目昆虫は GLMM による解析を行った. 季節 (週番号)、サイト (S1, S2, S3, S4, S5)、開花量、年 (2015, 2016)、訪花昆虫タイプを説明変数とし、機能分類群をランダム変数とした. (d) 鞘翅目昆虫は GLM による解析を行った.

(a) 膜翅目昆虫の観察数

| Variables | Coefficient | Std.Error | z value | P level |
|------------------------|-------------|-----------|---------|-----------|
| Intercept (S1, 2015 年) | -5.95 | 0.53 | -11.3 | <0.001*** |
| 季節 | 0.72 | 0.09 | 8.45 | <0.001*** |
| 季節 ² | -0.04 | 0.004 | -9.22 | <0.001*** |
| S2 | 0.39 | 0.15 | 2.69 | 0.007** |
| S3 | -0.47 | 0.16 | -2.92 | 0.004** |
| S4 | -1.08 | 0.19 | -5.80 | <0.001*** |
| S5 | 0.45 | 0.15 | 2.95 | 0.003** |
| log (開花量) | 0.52 | 0.04 | 14.6 | <0.001*** |
| 2016 年 | 0.24 | 0.10 | 2.42 | 0.02* |

(b) 双翅目昆虫の観察数

| Variables | Coefficient | Std.Error | z value | P level |
|------------------------|-------------|-----------|---------|-----------|
| Intercept (S1, 2015 年) | -3.05 | 0.45 | -6.77 | <0.001*** |
| 季節 | 0.42 | 0.07 | 6.39 | <0.001*** |
| 季節 ² | -0.03 | 0.003 | -9.09 | <0.001*** |
| S2 | -0.43 | 0.15 | -2.82 | 0.005** |
| S3 | -0.33 | 0.16 | -2.05 | 0.04* |
| S4 | -0.74 | 0.18 | -4.2 | <0.001*** |
| S5 | 0.19 | 0.16 | 1.18 | 0.24 |
| log (開花量) | 0.66 | 0.03 | 24.5 | <0.001*** |
| 2016 年 | -0.18 | 0.10 | -1.87 | 0.06+ |

(c) 鱗翅目昆虫の観察数

| Variables | Coefficient | Std.Error | z value | P level |
|------------------------|-------------|-----------|---------|-----------|
| Intercept (S1, 2015 年) | -7.85 | 1.70 | -4.61 | <0.001*** |
| 季節 | 0.97 | 0.41 | 2.38 | 0.02* |
| 季節 ² | -0.05 | 0.02 | -2.65 | 0.008** |
| S2 | 0.51 | 0.29 | 1.76 | 0.08+ |
| S3 | -0.10 | 0.34 | -0.30 | 0.76 |
| S4 | -0.84 | 0.41 | -2.06 | 0.04* |
| S5 | 0.79 | 0.29 | 2.76 | 0.006** |
| log (開花量) | 0.28 | 0.11 | 2.51 | 0.01* |
| 2016 年 | 0.22 | 0.21 | 1.06 | 0.29 |

(d) 鞘翅目昆虫の観察数

| Variables | Coefficient | Std.Error | z value | P level |
|-----------------|-------------|-----------|---------|-----------|
| Intercept (S1) | -13.10 | 1.69 | -7.77 | <0.001*** |
| 季節 | 2.79 | 0.40 | 6.90 | <0.001*** |
| 季節 ² | -0.17 | 0.02 | -7.87 | <0.001*** |
| S2 | -0.54 | 0.23 | -2.29 | 0.02* |
| S3 | -1.06 | 0.30 | -3.47 | <0.001*** |
| S4 | -1.41 | 0.31 | -4.53 | <0.001*** |
| S5 | -1.57 | 0.26 | -6.09 | <0.001*** |
| log (開花量) | 0.57 | 0.09 | 6.59 | <0.001*** |

表 1-8. 各訪花昆虫タイプの訪花頻度に関する GLM の解析結果. 天気、気温、湿度、風速、年 (2015, 2016) を説明変数とした. AIC によるモデル選択を行った解析結果を示す.

| Variables | Coefficient | Std.Error | z value | P level |
|----------------------------|-------------|-----------|---------|-----------|
| (a) マルハナバチ類* | | | | |
| Intercept (2015 年, S1) | -4.04 | 1.15 | -3.52 | <0.001*** |
| 湿度 | 0.04 | 0.01 | 4.68 | <0.001*** |
| 気温 | 0.11 | 0.03 | 3.37 | <0.001*** |
| 2016 年 | 0.69 | 0.17 | 4.06 | <0.001*** |
| S2 | 0.50 | 0.24 | 2.04 | 0.04* |
| S3 | -0.45 | 0.26 | -1.78 | 0.08+ |
| S4 | -1.73 | 0.29 | -5.93 | <0.001*** |
| S5 | 1.09 | 0.24 | 4.43 | <0.001*** |
| (b) 単独性ハナバチ類 | | | | |
| Intercept (晴天, S1) | -9.52 | 1.71 | -5.56 | <0.001*** |
| 曇天 | -1.21 | 0.33 | -3.70 | <0.001*** |
| 湿度 | 0.08 | 0.02 | 5.54 | <0.001*** |
| 気温 | 0.29 | 0.05 | 6.07 | <0.001*** |
| 風速 | 0.71 | 0.42 | 1.71 | 0.09+ |
| S2 | 0.81 | 0.33 | 2.42 | 0.02* |
| S3 | -1.56 | 0.37 | -4.21 | <0.001*** |
| S4 | -2.68 | 0.41 | -6.60 | <0.001*** |
| S5 | -0.70 | 0.41 | -1.69 | 0.09+ |
| (c) 狩りバチ類 | | | | |
| Intercept (晴天, 2015 年, S1) | -12.0 | 2.19 | -5.47 | <0.001*** |
| 曇天 | -1.07 | 0.40 | -2.68 | 0.007** |
| 湿度 | 0.08 | 0.02 | 4.34 | <0.001*** |
| 気温 | 0.22 | 0.06 | 3.96 | <0.001*** |
| 風速 | 1.02 | 0.49 | 2.09 | 0.04* |
| 2016 年 | -0.82 | 0.29 | -2.82 | 0.005** |
| S2 | 3.55 | 0.61 | 5.82 | <0.001*** |
| S3 | 2.33 | 0.63 | 3.68 | <0.001*** |
| S4 | 1.90 | 0.64 | 2.97 | 0.003** |
| S5 | 2.87 | 0.67 | 4.26 | <0.001*** |

| Variables | Coefficient | Std.Error | z value | P level |
|------------------------|-------------|-----------|---------|-----------|
| (d) 他のハチ類* | | | | |
| Intercept (S1) | -12.9 | 1.85 | -6.99 | <0.001*** |
| 湿度 | 0.10 | 0.01 | 7.05 | <0.001*** |
| 気温 | 0.25 | 0.05 | 5.16 | <0.001*** |
| S2 | 0.67 | 0.38 | 1.77 | 0.08+ |
| S3 | -0.73 | 0.48 | -1.52 | 0.13 |
| S4 | -0.48 | 0.44 | -1.10 | 0.27 |
| S5 | 2.81 | 0.35 | 7.93 | <0.001*** |
| (e) ハエ(小)* | | | | |
| Intercept (2015 年, S1) | -2.78 | 0.99 | -2.80 | 0.005** |
| 湿度 | 0.07 | 0.01 | 5.48 | <0.001*** |
| 2016 年 | -1.00 | 0.30 | -3.30 | <0.001*** |
| S2 | 1.02 | 0.45 | 2.27 | 0.02* |
| S3 | -0.90 | 0.47 | -1.94 | 0.05+ |
| S4 | -2.05 | 0.49 | -4.23 | <0.001*** |
| S5 | -0.47 | 0.46 | -1.03 | 0.30 |
| (f) ハエ(中)* | | | | |
| Intercept (2015 年, S1) | -7.11 | 1.18 | -6.02 | <0.001*** |
| 湿度 | 0.07 | 0.01 | 7.89 | <0.001*** |
| 気温 | 0.24 | 0.03 | 7.2 | <0.001*** |
| 風速 | -0.59 | 0.30 | -1.93 | 0.05+ |
| 2016 年 | 0.65 | 0.18 | 3.63 | <0.001*** |
| S2 | -0.02 | 0.26 | -0.06 | 0.95 |
| S3 | -0.51 | 0.27 | -1.91 | 0.06+ |
| S4 | -1.73 | 0.28 | -6.24 | <0.001*** |
| S5 | 0.32 | 0.31 | 1.02 | 0.31 |
| (g) ハエ(大)* | | | | |
| Intercept (S1) | -10.1 | 1.79 | -5.63 | <0.001*** |
| 湿度 | 0.07 | 0.01 | 5.44 | <0.001*** |
| 気温 | 0.22 | 0.05 | 4.44 | <0.001*** |
| 風速 | 1.49 | 0.41 | 3.65 | <0.001*** |
| S2 | 1.23 | 0.40 | 3.11 | 0.002** |
| S3 | 0.39 | 0.41 | 0.93 | 0.35 |
| S4 | 0.04 | 0.42 | 0.1 | 0.92 |
| S5 | 1.46 | 0.45 | 3.23 | 0.0013** |

| Variables | Coefficient | Std.Error | z value | P level |
|----------------------------|-------------|-----------|---------|-----------|
| (h) ハナアブ類 | | | | |
| Intercept (晴天, 2015 年, S1) | -12.8 | 1.48 | -8.62 | <0.001*** |
| 曇天 | -0.91 | 0.27 | -3.37 | <0.001*** |
| 湿度 | 0.12 | 0.01 | 9.46 | <0.001*** |
| 気温 | 0.35 | 0.04 | 8.85 | <0.001*** |
| 2016 年 | -1.03 | 0.21 | -4.92 | <0.001*** |
| S2 | 0.71 | 0.31 | 2.25 | 0.02* |
| S3 | -0.07 | 0.32 | -0.21 | 0.83 |
| S4 | -0.83 | 0.32 | -2.56 | 0.01* |
| S5 | 1.42 | 0.32 | 4.45 | <0.001*** |
| (i) チョウ類* | | | | |
| Intercept (2015 年, S1) | -10.6 | 1.75 | -6.05 | <0.001*** |
| 湿度 | 0.07 | 0.01 | 5.37 | <0.001*** |
| 気温 | 0.26 | 0.05 | 5.57 | <0.001*** |
| 風速 | 1.09 | 0.36 | 3.01 | 0.003** |
| 2016 年 | -0.57 | 0.24 | -2.32 | 0.02* |
| S2 | 0.50 | 0.34 | 1.47 | 0.14 |
| S3 | -0.45 | 0.38 | -1.18 | 0.24 |
| S4 | -1.10 | 0.42 | -2.64 | 0.008** |
| S5 | 0.10 | 0.41 | 0.25 | 0.80 |
| (h) 甲虫類* | | | | |
| Intercept (S1) | -4.60 | 1.65 | -2.79 | 0.005** |
| 湿度 | 0.04 | 0.01 | 2.93 | 0.003** |
| 気温 | 0.18 | 0.05 | 3.86 | <0.001*** |
| S2 | -0.80 | 0.34 | -2.35 | 0.02* |
| S3 | -2.12 | 0.38 | -5.58 | <0.001*** |
| S4 | -2.23 | 0.38 | -5.85 | <0.001*** |
| S5 | -1.42 | 0.36 | -3.91 | <0.001*** |

* AIC により、天候あるいは年の変数が除外された結果を示す

付表 1-1. 機能分類群レベルの訪花昆虫組成に関する PERMANOVA の解析結果. 標高、ハビタットタイプ(森林、高層湿原、高山)、季節(6月、7月、8月、9月)、年(2015、2016)を説明変数とした.

| Variables | Df | Sums of Sqs | Mean Sqs | F. Model | R ² | P level |
|-----------|----|-------------|----------|----------|----------------|-----------|
| 季節 | 1 | 0.70 | 0.70 | 20.7 | 0.25 | <0.001*** |
| 標高 | 1 | 0.34 | 0.34 | 10.1 | 0.12 | 0.003** |
| ハビタット | 2 | 0.28 | 0.14 | 4.09 | 0.10 | 0.02* |
| 年 | 1 | 0.38 | 0.38 | 11.4 | 0.14 | <0.001*** |
| 残渣 | 33 | 1.11 | 0.03 | | 0.40 | |
| 合計 | 38 | 2.81 | | | 1 | |

付表 1-2. 調査地域において観察・捕獲された訪花昆虫のリスト.

| Site | Order | Family | Japanese name | Family/Species |
|------|-------------|----------------|----------------|---|
| S1 | Hymenoptera | Apidae | アイヌヒメマルハナバチ | <i>Bombus beaticola moshkarareppus</i> |
| | Hymenoptera | Apidae | アカマルハナバチ | <i>Bombus hypnorum koroppokkrus</i> |
| | Hymenoptera | Apidae | エゾオオマルハナバチ | <i>Bombus hypocrita sapporoensis</i> |
| | Hymenoptera | Apidae | エゾトラマルハナバチ | <i>Bombus diversus tersatus</i> |
| | Hymenoptera | Apidae | エゾナガマルハナバチ | <i>Bombus yezoensis</i> |
| | Hymenoptera | Apidae | セイヨウオオマルハナバチ | <i>Bombus terrestris</i> |
| | Hymenoptera | Apidae | ミズホキマダラハナバチ | <i>Nomada panzeri orientis</i> |
| | Hymenoptera | Andrenidae | シロウズヒメハナバチ | <i>Andrena (Andrena) lapponica shirozui</i> |
| | Hymenoptera | Colletidae | ズグロメンハナバチ | <i>Hylaeus (Nesohylaeus) niger</i> |
| | Hymenoptera | Colletidae | スミスメンハナバチ | <i>Hylaeus (Nesoprotopis) floralis</i> |
| | Hymenoptera | Colletidae | ヒョットコメンハナバチ | <i>Hylaeus (Patagiata) nigrocuneatus</i> |
| | Hymenoptera | Halictidae | オウレンヤドリコハナバチ | <i>Sphecodes coptis</i> |
| | Hymenoptera | Halictidae | シオカワコハナバチ | <i>Lasioglossum (Evyllaeus) baleicum</i> |
| | Hymenoptera | Halictidae | タカネコハナバチ | <i>Lasioglossum (Evyllaeus) calceatum</i> |
| | Hymenoptera | Halictidae | ニッポンコハナバチ | <i>Lasioglossum (Evyllaeus) nipponense</i> |
| | Hymenoptera | Halictidae | ヌブリコハナバチ | <i>Lasioglossum (Evyllaeus) nupricola</i> |
| | Hymenoptera | Halictidae | ハネダチビコハナバチ | <i>Lasioglossum (Evyllaeus) transpositum</i> |
| | Hymenoptera | Halictidae | ヒゲナガコハナバチ | <i>Lasioglossum (Evyllaeus) vulsum</i> |
| | Hymenoptera | Halictidae | ヒラシマアオコハナバチ | <i>Lasioglossum (Evyllaeus) problematicum</i> |
| | Hymenoptera | Halictidae | ミヤマツヤコハナバチ | <i>Lasioglossum (Lasioglossum) exiliceps</i> |
| | Hymenoptera | Vespidae | スズメバチ科 sp (黄色) | Vespidae spp. |
| | Hymenoptera | Cimbicidae | コンボウハバチ科 sp | Cimbicidae spp. |
| | Hymenoptera | Tenthredinidae | コシアカハバチ属 sp | Tenthredinidae spp. |
| | Hymenoptera | Tenthredinidae | ハバチ属 sp3 | Tenthredinidae spp. |
| | Hymenoptera | Tenthredinidae | アオハバチの仲間 | Tenthredinidae spp. |
| | Hymenoptera | Braconidae | コマユバチ科 sp | Braconidae spp. |
| | Hymenoptera | Eulophidae | ヒメコバチ科 sp | Eulophidae spp. |
| | Hymenoptera | Ichneumonidae | ヒメバチ科 sp | Ichneumonidae spp. |
| | Hymenoptera | Unknown | コバチの仲間 sp | Hymenoptera spp. |
| | Diptera | Syrphidae | アラハダクロハナアブ | <i>Cheilosia impressa</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ウスグロオビヒラタアブ | <i>Epistrophe (Epistrophe) betasyrphoides</i> |
| | Diptera | Syrphidae | オオシマハナアブ | <i>Sericomyia sachalinica</i> |
| | Diptera | Syrphidae | オオマル擬態ハナアブ | <i>Syrphidae</i> spp. |
| | Diptera | Syrphidae | オオヨコモンヒラタアブ | <i>Leucozona (Ischyrosyrphus) glaucius</i> |

| Site | Order | Family | Japanese name | Family/Species |
|------|---------|-----------------|-------------------|--|
| S1 | Diptera | Syrphidae | オビホソヒラタアブ | <i>Meliscaeva cinctella</i> |
| | Diptera | Syrphidae | カオグロオオモモブトハナアブ | <i>Matsumyia nigrofacies</i> |
| | Diptera | Syrphidae | キイロナミホシヒラタアブ | <i>Syrphus vitripennis</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ミナミヒメヒラタアブ | <i>Sphaerophoria indiana</i> |
| | Diptera | Syrphidae | クロツヤヒラアンヒラタアブ | <i>Platycheirus (Platycheirus) urakawensis</i> |
| | Diptera | Syrphidae | クロハラハナダカチビハナアブ | <i>Sphegina (Sphegina) violovitshi</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ケヒラタアブ | <i>Syrphus torvus</i> |
| | Diptera | Syrphidae | タカネムツモンホソヒラタアブ | <i>Melangyna (Melangyna) coei</i> |
| | Diptera | Syrphidae | チャバネクチグロヒラタアブ | <i>Parasyrphus lineolus</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ツヤオビクロハナアブ | <i>Cheilisia matsumurana</i> |
| | Diptera | Syrphidae | トゲヒラアンヒラタアブ | <i>Platycheirus (Platycheirus) scutatus</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ナミハナアブ | <i>Eristalis (Eristalis) tenax</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ニッポンクロハナアブ | <i>Cheilisia japonica</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ハナアブ科 sp | <i>Syrphidae spp.</i> |
| | Diptera | Syrphidae | フレイハナダカチビハナアブ | <i>Sphegina (Asiosphegina) freyana</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ベッコウハナアブ | <i>Volucella jeddona</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ホシツヤヒラタアブ | <i>Melanostoma scalare</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ホソツヤヒラタアブ | <i>Melanostoma mellinum</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ホソヒラタアブ | <i>Episyrphus (Episyrphus) balteatus</i> |
| | Diptera | Syrphidae | マガイヒラタアブ | <i>Matsumyia nigrofacies</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ムナキハナアブ | <i>Pterallastes unicolor</i> |
| | Diptera | Syrphidae | モトドマリクロハナアブ | <i>Cheilisia motodomariensis</i> |
| | Diptera | Syrphidae | モモブトチビハナアブ | <i>Syrpita pipiens</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ヨコモンヒラタアブ | <i>Leucozona (Ischyrosyrphus) latemarius</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ヨツモンハラナガハナアブ | <i>Chalcosyrphus (Xylotina) nemorum</i> |
| | Diptera | Anthomyiidae | ハナビエ科 sp | <i>Anthomyiidae spp.</i> |
| | Diptera | Bibionidae | Bibio matsumurana | <i>Bibio matsumurana</i> |
| | Diptera | Bibionidae | ケバエ科 sp | <i>Bibionidae spp.</i> |
| | Diptera | Calliphoridae | クロバエ科 sp | <i>Calliphoridae spp.</i> |
| | Diptera | Ceratopogonidae | ヌカカ科 sp | <i>Ceratopogonidae spp.</i> |
| | Diptera | Clusiidae | クチキバエ科 sp | <i>Clusiidae spp.</i> |
| | Diptera | Empididae | オドリバエ (大) | <i>Empididae spp.</i> |
| | Diptera | Empididae | オドリバエ (中) | <i>Empididae spp.</i> |
| | Diptera | Empididae | オドリバエ科 sp | <i>Empididae spp.</i> |
| | Diptera | Lauxaniidae | シマバエ科 sp | <i>Lauxaniidae spp.</i> |

| Site | Order | Family | Japanese name | Family/Species |
|------|------------|----------------|----------------|---|
| S1 | Diptera | Muscidae | イエバエ科 sp | Muscidae spp. |
| | Diptera | Mycetophilidae | ナミキノコバエ科 sp | Mycetophilidae spp. |
| | Diptera | Scathophagidae | フンバエ科 sp | Scathophagidae spp. |
| | Diptera | Sciaridae | クロバネキノコバエ科 sp | Sciaridae spp. |
| | Diptera | Sciomyzidae | ヤチバエ科 sp | Sciomyzidae spp. |
| | Diptera | Stratiomyidae | ミズアブ科 sp | Stratiomyidae spp. |
| | Diptera | Tachinidae | ヤドリバエ (大) | Tachinidae spp. |
| | Diptera | Tephritidae | ミバエ科 sp | Tephritidae spp. |
| | Coleoptera | Attelabidae | オトシブミ科 sp | Attelabidae spp. |
| | Coleoptera | Cantharidae | アオジョウカイ | <i>Themus cyanipennis</i> |
| | Coleoptera | Cantharidae | ジョウカイボン | <i>Lycocerus suturellus suturellus</i> |
| | Coleoptera | Cantharidae | ジョウカイボン sp (小) | Cantharidae spp. |
| | Coleoptera | Cantharidae | ミヤマクビアカジョウカイ | <i>Lycocerus nakanei nakanei</i> |
| | Coleoptera | Cerambycidae | カタキハナカミキリ | <i>Leptura femoralis</i> |
| | Coleoptera | Cerambycidae | カミキリムシ科 sp | Cerambycidae spp. |
| | Coleoptera | Cerambycidae | カラカネハナカミキリ | <i>Gaurotes doris</i> |
| | Coleoptera | Cerambycidae | クロハナカミキリ | <i>Leptura aethiops</i> |
| | Coleoptera | Cerambycidae | シロトラカミキリ | <i>Paraclytus excultus</i> |
| | Coleoptera | Cerambycidae | セスジヒメハナカミキリ | <i>Pidonia(Cryptopidonia) amentata amentata</i> |
| | Coleoptera | Cerambycidae | チビハナカミキリ | <i>Alosterna chalybeella</i> |
| | Coleoptera | Cerambycidae | マルガタハナカミキリ | <i>Judolia cometes</i> |
| | Coleoptera | Cerambycidae | ヤツボシハナカミキリ | <i>Leptura annularis mimica</i> |
| | Coleoptera | Chrysomelidae | イタヤハムシ | <i>Pyrrhalta fuscipennis</i> |
| | Coleoptera | Chrysomelidae | キヌツヤミズクサハムシ | <i>Plateumaris sericea</i> |
| | Coleoptera | Chrysomelidae | ハムシ科 sp | Chrysomelidae spp. |
| | Coleoptera | Chrysomelidae | ヒラタネクイハムシ | <i>Donacia splendens</i> |
| | Coleoptera | Curculionidae | ゾウムシ科 sp | Curculionidae spp. |
| | Coleoptera | Elateridae | コメツクムシ科 sp | Elateridae spp. |
| | Coleoptera | Nitidulidae | ケシクスイ科 sp | Nitidulidae spp. |
| | Coleoptera | Oedemeridae | カミキリモドキ sp | Oedemeridae spp. |
| | Coleoptera | Oedemeridae | クロカミキリモドキ | <i>Ezonacerta nigripennis</i> |
| | Coleoptera | Oedemeridae | ミヤマカミキリモドキ | <i>Ditylus laevis laevis</i> |
| | Coleoptera | Oedemeridae | モモブトカミキリモドキ | <i>Oedemeronia lucidicollis</i> |
| | Coleoptera | Scarabaeidae | アオアシナガハナムグリ | <i>Aleurostictus subopacus</i> |
| | Coleoptera | Scarabaeidae | コアオハナムグリ | <i>Oxycetonia jucunda</i> |

| Site | Order | Family | Japanese name | Family/Species |
|------|---------------|--------------|---------------|-------------------------|
| S1 | Coleoptera | Scraptidae | クロフナガタハナノミ | <i>Anaspis marseuli</i> |
| | Lepidoptera | Hesperiidae | セセリチョウ科 sp | Hesperiidae spp. |
| | Lepidoptera | Nymphalidae | クジャクチョウ | <i>Inachis io</i> |
| | Lepidoptera | Nymphalidae | タテハチョウ科 sp | Nymphalidae spp. |
| | Lepidoptera | Nymphalidae | ヒヨウモンチョウ sp | Nymphalidae spp. |
| | Lepidoptera | Papilionidae | カラスアゲハ | <i>Papilio dehaanii</i> |
| | Lepidoptera | Pieridae | シロチョウ sp | Pieridae spp. |
| | Lepidoptera | Pieridae | モンキチョウ | <i>Eurema hecabe</i> |
| | Lepidoptera | 不明 | ガ | Lepidoptera spp. |
| | Lepidoptera | 不明 | ガ (小) | Lepidoptera spp. |
| | Hemiptera | Miridae | カスミカメ sp | Miridae spp. |
| | Hemiptera | 不明 | カメムシ目 sp | Hemiptera spp. |
| | Mecoptera | Panorpidae | シリアゲムシ科 sp | Panorpidae spp. |
| | Ephemeroptera | 不明 | カゲロウ目 sp | Ephemeroptera spp. |
| | Trichoptera | 不明 | 毛翅目 sp | Trichoptera spp. |
| | Trichoptera | 不明 | トビケラ (小) | Trichoptera spp. |
| | Trichoptera | 不明 | トビケラ (大) | Trichoptera spp. |

| Site | Order | Family | Japanese name | Family/Species |
|------|-------------|----------------|----------------|--|
| S2 | Hymenoptera | Apidae | アイヌヒメマルハナバチ | <i>Bombus beaticola moshkarareppus</i> |
| | Hymenoptera | Apidae | アカマルハナバチ | <i>Bombus hypnorum koroppokkrus</i> |
| | Hymenoptera | Apidae | エゾオオマルハナバチ | <i>Bombus hypocrita sapporoensis</i> |
| | Hymenoptera | Apidae | エゾトラマルハナバチ | <i>Bombus diversus tersatus</i> |
| | Hymenoptera | Apidae | セイヨウオオマルハナバチ | <i>Bombus terrestris</i> |
| | Hymenoptera | Apidae | エゾナガマルハナバチ | <i>Bombus yezoensis</i> |
| | Hymenoptera | Halictidae | シオカワコハナバチ | <i>Lasioglossum (Evyllaesus) baleicum</i> |
| | Hymenoptera | Halictidae | タカネコハナバチ | <i>Lasioglossum (Evyllaesus) calceatum</i> |
| | Hymenoptera | Halictidae | ヌプリコハナバチ | <i>Lasioglossum (Evyllaesus) nupricola</i> |
| | Hymenoptera | Halictidae | ヒゲナガコハナバチ | <i>Lasioglossum (Evyllaesus) vulsum</i> |
| | Hymenoptera | Halictidae | ヒラシマアオコハナバチ | <i>Lasioglossum (Evyllaesus) problematicum</i> |
| | Hymenoptera | Halictidae | ホクダイコハナバチ | <i>Lasioglossum (Evyllaesus) duplex</i> |
| | Hymenoptera | Halictidae | ヨイヤミコハナバチ | <i>Lasioglossum (Evyllaesus) caliginosum</i> |
| | Hymenoptera | Colletidae | ズグロメンハナバチ | <i>Hylaeus (Nesohylaeus) niger</i> |
| | Hymenoptera | Andrenidae | タカネマメヒメハナバチ | <i>Andrena (Micrandrena) subopaka</i> |
| | Hymenoptera | Crabronidae | エゾギングチ | <i>Rhopalum clavipes jessonicum</i> |
| | Hymenoptera | Crabronidae | メスキングチ | <i>Ectemnius lapidarius</i> |
| | Hymenoptera | Eumenidae | シブヤスジドロバチ | <i>Ancistrocerus trifasciatus shibuyai</i> |
| | Hymenoptera | Philanthidae | ツチスガリ sp | Philanthidae spp. |
| | Hymenoptera | Vespidae | シロオビホオナガスズメバチ | <i>Dolichovespula norvegicoides</i> |
| | Hymenoptera | Vespidae | ホオナガスズメバチ属 sp | Vespidae spp. |
| | Hymenoptera | Vespidae | ヤドリズズメバチ | <i>Vespula austriaca</i> |
| | Hymenoptera | Braconidae | コマユバチ科 sp | Braconidae spp. |
| | Hymenoptera | Gasteruptidae | オオコンボウヤセバチ | <i>Gasteruption thomsoni</i> |
| | Hymenoptera | Gasteruptiidae | ヒメコンボウヤセバチ | <i>Gasteruption assectator</i> |
| | Hymenoptera | Ichneumonidae | ヒメバチ科 sp | Ichneumonidae spp. |
| | Diptera | Syrphidae | オオシマハナアブ | <i>Sericomyia sachalinica</i> |
| | Diptera | Syrphidae | オオフタホシヒラタアブ | <i>Syrphus ribesii</i> |
| | Diptera | Syrphidae | オオマル似ハナアブ | Syrphidae spp. |
| | Diptera | Syrphidae | オオヨコモンヒラタアブ | <i>Leucozona (Ischyrosyrphus) glaucius</i> |
| | Diptera | Syrphidae | オビホシヒラタアブ | <i>Meliscaeva cinctella</i> |
| | Diptera | Syrphidae | クロツヤヒラアシヒラタアブ | <i>Platycheirus (Platycheirus) urakawensis</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ケヒラタアブ | <i>Syrphus torvus</i> |
| | Diptera | Syrphidae | タカネムツモンホシヒラタアブ | <i>Melangyna (Melangyna) coei</i> |
| | Diptera | Syrphidae | チシマムツモンホシヒラタアブ | <i>Melangyna (Melangyna) basarukini</i> |

| Site | Order | Family | Japanese name | Family/Species |
|------|------------|-----------------|----------------|--|
| S2 | Diptera | Syrphidae | ツماغロハナアブ | <i>Leucozona lucorum</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ツヤヒラタアブ | <i>Melanostoma orientale</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ナミハナアブ | <i>Eristalis (Eristalis) tenax</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ハナアブ科 sp | Syrphidae spp. |
| | Diptera | Syrphidae | フタスジヒラタアブ | <i>Dasysyrphus bilineatus</i> |
| | Diptera | Syrphidae | フタホシヒゲナガハナアブ | <i>Chrysotoxum biguttatum</i> |
| | Diptera | Syrphidae | フタホシヒラタアブ | <i>Eupeodes (Eupeodes) corollae</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ベッコウハナアブ | <i>Volucella jeddona</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ホシツヤヒラタアブ | <i>Melanostoma scalare</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ホソツヤヒラタアブ | <i>Melanostoma mellinum</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ホソヒラタアブ | <i>Episyrphus (Episyrphus) balteatus</i> |
| | Diptera | Syrphidae | マガイヒラタアブ | <i>Matsumyia nigrofacies</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ラップホシヒラタアブ | <i>Eupeodes (Lapposyrphus) lapponicus</i> |
| | Diptera | Muscidae | イエバエ科 sp | Muscidae spp. |
| | Diptera | Empididae | オドリバエ (小) | Empididae spp. |
| | Diptera | Empididae | オドリバエ (大) | Empididae spp. |
| | Diptera | Empididae | オドリバエ (中) | Empididae spp. |
| | Diptera | Chloropidae | キモグリバエ科 sp | Chloropidae spp. |
| | Diptera | Clusiidae | クチキバエ科 sp | Clusiidae spp. |
| | Diptera | Calliphoridae | クロバエ科 sp | Calliphoridae spp. |
| | Diptera | Ceratopogonidae | ヌカカ科 sp | Ceratopogonidae spp. |
| | Diptera | Anthomyiidae | ハナバエ科 sp | Anthomyiidae spp. |
| | Diptera | Scathophagidae | フンバエ科 sp | Scathophagidae spp. |
| | Diptera | Stratiomyidae | ミズアブ科 sp | Stratiomyidae spp. |
| | Diptera | Tephritidae | ミバエ科 sp | Tephritidae spp. |
| | Diptera | Conopidae | メバエ科 sp | Conopidae spp. |
| | Diptera | Sciomyzidae | ヤチバエ科 sp | Sciomyzidae spp. |
| | Diptera | Tachinidae | ヤドリバエ科 sp | Tachinidae spp. |
| | Coleoptera | Cantharidae | アオジョウカイ | <i>Themus cyanipennis</i> |
| | Coleoptera | Cantharidae | ジョウカイボン sp (小) | Cantharidae spp. |
| | Coleoptera | Cerambycidae | アカハナカミキリ | <i>Stictoleptura (Aredolpona) succedanea</i> |
| | Coleoptera | Cerambycidae | エグリトラカミキリ | <i>Chlorophorus japonicus</i> |
| | Coleoptera | Cerambycidae | カタキハナカミキリ | <i>Leptura femoralis</i> |
| | Coleoptera | Cerambycidae | カラカネハナカミキリ | <i>Gaurotes doris</i> |
| | Coleoptera | Cerambycidae | クロハナカミキリ | <i>Leptura aethiops</i> |

| Site | Order | Family | Japanese name | Family/Species |
|------|-------------|------------------|---------------|----------------------------------|
| S2 | Coleoptera | Cerambycidae | カミキリムシ科 sp | Cerambycidae spp. |
| | Coleoptera | Cerambycidae | ブチヒゲハナカミキリ | <i>Stictoleptura variicornis</i> |
| | Coleoptera | Cerambycidae | マルガタハナカミキリ | <i>Judolia cometes</i> |
| | Coleoptera | Cerambycidae | ヤツボシ似ハナカミキリ | Cerambycidae spp. |
| | Coleoptera | Cerambycidae | ヤツボシハナカミキリ | <i>Leptura annularis mimica</i> |
| | Coleoptera | Oedemeridae | クロカミキリモドキ | <i>Ezonacerta nigripennis</i> |
| | Coleoptera | Oedemeridae | スジカミキリモドキ | <i>Chrysarthia viatica</i> |
| | Coleoptera | Chrysomelidae | イタヤハムシ | <i>Pyrrhalta fuscipennis</i> |
| | Coleoptera | Chrysomelidae | ハムシ科 sp | Chrysomelidae spp. |
| | Coleoptera | Chrysomelidae | ヒラタネクイハムシ | <i>Donacia splendens</i> |
| | Coleoptera | Chrysomelidae | キヌツヤミズクサハムシ | <i>Plateumaris sericea</i> |
| | Coleoptera | Coccinellidae | カメノコテントウ | <i>Aiolocaria hexaspilota</i> |
| | Coleoptera | Coccinellidae | ナナホシテントウ | <i>Coccinella septempunctata</i> |
| | Coleoptera | Nitidulidae | ケシクスイ科 sp | Nitidulidae spp. |
| | Coleoptera | Elateridae | コメツクムシ科 sp | Elateridae spp. |
| | Coleoptera | Curculionidae | ゾウムシ (小) | Curculionidae spp. |
| | Coleoptera | Scraptidae | ハナノミダマシ科 sp | Scraptidae spp. |
| | Hemiptera | Miridae | カスミカメ sp | Miridae spp. |
| | Hemiptera | Miridae | ナカグロカスミカメ | <i>Adelphocoris suturalis</i> |
| | Hemiptera | Acanthosomatidae | クロヒメツノカメムシ | <i>Elasmucha amurensis</i> |
| | Lepidoptera | 不明 | ガ | Lepidoptera spp. |
| | Lepidoptera | 不明 | ガ (小) | Lepidoptera spp. |
| | Lepidoptera | Lycaenidae | シジミチョウ科 sp | Lycaenidae spp. |
| | Lepidoptera | Hesperiidae | セセリチョウ科 sp | Hesperiidae spp. |
| | Lepidoptera | Nymphalidae | タテハチョウ科 sp | Nymphalidae spp. |
| | Lepidoptera | Nymphalidae | コヒオドシ | <i>Aglais urticae</i> |
| | Lepidoptera | Nymphalidae | ヒョウモンチョウ sp | Nymphalidae spp. |
| | Lepidoptera | Pieridae | モンキチョウ | <i>Eurema hecabe</i> |
| | Mecoptera | Panorpidae | シリアゲムシ sp | Panorpidae spp. |
| | Trichoptera | 不明 | トビケラ sp | Trichoptera spp. |

| Site | Order | Family | Japanese name | Family/Species |
|------|-------------|------------------|----------------|---|
| S3 | Hymenoptera | Apidae | アイヌヒメマルハナバチ | <i>Bombus beaticola moshkarareppus</i> |
| | Hymenoptera | Apidae | アカマルハナバチ | <i>Bombus hypnorum koroppokkrus</i> |
| | Hymenoptera | Apidae | エンゾオマルハナバチ | <i>Bombus hypocrita sapporoensis</i> |
| | Hymenoptera | Apidae | エントラマルハナバチ | <i>Bombus diversus tersatus</i> |
| | Hymenoptera | Halictidae | シオカワコハナバチ | <i>Lasioglossum (Evylaeus) baleicum</i> |
| | Hymenoptera | Andrenidae | ホッカイヒメハナバチ | <i>Andrena (Oreomelissa) coitana pilosodorata</i> |
| | Hymenoptera | Andrenidae | ヤマテヒメハナバチ | <i>Andrena (Andrena) maukensis</i> |
| | Hymenoptera | Colletidae | ヤマノメンハナバチ | <i>Hylaeus (Prosopis) confusus</i> |
| | Hymenoptera | Eumenidae | シプヤスジドロバチ | <i>Ancistrocerus trifasciatus shibuyai</i> |
| | Hymenoptera | Vespidae | シロオビホオナガズメバチ | <i>Dolichovespula norvegicoides</i> |
| | Hymenoptera | Vespidae | ホオナガズメバチ属 sp | Vespidae spp. |
| | Hymenoptera | Philanthidae | ツチスガリ sp | Philanthidae spp. |
| | Hymenoptera | Crabronidae | ギングチバチ sp | Crabronidae spp. |
| | Hymenoptera | Tenthredinidae | アオハバチ | Tenthredinidae spp. |
| | Hymenoptera | Tenthredinidae | タカネアオハバチ | <i>Tenthredo subolivacea</i> |
| | Hymenoptera | Tenthredinidae | コシアカハバチ属 sp | Tenthredinidae spp. |
| | Hymenoptera | Gasteruptionidae | オオコンボウヤセバチ | <i>Gasteruption thomsoni</i> |
| | Hymenoptera | Ichneumonidae | ヒメバチ科 sp | Ichneumonidae spp. |
| | Diptera | Syrphidae | オオヨコモンヒラタアブ | <i>Leucozona (Ischyrosyrphus) glaucius</i> |
| | Diptera | Syrphidae | オビホソヒラタアブ | <i>Meliscaeva cinctella</i> |
| | Diptera | Syrphidae | カオグロオオモブトハナアブ | <i>Matsumya nigrofacies</i> |
| | Diptera | Syrphidae | キイロナミホシヒラタアブ | <i>Syrphus vitripennis</i> |
| | Diptera | Syrphidae | クロツヤヒラアシヒラタアブ | <i>Platycheirus (Platycheirus) urakawensis</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ケヒラタアブ | <i>Syrphus torvus</i> |
| | Diptera | Syrphidae | タカネクチグロヒラタアブ | <i>Parasyrphus makarkini</i> |
| | Diptera | Syrphidae | タカネムツモンホソヒラタアブ | <i>Melangyna (Melangyna) coei</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ナガハナアブ族 sp | Syrphidae spp. |
| | Diptera | Syrphidae | ナミハナアブ | <i>Eristalis (Eristalis) tenax</i> |
| | Diptera | Syrphidae | フタスジヒラタアブ | <i>Dasyrphus bilineatus</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ホシツヤヒラタアブ | <i>Melanostoma scalare</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ホソツヤヒラタアブ | <i>Melanostoma mellinum</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ホソヒラタアブ | <i>Episyrphus (Episyrphus) balteatus</i> |
| | Diptera | Syrphidae | マガイヒラタアブ | <i>Matsumya nigrofacies</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ヨツボシヒラタアブ | <i>Xanthandrus comtus</i> |
| | Diptera | Muscidae | イエバエ科 sp | Muscidae spp. |

| Site | Order | Family | Japanese name | Family/Species |
|-------------|-------------|---------------|------------------|---|
| S3 | Diptera | Empididae | オドリバエ (大) | Empididae spp. |
| | Diptera | Empididae | オドリバエ科 sp | Empididae spp. |
| | Diptera | Clusiidae | クチキバエ科 sp | Clusiidae spp. |
| | Diptera | Calliphoridae | クロバエ科 sp | Calliphoridae spp. |
| | Diptera | Bibionidae | ケバエ科 sp | Bibionidae spp. |
| | Diptera | Sepsidae | ツヤホソバエ科 sp | Sepsidae spp. |
| | Diptera | Helomyzidae | トゲハネバエ科 sp | Helomyzidae spp. |
| | Diptera | Anthomyiidae | ハナバエ科 sp | Anthomyiidae spp. |
| | Diptera | Stratiomyidae | ミズアブ科 sp | Stratiomyidae spp. |
| | Diptera | Tephritidae | ミバエ科 sp | Tephritidae spp. |
| | Diptera | Conopidae | メバエ | Conopidae spp. |
| | Diptera | Sciomyzidae | ヤチバエ科 sp | Sciomyzidae spp. |
| | Diptera | Tachinidae | ヤドリバエ (大) | Tachinidae spp. |
| | Diptera | Tachinidae | ヤドリバエ科 sp | Tachinidae spp. |
| | Coleoptera | Cantharidae | アオジョウカイ | <i>Themus cyanipennis</i> |
| | Coleoptera | Cantharidae | ジョウカイボン科 sp | Cantharidae spp. |
| | Coleoptera | Pyrochroidae | アカハネムシ | <i>Pseudopyrochroa vestiflua</i> |
| | Coleoptera | Chrysomelidae | イタヤハムシ | <i>Pyrrhalta fuscipennis</i> |
| | Coleoptera | Chrysomelidae | キヌツヤミズクサハムシ | <i>Plateumaris sericea</i> |
| | Coleoptera | Cerambycidae | オオハナカミキリ | <i>Konoa granulata</i> |
| | Coleoptera | Cerambycidae | ヤツボン似ハナカミキリ | Cerambycidae spp. |
| | Coleoptera | Cerambycidae | ヤツボンハナカミキリ | <i>Leptura annularis mimica</i> |
| | Coleoptera | Cerambycidae | ヨツスジハナカミキリ | <i>Leptura ochraceofasciata</i> |
| | Coleoptera | Oedemeridae | カミキリモドキ科 sp | Oedemeridae spp. |
| | Coleoptera | Oedemeridae | クロカミキリモドキ | <i>Ezonacerta nigripennis</i> |
| | Coleoptera | Nitidulidae | ケシクスイ科 sp | Nitidulidae spp. |
| | Hemiptera | Cicadellidae | ヨコバイ科 sp | Cicadellidae spp. |
| | Lepidoptera | 不明 | ガ (小) | Lepidoptera spp. |
| | Lepidoptera | 不明 | ガ (中) | Lepidoptera spp. |
| | Lepidoptera | Pieridae | シロチョウ科 sp | Pieridae spp. |
| | Lepidoptera | Pieridae | モンキチョウ | <i>Eurema hecabe</i> |
| | Lepidoptera | Sesiidae | フトモンコスカシバ | <i>Synanthedon scoliaeformis japonica</i> |
| | Lepidoptera | Hesperiidae | セセリチョウ科 sp | Hesperiidae spp. |
| Lepidoptera | Nymphalidae | タテハチョウ科 sp | Nymphalidae spp. | |
| Trichoptera | 不明 | トビケラ (小) | Trichoptera spp. | |

| Site | Order | Family | Japanese name | Family/Species |
|------|-------------|----------------|----------------|--|
| S4 | Hymenoptera | Apidae | アイヌヒメマルハナバチ | <i>Bombus beaticola moshkarareppus</i> |
| | Hymenoptera | Apidae | アカマルハナバチ | <i>Bombus hypnorum koroppokkrus</i> |
| | Hymenoptera | Apidae | エゾオオマルハナバチ | <i>Bombus hypocrita sapporoensis</i> |
| | Hymenoptera | Apidae | エゾナガマルハナバチ | <i>Bombus yezoensis</i> |
| | Hymenoptera | Apidae | セイヨウオオマルハナバチ | <i>Bombus terrestris</i> |
| | Hymenoptera | Apidae | エゾトラマルハナバチ | <i>Bombus diversus tersatus</i> |
| | Hymenoptera | Halictidae | シオカワコハナバチ | <i>Lasioglossum (Evyllaesus) baleicum</i> |
| | Hymenoptera | Halictidae | タカネコハナバチ | <i>Lasioglossum (Evyllaesus) calceatum</i> |
| | Hymenoptera | Andrenidae | ヒメハナバチ科 sp | Andrenidae spp. |
| | Hymenoptera | Vespidae | ヤドリホオナガスズメバチ | <i>Dolichovespula adulterina</i> |
| | Hymenoptera | Tenthredinidae | アオハバチ | Tenthredinidae spp. |
| | Hymenoptera | 不明 | コバチの仲間 (小) | Hymenoptera spp. |
| | Hymenoptera | Braconidae | コマユバチ科 sp | Braconidae spp. |
| | Hymenoptera | Ichneumonidae | ヒメバチ科 sp | Ichneumonidae spp. |
| | Diptera | Syrphidae | オビホソヒラタアブ | <i>Meliscaeva cinctella</i> |
| | Diptera | Syrphidae | カオスジヨコモシマハナアブ | <i>Eristalis (Eoseristalis) interrupta</i> |
| | Diptera | Syrphidae | オオヨコモシヒラタアブ | <i>Leucozona (Ischyrosyrphus) glaucius</i> |
| | Diptera | Syrphidae | クロツヤヒラアシヒラタアブ | <i>Platycheirus (Platycheirus) urakawensis</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ケヒラタアブ | <i>Syrphus torvus</i> |
| | Diptera | Syrphidae | シマハナアブ | <i>Eristalis (Eoseristalis) cerealis</i> |
| | Diptera | Syrphidae | シロスジベッコウハナアブ | <i>Volucella pellucens tabanoides</i> |
| | Diptera | Syrphidae | タカネムツモンホソヒラタアブ | <i>Melangyna (Melangyna) coei</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ニッコウヒラタアブ | <i>Asiodidea nikkoensis</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ヒメシロスジベッコウハナアブ | <i>Volucella thompsoni</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ヒメヨコジマナガハナアブ | <i>Temnostoma apiforme</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ホシツヤヒラタアブ | <i>Melanostoma scalare</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ホソツヤヒラタアブ | <i>Melanostoma mellinum</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ホソヒラタアブ | <i>Episyrphus (Episyrphus) balteatus</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ハナアブ科 sp | Syrphidae spp. |
| | Diptera | Syrphidae | ヨコジマナガハナアブ | <i>Temnostoma vespiforme</i> |
| | Diptera | Muscidae | イエバエ科 sp | Muscidae spp. |
| | Diptera | Empididae | オドリバエ (大) | Empididae spp. |
| | Diptera | Empididae | オドリバエ (中) | Empididae spp. |
| | Diptera | Empididae | オドリバエ科 sp | Empididae spp. |
| | Diptera | Lonchaeidae | クロツヤバエ科 sp | Lonchaeidae spp. |

| Site | Order | Family | Japanese name | Family/Species |
|------|-------------|-----------------|----------------|---------------------------------|
| S4 | Diptera | Bibionidae | ケバエ科 sp | Bibionidae spp. |
| | Diptera | Helomyzidae | トゲハネバエ科 sp | Helomyzidae spp. |
| | Diptera | Ceratopogonidae | ヌカカ科 sp | Ceratopogonidae spp. |
| | Diptera | Anthomyiidae | ハナバエ科 sp | Anthomyiidae spp. |
| | Diptera | Stratiomyidae | ミズアブ科 sp | Stratiomyidae spp. |
| | Diptera | Tephritidae | ミバエ科 sp | Tephritidae spp. |
| | Diptera | Conopidae | メバエ科 sp | Conopidae spp. |
| | Diptera | Sciomyzidae | ヤチバエ科 sp | Sciomyzidae spp. |
| | Diptera | Tachinidae | ヤドリバエ (中) | Tachinidae spp. |
| | Coleoptera | Cantharidae | アオジョウカイ | Themus cyanipennis |
| | Coleoptera | Cantharidae | ジョウカイボン | Lycocerus suturellus suturellus |
| | Coleoptera | Cantharidae | ジョウカイボン sp (小) | Cantharidae spp. |
| | Coleoptera | Cantharidae | ジョウカイボン科 sp | Cantharidae spp. |
| | Coleoptera | Scarabaeidae | アオアシナガハナムグリ | Aleurostictus subopacus |
| | Coleoptera | Cerambycidae | ハナカミキリ sp | Cerambycidae spp. |
| | Coleoptera | Oedemeridae | カミキリモドキ sp (小) | Oedemeridae spp. |
| | Coleoptera | Oedemeridae | カミキリモドキ科 sp | Oedemeridae spp. |
| | Coleoptera | Oedemeridae | クロアオカミキリモドキ | Oedemerina concolor |
| | Coleoptera | Oedemeridae | クロカミキリモドキ | Ezonacerta nigripennis |
| | Coleoptera | Nitidulidae | ケシキスイ sp | Nitidulidae spp. |
| | Coleoptera | Elateridae | コメツクムシ科 sp | Elateridae spp. |
| | Hemiptera | Miridae | ナカグロカスミカメ | Adelphocoris suturalis |
| | Lepidoptera | 不明 | ガ | Lepidoptera spp. |
| | Lepidoptera | 不明 | ガ (小) | Lepidoptera spp. |
| | Lepidoptera | Pieridae | シロチョウ sp | Pieridae spp. |
| | Lepidoptera | Hesperiidae | セセリチョウ科 | Hesperiidae spp. |
| | Lepidoptera | Nymphalidae | タテハチョウ科 sp | Nymphalidae spp. |
| | Trichoptera | 不明 | トビケラ (小) | Trichoptera spp. |

| Site | Order | Family | Japanese name | Family/Species |
|------|-------------|------------------|------------------------|--|
| S5 | Hymenoptera | Apidae | アイヌヒメマルハナバチ | <i>Bombus beaticola moshkarareppus</i> |
| | Hymenoptera | Apidae | アカマルハナバチ | <i>Bombus hypnorum koroppokkrus</i> |
| | Hymenoptera | Apidae | エゾオオマルハナバチ | <i>Bombus hypocrita sapporoensis</i> |
| | Hymenoptera | Apidae | エゾナガマルハナバチ | <i>Bombus yezoensis</i> |
| | Hymenoptera | Apidae | モリノキマダラハナバチ | <i>Nomada silvicola</i> |
| | Hymenoptera | Andrenidae | エゾトゲホオヒメハナバチ | <i>Andrena (Hoplandrena) macroceps</i> |
| | Hymenoptera | Andrenidae | タカネマメヒメハナバチ | <i>Andrena (Micrandrena) subopaka</i> |
| | Hymenoptera | Andrenidae | ヤナギヒメハナバチ | <i>Andrena (Plastandrena) transbaicalica</i> |
| | Hymenoptera | Andrenidae | ヤマテヒメハナバチ | <i>Andrena (Andrena) maukensis</i> |
| | Hymenoptera | Halictidae | オウレンヤドリコハナバチ | <i>Sphcodes coptis</i> |
| | Hymenoptera | Halictidae | シオカワコハナバチ | <i>Lasioglossum (Evyllaesus) baleicum</i> |
| | Hymenoptera | Halictidae | タカネコハナバチ | <i>Lasioglossum (Evyllaesus) calceatum</i> |
| | Hymenoptera | Halictidae | ヌプリコハナバチ | <i>Lasioglossum (Evyllaesus) nupricola</i> |
| | Hymenoptera | Halictidae | ヒゲナガコハナバチ | <i>Lasioglossum (Evyllaesus) vulsum</i> |
| | Hymenoptera | Halictidae | ヨイヤミコハナバチ | <i>Lasioglossum (Evyllaesus) caliginosum</i> |
| | Hymenoptera | Crabronidae | ギングチバチ | Crabronidae spp. |
| | Hymenoptera | Crabronidae | メスキングチ | <i>Ectemnius lapidarius</i> |
| | Hymenoptera | Eumenidae | ドロバチ科 sp | Eumenidae spp. |
| | Hymenoptera | Philanthidae | ナミツチスガリ | <i>Cerceris hortivaga</i> |
| | Hymenoptera | Vespidae | シロオビホオナガスズメバチ | Vespidae spp. |
| | Hymenoptera | Vespidae | ヤドリホオナガスズメバチ | Vespidae spp. |
| | Hymenoptera | Tenthredinidae | Tenthredella opaciceps | <i>Tenthredella opaciceps</i> |
| | Hymenoptera | Tenthredinidae | アオハバチ | Tenthredinidae spp. |
| | Hymenoptera | Tenthredinidae | オメガアオハバチ | <i>Tenthredo omega</i> |
| | Hymenoptera | Tenthredinidae | コシアカハバチ sp | Tenthredinidae spp. |
| | Hymenoptera | Tenthredinidae | タケダハバチ | <i>Tenthredo olivacea takedae</i> |
| | Hymenoptera | Tenthredinidae | ハバチ属 sp | Tenthredinidae spp. |
| | Hymenoptera | Tenthredinidae | ハバチ属 sp1 | Tenthredinidae spp. |
| | Hymenoptera | Tenthredinidae | ハバチ属 sp2 | Tenthredinidae spp. |
| | Hymenoptera | Tenthredinidae | ハバチ属 sp4 | Tenthredinidae spp. |
| | Hymenoptera | Tenthredinidae | ハバチ属 sp5 | Tenthredinidae spp. |
| | Hymenoptera | Cimbicidae | コンボウハバチ sp | Cimbicidae spp. |
| | Hymenoptera | Braconidae | コマユバチ科 sp | Braconidae spp. |
| | Hymenoptera | Gasteruptionidae | オオコンボウヤセバチ | <i>Gasteruption thomsoni</i> |
| | Hymenoptera | Ichneumonidae | ヒメバチ科 sp | Ichneumonidae spp. |

| Site | Order | Family | Japanese name | Family/Species |
|------|-------------|-----------------|----------------|--|
| S5 | Hymenoptera | 不明 | コバチの仲間 (小) | Hymenoptera spp. |
| | Diptera | Syrphidae | オオシマハナアブ | <i>Sericomyia sachalinica</i> |
| | Diptera | Syrphidae | オオヨコモンヒラタアブ | <i>Leucozona (Ischyrosyrphus) glaucius</i> |
| | Diptera | Syrphidae | オビホンヒラタアブ | <i>Meliscaeva cinctella</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ミナミヒメヒラタアブ | <i>Sphaerophoria indiana</i> |
| | Diptera | Syrphidae | キヒゲムツモンヒラタアブ | <i>Dasysyrphus venustus</i> |
| | Diptera | Syrphidae | クロツヤヒラアシヒラタアブ | <i>Platycheirus (Platycheirus) urakawensis</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ケヒラタアブ | <i>Syrphus torvus</i> |
| | Diptera | Syrphidae | コマバムツボシヒラタアブ | <i>Scaeva komabensis</i> |
| | Diptera | Syrphidae | タカネクチグロヒラタアブ | <i>Parasyrphus makarkini</i> |
| | Diptera | Syrphidae | タカネムツモンホンヒラタアブ | <i>Melangyna (Melangyna) coei</i> |
| | Diptera | Syrphidae | チシマムツモンホンヒラタアブ | <i>Melangyna (Melangyna) basarukini</i> |
| | Diptera | Syrphidae | チャバネクチグロヒラタアブ | <i>Parasyrphus lineolus</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ツماغロハナアブ | <i>Leucozona lucorum</i> |
| | Diptera | Syrphidae | トゲヒラアシヒラタアブ | <i>Platycheirus (Platycheirus) scutatus</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ナミハナアブ | <i>Eristalis (Eristalis) tenax</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ハナアブ科 sp | Syrphidae spp. |
| | Diptera | Syrphidae | ヒメヨコジマナガハナアブ | <i>Temnostoma apiforme</i> |
| | Diptera | Syrphidae | フタスジヒラタアブ | <i>Dasysyrphus bilineatus</i> |
| | Diptera | Syrphidae | フタホシヒゲナガハナアブ | <i>Chrysotoxum biguttatum</i> |
| | Diptera | Syrphidae | フタホシヒラタアブ | <i>Eupeodes (Eupeodes) corollae</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ベッコウハナアブ | <i>Volucella jeddona</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ホソツヤヒラタアブ | <i>Melanostoma mellinum</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ホソヒラタアブ | <i>Episyrphus (Episyrphus) balteatus</i> |
| | Diptera | Syrphidae | マガイヒラタアブ | <i>Matsumyia nigrofacies</i> |
| | Diptera | Syrphidae | マガタマモンヒラタアブ | <i>Syrphus annulifemur</i> |
| | Diptera | Syrphidae | マルヒラタアブ | <i>Didea fasciata</i> |
| | Diptera | Syrphidae | モトドマリハラボシヒラタアブ | <i>Melangyna (Melangyna) motodomariensis</i> |
| | Diptera | Syrphidae | ラップホシヒラタアブ | <i>Eupeodes (Lapposyrphus) lapponicus</i> |
| | Diptera | Anthomyiidae | ハナバエ科 sp | Anthomyiidae spp. |
| | Diptera | Bibionidae | ケバエ (小) | Bibionidae spp. |
| | Diptera | Bibionidae | ケバエ科 sp | Bibionidae spp. |
| | Diptera | Calliphoridae | クロバエ科 sp | Calliphoridae spp. |
| | Diptera | Ceratopogonidae | ヌカカ科 sp | Ceratopogonidae spp. |
| | Diptera | Conopidae | メバエ科 sp | Conopidae spp. |

| Site | Order | Family | Japanese name | Family/Species |
|------|-------------|----------------|----------------|----------------------------------|
| S5 | Diptera | Empididae | オドリバエ (大) | Empididae spp. |
| | Diptera | Empididae | オドリバエ (中) | Empididae spp. |
| | Diptera | Empididae | オドリバエ科 sp | Empididae spp. |
| | Diptera | Muscidae | イエバエ科 sp | Muscidae spp. |
| | Diptera | Scathophagidae | フンバエ科 sp | Scathophagidae spp. |
| | Diptera | Sciaridae | クロバネキノコバエ科 sp | Sciaridae spp. |
| | Diptera | Sciomyzidae | ヤチバエ科 sp | Sciomyzidae spp. |
| | Diptera | Simuliidae | ブユ科 sp | Simuliidae spp. |
| | Diptera | Tachinidae | ヤドリバエ (大) | Tachinidae spp. |
| | Diptera | Tachinidae | ヤドリバエ (中) | Tachinidae spp. |
| | Diptera | Tachinidae | ヤドリバエ科 sp | Tachinidae spp. |
| | Diptera | Tephritidae | ミバエ科 sp | Tephritidae spp. |
| | Coleoptera | Cantharidae | アオジョウカイ | <i>Themus cyanipennis</i> |
| | Coleoptera | Cantharidae | ジョウカイボン sp | Cantharidae spp. |
| | Coleoptera | Cantharidae | ジョウカイボン sp (小) | Cantharidae spp. |
| | Coleoptera | Cerambycidae | アカハナカミキリ | <i>Aredolpona succedanea</i> |
| | Coleoptera | Cerambycidae | ヤツボン似ハナカミキリ | Cerambycidae spp. |
| | Coleoptera | Oedemeridae | クロカミキリモドキ | <i>Ezonacerta nigripennis</i> |
| | Coleoptera | Chrysomelidae | イタヤハムシ | <i>Pyrrhalta fuscipennis</i> |
| | Coleoptera | Coccinellidae | ナナホシテントウ | <i>Coccinella septempunctata</i> |
| | Coleoptera | Elateridae | コメツクムシ科 sp | Elateridae spp. |
| | Coleoptera | Scarabaeidae | アオアシナガハナムグリ | <i>Aleurostictus subopacus</i> |
| | Hemiptera | Miridae | カスミカメムシ科 sp | Miridae spp. |
| | Hemiptera | Miridae | ナカグロカスミカメ | <i>Adelphocoris suturalis</i> |
| | Lepidoptera | Hesperiidae | セセリチョウ科 sp | Hesperiidae spp. |
| | Lepidoptera | Nymphalidae | コヒオドシ | <i>Aglais urticae</i> |
| | Lepidoptera | Nymphalidae | タテハチョウ科 sp | Nymphalidae spp. |
| | Lepidoptera | Pieridae | モンキチョウ | <i>Eurema hecabe</i> |
| | Lepidoptera | 不明 | ガ | Lepidoptera spp. |
| | Lepidoptera | 不明 | ガ (小) | Lepidoptera spp. |
| | Trichoptera | 不明 | トビケラ (小) | Trichoptera spp. |
| | Trichoptera | 不明 | トビケラ目 sp | Trichoptera spp. |

付表 1-3. 各訪花昆虫タイプの訪花頻度の標高変化に関する GLM の解析結果. サイトと年 (2015, 2016)を説明変数として解析を行った. AIC によるモデル選択を行った解析結果を示す.

| Variables | Coefficient | Std.Error | z value | P level |
|------------------------|-------------|-----------|---------|-----------|
| (a) マルハナバチ類 | | | | |
| Intercept (S1, 2015 年) | 1.12 | 0.22 | 5.20 | <0.001*** |
| S2 | 0.33 | 0.26 | 1.28 | 0.2 |
| S3 | -0.50 | 0.27 | -1.85 | 0.06+ |
| S4 | -1.68 | 0.30 | -5.65 | <0.001*** |
| S5 | 1.01 | 0.26 | 3.94 | <0.001*** |
| 2016 年 | 0.73 | 0.18 | 4.13 | <0.001*** |
| (b) 単独性ハナバチ類 | | | | |
| Intercept (S1) | 2.11 | 0.27 | 7.86 | <0.001*** |
| S2 | 1.08 | 0.38 | 2.87 | 0.004** |
| S3 | -1.32 | 0.39 | -3.39 | <0.001*** |
| S4 | -2.66 | 0.42 | -6.30 | <0.001*** |
| S5 | -0.62 | 0.39 | -1.60 | 0.11 |
| (c) 狩りバチ類 | | | | |
| Intercept (S1, 2015 年) | -1.94 | 0.58 | -3.34 | <0.001*** |
| S2 | 3.62 | 0.64 | 5.69 | <0.001*** |
| S3 | 2.73 | 0.64 | 4.23 | <0.001*** |
| S4 | 2.26 | 0.65 | 3.47 | <0.001*** |
| S5 | 3.27 | 0.64 | 5.11 | <0.001*** |
| 2016 年 | -0.79 | 0.30 | -2.66 | 0.008** |
| (d) 他のハチ類 | | | | |
| Intercept (S1) | -0.57 | 0.31 | -1.81 | 0.07+ |
| S2 | 0.69 | 0.42 | 1.65 | 0.099+ |
| S3 | -0.82 | 0.50 | -1.66 | 0.099+ |
| S4 | -0.76 | 0.49 | -1.55 | 0.12 |
| S5 | 2.57 | 0.40 | 6.41 | <0.001*** |

| Variables | Coefficient | Std.Error | z value | P level |
|------------------------|-------------|-----------|---------|-----------|
| (e) ハエ小 | | | | |
| Intercept (S1, 2015 年) | 2.40 | 0.39 | 6.15 | <0.001*** |
| S2 | 1.50 | 0.48 | 3.10 | 0.002** |
| S3 | -0.38 | 0.49 | -0.77 | 0.44 |
| S4 | -1.69 | 0.51 | -3.33 | <0.001*** |
| S5 | 0.19 | 0.49 | 0.40 | 0.69 |
| 2016 年 | -1.45 | 0.32 | -4.59 | <0.001*** |
| (f) ハエ中 | | | | |
| Intercept (S1, 2015 年) | 2.72 | 0.24 | 11.12 | <0.001*** |
| S2 | -0.09 | 0.30 | -0.30 | 0.77 |
| S3 | -0.59 | 0.30 | -1.92 | 0.05+ |
| S4 | -1.61 | 0.31 | -5.21 | <0.001*** |
| S5 | 0.14 | 0.30 | 0.47 | 0.64 |
| 2016 年 | 0.59 | 0.20 | 2.97 | 0.003** |
| (g) ハエ大 | | | | |
| Intercept (S1) | -0.05 | 0.32 | -0.15 | 0.88 |
| S2 | 1.44 | 0.43 | 3.35 | <0.001*** |
| S3 | 0.70 | 0.44 | 1.62 | 0.11 |
| S4 | 0.60 | 0.44 | 1.37 | 0.17 |
| S5 | 2.33 | 0.43 | 5.45 | <0.001*** |
| (h) ハナアブ類 | | | | |
| Intercept (S1, 2015 年) | 3.37 | 0.30 | 11.32 | <0.001*** |
| S2 | 0.48 | 0.37 | 1.29 | 0.2 |
| S3 | -0.36 | 0.37 | -0.96 | 0.34 |
| S4 | -1.00 | 0.37 | -2.67 | 0.007** |
| S5 | 1.11 | 0.37 | 2.97 | 0.003** |
| 2016 年 | -1.09 | 0.24 | -4.56 | <0.001*** |
| (i) チョウ類 | | | | |
| Intercept (S1, 2015 年) | 0.18 | 0.31 | 0.56 | 0.57 |
| S2 | 0.52 | 0.38 | 1.37 | 0.17 |
| S3 | -0.32 | 0.41 | -0.79 | 0.43 |
| S4 | -1.01 | 0.44 | -2.27 | 0.02* |
| S5 | 0.55 | 0.38 | 1.43 | 0.15 |
| 2016 年 | -0.54 | 0.25 | -2.11 | 0.03* |

| Variables | Coefficient | Std.Error | z value | P level |
|----------------|-------------|-----------|---------|-----------|
| (j) 甲虫類 | | | | |
| Intercept (S1) | 1.80 | 0.25 | 7.12 | <0.001*** |
| S2 | -0.85 | 0.37 | -2.33 | 0.02* |
| S3 | -2.12 | 0.39 | -5.37 | <0.001*** |
| S4 | -2.31 | 0.40 | -5.78 | <0.001*** |
| S5 | -1.49 | 0.38 | -3.93 | <0.001*** |

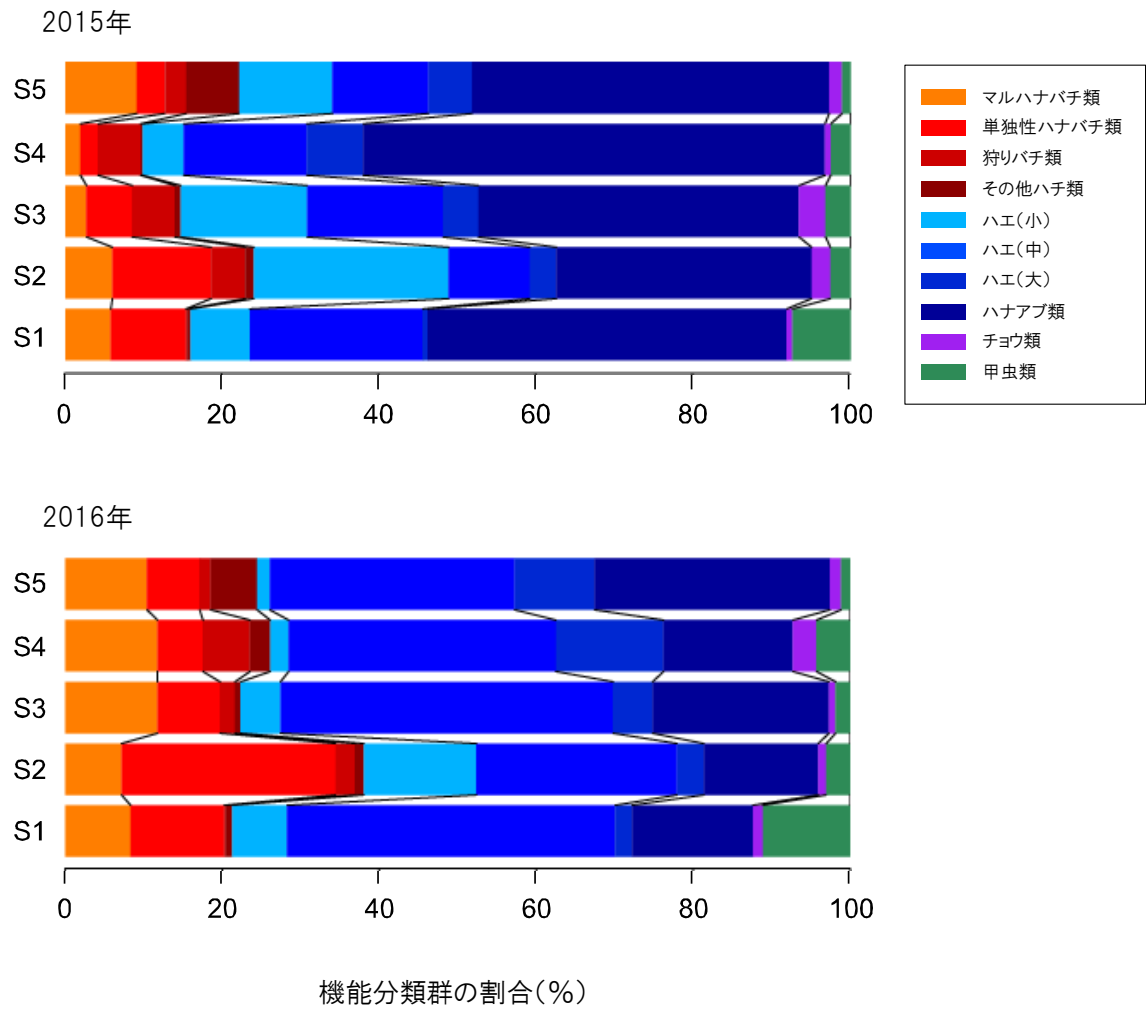


図1-1. 訪花性昆虫の機能分類群毎の割合.

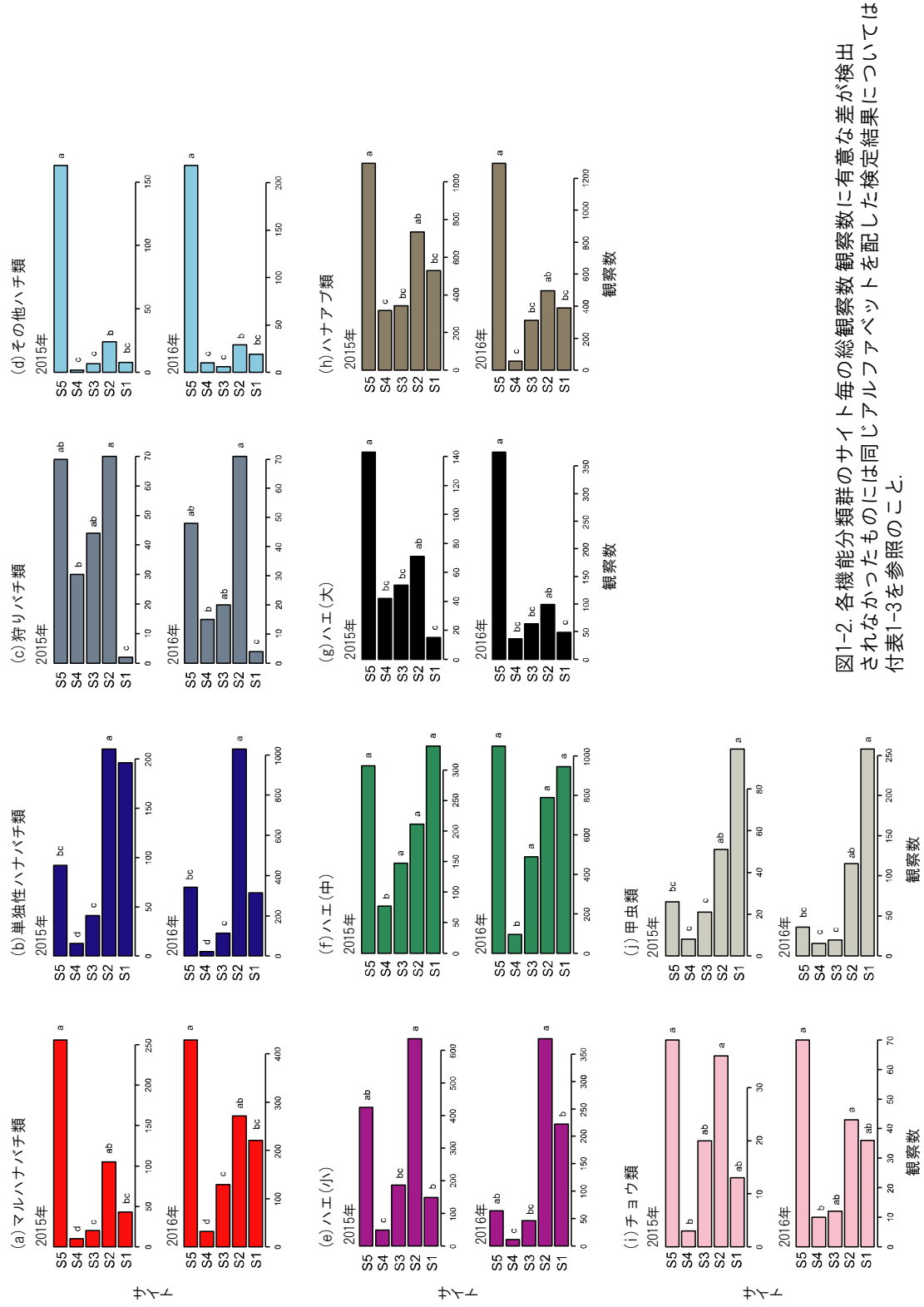


図1-2. 各機能分類群のサイト毎の総観察数 観察数に有意な差が検出されなかったものには同じアルファベットを配した検定結果については付表1-3を参照のこと。

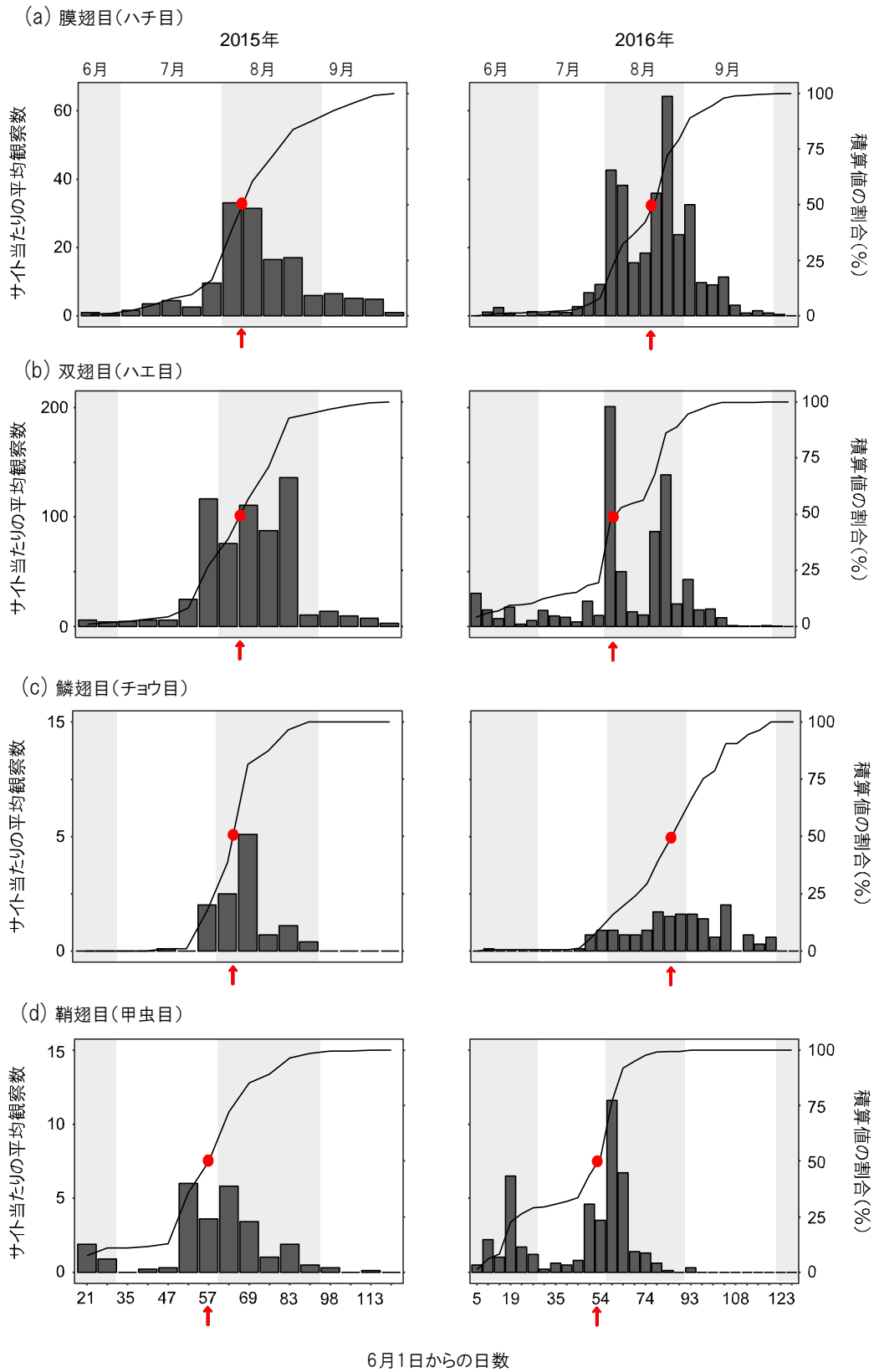


図1-3. 各目レベルの観察頻度の季節変化。サイト当たりの平均観察数はヒストグラム(左側のy軸)、積算した観察数の割合は折れ線(右側のy軸)で示した。赤色の矢印は、観察数の中央値に位置する日を示す。

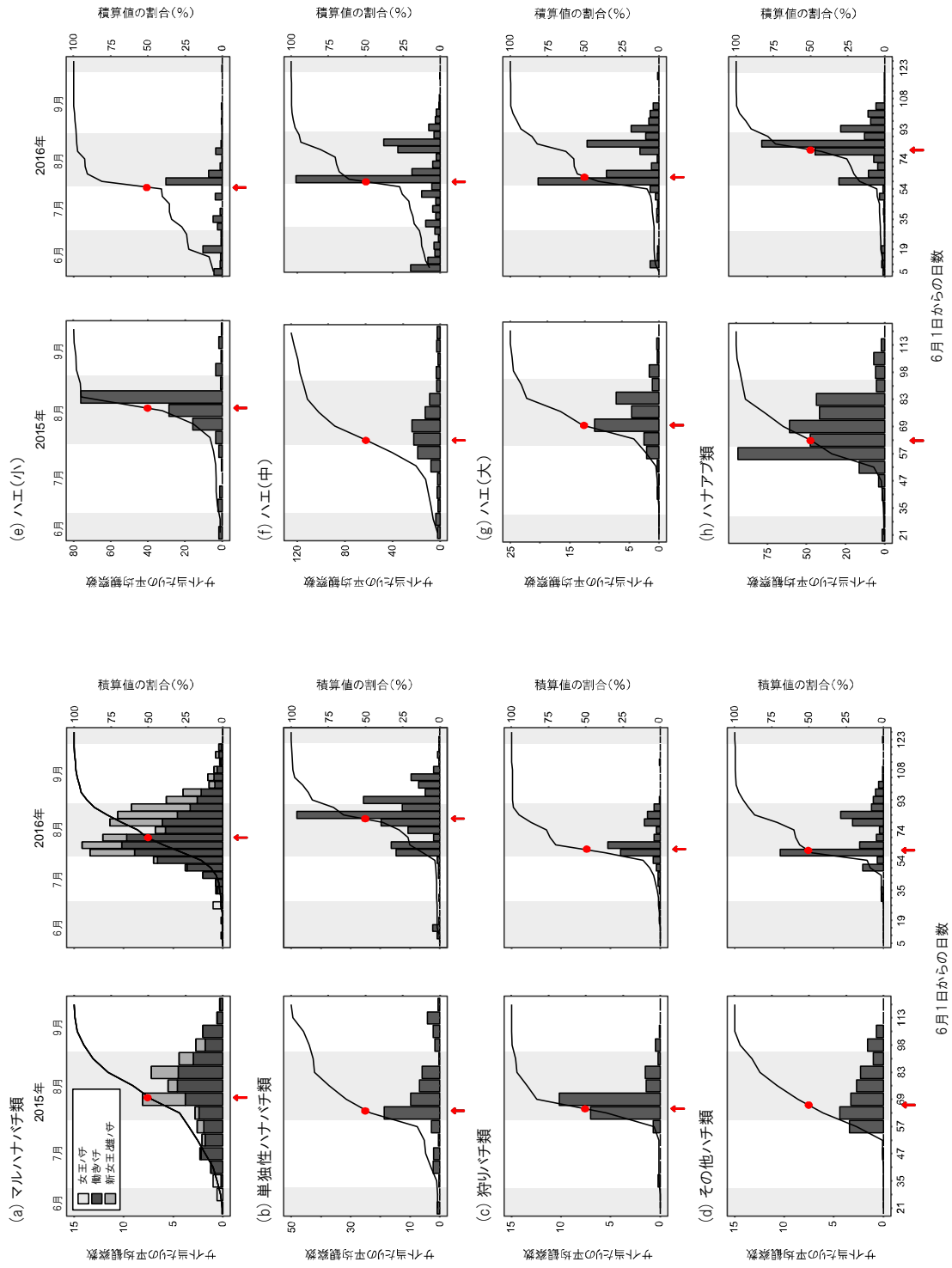
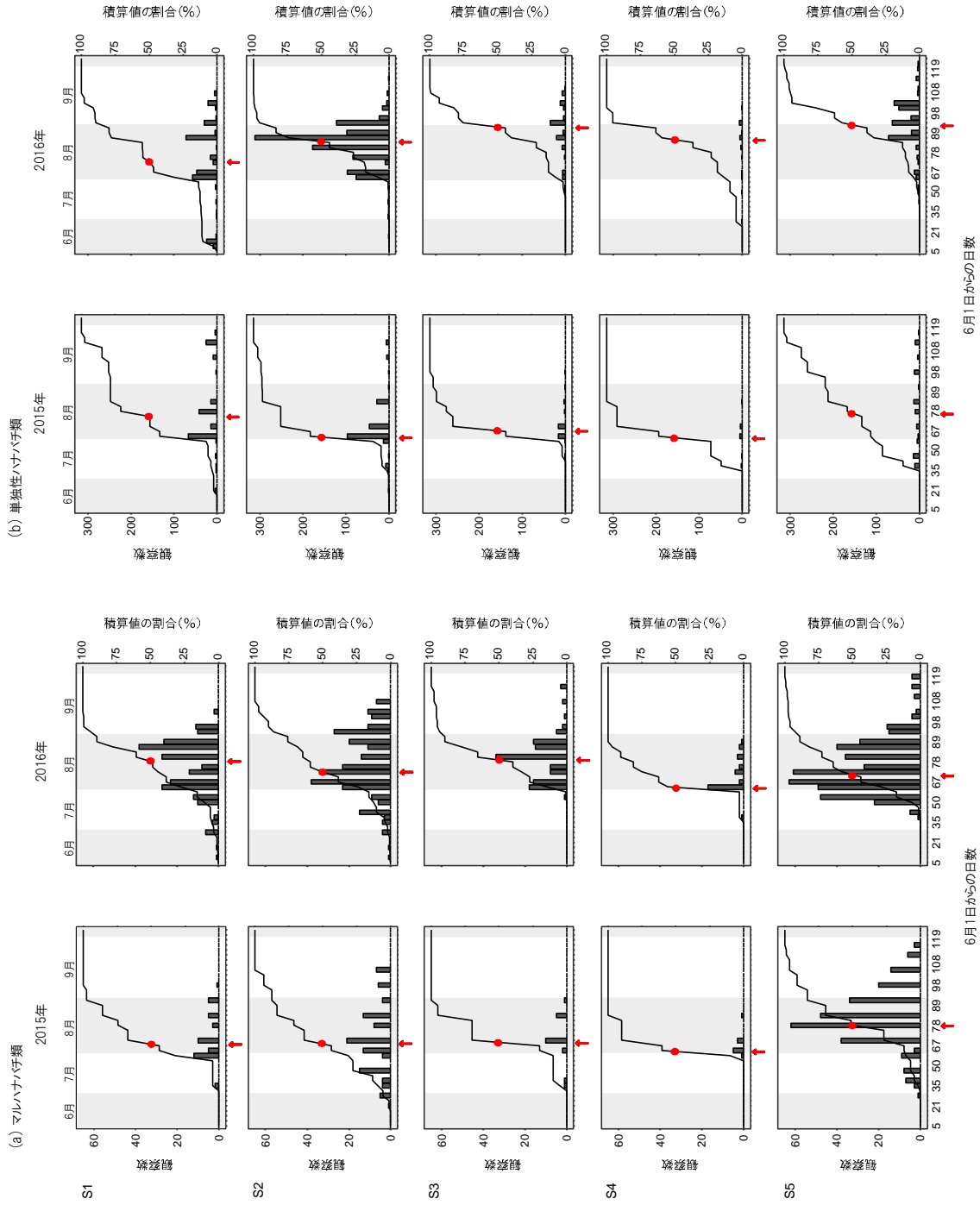
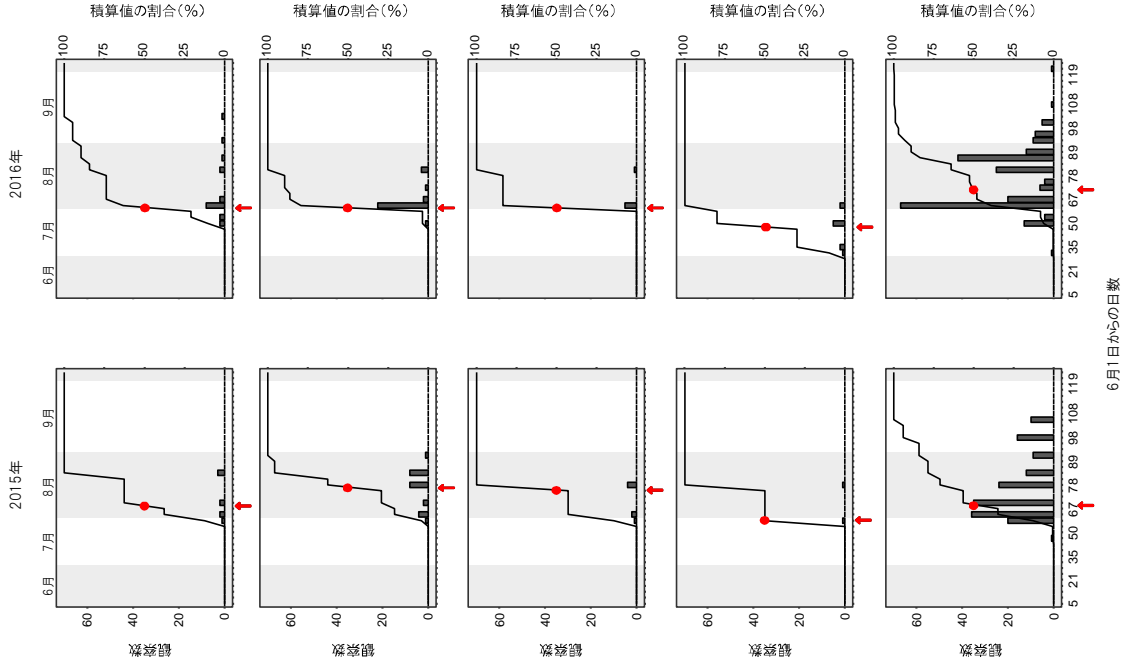


図1-4. 各機能分類の観察頻度の季節変化。サイト当たりの平均観察数はヒストグラム、積算した観察数の割合は折れ線(右側の軸)で示した。赤色の矢印は、観察数の中央値に位置する日を示す。

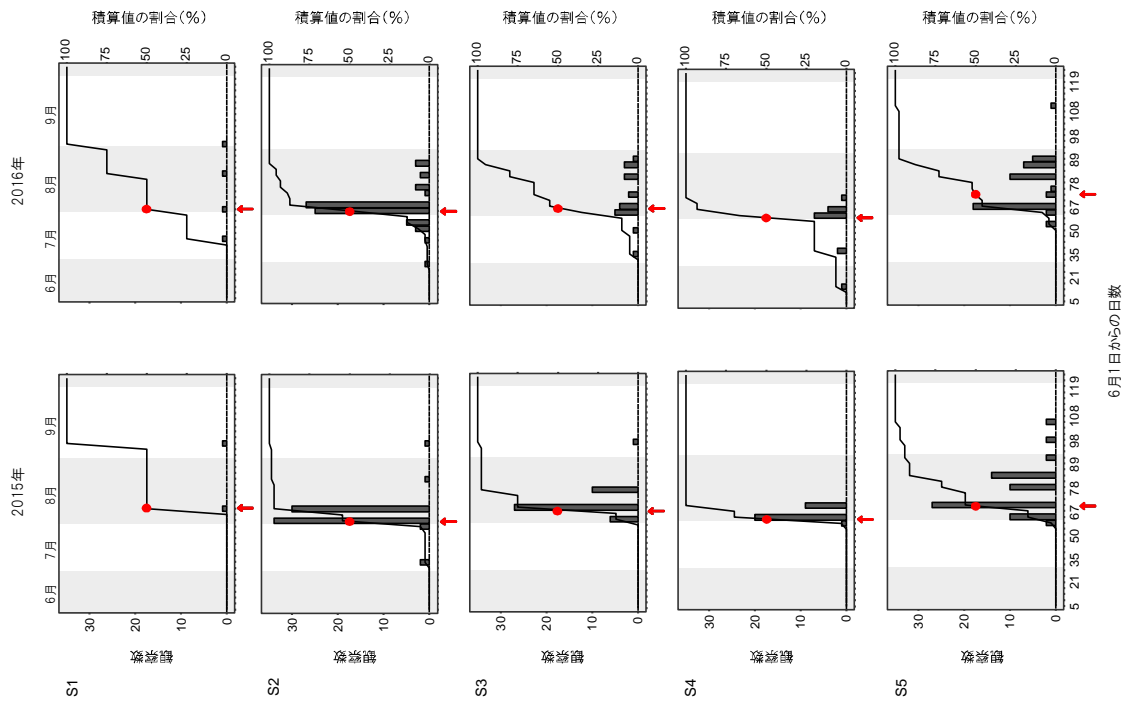


付図1-1. 各機能分類群のサイト毎の観察頻度の季節変化。観察数はヒストグラム(左側のy軸)、積算した観察数の割合は折れ線(右側のy軸)で示した。赤色の矢印は、観察数の中央値に位置する日を示す。

(d) その他ハチ類

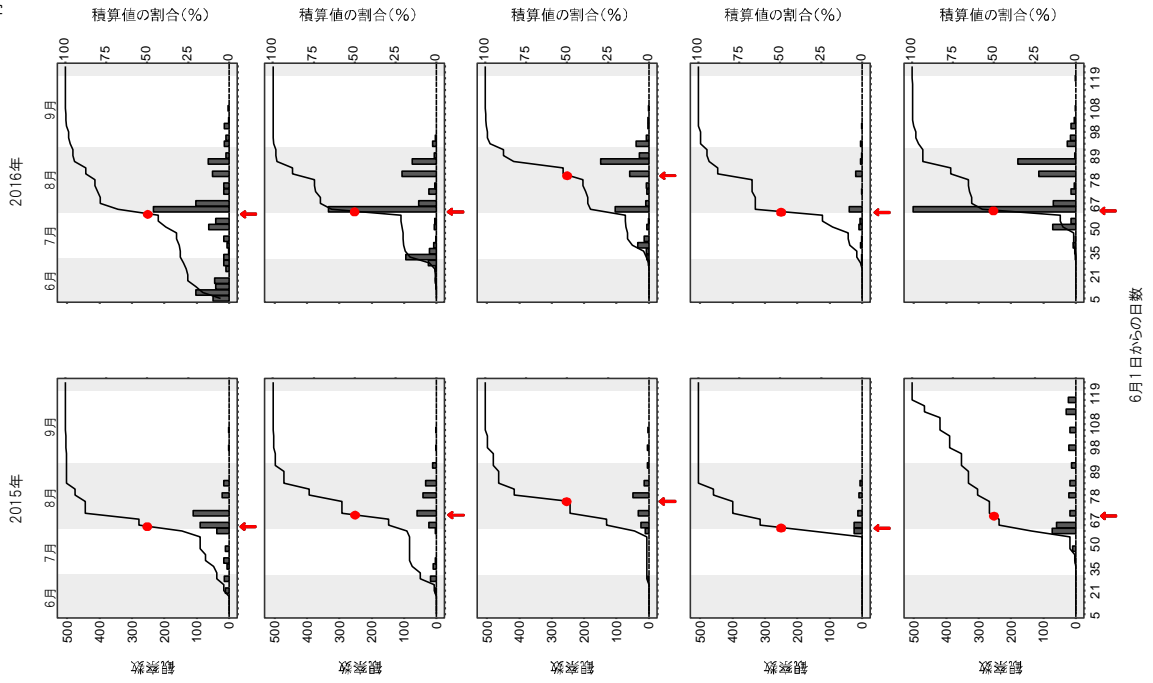


(c) 狩りハチ類

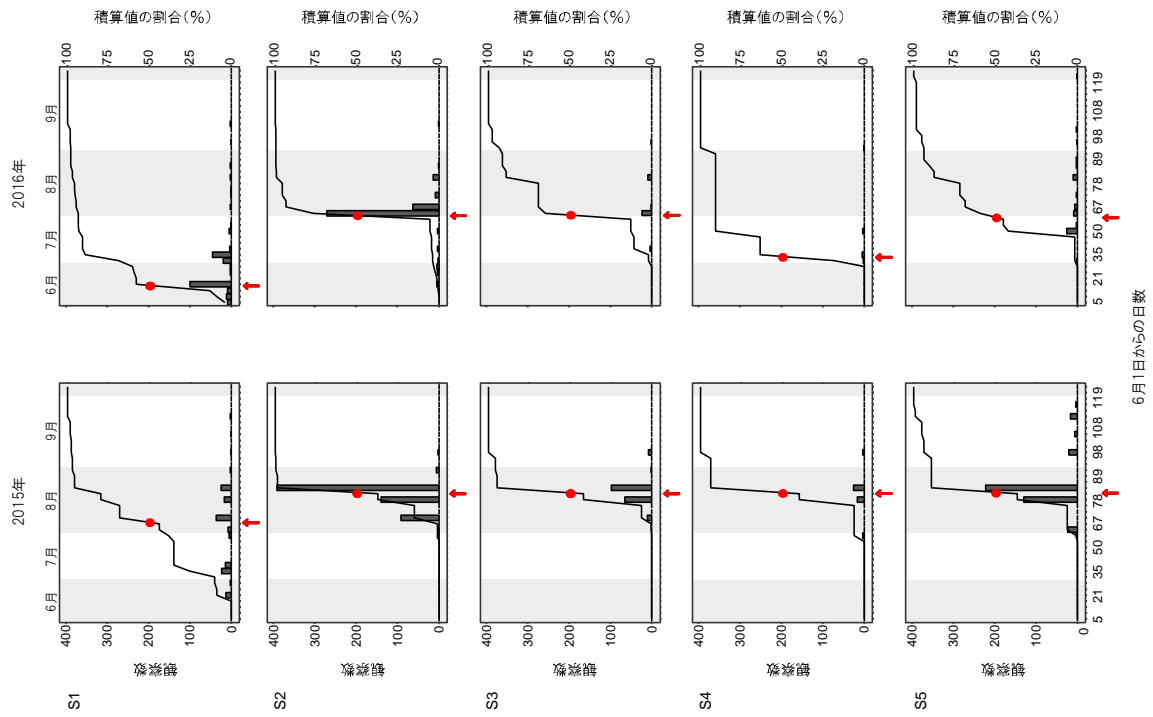


付図1-e, f

(f) ハエ(中)

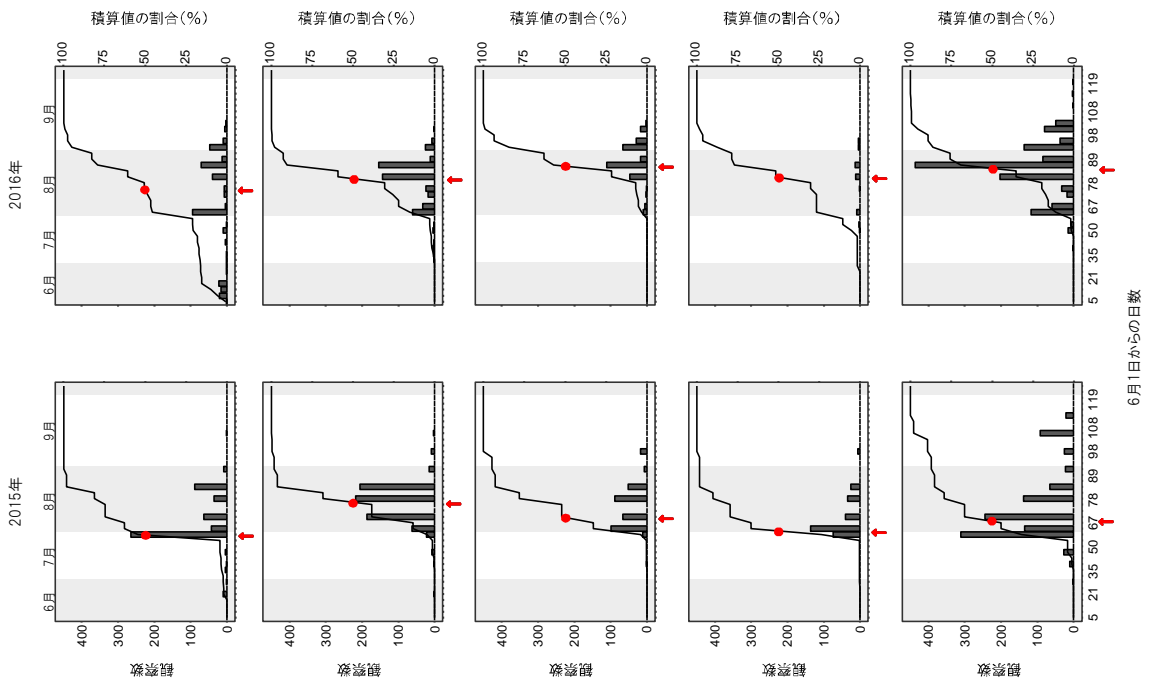


(e) ハエ(小)

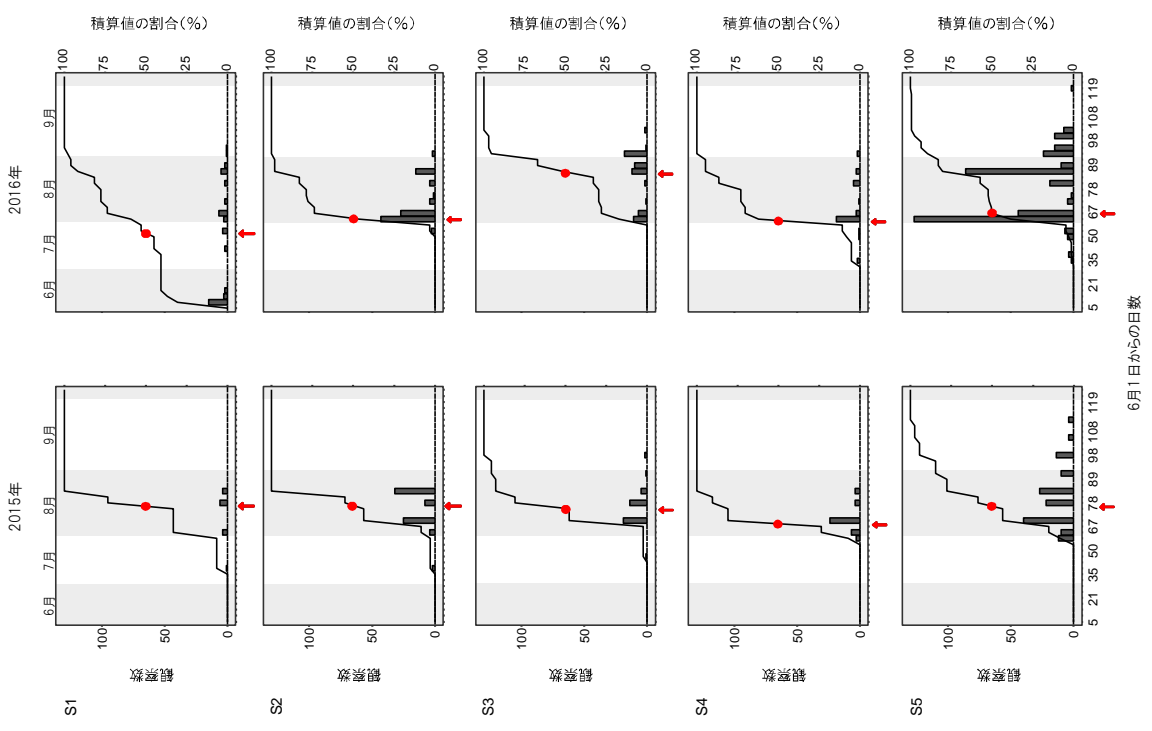


付図1-1.g, h

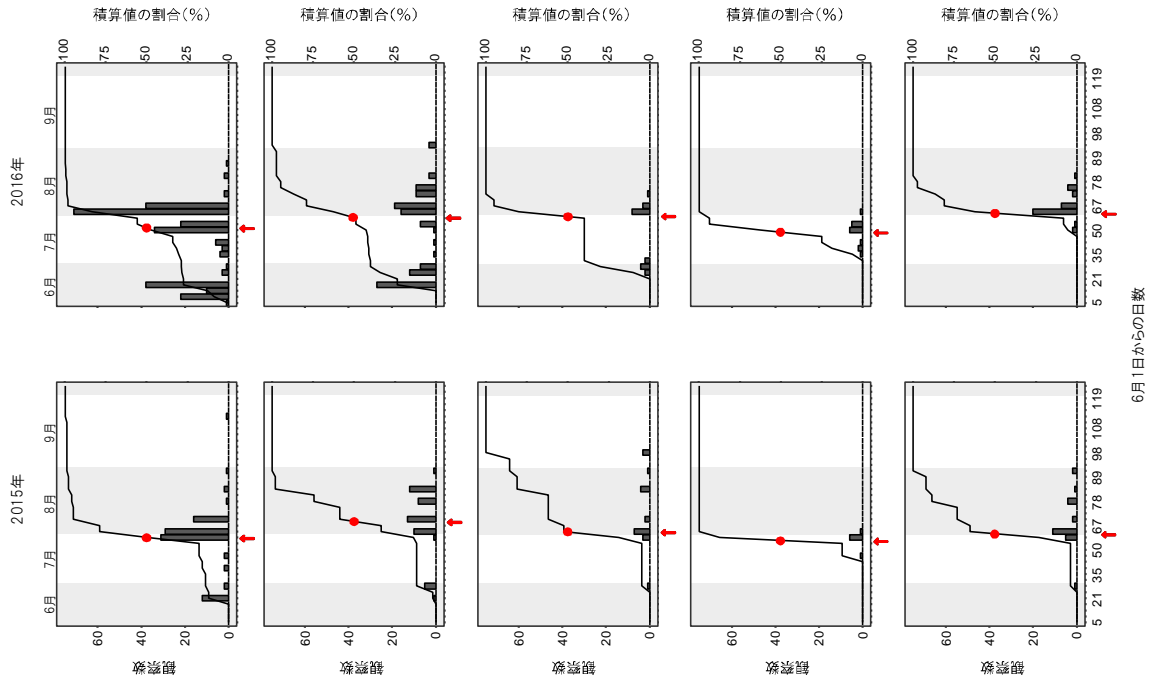
(h) ハナヅ類



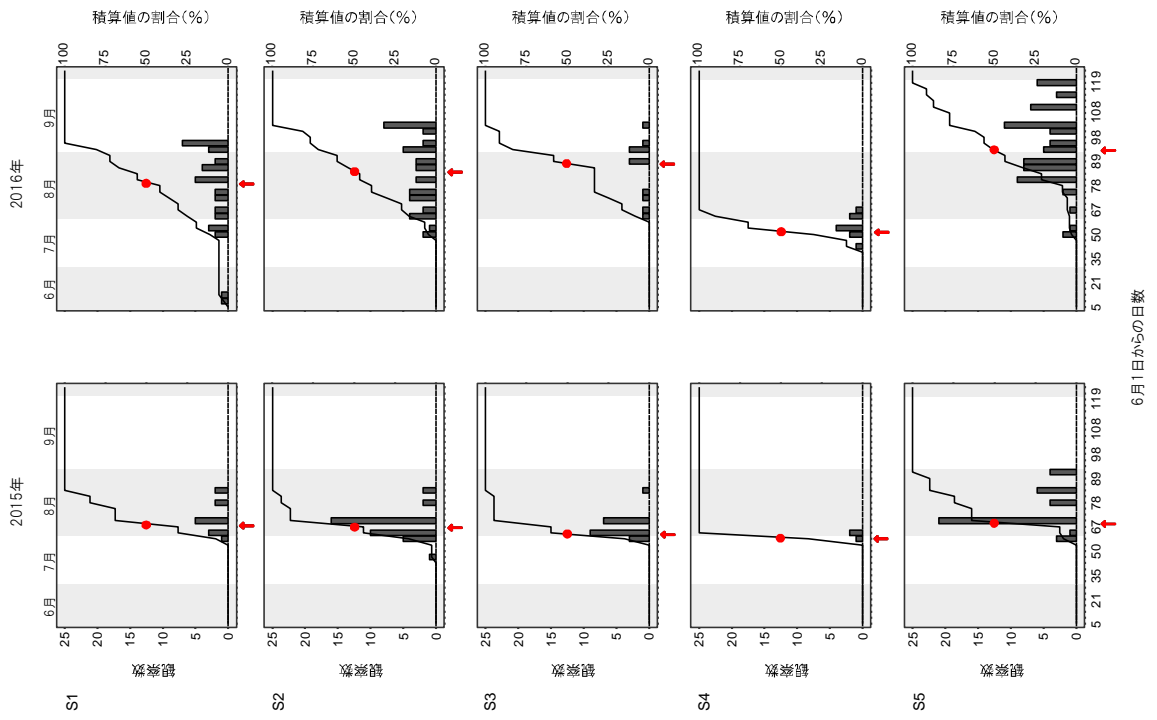
(g) ハエ(大)



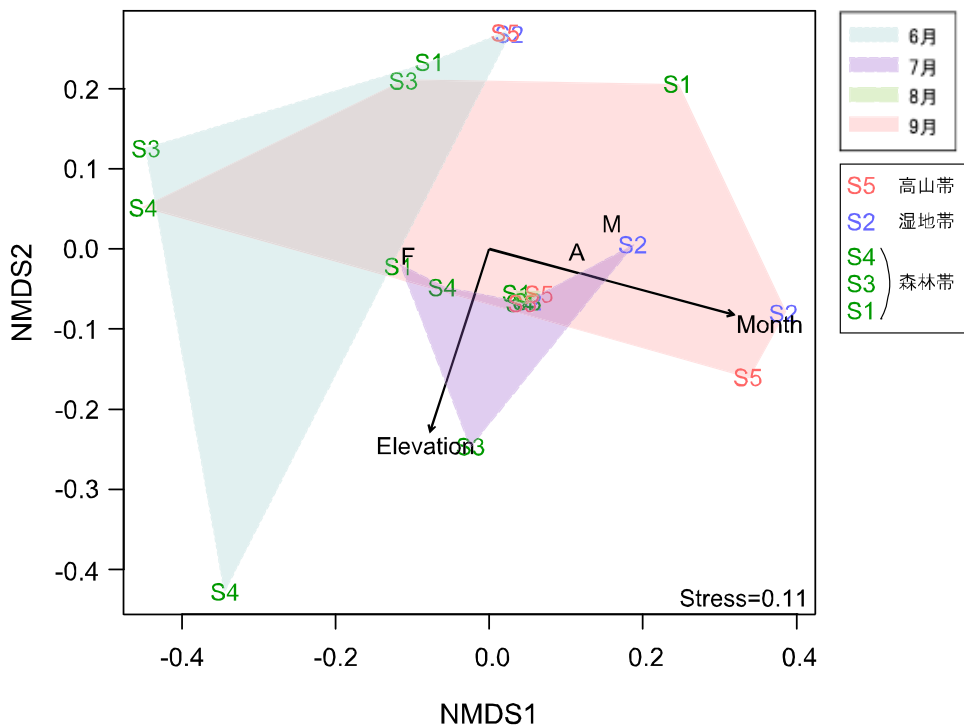
(i) 甲虫類



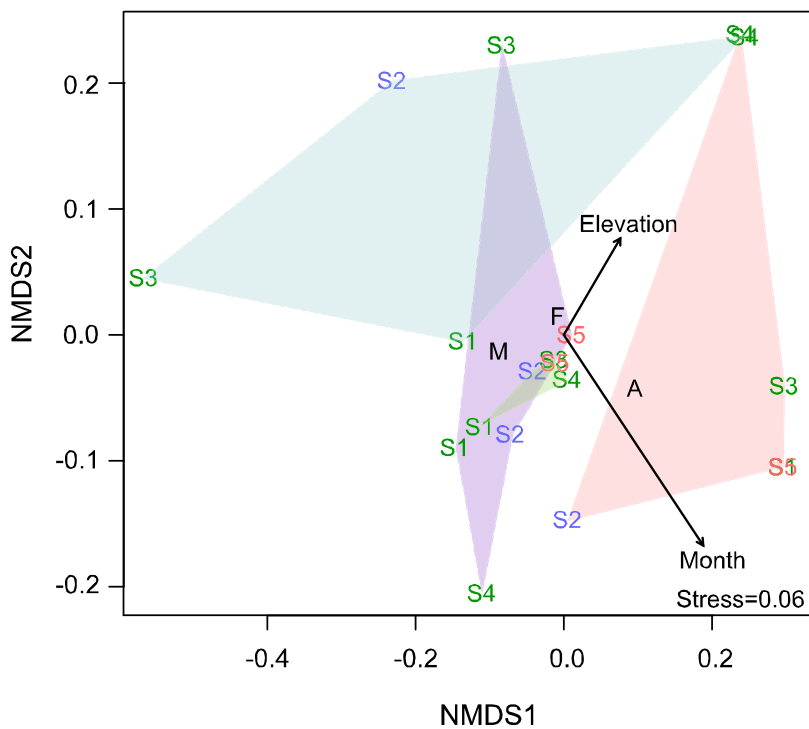
(i) チョウ類



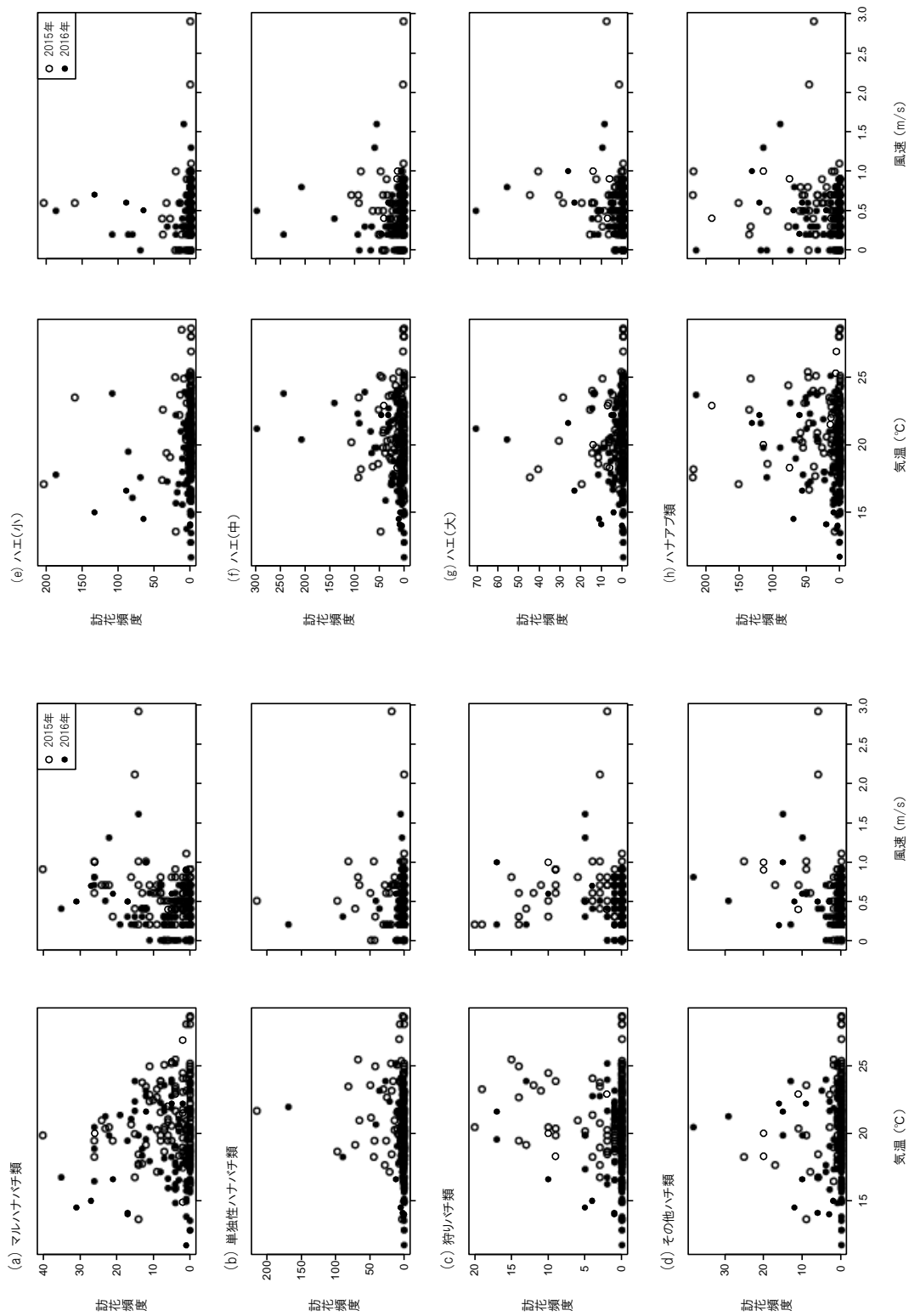
(a) 2015年



(b) 2016年

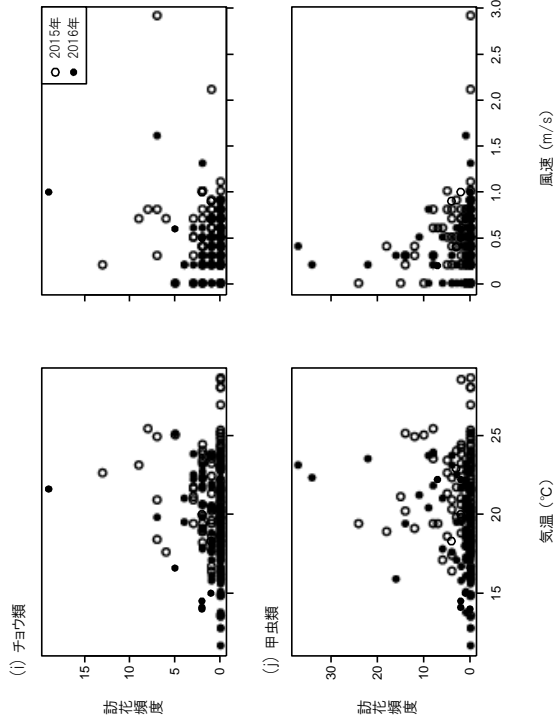


付図1-2. Chao指数によるサイト間の訪花昆虫組成(機能分類群レベル)の非類似度に基づいて作成したNMDS。Fは森林帯、Mは高層湿原、Aは高山帯を示す。各サイトの色の濃さは、季節の進行度合いを表す。



付図1-3. 6月から9月までの各機能分類群の観察頻度と気温、風速の関係。

付図1-3 i, j



第2章 森林帯－高山帯エコトーンにおける植物群集の開花構造

2.1 はじめに

多雪地域の山岳生態系において、植物の開花パターンは雪解け時期や気温に強く規定されている(Holway and Word 1965; Molau et al. 2005; Kudo 2006)。雪解け時期は、植物の生育開始時期に直接影響する。また、植物の開花フェノロジーは種に固有の温度要求性に強く決定づけられるため、生育場所の温度環境に強く依存する(Kudo and Suzuki 1999; Huelber et al. 2006; Wipf 2010; 工藤・横須賀 2012)。山岳地域では複雑な地形を反映して、積雪量や雪解け時期は場所によって大きく異なる。風が強く積雪の少ない尾根沿いに形成される風衝地では、植物の生育期間は温度によってのみ影響されるのに対し、雪の吹きだまりとなる窪地や風下斜面に形成される雪田環境では、植物の生育期間や開花時期は雪解け時期によって決まる(Kudo and Hirao 2006)。このように、ハビタットの不均質な山岳生態系では、積雪分布の不均一性が開花構造に強く作用する。

一方で、植物の開花構造は花粉媒介昆虫の分布や季節性にも影響されるかも知れない(Rathcke and Lacey 1985; Kochmer and Handel 1986)。第1章では、標高よりもオープンなハビタットの存在が訪花性昆虫頻度に影響を及ぼしていることが示された。また、訪花性昆虫の頻度は開花量と強い相関があり、オープンハビタットでは花資源量が多いと推察される。一方で、植物群集内に花粉媒介昆虫を獲得するための種間競争が作用する場合、それぞれの種の送粉成功が最大化するように開花時期を調節するように選択圧が作用すると予想される(Rathcke and Lacey 1985)。そして、その選択圧は植物群集全体の開花構造にも影響するはずである。また、選択圧の強さは、植物が依存している花粉媒介昆虫のタイプによって異なるかも知れない。高山生態系や北方圏生態系で特に重要な花粉媒介昆虫であるマルハナバチは、その時々で特定の種を選んで訪花する習性（定花性）があ

り、花粉の輸送能力が高い(Heinrich 1979; Bingham and Orthner 1998; Willmer 2011)。そのため、このような生態系では多くの植物が花粉媒介をマルハナバチに依存しており、植物種間でマルハナバチの獲得競争が生じやすく、その結果ハチ媒花植物種間では開花時期の重なりが少ない連続的な開花が生じると考えられる(Pleasant 1980; Williams and Batzli 1982)。一方で、訪花する植物の選好性が低いとされるハエ類に受粉を依存するハエ媒花植物では、種間の開花重複が大きいとの報告がある(Yumoto 1986)。これは、多くの花が集まって咲くことにより、多くのハエ類を誘引できるからだと解釈されている。これに対して、多様な花粉媒介者を利用するジェネラリスト植物の開花特性には、訪花性昆虫を巡る競争が作用し難いかもしれない。その場合、これらの植物は訪花性昆虫の活性の高い時期に開花するのが有利となるだろう。第1章で示したように、生育期間が短く、季節性の明瞭な山岳生態系では、シーズン半ばの7~8月に多くの訪花性昆虫の活性が高まる。したがって、ハチ類とハエ類の双方に花粉媒介を依存しているジェネラリストの混合媒花植物では、シーズン半ばに開花が集中する可能性がある。

群集構成種の違いもまた、開花構造に影響する。大量に開花する優占種のフェノロジーは、地域生態系の開花構造に大きな影響を及ぼすだろう。例えば、北半球の高山生態系で優占するツツジ科低木は、開花量に大きな年変動があることがいくつかの研究で報告されている(Selås 2000; Kasagi and Kudo 2003; Krebs et al. 2009; Mizunaga and Kudo 2017)。ツツジ科植物の花の多くはマルハナバチなどのハチ類に頻繁に使用されるため、開花時期と開花量は訪花性昆虫群集の動態に強く作用する可能性がある。例えば、第1章でも考察したとおり、ホオナガスズメバチのハビタット利用はミヤマホツツジの開花量に強く影響を受けていた。群集スケールの開花構造(開花フェノロジーと花資源量)の決定要因を理解するためには、開花構造形成過程で作用する可能性がある生物的要因と非生物的要因を区別することが重要となる。そのための手段として、生育期間と気温が変化する標高傾度で、植物群集を媒花タイプに分けて比較することは意義がある。

本章では、森林帯-高山帯エコトーンにおける植物群集の開花構造を媒花タイプと関連づけて明らかにすることを目的とした。第一に、各媒花タイプの種数割合と開花量を、サイト間で比較した。第1章では、訪花性昆虫の機能分類群組成は標高・ハビタット間で異なることが明らかになったが、植物群集の媒花タイプ組成もそれに応答して変化するのかどうかを明らかにする。第二に、植物群集の開花イベント（開花開始日、開花ピーク、開花期間）を標高傾度に沿って比較した。標高とともに気温は低下し、生育期間は短縮されるので、開花開始日と開花ピーク時期は遅くなり、開花期間は短くなることが期待される。このような気象環境を反映した開花パターンが生じているのかどうかを確かめるのが目的である。第三に、開花の種間重複の程度を媒花タイプ間で比較した。標高とともに生育期間が減少していくのであれば、全体的な開花の種間重複は高標高で高まると予想される。一方で、先に述べたように種間の開花時期のオーバーラップは、媒花タイプ間で異なると予測される。ハチ媒花植物の開花の種間重複は標高を通して小さく、ハエ媒花植物の開花の種間重複は大きいかもしれない。一方で、ジェネラリストであるハチ・ハエ混合媒花植物では、開花の種間重複は最も大きくなるかもしれない。これらの仮説に基づいて、山岳生態系における開花構造の決定要因について考察を行った。

2.2 方法

花資源量の時空間変動

開花量調査は、2015年と2016年に行った。全長3.2 kmの登山道に配置したS1（標高1100 m）からS5（標高1600 m）のプロットを含めた標高傾度に沿って、21個の直径4 mの円形固定プロットを任意に設置した（図0-1）。プロット内に含まれるすべての虫媒花植物について、開花している種名と開花数を2015年はほぼ毎週、2016年はほぼ4日おきに記録することで、サイト内の花資源量の季節変動を定量化した。セリ科とキク科を除

くほとんどの植物種について、プロット内に現れる全花数を記録した。花サイズが微小で集合花として開花するオオハナウド・ミヤマセンキュウ・ハクサンボウフウなどのセリ科植物については小花序数を、コガネギクやチシマアザミなどのキク科植物については頭状花序（頭花）数を花のユニットとして記録した。また、固定プロット内の開花状況のみではサイト全体の開花状況の定量化ができないと判断した場合には、適宜プロット外の開花パッチに同型の円形プロットを設置して、補足データの収集を行った。2015年は6月中旬から9月下旬まで、2016年は6月初旬から10月初旬まで、それぞれ16週分と19週分の記録を蓄積した。

先行研究で得られた同地域の訪花性昆虫記録(Kudo 2016)と、今回の調査記録に基づき、サイト内で生育する虫媒花植物種をハチ媒花植物（膜翅目昆虫の訪花が全訪花の50%以上を占める）、ハエ媒花植物（双翅目昆虫の訪花が全訪花の50%以上を占める）、ハチ・ハエ混合媒花植物（膜翅目と双翅目昆虫の訪花が同程度）の3つの媒花タイプに分類した。訪花が見られなかった場合でも、先行研究で訪花性昆虫の記録がある植物種は、その記録に基づいて分類した。調査結果に基づくと、双翅目・膜翅目以外の昆虫による訪花は大変少なく、ほとんどの植物種が上記の3媒花タイプに分類された(表 2-1)。

データ解析

媒花タイプ組成のサイト間の比較: 植物の媒花タイプの種組成が、標高やハビタット間で変化するかを調べるため、2年間の調査で観察された植物種をそれぞれのサイト毎に集約し、サイト間でフリードマン検定による解析を行った。次に、開花構造の季節変化が標高やハビタット間で異なっているのかどうかを調べるため、開花植物種の群集類似度をサイト間で比較した。サイト間の開花構造の類似度を計算するために、vegan パッケージ(Oksanen et al. 2016)の Chao 指数での距離測定に基づいて、非計量多次元尺度構成法(NMDS)により開花構造を比較し、PERMANOVA で季節(月)、標高、ハビタットタイプ(森林帯、高層湿原、高山帯)、観察年

(2015年、2016年)を説明変数として検定を行った。また、植物の花資源量が標高やハビタット間で変化するのかを調べるため、MASS パッケージ (Venables and Ripley 2002) を用いて負の二項分布を仮定した一般化線形モデル (GLM) で解析を行った。サイト毎の調査日毎の各媒花タイプの合計開花量を、その媒花タイプが含まれていたプロット数で割った値を応答変数、サイト (S1, S2, S3, S4, S5)、媒花タイプ (ハチ、ハエ、ハチ・ハエ混合媒、媒花タイプ不明)、年 (2015年、2016年) を説明変数とした。GLM では、最も AIC の低いモデルを選択した。さらに、ハビタットの効果を除外して標高のみの効果を評価するために、森林帯 (S1, S3, S4) のデータを使用して同様の解析を行った。

種レベルの開花イベントならびに開花量の媒花タイプ・サイト間の比較: 植物群集構成種の開花イベントならびに開花量が、媒花タイプ間やサイト間で異なるかを解析した。開花イベント (開花開始日、開花ピーク、開花期間) は以下のように求めた。まず、各サイトの種毎に開花量の季節変化を相対的な割合として求め、カーネル密度推定を行った。カーネル密度推定の 95% 区間の始まりを開花開始日、中央値を開花ピーク、95% 区間の日数を開花期間とした。それぞれの種のプロットあたりの花生産量は、以下のように求めた。まず、各サイトにおいてその種が出現したプロット数と開花数の総和を求め、各調査週のプロットあたりの平均値を求める。次に、その種の開花期間を通してのプロットあたりの平均開花数を求め、その値にそのサイトの開花期間 (週) を乗じてシーズンを通しての花生産量とした。サイト、媒花タイプ (ハチ、ハエ、ハチ・ハエ混合媒)、年 (2015年、2016年) を説明変数とし、植物種をランダム変数とした。この際、種間に存在する系統的な影響を考慮するために、種をそれぞれの科で含有する階層構造をランダム効果に組み込んだ。解析は、R の lme4 パッケージ (Bates et al. 2015) を用いて、ガンマ分布と対数リンク関数を仮定した GLMM で解析を行った。GLMM ではそれぞれの開花イベントに対して、最も AIC が低くなるように、説明変数を選択した。

開花の種間重複の媒花タイプ・サイト間の比較: 開花の種間重複の程度が、媒花タイプ間やサイト間で異なるのかを調べるため、サイト毎に各植物種の開花のカーネル密度推定で求めた曲線の総当たりの2種間の重なりを Bhattacharyya 係数で求めた (Skjaerven et al. 2014)。Bhattacharyya 係数は以下の式(1)で計算される、0 から 1 までの値をとり、1 に近いほど2種の開花曲線は近似であると見なすことができる。

$$BC(p, q) = \int \sqrt{p(x)q(x)} dx \quad \dots\dots(式 1)$$

ここで、 $p(x)$ は種 p の開花曲線の関数、 $q(x)$ は種 q の開花曲線の関数を表す。

2.3 結果

5つのサイトで観察された虫媒花植物は合計 132 種であった(表 2-1)。訪花性昆虫相の観察に基づき、これらの種は 36 種のハチ媒花植物(27%)、36 種のハエ媒花植物(27%)、39 種のハチ・ハエ混合媒花植物(30%)に分類できた(表 2-2)。21 種については媒花タイプが不明(16%)であった。最も標高の低い S1 では植物の開花は 6 月初旬に始まったが、それ以外のサイトでは 6 月中旬以降に始まった。開花はどのサイトでも 9 月下旬まで続いたが、全体的に高山帯ではシーズン後半まで開花している種が多く見られた(図 2-1, 付図 2-1)。

群集スケールの開花構造の媒花タイプ・サイト間の比較

出現種数は低標高森林帯 S1 で最も多く(90 種)、上部森林帯 S4(33 種)にかけて標高増大に伴って減少傾向が見られたが、高山帯 S5 では再び種数が増加した(42 種; 表 2-2)。植物の媒花タイプの種組成は、サイト間で有意差がみられた($P < 0.01$, フリードマン検定; 図 2-2)。ハチ媒花植物の割合は高標高ほど高くなった(S1 で 23.3%→S5 で 40.5%)。ハエ媒花植物の種数の割合は高山帯で低かった(S1 で 28.9%→S5 で 16.7%)。ハチ・ハエ混合媒花植物はどのサイトでも

比較的割合が高かった(26.7–38.1%)。媒花タイプ不明種は、標高増加と共に減少した(S1で21.1%→S5で4.8%)。

サイト間の開花構造の類似度の季節変化を PERMANOVA により検定したところ、各サイトで開花している植物の群集構造は季節と共に変化し($P < 0.001$)、標高($P < 0.001$)とハビタット($P = 0.002$)で異なることが確かめられた(図 2-3, 表 2-3)。図 2-3 で示された NMDS の第 1 軸は季節進行に対応しており、6 月から 10 月にかけて明瞭な開花植物種の推移が起きていることが明らかとなった。特に、6 月から 8 月にかけて開花植物が大きく入れ代わることが示された。第 2 軸は標高、またはハビタットに対応しており、低標高森林帯 S1 と高山帯 S5 は季節を通じて群集組成が大きく異なっていた。中間標高の S2~S4 は、比較的似通った群集組成を示した。

群集スケールの開花量について GLM による解析を行ったところ、媒花タイプ間とサイト間で有意な違いが見られた。ハチ・ハエ混合媒花とハエ媒花はハチ媒花より開花量が多く、サイト間では高山帯 S5 で開花量が多く、上部森林帯 S3 と S4 で少なかった(図 2-4, 表 2-4)。一方で、高層湿原 S2 の開花量は、低標高森林帯と同程度であった。森林帯(S1, S3, S4)のデータのみで GLM を行ったところ、開花量は高標高で減少し、ハチ媒花植物の開花量は他の媒花タイプと比べて小さいことが示された(表 2-5)。すなわち、森林帯では標高と共に開花量が減少するが、森林限界を超えると開花量は最大となっていた。

種レベルの開花イベントならびに開花量の媒花タイプ・サイト間の比較

開花イベントに対して行った GLMM では、いずれも媒花タイプは AIC によるモデル選択で除外されたが、サイト間には有意な違いがみられた(付表 2-1)。開花開始日と開花ピーク時期は、S1 と S4 で有意な違いはなかったが、S2, S3, S5 では S1 に比べて遅い結果となった(図 2-5)。各サイトの開花開始日の種間平均値は、2015 年には S1 の 7 月 14 日(±3 日 SE)から S5 の 7 月 20 日(±4 日)の範囲で、2016 年には S1 の 7 月 12 日(±3 日)から S5 の 7 月 17 日(±3 日)の範囲であった。各サイトの開花ピーク時期の種間平均値は、2015 年には S1 の 7 月 26

日(±3日)からS5の8月6日(±4日)の範囲で、2016年にはS1の7月25日(±3日)からS5の7月31日(±3日)の範囲であった。2016年は前年に比べて雪解けが早く進行したために、全体的な開花進行も速くなった。開花期間は雪解けがゆっくり進む高山帯(S5)で顕著に長かった(図2-5)。2015年の開花期間の平均は、S1では27日間(±1日)、S5では44日間(±4日)となり、2016年のS1では29日間(±1日)、S5では33日間(±2日)であった。

種レベルの開花量について行ったGLMMでは、媒花タイプはAICによるモデル選択で除外されたが、サイト間ではS2, S3, S4の開花量はS1より少なく、S5の開花量はすべてのサイトの中で最も多かった(付表2-1)。すなわち、種あたりの花生産量に媒花タイプ間の有意な違いは認められなかった。

森林帯(S1, S3, S4)のデータで開花イベントに対してGLMMを行ったところ、いずれのモデルでも媒花タイプは説明変数からは除外された(表2-6)。開花開始日と開花ピーク時期はS1より雪解けの遅いS3とS4で遅かった。開花期間は森林帯のサイト間では違いが見られなかった。また、S4の開花量はS1より少なかった。

開花の種間重複の媒花タイプ・標高間の比較

Bhattacharyya係数をプロットした結果、全体の開花の種間重複は、森林帯サイトに比べ高山帯(S5)で顕著に大きかった(図2-6)。森林帯サイト間(S1~S4)では、低標高S1で大きく変動したが、平均値で見ると大体似通った値を示した。媒花タイプ間で開花の種間重複を比較したとき、ハチ媒花植物はどの標高でも媒花タイプの中で最も小さかった。一方で、ハチ・ハエ混合媒花植物の開花重複は、標高を通して最も大きかった。ハエ媒花植物の開花の種間重複は、ハチ媒花植物よりも大きな傾向を示したが、ハチ・ハエ混合媒花植物より小さかった。また、高山帯では、いずれの媒花タイプでも開花の種間重複の程度に大きな年変動が見られた。

2.4 考察

一連の植物群集調査により、(1) 高山帯ではハチ媒花が多く、ハエ媒花植物の割合が少なくなること、(2) 開花量は高山帯で最も多いこと、(3) 開花イベントは標高に沿って遅くなる傾向があるが、種レベルの開花期間は高山帯で最も長いこと、(4) 種間の開花期の重複は高山帯で大きく、ハチ媒花植物種間の開花重複は他の媒花植物に比べて小さいことが明らかになった。以上の傾向は、高山帯では森林帯に比べて特有の開花構造が形成されていることを示している。

媒花タイプ組成と群集スケールの開花量の標高変化

開花植物の群集組成は季節で大きく変化し、標高やハビタットで異なっていることが示された(図 2-3)。森林帯で見ても、開花構造は低標高サイト(S1)と上部のサイトでかなり異なっていた。これは、ハンゴンソウ・エゾゴマナ・オニシモツケなど開花量の多い植物が低標高に多かったためである。一方で高山帯には、森林限界以高にしか生育しない高山植物(ツガザクラ類、ジムカデなど)が多いため、他のサイトとは群集組成が明瞭に異なっていた。ハチ媒花種数の割合は標高とともに増加し(図 2-2)、開花量はオープンなハビタット(特に S5)で多かった(図 2-4)。この傾向は、第 1 章で示されたマルハナバチ類の標高別出現頻度と対応するものである(図 1-2a)。ハチ媒花植物のほとんどは(ウドを除く)マルハナバチ類に受粉を依存しており、山岳生態系におけるマルハナバチの送粉者としての重要性が改めて示された。単独性ハチ類もオープンハビタットで多く観察されたが、高山帯よりも高層湿原(S2)で多く観察された。このことは、標高が上がるにつれて相対的にマルハナバチ類に受粉を依存する植物種の割合が増えることを示している。

一方で、ハエ媒花種数の割合は高山帯で最も低く(図 2-2)、開花量は年度間で大きく変動した(図 2-4)。ハチ・ハエ混合媒花種数の割合はどのサイトでも 30~40%程度で推移

し、標高間の変動は小さかった。ハチ・ハエ混合媒花植物の開花量は高標高森林帯 S4 で少なく、高山帯で最も多かった(図 2-4)。媒花タイプ不明種の割合と開花量はどちらも森林帯 S1 で多かったが、開花量がとても少ないか、花が小さいものが多い。その中で、ホソバノキソチドリは比較的开花量が多く、高山帯に分布していた。この種を含め、媒花タイプ不明に分類された長い距を持つラン科植物は、夜行性のガ類に送粉されるものが多いのかもしれない(Steen 2012)。

今回の調査で明らかにされた重要事項として、群集スケールの花資源の定量化が挙げられる。花資源量は森林帯においては標高増大と共に減少傾向が示されたが、森林限界を超えた高山植物群集では、低標高森林サイト以上の花資源量が維持されていることが判明した。森林帯-高山帯エコトーンの中で、森林限界を境として開花状況は一変していることが示され、高山帯は訪花性昆虫にとって資源の豊富な環境であることが判明した。さらに媒花タイプ間で比較した結果、ハチ媒花群集に比べ、ハエ媒花とハチ・ハエ媒花群集の開花量が大きいことが明らかとなった。高山帯ではハエ媒花植物種数が少ないにもかかわらず、ハエ媒花の開花量が多かった(図 2-4)。これは、一部の種が大量に花を咲かせる傾向があるためである。これについては、第 3 章でも考察する。

種レベルの開花イベントと花生産能力

開花開始日と開花ピーク時期は標高とともに遅くなる傾向が見られたが、媒花タイプ間の違いは見られなかった。高標高で開花開始と開花ピーク時期が遅くなるのは、標高が上がるほど気温が低くなることと対応する。しかし、開花フェノロジーの標高間の違いは必ずしも明瞭ではなく、例えば S1 と S4 では違いが見られなかった。開花フェノロジーに作用する温度要求性は、種により大きく異なるので(Kudo and Suzuki 1999; Huelber et al. 2006; Wipf 2010; 工藤・横須賀 2012)、各サイトの種構成に強く依存する。特に高山帯では開花の温度要求性が低い早咲き種も多く見られるので(Kudo 2016)、森林帯と比較して

顕著な開花時期の遅れは生じなかったと思われる。今回の解析で標高に沿った明瞭なフェノロジー推移が見られなかったのは、種構成の違いと考えられる。

開花期間は、同じ森林帯のサイト間で比較した場合は違いが見られなかったが、高山帯では個々の種の開花期間が長くなった。これは、高山帯では積雪分布が不均一であり、雪解け時期の場所間変異が大きいいため、開花開始時期が局所的に大きく異なるためである(Kudo 1991; Wipf and Rixen 2010)。このような雪解けパターンの変化は、高山帯における開花構造を複雑にし、訪花性昆虫の多様性維持に貢献していると考えられる(Kudo 2006, 2014)。

種レベルで見た花生産量は、媒花タイプ間では違いが見られなかったが、サイト間で比較した場合は高山帯 S5 で最も多かった。これは、低地性の植物に比べて高山植物では繁殖器官への資源投資が大きい種が多く見られることと関連している可能性がある(Fabbro and Körner 2004)。媒花タイプによらず高い花生産能力を持ち、かつ開花期間が長い高山植物群集は、訪花性昆虫に対して豊富で安定した花資源を供給していることが明らかとなった。

開花時期の種間重複

全植物種を比較したとき、開花の種間重複は高山帯で最も大きかった(図 2-6)。この結果は、生育期間の短い高山帯では種間の開花時期が重なりやすいことと、雪解け時期の場所間変動が大きいことによる地域内での開花期間の延長によるものである。開花の種間重複の程度は媒花タイプ間で異なっていたが、その傾向は高山帯を除く標高間で同程度だった。このことは、訪花性昆虫をめぐる種間競争による開花時期の調節が標高を通して働いており、その調節の起こりやすさが媒花タイプによって異なることを示唆している。しかし高山帯では、各媒花タイプ種間の開花重複の程度が年度間で大きく変動した。高山帯の雪田環境では年によって雪解けの進行速度が大きく異なるため、種間の開花時期重複の程度に年変動が生じた。それにもかかわらず、ハチ媒花植物の種間重複は、どのサイトでも

媒花タイプの中では最も小さかった。この結果は、マルハナバチ類に送粉を依存する植物種間にマルハナバチ獲得をめぐる競争が生じており、競争を回避するために開花期の重なりが小さくなるような選択が働いていることを示唆している(Rathcke 1983; 1988)。一方で、ハチ・ハエ混合媒花植物の開花の種間重複はどの標高でも大きくなり、種間で開花が同調する傾向がみられた。ハチ・ハエ混合媒花植物の開花は、訪花性昆虫の活性が高いシーズン半ばに集中する傾向があったことから、膜翅目と双翅目の両方の訪花性昆虫に送粉を依存しており、種間で開花時期をずらすような選択が働きにくいのかもかもしれない。興味深いことに、ハエ媒花植物の開花の種間重複は、ハチ・ハエ混合媒花植物ほど大きくならなかった。ハエ媒花植物であっても、特定種に送粉を依存している例は北極地域で報告されている(Tiusanen et al. 2016)。さらに、ハナアブ類においては、従来考えられていた以上に定花性があることも報告されている(Goulson and Wright 1998; Campbell et al. 2010)。本調査地には少なくとも 82 種の双翅目の訪花性昆虫がいることが確認されたが、ハエ媒花植物のうち、多様な双翅目に送粉を依存するのではなく、特定の種が有効な花粉媒介者として機能しているスペシャリストの植物種が存在するかもしれない。例えば、ウメバチソウは多数のイエバエやハナアブに訪花されるが、実際にはナミハナアブに送粉を依存している可能背があり、シャクもまた多くのハエ類に訪花されるが、実際には特定のハナバエに送粉を依存している可能性がある(水永、未発表)。

まとめ

山岳生態系における植物群集の開花構造には、標高に沿った明瞭な違いが存在するが、それ以上に、森林限界を挟んだ森林帯と高山帯で大きく異なっていることが示された。標高傾度に沿った雪解け時期や気温による生育期間の変化は、予想されたように植物群集の開花イベントに影響していたが、媒花タイプ間にも特有の開花構造が存在することが本研究により明らかとなった。これは、花粉媒介昆虫との相互作用が選択圧として開花構造に作用し

ている可能性を示唆するものである。高標高におけるハチ媒花植物の増大と、標高を通じたハチ媒花植物の種間の開花重複の小ささは、開花構造に対するマルハナバチ類の影響の強さを示している。ハチ・ハエ混合媒花植物の割合は標高を通して比較的高く、開花はシーズン半ばに集中し、種間の開花重複も大きかった。ジェネラリストであるハチ・ハエ混合媒花植物は、よりスペシャリストであるハチ媒花植物に比べて訪花昆虫獲得を巡る種間競争が弱いと考えられ、単に昆虫の訪花活性が高まるシーズン半ばに開花していると考えられた。構成昆虫との相互作用を介した選択圧は、植物群集スケールの開花構造に影響を及ぼしている可能性が強く示された。

表 2-1. 調査地域において開花が観察された虫媒花植物のリストならびに媒花タイプ.

| 種コード | 和名 | 学名 | 科名 | 媒花タイプ* |
|------|------------|---|----------------|--------|
| Ako | ミヤママタタビ | <i>Actinidia kolomikta</i> | Actinidiaceae | B-type |
| Aco | ウド | <i>Aralia cordata</i> | Araliaceae | B-type |
| Cla | ツルニンジン | <i>Codonopsis lanceolata</i> | Campanulaceae | B-type |
| Cfa | エゾワサビ | <i>Cardamine fauriei</i> | Cruciferae | B-type |
| Cre | オオバタネツケバナ | <i>Cardamine regeliana</i> | Cruciferae | B-type |
| Ana | コメバツガザクラ | <i>Arctericia nana</i> | Ericaceae | B-type |
| Gad | アカモノ | <i>Gaultheria adenostrix</i> | Ericaceae | B-type |
| Gmi | シラタマノキ | <i>Gaultheria miqueliana</i> | Ericaceae | B-type |
| Lgr | ハナヒリノキ | <i>Leucothoe grayana</i> | Ericaceae | B-type |
| Mpe | コヨウラクツツジ | <i>Menziesia pentandra</i> | Ericaceae | B-type |
| Pal | アオノツガザクラ | <i>Phyllodoce aleutica</i> | Ericaceae | B-type |
| Pae | エゾノツガザクラ | <i>Phyllodoce caerulea</i> | Ericaceae | B-type |
| Pta | ユウバリツガザクラ | <i>Phyllodoce caerulea</i> f. <i>takedana</i> | Ericaceae | B-type |
| Pma | ニシキツガザクラ | <i>Phyllodoce caerulea</i> var. <i>marmorata</i> | Ericaceae | B-type |
| Pye | コエゾツガザクラ | <i>Phyllodoce caerulea</i> var. <i>yezoensis</i> | Ericaceae | B-type |
| Pts | ナガバツガザクラ | <i>Phyllodoce nipponica</i> subsp. <i>tsugifolia</i> | Ericaceae | B-type |
| Ral | ムラサキヤシオ | <i>Rhododendron albrechtii</i> | Ericaceae | B-type |
| Vhi | ウスノキ | <i>Vaccinium hirtum</i> var. <i>pubescens</i> | Ericaceae | B-type |
| Vov | クロウスゴ | <i>Vaccinium ovalifolium</i> | Ericaceae | B-type |
| Vva | ミヤマエゾクロウスゴ | <i>Vaccinium ovalifolium</i> var. <i>alpinum</i> | Ericaceae | B-type |
| Vpr | イワツツジ | <i>Vaccinium praestans</i> | Ericaceae | B-type |
| Vsm | オオバスノキ | <i>Vaccinium smallii</i> var. <i>smallii</i> | Ericaceae | B-type |
| Vul | クロマメノキ | <i>Vaccinium uliginosum</i> | Ericaceae | B-type |
| Vvi | コケモモ | <i>Vaccinium vitis-idaea</i> | Ericaceae | B-type |
| Gja | エゾオヤマリンドウ | <i>Gentiana triflora</i> var. <i>japonica</i> f. <i>montana</i> | Gentianaceae | B-type |
| Ttr | ツルリンドウ | <i>Tripterospermum trinervium</i> | Gentianaceae | B-type |
| Cmi | ミヤマトウバナ | <i>Clinopodium micranthum</i> var. <i>sachalinense</i> | Lamiaceae | B-type |
| Hor | ショウジョウバカマ | <i>Helonias orientalis</i> | Liliaceae | B-type |
| His | タチギボウシ | <i>Hosta sieboldii</i> var. <i>restifolia</i> | Liliaceae | B-type |
| Dar | ハクサンチドリ | <i>Dactylorhiza aristata</i> | Orchidaceae | B-type |
| Mne | ミゾホオズキ | <i>Mimulus nepalensis</i> | Phrymaceae | B-type |
| Pfr | タルマエソウ | <i>Pennellianthus frutescens</i> | Plantaginaceae | B-type |
| Pya | コバノイチヤクソウ | <i>Pyrola alpina</i> | Pyrolaceae | B-type |
| Agi | エゾレイジンソウ | <i>Aconitum gigas</i> | Ranunculaceae | B-type |

| 種コード | 和名 | 学名 | 科名 | 媒花タイプ* |
|------|------------|--|----------------|---------|
| Asa | エゾトリカブト | <i>Aconitum sachalinense</i> subsp. <i>yezoense</i> | Ranunculaceae | B-type |
| Rid | エゾイチゴ | <i>Rubus idaeus</i> subsp. <i>melanolasius</i> | Rosaceae | B-type |
| Ama | ヤマハハコ | <i>Anaphalis margaritacea</i> subsp. <i>margaritacea</i> | Asteraceae | BF-type |
| Aun | エゾウサギギク | <i>Arnica unalaschcensis</i> var. <i>unalaschcensis</i> | Asteraceae | BF-type |
| Agl | エゾゴマナ | <i>Aster glehnii</i> var. <i>glehnii</i> | Asteraceae | BF-type |
| Cka | チシマアザミ | <i>Cirsium kamschaticum</i> | Asteraceae | BF-type |
| Egl | ヨツバヒヨドリ | <i>Eupatorium glehnii</i> | Asteraceae | BF-type |
| Ial | タカネニガナ | <i>Ixeridium alpicola</i> | Asteraceae | BF-type |
| Pau | コモチミコウモリ | <i>Parasenecio auriculatus</i> var. <i>balbifera</i> | Asteraceae | BF-type |
| Pha | ヨブスマソウ | <i>Parasenecio hastatus</i> subsp. <i>orientalis</i> | Asteraceae | BF-type |
| Pej | アキタブキ | <i>Petasitis japonicus</i> subsp. <i>giganteus</i> | Asteraceae | BF-type |
| Sca | ハンゴンソウ | <i>Senecio cannabifolius</i> | Asteraceae | BF-type |
| Svi | コガネギク | <i>Solidago virgaurea</i> subsp. <i>leiocarpa</i> | Asteraceae | BF-type |
| Ino | キツリフネ | <i>Impatiens noli-tangere</i> | Balsaminaceae | BF-type |
| Mmi | ウコンウツギ | <i>Macrodiervilla middendorffiana</i> | Caprifoliaceae | BF-type |
| Cly | イワヒゲ | <i>Cassiope lycopodioides</i> | Ericaceae | BF-type |
| Lpr | ミネズオウ | <i>Loiseleuria procumbens</i> | Ericaceae | BF-type |
| Rau | キバナシャクナゲ | <i>Rhododendron aureum</i> | Ericaceae | BF-type |
| Tca | エゾツツジ | <i>Therorhodion camtschaticum</i> | Ericaceae | BF-type |
| Tbr | ミヤマホツツジ | <i>Tripetaleia bracteata</i> | Ericaceae | BF-type |
| Vox | ツルコケモモ | <i>Vaccinium oxycoccus</i> | Ericaceae | BF-type |
| Gni | ミヤマリンドウ | <i>Gentiana nipponica</i> | Gentianaceae | BF-type |
| Pvu | ミヤマウツボグサ | <i>Prunella vulgaris</i> var. <i>aleutica</i> | Lamiaceae | BF-type |
| Oac | コミヤマカタバミ | <i>Oxalis acetosella</i> | Oxalidaceae | BF-type |
| Vam | エゾノカワヂシャ | <i>Veronica americana</i> | Plantaginaceae | BF-type |
| Vhu | テングクワガタ | <i>Veronica serpyllifolia</i> subsp. <i>humifusa</i> | Plantaginaceae | BF-type |
| Fsa | オオイタドリ | <i>Fallopia sachalinensis</i> | Polygonaceae | BF-type |
| Pth | ミゾソバ | <i>Persicaria thunbergii</i> var. <i>thunbergii</i> | Polygonaceae | BF-type |
| Pcu | エゾコザクラ | <i>Primula cuneifolia</i> var. <i>cuneifolia</i> | Primulaceae | BF-type |
| Cis | エゾノリュウキンカ | <i>Caltha fistulosa</i> | Ranunculaceae | BF-type |
| Tri | チシマノキンバイソウ | <i>Trollius riederianus</i> | Ranunculaceae | BF-type |
| Adi | ヤマブキシヨウマ | <i>Aruncus dioicus</i> var. <i>kamtschaticus</i> | Rosaceae | BF-type |
| Fca | オニシモツケ | <i>Filipendula camtschatica</i> | Rosaceae | BF-type |
| Rpe | コガネイチゴ | <i>Rubus pedatus</i> | Rosaceae | BF-type |
| Sla | タカネトウウチソウ | <i>Sanguisorba canadensis</i> subsp. <i>latifolia</i> | Rosaceae | BF-type |

| 種コード | 和名 | 学名 | 科名 | 媒花タイプ* |
|------|------------|--|---------------|---------|
| Spe | チングルマ | <i>Sieversia pentapetala</i> | Rosaceae | BF-type |
| Sbe | マルバシモツケ | <i>Spiraea betulifolia</i> | Rosaceae | BF-type |
| Sae | エゾノマルバシモツケ | <i>Spiraea betulifolia</i> var. <i>aemiliana</i> | Rosaceae | BF-type |
| Cfi | ミヤマセンキュウ | <i>Conioselinum filicinum</i> | Umbelliferae | BF-type |
| Pmu | ハクサンボウフウ | <i>Peucedanum multivittatum</i> | Umbelliferae | BF-type |
| Taj | シラネニンジン | <i>Tilingia ajanensis</i> | Umbelliferae | BF-type |
| Ats | ミネカエデ | <i>Acer tschonoskii</i> | Aceraceae | F-type |
| Auk | オガラバナ | <i>Acer ukurunduense</i> | Aceraceae | F-type |
| Lca | ミズバショウ | <i>Lysichiton camtschaticense</i> | Araceae | F-type |
| Ide | ハナニガナ | <i>Ixeridium dentatum</i> subsp. <i>nipponicum</i> var. <i>albiflorum</i> f. <i>amplifolium</i> | Asteraceae | F-type |
| Epl | オオツリバナ | <i>Euonymus planipes</i> | Celastraceae | F-type |
| Etr | クロツリバナ | <i>Euonymus tricarpos</i> | Celastraceae | F-type |
| Cca | ゴゼンタチバナ | <i>Cornus canadensis</i> | Cornaceae | F-type |
| Dro | モウセンゴケ | <i>Drosera rotundifolia</i> | Droseraceae | F-type |
| Hst | ジムカデ | <i>Harrimanella stelleriana</i> | Ericaceae | F-type |
| Lpa | エゾイソツツジ | <i>Ledum palustre</i> subsp. <i>diversipilosum</i> | Ericaceae | F-type |
| Hka | ハイオトギリ | <i>Hypericum kamtschaticum</i> | Guttiferae | F-type |
| Cud | ツバメオモト | <i>Clintonia udensis</i> | Liliaceae | F-type |
| Hdu | エゾカンゾウ | <i>Hemerocallis dumortierii</i> var. <i>esculenta</i> | Liliaceae | F-type |
| Mdi | マイヅルソウ | <i>Maianthemum dilatatum</i> | Liliaceae | F-type |
| Sam | オオバタケシマラン | <i>Streptopus amplexifolius</i> var. <i>papilatus</i> | Liliaceae | F-type |
| Val | バイケイソウ | <i>Veratrum album</i> subsp. <i>oxysepalum</i> | Melanthiaceae | F-type |
| Mtr | ミツガシワ | <i>Menyanthes trifoliata</i> | Menyanthaceae | F-type |
| Awe | ウラジロタデ | <i>Aconogonon weyrichii</i> | Polygonaceae | F-type |
| Rob | エゾノギシギシ | <i>Rumex obtusifolius</i> | Polygonaceae | F-type |
| Ade | ヒメイチゲ | <i>Anemone debilis</i> | Ranunculaceae | F-type |
| Aso | エゾイチゲ | <i>Anemone soyensis</i> | Ranunculaceae | F-type |
| Ctr | ミツバオウレン | <i>Coptis trifolia</i> | Ranunculaceae | F-type |
| Rac | ミヤマキンポウゲ | <i>Ranunculus acris</i> var. <i>nipponicus</i> | Ranunculaceae | F-type |
| Rsi | キツネノボタン | <i>Ranunculus silerifolius</i> var. <i>glaber</i> | Ranunculaceae | F-type |
| Cni | タカネザクラ | <i>Cerasus nipponica</i> var. <i>kurilensis</i> | Rosaceae | F-type |
| Fii | ノウゴウイチゴ | <i>Fragaria iinumae</i> | Rosaceae | F-type |
| Pmi | メアカンキンバイ | <i>Potentilla miyabei</i> | Rosaceae | F-type |
| Sma | ウラジロナナカマド | <i>Sorbus matsumurana</i> | Rosaceae | F-type |

| 種コード | 和名 | 学名 | 科名 | 媒花タイプ* |
|------|------------|---|-----------------|---------|
| Bly | アラシグサ | <i>Boykinia lycoctonifolia</i> | Saxifragaceae | F-type |
| Cgr | ネコノメソウ | <i>Chrysosplenium grayanum</i> | Saxifragaceae | F-type |
| Ppa | ウメバチソウ | <i>Parnassia palustris</i> var. <i>palustris</i> | Saxifragaceae | F-type |
| Tpo | ズダヤクシュ | <i>Tiarella polyphylla</i> | Saxifragaceae | F-type |
| Age | オオバセンキュウ | <i>Angelica genuflexa</i> | Umbelliferae | F-type |
| Asy | シヤク | <i>Anthriscus sylvestris</i> | Umbelliferae | F-type |
| Cvi | ドクゼリ | <i>Cicuta virosa</i> | Umbelliferae | F-type |
| Hla | オオハナウド | <i>Heracleum lanatum</i> | Umbelliferae | F-type |
| Iru | ツルツゲ | <i>Ilex rugosa</i> | Aquifoliaceae | Unknown |
| Dgr | サンカヨウ | <i>Diphylleia grayi</i> | Berberidaceae | Unknown |
| Pca | タニギキョウ | <i>Peracarpa carnosae</i> | Campanulaceae | Unknown |
| Sfe | シラオイハコベ | <i>Stellaria fenzlii</i> | Caryophyllaceae | Unknown |
| Lun | エゾシロネ | <i>Lycopus uniflorus</i> | Lamiaceae | Unknown |
| Sst | ヒメタケシマラン | <i>Streptopus streptopoides</i> subsp. <i>streptopoides</i> | Liliaceae | Unknown |
| Tap | エンレイソウ | <i>Trillium apetalon</i> | Melanthiaceae | Unknown |
| Tts | ミヤマエンレイソウ | <i>Trillium tschonoskii</i> | Melanthiaceae | Unknown |
| Eho | ミヤマアカバナ | <i>Epilobium hornemannii</i> | Onagraceae | Unknown |
| Gca | ノビネチドリ | <i>Gymnadenia camtschatica</i> | Orchidaceae | Unknown |
| Pak | ミヤマチドリ | <i>Platanthera takedae</i> | Orchidaceae | Unknown |
| Pti | ホンバノキノチドリ | <i>Platanthera tipuloides</i> | Orchidaceae | Unknown |
| Pne | タニソバ | <i>Persicaria nepalensis</i> | Polygonaceae | Unknown |
| Teu | ツマトリソウ | <i>Trientalis europaea</i> | Primulaceae | Unknown |
| Tar | コツマトリソウ | <i>Trientalis europaea</i> var. <i>arctica</i> | Primulaceae | Unknown |
| Cal | ミヤマハンショウヅル | <i>Clematis alpina</i> subsp. <i>ochotensis</i> | Ranunculaceae | Unknown |
| Gka | エゾノヨツバムグラ | <i>Galium kamtschaticum</i> var. <i>kamtschaticum</i> | Rubiaceae | Unknown |
| Gco | ホンバノヨツバムグラ | <i>Galium trifidum</i> subsp. <i>columbianum</i> | Rubiaceae | Unknown |
| Gtr | オククルマムグラ | <i>Galium trifloriforme</i> | Rubiaceae | Unknown |
| Vse | ミヤマスマレ | <i>Viola selkirkii</i> | Violaceae | Unknown |
| Vve | ツボスマレ | <i>Viola verecunda</i> | Violaceae | Unknown |

* B-type: 主に膜翅目昆虫の訪花されるタイプ, F-type: 主に双翅目昆虫に訪花されるタイプ, BF-type: 膜翅目昆虫と双翅目昆虫の両方に訪花されるタイプ

表 2-2. 各サイトで観察された開花植物種の媒花タイプの内訳. B-type: ハチ媒花、F-type: ハエ媒花、BF-type: 混合媒花

| サイト | B-type | BF-type | F-type | 不明 | 合計 |
|-----|-------------|-------------|-------------|-------------|-----|
| S1 | 21 23.3% | 24 26.7% | 26 28.9% | 19 21.1% | 90 |
| S2 | 12 24.0% | 18 36.0% | 16 32.0% | 4 8.0% | 50 |
| S3 | 10 20.8% | 18 37.5% | 15 31.3% | 5 10.4% | 48 |
| S4 | 12 36.4% | 10 30.3% | 9 27.3% | 2 6.1% | 33 |
| S5 | 17 40.5% | 16 38.1% | 7 16.7% | 2 4.8% | 42 |
| 合計* | 36 27.3% | 39 29.5% | 36 27.3% | 21 15.9% | 132 |

* サイト間で重複する種を除いた、全体の出現種数

表 2-3. 開花植物の群集類似度に関する PERMANOVA の解析結果. 季節(月)、標高、ハビタットタイプ(森林、高層湿原、高山)、年(2015年、2016年)を説明変数とした.

| Variables | df | Sum of Sqs | Mean Sqs | F.Model | R ² | Plevel |
|-----------|----|------------|----------|---------|----------------|-----------|
| 季節 | 1 | 2.31 | 2.31 | 6.67 | 0.13 | <0.001*** |
| 標高 | 1 | 1.02 | 1.02 | 2.95 | 0.06 | <0.001*** |
| ハビタット | 2 | 1.60 | 0.80 | 2.31 | 0.09 | 0.002** |
| 年 | 1 | 0.24 | 0.24 | 0.68 | 0.01 | 0.85 |
| 残渣 | 38 | 13.10 | 0.35 | | 0.72 | |
| 合計 | 43 | 18.30 | | | 1 | |

表 2-4. 各媒花タイプの花資源量に関する GLM の解析結果. AIC によるモデル選択を行った結果を示す.

| Variable | Coefficient | Std.Error | <i>t</i> value | <i>P</i> level |
|------------------------------|-------------|-----------|----------------|----------------|
| Intercept (S1, ハチ媒花, 2015 年) | 3.97 | 0.13 | 29.5 | <0.001*** |
| S2 | -0.22 | 0.14 | -1.61 | 0.11 |
| S3 | -0.31 | 0.14 | -2.19 | 0.03* |
| S4 | -0.28 | 0.15 | -1.88 | 0.06+ |
| S5 | 1.03 | 0.14 | 7.13 | <0.001*** |
| 混合媒花 | 0.75 | 0.12 | 6.45 | <0.001*** |
| ハエ媒花 | 1.11 | 0.12 | 9.10 | <0.001*** |
| それ以外の媒花 | 0.26 | 0.16 | 1.60 | 0.11 |
| 2016 年 | -0.16 | 0.10 | -1.72 | 0.09+ |

表 2-5. 森林帯のサイト(S1, S3, S4)を抜き出したデータセットを用いた、各媒花タイプの開花量に関する GLM の解析結果. AIC によるモデル選択を行った解析結果を示す.

| Variable | Coefficient | Std.Error | <i>t</i> value | <i>P</i> level |
|------------------------------|-------------|-----------|----------------|----------------|
| Intercept (S1, ハチ媒花, 2015 年) | 3.85 | 0.16 | 24.8 | <0.001*** |
| S3 | -0.29 | 0.14 | -2.07 | 0.04* |
| S4 | -0.25 | 0.15 | -1.68 | 0.09+ |
| 混合媒花 | 0.96 | 0.15 | 6.42 | <0.001*** |
| ハエ媒花 | 1.34 | 0.16 | 8.50 | <0.001*** |
| それ以外の媒花 | 0.49 | 0.20 | 2.50 | 0.01* |
| 2016 年 | -0.23 | 0.12 | -1.90 | 0.06+ |

表 2-6. 森林帯のサイト(S1, S3, S4)を抜き出したデータセットを用いた、各媒花タイプの(a) 開花開始日、(b) 開花ピーク時期、(c) 開花期間、ならびに(d) 種レベルの開花量に関する GLMM の解析結果. AIC によるモデル選択を行った解析結果を示す. 媒花タイプはいずれの解析でも説明変数から除外された.

(a) 開花開始日 (モデル:開花開始日~サイト+年)

| Variable | Coefficient | Std.Error | <i>t</i> value | <i>P</i> level |
|------------------------|-------------|-----------|----------------|----------------|
| Intercept (S1, 2015 年) | 3.50 | 0.12 | 28.7 | <0.001*** |
| S3 | 0.31 | 0.05 | 6.84 | <0.001*** |
| S4 | 0.11 | 0.05 | 2.12 | 0.03* |
| 2016 年 | -0.09 | 0.03 | -2.91 | 0.004** |

(b) 開花ピーク時期 (モデル:開花ピーク時期~サイト)

| Variable | Coefficient | Std.Error | <i>t</i> value | <i>P</i> level |
|----------------|-------------|-----------|----------------|----------------|
| Intercept (S1) | 3.82 | 0.09 | 42.1 | <0.001*** |
| S3 | 0.20 | 0.03 | 8.10 | <0.001*** |
| S4 | 0.08 | 0.03 | 2.83 | 0.005** |

(c) 開花期間 (モデル:開花期間~年)

| Variable | Coefficient | Std.Error | <i>t</i> value | <i>P</i> level |
|--------------------|-------------|-----------|----------------|----------------|
| Intercept (2015 年) | 3.18 | 0.06 | 56.2 | <0.001*** |
| 2016 年 | 0.07 | 0.02 | 3.08 | 0.002** |

(d) 開花量 (モデル:開花ピーク時期~サイト)

| Variable | Coefficient | Std.Error | <i>t</i> value | <i>P</i> level |
|----------------|-------------|-----------|----------------|----------------|
| Intercept (S1) | 4.74 | 0.17 | 27.4 | <0.001*** |
| S3 | -0.03 | 0.13 | -0.24 | 0.81 |
| S4 | -0.49 | 0.15 | -3.33 | <0.001*** |

付表 2-1. 各媒花タイプの(a) 開花開始日と(b) 開花ピーク時期と(c) 開花期間に関する GLMM の解析結果. AIC によるモデル選択を行った結果を示す. いずれの解析においても、媒花タイプの違いは説明変数から除外された. 年の効果は、開花開始日のみで説明変数として選択された.

(a) 開花開始日 (モデル:開花開始日~サイト+年)

| Variable | Coefficient | Std.Error | <i>t</i> value | <i>P</i> level |
|------------------------|-------------|-----------|----------------|----------------|
| Intercept (S1, 2015 年) | 3.52 | 0.10 | 34.6 | <0.001*** |
| S2 | 0.18 | 0.04 | 4.42 | <0.001*** |
| S3 | 0.29 | 0.04 | 7.10 | <0.001*** |
| S4 | 0.06 | 0.04 | 1.29 | 0.20 |
| S5 | 0.30 | 0.05 | 6.28 | <0.001*** |
| 2016 年 | -0.05 | 0.02 | -2.16 | 0.03* |

(b) 開花ピーク時期 (モデル:開花ピーク時期~サイト)

| Variable | Coefficient | Std.Error | <i>t</i> value | <i>P</i> level |
|----------------|-------------|-----------|----------------|----------------|
| Intercept (S1) | 3.84 | 0.08 | 50.4 | <0.001*** |
| S2 | 0.09 | 0.03 | 3.70 | <0.001*** |
| S3 | 0.18 | 0.03 | 6.98 | <0.001*** |
| S4 | 0.04 | 0.03 | 1.35 | 0.18 |
| S5 | 0.28 | 0.03 | 9.36 | <0.001*** |

(c) 開花期間 (モデル:開花期間~サイト)

| Variable | Coefficient | Std.Error | <i>t</i> value | <i>P</i> level |
|----------------|-------------|-----------|----------------|----------------|
| Intercept (S1) | 3.22 | 0.06 | 56.2 | <0.001*** |
| S2 | -0.03 | 0.04 | -0.73 | 0.47 |
| S3 | -0.04 | 0.04 | -1.09 | 0.28 |
| S4 | -0.04 | 0.04 | -0.88 | 0.38 |
| S5 | 0.31 | 0.05 | 6.72 | <0.001*** |

(d) 開花量 (モデル: 開花ピーク時期～サイト)

| Variable | Coefficient | Std.Error | <i>t</i> value | <i>P</i> level |
|----------------|-------------|-----------|----------------|----------------|
| Intercept (S1) | 4.80 | 0.001 | 3541 | <0.001*** |
| S2 | -0.07 | 0.001 | -48 | <0.001*** |
| S3 | -0.17 | 0.001 | -126 | <0.001*** |
| S4 | -0.51 | 0.001 | -377 | <0.001*** |
| S5 | 0.70 | 0.001 | 519 | <0.001*** |

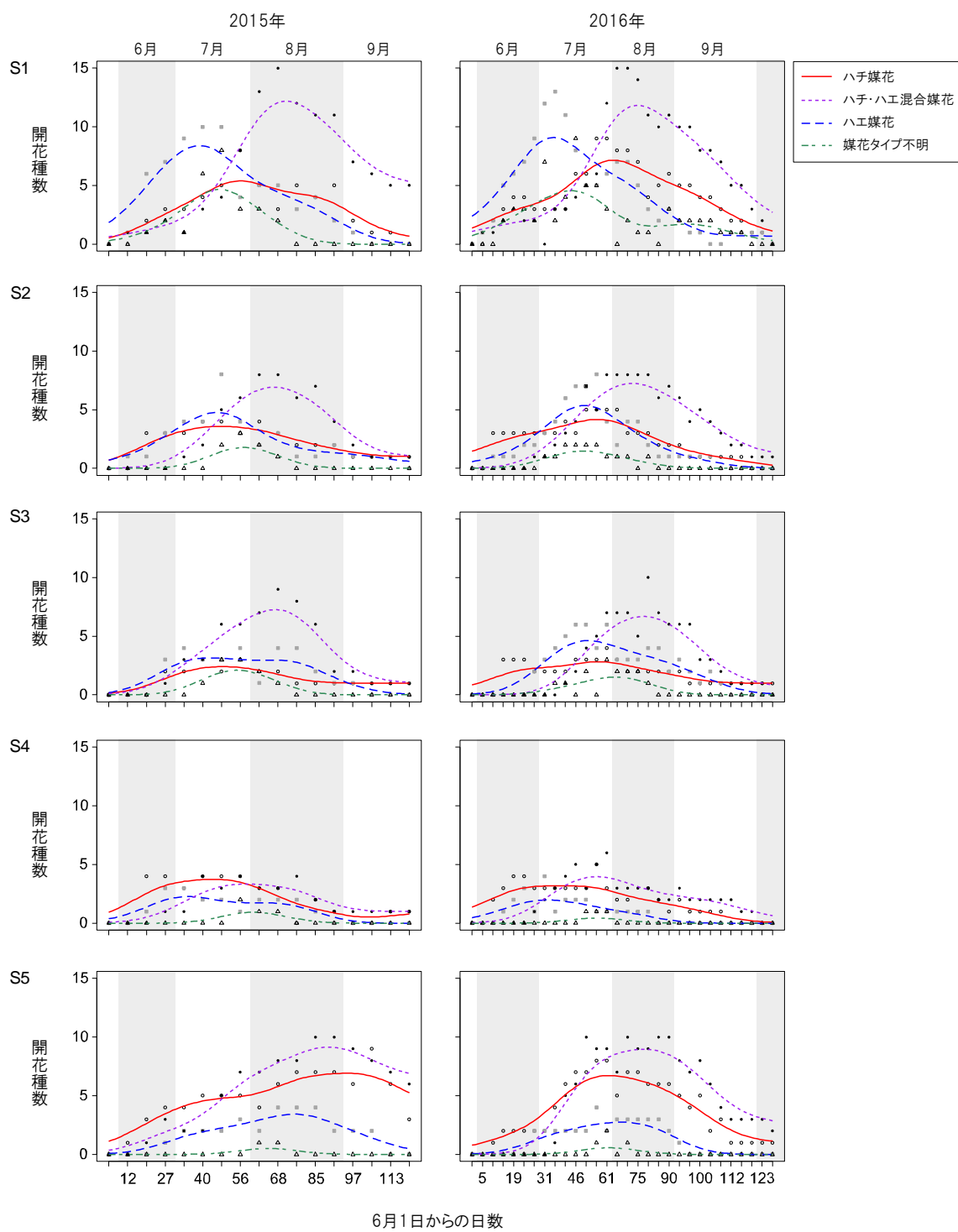


図2-1. 各媒花タイプのサイト毎の開花種数の季節変化。曲線はカーネル密度推定によって求めた。

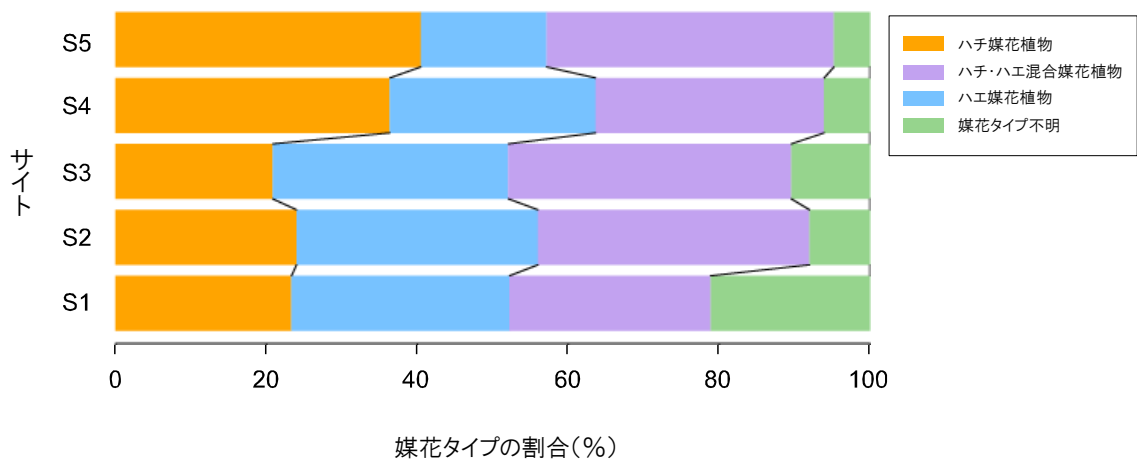


図2-2. 各サイトで観察された開花種数の媒花タイプ毎の割合. 2015, 2016年のデータをプールした. 出現種数は S1が90種、S2が50種、S3が48種、S4が33種、S5が42種.

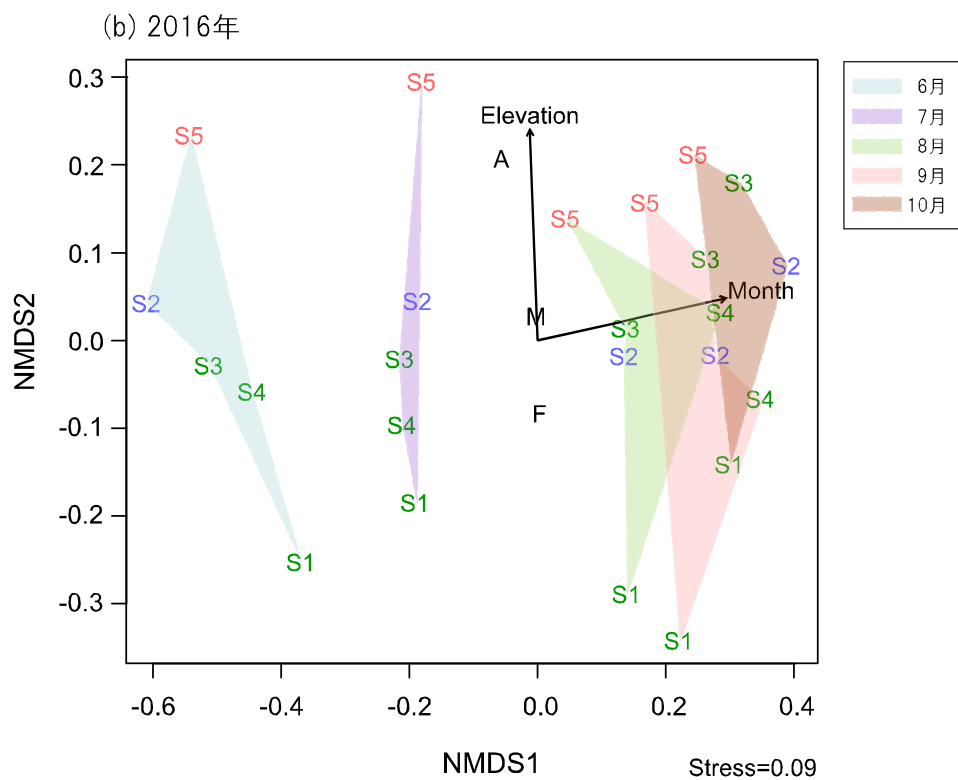
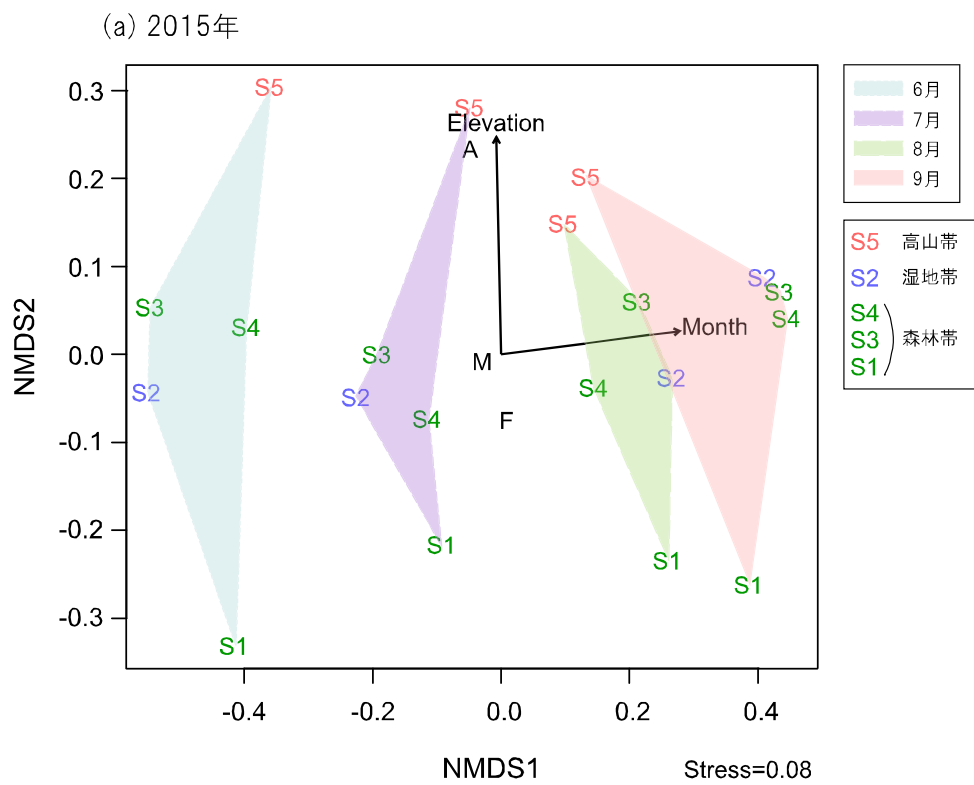


図2-3. Chao指数によるサイト間の開花構造の非類似度に基づいて作成したNMDS。Fは森林帯、Mは高層湿原、Aは高山帯を示す。

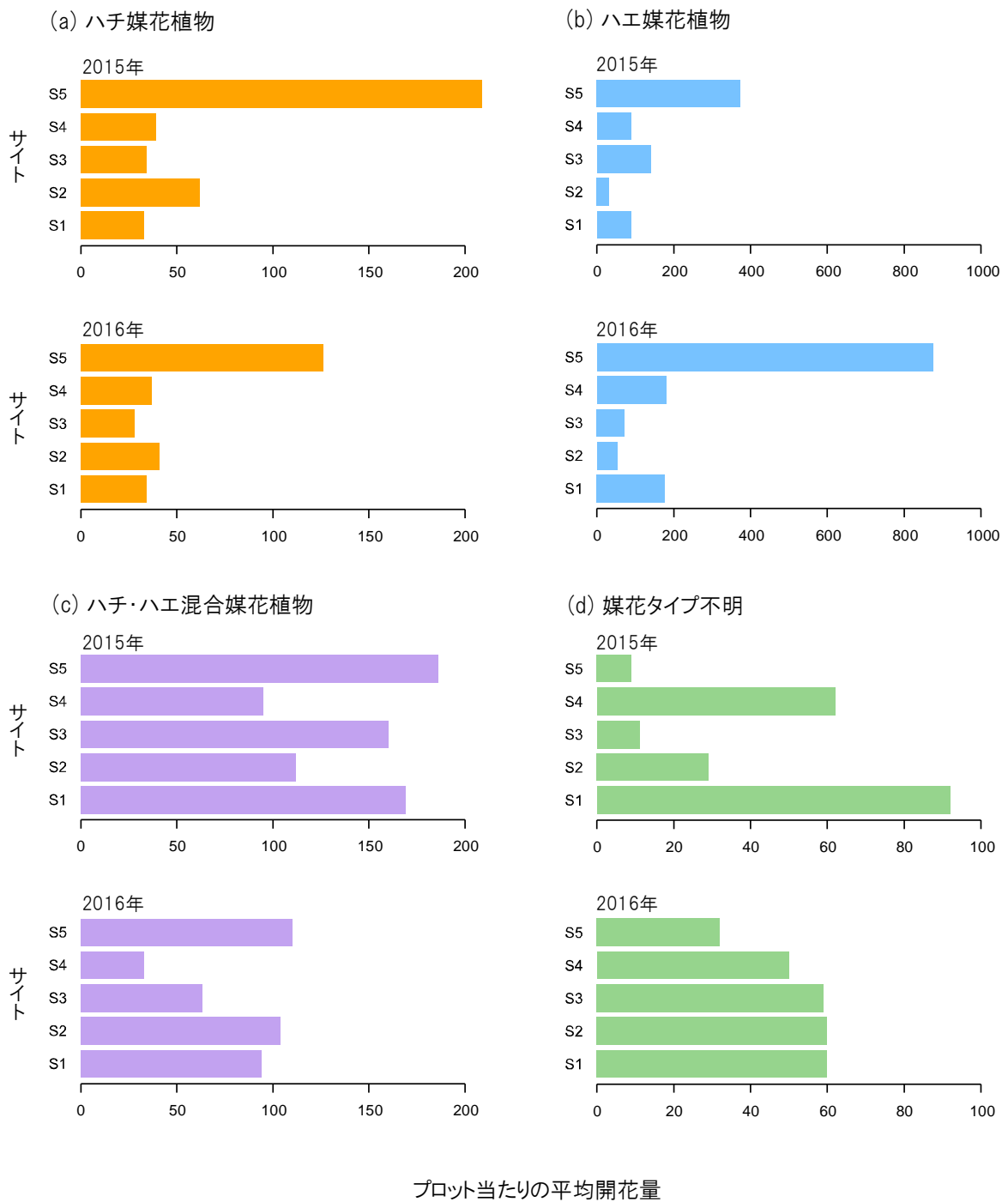


図2-4. 各年の各サイトで測定された媒花タイプ毎の開花量. プロットは半径2mの円形.

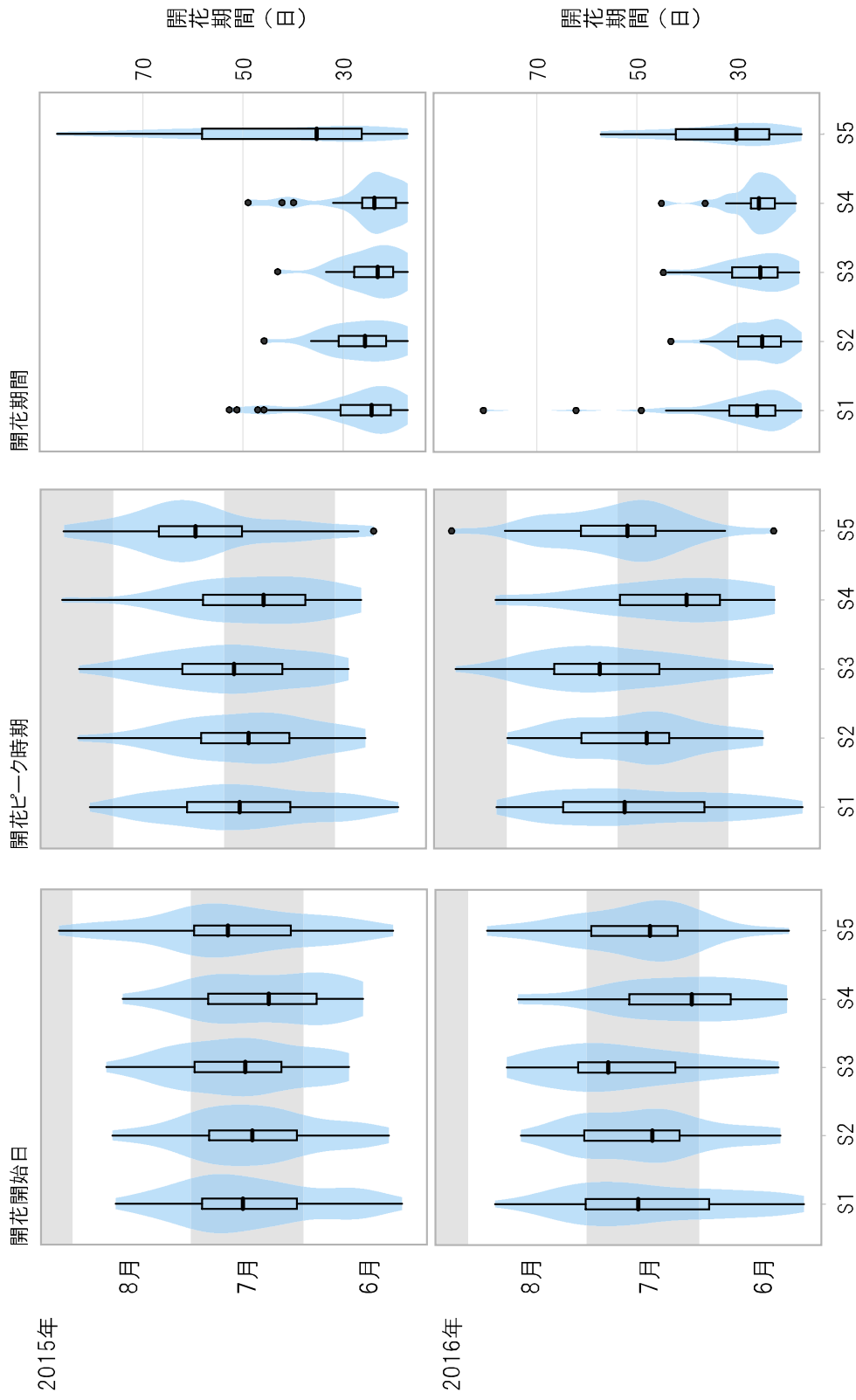


図2-5. 各年の開花開始日、開花ピーク時期、開花期間. 太い線は中央値を示し、箱の下端と上端はそれぞれ第1四分位数と第3四分位数である。線の外側の点は外れ値である。色のついた部分の幅はデータの密度を表す。検定結果については付表2-1を参照のこと。

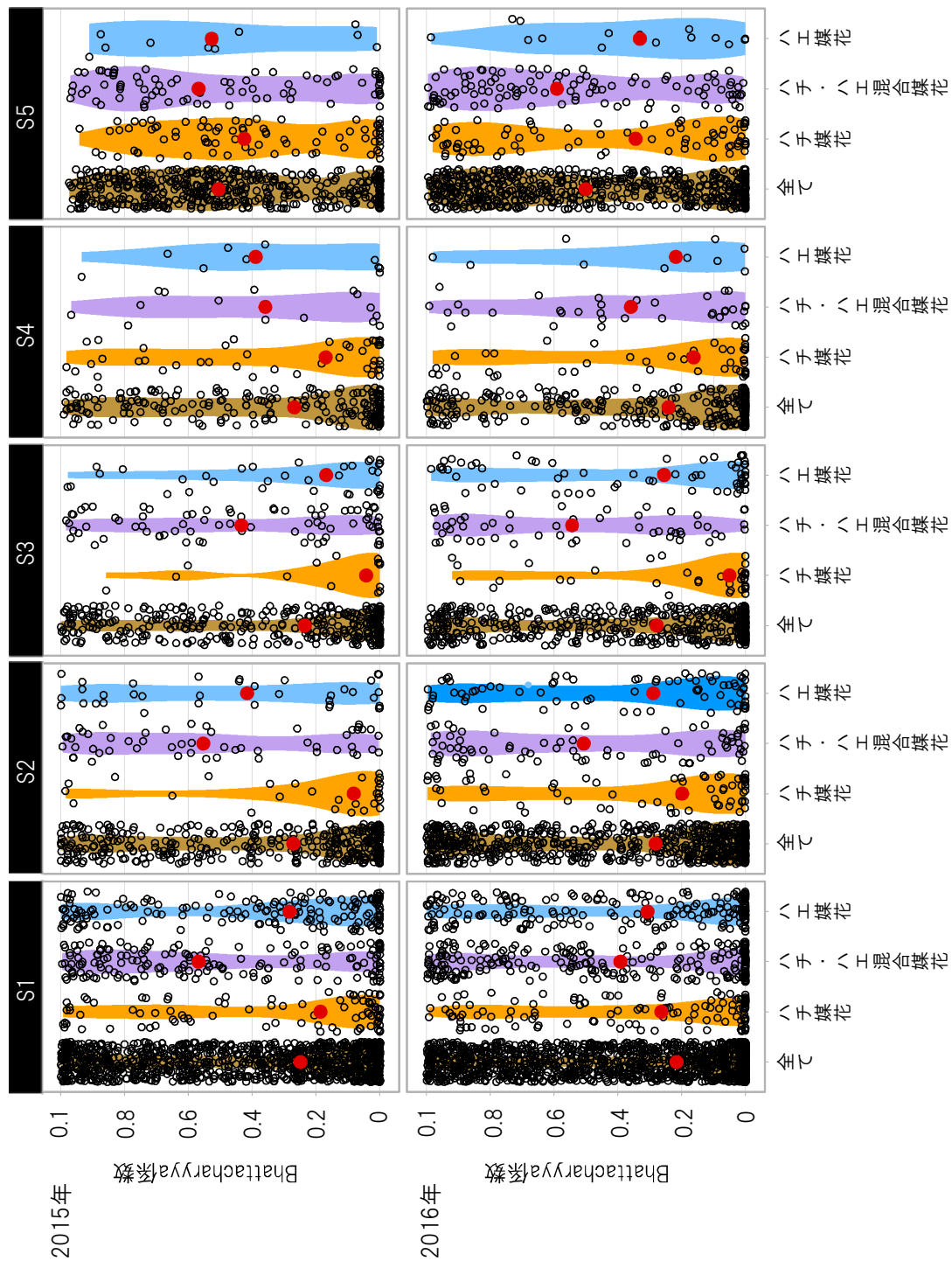
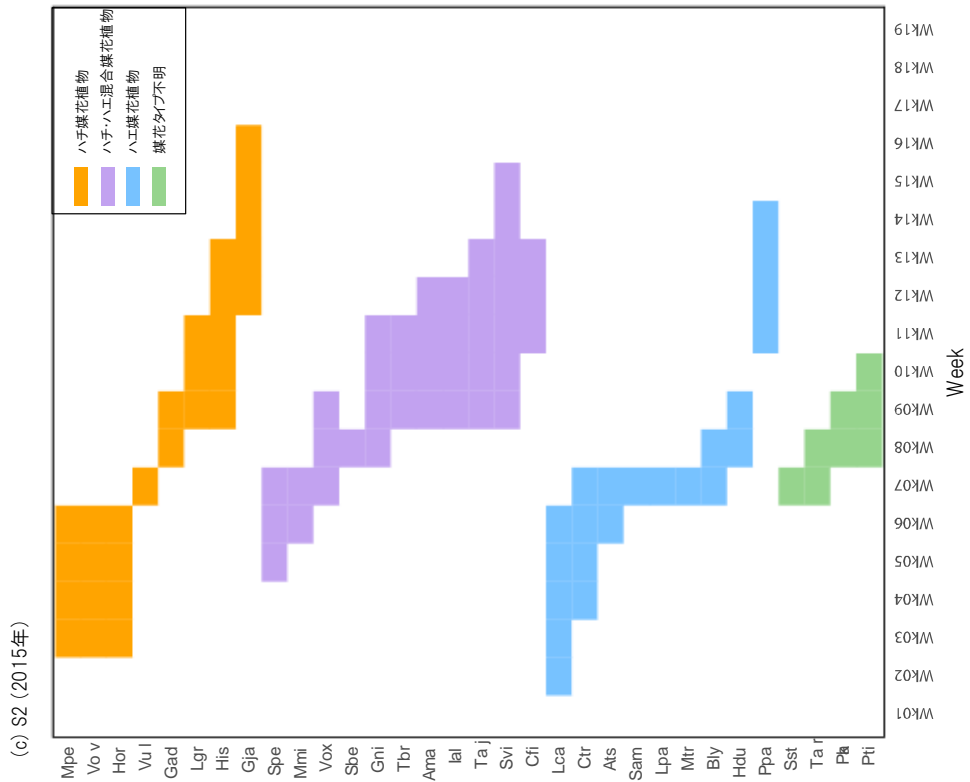
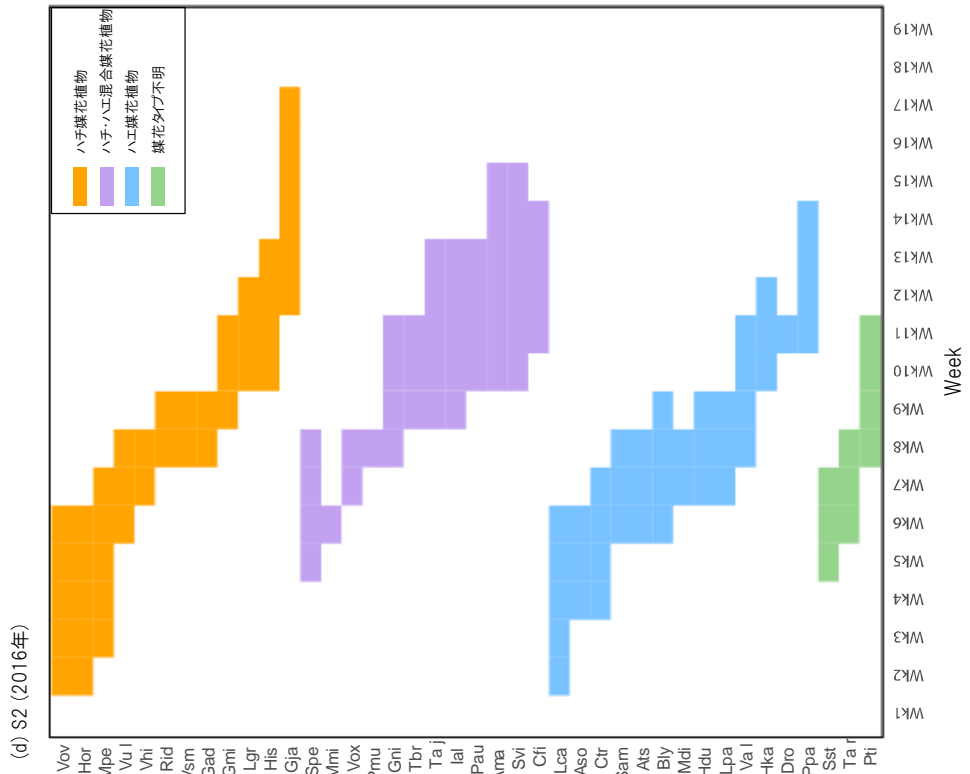
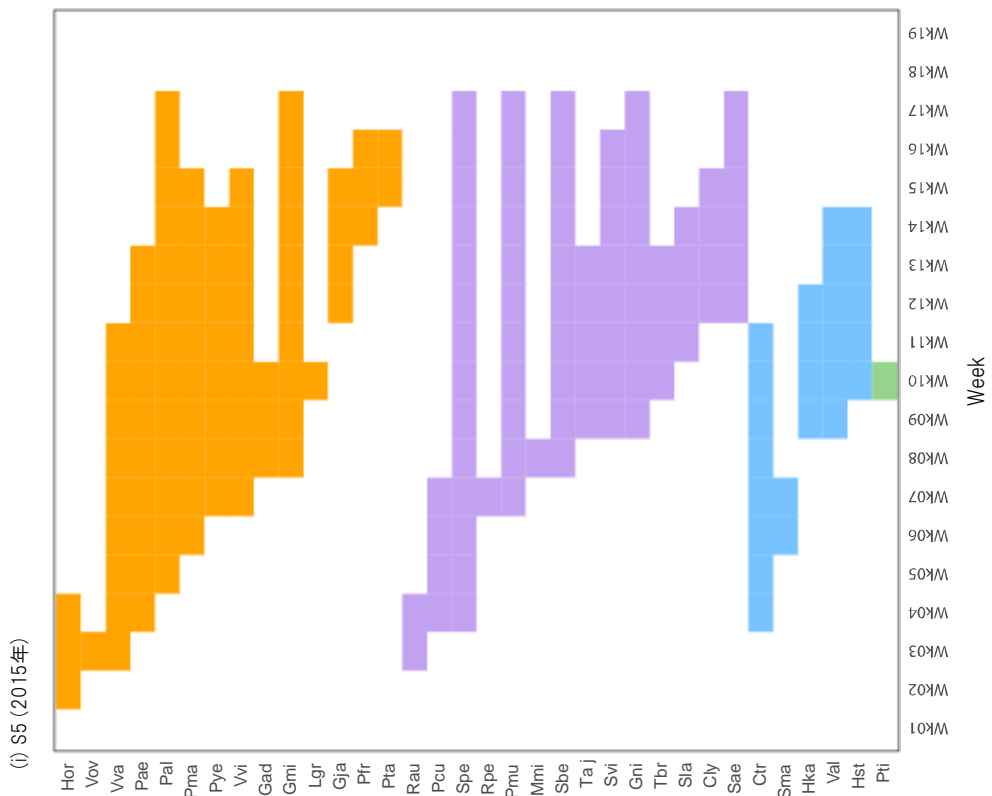
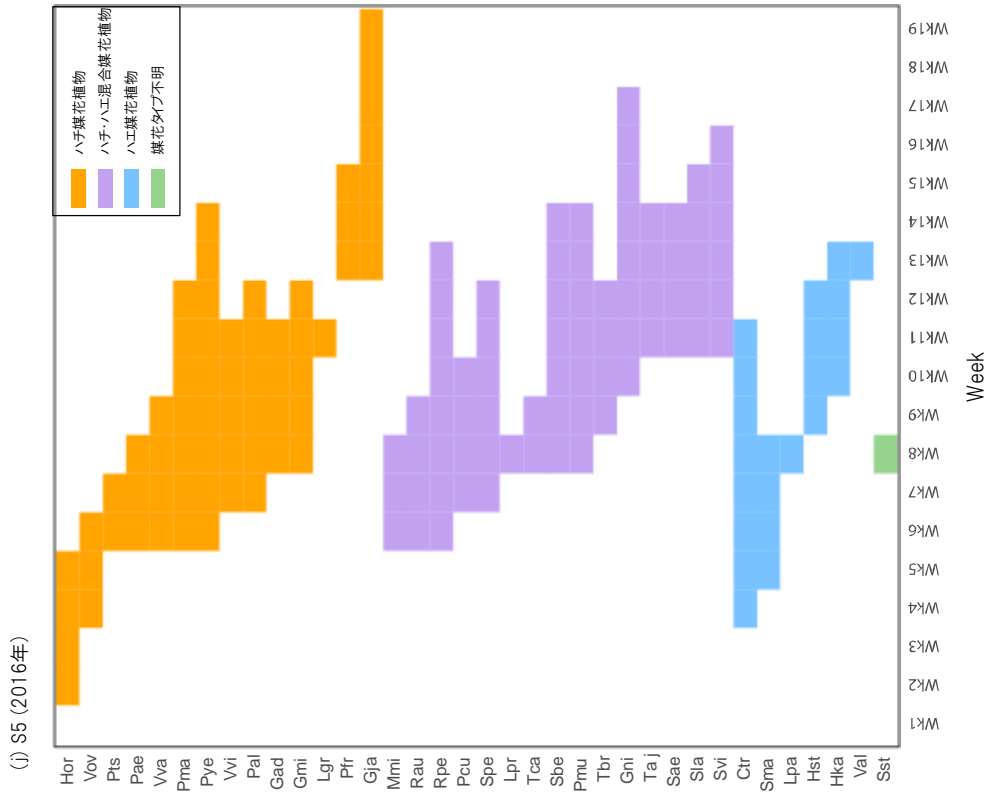


図2-6. 各年の開花の種類重複. Bhattacharyya係数は0から1までの値をとり、1に近いほど2種間の開花パターンは近似. 色の幅はプロットの密度、赤のポイントは中央値を表す.



付図2-1 i, j



第3章 森林帯—高山帯エコトーンにおける花形質と媒花タイプの関連性

3.1 はじめに

多くの虫媒花植物の花形質は、花粉媒介者との相互作用によって進化したと考えられている (Fenster et al. 2004)。例えば、ハチ類に好んで訪花される花はベル型や二唇形など立体構造を発達させたものが多く、ハエ類に訪花される花は平面的に大きく開いた形状のものが多い (Ramirez 2003; Olesen et al. 2007; Westerkamp and Bockhoff 2007)。花色もまた、花粉媒介者の影響を受けて進化したと考えられている (Dyer et al. 2012)。人の目で見ると青色の花にはハチ類の訪花が多く、黄色や白の花にはハエ類が多く訪花することが知られている (Giurfa et al. 1995; Lázaro et al. 2008; Shrestha et al. 2016)。このような特定の送粉者と関連した花形質の収斂現象は多くの植物でみられ、花形質の進化要因として送粉者がもたらす選択圧の強さを反映したものと考えられ、ポリネーション・シンドローム仮説と呼ばれている (Faegri and van der Pijl 1978; Fenster et al. 2004; Ollerton et al. 2009)。

虫媒花の花色に関しては、これまでに多くの研究が行われてきた。もともと社会性ハチ類が存在しないニュージーランドやオーストラリアの高山帯では、ハエ類に好まれる黄色や白色の花が多いことが報告されている (Inouye and Pyke 1988; Pickering and Stock 2008; Campbell et al. 2010)。このことは、社会性のハチ類の存在が植物群集の花色多様性に強く影響することを示唆している (Ishii et al. 2018)。花色多様性についての解釈は、花粉媒介者の色覚に依存する可能性がある。例えば、ヒトが識別できる波長領域は 400–800 nm だが、ミツバチが識別できる波長領域は 300–650 nm であり、ハチはヒトが認知できない紫外線域の色も識別している (Chittka and Menzel 1992)。また、ハナバチとハエ類では、識別できる波長域が異なっていることも知られている (Troje 1993; Lunau 2014)。したがって、花粉媒介者の色覚で花色を評価することが重要である。

一方で、花形質は標高に沿った環境変化の影響を受ける可能性もある。標高の上昇に伴い、気温は低下し、植物の生育期間は短縮される。高標高では一般に、植物体サイズが小型化する傾向にあるが(Körner et al. 1989)、繁殖器官への資源投資は維持されるか増大傾向にあることも知られている(Fabbro and Körner 2004)。これは、厳しい気候環境においても送粉者を誘引することの重要性を示しており、花形質が標高に沿って変化する可能性を示している。花の色もまた、標高傾度に沿った環境変化に対応して変化するかもしれない。非生物的な原因として、低い気温と紫外線の増加がある。これらの植物体へのダメージを防ぐため、アントシアニンや他のフラボノイドを含む花色を決定づける成分が標高で変化することが示唆されている (Llorens et al. 2015; Berardi et al. 2016)。

しかし、花粉媒介者の構成の標高傾度での変化と関連させた、群集スケールでの花形質の変化の傾向を調べた研究はとても少ない(Arnold et al. 2009; Gray et al. 2018)。第1章では訪花性昆虫群集の構成が、第2章では植物群集の開花構造が、標高やハビタット間で変化することが示された。したがって、花形質もまた標高とハビタット間で変化する可能性がある。本章では、森林帯-高山帯エコトーンにおける植物群集の花形質の傾向を、媒花タイプと関連づけて明らかにすることを目的とした。第一に、花の大きさ(花冠幅)と花筒の長さ(花冠長)、花序の地表からの高さを、サイト間と媒花タイプ間で比較した。口吻の長いハチ類は花筒の長い花からも吸蜜でき、また花筒の長い花は多くの蜜を生産する傾向があるので(Harder and Cruzan 1990)、ハチ媒花植物の方がハエ媒花植物に比べて花筒が長いと予測される。また、ハエ類が大きな目立つディスプレイの花に多く訪花する傾向があるとすれば、花サイズはハエ媒花の方が大きいと予測される(e.g. Conner and Rush 1996)。さらに、標高増加に伴い風は強まるため、花茎高は高標高で低くなると予想される。しかし、花茎高の減少は花粉媒介昆虫の誘引効果を低下させる可能性もあり、誘引効果が優先される場合には花茎の高さは高標高でも維持されるかも知れない。第二に、昆虫の色覚モデルを用いて各植物種の花色を色相カテゴリーに分類し、サイト間と媒花タイプ間で色相の

傾向を比較した。用いた昆虫色覚モデルは、ハナバチの色覚に基づいたヘキサゴン色覚モデル(Chittka 1992)と、ハエ類の色覚に基づいたハエ色覚モデル(Troje 1993)である。第2章で分類された媒花タイプ間で、花色はそれぞれの色覚モデルで示されるハチ類、ハエ類が好む色相カテゴリーを示すと予測できる。もし、花色がポリネーションタイプと深く関連しているのであれば、異なるタイプの色を持つ種間では、形態形質や咲き方にも違いが見られるかも知れない。これらの解析に基づいて、媒花タイプ内での形質の収斂化が起きているのかどうか、ポリネーション・シンドロームについての考察を行った。

3.2 方法

花形態の測定

標高・媒花タイプ間で花の形態形質に違いがあるかを調べるため、この標高傾度で見られる虫媒花植物 128 種に対して、地表から花までの高さ（花序高）、花冠長（花弁の切れ込みから基部までの距離）、花冠幅を測定した。小花が密生する散形花序を持つオオハナウドやハクサンボウフウなどのセリ科植物については、花序を構成する小花序の幅を測定した。ミツバオウレンやチングルマに見られるような花弁が大きく開き、雄蕊や雌蕊が露出する花については、花冠長は測定しなかった。コガネギクやチシマアザミなどのキク科は、頭状花の径を花冠幅とし、筒状花の深さを花冠長とした。測定は現地でデジタルノギスとメジャーを用いて、原則として1種につき10個体行った。

花色の測定

調査期間中、調査地の虫媒花植物が咲き次第、1種あたり3つの花を採取し、以下に続く花弁の分光反射スペクトルの測定に使用した。花弁の反射率は、重水素-タングステン光源(BDS130, B&W Tek)下で300–700 nmの波長域(1 nm 間隔)に設定し、電荷結合素子分光計(BRC112, B&W Tek, Delaware, USA)およびY字型光ファイバー反射プローブ(FRP-

400-0.22-1.5-UV, B&W Tek)を用いて、白色基準(SRR, B&W Tek)に光を当てた時の反射率と比較させて花卉の反射スペクトルを測定した。プローブは、花卉の表面から 5 mm 離して、45°の角度に固定し、内側を黒く塗って外の光が入らないよう蓋をした箱内に設置した(Chittka and Kevan 2005)。花に複数の色が含まれる場合、外側から見て最も目立つ部分を測定の対象とした。例えば、エゾコザクラの花は中心の黄色の部分ではなく、外側のピンクの部分で測定した。コガネギクやエゾウサギギクのような、筒状花と舌状花が存在するキク科の場合は、舌状花の花弁を測定の対象とした。ハクサンボウフウやシラネニンジンといった、一つの花では測定ができないほど花卉が小さい種の場合は、複数の花を組み合わせで測定した。オオイタドリ、ヤマブキショウマ、ミネカエデといった雌雄異株もしくは雄性両全性異株の場合は、花卉のより目立つ雄花を測定に使用した(ツルツゲを除く)。タカネトウチソウは花卉がなく、雄蕊が目立つため、雄蕊を束にして測定した。各植物種の測定は最低でも 3 回行い、各種の反射スペクトルの平均値をその種の反射スペクトルとした。次に、R の stats パッケージ(R Core Team 2017)で、20 nm のバンド幅を設定したカーネル回帰を用いて反射スペクトルのノイズを除去した。

データ解析

花形態の媒花タイプ・サイト間の比較: サイト間で花形態が異なっているのかを調べるため、nlme パッケージ(Pinheiro et al. 2017)を用いて、線形混合モデル(LME)で 3 つの花形態(花冠幅、花冠長、花序の高さ)毎に解析を行った。各種 10 個体の平均値を標準化した各花形質パラメータを応答変数、サイトを説明変数、種をランダム変数とした。種間の花形質の変異に影響する系統関係の効果を考慮するために、その種が含まれる科で包有する nest 構造をランダム変数に組み入れた。次に、第 2 章で検出された媒花タイプ(ハチ媒、ハチ・ハエ混合媒、ハエ媒、その他)間で花形態が異なっているのかを調べるため、媒花タイプを説明変数とした LME で、各花形態の解析を行った。

花色の媒花タイプ・サイト間の比較: 花卉の反射スペクトルは、ハナバチの色覚モデル（カラーヘキサゴン）とクロバエの色覚モデルで二次元座標に配置した。カラーヘキサゴンモデルは、膜翅目昆虫が有する3つの光受容体（green, blue, UV 波長域）に基づいた色覚の定量化であり、数学的な詳細は、Chittka (1992)や Chittka and Kevan (2005)で解説されている。カラーヘキサゴンでの色相は極座標で表すことができ、ヘキサゴンの中央からの角度は6つの色相カテゴリー（bee-blue, bee-blue-green, bee-green, bee-UV-green, bee-UV, bee-UV-blue）に分類できる。中心点からの距離は、緑色の葉を背景としたときの明度に相当する。6つの色相カテゴリーの中で、ハチは特に bee-blue（人間の色覚で青色）と bee-UV-blue（紫色）を好む傾向が知られている(Giurfa et al. 1995; Chittka et al. 2001)。本研究においても、それぞれの種で分類された色相カテゴリーの群集内の比率を、bee-blue + bee-UV-blue とそれ以外のカテゴリーに2分して、解析を行った。

ハエ色覚モデルは、2つの p-type 光受容体（UVに敏感な R7p と青色光に敏感な R8p）と2つの y-type 光受容体（紫色光に敏感な R7y と緑色光に敏感な R8y）の組み合わせで以下の4つの色相カテゴリーに分類される(Troje 1993) : fly-UV (p+/y+), fly-blue (p-/y+), fly-yellow (p-/y-), fly-purple (p+/y-)。多くの訪花性ハエ類は、fly-yellow（人間の色覚で白色）と fly-purple（黄色）の花を好む傾向が知られている(Lunau 2014)。本研究においても、それぞれの種で分類された色相カテゴリーの群集内の比率を、fly-yellow + fly-purple とそれ以外のカテゴリーに2分して、解析を行った。すなわち、すべての種の花色タイプは、ハチ選好型の花色(bee-blue + bee-UV-blue)、ハエ選好型の花色(fly-yellow + fly-purple)、その他の3タイプに分類した。

色覚モデルで識別された花色タイプの群集内構成比率は、第2章で得られた媒花タイプ間（ハチ媒、ハチ・ハエ混合媒、ハエ媒、その他）、ならびにサイト間（S1～S5）で比較した。検定は Fisher の正確確率検定による多重比較により行い、R の fmsb パッケージにある Holm の方法を用いた。また、花色タイプ種間で花形態（花冠幅、花冠長、花序の高さ）に違いがある

かどうかを LME で解析した。応答変数は標準化したそれぞれの花形態値、説明変数は花色タイプとし、科で nest した種をランダム変数に組み入れた。さらに、花色タイプ種間で花生産に違いがあるかどうかを GLMM で解析した。第 2 章で求めたそれぞれの種の各サイトでのプロットあたりの花生産量(すなわち花密度)を応答変数とし、花色タイプと年を説明変数、サイトと種(科ごとに nest)をそれぞれランダム変数とし、ポアソン分布を仮定した対数リンク関数モデルを用いた。

3.3 結果

花形態の媒花タイプ・サイト間の比較

花形態を比較した植物種数は、ハチ媒花植物で 34 種、ハチ・ハエ混合媒花植物で 38 種、ハエ媒花植物で 35 種、媒花タイプ不明で 21 種の合計 128 種である。LME による解析の結果、花形態(花冠幅、花冠長、花序の高さ)はどれもサイト間で違いはみられなかった(図 3-1, 付表 3-1)。一方で、媒花タイプ間の比較では、花形質の違いが検出された(図 3-1 付表 3-2)。ハチ媒花植物に比べてハエ媒花植物とハチ・ハエ混合媒花植物の花冠幅は大きい傾向が見られた。花冠長は、ハチ媒花植物が他の媒花タイプより有意に長かった。これは、ハチ媒花植物の約半数を占めるツツジ科植物の多くが壺形の花冠を持っていることに加え、唇形花冠やかぶと状花冠を有する種が含まれるためである。花序の高さは、媒花タイプ不明のものが他より有意に低かった。これは、媒花タイプ不明の花の多くは低標高の林内(S1)に分布する小型の草本植物であり、木本植物や高茎草本種が含まれないためである。

花色の媒花タイプ・サイト間の比較

測定した植物種数は、ハチ媒花植物で 34 種、ハチ・ハエ混合媒花植物で 39 種、ハエ媒花植物で 35 種、媒花タイプ不明で 19 種の合計 127 種である。ハチの色覚に基づくヘキサゴンモデルでは、67 種(53%)が bee-blue-green に含まれ最も多く、次いで bee-blue が 26 種(20%)、bee-

UV-blue が 13 種(10%)、それ以外はいずれも 10%以下を占めた(表 3-1)。ハエの色覚モデルでは、fly-blue が 63 種(50%)、fly-yellow が 43 種(34%)、fly-purple が 11 種(9%)、fly-UV が 10 種(8%)であった(表 3-1)。ハチが好む bee-blue と bee-UV-blue は 39 種(31%)を占め(以下、ハチ選好性花色種とする)、ハエが好む fly-yellow と fly-purple は 54 種(43%)を占めた(以下、ハエ選好性花色種とする)。ハチ色覚ヘキサゴンモデルに基づいて分類されたハチ選好性花色種とそれ以外の種の構成比率を媒花タイプ間(ハチ媒花、ハエ媒花、混合媒花、その他)で比較すると、ハチ媒花植物ではハエ媒花や混合媒花植物に比べてハチ選好性花色種の割合が有意に高かった(図 3-2; $P < 0.05$, Fisher の正確確率検定による多重比較)。また、ハエ色覚モデルに基づいて分類されたハエ選好性花色種とそれ以外の種の構成比率を媒花タイプ間で比較すると、ハエ媒花と混合媒花植物では、ハチ媒花植物に比べてハエ選好性花色種の割合が有意に高かった(図 3-3; $P < 0.05$)。これらの結果は、それぞれの昆虫が好む色覚で分類された花色タイプと観察データに基づく媒花タイプの関連性が高いことを示している(表 3-1)。一方で、ハチ媒花植物のうち 5 種はハエ選好性花色種であり、ハエ媒花植物のうち 3 種はハチ選好性花色種が含まれており、花色と媒花タイプが一致しない場合もあることが示された。

各色覚モデルで分類されたハチ選好性花色種、ハエ選好性花色種、それ以外の種の構成比率をサイト間で比べると、いずれのサイトでも似通った構成比を示しており(表 3-2)、有意なサイト間の違いは検出されなかった(ハチ選好性花色種、 $P = 0.68$; ハエ選好性花色種、 $P = 0.76$)。ハチ選好性花色種の構成割合はサイトを通して 26–36%であり、ハエ選好性花色種の構成割合は 39–50%であった。

色覚モデルによって識別された花色タイプ間で、花形質に違いがあるかどうかを検定した結果を表 3-3 に示す。ハエ選好性花色タイプ種の花冠幅は、ハチ選好性花色タイプ種に比べて有意に大きい傾向が示された。一方で、花冠長や花序の高さには、花色タイプ間に種間差は認められなかった。プロットあたりの花密度は、ハエ選好性花色タイプ種の方がハチ選好性花色タイプ種よりも有意に高い傾向が検出された(表 3-3 d、図 3-4)。また、花密度は 2015 年と 2016 年で有意

差が認められた。ハエ選好性花色種では、プロットあたりの花生産量が 4000 を超える密生パッチを形成する種が存在した。2015 年にはバイケイソウ、2016 年にはウラジロナナカマドとミネカエデがこれに相当した。以上の結果より、ハエが好む花色種では、ハチが好む花色種に比べて花サイズが大きく、密生して開花する傾向があることが示された。

3.4 考察

一連の花形質の調査により、花形態・花色タイプともに、媒花タイプ間ではハチ媒花植物とハエ媒開花植物で異なることが明らかになった。一方で、標高傾度に沿ったサイト間では群集を構成する種間に顕著な違いは認められなかった。以下に、花形態と花色タイプに分けて、その理由について考察する。

花形態の媒花タイプ・サイト間の比較

測定した 3 つの花形態(花冠幅、花冠長、花序の高さ)に関して、旭岳の 1100~1600m にかけての標高傾度では、明瞭な傾向は認められなかった。これは、今回用いた標高傾度には、花形質に作用する選択圧に顕著な違いが生じていないことを示唆している。スイスのアルプス山脈の標高傾度で花形態の傾向を調べた研究では、二唇形の花は低標高に多く、皿状の花は高標高に多いことが報告されている(Pellissier et al. 2010)。この先行研究では訪花性昆虫の調査は行われていないが、低標高には膜翅目昆虫が多く、高標高には双翅目昆虫が多いからではないかと推測している。今回調査を行った旭岳の調査地では、これまでに報告されたような訪花性昆虫に関する一般的な傾向(低標高で膜翅目昆虫が多く、高標高で双翅目昆虫が多い)は、必ずしも当てはまらなかった(第 1 章)。ハチ類の訪花活性は高山帯で最も高く、同じ膜翅目昆虫でもマルハナバチ類は高標高に多く、単独性ハチ類は低標高に多かった。双翅目昆虫のうちハナアブ類や大型のハエ類は高山帯で最も活性が高かったが、小・中型のハエ類はいずれの標高でも高頻

度で観察された。このことから、花形態に標高間で明瞭な傾向が認められなかった理由は、訪花性昆虫組成の標高傾度に沿った変化が小さかったためと考えられる。

一般に、植物体サイズは標高とともに小さくなるので(Körner et al. 1989)、花茎高も高標高では小さくなると予測された。しかし予想に反して、花序の高さに標高間での有意な違いはみられなかった。考えられる理由として、今回の調査を行ったのが亜高山森林帯から高山帯下部までの比較的狭い標高傾度であったことと、対象が虫媒花植物種に限られていたことがあげられる。森林帯の樹冠層を構成するエゾマツ、アカエゾマツ、ダケカンバは標高とともに樹高が減少していくが、本調査地における虫媒花植物のほとんどは、低木と草本植物で構成されている。亜高木層を構成する虫媒花植物のミネカエデは森林限界付近の S4 まで生育し、ウラジロナナカマドは高山帯の S5 まで生育している。また、低標高の森林帯では虫媒花の多くは草本植物であるが、高標高では低木種の割合が増える。そのため、虫媒花植物に絞って植物高を比べた際に、明瞭な違いが見られなかったのであろう。

今回の研究では、群集を構成する種間比較に着目した解析を行った。種内レベルで見た場合には、訪花性昆虫の違いによって花形質に個体群間で違いが生じている可能性がある。例えば、種内変異を異なる標高間で比較した研究では、訪花性昆虫の標高間での違いに対応して花形質が変化している事例が報告されている(Dohzono and Suzuki 2010; Nagano et al. 2014, Kuriya et al. 2015)。これらの研究は、植物種の訪花性昆虫の違いに対する進化的応答を検出しようとするものである。また、同じ訪花性昆虫相でありながら昆虫の花の好みが高標高によって変化する場合、花形質の進化が引き起こされる例も知られている。例えば、ロッキー山脈に生育するバラ科のハチ・ハエ混合媒花植物 *Argentina anserina* は、花卉内側の紫外線を反射するネクターガイド部分が標高に伴って大きくなることが報告されている(Koski and Ashman 2015)。これは、高標高では UV 領域の波長で識別される大きなネクターガイドが好まれるためである。

媒花タイプ間では、花形態の顕著な違いが検出された。花冠幅(花のユニットサイズ)は、ハチ媒花植物に比べてハエ媒花やハチ・ハエ混合媒花植物で大きかった。どちらの媒花タイプも、花

形態としては皿状もしくはブラシ状のものがほとんどで、そこには多くの種類の訪花性昆虫が訪花していた。大雪山高山帯で行った先行研究では、ハエ媒花植物の送粉成功がハチ媒花植物と同レベルに達するには、ハチ媒花植物の3倍の訪花頻度が必要であることが報告されている(Mizunaga and Kudo 2017)。このことは、ハエ媒花植物で受粉を成功させるためには、多くのハエ類を誘引する必要があることを示している。ハエ媒花植物とハチ・ハエ混合媒花植物で検出された大きな花サイズは、高い誘引能力を反映したものであると考えられる。

花冠長はハチ媒花植物で長かった。ハチ媒花植物のほとんどは主にマルハナバチ類による訪花を受けていた。マルハナバチ類はチョウ類を除く他の機能分類群の昆虫に比べて口吻が長い。そのため、ハチ媒花植物の花冠長の長さはマルハナバチ類とのポリネーションシンドロームの結果だと考えられる(Dafni and Kevan 1997)。マルハナバチ媒植物では、同じ種であっても訪花するマルハナバチの種類に応じて花冠長に変異が生じる例も報告されており(Dohzono and Suzuki 2010; Nagano et al. 2014, Kuriya et al. 2015)、花形質への強い淘汰圧が作用していることが知られている。種間比較で検出されたハチ媒花植物の長い花冠は、この予想と合致するものである。

花色の媒花タイプ・サイト間の比較

各色相カテゴリーに分類された植物の種数をサイト間で比較した結果、花色タイプの構成比にサイト間の違いはなかった。すなわち、標高傾度に沿ったハチ選好性花色種からハエ選好性花色種へのシフトは起きていなかった。一方で、北アメリカのロッキー山脈で行われた植物群集の花色構成比率の標高間比較では、ハチ色覚ヘキサゴンの bee-blue に分類された種数は標高とともに減少し、bee-UV-green に分類された種数は中標高で最も多くなった(Gray et al. 2018)。ハチ類が好む bee-blue に分類された植物が標高とともに減少することは、ハチ類が標高とともに減少することと対応していると考察している。前述したように、旭岳の調査地では標高傾度に沿った膜翅目昆虫と双翅目昆虫の明瞭な入れ替わりは起きていなかった。そのため、花形態と同様に、

花色タイプ組成も標高間で変化しなかったものと推測される。同様の傾向は、ノルウェーの山岳地域でも報告されている(Arnold et al. 2009)。

また別の研究では、群集内の花色の多様度が標高で変化することを報告している(Bergamo et al. 2018)。低標高群集の花色多様度は大きいですが、高標高の群集では多様度のクラスター化が起きていることを報告している。その原因のひとつとして、高標高における紫外線量の増大が関与していると考察している。本研究で用いた標高傾度は 500m 程度であり、紫外線強度の影響は弱いと考えられる。

花色タイプの構成比は、ハチ媒花植物とハエ媒花植物とで明瞭に異なっていた。先に述べたように、ハチ類は bee-blue と bee-UV-blue の花を好むことが報告されている(Giurfa et al. 1995)。ハチ媒花植物でこれらの花色タイプが多いことは、ポリネーションシンドロームの結果だと考えられる。ハエ類の優占する植生では、ハエの色覚モデルで fly-yellow に分類される植物種が多いことが知られているが(Shrestha et al. 2016)。今回の旭岳のデータでも同様の傾向が認められた。このことから、ハエ類もまた花色の好みがあり、ポリネーションシンドロームの結果として fly-yellow の花が多くなったのかもしれない(An et al. 2018)。以上の結果は、山岳生態系における植物群集の花色タイプは、ハチ類・ハエ類のポリネーションシンドロームと合致していることを示すものである。

本研究で得られた新たな知見として、花色タイプは他の花形質と関連していることがあげられる。ハエ選好性花色種は、ハチ選好性花色種に比べて花冠サイズが大きく、開花密度も高いことが示された。これは、花粉媒介者としてのハエ類を誘引する上で、花色、ディスプレイサイズ、そして開花密度の増大がリンクして選択されてきたことを示唆するものである。これまでは、ハエ媒花植物のポリネーションシンドロームに関して、個々の形質に着目した研究はあったが、複数の花形質のコンビネーションとしての研究例はほとんどなかった。本研究は、ハエ媒花植物に作用する個々の花形質への選択圧を相互的に理解する上で、有益な情報を提供しうるものと評価できる。

表 3-1. ハチ色覚ヘキサゴンモデルとハエ色覚モデルで分類された色相カテゴリーに含まれる構成種数と、実際の観察に基づく媒花タイプ（ハチ媒花、ハチ・ハエ混合媒花、ハエ媒花、その他）との関連性。ハチ色覚モデルの blue + UV-blue カテゴリーはハチ選好性花色種に、ハエ色覚モデルの yellow + purple カテゴリーはハエ選好性花色種に含まれる。

| 媒花タイプ | 種数 | ハチ色覚ヘキサゴンモデル | | | | | | ハエ色覚モデル | | | |
|-------|-----|--------------|----------|------------|---------|----------|--------|----------|---------|----------|---------|
| | | blue | UV-blue | blue-green | green | UV-green | UV | blue | UV | yellow | purple |
| ハチ媒花 | 34 | 13 (38%) | 8 (24%) | 11 (32%) | 1 (3%) | 1 (3%) | 0 (0%) | 24 (71%) | 5 (15%) | 4 (12%) | 1 (3%) |
| 混合媒花 | 39 | 8 (21%) | 2 (5%) | 22 (56%) | 1 (3%) | 5 (13%) | 1 (3%) | 18 (46%) | 2 (5%) | 14 (36%) | 5 (13%) |
| ハエ媒花 | 35 | 2 (6%) | 1 (3%) | 23 (66%) | 4 (11%) | 5 (14%) | 0 (0%) | 9 (26%) | 1 (3%) | 20 (57%) | 5 (14%) |
| その他 | 19 | 3 (16%) | 2 (11%) | 11 (58%) | 2 (11%) | 0 (0%) | 1 (5%) | 12 | 2 | 5 | 0 |
| 合計 | 127 | 26 (20%) | 13 (10%) | 67 (53%) | 8 (6%) | 11 (9%) | 2 (2%) | 12 | 2 | 5 | 0 |

表 3-2. ハチ色覚ヘキサゴンモデルとハエ色覚モデルで分類された色相カテゴリーに含まれる構成種数のサイト間比較。ハチ色覚モデルの blue + UV-blue カテゴリーはハチ選好性花色種に、ハエ色覚モデルの yellow + purple カテゴリーはハエ選好性花色種に含まれる。

| サイト | ハビタット | 種数 | ハチ色覚ヘキサゴンモデル | | | | | | ハエ色覚モデル | | | |
|-----|-------|----|--------------|----------|------------|---------|----------|--------|----------|---------|----------|---------|
| | | | blue | UV-blue | blue-green | green | UV-green | UV | blue | UV | yellow | purple |
| S1 | 森林帯 | 90 | 13 (14%) | 11 (12%) | 50 (56%) | 5 (6%) | 9 (10%) | 2 (2%) | 42 (47%) | 9 (10%) | 30 (33%) | 9 (10%) |
| S2 | 高層湿原 | 48 | 6 (13%) | 6 (13%) | 25 (52%) | 6 (13%) | 4 (8%) | 1 (2%) | 19 (40%) | 5 (10%) | 20 (42%) | 4 (8%) |
| S3 | 森林帯 | 48 | 8 (17%) | 5 (10%) | 25 (52%) | 4 (8%) | 5 (10%) | 1 (2%) | 20 (42%) | 4 (8%) | 19 (40%) | 5 (10%) |
| S4 | 森林帯 | 33 | 5 (15%) | 7 (21%) | 15 (45%) | 3 (9%) | 3 (9%) | 0 (0%) | 16 (48%) | 4 (12%) | 10 (30%) | 3 (9%) |
| S5 | 高山帯 | 40 | 10 (25%) | 4 (10%) | 20 (50%) | 3 (8%) | 2 (5%) | 1 (3%) | 22 (55%) | 2 (5%) | 14 (35%) | 2 (5%) |

表 3-3. ハチ/ハエ色覚モデルで識別された各種の花色タイプと、花形質ならびに花生産特性との関連性. 花形質（花冠幅・花冠長・花序の高さ）は、標準化した値を LME で解析した. 花生産性は各サイトのプロットあたりの平均花生産量（花密度）として表し、GLMM で解析した.

| | Coefficient | Std.Error | t-/z-value | P-value |
|----------------------------------|-------------|-----------|------------|-----------|
| (a) 花冠幅 | | | | |
| Intercept (花色タイプ: ハチ選好性) | -0.20 | 0.18 | -1.08 | 0.28 |
| 花色タイプ: ハエ選好性 | 0.54 | 0.22 | 2.51 | 0.014* |
| 花色タイプ: その他 | -0.08 | 0.22 | -0.34 | 0.73 |
| (b) 花冠長 | | | | |
| Intercept (花色タイプ: ハチ選好性) | 0.24 | 0.21 | 1.18 | 0.24 |
| 花色タイプ: ハエ選好性 | -0.28 | 0.21 | -1.29 | 0.20 |
| 花色タイプ: その他 | -0.29 | 0.21 | -1.38 | 0.17 |
| (c) 花序の高さ | | | | |
| Intercept (花色タイプ: ハチ選好性) | 0.08 | 0.20 | 0.38 | 0.70 |
| 花色タイプ: ハエ選好性 | 0.12 | 0.22 | 0.53 | 0.59 |
| 花色タイプ: その他 | -0.26 | 0.22 | -1.20 | 0.23 |
| (d) プロットあたりの花密度 | | | | |
| Intercept (花色タイプ: ハチ選好性, 2015 年) | 4.38 | 0.26 | 17.1 | <0.001*** |
| 花色タイプ: ハエ選好性 | 0.58 | 0.14 | 4.27 | <0.001*** |
| 花色タイプ: その他 | 0.12 | 0.13 | 0.91 | 0.36 |
| 年 (2016 年) | -0.05 | 0.01 | -8.62 | <0.001*** |

付表 3-1. 各花形態(花冠幅、花冠長、花序の高さ)に関する LME によるサイト間比較.

| Variables | Coefficient | Std.Error | <i>t</i> value | <i>P</i> level |
|----------------|-------------|-----------|----------------|----------------|
| (a) 花冠幅 | | | | |
| Intercept (S1) | 0.06 | 0.07 | 0.83 | 0.41 |
| S2 | 0.00 | 0.00 | 0.40 | 0.69 |
| S3 | 0.00 | 0.00 | -0.58 | 0.57 |
| S4 | 0.00 | 0.00 | 0.72 | 0.47 |
| S5 | 0.00 | 0.00 | 0.39 | 0.70 |
| (b) 花冠長 | | | | |
| Intercept (S1) | -0.10 | 0.07 | -1.41 | 0.16 |
| S2 | 0.00 | 0.00 | -1.29 | 0.20 |
| S3 | 0.00 | 0.00 | -1.35 | 0.18 |
| S4 | 0.00 | 0.00 | -1.37 | 0.17 |
| S5 | 0.00 | 0.00 | -1.07 | 0.29 |
| (c) 花序の高さ | | | | |
| Intercept (S1) | -0.04 | 0.07 | -0.58 | 0.56 |
| S2 | 0.00 | 0.00 | -0.07 | 0.95 |
| S3 | 0.00 | 0.00 | 0.13 | 0.89 |
| S4 | 0.00 | 0.00 | 0.54 | 0.59 |
| S5 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 1.00 |

付表 3-2. 各花形態(花冠幅、花冠長、花序の高さ)に関する LME による媒花タイプ間の比較.

| Variables | Coefficient | Std.Error | <i>t</i> value | <i>P</i> level |
|-----------------|-------------|-----------|----------------|----------------|
| (a) 花冠幅 | | | | |
| Intercept (ハチ媒) | -0.29 | 0.19 | -1.51 | 0.14 |
| ハチ・ハエ混合媒 | 0.50 | 0.24 | 2.07 | 0.04* |
| ハエ媒 | 0.59 | 0.25 | 2.41 | 0.02* |
| その他 | -0.05 | 0.29 | -0.17 | 0.87 |
| (b) 花冠長 | | | | |
| Intercept (ハチ媒) | 0.71 | 0.21 | 3.37 | 0.001** |
| ハチ・ハエ混合媒 | -0.62 | 0.22 | -2.78 | 0.006** |
| ハエ媒 | -0.93 | 0.23 | -4.03 | <0.001*** |
| その他 | -1.11 | 0.29 | -3.81 | <0.001*** |
| (c) 花序の高さ | | | | |
| Intercept (ハチ媒) | 0.28 | 0.22 | 1.28 | 0.20 |
| ハチ・ハエ混合媒 | -0.28 | 0.24 | -1.14 | 0.26 |
| ハエ媒 | -0.05 | 0.25 | -0.21 | 0.83 |
| その他 | -0.71 | 0.31 | -2.28 | 0.03* |

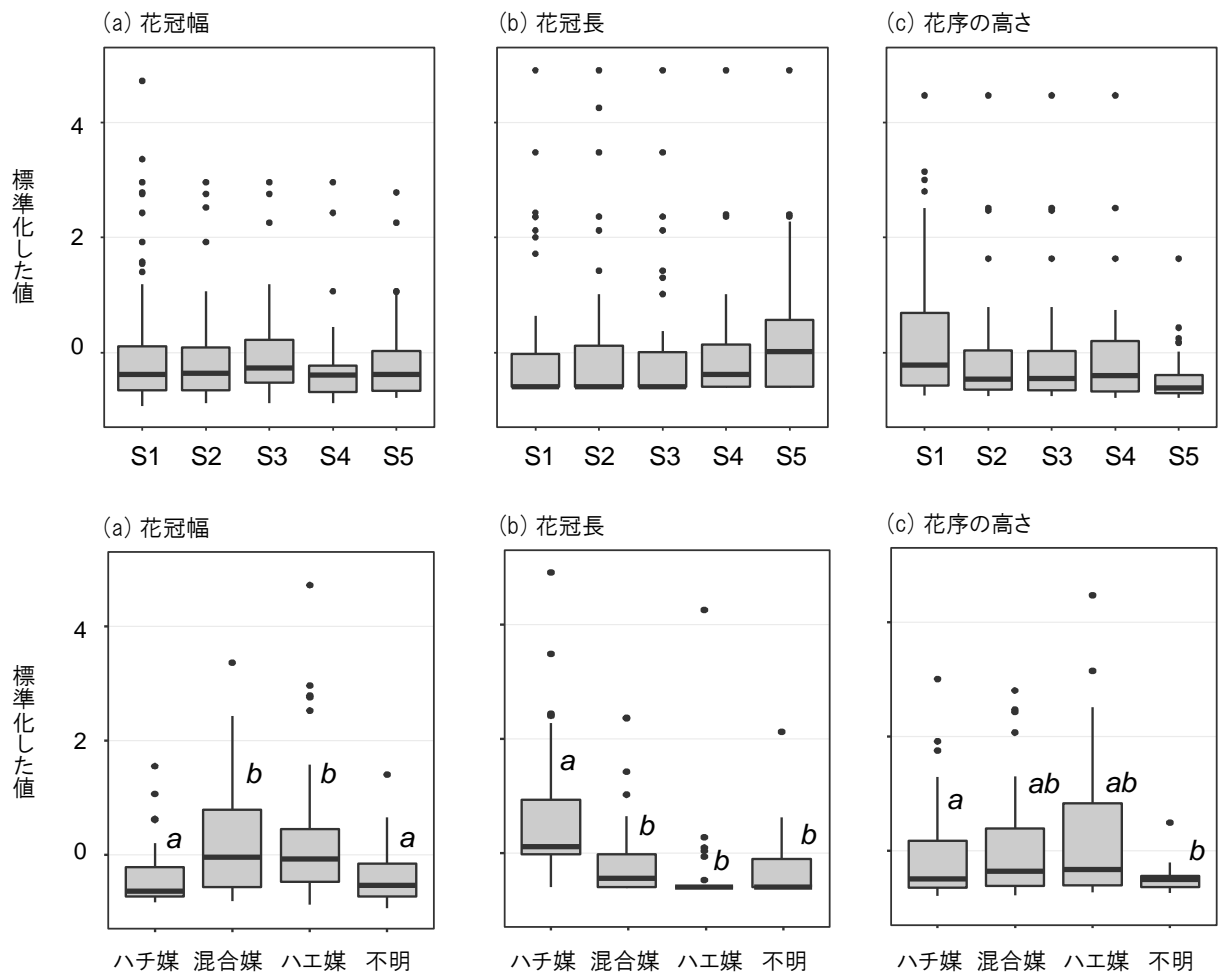


図3-1. 標準化した各花形態のサイト間比較 (上部) と媒花タイプ間比較 (下部) : (a)花冠幅、(b)花冠長、(c)花序の高さをサイトで分けた箱ひげ図。太い線は中央値を示し、箱の下端と上端はそれぞれ第1四分位数と第3四分位数である。線の外側の点は外れ値である。LMEの検定結果については、付表3-1, 3-2を参照。媒花タイプ間比較では、ハチ媒を切片としたときの有意差($P < 0.05$)をa, bで示す。

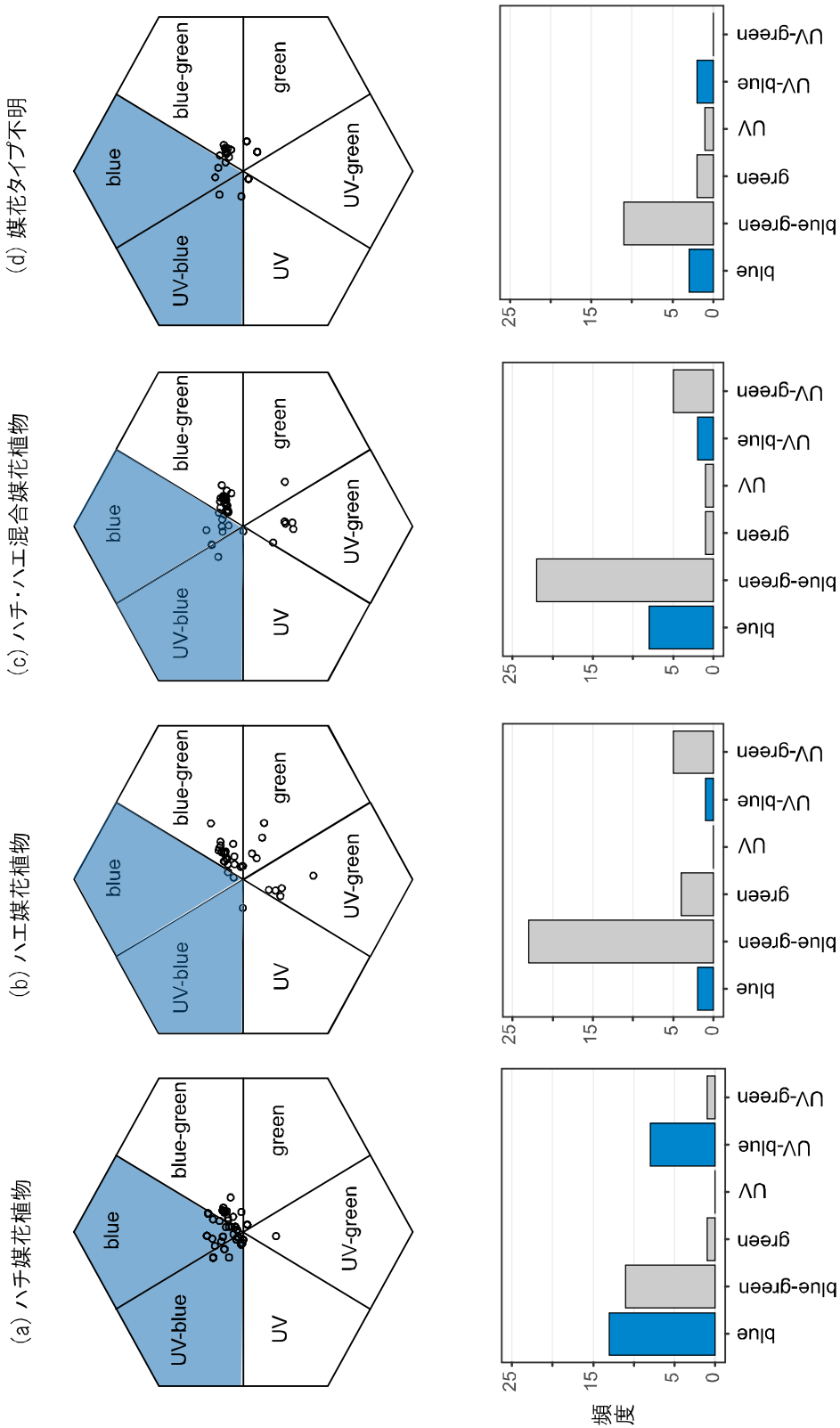


図3-2. 媒花タイプ毎の植物種について、ハチ色覚へキサゴンモデルで識別された花色カテゴリーの頻度。(a)ハチ媒花植物、(b)ハエ媒花植物、(c)ハチ・ハエ混合媒花植物、(d)媒花タイプ不明。ハチの選好性が高い花色カテゴリー（blue, UV-blue）を青色で示す。

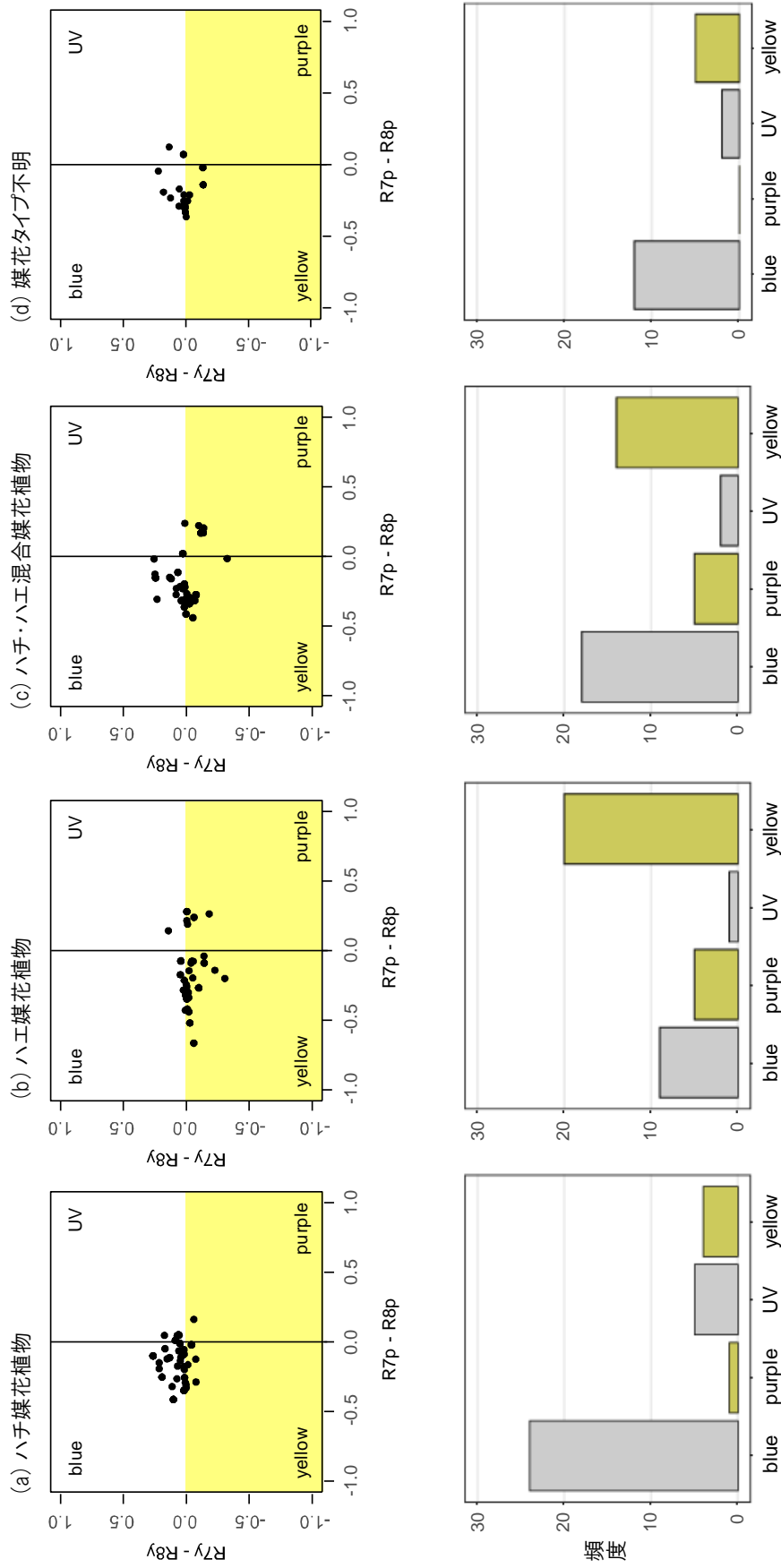


図3-3. 媒花タイプ毎の植物種について、ハエ色覚モデルで識別された花色カテゴリーの頻度。(a)ハチ媒花植物、(b)ハエ媒花植物、(c)ハチ・ハエ混合媒花植物、(d)媒花タイプ不明。ハエ類の選好性が高い花色タイプ(fly-yellow, fly-purple)を黄色で示す。

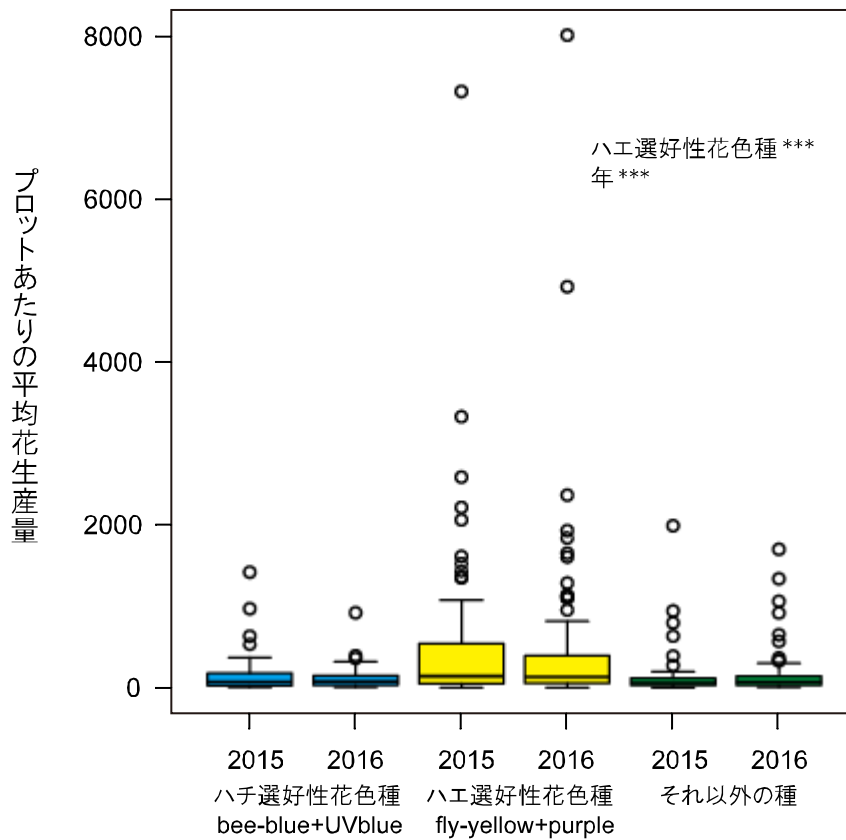
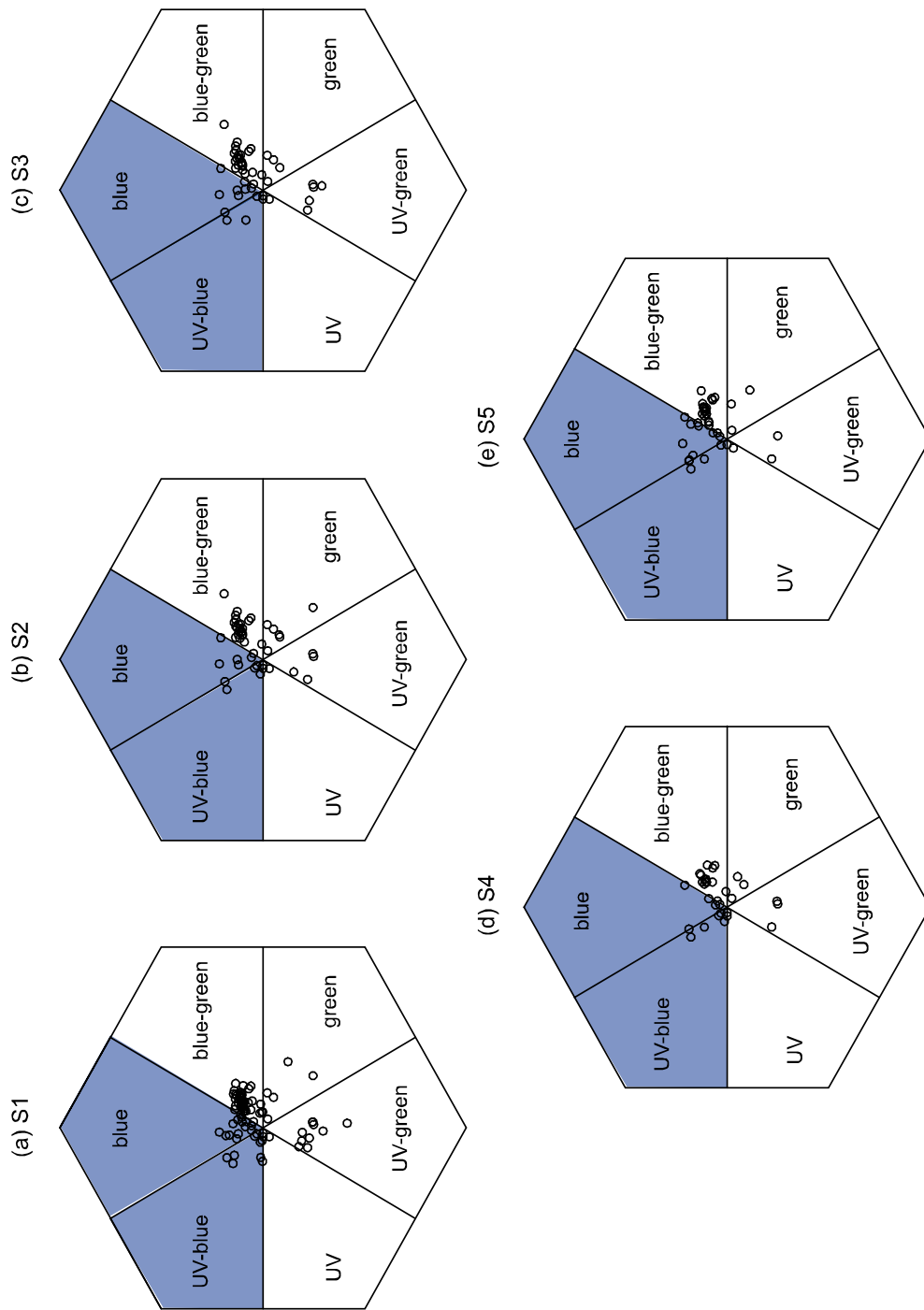


図3-4. 色覚モデルで識別された花色タイプ種間で比較した、プロットあたりの平均花生産量(開花密度). プロットは、半径2mの円形. ハエ選好性花色種は、他の花色種に比べて花生産が多い(すなわち花密度が高い)傾向が認められた. *** $P < 0.001$, by GLMM.



付図3-1. 各サイトで識別された構成種のハ子色覚へキサゴンの花色カテゴリーの頻度. 各点の一つの種を表している. ハ子選好性カテゴリー (blue, UV-blue) を青色で示す.

総合考察

第1章から第3章に渡る一連の調査により、北海道の山岳生態系における森林帯-高山帯エコトーンに沿った訪花昆虫群集組成、開花群集構造、ならびに虫媒花植物の花形質に関する全体像が明らかとなった。訪花性昆虫群集は標高のみならずオープンハビタットの存在によって大きく影響され、また季節的に群集構造が大きく変化していた。特に高山帯では膜翅目昆虫の活性が高いことが特徴として明らかとなった。開花構造は植生の垂直分布を反映した種の入替わりによって、特に森林限界を挟んで大きく変化していた。また、媒花タイプの違いによって開花構造が変化していることも示された。そして花の形質については、標高傾度やサイト間の違いは少なく、媒花タイプに依存した形質の収斂現象、すなわちポリネーションシンドロームの存在が確認できた。以上の結果から、エコトーンに沿った植物群集の開花構造は、送粉昆虫との関連性が高いことが判明した。

これまでの海外で行われた研究例では、双翅目昆虫の優占度は標高とともに増加するが、膜翅目昆虫は減少することが報告されている (Kevan 1972; Hodkinson 2005)。これらの研究は標高差 2000m にまたがる標高傾度で行われたものである。しかし、比較的低い標高域で行った本研究では、これらとは異なる傾向が示された (第1章)。ハチ媒花植物は高山帯で最も種数が多く、マルハナバチ類は高山帯で最も観察数が多かった。また、膜翅目昆虫の中でもマルハナバチ類は特に出現時期が早く出現期間も長いため、各植物種の開花期間の長い高山生態系では非常に重要なポリネーターであることが示された。膜翅目昆虫はどの機能分類群でもオープンハビタットで多かったが、双翅目昆虫は機能分類群によって標高やハビタットへの影響が異なっていた。ハビタット選好性が訪花性昆虫により異なることは以前にも報告されている (Cartar 2005; Jauker et al. 2009; Pengelly and Cartar 2010; Korpela et al. 2015)。訪花性昆虫群集の構成は標高に沿って緩やかに変化した。それ以上にオープンハビタットによる影響が大きかった。花資源量は全ての目レベルで訪花活性

に影響する重要な要因である。オープンで花資源の豊富な高山帯と高層湿原は、多くの膜翅目昆虫、ハナアブ類、チョウ類にとって重要な環境であることが明らかになった。特に高山帯で膜翅目昆虫の活性が高かったのは、高山帯の花資源量が多いことによるものと推測される。さらに、訪花性昆虫の群集動態は季節的に大きく変動することが示された。シーズン半ば（8月）にサイト間の訪花性昆虫群集の類似度が非常に高まる現象は、標高傾度に沿った昆虫の移動が起きていることを示唆するものである。すなわち、開花シーズンピーク時には、森林帯から高山帯にかけて、似通った訪花昆虫相により訪花されている。

予測されたように、亜高山帯-高山帯エコトーンの景観スケール開花構造は、標高やハビタットなどの環境要因に強く依存していた。一方で、生物的要因による開花構造の形成作用として、媒花タイプ間で開花の種間重複調節機構が異なる可能性が検出された（第2章）。開花構造には明瞭な標高傾度に沿った違いがあり、その違いは低標高森林帯と高山帯で顕著であった。そしてその構造の違いは季節を通して維持されていた。これは、標高傾度に沿った植生変化を反映したものである。森林帯では標高傾度に沿って花資源量は減少するが、高山帯では一転して花資源量が最大になった。特に、群集スケールでのハエ媒花とハチ・ハエ混合媒花植物の開花量は高山帯で大きい。しかし、種レベルの花生産量は、媒花タイプ間で違いは検出されなかった。この違いは、ハエ媒花とハチ・ハエ混合媒花植物の開花の種間重複が大きいためと考えられる。種間の開花重複による開花量の増加は、その場所へポリネーターを誘引する効果が高いと考えられる。ハエ媒花高山植物で種間の開花重複が訪花昆虫誘引にもたらす効果を調べた実験では、種間の開花重複は個体群スケールで見た場合には多くのハエ類を誘引する促進効果 (facilitation) を示したが、小スケールでみた場合には、促進作用も競合作用も不在の中立的関係 (neutral) であることが報告されている (Sieber et al. 2011, Witrh et al. 2011)。本調査地では、ハエ媒花とハチ・ハエ混合媒花植物の開花の同調性がハエ類の誘引にプラスに作用している可能性があり、今後種間の開花重複と送粉成功の関連性について調べていく必要がある。一方で、ハチ媒花植物では種間の開花重複が

少なく、種間競争を回避する選択圧が作用していることが示唆された。マルハナバチ類は、その時々で最も餌集めに効率の良い花を選択して訪花するため (Inouye 1978)、開花時期の重なるハチ媒花植物種間でマルハナバチ類の誘引を巡る競争が起こりやすい (Pleasants 1980)。また、高山帯では媒花タイプに関わらず各植物種の花生産能力が高いことが示された。花生産が多く、長い開花期間は、ポリネーターにとっては利用しやすい資源と考えられる。しかし、場所によって雪解け時期が異なる高山帯では種間の開花重複が高まるため、高山生態系の中でどのような植物種間競争が生じているのかを明らかにしていく必要がある。

花形態は送粉効率を高めるようにポリネーターのタイプによって進化しやすい形質である (Fenster et al 2004)。本研究では、花形質 (花冠幅、花冠長、花序の高さ、色) はどれも標高やサイト間で違いは見られなかったが、媒花タイプ間では違いが見られた (第 3 章)。サイト間で群集スケールの花形質に違いが見いだせなかったのは、第 1 章で示されたように、訪花性昆虫群集組成が開花ピーク期のシーズン半ばにサイト間の類似性が著しく高まることと関連している。その標高でも似通った機能分類群の組成となっているので、ポリネーター誘引に作用する形質にサイト間の違いはなかったものと思われる。媒花タイプは花の形態形質および花色タイプとそれぞれよく対応しており、ポリネーションシンドロームを支持する結果が得られた (Ollerton et al. 2009)。さらに、ハエ選好性花色種は大きな花冠をもち、開花密度が高いといった、ハエ類への誘引効果が高い性質を持ったものが多いことが示された。これは、送粉効率の低いハエ類をポリネーターとして利用しているハエ媒花植物にとって、多くのポリネーターを引き寄せる誘引能力を高める選択圧が作用した可能性を示している。この結果は、ポリネーションシンドロームの存在をさらに支持するものである。一方で、ポリネーションシンドロームが当てはまらない例もみられた。例えば壺形の花形態をもつアオノツガザクラは典型的なハチ媒花植物であるにも関わらず、開花密度が高く、ハエ選好性花色を有している。このようなポリネーションシンドロームとは矛盾する形質が存在する背景についても明らかにする必要がある。例えば、生育ハビタットが大きく重

なるコエゾツガザクラとの交雑を避けるために、花色の違いは有効かもしれない(Kasagi and Kudo 2003)。

以上の結果から、森林帯-高山帯-エコトーンで生じている訪花性昆虫群集の多様性は、景観スケールの開花構造によって維持されていることが示唆された。開花構造を形作るのはハビタットの違いであり、特にオープンハビタットは花資源が豊富であることから、訪花性昆虫群集の多様性の維持に重要である。オープンハビタットの中でも、高山帯は植物種構成が特殊であり、積雪分布の不均一性が個々の種の開花期間を延長させ、媒花タイプによらず繁殖器官への投資も多いことから、多くの訪花性昆虫にとって重要な採餌場所であることが確認された。

山岳生態系は陸域生態系の中で最も気候変動に対して脆弱な生態系であり (IPCC 2007)、気候変動による温暖化や降水量の変動は、標高傾度で植物の分布に影響することが報告されている(Kelly and Goulden 2008)。山岳生態系の中でも、高層湿原と高山帯の雪田群落は気候変動に特に脆弱である。近年、旭岳周辺はチシマザサの拡大が顕著で、花資源量が縮小する可能性が示唆されている(Winkler et al. 2016)。したがって、気候変動による森林限界の上昇(Grace et al. 2002)や、高層湿原・雪田植物群集の縮小(Amagai et al. 2018)は、生物多様性に重大なダメージをもたらす可能性がある。

謝辞

本研究の遂行に当たり、私の指導教員だった工藤岳准教授に深く感謝します。工藤さんには大学院の5年間にとどまらず、単位取得退学後も変わらぬご指導をいただきました。露崎史朗教授には多くの励ましとアドバイスをいただきました。甲山隆司教授、高田壮則教授、久保拓弥助教からは有益なコメントをいただきました。心から感謝します。

甲山哲生さんには統計解析を助けていただきました。私の父である水永光博さん、高校時代の恩師である室屋秀憲さん、工藤研究室の柴田あかりさん、弟の水永健志さんにはフィールド調査を手伝っていただきました。本当にありがとうございます。

北海道大学総合博物館の大原昌弘教授と博物館ボランティアの志津木真理子さんからは、昆虫の同定の基本を教えていただきました。大変感謝しています。

植物生態学コースの皆様、川合由加さん、中村祥子さん、雨谷教弘さん、和久井彬実さん、大嶋希美さん、塩谷悠希さん、釜野靖子さん、Kwon TaeOhさんからは多くの励ましをいただきました。ありがとうございます。

最後に、暖かく見守ってくださったアポイ岳ジオパークビジターセンター職員の田中正人学芸員と加藤聡美学芸員に心から感謝します。

引用文献

- Amagai Y, Kudo G, Sato K (2018) Changes in alpine plant communities under climate change: Dynamics of snow-meadow vegetation in northern Japan over the last 40 years. *Appl Veg Sci* 21:561-571
- Amsalem E, Grozinger CM, Padilla M, Hefetz A (2015) Bumble bee sociobiology: the physiological and genomic bases of bumble bee social behaviour. *Adv Insect Physiol* 48: 37-93
- An L, Neimann A, Eberling E, Algora H, Brings S, Lunau K (2018) The yellow specialist: dronefly *Eristalis tenax* prefers different yellow colours for landing and proboscis extension. *J Exp Bot* 221: jeb184788 doi: 10.1242/jeb.184788
- Arnold SEJ, Savolainen V, Chittka L (2009) Flower colours along an alpine altitude gradient, seen through the eyes of fly and bee pollinators. *Arthropod-Plant Interact* 3: 27-43
- Arroyo MTK, Primack R, Armesto J (1982) Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. *Am J Bot* 69: 82-97
- Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *J Stat Soft* 67: 1-48
- Benadi G, Hovestadt T, Poethke HJ, Blüthgen N (2014) Specialization and phenological synchrony of plant-pollinator interactions along an altitudinal gradient. *J Anim Ecol* 83: 639-650
- Berardi AE, Fields PD, Abbate JL, Taylor DR (2016) Elevational divergence and clinal variation in floral color and leaf chemistry in *Silene vulgaris*. *Am J Bot* 103:

1508-1523

- Bergamo PJ, Telles FJ, Arnold SE, Brito VLG (2018) Flower colour within communities shifts from overdispersed to clustered along an alpine altitudinal gradient. *Oecologia* 188: 223-235
- Bingham RA, Orthner AR (1998) Efficient pollination of alpine plants. *Nature* 391: 238-239
- Borkent CJ, Harder LD (2007) Flies (Diptera) as pollinators of two dioecious plants: behaviour and implications for plant mating. *Can Entomol* 139: 235-246
- Borkent CJ, Schlinger EI (2008) Flower-visiting and mating behaviour of *Eulonchus sapphirinus* (Diptera: Acroceridae). *Can Entomol* 140: 250-256
- Brunet J (2009) Pollinators of the Rocky Mountain columbine: temporal variation, functional groups and associations with floral traits. *Ann Bot* 103: 1567-1578
- Campbell DR, Bischoff M, Load JM, Robertson W (2010) Flower color influences insect visitation in alpine New Zealand. *Ecology* 91: 2638-2649
- CaraDonna P, Iler AM, Inouye DW (2014) Shifts in flowering phenology reshape a subalpine plant community. *PNAS* 111: 4916-4921
- Cartar RV (2005) Short-term effects of experimental boreal forest logging disturbance on bumble bees, bumble bee-pollinated flowers and the bee-flower match. *Biodiv Cons* 14: 1895-1907
- Chittka L (1992) The colour hexagon: a chromaticity diagram based on photoreceptor excitations as a generalized representation of colour opponency. *J Comp Physiol A* 170: 533-543
- Chittka L, Kevan PG (2005) Flower colour as advertisement. In: Dafni A, Kevan PG, Husband BC (eds.) *Practical Pollination Biology*. Enviroquest Ltd., Cambridge, ON,

- Canada, pp. 157-196
- Chittka L, Menzel R (1992) The evolutionary adaptation of flower colours and the insect pollinators colour vision. *J Comp Physiol A* 171: 171-181
- Chittka L, Spathe J, Schmidt A, Hickelsberger A (2001) Adaptation, constraint, and chance in the evolution of flower color and pollinator color vision. In: Chittka L, Thomson JD, eds. *Cognitive Ecology of Pollination*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 106-126.
- Conner JK, Rush S (1996) Effects of flower size and number on pollinator visitation to wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Oecologia* 105: 509-516.
- Dafni A, Kevan PG (1997) Flower size and shape: Implications in pollination. *Israel J Plant Sci* 45: 201-211
- De Ibarra NH, Vorobyev M, Menzel R (2014) Mechanisms, functions and ecology of colour vision in the honeybee. *J Comp Physiol A* 200: 411-433
- Dohzono I, Suzuki K (2010) Morphological and genetic differentiation in *Isodon umbrosus* by altitudinal variation in bumblebee pollinator assemblages. *Pl Sp Biol* 25: 20-29
- Dyer AG, Boyd-Gerny S, McLoughlin S, Rosa MGP, Simonov V, Wong BBM (2012) Parallel evolution of angiosperm colour signals: common evolutionary pressures linked to hymenopteran vision. *Proc Royal Soci B* 279: 3606-3615
- Fabbro T, Körner C (2004) Altitudinal differences in flower traits and reproductive allocation. *Flora* 199: 70-81
- Faegri K, van der Pijl L (1978) *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, Oxford
- Fenster CB, Armbruster WS, Wilson P, Dudash MR, Thomson JD (2004) *Pollination*

- syndromes and floral specialization. *Ann Rev Ecol Evo Syst* 35: 375-403
- Forrest JRK, Thomson JD (2011) An examination of synchrony between insect emergence and flowering in Rocky Mountain meadows. *Ecol Monogr* 81: 469-491
- Giurfa M, Núñez J, Chittka L, Menzel R (1995) Colour preferences of flower-naive honeybees. *J Comp Physiol A* 177: 247-259
- Goulson D, Wright NP (1998) Flower constancy in the hoverflies *Episyrphus balteatus* (Degeer) and *Syrphus ribesii* (L.) (Syrphidae). *Behav Ecol* 9: 213-219
- Gray M, Stansberry MJ, Lynn JS, Williams CF, White TE, Whitney KD (2018) Consistent shifts in pollinator-relevant floral coloration along Rocky Mountain elevation gradients. *J Ecol* 106: 1910-1924
- Grace J, Berninger F, Nagy L (2002) Impacts of climate change on the tree line. *Ann Bot* 90:537-544
- Harder LD, Cruzan MB (1990) An evaluation of the physiological and evolutionary influences of inflorescence size and flower depth on nectar production. *Funct Ecol* 4: 559-572
- Heinrich B (1979) "Majoring" and "minoring" by foraging bumblebees, *Bombus vagans*: an experimental analysis. *Ecology* 60: 245-255
- Hodkinson ID (2005) Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. *Biol Rev* 80: 489-513
- Holway JG, Ward RT (1965) Phenology of alpine plants in northern Colorado. *Ecology* 46: 73-83
- Hothorn T, Bretz F, Westfall P (2008) Simultaneous inference in general parametric models. *Biomet J* 50: 346-363
- Huelber K, Gottfried M, Pauli H, Reiter K, Winkler M, Grabherr G (2006)

- Phenological responses of snowbed species to snow removal dates in the central Alps: implications for climate warming. *Arc Antarc Alp Res* 38: 99-103
- Inouye DW (1978) Resource partitioning in bumblebees: experimental studies of foraging behavior. *Ecology* 59:672-678
- Inouye DW, Pyke GH (1988) Pollination biology in the snowy mountains of Australia: Comparisons with montane Colorado, USA. *Aust Ecol* 13: 191-205
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) (2007) *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* Parry ML, Canziani OF, Palutikof JP, van der Linden PJ, Hanson CE, eds., 976pp, Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Ishii HS, Kubota MX, Tsujimoto SG, Kudo G (2018) Association between community assemblage of flower colours and pollinator fauna: a comparison between Japanese and New Zealand alpine plant communities. *Ann Bot* mcy188 (online first)
- Jauker F, Diekötter T, Schwarzbach F, Wolters V (2009) Pollinator dispersal in an agricultural matrix: opposing responses of wild bees and hoverflies to landscape structure and distance from main habitat. *Land Ecol* 24: 547-555
- Johnson SD, Steiner KE (2000) Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trend Ecol Evol* 15: 140-143
- Kameyama Y, Kudo G (2009) Flowering phenology influences seed production and outcrossing rate in populations of an alpine snowbed shrub, *Phyllodoce aleutica*: effects of pollinators and self-incompatibility. *Ann Bot* 103: 1385-1394
- Kasagi T, Kudo G (2003) Variations in bumble bee preference and pollen limitation among neighboring populations: comparisons between *Phyllodoce caerulea* and

- Phyllodoce aleutica* (Ericaceae) along snowmelt gradients. *Am J Bot* 90: 1321-1327
- Kearns CA (1992) Anthophilous fly distribution across an elevation gradient. *Am Mid Nat* 127: 172-182
- Kearns CA, Inouye DW (1994) Fly pollination of *Linum lewisii* (Linaceae). *Am J Bot* 81: 1091-1095
- Kelly AE, Goulden ML (2008) Rapid shifts in plant distribution with recent climate change. *PNAS* 105: 11823-11826
- Kevan PG (1972) Insect pollination of high arctic flowers. *Ecology* 60: 831-847
- Kevan PG and Baker HG (1983) Insects as flower visitors and pollinators. *Ann Rev Entomol* 28: 407-453
- Kochmer JP, Handel SN (1986) Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. *Ecol Monogr* 56: 303-325
- Körner C (2007) The use of 'altitude' in ecological research. *Trend Ecol Evol* 22: 569-574
- Körner C (2012) Alpine Treelines. Functional ecology of the global high elevation tree limits. Springer
- Körner C, Neumayer M, Menendez-Riedl SP, Smeets-Scheel A (1989) Functional morphology of mountain plants. *Flora* 182: 353-383
- Korpela EL, Hyvönen T, Kuussaari M et al. (2015) Logging in boreal field–forest ecotones promotes flower-visiting insect diversity and modifies insect community composition. *Insect Cons Div* 8: 152-162
- Koski MH, Ashman TL (2015) An altitudinal cline in UV floral pattern corresponds with a behavioral change of a generalist pollinator assemblage. *Ecology* 96: 3343-3353

- Krebs CJ, Boonstra R, Cowcill K, Kenney AJ (2009) Climatic determinants of berry crops in the boreal forest of the southwestern Yukon. *Botany* 87: 401-408
- Kudo G (1991) Effects of snow-free period on the phenology of alpine plants inhabiting snow patches. *Arc Alp Res* 23: 436-443
- Kudo G (2006) Flowering phenologies of animal-pollinated plants: reproductive strategies and agents of selection. In: Harder LD, Barrett SCH (eds) *Ecology and evolution of flowers*. Oxford University Press, New York, pp.139-158
- Kudo G (2014) Vulnerability of phenological synchrony between plants and pollinators in an alpine ecosystem. *Ecol Res* 29: 571-581
- Kudo G (2016) Landscape structure of flowering phenology in alpine ecosystems: significance of plant-pollinator interactions and evolutionary aspects. In: Kudo G (ed) *Structure and Function of Mountain Ecosystems in Japan*. Springer, pp 41-62
- Kudo G, Hirao AS (2006) Habitat-specific responses in the flowering phenology and seed set of alpine plants to climate variation: implications for global-change impacts. *Pop Ecol* 48: 49-58
- Kudo G, Suzuki S (1999) Flowering phenology of alpine plant communities along a gradient of snowmelt timing. *Polar Bios* 12: 100-113
- 工藤岳、横須賀邦子 (2012) 高山植物群落の開花フェノロジー構造の場所間変動と年変動 : 市民ボランティアによる高山生態系長期モニタリング調査 保全生態学研究 17: 49-62
- Kuriya S, Hattori M, Nagano Y, Itino T (2015) Altitudinal flower size variation correlates with local pollinator size in a bumblebee - pollinated herb, *Prunella vulgaris* L. (Lamiaceae). *J Evol Biol* 28: 1761-1769

- Kwak MM, Bergman P (1996) Early flowers of *Bartsia alpina* (Scrophulariaceae) and the visitation by bumblebees. *Acta Bot Neerlandica* 45: 355-366
- Larson BMH, Kevan PG, Inouye DW (2001) Flies and flowers: taxonomic diversity of anthophiles and pollinators. *Can Entomol* 133: 439-465
- Lázaro A, Hegland SJ, Totland Ø (2008) The relationships between floral traits and specificity of pollination systems in three Scandinavian plant communities. *Oecologia* 157: 249-257
- Llorens L, Badenes-Pérez FR, Julkunen-Tiitto R, Zidorn C, Fereres A, Jansen MAK (2015) The role of UV-B radiation in plant sexual reproduction. *Pers Plant Ecol Evol Syst* 17: 243-254
- Lunau K (2014) Visual ecology of flies with particular reference to colour vision and colour preferences. *J Comp Physiol A* 200: 497-512
- Matsui K (1991) Pollination ecology of four *Acer* species in Japan with special reference to bee pollinators. *Pl Sp Biol* 6: 117-120
- McCall C, Primack RB (1992) Influence of flower characteristics, weather, time of day, and season on insect visitation rates in three plant communities. *Am J Bot* 79: 434-442
- Memmott J, Craze PG, Waser NM, Price MV (2007) Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions. *Ecol Letter* 10: 710-717
- Mizunaga Y, Kudo G (2017) A linkage between flowering phenology and fruit-set success of alpine plant communities with reference to the seasonality and pollination effectiveness of bees and flies. *Oecologia* 185: 453-464
- Molau U, Nordenhäll U, Eriksen B (2005) Onset of flowering and climate variability in an alpine landscape: a 10 - year study from Swedish Lapland. *Am J Bot* 92: 422-

- Muller H (1880) The fertilisers of alpine flowers. *Nature* 21: 275
- Nagano Y, Abe K, Kitazawa T, Hattori M, Hirao AS, Itino T (2014) Changes in pollinator fauna affect altitudinal variation of floral size in a bumblebee - pollinated herb. *Ecol Evol* 4: 3395-3407
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, Minchin PR, Hara RBO, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Szoecs E, Wagner H (2017) *Vegan: community ecology package*. R package version 2.4-4. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Olesen JM, Dupont YL, Ehlers BK, Hansen DM (2007) The openness of a flower and its number of flower-visitor species. *Taxon* 56: 729-736
- Ollerton J, Alarco R, Waser NM, Price MV, Watts S, Cranmer L, Hingston A, Peter CI, Rotenberry J (2009) A global test of the pollination syndrome hypothesis. *Ann Bot* 103: 1471-1480
- Osborne JL, Martin AP, Carreck NL, Swain JL, Knight ME, Goulson D, Hale RJ, Sanderson RA (2008) Bumblebee flight distances in relation to the forage landscape. *J Anim Ecol* 77: 406-415
- Ovaskainen O, Skorokhodova S, Yakovleva M, Sukhov A, Kutenkov A, Kutenkova N, Shcherbakov A, Meyke E, Delgado MM (2013) Community-level phenological response to climate change. *PNAS* 110: 13434-13439
- Pellissier L, Pottier J, Vittoz P, Dubuis A, Guisan A (2010) Spatial pattern of floral morphology: possible insight into the effects of pollinators on plant distributions. *Oikos* 119: 1805-1813
- Pengelly CJ and Cartar RV (2010) Effects of variable retention logging in the boreal

- forest on the bumble bee-influenced pollination community, evaluated 8-9 years post-logging. *Forest Ecol Manag* 260: 994-1002
- Pickering CM, Stock M (2008) Insect colour preference compared to flower colours in the Australian Alps. *Nord J Bot* 23: 217-223
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D and R Core Team (2017) nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-131,
<URL: <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>>
- Pleasants JM (1980) Competition for bumblebee pollinators in rocky mountain plant communities. *Ecology* 61: 1446-1459
- Pyke GH, Inouye DW, Thomson JD (2011) Activity and abundance of bumble bees near Crested Butte, Colorado: diel, seasonal, and elevation effects. *Ecol Entomol* 36: 511-521
- Ramirez N (2003) Floral specialization and pollination: a quantitative analysis and comparison of the Leppik and the Faegri and van der Pijl classification systems. *Taxon* 52: 687-712
- Rathche B (1983) Competition and facilitation among plants for pollination. In: L Real, ed. *Pollination Ecology*, pp. 305-329. Academic Press, Orlando, FL.
- Rathche B (1988) Interactions for pollination among coflowering shrubs. *Ecology* 69: 446-457
- Rathche B, Lacey EP (1985) Phenological patterns of terrestrial plants. *Ann Rev Ecol Syst* 16: 179-214
- Selås V (2000) Seed production of a masting dwarf shrub, *Vaccinium myrtillus*, in relation to previous reproduction and weather. *Can J Bot* 78: 423-429

- Shrestha M, Lunau K, Dorin A, Schulze B, Burd M, Dyer AG (2016) Floral colours in a world without birds and bees: the plants of Macquarie Island. *Plant Biol* 18: 842-850
- Sieber Y, Holderegger R, Waser NM, Thomas VFD, Braun S, Erhardt A, Reyer HU, Wirth LR (2011) Do alpine plants facilitate each other's pollination? Experiments at a small spatial scale. *Acta Oecologica* 37: 369-374
- Skjaerven L, Yao XQ, Scarabelli G, Grant BJ (2014) Integrating protein structural dynamics and evolutionary analysis with Bio3D. *BMC Bioinfo* 15: 399
- Steen R (2012) Pollination of *Platanthera chlorantha* (Orchidaceae): new video registration of a hawkmoth (Sphingidae). *Nord J Bot* 30: 623-626
- Tiusanen M, Hebert PDN, Schmidt NM, Roslin T (2016) One fly to rule them all—muscid flies are the key pollinators in the Arctic. *Proc R Soc B* 283:20161271
- Tomono T, Sota T (1997) The life history and pollination ecology of bumblebees in the alpine zone of central Japan. *Jpn J Ent* 65: 237-255
- Totland Ø (1993) Pollination in alpine Norway: flowering phenology, insect visitors, and visitation rates in two plant communities. *Can J Bot* 71: 1072-1079
- Totland Ø (1994) Influence of climate, time of day and season, and flower density on insect flower visitation in alpine Norway. *Arc Alp Res* 26: 66-71
- Troje N (1993) Spectral categories in the learning behavior of blowflies. *J Biosci* 48: 96-104
- Venables WN, Ripley BD (2002) *Modern Applied Statistics with S*. Fourth Edition. Springer, New York.
- Warren SD, Harper KT, Booth GM (1988) Elevational distribution of insect pollinators. *Am Mid Nat* 120: 325-330

- Westercamp C, Bockhoff RC (2007) Bilabiate flowers: The ultimate response to bees?
Ann Bot 100: 361-374
- Williams JB, Batzli GO (1982) Pollination and dispersion of five species of Lousewort
(*Pedicularis*) near Atkasook, Alaska, U.S.A. Arc Alp Res 14: 59-74
- Willmer P (2011) Pollination and Floral Ecology. Princeton University Press,
Princeton
- Winkler DE, Amagai Y, Huxman TE, Kaneko M, Kudo G (2016) Seasonal dry-down
rates and high stress tolerance promote bamboo invasion above and below treeline.
Plant Ecol 217:1219-1234
- Wipf S (2010) Phenology, growth, and fecundity of eight subarctic tundra species in
response to snowmelt manipulations. Plant Ecol 207: 53-66
- Wipf S, Rixen C (2010) A review of snow manipulation experiments in Arctic and
alpine tundra ecosystems. Polar Res 29: 95-109
- Wirth LR, Graf R, Gugerli F, Landergott U, Holderegger R (2010) Lower selfing rate
at higher altitudes in the alpine plant *Eritrichium nanum* (Boraginaceae). Am J
Bot 97: 899-901
- Yumoto T (1986) The ecological pollination syndromes of insect-pollinated plants in
an alpine meadow. Ecol Res 1: 83-95
- Yumoto T (1987) Pollination systems in a warm temperate evergreen broad-leaved
forest on Yaku Island. Ecol Res 2: 133-145