

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 12 日現在

機関番号：18001

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2010～2014

課題番号：22570095

研究課題名(和文) 亜熱帯島嶼域におけるハナミョウガ属(ショウガ科)の送粉・交配システムに関する研究

研究課題名(英文) Studies on pollination and mating system of the genus *Alpinia* (Zingiberaceae) in the subtropical islands of the Ryukyus

研究代表者

傳田 哲郎 (Denda, Tetsuo)

琉球大学・理学部・教授

研究者番号：50284948

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,500,000円

研究成果の概要(和文)：琉球列島の沖縄島、南大東島において、ゲットウ(ショウガ科)の開花フェノロジー、花蜜分泌パターン、送粉者の調査をおこない、送粉システムにおける両掛け戦略仮説を検証した。その結果、1)ゲットウの蜜分泌が朝と夕方二回ピークを持つことに加え、夜に糖濃度の低い蜜を多量に分泌する傾向が見られること、2)昼間に行動するハナバチ類の他、夜間を中心に行動するスズメガ科の5種を含む多様な昆虫が花粉を媒介する可能性があること、3)ゲットウの匂い成分の中にはlinaloolが多量に含まれており、このことが夜行性のスズメガ類の誘因と関係していると思われること、などを明らかにした。

研究成果の概要(英文)：Branching strategy for the pollination of *Alpinia zerumbet* (Zingiberaceae) in Okinawajima and Minamidaito islands of the Ryukyus was verified by investigating flowering phenology, nectar secretion pattern and pollinator fauna characteristics. The results indicated that 1) In addition to daily peaks in nectar secretion, *A. zerumbet* secreted relatively larger volume of nectar with low sugar concentrations in the evening, 2) as well as diurnal pollinator such as bees, nocturnal hawk moth species also contributed to pollination of *A. zerumbet* in the evening, 3) linalool was one of the major components of floral scent in *A. zerumbet* and may act as attractant for hawk moth species.

研究分野：植物系統分類学

キーワード：ハナミョウガ属 送粉機構 両掛け機構 ショウガ科 スズメガ媒

1. 研究開始当初の背景

ハナミョウガ属(シヨウガ科)の植物は flexistly と呼ばれる特殊な雌雄異熟二型を持つことが知られている。ハナミョウガ属の花は1日花であるが、集団内に雄性先熟型の個体(cataflexistylous morph, cata-型)と雌性先熟型の個体(anaflexistylous morph, ana-型)が存在し、午前中はcata-型からana-型へ、午後はana-型からcata-型へ花粉が運ばれる。ハナミョウガ属の種は自家和合性とされているが、雌雄の変化が集団内で同調して起こるために同型間での交配は回避され、異なる型間の交配が促進されると考えられている。

ハナミョウガ属の主要な花粉媒介者はクマバチ類やミツバチ類のような高い飛翔能力を持つハナバチ群であると考えられている。ゲットウについて申請者等がおこなった予備調査の結果、夜間にも多量の花蜜が分泌され、多くの夜行性昆虫が訪花するなど、これまで本属では知られていない興味深い事実が確認された。また、オキナワウスカワマイマイ(オナジマイマイ科)の訪花と送粉の可能性も示唆された。昼(鳥媒)と夜(コウモリ媒)の異なる送粉シンドロームを合わせた繁殖戦略は、アオイ科、ミヅカクシ科、バショウ科、キキョウ科など多くの植物で知られ、送粉者が欠乏するような条件下での種子生産を保証する効果的なシステムであると考えられている。

琉球列島に分布するハナミョウガ属の植物は梅雨期に開花するが、“両掛け戦略”ともれる送粉システムは、降雨による訪花昆虫減少のリスクを軽減する効果があるのではないかと想像された。中国とボルネオのハナミョウガ属について報告されている例では、集団内にcata-型とana-型の個体が約半数ずつ存在するとされている。しかし、琉球列島産ハナミョウガ属では集団間でcata-型とana-型の比に差が見られ、雄性先熟のcata-型のみからなる集団が存在することが指摘されている。分布域の北限にあたる当地域ではハナミョウガ属の flexistly が部分的に崩壊し、交配システムに変化が生じている可能性が考えられる。しかし性比に片寄りが生じた集団における交配システムや、訪花昆虫相との関係などに関する詳細は調査されないまま現在に至っていた。

2. 研究の目的

本研究課題では前述のような状況を踏まえ、琉球列島の昆虫相や島嶼性・気候的特徴と関連づけながら、亜熱帯島嶼環境下におけるハナミョウガ属の送粉・交配システムについて明かすことを最終的な目標とする。具体的には、1) 琉球列島産ハナミョウガ属について、開花フェノロジー、花蜜分泌パターン、行動パターンに基づく送粉者の評価をおこない、送粉システムにおける両掛け戦略仮説を検証すること、2) 琉球列島における島嶼間での昆虫相の違いや緯度に沿った環境勾配が、本属植物の交配システムに与える影響を明らかにすること、の2点を目的とする。

3. 研究の方法

ゲットウの送粉システムにおける両掛け戦略仮説を検証することを目的とし、開花フェノロジー、花蜜の分泌パターン、訪花昆虫相と訪花頻度、昆虫の行動パターンの違いと送粉効率、および、交配システムに関する調査をおこなった。

開花フェノロジー

ハナミョウガ属の植物は1日花であることが知られている。ゲットウでの予備調査により夜間も開花していることが確認されたため、24時間のフェノロジー調査をおこなった。具体的には、cata-型とana-型の個体それぞれの蕾にマーキングし、開花から閉花まで1時間毎に直接観察をおこなう。雄ずいにおける花粉放出のタイミング、柱頭の挙動に注目し、cata-型とana-型における雄性期と雌性期の変化を明らかにした。

花蜜分泌パターンの調査

開花から閉花までの個々の花の花蜜分泌パターンを明らかにした。昆虫による花蜜採取を排除するために袋掛けをおこない、開花から閉花まで1時間毎にキャピラリーで花蜜を採取するとともに、採取した花蜜の質量と体積を測定した後、糖度計を用いて糖濃度を測定し、ゲットウの花蜜分泌パターンを明らかにした。

訪花昆虫相と訪花頻度の調査

開花期を通じて24時間観察を複数回おこない、訪花昆虫相の日変化と季節変化、cata-型とana-型での違いを明らかにする。訪花した昆虫は花冠内での挙動を確認した後に捕獲し、標本を作製して種を同定する。訪花昆虫相が異なる中琉球と南琉球、また、ハナバチ類が欠落している大東諸島などでも調査をおこなう。訪花昆虫相の調査と並行して、琉球大学構内に設定した調査区内において訪花頻度(1花1時間当たり)の調査をおこなった。

袋かけ・交配実験による交配様式の調査

自動的自家受粉の可能性や自家和合性について明らかにするため、袋かけ実験・交配実験をおこなった。具体的には、cata-型とana-型それぞれについて開花前の花序に袋がけをして結実率を調べ自動的自家受粉の可能性を検討すると共に、同型・異型間の組合せで人工授粉をおこない、各組合せにおける結実率、種子生産数を調査した。また、対象実験として開放処理下での結実率も調査した。

南大東島におけるゲットウの性表現の調査

大東諸島のゲットウは結実しないことが知られていた。このことと性表現との関係を明らかにするために、南大東島のゲットウについてcata-型とana-型の比率を調査した。

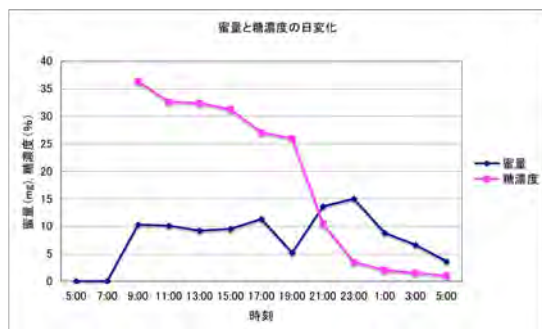
4. 研究成果

開花フェノロジー

琉球大学構内に設定した調査区域において cata-型 17花 (6個体17花序) および ana-型 14花 (4個体14花序) をそれぞれ選び、個々の花のフェノロジーを調査した。その結果、cata型の平均開花時間は 22.9 ± 1.7 時間 (最長27時間; 最短 21時間)、ana型では 23.7 ± 2.0 時間 (最長27時間; 最短 22時間) であった。Cata型の花は深夜に開きはじめ、完全に開花するのは日の出前後 (4~6時) で、完全に開花した直後に花粉を放出し始めた。13:00頃には柱頭が下を向き始め、雌性期に入った。23時頃には花が閉じ始め、0時~2時には完全に閉花した。一方、ana型の花は深夜に開きはじめ、完全に開花するのは日の出前後 (3~6時) であった。完全に開花した直後は柱頭が下を向き、13:00頃から葯が裂開を始め花粉を放出し、柱頭は上を向きはじめた。23時頃には花が閉じ始め、0時~2時には完全に閉花した。また、同調査区域においてゲットウの開花個体数の季節変化を調査すると共に、cata-型とana-型それぞれから複数個体を選び、個体毎の開花期間、花序数、花序当たりの開花数を調査した。その結果、cata-型とana-型の個体間に開花時期のずれなどは確認されなかった。

花蜜分泌パターン

蜜量は朝と夕方の二回のピークに加え、日没後に三回目のピークが見られた。糖濃度は朝と夕方は高く、日没後は急激に下がる傾向が



見られた。結論として、夜は糖濃度の低い蜜を比較的多量に分泌する傾向が見られた。

琉球大学構内に設置した調査区において、訪花昆虫とゲットウの匂い分泌パターンの関係を明らかにするため、ハンディー匂いモニター (omx-sr) を用いた相対的匂い強度の日変化を調査した。その結果、開花時に低かった匂い強度は 12:00 より 18:00 にかけて強くなり、日中のみではなく、薄暮の時間帯にも匂いが放出されていることが確認された。cata-型、ana-型ともに同じ傾向を示し、差は見られなかった。沖縄島のゲットウでは、18:00-19:00 頃にかけて昼行性・夜行性のスズメガ類が多数飛来して吸蜜していたことから、ゲットウがこれらの昆虫の行動時間帯に合わせて匂いを分泌している可能性が示唆された。

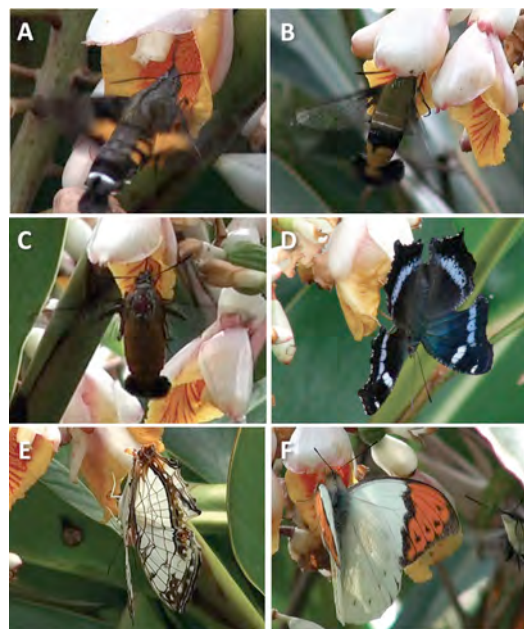
ゲットウの匂い成分に夜行性スズメガ類の誘因に関係するとされる物質 (linalool)

が含まれるかどうかを確認するため、匂いのサンプリングをおこない、沖縄高専の協力を得て成分分析をおこなった。その結果、ゲットウの匂い成分の中には linalool が多量に含まれており、このことがスズメガ類の誘因と関係しているのではないかと考えられた。

訪花昆虫相と訪花頻度の調査

訪花昆虫について、沖縄島、西表島、南大東島を中心に、24 時間調査を含む合計 100 時間以上の調査をおこない、昆虫綱の 6 目 11 科 20 分類群、クモ目の 1 科 1 種、軟体動物門・腹足綱柄目目の 2 科 3 種の訪花を確認した。これらの中には、夜間を中心に行動するスズメガ科 4 種 (イッポンセスジスズメ *Theretra silhetensis silhetensis*、シタバベニスジスズメ *Hippotion celerio*、コシタバベニスズメ *Hippotion boerhaviae*、エビガラスズメ *Agrius convolvuli*) が含まれており、夜間における花蜜の分泌と合わせ、ゲットウが昼行性と夜行性の花粉媒介者を利用して可能性が高まった。また、夜行性の訪花者はハナミョウガ属では初めての報告である。飛翔性の昆虫類とは別に、オキナワウスカワマイマイが頻りに訪花するのが確認された。オキナワウスカワマイマイはゲットウの花蜜を摂食するために訪花しており、その際に花粉を媒介する可能性も示唆された。

2013 年におこなった調査では、以前の観察で多くの訪花が確認されたハチ類 (アオス



ジコシブトハナバチ、オキナワツヤハナバチ、オキナワクマバチ) はほとんど訪花せず、ホウジャク類 (ホシホウジャク *Macroglossum pyrhosticta*), セイヨウミツバチの訪花が多く観察された。ホウジャク類、スカシバ類ともに、花粉の付着を確認した他、柱頭の先端に触れるところも確認できた。先行研究ではハチ類 (主にクマバチ類とミツバチ類) が主要な送粉者とされているが、何らかの理由

でハチ類の訪花頻度が低い場合でも昼行性のスズメガ類が有効な送粉者となり得ると考えられ、ゲットウが習性の異なる送粉者に対応できる柔軟な送粉戦略を持っている可能性が示唆された。

袋かけ・交配実験による交配様式の調査

開放実験の結果、ana 型 (4 個体 8 花序 430 花) の結実率は $18.5 \pm 15.2\%$ 、cata 型 (6 個体 15 花序 886 花) の結実率は $26.7 \pm 12.8\%$ となり、後者の方が高い値を示した。

袋かけ実験の結果では、ana 型 (2 個体 2 花序 86 花) で 0.0% 、cata 型 (6 個体 15 花序 765 花) で $5.4 \pm 6.9\%$ となり、後者で高い値が観察された。同じ型でも個体によって結実率は大きく異なっており、生育場所の条件と昆虫の訪花頻度などが結実率に大きく影響する可能性が示唆された。

また、cata 型が一定の割合で自動的自家受粉を行うことについては、花の構造が影響していると推測された。

南大東島におけるゲットウの性表現の調査

調査期間内に確認した南大東島 27 地点 1938 花序すべてが cata 型であり、ana 型は存在しなかった。また、調査期間中、結実した花序は一つも確認できなかった他、袋かけ実験の結果においても自殖、他殖ともに結実は確認できなかった。聞き取り調査の結果からも、地元の人の多くが結実を見たことがないことが判明した。西港道路脇に植栽されている那覇から移植されたゲットウ (cata-型) 数株の結実率を調査したところ、すべてが結実していることが確認された。これらのことから、南大東島のゲットウは完全に不稔か、結実するとしても極めて稀であると考えられる。また、cata 型のみしか存在しないことが、不稔の理由ではないと判断された。

沖縄島のゲットウ (cata 型と ana 型) と南大東島のゲットウ (cata 型) について花粉をアレクサンダー液で染色して顕微鏡下で観察し、正常な花粉と異常な花粉 (細胞質が充実していない、形がいびつ等) の数を数えた。このデータに基づいて花粉の稔性を算出したところ、沖縄島のゲットウでは cata 型と ana 型の平均 \pm SD がそれぞれ 92.6 ± 6.6 と 96.4 ± 3.3 であったのに対し、南大東島の cata 型では 58.2 ± 9.6 と低くなっていた。また、北大東島産のゲットウ 2 株より得た 2 花について花粉稔性を調べたところ、 59.0% 、 59.3% とやはり低い値を示した。この低い花粉粘性が不稔であることと関係があるのではないかと推測された。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 1 件)

- ① 小林俊・伊澤雅子・傳田哲郎, 2010, オガサワラヤモリのゲットウにおける採蜜行動. Akamata [査読あり] 21: 1-6.

[学会発表] (計 3 件)

- ① 小林俊・伊澤雅子・傳田哲郎 「オキナワウスカワマイマイ *Acusta despecta despecta* (オナジマイマイ科 Bradybaenidae) の花粉食」 沖縄生物学会第 46 回大会, 2010 年 5 月 30 日, 名桜大学 (名護)
- ② 小林峻・伊澤雅子・傳田哲郎 「琉球列島におけるゲットウ (ショウガ科) の訪花動物相 (予報)」 日本生態学会, 2010 年 3 月 15-20 日, 東京大学駒場キャンパス (東京)
- ③ 傳田哲郎・小林峻・伊澤雅子 「ゲットウの開花習性と花蜜分泌に関する予備調査 (Preliminary report on flowering habits and nectar secretion in *Alpinia zerumbet*)」 琉球大学 21 世紀 COE 成果報告会, 2009, 沖縄

[図書] (計 1 件)

- ① 伊澤雅子・太田英利・佐々木健志・鹿谷法一・鹿谷麻夕・傳田哲郎・宮城康一・横田昌嗣, 土屋誠 (編), 2013. 美ら島の生物ウォッチング 100. 東海大学出版会, 東京. pp 252.

[産業財産権]

○出願状況 (計 0 件)

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
出願年月日：
国内外の別：

○取得状況 (計 0 件)

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
出願年月日：
取得年月日：
国内外の別：

[その他]

講演会

- ① 傳田哲郎 「ゲットウを知っていますか？ 身近な植物の意外な素顔」 南大東島の生き物の研究講演会, 2010 年 5 月 20 日, 南大東村文化センター (南大東村)
- ② 傳田哲郎 「ゲットウを通してみる身近な植物の意外な素顔」 沖縄工業高等専門学校生

物資源工学科講演会, 2010年7月1日, 沖縄
工業専門学校 (名護)

6. 研究組織

(1) 研究代表者

傳田 哲郎 (DENDA, Tetsuo)

琉球大学・理学部海洋自然科学科・教授

研究者番号: 50284948

(2) 研究分担者

()

研究者番号:

(3) 連携研究者

()

研究者番号: