

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 10 月 6 日現在

機関番号：84402

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2012～2014

課題番号：24770085

研究課題名(和文) ママコナ属における花筒長の多様化と送粉者を介した生態的種分化過程の解明

研究課題名(英文) Evolutionary diversification of the flower tube and ecological speciation in *Melampyrum*

研究代表者

長谷川 匡弘 (Hasegawa, Masahiro)

大阪市立自然史博物館・その他部局等・研究員

研究者番号：80610542

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)：ポリネーターシフトは顕花植物の生態的種分化にとって重要と考えられているが、どのような環境下でどのように進行するのかわかりません。本研究で用いたママコナ属は長舌ハナバチ類が主要なポリネーターだが、紀伊半島南部に分布するオオママコナは、顕著に長い花筒を持ち、昼行性スズメガがポリネーターとなることが明らかになった。また、花筒が短いヤクシママコナは屋久島高地に分布が限られ、主にハナアブ類による訪花が確認された。両分類群ともシコクママコナに近縁だが、生育地では開花期に長舌のハナバチ類がほとんど確認されず、適した訪花者が少ない環境下で、本来は盗蜜・盗粉者だった昆虫に適応進化したものと考えられる。

研究成果の概要(英文)：Pollinator shifts has been considered an important evolutionary events for the ecological speciation of plants, but is uncertain how it progresses under what kind of environment. *Melampyrum macranthum* which distributed in the southern part of Kii peninsula and have long flower tube was pollinated by diurnal hawkmoth although other *Melampyrum* species was mainly pollinated by long-tongued bees. On the other hand, *M. laxum* var. *yakusimense* which distributed in the Yaku Is. and have short flower tube was mainly visited by syrphid flies. These two taxa are closely related in *M. laxum* which pollinated by long-tongued bees, but these bees were not confirmed in the locality of the both taxa through anthesis. It is thought that both taxa were evolutionarily adapted to nectar or pollen robber of *M. laxum* under environment having few long-tongued bees.

研究分野：送粉生態学

キーワード：ポリネーターシフト 送粉 花形態 進化 ポリネーター ママコナ属 昼行性スズメガ ハナバチ

1. 研究開始当初の背景

動物媒花の花形態の多様性は、送粉を担うポリネーターの形態・行動に適応進化することで生じたと考えられてきた。これまで多くの分類群で、ポリネーターが花弁サイズ、距の長さ等の花形態に小さな形態的变化を引き起こすことは明らかにされてきた。また、近年では DNA 解析により、様々な分類群において、形態・行動などが大きく異なるポリネーターへの適応(ポリネーターシフト)により花形態が系統内で多様化していることが確認されている。しかし、ポリネーターシフトに伴う種分化の詳細な過程については不明確なままである。またこのような適応進化がどのような環境の下で進行するのかについてはほとんどわかっていない。

本研究で用いたママコナ属 (*Melampyrum*) は主にマルハナバチ類が有効なポリネーターとして知られており、花筒の長さはそれらのマルハナバチ類の口吻長と一致する 10 - 15mm の範囲のものがほとんどである。ところが、近年記載されたオオママコナ (*Melampyrum macranthum*) は、同属の他種より顕著に長い 30 ~ 35mm もの花筒を持つ(図 1)。また、開花期にマルハナバチのいない屋久島には花筒長が短いシコクママコナの変種(ヤクシマママコナ *M. laxum* var. *yakusimense*) も知られている(図 1)。ママコナ属はこのように種分化に銃と考えられている花筒長の変異が集団によって大きいことに加え、開花性・花色などのその他の花形質は種によって大きく異なるため、ポリネーターを介した生態的種分化への花筒長の効果を検証するには最適な材料である。しかし、このように花筒が顕著に異なる集団はいずれも限られた地域に特異的に分布し、これまで花形態の詳細な調査や、生態的な調査が全くされておらず、どのようなポリネーターが送受粉を行うのかも明らかになっていない。

2. 研究の目的

本研究はママコナ属を材料とし、ポリネーターシフトを伴う種分化が起こりうる環境を明らかにし、種分化の過程を明らかにすることを目的としている。申請期間においては、まず、オオママコナ、ヤクシマママコナといった特徴的な花筒を持つ種・変種の送粉生態や、同属他種も含めた花形態の変異等の基礎的情報の調査を行い(研究の方法の(1)~(3))、DNA 解析によってこれらの局地的分布種の類縁関係を明らかにした(4)。また、生育地における送粉昆虫環境を明らかにし、ポリネーターシフトに伴う種分化が起こった環境について考察を行った(5)。

3. 研究の方法

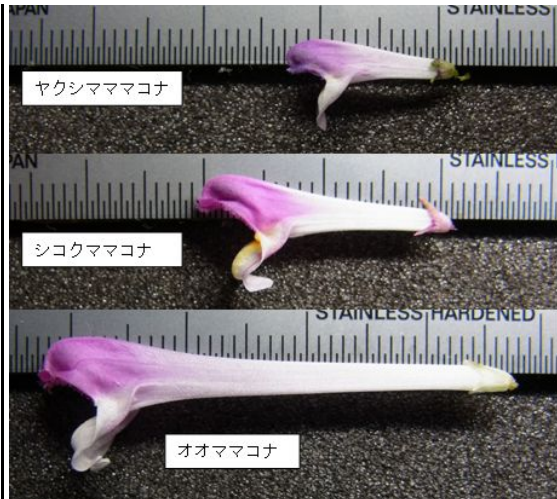


図1 ママコナ属 3 分類群の花筒長の変異。最も分布域が広いシコクママコナ(中)はマルハナバチ類がポリネーターとなる。ヤクシマ(上)、オオ(下)は分布域が限られ、それぞれハナアブ類、ホウジャク類(スズメガ科)がポリネーターと考えられている(長谷川, 投稿準備中)。

(1) ママコナ属の分布状況調査

オオママコナは紀伊半島南部にのみ生育していると考えられているが、詳細な分布調査は行われていない。また、紀伊半島からは同属のシコクママコナ (*M. laxum* var. *laxum*)、ママコナ (*M. roseum*) の記録があるがこれらの分布状況との違いも明らかにされていない。現地調査及び博物館等に収蔵されている標本調査も実施し、近縁種も含めた分布状況を明らかにした。主要なハーバリウムを所有する博物館(大阪市立自然史博物館、和歌山県立自然博物館、国立科学博物館、札幌市博物館活動センター)において標本調査を実施した。

(2) ママコナ属花形質の形態的変異の把握

ママコナ属日本産全種(5種)及び主要な変種について花形質の形態的変異に関する調査を行った。調査した形質は花筒長、花筒幅で、特に長花筒を持つオオママコナや短花筒を持つヤクシマママコナの分布域のママコナ属について花筒の長さに地域的な変異やクラインがあるか、もしくは短花筒と長花筒の2型を形成するのかを明らかにした。

(3) 長花筒または短花筒の分類群の受粉にはどのようなポリネーターが関わっているか?

ママコナではマルハナバチ類が訪花することが明らかになっているが、長花筒を持つオオママコナ、短い花筒を持つヤクシマママコナでは、ポリネーターが不明確である。これらの特徴的な花筒を持つ分類群には、どのようなポリネーターが関わっているかを明らかにした。また、これまで訪花昆虫が調査されてこなかったエゾママコナ、ホソバママコナ、シコクママコナについても調査を実施した。調査地は紀伊半島中南部、屋久島、北海道東部、広島、九州北部である。これらの調査地において直接観察及びビデオ撮影により訪花昆虫調査を実施した。併せて、花筒長等の花形質の測定を行った。

(4) 長花筒のオオママコナ、短花筒のヤクシママコナはどの分類群から派生したか？

日本産全種および主要な変種について DNA 解析を行うことにより、オオママコナ、ヤクシママコナを含むママコナ属の系統関係を明らかにする。本申請期間では、葉緑体 DNA 配列 (trn L-F) を用いて、オオママコナ及びヤクシママコナにもっとも近縁な分類群を明らかにすることを目的とした。

(5) 長花筒のオオママコナ、短花筒のヤクシママコナの生育地の訪花昆虫環境

オオママコナの生育地及びヤクシママコナの生育地において、ルートセンサスを行い、ママコナ属開花期間における訪花昆虫相調査を実施した。オオママコナ生育地である紀伊半島南部においては3か所(オオママコナ生育地及びシコクママコナ生育地)でルートセンサスを実施した。屋久島では、ヤクシママコナ生育地1か所においてルートセンサスを実施した。

4. 研究成果

(1) ママコナ属の分布状況調査

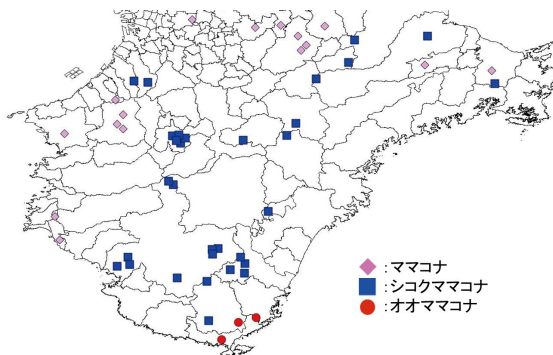


図2 紀伊半島におけるママコナ属の分布状況。

調査の結果、オオママコナは紀伊半島南部に、ヤクシママコナは屋久島の高地に分布が限られ、標本記録も含め、それ以外の場所では確認されなかった。両分類群に近縁と考えられるシコクママコナ(または変種のミヤマママコナ)は北海道南部から九州にかけて広く分布しているが、オオママコナ、ヤクシママコナの分布域では確認されなかった。分布調査からは、オオママコナ、ヤクシママコナいずれの分布地とも、シコクママコナの分布域の端に位置しており、その範囲は極めて狭い。両分類群とも形態的には、シコクママコナに近縁であると考えられ、分布域の端の特殊な環境下で、シコクママコナから派生したものと示唆された。

その他のママコナ属の分布としては、ママコナ(2変種を含む)は北海道から九州まで広く分布しており、ホソバママコナは西日本に局地的に分布していた。また、エゾママコナは、北海道東部に分布が限られることが明らかになった。

(2) ママコナ属花形質の形態的変異の把握

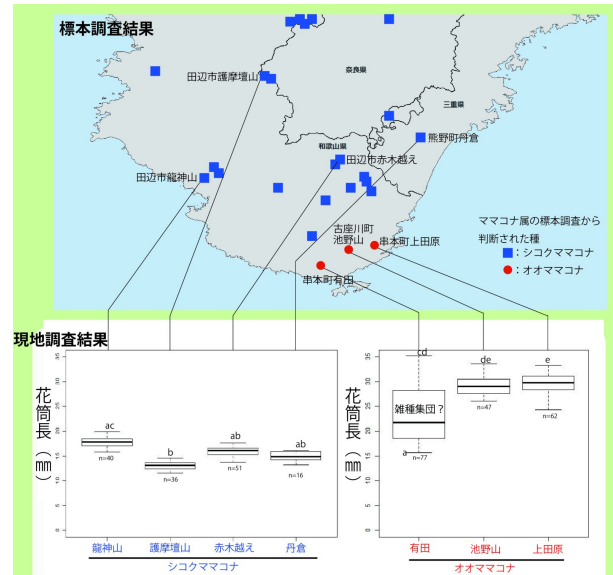


図3 紀伊半島南部のシコクママコナ及びオオママコナの花筒長の変異

紀伊半島南部においては、南端部に分布するオオママコナのみが顕著に長い花筒を有しており、そのほかの地域では、集団ごとに変異はあるものの顕著に長さが異なる集団は確認されなかった(図3)。1か所シコクママコナと、オオママコナが隣接している集団があり、変異幅が大きくなったが、紀伊半島の中でラインが形成されているわけではなく、南端部のみが極端に花筒が伸びるといふ二型を形成していた。

屋久島ではママコナ属は高地でのみ確認され、いずれもヤクシママコナと同定された。花筒長は10mm前後であり、日本産ママコナ属の中では最も花筒が短い集団のひとつであることが明らかになった。

ママコナ属においては、これまで花形態を含む外部形態が集団間でも大きく異なることは知られていたが、生態的種分化に関して重要な形質である花筒長の網羅的な調査はされていなかった。本研究において計測した集団数は限られているものの、オオママコナ、ヤクシママコナといった、顕著に異なる花筒を持つ分類群の分布域周辺において、詳細な調査を行い、花形態の分布について明らかにできたことは重要な成果であると考えている。

(3) 長花筒または短花筒の分類群の受粉にはどのようなポリネーターが関わっているか？

これまで送粉昆虫の調査がされていなかった、エゾママコナ、ホソバママコナ、シコクママコナについてはいずれもマルハナバチ類がポリネーターとして機能していることが明らかになった。

長花筒を持つオオママコナでは、3年間の調査の結果、スズメガ科のホシホウジャクが最も多く訪花していた。この他、イチモンジ

セセリ、クマバチ、ツチバチ科、ニホンミツバチ、ハナアブ科が訪花していたが、訪花の際に頻りに雌しべが体に触れ、また、花粉を体に付着させていたのは、ホシホウジャクのみであった。ホシホウジャクの口吻長と、オオママコナの花筒長もほぼ一致しており、オオママコナのポリネーターはホシホウジャクなどの昼行性スズメガ類であることが明らかになった。ホシホウジャクはシコクママコナにおいても頻りに訪花が確認されるが、柱頭、葯に体がふれることが少なく、盗蜜者となっていると考えられる。

短花筒を持つヤクシママコナでは2年間の調査の結果、主にハナアブ科、コハナバチ科の数種が訪花することが明らかになった。いずれも吸蜜行動は行わず、葯周辺から花粉を収集する。この際に体に花粉が付き、雌しべにも触れている可能性が考えられた。吸蜜を行うハナバチ類の訪花は確認されなかった。ヤクシママコナでは特にハナアブ類の訪花が多く、ハナアブにより送受粉がなされている可能性が考えられる。ただし、天候条件も悪く、十分な時間の調査が行えていないため、さらに継続調査を実施する必要がある。また、蜜量、自家和合性についても今後確認していく予定である。

ママコナ属においてスズメガによる送受粉が確認されたのは *M. koreanum* に次いで2例目である。*M. koreanum* は韓国南部の島嶼部に隔離分布しており、長舌ハナバチとは異なる訪花昆虫に独自に適応していったものと考えられる。紀伊半島南端部においても、島嶼部のように完全に隔離されてはいないが、同様に異なる訪花昆虫相のもとで、異なる淘汰圧を受けて進化した可能性が示唆される。

(4) 長花筒のオオママコナ、短花筒のヤクシママコナはどの分類群から派生したか？

DNA解析の結果、オオママコナ、シコクママコナ、ヤクシママコナは同一のクレードに収まり、たがいに近縁であることが明らかになった。また、ママコナ、ホソバママコナ、エゾママコナは異なるクレードにまとまった。特にオオママコナ、シコクママコナは近縁であることが示唆され、オオママコナはシコクママコナから派生したのと考えられるが、ブートストラップ値が低い分岐もあり、今後もさらに解析を継続して行う必要がある。

(5) 長花筒のオオママコナ、短花筒のヤクシママコナの生育地の訪花昆虫環境

ヤクシママコナの生育地である屋久島高地では、本種の開花期にコマルハナバチの新女王がわずかに出現するが、本調査では確認できなかった。ハナアブ類はリョウブ、ヤクシマホツツジに多くの個体が確認できた。調査時間が十分ではなく、さらに継続調査が

必要だが、シシコクママコナのポリネーターとなりうるような、長舌ハナバチ類は、ヤクシママコナの開花期を通じてきわめて少ないことが考えられる。

シコクママコナ生育地周辺では、ルートセンサスの結果、8月から10月にかけてのシコクママコナの開花期間中、主要なポリネーターと考えられるトラマルハナバチが継続して確認された。一方で、オオママコナの生育地2か所においては、長舌のスジボソフトハナバチが確認できたが、オオママコナの開花量が増加する9月中旬には、ほぼ確認されなくなった。また、トラマルハナバチはいずれの生育地でも確認できなかった。一方で、オオママコナのポリネーターであるホシホウジャクは、開花数が増加する9月以降に確認個体数が増加した。

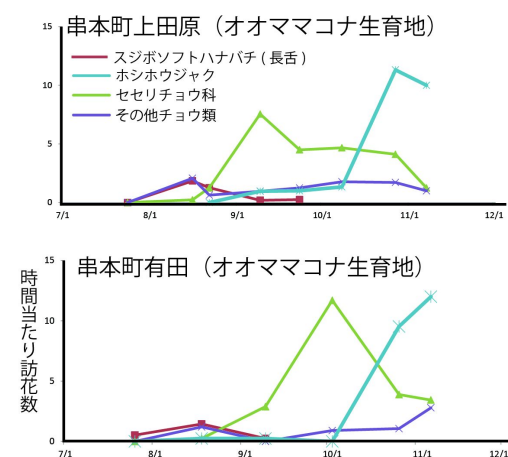


図4 オオママコナ生育における訪花昆虫相

これらより、オオママコナ生育地ではシコクママコナ生育地とはことなる訪花昆虫相となっており、オオママコナの開花が増加する9月には、ママコナ属の主要なポリネーターである長舌ハナバチ類が全く確認されなくなるのが明らかになった。開花期が遅い集団が、訪花昆虫相が異なる紀伊半島南端部に進出することで、それまでは盗蜜者であったホシホウジャクに適応進化し、花筒長が顕著に長い集団が形成されたと考えられる。

花筒長の伸長がどのような過程で起こったのかはまだ明らかになっていない。今後も研究を継続し、花筒長の遺伝的基盤についても明らかにしていきたいと考えている。

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)

[学会発表](計3件)

長谷川匡弘, 楠瀬雄三. 局所的分布種オオママコナの送粉昆虫と花形態の適応: ママコナ属におけるポリネーターを介した生態的種分化の可能性. 第60回日本生態学. 2013年3月7日, グランシップ(静岡)

長谷川匡弘・横川昌史．ハナバチ媒花からガ媒花へ：ママコナ属におけるポリネーターシフトによる花形質の多様化．第61回日本生態学会大会 2014年3月15日．広島国際会議場（広島）

長谷川匡弘．ガ媒花オオママコナと近縁種シコクママコナの生育地における訪花昆虫相比較 ～ポリネーターシフトが進行する環境を考える．第62回日本生態学会大会．2015年3月21日．鹿児島大学（鹿児島）

〔その他〕

一般市民への普及教育活動として、大阪市立自然史博物館の学芸ゼミ及び、近畿植物同好会の例会・総会での講演を行った。博物館学芸ゼミへの参加は誰でも可能である。

長谷川匡弘．ママコナ属の送粉様式とホウジャク媒ママコナについて．大阪市立自然史博物館学芸ゼミ．2013年12月27日．

長谷川匡弘．日本産ママコナ属の紹介～図鑑に載っていないママコナを中心に～．近畿植物同好会室内例会 2014年1月19日

長谷川匡弘．紀伊半島南部のママコナ属における花形態の進化とその要因．近畿植物同好会総会．2015年3月15日

6．研究組織

(1)研究代表者

長谷川匡弘（HASEGAWA, Masahiro）
大阪市立自然史博物館・学芸課・学芸員
研究者番号：80610542