

令和元年5月27日現在

機関番号：22604

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2016～2018

課題番号：16K07485

研究課題名(和文)夜咲きハテルマギリ(アカネ科)の特異な花の二型性とその進化に関する研究

研究課題名(英文) Atypical distyly and its evolutionary significance of *Guettarda* species (Rubiaceae)

研究代表者

菅原 敬 (Sugawara, Takashi)

首都大学東京・理学研究科・准教授

研究者番号：10226425

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,800,000円

研究成果の概要(和文)：アジアやその周辺の熱帯・亜熱帯地域の海岸に分布するハテルマギリ(アカネ科)の特異な二型性の形態・機能的意味とその進化的意義の解明を進めてきた。本研究により、この特異な二型性はいわゆる二型花柱性であるが、雄蕊と雌蕊の高さが二型花間で相互に対応せず、ずれた特異な形態であることが確認された。このずれは、二型花柱性への進化途上、あるいは二型花柱性からの退行とも考えられる。しかし、二型花はすでに自家・同型花不和合性を獲得し、相互交配を行っている。これは上記の考えを支持できない。本種の送粉者が夜行性の長い口吻をもつスズメガ類であることを考慮すると、ずれた二型性はこのスズメガ類への適応の可能性がある。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究は、先島諸島以南に分布するハテルマギリが形態・機能的に二型花柱性であることを具体的に示した研究であるが、加えてその二型性が雄蕊と雌蕊が相互に対応しない、ずれた状態で集団内に維持され、二型性花柱性植物でも極めて特異な存在であることを示した研究である。

また二型花柱性を示す植物は一般にハナバチ類に依存した送粉システムをもつ種が多いが、本種はその送粉者として夜行性の長い口吻をもつスズメガ類を利用していることが確認され、二型性の維持においてガ類もまた重要な役割を演じていることを示した。

研究成果の概要(英文)： To understand floral and reproductive natures of *Guettarda speciosa* with unusual dimorphism, we investigated floral morphology, compatibility system by artificial pollination experiments, pollination system, floral scent and reproductive outputs in natural populations. It was confirmed that this species was morphologically distylous with L- and S-styled morphs, although its stigma and anther heights were not reciprocal. These two morphs produced fruits with seeds equally in natural pollinations. Moreover, hand pollination experiments indicated that both morphs had self- and intramorphic incompatibilities, suggesting that cross-pollination between different morphs was significant for setting seeds. The cross pollination was confirmed by the nocturnal hawkmoth. These results suggest that the atypical distally of *G. speciosa* may be adapted for pollination by the particular nocturnal hawkmoths with longer proboscis.

研究分野：植物分類学、送粉・繁殖生態学

キーワード：ハテルマギリ 二型花柱性 送粉様式 スズメガ媒花 繁殖様式 異型花柱性 夜咲きの一日花 アカネ科

様式 C-19、F-19-1、Z-19、CK-19（共通）

## 1. 研究開始当初の背景

### (1) ハテルマギリ属と二型花柱性

ハテルマギリ属 (*Guettarda*) は熱帯アメリカを中心にポリネシア等に分布するアカネ科の低木で、世界に約 150 種が知られる。これらの種の性表現についてはほとんど分かっていない。これは日本を含む東アジアからアフリカ東部に広く分布するハテルマギリ *G. speciosa* についても同様である (Puff, 2005)。一方、熱帯中米産の一種 *G. scabra* は、“二型花柱性（長花柱花をつける株と短花柱花の株が存在）”で、“自家不和合性を示す”と報告されている (Richards & Coptur, 1993)。これが事実とすれば、二型花柱性の維持に最も密接に関連する自家不和合性を欠きながら、二型花柱性が維持されていることになる。これは極めて特異で、野外で二型花柱性がどう維持されているのか興味深い課題でもある。

### (2) ハテルマギリは特異な二型花柱性の花をつける

申請者らのこれまでの調査で、日本産ハテルマギリは柱頭の高さに二型性を示すが、雄蕊の高さは二型でない可能性が高い (図 1)。すなわち、花柱長と雄蕊長が相互に対応する二型花柱性ではなく、花柱長だけが大きくずれた二型性として存在している可能性が高い。これは Barrett et al. (2000) の唱える Stigma-height dimorphism に似た現象である。彼らも指摘するように、この現象は被子植物ではあまり例がなく、ムラサキ科やシソ科など数科で報告されるのみで、その適応的意義はいまだに不明である。



図 1. ハテルマギリの筒状花(左)、及び長花柱花と短花柱花(右)

### (3) 送粉様式と二型花柱性との関連は？ また自家不和合性との関連は？

ハテルマギリは夜に開花し、朝には花が落ちてしまう一日花である。夜に開花する一日花はユウスゲやサガリバナなど他にも例があるが、二型性を示す花となると極めて珍しい。花が芳香を放ち、花筒が 2~4cm と長いことからスズメガ類やヤガ類に適応した形態と思われる (Puff, 2005) が、その実態は不明である。仮に送粉者がスズメガ類として、それがこの特異な二型花間の相互交配にどう関係しているのか。柱頭と葯の高さが相互に対応しないため、相互交配は難しく、一見 S から L への片方向の送粉が優先され、2 型花間で機能的分化が進んでいる可能性もある。野外では実際どう機能・維持されているのか。前述したように中米産種では自家不和合性を欠いていたが、この種でも自家不和合性を欠いているのか。これは送粉様式とともに特異な二型性の意味を解明していく上で重要な課題である。

### (4) 二型花柱性への移行途上？ それとも二型花柱性から雌雄異株への途上？

柱頭の高さと雄蕊の高さが対応しない二型性 (Stigma-height dimorphism) の進化については、典型的二型花柱性への移行的段階とみなす考えもある (例えばスイセン属; Barrett et al. 1996, 2000)。しかし一方では、二型花柱性が崩壊しつつある現象で、雌雄異株化への途上である可能性もある (ハナガサノキ属; Liu et al. 2012)。ハテルマギリにおける“ずれた二型花柱性”は進化的には何を意味するのだろうか。

## 2. 研究の目的

前述したようにハテルマギリは特異な二型花柱性を示すように思われる。野外集団において、この種が実際どのような形態的・機能的特性を示し、またどう維持され、そして進化してきたのか、これらの課題を解明することを目的とする。具体的には、八重山諸島や台湾の集団を用いて、以下のことを進める。

### (1) 野外集団における花の二型性の実態を明らかにする。

予備的調査で確認された特異な花の二型性が、八重山諸島の他の集団、そして分布の中心により近く、調査可能な台湾の集団においても同様に確認できるかを明らかにする。

### (2) 二型性と送粉様式や繁殖特性との関連を明らかにする。

二型性の維持や進化に関与すると考えられる送粉様式、そして同型・異型花間の不和合性の有無について、野外調査や授粉実験で明らかにする。

### (3) 特異な二型花柱性の進化過程を明らかにする。

上記の結果に基づいて、特異な二型性の適応的意義、そして進化過程を解明する。

### 3. 研究の方法

#### (1) 集団内・集団間における花の二型性の実態を把握するための調査

ハテルマギリは八重山諸島以南の東アジアからアフリカ東部まで広範囲に分布する (Puff 2005)。3年間で分布域全体を調査することは到底できないので、本研究では西表島と波照間島の2集団、分布の中心により近い台湾南部恒春半島の集団に絞って野外調査を実施する。他地域は標本庫に所蔵される標本を参考にする。本年度は西表島集団を調査の中心とする。

開花期に、各開花個体にマーキングし、花のサンプリングを行い、二型性の実態把握と長花柱花と短花柱花個体の割合の把握につとめる。前述したように花は夜(午後7時以降)開くため、事前にフィールドを設定したうえで、夜の間に採集や後述の送粉様式の調査を行う。調査において開花期を逸してしまう可能性も懸念されるが、この種は開花期が長く、6月～11月まで続くことが予備調査でわかっている。そのため個体数の多い集団を調査地にすることで、調査を継続的に進める。

#### (2) 同型・異型花間の授粉実験、自然状態での結実率調査

同型花間・異型花間の授粉実験を行う。先行研究 (Richards & Coptur, 1993) では、同属他種 *G. scabra* が二型花柱性にも関わらず、“自家和合性をもつ”ことが報告されている。これは極めて異例であるが、本種も同様の特性をもつ可能性がある。自家不和合性の有無は二型花柱性を考える上で極めて重要な要素である。二型花の同型花間、異型花間の授粉実験を各10個体(個体の遺伝的違いも考慮し)用いて行う。また、二型花の機能的分化の有無、あるいは片方向への送粉の有無を評価するため、柱頭上付着花粉量調査、自然条件下での結果率・結実率調査をマーキングした個体の花序で行う。これらの調査は、主に西表島船浦集団において行う。

#### (3) 有効な送粉昆虫、送粉様式の調査

花が夜に開く一日花ということで、送粉昆虫の調査も夜間に限定される。送粉昆虫の調査では、事前に当夜開花する花をマーキングし、複数のインターバルカメラ(リコーWG-30RD)と赤外線ビデオカメラ(ケンコーDVSA10FHDIR)を固定設置し、連続的調査を実施し、まず訪花昆虫の把握に努める。これである程度訪花昆虫と訪花時間が特定できたら、複数の赤外線ビデオカメラでの撮影と観察を行う。ガ類の訪花行動の調査には赤外線ビデオカメラが有効であることは他種で確認されているので、本研究でも積極的に活用する。また直接的な送粉昆虫の調査や蜜量調査も行い、花粉媒介者を捕獲する。口吻長も測定する。

#### (4) 送粉昆虫の誘因に関する花の匂いの分析

花は夜に開花し、長い筒形で芳香を放つためスズメガやヤガ等のガ類が送粉者として想定される。しかし訪花頻度が低い場合には、その実体を捉えることが難しい場合もある。花の匂いを分析し、その成分、特にシネオールやリナロールの割合 (Knudsen & Tollsten 1993) から、送粉者を特定する調査も同時に行う。小型吸引ポンプ(柴田科学MP-2N型)で匂いを吸着剤に吸着させ、沖縄高専実験室に設置されるGC/MS(ガスクロマトグラフィー質量分析計)、ヘッドスペース及びサーマルディスクオプション機器を使い分析する。

### 4. 研究成果

#### (1) 二型花は雄蕊、雌蕊の高さが相互に対応しない特異な二型花柱性。

二型花柱性の植物では、雄蕊と雌蕊の高さが通常二型花間で相互に対応するが、本種ではいずれの集団においても大きくずれる傾向にあることが改めて確認され、一般的な二型花柱性とは大きく異なることが示された(図2、3参照)。

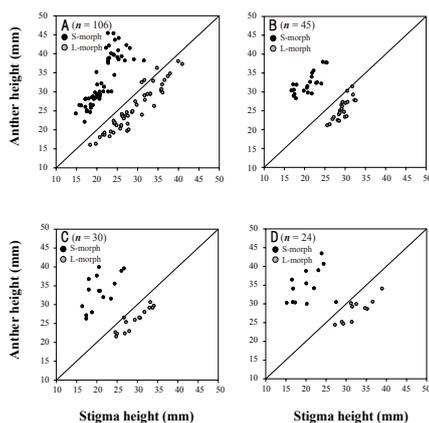


図2. 各集団で確認された2型性(A, 船浦; B, 中野海岸; C, 波照間島; D, 恒春)。

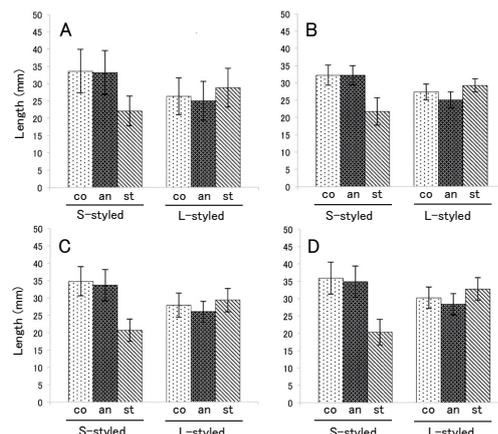


図3. 集団内の2型花の花筒長(co), 雄蕊長(an), 雌蕊長(st)の比較(A, 船浦; B, 中野海岸; C, 波照間島; D, 恒春)。

## (2) 繁殖特性は自家同型花不和合性を示す典型的な二型花柱性

人為的な授粉実験より、本種は自家授粉、同型花間の授粉ではほぼ結実せず、異型花間の授粉においてのみ結実が確認された。従って本種は、繁殖特性として自家・同型花不和合性を示す典型的な二型花柱性の状態にあることが確認された。一方で、雄蕊と雌蕊の高さが二型花で相互に対応しないことから、片方の送粉（短花柱花から長花柱花）が優先されている可能性が考えられたが、野外における自然状態での結実率を調べて見ると、二型花間に結果率や結実率に有意な差が認められなかった。この結果は野外で双方向の送粉が担保されていることを示している。この結果は予想外であった。本種においては雄蕊と雌蕊のズレが機能的にはそれほど意味をもたないことを示唆するが、これは送粉者がハナバチ類とは異なる送粉者に依存した送粉様式を発達させていることと深く関わっている可能性がある。

## (3) 花形態や花香成分は送粉者として夜行性のスズメガ類を示唆し、野外でスズメガ類の訪花を確認。

夜に開く一夜花、細長い筒状で白色の花被をもち甘い芳香を放つ花は、本種が紛れもなくガ媒花であることを示唆している。花香成分を分析してみると、スズメガ媒花に典型的と言われるリナロールが少ないが、モノテルペンとベンゼノイドを特徴的にもっていることが確認され、ガ媒花の可能性が高いことが確認された。送粉昆虫の調査は、赤外線ビデオカメラを用いて長時間行ったがなかなかその実体を捉えられず、非常に苦労した。下記はその送粉者と考えられるスズメガ類の訪花を捉えた写真である（図4）が、ホバリングしながら長い口吻を花筒内に挿入する様子、そして口吻に花粉を付着する様子が確認できた。本種は、スズメガ媒花であるが、複数の種の訪花が確認された。なお、これらガ媒と雄蕊・雌蕊の高さのズレとの関連については十分解明することができなかった。

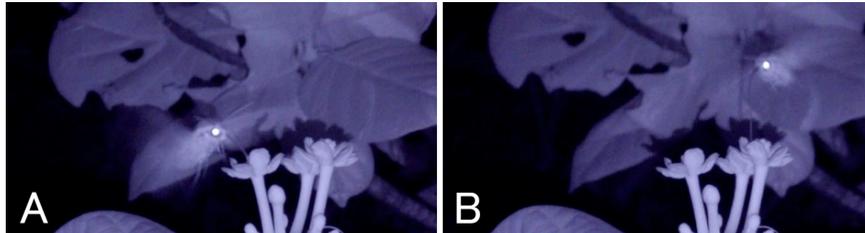


図4. 夜間ハテルマギリへ訪花するスズメガ類(赤外線カメラでの撮影, 船浦, 西表島)

## (4) ハテルマギリの特異な二型花柱性の進化的位置づけについて

二花柱花における雌蕊と雄蕊のズレは、和合性を示す繁殖特性を伴うことが多く、その場合には典型的な二型花への進化途上と見なされることが多い。しかし本種はすでに自家・同型花不和合性を獲得していることが確認できるので、そう見なすことは難しい。むしろポリネーターの変化による二型性の崩壊へと向かっている可能性も考えられる。しかし野外での結実において二型花間に違いが見られず、双方向の送粉が担保されていることは明らかである。これらのことを考えると本種二型花における雄蕊・雌蕊のズレは、スズメガ媒花ゆえの特性である可能性もあるが、これについては同様な送粉様式をもつ二型性他種との比較が必要である。

なお、これまでの成果は論文として投稿のための準備を進めていたが、中国大陸で同様の研究を進めていた研究者に先を越されてしまった (Xu et al. 2018)。研究の主要な部分は結果が一致しているため、本種の日本列島及び台湾集団の特性に着目した論文として投稿するための準備を進めている。

### 主な参考文献

Xu, Y. -Q., Luo, Z. -L., Gao, S. -X. & Zhang, D. -X. (2018) Pollination niche availability facilitates colonization of *Guettarda speciosa* with heteromorphic self-incompatibility on oceanic islands. *Scientific Reports* 8: 13765/ doi. 10.1038/s41598-018-32143-5.

### 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計 5 件)

- ① Sugawara, T., M. Nakaji and M. Tabata (2019) Pollination by the Japanese White-eye *Zosterops japonicus* (Zosteropidae) in *Pentacoelium bontioides* (Scrophulariaceae). 査読有. *The Journal of Japanese Botany* 94: 1-8.
- ② Sugawara, T., K. Watanabe, Y. Hoshino, T. -Y. Aleck Yang, C. -F. Chen, A. Shimizu and T. Takaso (2018) Floral morphology and reproductive nature of *Pemphis acidula* (Lythraceae) with two different anther levels in Taiwan and Japan. 査読有. *The Journal of Japanese Botany* 93: 225-239.

- ③Watanabe, K., H. Kato, E. Kuraya, and T. Sugawara (2018) Pollination and reproduction of *Psychotria homalosperma*, an endangered distylous tree endemic to the oceanic Bonin (Ogasawara) Islands, Japan. 査読有. Plant Species Biology 33: 16-27. Doi: 10.1111/1442-1984.12183.
- ④Sugawara, T., S. Hiroki, T. Shirai, M. Nakaji, E. Oguri, M. Sueyoshi, and A. Shimizu (2016) Morphological change of trapping flower trichomes and flowering phenology associated with pollination of *Aristolochia debilis* (Aristolochiaceae) in central Japan. 査読有. The Journal of Japanese Botany 91: 88-96.
- ⑤Sugawara, T., K. Watanabe, T. Takaso, M. Tabata and A. Shimizu (2016) Incompatibility and pollination of distylous *Psychotria serpens* in the Ryukyu Islands, Japan. 査読有. Acta Phytotaxonomica et Geobotanica 67 : 37-45.

〔学会発表〕(計 5 件)

- ①菅原 敬 (2019). ムニンハナガサノキ (アカネ科) における雄性両全性異株性とその進化. 日本生態学会第 66 回大会
- ②菅原 敬・中路真嘉・田畑満大 (2018) メジロによる送粉に適応したハマジンチョウ (ゴマノハグサ科). 日本植物学会第 82 回大会
- ③荻原弘貴・渡邊謙太・藏屋英介・神保宇嗣・菅原 敬 (2018) ボロボロノキ (ボロボロノキ科) の花の二型花柱性とその送粉・繁殖に関する研究. 日本植物分類学会第 17 回大会
- ④菅原 敬・星野佑介・渡邊謙太・藏屋英介・戸谷美南・田中鮎美・高相徳志郎 (2017) 特異な二型花柱性を示す, 夜咲きハテルマギリの送粉. 日本植物分類学会第 16 回大会
- ⑤星野佑介・高相徳志郎・渡邊謙太・菅原 敬 (2016) 西表島に産するハテルマギリ (アカネ科) の二型花柱性とその繁殖特性. 日本植物分類学会第 15 回大会

〔図書〕(計 0 件)

〔産業財産権〕

- 出願状況 (計 0 件)  
該当なし

名称:  
発明者:  
権利者:  
種類:  
番号:  
出願年:  
国内外の別:

- 取得状況 (計 0 件)  
該当なし

名称:  
発明者:  
権利者:  
種類:  
番号:  
取得年:  
国内外の別:

〔その他〕

ホームページ等

## 6. 研究組織

### (1) 研究分担者

研究分担者氏名: 清水 晃

ローマ字氏名: SHIMIZU Akira

所属研究機関名: 首都大学東京

部局名: 理工学研究科

職名: 助教

研究者番号 (8 桁): 10315749

研究分担者氏名：渡邊 謙太

ローマ字氏名：WATANABE Kenta

所属研究機関名：沖縄工業高等専門学校

部局名：その他の部局等

職名：技術専門職員

研究者番号（8桁）：50510111

(2)研究協力者

研究協力者氏名：

ローマ字氏名：

※科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。