

令和元年6月24日現在

機関番号：18001

研究種目：基盤研究(B) (海外学術調査)

研究期間：2016～2018

課題番号：16H05771

研究課題名(和文)動物相の地域間変異に伴うウジルカンダ(マメ科)の花粉媒介システムの多様化と進化

研究課題名(英文) Diversification and evolution of the pollination system of *Mucuna macrocarpa* (Fabaceae) in relation to the variation of local fauna

研究代表者

伊澤 雅子 (IZAWA, Masako)

琉球大学・理学部・教授

研究者番号：10192478

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 11,100,000円

研究成果の概要(和文)：特殊な送粉システムをもつマメ科*Mucuna*属のウジルカンダについて、事前の研究から、動物相が異なる地域間で送粉者とその訪花行動が異なることが示されてきた。本研究ではウジルカンダの分布の中心であるタイにおいて、送粉者を特定したところ、他地域と同様に哺乳類であるが、リスが主な送粉者であった。これまでの研究結果と合わせると、東南アジアから九州までの範囲で、送粉者の分類群と行動がシフトしてきたことがわかった。しかし、それに伴う花の形質の変異は見られなかった。近縁種についての調査結果と合わせると、*Mucuna*属のアジアにおける送粉者は、他の地域と異なり、非飛翔性哺乳類も含まれることが明らかになった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究の結果は、これまでコウモリ媒であるとされていた*Mucuna*属について送粉者シフトが起こっていることを明らかにするとともに、アジア域が他地域と異なる植物送粉者関係を進化させてきたことを示唆するものである。これによって、これまで体系的な研究の少なかった哺乳類媒植物について、形態ばかりでなく、飛翔性や訪花行動などの訪花者の生態も考えて植物送粉者関係を類別することにより、新しい研究の道筋をつけることができた。また、これまで植物送粉者関係については中南米、オーストラリア、アフリカにおける研究成果を元に議論が構築されてきたが、アジアではそれらと異なる新しいタイプを発見できることを示した。

研究成果の概要(英文)： *Mucuna macrocarpa* (Fabaceae) has a unique pollination system; moreover, previous studies have shown that its pollinators and flowering behaviors vary among regions. This study found that as in other regions, mammals are the pollinators in Thailand, the center of distribution for *M. macrocarpa*; with squirrels being the primary pollinators for that area. Taken together with previous research results, we discovered that although taxa and pollinator behaviors shifted with the regions from Southeast Asia to Kyushu, floral traits varied little. When survey results for closely related species were considered, the pollinators of the genus *Mucuna* in Asia were found to be different from other regions in terms of including non-flying mammals.

研究分野：動物生態学

キーワード：送粉生態学 ウジルカンダ *Mucuna*属 訪花行動 送粉者シフト アジア 哺乳類媒

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19、CK - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

(1) *Mucuna* 属ウジルカンダ *M. macrocarpa* は、沖縄島での調査の結果、送粉者が食植性コウモリ類のクビワオオコウモリであることが、明らかとなった (Toyama *et al.* 2012)。花の色や形態もコウモリ媒シンドロームに一致し、花の構造は食植性コウモリの裂開を誘導するものとなっていることもわかった (Toyama *et al.* 2012)。

(2) しかし、ウジルカンダと食植性コウモリの分布は一致せず、食植性コウモリ類が分布しない地域では送粉者シフトが起こっていることが予想された。ウジルカンダの分布北限に当たる大分県ではニホンザルが (Kobayashi *et al.* 2015, 小林 他 2015)、台湾ではクリハラリスが、主要な裂開・送粉者であることが明らかとなってきた。

(3) 植物は送粉効率を最適化するため、主要な送粉者の形態や行動に花の様々な形質を特化させている (e.g., Campbell 1996, Boberg *et al.* 2014) 一方で、動物相の変化が植物の交配様式に影響し、種分化につながるケースが多く知られている (e.g., Barrett *et al.* 1989, Inoue 1990)。また、送粉者シフトは植物が分布の縁辺で新しい動物相に出会った時に引き起こされることが多い (Johnson 2010)。ウジルカンダの送粉者シフトが分布域の縁辺で起こった特殊なことであるのか、あるいは、そもそもウジルカンダが多様な哺乳類に適応した柔軟な送粉システムを持っているのかを明らかにするためには、分布の中心であり、裂開者となりうる動物が同所的に分布する東南アジアでの調査が必須であると考え、本研究を計画した。

2. 研究の目的

(1) 特定の送粉パートナーと共進化して来たと考えられている植物が広域分布している場合に、動物相が大きく異なる地域間で、植物-送粉者の相互関係を通じた植物の繁殖戦略がどのように変化するのかを明らかにすること

(2) 送粉者の違いがウジルカンダの繁殖にどのような影響を及ぼすのか、哺乳類を送粉パートナーとすることにどのようなメリットがあるのかを明らかにすること

(3) 以上の2点の解明のために具体的に以下の点を解明することを目指した。

ウジルカンダの分布の中心である東南アジアのタイにおいて、訪花者と裂開者および訪花・裂開行動を明らかにすること。

裂開・送粉者の地域的な変異に応じて本種の花形質が変化しているかをタイ、及びこれまで裂開・送粉者について資料の得られている地域で明らかにすること

ウジルカンダの送粉様式をアジアに分布する近縁種と比較すること。

3. 研究の方法

(1) 調査地

タイ、台湾、香港、日本国内

(2) 研究体制

訪花者の野外調査、とりまとめは代表者の伊澤が、植物のとりまとめは分担者の傳田が、さらにこれまで3地域におけるウジルカンダの調査を行って来た小林峻が協力者として参加した。タイでの現地調査にあたっては、Kasetsart University の Chittima Aryuthaka 博士、Chulalongcorn University の Somsak Panha 教授、および調査地とする Sakaerat Environmental Research Station (SERS) スタッフ3名が協力者として参加した。台湾については、Chinese Culture University の Chi-Cheng Liao 博士、Taiwan Endemic Species Research Institute の Yu-Hsiu Lin 氏、Forestry

Research Institute の Shu-Hui Wu 氏が協力者として参加した。香港については、Kadoorie Farm & Botanic Garden の Stephan Gale 博士が協力者として参加した。

(3) 調査方法

各調査地において自動動画撮影によってウヰルカンダの訪花者を特定し、行動を解析した。

訪花者の違いに関わる各調査地の生物相の解明のため自動撮影調査を行った。特に重要な訪花者と考えられるリス類についてはその生態に関する調査を行った。

これまで国内調査地で得て来た植物の形質を、動物相の違う地域間で比較することにより、動物相の違いによって植物の側に差異が生じているかどうかを調べるために、花の色・サイズ、花蜜の量・糖度・成分に関する調査を行った。

花の形態と裂開者の形態の対応を調べるために、花の形態の観察および博物館、大学等に保管されている哺乳類標本の計測を行った。

生育環境によっても異なるフェノロジーのモニタリングを各調査地で行った。

ウヰルカンダの送粉者がこれまで本属の送粉者と考えられてきたコウモリではなかったため、コウモリ以外の種に送粉されるのが本種に特異的な現象であるのかを確かめるため、近縁種の送粉様式の調査を行った。

タイおよび台湾の研究者と調査結果についての報告・検討会を実施した。

4. 研究成果

(1) タイにおける送粉者

袋かけ実験によって、タイにおいても本種の花は自動的には裂開せず、結実もしないことを確認した。タイにおける裂開者は、ハイガシラリス、フィンレイソンリス、インドシナシマリリス、コモンツパイの4種であったが、このうち裂開数が多かったのはハイガシラリスおよびフィンレイソンリスであり、裂開した際にほとんどの花粉が持ち去られていた。ガヤミツバチも裂開後の花に訪花しているのが確認されたが、花蜜を採餌する際には雄しべと雌しべに体が触れることはなかった。これらの結果から、タイにおける主要な送粉者はハイガシラリスとフィンレイソンリスであると考えられた(図1)。

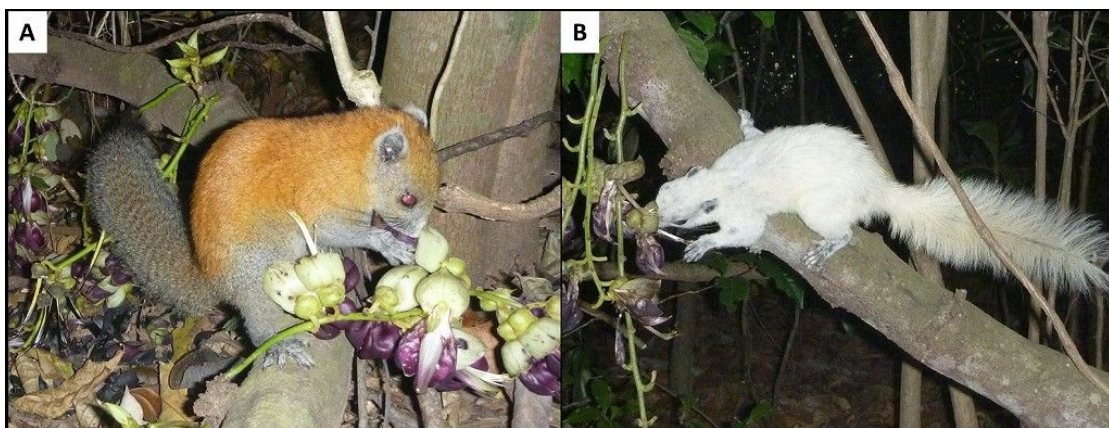


図1. タイにおける主要な送粉者. A: ハイガシラリス; B: フィンレイソンリス

Mucuna 属の起源は熱帯アジアであるとされており、ウヅルカンダは東南アジアから分布を広げたと推測される。これらのことから、本種が分岐した際の送粉者はリスであり、分布の拡大に伴い送粉者をシフトさせていった可能性が示唆された。また、送粉者のシフトは分類群のシフトだけでなく、行動のシフトも伴っていた(図2)。(2)ウヅルカンダの花のサイズおよび花蜜分泌パターンの地域差

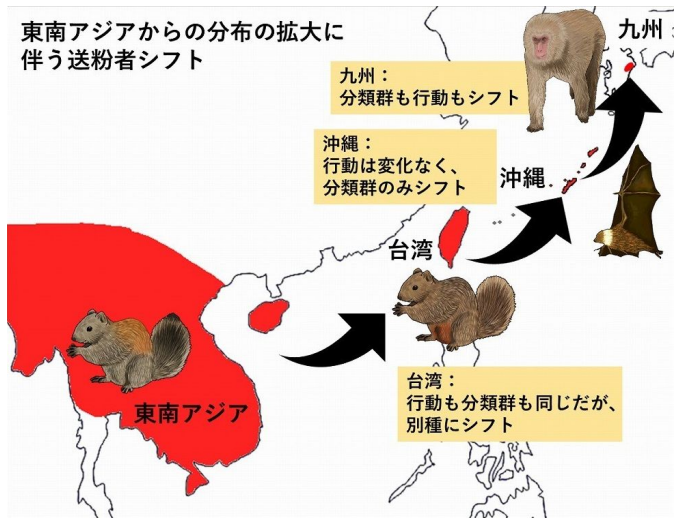


図2. ウヅルカンダの送粉者シフトプロセス

大分、沖縄、台湾、タイの個体群間

で蜜量に差はなかった。一方で、大分で糖度が高く、タイでスクロースの比率が小さくなったために糖構成比が小さくなったが、いずれも送粉者をもたらずとされる差はみられなかった。

花の長さは、主要な送粉者の体重に比例して長くなっていった。ただし、本種では裂開が重要なプロセスであることから、花の長さが送粉者に適応した形質かどうかは今後慎重に検討する必要があると考えられた。

(3) ウヅルカンダの裂開メカニズムと哺乳類への適応

ウヅルカンダの花の裂開に必要な力の強さの計測方法を確立した。また、ハチ類の力の強さを体重から推定値し、ウヅルカンダの花の裂開に必要な力の強さと比較したところ、ウヅルカンダの花が裂開するのに必要な力の強さの方が大きく、ハチでは花を裂開することはできないことが明らかとなった。

(4) 近縁種の送粉様式

ウヅルカンダの近縁種のうち、中国南部に分布する *M. birdwoodiana* の送粉者を香港で調査したところ、ハクビシンとクリハラリスが送粉に貢献しており、その中でも花の破壊が少なかったハクビシンが有力な送粉者であることが考えられた。一方で香港に同所的に分布する *M. championii* はヒマラヤクリゲネズミとコバナフルーツコウモリが送粉していることが明らかとなった。これらの結果は、アジアに分布する *Mucuna* 属は必ずしもコウモリ媒ではないことを示唆している。

また、国内種では、ワニグチモダマとカショウクズマメについても送粉様式の調査を行っているが、他種と同様の自動撮影カメラによる手法のみでは送粉者の解明ができていない。今後直接観察と組み合わせて送粉者の解明を行う必要がある。

(5) タイにおいて送粉者となっていたリス2種の資源利用

タイにおいてウヅルカンダの主要な送粉者となっていたハイガシラリスとフィンレイソリスについて、資源利用の違いを明らかにした。その結果、資源をめくり競合した場合にはハイガシラリスの方が強いこと、ハイガシラリスは樹冠よりも林床など茂っている場所を多く利用し、フィンレイソリスは樹冠すること、ハイガシラリスの方が食性に偏りがみられること、十分な餌がある餌場では2種で餌場を共有することが明らかとなった。これらの共存メカニズムは、ウヅルカンダの訪花位置や時間帯に反映されており、送粉者となる動物の共存メカニズムが送粉にも関係していることが示された。

(6) 開花フェノロジー

タイ東部の Sakaerat Biosphere Reserve で、2016年から2019年までウヅルカンダの開花

状況のモニタリングを行ってきた。しかしながら、開花が確認されたのは、2018年のみであった。一方で、沖縄および大分では、2016年から2019年まで、毎年花が開花した。地域によって開花フェノロジーが異なるため、今後開花に及ぼす要因の解明が必要である。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計 9 件)

- Kobayashi S., Denda T., Placksanoi J., Waengsothorn S., Aryuthaka C., Pnaha S., Izawa M. 2019. The pollination system of the widely distributed mammal-pollinated *Mucuna macrocarpa* (Fabaceae) in the tropics. *Ecology and Evolution*. (Online First). DOI: 10.1002/ece3.5201. 査読有
- Kobayashi S., Gale S. W., Denda T., Izawa M. 2019. Civet pollination in *Mucuna birdwoodiana* (Fabaceae: Papilionoideae). *Plant Ecology*, 220(4-5): 457-466. DOI: 10.1007/s11258-019-00927-y. 査読有
- Kobayashi S., Placksanoi J., Taksin A., Aryuthaka C., Denda T., Izawa M. 2019. Resource use among sympatric *Callosciurus* spp. (Sciuridae) in tropical seasonal forests during the dry season in northeastern Thailand. *Mammal Study*, 44(1): 23-32. DOI: 10.3106/ms2018-0028. 査読有
- Kobayashi S., Denda T., Liao C.-C., Wu S.-H., Lin Y.-H., Izawa M. 2018. Floral traits of mammal-pollinated *Mucuna macrocarpa* (Fabaceae): implications for generalist-like pollination systems. *Ecology and Evolution*, 8(16): 8607-8615. DOI: 10.1002/ece3.4404. 査読有
- Kobayashi S., Denda T., Liao C.-C., Lin Y.-H., Liu W.-T., Izawa M. 2018. Comparison of visitors and pollinators of *Mucuna macrocarpa* between urban and forest environments. *Mammal Study*, 43(4): 219-228. DOI: 10.3106/ms2018-0029. 査読有
- Kobayashi S., Denda T., Liao C.-C., Placksanoi J., Waengsothorn S., Aryuthaka C., Pnaha S., Izawa M. 2018. Regional differences in mammalian pollinators of *Mucuna macrocarpa* (Leguminosae): a review. *Tropical Natural History*, 8(2): 135-146. 査読有
- Kobayashi S., Hirose E., Denda T., Izawa M. 2018. Who can open the flower? Assessment of the flower opening force of mammal-pollinated *Mucuna macrocarpa*. *Plant Species Biology*, 33(4): 312-316. DOI: 10.1111/1442-1984.12221. 査読有
- Kobayashi S., Placksanoi J., Taksin A., Aryuthaka C., Izawa M. 2017. Effect of wildfire on the occurrence of three squirrel species in a dry dipterocarp forest in northeastern Thailand. *Mammal Study*, 42(4): 259-263. DOI: 10.3106/041.042.0408. 査読有
- Kobayashi S., Denda T., Liao C.-C., Wu S.-H., Lin Y.-H., Izawa M. 2017. Squirrel pollination of *Mucuna macrocarpa* (Fabaceae) in Taiwan. *Journal of Mammalogy*, 98(2): 533-541. DOI: 10.1093/jmammal/gyw189. 査読有

〔学会発表〕(計 14 件)

- 小林 峻・Gale Stephan・傳田哲郎・伊澤雅子。同所的に生育するトビカズラ属 2 種の送粉様式。第 50 回種生物学シンポジウム。2018 年。
- 小林 峻・Gale Stephan・傳田哲郎・伊澤雅子。ハクビシン媒の発見-アジアでは当てはまらないコウモリ媒シンドローム-。日本植物学会第 82 回大会。2018 年。
- 傳田哲郎・喜納優豊・横田昌嗣・小林 峻・伊澤雅子。ウヅルカンダ(マメ科)における花粉の再配置機構。沖縄生物学会第 55 回大会。2018 年。
- 小林 峻・広瀬裕一・傳田哲郎・伊澤雅子。蝶形花ウヅルカンダの裂開のしにくさによる送粉者の限定。第 65 回日本生態学会大会。2018 年。
- Kobayashi S., Denda T., Izawa M. Flying and non-flying mammalian pollinator of *Mucuna macrocarpa* (Fabaceae) and their effect on pollination process. Symposium T1-18-03: Pollination by non-flying mammals, 19th International Botanical Congress. 2017.
- Kobayashi S., Denda T., Izawa M. Mammal pollination on *Mucuna* spp. 12th International Mammalogical Congress. 2017.
- 小林 峻・傳田哲郎・真柴茂彦・岩本俊孝・土肥昭夫・伊澤雅子。大分県指定天然記念物カマエカズラの受粉様式。日本生態学会九州地区大会。2017 年。
- Kobayashi S., Denda T., Liao C.-C., Lin Y.-H., Liu W.-T., Izawa M. Mammalian pollinators of *Mucuna macrocarpa* in the urban areas of Okinawa and Taiwan. The 22nd International

Congress of Zoology. 2016.
Kobayashi S., Denda T., Izawa M. Pollinator shift of mammal-pollinated *Mucuna macrocarpa* (Fabaceae). Special Seminar on "Pollination Biology". March 2016. Chulalongkorn University, Thailand. 招待 査読なし
小林峻・傳田哲郎・廖啟政・伊澤雅子 (2016) 広域分布哺乳類媒植物ウヅルカンダ (マメ科) の花蜜分泌パターン. 日本植物学会第80回大会, 沖縄.

〔その他〕

研究室ホームページ: <http://w3.u-ryukyu.ac.jp/mammal/index.html>

研究成果に基づいた小中学校、一般向け講演会 4 件、子供向け新聞記事 1 件

6 . 研究組織

(1)研究分担者

研究分担者氏名: 傳田 哲郎

ローマ字氏名: (DENDA, Tetsuo)

所属研究機関名: 琉球大学

部局名: 理学部

職名: 教授

研究者番号 (8 桁): 50284948

(2)研究協力者

研究協力者氏名: 小林 峻

ローマ字氏名: (KOBAYASHI, Shun)

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。