

令和 4 年 6 月 17 日現在

機関番号：18001

研究種目：若手研究

研究期間：2019～2021

課題番号：19K16215

研究課題名(和文) アジア産トピカズラ属3種の送粉様式の解明

研究課題名(英文) Researches on pollination system of three *Mucuna* species in Asia

研究代表者

小林 峻 (Kobayashi, Shun)

琉球大学・理学部・助教

研究者番号：60838150

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 1,300,000円

研究成果の概要(和文)：本研究課題では、新型コロナウイルスの感染拡大に伴い、*Mucuna thalilandica*については送粉様式の解明には至らなかったものの、送粉者の記載を行うことができた。また、本属のうち8種について各地で香気成分のサンプリングを行い、強い芳香のある本属の成分分析方法を確立した。さらに、*M. macrocarpa*の送粉者の違いが結実する高さに及ぼす影響や、同所的に分布する*M. birdwoodiana*と*M. championii*の送粉様式も解明することができた。本研究により、*M. Sub. Macrocarpa*に属する3種の送粉者は全て非飛翔性哺乳類であった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究により*Mucuna Sub. Macrocarpa*に属する種は、全て非飛翔性哺乳類に送粉されていることが明らかとなった。しかし、送粉者と誘引形質の対応関係は未解明であるが、今後解析するための方法が確立できた。本属はコウモリ媒の種が多くを占めるにも関わらず、アジア域のみで非飛翔性哺乳類媒の種が記録されていることから、アジアにおける本属の種分化に非飛翔性哺乳類が重要な役割を果たす可能性を示唆している。このように亜属レベルで非飛翔性哺乳類に特化している送粉様式を持つグループは極めて珍しく、アジア域に特徴的な種分化プロセスである可能性がある。

研究成果の概要(英文)：In this project, I reported pollinators of *Mucuna thalilandica*, although pollination system of *M. thalilandica* was not well demonstrated due to COVID-19 pandemic. In addition, eight *Mucuna* species were sampled, and I established the method for analyzing volatile compounds of *Mucuna* flowers which emit strong smell. Furthermore, I revealed the effect of differences of pollinators on seed set height in *M. macrocarpa* and pollination system of sympatrically distributed *M. birdwoodiana* and *M. championii*. Pollinators of all targeted three species belonging to *M. Sub. Macrocarpa* are non-flying mammals.

研究分野：送粉生態学

キーワード：非飛翔性哺乳類 送粉 熱帯アジア *Mucuna*

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

被子植物が多様化した要因の一つは、送粉プロセスを動物に依存するようになったことにある (Burger 1981)。現存の被子植物は 90% 近くが動物に送粉されていると推測されていることから (Ollerton et al. 2011)、植物がどのような送粉者にどのように送粉されているかを明らかにすることは、被子植物の多様化を解明する手掛かりとなる。

多くの植物は昆虫に送粉を依存しているが (Devy & Davidar 2003)、哺乳類に送粉を依存する植物もある (Fleming & Kress 2013)。哺乳類媒の中ではコウモリに送粉を依存する植物の割合が 80% 以上になることが既存データから推定されるが、非飛翔性哺乳類に送粉を依存する植物もある (Carthew & Goldingay 1997)。哺乳類媒植物は、ガ媒あるいは鳥媒から進化したという進化プロセスが考えられてきた (van der Niet & Johnson 2012)。しかし、先行研究で用いられている例数は少なく、哺乳類媒植物の進化プロセスについては不明な点が多い。特に、非飛翔性哺乳類媒植物の進化プロセスについては、*Adansonia* 属 (バオバブ) におけるガ媒からの進化的推定されているのみである (Baum et al. 1998)。

2. 研究の目的

上記の課題を解明するためには、多くの基礎情報と知見の蓄積が必要であり、短期間で行うことができるのは、その一部である。そこで本研究では、アジア域で多様化した哺乳類媒植物のマメ科トビカズラ属の 3 つの亜属 (*Mucuna*, *Macrocarpa*, *Stizolobium*) のうち *M. subg. Macrocarpa* に焦点を絞った。本種はマメ科に特有の蝶形花をもつ (図 1)。

アジア域における哺乳類媒植物の送粉様式に関する研究が非常に少ないということは以前から指摘されていた (Willmer 2011)。アジア域は、他地域で主要な送粉者となっている小型霊長類や有袋類の多様性が低く、これらと類似のニッチを占めるリス類が多様であるという動物相である (Corlett 2007)。送粉者相は地域の動物相を反映することが示唆されている (Sun et al. 2014)。したがって、アジア域における哺乳類媒植物の送粉様式の解明は、新たな送粉様式や進化プロセスを検討できる可能性があると考えられる。

本研究の目的は、アジア域における非飛翔性哺乳類媒の送粉様式を明らかにし、進化プロセスを推定することである。

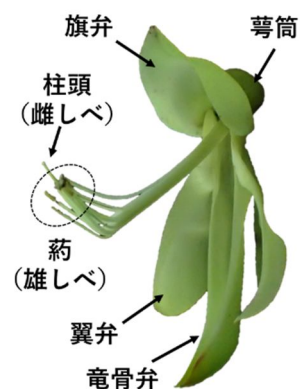


図 1. トビカズラ属の花の構造

3. 研究の方法

調査対象としたのは、*M. subg. Macrocarpa* に属する、*M. macrocarpa*, *M. birdwoodiana*, *M. thailandica* の 3 種である。

送粉者の特定は、送粉者が明らかにならなかった *M. thailandica* を対象として行った。自動動画撮影カメラを花序に向けて設置し、訪花者および送粉者を記録した。すべての訪花者について、訪花時の行動を記録した。

M. macrocarpa について、送粉者の飛翔性が結実に及ぼす影響を明らかにするために、タイ、台湾、沖縄島、九州で花序の高さと結実した高さを計測した。さらに、先行研究に用いた自動撮影データから、送粉者が訪花する高さについて再分析した。

花の香気成分の分析については、亜属内での比較と亜属間の比較を行うために、タイ、香港、台湾、西表島、沖縄島、九州において、*M. macrocarpa*, *M. birdwoodiana*, *M. thailandica*, *M. sempervirens*, *M. gigantea*, *M. membranaceae*, *M. championii*, *M. revoluta* を対象に行った。*M. macrocarpa* はタイ、台湾、沖縄島、九州の 4 地域の個体からサンプリングを行った。香気成分の採集は Dynamic-Headspace 法で行った。本属は花の香気が強いので、香気成分の採集方法を調整する必要があった。そのため、採集方法と計測方法を調整したうえで、熱脱着 (TD)-GC/MS により香気成分の分析を行った。

また、香港において *M. birdwoodiana* の調査が順調に推移したため、当初は個体数が少なく調査が困難であると考えられた *M. subg. Mucuna* に属する *M. championii* について、送粉者の特定、花蜜の糖構成比の分析、花形態の計測を行った。

4. 研究成果

Mucuna thailandica の訪花者の観察の結果、本種には非飛翔性哺乳類であるタイワンリス属のリス *Callosciurus sp.* とハクビシン *Paguma larvata* が訪花した (図 2)。訪花頻度は、*Callosciurus sp.* の方が高かったいずれの種も、前脚で翼弁をおさえ、鼻先で旗弁を押し上げることで、竜骨弁の内側にしまい込まれている雄しべと雌しべを露出させていた。その際、萼筒の内側にたまっていた花蜜を採餌していた。花の形態の観察結果から、この行動の際に花粉のほとんどが持ち去られていると考えられた。以上の結果から、*Callosciurus sp.* が本種の主要な送粉者であると考えられた (Kobayashi et al. 2021)。この成果を踏まえて、国際会議において本属

の送粉様式の進化プロセスに関する講演を行った。ただし、新型コロナウイルスの感染拡大により、観察個体数が少なかったり、実験を十分に実施できなかったため、本種の送粉様式の全容解明には、さらなる調査が必要である。



図2. *Mucuna thalindical*に訪花した*Callosciurus* sp.(A)およびハクビシン (B)

広域に分布し地域によって送粉者が異なる *M. macrocarpa* について、各地域の花序と果実の高さを計測した結果、クビワオオコウモリ *Pteropus dasymallus* が送粉者の沖縄では花序は低いところに位置しているものの、果実は2 m以上の高さでしか観察されなかった(図3)。一方その他の地域は、非飛翔性哺乳類が送粉者となっている地域であるが、低い高さに花序も果実も位置していた(図3)。このことから、送粉者の飛翔性の有無が結実する高さに影響することが示唆された(Kobayashi et al. 2020a)。九州では1 m以下の高さでの結実が少なかったが、これは大型草食獣(主にニホンジカ *Cervus nippon*)による未成熟の果実の採食が影響していると考えられた(Kobayashi et al. 2020a)。

香気成分は本属の香りが強いことが要因で、採集方法と計測方法の確立に時間を要したため、各種のサンプルサイズは小さいものの、計 223 種類の化合物を同定した。種間で優占する成分は異なり、送粉者が同じ分類群であっても、主成分が異なっている場合もあった。また、亜属間での違いは不明瞭であった。*Mucuna macrocarpa* は香気成分を採集した4地域で送粉者が異なるが、優占する成分は地域間で違いがなかった。アフリカでは香気成分は非飛翔性哺乳類媒植物が送粉者を誘引するために重要であると考えられており(Wester et al. 2019; Johnson & Govender 2022)、アジア域の非飛翔性哺乳類媒植物も香気成分を誘引に用いていると考えられるが、他の地域とは異なる香気成分を用いている、あるいは異なる誘引戦略を進化させている可能性がある。

また、*M. subg. Macrocarpa* に属する *M. birdwoodiana* と同所的に分布し *M. subg. Mucuna* に属する *M. championii* の送粉者は、飛翔性哺乳類(コバナフルーツコウモリ *Cynopterus sphinx*)と非飛翔性哺乳類(ヒマラヤクリゲネズミ *Niviventer fulvescens*)であった(Kobayashi et al. 2020b)。同所的に分布しており花期も重複していた *M. birdwoodiana* はクリハラリス *C. erythraeus* とハクビシンが送粉者であるため(Kobayashi et al. 2018)、送粉者を違えていることが明らかとなった。花の大きさや色、蔓の太さ、香気成分は種間で異なっていたが、花蜜の分泌は両種で大きな違いはなかった。今後、誘引形質については詳細に検討する必要がある。

<引用文献>

- Baum et al. (1998) *Systematic Biology*, 47: 181–207.
 Burger (1981) *BioScience*, 31: 572–581.
 Carthew & Goldingay (1997) *Trends in Ecology and Evolution*, 12: 104–108.
 Corlett (2007) *Current Science*, 93: 1551–1557.
 Devy & Davidar (2003) *American Journal of Botany*, 90(4): 650–657.
 Fleming & Kress (2013) *University of Chicago Press*, Chicago, IL.
 Johnson & Govender (2022) *Philosophical Transaction of the Royal Society B*, 377: 20210167
 Kobayashi et al. (2019) *Plant Ecology*, 220(4–5): 457–466.

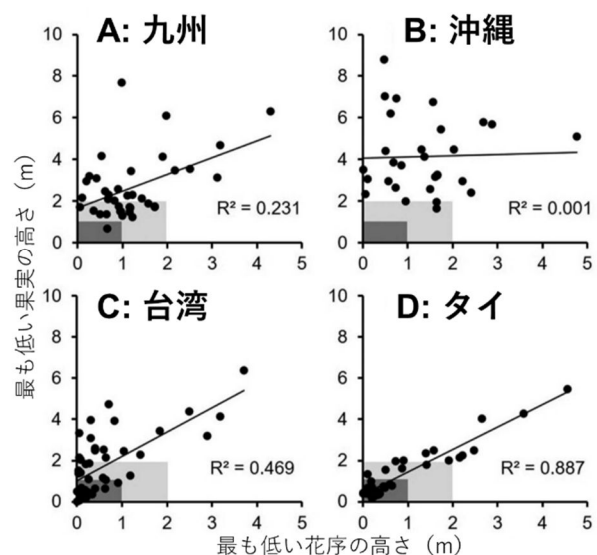


図3. *Mucuna macrocarpa*の花序および果実が確認された高さ (Kobayashi et al. 2020aを一部改変)

- Kobayashi et al. (2020a) *Journal of Forest Research*, 25: 315–321.
- Kobayashi et al. (2020b) *Plant Species Biology*, 36(1): 84–93.
- Kobayashi et al. (2021) *Ecology and Evolution*, 11(24): 17604–17608.
- Ollerton et al. (2011) *Oikos*, 120: 321–326.
- Sun et al. (2014) *Annals of Botany*, 113, 289–300.
- van der Niet & Johnson (2012) *Trends in Ecology and Evolution*, 27: 353–361.
- Wester et al. (2019) *New Phytologist*, 222: 1624–1637.
- Willmer (2011) *Princeton University Press*, Princeton, NJ.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 4件/うち国際共著 4件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Kobayashi Shun, Gale Stephan W., Denda Tetsuo, Izawa Masako	4. 巻 36
2. 論文標題 Rat and bat pollination of <i>Mucuna championii</i> (Fabaceae) in Hong Kong	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Species Biology	6. 最初と最後の頁 84~93
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1442-1984.12298	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 Kobayashi Shun, Denda Tetsuo, Liao Chi-Cheng, Lin Yu-Hsiu, Placksanoi Jumlong, Waengsothorn Surachit, Aryuthaka Chittima, Panha Somsak, Izawa Masako	4. 巻 25
2. 論文標題 Effects of different pollinators and herbivores on the fruit set height of the mammal-pollinated tree-climbing vine <i>Mucuna macrocarpa</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Forest Research	6. 最初と最後の頁 315~321
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/13416979.2020.1762308	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 Kobayashi Shun, Panha Somsak, Seesamut Teerapong, Nantararat Nattawadee, Likhitrakarn Natdanai, Denda Tetsuo, Izawa Masako	4. 巻 11
2. 論文標題 First record of non flying mammalian contributors to pollination in a tropical montane forest in Asia	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Ecology and Evolution	6. 最初と最後の頁 17604~17608
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/ece3.8361	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する
1. 著者名 Kobayashi Shun, Panha Somsak, Placksanoi Jumlong, Waengsothorn Surachit, Denda Tetsuo, Izawa Masako	4. 巻 21
2. 論文標題 Flower visitors of <i>Parkia sumatrana</i> (Leguminosae) in northeastern Thailand	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Tropical Natural History	6. 最初と最後の頁 200-208
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

〔学会発表〕 計5件（うち招待講演 2件 / うち国際学会 3件）

1. 発表者名 小林峻・渡邊謙太・藏屋英介・當山瑛子・Somsak PANHA・Nattawadee NANTARAT・Jumlong PLAKSANOI・Surachet WAENGSOTHORN・Chi-Cheng LIAO・Stephan W. GALE・傳田哲郎・伊澤 雅子
2. 発表標題 東・東南アジアにおける哺乳類媒植物（マメ科トビカズラ属）の香気成分
3. 学会等名 第68回日本生態学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Kobayashi Shun
2. 発表標題 Mammal-dependent pollination system of Mucuna (Fabaceae) in Asia
3. 学会等名 2019 Workshop on Biodiversity of Taiwan-Ryukyu Archipelago (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kobayashi Shun
2. 発表標題 Evolution of non-flying mammal dependent pollination system in Asian Mucuna
3. 学会等名 International Conference on Biodiversity 2019 (IBD 2019) (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 小林峻
2. 発表標題 アジアにおける非飛翔性哺乳類媒研究
3. 学会等名 日本哺乳類学会2019年度大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kobayashi Shun
2. 発表標題 Mammalian pollinators of Mucuna spp. in Asia
3. 学会等名 Symposium of Integrative Biology: World Tour (国際学会)
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 種生物学会	4. 発行年 2021年
2. 出版社 文一総合出版	5. 総ページ数 256
3. 書名 花と動物の共進化をさぐる	

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関