

修 士 学 位 論 文

題 名

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

指導教員 菅原 敬 准教授

平成30年 1月 10日 提出

首都大学東京大学院

理工学研究科 生命科学 専攻

学修番号 16881311

氏 名 荻原 弘貴

目次

要旨

I .はじめに

II .材料と調査地

III.調査方法

- ①花の形態形質（雄蕊、雌蕊の長さ等）の測定
- ②花粉外膜と柱頭の SEM による観察
- ③花粉稔性と花粉サイズの測定
- ④授粉実験
- ⑤野外での結実率調査
- ⑥開花フェノロジーの調査
- ⑦蜜量の調査
- ⑧訪花昆虫の調査
- ⑨花香成分分析
- ⑩統計解析方法

IV.結果

- ①花のサンプリングと雄蕊、雌蕊の長さ等形態的特徴
- ②花粉外膜と柱頭の形態
- ③花粉稔性と花粉サイズ
- ④授粉実験
- ⑤野外での結実率
- ⑥開花フェノロジー
- ⑦蜜量と蜜腺
- ⑧訪花昆虫
- ⑨花香成分

V.考察

- 1) ボロボロノキの花の形態と特徴
- 2) 繁殖特性と野外での繁殖
- 3) 訪花昆虫と有効な送粉者
- 4) 奄美集団と玉名集団の送粉者の違い

VI.結論と今後の展望

VII.謝辞

VIII.引用文献

IX.図表

A Study on Distyly and Pollination in *Schoepfia jasminodora* Siebold et Zucc. (Schoepfiaceae)

Distyly is a genetically controlled floral dimorphism in which a plant population is composed of two floral morphs: long (L)-styled and short (S)-styled morphs. These floral morphs usually differ in stigma and anther heights from each other and show self- and intramorphic incompatibility. Therefore, this floral dimorphism is regarded as a mechanism for promoting cross-pollination between the two morphs, mediated by insect pollinators.

Schoepfia jasminodora Siebold et Zucc. is a deciduous tree distributed in subtropical regions ranging from southeastern China through Taiwan to the Ryukyu Islands and the Kyushu of Japan. Although the sexual form of this species has been reported as distyly or occasionally as dioecy, its investigations are restricted only on floral morphology. To understand floral and reproductive nature of this species it is necessary to examine not only floral morphology but also reproductive systems including pollination in details. In the present study, I investigated variation of stigma and anther heights and compatibility relationship of floral morphs in two populations occurring in Amami island, Kagoshima Pref. and in Tamana, Kumamoto Pref. Also, I examined seed production and flower visitors efficient for pollination in these populations. Moreover, I examined floral volatiles at the two populations using GC-MS method. .

The results obtained showed that *Schoepfia jasminodora* was morphologically distyly with L- and S-styled morphs. Their stigma and anther were reciprocally arranged between the two morphs. Each flower of the two morphs showed high pollen stainability and produced a fruit in open pollination. Hand pollination experiments indicated that the flower did not produce fruit by the self- and intramorph-pollinations. It bears fruit only in cross-pollination between different morphs. Thus the species has self- and intramorph-incompatibilities. Pollinators were different between the two populations. The flower visitors effective for pollination were fundamentally the moths (Geometridae etc.) visiting at the night in the Amami population, while they were the moths (Geometridae etc.) visiting at night and the bumblebees (Apidae) visiting at daytime in the Tamana population. In floral volatiles significant difference was found between the two populations. In flowers of the Amami population hydrocarbons and terpenoids (limonene) were usually found. While in flowers of the Tamana population phenylpropanoid (eugenol) and hydrocarbons were usually found.

These results suggest that *S. jasminodora* is morphologically and functionally distylous, and shows self- and intramorph- incompatibility, as in other typical distylous species. This flowers are usually pollinated by nocturnal moths, but may be pollinated not only nocturnal moths but also by diurnal bumblebees in the Tamana population. The difference of flower visitors seems to be caused by the change of floral volatiles between the two populations. I think that the pollination by bumblebees might occur secondarily in the north limit of the geographical distribution of the species, although further study will be necessary to understand the changes of pollinators and floral volatiles among the populations.

学位論文要旨（修士（理学））

荻原 弘貴

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

植物の花の性表現は多様であるが、その一つに二型花柱性がある。二型花柱性とは、高い位置に柱頭、低い位置に葯を持つ長花柱花（L型）と低い位置に柱頭、高い位置に葯をもつ短花柱花（S型）を別の個体につける性表現で、同時に自家・同型花不適合性を有することで他家受粉を促進する繁殖システムである。従って種子形成には異型花間での送粉を担保する花粉媒介者の関与を必要とするシステムでもある。ボロボロノキ(*Schoepfia jasminodora*)は、ボロボロノキ科の落葉小高木で台湾や中国を含めた東アジアに分布しており、日本では九州から南西諸島にかけて分布している。本種の性表現については、二型花柱性との報告がある一方で、雌雄異株との報告もあり、その実態についてはいまだ不明な部分が多い。また、その送粉者についてはほとんど知られていない。本研究では鹿児島県奄美大島と熊本県玉名市の2集団を用いて、その性表現と送粉様式の実態を明らかにするために、1) 花形態の測定、2) 繁殖特性の解析、3) 送粉昆虫の調査、4) 花香成分の解析等を行った。

その結果、花はS型とL型の二型性を示し、雄蕊と雌蕊の高さが二型花間で一致した。二型花はいずれも高い花粉稔性を持ち、野外でも結実していた。また、授粉実験では同型花授粉と自家授粉ではいずれの花も結実せず、異型花間の授粉においてのみ結実した。送粉昆虫については、2集団間に違いが見られ、奄美集団では日没後に主にヤガ・シャクガ類が訪花していたが、玉名集団では日中にハナバチ類・ハナムグリ類、日没後にヤガ・シャクガ類の訪花が観察された。花香成分についても集団間に違いが認められ、奄美集団の花には炭化水素とテルペノイド（リモネン）が多く含まれていたが、玉名集団ではリモネンは検出されず、炭化水素とオイゲノールを含むフェニルプロパノイドが多く含まれていた。以上の結果より、ボロボロノキは形態、そして機能的に二型花柱性を示し、二型花間で相互交配を行っていることが確認された。その送粉者については、夜のガ類に加えて、特に玉名集団では日中ハナバチ類による送粉が確認されたが、この違いの背景には送粉者を誘引する花香成分の変化が関与している可能性が示唆された。2集団間で花香成分や送粉昆虫に違いがあることが明らかとなったが、どちらが本来の姿であるか現時点でははっきりしないが、分布域や開花習性を考慮するとハナバチ類による送粉が二次的に生じた可能性もある。今後は調査地域を拡げていくことも必要である。

I.はじめに

植物の性表現は多様であるが、その一つに異型花柱性 (heterostyly) がある。これは Darwin (1862) がサクラソウ属 (*Primula*) で確認し、命名した性表現で、これまでに少なくとも 28 科の被子植物で報告されている (Barrett 2002)。異型花柱性植物では、種内に柱頭と葯の高さが異なる二型または三型の花が認められ、二型性の場合には二型花柱性 (distyly)、三型性の場合には三型花柱性 (tristyly) と呼ばれる (Lloyd and Webb 1992)。二型花柱性は、高い位置に柱頭、低い位置に葯を持つ長花柱花 (L 型) の両性花をつける個体と、逆に低い位置に柱頭、高い位置に葯をもつ短花柱花 (S 型) の両性花をつける個体からなる。同一個体には長花柱花か、短花柱花の一方の花のみをつける遺伝的に制御されたシステムである。二型花柱性植物は一般に自家同型花不和合性を示す (Ganders 1979, Barrett 1992, 菊沢 1995) が、最近の研究では自家和合性を示す種も少なからず報告されている (Barrett et al. 2000)。二型花柱性は他家受粉を促進するためのシステムであり (西廣 2000, 鷲谷 2006)、種子を形成するためには花粉媒介者による異型花間での花粉の移動が必要になる (Beach and Bawa 1980, 鷲谷 2006)。

ボロボロノキ属 (*Schoepfia* Schreber) は、ボロボロノキ科 (Schoepfiaceae) に属し、およそ 30 種が東アジアとアメリカ大陸の熱帯、亜熱帯地域に分布する

(Heide-Jørgensen 2008)。本属のなかには、装飾品や伝統的な鎮痛薬として利用される種もある (Huang et al. 2008, Flores et al. 2015)。また、半寄生とみなされる種も知られている (Heide-Jørgensen 2008, Nickrent et al. 2010)。この属は、伝統的にオラクス科 (Olacaceae) に分類されることが多かった (APG I 1993, APG II 2003) が、最近はそれから区別し、独立した科と見なす見解が一般的になってきている (Der and Nickrent 2008, APG III 2009)。本属については、これまで系統学的な研究を中心にして進められてきたが、性表現や繁殖システムに関する研究はあまり行われていない。一方で、文献のなかには本属が異型花柱性の種を含むとの記述もある。例えば、フロリダ

とジャマイカに分布する *S. chrysophylloides* は異型花柱性という報告がある

(Tomlinson 1974, Adams 1972) が、その形態的特徴以外の機能的特性については調べられていない。そこで、本研究では東アジアに分布するボロボロノキ属の一種であるボロボロノキ (*S. jasminodora*) の性表現とその繁殖システムの解明を試みた。

ボロボロノキ (*S. jasminodora*) は、日本に分布するボロボロノキ属の唯一の種で、九州北部から琉球列島の島々に広く分布する。本種は落葉性の低木であり、亜社会性昆虫ベニツチカメムシ (*Parastrachia japonensis*) の寄主木としてもよく知られている

(Filippi-Tsukamoto et al. 1995, Nomakuchi et al. 1998)。本種の性表現は、二型花柱性であるとの記述がある (Qiu et al. 2003) 一方で、雌雄異株であるという報告もある (大工園 2015)。形態的に二型花柱性であっても、機能的には雌雄異株である種も他の植物では知られている (Riveros et al. 1995, Sugawara et al. 2011)。このような混乱が生じる背景には、本種の性表現が詳しく調査されていないことが大きな理由と考えられる。仮に本種が二型花柱性、あるいは雌雄異株であったとしても、その送粉には花粉媒介者の関与が必要である (Beach and Bawa 1980, 鷲谷 2006)。本種の花は、開花期に独特の芳香を放つので、花粉媒介者に依存した送粉システムをもっていることが推定されるが、その送粉システムについては全くわかっていない。2014 年の熊本県玉名での予備調査ではコマルハナバチのクイーンやワーカーの訪花が確認された。しかし、ハナバチ類の生息していない奄美大島にも本種が生育していることから、その花粉媒介者が地域によって異なる可能性もある。

本研究では、奄美大島と分布の北限に近い熊本県玉名の集団のボロボロノキについて、その性表現と送粉・繁殖システムを明らかにすることを目的として、1) 花形態の解析、2) 授粉実験による繁殖特性の調査、3) 野外における有効な送粉昆虫と送粉行動の調査、4) 花香成分の分析を行った。そして、これらの結果に基づいて、本種の繁殖特性や集団間の送粉の違い等について考察した。

II. 材料と調査地

ボロボロノキ (*Schoepfia jasminodora* Siebold et Zucc.) は、ボロボロノキ科ボロボロノキ属の一種で、日本では九州北部から南西諸島にかけて、国外では台湾、中国中南部、タイ、ベトナムに分布する(米倉, 2017)。落葉樹で樹高は 3~15m になる(Fig. 1)。開花期は 3 月~5 月である。花は 5-7 mm の筒形で下向きに開き、花筒は白色~淡緑色を帯び、ジャスミンのような芳香を放つ。雄蕊は 4-5 個で花筒の上部につき、花糸はごく短く花筒に合着する。雌蕊の花柱は 1 本で、柱頭は 3-4 裂する。果実は開花の一月後の 4 月~6 月につけ、成熟すると光沢のある赤色から黒色に変化する。一つの果実到一个の種子ができる。

調査は、鹿児島県奄美市本茶峠(奄美集団)(北緯 28°24'15" 東経 129°33'25")と熊本県玉名市小岱山(玉名集団)(北緯 32°57'57" 東経 130°31'39")の 2 集団で行った。奄美集団では、2013 年 3 月 1 日~3 月 4 日、2015 年 3 月 2 日~3 月 5 日、2017 年 3 月 1 日~3 月 5 日に調査を行った。一方、玉名集団では、2014 年 4 月 19 日に予備調査、2015 年 4 月 17 日~4 月 20 日、6 月 25 日~6 月 26 日、2016 年 4 月 15 日~4 月 18 日、5 月 27 日~5 月 28 日、2017 年 4 月 21 日~4 月 24 日、5 月 26 日~5 月 27 日に本調査を行った。奄美の本茶峠は奄美大島の北部にある峠で、標高 289m に位置する。尾根から集落へつながる道路は舗装されているものの、南側に新道ができたため交通量は極端に少ない林道である。調査対象とした個体は、この林道沿いに生育するスダジイ

(*Castanopsis sieboldii*) やイスノキ (*Distylium racemosum*) 等の照葉樹に混生する個体で、日当たりの良い林縁部に生育する。一方、玉名市の小岱山は熊本県の北西部に位置する山で、筒ヶ岳(501m)・観音岳(473m)・丸山(392m)など複数の山々で構成されている。一帯には小岱松(アカマツ *Pinus densiflora*) が自生し、スダジイ

(*Castanopsis sieboldii*)、イスノキ(*Distylium racemosum*)、ヤマモモ(*Morella rubra*)、ヤブツバキ(*Camellia japonica*) 等が群生している。山麓の蛇ヶ谷公園は桜の名所でも

あり県立自然公園に指定され、ハイキングコースにもなっている。各登山口までの道路は舗装されているが人通りは少なく、自然のままの林が残っている。この道路沿いの林縁部にボロボロノキが多く生育しており、本研究では特にこの林縁部と蓮華院誕生寺奥之院の敷地内に生育する個体を調査対象とした。

III. 調査方法

①花の形態形質（雄蕊、雌蕊の長さ等）の測定

花の形態形質を観察するために、開花している花が数花ついている小枝を各個体より1-2本採集した。奄美集団では2013年3月1日～3月4日に22個体と2017年3月1日～3月5日に5個体で合計27個体、玉名集団では2015年4月17日～4月20日に90個体から花を採集し、70%エタノールで液浸標本として保管した。その後、各個体につき2花選び、花筒基部から花筒上部までの長さ（花筒長）、花筒基部から雄蕊までの高さ（雄蕊長）、花筒基部から柱頭までの高さ（雌蕊長）、葯と柱頭間の距離（雄蕊-雌蕊）、葯の長さ（葯長）、花筒の直径（花筒径）を、実体顕微鏡（SZH ; OLYMPUS）とデジタルマイクロスコープ（DSX110;OLYMPUS）を用いて測定し（Figs. 2A, 2B）、2花の平均値を測定値として用いた。

②花粉外膜と柱頭のSEMによる観察

花粉表面外膜と柱頭表面の乳頭状突起の形態を、走査型電子顕微鏡（SEM）を用いて観察した。この観察には玉名集団の短花柱花と長花柱花各3個体のサンプルを用いた。野外から採集した花を70%エタノール中に液浸標本とした後、葯と柱頭をt-ブタノールシリーズを用いて脱水した。t-ブタノールシリーズはH₂Oとエタノールとt-ブタノールの混合溶液で、濃度の比率（H₂O : エタノール : t-ブタノール）が、1) 50 : 40 : 10、2) 30 : 50 : 20、3) 15 : 50 : 35、4) 5 : 40 : 55、5) 0 : 25 : 75の5種類からな

る。サンプル管 (No.1, マルエム) に試料と溶液を入れて、*t*-ブタノールシリーズ 1 から 5 まで順に溶液を交換し、それぞれの溶液に 10 分間以上浸した。最後に 30℃の恒温室で *t*-ブタノール 100%の溶液に置いて 10 分間以上浸す処理を 2 回行った。脱水後に凍結乾燥装置 (JFD-300, JEOL) を用いて試料を凍結乾燥させた。その後、乾燥した試料はアルミの試料台に両面カーボンテープで固定した。葯は中に入っている花粉を観察するために砕き、花粉をカーボンテープの上に撒いた。その後、オートファインコーター (JFC-1600, JEOL) を用いて 150 秒間 10mA で白金 (Pt) を照射した。白金コーティングが完了した試料は、SEM (JSM-6510LV, JOEL) を用いて加速電圧 10kv で観察した。

③花粉稔性と花粉サイズの測定

花の花粉が発芽能 (雄機能) を持っているかどうかを調べるために、花粉の染色性 (稔性) を調べた。奄美集団と玉名集団で採集し、70%エタノールで液浸標本とした花から裂開した葯を取り出し、ラクトフェノールコットンブルー染色液を滴下し、葯から花粉だけを取り出してプレパラートを作成し、半日間染色した。その後、光学顕微鏡 (BH-2, OLYMPUS) を用いて、1 つのプレパラートにつき 200 粒をランダムに選び、稔性のある花粉 (染色されている花粉) と稔性の無い花粉 (染色されていない花粉) の割合を調べた。奄美集団では、短花柱花と長花柱花について各 11 個体ずつ計 22 個体、玉名集団では、各 23 個体ずつ計 46 個体をランダムに選び観察した。

さらに各個体について、ラクトフェノールコットンブルー染色液で染色された花粉をランダムに 20 粒を選び、光学顕微鏡 (BH-2 ; OLYMPUS) 下で花粉のサイズ (直径) を測定した (Fig. 2C)。こちらも花粉稔性の調査と同様に、奄美集団では短花柱花と長花柱花について各 11 個体ずつ計 22 個体、玉名集団では各 23 個体ずつ計 46 個体を測定した。

④授粉実験

同型花間、異型花間の不和合性の有無を調べるために人為的な授粉実験を玉名集団の個体を用いて行った。2015年4月17日～4月20日、2016年4月15日～4月18日、2017年4月21日～4月24日に、玉名集団の個体において次のような合計8パターンの組み合わせで人工授粉実験を行った。1) 自家授粉 (S-self、L-self) : S型30花、L型40花を用いた。2) 同型花間授粉 (S×S、L×L) : S型37花、L型27花を用いた。3) 異型花間授粉 (S×L、L×S) : S型57花、L型55花を用いた、4) 袋掛けによる自家授粉 (S-bagged、L-bagged) : S型31花、L型104花を用いた。授粉実験を行う花は、事前に花の蕾を含む花序にネットをかけておき、翌日の日中にネットの中で開花していた花を用いた。花序内で開花していない蕾は摘み取った。授粉処理の際は、柱頭に花粉が付着しないよう気をつけながら花筒と葯を全て取り除き、柱頭を剥き出しの状態にした。その後、ピンセットを用いて裂開している葯をつまみ花粉を柱頭につけた。授粉実験を行った花は不織布 (7cm×7cm) で覆い、近くに処理内容と花数を記したタグ (1cm×3cm) を針金でつけた。その際処理を行った花の総数も記録した。

⑤野外での結実率調査

自然条件下における結実の状況を調べるために1個体につき10本の枝をランダムに選び、それらの枝の花数を数えて、花数を記したタグをつけた。この調査は玉名集団で行った。2015年4月17日～4月20日の間に、S型3個体549花、L型3個体310花を、2016年4月15日～4月18日の間に、S型7個体1903花、L型8個体2087花を、2017年4月21日～4月24日の間に、S型10個体3346花、L型16個体6084花を調査の対象とした。これらの花の結実、そして人工授粉実験による結実は、それぞれ2015年6月25日～6月26日、2016年5月27日～5月28日、2017年5月26日～5月27日に現地へ行き、果実形成の有無を記録した。また、2017年4月21日～4月24日の調査では、これまで授粉実験を行った個体とその周辺に生育している個体の位置を

GPS (GPSmap 62SJ;Garmin) で記録し、その後地図上にプロットした。(Figs. 3, 4)

⑥開花フェノロジーの調査

開花フェノロジーの調査は、デジタルカメラ (Optio W90、Optio WG-1、Optio WG-2、Optio WG-10,PENTAX) によるインターバル撮影と赤外線ビデオカメラ (DVS A10FHDIR,Kenko) による撮影で開花の瞬間を捉えた写真・動画に基づいて解析を進めた。この解析は主に玉名集団で行い、2015 年 4 月 17 日～4 月 20 日 (S 型 3 個体、L 型 2 個体)、2016 年 4 月 15 日～4 月 18 日 (S 型 2 個体、L 型 3 個体)、2017 年 4 月 21 日～4 月 24 日 (S 型 3 個体、L 型 3 個体) の録画記録を利用した。なお、デジタルカメラによるインターバル撮影は 1 分、2 分、5 分間隔のいずれかで行った。赤外線ビデオカメラでの撮影は日没後の 19 時～21 時に行った。花冠が開いた時間を開花時間とした。同様の解析は、奄美集団で 2013 年 3 月 1 日～3 月 4 日、2015 年 3 月 2 日～3 月 5 日、2017 年 3 月 1 日～3 月 5 日の間に記録した画像についても行ったが、短花柱花と長花柱花各 1 花でしか開花フェノロジーを捉えることはできなかった。

⑦蜜量の調査

蜜量の測定は 2017 年 4 月 21 日～4 月 24 日に玉名集団において行った。花の蜜分泌量を調べるために野外で S 型と L 型の花の花筒に切れ込みを入れ、蜜を見つけた際には 0.5 μ l マイクロチューブ (minicaps®,HIRSCHMANN) を用いて花の基部にある蜜の採取を行った。

さらに、分泌部位を明らかにするために走査型電子顕微鏡 (SEM) を用いて花筒の基部と子房部の断面を観察した。両集団から採集した花の液浸標本 (70%エタノールで固定) を実体顕微鏡下で解剖し、花粉観察の時と同様に t-ブタノールシリーズにて脱水し、凍結乾燥装置 (JFD-300 ; JEOL) を用いて乾燥させた。乾燥標本は試料台に両面カーボンテープで固定し、その後、オートファインコーター (JFC-1600,JEOL)

を用いて 150 秒間 10mA で白金 (Pt) を照射してコーティングを行った。その試料は SEM (JSM-6510LV,JOEL) を用いて加速電圧 10kv のもとで観察した。

⑧訪花昆虫の調査

送粉昆虫を明らかにするために、本種の花に訪花する昆虫の調査を行った。奄美集団と玉名集団において、1) デジタルカメラ (Optio W90、Optio WG-1、Optio WG-2、Optio WG-10 ; PENTAX) を用いたインターバル撮影による観察、2) 赤外線ビデオカメラ (DVS A10 FHIR, Kenko) を用いた訪花行動の観察、3) 目視による訪花者の観察と捕獲を行った。奄美集団では 2013 年 3 月 1 日～3 月 4 日、2015 年 3 月 2 日～3 月 5 日、2017 年 3 月 1 日～3 月 5 日、玉名集団では 2015 年 4 月 17 日～4 月 20 日、2016 年 4 月 15 日～4 月 18 日、2017 年 4 月 21 日～4 月 24 日に行った。2～5 台のデジタルカメラを花序の前に設置し、調査期間中 1 分、2 分、5 分間隔のいずれかの間隔で連続的に撮影した。夜間も撮影できるようフラッシュを併用した。赤外線ビデオカメラによる撮影では、日没後の 19 時～21 時に花から 50cm ほどの距離に三脚を立て、カメラを固定し連続撮影を行った。また、目視で訪花が確認できた際には手持ちで撮影した。目視の観察は日中と夜間 (9 時から 22 時まで) 行った。訪花が確認された昆虫の一部は捕獲し、酢酸エチルをしみ込ませた脱脂綿を入れたガラス瓶内で殺虫した。その後展翅を行い、標本作製した。採集した標本については、デジタルマイクロスコープ (DSX110,OLYMPUS) と SEM (JSM-6510LV,JOEL) を用いて口吻や体表面への花粉の付着状況の観察を行った。その際に、口吻への花粉付着が見られた昆虫で口吻が伸びている個体や、巻いているものでも先端まで確認できる個体については、口吻の長さと花粉の付着位置をデジタルマイクロスコープ (DSX110,OLYMPUS) を用いて記録した。

⑨花香成分分析

奄美集団と玉名集団について花の花香成分を分析した。多数の花序をつけた枝を採集

し、そこから開花している花を 20 花程度袋の中に入れ、ミニポンプ（MP-Σ30N II, SIBATA）で吸引し、テナックスを充填したサンプルチューブに吸着させた。サンプルチューブは解析まで冷凍保存し、その後、ガスクロマトグラフ質量分析法（GC-MS）を用いて分析を行った。奄美集団は 2017 年 3 月 1 日～3 月 5 日の調査で採集した各 2 個体、玉名集団は 2017 年 4 月 21 日～4 月 24 日の調査で採集した各 1 個体を用いて行った。奄美集団は 2 個体の平均を用いた。

⑩統計解析方法

全ての統計解析には統計解析ソフトの R ver.3.2.3 を利用した。花筒の長さ、雄蕊の高さ、雌蕊の高さを比較する際には、Bartlett の検定から等分散は棄却されたため、多重比較検定として Tukey の HSD 検定を行った。花の形態や花粉の形態、花粉稔性を 2 型花（短花柱花、長花柱花）間で比較する際には Wilcoxon の順位和検定を行った。2 型の個体比率では χ^2 検定を行った。結実率を 2 型花間で比較する際には、Fisher の正確確率検定法を用いた。

IV. 結果

①雄蕊、雌蕊の高さの違いによる 2 型性、花形質の集団内、集団間変異

奄美集団と玉名集団の両集団において、花は雌蕊が雄蕊より低い位置にある短花柱花（S 型）と雌蕊が雄蕊より高い位置にある長花柱花（L 型）の 2 型に分かれた（Fig. 5）。奄美集団では、S 型の雌蕊の高さと L 型の雄蕊の高さが一致していた。また、S 型の雄蕊の高さと L 型の雌蕊の高さも一致していた。雄蕊は花筒に合着し、その花糸はごく短いため、花筒の長さと雄蕊の高さは S 型と L 型のいずれの花においてもよく一致していた。花筒の長さは S 型の方が L 型に比べて有意に長かった（Tukey の HSD 検定, $p < 0.001$ ）。また、花筒入り口の直径も S 型の方が L 型に比べて大きかった（Wilcoxon

の順位和検定, $p < 0.001$)。これらの花形質における対応関係は玉名集団においても同様に認められたが、S 型の雄蕊の高さと L 型の雌蕊の高さは統計的には一致しなかった (Fig. 6)

2 集団間では、奄美集団の S 型の花筒の長さ、雄蕊の高さ、L 型の雌蕊の高さ、玉名集団の S 型の花筒の高さのみが一致していた (Tukey の HSD 検定, $p < 0.001$)。

両集団において、S 型と L 型の比率を比較してみると、奄美集団では S 型が 15 個体、L 型が 12 個体、玉名集団では S 型が 44 個体、L 型が 46 個体であることから両集団において S 型と L 型の比率は 1 : 1 であると考えられる (χ^2 検定, $p = 0.56$, $p = 0.83$)。

②花粉外膜と柱頭の形態

S 型と L 型の花の花粉は、ともに正四面体のような形をしており、各頂点に発芽孔が観察された。いずれの花粉も外膜表面はなめらかで表面構造に S 型と L 型の間で明瞭な差は認められなかった (Fig. 7)。

柱頭の表面には乳頭状突起が発達していた。S 型と L 型の間で突起の形状が異なっているように見えた。

③花粉稔性と花粉サイズ

花粉稔性は、奄美集団の S 型と L 型のいずれにおいても 80% 以上と高く、2 型花間に有意な差は認められなかった (Wilcoxon の順位和検定, $p = 0.597$)。一方、玉名集団では、S 型と L 型の花粉稔性がいずれも 90% 以上と高く、こちらも二型花間で有意な差は認められなかった (Wilcoxon の順位和検定, $p = 0.110$) (Table 2)。

花粉のサイズはいずれの集団においても S 型の方が L 型に比べて有意に大きかった (Wilcoxon の順位和検定, $p < 0.001$) (Table 2)。

④授粉実験

S 型と L 型の花はともに自家授粉と同型花間の交配実験では全く結実しなかった。一方、異型花間の交配実験では、S 型（57 花）を母親とした時には 24.6%が結実し、L 型（55 花）を母親とした場合には 47.3%で結実が得られた（Table 3）。二型花間の結実率に統計的に有意な差は認められなかった（Fisher の正確確率検定, $p=0.098$ ）。袋かけ実験では、S 型で一例だけ結実が確認された。

⑤野外での結実率

調査した年度ごとの野外における結実率を Table 4 に示した。その結実率をみると、年や地点によって、S 型では 7.0～12.8%の範囲、L 型では 5.1～11.3%の範囲で変化がみられたが、いずれの型の花も野外で結実していることが確認された（Table 4）。これらは、人為的な授粉実験の結果よりも低い値である。S 型と L 型の間の結実率は、2015 年では有意な差は認められなかった（Fisher の正確確率検定, $p=0.666$ ）が、2016 年と 2017 年では有意な差が認められた（Fisher の正確確率検定, $p<0.05$ ）。個体によって結実率に大きな差があるように思われたので、それぞれの個体の生育位置にも着目してデータを解析してみた。特に、S 型個体と L 型個体が近接して生育する 5 地点（A,B,C,D,E）（Figs. 3, 4）で比較してみた。すると A 地点（2016 年、2017 年）、B 地点（2016 年）、C 地点（2016 年）、では、S 型と L 型の結実率に有意な差が認められた（Fisher の正確確率検定, $p<0.001$ ）。一方、B 地点（2017 年）、D 地点（2017 年）、E 地点（2017 年）では S 型と L 型の間に結実率の差はなかった（Fisher の正確確率検定, $p=0.936$, $p=0.159$, $p=0.882$ ）（Table 4）。

⑥開花フェノロジー

玉名集団において 3 年間で 32 花について開花の様子を調査した。そのうち 25 花

(78.1%) は、日没の 1 時間前の 18 時から日の出 2 時間前の 4 時までの間に開花していた(Fig. 8)。それぞれの花は、開花後は数日間咲いていた。なお、奄美集団でも日没の前後に開花が確認されたが、定量的な調査は今回行わなかった。

⑦蜜量・蜜腺

いずれの集団においても、計測対象とした全ての個体の花において、測量できるほどの花蜜は確認できなかった。ただ、玉名集団の 1 花において花筒の基部に蜜のような液体が確認できたので、それを測量したところ約 0.1 μ l であった。

SEM を用いて花盤と花柱基部の断面の観察してみた。これらの部位では、形成している細胞の大きさが、周辺より小さく、円形の細胞で構成されていることが確認できた(Fig. 9)。

⑧訪花昆虫

デジタルカメラを用いたインターバル撮影の結果、奄美集団では日没後の 18 時 30 分から日出の 6 時 50 分までの間に小型ガ類の訪花が確認された (Figs. 10, 11)。日中には 1 回アリが花筒の入り口にいる様子が撮影されたのみである。ガ類の滞在時間は 1 分～10 分程度であった。目視観察による捕獲とカメラによって撮影することができた訪花昆虫はシャクガ科、ヤガ科、コブガ科、ツトガ科、カギバガ科の 5 科 13 種であった (Table 5)。玉名集団では日没後の 19 時 00 分から日出の 5 時 50 分までの間に小型ガ類が訪花し、日中 (5 時 50 分から 19 時 00 分) にはハナムグリ類 (2016 年、2017 年) とコメツキムシ類 (2015 年) の訪花が確認された (Figs. 10, 12)。また、目視による観察では、日中にコマルハナバチのクイーン (2014 年、2015 年、2017 年)、コマルハナバチのワーカー (2014 年)、セイヨウミツバチ (2016 年・2017 年) などハナバチ類の訪花が確認された (Fig. 12)。玉名集団で目視観察による捕獲とカメラによって撮影することができた訪花昆虫は、シャクガ科、ヤガ科、コブガ科、ツトガ科、コガネ

ムシ科、ミツバチ科、コメツキムシ科の 7 科 21 種であった (Table 5)。ガ類の 1 花への滞在時間は 1~5 分程度、ハナムグリ類とコメツキムシ類の滞在時間は 10 分以上、ハナバチ類の滞在時間は数秒であった。

デジタルカメラと赤外線ビデオカメラを用いた行動の観察から、両集団において訪花しているガ類は、どの種も花筒に頭部を入れずに口吻のみを花筒内に挿入している様子が捉えられた。また、口吻を花筒の入れた状態で長い間静止する行動、口吻を細かく動かす行動、口吻の出し入れを何度も繰り返す行動が複数花で確認された。ハナムグリ類とコメツキムシ類に関しては、花筒内への出入りが確認された。ハナムグリ類が花筒内へ出入りすることによって花筒に亀裂が入ることが観察された。セイヨウミツバチは L 型花で柱頭に掴まって花筒に口吻を伸ばしている様子が観察された。コマルハナバチとセイヨウミツバチは一つの花への滞在時間は短い、多くの花を移動しながら採蜜している様子が観察された。

訪花が確認され捕獲した昆虫は、奄美集団では 2013 年にガ類 11 個体、2017 年に 16 個体、玉名集団では 2015 年にガ類 11 個体、2016 年に 10 個体、2017 年にガ類 8 個体、ハナバチ類 3 個体、ハナムグリ類 1 個体であった。捕獲した昆虫の観察からガ類とハナバチ類ではともに口吻への花粉の付着が確認された。奄美集団では観察した 7 種のうち 6 種で口吻の内側への花粉の付着が確認された (Table 5)。そのうちのカブラヤガで、口吻の先端から 6.1-7.5 mm の範囲に花粉が付着している個体、口吻の先端から 2.2-4.4 mm の範囲に付着している個体が観察された。クロハグルマエダシャクの場合は、口吻の先端から 4.0-6.0 mm の範囲に花粉が付着していた。一方、玉名集団では観察した 13 種のうち 11 種で口吻の内側と体表への花粉の付着が確認された (Table 5)。そのうちのカブラヤガで、口吻の先端から 5.9 mm までの範囲に花粉が付着している個体が確認された。また、コマルハナバチのクイーンでは口吻の先端から 4.8-5.1 mm の範囲に花粉が付着していた (Fig. 13)。頭部への花粉付着はガ類とハナバチ類、いずれにおいても確認されなかった。ハナムグリ類は体表に花粉が付着している様子が捕獲時に確認された。

⑨花香成分

花香から炭化水素 19 種類、テルペノイド 4 種類、フェニルプロパノイド 13 種類、その他のベンゼノイド 18 種類を含む 46 種類の揮発性化合物が検出された (Table 7)。奄美集団と玉名集団では芳香を構成している主な化合物の組成が異なっていた。奄美集団では炭化水素 (56.9-83.5%) と、テルペノイド (18-41.5%) が主な成分であった。一方、玉名集団では炭化水素 (13.8-33.7%)、そして奄美集団では検出されないフェニルプロパノイド (65.2-83.3%) が主成分であった (Table 6)。

個々の主要化合物の組成にも特徴的な違いが見られた。両集団で主成分の 1 つとして検出された炭化水素において、奄美集団では 2 エチル 1 ヘキサノール (1-Hexanol, 2-ethyl-) の割合が高く、23.3-26.1% 検出されたが、玉名集団では 0.1-0.4% であった。また、玉名集団では検出されていないテルペノイドのリモネン (Limonene) が、奄美集団では全体の 15.6-39.1% 検出された。逆に奄美集団では検出されなかったフェニルプロパノイドのうちオイゲノール (Eugenol) が、玉名集団では全体の 42.4-45.9% 検出された (Table 7)。

V. 考察

1) ボロボロノキにおける花の二型性

今回の調査で奄美集団と玉名集団において、雄蕊と雌蕊の高さに個体変異は見られるものの、いずれも短花柱花 (S 型) と長花柱花 (L 型) の 2 型が存在することが確認された (Fig. 5)。そのため、本種は形態学的に二型花柱性であることが示唆された。一般的に、二型花柱性植物では雄蕊と雌蕊の高さが異なる 2 型が存在するだけでなく、2 型間でこれら器官の高さが相互に対応することが報告されている (Barrett 1992)。本種の場合、奄美集団では雄蕊と雌蕊の高さに強い対応関係が認められた (Fig. 6) が、玉名集団では S 型の雌蕊と L 型の雄蕊の間にわずかな差が確認された。しかし、基本的

には玉名集団においても雄蕊と雌蕊の高さが二型間でよく対応しているように見える。花糸が花筒に合着している植物では、二型花間で花筒の長さが異なることが報告されているが、これは短花柱花の葯の高さを長花柱花の柱頭の高さと一致させるために、短花柱花の花筒が伸びると考えられている (Pailler and Tompson 1997, Kudoh et al. 2001)。本種の花も花糸が花筒と合着しており、花筒が S 型の方が L 型より有意に長い。これは他の植物の場合と同様の現象であると思われる。また、多くの二型花柱性植物で、花粉サイズに 2 型花間で差があることが観察されている (Ganders 1979, Doris and Sigrid 2007)。本種においても、花粉のサイズに 2 型間で差があり、S 型の方が明らかに大きい (Table 2)。これも他の二型花柱性植物と共通した特徴の一つと見なすことができそうである。花粉サイズ以外にも、二型花間で差がある器官をもつことが知られている (Doris and Sigrid 2007) が、本種においては、花筒の直径に 2 型花間で差が認められた (Table 1)。しかし、これが何を意味するかは不明である。

2) 繁殖特性と野外での繁殖

形態的に二型花柱性である植物は、一般的に自家受粉と同型花受粉を避ける自家同型花不和合性という繁殖特性をもつとされるが、この特性を持たないような二型性の植物も報告されている (Barrett 2002)。本種では人為的な自家授粉と同型花間授粉において全く結実せず、異型花間の授粉においてのみ結実が確認されたことから、自家同型花不和合性を持っていることが示唆される。従って本種の結実には二型花間での相互交配が必要である。ところで、一部の文献 (例えば、大工園 2015) には、本種の花は雌花と雄花に分かれているとの記載も見られる。しかし、二型花とも果実を形成し、また花粉稔性も高く正常に花粉を生成していることから、雌雄両方の機能を持っており、両性花であることは明らかである。従って、雌雄異株ではなく、機能的にも二型花柱性であることが示唆される。

なお、袋掛け実験にて 1 花結実してしまったのは自家受粉が行われたのではなく、既

に開花し送粉が行われていた花を除き忘れてしまったか、袋の中に昆虫等が侵入してしまったことによって生じた可能性がある (Table 3)。

すでに上で述べたように本種の結実には二型花間の相互交配が必要である。総合的にみると、L型とS型の花の結実率にそれほど大きな差はみられない。しかし、野外では個体によって結実率に大きく差があるように見える。実際、玉名集団内での生育個体を局所的に見てみると、個体によって結実率に差があることがわかる。その実例は玉名のA地点、C地点に確認できる (Table 4)。この理由には3つの要因があるのではないかと考えられる。1つは、個体内での結実調査に偏りが生じていた可能性がある。本種は玉名では木の高さが5mほどに達するが、今回野外で調査することができたのは地上から2m以内の高さにある花である。その中には周囲を樹高の高い木で覆われ、木の高い部位よりも結実が悪いように見える部位もある。しかし、すべての個体で地上から2m以内の結実が悪いというわけではなく、道に面しているなど空間的に開けているところでは、木の中で低い位置にある花でも多くの結実を確認できた。このことから、周囲を同程度の樹高の高い木々に囲まれている個体よりも、空間的に開けている場所に位置する個体での結実率が高くなるのではないかと考える。2つ目は、S型個体とL型個体の位置関係が結実に影響している可能性がある。一般的に二型花柱性植物ではS型とL型は遺伝的に1対1で現れると言われている (Barrett et al. 1996)。例えば、E地点のように、S型個体とL型個体がバランスよく生育している地点では、2型間の結実率に差がみられない (Table 4)。ところが、地点Aや地点Fのように二型個体の生育に偏りがある場所もある (Fig. 4)。そのような場所では、やはり異型花間での送粉が難しくなっているのか、結実率が低くなっているように見える。3つ目は、送粉者が十分でない可能性がある。本種の開花の時期は奄美集団で3月、玉名集団で4月であるが、いずれもまだ気温が低く、活動している昆虫も少ない季節である。実際、自然条件下での結実率は人工授粉実験の結実率よりも明らかに低い (Tables 3, 4)。3つの要因をあげたが、そもそも本種は一つの枝に着ける花数が多いため、資源制約によって実をつける花

を絞っていることも考えられる。いずれにしても、二型花の生育状況が結実率にどのような影響を与えるかは、今後詳しく調査して見る必要があるであろう。

3) 有効な送粉者

本種の開花の時間帯が夕方から夜であり、花が特異な芳香を放っていることから主に夜間に訪花するガ類を送粉者としていることが推定される。実際に調査した 2 集団において、夜間に 4 科のガ類が訪花していることが確認された。また、訪花が確認され捕獲することができたガ類を調べてみると、多くは口吻に花粉が付着している。このことから、これらのガ類が送粉者になっている可能性が高い (Table 5)。その中でも、訪花頻度が多い、または 2 集団で共通して訪花が確認された種は、奄美集団ではシャクガ科のアマミシロテンエダシャク、モンシロツマキリエダシャク、クロハグルマエダシャク、ヤガ科のカブラヤガ、コブガ科のリュウキュウキノカワガ、ツトガ科のハングロキノメイガの 4 科 6 種であり、これらが送粉者として機能していると考えられる。一方、玉名集団ではシャクガ科のウスクモエダシャク、エグリヅマエダシャク、モンシロツマキリエダシャク、ヤガ科のオオバコヤガ、カブラヤガ、コブガ科のリュウキュウキノカワガ、ツトガ科のハングロキノメイガの 4 科 7 種が主な送粉者として機能していると考えられる。奄美集団ではシャクガ科のモンシロツマキリエダシャクが訪花する割合が高いのに対して、玉名集団では、訪花の確認はできたものの他のシャクガ科の蛾類の方が多く訪花していることが確認された。このことから、シャクガ科、ヤガ科、コブガ科、ツトガ科の 4 科が本種の送粉者となりうるガ類であり、主に送粉を行う種は生息数や生息種によって地域ごとに違いがある可能性が考えられる。

送粉行動については、エグリヅマエダシャクにおいて、採蜜のために花筒に口吻をさした際に口吻の位置を変えるために、一度全て抜いてからまた花筒に入れるという行動が観察された。他にも訪花した多くの蛾類で採蜜中に何度も花筒内で上下に口吻を動かし採蜜する様子が観察された。この採蜜行動中に、口吻に花粉が付着している様子が動

画でも確認されたことから、この動作の中で口吻に花粉が付着し、同時に柱頭に花粉が付着させている可能性が高い。顕微鏡による訪花昆虫の観察から、主に口吻の外側への花粉の付着はなく、内側に多量の花粉が付着していることから、送粉者が採蜜する際に、口吻の内側に花粉がつき、それが異型花の柱頭に運ばれることで受粉が起きると考えられる。S型花では柱頭が花筒内に位置するため、採蜜の際に口吻の内側に付着した花粉が柱頭に接触する機会が多いと考えられる。しかし、L型では柱頭が花筒の上にあり、採蜜行動中は送粉昆虫の頭上に位置してしまうため、柱頭に花粉が接触する機会が少なくなってしまう可能性が考えられる。そのため何度も抜き差しを繰り返す動作が、受粉するために重要になっている可能性がある。

今まで知られている二型花柱性植物の多くでは、送粉者の口吻の方向や位置を制限するという理由から花は筒形であると言われている (Lloyd and Webb 1992a, 西廣 2000)。本種も短い筒形の花である。さらに、花筒の入り口には葯とその周りに硬い毛をもって入り口を狭くしている。これが、訪花者が口吻をさして吸蜜しようとする際、花の基部へ到達するための通り道を制限している可能性もある。また、本種の柱頭は3つまたは4つに分かれて、葯の位置と被らないようになっている。これらの形態が、送粉昆虫の口吻（花粉）を柱頭に接触する確率を高めている可能性がある。

奄美集団で捕獲したカブラヤガでは、口吻の先端から 6.1-7.5 mm の範囲に花粉が付着していたが、この距離は S 型の雄蕊長 7.71 ± 0.75 mm と L 型の雌蕊長 7.17 ± 0.81 mm の範囲にある。しかし、蛾が口吻を丸める時に花粉が他の部位に移る可能性がある (Barrett et al. 2000)。また、蛾類の口吻に対する花粉付着実験で、厳密には花粉のつき分けが行われていないという研究例 (Stone 1995) もある。実際に今回の観察から口吻の広い範囲に花粉が付着している個体も確認されたが、個体ごとに口吻への花粉の付着位置が異なり、その範囲は S 型と L 型の雄蕊の高さに一致している。従って本種においては花粉のつき分けが行われている可能性もある。

開花フェノロジーや、その他の形質から主な送粉者は夜間に訪花するガ類であると述

べたが、玉名集団では夜間の訪花だけでなく日中にコマルハナバチやセイヨウミツバチ、ハナムグリが複数回訪花している事が確認された。また、これらの昆虫の体表や口吻の内側にも花粉の付着が認められた (Fig. 13, Table 5)。セイヨウミツバチのワーカーの口吻の長さは 5-8 mm、コマルハナバチのクイーン口吻は 8-9 mm、ワーカーの口吻は 5-6 mmと言われており (井上 1992, Pat 2011)、本種の花筒長が S 型で 7.81 ± 0.71 、L 型で 5.54 ± 0.74 であることからセイヨウミツバチのワーカーとコマルハナバチのクイーンの口吻は花筒の底に十分届く範囲にあり、採蜜の際に S 型と L 型両方で葯だけでなく柱頭に口吻が触れる可能性が考えられる。コマルハナバチのクイーンは二型花柱性植物であるサクラソウの適応的な送粉者としても知られており (Washitani et al. 1994)、本種でも二型花間の送粉に有効な送粉者として機能している可能性が高い。

観察から、訪花者であるガ類やコマルハナバチのクイーンは報酬として主に蜜を求めて訪花していると考えられる。しかし、蜜腺の観察からは花筒の基部に柱頭や子房部とは異なる細胞構造が見られたものの、観察からは蜜はほとんど確認できなかった。そのため、本種の花は蜜を生産できるとしても 1 花あたりの生産量はあまり多くないと思われる。このことから、本種は主に花香によって訪花者を誘引している可能性がある。実際に、蜜を生産せずに花香のみでガ類を誘引する植物も知られている (Jette and Lars 1993)。一方、マルハナバチは花のサイズなどには影響されず、報酬である蜜量に影響されて誘引されるという報告もある (Hirabayashi et al. 2006)。玉名集団では、近くにフジ (*Wisteria floribunda*) の花なども咲いているにも関わらず、コマルハナバチがボロボロノキへ訪花している。本種で少量でも蜜が生産されているのであれば、1 花あたりの分泌量が少なくても、多数の花をまわることができるため報酬として十分な量の蜜を確保している可能性もある。単に花香のみに誘引されて訪花しているわけではないのかもしれない。また、マルハナバチとセイヨウミツバチの脚の花粉塊から少量ではあるがボロボロノキの花粉と思われるものが観察されたことから、これらのハナバチ類は花粉が報酬となっている可能性も考えられる。その際は、S 型での柱頭に接触する可能

性は低いため、L型のみで受粉を引き起こす可能性もある。

4) 奄美集団と玉名集団の送粉者の違い

この2集団間で、花形態において顕著な違いは確認できない。一方で、既に上で述べたように、奄美と玉名の2集団間で、訪花昆虫（送粉者）の違いが確認できた。具体的には、玉名集団では日中コマルハナバチなどが訪花していたという事実である。この違いは、単に奄美大島にはマルハナバチ類が生息していないという理由だけではないように思える。奄美大島にはセイヨウミツバチがいるが、セイヨウミツバチやハナムグリなどの昆虫が日中に訪花することは確認されていない。そこから、奄美集団では夜間の送粉者を利用し、玉名集団では日中と夜間の送粉者を利用している可能性が高い。

送粉者の違いには、花香成分の違いが関わっている可能性がある。GC-MSによる揮発性化合物の分析より2集団間で花香に含まれる化合物の組成が大きく異なっていた。特に玉名集団において多く検出されたフェニルプロパノイドのオイゲノールは、チョウジノキ (*Syzygium aromaticum*) の花に多く含まれる成分としても知られ、防虫(ゾウムシなど)に有効とされている (Chaieb et al. 2007, Yan et al. 2002) が、マルハナバチ類を誘引するという報告もある (Heidi et al. 1999)。この成分は奄美集団の花からは検出されていない。従って、この成分が玉名でのハナバチ類の訪花に関与している可能性もある。一方で奄美集団では、リモネンが多量に検出されている。これは様々な昆虫を誘引する一般的な花香成分として知られている (Knudsen and Tollsten 1993)。リモネンの作用に関しては今回の研究からはどのように関与しているかを判断することが難しいが、玉名集団においてはリモネンが検出されていないという事は訪花する昆虫の種構成に何か影響を与えている可能性もある。

本種の花は通常夜に開花している。また、本種の地理的分布域をみると、玉名集団は分布の北限に近いことになる。これらの事実を考慮すると、ハナバチ類による送粉が二

次的に生じてきた可能性も考えられる。二型花柱性植物の *Faramea cyanea* で本来は夜間の送粉者を用いる特徴をしていたが日中の送粉者を用いるように変化しているという報告がある (Maruyama et al. 2010)。 *Faramea cyanea* では花の二型性は保たれているが、雄蕊と雌蕊の間の距離が 2 型花間で異なっている。この変化は結実率に変化をもたらすことが予想されるが、実際 *Faramea cyanea* では結実率に変化は見られない。それは細長い花筒をもつことで、送粉者の口吻が生殖器官に触れることを補っているのではないかと述べられている (Maruyama et al. 2010)。本種でも玉名集団で雄蕊と雌蕊の間の距離が 2 型間で幾分異なっていたが、この変化が日中のハナバチ類の関与と何か関連があるのか、この部分については今後さらに詳しい調査を進めていくことが必要である。

VI. 結論と今後の展望

本研究からボロボロノキは、雌蕊と雄蕊の高さが異なる二型の花を持つこと、自家同型花不和合性を示すこと、野外で二型花はいずれも結実することから、形態的にも機能的にも二型花柱性であることが明らかとなった。さらに、二型性に対応して、花粉サイズや柱頭構造が異なるなど、一般に二型花柱性植物と言われている植物と共通した特徴を多く持っていた。

奄美集団と玉名集団の両集団にて、夜間に訪花するガ類が、二型花間の送粉を担保する送粉昆虫である可能性が高いことが確認された。これに加えて、玉名集団では日中に訪花するハナバチ類などが送粉者として機能している可能性が示唆された。一方で、二集団間には花香成分においても違いがみられた。この花香成分の違いがハナバチ類による送粉に関与している可能性が高いが、現時点で断言することはできない。花香成分と送粉昆虫との関連については今後さらなる調査をする必要がある。また、送粉者や花香成分に違いが確認された奄美集団と玉名集団のうち、どちらがボロボロノキの本来の繁

殖特性であるのかは興味深い課題でもある。玉名集団が分布の北限に近いことを考慮すると、ハナバチ類による送粉が二次的に生じた可能性もある。しかし、どちらも本来の形質ではない可能性もある。今後は、台湾などコマルハナバチ等が生息する地域の集団においても送粉者や花香成分を解析することで、どのように送粉者や花香成分が変化してきたかを明らかにしていきたいと考えている。

VII. 謝辞

本研究を進めるにあたり、きっかけをくださり、その後も調査や研究など全面的なサポート、ご指導を頂いた指導教員の菅原敬准教授に心から感謝致します。また、本研究を進めるにあたり多くの助言をしていただいた村上哲明教授、江口克之准教授、清水晃助教、角川洋子准教授、加藤英寿助教をはじめとした教員の方々に心から感謝致します。蛾類について貴重なアドバイスをくださった国立科学博物館の神保宇嗣博士、花の花香成分の調査で実験を手伝ってくださり、貴重なアドバイスをくださった沖縄高専の渡邊謙太博士と藏屋英介博士に深く御礼申し上げます。フィールドでの観察・調査にご協力してくださった星野佑介氏に御礼申し上げます。

植物系統分類学研究室・動物系統分類学研究室の皆様には、日常やゼミでの議論や通じて多くの知識や助言・サポートを頂きました。また、首都大学東京生命科学の多くの学生の方からも貴重な助言を頂きました。他にも多くの方の御協力があったからこそ、この研究を進めてくることができました。ここに深く感謝いたします。

VIII. 引用文献

- Adams, C. D. 1972. Flowering plants of Jamaica. The Glasgow University press.
Glasgow.
- APG. 1998. An ordinal classification for the families of flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 85: 531–553.
- APG II. 2003. An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141: 399–436.
- APG III. 2009. An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105–121.
- Barrett, S. C. H. 1992. Heterostylous genetic polymorphisms: Model systems for evolutionary analysis. *In*: *Evolution and Function of Heterostyly* (Ed. S. C. H. Barrett), 1–29. Springer-Verlag, Berlin.
- Barrett, S. C. H., Lloyd, D. G. and Arroyo, J. 1996. Styler polymorphisms and the evolution of heterostyly in *Narcissus* (Amaryllidaceae). *In*: Lloyd, D. G. and Barrett, S. C. H. (eds) *Floral Biology. Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plants*, 339–376. Chapman & Hall, New York.
- Barrett, S. C. H., Jesson, L. K. and Baker, A. M. 2000. The evolution and function of styler polymorphisms in flowering plants. *Annals of Botany* 85: 253–265.
- Barrett, S. C. H., Wilken D. H. and Cole W. W. 2000. Heterostyly in the Lamiaceae: the case of *Salvia brandegeei*. *Plant Systematics and Evolution* 223: 211–219.

- Barrett, S. C. H. 2002. The evolution of plant sexual diversity. *Nature Reviews Genetics* 3(4):274-84.
- Beach, J. H. and Bawa, K. S. 1980. Role of pollinators in the evolution of dioecy from distyly. *Evolution* 34: 1138–1142.
- Chaieb, K., Hajlaoui, H., Zmantar, T., Nakbi, K. A. B., Rouabhia, M., Mahdouani, K. and Bakhrouf, A. 2007. The chemical composition and biological activity of essential oil, *Eugenia cryophyllata* (*Syzygium aromaticum* L. Myrtaceae): a short review. *Phytotherapy Research* 21(6): 501-506.
- Charlesworth, B. and Charlesworth, D. 1979. A Model for the evolution of distyly. *The American Naturalist* 114: 467-498.
- 大工園認. 2015. 植物観察図鑑. 植物の多様性戦略をめぐって 南方新社 210-211.
- Darwin, C. R. 1862. On the two forms or dimorphic condition in the species of *Primula*, and on their remarkable sexual relations. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society, Botany* 6: 77–96.
- Dobson, H. E. M., Danielson, E. M. and Van Wesep, I. D. 1999. Pollen odor chemicals as modulators of bumblebee foraging on *Rosa rugosa* Thunb. (Rosaceae). *Plant Species Biology* 14: 153–166.
- Filippi-Tsukamoto L, Nomakuchi S, Kuki K, Tojo S. 1995. Adaptiveness of parental care in *Parastrachia japonensis* (Hemiptera: Cydnidae). *Annals of the Entomological Society of America* 88: 374–383.
- Flores, L. E. , López, J. I., Tróchez, D., Aguilera, A. & Medina, L. 2015. Análisis fotoquímico preliminar de la corteza de *Schoepfia schreberi* utilizada para el tratamiento de golpes y heridas en el municipio de La Venta. *Portal De La Ciencia*. 6:37–43.

- Ganders, F. R. 1979. The biology of heterostyly. *New Zealand Journal of Botany* 17: 607–635.
- Heide-Jørgensen, H. S. 2008. Parasitic flowering plants, 20–31. Brill, Leiden
- 井上健. 1992. 送粉者が介在した種分化. 井上健湯本貴和（編）昆虫を誘い寄せる戦略（シリーズ地球共生系 3）平凡社 88-101.
- Hirabayashi, Y., Hiroshi, S. I. and Kudo, G. 2006. Significance of nectar distribution for bumblebee behavior within inflorescences, with reference to inflorescence architecture and display size. *Ecoscience* 13(3): 351-359.
- Huang, C. F. , Gan, X. W. , Bai, H. Y., Ma, L. and Hu, L. H. 2008. Schoepfin A, B, C: Three new chalcone C-Glycosides from *Schoepfia chinensis*. *Natural Product Research* 22:623–627.
- Huang, Y., Ho, S.-H., Lee, H.-C., Yap, Y.-L. 2002. Insecticidal properties of eugenol, isoeugenol and methyleugenol and their effects on nutrition of *Sitophilus zeamais* Motsch. (Coleoptera: Curculionidae) and *Tribolium castaneum* (Herbst) (Coleoptera: Tenebrionidae). *Journal of Stored Products Research* 38 (5) : 403-412.
- Huaxing, Q. and Michael, G. G. 2003. Olacaceae tie qing shu ke. *Flora of China* 5: 200-204.
- 菊沢喜八郎. 1995. 植物の繁殖生態学 蒼樹書房 279.
- Knudsen, J. and Tollsten, L. 1993. Trends in floral scent chemistry in pollination syndromes: floral scent composition in moth pollinated taxa. *Botanical Journal of the Linnean Society* 113: 263–284.

- Lloyd, D. G. and Webb, C. J. 1992. The evolution of heterostyly. *In*: S. C. H. Barrett [ed.], *Evolution and Function of Heterostyly*, 151–178. Springer, Berlin, Germany.
- Maruyama, P. K., Amorim, F. W. and Oliveira, P. E. 2010. Night and day service: Distyly and mixed pollination system in *Faramea cyanea* (Rubiaceae). *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 205 (12): 818-824.
- Nickrent, D. L., Malécot, V., Vidal-Russell, R. and Der, J. 2010. A revised classification of Santalales. *Taxon* 59(2): 538-558.
- 西廣淳. 2000. 花のかたち：二型花柱性植物における花の形態変異と繁殖成功. 『花生態学の最前線』 種生物学会編 文一総合出版 125-144.
- Nomakuchi S, Filippi L, and Tojo S. 1998. Selective foraging behavior in nest-provisioning females of *Parastrachia japonensis* (Hemiptera: Cydnidae): cues for preferred food. *Journal of Insect Behavior* 11: 605–619.
- Pailler, T. and Thompson, J. D. 1997. Distyly and variation in heteromorphic incompatibility in *Gaertnera vaginata* (Rubiaceae) endemic to La Reunion Island. *American Journal of Botany* 80: 31-40.
- Qiu, H., Chiu, H. H, Kiu, H. X. and Gilbert, M. G. 2003. Olacaceae. *Flora of China* 5.
- Riveros G. M., Barria O. R. and Humana, P. A. M. 1995. Self-compatibility in distylous *Hedyotis salzmännii* (Rubiaceae). *Plant Systematic and Evolution* 194: 1-8.
- Sugawara, T., Tanaka N. and Murata J. 2011. Dioecy derived from distyly in *Morinda villosa* Hook. f. (Rubiaceae) occurring in Hukaung Valley, Kachin State, Myanmar. *The Journal of Japanese Botany* 86: 9-14.

- Stone, J. L. 1995. Pollen donation patterns in a tropical distylous shrub *Psychotria suerrensis*; Rubiaceae. American Journal of Botany 82(11): 1390-1398.
- Tomlinson, P. B. 1974. Breeding mechanisms in native to tropical Florida, a morphological assessment. Journal of the Arnold Arboretum 55: 269-290.
- Yang, Y. P. and Lu, S. Y. 1996. Olacaceae. Flora of Taiwan, 2nd edition 2: 263-264.
- 米倉浩司. 2017. 改訂新版日本の野生植物 4 アオイ科～キョウチクトウ科 (大橋 広好, 門田 裕一, 木原 浩, 邑田 仁, 米倉浩司 編) 平凡社 81
- 鷲谷いづみ. 1993. 昆虫を誘い寄せる戦略 (井上健・湯本共和 編) 平凡社, 103-136.
- Washitani, I., Kato, M., Nishihiro, J. and Suzuki, K. 1994. Importance of queen bumblebees as pollinators facilitating inter-morph crossing in *Primula sieboldii*. Plant Species Biology 9(3): 169-176.
- 鷲谷いづみ. 2006. サクラソウ—植物の保全と進化を科学する. サクラソウの分子遺伝生態学. 東京大学出版会 1-14.
- Watanabe, K., Kato, H. and Sugawara, T. 2014. Distyly and incompatibility in *Psychotria homalosperma* (Rubiaceae), an endemic plant of the oceanic Bonin (Ogasawara) Islands. Flora 209 : 641–648.
- Willmer, P. 2011. Pollination and floral ecology. Princeton University Press, New Jersey.
- Wolff, D. and Liede-Schumann, S. 2007. Evolution of flower morphology, pollen dimorphism, and nectar composition in *Arcytophyllum*, a distylous genus of Rubiaceae. Organisms Diversity & Evolution 7: 106–123.

IX.図表

Table 1. ポロポロノキの花の形態測定

集団	型	個体数	雌蕊長(mm) 平均±SD		雄蕊長(mm) 平均±SD		花筒長(mm) 平均±SD		雄蕊-雌蕊(mm) 平均±SD		p値	葯サイズ(mm) 平均±SD		p値	花数	花筒直径(mm) 平均±SD		p値
奄美	S型	15	5.15±0.58	a	7.71±0.75	b	7.68±0.75	b	0.99±0.19		p<0.001	-			17	3.33±0.33		p<0.001
	L型	12	7.17±0.81	b	4.81±0.62	a	5.14±0.72	a	0.84±0.17			-			16	2.71±0.25		
玉名	S型	44	4.92±0.67	a	7.65±0.85	c	7.81±0.71	cd	1.70±0.68		p<0.001	1.02±0.21		p<0.001	-	-		
	L型	46	7.24±0.70	d	4.78±0.70	a	5.54±0.74	b	3.26±0.99			0.83±0.14			-	-		

TukeyのHSD検定、Wilcoxonの順位和検定

Table 2. ボロボロノキの花粉の稔性と花粉サイズ

集団	型	N	稔性(%) 平均±SD	p値	サイズ(μm) 平均±SD	p値
奄美	S型	11	88.25±15.68	0.597	32.10±1.84	p<0.001
	L型	11	91.55±9.73		24.15±0.76	
玉名	S型	23	93.54±4.26	0.110	30.62±2.35	p<0.001
	L型	23	91.00±7.27		24.59±0.71	
Wilcoxonの順位和検定						

Table 3. 玉名集団におけるボロボロノキの人工授粉実験による結実率

	S型				L型				p値
	個体数	実験花数	結果数	結実率(%)	個体数	実験花数	結果数	結実率(%)	
袋掛け	5	31	1	3.2	9	104	0	0.0	0.235
自家授粉		30	0	0.0		40	0	0.0	1
同型花間授粉		37	0	0.0		27	0	0.0	1
異型花間授粉		57	14	24.6		55	26	47.3	0.098

Table 4. 玉名集団におけるボロボロノキの自然条件下での結果率

		S型				L型				p値
		個体数	花数	結果数	結果率(%)	個体数	花数	結果数	結果率(%)	
2015年	全体	3	549	70	12.75	3	310	35	11.29	0.666
2016年	全体	7	1903	134	7.04	8	2087	106	5.08	p<0.05
	A地点	3	798	80	10.03	2	449	8	1.78	p<0.001
	B地点	1	643	45	7.00	2	374	3	0.80	p<0.001
	C地点	1	307	8	2.61	2	873	76	8.71	p<0.001
2017年	全体	10	3346	371	11.09	16	6084	585	9.62	p<0.05
	A地点	3	722	82	11.36	2	1040	57	5.48	p<0.001
	B地点	1	416	68	16.35	2	806	130	16.13	0.936
	D地点	1	222	28	12.61	2	697	62	8.90	0.159
	E地点	5	1986	193	9.72	6	2715	268	9.87	0.882

Fisherの正確確率検定

Table 5. ポロポロノキの花への訪花をカメラまたは目視観察・捕獲で確認できた昆虫

科	学名	和名	訪花頻度(個体)	花粉付着の有無
奄美集団				
シャクガ科 (Geometridae)	Chiasmia hebesata (Walker, 1861)	ウスオエダシャク	1	-
	Cleora amamiensis (Sato, 1978)	アマシロテンエダシャク	9	-
	Xerodes albonotarius aritai (Wehrli, 1940)	モンシロツマキリエダシャク	15	○
	Genus ether	クロハグルマエダシャク	3	○
	Ennominae sp.	エダシャク亜科	1	○
ヤガ科 (Noctuidae)	Hydrillodes pacificus (Owada, 1982)	マルバネウスグロアツバ	1	-
	Ophiura trapezium (Guenée, 1852)	キバネヘリグロクチバ	1	-
	Ctenoplusia albostrata (Bremer & Grey, 1853)	エゾギクキンウワバ	1	-
	Agrotis segetum	カブラヤガ	5	○
	Hydrillodes sp.	クルマアツバ亜科	5	○
コブガ科 (Nolidae)	Risoba prominens (Moore, 1881)	リュウキュウキノカワガ	3	○
ツトガ科 (Crambidae)	Pleuroptya characteristic (Warren, 1896)	ハングロキノメイガ	2	-
カギバガ科 (Drepanidae)	Horithyatira decorata kawamurae	カワムラトガリバ	1	×
玉名集団				
シャクガ科 (Geometridae)	Krananda latimarginaria (Leech, 1891)	ツマジロエダシャク	1	×
	Menophra senilis (Butler, 1878)	ウスクモエダシャク	12	○
	Odontopera arida arida (Butler, 1878)	エグリツマエダシャク(名義タイプ亜種)	6	○
	Agathia carissima carissima (Butler, 1878)	チズモンアオシャク	1	○
	Xerodes albonotarius aritai (Wehrli, 1940)	モンシロツマキリエダシャク	3	-
	Pogonopygia nigralbata	クロフオオシロエダシャク	1	-
		ナミシャク亜科	1	
ヤガ科 (Noctuidae)	Diarsia canescens (Butler, 1878)	オオバコヤガ	9	○
	Hydrillodes sp.	クルマアツバ亜科	1	○
	Daddala lucilla	ハガタクチバ	1	-
	Agrotis segetum	カブラヤガ	3	○
	Mythimna sp.	キヨトウの仲間	2	-
	不明1		3	○
	不明2		2	×
コブガ科 (Nolidae)	Risoba prominens (Moore, 1881)	リュウキュウキノカワガ	5	○
ツトガ科 (Crambidae)	Pleuroptya characteristic (Warren, 1896)	ハングロキノメイガ	1	-
	Circobotys nycterina	カギバノメイガ	1	-
コガネムシ科 (Scarabaeidae)	Nipponovalgus angusticollis	ヒラタハナムグリ	2	○
ミツバチ科 (Apidae)	Apis mellifera	セイヨウミツバチ	3	○
	Bombus ardens (Smith, 1879)	コマルハナバチ	4	○
コメツキムシ科 (Elateridae)	Dolerosomus gracilis	キバネホソコメツキ	1	-

Table 6. ボロボロノキの花香に含まれる揮発性化合物の組成 (%)

	奄美		玉名	
	L	S	L	S
Hydrocarbons	83.5	56.9	13.8	33.7
Terpenoids	18.0	41.5	0.2	0.0
Phenylpropanoid	0.0	0.0	83.3	65.2
Benzenoids	1.2	0.8	0.7	0.1
Unknown	1.5	1.8	2.1	1.0

Table 7. ポロポロノキの花香に含まれる全ての揮発性化合物

				奄美集団		玉名集団			
		リテンション タイム	リテンション インデックス	L 平均 (%)	S 平均 (%)	L		S	
化合物						平均 (%)	標準偏差	平均 (%)	標準偏差
炭化水素	Ethyl alcohol	7.98	943	7.7	6.8	9.6	9.2	26.7	1.3
	1-Hexanol, 2-ethyl-	32.21	1502	26.1	23.3	0.1		0.4	0.3
	Nonanal	27.98	1405	11.0	10.3	0.5	0.8	1.9	0.7
	3-Hexen-1-ol, (Z)-	27.65	1397	7.7	2.1	0.9	0.5	1.4	1.2
	1-Butanol	16.47	1155	6.2	2.3				
	2-Butanone, 3-methyl-1-phenyl-	10.84	1025	4.9					
	Ethyl Acetate	6.50	897	4.6					
	Hexanal	13.53	1090	4.3	3.0				
	Decanal	32.58	1511	3.1	3.1	0.2	0.5	0.3	
	3-Hexen-1-ol, acetate, (Z)-	24.48	1328	3.0		0.6	0.0	0.7	0.1
	Octanal	23.18	1299	2.1	2.1			0.4	0.1
	5-Hepten-2-one, 6-methyl-	25.46	1349	1.6	1.8				
	Heptanal	18.28	1194	1.1	1.1				
	Dodecane	18.56	1200			0.5	0.5	1.0	0.3
	Indene	32.23	1502			1.0	0.5	0.4	0.3
	2-Propanone, 1-hydroxy-	23.74	1311		1.0			0.2	0.2
	p-Methylanisole	30.11	1454			0.2	0.4	0.2	
	1-Hexanol		1366			0.2	0.1		
	Octadecanoic acid	55.52	2452					0.2	
テルペノイド	Limonene	18.93	1208	15.6	39.1				
	Menthol --- Cyclohexanol, 5-methyl-2-(1-methylethyl)-, [1R-(1.alpha.,2.beta.,5.alpha.)]-	37.96	1659	2.4	2.4				
	Phytone	49.75	2142			0.1	0.0		
	Geranyl acetone ; 5,9-Undecadien-2-one, 6,10-dimethyl-	43.90	1874			0.1		0.0	
フェニルプロパノイド	Eugenol	50.88	2198	nd	nd	45.9	1.1	42.4	3.2
	Cinnamyl alcohol	53.14	2320	nd	nd	17.5	5.6	10.7	3.3
	Isoeugenol ; Phenol, 2-methoxy-4-(1-propenyl)-	54.30	2384	nd	nd	8.9	4.1	4.7	1.8
	Elemicine ; Benzene, 1,2,3-trimethoxy-5-(2-propenyl)-	51.89	2252	nd	nd	3.5	0.8	2.4	1.6
	Cinnamyl acetate ; 2-Propen-1-ol, 3-phenyl-, acetate	50.59	2184	nd	nd	3.1	0.6	1.9	0.4
	2-Allylphenol	57.45	2551	nd	nd	2.1	0.4	1.9	0.7
	Methyleugenol ; Benzene, 1,2-dimethoxy-4-(2-propenyl)-	47.55	2035			0.9	0.3	0.6	0.4
	Eugenyl acetate ;Phenol, 4-(2-propenyl)-, acetate	53.99	2367			0.6	0.1	0.5	0.1
	Anethol ; Benzene, 1-methoxy-4-(1-propenyl)-	43.35	1852			0.5	0.3	0.0	
	Methylisoeugenol ; Benzene, 1,2-dimethoxy-4-(1-propenyl)-	51.06	2208			0.1	0.0		
	Phenol, 2-methoxy-4-(1-propenyl)-, (Z)-	52.60	2290			0.1			
	Isoelemicin	55.11	2429			0.0			
	Benzenepropanol acetate	46.15	1971			0.0			
その他ベンゼノイド	Acetophenone	38.39	1672	0.7	0.8	0.4		0.0	
	Benzyl Alcohol	44.52	1899	0.5	0.0	0.1		0.0	
	Phenol, 2-methoxy-4-methyl-	46.41	1982	nd	nd	0.1		0.0	
	Benzaldehyde, 4-methoxy-	48.14	2063	0.0	nd	0.0		0.1	
	Benzenemethanol, 4-methoxy-	53.03	2314			0.0			
不明	Unknown 6-(Hydroxy-phenyl-methyl)-2,2-dimethyl-cyclohexanone	33.80	1543	1.5	1.8	0.2			
	Unknown (Mix)	48.41	2076			1.6	0.6	1.0	0.2
	Unknown	50.96	2203			0.2	0.0		
	Unknown	41.02	1763			0.1			
	Unkown	28.09	1407			0.0			

nd, not detected

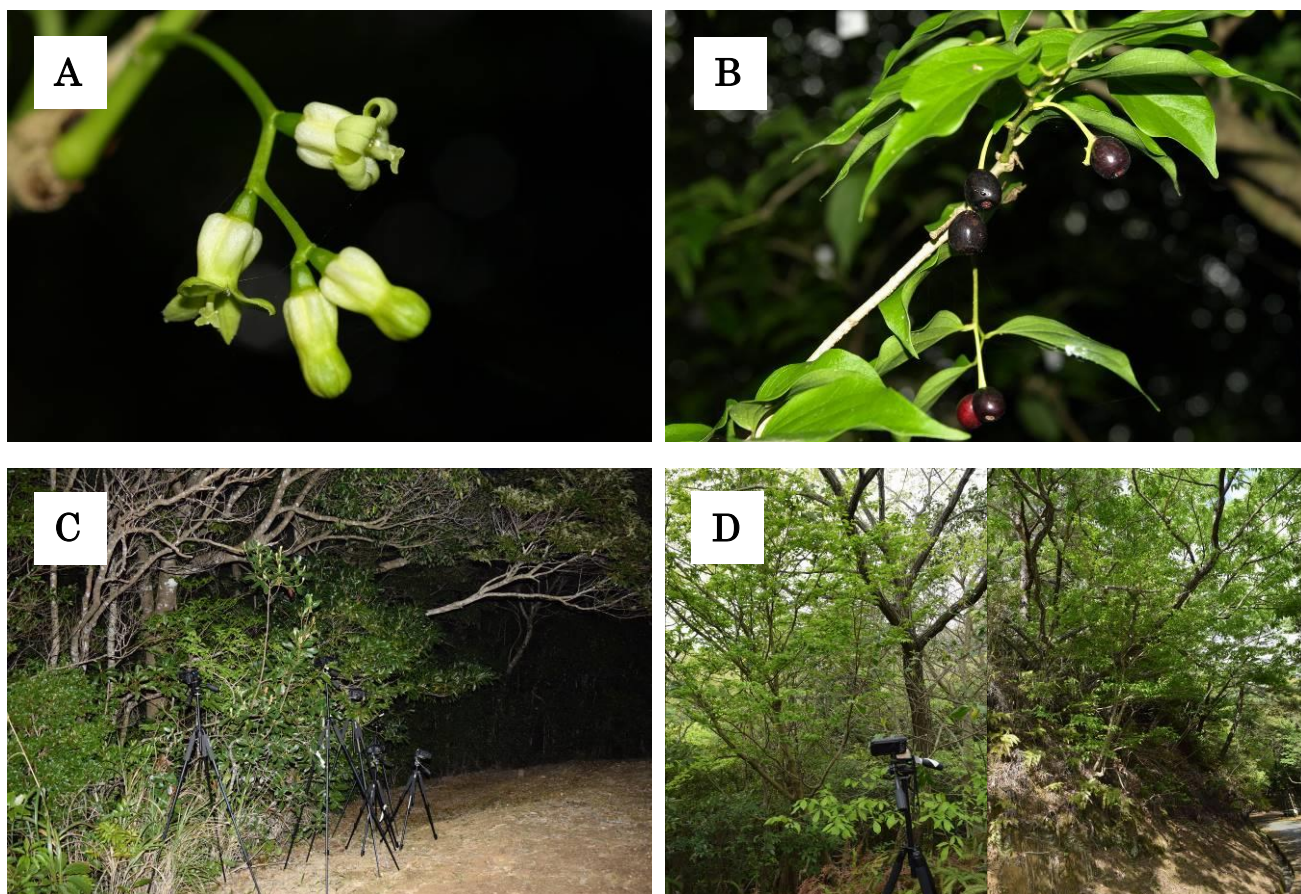


Fig. 1. ボロボロノキ (*Schoepfia jasminodora*) の花と果実、そして生育状況. (A) 長花柱花. (B) 果実. (C) 奄美の生育地と調査風景. (D) 玉名の生育地と調査風景.

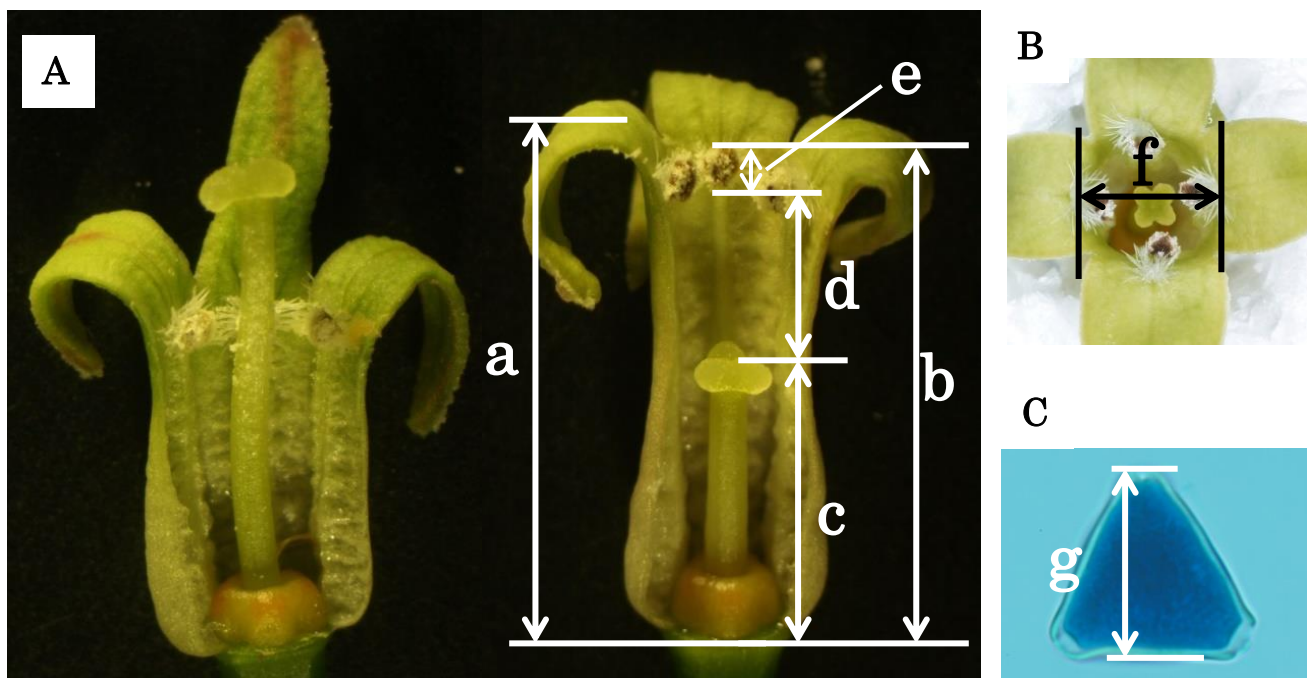


Fig. 2. ボロボロノキの花と花粉. (A) ボロボロノキの長花柱花（左）と短花柱花（右）、及び測定部位.

(B) 花筒入り口部分の写真. (C) コットンブルーで染色した花粉の写真. a: 花筒の長さ、b: 雄蕊の高さ、c: 雌蕊の高さ、d: 雄蕊と雌蕊の距離、e: 葯の長さ、f: 花筒の直径、g: 花粉サイズ.

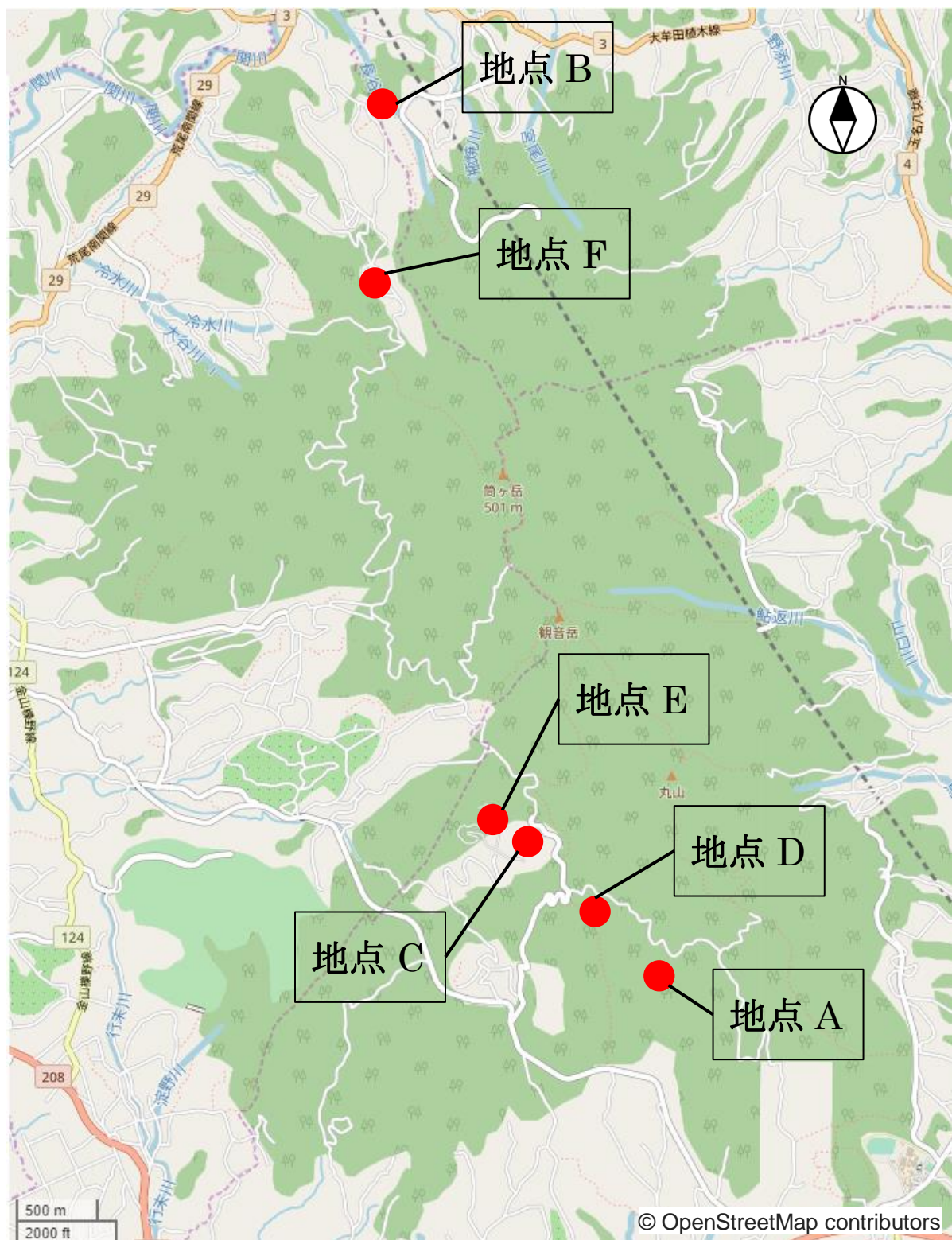


Fig. 3. 玉名集団において授粉実験、そして自然結果率を調査した個体の生育地点.

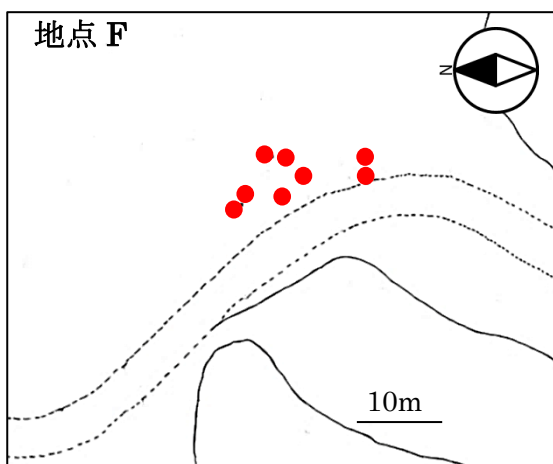
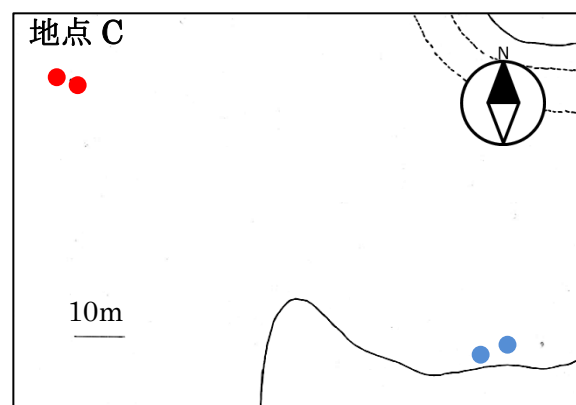
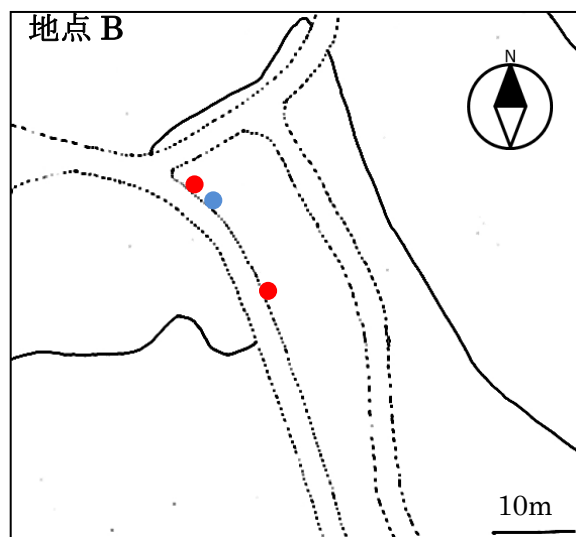
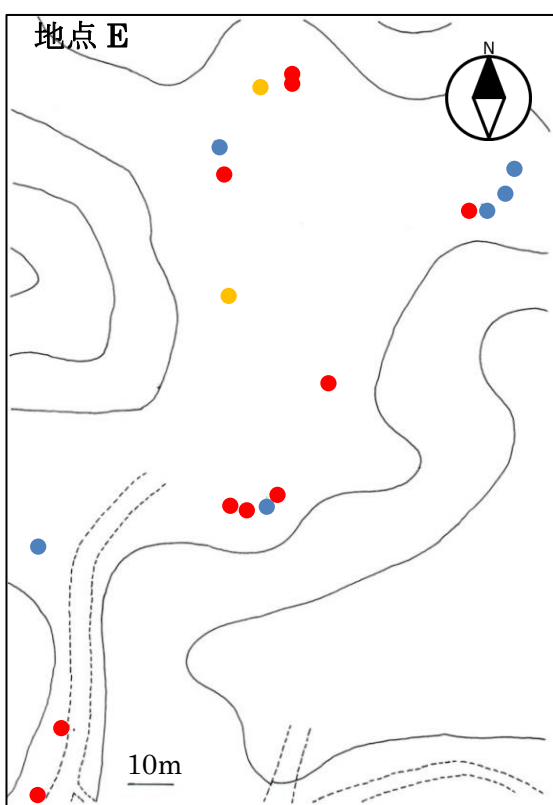
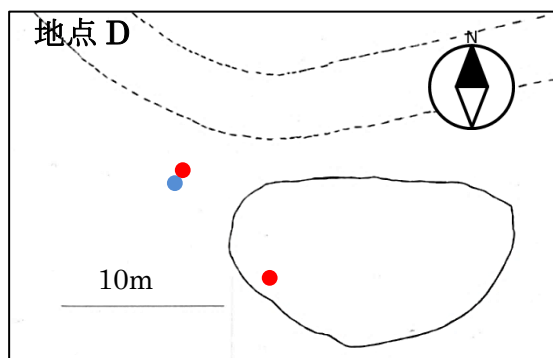
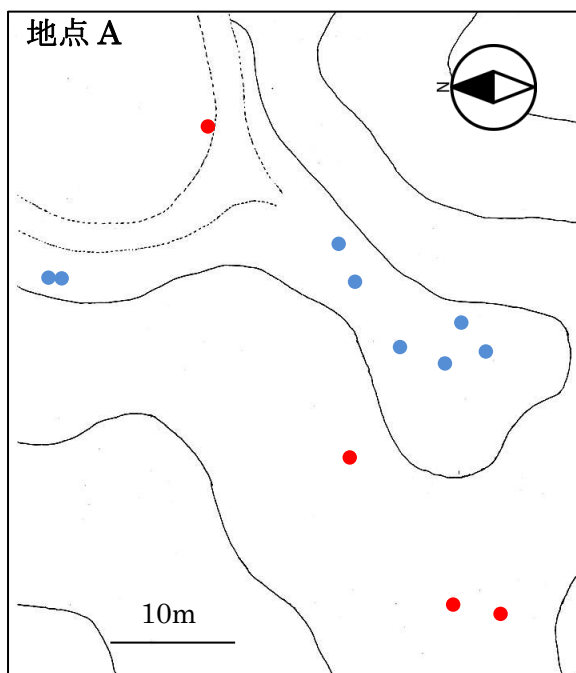


Fig. 4. 玉名集団の各地点におけるボロボロノキ各個体の生育地点. 実線＝等高線、点線＝道路、青プロット＝S型個体、赤プロット＝L型個体、黄プロット＝未開花個体.

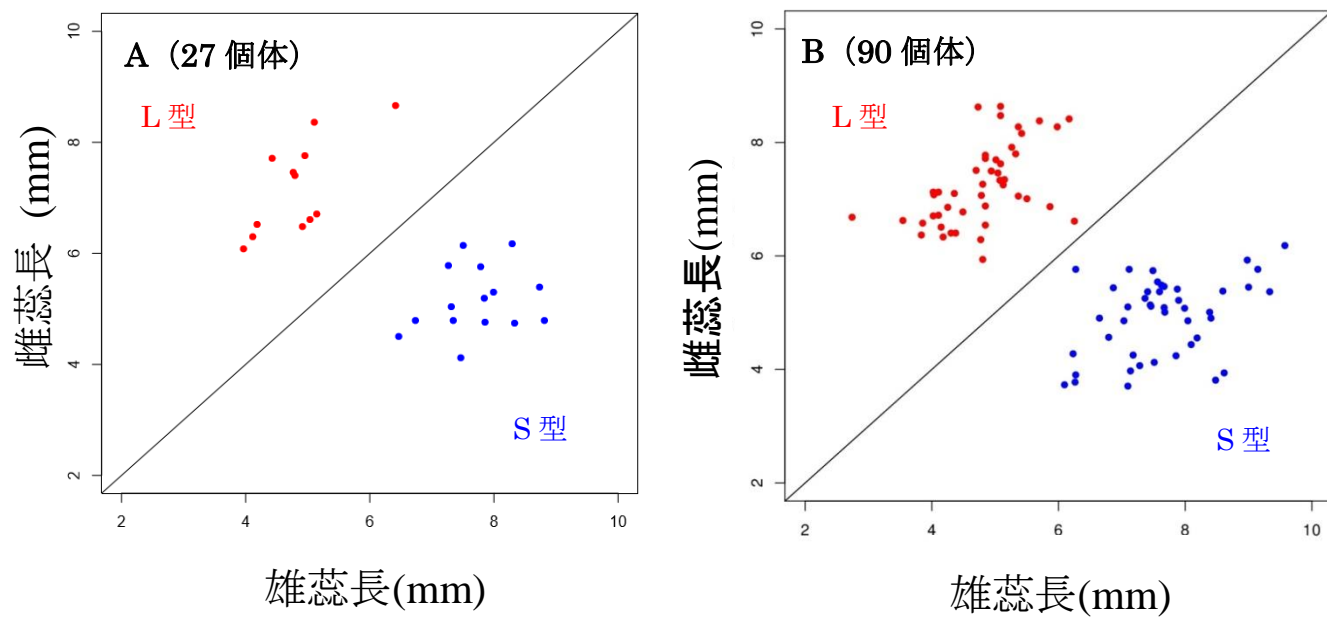


Fig. 5. 奄美集団と玉名集団における花の雄蕊の高さと雌蕊の高さの関係を表した散布図.
(A) 奄美集団 (B) 玉名集団

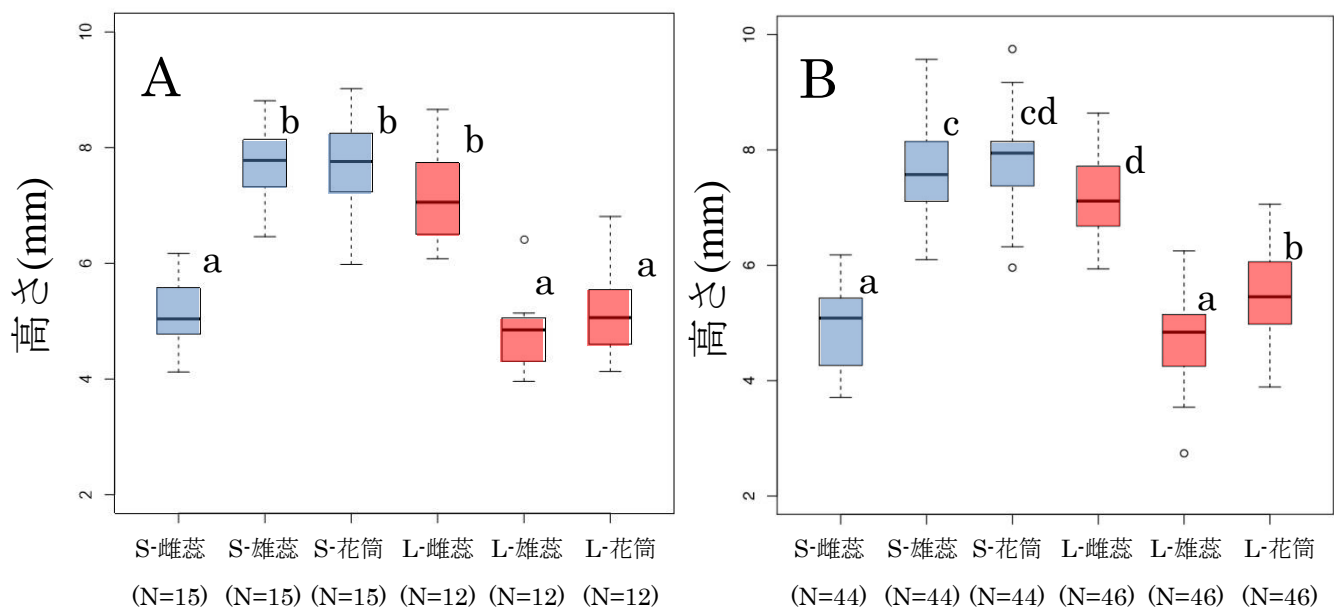


Fig. 6. 奄美集団と玉名集団における 2 型花の雌蕊の高さ、雄蕊の高さ、花筒の長さを示した箱ひげ図.
 (A) 奄美集団. (B) 玉名集団. アルファベットの同じ文字の間には有意な差がないことを示す (多重比較検定、Tukey) .

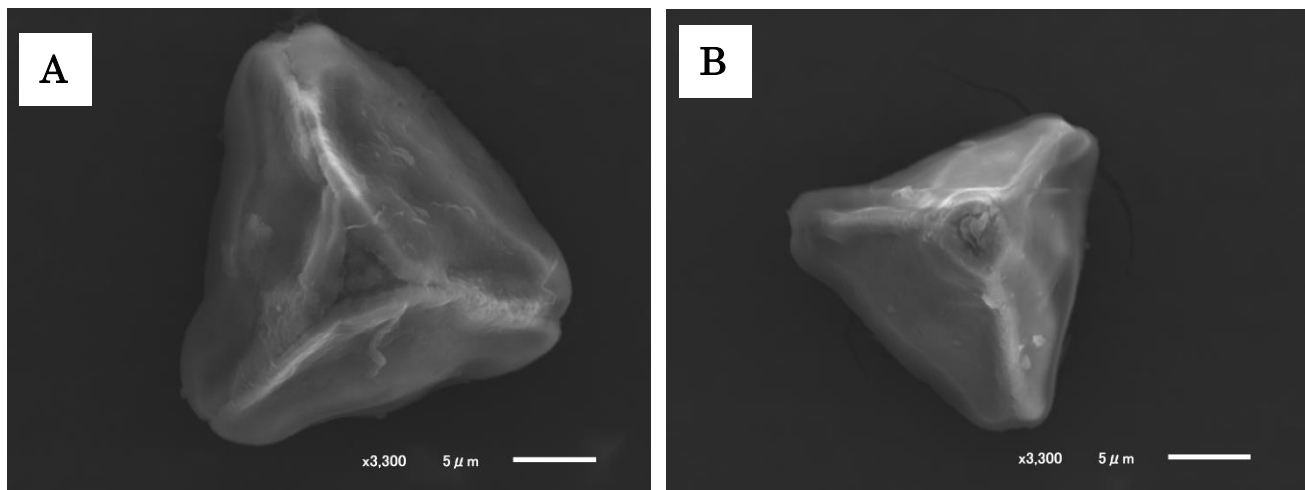


Fig. 7. SEM で観察した花粉外膜. (A) S 型の雄蕊の花粉. (B) L 型の雄蕊の花粉.

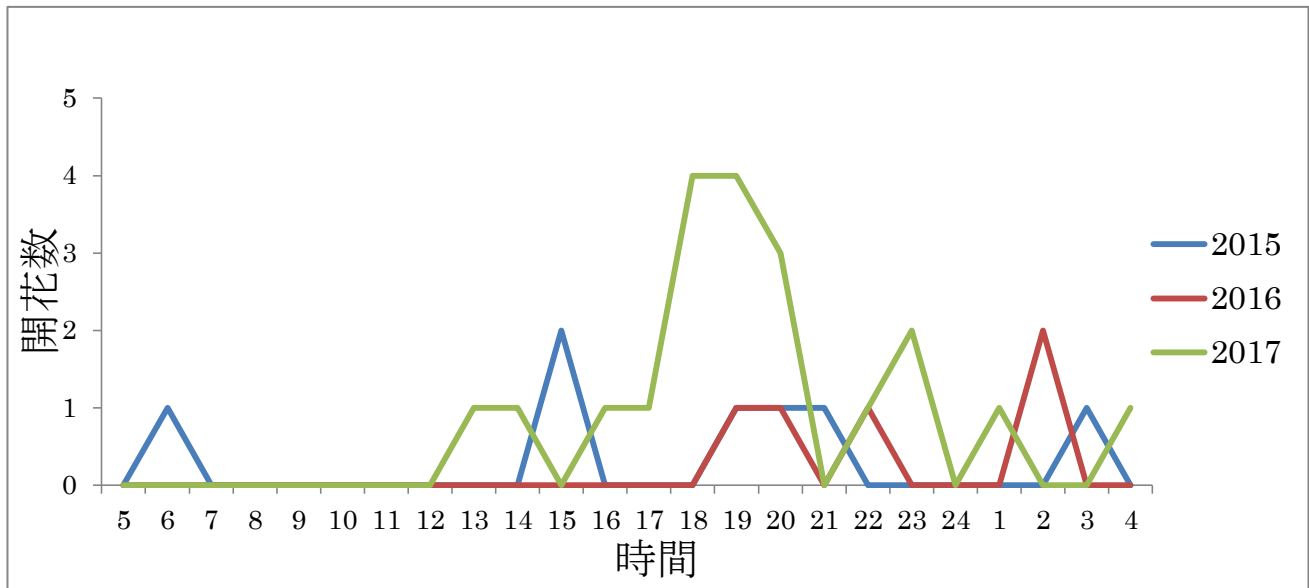


Fig. 8. ボロボロノキ玉名集団の開花フェノロジー. インターバル撮影と赤外線ビデオカメラによって捉えられた花を、開花時間帯ごとに表したグラフ.

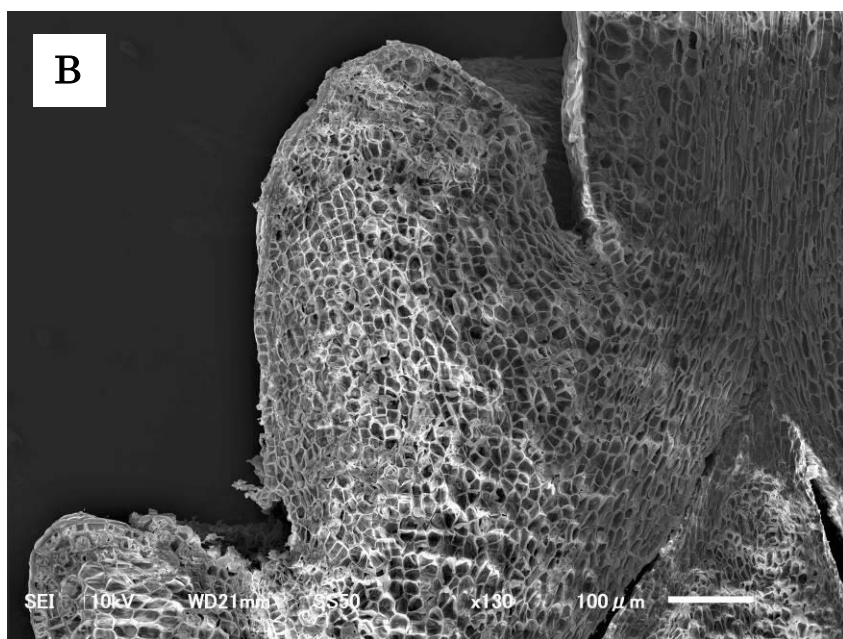
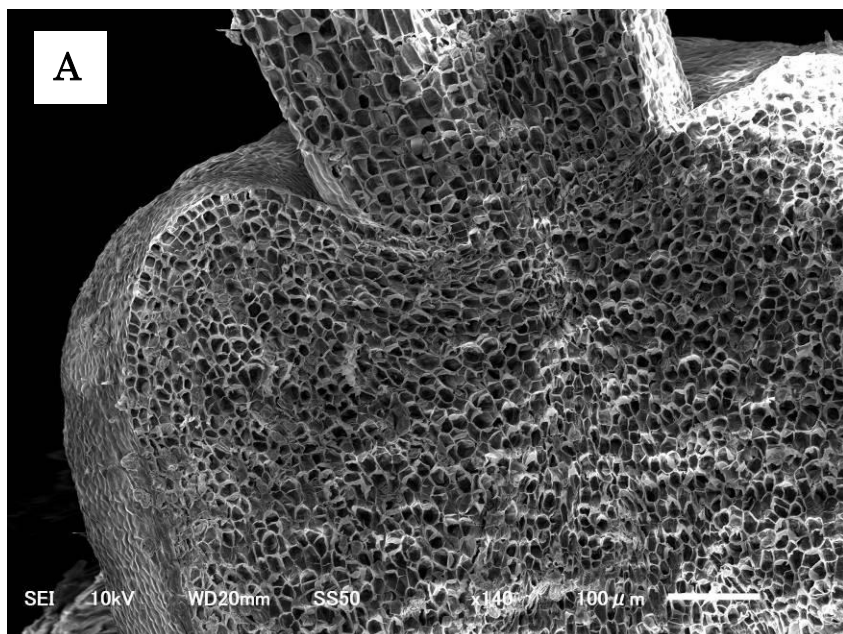


Fig. 9. SEM を用いた花柱の基部の断面. (A) S 型の花. (B) L 型の花.

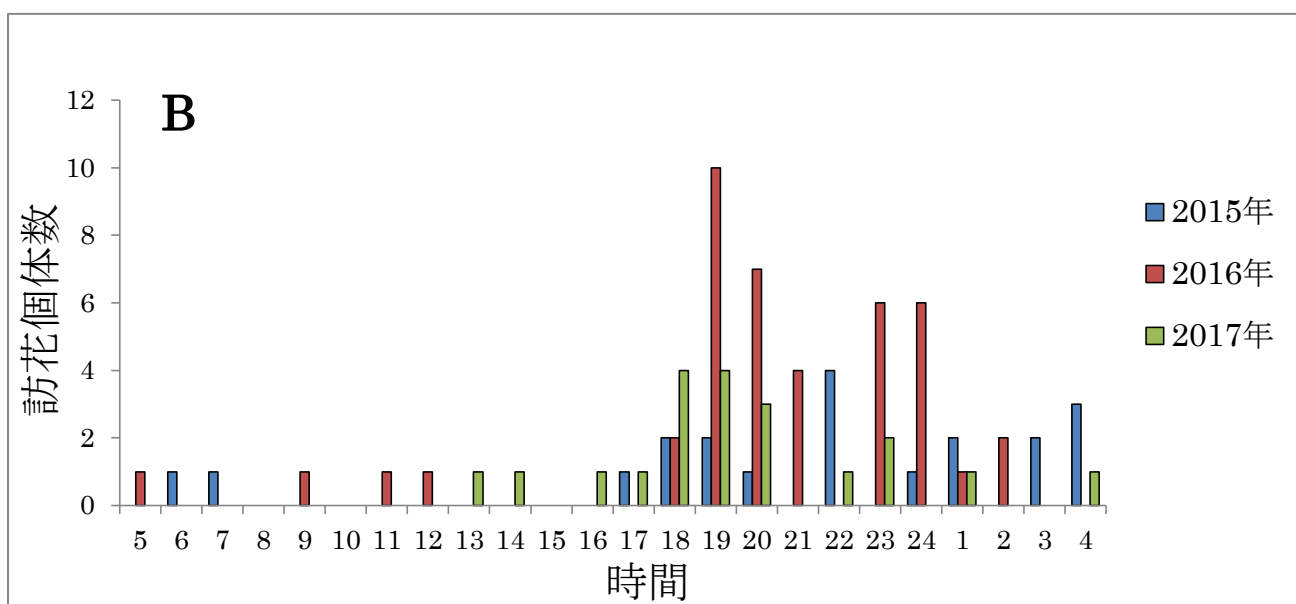
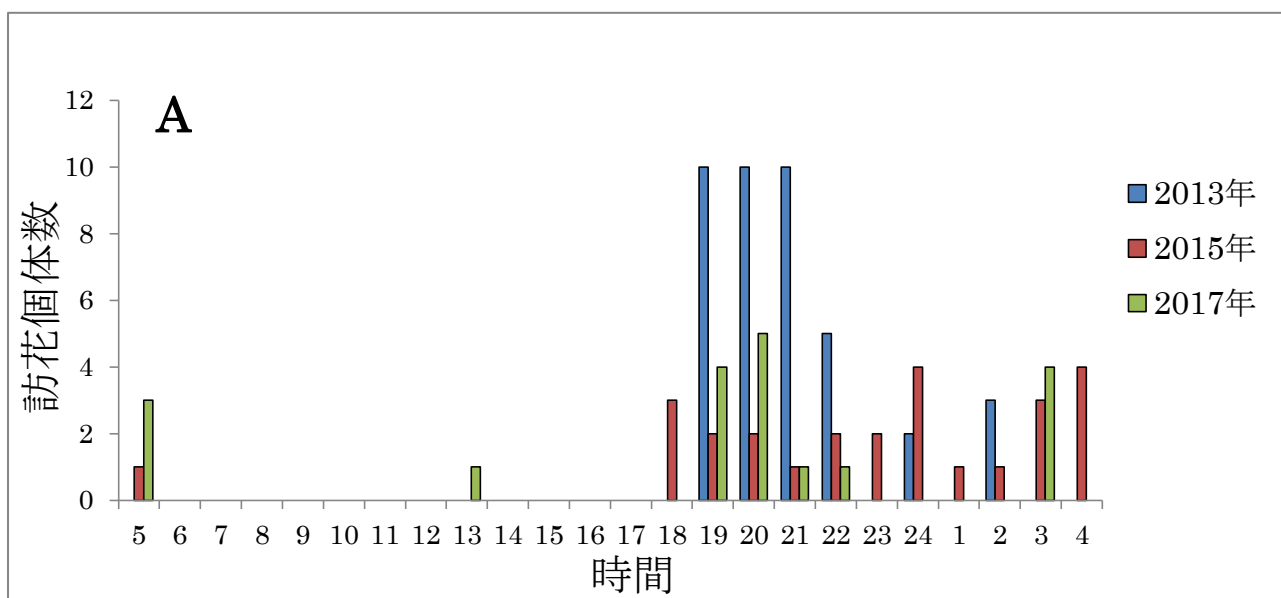


Fig. 10. インターバル撮影と赤外線ビデオカメラによって捉えられた画像に基づいて作成した、ポロポロノキに訪花した昆虫の時間帯とその数. (A) 奄美集団（日の出 6 : 50、日没 18 : 30）. (B) 玉名集団（日の出 5 : 50、日没 19 : 00）.



Fig. 11. 奄美集団においてボロボロノキに訪花した昆虫. (A) モンシロツマキリエダシャク. (B) クルマアツバ亜科. (C) クロハグルマエダシャク. (D) キバネヘリグロクチバ.



Fig. 12. 玉名集団においてボロボロノキに訪花した昆虫. (A) カブラヤガ. (B) セイヨウミツバチのワーカー. (C) コマルハナバチのクイーン. (D) ハナムグリ類.



Fig. 13. 訪花した昆虫の口吻に付着していた花粉と付着部位. (A) 玉名集団において訪花したコマルハナバチ・クイーンに花粉が付着. (B) 玉名集団において訪花したウスモエダシャクの口吻に花粉が付着.