

論文の内容の要旨

論文題目

Diversification of the sexual systems of
Psychotria species on the islands of East Asia
(東アジアの島嶼におけるボチヨウジ属植物の性表現の多様化)

氏名 渡邊 謙太

要旨

第一章 序論 General discussion

一般に大陸とつながったことのない海洋島では、大陸や大陸とつながった歴史のある大陸島とは異なる独自の進化を遂げた生物相と特異な生態系を有することが知られている。その中でも植物の性表現においては、外交配を促進する雌雄異株の割合が高いという現象が知られている。しかし一方では雌雄異株のような性的二型を持つ植物は長距離散布により島に移入し、定着・繁殖することが困難であるという側面も指摘されてきた。実際、海洋島において雌雄異株の割合が多い理由には、雌雄異株の祖先種移入の他にも、島内における雌雄異株性への進化、および島内での雌雄異株植物の種分化や適応放散も大きく影響していると考えられ、進化生物学上の重要な課題として議論が続けられてきた。一方、雌雄異株性と同様に外交配を促進する性表現である二型花柱性については、海洋島においては極めて稀とされてきたが、これまでこの課題について詳しく調査・比較した研究例はほとんどなかった。

アカネ科ボチヨウジ属は、南極大陸を除く五大陸と太平洋・インド洋の島嶼を含む熱帯から亜熱帯域に広く分布し、1800種以上を含む被子植物の中で三番目に大きな属である。ボチヨウジ属植物の多くは二型花柱性を有し、サクラソウ属と並んで世界最大の二型花柱性属と目されているが、島嶼域に分布するボチヨウジ属植物の性表現や繁殖様式はこれまで報告がなかった。日本・台湾の亜熱帯島嶼はアジアにおけるボチヨウジ属の分布の北限

にあたり、小笠原諸島・蘭嶼島、琉球列島等に計6種が分布している。これらの種の性表現についてはこれまで詳しく調査されてこなかったが、予備的な調査から二型花柱性、あるいは二型花柱性から派生した性表現を有することが示唆された。これらのポチョウジ属植物の性表現とそれに関連した送粉様式を調査することは、海洋島と大陸島における二型花柱性の存在、あるいはその維持機構や崩壊のパターンを調べるうえで非常に適した系であると考えられる。海洋島で二型花柱性が極めてまれであることを考えると、東アジアの島嶼域に分布するポチョウジ属のうち典型的な海洋島である小笠原諸島の2種では二型花柱性が崩壊し、大陸島である琉球列島に分布する3種は二型花柱性を維持していることが予想された。一方、地質学的には海洋島でありながら、生物相豊富な台湾に近接する蘭嶼島のコウトウポチョウジでは、二型花柱性が維持されている可能性も考えられた。

本研究では、日本と台湾の亜熱帯島嶼に分布するポチョウジ属植物の性表現と送粉生態を明らかにし、その結果を受けて島における二型花柱性を中心とした性表現の多様化と進化について考察することを目的とした。そのためにまず日本と台湾に分布するポチョウジ属6種のうち樹木性の4種が島においてどのような性表現をもち、繁殖しているのか、その実態を調査した(2-6章)。次に今回の日本/台湾における研究結果、そして世界の島々における二型花柱性研究の現状をふまえて、島における二型花柱性の維持とその崩壊について考察した(7章)。

第二章 小笠原諸島固有種オガサワラポチョウジの二型花柱性と不和合性

日本列島から1000km離れた海洋島である小笠原諸島の固有種オガサワラポチョウジが形態的・機能的に二型花柱性を有することを明らかにした。これはつる性のオオシラタマカズラと併せて小笠原諸島における二型花柱性種の初めての報告である。

第三章 オガサワラポチョウジにおけるポリネーターシフトと片方向への送粉

オガサワラポチョウジの花が、本来ガ類に適応したガ媒花であったことを示した。しかし、現在その訪花頻度は極めて低く、移入種であるセイヨウミツバチが主に送粉に関与し、その口吻が短いことから短花柱花から長花柱花への片方向の送粉が促進されている可能性を示唆した。訪花昆虫相が脆弱で不安定な海洋島では二型花柱性の維持が困難であることを示唆した。

第四章 蘭嶼島産コウトウポチョウジの二型花柱性

地質学的には大陸とつながったことのない海洋島であるが、台湾南部から約60kmしか離れていない蘭嶼島に分布するコウトウポチョウジは形態・機能的に二型花柱性を有することが明らかになった。実際に野外での訪花昆虫の観察はできなかったが、今回明らかになった自家・同型花不和合性、花の香り成分、野外での結果状況と稚樹の豊富さから、有効な送粉昆虫が花粉を媒介し、島において順調に更新していると考えられた。

第五章 琉球列島産ポチョウジの二型花柱性に由来する雌雄異株性

大陸島である琉球列島に分布するポチョウジは、形態的には二型花柱性に見えるが、機能的には雌雄異株であることを明らかにした。形態的に二型花柱性的特性を残すことから、何らかの原因で二型花柱性が崩壊し、雌雄異株に進化した例であると考えられる。二型花柱性から雌雄異株への進化は、比較的珍しい進化のパターンであり、その原因には口吻の長い昆虫から短い昆虫への送粉者の変化のような送粉者に関連するイベントが関与していた可能性がある。

第六章 琉球列島産ナガミポチョウジの雑居性

大陸島である琉球列島に分布するナガミポチョウジは、雌雄異花同株、雌株を主体とし、雄株、両性株を含む雑居性という複雑な性表現を持つことが明らかになった。二型花柱性のグループにおける雌雄異花同株の存在は世界でも初めての例であり、送粉者との関係だけからこの進化を説明することは難しい。ナガミポチョウジは8倍体 ($2n=84$) であり、最も近縁と考えられるポチョウジが4倍体 ($2n=42$) であることを考慮すると、この雌雄同株性の進化に倍数化が関与している可能性がある。

第七章 総合考察

東アジアの島嶼域におけるポチョウジ属植物の性表現

本研究では当初の予想と異なり、海洋島である小笠原諸島に分布するオガサワラポチョウジが二型花柱性を保っており、逆に大陸島の2種が雌雄異株性、雌雄同株性を有することが明らかになった。一方、海洋島でありながら大陸島の要素を持つ蘭嶼島のコウトウポチョウジは二型花柱性を維持していた。さらに並行した研究により、つる性のオオシラタマカズラとシラタマカズラの2種も二型花柱性であることが判明した。これにより日本と台湾に分布するポチョウジ属植物6種すべての性表現が明らかとなった。小笠原諸島からの二型花柱性は初めての記録である。オガサワラポチョウジにおいては現在送粉者の減少により花粉制限が生じており、これが絶滅危惧種となった一つの要因である可能性が示唆された。二型花柱性のグループにおいて、ポチョウジにおいて見られたような雌雄異株への進化は珍しく、またナガミポチョウジに見られた雌雄同株を含む雑居性への進化は他に報告例がない。これらの性表現への進化には、送粉者との相互作用、倍数化等の遺伝的要因の両方が関わっていると考えられる。

海洋島における二型花柱性の存在

本研究を含め、これまで全世界の主な海洋島から報告された二型花柱性植物はわずかに11例のみであった。ただし今回の研究で小笠原諸島から新たに2種の二型花柱性種が発見されたことから、今後も海洋島から新たに二型花柱性が報告される可能性も十分考えられる。

島において二型花柱性植物が移入し、その性表現を維持するために植物が直面するであろう困難としては1) 性的二型を持つ種は長距離散布による移入が困難である、2) 雌雄異株のように島内で新たに進化することがほぼ不可能である、3) 送粉者との関係により諸島内で他の性表現に進化（二型花柱性の崩壊）または絶滅する、という3点が考えられる。

今回明らかになったオガサワラボチョウジの現状（3章）からは、特に海洋島の不安定な送粉昆虫相が二型花柱性の崩壊を引き起こす一因になりうることが示唆された。一方、同じ海洋島でも大陸からの距離や面積・標高が異なると、二型花柱性維持の困難の程度に大きな違いがある可能性がある。コウトウボチョウジの分布する蘭嶼島は、地質学的には大陸とつながったことがない海洋島でありながら大陸島の近くに位置し、生物相が豊かで生態的には大陸島のといえる。このことは二型花柱性の維持にとって島の成因よりも重要である可能性がある（4章）。さらには大陸島においても様々な要因で二型花柱性の崩壊が起きている可能性が高いことがわかってきた（5章・6章）。島と二型花柱性の関連を明らかにするには、こうした多くの要素を考慮に入れながら、より多くの島々において調査を実施し、結果を統合して解析する必要がある。

今後の展望

島における二型花柱性の存在と性表現の多様化を調べるには、様々な島に広く分布する系統的にまとまったグループを中心にして、島の特性と性表現の進化を追跡するのが最も有効な方法の一つであると考えられる。ボチョウジ属は熱帯・亜熱帯域の島嶼に広く分布しているため、島における二型花柱性研究には最適の系である。今後より多くの島嶼に分布するボチョウジ属植物の性表現を明らかにし、それらの系統関係およびそれぞれの島の地史と生態系の特徴を併せて解析することで、島における二型花柱性の維持・崩壊に関するより一般的なパターンを明らかにできると考えられる。この研究はまた島に限らず、より一般的に二型花柱性から始まる性表現の多様化のパターン解明にも貢献することが期待される。