

ツレサギソウ属における送粉と進化

井 上 健

(東京大学理学部附属小石川植物園)

昆虫によって花粉を媒介される植物は、送粉昆虫に対するその植物独自の適応戦略をもつことにより進化してきたと考えられます。ここで取り上げるラン科の花の形態の多様性は、古くより昆虫による送粉と関連して論じられてきた (DARWIN 1862, 1877, VAN DER PIJL & DODSON 1966)。しかしラン科の進化や系統を送粉昆虫の形態や行動との関連で解析した研究は極めて少なく、*Ophrys* 属における KULLENBERG らの一連の仕事 (e. g. KULLENBERG 1956) や中南米のランにおける DODSON らの仕事 (e. g. DODSON 1962) があげられる程度です。これらの研究では、ランの種 1 種に対して、花のニオイを媒介として送粉昆虫 1 種が対応する厳密な関係が報告されています (BERGSTRÖM 1978, DODSON *et al* 1969)。しかしここで取り上げますツレサギソウ属 *Platanthera* の送粉に関する従来の報告からは、ツレサギソウ属ではそのような関係は成立していない事が予想されました (DARWIN 1877, VAN DER PIJL & DODSON 1966, NILSSON 1978)。それで本研究では、ツレサギソウ属の種とその送粉昆虫とがどのような関係を持っているか、そしてその事がツレサギソウ属の進化にどのような影響を及ぼしているかを目的に研究を進めました。

ツレサギソウ属は北半球の地生ランの中で最も大きい属の一つで、約 100 種を含み、主に暖温帯より亜寒帯にかけて分布しています。日本には 21 種生育しており、そのうちにはこの属の主要な群の代表者が含まれています。また多様に分化している種群も含まれています。個体数の極めて少ない種もありますが、数百～数千の個体群をつくっている種も比較的多く、送粉昆虫の調査もそれ程困難ではありません。送粉生態学のさかんなヨーロッパにはツレサギソウ属は互いに近縁な 2 種しかなく、日本はこの属の種分化及び中進化を研究するのに適当な場所であるといえます。

ツレサギソウ属の花と観察方法

ヨーロッパでこの属の 1 種 *P. chlorantha* の送粉を研究した NILSSON (1978) の図を借用して、花と送粉の仕組みを説明します (図 1)。花被片は 3 枚のがく片 (s_{1-3}) と 3 枚の花弁 (p_{1-3}) からなります。子房は通常 180° 回転します。上側にあるがく片を背がく片 (s_1)、

左右に広がっているがく片を側がく片 (s_{2-3}) と呼びます。 p_{1-2} は側花弁又は単に花弁、 p_3 は通常他の花被片と形や色はかなり異なるので、とくに唇弁と呼ばれています。ツレサギソウ属では唇弁の基部は細長い距となり、中に蜜 (n_1, n_2) が分泌されています。雄蕊と雌蕊は癒着して蕊柱となっています。稔性のある葯 (a) は 1 本ですが 2 つの半葯 (ac) に分れています。その間は葯隔になります。葯室の中には花粉塊があり (図 1 B)、花粉の塊 (pm)、花粉塊柄 (c)、くちばし体由来する粘着体 (vd) の各部分により構成されています。葯の下にある st が柱頭です。柱頭の一部は変形して、くちばし体と呼ばれる通常の柱頭とは異なる特別の組織となります。花粉塊の粘着体は粘着質で他の物体にくっつきやすく、昆虫が距の中の蜜を求めて距に口吻を挿入している際に、昆虫に接触して付着し (図の場合、昆虫の複眼に付着)、昆虫によって運ばれる仕組みになっています。

次に方法について簡単に述べます。まず花を訪れる昆虫を昼夜観察し、捕獲しました。同時に、従来の報告により主に夜行性の蛾が送粉昆虫である事が予想されたので燈火採集を行いました。ツレサギソウ属の個体数の多い場所で開花の最盛期に携帯用発電機によりブラックライト、誘蛾燈を点灯し、主に蛾を採集しました。そのうちからツレサギソウ属の花粉塊を付着させている個体を選別しました。花については、距の長さ、太さ、向き、距の入口から蜜までの距離、蜜の量、粘着体間の距離、花のニオイ、昆虫については、口吻の長さ、太さ、個体重、吸蜜姿勢などを観察または測定しました。その結果日本産ツレサギソウ属のうち 10 種 3 亜種 1 変種について、送粉を観察または推定することが出来ました。4 種 1 変種については実際に送粉を観察する事が出来、7 種 2 亜種については燈火採集によって捕獲した蛾によって送粉者となる種を推定しました

いくつかの種類についての具体例

ハチジョウチドリ この種は距が 15mm 前後あり、主に中型のシャクガであるエグリヅマエダシャク (図 2 A-B) により送粉が行なわれていました。花粉塊は蛾の複眼に付着しています。図 3 は花の形質と送粉昆虫の形質の測定結果を示したものです。A は距の長さの度数分布、B

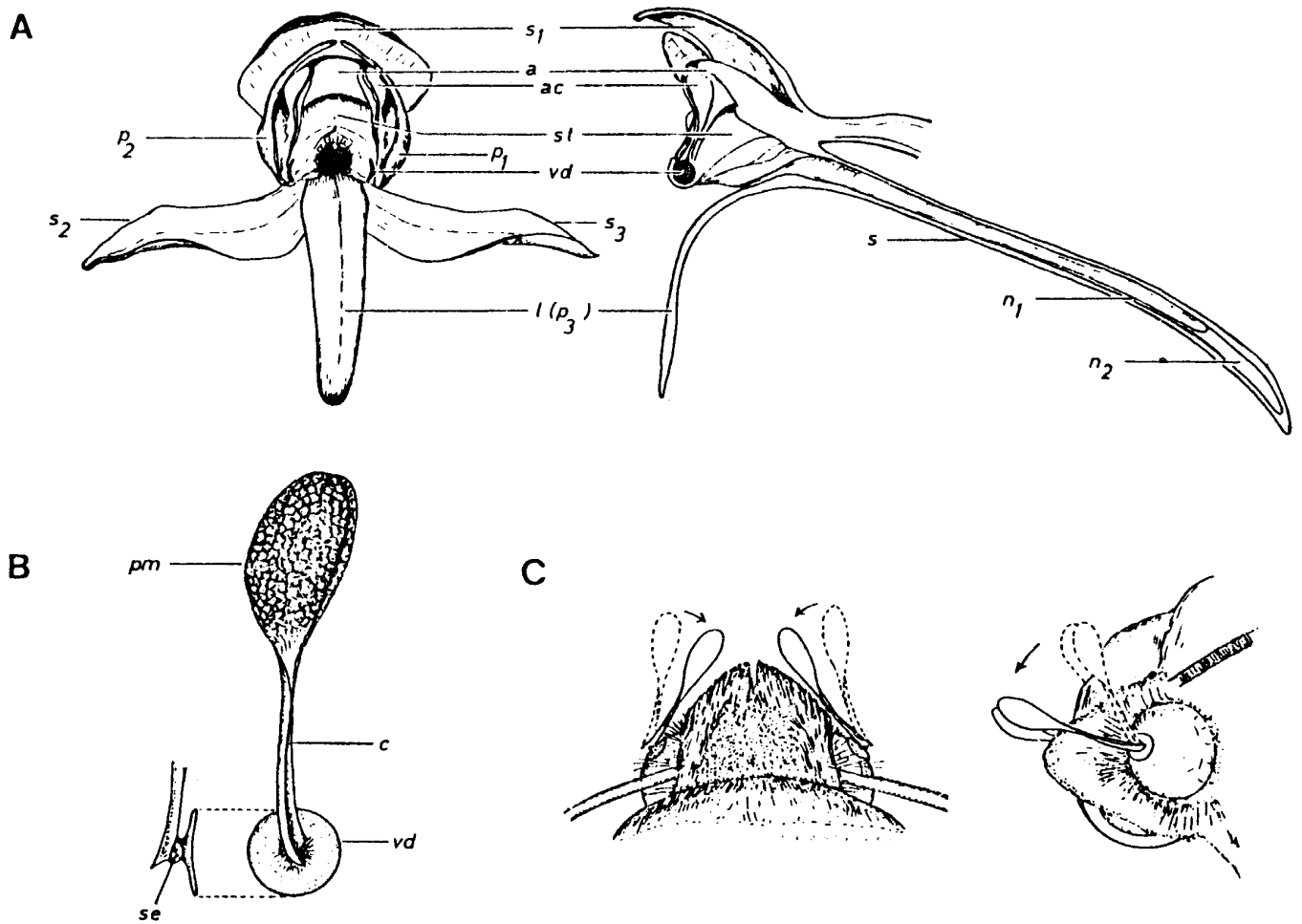


図1 ツレサギソウ属の1種 *P. chlorantha* の花と花粉塊の用語の説明図

A: 花の正面観と正中縦断面(×3). B: 花粉塊(×12). C: 蛾に付着後の花粉塊の運動. a 葯, ac 半葯, c 花粉塊柄, l 唇弁, n1 腹側の溝にたまった蜜, n2 距の先端部にたまった蜜, P1-P3 花弁, pm 花粉の塊, s 距, S1-S3 がく片, se 小梗, st 柱頭面, vd 粘着体. (NILSSON 1978より引用)

は距の入口から蜜までの深さの度数分布, Cは送粉昆虫の口吻の長さの度数分布を表しています. 黒いヒストグラムの縦軸は個体数, 白いヒストグラムの縦軸は花粉塊数を表しています. この3つの図より送粉昆虫の口吻の長さは, 蜜までの深さより長く距の長さよりは短い範囲にある事が判ります. Dは花粉塊の左右の粘着体間の距離の度数分布, Eは送粉昆虫の複眼間の距離の度数分布を示していますが, この2つの形質の平均値は大体一致しています. 以下に述べる種類でも同様の図を描き, 類似した結果が得られています紙面のスペースの関係で省略させていただきます.

ハシナガヤマサギソウ これはハチジョウチドリと同種ですが, 花が白味を帯びており, 距が3cm以上あります. スズメガの1種のコスズメによって送粉されています. 花粉塊は同じく複眼に付着しています.

ハチジョウツレサギ この種も距が長く, スズメガの1種のミスジピロウドスズメにより送粉が行なわれています. 花粉塊は複眼ではなく口吻の基部に付着しています.

エゾチドリ この種はハチジョウツレサギに近縁です

が, 距が少し短く2~3cmです. この種の送粉昆虫は主に2種のスズメガ, ベニスズメとヒメスズメで, 花粉塊は口吻の基部に付着します(図2C-D). 他のスズメガとヤガの種も一部送粉昆虫として機能していました.

ミズチドリ 昼間はヒメキマダラセセリやモンキチョウなどの蝶により, 日没直前より日没直後にかけてはヤガの1種キクキンウワバにより送粉が行われていました. ミズチドリの花粉塊も昆虫の口吻に付着していました.

トンボソウ この種はミズチドリに近縁ですが, 花が小さく, 距の長さは5~6mmです. この種では数種のメイガにより送粉が行われていました.

タカネトンボ この種は昼間に, 小型の甲虫モモトカミキリモドキにより送粉されていました. 花粉塊は甲虫の触角の付近及び口器に付着していました. タカネトンボの唇弁の中裂片は前に突き出て上に腕曲しています. そのため甲虫は中央から入ることが出来ず, 中裂片と側裂片の間の隙間からもぐり込みます. そのとき距の入口の斜め上方にある粘着体と接触し, 花粉塊を付着する事になります. タカネトンボを別属とする意見もありますが, その際の形質として挙げられる唇弁や他の花被片の

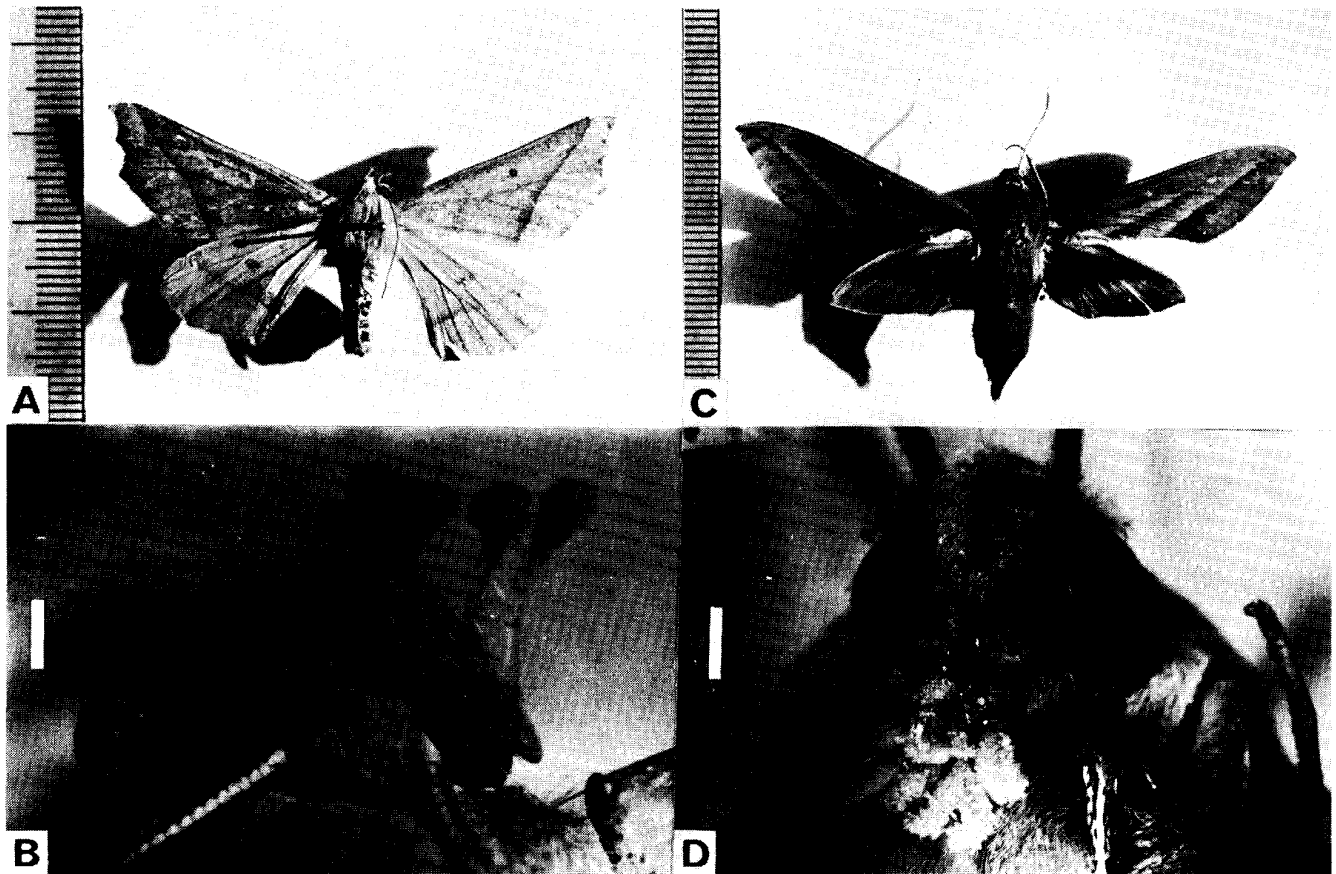


図2 ツレサギソウ属の送粉昆虫

A-B: ハチジョウチドリ送粉昆虫エグリツマエダシヤク。花粉塊は複眼に付着している。C-D: エゾチドリ送粉昆虫ベニスズメ。花粉塊は口吻に付着している。スケール: 1mm.

とる姿勢、短かい距などは、口吻の短い甲虫がもぐり込んで蜜を吸い送粉を行うのに適しています。

ニイタカチドリ この種では突き出ている柱頭が発達するにつれて花粉塊と接触し、自花受粉が起こることが観察されました。

ツレサギソウ属と送粉昆虫の対応

他の種についての観察も含めてまとめますと、タカネトンボとニイタカチドリを除いた8種3亜種1変種で鱗翅目昆虫により送粉されている事を確認または推定しました(表1)。ミズチドリでは夜行性の蛾と昼行性の蝶の両方により送粉が行われていました。他の種では夜行性の蛾によって送粉が行われていました。多くの場合、ツレサギソウ属1種につき複数種の送粉昆虫が確認または推定されました。そのうちの1種、時に2種が主な送粉昆虫として機能していました。これらの鱗翅目昆虫は、ほとんどが日本に普通に見られる種であり、ラン科以外の植物の花も訪れる事が確認されています。

また、鱗翅目を送粉昆虫とする種では、昆虫に花粉塊を付着させる様式が3型に大きくまとめられる事がわかりました(図4)。この3型は蕊柱の構造と関係があります。第1の型は、昆虫が口吻を距に挿入した時、葯隔が

広いために花粉塊が口吻ではなく複眼に付着する型です(図4-I, A-B)。この型をe型と呼びます。この型はハシナガヤマサギソウとその種内分類群(ハチジョウチドリ、キソチドリ、ヤマサギソウ)で観察されました。他の2型はいずれも葯隔が比較的狭く、花粉塊が口吻に付着する型ですが、蕊柱の構造によって2型に分けられます。一つの型は距の入口付近に障害物がなく、入口の上部または下部に粘着体が存在している型です(図4-I, C-F)。この型をp-1型と呼びます。この型はハチジョウツレサギ、エゾチドリ、ムニンツレサギ、ホソバノキソチドリ、コバノトンボソウで観察されました。もう一つの型は、距の入口の中央部にある唇弁の基部の突起や柱頭の下突起に妨げられて、距の入口の左右の側方から送粉昆虫が口吻を挿入する型です(図4-II)。この型をp-2型と呼びます。この型はトンボソウ、ミズチドリ、オオヤマサギソウで観察されました。特にトンボソウとミズチドリにおいては、唇弁が前方に突き出し、唇弁の中央部とへりが隆起して2本の浅い溝をつくっています。この形態はくちばし体のつくる空所へ昆虫の口吻を導くしくみと考えられます。この事はミズチドリとベニシジミを籠に入れた観察で確かめる事が出来ました。トンボソウとミズチドリは、近縁と考えられま

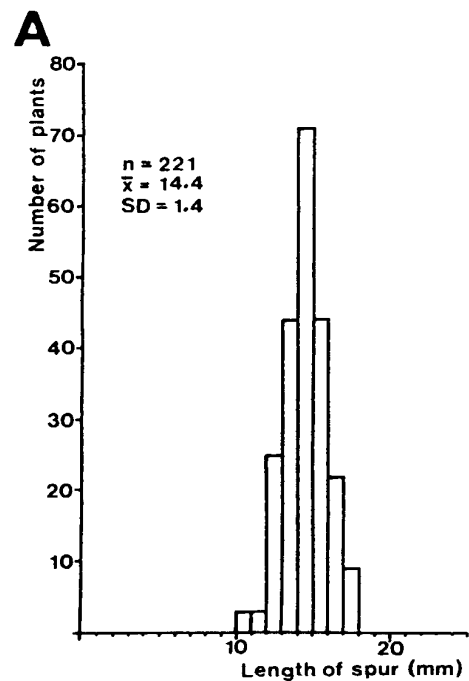
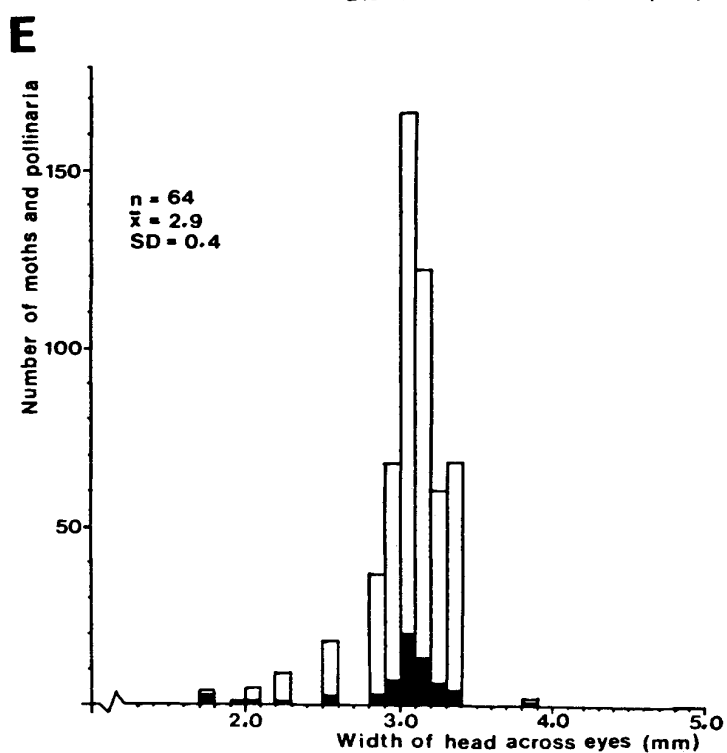
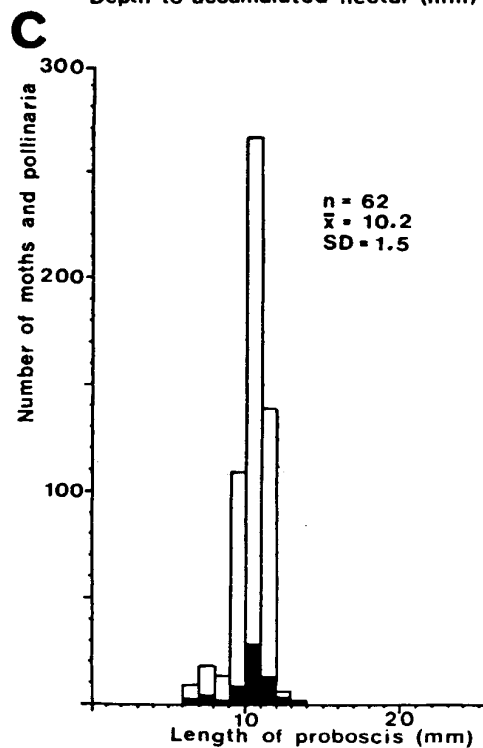
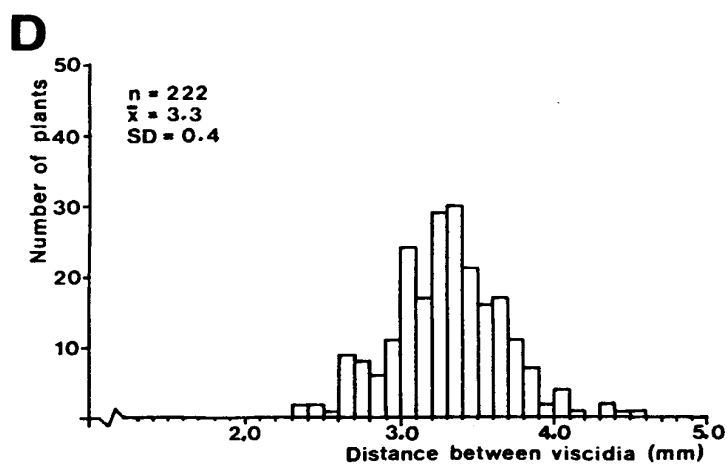
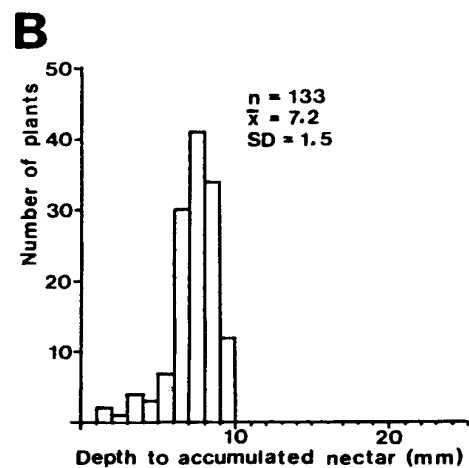


図3 ハチジョウチドリと送粉昆虫の形態の相関
A: 距の長さ, B: 距の入口から蜜までの深さ, C: 送粉昆虫の口吻の長さと個体数(黒ヒストグラム)及び花粉塊の数(白ヒストグラム), D: 送粉昆虫の複眼間の距離と個体数(黒ヒストグラム)及び花粉塊の数(白ヒストグラム).



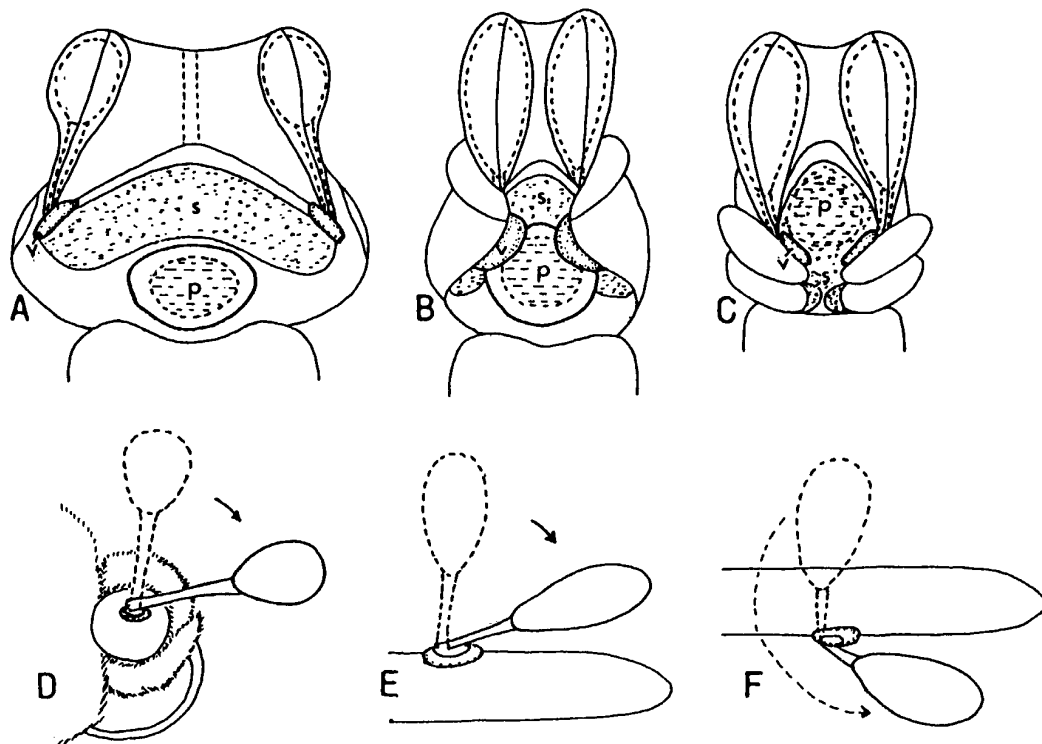


図4-I 昆虫に付着する様式を示す模式図

I. e型(A-D): 粘着体は互いにはなれており、花粉塊は昆虫の複眼に付着する。p-1型(B-C, E-F): 花粉塊は口吻に付着する。距入口の中央に障害物はなく、粘着体は入口の上側(B, E)もしくは下側(C, F)に位置している。s: 柱頭, v: 粘着体, p: 口吻の挿入される領域。矢印は花粉塊の運動方向を示す。

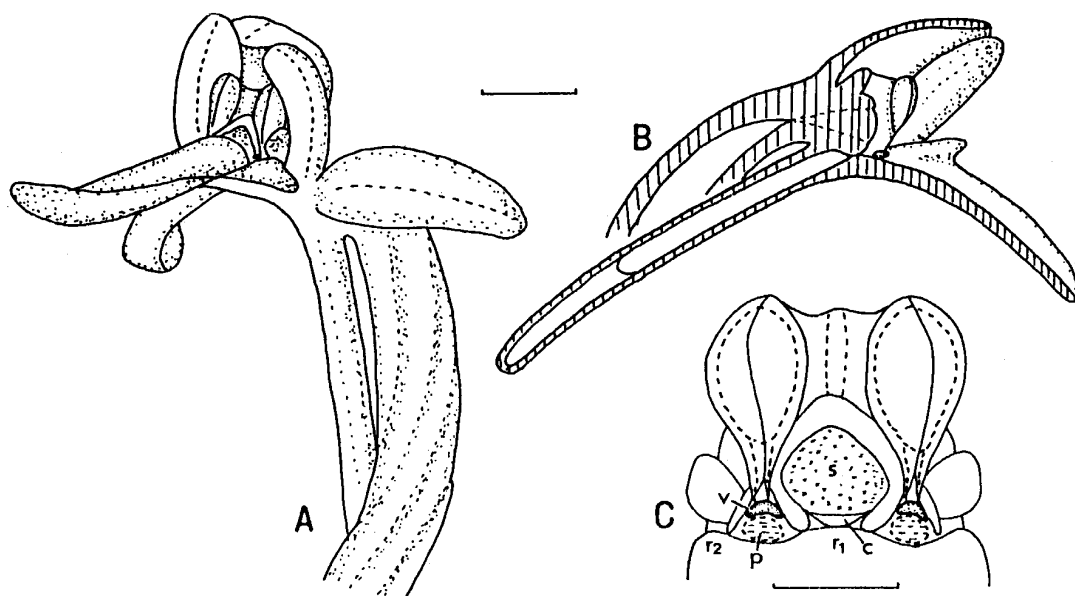


図4-II

p-2型: 花粉塊は口吻に付着するが、その挿入は唇弁の側方に限定される。A-C: トンボソウ。A: 花の正面観, B: 花の正中縦断面, C: 蕊柱の正面観。s: 柱頭, v: 粘着体, c: 柱頭の下にある中央の突起, p: 口吻の挿入される領域, r₁: 唇弁の基部中央の突起, r₂: 唇弁の基部のヘリの突起。スケール 1 mm。

表1 ツレサギソウ属で観察された送粉昆虫のグループ

送粉昆虫の分類群 ツレサギソウ属の分類群	他家受粉				自家受粉	花粉塊の昆虫への付着部位			
	鱗翅目昆虫					甲虫類	複眼	口吻	頭部
	スズメガ	ヤシヤクガ及び	メイガ	チョウ類					
ヤマサギソウ群									
ハチジョウチドリ		◎	○			+			
キソチドリ		◎				+			
ハシナガヤマサギソウ	◎					+			
ヤマサギソウ		◎				+			
エゾチドリ群									
ハチジョウツレサギ	◎						+		
エゾチドリ	◎	○					+		
ホソバノキソチドリ群									
ホソバノキソチドリ*	◎	◎					+		
コバノトンボソウ*		◎					+		
ムニンツレサギ群									
ムニンツレサギ*		◎					+		
オオヤマサギソウ群									
オオヤマサギソウ*		◎					+		
トンボソウ群									
ミズチドリ		◎		○			+		
トンボソウ			◎				+		
タカネトンボ群									
タカネトンボ					◎		+	+	
ニイタカチドリ群									
ニイタカチドリ						◎			

◎: 主要な送粉昆虫, ○: その他の送粉昆虫. +: 粘着体の破片により推定.

すので、トンボソウの唇弁の側裂片はミズチドリの唇弁のへりの隆起が発達したものと考えられます。くちばし体のつくる空所の大きさと送粉昆虫の口吻の太さは、トンボソウでは約0.1mm、ミズチドリでは約0.3mm前後でどちらもほぼ一致しています。

吸蜜と送粉

e型に属する種とp-1型に属する種のうち、花粉塊が口吻の基部に付着する種では、距の長さで口吻の長さの間に顕著な相関が見られました(図5A)。図5Aの縦軸が距の長さ、横軸が口吻の長さです。図6はこの関係を別の形で表したものです。この図は距の入口から蜜までの深さの相対累積度数折線グラフ(白三角)、距の長さの相対逆累積度数折線グラフ(黒丸)、及び送粉昆虫の口吻の長さのヒストグラムを重ね合わせたものです。累積度数折線グラフと逆累積度数折線グラフに囲まれた図形は、蜜までは届くが距の先端までは届かない確率分布を表しています。そしてこの蜜までは届くが距の先端までは届かない確率が最大になる点と送粉昆虫の口

吻の長さがほぼ一致しています。即ち、蜜までは届くが距の先端までは届かない口吻を持つ昆虫が送粉昆虫になっていることを示しています。

e型の種では、粘着体間の距離と昆虫の複眼間の距離との間に強い相関が認められます(図5B)。縦軸が粘着体間の距離、横軸が昆虫の複眼間の距離です。この図から粘着体間の距離とほぼ等しい複眼間の距離を持った昆虫が送粉昆虫となっていることがわかります。この事は、蕊柱の柱頭のへこみとほぼ一致する大きさの頭部を持つ昆虫が送粉昆虫になっていると言い換える事が出来ます。

距の向きは送粉昆虫の吸蜜姿勢と関連していると考えられます。スズメガは空中ではばたきながら蜜を吸うので、スズメガによって送粉される種の距はほぼ水平です。ハチジョウチドリの距は主に下向きに曲っていますが、花序にとまった蛾が距の向きに合った姿勢をとった場合のみ蜜を吸える事が、自生地での写真及び籠を用いた実験室での試験により判明しました。蛾は花序の上でさかさの姿勢から蜜を吸おうと試みましたが、その場合は蜜は吸えませんでした。コバノトンボソウでは距は上

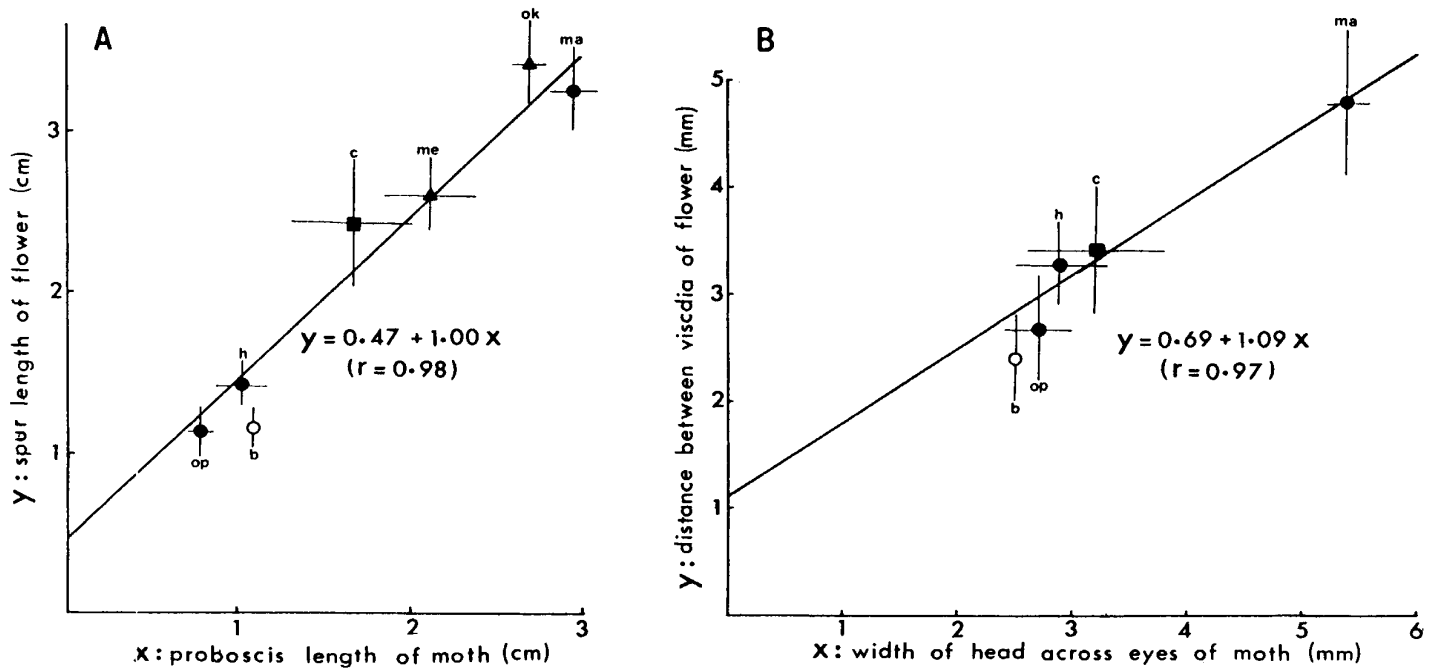


図5 平均値に基づく蛾とランの花の間の形態的な相関

A: 蛾の口吻の長さ、花の距の長さ。B: 蛾の複眼間の距離と花の粘着体間の距離。黒三角: p-1型の種, ok: ハチジョウツレサギ, me: エゾチドリ, 黒丸: e型の種, ma: ハシナガヤマサギソウ, op: キソチドリ, h: ハチジョウチドリ, 黒四角(c): *P. chlorantha* (NILSSON 1978のデータより), 白丸(b): ヤマサギソウ (データが不十分なので計算には入れてない)。b, cともe型に属す。

の方向に曲っていますが、昆虫に付着した粘着体の位置から、昆虫がさかさまの姿勢で蜜を吸っていると推定出来ます。

距に分泌される蜜の量と送粉昆虫の個体重の間にも相関が見られます。体重が重く運動量も大きいスズメガによって送粉される種の蜜の量は、1花当り4~5 μl です。中型のヤガやシャクガによって送粉される種の蜜の量は1~2 μl で、メイガまたは甲虫によって送粉される種の蜜の量は0.1 μl 前後です。蜜はショ糖換算で10~20%の糖を含んでいます。送粉昆虫のエネルギー収支は、最近 HEINRICH & RAVEN (1972) により論じられていますが、ツレサギソウ属の場合においても、植物が送粉を最適に行うように蜜量を変化させているという予想が出来ます。

距の太さ、特にその内径は上述の蜜の量と密接に関連しています。また距の内径は距に挿入しうる口吻の太さを限定し、距に挿入された口吻のどの位置に花粉塊が付着するかを決めています。図7はこの関係をあらわしたもので、Xは送粉昆虫の口吻の基部の太さ、Yは距の入口付近で距が最も細い部分の内径です(以下では単に距の太さと呼びます)。e型に属する種では距は口吻よりも太く口吻はスムーズに挿入できます。p-1型に属する種では、ハチジョウツレサギやエゾチドリのように距が口吻よりも太い場合は、口吻はスムーズに挿入され花粉塊は口吻の基部付近に付着します。口吻の基部の太さが距の太さよりも太い場合には、花粉塊は口吻の太さが距の太さと大体一致する所に付着します。p-2型に属する

種では距は口吻より太いのですが、前に述べましたように距の入口に唇弁の突起などの障害物があります。この障害物及びくちばし体によって形成された空所の幅(Y')と、送粉昆虫の口吻の太さ(X)とが、白抜きの記号で示したように大体一致しています。

ツレサギソウ属の昆虫誘引刺激

黄緑色の花を持つトンボソウでは夜行性のメイガが、トンボソウと近縁で白色の花を持つミズチドリでは夜行性のヤガと昼行性の蝶が送粉を行っています。また、主に視覚の刺激で目標を探すスズメガによって送粉される種では、花は白色または白色を帯びた緑色をしています。北米産の *P. grandiflora* と *P. psycodes* は、紫紅色の花色を持ち、セセリチョウ、アゲハチョウ、スズメガにより送粉される事が報告されています(STOUTMIRE 1974)。SMITH & SNOW (1976) は、北米産で鮮黄色の花色を持つ *P. ciliaris* は主にアゲハチョウにより送粉され、この種と近縁で乳白色の花色をもつ *P. blephariglottis* では蛾とアゲハチョウの両方により送粉が行なわれることを報告しています。これらの事実は花の色が昆虫の行動に関連のあることを示唆しています。

花のニオイに関してはまだ十分なデータはないのですが、NILSSON (1978) は *P. chlorantha* が安息香酸メチルとモノテルペンの精油成分を夕方から夜にかけて発散し、ニオイを強くする事を報告しています。また私の予備的な研究では、ツレサギソウ属では種類によりオイゲノールという精油成分の量が変化するようです(K.

表2 ツレサギソウ属で観察された送粉-形質複合群

昆虫のグループ	小型の甲虫	メイガ	中型のヤガ又はシャクガ	スズメガ
距の長さ (mm)	1-2	4-6	10-20	20-40
距の太さ (mm)	約 0.5	約 0.4	0.6-1.3	1.0-1.6
距の向き	-	水平	主に腕曲している	水平
花 色	黄緑色	黄緑色	黄緑色(又は白色)	白色(又は黄緑色)

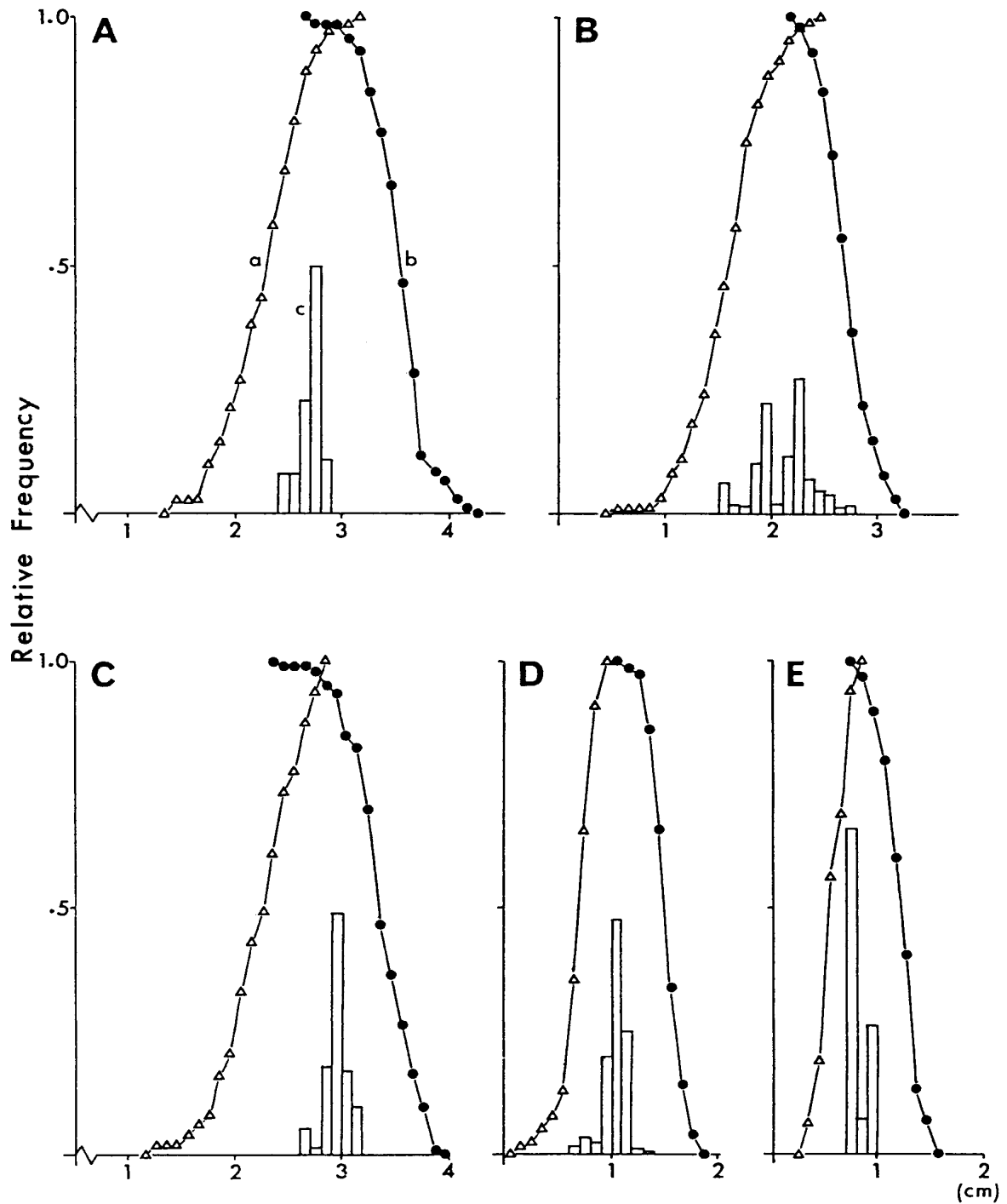


図6 蛾とランの花の間の形態的な相関

a(△-△)：距の入口から蜜までの深さの相対累積度数分布曲線。b(●-●)：距の長さの相対逆累積度数分布曲線。c：付着していた花粉塊数による送粉昆虫の口吻の長さのヒストグラム。A：ハチジョウツレサギ，B：エゾチドリ，C：ハシナガヤマサギソウ，D：ハチジョウチドリ，E：キソチドリ。

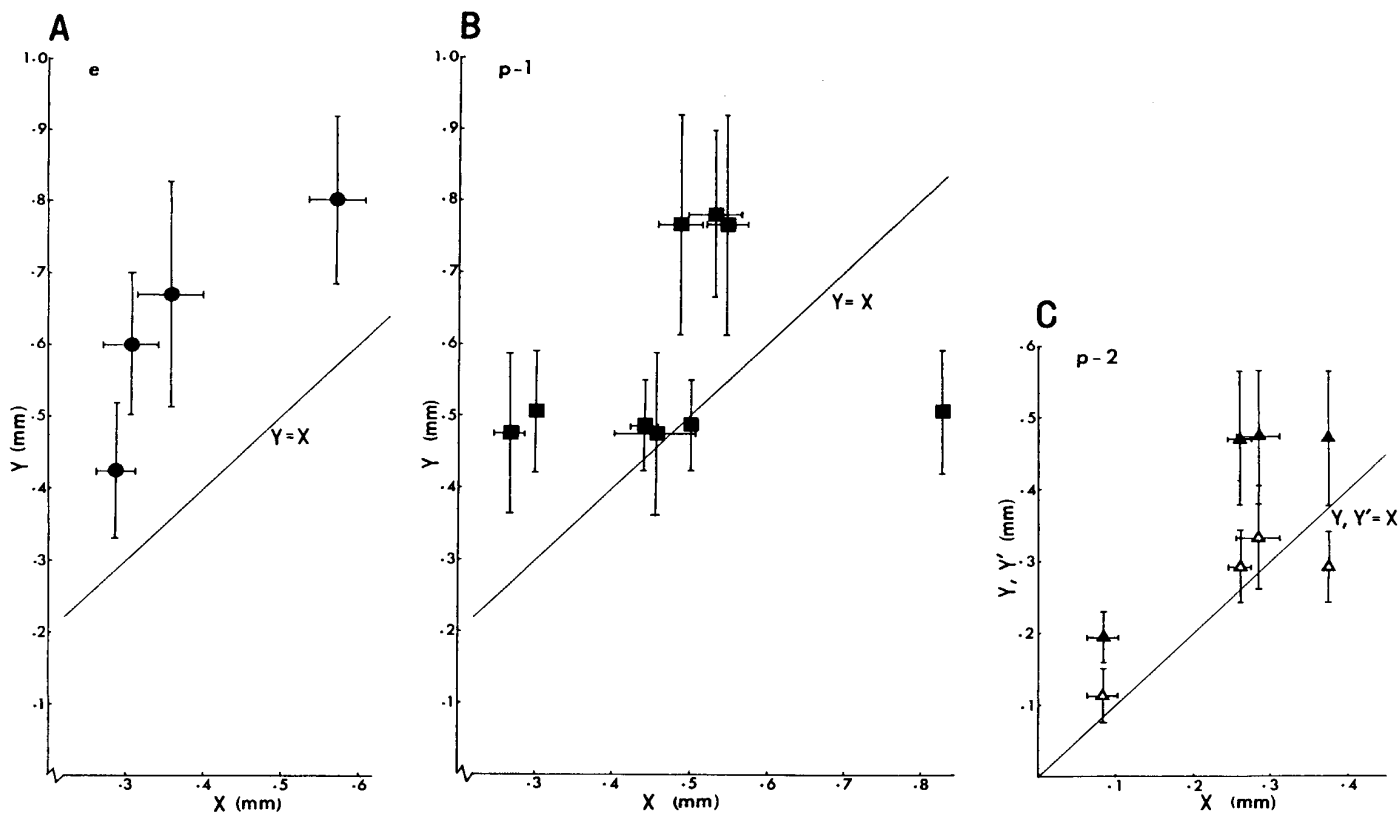


図7 口吻の太さと距の入口付近の空間の広さとの間の相関

A, e型: 距の基部の近傍における距の内径(Y)は口吻(X)よりも太い。B, p-1型: 距の内径(Y)は口吻(X)よりも太い場合と細い場合とがある。C, p-2型: 距の内径(Y)は口吻(X)より太いが, 中央の障害物とくちばし体の外縁との間の広さ(Y')は口吻の太さとほぼ一致している。

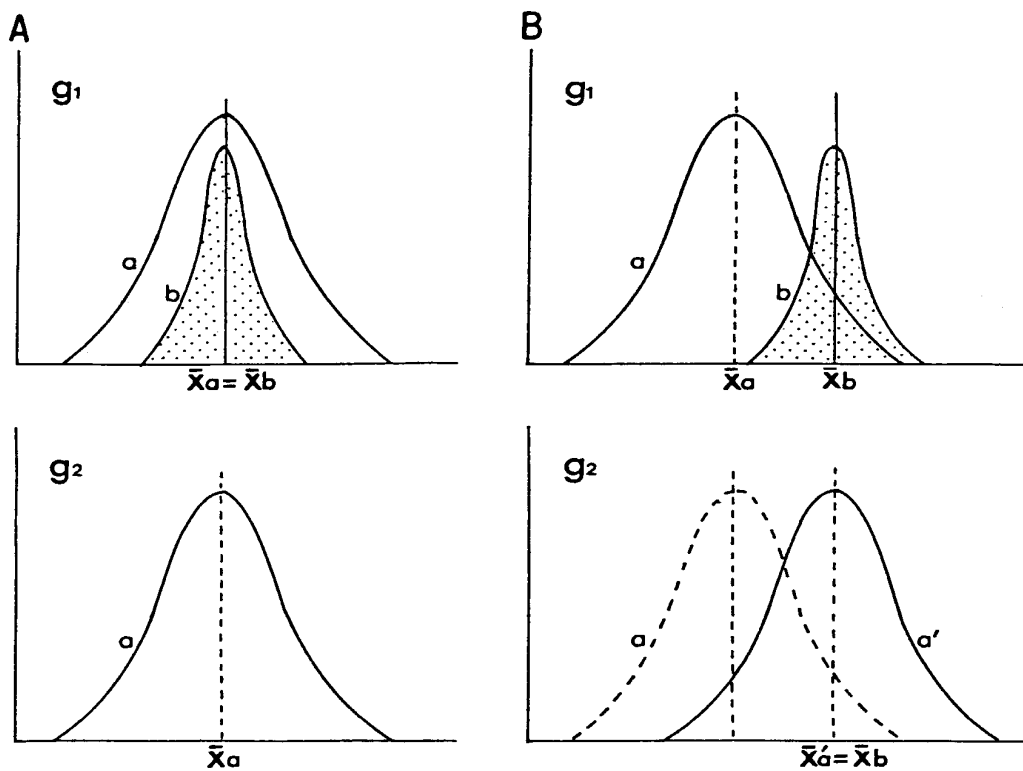


図8 安定化選択(A)と方向性選択(B)を示す模式図

a: 植物の個体群の変異。b: 植物の個体群に働く選択圧。g₁: 最初の世代, g₂: 次世代。

INONE, unpublished data).

開花時期と発生時期

ランの開花時期と送粉昆虫の発生時期には対応関係がある事が推定されます。八丈島においてハチジョウチドリは4月中・下旬に開花し、ハチジョウツレサギは5月中・下旬に開花しますが、これはそれぞれの送粉昆虫であるエグリヅマエダシャクとミスジビロウドスズメの最も発生している時期と一致しています。ハチジョウチドリと亜種の関係にあるヤマサギソウは八丈島にも生育しているのですが、ハチジョウツレサギよりも更に遅く6月中旬～7月上旬に開花します。この事は2亜種間の開花時期の差が温度などの物理的環境条件だけでは説明できず、生物学的条件を考慮に入れる必要がある事を示唆しています。

送粉システムにおける適応

これまでの観察をまとめますと、ツレサギソウ属にみられる葯隔の広さ、距の長さ、太さ、向き、唇弁の向き及び側裂片、蜜の量、花の色、ニオイに相当する精油成分とその日周性、開花時期などの形質は、送粉昆虫の形態や行動習性、出現時期と関連があると思われます。

虫媒花においては、送粉が円滑に行われ受粉率の高い個体は、受粉率の低い個体よりも生産する種子数が多いと考えられます。この事は、受精後、特に種子散布後の死亡率が等しい場合、自然選択が送粉昆虫に適した花を持つ個体に有利に働くことを意味しています。図8は個体群に働く選択圧を示す一般的な図ですが、この研究にあてはめて考えてみますと、図でaは花の変異、bは例えば受粉率で表わされる選択圧を表しています。安定した環境では、ある特定の送粉昆虫に適した花が選択され、Aのように安定化選択が働くことが多いと予想されます。もし何らかの原因である種の送粉昆虫が減少し、別の種が増加して送粉昆虫として機能するようになる

と、個体群の変異はその送粉昆虫によって変化する事があり得ます(図8B)。この事が花の構造の変化をもたらす、種分化を生じる原因となり得ます。即ち、一つの種内、もしくは近縁種間で‘送粉昆虫の違いによる生態型’(Anthecotype-NILSSON 1978, 1979)が存在していると考えられます。特に広い分布域を占めている種では、地域の昆虫相の違いに対応したこの‘送粉昆虫の違いによる生態型’と思われるものが種内に認められます。

図9は、口吻の長さなどの異なる2種もしくは2個体の蛾が存在した場合に、ランの距の長さなどの最適値がどのように変化するかを示した模式図です。2種の蛾の間の差異が少ない場合、中間の値(X_{12})を中心にした変異の方が有利になります(図9A-B)。一方、2種の蛾の間の差異が大きい場合(図9C)、中間的な変異 X_{12} は適応値を下げる結果になり、このような場合はどちらかの蛾にのみ適した変異(X_1 または X_2)が有利になります。この図は、昆虫の種類のニッチの重なり程種分化が容易に起こりやすく、ニッチの重なり程少ない種に対応した種分化が起こりにくい事を示しているでしょう。またこの事は、中型のヤガやシャクガに適應した生態型の分化は起こりやすく、スズメガに適應した生態型の分化は起こりにくい、一旦形成されると比較的安定である事を意味しているのではないのでしょうか。

ツレサギソウ属の送粉様式と送粉昆虫群の関係

ツレサギソウ属はタカネトンボでは甲虫により他の種では、鱗翅目によって送粉されています。鱗翅目を更にメイガ、中型のヤガとシャクガ及び大形のスズメガの3つのグループに分けてそれぞれで観察された送粉-形質複合群 *pollination syndromes* をまとめると表2のようになります。この表より送粉昆虫の知られていない種について送粉昆虫のグループを推定する事が出来ます。前に述べた‘送粉昆虫の違いによる生態型’の概念と、今述べた送粉-形質複合群を結びつけて考えますと、一

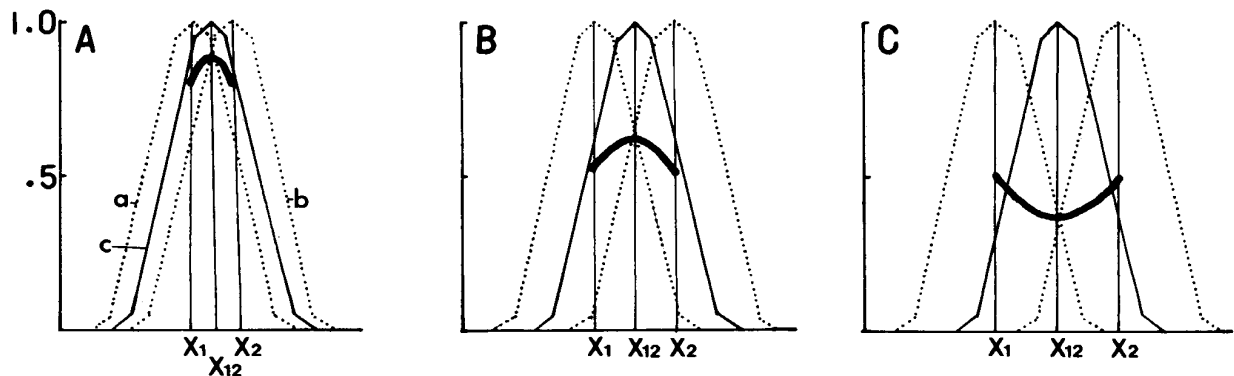


図9 2種の蛾が存在する場合のランの適応値の変化を示す模式図

A, 2種の蛾の形態などが似ている場合。B, 少し異なる場合。C, かなり異なる場合。X₁, X₂: 蛾の種1, 2に適したランの形態。X₁₂; X₁とX₂の中間の形態。a, b, c: X₁, X₂, X₁₂を平均値に持つ植物の個体群の分布。

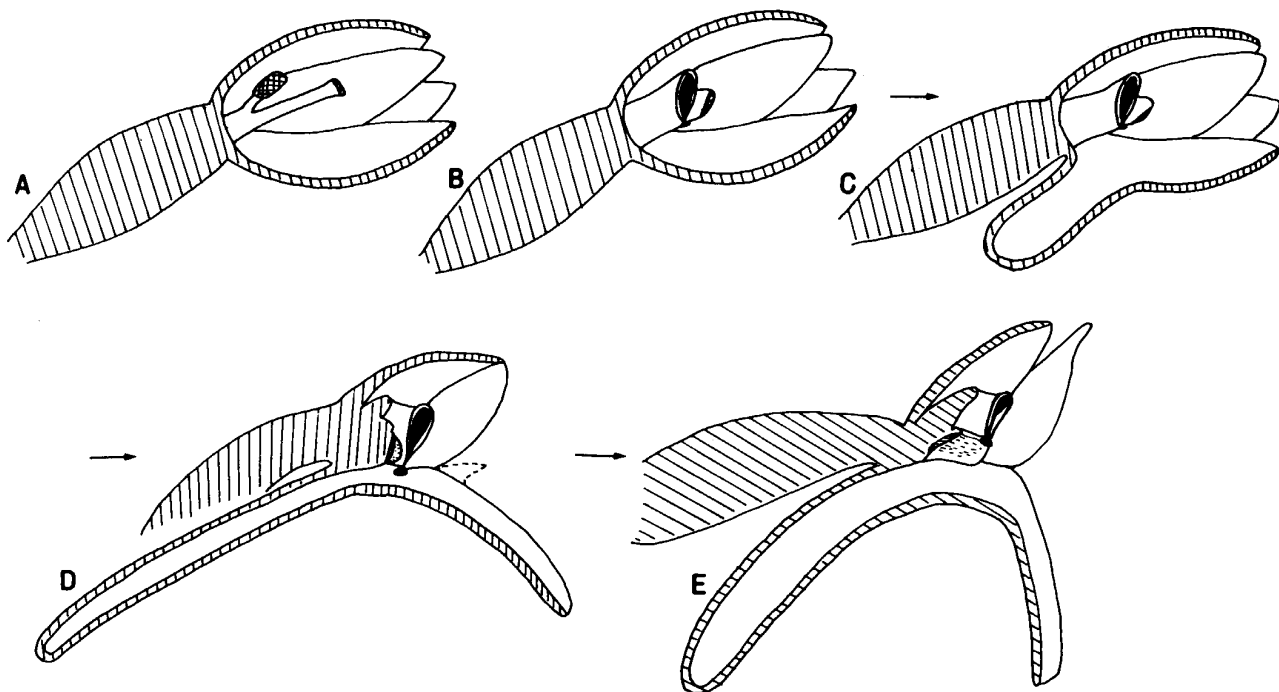


図10 ツレサギソウ属の距の変化と送粉様式の変化を示す模式図

A, 仮想的なランの先祖形。蕊柱、距が未発達で、唇弁が分化していない。B, 仮想的なツレサギソウ属の先祖形。蕊柱が形成されるが距が未発達。C, 短い距が発達する。D, 細長い距を持ち、唇弁はややそり返る。E, 唇弁は強くそり返り、葯隔は広がる。

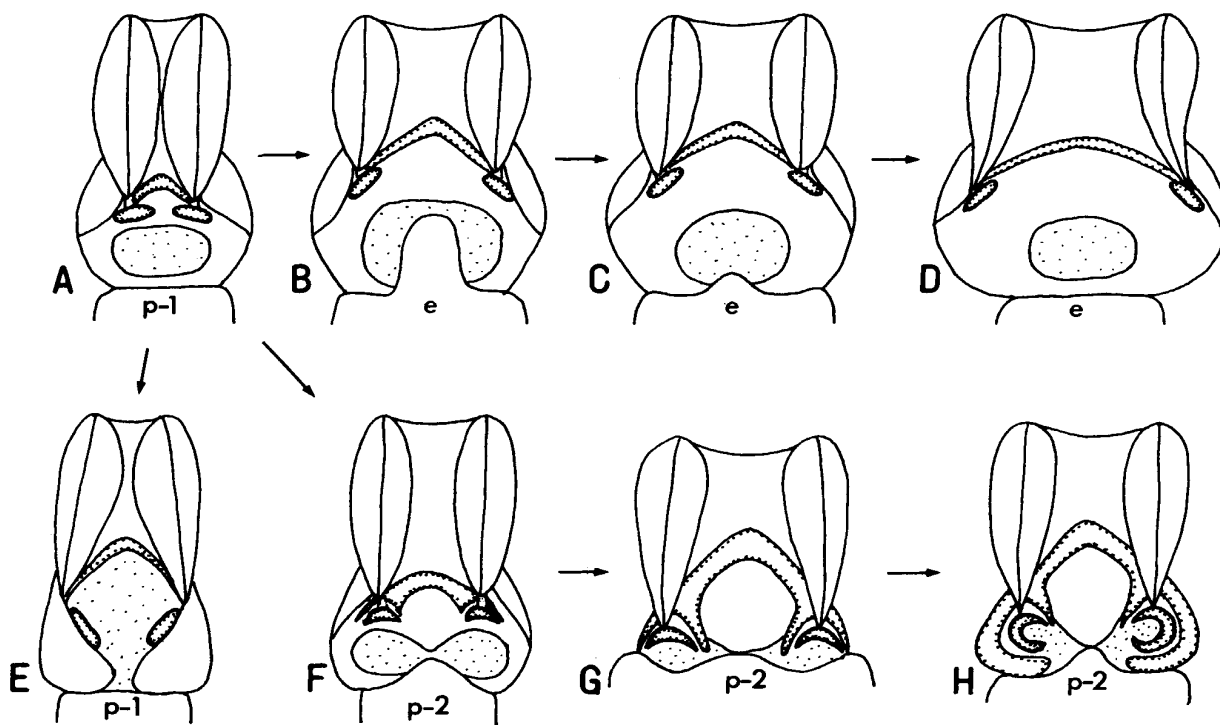


図11 3つの送粉様式間の変化の仕方を示す模式図

A, ムニンツレサギ, B, *P. obtusata*, C, イリオモテトンボソウ, D, ヤマサギソウ, E, ホソバノキソチドリ, F, イヌマムカゴ, G, トンボソウ, H, ヒロハノトンボソウ。

つの種内の変異あるいは近縁種間の進化についてより具体的に考察する事が出来ると思います。1例としてヤマサギソウ群をとりあげます。ヤマサギソウ群はe型の送粉様式をとる種群ですが、群内で花形が多様に分化しており、その変異は送粉昆虫によって引き起こされていると考えられます。今回の研究によりハシナガヤマサギソウではスズメガ、ハチジョウチドリでは中型のシャクガ、キノチドリ・ヤマサギソウでは中型のヤガが主な送粉昆虫になっていることが明らかになりました。他のまだ送粉昆虫の知られていないタカネサギソウ・マンシュウヤマサギソウ・マイサギソウなどでもその生育地に多い中

型のヤガ又はシャクガによって送粉が行われているものと予想できます。

ツレサギソウ属の送粉様式と進化

多くのラン研究者は、原始的なランは *Newwiedia* や ヤクシマラン属 *Apostasia* の含まれるヤクシマラン亜科の花に見られる様な6枚の花被が余り分化せず、距もない花をつけていたと仮定しています(図10A; ROLFE 1890, GARAY 1960, DRESSLER & DODSON 1960)。DRESSLER (1981) は最近、VOGEL (1959) の考えを採用してツレサギソウ属の含まれるチドリソウ連 Orchideae の祖先的

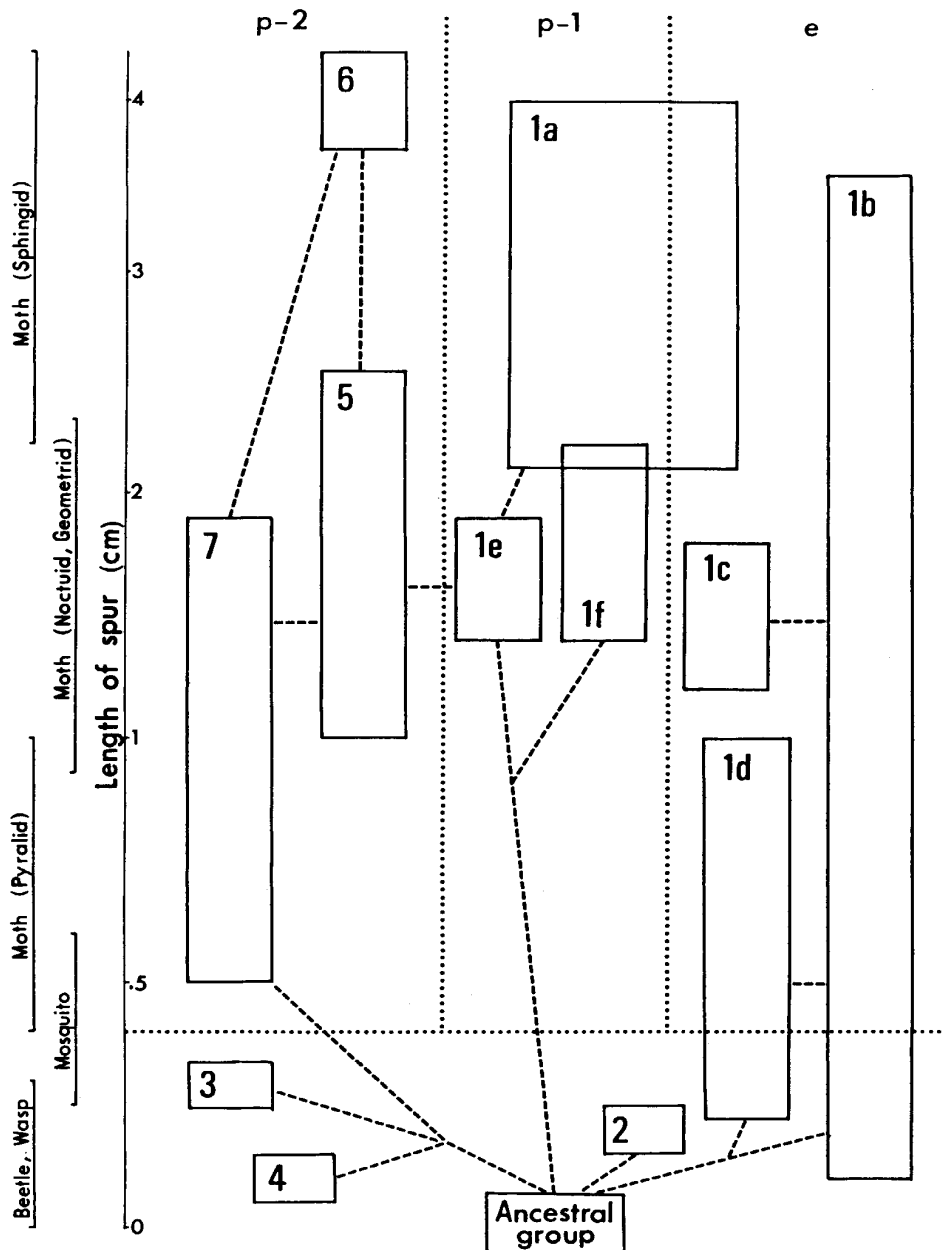


図12 送粉様式と送粉昆虫を考慮に入れて分類群の関係を想定した図

1-7, 現在, 提案中の7節. a-f, 同じく亜節. 1, ヤマサギソウ節. 1a, エゾチドリ亜節. 1b, ヤマサギソウ亜節. 1c, ジンバイソウ亜節. 1d, シロウマチドリ亜節. 1e, ムニンツレサギソウ節. 1f, ホソバノキノチドリ亜節. 2, タカネトンボ節. 3, ニイタカチドリ節. 4, イイヌマムカゴ節. 5, オオヤマサギソウ節. 6, ツレサギソウ節. 7, トンボソウ節.

な花は距のない未分化なものだったと仮定しています。私もこの説を採用し、ツレサギソウ属の祖先の花は、距がなく花被がほぼ同形で、くちばし体が殆んど未発達の状態だったと仮定します(図10B)。そうすると初期の送粉昆虫は花の上で花被の基部にたまった蜜をなめにくる小型の甲虫、下等なハチ、ハエの類ではなかったかと想像されます。そこで、唇弁の基部の蜜腺が距という形で発達するにつれ送粉昆虫がそれに伴い次第に限定されてきたと考えられます。距の短い間は口吻の短い昆虫(甲虫、下等なハチ、ハエなど)によって利用できた蜜は距が細く長くなるにつれ、口吻の細長い鱗翅目だけが利用できるようになったのだと考えられるのです(図10C-E)。このツレサギソウ属への進化の過程には鱗翅目昆虫のそれに先立つ爆発的な適応放散の過程があったものと考えられます。種数・個体数が多く、識別能力も高い鱗翅目昆虫を送粉の相手として特殊化する事は送粉昆虫としての安定性に欠ける小型の甲虫や下等なハチを相手に一般性のある花の形態を残しておく事より多分有利だったのだと考えられます。蝶に比べ蛾の方が個体数の多い事が、大部分のツレサギソウ属の種が夜行性の蛾を送粉昆虫としている事を説明していると思います。

先に述べた鱗翅目に適した3つの送粉様式の間関係はどうなっているのでしょうか。主に2つの方向が考えられます(図11)。原始的と考えられるのは葯隔が狭くくちばし体が余り発達していないp-1型です。多分距の入口の上部に位置した粘着体が昆虫の口吻や頭部に付着したものとされます。そのようなものから、一つは葯隔を広げる事により粘着体が口吻から複眼へ付着する方向への変化が考えられます(図11A-D)。多分、複眼へ花粉塊が付着する事は口吻を花へ挿入する際に起こる花粉のロスを減少させるのではないかと考えられます。もう一つの変化の方向として、p-1型よりp-2型、くちばし体の発達により粘着体を口吻へ効率的に巻きつかせる方向があったのではないかと考えられます(図11A, F-H)。

図12はツレサギソウ属内の大きなグループ(分類上の節・亜節)と送粉様式の関係を示したものです。図の縦軸は距の長さを表わしています。距の長さに対応する送粉昆虫を左側に載せていますが、距の長さが4mm以上が大体蛾による送粉を示しています。e型とp-1型に属する種は狭義のツレサギソウ属で形態的にもある程度まとまっています。2(タカネトンボ群)・6(ツレサギソウ群)・7(トンボソウ群)は蕊柱や唇弁の形態の特徴から以前よりツレサギソウ属より分離する事が提唱される事もある群ですが、タカネトンボ群(2)は小型の甲虫による送粉に適した群、トンボソウ群(7)は、小型又は中型のガによるp-2型の送粉様式に適した群である事が判明しました。ツレサギソウ群(6)は未確認ですが多分スズメガによるp-2型の送粉様式をとると予想できます。

オオヤマサギソウ群(5)は同じくp-2型に属し、1群よりも6・7群と共通点が多く見られます。ニイタカドリ群(3)とイイヌマムカゴ群(4)は、従来余り注意が払われていなかったグループですが、ニイタカドリでは蕊柱の特異な構造により自花受粉を行っており、イイヌマムカゴは未確認ですが、距が短いので多分鱗翅目以外の昆虫により送粉が行われていると予想されます。

一つの送粉様式より他の送粉様式への変化は、粘着体の形、葯隔の広さ、距の入口の中央部の障害物などの調和のとれた変化が必要と考えられ、一つの送粉様式の中での変化より起こりにくいと考えられます。近縁とみなされる種群では多くの場合、一つの送粉様式を保持したままで種分化が起こったと考えられます。しかし、異ったグループ間で同じ送粉様式をもつものがある場合それが平行進化の結果生じた可能性もあり、二者が単一の系統であると断定はできないと思います。

先にツレサギソウ属では距がない先祖から鱗翅目による送粉と関連して細長い距が発達してきたと仮定しました。鱗翅目の送粉に適したe型、p-1型、p-2型の3つの送粉様式が鱗翅目以外の昆虫による送粉から独立して進化してきたのか、あるいは一つの送粉様式(多分p-1型)から他の送粉様式(e型とp-2型)へ転換する事によって成立したのか2つの可能性があり、現実には両方も起っているように思えます。

例えばエゾチドリの群(1a)で送粉様式の転換が考えられます。エゾチドリの群は日本ではp-1型ですが、他の地域では図1に示した*P. chlorantha*のようにe型に属する種もあり、多分p-1型よりe型への転換が考えられます。ハシナガヤマサギソウの群(1b)の多くの種もe型の送粉様式をとりますが、エゾチドリの群とハシナガヤマサギソウの群とは葉形、葉の配列の仕方、花被片の形などの点で異っており直接の類縁は考えられません、それ故エゾチドリの群のe型の種とハシナガヤマサギソウの群のe型の種は、平行進化の結果生じたと考えられます。

同様の事がオオヤマサギソウの群(5)に関しても考えられます。オオヤマサギソウの群はトンボソウの群(7)と同じくp-2型の送粉様式をとりますが、オオヤマサギソウの群は、ムニンツレサギ(1e)のようなp-1型の種を経てきた可能性もあり、簡単にトンボソウの群に関連づけることは危険があります。

このように平行進化の可能性が残り各グループ間の系統はまだ詳しくは分かりませんが、別属とされる事もあるタカネトンボやトンボソウなどの形態的な特徴は、一つの昆虫のグループに対する特定の送粉様式と密接に関連しています。送粉昆虫の調査(特に距の短い種の送粉昆虫の調査)とツレサギソウ属のもつ諸形質の変化の方向を結びつける事により、種の進化についてより具体的

に事実関係を推定する事が可能になると思われます。

引用文献

- BERGSTÖM, G. 1982. Role of volatile chemicals in *Ophrys*-pollinator interactions. In J.B.Harborne (ed.), *Biochemical Aspects of Plant and Animal Coevolution*. 207-231. Academic Press, London.
- DARWIN, C. 1862. *Fertilization of orchids by insects*. John Murray, London.
- 1877. *Fertilization of orchids by insects*. 2nd ed. John Murray, London.
- DODSON, C.H. 1962. The importance of pollination in the evolution of the orchids of tropical America. *Amer. Orch. Soc. Bull.* **31**: 525-534, 641-649, 731-735.
- , R.L.Dressler, H.G.Hills, R.M.Adams & N.H.Williams. 1969. Biologically active compounds in orchid fragrances. *Science* **164**: 1243-1249.
- DRESSLER, R.L. 1981. *The Orchids: Natural history and classification*. Harvard Univ. Press, Massachusetts.
- & C.H.DODSON. 1960. Classification and phylogeny in the Orchidaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **47**: 25-68.
- GARAY, L.A. 1960. On the origin of the Orchidaceae. *Bot. Mus. Leafl. Harv. Univ.* **19**: 57-96.
- HEINRICH, B. & P.H.RAVEN. 1972. Energetics and pollination ecology. *Science* **176**: 597-602.
- KULLENBERG, B. 1956. On the scents and colors of *Ophrys* flowers and their specific pollinators among the aculeate Hymenoptera. *Svenska Bot. Tidsk.* **50**: 25-46.
- NILSSON, L.A. 1978. Pollination ecology and adaptation in *Platanthera chlorantha* (Orchidaceae). *Bot. Notiser* **131**: 35-51.
- 1979. Anthecological studies on the Lady's Slipper *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae). *Bot. Notiser* **132**: 329-347.
- PIJL, L. VAN DER & C.H.DODSON. 1966. *Orchid Flowers: Their pollination and evolution*. Univ. Miami Press, Florida.
- ROLFE, R.A. 1890. A morphological and systematic review of the Apostasiae. *J. Linn. Soc.* **25**: 211-243.
- SMITH, G.R. & G.E. SNOW. 1976. Pollination ecology of *Platanthera (Habenaria) ciliaris* and *P. blephariglottis* (Orchidaceae). *Bot. Gaz.* **137**: 133-140.
- STOUTAMIRE, W.P. 1974. Relationships of the purple-fringed orchids *Platanthera psycodes* and *P. grandiflora*. *Brittonia* **26**: 42-58.
- VOGEL, S. 1959. Organographie der Blüten Kapländischer Ophrydeen. *Akad. der Wiss. u. Lit. Mainz, Math.-Nat. Kl. Abhandl.* **6-7**: 268-532.