



ISSN 2185-9787

さやばね

ニューシリーズ

No. 38

June 2020

日本甲虫学会

SAYABANE N.S.

The Coleopterological Society of Japan

テンナンショウ属 2 種 (サトイモ科) に訪花する甲虫類

松本哲也¹⁾・千田喜博²⁾

¹⁾ 〒700-8530 岡山市北区津島中 3-1-1 岡山大学大学院環境生命科学研究科 (a.matsumotoi@s.okayama-u.ac.jp)

²⁾ 〒727-0301 庄原市比和町比和 1119-1 庄原市立比和自然科学博物館 (geostix666@gmail.com)

Assemblage of Beetles Visiting Inflorescences of Two *Arisaema* Species (Araceae)

Tetsuya K. MATSUMOTO and Yoshihiro SENDA

花に訪れる微小昆虫

固着性生物である植物は自由に配偶相手を探し回ることができないため、花粉を何らかの媒体に運搬させることで有性繁殖を行う (Barrett & Harder, 2017). 水や風などの物理的媒体を利用する植物も少なからず存在するが、全頭花植物の実に 85.7% は動物に送粉を依存している (Ollerton *et al.*, 2011). とりわけ昆虫による花粉媒介は、きわめて多様な植物種で認められる (菊沢, 1995). これまで送粉者として機能する昆虫としてハナバチやスズメガ、ハナアブといった比較的大型の分類群が広く注目を集めてきた一方で、アザミウマ (Fiala *et al.*, 2011), キノコバエ (Mochizuki & Kawakita, 2018), ハネカクシ (Luo *et al.*, 2018) といった、体長が 1 cm にも満たないような微小昆虫に送粉を依存する植物も知られている. しかし、その小ささゆえに野外で訪花行動を観察するのは困難であり (Glendinning, 1972; Tremblay & Ackerman, 2007), これまで定量的に訪花頻度を評価した研究は限られていた.

サトイモ科テンナンショウ属 *Arisaema* は雌雄偽異株性の多年生草本であり (邑田ら, 2018), 特殊な花序形態と送粉様式を持つ. トウモロコシ状の肉穂花序の上部には、棒状の匂いを放出する器官 (花序附属体) が存在し、それらの周囲を筒状の葉

(仏炎苞) が取り囲んでいる (Fig. 1A). 花序附属体から発せられる匂いには、広義のキノコバエ類 (キノコバエ科・クロバネキノコバエ科など) が誘引されることが知られている (Vogel & Martens, 2000). 訪花したキノコバエ類は、仏炎苞の内面や花序附属体の表面を覆うワックス (Vogel & Martens, 2000) に足を滑らせ、仏炎苞の底部へと落下する. 雄花序の場合、仏炎苞の底部には肉穂花序から放出された花粉が溜まっており、さらに出口となる小さな穴が存在するため、花粉を纏ったキノコバエ類は仏炎苞から脱出できる. 一方で、雌花序には脱出口が存在せず、訪花したキノコバエ類は柱頭に受粉した後に閉じ込められたまま死ぬ. したがって、雄花序の脱出口を塞げばすべての訪花昆虫を採取できるため (Barriault *et al.*, 2009; Tanaka *et al.*, 2013; Kakishima & Okuyama, 2018), テンナンショウ属の花序では微小昆虫の訪花頻度の定量的な評価が比較的容易である.

筆者らは、香川県南部に自生するテンナンショウ属 2 種、ユキモチソウ *Arisaema sikokianum* Franchet & Savatier (Fig. 1B) とアオテンナンショウ *A. tosaense* Makino (Fig. 1C) の訪花昆虫を網羅的に採取し、テンナンショウ属の花序にどのような微小昆虫が訪れるのかを定量評価した (Matsumoto *et al.*, 2019). その結果、ユキモチソウには非常に多くの



Fig. 1. テンナンショウ 2 種の花序形態。A, ユキモチソウ雄花序の縦断面；B, ユキモチソウの雄花序；C, アオテンナンショウの雄花序。Inflorescence morphology of the two examined *Arisaema* species. A, Vertical section of male *A. sikokianum* inflorescence; B, Inflorescence of *A. sikokianum* Franchet & Savatier; C, Inflorescence of *A. tosaense* Makino.

ショウジョウバエ科昆虫と甲虫類 (Fig. 2) が訪花していたのに対し、アオテンナンショウには主に糸角亜目昆虫 (双翅目) が訪花することが確認できた。本報では、両種に訪花していた甲虫相に注目しつつ、種間での送粉様式の違いについて解説したい。

テンナンショウ属 2 種の花序形態と訪花昆虫相

ユキモチソウは四国、紀伊半島、ならびに兵庫県の一部に産する日本固有種であり (邑田ら, 2018), 日本産テンナンショウ属の大部分を構成するマムシグサ節 section *Pistillata* (Engler) Nakai に所属する一方 (邑田ら, 2018), 属内でも極めて特殊化した花序形態を持つことで知られる。ユキモチソウの仏炎苞はスポンジ状に肥厚し、筒部内面は白色 (Fig. 1A) で外面は黒紫色である (Fig. 1B)。さらに仏炎苞腋部 (蓋の部分) は、内面が鮮やかな緑色で半透明の縦縞を伴い (Fig. 1B), 全体に赤紫色や黒紫色の斑点が散らばっている。花序附属体は上部が拳状に肥大し、全体に白色を帯びる (Fig. 1A, 1B)。九州に分布するキリシマテンナンショウ *A. sazensoo* Makino や中国産の *A. bockii* Engler も、仏炎苞が黒紫色で花序附属体が白色である点で本種にやや似ているが (邑田ら, 2018), 極端に肥大した花序附属体や仏炎苞の色調のコントラストにおいては、ユキモチソウの花序形態は他に類例がない (Mayo, 1986)。アオテンナンショウもまた日本固有種で、四国と本州・九州の一部に分布する (邑田ら, 2018)。花序全体が淡緑色で透明感を帯び、仏炎苞腋部が著しく長く伸長するのが本種の特徴である (Fig. 1C)。このような対照的な花序形態は、テンナンショウ属 2 種がそれぞれ異なる送粉者に適応していることを示唆している。

筆者らによる調査では、ユキモチソウにはキノコショウジョウバエ属 *Mycodrosophila* spp. ($n = 634$,

23.9%) と甲虫類 (主にハネカクシ科およびタマキノコムシ科) ($n = 932$, 35.2%) が大量に訪花していたのに対し、アオテンナンショウからは他の多くのテンナンショウ属植物 (Table 1) と同様に、キノコバエ科 ($n = 99$, 20.0%), ユスリカ科 ($n = 77$, 15.6%), クロバネキノコバエ科 ($n = 62$, 12.6%) などの糸角亜目の昆虫が採取された (Matsumoto *et al.*, 2019)。しかし、自生地ではユキモチソウが開花してから約 1 か月後にアオテンナンショウが咲き始めるため (Hayakawa *et al.*, 2010; Matsumoto *et al.*, 2019), 潜在

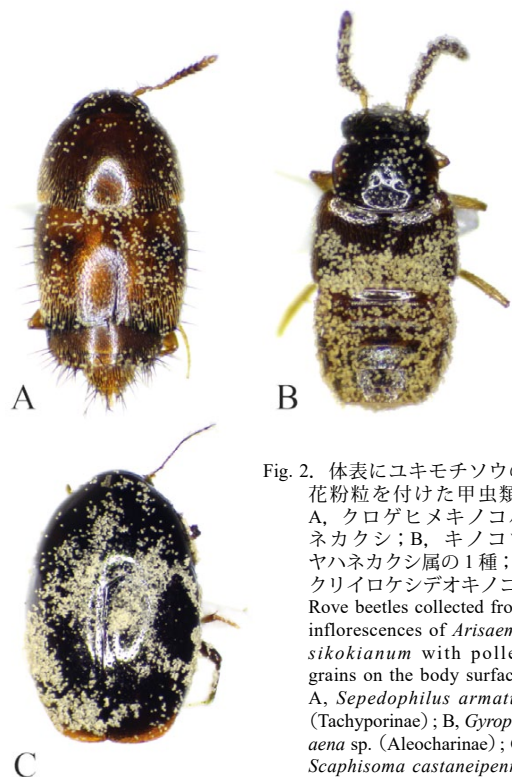


Fig. 2. 体表にユキモチソウの花粉粒を付けた甲虫類。A, クロゲヒメキノコハネカクシ; B, キノコツヤハネカクシ属の 1 種; C, クリイロケシデオキノコ。Rove beetles collected from inflorescences of *Arisaema sikokianum* with pollen grains on the body surface. A, *Sepedophilus armatus* (Tachyporinae); B, *Gyroph-aena* sp. (Aleocharinae); C, *Scaphisoma castaneipenne* (Scaphidiinae).

Table 1. 広義キノコバエ類の訪花が認められたテンナンショウ属植物. Detailed information about reported flower visitation by fungus gnats in the genus *Arisaema*.

Section 節	Species 種	Reference 出典
<i>Arisaema</i>	<i>A. costatum</i> (Wallich) Martius ex Schott	Vogel & Martens (2000)
ヒマヤテンナンショウ	<i>A. griffithii</i> Schott	Vogel & Martens (2000)
	<i>A. utile</i> Hooker filius ex Schott	Vogel & Martens (2000)
<i>Clavata</i>	<i>A. negishii</i> Makino	Sasakawa (1993)
アマミテンナンショウ	シマテンナンショウ	
	<i>A. heterocephalum</i> Koidzumi subsp. <i>majus</i> (Serizawa) J. Murata	Kakishima & Okuyama (2018)
	オオアマミテンナンショウ	
<i>Flagellarisaema</i>	<i>A. thunbergii</i> Blume subsp. <i>urashima</i> (H. Hara) H. Ohashi & J. Murata	Tanaka <i>et al.</i> (2013)
ウラシマソウ	ウラシマソウ	
<i>Nepenthoidea</i>	<i>A. nepenthoides</i> (Wallich) Martius ex Schott	Vogel & Martens (2000)
テンナンショウ		
<i>Sinarisaema</i>	<i>A. leschenaultii</i> Blume	Barnes (1935)
クルマバテンナンショウ	<i>A. consanguineum</i> Schott	Vogel & Martens (2000)
<i>Tenuipistillata</i>	<i>A. jacquemontii</i> Blume	Vogel & Martens (2000)
ムカシマムシグサ		
<i>Tortuosa</i>	<i>A. tortuosum</i> (Wallich) Schott	Vogel & Martens (2000)
インドマムシグサ		
<i>Pistillata</i>	<i>A. japonicum</i> Blume	Sueyoshi (2018)
マムシグサ	マムシグサ	末吉 (2018)
		Kakishima <i>et al.</i> (2019)
	<i>A. cucullatum</i> M. Hotta	Kakishima <i>et al.</i> (2020)
	ホロテンナンショウ	
	<i>A. kishidae</i> Nakai	Kakishima <i>et al.</i> (2020)
	キシダマムシグサ	
	<i>A. minus</i> (Serizawa) J. Murata	Yamazaki <i>et al.</i> (2004)
	ハリマムシグサ	山崎ら (2004)
	<i>A. serratum</i> (Thunberg) Schott s.l.	Sasakawa (1994a, b)
	カントウマムシグサ (広義)	Nishizawa <i>et al.</i> (2005)
	<i>A. peninsulae</i> Nakai	Ohara (2015)
	コウライテンナンショウ (キタマムシグサ)	大原 (2015)
	<i>A. tosaense</i> Makino	Matsumoto <i>et al.</i> (2019)
	アオテンナンショウ	
	<i>A. triphyllum</i> (Linnaeus) Schott	Barriault <i>et al.</i> (2009, 2010)
	<i>A. yamatense</i> Nakai	Sasakawa (1993)
	ムロウテンナンショウ	Kakishima <i>et al.</i> (2020)

的な昆虫相の季節変化 (Wakahama, 1962; Kurina & Grootaert, 2016) が見かけ上の訪花昆虫相の種間差をもたらした可能性もあった。そこで Matsumoto *et al.* (2019) は、アオテンナンショウと開花期が同調するユキモチソウ実験個体群を調査地内に設置し、訪花昆虫相を追加調査した。その結果、ユキモチソウの実験個体群でも野生個体群とほぼ同様の結果が得られた (Matsumoto *et al.*, 2019)。したがって、両種の対照的な訪花昆虫相は潜在的な昆虫相の

季節的变化によるものではなく、テンナンショウ側の送粉者の誘引様式の違いに起因することが証明された。さらに、徳島県と高知県のユキモチソウ集団においても、キノコショウジョウバエ属やハネカクシ科などが盛んに訪花することが報告されており (Kakishima *et al.*, 2019)、少なくともユキモチソウに関しては分布域の各地で主要送粉者がある程度共通していると考えられる。

以下に筆者らの調査によって、両種から得られ

た甲虫類を列記する。これらは全て香川県高松市塩江町の調査地から得られた。調査は、2017年4月16日から7月3日にかけて実施された。より詳細な情報は Matsumoto *et al.* (2019) を参照されたい。なお、甲虫類は全て筆頭著者(松本)が採取した。

リスト1: ユキモチソウから得られた甲虫類

List 1: Assemblage of beetles visiting inflorescences of
Arisaema sikokianum

オサムシ科 Carabidae

ヒメヒラタゴミシ属の1種 *Agonum* sp. 1 ex.

エンマムシ科 Histeridae

キノコアカマルエンマムシ *Notodoma fungorum*
Lewis 1 ex.

ムクゲキノコムシ科 Ptiliidae

ムクゲキノコムシの1種 *Acrotrichis* sp. 1 ex.

タマキノコムシ科 Leiodidae

(和名無し) *Pseudocolenis grandis* (Portevin) 3 exs.

(和名無し) *Pseudocolenis hilleri* Reitter 296 exs.

マルタマキノコムシ属の1種 *Agathidium* sp. 1 1 ex.

マルタマキノコムシ属の1種 *Agathidium* sp. 2 1 ex.

ヒゲブトチビシデムシ属の1種 *Colon* (*Myloechus*)
sp. 2♀♀

ハネカクシ科 Staphylinidae

クロモンヨツメシデムシモドキ *Trigonodemus lebioides* (Kraatz) 8 exs.

ケブカハラフトアリヅカムシ *Acetalius pilosus*
Besuchet 11♂♂

シャープキノコハネカクシ *Lordithon sharpianus*
(Scheerpeltz) 10 exs.

ニホンキノコハネカクシ *Lordithon japonicus* (Sharp)
3 exs.

チビクロモンキノコハネカクシ *Lordithon niponensis*
(Cameron, 1933) 18 exs.

クロゲヒメキノコハネカクシ *Sepedophilus armatus*
(Sharp) 124 exs.

ムクゲヒメキノコハネカクシ *Sepedophilus germanus*
(Sharp) 12 exs.

オオヒメキノコハネカクシ *Sepedophilus fimbriatus*
(Sharp) 8 exs.

ルイスヒメキノコハネカクシ *Sepedophilus lewisi*
(Cameron) 87 exs.

ヒメキノコハネカクシ *Sepedophilus tibialis* (Sharp)

5 exs.

フタモンヒメキノコハネカクシ *Sepedophilus wankowiczi* (Pandellé) 72 exs.

ニセヤマトマルクビハネカクシ *Tachinus obesus*
Weise 6 exs.

ハラモンムネクボハネカクシ *Bolitochara varipes*
Sharp 44 exs.

キノコツヤケシハネカクシ属の1種 *Phymatura* sp.
53 exs.

キノコツヤハネカクシ属の種 *Gyrophæna* spp. 989
exs.

【ノート】複数種(5~6種)が含まれると見られる
が、これらの詳細な検討は別の研究に譲りたい。

ヒメセスジデオキノコムシ *Ascapium apicale* Lewis
2 exs.

カメノコデオキノコムシ *Cyparium mikado* Achard 4
exs.

アカバデオキノコムシ *Episcaphium semirufum* Lewis
4 exs.

エグリデオキノコムシ *Scaphidium emarginatum*
Lewis 3 exs.

ヒメデオキノコムシ *Scaphidium femorale* Lewis 8
exs.

ヤマトデオキノコムシ *Scaphidium japonum* Reitter
3 exs.

ヘリアカデオキノコムシ *Scaphidium reitteri* Lewis
3 exs.

クリイロケシデオキノコムシ *Scaphisoma castaneipenne* Reitter 11 exs.

ツマキケシデオキノコムシ *Scaphisoma haemorrhoidale* Reitter 47 exs.

アカミケシデオキノコムシ *Scaphisoma rubrum*
Reitter 53 exs.

アカケシデオキノコムシ *Scaphisoma rufum* Achard 1 ex.

タイワンケシデオキノコムシ *Scaphisoma taiwanum*
Löbl 8 exs.

カワリホテイケシデオキノコムシ *Scaphobaecera variabilis* Löbl 4 exs.

ヒメコケムシ属の1種 *Euconnus* sp. 2 exs.

キバネナガハネカクシ *Megalinus suffusus* (Sharp) 1 ex.

サビハネカクシ *Ontholestes gracilis* (Sharp) 4 exs.

シャープホソコガシラハネカクシ *Gabrius sharpianus*
(Cameron) 1 ex.

ルリコガシラハネカクシ *Philonthus caeruleipennis*
(Mannerheim) 1 ex.

ヤマトオオメツヤムネハネカクシ *Indoquedius juno*
(Sharp) 2 exs.

コガネムシ科 Scarabaeidae
マツシタチャイロコガネ *Sericania (Fuscolineata) matusitai* Sawada 1♂.

タマキノコムシモドキ科 Clambidae
ツヤチビタマキノコムシモドキ? *Loricaster glaber* Portevin? 4 exs.

ヒゲブトコメツキ科 Throscidae
ナガヒゲブトコメツキ *Aulonothroscus longulus* (Weise) 1 ex.

オオキノコムシ科 Erotylidae
ホソチビオオキノコ *Triplax japonica* Crotch 3 exs.
ネアカチビオオキノコ *Tritoma (Rotitma) lewisiana* Nakane 2 exs.
クロチビオオキノコ *Tritoma (Tritoma) niponensis* (Lewis) 1 ex.

キスイムシ科 Cryptophagidae
ムネスジキスイ *Henotiderus centromaculatus* Reitter 1 ex.

ホソヒラタムシ科 Silvanidae
ヒメヒラタムシ *Uleiota arboreus* (Reitter) 1 ex.

ケシキスイ科 Nitidulinae
キノコヒラタケシキスイ *Physoronia explanata* Reitter 11 exs.
クロマルケシキスイ *Cyllodes ater* (Herbst) 10 exs.
ウスオビカケシキスイ *Pocadites dilatimanus* (Reitter) 1 ex.

ミジンムシ科 Corylophidae
マエキミジンムシ *Arthrolips oblonga* Matthews 8 exs.

ヒメマキムシ科 Latridiidae
Cartodere 属の1種 *Cartodere* sp. 1 ex.

コキノコムシ科 Mycetophagidae
クロコキノコムシ *Mycetophagus ater* (Reitter) 1 ex.
ヒレルコキノコムシ *Mycetophagus hillerianus* Reitter 1 ex.

ツツキノコムシ科 Ciidae
Octotemnus assimilis Kobayashi & Sota 1 ex.
アラゲツツキノコムシ *Acanthocis inonoti* Miyatake 2 exs.
オオシマフタツノツツキノコムシ *Neoennearthron hisamatsui* Miyatake 1 ex.

キノコムシダマシ科 Tetratomidae
モリモトヒメナガクチキ *Holostrophus (Holostrophus) morimotoi* Sasaji 1 ex.

アリモドキ科 Anthicidae
ヘリアアカアリモドキ *Anthicomorphus suturalis* Lewis 1 ex.
アカホソアリモドキ *Clavicollis fugiens* (Marseul) 2 exs.
コクビボソムシ *Macratia fluviatilis* Lewis 1 ex.

カミキリムシ科 Cerambycidae
ヒナルリハナカミキリ *Dinoptera minuta* (Gebler) 1 ex.

ハムシ科 Chrysomelidae
サンゲトビハムシ *Lipromima minuta* (Jacoby) 1 ex.

ヒゲナガゾウムシ科 Anthribidae
クロフヒゲナガゾウムシ *Tropideres roelofsi roelofsi* (Lewis) 1 ex.

ゾウムシ科 Curculionidae
ナカスジカレキゾウムシ *Acicnemis suturalis* Roelofs 1 ex.
カシワクチブトゾウムシ *Nothomylloceris griseus* (Roelofs) 1 ex.

リスト2: アオテンナンショウから得られた甲虫類
List 2: Assemblage of beetles visiting inflorescences of
Arisaema tosaense

オサムシ科 Carabidae
ルリヒラタゴミムシ *Dicranoncus femoralis* Chaudoir 1 ex.

タマキノコムシ科 Leiodidae
ヒゲブトチビシデムシ属の1種 *Colon (Myloechus)* sp. 2♀♀

ホタル科 Lampyridae
オバボタル *Lucidina biplagiata* (Motschulsky) 1 ex.

キスイムシ科 Cryptophagidae
ムネスジキスイ *Henotiderus centromaculatus* Reitter 1 ex.

ヒメマキムシ科 Latridiidae
ウスチャケシマキムシ *Corticara gibbosa* (Herbst) 1 ex.

上に示した通り、ユキモチソウにはタマキノコムシ科、ハネカクシ科のシリホソハネカクシ亜科、デオキノコムシ亜科、ヒゲブトハネカクシ亜科などが大量に訪花している。その他のグループの個体数は相対的には少ないが、オオキノコムシ科やコキノコムシ科、ケシキスイ科の一部といった菌食性の種が訪花している。

タマキノコムシ科は多様なグループであるが、今回得られたのはほぼ全て *Pseudocolenis hilleri* Reitter である。本種はキノコから採集できることが知られている (保科, 1999)。

ハネカクシ科のうち、シリホソハネカクシ亜科は多くの種がキノコから採集できることがよく知られている (Irmeler & Lipkow, 2018)。また、デオキノコムシ亜科も同様にキノコや菌類との関係が深い種が多い。今回多くの個体が得られたケシデオキノコムシ属 *Scaphisoma* の種は、落葉下から採取される場合も多いが、同様にキノコからもよく発見される (Irmeler & Lipkow, 2018)。最後にヒゲブトハネカクシ亜科である。本亜科は極めて多様なグループであるが、今回主に得られたのはムネクボハネカクシ属 *Bolithochara*、キノコツヤケシハネカクシ属 *Phymatura*、キノコツヤハネカクシ属 *Gyrophaga* の 3 属である。特にキノコツヤハネカクシ属は属レベルでは訪花が確認された甲虫の中で最も多くの個体数が得られた。これら 3 属の種はキノコに集まることが知られている (Horion, 1967; Irmeler & Lipkow, 2018)。ただし、キノコから発見されるハネカクシのすべてが菌食性とは限らない。たとえば、キノコハネカクシ属 *Lordithon* はキノコバエ科などの幼虫を捕食することが知られている (Campbell, 1982)。

アオテンナンショウから得られた甲虫類は、ユキモチソウに比べて種数・個体数ともに明らかに少ない。また、生態的な共通性を見出すことも困難である。いずれの種も森林の落葉下で発見されたり、森林内を飛翔している個体が発見されたりする種であることから、アオテンナンショウから得られたのは、偶然仏炎苞内に落下し、閉じ込められたためであると考えられる。

なお、訪花性のハネカクシとしてはハナムグリヨツメハネカクシ属 *Eusphalerum* がよく知られている (Luo *et al.*, 2018; Sayers *et al.*, 2019)。しかしながら、本属の種の訪花はユキモチソウ、アオテンナンショウとともに確認されなかった。このことは、テンナンショウ属 2 種の送粉様式が特殊であることを間接的に示している。

送粉者の誘引様式

上述のユキモチソウに訪花する甲虫類と同様に、キノコショウジョウバエ属も菌類の子実体を食べる菌食者である (Tuno, 1999; Takahashi *et al.*, 2005)。アオテンナンショウへ頻繁に訪花していたキノコバエ科の一種 *Mycetophila fungorum* (De Geer, 1776) もまた菌類の子実体から羽化してくることが報告されているが (Jakovlev, 2012)、ユキモチソウの野生・実験個体群からはわずか 3 個体しか採取されなかった (Matsumoto *et al.*, 2019)。このような選択的な送粉者の誘引は、どのようにして実現しているのだろうか。

Vogel & Martens (2000) は、ユキモチソウの花序からキノコに類似した匂いがすることから、肥大した花序附属体は子実体に擬態している可能性を指摘した。ユキモチソウの花香成分の化学分析では、実際に花序から真菌類 (コフキサルノコシカケやヒラタケ) の子実体の匂いに類似した揮発性物質が見つかった (Kakishima *et al.*, 2019)。菌食性・好茸性のショウジョウバエや甲虫がユキモチソウの訪花昆虫相を優占していることと併せると、ユキモチソウはキノコに擬態することで送粉者を誘引していると考えられる (Kakishima *et al.*, 2019; Matsumoto *et al.*, 2019)。対照的に、アオテンナンショウを含むテンナンショウ属 6 種からは、明らかに菌類とは異なる花香成分が検出されており (Kakishima *et al.*, 2019)、多くのテンナンショウ属植物はキノコ擬態以外の方法で送粉者を誘引することを暗示している。

テンナンショウ属では、これまでに少なくとも 20 種の花序からキノコバエ科・クロバネキノコバエ科が採取されており (Table 1、ただし採取された昆虫数が少ない例も含まれており、必ずしもキノコバエ類が送粉者とは限らない)、ユキモチソウのキノコ擬態はキノコバエ・クロバネキノコバエ媒から新しく進化したと考えられる (Kakishima *et al.*, 2019)。他方で、キノコバエ類に送粉を依存するテンナンショウ属植物では送粉者の訪花頻度が著しく低く (Barriault *et al.*, 2009; Matsumoto *et al.*, 2019)、充分な量の花粉が授粉されないために結実率が低下することが報告されている (Bierzychudek, 1982; Nishizawa *et al.*, 2005)。キノコ擬態によってユキモチソウに誘引される菌食性・好茸性昆虫の訪花頻度は、他のテンナンショウ属植物より遥かに高いことから (Kakishima *et al.*, 2019; Matsumoto *et al.*, 2019)、キノコバエ・クロバネキノコバエ媒から菌食性昆虫媒への送粉者シフトはユキモチソウの有性繁殖に非常に有利に働いていると考えられる。

送粉における微小昆虫の役割

キノコバエ類による送粉様式はこれまで被子植物 12 科から発見されているほか (Mochizuki & Kawakita, 2018; Guo *et al.*, 2019), 菌類に擬態してショウジョウバエ科に花粉を運搬させる植物もラン科から報告されている (Policha *et al.*, 2016; Suetsugu, 2018). 一方で, ハネカクシは様々な植物の花序から採取されているものの (Ervik *et al.*, 1999; Luo *et al.*, 2018; Sayers *et al.*, 2019), 送粉者として機能していた例はそれほど多くない (Sayers *et al.*, 2019). さらに, 著者らの知る限り菌食性・好茸性のハネカクシが盛んに訪花する例はこれまで報告されていない. Matsumoto *et al.* (2019) および Kakishima *et al.* (2019) では訪花昆虫の体表付着花粉の計数を行っていないため, ユキモチソウの有性繁殖に対する各訪花昆虫の相対的寄与は定量的には示されていないが, Matsumoto *et al.* (2019) で認められた非常に高い訪花頻度は, 菌食性・好茸性ハネカクシが少なからず送粉者として機能している可能性を示している.

ユキモチソウ以外にも, 微小昆虫に花粉を媒介させる様々な植物が報告されており, 甲虫に限っても次のようなものがある. バンレイシ科の低木 *Duguetina cadaverica* は, 菌類や腐肉の香りを放つ真紅の花を地表に咲かせ, *Pycnocnemus* 属のケシキスイの 1 種を誘引する (Teichert *et al.*, 2012). *Duguetina cadaverica* の特殊な花香成分の組成と花形態, ならびに *Pycnocnemus* 属にはスッポンタケの専食者が存在することから, 本種はスッポンタケの仲間に擬態してケシキスイを誘引すると考えられている (Teichert *et al.*, 2012). また, *Aphandora natalia* (ヤシ科) の花序からは様々な生物が防御物質として利用する化学成分が検出されている一方で, ヒメゾウムシの 1 種やヒゲブトハネカクシ亜科の *Amazoncharis* 属の数種が盛んに訪花することが報告されている (Ervik *et al.*, 1999). 原始的な被子植物であるマツバサ科シキミ属は, 多くの種がタマバエ媒であることが知られているが, *Illicium jiadifengpi*, *I. macranthum*, そして *I. simonsi* の 3 種は花で交尾を行うハナムグリハネカクシの仲間に送粉を依存している (Luo *et al.*, 2018).

このような特殊な送粉様式の発見には, 花香成分の化学分析などの高度な技術が寄与している一方で (Ervik *et al.*, 1999; Teichert *et al.*, 2012), 送粉者の記載分類や野外観察に基づく生活史の記録などの基礎情報も不可欠である. しかし, 送粉を担う微小昆虫では分類や生態に関する知見が不足していることも少なくない (Fiala *et al.*, 2011; Lim &

Raguso, 2017). 先行研究で示されてきた微小な送粉者とその誘引方法の多様性は, 微小昆虫の関与するまだ見ぬ送粉様式が数多く残されていることを示唆しており, その全貌を明らかにするためにも微小昆虫に関する基礎情報のさらなる蓄積が強く望まれる.

謝辞

本稿執筆の機会を与えてくださった本誌編集委員長の保科英人博士に厚くお礼申し上げます. 研究の過程において, 岡山大学大学院環境生命科学研究科の廣部宗教授と宮崎祐子准教授, 山田和弘氏, ならびに森林総合研究所の末吉昌宏主任研究員にご指導・ご協力いただいた. ここに記して御礼申し上げます.

引用文献

- Barnes, E., 1935. Some observation on the genus *Arisaema* on the Nilgiri hills, south India. *Journal of the Bombay Natural History Society*, (37): 630–639.
- Barrett, S. C. H. & L. D. Harder, 2017. The ecology of mating and its evolutionary consequences in seed plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, (48): 135–157.
- Barriault, I., D. Barabé, & M. Gibernau, 2010. Pollination ecology and reproductive success in Jack-in-the-pulpit (*Arisaema triphyllum*) in Québec (Canada). *Plant Biology*, (12): 161–171.
- Barriault, I., M. Gibernau, & D. Barabé, 2009. Flowering period, thermogenesis, and pattern of visiting insects in *Arisaema triphyllum* (Araceae) in Quebec. *Botany*, (87): 324–329.
- Bierzychudek, P., 1982. The demography of jack-in-the-pulpit, a forest perennial that changes sex. *Ecological Monograph*, (54): 335–351.
- Campbell, J. M., 1982. A revision of the genus *Lordithon* Thomson of North and Central America (Coleoptera: Staphylinidae). *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 119: 1–116.
- Ervik, F., L. Tollsten, & J. T. Knudsen, 1999. Floral scent chemistry and pollination ecology in phytelephantoid palms (Arecaceae). *Plant Systematics and Evolution*, (217): 279–297.
- Fiala, B., U. Meyer, R. Hashim, & U. Maschwitz, 2011. Pollination systems in pioneer trees of the genus *Macaranga* (Euphorbiaceae) in Malaysian rainforests. *Biological Journal of the Linnean Society*, (103): 935–953.
- Glendinning, D. R., 1972. Natural pollination of cocoa. *New Phytologist*, (71): 719–729.
- Guo, X., Z. Zhao, S.-S. Mar, D. Zhang, & R. M. K. Saunders, 2019. A symbiotic balancing act: arbuscular mycorrhizal specificity and specialist fungus gnat pollination in the mycoheterotrophic genus *Thismia* (Thismiaceae). *Annals of Botany*, (124): 331–342.
- Hayakawa, H., H. Hamachi, Y. Muramatsu, A. Hirata, Y. Minamiya, K. Matsuyama, K. Ito, J. Yokoyama, & T. Fukuda, 2010. Interspecific hybridization between *Arisaema sikokianum* and *A. tosaense* (Araceae) confirmed through nuclear and chloroplast DNA comparisons. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica*, (61): 57–63.
- Horion, A., 1967. Faunistik der mitteleuropäischen Käfer. Bd. XI: Staphylinidae, 3. Teil: Habrocerinae bis Aleocharinae (ohne Subtribus Athetae), 419 pp. Überlingen-Bodensee.

- 保科英人, 1999. 日本産タマキノコムシ科 *Pseudocolenis*, *Pseudoliodes* 両属の分類学的諸問題. 甲虫ニュース, (125) : 5-7.
- Irmeler U. & E. Lipkow, 2018. Associations between Staphylinidae and Fungi. pp. 138-140 In: Betz, O., U. Irmeler, & J. Klimaszewski (eds.), *Biology ofrove Beetles (Staphylinidae) : Life History, Evolution, Ecology and Distribution*. vi + 351 pp. Springer, Cham.
- Jakovlev, J., 2012. Fungal hosts of mycetophilids (Diptera: Sciaroidea excluding Sciaridae) : a review. *Mycology*, (3) : 11-23.
- Kakishima, S. & Y. Okuyama, 2018. Pollinator assemblages of *Arisaema heterocephalum* subsp. *majus* (Araceae), a critically endangered species endemic to Tokunoshima island, central Ryukus. *Bulletin of the National Museum of Nature and Science, Series B, Botany*, (44) : 173-179.
- Kakishima, S., M. Sueyoshi, & Y. Okuyama, 2020. Floral visitors of critically endangered *Arisaema cucullatum* (Araceae) endemic to Kinki region of Japan. *Bulletin of the National Museum of Nature and Science, Series B, Botany*, (46) : 47-53.
- Kakishima, S., N. Tuno, K. Hosaka, T. Okamoto, T. Ito, & Y. Okuyama, 2019. A specialized deceptive pollination system based on elaborate mushroom mimicry. *bioRxiv*. (doi: 10.1101/819136)
- 菊澤喜八郎, 1995. 植物の繁殖生態学. 蒼樹書房, 東京.
- Kurina, O. & P. Grootaert, 2016. Fungus gnats in the Botanical garden Jean Massart on the outskirts of Brussels: 52 new country records and a pictorial atlas of the genera (Diptera: Sciaroidea). *Belgian Journal of Entomology*, (44) : 1-34.
- Lim, G. S. & R. A. Raguso, 2017. Floral visitation, pollen removal and pollen transport of *Tacca cristata* Jack (Dioscoreaceae) by female ceratopogonid midges (Diptera: Ceratopogonidae). *International Journal of Plant Science*, (178) : 341-351.
- Luo, S.-X., L.-J. Zhang, S. Yuan, Z.-H. Ma, D.-X. Zhang, & S. S. Renner, 2018. The largest early-diverging angiosperm family is mostly pollinated by ovipositing insects and so are most surviving lineages of early angiosperms. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, (285) : Issue 1890.
- Matsumoto, T. K., Y. Miyazaki, M. Sueyoshi, Y. Senda, K. Yamada, & M. Hirobe, 2019. Pre-pollination barriers between two sympatric *Arisaema* species in northern Shikoku Island, Japan. *American Journal of Botany*, (106) : 1612-1621.
- Mayo, S., 1986. ARISAEMA SIKOKIANUM Araceae. *Curtis's Botanical Magazine*, (3) : 109-112.
- Mochizuki, K. & A. Kawakita, 2018. Pollination by fungus gnats and associated floral characteristics in five families of the Japanese flora. *Annals of Botany*, (121) : 651-663.
- 邑田 仁・大野順一・小林禎樹・東馬哲雄, 2018. 日本産ナンショウ属図鑑. 北隆館, 東京.
- Nishizawa, T., Y. Watano, E. Kinoshita, T. Kawahara, & K. Ueda, 2005. Pollen movement in a natural population of *Arisaema serratum* (Araceae), a plant with a pitfall-trap flower pollination system. *American Journal of Botany*, (92) : 1114-1123.
- 大原 雅, 2015. 植物生態学. 海游舎, 東京.
- Ollerton, J., R. Winfree, & S. Tarrant, 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, (120) : 321-326.
- Policha, T., A. Davis, M. Barnadas, B. T. M. Dentinger, R. A. Raguso, & B. A. Roy, 2016. Disentangling visual and olfactory signals in mushroom-mimicking *Dracula* orchids using realistic three-dimensional printed flowers. *New Phytologist*, (210) : 1058-1071.
- Sasakawa, M., 1993. Fungus gnats associated with flowers of the genus *Arisaema* (Araceae). Part 1. Mycetophilidae (Diptera). *Japanese Journal of Entomology*, (61) : 783-786.
- Sasakawa, M., 1994a. Fungus gnats associated with flowers of the genus *Arisaema* (Araceae). part 2. Keroplatidae and Mycetophilidae (Diptera). *Transactions of the Shikoku Entomological Society*, (20) : 293-306.
- Sasakawa, M., 1994b. Fungus gnats associated with flowers of the genus *Arisaema* (Araceae). part 3. Sciaridae (Diptera). *Japanese Journal of Entomology*, (62) : 667-681.
- Sayers, T. D., M. J. Steinbauer, & R. E. Miller, 2019. Visitor or vector? The extent of rove beetle (Coleoptera: Staphylinidae) pollination and floral interactions. *Arthropod-Plant Interactions*, (13) : 685-701.
- Suetsugu, K., 2018. Achlorophyllous orchid can utilize fungi not only for nutritional demands but also pollinator attraction. *Ecology*, (99) : 1498-1500.
- 末吉昌宏, 2018. シイタケ栽培地の森林植生がキノコバエ類(双翅目)群集に及ぼす影響. 昆虫(ニューシリーズ), (21) : 85-100.
- Takahashi, K. H., N. Tuno, & T. Kagaya, 2005. Abundance of mycophagous arthropods on different fungal species in relation to resource abundance at different spatial scales. *European Journal of Entomology*, (102) : 39-46.
- Tanaka, N., M. Sasakawa, & J. Murata, 2013. Pollinators of *Arisaema thunbergii* subsp. *urashima* (Araceae) in Japan. *Bulletin of the National Museum of Nature and Science, Series B, Botany*, (39) : 21-24.
- Teichert, H., S. Dötterl, D. Frame, A. Kirejtshuk, & G. Gottsberger, 2012. A novel pollination mode, saprocanthrophily, in *Duguetia cadaverica* (Annonaceae) : a stinkhorn (Phallales) flower mimic. *Flora*, (207) : 522-529.
- Tremblay, R. L. & J. D. Ackerman, 2007. Floral color patterns in a tropical orchid: Are they associated with reproductive success? *Plant Species Biology*, (22) : 95-105.
- Tuno, N., 1999. Insect feeding on spores of a bracket fungus, *Elfvigia appalata* (Pers.) Karst. (Ganodermataceae, Aphyllophorales). *Ecological Research*, (14) : 97-103.
- Vogel, S. & J. Martens, 2000. A survey of the function of the lethal kettle traps of *Arisaema* (Araceae), with records of pollinating fungus gnats from Nepal. *Botanical Journal of the Linnean Society*, (133) : 61-100.
- Wakahama, K., 1962. Studies on the seasonal variation of population structure in *Drosophila*, II. The effect of altitude on seasonal activity of *Drosophila*, with a note on the monthly numerical variation of species. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, VI, Zoology*, (15) : 65-73.
- 山崎俊哉, 丸井英幹, 梅原 徹, 黒崎史平, 小林禎樹, 2004. 絶滅危惧種ハリマムシグサ (*Arisaema minus* (Serizawa) J. Murata) の保全対策としての移植事業 II : モニタリングと管理. 保全生態学研究, (9) : 183-192.

(2020年4月16日受領, 2020年5月5日受理)

昆虫学研究器具は「志賀昆虫」へ

日本ではじめて出来たステンレス製有頭昆虫針 00, 0, 1, 2, 3, 4, 5, 6号, 有頭ダブル針も出来ました。その他, 採集, 製作器具一切豊富に取り揃えております。

〒142-0051

東京都品川区平塚2丁目5番8号

郵便振替 00130-4-21129

電話 (03) 5858-6401 (ムシは一番)

FAX (03) 3784-6464

(カタログ贈呈) (株) 志賀昆虫普及社