

隱藏在草海桐果實與花中的秘密

クサトベラの果実と花に隠された秘密

◎圖、文/琉球大學理學部海洋自然科學科生物・傳田哲郎 (denda@sei.u-ryukyu.ac.jp)

當課堂上問起琉球大學的學生：「你比較喜歡的是植物？還是動物？」大多數學生都毫不猶豫的回答「動物」，真是令人感到遺憾！對植物有興趣的學生幾近瀕臨滅絕了。植物不容易討人喜歡的最大原因，可能是因為植物不會移動。確實，植物無法跳來跳去，但這只是我們沒有去觀察與注意而已，植物的移動是屬於跨世代的移動方式，進一步來說，就是透過種子和果實進行移動。本篇文章主要介紹的草海桐(*Scaevola taccada*)，所產生的果實是具有長距離散佈能力的植物。屬於常綠性灌木的草海桐，是典型的海岸植物，從琉球群島一路往南分布至臺灣、菲律賓、婆羅洲、南太平洋、澳洲等地，是一普遍可見的物種，其英文名為Fan-flower，意指花冠的上半部裂開有如葵扇狀的白色花朵，是令人印象深刻的植物(圖1)。

交給潮流

草海桐屬植物在全世界約有130種，澳洲是該屬植物的起源地，也是該類群的多樣性中心，僅有三分之一約40個物種分布在澳洲以外的地區。日本與臺灣海岸常見的草海桐廣見於太平洋與印度洋的熱帶、亞熱帶地區；除了本種外，另一種果實成熟為黑色的*S. plumieri*，分布則涵蓋熱帶美洲與非洲，與草海桐並列為本屬最為廣泛分布的兩個種。

對許多陸地植物而言，遼闊的海洋是種子傳播最大的障礙，但是草海桐能夠橫越大海進行長距離傳播的能耐是甚麼呢？試著用手指

琉球大学で生物学を学ぶ学生に「植物と動物のどちらが好き？」と聞くと、多くは迷わず「動物！」と答えるだろう。残念なことに、植物に興味を持つ学生は絶滅の危機に瀕している。不人気の最大の理由は、植物が動かないことにあるようだ。確かに植物は跳んだり跳ねたりしない。しかし、我々が気づかないだけで、植物は世代を超えてダイナミックに動いている。わかりやすい例が、種子や果実による分散である。今回紹介するクサトベラ(クサトベラ科)も、果実が長距離分散能力を持つ植物として知られている。クサトベラは海岸域に生育する常緑低木で、琉球列島の島々では極めて普通に見ることができる。英語で Fan-flower と呼ばれるように、花冠の上半分を切り落としたような、扇形の白くて可愛い花が印象的な植物である(図1)。



圖1、草海桐裂成扇狀的花朵
図1、特徴的な形が印象的なクサトベラの花

頭把果實捏碎，馬上可以知道答案。草海桐外層柔軟多汁的白色果肉(圖2A)下方包覆著一個堅硬的木栓層(圖2B)，這木栓層是為了能讓種子漂浮在水面上，具有浮力的功能。

筆者的研究團隊曾進行一個簡單的實驗，把草海桐的果實浸泡在海水中超過3個月，果實也不會下沉。果實的木栓層內側還有相當堅硬的種皮，可以防阻海水進入，保護胚珠不受鹽分的損害而影響發芽，因此生長在海岸邊的草海桐，利用海流進行種子的傳播是非常理想的機制。沙灘上的馬鞍藤、黃槿等物種也是典型的海漂傳播植物，利用海流讓種子傳播得更遠、更廣。

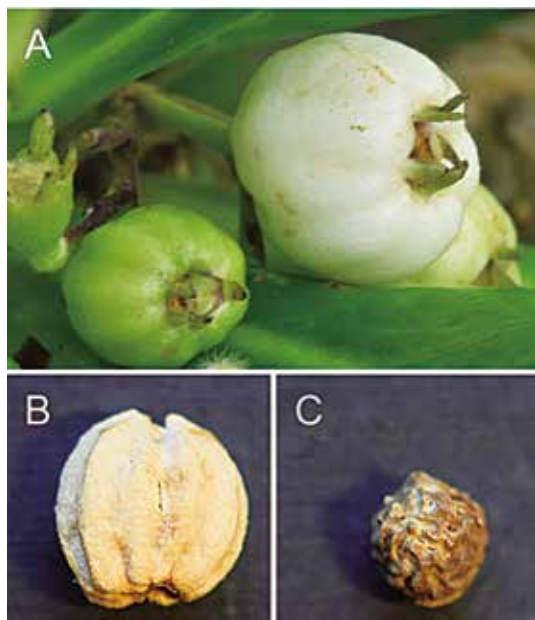


圖2、草海桐的果實。(A)果實成熟由綠轉為白色。(B)移除果肉後具有木栓層的草海桐種子(C型)。(C)不具木栓層保護的種子(NC型)

圖2、果實(A)と果肉を除去した状態(B, C)

潮の流れに身をまかせ

クサトベラ属には約 130 種が含まれる。多様性の中心はオーストラリアだが、約 40 種がそれ以外の地域に分布する。クサトベラは後者で、日本や台湾を含む、太平洋とインド洋の熱帯・亜熱帯海岸域に広く分布する。クサトベラ属でこれほど広い分布域を持つのは、本種を除くと、熱帯アメリカ・アフリカなどに分布する *Scaevola plumieri* のみである。

多くの陸上植物にとって海は分布拡大の障壁となるが、分布の広さを見てもわかるように、クサトベラは海を越えて長距離を移動することができる。ではどうやって海を越えるのだろうか？果実を指で潰してみると、その答えがすぐわかる。クサトベラの白い果実は柔らかかそうに見えるが(図2A)、果肉は比較的薄く、すぐ内側に硬いコルク質の層が隠れている(図2B)。このコルク層が、海水に浮くための“浮き”の役割を果たしている。我々がおこなった実験では、三ヶ月間海水に浸けておいても果実が沈むことはなかった。また、コルク層の内側にある硬い種皮は海水の侵入を防ぎ、有害な塩分から胚珠を保護している。本種が波の影響を受ける海岸に生育することも、果実が海流で運ばれるのに都合がよい。グンバイヒルガオ(ヒルガオ科)やオオハマボウ(アオイ科)などと同じように、クサトベラは典型的な海流散布植物なのだ。海流を利用した種子散布によって、広大な分布域を獲得してきたのである。

草海桐的兩型果實

日本的京都大學榮村奈緒子博士發現草海桐的果實具有兩種型態，筆者與之合作進行相關研究後，於2014年共同發表研究結果(Emura *et al.* 2014)。多數草海桐的果實捏碎多汁的果肉後，馬上就會接觸到堅硬的木栓層；但其中少數族群，有些果實輕輕一捏，內部很容易就碎掉，當然並不是突然加強壓力，而是原本果肉內側該有的木栓層消失了，只剩下種子(圖2C)。同時具有果肉與木栓層的草海桐果實是過去所有文獻上所記載的類型(稱為C型)，本研究調查發現了僅有果肉而沒有木栓層的另一型果實(稱為NC型)。NC型果實因為沒有木栓層，因此無法長時間漂浮於水面，除去外層果肉後的種子，浸泡在海水後很快就下沉了。

失去漂浮能力的NC型果實，其種子是如何被傳播的呢？量測NC型的果實，其果肉的比例高於C型果實，因此可以吸引食果性鳥類吃食，藉以進行傳播；草海桐種子直徑約4 mm，如綠繡眼般的小型鳥類都有可能吞食，鳥類吃了之後會與糞便一起排泄出來進而傳播，因此推測此一NC型的果實是由鳥類來進行傳播的。

而C型或NC型果實是存在個體差異的，野外調查中也發現兩類型族群也有混生現象。例如：臺灣澎湖群島的山水沙灘，所調查的50株草海桐，其中47個體是C型，3個體是NC型；另外也在琉球群島、小笠原群島等10處島嶼對不同族群進行調查和紀錄，兩種型態果實也呈現不同比例。將草海桐生長地區分為懸崖峭壁、礁岩以及沙灘等3種微生育

浮かない果実

ところが最近、榮村奈緒子博士(京都大学)によってクサトベラの果実に二型があることが報告された(Emura *et al.* 2014)。通常はクサトベラの果実を潰しても、すぐに硬いコルク層に行き当たる。しかし、軽くつまんだだけで中まで簡単に潰れてしまう果実があるというのだ。もちろん、彼女の握力が急に強くなったわけではない。果肉の内側に本来あるべきコルク層が消失し、種子しかないのである(図2C)。すなわち、果肉とコルク層を持つ通常の果実(C型)の他に、果肉しかない果実(NC型)が存在するのである。NC型の果実はコルク層を持たないため、長期間海水に浮遊することはできない。果肉を除去した後に残った種子は、海水に浸けたとたんに沈んでしまう。

海水浮遊能力を失ったNC型の果実は、いったいどのようにして分散されるのだろうか？NC型の果実はC型よりも多くの果肉を持っていることから、果実食の鳥にとって、より魅力的な餌資源であると考えられている。クサトベラの種子は直径が4 mm程度なので、メジロのような小型の鳥でも飲み込むことが可能だそう。NC型の果実は、鳥に食べられた後に糞と共に排出されることで散布される、鳥散布果実なのである。

C型とNC型のどちらの果実を持つかは個体によって決まっているが、集団内には両者が入り混じって出現する。例えば台湾の澎湖諸島山水沙灘で調べたクサトベラ50個体のうち、47個体はC型、3個体はNC型であった。両型の出現頻度は環境によって異なり、C型は砂浜などに、NC型は海岸に沿った隆起石灰岩の崖上などに多く出現する(図3)。榮村博士は、C

地，並將果實型態資料加入分析，得知兩類型果實出現的頻度會依微環境而有所不同。

沙灘上的環境，以C型果實的植株較多；而在隆起的珊瑚礁岩地區，比較容易發現NC型果實(圖3)。榮村博士推測C型與NC型傳播方式的不同，主要是因為受到環境所在的影響，因為海濱隆起的珊瑚礁岩或者高聳的懸崖地形，海浪不容易到達，因此海流不是草海桐果實主要的傳播方式，鳥類才是果實真正的傳播者，因此在這樣的環境下，NC型果實的個體適應性變得比較高，出現頻度也會增加。相反地，容易受到海浪潮水影響的沙灘地形，具有C型果實的草海桐傳播的適應性較高，因此得以繁衍生長。雖然目前對此推論的結果尚未獲得科學實驗與數據的證實，未來可以進一步持續研究。

特有種與傳說

草海桐是在太平洋西岸與印度洋地區的廣泛分布物種，其近親是生長在南太平洋群島與新喀里多尼亞山區的一個特有種，其果實是由鳥類來進行傳播。因此假設海流將無數的草海桐果實送上沙灘，而其中出現了NC型果實並順利成長繁殖，透過鳥類的散佈再將這樣的植物送往島嶼內陸，因此得以在島嶼內陸山區形成一個獨立的族群。內陸與海岸族群長久隔離之後，內陸的族群因此得分化成一特有種，所以有著“南太平洋諸島與新喀里多尼亞的特有種是從草海桐各自獨立衍生出來的”這樣的假設與推想，我們推測分布於新喀里多尼亞的特有種，是由草海桐衍生出來的，而在南太平洋諸島則是因為串連的踏腳石效應(steping-stones effect)移動到東邊而產生新的特有種。

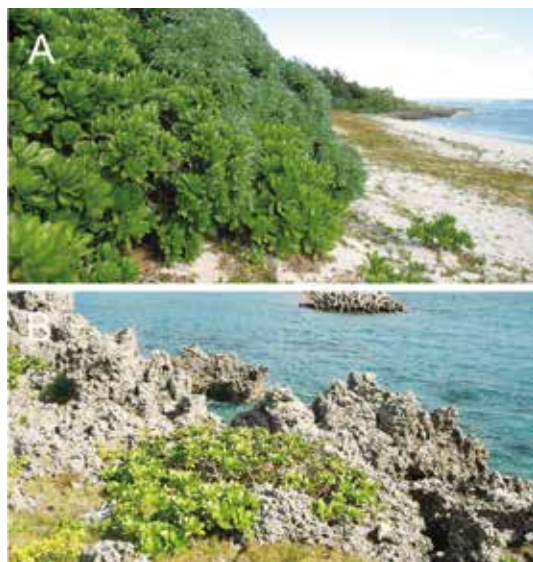


圖3、不同生育地的草海桐。(A)沙灘上的草海桐。(B)珊瑚礁岩上的草海桐

図3、砂浜(A)と隆起石灰岩上(B)の生育環境

型とNC型の散布様式の違いが、生育環境による出現頻度の違いに影響していると推定している。波が容易に届かない隆起石灰岩の崖上では、海流ではなく鳥が主要な種子散布者と考えられる。このような環境下ではNC型の果実を持つ個体の適応度が高くなり、出現頻度が高くなる。これとは逆に、波の影響を受けやすい砂浜ではC型の果実を持つ個体の適応度が高くなる。この仮説の真偽についてはまだ明らかにはなっていない。今後の研究成果が楽しみである。

固有種の生みの親?

クサトベラ科の中ではめずらしく、クサトベラ属はオーストラリアの外に分布を広げた属である。クサトベラ属の起源はオーストラリアだが、分子系統解析の結果、少なくとも6つの異なる系統が大陸外に分布を拡大したことがわかってい

在夏威夷群島，草海桐屬植物有10個種，其中9個是特有種。對於夏威夷多樣性的特有種起源有許多的爭議與討論，有些學者認為是單一次的拓殖所繁衍，有些認為是3~4次事件所分化出來的(Howarth *et al.* 2003)。關於草海桐特有種的形成與其特殊的花形，在島嶼上編織出這樣一個神話故事。夏威夷的火山女神愛上了村落裡的一位年輕男子，兩人相當親密並且到處遊玩，然而有一天年輕人想要回到以前戀人身邊，震怒的火神點燃火山燒起熔岩，把男子逼到山頭，眾神憐憫他便把他變成山區的草海桐；心神不寧的火神又順著火山熔岩流追其女友直到海邊，不忍心的眾神又將該女子變成海邊的草海桐，這對戀人被迫分離從與永別，思念的心如同所開的花一樣被撕裂著。這個傳說巧妙的編織出花的特徵，也暗示了夏威夷草海桐物種的特有性。傳說故事使人印象深刻，姑且不論傳說的真實度，但草海桐花朵隱藏著一個巧妙的機制，不僅可以節省花粉，而且還確保授粉的成功性。

隱藏的授粉機制

在草海桐已經開放的扇形花冠基部，茶色線渣狀的雄蕊附著其上(圖1)。雄蕊在花朵開放時就已經枯萎，而且重要的是找不到花粉，到底花粉跑到哪裡去呢？將時間往前，打開未開放的花苞，可見新鮮的5個雄蕊圍繞著雌蕊(圖4A)，挑出再更略為成熟的花苞，雄蕊伸長比雌蕊位置高，此時，雄蕊的花藥已經成熟，向著內側釋出花粉粒；雌蕊的頂端有著“花粉杯(indusium)”之稱的杯狀構造，隨著雌蕊的伸長，花粉在花粉杯中形成了集聚的結構(圖4B)，在花朵開放之前，完成任務的雄蕊

る(Howarth *et al.* 2003)。このうちの1つの系統に、クサトベラとその近縁種が含まれる。クサトベラが広い分布域を持つのに対し、残りの近縁種は南太平洋の島々やニューカレドニアの山地に生育する固有種である。また、これら近縁種は鳥散布型の果実を持つことが知られている。これらを考え合わせると、クサトベラと近縁種の関係について次のような仮説が頭に浮かぶ。海流散布によって島に侵入したクサトベラの中に、NC型の果実を持つ個体が出現した。NC型の果実が鳥によって内陸に運ばれ、そこで集団を形成した。内陸と海岸で集団間の隔離が進み、やがて内陸の集団はそれぞれの島の固有種へと分化していった。すなわち、“南太平洋の島々やニューカレドニアの固有種はクサトベラからそれぞれ独立に派生した”というアイデアであるが、分子系統解析の結果は必ずしもこの仮説を支持しないようである。現時点では、“ニューカレドニアでクサトベラから派生した固有種が、南太平洋の島々を飛び石伝いに東へ移動しながら新たな固有種を生み出していった”と推定されている。

もう一つの秘密

ハワイにはクサトベラの花にまつわる伝説がある。ある時、見知らぬ旅の女(火の女神ペレ)が村を訪れ、村の若者に恋をした。二人はしばらくの間仲良く遊んでいたが、やがて若者は昔の恋人の元へと帰ってしまった。怒り狂ったペレは彼を山に追い詰めたが、他の神々が哀れに思い、若者を山の *Scaevola*(ハワイ固有種)に変えてしまった。動揺したペレは山を下って若者の恋人を海岸へと追っていったが、今度は神々が彼女を海の *Scaevola*(クサトベラ)に変えてしまっ



圖4、草海桐花苞中的雌、雄蕊。(A)5枚雄蕊圍繞著雌蕊。(B)伸長的雄蕊，花粉粒已經成熟掉入中間的花粉杯上。(C)開放後的雄蕊逐漸枯萎

圖4、クサトベラの蕾の内部

逐漸枯萎(圖4C)，花粉杯的入口也會關閉，因此花粉就被包覆在雌蕊的頂端迎接開花。開花後花粉杯底部的柱頭開始成長，之後花粉一點一點的被擠到外面，被擠出去的花粉剛好附著在前來吸蜜的蜜蜂背上，而運送到別的花朵上；花粉被移走後雌蕊的柱頭就露出來，這時則可接受由其他花朵運而送來的花粉。

不論刮風或下雨，或者對於偷吃花粉的動物來訪，將花粉藏於花粉杯中的方式可以不僅可以達到保護的效果；又花粉與柱頭配置於同一處，讓訪花的昆蟲也能利用這狹窄的空間，進行授粉動作與花粉的交換(圖5)，如此一來，不只能確實受粉，同時也能夠節省花粉的量。對草海桐而言，可說是一石兩鳥的巧妙構造，有如被切開的奇妙花形，也是為了此一特殊機制的緣故吧！

た。それ以来二人は引き離されたまま、お互いを恋しく思いながら、半分に引き裂かれたような形の花を咲かせるようになった。

ハワイの伝説は、*Scaevola*の花の特徴を巧に織り込んで創られている。同時にこの伝説は、クサトベラとハワイ固有種の間を暗示しているかのようでもあるが、分子系統解析の結果から両者の間に直接の類縁関係は無いことが明らかとなっている。それはさておき、ロマンチックな伝説を持つクサトベラの花に、花粉を節約して確実に受粉するための巧妙な仕掛けが隠されていることを御存知だろうか？

クサトベラの花を見ると、扇型をした花冠の付け根付近に、茶色い糸くずのような雄しべが付いている(図1)。雄しべは花が開いたときには萎れていて、肝心の花粉が見当たらない。いったい花粉はどこへ行ったのだろうか？ヒントはつぼみの中にある。若い蕾を開いてみると、5本の雄しべに囲まれた雌しべが見える(図4A)。もう少し成長した蕾の中では、雌しべより長く伸びた雄しべの葯から、内側に向かって花粉が放出されている。雌しべの先端には“花粉杯(indusium)”と呼ばれる杯型の構造があり、雌しべが伸びるにつれて花粉が花粉杯の中に集められる仕組みになっている(図4B)。開花直前になると、役目を終えた雄しべは萎れてしまう(図4C)。やがて花粉杯の入口は閉じ、花粉が雌しべの先端に閉じ込められた状態で開花を迎える。開花後すぐに花粉杯の底にある柱頭が成長を開始し、それにもなると花粉が少しずつ外に押し出される。押し出された花粉は吸蜜に訪れたハチの背中に付着し、別の花へと運ばれる。花粉がすべて無くなると柱頭が顔を出し、今度は他の花から運ば

植物的魅力

記得剛從榮村博士那裡聽到草海桐果實的新發現時，實在是嚇了一大跳。身邊如此常見接近的植物，還有這樣的秘密隱藏著，想必還有其他更多的秘密未被發掘；因為花的美而喜歡拈花惹草，親近植物的人應該也很多，我個人也是如此，但如果疏忽這樣的觀察真是太可惜了。跨越海洋旅行千里而來的果實，與昆蟲共同進化而形成巧妙的花朵構造，如果能緩下腳步仔細觀察，看似安靜的植物，可以看見其巧妙之處及強韌的生命力；每當看到海岸的草海桐時，心裡都會產生這樣的想法，若能察覺這些植物的細節，植物變顯得更加迷人、更有魅力。⊗



圖5、蜜蜂背部是花粉進行交換之處

図5、ハチの背中が花粉の受け渡し場所になる

れてくる花粉を受け取ることになる。

花粉杯の中に花粉を隠す仕組みは、雨や風、花粉食の動物などから花粉を守る効果がある。また、花粉と柱頭が空間的に同じ場所に配置されることによって、花を訪れた虫の体の狭い範囲を利用して、ピンポイントで花粉の受け渡しをすることが可能になる(図5)。こうすることで受粉を確実にするとともに、花粉の量を節約することができる。クサトベラにとって、一石二鳥の巧妙な仕組みと言えるだろう。上半分が切り落とされたような奇妙な花の形も、このシステムを成立させるための必然ということなのだろうか？

隠れた魅力

榮村博士からクサトベラの果実の話を知ったとき、本当にびっくりさせられたのを覚えている。こんな身近な植物に、こんな秘密が隠されていたなんて！きっと他の植物達にだって、まだまだ多くの秘密が隠されているに違いない。我々が見落としているだけなのだろう。自分自身もそうだが、花の美しさに惹かれて植物を好きになる人も多いと思う。しかし、それだけではもったいない。海を越えて何千キロも旅する果実、昆虫との共進化によって形成された花の巧妙な仕組み。足を止め、手にとってじっくり観察すれば、物静かな表情の裏に隠された、植物の巧でしたたかな生き様が見えてくる。そのことに気付いたとき、植物は私たちにとって今よりもっと魅力的な存在になるはずだ。海岸でクサトベラを見ていると、いつもそんなことを考えさせられるのである。⊗