

## 文系学生のための生物学教材の改良、IV： 被子植物の蜜標、その2 蜜標の擬似紫外線カラー画像

山岡景行\*

### Improvement of teaching-materials of Biology for the Departments of Humanities students IV： Nectar guide of the flowering plants, Part 2 False ultraviolet color images of nectar guide.

Kageyuki YAMAOKA\*

#### Abstract

In order to screen the appropriate flowers for the presentation of images and image data processing procedure of the nectar guide in the presence of students at the classroom, ultraviolet absorption patterns of some flowers were examined. Among them, the flowers of pumpkin, California poppy and garlic chive were selected for that purpose. Although the pumpkin flower did not show any pattern under the visible RGB light, a typical UV absorption pattern was observed at the floral central part. Although the garlic chive flowers were attracting many pollinators, the whole part of corolla was reflecting UV light very well. Contrarily, that of the California poppy absorbed UV well. Almost all of the present results on UV absorption and reflection pattern of the flowers were verified the results reported before. In 'okura' the clear UV absorption pattern was observed at floral center, but this result was opposite to the finding before: it had been reported that the whole part of okra's carolla equally absorbed UV and had no special pattern by UV light. If author's result was wrong, it meant that the author's image data processing technique was probably unsuitable. To verify this, the spectral reflection of central and peripheral parts of the flowers of two Malvoideae species was measured, and the characteristics of the reflection at the floral central part

---

\*東洋大学自然科学研究室、文学部中国哲学文学科気付 〒112-8606 東京都文京区白山5-28-20  
Natural Science Laboratory, Toyo University, c/o Department of Chinese Philosophy and  
Literature, 28-20, Hakusan 5, Bunkyo-ku, Tokyo 112-8606, Japan  
e-mail: yamaoka3@toyonet.toyo.ac.jp

were completely different from those of the peripheral part at both UV and visible light. It meant the technique had no problem. The biological meaning of UV absorptive nectar guide was discussed to some extent.

#### Keywords :

生物学、生物学実験講義、実演実験、蜜標、擬似紫外線カラー画像

### はじめに

本報の目的は学生の興味を惹起し得て、学生の理解を助けうる教材開発の一環として、講義科目生物学でも生物学実験講義でも利用可能な蜜標の紫外線擬似カラー画像を利用するために相応しい花を探ることである。可視光では何ら特別なパターンを示さないにもかかわらず、紫外線で見ると明らかな蜜標が浮かび上がる花が学生の興味関心を引きつけるためには理想的材料であろう。蜜標の画像を、出来上がった画像を提示するだけではなく、画像処理過程を実演してみせることにより印象づける効果を高めることを眼目とする。学生の目の前で画像の撮影もできれば申し分ないが、材料の季節的制約があるために予め撮影した画像を使わざるを得ないが、可視光画像と紫外線画像を合成処理して擬似紫外線カラー画像を作成する経過を含めて見せようとするものである。

過去 10 年間ほどの履修者数の長期低落傾向下で生物学実験講義と講義科目生物学の授業で扱うテーマを模索し、教材研究を行ってきたが（山岡、2005、2006a、b、2007、2008a）、抽選で履修者を決めざるをえないコースも生じる等、一応の目的を達成し得たと思われる。筋書きがほぼ固まったところで、講義科目生物学で大量の教材プリントの作成や配布から解放されるために出版社から教科書を発行するに至った（山岡、2008b）。この教科書は講義科目生物学のみならず生物学実験講義でも基礎知識の講義用および実験手引き書としても使用する。春学期のテーマは花の形態と進化、虫媒花や鳥媒花の適応をスライド映像を使って授業を進める。花そのものを扱っている限り学生の興味は持続するが、話が色素に及ぶと多くの学生は拒否反応を示す。それでも、実験を伴う生物学実験講義では基礎知識の講義に引き続いて色素抽出やアントシアニンを用いた実験が続くので拒否されることは少なく、アンケート調査ではむしろ評価は高い。

講義科目生物学では特に生化学的な内容に講義が進むと極端に出席率が悪くなり、平常試験の成績もそれ以前のテーマに比べると明瞭に低下する。商業ベースの広告活動でよく知られているカテキンやポリフェノール等のフラボノイドの「薬理的効果」も授業に組み込む等して違和感の緩和を図っている。100～300 名の受講者相手に、ビデオカメラと液晶ディスプレイ等を使った実況映像を投影しながらベチュニアの花弁やナスの果皮からアントシアニンを抽出し、極端な pH 環境で発色の変化を見せ、金属錯体を作って「茄子紺」を示してみる等の実演実験を採り入れているが、学生の興味関心を惹起する弛まぬ教材研究が望まれる状況である。

色素に関する講義や実験を通じて学生の理解に問題があることに気がついた。先に報告した学生実験メニューやデモンストレーション実験として行う、Willstätter の歴史的な



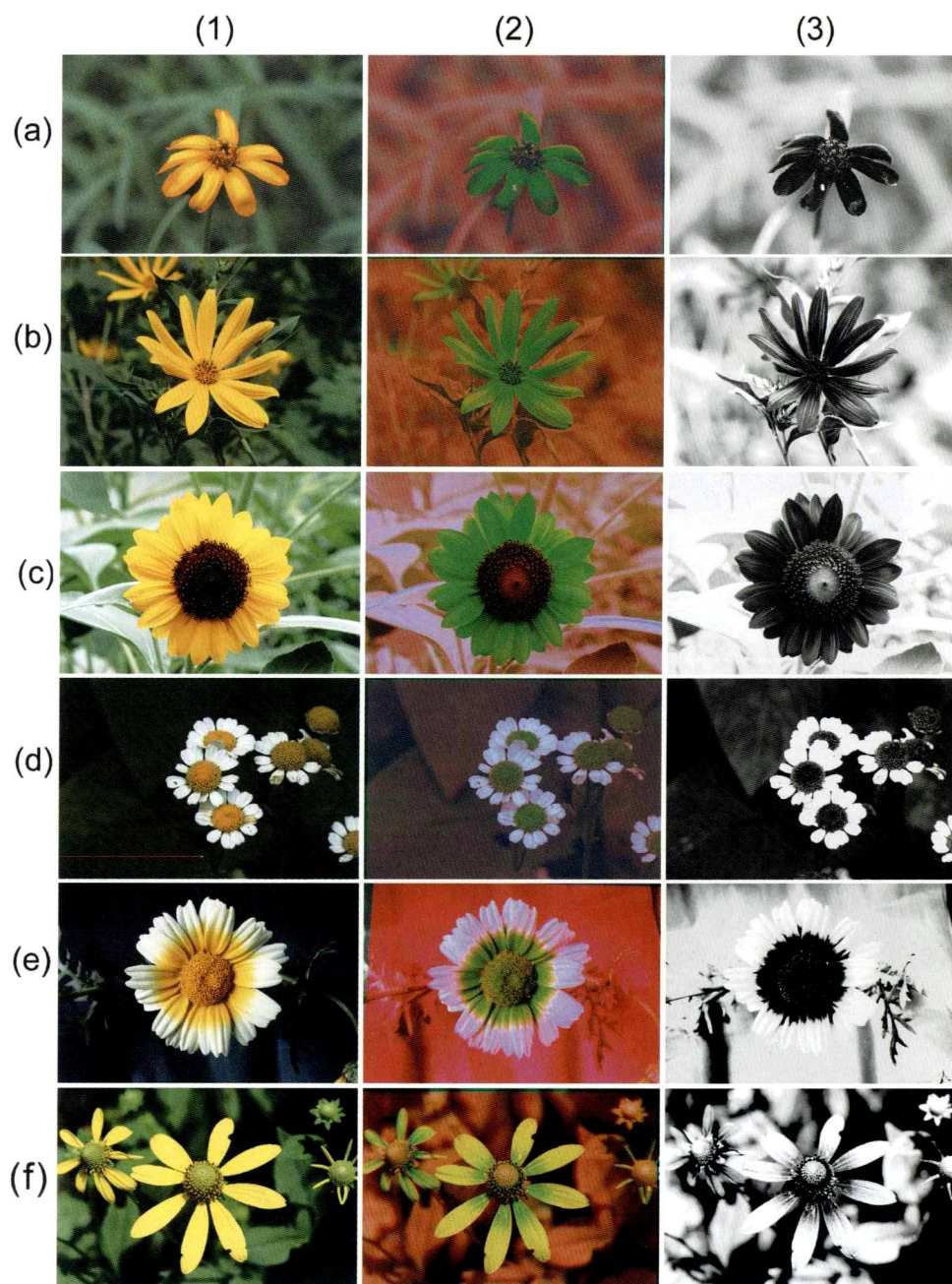


図1 キク科6種の可視光画像、擬似UVカラー画像および擬似UVグレースケール画像の比較  
 (1)列：可視光RGB画像、(2)列：擬似UVカラー画像、(3)列：擬似UVグレースケール画像（以下、図2～5も同様）。(a)ジニア・リニアリス *Zinnia linearis*、(b)キクイモ *Helianthus tuberosus*、(c)シロタエヒマワリ *H. argophyllus*、(d)マトリカリア *Chrysanthemum parthenium*、(e)シュンギク *C. coronarium*、(f)オオハンゴンソウ *Rudbeckia laciniata*。



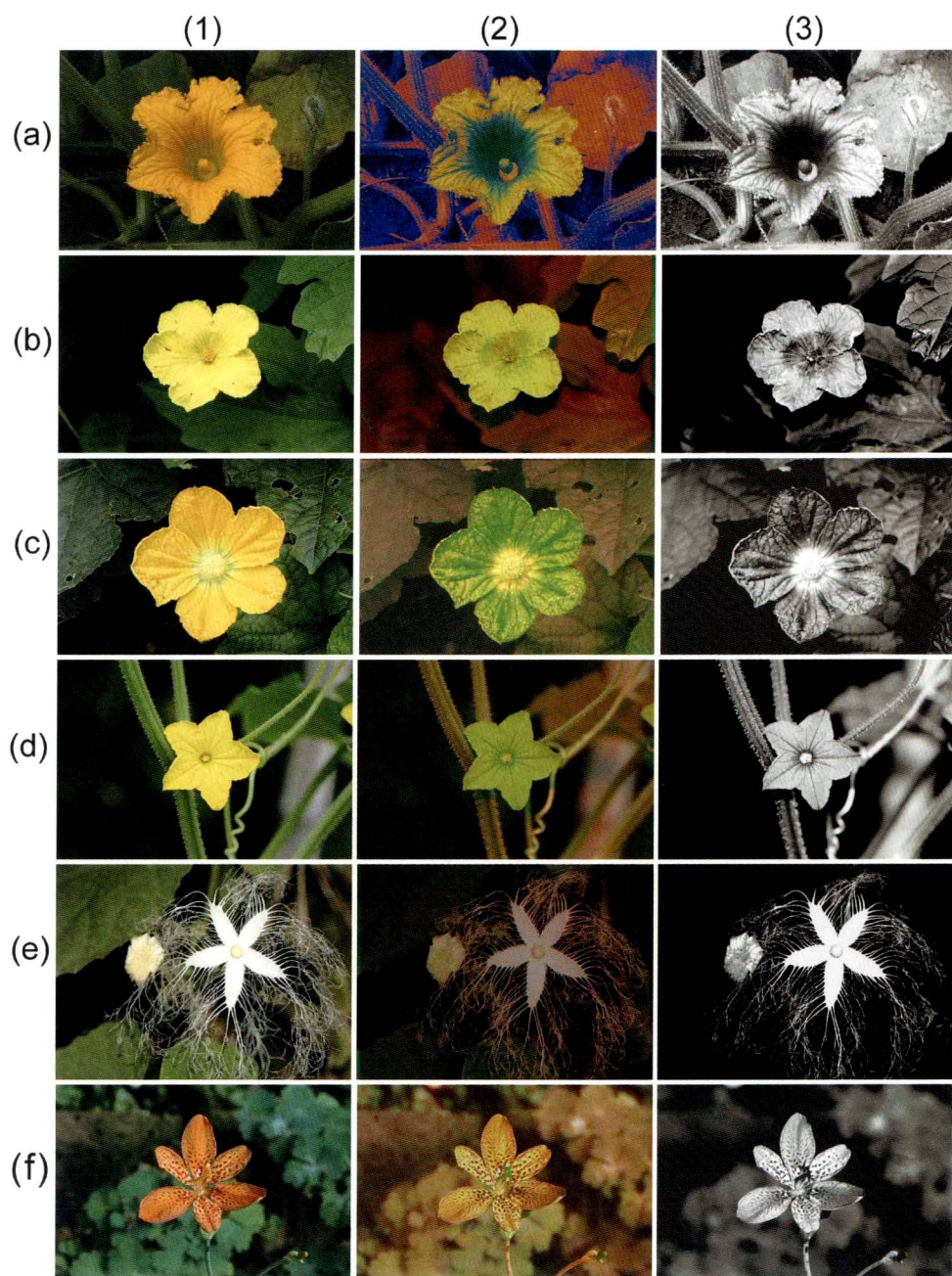


図2 ウリ科5種、アヤメ科1種の可視光画像、擬似UVカラー画像および擬似UVグレースケール画像の比較

(a) セイヨウカボチャ *Cucurbita maxima*、(b) ニガウリ *Momordica charantia*、(c) トウガン *Benincasa hispida*、(d) キュウリ *Cucumis sativus*、(e) カラスウリ *Trichosanthes cucumeroides*、(f) ヒオウギ *Belamcanda chinensis*。



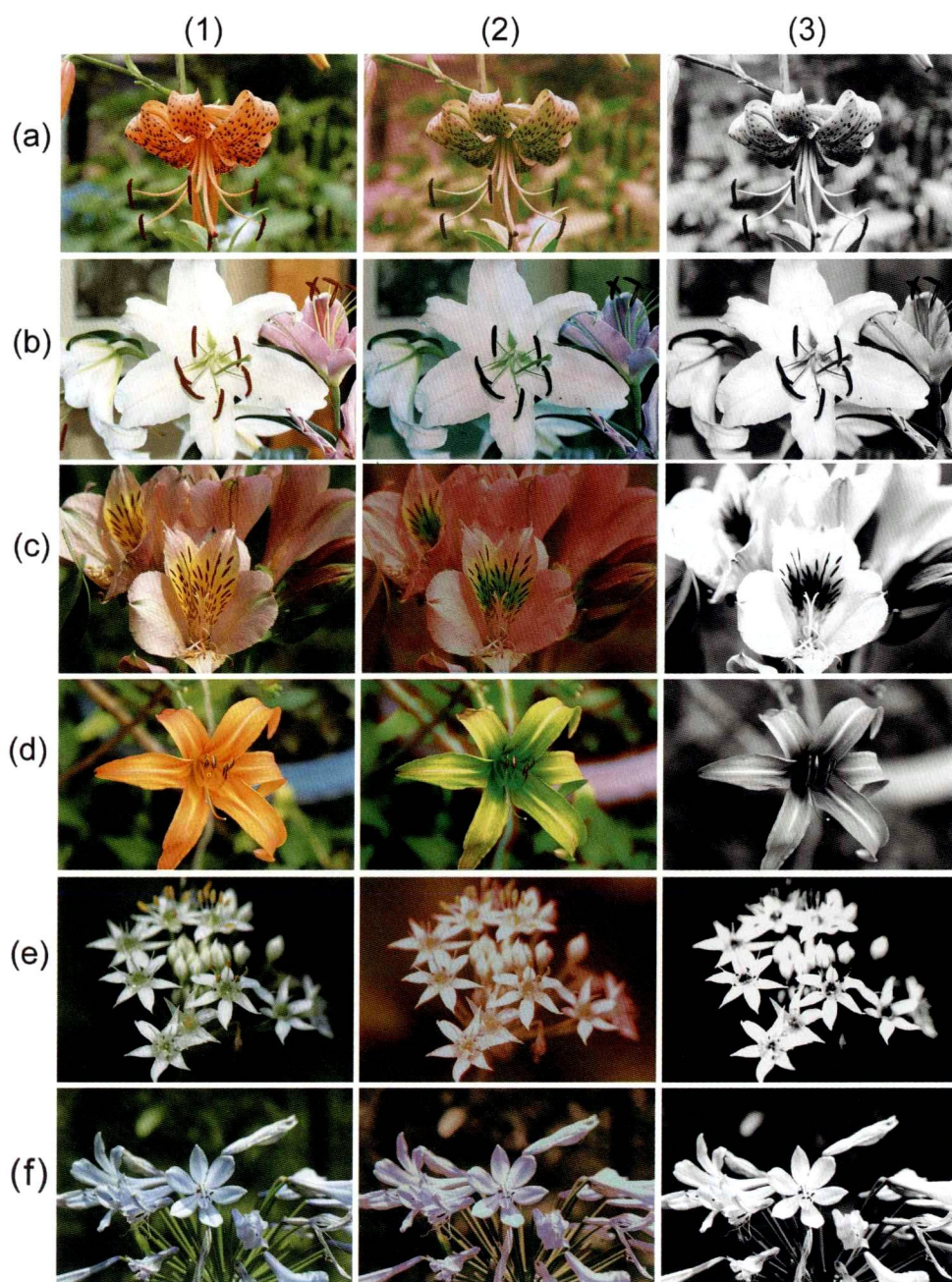


図3 ユリ科6種の可視光画像、擬似UVカラー画像および擬似UVグレースケール画像の比較  
 (a) オニユリ *Lilium lancifolium*, (b) カサブランカ *L. cv. Casablanca*, (c) アルストロメリア園芸種 *Alstroemeria spp.*, (d) ノカンゾウ *Hemerocallis fulva* var. *longituba*, (e) ニラ *Allium tuberosum*, (f) アガパンサス (ムラサキクンシラン) *Agapanthus africanus*。

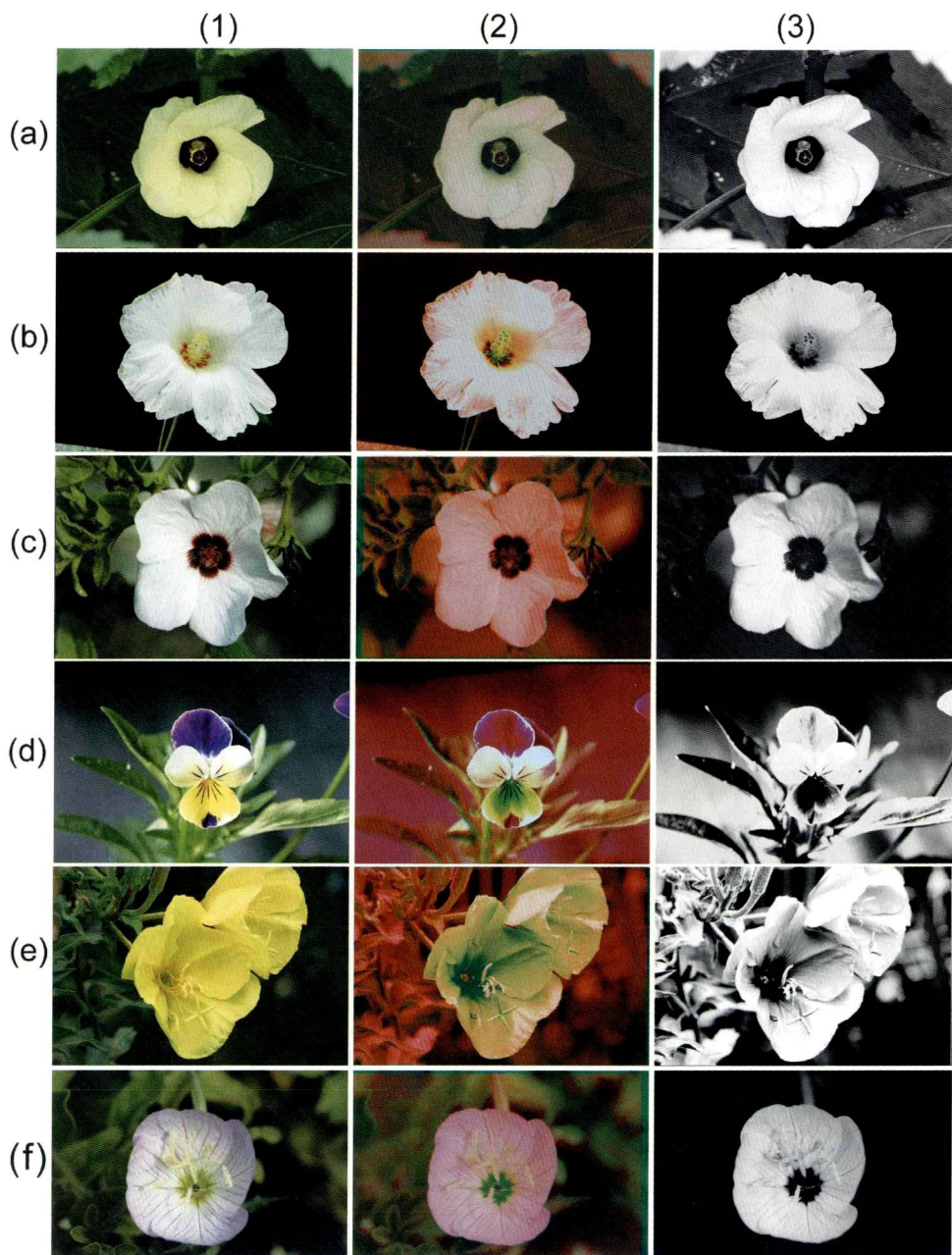


図4 アオイ科3種、スミレ科1種、アカバナ科2種の可視光画像、擬似UVカラー画像および擬似UVグレースケール画像の比較

(a) オクラ *Abelmoschus esculentus*、(b) スイフヨウ *Hibiscus mutabilis*、(c) ヤノネボンテンカ *Pavonia hastata*、(d) ヴィオラ園芸種 *Viola* × *wittrockiana*、(e) オオマツヨイグサ *Oenothera erythrosepala*、(f) ヒルザキツキミソウ *O. speciosa*。



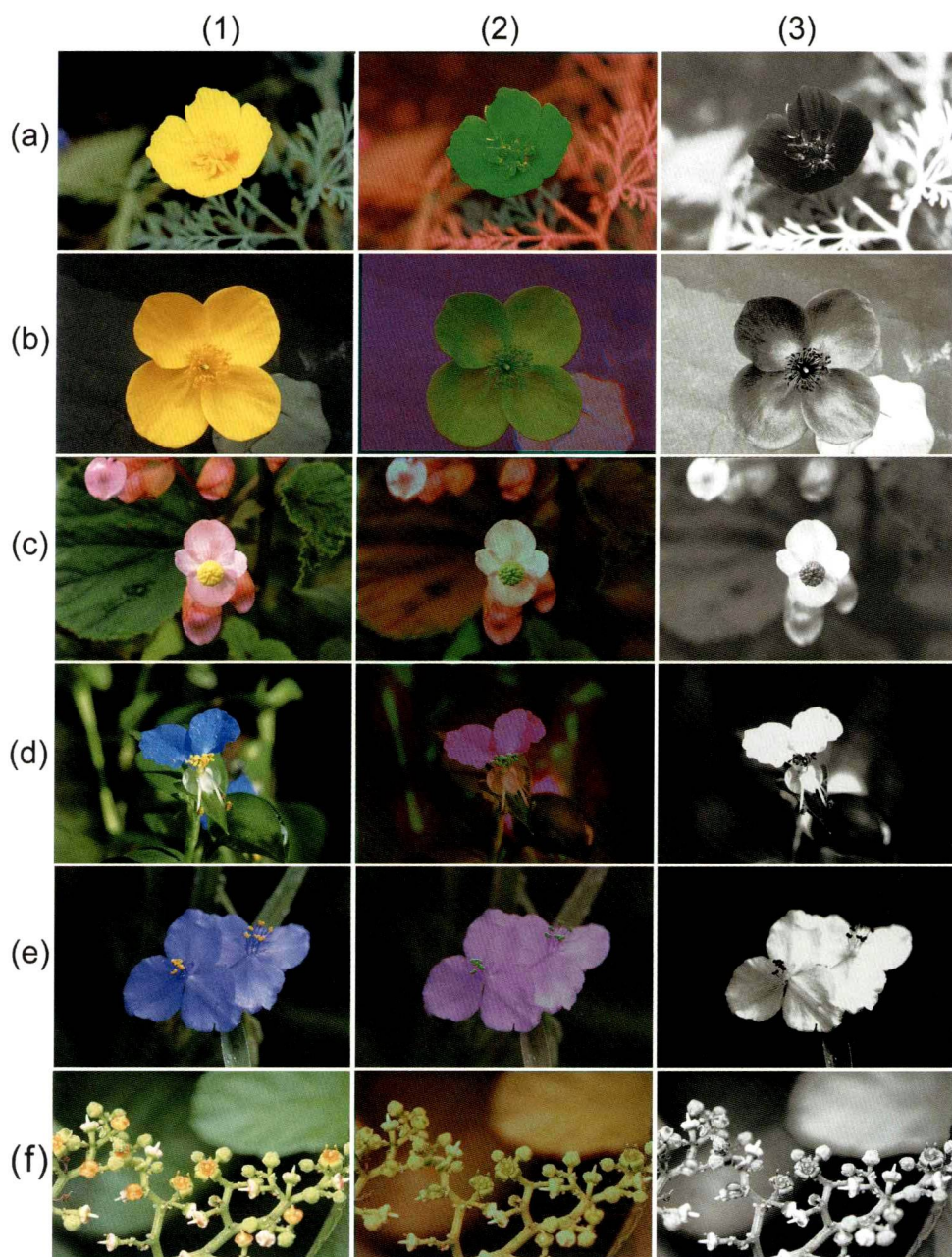


図5 ケシ科2種、他数種の可視光画像、擬似UVカラー画像および擬似UVグレースケール画像の比較  
 (a) カリフォルニアポピー *Eschscholzia californica*、(b) クサノオ *Chelidonium majus* var. *asiaticum*、(c)  
 シュウカイドウ *Begonia grandis*、(d) ツユクサ *Commelina communis*、(e) ムラサキツユクサ *Tradescantia ohiensis*、(f) ヤブカラシ *Cayratia japonica*。

pH説を踏まえたアントシアニン系色素の pH による発色 (山岡、2007) や、Shibata *et al.* (1919) に端を発する金属錯体説に絡む金属錯体形成実験 (山岡、2008a) は、花卉全体から抽出した色素を扱うので、学生は花被から抽出した色素すなわち「花の色」、と単純化して理解する傾向があることが問題である。花被全体から抽出した色素を扱うことには意味があるが、花が色彩パターンを持ち、色素が局在することにも生物学的意義があることも教える必要があり、本報が扱う蜜標はそのための教材という位置づけである。

## 1. 方法

### 1-1. UV 画像の撮影と画像処理

花の可視光 RGB 画像および UV 画像データの撮影および処理は前報で報告した方法によった (山岡、2009)。2007 年および 2008 年の 5 月～8 月にかけて、著者の身の回りの花を可能な限り多く選んで画像データを取得して比較した。

## 2. 結果

本報の目的は、上述の通り UV 画像を系統的に多数集めて類型化することにはない。蜜標の画像処理課程を実演し、その結果を見せる上で教育的効果が高い事例を見いだすことである。その為に、典型的かつ明瞭な UV を吸収する蜜標を持つケース、花全体が UV を吸収するケース、逆に反射するケース等をできるだけ学生に馴染みやすい花々の中から選び出すことが目的である。近年撮り貯めた画像から選び出した幾つかの例を図 1～5 に示す。

図 1 はキク科の頭状花序の事例 6 種である。(1) 列は可視光線画像、(2) 列は前報 (山岡、2009) の方法で得た擬似 UV カラー画像、(3) 列は同じく擬似 UV グレースケール画像である。以下、図 2～5 も同様の配列である。

図 1a、b、c はジニア・リニアリスの 1 園芸種、キクイモおよびシロタエヒマワリである。これ等の花々では舌状花が UV を良く吸収し、筒状花も良く吸収する。キクイモは舌状花の基部 (花序の中心部近く) が周辺部に比べて UV をやや強く吸収する。シロタエヒマワリは舌状花と筒状花の花弁は同等の UV 吸収を示すが擬似 UV カラーでは全く異なる反射パターンを示す。

図 1d のマトリカリアの 1 園芸品種では舌状花の花弁が UV を極めて良く反射し、反対に筒状花が良く吸収する。図 10e のシュンギクは舌状花の周辺部が UV を良く反射するが基部は良く吸収し、筒状花は UV をさほど吸収せず、花序全体として 4 重の同心円状パターンを示す。図 1f は特定外来種に指定されているオオハングウソウであり、北海道旭川市郊外の大群落で得られた画像である。舌状花の基部のみが UV を吸収し、開花した筒状花はやや吸収するが、未開花の筒状花はほとんど吸収しない。

図 2a は前報 (山岡、2009) で報告したセイヨウカボチャの雄花であり、可視光画像ではほとんど均一な橙黄色に見える花弁の中心部は UV を良く吸収する。図 2b、c のニガウリとトウガンはセイヨウカボチャほどの明瞭な蜜標のパターンは見られないが、ニガウリ



は花中央部がUVをやや吸収し、トウガンは逆に中央部がUVを反射し、周辺部が吸収する。図2dのキュウリは花冠全体がUVをやや吸収し、花卉主脈と花卉基部がより強く吸収する。

図2eはカラスウリの雄花であるがスズメガ類がホバリングしながら長く発達した萼筒に口吻を挿入して吸蜜する。日没後1~2時間経過して完全に開花する花なので、ストロボ発光器の照明で撮影した画像である。可視光画像では葯が淡黄色に見える以外はほぼ均一な白一色の花卉および花卉縁部が細いひも状に伸展したレース状構造も、極めてよくUVを反射する。

図2fのアヤメ科のヒオウギは、図3aのオニユリと同様に内花被・外花被共にUVを吸収する斑点が散在し、さらに葯が良くUVを吸収するが、外花被の主脈基部にはUVを強く反射する模様が認められる。

図3にユリ科6種の事例を示す。図3a、bに示した*Lilium*属は葯がUVを強く吸収する。図3aのオニユリは、クロアゲ*Papilio protenor*、ナガサキアゲハ*P. memnon*、ナミアゲハ*P. xuthus*などアゲハ類が極めて良く好む花であるが、花卉の斑点模様もUVを強く吸収する。図3bのカサブランカは内花被の主脈基部を中心とした鏝状のUV吸収部が目立ち、花糸、柱頭や花柱も先端部はUVを吸収する。

図3cのアルストロメリアは交配種の園芸品種であるが、上方の2枚の内花被は可視光でも明瞭な斑点と、やや黄色みを帯びた地色が認められるが、擬似UVカラー画像では黄色の地色部分が良くUVを吸収し、斑点模様も良くUVを吸収する。

図3dはノカンゾウであり、この花も上記のアゲハ類が極めて良く好む花であるが、内花被、外花被とも中央部から基部に向けてUVを良く吸収し、周辺部および花被の主脈は良く反射する。

図3eはニラの花である。初秋に開花するこの花は、アカタテハ*Vanessa indica*、ヒメアカタテハ*V. cardui*、キタテハ*Polygonia c-aureum*、ツマグロヒヨウモン*Argyreus hyperbius*などのタテハチョウ科昆虫、セイヨウミツバチ*Apis mellifera*等の膜翅目昆虫等、多くの訪花昆虫が吸蜜に訪れるが、紫外線を良く反射するものの特段のUV吸収パターンは認められない。図3fはアガパンサスでありニラによく似たUV吸収パターンであるが、夕暮れにホウジャク類が訪れる程度でそれ程多くの昆虫を惹きつけない。

図4a-cはアオイ科3種である。ここに示した何れの花も、可視光で見ても擬似UVカラー画像で見ても、花卉基部は相対的に暗く見えるが花卉周辺部は可視光を良く反射する。

図4dのヴィオラは、下方に位置する花卉である唇弁の基部に明瞭なUV吸収部を有するが、可視光で濃紺に見える唇弁と側弁基部の縦筋模様はUVを良く吸収する。可視光では唇弁と側弁基部と同様の色相で明度がやや高い色彩を呈する上弁は、UVを反射する。

図4e、fはアカバナ科である。図4eは日没直前から黄昏時にかけて開花するオオマツヨイグサ、図4fは日中開花するヒルザキツキミソウである。開花時間帯の違いにもかかわらず両種の花は似たUV吸収斑を持つ。すなわち、オオマツヨイグサは日没直前の残光の下で撮影した画像を示すが、可視光では花冠、雄蕊雌蕊ともにほぼ均一な淡黄色を呈する一方、擬似UVカラー画像では花冠中央部がUVを良く吸収する。ヒルザキツキミソウも可視光では淡桃色を呈する花冠の中央部がUVを良く吸収する。

表1 紫外線透過フィルタで撮影した花の紫外線吸収パターン (福原, 2008a より作成)

UV 吸収タイプ			事例
中黒タイプ1	花冠はUVを反射、雄蕊・雌蕊が吸収タイプ		ナガミノヒナゲシ（ケシ科）、シロバナマンテマ（ナデシコ科）、フクロナデシコ（ナデシコ科）、ミドリハコベ（ナデシコ科）、ヤマザクラ（バラ科）、セイヨウミザクラ（バラ科）、スモモ（バラ科）、ヤマブキ（バラ科）、シバイ（オトギリソウ科）、コモチマンネングサ（ベンケイソウ科）、ツユクサ（ツユクサ科）、ノヂシャ（オミナエシ科）
中黒タイプ2	花冠に紫外線の塗り分けがあるタイプ		キュウリ（ウリ科）、ニワゼキショウ（アヤメ科）、カタバミ（カタバミ科）、タチアオイ（アオイ科）、フヨウ（アオイ科）、キジムシロ（バラ科）、アブラナ（アブラナ科）、トマト（ナス科）、ウマノアシガタ（キンポウゲ科）
キク科の頭状花序のパターン	中黒タイプA	舌状花のみを持ち、花冠先端部がUVを反射、中心部が吸収	ヤクシソウ、ホソバワダン、コウゾリナ、アキノノゲシ、オニノゲシ、ノゲシ（やや不明瞭）、オニタビラコ、シロバナタンポポ、セイヨウタンポポ
	中黒タイプB	舌状花と筒状花を持ち、舌状花がUVを反射、筒状花は吸収	ツワブキ、シマカンギク
	中黒タイプC	舌状花と筒状花を持ち、舌状花先端がUVを反射、中心部と筒状花は吸収	シロタエヒマワリ
	花序全体が吸収するタイプ		ノコンギク、ダルマガク、ハマベギク、ハルジオン、ヒメジョオン、フキ
上側花弁にUV吸収部をもつタイプ			ツツジの園芸品種オオムラサキ（ツツジ科）、サツキ（ツツジ科）、ホテイアオイ（ミズアオイ科）、ペラルゴニウム属テンジクアオイ系園芸種（フウロソウ科）、オオイヌノフグリ（ゴマノハグサ科）
訪花昆虫の足場の花弁がUVを吸収するタイプ			シラン（ラン科）、ヤマハッカ（シソ科）、ウツボグサ（シソ科）、フジ（マメ科）、フウロケマン（ケマンソウ科）、ミチノクエンコグサ（ケマンソウ科）、ヤマエンコグサ（ケマンソウ科）
UVパターンが見られないタイプ	花全体が吸収するタイプ		オクラ（アオイ科）、オドリコソウ（シソ科）、ショカツサイ（アブラナ科）、ハマダイコン（アブラナ科）、コスミレ（スミレ科）、アオカズラ（アワブキ科）、ヒイラギナンテン（メギ科）、シャク（セリ科）、カラスノエンドウ（マメ科）、ツクシケマン（ケマンソウ科）、ムラサキケマン（ケマンソウ科）、ハクモクレン（モクレン科）、タブノキ（クスノキ科）、ツルニチニチソウ（キョウチクトウ科）、アセビ（ツツジ科）、クサイチゴ（バラ科）、ユキヤナギ（バラ科）、ヘビイチゴ（バラ科）等、多数
	花全体が反射するタイプ		スイカズラ（スイカズラ科）
	どちらも言えないタイプ		モチノキ（モチノキ科）、タネツケバナ（アブラナ科）、ナズナ（アブラナ科）、キランソウ（シソ科）



図 5a、b はケシ科のカリフォルニアポピーとクサノオである。図 5a のカリフォルニアポピーは可視光では全体として鮮黄色であるが花卉周辺部にやや淡い覆輪を有し、中央部がやや濃い赤橙色を示す品種であるが、花冠全体がほぼ均一に UV を良く吸収する。図 5b はクサノオであり、可視光では全体として黄色であるが、花卉周辺部と雄蕊が良く UV を吸収し、花卉基部、すなわちの花冠中央部は UV をやや反射する。

図 5c はシュカイドウイの雄花である。茨城県常陸太田市折橋町国道 461 号沿い杉林林床に広がる野生化した群落で撮影したものである。2 枚の大きな萼片と、2 枚の小さな花卉は共に良く UV を反射し、球状に集まった目立つ雄蕊は比較的良く吸収する。

図 5d、e はツクサ科のツクサとムラサキツクサである。図 5d のツクサは可視光では 2 枚の花弁が鮮青色、残り 1 枚の花弁が極端に小さく無色透明であり、小さな花弁を挟むようにして目につく 2 枚の萼片は無色である。黄色いチョウチョウ結びのリボン状の形状をした 3 個の仮雄蕊が目立つ。3 枚の花弁と萼片はともに UV を良く反射し仮雄蕊は良く吸収する。図 5e のムラサキツクサは葯のみが UV を良く吸収し、花弁や花柱・柱頭及び花糸は良く反射する。

図 5f のブドウ科のヤブカラシは非常に多くの訪花昆虫を惹きつける花であるが、UV の特別なパターンは認められない。

福原 (2008a) は UV 画像を 6 タイプに分類し、事例を紹介している。それ等を筆者が表にまとめたものが表 1 である。

今回筆者が撮影した花々の多くは福原 (2008a) が紹介している UV 吸収パターンと良く一致した。その中で、オクラは筆者と福原の結果と大きく異なり、花冠中央部が UV を良く吸収している (図 4a)。福原は「UV パターンの見られない花」のうち、「花粉を除いて花全体が UV を吸収する」多くの事例の一つとしている。

福原が使用している UV 透過・可視光遮断フィルターは OMG 社の UL-360 である (福原、2008b)。OMG 社がホームページ (<http://www.omg-opt.co.jp/product/filter.html>) で公開している UL-360 の透過スペクトルを筆者が試験的に用いたケンコー光学の U-340 (山岡、2009、図 2) と比べると、UV では 300 nm より短波長側をカットし長波長側の二次透過帯は 750 nm より長波長側を透過するが、よく似た透過スペクトルを示す。筆者が実用上便宜的に用いた富士フィルムの BPB-42 は 380 nm より短波長を透過できず 700 nm 以上を良く透過する。即ち UV の透過が不十分で、B、G、R を一定程度透過し、IR を良く透過するが、画像処理によって BPB-42 による画像を U-340 による画像に近似させることはできた。しかし、福原の結果と筆者が BPB-42 を用いて得られた結果の齟齬が、使用したフィルターや画像処理方法の違いによる可能性は払拭し得ない。筆者に技術上の問題があるとすれば、本報で示した全ての擬似 UV カラー画像に問題があることに気がついて愕然とした。

そこで、オクラ、および同じくアオイ科のスィフヨウを用いて花卉の分光反射スペクトルを調べてみた。図 6a はオクラ、図 6b はスィフヨウの花冠周辺部と中央暗部の反射スペクトルを比較したものであり、図 6c と e は測定に用いたオクラの花の、図 6d と f は同じくスィフヨウの花の、それぞれ可視光と擬似 UV カラー画像である。なお、スィフヨウは午前中の、未だ変色を開始していない白色を基調とした花を用いた。

その結果、いずれの花も花卉周辺部は可視光を平均して50~60%の反射率を示し、波長400 nm以下の近紫外部は10%以下の反射率を示した。

花卉基部の暗赤色ないし赤色の部分の反射スペクトルも両種とも基本的には良く似たパターンを示した。細かく見れば、可視光帯の450~600 nmが暗紫色のオクラが、赤色のスイフヨウよりも反射率が10%程度低く、600 nmよりも長波長側はオクラの方が逆に10%程度高くなっている。一方、400 nm以下の近紫外部は両種とも20%ないし30%の反射率を示した。

したがって、両種の花ともRGB画像のRにUVを当てはめる擬似UVカラー画像で周辺部と中央部では異なった「色相」を示すはずであり、少なくともG、B、UV領域を見ることが出来るポリネーターにとっては、淡黄色ないし白色の周辺部とは明確に識別可能なパターンを成していると考えられる。

花は背景との関わりでポリネーターに存在をアピールしているはずである。そこで、擬似UVカラーで群落内の花の見え方を確認するためにキクイモの群落の画像を調べてみた

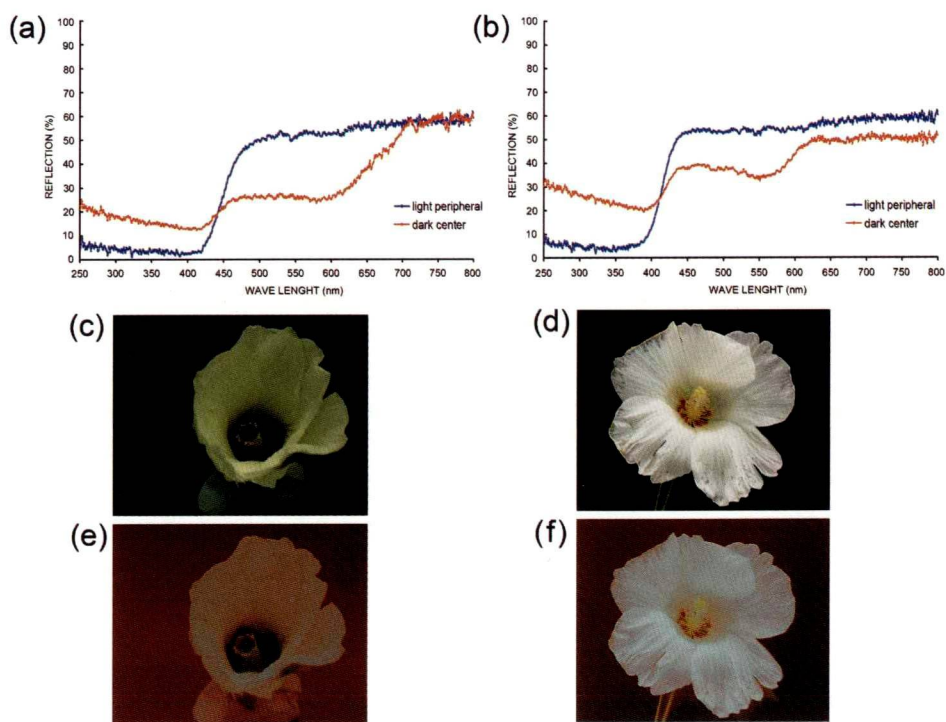


図6 オクラとスイフヨウの花弁周辺部と花心部の反射スペクトルの比較

(a) オクラ *Abelmoschus esculentus* 花弁の反射スペクトル、(b) スイフヨウ *Hibiscus mutabilis* forma *versicolor* 花弁の反射スペクトル、(c) オクラ可視光画像、(d) スイフヨウ可視光画像、(e) オクラ擬似UVカラー画像、(f) スイフヨウ擬似UVカラー画像。(c)-(f)の画像の背景は黒羅紗紙である。(a)、(b)の反射スペクトルはOcean Opticsの分光光度計USB2000と反射プローブR200-7とプローブホルダRPH-1を用いて花冠中央部と周辺部からランダムに10点ずつ計測して平均値をプロットとしたものである。赤プロット：花冠中央部、青プロット：周辺部。



(図7)。キクイモは、既に触れたように筒状花がUVを良く吸収し舌状花も全体的にある程度吸収するが周辺部がUVをやや強く反射する(図1b)。図7aは畑の畦道に繁るキクイモの群落を無風状態で撮影した可視光画像であり、図7bはその擬似UVカラー画像である。可視光では緑に黄色でよく目立つことは言うまでもないが、擬似UVカラー画像でもUVを強く反射して赤色を呈する葉の上に浮かび上がる花が良く識別できる。

### 3. 考察

「花の色」の生物学的意味を講義するにあたり、筆者は花色の色素を生化学的側面から

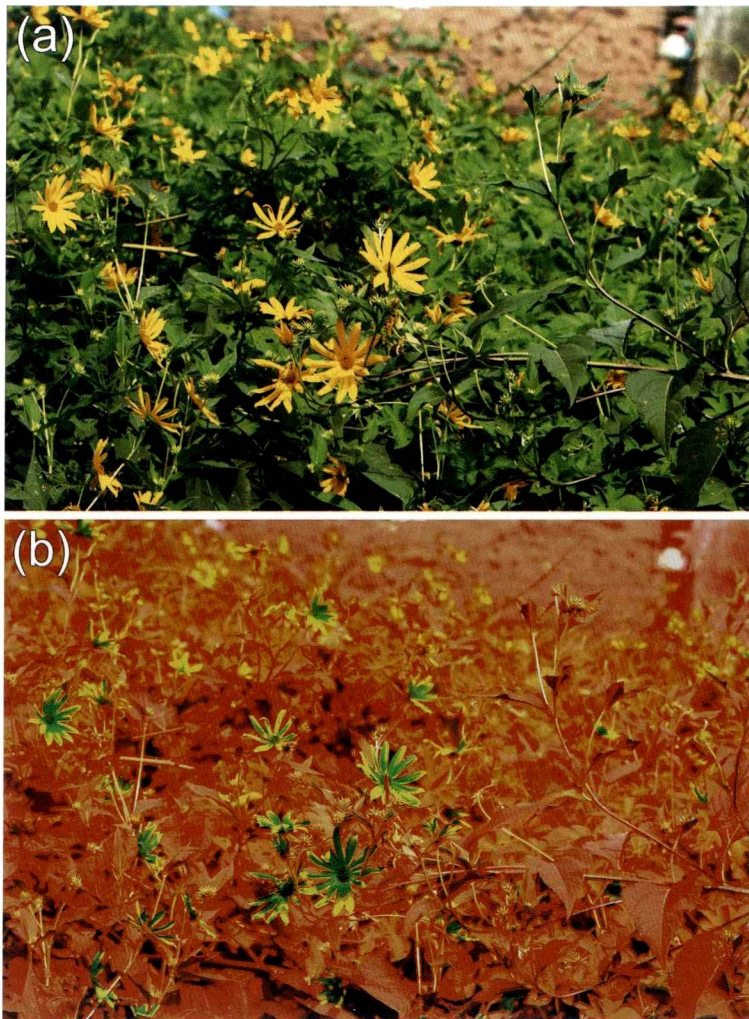


図7 キクイモ群落の可視光画像と擬似カラーUV画像  
(a)可視光線画像、(b)擬似カラーUV画像。

話だけではなく、訪花昆虫と花の両者の生物学的特性と相互関係として捉えるための授業を心がけてきたが、蜜標はその一つのトピックスである。そのために可視光画像と近紫外部の画像から擬似 UV カラー画像を作成する手順については前報で報告した（山岡、2009）。

教材用として提示しうる画像の枚数には自ずと制限がある。筆者が撮り貯めた画像データから、教材として提示するために効果的と考えられる画像を選び出す必要があり、次の基準で選択した。

- (1) 可視光と擬似 UV カラー画像が極端に異なり明瞭な蜜標を持つ花で、擬似カラー UV 画像の作成手順の実演にも適したケース：セイヨウカボチャ（図 2a）。
- (2) 花冠全体が良く UV を吸収する花：カリフォルニアポピー（図 5a）。
- (3) UV をほとんど吸収せず反射する花：ニラ（図 3e）。

また、可視光ではほぼ同じような色彩に見えて擬似 UV カラー画像では異なった見え方をする、と言う基準で選べば：セイヨウカボチャ（図 2a）、トウガン（図 1c）、キュウリ（図 1d）のセットであろう。いずれも可視光ではほぼ同じような均一な橙黄色であるが、擬似 UV カラー画像ではセイヨウカボチャは花冠中央部が明瞭に UV を吸収するが、トウガンは逆に花卉周辺部が吸収し基部および雄蕊が良く反射する。キュウリは花冠全体が UV をやや吸収し、花卉主脈と花卉基部がより強く吸収するタイプだからである。可視光で白色に見え、あまり知られていない意外なレース状フリンジを持つという意味と、UV、可視光全反射のカラスウリ（図 2e）を比較としてセットで示すことも効果があると考えられる。

問題は、授業の筋における蜜標の位置づけである。

一部の種子植物の花に蜜標（nectar guide）と呼ばれる、主に近紫外線を吸収する特別なパターンがあり（*e.g.* Davies *et al.*, 2005）、ポリネーターに蜜腺の所在を示したり、着地する足場となる花被の部位を示す役割を果たすなど、多くの知見が蓄積されている（Thorp *et al.*, 1975; Kevan, 1976; Penny, 1983; Waser and Price, 1985; Dyer, 1996; Gronquist *et al.*, 2001; 内海, 2002, 2003; Schwinn, *et al.*, 2006; Syafaruddin *et al.*, 2006; Dafni and Kevan, 2008, *etc.*）。

UV を吸収して蜜標のパターンを形成する物質も知られている。すなわち、‘black-eyed susan’ の愛称で呼ばれるルドベキア *Rudbeckia hirta* は舌状花の花弁基部に 340–380 nm の近紫外部を吸収する 3 種のフラボノール配糖体が局在する（Thompson *et al.*, 1972）。したがって、多くの花に含まれるフラボノールの局在が UV を吸収パターンを形成していると考えられる。

1920 年代に訪花昆虫が UV を見ることができ、花の UV パターンを認識することが知られ始めた（Lutz, 1924, 1933; Frish, 1950; Daumer, 1956, 1958; Autrum, 1965; Menzel and Blaker, 1976; Menzel, 1979, *etc.*）。1990 年代には UV 感受性を司る遺伝子も知られるようになった。すなわち、ミツバチの 540 nm (G)、440 nm (B) および 350 nm (UV) に感度ピークを持つ 3 種の視細胞の B-および UV-感受性オプシンをコードする遺伝子がクローニングされ、キイロショウジョウバエ *Drosophila melanogaster* で発現することが確認された（Townson *et al.*, 1998）。ミツバチのみならずイエバエ *Musca domestica* も



UV を見ることが出来る事実が確認されている (Goldsmith and Fernandez, 1968)。ミツバチが色と蜜の分泌とを関連付けた古典的学習能力を持つことを利用した Frisch (1950) や Daumer (1958) の一連の研究は余りにも有名である。また、ミツバチのみならず多くの訪花昆虫も花の色やパターンを学習する能力を持つことが知られている (Kelber, 1996; Kandori and Ohsaki, 1998; Kinoshita *et al.*, 1999; 木下, 2006, *etc.*)。ポリネーターの学習能力と相まって、蜜標の形態的淘汰・選択がなされることも知られており (Waser and Price, 1985; Medel *et al.*, 2003, *etc.*)、花と訪花昆虫の共進化的関係が成立してきたと考えられている。この様にして花の UV パターン、訪花昆虫の UV 光感受性と視覚パターン学習能力が多くに人々に印象付けられ、直接的に関連付けられて花の UV パターンによる蜜標、という考え方が大勢を占めるようになったと考えられる。

本報で紹介した限りでも何種かで何らかの UV の吸収パターンが認められたが、その様なパターンを持たない花も多い。したがって、福原 (2008b) も指摘するように UV パターンが見られないタイプの多数の花が存在すること (表 1 参照) の意味を考えなければならぬ。

図 5f に示したヤブカラシはほとんど全く蜜標らしき UV 吸収パターンを持たない花を咲かせる。しかし、この花は多くの昆虫を引きつける。この写真を撮影した僅か 30 分程の間に筆者が観察しえた訪花昆虫は、ナミアゲハ *Papilio xuthus*、アオスジアゲハ *Graphium sarpedon*、フタモンアシナガバチ *Polistes chinensis antennalis*、コガタスズメバチ *Vespa analis*、セイヨウミツバチ *A. mellifera*、セイヨウマルハナバチ *Bombus terrestris*、ヒラタアブ数種 *Sphaerophoria spp.* 等であった。この様に多くの訪花昆虫を引きつける花であるので明瞭な蜜標を持つことを期待して撮影を試みたものだが、裏切られた感がある。花中央に蜜が盛り上がるほど蓄えられている花であり吸蜜に訪れる昆虫が多いのは当然ではあるが、この花はすくなくとも UV 吸収パターンでは虫達にアピールしていない。

日没後に開花するカラスウリは花卉周辺部に広がるレース状のフリル部分も含めて花卉全体が UV を良く反射する (図 2e)。カラスウリが開花するとコスズメ *Theretra japonica*、エビガラスズメ *Agrius convolvuli* 等が次々と訪れて口吻を長い萼筒に差し込んで吸蜜する。可視光でも薄暗闇でカラスウリの花が浮かび上がって見えるのだから、UV を強く反射しうるカラスウリの花がスズメガ達にはよく見えるのであろう。その観点から改めてヤブガラの花を見てみると、UV を吸収ではなくて反射している様に見受けられる。つまり、UV を吸収するだけでなく反射することも訪花昆虫にアピールする植物側の適応と考えることができる。

マトリカリア (図 1d) やシンギク (図 1e) やオクラ (図 4a, 6a, e) そしてスイフヨウ (図 4b, 6b, f) は UV の反射と吸収の明瞭なパターンを持っているし、カサブランカ (図 3b) のように UV を良く反射する花被の「地色」に吸収する薬を配するタイプもある。つまり、UV を吸収する「蜜標」だけがポリネーターにアピールするわけではないことになる。

黄昏時に先んじて開花するオオマツヨイグサは花中央部が顕著に UV を吸収するタイプの蜜標を持っている (図 4e)。昼に開花するヒルザキツキミソウもオオマツヨイグサと同

様の蜜標をもつ (図 4f)。筆者の自宅がある千葉県柏市郊外ではホシホウジャク *Macroglossum pyrrhosticta* が、オオマツヨイグサが開花する時間帯である日没前に花々を求めて庭を乱舞する。同種はこの時間帯にメドウセージ *Salvia guaranitica* やチェリーセージ *S. microphylla*、オオマツヨイグサに群がる。日没後を過ぎるとオオマツヨイグサを訪れる昆虫は、ブドウスズメ *Acosmeryx castanea* やオオマツヨイグサを食草とするベニスズメ *Deilephila elpenor lewisii* に交替する。黄昏時ならばいざ知らず、日没後で仄かに見えるだけのオオマツヨイグサに刻まれた蜜標紋様が役に立つとは考えにくい。

ミツバチを使った Frish 達の鮮やかな実験の印象が強すぎて、訪花昆虫が全て R を見えずに UV を見ると考えがちであるが、これは問題であり UV だけに着目するのは危険である。

ナミアゲハ成虫は UV、V、B、G、R、および広帯域の 6 種類の色素受容細胞を有し、砂糖水に対する口吻伸展反射を用いた学習実験で、20 nm 間隔で 360 nm から 680 nm にいたる 13 波長の単色光で学習実験が成立すること、および 380、500、600 nm の 3 波長域に感度極大が認められることが報告されている (Kinoshita *et al.*, 1999; Arikawa, 2003; 木下, 2006)。モンシロチョウ *Pieris rapae* では、口吻伸展反射を指標にして花の色の好みを調べた結果、青、赤、「青地に赤」または「赤字に青」の蜜標的同心円状パターンをつけた「人工的花」で、「青の花」と「青地に赤の花」が好まれることが報告されている (Kandori and Ohsaki, 1998)。したがって、昆虫にとっては UV のみならず様々な波長域の光で「蜜標」が形成されている可能性があり、必ずしも UV に拘ることはない事になる。

一方、昆虫の学習の能力はミツバチでよく調べられているのみならず、モンシロチョウなどでも色彩やパターンの学習能力が極めて高いことが知られている (香取, 1997; Kandori and Ohsaki, 1998)。このことは他の種でもあり得ると考えなければならない。したがって、オニユリ (図 3a) やヒオウギ (図 2f) の様に明瞭な斑点を有する花々は昆虫によっては視覚的に認識可能であろうし、経験と学習により好んで選ばれる可能性もある。

しかし、植物とポリネーターの関わりは視覚情報に限られることはない。モンシロチョウがネズミモチ *Ligustrum japonicum* の花に含まれる花香成分 phenylacetaldehyde、2-phenylethanol、6-methylhept-5-en-2-one、benzaldehyde、methyl phenylacetate 等 (Honda *et al.*, 1998) や、アブラナの花香成分である 2-phenylethanol、phenylacetonitrile (Omura *et al.*, 1999a) に誘引され、ギフチョウ *Luehdorfia japonica* がサクラ (ソメイヨシノ) の benzaldehyde、phenylacetaldehyde に誘引される等 (Omura *et al.*, 1999b)、少なからぬ花が香りでポリネーターを誘引している。

極端なケースではあるがハンマーオーキッド *Chiloglottis trapeziformis* の花は 'thynnine wasp' と呼ばれるハチ *Neozeleboria cryptoides* の性フェロモンそのものである 2-ethyl-5-propylcyclohexan-1, 3-dione を合成して雄を誘引し、雌の形態に似た唇弁の構造と雄が疑似交尾しようとするとき蕊柱がハンマーのようにハチの胸部背面を打撃し、花粉塊を付着させることが知られている (Schiestl *et al.*, 2003)、オーストラリア産の他の *Chiloglottis* でも同様のことが知られている (Bower, 1996)。これ等、雌をミミックした唇弁の構造は「蜜標」とは呼ばれない。この様に、被子植物が発達させたポリネーターを



誘引する様々な視覚や嗅覚情報伝達が多数知られていることも考慮しなければならない(本田、1976; Honda *et al.*, 1998; 大村、2000、2006; Li *et al.*, 2004; Botto-Mahan *et al.*, 2004; 山下等、2004; 山下、2005; Ushimaru *et al.*, 2007, *etc.*)。したがって、被子植物の花が普遍的に「蜜標」を持つと考えがちなことは問題である。

蜜標を教材とする際に気をつけなければならないことは、UVを吸収する蜜標は広い意味の「蜜標」の一つのタイプであり、またその様な「蜜標」も被子植物がポリネーターにアピールするために進化させた様々な手段の一つに過ぎないことに留意し、理解させることであると考ええる。

### 引用文献

- Arikawa, K. (2003) Spectral organization of the eye of butterfly, *Papilio. J. Comp. Physiol. A*, **189**, 791-800.
- Autrum, H. (1965) The physiological basis of color vision in honeybees. In: Ciba Foundation Symposium on Physiology and Experimental Psychology of Colour Vision. (Eds. A.V.S. de Reuck and J. Knight) pp.286-300, Brown and Co., Boston, Kuttler.
- Botto-Mahan, C., Pohl, N., and Medel, R. (2004) Nectar guide fluctuating asymmetry does not relate to female fitness in *Mimulus luteus*. *Plant Ecology* **174**, 347-352.
- Bower, C.C. (1996) Demonstration of pollinator-mediated reproductive isolation in sexually deceptive species of *Chiloglottis* (Orchidaceae: Caladeniinae). *Australian J. Botany* **44**, 15-33.
- Dafni, A., and Kevan, P.G. (2008) Floral symmetry and nectar guides : ontogenetic constraints from floral development, colour pattern rules and functional significance. *Botanical J. of the Linnean Soc.* **120**, 371-377.
- Daumer, K. (1956) Reizmetrische Untersuchung des Farbsehens der Bienen. *Z. vergl. Physiol.* **38**, 413-478.
- Daumer, K. (1958) Blumenfarben, wie sie die Bienen sehen. *Z. vergl. Physiol.* **41**, 49-110.
- Davies, K.L., Stpiczynska, M. and Gregg, A. (2005) Nectar-secreting floral stomata in *Maxillaria anceps* Ames & C. Schweinf. (Orchidaceae). *Annals Botany* **96**, 217-227.
- Dyer, A.G. (1996) Reflection of near-ultraviolet radiation from flowers of Australian native plants. *Aust. J. Bot.* **44**, 473-488.
- Frisch, K. von (1950) Bees, their vision, chemical senses and language. pp.119, Cornell Univ. Press, Ithaca.
- Goldsmith, T.H. and Fernandez H.R. (1968) The sensitivity of housefly photoreceptors in the mid-ultraviolet and the limits of the visible spectrum. *J. Exp. Biol.*, **49**, 669-677.
- Gronquist, M., Bezzerides, A., Attygalle, A., Meinwald, J., Eisner, M., and Eisner, T. (2001) Attractive and defensive functions of the ultraviolet pigments of a flower (*Hypericum calycinum*). *PNAS* **98**, 13745-13750.
- Honda, K., Omura, H. and Hayashi, N. (1998) Identification of floral volatiles from *Ligustrum japonicum* that stimulate flower-visiting by cabbage butterfly, *Pieris rapae*. *J. Chem. Ecol.* **24**, 2167-2180.
- Kelber, A. (1996) Colour learning in the hawkmoth *Macroglossum stellatarum*. *J. Exp. Biol.* **199**, 1127-1131.

- Kevan, P.G. (1976) Fluorescent nectar. *Science* **194**, 341-342.
- Kandori, I. and Ohsaki, N. (1998) Effect of experience on foraging behavior towards artificial nectar guide in the cabbage butterfly, *Pieris rapae crucivora* (Lepidoptera: Pieridae). *Appl. Entomol. Zool.* **33**, 35-42.
- Kinoshita, M., Shimada, N. and Arikawa, K. (1999) Colour vision of the foraging swallowtail butterfly *Papilio xuthus*. *J. Exp. Biol.* **202**, 95-102.
- Li, S.-J., Zhang, S.-X., Li, L. and Chen, Z.-Y. (2004) Pollination ecology of *Caesalpinia crista* (Leguminosae: Caesalpinioideae). *Acta Botanica Sinica* **46**, 271-278.
- Lutz, F.E. (1924) Apparently non-selective characters and combinations of characters including a study of ultraviolet in relation to the flower-visiting habits of insects. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* **29**, 181-283.
- Lutz, F.E. (1933) Perception of ultra-violet patterns by *Trigona*, Hymenoptera. *Amer. Mus. Novit.* **641**, 1-26.
- Menzel, R., and Blakers, M. (1976) Color receptors in the bee eye-morphology and spectral sensitivity. *J. Comp. Physiol. A*, **108**, 11-13.
- Menzel, R. (1979) Spectral sensitivity and color vision in invertebrates. In: Handbook of Sensory Physiology VII/6A, Comparative Physiology and Evolution of Vision in Invertebrate: Invertebrate Photoreception (H.A. Autrum ed.) pp.503-580, Springer-Verlag, Berlin.
- Medel, R., Botto-Mahan, C., and Kalin-Arroyo, M. (2003) Pollinator-mediated selection of the nectar guide phenotype in the andean monkey flower, *Mimulus luteus*. *Ecology* **84**, 1721-1732.
- Omura, H., Honda, K. and Hayashi, N. (1999a) Chemical and chromatic bases for preferential visiting by the cabbage butterfly, *Pieris rapae*, to Rape Flowers. *J. Chem. Ecol.* **25**, 1895-1906.
- Omura, H., Honda, K., Nakagawa, A. and Hayashi, N. (1999b) The role of floral scent of the cherry tree, *Prunus yedoensis*, in the foraging behavior of *Luehdorfia japonica* (Lepidoptera: Papilionidae). *Appl. Entomol. Zool.* **34**, 309-313.
- Penny, J.H. (1983) Nectar guide color contrast: A possible relationship with pollination strategy. *New Phytol.* **95**, 707-721.
- Schiestl, F.P., Peakall, R., Mant, J.G., Ibarra, F., Schulz, C., Franke, S. and Francke, W. (2003) The chemistry of sexual deception in an orchid-wasp pollination system. *Science* **203**, 437-438.
- Schwinn, K., Venail, J., Shang, Y., Mackay, S., Alm, V., Butelli, E., Oyama, R., Bailey, P., Davies, K., and Martin, C. (2006) A small family of MYB-regulatory genes controls floral pigmentation intensity and patterning in the genus *Antirrhinum*. *The Plant Cell* **18**, 831-851.
- Shibata, K., Shibata, Y. and Kasiwagi, I. (1919) Studies on anthocyanins: Color variation in anthocyanins. *J. Amer. Chem. Soc.* **41**, 208-220.
- Syafaruddin, Kobayashi, K., Yoshioka, Y., Horisaki, A., Niikura, S., and Ohsawa, R. (2006) Estimation of heritability of the nectar guide of flowers in *Brassica rapa* L.. *Breeding Science* **56**, 75-79.
- Thompson, W.R., Meinwald, J., Aneshansley, D. and Eisner, T. (1972) Flavonols: Pigments responsible for ultraviolet absorption in nectar guide of flower. *Science* **177**, 528-530.
- Thorp, R.W., Briggs, D.L., Estes, J.R. and Erickson, E.H. (1975) Nectar fluorescence under ultraviolet irradiation. *Science* **189**, 476-478.



- Townson, S.M., Chang, B.S.W., Salcedo, E., Chadwell, L.V., Pierce, N.E. and Britt, S.G. (1998) Honeybee blue- and ultraviolet-sensitive opsins: cloning, heterologous expression in *Drosophila*, and physiological characterization. *J. Neurosci.*, **18**, 2412-2422.
- Ushimaru, A., Watanabe, T., and Nakata, K. (2007) Colored floral organs influence pollinator behavior and pollen transfer in *Commelina communis* (Commelinaceae). *American J. Botany* **94**, 249-258.
- Waser, N.M. and Price, M.V. (1985) The effect of nectar guide on pollinator preference: experimental studies with a montane herb. *Oecologia* **67**, 121-126.
- Willstätter, R. & Everest, R.W. (1913) Über den Farbstoff der Kornblume. *Justus Liebigs Ann. Chem.* **401**: 189-232.
- 内海俊策(2002) 花はなぜ美しいか1。昆虫と受粉。千葉大教育学部研究紀要 **50** III: 自然科学篇、441-448。
- 内海俊策(2003) 花はなぜ美しいか2。蜜標と蜜腺。千葉大教育学部研究紀要 **51** III: 自然科学篇、319-329。
- 木下充代(2006) アゲハチョウが見ている「色」の世界。比較生理生化学 **23**、212-219。
- 福原達人(2008a) 植物形態学、紫外線透過フィルタで撮った花。  
[http://www.fukuoka-edu.ac.jp/~fukuhara/keitai/hana\\_uv\\_touka.html](http://www.fukuoka-edu.ac.jp/~fukuhara/keitai/hana_uv_touka.html)
- 福原達人(2008b) 花の簡易(安易) デジカメ紫外線写真: 撮影方法についてのメモ。  
[http://www.fukuoka-edu.ac.jp/~fukuhara/uvir/hana\\_uv2.html](http://www.fukuoka-edu.ac.jp/~fukuhara/uvir/hana_uv2.html)
- 本田計一(1976) ヒオドシチョウ成虫の摂食行動における嗅覚と色覚の役割、および訪花行動における花の色に対する選好性について。蝶と蛾 **27**: 52。
- 香取郁夫(1997) 人口蜜標に対するモンシロチョウの訪花行動: 生得と学習及び虫媒花と昆虫の共進化について。応動昆虫大会要旨、応動昆 **41**、170。
- 大村尚(2000) 蝶類成虫の採餌行動を制御する遠隔化学刺激に関する化学的・行動生理学的研究。広島大学総合科学部紀要Ⅳ 理系編 **26**、153-155。
- 大村尚(2006) チョウ成虫の採餌行動と嗅覚情報物質(総説)。比較生理生化学 **23**、134-142。
- 山岡景行(2005) 文系学生のための生物学教材の改良。そのⅠ:「赤い花・青い花の秘密」。東洋大学紀要自然科学篇 **49**、61-85。
- 山岡景行(2006a) 文系学生のための生物学教材の改良。そのⅡ: 講義版「赤い花・青い花の秘密」。東洋大学紀要自然科学篇 **50**、67-77。
- 山岡景行(2006b) 文系学生のための生物学教材の改良。そのⅢ: 最近の改良の効果測定。東洋大学紀要自然科学篇 **50**、79-88。
- 山岡景行(2007) 文系学生のための生物学実験教材 (1): ペチュニアなどの花卉とブドウ外果皮から抽出したアントシアニンの発色に対する pH の影響。東洋大学紀要自然科学篇 **51**、69-86。
- 山岡景行(2008a) 文系学生のための生物学実験教材 (2): *Petunia* 花卉とナス果皮から抽出した anthocyanin による金属錯体の形成。東洋大学紀要自然科学篇 **52**、71-85。
- 山岡景行(2008b) 教養の生物学・生物学実験—青い花と緑のノリ。pp.105、開成出版、東京。
- 山岡景行(2009) 文系学生のための生物学教材の改良、Ⅳ: 被子植物の蜜標、その1 紫外線画像処理。東洋大学紀要自然科学篇 **53**、53-67。
- 山下雅道、富田・横山香織、中村輝子(2004) 花と重力の自然誌。宇宙生物学 **18**、52-69。
- 山下雅道(2005) ダーウィンの花とカタチの上と下。実践生物教育研究 **40**、11-16(ホームページ <http://www004.upp.so-net.ne.jp/jissen/jissen40.htm>)