

(続紙 1)

京都大学	博士 (人間・環境学)	氏名	末次 健司
論文題目	Diverse interactions of heterotrophic plants with their hosts, pollinators and seed dispersers (従属栄養植物が宿主や送粉者、種子散布者と織りなす多様な相互作用)		
(論文内容の要旨)			
<p>独立栄養を営むはずの植物の中には、菌類や他の植物から養分を得るという特異な進化を遂げた従属栄養植物が存在する。これらの植物は、他の植物に寄生する植物寄生植物と、自身の菌根菌から養分を奪う菌従属栄養植物に大別される。これらの従属栄養植物の生態学的知見は乏しく、宿主の解明すら進んでいない種が多いのが現状である。本論文は、従属栄養植物が他の生物との相互作用を通してどのような適応を遂げてきたのかを明らかにしようとしたものである。</p> <p>本論文は全部で十章から構成されている。第一章ではまず、従属栄養植物に関する研究の事例をまとめ、未解決の課題を洗い出した。</p> <p>第二章では、宿主に関する情報が乏しいビャクダン科カナビキソウについて、実際に地下部の寄生部位を観察することにより宿主範囲を明らかにした。これまでビャクダン科植物の宿主範囲は狭いと考えられていたが、カナビキソウは複数の科に属する植物を宿主としていた。その一方、イネ科植物の根に高頻度で寄生していたことから、一定の宿主選好性があることが明らかになった。</p> <p>第三章では、絶対菌従属栄養性のヒナノシャクジョウ属2種について、菌根菌の分子同定を行なった。その結果、両者は、グロムス菌を菌根菌として利用し、一部の菌を共有していることが明らかになった。これまで絶対菌従属栄養植物では、近縁種間でも、それぞれ異なる菌を利用するという傾向が知られていたが、ヒナノシャクジョウ属では宿主特異性についてそのような一般化はできないことが示された。</p> <p>第四章と第五章では、絶対菌従属栄養性の3種のラン科植物 (ツチアケビ、マヤラン、サガミラン) の送粉様式を検討した。絶対菌従属栄養植物は地中の菌に養分を全面的に依存していることから、その生育場所は暗い林床であることが多い。暗い林床は、ハナバチなどの訪花性昆虫の賑わいとは無縁の世界であり、菌に寄生するという生活様式は、暗い林床環境で送粉を達成しなくてはならないという困難を植物に強いている。そこで混合栄養植物とそれに近縁な絶対菌従属栄養植物の送粉様式を比較したところ、絶対菌従属栄養性の獲得に伴って自動自家受粉を採用していることが明らかになった。その一方で、一部の絶対菌従属栄養植物は、昆虫による他殖手段も併せ持つことが明らかになった。</p> <p>第六章と第七章では、無葉緑の従属栄養植物の種子散布様式を調査した。菌従属栄養植物では、その寄生性ゆえに、胚乳などに養分をほとんど持たない小さな種子を作ることが多く、風による種子散布が卓越している。特にラン科植物はすべての種が風散布を</p>			

採用していると考えられてきた。この予想に反し、絶対菌従属栄養性のツチアケビは赤い果実をつけ、ヒヨドリやシロハラといった鳥類によって種子散布されていることが明らかになった。また、菌従属栄養性のギンリョウソウと植物寄生性のキヨスミウツボは、いずれも目立たない白色の液果をつけるが、この果実が直翅目に属するカマドウマに摂食され、生存能力のある種子が糞とともに排泄されて、種子散布されることが明らかになった。

第八章では、植物が寄生性を獲得することによってどのような適応的意義があるのかを、混合栄養植物であるキンランの成長と生存過程の分析を通して検討した。キンランは多年草植物であるが、食害時や結実時など植物の資源が枯渇した際に、しばしば休眠に入ることが明らかになった。また休眠に入った個体は、地上部を展開した個体よりも、生存率が高かった。キンランは休眠時にも菌類から養分を得ることができるため、地上部の食害のリスクを減らしつつ、地下での菌従属栄養生活によって繁殖の準備をするという生活史を進化させたと考えられる。

第九章では、植物寄生植物が周辺の植物群集に影響を与えるかどうかを、セイヨウヒキヨモギの除去実験を行なうことにより検討した。その結果、セイヨウヒキヨモギの除去区では、無処理区よりも、マメ科・イネ科のバイオマスが増加し、それ以外の植物のバイオマスは減少することが明らかになった。この現象は、セイヨウヒキヨモギが、マメ科・イネ科植物に選択的に寄生することにより、群集内での競争力を低下させ、結果として他の植物種の成長を助けるという作用によると考えられる。

第十章では、第九章までに得られた結果についての総合的な考察を行なった。従属栄養植物は、宿主となる植物や菌に対してだけではなく、送粉者や種子散布者との相互作用においても風変わりな多様な適応を遂げており、そのような複雑な種間関係が従属栄養植物の種分化に深く関連している可能性が示唆された。

(論文審査の結果の要旨)

光合成を営む植物は、有機物を自ら合成する独立栄養の能力を有している。この能力ゆえに植物は一次生産者として、生態系の中で欠くことのできない存在となっている。しかし植物の中には、光合成を行なうことを放棄して、他の生物から有機物を搾取するような、従属栄養生活を営むようになったものがある。他の植物の根にとりついて栄養を搾取するビャクダン科やハマウツボ科のような植物寄生植物や、菌根菌から栄養を搾取するようになったラン科やヒナノシャクジョウソウ科などの菌従属栄養植物などがその例である。これらの従属栄養植物は多くの分類群にまたがり、また非常に多様であるにもかかわらず、小型で見つかりにくかったり、個体数がきわめて少ないなどの理由から、その生活史や宿主利用様式についての知見は限られ、このような特異な従属栄養生活がいかに進化したかは未だ十分には明らかにされていない。

本研究は、植物寄生植物や菌従属栄養植物が、その従属栄養生活を維持するために、宿主との関係や、宿主以外の生物との種間関係を通して、どのような適応を遂げているかを明らかにしようとしたものである。

本研究の第一章では、従属栄養植物の多様性と生活史について概説し、近年のDNA解析技術の進展によってさまざまな従属栄養植物の宿主の解明が進んだ一方で、生活史のどのような点が未知のまま残されているかを整理している。

第二章では、植物寄生植物として知られていたカナビキソウの宿主範囲を、詳細な地下部の調査によって、明らかにした。カナビキソウは複数種の植物を宿主植物として利用でき、とりわけイネ科植物への宿主選好性を持っているという結果は、ビャクダン科植物の宿主利用様式についての理解を深めるのに大きく貢献した。

第三章では、菌従属栄養植物のヒナノシャクジョウソウ属2種の宿主を、根の中の菌糸の分子同定を行なうことによって特定した。両者は、グロムス菌を菌根菌として利用しており、一部の菌を共有しているという結果は、従属栄養植物の種分化が宿主菌の転換を必ずしも伴っていないことを示唆している。

従属栄養植物は宿主との間で宿主利用様式をめぐる特異な共進化を遂げてきたが、宿主とは異なる第三者との間でも、特異な共進化を繰り広げてきた可能性がある。第四章と第五章では送粉過程に着目し、暗い林床環境に生育する無葉緑の絶対菌従属栄養性のラン科植物の送粉様式を調査した。その結果、多くの種が自動自家受粉を行なっている一方で、低い頻度ながら他家受粉も行なっていることを明らかにした。この発見は、菌従属栄養植物にとって、稀に起こる他殖が近交弱勢の回避や宿主菌との軍拡競走で重要な働きを果たす可能性を示唆しており、高く評価できる。

次に着目したのは、従属栄養植物の種子散布過程である。第六章では、菌従属栄養植物であるツチアケビの種子散布様式を調査した。ツチアケビは赤い多肉質の大きな果実をつけることで知られていたが、その果実の果肉を求めて鳥がやってきて、その鳥が実際に有効な種子散布を果たすことを明らかにした。これはラン科における風散布以外の種子散布様式の初めての発見である。

第七章では、絶対菌従属栄養植物であるギンリョウソウと植物寄生植物であるキョスミウツボの種子散布様式を調査した。これらの植物は、いずれも目立たない白色の液果をつけるが、この果実が直翅目のカマドウマに摂食され、発芽能力のある種子がその糞とともに散布されることが明らかになった。この成果は、カマドウマによる種子散布の初めての発見として高く評価できる。これらの知見は、暗く風通しの悪い林床への進出が、特殊な種子散布様式の獲得を促したことを示唆している。

第八章では、光合成と同時に菌従属栄養も行なう混合栄養植物キンランを対象に、多年草植物には異例とも言える「休眠」という現象に焦点を当てた。精力的な個体追跡の結果、キンランは食害後や結実後に休眠に入る傾向があり、休眠に入った個体は、地上部を展開した個体よりも生存率が高いことが明らかになった。この結果は、菌従属栄養の獲得が休眠という生活史戦略を可能にさせたことを示唆しており、菌従属栄養植物の生活史の理解に大きく貢献したと言える。

従属栄養植物の多くの種は一般に小型で個体数が少ないがゆえに、生態系に大きな影響を与えることはあまりないと考えられてきた。第九章では、植物寄生植物が周辺の植物群集に影響を与えるかどうかを、セイヨウヒキヨモギの除去実験を行うことによって検討した。その結果、セイヨウヒキヨモギは特定の植物種への選択的寄生によって、周囲の植物群集に顕著な影響を与えていることが明らかになった。本研究は、寄生植物が生態系に影響を与えうることを実証した数少ない研究として高く評価できる。

本研究は、従属栄養植物が、宿主との間だけでなく、送粉者とも、種子散布者に対しても特異な適応を遂げており、また周囲の植物群集にも影響を及ぼしていることを見事に明らかにしたと言える。また、本研究で得られた数多くの知見は、絶滅に瀕している多くの従属栄養植物の保全計画策定にも貢献するにちがいない。

以上のように本論文は、非常に稀な従属栄養植物についての忍耐強い生態調査と、緻密な分子実験、送粉過程や種子散布過程の解明をめざした重厚な野外実験などを駆使して、従属栄養植物の風変わりな多様な適応と進化を明らかにした先駆的な業績であると評価できる。

本申請者が所属する相関環境学専攻自然環境動態論講座の目的の一つは、生物同士の相互作用を介した生物の進化を探究することであり、本研究は本講座にふさわしい内容を備えたものと言える。

なお、学位申請者は本年9月をもって、博士後期課程在学期間は3年に6ヶ月満たない。しかし、査読のある学会誌にすでに23報の論文を公表していることから明らかに、その研究内容は博士学位取得に十分な水準に達しており、期間短縮での学位授与に値するものとみなせる。

よって、本論文は博士（人間・環境学）の学位論文として価値あるものと認める。また、平成26年7月14日、論文内容とそれに関連した事項について試問を行なった結果、合格と認めた。

なお、本論文は、京都大学学位規程第14条第2項に該当するものと判断し、公表に際しては、投稿論文が公表されるまでの間、当該論文の全文に代えてその内容を要約したものとすることを認める。