

論文題目

絶対送粉共生系において植物の種子生産に影響を及ぼす要因の解明

氏名

古川 沙央里

要約

様々な生態系で普遍的に存在する相利共生では、共生関係にある相手への投資（コスト）を減らした個体が次世代を多く残せて適応的である。そうした個体が投資をしなくなった結果、寄生的になると、共生関係の利益のバランスが崩れ、関係が解消・破綻に追い込まれる可能性が指摘されてきた。系統解析により、相利共生系において共生者から寄生者の進化が様々な共生系で起きていることが裏付けられている。一方で、理論研究から、過度に利益を得ようとする個体の適応度を共生相手が低下させる「制裁」という仕組みが共生系の安定化に必須であると考えられ、実証研究が盛んに行われてきた。しかし「制裁」の研究が進むにつれ、「制裁」が見られない共生系の存在が徐々に明らかになり、「制裁」がない状況で共生系を安定的に維持する要因に関心が集まりだした。

絶対送粉共生系では、宿主植物は種特異的な送粉者の雌にのみ送粉されており、結実した種子のいくつかは送粉後に送粉者の雌が生んだ卵から孵化した幼虫が成熟するために消費される。こうした植物と種子食性昆虫との相互依存的な送粉共生系は、食害を免れた種子の数で植物の利益を評価できるため、共生系の安定性の研究に適した系である。こうした絶対送粉共生系で、共生系の安定性を研究するためには、宿主植物の健全種子数がどのような要因に左右されているのかを明らかにする必要がある。本研究では、コミカンソウ科植物—ハナホソガ属ガ類による絶対送粉共生系で、植物側、および昆虫側それぞれの特異な形態や生活史に着目し、それらが宿主植物の適応度に与える影響を明らかにすることを目的とした。

コミカンソウ科植物とハナホソガ属ガ類の共生系でも、過剰に産卵された花を選択的に脱離させる、選択的中絶という「制裁」が1種で知られているが、「制裁」がこの絶対送粉共生系でどれほど普遍的であるかは不明である。第2章では、宿主による相利共生のコストの軽減について取り組んだ。コミカンソウ科植物の1種オオシマコバンノキの果実基部に見られる伸長する子房柄に着目し、この子房柄がハナホソガ幼虫による種子食害（宿主にとってのコスト）の減少に貢献するという仮説を検証した。まず、果実内のハナホソガの死亡率と子房柄の長さの関係を調べたところ、子房柄が長い果実ほど、ハナホソガ幼虫の死亡率が高く、食害された種子数が少なかった。大半のハナホソガの死亡は、種子に到達する前の、卵あるいは若齢幼虫の時点で生じていることが観察から示唆された。これは子房柄がハナホソガの幼虫が種子に到達することを防ぐように機能するという仮説を支持する。子房柄の長さは、植物体の大きさ、ハナホソガの産卵数、または地理的な影響と

無関係であり、個体ごとに遺伝的に決まっている可能性が高い。子房柄が防衛として働くのは子房の外部に産卵された場合のみであり、子房柄の伸長は外部産卵タイプのハナホソガに産卵される数少ない宿主植物種のみでみられる。したがって、オオシマコバンノキの子房柄は相利共生のコストを制限する防衛形質として進化した可能性が示唆された。

第3章では、より寄生的に振舞う送粉者の進化的背景について取り組んだ。カンコノキとその姉妹種ヒラミカンコノキには、子房の一部がいびつに膨らんだ果実が野外でしばしば見られる。これら2種の植物は、いずれも2種のハナホソガ (*Epicephala obovatella* と *Epicephala corruptrix*) に送粉されているが、どちらの種のハナホソガが送粉者であるかは地域ごとに異なり、2種のハナホソガの分布は排他的であることが知られていた。2種のハナホソガは互いに系統的に離れている。*E. obovatella* の分布域では実のつきはよく、果実は同心円状に膨らんでいる一方、*E. corruptrix* の分布域では実のつきは悪く、果実は子房の一部しか膨らまない。送粉能力と種子生産への貢献度を調べたところ、*E. corruptrix* では、授粉・産卵行動回数、花粉保有数、花粉運搬用の口吻上の感覚子数ともに、*E. obovatella* に比べ著しく少なかった。*E. corruptrix* 幼虫は子房室の組織を異常に発達させ、幼虫が脱出した果実は種子を作らずに落下していたことから、*E. corruptrix* 幼虫は宿主果実の組織を異常に発達させる虫こぶ形成者であり、宿主植物の適応度を低下させていると示唆された。また、南西諸島の3島では、例外的にこのハナホソガ2種が同所的に分布することを明らかにした。さらに、ハナホソガ幼虫はコマユバチ科のハチに寄生されることが知られている。そこで *E. corruptrix* の形成する虫こぶはコマユバチからの寄生回避に寄与する、との予測を立てた。コマユバチの形態と遺伝子解析から、*E. obovatella* と *E. corruptrix* は同種のコマユバチに寄生されていることが明らかになった。コマユバチは一定サイズ以上の果実に飛来し、3齢以上のハナホソガ幼虫に寄生していた。*E. obovatella* と *E. corruptrix* が同所的に分布した場合に、*E. obovatella* への寄生率が増大し、*E. corruptrix* への寄生率が減少した。コマユバチが産卵できる期間に限られ、小さいサイズの果実が産卵対象となりにくいことから、*E. corruptrix* は虫こぶを形成することでコマユバチからの寄生を回避できている可能性が示唆された。

本研究から、コミカンソウ科植物—ハナホソガ属が類絶対送粉共生系において、宿主植物の健全種子数に関わるさまざまな要因が明らかになった。第2章では、オオシマコバンノキの子房柄が種子食害を防ぐ防御形質として機能しており、選択的中絶による「制裁」だけが健全種子数の調節に働いているわけではないことを示した。第3章では、ハナホソガ属には宿主植物にほとんど利益をもたらさない、より寄生的な振る舞いをする種が存在することを示した。虫こぶ形成性は寄生蜂に対する防御として進化した可能性があり、共生系とは直接関係のない第三者の存在が、共生系の利益のバランスに影響を与えた可能性がある。一連の結果は、共生系の利益のバランスが、防御形質の進化や第三者の介在によって絶えず変化し続けていることを示しており、進化的時間スケールにおける共生系の安定性を説明する新しい見方を提供している。