

(続紙 1)

京都大学	博士 (理学)	氏名	山崎 絵理
論文題目	Evolutionary relationships between pollination and protective mutualisms in the genus <i>Macaranga</i> (Euphorbiaceae)		
(論文内容の要旨)			
<p>被子植物は植食者に対して多様な防衛形質を進化させてきた。その防衛形質は、植食者との関係ばかりでなく、他の生物との関係にも影響を与えることがある。最もよく研究されているのは物理的・化学的防衛と送粉の関係で、送粉に関連する形質が新たな機能を獲得し (外適応) 送粉の進化を促進する例や、またその逆の例が知られている。植物の中には、物理的防衛・化学的防衛のほかに、アリと被食防衛共生の関係 (生物的防衛) をもつものも多い。この共生関係では、ほとんどの場合、植物が蜜や食物体を分泌し、不特定のアリを誘引して防衛に利用している。しかし、一部の植物群では、防衛アリに餌のほか営巣場所を提供して互いに種特異性の高い関係を築き、アリ不在では生存できないほど強くアリに依存している植物もある。被食防衛共生を持つ植物は全体の 2-3% に及ぶが、被食防衛共生と送粉共生の関わりについての研究は限られている。</p> <p>本研究では、トウダイグサ科オオバギ属植物において、被食防衛共生と送粉共生の間にどのような進化的関係が見られるのか検討した。オオバギ属のほとんどの種は、葉の花外蜜腺に誘引されて訪れる不特定のアリに防衛されるが、一部は幹内に特定の種のアリを住ませ極めて強くアリに防衛される「アリ植物」である。オオバギ属で送粉様式が分かっている種は少ないが、アリ植物を中心とした一部の種で、花を覆う小苞葉の内側で採餌・繁殖を行うアザミウマやカメムシによる送粉が知られている。</p> <p>論文の第 2 章では、オオバギ属の送粉様式の多様性と進化に取り組んだ。まず第 2 章第 1 節では花序形態の進化プロセスを検討した。標本庫に所蔵されている乾燥標本を観察した結果、オオバギ属の花序は、目立つ小苞葉をもたない『欠損型』、小苞葉上に円盤状の腺をもつ『蜜腺型』、小苞葉が花を覆う『被覆型』に分類できた。分子系統樹に基づき花序形質を再節約復元すると、祖先形質は欠損型であり、その後順序は不明だが蜜腺型と被覆型が生じ、3 つの型の間で何度もシフトが起きたことが示唆された。第 2 章第 2 節、第 3 節ではそれぞれ、欠損型に似た花序をもつ姉妹群アカメガシワ属の 2 種、蜜腺型の <i>Macaranga sinensis</i> の送粉様式を調べた。アカメガシワ属の 2 種では、訪花昆虫採集や飛散花粉量の測定から、風媒と昆虫媒を併せ持った送粉様式が明らかになった。<i>M. sinensis</i> では小苞葉上の円盤状の蜜腺を求めて訪花する昆虫が送粉者となっており、アリを誘引するための花外蜜腺の外適応によって新たな送粉様式が獲得されたことが示唆された。</p> <p>第 3 章では、アリ植物種における植物、送粉者と防衛アリの三者関係の解明に取り組んだ。まず第 3 章第 1 節では、アリが花序の植食者と送粉者に与える影響を調べた。アリ植物種では、多くの種が花序の苞葉に食物体を分泌し、アリを積極的に誘引していた。アリ除去実験から、花序を訪れるアリは食害を防ぐ一方、送粉者であるアザミウマ <i>Dolichothrips</i> sp. の密度には影響しないことが示唆された。第 3 章第 2 節では、送粉者のアザミウマが肛門から分泌する物質がアリの行動に与える影響を明らかにした。まず、さまざまな昆虫に対する防衛アリの行動を調べた。アリは送粉者以外の昆虫には攻撃行動をとることが多かったが、送粉者アザミウマに遭遇した時、特にアザミウマが肛門から液滴を分泌した時には、逃避行動をとることが多かった。さらに、アザミウマの肛門分泌物や、その主成分であるデカン酸を付着させたテフロン片に対する反応を観察したところ、対照区と比べ逃避行動が多く見られた。以上から、送粉者アザミウマは忌避効果のある液滴を肛門から分泌することで、アリからの攻撃を避けていることが示唆された。送粉者がアリに除去されないのは、この忌避物質</p>			

(続紙 2)

のためだと考えられる。オオバギ属では、アリに攻撃されにくい昆虫を送粉者とし、アリが送粉を妨害するという送粉と被食防衛共生のコンフリクトを解消したことで、強いアリ防衛の進化が起りやすくなったのかもしれない。

本研究から、オオバギ属では植物の送粉形質と防衛形質が関係しながら進化したことが強く示唆された。アリと共生する植物の多くは、蜜という送粉者への報酬となりうる分泌物をアリへの報酬としていることと、アリは植物を訪れる動物を区別せず攻撃し、送粉者もアリによって排除されうることから、送粉共生と被食防衛共生は進化的に関係しやすいだろう。このような進化的関係は、アリと共生する植物の進化を正しく知る上で重要と考えられる。

(論文審査の結果の要旨)

植物は、生涯の間で、植食者、送粉者、種子散布者など、さまざまな動物から影響を受けている。植物と動物の相互作用関係は、生態学における重要な研究テーマの一つであり、植物が動物からの影響を受け、多様な形質を進化させてきたことが明らかになっている。それぞれの動物との相互作用関係は個別に研究されることが多いが、複数の相互作用関係が植物の形質を介して生態的・進化的に密接に関わりあうこともある。しかし、そのような例を扱った研究はまだ多くなく、どのような場合にどのような関係が生じるのか十分に検討されていない。

この研究では、トウダイグサ科オオバギ属を材料に、送粉と被食防衛共生の進化的・生態的關係を調べた。オオバギ属のほとんどは、アリと被食防衛共生の関係をもっているが、アリへの依存度は種によって大きく異なっている。また、オオバギ属では、アリとの共生関係について、すでに多くの知見が蓄積されている。したがって、送粉共生と被食防衛共生の関係を考えるのに適した材料である。

論文ではまず、オオバギ属全体について、送粉様式の多様性と進化について明らかにした。この中で、アリを誘引するための葉の花外蜜腺から小苞葉の円盤状蜜腺が生じ、ここから分泌される蜜を求めて訪れる昆虫による送粉様式が進化したことが示唆された。これは、防衛形質が送粉に転用された例だと考えることができる。送粉あるいは防衛形質が形質が転用されることで他方の形質の進化を促す例は、物理的・化学的防衛に関してはすでに報告されている。本研究では、生物的防衛でもそのような例があることを示した。

さらに、オオバギ属の中でアリ植物となり、アリに強く防衛を依存している種群において、植物・送粉者・防衛アリの三者関係について調べている。その結果、送粉者となっているアザミウマ *Dolichothrips* 属は、肛門からアリ忌避物質を持ち、アリからの攻撃を受けにくいことが示された。このことから、オオバギ属では、アザミウマ媒の獲得によって、防衛アリによる送粉の妨害が軽減され、アリ植物への進化が促されたという興味深い仮説を提示している。

本論文は、これまで、物理的・化学的防衛を主要な防衛機構とする植物の一部についてのみ調べられてきた送粉と防衛の関係を、新たに生物的防衛を持つ植物について詳細に検討したという点で、生態学的な価値が高い。また、生物的防衛では、蜜などの報酬が防衛者に提供される点で送粉と似ていること、物理的・化学的防衛に比べ、防衛する器官や除去する対象生物を植物が制御しにくいなど、送粉との関係が生じやすい理由について考察している。このような視点は、今後の植物の防衛戦略や送粉様式の進化の研究にも重要な示唆を与えると考えられる。よって、本論文は博士(理学)の学位論文として価値あるものと認める。また、平成26年1月30日、論文内容とそれに関連した事項について試問を行った結果、合格と認めた。

要旨公表可能日： 年 月 日以降