

( 続紙 1 )

京都大学	博士 ( 人間・環境学 )	氏名	Wong Sato Akira Armando
論文題目	Diverse adaptations to increase pollination success in zoophilous plants (動物媒植物が送粉成功を高めるための多様な適応)		
(論文内容の要旨)			
<p>動物媒花は送粉成功を高めるために、花の色や形や香り、送粉者に提供される報酬、送粉者の活動に合わせた開花時期、送粉者の体に花粉を付着させやすい花形態などを進化させてきた。本論文は、(1) 不稔の装飾花を使った花序の誇示、(2) 早春の開花、(3) 送粉者に花粉を付着させるための花粉噴出機構に着目して、植物が送粉成功を高めるためにどのような適応を遂げてきたかを明らかにしようとしたものである。</p> <p>動物媒花の中には、稔性のある小さな稔性花の集まりを、不稔であるが大きく目立つ装飾花が取り囲む、「額咲き」と呼ばれる花序を持つ植物がある。日本列島にはとりわけ額咲きの植物が多いという特徴があり、その代表がレンプクソウ科ガマズミ属とアジサイ科アジサイ属である。</p> <p>第2章では、日本列島の温帯林に生育するガマズミ属を対象に、その送粉様式を調査した。調査対象に選んだ9種のうち、3種は装飾花を持つ「額咲き種」、6種は装飾花を持たない「非額咲き種」である。それぞれの種の植物から6株を選び、その株の2つの花序を対象に、装飾花の切除/付加をした処理花序と、それらの処理をしない非処理花序を作り、それらの花序への昆虫の訪花を動画撮影した。記録された動画から、訪花昆虫群集と、それぞれの訪花頻度、訪花者が最初に着地した着地点を調べた。その結果、赤い筒状の花を持つミヤマシグレは特異的にマルハナバチの訪花を受けたが、それ以外の白花の8種の花は多様なコハナバチ類やハナアブ類、ハナカミキリ類などの訪花を受けた。処理花序と非処理花序への昆虫の訪花頻度は、額咲き種では非処理花序(装飾花を持つ花序)のほうが処理花序(装飾花を欠く花序)よりも多くの訪花を受けたが、非額咲き種では処理花序と非処理花序で訪花頻度の有意な差は認められなかった。この結果は、額咲き種の装飾花が、本来の送粉者群集のもとで送粉者誘引機能を発揮していることを示している。また、訪花昆虫の着地場所に関しては、ハナカミキリ類とハナアブ類は稔性花よりも装飾花に有意に多く着地するという結果が得られた。花序の稔性花の間にはしばしば捕食性のカニグモが待ち伏せしており、装飾花への着地は、カニグモによる捕食を避ける効果がある可能性が示唆された。</p> <p>第3章では、第2章同様の実験と観察を、アジサイ属9種の植物を対象に行った。調査した植物のうち、8種は額咲き種、1種(コアジサイ)が非額咲き種であり、額咲き種の中でも、装飾花の形、色、配置は種間で多様であった。いずれの種も、コハナバチ類やマ</p>			

ルハナバチ類、ハナアブ類、ハナカミキリ類など、多様な昆虫類の訪花を受けたが、それらの比率は種間で大きく異なっていた。装飾花の送粉者誘引機能は、額咲き種の多くで認められ、特にコハナバチ類、ハナアブ類、ハナカミキリ類に対して顕著であった。

ガマズミ属とアジサイ属両方で観察されたこれらの結果は、散房花序を持ち、コハナバチ類やハナアブ類、ハナカミキリ類といった多様な昆虫に送粉される種で、送粉成功を高めるために装飾花が進化したことを示唆している。送粉者を共有するこれらの植物は、送粉者をめぐる競争や種間交雑を避けるために、開花時期を少しずつずらせていた。

第4章では、早春に開花するマンサク科コウヤミズキの送粉様式を、滋賀県甲賀市の落葉樹林で調査した。コウヤミズキの開花する3月下旬から4月上旬は、いまだ温度が低く、植物の展葉も始まっておらず、活動している昆虫もごくわずかであった。しかし、コウヤミズキの花は花蜜を分泌しており、それを求めて、ニホンミツバチの働き蜂とマルハナバチの女王、ビロウドツリアブが訪花し、それらが有効な送粉者になっていた。それと同時に、幼虫が水生であるカワゲラ目の1種キシタカワゲラの訪花も観察された。行動観察と野外実験の結果、このカワゲラは花粉を食べるために訪花し、実際に送粉にも貢献していることが明らかになった。

第5章では、花粉噴出行動を持つアワブキ科ミヤマハハソの送粉様式を、京都府貴船の落葉樹林で調査した。ミヤマハハソは6月下旬から7月初旬に小さな皿状の花を咲かせるが、擬雄蕊へのわずかな接触刺激を受けると、花粉を噴出させた。最も優占的な訪花者はコマルハナバチの雄で、その訪花が実際に花粉噴出を誘導し、ハチ自身も花粉まみれになり、送粉にも貢献していた。この花粉噴出機構は、小さな花が大きな訪花者の体に花粉を付着させるために発達させたしくみであると考えられる。また、開花の観察と人工授粉実験により、ミヤマハハソは自家和合性があるが雄性先熟で、実質的に他家交配をしていることが明らかになった。

以上のように、動物媒植物は送粉成功を高めるために、送粉者を誘引するしくみや開花時期、花粉を送粉者に付着させる方法などにおいて、多岐にわたる見事な適応を遂げていることが明らかになった。

(論文審査の結果の要旨)

被子植物が著しい多様化を遂げた背景には、動物媒の採用があったと考えられている。送粉者は、花粉や花蜜などの報酬を求めて、特定の花を選択的に訪花する傾向があり、そのような送粉者の訪花行動が植物の遺伝子流動を方向付けることによって、植物の種分化を引き起こす。花の色や形、匂いといった形質は、訪花者の種構成やそれらの訪花頻度に直接的な影響を与えるため、種分化を考える上でとりわけ重要な適応形質である。本論文は、さまざまな動物媒植物に見られる多様な花の形質や、多様な開花時期、花粉を送粉者に付着させる多様なしくみなどが、送粉成功を高めるためにどのような寄与をしているかを明らかにしようとしたものである。

申請者が最初に着眼したのは、ヤブデマリやガクアジサイなど、散房花序を持つ植物に見られる、不稔の装飾花を使った花序の誇示である。装飾花が送粉者を誘引する機能を持つことはダーウィンによって指摘され、いくつかの植物でそのような機能が実際にあることが確かめられていた。日本列島にはとりわけ額咲きの植物が多いという特徴があり、その代表がガマズミ属とアジサイ属である。どちらの属にも、装飾花を持つ種と持たない種が見られ、装飾花が進化した背景を探るにはすぐれた材料である。

申請者はまず、ガマズミ属9種の訪花者群集を調査し、それらの多くがコハナバチ類やハナアブ類、ハナカミキリ類など多様な昆虫類によって訪花・送粉されていることを明らかにした。また、装飾花を切除／付加するという巧妙な野外操作実験により、額咲き種においては、非処理花序（装飾花を持つ花序）のほうが処理花序（装飾花を欠く花序）よりも多くの送粉者の訪花を受けることを突き止めた。この結果は、額咲き種の装飾花が、送粉者誘引機能を持っていることを野外で示したものであり、装飾花がどのような送粉者群集のもとで進化したかを初めて明らかにした研究として、高く評価できる。

また、訪花昆虫の詳細な行動観察から、ハナカミキリ類とハナアブ類は稔性花よりも装飾花に有意により多く着地したという結果を得た。花序の稔性花の間にはしばしば捕食性のカニグモが待ち伏せしており、装飾花への着地がカニグモによる捕食を避けることに役立っている可能性を、申請者は指摘した。この指摘は装飾花の機能に関して新しい視点を提供している。

申請者はさらに、アジサイ属9種においても、訪花昆虫の観察と野外操作実験を行い、アジサイ属の多くの種が、ガマズミ属と同様の訪花昆虫群集によって送粉されており、それら送粉者の存在下で、装飾花がより多くの送粉者を誘引することに貢献していることを示した。日本列島は世界の中で、装飾花を持つ植物がとりわけ多い地域であり、額咲きをするアジサイ属とガマズミ属のさまざまな種が春から夏にかけて咲き継いでゆく。本研究は、送粉者を共有するこれらの植物が、送粉者をめぐる競争や種間交雑を避けるために、開花時期を少しずつずらせていることを浮かび上がらせた。

申請者は次に、早春に開花するマンサク科コウヤミズキに着目し、その花がニホンミツバチやマルハナバチ、ビロウドツリアブといった早春活動性の昆虫によって送粉されていることを明らかにした。この花にはさらに、水生昆虫のカワゲラが訪花していることに申請者は気づき、その行動観察と野外実験を行った結果、このカワゲラも送粉に貢献していることを明らかにした。これは、世界で初めてのカワゲラ媒の報告である。早春という季節には、天候のわずかな不順や遅延によって、植物が送粉者の訪花を受けることができずに、繁殖に失敗してしまうリスクがある。ところが、陸圏と水圏では気候レジームがしばしば異なるため、陸圏の天候が不順な年に、陸圏で生活環をまわす本来の送粉者の代役を、水圏で育つカワゲラが果たす可能性があり、そこにカワゲラ媒発見の意義があると言える。

アワブキ科アワブキ属の植物は、接触刺激によって花粉を噴出するという特異な性質を持つことが知られていたが、実際の送粉者や送粉様式については報告がなかった。申請者は、アワブキ属ミヤマハハソの花がコマルハナバチの雄によって訪花され、その訪花が花の花粉噴出を誘導し、花粉まみれになったその蜂が送粉をも果たしていることを明らかにした。本研究は、小さな花が、容易には届かない送粉者の体に花粉を付着させるための手段として、花粉噴出というしくみを発達させたことを初めて明らかにしたものであり、高く評価できる。

以上のように、本論文は、忍耐強い野外観察と巧妙な野外操作実験によって、植物が送粉成功を高めるために、送粉者を誘引するしくみや開花時期、花粉付着など、さまざまな局面で見事な適応を遂げていること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関連環境学専攻自然環境動態論講座の目的の一つは、生物同士の共生関係がそれぞれの生物の適応進化に与えた影響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。

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30年1月15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