

氏名	かわ きた あつし 川 北 篤
学位(専攻分野)	博士 (人間・環境学)
学位記番号	人博第366号
学位授与の日付	平成19年3月23日
学位授与の要件	学位規則第4条第1項該当
研究科・専攻	人間・環境学研究科 関連環境学専攻
学位論文題目	Origin and evolution of obligate pollination mutualism in the Phyllanthaceae- <i>Epicephala</i> association (コミカンソウ科—ハナホソガ属間における絶対送粉共生系の起源と進化)
論文調査委員	(主査) 教授 加藤 眞 教授 松井正文 助教授 市岡孝朗 助教授 酒井章子

論 文 内 容 の 要 旨

生物種間の相利共生は、地球の華々しい生物多様性を生み出すのに重要な役割を果たしてきたと考えられている。相利共生の中で特に、イチジクとイチジクコバチの関係に見られるような、一對一の相互依存的な絶対相利共生は、共生のパートナー同士の共種分化や多様化を分析できる系として注目されてきた。近年、コミカンソウ科カンコノキ属植物とその種子寄生性ハナホソガが絶対送粉共生の関係にあることが発見された。この系において、ハナホソガ属の幼虫は寄主の種子を特異的に食害する植食者であるが、雌成虫は自分の子孫の餌を確保する目的で、訪花時に口吻を用いて雌しべを能動的に授粉するため、両者は互いに絶対的な依存関係にある。本研究はこの絶対送粉共生系を対象に、共生のパートナー同士の共進化・共種分化パターンを解析することによって、相利共生の起源と進化を明らかにすることを目的としたものである。

本論文は八章から構成されている。第一章では、利害が対立するもの同士が共生関係を結ぶに至る過程を進化生物学的に概観したのち、コミカンソウ科の絶対送粉共生系が共進化研究のモデル系としてすぐれていることを指摘した。

第二章では、コミカンソウ科カンコノキ属の植物と送粉者双方の種分化パターンを、核とミトコンドリアのDNAの塩基配列情報をもとにした系統解析によって比較した。両者の間には極めて高い種特異性が見られ、ともに全世界で数百種へと多様化を遂げている。両群の系統樹の間には強い相関が認められると同時に、送粉者による寄主転換が繰り返し起こっていることが明らかになった。

第三章では、ハナホソガの寄主転換が両者の種特異性にどのような影響を与えるかについて、集団遺伝学的な解析を行なった。西日本および台湾に分布する5種のカンコノキ属植物からハナホソガを採集し、分子系統解析を行なったところ、ハナホソガは地域的には寄主特異的であるものの、幅広い分布域で見ると地理的にさまざまなスケールで両者の特異性が崩れていることが判明した。第二章および第三章の結果は、カンコノキとハナホソガのように緊密な相互適応が見られる共生系においても、両者の種分化や多様化が常に並行的に起こるとは限らないことを示しており、両者の多様化の歴史において、ホソガの寄主転換が重要であったことを示唆している。

第四章と第五章では、ニューカレドニアに分布するコミカンソウ属の一群、および琉球列島から東南アジアに分布するオオシマコバンノキ属について、昼夜にわたる送粉様式の野外調査を行い、これらの植物でも絶対送粉共生が成立していることを明らかにした。カンコノキ属に近縁なこれらの種群で同様の絶対送粉共生系が発見されたことは、ハナホソガによる送粉が潜在的にコミカンソウ科において広く見られる可能性を示唆している。

第六章では、アジア、北米、およびマダガスカルに分布するコミカンソウ科5属25種の植物に関して、訪花昆虫相、および種子食性昆虫の有無を調査し、ハナホソガ属との共生系の系統的広がりを分析した。その結果、新たにコミカンソウ属の2種群においてハナホソガとの共生系が発見され、その他の植物はハナホソガ以外の昼行性の昆虫によって送粉されていることが判明した。またヒトツバハギ属や草本性のコミカンソウ属からは、能動送粉行動を持たない寄生性ハナホソガが発見された。これらの結果は、コミカンソウ科における送粉様式やハナホソガ属との相互関係が、系統群間で実に変異に富んだ

ものであることを示唆している。

第七章では、第四章から第六章で生活史が明らかになった植物について分子系統解析、および分岐年代推定を行ない、ハナホソガとの共生系の起源を追跡した。またこれらの植物と相互作用をもつハナホソガについても同様に系統解析を行い、能動的な送粉行動がどのように進化してきたかについての解析を行なった。その結果、コミカンソウ科においてハナホソガによる送粉がみられた種群は、互いに系統的に隔たった5つのグループに分けられ、共生系が何度も独立に起源したことが示唆された。一方、ハナホソガ属における能動送粉行動は、種子寄生性の祖先群において一度だけ起源し、その後二次的に失われることもあったことが明らかになった。さらに年代推定の結果から、ハナホソガ属の送粉者はコミカンソウ科の隔たった系統間で寄主転換を繰り返し、新たな寄主植物の送粉者となることで、コミカンソウ科のいくつもの系統群で共生系の進化を促したと考えられた。これらの結果は、一見複雑な相互適応を伴うと考えられる共生系が実際には進化的に極めて変動性に富んだものであることを示唆すると同時に、能動的送粉行動の獲得という送粉者側の革新的適応が植物の側の進化や多様化に決定的な役割を果たしたことを物語っている。

第八章では、第七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。コミカンソウ科とハナホソガ属の間にはさまざまなスケールで非対称な種特異性や種分化のパターンが見られたが、こうした結果は両者の複雑な遺伝的構造や、それが共進化動態に及ぼす影響を正しく理解する上で重要である。また、ハナホソガ属はコミカンソウ科と多様な相互作用を持つために、ハナホソガ類における寄生から共生への進化やまたその逆方向への進化の生態的背景を解析できる系であると言える。コミカンソウ科では絶対送粉共生が独立に何度も起源しているため、共生の進化を促すと考えられる生態的要因を特定したり、共進化系が介在する多様化を解析する上で、今後極めて重要なモデル系となるにちがいない。

論文審査の結果の要旨

密接にかかわりあう生物同士が対立する利害を乗り越えて相手の利益のためにふるまうように進化することがしばしばある。寄生から共生への進化は、生態学分野で特に強い関心を引き付けてきた。このように成立した共生関係の中でもひととき注目される系が、イチジクとイチジクコバチやユッカとユッカガの間に見られるような絶対送粉共生である。近年、第三番目の絶対送粉共生系がコミカンソウ科カンコノキ属とハナホソガとの間に発見された。本学位申請論文は、それまではほとんど知られていなかったカンコノキ属以外のコミカンソウ科植物の送粉様式を明らかにすると同時に、コミカンソウ科植物とハナホソガの絶対送粉共生系を対象に、共生のパートナー同士の共進化・共種分化パターンを詳細に分析しつつ、相利共生の起源と進化を明らかにしようとしたものである。

本論文は八章から構成されている。絶対送粉共生系における共進化・共種分化解析の研究を俯瞰した第一章に続いて、第二章では、コミカンソウ科カンコノキ属植物と送粉者の双方の種分化パターンを分子系統解析によって比較している。その結果、植物と送粉者が互いに共種分化してはいるものの、送粉者による寄主転換が繰り返し起こっていることを明らかにしている。この結果は、この系が大局的には種特異的関係にはあるものの、寄主転換が多様化の契機となっていることを示唆するものとして意義深い。

第三章では、琉球列島におけるハナホソガの種特異性の詳細な集団遺伝学的解析の結果、パートナー同士の一对一の関係が局所的に崩れていることを明らかにした。寄主転換によって二種のハナホソガが一つの寄主植物上で共存している状況は、種特異性の進化を明らかにする上で多くの示唆を与えている。

カンコノキ属に近縁な属に、コミカンソウ属とオオシマコバンノキ属があるが、第四章と第五章では、これらの属に絶対送粉共生が成立しているかどうかの探索を行なっている。その結果、ニューカレドニアで多様化したコミカンソウ属の一群、および琉球列島から東南アジアに分布するオオシマコバンノキ属において、絶対送粉共生が発見された。これらの発見は、カンコノキ属で発見されていた絶対送粉共生がより広い系統群に広がっていることを明らかにした点で意義深い。しかも、これらの送粉共生系の一部は、1匹の幼虫が一つの果実のすべての種子を食べてしまう系であり、共生の進化的安定性を考える上で興味深い話題を提供している。

コミカンソウ科コミカンソウ族には、カンコノキ属の他に5属が知られているが、第六章では、アジア、北米、およびマダガスカルに分布するコミカンソウ科5属25種の植物に関して、訪花昆虫相、および種子食性昆虫の有無を調査し、ハナホ

ソガ属との共生系の系統的広がり进行分析した。その結果、マダガスカルと台湾に分布するコミカンソウ属の2種群において絶対送粉共生が発見され、その他の植物はハナホソガ以外の昼行性の昆虫によって送粉されていることが判明した。コミカンソウ科の中に絶対送粉共生の植物と一般的な虫媒植物が混在していることは、絶対送粉共生系の成立と崩壊の過程を考える上で重要な示唆を与えている。

またこの研究で特筆すべき点は、ヒトツバハギ属や草本性のコミカンソウ属において、能動送粉行動を持たない寄生性ハナホソガが発見されたことである。イチジクコバチでもユッカガでも、送粉をしない寄生性の種が知られていたが、共生から寄生への進化がコミカンソウ科の絶対送粉共生系においても起こっているという発見は、共生系の進化動態を考える上で重要な視点を提供している。

送粉様式が明らかになったコミカンソウ科植物、およびそれらと共生あるいは寄生関係にあるハナホソガについて、第七章では、分子系統解析と分岐年代推定を行なった。その結果で最も驚くべきことは、ハナホソガの能動送粉行動が種子寄生性ハナホソガの一群の中でただ1度だけ、新生代始新世の頃に起源したと考えられることである。一方、植物の側では、絶対送粉共生は少なくとも3回、おそらく5回、独立に起源したと推定された。能動送粉行動という送粉者の革新的適応が絶対送粉共生の進化に決定的な役割を果たしただけでなく、その送粉者が寄主転換することによって、新たな系統の植物で絶対送粉共生が成立したという結論（七章と八章）は、共生の進化学の分野において非常に重要な貢献であると言えよう。

本論文の内容の多くはすでに国際誌に掲載され（二章は Evolution, 三章は Molecular Ecology, 四章と五章は American Journal of Botany）、いずれの論文も国際的にきわめて高い評価を受けている。

以上、本研究は、植物の送粉様式を探るための忍耐強い夜間観察、世界各地からの植物および送粉者の的確なサンプリングと最新的手法を駆使した分子系統解析によって、コミカンソウ科における絶対送粉共生の起源と進化を明らかにした重厚で独創性の高い研究であると評価できる。

本申請者が所属する環境相関研究専攻生物環境システム論講座の目的の一つは、生態系の中に無数に存在する生物同士の共生関係の動態とその進化機構を探究することであり、本研究は、この目的に沿ったものと言える。

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19年1月16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。