

(続紙 1)

京 都 大 学	博 士 (人 間 ・ 環 境 学)	氏 名	後 藤 龍 太 郎
論 文 題 目	Evolution and maintenance of obligate pollination mutualisms between <i>Glochidion</i> trees (Phyllanthaceae) and <i>Epicephala</i> moths (Gracillariidae) (カンコノキーハナホソガ絶対送粉共生系の進化と維持)		
(論文内容の要旨)			
自然界には、異なる種がお互いに利益を享受し合う相利共生関係が数多く見られ、花と送粉者の間に見られる送粉共生もそのような相利共生関係の一つである。花は花粉や花蜜を提供し、その見返りに送粉者は送粉サービスを提供するという相利共生関係は、しかし、共生関係の存続を不安定化させるような利害の対立を内包している。パートナー双方にとって、できるだけ相手への利益供与を少なくして、共生の利益を享受した方が適応的だからである。本研究は、パートナー同士の関係がとりわけ種特異的である送粉共生系、すなわちカンコノキーハナホソガ絶対送粉共生系に注目して、パートナー同士の駆け引きが相利共生関係の維持に果たす役割の解明を試みたものである。 カンコノキーハナホソガ絶対送粉共生系は、カンコノキが種子を報酬として、ハナホソガに送粉を托すという共生系であり、カンコノキ属の樹木は、それぞれ種特異的なハナホソガ属の雌によってのみ送粉される。カンコノキの開花期間中、ハナホソガは口吻を巧みに使うことによって雄花で花粉を集め、次に雌花を訪れてそこで授粉し、続けてそこに産卵を行なう。ハナホソガの幼虫は成長中の果実内で孵化し、果実内の種子の一部だけを食べて成熟する。第1章では、この共生系の特徴を概観し、パートナー同士の間にどのような利害の対立が見られるかを整理した。 本研究は、カンコノキ属植物4種の開花・結実パターンを2年間にわたって追跡することから始められた(第2章)。カンコノキ属植物には、通年開花結実型と春開花秋結実型の2つの開花・結実パターンがあり、それらの送粉者であるハナホソガ類はそれぞれ寄主植物の開花フェノロジーに極めてよく適応した生活史を持っていた。通年開花型は、冬期にも開花する種と冬期は開花しない種に分けられた。春開花秋結実型では、4月から5月にかけて開花し、この期間にのみハナホソガ成虫の活動が見られた。通年開花型は受粉から果実の成熟まで約3ヶ月かかるが、春開花秋結実型では受粉から果実成熟まで6ヶ月以上もかかる。後者の場合、ハナホソガは雌花のなかで長期間卵休眠することによって、寄主のフェノロジーに生活史を同調させていた。 次に、カンコノキ属がハナホソガ属による種子の過剰な搾取をどのように防いでいるかについて野外実験を行なった(第3章)。一つの雌花でハナホソガの重複産卵が起こった場合、果実内の幼虫数が増加し、食害を免れて生存できる種子の割合が減少			

する。野外実験による検証の結果、ウラジロカンコノキは、そのような重複産卵を受けた雌花を結実前に選択的に中絶していることが明らかになった。このような雌花の中絶は、加害されてしまう種子への投資を未然に防ぐとともに、重複産卵を行なった個体の子孫を残させないという効果があると考えられる。実際、雌花に産卵されたハナホソガの卵数の頻度分布はポアソン分布より一様分布の側に偏っており、ハナホソガが重複産卵を避けていることが明らかになった。

一方、ウラジロカンコノキの一部の株は、雌花の一部を、通常より半年以上遅らせて結実させており、そのような果実からはハナホソガ幼虫がほとんど見つからなかった。この結果は、結実遅延が、ハナホソガの種子食害を予防することを通して種子生産を増やすことに寄与していることを示唆している(第4章)。

次に、ウラジロカンコノキの種子生産に及ぼす外的要因について調査を行なった。ハナホソガ幼虫はコマユバチ科の寄生蜂の寄生を受ける。寄生蜂による捕食寄生は、ハナホソガ幼虫の早期死亡を導き、結果として種子食害を抑制することで、種子の生存率を上昇させていた(第5章)。この結果は、送粉者の寄生蜂が種子生産の増加に寄与していることを示唆している。

さて、送粉者幼虫に花の一部を提供するという意味でカンコノキーハナホソガ系とよく似た新たな送粉共生系がアフリカから発見された(第6章)。ツチトリモチ科の植物寄生植物 *Thonningia sanguinea* は、花序に産卵してそこで育つイエバエ科 *Morellia* 属の1種のハエによって送粉されていた。 *Thonningia* は雌雄異株で、雄株も雌株もハエに送粉・産卵されるが、雌花序及び果実では幼虫が観察されなかった。それゆえ、この系においては、雌株はハエに送粉してもらってはいるものの、その報酬を支払っていない可能性が高い。

最後に、カンコノキーハナホソガ系と、イチジクーイチジクコバチ系、ユッカーユッカガ系など他の絶対送粉共生系との比較を行なった結果、いずれの系においても共生関係が維持されるためには、利己的すぎる送粉パートナーへの植物による制裁が必要であったと結論した(第7章)。

(論文審査の結果の要旨)

生物は宿命的に利己的であるので、密接にかかわりあう生物同士の間には相利共生関係がたとえ芽生えたとしても、その共生系はパートナー同士の利害の対立を内包している。したがって、相利共生関係が安定的に維持されるためには、パートナーの利己的すぎるふるまいに対する制裁が必要であることが、理論的に予測されてきた。本研究は、パートナー同士の関係がとりわけ種特異的である送粉共生系、すなわちカンコノキ-ハナホソガ絶対送粉共生系に注目して、パートナー同士の駆け引きが相利共生関係の維持に果たす役割の解明を試みたものである。

本学位論文は7章よりなっており、第1章では、共生関係が安定的に維持される機構に関する先行研究が紹介され、本研究の目的が整理されている。第2章では、カンコノキ属4種の開花・結実フェノロジーの詳細なデータを提示し、4種それぞれが異なる開花・結実フェノロジーを持つことと、それぞれの植物に種特異的な送粉者のハナホソガが、その開花・結実フェノロジーに見事に対応した生活史を持っていることを明らかにした。植物種間で見られたこのような開花フェノロジーの顕著な違いは、ハナホソガの寄主転換が非常に困難であることを示唆している。

第3章は本論文の白眉であり、カンコノキ属がハナホソガ属による種子の過剰な搾取をどのように防いでいるかについて検証を行なった。一つの雌花でハナホソガの重複産卵が起こった場合、果実内の幼虫数が増加し、食害を免れて生存できる種子の割合が減少する。野外実験による検証の結果、ウラジロカンコノキは、そのような重複産卵を受けた雌花を結実前に選択的に中絶していることが明らかになった。このような雌花の中絶は、加害されてしまう種子への投資を未然に防ぐとともに、重複産卵を行なった個体に対して子孫を残させないという制裁を加える効果があると考えられる。実際、雌花に産卵されたハナホソガの卵数の頻度分布はポアソン分布より一様分布の側に偏っており、ハナホソガが重複産卵を避けていることが明らかになった。これらの結果は、植物による送粉者の重複産卵への制裁が、送粉者の利他的行動(すなわち重複産卵の自粛)を導き、共生系の維持に機能していることを示唆するものであり、高く評価できる。

第4章では、ウラジロカンコノキの一部の株で見られた遅延結実が、ハナホソガ幼虫による種子食害を軽減させるための植物の適応であるかどうかを検証した。遅延結実した果実からはハナホソガ幼虫がほとんど見つからず、結実遅延がハナホソガの種子食害を予防することを通して種子生産を増やすことに寄与していることが明らかとなった。植物が生活史を少し変えることによって、共生系の利害関係が推移することを示したこの結果は、生活史に多様化選択が働く可能性を示唆しており、興味深い。

第5章では、コマユバチ科の寄生蜂によるハナホソガ幼虫への寄生が、結果として

ハナホソガの種子食害を抑制することで、種子の生存率を上昇させることを示した。共生系への寄生者の存在が相利共生のパートナー双方の密度や適応度に影響を与えることは、共生系の動態の理解に重要な視点を提供している。

申請者は、カンコノキーハナホソガ共生系の研究をするかたわら、アフリカに送粉共生の野外調査に出かけている。その折、送粉者幼虫に花の一部を提供するという意味でカンコノキーハナホソガ系とよく似た新たな送粉共生系を発見した(第6章)。ツチトリモチ科の植物寄生植物 *Thonningia sanguinea* は、花序に産卵してそこで育つイエバエ科 *Morellia* 属の1種の手によって送粉されていたという。この花の花弁は赤いため、鳥媒の可能性も残されているが、もし本当に手との絶対送粉共生の関係にあるとすれば、それは価値ある発見と言えるだろう。

本論文の第3章と第6章の内容はすでに国際誌に掲載されており (Ecology Letters と Plant Species Biology) 、特にカンコノキーハナホソガ系で初めて、利己的なパートナーに対する制裁機構を報告した前者は、すでに数多く引用されている。

以上のように、本研究は、忍耐強い野外調査と緻密な野外実験によって、カンコノキとその送粉者との共生関係が安定的に維持される機構を明らかにした先駆的な研究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維持される機構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24年1月12日、論文内容とそれに関連した事項について口頭試問を行なった結果、合格と認めた。

Webでの即日公開を希望しない場合は、以下に公表可能とする日付を記入すること。

要旨公開可能日： 年 月 日以降