

学位論文題名

ナナカマド *Sorbus commixta* の
果実をめぐる生物間の相互作用

学位論文内容の要旨

果実や種子の生長過程は時間経過にしたがって、花芽、つぼみ、花、未熟果実（未熟種子）、成熟果実（成熟種子）の段階に分けることができる。ナナカマドの繁殖器官は、生長にともない多様な摂食タイプの昆虫および鳥類に利用されていた（第2章）。果実を利用するこれらの動物には、植物に対して負の影響をもたらす食害者と、植物が移動手段として利用するため共生的な関係をもつ媒介者が含まれていた。

花や果実といった植物の繁殖器官は、動物と共生的な関係を中心に研究がすすめられてきたが、動物による繁殖器官の食害は、植物の繁殖成功度を直接左右する重要な作用であり、近年その重要性が認識されつつある。本研究の目的は、繁殖器官を利用する動物が植物の繁殖成功度に与える影響について、共生的な関係を持つ花粉媒介者や種子散布者だけでなく、食害者についても調べ、果実または種子の散布成功度にこれらの生物または生物間の相互作用が与える影響について検討することである。このような複雑な生物間の相互作用を解明するために、「間接的な相互作用」という観点を用いることで、利用時期に重ならない利用者間の相互関係について調べることができた。

まず、受粉過程についての調査では、他個体からの花粉の持ち込みを防いだ房には、全く果実ができなかったことから、ナナカマドの花粉が自家不和合であることがわかった（第3章）。また、強制的に他家の花粉を付加したところ、結果率、結実率ともに増加したため、昆虫によって持ち込まれる花粉が不足していることがわかった。しかし、種子重には変化がなかったため、花粉数の増加による種子の質の変化はないと考えられる。また、個体の中の花序の位置によって、花粉の不足には個体内で変異がみられた。

このような花粉不足には、持ち込まれる和合性のある花粉の不足と、隣家受粉（和合性のない自個体の花粉の持ち込み）による和合性の花粉の柱頭への付着の妨害によるものと考えられ、これらは花粉媒介者の訪花頻度や訪花順に依存することが示唆された。

開花前に、鱗翅目の幼虫によるつぼみの捕食および花房での造巣が観察された。彼らの食害がナナカマドの繁殖成功に与える影響としては、胚珠の捕食による直接的な作用と花数を減少させることによる花粉媒介者への宣伝効果の低下を介した間接的な作用の可能性がある。

食害を受けたつぼみでは、胚珠も被食されていた。また、巣が作られたつぼみは開花しなかった。

しかし、結実前のつぼみ数に対する被食率は低く、10%以下であった。また、花の減少による花粉媒介者への宣伝効果の低下は、認められなかった。以上の事実から、花食性の昆虫がナナカマドの繁殖成功に与える影響は小さいと考えられる(第4章)。しかし、これらの幼虫は未熟果実も食べており、その被食の効果は散布までの果実の消失の個体変異の原因として重要であることが示唆された(第8章)。つまり、花食性の昆虫の食害は、つぼみ期ではなく、未熟果実の時期にナナカマドの繁殖成功に影響を与えていることがわかった。

侵入性昆虫とカメムシが未熟果実を利用する。侵入性の鱗翅目昆虫(種子食)と双翅目昆虫(果肉食)の幼虫は、果実の中で種子や果肉を食べて生長する。どちらの昆虫が侵入しても果実は茶色に変色した(第5章)。これらの虫害果実の中でも、果肉食昆虫が侵入した場合には100%、また種子食昆虫が侵入した場合にも53%の種子は健全であった。

ところが、種子の散布者となる鳥類は変色した果実を避ける傾向があるため、侵入性昆虫の虫害を受けた果実の中の種子は散布されないことがわかった。それだけでなく、変色果実の存在は同じ房の他の健全果実の持ち去り率を低下させる可能性が示唆された。そこで、侵入性昆虫は直接的な食害だけでなく、鳥類による果実の消費率の低下を介して間接的にもナナカマドの繁殖成功度を低下させていることが明らかになった。

侵入性昆虫の場合とは異なり、カメムシの食害は鳥類の果実消費には、影響を与えていなかった。この違いは、侵入性昆虫が散布者に対するシグナルとなっている果実の色を変化させるのに対し、カメムシはそういった変化を与えないからであると考えられた。しかし、たとえ、果実が散布者となる鳥類に食べられ、かれらの糞とともに散布されても、その中には健全種子に比べて薄く軽い種子が含まれていた。これらの種子は、カメムシの吸汁によって種子の栄養分が奪われ、発芽能力を失っていた(第6章)。薄型種子の形成にはカメムシの吸汁頻度と吸汁時期が関わっていた。つまり、カメムシによる虫害種子は鳥類に食べられても繁殖成功には貢献しないことがわかった。

ナナカマドの繁殖器官の利用者のうち、侵入性昆虫とカメムシは同じ時期に果実を利用していた。これらの生物間の相互作用については、不明な点が残っているが、少なくとも一方が果実を利用することにより他方が大きな影響を受けることはないと考えられる(第7章)。種子は栄養的に価値が高く、多くの昆虫が利用するが、利用できる期間や量が制限されているので、競争が起こりやすい資源である。しかし、侵入性昆虫とカメムシの間の競争は検出されなかった。その理由は、侵入性昆虫やカメムシの密度が種子数に対して相対的に低く、競争が起きる状況にならないためである。しかし、健全種子数は調査地点や調査年によって異なっており、このため、両者の相互作用が顕在化する可能性を否定するものではない。

結果から果実の消費(散布)までの全期間をとおして、果実の散布成功度を決めている要因について検討した。その結果、鳥類による食べ残し、昆虫の侵入による果実の変色(または落下)、および花食性の昆虫による未熟果実の捕食といった利用者による生物作用が、果実の散布失敗の原因として、重要な役割を担っていることがわかった。生産された果実あたりの散布成功率は7%から38%であった。食害作用を逃れて種子散布者の鳥類に消費された果実の中にも、すでにカメムシによる吸汁で発芽能

力を失った種子が含まれている。これを考慮すると、健全な状態で散布に成功した種子は胚珠あたり394%でしかなかった。

このように、各時期の利用者はそれぞれナナカマドの繁殖成功度に影響を与えていた。まず、花粉媒介者の利用によって果実数や種子数が決定し、その後、未熟果実の利用者により果実や種子の生産の途中で消失する。そして、散布果実数は鳥類による果実の消費量によって決まる。しかし、鳥類の果実消費には未熟時期の食害者である侵入性昆虫が間接的に影響を及ぼしていた。また、運ばれた果実の中には虫害により発芽能力を失い、繁殖成功に貢献しない種子も含まれていた。つまり、ナナカマドの繁殖成功度には繁殖器官を利用する生物のそれぞれの作用だけでなく、生物間の相互作用が重要な役割を担っていることが明らかになった。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 戸 田 正 憲
副 査 教 授 甲 山 隆 司
副 査 教 授 東 正 剛
副 査 助 教 授 大 串 隆 之

学 位 論 文 題 名

ナナカマド *Sorbus commixta* の

果実をめぐる生物間の相互作用

近年、生物多様性を創出、維持する機構として生物間の相互作用が注目されている。植物と動物の関係では、繁殖器官である花と花粉媒介者、種子とその散布者の共生的関係、生産器官である葉とその食害者の敵対的關係が注目され、多くの研究が行われてきた。しかし、繁殖器官である花や実は、その共生者を誘引するために、花蜜や果肉といった魅力的な食物を用意し、胚乳には高栄養の物質を貯えており、食害者にとっても非常に魅力的な食物になっているはずである。植物の繁殖生態を統一的に理解するためには、共生的な関係のみならず、食害者による影響も同時に考慮しなければならない。申請論文は、ナナカマド *Sorbus commixta* の果実を中心にそれをめぐるさまざまな生物間の相互作用を明らかにすることを目的としている。

論文は8章より構成されている。第1章は本研究の背景および目的について示し、植物と繁殖器官の食害者および共生者の3者の相互関係に注目し、植物の繁殖成功率に対する両者の相対的な重要性を明確にしなければならないことを指摘している。第2章では、ナナカマドとその繁殖器官の利用者と利用時期および利用方法について、第3章では、受粉システムおよび花粉媒介者の役割の重要性を明らかにしている。これらの章の後に、繁殖器官の食害者について（第4章：花食者、第5章：侵入性昆虫、第6章：カメムシ、第7章：侵入性昆虫とカメムシの関係）、それぞれの利用者がナナカマドの繁殖成功率をどのように変化させるのかが示されている。最後に、第8章では、種子の生産・散布過程を通じた果実数と種子数の変化とそれを生じさせる生物種間の相互作用について総括を行なっている。つぼみの中に準備された胚珠あたりの種子の散布成功率を食害者の作用を含めて評価した例はかつてない。今回明らかにされた散布果実中に含まれる食害種子の高い割合（平均約60%）は、今後、種子の散布成功率を算定する際に、その生産過程での食害を含めて評価する必要があることを示している。また、ナナカマドの繁殖成功率には利用者の作用および利用者間の相互作用が重要な役割を担っており、

これらの作用は直接的なものだけでなく、果実の質の変化などを介した間接的な相互作用が関わっていることを明らかにした点は、特に高く評価される。

以上のように本論文は、植物と動物の間の相互関係について、花粉や種子とその散布媒介者との共生的な関係か、食害者と植物の摂食—被食関係に基づく敵対的な関係のどちらかしか調べていない研究が多かったなかで、散布媒介者と食害者の両方を考慮に入れて、種子の散布成功度にこれらの生物および生物間の相互作用が与える影響の重要性を初めて明らかにし、自然界の複雑な生物間相互作用を総合的に評価するための新たな視野を拓くものであり、生態学上の貢献は大きいと考える。なお、申請者は、主論文のテーマに関連した鳥による種子散布に関する論文を権威ある学術雑誌に発表しており、それらを参考論文として添えている。

審査員一同は、これらの成果を高く評価し、また研究者として誠実かつ熱心であり、大学院課程における研鑽や取得単位なども併せ申請者が博士（地球環境科学）の学位を受けるのに十分な資格を有するものと判定した。