

論文の内容の要旨

A study on pollination systems and reproductive biology of an annual herb, *Melampyrum roseum* var. *japonicum* (Scrophulariaceae)

論文題目 一年生草本ママコナの送粉共生系と繁殖生態に関する研究

氏名 島田(日江井)香弥子

被子植物の繁殖に関わる形質(花の形態、色彩、香り、性など)の多様性の進化には、送粉者が大きく関与してきたと考えられている(Grant & Grant 1965)。特に花の形態と送粉者との形態的な適合、あるいは開花時期と送粉者の出現時期の同調、などの両者の密接な相利共生関係は顕著な例であり、‘ポリネーション・シンドローム’と呼ばれている。これまで、植物の繁殖に最も効果的に寄与した送粉者に適応して植物は種分化した、といういわゆる‘Stebbinsの原理(1970)’をもとに、植物—送粉者間の適応関係を解明しようとする研究が盛んになされてきた。しかし、実際の植物の繁殖様式とその送粉者との関係は必ずしも一対一ではなく、1つの植物に対して複数の送粉者が訪花している場合や、ある植物の送粉者が同時期に別の植物種も訪花している場合が多い。従って、植物と送粉者の適応進化の要因を理解するためには、送粉者間の貢献度を定量化して比較するなど、よりきめ細かな研究が必要である(Ollerton 1996; Waser 1998; Johnson & Steiner 2000)。

そこで私は、従来の訪花頻度や形態的な適合により、ポリネーション・シンドロームの例として単純に理解されてきた植物—送粉者の関係も、植物の繁殖への送粉者の貢献度を定量化して評価することによって、送粉者の効果をより明確にできると考えた。研究対象としたゴマノハグサ科ママコナ属ママコナ(*Melampyrum roseum* var. *japonicum*)は、左右相称を基本とした花の形態を

持ち、種子による繁殖を行うが、その花粉の媒介には口吻長の異なる複数種のマルハナバチが関与することが知られている (Kudo 1993)。さらに、発芽、生長、開花、繁殖を1年以内で完結する一年生植物であるため、花、種子などへの繁殖コストを直接的に評価できるという利点も併せ持っている。

そこで本学位論文は、ママコナを対象に交配様式を含む生活史、繁殖と資源配分機構、送粉共生系の実態の調査・研究を行い、植物の繁殖に及ぼす複数の送粉者種間の効果の違いに着目して、植物が送粉者を一種に限定していない意義について考察することを目的とした。

1. ママコナの繁殖様式

ママコナの花は両性花であるが、雄蕊と雌蕊は直接接しない。野外における袋掛け、除雄などの交配実験を行った結果、自家和合性を有するが、自動的に自家受粉する機構はなく、また、強制自家受粉と他家受粉による結実率（成熟したさく果内の、結実種子数 / 胚珠数）には差異は認められなかった。しかし、花粉管の伸長速度を自家・他家花粉間で比較したところ、他家花粉の方が24時間以内に珠孔まで達する数が多かった。以上の結果からママコナは、繁殖には送粉者の媒介を必要としており、他家受粉を嗜好しているが、隣家受粉を含めた自家受粉による結実も可能なことが明らかとなった。

ママコナは一個体あたり、通常9-11個の花序からなり、それぞれの花序には8-24個の花をつける。ひとつひとつの花をマーキングし、花序間および花序内の開花・結実の変異性について追跡調査したところ、結実率は花序間および花序内において差は認められなかったが、結果率（結実したさく果の数 / 花数）は、開花の早い主軸や、花序内においても開花順に高かった。この変異性の要因を探るため、ママコナの花を蕾の段階で切除し、花序あたりの花数を2、4、8、12、切除なしの5段階にそろえ、その後の結果率・結実率への影響を調べる資源配分・操作実験を行った。結果率は、花数の減少に伴い徐々に増加したが、結実率は、花序あたり2個ずつ残した場合に高くなった以外、花数の影響はなく一定値を示した。また、ママコナの主軸を用いて、花序内の花の位置による結果率、結実率への影響を調査したところ、花の位置による影響はなかった。

以上から、ママコナでは、さく果を成熟させるための資源が開花の順序に従って分配されていることが明らかになった。その一方で、結実率に関しては花序間、花序内、花数、位置などによる顕著な差はなく、以下の野外における操作実験では、結実率を指標にして送粉者の貢献度を比較できることを確認した。

2. ママコナの繁殖への複数マルハナバチ種間の貢献度の違い

山梨県犬伏峠 (IP) のママコナ群落は、ナガマルハナバチ (*Bombus consobrinus*)、トラマルハナ

バチ (*B. diversus*)、ミヤママルハナバチ (*B. honshuensis*)、オオマルハナバチ (*B. hypocrita*) の 4 種のマルハナバチによって訪花されている。この 4 種のマルハナバチがママコナの繁殖に及ぼす効果の違いについて、(1)マルハナバチの訪花頻度および訪花行動、(2)マルハナバチの形態および訪花姿勢、(3)訪花回数と花粉持ち出し量の関係、(4)送粉される花粉の量および質 (自家花粉と他家花粉の割合)、(5)花粉管伸長数、(6)結実率および種子重量、(7)訪花回数と結実率の関係を定量的に測定し比較した。

これら 4 種のマルハナバチ種は口吻長に大きな違いがみられ、それに伴いママコナへの訪花行動やママコナの種子生産の質と量には、以下のような顕著な違いが認められた。例えば、口吻の最も長いナガマルハナバチがママコナを一回訪花した時に、柱頭に付着させた花粉のうちの 39% が他家花粉であり、一回訪花による結実率は 4 種の中で最も低い、種子のサイズは大きかった。口吻が二番目に長いトラマルハナバチでは、一回の訪花で葯から持ち出す花粉量は最も多いが、柱頭に付着させる量は少なかった。しかし、付着させた花粉の 65% は他家花粉で、24 時間で珠孔まで達した花粉管伸長数は多かった。一回訪花による結実率は高いが、種子のサイズは小さかった。一方、口吻が比較的短いミヤママルハナバチでは、花序内移動の割合が高く、隣家受粉をさせやすいと考えられた。実際、ミヤママルハナバチは、一回訪花により柱頭に付着させる花粉量が最も多く、そのうちの自家花粉の比率 (76%) は高かった。結実率は 4 種の中で最も高いが、種子のサイズは最も小さかった。4 種の中で最も口吻の短いオオマルハナバチは、口吻が蜜源まで届かず、花粉収集が主目的で、他種とは訪花姿勢が異なっていた。オオマルハナバチの生息個体数は少なかったため十分なデータを収集できなかったが、柱頭に付着させる花粉はほとんど他家花粉であった。

以上のように、一見同じように見えるマルハナバチ種の訪花も、送粉者間の形態・行動様式の違いにより、その後のママコナの種子生産様式を大きく変えることが明らかになった。ここでは、ママコナは特定のマルハナバチ種に送粉を依存しないことによって、繁殖に多様性をもたらす送粉を確実なものにしていることが示された。

3. 訪花昆虫相の異なる群落におけるママコナの繁殖

上述したように、ママコナは通常、複数種のマルハナバチによる送粉共生系を維持しているが、その植物—送粉者両者の関係の可塑性を理解するために、一種のマルハナバチ (*B. diversus*) しか生息していない茨城のママコナ群落 (田野: TN) 及びマルハナバチが生息していない北九州の 2 群落 (三里松原: SM、筑前新宮: CS) において、送粉昆虫とその活動、花形態、結実率を調査した。

主たる送粉者としてトラマルハナバチしかいない TN においては、ママコナの花筒長は IP の花

筒長と比較して有意に 2mm 長く、トラマルハナバチの口吻長に一致していた。ここでは、送粉者の誘引に直接関わる花の形質に関して、TN における唯一の送粉者であるトラマルハナバチの形態に適合していることが確認された。

一方、SM、CS では、主な送粉者としてセイヨウミツバチ (*Apis mellifera*)、ハキリバチ (*Megachile*) などの訪花が認められた。それらの訪花頻度は低く、活動は盛んではなかったが、結実率は IP と同程度であった。この地域は、Ollerton (1996) が指摘していた代替の送粉者に繁殖を依存している例と考えられる。

以上の結果から、従来の訪花頻度や形態的な適合によりポリネーション・シンドロームとして理解されてきた植物—送粉者の関係にも、複数送粉者の種間で植物の繁殖に対する貢献度に違いがあることを明確にできた。ママコナは送粉者のマルハナバチ 1 種の存在下では、マルハナバチと一対一対応の適応を示す一方、貢献度に違いのある複数の送粉者の訪花を十分に受けられる環境下では、特定種に依存しないことによって、繁殖に多様性をもたらす送粉を確実なものにしていた。さらにマルハナバチが存在しない環境下でもマルハナバチ以外の送粉者を受け入れて繁殖を確実にしていた。以上のように、本学位論文では、ママコナを対象に、従来の送粉者を特定化する対応関係だけでなく、複数種が関与する多様な送粉共生系の適応進化の存在を具体的に明らかにした。