

第7節

植物表面の微細構造と 植食者との相互作用

1. はじめに

植物の表面には、いろいろな形や太さの毛状構造をはじめ、小さな突起、穴、溝、液体の詰まった袋状構造など、実に様々な微細構造が見られる。虫眼鏡や実体顕微鏡で注意深く観察してみると、我々の目には一見何の変哲もないように見える普通の葉っぱの表面にも、多種多様な微細構造があることに気づき、驚かされることだろう。植物はなぜ、このような構造を発達させているのだろうか。

これらの微細構造は、従来、植物の種の同定に利用可能な形質の一つとして、主に分類学的な観点から研究されてきたが、それらがどのような機能を持つかは、実はまだほとんど明らかにされていない。しかし近年、これらの微細構造の多くには、植食者による捕食の回避など、生態的な機能があるのではないかと考えられるようになり、多くの生態学的研究がなされるようになってきた。

植物は動くことができないので、たとえ植食者に捕食されそうになっても動物のように逃げるわけにはいかない。そこで多くの植物は、捕食を回避するために様々な毒性化学物質を生産していることが知られている。従来は二次代謝産物と呼ばれ、生理的機能が明らかでなかった植物が含む化学物質の多くには、実は捕食回避のような生態的機能があることが明らかにされつつある。また、美しい花やおいしい果実は、動物を操作して花粉媒介や種子散布させるための仕掛けである。これと同様に、従来その機能が明らかでなかった植物体上の微細構造にも、植食者、とくに昆虫やダニの活動を妨げたりする生態的機能があるのではないかと考えられるようになってきたのである。たしかに、小さな昆虫やダニの視

点から見ると、植物の表面には、植物が彼らの活動を操作するための様々な仕掛けが隠されているのかもしれない。本稿では、このような観点から、とくにこの数年、急速に注目されつつある植物体上の微細構造に関する生態学的研究の主な成果を紹介する。

2. 様々な微細構造

植物表面の微細構造は大きく分けて、

- (1) 様々な形態や大きさの毛状構造(トリコーム, trichome),
 - (2) 蜜を分泌する小器官(花外蜜腺, extrafloral nectary),
 - (3) 脂質や糖質, アミノ酸などを含む粒状構造(フードボディ, food body),
 - (4) ダニやアリ, 微小昆虫の生息場所となっていると考えられている, 穴や溝, 葉脈の張り出し, 密生した毛状構造など(ドマティア, domatia)
- の4種類に分類できる。以下、それぞれの種類の微細構造の生態的機能に関して、最近の研究成果を順次紹介する。

3. トリコーム(trichome)

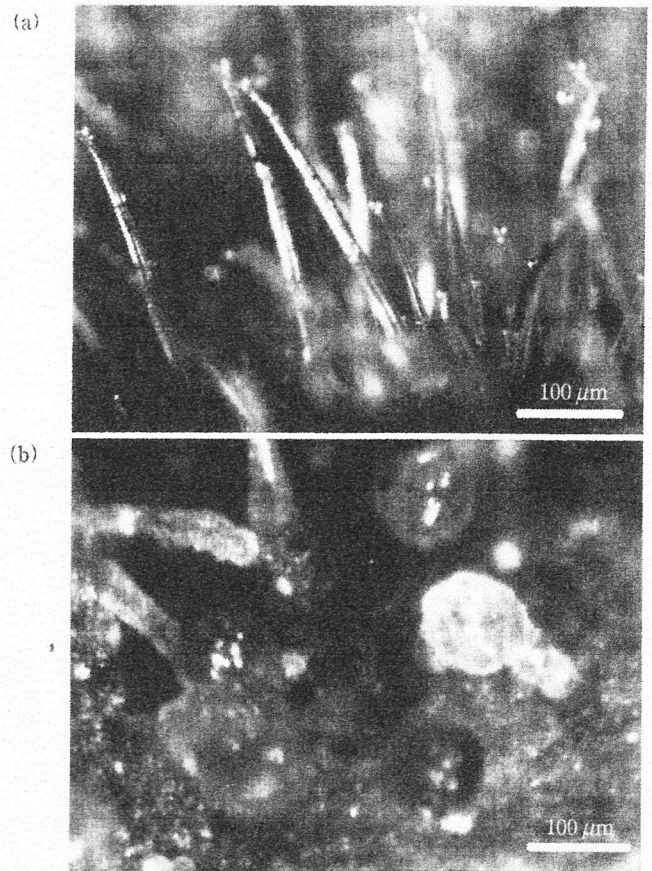
トリコームは、その形態や性状から、単純な柔らかい毛(軟毛, hair), 先端が鉤状になった固い毛(鉤状毛, hooked trichome), 放射状や樹枝状に張り出した毛(星状毛, 樹枝状毛, stellate trichome, dendritic trichome), 先端から粘着性の分泌物を分泌する毛(腺毛, glandular hair)など、さらに細かく分類されることが多い。また、液体を含んだ袋状の突起構造(腺点)や盾状や鱗片状の構造(lepidote)な

ど、毛状には見えない構造もトリコームの一種とされることが多い。ただし、それぞれの細分化された構造の呼び名は研究者によりまちまちで、まだ統一されているとは言いがたい。

一般に、葉に密生するトリコームには、葉の表面での植食昆虫の活動を抑制する機能があると考えられている。例えば、葉に軟毛が密生しているシロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana*) に、植食性のコナガ (*Plutella xylostella*) のメスを放ち、毛の密度が異なる個体間で産み付けられた卵の数を比較したところ、毛の密度の高い葉ほど産卵数が少なく、毛の密度と産卵数が反比例していることが分かった¹⁾。また、ハイイロヤナギ (*Salix cinerea* L.) では、ハムシ (*Phratora vulgatissima* L.) の成虫から被害を受けると、後に展開する葉の毛の密度が増加するが、この密度増加には、ハムシの幼虫に対して、葉の採食量を減少させたり、採食個所を分散させたりする効果があると報告されている。一方、葉に密生するトリコームは、植食性昆虫のみならず、その天敵の活動をも抑制してしまうことがある²⁾。例えば、個体ごとに葉の毛の密度が異なるガーベラ (*Gerbera jamesonii*) で、捕食性のチリカブリダニ (*Phytoseiulus persimilis*) の活動を比較したところ、移動速度もハダニの卵を捕食する捕食効率も、毛の密度と反比例し、毛の密度が最も低い葉で最大になることが判明した³⁾。また、キュウリ (*Cucumis sativus*) では、害虫のオンシツコナジラミ (*Trialeurodes vaporariorum*) の捕食寄生者であるオンシツツヤコバチ (*Encarsia formosa*) の移動速度が、無毛の品種上では、毛で覆われた品種上より3倍も速いことが報告されている⁴⁾。

トケイソウ (*Passiflora adenopoda*) の葉の表面には、先端が鉤状になった固い鉤状毛 (hooked trichome) が密生している。この鉤状毛は、ドクチョウ (*Heliconius melpomene*) の幼虫が葉の表面を歩くと、皮膚を傷つけるため、幼虫は葉を食べられず飢餓状態となると共に、血リンパを失うこととなり、やがて死んでしまう⁵⁾。

トリコームの中には、先端から分泌物を分泌するものがあり、一般に腺毛 (glandular hair) と呼ばれている (図1 参照)。腺毛の生態的機能については、最近、比較的多くの研究がなされるようになった。例えば、野生のポテト (*Solanum berthaultii*) の葉にある腺毛は、アブラムシの足や口器に付着してから



(a) キリ (*Paulownia tomentosa*) の葉の腺毛
(b) ニワトコ (*Sambucus racemosa*) の葉の腺毛

図1 腺毛(口絵参照)

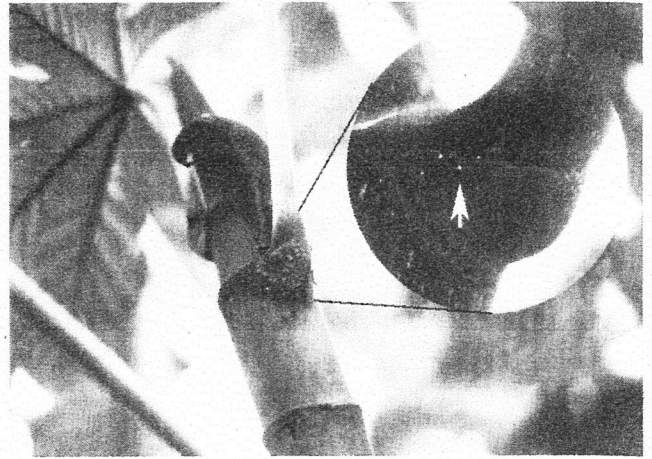
みつぎ、アブラムシを捕えて動けなくする役割を果たしている⁶⁾。熱帯のマメ科植物 *Stylosanthes scabra* の葉を覆っている腺毛は、先端から粘着性のある有毒な分泌物を分泌している。この粘着性分泌物は、ウシダニ (*Boophilus microplus*) の幼虫を捕らえて動けなくし、有毒成分によって24時間以内に死に至らしめる⁷⁾。野生トマトの一種 (*Lycopersicon hirsutum* f. *glabratum*) の葉にある腺毛も、有毒なメチルケトンを分泌しており、スズメガ科の *Manduca sexta* L. の幼虫がこの葉に接触すると、瞬く間に死んでしまうことが観察されている⁸⁾。また、別の野生トマト (*Lycopersicon pennellii*) の腺毛は、有毒なアシルシュガーを分泌しており、アブラムシ (*Macrosiphum euphorbiae*, *Myzus persicae*) やコナジラミ (*Bemisia argentifolii*, *Trialeurodes vaporariorum*)、オオタバコガ (*Helicoverpa zea*) シロイチモンジヨトウ (*Spodoptera exigua*) の幼虫等、様々な節足動物による捕食に対する防御に大きな役割を果たしている⁷⁾。

ケチヨウセンアサガオ (*Datura wrightii*) には、腺毛で覆われた葉を持つ品種(粘着タイプ)と粘液を出さない短い毛が密生する葉を持つ品種(ピロードタイプ)がある。数種類の植食者による食害を2タイプ間で比較した結果、粘着タイプは、ヨコバイ (*Empoasca* sp.) やコナジラミ (*Trialeurodes* sp.)、ハムシ (*Epitrix* spp.) などによる食害がピロードタイプよりも少なく、植食昆虫に対する抵抗力が高いことが判明した。ところが、ハムシ (*Lema trilineata*) による食害は、タイプ間で差がなく、また、カスミカメムシ科の *Tupiocoris notatus* による食害は、逆に粘着タイプで多かった⁹⁾。したがって、腺毛がすべての植食昆虫の食害に対して有効なわけではない。さらに、植食昆虫の天敵であるハエトリグモ類 (*Habronattus pyrithrix*)、捕食性カメムシ (*Geocoris pallens*)、サシガメ類 (*Nabis americanoferus*) の捕食効率も、粘着タイプ上ではピロードタイプ上よりも低いことが判明した¹⁰⁾。つまり、本種の腺毛は、植食者ばかりでなく天敵の活動も妨げているわけである。したがって、他のトリコームの場合と同様に、腺毛による対植食者防御の効果は、植食者や天敵の量や種類構成などの状況に依存して変化すると考えられる。

4. 花外蜜腺 (extrafloral nectary)

花外蜜腺は、花以外の場所に分布する蜜を分泌する小器官で、様々な植物に見られる。花外蜜腺は、一般にアリとの共生関係に役立っていると考えられており、アリを誘引して、植食性動物を追い払ってもらおうための器官であると考えられている。例えば、トケイソウ (*Passiflora* sp.) は花外蜜腺でアリを誘引しているが、トケイソウを食害するドクチョウ (*Heliconius ismenius*, *H. melpomene*) の幼虫の死亡率は、トケイソウ上にアリのいない場合には45%だったのに対し、アリのいる場合には70%にも達した。幼虫の死亡原因のほとんどはアリによる捕食であり、このことから、花外蜜腺によるアリの誘引は、ドクチョウの食害を防ぐのに有効であると考えられる¹¹⁾。

アリだけではなく、菌食性のダニや捕食性のダニも花外蜜腺を利用しているとの報告もある¹²⁾。キャッサバ (*Manihot esculenta*) の葉の花外蜜腺は捕食性のダニ (*Typhlodromalus limonicus*) に利用さ



葉柄の基部から分泌され、アステカアリ (*Azteca* spp.) が収穫している

図2 セクロピア (*Cecropia* sp.) のフードボディ (口絵参照)

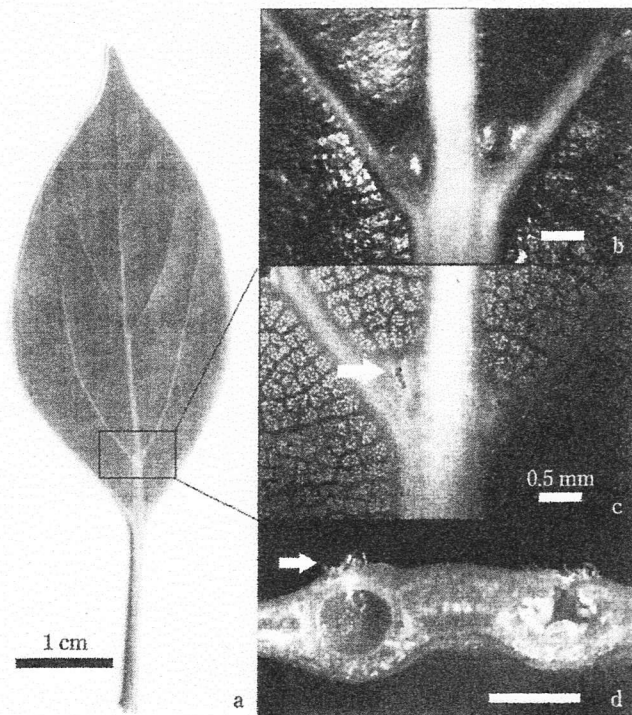
れており、蜜腺の栄養によって捕食性のダニの増殖率や生存率、葉にとどまる確率が上がり、葉を食害するハダニ類 (*Mononychellus tanajoa*) の密度が減少することが報告されている¹³⁾。

5. フードボディ (food body)

植物にはフードボディと呼ばれる脂質や糖質、アミノ酸を含む粒状分泌物や組織を形成するものがある。例えば、中南米に分布するクワ科セクロピア属の植物 (*Cecropia*) には、フードボディの一種でミューラー体 (muller body) と呼ばれる白く半透明な粒状分泌物を葉柄の基部に形成するものがある (図2参照)。このフードボディには、脂質が豊富に含まれており、この植物の中空の茎の中に巣を作っているアステカアリ (*Azteca* spp.) が、これを食物として利用している。アステカアリは非常に攻撃的なアリで、セクロピアの表面を常にパトロールして植食昆虫を追い払う。また、セクロピアに巻き付こうとするつる植物も切り取ってしまう。このことから、フードボディはセクロピアとアリの共存関係を仲介する役割を果たしていると考えられる¹⁴⁾。

6. ドマティア (domatia)

ドマティアとは、植物が動物の生息空間用に提供していると考えられている空洞や穴などの植物体上の構造のことである。ドマティアには、アリの生息



(a)葉の全景(三行脈の基部にドマティアがある)
 (b)葉の表面から見たドマティア
 (c)葉の裏側から見たドマティア。毛の生えた入り口が見える
 (d)ドマティアの断面。右のドマティアにはフシダニが入っている

図3 クスノキ(*Cinnamomum camphora*)のドマティア(ダニ室)(口絵参照)

空間になっているもの(ant domatia)と、おそらくダニの生息空間になっていると考えられているもの(mite domatia or acarodomatia)の2種類が知られているが、アリノスダマ(*Hydnophytum formicarum*)など、アリと共生しているアリ植物のドマティアに関しては、古くから多くの研究がなされているので、本稿では、ダニの生息空間になっていると考えられている葉のドマティア(leaf domatia)に関する研究を紹介する。

多くの双子葉植物の葉、とくに裏側の主葉脈の分岐点付近には、あたかも微小な動物の隠れ場所用に用意されたかのように見える構造がよく見られる。例えばクスノキ(*Cinnamomum camphora*)の葉の裏側には、主脈の基部から左右に分岐する2本の大きな支脈の付け根付近に、それぞれ直径0.2~0.3 mmほどの小さな穴が開いており、その奥には滑らかな内壁を持つ直径0.5 mmほどの球形の空洞が発達している(図3参照)。この空洞のドーム状の天井は表側に大きく張り出しているので、葉の表側からも直径1 mmほどの小さなふくらみとして確認できる。また、空洞の入り口には毛が密生しており、

大型の捕食者の侵入を防ぐバリケードのようにも見える。この空洞の中には、体長0.1 mmほどの微小なフシダニの仲間(Eriophyidae)が生息していることが多いので¹⁵⁾、この構造は「ダニ部屋(ダニ室)」とも呼ばれてきた。ドマティアには、このように発達したものばかりではなく、単なる穴や凹み、庇のように張り出した葉脈、毛の固まり、またはそれらが組合わさった構造など、様々な段階のものが見られる。これらをすべて含めると、ドマティアを持つ植物は予想以上に多いことが分かってきた。とくに温帯の落葉樹林に多く、北米東部では調査された樹種の49%¹⁶⁾¹⁷⁾、韓国では52%¹⁸⁾がドマティアを持っていると報告されている。

これらの構造には、様々なダニ類や、微小なアザミウマやカイガラムシなどの昆虫類が生息している。しかし、これらの構造は動物のいない葉にも形成されることから、ダニや昆虫の寄生によって形成される虫こぶとは異なり、植物自身が形成する構造であると考えられている。したがって、植物にとってなんらかの有用な機能を持つと考えられるが、ドマティアの機能に関する詳しい研究が行われるようになったのは、つい最近のことである。

様々な地域の植物のドマティアに関する研究の結果、ドマティアの利用者の圧倒的多数(90~100%)はダニであり¹⁶⁾、しかもその90%以上が他のダニを捕食する捕食性のダニや、菌類などの微生物を食べる菌食性のダニであることが明らかになった^{19)~21)}。したがって、一般に植物は、葉を食害するダニや病原性微生物を捕食してくれる、植物にとって有益なダニを増やすためにドマティアを形成しているのではないかと考えられている。実際に、これらのダニは、ドマティア内に隠れたり産卵することによって、捕食や乾燥から守られていることが分かっている²²⁾²³⁾。また、葉の表面に生息する捕食性や菌食性のダニの密度は、ドマティアを持つ植物の方が持たない植物よりも高く¹⁷⁾、ドマティアを人為的に除去したり樹脂で入り口をふさいだりして利用できなくすると低下することが確認されている^{24)~27)}。とくにブドウ(*Vitis riparia*)では、葉のドマティアをふさぐと、菌食性のダニ(*Orthotydeus lambi*)の密度が低下するために、病原性の菌類(*Uncinula necator*)に侵される葉の面積が増加することが明らかになっている²⁸⁾。逆に、ドマティアが未発達なワタ(*Gossypium hirsutum*)の葉に、ワタ

の繊維の小さな固まりを付着させて人工ドマティアを作ると、アザミウマや小型カメムシなどの捕食性昆虫が増加し、植食者であるハダニが減少したとの報告もある²⁹⁾。つまり、これらの植物のドマティアには、捕食者を保護して、植食性のダニや病原性菌類を減らすという、植物に有益な機能があることが実証されたのである。

しかし、すべてのドマティアに捕食者を直接保護する機能があるとは考えられない。最初に紹介したクスノキのドマティアのように、主な利用者がフシダニ(Eriophyids)のような植食性のダニである場合があるからである¹³⁾³⁶⁾。しかも、これらのフシダニはドマティアへの依存性が高く、ほとんど外には出てこない。また、ドマティアの狭い入り口や入り口に密生している毛によって、捕食者から守られていることも実験的に確かめられている³⁰⁾。では、なぜ植物が、植物を食害する植食性のダニを保護するようなドマティアを作る必要があるのだろうか？このようなドマティアの存在は長年の謎であったが、最近、その機能の解明につながる、重要な事実が明らかになった。クスノキやブラジル産の熱帯樹の一種(*Cupania vernalis*)で、このようなドマティアを樹脂などでふさぐと、ドマティアに住んでいる植食性のフシダニばかりでなく、それを捕食しているカブリダニなど、捕食性のダニの密度も減少することが分かったのである²⁶⁾³¹⁾。また、クスノキには、入り口の大きさや毛の有無の異なる4種類のドマティアがあり、入り口が狭く、毛でふさがっているものは植食性のフシダニが、入り口が広く開いたドマティアは捕食性のコウズケカブリダニ(*Amblyseius sojaensis*)などのダニが利用しているが³⁰⁾、コウズケカブリダニの密度も、餌であるフシダニの密度に依存した季節変化を示すことが明らかになった。このように捕食性のダニの密度が餌密度に依存しているとすると、捕食性のダニが植食性のダニを食い尽くして自らも絶滅したり、他所へ移動してしまう可能性がある。捕食者がいなくなれば、植食者が爆発的に増加して植物に大きな損害を与えるだろう。植食者の爆発的増加を防ぐためには、常にある程度の数の捕食者を葉にとどめておく必要があるのだ。つまり、これらの植物は、植食性のダニにドマティアという逃げ場所を提供することによって食いつくしを防ぎ、餌を常にある程度確保することによって、捕食性のダニを葉にとどめ、植食者の爆発的増加を

防いでいるとも考えられるのである。

ドマティアをめぐる植物と動物の相互作用は、想像以上に複雑であるらしい。

【参考・引用文献】

- 1) R. Handley et al. : *Ecol. Entomol.*, **30**(3), 284-292 (2005).
- 2) P. Dalin and C. Björkman : *Oecologia*, **134**(1), 112-118(2003).
- 3) O.E. Krips et al. : *Exp. Appl. Acarol.*, **23**(2), 119-131 (1999).
- 4) D.J. Boethel and R.D. Eikenbary : *Interactions of Plant Resistance and Parasitoids and Predators of Insects*, Ellis Horwood(1986).
- 5) L.D. Gilbert : *Science*, **172**, 585-586(1971).
- 6) G.G. Kennedy : *Annu. Rev. Entomol.*, **48**, 51-72 (2003).
- 7) R.W. Sutherst et al. : *Nature*, **295**, 320-321(1982).
- 8) G.F. Antonious : *J. Environ. Sci. Health, Part B*, **36**(6), 835-848(2001).
- 9) J.D. Hare : *Ecology*, **83**(10), 2711-2720(2002).
- 10) A.J. Gassmann and J.D. Hare : *Oecologia*, **144**(1), 62-71(2005).
- 11) J.T. Smiley : *Ecology*, **66**, 845-849(1985).
- 12) R.W. Pemberton : *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, **95**, 642-643(1993).
- 13) F.M. Bakker and M.E. Klein : *Exp. Appl. Acarol.*, **14**, 293-311(1992).
- 14) D.H. Janzen : *Ecology*, **50**, 147-153(1969).
- 15) 笠井敦, 他 : 日本応用動物昆虫学会誌, **46**(3), 159-162(2002).
- 16) M.F. Willson : *Am. Midl. Nat.*, **126**, 111-117(1991).
- 17) D.J. O'Dowed and R.W. Pemberton : *Am. J. Bot.*, **85**, 70-78(1998).
- 18) D.J. O'Dowed and M.F. Willson : *Vegetatio*, **114**, 137-148(1994).
- 19) R.W. Pemberton and C.E. Turner : *Am. J. Bot.*, **76**, 105-112(1989).
- 20) D.E. Walter : *Annu. Rev. Entomol.*, **41**, 101-114 (1996).
- 21) G.Q. Romero and W.W. Benson : *Current Opinion in Plant Biol.*, **8**, 436-440(2005).
- 22) A.P. Norton et al. : *Oecologia*, **126**, 535-542(2001).
- 23) P. Grostal and D.J. O'Dowed : *Oecologia*, **97**, 308-315

- (1994).
- 24) D.E. Walter and D.J. O'Dowd : *Ecology*, **73**, 1514-1518(1992).
- 25) D.E. Walter and D.J. O'Dowd : *Environ. Entomol.*, **21**, 478-484(1992).
- 26) G.Q. Romero and W.W. Benson : *Oecologia*, **140**, 609-616(2004).
- 27) G. English-Loeb et al. : *Entomol. Exp. Appl.*, **104**, 307-319(2002).
- 28) A.P. Norton et al. : *Ecology*, **81**, 490-499(2000).
- 29) A.A. Agrawal and R. Karban : *Nature*, **387**, 562-563(1997).
- 30) S. Nishida et al. : *Can. J. Bot.*, **83**, 93-101(2005).
- 31) A. Kasai et al. : *Appl. Entomol. Zool.*, **37**, 617-619(2002).

<幸島 司郎/小林 左和>