

令和 2 年 6 月 7 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2015～2019

課題番号：15H04421

研究課題名(和文)送粉者が介在した植物の種多様性形成過程

研究課題名(英文)Pollinator's role in the generation of plant species richness

研究代表者

川北 篤(Kawakita, Atsushi)

東京大学・大学院理学系研究科(理学部)・教授

研究者番号：80467399

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,600,000円

研究成果の概要(和文)：コミカンソウ科コミカンソウ属に含まれる種の多くが、雄花を繁殖場所として利用するタマバ工科の昆虫に送粉されていることを明らかにした。タマバ工媒のコミカンソウ属の花は多くが赤紫色の花色をもち、コミカンソウ属の複数の系統にまたがって存在する。コミカンソウ属におけるタマバ工媒は、すでに知られていた種子食性のハナホソガによる送粉と並んで本属で一般的な送粉様式であり、2つの送粉様式の間での頻繁な交代がこの属の種多様化に重要であることが分かった。また、タマバ工媒のコミカンソウ属の花と似た赤紫色の花をもつ日本産の植物が、広くキノコバ工類に送粉されており、キノコバ工媒植物の見過ごされてきた多様性を明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

陸上植物の誕生以来、植物の多様性は現在が最も高く、その多様性の9割以上を被子植物が占めている。白亜紀以降、被子植物が急速に多様化を遂げた背景には、花の進化と、それに伴う送粉者との相互作用が重要であったと考えられており、被子植物の多様化の理解には、花と送粉者の関係の多様性を解明することが必須である。本研究は、コミカンソウ科植物を中心に、従来見過ごされてきた送粉様式や花の適応を明らかにすることで、被子植物の花の多様性に新しい理解をもたらした。

研究成果の概要(英文)：This study has shown that many of the species of the Phyllanthus genus (Phyllanthaceae) are pollinated by Cecidomyiidae gall midges that use male flowers as brood sites. Many gall midge pollinated Phyllanthus species possess dark red floral display and are found across multiple lineages within the genus. Gall midge pollination, together with pollination by Epicephala moths that use fruits as brood sites, is widespread in the genus. Evolutionary alternation between the two pollination systems has likely contributed to the generation of high species richness of Phyllanthus. The study also found that many plants with similar dark red flowers are pollinated by fungus gnats, revealing a previously overlooked pollination syndrome.

研究分野：植物生態学

キーワード：コミカンソウ科 ハナホソガ属 タマバ工科 絶対送粉共生 ニューカレドニア キノコバ工類

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

陸上植物の誕生以来、植物の多様性は現在が最も高く、その多様性の9割以上を被子植物が占めている。白亜紀以降、被子植物が急速に多様化を遂げた背景には、花の進化と、それに伴う送粉者との相互作用が重要であったと考えられている。送粉者は植物の遺伝子流動パターンを決定づけるため、異なる送粉者への適応は、植物の形質分化と生殖隔離を同時にもたらすことで、種分化を引き起こすと考えられるからである。植物の多様化における送粉者の役割を解き明かすことは、地球上の植物相の成り立ちを理解する上で最も重要な課題の一つであるが、そのためには送粉者が多様化に深く関わっていると考えられる系統群で種多様化過程を詳細に明らかにし、送粉者がそのうちのどの過程に関わっているのかを解き明かす必要がある。

2. 研究の目的

植物の多様化に送粉者が重要な役割を果たしていると考えられる関係に、コミカンソウ科植物とハナホソガ属ガ類(以下、ハナホソガと略称)の絶対送粉共生がある。コミカンソウ科の植物には、それぞれの種に特異的な種子寄生性のガがあり、植物はこのガに送粉される一方で、種子の一部を送粉者の幼虫の餌として犠牲にしている。さらに研究開始当初、ハナホソガに送粉されないコミカンソウ科の種群が、雄花で繁殖するタマバエ科の昆虫(以下、タマバエと略称)によって送粉されている可能性が浮かび上がっていた。

本研究では、送粉様式が未解明のコミカンソウ科植物を世界各地で調査し、コミカンソウ科の送粉様式の全貌を描くとともに、高解像度の分子系統樹を構築して送粉様式の変化と植物の種多様化にどのような関係があるのかを明らかにすることを目的とした。また、コミカンソウ科植物以外でも、送粉者が花形質の進化や植物の種分化に深く関わっていると考えられるものがあつたため、未知の植物-送粉者関係や、これまで見過ごされてきた花の適応を見出すことで、送粉者がもたらす植物の多様化に新しい理解をもたらしことを目指した。

3. 研究の方法

コミカンソウ科植物の送粉様式の調査を日本各地、ニューカレドニア、ペルーの各調査地で行った。また、コミカンソウ科植物のすべての種群、および送粉者のハナホソガとタマバエについて分子系統樹を作成し、送粉者の種特異性、共進化関係、送粉様式と種多様性の関係などを解析した。コミカンソウ科以外の植物については、主に日本の調査地において、野外観察による送粉者の特定や、花形質の適応的意義を検証するための操作実験を行った。

4. 研究成果

本研究によって得られた主な成果は以下の通りである。

1) コミカンソウ属では、ハナホソガ媒と並んでタマバエ媒が多くの種群で一般的であることを明らかにした。例えばコバンノキは、雄花に虫えいを作る *Clinodiplosis* 属のタマバエと、このタマバエに労働寄生する *Macrolabis* 属の2種のタマバエが花に頻りに訪れ、吸蜜や産卵の際にこれらのタマバエが葯や柱頭触れて送粉される。また、ニューカレドニアで適応放散したコミカンソウ属の一群には、コバンノキとは系統的に離れているが、花色、花のつき方、匂いなどがコバンノキと酷似する *Phyllanthus baladensis* などの種があり、これらも同様に虫えい形成性のタマバエに送粉されていることを発見した。ニューカレドニアのコミカンソウ属には、種子寄生者であるハナホソガに送粉される種と、雄花寄生者であるタマバエに送粉される種の両方が存在し、島内での適応放散の過程で送粉様式の変化が双方向に何度も起こっていることを明らかにした。

2) 南米ペルーの木本性コミカンソウ属4種の送粉様式を明らかにし、旧大陸で発見されたコミカンソウ科とハナホソガ属の共生が、太平洋をはさんだ新大陸にも存在することを明らかにした。分子系統解析の結果から、新大陸のハナホソガは、送粉行動をもった旧大陸のハナホソガを祖先にもつことが分かった。また、新大陸のコミカンソウ属の一部の種はもっぱらタマバエによって送粉されており、ハナホソガ媒だけでなく、タマバエ媒も旧大陸、新大陸両方に存在することを明らかにした。

3) ハナホソガに送粉されるカンコノキ(カンコノキ属)には、送粉性のハナホソガのほかに、送粉行動をほぼ欠き、雌花を虫えい化させるハナホソガがいることを明らかにした。後者は送粉行動やそれに付随した口吻の形態が退化傾向にあり、種子生産への貢献度も著しく小さい。琉球列島の一部の島ではカンコノキ、および近縁のヒラミカンコノキはこの虫えい形成性のハナホソガのみによって送粉されており、局所的に種子生産が滞っていると考えられることが分かった。

4) コミカンソウ属でタマバエに送粉される種の多くが赤紫色の花をもつことから、コミカンソウ科以外で赤紫色の花をつける植物の送粉生態を調べ、日本産のアオキ科、ニシキギ科、マンサク科、ユキノシタ科、ユリ科の5科に属する7種の植物が、いずれももっぱらキノコバエ類(キノコバエ科、クロバネキノコバエ科)に送粉されていることを明らかにした。赤紫色の花

はこれまで特定の送粉様式と結びつけて考えられることはなかったが、赤紫色の花、直径7mm内外の皿状の花、短い花糸などの一連の花形質を、キノコバエ媒と関連した新しい送粉シンドロームとして提唱した。

5) キキョウ科のツルニンジン、およびユリ科のコシノコバイモで、送粉に貢献しない昆虫を排除するための新しい機構を発見した。ツルニンジンとコシノコバイモはそれぞれスズメバチとヒメハナバチに送粉され、ともに露出した蜜腺をもつが、花被の表面がワックスの結晶で覆われており、盗蜜者であるアリが滑って歩けない構造になっていることを明らかにした。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計18件（うち査読付論文 18件 / うち国際共著 6件 / うちオープンアクセス 5件）

1. 著者名 Pellmyr O, Kjellberg F, Herre EA, Kawakita A, Hembry DH, Holland JN, Terrazas T, Clement W, Segraves KA, Althoff DM	4. 巻 104
2. 論文標題 Active pollination drives selection for reduced pollen-ovule ratios	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 American Journal of Botany	6. 最初と最後の頁 164-170
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/ajb2.1412	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 Higuchi Y, Kawakita A	4. 巻 5
2. 論文標題 Leaf shape deters plant processing by an herbivorous weevil	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Nature Plants	6. 最初と最後の頁 959-964
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41477-019-0505-x	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Kawakita Atsushi, Sato Akira A. Wong, Salazar Juana R. Llacsahuanga, Kato Makoto	4. 巻 14
2. 論文標題 Leafflower-leafflower moth mutualism in the Neotropics: Successful transoceanic dispersal from the Old World to the New World by actively-pollinating leafflower moths	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 PLOS ONE	6. 最初と最後の頁 e0210727
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pone.0210727	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する
1. 著者名 Iku Asano, Itioka Takao, Kawakita Atsushi, Goto Hideaki, Ueda Akira, Shimizu-kaya Usun, Meleng Paulus	4. 巻 27
2. 論文標題 High degree of polyphagy in a seed-eating bark beetle, <i>Coccotrypes gedeanus</i> (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae), during a community-wide fruiting event in a Bornean tropical rainforest	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Tropics	6. 最初と最後の頁 59~66
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3759/tropics.MS18-07	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Kobayashi Shigeki, Johns Chris A., Lopez-Vaamonde Carlos, Doorenweerd Camiel, Kawakita Atsushi, Ohshima Issei, Lees David C., Hanabergh Sofia, Kawahara Akito Y.	4. 巻 773
2. 論文標題 Hawaiian Philodoria (Lepidoptera, Gracillariidae, Ornixolinae) leaf mining moths on Myrsine (Primulaceae): two new species and biological data	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 ZooKeys	6. 最初と最後の頁 109 ~ 141
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3897/zookeys.773.21690	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Giron D, Dubreuil G, Bennett A, Dedeine F, Dicke M, Dyer LA, Erb M, Harris MO, Huguet E, Kaloshian I, Kawakita A, Lopez-Vaamonde C, Palmer TM, Petanidou T, Poulsen M, Salle A, Simon J-C, Terblanche JS, Thiery D, Whiteman NK, Woods HA, Pincebourde S	4. 巻 166
2. 論文標題 Promises and challenges in insect-plant interactions	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Entomologia Experimentalis et Applicata	6. 最初と最後の頁 319 ~ 343
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/eea.12679	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Mochizuki Ko, Furukawa Saori, Kawakita Atsushi	4. 巻 104
2. 論文標題 Pollinia transfer on moth legs in Hoya carnosa (Apocynaceae)	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 American Journal of Botany	6. 最初と最後の頁 953 ~ 960
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3732/ajb.1700078	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Furukawa Saori, Kawakita Atsushi	4. 巻 184
2. 論文標題 Limiting the cost of mutualism: the defensive role of elongated gynophore in the leafhopper-moth mutualism	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Oecologia	6. 最初と最後の頁 835 ~ 846
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00442-017-3910-8	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Mochizuki Ko, Kawakita Atsushi	4. 巻 121
2. 論文標題 Pollination by fungus gnats and associated floral characteristics in five families of the Japanese flora	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Annals of Botany	6. 最初と最後の頁 651 ~ 663
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/aob/mcx196	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Toki, W., A. Kawakita & K. Togashi	4. 巻 41
2. 論文標題 Presence of weed fungus in a non-social beetle-fungus cultivation mutualism	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Ecological Entomology	6. 最初と最後の頁 253-262
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/een.12293	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Nakadai, R. & A. Kawakita	4. 巻 6
2. 論文標題 Phylogenetic test of speciation by host shift in leaf cone moths (Caloptilia) feeding on maples (Acer)	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Ecology and Evolution	6. 最初と最後の頁 4958-4970
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/ece3.2266	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている(また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Kawahara, A. Y., D. Plotkin, I. Ohshima, C. Lopez-Vaamonde, P. Houlihan, J. W. Breinholt, A. Kawakita, L. Xiao, J. C. Regier, D. R. Davis, T. Kumata, J-C. Sohn, J. De Prins & C. Mitter	4. 巻 42
2. 論文標題 A molecular phylogeny and revised higher-level classification for the leaf-mining moth family Gracillariidae and its implications for larval host use evolution	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Systematic Entomology	6. 最初と最後の頁 60-81
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/syen.12210	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Nakadai, R. & A. Kawakita	4. 巻 未定
2. 論文標題 Patterns of temporal and enemy niche use by a community of leaf cone moths <i>Caloptilia</i> coexisting on maples <i>Acer</i> as revealed by metabarcoding	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Molecular Ecology	6. 最初と最後の頁 未定
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/mec.14105	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Yamasaki, E., A. Kawakita & S. Sakai	4. 巻 29
2. 論文標題 Diversity and evolution of pollinator rewards and protection by <i>Macaranga</i> (Euphorbiaceae) bracteoles	5. 発行年 2015年
3. 雑誌名 Evolutionary Ecology	6. 最初と最後の頁 379-390
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) https://doi.org/10.1007/s10682-014-9750-7	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Suetsugu, K., A. Kawakita & M. Kato	4. 巻 1
2. 論文標題 Avian seed dispersal in a mycoheterotrophic orchid <i>Cyrtosia septentrionalis</i>	5. 発行年 2015年
3. 雑誌名 Nature Plants	6. 最初と最後の頁 15052
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/nplants.2015.52	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Kawakita, A., K. Mochizuki & M. Kato	4. 巻 116
2. 論文標題 Reversal of mutualism in a leafhopper-leafhopper moth association: The possible driving role of a third-party partner	5. 発行年 2015年
3. 雑誌名 Biological Journal of the Linnean Society	6. 最初と最後の頁 507-518
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/bij.12633	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Kawakita, A. & M. Kato	4. 巻 568
2. 論文標題 Revision of the Japanese species of <i>Epicephala</i> Meyrick with descriptions of seven new species (Lepidoptera, Gracillariidae)	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 ZooKeys	6. 最初と最後の頁 87-118
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3897/zookeys.568.6721	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている(また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Toki, W., Kawakita, A. & K. Togashi	4. 巻 未定
2. 論文標題 Presence of weed fungus in a non-social beetle-fungus cultivation mutualism	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Ecological Entomology	6. 最初と最後の頁 未定
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/een.12293	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計12件(うち招待講演 1件/うち国際学会 1件)

1. 発表者名 武田和也、川北篤
2. 発表標題 花卉表面ワックスの盗蜜アリ排除機能の検証
3. 学会等名 第50回種生物学シンポジウム
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 武田和也、川北篤
2. 発表標題 滑る花卉：花卉表面ワックスの盗蜜アリ排除機能
3. 学会等名 第66回日本生態学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 古川沙央里、川北篤
2. 発表標題 カンコノキ絶対送粉共生系において、より寄生的に振舞う送粉者の進化背景
3. 学会等名 第66回日本生態学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 李俊男、武田和也、望月昂、乾陽子、川北篤
2. 発表標題 クロユリの花浸出液の化学分析と役割
3. 学会等名 第66回日本生態学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Atsushi Kawakita
2. 発表標題 Evolution of obligate pollination mutualism in Phyllanthaceae
3. 学会等名 Symposium on Insect-Plant Interactions (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 川北篤、望月昂、加藤真
2. 発表標題 コミカンソウ属におけるタマバエ媒の多回起源
3. 学会等名 第49回種生物学シンポジウム
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 川北篤、望月昂、加藤真
2. 発表標題 コミカンソウ科におけるハナホソガ媒とタマバエ媒の進化
3. 学会等名 日本植物分類学会第17回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 川北篤
2. 発表標題 コミカンソウ科における送粉様式の多様性と種分化
3. 学会等名 第48回種生物学シンポジウム
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 川北篤
2. 発表標題 コミカンソウ科における送粉様式の世界的多様性
3. 学会等名 第63回日本生態学会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 望月昂、川北篤
2. 発表標題 双翅目媒花の見過ごされたシンドローム：黒赤色花の適応的意義
3. 学会等名 第63回日本生態学会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 古川沙央里、川北篤
2. 発表標題 カンコノキ絶対送粉共生系における非共生性ハナホソガの進化
3. 学会等名 第63回日本生態学会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 中臺亮介、川北篤
2. 発表標題 日本産カエデ属を利用するハマキホソガ属14種の食性進化と多様化
3. 学会等名 第63回日本生態学会
4. 発表年 2016年

〔図書〕 計2件

1. 著者名 Makoto Kato and Atsushi Kawakita	4. 発行年 2017年
2. 出版社 Springer	5. 総ページ数 300
3. 書名 Obligate Pollination Mutualism	

1. 著者名 川北篤	4. 発行年 2016年
2. 出版社 東海大学出版部	5. 総ページ数 388
3. 書名 奄美群島の自然史学	

〔産業財産権〕

〔その他〕

東京大学大学院理学系研究科附属植物園川北篤研究室
<https://www.bg.s.u-tokyo.ac.jp/common/research/kawakita-lab/Japanese/home.html>

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
--	---------------------------	-----------------------	----