

令和 2 年 5 月 29 日現在

機関番号：17201

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2017～2019

課題番号：17H03947

研究課題名(和文) 昆虫における植物ホルモン合成能の獲得が植食性の進化に及ぼしたインパクトの検証

研究課題名(英文) Effects of acquisition of phytohormone synthetic ability in insects on the evolution of phytophagous habit

研究代表者

徳田 誠 (Tokuda, Makoto)

佐賀大学・農学部・准教授

研究者番号：60469848

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,500,000円

研究成果の概要(和文)：陸生節足動物におけるオーキシシンとサイトカイニンの内生量を分析し、祖先形質の復元により、植物ホルモン合成能獲得の起源の推定を試みた。オーキシシンは分析したすべての陸生節足動物分類群において確認された。一方、サイトカイニン*iP*、*tZ*のうち、*tZ*は昆虫綱においては無翅昆虫、旧翅類、多新翅類ではほぼ認められず、準新翅類と完全変態昆虫でのみ、一定量以上の内生量を持つ種が確認された。過去の形質を復元した結果、*tZ*合成能は準新翅類と完全変態昆虫とが独立に獲得したことが示唆された。以上より、オーキシシンが昆虫類でなんらかの機能を有していること、*tZ*合成能の獲得がゴール形成性の進化と関連していることが示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

昆虫は生物界最大の分類群であり、現生昆虫のうち約半数は生きた植物を食物源とする植食性である。近年の研究から、一部の昆虫は体内で植物ホルモンを合成する能力を有していることが明らかになった。本研究では、昆虫における植物ホルモン(オーキシシンやサイトカイニン)合成能獲得の起源を明らかにし、それが植食性や虫食い形成性の進化に果たした役割を洞察することを目的として実施した。その結果、陸生節足動物は基本的に一定濃度以上のオーキシシンを有していることや、一部の昆虫のみがサイトカイニンを保持していることなどが判明した。一連の結果から、サイトカイニン合成能の獲得が虫食い形成性の進化と関連していることが示唆された。

研究成果の概要(英文)：To confirm the origins of phytohormone synthetic abilities in insects, we analyzed endogenous levels of IAA as well as cytokinins (*iP* and *tZ*) in various terrestrial arthropods. Certain concentrations of IAA were detected in all terrestrial arthropods analyzed. In contrast, *tZ* was detected only in some orders belonging to Condylgnatha and Holometabola in Insecta and the synthesizing ability was supposed to have acquired independently in these taxa. In conclusion, we revealed that unexpectedly a broad range of arthropod taxa, regardless of phytophagy, possess certain concentrations of endogenous IAA, implying that IAA is not merely used as hormones in plants but has some important function in terrestrial arthropods. Furthermore, the *tZ* synthesizing ability is likely to be acquired in limited insect taxa containing gall inducers, suggesting its critical role in the acquisition of gall inducing habit.

研究分野：生態学

キーワード：昆虫 植食性 虫食い形成性 オーキシシン サイトカイニン 進化 節足動物

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

昆虫綱は既知生物種の3/4以上を占める生物界最大の分類群であり、とりわけ陸上生態系においてもっとも繁栄している生物分類群である。昆虫の進化における最大のイベントは何といっても翅の獲得であり、現生昆虫のうち99%の種は有翅昆虫類に含まれる。

一方、食性の観点からみると、現生有翅昆虫のうち約半数は生きた植物を食物源とする植食性である。ところが、植食性という性質は、昆虫29目のうち、9目でのみ進化したと考えられている。一方、クモ類など、他の陸生節足動物分類群では、ダニ類を除き植食性の種はほとんど見られないことから、植食性の獲得は、陸上生態系における昆虫類における適応放散のカギとなる重要なイベントであったといえる。

これまでの虫こぶ(えい、gall)昆虫による植物操作メカニズムに着目した研究により、昆虫が植物ホルモンのオーキシシン(IAA)を合成する酵素を保持していることや、*tZ*型サイトカイニンの前駆物質である*tZR*を大量に保持しており、まず間違いなく昆虫体内で*tZR*の合成が行われていることなどが明らかになってきた。さらに、IAAを合成する酵素は、虫こぶ形成昆虫や植食性昆虫のみならず、ショウジョウバエやイエバエなど、植食性以外の種も保持していることが明らかになっている。

予備的に様々な節足動物を対象として、体内の植物ホルモン濃度を調べてみた所、驚くべきことに、植食性の種を含む主要な昆虫目のみならず、カゲロウ目やトンボ目などの比較的原始的な水生昆虫や、クモ類の体内にも一定量のIAAが存在していることが分かってきた。このことは、これまでに想定されていたよりも広範な節足動物がIAA合成能力を有しており、IAAが昆虫体内で何らかの役割を果たしていることを強く示唆している。

オーキシシンと並び重要な植物ホルモンであるサイトカイニンには、植物体内で2つの活性型(*iP*型、*tZ*型)が知られている。節足動物を対象とした上記の予備的な植物ホルモンの分析では、*iP*型サイトカイニンの前駆物質である*iPR*は多くの節足動物で確認され、とくに植食性昆虫の一部で極めて高濃度の*iPR*を体内に保持していることが判明してきている(Kai et al. 2017)。

一方、*tZ*型サイトカイニンやその、前駆物質の*tZR*に関しては、水生昆虫ではほとんど確認されないのに加え、バッタ目などの一部の植食性昆虫でもほとんど確認されておらず、植食性を獲得した一部の分類群のみが極めて高濃度で保持していた。

以上の結果は、多くの昆虫が*iPR*を合成能力を有しており、とくに植食性昆虫ではその能力が増強されていること、および、少なくとも一部の植食性昆虫が*tZR*を合成する能力を獲得していることを示唆している。

そこで我々は、これらの疑問点に答えることにより、昆虫における植物ホルモン合成能力獲得のプロセスと、それが植食性の進化に果たした役割を明らかにしたいと考えた。

2. 研究の目的

本研究は、昆虫における植物ホルモン(オーキシシンやサイトカイニン)合成能獲得の起源を明らかにし、それが植食性や虫えい形成性の進化に果たした役割を洞察することを目的とする。

3. 研究の方法

(1) 様々な陸生節足動物分類群を対象として、内生オーキシシンおよびサイトカイニン濃度を定量し、過去の形質復元により、植物ホルモン(オーキシシンやサイトカイニン)合成能獲得の起源を解明する。

(2) 昆虫体内における植物ホルモンの役割について考察するため、ショウジョウバエやアワヨトウを用いて発育段階および器官別に植物ホルモン濃度を測定する。

(3) カメムシやアブラムシなどの吸汁性昆虫を対象として、これらの昆虫の内生植物ホルモンが寄主操作や適応度の向上に及ぼす役割を明らかにする。

4. 研究成果

(1) クモ綱やヤスデ綱、昆虫綱を含む様々な陸生節足動物におけるオーキシシン(IAA)とサイトカイニンの内生量を分析し、系統関係に基づく祖先形質の復元により、植物ホルモン合成能獲得の進化的起源の推定を試みた。IAAは分析したすべての陸生節足動物分類群において確認された。一方、植物体内で活性を持つ2種類のサイトカイニン*iP*、*tZ*のうち、*tZ*あるいはその前駆物質*tZR*は昆虫綱においては無翅昆虫、旧翅類、多新翅類でほぼ認められず、準新翅類と完全変態昆虫でのみ、一定量以上の内生量を持つ種が確認された。食性や高次分類群と植物ホルモン内生量の関係を比較した所、IAAでは明確な関連性は認められなかったが、*tZ*や*tZR*はゴール形成性の分類群で有意に高かった(図1-4)。

過去の形質を復元した結果、昆虫の共通祖先は IAA や iP 合成能を有していたと推定されたのに対し、tZ 合成能は準新翅類と完全変態昆虫とが独立に獲得したことが示唆された。以上より、IAA またはその合成酵素が昆虫類でなんらかの機能を有していること、および、サイトカニン合成能、とくに tZ や tZR 合成能の獲得がゴール形成性の進化と関連していることが考えられた。

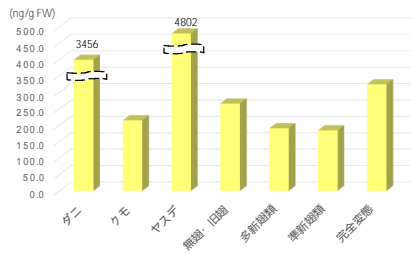


図 1．陸生節足動物の高次分類群と内生オーキシシン (IAA) 量の関係

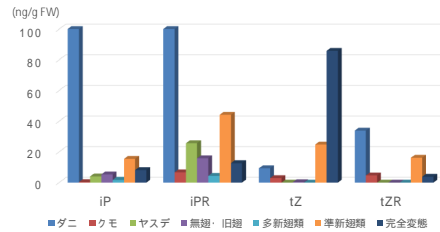


図 2．陸生節足動物の高次分類群と内生サイトカニン量の関係

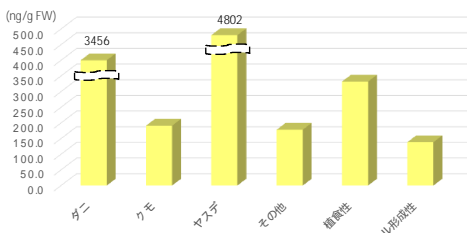


図 3．陸生節足動物の植生と内生オーキシシン (IAA) 量の関係

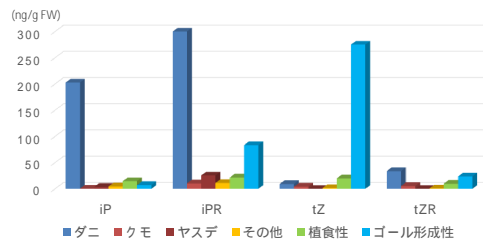


図 4．陸生節足動物の植生と内生オーキシシン (IAA) 量の関係

(2) キイロショウジョウバエの雌雄別、発育段階別、アワヨトウ幼虫の雌雄別、部位別の IAA および CKs の一種 iP の前駆物質である iPR の内生量を比較した。IAA 内生量は、雌雄間では顕著な差は認められなかったが、発育段階別では蛹期でもっとも内生量が多かった (図 5)。部位間で IAA 内生量に顕著な差は認められなかった。iPR 内生量はショウジョウバエではメスと幼虫期で多いのに対し、アワヨトウは雌雄間では差はなく蛹期で高かった。

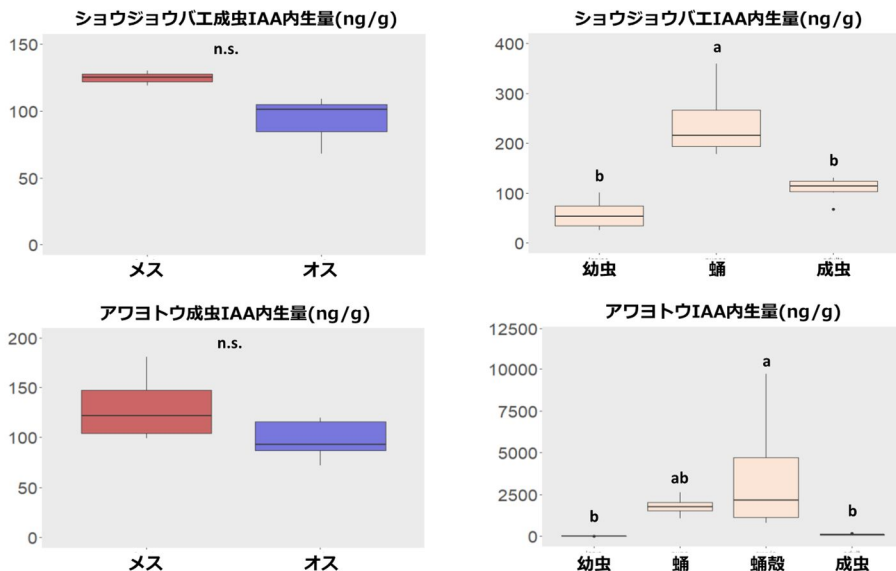


図 5．ショウジョウバエおよびアワヨトウにおける雌雄および発育段階別のオーキシシン (IAA) 内生量

(3) ダイズとその原種ツルマメを用いて、ホソヘリカメムシ (以下ホソヘリ) による花芽の吸汁が結実時期と種子形質に及ぼす影響を調査した。また、野外におけるホソヘリの発生時期とツルマメの結実時期を調査した。花芽を加害されたダイズとツルマメでは、1) 結実時期の遅延、2) 板莢 (不稔莢) 率の増加などが確認された。このうち 1) はダイズで、2) はツルマメでより顕著であった。同様の加害試験で得られたツルマメの種子を用いて次世代の形質を比較した結果、ホソヘリ加害株由来の次世代では結実が有意に早まり、総莢数や総種子数が減少した (図 6-7)。

一方、種子の平均重量は増加した。野外でのホソヘリの秋の発生時期はツルマメの開花・結実時期とほぼ一致していた。これらの結果は、ホソヘリが吸汁により植物の結実を遅延させ、自身

や子孫の生存可能な期間を延長していること、および、ホソヘリに吸汁されたツルマメの次世代は、生殖成長期を早めて秋のホソヘリの発生時期より前に結実していることを示唆する。

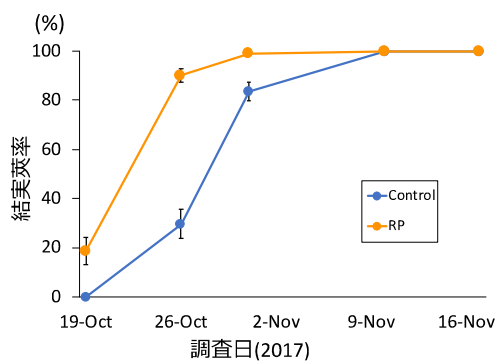


図6. カメムシ処理 (RP) および対照区におけるツルマメ次世代の結実フェノロジー

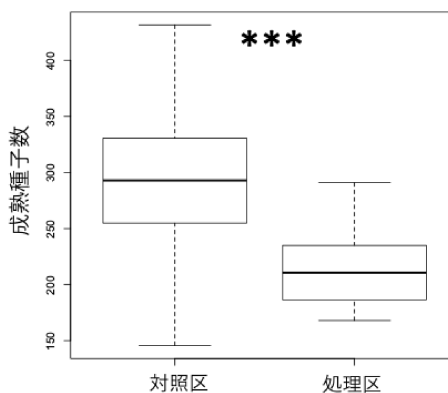


図7. カメムシ処理区および対照区におけるツルマメ次世代の成熟種子数

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計0件

〔学会発表〕 計18件（うち招待講演 1件 / うち国際学会 3件）

1. 発表者名 徳田 誠・安達修平・中林ゆい
2. 発表標題 ホソヘリカメムシの吸汁によるダイズ・ツルマメの結実時期と種子形質の変化
3. 学会等名 日本昆虫学会第79回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Tokuda, M., Adachi, S., Nakabayashi, Y. and Suzuki, Y.
2. 発表標題 Feeding by the bean bug <i>Riptortus pedestris</i> (Insecta: Hemiptera) induces transgenerational changes in phenology of <i>Glycine soja</i> .
3. 学会等名 International Plant Protection Congress (IPPC) 2019 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 松田浩輝・鈴木義人・徳田 誠
2. 発表標題 昆虫における内生オーキシン量の雌雄別・発育段階別・組織別の比較.
3. 学会等名 植物化学調節学会第54回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 徳田 誠・鈴木義人・藤田将平・Ayman K. Elsayed・松田浩輝
2. 発表標題 虫こぶ形成昆虫による植物の改変：虫こぶの多様性と虫こぶ形成の意義およびメカニズム.
3. 学会等名 第67回日本生態学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 徳田 誠・鈴木義人・Elsayed, A. K. ・松田浩輝
2. 発表標題 陸生節足動物に広範に存在する内生植物ホルモン：その進化的起源と機能の推定．
3. 学会等名 第64回日本応用動物昆虫学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 松田浩輝・鈴木義人・Elsayed, A. K. ・徳田 誠
2. 発表標題 昆虫体内における植物ホルモン内生量の時空間的動態および昆虫における植物ホルモン合成能獲得の起源の推定．
3. 学会等名 第64回日本応用動物昆虫学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 安達修平・中林ゆい・藤田将平・遠藤信幸・徳田 誠
2. 発表標題 ホソヘリカメムシの加害に対するツルマメの世代を超えた防御応答戦略
3. 学会等名 日本昆虫学会第78回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 徳田 誠・鈴木義人・藤田将平
2. 発表標題 節足動物における植物ホルモン（IAA, CKs）内生量の比較および植食性・ゴール形成性との関連
3. 学会等名 植物化学調節学会第53回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 徳田 誠・鈴木義人・藤田将平
2. 発表標題 節足動物における植物ホルモン内生量の比較および植食性・ゴール形成性の進化との関連
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 徳田 誠・鈴木義人・藤田将平・Ayman K. Elsayed・松田浩輝
2. 発表標題 陸生節足動物における植物ホルモン（オーキシシン・サイトカイニン）内生量の比較および植食性・ゴール形成性との関連
3. 学会等名 第63回日本応用動物昆虫学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 徳田 誠
2. 発表標題 植物をたくみに操る虫たち - 虫こぶ形成昆虫の魅力
3. 学会等名 第35回日本植物細胞分子生物学会（さいたま）大会シンポジウム（招待講演）
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 徳田 誠・鈴木義人・Muryati・藤田将平・安達修平
2. 発表標題 昆虫体内における植物ホルモン内生量の比較およびアブラムシ体内における急速なサイトカイニン前駆物質合成の可能性
3. 学会等名 日本昆虫学会第77回大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Tokuda, M., Suzuki, Y., Muryati, Fujita, S. and Adachi, S.
2. 発表標題 Rapid accumulation of a cytokinin precursor in aphid body and implications for host plant manipulation by aphids.
3. 学会等名 10th international symposium on aphids (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 徳田 誠・鈴木義人・安達修平・藤田将平
2. 発表標題 昆虫体内における植物ホルモン内生量の比較およびニセダイコンアブラムシ体内における急速なtZRの蓄積
3. 学会等名 植物化学調節学会第 52 回大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 中林ゆい・安達修平・藤田将平・鈴木義人・遠藤信幸・徳田 誠
2. 発表標題 ホソヘリカメムシによる花芽や種子の吸汁がサイズとツルマメに及ぼす影響
3. 学会等名 第94回九州病害虫研究発表会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Tokuda, M., Suzuki, Y., Fujita, S., Adachi, S., Hattori, M. and Sobagaki, T.
2. 発表標題 Endogenous levels of phytohormone auxin and cytokinins in arthropods and implications for the evolution of phytophagous and gall inducing habits in insects
3. 学会等名 7th International Symposium of Cecidology, Ecology and Evolution of Gall-Inducing Arthropods (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 徳田 誠・鈴木義人・安達修平・藤田将平
2. 発表標題 節足動物における植物ホルモン（オーキシン、サイトカイニン）内生量の比較および植食性の進化との関連
3. 学会等名 第65回日本生態学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Adachi, S., Nakabayashi, Y., Fujita, S., Suzuki, Y., Endo, N. and Tokuda, M.
2. 発表標題 Effects of Riptortus pedestris infestation on the phenology and physiology of the present and next generations of soybean and Glycine soja.
3. 学会等名 第62回日本応用動物昆虫学会大会
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

佐賀大学農学部生物科学コース・システム生態学分野ウェブサイト http://systeco.ag.saga-u.ac.jp/Home.html/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
研究分担者	笠原 博幸 (Kasahara Hiroyuki) (00342767)	東京農工大学・(連合)農学研究科(研究院)・教授 (12605)	

6. 研究組織（つづき）

	氏名 (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 分 担 者	鈴木 義人 (Suzuki Yoshihito) (90222067)	茨城大学・農学部・教授 (12101)	