

研究種目：基盤研究（A）

研究期間：2006～2009

課題番号：18207002

研究課題名（和文） 送粉共生系と植物-植食者系における共進化と共種分化

研究課題名（英文） Coevolution and cospeciation in plant-pollinator and plant-herbivore interactions

研究代表者

加藤 真 (KATO MAKOTO)

京都大学・大学院地球環境学堂・教授

研究者番号：80204494

研究成果の概要（和文）：コミカンソウ科の絶対送粉共生系と植物-植食者系について、パートナー同士の共進化と共種分化に関する調査を行なった。その結果、送粉者であるハナホソガの寄主識別に花の匂いが重要な役割を果たしていること、ハナホソガは能動送粉行動を中新世に1回獲得し、寄主転換を遂げつつ、寄主植物とともに相乗多様化を遂げたこと、ホソガの寄主特異性は、絶対送粉共生系のほうが植物-植食者系よりも高いことが明らかになった。

研究成果の概要（英文）：For mutual plant-pollinator and antagonistic plant-herbivore interactions in Phyllanthaceae, we explored patterns of coevolution and cospeciation between the partners. Our results suggest that floral volatiles contribute to attraction of specific pollinator moth species, that the moths acquired active pollination behavior once in the Miocene, and experienced four host shifts and subsequent synergetic diversification with host plants, and that the moth's host specificity is higher in the former than the latter interactions.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2006年度	20,100,000	6,030,000	26,130,000
2007年度	5,600,000	1,680,000	7,280,000
2008年度	5,300,000	1,590,000	6,890,000
2009年度	5,500,000	1,650,000	7,150,000
年度			
総計	36,500,000	10,950,000	47,450,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学・生態・環境

キーワード：種間関係、共進化

1. 研究開始当初の背景

多くの植物は、送粉者との間に相利共生の関係を持つ一方で、多様な植食者による食害を受けている。共生と寄生という異なる種間関係が、そこにかかわっている生物の種分化にどのような影響を与え、また植物と送粉

者・植食者との共進化にどのような影響を与えるのかという問いかけは、生態学的にも進化学的にも重要である。植物は植食者から防衛するために、極めて多様な二次代謝物を発達させているが、植食者はそれに対抗してさまざまな解毒系を発達させてきた。このよう

な化学防衛をめぐる両者の軍拡競走が、植食者の寄主特異性を発達させ、また二次代謝物の毒性を高めるのに貢献してきた。これに対して植物と送粉者の関係は、一部の系を除いて、両者間の種特異性はそれほど高くはない。

種特異性が極めて高い送粉共生系には、イチジク-イチジクコバチ系、ユッカ-ユッカガ系で知られる絶対送粉共生系がある。絶対送粉共生は、ある植物がある1種の送粉者のみに送粉を依存しており、かつその送粉者はその植物のみに寄生して生活環を送っているという一対一の関係であり、共進化、種特異性、共種分化、能動的送粉、寄生から共生への進化、利己的パートナーの排除など、生物の進化を考える上できわめて興味深いテーマの源泉である。私たちは最近、コミカンソウ科カンコノキ属 (*Glochidion*) で、世界3番目となる、多様化を伴う絶対送粉共生系を発見した。このカンコノキ-カンコハナホソガ系という新しい絶対送粉共生系は、共進化、共種分化、相乗多様化といった興味深いテーマを追求するのにふさわしいモデル系であると言える。

カンコノキ属の近縁属でも絶対送粉共生系が見られることが発見され、植物系統上でも、地理的にも、絶対送粉共生が広く分布していることが明らかになってきた。コミカンソウ科は、カンコノキ属だけで300種(おそらくすべて絶対送粉共生)、コミカンソウ属では800種(かなり多くの種が絶対送粉共生)もあり、絶対送粉共生の起源とその後の多様化が迎えられる可能性のある稀有な例である。

一方、コミカンソウ科には、送粉をする胚珠寄生性のホソガとは別に、系統的に近縁な潜葉性のホソガが見られる。このホソガは、共生的ではない植食者の例として、さまざまな比較研究の対象となりうる。植物の多様化にともない、植食性のホソガの寄主特異性はどのように推移し、どのように種分化していったのか、あるいは種分化をとげなかったのか、といった興味深いテーマがそこには山積みしている。

絶対送粉共生は高度に相利共生への共進化を遂げた関係だが、一方で植物と送粉者の間には、送粉者が送粉を果たすにもかかわらず花から何も報酬が提供されないという風変わりな系が存在する。マムシグサ類、カンアオイ類、一部のラン類などがその例で、そこでの重要な送粉者はキノコバエ類である場合が多い。私たちは最近、ユキノシタ科の単系統群であるチャルメルソウ類の多くがキノコバエ類によってのみ送粉されていることを発見した。この系の少なくとも一部の種では、花蜜が送粉者の報酬になっていると考えられ、送粉偏利共生と送粉相利共生の間の移行過程を追跡できる可能性がある。

2. 研究の目的

カンコノキ-カンコハナホソガ系という新しい絶対送粉共生系に焦点をあて、植物と送粉者の間に見られる、共進化、共種分化、相乗多様化についてさまざまな角度から分析するのが本研究の第一の目的である。

絶対送粉共生系は、植物の送粉がきわめて種特異性の高い送粉者によって行なわれるという類い稀な例である。イチジク、ユッカ、カンコノキの三系は、植物の著しい多様化を伴っているという点で特徴づけられるが、これらの系の比較を通して、送粉者の特異性がいかに植物の多様化を導くかについての詳細な解析が可能である。またカンコノキ属植物は、種ごとに異なる花の匂いを放出していることが明らかになってきており、ホソガのこれらの匂いの反応と誘引効果、送粉・産卵行動の誘導などを分析することで、種特異性の維持機構、およびそれが植物の種分化に与える影響について詳細な解析を進めることが第二の目的である。

また、植物と送粉者のそれぞれの系統樹の分岐関係を比較することによって、両者の種分化が並行的に進行したかどうかを分析することができる。このような解析を、カンコノキ属のより多くの種と、カンコノキ属以外の種をも含めて、植物と送粉者の多様化の歴史を明らかにすることが第四の目的である。

次に、胚珠寄生性のホソガに系統的に近縁な潜葉性のホソガに焦点をあて、植物と植食者の寄主特異性や系統関係を明らかにしつつ、両者の関係や多様化の歴史を推定する。送粉者と植食者それぞれの種分化様式を、寄主植物の多様化様式と比較しあうことによって、共生と寄生という種間関係の違いがもたらす進化的影響を浮き彫りにするのが、第五の目的である。

最後に、チャルメルソウとキノコバエ類の関係に代表される送粉偏利共生を、絶対送粉共生と比較することによって、植物と送粉者の共進化や特殊化、種分化の理解を深めるのが、本研究の第六の目的である。

3. 研究の方法

コミカンソウ科植物とその送粉者をめぐる共進化と共種分化の解明をめざし、以下の調査を行なう。

(1) カンコノキ属の5種(カンコノキ、ウラジロカンコ、カキバカンコ、ヒラミカンコ、キールンカンコ)で、国内に調査地を設定し(和歌山、奄美大島、沖縄本島、石垣島、西表島)、開花フェノロジーと結実率の季節変化を調査する。一方、袋掛け・人工交配などの操作実験をもとに、自殖率、送粉効率、間引き様式の調査を行なう。

(2) 東南アジア(特にラオス)、台湾、オー

ストラリア、大平洋諸島に分布するコミカンソウ科のさまざまな種において、送粉様式の確認、カンコハナホソガによる送粉・産卵行動の調査を行なう。

(3) 世界各地より得られたコミカンソウ科の核遺伝子および葉緑体遺伝子の塩基配列を読み取り、系統解析を行なう。

(4) 世界各地より得られた送粉性ホソガとその近縁種群の核遺伝子およびミトコンドリア遺伝子の塩基配列を読み取り、系統解析を行なう。

(5) 送粉性ホソガの形態、特に口吻と交尾器、産卵管を詳細に観察・計測し、得られた系統樹や対応する花の形態と比較しつつ、その進化傾向について分析する。

(6) コミカンソウ科のさまざまな属・種の花の匂いを採集し、GC-MSを使ったその成分分析を行ない、種間の花の匂いの違いを解析する。また、Y字管を使ったその匂いに対するホソガの生物検定を行なう。

コミカンソウ科植物とその植食者をめぐる共進化と共種分化の解明をめざし、以下の調査を行なう。

(1) 日本および世界各地のカンコノキ属植物の潜葉性・虫えい形成性ホソガについて、その生活史、潜孔様式、寄主特異性、寄生蜂群集について調査する。

(2) (1) の調査で得られたホソガの核遺伝子およびミトコンドリア遺伝子の塩基配列を読み取り、系統解析を行なう。

(3) 同様の調査を世界のコミカンソウ科植物でも行ない、ホソガ類の系統解析を行なう。

(4) 絶対送粉共生系における植物と送粉者それぞれの系統樹の相関関係と、植物-植食者系における植物と植食者それぞれの系統樹の相関関係を比較する。

(5) 潜葉性ホソガの形態、特に交尾器を詳細に観察・計測し、得られた系統樹と比較しつつ、その進化傾向について分析する。

送粉偏利共生系については、下記のような調査を行なう。

(1) チャルメルソウを送粉するキノコバエ類各種の訪花植物の特異性を野外調査によって明らかにする。

(2) これらキノコバエ類の生活史、特に幼虫期の生態について、野外調査によって明らかにする。

(3) チャルメルソウ属の各種の花の匂いを採集し、GC-MSを使ったその成分分析を行ない、Y字管を使ったその匂いに対するキノコバエの生物検定を行なう。

(4) チャルメルソウ類とその周辺属の分子系統樹を作成し、チャルメルソウ類のキノコバエ媒がいつ、どこで起源し、どのように広がっていったのかを分析する。

4. 研究成果

コミカンソウ科の絶対送粉共生系における植物と送粉者の進化パターンを明らかにするために、カンコノキ属のさまざまな種を中心に、開花フェノロジー、雌花の形態、植物の系統、送粉様式、種子寄生ハナホソガの送粉/産卵行動、ホソガ類の形態・系統に関するフィールド調査と室内実験を行なった。それぞれの種が特徴的な開花フェノロジーを持っており、それは胚珠の発達パターンやハナホソガの成長パターンとも密接な関係にあることが明らかになった。また、カンコノキ属の3種(カンコノキ、ウラジロカンコノキ、カキバカンコノキ)で、開花から結実までの子房の成長・生残過程を追跡すると同時に、落下した子房と結実した子房のそれぞれの被産卵数の比較を行なった。その結果、ウラジロカンコノキは、重複産卵された花を間引くことによって、重複産卵をするハナホソガへの制裁をしていることが明らかになった。

またカンコノキ属、オオシマコバンノキ属、コミカンソウ属の花の香りの採集と、ガスクロマトグラフィーによる揮発性物質の分離・同定・定量・生物検定を行なった。その結果、花の香りは特に夜に放出されており、種間で顕著な違いが見られ、雌雄の花間にも花香の差があること、ハナホソガは確かに植物の香りによって誘引されていることなどが明らかになった。

コミカンソウ科の分子系統樹と、コミカンソウ科の種子に寄生するホソガ類の分子系統樹を作成し、両者を比較したところ、能動送粉行動は中新世に1回だけ起源したこと、少なくとも4回の寄主転換を遂げて、コミカンソウ科の5つの系統で絶対送粉共生の関係を作り上げ、絶対送粉共生が成立した系統では植物と送粉者が相乗多様化をもたらしたことが明らかになった。

種子食性のホソガと潜葉性のホソガで寄主特異性を比較したところ、前者は後者より高い寄主特異性を持つことが明らかになった。送粉を行う種子食性ホソガでは、正確な寄主識別が子の生存に必要とされるが、このことが絶対送粉共生系の高い寄主特異性をもたらしていることが明らかになった。

キノコバエ類によって特異的に送粉されるチャルメルソウ属植物について、系統推定と浸透交雑の推定および交雑実験を行ない、送粉者が介在した種分化と、雑種形成が介在した種分化のパターンを明らかにした。さらにチャルメルソウ属各種の花の香りについて、ガスクロマトグラフィーを使っての分離・同定・定量を行なった。チャルメルソウ属においても、特定の送粉者の特異的誘引に花の香り成分が重要な働きをしているだけでなく、種分化にも関わっているらしいことが明らかになった。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 14 件)

- 1) Svensson, G. P., T. Okamoto, A. Kawakita, R. Goto and M. Kato. 2010. Chemical ecology of obligate pollination mutualisms: testing the 'private channel' hypothesis in the *Breynia-Epicephala* association. *New Phytologist*, in press. (査読あり)
- 2) Goto, R., T. Okamoto, E. T. Kiers, A. Kawakita and M. Kato. 2010. Selective flower abortion maintains moth cooperation in a newly discovered pollination mutualism. *Ecology Letters* 13: 321–329. (査読あり)
- 3) Kawakita, A. and M. Kato. 2009. Repeated independent evolution of obligate pollination mutualism in the *Phyllanthea-Epicephala* association. *Proceedings of the Royal Society B* 276: 417–426. (査読あり)
- 4) Sawamura, M. A. Kawakita and M. Kato. 2009. Fern-spore-feeder interaction in temperate forests in Japan: sporing phenology and spore-feeding insect community. *American Journal of Botany* 96: 594–604. (査読あり)
- 5) Aoki, K., M. Kato, and N. Murakami. 2009. Phylogeographical patterns of a generalist acorn weevil: insight into the biogeographical history of broadleaved deciduous and evergreen forest. *BMC Evolutionary Biology* 9: 103: 1–11. (査読あり)
- 6) Okuyama, Y. and M. Kato. 2009. Unveiling cryptic species diversity of flowering plants: successful biological species identification of Asian *Mitella* using nuclear ribosomal DNA sequences. *BMC Evolutionary Biology* 9: 105: 1–16. (査読あり)
- 7) Okuyama, Y., O. Pellmyr and M. Kato (2008) Parallel floral adaptations to pollination by fungus gnats within the genus *Mitella* (Saxifragaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 46:560–575. (査読あり)
- 8) Suetsugu, K., A. Kawakita. and M. Kato (2008) Host range and selectivity of the hemiparasitic plant *Thesium chinense* (Santalaceae). *Annals of Botany*. 102: 49–56. (査読あり)
- 9) Aoki K, M. Kato and N. Murakami (2008) Glacial bottleneck and postglacial recolonization of a seed parasitic weevil, *Curculio hilgendorfi*, inferred from mitochondrial DNA variation. *Molecular Ecology* 17(14): 3276–3289. (査読あり)
- 10) Okamoto T, Kawakita A, Kato M.(2008.) Floral adaptations to nocturnal moth pollination in *Diplomorpha* (Thymelaeaceae). *Plant Species Biology* 23: 192–201. (査読あり)
- 11) Kobayashi, C. and M. Kato (2007) Effects of leaf quality and microhabitat on the survival of a leaf-rolling weevil (Attelabidae). *Ecological Research* 22: 150–155. (査読あり)
- 12) Okamoto, T., A. Kawakita, and M. Kato (2007) Interspecific variation of floral scent composition in *Glochidion* and its association with host-specific pollinating seed parasite (*Epicephala*). *Journal of Chemical Ecology* 33: 1065–1081. (査読あり)
- 13) Kobayashi, C., Y. Fukasawa, D. Hirose and M. Kato (2007) Contribution of symbiotic mycangial fungi to larval nutrition of a leaf-rolling weevil. *Evolutionary Ecology* 22:150–155. (査読あり)
- 14) Kawakita, A. and M. Kato (2006) Assessment of the diversity and species specificity of the mutualistic association between *Epicephala* moths and *Glochidion* trees. *Molecular Ecology* 15: 3567–3581. (査読あり)

[学会発表] (計 24 件)

- 1) 加藤真. 招待講演Community-level plant pollinator interactions in Asia and Oceania国際シンポジウム「生物の相互作用が創る多様性」Origin of Biodiversity by biological interactions. 2009年11月22日、国立科学博物館新宿分館(東京都).
- 2) 加藤真. 招待講演「コミカンソウ科で発見された絶対送粉共生系：パートナー同士の急速な相乗多様化」第25回京都賞記念ワークショップ「進化・種分化・長期フィールド研究」2009年11月12日、国立京都国際会館(京都市).
- 3) 後藤龍太郎、岡本朋子、加藤真. カンコノキ属4種の開花・結実フェノロジーとその種子食性送粉者の生活環. 日本生態学会 近畿地区会 2008年度第2回例会. 京都大学(京都市). 2008年12月13日.
- 4) 川北篤、岡本朋子、後藤龍太郎、加藤真. 絶対送粉共生系が促したハナホソガ属の高い種特異性の進化. 種生物学会. 第40回種生物シンポジウム. デュープレックスセミナーホテル(茨城県守谷市). 2008年12月8日.

- 5) 加藤真. 基調講演「共生がつくりだす世界」第8回奈良女子大学共生科学研究センターシンポジウム「生物にみられる共生の世界」2008年12月7日、奈良女子大学(奈良市).
- 6) 岡本朋子、奥山雄大、加藤真. ユキノシタ科チャルメルソウ属に見られる花の匂いの送粉シンドローム. 日本進化学会. 第10回大会. 東京大学(東京都). 2008年8月23日.
- 7) 加藤真. 「植物と送粉昆虫の共進化」日仏友好百五十年記念国際シンポジウム『ジャン・アンリ＝ファール』2008年7月20日、琵琶湖博物館ホール(滋賀県草津市).
- 8) 岡本朋子、加藤真. 植物と送粉者間の相互作用を介在する花の匂いの役割. 日本応用動物昆虫学会第52回大会小集会「生物間相互作用の情報化学送粉シンドロームを創り出す植物の情報戦略」. 宇都宮大学(栃木県宇都宮市). 2008年3月27日.
- 9) 岡本朋子、奥山雄大、加藤真. ユキノシタ科チャルメルソウ属における花の匂いの送粉シンドローム. 日本生態学会第55回大会. 福岡国際会議場(福岡県博多市). 2008年3月17日.
- 10) 後藤龍太郎、岡本朋子、川北篤、加藤真. カンコノキーハナホソガ絶対送粉共生系の開花フェノロジーの多様性. 日本生態学会 第55回大会. 福岡国際会議場(福岡県博多市). 2008年3月17日.
- 11) 加藤真. 講演「アジアの自然と共生系-夏緑樹林・照葉樹林・雨緑樹林・熱帯雨林」人間・環境学研究科公開講演会「10年後の日本」2008年2月19日. 京都大学大学院人間・環境学研究科(京都市).
- 12) 後藤龍太郎、岡本朋子、川北篤、加藤真. カンコノキーハナホソガ絶対送粉共生系の開花フェノロジーの多様性. 種生物学会第39回種生物シンポジウム. 六甲山YMCA(神戸市). 2007年12月1日.
- 13) 岡本朋子、奥山雄大、加藤真. 植物-送粉者間に見られる特異性と情報化学物質としての花の匂いの関係. 日本昆虫学会. 第67回大会 植食性昆虫研究会. 神戸大学理学部(神戸市). 2007年9月16日.
- 14) 岡本朋子、加藤真. カンコノキ族絶対送粉共生系において、*Epicephala*属ホソガは花の香りを利用して種得意的な寄種を判別できる. 日本生態学会第54回大会. 愛媛大学(愛媛県松山市). 2007年3月20日.
- 15) 岡本朋子、加藤真. 香りが支える種特異性-カンコノキ属と*Epicephala*属絶対送粉共生系において. 種生物学会第38回種生物シンポジウム. マキノセミナーハウ

ス(滋賀県高島市). 2006年12月3日.

〔図書〕(計5件)

- 1) 加藤真 (2009) 共生の視点から見た陸上生態系と海洋生態系. 塚本勝巳編集『海と生命』東海大学出版会. pp. 278-296.
- 2) 加藤真 (2008) 森の4つの共生系. 矢原徹一責任編集『森の不思議を解き明かす』文一総合出版. pp. 44-53.
- 3) 加藤真 (2008) 花と昆虫にみる共進化. 石川良輔編『節足動物の多様性と系統』裳華房. pp. 71-78.
- 4) 河野泰之・加藤真・百村帝彦 (2008) 東南アジア大陸部の雨緑樹林と農の生態. 秋道智彌監修・河野泰之責任編集『論集・モンスーンアジアの生態史 第一巻 生業の生態史』弘文堂. pp. 9-27.
- 5) 加藤真 (2007) 雨緑樹林の共生系. 秋道智彌編『図録 メコンの世界-歴史と生態』弘文堂. pp. 24.

〔その他〕

ホームページ等
<http://130.54.82.4/>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

加藤真 (KATO MAKOTO)
 京都大学・大学院地球環境学堂・教授
 研究者番号: 80204494

(2) 研究分担者

酒井 章子 (SAKAI SHOKO)
 総合地球環境学研究所・研究部・准教授
 研究者番号: 3036130
 寺地 徹 (TERACHI TORU)
 京都産業大学・工学部・教授
 研究者番号: 9020219

(3) 連携研究者

曾田 貞滋 (SOTA TEIJI)
 京都大学・大学院理学研究科・教授
 研究者番号: 00192625
 寺内 良平 (TERAUCHI RYOHEI)
 岩手生物工学研究センター・遺伝子工学・第一研究部・主席研究員
 研究者番号: 50236981

