

令和 3 年 6 月 7 日現在

機関番号：14301

研究種目：若手研究

研究期間：2018～2020

課題番号：18K14773

研究課題名（和文）絶対送粉共生系の寄生者の寄主転換機構の解明

研究課題名（英文）Host shift mechanisms of parasitoid fig wasps

研究代表者

有本 晃一（Arimoto, Koichi）

京都大学・理学研究科・特別研究員（PD）

研究者番号：50814513

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 2,900,000円

研究成果の概要（和文）：イチジク属植物と相利共生関係にある送粉コバチ（イチジクコバチ類）を捕食寄生する寄生蜂の寄主転換や種分化の機構を解明するため、東アジア地域に自生するイチジク属植物各種から得られた寄生蜂において、DNAの部分配列を用いた系統解析や形態観察を行った。DNA解析の結果、多くの寄生蜂種においてその寄生対象は1、2種の共生系であったが、ある寄生蜂の一種は6種の共生系を寄生対象にしていることが判明した。形態観察の結果、この寄生蜂の一種では触角や体サイズ、産卵管の形質に顕著な可塑性が見られ、複数の寄主利用を可能にする際に、形質の可塑性が重要である可能性が示された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

微小な寄生蜂は、昆虫の中でも潜在的な種多様性が非常に高いとされているが、その種分化機構を理解する上で重要な寄主転換のあり方への理解は不十分である。イチジク送粉共生系の寄生蜂の研究は、集団遺伝構造の解析やファウナの解明、形態情報の把握など、様々存在するがそれぞれの研究が独立に行われており、各分野の情報を統合して総合的に種分化や寄主利用の違いについて議論した研究はなかった。本研究では、東アジア地域においてイチジク絶対送粉共生系を利用する寄生蜂を網羅的に扱い、遺伝子情報や生態・形態情報を統合して調査できるようにした。

研究成果の概要（英文）：To understand mechanisms of the host shift and speciation of the parasitoid wasps, I examined genetic and morphological diversity of the non-pollinating parasitoid wasps from *Ficus* spp. in east Asia. DNA analyses clarified that almost all parasitoid wasps use one or two fig-pollinating fig wasp mutualisms, but *Sycoscapteridea* sp. collected from six *Ficus* species. The *Sycoscapteridea* sp. shown remarkable phenotypic plasticity in its antenna and body size, ovipositor length.

研究分野：進化生態学、分類学

キーワード：寄主転換 寄生蜂 絶対送粉共生系 種分化 イチジク属植物 イチジクコバチ

## 1. 研究開始当初の背景

昆虫は 100 万種が確認されている地球上で最も多様な分類群である。中でも、ハチの一群である「寄生蜂」は、最も巨大な多様性を持ち、生態系において重要な位置を占める。寄生蜂は他の昆虫に寄生して食べるため、寄生蜂各種の生態や形態はそれぞれの寄主の性質に合わせて適応的に進化しており、共進化や適応進化を調べる上で好適な材料である。

コガネコバチ科の *Sycoryctinae* 亜科に含まれる寄生蜂は、イチジク属植物と相利共生関係にある送粉者(イチジクコバチ科)に寄生する(以下、それぞれ、寄生コバチ、イチジク、送粉コバチ、とする)。

イチジクの花は露出しておらず、花嚢と呼ばれる果実状の組織の内部に、数百から千数百個程度が収まっている。送粉コバチは、花嚢の中に能動的に侵入し、花に産卵する。ふ化した幼虫は花にゴールを形成し、餌として成長する。羽化後、雄成虫と交尾した雌成虫は、花粉を受け取り、別の花嚢へと飛び立ち、受粉を行なう。あるイチジク種の送粉を担うのは特定の送粉コバチ種のみであり、ある送粉コバチは特定のイチジク種の花嚢内でしか成長できない。この 1 種対 1 種の共生関係は「絶対送粉共生」と呼ばれる。

さらに、送粉コバチの多くの種には、種特異的な寄生コバチが寄生しているため、寄生コバチも含めて「絶対的な三者系」といえる。イチジクの総種数は 700 種以上と予想されているため、それだけ多様な三者系が存在していると考えられる。寄生コバチはイチジクの花嚢外壁にとりつき、産卵管を刺して、花嚢内の送粉コバチの幼虫に産卵する。そのため、花嚢壁の厚さと産卵管の長さには相関関係があることがわかっており、壁が薄い花嚢にとりつく種の産卵管は短く、壁が厚い花嚢にとりつく種の産卵管は長くなる傾向にある(Ghara & Borges, 2010)。イチジクの種ごとに花嚢の性質は異なるため、寄生コバチの産卵管は、その「長さ」だけでなく、「先端構造」などにおいても種特異的に異なっているだろう(Ghara et al., 2011)。また、寄生対象の共生系の探索には、寄主の匂い物質を認識していると考えられ、種によって触角の感覚子が異なっていることもわかっている(Yang et al., 2018)。しかし、イチジク種ごとに特定の寄生コバチが適応している現状に至るには、絶対的な三者系が崩れ、寄主転換と種分化が起こる機会が幾度もあったということである。その進化過程の詳細は不明である。

## 2. 研究の目的

イチジク絶対送粉共生系の寄生蜂では、系統解析やファウナの解明、微細な形態形質の比較といった研究がなされてきたが(e.g. Segar et al., 2012; Farache et al., 2018; Yadav et al., 2017)、それぞれの研究が独立に行われており、各分野の情報を統合して、総合的に種分化や寄主利用の違いについて議論した研究はなかった。また、寄主転換による種分化機構を実証研究するためには、生殖的隔離が不完全である種内の分集団を研究対象にしなければならないが、そのような系を詳細に調べた研究もない。

本研究では、寄生コバチ種を網羅的に採取し、種間の遺伝子情報や生態・形態情報を比較することで、寄生コバチ各種の進化過程を明らかにする。同時に、複数の寄主を利用し、寄主転換の最中にある可能性を含んでいる共生系の探索も行う。

## 3. 研究の方法

申請者の先行研究で、寄主転換の過程にある、もしくは寄主転換した直後、と思われる種内集団を持つ寄生コバチの一種 *Sycoscapteridea* sp. を発見した。この種は、花嚢の大きさが異なる 2 種のイチジク(イヌビワとハマイヌビワ)から得られている。両集団(イヌビワ型とハマイヌビワ型)の個体を用いて、昆虫の種同定や系統解析に使われる COI 遺伝子と 28SrDNA の部分配列を比較したところ、ほぼ同じであった。この種の調査はまだ不十分であり、産卵管の特徴や、種内の形態変異の幅はわかっていない。また、近縁な他種との系統関係も全くわかっていない。

そこで、東アジア地域からの寄生コバチ種を網羅的に含めて、DNA の部分配列情報をもとに系統解析を行い、寄生コバチ種全体の系統関係を明らかにするとともに、*Sycoscapteridea* sp. の系統的位置や寄主範囲、分布域、産卵管や触角の形質状態を明らかにする。

## 4. 研究成果

南西諸島から台湾、中国に自生するイチジク属植物各種から得られた寄生コバチは *Sycoryctini* 族に含まれる。寄生コバチの核 DNA の部分配列を用いた系統解析では(図 1)、多くの寄生コバチ種においてその寄生対象は 1、2 種の共生系であった。2 種を利用している場合でも、その 2 種は近縁であり、系統的に遠いイチジク種から得られる寄生コバチ種はほとんどみられなかつ

た。また、同じイチジク種から得られた場合でも、異なる国から得られ寄生コバチは別種であることが多かった。

また、台湾から南西諸島に分布する 11 種のイチジクから得られた *Sycoscapteridea* 属の寄生コバチがごく近縁なグループであることがわかった。ミトコンドリア DNA の部分配列を用いた解析では、この 11 種のうち 6 種のイチジク種から得られた寄生コバチ個体が単系統群を形成し、かつ遺伝的な分化も確認できなかった (図 2)。この 6 種のイチジクの中には、先行研究で扱っていたイヌビワとハマイヌビワも含まれている。よって、本課題で焦点を充てようとしていた寄生コバチの一種 *Sycoscapteridea* sp. は、当初の調査結果よりも多い 6 種のイチジク絶対送粉共生系を寄生対象にしていることが判明した。

系統解析において単系統群を形成した 6 種のイチジク種から得られた寄生コバチの一種 *Sycoscapteridea* sp. の触角を観察したところ、5 節から 11 節の感覚子は 3 種で構成されており、合計本数は別種とされる程度の変異があることがわかった。また、産卵管長は腹部長の 2.3~3.7 倍となっており、同様に別種とされる程度の変異幅があることがわかった。一方、産卵管の先端にある鋸歯構造を走査電子顕微鏡で観察したところ、個体間でその形状に変異は見られなかった。

以上の結果から、イチジク絶対送粉共生系の寄生コバチは特定の 1 種を寄主としている場合が多いが、複数の共生系を寄主対象としている寄生コバチ種が存在することも判明した。複数の共生系を寄主対象としている寄生コバチに見られる触覚や体サイズ、産卵管の形質には顕著な可塑性があり、寄主範囲の拡大や寄主転換と深く関連している可能性が示唆された。

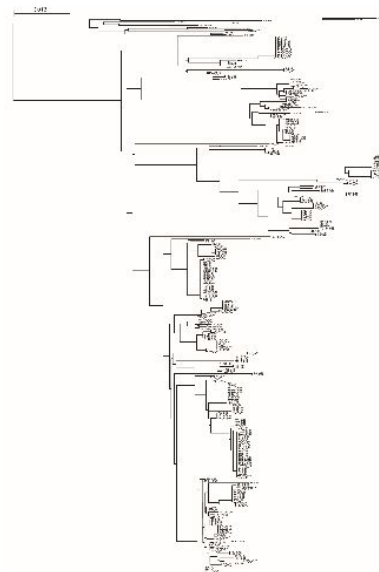


図 1. 28S rDNA を用いた寄生コバチの系統解析結果。

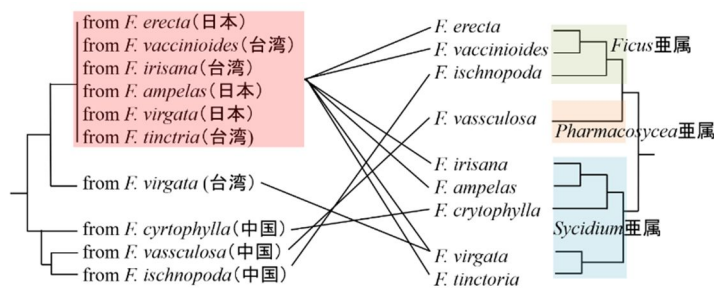


図 2. *Sycoscapteridea* spp. と寄主植物の系統関係の概略図。

#### < 引用文献 >

- Farache F.H.A., Cruaud A., Rasplus J.-Y., Cerezini M.T., Rattis L., Kjellberg F., Pereira R.A.S. (2018) Insights into the structure of plant-insect communities: specialism and generalism in a regional set of non-pollinating fig wasp communities. *Acta Oecologica*, 90: 49-59.
- Ghara M., Borges R.M. (2010) Comparative life-history traits in a fig wasp community: implications for community structure. *Ecological Entomology*, 35: 139-148.
- Ghara M., Kundanati L., Borges R.M. (2011) Nature's Swiss army knives: Ovipositor structure mirrors ecology in a multitrophic fig wasp community. *PLoS One*, 6(8): e23642.
- Segar S.T., Lopez-Vaamonde C., Pasplus J.-Y., Cook J.M. (2012) Molecular Phylogenetics and Evolution, 65: 116-125.
- Yang P., Li Z.-b., Yang D-r., Peng Y.-q., Kjellberg F. (2018) Comparison of the antennal sensilla of females of four fig-wasps associated with *Ficus auriculata*. *Acta Oecologica*, 90: 99-108.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計0件

〔学会発表〕 計3件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 有本晃一・蘇智慧
2. 発表標題 キバラコバチの系統的位置と進化過程
3. 学会等名 日本進化学会第21回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 有本晃一・蘇智慧
2. 発表標題 生殖的隔離が不完全な種内分集団をもつ寄生イチジクコバチの一種の発見
3. 学会等名 日本進化学会第20回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 有本晃一・蘇智慧
2. 発表標題 寄生コバチSycoryctini族の寄主利用について
3. 学会等名 オンライン基礎昆虫学会議
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

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
研究協力者	蘇 智慧  (Su Zhi-Hui)		

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関			
その他の国・地域 台湾	國立中興大学 森林植物分類生態研究室			