

令和 2 年 6 月 2 日現在

機関番号：12601

研究種目：研究活動スタート支援

研究期間：2018～2019

課題番号：18H06075・19K21198

研究課題名（和文）被子植物における新規の送粉シンドロームに関する進化、生態学研究

研究課題名（英文）Study on novel pollination syndrome in angiosperm

研究代表者

望月 昂 (Mochizuki, Ko)

東京大学・大学院理学系研究科（理学部）・助教

研究者番号：80822775

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 1,800,000円

研究成果の概要（和文）：本研究では、キノコバエに送粉される複数の植物が共有する、暗赤色の平たい花という特徴的な花形質が新しい送粉シンドロームではないかと仮説を立てた。少なくとも3種がキノコバエに送粉されるニシキギ属をモデルとし、キノコバエ媒の送粉様式の獲得に伴って花形質が進化するかどうかを検討した。国内外に産する計12種の送粉者、花形質、花の匂いを明らかにした。それらを含む分子系統樹を用いて解析を行ったところ、キノコバエ媒と花形質の間には強い相関があることが明らかになった。本研究は、新しい送粉シンドロームを見出しただけでなく、花の匂い・花形態・色と送粉者のクリアな関係性を示した重要な例である。

研究成果の学術的意義や社会的意義

キノコバエは双翅目昆虫・ハエの一群であり、体長5mmほどと送粉者としては微小な昆虫であるものの、12科を超える植物がキノコバエに送粉される。チャルメルソウ属では、口吻の長いキノコバエに送粉される植物は筒状の花をもつことが示唆されていた。

本研究は、形態だけでなく、花の匂い、色と送粉者の関係性を示すことで、キノコバエが被子植物の花に特徴的進化をもたらす重要なグループであることを示した。ハナバチ媒やチョウ媒などこれまで長く知られてきた送粉シンドロームには新しいグループが存在すること、微小な送粉者に対してすらそれが起きることを示した本研究は、送粉生態学において大きなインパクトをもっている。

研究成果の概要（英文）：In this study, we hypothesized that the characteristic flower trait: dark red colored flat flowers, shared by multiple plants that are pollinated by fungus gnats, might be a novel pollination syndrome. Using the genus *Euonymus* as a model in which at least three species are pollinated by fungus gnats, it was examined whether flower traits would evolve with the acquisition of fungus gnat pollination.

I have clarified pollinators, flower traits, and flower odors of a total 12 species distributed in Japan and overseas. Analysis using a molecular phylogenetic tree containing these species revealed that there was a strong correlation between the fungus gnat pollination and set of floral traits. This study is an important example of not only the discovery of a new pollination syndrome, but also showing a clear relationship between the odor, flower morphology, and color and pollinators.

研究分野：送粉生態学

キーワード：送粉シンドローム キノコバエ 花香 系統樹 収斂

1. 研究開始当初の背景

送粉者は被子植物の繁殖を担う重要な存在である。類縁関係にない植物でもスズメガに送粉される植物は白く芳香を放つ花を持つなど、送粉者を共有する植物は色や花香、形態など複数の類似した花形質を持つ(Fenster et al. 2004). 送粉シンドロームと呼ばれるこの収斂現象は花と送粉者の関係性における基本的な現象である一方で、既存のシンドロームに該当しない植物は数多く存在する。

これまでの研究から、日本の森林における代表的な低木の一つであるアオキ科アオキがキノコバエという双翅目昆虫の一群に送粉されること、アオキのような花：暗赤色の5mm程度の花や短い花糸をもつニシキギ科などの4科の植物が同じくキノコバエに送粉されることが明らかになっている(図1). また、これまでの文献をまとめることで、12もの科でキノコバエ媒の送粉様式が進化していることが示されている(Mochizuki and Kawakita, 2018). キノコバエによる送粉は被子植物で稀なもののひとつであったが、これまで考えられてきたよりも様々な植物がキノコバエに送粉されていること、また、キノコバエ媒の植物にはこれまで全く知られてこなかった送粉シンドロームが存在する可能性が示唆されている。

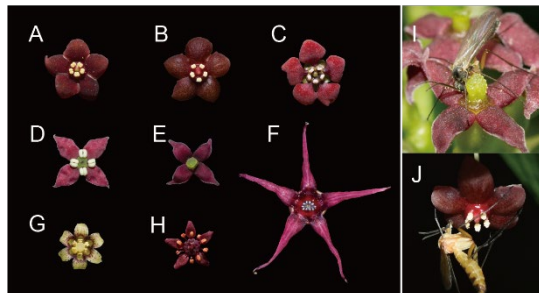


図1.キノコバエ媒植物の花(A-H)と訪花するキノコバエ(I,J). よく似た花は送粉シンドロームを示唆している。

A: ムラサキマユミ B: サワダツ C: クロツリバナ D: アオキ雄花 E: アオキ雌花 F: マルバノキ G: タケシマラン H: クロクモンウ I: アオキに訪花するキノコバエ科 *Boletina* sp. J: サワダツに訪花する *Mycomya* sp.

2. 研究の目的

本研究では、ニシキギ属植物をモデルとして、キノコバエ媒送粉シンドローム仮説の検討を行った(研究1)。また、特徴的な暗赤色の花の適応的意義を明らかにすることを目的とした(研究2)。

3. 研究の方法

研究1・方法

ある花形質が送粉シンドロームであるかどうかは、対応のある送粉者を獲得した際に、その花形質が進化したかどうかを検討すればよい。そこで、少なくとも3種がキノコバエに送粉され、世界中に130種ほどが分布するニシキギ属をモデルとした。送粉者が未知の、白や黄色い花をもつニシキギ属5種(これ以降、白花種とよぶ)、ニシキギ属の外群となるクロヅル属クロヅル、モクレイシ属モクレイシ、また、暗赤色をもつ北米産種、台湾産種各1種について、送粉者、花形質(花色、形態、花香成分)の調査を行った。また、すでに出版されている中国産ニシキギ属植物の系統樹に、日本産種と北米産種を加え、調査した種を含む系統樹を作成した。花形質と送粉者データを系統樹上で解析することにより、二者の間に進化的な関係性があるかどうかを検討した。また、花色の祖先形質復元を行い、ニシキギ属における花の進化シナリオについて検討した。

研究2・方法

アオキにみられる花色の種内変異(暗赤色/緑色)を用いて、それぞれの色の花ごとの訪花昆虫相の比較、訪花頻度の比較を行った。また、色紙を背側につけて色を付けたシャーレに粘着スプレーを吹きかけ、野外に設置することで、色が持つ誘引効果について調

査した。

4. 研究成果

研究1・結果

白花種は、甲虫やハナバチ、クロバエ科などの大型の双翅目に送粉されることがわかった。一方で、暗赤色をもつ北米産、台湾産種はキノコバエに送粉されることがわかった(図2)。

暗赤色花をもつ植物はヨーグルトのようなにおいを放っており、この主成分がアセトインであることが判明した。また、アセトインはにおい成分の質量比で9割以上を占めていることが明らかになった。一方で、白花種はアセトインを欠くこと、暗赤色花種とは異なるにおい組成を持つことがわかった(図3)。

構築された系統樹を用い、Mesquite で解析した結果、ニシキギ属では、キノコバエ媒の進化に伴い、暗赤色の花が進化し、花糸が短くなり、アセトインを獲得することが明らかになった。このことは、ニシキギ属において、キノコバエ媒の強い送粉シンドロームが存在することを示唆している。

また、祖先形質復元からは、ニシキギ属では基部で暗赤色を獲得した後、白花と暗赤色を相互に行き来していることが示唆された(図4)。

研究1・考察

ニシキギ属では、花色、形態、花香と送粉者の間に強い進化的関係性があることが示された。これにより、Mochizuki&Kawakita (2018) で示唆された花形質は、キノコバエによる送粉の進化に伴う送粉シンドロームである可能性が強く示唆された。

また、このことは、それぞれの花形質が、キノコバエへの適応に重要な役割を果たしていることを示唆している。図1に示したように、ニシキギ属などのキノコバエ媒植物は平たい花をもち、その花糸も非常に短いという特徴がある。短い花糸は、キノコバエが訪花する際の姿勢に関わっており、キノコバエに効率的に花粉を付着させられる形態だと考えられる(Mochizuki and Kawakita, 2018)。暗赤色の花色、また、花香成分としてのアセトインも同様にキノコバエ媒の適応に重要だと考えられ、これらはキノコバエ

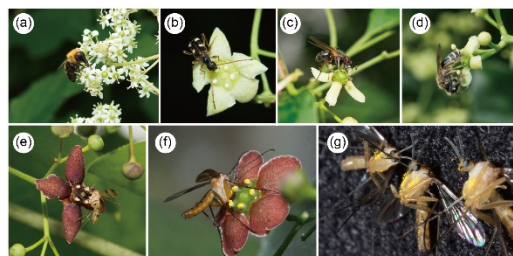


図2. A: クロヅルに訪花するトラマルハナバチ, B: オオツリバナに訪花するヒメハナカミキリ属, C: マユミに訪花するクロバエ科, D: マサキに訪花するヒメハナバチ属, E: *Euonymus atropurpureus* に訪花するキノコバエ科 *Neoempheria* 属の一種, F, G: *Euonymus laxiflorus* に訪花する *Neoempheria* 属の一種。

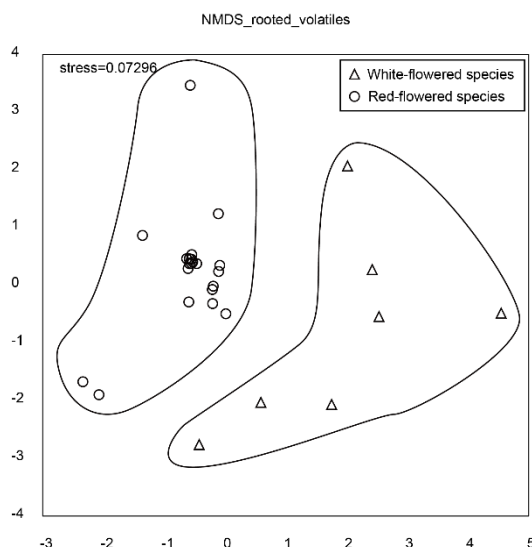


図3. ニシキギ属およびその外群の植物のにおい成分を、非計量多次元尺度法(NMDS)を用いて配置した図。点同士の近さは類似度の高さを意味している。暗赤色花種(丸)は白花種(△)と大きく異なる組成をもつ。

の誘引の役割を担うと想像される。

アセトインは乳酸菌などの微生物が生産する化合物として自然界にはありふれた物質で、花の匂い成分としてもしばしば報告される。しかしながら、ほとんどの例はごく微量であり、アセトインが主要な成分となる例はほとんど知られていない。今回、ニシキギ属の暗赤色花種がアセトインを主要成分として共有していることは非常に興味深い。キノコバエがアセトインに誘引されるかは明らかでない。

ニシキギ属では、暗赤色花種が複数のクレードに存在し、何度も独立に進化している可能性が示唆された。暗赤色の花はキノコバエ媒の進化に伴って獲得されることから、ニシキギ属植物ではキノコバエ媒が複数回に亘って進化していることが示唆される。キノコバエは菌類やコケ植物を幼虫期食性として利用するため、湿った森林内にはキノコバエが豊富に生息している。ニシキギ属植物はほとんどが温帯林の森林内に生育する低木であり、一部の白花種でもキノコバエによる訪花が観察されたことから、キノコバエを送粉者として利用する機会に恵まれている分類群なのだろう。

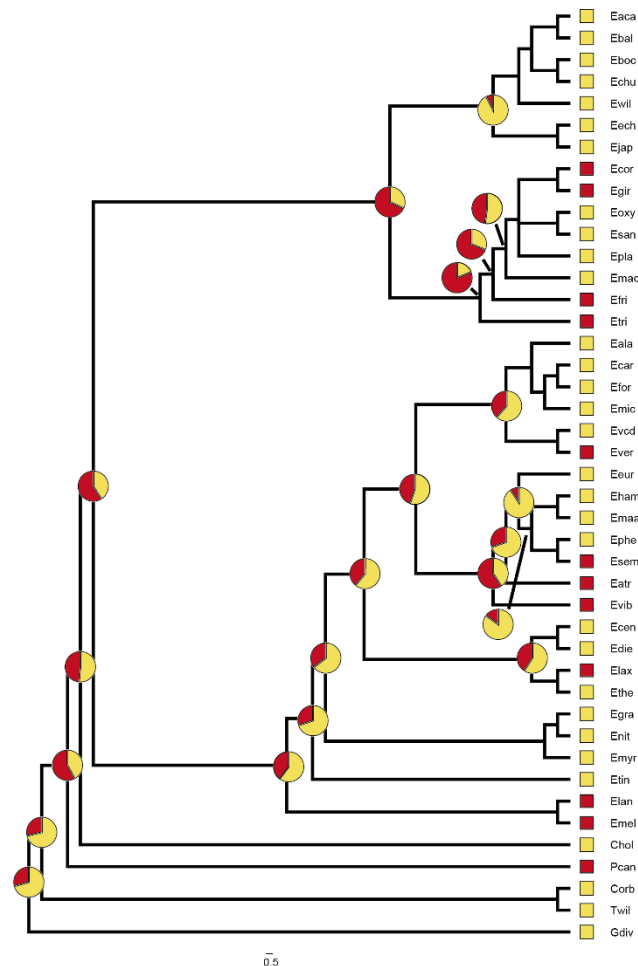


図4. ニシキギ属および外群を用いた花色の祖先形質復元の結果。各枝の先端は、暗赤色種なら赤、白花種なら黄色に示している。各枝分かれのパイグラフは、そのノードにおける祖先状態が赤花または白花である確率を示している。ニシキギ属では暗赤色の花、白花ともに複数回に亘って進化している。

研究2・結果と考察

アオキの花色の種内変異を用いた比較実験からは、暗赤色/緑色花の間でキノコバエを含むすべての訪花昆虫層に差がなく、また、訪花頻度についても差が認められなかった(図5)。また、色紙で着色したシャーレを用いた実験においても、赤・黄色・透明の間で差が認められなかった。

このことは、花色が昆虫の誘引に重要な役割を果たしていないことを意味している。

一般に、花色は訪花昆虫の誘引に重要な役割を果たすと考えられてきたが、ほとんどの研究は、林縁や草原、高山などの十分な照度をもつ環境で行われており、森林内の植物で検討した例はまれである。色覚細胞の感受性は光の減衰とともに減少する。キノコバエなどの長角亜目のカ類は色覚に関する知見が報告されておらず、どのような色を認識することができるか不明であるものの、暗い林床では色覚が重要でない可能性が高い。暗赤色や緑色の花は、暗い林床では影に溶け込んでおり、少なくとも人の目からは発見が難しい。さらに、スペクトルメータを用いた分析からは、キノコバエ媒の暗赤色花は紫外線を反射しないことがわかっているため、林内では極めて目立ちにくいと考えられる。暗赤色の花は、必要最低限の送粉者だけを集め、不要な訪花者をなるべく呼び込まないようにする適応なのではないだろうか。

花色の一方で、匂いは重要な役割を果たしている可能性がある。キノコバエに送粉されるコチャルメルソウを用いた先行研究からは、花弁を切り落としてもキノコバエの誘引性が落ちないことが報告されている(Katsuhara et al. 2017)。被子植物では稀なアセトインが何度も進化していることは、キノコバエの誘引にアセトインが重要な役割を果たしていることを示唆しているのではないだろうか。今後、野外でのアセトイン設置実験などの行動実験を行っていく必要がある。

参考文献

Fenster et al. (2004) Annual Review of Ecology Evolution and Systematics

Mochizuki and Kawakita (2018) Annals of Botany

Katsuhara et al. (2017) Functional Ecology

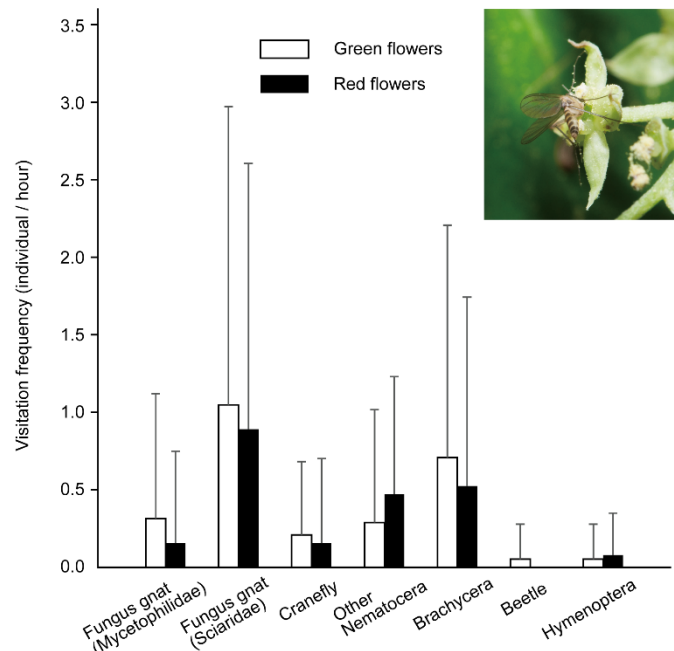


図5. アオキの花色多型を用いた訪花者の比較実験。白抜きが緑色花に訪れた昆虫の頻度、黒が暗赤色花を訪れた昆虫の頻度を示している。キノコバエ科、クロバネキノコバエ科、ガガンボ、その他の長角亜目カ類、短角亜目ハエ類、甲虫、膜翅目すべての分類群で差が見出されなかった。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計1件（うち査読付論文 1件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Ollerton J et al. [75 authors in all]	4. 巻 123
2. 論文標題 The diversity and evolution of pollination systems in large plant clades: Apocynaceae as a case study.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Annals of Botany	6. 最初と最後の頁 311-325
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1093/aob/mcy127.	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

〔学会発表〕 計2件（うち招待講演 0件/うち国際学会 0件）

1. 発表者名 望月昂
2. 発表標題 キノコバエ媒植物に見られる特異な送粉シンドローム
3. 学会等名 日本植物分類学会第18回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 望月昂, 川北篤, 岡本朋子, 王 俊能
2. 発表標題 ニシキギ属における特異な花香とキノコバエ媒送粉シンドロームの進化
3. 学会等名 第67回 日本生態学会
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
---------------------------	-----------------------	----