

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 5 年 5 月 31 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2020～2022

課題番号：20H03306

研究課題名(和文)花組織報酬型送粉シンドローム

研究課題名(英文)Floral syndrome associated with pollination mutualisms that use floral tissues as rewards

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) 13,900,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、国内外における野外調査をもとに、花組織を報酬とする送粉共生系の多様性を浮き彫りにし、それらに共通する花形質を見出すことで、従来の送粉シンドロームの枠にとどまらない、花の多様性に対する新しい理解を切り拓くことを目的に研究を行った。その結果、コミカンソウ属における雄花に虫えいを形成するタマバエによる送粉、モクレン属における花で繁殖するアザミウマによる送粉、タコノキ属における雄花序で繁殖するケシキスイによる送粉など、特筆すべき送粉共生を発見した。さらに、これらの植物に見られる花色や花形態、花序の発熱などの形質が、類似の送粉様式をもつ植物間に見られるシンドロームである可能性を明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

植物と送粉者の共進化は、被子植物の多様性を生み出す大きな原動力の一つであったと考えられており、植物と送粉者の関係の多様性の理解は、自然界に見られる花の多様性の理解に不可欠である。本研究では、被子植物であまり一般的でない花の特徴をもつ植物に着目し、コミカンソウ属、モクレン属、タコノキ属などの植物において、花を幼虫の生育場所として利用する昆虫による、これまでに見過ごされていた送粉様式を発見した。本研究の成果は、被子植物の花の多様性を、その花の花粉を運ぶ動物との関係に照らして理解することを可能にするものである。

研究成果の概要(英文)：Based on field research in Japan and overseas, this study aimed to highlight the diversity of pollination mutualisms that use floral tissues as rewards, and to find floral syndrome associated with such pollination systems, thereby to open up a new understanding of floral diversity beyond the framework of conventional pollination syndromes. As a result, we found notable pollination mutualisms, such as pollination of Phyllanthus species by gall midges that induce galls on male flowers, pollination of Magnolia by thrips that reproduce on flowers, and pollination of Pandanus by sap beetles that reproduce in the male inflorescences. Furthermore, we revealed that traits such as flower color, flower morphology, and inflorescence thermogenesis observed in these plants may be syndromes among plants with similar pollination systems.

研究分野：植物生態学

キーワード：送粉 コミカンソウ属 モクレン属 タコノキ属 タマバエ アザミウマ ケシキスイ

## 様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

植物と送粉者の共進化は、現在の被子植物の多様性を生み出す大きな原動力の一つであったと考えられている。花と送粉者の関係、およびそれが形づくる花の多様性についてはさまざまな研究があるが、これらの多くは色鮮やかな目立つ花を対象としており、花とは思えない、地味で目立たない花をつける植物には、これまでは知られていなかったような送粉様式をもつものがまだ多く眠っている。私たちは近年、成虫が花組織に産卵し、幼虫がそこで繁殖する昆虫が送粉者である系をさまざまな植物で発見しており、送粉者を共有する分類群同士ではシンドロームと呼ぶべき、共通した花の特徴があることが分かってきた。本研究は、花組織を報酬とする送粉共生系の多様性を浮き彫りにし、被子植物の花の多様性に対する新しい理解を切り拓こうとするものである。

### 2. 研究の目的

本研究の目的は、国内外における野外調査をもとに、花組織を報酬とする送粉共生系の多様性を浮き彫りにし、それらに共通する花形質を見出すことで、従来の送粉シンドロームの枠にとどまらない、被子植物の花の多様性に対する新しい理解を切り拓くことである。

### 3. 研究の方法

日本各地の調査地において、被子植物であまり一般的でない色、匂い、形、開花時期などの花形質をもつ植物に着目し、それらの送粉様式を野外調査によって明らかにした。また、送粉者である昆虫が花で繁殖していることが明らかになった場合は、それらの幼虫食性を含む生活史を飼育実験などにより明らかにした。国内において花組織を報酬とする送粉共生が明らかになった植物については、国外の近縁種の送粉様式についても調査を行い、発見された系の世界的な多様性を明らかにすることも試みた。

### 4. 研究成果

#### (1) コミカンソウ科コミカンソウ属における雄花に虫えいを形成するタマバエによる送粉

コミカンソウ属(カンコノキ属などを含む広義の属)は世界に約1,000種が存在し、そのうち約600種が、幼虫がコミカンソウ属の種子を食べるホソガ科ハナホソガ属のメスに送粉されている。これは、送粉の見返りとして植物が種子の一部を犠牲にする、花組織報酬型送粉の代表的な例である。ハナホソガ属に送粉されるコミカンソウ属植物は、いずれの種も緑~黄緑色をした小さく目立たない花をつけるが、コミカンソウ属には、赤紫色の特徴的な色の花をつける種群が複数存在し、それらの送粉様式が未解明であった。

本研究においてコミカンソウ属のコバンノキの送粉様式を詳しく調べたところ、コバンノキの花には、コバンノキに特異的な2種のタマバエ科の成虫が多く訪花し、これらが雄花で吸蜜したり、雄花に産卵したりする際に体が雄しべや雌しべに触れ、送粉者としての役割を果たすことが分かった。2種のタマバエの生態を詳しく調べたところ、1種はコバンノキの雄花のつぼみに虫えいを形成する虫えい形成者であり、もう1種は他方が形成した虫えいに産卵するinquilineであると考えられることが分かった。これらの2種のタマバエはいずれも未記載種であったため、それぞれそれぞれ *Clinodiplosis gagnei*, *Macrolabis katoi* として新種記載した(Elsayed and Kawakita 2022 *Proc. Entomol. Soc. Wash.*)。また、コバンノキに加え、コバンノキと系統的には離れていながらも同じ花色をもつコミカンソウ属のハナコミカンボクの送粉様式を調べたところ、夜間に多くのタマバエが訪花し、有効な送粉者として働いていると考えられることが分かった。さらにニューカレドニアに分布するコミカンソウ属の *Phyllanthus baladensis* の送粉様式を調べたところ、コバンノキと同様に雄花に虫えいを形成する *Clinodiplosis* 属のタマバエが多数訪花しており、*Phyllanthus baladensis* もコバンノキと同様の送粉様式をもつことが明らかになった。

コバンノキ、ハナコミカンボク、*Phyllanthus baladensis* の3種は、同じコミカンソウ属に属しながらも互いに系統的には大きく隔たっており、タマバエとの共生は独立に進化したと考えられる。他の被子植物にはあまり見られない、独特な赤紫色の花は、タマバエ媒に特殊化したことによるシンドロームであると考えられる。

以上の成果を論文として発表した(Kawakita et al. 2022 *Flora*)。

#### (2) モクレン科モクレン属における花で繁殖するアザミウマによる送粉

モクレン属はアジアの温帯~熱帯域を中心に世界に約300種が存在し、これまでに送粉様式

が研究されている種の多くでは、花粉や花被片を採餌する甲虫やハナバチが重要な送粉者であることが分かっている。日本に生育するモクレン属の多くの種も同様の生態をもつ。日本産のモクレン属植物は春に開花し、大型の白色（または淡赤色）の花をつける種がほとんどだが、オガタマノキと台湾オガタマの 2 種は例外的に晩秋～晩冬にかけて開花し、花も他の日本産モクレン属植物と比べて小型である。

オガタマノキおよび台湾オガタマの自生地ではこれら 2 種の送粉様式を調べたところ、両種の花の主な訪花者はアザミウマ目の昆虫であり、これらが送粉者として働いていることが明らかになった。他のモクレン属植物と同様、2 種の花は雌性先熟であるが、雌期には花被片はほとんど開かず、花被片の間隙を通して花の中心部に到達できる昆虫でなければ有効な送粉者にならないと考えられた。アザミウマは雌期の花でも花被片の間隙を通して花の中におり、さらに雌期の花で採集したアザミウマの一部は体に花粉を付着させていた。石垣島の台湾オガタマの調査地で花に見られたアザミウマはハナアザミウマ *Thrips hawaiiensis* であり、これらは花被片に産卵し、幼虫は花被片および花粉を食べて羽化することが分かった。幼虫の生育場所を提供するタイプの送粉様式はモクレン科では初めてである。

### （ 3 ） タコノキ科タコノキ属におけるケシキスイによる送粉

タコノキ科は旧熱帯に 5 属があり、ツルアダン属ではオオコウモリや鳥による脊椎動物媒が知られているが、他の 4 属では送粉様式は未知である。タコノキ科最大属のタコノキ属（約 750 種）は、これまで風媒であると言われることもあったが、雄花序には芳香があり、虫媒を思わせる特徴を備えている。そこで、琉球列島に生育するアダンの花序を詳しく観察したところ、雌花序は苞にほとんど完全に覆われた状態で咲くため、風によって運ばれた花粉は雌花に到達しにくく、苞の間隙に潜り込む小型の昆虫などに送粉されていることが強く疑われた。琉球列島の調査地でアダンの送粉様式を調べたところ、幼虫期にアダンの花粉を食べ、花序を繁殖場所として利用するハナケシキスイ属 *Amystrops*（ケシキスイ科）の 1 種が主要な送粉者であることが明らかになった。ハナケシキスイ属は旧熱帯の各地で約 20 種が記載されているが、ほぼ全ての種がタコノキ属の花序で得られている（ただし送粉に関する研究はない）。2022 年度には、タコノキ属が 20 種以上に多様化しているニューカレドニアで野外調査を行い、ニューカレドニアに固有のタコノキ属植物にも、それぞれの種に特異的であると考えられる *Amystrops* 属のケシキスイがいることが分かった。タコノキ属とハナケシキスイ属の関係は、旧熱帯域に広く見られる、これまでに知られていなかった送粉共生系である可能性がある。

また、アダンの送粉様式を調査する過程で、アダンの雌雄の花序が開花期に発熱していることを発見した。花の発熱は、これまでに 13 の被子植物の科で発見されているが、甲虫やアザミウマに幼虫の生育場所を提供する植物で多く見つかっており、同様の送粉様式をもつ植物間で見られるシンドロームである可能性がある。現在、花の発熱の適応的意義について研究を進めている。

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計9件（うち査読付論文 6件/うち国際共著 2件/うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Kato Makoto, Kawakita Atsushi	4. 巻 1156
2. 論文標題 Diversity and larval leaf-mining habits of Japanese jewel beetles of the tribe Tracheini (Coleoptera, Buprestidae)	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 ZooKeys	6. 最初と最後の頁 133-158
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3897/zookeys.1156.97768	査読の有無 無
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, Elsayed Ayman Khamis, Mochizuki Ko, Vandrot Herve	4. 巻 293
2. 論文標題 Pollination of Phyllanthus (Phyllanthaceae) by gall midges that use male flower buds as larval brood sites	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Flora	6. 最初と最後の頁 152115
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.flora.2022.152115	査読の有無 無
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 Elsayed Ayman Khamis, Kawakita Atsushi	4. 巻 25
2. 論文標題 The first report of the genus Gephyraulax (Diptera: Cecidomyiidae) on Fabaceae and in Japan: With description of a new species developing in flower buds of <i>Caesalpinia crista</i> L.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Journal of Asia-Pacific Entomology	6. 最初と最後の頁 101936
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.aspen.2022.101936	査読の有無 無
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 Elsayed Ayman Khamis, Kawakita Atsushi	4. 巻 124
2. 論文標題 Two New Species of Mutualistic Gall Midges (Diptera: Cecidomyiidae) Responsible for the Pollination of <i>Phyllanthus flexuosus</i> (Phyllanthaceae) and Using Its Male Flower Buds as Brood-Sites	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Proceedings of the Entomological Society of Washington	6. 最初と最後の頁 499-515
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.4289/0013-8797.124.3.499	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 Takeda Kazuya, Kadokawa Tomoki, Kawakita Atsushi	4. 巻 127
2. 論文標題 Slippery flowers as a mechanism of defence against nectar-thieving ants	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Annals of Botany	6. 最初と最後の頁 231-239
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/aob/mcaa168	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 ELSAYED AYMAN KHAMIS, YUKAWA JUNICHI, MOCHIZUKI KO, TOKUDA MAKOTO, KAWAKITA ATSUSHI	4. 巻 4942
2. 論文標題 Three new species of Ametrodiplosis (Diptera: Cecidomyiidae) from Japan, with a key to the Japanese species and a molecular phylogenetic analysis	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Zootaxa	6. 最初と最後の頁 2.1
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.11646/zootaxa.4942.2.1	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 Li Xuankun, St Laurent Ryan, Earl Chandra, Dooreweerd Camiel, Nieuwerkerken Erik J., Davis Donald R., Johns Chris A., Kawakita Atsushi, Kobayashi Shigeki, Zwick Andreas, Lopez Vaamonde Carlos, Ohshima Issei, Kawahara Akito Y.	4. 巻 38
2. 論文標題 Phylogeny of gracillariid leaf mining moths: evolution of larval behaviour inferred from phylogenomic and Sanger data	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Cladistics	6. 最初と最後の頁 277-300
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/cla.12490	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 Okamoto Tomoko, Svensson Glenn P., Goto Ryutaro, Kawakita Atsushi, Kato Makoto	4. 巻 37
2. 論文標題 Nocturnal emission and post pollination change of floral scent in the leafflower tree, <i>Glochidion rubrum</i> , exclusively pollinated by seed parasitic leafflower moths	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plant Species Biology	6. 最初と最後の頁 197-208
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1442-1984.12368	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 Yumiko, Kawakita Atsushi	4. 巻 136
2. 論文標題 Shape-dependent leaf manipulation in the leaf rolling weevil <i>Phymatopoderus pavens</i> (Coleoptera: Attelabidae)	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Biological Journal of the Linnean Society	6. 最初と最後の頁 1-12
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/biolinnean/blac016	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2件 (うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件)

1. 発表者名 宮本通、望月昂、川北篤
2. 発表標題 タコノキ科アダンにおける花序で繁殖するケシキスイによる送粉
3. 学会等名 第53回種生物学シンポジウム
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 宮本通、望月昂、川北篤
2. 発表標題 タコノキ科アダンの甲虫媒-花序で繁殖する送粉者ケシキスイと花序の発熱
3. 学会等名 日本植物分類学会第21回大会
4. 発表年 2022年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 種生物学会	4. 発行年 2021年
2. 出版社 文一総合出版	5. 総ページ数 256
3. 書名 花と動物の共進化をさぐる	

〔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
研究分担者	望月 昂  (Mochizuki Ko)  (80822775)	東京大学・大学院理学系研究科(理学部)・助教    (12601)	

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	IRD, New Caledonia		