様　式　Ｃ－１９、Ｆ－１９、Ｚ－１９　（共通）

科学研究費助成事業　　研究成果報告書

平成　２７　年　　６　月　　１　日現在

機関番号：　１４３０１
研究種目：　基盤研究(A)
研究期間：　2010～2014
課題番号：　２２２４７００３

研究課題名（和文）共生系における寄生者の多様性と、寄生者が共生系に与える影響

研究課題名（英文）The diversity of parasites in mutual systems and the impact of parasites on the mutual systems

研究代表者
加藤　真（Kato, Makoto）

京都大学・人間・環境学研究科（研究院）・教授

研究者番号：８０２０４４９４

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費）　　33,800,000円

研究成果の概要（和文）：送粉共生系と菌根共生系を対象に、共生系に入りこんだ寄生者の多様性と生態を明らかにしつつ、寄生者がどのように起源し、共生関係にどのような影響を与えるかを調査した。コミカンソウ科の絶対送粉共生系においては、雌雄の花の匂いが分化しており、コマユバチの寄生が植物・送粉者双方の適応度に大きな影響を与えていることが明らかになった。また、ラン科、ヒナノシャクジョウ科、ホンゴウソウ科などの菌従属栄養植物の菌根菌の同定と送粉者の探索を行い、クロヤツシロランの送粉者がショウジョウバエであり、それがランが菌根共生のパートナーでもあるクヌギタケの子実体の寄生者であることが明らかになった。

研究成果の概要（英文）：In plant-pollinator and plant-mycorrhiza mutualisms, diverse parasites are known to invade the mutual systems. We explored diversity, ecology and origin of these parasites, and examined the impact of the parasites on the mutualism. In Phyllanthaceae-Epicephala obligate pollination mutualism, the floral odor was different between male and female flowers, and parasitism of braconid wasps on pollinator wasp/seeds had a great impact on performance of the pollinator moths and the Phyllanthaceae plants. Mycoheterotrophic plants are parasites in mycorrhizal mutualisms, and pollinator and fungal partners of mycoheterotrophic plants such as Orchidaceae, Burmanniaceae and Triuridaceae were investigated. The mycoheterotrophic plant Gastrodia pubilabiata was revealed to be pollinated by drosophilid flies, whose larvae are parasites of fruit body of the mycorrhizal partner of the mycoheterotrophic plant.

研究分野：　生態学

キーワード：　絶対送粉共生　寄生者　菌従属栄養植物　菌根共生　送粉者

１．研究開始当初の背景

共生関係は、パートナー同士がお互いから利益を享受しあう関係であるが、さまざまな寄生者がその関係の間に入りこんでくる。共生者自体が寄生者に起源をもつことが多いが、共生系の寄生者の由来は多様であり、共生者に二次的に由来する寄生者もある。このような寄生者は、共生関係に直接的な影響を与えるばかりでなく、共生のパートナー同士の進化動態に影響する場合もある。

さまざまな共生関係の中で、パートナー同士がきわめて高い種特異性を持ち、両者が見事な相乗多様化を遂げている関係のひとつがコミカンソウ科の絶対送粉共生系である（Kato et al. 2003. PNAS 100: 5264-5267）。カンコノキ属をはじめとするさまざまなコミカンソウ科の植物では、それぞれの種に特異的な種子寄生性のホソガ科のガ（以下、ハナホソガと略称）がいて、植物はそれらによって送粉してもらう代償に、種子の一部をハナホソガの幼虫の餌として提供している。この系は、イチジク-イチジクコバチ共生系とユッカ-ユッカガ共生系に並ぶ、三番目の絶対送粉共生系であり、その起源は中新世に遡ると推定されている（Kawakita et al. 2009. Proc. Roy. Soc. B 276: 417–426）。

このコミカンソウ科の絶対送粉共生系において、ハナホソガに寄生するコマユバチや、能動送粉行動を失った種子寄生性ハナホソガ、種子を加害するさまざま昆虫、といった寄生者が次々と発見されてきた。そしてそれらは、この絶対送粉共生系にきわめて大きな影響を与えていることが明らかになりつつある。これらの寄生者がどのように起源し、生態学的あるいは進化学的に、絶対送粉共生系にどのような影響を与えているかは、焦眉の研究テーマである。

また、多くの陸上植物は根圏において菌根菌と共生関係を結んでいる。植物は同化産物を菌根菌に提供し、その見返りに菌根菌は水や無機塩類の吸収や防衛の手助けをしている。一方、植物の中には、光合成能力を失って、土壌中の菌類から養分を得るようになったさまざまな菌従属栄養植物が知られている。しかし、これらの菌従属栄養植物と寄主菌根菌との関係はいまだ未知の点が多く、菌従属栄養植物から菌根菌に支払われる報酬の有無や、菌従属栄養植物が菌根菌に与える影響、菌従属栄養植物の送粉・繁殖様式、菌従属栄養植物の起源は、いまだに多くの謎に包まれている。

さらに目を海の生態系に移せば、そこにはおびただしい数の住み込み共生関係が認められる。このような住み込み共生は、固着性の生物に、さまざまな生物が着生したり穿孔したりすることを繰り返すことによって成立しており、それらの着生者・穿孔者の存在が宿主の適応度をしばしば高めている。このような住み込み共生者が相利的になる過程も、きわめて興味深いテーマである。

最後に、植物の葉内にはエンドファイトと呼ばれる菌類が生息しており、それらの一部は植物と相利的であることが知られていた。葉が落葉すると、エンドファイトは落葉腐朽菌となって、葉の分解に寄与しつつ、分散する。葉には多様な潜葉虫が知られているが、落葉に潜孔する潜葉虫もわずかに知られており、水没落葉に潜孔する潜葉虫も近年になって日本から発見された。エンドファイトも介在する水没落葉とその潜葉虫との関係もあらたなテーマとなって浮かび上がってきた。

２．研究の目的

生物が営む共生系の中に、どのような寄生者が入り込んでおり、その寄生者が共生関係をどのように変化させているのかを、生態学・進化学の手法を使って明らかにすることが目的である。

特に、(1) 絶対送粉共生を中心とする送粉共生系と、(2) 菌栄養植物が介在する菌根共生系に着目し、共生系に入りこんだ寄生者の多様性とそれらの系統や生態を明らかにしつつ、寄生者がどのように起源し、共生関係にどのような影響を与え、さらに共生者同士の進化動態にどのような影響を与えるかを解明することをめざす。

さらに、視野を海の生態系にも広げ、寄生者が共生系に与える影響を、(3)海の住み込み共生系においても分析する。

最後に、落葉の分解過程にエンドファイトをはじめとするさまざまな微生物が介在しているが、 (4)水没落葉の潜葉虫の自然史を明らかにしつつ、両者の関係の生態と進化を明らかにする。

３．研究の方法

(1) コミカンソウ科の絶対送粉共生系

コミカンソウ科の絶対送粉共生系において、琉球列島を中心に、さまざまな系統の植物の上で、共生性／寄生性ハナホソガとコマユバチの多様性を明らかにすると同時に、それらの生活史や生態・行動・系統を明らかにする。

(2) 菌従属栄養植物が介在する菌根共生系

ラン科、ヒナノシャクジョウ科、ホンゴウソウ科などの菌栄養植物を対象にして、根に侵入している菌根菌を分離し、その DNA をもとに、菌根菌の同定と系統解析を行なう。

また、特異な菌根共生をする菌従属栄養植物を対象に、送粉様式や種子散布様式を観察し、共生関係と寄生関係が関わり合う生物の進化にどのようにかかわっているのかを明らかにする。

(3) 海の住み込み共生系

海綿に住み込むホウオウガイと、単体サンゴに住み込むホシムシに着目し、住み込み共生系において、宿主と同居者の関係がいかに成立し、またいかに相利的になってゆくかを分析する。

(4) 水没落葉の分解系

エンドファイトが介在した水没落葉の分解過程と、水没落葉に潜孔するユスリカ科の潜葉虫の関係について、日本各地の渓流の水没葉のサンプリングと潜葉虫の探索を行ない、潜葉虫の行動や寄主選好性を調査する。

４．研究成果

絶対送粉共生を中心とする送粉共生系と、菌栄養植物が介在する菌根共生系に着目し、共生系に入りこんだ寄生者の多様性とそれらの系統や生態を明らかにしつつ、寄生者がどのように起源し、共生関係にどのような影響を与え、さらに共生者同士の進化動態にどのような影響を与えるかを解明することめざした。対象とした系は、(1)コミカンソウ科の絶対送粉共生系、(2) 菌栄養植物が介在する菌根共生系、(3) 海の住み込み共生系、(4) 水没落葉の分解系である。

(1) コミカンソウ科の絶対送粉共生系：コミカンソウ科のさまざまな系統の植物の上で、共生性／寄生性ハナホソガ、およびコマユバチの網羅的な探索を行ない、それらの多様性の解析を進めた。この共生系においては、花の匂いが重要な役割を果たしており、絶対送粉共生系の成立に雌雄の花の匂いの分化が必須であったことが明らかになった（Okamoto et al. 2013）。また、シマコバンノキにおいては多種のハナホソガ類が共存しており、その中には複数種の送粉種と複数種の非送粉種が見られ、コマユバチの寄生がこの系に重要な影響を与えていることが明らかになった。

(2) 菌従属栄養植物が介在する菌根共生系：ラン科、ヒナノシャクジョウ科、ホンゴウソウ科などの菌従属栄養植物の菌根菌の同定と送粉者の探索を行なった（Suetsugu etal. 2014）。クロヤツシロランの送粉者がショウジョウバエであり、それがランの菌根共生のパートナーでもあるクヌギタケの子実体を利用していることが明らかになった。また、植物寄生植物であるオオヒキヨモギが周囲の植物群集構造に影響を与えていることが明らかになった（Suetsugu et al. 2012）。さらに、モグラの巣に特異的に生育するアンモニア菌は、モグラの排泄物を吸収するために、両者は浄化共生の関係にあることが知られていたが、奄美大島のシイ林からアンモニア菌の新種を報告した（Fukiharu et al. 2014）。

ツチアケビはナラタケと菌根をつくる菌従属栄養植物であるが、大きな赤い果実を作ることが知られていた。このツチアケビの果実がシロハラなどの鳥によって食べられ、その種子がそれらの鳥によって散布されていることが明らかになった（Suetsugu et al. 2015）。

(3) 海の住み込み共生系：ホウオウガイは海綿の中に埋もれて生活する二枚貝であるが、ホウオウガイが共生することによって宿主のカイメンの濾過効率が高くなることから、両者の間に水流を介した相利共生の関係があること明らかになった（Tsubaki and Kato 2014）。

(4) 水没落葉の分解系

水中に没した落葉は、エンドファイトなど、さまざまな微生物の分解を受けつつ、さらに水生昆虫などによって裁断されながら、食物連鎖に入ってゆくが、日本列島の照葉樹林を流れる渓流域には、照葉樹の葉に潜葉するユスリカ（ナガレハモグリユスリカ）が普遍的に見られることが明らかになった（Kato 2015）。これらのユスリカはさまざまな種の照葉樹の葉に潜孔しており、寄主特異性が生葉の潜葉虫よりも低くなっていた。このユスリカは、水没落葉に泳ぎながら潜孔することによって、水没落葉の分解過程を促進していると考えられる。

以上のように、共生を中心とする密接な生物間相互作用には、さまざまな寄生者が介在しており、その寄生者が生物相互作用に大きな影響を与えるだけでなく、関わり合う生物同士の進化に大きな影響を与えている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 11 件）

(1) Suetsugu, K., Y. Takeuchi, K. Futai, M. and M. Kato (2012) Host selectivity, haustorial anatomy and impact of the invasive parasite *Parentucellia viscosa* on floodplain vegetative communities in Japan. Botanical Journal of the Linnean Society 170: 69–78.

(2) Kobayashi, C., Y. Okuyama, K. Kawazoe and M. Kato (2012) The evolutionary history of maternal plant-manipulation and larval feeding behaviours in attelabid weevils (Coleoptera; Curculionoidea). Molecular Phylogenetics and Evolution 64: 318–330.

(3) Okamoto T., A. Kawakita, R. Goto, G. P. Svensson and M. Kato (2013) Active pollination favours sexual dimorphism in floral scent. Proceedings of Royal Society B 280: doi.org/10.1098/rspb.2013.2280.

(4) Tsubaki R. and M. Kato (2014) A novel filtering mutualism between sponge and sponge–endosymbiotic bivalve. PLOS ONE 9 (10) e108885. DOI: 10.1371/journal.pone.0108885.

(5) Fukiharu, T., K. Shimizu, H. Utsunomiya, J. K. Raut, R. Goto, T. Okamoto, M. Kato, R. Horigome, T. Furuki and N. Kinjo (2014) *Coprinopsis asiaticiphlyctidospora* sp. nov., an agaric ammonia fungus from Amami and Okinawa, southern Japan. Mycoscience 55: 355–360.

(6) Suetsugu K, A. Kawakita, M. Kato (2014) Evidence for specificity to *Glomus* group Ab

in two Asian mycoheterotrophic *Burmannia* species. Plant Species Biology 29: 57–64.

(7) Kato M (2015) Intense inhabitation and relaxed host-leaf preference of aquatic chironomid leaf-miners in headwater streams in Asian lucidophyllous forests. Journal of Natural History. DOI: 10.1080/00222933.2015.1006279

(8) Okamoto T., Y. Okuyama, R. Goto, M. Tokoro and M. Kato (2015) Parallel chemical switches underlying pollinator isolationin Asian *Mitella*. Journal of Evolutionary Biology. DOI: 10.1111/jeb.12591.

(9) Kobayashi C., Matsuo K., Watanabe K., Suzuki-Ohno Y., Kawata M. and Kato M. (2015) Arms race between leaf rollers and parasitoids: diversification of plant-manipulation behavior and its consequences. Ecological Monograph 85: 253–268. DOI: http://dx.doi.org/10.1890/14-0280.1.

(10) Suetsugu K, R. S. Naito, S. Fukushima, A. Kawakita, M. Kato. (2015) Pollination system and the effect of inflorescence size on fruit set in the deceptive orchid *Cephalanthera falcata*. Jouranl of Plant Research. DOI: 10.1007/s10265-015-0716-9.

(11) Suetsugu K, A. Kawakita, M. Kato. (2015) Avian seed dispersalin a mycoheterotrophic orchid *Cyrtosia septentrionalis*. Nature Plants 1. DOI: 10.1038/NPLANTS.2015.52.

〔学会発表〕（計 24 件）

中瀬悠太・加藤真．ネジレバネによる寄主ハナバチの訪花行動の操作と寄生者の送粉共生系への影響．日本生態学会．第 58 回大会　札幌　2011 年 3 月 9 日

後藤龍太郎・加藤真．絶対送粉共生系における植物・送粉者間相互作用の地理的変異．日本生態学会．第 58 回大会　札幌　2011 年 3 月 9 日

椿玲未・亀田勇一・加藤真．さまざまな付着基盤を利用する表在性二枚貝の多様化パターン．日本生態学会．第 58 回大会　札幌　2011 年 3 月 11 日

末次健司・加藤真．外生菌根菌に依存しない菌従属栄養性獲得の可能性．日本生態学会．第 58 回大会　札幌　2011 年 3 月 11 日

椿玲未・加藤真．ホウオウガイ個体群構成の季節的変動．日本貝類学会平成 23 年度大会　福岡　2011 年 4 月 16 日

末次健司・川北篤・加藤真．菌寄生性ヒナノシャクジョウ属 2 種間に見られる菌根菌の共有　植物分類学会 第 61 回全国大会　大阪　2012 年 3 月　(ポスター発表)

Suetsugu K. and Makoto M. Pollination biology of mycoheterotrophic orchid *Gastrodia elata*: Apomixis as insurance when insect-mediated pollination fails The 5th EAFES International Congress / the 59th Annual Meeting of Ecological Society of JAPAN, Otsu (Japan), March 2012　Poster presentation

椿玲未・加藤真．カイメン埋在性二枚貝の個体群動態とホスト利用様式．日本生態学会第 59 回大会　大津　2012 年 3 月 21 日

Nakase Y. and Kato M**.** Suprepsipteran parasites control the pollination behavior of their host bees**．日本生態学会第 59 回大会　大津 2012 年 3 月 18 日**

Suetsugu K. and Kato M**.** Pollination biology of mycoheterotrophic orchid Gastrodia elata: Apomixis as insurance when insect-mediated pollination fails**. 日本生態学会第 59 回大会 大津　2012 年 3 月 19 日**

Imada Y., Kawakita A. and Kato M**.** Allopatric distribution and diversification without niche shift in a bryophyte-feeding basal moth lineage (Lepidoptera: Micropterigidae)**. 日本生態学会第 59 回大会　大津　2012 年 3 月 19 日**

小林知里・松尾和典・渡辺恭平・加藤真．植物加工様式ごとに特徴的なオトシブミ科の寄生蜂群集～寄生蜂は葉巻きの進化に**いかに関わったのか？日本生態学会第 59 回大会　大津　2012 年 3 月 20 日**

山根美子・加藤真．落葉樹林内の湿原と林床における陸生大型ミミズ相の比較．日本生態学会第 59 回大会　大津　2012 年 3 月 20 日

椿玲未・加藤真．カイメンとカイメン埋在性二枚貝における水流を介した相利共生関係．日本生態学会第 60 回大会　静岡 2013 年 3 月 8 日

中瀬悠太・加藤真．ハナバチネジレバネの多様性と寄主特異性．日本生態学会第 60 回大会　静岡　2013 年 3 月 6 日

末次健司・加藤真．菌類を利用する植物、菌類に擬態する植物−送粉を達成するため**の特殊な方策．日本生態学会第 60 回大会 静岡　2013 年 3 月 6 日**

今田弓女・加藤真．葉状体に隠された多様性：苔類を食べるシギアブ科の寄主特異性と寄主転換様式．日本生態学会第 60 回大会　静岡　2013 年 3 月 7 日

川北　篤・加藤真．種特異的な送粉者が促す植物の多種共存と多様化．日本生態学会第 60 回大会　静岡　2013 年 3 月 7 日

末次健司・加藤真.　菌従属栄養植物の受粉様式～送粉を達成するための特殊な進化 シンポジウム　光合成をやめた植物－菌従属栄養植物のたどった進化の道のり 日本植物学会　第 77 回全国大会　北海道 2013 年 9 月

中瀬悠太・加藤真．ネジレバネに操作された宿主ハナバチの訪花行動．日本生態学会第 61 回大会　広島　2014 年 3 月 15 日

末次健司・加藤真．従属栄養性に制約された寄生植物の送粉様式：送粉者をおびき寄せる第三者の存在．日本生態学会第 61 回

大会　広島　2014年3月15日
今田弓女・加藤真．コケ植物食のシギアブにおける食植性の起源と多様化．日本生態学会第61回大会　広島　2014年3月18日
都築高志・加藤真．水中潜葉虫：ハスムグリユスリカの多様な水没葉の利用．日本生態学会第61回大会　広島　2014年3月16日
川北篤・望月昴・加藤真．コミカンソウ科における雄花食性タマバエによる送粉．日本生態学会62回大会　鹿児島　2015年3月21日
Sato WA, Kato M. Do insects care about decorations? Attracting function of Hydrangeaceae and Caprifoliaceae decptative flowers. 日本生態学会62回大会　鹿児島　2015年3月19日

〔図書〕（計 1件）
加藤　真 (2010)『生命は細部に宿りたまう−ミクロハビタットの小宇宙』岩波書店．132 pp.

〔産業財産権〕
○出願状況（計 0件）

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
出願年月日：
国内外の別：

○取得状況（計 0件）

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
出願年月日：
取得年月日：
国内外の別：

〔その他〕
ホームページ等

６．研究組織
(1)研究代表者
加藤真（京都大学大学院人間・環境学研究科）
研究者番号：80204494

(2)研究分担者
川北　篤（京都大学生態学研究センター・准教授）研究者番号：80467399
吹春俊光（千葉県立中央博物館・研究員）研究者番号：8250399924

(3)連携研究者
該当なし