

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成24年 5月31日現在

機関番号：14301

研究種目：若手研究（B）

研究期間：2010～2011

課題番号：22770017

研究課題名（和文）絶対送粉共生が加速させる植物と送粉者の多様化

研究課題名（英文）Diversification of plants and pollinators driven by obligate pollination mutualism

研究代表者

川北 篤（KAWAKITA ATSUSHI）

京都大学・生態学研究センター・准教授

研究者番号：80467399

研究成果の概要（和文）：本研究では、植物と、その花粉を運ぶ送粉者との間で高度に特殊化が進んだ絶対送粉共生とよばれる関係を例に、植物と送粉者の相互作用が両者の多様化をどれほど加速するのかを、系統的アプローチによって分析した。コミカンソウ科に含まれる植物のうち、ハナホソガ属のガと絶対送粉共生を結んだものは、そうでないものより顕著に多様化速度が大きく、本研究の結果は、送粉者との相互作用が植物の多様化を促したことを明確に示す数少ない例の一つである。

研究成果の概要（英文）：This study investigated whether and how the interaction between plants and insect pollinators promote the diversification of each other using a highly specialized association between Phyllanthaceae plants and *Epicephala* moths. A phylogenetic analysis of the plants and moths suggested that Phyllanthaceae lineages engaged in mutualism with *Epicephala* moths diversified more rapidly than their sister groups with non-*Epicephala* pollination. This study is one of very few examples that clearly demonstrate the role of animal pollinators in promoting plant diversification.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2010年度	1,700,000	510,000	2,210,000
2011年度	1,600,000	480,000	2,080,000
年度			
年度			
年度			
総計	3,300,000	990,000	4,290,000

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：送粉、共生、共進化、多様化、分子系統解析

1. 研究開始当初の背景

生物種間の共進化は、種分化や多様化を促す最も主要なプロセスの一つである。例えば、植食性甲虫類が13万種にもおよぶ著しい多様化を遂げた背景には、被子植物との共進化が深く関わってきたらしいことが、裸子植物食の姉妹群との比較から明らかにされてい

る。しかし一般に多様化をもたらす要因には、異なる環境への適応や資源分割、地理的隔離などさまざまなものがあり、共進化がどのように、またどれほど系統群レベルでの多様化に寄与しているかについては、まだあまり研究が進んでいない。こうした密接な種間関係がどのように両者の多様化を促すのかを明らかにすることは、共進化が生物多様性の歴

史において果たしてきた役割を理解する上で急務の課題である。

2. 研究の目的

本研究は、コミカンソウ科植物と、ホソガ科ハナホソガ属のガ（以下ハナホソガと略称）の間で見られる絶対送粉共生を例に、共進化がどれほど両者の多様化を促すのかを、系統学的アプローチによって明らかにすることを目的とした。

ハナホソガはコミカンソウ科植物の種特異的な種子食者であり、花に産卵に訪れた雌のハナホソガが同時に送粉を行う。ハナホソガは幼虫の餌となる種子が確実に生産されるよう、能動的に雄花で花粉を集め、雌花へ授粉する。私達はこれまで、コミカンソウ科植物のおよそ 500 種が、それぞれ種特異的なハナホソガによって送粉されていることを明らかにしてきた。また分子系統解析の結果から、絶対送粉共生系はハナホソガ属における送粉行動の獲得が引き金となり、コミカンソウ科で少なくとも 5 度独立に進化したことが分かっている。つまりコミカンソウ科では、ハナホソガに送粉される種群と、異なる送粉様式を持つ姉妹群との間で多様化パターンの比較を独立に繰り返し行うことが可能であり、この系は絶対送粉共生の進化と多様化との関係を厳密に検証するための絶好のモデルとなる。

3. 研究の方法

コミカンソウ科における絶対送粉共生系は、これまで旧熱帯において詳細に研究されてきた。しかし、コミカンソウ科植物は新大陸においても 200 種以上が知られており、これらの送粉様式や、今後次々と発見される可能性があるハナホソガの生活史は、未だ全く手つかずのまま残されていた。そこで本研究では、新熱帯産のコミカンソウ科植物の送粉様式を網羅的かつ詳細に解明し、さらに得られたサンプルをもとに高精度の分子系統樹を作成することで、絶対送粉共生の進化がコミカンソウ科植物の多様化を加速したかどうかを検証した。

新熱帯におけるコミカンソウ科植物の分布の中心であるカリブ海諸島のジャマイカにおいて、植物の送粉様式とハナホソガの生態についての調査を行い、採集したサンプルと、これまでに得られていたデータを合わせて植物、送粉者双方の詳細な分子系統樹を作成した。得られた系統樹をもとに分岐年代推定を行い、生育型（低木／高木）、生育地環境（季節性／島嶼／母岩など）、種子散布様式の違いなど、多様化速度に関係すると考えられるさまざまな要因を考慮に入れながら、

コミカンソウ科においてハナホソガと共生関係を結んだ系統で、より急速な多様化が進行したかどうかを分析した。

4. 研究成果

野外調査の結果、カリブ海諸島を分布の中心とするコミカンソウ属 *Xylophylla* 亜属のほとんどの種でも絶対送粉共生が見られることが分かった。また系統解析の結果、これらの植物は、アジアでハナホソガに送粉されているその植物とも系統的な結びつきは弱く、コミカンソウ科における絶対送粉共生の第 6 の起源であると考えられる。

分子系統解析、分岐年代推定、多様化速度の解析から、コミカンソウ科の中でもハナホソガと共生関係にある種群では、そうでないものより顕著に多様化速度が高いことが分かった。この結果は、特殊な送粉者の存在が、植物の多様化を加速させることを明確に示したものとして価値が高い。

また、ハナホソガ属の寄主特異性に関して新たな発見があった。コミカンソウ科植物の共生者であるハナホソガ属の種特異性は、寄生者であり、かつハナホソガ属に近縁なマダラソホガ属、ハマキホソガ属のそれよりも顕著に高いことが分かり、共生の進化が種特異性、種多様性のいずれをも高めることが分かった。

一方で、ハナホソガがどのように植物の多様化を促すのかについても、新しい知見が得られている。コミカンソウ科の中でハナホソガと共生関係にある種群は、そうでない種群より多様であるだけでなく、一つの地域に共存している種数も多い。前者と後者で地理的な分布の広さに大きな違いはないことから、種の多様性の違いは、一地域に共存できる種の数が大きく影響している。そこで琉球列島、およびマレーシアで調査を行ったところ、同所的に生育するコミカンソウ科植物の種数の多さには、ハナホソガがもたらす生殖隔離が特に強く関与していることを明らかになり、共進化がどのように植物の多様化をもたらすのかが明らかになりつつある。

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 8 件）

① Anderson, B., A. Kawakita & I. Tayasu (2012) Sticky plant captures prey for symbiotic bug: is this digestive mutualism? *Plant Biology*. (doi: 10.1111/j.1438-8677.2012.00573.x)

② Imada, Y., A. Kawakita & M. Kato

- (2011) Allopatric distribution and diversification without niche shift in a bryophyte-feeding basal moth lineage (Lepidoptera: Micropterigidae). *Proceedings of the Royal Society B* 278: 3026-3033. (doi: 10.1098/rspb.2011.0134)
- ③ Kawahara, A., I. Ohshima, A. Kawakita, J. C. Regier, C. Mitter, M. P. Cummings, D. R. Davis, D. L. Wagner, J. de Prins & C. Lopez-Vaamonde (2011) Increased gene sampling strengthens support for higher-level groups within leaf-mining moths and relatives (Lepidoptera: Gracillariidae). *BMC Evolutionary Biology* 11: 182. (doi: 10.1186/1471-2148-11-182)
- ④ Kiers, E. T., R. F. Denison, A. Kawakita & E. A. Herre (2011) The biological reality of host sanctions and partner fidelity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 108: E7. (doi: 10.1073/pnas.1014546108)
- ⑤ Kawakita, A., T. Okamoto, R. Goto & M. Kato (2010) Mutualism favours higher host specificity than does antagonism in plant-herbivore interaction. *Proceedings of the Royal Society B* 276: 417-426. (doi: 10.1098/rspb.2010.0355)
- ⑥ Kato, M., A. Kawakita & T. Kato (2010) Colonization of aquifers and adaptations to subterranean interstitial life by a water beetle clade (Noteridae) with description of a new *Phreatodytes* species. *Zoological Science* 27: 717-722. (doi: <http://dx.doi.org/10.2108/zsj.27.717>)
- ⑦ Kawazoe, K., K. Okabe, A. Kawakita & M. Kato (2010) An alien *Sennertia* mite (Acari: Chaetodactylidae) associated with an introduced Oriental bamboo-nesting large carpenter bee (Hymenoptera: Apidae: *Xylocopa*) invading the central Honshu Island, Japan. *Entomological Science* 13: 303-310. (doi: 10.1111/j.1479-8298.2010.00396.x)
- ⑧ Kawakita, A. (2010) Evolution of obligate pollination mutualism in the tribe Phyllanthaeae (Phyllanthaceae). *Plant Species Biology* 25: 3-19. (doi: 10.1111/j.1442-1984.2009.00266.x)
- [学会発表] (計3件)
- ① 川北篤・加藤真「ハナホソガ属における送粉行動の喪失：共生から寄生への進化はどのように起こるのか」種生物学会，2011年12月9日，富士Calm.
- ② Atsushi Kawakita “Plants with specialized pollinators: Do they diversify more rapidly?” The 5th International Symposium of the Biodiversity & Evolution Global COE, 2011年7月9日，京都大学.
- ③ 川北篤「絶対送粉共生系はいかに海を渡ったか -コミカンソウ科-ハナホソガ属共生系の島嶼生物地理-」日本生態学会第58回大会，2011年3月25日，札幌コンベンションセンター.
- [図書] (計3件)
- ① 川北篤・奥山雄大 (責任編集)「種間関係の生物学」文一総合出版，2012年3月.
- ② 川北篤 (分担執筆)「生物のつながりを見つめよう」文一総合出版，2012年3月.
- ③ 川北篤 (分担執筆)「絵かき虫の生物学」北隆館，2011年1月.
- [その他]
ホームページ等
- http://www.ecology.kyoto-u.ac.jp/~kawakita/Phyllanthaeae-Epicephala_mutualism/Japanese.html
6. 研究組織
- (1) 研究代表者
川北 篤 (KAWAKITA ATSUSHI)
京都大学・生態学研究センター・准教授
研究者番号：80467399
- (2) 研究分担者
なし
- (3) 連携研究者
なし