

令和 5 年 6 月 17 日現在

機関番号：84433

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2017～2022

課題番号：17K15186

研究課題名(和文)送粉者シフトを介する生態的種分化はどのような環境で進行するか？

研究課題名(英文)The environment in which pollinator-mediated ecological speciation of plants occurs

研究代表者

長谷川 匡弘 (Hasegawa, Masahiro)

地方独立行政法人大阪市博物館機構(大阪市立美術館、大阪市立自然史博物館、大阪市立東洋陶磁美術館、大阪・大阪市立自然史博物館・学芸員)

研究者番号：80610542

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,400,000円

研究成果の概要(和文)：送粉者シフトは、花形質の多様化を伴う生態的種分化にとって極めて重要と考えられている現象だが、どのような環境で進行するか、どのような過程を経て種分化に至るのかについてはほとんど分かっていない。本研究では、種分化のイベントが比較的最近起きた、もしくは進行中であると考えられる、シコクママコナ種群の花筒長が異なる複数の集団を材料に用いて、地理的な訪花昆虫環境の違いによって、送粉者シフトが起こっていることを明らかにした。また、この過程において、蛾媒花に特化した集団では、蜜量が増加するなど昆虫に対する報酬の違いも生じていることが明らかになった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

送粉者シフトを伴う生態的種分化は古くから議論されている重要な生態学のテーマの一つであるが、どんな環境の下で、どのように種分化に至るのかほとんど分かっていない。本研究で用いたシコクママコナ種群は、送粉者シフトを伴う種分化の初期段階と考えられる。このようなグループは稀だが、生態的種分化の初期段階の研究には極めて有用である。これらの集団を用いることで、トラマルハナバチの分布が全くない、または極めて希薄な環境において、花筒長に違いが生じ、マルハナバチとは異なるポリネーターへの適応が見られる事が明らかになった。送粉者シフトが複数の地点で起こっていることを示した貴重な事例と考えられる。

研究成果の概要(英文)：Pollinator shift is considered to be an extremely important phenomenon for ecological speciation that accompanies the diversification of floral traits. In this study, I used multiple populations with different flower tube lengths, which are thought to have undergone a speciation event relatively recently or are still in progress, revealed that a pollinator shift was taking place. In this process, it was also revealed that the moth-pollinated population showed differences in rewards to insects, such as increased nectar production.

研究分野：送粉生態学

キーワード：ポリネーターシフト 生態的種分化 訪花昆虫 ママコナ属 トラトラマルハナバチ

## 1. 研究開始当初の背景

動物によって送粉される植物は、多様な色・香・形の花を持つ。このような花の多様性を産む原動力の一つとして、送粉者シフトという現象が考えられてきた。これは、訪花昆虫相の地理的・時間的な変化により、それまで植物の送受粉を担ってきた送粉者が、形態や行動が大きく異なる別の送粉者に変化し、それに伴い、花の形や色等も自身の適応度が上昇するように、適応進化していく、という仮説である。Darwinの研究以来、1)送粉者によって花弁や花筒長などの最適なサイズや、色の好み等が異なり、花形質の適応に送粉者が影響力を持つことは、多くの研究により示されてきた。また近年では、2)DNA解析により、いくつかの分類群の系統内で送粉者シフトが繰り返し起こり、花形質の多様化を伴った種分化に至っていることが分かっている。しかし、このような送粉者シフトを伴う生態的種分化がどのような環境の下で進行するのか、また、形態や行動等が大きく異なるポリネーターにどのような過程を経て花の形が適応していくのかなど、1)と2)をつなぐ種分化に至る過程や、それが起こる要因はブラックボックスである。送粉者シフトの研究で「適応」と「種分化」の理論をつなぎ、種分化に至る過程を明らかにするには、まだ完全に種分化に至っていないような ecotype(品種や変種として記載されている場合が多い)の集団を用いた研究が必要不可欠である。これまでに研究が進められている分類群では、花形質が大きく異なり、比較的岐分年代が古いものが多く、送粉者シフトの初期段階を考察するのは困難である。

本研究の材料であるシコクママコナ(ハマウツボ科ママコナ属)は、集団による花形態・苞などの変異が非常に大きく、多くの品種・変種がこれまでに記載されてきた。本種はマルハナバチ等の長舌ハナバチが吸蜜のために花筒の基部まで口吻を差し込んだ際に、ハナバチの頭部または背部に、花上部の葯から花粉が落ち送粉が行われる。このため、花筒長はハナバチの口吻長と一致する10-15mmの範囲のものがほとんどである。特に西日本では、トラマルハナバチがほとんど唯一の送粉者であり、花筒長はその口吻長とよく一致する。ところが、紀伊半島に局地的に分布するオオママコナ、イセママコナは顕著に長い花筒を持つ。また、それとは逆に本州中部に分布するタカネママコナやミヤマママコナの一部の集団、屋久島に分布するヤクシママコナは花筒長が7-8mm程度となる。このような集団は、それぞれ長舌ハナバチとは異なるポリネーターに適応している可能性がある。しかも、いずれもシコクママコナの変種、品種または近縁な別種として記載され、形態的に極めて類似する。このため互いに極めて近縁と考えられ、これは葉緑体DNAによる予備的な解析からも支持されている(長谷川、未発表)。

以上よりシコクママコナ種群では、生態的種分化に至るイベントが比較的最近進行した、もしくは進行中である可能性があり、送粉者シフトの初期段階の研究を行うには最適な材料である。

## 2. 研究の目的

本研究では、シコクママコナおよびその近縁分類群を材料とし、どのような環境下で送粉者シフトを伴う種分化が進行し、異なる送粉者に適応しうるのか、また、その過程でどのような花形質が変化していくのかを解明することを目的とする。(以下、分類群名のママコナを省略。)

申請者による平成24~26年度にかけての花筒が長いオオ、花筒が短いヤクシマの送粉生態の調査の結果、以下の事項が明らかになった(投稿準備中)。

- ・オオ、ヤクシマともシコクに極めて近縁で、分布域はその辺縁部となり非常に狭い。
- ・シコクの主たる送粉者は西日本ではトラマルハナバチがほとんどだが、花筒長が長いオオでは昼行性スズメガ類が、花筒長が短いヤクシマではハナアブ類が送粉者として機能。
- ・ヤクシマではほとんど蜜が生産されない。つまり形態的变化だけではなく、その他の花形質も変化している可能性がある。本研究ではこれらを発展させ、以下の課題を明らかにしていく。

- 1) 長花筒または短花筒の分類群の受粉にはどのような送粉者が関わっているか?
- 2) 花筒が長い個体群、短い個体群の訪花昆虫環境に違いはあるか?
- 3) 花筒が長い分類群、短い分類群は何から派生したか? 進化の速さはどれくらいか?
- 4) 進化過程の中で花形質の何が変化していくか? (本申請期間後の研究を含む)

## 3. 研究の方法

- 1) 長花筒または短花筒の分類群の受粉にはどのような送粉者が関わっているか?

送粉者がまだ不明なイセ(長花筒)、ミヤマの短花筒集団の訪花昆虫調査を行った。イセは三重県伊勢神宮周辺で確認されているが、標本記録のみで、現状が不明であったため分布調査を実施した。また、高知県で確認された記載上はイセに該当する集団において訪花昆虫調査を行った。

## 2) 花筒が長い個体群、短い個体群の訪花昆虫環境に違いはあるか？

訪花昆虫相の地理的な違いが送粉者シフトのトリガーとなることが考えられているが、このことが明確に示されている研究はほとんどない。花筒が長い個体群、短い個体群の生育地における送粉に関わる昆虫相を調査し、訪花昆虫環境の面から送粉者シフトが起こる要因を探った。具体的には高知県のイセに該当する集団、長野県常念岳のミヤマの短花筒集団周辺において、訪花昆虫相の調査を行った。

## 3) 花筒が長い分類群、短い分類群は何から派生したか？進化の速さはどれくらいか？

多数の集団を用いて DNA 解析を行い、長花筒（オオ、イセ）・短花筒（ヤクシマ、ミヤマ・タカネの一部）集団がどのように派生したか明らかにした。DNA 解析には MigseqSite Frequency Spectrum をもとにして、fastsimcoal2 で demographic modeling を実施した (Sousa & Hey 2013)。分化後 Geneflow がない/分化初期に Geneflow/分化後期に Geneflow(二次接触)/分化後常に Geneflow/分化前期後期で Geneflow が変化の 5 シナリオを試行し、AIC でのモデル選択の結果、分化初期に Geneflow があったシナリオが採択された。新型コロナウイルス感染症拡大防止の観点から、サンプリングを行うことができなかつた地点が複数有り、また、当初予定していたよりもサンプリング予定が大幅に遅れた。

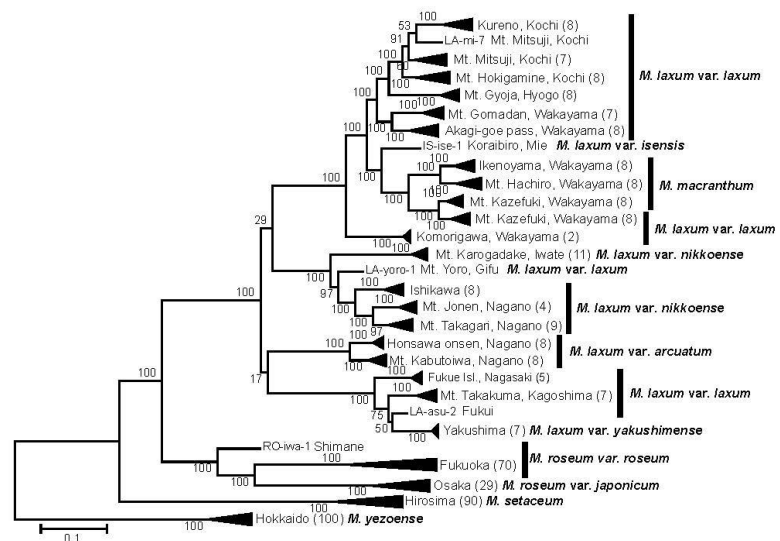
## 4) 進化過程の中で花形質の何が変化していくか？

本申請期間においては、オオママコナの蜜量を計測した。他に高知県のイセに該当する集団において花粉量、蜜量を計測する予定だったが、新型コロナウイルス感染症拡大防止の観点から、追加でのサンプリングできず本申請期間内では実施できていない。

## 4. 研究成果

高知県で確認された、イセの記載に該当する集団では、周囲のシコク集団よりも明らかに花筒が長かった。訪花昆虫調査を実施した結果、周囲のシコク集団では、トラマルハナバチ 1 種により送受粉されていることが明らかになったが、イセの集団ではスジボソフトハナバチが送受粉を行っている可能性が示唆された。スジボソフトハナバチは、トラマルハナバチよりも口吻がやや長く、イセの花筒長とよく一致する。三重県のイセに関しては、3 年間の現地調査でも、確認することができなかった。これまで記録があった、伊勢神宮周辺ではすでに絶滅している可能背がある。このため、この地域での送粉昆虫に関わる調査は実施できなかったが、高知県の集団と同様に、スジボソフトハナバチが送粉に関与している可能性がある。一方、花筒長が短い常念岳のミヤマでは、口吻長が短いヒメマルハナバチが最も多く訪れ、主な送粉者となっていた。長野県の他のミヤマまたはシコクの集団では、ミヤママルハナバチ、トラマルハナバチなどより長い口吻を持つマルハナバチが関わっていたが、このような長舌マルハナバチの生息が希薄になる高地においては、最も個体数が豊富なヒメマルハナバチに適応した可能性がある。

DNA 解析の結果、長花筒を持つオオ、短花筒を持つヤクシマともシコクのクレードとなり、シコクから派生したことが明らかになった (図)。イセは現存している生育地が確認できなかったため、標本からサンプリングを行い解析に用いた。その結果、オオの根元に配置された。このことから、シコク→イセ→オオと飛び石的に花筒長が長くなった可能性が考えられる。しかし、イセの解析に用いた標本数が 1 であるため、さらにサンプル数を増やして解析を行う必要がある。分岐年代については、解析に用いたサンプル数が多くはなく、信頼のおける解析を行うにはさらにサンプル数を用いて解析を行う必要があるが、ヤクシマと鹿児島県のシコク、オオと紀伊半島のシコクの間では、分岐世代数がほぼ同じとなった。オオはシコクとは別種とされているが、シコクの変種とされるヤクシマと、分岐年代では大きく異なる事が明らかとなった。花



図ママコナ属の系統樹。441 samples, 5736 polymorphic loci 22239 SNPs (5700 monomorphic loci)

花

形態以外の花形質については、十分に実施できていないが、オオの蜜量は、シコクの蜜量よりも明らかに多く、2～3倍の蜜量を持つことが明らかになった。このことにより、より多くのホウジャク類を誘引している可能性がある。

送粉者シフトを伴う生態的種分化は古くから議論されている重要な生態学のテーマの一つであるが、どんな環境の下で、どのように種分化に至るのかほとんど分かっていない。この原因として、1)送粉者シフトの研究が進んでいる分類群では、花の色、香り、花形態などが互いに大きく異なっており、分岐年代も比較的古いものが多く、シフトが起こる要因や生態的種分化の初期過程の研究には適していないこと、2)送受粉に複数の送粉者が作用するケースが多く、訪花昆虫環境の違いと送粉者シフトの有無が必ずしも明確に結びつけられないことが挙げられる。本研究で用いたシコク種群（複数の *ecotypes* を含む）は、花筒長以外の形態的変異は乏しく、特異な花筒を持つ集団は分布が局限されており、DNA 解析からも、送粉者シフトを伴う種分化の初期段階と考えられる。また、主に西日本ではシコクの主たる送粉者が限られ、多くはトラマルハナバチ 1 種によりなされており、トラマルハナバチの訪花量が適応度にダイレクトに影響する。シコク分布域の辺縁部で花形態が異なる集団が見られ、それらの地域での訪花昆虫相調査の結果、トラマルハナバチが分布していないか、極めて密度が低いことが明らかになった。このことから、主たる送粉者の減少が、送粉者シフトの進行を促すトリガーとなっていると考えられた。

本研究期間の後半では、新型コロナウイルス感染症拡大防止の観点からサンプリングができなかった、あるいは大幅に遅れた地点が複数有り、本研究の進行も大幅に遅れた。このため、当初の目的を十分に果たすことができなかった課題もあるが、日本におけるシコク種群の多様な花形態の分布状況と、その多様化をもたらした要因として、訪花昆虫環境の違いを明らかにできたことは成果であったと考えている。

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 0件 / うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 長谷川匡弘	4. 巻 40/41号
2. 論文標題 変わる花の形 - わかってきたママコナ属の多様な姿	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 種生物学研究	6. 最初と最後の頁 237-244
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	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4件（うち招待講演 2件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 長谷川 匡弘, 横川 昌史
2. 発表標題 紀伊半島南部におけるシコクママコナの生態的種分化 - マルハナバチ媒花から蛾媒花へ
3. 学会等名 第66回日本生態学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 長谷川匡弘・横川昌史
2. 発表標題 蛾媒花オオママコナは何から進化したのか？
3. 学会等名 日本植物分類学会第17回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 長谷川匡弘
2. 発表標題 ママコナの花の多様性と種分化
3. 学会等名 兵庫植物同好会総会第49回総会（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 長谷川匡弘
2. 発表標題 どうしてそんなかたちの？ ～花の形から植物の生きざまを考える
3. 学会等名 一支国博物館特別講座（招待講演）
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
---------------------------	-----------------------	----

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
---------	---------