

令和 5 年 5 月 17 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2019～2022

課題番号：19H03293

研究課題名(和文)高山植物の送粉者はどこから来るのか? : 徘徊性甲虫を宿主とする寄生バエの送粉効果

研究課題名(英文)Where do pollinators come from in alpine regions?: Role of flies parasitic on ground beetles in pollination

研究代表者

奥崎 穰 (Okuzaki, Yutaka)

東京大学・大学院総合文化研究科・講師

研究者番号：40725785

交付決定額(研究期間全体) : (直接経費) 7,500,000円

研究成果の概要(和文) : 高山帯のような寒冷な環境ではハエ類が主要な送粉者となるが、それらの幼虫の生態に関する知見は乏しい。訪花性のハエ類には幼虫期に寄生生活を送るものも含まれており、本研究ではその点に着目した。

北海道57地点から甲虫オサムシ属6745個体とその寄生者520個体を採集し、DNAバーコーディングを行ったところ、寄生者の多くが訪花性のヤドリバエ科と判定された。この寄生率は高山帯の他に、蛇紋岩地帯のように草花が優占する環境で高かった。

オサムシ属は大型で個体数も多いため、ヤドリバエ科幼虫の好適な宿主であると同時に、花資源の多い寒冷地において相当数のヤドリバエ科成虫を送粉者として植物に供給していると見込まれる。

研究成果の学術的意義や社会的意義

捕食性昆虫であるオサムシの寄生バエが送粉者として機能するのであれば、高山生態系は植物の一次生産によってボトムアップ的に維持されているのではなく、異なる機能群(生産者、植食者、捕食者、寄生者兼送粉者)の生態学的な需要と供給が種間相互作用によって循環することで成り立っているということになる。こうした捕食被食ネットワークと送粉ネットワークが連結した群集構造が高山生態系の安定性に貢献しているかもしれない。

研究成果の概要(英文) : In cold environments such as alpine zones, various fly species are major pollinators, but little is known about their larval ecology. In this study, I focused on the larval parasitism of some of these flower-visiting flies.

We collected 6745 individuals of Carabus beetles and 520 individuals of their parasitoids from 57 sites in Hokkaido, Japan, and DNA barcoding of the parasites revealed that most of them were tachinid flies, which were flower-visiting insects in their adult stages. The parasitism rate was high in alpine and serpentine environments dominated by flowering plants.

Because Carabus beetle is a large and abundant insect occurring in a wide range of vegetation, it is a suitable host for the tachinid larvae and is expected to provide plants with a significant number of tachinid adults as pollinators in cold climates with abundant floral resources.

研究分野：生態学

キーワード：寄生バエ 送粉者 オサムシ 高山生態系 DNAバーコーディング

## 様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

高緯度・高標高地域のような寒冷な環境では、ハチ類のようにコロニー形成の時間を必要としないハエ類の成虫が主要な送粉者となるが、その幼虫の生態はほとんど明らかになっていない。

ハエ類(双翅目)の訪花行動は多くの科で見られ、ヤドリバエ科の成虫は高緯度・高標高における代表的な訪花性昆虫である。ヤドリバエ科はハエ類のなかで最も種多様性の高いグループであり、すべての種は幼虫期に他の動物(主に昆虫)の体内で生育する寄生バエである。このヤドリバエ科の幼虫が、北海道では徘徊性の甲虫オサムシ属(以下オサムシ)の体内に寄生していることが確認されている(奥崎未発表)。オサムシは高山環境であっても個体数が多く、相当数のヤドリバエ科の成虫を環境中に供給していると見込まれる。

捕食性昆虫であるオサムシの寄生バエが送粉者として機能するのであれば、高山生態系は植物の一次生産によってボトムアップ的に維持されているのではなく、異なる機能群(生産者、植食者、捕食者、寄生者兼送粉者)の生態学的な需要と供給が種間相互作用によって循環することで成り立っているということになる。もしそうであるならば、ヤドリバエ科のオサムシへの寄生率は花資源量が豊富な植生環境(高山帯など)で高まると予想される。またそうした環境では、オサムシに寄生バエを回避する特徴が進化する可能性もある。

### 2. 研究の目的

本研究は、高山環境においてオサムシを宿主とする寄生バエの送粉者としての生態を解明することを目的とする。まず初年度(2019年度)は、オサムシの寄生バエが訪花していることを確認するために、オサムシへの寄生バエの寄生率が高い高山的環境(北海道大学天塩研究林の蛇紋岩地帯)で訪花性昆虫群集を採集した。2020年度以降は、研究代表者が北海道大学から東京大学へ移籍したことで、さらにコロナ対策で研究林の外部利用が制限されたことに伴い、北海道全域でオサムシの採集を行い、植生環境(草原、森林など)とオサムシの特徴(体サイズ、食性、体色、系統など)が寄生率に与える影響を調査した。

### 3. 研究の方法

#### (1) 訪花性昆虫の調査

蛇紋岩地帯は樹木が生育しづらく、低標高であっても花をつける草本が優占し、高山環境と似た植物群落が形成される。また、北海道大学天塩研究林 134 林班に広がる蛇紋岩地帯では、オサムシへの寄生バエの寄生率(産卵のみを含む)が40%以上に及ぶ(奥崎未発表)。この天塩研究林 134 林班において、2019年度の花のある時期(6月から8月まで)に2週に一度、1日2回、歩道を歩き、訪花中の昆虫を捕虫網で採集した。採集された昆虫は種同定(形態観察とDNAバーコーディング)のために、100%エタノールで固定した。

#### (2) 寄生者の同定および寄生率と植生環境の関係

土壌動物を餌とするオサムシは幅広い植生環境に生息し、北海道内では地域や標高によるオサムシ群集の種構成の変化は小さい。これはオサムシの寄生バエにとって、幼虫期の資源がほとんどの植生環境に存在することを意味する。従って、成虫期の餌資源量が、オサムシの寄生バエの存在を決定する主要な生態的要因となる。オサムシの寄生バエが訪花性昆虫であるならば、その寄生率は花資源の多い環境で高まると予想される。

それを確かめるために、2020年度以降は高山帯を含む様々な植生環境を含む北海道 122 地点において、6月から9月の間にオサムシ群集をピットフォールトラップを用いて採集した。採集されたオサムシ属は冷凍によって固定した後、観察・解剖して、体表・体内に寄生者の有無を確認した。寄生者が確認された場合、それらをDNAバーコーディング用に100%エタノールで固定した。

寄生者のDNAバーコーディングを行うにあたり、寄生者の体組織からDNAを抽出し、PCR法とサンガー法によりミトコンドリアDNA COI 遺伝子 630 bp のシーケンスを得た。次に、得られたシーケンスを National Library of Medicine のデータベース(Blast)にて検索し、該当する生物分類群を調べた。シーケンスの98%以上がデータベースに登録されている種と一致した場合は、寄生者をその種と同定した。それ以外の場合は、最も一致率の高かった種の科もしくは属の種 sp. とした。

#### (3) 宿主の特徴と寄生率の関係

(2)の調査で採集されたオサムシの体長を計測し、食性(カタツムリ食、ミミズ食、昆虫食)および体色(明色、暗色)に区分して、これらの形質と寄生率の関係を調べた。

高山的な環境に寄生バエが多く生息しているのであれば、これらの形質に寄生バエに対抗する表現型が進化しているかもしれない。また高山的な環境は地理的に連続していないため、それ

らの表現型は異なる地域で独立に進化したものである可能性が高い。

北海道固有のカタツムリ食オサムシであるオオルリオサムシは、オサムシ群集全体から見ると比較的寄生率が高く、体サイズや体色に大きな集団間変異を示す。そこで北海道各地のオオルリオサムシ集団の系統関係を解析して、寄生率、表現型、系統の関係を調べた。

同種集団間の系統関係を正確に推定するためには、相同な塩基配列において多くの 1 塩基多型を取得する必要があるため、本研究では採集されたオオルリオサムシにおいて、制限酵素を利用したゲノム全体でのシーケンス (RAD-seq) を実施した。

#### 4. 研究成果

##### (1) 訪花性昆虫の調査

調査期間中に天塩研究林の蛇紋岩地帯では、18 種類の草本の花が確認された。そのうちの 8 種、オオオサカモチ (セリ科)、エゾノヨロイグサ (セリ科)、ヨツバヒヨドリ (キク科)、ノリウツギ (アジサイ科)、ホザキナナカマド (バラ科)、ホソバノエゾノコギリソウ (キク科)、エゾリンドウ (リンドウ科) から訪花性昆虫 61 個体が採集された。採集された昆虫は、いずれもハエ類の成虫であった。そのほとんどはハナアブ科であり、ヤドリバエ科が属するヒツジバエ上科、いわゆる普通のハエらしい形態をした個体は 10 個体ほどであった。ハエ類の訪花が確認された 8 種の草本のうち、エゾノリンドウを除く、7 種はいずれも小さく淡色の花が密集した花序を形成していた。ハエ類はこうした花形態をもつ草本に対して、主要な送粉者として機能していると考えられる。

現時点ではオサムシを宿主とする寄生バエの成虫標本がないため、今回採集されたハエ個体のなかに、オサムシの寄生バエが含まれているかどうかを外部形態からは判断ができていない。そこで、(2) の調査で実施したオサムシの体表・体内から採集された寄生バエの幼虫と卵の DNA バーコーディングが終了次第、本調査で採集された訪花性バエ群集の DNA バーコーディングもを行い、オサムシの寄生バエの訪花性を確認する。

##### (2) 寄生者の同定および寄生率と植生環境の関係

高山帯を含む北海道 122 地点 (高山環境 18 地点、森林環境 98 地点、海浜環境 6 地点) から、11 種 6587 個体のオサムシを採集した。現在までに 4832 個体の解剖を終了し、そのうち 97 個体の体外と体内から 494 個体の寄生者 (卵、幼虫、蛹もしくは死骸) を入手した。それらの寄生者のうち、351 個体からミトコンドリア DNA COI 遺伝子 630 bp のシーケンスデータを手に入れることに成功し、DNA バーコーディングを行ったところ、3 種の寄生者が確認された。そのうち最も個体数が多かったのは、ハエ目ヤドリバエ科の *Zaira cinerea* であった。他の 2 種はハエ目ハナバエ科とハチ目シリボゾクロバチ科であったが、データベース上では種名が定まらなかった。

これらの調査地のうち、29 地点 (高山環境 6 地点、森林環境 20 地点、海浜環境 3 地点) で寄生者 (ほぼヤドリバエ科 *Zaira cinerea*) が確認された (表 1)。樹木がほとんど生育せず、草本が優占する高山環境と海浜環境は、森林環境よりも寄生バエが生息する確率が高いと見込まれる。本研究の予測通り、温暖な季節に成虫期の餌 (花粉と花蜜) を供給する花が常に咲き、幼虫の餌となる大型昆虫のオサムシが活動する植生環境において、ヤドリバエ科の個体数は多くなることが示された。

今後はまだ寄生者の確認を行っていないオサムシ個体の解剖を終わらせ、データを補充するとともに、(1) の調査で採集した訪花性バエ群集のなかに *Zaira cinerea* が含まれているかどうかを確認する。

表 1. 調査地 122 地点における植生とオサムシの寄生者の在不在。

調査地の植生環境	調査地点数	オサムシの寄生者が確認された地点数 (%)
高山環境 (草本)	18	6 (33%)
森林環境 (樹木)	98	20 (20%)
海浜環境 (草本)	6	3 (50%)

##### (3) 宿主の特徴と寄生率の関係

寄生者の確認 (解剖) の終了した 11 種 4832 個体のオサムシの体長、食性、体色、寄生率を表 2 にまとめた。

寄生率は種によって異なり、0% から 3.9% であった。オサムシ群集全体として、カタツムリ食の種では寄生率が高い傾向が見られた (2.1 - 3.9%)。カタツムリ食のオサムシは、しばしば高山環境や海浜環境に多く生息していた。カタツムリは高山環境や海浜環境のように土壌有機物の乏しい環境でも生育可能であるため、カタツムリ食オサムシは、他の食性のオサムシよりもそうした環境にも多く生息していると考えられる。そして、それらの環境には、草本植物が優占し、花資源も多いため、ヤドリバエ科の寄生バエにとって好適な生息環境になっていると考えられる。

一方、体長 20 mm に満たない小型種では寄生率は 0% であるのに対し、体長 20 mm 以上の中～大型種では寄生者が確認された。ヤドリバエ科はハエ類としては大型（体長 10 mm 前後）であり（Stireman et al. 2006）、宿主としては大きいオサムシ個体が適していると予想される。大型のオサムシで寄生率が高まるのは、寄生バエが大きい宿主を選択している、あるいは大きいオサムシでなければ寄生されると短時間で死亡するためと考えられる。

カタツムリは大型の土壌動物であり、カタツムリを捕食する昆虫には大きい体サイズが求められる。カタツムリ食オサムシは体サイズという点においても、ヤドリバエ科の宿主として適していると考えられる。

興味深いことに、カタツムリ食オサムシはいずれの種も背面に光沢のある赤や緑といった体色を持っている。3 種のカタツムリ食オサムシのなかでも、オオルリオサムシは高山環境と海浜環境に多く生息しており、体サイズと体色に大きな地理的変異を示す。

高山環境に生息するオオルリオサムシは寒冷な環境に生息するにもかかわらず、比較的体サイズが大きく、体色は赤色であることが多い。一方、低標高や森林環境では、体サイズが小さいオオルリオサムシ集団も存在し、その体色はしばしば暗色（黒色、褐色など）を含む多型を示す。寄生バエは黒色の対象を好む傾向を示すため（Allan et al. 1987; Yamawaki and Kainoh 2005）、高山環境でのオオルリオサムシの体色は寄生バエによる寄生（産卵）を回避する効果を持ち、各地で独立に進化したのかもかもしれない。

現在までに北海道各地のオオルリオサムシ 109 個体にて RAD-seq が完了しており、系統解析も部分的に終了している。オオルリオサムシの系統は地域ごとにまとめ、高山環境に生息する集団は他の高山環境の集団よりも、麓の集団と姉妹群を形成した。従って、高山環境のオオルリオサムシ集団は、独立に似た体色を獲得したと言える。

今後はこの系統解析を完遂するとともに、(1) と (2) の調査から得られた知見をもとに、*Zaira cinerea* の生きている成虫を入手し、オサムシの体色と寄生率の関係を解明することを目指す。

表 2. 北海道産オサムシ属 11 種の体長、食性、体色と寄生率の関係。

種	平均体長 (mm)	食性	体色	採集個体数 (解剖済み)	寄生されていた個体数	寄生率(%)
オオルリオサムシ	28.0 mm	カタツムリ食	明色	1212 個体	26 個体	2.1%
マイマイカブリ	34.6 mm	カタツムリ食	明色	611 個体	24 個体	3.9%
アイヌキンオサムシ	24.3 mm	カタツムリ食	明色	460 個体	14 個体	3.0%
クロオサムシ	23.3 mm	ミミズ食	暗色	336 個体	1 個体	0.3%
アカガネオサムシ	22.8 mm	ミミズ食	暗色	279 個体	4 個体	1.4%
コブスジオサムシ	20.9 mm	ミミズ食	明色	108 個体	4 個体	3.7%
コクロナガオサムシ	28.5 mm	昆虫食	暗色	898 個体	24 個体	2.7%
チシマオサムシ	23.4 mm	昆虫食	暗色	1 個体	0 個体	0%
ヒメクロオサムシ	18.6 mm	昆虫食	暗色	917 個体	0 個体	0%
セアカオサムシ	19.0 mm	昆虫食	暗色	8 個体	0 個体	0%
マックレイセアカオサムシ	17.3 mm	昆虫食	明色	2 個体	0 個体	0%

< 引用文献 >

- Allan SA, Day JF, and Edman JD. (1987) Visual ecology of biting flies. *Annual Review of Entomology*, 32: 297–316.
- Stireman JO, O'Hara JE, and Wood DM. (2006) Tachinidae: evolution, behavior, and ecology. *Annual Review of Entomology*, 51: 525–555.
- Yamawaki Y, Kainoh Y. (2005) Visual recognition of host in parasitoid fly *Exorista japonica*. *Zoological Science*, 22: 563–570.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計0件

〔学会発表〕 計1件（うち招待講演 1件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 奥崎稔
2. 発表標題 ミミズ食オサムシの群集依存的な体サイズ進化
3. 学会等名 個体群生態学会（招待講演）
4. 発表年 2019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
---------	---------