

平成 22 年 4 月 12 日現在

研究種目：若手研究（スタートアップ）  
 研究期間：2008～2009  
 課題番号：20870021  
 研究課題名（和文） 果実をめぐる多様な昆虫群集が介在した絶対送粉共生系の進化的安定性  
 研究課題名（英文） Evolutionary stability of obligate pollination mutualism mediated by diverse fruit-infesting insect community  
 研究代表者  
 川北 篤（KAWAKITA ATSUSHI）  
 京都大学・大学院地球環境学堂・助教  
 研究者番号：80467399

研究成果の概要（和文）：生物種間の相利的な共生関係は、両者がそれぞれ利己的に振る舞いながらも、互いの利益とコストのバランスが釣り合っている状態と捉えることができる。しかし一方の生物が相手から過剰な搾取を行うと、両者の利益のバランスが崩れ、共生系が立ちゆかなくなることがある。本研究では植物とその花粉を運ぶ昆虫との間の送粉共生をモデルとし、共生者と相互作用をもつ第三者が、送粉者の過剰な搾取を抑制し、共生系の進化的安定性に寄与している可能性があることを明らかにした。

研究成果の概要（英文）：Mutualistic relationships between organisms are best views as selfish interactions that nonetheless result in net benefit to each partner. However, mutualisms are vulnerable to invasion by individuals that overexploit the benefit while paying less of the cost, which eventually leads to the collapse of the mutualism. In this study, I used plant-pollinator mutualism as a model system and suggested the possibility that a third-party organism (parasitoid of the pollinator) can prevent overexploitation by the pollinator, thereby contributing to the long-term stability of the mutualism.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2008年度	1,340,000	402,000	1,742,000
2009年度	1,200,000	360,000	1,560,000
年度			
年度			
年度			
総計	2,540,000	762,000	3,302,000

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：コムカンソウ科・ハナホソガ属・絶対送粉共生系・共生系の進化的安定性・共進化・選択的中絶・コマユバチ科

## 1. 研究開始当初の背景

生物種間の共生系が進化的にどのように安定的に維持されているのかについては、長

年多くの研究者がさまざまな生物を材料に研究を行ってきた。現在の理論では、一方の生物による過剰な搾取に対して、それを抑制するなんらかのメカニズムが存在すること

が予測されており、実際いくつかの共生系でそのような例が見つかっている。しかし一方で、過剰な搾取を抑制するメカニズムが存在しないと考えられる例も多く、共生系の進化的安定性についての統一的な理解はまだ得られていない。

自然界における共生系は2種の生物の相互作用だけではなく、そこには捕食者や寄生者といったさまざまな第三者が関わっている。こうした生物がどのように共生系の維持に貢献しているのかについてはまだほとんど研究されていないが、これらの生物の存在は共生系の進化的安定性を理解する上で不可欠なのかもしれない。

## 2. 研究の目的

本研究では、植物と、その花粉を運ぶ送粉者との間の共生系をモデルとして、どのような生態学的要因が共生系の進化的安定性に寄与しているのかを明らかにすることを目的とした。

コミカンソウ科の一部の植物は、それぞれの種に特異的な種子加害者である、ハナホソガ属の蛾の雌成虫によって送粉されている。ハナホソガはコミカンソウの雌花に産卵に訪れるが、その際幼虫の餌資源となる種子が確実に生産されるように、能動的に雄花で花粉を集め、雌花へと運ぶ。孵化した幼虫は発達中の種子を食べて成熟し、食害を免れた種子が植物の次世代を担う。この共生系では、ハナホソガの雌が一つの花に過剰に卵を生んだ場合、種子が食い尽くされ、植物の繁殖が立ちゆかなく可能性がある。そこで、ハナホソガによる過剰な産卵を防ぐメカニズムを植物自身もっている場合と、第三者がその抑制に関与している場合の両方に着目し、以下の2点について調査を行った。

(1) コミカンソウ科植物の一種であるウラジロカンコノキは、生産した花の大半を開花後に落下させる。そのため、もし重複して産卵された花を選択的に落とすことができれば、卵の数が少なく、より多くの種を残すと期待される花に効率よく資源を振り分けることができる。こうした選択的な花の中絶は、同時にハナホソガに重複産卵を回避させるような選択圧としても働くため、過剰な産卵を防ぐメカニズムとして有力である。

(2) ハナホソガの大半の種は、しばしば幼虫期にコマユバチ科の捕食寄生者による攻撃を受ける。コマユバチに寄生されると、ハナホソガの幼虫は成熟することなく死亡するため、結果的にハナホソガの幼虫が食害する種子の数も少なくなると予想される。このようにコマユバチという「第三者」が介在す

ることにより、過剰な食害が抑えられている可能性がある。

## 3. 研究の方法

(1) ウラジロカンコノキが選択的中絶を行っているかを検証するため、開花個体の下にバスケットとラップを設置し、落下した雌花を回収した。また果実期まで枝に残った雌花も回収し、落下した花と枝の上の花との間で産卵数を比較した。

また、ハナホソガが重複産卵を避けているかどうかを検証するため、開花の最盛期に雌花を採集し、産卵数の頻度分布を求めた。得られたデータを、ハナホソガがランダムに産卵している場合に予想される頻度分布と比較し、すでに産卵されている花を避けているかどうかを検証した。

(2) コマユバチによる寄生が、ハナホソガの幼虫による種子の過剰な食害を抑えているかどうかを検証するため、日本産カンコノキ属5種、およびオオシマコバンノキ属1種の植物について、果実に含まれる健全種子数、食害種子数、成熟したハナホソガの幼虫数、コマユバチに寄生されたハナホソガの幼虫数を記録した。このデータをもとに、コマユバチの寄生が見られる果実ほど健全種子数が多いかどうかを検証した。

またコマユバチによるハナホソガ幼虫への寄生が、コミカンソウ科植物全般で広く見られるものかどうかを検証するため、日本、台湾、東南アジア、ニューカレドニア、マダガスカルから得られたカンコノキ属9種、オオシマコバンノキ属4種、コミカンソウ科植物10種について、コマユバチによる寄生の有無を調べた。得られたコマユバチについて分子系統解析を行い、コマユバチの系統関係、寄主特異性、および年代についての検討を行った。

## 4. 研究成果

(1) ウラジロカンコノキは4月下旬から5月中旬に開花し、11月に結実する。一株あたり数万〜十数万の花をつけるが、その約9割が開花後の6月下旬までに落下する。開花中の雌花を調べたところ、7割以上の花は受粉されていたことから、雌花が落下するのは受粉されていないからではなく、すべての雌花を結実させられるだけの資源を植物がもたないためであると考えられる。果実あたりの種子は6で、ハナホソガの幼虫は一匹あたり約2個の種子を食害して成熟するため、ハナホソガによる多重産卵はウラジロカンコノキの種子生産に大きな影響を及ぼすと考えられる。

開花後にウラジロカンコノキの直下から採集した雌花と枝上の雌花で産卵数を比較したところ、落下した雌花には有意に多くの卵が産まれていることが分かった。産卵数の頻度分布や幼虫一匹あたりの食害種子数のデータから、植物は雌花を選択的に中絶することによって、種子生産数を16%向上させられると見積もられた。このことから雌花を選択的に中絶させることは植物にとって適応的であると考えられる。

このように植物が選択的に雌花を中絶した場合、ハナホソガはすでに産卵を受けた花に重複して産卵することで、自らの幼虫の生存率が62%も低下することが分かった。このことは、雌花の選択的中絶が、過剰に卵を産むハナホソガに対する制裁機構として働いていることを示している。実際、花あたりの産卵数の頻度分布を解析すると、卵が1つしか産みつけられていない花が圧倒的に多く、ハナホソガの雌はすでに卵が産みつけられた花を避けていることが分かった。

これらの発見は、生物種間の共生系における制裁機構の数少ない例の一つであり、絶対送粉共生の進化的安定性だけでなく、共生系が一般にどのように安定的に保たれているのかを理解する上で、極めて重要な知見である (Goto et al. 2010)。

(2) 一方、コミカンソウ科植物の中には、ウラジロカンコノキで見られたような選択的な花の中絶を行わないと考えられるものが存在する。例えばオオシマコバンノキでは、2つ以上の卵が産みつけられた花では、果実中の6つの種子ほぼすべてが食い尽くされてしまうが、植物はこれらの花を中絶することがない。またウラジロカンコノキの場合と異なり、オオシマコバンノキを送粉するハナホソガは、雌花に産卵管を差し込まず、卵を雌花の表面に産みつけるため、植物は産卵数を正確に感知する手段をもたないと考えられる。

こうした植物で種子の食い尽くしが起こらないための仕組みとして、コマユバチの寄生によるハナホソガ幼虫の死亡が考えられる。実際、オオシマコバンノキでは、正常に成熟したハナホソガの幼虫は一匹あたり3.3個の種子を食害するが、コマユバチの寄生を受けると1個目の種子を食害中に死亡するため、食害種子数が大きく減少することが分かった。このように、コマユバチの寄生による種子食害の抑制は、日本産カンコノキ属5種についても同様に見られたことから、コミカンソウ科植物の種子生産にコマユバチが非常に大きな影響を与えている可能性が示唆された。

一方、分子系統解析によって、コミカンソウ科植物の上で見られるコマユバチの寄生

特異性を調べたところ、コマユバチは互いに近縁なハナホソガ数種を寄生としており、種特異性はそれほど厳密ではないことが分かった。また熱帯地域から広くサンプリングしたコマユバチすべてについて系統関係を調べたところ、ハナホソガの系統関係、およびそれらが寄主とするコミカンソウ科植物の系統関係それぞれとゆるやかな相関が見られた。これらの結果は、コマユバチが歴史的にどれほどコミカンソウ科植物やハナホソガと密接な関わりを持ってきたかを考える上で重要な知見である。

現在、コマユバチの寄生の寄主密度依存性についての調査や、より詳細な系統解析を継続して進めており、コマユバチがコミカンソウ科植物の安定的な種子生産に関与している可能性が明らかになりつつある。これらの発見は、共生系の維持に第三者が介在していることを示しており、生物種間の共生系の進化的安定性を理解する上で重要な貢献である。

(3) 絶対送粉共生系の安定性を研究する過程で、コミカンソウ科植物とハナホソガの種特異性に関して重要な発見があった。

ハナホソガはコミカンソウ科植物の送粉者であるが、その高い種特異性は、被子植物の送粉者としては例外的である。しかし、ハナホソガは同時にコミカンソウ科植物の植食者でもあり、植食性昆虫は一般に高い寄主特異性をもつことから、ハナホソガの種特異性は植食者であることに起因している可能性がある。

そこで日本産カンコノキ属5種で見られるハナホソガの種特異性と、ハナホソガ属に近縁で同じくカンコノキ属植物の植食者(葉食者)であるマダラホソガ属、およびハマキホソガ属の寄主特異性を比較した。その結果、予想に反し、ハナホソガ属の種特異性は、同じ植物を寄主とする近縁な他のホソガ科蛾類と比べても高いことが分かった。このことは、送粉共生系の成立自体が高い種特異性の進化に関わっている可能性を示唆している。

一般に寄生生活をおくる生物は寄主特異性が高く、共生種間では高い種特異性は進化しにくいと考えられているが、これらの結果は、共生者間で種特異性がどのように進化し、両者の種分化や多様化がどのように起こるかを考える上で極めて重要な発見である (Kawakita et al. 2010)。

## 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13件)

(1) 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*, in press. (査読あり)
- (2) Svensson, G. P., T. Okamoto, A. Kawakita, R. Goto & M. Kato (2010) Chemical ecology of obligate pollination mutualisms: testing the 'private channel' hypothesis in the *Breynia–Epicephala* association. *New Phytologist*, in press. (査読あり)
- (3) Kawakita, A. (2010) Evolution of obligate pollination mutualism in the tribe Phyllanthaceae (Phyllanthaceae). *Plant Species Biology* 25: 3–19. (査読あり)
- (4) Goto, R., T. Okamoto, E. T. Kiers, A. Kawakita & M. Kato (2010) Selective flower abortion maintains moth cooperation in a newly discovered pollination mutualism. *Ecology Letters* 13: 321–329. (査読あり)
- (5) Yamada, T., T. Sugiyama, N. Tamaki, A. Kawakita & M. Kato (2009) Adaptive radiation of gobies in the interstitial habitats of gravel beaches accompanied by body elongation and excessive vertical segmentation. *BMC Evolutionary Biology* 9: 145. (査読あり)
- (6) Kameda, Y., A. Kawakita & M. Kato (2009) Reproductive character displacement in genital morphology in *Satsuma* land snails. *American Naturalist* 173: 689–697. (査読あり)
- (7) Sawamura, M., A. Kawakita & M. Kato (2009) Fern–spore feeder interaction in temperate forests in Japan: sporing phenology and spore feeding insect community. *American Journal of Botany* 96: 594–604. (査読あり)
- (8) Kawakita, A. & M. Kato (2009) Repeated independent evolution of obligate pollination mutualism in the Phyllanthaceae–*Epicephala* association. *Proceedings of the Royal Society B* 276: 417–426. (査読あり)
- (9) Kato, M., Y. Kosaka, A. Kawakita, Y. Okuyama, C. Kobayashi, T. Phimminith & D. Thongphan (2008) Plant–pollinator interactions in tropical monsoon forests in Southeast Asia. *American Journal of Botany* 95: 1375–1394. (査読あり)
- (10) Kawazoe, K., A. Kawakita, Y. Kameda & M. Kato (2008) Redundant species, cryptic host-associated divergence, and secondary shift in *Sennertia* mites (Acari: Chaetodactylidae) associated with four large carpenter bees (Hymenoptera: Apidae: Xylocopa) in the Japanese island arc. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49: 503–513. (査読あり)
- (11) Okamoto, T., A. Kawakita & M. Kato (2008) Floral adaptations to nocturnal moth pollination in *Diplomorpha* (Thymelaeaceae). *Plant Species Biology* 23: 192–201. (査読あり)
- (12) Kawazoe, K., A. Kawakita, S. Sugiura & M. Kato (2008) Phylogenetic position of the endemic large carpenter bee of the Ogasawara Islands, *Xylocopa ogasawarensis* (Matsumura, 1912) (Hymenoptera: Apidae), inferred from four genes. *Zoological Science* 25: 838–842. (査読あり)
- (13) Suetsugu, K., A. Kawakita & M. Kato (2008) Host range and selectivity of the hemiparasitic plant *Thesium chinensis* (Santalaceae). *Annals of Botany* 102: 49–55. (査読あり)
- [学会発表] (計 5 件)
- (1) 川北篤 「絶対送粉共生は種多様化を促すのか? -コミカンソウ科-ハナホソガ属共生系の起源と進化-」 第 57 回日本生態学会, 2010 年 3 月 18 日, 東京大学駒場キャンパス (東京都目黒区).
- (2) Kawakita, A. “Does coevolution drive diversification? -Evidence from the pollination mutualism between Phyllanthaceae plants and *Epicephala* moths-” National Museum of Nature and Science International Symposium 2009, 2009 年 11 月 22 日, 国立科学博物館新宿分館 (東京都新宿区).
- (3) 川北篤 「花粉を運ぶ種子食者と寄主植物の共進化 -コミカンソウ科とハナホソガ属の絶対送粉共生系-」 九州大学フロンティアリサーチ院生企画シンポジウム, 2009 年 11 月 1 日, 九州大学箱崎キャンパス (福岡県博多市).
- (4) 川北篤・加藤真 「ハナホソガ属における能動的送粉行動の進化と二次的喪失」 第 56 回日本生態学会, 2009 年 3 月 18 日, 岩手県立大学 (岩手県滝沢村).
- (5) 川北篤・岡本朋子・後藤龍太郎・加藤真 「絶対送粉共生系が促したハナホソガ属の高い種特異性の進化」 第 40 回種生物学シンポジウム, 2008 年 12 月 6 日, デュープレックスセミナーホテル (茨城県守谷市).

[その他]

研究代表者ホームページ

(<http://130.54.82.4/members/kawakita/kawakitawebstite.html>)

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

川北 篤 (KAWAKITA ATSUSHI)

京都大学・大学院地球環境学堂・助教

研究者番号：80467399

### (2) 研究協力者

加藤 真 (KATO MAKOTO)

京都大学・大学院地球環境学堂・教授

研究者番号：80204494

後藤 龍太郎 (RYUTARO GOTO)

京都大学・大学院人間環境学研究科・博士

課程