

令和 6 年 6 月 25 日現在

機関番号：14301

研究種目：研究活動スタート支援

研究期間：2020～2023

課題番号：20K22666

研究課題名(和文) 種子食性昆虫の送粉共生系における寄生者の進化的背景の解明

研究課題名(英文) Evolutionary background of parasitic pollinators in pollination mutualism by seed-eating insects

研究代表者

古川 沙央里 (Furukawa, Saori)

京都大学・生態学研究センター・研究員

研究者番号：10877319

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,200,000円

研究成果の概要(和文)：生物種間の相利共生はその普遍性から、何らかのメカニズムにより安定的に維持されていると考えられてきた。しかしそのようなメカニズムが存在しない相利共生系も報告されていることから、ダイナミックに変化しながら維持されていることが考えられる。本研究では、送粉共生系において種子食性送粉者が虫こぶ形成性を獲得したことで寄生的送粉者となり、宿主を共有する同属の種子食性共生者を絶滅へと追いやっているという仮説を立て、その検証を行った。その結果(1)寄生的送粉者は近年分布を拡大していることが明らかになり(2)虫こぶ形成性の進化背景には、寄生蜂の影響だけでなく宿主植物との相互作用も一因である可能性が示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究では、相利共生の利益とコストのバランスに関わる共生者の形質が変化した共生系に着目し、その進化背景の解明にアプローチした。従来の研究では、相利共生の安定性が「制裁」のみで説明されており、そうした共生者の形質は変化せず、一定に保たれると考えられてきた。それに対して、本研究の結果は様々な要因により相利共生の利益とコストに関わる形質は常に変化し続けているという、新たな見方の一つの根拠となる研究である。したがって、相利共生系は、「制裁」などの機構により定常状態に維持されているのではなく、様々な要因によりダイナミックに変化しながら維持されている、という新しい見方を提示する。

研究成果の概要(英文)：Because of the ubiquity of the mutualisms between species, it has been thought that some mechanism is responsible for the stable maintenance of the mutualisms. However, there have been reports of mutualisms in which no such mechanism exists, suggesting that the mutualisms are maintained while dynamically changing, but this has not yet been verified. In this study, I hypothesized that seed-eating pollinators in a pollination mutualism system become parasitic pollinators by acquiring the ability to form insect gall, driving to extinction seed-eating mutualist of the same genus that share a host plant. The results suggest that (1) parasitic pollinators have expanded their distribution in recent years and (2) the evolutionary background of insect gall formation may be partly due to interactions with host plants as well as the influence of parasitic wasps.

研究分野：送粉生態学、進化生態学

キーワード：ハナホソガ属 コミカンソウ科 絶対送粉共生系 虫こぶ 相利共生

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

相利共生は、生物種が相互作用する相手から互いに利益を受ける関係で、生態系で普遍的に存在する¹。理論的には、相利共生は不安定だと予想されている²。なぜなら、共生相手へ利益をもたらさないただ乗り個体が広がれば、共生関係の利益のバランスが崩れ、関係が解消・破綻に追い込まれるからである。そのため、共生系が長期維持されていることの説明として、利益をもたらさない共生相手の適応度を低下させ、罰を与える「制裁」という機構が提案され、いくつかの系で実証されてきた³。しかし、研究が進むにつれ、「制裁」が見られない共生系も多いことがわかってきた。また、「制裁」が寄生者の進化を抑制しようという予測に反し、共生者から寄生者の進化が様々な共生系で起きていることも明らかになってきた⁴。そのため共生系がどのように維持されているのか再考を迫られている⁵。

2. 研究の目的

本研究は、コミカンソウ科植物とハナホソガ属のガ類 (*Epicephala*、以下、ハナホソガ) の間で見られる送粉共生を例に、共生者から生じた寄生的送粉者が、どのような進化的背景のもとに生じ、どのような影響を共生系に与えているのかを共生系の利益とコストに関わる形質に着目して明らかにすることを目的とした。

コミカンソウ科植物は種特異的なハナホソガの雌にのみ送粉される。ハナホソガは雌花を訪れると、花粉を保持するための毛が発達した口吻で能動的に授粉を行ったのち産卵する。果実内の種子のいくつかは、授粉後に雌が生んだ卵から孵った幼虫が成長するために消費される。残りの種子は宿主の次世代となる。したがって、宿主植物側の利益とコストは種子であり、この共生系の利益とコストのバランスに関わる送粉者側の形質のひとつは種子食である。私たちはこの共生系で、共生者から派生したより寄生的に振舞うハナホソガ種の存在を発見した。この種は、送粉後に雌花を虫こぶ化するので、宿主にほぼ利益をもたらさない寄生的な送粉者である。この寄生的送粉者 (*Epicephala corruptrix*) は、宿主植物カンコノキとその姉妹種ヒラミカンコノキを共生的送粉者 (*Epicephala obovatella*) と共有する。このハナホソガ 2 種の分布は排他的であり、特に、寄生的送粉者の分布域は共生的送粉者に比べ限定される。また、共通の天敵であるコマユバチの寄生率は、寄生的送粉者の方が著しく低い。この 2 種のハナホソガと 2 種の宿主植物からなる共生関係を用いて、それらに着目した。

3. 研究の方法

本研究では、寄生的送粉者はコマユバチの寄生を回避できることで共生的送粉者より生存率が高く、競争相手である共生的送粉者を絶滅に追いやりながら分布を拡大している、という仮説を立て、(1)ハナホソガ 2 種間の形質はどのように異なるのか、(2) *E. corruptrix* が *E. obovatella* の後から侵入し分布を拡大したことを支持するか、の 2 点から検証を行った。それに加えて(3) 宿主植物側の共生系の利益とコストに関わる形質を明らかにするために、開花形質に着目した検証を行った。

(1)

ハナホソガ 2 種間の形質を明らかにするために、ハナホソガの累代飼育を試みた。ハナホソガ 2 種の累代飼育の基盤を作るためには、宿主植物を手元で育成することは不可欠である。また、ハナホソガは雌花に産卵し、その幼虫は発達過程にある種子または虫こぶ化した花組織を食べて成熟する。このため、ハナホソガ 2 種の累代飼育をするためには、開花する宿主植物が必須である。しかしながら、カンコノキは発芽後、ある程度の年数が経過しないと開花しない。そこで、共生的送粉者が生息する和歌山県友が島と寄生的送粉者が主に生育する鹿児島県奄美大島のそ

それぞれで宿主カンコノキの枝を採取し、それらの枝を挿し木することで開花株を得ることを試みた。

(2)

寄生的送粉者 *E. corruptrix* が共生的送粉者 *E. obovatella* の後から、宿主植物の生育地域に侵入し分布を拡大したことを支持するかどうかを明らかにするために、ハナホソガ 2 種の遺伝的多様性の比較を行った。それらの比較により、仮説の通り遺伝的多様性は *E. corruptrix* でより低いのかを確認し、分布の遷移と虫こぶ形質との関係を解析した。

(3)

ハナホソガ 2 種が混在して生息している奄美大島において、カンコノキの花期のピークは毎年 5 月に個体間で同調する。この時期のハナホソガ 2 種の分布は変動しない。しかしながら、株間で差があるが宿主植物は、5 月以外の時期にも何度も開花する。これまで継続して分布調査を実施してきた 5 月以外の時期でも、ハナホソガ 2 種の分布は変化しないのかを調べるために、異なる時期に GPS で記録したカンコノキ 50 株で果実のサンプリングを行い、果実内のハナホソガ種を同定した。同時にサンプリングしたカンコノキの開花フェノロジ を調べた。

4. 研究成果

(1)

友が島と奄美大島で採取したカンコノキの枝から、水差しあるいは土差しの 2 通りの挿し木法で、開花個体を定着させることができた。1 年目は水差しにより増やしたが、挿し木に使う枝が綺麗であることが必要な点、水替えを頻繁に必要とする点、および発根後に水耕栽培から土栽培に切り替える必要がある点を実際に試みるうえで明らかとなってきた。そこで、挿し木の方法を土差しに切替えたうえで、自動ミスト装置と温度・湿度管理システムを構築して、簡便に野外で挿し木によりカンコノキを定着させる方法を整備した。現在、定着させたカンコノキにハナホソガの導入を試みている段階である。ハナホソガの累代飼育系が確立されれば、様々な生態学的な操作実験の実施も可能になり、新たな研究の展開に貢献できることが期待できる。

カンコノキを栽培する中で、新たな発見があった。挿し木から定着させた個体が安定して開花するようになると、同じ環境で栽培しているにもかかわらず、株間で開花量に明らかな違いが見られた。同時期に、挿し木枝の採集地で枝を採集した株の開花量を確認したところ、採集株と挿し木で増やした株との間で開花量の傾向が同じであった。したがって、年間を通しての開花量は気候や栄養などの環境要因に左右されるのではなく、個体の形質としてある程度決まっている可能性が示唆された。今後、宿主植物の遺伝構造を調べることで、植物側の共生系の利益とコストに関わる形質を明らかにすることにつながると考えられる。

(2)

ハナホソガ 2 種の遺伝的構造を調べたところ、調査した分布地域において、2 種ともに複数のハプロタイプをもつことが明らかになった。次に、ハナホソガ 2 種の遺伝的多様性を比較したところ、仮説の通り *E. corruptrix* の遺伝的多様性が *E. obovatella* より低くなっていた。これらの結果は、少なくとも宿主の分布域内で広く生息している *E. obovatella* の生息地域に *E. corruptrix* が分布を拡大していることが示唆される。現在、さらなる系統地理的解析を進めているところである。

(3)

ハナホソガ 2 種が混在して生息している奄美大島において、ハナホソガ 2 種の分布を 5 月以外の複数の時期に調べたところ、年間を通して変動しており、その変動が宿主植物のフェノロジー

形質と関係があることを示唆する結果が得られた。*E. corruptrix* の虫こぶ形成性の進化背景には、仮説とした寄生蜂の影響だけでなく宿主植物との相互作用も一因である可能性を示唆している。したがってこの結果も、様々な要因により相利共生の利益とコストに関わる形質は常に変化し続けるという、新たな見方の一つの根拠に繋がるものである。今後、本研究で得られたハナホソガの遺伝的情報に加えて、宿主植物の遺伝的情報を組み合わせることで、仮説の更なる展開が見込まれる。

< 引用文献 >

1. Bronstein (2015), Oxford Univ Pr
2. Frederickson (2013), The Quarterly Review of Biology
3. Kiers et al. (2003), Nature
Kiers et al. (2006), Evolutionary Ecology Research
Goto et al. (2010), Ecology Letters
4. Jandér & Herre (2010), Proceedings of the Royal Society B
Pellmyr & Leebens-Mack (2000), The American Naturalist
5. Segraves (2008), Ecology
Althoff et al. (2013), Oecologia

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計0件

〔学会発表〕 計4件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 古川沙央里・川北篤
2. 発表標題 宿主植物を共有するハナホソガ2種における排他的分布構造の季節変化
3. 学会等名 日本生態学会第71回大会
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 古川沙央里・川北篤
2. 発表標題 カンコノキの寄生的な送粉者は共生的送粉者を脅かすのか？ ～地理的分布と遺伝的構造に着目して～
3. 学会等名 第54回 種生物学シンポジウム
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 古川沙央里・川北篤
2. 発表標題 宿主植物を共有するが排他的に分布するハナホソガ2種の遺伝構造比較
3. 学会等名 日本生態学会第70回大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 古川沙央里・川北篤
2. 発表標題 宿主植物を共有する2種のハナホソガの遺伝構造比較
3. 学会等名 日本生態学会第69回大会
4. 発表年 2022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
---------	---------