

## 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25年6月20日現在

機関番号：82107

研究種目：若手研究（B）

研究期間：2009～2012

課題番号：21770095

研究課題名（和文）

第三者を介してのみ成立する寄主利用様式の進化的研究—専門的えい食性を例に—

研究課題名（英文）

Study on the evolution of obligatory cecidophagy as an example of an indirect host utilization through food sources induced by a third organism

研究代表者

吉武 啓 (YOSHITAKE HIRAKU)

独立行政法人農業環境技術研究所・農業環境インベントリーセンター・主任研究員

研究者番号：50517662

研究成果の概要（和文）：

専門的えい食性は第三者によって作り出されたゴール（虫こぶ、虫えい）を介してのみ成立する間接的な寄主植物の利用様式である。コウチュウ目ゾウムシ科に属するクロツヤサルゾウムシ属には、幼虫期にタニウツギ類（スイカズラ科）に寄生するタマバエの一種（ハエ目）のゴールのみを餌資源として利用する種が含まれる。本研究では、専門的えい食性の適応的意義の解明を目指して本属を対象に進化的研究を行った。具体的には、野外調査や実験によって生態データを集積し、ミトコンドリア COI 遺伝子領域の塩基配列に基づいて対象群内の種間類縁関係を推定、系統解析と生態学的研究の結果に基づいて専門的えい食性の進化プロセスを推定した。また、本研究の過程で得られた様々なデータを総合的に評価して対象群の分類体系を再構築した。

研究成果の概要（英文）：

Obligatory cecidophagy is a unique insect-plant interaction, because it is an indirect host plant utilization through galls induced by a third organism. The genus *Wagnerinus* (Coleoptera: Curculionidae) is known to contain species feeding exclusively on axillary bud galls induced on *Weigela* species (Caprifoliaceae) by a gall midge (Diptera). In this research project, an evolutionary study of the cecidophagous habit of *Wagnerinus* weevils was conducted in order to consider the adaptive significance of obligatory cecidophagy. Ecological data were gathered through field surveys and experiments. Phylogenetic relationships among *Wagnerinus* weevils were inferred from sequences of the mitochondrial COI gene. The evolutionary process of the obligatory cecidophagy was inferred from the results of phylogenetic analyses and ecological studies. A classification system of the genus was reconstructed based on various biological data accumulated in the course of this study.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2009年度	1,400,000	420,000	1,820,000
2010年度	800,000	240,000	1,040,000
2011年度	600,000	180,000	780,000
2012年度	600,000	180,000	780,000
年度			
総計	3,400,000	1,020,000	4,420,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学・生物多様性・分類

キーワード：生物多様性、生物間相互作用、資源利用、間接効果、植食者、クロツヤサルゾウムシ、タニウツギ、虫こぶ

## 1. 研究開始当初の背景

近年、植物の形質変化を介した生物間の間接相互作用網が、陸上生態系における生物多様性の創出と維持に非常に重要な役割を果たしていることが明らかになった。植物を介した間接相互作用の代表的な例として、生態系エンジニアと呼ばれる生物が、植物体上に多様な構造物を作り出し、他の生物に餌や生息場所等の資源を提供することが知られている。植食者の中には、この生態系エンジニアによってもたらされた資源のみに特化したものが見られる。

その顕著な一形態として植食性昆虫—ゴール（虫えい、虫こぶ）形成者—寄主植物系における専門的えい食性という現象が知られている。専門的えい食性とは、自らはゴールを作らない生物が他種によって形成されたゴールだけを餌資源として利用することを指すが、これは第三者を介してしか成立しない間接的な寄主植物の利用様式と言え、際立った多様性を示す昆虫—植物間の相互関係の中でも特異である。このような他の二者間の相互作用によってしかもたらされない資源への特殊化は、生物の資源利用様式の多様化における間接効果の影響を理解し、生物多様性の成因を解明する上で大変重要だが、その進化メカニズムは全くと言ってよいほど分かっていなかった。

専門的えい食性はチョウ目やコウチュウ目でごく僅かな報告例があるのみだが、その稀少な一例としてタニウツギクロツヤサルゾウムシ（コウチュウ目）が知られており、本種の幼虫期の餌資源はタニウツギの腋芽に形成されるウツギメタマバエ（ハエ目）のゴールに限定される。

クロツヤサルゾウムシ属に関しては、これまでの研究によって近縁群に専門的えい食

者が存在しないことや属内にゴール以外の植物器官を利用する種も含まれることが分かっている他、予備的な系統解析によって属内で専門的えい食性が進化した可能性が高いことが示唆されている。また、このゾウムシ—タマバエ—タニウツギ系では、すでにタマバエとタニウツギについてそれぞれ分子データに基づいた系統学的研究が進められている。したがって、さらにゾウムシの系統情報や生態学的特性に関する情報を加えることで、この系において過去にどのような進化イベントがあったのかを系統樹同士の比較によって推定することが可能になると考えられたため本研究を計画した。

## 2. 研究の目的

本申請課題では、第三者を介してのみ利用可能な資源に対する特殊化の進化メカニズム解明に道を拓くため、クロツヤサルゾウムシ属を対象に間接的な寄主植物の利用形態である専門的えい食性の適応的意義の解明に取り組んだ。

対象群は単食または狭食性の 16 種（含未記載種）によって構成される。種によって寄主植物とその利用様式に違いが見られ、その寄主植物範囲にはツクバネウツギ類とタニウツギ類が、幼虫期の食餌資源には非ゴール器官（花蕾、さく果）とタマバエのゴールが含まれる。

しかし、生態情報のない種が存在する、分類学的基盤が完全には整っていない、種間の系統類縁関係の詳細が不明であるといった問題が残されていたため、本研究では、各種の基礎的な生態情報を収集した上で、分子データに基づいて系統類縁関係を明らかにすることにより、従来の形態分類を補完すると共に、対象群における寄主利用の進化傾向を把握し、近縁なえい食者—非えい食者間で比

較研究を行うことにより専門的えい食性の適応的意義の解明を目指した。

### 3. 研究の方法

#### (1) 野外調査

基礎的な生態情報と DNA 分析用標本（エタノール液浸標本）の収集を目的として、各種の産地（日本各地および韓国）で野外調査を行った。広域分布種に関しては、生態形質に地理的変異が存在する可能性があるため、調査地として複数地点を選定した。生態情報としては、ゾウムシの寄主植物、幼虫期の食餌資源およびその資源サイズ・密度、ゾウムシによる寄生率を調査した。また、研究対象であるゾウムシには、卵・幼虫期の寄生蜂の存在が知られていたことから、寄生蜂による寄生率やゾウムシの生存率についても調べた。また、鱗翅類幼虫など他の植食者が、ゾウムシの幼虫期の食餌資源を摂食することによって生育環境を破壊し、結果的に死亡要因となっている可能性が予備的調査で示唆されていたことから、ゾウムシによる寄主利用の進化に関わる要因の一つとして同一資源を利用する競争者の有無とゾウムシの生存に対するその影響も併せて調査した。

#### (2) 種間の系統類縁関係の推定

ゾウムシ各種についてミトコンドリアの COI 遺伝子領域の塩基配列（約 1500bp）を決定し、それらに基づいて分子系統解析を行った。

#### (3) 形態・分子情報に基づく分類体系の確立

形態情報に基づく分類学的研究で得られた知見と分子系統樹をもとに、クロツヤサルゾウムシ属の分類体系を確立し、種群・種レベルでの同定・検索システムを構築した。

#### (4) 専門的えい食性の進化プロセスの推定

対象群内での寄主利用の進化傾向を把握するため、得られた系統樹に生態形質をマッピングし、系統樹上で祖先形質状態の復元を行った。この際、専門的えい食性の生じた回数、えい食者に最近縁の非えい食者の食餌資源にとくに着目した。

#### (5) 生態実験

専門的えい食性の適応的意義について考察することを目指し、えい食者と非えい食者を対象として産卵段階での食餌資源に対する特殊化の程度を明らかにするための産卵実験と食餌資源の質的条件と幼虫期の食餌資源に対する特殊化の程度を明らかにするための摂食実験を行った。さらに、ゴールと非ゴール器官について寄生蜂による寄生率や生存率を比較し、同一資源をめぐる競争者によるゾウムシへの影響を併せて調査するために天敵・競争者実験も行った。

### 4. 研究成果

生態情報と DNA 分析用標本の収集を目的として、各種の産地で野外調査を行い、ゾウムシの寄主植物、幼虫期の食餌資源およびその資源サイズ・密度、ゾウムシによる寄生率、ゾウムシ寄生蜂による寄生率やゾウムシの生存率、同一資源を利用する競争者の有無とゾウムシの生存に対するその影響を調査した結果、ゾウムシによる寄主植物利用様式は、花蕾食および花蕾・虫こぶ食（機会的えい食性）、虫こぶ専門食（専門的えい食性）、さく果食の 4 型が存在することなどが明らかになった。このうち、韓国産種はゴールの存在の有無に関わらず幼虫期に花蕾のみを利用することや機会的えい食性とみなされる日本産種には個体群間で花蕾・ゴールに対する選好性に差異が認められ、とくに同所的に食餌

資源をめぐる競争者が存在する場合にはどちらかの資源に偏った寄生率を示す傾向があることなどが示唆された。

また、ゾウムシ属内におけるえい食性の進化過程を明らかにするため、分子系統解析を行ってゾウムシ属内における種間の系統類縁関係を推定し、系統樹上での祖先形質復元を行った結果、対象群内では花蕾食が祖先状態であり、そこから一旦虫こぶ食（専門的えい食性/機会的えい食性）が進化した後、虫こぶ食から花蕾食が進化したり、虫こぶ専門食から花蕾・虫こぶ食やさく果食が進化するなど、一方向的でない寄主利用様式の進化過程を辿ったことが示唆された。

本研究によって得られた形態・生態・分布・系統情報を総合的に評価することにより対象群の信頼性の高い分類体系が構築された。

さらに、上記の研究結果に基づいて選定した近縁なえい食者と非えい食者を材料として、産卵段階での食餌資源に対する特殊化の程度や食餌資源の質的条件と幼虫期の食餌資源に対する特殊化の程度を明らかにするための生態学的研究を実施した結果、専門的えい食性を示す種は産卵段階でゴールに特殊化していることなどが示唆された。さらに、寄生者による影響や同一資源をめぐる競争者によるゾウムシへの影響についても調査した結果、花蕾の方が鱗翅目幼虫の食害による影響を受けやすいことなどが示唆された。

分類、生態、系統、進化と多岐にわたる本研究の成果については、大部分未公表であるが、取り急ぎ論文として取りまとめているところである。今後、ゴール・非ゴール器官を対象とした幼虫の移植実験や化学成分分析によってデータを追加した上で、専門的えい食性の進化条件に関する数理モデルの構築とシミュレーションを行い、その進化メカニズムを解明する

必要がある。

## 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1件）

Yoshitake, H. & M. Ito (2011) First host record for *Wagnerinus harmandi* (Hustache) (Coleoptera, Curculionidae, Ceutorhynchinae). *Elytra*, New Series, 1: 343~344.

〔学会発表〕（計0件）

〔図書〕（計0件）

〔産業財産権〕

○出願状況（計0件）

○取得状況（計0件）

〔その他〕

ホームページ等

1) <http://insect.niaes.affrc.go.jp/insectWeb/LiteratureSearch.do?literatureno=11>

2) <http://insect.niaes.affrc.go.jp/insectWeb/LinkDetail.do?categoryId=BB00009289>

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

吉武 啓 (YOSHITAKE HIRAKU)

独立行政法人農業環境技術研究所・農業環

境インベントリーセンター・主任研究員

研究者番号：50517662