

令和 6 年 5 月 26 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(C)（一般）

研究期間：2021～2023

課題番号：21K06330

研究課題名（和文）生態 - 進化フィードバックで解く送粉ネットワークのパラドクス

研究課題名（英文）Eco-evolutionary feedbacks in pollination networks

研究代表者

瀧本 岳 (Takimoto, Gaku)

東京大学・大学院農学生命科学研究科（農学部）・准教授

研究者番号：90453852

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,100,000円

研究成果の概要（和文）：植物と送粉者の相互作用が作る送粉共生ネットワークは生物多様性の宝庫であると同時に、農作物生産に必須の送粉サービスを提供する。本研究では、数理モデルとコンピュータシミュレーションにより、送粉共生ネットワークを作る進化生態学的メカニズムの解明に向けた研究を行った。送粉共生ネットワークの多様化機構の1つとして、送粉者の連合学習が引き起こす植物の生態的種分化の新しいメカニズムを発見した。また、繁殖システムの異なる近縁種間における分布域拡大メカニズムの違いを明らかにした。加えて、送粉者捕食による送粉共生ネットワークの安定化機構を解明した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

色とりどりの花が咲き乱れるお花畑とそこで饗宴するハチやチョウなどの訪花者が作る送粉共生ネットワークは生物多様性の宝庫である。本研究の成果の1つは、送粉共生ネットワークの進化の新しいメカニズムの解明である。この成果より、報酬の多い花を弁別する送粉者の連合学習が送粉共生ネットワークの多様性の進化に重要であることが分かった。また、送粉共生に繁殖を依存する他殖性植物とそうではない自殖性植物では分布拡大の制限要因が異なる点を示した。加えて、送粉者捕食が送粉共生ネットワークの安定化に果たす役割も解明した。これらの成果は、人間活動に多大な恩恵をもたらす送粉共生ネットワークの保全や管理に役立つ可能性がある。

研究成果の概要（英文）：Plant-pollinator networks are a treasure trove of biodiversity and provide essential pollination services for crop production. In this study, mathematical models and computer simulations were used to elucidate the evolutionary ecological mechanisms that create plant-pollinator networks. We discovered a new mechanism of ecological speciation of plants caused by the association learning of pollinators. We also clarified the differences in distribution range expansion mechanisms among closely related species with different reproductive systems. In addition, we elucidated the stabilization mechanism of the pollinator symbiosis network by pollinator predation.

研究分野：理論生態学

キーワード：送粉共生ネットワーク 生態 - 進化フィードバック 対捕食者防衛 行動変化 繁殖システム 送粉者捕食

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属します。

1. 研究開始当初の背景

植物と送粉者の相互作用が作る送粉共生ネットワークは生物多様性の宝庫であると同時に、農作物生産に必須の送粉サービスを供給する。しかし、気候変動や土地改変、外来生物、農薬などによる送粉共生ネットワークの劣化が進んでいる。送粉共生ネットワークの生物多様性や生態系サービスを保全・管理するためには、送粉共生ネットワークの構造を作る進化生態学的メカニズムの理解が不可欠である。

2. 研究の目的

送粉ネットワークを作る進化生態学的メカニズムの解明を進めるため、本研究では次の3つの目的を設定した。

- (1) 種分化を通じた送粉共生ネットワークの多様化機構の解明
- (2) 繁殖システムの異なる近縁種間における分布域拡大メカニズムの比較
- (3) 送粉者捕食による送粉共生ネットワークの安定化機構の解明

3. 研究の方法

上の目的(1)～(3)ごとに異なる数理モデルあるいはコンピュータシミュレーションモデルを作成した。目的(1)に掲げた研究テーマに関しては、遺伝子流動のある2つの分集団からなる植物種の集団遺伝学モデルを構築した。分集団の間では分断性の自然選択が働く。分断性選択を引き起こすものとして、生育環境の物理化学特性の違いや植食者の違いなど、送粉者以外の要因を想定した。分断性選択に対してそれぞれの分集団で異なる遺伝子型が有利となるものとし、遺伝子型は1遺伝子座2対立遺伝子によって定まるものとした。さらに、局所適応した(分集団において適応的な)遺伝子型を持つ植物個体は、生育や生存率に優れるだけでなく、送粉者に対する報酬をより多く生産できるものとした。また、分断性選択に曝される遺伝子座に加えて、花形質(例えば花色)をつかさどる遺伝子座を想定した。この遺伝子座にも2つの対立遺伝子が存在し、遺伝子型によって異なる花形質が発現する。花形質は送粉者に対するシグナルとなっており、送粉者は異なる花形質を弁別できる。送粉者は報酬の多い植物個体を好むが、報酬の多い植物をその花形質に連合させて学習する。つまり、報酬の多い植物を訪花したとき、その花形質を報酬の多い植物のものとして学習し、花形質に基づいた好みが発現する。分集団間での遺伝子流動は送粉者による花粉の移動によって起きる場合と、種子分散によって起きる場合を考えた。

目的(2)では、確率的な個体群ベースシミュレーションモデルを構築した。一般に、有性生殖する生物は無性生殖を行う生物よりも進化適応が速いと考えられている。有性生殖は組換えによって適応変異を蓄積することができるからである。しかし、現実には有性生殖種の分布域は近縁の無性生殖種よりも狭いことが多く、このパターンは有性生殖のほうがより広範な環境に適応できる可能性と矛盾しているように見える。その説明として、繁殖保証(reproductive assurance)と移動負荷(migration load)が考えられてきた。ここでは、繁殖保証と移動負荷の両方を1つのモデルで表現し、それらの影響を比較検討した。

目的(3)では、植物-送粉者-捕食者の3者系の微分方程式モデルを開発した。共生

は基本的な生物間相互作用である。しかし、その初期の理論では、共生者どうしの互恵的な個体数の爆発的増加による共生系の不安定性の高さが指摘されていた。その後、共生のコストや利益の飽和、共生関係の搾取者などの付加的要因が、共生の不安定化効果を弱める可能性が示唆された。送粉共生系の搾取の例に送粉者捕食がある。ここでは数理モデルを用いて、送粉者の捕食が送粉共生系を安定化させるかどうかを検討した。

4. 研究成果

上の目的(1)～(3)ごとに詳述する。目的(1)の研究テーマに関して、植物分集団間での分断性選択によって生態的種分化が生じる条件が明らかになった。異なる2つの種分化様式が認められた。1つは、生育や生存を決める分断性選択が十分強い、あるいは分集団間遺伝子流動が十分に弱い場合に起きる生態的種分化である。これは局所適応による報酬の増産がなくても起きる。しかし、種分化様式では花形質は分化しない。もう1つの種分化様式では、花形質も分化する。この種分化は、生育や生存を介した分断性選択は強くなくとも、局所適応による送粉者への報酬の増産が十分に高いと起きた。この種分化様式では、送粉者の学習がその成否を決める重要な要因となっている。まず、送粉者が報酬の多い植物をえり好みすることは、報酬を増産する局所適応した植物の適応度を高めることになり、分断性選択の強化につながる。しかし、送粉者のえり好みは花形質のみに依存しているため、報酬量の多い植物に対するえり好みが正しく発揮されるためには、報酬量の多い植物に特有の花形質が進化しなければならない。つまり、局所適応を決める対立遺伝子と花形質を決める対立遺伝子間の連鎖が進化する必要がある。連鎖の進化にとって重要となるのが、遺伝子流動である。遺伝子流動により分集団Aから分集団Bに局所不適応な個体が流入すると、分集団Aで多数派を占める花形質は、分集団Bにおいては報酬の少ない植物に特有の花形質として送粉者に認識され好まれなくなる。よって、分集団Bで適応的な遺伝子は分集団Aの多数派とは異なる花形質を発現する遺伝子と連鎖するようになる。遺伝子流動が花形質の分化を促進する種分化という点では、強化

(reinforcement)による種分化と似ている。しかし、強化の際に起きる局所不適応な子孫の生産を防ぐ交配形質の進化(子孫の適応度を介して間接的に起きる)と比べて、送粉者誘引の減少を防ぐ花形質の進化は花形質の適応度を直接的に反映して起きる点で異なる。

本モデルでは、送粉者の連合学習によって花形質のえり好みが生じるため、花形質の進化には頻度依存性が生まれる。その結果、種分化の起きやすさが、新規環境への局所適応をコードする対立遺伝子と、新規花形質をコードする対立遺伝子のどちらが先に生じるかに依存する。分集団Aの環境に局所適応し単型の花形質を持つ植物が、新規環境の生息地に分集団Bを設立したとする。そのあと、新規環境への局所適応と新規花形質の出現のどちらが先に起きるかによって、分集団Bが分集団Aから種分化するかが決まる。もし新規環境への局所適応が先に起きると、祖先花形質を持ち報酬も多い植物が多数派となる。そのため、のちに突然変異により新規花形質が出現しても、それが報酬の多い植物のシグナルとして学習される機会は少なく、送粉者を多く誘引できないため、集団から失われる。逆に、局所適応が不十分な分集団Bに先に新規花形質が出現したとする。局所適応が不十分な集団では多数派を占める祖先花形質は報酬の少ない植物のシグナルとして学習される機会が多くなるため、少数派の新規花形質を持つ植物は相対的に多くの訪花を受け、集団に侵入する。そのあと局所適応が進むと、分集団Aの祖先花形質との分化が起き、種分化

に至る。この結果は、突然変異の順序に依存して、同じ環境条件下でも種分化が起きたり起きなかったりするという突然変異順序種分化の新しいメカニズムを与える。加えて、野外で観察される花形質の集団間多型の有無が生じる理由を説明していることにもなる。

目的（２）のテーマに関して、移動分散傾向が高い有性生殖種は繁殖保証の不利を被りづらいが移動負荷を強く受けることが示された。さらに、低い突然変異率は有性生殖種より無性生殖種の適応をより強く制約した。その結果、分散傾向が高く突然変異率の高い種群では、無性生殖種の分布域が有性生殖種よりも広がった。逆に、分散傾向が低く突然変異率が低い場合には有性生殖種の分布域が広がることが予測されるが、これに対応する野外パターンも見つかった。この成果は、繁殖システムと分布域の関係を理解するうえで、繁殖保証と移動負荷の組み合わせを考えることの有用性を示すものである。

目的（３）に関して、送粉者捕食そのものは、本来不安定な送粉共生系を安定化させることはないことが示された。しかし、捕食者が送粉者の送粉行動の改変を誘導すると、送粉共生系が安定化することが分かった。これは、行動改変によって、捕食者の個体群調節に負の密度依存性が現れるためである。この成果は、送粉共生系の維持における送粉者捕食の重要性を示すものである。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計6件（うち査読付論文 6件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 1件）

| | |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------|
| 1. 著者名 Takimoto Gaku, Kagawa Kotaro, Satow Takeaki, Sakamoto Takahiro | 4. 巻 200 |
| 2. 論文標題 Increased Floral Rewards due to Local Adaptation Drives Plant Ecological Speciation via Learned Preferences of Pollinators | 5. 発行年 2022年 |
| 3. 雑誌名 The American Naturalist | 6. 最初と最後の頁 834 ~ 845 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1086/721764 | 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 - |
| 1. 著者名 Kawata Shohei, Takimoto Gaku | 4. 巻 38 |
| 2. 論文標題 Pollinator predation stabilizes plant-pollinator mutualisms through the modification of pollinator behavior | 5. 発行年 2022年 |
| 3. 雑誌名 Ecological Research | 6. 最初と最後の頁 360 ~ 366 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1440-1703.12376 | 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 - |
| 1. 著者名 Satow Takeaki, Takimoto Gaku | 4. 巻 36 |
| 2. 論文標題 Range expansions of sexual versus asexual organisms: Effects of reproductive assurance and migration load | 5. 発行年 2023年 |
| 3. 雑誌名 Journal of Evolutionary Biology | 6. 最初と最後の頁 698 ~ 708 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/jeb.14161 | 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 - |
| 1. 著者名 Takimoto Gaku, Nishijima Shota | 4. 巻 2022 |
| 2. 論文標題 A simple theory for the mesopredator release effect: when does an apex predator protect their shared prey from a mesopredator? | 5. 発行年 2022年 |
| 3. 雑誌名 Oikos | 6. 最初と最後の頁 e09021 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/oik.09021 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である） | 国際共著 - |

| | |
|--------------------------------------------------------------------------------|---------------------------|
| 1. 著者名 Kagawa Kotaro, Takimoto Gaku, Seehausen Ole | 4. 巻 77 |
| 2. 論文標題 Transgressive segregation in mating traits drives hybrid speciation | 5. 発行年 2023年 |
| 3. 雑誌名 Evolution | 6. 最初と最後の頁 1622 ~ 1633 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/evolut/qpad072 | 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 - |

| | |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------|
| 1. 著者名 Guo Guanming, Barab?s Gy?rgy, Takimoto Gaku, Bearup Daniel, Fagan William F., Chen Dongdong, Liao Jinbao | 4. 巻 26 |
| 2. 論文標題 Towards a mechanistic understanding of variation in aquatic food chain length | 5. 発行年 2023年 |
| 3. 雑誌名 Ecology Letters | 6. 最初と最後の頁 1926 ~ 1939 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/ele.14305 | 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2件 (うち招待講演 0件 / うち国際学会 1件)

| |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1. 発表者名 Takimoto Gaku |
| 2. 発表標題 Labile preference of pollinators causes either positive or negative frequency-dependent selection and determines local differentiation in plants |
| 3. 学会等名 BES 2023 (イギリス生態学会) (国際学会) |
| 4. 発表年 2023年 |

| |
|-----------------------------------------------------|
| 1. 発表者名 佐藤雄亮 |
| 2. 発表標題 分布拡大における無性生殖の利点：移動性が高いと、繁殖保証より移住荷重の抑制が重要 |
| 3. 学会等名 日本生態学会第68回全国大会 |
| 4. 発表年 2021年 |

〔図書〕 計1件

| | |
|----------------------------------------------------------------|-----------------|
| 1. 著者名 国際生物学オリンピック日本委員会・宮下 直(監修) / 沓掛 展之・瀧本 岳・森 章・野口 立彦(編集) | 4. 発行年 2023年 |
| 2. 出版社 朝倉書店 | 5. 総ページ数 160 |
| 3. 書名 チャレンジ! 生物学オリンピック5 行動学・生態学 | |

〔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 |
|---------|---------|
|---------|---------|