

令和4年4月4日

取扱注意：日本時間 4月8日午後6時報道解禁

生物多様性を支える種分化のメカニズムを「1種対1種」のイチジクとイチジクコバチの絶対共生関係から解明

JT生命誌研究館（館長：永田和宏）系統進化研究室室長・大阪大学理学研究科招へい教授 蘇智慧らの研究グループは、九州大学および中国と台湾の研究者と共同で、イチジクとイチジクコバチの絶対送粉共生系(*1)における「1種対1種」関係の再構築を原動力とする種分化のメカニズムを解明しました。

【研究の概要】

イチジク属植物（以下イチジク）とイチジクコバチ（以下コバチ）は、植物と昆虫が繁殖を相互に依存する絶対送粉共生系であり、両者が同調的に進化する「共進化と共種分化(*2)」の典型的な例として古くから研究されてきました。しかし、近年の研究からコバチとそのホストであるイチジクの種分岐が一致しない例が発見され、コバチが宿主を変更するホストシフト(*3)による種分化の可能性が示されました。本研究は、コバチの種分化のメカニズムを明らかにするために、ホストシフトが生じる可能性の高い島嶼地域に注目して、中国南部から台湾・琉球諸島にかけて分布する近縁のイチジク6種とそのコバチを研究対象として、それらの系統関係と島嶼間の集団遺伝構造(*4)を様々な分子マーカーを用いて解析しました。その結果、1) 中国南部の5種のイチジクの送粉者が1種のコバチであること、2) 大陸と島嶼でイチジクとコバチの移動によるホストシフトが生じた結果、同所的と

異所的共送粉が起きたこと、3) 大陸のイチジクが台湾・琉球諸島に移入後、現地のコバチがホストシフトすることで新しい送粉者となり「1種対1種」関係を再構築した結果、コバチの種分化が生じていたこと、が判明しました。これらの研究結果に基づいて、「1種対1種」関係の再構築を原動力とする種分化モデルを提唱しました。

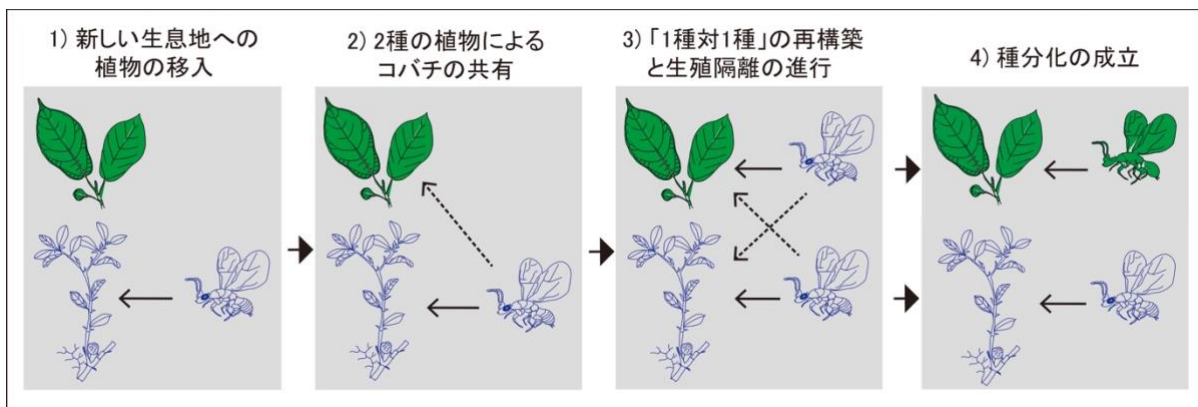


図1. 本研究の結果から提唱した「1種対1種」の再構築を原動力とする送粉者の種分化モデル。

【研究の背景】

イチジク属植物 (*Ficus*, クワ科) は、東南アジア・アフリカ・中南米など熱帯を中心に約 750 種が分布し、クワ科で最大の種数を誇る属であり、陸上植物でも最も種多様性の高い属の 1 つです。イチジクは花囊とよばれる袋状の花序をつけ、内側に多数の花を咲かせますが、その花囊を出入りして花粉を媒介することができるのは体長 2mm ほどのイチジクコバチ (Agaonidae, イチジクコバチ科) のみです。コバチはイチジクに花粉を運ぶ代わりに、一部の花に産卵し、子供が花囊の中で育つため、両者は繁殖を依存し合う「1種対1種」の絶対送粉共生関係によって結ばれています (図2)。種の多様性は種分化の繰り返しによって生まれるため、イチジクとイチジクコバチの進化過程において多くの種分化が生じていたことが明らかです。

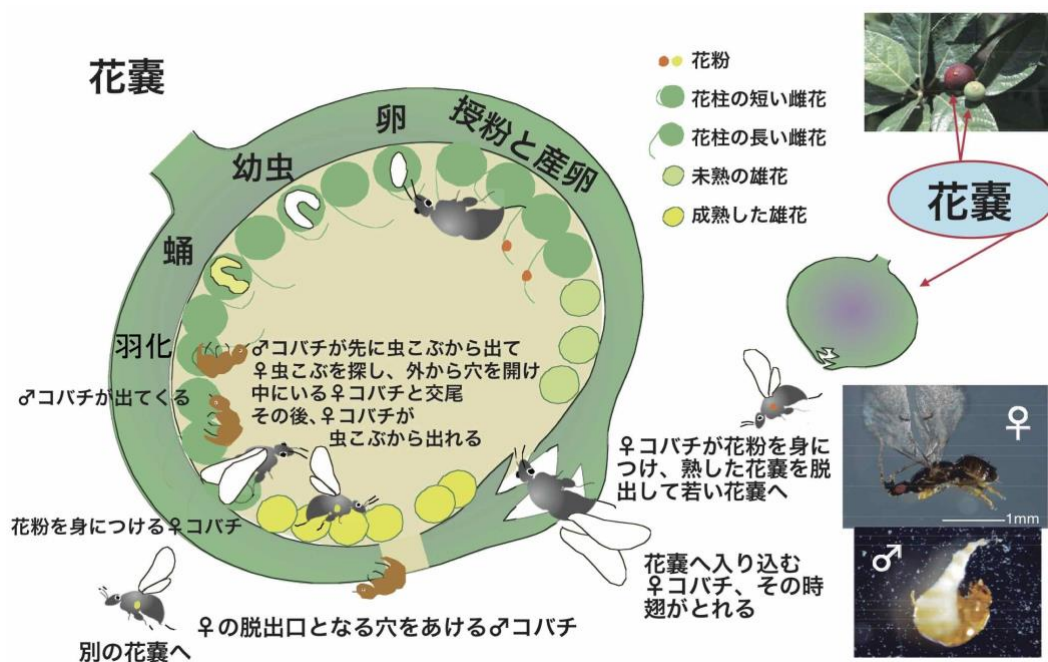


図 2. イチジクとイチジクコバチの絶対送粉共生系の仕組み。

絶対送粉共生系は、子孫を残すために相手を必須とするため、植物または送粉者が単独で種分化することは難しいため、両者が同時・同調的に種分化する、いわゆる「共種分化」の典型例として古くから研究されてきました。しかし、これまでに多くの研究が行われてきたにもかかわらず、共種分化を支持する強い証拠は乏しく、近年の研究で「1種対1種」の根拠であるイチジクとイチジクコバチの系統関係の一致に例外が発見されたことで、コバチのホストシフトによる種分化が示唆されています。そこで、生物の多様性を支える種分化が、絶対送粉共生系でどのように起きるのか、その解明を試みました。

【研究方法】

本研究では、生物種間の共生関係は島嶼では崩壊や再構築が生じやすいことから、台湾・琉球諸島および中国南部に分布する6種のイチジクとそれらの送粉コバチを研究材料に選びました。広範囲に渡る詳細なサンプル採集を実施し、イチジクとイチジクコバチの地域個体群に対するゲノムワイドの分子データを含む様々な分子マーカーを用いた遺伝的解析により、その系統関係と集団遺伝構造を決定しまし

た。さらに両者の系統関係の比較解析と分岐年代の推定を行い、進化過程におけるコバチの進化イベントと、それが生じた年代を明らかにしました。

【研究の成果】

1) 5種のイチジクが1種のコバチを共有する

中国南部に生育するイチジクは独立した5種であることを示した一方、それらのイチジクと共生しているコバチは、形態的にも遺伝的にも区別がつかない同一種（シルベストリアナコバチ *Blastophaga silvestriana*）であることを解明しました。さらに、花嚢に侵入してきたコバチが身につけた花粉の由来をDNA解析によって解析し、5種のイチジク中の1種であるアベリ (*Ficus abelii*) の花嚢で育ったコバチが別種であるバイリフォルミス (*F. pyriformis*) の花嚢に侵入していることを特定しました。本研究は、複数種のイチジクが1種のコバチを共有することを証明しただけでなく、これほど多くの種のイチジクがただ1種のコバチを共有するケースの初めての発見です（図3）。

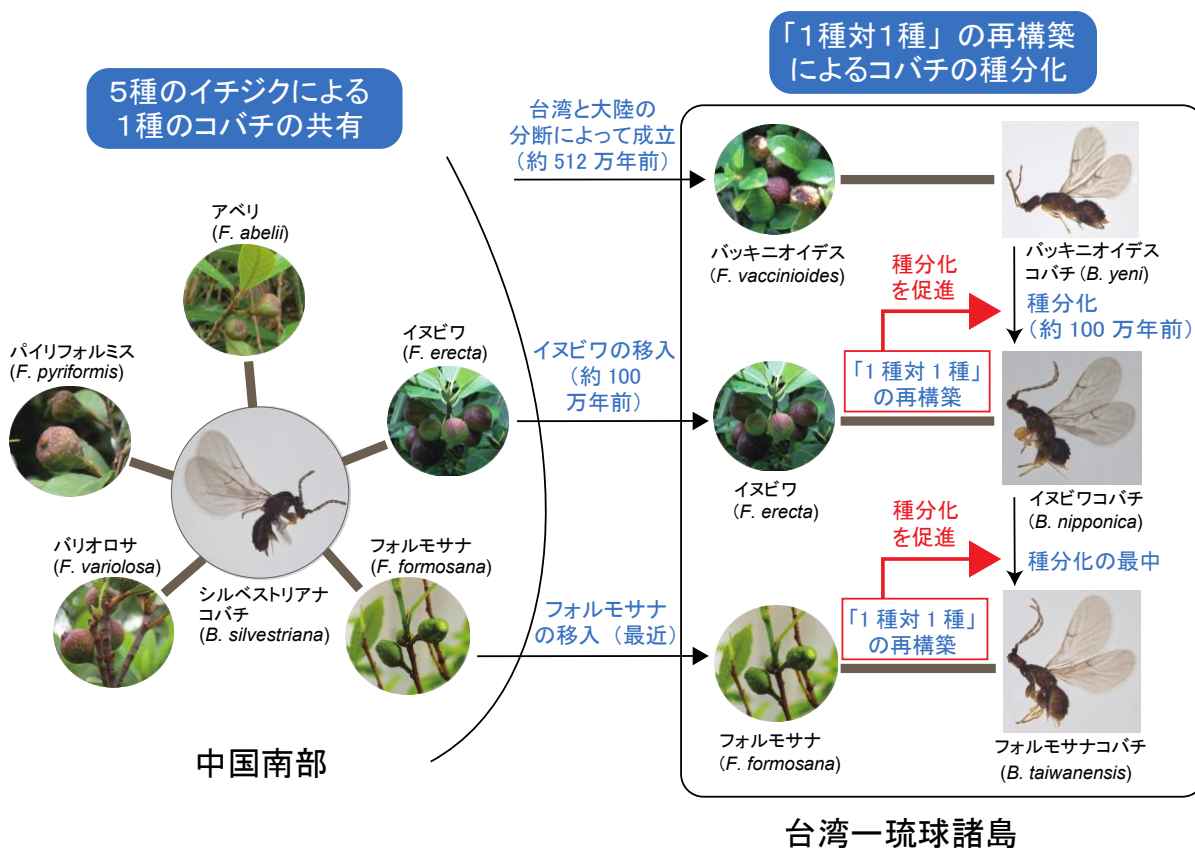


図 3. 本研究の成果のまとめ。左：5 種のイチジクが 1 種のコバチを共有。右：大陸から台湾・琉球諸島に移入してきたイチジクは、現地で新しいパートナーのコバチと「1 種対 1 種」関係を構築し、コバチの種分化をもたらす。

2) ホストシフトによる同所的と異所的「1 種対 2 種」の発見

大陸（福建省）に、台湾から日本の関東にかけてのみその分布が知られているイヌビワコバチ (*B. nipponica*) が生息していることを発見しました。大陸のイヌビワにはパートナーとしてシルベストリアナコバチ (*B. silvestriana*) が存在するため、これは移入による同所的「1 種対 2 種」現象です。

また、台湾・琉球諸島に 2 種のイチジク（イヌビワとフォルモサナ）が、大陸から異なる年代に移入し、それぞれ大陸と起源が異なる種のコバチと共生関係を結んでいることがわかりました（図 3）。これは異所的「1 種対 2 種」にあたり、台湾・琉球諸島に生息していた一部のコバチがホストシフトしたことを示唆します。

3) 絶対送粉共生系における種分化のメカニズムの解明：「1 種対 1 種」の再構築が種分化の原動力

台湾のイヌビワコバチ (*B. nipponica*) が、台湾在来のバッキニオイデスコバチ (*B. yeni*) から種分化したことを明らかにしました。これはホストイチジクとの共種分化によるものではなく、およそ 100 万年前にバッキニオイデスコバチの一部が大陸から侵入したイヌビワにホストシフトを起こし、その後「1 種対 1 種」の関係を再構築することでイヌビワコバチに種分化したと結論しました。遅れて移入したフォルモサナのコバチ (*B. taiwanensis*) も全く同じ仕組みで、現在種分化の最中であることもわかりました（図 3）。我々は、本研究が明らかにした「1 種対 1 種」の再構築を原動力とするコバチの種分化メカニズムを図 1 に示した 4 つのステップで説明するモデルを提唱しています。

【研究成果の意義】

生物の種多様性は種分化の繰り返しによって生まれます。従って、種分化のメカニズムを解明するのは、生物の種多様性を理解するうえで、最も根幹的な課題です。本研究は、種多様性の高い、イチジクとイチジクコバチ絶対送粉共生系における、送粉者のホストシフトをきっかけとし、新しいホストとの「1種対1種」関係の再構築を原動力とする、送粉者の種分化メカニズムを明らかにしました。本研究の成果のもう一つ重要な意義は、絶対送粉共生系で生じうる多くの進化現象、例えば、送粉者の共有、共送粉、ホストシフト、ホストと送粉者との特異性の再構築などが、ただ6種の近縁イチジクの間で実際に生じていたことを明らかにすることができたことです。これは、イチジクとイチジクコバチ絶対送粉共生系は種レベルにおいて、極めて揺らぎが生じやすいことを示唆したものです。一方、高次分類群に着目し、イチジク属とイチジクコバチ科全体の系統関係を比較してみると、両者が大まかに一致しています。つまり、イチジクとイチジクコバチ絶対送粉共生系において、進化の末端の種レベルでは共生関係の揺らぎが生じますが、その後の進化過程では、ホスト植物と送粉者のコバチとの特異性関係の再構築が促進されています。こういった「揺らぎ」と「特異性」の繰り返しがイチジクとイチジクコバチ絶対送粉共生系の種分化と多様化を促してきたのではないかと考えています。

【発表雑誌】

雑誌名 : *Communications Biology*

論文タイトル : Pollinator sharing, copollination, and speciation by host shifting among six closely related dioecious fig species

著者 : Zhi-Hui Su, Ayako Sasaki, Junko Kusumi, Po-An Chou, Hsy-Yu Tzeng, Hong-Qing Li, & Hui Yu

DOI 番号 : 10.1038/s42003-022-03223-0

論文 URL : <https://www.nature.com/articles/s42003-022-03223-0>.

【用語解説】

*1 絶対送粉共生系：植物と昆虫との間に結ばれた、繁殖を強く依存し合う（子孫を残すために互いに必須である）共生関係のことを絶対送粉共生系という。絶対送粉共生系は、現在3つしか知られていない。1）イチジク属とイチジクコバチ科；2）ユッカ属とユッカガ（3属）；3）コミカンソウ科とハナホソガ属。また、絶対送粉共生系は、種特異性（特定の種だけを選ぶこと）が高く、特にイチジクとイチジクコバチの間では、基本的に「1種対1種」である。

*2 共進化と共種分化：植物と送粉者との間に、互いに影響を受けながら同調的に進化すること、または、同調的に種分化すること。

*3 ホストシフト：ある種の植物に特異的に花粉を媒介する送粉者が別の種の植物に変更すること。

*4 集団遺伝構造：個体群（集団）の遺伝子型の構成と分布状態。個体群の間で、その遺伝構造を比較することによって、個体群間の遺伝子流動や遺伝的分化を検出することができる。

【お問い合わせ先】

本研究内容に関するお問い合わせ

JT 生命誌研究館 研究セクター 系統進化研究室

室長 蘇 智慧（そ ちけい）

E-mail: su.zhihui@brh.co.jp

Tel: 072-681-9798 Fax: 072-681-9757

取材対応窓口、資料請求など

JT 生命誌研究館

事務セクター プレス担当 多田（ただ）

E-mail: tada@brh.co.jp

Tel: 072-681-9750 Fax: 072-681-9743