

サトイモ科植物とタロイモショウジョウバエ類の送粉共生系に関する研究 (生物多様性のメカニズムおよび生態系機能を明らかにする研究)

生態環境科学専攻 生物適応機構学講座
博士後期課程 1年 竹中 宏平 (指導教官 戸田 正憲)

人間活動を持続可能なものにするためには、非常に限られた地域の原生的自然を手つかずのままに保全するだけでは不十分である。まさに人間活動の影響がさまざまに及ぶ状況下での保全技術の確立が求められている。そのためには、適当なモデル共生系でキーとなるプロセスの解明とその一般化がなされなければならない。花と花粉媒介昆虫の共生系は、そうした観点から多くの研究が行われてきた。しかし、あまりに緊密な一対一の関係や、逆に非常に分散した多対多の関係からは、一般性のあるプロセスを抽出することは難しい。本研究が着目するサトイモ科植物とタロイモショウジョウバエ類の送粉共生系は、適当な緊密性と地理的、系統的な変異性を有しており、極めて優れたモデル共生系と思われる。また、これまでの送粉系の研究では、植物側か昆虫側どちらかに偏った視点からの研究が多く、両者を均等に視野に入れた総合的研究はほとんどない。

Colocasiomyia (ショウジョウバエ科タロイモショウジョウバエ属)の多くは交尾、産卵、発育の場としてサトイモ科植物の花を利用する一方で、宿主植物の送粉者としてはたらく。その訪花特性の一つは、比較的宿主選択の幅が狭く、*Colocasiomyia* 属内の種群と宿主植物の族 (tribe) との間に特定の共生関係が見られることである。もう一つの特徴は、一つのサトイモ科植物の花を2種のタロイモショウジョウバエが利用し、一方が主に雄花の部位で、他方が雌花の部位で繁殖する共寄宿のペアが見られることである。それらのペアではそれぞれの繁殖部位に適応的な生活史形質、形態形質をもつことが報告されている。しかし、この送粉共生系における昆虫と植物の関係は、このような2対1の関係だけでなく、1対1のものから多対多のものまでその結びつきは多様であり、地域、宿主植物、ハエの系統群によってさまざまなパターンを示す。最近ではサトイモ科 *Schismatoglottis* 属の花から最大8種のタロイモショウジョウバエ属が同時に採集され(計10数の未記載種)しかも数種の幼虫が一つの花の中で共存していることが発見された。本研究では、これらの多様なパターンを示す送粉共生系とその共存をもたらしている進化的、生態的要因を解明することを目的としている。

送粉者である *Colocasiomyia* 属は主に東洋区に分布し(図1)、現在までに55種(25の記載種と30の未記載種)が発見され、6つの種群に分類されている(表1)。サトイモ科の花で繁殖するショウジョウバエは、中米では1例が報告されているのみで、アフリカにおける調査はない。

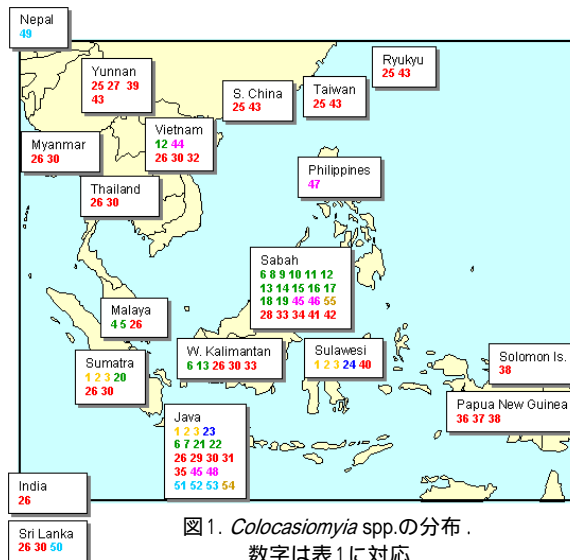


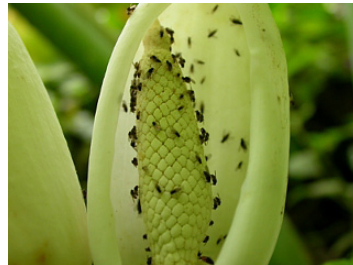
表1. Check-list of *Colocasiomyia* species

<i>arenga</i> group	<i>cristata</i> group
1) <i>arenga</i>	25) <i>alocasiae</i>
2) <i>sagittata</i>	26) <i>colocasiae</i>
3) <i>fuscipleura</i>	27) sp.1 aff. <i>colocasiae</i>
<i>baechlii</i> group	28) sp.2 aff. <i>colocasiae</i>
4) <i>baechlii</i>	29) <i>cristata</i>
5) <i>bogneri</i>	30) <i>diconica</i>
6) sp.1 aff. <i>bogneri</i>	31) sp.1 aff. <i>diconica</i>
7) sp.2 aff. <i>bogneri</i>	32) sp.2 aff. <i>diconica</i>
8) sp.3 aff. <i>bogneri</i>	33) sp.3 aff. <i>diconica</i>
9) sp.4 aff. <i>bogneri</i>	34) sp.4 aff. <i>diconica</i>
10) sp.5 aff. <i>bogneri</i>	35) <i>iskandari</i>
11) sp.6 aff. <i>bogneri</i>	36) <i>pistilicola</i>
12) sp.7 aff. <i>bogneri</i>	37) <i>seminigra</i>
13) sp.8 aff. <i>bogneri</i>	38) <i>stamenicola</i>
14) sp.9 aff. <i>bogneri</i>	39) sp. aff. <i>stamenicola</i>
15) sp.10 aff. <i>bogneri</i>	40) <i>sulawesiana</i>
16) sp.11 aff. <i>bogneri</i>	41) sp.1 aff. <i>sulawesiana</i>
17) sp.12 aff. <i>bogneri</i>	42) sp.2 aff. <i>sulawesiana</i>
18) sp.13 aff. <i>bogneri</i>	43) <i>xenalocasiae</i>
19) sp.14 aff. <i>bogneri</i>	<i>toshiokai</i> group
20) sp.15 aff. <i>bogneri</i>	44) <i>erythrocephala</i>
21) sp.16 aff. <i>bogneri</i>	45) <i>heterodonta</i>
22) sp.17 aff. <i>bogneri</i>	46) <i>nigricauda</i>
<i>crassipes</i> group	47) <i>toshiokai</i>
23) <i>crassipes</i>	48) <i>xanthogaster</i>
24) <i>micelliae</i>	<i>zeylanica</i> group
Ungrouped	49) <i>nepalensis</i>
54) <i>gigantea</i>	50) <i>zeylanica</i>
55) sp.K1	51) <i>besanis</i>
	52) sp.1 aff. <i>nepalensis</i>
	53) sp.2 aff. <i>nepalensis</i>

宿主植物としては、Arecaceae(ヤシ科)、Magnoliaceae(モクレン科)、Araceae(サトイモ科)(図2)が知られ、宿主植物の分類群と *Colocasiomyia* 属の種群に対応が見られる(図3)。2003年12月の調査ではヤシ科植物における *Colocasiomyia* の繁殖が初めて確認された。



Pinanga coronata (ヤシ科)



Colocasia gigantea (サトイモ科)



Micheilia champaca (モクレン科)

図2. タロイモショウジョウバエの宿主植物

送粉共生系における多種共存機構の進化とその維持機構

*Colocasiomyia*とサトイモ科植物の送粉共生系の特徴の一つとして、一つの宿主植物の花を2種の*Colocasiomyia*が利用し、一方が主に雄花の部位で、他方が雌花の部位で繁殖する共宿主的ペアが見られることが従来から知られている(Carson & Okada 1980; Toda 1983; Honda-Yafuso 1983; Okada & Yafuso 1989; 図3・4、付表1)。しかし最近になって、送粉者の構成が1種あるいは3種の送粉系が雲南やボルネオで発見された(付表1)。これらの送粉共生系において、ニッチ分割あるいはニッチの拡大が起きているかどうかを確認することは、本研究が対象とする送粉共生系における多種共存機構を理解する上で欠かすことができない。

また、これらの送粉共生系の進化に関しては、形態情報に基づく系統推定から二つの仮説が立てられている(Grimaldi 1991; Sultana 2001, 図3)。図3で注目すべきことは、共宿主ペアである*Co. colocasiae*と*Co. diconica*、*Co. alocasiae*と*Co. xenalocasiae*の組み合わせ(図3中の^{c,d})においては、雌花部分と雄花部分への分化が起きた後にそれぞれの宿主選択が起きたと推定されるのに対し、その他の共宿主ペア(図3中の^{a,b,e})では、宿主選択が起きた後に、共宿主ペア同士でのニッチ分化が繰り返し起きているように考えられることである。

一方最近では、南米においてヤシ科の花から、ショウジョウバエ科の二つの新属が発見された。さらに、ボルネオにおける2003年7月の採集調査でも、*Baeodrosophila*属、*Scaptodrosophila*属をはじめとする、*Colocasiomyia*属に近縁で、比較的原始的なグループのショウジョウバエがヤシの花から採集された。これらの事実は本研究が着目する送粉共生系の起源を考える上で興味深く、ヤシ科植物への訪花がショウジョウバエにおける祖先型質である可能性も示唆している。

分子系統解析を行い、これらの系統仮説を検証することは、今後の重要な検討課題である。

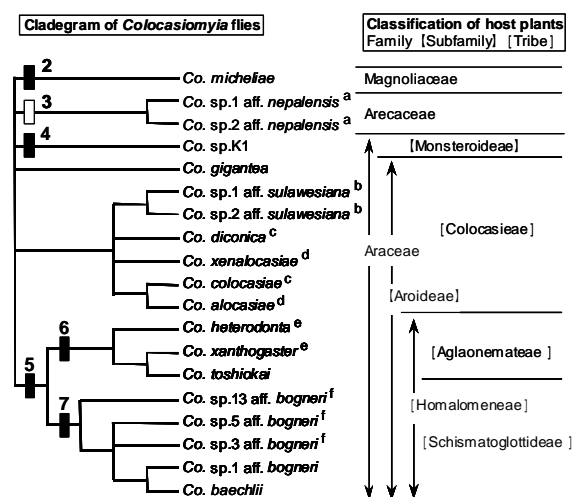


図3. 62の形態形質に基づき描かれた *Colocasiomyia* 属の系統分岐図と宿主植物の分類群の対応(Sultana 2001). a-fは共宿主的ペアを示す。

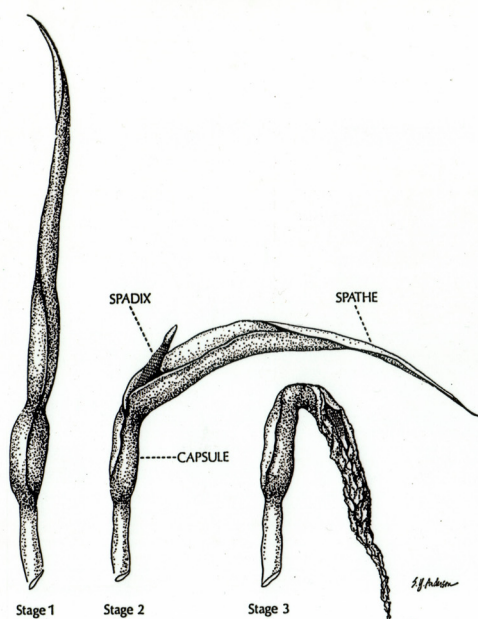


Fig. 4. Inflorescences of *Colocasia esculenta*. Stage 1 (day 0): "fly and egg" stage; Stage 2 (day 4 to 5): young larvae; Stage 3 (day 9 to 10): large larvae and puparia. In the latter, the staminate portion of the spadix and the spathe are decayed and shortly fall off, carrying along the puparia of *Drosophilella stamencola*. Puparia of *D. pistilicola* form around the base of the berries within the fleshy green capsule and remain on the plant.

Hampton L. CARSON and Toyohi OKADA

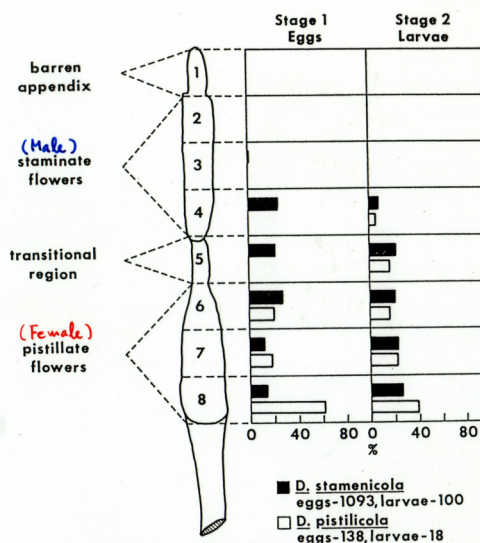


Fig. 6. Spadix of *Colocasia esculenta* with spathe removed. Columns show frequency and distribution of eggs and young larvae of the two species of *Drosophilella* in very young (Stage 1, Fig. 4) and slightly older (Stage 2, Fig. 4) inflorescences respectively.

Colocasiomyia

図4. *Colocasia esculenta*における *Colocasiomyia stamencola*と *Co. pistilicola*の繁殖部位の分布の違い(Carson & Okada 1980より転載).

経過報告

2003年度は、琉球、ボルネオ、ジャワ、スラウェシ、スマトラでの採集調査を行い、現在 *Colocasiomyia* の同定作業を進行中である。今後、採集したサンプルを用いて分子系統解析を行い、形態に基づく系統分岐図から得られている系統仮説との整合性を検討し、送粉共生系の進化過程を検証する。同時に生態調査を進め、共宿主ペアの共存機構ならびに宿主植物の繁殖成功について検討する予定である。

引用文献

- Carson, H. L. and T. Okada. 1980. Drosophilidae associated with flowers in Papua New Guinea. I. *Colocasia esculenta*. *Kontyû* 47:15-29.
- Grimaldi, D. 1991. Systematics of the genus *Colocasiomyia* de Meijere (Diptera: Drosophilidae): cladistics, a new generic synonym, new records, and a new species from Nepal. *Entomologica Scandinavica* 22:417-426.
- Honda-Yafuso, M. 1983. Interspecific relationship between synhospitalic *Drosophilella* species (Diptera, Drosophilidae) inhabiting *Alocasia odora* on Okinawa Is., Japan. *Kontyû* 51:520-527.
- Okada, T. and M. Yafuo. 1989. The genus *Colocasiomyia* Duda (Diptera, Drosophilidae) from Sulawesi. *Proc. Japn. syst. Zool.* 39:48-55.
- Toda, M. J. 1983. Ecological studies of floricolous *Drosophilella* in Burma with descriptions of three new species from Burma and the Philippines (Diptera, Drosophilidae). *Kontyû* 51:169-184.
- Sultana, F. 2001. Phylogeny of the genus *Colocasiomyia* and its relationships in the subfamily Drosophilinae (Diptera: Drosophilidae). A dissertation submitted to graduate school of environmental earth science Hokkaido University for the degree of philosophy in environmental earth science.

付表1 . Synhospitalism of *Colocasiomyia* species in aroid host plant inflorescenes.

Synhospitalism	Species-group	Species	Host plant	Locality	Authority		
Single species	<i>cristata</i>	sp.1 aff. <i>colocasiae</i>	<i>Stuednera colocasiifolia</i> (AR, Co)	China (Yunnan)	Unpublished		
		sp.2 aff. <i>colocasiae</i>	<i>Colocasia</i> sp. (AR, Co)	Borneo (Sabah)	Toda <i>et al.</i> , in press		
		sp.3 aff. <i>diconica</i>	<i>Alocasia</i> spp. (AR, Co)	Borneo (Sabah, West)	Unpublished		
		sp.4 aff. <i>diconica</i>	<i>Alocasia</i> sp. (AR, Co)	Borneo (Sabah)	Unpublished		
	<i>baechlii</i>	sp.15 aff. <i>bogneri</i>	<i>Furtadoa sumatrensis</i> (AR, Sc)	Sumatra	Mori & Okada, 2001		
		sp.1 aff. <i>bogneri</i>	<i>Schismatoglottis</i> sp. (AR, Sc)	Borneo (West Kalimantan)	Unpublished		
	<i>toshiokai</i>	<i>erythrocephala</i>	<i>Homalomena</i> sp. (AR, Ho)	Vietnam	Sultana <i>et al.</i> , 2002		
		<i>toshiokai</i>	<i>Homalomena</i> sp. (AR, Ho)	Philippines	Okada, 1986		
	Ungrouped		sp.K1	<i>Rhaphidophora silvestris</i> (MO)	Borneo (Sabah)	Unpublished	
	Two species	<i>cristata</i>	{	<i>alocasiae</i>	<i>Alocasia odora</i> (AR, Co)	Ryukyu Is., Taiwan	Okada, 1975; Honda-Yafuso, 1983
<i>xenalocasiae</i>				<i>Alocasia odora</i> (AR, Co)	s. China	Unpublished	
{		<i>colocasiae</i>	<i>Colocasia esculenta</i> (AR, Co)	Myanmar	Toda & Okada, 1983		
		<i>diconica</i>	<i>Colocasia esculenta</i> (AR, Co)	Borneo (West Kalimantan)	Unpublished		
		<i>stamenicola</i>	<i>Colocasia esculenta</i> (AR, Co)	Papua New Guinea	Carson & Okada, 1980		
		<i>pistilicola</i>					
{		sp.	<i>Alocasia macrorrhiza</i> (AR, Co)	Sulawesi	Okada & Yafuso, 1989		
		<i>sulawesiana</i>					
{		sp.1 aff. <i>sulawesiana</i>	<i>Alocasia macrorrhiza</i> (AR, Co)	Borneo (Sabah)	Toda <i>et al.</i> , in press		
		sp.2 aff. <i>sulawesiana</i>					
<i>cristata</i>		{	sp.1 aff. <i>diconica</i>	<i>Colocasia gigantea</i> (AR, Co)	Java	Unpublished	
			<i>gigantea</i>				
Ungrouped		{	<i>baechlii</i>	<i>Homalomena lancifolia</i> (AR, Ho)	Malaya	Okada, 1986	
			<i>bogneri</i>				
<i>baechlii</i>		{	sp.1 aff. <i>bogneri</i>	<i>Schismatoglottis rupertris</i> (AR, Sc)	Java	Unpublished	
			sp.2 aff. <i>bogneri</i>				
<i>toshiokai</i>		{	<i>heterodonta</i>	<i>Homalomena</i> spp. (AR, Ho)	Java	Yafuso & Okada, 1990	
			<i>xanthogaster</i>	<i>Aglaonema pictum</i> (AR, Ag)			
	<i>heterodonta</i>		<i>Homalomena sagittifolia</i> (AR, Ho)	Borneo (Sabah)	Sultana <i>et al.</i> , 2002		
	<i>nigricauda</i>						
Three or mor species	<i>cristata</i>	{	<i>alocasiae</i>	sp. aff. <i>stamenicola</i>	<i>Alocasia</i> sp. (AR, Co)	China (Yunnan)	Unpublished
			<i>xenalocasiae</i>				
	<i>baechlii</i>	{	sp.1 aff. <i>bogneri</i>	sp.16 aff. <i>bogneri</i>	<i>Schismatoglottis</i> spp. (AR, Sc)	Java	Unpublished
			sp.2 aff. <i>bogneri</i>	sp.17 aff. <i>bogneri</i>			
			sp.3 aff. <i>bogneri</i>	sp.9 aff. <i>bogneri</i>	<i>Schismatoglottis</i> spp. (AR, Sc)	Borneo (Sabah)	Toda <i>et al.</i> , in press
			sp.4 aff. <i>bogneri</i>	sp.10 aff. <i>bogneri</i>	<i>Pipthospatha havilandii</i> (AR, Sc)		
			sp.5 aff. <i>bogneri</i>	sp.11 aff. <i>bogneri</i>	<i>Hottarum kinabalensis</i> (AR, Sc)		
			sp.6 aff. <i>bogneri</i>	sp.12 aff. <i>bogneri</i>	<i>Homalomena insignis</i> (AR, Ho)		
			sp.7 aff. <i>bogneri</i>	sp.13 aff. <i>bogneri</i>			
			sp.8 aff. <i>bogneri</i>	sp.14 aff. <i>bogneri</i>			

Aroid subfamilies and tribes: AR, Aroideae; MO, Monsteroideae; Ag, Aglaonemateae; Co, Colocasieae; Ho, Homalomeneae; Sc, Schismatoglottideae.