#### 研究成果報告書 科学研究費助成事業

今和 元年 6 月 1 2 日現在

機関番号: 13901

研究種目: 基盤研究(C)(一般)

研究期間: 2014~2018

課題番号: 26440211

研究課題名(和文)外来タンポポによる在来種駆逐を引き起こす、繁殖干渉メカニズムの解明

研究課題名(英文)A comparative study on the mechanisms of reproductive interference between native and alien dandelions

#### 研究代表者

西田 佐知子(Nishida, Sachiko)

名古屋大学・博物館・准教授

研究者番号:10311490

交付決定額(研究期間全体):(直接経費) 3,800,000円

研究成果の概要(和文): 繁殖過程で他種から受ける悪影響は繁殖干渉と呼ばれ、生物の分布を決める要因として近年注目を集めている。申請者は、日本の在来タンポポが外来タンポポからの繁殖干渉によって分布地から駆逐されているという仮説に着目し、複数のタンポポ個体群の分布や生態、外来種からの繁殖干渉の受け方を比較することで仮説の検証を試みた。

その結果、在来タンポポには繁殖干渉を受け易い個体群と受け難い個体群があり、その違いは外来タンポポによる駆逐の有無と相関がある可能性を見出した。また、この繁殖干渉は訪花昆虫の奪い合いや頻繁な雑種化ではなく、外来の花粉を間違って受け入れることで結実に失敗した結果起こる可能性が高いことを示した。

研究成果の学術的意義や社会的意義 外来種が在来種を駆逐するという現象はよく知られているが、どんな仕組みで起こるのかは今まで不明だった。そのため、在来種を守る適切な方法も未だ定まっていなかった。 本研究は身近な植物であるタンポポを用いて、繁殖干渉という、近縁種が間違って繁殖しようとすることから起こる悪影響を明らかにした。特に、外来タンポポの花粉が在来のめしべに付くことでタネが減るという現象が、在来タンポポの駆逐につながっている可能性を明らかにした。 この結果は、生物地理学に繁殖干渉という新しい視点を提供することに繋がる。また、外来種の花の駆除が在来生物の繁殖保持に有効である可能性を示唆し、在来生物保全への応用が期待できる。

研究成果の概要(英文): Reproductive interference (RI) may reduce fitness of either of the involved species, with potentially important ecological consequences. To testify a hypothesis that RI from alien species causes displacement of native plants, we conducted a comparative study on native dandelion populations that had different distributional relationships with the alien dandelions to examine association between the effect of the alien RI and the degree of displacement of the natives. We also compared different mechanisms of RI in one of the populations to clarify the responsible factor.

We found that RI from the aliens to the natives was strong in regions where the aliens outnumbered the natives and marginal where they did not; this result suggests that alien RI can critically affect distributional relationships between native and alien species. We also found that among the examined mechanisms, heterospecific pollen deposition might have the largest deleterious effect on the native species.

研究分野: 植物生態学

キーワード: 繁殖干渉 外来種問題 タンポポ 種間相互作用 生物地理

### 様 式 C-19、F-19-1、Z-19、CK-19(共通)

#### 1.研究開始当初の背景

生物の分布を決める要因解明は分類地理学の中心的テーマである。しかし、多くの生物はすでに安定した分布状態にあり、分布を決めた要因については現状から過去のイベントを類推するしかない。その点、外来種による在来種分布の変更は、生物の分布に関わる生物間相互作用を解明することのできる「自然の実験場」ともいえる。

現在、新たに侵入した植物が近縁の在来種に置きかわる現象が、タンポポやイヌノフグリなど身近な植物の多くで観察されている。その多くは外来種という特殊な生物の性質が要因と考えられてきたが、外来種が在来近縁種より強いと考える根拠はほとんど発見されない。一方、近縁種間で繁殖時に起こる相互作用として「繁殖干渉」が注目されるようになり、外来種・在来近縁種の間にも繁殖干渉が関わっている可能性が大きくなった。

繁殖干渉とは、他種(とくに生殖機構が似ている近縁種)によって引き起こされる繁殖過程における適応度の低下をいう。植物での繁殖干渉は、近縁種の花粉が何らかのメカニズムでめしべに作用することで結実率が低下する形で現れる。雑種形成の有無にかかわらず、子孫が減ることが重要な影響を及ぼす。そして干渉を受ける側の子孫が減る結果、次世代で干渉の悪影響がより強くなる正のフィードバックを伴う。そのため、片方の種の繁殖干渉が若干大きいだけでも、世代を繰り返すうちに効果が急速に増大し、干渉に弱い種を駆逐する。

繁殖干渉理論は 1980 年代に提唱されたが、その後長い間、個体群の分布に関わる現象としては認識されなかった。一方、申請者は共同研究者とともに繁殖干渉の植物における影響にいち早く注目し、外来タンポポ(主にセイヨウタンポポ)による在来タンポポの駆逐という問題に繁殖干渉が強く関わっていることを明らかにしてきた。そして、在来のタンポポの中に外来種の繁殖干渉を受けやすい種があることを確認し、さらに、同種のタンポポ内でも外来種の繁殖干渉を受けやすい個体群と受けにくい個体群があることを発見した。

#### 2 . 研究の目的

そこで本研究では、在来タンポポで発見された、外来タンポポから受ける繁殖干渉の影響に差のある個体群について、それぞれの野外での生育状況・送粉者などの生態、外来タンポポが周囲にあることによる結実の変化、外来タンポポ花粉の付着による結実の変化、花粉管伸長のような雌しべ-花粉管の相互作用など、繁殖過程に関わる複数の要因を比較し、外来種の繁殖干渉が在来タンポポの分布変更に働くメカニズムを統合的に評価することを目的とした。また、このタンポポにおける繁殖干渉の現象が、他の植物における近縁種間の相互作用としても普遍的な意味を持つのか、繁殖干渉の植物生態学における可能性について検討することも目的とした。

# 3.研究の方法

概略を述べると、在来タンポポが外来タンポポによって分布の変更を迫られてきたかどうかについて、これまでの研究からその分布関係を整理し、異なる関係性が見られる在来タンポポについて外来タンポポからの繁殖干渉の強度を調べた。また、繁殖過程の複数の段階において外来タンポポから在来タンポポへ起こりうる悪影響を比較することで、その繁殖干渉のメカニズムを明らかにするという研究を行った。さらに、タンポポ以外の植物についても、同様の傾向がないか予備的研究を行った。

対象としたのは、在来タンポポのうち有性生殖を行うタンポポの代表的な種、カンサイタンポポ、トウカイタンポポ、カントウタンポポ(以上3種は同一種として扱われることもある)

シナノタンポポ、そして無性生殖であるのに外来タンポポから駆逐されているという報告のあるエゾタンポポである。さらに、外来タンポポの原産地であるヨーロッパのタンポポ、また、 繁殖干渉の関与が疑われるタンポポ以外の植物(フウロソウ科、キツネノマゴ科、シソ科など) についても予備的な調査を行った。

- (1) まず、外来タンポポとの分布関係については、カンサイタンポポの岡山個体群、徳島個体群、大阪個体群、滋賀個体群、トウカイタンポポの東海個体群、カントウタンポポの東京個体群と神奈川個体群、シナノタンポポの長野市個体群と麻績村個体群について、これまでの文献や分布調査報告を整理し、外来タンポポと在来タンポポの個体数の比を用いて、在来タンポポが外来タンポポによってどの程度分布を変更してきたのかを推定した。
- (2) つぎに各個体群について、周囲の外来タンポポの相対頻度(在来タンポポの個体数に対する外来タンポポの個体数の比率)と在来タンポポの結実率の相関、または、外来タンポポと在来タンポポの混合受粉を在来タンポポに授粉した際の結実率の低下を比較した。
- (3) その後、外来タンポポとの分布関係と外来タンポポの存在および花粉の混合による結実の低下について、各個体群での結果を一覧にして両者の相関関係を総括した。
- (4) さらに、岡山の個体群については訪花昆虫調査を行い、在来タンポポと外来タンポポの相対頻度が異なる場所で昆虫が在来・外来のどちらに訪花するかを調査し、訪花昆虫の種の選り好みによって在来タンポポの結実率が低下する可能性について検証した。また、岡山の個体群について行われた時間差人工授粉実験(外来タンポポと在来タンポポそれぞれ花粉を一定時間先・後で授粉する)について結実率を比較した。
- (5) これらの研究のほか、北海道のエゾタンポポについては分布調査を行い、外来タンポポとの分布関係調査、および人工授粉調査を実施した。また、各種タンポポについてその核ゲノムと葉緑体ゲノムの DNA 解析を行い、それぞれのタンポポで特有のマーカーを探索した。ヨーロッパのタンポポについても分布調査と各種の結実率調査を(生物多様性条約に抵触しないよう現地で)実施した。さらに、フウロソウ科・キツネノマゴ科・シソ科植物についても、近縁種間の分布関係、繁殖生態について現地調査や人工授粉実験を行った。

#### 4. 研究成果

- (1) 調査の結果、在来タンポポは個体群によって、外来タンポポに分布域を追いやられているものから、外来タンポポによる分布の変更を受けていないものまであることを確認した。そして、前者のような個体群では、外来タンポポが周囲にあることで在来タンポポの結実が悪くなったり、外来タンポポの花粉を在来タンポポの花粉に混ぜた混合花粉を人工授粉することで結実が悪くなる傾向を確認した。一方、後者のような個体群では、外来タンポポが周囲にあっても、または外来タンポポの花粉を混ぜた混合花粉を授粉されても、在来タンポポの結実率が有意に低下することは稀であった。これらの結果から、在来タンポポが外来タンポポによって分布変更を受けている背景には、外来タンポポによる繁殖干渉が大きく関与している可能性が示された。
- (2) さらに岡山のカンサイタンポポ個体群では、訪花昆虫は外来タンポポより在来タンポポに頻繁に訪れる傾向があり、外来タンポポに訪花昆虫を奪われることによって在来の結実が悪くなっている訳ではないことを確認した。共同研究者の調査により、岡山の個体群では外来タンポポの花粉が在来タンポポの花粉と同時かそれ以前に雌しべに付着することで在来タンポポの結実率が低下すること、また、在来タンポポは自然環境下では新たな雑種をほとんど形成しないことが示されている。これらの結果と訪花昆虫の調査結果と合わせることで、岡山の在来タ

- ンポポ個体群では、外来タンポポ花粉の雌しべへの付着が繁殖干渉のメカニズムとして関与している可能性が高いことが明らかになった。
- (3) エゾタンポポについては、外来タンポポによる駆逐が報告されているものの、周囲に外来タンポポが多く存在することで結実率が下がるような傾向は見受けられなかった。また、エゾタンポポと外来タンポポの雑種の有無を知るために DNA 解析を行ったものの、在来タンポポの種間で異なるマーカーを発見することはできず、北海道に生育する雑種タンポポがエゾタンポポ由来なのか他の在来タンポポ由来なのかを明らかにすることはできなかった。このように、エゾタンポポにおける外来タンポポによる分布変更の要因解明は今後の研究課題として残された。
- (4) ヨーロッパのタンポポについては、チェコでは二倍体(有性生殖)のタンポポが倍数体のタンポポと排他的分布をしている地域を確認したが、チェコの別地域やオーストリアでは、二倍体と倍数体タンポポが同所的に混在することを確認した。同所的に混在する場合、二倍体種の周りに倍数体種が多数生育していても、二倍体の結実率は低下しなかった。これは、両者の間では今は(結実低下という形での)繁殖干渉が見られないことを示す。この結果には、繁殖干渉がないから分布を共有できているという説明もできるが、分布を共有できない種で繁殖干渉の存在を確認しない限り、繁殖干渉が排他的分布に関与するという仮説の検証としては不十分である。このことから、ヨーロッパにおけるタンポポの繁殖干渉についてはより調査が必要なままとなった。
- (5) この他、フウロソウ科、キツネノマゴ科、シソ科の近縁種間は、繁殖干渉が存在している可能性はあるものの、その詳細は今後の研究課題として残された。
- (6) 以上のような研究結果は、国内外で開かれた学会で複数回発表したほか、国際学術誌に発表した。さらに、繁殖干渉を総合的に解説した学術書(日本語だが、世界でもはじめての学術書)で執筆を分担し、今回の研究成果についての総合的な解説を行った。一般市民を対象とした講演会にも複数回招待され、繁殖干渉について講演を行った。

# 5. 主な発表論文等

# [雑誌論文](計 5件)

- Takemori, A., A. Naiki, K-I. Takakura, M. M. Kanaoka, <u>S. Nishida</u>\*. Comparison of mechanisms of reproductive interference in *Taraxacum*. Annals of Botany, 查読有, in press (2019) (\*Corresponding author).
- Wakasugi, Y., H. Azuma, A. Naiki, and <u>S. Nishida</u>\*. Morphological and molecular phylogenetic analyses of *Geranium yesoense* (Geraniaceae) in Japan. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica*, 查 読有, 68 (2017), 129-144 (\*Corresponding author).
- Nishida, S., K. Hashimoto, M. M. Kanaoka, K-I. Takakura, T. Nishida. Variation in the strength of reproductive interference from an alien congener to a native species in *Taraxacum*. Journal of Plant Research, 查読有, 130 (2017), 125-134.
- 首藤光太郎、岩崎貴也、佐藤隆、加藤節二、堀井雄治郎、<u>西田佐知子</u>、真昼岳の植物予備調 査報告、分類、査読有、16 号、2016、175-188.
- 西田佐知子、高倉耕一、西田隆義、伊豆における外来タンポポと在来タンポポ間の繁殖干渉、 分類、査読有、15号、2015、41-50.

# [学会発表](計 13件)

- 山本朱音、内貴章世、金岡雅浩、高倉耕一、<u>西田佐知子</u>、岡山タンポポにおける繁殖干渉メ カニズム、日本植物分類学会第 18 回大会、2019
- Nishida, S., K. Hashimoto, K.-I. Takakura, T. Nishida, Reproductive Interference alters distribution of closely related species: a case study in *Taraxacum* (Asteraceae), 8<sup>th</sup> EAFES (East Asian Federation of Ecological Societies) International Congress, 2018
- 西田佐知子、植物における繁殖干渉を考える、第17回日本植物分類学会、2018
- N<u>ishida, S.</u>, K.-I. Takakura, T. Nishida, Heterospecific pollen transfer alters distribution of closely related species through reproductive interference, 19<sup>th</sup> International Botanical Congress, 2017
- 若杉有紀、東浩司、内貴章世、<u>西田佐知子</u>、ハクサンフウロとお別れか? エゾフウロ種内 分類群の形態・分子系統学的解析 - 、第 16 回日本植物分類学会、2017
- 高野温子、<u>西田佐知子</u>、アキノタムラソウとナツノタムラソウの種間交雑と繁殖干渉、第 15 回日本植物分類学会、2016
- 吉崎雄宏、高倉耕一、<u>西田佐知子</u>、西田隆義、センダングサ属の分布変遷を繁殖干渉と資源 競争から検討する、第 15 回日本植物分類学会、2016
- 柿嶋聡、高橋尚也、渥美宏太、内貴章世、<u>西田佐知子</u>、吉村仁、個体ベースモデルを用いた 6年周期一斉開花の進化における繁殖干渉仮説の検証、第47回種生物学会シンポジウム、 2015
- 吉崎雄宏、高倉耕一、西田佐知子、西田隆義、ジェネラリスト送粉昆虫が駆動する近縁雑草の駆逐は特定の順序に従うか?、第59回日本応用動物昆虫学会大会、2015
- 竹森朱音、内貴章世、金岡雅浩、西田佐知子、高倉耕一、タンポポにおける繁殖干渉 花粉 干渉が結実に与える影響を個体レベルで検証する、生態学会第62回全国大会、2015
- 吉崎雄宏、高倉耕一、西田佐知子、西田隆義、センダングサはなぜいなくなったのか 標本 データから分布変遷を推定する - 、日本生態学会第62回大会、2015
- 西田隆義、<u>西田佐知子</u>、橋本佳祐、竹森朱音、内貴章世、高倉耕一、繁殖干渉に対する感受性の多型は駆逐・共存にどんな影響を与えるか?、日本生態学会第 62 回大会、2015
- 西田佐知子、高倉耕一、西田隆義、伊豆タンポポの繁殖干渉、第14回日本植物分類学会、2015

#### 〔図書〕(計 1件)

西田佐知子 他 高倉耕一・西田隆義 編)名古屋大学出版会、繁殖干渉 理論と実態、2018、 380

#### 〔産業財産権〕

出願状況(計 0件)

名発 権種 番 出種 景 :

国内外の別:

# 取得状況(計 0件)

名称:
発明者:
権利者:
種類:
番号:
取得年:
国内外の別:

#### 〔その他〕

ホームページ等

http://www.num.nagoya-u.ac.jp/outline/staff/nishida/laboratory/research/research1\_1.html

#### 6. 研究組織

(1)研究分担者

研究分担者氏名:

ローマ字氏名:

所属研究機関名:

部局名:

職名:

研究者番号(8桁):

# (2)研究協力者

研究協力者氏名・ローマ字氏名: 内貴章世・Akiyo Naiki, 金岡雅浩・Masahiro Kanaoka, 西田隆義・Takayoshi Nishida, 高倉耕一・Ko-Ichi Takakura, 橋本圭佑・Keisuke Hashimoto, 柿島聡・Satoshi Kakishima, 高野温子・Atsuko Takano

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、研究者個人に帰属されます。