

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 6 月 8 日現在

機関番号：17201

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2014～2016

課題番号：26870435

研究課題名(和文)植物と昆虫の形質多型に着目した生物における資源配分戦略の解明

研究課題名(英文)Clarification of resource allocation strategies in organisms with special reference to polymorphism in plants and insects

研究代表者

徳田 誠 (Tokuda, Makoto)

佐賀大学・農学部・准教授

研究者番号：60469848

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,000,000円

研究成果の概要(和文)：葉に形質二型(有毛型・無毛型)が見られるオオイヌタデと、それを利用する植食者群集に着目し、形質二型が維持されているメカニズムや適応的意義を明らかにする研究に取り組んだ。また、オオイヌタデの主要な植食者であり、翅多型が発見されたイチゴハムシについて、多型発現機構と適応的意義に関する研究にも取り組んだ。栽培実験により、単独条件下では有毛型よりも無毛型のオオイヌタデの方が有利であること、競争条件下では差がなくなり、さらにイチゴハムシの存在下では有毛型が有利になることが判明した。また、イチゴハムシの翅型は量的遺伝子により決定されていることや、分散形質と繁殖形質にトレードオフが存在することが示唆された。

研究成果の概要(英文)：I focused on dimorphism (hairy type and glabrous type) in leaf trichome production in *Persicaria lapathifolia* (Polygonaceae) and hind wing polymorphism in a leaf beetle *Galerucella grisescens*. I revealed that leaf trichomes of *P. lapathifolia* effectively act as a physical defence against *G. grisescens*. The ratio of glabrous to hairy types varied among sites and densities of associated herbivorous insects were different between the types. *Galerucella grisescens* (Coleoptera: Chrysomelidae) did not consume hairy type leaves both in the choice and no choice tests while *Chaetocnema granulosa* (Coleoptera: Chrysomelidae) did in the no choice test. Moreover, hairy type leaves negatively affected the development and reproduction of *G. grisescens*. These results indicate that effects of leaf trichomes in *P. lapathifolia* are different among herbivores and the trichome is effective to avoid the infestation by at least some leaf beetles.

研究分野：生態学

キーワード：形質多型 オオイヌタデ トリコーム イチゴハムシ 翅多型 資源配分戦略

## 1. 研究開始当初の背景

植物は、棘やトリコーム（微毛）などによる物理的防御、二次代謝産物による化学的防御、花外蜜腺などにより植食者の天敵を誘引する生物的防御など、様々な手段で昆虫による食害から身を守っている。こうした防御にはコストがかかることが知られており、防御を強化するほど、種子生産数は低下する (Strauss et al. 2002; Most et al. 2011)。したがって、植物にとっては、植食者の密度や被食圧に応じて、必要最小限の資源を防御へと投資し、残りの資源は自身の成長・繁殖に回すのがもっとも適応的な戦略であると考えられる。

近年の研究から、植物は周囲の個体が加害された情報を揮発性物質により受容して防御の態勢を整えることや、隣で生育する株が血縁かどうかを認識して、他植物との競争や、被食防御への投資配分を変化させるなど、これまで想定されていた以上に「動的」な生物であることが明らかになってきている (File et al. 2012; Babikova et al. 2013)。

こうした植物の動的な被食防御戦略の全貌と、それに対する植食性昆虫の適応戦略を解明することは、植物と植食者の共進化を論じる上で、進化生態学的にきわめて意義深い課題である。

申請者は、2011年10月に佐賀大学に着任して間もなく、佐賀市周辺のオオイヌタデにおいて、葉の形質に二型（有毛型・無毛型）が見られることを確認した。これまでの予備観察および予備調査により、有毛型・無毛型の発現は環境要因によるものではなく遺伝的に決定されること、有毛型の葉にはトリコームと呼ばれる微小毛が密生しているのに対し、無毛型にはトリコームが見られないこと、無毛型の葉には化学防御物質を蓄える腺点が存在するが、有毛型には存在しないことなどを確認した。したがって、有毛型は物理的防御型、無毛型は化学的防御型であることが示唆される。

また、野外においてオオイヌタデの主要な植食者であるイチゴハムシやクサイチゴトビハムシによる食害率を両型で比較した所、いずれも無毛型の方が食害率が高かった。そして、室内実験によりトリコームの存在がハムシ類による摂食を顕著に阻害することも確認した。さらに、イチゴハムシが高密度で生息する地点では、低密度で生息する地域に比べてトリコームの密度が高かったことから、有毛型は被食に応じてトリコームへの投資量を可塑的に変化させることができる可能性がある。

一方、これまでの調査で、イチゴハムシの成虫の後翅に多型（長翅型・短翅型・微翅型）が存在することを確認した（前翅 [ = 鞘翅 ] には多型は見られない）。翅は昆虫の移動分散に関連する最も重要な器官であり、飛行能力を欠く短翅型・微翅型は、分散能力が著しく低いと考えられる。一方、短翅型や微翅型

は翅形成に必要な資源を成長・繁殖に配分していることも予想される。

本研究では、こうした植物と植食者の形質多型に着目し、植物の動的な防御と植食者の適応の中でそれらが維持されるメカニズムや適応的意義を明らかにしたいという着想に至った。

## 2. 研究の目的

生物における被食・捕食防御戦略は、3つの段階に大別される。1つ目は天敵との遭遇を時空間的に避ける「回避」、2つ目は遭遇した際に被害を最小限にとどめる「抵抗性 resistance」、3つ目は被害を受けた後に損失分を補う「耐性 tolerance」である。

また、オオイヌタデを寄主とするイチゴハムシの分散多型に関しては、近年確認したばかりでその全貌は解明の途についたばかりであるが、翅の退化により移動分散能力への配分を削減した資源は、一般的には成長・繁殖に投資されると考えられる。このハムシは多化性（複数世代/年）である上、累代飼育が容易であり、すでに関東、北陸、九州など複数地域の個体群を飼育し、翅型比率の地理的変異や、遺伝様式に関する定量的な実験を始めている。予備的な調査の結果、イチゴハムシの分散多型で興味深い点は、長翅 (= 通常の翅)・短翅に加え、微翅型が確認されている点である。三者間の比較実験により、翅形成に必要な投資量を成長・繁殖能力に正確に換算することが可能になり、昆虫の進化における最大のイベントであり、昆虫の繁栄の源でもある翅の獲得プロセスに関して、興味深い成果があげられるものと考えた。

近年の研究から、生物の種間相互作用を通じた局所適応が、これまで想定されていたよりも短期間で生じることが明らかにされている (Agrawal et al. 2012)。オオイヌタデ、イチゴハムシとも、室内での栽培や飼育が容易であるため、種間関係や局所適応に着目しても実証研究が可能であり、大変興味深い研究対象であると考えた。

有毛型のみが分布する地域と、有毛型と無毛型が混在する地域、無毛型のみが分布する地域に生息するイチゴハムシは、有毛型に対してどの程度適応できているのだろうか？

地域における有毛型と無毛型の存在比率と、イチゴハムシの分散能力や翅型多型の出現頻度には、どのような関係が見られるだろうか？

といった問題について、周囲のタデ科植物の形質や密度を含めたオオイヌタデの生息環境や、クサイチゴトビハムシ、タデキボシホソガといった、イチゴハムシ以外のタデ科食性昆虫との関係も含め、包括的かつ先駆的な研究へと是非とも発展させていきたいと考えた。

### 3. 研究の方法

#### (1) オオイヌタデにおける毛型の遺伝様式と生態特性の解明

無毛型・有毛型の花穂に袋がけをすることにより自家受粉による次世代を得る。これらを栽培することにより、毛型の違いが遺伝的変異によるものか表現型可塑性かを明らかにする。また、無毛型・有毛型を同一条件で栽培し、成長速度と最終的な地上部と地下部のバイオマス(乾燥重量)、および、種子生産量を比較する。

#### (2) オオイヌタデの有毛型・無毛型間における化学的防御特性の比較

有毛型・無毛型の葉に含まれている化学的防御物質の指標として、総フェノール量と縮合タンニン量を測定し、比較する。

#### (3) オオイヌタデの有毛型・無毛型間における物理的防御特性の比較

予備調査から、佐賀市とその周辺部においては、イチゴハムシ、クサイチゴトビハムシ、タデキボシホソガの3種が主要な植食者であり、全食害の約75%を占めることが判明している。

これら主要な植食者を対象として、室内実験により無毛型・有毛型に対する選好性(=選択実験)および一方のみを与えた場合(=非選択実験)の摂食量や生存率、産卵数を調査し、物理的防御特性とその効果を検証する。

#### (4) オオイヌタデの有毛型・無毛型間における競争特性の比較

両型を異なる密度で混植し(=競争栽培条件)、成長速度と種子生産量を比較する。また、競争栽培条件にさらにイチゴハムシを導入した場合にどのような変化が見られるかを調査する。

#### (5) 有毛型と無毛型の適応度比較

有毛型と無毛型が異なる比率で存在する地域に、両型の鉢植えを設置[地域により土壌養分が異なる可能性を考慮し、直移植は実施しない]し、食害率や生存率、最終的なバイオマスや種子生産量を比較することにより、適応度を評価する。

#### (6) イチゴハムシにおける翅型多型の遺伝様式と成長・繁殖特性

交配実験により翅型の詳細な遺伝様式を解明する。また、短翅型と長翅型を同一条件下で飼育し、成虫までの発育期間や生存率、体サイズ、成虫寿命、生涯産卵数などを比較する。

一連の結果を踏まえ、後翅への投資が繁殖特性などにどのような影響を及ぼすかを明らかにする。

#### (7) 長翅・短翅・微翅型における移動分散能力の比較

移動分散能力の指標として長翅・短翅型の間で飛翔行動の頻度や歩行速度を比較し、を比較する。また、歩行速度に違いが見られた場合には両型間で脚の長さを比較する。

#### (8) オオイヌタデに対する適応性の地理的変異

日本各地において、イチゴハムシの野外個体群を採集し、翅型比率と利用寄主植物を調査する。

### 4. 研究成果

#### (1) オオイヌタデにおける毛型の遺伝様式と生態特性の解明

同一条件下での栽培実験の結果、無毛型・有毛型の次世代はほとんどの個体が親世代と同様の毛型を示したことから、毛型は遺伝的変異であることが明らかになった。また、両者を単独条件下で栽培した結果、有毛型よりも無毛型の方が成長速度やバイオマス、および、種子生産量が有意に多かった。

#### (2) オオイヌタデの有毛型・無毛型間における化学的防御特性の比較

無毛型よりも有毛型の方が総フェノール量と縮合タンニン量とも有意に多かったことから、有毛型はトリコームのみならず、化学的防御にもより多く投資していることが明らかになった。

#### (3) オオイヌタデの有毛型・無毛型間における物理的防御特性の比較

イチゴハムシとクサイチゴトビハムシを用いた選択・非選択実験の結果、前者はどちらでも無毛型のみを摂食し、後者は非選択実験では有意差が見られなかったが、選択実験では無毛型を選好した。また、タデキボシホソガは選択実験では両者の区別なく産卵したが、無毛型の方が幼虫の死亡率が有意に高かった。

これらの結果から、トリコームはハムシ類の摂食阻害に有効な物理的防御形質であることが明らかになった。

#### (4) オオイヌタデの有毛型・無毛型間における競争特性の比較

競争栽培条件で、両型を混植して栽培した結果、単独栽培とは対照的に、有毛型・無毛型間で有意な差は見られなかった。一方、イチゴハムシを導入すると有毛型の方が最終的なバイオマスが有意に大きくなった。したがって、両型が混生する場合、イチゴハムシが高い密度で存在すると有毛型の方が有利になると考えられた。

#### (5) 有毛型と無毛型の適応度比較

佐賀市内で、有毛型の密度が高い本庄地区において、有毛型高密度区、無毛型高密度区を設けて栽培実験を実施した結果、どちらの

処理でも有毛型の方がバイオマスが有意に大きくなった。また、本庄地区と、無毛型の密度が高い音無地区において、両地域由来の有毛型・無毛型個体を単独栽培条件で相互移植した結果、無毛型の方が有意に多く枝分かれし、枝分かれが多いほどバイオマスが高くなった。この実験では、枝分かれの影響がきわめて大きく、有毛型と無毛型の間での適応度の差を検出することが困難であったため、将来的には枝分かれ数を制御した上で検証する必要があるものの、有毛型高密度区、無毛型高密度区を設けて実施した本庄地区での実験結果からは負の頻度依存選択は確認されなかった。

(6) イチゴハムシにおける翅型多型の遺伝様式と成長・繁殖特性

交配実験の結果、短翅型と長翅型の次世代の翅型は両者の中間的な長さとなり、雌親の影響をより強くうけることが明らかになった。したがって、本種の翅型は量的遺伝子により決定されており、その一部は性染色体上に存在すると考えられた。

長翅型と短翅型の発育・増殖特性を比較した結果、幼虫期間には有意差が認められなかったが、幼虫の生存率や雌成虫の産卵数は短翅型の方が有意に高かった。したがって、短翅型は後翅や飛翔筋への投資の縮小により、繁殖特性により多く投資していることが示唆された。

(7) 長翅・短翅・微翅型における移動分散能力の比較

長翅型は、絶食および高密度を経験すると飛翔行動を示しやすいのに対し、短翅型は、飛翔行動を示さなかった。また、歩行速度は長翅型の方が速いことが判明した。両型間で付節長を比較した結果、長翅型の方が有意に長く、両型ともに付節長と歩行速度の間には有意な正の相関が認められた。したがって、長翅型は短翅型に比べ、飛翔だけでなく歩行分散能力も優れていると考えられた。

(8) オオイヌタデに対する適応性の地理的変異

北海道から沖縄までの調査の結果、短翅型は北陸地方を中心とした本州中北部で主として確認された。一方、今回の調査では、北海道や東北、中四国以西では長翅型のみが確認された。イチゴハムシは九州では季節によりギンギシやミゾソバ、オオイヌタデなどの異なる寄主植物を利用するのに対し、北陸地方などでは専らミゾソバ上で確認された。したがって、利用可能な寄主の違いといった要因が、北陸地方においては短翅型にとって有利に作用するのに対し、九州などでは長翅型に有利に作用している可能性が考えられる。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計 2件)

Shirahama S, Yamawo A, Tokuda, M. (2017) Dimorphism in the production of leaf trichomes in *Persicaria lapathifolia* (Polygonaceae) and their multiple defensive effects against herbivorous insects. *Arthropod-Plant Interactions* (印刷中) DOI: 10.1007/s11829-017-9520-x

徳田 誠 (2015) イチゴハムシの寄主特異性と翅多形. 昆虫と自然 50(12): 8-11.

〔学会発表〕(計 9件)

那須翔太・今坂正一・鈴木邦雄・保科英人・菅野紘男・須山知香・徳田 誠 (2017) イチゴハムシにおける翅多形の分布と遺伝様式および分散・繁殖形質間のトレード・オフ. 第 61 回日本応用動物昆虫学会大会

松田浩輝・白濱祥平・徳田 誠 (2017) オオイヌタデの防御形質二型はいかにして維持されているか. 第 61 回日本応用動物昆虫学会大会

松田浩輝・白濱祥平・徳田 誠 (2016) オオイヌタデの被食防御形質二型は環境不均一性で維持されているか(予報). 日本昆虫学会九州支部第 64 回大会・日本鱗翅学会九州支部大会合同大会

岡本宇宙・白濱祥平・徳田 誠 (2015) イチゴハムシの特定外来生物オオフサモ上での大発生とミズキンバイの摂食. 日本昆虫学会九州支部第 63 回大会・日本鱗翅学会九州支部大会合同大会

岡本宇宙・宮内博至・白濱祥平・那須翔太・徳田 誠 (2015) イチゴハムシによる特定外来生物オオフサモの摂食およびオオフサモ上での発育増殖特性. 日本昆虫学会第 75 回大会

那須翔太・今坂正一・鈴木邦雄・徳田 誠 (2015) イチゴハムシにおける分散能力と繁殖能力のトレードオフ. 日本昆虫学会第 75 回大会

白濱祥平・山尾 僚・徳田 誠 (2015) オオイヌタデの無毛・有毛型におけるタデキボシホソガの産卵選好性. 日本昆虫学会第 75 回大会

那須翔太・今坂正一・鈴木邦雄・保科英人・菅野紘男・須山知香・徳田 誠 (2014) イチゴハムシの翅多形の地理的分布と遺伝様式. 日本昆虫学会九州支部第 62 回大会・日本鱗翅学会九州支部大会合同大会

白濱祥平・山尾 僚・**徳田 誠** (2014) オ  
オイヌタデのトリコームのハムシ類に対  
する防御効果．日本昆虫学会第74回大会

〔図書〕(計 0件)  
該当なし

〔産業財産権〕  
出願状況(計 0件)  
該当なし

取得状況(計 0件)  
該当なし

〔その他〕  
ホームページ等  
<http://systeco.ag.saga-u.ac.jp/Home.html>  
l/Home.html

## 6．研究組織

### (1)研究代表者

徳田 誠 (TOKUDA, Makoto)  
佐賀大学・農学部・准教授  
研究者番号：60469848