

令和 2 年 6 月 29 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2016～2019

課題番号：16H04842

研究課題名(和文) 植物と昆虫の相互作用における進化 生態ダイナミクス

研究課題名(英文) Eco-evolutionary dynamics in plant-insect interactions

研究代表者

大串 隆之(Ohgushi, Takayuki)

京都大学・生態学研究センター・名誉教授

研究者番号：10203746

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,300,000円

研究成果の概要(和文)：セイタカアワダチソウの成長の季節動態は日米両国の個体群間で大きく異なった。各圃場では「南方個体群」の植物サイズは「北方個体群」に比べて有意に大きかったが、生育環境にも影響されていた。この結果は、帰化植物の形質は遺伝および侵入環境の相互作用が重要であることを示唆している。植食性昆虫の群集構成も日米間で大きく異なっていた。日本ではアブラムシとグンバイが全個体数の90%以上を占めていたが、アメリカでは30%以下であった。また、アメリカの圃場で優占していたゴール昆虫は、日本では確認されなかった。これは、セイタカアワダチソウの侵入後、昆虫との種間関係と群集構成が大きく変わったことを示すものである。

研究成果の学術的意義や社会的意義

帰化植物の形質と生物間相互作用の研究は世界中で行われているが、原産地との詳細な比較はまだない。本研究から、植物の形質は遺伝的に決まっているが侵入先の生育環境も重要であること、植食者との相互作用は侵入後に大きく変わりうるということがわかった。この事実から、植食者群集の激変が植物と昆虫の共進化に大きな影響を与える可能性が示唆された。

また、侵入後の植物形質の遺伝的な維持と生物間相互作用の変化による植物の防衛形質へのフィードバックは、帰化植物に対する被食圧を通しての形質進化が生息地の保全を考える上での新たな課題となることを明確にした。本研究の成果は、このように学術的および社会的に大きな意義をもっている。

研究成果の概要(英文)：Seasonal growth pattern of tall goldenrod significantly differed among original populations in Japan and the USA. In each experimental garden, plant size of southern populations was significantly larger than northern populations, which was altered by local environment. It suggests that interaction between genetic and abiotic factors is important in determining the plant growth pattern.

Community structure of herbivorous insects largely differed between Japan and the USA gardens. In Japan aphids and lacebugs were more than 90% of overall insect abundance on goldenrod plants, but they were less than 30% in the USA gardens. Although gall-making insects were dominant in the USA gardens, they were not observed in Japanese gardens. It implies that insect-goldenrod interactions and associated insect community have been greatly altered since introduction of tall goldenrod from the USA 100 years ago.

研究分野：生態学

キーワード：侵入生物 生物群集 形質進化 野外操作実験

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

生物群集は、様々なタイプの生物間相互作用で組織された「生態系ネットワーク」である。一方、個々の生物種の形質は生物群集の中で多様な種からの淘汰圧による進化の産物なので、進化の観点なくしては生態系ネットワークを理解できない。生物群集を特徴づける生物多様性の成立・維持機構を解明するには、生物の適応進化と生態系ネットワークをつなぐ分野横断的な研究アプローチ「生態進化ダイナミクス」を確立することが急務である。しかし、生態学に代表されるマクロ生物学は、進化と生物群集や生態系を結ぶという発想が欠如している。特に帰化植物は、侵入先で相互作用する生物種が原産地とは大きく異なり、これが淘汰圧を介して新たな進化の引き金になる。このため、生態進化ダイナミクスの研究には最も適している。それにも関わらず、帰化植物の研究のほとんどは保全を目的としており、生態進化ダイナミクスの解明を目指したものは皆無である。

2. 研究の目的

本研究の目的は、「生物進化によって創出された適応形質が群集と生態系という高次の生物学的特徴を生み出し、それが生物進化にフィードバックする」という観点に基づいて、相互移植実験と遺伝解析を組み合わせた新たな研究アプローチを推進することである。このため、100年前にアメリカから日本に侵入したセイタカアワダチソウ（以下、アワダチソウと略）とそれを利用する昆虫の相互作用系を対象にして、「植物の適応形質が生態系のネットワークと機能を生み出し、それが生物進化にフィードバックする」機構の解明を目指す。

3. 研究の方法

本研究では原産地の米国と日本の複数の実験圃場でアワダチソウの相互移植実験を行う。

(1)「適応進化から生物群集および生態系へ」という生物過程に着目し、植物の遺伝子型と表現型可塑性が、生態系ネットワークの構造と分解過程を通して生態系の物質生産に果たす役割を解明する。生態系ネットワークに対する遺伝子型の影響を調べるために、実験圃場にポット植えの日米各遺伝子型の株を設置し、季節を通してそれを利用する節足動物(主に昆虫)の種類と個体数を調べる。共分散構造モデリングにより節足動物群集の構造を解析する。さらに、日本のアワダチソウを用いて落葉分解における遺伝子型と誘導反応の役割を評価する。野外温室の中でアワダチソウを育成し、アブラムシあるいはゲンバイによる食害を与える。自然落葉を待って回収し、個体ごとにリターバックに一定量の落葉を入れて土壌表面に設置する。土壌はポット栽培に用いたものを使用する。事前に落葉の質量と炭素・窒素およびフェノールの含有量を測定しておき、一定期間ごとに落葉を回収し、残存する落葉の質量と炭素・窒素の含有量を測定する。これらの変化から落葉の分解速度を算出する。これによって、落葉分解を通じた物質生産および植物個体の質に対するアワダチソウの遺伝子型と被食の効果を評価する。

(2)「生物群集から適応進化」の生物過程を解明する。アワダチソウを利用しているアブラムシとゲンバイは、1990年と2000年に米国から日本に侵入し、今や広い地域で優占種になっている。このため、日本のアワダチソウでは、少数の植食者との間で軍拡競走型の共進化が生じている可能性が高い。この共進化過程を検証するために、構成種に対する淘汰圧としての植食者の群集構造に注目する。まず、アブラムシとゲンバイが定着後に経過した時間が異なる複数の地域で生態系ネットワーク構造を比較する。次に、実験圃場にア

ワダチソウを移植し、昆虫群集を比較する。形質進化については、日米のアワダチソウの防衛形質の比較を行う。このため、アワダチソウの抵抗性の強さと遺伝変異を明らかにする。野外温室内で日米各遺伝子型にアブラムシとグンバイを接種し、ピーク時での密度を抵抗性の指標とする。各遺伝子型の抵抗性を比較することで、日本侵入後の防衛レベルの変化を推定する。昆虫群集メンバーの適応度に対する生態系ネットワークの効果を調べるために、実験圃場を用いた野外操作実験を行う。異なる組み合わせの植食性昆虫（人為的群集）を選び、一定期間に食害を与えてから昆虫を除去する。その後グンバイを接種し、個体群増加率を算出することで、群集構造の違いがグンバイの適応度に与える効果を調べる。これにより、植食者群集が植食性昆虫の形質進化に果たす役割を推定する。

4. 研究成果

- (1) アワダチソウの成長が、日米両国間および地域間で大きく異なることがわかった。日本の圃場では日本産のアワダチソウの方が米国産よりも植物サイズと葉数がいずれも3倍以上であった。さらに、植物の成長期間は滋賀と佐賀では8月中旬には完了したが、北海道では9月以降まで続いた。成長の季節動態については滋賀・佐賀・フロリダ由来

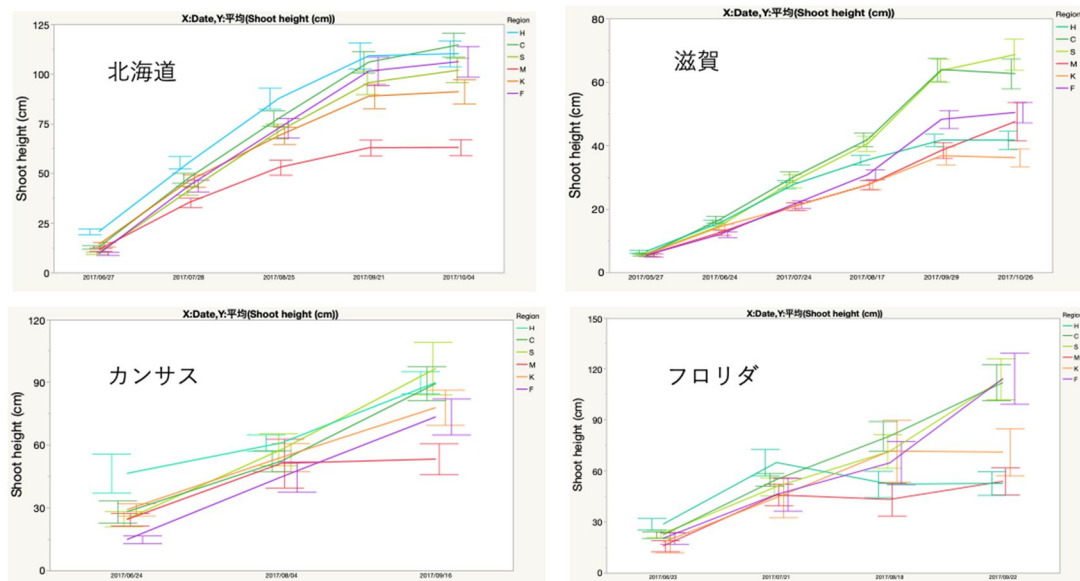


図1. アワダチソウの成長の季節変化
緑系と赤系の実線は日本と米国の個体群を示す

の「南方個体群」のサイズは、北海道・ミネソタ・カンサス由来の「北方個体群」よりも有意に大きく、また葉数も有意に多かった（図1）。一方、北海道では北海道由来のアワダチソウは南方個体群と同様に良い成長を示した。各圃場での開花時期を個体群間で比較したところ、概ね原産地の開花時期と一致した。これは開花フェノロジーが遺伝的に決まっていることを示している。

- (2) アワダチソウを利用する昆虫を特定するために、各実験圃場でアワダチソウ上の昆虫の種類と個体数を調べた。その結果、45種類の植食性昆虫と30種類の捕食者が確認された。日本の圃場で最も個体数が多かった植食性昆虫はアワダチソウグンバイで、セイタカアワダチソウヒゲナガアブラムシがそれに続いた。植食性昆虫の総個体数の90%以上がこの両種で占められていた。しかし、北海道ではグンバイは見られなかった（図2）。

- (3) 植食者および捕食者の多様性と密度は、日米両国間で大きく異なっていた（図2）。植食性昆虫の密度は日本では米国に比べて10倍以上も高かった。これに対して、米国の圃場では植食性昆虫の種多様度は日本に比べて高かった。また、米国（特にカンサス）ではゴール形成昆虫（タマバエ）の割合が最も高かったが、日本では確認できなかった。一方、捕食者については、日米ともにクモ、テントウムシ、クサカゲロウの割合が高かった。

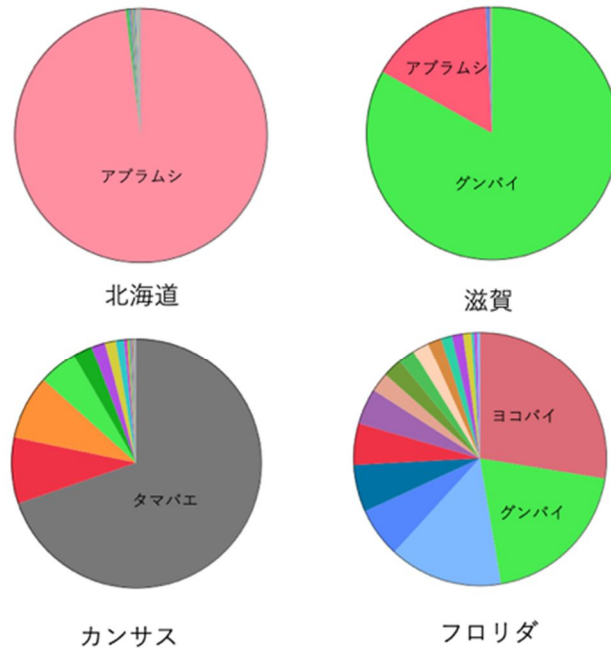


図2. 植食者群集の種構成

- (4) セイタカヒゲナガアブラムシの出現パターンと密度は圃場間で異なった。佐賀と滋賀では密度のピークは6月上旬であったのに対し、北海道では秋にピークを迎

えた。さらに、北海道では他に比べて密度は10倍以上も高かった。それに加えて、北海道では季節動態の年次間の違いも見られた。アブラムシのピークは、2017年は秋であったが、2018年は2ヶ月も早くなった。一方、アメリカの圃場では日本に比べてアブラムシの密度が有意に低かった。

- (5) アワダチソウグンバイは滋賀では高い密度であったが、北海道では全く見られなかった（図2）。滋賀では9月上旬にかけて密度のピークが見られ、その後10月上旬にかけて同程度の密度で推移した。グンバイの食害を受けた葉の割合は、滋賀では6月から7月下旬にかけて急激に増加し80%に達した。植食者、特にグンバイによる食害率が高くなると植物の枯死が見られ、グンバイによる食害はアワダチソウの生育時の重要な死亡要因であることが示唆された。他の葉食者の食害は、滋賀では12%程度だったが、北海道では40%に達した。
- (6) 構造方程式モデリングを用いて、優占種であるアブラムシの昆虫群集への波及効果とその経路、群集への波及効果によるアワダチソウの繁殖が受ける影響とその経路を量的に推定した。その結果、アブラムシの食害は繁殖時期の二次成長を促し、花数を増やすことで間接的に種子数を増加させることがわかった。
- (7) アワダチソウの抵抗性形質間の遺伝様式を調べるために、複数の植食者に対するアワダチソウの抵抗性形質についてGマトリックスを推定した。その結果、抵抗性形質間で遺伝的トレードオフがあること、さらに侵入過程においてGマトリックスの進化的な不変性および植食性昆虫の群集構造による改変が示唆された。
- (8) 野外温室を用いてアブラムシとグンバイを接種し、アワダチソウの地上部と地下部の成長、各器官の現存量と質、二次代謝物質を計測した。グンバイ接種では、地上部および地下部のバイオマスが低下した。さらに、窒素が増加しフェノールが低下した。これに対して、アブラムシ接種では誘導反応は見られなかった。この事実から、昆虫

の食害がその後の植物の感受性に影響すること、この誘導反応は昆虫の種によって異なることが示唆された。

- (9) アワダチソウの遺伝的変異と自己認識が繁殖様式に与える影響を検証する実験を行った。北海道、滋賀、佐賀の8遺伝子型を使用し、単独・同系・異系の3処理を行った。地上部バイオマス、開花、地下茎の数と長さを計測した。地上部バイオマスには、処理の効果は有意ではなかったが、地下茎の数と長さには、南北の個体群と育成処理の間の交互作用が有意であった。北方個体群では同系処理で地下茎生産が促進され、南方個体群では同系処理で地下茎生産が抑制された。花については、北方個体群が早く開花し、花数は同系と単独に差がなく、異系処理で減少した。これらの結果は、アワダチソウの遺伝的変異と自己認識によって地下茎と花の生産に関して促進や制限が生じることを示唆している。

(10) 成果の位置付けと今後の展望

日米の圃場を使った移植実験の結果、(a)アワダチソウの形質の決定要因、(b)昆虫群集構造の日米間での違い、(c)優占昆虫による群集構造に対する影響、(d)優占昆虫の食害に対するアワダチソウの誘導反応の種特異性、(e)抵抗性形質間での遺伝的トレードオフ、(f)アワダチソウの遺伝的変異と自己認識の関係などについて、数々の重要な知見が得られた。これらの結果は、今後の「生態進化ダイナミクス」研究を大きく発展させる可能性を秘めている。特に、植物の防衛形質の進化とそれを通じた生物群集への影響、逆にそのフィードバックとしての植物の形質進化の可能性が示されたことは特筆に値する。また、本研究で用いた野外圃場や野外温室での移植実験と操作実験、遺伝構造や生態系機能の解析が、植物と植食者のシステムを対象とした生態進化ダイナミクス研究のアプローチとして極めて有効であることを示している。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計10件（うち査読付論文 10件 / うち国際共著 3件 / うちオープンアクセス 3件）

1. 著者名 Ida, T.Y., Takanashi, K., Tamura, M., Ozawa, R., Nakashima, Y. & Ohgushi, T.	4. 巻 8
2. 論文標題 Defensive chemicals of neighboring plants limit visits of herbivorous insects: associational resistance within a plant population.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Ecology and Evolution	6. 最初と最後の頁 12981-12990
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) doi.org/10.1002/ece3.4750	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 Sakata, Y., Craig, T., Itami, J., Ikemoto, M., Utsumi, S. & Ohgushi, T	4. 巻 32
2. 論文標題 Evolutionary and environmental effects on the geographical adaptation of herbivory resistance in native and introduced <i>Solidago altissima</i> populations.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Evolutionary Ecology	6. 最初と最後の頁 547-559
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) doi.org/10.1007/s10682-018-9954-3	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 該当する
1. 著者名 Tsuji, K. & Ohgushi, T.	4. 巻 8
2. 論文標題 Florivory indirectly decreases the plant reproductive output through changes in pollinator attraction.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Ecology and Evolution	6. 最初と最後の頁 2993-3001
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) doi: 10.1002/ece3.3921	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 Chen I-Ching, Hsieh Chih-hao, Kondoh Michio, Lin Hsing-Juh, Miki Takeshi, Nakamura Masahiro, Ohgushi Takayuki, Urabe Jotaro, Yoshida Takehito	4. 巻 32
2. 論文標題 Filling the gaps in ecological studies of socioecological systems	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Ecological Research	6. 最初と最後の頁 873-885
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s11284-017-1521-9	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 該当する

1. 著者名 Sakata Yuzu, Craig Timothy P., Itami Joanne K., Yamasaki Michimasa, Ohgushi Takayuki	4. 巻 98
2. 論文標題 Parallel environmental factors drive variation in insect density and plant resistance in the native and invaded ranges	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Ecology	6. 最初と最後の頁 2873-2884
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/ecy.1978	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 該当する

1. 著者名 Hashimoto, K., Ohgushi, T.	4. 巻 59
2. 論文標題 How do two specialist butterflies determine growth and biomass of a shared host plant?	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Population Ecology	6. 最初と最後の頁 17-27
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10144-016-0568-8	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 Ikemoto, M., Ida, T., Utsumi, S., Ohgushi, T.	4. 巻 42
2. 論文標題 Community-wide impacts of early season herbivory on flower visitors on tall goldenrod	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Ecological Entomology	6. 最初と最後の頁 164-172
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/een.12372	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 Ando, Y., Utsumi, S., Ohgushi, T.	4. 巻 31
2. 論文標題 Aphid as a network creator for the plant-associated arthropod community and its consequence for plant reproductive success	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Functional Ecology	6. 最初と最後の頁 632-641
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1365-2435.12780	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 Sakata, Y., Yamasaki, M., Ohgushi, T.	4. 巻 19
2. 論文標題 Urban landscapes and forest vegetation regulate the range expansion of an exotic lace bug <i>Corythucha marmorata</i> (Hemiptera: Tingidae)	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Entomological Science	6. 最初と最後の頁 315-318
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/ens.12197	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 Ohgushi, T.	4. 巻 14
2. 論文標題 Eco-evolutionary dynamics of plant-herbivore communities: incorporating plant phenotypic plasticity	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Current Opinion in Insect Science	6. 最初と最後の頁 40-45
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cois.2016.01.006	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9件 (うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件)

1. 発表者名 Katayama, N., Ohgushi, T., et al.
2. 発表標題 How do anti-herbivore traits in an alien plant affect litter decomposition process?
3. 学会等名 第66回日本生態学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 片山昇、大串隆之ら
2. 発表標題 帰化地における植物形質の変遷が枯葉の分解過程に及ぼす影響
3. 学会等名 第34回個体群生態学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Shunsuke Utsumi
2. 発表標題 Evolving plant-insect-microbe interactions in a changing world.
3. 学会等名 The 6th Taiwan-Japan Ecology Workshop
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 片山 昇, 内海 俊介, 安東 義乃, 徳田 誠, 安達 修平, Dixon, Kevin, Craig Timothy, 大串隆之
2. 発表標題 日本とアメリカのセイタカアワダチソウにおける 個体群ベースの形質比較
3. 学会等名 日本生態学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Sakata, Y., Craig, T., Ikemoto, M., Ohgushi, T.
2. 発表標題 Understanding environmental and genetic factors involved in the plant-insect invasion: An approach from multiple reciprocal transplant experiment
3. 学会等名 第32回個体群生態学会大会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 田村 桃歌, 井田 崇, 大串 隆之
2. 発表標題 植食者に与える影響は植物密度によって変わる:植物の連合防衛効果はいつも有効か?
3. 学会等名 第64回日本生態学会大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 山方 政紀, 大串 隆之
2. 発表標題 葉巻の形が節足動物群集に果たす役割
3. 学会等名 第64回日本生態学会大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 平野 滋章, 大串 隆之
2. 発表標題 捕食者は植物を介して植食者群集に影響を与えるか?
3. 学会等名 第64回日本生態学会大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Utsumi, S., Onodera, H., Yasugi, M., Nagano, A.J.
2. 発表標題 Eco-evolutionary feedback in the wild insect community.
3. 学会等名 第64回日本生態学会大会
4. 発表年 2017年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 Ohgushi Takayuki, Wurst Susanne, Johnson Scott	4. 発行年 2018年
2. 出版社 Springer Nature	5. 総ページ数 370
3. 書名 Aboveground and Belowground Community Ecology	

〔産業財産権〕

〔その他〕

京大大学生態学研究センター 大串研究室
<http://www.ecology.kyoto-u.ac.jp/~ohgushi/index.html>

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
研究 分 担 者	内海 俊介 (Utusumi Shunsuke) (10642019)	北海道大学・北方生物圏フィールド科学センター・准教授 (10101)	