

令和 2 年 5 月 25 日現在

機関番号：10101

研究種目：若手研究(A)

研究期間：2016～2019

課題番号：16H06179

研究課題名(和文) 景観群集ゲノミクス・アプローチによる群集生態 - 進化動態の統合的解明

研究課題名(英文) A landscape community genomics approach for eco-evolutionary feedback in the field

研究代表者

内海 俊介 (UTSUMI, Shunsuke)

北海道大学・北方生物圏フィールド科学センター・准教授

研究者番号：10642019

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 18,900,000円

研究成果の概要(和文)：野外生態系において種内の遺伝変異－多種系群集－景観の3つの連関を明らかにした。まず、生物の迅速な進化の実態を詳細に明らかにした。植食性昆虫のゲノミクスによって餌摂食におけるスペシャリスト行動の個体変異に関連する一塩基多型のリアルタイム・モニタリングを野外で行った。局所～地域スケールで1年という短時間で生じる迅速な進化を複数年にわたって観測に成功し、駆動因子も検出した。遺伝子流動や遺伝的浮動、河川景観を考慮した上でこの進化の空間的変異も明らかにした。また、樹木と窒素固定細菌のゲノミクスによって、敵対的・共生的という異なる相互作用において、遺伝変異と環境要因の野外での相対的重要性の定量に成功した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

生物進化が群集の動態と同じ時間スケールで生じ、両者の動態が密接に影響しあうことが野外生態系においても少しずつ報告されつつある。その現象は、人新世の生物多様性保全や生態系管理においてもこれから鍵となると考えられる。しかし、その群集生態 - 進化動態のパターンは複雑であることが想定される。なぜなら、局所集団の種組成や遺伝変異に加えて、地域のメタ群集構造や遺伝子流動、そして地形や物理環境という景観要素との相互作用によって空間的に大きく変容すると予測されるからだ。そして、その変容の実態の理解は全く進んでいない。本研究は、景観群集ゲノミクス・アプローチを新たにたちあげ、世界に先駆けてそれらの実態に迫った。

研究成果の概要(英文)：Under natural environments, we illustrated linkages among genetic variation within species, multi-species community structure, and landscapes. First, we revealed the details of single rapid evolution of living organisms in the field. We performed real-time field-monitoring of single nucleotide polymorphisms, which were associated with individual variation in feeding behavior (i.e., specialist/generalist) of an herbivorous insect. For this trait, we successfully observed the nature of rapid evolution that occurs in a short time of one year from local to regional scales in several years. We also detected the driving selective force. The spatial variation in this evolution was also clarified, taking into account gene flow, genetic drift, and river landscape. Moreover, by using genomics of trees and nitrogen-fixing bacteria, the relative importance of genetic variation and environmental factors in different modes of interactions (antagonistic/mutualistic) was quantified in the wild.

研究分野：進化生態学

キーワード：群集 生態－進化フィードバック ゲノミクス 自然選択 共生 生物多様性 メタバーコーディング

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

生態学・進化学の分野で、生物の迅速な進化について研究発展が目覚ましい。迅速な進化とは、個体数変動のような生態学的時間スケールと同じ時間スケールで生じる進化(遺伝子頻度が変わることを指す。迅速な進化や関連する種内の遺伝的変異は、集団の形質に影響するだけでなく、周囲の生物・非生物要素との相互作用を通して生物群集の動態(個体群増加率・種組成)や生態系の機能(生産性・分解速度)に大きな影響を与える(Schoener 2011; Hendry 2017)。そしてそれは進化の動態に再び作用するため、生態進化フィードバックと呼ばれる。しかし、その生態 - 進化フィードバックの野外での実態の理解はまだ進んでいない。なぜなら、それぞれの動態のパターンが、局所集団の種組成や遺伝変異に加えて、地域のメタ群集構造や遺伝子流動、そして地形や物理環境という景観要素との相互作用によって空間的に大きく変容し複雑になると予測されるためである。具体的には以下の課題が挙げられる: (A) 選択の強さと選択への応答を決める局所集団の構造(群集の種組成、適応形質の遺伝変異)、(B) 局所集団の構造と動態を大きく左右する地域集団の構造と移動分散(メタ群集、遺伝子流動)、(C) 局所集団の構造と移動分散の両者に強く影響する地形条件と物理環境(景観要素)。これまでこの分野の主流であったアプローチは、分化した遺伝集団の効果を共通圃場や閉鎖実験系で検討するもので、A~C は考慮されていない。野外生態系で A~C の階層間相互作用を解明するには、景観群集ゲノミクスというアプローチが有効である可能性がある(Hand et al. 2015)。これは、物理環境と遺伝変異の関係に着目する景観遺伝学と、遺伝変異の生物間相互作用への影響に着目する群集遺伝学という乖離した二つの分野を統合する。複数種の中立・適応遺伝子群の空間的な変異が生物・非生物環境によって形作られる機構について、ゲノミクスを活用しつつ明らかにする狙いがある。しかし実践例はまだ無い。それに対し私たちは、景観群集ゲノミクスの実践に最適な野外モデル系となる可能性の高い系を見出しつつある。それはヤナギ類とハンノキ類が優占する河畔林群集である。ヤナギ類では昆虫群集とハムシの摂食嗜好形質の迅速な進化との間にフィードバックがある(Utsumi 2015)。ハンノキ類では、ハンノキおよび根粒バクテリア(フランキア; 共生細菌)に遺伝変異が野外で存在することが分かりつつあり、相利共生における共進化動態について洞察が得られる可能性が高い。これらの系を用いることによって、「ゲノム × 群集特性 × 景観要素」という相互作用を詳細に解明できると着想した。

2. 研究の目的

本研究の目的は、群集と進化のフィードバックの野外モデル系を用いて、複数種のゲノミクスと群集解析・景観解析を統合した景観群集ゲノミクスアプローチを実践し、生物多様性の理解の鍵となる群集生態 - 進化動態の空間モザイクを解き明かすことである。そのために、以下の目的で研究を行う。(1) 河畔林の群集基盤種のゲノミクス: ヤナギリハムシ、ケヤマハンノキ、フランキアという群集と進化動態を結ぶ基盤となる3タイプの構成種のゲノム解析を進める。それによって、野外の局所~地域スケールにおける、遺伝的変異の実態と適応進化の空間構造を解明する。(2) 群集生態 - 進化動態の景観スケールでの空間モザイクの解明: 局所パッチごとの適応進化・遺伝的浮動の相対的貢献度を明らかにする。適応形質マーカーのリアルタイム・モニタリングも並行させ、局所~地域スケールでの群集と進化の動態の時空間構造を解明する。景観要素データと群集データを景観スケールで集積し、遺伝子流動が生態 - 進化動態に与える影響を明らかにする。(3) 敵対的相互作用と共生的相互作用という異なる相互作用において、遺伝的変異と環境要因の野外での相対的重要性を解明する。具体的な研究課題は、1: リファレンスゲノム配列情報の構築と SNP および SSR マーカーの新規開発、2: フィールドにおける遺伝変異 - 群集 - 景観の連関 I、3: フィールドにおける遺伝変異 - 群集 - 景観の連関 II。この3課題は上の(1) - (3)に1対1で対応したのではなく入れ子になっている。以降は、課題ごとに記述する。

3. 研究の方法

(1) リファレンスゲノム配列情報の構築と SNP および SSR マーカーの新規開発

ショットガン・シーケンスを用いてヤナギリハムシの全ゲノムを対象に配列情報を得た。ペアエンドとメイトペアを組み合わせ、de novo アセンブリを行った。アセンブリしたドラフトゲノム配列を使い、QDD により SSR マーカー(単純反復配列マーカー)を新規に開発した。また、取得済みのハムシの RAD シーケンスデータについてドラフトゲノム配列を用いて再解析し、ゲノムワイド関連解析によって適応形質に関連する SNP マーカー(一塩基多型マーカー)を開発した。

(2) フィールドにおける遺伝変異 - 群集 - 景観の連関 I

石狩川流域におけるハムシの迅速進化

ヤナギリハムシ(*Plagiodera versicolora* 以下ハムシ)は、アジア、ヨーロッパ、北アフリカに広く分布している。幼虫と成虫は、ヤナギ科植物の葉を摂食する。ハムシは、多化性のライフサイクルをもつ。約4世代が春から秋にかけて連続して出現する。オノエヤナギ(*Salix sachalinensis* 以下ヤナギ)は北海道で最も一般的なヤナギ種の1つである。ヤナギ類の特性として、いくつかの植食性昆虫による食害を受けたのち、新しい新葉の再生産を行うという補償成長反応がある。新しい葉は、より多くの窒素と水分を含み、より多くの防御物質(フェノール類とタンニン)を含む。

北海道の石狩川水系において、上流から下流まで15か所の調査地を設定した。各サイトは隣接サイトから約15km以上離れており、総延長距離はおおよそ300kmになる。周囲の環境は氾濫原タイプから森林タイプの植生まで変化する。ハムシの遺伝情報を得るため、2年間6月から9月まで、毎月ランダムに各サイトのハムシを収集し、ゲノムDNAを抽出した。ハムシの摂食特性(新葉スペシャリスト/葉齢ジェネラリスト)の進化ダイナミクスを調査するために、カスタム TaqMan SNP アッセイを使用して SNP のジェ

ノタイピングを行った。アッセイの一つは適応形質の SNP マーカー (以下、適応 SNP) で、もう一つは中立 SNP マーカーである。適応 SNP マーカーは、ハムシの摂食行動 (つまり、新葉へのスペシャライゼーション) に関連する。しかし、形態 (たとえば、相対的な脚/翅/下顎のサイズ) および性別とは独立である。適応 SNP の対立遺伝子頻度のダイナミクスが自然選択によるものかどうかを検証するために、研究 (1) で新規開発した 10 個の SSR マーカーも使用し、遺伝的に中立な領域のダイナミクスを特定した。マルチプレックス PCR を行い、10 ペアの SSR プライマーを使用して実施した。適応 SNP 対立遺伝子頻度の時間的変化に対する自然選択と確率的要因の相対的寄与を推定するため、 F_{ST} 値の比較アプローチを適用した。適応 SNP と 11 個の中立座位のそれぞれについて、調査地の時間集団間の遺伝的差異として F_{ST} を求めた。適応 SNP の時間動態に対する進化要因 (方向性/安定化選択および遺伝的浮動) の寄与は、中立遺伝子座それぞれに対する適応 SNP の F_{ST} の比によって調べることができる。 \log_{10} (適応 F_{ST} /中立 F_{ST}) のスコアが、ゼロから有意に離れているとき自然選択が貢献していることを示す。

ハムシの迅速進化を駆動する選択圧を野外で検出する

ハムシの進化の原動力を野外で検出するために、同調査地点においてヤナギの表現形質の測定とヤナギ上に生息する多様な植食者群集について調査した。調査地それぞれで 8 個体のヤナギをランダムに選択し、新葉生産の季節変動、補償成長の有無、枝生産量を記録した。次に葉の食害率を記録した。ヤナギ上の節足動物を採集し、群集構造を調べた。これらのデータと、適応 SNP における対立遺伝子頻度のダイナミクスの因果関係を調べるために、非線形力学系において時系列間の因果関係を推定する Convergent Cross Mapping (CCM) 解析を行った。さらに、ハムシの進化と植食性昆虫群集の関係を調べるため、適応 SNP 頻度と昆虫群集の非類似性の間の関係性を分析した。

遺伝子流動・景観・自然選択の関係

得られた中立マーカーを用いて (SSR+SNP)、ハムシの個体群間での移動分散を推定した。推定には BayesAss を使用する。また、有効集団サイズの推定を NeEstimator v2 で行った。それらをもとにネットワークを描き、遺伝子流動を視覚化した。景観要素として河川における上流・中流・下流の位置情報のほか、ALOS (衛星だいち) の画像解析を行い、NDVI などの指標を算出した。

(3) フィールドにおける遺伝変異 群集 景観の連関 II

ケヤマハンノキ林の遺伝的変異と節足動物群集の構造

ケヤマハンノキ (*Alnus hirsuta*, 以下ハンノキ) は、落葉広葉樹のパイオニア種である。日本、中国東北部、韓国、ロシアの温帯水辺林に広く分布する。北海道北部にある北海道大学の雨龍研究林とその周辺に調査地を設けた。ハンノキの遺伝的変異を特徴づけるために、ゲノムワイドなデータベースを開発した。これらのサイト全体で 276 のハンノキから葉を収集し、ゲノム DNA を抽出した。HiSeq システムを使用して ddRADseq を実施した。これらのハンノキ個体のうち、12 の調査サイトの 85 本のハンノキをランダムに選択した。そして、節足動物群集を調査するために、各樹冠から節足動物を収集した。また、節足動物の群集構造における空間的・時間的自己相関を考慮するために、サイト間の空間距離および時間距離を計算した。空間距離は、各ハンノキの緯度と経度に基づいて計算した。時間距離としては、各サイトでのハンノキ個体の調査日を使用し、調査日の差の日数を用いた。

ハンノキの葉の形質を測定するために、各個体からランダムに葉を収集した。湿重量、葉面積、乾燥重量、含水量を測定し、比葉面積 (SLA) や単位面積あたり葉重量 (LMA) も算出した。葉の総炭素および窒素濃度を分析し、炭素-窒素 (C:N) 比を計算した。調査木の周囲植生の群集構造も評価した。周囲植生は、節足動物にとって生息環境フィルターとして機能し、節足動物の供給源として作用する可能性が高いため、局所環境条件をよく表す。系統関係も考慮し、系統的群集距離を求めた。さらに、景観構造との関連性を考慮するために、河川ネットワーク (河道経路に沿った距離) も考慮した。河道経路を通る空間距離は、ArcGIS ネットワーク分析によって求めた。

ケヤマハンノキの共生細菌の遺伝的多様性

ハンノキは、窒素固定放線菌フランキア (*Frankia* sp) との共生関係を形成するアクチノリザル植物である。フランキアは大気中窒素をアンモニアに変換する能力があり、土壌中とアクチノリザル植物の根の根粒中に存在する。北大雨龍研究林において、合計 213 個体のハンノキ幼樹の根から 1 つの根粒を収集した。収集した根粒塊からフランキア DNA を抽出した。nifD-K 遺伝子間スペーサー領域に着目し、フランキア固有のプライマーペアを用いて PCR を行って塩基配列を解析した。201 個の配列を用いた系統樹は、MEGA によって最尤推定で構築した。また、系統樹には、データベースに存在する他のアクチノリザル植物種から得られた同領域の配列データも組み入れた。さらに、この調査域における、フランキアのハプロタイプ構成とハプロタイプ多様性の空間構造を解析した。

ケヤマハンノキの共生細菌メタバーコーディング: 群集構造と共生フィルタリング

で使用したハンノキの成木のうち 78 個体の根から複数の根粒塊を採取した。あわせて根圏の土壌を採取した。さらに、ハンノキ樹冠下ではない河畔林土壌をサンプリングするために各調査サイト内にトランセクトを設定し、根圏土壌のサンプリングと同じ方法で土壌を収集した。環境条件を調査するために、土壌 pH と全無機窒素を分析した。上記の根粒・根圏土壌・河畔林土壌の 3 種類の試料からフランキア DNA を抽出した。3 種類の試料から得た DNA を使用して、フランキア固有のプライマーペアで次の PCR を実行した。このライブラリについて MiSeq にてシーケンスを行った。シーケンスによって得られたペアエ

ンド・リードは、QIIME2 の DADA2 パイプラインを用いてインフォマティクス処理を行った。その後、アンプリコン配列変異 (ASV) データを取得した。得られた OTU01-18 菌株の配列をリファレンスとして使用して、OTU 分類を行った。閾値は 97.0% の類似性を採用した。

共生細菌の遺伝的組成の違いが宿主樹木に与える機能

上で明らかになったフランキアの集団組成が異なる野外ハムシから 15 個体選抜し、葉を採取した。総フェノール量と縮合タンニン量を測定した。また、葉を摂食する植食性昆虫の生存と選好性に対する影響を調べるために、ハムシハムシをもちいたバイオアッセイを行った。蛹化に成功した個体と死亡個体を記録した。上記 15 個体のハムシからあらゆる組合せの 2 個体由来の 2 枚のリーフディスクをペアで設置し、ハムシハムシ成虫 1 個体がどちらの葉を摂食するかについて記録した (315 回の試行)。

4. 研究成果

(1) リファレンスゲノム配列情報の構築と SNP および SSR マーカーの新規開発

platanus により de novo アセンブリを行った。その結果、ハムシのゲノムサイズはおよそ 0.28 Gb であった。また、それをもとに SSR マーカー 16 座を開発した。そのうち、10 座について、マルチプレックス PCR での増幅性と、個体間での多型性が確認できた。ゲノムワイド解析によって、ハムシの摂食行動 (新葉スペシャリスト / 葉齢ジェネラリスト) と関連する SNP マーカーが見いだされた (適応 SNP マーカー)。

(2) フィールドにおける遺伝変異 群集 景観の連関 I

石狩川流域におけるハムシの迅速進化

2 年ともに、4 ヶ月で適応 SNP 頻度は有意に時間変化しており、そのパターンは場所によって異なっていた ($P < 0.05$)。しかし、中立 SNP 頻度は時間変化をしていなかった ($P = NS$)。また、中立 SNP・SSR の中立領域と適応 SNP の適応領域のそれぞれについて、集団ごとの時間的遺伝分化度 (F_{ST}) を求めて比較した結果から、適応 SNP 頻度の時間動態に自然選択が関与することが示された (図 1 は 2018 年)。自然選択を受けて数ヶ月という短期間で進化を遂げていた。

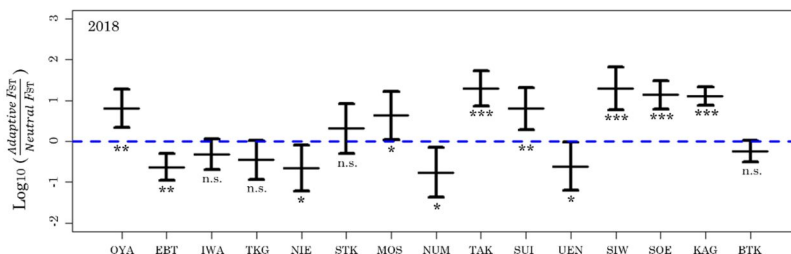


図 1. Y 軸値が正なら方向性選択、負なら安定化選択。エラーバーは 95%CI で 0 を跨ぐなら中立。

ハムシの迅速進化を駆動する選択圧を野外で検出する

ヤナギは植食性昆虫の食害によって補償成長反応をし、新葉生産が活発になる。補償成長のパターンは場所によって異なることが分かった。また、ヤナギと昆虫群集の調査から、葉食害率が鱗翅目幼虫数と、そしてヤナギの補償成長が葉食害率と有意に相関することが分かった。さらに、CCM 解析では、ハムシの適応 SNP アリル頻度の時間変化 (= 進化 A) が、ヤナギの補償成長度の季節的变化 (= 生物環境 B) によって引き起こされるという因果モデル 1 と、その逆の因果モデル 2 を調べた。因果モデル 1 は、この力学系で予測性のある因果関係をもっていることが分かった。一方、因果モデル 2 は支持されなかった。したがって、補償成長が生じることによってハムシの適応 SNP 頻度の迅速進化が引き起こされていることが野外観測データから支持された。さらに、群集構造の違いが個体群間の進化動態の違いを生じさせることが明らかになった。前年の適応 SNP 頻度の集団間の違いが、翌年の昆虫群集の違いに関連する結果も得られ、年をまたいだ群集と進化のフィードバックが生じている可能性も示唆された。

遺伝子流動・迅速な進化・景観構造の間の関係

中立マーカーを用いて、有効集団サイズと分散率の推定を行い、それらをネットワーク図に表した (図 2)。まず、各個体群でループ矢印がもっとも太く、個体群間での遺伝子流動は小さい。各個体群の遺伝的独立性が高い。次に、各サイトの丸印の大きさが有効集団サイズの相対的な違いを示し、色は示された方向性選択 (オレンジ) / 安定化選択 (黄色) / 中立 (灰色) を意味する。有効集団サイズは進化の駆動因の違いには寄与しない一方、多くの個体群に分散供給する個体群や複数の個体群からの移入のある個体群では、迅速な方向性淘汰がおりやすい。また、年の間でネットワークのパターンが異なる。進化の 3 つの駆動因は各個体群で維持されやすい一方で、周囲への

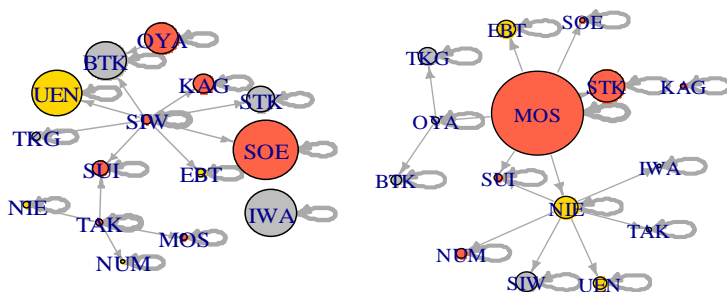


図 2. ハムシの遺伝子流動 (左: 2018 年、右: 2019 年。詳細説明は本文)

供給源となる個体群は年によって異なる。このことは、 で示唆された、年をまたいだ進化と群集のフィードバックが働いているためかもしれない。このような進化の空間構造を制御する明確な景観構造は見出されなかった。しかし、個体群間の遺伝的つながりを持ちやすいのは河川中流、とくに、森林地帯と平野地帯の中間域である傾向がみられた(TAK, SIW, SUI)。実際に、NDVIからもこれらのサイトの地域がNDVIの中間に位置していた(森林地帯はNDVIが高く、下流域はNDVIが低い)。また、下流域は個体群の孤立性が高く、遺伝子頻度の変化も確率的なふるまいを示しやすいことが分かった。

(3) フィールドにおける遺伝変異 群集 景観の連関 II

ケヤマハンノキ林の遺伝的変異と節足動物群集の構造

地理的距離に依存しないハンノキの遺伝的空間構造が検出された。大きくは、河川の流域によって構造化されていた。また、樹上に形成される節足動物の群集は、遺伝的に離れたハンノキ集団ほど異なる関係がみられた。さらに、本研究で計測した周辺植生や時間的な違い等いくつかの説明要因と比較しても、ハンノキの遺伝的距離は節足動物群集の違いを予測する上で突出して最も重要な要因であることが明らかとなり(GDM, 60%以上を説明)、野外における遺伝的類似則が支持された。さらに、構造方程式モデリングにより、樹上生物群集における生物間相互作用網の構造にも植物の遺伝的変異が影響していることがわかった。著名な国際誌 *Molecular Ecology* 誌に発表した(Kagiya et al. 2018)。

ケヤマハンノキの共生細菌の遺伝的多様性

18 タイプの OTU 遺伝子型のフランキアが見つかった。そして、森林内には遺伝的に異なるフランキアが弱い地理構造を伴ってモザイク状に分布していた。これまでアクチノリザル植物の個体群内にどれほどのフランキアの遺伝的多様性が存在し、どのような空間構造をもっているか詳細に調べられたことはなかった。本研究は著名な国際誌 *Plant and Soil* 誌に採録が決定した (Kagiya and Utsumi, in press)

ケヤマハンノキの共生細菌メタバーコーディング: 群集構造と共生フィルタリング

ほぼ全てのハンノキ個体から複数のフランキア遺伝子型が検出されたが、土壌中には多様なフランキア遺伝子型が検出されたにも関わらず、根粒中からは限られた型のみが検出された(ASV 数: 根圏 228, 河畔 103, 根粒 38)。OTU のレアファクション解析でもその傾向は一貫し、根圏土壌 OTU の確率的なサンプリングの期待値と比べても、根粒形成をしている OTU 数は少ない(図 3)。これらは、根粒のフランキア組成が限られたメンバーによって構築されていることを強く示し、共生相手の選別 (= 共生フィルタリング) という特有のプロセスが存在することが示された。相利共生維持に必須な搾取者の出現を防ぐメカニズムと考えられる。加えて、共生フィルタリングは近縁なハンノキ集団ほど類似し、土壌の無機体窒素量など環境条件の影響はみられなかった。1種対1種という従来の共生の見方とは異なり、多遺伝子型対多遺伝子型という枠組みが重要で、フィルタリングとその度合いの遺伝変異が鍵になる可能性が示唆された。

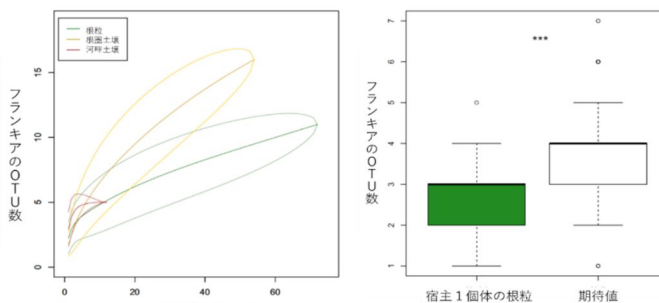


図 3. 共生フィルタリングを示す。レアファクション・カーブ(左)と根圏土壌 OTU からのランダム・サンプリングで得られる OTU 数期待値と実測値(右)。

共生細菌の遺伝的組成の違いが宿主樹木に与える機能

ハンノキ個体内のフランキア遺伝的組成が、植物の表現形質を介して植食者の成長や生存、嗜好性に与える影響を検証した。フランキア組成によってハムシ幼虫の生存率が異なった。また、ハムシ生存率に対して正と負の相反する効果を与えるフランキアの遺伝子型が見出され、遺伝子型による機能の違いが示唆された。一方で、ハムシの嗜好性に対するハンノキ集団の効果がみられ、樹木と共生細菌の遺伝的変異は異なる経路を通して植食者に影響している可能性が示唆された。

以上、研究成果(1)~(3)を通して、景観群集ゲノミクスの実践的なたちあげと、それによる生態と進化の連関についての新規で深い理解を達成することができた。

引用文献

- Hand, B. K., Lowe, W. H., Kovach, R. P., Muhlfeld, C. C., & Luikart, G. (2015) Landscape community genomics: understanding eco-evolutionary processes in complex environments. *Trends in Ecology & Evolution* 30: 161-168.
- Hendry, A. P. (2020) *Eco-evolutionary dynamics*. Princeton university press.
- Kagiya, S., Yasugi, M., Kudoh, H., Nagano, A. J., & Utsumi, S. (2018) Does genomic variation in a foundation species predict arthropod community structure in a riparian forest? *Molecular ecology* 27: 1284-1295.
- Kagiya, S., & Utsumi, S. (in press) Spatial heterogeneity in genetic diversity and composition of bacterial symbionts in a single host species population. *Plant and Soil*
- Schoener, T. W. (2011) The newest synthesis: understanding the interplay of evolutionary and ecological dynamics. *Science* 331: 426-429.
- Utsumi, S. (2015) Feeding evolution of a herbivore influences an arthropod community through plants: implications for plant mediated eco evolutionary feedback loop. *Journal of Ecology* 103: 829-839.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 4件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Terada Chisato, Kwon TaeOh, Kazahari Nobuko, Kishida Osamu, Utsumi Shunsuke	4. 巻 34
2. 論文標題 Long term fauna and flora records of the experimental forests of the Forest Research Station of Hokkaido University, Japan	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Ecological Research	6. 最初と最後の頁 349 ~ 349
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1440-1703.12007	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 Shinnosuke Kagiya, Masaki Yasugi, Hiroshi Kudoh, Atsushi J. Nagano, Shunsuke Utsumi	4. 巻 27
2. 論文標題 Does genomic variation in a foundation species predict arthropod community structure in a riparian forest?	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Molecular Ecology	6. 最初と最後の頁 1284-1295
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) https://doi.org/10.1111/mec.14515	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 Shinnosuke Kagiya, Shunsuke Utsumi	4. 巻 -
2. 論文標題 Spatial heterogeneity in genetic diversity and composition of bacterial symbionts in a single host species population	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant and Soil	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	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 鍵谷進乃介、内海俊介	4. 巻 -
2. 論文標題 昆虫群集を予測する樹木の種内変異	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 New Entomologist	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	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23件(うち招待講演 4件/うち国際学会 5件)

1. 発表者名 鍵谷進乃介、内海俊介
2. 発表標題 生態系基盤樹種を介する地上部 地下部相互作用：ホスト個体内の共生細菌集団の遺伝的組成は植食者のパフォーマンスを変えるのか
3. 学会等名 第34回個体群生態学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 内海俊介、小野寺裕乃
2. 発表標題 How to deal with food and fear: a behavioral syndrome and heritable personality in the willow leaf beetle <i>Plagioder a versicolora</i>
3. 学会等名 第34回個体群生態学会
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 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Hiroshi Akitaya, Chisato Terada, Takashi Saitoh, Shunsuke Utsumi
2. 発表標題 ビーズアレイとSfM 法による大型哺乳類の種内 変異解析
3. 学会等名 第66回日本生態学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 波多腰純也、内海俊介
2. 発表標題 石狩川流域のハムシ個体群は今そこで進化しているのか？
3. 学会等名 第66回日本生態学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 松浦輝、内海俊介
2. 発表標題 Phyllonorycter属潜葉性小蛾類の個体群動態：生活史は気候の効果を変えるのか
3. 学会等名 第66回日本生態学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Shinnosuke Kagiya, Shunsuke Utsumi
2. 発表標題 Do genetic compositions of bacterial symbionts in a host individual influence the consequences of plant-insect interactions?
3. 学会等名 第66回日本生態学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Shunsuke Utsumi, Hirono Onodera
2. 発表標題 "How to deal with food and fear: a behavioral syndrome and heritable personality in the willow leaf beetle <i>Plagioder a versicolora</i> "
3. 学会等名 第66回日本生態学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Shunsuke Utsumi
2. 発表標題 これからますます面白い。フィールド・エコロジーへの誘い
3. 学会等名 第66回日本生態学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Sinnosuke Kagiya, Shunsuke Utsumi
2. 発表標題 Spatial mosaic of G x G interactions in trees-bacteria mutualisms: does the mismatch between genetic variation in hosts and partners act as selection?
3. 学会等名 Ecological Genomics and Population Ecology (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Shinnosuke Kagiya, Shunsuke Utsumi
2. 発表標題 Spatial mosaic of G x G interactions in trees-bacteria mutualisms: does the mismatch between genetic variation in hosts and partners act as selection?
3. 学会等名 第33回個体群生態学会大会 (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 芳賀真帆、高林純示、宮崎祐子、内海俊介
2. 発表標題 種子段階での防衛誘導が稚樹のパフォーマンスを長期的に変える
3. 学会等名 第65回日本生態学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 鍵谷進乃介、九町健一、内海俊介
2. 発表標題 ホストとパートナーは1対1か? : 樹木個体における共生細菌の遺伝的多様性
3. 学会等名 第65回日本生態学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 門脇浩明、内海俊介
2. 発表標題 進化を考慮した応用生態学の展開: 理論と実践
3. 学会等名 第65回日本生態学会大会シンポジウム
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 内海俊介
2. 発表標題 進化と応用: さらなるフィードバックに向けて
3. 学会等名 第65回日本生態学会大会シンポジウム
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Shunsuke Utsumi
2. 発表標題 Interplay between rapid evoluion of leaf beetle host use and arthropod community dynamics
3. 学会等名 XXV International Congress of Entomology (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Shinnosuke Kagiya, Shunsuke Utsumi
2. 発表標題 Genetic variation in the riparian foundation tree predicts arthropod community structure in wild
3. 学会等名 XXV International Congress of Entomology (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 内海俊介
2. 発表標題 ワイルドな生態 - 進化フィードバックを追跡する：昆虫群集におけるスペシャリスト - ジェネラリスト進化動態
3. 学会等名 進化群集生態学シンポジウム2016 (招待講演)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 内海俊介
2. 発表標題 生き物たちの細やかな適応と種多様性維持の切っても切れない関係
3. 学会等名 第32回国際生物学賞記念シンポジウム「生物多様性学の最前線」(招待講演)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Shunsuke Utsumi, Hirono Onodera, Masaki Yasugi, Atsuh J. Nagano
2. 発表標題 Eco-evolutionary feedback in the wild insect community
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 鍵谷進乃介、内海俊介
2. 発表標題 植物 - 細菌共生系における遺伝的組み合わせのモザイク構造
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 Shunsuke Utsumi, Hirono Onodera, Masaki Yasugi, Atsuh J. Nagano
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

1. 発表者名 鍵谷進乃介、内海俊介
2. 発表標題 植物の遺伝構造に潜む共生関係：共生細菌の遺伝変異との組合せが鍵を握る？
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2件

1. 著者名 門脇 浩明、立木 佑弥、内海俊介	4. 発行年 2019年
2. 出版社 京都大学学術出版会	5. 総ページ数 446 第一章担当
3. 書名 遺伝子・多様性・循環の科学：生態学の領域融合へ	

1. 著者名 内海 俊介、中村 誠宏、占部 城太郎、日浦 勉、辻 和希	4. 発行年 2017年
2. 出版社 共立出版	5. 総ページ数 154
3. 書名 動物-植物相互作用調査法	

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

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
--	---------------------------	-----------------------	----