

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成 25 年 6 月 18 日現在

機関番号：84406

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2010～2012

課題番号：22710240

研究課題名（和文）外来種による繁殖干渉がもたらす在来雑草の進化：種子散布共生と生育環境の変化

研究課題名（英文）Evolution of ecological traits in a native weed driven by the reproductive interference by allied alien species

研究代表者

高倉 耕一 (TAKAKURA KOUICHI)

大阪市立環境科学研究所・その他部局・研究員

研究者番号：50332440

研究成果の概要（和文）：絶滅が危惧される希少在来草本イヌノフグリは、本州では石垣環境に特異的に生育することが知られている。本研究では、近縁な外来種オオイヌノフグリ（以下オオイヌ）からの種間送粉がイヌノフグリの種子生産を低下させ、それが本土地域におけるイヌノフグリの衰退要因になったと考えられること、イヌノフグリは本来地面を生育場所として利用していたが、多様なアリと種子散布共生関係を結ぶことでオオイヌのいない石垣環境に生育場所を移したと考えられること、などを人工授粉実験、瀬戸内海地域の島嶼での調査、DNAマーカーの分析などにより示した。

研究成果の概要（英文）：A native annual herb, *Veronica polita lilacina*, has been known to be found at crevice of stone walls. In this study, I showed that the inter-specific pollination from the allied alien species, *V. persica*, decreased the seed-set of the natives and this caused the decrease of the natives, that the original habitat of the natives was on the ground and that the seed-dispersal mutualism with a diverse ant species helped to alter the habitat to the stone wall environment based on experiments and field surveys among islands in the Seto Inland Sea.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2010年度	400,000	120,000	520,000
2011年度	500,000	150,000	650,000
2012年度	500,000	150,000	650,000
年度			
年度			
総計	1,400,000	420,000	1,820,000

研究分野：複合新領域

科研費の分科・細目：資源保全学・資源保全学

キーワード：種間送粉・繁殖干渉・在来種保全

1. 研究開始当初の背景

(1) 外来生物は生物多様性に対する重大な脅威の一つとして考えられている。しかし、外来生物の侵入はしばしば急速かつ広範囲に進行する。その場合、外来生物侵入以前の状態が失われてしまうため、外来生物の影響の評価は困難であることが多い。

(2) オオバコ科の草本であるイヌノフグリ類は、その例の一つである。現在、在来種イヌノフグリは希少種で、かつ石垣環境特異的に生育するが、古い文献にそのような記載はない。しかし、本州では外来種が隅々にまで定着しており、外来種侵入以前の在来種の生態

を知ることは困難である。

(3) 近年、外来種が近縁な在来種を駆逐するメカニズムとして注目を集めているのが、配偶過程における干渉作用、すなわち繁殖干渉である。繁殖干渉は理論的研究、また個体レベルでの実証研究は蓄積が進みつつあるが、野外個体群での実証は乏しい。また、繁殖干渉はニッチ分割を駆動すると予想されているが、実証例はほとんどない。

(4) 多くの生物では、生活史の様々な段階において他種生物との相互作用を持っている。たとえば、イヌノフグリ類では種子の散布をアリに依存していると考えられている。外来種の侵入によって在来種の生活史形質が変化する場合、それらの相互作用も影響を受けるかもしれない。また、相互作用の改編によって、外来種侵入によるニッチ分割が実現することもあるかもしれない。外来種侵入によるこのような広範な影響については十分に理解されていない。

2. 研究の目的

(1) 外来種の侵入機会が少ないと予想される島嶼環境を調査地に含めることにより、外来種が侵入していない地域を対照として利用する(図1)。これによって、外来種侵入以前の在来種の生態を把握するとともに、これまで困難であった外来種影響の評価をより客観的な根拠に基づいて行うことができると期待される。



図1 調査を実施した瀬戸内海地域の島嶼。このほかに三河湾および響灘の島嶼を調査対象とした。

(2) ただし、在来種個体群が島嶼地域と本土地域の間で異質であれば、上記のような比較は意味を持たない。そのため、分子マーカーを用いて、島嶼地域の個体群を比較対照として用いることの妥当性を検証しておく必要がある。

(3) イヌノフグリ類の在来種・外来種間において繁殖干渉が作用しているのかどうか、実験的手法を用いて検証を行う。繁殖干渉が作用している種同士が同所的に生育することは極めて困難であると予測されるが、外来種の侵入が進行している場所においては、局所的にはあるが繁殖干渉を野外で観察でき

る可能性がある。可能であれば、そのような場所において検証を試みる。

(4) 島嶼地域・本土地域それぞれにおいて、イヌノフグリ類の種子を散布しているアリ相を調査する。これにより外来種侵入に伴って生じた共生生物との相互作用の変化の検出を試みる。

3. 研究の方法

(1) 島嶼地域におけるイヌノフグリ類生息状況調査：瀬戸内海地域を中心に本土と架橋されていない島を選び、集落および耕作地周辺を徒歩で移動しながら、イヌノフグリ類の生息状況(頻度および生息地タイプ)を記録する。比較のため、同様の調査を本土地域においても実施する。

(2) 在来種個体群の系統地理学的解析：10か所程度の生息地についてDNAサンプルを収集し、分子マーカーに基づいて個体群間の近縁度を推定する。種内における解析のため、十分な多型が存在しないことも予想されるため、複数のマーカーで予備的に解析し、適したマーカーを探索する。

(3) 在来種イヌノフグリと外来種オオイヌノフグリの間に繁殖干渉が存在するかどうかを検証するために、人工授粉実験および移植実験を行う。繁殖干渉が存在するならば、他種花粉と同種花粉を混合して受粉させた場合、および他種パッチ内に移植した場合、種子数が減少することが期待される。また、相互の人工授粉によって、どちらの種がより影響を受けやすいのかを評価できる。島嶼地域において両種が同所的に生息する状況があれば、両種の結実状況を調べることにより、外来種侵入の過程で生じる繁殖干渉についても把握できると期待される。

(4) 島嶼地域および本土地域において、在来種イヌノフグリの種子を散布しているアリ相を記録する。アリ類による種子散布を検出する基準として、働きアリが実際に種子を散布していることを直接的に観察するほか、アリ類の巣の坑口からイヌノフグリが生えていることを確認する。後者のイヌノフグリ個体は、前年にアリによって運搬された種子が発芽した個体と推定されるためである。

4. 研究成果

(1) 本土地域の5ヶ所、島嶼地域の65ヶ所でイヌノフグリ類の生息状況を調査した。本土地域では、既報の通り石垣環境での生育が多かったが、島嶼地域では路傍、庭、畑地など地面に生育する例がほとんどだった。また、在来種イヌノフグリが優占する島は、外来種

オオイヌノフグリが侵入していない島か、侵入していてもまだ頻度が低く侵入からの時間が十分に経過していない島であった。このことは、外来種が侵入した島では、本土地域と同様に、外来種による在来種の排除が生じたことを強く示唆していた。

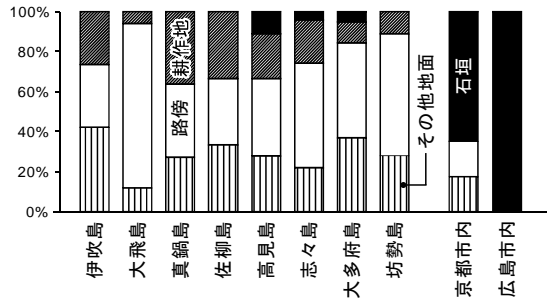


図2 島嶼8か所および本土2か所の調査地における在来種イヌノフグリの生育環境。

(2) DNA マーカーを用いた系統地理学的解析：まず葉緑体 DNA 上の配列の多型を探索した。数百 bp の 10 領域について予備的に配列を解読したものの、個体群間の変異は全く見出すことはできなかった。そこで、単純反復配列間多型 (ISSR) マーカーについて探索したところ、多数の多型が確認された。12 組の ISSR マーカーを用いて 10 個体群 (本土地域 4 個体群、島嶼地域 6 個体群) について解析を行ったところ、各個体群はおおむね地域ごとにまとまり、本土か島嶼かによって分岐することは無かった。このことから、島嶼地域を外来種が未侵入の場合の対照地域として比較に用いることの妥当性が支持された。

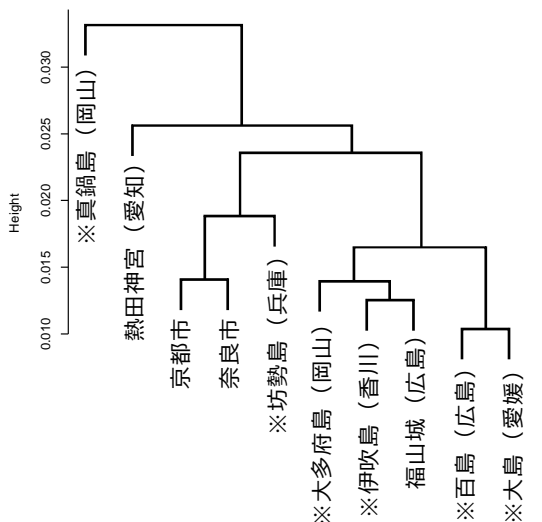


図3 ISSR マーカーに基づく在来種イヌノフグリ個体群の樹形図。米印 (※) を付した個体群は島嶼産のものである。

(3) 繁殖干渉の検証：外来種オオイヌノフグリの群落パッチ内に在来種イヌノフグリを移植する実験を行い、在来種の種子生産が著しく低下することを確認した。さらに、外来種と在来種の間で相互に人工受粉を行う実験を行い、在来種の種子生産低下の要因が外来種からの種間送粉であることを確認した。なお、同じ実験で、逆の効果、すなわち外来種の種子生産が在来種からの種間送粉によって低下する効果は、ごくわずかであることも明らかになった。また、島嶼地域において在来種パッチに外来種 1 個体が侵入している場面を観察することができた。実験で示されたように、野外においても、外来種の周辺では在来種の種子生産が低下すること、外来種もまたほとんど種子を生産できないことを確認することができた。

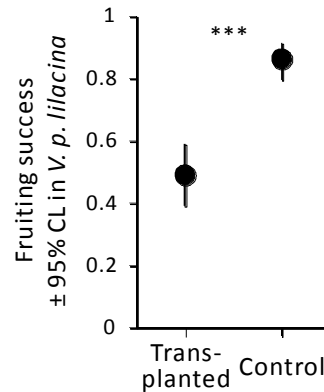


図4 野外移植実験による繁殖干渉の検証。在来種イヌノフグリを外来種パッチに移植した場合の結果率 (左)。対照 (右) と比較して有意に低かった (GLMM, Wald-test, $P < 0.001$)。

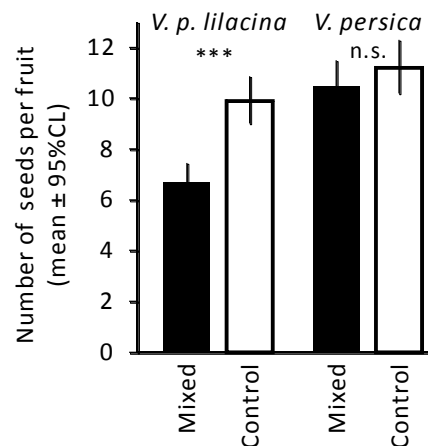


図5 人工授粉実験による繁殖干渉の検証。イヌノフグリ (左) では、外来種花粉と自種花粉の混合受粉 (filled bar) によって自主花粉のみによる受粉 (open bar) よりも結実率が有意に低下した (GLMM, Wald-test, $P < 0.001$)。

オオイヌノフグリ（右）では有意な差は無かった。

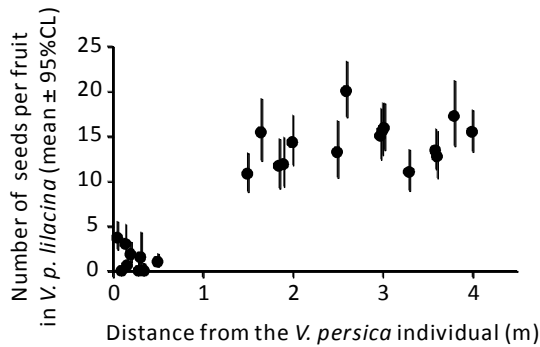


図6 野外において観察された繁殖干渉。在来種イヌノフグリのパッチに1個体の外来種が侵入した場合の、結実率の反応。侵入外来種個体からの距離（横軸：m）が小さいほど、果実あたり果実数（縦軸：個）が少なかった。1つのプロットは在来種1個体を示す。エラーバーは95%信頼区間を示す。

(4) 種子散布アリ相：イヌノフグリが地面に生育する島嶼地域では、主にオオズアリとトビイロシワアリの2種によって種子散布が行われていた。オオズアリは本来種子食性が強い種として知られていることから、イヌノフグリとオオズアリの間に特殊な相互作用が存在していることが示唆された。一方で、イヌノフグリが石垣を生育地とする本州本土地域では、イヌノフグリ種子は、その運搬に適した大あごサイズ（幅0.4~0.6mm）を持った多様なアリ類に散布されていた。そのアリ類の多くはイヌノフグリ上に発生するアブラムシ類に随伴していた。イヌノフグリに対するアブラムシの寄生率は、島嶼に比較して本州本土で高くなっており、このことが多様な種子散布者を呼び寄せる働きをしていることも考えられた。

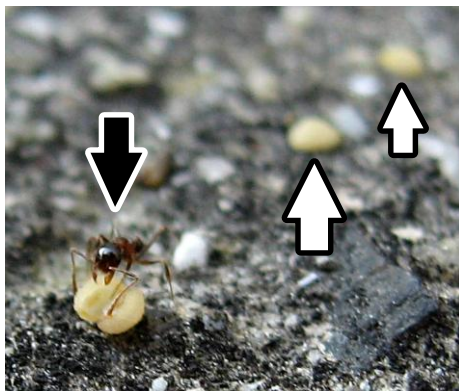


図7 アリによるイヌノフグリ種子の分散。地面に落ちた種子（白色矢印）をオオズアリ職

蟻が大顎でくわえて巣まで運ぶ（黒色矢印）。
撮影場所：岡山県笠岡市北木島。

(5) 以上の結果から、イヌノフグリの本来の生態と、外来種オオイヌノフグリとの相互作用、その結果生じたイヌノフグリの生態の変化については以下のように考えられた。

イヌノフグリの生育環境は、牧野富太郎がかつて記載したように、本来は路傍や畑など地面が主であった。外来種オオイヌノフグリが侵入し分布域を拡げていく過程において、相互の種間送粉が生じ、イヌノフグリがほぼ一方的に繁殖干渉を受けることになり、オオイヌノフグリが生育する地面から排除された。その中で一部の個体は、もともと持っていた種子のアリ散布という性質を利用し、石垣環境で世代を重ね、局所個体群を維持してきた。より効率の良い種子散布のため、多様なアリと種子散布共生関係を結ぶに至った。島嶼地域では外来種侵入の頻度が低いうえ、在来種イヌノフグリもわずかながら外来種に対し繁殖干渉を及ぼすため、外来種オオイヌノフグリ未侵入の島が残され、それらの島では過去のイヌノフグリの生態が保存された。

以上のようなイヌノフグリの生態の変化は、近縁外来種オオイヌノフグリの侵入、および繁殖干渉を要因とするものである。近年、主に植物で外来種が在来種に対して繁殖干渉を及ぼしている例が多く報告されている。それらの中にも在来種の生態が変化した例が含まれている可能性はあるが、多くの場合は既に外来種が全国的に優占していたり、在来種が極めて稀少になっていたりするため、生態の変化の検証は現実的には困難である。本研究は、操作実験や分子情報の解析に加え、島嶼環境を対照とした野外調査を行うことにより、これまでに知られていなかった外来種の影響を明らかにすることができた。また、本成果は外来種の影響を調べる場合に、外来種侵入後の環境のみを調査対象とすることの限界も示した。

5. 主な発表論文等

（研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線）

〔雑誌論文〕（計5件）

① 高倉耕一、イヌノフグリの“多型”－石垣環境への適応と種子散布者との関係－、日本生態学会関東地区会報、査読無、59巻、2011、19-25

② 高倉耕一、改良ガラス濾紙法による植物DNAの抽出、日本植物分類学会和文誌、査読無、11巻、2011、139-149、

http://ci.nii.ac.jp/naid/110008711184

③ Koh-ichi Takakura & Takayuki Nishio, Safer DNA extraction from plant tissues using sucrose buffer and glass fiber filter, Journal of Plant Research, 査読有, 125 巻, 2012, 805-807, DOI: 10.1007/s10265-012-0502-x

④ Koh-ichi Takakura, No reproductive interference from an alien to a native species in Cerastium (Caryophyllaceae) at the stage of seed production, ISRN Botany, 査読有, Vol.2012, 2012, ID 193807, DOI:10.5402/2012/193807

⑤ Koh-ichi Takakura, Two-way but asymmetrical reproductive interference between an invasive Veronica species and a native congener, American Journal of Plant Sciences, 査読有, 4 巻, 2013, 535-542, DOI: 10.4236/ajps.2013.43069

[学会発表] (計 9 件)

① 高倉耕一, 外来草種による繁殖干渉: 競争排除・分布を説明する新要因の理論と実証, 日本雑草学会, 2010 年 4 月 10 日 (福井市)

② 高倉耕一・西田佐知子・西田隆義, 島嶼調査で明らかにする「外来種以前」-瀬戸内海のイヌノフグリ-, 個体群生態学会, 2010 年 9 月 24 日 (横浜市)

③ 高倉耕一, 忘れ去られた「多型」の存在 - 在来雑草イヌノフグリと外来種 -, 日本生態学会関東地区会シンポジウム, 2011 年 1 月 7 日 (東京都)

④ 高倉耕一, 石垣に登ったイヌノフグリ: 外来種の繁殖干渉による在来草本の形質分化・置換, 日本生態学会企画集会, 2011 年 3 月 8 日, (札幌市)

⑤ 高倉耕一・藤井伸二, 島から見える雑草の分散過程と種間相互作用, 日本生態学会, 2011 年 3 月 9 日, (札幌市)

⑥ 高倉耕一・西田隆義・松本崇・西田佐知子, 送粉共生がもたらす在来種の駆逐, 第 23 回日本環境動物昆虫学会大会, 2011 年 11 月 13 日 (宮崎市)

⑦ 高倉耕一・山崎一夫, 植食者アブラムシはイヌノフグリの石垣上生育を支えているか?, 第 56 回日本応用動物昆虫学会, 2012 年 3 月 28 日 (奈良市)

⑧ 高倉耕一, 希少種イヌノフグリの種子散布を行うアリ相, 第 24 回日本環境動物昆虫学会年次大会, 2012 年 10 月 18 日 (名古屋市)

⑨ 高倉耕一・藤井伸二, 島嶼への外来雑草の侵略可能性を社会的要因で説明する, 第 60 回日本生態学会大会, 2013 年 3 月 7 日 (静岡市)

[図書] (計 0 件)

[産業財産権]

○出願状況 (計 0 件)

名称:
発明者:
権利者:
種類:
番号:
出願年月日:
国内外の別:

○取得状況 (計 0 件)

名称:
発明者:
権利者:
種類:
番号:
取得年月日:
国内外の別:

[その他]

ホームページ等: 無

6. 研究組織

(1) 研究代表者

高倉 耕一 (TAKAKURA KOUICHI)
大阪市立環境科学研究所・研究員
研究者番号: 50332440

(2) 研究分担者

()

研究者番号:

(3) 連携研究者

()

研究者番号: