

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 22 日現在

機関番号：82107

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2012～2014

課題番号：24580084

研究課題名(和文) 外来昆虫の侵入地における急速な適応の過程と遺伝的機構の解明

研究課題名(英文) Process and genetic mechanisms for rapid evolution of an introduced insect to adapt to the colonized environment

研究代表者

田中 幸一 (TANAKA, KOICHI)

独立行政法人農業環境技術研究所・その他部局等・上席研究員

研究者番号：00354077

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,200,000円

研究成果の概要(和文)：近年わが国に侵入・定着した外来昆虫ブタクサハムシを材料として、気候に対する適応と関係の深い光周性(日長に反応して休眠に入る特性)に着目して、その経年変化と地理的変異を調査し、光周性が侵入地の環境に適応するように短期間に変化したこと、緯度・標高など地理的勾配に沿った変異を生じたことを明らかにした。さらに、光周性に大きな遺伝的変異があることを解明し、これがこの特性の急速な進化をもたらした要因の一つであることを示した。

研究成果の概要(英文)：To understand process and genetic mechanisms underlying adaptive evolution of the ragweed beetle *Ophraella communa* which was recently introduced into Japan this study investigated its photoperiodic response controlling diapause to adapt local climate in the colonized regions. It revealed that this trait shifted in a short period and differed along geographic gradients, i.e. latitude and elevation. In addition, there is large genetic variation in this trait, which indicates that this variation is one of factors causing rapid evolution of this beetle after colonization into Japan.

研究分野：農学

キーワード：外来昆虫 進化 気候適応 光周性 休眠 遺伝変異

1. 研究開始当初の背景

外来生物は、在来の自然生態系や農業生態系に対して深刻な問題を引き起こしてきた。侵入地の環境は原産地とは異なるため、外来生物は新たな環境に適応する必要があり、適応の過程で生物的特性が変化することがある。外来生物に対する的確な対策を講ずるためには、外来生物が新たな環境に適応進化する過程およびそれを可能にする機構を解明することが重要である。一方、外来生物の新たな環境への適応過程は、大規模な野外実験とみなすことができ、これまで重要な生態学的、進化学的理論を導いてきた(Sax et al. 2007)。本研究は、近年わが国に侵入・定着し急速に分布を拡大した外来昆虫を材料として、侵入地での気候や寄主植物のフェノロジーに対する急速な適応の過程とそれをもたらした遺伝的機構を解明することを目的とするものである。これによって、生物の進化に関する理解を深め、外来生物問題への対策を講ずることに資する。

2. 研究の目的

本研究で材料とした外来昆虫は、ブタクサハムシ(*Ophraella communa*)である。本種は、米国を中心とした北米が原産地であり、わが国では1996年に千葉県など東京湾周辺で発見された(滝沢ら1999)。その後急速に分布を拡大し、現在は沖縄県を除く全都道府県に分布している。このように短期間に日本列島を南北に分布を拡大し、気候や寄主植物のフェノロジーが大きく異なる地域に定着できたことは、本種が各地域の環境に適応したことを示しており、それに関する特性の遺伝的变化が生じた可能性がある。気候などに対する昆虫の適応において重要な特性として、休眠性があり、休眠の決定には日長に対する光周性が主に関与する。そこで、光周性の経年変化および国内の地理的変異を詳細に調査し、あわせて急速な変化をもたらした遺伝的機構を解明することを目的として、研究を実施した。

3. 研究の方法

(1)ブタクサハムシの飼育方法

野外で採集した本種の各系統は、Tanaka & Yamanaka (2009)の方法によって、実験室で継代飼育を行った。実験室の条件は、温度25、湿度40~60%、明期16時間:暗期8時間の日長(以後、LD16:8と記す)であった。餌として、温室で栽培したポット植えのブタクサ(*Ambrosia artemisiifolia*)を用いた。

(2)光周性の実験方法

雌成虫の産卵の有無によって、休眠と非休眠を判定した。羽化した成虫を雌雄1個体ずつシャーレに入れた。シャーレには湿った濾紙を敷き、切り取ったブタクサの葉を入れた。このようにして、各日長条件下で実験を行っ

た。LD16:8、25の条件では、雌は羽化後4~5日目に産卵を開始する。Tanaka et al. (2015)の方法により、羽化後12日間に産卵した雌を非休眠、全く産卵しなかった雌を休眠と判定した。

(3)つくば个体群の光周性変化

茨城県つくば市農業環境技術研究所構内で、2005~2008年、2011~2012年の各年に本種成虫を採集して、各年系統を確立し、各系統の光周性を実験して、年次変化を調べるとともに、1999年の結果(Watanabe 2000)と比較した。

(4)光周性の地理的変異

全国18地点(図1)で採集して確立した本種系統について、光周性を実験し、地理的な変異を生じたか調べた。



図1 実験に用いたブタクサハムシの採集地点。

(5)光周性の遺伝変異

光周性の遺伝に関する先行研究において、実験されたほとんどの昆虫種において、光周性の遺伝はポリジーン系支配であることが示唆されている(Tauber & Tauber 1981; Roff 1996)。そこで、ブタクサハムシの光周性について、休眠・非休眠両方向に人為淘汰をかけて、遺伝変異の有無を明らかにし、それを定量化するために遺伝率を推定した。つくば个体群の3系統(2005、2006、2012年系統)を用いて、臨界日長(50%の個体が休眠に入る日長)に近いLD13:11の条件で、人為淘汰をかけ、休眠率(休眠した個体の割合)の変化を調べた。

光周性の遺伝様式はポリジーン系支配であるが、個体の表現型は、休眠と非休眠という2型だけである。このような遺伝様式は、閾値形質(Falconer 1989; Roff 1996)として説明される。そこで、閾値形質を仮定して、人為淘汰による休眠率の変化から、次式(Falconer 1989)を用いて遺伝率を推定した。

$$R = h^2S$$

ここで、 R は淘汰に対する応答（淘汰前後における世代間の平均値の差）、 h^2 は遺伝率、 S は淘汰差（淘汰前の平均値と淘汰で残った個体の平均値の差）を示す。

4. 研究成果

(1) つくば個体群の光周性変化

図2に、つくば個体群の各年系統の光周反応曲線（各日長における休眠率）を示す。各日長における休眠率は、年次によってばらついたが、一定の増加または減少の傾向はなかった（年次と休眠率の相関解析の結果： $r^2=0.057$, $F=0.240$, $p=0.650$ ）。一方、1999年と2005年以降の光周反応は明らかに異なり、2005年以降は同じ日長条件下で休眠率が低くなり、臨界日長は1時間以上短くなった。この結果は、休眠に入る季節が遅くなったことを意味し、この変化が6年以内という短期間に起こったことを示している。

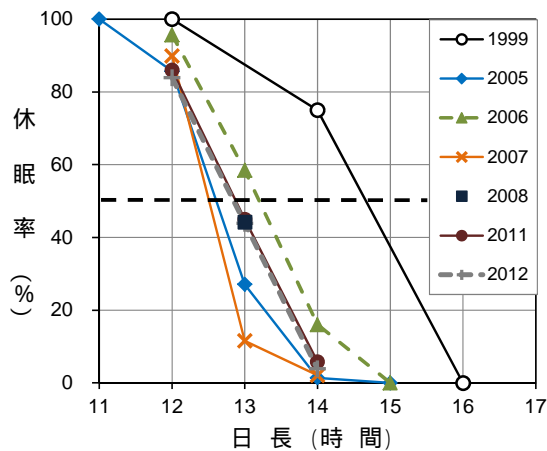


図2 ブタクサハムシつくば個体群の光周反応曲線。縦軸は休眠率（休眠した個体の割合）を示す。

(2) 光周性の地理的変異

LD13:11における休眠率は、18の地理的系統間で有意に異なった（ $\chi^2=29.8$, $P<0.0001$ ）。また、臨界日長も系統間で異なった。地理的条件の違いとして、採集地点の緯度、標高および寄主植物が、LD13:11における休眠率に及ぼす効果を明らかにするため、ステップワイズ重回帰分析を行った結果、3つの要因全てで有意な効果があった。しかし、18系統について回帰からのStudent化残渣を調べたところ、苫小牧系統では、値が-2.57となり、はずれ値であることを示した。そこで、苫小牧系統を除外した17系統について、ステップワイズ重回帰分析を行った結果、緯度、標高および寄主植物はいずれも有意な効果を示した（表1）。この結果は、緯度が高いほど、また標高が高いほど、休眠率が高い、すなわち休眠に入る季節が早いことを示しており、全国に分布を拡大したブタクサハムシ個体群は、各地の気候に適応するように光周性が変化したことを示している。また、ブタクサを寄主とする個体群では、オオブタクサ

（*Ambrosia trifida*）を寄主とする個体群より、休眠率が高かったが、ブタクサはオオブタクサより早い季節に枯れるため、この特性も適応的である。

表1 緯度、標高、寄主植物が日長 LD13:11 における休眠率に及ぼす効果（重回帰分析の結果）。

	偏回帰係数 ± 標準誤差	標準化係数	t	p
切片	-2.1000 ± 0.3184	0.000	-6.6	<.0001
緯度	0.0752 ± 0.0088	0.666	8.5	<0.0001
標高	0.000578 ± 0.000106	0.383	5.5	0.0001
寄主植物	0.0998 ± 0.0244	0.318	4.1	0.0013

寄主植物はブタクサとオオブタクサの差を示す。

(3) 光周性の遺伝変異

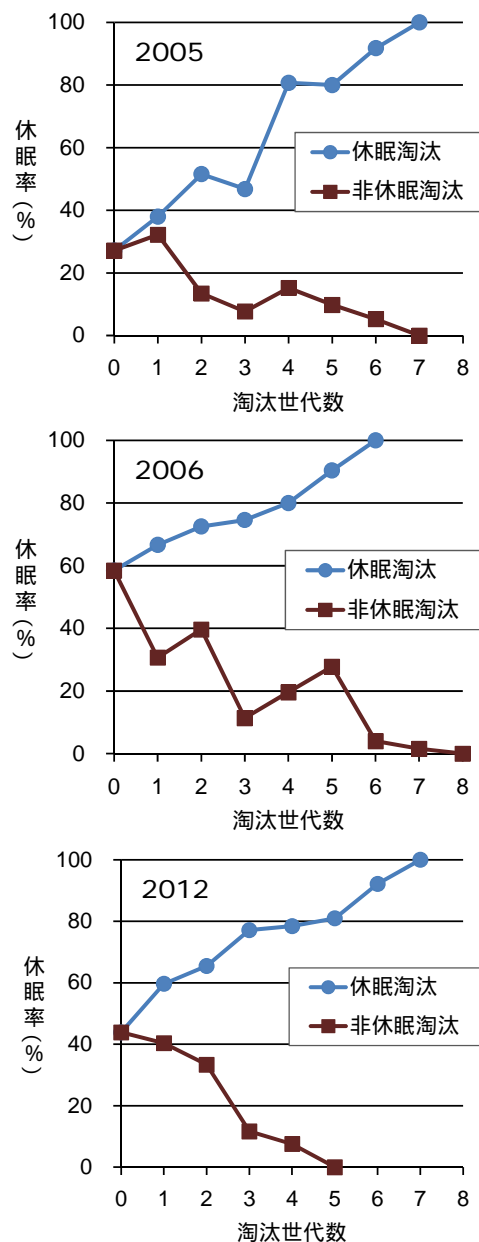


図3 休眠、非休眠の両方向への人為淘汰による休眠率の変化。

つくばの3系統に対して、休眠、非休眠の両方向に人為淘汰をかけた結果、LD13:11における休眠率は、6~7世代で100%(休眠淘汰)5~8世代で0%(非休眠淘汰)に達し、光周性に遺伝変異があることが示された(図3)。人為淘汰による休眠率変化のデータを用いて、淘汰差*S*に対する淘汰に対する応答*R*の線形回帰係数を求め、それらの値から実現遺伝率を推定した(表2)。遺伝率の推定値は、休眠淘汰では0.770~0.856、非休眠淘汰では0.208~0.620となり、光周性に大きな遺伝変異があることが明らかになった。

表2 休眠、非休眠の両方向へ人為淘汰をかけた実験結果から推定した遺伝率。

元系統	n	b	p	遺伝率
休眠淘汰				
2005	8	0.408 ± 0.071	0.0023	0.816
2006	7	0.385 ± 0.069	0.0051	0.770
2012	8	0.428 ± 0.051	0.0004	0.856
非休眠淘汰				
2005	8	-0.104 ± 0.032	0.0233	0.208
2006	9	-0.207 ± 0.050	0.0059	0.414
2012	6	-0.310 ± 0.053	0.0101	0.620

S(淘汰差)に対する*R*(淘汰に対する応答)の線形回帰係数(*b*)を求めた。この実験では、雌だけに淘汰をかけたため、回帰係数の2倍が遺伝率の推定値となる。

(4)本研究の意義

本研究は、我が国に侵入した外来昆虫であるブタクサハムシが、季節に対する適応として重要な光周性において、6年以内という短期間に変化が起こったことを明らかにし、また全国各地の系統を用いた実験により、この変化が各地の気候に適応するように変化した結果であることを示した。一般に、外来生物が侵入地の気候に適応する期間は、50~150世代であることが示されている(Moran & Alexander 2014)。また、これまでに、外来昆虫が侵入地の気候に短期間に適応したものが数例報告されているが、適応に要した期間は10~40年である。ブタクサハムシでは、6年(18~24世代)という短期間に適応が起こっており、これまでの報告の中で最も急速に適応進化した例となった。

光周性の遺伝率を推定した結果、我が国に侵入した本種個体群の光周性に大きな遺伝変異があることが明らかになった。この遺伝変異の大きなことが、急速な進化をもたらした要因の一つであることが示された。これまで、外来生物の急速な変化の遺伝的機構を、その特性に関する遺伝変異の定量によって明らかにした報告はなく、本研究が初めてのものである。外来生物は、しばしが侵入個体数が少ないことによるボトルネック効果によって、遺伝変異が小さい場合がある。本種の場合には、侵入した個体数は不明であるが、環

境に適応するように進化するのに十分な遺伝変異を有していたことが明らかになった。全国各地の個体群の光周性は、一定の地理的勾配を示したが、苫小牧系統だけはこの傾向から外れた。本種が北海道で発見されたのは2008年であり、東北北部(岩手県1999年、青森県2001年)より近年であり、定着後の年数が短いために、当地の気候に十分に適応していない可能性がある。あるいは、本州以南とは適応の機構が異なるのかもしれない。これを明らかにすることが、今後の課題である。

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1件)

(1) Koichi Tanaka, Kouhei Murata and Asana Matsuura, Rapid evolution of an introduced insect *Ophraella communa* LeSage in new environments: Temporal changes and geographical differences in photoperiodic response. Entomological Science, 査読有, Vol. 18, 2015, 104-112 DOI: 10.1111/ens.12087

〔学会発表〕(計10件)

(1) 田中幸一・村田浩平・松浦朝奈、外来昆虫ブタクサハムシの移入地環境への適応：光周性の地理的勾配。日本生態学会、2015年3月18日~22日、鹿児島大学(鹿児島市)

(2) 村田浩平・田中幸一、阿蘇地域における野焼きがオオブタクサおよびオオブタクサ上の節足動物相とブタクサハムシに及ぼす影響。日本生態学会、2015年3月18日~22日、鹿児島大学(鹿児島市)

(3) 田中幸一・村田浩平・松浦朝奈、外来昆虫ブタクサハムシにおける光周性の地理的変異：緯度、標高、寄主植物の影響。日本昆虫学会、2014年9月13日~16日、広島大学(広島市)

(4) 田中幸一・村田浩平・松浦朝奈、外来昆虫ブタクサハムシの移入地環境への適応：光周性における遺伝変異の検出。日本生態学会、2014年3月14日~18日、広島国際会議場(広島市)

(5) 村田浩平・田中幸一、野焼きがオオブタクサおよびブタクサハムシに及ぼす影響。日本生態学会、2014年3月14日~18日、広島国際会議場(広島市)

(6) 田中幸一・山口卓宏・村田浩平・松浦朝奈、外来昆虫ブタクサハムシの九州における分布および生活史。九州病害虫研究会、2013年11月13日、KKR熊本(熊本市)

(7) 田中幸一・村田浩平・松浦朝奈、外来昆虫ブタクサハムシにおける光周性の地理的変異：全国的傾向と異なる苫小牧個体群。日本昆虫学会、2013年9月14日~16日、北海道大学(札幌市)

- (8) 田中幸一・村田浩平・松浦朝奈、外来昆虫ブタクサハムシの移入地環境への適応：全国各地における光周性の地理的変異．日本生態学会、2013年3月6日～9日、静岡県コンベンションアーツセンター（静岡市）
- (9) 村田浩平・田中幸一・松浦朝奈、外来生物の移入地環境への適応2：阿蘇地域におけるブタクサハムシの生息状況と寄主植物による発育の違い．日本昆虫学会、2012年9月16日～17日、玉川大学（東京都町田市）
- (10) 田中幸一・山口卓宏・村田浩平・松浦朝奈、外来生物の移入地環境への適応：ブタクサハムシ南北個体群の光周性．日本昆虫学会、2012年9月16日～17日、玉川大学（東京都町田市）

6．研究組織

(1)研究代表者

田中 幸一（TANAKA KOICHI）
独立行政法人農業環境技術研究所・上席研究員
研究者番号：00354077

(2)研究分担者

村田 浩平（MURATA KOUHEI）
東海大学・農学部・准教授
研究者番号：90279381