

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 5 月 23 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2013～2015

課題番号：25291102

研究課題名(和文) 適応進化と生態系ネットワークのフィードバック機構の解明

研究課題名(英文) Feedback mechanisms of adaptive evolution and ecosystem networks

研究代表者

大串 隆之(Ohgushi, Takayuki)

京都大学・生態学研究センター・教授

研究者番号：10203746

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,600,000円

研究成果の概要(和文)：アブラムシとグンバイの食害がセイタカアワダチソウの繁殖と訪花者群集に与える影響を調べた。グンバイは花数と花蜜量を減少させたが、アブラムシは増加させた。花数の増加は訪花者を増加させた。アブラムシは種子数を増加させたが、グンバイは減少させた。遺伝マーカーによりセイタカの起源を推定した。日本のセイタカは北米南東部に起源すること、侵入後の遺伝子流動により遺伝的多様性が維持されていることがわかった。北海道と本州由来のセイタカ遺伝子型の多様性効果と選択効果を調べた。セイタカの成長には多様性効果はなかったが、選択効果が北海道の遺伝子型で見られた。一方、アブラムシの数には遺伝子型の多様性効果が検出された。

研究成果の概要(英文)：Effects of aphid and lacebug herbivory on reproductive success and flower visitor communities on tall goldenrods were investigated. Lacebug herbivory decreased flower number and floral nectar. In contrast, aphid herbivory increased them. Increased flowers increased abundance of pollinators and non-pollinators. Lacebug herbivory decreased seed production, while aphid herbivory increased it. Origin of Japanese goldenrods was explored using neutral genetic marker. We found that Japanese goldenrods came from Southeastern United States, and that genetic diversity has been maintained through gene flow since their establishment in Japan. Effects of diversity and selection in goldenrod genotypes from Honshu and Hokkaido were investigated. Although we did not find the diversity effect on plant growth, the selection effect in Hokkaido genotypes was detected. The diversity effect of plant genotypes was also found in aphid abundance.

研究分野：群集生態学

キーワード：群集 進化 間接効果 表現型可塑性 遺伝子型

### 1. 研究開始当初の背景

生物群集は、捕食・競争・共生など異なる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、生物種の形質は生物群集の中で複数の種からの淘汰圧による進化の産物なので、進化的観点なくしては生態系ネットワークの理解は困難である。同時に、生態系ネットワークを考慮しない生物進化の理解には限界がある。研究代表者は、植物上に成立する生態系ネットワークは、多様な植食者が誘導する植物の形質変化に規定されるという、「間接相互作用網」の考え方を世界に先駆けて提唱した。「間接相互作用網」の提唱以来、これまで無視されてきた間接効果、非栄養関係、共生関係が生物群集と生態系の形成や生物多様性の維持創出に不可欠な役割を果たしている事実が明らかにされている。研究代表者は、生態系ゲノミクス概念を取り入れた専門書を2007年に世界に先駆けて刊行し、さらに、目覚ましい発展を見せているこの分野の理論・実証研究を統合した世界初の総合テキストブックの編集を終え、国内外の研究者の追随を許さない先導的な役割を果たしている。

### 2. 研究の目的

生物進化は、個体・集団・群集・生態系という複数の生物学的階層の特徴を生み出す原動力であると同時に、すべての階層での生物過程の影響を受ける。そのため、進化と生物学的階層の共発展過程を理解するには、各階層での生物現象を個別に扱うのではなく、異なる階層間をつなぐ相互作用に着目しなければならない。研究代表者は、適応進化によって生み出された生物個体の表現型可塑性が、個体を超えて、生物群集や生態系を規定するという「間接相互作用網」の概念を提案してきた。本研究では、「生物進化によって創出された適応形質が群集および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、野外操作実験と遺伝解析を組み合わせた総合研究を推進する。

### 3. 研究の方法

本研究では、植物の適応形質の変異と生態系ネットワークの関係を解明するために、(1)植物の表現型可塑性と遺伝子型が生態系ネットワークおよび生態系機能に果たす役割、(2)生態系ネットワークが構成種の形質進化に果たす役割、という新たな課題に挑戦する。セイタカアワダチソウとその上の節足動物に基づく生態系ネットワークの地理的変異に注目して、間接相互作用網の考え方を発展させるために共進化の視点を導入し、分子情報を用いて植物と植食性昆虫の遺伝構造を明らかにする。セイタカアワダチソウはポット栽培が可能で、生長がきわめて速く、クローンを多数用意することができる。また、小型温室を用いた生物群集の実験が可能であり、適応進化と生物群集および生態系機能のフィードバックを明らかにできる最適な材料である。

### 4. 研究成果

(1)セイタカアワダチソウ(以下セイタカ)上の昆虫群集の構造を調査した。セイタカアワダチソウヒゲナガアブラムシ(以下アブラムシ)は季節を通して昆虫群集を大きく規定していた。特に、アリと植物の形質の変化を介した間接効果が、アブラムシと共存している春の昆虫だけでなく、アブラムシがいない秋の昆虫の個体数にも影響を与えていた。これにより、アブラムシによる間接効果が時間的に棲み分けている昆虫群集を繋ぐこと、アブラムシがセイタカ上の群集ネットワークのキーストン種であることがわかった。

(2)アメリカと日本のセイタカを滋賀とミネソタの実験圃場に植え、植食性昆虫群集を比較した。植食性昆虫の密度と種数について、滋賀では日本のセイタカの方がアメリカに

比べて有意に増加した。一方、ミネソタでは、アメリカのセイタカの方が日本に比べて密度と種数は有意に増加した。この結果は、日本とアメリカの植食性昆虫はそれぞれの地域のセイタカに適応していることを示唆している。

(3) アワダチソウグンバイ(以下グンバイ)の密度と食害レベルを日本国内で調査した。調査結果に基づいて、グンバイの分布パターン及び食害率の地理的変異の調査、共通圃場実験による植物形質(防御形質、成長形質、繁殖形質)の測定、中立マーカーに基づく遺伝構造の解析を行った。さらに、量的形質の集団間の遺伝的分化度と中立分子遺伝マーカーによる集団間の遺伝的分化度の比較をおこなった。定着年数が長い集団においてグンバイの食害率が低下している傾向が見られたが、食害率に及ぼす定着年数の影響は有意ではなかった。共通圃場実験から、定着年数が長い集団ほどグンバイに対する抵抗性が有意に高いことが示された。また、グンバイの食害圧下において、定着年数が長い集団ほど花数・地下茎の長さはともに有意に大きかった。これらの形質の分化は、遺伝的浮動のみでは説明できず、各定着年数間における集団は別々の局所環境に対する方向性選択により進化したと考えられた。これらの結果から、グンバイの侵入が多年生のセイタカの自然選択圧となり、防御形質に急速な適応進化が起きていることが示唆された。

(4) アブラムシおよびグンバイによる食害が、花形質の変化を通してセイタカの繁殖成功と訪花者に与える影響を圃場実験によって調べた。グンバイによる食害は花数と花蜜量を減少させたが、アブラムシによる食害は逆に花数と花蜜量を増加させた。花数の増加は送粉者だけでなく、盗蜜者や花食者も増加さ

せた。盗蜜者や花食者の結実種子数に対する効果は送粉者より小さかった。アブラムシはセイタカの種子数を増加させたが、グンバイは減少させた。セイタカの食害の履歴効果が花形質や繁殖努力に果たす役割を明らかにするために、前年と当年にアブラムシまたはグンバイの食害を受けた植物の花数と強制受粉による結実率を比較した。その結果、前年と当年の食害は繁殖に対する資源投資分配を変えること、前年に食害を受けた植物では、植食者の種類にかかわらず、花数は茎直径の増加に伴い増加することが分かった。この結果、前年に食害を受けた植物はサイズに依存して、小さい場合は生存のために資源を残すよう、大きい場合はできるだけ繁殖するよう、資源投資を変えていた。また、花粉が十分にある場合には、サイズにかかわらず資源を積極的に種子生産に投資するが、前年に食害を受けると投資を控えると考えられた。

(5) セイタカの北海道、特に道北地域の分布の調査を行った。その結果、旭川近郊にセイタカ群落が確認され、さらに、道北地域の幌加内町や苫前町にもセイタカが定着していることがはじめて明らかになった。また、同じく北米由来のアブラムシもこれらの地域で観察された。北海道大学北方生物圏フィールド科学センター(名寄市)の圃場に2013年度に設置したセイタカ株上にもアブラムシのコロニー形成が見られたことから、この外来昆虫も道北地域に定着しつつあると考えられる。セイタカの分布拡大とそれに追隨する外来昆虫の定着を明らかにするため、セイタカの分布拡大の前線である北海道北部で圃場実験を行った。南方由来の遺伝子型も北方由来の遺伝子型もいずれも冬季の生残率は100%で、亜寒帯気候は生存には影響しなかった。セイタカに定着するアブラムシの個体数は、セイタカの遺伝子型によって異なっていた。分布拡大の前線域では、異なる場所から異なる遺伝

子型のアブラムシが毎年飛来しており、植物と昆虫の遺伝子型のマッチングが外来昆虫の分布拡大に大きく貢献すると考えられた。この仮説を検証するため、分子マーカーの開発を開始した。圃場のセイタカからアブラムシを採集し、近縁種での増幅が確認されているマイクロサテライトマーカーを用いて増幅した結果、8つのマーカーについて増幅が見られた。セイタカの分布拡大における適応を明らかにするために、セイタカの遺伝的変異を操作した圃場実験を行った。北海道由来と本州由来の計12タイプのセイタカ遺伝子型株を1, 4, 8個の遺伝子型数にして、北海道型と本州型の頻度を変えて植栽した。セイタカの成長には遺伝子型の多様性効果は検出されなかったが、選択効果が北海道型の頻度によって変化した。北海道型の頻度が高くなるにつれて選択効果が正から負へ逆転した。このことは、北海道型で異なる遺伝子型間で抑制的に働く相互作用がより強い可能性を示唆している。一方、アブラムシはセイタカの遺伝子型の多様性が高いほど増加した。アブラムシは北海道型に定着しやすく、局所適応が示唆されたが、多様区では北海道型上で減少し、本州型上で増加した。侵入植物の分布最前線では、植物の遺伝子型間の直接作用と植食者を介した見かけの競争の二つの相互作用を通しての適応が強く働いている可能性がある。

#### 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17件)

Ohgushi, T. (2016) Eco-evolutionary dynamics of plant-herbivore communities: incorporating plant phenotypic plasticity. *Current Opinion in Insect Science*, 査読有, 14, 40-45. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cois.2016.01.006>

Sakata, Y., Itami, J., Isagi, Y. & Ohgushi, T. (2015) Multiple and mass introductions from limited origins:

genetic diversity and structure of *Solidago altissima* in the native and invaded range. *Journal of Plant Research*, 査読有, 128, 909-921. DOI: 10.1007/s10265-015-0753-4

Ohgushi, T. & Hambäck, P.A. (2015) Toward a spatial perspective of plant-based indirect interaction webs: scaling up trait-mediated indirect interactions. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 査読有, 17, 500-509. DOI: 10.1016/j.ppees.2015.09.006

Wurst, S. & Ohgushi, T. (2015) Do plant- and soil-mediated legacy effects impact future biotic interactions? *Functional Ecology*, 査読有, 29, 1373-1382. DOI: 10.1111/1365-2435.12456

Sakata, Y., Yamasaki, M., Isagi, Y. & Ohgushi, T. (2014) An exotic herbivorous insect drives the evolution of resistance in the exotic perennial herb *Solidago altissima*. *Ecology*, 査読有, 95, 2569-2578. DOI: 10.1890/13-1455.1

Katayama, N., Silva, A.O., Kishida, O., Ushio, M., Kita, S. & Ohgushi, T. (2014) Herbivorous insect decreases plant nutrient uptake: the role of soil nutrient availability and association of below-ground symbionts. *Ecological Entomology*, 査読有, 39, 511-518. DOI: 10.1111/een.12125

Whitaker, M.R.L., Katayama, N. & Ohgushi, T. (2014) Plant-rhizobia interactions alter aphid honeydew composition. *Arthropod-Plant Interactions*, 査読有, 8, 213-220. DOI: 10.1007/s11829-014-9304-5

Katayama, N., Tsuchida, T., Hojo, M.K. & Ohgushi, T. (2013) Aphid genotype determines intensity of ant attendance: do endosymbionts and honeydew composition matter? *Annals of the Entomological Society of America*, 査読有, 106, 761-770. <http://dx.doi.org/10.1603/AN13089>

Katayama, N., Silva, A.O., Kishida, O. & Ohgushi, T. (2013) Aphids decelerate litter nitrogen mineralization through changes in litter quality. *Ecological Entomology*, 査読有, 38, 627-630. DOI: 10.1111/een.12049

Sakata, Y., Kaneko, S., Hayano, A., Murayama, M., Ohgushi, T. & Isagi, Y. (2013) Isolation and characterization of microsatellite loci in the invasive herb *Solidago altissima* (Asteraceae). *Applications in Plant Sciences*, 査読有, 1 (4), 1200313.  
DOI: 10.3732/apps.1200313

Sakata, Y., Ohgushi, T. & Isagi, Y. (2013) Geographic variations in phenotypic traits of the exotic herb *Solidago altissima* and abundance of recent established exotic herbivorous insects. *Journal of Plant Interactions*, 査読有, 8, 216-218.  
<http://dx.doi.org/10.1080/17429145.2013.779036>

Utsumi, S., Ando, Y., Roininen, H., Takahashi, J.-I. & Ohgushi, T. (2013) Herbivore community promotes trait evolution in a leaf beetle via induced plant response. *Ecology Letters*, 査読有, 16, 362-370. DOI: 10.1111/ele.12051

Kagata, H. & Ohgushi, T. (2013) Home-field advantage in decomposition of leaf litter and insect frass. *Population Ecology*, 査読有, 55, 69-76.  
DOI: 10.1007/s10144-012-0342-5

Utsumi, S. (2013) Evolutionary community ecology of plant-associated arthropods. *Ecological Research*. 査読有, 28, 359-371.  
DOI: 10.1007/s.11284-013-1042-0

〔学会発表〕(計 18件)

井田崇、高梨功次郎、大串隆之、植物のアルカロイドを介した生物間相互作用の空間的・時間的效果、第63回日本生態学会、2016年3月21日、「仙台国際センター(宮城県・仙台市)」

坂田ゆず、大串隆之、侵入プロセスにおける外来植物と外来昆虫の相互作用が生み出す進化動態、2015年3月20日、「鹿児島大学(鹿児島県・鹿児島市)」

安東義乃・内海俊介、在来捕食者の外来植食性昆虫に対する適応、第62回日本生態学会、2015年3月21日、「鹿児島大学(鹿児島県・鹿児島市)」

大串隆之、侵入植物の形質進化と昆虫群集ネットワークの形成、応用動物昆虫学会、2014年3月26日、「高知大学(高知県・

高知市)」

内海俊介、Comments: transgenerational phenotypic induction in evolutionary community ecology、*個体群生態学会*、2013年10月12日、「大阪府立大学(大阪府・堺市)」

〔図書〕(計 5件)

藤崎憲治・大串隆之・宮竹貴久・松浦健二・松村正哉(2014)『*昆虫生態学*』,pp. 217, 朝倉書店, 東京.

大串隆之(2013) 栄養カスケード. 『*行動生物学辞典*』(上田恵介・岡ノ谷一夫・菊水健史・坂上貴之・辻和希・友永雅己・中島定彦・長谷川寿一・松島俊也編), pp. 42-43, 東京化学同人, 東京

大串隆之(2013) 間接効果. 『*行動生物学辞典*』(上田恵介・岡ノ谷一夫・菊水健史・坂上貴之・辻和希・友永雅己・中島定彦・長谷川寿一・松島俊也編), pp. 94, 東京化学同人, 東京.

大串隆之(2013) 非消費効果. 『*行動生物学辞典*』(上田恵介・岡ノ谷一夫・菊水健史・坂上貴之・辻和希・友永雅己・中島定彦・長谷川寿一・松島俊也編), pp. 450, 東京化学同人, 東京.

大串隆之(2013) 見かけの競争. 『*行動生物学辞典*』(上田恵介・岡ノ谷一夫・菊水健史・坂上貴之・辻和希・友永雅己・中島定彦・長谷川寿一・松島俊也編), pp. 511, 東京化学同人, 東京.

〔その他〕

京都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

(1) 研究代表者

大串 隆之 (OHGUSHI, Takayuki)  
京都大学・生態学研究センター・教授  
研究者番号: 10203746

(2) 研究分担者

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