

令和 5 年 6 月 26 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2019～2022

課題番号：19H03304

研究課題名(和文) 生物群集が創発する寄生者制御：宿主多様性による感染動態安定化機構の理論と実証

研究課題名(英文) Synergetic effects of community-level phenology of intermediate hosts and definitive hosts on the probability of trophic transmission in a nematomorph parasite

研究代表者

佐藤 拓哉 (Sato, Takuya)

京都大学・生態学研究センター・准教授

研究者番号：30456743

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,400,000円

研究成果の概要(和文)：ハリガネムシ類の感染動態において、中間宿主である水生昆虫種群の羽化フェノロジーが季節をまたいで生じており、終宿主への感染機会が長期化しているのに対して、終宿主種間の出現フェノロジーの同調性が高いことが明らかになった。数理モデルを構築してにより、中間宿主と終宿主間の群集フェノロジーの一致度がハリガネムシの基本再生産数(R_0)に正負の影響を及ぼす条件を検証した。その結果、中間宿主の群集フェノロジーの期間が長いことは、終宿主の群集フェノロジーが集中的である場合に R_0 を低くする傾向がある一方、終宿主の群集フェノロジーの変化に対する R_0 の変動を安定化する効果を示した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

生物多様性による感染症の制御は基礎科学のみでなく、社会福祉においても極めて重要な課題である。先行研究では、宿主の種多様性による希釈効果と増幅効果のいずれかが寄生者を制御するという前提の下で研究が進められてきた。これに対して、本研究では、中間宿主と終宿主の両方に種多様性が存在することに着目して、両者の群集レベルでのフェノロジーの一致度が感染動態にもたらす影響を体系的に理解するフレームワークを世界に先駆けて構築した。

研究成果の概要(英文)：We study phenological transmission of a nematomorph infecting intermediate hosts of aquatic insects whose emergence transfers cysts to definitive hosts of ground-dwelling beetles that feed on aquatic insect adults. Field observations found that asynchronous emergence of cyst-carrying aquatic insects occurred, providing a long time window for potential transmission. Ground-dwelling beetles that the nematomorph could infest occurred mostly during the first half of the transmission window, indicating that many of the late transferred cysts were wasted. Model simulations showed that asynchronous emergence among aquatic insect hosts stabilized transmission although a broadened window for potential transmission could increase unsuccessful transmission. These results suggest that phenological diversity of parasite hosts can synergistically determine the efficiency and stability of transmission and shed light on the roles of apparent wastes of unsuccessful transmission.

研究分野：群集生態学

キーワード：ハリガネムシ 感染症 群集フェノロジー R_0

1. 研究開始当初の背景

今日地球上に生息する生物種の約 40%は寄生者であり (Dobson *et al.* 2008 PNAS) 生物量でも既知の高次捕食者を超えることがある (Kuris *et al.* 2008 Nature)。そのため、自然生態系における寄生者の役割解明は、生態学の重要課題になっている。そのような中、申請者は、寄生者が宿主の行動操作を介して生態系間のエネルギー流を劇的に改変することを発見し、それが群集や生態系機能に及ぼす影響を実証・理論化する先駆的研究を進めてきた (Sato *et al.* 2011 Ecology; Sato *et al.* 2012 Ecol Lett; Iritani & Sato 2018 Trends Parasitol ; 図 1)。

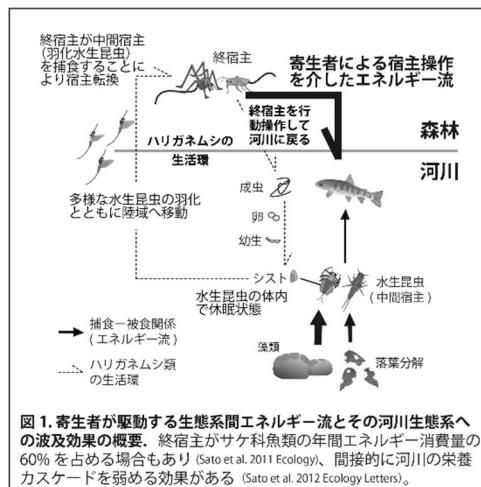


図 1. 寄生者が駆動する生態系間エネルギー流とその河川生態系への波及効果の概要。終宿主がサケ科魚類の年間エネルギー消費量の 60% を占める場合もあり (Sato *et al.* 2011 Ecology)。間接的に河川の栄養カスケードを弱める効果がある (Sato *et al.* 2012 Ecology Letters)。

寄生者の役割解明が進む中、関連研究分野の主要課題は、生物群集による寄生者の制御メカニズムを解明することにシフトしつつある。自然生態系において、寄生者の感染動態は、それらを取り巻く生物群集に規定されているはずである。また、マリアや鳥インフルエンザ等、人間社会に負の影響をもたらす感染症の流行も、複雑な生物間相互作用に制御されていることが認識され始めている (Johnson *et al.* 2015 Science)。すなわち、生物群集による寄生者の制御メカニズムを解明することは、寄生者を含む生態系挙動の理解と予測性を高めるとともに、感染症の流行予測や予防を実現することに実質的に貢献する重要な研究課題である。

生物群集による寄生者の制御に関して、宿主の種多様性が高いほど、感染に貢献しにくい種の割合が増えて感染機会が浪費されることで、全体の感染率が低下する希釈効果と、感染に貢献しやすい種の割合が増えて感染率が增大する増幅効果が知られている (Keesing *et al.* 2006 Ecol Lett)。これまで、感染動態研究では、感染率を制御するのは希釈効果か、増幅効果か？といった二者択一的な評価とその理論的検討がなされてきた (Keesing *et al.* 2010 Nature; Civitello *et al.* 2015 PNAS)。一方、自然界には、生活史の完結に中間宿主と終宿主を必要とする寄生者が多く存在する。それら寄生者の感染動態は、中間宿主と終宿主それぞれで希釈効果や増幅効果が働くことによって制御されている可能性がある。しかし、そのメカニズムの実証と理論化はなされていない。

2. 研究の目的

本研究では、寄生者の感染経路において、「複数の多様性効果が同時に機能すること(共機能)が、長期的な感染動態を安定化に導く鍵となる」という仮説を検証することを目的とした。

ハリガネムシ類は、多様な水生昆虫 (中間宿主) と多様な陸生昆虫 (終宿主) を利用する生活史を有しており、感染動態における種多様性効果を検証する格好のモデルである。具体的には、中間宿主である水生昆虫の羽化フェノロジーの多様性が、終宿主である地表徘徊性甲虫類への感染機会を長期化していること (中間宿主による時間的増幅効果: 図 2A) が明らかになってきた (Meguro *et al.* 2020 Ecological Research)。また、終宿主候補である複数の徘徊性甲虫は、いずれも水生昆虫を餌資源にしていると考えられるにも関わらず、感染率に大きな種間差がみられた。すなわち、終宿主による希釈効果が働いている可能性がある (図 2A)。

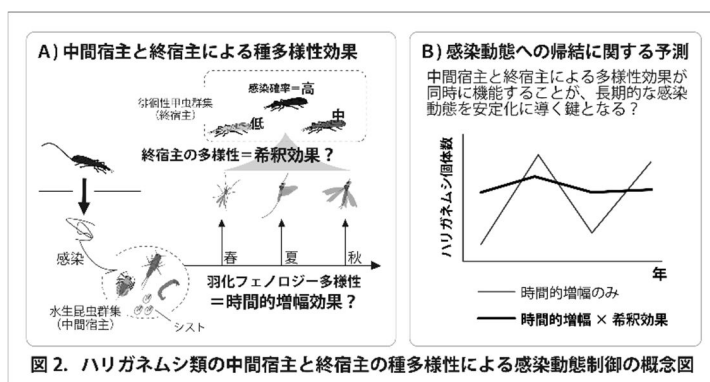


図 2. ハリガネムシ類の中間宿主と終宿主の種多様性による感染動態制御の概念図

では、時間的増幅効果と希釈効果が同時に機能することは、感染動態にどのような帰結をもたらすのだろうか？中間宿主による時間的増幅効果は、そのみでは終宿主への感染効率を一意に高め、理論的には終宿主とハリガネムシ類の感染動態を不安定にする。しかし、終宿主による希釈効果が中間宿主による増幅効果を抑制するならば、実効的な感染機会は低く長くなり、感染動態は安定化されるかもしれない (図 2B)。

3. 研究の方法

本研究では、ハリガネムシ類の感染系をモデルシステムとして、10年に及ぶ寄生生物とその宿主の季節動態を定量する詳細な野外観測・統計解析によって、時間的増幅効果と希釈効果が共機能するかを検証した。その上で、数理モデル解析によって、時間的増幅効果と希釈効果の共機能が、宿主多様性による感染動態の安定化を生み出す仕組みになっているかを検証した。

4. 研究成果

【中間宿主・終宿主の群集レベルのフェノロジー】

雨龍研究林(北海道大学)に設置したモニタリングサイトにおいて、中間宿主である水生昆虫成虫へのハリガネムシ類の感染状況を調べたところ、濾過食者、採集食者、刈取食者、破碎食者、捕食者という主要な摂餌様式をもつ多様な水生昆虫種に寄生していることが明らかになった。また、それら水生昆虫の羽化フェノロジーの多様性が高く、河川から森林へのハリガネムシの運搬期間が長期化している(時間的増幅効果を示唆)ことが明らかになった(Meguro et al. 2020)。一方、同研究林において、2014 - 2017年に採集した1500個体を超える地表徘徊性甲虫のハリガネムシ感染状況を調べたところ、2科19属36種の地表徘徊性甲虫が確認され、そのうち2科2属3種でのみ感染が認められた。ハリガネムシ類に感染していた3種はいずれも春繁殖を行う種であり、種間で類似した出現フェノロジーを有していた。

【中間宿主・終宿主の群集レベルのフェノロジー一致度】

この中間宿主と終宿主それぞれの群集レベルのフェノロジー一致度によって、ハリガネムシ類の伝播可能性がどの程度制御されているのかを定量的に評価した。その結果、2014年の雨龍研究林の調査サイトでは、水生昆虫の羽化に伴って森林に運搬されたハリガネムシシストの約50%が感染率の高い終宿主種群と季節的に、感染機会をもてていないことが明らかになった。これは、中間宿主種群と終宿主種群の群集レベルでのフェノロジーの一致度が、ハリガネムシ類の栄養伝播の確率を強く制御することを示唆する。

【中間宿主・終宿主の群集レベルのフェノロジーの場所間変異】

こうした現象の一般性を評価するために、北海道において地理的に離れた4地点に計7つの調査サイトにおいて、2014 - 2017年に捕獲した10000個体を超える地表徘徊性甲虫のハリガネムシ感染状況を調べた。その結果、3科34属91種の地表徘徊性甲虫が確認され、そのうち2科7属13種で感染が認められた。各サイトでは、感染率が1.8 - 14.1%とばらつくものの、複数年の感染が認められる種が複数種存在していた。雨龍研究林と同様に、感染種は、そのほとんどが春繁殖を行う種であり、種間で類似した出現フェノロジーを有していた。それぞれの地点において感染種間で出現フェノロジーの同調性を調べたところ、高標高の地域ほどフェノロジーの同調性が高かった。これらの結果は、ハリガネムシ類の感染動態において、中間宿主の種多様性による感染機会の長期化と、終宿主種間の出現フェノロジーの高い同調性による感染機会の喪失により、正味の効果としては感染機会を抑制する地域が多いことを示唆する。

比較的体サイズの大きな終宿主(数cm程度)とそれに感染するハリガネムシ類成虫(10 - 15cm程度)については、網羅的な解剖による感染評価が比較的容易である一方、膨大な数の水生昆虫成虫(中間宿主)に対するハリガネムシ類シスト(50-100 μ m程度)の季節的感染を解剖によって計数することは現実的でない。そこで、水生昆虫成虫とそれに感染しているシストの定量メタバーコーディングの手法開発を進めた。その結果、水生昆虫成虫については、事前に体サイズや個体数に応じた分析試料の仕分けが十分になされていない場合、羽化量の推定値に無視できないレベルの誤差を生むことが明らかになった。一方、ハリガネムシ類のシストに関しては、その季節性を種ごとに一定のレベルで評価できることが明らかになった。こうした手法の確立により、上述の中間宿主・終宿主の群集レベルのフェノロジー一致度を多地点で検証するための多検体分析の基盤が確立された。

【実証 - 理論の統合: 中間宿主・終宿主の群集フェノロジー一致度と寄生者感染動態の安定性】

野外実証データから明らかになった群集フェノロジーの一致度は、ハリガネムシ類の感染動態にどのような影響をもたらすのか?この問いに答えるために、数理モデルを構築して、中間宿主と終宿主間の群集フェノロジーの一致度がハリガネムシの基本再生産数(R_0)に正負の影響を及ぼす条件を検証した。その結果、中間宿主の群集フェノロジーの期間が長いことは、終宿主の群集フェノロジーが集中的である場合(実証研究での観測結果)に、感染機会の浪費を生じさせることで、 R_0 を低くする傾向があることが示された(当初の仮説を指示)。一方で、中間宿主の群集フェノロジーが季節的に長いことは、気候条件の年変動などにより、終宿主の群集フェノロジーが変化に対する場合に、 R_0 の変動を安定化する効果を有することが明らかになった。こうした宿主間のフェノロジー一致度による感染動態への安定化効果は従来の研究ではほとんど言及されておらず、本研究から得られた独自性の高い結果である。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計2件（うち査読付論文 2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 Gaku Takimoto, Harumasa Shirakawa & Takuya Sato	4. 巻 3
2. 論文標題 The relationship between vector species richness and the risk of vector-borne infectious diseases	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Amerian Naturalist	6. 最初と最後の頁 330-344
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1086/720403	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 Nanoko Meguro, Osamu Kishida, Shunsuke Utsumi, Shigeru Niwa4, Susumu Igarashi, Chikara Kozuka, Aiko Naniwa, Takuya Sato	4. 巻 35
2. 論文標題 Host phenologies and the life history of horsehair worms (Nematomorpha, Gordiida) in a mountain stream in northern Japan	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Ecological Research	6. 最初と最後の頁 482-493
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/1440-1703.12122	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4件（うち招待講演 1件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 友淵直人（神戸大学）、内海俊介（北海道大学）、太田民久（富山大学）、岸田治（北海道大学）、館野隆之輔（京都大学）、丹羽滋（自然環境研究センター）、長谷川功（水産研究・教育機構）、瀧本岳（東京大学）、森健介（神戸大学）、佐藤拓哉（神戸大学）
2. 発表標題 北海道に生息するハリガネムシ類の感染経路における終宿主の種多様性効果の検証
3. 学会等名 第68回日本生態学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 瀧本岳、白川遥大（東京大学）
2. 発表標題 生物多様性 - 感染症リスク関係：ベクター媒介性感染症リスクへのベクター多様性の効果
3. 学会等名 第68回日本生態学会（招待講演）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 友淵 直人(神戸大学)他9名
2. 発表標題 生物群集による寄生者制御：ハリガネムシ感染経路 における中間・終宿主の種多様性効果 .
3. 学会等名 第67 回日本生態学会、名古屋
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 白川 遥大、瀧本 岳、佐藤 拓哉
2. 発表標題 ベクター媒介性感染症におけるベクター多様性の効果
3. 学会等名 第67 回日本生態学会、名古屋
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計0件

〔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
研究 分担者	渡辺 勝敏 (Watanabe Katsutoshi) (00324955)	京都大学・理学研究科・准教授 (14301)	
研究 分担者	瀧本 岳 (Takimoto Gaku) (90453852)	東京大学・大学院農学生命科学研究科(農学部)・准教授 (12601)	

	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 協力者	高木 健太郎 (Takagi Kentaro) (20322844)	北海道大学・北方生物圏フィールド科学センター・教授 (10101)	

6. 研究組織（つづき）

	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
研究協力者	岸田 治 (Kishida Osamu) (00545626)	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)	
研究協力者	内海 俊介 (Utsumi Shunsuke) (10642019)	北海道大学・地球環境科学研究院・教授 (10101)	
研究協力者	小林 真 (Kobayashi Makoto) (60719798)	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)	
研究協力者	館野 隆之輔 (Tateno Ryunosuke) (60390712)	京都大学・フィールド科学教育研究センター・教授 (14301)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関