

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 5 月 23 日現在

機関番号：11301

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2011～2013

課題番号：23570015

研究課題名(和文)更新世以降の棲息ニッチ分割における生態化学量論の相対的重要性

研究課題名(英文)Ecological stoichiometry for explaining habitat segregations in freshwater copepods

研究代表者

牧野 渡(Makino, Wataru)

東北大学・生命科学研究科・助教

研究者番号：90372309

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,200,000円、(間接経費) 1,260,000円

研究成果の概要(和文)：ヒゲナガケンミジンコ類の「棲息ニッチ分割」要因を検討するための一助として、餌である植物プランクトンのリン含有量が、ヒゲナガケンミジンコ類の発育に与える影響について調べ、得られた結果を「低標高・低緯度分布種」と「高標高・高緯度分布種」との間で比較することを試みた。いずれの種とも、リン含有量が小さい餌を与えた場合には発育が著しく遅滞すること、「低標高・低緯度分布種」では低水温での生存率が低下することがわかった。従ってヒゲナガケンミジンコ類の「棲息ニッチ分割」には、餌の質よりも棲息水温の方が強く影響している可能性が示された。

研究成果の概要(英文)：The effects of algal phosphorus content on the development of freshwater calanoid copepods were investigated for two groups of species (lowland and highland groups). Using chemostats, the cellular C:P ratio of a cryptomonad species was manipulated, and the excess amount of the alga was supplied to copepods, whose postembryonic development was observed individually. With decreases in algal phosphorus content the development of copepods were severely retarded in both of the groups. It was also revealed that the survivorship of individuals in lowland groups was low when temperature was low. Thus the relative importance of temperature may be stronger than that of algal phosphorus content for habitat separations observed between the two groups of copepods.

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学、生態・環境

キーワード：生態化学量論 ヒゲナガケンミジンコ ニッチ分割 種間競争

1. 研究開始当初の背景

日本列島の生物多様性は、過去数千万年スケールの地殻変動と気象変動に強く影響されている。なかでも更新世の大規模な気象変動(氷期-間氷期サイクル)の強い効果は、様々な生物において、系統地理学的手法により明らかにされてきた。例えば淡水産ヒゲナガケンミジンコでは次のことが知られている。

(1)日本では現在、*Eodiaptomus japonicus* や *Sinodiaptomus valkanovi* のような「低緯度・低標高種」と *Acanthodiaptomus japonicus* のような「高緯度・高標高種」が分布する。両種の分布は地図上では重複するが、ハピタット単位では異種非共存・且つ「棲息ニッチ分割」パターンを示す。すなわち、「高緯度・高標高種」は高標高の高層湿原池塘や高山湖沼で最も多く出現する。そこでは「低緯度・低標高種」の出現は一切認められない。しかし「低緯度・低標高種」は、標高の低い土地の湖沼やため池では、「高緯度・高標高種」を凌駕する。

(2)「低緯度・低標高種」は全国各地から同一ハプロタイプ個体が見つかる。一方「高緯度・高標高種」は分布範囲が限定された3つの系統の集合体である。つまり「低緯度・低標高種」のジーンフローは「高緯度・高標高種」よりも大きい。ただし、両種の「棲息ニッチ分割」は維持されている。

(3)より寒冷な気候を氷期に経験した東北地方では、「低緯度・低標高種」集団に更新世の強いボトルネックが認められる。一方、「高緯度・高標高種」はどの系統でもボトルネックの兆候を示さない。

以上の結果は、ジーンフローの大きな「低緯度・低標高種」に対して、寒冷な気候が環境フィルターとして機能する可能性を示唆する。ただし詳細なメカニズムが不明であるため、「後氷期の完新世初頭から、局所的な気象条件により「低緯度・低標高種」と「高緯度・高標高種」の棲息ニッチ分割が維持されている」と結論づけるのは早計であろう。

そこで申請者は、気象以外の要因として「生態化学量論」を応用したロジックを「低緯度・低標高種」と「高緯度・高標高種」の「棲息ニッチ分割」に適用し、これと気象条件(水温)との相対的重要性を比較する本研究を想起した。

「生態化学量論」は幅広い生態系にて応用されてきた概念であるが、関連研究の殆どは「現世現象」解析あるいは「現世データからの近未来予測」の観点にたつ。本研究ではこれらの研究とは異なり、「生態化学量論」の「過去一万年の時間スケールで継続してき

た現象」に対する説明能力を取り上げた点が特徴で、「ロングタームな生物多様性形成機構」における生態化学量論メカニズムの重要性を検討するものである。

2. 研究の目的

両種の「棲息ニッチ分割」現象に関して、本研究では作業仮説:「低緯度・低標高種」と「高緯度・高標高種」の競争関係の優劣が、気象(水温)ではなく標高依存性である、すなわち低標高では「低緯度・低標高種」が優位だが、高標高では「低緯度・低標高種」は劣位である-を設定した。

優劣関係の逆転メカニズムは、以下のように考えた:「(1)両種の主な餌である植物プランクトンの質(炭素:リン比あるいは炭素:窒素比)が標高とともに劣化する、(2)このとき「低緯度・低標高種」では個体群成長速度が著しく減少するが、「高緯度・高標高種」ではそれほど減少しない、(3)結果、高標高では「低緯度・低標高種」が競争的に劣位となる」。

この「優劣関係の逆転メカニズム」を、飼育実験(両種に異なる質の餌を与え、個体群成長速度を比較)を行うことで、どれだけ妥当であるか判断したのが本研究である。

換言すれば、本研究は「生態化学量論 Ecological Stoichiometry」を、その有効性が広く認められている「現世現象」あるいは「近未来予測」に対してではなく、これまでに殆ど扱われたことがない「大過去から継続する現象」に対して応用を試みるものである。具体的には、我が国のヒゲナガケンミジンコ類の「更新世以降の棲息ニッチ分割」について、その維持機構に対する「生態化学量論」の相対的重要性を検証したものである。

これに加えて、淡水生態系において、ミジンコと同等の生物量を誇るヒゲナガケンミジンコでは、「生態化学量論」の観点から行われた研究は、驚くべきことだが、今日まで皆無に等しい。よって本研究は、淡水生態系における知見の大きなギャップを埋める第一歩となる、大変意義深いものである、とも評価される。さらには、ヒゲナガケンミジンコの異種非共存機構を、「生態化学量論」からアプローチすることも、世界初の試みである。

3. 研究の方法

上述した「作業仮説」と「逆転メカニズム」は、生態現象を炭素だけでなく複数の元素の動態に着目して解析する「生態化学量論」に基づくものである。淡水プランクトンでは主にミジンコ(*Daphnia*)を用いた研究により、その個体群成長速度が餌の量(炭素量)だけでなく、餌の質(炭素量に対するリン量、す

なわち炭素：リン比-これが小さいほど「質が良」く、ミジンコの成長も高くなる)にも強く影響され、場合によっては炭素量より炭素：リン比の方がより強く個体群成長を律速することが分かってきた。ただし、餌の「質」に対する個体群成長の応答、例えば「質の悪い餌を与えた時の成長速度が、質の良い餌での値の何%に減少するか(ダメージ係数)」は同じ *Daphnia* 属でも種毎に異なることが示されている。このダメージ係数の種間差が、我が国のヒゲナガケンミジンコ「低緯度・低標高種」と「高緯度・高標高種」の「棲息ニッチ分割」においても重要であると考えた。

その理由を概念的に示すと以下のとおりである。すなわち、栄養塩類を含む、いわゆる「物質」は重力に従い移動するため、どの時間断面でも低標高ハビタットほど栄養塩負荷が大きいだろう。ところで同じ栄養塩(例えばリン)負荷量では光量の増加に伴い植物プランクトンの炭素：リン比が増加し「質が悪く」なる。そして、高標高ハビタットでは、低標高ハビタットよりも栄養塩負荷は小さく、加えて光量大きい。つまり、高標高ハビタットの植物プランクトンの質は、低標高ハビタットの場合よりも著しく「劣化」していると考えられる。この時、前述の「ダメージ係数」が、「低緯度・低標高種」において「高緯度・高標高種」よりも著しく大きいなら、高標高ハビタットでは、両者の競争関係の優劣が逆転すると予想できる。

4. 研究成果

【炭素：リン比の異なる餌藻類の作成】

本研究では、独立行政法人国立環境研究所・微生物系統保存施設(茨城県つくば市)より入手したクリプト藻類の一種、*Cryptomonas tetrapyrenoidosa* (NIES-282) を餌藻類として用いた。その理由は、一般に、*Cryptomonas* 属は、淡水産ヒゲナガケンミジンコ類の飼育に適した餌藻類であることが知られているためである。

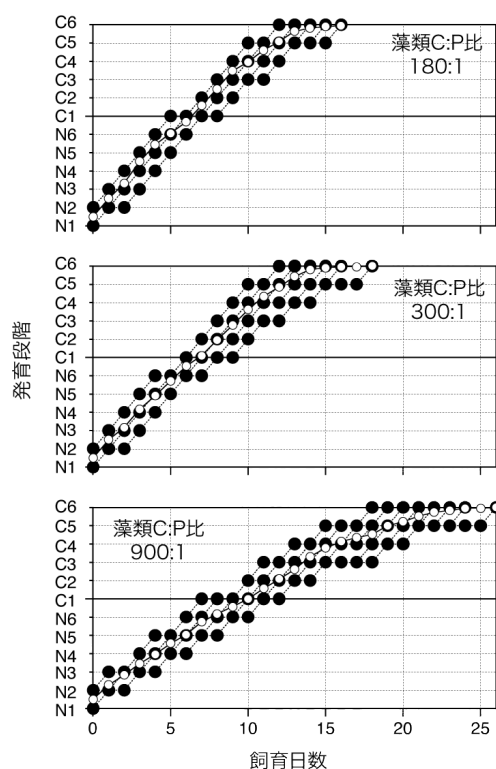
Cryptomonas tetrapyrenoidosa は連続培養装置(ケモスタットとも呼ばれる)で培養した。基本培地としては、Stemberger の改変 MBL 培地を用いた。種々の条件設定検討の結果、細胞中の炭素：リン比の異なる *C. tetrapyrenoidosa* は、培地の窒素：リン比と連続培養装置への培地供給速度(希釈率)を変えることで得ることができた。すなわち、炭素：リン比が約 180 : 1 の *C.*

tetrapyrenoidosa は、培地の窒素とリン濃度をそれぞれ 500 μ M と 25 μ M とし、連続培養装置(容量、3L)への培地供給速度を1日あたり約 900mL とすることで作成できることがわかった。また、炭素：リン比が約 900 : 1 の *C. tetrapyrenoidosa* は、培地の窒素とリン濃度をそれぞれ 500 μ M と 5 μ M とし、連続培養装置(容量、3.5L)への培地供給速度を1

日あたり約 350mL とすることで作成できることがわかった。

【炭素：リン比の異なる *Cryptomonas tetrapyrenoidosa* を与えたヒゲナガケンミジンコ類のダメージ係数】

上述のシステムにて作成した、炭素：リン比の異なる *C. tetrapyrenoidosa* を与えて飼育した「低緯度・低標高種」の発育を比較した結果を以下に示す。



実験に用いた *C. tetrapyrenoidosa* の C:P 比は 180:1(上段)、300:1(中段)、900:1(下段)である。いずれの場合にも、飼育実験は生後 12 時間以内のノープリウス幼生を 24 個体単離し、これを 1 個体ずつ、*C. tetrapyrenoidosa* を十分量含んだ飼育水(2mL)の入ったマイクロプレートのウェル中に移して開始した。個体がコペポダイト期へ変態した後は、同様の飼育水 50mL を含むガラスびんにて飼育を継続した。実験は個体が成熟するまで(すなわち、上図の C6 に達するまで)継続した。その間、飼育水の交換を毎日行った。

幼生の発育(上図の黒丸が 1 個体分のデータを示す)には個体差が見られた(上図では、1 つの黒丸に複数個体分が重なっている)が、実験区内平均(図中の白丸)で比較すると、*C. tetrapyrenoidosa* の C:P 比が増加する(すなわち、リンの相対量が減少する)と、発育が遅滞して行くことが明瞭に示された。実験区内の平均成熟日数を基準に「ダメージ係数」を見積もったところ、*C.*

tetrapyrenoidosa の C:P 比が 900:1 の場合に

は、C:P比が180:1の場合よりも発育時間が1.6倍延長していることがわかった。

この方法と同様に、「高緯度・高標高種」の場合でもダメージ係数を見積り、「低緯度・低標高種」の結果と比較検討することを試みたが、現時点までに明瞭な差は得られていない。これとは別に、質の良い餌で飼育した倍でも、「低緯度・低標高種」では、低温域における死亡率が著しく増加することが判明した。従って、現在までに得られた結果を総合すると、「高緯度・高標高種」と「低緯度・低標高種」の間に見られる「棲息ニッチ分割」パターンは、餌の質を考慮する生態化学量論から論議せずとも、至適水温の違いにより説明できると推察された。

なお淡水生態系において、ミジンコと同等の生物量を誇るヒゲナガケンミジンコ類では、その発育や成長に、餌の量を与える効果を調べた研究は枚挙に暇がないほど多いが、発育や成長に対する餌の質の効果を検証した研究(すなわち「生態化学量論」の観点から行われた研究)は、今日まで皆無に等しい。本研究の結果は、リン欠乏状態の藻類を与え続けても、ヒゲナガケンミジンコ類の発育が完結し得ることを実験的に示した、世界初の研究である。

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)

Makino, W., Ohtsuki, A., and Urabe, J. (2013) Finding copepod footprints: a protocol for molecular identification of diapausing eggs in lake sediments. *Limnology* (査読あり), Vol. 14, 269-282. DOI 10.1007/s10201-013-0404-1

〔学会発表〕(計0件)

〔図書〕(計0件)

〔産業財産権〕

出願状況(計0件)

取得状況(計0件)

〔その他〕

ホームページ等

6. 研究組織

(1)研究代表者

牧野 渡 (MAKINO, Wataru)

東北大学・大学院生命科学研究科・助教

研究者番号：90372309

(2)研究分担者

なし

(3)連携研究者

なし