

平成 30 年 9 月 11 日現在

機関番号：14501

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2015～2017

課題番号：15H04422

研究課題名(和文)複合生態系における寄生者感染動態と群集動態の統合的理解

研究課題名(英文)Comprehensive understanding of dynamics of parasite infection and communities in seasonally linked ecosystems

研究代表者

佐藤 拓哉 (SATO, Takuya)

神戸大学・理学研究科・准教授

研究者番号：30456743

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 14,000,000円

研究成果の概要(和文)：寄生者介在型のエネルギー流(PMEF, Parasite-Mediated Energy Flow)の時間変動性に注目して、PMEFが異なる時間スケールでどのように群集動態に影響を及ぼし、寄生者自身の感染動態にフィードバックするかを実証と理論を統合したアプローチで検証した。地域に応じたハリガネムシ類の種多様性と宿主利用の多様性に依存して、PMEFの時間変動性が規定されていた。野外実験と数理モデルから、PMEFの時間変化に対するサケ科魚類の応答の個体間変異が、群集動態を規定する重要な要因になることが確かめられた。生態系間の季節的な相互作用が群集の形成過程に重要な役割を果たすことが示された。

研究成果の概要(英文)：In this research project, we examined the causes and consequences of temporal variation in subsidies in stream and riparian ecosystems. A large-scale monitoring revealed that phenological diversity of arthropods and their nematode parasites synergistically determined the duration and seasonal timing of the riparian subsidies into streams. A field experiment then revealed that the pulsed subsidy allowed salmonid fish grow more evenly among individuals, which had different cascading effects on benthic invertebrates and leaf breakdown rate compared with the prolonged subsidy. In another experiment, fish exhibited a higher numerical response to the early subsidy, but not to the late subsidy, with the timing-dependent life history adoptions and its diversity. By using these empirical results, two modeling approaches highlight underappreciated roles of phenological variation in the assemblages of across-habitat consumer and resource movements in driving community and disease dynamics.

研究分野：群集生態学

キーワード：生態系間相互作用 群集動態 ハリガネムシ 寄生者介在型エネルギー流 フェノロジー 生活史多様性

1. 研究開始当初の背景

寄生者の普遍性が種数のみならず生物量の大きさとしても実証される中 (Kuris et al. 2008 Nature)、それらが種間相互作用や生態系過程に与える影響に注目が集まっている (Lafferty et al. 2008 Ecology Letters)。しかし、寄生者の役割を群集動態や生態系機能の規定要因として位置づけ、一般性のある理論構築に繋げている研究は未だほとんどない。また、宿主以外の種も含む群集動態の中で寄生者の感染動態を予測する試みは十分でない (ただし、Johnson et al. 2013 Nature)。

そのような中、申請者らは、寄生者による宿主の行動操作が異質な生態系間のエネルギー流を駆動することの重要性を世界に先駆けて発信してきた。具体的には、ハリガネムシ類(寄生者)が、陸生昆虫(終宿主)の行動を操作して河川に飛び込ませると、それがサケ科魚類のエサとなることで陸上生態系から河川生態系への大きなエネルギー流が生じて (Sato et al. 2011 Ecology; Sato et al. 2011 Oikos)、河川の栄養カスケードや生態系機能を大きく改変することを解明してきた (Sato et al. 2012 Ecology Letters)。

2. 研究の目的

申請者が提唱している寄生者介在型のエネルギー流 (PMEF, Parasite-Mediated Energy Flow) の時間変動性に着目し、(1) PMEF が異なる時間スケールでどのように群集動態に影響を及ぼし、(2) 寄生者自身の感染動態にフィードバックするか、を実証と理論を統合したアプローチで検証する。複雑な生態系挙動を理解する新たな群集理論の構築が究極目標である。

3. 研究の方法

(1) PMEF の時間変動性の広域・定量観測

ハリガネムシ類が駆動する PMEF の量は、季節間・季節内で大きく変化している可能性がある。具体的には、ハリガネムシ類の種特異的な宿主利用に依存して、PMEF は春と秋のいずれか、あるいは両方に生起されることが事前研究から強く示唆されていた。また、同種のハリガネムシが PMEF を生起する河川でも、集中的な場合と持続的な場合がある可能性がある。生態系間の資源流入は年毎・季節毎・日毎といった時間スケールで変動し (Yang et al. 2008 Ecology)、理論的にはその時間変動が群集動態を大きく左右しうる (Takimoto et al. 2002, 2009)。

そこで、北海道 [北海道大学天塩・雨龍・苫小牧研究林、京都大学北海道研究林 (標茶)] と本州 [京都大学芦生研究林 (京都)・和歌山研究林]、計 6 ヶ所の観測サイトにおいて、以下に述べる実地観測を行った。

観測 1) ハリガネムシ類成虫を、水盤トラップ等を用いて定期的に捕獲した。ハリガネムシ類成虫の捕獲数 PMEF の量と定義して、各サイトにおけるハリガネムシ類成

虫の捕獲数の時系列から PMEF のピークのタイミングと時間的集中度を定量化した。

観測 2) 形態・遺伝子分析を用いてハリガネムシ類と宿主の種ごとの季節消長を明らかにし、PMEF の時間変動性の成因として、寄生者 - 宿主関係の多様性の影響を検証した。

(2) 系外資源流の時間変動性 - 消費者応答の個体間変異 - 群集動態の関係解明

資源利用の消費者個体間の変異は、系外資源量の変動に応じて摂餌行動を柔軟に変える多くの消費者 (トカゲや鳥類等) に普遍的だと考えられるが、既存の群集理論では考慮されていない。申請者らの先行研究から、本研究プロジェクトで消費者として注目するサケ科魚類では、個体間順位において劣位な魚類個体は系外資源を十分に利用できず系内資源 (水生昆虫) に依存すること、そのことが系外資源による栄養カスケードの改変効果を弱めることが分かっている (Sato & Watanabe 2014 Journal of Animal Ecology)。

そこで、PMEF の時間変動性を季節的タイミングの違い (春 - 夏 vs. 夏 - 秋) および季節内の集中度 (集中的 vs. 持続的) に分離して実験的に PMEF を模した系外資源を供給する 2 つの大規模野外実験を実施した (下記)。また、系外資源の時間変動性と消費者応答の個体間変異が群集動態に及ぼす効果を理解・予測する一般性の高い群集理論を構築した。

野外実験 1) 季節的タイミングの効果検証

2016 年 6 月から 2018 年 3 月にかけて (実験は継続中)、京都大学和歌山研究林内の自然河川 (有田川流域 上湯川川上流 八幡谷) に 1.2km の実験区間を設けて野外操作実験を実施した。

PMEF の季節的タイミングの違いを模して、6 - 8 月 (春供給) と 8 - 10 月 (夏供給) にそれぞれ同じ供給率 (100 mg/m²/day) でミールワームを投入する実験区と、無供給の対照区を自然河川に設定した。それぞれの実験区の繰り返しは 3 区間とした。

各年の 6 月、8 月、および 10 月に全区間でアマゴの捕獲調査を実施して、すべてに個体識別をするとともに、体長、体重、生体インピーダンス値を測定した後、胃内容物を採取した。10 月の捕獲時点には、腹部の触診によって成熟の有無を評価した。さらに、各資源供給期間の中間時期に、陸生昆虫の自然供給量、底生動物量、およびハリガネムシ量を調べた。

資源供給のタイミングに対するアマゴの成長・成熟応答の個体間変異を評価するために、6 月、8 月、および 10 月におけるアマゴの体長データを用いて、潜在変数 (≈成長戦略) を個体 ID に関連付けた混合分布モデルを構築して、成長戦略とその多様性を実験区

の間で比較した。また、成長戦略と成熟開始年齢の関係を検証した。この解析において、未成熟個体については、性判別遺伝子マーカーによる性判別を行うことで、生活史の初期から系外資源の供給タイミングに対する個体応答を評価できる枠組みを構築した。

野外実験2) 季節内の集中度の効果検証

2017年8月～11月にかけて、京都大学和歌山研究林内の2つの小河川沿いに、それぞれ6つの大型水槽(L×W×H: 300×200×90 cm) 設置して(計12槽) 河川水を導水することで野外水槽実験を実施した。

個体識別したアマゴを大型個体2個体と小型個体4個体の計6個体をそれぞれの水槽に放逐した。

PMEFの季節内の集中度を模した集中的供給区と持続的供給区、および対照区をそれぞれ4繰返しつつ設けた。

集中的供給区と持続的供給区にはそれぞれ、陸生昆虫(市販のミールワーム)を自動給餌機によって投入した。集中的供給区では、3か月の実験期間の真ん中1か月に、90 mg/m²/dayの供給率でミールワームを投入したのに対して、持続的供給区では、3か月間を通して30mg/m²/dayの供給率で投入した(実験期間を通した総資源供給量は実験処理間で等しくした)。

また、系外資源が間接的に河川の底生動物と落葉破碎速度(生態系機能)に及ぼす影響を調べるために、前年に採取・乾燥しておいたカエデ科の落葉パックをそれぞれの実験水槽に3つずつ投入した。

3か月の実験期間の終了時に、アマゴを捕獲して胃内容物と成長率を調べた。また、落葉破碎者の個体数と落葉破碎速度を評価した。

(3) 寄生者感染動態へのフィードバック

ハリガネムシ類は中間宿主として水生昆虫を利用する。しかし、この水生昆虫は魚類に捕食され、特にPMEFが小さく陸域からのエサが少ないと、より多く捕食される。つまり、寄生者が駆動するPMEFは、自身の中間宿主となる水生昆虫に対する魚類の捕食圧を変えることで、寄生者自身の中間宿主への感染率を左右しうる。このフィードバックを数理モデルに組み込むことで、群集規模での寄生者の感染動態理論を構築した。数理モデルにおけるパラメータ設定の妥当性を担保するために、北海道大学の雨龍研究林と苫小牧研究林において、継続的かつ詳細な野外モニタリングを実施した。また、室内孵化実験を実施した。それらにより、ハリガネムシの陸域宿主への感染を達成させる上で重要な役割を果たしている水生昆虫を網羅的に評価した。

ハリガネムシ類成虫を河川で採集して実験室に持ち帰り、産卵させた後、等量ずつ各処理水槽に卵塊を添加して、孵化速度の

温度依存性を検証した。

羽化トラップを用いて、初春から晩秋まで、羽化水生昆虫を採集し、それぞれの種におけるハリガネムシシストの感染率と感染強度を実測した。

4. 研究成果

(1) PMEFの時間変動性の定量

地域に応じたハリガネムシ類の種多様性と宿主利用の多様性に依存して、PMEFの時間変動性が規定されることが広域かつ定量的な野外観測から明らかになった。

すなわち、ハリガネムシ類が駆動するPMEFの量が九州・本州では、カマドウマ・キリギリス類を終宿主として夏から秋に、北海道では、ゴミムシ・シテムシ類を終宿主として春に、生じること(季節的なタイミングの変異)が定量的に明らかになった。

また、季節的なタイミングが同じであっても、約1か月内に集中的にPMEFが生じる河川がある一方で、約3か月に亘って持続的に生じる河川もあることが明らかになった。

(2) 系外資源流の時間変動性 - 消費者応答の個体間変異 - 群集動態の関係解明

実験1) 季節的タイミングの効果検証

サケ科魚類のアマゴにおいて、春から夏に餌供給を増大させた区間では、高成長パターンを示す個体の割合が増加した。高成長パターンを示す個体は1歳から成熟に参加する確率が高く、繁殖期当たりの産卵メス数が増加した。その結果、春-夏供給区では、翌年の子の数が他の実験区間に比べて多かった。さらに、成長戦略の多様性を処理区間で比較するために、混合分布モデルで評価された3つの成長戦略(高成長、低成長、秋成長)の多様性指数を処理区ごとに計算した。その結果、成長戦略の多様性は、春-夏供給区は、夏-秋供給区と対照区よりも高かった。

これらの結果は、春に陸生昆虫が供給されることで、特にメスに当該年における成熟の意思決定に関連した高成長戦略が生まれ、個体群成長を高めることと、生活史に多様性をもたらしたことを示唆する。今後、世代を通じた野外調査結果に同様の解析を適用することで、森から川への季節的な陸生昆虫流入が、サケ科魚類の生活史の多様性維持やさらには個体群の長期動態に及ぼす影響の解明に迫れると考えている。また、底生動物と落葉分解速度の季節動態については現在解析を進めている。今後、これらのデータも合わせることで、PMEFの季節的タイミングが消費者の応答の個体間変異を通して群集動態に波及する仕組みを実証する。

実験2) 季節内の集中度の効果検証

期間当たりの総給餌量が同じであっても、

その時間変化が集中的な場合と持続的な場合で、サケ科魚類の個体間関係の強さが大きく異なり、結果として成長の個体間変異も大きく異なることが実験的に明らかになった（持続的な場合に、個体間の成長差が大きくなった）。持続的供給区では、大型個体が有効に系外資源を独占するため、小型個体は底生動物を多く捕食していた。その結果、実験終了時における、落葉パック当たりの底生動物の生息個体数は、同じ総供給量を得たにも関わらず、持続的供給区で、集中的供給区よりも少くなる傾向があった（ただし、そのようなパターンは主要な底生動物分類群の微生物場所選択にも依存）。また、それと対応して、落葉破碎速度は、持続的供給区で、収集的供給区よりも遅くなる傾向が認められた。

上記2つの実験結果に基づいて、PMEFの時間変化とサケ科魚類のサイズ構造を考慮した数理モデル解析を行った結果、PMEFの時間変化に対するサケ科魚類の応答の個体間変異が群集動態を規定する重要な要因になることが確かめられた。

(3) 寄生者感染動態へのフィードバック

北海道の河川水温を参考に、*Gordionus* sp.の卵の孵化速度を5°C、10°C、15°Cで測定した結果、およそ2~4ヶ月で孵化することが明らかになった。水生昆虫類成虫への感染率の季節変化を調べた結果、カゲロウ目やトビケラ目の種では6-7月に、ユスリカ科では8-10月に高くなっていた。地表徘徊性甲虫類の分析と飼育実験からは、*Gordionus* sp.の主要な終宿主がツンベルグナガゴミムシであり、それらが6-9月と長い繁殖期をもち、かつ成虫越冬をする可能性が示唆された。さらに、徘徊性甲虫類に感染していたハリガネムシ幼虫の体サイズには、明瞭な季節的傾向が見られなかった。これらの結果は、水生昆虫類の羽化フェノロジーの多様性と長寿命なゴミムシ類によって、*Gordionus* sp.が生活史を完結するための感染経路が、季節的に多様に保たれている可能性を示唆する。

生活史の把握から明らかになった感染の鍵となる水生昆虫の種多様性や季節性（の多様性）を数理モデルに組み込むことで、感染水生昆虫の羽化タイミングの多様性、陸域宿主のフェノロジーとのマッチング、および魚類の機能の反応の効果がそれぞれ高い場合に、ハリガネムシ類の存続可能性が高まることが予想された。

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6件)

1. Takahashi, K. & Sato, T. (2017) Spatial

variability in prey phenology determines predator movement patterns and prey survival. **Aquatic Ecology** 51: 377-388.

2. Rodrigue-Cabal, M., Barrios-Garcia, M N., Rudman, S., McKnown, A., Sato, T. & Crutsinger, G. (2017) It's about time: the role of genetic variation in phenology in an aquatic ecosystem. **Freshwater Biology** 62: 356-365.
3. Yamashita, J., Sato, T., & Watanabe, K. (2017) Hairworm infection and seasonal changes in intermediate host in a mountain stream in Japan. **Journal of Parasitology** 103: 32-37.
4. Sato, T., El-Sabaawi, R., Campbell, K., Ohta, T., Richardson, JS. (2016) A test of the effects of timing of a pulsed resource subsidy on stream ecosystems. **Journal of Animal Ecology** 85: 1136-1146.
5. Takahashi, K. & Sato, T. (2015) Temporal and spatial variations in spawning timing of *Rhacophorus arboreus*. **Herpetology Notes** 8: 395-400.
6. Rudman, S., Rodrigue-Cabal, M.A., Stier, A., Sato, T., Heavyside, J., El-Sabaawi, R.W., Crutsinger, G.M. (2015) Adaptive genetic variation mediates bottom-up and top-down control in an aquatic ecosystem. **Proceedings of the Royal Society B** 282: 20151234

〔学会発表〕(計14件)

1. Takuya Sato (Kobe University) Emergent effects of phenological diversity on community and disease dynamics in stream and riparian ecosystems. 第65回日本生態学会、札幌（口頭発表）国際シンポジウムを企画、2017
2. 佐藤拓哉（神戸大学・理） つながりの生態学 - 間接効果の恩恵にあずかって. 第65回日本生態学会、札幌（口頭発表）、2017
3. 高橋華江, 佐藤拓哉（神戸大学・理） モリアオガエルの非繁殖生態. 第65回日本生態学会、札幌（ポスター発表）、2017
4. 田中良輔（神戸大・理）, 新田理人（広島大・水産）, 佐藤拓哉（神戸大院・理） 止水性ヨシノボリに対する微生物の季節的感染動態と宿主への影響評価. 魚類自然史研究会、奈良（口頭発表）、2017
5. T. Sato. The effects of temporally variable resource subsidies on stream ecosystems: Looking beyond the Nakano's legacy for stream-forest linkages, 第64回日本生態学会、東京（国際シンポジウム）、2016
6. 佐藤拓哉. 森と川をつなぐ細い糸：寄生虫を介した生物たちの多様なつながり. 第64回日本生態学会 みんなのジュニア生態学、2016

7. 宇梶伸(神戸大院・理), 上田るい(神戸大・理), 金岩稔(三重大院・生資), 瀧本岳(東大院・農), 佐藤拓哉(神戸大院・理) 森と川の季節的なつながりがアマゴの生活史を多様にする?: 混合分布モデルによるアプローチ. 第 64 回日本生態学会、東京(ポスター発表、優秀賞受賞) 2016
8. 上田るい(神戸大・理), 武島弘彦(総合地球環境学研究所・研究高度化支援センター), 宇梶伸(神戸大院・理), 佐藤拓哉(神戸大院・理) 有田川水系支流におけるアマゴの性に関連した初期生活史多型の解明: 性別 DNA マーカー分析によるアプローチ. 第 64 回日本生態学会、東京(ポスター発表) 2016
9. 高橋華江, 佐藤拓哉(神戸大学・理) モリアオガエルの繁殖同調: 空間スケールごとの駆動要因. 第 64 回日本生態学会、東京(ポスター発表) 2016
10. 目黒菜乃子(神大・理), 内海俊介(北大・FSC), 岸田治(北大・FSC), 高木健太郎(北大・FSC), 山本拓弥(京大・院・理), 渡辺勝敏(京大・院・理), 丹羽慈(自然研), 佐藤拓哉(神大・理) 春に繁殖するハリガネムシ類の生活史解明: 宿主とのフェノロジー一致に注目して. 第 64 回日本生態学会、東京(ポスター発表) 2016
11. 国際シンポジウム: Ecology, Evolution and Conservation of freshwater biodiversity in riverine ecosystems.
主催: 神戸大学先端融合研究環 自然科学・生命医学系融合研究領域 研究プロジェクト: 水環境と水圏関連光合成生物が作る統合システムの解析と応用、神戸大学、2016 [研究代表者: 佐藤拓哉が企画、Prof. Kurt D. Fausch (コロラド州立大学)を招待]
12. 佐藤拓哉. 食物網の隠れたエネルギー流?—宿主操作を介した捕食-被食関係の変化. **Animal-Plant Interaction Workshop** (日本生態学会関東地区会公募集会) 2015
13. 佐藤拓哉. 寄生者介在型エネルギー流と食物網. 進化群集生態学シンポジウム (日本生態学会近畿地区会 公募集会) 2015
14. 佐藤拓哉. 森と川をつなぐから考える—溪流魚の暮らしとその保全.(中国四国地区生物系三学会合同大会 公開シンポジウム) 2015

〔図書〕(計 2 件)

1. 佐藤拓哉・鏡味麻衣子. (2016) 病原生物と宿主の種間相互作用. シリーズ現代の生態学 6. 感染症の生態学. pp. 73-86. 共立出版.
2. 鏡味麻衣子・佐藤拓哉. (2016). 病原生物の食物網・物質循環における機能. シリ

ズ現代の生態学 6. 感染症の生態学. pp. 87-99. 共立出版.

〔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
<http://www.edu.kobe-u.ac.jp/fsci-satola/b/>

6. 研究組織

- (1)研究代表者
佐藤 拓哉 (SATO, Takuya)
神戸大学・大学院理学研究科・准教授
研究者番号: 30456743
- (2)研究分担者
瀧本 岳 (TAKIMOTO, Gaku)
東京大学・大学院農学生命科学研究科(農学部)・准教授
研究者番号: 90453852
- (3)研究分担者
金岩 稔 (KANAIWA, Minoru)
三重大学・生物資源学研究所・准教授
研究者番号: 60424678
- (4)研究分担者
徳地 直子 (TOKUCHI, Naoko)
京都大学・フィールド科学教育研究センター・教授
研究者番号: 60237071
- (5)研究分担者
館野 隆之輔 (TATENNO, Ryunosuke)
京都大学・フィールド科学教育研究センター・准教授
研究者番号: 60390712

(6)研究分担者

渡辺 勝敏 (WATANABE, Katsutoshi)
京都大学・大学院理学研究科・准教授
研究者番号：00324955

(7)連携研究者

日浦 勉 (HIURA, Tsutomu)
北海道大学・北方生物圏フィールド科学セ
ンター・教授
研究者番号：70250496

(8)連携研究者

岸田 治 (KISHIDA, Osamu)
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：00545624

(6)連携研究者

内海 俊介 (UTSUMI, Syunsuke)
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