

機関番号：10101

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2007～2010

課題番号：19370005

研究課題名(和文) 表現型可塑性の進化生態学的研究：群集構造からとらえる

研究課題名(英文) Phenotypic Plasticity in a Food Web

研究代表者

西村 欣也 (NISHIMURA KINYA)

北海道大学・大学院水産科学研究院・准教授

研究者番号：30222186

研究成果の概要(和文)：本研究では、上位捕食者(ヤゴ)、下位捕食者(エゾサンショウウオ)の幼生、餌となる生物(エゾアカガエル)のオタマジャクシの3種からなる単純な食物網における、オタマジャクシのエゾサンショウウオ幼生に対する誘導防御形態、エゾサンショウウオ幼生のオタマジャクシを捕食・攻撃するための誘導攻撃形態の発現を調べた。両者の対抗的形態発現の程度はヤゴの存在によって緩和された。互いの対抗的な可塑性は、第三者の介入によって調整される必要があり、そのような調整がなされていることが明らかとなった。

研究成果の概要(英文)：Here, using a simple food chain consisting of a top predator (dragonfly larvae), an intermediate predator (salamander larvae), and frog tadpoles as prey, we show that the presence of dragonfly risk cues substantially modifies the intensity of antagonistic morphological plasticity in both amphibians. In the absence of dragonflies, tadpoles produced bulgier bodies in response to salamanders, and salamanders responded to this defense by enlarging their gape size. However, in the presence of dragonfly risk cues, the expression of both antagonistic traits was significantly reduced because tadpoles and salamanders produced phenotypes that are more effective against dragonfly predators.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2007年度	3,900,000	1,170,000	5,070,000
2008年度	2,500,000	750,000	3,250,000
2009年度	2,700,000	810,000	3,510,000
2010年度	2,100,000	630,000	2,730,000
年度			
総計	11,200,000	3,360,000	14,560,000

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：表現型可塑性、共食い、防御、攻撃、相対成長、反応基準、食物網

1. 研究開始当初の背景

同一の遺伝子集団中の個体が、異なる表現型を発現する現象は表現型可塑性として、特に発生学や生態学の分野で魅力的な研究課題となっている。生態学者は、同一の遺伝子集団で、異なる季節から生活史サイクルが始まる個体の形態や行動が異なることや環境の変化に呼応して、個体が異なる形質(特に形態)を誘導するような現象に興味を持ってきた。

誘導防御は、捕食危機が2次的環境として到来するとき、その危機に呼応して被食者が防衛形質を誘導する現象であり、進化生態学における研究の盛んな一分野となっている。

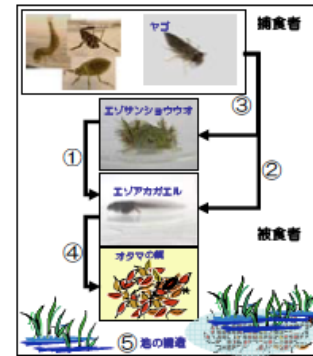
(1) 新奇な誘導防御形態— 申請者の研究室では、北海道の固有種であるエゾアカガエル (*Rana pirica*) のオタマジャクシが、やはり北海道の固有種で、オタマジャクシの捕食者となるエゾサンショウウオ (*Hynobius retardatus*) の幼生が存在する池で、頭胴部の表皮組織を肥厚させた膨満形態を誘導させることを発見し、どんな手がかりをもとに誘導が起こるかを解明した。そして、その誘導形態がサンショウウオ幼生による特有の捕食危機に対応した捕食回避の機能を持っていることを明らかにした。

(2) 誘導形態の儉約性・柔軟性— オタマジャクシは、産卵された池で発生を進め、変態するまでの間に、エゾサンショウウオ幼生ばかりでなく、多くの水生昆虫からの捕食圧を受けている。どの捕食者による捕食危機に何時みまわれるかは、池の時間・空間的変遷動態に確率的に左右される。膨満形態誘導により、エゾサンショウウオ幼生の捕食に対処するエゾアカガエルのオタマジャクシは、他の捕食者(水生昆虫、実例としてヤゴ)による捕食危機に対して異なる形態誘導を示す。その誘導形態は、多くの無尾類(カエル)のオタマジャクシが主に捕食性水性昆虫に対して示す尾高形態である。この形態が、それを誘導する捕食者による捕食危機を軽減させる機能を有することを明らかにした。また、オタマジャクシはこれら2つの防御形態(膨満型と尾高型)を、捕食者の交替や消失に対応して十何に変更することを明らかにした。この柔軟性は、必要に応じた対処という意味で儉約的であり、これらの形態誘導が既知でない文脈の副産物と考えるよりも、必要に応じて解発される「誘導防御形態」と考えることの妥当性を与える。

2. 研究の目的

これまでの研究から、エゾアカガエルのオタマジャクシの可塑的防御形態、エゾサンショウウオ幼生の可塑的捕食形態が、自然

選択の対象としてデザインされたと論証可能な証拠を得てきた。右図は、捕食・被食関係の本質



的枠組みを保ちつつ、池の生物群集を可能な限り単純化した構図である。今まで取り組んできた研究は、右図において①, ②, ③の個別の部分について、オタマジャクシあるいはエゾサンショウウオ幼生の可塑性の機能を調べていたのである。本研究は、実験的方法より食物網の生物間相互作用におけるエゾアカガエルとエゾサンショウウオの幼生の示す形態可塑性の生態学的機能とその生態学的意味付けについての理解を深めることを目的とする。

3. 研究の方法

エゾアカガエル幼生の誘導防御形態とエゾサンショウウオ幼生の誘導攻撃形態の相互関係に対する上位捕食者の影響について：

個別に調べられてきたエゾアカガエル幼生が捕食者であるサンショウウオ、ヤゴに対して示す防御形態、エゾアカガエル幼生が餌であるエゾアカガエルに示す誘導攻撃形態、ヤゴに対して示す誘導防御形態が、三者の相互作用によってどのように誘導されるかについて調べるための実験を行った。

函館郊外でエゾアカガエル、エゾサンショウウオの卵塊を採集し、実験室で、16度で保存した。それらの卵から発生した幼生を用いて2リッター水槽を用い、以下の6つの処理による飼育を行い、それぞれの処理でエゾアカガエル幼生とエゾサンショウウオ幼生の誘導防御形態と誘導攻撃形態を測定した(実験とその結果についての統計検定の詳細は発表論文[4]を参照のこと)。

飼育処理 (1) エゾアカガエル幼生(40 個体)+エゾサンショウウオ幼生(1 個体)、(2) エゾアカガエル幼生(40 個体)+エゾサンショウウオ幼生(1 個体)+ヤゴ(1 個体)、(3) エ

ゾアカガエル幼生(40 個体)、(4) エゾサンショウウオ幼生(1 個体)、(5) エゾアカガエル幼生(40 個体)+ヤゴ(1 個体)、(6) エゾサンショウウオ幼生(1 個体)+ヤゴ(1 個体)。

4. 研究成果

これらの実験処理では、エゾアカガエル、エゾサンショウウオがそれぞれ、餌や捕食者の存在で誘導される捕食形態や防御形態の程度を、これまでの研究と比較するものである。そのためこれまでの研究で用いた飼育実験方法を踏襲した。ヤゴを捕食者として導入する場合、実際の捕食がおこらないように飼育タンクの中に籠を入れて、ヤゴをその中に隔離した。一方、エゾサンショウウオを捕食者として導入する場合には隔離せず、オタマジャクシと一緒にした。そのため、オタマジャクシに対する実際の捕食はエゾサンショウウオによってのみ起こった。

図1のaとcはエゾアカガエルの誘導形態を示している。aはエゾアカガエルの体高、cは尾高である。それぞれ、エゾサンショウウオ、ヤゴ

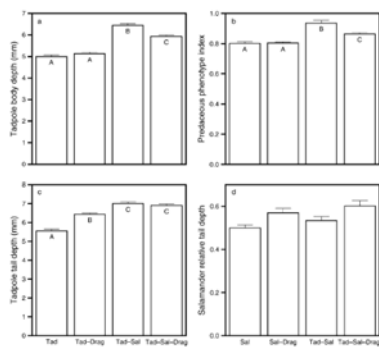


図1

に対する誘導防御形態である。bとdはエゾサンショウウオの誘導形態を示している。bはエゾサンショウウオの口の大きさを表す指標、dはエゾサンショウウオの尾高である。それぞれ、エゾアカガエルを捕食するための誘導攻撃形態、ヤゴに対する誘導防御形態である。横軸の表示は、それぞれ、Tad:エゾアカガエルの幼生、Sal:エゾサンショウウオの幼生、Drag:ヤゴの実験の組み合わせを示している。図中で統計検定によって違いが判別されたものを異なるアルファベットで示した。

エゾアカガエルのオタマジャクシが、エゾサンショウウオの捕食を免れる機能を持つ形態の指標である体高を最も高めたのはエゾサンショウウオが単独の捕食種であるときであり、ヤゴとエゾサンショウウオの2種の捕食者がいるときにはそれよりも体高は

それよりも低い程度であった。特定の捕食者に対してではなく、捕食者一般に誘導される尾高型は捕食者としてサンショウウオを含む処理区で顕著だった。

サンショウウオのオタマジャクシに対する誘導攻撃形態はオタマジャクシを含む諸陸で現れたが、ヤゴを含む場合、その程度は抑制された。

図2は、上図はオタマジャクシの活動性、下図はエゾサンショウウオの活動性を示している。

食物網の最下位のエゾアカガエルのオタマジャクシは単独でいるときに最も活動性が高く、捕食者の種類が増えるに従って活動性が低下した。

エゾサンショウウオ幼生は餌のオタマジャクシがいるときに最も活動性が高く、自身の捕食者であるヤゴがいるとき活動性は抑制された。

図3はサンショウウオによるオタマジャクシの捕食数の結果を示している。上位捕食者であるヤゴが存在する場合、オタマジャクシの捕食数が減少している。

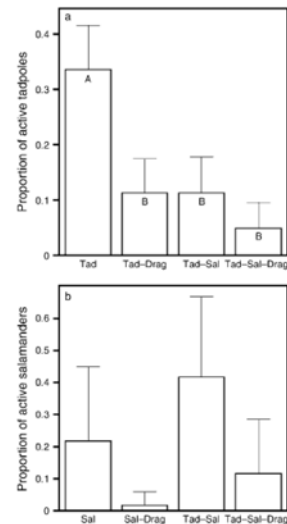


図2

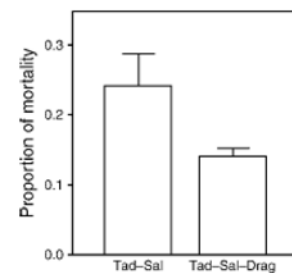


図3

討論:

生理学や行動生物学では生物の特性を示す一般概念である「可塑性」は、1930年代にもたらされた進化の総合説をもととした進化生物学では捨象され重要な共通概念としての地位を得てこなかった。しかし、ここ数十年の理論的、経験的研究のなかで、進化生物学者はその重要性に再び覚醒し始めた。

1980年代から、適応論的解釈が可能な形態

の可塑性がいろいろな生物分類群で次々と明らかにされてきた。発見は適応対象となる生物の形質とその選択圧となる要因の関係を明確化することから始まった。

可塑的形質の発見は、例えば以下のように考察される：ある防御形質は、ある捕食様式の捕食に対して有効に機能して生存を高めるものであり、そうした防御形質はその捕食危機の前触れを感知することによって発現する。その防御形質が常備的でなく誘導されるのは、それにコストがかかり、その捕食危機を感知しない間も発現するコストを節約し、必要に応じて発現することがより適応的な生物のデザインだからである。こうしたデザインは、突然変異によって生じる表現型デザインの中から試行錯誤的に選択され維持されうるデザインと考えるのである。成功した研究においてこうした推論は、その生物の生活史をふまえて最も単純化されたシナリオのなかで、最も納得しうる説明として受け入れられる。

本研究に先立ち明らかにしてきたことの数例は、エゾアカガエルのオタマジャクシが膨満型の形態を誘導し、それがオタマジャクシを丸呑みする機能を持つ大口型を誘導するエゾサンショウウオに対抗する防御機能を有すること、オタマジャクシはエゾサンショウウオ幼生の捕食危機に合わなければ、この膨満型の誘導防御形態を発現しないこと、エゾサンショウウオの生息しない地域のエゾアカガエルは膨満化の誘導防御形態の発現能を十分には持たないこと、どの地域にでも広く分布するが、ミクروسケールの生息域では必ずしも同居するわけではない水生昆虫に対しては、高尾型の防御形態が誘導されること、などである。

生態学は、環境に対する生物の対応や、生物間の相互作用が生み出す創発パターンの理解に努力を注ぐので、可塑性の研究は、発見されその機能を理解した最初のシナリオより多少込み入った現実の生態学的な文脈の中で再理解される方向へと発展を始める。エゾアカガエルのオタマジャクシ、エゾサンショウウオの幼生を、食物網を前提としたより複合的な相互作用のシナリオの中でとらえる本研究はそうした位置づけの中にある。

オタマジャクシが、ヤゴあるいはサンショウウオの捕食に備える誘導防御形態は、それぞれの捕食者に単独で対処するときと、2種

の捕食者の混在する危機に対処するときでは異なるはずである。サンショウウオはオタマジャクシを餌とするが、ヤゴに捕食される関係に位置するので、オタマジャクシを攻撃・捕食する誘導攻撃形態は、ヤゴがいるときにはそれを考慮したものとなるはずである。エゾアカガエルのオタマジャクシとエゾサンショウウオ幼生は、2つ以上の事柄への対処というシナリオの中で、誘導形態は捕食行動や捕食回避の潜在的行動と同調して調節的に発現していると解釈できた。

先行研究によれば、エゾアカガエルのオタマジャクシがエゾサンショウウオ幼生の丸呑み捕食攻撃に対して膨満型の形態誘導で対処する一方、エゾサンショウウオ幼生は大口型の形態誘導でその防御に対処していると解釈できた。この2者の発生過程における対抗的形態誘導能が、生活史上でどのように機能するかが、生態学的な興味となる。オタマジャクシが既に防御形態を解発している場合、エゾサンショウオはその発生・成長過程で大口型を解発しても、成長の体サイズ差のため、捕食攻撃の機能を発揮することができない。そうしたことから、そのような場合エゾサンショウウオはもはや大口型にはならないというのが、適応論的に合理的な推論である。

しかし、結果はその推論の逆となった。それは、エゾサンショウウオ幼生の誘導される大口形態はオタマジャクシを攻撃・捕食するばかりでなく、同種他個体を攻撃・捕食する共食いにも機能していることによった。エゾサンショウウオは周囲にいるオタマジャクシが餌候補とするには大きすぎたとしても、周囲にいる同種他個体が餌候補としての可能性がある場合、発生・成長過程で一部の個体が、共食いが可能な大口型の形態を誘導させるのである。こうしたことは、可塑性を持つ生物間の相互作用が、発生・成長のタイミングによって異なる結末をもたらすことを明示している。

本研究は、捕食・被食関係に生じる表現型可塑性を2者の単純な関係として研究することから、食物網におけるリアリティーの中に少し複雑なシナリオを見出すための一歩となった。動的システムについての多くの研究分野と共通に、これらの事象を含むより高次のシステム(ここではより高次の食物網)の動的パターンの認識・理解に向けて、本研究

の成果がどのように機能するかが今後の課題である。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計 18 件)

- ① Kishida, O., Trussell, G. C., Nishimura, K., and Ohgushi, T. 2009b. Inducible defenses in prey intensify predator cannibalism. *Ecology* 90: 3150-3158. (査読有)
- ② Mougi, A. and Nishimura, K. 2009b. Species invasion history influences community evolution in a tri-trophic food web. *PLoS One* 4: e6731. (査読有)
- ③ Mori, T. et. al., Nishimura, K. 2009. A novel uromodulin-like gene and water regulation control the predator- induced bulgy morph in tadpoles. *PLoS One* 4: e5936. (査読有)
- ④ Michimae, H., Nishimura, K., Tamori, Y., and Wakahara, M. 2009. Maternal effects on cannibalistic polyphenism in larvae of the salamander *Hynobius retardatus*. *Oecologia* 160: 601-608. (査読有)
- ⑤ Iwami, T., Kishida, O., and Nishimura, K. 2007. Direct and indirect induction of a compensatory phenotype that alleviates the costs of an inducible defense. *PLoS One* 2: e1084. (査読有)

〔学会発表〕(計 11 件)

- ① 桑野真也, 岸田治, 西村欣也 「出生前に条件づけられている代替発生軌道」, 第 58 回日本生態学会, 2011 年 3 月 9 日, 札幌コンベンションセンター (札幌市)
- ② Nishimura, K., Kuwano, S., Ikawa, T., Kishida, O. “Differentiation of the two distinctive phenotypes in a facultative cannibalistic polyphenism”, 13th International Behavioral Ecology Congress, 27 Sep, 2010, Perth, Australia.
- ③ 桑野真也, 西村欣也 「個体発生に伴い現れる栄養多型: 方向づけへ遡る」, 第 57 回日本生態学会, 2010 年 3 月 18 日, 東京大学 (東京都文京区)
- ④ 西村欣也, 岸田治, 森司, 「表現型可塑性の生態学的機能と遺伝的基盤」, 第 11 回日本進化学会, 2009 年 9 月 3 日, 北海道大学 (札幌市)

- ⑤ Nishimura, K., Kishida, O., Ikawa, T. “Antagonistic Inducible Polymorphism in Cannibalism Population”, European Society of Evolutionary Biology 12th Congress, 25 Aug, 2009, Turin, Italy.

〔図書〕(計 1 件)

- ① 西村欣也, 岸田治, 京都大学学術出版会, 群集生態学第 2 巻「多種系における表現型可塑性」(2009), p111-150

〔その他〕

ホームページ等

http://aleph.fish.hokudai.ac.jp/res_J/res2.html

6. 研究組織

(1) 研究代表者

西村 欣也 (NISHIMURA KINYA)
北海道大学・大学院水産科学研究院・准教授
研究者番号: 30222186

(2) 研究分担者

なし

(3) 連携研究者

なし