

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 5 月 26 日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2012～2015

課題番号：24370004

研究課題名(和文) 同所的種内変異が生み出す相互作用と群集レベルの効果

研究課題名(英文) Ecological consequences of intra-population trait variation

研究代表者

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：00545626

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 14,400,000円

研究成果の概要(和文)：同じ種であっても個体によって、生活史や形、行動など様々な形質に違いが見られる。本研究では、同所的にいる同種個体の形質の違いが群集レベルでどのような意味を持つのかについて、両生類を中心とする池の群集をモデルとして、実験的に探索した。捕食者種の形質変異の効果として、ふ化タイミングやサイズの個体間変異が大きいと、共食いが生じサイズ変異が拡大することで、種間相互作用の構造が大きく変わることが分かった。被食者種においても、サイズが異なる同種個体同士が捕食者を介して間接的に関係しあうことが示された。一連の効果は群集の機能と動態に強く影響することから、生態学において形質変異を考慮することの意義が示された。

研究成果の概要(英文)：Individuals are not uniform even within a species. Using a forest pond community as a model system, I experimentally explored ecological consequences of intra-population trait variation in a predator and prey species. I found that Intra-population trait variation of predator (*Hynobius retardatus*, salamander larvae) and prey (*Rana pirica*, tadpoles) species strongly dictate structure of inter-specific interactions through occurrence of intra-specific interaction such as cannibalism and apparent competition. Importantly, such effects translate into impacts on demography and evolution of community members and material flow within and between ecosystems. This study generally highlights that incorporating trait variation within a species into community ecology is imperative to deepen our understanding of dynamics and function of ecological community in nature.

研究分野：動物生態学

キーワード：種内変異 群集 個体群 生物間相互作用 表現型可塑性 共食い 個体成長

## 1. 研究開始当初の背景

生物の特徴(形質値)が、相互作用の結果を決め、個体群・群集・生態系の動態を規定する。形質ベースのアプローチは群集生態学の発展に大きく寄与した。従来、生態学者は種間の特徴の違いを重視するが、種内の違いを考慮してこなかった。この単純化は、数理モデルや実験個体群による研究では成功してきたが、自然群集の複雑な動態を理解するうえでは決して有効ではなく、昨今の群集生態学の閉塞感にもつながっている。このような状況で見直され始めたのが種内の形質変異である。例えば、Evolving metacommunity や Eco-Evolutionary dynamics といった新しい概念に象徴されるように、「形質進化が個体群と群集動態を駆動する」と主張する研究者が増えている。一方で申請者らは「環境条件に応じた個体の変化(表現型可塑性)もまた、進化と同様に種間相互作用の構造や群集に作用する」ことを示してきた。進化や可塑性を介した個体群レベルの適応的応答が、種間相互作用の強さを変え群集にインパクトを与えるというわけである。このように最近の研究者は、個体群の「平均的」な質の変化とそれに伴う「種間相互作用の改変効果」に着目して、種内変異の生態学的意義の解明に取り組んでいるが、種内変異を基盤とするもう1つの重要なプロセスには気づいていない。それが本研究の注目する「特徴の異なる同種個体同士の相互作用」である。種内変異には、年齢構成やサイズ構成のように個体群中に同所・同時的に観察されるものが多く、その大きさは時間・空間的に様々である。質の異なる個体同士は直接あるいは間接的に関係し群集内の相互作用構造を複雑化させることで、個体群や群集動態に影響すると考えられるが、このような文脈を意識した群集研究はこれまでなかった。

## 2. 研究の目的

本研究では、形質変異の大きさに依存して個体群内部にどのような相互作用が生まれるのか? さらにそれが、種間相互作用を介して個体群・群集にどのような効果を波及させるのか? といった疑問に取り組み、種内変異の生態学的意義を新しい視点から研究することにした。研究は大きく2つからなる。1つめは、捕食者種内の形質変異に注目するもので、捕食者の孵化タイミングの変異に端を発する共食い相互作用が種間相互作用構造をどのように変え、それがどんな意味を持つのかについて群集生態学や進化生態学的な視点から考察を深めることを目的としたものである(1)捕食者の孵化タイミング変異の生態学的意義)。2つめは、被食者種内の形質変異に注目するもので、被食者種の集団を構成する異なるサイズの個体が、捕食者種との相互作用を介してどのように影響しあうのかを明らかにすることを目的とした(2)被食者種内のサイズグループ間相互作用

用)。

## 3. 研究の方法

### (1) 捕食者の孵化タイミング変異の生態学的意義

エゾサンショウウオ幼生(以下、サンショウウオ)を捕食者種のモデルとし、サンショウウオの孵化タイミングの変異が種内と種間の相互作用にどのような影響を持つのかについて、操作実験により明らかにした。研究は野外池に囲い網を設置して行った実験や、室内で100基近くの水槽を用いて行った実験など複数からなる。4つの個別研究(～)からなり、～では実験において、基本的な実験区として以下の4つを設置した。サンショウウオ集団が、A)早く孵化した個体のみからなる場合(捕食者あり・早のみ区)、B)遅く孵化した個体のみからなる場合(捕食者あり・遅のみ区)、C)孵化の早い個体と大きな個体の両方で構成される場合(捕食者あり・早遅混合区)、D)サンショウウオがいない場合(捕食者なし区)。すべての処理区にはエゾアカガエルのオタマジャクシ(以下オタマ)をはじめとした餌生物(被食者種)が入っており、これら4つの実験区を数カ月わたって比較し、捕食者種の形質変異がどのようにして、個体数レベル、生活史レベルのインパクトを捕食者種と被食者種にもたらすのかを探索した。～では、すべての個別研究での共通のメカニズムとしての「個体成長」の重要性について理解を深めるために、捕食者の種内相互作用がない状況での実験を行った。

### (2) 被食者種内のサイズグループ間相互作用

被食者種のモデルとしてエゾアカガエルのオタマジャクシを用いた。オタマのサイズ構造がサンショウウオとの食う・食われる関係をどう変えるのか、特に大きな個体と小さな個体との関係に注目して調べた。

#### サイズの異なる被食者個体間の捕食者を介した間接相互作用

オタマのサイズを大・小2つのカテゴリに分け、サイズ構造と密度を操作した実験区を用意した。それらに、サンショウウオを入れる場合と入れない場合の2つを要因として組み入れ、3週間の実験を行った。各処理区での大小オタマの生存率やサイズ、行動を調べ各サイズカテゴリのオタマの生存が、サンショウウオともう一方のカテゴリのオタマの存在によってどのように決まるのかを明らかにした。

大きなオタマがいると小さなオタマが食われやすくなるのはなぜか

の実験では大小それぞれのオタマに対するサンショウウオの捕食率が、もう一方のサイズカテゴリのオタマの存在によって上

ることが分かった。小オタマの存在による大オタマの捕食死亡率の増加は、サンショウウオの成長によって説明されたが、大オタマの存在による小オタマの捕食死亡率の増加のメカニズムについては不明であった。本研究では、「活発な大オタマが接触することで小オタマが動き、捕食者との遭遇確率が上がった結果、被食死亡率が高まる」という仮説を立てた。この仮説を検証するために、野外池での調査と操作実験、室内での操作実験を複数行った。

#### 4. 研究成果

##### (1) 捕食者の孵化タイミング変異の生態学的意義

捕食 被食相互作用構造への影響  
 孵化タイミングの変異が小さい場合(A, B区)に、個体間のサイズ差が小さいことでサンショウウオは共食いが起こらなかったが、孵化タイミングの変異が大きい場合(C区)だと、個体間のサイズ差が大きいため共食いが起こった。C区では、共食いに成功した個体が急激に成長し、その後も盛んに共食いするとともに、大型のエサ種であるオタマを食った(図1)。一方で共食いが生じなかったA, B区では、個体数は多く維持されたもののサンショウウオ個体の大型化が生じなかったためオタマを捕食することもなかった(図2)。つまり、捕食者の形質変異によって種内・種間相互作用の構造が決まることが確かめられた。以上の結果は、相互作用構造(サンショウウオの共食いとオタマ食いのパターン)の個体群間変異が、個体群の形質の平均値(ここでは孵化タイミングの平均)より、ばらつき(孵化タイミングの変異)で説明されることを示しており、捕食者個体群の初期のイベント(共食い)が、構成個体の数の変化よりも形質の変化を通して、その後の捕食者個体群の役割(オタマ食い)を決めることを意味している。

さらにこの実験では、サンショウウオの孵化タイミングの変異が、相互作用の改変を通して、両生類の生活史や防御応答にも強い影響をもたらすことも明らかにした。孵化タイミングの変異が大きい区(C区)では、変異が小さい区(A, B区)に比べて、サンショウウオが大きなサイズで早い時期に変態した。オタマは、サンショウウオからの強い捕食圧を受けた区(C区)が他の区に比べて、遅く変態したが、個体数が少ない分、大きなサイズで変態した。同様にC区ではA, B区に比べて、オタマがサンショウウオに対して形態的にも行動的にも強い防御を示すことも明らかとなった。

一連の結果は、捕食者個体群の初期のイベント(共食い)が、相互作用構造を決めるだけでなく、群集構成種の生活史や行動など多様な形質への影響を通して、個体群や群集レベルのインパクトを持つことを示唆するものである。

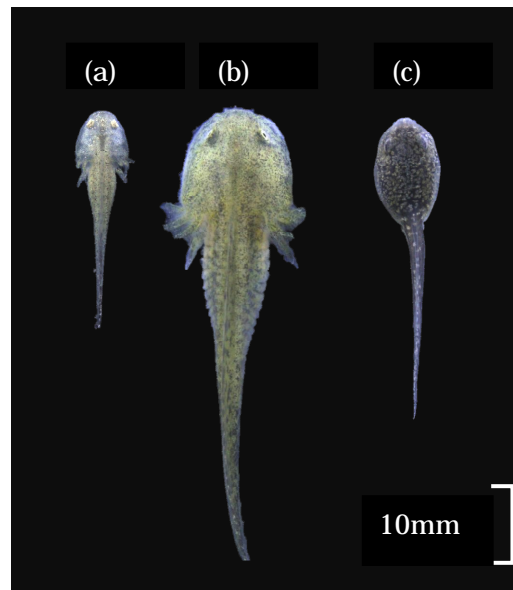


図1. エゾサンショウウオの2型とエゾアカガエルのオタマジャクシ

孵化タイミングの変異が小さなサンショウウオ個体群では共食いが起こらず、個体群は小さな個体(a)が優占する。孵化タイミングの変異が大きいと共食いが起こり、共食いに成功した個体が大型化する(b)。大型個体は大きなサイズの餌であるエゾアカガエルのオタマ(c)を食しやすい。

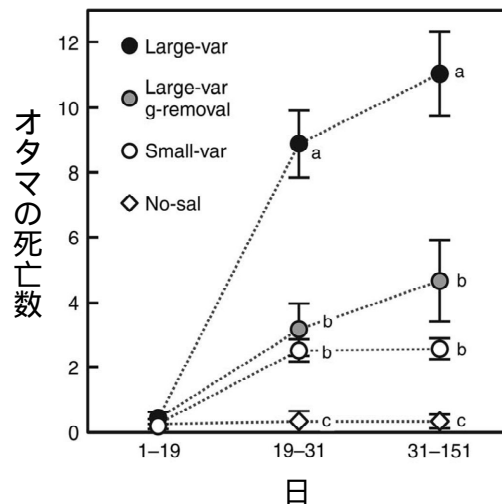


図2. 各処理区におけるオタマの死亡数

Large-var は「捕食者あり・早遅混合区」、Large-var-g-removal は「捕食者あり・早遅混合区」のうち大型化したサンショウウオを取り除いた処理区。「捕食者あり・早のみ区」と「捕食者あり・遅のみ区」については有意な差が認められなかったため、データをまとめて Small-var として示した。なお No-sal は「捕食者なし区」である。同じアルファベットは統計的な違いがないことを示す。この結果から、孵化タイミングの変異が大きい場合に出現する大型のサンショウウオがオタマへの捕食圧をもたらしたことが分かる(Takatsu & Kishida (2015)の Fig. 1を改訂)。

被食者種の防御表現型への選択に対する影響

の実験で、サンショウウオの孵化タイミングの変異が大きい場合、オタマに対する捕食圧が強まるが、オタマは捕食を逃れるために防御形態を発現する（頭を膨らませて身を守る）ことが分かっている。ここでは、サンショウウオの孵化タイミングの変異が大きい場合に、防御形態への選択圧が強く働いていることを実験的に確かめた。具体的には、サンショウウオの孵化タイミングの変異が小さい場合には、オタマは防御を発現していきがいが食われることはないが、孵化タイミングの変異が大きい場合には、共食いを介してサンショウウオが大型化するため、オタマは防御を強く発現しなければ食われてしまうことを確かめた。本研究の結果から、捕食者の形質変異が被食者種の形質進化にも関与することが示唆された。

体組織と排泄物の化学組成への影響

捕食者の形質変異が生態系内外の物質の流れにどう影響するのかを確かめるため、の実験と同様のデザインで実験を行い、サンショウウオの体組織と排泄物に含まれる炭素(C)、窒素(N)、リン(P)の量を、実験区間で比較した。その結果、孵化タイミングの変異が大きい場合には、大型のサンショウウオが出現するが、この個体が他の個体とは異なる元素構成の体組織を保有することや、元素の組成比が異なる排泄物を大量に出すことが分かった。このような物質移動に大きな影響を持つ大型個体の出現がカギとなって、体組織と排泄物中の化学組成の空間変異が、サンショウウオの形質変異によって生み出されることが明らかとなった。

捕食者の急激な成長がトップダウン効果を生む

上記 ~ の研究では、サンショウウオの孵化タイミングの変異に端を発するサンショウウオ個体の急激な成長がオタマへの捕食圧をもたらす原因となっていた。ここでは、このメカニズムの重要性を明らかにするために、サンショウウオ個体群内に孵化タイミングの変異がなくても、サンショウウオ個体が急激に成長する条件を整えばオタマへの強い捕食圧がもたらされるのかを確かめた。サンショウウオの共食いが起こらない状況（水槽内にサンショウウオを1個体のみ入れる）でサンショウウオとオタマとの孵化タイミングの差に注目した実験を行った。普通オタマはサンショウウオよりも早く孵化する。オタマとサンショウウオの孵化タイミングが近いほど、サンショウウオがオタマを食うチャンスが増し、いったん捕食が起こるとサンショウウオが急激に成長することでオタマとの関係が強まることが分かった。この研究から、サンショウウオの条件依存的な成長が、サンショウウオの生態系機能を決定する

重要な要因となっていることを強く示唆することができた。

(2) 被食者種内のサイズグループ間相互作用  
サイズの異なる被食者個体間の捕食者を介した間接相互作用

サンショウウオがいないとき大オタマと小オタマはほとんどが生き残ったことから、両者の間に生存率に影響を与えるような相互作用はなかった。一方で、サンショウウオがいると、大オタマと小オタマの生存率は条件によって低下した(図3)。大オタマは小オタマがいないとき有意な死亡率がなかったが、小オタマがいると死亡した。そのメカニズムを詳しく分析したところ、「小オタマがいるとサンショウウオは小オタマを食うことで劇的に成長し、大オタマを食べるようになる」ということが明らかとなった。小オタマの生存率も大オタマの存在下で高まることが分かった。大オタマ自体はサンショウウオの成長を促進しないが、大オタマがいると小オタマの行動が活発になることから、大オタマが攪乱により小オタマを活性化させ、結果としてサンショウウオとの遭遇率が上がり高い捕食死亡率が実現すると予想された。

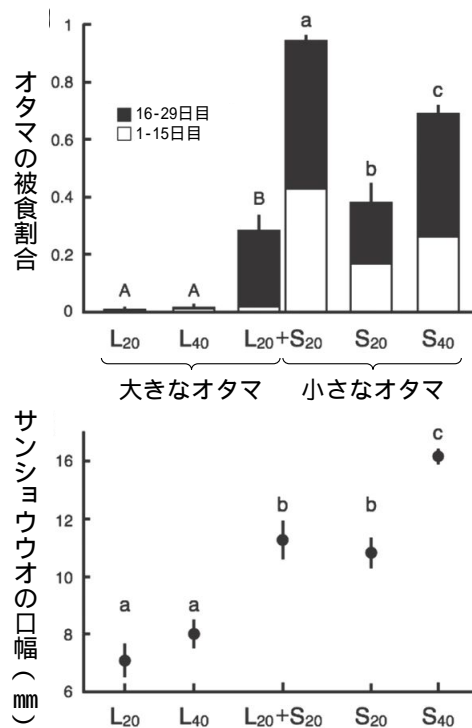


図3. 異なるサイズの被食者が互いの被食割合に与える影響(上)と実験中間時(15日目)のサンショウウオの口幅(下図)。L20、L40、L20+S20、S20、S40は処理区の略称。すべての処理区にサンショウウオがいる。L20、L40はそれぞれ、初期条件として大きなオタマが20尾、40尾の場合。S20、S40は小さなオタマが20尾、40尾の場合。L20+S20は大小20尾ずつの混合区。

大きなオタマがいると小さなオタマが食

われやすくなるのはなぜか

野外での囲い網実験により、小オタマはサンショウウオがいると捕食を避けるために動かないが、大オタマはそもそも食われにくいので、そのような防衛行動を示さないことが分かった。しかし、サンショウウオがいる場合であっても、大オタマが同居する場合には小オタマの活動量があがり、サンショウウオに食われやすくなっていることから、大胆に動き回る大オタマが小オタマに接触することで、系内の活性が高まっていることが示唆された。次に室内で、大オタマと小オタマの接触をコントロールする実験を行い、上記の仮説を強く支持する結果を得た。本研究は、被食者のサイズグループ間の相互作用のメカニズムについて明らかにしただけでなく、生態学的なプロセスにおいて、個体の接触が作用していることを初めて明らかにした点で意義深い。

#### 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 11 件)

(1) Yamaguchi A. & Kishida O. (2016) Antagonistic indirect interactions between large and small conspecific prey via a heterospecific predator. *Oikos* 誌, 査読有, 125:271-277.

DOI: 10.1111/oik.02443

(2) Yamaguchi A. & Kishida O. (2016) Wintering larvae of *Hynobius retardatus* salamander can consume prey invertebrates under very low temperatures. *Salamandra* 誌, 査読有, 52:45-47.

[http://www.salamandra-journal.com/index.php?option=com\\_docman&Itemid=80](http://www.salamandra-journal.com/index.php?option=com_docman&Itemid=80)

(3) Costa Z. & Kishida O. (2015) Nonadditive impacts of temperature and basal resource availability on predator-prey interactions and phenotypes. *Oecologia* 誌, 査読有, 178:1215-1225.

DOI: 10.1007/s00442-015-3302-x

(4) Takatsu K. & Kishida O. (2015) Predator cannibalism can intensify negative impacts on heterospecific prey. *Ecology* 誌, 査読有, 96:1887-1898.

DOI: 10.1890/14-1616.1

(5) Kishida O., Tezuka A., Ikeda A., Takatsu K. & Michimae H. (2015) Adaptive acceleration in growth and development of salamander hatchlings in cannibalistic situation. *Functional Ecology* 誌, 査読有, 29:469-478.

DOI: 10.1111/1365-2435.12361

(6) Takatsu K. & Kishida O. (2015) Allometric equations for estimation of energy contents from body length for common amphibians (*Hynobius retardatus* and *Rana pirica*) in Hokkaido, Japan. *Herpetology Notes* 誌, 査読有, 8:187-191. <http://www.biotaxa.org/hn/issue/view/1288>

(7) Nosaka M., Katayama N. & Kishida O. (2015) Feedback between size balance and consumption strongly affects the consequences of hatching phenology in size-dependent predator-prey interactions. *Oikos* 誌, 査読有, 124:225-234.

DOI: 10.1111/oik.01662

(8) Kishida O., Costa Z., Tezuka A. & Michimae H. (2014) Inducible offenses affect predator-prey interactions and life history plasticity in both predators and prey. *Journal of Animal Ecology* 誌, 査読有, 83:899-906.

DOI: 10.1111/1365-2656.12186

(9) Michimae H., Tezuka A., Emura T. & Kishida O. (2014) Environment-dependent trade-offs and evolution of phenotypic plasticity in metamorphic timing. *Evolutionary Ecology Research* 誌, 査読有, 16: 617-629.

<http://www.evolutionary-ecology.com/v1.html>

(10) Kishida O. & Tezuka A. (2013) Overwintered *Hynobius retardatus* salamander larvae can induce defensive bulgy morph in *Rana pirica* tadpoles. *Herpetology Notes* 誌, 査読有, 6: 183-185. <http://www.biotaxa.org/hn/issue/archive>

(11) Takatsu K. & Kishida O. (2013) An offensive predator phenotype selects for an amplified defensive phenotype in its prey. *Evolutionary Ecology* 誌, 査読有, 27:1-11.

DOI:10.1007/s10682-012-9572-4

[学会発表](計 18 件)

(1) Kazila Evangelia, Effect of predator-prey size balance on density dependent mortality of prey, 日本生態学会第 63 回全国大会, 2016 年 3 月 24 日, 仙台国際センター(宮城県仙台市)

(2) Kazila Evangelia, Differential individual growth as a factor of density-dependent mortality of prey, 日

本生態学会北海道地区大会, 2016年2月19日, 北海道大学(北海道札幌市)

(3) 山口彩, 接触が食う-食われる関係を強める: 大きなオタマがいると小さなオタマがたくさん食われる理由, 日本生態学会第62回全国大会, 2015年3月21日, 鹿児島大学(鹿児島県鹿児島市)

(4) 高津邦夫, 共食いによるストイキオメトリーの二型化, 日本生態学会第62回全国大会, 2015年3月21日, 鹿児島大学(鹿児島県鹿児島市)

(5) 山口彩, 大きなオタマがいるとき小さなオタマが捕食されやすいのはなぜか?, 第30回個体群生態学会, 2014年10月11日, 筑波大学(茨城県つくば市)

(6) 高津邦夫, サンショウウオの共食いがトップダウン効果に及ぼす影響は年変異する, 第30回個体群生態学会, 2014年10月11日, 筑波大学(茨城県つくば市)

(7) Aya Yamaguchi, Antagonistic indirect interactions between large and small conspecific prey via heterospecific predator: experimental study using amphibian predator-prey system, 第61回日本生態学会, 2014年3月14日, 広島国際会議場(広島県広島市)

(8) 野坂恵, ふ化フェノロジーはサイズ依存の捕食-被食関係を左右する, 第61回日本生態学会, 2014年3月14日, 広島国際会議場(広島県広島市)

(9) Kunio Takatsu, Ecological impacts of predator cannibalism on prey community, 第61回日本生態学会, 2014年3月14日, 広島国際会議場(広島県広島市)

(10) Osamu Kishida, Causes and consequences of cannibalism: a series of experiments using salamander larvae, 第61回日本生態学会, 2014年3月14日, 広島国際会議場(広島県広島市)

(11) Aya Yamaguchi, Antagonistic indirect interactions between large and small frog tadpoles via larval salamander predator, 第26回個体群生態学会大会, 2013年10月12日, 大阪府立大学(大阪府堺市)

(12) 野坂恵, ふ化タイミングのずれはサイズ依存の捕食被食関係の強さを左右する, 第26回個体群生態学会大会, 2013年10月12日, 大阪府立大学(大阪府堺市)

(13) 高津邦夫, 捕食者のストイキオメトリ

ーの二型化: 共食いをするサンショウウオを使って, 第26回個体群生態学会大会, 2013年10月12日, 大阪府立大学(大阪府堺市)

(14) 高津邦夫, 捕食者個体群内のサイズ変異がエサ種との相互作用を決める: 捕食者種の共食いと成長に注目して, 第60回日本生態学会大会, 2013年3月5日, 静岡国際会議場(静岡県静岡市)

(15) 手塚あゆみ, 対抗的な表現型可塑性の種間比較 - サンショウウオ2種の大顎化とアカガエル3種の膨満化 - 第60回日本生態学会大会, 2013年3月5日, 静岡国際会議場(静岡県静岡市)

(16) 手塚あゆみ, 成長か発生か, トレードオフを克服した生活した戦略-共食い環境は, エゾサンショウウオの成長と発生を高速化する-, 第25回個体群生態学会大会, 2012年10月20日, 東邦大学(千葉県船橋市)

(17) 高津邦夫, 捕食者種の共食いはエサ種との相互作用を強める: 捕食者個体の大型化に注目した実験検証, 第25回個体群生態学会大会, 2012年10月20日, 東邦大学(千葉県船橋市)

(18) 岸田治, エゾサンショウウオ幼生の大顎形態の個体群生態学的意義, 第25回個体群生態学会大会, 2012年10月20日, 東邦大学(千葉県船橋市)

〔その他〕  
ホームページ等  
<http://ok.fsc.hokudai.ac.jp/>

6. 研究組織  
(1) 研究代表者  
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: 00545626