

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 20 日現在

機関番号：16301

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2013～2015

課題番号：25840159

研究課題名(和文)スズメダイの藻類栽培における多様性と地理的変異、それらの多種共存に果たす役割

研究課題名(英文)Diversification in algal farming by herbivorous damselfishes, a mechanism of multispecies-coexistence

研究代表者

畑 啓生(Hata, Hiroki)

愛媛大学・理工学研究科・助教

研究者番号：00510512

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,400,000円

研究成果の概要(和文)：魚類における藻食への適応とその多様化、それが多種共存に果たす役割を明らかにすることを目的とした。各地でなわばり性藻食スズメダイ計5種について調査した結果、スズメダイの藻園管理は種ごとに集約的から粗放的まで勾配があり、狭い藻園ほど侵入者の追い払いを徹底的に行い、藻園が広がるほど侵入者の追い払いにコストをかけないことがわかった。タンガニイカ湖の藻食シクリッド科魚類では、適応放散の過程で、まず摂食様式を多様化させ、さらに生息場所を特殊化させて異なる餌ニッチへの分化を成し遂げ、多種共存が可能となっていることが分かった。

研究成果の概要(英文)：This study aims to reveal the adaptation for herbivory by fish and its diversification that enables multiple herbivorous-fishes to coexist. We surveyed five species of damselfishes on coral reefs and found that farming by damselfish varies from extensive mode to intensive mode, and intensive farmer defends their smaller territory thoroughly, whereas extensive damselfishes have larger territories paying less cost to defend territories per area. In Lake Tanganyika, 16 species of the herbivorous cichlids coexist on a rocky shore. We demonstrated that these cichlids had first specialized their feeding morphs and have been diversified into several niches such as grazer, browser, sucker. Then, species in the same ecomorphs have diversified their functional traits around snout, jaws and intestine that closely related to feeding. This diversification enables ecologically similar species within the ecomorphs to specialize on different microhabitats and segregate their niches in finer scale.

研究分野：生態学

キーワード：適応放散 藻食・植物食 多種共存 生態学 タンガニイカ湖のシクリッド科魚類

1. 研究開始当初の背景

魚類はどのように藻類食に適応しているか、藻食魚と、それら水域の一次生産者との間にはどのように複雑なネットワーク関係があるか、両者の高い種特異性が、水域生態系における種多様性の基盤となっているのではないかと。これらの謎を明らかにするため、申請者は遺伝子マーカーを用い、形態だけでは分類が難しい藻類を分類し、それらを摂食する藻食魚との間に高い種特異性を持つ複雑なネットワーク構造があることを明らかにしてきた。サンゴ礁では、なわばり内に摂餌の場となる藻園を維持する藻食性スズメダイのなかで、集約的藻園管理を獲得したクロソラスズメダイが、日本沿岸からアフリカ東海岸に至るまで、糸状紅藻イトグサ属の一系統を藻園に繁茂させ、それ以外の藻類を除藻すること、そのイトグサは藻類間の競争に弱く、なわばり外には全く生育していないことを明らかにした (Hata et al. 2002, 2010, Hata & Kato 2002, 2003, 2004)。すなわち、このスズメダイと藻類との関係は、ヒトと栽培植物のような絶対的栽培共生にあたる (Hata & Kato 2006)。この栽培共生系では、栽培されるイトグサの藻園での優占度がインド - 西太平洋の各地で異なり、スズメダイとの共進化は地理的モザイク構造を示すことが示唆された。またアフリカの古代湖、タンガニカ湖では 8 つの祖先系統から 14 族 200 種へと多様化したシクリッド科魚類の適応放散が見られ、4 族で藻食性を独立に獲得している。これらの藻食シクリッドは、摘み取り食、梳き取り食、削り取り食、吸い込み食というそれぞれ特殊化した顎形態をもつ生態型に分化しているが、同じ生態型をもつ複数種が共存している。これらは種間でどのようにニッチを違えて共存しているのか。また、同一生態型を持つ種間においても、魚体輪郭や顎形態において、どの領域が多様化しているのか、それぞれの生態型を成り立たせた鍵革新といえる形態はどの領域にあるのか。これらは謎であった。

2. 研究の目的

太平洋沿岸域に広く生息するスズメダイ科魚類と、アフリカタンガニカ湖に生息するシクリッド科魚類を対象とし、その藻食への適応には様々な特殊化、多様化がみられる、それが生態的に類似した近縁種の多種共存を可能にしている、という仮説の検証を目的とした。

3. 研究の方法

奄美大島と高知県横浪半島、インドネシアスラウェシ島でなわばり性スズメダイ計 5 種について、水中ビデオカメラを用い行動を記録し、なわばり内から藻類の採集を行った。得られた動画を解析し、また採集した藻類を観察して種組成を調べた。

アフリカ、タンガニカ湖で、シクリッド

科の藻食魚 15 種について、各種 5 個体ずつ採集し、胃内容物を得、それらのなわばり内の藻類を採集した。採集した胃内容物となわばり内の藻類のサンプルを用い、16SrRNA 領域のアンプリコンメタゲノミクス解析を行った。また同一のサンプルを用いて、炭素、窒素安定同位体解析を行った。同時に、これら藻食魚について、幾何学的形態測定法を用いて、魚体輪郭と、歯学骨格形態を比較し、また消化管長を比較した。

4. 研究成果

奄美大島と高知県横浪半島、インドネシアスラウェシ島でなわばり性スズメダイ計 5 種について行動観察し、なわばり内の藻類群落の分析を行った結果、スズメダイの藻園管理は種ごとに集約的から粗放的まで勾配があり、藻園の面積と、藻園への侵入者の追い払いの頻度は負の相関関係にあり、狭い藻園ほど侵入者の追い払いを徹底的に行い、一方藻園が広がるほど侵入者の追い払いにコストをかけないことがわかった (Hata and Ceccarelli in press)。タンガニカ湖のシクリッドについて、採集した胃内容物となわばり内の藻類のサンプルを用い、アンプリコンメタゲノミクス解析を行ったところ、これら藻食シクリッドでは、摘み取り食から梳き取り食が進化して、摘み取り食者種間では利用する底質と水深を違え、梳き取り食者種間では水深を違えていた。異なる水深帯のなわばり内に成立する藻類群落は異なり、さらにシクリッドが藻類を選択的に利用することで、種ごとに異なった藻類を主な餌としていた (Hata et al. 2014)。安定同位体比解析の結果、なわばり内の藻類群落の炭素安定同位体比の値は水深と相関し、魚体はなわばり内の藻類群落の値と強い相関があり、種間で異なる水深帯の光合成産物を利用していた (Hata et al. 2015)。さらに、これら藻食シクリッドの魚体輪郭と歯顎について幾何学的形態計測を用いて種間比較を行った結果、口の付く位置、口が開く方向、および消化管の長さが多様化していた (Tada et al. in press)。このように、藻食シクリッドは、適応放散の過程で、まず摂食様式を多様化させ、さらに生息場所を特殊化させて異なる餌ニッチへの分化を成し遂げ、多種共存が可能となっていることが分かった。

<引用文献>

- Hata, H., Ceccarelli, D., in press. Farming behaviour by territorial damselfish, in: Parmentier, E., Frédérick, B. (Eds.), The biology of damselfishes. Science Publishers, New Hampshire, USA.
- Hata, H., Kato, M., 2002. Weeding by the herbivorous damselfish *Stegastes nigricans* in nearly monocultural algae farms. Marine Ecology Progress Series

- 237, 227-231.
- Hata, H., Kato, M., 2003. Demise of monocultural algal farms by exclusion of territorial damselfish. *Marine Ecology Progress Series* 263, 159-167.
- Hata, H., Kato, M., 2004. Monoculture and mixed-species algal farms on a coral reef are maintained through intensive and extensive management by damselfishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 313, 285-296.
- Hata, H., Kato, M., 2006. A novel obligate cultivation mutualism between damselfish and *Polysiphonia* algae. *Biology Letters* 2, 593-596.
- Hata, H., Nishihira, M., 2002. Territorial damselfish enhances multi-species co-existence of foraminifera mediated by biotic habitat structuring. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 270, 215-240.
- Hata, H., Nishihira, M., Kamura, S., 2002. Effects of habitat-conditioning by the damselfish *Stegastes nigricans* (Lacépède) on the community structure of benthic algae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 280, 95-116.
- Hata, H., Shibata, J., Omori, K., Kohda, M., Hori, M., 2015. Depth segregation and diet disparity revealed by stable isotope analyses in the coexisting herbivorous cichlids in Lake Tanganyika. *Zoological Letters* 1, 15.
- Hata, H., Tanabe, A.S., Yamamoto, S., Toju, H., Kohda, M., Hori, M., 2014. Diet disparity among sympatric herbivorous cichlids in the same ecomorphs in Lake Tanganyika: amplicon pyrosequences on algal farms and stomach contents. *BMC Biology* 12, 90.
- Hata, H., Watanabe, K., Kato, M., 2010. Geographic variation in the damselfish-red alga cultivation mutualism in the Indo-West Pacific. *BMC Evolutionary Biology* 10, 185.
- Tada, S., Hori, M., Yamaoka, K., Hata, H., 2016. Diversification of functional morphology in herbivorous cichlids (Perciformes: Cichlidae) of the tribe Tropheini in Lake Tanganyika. *Hydrobiologia*.

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 9件)

Ochi, H., Awata, S., Hata, H., Kohda,

M. in press. A Tanganyikan cichlid *Neolamprologus mustax* selectively exploits territories of another cichlid *Variabilichromis moorii* due to its inter-individual variation in aggression. *Hydrobiologia*. 査読有
DOI: 10.1007/s10750-016-2822-7

Tada, S., Hori, M., Yamaoka, K., Hata, H. in press. Diversification of functional morphology in herbivorous cichlids (Perciformes: Cichlidae) of the tribe Tropheini in Lake Tanganyika. *Hydrobiologia*. 査読有
DOI: 10.1007/s10750-016-2761-3

Hata, H., Shibata, J., Omori, K., Kohda, M., Hori, M. 2015. Depth segregation and diet disparity revealed by stable isotope analyses in the coexisting herbivorous cichlids in Lake Tanganyika. *Zoological Letters* 1: 15. 査読有
DOI: 10.1186/s40851-015-0016-1

Hata, H., Tanabe, A., Yamamoto, S., Toju, H., Kohda, M., Hori, M. 2014. Diet disparity among sympatric herbivorous cichlids in the same ecomorphs in Lake Tanganyika: amplicon sequence on algal farms and stomach contents. *BMC Biology* 12: 90. 査読有
DOI: 10.1186/s12915-014-0090-4

松葉成生, 吉見翔太郎, 井上幹生, 畑啓生. 2014. 分子系統地理が示す愛媛県松山平野におけるアブラボテの人為移入起源. *魚類学雑誌* 61: 89-96. 査読有

Hata, H., Hirabayashi, I., Hamaoka, H., Mukai, Y., Omori, K., Fukami, H. 2013. Species-diverse coral communities on an artificial substrate at a tuna farm in Amami, Japan. *Marine Environmental Research* 85: 45-53. 査読有
DOI: 10.1016/j.marenvres.2012.12.009

Hata, H., Yasugi, M., Takeuchi, Y., Takahashi, S., Hori, M., 2013. Measuring and evaluating morphological asymmetry in fish: distinct lateral dimorphism in the jaws of scale-eating cichlids. *Ecology and Evolution* 3: 4641-4647. 査読有
DOI: 10.1002/ece3.849

畑 啓生. 2013. サンゴ礁を拓き, 藻類

を栽培するスズメダイ. 科学 83: 796-797.

Germond, A., Hata, H., Fujikawa, Y., Nakajima, T. 2013. The phylogenetic position and phenotypic changes of a *Chlorella*-like alga during 5-year microcosm culture. *European Journal of Phycology* 48: 485-496. 査読有
DOI: 10.1080/09670262.2013.860482

〔学会発表〕(計 7件)

Hata, H., M. Kohda, M. Hori. "Depth segregation and diet disparity among sympatric herbivorous cichlids in the same ecomorphs in Lake Tanganyika: long-term field observation, pyrosequencing and stable isotope analyses on algal farms and stomach contents" *Cichlid Science*, Graz, Austria (September 2015)

畑啓生. 「メタゲノミクスが明かした適応放散したアフリカンシクリッドにおける餌資源分割」2015年7月, NGS現場の会, つくば.

増原碩之, 畑啓生. 「高緯度域における粗放的ななわばり性スズメダイのサンゴ群集への影響」2015年5月, 中国四国地区生物系三学会合同大会, 愛媛.

多田真也, 堀道雄, 山岡耕作, 畑啓生. 「タンガニイカ湖に生息する *Tropheini* 族藻食シクリッドにみられる機能形態の多様化」2015年5月, 中国四国地区生物系三学会合同大会, 愛媛.

平林勲, 畑啓生. 「高緯度域におけるサンゴ共生カニ類の宿主選好性と群集構造」2014年11月, 日本サンゴ礁学会, 高知.

畑啓生, 田辺晶史, 山本哲史, 東樹宏和, 柴田淳也, 大森浩二, 幸田正典, 堀道雄. 「タンガニイカ湖で共存する藻食シクリッドの生息場所と餌資源にみられるニッチ分化」2014年3月, 日本生態学会, 広島.

多田真也, 山岡耕作, 堀道雄, 畑啓生. 「タンガニイカ湖 *Tropheini* 族シクリッドの藻食における機能形態の多様化」2014年3月, 日本生態学会, 広島.

〔図書〕(計 3件)

Hata, H., Ceccarelli, D. in press.

Farming behaviour by territorial damselfish. Parmentier, E., Fr d rich, B. (eds.) *The biology of damselfishes*. Science Publishers.

畑啓生. 印刷中. サンゴ礁を耕す魚: スズメダイとイトグサとの栽培共生のインド - 西太平洋における地理的変異. 猿渡敏郎(編)魚の生きざま学 - 魚の一生を科学する -. 東海大学出版会.

畑啓生. 2013. 農業をする魚 - 藻食魚と藻類との栽培共生 -. 群馬県立自然史博物館(編)サンゴ - 共生の海 ささえあう生命 -. pp.13-16. 群馬県立自然史博物館.

〔産業財産権〕

出願状況(計 0件)
なし

取得状況(計 0件)
なし

〔その他〕

ホームページ等
なし

6. 研究組織

(1) 研究代表者

畑 啓生 (HATA, Hiroki)
愛媛大学・大学院理工学研究科・助教
研究者番号: 00510512

(2) 研究分担者

なし

(3) 連携研究者

なし

(4) 研究協力者

堀 道雄 (HORI, Michio)
幸田 正典 (KOHDA, Masanori)
越智 晴基 (OCHI, Haruki)
多田 真也 (TADA, Shinya)
増原 碩之 (MASUHARA, Hiroyuki)