

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成 24 年 5 月 29 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究（B）

研究期間：2008 ～ 2011

課題番号：20370009

研究課題名（和文） 種内表現型多型のスケールアップ効果：湖沼生態系に与える影響の実験的検証

研究課題名（英文） Scaling-up effects of intra-specific phenotypic polymorphism on lake ecosystems: experimental approaches

研究代表者

奥田 昇 (OKUDA NOBORU)

京都大学・生態学研究センター・准教授

研究者番号：30380281

研究成果の概要（和文）：

湖沼生態系の一次生産者である藻類および高次消費者である魚類にみられる表現型可塑性あるいは表現型多型が食物網の構造や安定性、生態系機能に及ぼす影響をマイクロコスムおよびメソコスム実験系を用いて検証した。さらに、魚類の栄養多型の遺伝的基盤を解明するために、トランスクリプトーム解析や QTL 解析などの分子生物学的技術を導入した。プランクトン食者-ベントス食者ペア種を用いた解析の結果、摂餌関連形質の発現が小さな相加的効果を持つ多遺伝子座によって支配され、遊泳能力に関与する遺伝子が異なる系統間で共通の発現パターンを示すことが明らかとなり、沖合適応の収斂進化を示唆する興味深い知見が得られた。また、魚類の沖合適応に伴う栄養形質の多型化がプランクトン食物網構造（食物連鎖長、被食・捕食者体サイズ比、群集平均栄養段階）にトップダウンの栄養カスケード効果をもたらし、生態系機能の指標である群集呼吸を改変することを実験的に示した。最後に、数理モデルを用いて、これらの表現型の可塑性や多型性が食物網の構造や安定性に影響しうることを確認した。

研究成果の概要（英文）：

We tested how phenotypic plasticity or polymorphism of algae and fish, which are regarded as primary producers and top-predators in lake ecosystems, respectively, can affect food web and ecosystem properties, using microcosm and mesocosm experimental systems. Taking the advantage of molecular technique, such as transcriptome and QTL analyses, we elucidated that fish trophic polymorphism (planktivory-benthivory species pair) is under the control of polygenic variation in a large number of loci with small additive effects and found that the expression pattern of swimming performance-related genes is shared among different phylogenies with species pair, suggesting the possibility of convergent evolution of adaptation to pelagic environments. We also experimentally demonstrated that fish trophic polymorphism altered not only food web properties, such as food chain length, prey-predator mass ratio and community-average trophic level, but also community respiration as ecosystem functioning through trophic cascading effects. Using theoretical models, we finally corroborated that the evolution of phenotypically plastic or polymorphic traits have ecosystem consequences in terms of food web configuration and stability.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2008年度	4,600,000	1,380,000	5,980,000
2009年度	3,400,000	1,020,000	4,420,000
2010年度	3,400,000	1,020,000	4,420,000
2011年度	2,400,000	720,000	3,120,000
年度			
総計	13,800,000	4,140,000	17,940,000

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：群集

1. 研究開始当初の背景

表現型多型は原核生物から高等脊椎動物に至るあらゆる分類群に見られる普遍的な生命現象である。種内の表現型多型は種分化や適応放散を生み出す進化の源泉であると同時に、環境変動に対して集団を維持する機構の一部ともなっている。従って、種内の表現型多型は生物多様性の維持・創出機構を考える際の必須要素と言える。

表現型多型の分子発現機構は一部のモデル生物で解明されているものの、野外において表現型多型の発現を支配する環境要因や多型を維持するマクロな仕組みについての理解は進んでいない。また、被食防衛や摂餌形質の種内多型は被食者-捕食者間の相互作用を変化させることが知られているが、種内多型の存在が生物群集全体に及ぼす影響を実証的に示した研究は限られている。ましてや、生態系機能・安定性に与える影響に着目した研究は皆無である。現状では、単純化された生物群集を用いた室内実験の域を出ていない。そこで、代表者らは、湖沼生態系をマイクロコスムからメソコスムまでスケールアップすることによってキーストン種内にみられる表現型多型が生態系に及ぼす影響を実験的に検証することを着想した。

2. 研究の目的

湖沼生物群集を内包した小・中規模スケールの実験システム内で生態系を再現し、その一次生産者である微細藻類と高次消費者である魚類の表現型多型を操作することによって、群集動態ひいては生態系機能・安定性に及ぼす影響を実験的に検証し、理論モデルを構築することを目的とした。

3. 研究の方法

本研究は、4つの研究軸に沿って、実施された。各サブテーマの研究手法の概要は以下の通りである。

1) 魚類栄養多型の遺伝的基盤解明

ホンモロコ属魚類にみられる摂餌形質の表現型変異の地理的パターンを調べるとともに分子生物学的手法を駆使して、摂餌形質変異の遺伝的基盤について調べた。

2) 魚類栄養多型の生態系影響の実験的解析

屋内メソコスム水槽内に湖沼生態系を再現し、キーストン捕食者となるホンモロコ属魚類の摂餌機能の多様性を操作することによって、プランクトン群集の食物網構造および生態系機能に及ぼす影響を実験的に比較した。

3) 藻類被食防衛形質可塑性の実験的解析

湖沼生態系の低次生産者であるイカダモ(植物プランクトン)とワムシ(藻類食者)を用いた被食-捕食マイクロコスム実験系を確立し、藻類の被食防衛形質の表現型可塑性が被食者-捕食者の個体群動態に与える影響を調べた。

4) 適応的食物網の理論的解析

複雑な食物網の安定性と安定化機構を評価するために、食物網を3種からなる単純な栄養モジュールに分割し、バイオエナジティクスに基づいて変数化する数理モデルを構築・解析した。

4. 研究成果

1) 魚類栄養多型の遺伝的基盤解明

①タモロコ属魚類自然集団の摂餌形質の地理的変異を調査した。摂餌形質の集団間変異は、系統関係よりも生息環境の物理的特性(流水・止水の有無と湖沼サイズ)および生態的特性(競争者の有無)によって大きく左右されることが明らかとなった。また、同所的分布域におけるホンモロコ属魚類ペア種間雑種の遊泳関連形質の個体間変異を解析したところ、形質値は両種の遺伝的成分の混合比をよく反映したが、摂餌形質の一部は両種の遺伝的成分の保有量と関連しないことが明らかとなった。野外における摂餌形質変

異には表現型可塑性が大きく関与している可能性が示唆された。

②魚類における湖沼沖合への適応進化の分子的基盤を理解するために、沖合環境への生理適応に関連した遺伝子群を比較トランスクリプトーム解析によって探索した。非モデル生物に適用可能なHiCEP法を用いて遺伝子発現プロファイリングを実施したところ、ホンモロコ属魚類の沖合型-底生型ペア種において発現量の異なる遺伝子の幾つかは、サケ科ペア種で報告された発現量の種間変異と同じパターンを示すことが明らかとなった。沖合適応に関連した遺伝子発現の収斂進化の可能性が示唆された。

③魚類における湖沼適応形質の遺伝的基盤を解明するために、タモロコ属魚類のF2交配家系を用いた連鎖地図の作成および湖沼適応に関連した形態のQTL解析を行った。次世代シーケンサーを利用したRADシーケンシングを行い、多数のSNPマーカーを作成した。得られたマーカーを用い、高密度連鎖地図を作成した。さらにQTL解析を行ったところ、プランクトン食型-ベントス食型ペア種間における摂餌関連形質や体型の違いの多くは、効果の小さい複数の遺伝子座に支配されることが示唆された。

2) 魚類栄養多型の生態系影響の実験的解析

①湖沼生態系のキーストン捕食者であるホンモロコ属魚類ペア種の摂餌型を実験的に操作することによって、プランクトン群集の食物網構造（食物連鎖長および群集平均栄養段階）に及ぼす栄養カスケード効果を調べた。解析の結果、ベントス食魚の存在によって食物連鎖長は有意に長くなる一方、バイオマスで重みづけされた平均栄養段階は有意に短くなった。前者はサンプリングエラーによる人為的効果を含みうるが、後者は栄養関係を介したシステム全体のエネルギー流を記述する指標として有効であり、魚類の摂餌機能の特殊化が食物網全体にトップダウン的に波及することを実証した。

②上記と同様、魚類の摂餌形質の多型的変異を操作することによって、プランクトン群集の体サイズ分布および群集呼吸に及ぼす影響を調べた。プランクトン群集の体サイズ分布は魚類の存在によって小型化するが、摂餌型およびそれらの組み合わせの効果は不明瞭だった。しかし、生態系機能の指標であるプランクトン群集の呼吸速度は単一の摂餌型より多様な摂餌型の実験区で増加する有意な傾向を示した。プランクトン食魚がプランクトン群集の体サイズを小型化させるのに対して、ベントス食魚は底生食物網から表層食物網に栄養塩を運搬することによって、群集呼吸に相乗効果をもたらすことが示唆された。

3) 藻類被食防衛形質可塑性の実験的解析

イカダモの被食防衛形質と考えられている群体形成が、捕食者の存在を示すカイロモンに反応して発現するだけでなく、藻類個体群の増殖に伴っても発現することが判明した。さらに、この表現型可塑性がイカダモのクローン間で大きく異なることを明らかにした。

餌生物の被食防衛形質の表現型可塑性が個体群動態に与える影響を調べることを目的として、イカダモとワムシからなる被食-捕食系を用いた長期培養実験を実施した。その結果、イカダモの被食防衛には、従来報告されていた群体形成だけでなく、細胞集塊の形成という新しい形態があることが明らかとなった。

これらのことから、イカダモの群体形成における可塑性は当初想定していたより複雑であり、表現型可塑性が個体群動態に与える影響を実験的に調べる当初の目的は達成困難であることがわかった。そのため、数理モデルを用いた理論的解析を実施し、表現型可塑性が個体群動態を安定化させる効果は、他の適応メカニズムである進化的変化の効果より大きいことを確認した。

4) 適応的食物網の理論的解析

①複雑食物網の安定性と維持機構を評価する方法を開発した。バイオエナジティクスに基づいて変数決定された食物網モデルを3種からなる単純な栄養モジュールに分割し、安定性解析をおこない、さらに、帰無モデル解析によって食物網モデルの統計的有意性を検定する方法論を考案した。本モデルを沿岸食物網に適用した結果、栄養モジュールの内的および外的構造の相補的作用によって食物網が安定化することが示唆された。

②適応的餌選択の進化によって食物網はネスト構造を持つようになると期待されるが、実際にこれまで報告された食物網の多くはネスト構造を持つサブウェブの集合であることを示した。

③生物の適応的餌選択と個体群動態の関連性を調べるために個体ベースモデルを作成し、多型の維持が食物網の構造と動態に強い影響を及ぼす可能性を示した。

④その他にも、食物網構造や生物群集構造、生態系機能との関わりについて、いくつかの研究を行った。具体的には、(a)植物-分解者系を例に、摂餌機能群内部の多様性が生態系機能に及ぼす安定化効果、(b)捕食者・被食者の体サイズ比の生物学的レベルへの依存性、(c)干潟の基本的な食物網構造と捕食者（鳥類）の適応的なエサ選択の関わりなどについて研究し、学術論文を発表した。

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 36 件)

- ① Yamamichi, M., T. Yoshida, A. Sasaki, Comparing the Effects of Rapid Evolution and Phenotypic Plasticity on Predator-Prey Dynamics, The American Naturalist, 178 巻, 2011, 287-304, DOI: 10.1086/661241, 査読有
- ② Kokita, T., K. Nohara, Phylogeography and historical demography of the anadromous fish *Leucopsarion petersii* in relation to geological history and oceanography around the Japanese Archipelago, Molecular Ecology, 20 巻, 2011, 143-164, doi: 10.1111/j.1365-294X.2010.04920.x, 査読有
- ③ Nakazawa, T., Y. Sakai, C.-H. Hsieh, T. Koitabashi, I. Tavas, N. Yamamura and N. Okuda, Is the relationship between body size and trophic niche position time-invariant in a predatory fish? First stable isotope evidence, PLoS ONE, 5 巻, 2010, e9120, doi:10.1371/journal.pone.0009120, 査読有
- ④ Kondoh, M., H. Ninomiya, Food-chain length and adaptive foraging. Proceedings of the Royal Society of London. Series B, 276 巻, 2009, 3113-3121, doi: 10.1098/rspb.2009.0482, 査読有
- ⑤ Kondoh, M., Building trophic modules into a persistent food web. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 105 巻, 2008, 16631-16635, doi/10.1073/pnas.0805870105, 査読有

〔学会発表〕 (計 86 件)

- ① 奥田昇, 水でつながる人の暮らしと琵琶湖の生物多様性, In: 公開講演会「生物間相互作用が作り出す生物多様性」, Joint Meeting of the 59th Annual Meeting of ESJ and the 5th EAFES International Congress (招待講演), 2012 年 3 月, Ryukoku Univ., Otsu
- ② Yoshida, T., Feedback between ecological and adaptive dynamics: experimental study using plankton, Joint Meeting of the 59th Annual Meeting of ESJ and the 5th EAFES International Congress, 2012 年 3 月, Ryukoku Univ., Otsu
- ③ 近藤倫生, 大久保賞受賞講演 食物網をめぐる生態学: 群集構造と動態をむすぶ、第 21 回日本数理生物学会年会 (招待講

演)、2011 年 9 月、東京 (明治大学)

- ④ Kokita, T., Ecological genetics of parallel adaptive evolution to the limnetic trophic niche in Japanese lakes, The 5th International Symposium of the Biodiversity and Evolution Global COE project (招待講演), 2011 年 7 月, Kyoto Univ., Kyoto
- ⑤ Fukumori, K., Y. Sakai, K. Nishimatsu, I. Tavas, M. Kondoh, N. Okuda, Functional diversity of predators alter ecosystem metabolism in experimental lake mesocosms」The 5th International Symposium of the Biodiversity and Evolution Global COE project (招待講演), 2011 年 7 月, Kyoto Univ., Kyoto T.

〔図書〕 (計 7 件)

- ① 吉田丈人, 他編、奥田昇、陀安一郎、他分担執筆、共立出版、シリーズ現代の生態学9「淡水生態学のフロンティア」、2012、269pp
- ② 陀安一郎編、奥田昇 他分担執筆、文一総合出版、「エコロジー講座 5 生物間相互作用が作り出す生物多様性」、2012、69pp
- ③ 近藤倫生、吉田丈人、他編、京都大学学術出版会、シリーズ群集生態学第 2 巻「進化生物学からせまる」、2009、327pp
- ④ 近藤倫生、他編、京都大学学術出版会、シリーズ群集生態学第 4 巻「生態系と群集をむすぶ」、2008、252pp
- ⑤ 近藤倫生、他編、京都大学学術出版会、シリーズ群集生態学第 5 巻「メタ群集と空間スケール」、2008、189pp

〔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.ecology.kyoto-u.ac.jp/~nokuda/research&education/polymorphic%20effect.pro.htm>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

奥田 昇 (OKUDA NOBORU)

京都大学・生態学研究センター・准教授

研究者番号：30380281

(2) 研究分担者

陀安 一郎 (TAYASU ICHIRO)

京都大学・生態学研究センター・准教授

研究者番号：80353449

吉田 丈人 (YOSHIDA TAKEHITO)

東京大学・総合文化研究科・准教授

研究者番号：40447321

小北 智之 (KOKITA TOMOYUKI)

福井県立大学・海洋生物資源学部・講師

研究者番号：60372835

近藤 倫生 (KONDOH MICHIO)

龍谷大学・理工学部・准教授

研究者番号：30388160

永田 俊 (NAGATA TOSHI)

東京大学・海洋研究所・教授

研究者番号：40183892

(H20→H21：連携研究者)