

## 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 11 日現在

機関番号：10101

研究種目：若手研究（B）

研究期間：2010～2011

課題番号：22770011

研究課題名（和文）捕食者—被食者系の形質間相互作用とその進化学・生態学的意義

研究課題名（英文）Ecological impacts of trait-mediated interaction between predator and prey

## 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・助教

研究者番号：00545626

研究成果の概要（和文）：エゾサンショウウオの幼生はエゾアカガエルのオタマジヤクシがいるときに、オタマを丸呑みしやすいよう大顎化する。一方でオタマジヤクシはサンショウウオがいるときに丸呑みされないよう頭部を膨らませる。実験室及び野外での操作実験により、両者の対抗的な可塑性が2種の相互作用において拮抗した効果をもたらすことで、オタマジヤクシの個体群動態を変えるとともに、互いの変態タイミングや形質選択に作用することで、群集を構成する他種の個体数や物質循環にまで影響することが明らかとなった。

研究成果の概要（英文）：Ecological consequences of inducible offense and defense are explored using predator *Hynobius retardatus* salamander larvae and prey *Rana pirica* frog tadpoles. We experimentally demonstrated that the antagonistic inducible responses of the predator and prey impact on population dynamics of prey tadpoles and life history of both species. We also found that the modification of the population level effects affect abundance of invertebrate community and ecosystem function.

## 交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2010 年度	1,800,000	540,000	2,340,000
2011 年度	1,500,000	450,000	1,950,000
年度			
年度			
年度			
総計	3,300,000	990,000	4,290,000

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・誘導防御・誘導攻撃・相互作用・エゾアカガエル・エゾサンショウウオ・栄養カスケード・間接効果

## 1. 研究開始当初の背景

## (1) 学術的背景

生物群集の種組成と組成種の個体数は時間的に変化するため、群集内の相互作用の組み合わせと強さは時間と場所によって異なる。生物個体は特定の生物間相互作用が結ばれたときに形質を可塑的に変えることがあり、

とくに捕食者と被食者が示す表現型可塑性は誘導攻撃や誘導防御として知られている。誘導攻撃とは、特定の餌生物がいるときにそれを食いやすいよう捕食者が形質を変化することであり、逆に誘導防御とは特定の捕食者がいる環境で被食者個体が形質を変化させて身を守ることである。捕食者と被食者の

表現型可塑性はその適応性の検証に焦点が絞られてきた。つまり、捕食者は変化することで餌を食いやすくなるのか？ 一方で被食者は変化することで食われにくくなるのか？などの疑問に答えることで、誘導表現型の適応的機能を検証したり、発現や維持にかかるコストを検出することがこれまでの中心課題であった。進化生態学者の努力により、誘導防御と誘導攻撃が様々な分類群に広くみられることが明らかになるにつれ、最近では、捕食者と被食者の表現型可塑性の生態学的意味について深く探るべく、個体群・群集生態学的な視点からの研究がはじまろうとしている。捕食者や被食者の表現型可塑性が、生物間相互作用レベル、個体群レベル、群集レベルでどのような効果をもつのかについて答えようという試みである。また、表現型可塑性の進化生態学では、誘導防御や誘導攻撃それ自体の進化が研究の着眼点であったが、逆に誘導防御や誘導攻撃が他種の形質進化に対してどのような影響を持ちうるのかについては、ほとんど研究されてこなかった。

(2) 表現型可塑性の研究モデルとしてのエゾサンショウウオ幼生（以下、サンショウウオ）とエゾアカガエルのオタマジャクシ（以下、オタマ）

サンショウウオとオタマは誘導攻撃と誘導防御研究の代表的なモデル生物として、その適応性と進化機構についてよく調べられてきた。サンショウウオは餌生物のオタマがいる環境で育つと顎を大きくし、オタマを丸呑みしやすくなる（誘導攻撃）。一方でオタマはサンショウウオがいると丸呑みされるのを防ぐべく、頭をふくらませる（誘導防御）。これらの表現型可塑性は、成長と生存にプラスに作用することで、個体の適応度に貢献する。研究代表者は、機能が明らかな2種の形態変化を用いることで、誘導攻撃と誘導防御の生態学的意義の理解が深められると考えた。特に、形態変化が2種の相互作用をどのように変えるのか、また、池の群集において主要メンバーである2種の幼生の相互作用の改変が、他種に対してどのような影響をもたらすのか？等の疑問に答えることを新しいテーマとして掲げた。

## 2. 研究の目的

本研究では、以下の3つの課題に取り組むことで、誘導防御と誘導攻撃のもつ生態学的意義を明らかにした。

### (1) 誘導防御の生態学的意義

被食者の誘導防御が、相互作用の構造と生態系機能に与える影響を探ることを目的として、サンショウウオに対するオタマの誘導防御が、サンショウウオとオタマの関係や、オ

タマと同じ栄養段階にある他の種（ミズムシ）に対してどのような影響をもたらすのか、また、生態系機能としての落葉リター分解への効果があるかを探った。

### (2) 誘導攻撃の生態学的意義

捕食者の誘導攻撃による2種の相互作用への影響と群集への波及効果を探索することを目的として、オタマに対するサンショウウオの誘導攻撃が、2種の個体数変化、生活史形質としての変態タイミングと変態サイズに与える影響を定量化するとともに、水生昆虫群集への波及効果を探った。

### (3) 誘導攻撃の進化生態学的意義

理論研究では、捕食者が誘導攻撃をもつとき、被食者の誘導防御が進化することが予測されている。この予測のもとでは攻撃的な表現型を捕食者がもつ環境で、より強く防御する被食者が選択されるような選択プロセスがかかることが期待される。理論が予測するように、オタマの誘導防御はサンショウウオが誘導攻撃をもつからこそ適応進化してきたのかもしれない。この仮説を確かめるため、大顎化したサンショウウオと普通のサンショウウオがいる環境の下で、オタマジャクシの防御形態に対する選択強度を比較した。

## 3. 研究の方法

### (1) 誘導防御の生態学的意義

容量13Lの水槽を22個用意して、5Lの水を入れ、各水槽に大顎型のサンショウウオを2個体、ミズムシを90個体入れた。さらにシラカンバの落葉を5g（乾燥重量）入れた。実験処理として、防御処理と非防御処理を用意した。防御処理では事前に誘導防御を発現させたオタマを50個体、非防御処理では防御をもたないオタマを同数用意した。これらの条件のもとで、オタマとミズムシの個体数を計数した。また、サンショウウオの変態日と変態時のサイズを記録し、すべてのサンショウウオが変態した時点での落葉の残量（乾燥重量）を測った。

### (2) 誘導攻撃の生態学的意義

天塩研究林内にある野外池（15m×20m）に、縦80cm×横80cm×高60cmの囲い網を14基設置して実験を行った。各網にはオタマジャクシを250個体入れた。実験処理は攻撃処理と被攻撃処理の2つであり、攻撃処理の網には大顎化したサンショウウオを5個体、非攻撃処理の網には大顎化していないサンショウウオを5個体ずつ入れた。これら2つの処理でオタマとサ

ンショウウオの個体数を継続的に計数した。さらに、オタマとサンショウウオの変態タイミングを調べた。両生類幼生の個体がすべて変態した時点で、囲い網の中にいた水生昆虫を数え、科のオーダーで分類した。

### (3) 誘導攻撃の進化生態学的意義

容量22Lの水槽に10Lの水を入れ、実験を行った。実験処理は、攻撃処理と非攻撃処理、対照区の3つであり、攻撃処理には大顎化したサンショウウオを1個体、非攻撃処理にはふつうのサンショウウオを1個体入れ、対照区にはサンショウウオを入れなかった。すべての水槽に、膨れの程度が大きなオタマとあまり膨れていないオタマを7個体ずつ入れ、各処理間で誘導量に応じたオタマの生存を調べた。このとき、膨れの大きさによる2つのグループ分けを明らかにするため、個体の尾鰭にマーキングを施した。実験は1週間行った。

## 4. 研究成果

### (1) 誘導防御の生態学的意義

#### ① 個体群レベルの影響

オタマジャクシが形態防御をもつことで、オタマとミズムシの個体数動態に影響が及ぶことが分かった(図1)。防御処理のオタマ(防御している)は非防御処理のオタマ(防御していない)に比べて減少しにくく、一方でミズムシは逆の傾向があった。以上の結果は「オタマの誘導防御はサンショウウオの餌選択に作用することで、オタマの密度の維持に貢献するが、サンショウウオの代替餌種であるミズムシを減らす」ことを示唆している。ミズムシの次世代の個体数に対する効果も大きく、実験終了時点でのミズムシの子世代の個体数は防御処理に比べて非防御処理は約3倍も多かった。

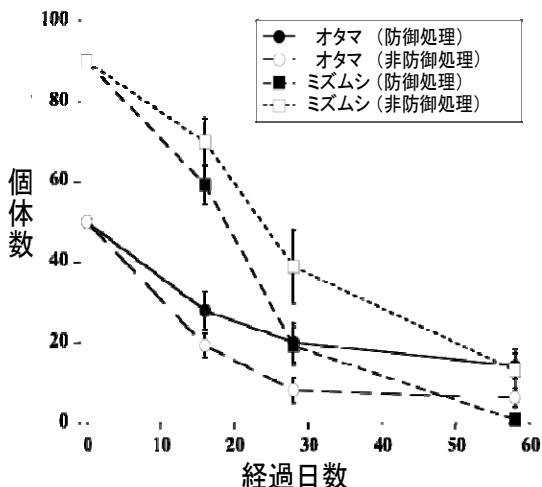


図1. オタマとミズムシに対するオタマの防御の効果 (エラーバーは標準誤差)

#### ② 捕食者の生活史への影響

オタマジャクシが形態防御をもつとき、サンショウウオの変態タイミングが遅れ、変態時のサイズも小さくなった(図2)。これはサンショウウオが防御オタマをあまり食べなかったことによるものと考えられる。他のサンショウウオ種の研究では、早く大きなサイズで変態した個体ほど適応度が高いことが分かっていることから、オタマの防御はサンショウウオの適応度に負の影響をもたらすことが示唆される。

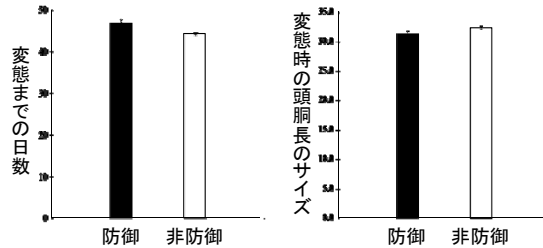


図2. サンショウウオ幼生の変態サイズと変態タイミング (エラーバーは標準誤差)

#### ③ 落葉リターの分解に与える影響

実験終了時点で残存していた落葉の量は、防御処理のほうが、非防御処理よりも少なかった(図3)。処理内分散を用いた相関分析の結果、オタマの生存数と落葉の分解量には正の相関があった。これらの結果は、防御により生き残ったオタマが落葉の分解に貢献したことを意味する。実験期間中、オタマは落葉表面を歯でそぎ落とすような採餌行動を頻繁にとっていた。オタマは、落葉そのもの、あるいは落葉表面に付着する細菌を摂食することで、落葉の破碎に物理的に貢献したと考えられる。

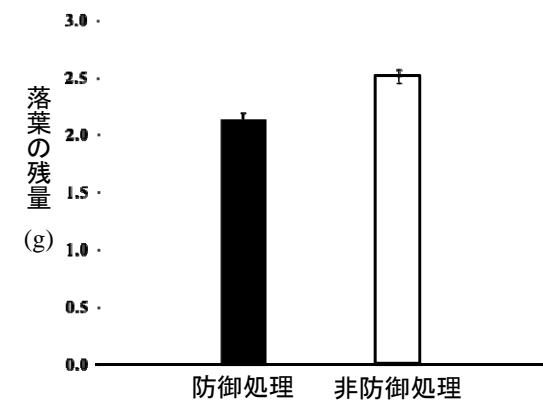


図3. 実験終了時の落葉の残量 (エラーバーは標準誤差)

#### ④まとめ

オタマの誘導防御には、自種の個体数に正の効果をもたらすだけでなく、捕食者の餌選択の変更を通して、相互作用構造を変えることがわかった。また、捕食者であるサンショウウオの生活史にも負の効果を与えることや、池の重要な栄養資源である落葉の分解を早めることで、池の栄養循環の構造や速度に影響する可能性が示唆された。

### 2. 誘導攻撃の生態学的意義

#### ①オタマの個体群への影響

非攻撃処理に比べて攻撃処理では、オタマが減り、変態してカエルになった数が少なかった(図4)。これは、大顎化したサンショウウオが効率的にオタマを捕食したためと考えられる。また、攻撃処理ではオタマが変態までに要する日数が長く(図5)、大きなサイズで変態した(図6)。

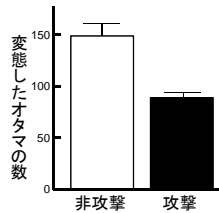


図4. 変態までたどりついたオタマジャクシ(エラーバーは標準誤差)

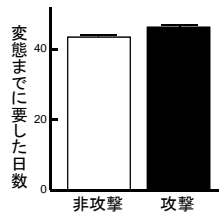


図5. オタマジャクシの変態タイミング(エラーバーは標準誤差)

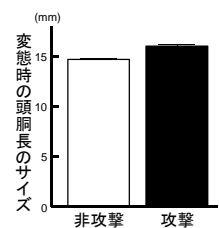


図6. オタマジャクシの変態時のサイズ(カエルの頭胴長。エラーバーは標準誤差)

#### ②サンショウウオの個体群への影響

変態までたどりついたサンショウウオの個体数に処理間で違いはなかった(図7)。大顎サンショウウオは普通サンショウウオに比べて著しく早く変態し(図8)、変態時のサイズも大きかった(図9)。これらの生活史の改変は、適応度に正の効果をもたらすと考えられる。

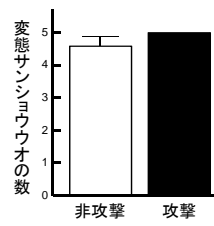


図7. 変態までたどり着いたサンショウウオの数(エラーバーは標準誤差)

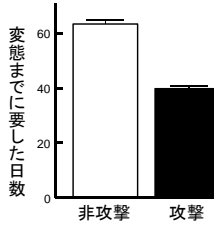


図8. サンショウウオの変態タイミング(エラーバーは標準誤差)

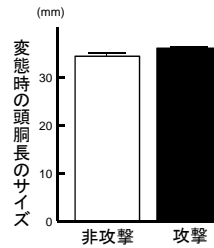
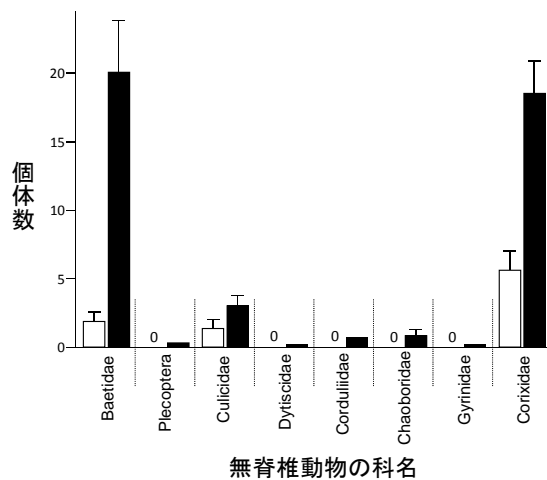


図9. サンショウウオの変態時のサイズ(エラーバーは標準誤差)

#### ③昆虫群集への影響

生き残っていたすべての両生類幼生が変態したあとで、網の中の昆虫群集を調べたところ処理間で種構成と個体数に大きな違いが認められた(図10)。非攻撃処理に比べ、攻撃処理の無脊椎動物群の分類群数と個体数ともに少なかった。サンショウウオはキーストン捕食者であり、小型の無脊椎動物の定着を妨げる存在である。普通の顎をもつサンショウウオに比べて、大顎化したサンショウウオは平均して2週間以上も変態が早かったことから(図8)。攻撃処理では、捕食者が池から早く出たことで、無脊椎動物が定着しやすい環境になったと考えられる。



無脊椎動物の科名

図10. 実験終了時点の無脊椎動物群集(エラーバーは標準誤差)

#### ④まとめ

サンショウウオの誘導攻撃には、誘導因子となっていたオタマの個体数を減らす働きがあった。さらに2種の両生類の変態タイミングや変態サイズに影響することがわかった。一方で大顎したサンショウウオがいる処理では、小型の無脊椎動物群集の数が多くなった。このことは、キーストン捕食者の可塑性が群集動態と系内外の物質循環において重要な働きをもつことを示唆している。誘導攻撃の個体群・群集レベルの効果を検出した研究はこれを置いて他にはない。極めて先駆的で発展的な研究成果といえる。

#### 3. 誘導攻撃の進化生態学的意義

対照処理区と非攻撃処理区において、防御の大きさに関わらずオタマの捕食はほとんどおこらなかった。一方で、攻撃処理区では、オタマが捕食され、大きく膨らんだオタマに比べてあまり膨らんでいないオタマのほうがよく捕食された(図11)。以上の結果は、サンショウウオの大顎化により、オタマの防御形態に方向性選択がかかることを示している。本研究は、捕食者の可塑性による表現型の変化が、被食者の防御形質の進化と維持に影響することを示した初めての成果である。

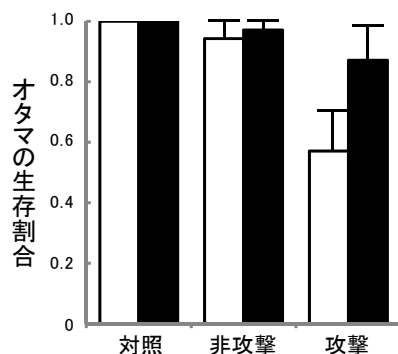


図11. オタマジャクシの生存率。白抜き棒は「膨れの小さかったオタマ」、黒の棒は「良く膨れたオタマ」(エラーバーは標準誤差)

#### 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5件)

- ① Kunio Takatsu, Osamu Kishida, An offensive predator phenotype selects for an amplified defensive phenotype in its prey, *Evolutionary Ecology*, 査読有, Online Early版掲載, 2012, DOI:

10.1007/s10682-012-9572-4

- ② Tukasa Mori, Yoichiro Kitani, Jun Ogihara, Manabu Sugiyama, Goshi Yamamoto, Osamu Kishida, Kinya Nishimura, Histological and MS spectrometric analyses of the modified tissue of bulgy form tadpoles induced by salamander predation, *Biology Open*, 査読有, Vol.1, No. 4, 2012, pp.308-317
- ③ Osamu Kishida, Geoffrey C. Trussell, Ayaka Ohno, Shinya Kuwano, Takuya Ikawa, Kinya Nishimura, Predation risk suppresses the positive feedback between size structure and cannibalism, *Journal of Animal Ecology*, 査読有, Vol.80, No. 6, 2011, pp1278-1287.
- ④ Akihiko Mougi, Osamu Kishida, Yoh Iwasa, Coevolution of phenotypic plasticity in predator and prey: why are inducible offenses rarer than inducible defenses?, *Evolution*, 査読有, Vol. 65, 2011, pp.1079-1087.
- ⑤ 岸田治, 状況に応じて姿を変えるオタマジャクシ, 自然保護, 査読なし, 515巻, 5-6号, 2010, pp40-42.

[学会発表] (計13件)

- ① Osamu Kishida, Predator phenotypic plasticity modifies prey life history and community, The 5th EAFES International Congress, 2012年3月20日, Ryukoku University, Ohtsu, Japan
- ② Kunio Takatsu, Offensive phenotypes of predatory salamanders select amplified defensive phenotypes of prey frog tadpoles, The 5th EAFES International Congress, 2012年3月19日, Ryukoku University, Ohtsu, Japan
- ③ Mitsuru Hattori, What maintains eusociality without kin discrimination in a eusocial aphid?, The 5th EAFES International Congress, 2012年3月19日, Ryukoku University, Ohtsu, Japan
- ④ 岸田治, 変身が生み出す多様性と機能: 両生類幼生の表現型可塑性, 日本生態学会, 2012年3月17日, 龍谷大学(大津市)
- ⑤ 高津邦夫, エゾサンショウウオ幼生の誘導攻撃がエゾアカガエル幼生の誘導防御を選択する—表現型可塑性の進化的意義の一例として—, 日本生態学会北

- 海道地区会、2012年2月26日、北海道大学（札幌市）
- ⑥ 高津邦夫、捕食者の共食いによる成長が被食者の防御形態を誘導する、個体群生態学会、2011年11月15日、岡山大学（岡山市）
  - ⑦ 岸田治、両生類の可塑性戦略を多種系で理解する、個体群生態学会、2011年10月16日、岡山大学（岡山市）
  - ⑧ 岸田治、サンショウウオとオタマジャクシ～生理学から群集へ～、日本生態学会2011年3月11日、北海道大学（札幌市）
  - ⑨ 高津邦夫、サンショウウオがミズムシのサイズ構造に与える影響～オタマジャクシのいるとき、いないとき～、日本生態学会、2011年3月10日、北海道大学（札幌市）
  - ⑩ 桑野真也、出生前に条件づけられている代替発生軌道、日本生態学会、2011年3月9日、北海道大学（札幌市）
  - ⑪ 服部充、真社会性アブラムシ、ササコナフキツノアブラムシにおける警報フェロモンの応答と送信能力の個体間変異、日本生態学会、2011年3月9日、北海道大学（札幌市）
  - ⑫ 岸田治、表現型可塑性の個体群生態学：両生類の幼生でやれること、個体群生態学会、2010年9月23日、横浜国立大学（横浜市）
  - ⑬ 服部充、真社会性アブラムシ、ササコナフキツノアブラムシにおける警報フェロモンの送受信能力のカスト内・カスト間変異、個体群生態学会、2010年9月22日、横浜国立大学（横浜市）

〔図書〕（計2件）

- ① 岸田治、文一総合出版、種間関係の生物学（1章、形を変えるオタマジャクシ：操作実験からのアプローチ）、2012、pp11-52
- ② 岸田治、文一総合出版、エコロジー講座5 生物のつながりを見つめよう、2012、pp6-17

〔その他〕

ホームページ等

<http://bulgytadpoles.web.officelive.com/default.aspx>

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・助教

研究者番号：00545626

(2) 研究分担者  
なし

(3) 連携研究者  
なし