

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31日現在

機関番号：13701
 研究種目：若手研究（B）
 研究期間：2010～2011
 課題番号：22770015
 研究課題名（和文）湖における微生物サイズ分布動態の解析とその進化適応動態理論の構築
 研究課題名（英文）Size distributions of bacteria in lakes: data analysis and the adaptive dynamics
 研究代表者
 吉山 浩平（YOSHIYAMA KOHEI）
 岐阜大学・流域圏科学研究センター・助教
 研究者番号：90402750

研究成果の概要（和文）：琵琶湖における細菌群集の細胞体積データを用いて、細菌 6 系統群の細胞体積の確率密度分布を推定した。得られた確率密度分布から基本統計量を算出し、細菌の細胞体積と環境要因の関係を解析した。その結果、6 系統群間の細胞体積には有意な差は得られなかった。一方、表水層のみ、水温躍層のみ、全層それぞれに関して、細胞体積は水温とともに有意に減少した。細菌の細胞サイズは、その生態系における機能に直結する重要な形質である。本結果は、細菌群集の役割と、将来の環境変動に対する応答の理解に寄与する。

研究成果の概要（英文）：In this study, I estimated the probability density function (PDF) of six taxonomic groups of bacteria in Lake Biwa. Summary statistics were obtained from the PDF, and the relationships with environmental variables were analyzed. From the data, I could not detect significant differences among cell volumes of the six taxonomic groups. On the other hand, cell volumes decreased significantly with increasing temperature. Cell size of bacteria is an important trait that controls function of bacteria in aquatic ecosystems. These results contribute to promote our understanding of bacterial community and the responses to global climate change.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2010 年度	900,000	270,000	1,170,000
2011 年度	700,000	210,000	910,000
年度			
年度			
年度			
総計	1,600,000	480,000	2,080,000

研究分野：理論生態学

科研費の分科・細目：生態・環境

キーワード：湖沼細菌群集・群集生態学・数理モデル・環境動態解析・陸水生態学

1. 研究開始当初の背景

（1）生態系の機能や環境変動に対する生態系の応答を評価する上で、近年生物群集の機能的形質と、その多様性の重要性が指摘されてきた。中でも生物個体のサイズは、資源取り込み、代謝速度、被捕食耐性といった様々

な機能を統一的に表す重要な形質である。生物群集を構成する個体のサイズ分布およびその多様性は、資源競争、被食-捕食関係といった食物網の根幹をなす各プロセスを左右し、その影響は生産性や安定性といった生態系の様々な側面へと波及する。そのため、

地球温暖化をはじめとした人為的環境変動が生態系に与える影響を評価する上で、環境変動や生態系攪乱に対するサイズ分布の応答を理解することは、重要な意味を持つ。

(2) 生態系における個体サイズ分布の動態を扱う上で、植物プランクトンや細菌といった水域生態系の微生物群集は理想的な系である。理由として、個体(細胞)サイズと生態系機能の関係が、水域生態系の低次食物網においてより密接である点、そして、観測された個体サイズデータから確率密度分布を推定する上で必要なデータを比較的容易に大量に得ることが出来る点があげられる。そのため、このテーマに関して数多くの研究が行われてきた。しかし従来の研究では、各々の生態系でスナップショットとして見られる個体サイズ分布の性質に関して解析されており、時系列で生物群集のサイズ分布動態を解析し、その変動と環境要因の関連づけた研究例はない。これはいままで、環境要因を網羅し、質と量が十分な個体サイズデータが稀で、その上、サイズ分布を解析する統計手法が十分に整備されていなかった為である。

(3) 近年、このテーマに関して新たなブレイクスルーが起きる気運が高まっている。ここ数年で、微生物群集における細胞サイズの進化適応動態を取り扱った先駆的な理論研究が発表された。また昨年、サイズデータから確率密度分布を推定し、サイズ多様性といった分布の特徴を表現する新たな統計手法が発表されている。サンプルを高速に処理し、大量の細胞サイズデータを得る技術(フローサイトメトリー法や画像解析法)の普及と相まって、今後数年でこのテーマに関して、生態学をリードする重要な研究が数多く発表される可能性がある。

2. 研究の目的

(1) 本研究では、水域生態系における分解系の起点をなす細菌群集の細胞サイズ分布を解析し、その環境変動や生態系攪乱に対する応答を明らかにすることを目的とした。細胞サイズを考慮することにより、従来の手法を超えて「細菌系統分類群と生態系機能の関係」を総合的に解明する。

(2) 解析には、琵琶湖における様々な環境条件で得られた細菌群集の細胞サイズデータを用いる。細菌6系統分類群の細胞サイズ確率密度分布を統計的に推定し、網羅的に得られた物理化学生物データと組み合わせて、各系統分類群の細胞サイズ分布の動態と環境に対する応答を明らかにする。

(3) 並行して、数理モデルを構築し解析を

行い、上記の統計解析結果とあわせて「細菌細胞サイズの進化適応動態」に関する新たな理論を提示する。

3. 研究の方法

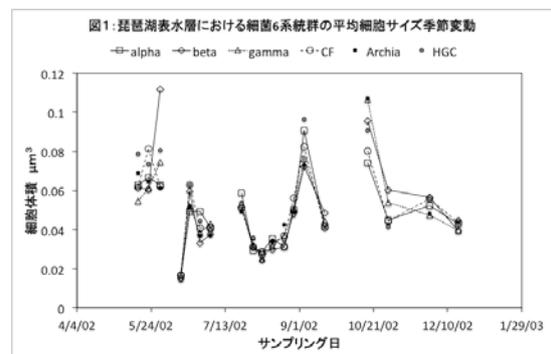
(1) 琵琶湖における細菌6系統分類群(α -、 β -、 γ -プロテオ細菌、CFクラスター、アクチノ細菌、古細菌)の細胞サイズと物理化学生物要因に関するデータを解析する。各系統分類群細胞サイズの確率密度分布は Kernel Density Estimation 法を用いて推定する。得られた確率密度分布から、基本統計量を計算し、分布の変動を定量化する。これらのデータを用いて、細胞サイズ分布と環境要因の関連を統計的により明らかにする。

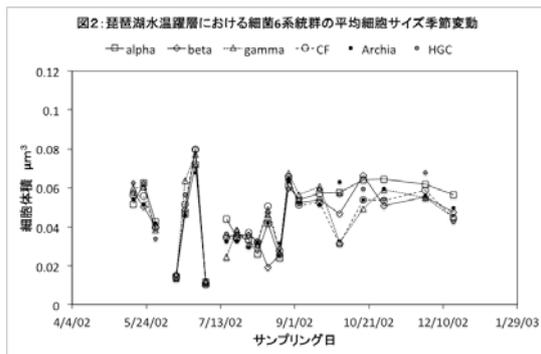
(2) 細胞サイズ分布に関する進化適応動態理論を構築する。細胞サイズ分布の動態を偏微分方程式により記述し、サイズの大小、可塑性を含めた戦略の侵入可能性を数値的に解析する。

4. 研究成果

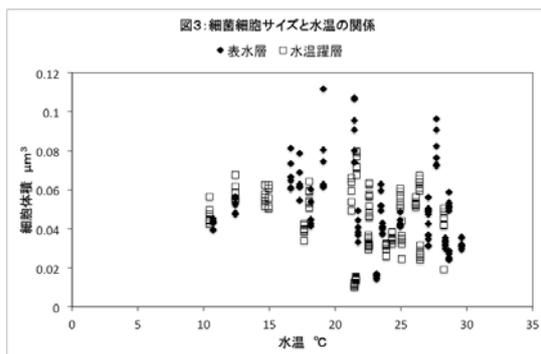
(1) 細菌6系統分類群間で、細胞サイズの有意な差は検出されなかった。この結果により、細菌系統分類群で細胞サイズが異なるとした「系統分類群-サイズ仮説」は否定された。

(2) 表水層、水温躍層ともに、各系統群は近い季節変動を示した(図1, 図2)。これらの結果は、「系統分類群ごとに生態系機能が異なるため、サイズ変動は異なるパターンを示す」とした当初の想定と相反する結果である。それよりむしろ、サイズを規定する環境要因は、どの分類群に対しても同様に働いていることを示唆している。その一方で、琵琶湖において高い捕食圧に反応して現れる糸状細菌は、 α プロテオ細菌と、CF細菌に限られることが知られている。このように、サイズの可塑性に関しては、系統分類群ごとに異なる可能性があるが、今回解析に用いた、球桿菌のみのでたからは、可塑性に関して明確な結論は得られなかった。





(3) 確率密度分布から得られた基本統計量と、環境要因の関係から、細胞体積と水温の有意な関係が明らかとなった(図3)。水温の上昇とともに、表水層(P=0.0128)、水温躍層内(P<0.01)、および全層(P<0.001)全てにおいて細胞体積は減少した。これらは、細菌群集のサイズ組成は、低水温条件下で大型化へとシフトするとした、「細胞サイズ-水温仮説」を支持する結果である。



将来地球温暖化により、水温が5°C上昇した場合、細菌細胞体積は平均で8%減少することがデータより示唆された。これまで、ほ乳類や爬虫類では、寒冷な気候で体サイズが大型化することが知られている。また、タホ湖において水温上昇にともなう植物プランクトン(珪藻)の小型化が報告されている。その一方で、これまで細菌群集に関する報告はなかった。本結果は、細菌に対しても「水温-体サイズルール」が成立することを示唆しており、「地球温暖化に対する微生物食物網構造の応答」に関する新たな知見を与えるものである。

(4) データ解析と並行して、細胞周期を考慮した細胞サイズ分布動態モデルの構築を開始した。Escalator-Boxcar-Train法を用いた数値計算により、一種モデルを用いて検討した。これは既存研究の追試に相当する。一方、多種により構成されるモデルに関しては、数値計算により、多種共存が成立する条件を探索したが、うまく見つけることはできな

かった。近年、個体群の構造を考慮した多種系モデルが盛んに研究されているが、多くの場合、共存は資源の数に制限されて成立しないか、または非常に狭いパラメータ領域でのみ成立するという結果が得られている。本研究の結果もこれら近年の研究と同様に、単一の資源のもとでは、種の共存は非常に難しいということを明らかにした。その一方で、昨年発表された理論研究では、サイズ構造を与えた場合、条件次第では共存が可能となることが数学的に示されている。本研究機関内では、多種系モデルの十分な解析を行うことはできなかった。今後の継続研究では引き続き、多種系モデルの解析を行い、微生物群集の共存機構におけるサイズ構造の重要性を明らかにする。

(5) 当研究課題と関連して、微生物の細胞サイズと生態系における機能に関するレビュー(Hydrobiologia 2010)、および植物プランクトンの光-成長曲線の特徴と分類群、細胞サイズの関連に関する研究(Limnology & Oceanography 2011)、微生物の細胞サイズに関わる諸問題(数理解析研究所講義録 2010)に関する論文を発表した。また、当研究課題と関連して、微生物の細胞サイズと空間分布に関わる研究成果を、日本陸水学会、日本生態学会、日本プランクトン学会春季シンポジウム、台湾清華大学における招待講演を通して紹介した。

(6) 浮遊性細菌はこれまで、単一の分解者として生態系モデルでは捉えられてきた。しかし、浮遊性細菌の生態系における機能は実に多様であり、生態系モデルの中でどのように考慮すべきか、いう点に関しては、未だに議論の途上である。本研究課題の成果は、細胞サイズという切り口から、浮遊性細菌群集の機能を捉え、生態系モデルの将来の発展に寄与すると考えられる。

水域生態系の分解者である細菌群集に関して、細胞サイズその機能を表す重要な形質であることはすでに広く認識されている。しかし細菌の遺伝的多様性と細胞サイズのバリエーションの関係は全く未解明である。本研究課題では、細菌系統分類群と細胞サイズの明確な関係は得られなかったが、今後の細菌系統群の進化と細胞サイズの進化の関係を解明へ寄与する成果であると考えられる。また、本研究で得られた水温と細胞サイズの関係は、地球温暖化に対する水域生態系の応答を理解する上での重要な成果である。

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)

(3) 連携研究者 ()

[雑誌論文] (計 3 件)

- ① A. S. Schwaderer, K. Yoshiyama, P. de Tezanos Pinto, N.G. Swenson, C.A. Klausmeier, E. Litchman, Eco-evolutionary differences in light utilization traits and distributions of freshwater phytoplankton, *Limnology and Oceanography*, 査読有、56 巻、589-598、DOI:10.4319/lo.2011.56.2.0589
- ② E. Litchman, P. de Tezanos Pinto, C. A. Klausmeier, M.K. Thomas, K. Yoshiyama, Linking traits to species diversity and community structure in phytoplankton, *Hydrobiologia*, 査読有、653 巻、2010、15-28、DOI:10.1007/s10750-010-0341-5
- ③ 吉山浩平、Cell size as a master trait of microorganisms: emerging trade-off and community structure、数理解析研究所講究録、査読無、1704 巻、2010、111-114

研究者番号：

[学会発表] (計 4 件)

- ① 吉山浩平、珪藻細胞サイズの進化モデル：海洋と淡水の対比、日本プランクトン学会春季シンポジウム、2012 年 3 月 30 日、柏市
- ② 吉山浩平、水圏生態系の鉛直分布構造：観測・実験・理論研究例、日本生態学会、2012 年 3 月 20 日、大津市
- ③ 吉山浩平、Vertical distribution of phytoplankton: observations and theories, NCTS Mathematical Biology Seminar, 2011 年 8 月 24 日、台湾新竹市
- ④ 吉山浩平、細胞サイズに基づく微生物動態理論の構築：細菌による資源取り込みを例に、日本陸水学会、2010 年 9 月 18 日、弘前市

[図書] (計 1 件)

- ① 永田俊、熊谷道夫、吉山浩平、京都大学学術出版会、温暖化の湖沼学、2012、289

6. 研究組織

(1) 研究代表者

吉山 浩平 (YOSHIYAMA KOHEI)
岐阜大学・流域圏科学研究センター・助教
研究者番号：90402750

(2) 研究分担者

()

研究者番号：