

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 30 年 5 月 20 日現在

機関番号：14301

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2014～2017

課題番号：26840146

研究課題名(和文) 農耕する川虫 - 生態系エンジニアによる微生物群集への影響 -

研究課題名(英文) Gardening by net-spinning caddisflies: the effect of ecosystem engineers on microbial communities

研究代表者

岡野 淳一 (Okano, Jun-ichi)

京都大学・生態学研究センター・研究員

研究者番号：20547327

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,700,000円

研究成果の概要(和文)：トビケラ幼虫の多くは、川砂を綴り合せた巣を作る。本研究では川底の砂で持ち運び式の筒巣を作るトビケラ幼虫を使い、巣材の選好性について調査した。その結果、一つの集団内で不連続に異なった選好性(多型)を示すことが明らかになり、この多型は単一の遺伝子座によって支配的に決定されている可能性が示唆された。飼育実験の結果、成長をより早めることができる巣材を選ぶ幼虫は、より早く羽化することができるが、この羽化個体が産んだ子は、成長が遅れた幼虫からの共食いの危険にさらされるために成長が抑制されることが分かった。このように多型の維持には「共食いの間接的作用」が鍵となっている可能性が示唆された。

研究成果の概要(英文)：Many caddisfly larvae build cases using sand grains. In this study, I found among- and within-population variations in the material preference of the case-bearing larvae, and the both variations have high heritability. In addition, a few discrete peaks were found in the frequency distribution of the within-population variations, indicating the possibility of polymorphism. As a result of rearing experiment, it is suggested the possibility that the indirect interaction of cannibalism may be a key factor maintaining the polymorphism.

研究分野：行動生態学

キーワード：caddisfly building behaviour

1. 研究開始当初の背景

種内の遺伝的多型は、多様性創出の源泉、そして種分化の重要な初期ステップであると考えられており、進化学や生態学における重要な研究課題と位置付けられてきた。多型現象は体色・サイズ、餌・生息地選択などの様々な形質で認められ、多くの生物種で膨大な研究がなされてきた。これらの研究の結果、負の頻度依存選択、超優勢選択、時空間的な環境モザイクなどが、多型維持の機構と働いていると考えられている。しかし、多型の創出・維持機構に関して、十分に立証した研究例は非常に少なく、未だに多くの議論がなされている。

鳥、ビーバー、サンゴなどを始めとした多くの動物が、巣や、生物体を支持するための“体外構築物”を作る(ニッチ構築)。これら構築物は、生物自身の適応進化に深く関わっている重要な形質であると考えられる。しかし、巣の形質を記載する自然史研究は多く存在するが、造巣形質の種内変異や多型に着目した研究はほとんど行われていない。

川底の砂で持ち運び式の筒巣を作るフトヒゲトビケラ幼虫(Odontoceridae)は、石英などの表面の肌理が滑らかな砂を巣材として選好する(砂表面の数マイクロメートルの微細な凹凸; 図1 site1-C、site2-C; Okano et al. 2011 Behavioral Ecology)。しかし、異なる地質環境では、川砂の構成鉱物種が異なる。すなわち生息地によって滑らかな砂の豊富さが異なるため、巣材の質と探索コストのトレードオフバランスが地域間で異なる。よって、滑らかな砂に対する選好性には、最適理論に基づく地域変異が認められる。つまり、滑らかな砂が豊富な生息環境の集団(図1 site1-A,B, site2-A,B)は、乏しい生息環境の集

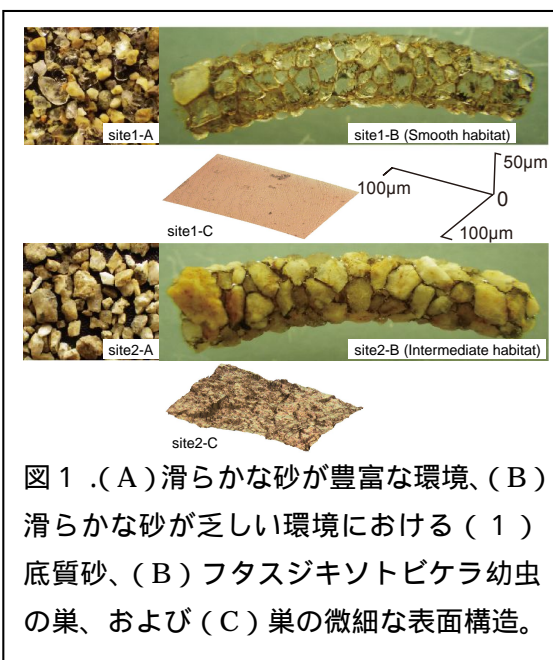


図1 (A)滑らかな砂が豊富な環境、(B)滑らかな砂が乏しい環境における(1)底質砂、(B)フトスジキソトビケラ幼虫の巣、および(C)巣の微細な表面構造。

団よりも、滑らかな砂に対する選好性が高いことが明らかになっている(Okano et al. 2012 Behavioral Ecology)。

2. 研究の目的

(1)フトスジキソトビケラの巣材選好性における多型の維持機構

本研究では、フトヒゲトビケラ科に属するフトスジキソトビケラ幼虫の巣材選好性における集団内の個体差と、遺伝的背景を明らかにし、集団内の個体差をもたらすメカニズムを調査した。

(2)競争関係にあるフトヒゲトビケラ2種の共存機構の解明

また、フトスジキソトビケラの調査から、サイズ依存の共食い行動(大きい個体が小さい個体を捕食)が、個体群動態に影響する重要な要素であることが明らかになった。このことから、同種と同じフトヒゲトビケラ科に属するヨツメトビケラ幼虫との種間関係を調査した。本2種は本州の湧水・一次河川に最も広く分布するフトヒゲトビケラ科で、生活サイクル(一年一化もしくは二年一化で6月に孵化し、5月に羽化)巣の材料と形状、食性(雑食性の共食い食者)など、同じ生態を持っているが、体サイズのみに関してフトスジキソトビケラの最大個体重量が約5mg(乾重量)であるのに対し、ヨツメトビケラは約20mgと大型である。両種は、魚が生息している環境でのみ同所的に観察される。このことから、捕食者である魚の存在が、競争関係の2種の共存を可能にしていることが期待された。

3. 研究の方法

(1)フトスジキソトビケラの巣材選好性における多型の維持機構

調査地:滑らかな砂が豊富な生息地として仙台市青葉山、乏しい生息地として神戸市摩耶山を調査地とし、それぞれのトビケラ集団を実験に供した。

巣材選好性

巣材選好性の遺伝的背景を調べるためにコモンガーデン実験を行った。実験室内で孵化した二集団の幼虫を、青葉山の川砂、摩耶山の川砂で隔離飼育を行った(コモンガーデン実験; 2集団×2砂条件=4条件)。成熟後に、巣の前方三分の一を切除したのち、1:7の割合で混ぜた滑らかな人工砂と、粗い人工砂で巣の修復を行わせた。修復に使われた滑らかな砂の割合から、選好性を評価した。

適応度

選好性の多型が認められた摩耶山の集団において、巣材選好性に関する適応度(個体

の成長率)を評価した。実験室で孵化した摩耶山幼虫を単独飼育し、成熟後に選好性を測定し、成熟の速さと巣材選好性の関係を調査した。

個体間相互作用

摩耶山の幼虫集団において、選好性の多型が認められたため、多型を生じさせるメカニズムを明らかにするために、室内飼育実験を行った。

【集団飼育】実験室内で孵化した摩耶山集団の幼虫(新規加入個体)を、青葉山の川砂、摩耶山の川砂で集団飼育し、体サイズと生存率を各月で測定した。また、前年に羽化せずに越冬した幼虫との集団飼育も行い、新規加入個体の体サイズ分布と生存率への影響を評価した。当歳個体と、越冬(2歳)個体との個体数割合は、55:5、50:10、45:15、40:20の4条件とした。

【共食い頻度】実験室内で孵化した摩耶山集団の幼虫を、青葉山の川砂、摩耶山の川砂で一定期間単独飼育した後、それぞれの幼虫を30時間集団で置き、共食い頻度を測定した。

【巣の拡張効率】摩耶山集団の成熟幼虫の巣の前方三分の一を切除し、青葉山の川砂、摩耶山の川砂で巣を修復させ、巣材の利用可能性が巣の拡張効率(修復速度)に与える影響を評価した。

【野外調査】2調査地点において、野生個体群の個体数と体サイズ分布を、孵化期から羽化期まで追跡を行った。

(2)競争関係にあるフトヒゲトビケラ2種の共存機構の解明

捕食者に対する応答

フトヒゲトビケラ2種が魚から受ける捕食圧を評価するため、魚のケミカルキューに対する防御反応を計測した。木曽福島町アカシオ沢において同所的に生息するフタスジキソトビケラ、ヨツメトビケラ、イワナを採取し、実験室に持ち帰った。イワナは河川水とともにビニールバックに4時間置き、イワナからの体液の混ざった水を、捕食者からのケミカルキューとして準備した。トビケラ幼虫の巣の前方三分の一を切除し、ガラス砂を敷いたコンテナに単独隔離した。コンテナにケミカルキュー水を入れた条件下と、河川水を入れた条件下(コントロール)で巣の修復を14時間行わせた後、巣の修復に使われたガラス砂の数を計測した。

トビケラ2種の競争関係の評価

フトヒゲトビケラ2種の優劣関係を調べるために、室内で孵化した幼虫を用いた集団

飼育実験を行った。フタスジキソトビケラとヨツメトビケラを55:55個体の割合で集団飼育(2種共存条件)またはいずれか1種のみを110個体を集団飼育し、1ヶ月後に生存個体数を計測した。

4. 研究成果

(1)フタスジキソトビケラの巣材選好性における多型の維持機構

巣材選好性

滑らかな砂に対する選好性は外環境に影響されず、集団内で3つのピークが認められた。家系(卵塊)によって選好度とピーク数が数パターンに分けられたことから、少数の伝子座によって支配的に決定される多型形質である可能性が考えられた。これらの結果は、滑らかな砂が乏しい場所では、集団全体の選好性が低いのではなく、高い選好性を持つ個体(スペシャリスト)と、相対的に低い選好性を持つ個体(ジェネラリスト)中間型の3型が集団内で共存していることが示唆された(Okano, Animal Behaviour, under review)。

適応度

高い選好性を持つ個体(スペシャリスト)ほど、成長速度が早く、より早く成熟する結果となった。

個体間相互作用

当歳個体の集団飼育を行ったところ、いずれの飼育砂条件においても集団内で、1年で成熟サイズに至る大型個体(1年1化)と、成長が停止する小型個体(越冬2年1化)に分かれた(体サイズの二峰化)。小型個体は、大型個体が羽化した後に、急速な成長を始め、2年目に成熟・羽化することから、大型個体により成長を抑制されていたことが示唆された。しかし、滑らかな砂が豊富な生息環境(青葉山の砂)では、生存率が低く、生存個体の約半数が1年で成熟サイズに至った(図2A)。一方、滑らかな砂が乏しい生息環境(摩耶山の砂)では、生存率が高く、生存個体のほとんどが越冬2年1化となった(図2B)。

また、共食い頻度、および巣の拡張効率は、滑らかな砂が豊富な環境で生育した個体群の方がより高かった。これらの結果から、滑らかな砂が豊富な環境では、成長に合わせて容易に巣を拡張させることができる(巣材の利用可能性に律速されない)ため、集団内での共食いが激化し、多くの個体が大型化する。一方、滑らかな砂が乏しい環境では、巣の拡張が滞るため、共食いが抑制されるが、成長抑制効果は発揮されるため、多くの個体が2年1化になることが考えられた。

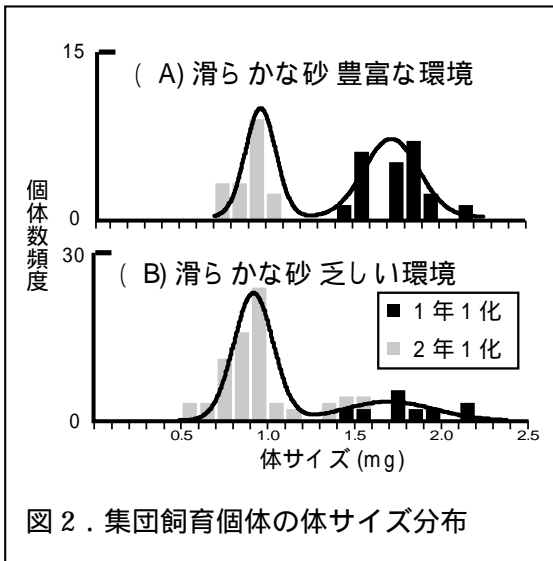


図2. 集団飼育個体の体サイズ分布

新規加入個体と越年個体との集団飼育実験では、越年個体の個体数割合が低いほど、新規加入個体の成長速度は高い一方、生存率は低くなることが分かった。共食い行動を観察したところ、大きい個体が小さい個体の巣に侵入して共食いを行うが、小さすぎる個体の巣内には侵入できないことが分かった。これらの結果から、越年個体が少ないほど、新規加入個体に対する成長抑制が働かず、越年個体が巣内に侵入し共食いできるサイズに成長し、新規加入個体の成長率と死亡率が高くなることが考えられた (Okano, PNAS, under review)。

以上、実験の結果を取りまとめると、滑らかな砂が豊富な環境では、新規加入個体内での共食いの激化によって多くの個体が1年1化になる。それに加え、共食い激化によって越年個体は少数になるため、越年個体による新規加入個体への捕食圧も高まるため、集団の1年1化のコホートサイクルがさらに強化されることが示唆された。一方、滑らかな砂が乏しい環境では、共食い頻度が低く、越年個体の割合が高まるため、2年1化のコホ

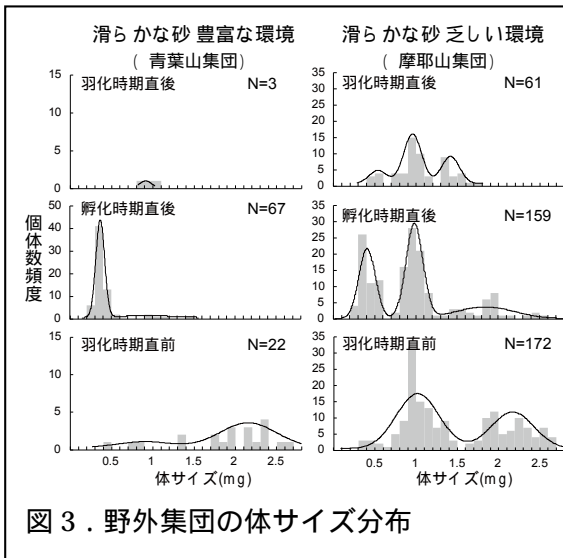


図3. 野外集団の体サイズ分布

ートサイクルになることが考えられた。これら実験で示唆されたコホートサイクルは、野外個体群のデータと矛盾しない結果となった (図3)。

実験を総合し、滑らかな巣材が乏しい生息環境における多型の維持メカニズムを考察した。巣材選好性が高い個体ほど成長速度が速いことから、個体に着目した単純な最適理論では3型共存の説明が付かない。実験のコホートサイクルから、成長が早いスペシャリストは1年1化となり、成長の遅いジェネラリストは成長抑制によって2年1化となると予測される。しかし、2年1化のジェネラリストは2年目には越年個体として、新規加入を捕食できる優位な立場に逆転すると考えられる。一方、1年で成熟・羽化したスペシャリストは2年目にF1として新規加入することになるため、越年ジェネラリストから捕食圧と成長抑制を受ける劣位な立場になると考えられる。このような多型間での優劣関係の入れ替わりが、多型維持のキーとなっている可能性が示唆された。

(2) 競争関係にあるフトヒゲトビケラ2種の共存機構の解明

捕食者に対する応答

体サイズの大きいヨツメトビケラは、魚のケミカルキューを添加した条件下では、キューを添加しなかった条件下よりも巣の修復の速度が大幅に速かったのに対して、小さいフタスジキソトビケラは、条件間で巣の修復速度に違いが見られなかった (図4)。魚のケミカルキューに対する巣の修復応答 (防御反応) の強さを、魚から受けている潜在的な捕食圧であると仮定すると、体サイズの大きなヨツメトビケラの方が、魚からの捕食圧がより強いことが考えられた。

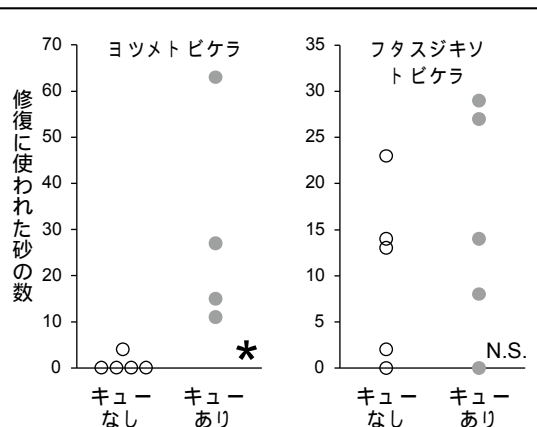


図4. フトヒゲトビケラ2種における巣の修復に用いた砂の数

トビケラ 2 種の競争関係の評価

体サイズの大きいヨツメトビケラは、2 種共存条件下と 1 種のみで飼育した条件間で、生存率に違いがなかったのに対して、小さいフタスジキソトビケラは、1 種のみで飼育した条件よりも、2 種共存条件下の方が、死亡率が高かった (図 5)。共存条件下での生存率は、わずか 1 ヶ月の飼育期間で 1 割以下であることと、行動観察より、体サイズの大きいヨツメトビケラが、小さいフタスジキソトビケラを捕食することで生存率が低下していることが示唆された。

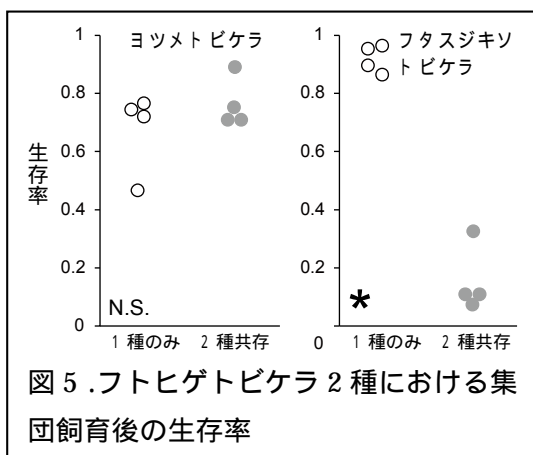


図 5. フトヒゲトビケラ 2 種における集団飼育後の生存率

実験を総合すると、体サイズ以外の生態が似通っているフトヒゲトビケラにおいて、体サイズの大きいヨツメトビケラが、小さいフタスジキソトビケラに強い捕食圧をかけるために、2 種のみでは共存することができない。しかし、捕食者である魚の存在下では、魚が体サイズの大きいヨツメトビケラに対して強い捕食圧をかけることによって、ヨツメトビケラのフタスジキソトビケラに対する捕食圧が弱まることによって、2 種が共存可能になる可能性が示唆された。

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 4 件)

Jun-ichi Okano, Noboru Okuda. Effects of resource-dependent cannibalism on population size distribution and individual life history in a case-bearing caddisfly. 査読有. PloS one 13 (2), e0191925. doi:10.1371/journal.pone.0191925

Jun-ichi Okano, Jun-ya Shibata, Yoichiro Sakai, Mana Yamaguchi, Mamiko Ohishi, Yukiko Goda, Shin-ichi Nakano, Noboru Okuda. The effect of human activities on benthic macroinvertebrate diversity in tributary lagoons surrounding Lake Biwa. 査読有. Limnology, 19, 199-207. doi:10.1007/s10201-017-0530-2

Jun-ichi Okano, Ichiro Tayasu, Shin-ichi Nakano, Noboru Okuda. Differential responses of two ecologically similar case-bearing caddisflies species to a fish chemical cue: implication for a coexistence mechanism. 査読有. Zoological Science, 34, 461-467. doi:10.2108/zs160207

Jun-ichi Okano, Osamu Sasaki, Harumasa Kano. The effects of particle texture of sediment on the respiration of case-bearing caddisfly larvae. 査読有. Freshwater Science, 35, 611-618. doi:10.1086/685713

[学会発表](計 5 件)

岡野淳一・奥田昇「生態系エンジニアによる環境・群集変化の地域変異」、『日本個体群生態学会第 32 回大会』、P-47、札幌大会、2016 年 11 月

岡野淳一「サイズ依存共食いが及ぼす新規加入個体群への影響—捕食効・非捕食の相対的効果—」、『日本生態学会第 63 回大会』、P2-282、仙台大会、2016 年 3 月

岡野淳一「砂巣トビケラの巣材選択における多型維持メカニズム」、『日本生態学会第 62 回大会』、PB2-120、鹿児島、2015 年 3 月 岡野淳一・奥田昇「ヒゲナガカワトビケラの造網による河川底質安定化の地域的な違い」、『日本陸水学会第 79 回大会』、P-46、筑波大会、2014 年 9 月

岡野淳一・奥田昇「生態系エンジニアの地域変異による環境変化効果の差異」、『日本生態学会第 61 回大会』、PA3-108、広島、2014 年 9 月

[図書](計 1 件)

岡野淳一 辞典 2 項執筆。「トビケラ」、「(トビケラの)可携巣」、『行動生物学辞典』(上田恵介、岡ノ谷一夫ほか編) 東京化学同人、pp75, pp395、(2013)

6. 研究組織

(1) 研究代表者

岡野 淳一 (Okano, Junichi)
京都大学・生態学研究センター・研究員
研究者番号：20547327