

日本生態学会関東地区会会報

第59号

////////////////////////////////////

目 次

2010 年度日本生態学会関東地区会公開シンポジウム

「多型現象：その時空間的变化と存在意義」

2010 年度の公開シンポジウム「多型現象：その時空間的变化と存在意義」の記録：

林 文男・可知直毅	1
隠蔽色の色斑多型の適応的意義—ハラヒンバッタ <i>Tetrix japonica</i> による検討と展望：	
鶴井香織・本間 淳・西田隆義	2
頻度依存選択の検証：行動の可塑性から進化動態まで：高橋佑磨	8
ニホンカワトンボ個体群における翅色多型比の時空間動態とその要因：角谷 拓	15
イヌノフグリの“多型”—石垣環境への適応と種子散布者との関係—：	
高倉耕一・西田佐知子・西田隆義	19
タモロコ属魚類の栄養多型はプランクトン群集の栄養構造を変える！：酒井陽一郎	26

地区会活動記録およびお知らせ

第 30 回関東地区生態学関係修士論文発表会	30
第 31 回関東地区生態学関係修士論文発表会のお知らせ	32
2010 年活動報告	33
2010 年会計報告	35
地区会会報の冊子体送付希望調査の結果	36

日本生態学会関東地区会発行

2011年1月31日

2010 年度の公開シンポジウム 「多型現象：その時空間的变化と存在意義」の記録

林 文男・可知直毅

192-0397 東京都八王子市南大沢 1-1 首都大学東京理工学研究科生命科学専攻

2011 年 1 月 8 日 (土) 13:00 ~ 17:00 に、秋葉原ダイビル 12 階にある首都大学東京サテライトキャンパス (東京都千代田区外神田 1-18-13) において、2010 年度日本生態学会関東地区会公開シンポジウムと地区総会を開催した。公開シンポジウムの企画は、高橋佑磨 (筑波大学)、鶴井香織 (弘前大学) 両氏にお願いし、以下に示すようなプログラムで開催された。50 名を超える参加者があり、発表、討論ともに十分な時間をさき、多型現象のいろいろな側面について議論を深めることができた。

1. 公開シンポジウム「多型現象：その時空間的变化と存在意義」(13:00 ~ 16:45)

企画趣旨：生物の同一集団内にみられる多型現象についてはこれまで多くの研究がなされてきた。しかし、その維持機構の解明や群集生態学的観点からの検討は進んでいないのが現状である。このシンポジウムでは、多型頻度の時空間的变化の成因に着目するとともに、多型の存在が他の階層の生態的現象に与える効果についても議論する。(企画者：高橋佑磨、鶴井香織)

- (1) 鶴井香織 (弘前大学)：トレードオフが多型を共存させる？－ハラヒシバツタの色斑における隠蔽と体温調節－
- (2) 高橋佑磨 (筑波大学)：頻度依存選択の検証：アオモンイトトンボにおける雄の干渉と雌の多型
- (3) 角谷 拓 (国立環境研究所)：ニホンカワトンボ個体群における翅色多型比の時空間動態とその要因
- (4) 高倉耕一 (大阪市立環境科学研究所)：忘れ去られた「多型」の存在－在来雑草イヌノフグリと外来種－
- (5) 酒井陽一郎 (京都大学生態学研究センター)：タモロコ属魚類の摂食多型はプランクトン群集の栄養構造を変える！

2. 地区総会 (16:45 ~ 17:00)

3. 懇親会 (17:30 ~)

隠蔽色の色斑多型の適応的意義

—ハラヒシバツタ *Tetrix japonica* による検討と展望

鶴井香織¹・本間 淳²・西田隆義³

¹036-8561 青森県弘前市文京町 3 弘前大学男女共同参画推進室 (E-mail: tsuruik@cc.hirosaki-u.ac.jp)

²240-0193 神奈川県三浦郡葉山町 総合研究大学院大学先端科学研究科生命共生体進化学専攻

³522-8533 滋賀県彦根市八坂町 2500 滋賀県立大学環境科学部環境生態学科

はじめに

一般に、動物の体色や斑紋は種内で共通しており、しばしば種の識別に用いられる。しかし、同一種内に複数の色斑型（色彩や斑紋またはそれらの組み合わせのタイプ）が見られることも多々あり、このような現象を色斑多型という (Ford 1975)。色斑多型は動物だけでなく植物も含めた幅広い分類群で見られるが、その維持メカニズムはほとんど明らかになっていない。種内に新たな色斑変異が生じ、色斑型間に適応度の差が生じたとする。この場合、有利な型が不利な型を速やかに淘汰してしまうと考えられる。そのため、複数の型が安定的に共存している色斑多型では、全ての型の適応度が等しいことが予測される (Ford 1975; Greenwood 1984; Allen 1988; Endler 1978, 1988)。また、後述するように、複数の選択圧が関わっていると考えられる場合には、これらすべてを統合した適応度が均衡していることを示さなければならない。しかし、野外に存在する複数の自然選択を定量化することは非常に困難であるため、今のところ色斑多型が維持される機構を実証的に示した研究は人為的な環境改変に伴う工業暗化の研究などを除きごく少ない (Kettlewell 1973; Grant 1999; Majerus 2009)。

色斑多型の適応的意義を説明する仮説には、隠蔽の観点から提唱されてきたものが多くある (Bond 2007)。隠蔽とは、視覚的に獲物を探索する捕食者からの発見を妨げることで捕食リスクを低減する、捕食回避戦略の 1 つである (Cott 1940; Edmunds 1974; Endler 1991; Ruxton et al. 2004)。隠蔽の主な方法には、自らの体色を背景のランダムサンプル（被食者の外形を模った針金の枠を背景に対してランダムに放り投げた場合に得られる、枠で囲まれた背景の配色パターン）に合致させることで視覚的な捕食者からの発見を妨げる隠蔽戦略であるバックグラウンドマッチング (Endler 1978) と、コントラストの強い

色斑により捕食者が被食者の輪郭を検出することを妨げる機能があるとされる分断色 (Thayer 1909; Cott 1940; Edmunds 1974; Cuthill et al. 2005; Stevens and Merilaita 2009) がある。

隠蔽的な色斑多型の適応的意義に関しては主に以下の 4 つの説が提出されてきた。

(1) “選択中立説 (neutral hypothesis)”

Endler (1978) は、ある背景におけるランダムサンプルの配色パターンの組み合わせは複数考えられることから、ある場所に生息する生物の隠蔽的な体色パターンも複数存在すると考えた。そして、それらの色斑型は等しく隠蔽的であるため多型は維持されると考えた。つまりこの仮説は、各色斑型における隠蔽度が色斑の進化に中立であるということを主張している。

(2) “異質な背景説 (background heterogeneity hypothesis)”

Merilaita et al. (1999) は、異質性に富んだ背景に生息する種において各個体が特定の背景に留まる傾向がある場合、それぞれの背景に対して隠蔽度を最大化するような異なる色斑型が進化すること、そして、それらが移動分散により混合することで多型の維持が促進されることを示唆した。

(3) “隠蔽非平衡説 (differential crypsis hypothesis)”

Forsman (1998) は、色斑型間で隠蔽度は異なっても、他の適応度成分との間に存在するトレードオフにより多型が維持されると考えた。

(4) “負の頻度依存選択説 (negative frequency dependent selection hypothesis)”

稀な色斑型ほど有利になるような選択圧が働いた場合、稀な色斑型は稀でなくなるまで増加を続けるため、釣り合いのとれた多型が維持されるとされる (総説として、Endler 1978)。

本報文では、ハラヒシバツタ *Tetrix japonica* という小型のバツタにみられる著しい色斑多型の適応的意義について、選択中立説、異質な背景説、隠蔽非平衡説

の 3 仮説を検討する。そして考察では、負の頻度依存選択説を含めて議論をおこなう。

材料

ハラヒシバッタは日本全国に普通に分布する小型のバッタである。前胸背板にあらわれる斑紋に著しい多型を示すことが古くから知られている (黒田 1932)。ハラヒシバッタの近縁種である *Acrydium arenosum* では、その色斑が遺伝的に決定されていることがわかっており (Nabours et al. 1933)、ハラヒシバッタも同様であることが予測される。ハラヒシバッタの斑紋は左右対称に 1 ~ 複数の対になった黒紋が基本であり、それに加えて前胸背板を縦に横切る白または赤褐色のすじ状の紋、前胸背板を水平に横切るような帯状の白い紋、前胸背板の辺縁部を縁取るような白い紋のいずれかが各個体によって様々に組み合わせられる一方、これらの紋が全く無い無紋型も存在する (市川ら

2006) (図 1)。このように、ハラヒシバッタの色斑型は非常に多様であるが、本報文では、黒紋の有無によって、まず無紋型および黒紋型の 2 つに分け、黒紋型についてはさらに、縦すじ状または横すじ状の白い斑紋により、横すじ型・スポット型・縦すじ型の 3 型に分類した (図 1)。

選択中立説の検討

まず、ハラヒシバッタにおいて選択中立説があてはまるかを確かめるため、異なる 4 つの色斑型について隠蔽度が等しいかを検討した。実験手法としては、ヒトがバッタを背景から発見するまでの時間を計測する仮想捕食実験を採用した。実験では、無紋型・スポット型・縦すじ型・横すじ型の 4 つの色斑型について、砂地及び草地を背景としたときの発見時間を計測した。ヒトとシジュウカラ *Parus major* のような昆虫食の鳥類では、被食者を視覚的に発見する能力が異なる可能性がある。しかし、鳥類とヒトでは同様の実験結果が得られることが確かめられ (Fraser et al. 2007)、ヒトを鳥類捕食者の代わりに用いた研究が行われるようになっている (Webster et al. 2009, Tsurui et al. 2010)。また、ハラヒシバッタには紫外線領域を含む色彩がほとんどない (Tsurui et al. 2010) ことから、鳥類とヒトにおける色覚の違いが実験の結果に影響する可能性は低いと考えられる。

実験・解析の結果、バッタの発見時間は色斑型、背景、交互作用のいずれにも有意に影響を受けていた (Cox-proportional hazard model : likelihood $\chi^2 = 214$, df = 8.96, $p < 0.001$; 色斑型 : likelihood $\chi^2 = 91.633$, df = 3, $p < 0.001$; 背景 : likelihood $\chi^2 = 124.26$, df = 1, $p < 0.001$; 交互作用 : likelihood $\chi^2 = 21.426$, df = 3, $p < 0.001$; 図 2)。色斑型間で隠蔽度が異なることから、ハラヒシバッタでは選択中立説があてはまらないことが明らかとなった (Tsurui et al. 2010)。

異質な背景説の検討

異質な背景説が正しければ、それぞれの色斑型はより隠蔽的な背景に多く生息するはずである。そこで、野外における色斑型頻度が隠蔽度の高さを反映しているかを検討するため、砂地及び草地における色斑型頻度を調査した。

ハラヒシバッタの色斑型頻度は生息地間で有意に異なった (Pearson's Chi-squared test : $\chi^2 = 8.53$, df =

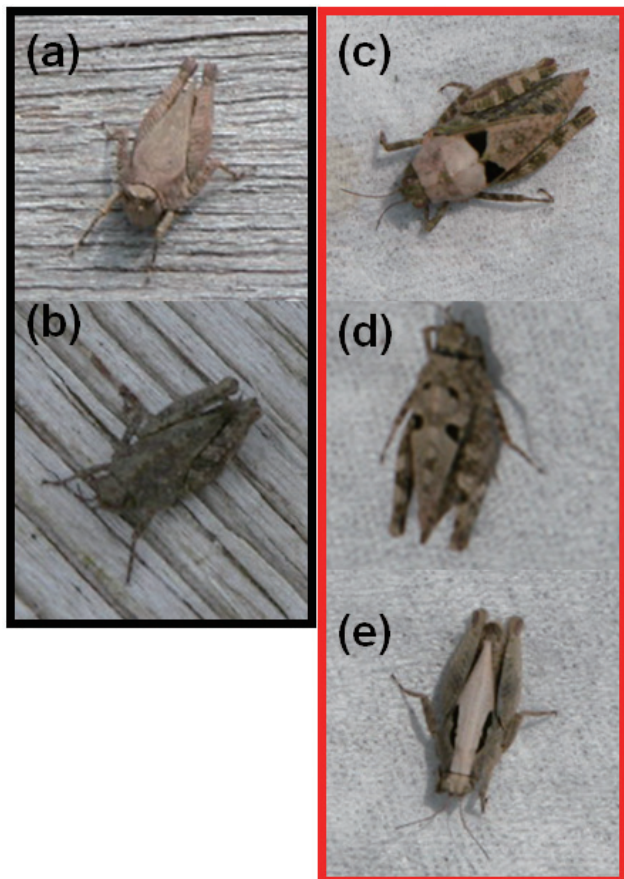


図 1. ハラヒシバッタの色斑多型。ハラヒシバッタの色斑には多様な変異があるが、本報文では、黒紋の有無により「無紋型」(a, b) と「黒紋型」(c, d, e) の 2 タイプに分類した。本報文の一部では、黒紋型をすじ状の紋の有無及び形状により、(c) 横すじ型、(d) スポット型、(e) 縦すじ型の 3 タイプに分類している箇所もある。

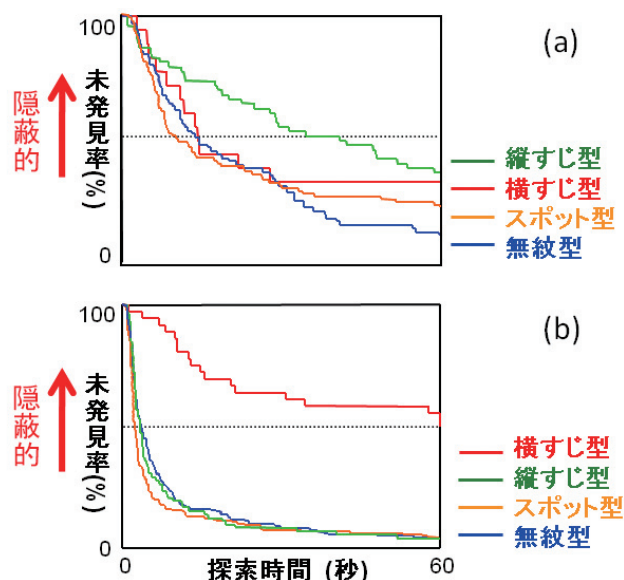


図 2. 色斑型間の隠蔽度の比較 (Tsurui et al. 2010 を改変). 生存曲線は、発見 (死亡) 発生ごとに生存率を計算する Kaplan-Meier 法による。生存曲線は、人からの発見を逃れて未発見であるバッタの割合 (生存率) の時間的変化を示す。グラフの曲線が右上に位置するほどバッタが隠蔽的であることになる。(a) 草地を背景とした場合におけるバッタの生存曲線。縦すじ型の隠蔽度が最も高かった。(b) 砂地を背景とした場合におけるバッタの生存曲線。横すじ型の隠蔽度が最も高かった。

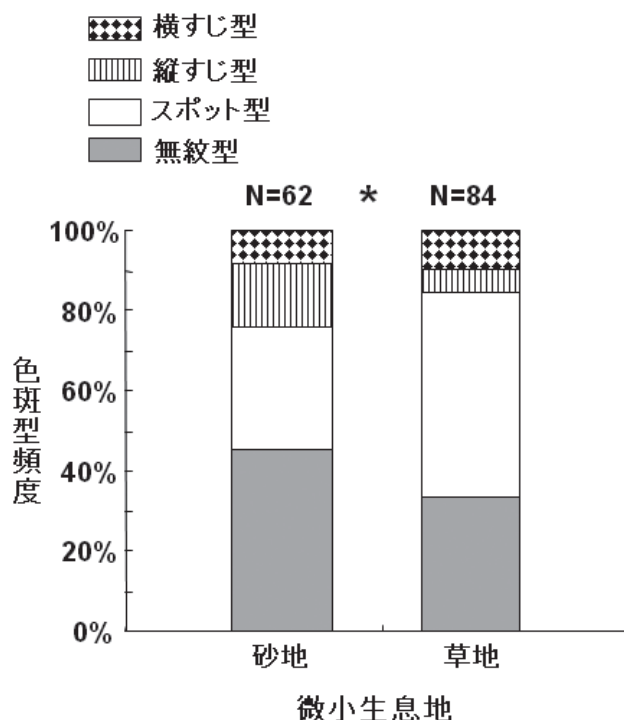


図 3. 京都市岩倉の休耕田におけるハラヒシバッタの色斑型頻度 (Tsurui et al. 2010 を改変). 京都市左京区岩倉における草地と砂地での色斑型頻度。生息地間で色斑型頻度は異なったが、より高い隠蔽度を達成できる背景により多く生息するわけではなかった。

3, $p = 0.0363$; 図 3). どちらの生息地においても、頻度の高い色斑型は隠蔽度の低いスポット型と無紋型であった (草地ではスポット型 51.2%, 無紋型 33.3%. 砂地ではスポット型 30.6%, 無紋型 45.2%). 一方、高い隠蔽度を示した横すじ型と縦すじ型の頻度は、いずれの生息地においても低かった (草地では横すじ型 9.5%, 縦すじ型 6.0%. 砂地では横すじ型 8.1%, 縦すじ型 16.1%). 縦すじ型は草地よりも砂地に多い傾向があった (Pearson's Chi-squared test; $\chi^2 = 2.98$, $df = 1$, $p = 0.084$; 図 3). 一方、スポット型は有意に草地に多かった ($\chi^2 = 5.3506$, $df = 1$, $p = 0.021$; 図 3). 無紋型と横すじ型の頻度については、生息地による違いは無かった (無紋型: $\chi^2 = 1.64$, $df = 1$, $p = 0.203$; 横すじ型: $\chi^2 = 0.0183$, $df = 1$, $p = 0.9904$; 図 3). よって、ハラヒシバッタの色斑多型は異質な背景説にも当てはまらないといえる (Tsurui et al. 2010).

ハラヒシバッタの色斑多型におけるトレードオフ

これまでの結果から、ハラヒシバッタの色斑多型の適応的意義を説明する仮説として、選択中立説と異質な背景説はどちらも当てはまらず、隠蔽非平衡説に基づいた、色斑に関連する適応度成分間のトレードオフを検討する必要があることが示唆された。

生物の体色には、隠蔽 (Stevens and Merilaita 2009 など) 以外にも、体温調節 (Kingsolver and Wiernasz 1991 など) あるいは視覚コミュニケーション (配偶者選択など) (Andersson 1994 など) などの機能があり、いずれも適応度に大きく関わる。捕食回避については、鳥類などの視覚にすぐれた捕食者による選択圧が強く関わっていると考えられる (Ruxton et al. 2004). 体温調節については、体色の黒いものほど体温上昇が速いという報告があり (Hazel 2002), 体色パターンの進化には生息地の温度環境が関わっていると考えられる。視覚コミュニケーションに関しては、特定の体色がメスに好まれる事例が多く知られる。体色に対するこれらの選択圧はしばしば対立することが知られている (Stuart-Fox and Moussalli 2009). 例えば、輻射熱を利用して体温を上昇させるには暗い体色が好適であるが、背景が白っぽければそれだけ隠蔽度は低下してしまう。また、隠蔽と性選択では視覚情報の受信者がそれぞれ捕食者、同種他個体と異なるので、最適な体色パターンがそれぞれ異なると考えられる (Hastad et al. 2005).

ハラヒシバッタのオスでは無紋型と黒紋型の頻度が緯度ラインがみられ、夏に高温となる低緯度地方ほど隠蔽度の高い黒紋型頻度が低い（鶴井・西田 2010；図 4）。この緯度ラインは、ハラヒシバッタのオスの黒紋において、隠蔽の利益に拮抗した体温調節コストが存在する可能性を示している。ヒシバッタ類のオスは成虫になると長時間にわたり砂地など開けた環境で配偶者探索を行う（Hochkirch 2007）が、京都個体群生息地での調査によると、繁殖期にあたる 6～10 月の地表温度は 50℃ を超えることがしばしばある（鶴井・西田 2010）。また、そのような輻射熱環境を再現した室内実験によれば、黒紋型オスは、無紋型オスよりも体温が上がりやすく、日向に滞在できる時間が短い（Tsurui et al. in preparation）。これらのことから、低緯度地方ほど増大する黒紋型のコストとは、夏の高温による過熱を避ける行動に関連したコストであると推測される。このことから、オスにおける黒紋型頻度の緯度ラインが隠蔽の利益と体温調節行動に伴うコストのトレードオフの結果を反映している可能性が高いと思われる。

おわりに

複数の型の頻度が地理的なラインを示し、しかも安定的に共存するためには、単に各型の適応度が等しいだけでなく、少数派が絶滅しにくいような仕組みが同時になくてはならない。なぜなら、トレードオフだけが存在するのであれば、適応度が釣り合わない場合は有利な型が増加し続け、適応度が釣り合っている場合でも偶然により多数派に固定してしまう可能性があるため、安定的な多型維持は実現されないと考えられるからである（図 5-a, b；Tsurui et al. in preparation）。しかし、何らかの負の頻度依存選択が存在する場合、緯度に沿って異なる釣り合い頻度で色斑型の頻度が維持される可能性が生じる（図 6-a, b；Tsurui et al. in preparation）。どのような負の頻度依存選択がかかっているのかを明らかにするためにはさらなる膨大な時間と労力が必要であるが、負の頻度依存選択とトレードオフの双方を考慮した色斑型頻度ラインの形成・維持メカニズムを明らかにすることが求められる。負の頻度依存選択以外にも環境変動などの選択圧の変動により多型が維持される可能性がある（Ellner and Sasaki 1996）。これらについても検討を進めていくことが必要であろう。

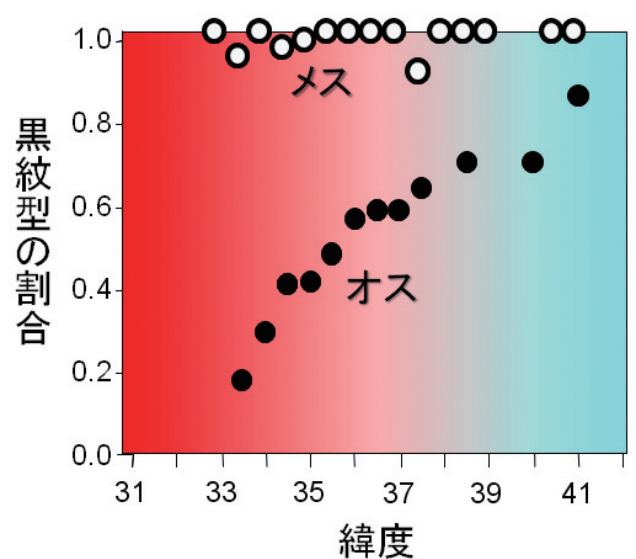


図 4. ハラヒシバッタにおける黒紋型頻度の緯度による変化（鶴井・西田 2010 を改変）。●：緯度 0.5 度ごとの黒紋オス頻度（実測値）。○：緯度 0.5 度ごとの黒紋メス頻度（実測値）。サンプルサイズが 5 に満たない点は図から省略した。



図 5. クライン維持の仕組みについての概念図①（Tsurui et al. in preparation）。トレードオフのみがはたらくならば、連続的な勾配は観察されないと考えられる。(a) 黒紋型および無紋型の頻度と適応度の関係。横軸は、黒紋型と無紋型における軸の正方向が逆向きに設定されていることに注意。(b) 温度と黒紋型の平衡頻度の関係。

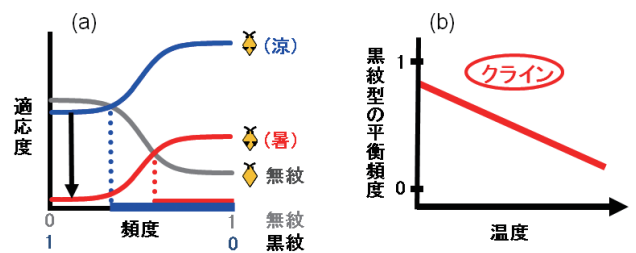


図 6. クライン維持の仕組みについての概念図②（Tsurui et al. in preparation）。頻度依存のコストを考慮することは、なだらかな頻度ラインの維持を理解する方法の一つである。(a) 黒紋型および無紋型の頻度と適応度の関係。(b) 温度と黒紋型の平衡頻度の関係。

謝辞

この研究を進めるにあたり、日本直翅学会の市川顕彦氏からは多くの助言を賜りました。また、この研究は日本学術振興会科学研究費補助金（研究課題番号：16657008、代表者：西田隆義）により行われました。また、21 世紀 COE プログラム「昆虫科学が拓く未来型食料環境学の創生」および文部科学省科学技術振興調整費女性研究者支援モデル育成事業「つがるネッサンス！地域でつなぐ女性人才」から一部援助を受けました。

引用文献

- Allen, J. A. (1988) Frequency-dependence selection by predators. *Phil. Trans. R. Soc. B* 319 : 485-503.
- Andersson, M. (1994) *Sexual Selection*. Princeton, New Jersey : Princeton University Press.
- Bond, A. B. (2007) The Evolution of Color Polymorphism : Crypticity, Searching Images, and Apostatic Selection. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 38 : 489-514.
- Cott, H. B. (1940) *Adaptive Coloration in Animals*. London : Methuen.
- Cuthill, I. C., Stevens, M., Sheppard, J., Maddocks, T., Parraga, C. A. and Troscianko, T. S. (2005) Disruptive coloration and background pattern matching. *Nature* 434 : 72-74.
- Edmunds, M. (1974) *Defence in Animals : A survey of antipredator defences*. Harlow, Essex : Longman.
- Ellner, S. and Sasaki, A. (1996) Patterns of genetic polymorphism maintained by fluctuating selection with overlapping generations. *Theor. Popul. Biol.* 50 : 31-65.
- Endler, J. A. (1978) A predator's view of animal color patterns. *Evol. Biol.* 11 : 319-364.
- Endler J. A. (1988) Frequency-dependent predation, crypsis and aposematic coloration. *Phil. Trans. R. Soc. B* 319 : 505-523.
- Endler, J. A. (1991) Variation in the appearance of guppy color patterns and their predators under different visual conditions. *Vision Research* 31 : 587-608.
- Ford, E. B. (1975) *Ecological Genetics*, 4th edn. Chapman & Hall, London.
- Forsman, A. and Appelqvist, S. (1998) Visual predators impose correlational selection on prey color pattern and behavior. *Behav. Ecol.* 9 : 409-413.
- Fraser, S., Callahan, A., Klassen, D. and Sherratt, T. N. (2007) Empirical tests of the role of disruptive coloration in reducing detectability. *Proc. R. Soc. B* 274 : 1325-1331.
- Greenwood, J. J. D. (1984) The functional basis of frequency-dependent selection. *Biol. J. Linn. Soc.* 23 : 177-199.
- Grant, B. S. (1999) Fine tuning the peppered moth paradigm. *Evolution* 53 : 980-984.
- Hastad, O., Victorsson, J., and Odeen, A. (2005) Differences in color vision make passerines less conspicuous in the eyes of their predators. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 102 : 6391-6394.
- Hazel, W. N. (2002) The environmental and genetic control of seasonal polyphenism in larval color and its adaptive significance in a swallowtail butterfly. *Evolution* 56 : 342-348.
- Hochkirch, A., Gröning, J. and Krause, S. (2007) Intersexual niche segregation in *Cepero's* Ground-hopper, *Tetrix ceperoi*. *Evol. Ecol.* 21 : 727-738.
- 市川顕彦・伊藤ふくお・加納康嗣・河合正人・富永修・村井貴史 (2006) バッタ・コオロギ・キリギリス大図鑑. 北海道大学出版会, 札幌, 687 pp.
- Kettlewell, H. B. D. (1973) *The Evolution of Melanism : The Study of a Recurring Necessity, with Special Reference to Industrial Melanism in the Lepidoptera*. Clarendon Press, Oxford, 448 pp.
- Kingsolver J. G. and Wiernasz D. C. (1991) Seasonal polyphenism in wing melanin pattern and thermoregulatory adaptation in *Pieris* butterflies. *Am. Nat.* 137 : 816-830.
- 黒田隆治 (1932) ヒシバッタ前胸背の斑紋の変異に就いて. *東京虫の会研究報告* 2 : 51-53.
- Majerus, M. E. N. (2009) Industrial Melanism in the Peppered Moth, *Biston betularia* : An Excellent Teaching Example of Darwinian Evolution. *Education and Outreach* 2 : 63-74.
- Merilaita, S., Tuomi, J. and Jormalainen,

- V. (1999) Optimisation of cryptic colorations in heterogeneous habitats. *Biol. J. Linn. Soc.* 67 : 151-161.
- Ruxton, G. D., Sheratt, T. N. and Speed, M. P. (2004) *Avoiding attack : the evolutionary ecology of crypsis, warning signals and mimicry.* Oxford, UK : Oxford University Press.
- Stevens, M. and Merilaita, S. (2009) Animal camouflage : current issues and new perspectives. *Phil. Trans. R. Soc. B* 364 : 423-427.
- Stuart-Fox, D. and Moussalli, A. (2009) Camouflage, communication and thermoregulation : lessons from colour changing organisms. *Phil. Trans. R. Soc. B* 364 : 463-470.
- Thayer, G. H. (1909) *Concealing-coloration in the animal kingdom : an exposition of the laws of disguise through color and pattern : being a summary of Abbott H. Thayer' s discoveries.* New York : Macmillan.
- 鶴井香織・西田隆義 (2010) ハラヒシバツタ (バツタ目ヒシバツタ科) における黒紋型頻度の緯度クライン. *大阪市立自然史博物館研究報告* 64 : 19-24.
- Tsurui, K., Honma, A. and Nishida, T. (2010) Camouflage effects of various colour-marking morphs against different microhabitat backgrounds in a polymorphic pygmy grasshopper *Tetrix japonica*. *PLoS ONE* 5 : e11446.
- Webster, R. J., Callahan, A., Godin, J.-G. and Sherratt, T. N. (2009) Behaviourally mediated crypsis in two nocturnal moths with contrasting appearance. *Phil. Trans. R. Soc. B* 364 : 503-510.

頻度依存選択の検証：行動の可塑性から進化動態まで

高橋佑磨

305-8572 茨城県つくば市天王台 1-1-1 筑波大学大学院生命環境科学研究科生命共存科学専攻

(E-mail : yuyuyuyu@ies.life.tsukuba.ac.jp)

はじめに

進化の原動力となる「選択」や「遺伝的浮動」は、ともに集団内の遺伝的多様性を喪失させるように作用するのがふつうであるが、現実には多くの生物において種内の遺伝的な多様性が存在している (Crow 1986). このようなパラドックスは、数多くの生態学者や進化生物学者により注目され、実証的にも理論的にも検証が重ねられ、「突然変異と選択のバランス」や「利益と不利益のトレードオフ」、「超優性」、「環境の時空間的モザイク」、「頻度依存選択」という小進化過程が、遺伝的多型を個体群中に維持する機構であることが示されている (Futuyma 2009). ただし、少なくとも理論的には、「頻度依存選択」が維持に関わる最も強力でかつ普遍的な選択圧であり、これ以外の機構では、恒常的に多型を維持する条件は非常に限られることが指摘されている (Futuyma 1986). すなわち、捕食者や同種他個体などとの相互作用の結果として、個体群中での出現頻度の低い少数派のタイプの適応度が多数派のタイプよりも高くなることで、多型が恒久的に維持されるのである. このような頻度依存的な選択のもとでは、すべての型の適応度が等しくなる比率 (平衡頻度) を中心に各型の割合は周期振動すると理論的に予測されている (Nakajima et al. 2009 ; Takahashi and Hori 1994). 一方、実証研究では、少数の遺伝子に支配された不連続な個体間変異、すなわち「遺伝的多型」を有する様々な動植物において、頻度依存選択の検証が試みられてきたが、遺伝的多型というもっとも単純な遺伝的多様性の例ですら、その検証は充分とはいえない. その背景には、これまでに行われてきた維持機構に関する実証研究のほとんどが単一の状況証拠に基づく検証であり、包括的な検証が行われてこなかったことがある (Fitzpatrick et al. 2007 ; Gigord et al. 2001 ; Hori 1996 ; Olendorf et al. 2006 ; Shigemiyama 2004 など). すなわち、多型を加害する側の行動の可塑性 (例えば、捕食者による頻度依存捕食) や、その結果として生じる少数者利益、型比の進化動態などが、一つの多型のシステム内

において包括的に検証されてこなかったのである. 数少ない研究例も、種内変異の数が多いことや、それぞれの型が複雑な相互作用を伴うという理由で、内在する機構の検証は必ずしも充分に行われていない (Sinervo and Calsbeek 2006 ; Sinervo and Lively 1996 ; Svensson et al. 2005). 多型の遺伝的基盤が複雑であることや遺伝的基盤が全くわかっていないことも、維持機構の検証を困難にしている原因である考えられる.

昆虫では、いくつかの分類群において雌にのみ多型の出現することが知られている (Bergsten 2003 ; Cook et al. 1994 ; Robertson 1985). とりわけ、イトトンボ類では、雌の色彩多型が多くの種において出現する (Van Gossum et al. 2008). 理論的には、このような雌の多型は、繁殖を巡る雌雄の利害の対立 (性的対立) に起因して進化したことが Gavrillets and Waxman (2002) に指摘されている. 交尾を試みる雄によるハラスメントや交尾自体により雌がコストを負うとき、雄に対する雌の対抗適応の結果として雌の多型が進化し、これらの雌に対して雄が頻度依存的にコストを負わすことにより、少数者有利が達成され、集団中に多型が維持されるのである (Svensson et al. 2009). 本稿では、雌に色彩 2 型の出現するアオモンイトトンボ (*Ischnura senegalensis*) において、色彩型の遺伝的基盤を調べた予備実験を紹介するとともに、雄の配偶者選択の可塑性や少数者利益、型比の進化的動態という観点から頻度依存選択の包括的検証を試みた一連の研究を概説する.

アオモンイトトンボ

アオモンイトトンボは、東アジアから東南アジアへてアフリカ大陸にいたる熱帯・亜熱帯に広く分布する. 日本では宮城県以南の沿岸域の池沼などに生息し、成虫は、ふつう年 2 化性で、春と秋に出現する (杉村ら, 1999). 雌には雄に似た青緑色の体色をもつ「オス型」と、雄とは異なる茶色の体をした「メス型」が同所的・同時的に出現する (図 1 ; Takahashi and Watanabe

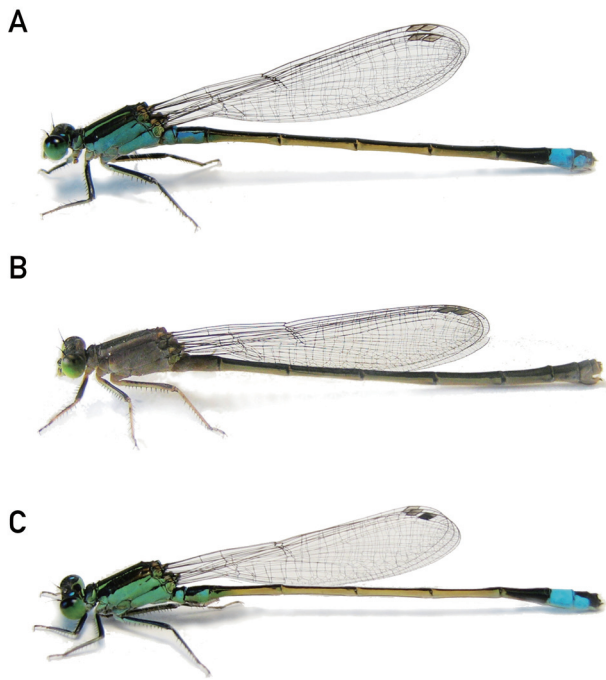


図 1. アオモンイトトンボの成虫. (A)はオス型の雌, (B)はメス型の雌, (C)は雄.

2011). 雌雄は早朝から正午にかけて交尾を行なう. 午後になると, メスは交尾をせずに単独で産卵や採餌を行ない, その間, 雄は産卵場所を飛び回り, 雌を探索している (Takahashi and Watanabe 2009).

アオモンイトトンボ属 (*Ischnura* 属) の雌に出現する色彩多型は, 常染色体上の雌においてのみ発現する 1 遺伝子座の対立遺伝子に支配され, 優性遺伝に従うことが明らかにされてきた. 3 型性を示す *I. elegans* や *I. graellsii* では, オス型の対立遺伝子を最も優性とする階層性の優劣関係をもつ 3 対立遺伝子の組み合わせにより表現型が決定する (Sánchez-Guillén et al. 2005). 一方, アオモンイトトンボと同様, 雌に 2 型性を示す *I. damula* や *I. demorsa* では, オス型の対立遺伝子を劣性とする 2 対立遺伝子により表現型が支配されているという (Johnson 1964, 1966). すなわち, 2 型性を示すこれらの種では, 劣性対立遺伝子のホモ接合でオス型の色彩が, ヘテロ接合か優性対立遺伝子のホモ接合でメス型の色彩がそれぞれ発現する.

遺伝様式

実験室で羽化させたオス型 (8 頭) とメス型 (13 頭) を無作為に選んだ雄と一度だけ交配させ, F_1 世代の娘における表現型の分離比を測定した. 本実験では, 優性の同型接合 DD か優性と劣性の異型接合 Dd でメス型, 劣性の同型接合 dd でオス型が発現するという

「オス型を劣性とする 2 対立遺伝子の優性遺伝」を作業仮説とし, 仮説から期待される分離比と実際の分離比を比較し, 仮説の適合性を検討した. なお, 雄の遺伝子型は外見からでは判断できないので, 交配相手の雄に関してはすべての遺伝子型の可能性を想定し, 分離比を計算している. すなわち, オス型 (dd) の娘におけるオス型の割合は, 雄が DD ならば 0%, 雄が Dd ならば 50%, 雄が dd ならば 100% と予測される. 一方, メス型の場合は, 母親の遺伝子型が 2 通り考えられ, 母親が DD の場合の娘におけるオス型の割合は, 雄親の遺伝子型に関わらず 0% であり, メス型親の遺伝子型が Dd の場合, 娘におけるオス型の割合は, 雄が DD ならば 0%, 雄が Dd ならば 25%, 雄が dd ならば 50% と予測される.

本交配実験は予備実験的に行なったものであり, 分離比の算出に用いたサンプル数が少ないために, 明確な傾向が見られないが (図 2A, B), どちらの型の母親を使った場合でも, 観察された分離比には, 期待分離比からの大きな逸脱がみられなかった (Takahashi and Watanabe 未発表). 交配ペア数が少なかったため, オス型の母親からメス型のみが生じる場合が得られなかったものの, これらの結果は, 本種の雌の色彩 2 型が, 同属の 2 型性を示す種と同様, 単一遺伝子座のオス型を劣性とする 2 つの対立遺伝子により支配されていることを示唆している.

選好性の可塑性

イトトンボ類では, 雌の色彩型に対する雄の選好性が可塑的に変化することが知られてる (Van Gossum et al. 2001; Miller and Fincke 1999; Fincke et al. 2007), 生得的な選好性の有無や, 選好性の形成・偏向に関わる要因は明らかになっていなかった. そこで, 筆者は, 雄の生得的な選好性を調べるため, 羽化直後から実験日まで雌と隔離して飼育した雄 (未経験雄) を用い, オス型とメス型を選択させる二者択一実験を行なった. 供試された未経験雄は, どちらの型に対しても等しい割合で交尾を試みた (高橋・渡辺 2008). 雄の母親の色彩型を考慮した解析でも, 未経験雄の選好性には偏りが認められなかった (Takahashi and Watanabe 2010b). これらの結果は, 雄が生得的な選好性をもたないことを示唆している. 一方, 本種の交尾活動時間帯である午前中に, 任意の型の雌と同居させた場合, その雌と交尾を経験した雄

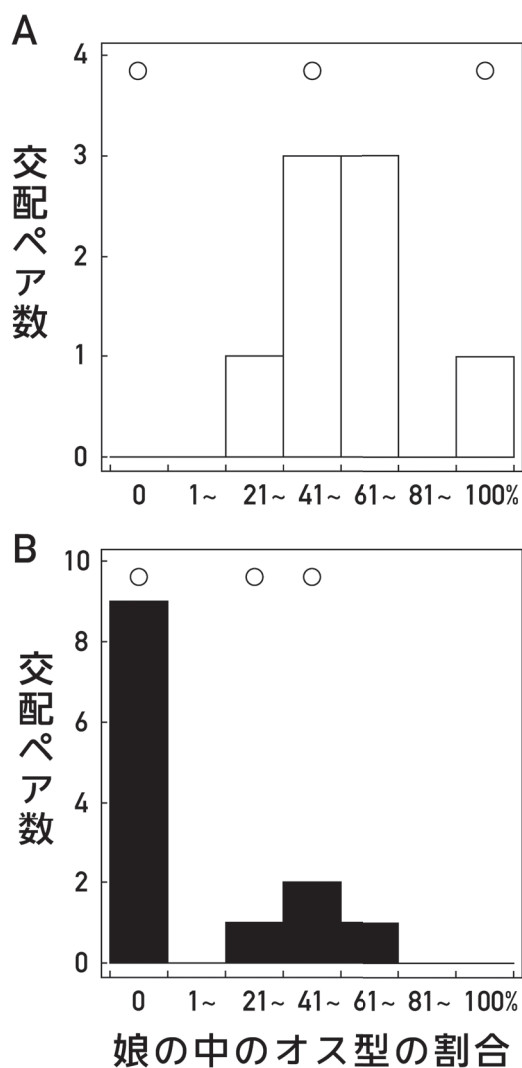


図 2. 各交配ペアから得られた娘成虫における 2 型の分離比. (A) はオス型が母親の場合, (B) はメス型が母親の場合の結果を示す. 図中の○は仮説から期待される分離比が含まれる階級 (比率) を示す (本文参照). Takahashi and Watanabe (未発表) より描く.

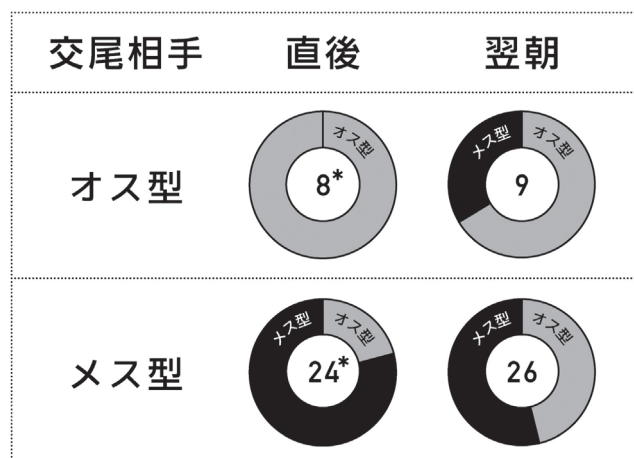


図 3. 交尾経験雄に対する二者択一実験の結果. 灰色はオス型を, 黒色はメス型を選択した雄の割合を示す. 図中の数字はサンプル数. 数字の右肩の*は二項検定により割合に有意な偏向が認められたことを意味する. 高橋・渡辺 (2008) と Takahashi and Watanabe (2010) より描く.

は, その交尾後の数時間, 交尾を経験した雌と同じ型を好んだ (図 3). しかし, 同居中に雌の交尾拒否を受け, 交尾しなかった雄は, その直後でも偏った好みを示さなかった. したがって, 雌との遭遇経験ではなく, 交尾経験が雄の選好性の決定に強く関わっていることが示唆された. ただし, 交尾を経験した雄であっても, 経験の翌日には同じ選好性を示さなかったことから (図 3), 雄は, 午前中の交尾経験に依存して選好性を偏向させるものの, その偏りは翌日まで維持されないと考えられた (高橋・渡辺 2008).

本種の交尾活動は明瞭な日周性を示すため (Sawada 1999; Takahashi and Watanabe 2009), 上記の室内実験の結果より, 野外において雄の選好性は日周的に大きく変化するものと予測された. そこで, 雄の選好性の日周性を明らかにするため, 野外個体群における雌の 2 型の頻度を測定するとともに, 交尾活動の日周性に対応させて二者択一実験を実施し, 個体群レベルでの雄の選好性の日周変化を調べた. その結果, 先述の室内実験の結果から予測されるとおり, どの雄も早朝には前日の記憶を失っているものの, 交尾活動後の選好性には偏りのあることが明らかになった. 図 4A に示した通り, 交尾活動前の早朝の雄は, いずれの型に対しても偏りなく交尾を試みた (Takahashi and Watanabe 2009) が, ほとんどの雄が交尾を経験した後であると考えられる午後には, 多数派の型を選好する雄が有意に多くなっていたのである. 午後に多数派の型の雌を選好する雄が多くなったのは, 午前中にランダムに交尾が起きることによって多くの雄が多数派の型と交尾し, それらの雄が各々の経験に基づき選好性を変更したためであろう. したがって, 採餌や産卵の行なわれる午後に, 多数派の型の雌が雄から交尾試行を受けやすくなると考えられる. 実際に, Takahashi and Watanabe (2010a) は, 多数派の型の雌が少数派の型より 3 倍も高い頻度で雄からのハラスメントを受けていると報告している.

少数者利益

野外において, ハラスメントのコストを定量化し, 各型の適応度の推定を行なうことで, 少数者利益の検証を試みた. メス型の優占する個体群を選び, 本種の採餌活動時間帯の終了する夕方, 両型の成熟雌を捕獲し, その後 24 時間以内に排出した糞の量を指標にして摂食量を比較したところ, オス型の摂食量

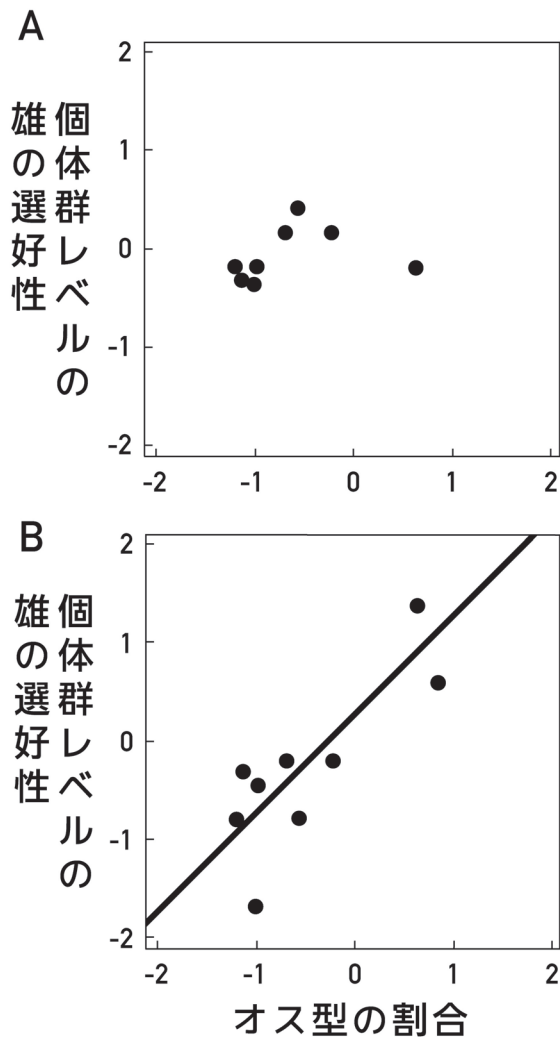


図 4. 早朝 (A) と午後 (B) における雄の選好性の頻度依存性. 横軸は, $\ln$ (オス型の発見数/メス型の発見数) により, 縦軸は $\ln$ (オス型を選択した雄数/メス型を選択した雄数) により計算している. 前者はラインセンサス時の各型の発見個体数, 後者は二者択一実験時に各型を選択した雄の数を用いている. 早朝には個体群中の 2 型の割合と選好性には関係性がなかったが ($r^2 = 0.06$, $P = 0.556$), 午後には有意な正の相関が認められた ($r^2 = 0.656$, $P = 0.007$). Takahashi and Watanabe (2009) より描く.

がメス型よりも多いことがわかった (Takahashi and Watanabe 2010a). これは, 多数派の雌の採餌活動が妨害され, 採餌量が減少を意味している. 各型の雌における保有成熟卵数の日周変化を調べたところ, 採餌量の減少の結果として, 多数派であるメス型の日当たり卵生産数がオス型よりも少なくないことがわかった (Takahashi and Watanabe 2010a). 産下卵数を推定するため, 産卵活動時間帯の前後で各型の雌を捕獲・解剖して保有する卵の数を比較した. 産卵前後での保有成熟卵数の差がメス型よりもオス型で多かったため, 少数派であるオス型の推定日あたり産下卵数が, 多数派であるメス型よりも多かったといえた

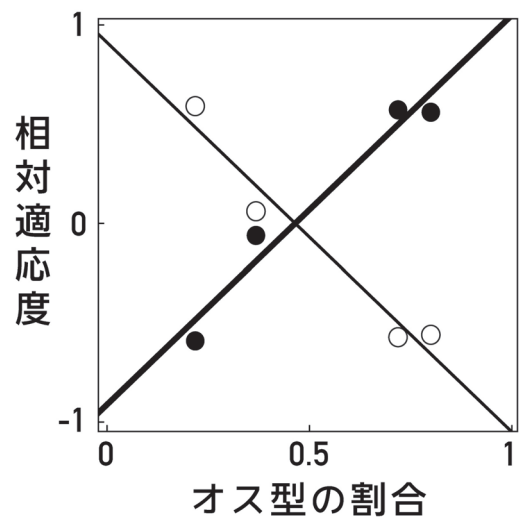


図 5. 各型の適応度の頻度依存性. 各点は個体群ごとのオス型 (○) とメス型 (●) の相対適応度を示す. 前者は $\ln$ (オス型の推定産卵数/メス型の推定産卵数), 後者は $\ln$ (メス型の推定産卵数/オス型の推定産卵数) により算出した (産卵数の推定方法に関しては本文を参照). 回帰直線はともに有意であった ($P = 0.023$). Takahashi et al. (2010) より描く.

(Takahashi and Watanabe 2010a). なお, メス型は, 産卵時間帯後にも, 体内に産み残しの卵を多く保有していた. このことは, 雄からの高頻度のハラスメントによりメス型の産卵が妨害されていることが示唆された. したがって, 雄のハラスメントは, 採餌活動や産卵活動を妨害することにより, 多数派の型の繁殖成功度を低下させているといえる.

2 型の比率が異なる複数の野外個体群において上述の方法により日当たり産下卵数を推定した. 図 5 に示した通り, 各型の雌の日当たり産下卵数は, 個体群内における出現頻度と負の相関をもち, 多数派の型よりも少数派の型の日当たり産下卵数が高くなっていた (Takahashi et al. 2010). この結果は, 本種の雌の 2 型には少数者利益が存在しており, 雄のハラスメントが, 雌の 2 型に対する頻度依存性の選択圧となりうるといえよう. なお, 2 型比と適応度の関係より, 調査を行なった地域における 2 型の適応度が等しくなる頻度 (図 5 の回帰直線の交点) はオス型率が 47% の場合であり, 2 型の平衡頻度はほぼ 1:1 であると予測された (Takahashi et al. 2010).

型比の動態

同地域の 2 つの地域個体群 (個体群 1 と 2) において, それぞれ 10 世代, 6 世代にわたり, 2 型比の動態を観測したところ, どちらの個体群の場合も, 型比は周期的に変動していることが確認された (図 6;

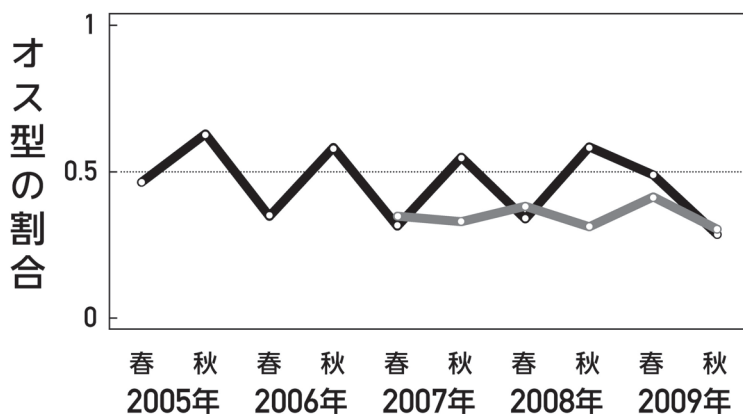


図 6. 野外個体群における 2 型比の動態. 2 型比の推定は, サイズの小さい個体群 (黒色) とサイズの大きい個体群 (灰色) において, それぞれ 10 世代と 6 世代にわたり行なった. Takahashi et al. (2010) より描く.

Takahashi et al. 2010). いずれの変動も 2 世代周期であるものの, 2 つの個体群は概ね逆位相の振動を示していたので, これらの振動が季節的影響に起因しないこといえる. 型比の平均は, 個体群 1 では, 予測された平衡頻度に一致したが, 個体群 2 では予測よりもオス型の割合が低かった. Takahashi and Watanabe (2010c) は, 型による繁殖戦略の違いにより平衡頻度がずれる可能性を指摘しており, 個体群 2 における平衡頻度のメス型への偏向は, メス型の K 戦略的な繁殖戦略が個体群 2 のような高密度個体群において有利に働いたためと考えられた. なお, 変動幅の違いは, 個体群サイズの違いにより生じることが Takahashi et al. (2010) により指摘されている.

結論

遺伝的多型の維持機構の解明は, 進化生物学の中心的な研究課題の一つである. 頻度依存選択は, 多型の維持機構として最も有力な選択圧であると同時に, 群集内の生物の多様性を維持する原動力としても古くから注目され, さまざまな観点から検証が行なわれた. 多くの種において, 頻度依存捕食 (Bond and Kamil 1998; Shigemiyama 2004) や少数者利益 (Gigord et al. 2001; Fitzpatrick et al. 2007; Olendorf et al. 2006), 型比の動態 (Hori 1993) といった現象が状況証拠として挙げられている. しかし, これらの現象間の因果関係を明確に示した研究は驚くほど少ない. トカゲの一種 *Uta stansburiana* では, 行動特性や適応度, 型比の動態といった観点から多型の維持機構の総合的な検証が行なわれている (Sinervo and Lively 1996; Bleay et al. 2007). この種の雄には, 繁殖戦略と強く

関連した 3 つの色彩型が出現し, これらは「じゃんけんゲーム」のような三すくみの複雑な相互作用を伴いながら維持されていると考えられているが, 型間の相互作用の複雑さが原因で, 理論的に予測されるほど明確な型比の動態は得られていない (Sinervo and Lively 1996; Tainaka, 1988, 2001 参照). 雌に 3 つの型の出現するアオモンイトトンボ属の一種 *I. elegans* でも, 同様の理由で明確な結果が得られておらず (Svensson et al. 2005; Svensson and Abbott 2005), 内在する維持機構が証明されたとはいいがたい. 一方, 本研究では, 単純な遺伝的基盤をもつアオモンイトトンボにおいて, 単純な個体間相互作用を生じさせる雄の行動特性を行動学的視点から明らかにするとともに, 適応度の頻度依存性や型比の動態に関する明確な証拠を得ることができた. 本研究は, 行動学や行動生態学, 集団遺伝学という多角的な視点から, 頻度依存選択による多型の維持を総合的に検証することに成功した初めての例である. とはいえ, 多型の維持には複数の機構が複雑に絡み合っている場合も多く, 今回明らかになった理論が他種においてどれほど適用できるかは不明である. しかしながら, 本研究事例は, 対象とする現象のシンプルさが, 進化に関する様々な仮説の検証を可能する上で非常に重要であることを示している.

謝辞

ここで紹介した研究は, 渡辺 守, 守田 智, 吉村 仁 諸氏との共同研究として行なわれた. これらの方々に感謝の意を表したい. 本研究の一部は, 日本学術振興会特別研究員奨励費 (20・104) の支援を受けて行な

われたものである。

引用文献

- Bleay C, Comendant T, Sinervo B (2007) An experimental test of frequency-dependent selection on male mating strategy in the field. *Proceedings of the Royal Society B* 274 : 2019-2025.
- Bergsten J, Töyrä A, Nilsson AN (2001) Intraspecific variation and intersexual correlation in secondary sexual characters of three diving beetles (Coleoptera : Dytiscidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 73 : 221-232.
- Bond AB, Kamil AC (1998) Apostatic selection by blue jays produces balanced polymorphism in virtual prey. *Nature* 395 : 594-596.
- Cook SE, Vernon JG, Bateson M, Guilford T (1994) Mate choice in the polymorphic African swallowtail butterfly, *Papilio dardanus* : Male-like females may avoid sexual harassment. *Animal Behaviour* 47 : 389-397
- Crow JF (1986) Basic concepts in population, quantitative, and evolutionary genetics. W. H. Freeman and Company, NY.
- Fincke OM, Fargevieille A, Schultz TD (2007) Lack of innate preference for morph and species identity in mate-searching *Enallagma* damselflies. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61 : 1121-1131.
- Fitzpatrick MJ, Feder E, Rowe L, Sokolowski MB (2007) Maintaining a behavior polymorphism by frequency-dependent selection on a single gene. *Nature* 447 : 210-212.
- Futuyma DJ (1986) *Evolutionary Biology*, Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Futuyma DJ (2009) *Evolution*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Gavrilets S, Waxman D (2002) Sympatric speciation by sexual conflict. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99 : 10533-10538.
- Gigord LDB, Macnair MR, Smithson A (2001) Negative frequency-dependent selection maintains a dramatic flower color polymorphism in the rewardless orchid *Dactylorhiza sambucina* (L.) Soo. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98 : 6253-6255.
- Hori M (1993) Frequency-dependent natural selection in the handedness of scale eating cichlid fish. *Science* 260 : 216-219.
- Johnson C (1964) The inheritance of female dimorphism in the damselfly, *Ischnura damula*. *Genetics* 49 : 513-519.
- Johnson C (1966) Genetics of female dimorphism in *Ischnura demorsa*. *Heredity* 21 : 453- 459.
- Miller MN, Fincke OM (1999) Cues for mate recognition and the effect of prior experience on mate recognition in *Enallagma* damselflies. *Journal of Insect Behavior* 12 : 801-814.
- Nakajima M, Matsuda H, Hori M (2004) Persistence and fluctuation of lateral dimorphism of fishes. *American Naturalist* 163 : 692-698.
- Olendorf R, Rodd FH, Punzalan D, Houde AE, Hurt C, Reznick DN, Hughes KA (2006) Frequency-dependent survival in natural Guppy populations. *Nature* 44 : 633-636.
- Robertson HM (1985) Female dimorphism and mating behaviour in a damselfly, *Ischnura ramburi* : females mimicking males. *Animal Behaviour* 33 : 805-809.
- Sánchez-Guillén RA, Van Gossum H, Cordero Rivera A (2005) Hybridization and inheritance of female colour polymorphism in two ischnurid damselflies (Odonata : Coenagrionidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 85 : 471- 481.
- Sawada K (1999) Female sexual receptivity and male copula guarding during prolonged copulations in the damselfly *Ischnura senegalensis* (Odonata : Coenagrionidae). *Journal of Ethology* 17 : 25-31.
- Shigemiyama Y (2004) Reversible frequency-dependent predation of a puffer, *Takifugu niphobles* (Pisces : Tetraodontidae) , related to spatial distribution of colour-polymorphic prey. *Biological Journal of the Linnean Society* 81 : 97-202.
- Sinervo B, Calsbeek R (2006) The developmental, physiological, neural, and genetical causes and

- consequences of frequency-dependent selection in the wild. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 37 : 581-610.
- Sinervo B, Lively CM (1996) The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male strategies. *Nature* 380 : 240-243.
- Svensson EI, Abbott J (2005) Evolutionary dynamics and population biology of a polymorphic insect. *Journal of Evolutionary Biology* 18 : 1503-1514.
- Svensson EI, Abbott J, Härdling R (2005) Female polymorphism, frequency-dependence and rapid evolutionary dynamics in natural populations. *American Naturalist* 165 : 567-576.
- Svensson EI, Abbott JK, Gosden TP, Coreau A (2009) Female polymorphisms, sexual conflict and limits to speciation processes in animals. *Evolutionary Ecology* 23 : 93-108.
- Takahashi S, Hori M (1994) Unstable evolutionarily stable strategy and oscillation - a model of lateral asymmetry in scale-eating cichlids. *American Naturalist* 144 : 1001-1020.
- 高橋佑磨・渡辺 守 (2008) 直前の交尾経験に依存したアオモンイトンボの雄の配偶者選好性. *昆虫* 11 : 13-17.
- Takahashi Y, Watanabe M (2009) Diurnal changes and frequency dependence in male mating preference for female morphs in the damselfly, *Ischnura senegalensis* (Rambur) (Odonata : Coenagrionidae). *Entomological Science* 12 : 219-226.
- Takahashi Y, Watanabe M (2010a) Female reproductive success is affected by selective male harassment in the damselfly *Ischnura senegalensis* □ *Animal Behaviour* 79 : 211-216.
- Takahashi Y, Watanabe M (2010b) Mating experience affecting male discrimination between sexes and female morphs in *Ischnura senegalensis* (Rambur) (Zygoptera : Coenagrionidae). *Odonatologica* 39 : 47-56.
- Takahashi Y, Watanabe M (2010c) Morph-specific fecundity and egg size in the female-dimorphic damselfly *Ischnura senegalensis*. *Zoological Science* 27 : 325-329.
- Takahashi Y, Yoshimura J, Morita S, Watanabe M (2010) Negative frequency-dependent selection in female color polymorphism of a damselfly. *Evolution* 64 : 3620-3628.
- Takahashi Y, Watanabe M (2011) Male mate choice based on ontogenetic colour changes of females in the damselfly *Ischnura senegalensis*. *Journal of Ethology*, in press.
- Tainaka K (1988) Lattice model for the Lotka-Volterra system. *Journal of the Physical Society of Japan* 57 : 2588-2590.
- Tainaka K (2001) Physics and ecology of rock-paper-scissors game. *Lecture Notes in Computer Science* 2063 : 384-395.
- Van Gossum H, Stoks R, De Bruyn L (2001) Reversible frequency-dependent switches in male mate choice. *Proceedings of the Royal Society of London B* 268 : 83-85.
- Van Gossum H, Sherratt TN, Cordero Rivera A (2008) The evolution of sex-limited colour polymorphisms. pp. 219-229 in A. Córdoba-Aguilar, ed. *Dragonflies. Model organisms for ecological and evolutionary research*. Oxford University Press, Oxford, UK.

ニホンカワトンボ個体群における翅色多型比の時空間動態とその要因

角谷 拓

305-8506 茨城県つくば市小野川 16-2 国立環境研究所 (E-mail: kadoya@nies.go.jp)

はじめに

ニホンカワトンボ (*Mnais costalis*) は北海道から九州まで日本全国に広く分布する流水性のトンボであり (Hayashi et al. 2004), 溪流や水路などに幼虫が生息する. 5 月下旬から 6 月にかけて成虫が羽化し, 水面上の朽木や水草などの基質を中心にオス個体がなわばりを張り, メスがそこに産卵する姿が良く観察される. 成虫のオスには翅色がオレンジ色を呈するオレンジ型 (写真 1a) と透色を呈するクリア型 (写真 1b) の顕著な 2 型が存在することが知られている. このオスの翅色多型は繁殖戦略と対応しており, オレンジ型は縄張りを保持して飛来するメス個体を待つのに対し, クリア型はスニーキングや探索行動を行い交尾相手を獲得する (Tsubaki et al. 1997). この翅色多型は遺伝的

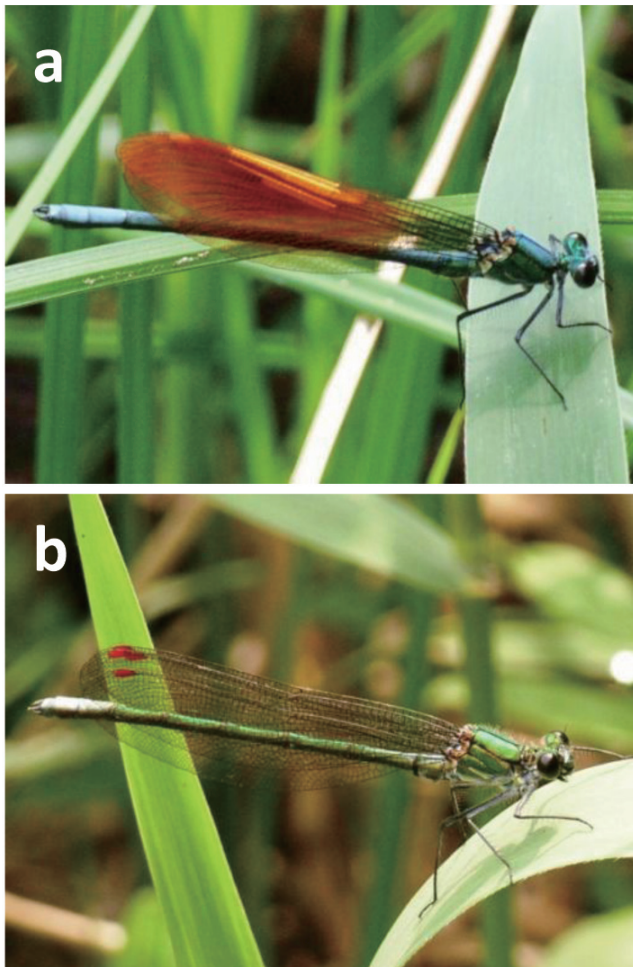


写真 1. ニホンカワトンボのオレンジ型オス (a) とクリア型オス (b)

な基盤をもち, 常染色体上の 1 遺伝子座 2 対立遺伝子の単純なメンデル遺伝モデル (オレンジ型: 優性, クリア型: 劣性) で遺伝様式を説明できることが明らかにされている (Tsubaki 2003).

この翅色多型が個体群内で維持されるメカニズムについては既に詳細な研究がなされ, 個体群内で異なる繁殖戦略をとる型の頻度が大きくなるにつれ自らの適応度が高くなる, 頻度依存選択が重要な役割を果たしていることが示されている. これらの研究における主要なアプローチは, 頻度依存選択が作用していることを前提に, 個体群内においてオレンジ型の適応度とクリア型の適応度が等しくなる点が存在することを示そうとするものである. 例えば, Tsubaki et al. (1997) は, ある個体群において日あたりの最大交尾成功はオレンジ型の方が高くなるが, 寿命はクリア型の方が長いため生涯繁殖適応度で比較するとほぼ両者が等しくなることを示した. オレンジ型の寿命が短くなるのは, なわばりの維持に高いコストがかかるためであると考えられており, このことは未熟成虫のうちに蓄積した脂肪量の減少率がクリア型よりもオレンジ型の方が著しく高くなるという研究結果からも支持されている (Plaistow and Tsubaki 2000).

しかし, 一方で翅色多型比すなわちオレンジ型とクリア型の比率には個体群間で大きな違いが存在することが知られている. 地域によるものの一般にオレンジ型の頻度が個体群によって 10 ~ 70% 程度の範囲で変異を持つことは珍しくない (例えば, 東ら 1987; Watanabe and Taguchi 2000).

多型比の変異を生み出す要因

頻度依存選択で多型が維持されている個体群において, その頻度が変化するプロセスとして大きく分けて 2 つの要因が考えられる. 一つは, 選択の在り方に影響を及ぼす環境条件の変化などにより頻度依存選択の内的な平衡点そのものが変化する場合であり, もう一つは, 内的な平衡点は変化しないものの外的な要因により非平衡な状態で, 特定の頻度が維持される場合である.

ニホンカワトンボ個体群の場合には、前者の要因として、縄張りにおける日射環境や視認性に関係する流水環境上の植被の度合いや流水環境のサイズなどが影響を及ぼす可能性がある。特に、縄張りを保持するオレンジ型の繁殖成功には日射条件とそれに起因する温度環境が重要な効果をもつことが示されており (Tsubaki et al. in press), これらの要因の変化によって、オレンジ型とクリア型の相対的な適応度が変化し、多型比の平衡点が変化する可能性が考えられる。

一方、後者の要因としては、移動分散や生物間相互作用 (捕食など) によるものが考えられる。標識再捕獲による調査からカワトンボは移動分散性向が強くないことが示されているが (田口・渡辺 1992), 飛翔能力から考えて潜在的には高い分散力を有しており、個体群間が近接しあっている場合に個体群間で非対称な移動分散が生じることで多型比が変化する可能性が考えられる。また、鳥類や他の大型トンボ種などによる捕食がオレンジ型もしくはクリア型どちらかの適応度に非対称な影響を及ぼす場合には、その強度によって両者の頻度が変化する可能性がある。オレンジ型とクリア型は繁殖戦略の違いから、行動パターンや選好する微環境が異なっており、このような非対称な捕食圧にさらされている可能性が考えられる。

ランドスケープスケールでの翅色多型比のパターン

野外においては、上記で述べたような複数のプロセスが同時に作用し多型比の変異パターンを生じさせている可能性がある。したがって、ニホンカワトンボ個体群における翅色多型比の変異を生み出すメカニズムを解明するためには、野外における翅色多型比の変異の時空間パターンを把握することがまず第一に必要となる。筆者は、茨城県鹿嶋市～銚田市にかけて太平洋と北浦に挟まれた地域に広がる丘陵地 (図 1: 約 25 km × 10 km の範囲) において 2007 年, 2008 年および 2010 年の 3 年間にわたってニホンカワトンボ成虫のセンサス調査を実施した。この地域では、丘陵上部からの湧水が北浦に流入する多数の小河川を形成し、このような小河川 (あるいは水路) ごとにニホンカワトンボの個体群が成立している。これらの小河川から支流も含めて 69 か所を選定して調査対象とした。

調査の結果、いずれの年においても個体群間で多型比に大きな違いがあること (図 2; 角谷 未発表), また、

年々間のオレンジ型の頻度を比較すると有意な正の相関関係があるものの、ばらつきも大きいことが明らかになった (2007 vs. 2008 : $r = 0.534$, $p < 0.001$; 2008 vs. 2010 : $r = 0.436$, $p < 0.01$)。

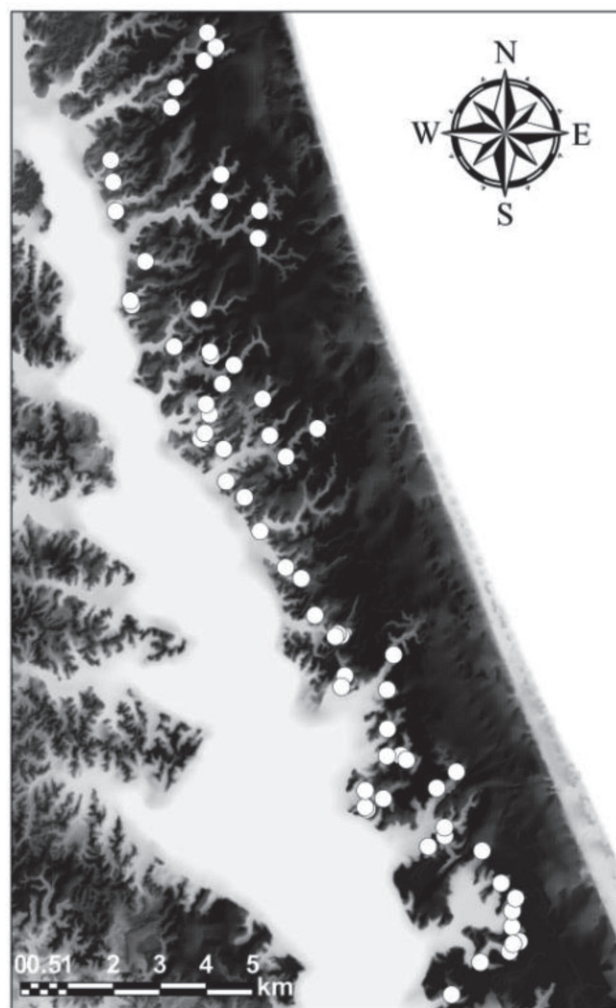


図 1. ニホンカワトンボのオスの翅色多型比の調査地。白点はセンサス調査地点を表す。

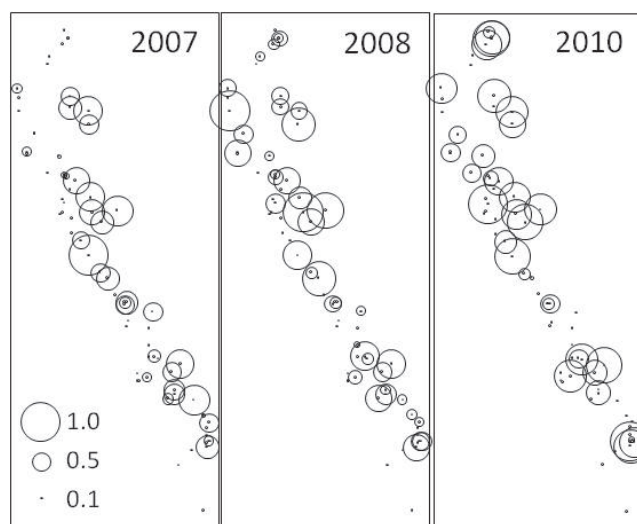


図 2. 各調査年におけるオレンジ型頻度の空間分布。

翅色多型比と環境要因との関係

多型比の変異に影響を及ぼす可能性のあるプロセスのうちいくつかについては、上記の調査で得られた野外パターンから影響の大きさを推定することができる。特に本稿では、多型比の平衡値に影響を与えると考えられる環境要因と個体群間の移動分散の効果に注目した解析を行った結果を紹介する。

個体群間の移動分散が多型比を変える重要なプロセスになっている場合には、より近くにある個体群間で多型比が似てくる正の空間相関が生じることが予想される。一方で、平衡値に影響をおよぼす環境要因自体も空間相関をもつ可能性があることから、両者の多型比に対する効果を同時に考慮する必要がある。ここでは、以下のような統計モデルを構築して推定を行った。すなわち、ある地点で観察したオス個体がオレンジ型である確率 p の期待値は、

モデル 1：環境要因によって決まっている

モデル 2：環境要因によって説明できないばらつきがある

モデル 3：環境要因によって説明できないばらつきがあり、それらは空間相関をもつ

と仮定する、3つのモデルを構築し、各々のモデルを3年間にわたって複数地点から得られたニホンカワトンボのセンサスデータにあてはめることでそれぞれのモデルの妥当性を検証した。なお、モデル 1 には一般化線形モデル（ロジスティック回帰）（角谷 2010）、モデル 2 には一般化線形混合モデル（久保・粕谷 2006）、モデル 3 にはベイジアンクリギング（Thomas et al. 2004）とよばれる手法を用いた。

推定の結果、環境要因によって説明できないばらつきは、独立の確率分布に従うと仮定するモデル 2 が最もパフォーマンスが高くなることがわかった。モデル 3 の空間相関の強さを表すパラメータは、データに十分な情報（強いパターン）がないため事前分布への依存性が高く妥当な推定結果を得ることができなかった。一方で、環境要因としてモデルに組み込んだ水路サイズと開空度（各地点の水路延長のうち上方に植被がない個所の割合）はいずれのモデルにおいても正の効果をもっており、特に水路サイズはオレンジ頻度に対して強い効果が認められた（図 3；角谷 未発表）。

これらの結果は、カワトンボ個体群間でのオスの翅色多型比の平衡点が環境要因によって変化していること、また、個体群間での移動分散は多型比の変化に対

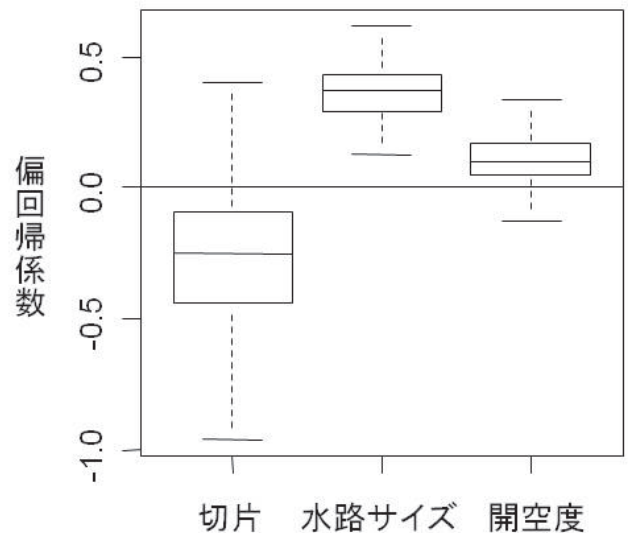


図 3. 観察されたオス個体がオレンジ型である確率に対する水路サイズと開空度の偏回帰係数の確率分布。

して大きな効果を持っていないことを示唆している。一方で、少なくともこの解析で注目した環境要因のみでは十分に個体群間での多型比の変異のパターンを説明できないことが示された。

おわりに

前項の分析で検討していない要因の中でも特に、捕食がカワトンボの多型比に重要な影響を及ぼしていることを支持するいくつかの証拠が既に得られている（椿・角谷 未発表）。また、それ以外にも季節的消長による変動や人口学的な変動、頻度依存選択に起因する周期的変動など、野外で観察される多型比のパターンに影響を及ぼす要因は複数存在する。したがって、これらの複数の要因が、野外で実際にどのような重要性を持っているのかを定量的に明らかにするためには、長期間にわたる観察データの蓄積が必要である。

また、本稿で紹介した多型比の場所間・年々間変異に加えて、シーズン内における同一個体群内の頻度の変化や、多型比と個体群密度との関係など、複数のパターンをメカニズムを明示的に組み込んだモデルによる予測と比較することで、多型比の変異を生み出しているプロセスを絞り込むアプローチも有効と考えられる。

引用文献

Hayashi, F., Dobata, S., Futahashi, R. (2004) Macro- and microscale distribution patterns of two closely related Japanese *Mnais* damselflies (Odonata :

- Calopterygidae) inferred from nuclear ribosomal ITS sequences and morphology. *Odonatologica* 33, 399-412.
- 東和敬, 生方秀紀, 椿宜高 (1987) トンボの繁殖システムと社会構造. 東海大学出版会.
- 角谷拓 (2010) 発見率を考慮した統計モデル. 保全生態学研究 15, 133-145.
- 久保拓弥, 粕谷英一 (2006) 「個体差」の統計モデリング. 日本生態学会誌 56, 181-190.
- Plaistow, S.J., Tsubaki, Y. (2000) A selective trade-off for territoriality and non-territoriality in the polymorphic damselfly *Mnais costalis*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 267, 969-975.
- 田口正男, 渡辺守 (1992) 神奈川県北西部境川源流域におけるヒガシカワトンボの分布と移動. 三重大学教育学部研究紀要 43, 39-46.
- Thomas, A., Best, N., Lunn, D., Arnold, R., Spiegelhalter, D. (2004) GeoBUGS User Manual (<http://mrc-bsu.cam.ac.uk/bugs>) .
- Tsubaki, Y. (2003) The genetic polymorphism linked to mate-securing strategies in the male damselfly *Mnais costalis* Selys (Odonata : Calopterygidae). *Population Ecology* 45, 263-266.
- Tsubaki, Y., Hooper, R.E., Siva-Jothy, M.T. (1997) Differences in adult and reproductive lifespan in the two male forms of *Mnais pruinosa costalis* Selys (Odonata : Calopterygidae). *Researches on Population Ecology* 39, 149-155.
- Tsubaki, Y., Samejima, Y., Siva-Jothy, M.T. (in press) Damselfly females prefer hot males : higher courtship success in males in sunspots. *Behavioral Ecology and Sociobiology*.
- Watanabe, M., Taguchi, M. (2000) Behavioural protandry in the damselfly *Mnais pruinosa costalis* Selys in relation to territorial behaviour (Zygoptera : Calopterygidae). *Odonatologica* 29, 307-316.

イヌノフグリの“多型”－石垣環境への適応と種子散布者との関係－

高倉耕一¹・西田佐知子²・西田隆義³

¹543-0026 大阪府大阪市天王寺区東上町 8-34 大阪市立環境科学研究所

(E-mail: takakura@nature.email.ne.jp)

²464-8601 愛知県名古屋市千種区不老町 名古屋大学博物館

³522-8533 滋賀県彦根市八坂町 2500 滋賀県立大学環境科学部環境生態

はじめに

多型とは、一般的には複数の形質が同一集団内に存在する現象を指す。言い換えるなら、複数表現形が時間的・空間的に共存する状態のことを、多型と呼ぶのが普通である。しかし、時間経過の中である形質が他のものに置き換わることや、それらの形質が空間的にすみわけて存在することも、すなわち複数の形質が存在していても時空間的には共存しないことも多い。これらの現象は狭義での多型の範疇に含まれないかもしれないが、多型現象の時空間的な振る舞いを理解する手がかりを与えてくれるだろう。

筆者らが研究対象としているオオバコ科草本イヌノフグリ *Veronica polita* Fries subsp. *lilacina* (Yamazaki) Yamazaki には、そのような時空間的には共存しない“多型”が存在する。とはいえ、その“多型”間の関係は、単に異なる形質を持つ集団が地理的に棲み分けていたり、ある形質によって祖先的な形質が置き換えられていったというだけではない、やや複雑な非共存のパターンが存在している。そして、このパターンはおそらく進化的な時間スケールとしては極めて短期間に生じた可能性がある。また、その原動力となったのは近縁な外来種による繁殖過程への干渉作用であると考えられ、その結果生じた“多型”現象は種子散布者との相互作用のわずかな修正によって実現されたことが示唆されている。なお、イヌノフグリにおけるこのような“多型”が存在していたこと自体、認識されたのはごく最近のことである。

本稿はまだ予報的な内容ではあるものの、このイヌノフグリにおける“多型”現象を紹介する。この“多型”をもたらし競合種や共生種との生物間相互作用について考察を行い、生態形質における多型現象やその時空間変動を研究する意義について議論する。

イヌノフグリにおける“多型”とその発見

本研究の主な材料であるイヌノフグリは、小さく目立たない草本で、花が直径 5 mm にも満たない越年草、または一年草である。現在では環境省のレッドデータブックで絶滅危惧 II 類 (VU) に指定されており、やや希少な種である。最近の研究から石垣環境にやや選択的に生育することが報告されており (山住 1989; 三浦ら 2003)、筆者らも広島県・大阪府・京都府・奈良県・滋賀県などで石垣環境に生育する個体群を確認している (図 1)。

しかし、そのような石垣環境特異的な生活はイヌノフグリ本来のものだろうか。イヌノフグリは目立たない雑草であるため、それほど注目される植物ではなく、文献記録も十分とはいえない。とはいえ、牧野 (1988) は植物図鑑におけるイヌノフグリの記載として、「畑や道ばたにはえる」と記している。極めて簡素な記載ではあるが、ここからは現在のような石垣環境特異的な植物であることは片鱗も感じられない。また、希少性については特に触れられておらず、現在のような希少種ではなかったことも伺われる。もしかすると、イヌノフグリには現在我々が目にしている石垣型と、かつての主流派であった地面型という生活型の二型があるのかもしれない。

この生活型二型は、他の記録からは裏付けられるだろうか。大阪市立自然史博物館に所蔵された標本をあたってところ、イヌノフグリの第 2 次世界大戦以前の標本はほとんどなく、戦後間もなくの標本の多くは既にほとんどが石垣環境由来のものだった (志賀隆博士私信)。このことから、イヌノフグリの生活型二型現象の変遷を知るためには戦前の状況を知る必要があると考えられるが、その参考になる標本や文献といった記録はほとんど残されていない。

ところで、現在、日本の各地で普通に見られるの



図 1. 本州本土地域のイヌノフグリ生育状況。撮影地は上から大阪市、奈良市、京都市。いずれも石垣の隙間に生育していた。

は、イヌノフグリと近縁の外来種オオイヌノフグリ *persica* Poiret である。オオイヌノフグリはヨーロッパ原産の外来種で、明治時代初期には稀ではあったものの既に日本に定着していた（牧野 1919）。両種間の相互作用はこれまでほとんど検証されてはいないが、一般的には在来種イヌノフグリが外来種オオイヌノフグリに追いやられて少なくなったと考える人は多い。イヌノフグリの生活型二型もオオイヌノフグリによる何らかの作用と関係しているのかもしれない。

イヌノフグリの生活型二型は本当に存在したのだら

うか。存在したとすれば、その二型はどのようにして異なる生活型を維持しているのだろうか。この問いに答えるためには、地面型、すなわちかつての“普通な”イヌノフグリを観察する必要がある。しかし、既に述べたように、我々の周囲に生育するイヌノフグリは既に稀少で、さらに石垣型である。時間を遡ることはできないので、他の何らかの方法で地面型のイヌノフグリに出会う必要がある。そこで筆者らは外来種オオイヌノフグリとの関係に目を向け、オオイヌノフグリが侵入していない地域であれば、かつての地面型のイヌノフグリと出会えるかもしれないと考えた。そのような地域として期待を寄せたのが、西日本の中心に位置し、中国地方や近畿地方の太平洋側の地域と気候的にも地質的にも似通った、瀬戸内海に点在する島々である。

瀬戸内海には多数の島が存在し、人が住む島だけでも 150 超を数えるという。島によって本土との距離や連絡の頻度は異なり、地域ごとに定期船航路が独立していることが多いため、外来種の侵入頻度は本土地域に比べると相当に低いことが予測された。島の数が多いこと、定期船航路が地域ごとに独立していることは、外来種侵入の実験を独立に多数回繰り返したものと見なすことができるので、データの解釈もしやすいと考えられた。多型研究・外来種研究のフィールドとして、瀬戸内海の島嶼にはこれらの利点が存在する。

瀬戸内海の島嶼とイヌノフグリ

これまでのところ、32 の島において野外調査を行った。その結果、半数以上の島ではオオイヌノフグリが優占し、イヌノフグリは生育が確認できないか、あるいは少数個体の生育しか確認できなかった。しかし、一部の島ではオオイヌノフグリはほとんど、あるいは全く侵入していなかった。そして、オオイヌノフグリが見られないところでは、イヌノフグリが優占していることが明らかになった。

興味深いことに、イヌノフグリやオオイヌノフグリの優占度には明らかなパターンが存在していた（図 2、高倉ら未発表データ）。まず、航路上の順序との関係である。多くの定期船航路は、本土（本州または四国）とただ一つの島を結んでいるわけではなく、近くにある複数の島を順に結んでいることが多い。そのような航路上でもっとも本土から離れた島、いわばより僻地にある島でイヌノフグリの生育が確認されることが多



図 2. これまでに調査を行った瀬戸内海の島とイヌノフグリおよびオオイヌノフグリの優占状態(高倉ら 未発表データ). 約 2 時間のラインセンサスで、イヌノフグリ類 (2 種に加えてタチイヌノフグリ、フラサバソウを対象とした) の生育が確認された地点のうち、いずれかの種が半数以上を占めていた場合に優占とした. イヌノフグリ・オオイヌノフグリの優占していた島を、それぞれ塗りつぶしと斜線で示した. 視認性を優先し、島の縮尺は任意に設定した.

く、逆により本土に近い島ではオオイヌノフグリが優占することが多かった。また、もう一つの特徴的なパターンとして、両種が共存することはほとんどなかった。これらのパターンは、外来種オオイヌノフグリは本土に近い島から順々に侵略を進めてきたこと、そしてオオイヌノフグリの侵入とともに在来種イヌノフグリが駆逐されてきたことを示唆している。

では、島に生き残っていたイヌノフグリはどのような生活型を持っていたのだろうか。オオイヌノフグリがほとんど、あるいは全く侵入していない 8 つの島においてイヌノフグリの生育環境を調べたところ、ほとんどの場合路傍や耕作地 (畑) に生育していた (図 3)。本土においては稀少で、かつ石垣環境特異的に生育するイヌノフグリが、島では道端や庭先、畑、学校の校庭に、ごく普通に生える雑草であった。除草作業のち畑の脇に積み上げられた雑草の山のほとんどが、イヌノフグリから構成されていることも珍しくなかった。これは牧野による記載に一致する。つまり、これらの島ではイヌノフグリは特に珍しくはなく、“畑や道ばたに” 生育していた。

なお、これらの島でイヌノフグリが石垣に生育しないのは、島に石垣が少ないからではない。というのも、瀬戸内海の島嶼地域は良質な花崗岩の産地であり、石材はもっとも入手しやすい素材のひとつであった。その上、多くの島では平地が少ない。そのため、港に近い傾斜地は石垣に覆われ、花崗岩で築いた基礎の上に家々が立ち並んでいる (図 4)。瀬戸内海の島々は、



図 3. 地面に生育するイヌノフグリ。撮影地は白石島 (岡山県笠岡市) のソラマメ畑 (左)、伊吹島 (香川県観音寺市) の空地 (右)。



図 4. 島の風景。地面型イヌノフグリが優占する志々島 (香川県詫間町) の例。花崗岩で緻密に積み上げられた石垣がいたるところに見られる。

これ以上に石垣の多い地域は他にないほど、石垣環境には恵まれている。しかし、イヌノフグリの主な生育環境は地面なのである。

イヌノフグリはなぜ石垣に登ったか

瀬戸内海の島々で見たように、イヌノフグリはもともと地面型の生活型を持っていたようだ。ではなぜ、現在の本土地域のイヌノフグリでは石垣型が優占するのだろうか。われわれはその要因として、近縁外来種であるオオイヌノフグリが重要であると考えている。既に見たように、島嶼環境においてもイヌノフグリはオオイヌノフグリと同所的に生育しない。また、オオイヌノフグリが広く侵入している本土地域においても、オオイヌノフグリは石垣環境にほとんど生育していない。これらのことから、オオイヌノフグリが生育場所を共有する在来種イヌノフグリを駆逐することにより、石垣型のイヌノフグリを相対的に増加させた、あるいはその進化を促した可能性が示唆される。

しかし、オオイヌノフグリが日本に侵入したのは明治初期のことと考えられている。もちろん、実際の侵入時期についての情報は無く、記録よりも古い時期に侵入していたことは間違いない。しかし、それでも瀬戸内海の島には未侵入の場所があることを考えると、それほど古い時期ではなかっただろう。2 種の出会いは、進化的な時間スケールでいえば、きわめて短期間の出来事であると言える。そのような短期間に、これほどまでに強力な競争排除をもたらす種間相互作用は限られている。

そのような作用としてわれわれが注目しているのが、繁殖干渉である。繁殖干渉は種間での配偶が繁殖成功に負の影響を及ぼす現象を指す。種間での、つまり本来的には間違った配偶は、両種の頻度に依存して生じるため、頻度の低い種ほど繁殖干渉による負の影響を受ける。それによって繁殖成功が低下すれば、次世代ではさらに低頻度になり、受ける繁殖干渉の影響もより大きなものとなる。このように、繁殖干渉はその性質から正のフィードバックが生じるため、一方の種が繁殖干渉を受けて減少し始めると絶滅してしまうまで減少し続けることになる。つまり、2 種間に繁殖干渉が存在する場合、その 2 種の共存は極めて困難になる。そのため、資源をめぐる競争よりも、繁殖干渉は競争排除の原動力として強力に作用すると考えられ

ている (Kuno 1992)。

我々はこれまでも、繁殖干渉が近縁種間での競争排除をもたらした可能性をタンポポやオナモミといった草本について指摘してきた (Takakura et al. 2009; Matsumoto et al. 2010; 高倉ら 2010)。この中でも、オナモミ類において繁殖干渉がもたらした分布パターン (Takakura and Fujii 2010) は、イヌノフグリについても示唆を与えている。すなわち、外来種のイガオナモミは同じく外来種のオオオナモミから繁殖干渉を受ける。そこから予想されるように、両種が同所的に生育することはほとんど無い。特徴的なのは海岸地での分布である。オオオナモミは塩分ストレス耐性が低く、実際に海岸地にはほとんど生育しない。そのため、塩分ストレス耐性の高いイガオナモミは、オオオナモミのいない海岸地で安泰に生育できるのである。

イヌノフグリにとっての石垣環境は、このイガオナモミにおける海岸地と同じなのかもしれない。つまり、オオイヌノフグリが侵入・定着した地域のイヌノフグリは、オオイヌノフグリとの間で種間送粉が生じ、その結果としてイヌノフグリの繁殖成功が低下するのかもしれない。もし、両種の間にそのような相互作用が存在するのであれば、イヌノフグリはオオイヌノフグリと同所的に生育することができなくなってしまう。

実際に、我々の行った人工授粉実験の結果、イヌノフグリはオオイヌノフグリからの種間送粉で種子を減らす。オオイヌノフグリはイヌノフグリから影響を受けなかった (高倉ら 未発表データ)。この結果は、オオイヌノフグリは侵入時少数派であったであろうにもかかわらずイヌノフグリに一方的に繁殖干渉を及ぼしたであろうこと、また、その後はオオイヌノフグリが増えるにつれ、イヌノフグリが駆逐されていったであろうことを合理的に説明する。その際、地面型イヌノフグリのハビタットはオオイヌノフグリのそれと大きく重なるため、駆逐される確率が高かったのではないだろうか。本土地域における石垣型イヌノフグリの優占は、地面型が減ったことでもともと少数ながら存在していた系統が相対的に増加したのか、それとも新たに出現した系統なのかは、現時点では分からない。しかし、島での分布パターンや人工授粉実験の結果から、オオイヌノフグリの侵入が地面型イヌノフグリの優占を促した要因であることを強く示唆している。

どうやって石垣に登るのか

イヌノフグリの一生は 1 年に満たない。1 年に一度は必ず枯死し、種子によって次世代を残す。雑草として当たり前の生活史であるが、このことが石垣で生きるうえでは大きな問題となる。切り立った石垣の上で何の手立ても講じなければ、種子は石垣を転がり落ち、地面に落ちてしまう。そこには繁殖干渉を及ぼすオオイヌノフグリが待ち受けているだろう。石垣型の生活も維持できない。そこで、石垣型のイヌノフグリは何かの方法で石垣にしがみついているはずである。言い方を変えると、種子散布段階で石垣から落ちないようにする形質こそが、地面型と石垣型のイヌノフグリを分ける鍵である。そこで、我々は種子散布形質に注目し、観察・実験を進めている。

これまでもイヌノフグリの種子はアリ類によって種子散布されることが知られていた（三浦ら 2003）。種子のくぼみ部分にエライオソームが付属しており、アリはこれを目当てに種子を巣まで運び、エライオソームを取り去った後の種子を巣の周辺に捨てる。地面型のイヌノフグリの生育地で観察したところ、アリはイヌノフグリ周辺の地表を歩き回り、地面に落ちた種子をくわえて運んでいた（図 5）。ところが、石垣型イヌノフグリでの観察では、アリはイヌノフグリ上を歩き回り、裂開した果実から直接種子を運び出していた。この種子散布行動はイヌノフグリが石垣環境を好んで成育することを報告した既存研究の中でも言及されている（三浦ら 2003）。イヌノフグリにおける生活型の多型は、種子散布者との付き合い方の違いによるものであるのかもしれない。

アリとの付き合い方は、具体的にはどのような形質

の差なのだろうか。我々が注目する形質の一つは、果実の向きである。イヌノフグリの果実は和名の由来となっている独特な形をしているが、種子が成熟したときには大きく裂開し種子が露出する。このとき、果実が下を向いて裂開すれば種子はそのままこぼれ落ち、上を向いて裂開すれば種子は露出するだけで果実の中にとどまる可能性が高くなるだろう。野外で、裂開した果実の向きを記録したところ、地面型では下を向いて裂開し、石垣型では上を向いて裂開することが多い傾向があった（図 6）。さらに、果実が下を向いて裂開した場合にも、石垣型の個体では、種子がこぼれにくい傾向もあった（高倉ら 未発表データ）。このように、地面型と石垣型の違いは、種子散布者アリとの関係の違いであることが示されつつある。

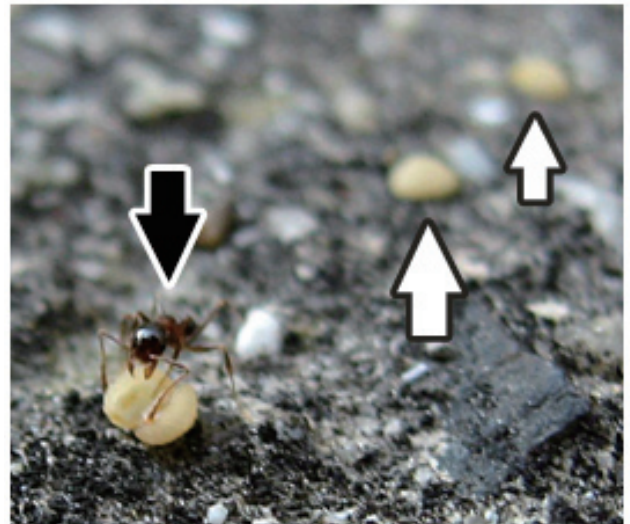


図 5. 地面に落ちたイヌノフグリ種子を運ぶオオズアリ（黒矢印）。撮影地は北木島（岡山県笠岡市）。背景に地面に落ちた種子（白矢印）が見える。

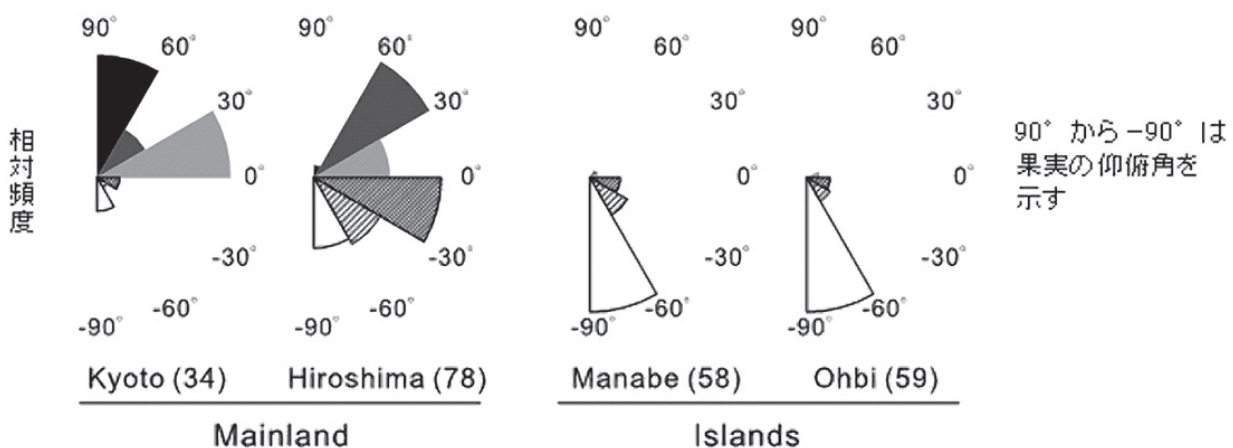


図 6. 成熟または裂開したイヌノフグリ果実の仰俯角（水平に対する上下方向の角度、高倉ら未発表データ）。左から、本土地域の京都市内と広島市内、島嶼地域の真鍋島と大飛島（いずれも岡山県笠岡市）。括弧内の数字は計測した果実の数を示す。

イヌノフグリから見た多型性研究

本稿で紹介したイヌノフグリの生活型“多型”では、時空間的な共存はこれまでのところ確認されていない。本土地域では、かつては地面型が主流であったと思われるが、現在では石垣型が優占している。瀬戸内海の一部の島では、地面型を見ることができるが、石垣型は生育していないようだ。そのため、一般には多型として認識されないかもしれない。しかし、本種の生活型多型は多型研究についていくつかの示唆を与えている。

まず、イヌノフグリにおける“多型”には、いくつかの場面で種間相互作用が関与している。繁殖干渉は近縁外来種によるものであるし、まだ詳細は明らかでないものの、外来種の花粉を運んでいるのは本来共生的関係にある送粉昆虫である。さらに、ハビタットという生態的形質の多型は種子散布者との関係をわずかに修正することで実現しているらしい。多型性においては、形態形質が注目されることが圧倒的に多い。その要因の一つは、野外における認識のしやすさにあるだろう。しかし、生物間相互作用における多型性は、その認識が困難であるとしても、多型の生態学的意義に新たな光を当てるかもしれない。今後の研究の発展が期待されるトピックの一つである。

また、広義での多型性には、複数の形質が安定的に時空間的に共存する状態だけでなく、時間の経過と共にある形質が他の形質に置き換えられたり、複数形質が異所的に存在することも含まれる。しかし、複数形質の振る舞いとして、時空間的に安定共存する多型性とそれ以外は分けて考えるのが妥当であろう。長期に渡り安定的に共存している多型の多くでは、その維持機構として、配偶や捕食などを通じた負の頻度依存的な機構が関与していることがしばしばある（例えば Tsurui et al. 2010 によるハラヒシバツヤや Takahashi et al. 2010 によるアオモンイトトンボの多型）。たとえば、何らかの外的要因、あるいは浮動によって多型頻度が偏ったとしても、そのような機構が存在していれば少数派形質が有利となり、結果として多型性が維持される。一方で、そのような機構を持たなかったり、それどころか正の頻度依存的な作用を含む繁殖干渉が関与する場合には、安定的な共存は極めて困難になるだろう。つまり、多型性に関わる機構とそれに対する多型頻度の反応が根本的に異なると、その結果も必然的に異なったものになる。多型現象を理解する上では、

多型性に関わる機構が頻度依存的に作用するのか、またどちらの向きでの頻度依存なのかに注目する必要があるだろう。

謝辞

イヌノフグリの生育地について、元広島大学理学部の関太郎博士に貴重な情報を提供いただいただけでなく、現地を案内していただいた。人間環境大学の藤井伸二博士には生息地に関する資料をいくつも紹介していただいた。大阪市立自然史博物館の志賀隆博士には博物館所蔵標本についてご教示いただいた。また、本研究の一部は住友財団環境研究助成事業、および文部科学省科学研究費事業からの助成を受けて行われた。ここに深謝する次第である。

引用文献

- Kuno E (1992) Competitive exclusion through reproductive interference. *Researches on Population Ecology* 34 : 275-284.
- 牧野富太郎 (1919) 断枝片葉 (其九). 植物研究雑誌 2 : 61-66.
- 牧野富太郎 (1988) 改訂増補牧野新日本植物図鑑. 北隆館. 東京.
- Matsumoto T, Takakura K-I, Nishida T (2010) Alien pollen grains interfere with the reproductive success of native congener. *Biological Invasions* 12 : 1617-1626.
- 三浦励一, 土井倫子, 吉野真弘 (2003) 京都大学周辺におけるイヌノフグリの分布とアリによる種子散布. 雑草研究 48 : 140-142.
- Takahashi Y, Yoshimura J, Morita S, Watanabe M (2010) Negative frequency-dependent selection in female color polymorphism of a damselfly. *Evolution* 64 : 3620-3628.
- Takakura K-I, Fujii S (2010) Reproductive interference and salinity tolerance differentiate habitat use between two alien cockleburs : *Xanthium occidentale* and *X. italicum* (Compositae). *Plant Ecology* 206 : 309-319.
- Takakura K-I, Nishida T, Matsumoto T, Nishida S (2009) Alien dandelion reduces the seed-set of a native congener through frequency-dependent and one-sided effects. *Biological Invasions* 11 : 973-981.

- 高倉耕一, 西田佐知子, 西田隆義 (2010) 植物における繁殖干渉とその生態・生物地理に与える影響. Bunrui (分類) 10 : 151-162.
- Tsurui K, Honma A, Nishida T (2010) Camouflage effects of various colour-marking morphs against different microhabitat backgrounds in a polymorphic pygmy grasshopper *Tetrix japonica*. PLoS ONE 5 : e11446. doi : 10.1371/journal.pone.0011446
- 山住一郎 (1989) 旧大和川とイヌノフグリ. Nature Study 35 : 39-41.

タモロコ属魚類の栄養多型はプランクトン群集の栄養構造を変える！

酒井陽一郎

520-2113 滋賀県大津市平野二丁目 509-3 京都大学生態学研究センター (ysakai@ecology.kyoto-u.ac.jp)

はじめに

湖沼生態系の高次捕食である魚類には、栄養多型と呼ばれる摂餌形態の多型がしばしば存在する。このような種内の栄養多型に関する研究は、環境変動に対する適応機構や種分化など進化的側面から行われてきた。しかし近年、栄養多型間の捕食効率の違いが動物プランクトンの体サイズや種組成など、直接的な餌群集に異なる影響を与えるだけでなく、栄養カスケードを通じ、植物プランクトンの一次生産やリターの分解速度など、生態系機能にも異なる影響を与える事が報告され始めている (Post et al. 2008, Harmon et al. 2009, Palkovacs and Post 2009, Bassar et al. 2010)。しかし、栄養多型が下位生物群集全体の構造や機能にもたらす変化を、統一的な尺度で比較する研究は、萌芽の域を出ていない。

そこで本研究では、湖沼生態系を再現した中規模人工生態系を用いて、魚類の栄養多型頻度を操作することで、高次捕食者の栄養多型がプランクトン群集に与える影響を調べることを試みた。

材料と方法

対象種

本研究では、栄養多型を持つ魚類として琵琶湖に生息するタモロコ属魚類を用いた。タモロコは、小河川や湖沼に生息する小型コイ科魚類で、底生動物や動物プランクトンを捕食している。しかし琵琶湖には、動物プランクトン食に特化した姉妹種のホンモロコが同所的に生息している (図 1)。琵琶湖において、これら二種は稔性のある雑種を形成すること、東西 2 系統に分けられるタモロコ属魚類うち、両種とも西系統に属することが報告されている (柿岡ら 2010 年魚類学会年会)。このため本研究では、タモロコとホンモロコをそれぞれ、ベントス食型、プランクトン食型として用いた。

実験デザイン

タモロコ属魚類の栄養多型がプランクトン群集に与える影響を評価するため、室内に設置された 12 基の

中規模人工生態系 (メソコズム：容量 2000L, 14L : 10D, 水温 23℃) にプランクトン群集とベントス群集を含む琵琶湖食物網を再現し (図 1), 栄養多型頻度 (魚なし区, プランクトン食魚区, ベントス食魚区, プランクトン食-ベントス食魚の混合区の 4 処理区) を操作した。実験区の設定には, (1) プランクトン食魚はベントス食魚よりも高い捕食圧を動物プランクトン群集に与える, (2) ベントス食魚がベントスを捕食し表層で排泄することで, 底生食物連鎖にあった栄養塩が表層食物連鎖に回帰するという二つの予想に基づいており, これらのトップダウンとボトムアップ効果が栄養カスケードを通じてプランクトン群集全体の構造を変化させると考えている (図 1)。

プランクトン群集は, 魚類の投入後, 週に一度, 10 週間連続で採取した。採集したプランクトンは, プランクトンネットを用いて 0.7-20, 20-40, 40-70, 70-150, 150-300, 300 μ m 以上の 6 サイズに分画した。各サイズ画分に含まれるプランクトンは, 生物量の指標として炭素量 (mg/L), 栄養段階の指標として窒素安定同位体比 ($\delta^{15}\text{N}$) (‰) をそれぞれ測定した。

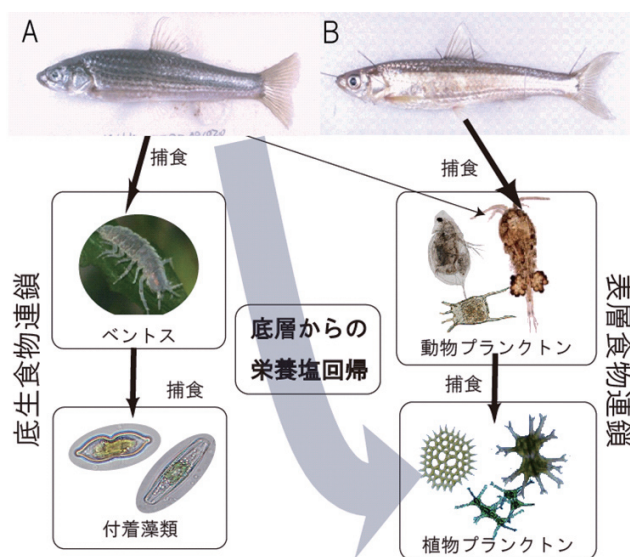


図 1. タモロコ属魚類と湖の食物網構造。黒の矢印は捕食-被食関係を, 青い矢印は底層からの栄養塩回帰を示す。A: タモロコ (ベントス食型), B: ホンモロコ (プランクトン食型)。

プランクトン群集の構造を示す指標

プランクトン群集を統一的な尺度を用いて比較するため、群集構造の指標として従来から用いられてきた食物連鎖長 (Food Chain Length : FCL), プランクトン群集の捕食者-被食者体サイズ階級比 (Predator-Prey Mass Ratio : PPMR), 各栄養段階の生物量を考慮した群集の平均栄養段階を用いた。

食物連鎖長 (FCL) を求めるため、サイズ毎に採集されたプランクトンの $\delta^{15}\text{N}$ を測定し、以下の式を用いて各サイズの栄養段階を算出した。

$$\text{栄養段階}_i = (\delta^{15}\text{N}_i - \delta^{15}\text{N}_{0.7-20\ \mu\text{m}}) / 3.4 + 1$$

ここで、 i は採集した各サイズのプランクトン、 $\delta^{15}\text{N}_{0.7-20\ \mu\text{m}}$ は最小サイズ階級 (0.7-20 μm) の $\delta^{15}\text{N}$ を示しており、本実験ではこの画分の $\delta^{15}\text{N}$ を一次生産者の窒素安定同位体比とみなした。なお、全てのメソコズムにおいて、0.7-20 μm サイズの $\delta^{15}\text{N}$ が最小の値を示すことから、この仮定は妥当だと考えられる。このようにして求めた栄養段階 $_i$ のうち、最大の値をプランクトン群集の食物連鎖長 (FCL) と定義した。

プランクトン群集の捕食者-被食者体サイズ階級比 (PPMR) は、Jennings et al. (2002) に従い、プランクトンのサイズ階級を三乗することによって便宜的に容積に変換した値を横軸に、各サイズ画分の $\delta^{15}\text{N}$ を縦軸にプロットした図の回帰直線 ($y = aX + b$, 図 2) を用いて、 a を以下の式に代入して求めた。

$$\text{PPMR} = 10^{(\text{濃縮係数} / a)}$$

ここで、栄養段階における濃縮係数は 3.4‰ を用いた (Minagawa and Wada 1984, Post 2002)。本研究において、回帰直線の傾き a が大きいほど PPMR が小さい、すなわち、動物プランクトンがより大きな、栄養段階の高い餌資源を利用していることを意味するとし、この傾き a を PPMR として解析に用いた。

プランクトン群集の平均栄養段階は、各サイズ画分の生物量 $_i$ と栄養段階 $_i$ を以下の式に代入して求めた。
群集の平均栄養段階 = $\Sigma (\text{生物量}_i \times \text{栄養段階}_i) / \Sigma (\text{生物量}_i)$

ここで、生物量には炭素量 (mg/L) を用いた。群集の平均栄養段階は、群集を構成する有機体窒素が、単位生物量あたり、平均何回の捕食-被食過程を経たものであるかを表す。すなわち、この値が高いほど上位栄養段階の生物量が多く、栄養転送効率が高い。

これら三つの群集構造の指標は、各メソコズム、測定日においてそれぞれ算出した。本研究においては、

実験開始後 10 週目の結果のみを解析に用いた。なお、実験開始時において人工生態系間の群集構造の指標は差が認められなかった。

統計解析

それぞれの栄養多型がプランクトン群集構造の指標に与える影響を評価するため、一般化線型モデルを用いて解析を行った。解析では、説明変数としてそれぞれの栄養多型の在 / 不在 (在 = 1, 不在 = 0) を入れたモデル式を作成し、それぞれの影響を検討した (モデル式: 群集構造の指標 or 生物量 ~ ベントス食魚 + プランクトン食魚 + ベントス食魚 $\times$ プランクトン食魚)。モデル式は、すべての説明変数の組み合わせにおいて AIC を比較し、最小の AIC が得られたモデルを採用した。すべての統計解析は R を用いて行った (R Development Core Team, 2010)。

結果と考察

各処理区のプランクトン群集構造

捕食者の栄養多型がプランクトン群集に与える影響を解析したところ、高次捕食者は栄養多型によって異なった効果をプランクトン群集に与えることが明らかとなった。

魚なし区におけるプランクトン群集の FCL は 3.1 を示し (表 1, 図 3), プランクトンの最上位栄養段階は二次消費者だと考えられた。PPMR を示す回帰直線の傾き a は 0.79 で、群集の平均栄養段階は 1.15 だった。また、プランクトン食魚区の FCL, PPMR, 平均栄養段階は魚なし区と比較してどの指標も有意な違いが認められなかった (表 1)。

一方、ベントス食魚区の FCL は魚なし区の値よりも伸長し、4.4 という高い値を示した (表 1)。また、回帰直線の傾き a も 1.33 と高い値となり、PPMR は低くなった (図 1, 表 1)。これらの事は、ベントス食魚がプランクトン群集内で捕食-被食関係の階層化を促進したことを示している。次に、プランクトン群集の平均栄養段階は、群集を構成するすべての有機物が、平均で何回の捕食-被食関係を経ているかを示している。このため、平均栄養段階は上位栄養段階に物質を転送する機能を示しており、この値が低いほど、転送されるエネルギー量が相対的に小さいことを示していると考えられる。本研究では、ベントス食魚区における動物プランクトンの平均栄養段階は 1.02 であり、

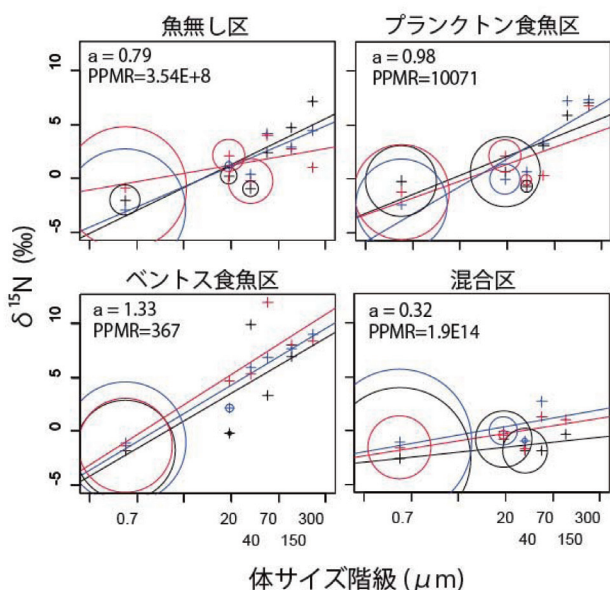


図 2. 実験開始10 週間後の各処理区のサイズ階級 - $\delta^{15}\text{N}$ プロット. 円の大きさは Log 変換した炭素量を示す. 色の違いは繰り返しを示す (酒井ら 未発表データ).

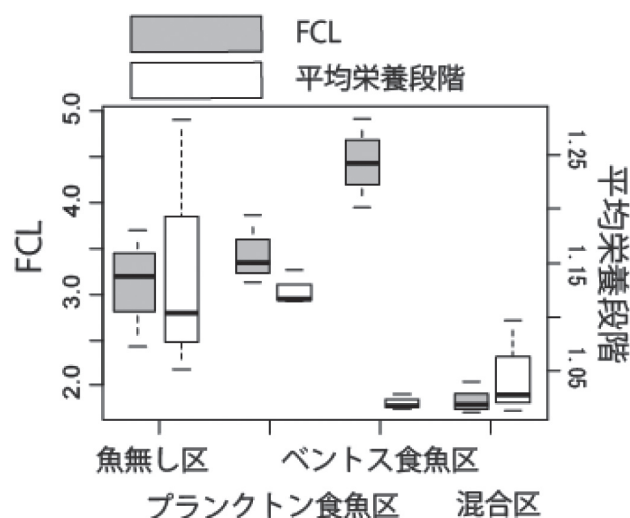


図 3. 各処理区における FCL と群集の平均栄養段階 (酒井ら 未発表データ).

魚なし区の値 (1.15) や他の処理区よりも低い値を示した (表 1). このことから, ベントス食魚の効果はプランクトン群集における上位栄養段階へ転送するエネルギー量を低下させる可能性が示唆された. 以上の結果は, ベントス食魚はプランクトン群集の捕食-被食関係を階層化させ, 上位栄養段階に転送されるエネルギー量を相対的に減らす食物網構造にする効果があることを示唆する.

また, 混合区の FCL は魚なし区よりも短く 1.9 まで収縮した (表 1, 図 3). この値は一次消費者の値であるため, どの動物プランクトンも植食性であった可能性を示す. また, 回帰直線の傾き a が減少したことから PPMR の増加が認められ (表 1), 栄養多型が同時に存在することによる相乗効果は, 生産者-消費者のような短い捕食-被食関係を形作る効果があったことを示唆する.

食物網内のエネルギー流の変化

ベントス食魚の効果による PPMR の低下は, 最上位の栄養段階を示す大型の動物プランクトンだけでなく, 中間の栄養段階である小型動物プランクトンでも捕食-被食関係の階層化が促進された可能性を示している. 実際に, ベントス食魚区における 40-70, 70-150 μm サイズの栄養段階が 3.0 以上の高い値となったことから, 上記予測を支持する (図 2). 一般的に, このサイズの小型動物プランクトンは原生動物の繊毛虫類やワムシ類であり, これらの生物は, 植物プランクトンの他に, より小型の繊毛虫類や, 鞭毛虫を捕食することが報告されている (Arndt 1993, 中野 2000). 繊毛虫や鞭毛虫は, バクテリアを基点とする微生物由来の生産物を上位捕食者につなぐ役割を果たしていることが知られているため (Azam et al. 1983), ベントス食魚は小型動物プランクトンの肉食を促すことにより, 微生物ループからのエネルギー流を卓越させる効果があるのかもしれない.

表 1. 食物網構造の指標に各栄養多型が与える影響. *: $p < 0.05$ **: $p < 0.01$ ***: $p < 0.001$ (酒井ら 未発表データ).

説明変数	ベントス食魚	プランクトン食魚	ベントス食魚 × プランクトン食魚	切片	AIC	Family	Link
目的変数	推定値 (標準誤差) p	推定値 (標準誤差) p	推定値 (標準誤差) p	推定値 (標準誤差) p			
FCL	1.331 (0.370) **	0.339 (0.370)	-2.882 (0.522) ***	3.106 (0.261) ***	20.13	gaussian	identity
回帰直線の傾き a (PPMR)	0.541 (0.189) *	0.190 (0.189)	-1.200 (0.267) **	0.791 (0.134)	4.04	gaussian	identity
平均栄養段階	-0.092 (0.0311) *	-	-	0.127 (0.0220) ***	-30.83	Gamma	log

一方、FCL がわずか 1.9 となった混合区 (図 3) では、生産者とそれを捕食する動物プランクトンという単純な食物網が成立すると考えられ、食物網を構成する動物プランクトンの多くが植食性であることを示唆する。このような系では、ベントス食魚区とは逆に、植物プランクトンとそれを捕食する動物プランクトンによって構成される生食食物連鎖が卓越するのかもしれない。

おわりに

これらの結果により、湖沼における高次捕食者の栄養多型は、摂餌機能によってプランクトン群集に異なる影響を与えるだけでなく、相乗的な効果を与えることが示された。また、PPMR や群集の平均栄養段階といった指標を用いることで群集構造を量的に評価できることが実証された。しかし、それぞれの魚類の栄養多型が直接的、間接的にプランクトン群集に影響を与える具体的メカニズムや時系列的な変動パターンについては、さらなる解明が必要である。今後は、植物プランクトンやバクテリアによる生産量、動物プランクトンによる二次生産量、検鏡による種組成、底層食物連鎖からの栄養塩回帰量などの時系列解析により、捕食者の栄養多型がプランクトン群集にもたらす影響とそのメカニズムについて解析を進めていく予定である。

引用文献

- Arndt, H. (1993) Rotifers as predators on components of the microbial web (Bacteria, Heterotrophic flagellates, Ciliates) - a review. *Hydrobiologia* 255 : 231-246.
- Azam, F., T. Fenchel, J. G. Field, J. S. Gray, L. A. Meyerreil, and F. Thingstad (1983) The ecological role of water-column microbes in the sea. *Marine Ecology-Progress Series* 10 : 257-263.
- Bassar, R. D., M. C. Marshall, A. Lopez-Sepulcre, E. Zandonà, S. K. Auer, J. Travis, C. M. Pringle, A. S. Flecker, S. A. Thomas, D. F. Fraser, and D. N. Reznick (2010) Local adaptation in Trinidadian guppies alters ecosystem processes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107 : 3616-3621.
- Harmon, L. J., B. Matthews, S. Des Roches, J. M. Chase, J. B. Shurin, and D. Schluter (2009) Evolutionary diversification in stickleback affects ecosystem functioning. *Nature* 458 : 1167-1170.
- Jennings, S., K. J. Warr, et al. (2002) Use of size-based production and stable isotope analyses to predict trophic transfer efficiencies and predator-prey body mass ratios in food webs. *Marine Ecology-Progress Series* 240 : 11-20.
- Minagawa, M. and E. Wada (1984) Stepwise enrichment of N-15 along food-chains - further evidence and the relation between delta-N-15 and animal age. *Geochimica Et Cosmochimica Acta* 48 : 1135-1140.
- 中野伸一 (2000) 湖沼有機物質動態における微生物ループでの原生動物の役割. *生態学会誌* 50 : 41-54.
- Palkovacs, E. P. and D. M. Post (2009) Experimental evidence that phenotypic divergence in predators drives community divergence in prey. *Ecology* 90 : 300-305.
- Post, D. M. (2002) Using stable isotopes to estimate trophic position : models, methods, and assumptions. *Ecology* 83 : 703-718.
- Post, D. M., E. P. Palkovacs, E. G. Schielke, and S. I. Dodson (2008) Intraspecific variation in a predator affects community structure and cascading trophic interactions. *Ecology* 89 : 2019-2032.

地区会活動記録およびお知らせ

第30回 (2010年) 関東地区生態学関係修士論文発表会報告

日時：2010 年 2 月 27 日 (土) 10:00 ~ 16:50

場所：首都大学東京国際交流会館大会議室 (A 会場) および中会議室 (B 会場)

運営：石塚 航 (東京大学農学生命科学研究科附属演習林), 中馬美咲 (東京大学農学生命科学研究科森圏管理学研究室), 大滝宏代 (首都大学東京理工学研究科環境微生物学研究室), 常木静河 (首都大学東京理工学研究科植物系統分類学研究室)

補助スタッフ：秋元優希, 岩田聡美, 江川 博, 末吉美佐, 角田智詞, 永野勇治, 星野里奈, 松浦まり子, 松山龍太 (首都大学東京理工学研究科生命科学専攻)

上記日程にて恒例の修士論文発表会を行いました。発表演題は下記の 29 演題で、聴講参加者は 79 名でした。発表は 2 会場に分けて行い、学生同士のディスカッションや、お互いの研究や進路等を話し合う場面も見られ、研究交流の場として申し分のない発表会でした。また、今回は本発表会が開催されるようになって 30 周年のため、記念企画としてフォトコンテスト「私の選ぶ“研究のひとコマ”」を同日に開催し、参加者みなさんから広く写真を募集して展示しました。様々なフィールドや生き物の姿・ひとコマが並び、参加者は発表とは異なった形で生態学の面白さを感じていた様子でした。なお、発表会当日の様子については、関東地区会のウェブサイト (<http://www.esj-k.jp/shuron.html>) にてご覧いただけます。また、第 30 回を記念して報告書を作成しました。PDF 版は以下からダウンロードできます。

http://www.esj-k.jp/assets/files/pdf/shuron/2010_30th_shuron.pdf

発表演題：

A 会場 (14 演題)

A-1 張替鷹介 (首都大学東京理工学研究科植物生態学研究室)

クローナル植物 *Glechoma hederacea* の成長に水、栄養塩および光の空間分布が及ぼす影響の実験生態学的解析

A-2 松嶋麻由子 (首都大学東京理工学研究科植物生態学研究室)

栄養塩の空間分布様式がクローナル植物カキドオシの個体間相互作用に与える影響

A-3 小宮英之 (東邦大学理学研究科植物生態学研究室)

環孔材樹種ミズナラと散孔材樹種ブナの水分利用特性の比較

A-4 滝島啓介 (首都大学東京都市環境科学研究科地理学教室)

富士山北西斜面雪崩跡地周縁部におけるミネヤナギの定着様式と樹木限界の動態

A-5 長尾圭祐 (明治大学農学研究科応用植物生態学研究室)

多摩丘陵の里山林における管理と微地形が林床植生に及ぼす影響

A-6 千布拓生 (鳥取大学農学研究科生態工学研究室)

大山隠岐国立公園奥大山地区を事例とした自然公園の植生計画の策定手法の検討

A-7 水谷紘菜 (首都大学東京理工学研究科植物生態学研究室)

植物の近隣個体間でみられる自己・非自己認識の仕組みと影響の実験生態学的検討

A-8 中村満理恵 (宇都宮大学農学研究科植物生産学講座)

温帯性木本ツルの宿主植生構造に対する可塑的反応

A-9 中島迪子 (東京大学農学生命科学研究科森林植物学研究室)

富士山火山荒原の先駆植物に対するアーバスキュラー菌根菌の共生効果

- A-10 吉田真弥 (専修大学文学研究科地理学専攻)
中部ルソン島, パイタン湖南岸の湖底堆積物に記録された過去およそ 2,460 年間の植物珪酸体群の変遷
- A-11 稲永路子 (宇都宮大学農学研究科資源植物学研究室)
栃木県太平洋側低地ブナ集団におけるユビキタスジェノタイピングの試みと保全生物学的意義
- A-12 須貝杏子 (首都大学東京理工学研究科植物系統分類学研究室)
小笠原諸島父島の植栽されたセンダンによる攪乱の検討
- A-13 山本 薫 (首都大学東京理工学研究科植物系統分類学研究室)
ベニシダ類の無配生殖型と有性生殖型の混生集団における細胞学的・遺伝学的解析
- A-14 中川さやか (東京大学総合文化研究科広域システム科学・伊藤研究室)
無融合生殖種ニガナの遺伝的多様性の解析

B 会場 (15 演題)

- B-1 小松大祐 (東京農工大学農学府環境微生物学研究室)
絨毛虫 *Tetrahymena thermophila* の分泌物が, 細菌の基質消費および増殖に及ぼす促進効果
- B-2 石川昌和 (東京農工大学農学府環境微生物学研究室)
細菌 DP-4 株の生残性に及ぼす, 可視光および細菌 LM-1 株・緑藻 *Chlorella ellipsoidea* の複合影響
- B-3 杉本康則 (東京大学農学生命科学研究科海洋研究所・微生物分野)
浮遊性被囊動物 *Salpa fusiformis* 遺骸の微生物分解過程に関する研究
- B-4 佐々木雄治 (東京農工大学農学府土壌環境保全学研究室)
木崎湖深層の低酸素環境下における微生物による N_2O 生成・消費機構の解析～安定同位体比を用いた解析～
- B-5 山本浩平 (首都大学東京理工学研究科環境微生物学研究室)
日本の野生マメ科植物やハズソウ根粒から分離された細菌の系統解析
- B-6 松浦 優 (筑波大学生命環境科学研究科共生進化生物学)
カイガラムシ類における共生細菌および共生器官の進化についての研究
- B-7 永塚翔佳 (東京海洋大学海洋科学技術研究科鯨類学研究室)
北西太平洋産ミンククジラ外部形態の海域間変異
- B-8 野元加奈 (宇都宮大学農学研究科農業環境工学専攻)
栃木県茂木町におけるイノシシ被害地点の周辺環境特性
- B-9 遠藤幸子 (東邦大学理学研究科動物生態学研究室)
モズ *Lanius bucephalus* の営巣場所の特徴と巣における捕食との関係
- B-10 奥田 圭 (宇都宮大学農学研究科野生鳥獣管理学研究室)
ニホンジカ (*Cervus nippon*) の高密度化に伴う植生の改変が鳥類群集に与える影響
- B-11 森田淳一 (立正大学地球環境科学研究科森林生態学研究室)
栃木県奥日光の森林内においてハタネズミの生息密度におよぼす環境要因
- B-12 小池良輔 (宇都宮大学農学研究科森林生態学・育林学研究室)
栃木県茂木町における農用林施業がオサムシ科甲虫相に与える影響
- B-13 中西亜耶 (東邦大学理学研究科地理生態学研究室)
キシノウエトタゲモの個体群存続可能性分析
- B-14 柏田百代 (早稲田大学人間科学研究科生物圏生態学研究室)
ハマダラカの生活史に基づく地理的分布の評価
- B-15 小林弘幸 (横浜国立大学環境情報学府生命環境マネジメント・小池研究室)
外来蝶アカボシゴマダラの分布拡大予測

第31回 (2011年) 関東地区生態学関係修士論文発表会開催のお知らせ

恒例の生態学関係修士論文発表会を、2月26日(土)に筑波大学で開催します。この発表会は、本年度生態学関係の修士課程を修了する大学院生に、研究成果発表の機会を提供するものです。日本生態学会会員に限らずどなたでも発表できます。多くの方にご参加いただき、活気ある発表会にしたいと考えています。会員の皆様には周囲の大学院生への周知のお願いとともに、当日の御来聴をお待ちしています。

発表会の詳細は、下記のウェブサイトをご覧ください。

<https://sites.google.com/site/ecologykantomaster/>

主 催：生態学会関東地区会

共 催：筑波大学大学院生命環境科学研究科

日 時：2011年2月26日(土) 10:00～17:00, 懇親会は発表会終了後～19:30

会 場：筑波大学第2エリア総合研究棟 A110, A111

交 通：つくばエクスプレス (TX)：つくば駅下車。筑波大学循環バス：つくばセンターから筑波大学中央行き (右回り)、筑波大学中央下車

http://www.tsukuba.ac.jp/access/tsukuba_access.html

構内マップ：http://www.tsukuba.ac.jp/access/map_central.html

参加費：無料

懇親会費：1,000円

問合せ先：2011年関東地区生態学関係修士論文発表会実行委員会

ecology.kanto.master@gmail.com

代表：中川さやか (東大・総合文化・広域 博士課程1年)

お願い：発表会後に懇親会を予定しています。参加希望の方は事前にお申し込みください。発表者でない学生教員等の方々もぜひお越しください。聴講のみの方もお早めに、上記問い合わせ先 E-mail 宛お申し込みいただくと助かります。

2010年活動報告

- (1) 2009 年 12 月 25 日に地区会報第 58 号を発行した (会員配布は 2010 年 1 月)。

特集 1 2009 年関東地区会公開シンポジウム「若手研究者が描く生態学の未来像」

- ・鳥の行動生態学的アプローチから：シジュウカラのひなの行動研究 (田中啓太 理研・脳科学セ)
- ・異なる分野をつなぐ：社会性昆虫の進化学的研究と今後の生態学 (土畑重人 東大・総合文化)
- ・マルカメムシ類と腸内共生細菌イシカワエラ：内部共生研究の新しいモデル共生系 (細川貴弘 産総研・ゲノムファクトリー)
- ・植物の系統地理学的アプローチから：日本列島の温帯林構成樹種についての分子系統地理学的研究 (岩崎貴也ら 首都大・牧野標本館)
- ・過去の情報を用いた生物保全へのアプローチ：北米北西部の半自然草原 (富松 裕 東北大・生命)

特集 2 誌上シンポジウム「伊豆諸島および伊豆半島の動物の分子系統地理学と生活史変異」

- ・はじめに島ありき－伊豆・小笠原弧の生物地理と生物群集形成史－ (長谷川雅美 東邦大・理)
- ・伊豆諸島におけるシマヘビの系統地理と形態変化 (栗山武夫ら 東邦大・理)
- ・伊豆諸島におけるアカネズミの分布と集団遺伝構造 (武智玲奈ら 首都大・理工)
- ・伊豆諸島および伊豆半島におけるシモダマイマイの生態的・遺伝的変異 (林 守人ら 東北大・生命科学)
- ・オカダトカゲの分布とその起源－伊豆半島に乗ってきたトカゲ－ (岡本 卓ら 国立環境研・環境リスク研究セ)
- ・伊豆半島周辺におけるカワトンボ属 2 種の交雑由来集団 (林 文男ら 首都大・理工)
- ・コメント：鳥類系統地理から見た伊豆諸島のおもしろさと鳥の生物進化学のこれから (西海 功 国立科博・動物)
- ・コメントにかえて：伊豆諸島のクワガタムシ相の特徴とその起源，他の分類群との比較 (荒谷 邦雄 九大・比較社会文化)

地区会活動記録およびお知らせ

- (2) 地区会のウェブサイトを開設した。

URL：<http://www.esj-k.jp/>

- (3) 地区会のウェブサイトから地区会報を PDF ファイルとしてダウンロードできるようにするとともにシンポジウム開催などの連絡を電子メールで行うこととした。これに伴い，希望する会員のみに冊子体の地区会報の送付およびはがきによる連絡を行なうこととした。
- (4) 2010 年 2 月 27 日 (土) に第 30 回修士論文発表会を首都大学東京国際交流会館にて開催した (詳細は別ページ参照)。
- (5) 第 30 回関東地区生態学関係修士論文発表会の記念誌として報告書を発行し，生態学会第 57 回大会 (東京) の会場で希望する大会参加者に配布した。記念誌は，地区会ウェブサイトからダウンロード可。

- (6) 2011 年 1 月に地区会事務局を首都大学東京からつくばに移転した。新体制は以下のとおり。

2011 年度生態学会関東地区会組織 (任期：2012 年 12 月まで)

役 職	氏 名	所 属	備 考
地区会長	竹中 明夫	国立環境研究所	
地区会代表幹事	天野 達也	農業環境技術研究所・ 生物多様性研究領域	
地区会幹事 (会計担当)	山中 武彦	農業環境技術研究所・ 生物多様性研究領域	
地区会幹事	大澤 剛士	農業環境技術研究所・農業環境 インベントリーセンター	
地区委員	可知 直毅	首都大学東京・理工学研究科	全国委員
地区委員	高村 典子	国立環境研究所	全国委員
地区委員	宮下 直	東京大学・農学生命科学研究科	全国委員
地区委員	嶋田 正和	東京大学・総合文化研究科	全国委員
地区委員	吉田 丈人	東京大学・総合文化研究科	全国委員
地区委員	吉田 正人	筑波大学・人間総合科学研究科	地区選出自然 保護専門委員
地区委員	川上 和人	森林総合研究所	地区選出自然 保護専門委員
オブザーバー	松田 裕之	横浜国立大学・環境情報研究院	次期全国会会長
オブザーバー	池田 浩明	農業環境技術研究所	常任委員
オブザーバー	足立 直樹	株式会社レスポンスアビリティ	常任委員
オブザーバー	中丸麻由子	東京工業大学・社会理工学研究科	常任委員

- (7) 2010 年 10 月末現在の会員数は以下のとおり。

関東地区会会員動向 2010 年 10 月末現在 (2009 年 10 月との差)

	A 会員	B 会員	C 会員	合計
一般会員	659 (+ 10)	331 (+ 6)	86 (+ 5)	1076 (+ 21)
学生会員	318 (+ 18)	79 (+ 3)	5 (− 5)	402 (+ 16)
名誉会員	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
合計	977 (+ 28)	410 (+ 9)	91 (0)	1478 (+ 37)

2010年会計報告

2010 年度決算 (自 2010 年 1 月 1 日 至 2010 年 12 月 31 日)

種別	項目	計
収入		
	地区会費還元金 (2010 年度入金全額)	1,321,000
	2009 年度より繰越	3,416,914
	利子	1,052
	計	4,738,966
支出		
	シンポジウム運営 / 会報 No.58 / 電子化アンケート委託費	1,075,342
	第 30 回修論発表会 (2010 年 2 月) 補填	26,745
	シンポジウム運営費 (2011 年に)	0
	地区委員会費 (2011 年に)	0
	第 31 回修論発表会前渡金	100,000
	地区会ウェブサイト作成委託費	341,670
	地区会ウェブサイト維持費	46,420
	雑費 (切手他)	9,440
	小計	1,599,617
	2011 年度に繰越	3,139,349
	計	4,738,966

2011 年度予算 (自 2011 年 1 月 1 日 至 2011 年 12 月 31 日)

種別	項目	計
収入		
	地区会費 + 還元金	1,300,000
	2010 年度より繰越	3,139,349
	利子	1,000
	計	4,440,349
支出		
	シンポジウム運営費 (2011 年 1 月)	200,000
	シンポジウム運営委託費 (2011 年 1 月)	330,000
	会報 No.59 (2011 年 1 月 31 日発行) 100 部	200,000
	会報発送費	10,000
	第 31 回修論発表会補填費 (2011 年 2 月 26 日開催)	50,000
	地区委員会費	15,000
	第 32 回修論発表会準備前渡 (2012 年開催)	100,000
	地区会ウェブサイト維持費	50,000
	雑費	1,000
	小計	956,000
	2012 年度に繰越	3,484,349

地区会会報の冊子体送付希望調査の結果

昨年、地区会会報 58 号を送付する際、はがき（下記資料参照）を用いた 2010 年からの地区会会報の冊子体の送付希望調査を行った。1441 名の地区会員のうち 247 名から返信があった（回収率 17.1%）。その結果、地区会会報の冊子体の送付を希望する会員は 47 名、はがきによる連絡を希望する会員は 20 名であった。また、地区会活動に対する要望や意見としては以下のものがあった。

- ・会費値下げ希望（5 名）
- ・ホームページの充実（例えば公募情報の掲載など）を希望（3 名）
- ・現在の地区会活動の継続希望（2 名）
- ・未来永劫に地区会報の情報が残るようなサーバーの保守や複数機関での保管を希望（2 名）
- ・地区会報の PDF ファイルも電子メールで送付希望（1 名）
- ・印刷発送の経費縮減分を使って地区会活動のさらなる充実を希望（1 名）
- ・高校教員向けの勉強会などの開催希望（1 名）
- ・ポスドクによる出張授業、野外研修などの事業運営も希望（1 名）
- ・地区会運営の負担軽減化の検討（1 名）
- ・地区会報の執筆要項に PDF 公開についての著作権の処理が必要（1 名）
- ・地区会の見直しを希望（1 名）

資料（はがきの文面）：

〔重要〕 2010 年からの地区会会報の冊子体の送付希望調査

2009 年 12 月 25 日

日本生態学会関東地区会会員各位

日本生態学会関東地区会では、2010 年より、地区会のホームページを開設し、そこから地区会会報を PDF ファイルとしてダウンロードできるようにする予定です。2009 年のアンケート調査の結果、それにとまなう冊子体の廃止について、95.1%の会員が賛成（PDF ファイルのみで可）でしたが、4.9%の会員が反対（冊子体の送付も希望）でした。また、会員へのシンポジウムなどの連絡を電子メールで行うことに対して、98.3%が賛成（電子メール連絡のみで可）でしたが、1.7%が反対（はがき連絡も希望）でした。そこで、地区委員会で検討した結果、地区会会報の冊子体の送付とはがき連絡の希望調査を行うことにしました。

関東地区会会員の皆様には、このはがきにて、2010 年からの冊子体送付希望の有無、はがき連絡希望の有無、送付先の連絡をお願いします。返送されたはがきの回答に基づいて、2010 年より地区会会報の冊子体の送付やはがきによる連絡を行うため、希望の会員は必ずはがきを返送して下さい。なお、冊子体の送付やはがきによる連絡のための費用が縮減できた場合には地区会費の値下げを検討します。

送付先：192-0397 東京都八王子市南大沢 1-1 首都大学東京理工学研究科生命科学専攻
可知直毅 あて

締め切り：2010 年 1 月 31 日

1 と 2 についてはアカイのどちらかに丸印を付けて下さい。

1. 地区会会報. ア：PDF ファイルのみでよい. イ：今後も冊子体の送付を希望する.
2. はがき連絡. ア：不要（電子メール連絡のみでよい）. イ：今後も希望する.
3. 送付先住所（郵便番号も記入のこと）：
4. 氏名：
5. 地区会活動に対するその他の要望、意見など

日本生態学会関東地区会会報第59号

2011年1月31日発行

発行：日本生態学会関東地区会

〒192-0397 東京都八王子市南大沢1-1

首都大学東京理工学研究科生命科学専攻内

可知直毅(会長, 会計兼務)・林 文男(庶務)

TEL：042-677-2584 FAX：042-677-2559

印刷：株式会社コンベンションアカデミア

〒113-0033 東京都文京区本郷3-35-3-4F

TEL：03-5805-5261 FAX：03-3815-2028
