



京都大学
生態学研究センター
Center for Ecological Research
Kyoto University

京都大学生態学研究センター
〒520-2113 滋賀県大津市平野2丁目509-3
センター長 大串隆之

Center for Ecological Research, Kyoto University
2-509-3 Hirano, Otsu, Shiga, 520-2113, Japan
Home page : <http://www.ecology.kyoto-u.ac.jp>

— 目 次 —

京都大学生態学研究センター協議員会 (第53回) 議事要旨..... 1	2004～05年度協力研究員追加リスト..... 8
センター員の異動..... 1	オープンキャンパス報告..... 9
公募型共同利用事業 野外実習の報告 「菌根の基礎研究手法実習：外生菌根編」 俵谷圭太郎..... 2	第7回 DIALOG シンポジウム参加報告..... 9
公募型共同利用事業 研究会の報告 「海洋微生物の生物多様性と生態系機能に関する研究会」 永田 俊..... 3	第三回 IBOY-DIWPA 国際野外生物学コース報告.....10
公募型共同利用事業 集中講義&セミナーの報告 「理論生物学入門」 関村利朗..... 6	生態研セミナー参加レポート.....11
	センター員の研究紹介 陀安一郎.....15
	和穎朗太.....16
	小林 豊.....21
	センターを去るにあたって 吉田祐樹.....24
	編集後記.....24

京都大学生態学研究センター
協議員会（第五十三回）議事要旨

（書面による）

日時：平成18年2月10日（金）

議題：下記議題について承認された。

1. 京都大学生態学研究センター自己点検・評価委員会内規(案)について

（文責：高林純示）

センター員の異動

- ・ 2005年度外国人研究員の Fereidoun Rassoulzadegan 氏（客員教授）が2月28日で任期を終え、帰国されました。
- ・ 2005年度外国人研究員の Richard W. Sheibley III 氏（21世紀COE）は3月31日で任期を終えられます。
- ・ 2006年度外国人研究員として、4月1日から6月30日まで西オンタリオ大学（カナダ）より Jeremy McNeil 氏（客員教授）、4月1日から5月31日までベルリン自由大学（ドイツ連邦共和国）より Monika Hilker 氏（21世紀COE）、7月1日から2007年3月31日までカリフォルニア大学サンディエゴスク립ト海洋研究所（アメリカ合衆国）より Chih-hao Hsieh 氏（客員研究員）が滞在予定です。

公募型共同利用事業 野外実習の報告

「菌根の基礎研究手法実習：外生菌根編」

俵谷圭太郎 (山形大学農学部)

外生菌根は、植物と高等菌類の共生体である。外生菌根を形成する植物を外生菌根性植物、菌類のパートナーを外生菌根菌と称す。外生菌根菌には、子実体(キノコ)を形成する種があり、有名な外生菌根菌のキノコとして、マツタケやトリュフが知られている。一般に、外生菌根菌のみの単独培養ではキノコは発生しにくく、宿主となる植物が生い茂る森の管理が必要であるため、菌根菌のキノコは高値で取引され商業的価値が高い。近年、キノコ産業や植物の生理生態、森林の物質循環など、様々な分野において外生菌根の重要性が認識されてきているにも関わらず、日本では外生菌根を扱うことのできる研究者は非常に限られていた。そこで本実習では、国内で初めて外生菌根の公募実習を企画し、様々な所属やバックグラウンドの人々を対象として広く参加者を募った。外生菌根についての初歩的な知識を身につけるため、1) 高等菌類全体の概論と外生菌根についての基礎的な講義を2人の講師が行い、2) キノコを採集して同定し、外生菌根菌のキノコを知る、3) 外生菌根の採取方法を学び、外生菌根を実際に観察する、という実習を行った。

本実習「外生菌根の基礎研究手法実習」は、2005年10月15日から17日の3日間、菌学教育研究会つくばセンター(茨城県つくば市)にて京都大学生態学研究センターと菌根研究会、菌学若手の会との共催で開催した。会場をお借りした菌学教育研究会、そして日本菌学会からは後援を頂いた。参加者は、実習生28名、アドバイザー1名、講師2名、スタッフ7名の計38名であった。

10月15日(土) - 1日目 -

講義1 「森林の菌類」

(山岡裕一 筑波大学)

腐生、寄生、共生など、様々な生き様を持つ高等菌類についての概説。

講義2 「森林樹木と菌類の菌根共生」

(小林久泰 茨城県林業技術センター)

外生菌根の特徴などの基礎事項、室内での外生菌根性キノコ栽培の試みについての紹介。

10月16日(日) - 2日目 -

実習 野外試料採集

まず外生菌根の採取法の一例としてコアサンプリング法の紹介があり、その後、参加者は散り散りになって菌根観察に用いる菌根試料とキノコを採集した。採集会の最後には、講師の小林氏によって、キノコと外生菌根が菌糸でつながっていることを確認しながら対象

とする外生菌根を採取する実演が行われた(図1)。あいにくの雨の中であったが、参加者は非常に熱心に見聞きし、活発に質問していた。



図1. 講師による外生菌根採取の実演を見るため、対象としたキノコを囲んでいる様子。

実習 キノコの同定、外生菌根の観察

2班に分かれて、キノコの同定と外生菌根の観察を行った。ひとつのグループは、採取したキノコを広げて(図2)、キノコの種類に詳しいスタッフと実習生が協力し合って同定作業を進め、顕微鏡を使ってキノコの微細構造を観察した。もうひとつのグループは、土壌と植物根を分離し、外生菌根を取り出して顕微鏡観察を行った。複数の外生菌根の切片の作成方法を知るため、講師やある程度菌根を扱ったことのある実習生により、切片作成の実演が行われた(図3)。



図2. 台の上に採取したキノコを広げて種の同定を進める様子。

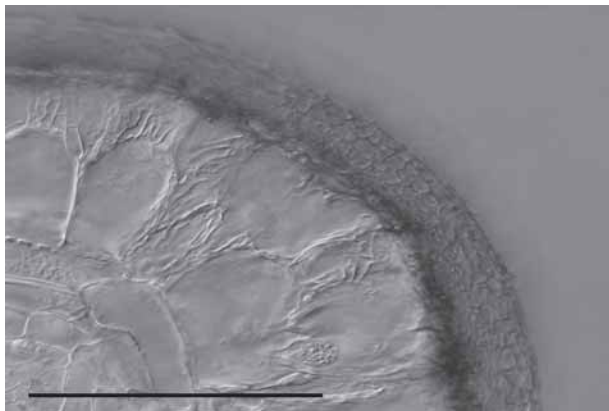


図3. アカマツの外生菌根の輪切り切片の顕微鏡写真。
スケールは0.05 mm。

10月17日(月) - 3日目-

実習 キノコの同定、外生菌根の観察

グループごとに実施内容を入れ替え、前日の実習の続きを行った。

初日、二日目の夜ともに、食事をしながら自己紹介や液晶プロジェクターを用いた簡単な研究紹介が行われた。さらに、二日目の夜には、シネ・ドキュメント社製作の科学映画「きのこの世界」の上映も行われた。実習は合宿形式で全員同じ宿に宿泊して行われたため、夜の解散後も部屋ごとに親睦を深めていたようだ。

外生菌根を研究する基礎の基礎とも言うべき内容の実習であったが、外生菌根の顕微鏡観察はじっくり時間をかけて行う必要があるため、2泊3日でも足りないくらいのスケジュールとなった。参加者からももっと顕微鏡で観察する時間が欲しかった、という意見が聞かれた。一方、今後、より応用的・実用的な内容の研究手法実習があれば、という要望も挙がった。多くの参加者は今回の実習が役に立ったと回答しており、主催者としてもう

れしい限りである。アーバスキュラー菌根編とは異なり、外生菌根編は初めての公開実習であったためいくつか課題も見つけたが、今後に繋げる布石としたい。

講師

山岡裕一(筑波大学)

小林久泰(茨城県林業技術センター)

スタッフ

木下晃彦(広島大学)、糟谷大河(筑波大学)、篠川麗(筑波大学)、里村多香美(林業科学技術振興所)、大場広輔(農業環境技術研究所)、斎藤勝晴(東京大学)、藤吉正明(東海大学)

最後に、今回の企画に関して会場と器具の提供で非常にお世話になった菌学教育研究会の土居祥允氏に心より御礼申し上げます。講師の小林氏には、採集場所の下見にはじまる実習準備から後片付けまで、非常に多くの時間を割いていただき本実習にご協力していただきました。講師の山岡氏は、かなり幅広いテーマをごく短時間で講義していただくという無理なお願いをお引き受けくださり、大変ご多忙中、時間を作って講義してくださいました。講義の中では、国外の大変貴重な写真をたくさん見せていただきました。スタッフには企画・立案から準備、後片付けまで、全体を通じて協力していただきました。糟谷氏と木下氏には準備と実演で、大場氏、里村氏、篠川氏、斎藤氏、藤吉氏にも多々ご協力いただきました。学生スタッフが多い中、スタッフの至らない点を参加者の方々がフォローしてくださいました。車で来られた参加者とスタッフには、会場と宿泊施設の移動の際に、車を出していただきました。この場をお借りして、皆様に御礼申し上げます。

公募型共同利用事業 研究会の報告

「海洋微生物の生物多様性と生態系機能に関する研究会」

永田 俊(京大学生態学研究センター)

開催日:2005年11月18日~2005年11月20日

開催場所:箱根KKR宮の下

参加者:24名

本研究会は、微生物ループ概念の提唱者であり、当該分野における国際的な先導者であるFarooq Azamさんを始めとし、内外の研究者の参加のもとに、海洋(水域)微生物生態学の現状と新しい課題についての徹底した(しかし、楽しい)討論を行う目的で開催された。合宿形式の研究会であったため、参加者間での密接な意見交換ができたように思う。特に、学生やポストクの若い

皆さんの、気合いのはいった発表と熱心な討論が、研究会を大いに盛り上げてくれた。以下に概説するように、海洋(水域)の微生物群集に関しては、「微生物多様性」の課題と、「生態系機能」の課題が大きく合流(衝突?)し、学問分野でいうと、生態学、微生物学、分子生物学、ゲノム科学、系統分類学、生物地球化学、理論生態学、計算科学といった多分野がごちゃ混ぜのチャンコ鍋のような状態でぐつぐつと煮えたぎり始めており、「いったい、次になにがでてくるんだ!」といった、パラダイム転換「前夜」の雰囲気なのである。前夜祭というのはわくわ

くするものである。なお、本研究会の開催にあたっては多くの方にお世話になった。まず、本研究会は、学術創成研究「海洋生命系のダイナミクス」(代表、塚本和己教授)が主催した国際シンポジウム(DOBIS International Symposium/JSPS International Meeting Series Dynamics of the Ocean Biosystem)のサテライト集会として開催した。海外からの研究者招聘に関しては、塚本代表始め事務局の皆さまに大変お世話になった。また、京都大学 COE プログラム「生物多様性研究の統合のための研究拠点の形成」(代表、佐藤矩行教授)のご支援をいただいた。シンポジウムの共同コンペナーとして、小池勲夫、木暮一啓、浜崎恒二の各氏には大変お世話になった。以上の方に厚く御礼申し上げる。

「微生物多様性と生態系機能」の研究動向

海洋(水域)微生物群集の多様性に関する理解は、近年、おどろくほど急速な深化をとげている。分子生物学やゲノム科学的なアプローチが環境微生物学の分野に大きく導入されたことが、この展開をもたらしたのである。私なりに、当該分野における近年の動向を整理すると以下ようになる。1) いわゆる非培養法の適用による系統分類群組成の解析の進展により、従来法では認識しえなかった、おびただしい数の「新種」や新たな系統分類群の存在が明らかになってきた(もともと、遺伝子情報だけでは新種とは宣言できないので、ここではカッコをつけた)。2) メタゲノム解析の適用やクローンライブラリーの充実により、新たな機能遺伝子(たとえばプロテオロドプシン)の存在が明らかになってきた。また、「思いがけないところに、思いがけない遺伝子が」といった知見が得られ始めた。3) 海洋から単離された微生物の全ゲノム解析をどんどん進めるといふ網羅主義的アプローチ(特に米国)により、「ゲノムからみた自然誌」ともいふべき進化生物学的な研究潮流が大きく発展し始めた。以上のそれぞれの動向に共通しているのは、大量の遺伝子情報を解析する情報処理技術(バイオインフォマティクス)が大きな役割を果たし始めている点であろう。

一方、海洋環境中での微生物の動態やその支配要因、あるいは、生態系機能における役割といった観点からの研究動向をみると、以下のような状況ではないだろうか。1980年代に Azam らにより提案された微生物ループ概念に基づき、様々な海洋環境中での微生物バイオマスや生産速度の観測が行われた。その結果、海洋一次生産の約 50% が溶存有機物を經由して細菌に消費されていることが明らかになった。しかし、新たな問題点も浮き彫りになってきた。いくつかの例をあげると以下になる。1) 海域や季節によって、細菌炭素消費と一次生産の比が大きく変動する(10%以下から 100%以上の範囲!)が、その要因は何か? 2) 海洋の中層や深層では微生物ループは機能しているのか? 3) 海水中に大量に存在する

ウイルスは生態系の中でどのような役割を果たしているのか? 4) 海洋生態系モデルに微生物ループはどのように組み込むべきなのか? などなど。さらに、前段で紹介した、微生物の多様性研究の新展開とあわせて考えると、次のような、一連の研究課題がうかびあがってくる。おびただしい数の系統分類群が同所的に存在しているのだが、そのことは、海洋生態系機能の維持のうえでどのような意味があるのだろうか? キープレーヤーはいるのだろうか? プロテオロドプシンなどの新たな機能遺伝子は生態系の中で実際に重要な役割を果たしているのだろうか? 微生物の多様性を組み込むことで、海洋炭素循環モデルは高精度化するのだろうか? 海洋微生物群集の進化は海洋の物質循環とどのように関連するのだろうか?

本研究会では以上の話題のすべてについて言及できたわけではないが、これに関わる様々な観点からの研究報告がなされた。研究会の具体的な内容については、主に実証面に関して横川太一氏(COE 研究員)に、また、理論面に関して吉山浩平氏(COE 研究員)にレビューをお願いした。それを、以下に掲載させていただく。

研究会参加報告(主に実証研究に関して)

横川太一(COE 研究員)

<微生物の生態を想像し実証する>

微生物の生態を研究するためには、まず細菌を取り巻く環境について深く広く考え、何が起きているのかを想像しなければいけません。今回の研究会には、想像力豊かな研究者、学生が多数集まりました。それぞれの発表者がイメージする空間構造スケールには大きな幅があり、さらに実証研究のアプローチも室内実験、メソコズム実験、外洋における航海調査と多岐にわたっていました。どの発表も水域微生物生態学に関する最先端の話題で、白熱した議論が展開されました。

まず初めに Azam(微生物ループの提唱者で、この分野を牽引している研究者)が、細菌の視点から見た極微小環境の基質濃度勾配、捕食者あるいはウイルスの点在性に注目することの重要性について発表しました。この極微小空間の可視化に挑戦したのが木暮、多田の研究でした。木暮は原子間力顕微鏡を用いた細菌細胞の形態および細胞膜周辺に凝集する粘着性の有機物やウイルス様粒子の分布について報告しました。また、多田は細菌細胞の活性とその系統分類群属性を蛍光顕微鏡下で観察する画期的な方法を実用化し、植物プランクトンに付着する細菌群が比較的高い活性を示すことを明らかにしました。

微生物ループの構造、特に細菌群集組成に関して、横川はその決定機構に関する新たな知見を示し、さらに、ウイルスによる感染が細菌群集組成に与える影響を評価することの重要性を示唆しました。ウイルス-細菌間相互作用に関しては Pradeep Ram が、ダム湖における細菌数の変動とウイルスによる死滅の寄与についての研究を

発表し、ウイルスによる感染が細菌の主要死滅要因であること。そして、細菌のウイルス感受性には季節性があることを明らかにしました。

浜崎、谷口、Voulot は分子生物学的手法を海洋微生物群集の検出に応用し、広域での野外調査の結果を報告しました。浜崎と谷口は、高い活性を示す細菌系統分類群を探索するために、核酸合成を行っている細菌を検出する DNA フィンガープリンティング法を開発し、沿岸における高活性細菌系統分類群の出現パターンを明らかにしました。また、Voulot は、rRNA 遺伝子をターゲットとした真核微生物の検出に関する網羅的な研究を展開し、海洋における真核微生物の出現種、出現頻度、地理的分布を明らかにしています。

外洋での航海調査を行った研究者たちは、微小空間で起きている微生物活動の偏在性を考慮し、微生物活動が地球規模の環境変動あるいは物質循環過程に与えるインパクトを評価しました。小池はマリンスノーに代表されるような有機物粒子凝集態の鉛直分布および微生物活動を介したその形成過程について報告しました。永田は、従来研究されてこなかった外洋中深層 (200m 以深) での細菌生産に焦点をあて、太平洋南北断面調査を行いました。この調査によって、中層における細菌生産が表層での植物プランクトン生産と強い共役関係にあること。一方で深層における細菌生産は、直上の植物プランクトン起源有機物よりも水平方向の水塊の移動によって運ばれる溶存態有機物によって制限されていることを明らかにしました。また、ヤンは太平洋中央部赤道域での光合成および従属栄養性細菌、ウイルスの広域分布パターンに関して報告しました。Rassoulzadegan はリン制限環境である地中海における大規模なリン添加実験について発表しました。実験の結果から、リン添加は植物プランクトンのブルームではなく細菌生産を増加させ、結果として

細菌群集を介した動物プランクトンへのエネルギー輸送が卓越するという現象を明らかにしました。

研究会参加報告 (主に理論研究に関して)

吉山浩平 (COE 研究員)

系の複雑さが増すにつれて、我々の理解はより困難となる。ところが、それが適応的に進化・発展してきた系であれば、多くの情報を集約することによりそこに創出されるパターン・特性を観測することが可能である。本研究会では、最新の技術により更なる微生物群集の多様性が報告される一方で、微生物生態系の持つ特性についても興味深い研究が見られた。海洋において表層から深層まで成立する細菌と鞭毛虫個体数の関係 (福田) は、広い環境幅で一貫した強い相互作用の存在を示唆している。また、強いリン制限環境下においてリン酸添加がクロロフィル量を減少させると同時に、細菌生産と copepod による卵生産を増加させるという結果 (Rassoulzadegan) は微生物ループを通じた強いリンクの存在を示唆している。一方で物理プロセスが微生物に与える影響や、粒子や微生物の物理特性に関する新しい研究成果もいくつか報告された。吉山は流体中でのリソース取り込みを最適にする微生物サイズの存在を理論的に示し、最適な微生物サイズがリソース粒子サイズに対応して変化するという仮説を提示した。井上は細菌群集を三つの密度に分画し、それぞれの系統分類群組成を明らかにした。各細菌群の細胞密度の違いとその適応的意義の解明は今後の新たな課題である。これら創出されるパターンと多様性を結びつける新たな取り組みとして、三木は細菌群集を複雑適応系として捉えることにより、その多様性が外洋における炭素循環を大きく変化させる可能性を示唆した。

研究会のプログラム

19 November (Sat)

Opening address (T. Nagata)

Part I. Microbially driven material cycling (Chaired by Rassoulzadegan/Hamasaki)

Farooq Azam "Microbially driven material cycling in the oceans"

Isao Koike "Distributions and dynamics of marine particles"

Toshi Nagata "Carbon cycling driven by bacterioplankton in deep oceans"

Hiroshi Ogawa "Role of dissolved organic matter in carbon cycling in the oceans"

Hideki Fukuda "The 3/4 power law of microbial food chain in the oceans"

Kohei Yoshiyama "Theoretical considerations on the relation between particle size and degradability"

Part II. Diversity, community structure and microbial food web (Chaired by Azam/Koike)

Daniel Vaulot "Diversity and ecology of eukaryotic photosynthetic picoplankton"

Fereidoun Rassoulzadegan "P-limitation and microbial food webs in oligotrophic oceans."

Koji Hamasaki "Using a nucleoside tracer BrdU to link bacterial diversity and functions"

Akito Taniguchi "Actively growing bacteria in the sea: BrdU immunocapture and PCR-DGGE analysis."

Yuya Tada "Monitoring actively growing bacteria by BrdU immunocytochemistry-FISH"

Taichi Yokokawa "Growth and grazing mortality of bacterial phylogenetic groups"

Pradeep Ram “Virus versus flagellate control of bacterioplankton community”	Kugako Sugimoto “Bacterial contribution in the process of extra-cellular acid polysaccharides particles formation and its seasonal trend in coastal water of Sagami Bay, Japan”
Yanhui Yang “Distribution of viruses in oceanic water columns”	Takeshi Miki “Bacterial communities as complex adaptive systems”
20 November (Sun)	
Part III. Microbial adaptation and strategy (Chaired by Vaulot/Kogure)	
Kazuhiro Kogure “Capture of submicron particles by marine bacteria”	Part IV. General discussions
Katsuyuki Inoue “Ecological implication of bacterial density”	“Microbial diversity and ecosystem function -Where are we? Where do we go?”
	Closing address (I. Koike)

=====**公募型共同利用事業 集中講義&セミナーの報告**=====

「理論生物学入門」
関村利朗（中部大学応用生物学部）

開催日時 :2005 年 12 月 19 日 13:30-12 月 20 日 16:00

開催場所 : 京大会館

〒 606-8305 京都市左京区吉田河原町 15-9

受講者人数 :56 名

実施内容 : 講師 : 山村則男 (京都大学教授)、竹内康博 (静岡大学教授)、梯 正之 (広島大学教授)、関村利朗 (中部大学教授)

上記の担当講師 4 名が、それぞれ、専門分野について以下のプログラムに従って講義を行い、熱心な質疑応答を行った。

第一日目 (12 月 19 日)

13:30-14:30 講義 1& 生物個体群変動論 1(担当 : 竹内)
指数成長モデル、ロジスティック成長モデル

14:30-15:30 講義 2& 生化学反応論 (担当 : 関村)
化学反応論の基礎、酵素反応論、活性化因子-抑制因子反応

15:30-16:00 休憩

16:00-17:00 講義 3& 遺伝の数理 (担当 : 山村)
オスとメスのゲーム : 配偶者警護・子の世話・種分化

17:00-18:00 講義 4& 医学領域の数理 1(担当 : 梯)
感染症の基本モデル、性感染症の数理モデル

18:00-19:00 夕食

19:00-20:00 自由討論

第二日目 (12 月 20 日)

9:30-10:30 講義 5& 生物個体数変動論 2(担当 : 竹内)
ロトカ・ヴォルテラモデル (2 種系、3 種系)

10:30-11:30 講義 6& パターン形成 (担当 : 関村)
位置情報説、拡散誘導不安定性理論とその応用

11:30-13:00 昼食

13:00-14:00 講義 7& 適応戦略の数理 (担当 : 山村)
富栄養化の逆理、最適採餌理論

14:00-15:00 講義 8& 医学領域の数理 2(担当 : 梯)
病原体とホストの進化、免疫系の数理モデル

15:00-16:00 自由討論 & 終了

本集中講義 & セミナーの目的の一つは、専門の 4 名の講師が、理論生物学を専攻している学生・研究者に対してだけでなく、他の専門分野 (例えば、数理情報系・物理系・工学系・医学系、また文系) の学生・研究者にも、幅広く理論生物学が取り扱っている多様な生物現象とその研究方法についての基礎的事項を短期間に紹介し、そこで得られた知見を受講者がそれぞれの研究等に生かす一つの契機を提供することである。そのため、各講師は講義のための十分なレジュメを準備し、結果的に「理論生物学入門」と題する基礎事項から応用研究までを含む約 60 ページからなる冊子ができあがった。これは受講者全員に一部ずつ配布された。

開催日前日からの記録的な大雪が降る悪天候にもかかわらず、北海道から九州に至る全国各地から一人を除いて予定者全員の参加があり、その熱意に講師全員が驚くほどであった。定員約 50 名の会場は溢れんばかりの参加者でいっぱいとなり、各講師の熱心な講義と参加者の質問等で滞りなく全日程を無事終える事ができた。主催者の願いと関心は、参加者各位にとって、本集中講義 & セミナーが真に有意義な機会となったかどうかということに尽きるが、その結果は今後の参加者の健闘に祈るしかない。

最後になりましたが、京都大学生態学研究センターの関係者各位には本企画を支援して頂き心から感謝を申し上げます。(関村 記)

『「集中講義 & セミナー」に参加して』

静岡大学大学院電子科学研究科 齋藤保久

同セミナーは2005年12月19日、20日の2日間、京大会館で行われた。講師は、関村利朗先生(中部大学)、竹内康博先生(静岡大学)、梯正之先生(広島大学)、山村則男先生(京都大学)の4名。12月中下旬は、日本列島に到来した寒波のため大変寒い日が続きました。前日は、翌日まで交通に影響がでるぐらいの大雪で、そのために参加できなかった方が1名おられました。が、本会場までは寒波も到達できなかったようです。会場は参加者であふれ、立見席ならぬエキストラ椅子を用意しないといけないほど。寒さを忘れさせるぐらいの熱気に包まれました。

19日13時25分、セミナー開始。セミナーでは、講師の先生方自らまとめられたテキストをもとに、各専門分野の基礎的なレベルから最近のトピックの一端まで丁寧な講義をしていただきました。単なるレジュメのようなものではなく、基礎的な部分を詳細に記述されたテキストだったので参加者にとって非常に学びやすかったように思います。

最初に竹内先生のお話。初日は人口データのフィットを目指して考案された、指数成長モデル、べき乗指数成長モデル、ロジスティック成長モデル、離散ロジスティックモデル、時間遅れロジスティックモデルについての解説。2日目は、種間の相互作用を考慮する場合に有効なロトカ・ヴォルテラモデルについての詳しい説明。

私にとって「べき乗指数成長モデル」は初耳だった。方程式の右辺が(パラメータ) \times (個体数の r 乗)で表されるモデルで、 r を1としたときは指数成長に相当し、 r が2のとき双曲型成長となる。実際に1650年から1990年までの世界人口の増加グラフを見ると、指数成長なのか、双曲型成長なのか一見わからない。しかしキーフイス(1968)は、1650年から当時までの世界人口の逆数をプロットし、逆数の変化グラフを観察することで世界人口を双曲型成長で近似。お見事!である。新しい発見をするときのドラマをそこに感じ、感動した。実際、キーフイス(1968)の報告から1990年まで彼のモデルは実データと鮮やかにフィットする(すばらしい!)。さらに彼は論文で、近似したモデルから「世界人口が爆発するのは2024年6月」とも主張している。これは人類への警鐘なのか、それとも双曲型成長モデルを超えた新しいモデルを構築する動機を我々に与えるものなのか。

関村先生のお話は、化学反応論の基礎的な話(酵素反応、ミカエリスメンテンの理論)から始まり、2変数の反応方程式の定常解の近傍での解の振る舞いを議論するために必要な数学概念(安定性、不安定性)に関する詳

細な説明を経て、活性化因子-抑制因子反応系で有名なギーラー・マインハルトモデルについての話に及んだ。重要事項をゆっくり丁寧に解説されたので、非常にわかりやすかった。

2日目は反応拡散方程式の定常解の不安定化が誘発するパターン形成の解説。定常解の不安定化が起こるための必要条件が生成するパラメータ空間(チューリング空間と呼ばれる)の適当な領域内で形成される幾つかのパターンを紹介。

私の印象だと、パターンを見出す研究というのはエジプト遺跡の発掘家とか徳川埋蔵金を探すお宝ハンターのようなものである。チューリング空間は定常解不安定化のための必要条件であって十分条件でない。そのため、研究経験から培われた研ぎ澄まされた勘を頼りにチューリング空間内をさまよひ、パターンという“お宝”を見つけないといけないからである。場合によっては“お宝”は存在しないかもしれない。つまり、どう頑張ってもお宝を発見できないような非線型方程式を問題対象にしているかもしれないのである。なにか数学で安心させられる手はないかと思つたが、数学の世界にだって「たとえ真であっても証明できない命題」が多く存在し得る。同様な不安を抱える数学者がお役に立てるだろうか。「定常解が不安定化してもパターンが生まれない非線型方程式のクラス」を発見すればよいのだが・・・

山村先生のご講演は、ご自身の比較的新しい研究内容を丁寧に解説したものでエキサイティングであった。初日は種文化に関する研究成果、2日目は「富栄養化の逆理」に一つの回答を与える研究成果についての話。富栄養化の逆理とは、次のようなものである。水域生態系においてエサ種(植物プランクトン)とハンター種(動物プランクトン)が存在するとき、数理モデル(確かマッカーサーのモデルだったかな?)では、水域への栄養の流入が増加するとエサ種が急速に増加し、両種の個体数は大きな増減を繰り返すようになる。これは富栄養化による生態系の不安定化を示唆している。しかし一方、実際の湖沼生態系での観察やフラスコのような実験生態系では不安定化を引き起こすことは少ない。これが富栄養化の逆理である。Genkai - Kato & Yamamura (1999)では、2つのタイプのエサ種(エサ1、エサ2)を、ハンター種が状況に応じて「ダボハゼ戦略(見つけたエサはすべて食う)」と「グルメ戦略(エサ2を無視してエサ1のみ食う)」という2つの戦略を使い分けることで、両種の大きな個体数の増減が抑えられることを示し、富栄養化の逆理を解決する一解答を与えている。

しかし気になる。ハンター種が2種類の戦略を切り替えることは、方程式の右辺の関数の不連続性を生む。不連続性を抱えたまま、定性的およびシミュレーション解析を用いて結論づけていることが“いい意味で”気になる。微分方程式の数学研究の発展は主に、先行研究の拡張を目指して方程式の右辺の関数を一般化するところに

あるが、右辺の関数の連続性を壊してまでそれをするのは御法度。解の初期値に関する一意性はおろか、一般には解の存在性も保証されなくなるからである。しかし生物研究は、ときにはこのような御法度を求めるのだ。すなわち、御法度を“合法”にするような、微分方程式の新しい定性理論をつくれ！ということなのだ。

梯先生の講演では、初日は感染症の基本数理モデルである SEIR モデルに関する諸概念および諸性質の解説から始まり、性感染症の数理モデルとそのシミュレーション結果の紹介、細胞性免疫を考慮した免疫系モデルについてのお話。2日目は、実際の対象に近づけるため、より複雑な枠組み (Indivisual Based Model、略して IBM) での感染症モデル研究の紹介。

理論生物学の分野での研究アプローチ (俗に武器ともいう) として考えられるのは、実験的、シミュレーション的、もしくは物理的、もしくは数学的、等々。梯先生のご講演は、その中のシミュレーション的アプローチという武器の“必殺技”として IBM をご紹介くださった。しかし、シミュレーション的アプローチは、パラメータを簡単に操作できたり、新たなパラメータを付加できたりするという性格から、ともすれば現象を完璧に再現す

ることに視点が行ってしまっていて、裏に隠されている本質を見失いがちになるという欠点もある。数学的アプローチから生物現象を研究している立場では、より簡単なモデルで生物現象を理解しようとしているので、シミュレーション的アプローチとは方向性がかなり違っていて、理解に苦しむこともある。互いの欠点を補いながら、よりよい研究ができればいいと思った。

最終日の自由討論では、参加者からの素朴な疑問を通して、講師の先生方の問題意識や研究スタンスに触れることができて大変有意義だった。帰りの新幹線では、前方の電光掲示板に「2005年のわが国の人口、出生数<死亡数。予想より2年早い」というニュース。初日の人口データの話の思い出した。予想よりも2年早いとなれば、よりデータにフィットする新しいモデルを考案する必要性が・・・と一瞬思ったが、疲れ果てていたので寝てしまった。京都から1時間15分。無事(乗り過ごさずに)浜松に到着して、私の2日間の出張は終わった。

関村先生をはじめ、講師の諸先生方には大変お世話になりました。またこのような勉強会が開かれることを楽しみに致しております。



2004年度・2005年度京大生態学研究センター協力研究員 (Guest Scientist) 追加リスト

(任期は2006年3月31日まで、五十音順)

氏名	所属	研究課題
鮫島 弘光	兵庫県立大学	ボルネオにおける植物の繁殖フェノロジーの地理的変異とオオミツバチの遊動
大高明史	弘前大学教育学部	水性貧毛類の分類と生態
森野 浩	茨城大学理学部	淡水産ヨコエビ類の分類学的研究
加(槻木)玲美	佐賀大学	湖沼・沿岸域における動植物プランクトン動態の解析

京都大学生態学研究センター・オープンキャンパス報告

山村則男 (京都大学生態学研究センター)

京都大学大学院理学研究科の協力講座である京都大学生態学研究センターは、生物科学専攻、生態科学Ⅰおよび生態科学Ⅱの2つの分科から大学院生を受け入れ、生態学の研究教育活動、人材育成に積極的に取り組んでいる。研究分野は、水域生態学・熱帯生態学・生物間相互作用・理論生態学・分子解析生態学である。

去る平成17年11月5日(土)に、京都大学大学院生(修士または博士課程)として、生態学研究センターにおいて生態学の研究を志望する学生を対象に、以下の日程でオープンキャンパスを開催した。当日は研究内容についての紹介、研究施設の見学会などを行った。さらに詳しく知りたい学生には、研究室を直接訪問してもらい、教員、研究員スタッフや在學生と直接、話をする機会を設けた。

当日、学部2年生から修士2年生までの学生23名が全国から集まった。東北大学や東京都立大学などの遠方からの学生もいた。参加者は熱心に生態学研究センターでの研究の紹介に聞き入っていた。後で感想文を出してもらったが、おおむね好評であった。ただ、施設巡回が

駆け足だったのもう少し時間を取って欲しいという要望があった。センター教員としては、多くの優秀な学生が生態学研究センターの大学院に応募してくれる機会になったと考えている。

来年度以降も続けていくつもりであるが、時間に余裕をもたせるため午前中から始める予定である。また今回は、大学院入学希望者を対象として案内文を出したが、広く、生態学の研究に興味ある学生に呼びかけた方が、多く学生が集まってもっと良かったのではないかという反省があった。

京都大学生態学研究センター・オープンキャンパス

平成17年11月5日(土)

各研究分野の研究内容説明： 13:00～14:50

研究施設巡回(シンビオトロン、CERの森など)：

15:00～16:20

研究室訪問およびセンター学生との懇談：16:20～

第7回 DIALOG シンポジウム参加報告

横川太一 (京都大学生態学研究センター)

2005年12月3～10日、アメリカ合衆国・アラバマ州 Dauphin Island Sea Lab で開催された第7回 DIALOG シンポジウムに参加してきました。会期中はメキシコ湾に面する小さな海洋研究施設で世界各地から集まった若手研究者と寝食を共にし、朝から晩まで研究の事あるいは研究者として生活していく事について考え、討論し、疲れたときには砂浜を散歩したりして過ごしました。1週間という短い期間でしたが、非常に実りあるシンポジウムでした。この誌上で、シンポジウムの参加報告と DIALOG プログラムの活動内容について皆さんにお伝えしたいと思います。

DIALOG(Dissertations Initiative for the Advancement of Limnology and Oceanography)とは水域科学に関する若手研究者のためのプログラムで、アメリカ合衆国を中心とした政府機関および複数の学会の協賛を元に国際的に活動を行っています(日本からは日本海洋学会、日本陸水学会が協賛しています)。水域生態学、生物学を専攻している研究者の参加が多いようです。(詳細は DIALOG ホームページをご覧ください :<http://also.org/phd.html>)。このプログラムには博士論文の要旨を登録することで参加することができます(ホームページにて常時登録可)。

参加することによって、登録されている全博士論文要旨の検索および閲覧ができます。また、ニュースレターとして様々な科学団体からの研究費申請に関する情報、最近の水域科学に関する話題、公募情報などを記載したメールが配信されてきます。さらに、過去2年以内に学位を取得した者であれば、シンポジウムへの参加申請をすることができます。このシンポジウムは、1994年から若手研究者の交流を目的に1週間の合宿形式で行われています。滞在費(宿泊費、食費)は協賛団体の助成金によって賄われます。また、アメリカ合衆国外からの参加者には渡航費の一部が給付されます。私は2004年に学位を取得後プログラムに登録し、2005年12月に行われた第7回シンポジウムに参加する機会を得ました。今回のシンポジウムには欧米諸国を中心に11カ国から44名が参加しました。

シンポジウムは、朝9時から夜10時過ぎまでびっしりと予定の詰まった、ちょっと欲張りすぎた感のある時間割で行われました(振り返ってみるとあれぐらい充実していて良かったのかもと思っています。体力的にもそんなに辛くはなかったです)。内容は、研究発表や少人数での討論、研究の発信方法およびマスコミとの係わ

りかたに関する講義等でした。研究発表では、学位論文内容の発表を参加者が行い、聴衆がその内容、発表態度、発表スライドの構成について採点をおこないました。もらったコメントはどれも的を射たもので、発表準備する際に役立っています。少人数の討論では、参加者それぞれの専門分野を生かした学際的なプロポーザルの作成とその発表を行いました。初めに効果的な研究計画の立案方法に関する講義を受けた後、1日4時間程度のグループディスカッションを行いました。合計で10時間程度の話し合いでしたが、研究立案に関する講義とそこで示されたガイドラインが明解であったため、それなりに迫力のあるプロポーザルを作成することができました。講義では全米科学財団役員による研究グループの構築方法、プロポーザル申請や就職についてのアドバイス、メディア関係者による効果的なコミュニケーション方法に

ついでの実習などが行われました。このような体系化されたトレーニングを受けたことが無かったので、大きな刺激を受けました。

研究を続けていく(職を得る、研究費を取る)ためには、調査・実験し論文を書く以外に、効果的に研究内容を発信し、研究の意義を研究者だけでなく一般に伝えていくことが重要です。こういった現状に際して学位をとって間もない時期に、専門家からその技術を学び、練習する機会を得られたことは非常に貴重な体験となりました。DIALOGプログラムへの参加は研究者の輪を広げる良い機会です。この活動に興味を持った若手研究者、大学院生の方はぜひ参加してほしいと思います。次回のDIALOGシンポジウムは2006年秋に開催される予定で、2006年5月1日が申請締切りです。

第三回 IBOY-DIWPA 国際野外生物学コース報告

林 珠乃(京都大学生態学研究センター)

インドネシア科学省とIBOY-DIWPAが共催する第三回目の国際野外生物学コースが、2005年12月12日から2005年12月21日の日程で行われた。本コースは、金沢・京都・北海道の三大学のCOEとインドネシア科学省の人的・資金的協力のもと開催され、各機関から講師が参加した。本コースの目的は、1, 双翅目昆虫の分類と生態に関する知識を、講義・実習のなかから学ぶこと、2, 研究機関・地域・国間のネットワークを強化すること、3, 双翅目昆虫に関する知識を研究者・大学院生・生物多様性や保全に携わる人びとに広めること、であり、講義・室内実習・野外実習が行われた。講義・室内実習はインドネシア共和国西ジャワ州チビン市に所在するボゴール動物博物館の生物学研究センターで、野外実習はグヌン・ハリムン・サラ国立公園で行われた。受講生はインドネシア人13名・日本人2名の計15名であり、大学・研究機関などから参加した。インドネシアからの参加者は、国の研究機関や地方の博物館に所属する研究者や大

学(院)生であり、日本からの参加者は大学(院)生であった。

コースの前半では、双翅目昆虫の同定実習とインターネットを用いた情報公開の実習と、双翅目昆虫の分類学・生態学等の講義が行われた。同定実習では、先年のIBOYプログラムで、グヌン・ハリムン・サラ国立公園で採集された標本を同定した。コースの中間で、グヌン・ハリムン・サラ国立公園へ赴き、IBOYプログラムで採用されている5タイプの昆虫採集の方法を見学した。また、ベイトトラップでショウジョウバエを採集した。採集したショウジョウバエは、後の実習で同定し、参加者は野外採集から種名の同定に至る一連の流れを経験することとなった。実習の後半は、ショウジョウバエの同定およびインターネットで公開されているデータベースを利用した種名検索の実習と、生態学・進化学・統計学・公衆衛生学等の講義が平行して行われた。インターネットで公開されている同定用データベースとは、本コース



生物学研究センターの研究室で
双翅目を同定するインドネシア
人参加者

IBOYプログラムで採用されている
採集法の一つ、キャノピーノック
ダウンの説明をする講師



の企画者の一人である北海道大学の戸田正憲教授が開発した協業型データベース (<http://biokey.museum.hokudai.ac.jp/Classification/index.jsp>) で、従来の2分岐システムではなく、グラフィック情報を含んだマトリックス方式であるため、知識・経験の少ない初心者でも利用しやすい。実際に、本実習でも2分岐システムの検索表を用いて同定実習を行ったが、正しい種名へと至る過程には、経験の豊富な講師のアドバイスを負うところが多かったように見受けられた。上記のデータベースの運用を学んだことは、参加者が、身近に分類学者のいない所属研究機関に帰って、今回学んだ同定の知識を生かして研究を始める上で非常に役に立つと思われる。

実習・講義の全体を通して、参加者は意欲的に取り組み、所属する研究機関での今後の研究を念頭に置きながら双翅目昆虫の同定を学んでいた。人員・設備等の限られた状況下で、学んだことから研究を始めるには多くの困難を伴うと思われるが、今回の実習は地産地消型の多様性研究の種になるだろう。また、野外実習にもっと多くの時間を割いてほしいとの声が参加者から寄せられた。分類学の実習が今回の主たる目的であったため、野外調査等がほとんどなされなかったことは致し方ない

が、陸上生態系を対象にした野外調査・実験に関する別のプログラムの需要も感じられた。今後、IBOYのような広域多様性研究を推進するためにも、今回のような教育プログラムの中から各地域の生物に愛着心を抱いた若い学生・研究者を育成することは不可欠だろう。



グヌン・ハリムン・サラ国立公園の
ゲストハウスの前で記念写真

生態研セミナー／生態研セミナースペシャル参加レポート

開催場所：京都大学生態学研究センター第二講義室

日時：2005年10月21日（金）（第172回）
14:00～17:00

「リーディングエイト：間接互惠によって高い協力レベルを維持できる社会規範について」

巖佐 庸 (九州大学大学院理学研究院)

「メタ群集プロセスと細菌間相互作用が駆動する細菌群集の遷移と物質循環過程の変化」

三木 健 (京都大学生態学研究センター)

前期博士課程1年 林 素行

さる2005年10月21日金曜日京都大学生態学研究センターで九州大学理学研究院生物科学部門巖佐庸教授と本センター所属後期博士課程3年三木健さんによる講演が行われました。僕はタイトルをみても「リーディングエイト」などという言葉あったかなと思っておりました。

まず巖佐庸教授には異なる利害を持つにも関わらずお互いに協力し合うことで結果的にお互いに利益を生み出す利他行動の進化を数理的に解析した結果を報告していただきました。これまで利他行動の進化に関しては相互作用する相手の血縁を重視した血縁淘汰や血縁には関係なく繰り返しお互いに利他行動を行う互惠的利他行動が

よく取り上げられてきました。しかし現実のヒトの社会を見ると相互作用する相手は血縁には関係ないことは勿論相手も頻繁に入れ替わる、つまり一回限りの協力関係を繰り返しているにも関わらず高度な協力レベルを維持していることに気づかされます。こういった協力レベルを維持するために問題となってくるのが社会的寄生（協力してもらえばかりで相手には協力しない）を排除することです。ここで有用となるツールが「評判」となります。つまり悪い評判の相手には協力しない、良い評判の相手には協力することで高い協力レベルを維持できるようになります。今回巖佐教授は高度な協力レベルが進化的に安定に維持される（ESS）ためにどのように評判を決定するか、そしてその評判をもとにどのように行動すれば良いのかについて網羅的に調べられました。結果ほとんどのケースで常に非協力をとる時がESSである中「リーディングエイト」と名付けた8つのケースの場合のみ高度な協力を維持できる場合があることを示されました。僕はその命名の理由がわかって苦笑するとともに高い協力レベルを維持するためには制裁を正当化するとともに謝罪も受け入れる必要があるとしたことを知り紛争の絶え間ない国際社会と照らし合わせてなるほどと感心しました。巖佐教授は講演の最初に「全然生態学と関係のない話ですが」と笑いながらおっしゃっていました。しかし将来は生物多様性の経済効果についても研究していきたいと考えている僕にとっては実際の環境保護の現場で

も異なる利害を調整しつつ全体にとって最大の効用を達成するため、いかに協力し合っていくかを考える際にとっても有益な話でした。

続いて三木さんに海洋細菌群集とそれが担う物質循環過程の関係についてお話をいただきました。三木さんは細菌群集が移動分散可能な複雑多様な component の集まりであるなど「メタ群集」として捉えられることに着目しました。そして植物プランクトンが生み出す DOC(溶存態有機炭素)と POC(粒子態有機炭素)という2つの形態の有機物が付着細菌と自由遊泳性細菌の2種類の細菌群集によって無機化、再生産されるプロセスが「複雑適応系」の概念を応用することで予測可能なことを示されました。僕はあまりメタ個体群動態の理論に詳しい訳ではないですが「メタ群集」が水圏微生物集団にも適用できる可能性を知り、改めて生態系の安定を考える上で「メタ群集」の概念の重要性に気づかされました。

今回のセミナーは二人とも理論関係の方とあって参加者の数がどうかとも思ったのですがセミナーもその後に行われた懇親会も教官、院生多数の出席をみて盛況のうちに終わりました。巖佐教授は非常に高名な方ですがとても気さくな方ではかの方の議論にも熱心に応じていらっしゃいました。僕は今回のセミナーで自分の勉強不足を痛感するとともにこれからは異分野のセミナーも含めて積極的に参加し、研鑽を積んでいきたいと思いました。

日 時：2005年11月18日(金)(第173回)
14:00～17:00

「動物の空間分布予測：生物多様性科学が生み出した、生態学と生物地理学の接点」

椿 宜高(独立行政法人 国立環境研究所)

「花外蜜腺をもつ植物の被食防衛ーアリ防御戦術のコストと利益ー」

片山 昇(京大大学生態学研究センター)

前期博士課程1年 崎山弘樹

11月18日のセミナーでは国立環境研究所の椿宜高博士と生態学研究センターの片山昇博士に講演していただきました。前半、椿博士は動物の分布予測地図の作成について、後半の片山博士は花外蜜腺による防衛の性質についてのお話でした。

生物多様性が重要視されている現在、それを守る方法として、保護区の設定が考えられます。限られた保護区でできるだけ大きな多様性を確保するには、ある生物がどこにどれだけのいるのか、という個体密度を含めた分布が判っている事が前提となります。しかし、分布域の変遷を追う生物地理学も、特定の調査地のみを扱う生態学も、これに応える事はできませんでした。そのため演者

は、環境省が行っている「自然環境保全基礎調査」、通称「みどりの国勢調査」のデータを利用しました。しかしこのデータは一般人の協力によって得られたもので、種毎、また地域間の差が大きく、そのまま使えるものではありません。そこで長年トンボを研究してきた演者は、トンボを例に、「みどりの国勢調査」のデータから分布域の推定を試みました。まず信頼できる区画を選び出し、それらの間の気温、植生を比較し、ある種の生息確率を高める要素(広葉樹林がある、等)を見つけます。気温、植生は全国について確認されているので、それらを組み合わせる事で、全国についての生息確率の推定地図を作る事ができました。元の「みどりの国勢調査」のデータとも矛盾はないようです。今後は河川の情報を取り入れる等、手法を発展させると共に、過去や将来の生物相の推測にも役立てたいとの事でした。

カラスノエンドウは花外蜜腺を持ち蟻を誘引して防衛の役に立っていますが、近縁のスズメノエンドウは花外蜜腺を持たず主に化学防衛を行っているようです。カラスノエンドウは大きな植物体を持ち、またその高い窒素含量は菌根菌との密接な関係を窺わせます。花外蜜の主成分は単純な糖で、化学防衛に比べ安価だと考えられるので、カラスノエンドウは防衛よりも成長や繁殖に多く投資しているという仮説が立てられます。防衛への投資と成長・繁殖への投資の間にはトレードオフがあるのか、同じ場所に生育するこれらの種がどのように進化したのか等がこれからの調査課題になります。

僕は不勉強にして「みどりの国勢調査」自体を知りませんでした。椿博士の丁寧な講演によりすんなりと内容に入る事ができました。大きな視点からだけでも、近くの視点からだけでも全体を知る事はできないというのはひどく示唆的です。そして、多くの、しかし断片的な情報からモデルを引き出す手法に、理解できたとは言えないながらも思わず聞き入りました。それが本当に正しいかは今後の検証を待たなくてはならないかもしれませんが、これが有用な道具になる事は間違いないでしょう。

日 時：2005年12月2日(金)(スペシャル)
14:00～17:00

"Microbial loop everywhere on and in the earth"
Kenji Kato (Faculty of Science, Shizuoka University)

"Life in extreme oligotrophy. The Eastern Mediterranean"
Fereidoun Rassoulzadegan (Villefranche Oceanography Laboratory, CNRS, France / Visiting Professor, Center for Ecological Research, Kyoto University)

日 時：2005年12月13日(火) (第174回)
14:00～17:00

「サクラソウの保全生態学」
鷲谷いづみ(東京大学大学院農学生命科学研究科)

「外来昆虫アブラムシが外来植物セイタカアワダチソウの繁殖パターンとその上の昆虫群集に与える影響」
安東義乃(京大大学生態学研究センター)

前期博士課程2年 吉田祐樹

今回のセミナーは東京大学の鷲谷いづみ教授と、生態研センターの大学院生である安東義乃さんに講演していただきました。

絶滅危惧生物の保全を考える上で重要な概念の一つに「種内の多様性」が挙げられます。鷲谷教授のアプローチは、サクラソウというモデル種を設定し、目に見える生活史や個体群動態を追うだけでなく、遺伝学的な手法やゲノムの視点を取り入れて、種内の遺伝的多様性の挙動まで包括的に明らかにしようというものです。

具体的には、局所個体群内および個体群間での遺伝子流動を把握すること、遺伝子流動に重要な生活史特性を把握すること、種内の遺伝的多様性を大きな地理的スケールで把握すること、近交弱勢の実体を把握すること、などを目標にされています。その基盤として先ず、葉緑体DNAやマイクロサテライトの多型マーカーを開発しました。さらに鷲谷教授らの特筆すべき点は、QTLマッピングを見据えてサクラソウの連鎖地図作成にも着手している点です。以前より野生サクラソウには花筒の長さや開花時期など、繁殖に影響するであろう形質に関して個体差が知られていました。異なるタイプ同士を交配し、雑種後代において表現型と連鎖するマーカーを探すことで、表現型の違いをもたらす遺伝子座がいくつあり、それらが何番染色体のどの領域にあるのか位置をつかむことができます。将来は、花筒の長さを決める遺伝子がどのような自然選択を受けて進化してきたのかなども、(理論ではなく)実証的に明らかにできるでしょう。

分子マーカーを用いた例として、沢沿いに分布する数10ヘクタールのメタ個体群の遺伝構造を解析し、種子と花粉の分散様式が異なることを明らかにした研究や、実験個体群を作って、トラマルハナバチ女王に媒介される花粉流動のパターンを追跡した研究などが紹介されました。とりわけ、局所個体群のサイズが小さい場合にランダム交配で予測されるよりもヘテロ接合度が高くなったという現象には、多くの聴衆が興味を示していました。これは近交弱勢の害が強く、ホモ接合個体がどんどん淘汰された結果だと解釈できます。人為的に自殖させて得た種子と他殖由来の種子を同時にまいたコホートを追跡したところ、自殖由来の株では高い死亡率や形態異常、開花の遅延など、様々な障害が顕在化したそうです。

以上はサクラソウが衰退していった原因をうまく説明

します。人為的開発によって局所個体群が分断され孤立化すると、トラマルハナバチによる長距離の遺伝子交流がなくなり、周囲が血縁個体ばかりになるため、強い近交弱勢によって種子繁殖が失敗し、クローン繁殖によって生きながらえるのみとなったのです。また、これらの研究成果を統合することで、野生植物の保全策を立てる上での一般性のあるモデル例を構築できると期待されます。実際に鷲谷教授らは、わずかに残っている各地のサクラソウ個体群を診断し、地元の保護団体と協力して具体的な計画を立て、保全の実践につなげておられます。

現時点ではサクラソウのゲノムについて、遺伝子流動を追跡できるくらいの精度でしか分かっていません。将来的に個々の遺伝子の機能まで調べられるようになれば、異型花柱性などの繁殖形質を実現する分子メカニズムと、その進化も明らかにできるでしょう。鷲谷教授はサクラソウの園芸化に寄与した花形態の多型に興味がありますが、その違いはどの遺伝子の塩基配列で決まっているのでしょうか。多型はどう維持されているのでしょうか。今後もサクラソウ研究の進展から目が離せません。

日 時：2006年1月20日(金) (第175回)
14:00～17:00

「マツタケは、何故減ったか？」
吉村文彦(国際環境微生物応用研究機構)

「都市環境における生物集団の遺伝的多様性と構造：
チョウ類を用いたケーススタディ」
高見泰興(京大大学院理学部動物学教室)

前期博士課程1年 福田大介

一人目の演者の吉村文彦先生は、国際環境微生物応用研究機構の理事長をなさっています。他にもまつたけ十字軍運動の代表や、マツタケアドバイザーなどの肩書きをお持ちで、以前は岩泉まつたけ研究所の所長をなさっていたそうです。講演では豊富な経験をもとに、マツタケに関する様々なお話を聞かせてくださいました。

マツタケは、松茸と書くくらいで、アカマツを宿主とする菌根性のキノコです。日本では昔から高級食材として珍重され、今でもその地位を保っていますが、1960年代以降国内での収穫量が減っています。吉村先生は、マツタケ減少の原因は里山林の放棄にあるとおっしゃっていました。昔は、生活に必要な薪や柴を住居近辺の森から採取しており、農業用の刈藪や、肥料としての落葉もそこから集められていました。マツタケの生育には、このように活用され林床が開けた「美しい」アカマツ林が適しているそうです。しかし、化学肥料や化石燃料の普及に伴ってアカマツ林が放棄され、広葉樹が茂って落葉も回収されなくなりました。落葉が堆積して土壌が富栄養化すると微生物が増え、マツタケが競争に負けてし

まうそうです。マツタケ増産方法の一つとして、培養菌糸を利用した生産も試みられていますが、現在の技術では子実体を発生させることは出来ません。マツタケの増産は里山林の再生に尽きる、というのが結論でした。

二人目の演者は、京都大学理学部動物生態の高見泰興博士です。高見博士はCOE 研究員として生態研に2年間在籍されていたそうで、その際の研究テーマだった都市環境における生物多様性について講演されました。研究の材料はチョウ類2種で、都市化がそれらの集団の遺伝的多様性と構造に与える影響をAFLP解析によって調べたそうです。講演の前半では、集団遺伝学的なアプローチではどんな手法を用いてどんなことを明らかにできるか、ということ基礎から説明して下さったので、その分野に疎い私にとっては大いに参考になりました。

結果の解析を進めていく過程で出てきた結果は、「都市においても集団内の遺伝的多様性は低い」「関東集団と近畿集団などというように、地域ごとのまとまりに分けることはできない」「距離による遺伝的隔離の効果はない」など、あまり面白くないものが多かったそうです。しかし、季節ごとにデータを分けて解析してみたら、興味深い結果が得られました。都市集団には時期的な変動が存在しており、さらにその変動のパターンがチョウの種ごとで異なっていて、それぞれの生態的特性と対応していることも明らかになりました。この経験から得た教訓として、生物多様性研究におけるマルチスケール(ヒエラルキー)アプローチの重要性を説いていらっしゃいました。この教訓は、これからデータの解析をしようと思っている私にとってタイムリーな助言として胸に残りました。

質疑応答の時間では、吉村先生と高見博士それぞれが数名の教官や院生とやりとりされていて、時間が足りないほど活発な議論が交わされました。質問者の中には地元の養蜂家など、生態研以外から参加された方もいらっしゃいました。生態研セミナーは関心のある方なら誰でも参加できるので、このように普段なかなか交流しない人同士が話し合うよい機会になっていると思いました。

「マツタケとモンシロチョウ」

前期博士課程1年 中島啓裕

今回のセミナーの演者は、吉村文彦先生(国際環境微生物応用研究機構理事長)と高見泰興博士(京都大学理学部動物生態)でした。

吉村先生には、マツタケの置かれた現状と増産の試みについて話していただきました。そのお話を私なりにまとめさせていただくと、1. マツタケには、人間の永続的な管理の下に成り立つ「里山」という環境が不可欠であること、2. 近年の生産量の減少は、1960年以降のエネルギー革命によって、マツタケにとって好適な「里山」

が失われたことにあること、3. 未だに、マツタケの人工栽培は技術的に不可能であり、マツタケの生産量増大は、昔ながらの「里山」を、いかに保全していくかにかかっていること、そして、4. マツタケに好適な環境を維持していくことは、結果的に、水田農耕が普及して以来、人間の生活と密接な関係を有しながら生きてきた、多くの生物の保全にも結果的につながっていくこと、以上4点でした。現在、絶滅が危惧される生物の多くは、(原生状態の自然を必要とするものではなく)人間と深い関係を持つ種であることを考えても、吉村先生のお話には、マツタケという一種の生物の話にとどまらない、より広汎なメッセージがこめられている、と感じました。

一方、高見泰興博士のお話は、都市環境における遺伝的多様性について、AFLPを用いてチョウをモデルケースとして研究された事例の紹介でした。題材とされたモンシロチョウとスジグロシロチョウは、高名なナチュラリスト日浦勇氏が「海を渡る蝶」の中で書かれており、移動分散や食草に対比的な違いがあります。これら2種の蝶の遺伝的多様性の時間的、空間的変動が、都市環境において、どのように異なっているか、というのがお話の中心テーマでした。

紹介された結果は、大変興味深いものでした。都市集団、非都市集団の間では、両種とも空間的な遺伝的多様性に大きな違いが見られなかったものの、季節集団間では、集団の遺伝的組成の変化が認められたのです。さらに、その時間的な変動は、二種間で異なっていて、その変動パターンは、二種の移動に関わる生態的特性を考慮すればうまく説明できるものだったのです。都市という人間環境に対する反応は、個々の生物がもつ生活史特性によって異なってくる、ということは、よく言われることです。しかし、特に「移動」に関わる生活史パラメーターが、都市におけるモンシロチョウ属2種間の遺伝的変動に関わっている、という高見さんのお話は、遺伝的手法から得たデータを、巧みに活用したからこそ得られる知見であり、その解析手法には、学ぶべきところが、多々ありました。

今回、お話頂いたお二方は、題材や研究手法には、一見すると共通点がありません。ただ、お二方とも、人間が大きく改變してきた(している)環境の中で、個々の生物が、どのような影響を被ってきた(いる)のか、そして、それが今後、どうなっていくか、我々が、今、問わなければならない切実な問題意識は、確かに共有されていたと思います。研究者だけでなく、一般の方々も参加される生態研セミナーという場所で、こうした問題意識に貫かれた研究が紹介されることは、非常に意義深いことだと改めて感じました。

同位体生態学からの視点 陀安一郎（助教授）

京大生態研センターでは、設立当初より安定同位体比質量分析計の全国共同利用を行なうとともに「同位体生態学」を推進しているが、現在水域生態学分野は永田教授、奥田助教授ともども同位体生態学が一つのテーマになっている。私のかかわる共同研究は、CREST プロジェクト「各種安定同位体比に基づく流域生態系の健全性・持続可能性指標の構築」（センターニュース No.85 号参照）、連携機関である総合地球環境学研究所のプロジェクト「琵琶湖淀川水系における流域管理モデルの構築」などである。これらは、共に琵琶湖集水域の河川および琵琶湖の研究を中心とするものであるが、これらの成果は別の機会に紹介する予定である。これらの共同研究の中で行なったストロンチウム同位体とイオウ同位体を用いた集水域の研究 (Nakano et al. 2005) から発展して、生態学研究センターが推進する「生元素の同位体」研究に加え、「重い元素の同位体」の情報を入れた生態学を総合地球環境学研究所の中野孝教教授とともに共同研究として行ないたいと考えている。今回は、近ごろの共同研究の成果を2つ紹介する。

琵琶湖における酸素同位体比研究

水域生態系において溶存酸素は好気性生物の生存の根幹にかかわるものであり、その動態の把握は重要である。琵琶湖北湖では、近年深水層における年最低溶存酸素濃度の低下傾向が懸念されているが、溶存酸素動態の詳細は分かっていない。そこで、本研究では溶存酸素安定同位体比を用いて琵琶湖の溶存酸素生成-消失機構の解明を目指した。調査は、琵琶湖北湖近江舞子沖の定点（水深約 70m）で 2003 年 12 月より現在までおおよそ月一回行なっている。溶存酸素同位体比は、大気との交換より供給される酸素（大気酸素同位体比に近い）、光合成により生産される酸素（同位体分別係数がほぼ 1 であり、水の酸素同位体比を反映する）、呼吸により消費される酸素（呼吸で消費される時の同位体効果により、残った溶存酸素同位体比は上昇する）により決定される。琵琶湖における年間の酸素同位体比の変動をみると、初夏から秋にかけての成層期に表水層では光合成により酸素同位体比は低くなったが、深水層での酸素同位体比は時系列に従って上昇した。呼吸による同位体分別係数を用いモデル計算を行うと、表水層での酸素生成/消費の比は 2004 年度では 6 月がもっとも高いと推定された。また、2004 年度では成層期末期の 11 月～12 月に水柱

の酸素濃度は表水層から回復していったが、酸素同位体比の変化からこの時期の酸素回復は光合成によるものが多いことが推測された。溶存酸素濃度のみでは得られない、酸素の由来や消費過程の推定を行なえることが酸素同位体比手法の利点である。

放射性同位体研究

センターの中では水域生態学分野に属しているので表立って活動はしていないが、分子解析分野の役割もあるので水域以外の紹介も行なう。私の元々の専門は土壤生態学である。土壤生態系の面白さは、タイムスケールの異なった物質がコンパクトな空間に凝縮され、それを利用する生物の多様性を生み出しているという点であると私は考えている。もともと炭素・窒素の安定同位体比を用いて土壤動物を研究していたが、近年着目しているのが、放射性炭素 14 を用いた研究である。放射性炭素 14 といえば縄文人の遺跡のような考古学資料に関する年代決定で有名であるが、第 2 次世界大戦以後の米ソ冷戦時における大気核実験により放出された放射性炭素 14 によって生態系が改めて「ラベル」されていることはあまり知られていない。私はこれをたどることによって数年～数十年スケールの時間軸を食物網に入れることができるのではないかと思いついた。実際には 1998 年より始めたが、所属の移動などで中断し、試行的に行なった分を Tayasu et al. (2002) にアイデアとして提出するにとどまった。自動分析化の進んだ炭素・窒素の安定同位体分析と異なり、まだガラス細工による前処理が必要でありデータの量産は現在のところできない。近年、総合地球環境学研究所の学振特別研究員である兵藤不二夫博士らと共同でこの仕事を進めているが、その成果の一部が Hyodo et al. (2006) に発表される。それによると、植物が炭素を固定してから、食材性シロアリでは 12-18 年、土壤食性シロアリでは 7-13 年たった「古い炭素」を食べていることがわかった。一方、蜜など「新しい炭素」を利用しているミツバチでは当年の、またハリナシバチでは 2-4 年たった光合成産物を食べていることがわかった。これは、陸上生態系における炭素循環に具体的な時間軸を与えるとともに、生食連鎖と腐食連鎖の優先度が森林生態系、草原生態系、水域生態系において異なるという古典的なテーマに新たな定量的評価を与えられる可能性があることを示している。これらを元に食物網構造に時間軸を入れる研究を行なってみたいと考えている。

共同利用と共同研究

京大生態研センターでは全国の研究者・学生の皆さんに、質量分析計を用いて分析する共同利用、及び共同で新たな課題に挑む共同研究を推進していきたいと考えていますので、今後ともよろしく申し上げます。

文献

Tayasu, I., Nakamura, T., Oda, K., Hyodo, F., Takematsu, Y. and Abe, T. (2002) Termite ecology in a dry evergreen forest in Thailand in terms of stable- ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) and radio- (^{14}C , ^{137}Cs and ^{210}Pb) isotopes *Ecological*

Research 17: 195-206.

Nakano, T., Tayasu, I., Wada, E., Igeta, A., Hyodo, F. and Miura, Y. (2005) Sulfur and strontium isotope geochemistry of tributary rivers of Lake Biwa: implications for human impact on the decadal change of lake water quality. *Science of the Total Environment* 345: 1-12.

Hyodo, F., Tayasu, I. and Wada, E. (2006) Estimation of the longevity of C in terrestrial detrital food webs using radiocarbon (^{14}C): how old are diets in termites? *Functional Ecology* in press

**生き物と鉱物の切っても切れぬ縁：
土壌の有機物—コロイド鉱物反応から見える生態系機能と生物多様性
和穎朗太 (COE 研究員)**

はじめに：なぜ土か？土とは何か？

センターでは、生物を分子・個体・群集レベルで扱う研究が多くされていますが、私の主な研究対象は「土壌」という、生物と死物の両方を含む系です。つまり土壌の多種多様な生物と、彼らをとりにくく環境であり土壌の主要構成物である死物（岩石・鉱物や植物・微生物遺体からなる有機物）の両方を主役として扱っています。なぜなら、生物、その遺体、そして鉱物が、密接かつ複雑に絡み合って土壌というユニークな系ができており、両方の理解なしには土壌ひいては陸域生態系の機能の把握は難しいと考えるからです。私は、生物地球科学と土壌学の手法・考え方を取り入れた包括的でメカニズム重視の生態系科学を学ぼうと、学部生から博士課程までの10年間、アメリカの3つの大学、異なる教授の下を渡り歩き、昨年4月にセンターにやって参りました。生態学を生物学の一部としてだけでなく、広く生物と環境の相互作用の科学として捉える時、環境の側から切り込むアプローチも有用ではないかと思っています。また生態研センターの目的である「生物多様性と生態系の機能解明と保全理論」という難問に挑むには、異分野の融合が必須であり、生物が主役ではない私の研究アプローチも、何か貢献できるのではないかと考えています。

土壌は、鉱物や有機物といった死物が混ざり合うことで、複雑かつ階層的な団粒構造を作り、土壌動物の捕食に対する微生物の隠れ家や、彼らまた植物の根にとっての適度な温度・湿度・酸化還元環境を提供します。また、浸食や酸性雨などの土壌の物理化学的環境変動に対する著しい緩衝能力を持ちます。こうして土壌は、陸域生態系の生元素循環や安定性に大きく貢献しています。同時に百年～万年単位で起こる土壌の生成には、植物からの有機物の供給、そして従属性微生物や土壌動物による分解活動が必須であり、土壌という系はまさに生き物と環境の相互作用から成り立っています。土壌が生態系機能

にとって大事なことは大変古くから知られていますが、その仕組みについては未知な部分が多く、地球環境変動に対する土壌の応答、また土壌劣化の生物多様性への影響などについて予測することは非常に難しいのが現状です。大学院時代からの私の研究目標は、土壌が生態系を制御するメカニズムを明らかにし、人為的かく乱も含めた環境変動に対する土壌系応答の予測性を上げ、生態系や自然資源管理に役立てることです。

土壌の大半の重量・体積を占めるのは鉱物ですが、一口に鉱物といっても、石英の砂粒から、粘土、火山灰、鉄やアルミの酸化物からできたマイクロ～数十ナノメートルの微細な粒（以降、コロイドと略す）まで、サイズも化学組成も多様です。もう1つの主要構成物である有機物 (Organic matter、以降 OM と略す) は、元となる植物バイオマス自体の有機化学的複雑性、さらに植物遺体(リター)の土壌微生物を介した生化学的分解反応(腐食化)により、さらに多様な化学組成を持ちます。これら OM は、分解の過程で鉱物(とくにコロイド)と接着・吸着反応をおこし、OM の分解は抑制されます。それは、微生物やかかれらの作る体外酵素が OM にアクセスするのをコロイドが物理的にブロックしたり、化学的吸着することで OM の安定性が増すからです。生態系レベルで見ると、微生物による生化学分解と OM—コロイド反応による分解抑制のバランスによって土壌 OM 量はほぼ一定に保たれ、生態系機能の維持を担っています。また OM—コロイド反応によって、土壌の微視的構造(空間的配置、空隙サイズ、表面化学組成)が決まるので、コロイドと OM の接着・吸着様式の異なる土壌では、微生物の群集構造や活動量も異なると考えられます。よって、私は「OM—コロイド反応は、土壌の物理・生化学的性質を制御することで、微生物群集の活動や多様性、さらには生態系の生元素循環を規定するだろう」と考えています。

研究背景

この考えを検証するにあたり、ボルネオ島キナバル山は理想的なフィールドです。コロイド鉱物の生成・化学組成は、一般に母岩と気候条件に支配されますが、この山では地球化学的に対照的な酸性堆積岩と超塩基性火成岩（蛇紋岩）が、異なる標高（つまり気候条件下）で見られるからです。この生物多様性の非常に高い熱帯林生態系において、標高や母岩が異なればコロイドのサイズや化学組成も異なるので、OM-コロイド反応、微生物による生元素循環プロセス、また微生物群集構造も予測的に変化すると考えました。

土壌中にある多様な OM、鉱物、そして OM-コロイド物質を、生態学的に意味を持つ画分にどう分離できるか、昔から土壌学者を悩ませてきました。OM に比べ鉱物の密度は倍以上も重いので、分解が進み土壌中に存在する時間が長いほど、OM は鉱物と接着し密度を重くします。この事実を利用した密度分画法は、今年 5 月センターに招聘客員教授として来日する Phillip Sollins らの

先駆的研究から、土壌の生態系機能の理解に有効だということが近年分かってきました。分離できる画分は、まず鉱物のほとんど付いてない比較的新しく易分解性のリター、つまり低密度画分 (f-LF)、鉱物にとり囲まれた古いあるいは難分解性のリター (m-LF)、そして鉱物とより密着した微生物分解の進んだ OM (腐植) つまり高密度画分 (HF) の 3 つです。OM-コロイド物質と一口にいても、リターにコロイド鉱物がきな粉のように接着した m-LF (図 1 a) から、微生物分解産物である腐植とコロイドのマイクロ・ナノ領域での吸着・接着 (図 1b) まで様々です。後者は分解に対する安定性が高いため HF に集積すると考えられます。土壌の炭素や栄養塩循環を予測する際、分解速度の違う複数の OM プールを「仮定」して数学的モデルを組む手法が多用されていますが、私は OM-コロイド反応という分解制御のメカニズムを取り入れた概念モデル (図 2) を基に研究を進めています。数学的モデルと異なり、分解度の異なる OM プール (密度画分) を分離して調べられることから、メカニズムを反映にした予測性の高いモデル構築が期待できます。

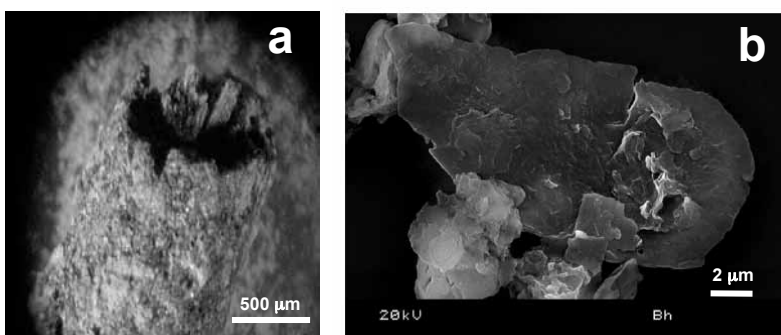
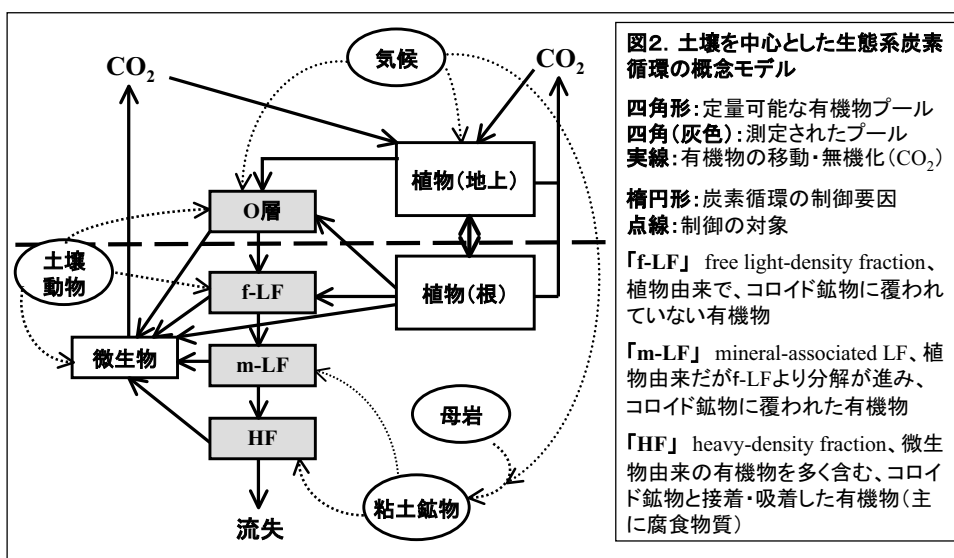


図 1
OM-コロイド物質の例
a: 分解途中のリターとそれを覆コロイド鉱物 (分離された m-LF 画分を光学顕微鏡で)。b: ミクロサイズのコロイド鉱物 (層状粘土) と表面をパッチ上に覆う腐食タイプの OM。腐植 OM は小さすぎてこの写真では見えない。中央下部の小さい粘土が重なり凸凹を作っている箇所に、ナノスケールの鉄酸化物や OM はより多く集積していた。(SEM 写真 from Dr. Karin Eusterhues)



標高と母岩が土壤中の OM コロイド物質の形態に及ぼす影響

よって、まず私は、キナバル山の3標高、2母岩からできた合計6つの森林土壌 (n = 5) を上記のように分画し、気候と母岩条件が土壌 OM コロイド物質の形態や量に及ぼす影響を調べました。標高2700mの冷涼な高地帯(年平均気温13℃)では、微生物活動が遅いため、土壌中のOM濃度は高く(20-30%)、f-LFとm-LFが全OMの約半分を占め、易分解性のリターが多く残存することが分かりました(図3)。また、風化も遅いことから、土壌鉱物は粒子の大きい層状ケイ酸型が優占しており、1g当たりの鉱物表面積は22-24m²でした。この鉱物組成と表面積から、土壌鉱物によるOM吸着能力が低いことが分ります。よって高地帯の土壌では、LFだけでなくOMコロイド物質を多く含むHFにおいても、その大半OMは微生物によって分解可能な形態であることが示されました。一方、温暖な低標高(700m、23℃)では、分解が早いことから、土壌OMは低濃度(4-6%)でした。ここでは強い風化によりケイ酸が溶脱し、アルミ・鉄酸化物を多く含むナノメートル領域のコロイド鉱物が優占していました。鉱物表面積は堆積岩土壌において31m²g⁻¹で、火星のように赤い鉄酸化物を大量に含む蛇紋岩土壌では、なんと100m²g⁻¹もありました。これは数十ナノメートルサイズの鉄酸化物の粒の存在を意味します。このため、低標高では土壌鉱物のOM吸着能力は高く、全OMの9割以上が鉱物と強く接着した形態でHFに存在していました(図3)。電子顕微鏡でも見えないサイズでのOMコロイド接着様式をどうやって定量したかという点、有機物を取り除く前と後の土壌試料を使い、BETガス吸着法から表面積また吸着熱量的変化を見るという手法を使いました(Wagai et al., submitted; Mayer et al., 2004を参照)。まとめると、高標高土壌には多量かつ易分解性のOMが集積しており微生物による分解活動は温度によって制限されていること、一方、低標高では土壌のほとんどのOMは鉱物に強く吸着・接着されており、微生物のエネルギー源は、まばらに流入するリター由来のOMであることが示唆されます。

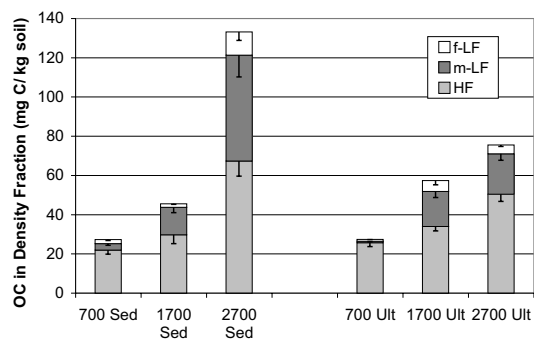


図3 キナバル山、標高700-2700mの堆積岩(Sed)と蛇紋岩(Ult)土壌における密度分画中の有機炭素濃度(n=5, error bar: standard error)。

微生物活動とコロイド OM 形態の関係

次に、微生物による分解プロセスが標高・母岩の異なる土壌でどのように変化するか調べました。密度分画を調べた同じ土壌サンプルの一部を用い、室温で1ヶ月間培養実験を行い、従属性微生物の呼吸速度つまり定温・定湿度下におけるOM分解速度を測定しました。予測通り、コロイド鉱物の吸着能力を上回るOM量がある中～高標高土壌における微生物呼吸速度は、土壌中の全炭素量と強い正の相関がありました(図4)。各生態系においてユニークな相関を示していることから、微生物の分解活動は、標高(気候)だけでなく母岩の影響を受けていることが分ります。注目すべきは、低地の2サイトにおける全炭素量との相関性の無さです。さらに、これらの土壌における微生物呼吸速度は、3つの画分の中で、比較的新しいリターを示すf-LF画分中の炭素量とのみ、ある程度の正の相関がありました(r²=0.55-0.64, n=5)。これは、吸着能力の高いコロイド鉱物が多い700mの土壌では、大半のOMはコロイド鉱物によって守られており、少量だが、コロイドにまだ覆われていないf-LFが重要な微生物活動のエネルギー源になるという仮説を支持します。この結果は、サンプル数の少なさから統計的信頼度は弱いものの、ヘテロ性の高い野外の土壌において、OMコロイド物質の形態と微生物活動のリンクを示す、おそらく世界で初めての研究例です。

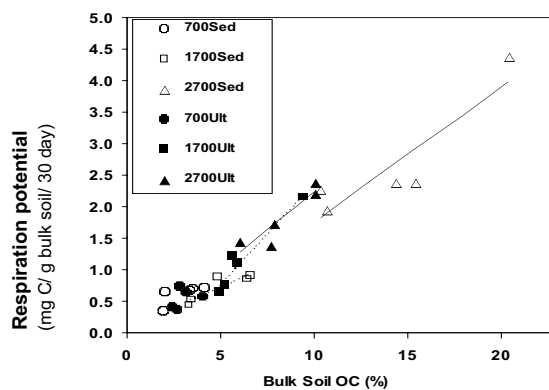


図4 キナバル山の各サイトの土壌を用いた培養実験による微生物呼吸量と土壌炭素量の関係

分解が進むにつれ、炭素(C)に富んだリター(C:N比=50-100)の一部は微生物分解によってCO₂として消失し、同時にリターを食べる微生物群集が増殖・枯死を繰り返すことにより、残存するOMのC:N比は微生物バイオマスのそれ(5-7)に近づく傾向があります。つまり、土壌OMのC:N比は微生物による分解度の指標となります。どのサイトにおいてもC:N比はf-LFで高く(26-35)、HFで低い(11-17)ことが分り(図5)、概念モデル(図2)を支持しました。一般にm-LFとf-LFは近いと報告されていますが、キナバル山の中標高ではm-LFは43-57という前例のない高い値を示しました。二つの

母岩両方でこの傾向が見られたことから、気候条件によって C:N 比の高い OM が、m-LF 画分に集積したことが示唆されます。これは、モデルの m-LF に合わない結果です。前 COE 研究員の里村多香美によって、他のどのサイトよりも中標高では、土壌中のアーバスキュラー菌根菌の胞子がよりも高かったことが報告されています。胞子を包む頑丈な膜は脂質を多く含んでおり、よって C:N 比が非常に高いので、胞子がコロイド鉱物に覆われて (m-LF として) 集積していたと推測されます。北山らの研究により、キナバル山の標高傾度に沿って樹木や土壌動物群集の構造が変わることが示されています。なぜ中標高のあまり寒くもなく暑くもない気候条件下 (年平均気温 18°C) においてこのタイプの菌根菌 (の胞子) が多いのか、また m-LF という土壌 OM 画分の分解系における役割が異なるのかは、今後の研究課題です。

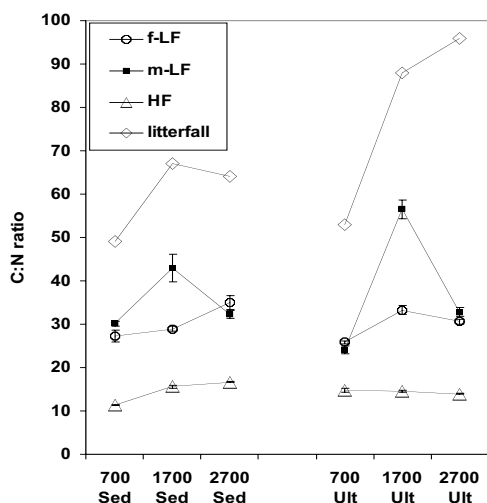


図5 キナバル山、各調査地における異なる有機物画分中の C:N 比 (n=5, error bar: standard error)。Litterfall データは Kitayama & Aiba (2002) から。

培養実験によって各サイトの土壌において微生物に利用可能な OM 量を調べましたが、呼吸量を土壌炭素量当たり計算しなおすと (つまり図 4 の各点での「傾き」、微生物の分解効率についての情報が得られます。微生物分解効率 ($\text{mg CO}_2 \text{ g C}^{-1}$) を調べると、土壌中の全 OM 中 C:N 比に対して、低標高と中標高土壌で対照的な傾向が見られました (図 6)。中標高の母岩の異なる 3 つのサイト間には、強い正の相関がありそうです。これには以下の 2 つの可能性が考えられます。(A) 窒素制限仮説: 微生物群集は炭素ではなく窒素制限を受けており、高い C:N 比の OM を基質とする微生物群集は、一定量の N を摂取するために (土壌中の N のほとんどは有機態) より多くの C を分解 (消費) しなければならない。(B) リターの質仮説: 高い C:N 比の土壌は、全 OM 中のリターが占める割合が高く、それだけ易分解性 OM が多い (質がよい) ゆえ、単位 C 重量当たり維持できる微生物バイオマ

スも高く、呼吸量も高い。前述の里村の研究から、この三サイト間における微生物バイオマスにあまり差が無いことが分かったので、(B) の可能性は低く、よって (A) N 制限仮説がより妥当な説明だと思われます。この中標高帯の 3 つの生態系では、母岩・風化速度の違いから、森林の一次生産は利用可能な土壌中のリン濃度に制限されていることが分っていますが (Kitayama et al., 2004)、分解系においては N 制限が (も) 効いている可能性がでてきました。土壌 N 量が森林生産力を決めているアメリカ西海岸オレゴン・ワシントン州の温帯林においても図 6 と同様の正の相関が見つかっています (和穎・Sollins 2002)。よって温帯林生態系でなく熱帯林でも、冷涼な条件下であれば、土壌微生物は N 制限を受けることが示唆されます。

一方、低標高では弱いながら負の相関があるように見えます (図 6)。微生物バイオマスの値に近い土壌 OM の低い C:N 比は、土壌中で長く分解作用を受け、コロイド鉱物とより強く接着・吸着した OM と考えられます。その場合の OM は難分解性なので、分解効率は悪く、単位炭素重量当たりより多くの炭素が、バイオマスには同化されず、エネルギーを得るための燃焼にまわると考えられます。相関関係が弱いことから憶測の段階ですが、少なくとも言えることは、コロイド鉱物による OM の保護作用の強い低標高土壌においては、中標高で見られた N 制限とは別の要因が微生物活動量を規定しているということです。

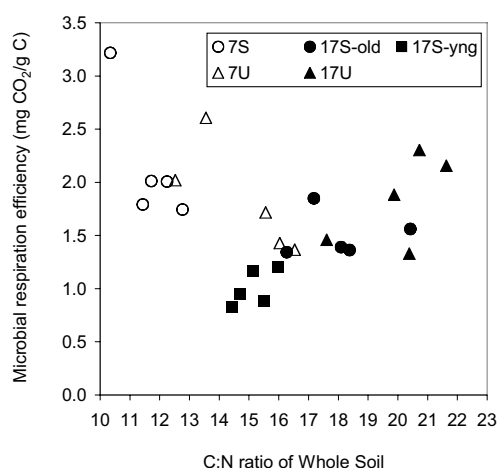


図6 キナバル山、標高 700m と 1700m の堆積岩 (S) と蛇紋岩 (U) 土壌における全土壌中の C:N 比と微生物分解効率の関係。17S-old は図 2-3 の 17S と同じサイト。17S-yng は堆積岩を母岩とするが、山から崩れてきた土砂の堆積がみられ比較的新しい土壌のサイト。2700m では相関関係は見られなかった。

微生物群集構造と OM コロイド物質の関係

最後に、まだ解析途中ですが、リン脂質脂肪酸 (PLFA) バイオマーカーを用いた微生物群集構造解析の結果の一部を紹介します。これは昨年春、客員教授として2ヶ月間センターに来た Teri Balsler と始めた共同研究です。標高傾度と母岩に沿って、上記のとおり OM コロイド物質の形態や CO₂ 生産から見える従属性微生物群集の活動量に大きな違いがあるので、そこに棲む微生物群集の組成も違うことが予想されます。ここでの技術的な難問は、いかに OM コロイド物質などの表面やマイクロサイズの空隙に棲む微生物を剥がし取るかです。アミノ基を多く含む DNA や RNA は特にコロイド鉱物表面へ強く吸着するので、他の系では威力を発揮している分子生物学的手法による微生物の多様性の評価も、コロイド鉱物の多い土壌系では問題が多いようです。つまり、だいぶ昔に死んだ微生物の核酸もコロイド吸着の保護作用により土壌中に残存する、また現在生きている微生物の核酸の一部（大部分？）はコロイドに吸着し分離できないという問題です。一方、PLFA 手法はあくまでマーカーではあるものの、脂肪酸のコロイドへの吸着は比較的弱いので分離しやすい、PLFA 自体の分解が早い過去微生物マーカーとの混同が避けられるという利点があります。

易分解性 OM が豊富にある高地に比べて低地土壌では、真菌よりも細菌由来の PLFA が多く、また細菌の中でもグラム陰性より陽性型が多い傾向が見られました。各標高・母岩条件下においては、土壌深度が増すにつれて、この細菌：真菌そしてグラム陽性型：陰性型の比率は徐々に上がることが示めされました。この結果は、分解の早い温暖な気候や土壌の深層では、微生物のエネルギー源である OM が少なくコロイド鉱物の卓越する厳しい環境であるため、多様な戦略を持つ細菌類、その中でも厚い細胞壁を持ち環境変動への耐性が高く、コロイド鉱物表面にも接着しやすいとされるグラム陽性細菌がより適応的であると解釈されます。今後、土壌 OM の密度分画法と PLFA 分析を組み合わせることで、微生物群集構造と OM コロイド形態の因果関係を探り、土壌系における微生物機能グループの多様性と生態系機能の役割解明を目指します。

おわりに：OM コロイド物質で結ばれる陸・川・海の生元素循環

えてして自分の狭い研究に没頭しがちな私ですが、最後にやや巨視的（大風呂敷）な話をしたいと思います。前号で、同じ COE 研究員、横川太一の海洋での微生物群集についての研究が紹介されましたが、海での微生物による生元素循環にもコロイド鉱物は関係しています。コロイド鉱物は、大きな暴風のたびに1-2万キロも離れた砂漠から粉塵として海まで運ばれ、その鉱物中の鉄が、

鉄欠乏をしているプランクトンを活性化させ、外洋生態系の生元素循環を変化させます。同じようにユーラシアやアフリカ大陸の大砂漠から飛んでくるコロイド鉱物に含まれるリンによって、ハワイやアマゾンの風化の著しく進んだ母岩上に発達した熱帯林生態系の生産性は維持されていることが分かってきました。また河川の生態系においても、土壌由来の OM コロイド物質の流入が生元素循環に影響を与えます。PhD 時代に、ミシシッピ川の水中や水底の OM コロイド物質を調べたところ、下流域から沿岸域にかけて OM コロイド物質の中の鉄酸化物によって保護されていた OM の量は徐々に減少していました。このことは、土壌の酸化条件から河川の還元条件への変化により酸化鉄が溶解し、同時に鉄に保護されていた OM が微生物に利用可能になったことを意味します。流入した OM コロイド物質には当然土壌の微生物群集もへばり付いているはずであり、陸と水域の繋がりについては重要な研究課題が多く残されていると思われます。

さらに時間軸に沿ってマクロな側面を考えると、OM コロイド反応は、最初の生命誕生のメカニズムから、激変した地球史における環境と微生物の共進化、そして現在の生態系の機能にまで関係していると考えられます。このように「生き物とコロイド鉱物の切っても切れぬ縁」は土壌という限られた時空間での現象にとどまりません。無論、OM コロイド物質から見えてくることは限られます。今後も、他分野の研究者と協力しながら、OM コロイド反応という側面から生物多様性と生態系の機能について研究を続けてゆきたいと思います。

Kitayama, K, Aiba, S, Takyu, M, Majalap-Lee, N, & Wagai, R. (2004) Soil phosphorus fractionation and phosphorus-use efficiency of a Bornean tropical montane rain forest during soil ageing with podzolization. *Ecosystems* 7:259-274.

Mayer, L.M., Schick, L.L., Hardy, K, Wagai, R, and McCarthy, J. F. (2004) Organic matter content of small mesopores in sediments and soils. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 68: 3863-3872.

Wagai, R., Mayer, L.M., and Kitayama, K. Climate and parent material controls on soil surface-organic matter relationships in undisturbed forest soils. (submitted to *European Journal of Soil Science*)

和穎朗太・Phillip Sollins (2002) 森林土壌の炭素動態における土壌中水溶性有機炭素の役割：微生物による二酸化炭素生産との関係 *日本生態学会誌* 52:111-117

植物—捕食者間化学情報伝達の進化：生態的コストは Cry-Wolf の侵入を防げるか？

小林 豊（学振特別研究員）

1. 序論

植物は化学物質を用いて、他の生物と情報を交換しています。特に、植物が植食性の節足動物等に食害を受けると、揮発性の誘引物質を空气中に放散して、植食者の天敵である、捕食者や捕食寄生者を呼び寄せることが知られています (Takabayashi and Dicke 1996; Dicket and Vet, 1999; Sabelis et al., 1999; 2002)。このような化学相互作用は、植物と捕食者が、お互いの適応度を高めるために共進化によって獲得した、一種の信号システムであると考えられます。本稿では、このような植物—捕食者間の信号の進化に関して、筆者が最近、M. Sabelis 教授と共同で行っている理論的研究について紹介させていただきます。

さて、上述のような信号システムが進化的に安定になるためには、ある一つの条件が必要です。それは、信号(揮発性物質)の発信に何らかのコストが掛かるということです。さもないと、食害を受けていないのに信号を発信して、捕食者を誘引する、嘘つき植物が集団に侵入してしまいます。なぜならば、嘘の信号を出すことによって、食害以前に捕食者を誘引することができるため、嘘つき個体は、嘘つきでない個体より食害の危険が小さく、適応度が高くなるからです。このような仮想的な嘘つき植物は、童話の狼少年に因んで、“Cry-Wolf” と呼ばれています。一旦 Cry-Wolf が植物集団内で広がり始めると、信号の信頼性が下がっていくため、捕食者の側も信号を利用するのを止めてしまいます。そうすると、もはや信号システムは機能しません。よって、信号のコストは、Cry-Wolf の侵入を食い止めるために、無くてはならないものです。

信号のコストとして第一に考えられるのは、信号の化学物質を生産、放出するための生理的なコストです。信号物質は二次代謝産物であると言われていたのですが、二次代謝産物の利用に生理的なコストが掛かるのかどうかという問題は、それ自体、植物生理学的に重要な問題です。しかしながら、「何を計ればコストを計ったことになるのか」という問題がそもそも解決されていないこともあって、これまで生理学的コストを測定する研究の成果は、あまり芳しくない実情にあります。例えば、Dicke and Sabelis (1989) は、信号物質に掛かるコストは、必要な ATP の量に換算すれば、葉などの植物体を構築するために必要なコストに比べ、たとえ存在したとしても、ほとんど無視できるくらいであると論じています。

信号のコストの第二の候補は、最近注目を集め始めてきた、「生態的コスト」というものです。生態的コストという術語は、広い意味を持ちますが、信号システムに

限って言うと、信号を出すことで、植物の敵である植食者を誘引してしまうという効果を表します。信号は、植食者の視点から見ても、資源の位置を示す重要な情報を提供するため、捕食者だけでなく、植食者が信号を利用するということが起こってしまう場合が考えられるのです。もしこのような事が実際に起こっているならば、信号には、食害の危険を大きくするというコストがあることとなります。それでは、実際には、植食者は信号にどのような反応をしているのでしょうか。実は、植食者は、信号に誘引される場合も、信号を忌避する場合もあることが知られています。この事実は、生態的コストは、信号システムを安定化させるコストとしては、一般に適用できるものではないということを表しているのでしょうか。しかしながら、後に明らかになるように、この考え方は間違っているかもしれないのです。

本研究は、生理的コストに代わって、生態的コストが果たして信号の進化的安定性に寄与できるのかどうか、進化の数値モデルを適用することで、理論的な考察を行うおうというものです。生態的コストがもつ性質で生理的コストと最も異なるものは、それが生物との相互作用で生まれるということです。故に、生態的コストは、それを生み出している生物、すなわち植食者、の進化に伴って、それ自体進化していくのです。この効果のため、数値モデルは、直感では予想できない興味深い結果を生みます。以下、数値モデルの仮定を簡単に述べ、途中の計算は省略し、結果を紹介します。

2. 数値モデル

2.1. 植物の進化

数値モデルでは、植物と、植食者の共進化を考えますが、まず植物側の進化を考え、次に植食者側の進化を考え、最後に、それらの結果を合わせることで共進化を考察します。ここでは、植物側の進化を考えます。簡単のため、単為生殖の単数体集団を想定します。それぞれの植物は、食害に関して、「非食害」あるいは「食害」の2状態のどちらかにあるとします。これらの2状態をそれぞれ数字の0と1で表します。また、同様に、信号の状態について、「信号を出していない」と、「信号を出している」の2状態のどちらかにあるとし、これらの2状態を0と1で表します。これらの状態の組み合わせを考えると、植物の状態には、計 $2 \times 2 = 4$ 状態の可能性があることが分かります。この4状態を二桁の二進数(右側の桁の数は食害状態、左側の桁の数は信号の状態を与える)で表しましょう。すなわち、00、01、10、11 は、それぞれ、「信号なし!食害なし」、「信号なし!食害あり」、

「信号あり;食害なし」、「信号あり;食害あり」を表します。植物の状態は、これらの4状態の間を、図1に示した遷移図に基づいて推移するとします。図1において、 h と H は植物が単位時間あたりに食害を受ける確率を表します。前者は、信号を出していないとき、後者は信号を出しているときの食害確率を与えます。これらの2確率にわざわざ違う記号を用いるのは、信号を出すと植食者を誘引してしまい、食害確率が高くなる効果を考慮するためです。 r と R は、食害を受けている個体が、植食者の天敵による訪問を受け、植食者を駆除し、食害なしの状態に移る確率です。 $R > r$ を仮定しますが、これは、信号を出すことによって、天敵をよりよく誘引できることを表します。 λ は食害を受けた個体が信号を出し始める確率です。言い換えれば、これは、食害を受けてから、信号を出すまでに、平均 $1/\lambda$ の時間遅れがあることを意味します。実際にこのような時間遅れがあることは実験から知られています。同様に、食害が無くなった植物が信号を止めるまでに、平均 $1/\mu$ だけの時間遅れがあることが図から分かります。

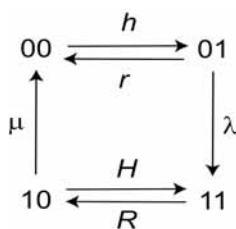


図1 植物の状態遷移図。二桁の二進数で表された4個の数字は、異なる植物の状態を表している。各矢印は4状態間の推移を、変数は対応する推移確率を表している。

さて、ここで、以下のような3種類の戦略を考えます。(1)Non-Signaling (NS)、(2)Cry-Wolf (CW)、(3)Honest-Signaling (HS)。NSは、食害状態に関わらず、信号を出しません。これは、図1でいうと、 $\lambda = 0$ に対応します。逆にCWは、食害状態に関わらず、常に信号を出し、これは $\mu = 0$ に対応します。HSは、食害を受けると信号を出し、食害がなくなると信号を止めます。これは $\lambda, \mu > 0$ に対応します。さて、それぞれの戦略の適応度を、「食害を受けていない確率」、つまり、状態00と状態10にある確率の和であるとします。この確率を戦略間で比較することで、どの戦略がどのような条件において集団中で頻度を増すのかを調べることができます。パラメータの値が一般の場合では結果はやや複雑になってしまいますが、 μ の値が無限大のとき、すなわち、信号を止めるときに時間遅れを伴わない場合には、簡明な結果が得られるので、この場合を紹介します。まず、NSは必ず淘汰され、集団から消失します。CWとHSの力関係は、パラメータに依存します。ここで、以下の議論のため、「信号効率(e)」と「生態的成本(E)」を以下のように定義します。 $e = (R + \lambda)/(r + \lambda)$ 、 $E = H/h$ 。解析から、

信号効率が生態的成本より大きいとき ($e > E$)、CWが勝ち、逆に、生態的成本が信号効率より大きいとき ($e < E$)、HSが勝ち、集団中に固定することが分かりました。この結果は、序論で、「生態的成本の存在が、HSを安定化し、CWの侵入を防ぐために重要である」と述べたことを、より厳密に数学的に言い換えたものになっていることに注意してください。

2.2. 植食者の進化

さて、ここでは、さらに、上述のモデルに加えて、さらに植食者の進化を考慮します。具体的には、 H および h が、植食者の形質であり、植食者の適応度を増加させるように進化するパラメータであるとします。しかしながら、 H および h は、互いに独立なパラメータではなく、一方を増やすと、もう一方が小さくなるトレードオフの関係にあるとします。この仮定は、植食者が信号を優先的に探索するならば、信号を出していない植物を訪れる確率が減少する、また、その逆も成り立つことを意味します。さて、この場合、 H および h はどのように進化すると予想されるでしょうか。すぐに思いつくのは、植物集団中に信号を出している個体が多いときは、 H が増加するように、また逆に、信号を出している個体が少ないときは、 H が減少するように進化するということでしょう。CWは常に信号を出す一方で、HSは食害されていないときには信号を出しません。よって、CWが多いときには、 H が増加するように、HSが多いときには、 H が減少するように進化すると考えられます。図2は実際の計算結果を示しています。図2において、横軸は H の値を、縦軸は、集団中でのHSの頻度です。植食者にとって最適な H の値は、図中の右下がりの曲線L1で示されています。図から分かるように、HSの頻度が小さい(CWの頻度が大きい)ときには、 H の値は大きくなるのが分かります(図の右下の部分)。また逆に、HSの頻度が大きいときには、 H の値は小さくなります(図の左上の部分)。この結果は、上で予想された通りであることに注意してください。

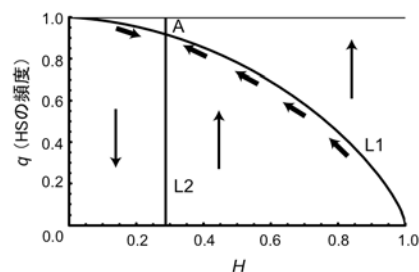


図2 植物と植食者の共進化。曲線L1は、与えられたHS戦略の頻度(縦軸の値)に対する、植食者にとって進化的に安定な H (横軸)の値を表している。垂直線L2は、HSの頻度が増加する領域(L2の右側)と、減少する領域(L2の左側)を分けている。植食者の進化が植物のそれよりも非常に速いときは、進化は点Aで落ち着く。

2.3. 共進化

図2は、さらに、植物側の進化に関する情報も含んでいます。節2.1で、 $E > e$ のとき、HSの頻度が増加し、 $E < e$ のとき、HSの頻度は減少すると述べました。図2の垂直線L2は実は $E = e$ の境界を表しています。すなわち、L2よりも右側では、 $E > e$ 、左側では、 $E < e$ が成り立っています。よって、L2の右側でHSは増加し、左側でHSは減少することになります。垂直の矢印はこの事実を表しています。さて、植食者と植物がともに進化する場合、その結果どのようなことが起こるのでしょうか。実は結果は、植物と植食者の相対的な進化速度に依存するのですが、ある場合には、非常に簡単な結果が得られます。それは、植食者の進化速度が、植物に比べて非常に速い場合です。植食者の世代時間は植物のそれと比較するとずっと短いことが多いので、この仮定は現実的であると言えます。この場合、植食者の戦略は常に最適な状態に維持されていると考えられます。図2では、HSの頻度(縦軸の値)に関わらず、常に H の値はL1の上にあることとなります。しかし、同時に、植物側の進化は、L2の右側ではHSの頻度を増加させる方向に、L2の左側ではその逆に働きます。結果として、進化は、L1とL2の交点である、点Aで落ち着くこととなります。L1にそった太い矢印は、この事実を表しています。

さて、この共進化の結果である、点Aはどのような性質をもっているのでしょうか。パラメータの値を変化させると、点Aは動きますが、その際、HSの頻度 q と、生態的コスト E の間にある関係を保ちつつ動きます。その関係を表したのが、図3です。図3の横軸は生態的コストの逆数($1/E$)を、縦軸は、図2と同じくHSの頻度です。曲線は、パラメータが変化したときに $1/E$ と q の間に成り立つ関係を表しています。この図から分かることは、生態的コストが小さいときほど、HSの頻度が大きくなるということです。この結果は、一見したところ、直感に反するよう思えます。なぜかという、HSを安定化するためには生態的コストが必要な、生態的コストが大きいほど、HSの頻度もまた大きくなるように思われるからです。しかし、図3は、生態的コストが進化する場合には、このような直感はもはや当てにならないことを示しています。そして、「生物間相互作用に応じて進化する」ということが、生態的コストと、生理的コストの最大の違いなのです。図3が示す結果は、さらに興味深い解釈が可能です。つまり、信号のシステムが機能している集団、すなわち、HSの頻度が大きな集団では、生態的コストは、検出されにくい、ということです。このことは、生態的コストが検出されなかったからといって、生態的コストが重要でないという結論を下すことはできないことを示しています。むしろ、生態的コストが重要ならば、生態的コストは検出されないのです。

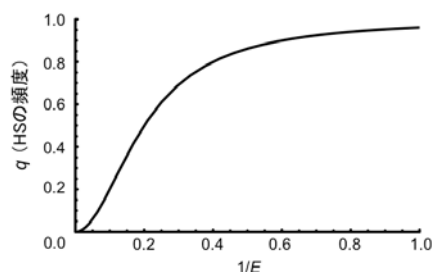


図3 共進化の結果、生態的コストとHS戦略の頻度の間にも生まれる関係。縦軸はHS戦略の頻度、横軸は生態的コストの逆数。

3. 結論と考察

上に述べたように、共進化の数値モデルは、「生態的コストが重要ならば、それは検出できないかもしれない」という奇妙な予測を導きました。このような自身の検証可能性を限定してしまうようなものが科学理論と呼べるのかどうか疑問が残るところです。しかしながら、比べようもないほど偉大な科学の領域にも、自身の検証可能性を限定する理論は溢れているので (Atkins, 2003)、生態学の片隅でほんの少し論理の悪戯があっても、さして問題は無いはず。むしろ、この数値モデルは、ある論理を検証する際には、極めて注意深くならなくてはならない場合がある、という警告になり得ます。

上に紹介した数値モデルでは、単純化のため、さまざまな制約を設けています。たとえば、ここでは、植食者の天敵の進化を考慮に入れませんでした。植物者の進化を考慮しただけで、数値モデルは直感的予測を裏切ってしまったのですから、天敵の進化まで考えると、さらに意外な結果を生む可能性もあります。また、植食者の進化速度は植物の進化速度よりも非常に速いという仮定を置きました。この仮定が成り立たない場合には、進化は平衡状態に到達せず、いつまでもグルグルと回る周期的な進化が起こる可能性があります。詳細な解析を行っていないので、詳しいことはまだ分かっていません。また、信号の停止が時間遅れを伴わないとしましたが、時間遅れの可能性を含めると、NS戦略が進化する場合が生じ、数値モデルはさらに複雑になります。

このように、まだまだ解決しなければならない問題が多く、本研究は途上どころか、始まったばかりだと言えます。生物間相互作用と共進化の問題は、真正面から捉えようと、極めて複雑な考察を要求するようです。

引用文献

- Atkins, P. 2003. *Galileo's Finger*. Oxford University Press. (邦訳: ガリレオの指、早川書房)
- Dicke, M. and Sabelis, M. W. 1989. In: Lambers, H. et al. (Eds.), *Causes and Consequences of Variation in Growth Rate*

