

平成21年6月20日現在

研究種目：基盤研究（C）

研究期間：2007～2008

課題番号：19570026

研究課題名（和文） 捕食回避形質の進化的喪失と再獲得の進化発生学的研究

研究課題名（英文） Developmental processes of evolutionary gain and loss of anti-predatory traits

研究代表者

長谷川 雅美 (HASEGAWA MASAMI)

東邦大学・理学部・教授

研究者番号：40250162

研究成果の概要：

自然選択圧の変化に対応した適応形質の進化的喪失と再獲得の歴史が当該形質の発生過程に刻印されているとの作業仮説を立て、伊豆諸島と伊豆半島に固有なオカダトカゲの色彩パタンの進化をシマヘビの捕食を回避する形質として比較研究した。その結果、オカダトカゲの不明瞭なストライプと不鮮明な尾部の青色パタンはまずシマヘビのいない状態で先に進化し、シマヘビが伊豆諸島に後から侵入して、色彩パタンの明瞭化が進化したことがわかった。

交付額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2007年度	1,000,000	300,000	1,300,000
2008年度	200,000	60,000	260,000
年度			
年度			
年度			
総計	1,200,000	360,000	1,560,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：生態・環境

キーワード：島嶼、捕食者、進化、色彩パタン

## 1. 研究開始当初の背景

生物群集は構成種の欠落や新たな移入種との関係調整によって具体的にはどんな反応を示すのか。反応の仕方や規模にはどんなパタンがあるのだろうか、あるとすればどんな仕組みで起きているのだろうか。この一見基本的に見える問題は、生態学の中でも未だに最も困難な課題の一つである。

申請者は、この課題に対して、島嶼生態系構成種の形態・行動・生活史特性にみられる種内地理的変異に注目してその進化を研究

するアプローチと、外来種が島嶼生態系を変容させていく課程を長期的に追跡するアプローチから研究を進めてきた。上位捕食者の欠如する島では、被食者（トカゲ類）が捕食者（ヘビ類）を回避する行動を失い、ゆっくりとした性成熟、繁殖率の低下などを示し、捕食者相の違いに対応した種内変異を進化させたことを明らかにした。さらに、ヘビのいない島では島外から持ち込まれた上位捕食者（イタチ類）によって、トカゲ個体群が一気に崩壊しその影響が食物網を通じて広

がったが、もともとヘビと共存していた島ではそのような崩壊は起きていなかったことを明らかにした。

これは進化的アプローチと生態学アプローチによって、生態系への種の導入や欠落の影響を評価することに成功した希有な事例である。しかし、近年になって、生態学的時間スケールでの環境影響評価においても、進化的アプローチの有効性と必要性が認識され始め、種の導入や欠落が生態系に及ぼす影響を、進化という観点から統一的に扱うべきであるとの認識に至った。

被食者に対する上位捕食者の影響は、海洋島と陸橋島では異なると予想された。海洋島では、上位捕食者が加わるまでは、下位の被食者は捕食圧から解放された状態にあり、上位捕食者の定着によって被食者は順次捕食回避行動や生活史特性を進化させることになる。一方、陸橋島では平衡種数へ向かう生物相の崩壊にともなって、上位の捕食者が順次絶滅し、下位の被食者は徐々に捕食圧から解放される。

海洋島と陸橋島の生物相がそれぞれの平衡種数に向かう過程と同様に、構成種の行動や生活史特性もある平衡状態に収斂し、似た表現形を示すはずであるが、捕食者の絶滅で意味を持たなくなった行動特性が集団中から失われていく過程と、新たな捕食者の出現で急速に新しい形態・行動特性が選択されていく過程が、同じとは限らない。生物の形質・行動や生活史の進化研究においても、選択圧としての生物相の表面的な違いだけでなく、生物相の形成と崩壊という歴史的視点を導入しなければならないと考えるに至った。

## 2. 研究の目的

選択圧の変化に対応した適応形質の進化的喪失と再獲得の歴史が発生過程に刻印されているとの作業仮説を立て、伊豆諸島と伊豆半島に固有なオカダトカゲの色彩パタンの進化をシマヘビに代表される捕食者への適応形質としてその進化過程を検証する。

そのため、捕食者シマヘビと被食者オカダトカゲの分子系統樹を比較することによって、オカダトカゲの色彩パターンが、シマヘビの捕食圧が加わって進化したのか（色彩パタンの明瞭化）、減少して進化したのか（色彩

パタンの不明瞭化）を判断する。それによって、選択圧の変化に対応した適応形質の進化的喪失と再獲得の歴史を検証する。

## 3. 研究の方法

### 1) 色彩パターン形成の胚発生解析

幼体時と成体時の色彩パターンを形成する色素胞の組織学的解析、胚発生段階における色彩パターン形成過程、孵化後の成熟に伴う色彩パタンの変化を解析する。ストライプの黒地は黒色素胞、白いラインは黄・虹・黒色素胞で構成され、その明瞭さを決めているのは黒地と白いラインの境界の明瞭さである。この境界を作るのは、胴体部で垂直方向に凹凸分布を形成する黒色素胞なので、この凹凸分布がストライプの明瞭さを決定するとの仮説をたて、各発生段階における黒色素胞の分布形成パタンの地理的変異を明らかにする。

尾部の青色は虹色素胞と黒色素胞、茶色は3種類の色素胞で構成されている。青色と茶色では虹色素胞内で光を反射して呈色する小板の厚さに違いがあり、青色のものが薄い。つまり、青色と茶色の境界は、虹色素胞のタイプの違いと黄色素胞の有無に対応していると考えられる。このことから、虹色素胞と黄色素胞の分化発生順序と境界位置を明らかにし、境界位置のずれと青色部分の長さの地理的変異に対応しているのかどうかを検証する。上記目的を達成するために、以下の解析を行う。

6月上旬に伊豆半島、神津島、八丈小島において妊娠したメス個体を採集し、室内で産卵させ、各胚発生段階の色素細胞の形成過程を比較観察する。産卵からの経過日数を考慮し、異なる発生段階の胚を採取し、色素胞の分化過程を記載する。黒色素胞と虹色素胞は、それぞれ透過光と落射光によって光学顕微鏡下で観察・記載する。胴体部と尾部の虹色素胞のタイプの違い、及び黄色素胞の検出は、固定、重合した電子顕微鏡観察用の試料を解析し、各体色における色素細胞の種類構成および細胞内部の微細構造解析によって行う。

### 2) シマヘビのミトコンドリアDNA解析

トカゲ類の採集調査時に発見されたシマヘビについては、可能な限りその全てを捕獲し、腹部の鱗を切除し、無水エタノールに保存し、これまでに蓄積した組織サンプルと共に、DNA抽出と塩基配列決定を行う。DNA

抽出には抽出キットを用い、すでに開発されているプライマー配列を用いてPCR増幅し、ダイレクトシーケンス法によってミトコンドリアDNAのチトクロームb領域の塩基配列を決定する。

#### 4. 研究成果

以下の3点について研究を行い。

- 1) オカダトカゲの色彩パタンの地理的変異を色素細胞のレベルでの記載。
- 2) 色素細胞の胚発生過程を、色彩パタンの異なる集団間での比較
- 3) 伊豆諸島におけるオカダトカゲの主要な捕食者であるシマヘビの系統地理学的解析  
その結果、以下の成果を得た。

- ① 色彩パタンの地理的変異を、ストライプの明瞭さと尾の青色が尾の全長占める割合の2つの面から解析した。ストライプの明瞭さは、胚発生の過程で他の色素細胞に先行して分化する黒色素細胞による縦列ストライプの境界が明瞭に形成されるか否かによって決まっていることが明らかにされた。一方、尾部の青色は虹色素細胞と黒色素細胞で構成され、青色の部分の虹色素細胞は茶色を呈する位置の虹色素細胞よりも光を反射する小板が薄く、虹色素細胞の2タイプの境界位置のずれが青色部分の長さに見られる地理的変異に対応していることが明らかになった。
- ② ミトコンドリアのチトクロームb遺伝子の約1000塩基対を用い、捕食者シマヘビの分子系統樹を予備的に作成した結果、伊豆諸島のシマヘビは、本土の集団から少なくとも2度独立に侵入したことが示された。すでにオカダトカゲ伊豆諸島と伊豆半島の集団が1つの単系統を形勢し、ニホントカゲとははっきりと区別されることが分かっているため、オカダトカゲの不明瞭なストライプと不鮮明な尾部の青色パターンはまずシマヘビのいない状態で先に進化し、シマヘビの捕食圧が加わって色彩パタンの明瞭化が進化したことが示唆された。

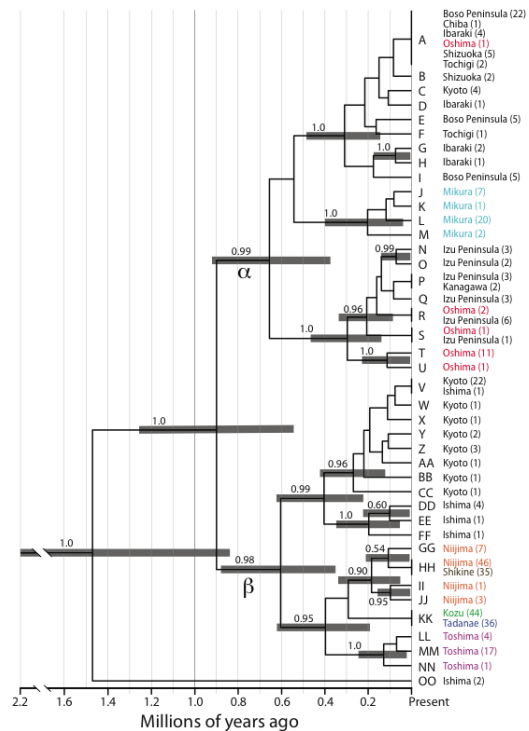


図 ミトコンドリアチトクロームb遺伝子の変異に基づくシマヘビの集団系統樹。αクレードが東日本、βクレードが西日本の集団を示す。伊豆諸島のシマヘビは東西2集団からそれぞれ独立に移入したことがわかった。

#### 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計2件)

① Hasegawa M. and A.Mori 2008. Does a gigantic insular snake grow faster or live longer to be gigantic? Evidence from a long-term field study. *South American Journal of Herpetology* 3(2):145-154.

② Kuriyama T., M. Brandley, S.Vincent, A.Katayama, M. Honda, and M. Hasegawa. A time-calibrated phylogenetic approach to assessing the phylogeography and colonization history of snakes in the Japanese Izu Islands. *Journal of Biogeography* (in preparation)

[学会発表] (計5件)

① Takeo Kuriyama, Kazuyuki Miyaji, Masazumi Sugimoto, Masami Hasegawa

「Developmental pattern of pigment cells producing geographical coloration in the Okada's five-lined skink, *Plestiodon*

laticutatus.」

国際色素細胞学会 Satellite Meeting of  
Pigment Cell Development Interest Group  
招待講演 札幌 2008年5月

②ポスター発表・査読有

Takeo Kuriyama, Kazuyuki Miyaji, Masazumi  
Sugimoto, Masami Hasegawa

Developmental pattern of pigment cells  
producing geographical coloration in the  
Okada's five-lined skink, *Plestiodon*  
*laticutatus*. 国際色素細胞学会 札幌  
2008年5月

③栗山武夫・森本元・宮地和幸・杉本雅純

「オカダトカゲの色彩パターンー捕食者に  
対応した地理的変異ー」

日本生態学会 第56回大会 企画集会(伊豆  
諸島の生物地理と生物間相互作用) 企画者  
岩手 2009年3月

④栗山武夫・宮地和幸・杉本雅純・長谷川雅  
美

オカダトカゲの色彩パタンの地理的変異ー  
色素細胞の発生学的研究」日本生態学会 第  
55回大会 福岡 2008年

⑤栗山武夫・宮地和幸・杉本雅純・長谷川雅  
美

「オカダトカゲの色彩パタンの地理的変異  
ー色素細胞の発生学的研究」

日本爬虫両棲類学会 第46回 大会 沖縄  
2007年

[その他]

6. 研究組織

(1) 研究代表者

長谷川 雅美 (HASEGAWA MASAMI)

東邦大学・理学部・教授

研究者番号：40250162

(2) 研究分担者

宮地 和幸 (MIYAJI KAZUYUKI)

東邦大学・理学部・准教授

研究者番号：50112909

(3) 連携研究者

なし