

令和 2 年 5 月 26 日現在

機関番号：10101  
 研究種目：基盤研究(B) (一般)  
 研究期間：2017～2019  
 課題番号：17H03726  
 研究課題名(和文) 社会性相互作用誘導型Developmental Reaction Norm

研究課題名(英文) Social interaction driven developmental reaction norm

## 研究代表者

西村 欣也 (Nishimura, Kinya)

北海道大学・水産科学研究院・准教授

研究者番号：30222186

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 7,700,000円

研究成果の概要(和文)：共食い現象をその種に属する個体に備ったreaction normの発現と捉える。共食いは個体間相互作用を通して発動するからだ。エゾサンショウウオでは、幼生期の集団で共食いが誘発される。本研究では、このエゾサンショウウオのcannibalism reaction normが、共食いに関連するどのような表現型多型を導くかを調べる研究を行なった。低密度集団の一型、高密度で共食いが生じる集団における二型の、合わせると三型が生じた。共食い集団の二型中の各個体の形態バリエーションは、集団における共食いイベントと相関があり、その一部は形態機能から説明できた。

## 研究成果の学術的意義や社会的意義

エゾサンショウウオの共食いは、両生類の幼生期間の一時期に、表現型可塑性によって生じる著しい形態変化を伴う現象だ。進化的行動生態学者は、共食いの機能、共食い形態の機能、共食い形態にならない個体の適応性、形態、その機能などについて興味を抱く。進化発生学者は、それらに形態の発現パターンや発現メカニズムに興味を抱く。自然観察や生物採集に夢中な小学生や中学生が、身近な池にいるこの両生類の見せるダイナミックな生活史の様相にワクワクする。本研究は、こうした生物科学研究分野や自然教育分野に、共食い現象についての科学的理解とさらなる探求への刺激を提供する。

研究成果の概要(英文)：Cannibalism is induced in larval-stage populations of the Hokkaido salamander, *Hynobius retardatus*, under the control of a cannibalism reaction norm. Here, I examined phenotypic expression under the cannibalism reaction norm, and how the induction of a cannibalistic morph under the norm leads to populational morphological diversification. Morphology of cannibal and noncannibal individuals were found to be located at either end of a continuum of expression following a unique morphological integration rule that was different from the rule governing the size and shape variations of the solitary morph type. This result implies that the high-density-driven inducible morphology of an individual is governed by a common integration rule during the development of dimorphism under the control of the cannibalism reaction norm. The induced cannibalistic morph thus reflects not only by contest-type exploitative competition but also interference competition.

研究分野：進化的行動生態学

キーワード：Reaction norm Developmental trajectory Cannibalism dimorphism エゾサンショウウオ

## 1. 研究開始当初の背景

近年の発生学・進化学・生態学の融合的発展のなか、“A contextually integrated view of life”と謳われる、環境に呼応して可塑的表現型変化を引き起こす生物の性質が、研究テーマとして注目されるようになった(Gilbert & Epel, 2009; Schlichting & Pigliucci, 1998)。そこで重要な概念となる“reaction norm”とは、生物に備わった、環境に呼応する表現型の可変性あるいは安定性の規則性である(Gilbert & Epel, 2009; West-Eberhard, 2003)(注：(Gilbert & Epel, 2009)は、reaction norm を表現型多型と別概念としているが、申請者は reaction norm は表現型多型を包括した概念と考える)。Reaction norm に関心を向ける多くの研究は、おもに、自然界の異なる幾つかの環境、あるいは環境変動があれば異なる幾つかの平均環境、操作実験であれば幾つかの固定操作された環境で、同一の遺伝的背景でグループ化された個体たちの表現型の比較を通して、表現型発現ルール(reaction norm)を発見してきた(Greene, 1989; Neufeld & Palmer, 2008)。

環境依存的に性が決まるコロニー生活するペラの仲間では、各個体の性分化やコロニーの雌雄分離パターンは、メンバー間の相互作用環境を通して生じる(Munday, White, & Warner, 2006)。これは、この種が有する性決定 reaction norm の表れである。このように、集団メンバーどうしの相互作用環境が個体の表現型発現に影響し、個体間に機能や役割、優劣の分化を生じさせ、集団に社会構造ができる現象は、生物界では一般的である(Brockmann & Taborsky, 2008; Dingemanse, Kazem, Réale, & Wright, 2010; Gross, 1991; Warner & Swearer, 1991; Wheeler, 1991)。

相互作用環境は、集団メンバーの振る舞い(形質発現)によって形成されてゆく。そのため、相互作用環境が個体の振る舞いを方向づけるのならば、集団の構造や個別個体の形質分化のありさまは、「相互作用誘導型 reaction norm」が創出するパターンと捉えるのが適切であると考えられる。知る限りで、そうした視点からの reaction norm に関する研究はない(注：観点が異なるが関連する研究として、例えば(Bleakley, Welter, McCauley-Cole, Shuster, & Moore, 2013; Kazancioglu, Klug, & Alonzo, 2012)など)。

利己的要求の対立を背景とした個体間相互作用が、メンバーの強弱や優劣の階級分化を生じさせてできる集団構造がある(Cohn, 2007; Giraldeau & Caraco, 2000)。「共食い」は、同一種個体間で、相手を食料資源とする生死をかけた対立行為である(Nishimura, 2010)。共食いは、利用可能な他の餌の不足、個体間の相互作用を密にさせる高密度が誘発させることはよく知られている。また、集団メンバーどうしの優劣状態が共食いを促進し、対立個体の優劣関係が共食い行為者を決める。

表現型可塑性による「共食い多型」は、集団のメンバー間で捕食-被食現象の発生に機能する形質の分化を生じさせる reaction norm が起こす、集団レベルの現象である。両生類の幾つかの種では、同一年齢群の幼生期間に共食い多型が生じることが研究されている(Collins & Holomuzki, 1984; Wakahara, 1995; Walls, Belanger, & Blaustein, 1993)。共食い個体の出現を reaction norm で捉え、地域集団間で比較した研究はある(Michimae, 2006)。しかしながら、共食いを引き起こす多型化の現象を、相互作用環境誘導型の reaction norm の現れとして捉え、個体たちの形態差異発生にともなう集団構造の生成に興味を向けた研究はない。

## 2. 研究の目的

個体の表現型が環境からの刺激に呼応する様々な現象は、“reaction norm”の概念で捉えられる。様々な生物において、集団構造や社会構造を担う異なる役割・機能をもつ個体が、reaction norm に基づく行動や形態の分化で生じていると捉えるのがよさそうなおことがある。エゾサンショウウオ(*Hynobius retardatus*)の幼生は、孵化後に集団内で生じる個体間相互作用、それに伴う共食い発生、そして集団メンバーの形態多型化が見られる。これは社会性誘導型 developmental reaction norm に基づく現象である。この reaction norm によって生じる共食い多型が、どのようなプロセスによるかを調べるため、生態・発生学的(eco-devo)研究を行った。以下で Nishimura (Nishimura, 2018)に示した研究結果を報告する。

### 3. 研究の方法

エゾサンショウウオ生息地で産卵直後の卵塊を複数採集し、孵化させた直後の幼生を低密度(1 個体)、高密度(30 個体)で 12 日間飼育した。実験期間中に高密度処理の飼育タンクで起こった共食い件数を記録した。実験飼育期間終了後、生存個体について形態測定、形態解析のため側面と背面から写真撮影を行なった。個体ごと形態解析のための標識点を付し、頭胴長、頭幅などの幾つかの測定項目について長さを測定し、幾何学的形態解析法 (Bookstein, 1991; Zelditch, Swiderski, & Sheets, 2012)により、全ての標識点を用い、形態解析を行なった。形態解析のための基本データセット作成は、tps シリーズソフトウェア(Rohlf, 2015)によって、形態解析は適宜、MorphoJ(Klingenberg, 2011)、GM for mathematica(Polly, 2014)と自作プログラムによって行なった。

### 4. 研究成果

#### (1) 共食いに伴う形状分化

標識点幾何学データについて Canonical Variation Analysis を行なった結果、図 1 の通り、高密度処理で生じた Cannibal(共食い型個体)、NonCannibal(非共食い型個体)、低密度処理における Solitary(独居型個体)は、背面からの頭部形態、側面からの鰭形態が、それぞれ異なっていることがわかった。

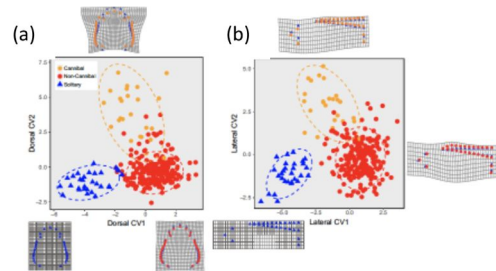


図 1 Canonical covariate analysis によるCannibal, NonCannibal, Solitary型の背面からの頭部形状と側面形状の判別

#### (2) 形状とサイズ

データの次元減少の方法(主成分分析)によって、それぞれの型の個体の形状とサイズの特徴を捉えることができた(図 2-(a))。

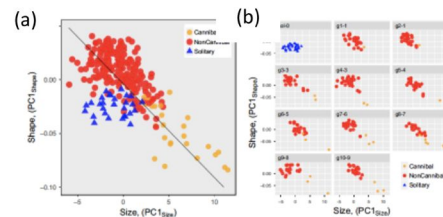


図 2 (a) 全ての個体の体サイズと体形状の分布、(b) 集団ごとの体サイズと体形状の分布。左上はSolitary個体、その右から行の右に向かって順に、共食い件数が少ない集団から多い集団

#### (3) 共食い事案発生と形態分化

集団内の共食い発生件数と集団内の個体の形状 サイズ分布に関係があることが分かった。共食い発生件数が多い集団ほど、個体の形状-サイズの分布の相関が高くなり、分布の歪みも大きくなった(図 2-(b))。これは、共食い事案の多かった集団ほど、共食い型個体と非共食い型個体の形状とサイズの分化が進んでいたことを示している。

続いて、共食い事案の多-少に応じて、集団内の共食い型個体と非共食い型個体の形状と体サイズがどのように変わっているかを調べた。非共食い型個体の体サイズは、低密度処理の独居型の非共食い個体(共食い事案ゼロを経験した個体)を含めた比較で、集団内の共食い事案の多-少の影響を受けていなかった(図 3-(a))。共食い事案が多かった集団の共食い型個体ほど体サイズが大きい傾向にあった(図 3-(a))。この結果は、共食い事案の多い集団の共食い個体は、沢山共食いを行なったからだろうと考えるのが素直な解釈のようだが、集団内に生じた共食い型個体の数との関係があるので以下で再検討を行う。

集団内の共食い事案の多-少は、共食い型個体、非共食い型個体の形状に関係していた。非共食い型個体たちは、共食いのない場合の個体の型(独居型個体)とは異なるのだが、その形状は、共食い事案件数によらなかった(図 3-(b))。共食い個体の形状は、集団内の共食い件数が 1 ~ 3 と増すにつれて変化したが、さらに多くの共食いが発生してもそれ以上の変化はなかった(図 3-(b))。

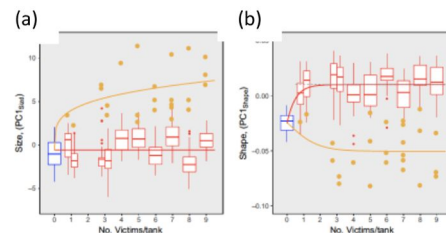


図 3 集団内の共食い件数に伴う、共食い型個体、非共食い型個体の (a) 体サイズ、(b) 体形状。青の箱ひげ図は solitary 個体。

#### (4) 社会的相互作用を反映した共食い型の発現

形態が共食い型と非共食い型に分化するのは、各個体は集団内の他メンバーとの相互作用を受けてのことである。個体間のどのような相互作用が、形態分化に作用しているか、共食い型個体

の形状と体サイズについて、記録されたデータから解析を行なった。

高密度処理の 10 集団ごとに、生じた共食い型個体の数( $x_1$ )と、食われた個体の数( $x_2$ )の記録がある。各集団における最大サイズの共食い型個体の体サイズと体形状のバリエーションが、 $x_1$  と  $x_2$  のどのような関数で描かれるかを調べた。集団中で最も大きな共食い型個体の体サイズのバリエーションをうまく描く関数は  $f(x_1, x_2) = x_2/x_1$  に依存せず  $x_2$  に比例するという意味だった。その関数の値の等高線は図 4-(a)の通りである。等高線の明暗は体サイズの程度をあらわし、明るいほど

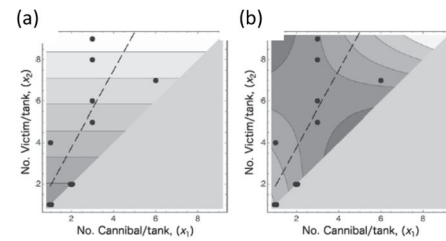


図4 最も大きな共食い型個体の(a)体サイズ、(b)体形状のバリエーションを最もよく描くモデルによる等高線図(説明は本文参照)。

大きな体サイズを意味する。これは、集団内の共食い型個体の総数( $x_1$ )とは無関係に、食われた個体の数( $x_2$ )が多いほど、最も大きい共食い型個体の体サイズが大きくなることを示す。最も大きな共食い型個体の体形状のバリエーションをうまく描く関数は、 $f(x_1, x_2) = x_2 + x_2/x_1$  だった。その関数の値の等高線は図 4-(b)の通りである。等高線の明暗は体形状のちがいをあらわし、暗いほど共食い型の特徴が顕著であることを意味する。データに当てはまりのよい  $f(x_1, x_2)$  の関数の形は、集団内で食われた個体の数が多いほど、生じた共食い型個体の数が多いほど、共食い型の特徴がより顕著になる一方、集団内の共食い型個体の数がとても多いと、その特徴がやや抑制されることを示すものであった。

最も大きな共食い型個体は、他の共食い型個体の存在に影響を受けず、餌となった個体を占有的に食って体サイズが大きくなったものと解釈される。一方、最も大きな共食い型個体の体形状は、他の共食い型個体の存在によって、共食いの特徴が抑制されていることが示唆された。

## 引用文献

- Bleakley, B. H., Welter, S. M., McCauley-Cole, K., Shuster, S. M., & Moore, A. J. (2013). Cannibalism as an interacting phenotype: precannibalistic aggression is influenced by social partners in the endangered Socorro Isopod (*Thermosphaeroma thermophilum*). *Journal of Evolutionary Biology*, 26(4), 832–842. <http://doi.org/10.1111/jeb.12098>
- Brockmann, H. J., & Taborsky, M. (2008). Alternative reproductive tactics and the evolution of alternative allocation phenotypes. In R. F. Oliveira, M. Taborsky, & H. J. Brockmann (Eds.), *Alternative Reproductive Tactics* (pp. 25–51). Cambridge: Cambridge University Press.
- Cohn, J. P. (2007). Biosphere 2, Version 3.0. *Bioscience*, 57(9), 808–808. <http://doi.org/10.1641/B570921>
- Collins, J. P., & Holomuzki, J. R. (1984). Intraspecific variation in diet within and between trophic morphs in larval tiger salamanders (*Ambystoma tigrinum nebulosum*). *Canadian Journal of Zoology*, 62(2), 168–174.
- Dingemanse, N. J., Kazem, A. J. N., Réale, D., & Wright, J. (2010). Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(2), 81–89. <http://doi.org/10.1016/j.tree.2009.07.013>
- Gilbert, S. F., & Epel, D. (2009). *Ecological Developmental Biology*. Sunderland: Sinauer.
- Giraldeau, L.-A., & Caraco, T. (2000). *Social Foraging Theory*. New Jersey: Princeton University Press.
- Greene, E. (1989). A diet-induced developmental polymorphism in a caterpillar. *Science (New York, N.Y.)*, 243(4891), 643–646. <http://doi.org/10.2307/1703302?ref=search-gateway:feb2d8cf98e737c665c8b972283dbd87>
- Gross, M. R. (1991). Salmon breeding-behavior and life-history evolution in changing environments. *Ecology*, 72(4), 1180–1186. <http://doi.org/10.2307/1941091>
- Kazancioglu, E., Klug, H., & Alonzo, S. H. (2012). The evolution of social interactions changes prediction about interacting phenotypes. *Evolution*, 66(7), 2056–2064. <http://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2012.01585.x>
- Michimae, H. (2006). Differentiated phenotypic plasticity in larvae of the cannibalistic salamander *Hynobius retardatus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60(2), 205–211. <http://doi.org/10.1007/s00265-005-0157-x>

- Munday, P. L., White, J. W., & Warner, R. R. (2006). A social basis for the development of primary males in a sex-changing fish. *Proceedings of the Royal Society B*, 273(1603), 2845–2851.  
<http://doi.org/10.1098/rspb.2006.3666>
- Neufeld, C. J., & Palmer, A. R. (2008). Precisely proportioned: intertidal barnacles alter penis form to suit coastal wave action. *Proceedings of the Royal Society B*, 275(1638), 1081–1087.  
<http://doi.org/10.1098/rspb.2007.1760>
- Nishimura, K. (2010). Kleptoparasitism and Cannibalism. In M. D. Breed & J. Moore (Eds.), *Encyclopedia of Animal Behavior* (1st ed., Vol. 2, pp. 253–258). Academic Press.  
<http://doi.org/10.1016/B978-0-08-045337-8.00279-5>
- Nishimura, K. (2018). An interaction-driven cannibalistic reaction norm. *Ecology and Evolution*, 8, 2305–2319. <http://doi.org/10.1002/ece3.3801>
- Schlichting, C., & Pigliucci, M. (1998). Phenotypic Evolution. Sunderland: Sinauer Associates Incorporated.
- Wakahara, M. (1995). Cannibalism and the resulting dimorphism in larvae of a salamander *Hynobius retardatus*, inhabited in Hokkaido, Japan. *Japanese Journal of Herpetology*, 12(4), 467–473.  
<http://doi.org/10.2108/zsj.12.467>
- Walls, S. C., Belanger, S. S., & Blaustein, A. R. (1993). Morphological variation in a larval salamander: dietary induction of plasticity in head shape. *Oecologia*, 96(2), 162–168.  
<http://doi.org/10.1007/BF00317728>
- Warner, R. R., & Swearer, S. E. (1991). Social control of sex change in the bluehead wrasse, *Thalassoma bifasciatum* (Pisces: Labridae). *The Biological Bulletin*, 181(2), 199–204.
- West-Eberhard, M. J. (2003). Developmental Plasticity and Evolution. Oxford: Oxford University Press.
- Wheeler, D. E. (1991). The developmental basis of worker caste polymorphism in ants. *American Naturalist*, 138(5), 1218–1238.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計3件（うち査読付論文 3件/うち国際共著 2件/うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Michimae, H., Yoshida, A., Emura, T., Matsunami, M. and Nishimura, K.	4. 巻 44
2. 論文標題 Reconsidering the estimation of costs of phenotypic plasticity	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Ecological Informatics	6. 最初と最後の頁 7-20
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） doi.org/10.1016/j.ecoinf.2017.12.008	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Kinya Nishimura	4. 巻 8
2. 論文標題 An interaction-driven cannibalistic reaction norm	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Ecology and Evolution	6. 最初と最後の頁 2305-2319
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） DOI; 10.1002/ece3.3801	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Blanckenhorn, W. U., Bauerfeind, S., Guillaume, F., Schfer, M., Berger, D., Davidowitz, G., Fox, C., Nakamura, S., Nishimura, K., Sasaki, H., Stillwell, R., and Tachi, T.	4. 巻 41
2. 論文標題 Life history traits, but not body size, vary systematically along latitudinal gradients on three continents in the widespread yellow dung fly	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Ecography	6. 最初と最後の頁 2080-2091
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） doi: 10.1111/ecog.03752	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

〔学会発表〕 計5件（うち招待講演 0件/うち国際学会 2件）

1. 発表者名 西村欣也
2. 発表標題 社会性相互作用駆動型 Developmental Reaction Norm
3. 学会等名 日本生態学会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 西村欣也
2. 発表標題 共食い多型：共食い型・共食い対抗型発生の統合ルール
3. 学会等名 日本生態学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Kinya Nishimura
2. 発表標題 Interaction-driven reaction norm; induction of cannibalism dimorphic population
3. 学会等名 International Society of Behavioral Ecology (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 西村欣也
2. 発表標題 複数形態部位の関連する変異パターンを調べる：解析の実例から学ぶ解析法の意味
3. 学会等名 日本生態学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kinya Nishimura
2. 発表標題 Morphological integration in a cannibalism reaction norm
3. 学会等名 European Society of Evolutionary Biology (国際学会)
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 Kinya Nishimura	4. 発行年 2017年
2. 出版社 Elsevier	5. 総ページ数 8
3. 書名 Kleptoparasitism and Cannibalism	

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
--	---------------------------	-----------------------	----