

令和 5 年 6 月 27 日現在

機関番号：32661

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2019～2021

課題番号：19H03307

研究課題名(和文)系外資源流入と栄養カスケードが促進する島嶼生態系構成種の適応進化

研究課題名(英文) Evolution on islands controlled by bottom-up allochthonous inputs and top-down cascading predation

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

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 8,200,000円

研究成果の概要(和文)：本研究は日本列島沿岸島嶼を対象に、海洋からの系外資源流入が栄養カスケードを介して、捕食者の食性と被食者の捕食回避の進化と個体群動態に及ぼす影響を調査した。何でも屋の食性をしめすシマヘビは、伊豆諸島では海鳥の卵やヒナを捕食して大型化し、佐渡島では河川のハゼ類を捕食し、水域から陸域への物質循環に寄与していた。瀬戸内島嶼では、40島以上分布のデータを新規に収集し、両棲類の体サイズが本土の個体群より大型化していたが、系外資源の影響はほとんどなかった。一方、瀬戸内から四国南岸の島嶼域では、本土から海を泳いで侵入したイノシシがトカゲ類の生息密度に負の影響を与えていることを明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

形質進化の選択圧となる生態学的背景が明確となっているシステムを適切に抽出することは、進化と個体群と生態系の動態における相互作用系の優れたモデルシステムとして、今後の研究の基盤となる。本研究は、海洋生態系と陸域生態系間の系外資源流入と栄養カスケードの視点から、有人島と無人島を併せて6842にも上る島嶼が多様な海洋環境とともに存在する日本列島の特徴を十分に引き出し、新たな研究の活路を開くことができた。日本列島の多様な海洋環境を考慮し、森・里・川・海の連環をモニタリングする体制の基礎をつくり、海洋・陸域生態系の生態学的な評価を踏まえた保護区の設定に寄与する社会的意義を明確にした研究である。

研究成果の概要(英文)：This study investigated the effects of influx of marine food resources on the evolution of predator feeding habits and predator avoidance of prey and population dynamics of prey and predator via trophic cascades in the coastal islands of the Japanese archipelago. Striped snakes, as generalist predator, preyed on seabird eggs and chicks to grow large on the Izu Islands, and on goby species in rivers on Sado Island, contributing to the material cycle from the water to the land. In the Setouchi islands, newly collected data from more than 40 island distributions showed that amphibian body size was larger than that of the mainland population, but there was little effect of extra-systemic sources. On the other hand, in the island area from Setouchi to the southern coast of Shikoku, we found that wild boars swimming in from the mainland had a negative impact on the population density of lizards.

研究分野：生態学

キーワード：島嶼 海洋生態系 系外資源流入 栄養カスケード 適応進化

1. 研究開始当初の背景

頂点捕食者によるトップダウン効果と食物網の底辺からボトムアップは、生物群集の動態を調節する主要なメカニズムとして作用している。系外資源流入は捕食者の資源利用が進化する機会を提供するが、捕食者の食性が進化しなければ、系外資源流入が生物群集に与える影響は小さい。一方、栄養カスケードの大きさは、捕食者の捕食戦略と餌生物の捕食回避戦略の対応関係にかかっている。捕食者の採餌と被食者の捕食回避は、生物間相互作用のもとで適応的に共進化してきた形質であるから、理論的に捕食者と被食者の共進化は栄養カスケードの大きさに、捕食者の食性の進化は、系外資源流入が生物群集に与える大きさにフィードバックされるはずである。これまで我々は、主に伊豆諸島の複数の島でシマヘビとオカダトカゲの個体数、表現型質を30年以上にわたり記録し、海鳥の繁殖コロニーが存在する只苗島では、シマヘビの個体数は常に高くオカダトカゲの密度を低く抑えていたが、コロニーのない神津島では、ヘビとトカゲの個体数が約5年周期でともに変動していたことを明らかにした。その一方で只苗島のシマヘビは、神津島に比べて体サイズの巨大化や顎のサイズと形状の変化という進化的反応を示したが、海鳥のコロニーが存在する島であっても、巨大化は起こらず、顎の形状に変化が起きているとは限らないことも明らかにしてきた。

そこで我々は、このギャップを埋めるべく、頂点捕食者の影響が食物網の下位に向かって作用する栄養カスケードと異なる生態系間での系外資源流入に注目し、系外資源流入という新たな餌資源に対する捕食者の適応が個体群動態に波及する過程、捕食者の進化が被食者の個体群動態や被食回避の進化に及ぼす影響、そしてそれらの因果関係を総合的に解明する研究が必要であると考へ、本研究計画を企画した。

2. 研究の目的

本研究の目的は、海洋からの系外資源流入が栄養カスケードを介して、捕食者の食性と形態的特徴と被食者の捕食回避の進化、その進化が両者の個体群動態に及ぼす相互作用、さらにその後においてシステムの挙動に影響を及ぼす環境要因に至る、包括的な理解を深めることである。しかし、長期生態学的調査によるデータがあるとはいえ、伊豆諸島の島数は少なく、統計学的に必要な十分なサンプル数を必要とする研究には向かず、何らかの打開策が必要であった。

我々は、海況の異なる海域では、海から島への系外資源流入の在り方も異なり、捕食者の食性が系外資源の利用に関する適応の程度の違いとして、多様な地理的変異を示していることに注目して、島の地質や地形、大きさや標高などの地理的条件を検討し、さらに、海流や潮汐などの海洋環境が著しく異なる海区とそこに存在する多様な島嶼から、適切な調査地を系統的に抽出することで、ヘビ類の食性の進化が栄養カスケードを通して、捕食者の食性と被食者の捕食回避の進化に及ぼす系外資源と栄養カスケードの効果を統計的に検証する手法を開拓した。

3. 研究の方法

長期野外研究を実施している3つの島嶼、伊豆諸島の只苗島、日本海の佐渡島、紀伊水道の伊島において、シマヘビの胃内容物を吐き戻し法によって直接記録した。海からの系外資源流入の程度を捕食者の体組織を構成する窒素の安定同位体比をもとに定量的に評価し、捕食者の食性と物質循環における役割を評価した。系外資源としての海鳥やハゼ類の利用がシマヘビの頭部形態をどのように変化させたのか、隣接する本土個体群と他の島嶼個体群との比較をおこなった。島嶼で大型化していたヒキガエル類については、系外資源と系内資源のどちらが貢献していたのか、食性解析によって評価した。海洋生態系の基礎生産を支える栄養塩の供給レジェームや捕食者の分布について、瀬戸内海の島嶼群を対象に、海を越えて分布を拡大したイノシシ類によるトカゲ類への捕食効果を、センサス結果に基づいて検証した。適応進化の系統地理学的评价をトカゲ類について、本土と島嶼個体群を対象に環境変数と適応形質、集団遺伝学的数据をもとに、系統学的比較法を用いて、トカゲの生活史形質と色彩パターンにおける適応進化の有無を検証した。

4. 研究成果

(1) シマヘビの頭部形態と腹板数の地理的変異：食性に対応した適応的分化を検出する

手足のないヘビ類において頭部形態は採餌に重要な形態であり、獲物を制圧する際に餌生物

を巻締める行動をとるヘビ類では、採餌に寄与する形質が種間で著しく多様化している。研究は、日本列島に広く生息しかつ地域毎に食性が異なることが知られているシマヘビを対象として、自然選択の強さと方向性を食性の異なる地域個体群間で比較し、自然選択と遺伝的交流のバランスが適応形質の分化を与える効果を評価した。食性が異なるシマヘビ個体群の中から、カエル食集団として伊豆半島、秋田、佐渡島の水田、トカゲ食として伊豆諸島の新島、神津島及び伊豆半島の溪流沿いの林道、海鳥食の祇苗島、そしてハゼ食の佐渡島を調査対象とした。測定した形質は、頭部形態と腹板数である。摂食率の指標として肥満度、適応度の指標として妊娠の有無に注目し、頭部形態と腹板数に対する自然選択の方向と強度を、選択勾配を推定して評価した。さらに、実験室で産卵・孵化させた幼体の頭部形態、腹板数を測定し、両親〔(母親+雄平均)/2〕の値と相関分析から、各形態の遺伝率を推定した。食性タイプ別に頭部形態と腹板数に対する自然選択の強さと方向性を比較したところ、選択が作用する形質が食性タイプごとに異なり、形態的な分化と対応していることが示された。さらに、同じ食性を示す異なる個体群の比較として、カエル食の3個体群、トカゲ食の3個体群を比較した結果、食性が同じでも個体群間で頭部形態と腹板数に有意な差がみられること、頭部形態の選択勾配も各個体群で異なっていた。この傾向はトカゲ食で強く、カエル食の遠隔個体群は互いに似た形態を示していた。近接個体群の比較では、伊豆半島のトカゲ食とカエル食集団間で自然選択の方向と強さに差が見られたのに対応して頭部形態が有意に分化していた。一方、佐渡島のハゼ食とカエル食では、自然選択が働く形質がはっきりと異なっていたにも関わらず、形態の分化は検出されなかった。今後、自然選択と遺伝的交流のバランスを正しく評価するためにも、個体群間の遺伝的交流を定量的に測定する必要がある。

(2) 佐渡島における魚食性のシマヘビが担う物質循環機能

本研究により佐渡島の魚食を行うシマヘビは、胃内容物調査によりシマヘビの餌資源の利用において、魚類は初夏(6-7月)に利用していることが確認されたが、安定同位体比による食性解析では、魚類の利用割合について、10%ほどと野外調査の結果とは異なる推定結果となった。詳細な利用割合及びその季節変化を調査していくには、シマヘビ固有のターンオーバーの状況を確認していくことが必要である。シマヘビの個体ごとの嗜好性を測定していくことも重要である。これまでに、魚食が確認されている地域は外海府地域及び内海府地域のみであるが、これらの地域における地域個体群全体で、魚を利用する生態が定着しているかは不明である。5年間の野外調査の結果と併せ、佐渡島外海府41地域のシマヘビがハゼ類を2次的な餌生物として利用し、初夏の頃には主要な餌生物とすることで、水域物質の陸域への引き上げに貢献していることが明らかにされた。

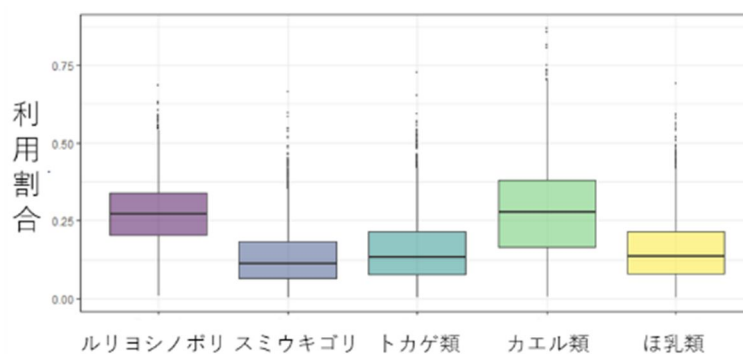


図1 魚食性が高いと推定されたシマヘビ個体の餌種別利用割合炭素・窒素同位体比を用いて R パッケージ「simmr」によって餌資源の寄与率を算出した。

(3) 瀬戸内海島嶼域におけるヒキガエルの体サイズの変異と海からの系外資源の影響評価

紀伊水道に位置する小島嶼、伊島においてニホンヒキガエルの食性調査および土壌生物相調査を実施した。伊島個体群は他個体群よりも体サイズが大きいことがこれまでの予備的調査により明らかになっていた。そこで、伊島個体群の大型化をもたらす食物網について調べ、系外資源流入によるボトムアップ効果、ここでは第二消費者となるヒキガエルの体サイズへの影響評価を試みた。胃内容物調査の結果、系外資源の餌生物として想定されたカニやフナムシなどの甲殻類を餌として全く利用していないことが判明した。これら甲殻類は土壌生物相調査では多数の生息が確認された。胃内容物調査は6月と10月の二時期にわたり実施したものの、いずれにおいても餌として利用されていなかった。したがって、系外資源による直接的な効果は示されなかった。伊島個体群の大型化をもたらす食性を明らかにするため、伊島対岸にある四国東部の地域個体群でも同様に胃内容物調査を実施し、比較した。その結果、幼体は四国東部個体群と同様にアリ、甲虫類を主食としていたものの、若齢個体および成体はミミズやムカデなどの大型土壌生物をより高頻度に餌としていた。伊島におけるミミズやムカデの個体数密度が高かったこと

から、これらの大型餌生物を高頻度で餌とすることが伊島産ニホンヒキガエルの大型化に寄与していることが示唆された。

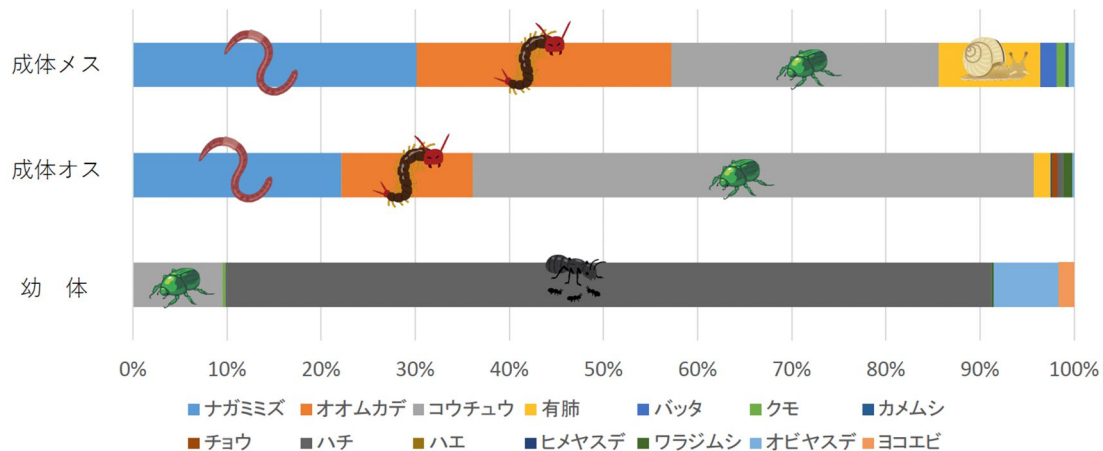


図2 伊島産ニホンヒキガエルの幼体、成体オス、成体メスにおける餌生物重要度指数割合(IRI%)

(4) 海を渡るイノシシの島嶼生態系への影響：複数の哺乳類による複雑な相互作用

イノシシは、原産地であるユーラシア大陸と人為的に導入された地域で分布を拡大している。日本では過去40年間で約2倍に分布拡大し、農業被害や生活被害以外にも在来生態系への影響が懸念されている。在来種への負の影響は、捕食による直接的な影響と、採餌時の地面を掘り返す行動による生息地の攪乱や餌動物の減少といった間接的な影響に分けられる。IUCN レッドリスト内でイノシシによる影響で絶滅の危機に瀕している分類群は植物が最も多いが、それに次いで両生爬虫類となっている。また島嶼域では本土と比較して影響される種の割合が高いことも報告されている。陸上脊椎動物を対象にイノシシの影響を調べた既存研究は少ないが、哺乳類や爬虫類を対象に、イノシシの生息有無・密度と在来種の密度が負の相関関係にあることが示されている。本研究では、島嶼域の両棲爬虫類の生息密度に影響を及ぼすと考えられる哺乳類について、特に伊豆諸島で捕食者としてトカゲの密度を制限するイタチ類と、近年島嶼部に分布を拡大しているイノシシ(影響は捕食・かく乱)の影響を調査した。両棲爬虫類の内、昼行性のニホントカゲとニホンカナヘビの相対密度(時間当たりの発見+捕獲個体数)を目的変数に、既存文献で分布情報のあるイタチ類の有無と島嶼部のアンケート調査と現地調査で明らかにしたイノシシの相対密度(掘返し頻度)を説明変数にした一般化線形混合モデルを構築した。その結果、ニホントカゲとニホンカナヘビの相対密度は、イタチ分布している場合とイノシシ相対密度が高い場合に低くなり、哺乳類の分布密度に負の影響を受けていることが明らかになった。

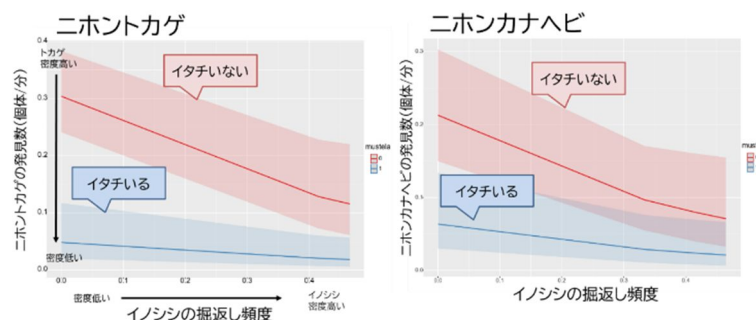


図3 ニホントカゲとニホンカナヘビの相対密度とイタチ有無とイノシシの相対密度の関係。イタチがいる島の場合、両種の爬虫類の密度は減少し、さらにイノシシの密度に応じて減少する。

(5) シマヘビとトカゲ類の島嶼個体群の起源と生物地理

シマヘビおよびトカゲ属3種(オカダトカゲ:伊豆諸島・伊豆半島,ヒガシニホントカゲ:東日本,ニホントカゲ:西日本)について,GRAS-Di法による縮約ゲノム変異データを用いて集団遺伝学的解析を行った。本土において,シマヘビでは東西集団間にやや大きな分化が見られ,トカゲでは種間に著しい分化が示された。周辺島嶼のうち,大隅諸島と伊豆諸島の集団はシマヘビ・トカゲとも特異性の高い遺伝的組成を示し一方,佐渡島・隠岐・瀬戸内海島嶼・五島列島などの島嶼集団は近傍の本土集団とごく近縁であった。本土・島嶼集団間には,ある程度種

を越えた共通性がある一方、本土からの距離や最終氷期陸橋のみでは決まらない複雑な関係の存在が示唆された。オカダトカゲについては、ゲノム変異データに基づく島嶼集団間の系統樹を用い、島嶼集団ごとに異なる色彩・繁殖生態と各島の捕食動物相の関連を系統学的比較法により解析した。その結果、島嶼ごとの捕食動物相への適応により、トカゲの色彩や繁殖生態の特徴が収斂的に獲得されたという仮説が支持された(図)。また、ニホントカゲの中では長崎県男女群島の集団が他集団から著しく遺伝的に分化していた。本集団について現地調査と博物館標本に基づく調査の結果、幼体の体色が不明瞭な傾向であり、性成熟が遅く雌の繁殖頻度が低いなど特異な形態的・生態的特徴が明らかとなった。これは、オカダトカゲの一部島嶼集団と類似し、哺乳類やヘビなどの捕食者を欠く集団への適応と解釈できた。

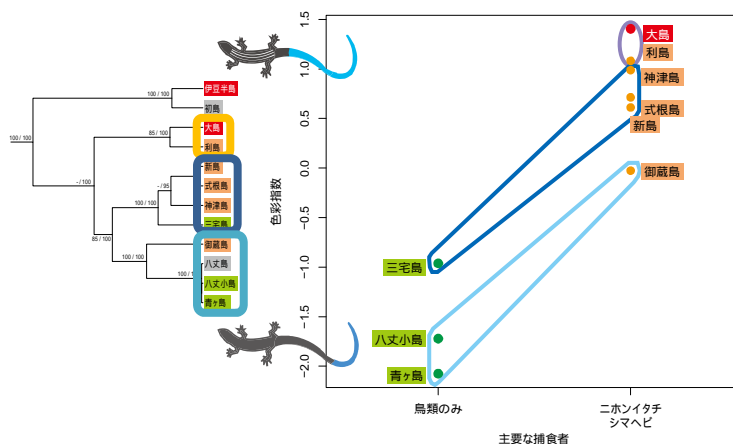


図 4. オカダトカゲ島嶼集団間の系統関係 (左) および主要クレードと色彩形質・捕食動物相の関係 (右)

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 2件）

1. 著者名 Landry Yuan Felix, Ito Shun, Tsang Toby P. N., Kuriyama Takeo, Yamasaki Kaede, Bonebrake Timothy C., Hasegawa Masami	4. 巻 24
2. 論文標題 Predator presence and recent climatic warming raise body temperatures of island lizards	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Ecology Letters	6. 最初と最後の頁 533-542
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/ele.13671	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 該当する

1. 著者名 Okamoto T, Kuriyama T, Eto K & Hasegawa M	4. 巻 40
2. 論文標題 A preliminary study of the morphological and ecological characteristics of <i>Plestiodon japonicus</i> (Scincidae, Squamata) on the Danjo Islands, western Japan	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Current Herpetology	6. 最初と最後の頁 182-189
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.5358/hsj.40.182	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 該当する

1. 著者名 吉村真由・横山真弓・栗山武夫	4. 巻 15
2. 論文標題 兵庫県の島嶼部で捕獲されたイノシシの胃内容	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 兵庫ワイルドライフモノグラフ	6. 最初と最後の頁 84-93
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	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 -

〔学会発表〕 計9件（うち招待講演 1件/うち国際学会 0件）

1. 発表者名 岡本 卓, 栗山武夫, 長谷川雅美.
2. 発表標題 ゲノムワイドSNPデータを用いたオカダトカゲ島嶼集団間の遺伝的関係の推定および表現型進化プロセスの考察
3. 学会等名 日本爬虫両棲類学会 第61回大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 小林幸平, 渡部侑果, 澤田聖人, 阿部晴恵
2. 発表標題 都市部、非都市部及び島嶼部におけるシマヘビの形態変異とその要因
3. 学会等名 第70回 日本生態学会大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 渡部侑果, 澤田聖人, 小林幸平, 長谷川雅美, 飯田碧, 阿部晴恵
2. 発表標題 佐渡島の魚食シマヘビが担う物質循環機能
3. 学会等名 第70回 日本生態学会大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 伊藤舜, Felix LANDRY YUAN, Toby P N TSANG, 栗山武夫, 山崎楓, Timothy C BONEBRAKE, 長谷川雅美
2. 発表標題 ヘビの捕食圧と温暖化が促したオカダトカゲの体温上昇と形態進化
3. 学会等名 第69回日本生態学会大会(招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 吉村真由・栗山武夫・横山真弓
2. 発表標題 全国の島嶼へ分布拡大したイノシシ(<i>Sus scrofa</i>) の生息状況と被害の現状
3. 学会等名 日本哺乳類学会2022年度大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 栗山武夫・沼田寛生・吉村真由・高木俊・杉本太郎・東出大志・朴侑希・横山真弓
2. 発表標題 自動撮影カメラによる島嶼に分布拡大したイノシシの生息密度推定
3. 学会等名 第69回日本生態学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 渡部侑果, 長谷川雅美, 飯田碧, 伊藤翔, 阿部晴恵
2. 発表標題 佐渡島における魚食を行うシマヘビの頭部形態及び採餌行動に関する研究
3. 学会等名 第68回日本生態学会大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 伊藤翔, 浅田稜二, 長谷川雅美, 飯田碧, 阿部晴恵
2. 発表標題 佐渡島内におけるシマヘビの餌利用：ハゼ食に着目して
3. 学会等名 第68回日本生態学会大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 花輪万智、松島野枝、長谷川雅美
2. 発表標題 伊豆諸島海域における海鳥の洋上分布と湧昇の関係
3. 学会等名 日本鳥学会
4. 発表年 2021年

〔図書〕 計0件

〔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
研究分担者	木寺 法子 (KIDERA Noriko) (30720685)	岡山理科大学・生物地球学部・講師 (35302)	
研究分担者	阿部 晴恵 (ABE Harue) (60462272)	新潟大学・佐渡自然共生科学センター・准教授 (13101)	
研究分担者	栗山 武夫 (KURIYAMA Takeo) (70573145)	兵庫県立大学・自然・環境科学研究所・准教授 (24506)	
研究分担者	岡本 卓 (OKAMOTO Taku) (80554815)	京都大学・理学研究科・助教 (14301)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------