

## 科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成 24 年 5 月 15 日現在

機関番号：11301

研究種目：基盤研究（B）

研究期間：2009～2011

課題番号：21340151

研究課題名（和文）人間活動がもたらす進化：生物遺骸の証拠から

研究課題名（英文）Detection of human mediated evolution by fossil records

研究代表者

千葉 聡 (SATOSHI CHIBA)

東北大学・大学院生命科学研究科・准教授

研究者番号：10236812

研究成果の概要（和文）：人間活動によって、生態系がどのように変化したかを調べるため、陸貝化石の炭素、酸素同位体比の分析を通してまず環境変化の様式の推定を試みた。また歴史時代以降の試料や記録などを利用して、人為的な環境変化がどのような進化的変化をもたらしたかを調べた。その結果、殻の色彩や形態、habitatの選好性に変化を生じていることが示された。これらには外来種によって引き起こされたものも含まれていた。このような進化は、希少種の保全において、無視することのできない性質である。

研究成果の概要（英文）：We investigated how ecosystem has responded to human activity on the basis of analyses of carbon stable isotope ratio of the fossil land snails. In addition, evolutionary changes caused by anthropogenic impacts was estimated by historical records. The results of these surveys showed that evolutionary changes in shell color and shape and habitat preference have occurred since human colonization. Some of these changes were caused by impacts of nonnative species. Evolutionary changes by human activity cannot be ignored in planning conservation programs for endangered species.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2009年度	6,000,000円	1,800,000円	7,800,000円
2010年度	4,400,000円	1,320,000円	5,720,000円
2011年度	3,600,000円	1,080,000円	4,680,000円
年度			
年度			
総計	14,000,000円	4,200,000円	18,200,000円

研究分野：古生物学

科研費の分科・細目：数物系科学・層位古生物学

キーワード：化石、進化、陸産貝類、多様性、保全

## 1. 研究開始当初の背景

## (1) 従来の研究

本研究の開始当初、それまでの日本本土、小笠原諸島や琉球列島などの陸産貝類に関して筆者が行った生態学的研究、特に陸産貝類と他の捕食者や競争種との関係について

の野外調査及び実験データから、それらの生物との共進化の実態やそのダイナミクスが明らかにされていた。そしてこれらの島嶼における陸産貝類群集の構造や性質が多くの面で明らかにされていた。一方、特に小笠原諸島では、これら一連の研究の過程で、明治時代以降の開拓による影響が、その群集構造

に大きな影響を与えてきた可能性が示唆されていた。

しかしながら、人為的な環境変化が果たしてどれだけの進化的変化をこれらの陸産貝類に及ぼしたかは全く明らかになっていなかった。

## (2) 研究の必要性

もし進化的な変化が、人為的な環境変化によって生じたことが明らかになった場合には、急速な形質の変化が生じることが示されるだけでなく、生態系や希少種の保全の面からも重要な意味を持つ。特に外来種の影響の緩和を行う場合、在来種と外来種の共進化が起こりうる場合には、外来種の安易な駆除は好ましくない結果をもたらす可能性がある。また生態系は長期的には外来種の影響が緩和され、安定化する可能性も考えられ、その長期予測にも影響する。こうした点から、本研究による、人為的な環境変化に対する生物の進化的応答の研究は、緊急の課題となっていた。

## 2. 研究の目的

### (1) 人為的環境変化に対する進化的応答の解明

本研究はまず第一に人間活動が生物にどのような進化的変化を引き起こしたか、そしてその結果、人為が及ぶ以前と比べて進化の趨勢はどのように変更されたかを、化石記録を用いて解明する。この研究には、小空間スケールのモデル系として小笠原諸島の陸貝化石を用いる。化石、現生試料の炭素・窒素安定同位体比や炭素/リン比、現生試料の生態学的、遺伝学的情報を手がかりに、生態系の変化を解明し、それに対し生物がどのような進化的反応を示したかを明らかにする。そして歴史時代の環境変化の時系列変化を解析することにより、人間の採集活動に伴い、それ以前とは異質な表現型レベル（形態、生態）の進化が生じた可能性を明らかにする。

### (2) 在来種の外来種に対する進化的応答の解明

本研究では第二に、人為的な環境変化の大きな要素の一つである外来種の侵入に対して、在来種がどのような進化的反応を示すかを、歴史時代の記録、試料、さらに化石記録を用いて明らかにする。この研究では小笠原諸島の各種在来生物とそれに影響を与えていると考えられる外来種の間を調べる。

そしてこれらにより得られた結果から、生態系の保全に際し、進化的変化の影響を考慮することの必要性について考察する。

## 3. 研究の方法

### (1) 試料採取と年代測定

小笠原の陸貝化石を、父島、母島などの砂丘や河床、洞窟から採取する。これらの化石は、AMS法年代測定と較正曲線による暦年代推定の結果から、絶対年代を推定する。各地点の化石の産出状況の解析結果とあわせ、これらの試料が、人が入植する以前の陸貝相やその形態的特徴、さらに当時の陸貝の生態やそれを取りまく生態系を明らかにする上で適切であるかどうかを検討する。

年代測定のほか、安定同位体分析と形態解析を目的として、さらに試料の採取をおこなう。

### (2) 化学分析および安定同位体比の分析

小笠原の現生陸貝にくわえ、測定のスタンダードとして本土の近縁な陸貝、および海産貝類を用いて、殻をシュウ酸で脱灰して不溶性の殻体タンパク質を取り出したのち、リン、窒素、炭素の分析を行い、これらの元素比率（CNP比）を求める。さらに化石貝の年代とCNP比の相関を調べ、もとの状態を推定し比較に用いる。炭素と窒素の安定同位体比（ $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ ）を化石、現生陸貝について測定する。これにより、過去の環境変化の状況を推定する。酸素同位体比の分析により、貝の年齢を求める。貝殻外層を構成する炭酸カルシウムの成長方向に沿った $\delta^{18}\text{O}$ の変化は、年間の温度変化を反映するので、この部分の $\delta^{18}\text{O}$ を求めて成熟に要した期間を推定する。

### (3) 形態形質の遺伝的背景の解析

形態解析により現生集団と化石集団で殻形や体サイズ、殻の高さ、殻表面の色帯のパターンなどの比較を行い、どのような違いがあるかを調べる。飼育中の陸貝の交配系を用い、殻形や色彩の遺伝的背景を解析する。マイクロサテライト遺伝子座をマーカーとした集団の遺伝的構造に対する解析を行う。化石集団のほか、各地の博物館に保管されている明治時代以降の標本も利用し、それらと現生の試料との比較に用いる。

### (4) 環境変化の要因の推定

小笠原諸島において、人の入植以降どのような環境変化が起きたかを、過去の文献の評価のほか、現在の植生環境から推定する。さらに環境要因と種ごとの分布や多様性、表現形質の変異との関係を調べる。

### (5) 在来種の外来種への応答解析

外来種の在来種に対する進化的インパクトを推定するため、上記の解析のほか、外来種の侵入地と未侵入地の間で、在来種（特に陸産貝類）にどのような生態学的性質の差が見られるか、またそれが在来種のどのような形態形質の違いに反映されているかを明らかにする。

#### 4. 研究成果

##### (1) 森林開拓に伴う群集構成の変化と、進化的変化

小笠原諸島・母島に置いて、種数と環境要因の関係を解析した。その結果、種数は現在の植生の質、つまり外来樹種の侵入の度合いや開墾度とは相関を示さず、また標高とも有意な相関が認められなかった。これに対し戦前における森林の面積は、種数と有意な相関を示した。この結果から、現在の陸貝在来種の分布は、戦前の森林破壊の影響を強く受けており、森林破壊の強さの弱い地域で、現在高い種の多様性が認められることが分かった。このことから明治時代の森林破壊は陸産貝類群集に大きな環境的負荷を与えたものと推定された。

そこで、このような森林破壊が集団レベルでどのような影響を与えたかを知るため、開発が著しかった幾つかの地域を抽出し、現生カタマイマイ類集団の特徴を調べた。これらと、完新世の化石記録と比較した結果、一部の地域で過去には認められない殻の特徴をもつ集団が認められた。この集団は、化石として産出し、現生もしている異なる2種の中間的な性質を持っていた。遺伝子解析の結果から、この集団はこれら2種の特徴的な遺伝子を共有しており、これらの雑種であると考えられた。この結果から、明治期の森林破壊のよって、雑種化が進み、それ以前と異なる形態をもつ集団が現れたと推定された。

##### (2) 外来種貝食性プラナリアに対する進化的応答

母島における最近20年間の絶滅率の分布は、貝食プラナリアの分布とよく対応しており、プラナリアの捕食が陸産貝類の生息に大きな影響を与えているという従来の仮説が改めて示された。

貝食プラナリアの分布域では、樹上性の種の生存率が有意に高く、これはプラナリアが木に登ることができないため、樹上性の種がその捕食から免れることができたためであると推定された。これらの地域の地上性カタマイマイ類は、幼貝が樹上性となっており、これはプラナリアの捕食から免れるのに有利な性質である。化石や博物館の標本と比較したところ、幼貝の形態に違いが認められ、これはプラナリアの捕食への応答として、生活様式が変化し、それへの応答として形態にも変化を生じたものと考えられる。

##### (3) 環境変化と形態進化

父島南崎の完新世の陸産貝類化石と現生種の殻について、炭素安定同位体比を調べた結果、現生種では有意に  $\delta^{13}C$  の値が高くなっていることが示された。これはこの地

域で植生が人の入植後に変化し、C4植物の多い乾燥した草地化したことを示している。

陸産貝類の形態的な特徴を、現生—化石の間で比較したところ、現生集団では殻の色が淡色になり、色帯の数も減少したことがわかった。

飼育実験からは色彩の遺伝様式は明らかにできなかったものの、それが遺伝的に決定されていることが確かめられたことから、この変化は、植生の変化—乾燥化により明色な個体がオーバーヒートに対し有利になるという climatic selection による進化を反映していると結論付けられた。

##### (4) 複数の外来種への進化的応答

兄島では爆発的に増加し純林化した外来樹種モクマオウの林床に生息するアニジマヤマキサゴを発見した。このアニジマヤマキサゴは特異的な形態をしており、博物館標本や化石記録からは発見されないことから、モクマオウの小笠原への定着後、その林床にごく短い期間のうちに適応進化したものと推定された。

このアニジマヤマキサゴは、在来林にすむものに比べ、モクマオウの厚い落葉に守られているため、外来種クマネズミの捕食圧から免れることができている。そのため、クマネズミの捕食圧の違いから、このタイプのアニジマヤマキサゴの頻度が上昇している。

またクマネズミの捕食は、落葉層の深い場所を好む陸貝のタイプよりも、浅い所をすみ場所として好む陸貝のタイプの方に強く働くため、ネズミの捕食の強いところでは、陸貝の住み場所が群集レベルでも、集団のレベルでも、落葉層の浅い所から深いところへとシフトしていることが示された。また集団のレベルでは、落葉層の深いところにシフトした集団では、殻の色彩が暗化し、殻の背が高くなるなどの進化的変化が観察された。

##### (5) 人為的環境変化が引き起こす絶滅のパターン

明治時代以降に起きた小笠原諸島の陸産貝類の絶滅について、島ごと、時代ごとに絶滅や分布の激減を生じた種の性質を調べることにより、“絶滅しやすさ”の一般性を調べた。その結果、特定の変動要因の影響に対しては、絶滅する種に共通の、絶滅しやすい性質が認められた。

しかし時代ごと、島ごとに、関与する変動要因が変わると、それに応じて絶滅する種の性質も変化した。ある脅威に対して頑健だからといって、その種が長期的に絶滅しにくいことにはならず、また過去と未来では絶滅のパターンが違う可能性が高いことが示された。この結果の環境保全上の意義は、野生生物や生態系の保全対策に際して、希少種ない

し危急度のランクを過度に重視することの危険性を示す点である。

#### (6) 生態系保全上の意義

兄島でモクマオウの林床に多数のアニジマヤマキサゴが生息していたことは、外来種への固有種の進化的適応がすでにかんりのレベルまで生じているケースがあることを示している。

固有種の環境変化に対する進化的応答の問題は、従来の保全戦略やそれに関連した事業のなかではほとんど無視されてきた。しかし、このケースのように、固有種が外来種を含む生態系に組み込まれ、進化的にその性質が固定し、外来生物に依存してしまっているケースは他にも多いと考えられる。今回、このような明らかな外来種依存種が見出されたことは、今後、生態系の保全管理方法や外来種対策を改善していく上で大きな意義をもつと考えられる。

#### 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 10 件)

①Wada, S., Kawakami, K., Chiba, S. Snails can survive passage through a bird's digestive system. *Journal of Biogeography*, 39, 査読有 2012, 69-73.

DOI: 10.1111/j.1365-2699.2011.02559.

x

②Nekola, J.C., Jones, A., Martinez, G., Martinez, S., Mondragon, K., Lebeck, T., Slapcinsky, J., Chiba, S. *Vertigo shimochii* Kuroda & Amano 1960 synonymized with *Gastrocopta servilis* (Gould, 1843) based on conchological and DNA sequence data. *Zootaxa*, 3161, 査読有, 2012, 48-52  
[www.mapress.com/zootaxa/2012/f/zt03161p052.pdf](http://www.mapress.com/zootaxa/2012/f/zt03161p052.pdf)

③Okajima, R., Chiba, S. How does life adapt to a gravitational environment?: the outline of the terrestrial gastropod shell. *American Naturalist*, 178, 査読有, 2011, 801-809

DOI: 10.1086/662674

④ Chiba, S., Roy, K. Selectivity of terrestrial gastropod extinctions on an oceanic archipelago and insights into the anthropogenic extinction process. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 108, 査読有, 2011, 9496-9501

DOI: 10.1073/pnas.1100085108

⑤ Wada, S, Chiba, S. Seashore in the mountain: limestone-associated land snail fauna on the oceanic Hahajima Island. *Biol.*

*J. Linn. Soc.* 102, 査読有, 2011, 686-693  
DOI: 10.1111/j.1095-8312.2010.01604.x

⑥ Chiba, S. Invasive rats alter assemblage characteristics of land snails in the Ogasawara Islands. *Biological Conservation*, 143, 査読有, 2010, 1558-1563.

DOI: 10.1016/j.biocon.2010.03.040

⑦ Chiba, S. Invasive non-native species' provision of refugia for endangered native species. *Conservation Biology*, 24, 査読有, 2010, 1141-1147.

DOI: 10.1111/j.1523-1739.2010.01457.x

⑧ Kimura, K., Chiba, S. Interspecific interference competition alters habitat use patterns in two species of land snails. *Evolutionary Ecology*, 24, 査読有, 2010, 1141-1147.

⑨ Iwai, N., Sugiura, S., Chiba, S. Predation impacts of invasive flatworm, *Platydemus manokwari* on eggs and hatchlings of land snails. *Journal of Molluscan Studies* 76, 査読有, 2010, 275-278.

DOI: 10.1093/mollus/eyq007

⑩ Iwai, N., Sugiura, S., Chiba, S. Prey-tracking behavior in the invasive terrestrial planarian *Platydemus manokwari*. *Naturwissenschaften* 97, 査読有, 2010, 997-1002.

DOI: 10.1007/s00114-010-0717-4

[学会発表] (計 5 件)

① 森井悠太, 横山潤, 河田雅圭, 千葉聡, 形態と系統の著しい不一致: 北海道に産するエゾマイマイ群の例, 日本貝類学会, 2012年4月14日, 東京

② 平野尚浩, 亀田勇一, 木村一貴, 千葉聡, オトメマイマイ属とオオベソマイマイ属における分子系統ならびに殻形態の進化, 日本貝類学会, 2012年4月14日, 東京

③ 千葉聡, 小笠原諸島における陸生貝類の種多様性パターンと景観の履歴, 日本生態学会, 2011年3月10日, 札幌

④ 和田慎一郎, 千葉聡, 川上和人, 微小陸貝が鳥の捕食によって移住する可能性: 追加検証, 日本生態学会, 2011年3月9日, 札幌

⑤ 千葉聡, 小笠原諸島におけるカタマイマイ属の適応放散, 種生物学会, 2009年12月15日, 東京

[図書] (計 1 件)

① 下直, 千葉聡, 井鷲 裕司, 朝倉書店, 生物多様性と生態学—遺伝子・種・生態系 2012, 176 担当ページ 47-99

[その他]

ホームページ等

[http://www.lifesci.tohoku.ac.jp/wordpress/wp-content/themes/twentyten/pdf/1105\\_2.pdf](http://www.lifesci.tohoku.ac.jp/wordpress/wp-content/themes/twentyten/pdf/1105_2.pdf)

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

千葉 聡 (SATOSHI CHIBA)

東北大学・大学院生命科学研究科・准教授  
研究者番号：10236812

### (2) 研究分担者

占部 城太郎 (JOTARO URABE)

東北大学・大学院生命科学研究科・教授  
研究者番号：50250163

豊福

高志 (TAKASHI TOYOFUKU)

海洋研究開発機構・地球内部変動研究センター・研究員

研究者番号：30371719