

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31日現在

機関番号：32661

研究種目：基盤研究（C）

研究期間：2009～2011

課題番号：21570024

研究課題名（和文） 島嶼環境における捕食者の食性転換：自然選択と遺伝子流動の量的評価

研究課題名（英文） Dietary shift of predator in insular environment: evaluation of relative importance of natural selection and gene flow to phenotypic evolution

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（和文）：

本研究は、伊豆諸島、伊豆半島、および本州におけるトカゲ、ヘビ類を含む食物連鎖を対象に、シマヘビとその餌生物の食物網がどのようにして形成されたのか、その成立順序と年代を推定した。その上で、ヘビのさまざまな餌を利用していく過程で、頭部の形態がどのように進化したのかを明らかにし、自然選択、遺伝的浮動・流動の相対的重要性を評価した。

研究成果の概要（英文）：

Identifying and dating historical biological events is an essential step to disentangle causative mechanisms of adaptive evolution during the course of community assembly. We present historical evidence for the roles of predator colonization order in shaping diet shift and morphological change of the predator snake, *Elaphe quadrivirgata* in order to determine if predator evolved life history traits and color pattern in association with colonization order of prey. Additionally, relative importance of natural selection, random genetic drift, and gene flow on geographic divergence in head morphological traits were evaluated. Field data suggests relatively strong natural selection was observed during the course of population fluctuation.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2009年度	1,200,000	360,000	1,560,000
2010年度	600,000	180,000	780,000
2011年度	600,000	180,000	780,000
年度			
年度			
総計	2,400,000	720,000	3,120,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学、生態・環境

キーワード：島嶼、捕食者、爬虫類、食性、自然選択、系統地理

1. 研究開始当初の背景

島嶼食物連鎖の構成種の適応進化と外来種への応答：海洋島へ移住した捕食者は、本土とは異なる島嶼生態系に対して、どのように適応、進化するのだろうか？これまで、申請者らは伊豆諸島と伊豆半島におけるトカゲ類

やヘビ類を対象として、形態・行動・生活史特性にみられる種内の地理的変異の把握と、外来種による島嶼生態系の変容過程のモニタリングを長期間行い、以下のことを明らかにしてきた。

(1) 被食者（トカゲ類）は、捕食者相の

違いに対応した生活史・行動上の種内変異を進化させる。

- (2) 伊豆諸島に生息するトカゲ食のシマヘビ集団では矮小化が、海鳥食の集団では巨大化が進化している。
- (3) 分子系統地理学的解析から、伊豆諸島のシマヘビは、カエル食の本土集団から少なくとも3度にわたって独立に移入し、島嶼環境においてトカゲや海鳥食へと分化したと推定される。
- (4) 古伊豆半島が本州と地続きとなり本土のカエルが再び利用可能になるに伴い、トカゲ食からカエル食へと戻ったシマヘビ集団が伊豆半島には生息する。

近年、生態学的時間スケールにおける種の迅速な適応進化の実証が進み、生物群集の形成過程や適応放散の成否に種の移入順序が大きな影響を及ぼす可能性が指摘されてきた。そこで、捕食者自身が新たな環境に進出し、新たな餌生物が移入することにより、捕食者の食性も進化すると予測されるが、その過程に自然選択、遺伝的浮動・流動等の進化プロセスがどの程度の相対的重要性をもって関与してきたのか、十分な研究は行われていなかった。そこで、伊豆諸島の立地条件とこれまでの実績を十二分に生かした研究を計画した。

2. 研究の目的

本研究では、ヘビとトカゲ、カエルを対象とした系統地理学的解析を行い、島嶼環境における捕食者-被食者関係の成立順序と年代を推定し、ヘビの食性転換にともなう新たな形質の獲得と、古い適応形質の消失過程に及ぼす、自然選択、遺伝的浮動・流動の相対的重要性を評価することとした。

3. 研究の方法

(1) 捕食者-被食者系の成立順序と年代推定

伊豆諸島を中心とするシマヘビ集団の系統地理を完了させ、新たに被食者（オカダトカゲとモリアオガエル）の系統地理学的解析を行い、オカダトカゲが伊豆諸島に移入した時期とモリアオガエルが伊豆半島に住み始めた時期を推定する。それによって、1) カエルのいない伊豆諸島に本土のシマヘビが移入し、カエルからトカゲ食へと分化した時期、2) 本州と地続きになった古伊豆半島において、シマヘビがカエル食に戻った時期、を推定する。

(2) 餌の化学的認知

ヘビは二股に分かれた舌を使って空気中の揮発性化学物質を集め、助鼻器官を用いて匂い物質を識別する。カエルの匂いを識別する能力はカエル食の集団では維持・強化されるが、トカゲ食に分化した集団ではその必要性は薄れ、機会的浮動によって集団中から失われるだろう。そこで、カエル食を利用しなくなってからの年代に応じて、カエルの匂いに反応するシマヘビ個体の割合がどのように推移するか、食性の異なる集団間で比較・検討する。

(3) 頭部形態の機能形態学的解析

捕獲した獲物を飲み込む際、ヘビは下顎骨と翼状骨で餌を固定しつつ、上顎骨を左右に前進させて餌を喉の奥に送り込む。飲み込める餌の大きさは、下顎を左右に拡張する方形骨が長いほど大きくなるが、逆に方形骨が短い方が餌を噛んで固定する力が強い。

体は幅広いが、皮膚が軟らかく筋力の弱いカエル類を利用するシマヘビは、方形骨が相対的に長くなり頭部は太短くなると予想される。一方、全身が硬い鱗に覆われたトカゲは強く噛まなければ逃げられてしまう。そのため、トカゲ類を利用するシマヘビの頭部は細長く、相対的に短い方形骨を持つと予想される。そこで、各集団が主に利用する餌に対して頭部形態が適応的に進化したとの仮説を立て、頭部形態の地理的変異を解析する。

(4) 中立遺伝子を用いた遺伝子交流の推定

ミトコンドリアのチトクローム b 遺伝子の塩基配列に基づく系統地理学的解析によれば、伊豆大島の集団を除くすべての島嶼集団は島固有のハプロタイプを有し、系統の異なる複数のハプロタイプを集団内に保有する集団は見つからなかった。このことは、一旦集団が分岐してからは、集団間の遺伝的交流がほとんどないことを示唆している。

そこで、核ゲノム中の中立な遺伝マーカー（SSR）の対立遺伝子頻度を集団間で比較し、本土集団と島集団の間、島集団間、そして本州と伊豆半島集団の間で、遺伝子流動の実態を定量的に明らかにする。さらに、適応形質（頭部形態や餌の認知）の集団間分化の指標（Gst）と集団の遺伝的分化の指標（Fst）を比較し、当該形質が適応的に分化したのか、単に中立的な変異を示しているだけなのかを判断する。

4. 研究成果

以下の2点について研究を行い、所定の成

果を得た。

- (1) 捕食者-被食者系の成立順序と年代推定
- (2) 頭部形態の機能形態学的解析

餌の化学的認知と、中立遺伝子を用いた遺伝子交流の推定については、マイクロサテライトマーカの開発に遅れたため、十分な成果を得ることができなかった。しかし、長期野外調査の継続により、シマヘビの島嶼集団ごとに頭部形態に対し、島ごとに異なる方向の自然選択が作用していることを示すデータを得ることができた。

- ① 伊豆諸島と本州集団の遺伝子サンプリングによって、伊豆諸島のシマヘビが西日本、および東日本から独立に移入した集団に基づくことを明らかにし、Journal of Biogeography誌にその成果が掲載された。

オカダトカゲの系統地理学的解析を進め、伊豆諸島のオカダトカゲは、日本本土の姉妹種から約600万年前に分化した後、南伊豆諸島集団、北伊豆諸島集団に分かれた。現在の島嶼集団のほとんどは、50万年より新しい時代に、各島に移住・分化したと推定された。この時期は、シマヘビが日本本土から伊豆諸島に移入した時期とほぼ一致していることから、現在の伊豆諸島が海上に姿を現し、現在の形状を示すようになった時期に、時を置かずシマヘビとオカダトカゲが移入したことを示唆している。

したがって、現在両種がともに生息する島と、片方の種しか生息しない島が存在するが、この状態が成立してからはほぼ同じ期間が経過していることになる。オカダトカゲのみが単独で生息する島は、その成立が非常に古いか、シマヘビの移入時期よりもはるかに新しいか、のどちらかであると判断された。

- ② シマヘビの頭部形態の測定により、オカダトカゲを捕食することに特化した神津島の集団が長く幅の狭い頭部形態を示すことを明らかにした。本土のカエル食集団では、1つの集団内に幅広い頭を有する個体と狭い個体が含まれ、多様な形態をもっていることが明らかとなった。
- ③ シマヘビとその主な餌生物であるオカダトカゲの個体数がロトカーボルテラ式にそって、周期的に振動することが明らかになり、シマヘビの個体数が減少する過程で、頭部形態特に方形骨の長さに基づく、最大開口幅に対する強い自然選択の証拠を得ることができた。

①、②、③の成果から、シマヘビの頭部形態に見られる地域変異は、各島のシマヘビが利用する餌生物の形態的特徴を反映し、強い自然選択の下で分化、維持されてきたことが示唆される。

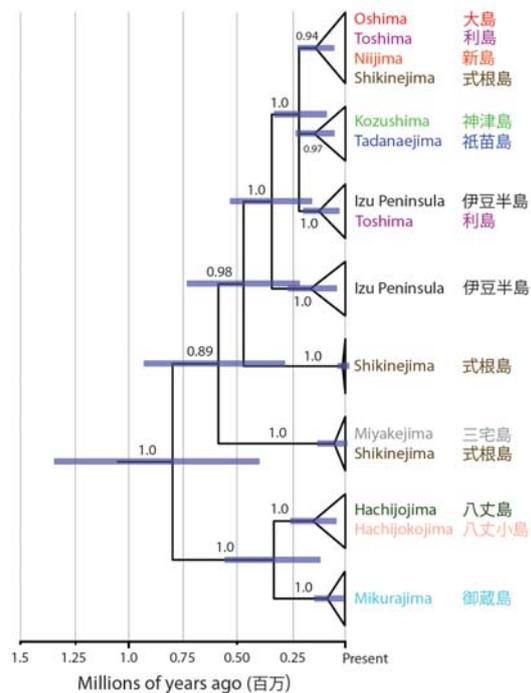


図 ミトコンドリアcтκrοm b 遺伝子の変異に基づくオカダトカゲの集団系統樹。



図 シマヘビの頭部形態に見られる著しい集団間変異。上段が、海鳥の卵や雛を捕食するただ苗島の個体、下段がオカダトカゲを専門に捕食する神津島の個体。2島の距離はわずか2 kmで、両個体群がで、ミトコンドリア遺伝子にほとんど差がない。

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1件、査読有)

- ① Takeo Kuriyama, Matthew C. Brandley,

Akira Katayama, Akira Mori, Masanao Honda and Masami Hasegawa (2011) A time-calibrated phylogenetic approach to assessing the pylogeogpahy, colonizatio history and phenotypic evolution of snakes in the Japanese Izu Islands. Journal of Biogeography. vol38, 259-271,

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

該当なし

(3) 連携研究者

該当なし