

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 6 月 6 日現在

機関番号：18001

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2011～2013

課題番号：23770014

研究課題名(和文) 隠蔽色の進化における要因間のトレードオフ：緯度クラインを用いた検証

研究課題名(英文) Trade-offs between camouflage effect and thermoregulation in cryptic coloration

研究代表者

鶴井 香織 (Tsurui, Kaori)

琉球大学・農学部・研究員

研究者番号：00598344

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,500,000円、(間接経費) 1,050,000円

研究成果の概要(和文)：ハラヒシバツタのオスには、隠蔽度を高める「黒紋」の有無に多型がある。体サイズが大きいほど目立つため、体サイズが大きいほど黒紋による隠蔽度向上が重要となる。一方、黒紋はオーバーヒートのリスクを増す。本研究では、多型の頻度における緯度および標高クラインを利用して、温度適応と体サイズが隠蔽色の進化に与える影響について解明を試みた。その結果、オスの黒紋型頻度と体サイズに関連は無かったが、冷涼な環境ほどオスの黒紋型頻度が有意に高かった。これらのことから、ハラヒシバツタのオスに見られる隠蔽色多型は、体温調節の影響を強く受けて進化したことが示唆された。

研究成果の概要(英文)：Morph ratio clines were used to determine whether trade-offs between body size and thermoregulation were involved in the evolution of cryptic coloration in a polymorphic pygmy grasshopper *Tetrix japonica*. The black markings on the pronotum are absent in some males, although the markings increase their camouflage effects. As larger grasshoppers are less cryptic, it is critical to enhance the effectiveness of their camouflage via markings. On the other hand, the markings increase the risk of overheating. The present study revealed morph ratio clines in males with a greater prevalence of morphs with black marks in colder regions. However, there was no relationship between the body size of males and the morph ratio. These results suggest that reducing overheating costs is more important than enhancing the camouflage effects in males. The trade-offs between camouflage effects and thermoregulation would partly explain the evolution of cryptic body-color polymorphism.

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：隠蔽色 色斑多型 頻度クライン トレードオフ 体温調節 性的サイズ二型 ハラヒシバツタ *Tetrix japonica*

1. 研究開始当初の背景

近年、隠蔽色の進化には、体サイズ、温度適応など関連する要因間にはたらくトレードオフが重要と言われている(Stuart-Fox and Moussalli 2009)。しかし、これらのトレードオフを包括的に検討した研究は少ない。この課題を解明するために、本研究では隠蔽色のクラインを利用した。クラインの形成要因は、クラインを示す形質の進化要因である。ゆえに、隠蔽色のクライン形成にはたらく諸要因のトレードオフを解明することで、隠蔽色の進化におけるトレードオフを検証できると考えた。

ハラヒシバッタは、色斑に著しい多型(同一種内に複数の色斑タイプが存在すること)を示す。多型を示す黒い斑紋(以下、黒紋)について標本の調査をした結果、低緯度地方ほど黒紋型の割合が低下する緯度クラインが、オスのみで検出された。一方、メスではどの緯度でもほぼ全ての個体が黒紋型であった(鶴井・西田 2010)。これに加え、以下の研究により、隠蔽と体温調節のトレードオフがクライン形成に重要と考えられた。

黒紋による隠蔽効果はバッタの体サイズの影響を強く受け、体サイズの大きいメスでは効果が高いが、体サイズの小さなオスでは効果が小さいことが分かった(Tsurui et al. 2013. 申請当初は投稿準備中)。この結果は、メスのすべてが黒紋型である一方で、オスでは黒紋型と無紋型が共存することと一致していた。つまり、大きくて目立つメスは、黒紋が無ければ目立ち過ぎるため淘汰されたと考えられた。このように、色斑パターンが隠蔽色として進化するかどうかは、生物の体サイズの影響を受けると考えられた。

一方、黒紋はバッタの体温を上昇させると考えられる(Forsman et al. 2002)。ハラヒシバッタは夏に繁殖し、その際オスは地表を歩いてメスを探索する。夏の地表は高温になるため、オスはオーバーヒートを避けるための体温調節行動をとる(鶴井 2012)。このことから、オスのみで黒紋型頻度にクラインが見られた理由として、暑い低緯度地方ほど黒紋型オスの体温調節コストが上昇することが考えられた。一方、メスにとっては、黒紋によって隠蔽度を高めることが体温調節よりも重要であると考えられた。このように、隠蔽色多型の頻度における緯度クラインは隠蔽効果と体温調節とのトレードオフの影響を受けると考えられた。

2. 研究の目的

ハラヒシバッタにおいて、オスのみで黒紋型頻度に緯度クラインがみられる理由の解明を試みた。具体的には、以下の2つの仮説について検証を試みた。

仮説1)

冷涼な環境ほど黒紋による体温上昇のコストが小さくなるため、オスの黒紋は消失しにくい。

仮説2)

高緯度地方ほどオスの体サイズがメスに近づくため、オスもメスと同様に黒紋によって隠蔽度を高める必要がある。

そして、体色の進化における隠蔽・温度適応・体サイズ間のトレードオフの解明を目指した。

仮説1について、オスにおける緯度クライン形成の主な要因が、物理的距離ではなく温度勾配によって生じる体温調節コストの勾配であることを示すには、同じ緯度だが温度環境が異なる地点間の黒紋型頻度の比較が有効である。そこで、標高差による温度環境の差(標高が高いほど環境が冷涼)を利用した。そして、標高とオスの黒紋型頻度の関係を調査した。仮説2については、個体群ごとに、性的サイズ二型の程度の指標として「相対オスサイズ」(オスがメスに比べてどれだけ小さいか: 平均オスサイズ/平均メスサイズ)を計算し、黒紋型頻度との関係を調査した。

3. 研究の方法

(1) 材料

北海道から九州にかけて、背丈の低い草原で普通に見られる小型のバッタであるハラヒシバッタ *Tetrix japonica* (図1)を研究材料とした。



図1 ハラヒシバッタの色斑多型

メスは全てが黒紋型だが、オスでは黒紋型と無紋型が共存する

(2) 調査地

調査地は青森県においてほぼ同緯度(北緯40.7度付近)に位置する岩木山および八甲田山とした。岩木山での採集は、弘前市百沢から岩木山スカイラインを上る道路沿いで行った。八甲田山での採集は、西斜面(黒石側)・北斜面(青森市側)・東斜面(七戸市・十和田市側)の4つの区域で行った(図2)。

(3) サンプリング

背丈の低い草原や踏圧裸地などの明るい環境において、捕虫網を用いたランダムスウィーピングによりバッタを採集した。採集したバッタは個体ごとに、黒紋の有無・性・頭幅・個体群(採集地)・採集年月日・翅型(長翅 or 短翅)を記録した。採集は2011年・2012年の5月~10月に行った。

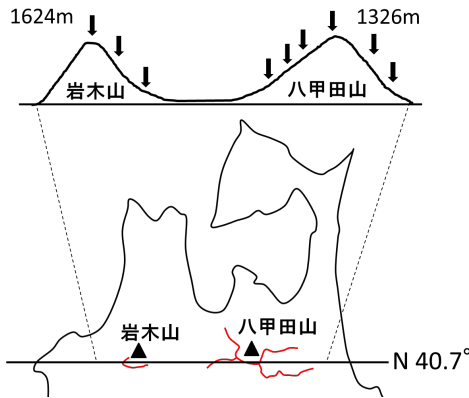


図2 調査地の緯度と標高

4. 研究成果

(1) 標高とオスの黒紋型頻度の関係

青森県内（岩木山および八甲田山）の 36 地点でサンプリングされたハラヒシバツタのオス 615 個体について、標高と黒紋型頻度の関係を解析した。解析の結果、同緯度に位置しながら標高の違いにより温度環境が異なる近接個体群間において、高標高地域ほど黒紋型頻度が高くなる標高ラインが検出され、「仮説 1」は支持された。

(2) 黒紋と体表温度の関係

太陽の輻射環境下で自由に活動する様々な色斑型のハラヒシバツタをサーモカメラで撮影した。その結果、バツタの体表面のうち黒紋の部分が高緯度部分より高温になることが確認された。この結果は、黒紋が輻射熱によるオーバーヒートリスクを高めることの直接的な証拠となった。

(3) 性的サイズ二型の程度とオスの黒紋型頻度

青森県内（岩木山および八甲田山）の 36 地点でサンプリングされたオス 615 個体、メス 456 個体を用い、個体群ごとに性的サイズ二型の程度の指標として「相対オスサイズ」（オスがメスに比べてどれだけ小さいか：平均オスサイズ/平均メスサイズ）を計算した。そして、相対オスサイズが大きいほど黒紋型頻度が高いかどうかを検討した。解析の結果、相対オスサイズと黒紋型頻度と有意な関係は検出されず、「仮説 2」は棄却された。

(4) 性的サイズ二型の程度と標高の関係

(3) と同じサンプルを用いて解析を行った。標高が高いほどメスのサイズは有意に大きくなった。一方オスは、標高が高いほどサイズが大きくなる傾向があるものの統計的には有意ではなく、程度も小さかった。その結果、標高が高くなるほど相対オスサイズは有意に小さくなった。

(5) 緯度ラインと標高ラインの比較

調査地点の年平均気温（メッシュ気候値

2000, 気象庁) とオスの黒紋型頻度の相関関係を標高ラインと緯度ラインについて調査した。その結果、標高ラインは緯度ラインよりも傾斜がなだらかで、ばらつきも大きかった(図3)。

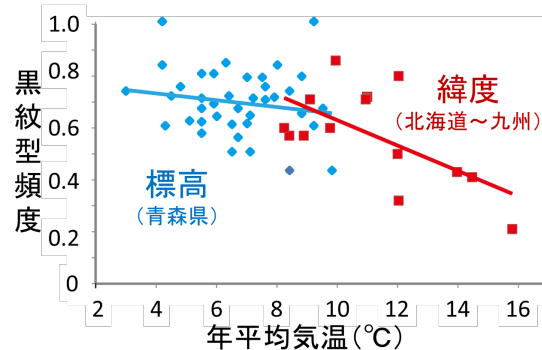


図3 標高ラインと緯度ラインの比較

(5) 長翅型の発生と頻度

本研究ではさらに、北東北地方の八甲田山・岩木山において、ハラヒシバツタの長翅型が発生することが確認された。これまで、ハラヒシバツタの長翅型は分布域全域において非常に稀とされ、観察例も少なかった。今回の調査では、全ての調査区域（岩木山、八甲田山西斜面（黒石側）、八甲田山北斜面（青森市側）、八甲田山東斜面（七戸市・十和田市側））において雌雄ともに長翅型が観察された。最も長翅型頻度が高かったのは八甲田山東斜面におけるメスで、調査期間を通じた平均が 52.6% に達した。長翅型頻度を雌雄で比較したところ、オスよりもメスで有意に長翅型頻度が高かった。また、高標高ほど長翅型頻度が高くなる傾向が観察された。さらに、晩夏から秋にかけて長翅型頻度が高くなる傾向があった。

(6) まとめ

オスの黒紋型頻度が高標高ほど高くなるという標高ラインは、オスの黒紋型頻度が高緯度ほど高くなるという緯度ラインとともに、冷涼な環境ほどオスの黒紋型頻度が高くなるという一貫した傾向を示した。一方、性的サイズ二型の程度がオスの黒紋型頻度ラインに与える影響は相対的に弱いと考えられた。なぜなら、オスの黒紋型頻度が性的サイズ二型の程度によって決まっているのであれば、高標高ほど相対オスサイズが小さくなる（黒紋による隠蔽の必要性が弱まる）場合、高標高ほど黒紋型頻度が低くなるはずである。実際は上述の通り、その逆であった。これらのことから、ハラヒシバツタのオスの黒紋におけるトレードオフは、体サイズ増大による隠蔽度低下よりも体温調節（輻射熱によるオーバーヒートのリスク）の影響を強く受けていることが示唆された。そして、ハラヒシバツタのオスに見られる隠蔽色多型は、体温調節の影響を強く受けて進化した

ことが示唆された。

(7) 展望

オスの黒紋型頻度における標高クラインは、緯度クラインに比べてばらつきが大きかった。原因の一つとして、標高と温度環境の相関が弱い可能性が考えられた。今後は、採集地点の温度環境のうち、色斑多型の進化により密接に関わるパラメーターを精査し、解析に組み込む必要がある。オスの黒紋にかかるオーバーヒートリスクは、バッタの繁殖期の温度環境に依存すると考えられる。しかし、ハラヒシバッタの生活史は未解明な部分が多く、繁殖期や化性に地理的変異がある可能性もある。事実、ハラヒシバッタは多化性とされているが、岩木山・八甲田山における高標高地域の中には年1化である可能性が疑われる個体群が存在した。オスの黒紋にかかる体温調節コストをより正確に検証するためには、生活史の解明が重要であると考えられた。

オスの黒紋型頻度における標高クラインのばらつきが、緯度クラインに比べて大きかったもう一つの原因として、遺伝子流動の影響が考えられた。標高クラインが観察される空間の大きさは、緯度クラインのそれより格段に小さいため、遺伝子流動の影響がより顕著に表れる可能性が高い。さらに、本研究において標高クラインを調査した北東北地方では、移動分散性に富んだ長翅型が低緯度地方に比べて著しく高い頻度で発生していた。このことから、本研究における標高クラインが遺伝子流動の影響をより強く受けている可能性が考えられた。現在、遺伝子流動がハラヒシバッタにおける黒紋型頻度クラインの形状に与える影響を検証するため、マイクロサテライトマーカーを開発中である。

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 2 件)

Kaori Tsurui, Atsushi Honma, Takayoshi Nishida. 2013. Size-dependent predation risk partly explains the sex-related marking polymorphism in the sexually size-dimorphic pygmy grasshopper *Tetrix japonica*. *Entomological Science*, 16(2) 136-144. DOI: 10.1111/ens.12054 査読有

鶴井香織, 本間淳, 西田隆義. 2011. バッタはなぜ背景に紛れるのか? - 画像解析による分断色の定量的検討 - . 第 55 回システム制御情報学会研究発表講演会講演論文集 p163-164. 査読無

[学会発表](計 7 件)

鶴井香織, 本間淳, 姫野孝彰, 西田隆義. 敵は捕食者のみに非ず-ハラヒシバッタの分断色における温度適応と性選択-, 小集会「生

物間相互作用の情報科学~その 10 捕食-被食系をいかにして生き抜くか?- 攻撃と防御の戦略 -」, 第 57 回日本応用動物昆虫学会, 2013 年 3 月 28 日, 神奈川.

Kaori Tsurui, Takayoshi Nishida. 2012. Does overheating risk affect the evolution of cryptic coloration? XXIV International Congress of Entomology, August 24, Daegu (Korea). 査読有

鶴井香織, 高橋佑磨, 森本元. クライン研究の現状とインフラ整備の必要性, 企画集会『だれも教えてくれないクラインの話: 形質の空間的変異を体系的に理解する』, 日本生態学会第 59 回大会, 2012 年 3 月 20 日, 大津.

鶴井香織, 高橋佑磨, 森本元. クラインの総合的理解とクライン研究の展望, 企画集会『だれも教えてくれないクラインの話: 形質の空間的変異を体系的に理解する』, 日本生態学会第 59 回大会, 2012 年 3 月 20 日, 大津.

Kaori Tsurui, Kazutaka Kawatsu, Takayoshi Nishida. 2012. Morph ratio clines in pygmy grasshopper melanism. The 5th EAFES International Congress, March 19, Ohtsu (Japan). 査読無

鶴井香織, 本間淳, 姫野孝彰, 西田隆義. 隠蔽にとどまらない隠蔽色 ~クラインに表れたトレードオフ~, 公募シンポジウム(3)「食う・食われるにとどまらない捕食者と被食者の戦略」, 個体群生態学会第 27 回大会, 2011 年 10 月 26 日, 岡山.

鶴井香織. 個体間で生じる表現型多型とその維持機構の考え方. 公募ワークショップ『多型現象の統一的枠組み: 個体内の変化から個体間の変異まで』 Animal 2011 (第 71 回日本動物心理学会・第 30 回日本動物行動学会・2011 年度応用動物行動学会/日本家畜管理学会 合同大会), 2011 年 9 月 10 日, 東京.

[図書](計 2 件)

鶴井香織. 2012. ハラヒシバッタの斑紋と体温調節行動. 昆虫と自然 47(13):4-7.

行動生物学辞典. 2013. 東京化学同人(分担執筆), pp637.

6. 研究組織

(1)研究代表者

鶴井 香織 (TSURUI KAORI)
琉球大学・農学部・協力研究員
研究者番号: 00598344