

Evolution of an adaptive phenotypic plasticity in the salamander *Hynobius retardatus*

(エゾサンショウウオにおける適応的な表現型可塑性の進化)

学位論文内容の要旨

多くの生物の形質は、たとえ同一の遺伝情報をもとにしても、発現時の環境の影響で大きく変化する。この環境に対する形質の反応の仕方は表現型可塑性と呼ばれている。しかし、表現型可塑性の進化適応性に関する研究は稀である。その主な理由は、表現型可塑性の進化適応性に関する二つの解釈のためであると考えられる。第一は表現型可塑性それ自体が形質として自然選択の対象となりうるという解釈と、第二は自然選択によるある形質の適応進化の副産物であるという解釈である。第一の解釈の典型的な例として、無尾両生類を中心として報告されている捕食者誘導型の防御形態、そして無尾・有尾両生類で報告されている肉食型、または共食い型と呼ばれる形態がある。これらは、明らかに適応的な表現型可塑性であり、したがって表現型可塑性それ自体の適応進化の例である。

エゾサンショウウオはその幼生時期に同種密度の増加によって誘導される”共食い型”形態が報告されている。その”共食い型”は適応的な表現型可塑性の進化を研究するのに最適な表現型である。また、エゾサンショウウオ幼生の”共食い型”の研究は、生物に共通する表現型可塑性の研究でもある。そこで、本研究では進化生物学の中心的課題である環境に対する生物の適応について、表現型可塑性を研究対象として選択し、その進化適応を調べるための最適なモデルとしてエゾサンショウウオ幼生の”共食い型”の適応進化について調べた。

第一章及び第二章

エゾサンショウウオ幼生の”共食い型”の誘導要因及び抑制要因を調べた。”共食い型”の発現は同種密度の増加より同所的に生息する無尾両生類 (*Rana pirica*) の幼生密度の増加でより誘導された。また、周囲個体の血縁関係が高い(兄弟間)と”共食い型”の発現は抑制された。以上の結果は、今までエゾサ

ンショウウオ幼生の共食い型と考えられてきた形態が、実は他種のおたまじゃクシを食べるために進化した形態であること、すなわち共食いのために進化した形態ではなく、より大きな餌を捕食するために進化した形態であることを示唆している。これは、春先幼生が雪解けによって出来る生息場所（水たまり）での餌不足に適応したためと考えられる。一方、兄弟間で”共食い型”が抑制されるのは包括適応度の低下を抑制するためと考えられる。

第三章

エゾサンショウウオ幼生の”共食い型”の至近的誘導要因である幼生密度と血縁環境が、究極的にもその発現に影響を与えているのか、すなわち”共食い型”の発現に幼生密度と血縁環境が異なる集団間の変異が存在するかどうかを調べた。幼生の生息環境を幼生密度（高密度・低密度）2水準、血縁環境を池の面積（小さい・大きい）を用いて兄弟との遭遇頻度（高頻度・低頻度）で表し、2×2でカテゴライズされた代表的な池を4つ選んだ。高密度・低頻度の池の幼生が最も高頻度に”共食い型”を発現し、低密度・高頻度の池の幼生が最も”共食い型”を発現しなかった。高密度・高頻度及び低密度・低頻度の池の幼生はその中間的な”共食い型”の発現頻度を示した。これは明らかに表現型可塑性が局所的な環境要因に適応している明らかな例である。すなわち、”共食い型”という適応的な表現型可塑性は自然選択の対象となり、したがって適応進化していることが示唆されている。

第四章

形質相関はその遺伝相関又は共分散のため、形質それ自体の進化にも影響を与える。近年さらに、形質の相関それ自体が可塑的であり、その可塑性も形質それ自体の進化に影響を与える可能性が示唆されている。

一般に卵サイズは幼生の生存、さらには適応度にも影響を与える形質であり、そのため幼生の生息環境と相関した卵サイズの研究例は多い。一方、”共食い型”も適応度に影響を与える形質であり、上記第三章で明らかにされた生息環境と”共食い型”形質の相関関係から、二つの形質間の相関関係が予想された。そのため、上記の2×2でカテゴライズされた代表的な4池の卵サイズを比較し、さらに各4池について卵サイズと”共食い型”の発現の因果関係を調べた。その結果、池間で卵サイズは大きく異なり、また池の幼生密度が高い（低い）ほど卵サイズは大きく（小さく）なり、”共食い型”の発現も高く（低く）なった。これは二つの形質が特定の環境下で適応度に対する貢献が同じであり、相関して進化したことを示唆している。

学位論文審査の要旨

主 査 助 教 授 若 原 正 己
副 査 教 授 片 倉 晴 雄
副 査 教 授 東 正 剛 (大学院地球環境科学研究科)
副 査 教 授 木 村 正 人 (大学院地球環境科学研究科)

学 位 論 文 題 名

Evolution of an adaptive phenotypic plasticity in the salamander *Hynobius retardatus*

(エゾサンショウウオにおける適応的な表現型可塑性の進化)

本論文は、多くの動物に見られる適応的な表現型可塑性の進化に関する実験的・理論的研究である。エゾサンショウウオではその幼生期に同種密度の増加によって誘導される“共食い型”が見られるが、申請者はそれが適応的な表現型可塑性の研究に最適な表現型であることを見だし、それがいかなる環境要因のもとで、どのようなしくみで発現するのか（至近要因）、さらにそれがいかに進化し得たか（究極要因）を総合的に解明した。論文は4章からなり、第1・2章では、エゾサンショウウオ幼生の“共食い型”は、同種密度よりも、同所的に生息する無尾両生類エゾアカガエルの幼生密度の増加でより頻繁に誘導されること、周囲個体の血縁関係が高いとその発現は抑制されること等を報告し、豊富な実験結果をもとにその至近要因を明らかにしている。第3章では、幼生の生息密度と血縁環境が異なる4集団間での“共食い型”発現頻度の変異の存在を明らかにし、“共食い型”という適応的な表現型が自然選択の対象となっていること、つまり適応進化していることを明らかにした。第4章では、エゾサンショウウオの卵サイズと“共食い型”発現の因果関係を調べ、池の幼生密度が高いほど卵サイズは大きく、“共食い型”の発現も高くなり、逆に幼生密度が低ければ卵サイズは小さく、“共食い型”の発現も低くなることを証明し、この二つの形質が相関して進化したことを世界にさきがけて証明した。本研究が表現型可塑性の進化生態学に与える影響は絶大なものである。

よって著者は、北海道大学博士（理学）の学位を授与される資格があるものと認める。