

学 位 論 文 題 名

Evolutionary Ecology of Predator-Induced Morphological Plasticity in an Anuran Tadpole

(捕食者誘導型の表現型可塑性に関する進化生態学的研究：
無尾類幼生をモデルとして)

学位論文内容の要旨

生態系は多様な生物種から構成されており、生物間相互作用は個体群動態や群集構造の様相に影響する。生物間相互作用の生態学的機能を知るためには、個々の相互作用の実態を分析し、そこから統一的な理解を導き出す必要がある。個々の相互作用を理解するためには、それを構成する個体のふるまいに焦点を当てることが有効である。

生物間相互作用は、他の環境因子と同様に、時間的にも空間的にも均質であることは少ない。近年、進化生物学者や生態学者は、環境の不均一性に対する個体のふるまいとしての表現型の可塑性に注目している。表現型可塑性とは、遺伝子型が同一であるにもかかわらず、環境の違いに応じて異なった表現型を発現する性質のことであり、代表的な現象の一つとして、被食者生物の誘導防御形態戦略がある。遊泳力に乏しいワムシやミジンコなどが、捕食者から排出された化学物質をたよりに棘を伸長し身を守ることは、よく知られた例である。誘導防御形態戦略は、一部の陸上植物でも観察されるが、多くは水圏を生活の場とする動物でみられ、この生態現象を探究することは、水圏生態系における群集構造や、水圏生物の進化に関して深い洞察をもたらすと考えられる。

防御形態を誘導する戦略はどのような状況で進化し維持されているのだろうか？ 表現型可塑性の進化について調べた理論研究は、分断化選択を伴う環境の変異性を重要視する。すなわち、ほとんどの理論研究が、「被食者は捕食の危険にさらされているときには防御することは有益であるが、防御の発現や維持には費用がかかるため捕食者のいない安全な環境では防御をしないほうが適している。そのため変異しやすい捕食者環境において誘導戦略が維持される。」と推論している。それに対して実証研究は、多くの例にお

いて誘導形態の防御機能を明らかにしてきたものの、防御費用の存在を示す証拠はほとんど提示してこなかった。そのため、防御誘導の適応性について明確な支持は得られていない。また、多くの研究が、捕食者 1 種対被食者 1 種のような、極めて単純な系にのみ注目しており、実際の捕食者環境における被食者のふるまいについてはほとんど理解されていない。自然界では、被食者は様々な種の捕食者から危険にさらされており、それらとの相互作用は変異に富んでいる。複雑な捕食者環境のなかで、被食者はどのような誘導防御戦略をとるだろうか？ また、それらの戦略はどのように進化し維持されているのだろうか？ 本研究では、誘導防御研究の理想的な被食者モデルである無尾類幼生(エゾアカガエルのオタマジャクシ)とその捕食者(エゾサンショウウオの幼生とオオルリボシヤンマのヤゴ)を対象とし、多様な捕食者環境における誘導形態の発現様式とその機能、形態発現量の地理的変異について調べ、形態防御誘導の適応的意義とその進化要因について理解することを目的とした。

(1) 攻撃様式の異なる捕食者に対する異なる防御形態誘導

攻撃様式の異なる捕食者に対しては、異なる防御戦術が効力を持つはずである。被食者は異なる種の捕食者に対して特異的な防御を発現するだろうか？ また、もし発現するなら捕食者の種をどのように区別しているのだろうか？ オタマジャクシを丸のみにして捕食するサンショウウオ幼生と、かじりついて捕食するヤゴを用い、それらに対するオタマジャクシの形態の変化とその際の信号認知様式を実験的に調べた。その結果、オタマジャクシは、サンショウウオ幼生に対しては接触の際に受ける信号を利用し、頭胴部を大きく膨らませた形(膨満型)に変わり、ヤゴに対してはヤゴから排出される化学信号を遠隔的に探知することで、尾鰭の高い形(高尾型)に変わることが明らかとなった。次に、これらの種特異的な形態の防御機能について確かめたところ、それぞれの捕食者に対して、特異的な形態をもつ個体が捕食されにくいことが示された。膨満型の形態は、頭胴部の膨らみがサンショウウオ幼生による丸のみを効果的に妨げること、一方で、高尾型の形態は遊泳力の向上をもたらすことで捕食回避に機能すると考えられた。

(2) 捕食者種特異的な防御形態の柔軟な変化

オタマジャクシが生息する池では、天候や季節的な影響により、捕食者の種構成が変化しやすい。捕食者の種構成と密度の変化に応じて、被食者が防御形態を柔軟に変えることは適応度の増加につながると予測される。そこで、オタマジャクシが、捕食者環境の

変化に応じて捕食者種特異的な形態を柔軟に変化させることができるか検証した。まず、オタマジャクシを、サンショウウオ幼生またはヤゴと同所的な環境で1週間飼育し、それぞれ膨満型と高尾型の形態へと変化させた。その後、環境中の捕食者の種を、交替させた場合と除去した場合にわけ、形態の変化を追った。捕食者を除去した場合には、オタマジャクシは捕食者特異的な形態から元の形態へと戻った。これは、防御形態を維持するために費用がかかっていることを示唆しており、捕食者がいるときのみ防御を発現することの適応性を支持する証拠となる。捕食者を交替させた場合には、オタマジャクシは、交替後の捕食者に特異的な防御形態へと変化した。このような可変性は、捕食者特異的な誘導防御戦略の進化において重要な役割を果たすと考えられた。

(3) 捕食の危険性に応じた防御の調節発現

捕食者の密度や個体の攻撃能力や貪食さのような捕食者種内の性質の変異性は、捕食強度の変異を導く。一般に、発現量に応じて機能が高まるが費用も増加するような防御形質の発現は、捕食強度に応じて費用対効果を最大化するように調節されるべきである。オタマジャクシは小さな池に生息することが多いため、捕食者個体の捕食能力がそこでの捕食強度を規定しうる。エゾサンショウウオ幼生は、エゾアカガエルのオタマジャクシの高密度環境下において、大きな口器を持つように形態変化することが知られている。この形態は、オタマジャクシの膨満型の防御形態に対抗する機能をもっており、オタマジャクシを丸のみにするのに極めて有効である。操作実験により、大きな口をもつサンショウウオ幼生にさらされたオタマジャクシは、そうでないサンショウウオ幼生にさらされたオタマジャクシよりも、体をよく膨らませることが明らかとなった。この結果は、オタマジャクシは捕食強度に応じて防御形態の発現量を調節しうることを示している。

(4) サンショウウオ幼生に特異的な形態発現の適応進化

誘導防御戦略は、捕食圧を駆動として適応進化したと考えられるが、それを支持する証拠はほとんど得られていない。一般に、異なる選択的背景をもつ種間や同種個体群間の形質の比較は、形質の進化的要因を理解するうえで有効である。本研究では、エゾサンショウウオとエゾアカガエルの地理的分布に着目し、個体群比較によりサンショウウオ幼生に特異的な膨満形態発現能力の進化的要因を検討した。エゾアカガエルは北海道の本島と奥尻島に分布するが、エゾサンショウウオは本島のみに生息し奥尻島には分布しない。本島と奥尻島の個体群の形態発現能力を比較したところ、本島集団は奥尻島集団

に比べて膨満形態の発現能力が著しく高かった。この結果から、オタマジクシは、サンショウオ幼生からの捕食圧を駆動として膨満形態を誘導する能力を進化させてきたと考えられた。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 高 橋 豊 美
副 査 教 授 桜 井 泰 憲
副 査 教 授 五 嶋 聖 治
副 査 助 教 授 西 村 欣 也

学 位 論 文 題 名

Evolutionary Ecology of Predator-Induced Morphological Plasticity in an Anuran Tadpole

(捕食者誘導型の表現型可塑性に関する進化生態学的研究：

無尾類幼生をモデルとして)

捕食者がいる環境で形態を変化させる生物種は、水圏動物で数多く知られている。こうした環境応答型の形態変化がもつ生態学的機能や適応的意義を知ることは、水圏生態系の生態学的な理解を深める上で重要と考えられる。多くの場合、捕食者がいる環境で発現した形態は防御機能をもつことがわかっているが、なぜ捕食の危険にさらされたときのみ防御形態を発現するのかはわかっていない。また、形態変化を扱った過去の研究のほとんどは、ある捕食者 1 種に対する被食者の形態反応に注目しており、より複雑化した捕食者環境に対する被食者の形態反応についてはほとんど理解されていない。本研究は、異なる攻撃様式をもつ捕食者に対する形態誘導の適応的意義と進化的要因について、エゾアカガエル幼生をモデル生物とした複数の実験により検証したものである。

本論文において評価される点は次のとおりである。

異なる種の捕食者に対して異なる形態反応が誘導されるための必要条件を適応論的主張に基づいて整理した。異なる攻撃様式をもつ捕食者に対しては異なる防御形態を発現すべきであると予測し、この予測をエゾアカガエル幼生で実験検証した。実験の結果、カエル幼生が噛みつき型捕食者のオオルリボシヤンマ幼虫(ヤゴ)に対しては逃避に有効な尾鰭の高い形態を発現し、丸のみ型捕食者のエゾサンショウウオ幼生に対しては、丸のみを防ぐために頭胴部を著しく膨らませることが明らかとなった。これらの結果は、先の予測を強く支持するものであった。

- 1) カエル幼生は、ヤゴとサンショウウオ幼生のそれぞれに特異的な防御形態を発現したあとでも、環境の変化に応じて再度形態を変えることができることを示した。つまり、一度どちらかの捕食者種によって形態が誘導されても、捕食者が交替したときには、新たな捕食者に対して特異的な防御形態へと変化できること、また、捕食の危険が取り除かれたときにはもとの形態へと戻ることが明らかにされた。可逆的な反応は防御形態の維持にコストがかかることを示唆しており、このことは危険にさらされてから形態を発現するという防御誘導の適応性を示す証拠として考察された。

- 2) 対サンショウウオ幼生の防御形態が危険の程度に応じて調整的に発現されることを示した。エゾサンショウウオ幼生はカエル幼生の高密度環境下では、大きな顎に特徴づけられる捕食に有利な形態を発現することが知られている。実験により、大顎型のサンショウウオ幼生にさらされた場合には、カエル幼生が防御形態をより強く発現することを明らかにし、これが費用対効果を最大化する戦略である可能性を指摘した。
- 3) エゾアカガエル幼生における対エゾサンショウウオ幼生の防御形態誘導が、エゾサンショウウオ幼生からの捕食圧を進化要因として獲得されたという仮説を、捕食圧の異なる個体群間の比較により検証した。エゾサンショウウオが分布する北海道本島とそれらが分布しない奥尻島のカエル個体群を用いて、防御形態の発現能力を比較した。実験では、採集した親ガエルから人工授精で得た幼生を用いることで、両個体群だけでなく交雑集団も比較の対象とした。結果として、北海道個体群は奥尻個体群に比べて防御形態の発現能力が高いこと、交雑集団は中間的な発現能力を持つことを明らかにし、この戦略の進化的要因と遺伝的背景について理解を深めた。

以上の結果は、環境誘導型の形態変化に関し、捕食者環境の複雑性に注目することで、従来の研究では得られていない新しく重要な知見を数多く提供している。また、得られた知見の多くが水圏生物における形態的誘導戦略の進化生態学的考察の範疇にとどまらず、生物個体のあらゆる形質の可塑性について普遍的な理解をも深めていることは高く評価される。よって、審査員一同は、本論文が博士(水産科学)の学位を授与される資格のあるものと判定した。

なお、平成18年11月24日の研究科教授会最終審査において、投票数28票、可とするもの28票で研究科委員全員が合格と判定した。