

学 位 論 文 題 名

クロタマキビの貝殻形態に見られる
時空間スケールに応じた急速な進化と表現型可塑性

学位論文内容の要旨

タマキビガイ科のクロタマキビ *Littorina sitkana* は、北太平洋の岩礁潮間帯上部で一般的に見られる巻貝で、発生様式は直達型で、産卵は年 1 回、寿命は約 2 年で、表現型には多型が認められる。本研究ではクロタマキビの貝殻形態に見られる時空間スケールに応じた急速な進化と表現型可塑性の存在と、そのプロセスとメカニズムについて検討を加えた。

本研究では、始めに、空間スケールを局所と緯度の 2 つのスケールに区別し、それぞれのスケール内でクロタマキビの貝殻形態に見られる変異を調べた。局所スケールにおける形態的変異については、小さな港の内側と外側に生息するクロタマキビを対象とした。港の内側と外側は幅約 1 m のコンクリート壁で分断され、波圧の強弱や捕食者の有無は、港の内側と外側で異なる。波圧は港の外側で強く、捕食者と考えられるイソガニは港の内側に多く生息する。港の内側と外側に生息するクロタマキビの貝殻形態を比較した結果、港の内側において、殻色は全体的に黒褐色で（ブラックタイプ）、殻サイズは大きく、貝殻表面は滑らかで、貝殻は堅く、足のサイズは小さいタイプが多く見られた。一方、港の外側においては、殻色は成長の過程で黒褐色から灰白色へ変化し（パンダタイプ）、貝殻サイズは小さく、貝殻表面にリブレット（溝）構造を有し、貝殻は壊れやすく、足のサイズは大きいタイプが多く見られた。

今回観察された、地点間での異なる形態の差異は波圧の強弱と捕食者の有無に対して適応的な表現型と考えられる。そこで、港の内側と外側に生息するクロタマキビを用いて捕食実験と水流耐性実験をおこなった。捕食実験は、5 cm (W) × 6 cm (L) × 8 cm (H) のケージに、港の内側と外側から採集したクロタ

マキビをそれぞれ1個体（合計2個体）と、イソガニを1個体入れ、24, 48, 72, 96, 120時間後に観察し、クロタマキビがイソガニに捕食されているかどうかを観察した。その結果、捕食者と同所的に生息している内側の個体は捕食されず、捕食者と同所的ではない外側の個体のみが捕食された。捕食された個体は、イソガニのハサミで貝殻が割られていた。水流耐性実験は、毎分10リットルの水流を発生させ、5分後に水流に耐えられているか、それとも流されているかを記録した。その結果、波圧が強い港の外側に生息する集団のほうが水流に対する耐性が有意に強いことを示した。貝殻表面にリブレット構造を持つ個体は、波圧が強い場所で多く見られた。貝殻表面に見られるリブレット構造は、水との摩擦を軽減する役割を持つと考えられる。さらに、リブレット構造は、一定方向からの水流に対してのみ有効である。水流耐性実験において、クロタマキビは、水の流れに対して貝殻のリブレットがほぼ平行になるような姿勢をとることが観察された。このことから、クロタマキビの貝殻表面に見られるリブレット構造は水との摩擦を軽減する役割を持つ可能性は極めて高いと推測された。

貝殻は、基質が不安定な環境において、割れるリスクを軽減するために堅くなる場合がある。しかしながら、調査地の両地点の基質はともに安定している。ゆえに、本調査地において、捕食者と同所的な集団で貝殻が有意に堅いのは、基質の安定性の度合いに由来するのではなく、捕食リスクを軽減するためと考えられた。

緯度スケールにおける可塑的変異は、北海道西岸沿岸の日本海側に沿った約800kmの海岸線に設けた93地点を対象とした。その結果、殻色が成長の途中で黒褐色から灰白色へ変異する個体（パンダタイプ）の割合は、低緯度ほど高く高緯度ほど低かった。一方、全体的に黒褐色の個体（ブラックタイプ）の割合は、低緯度ほど低く高緯度ほど高い割合を示した。殻色は、日光を反射したり吸収したりする役割を持ち、体温調節に大きく貢献する。一般に、日射量が多い低緯度地方では、日光を反射するために白に近い色となり、日射量が少ない高緯度地方では、日光を反射する必要はなく、黒に近い色になると言われている。パンダタイプの割合は局所スケールで見ると、隣接し合う地点間で著しく異なるが、緯度ス

ケールで見た場合、緯度に応じて変異するパターンが見られた。すなわち、クロタマキビの殻色は、局所スケールと緯度スケールで異なる環境要因に起因していると考えられた。これらの調査より、空間スケールに応じた貝殻形態に見られる変異は、局所スケールに起因する環境要因と緯度スケールに起因する環境要因の相互が関係しており、それぞれに応じて変異していると考えられた。

次に、局所スケールにおけるクロタマキビの形態に見られる変異を時間スケールで追跡した。調査地は、海岸線沿いの幅約 2 km の範囲内の沖合に設置された離岸堤である。もともとの沿岸の生息地から離岸堤という新しい生息地に侵入したクロタマキビの貝殻形態に見られる変異を追跡した。離岸堤は 1980 年から 1997 年までの間に、沿岸のクロタマキビの生息地沖合約 50 m に、12 基設置された。設置されたブロック型式と設置方法は同様である。離岸堤はクロタマキビにとって新しい生息地となる。本研究では、離岸堤へ最も早くたどり着いた集団が離岸堤で有利となること、離岸堤間で遺伝的な交流はないことを仮定した。この仮定は、離岸堤付近に発生する離岸流によって支持されるだろう。よって、離岸堤が設置された年代とクロタマキビの世代数との間に強い関連があると仮定した。クロタマキビの形態変異を大きく左右する波圧は、沿岸の生息地より離岸堤の生息地のほうが有意に強く、離岸堤間では同様であった。捕食者のイソガニは、沿岸の生息地で見られるが、離岸堤の生息地では見られなかった。クロタマキビは、波圧が弱く捕食者が存在するもともとの環境から、波圧は強く捕食者は存在しない環境へ侵入した。クロタマキビに見られる形態変異は、設置年代が異なる離岸堤間で比較することによって、可塑的なのか、または進化的なのかを区別できる。

貝殻サイズと、堅さ、足のサイズ、リブレットの有無の割合を離岸堤間で比較した結果、離岸堤の設置年代が古い生息地ほどリブレットを有する割合は高く、新しいほどリブレットを有する割合は低いことが判明した。その他の形態は、離岸堤間でほぼ同様であった。もともとの生息地である沿岸の集団は、離岸堤の集団と比べて、貝殻サイズは大きく、貝殻は堅く、足のサイズは小さく、リブレットを有する個体は少ない。よって、貝殻サイズと、堅さ、足のサイズについては可塑的に決定されており、リブレット

の有無については進化的に決定されていると考えられた。クロタマキビの貝殻構造がリブレットタイプに進化する速度を, Haldane の計算式に従って算出すると+0.742 haldanes であった。進化速度が速いと言われているコガネタマキビで-0.319 haldanes, ガラパゴスフィンチの一種で+0.709 である。これらと比較すると, クロタマキビの貝殻形態に見られるリブレット構造は, より急速に進化していると言える。

本研究は, クロタマキビの貝殻形態に見られる変異は局所スケールに起因する環境要因と緯度スケールに起因する環境要因が関係していることを明らかにした。それに加えて時間スケールに応じた急速な進化と表現型可塑性の存在を明示し, 貝殻形態の変異が生じるプロセスとメカニズムの一端を明らかにした。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 五 嶋 聖 治

副 査 教 授 帰 山 雅 秀

副 査 准教授 和 田 哲

学 位 論 文 題 名

クロタマキビの貝殻形態に見られる

時空間スケールに応じた急速な進化と表現型可塑性

クロタマキビは、北太平洋の岩礁潮間帯上部でふつうに見られる直達発生型の巻貝であるが、貝殻形態にはさまざまな表現型の多型が認められる。本研究は、本種の表現型多型を時空間スケールで検証し、多型を発現するメカニズムについて、急速な進化と表現型可塑性の観点から検討を加えたものである。

人工構造物によって分断された隣接する2地点間におけるクロタマキビの適応:幅1mのコンクリート壁で分断された港の内側と外側は、波当たりの強弱、捕食性カニの生息状況が大きく異なる。港内は波当たりが弱く、黒色の基質に覆われ、捕食性カニが多い。そこには殻色が全体的に黒褐色で（ブラックタイプ）、貝殻表面は滑らかで、貝殻は堅く、足のサイズが小さいタイプが多く生息していた。一方、港外は波当たりが強く、基質の多くが白色のイワフジツボに覆われ、捕食性カニが見当たらない。港外では、殻色は灰白色（パンダタイプ）で、貝殻表面にリブレット（溝）構造を有し、貝殻は割れやすく、足のサイズは小さいタイプが多く見られた。捕食実験の結果、港内に多く生息するブラックタイプは捕食性カニに捕食されず、港外に多く生息するパンダタイプのみが捕食された。殻の堅さは、港内に多いブラックタイプの方が有意に堅かった。殻色と生息地の背景色の比較の結果、内外ともにそれぞれ両者に有意差はなく、視覚を利用する捕食者から隠蔽する効果が期待された。さらに、水流耐性実験の結果、港外に生息するタイプは流れに対する耐性が強かった。これは貝殻のリブレットを流れに対して平行な姿勢をとり水との摩擦を軽減することと、大きな足による強い付着力のためと考えられる。これらの結果は、両タイプのクロタマキビとも局所的な生息地の環境要因に適応していることを示唆するものである。

緯度スケールにおけるクロタマキビの殻色の変異:北海道西岸に沿った約800kmの海岸線に設けた93地点で殻色タイプを調べた結果、低緯度地域ほどパンダタイプの割合が高く、高緯度ほどブラックタイプの割合が高かった。つまり、局所スケールで見ると隣接する地点間で両タイプの割合は異なるが、緯度スケールで見た場合には緯度に応じて変異することを示している。これは緯度スケールで変化する日射量のような環境要因に応じた変異と考えられる。すなわち、日射量が多い低緯度地域ほど白色の殻色によって日光を反射して体温調節を行っていると考えられる。このことは、貝殻形態に見られる変異は、局所スケールに起因する環境要因と緯度スケールに起因する環境要因の相互が関係しており、それぞれに応じて変異していることを示唆するものである。

局所スケールにおけるクロタマキビの急速な進化と表現型可塑性：海岸線沿いの狭い範囲に、18 年の間に、同じ様式の離岸堤が 12 基設置された。離岸堤は新たな生息地となり、クロタマキビが侵入した。新たな生息地である離岸堤での波圧は強く、もともとの生息地である離岸堤内側では低い。強い波当たりに対して適応的なリブレット構造を有する個体の割合は、離岸堤内側では低く、設置年代が古い離岸堤ほど高い傾向を示した。貝殻サイズ、殻の堅さ、足のサイズは、設置年代とは関係がなく、離岸堤間でほぼ同様であった。殻の堅さに影響すると考えられる捕食性カニは、離岸堤には見当たらなかった。これらの結果から、貝殻サイズ、殻の堅さ、足のサイズについては可塑的に決定されており、貝殻表面のリブレットの有無は進化的に決定されていると推察された。しかも、わずか 20 年足らずの間に起こったというその速度から急速な進化と言えるだろう。

これらの結果は、クロタマキビの貝殻形態に見られる多型には、局所スケールに起因する環境要因と緯度スケールに起因する環境要因が関係し、加えて時間スケールに応じた急速な進化と表現型可塑性の存在を示唆するものである。本研究結果は、形態形質の変異に関する重要な知見を提供するものと高く評価できる。よって審査員一同は申請者が博士（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。