

氏 名	しげ みや ゆう すけ 繁 宮 悠 介
学位の種類	博 士 (人間・環境学)
学位記番号	人 博 第 230 号
学位授与の日付	平 成 16 年 3 月 23 日
学位授与の要件	学 位 規 則 第 4 条 第 1 項 該 当
研究科・専攻	人 間 ・ 環 境 学 研 究 科 環 境 相 関 研 究 専 攻
学位論文題目	Evolution of colour polymorphism in neritid snails (アマオブネ科巻貝類における色彩多型の進化)

論文調査委員 (主 査)  
教授 加藤 真 教授 松井正文 助教授 宮下英明

### 論 文 内 容 の 要 旨

生物の中には、顕著な色彩変異を集団中に持つものが見られる。このような色彩変異の多くは遺伝的背景を持ち、その色彩多型の維持には捕食者による頻度依存的捕食が強く関与していることが指摘されてきた。視覚の発達した捕食者は餌の探索像を固定して採餌効率を高める傾向があり、このことが多数派捕食につらなり、その結果として色彩多型が維持されうる。また、餌が集中分布する時には、捕食者は目立つ少数派を捕食する傾向があり、その結果として単型が進化する、と考えられている。

海岸の潮間帯には色彩多型を持つさまざまな動物が見られるが、アマオブネ科の巻貝類にはとりわけ変異の豊かな色彩多型を持つ種が多い。潮間帯の貝の捕食者には鳥類、カニ類、魚類などがいるが、それらの中のいずれかがアマオブネ類の色彩多型の進化に寄与したと考えられる。本研究は、潜在的な捕食者の行動観察や食物調査の結果をもとに、フグ類が特に重要な捕食者であることに着目し、アマオブネ類の殻の色彩多型の進化にフグ類の頻度依存的捕食がどのように関与したかを明らかにしようとしたものである。

本論文は6章からなり、色彩多型の維持機構に関する先行研究を第1章で総覧した。

第2章では、日本沿岸の潮間帯貝類の重要な捕食者であるクサフグを用いて、餌の分布様式(集中分布と一様分布)に応じて頻度依存的捕食の逆転が起こるかどうかを調べる室内実験を行なった。濃茶と薄茶の二色に着色した二型の人工餌(カマボコ)を4種類の比率(1:4, 2:3, 3:2, 4:1)で水槽内に提示し、クサフグが多数派と少数派のどちらの餌を好むかを解析した。その結果、クサフグは、餌が集中分布しているときは少数派の餌を好んで採餌し、逆に餌が一様分布しているときは多数派の餌を好んだ。この結果は、鳥類以外で初めて報告された頻度依存的捕食の逆転の例であり、クサフグが餌生物の分布様式に応じて色彩多型と単型のどちらをも進化させうることを示している。

第3章では、フグ類の頻度依存的捕食が実際にアマオブネ類の色彩多型の進化に影響を与えているかどうかを調べた。初めに、アマオブネ類が多く生息する和歌山県白浜と沖縄県西表島においてフグ類を採集し、その胃内容調査を行なった。その結果、フグ類はアマオブネ類を含む巻貝類のほか、二枚貝類、甲殻類を主に捕食していることが明らかになった。次に、野外でもフグ類の頻度依存的捕食が起こるかどうかを調べる実験を白浜の岩礁海岸で行なった。茶色と灰色の二色に着色した二型の生きた二枚貝(ヒバリガイモドキ)を、密度と分布様式を変えて岩礁上に設置し、満潮時に潮間帯に侵入してくる魚類に捕食させた。その結果、二枚貝はほとんどフグ類によって捕食され、餌が密集している時は少数派が捕食されたが、餌がまばらになるにつれてその少数派捕食の傾向は消失した。次に、アマオブネ類が実際にどのように分布しているかを、沖縄島の潮間帯で調査した。

その結果、色彩が単型的な8種は集中分布をし、多型的な4種は一様分布をしていることが明らかになった。これらの結果から、フグ類の頻度依存的捕食がアマオブネ類の色彩多型の進化に強く関わっていることが示唆された。

第4章では、アマオブネ類の色彩多型の進化に、捕食以外の要因も含めて、どのような要因が重要であるかを調べるため、

4種の多型種と8種の単型種で、三つの特性、すなわち殻の太陽光吸収率、殻の強度、交尾回数を比較した。殻の太陽光吸収率に関しては、水を満たした貝殻に太陽光を当て、2時間後の温度上昇量のばらつきを比較した。その結果、多型種と単型種の間分散の差は無く、色彩多型が生息場所の微気象の時間・空間的な変動によって維持されているという仮説は支持されなかった。殻強度に関する比較では、多型種ほど殻の相対重量が高く、破痕を持った個体の比率も多型種で高いことが示された。このことは多型種ほど頑丈な殻を進化させたことを示唆し、捕食が色彩多型の進化に関わっていることを示唆する。次に、メスの交尾回数を交尾嚢内の受け取り精莢数から推定し比較した。その結果、多型種と単型種の間明確な交尾回数の差は無く、多回交尾が色彩多型の進化に関わっているという仮説は支持されなかった。

第5章では、殻の色彩変異が多型的か単型的かを判定する方法を考案した。この方法は、貝殻のデジタル画像から抽出したRGB値を用いて明度と色相を算出し、その種内分散を比較するというものである。

第6章の総合考察では、フグの頻度依存的捕食がアマオブネ類の色彩多型を進化させたという作業仮説のもとで、多型種と単型種の生息場所や生態、行動、捕食者群集を比較した。その結果、色彩多型を持つアマオブネ類は、満潮時に底砂に潜行する性質があるが、この潜行に起因する一様分布がフグの多数派捕食を招いており、その一方で、単型のアマオブネ類は満潮時に岩礁のクレバスに隠れる性質があり、この集中分布がフグの少数派捕食を招いていると推察された。本研究の結果は、視覚の発達した捕食者は海の中にも生息しており、それらの頻度依存的捕食を通して、背景の色彩が陸上よりも複雑で多様な潮間帯においてより顕著な色彩多型がその餌生物で進化したことを示唆している。

#### 論文審査の結果の要旨

生物の中には、ナミテントウやモリマイマイのように顕著な色彩変異を集団中に持つものが見られる。アサリの殻は最も多型的な色彩変異の例であろう。このような色彩変異の多くは遺伝的背景を持ち、その色彩多型の維持には捕食者による頻度依存的捕食が強く関与していることが指摘されてきた。視覚の発達した捕食者は餌の探索像を固定して採餌効率を高める傾向があり、このことが多数派捕食につらなり、その結果として色彩多型が維持される。また、餌が集中分布する時には、捕食者は目立つ少数派を捕食する傾向があり、その結果として単型が進化する。このように、頻度依存的捕食が餌生物の分布様式に応じて色彩多型をも単型をも進化させうるということが、鳥を使った行動実験によって知られていた。

海岸の潮間帯には色彩多型を持つさまざまな生物が見られるが、アマオブネ科の巻貝類には、カノコガイのようにとりわけ変異の豊かな色彩多型を持つ種が多い。潮間帯の貝の捕食者には鳥類、カニ類、魚類などが知られているが、実際どのような生物がアマオブネ類の色彩多型の進化に寄与したかはわかっていなかった。

本学位申請論文は、潜在的な捕食者の行動観察や食物調査の結果をもとに、フグ類が特に重要な捕食者であることに着目し、アマオブネ類の殻の色彩多型の進化にフグ類の頻度依存的捕食がどのように関与したかを明らかにしようとしたものである。

まず初めに、クサフグを用いて、餌の分布様式（集中分布と一様分布）に応じて頻度依存的捕食の逆転が起こるかどうかを調べる室内実験を行なった。二色に着色した二型の人工餌を4種類の比率で水槽内に提示し、クサフグが多数派と少数派のどちらの餌を好むかを解析した。その結果、クサフグは、餌が集中分布しているときは少数派の餌を好んで採餌し、逆に餌が一様分布しているときは多数派の餌を好んだ。この結果は、頻度依存的捕食の逆転が鳥類以外で初めて観察された例であり、クサフグが餌生物の分布様式に応じて色彩多型と単型のどちらをも進化させうることを示したことは高く評価できる。

この室内実験の結果を受けて、フグ類の頻度依存的捕食が実際に野外でアマオブネ類の色彩多型の進化に影響を与えているかどうかを調べた。フグ類の胃内容調査を行なった結果、フグ類はアマオブネ類を含む巻貝類を捕食していることを明らかにした。次に、二色に着色した二型の生きた二枚貝を、密度と分布様式を変えて岩礁上に設置し、魚類に捕食させるという野外実験を行なった結果、分布様式に応じた頻度依存的捕食の逆転の傾向が認められた。さらに、アマオブネ類の実際の分布を調査した結果、色彩が単型的な8種は集中分布をし、多型的な4種は一様分布をしていることが明らかになった。これらの結果は、フグ類の頻度依存的捕食がアマオブネ類の色彩多型の進化に強く関わっていることを示唆するものであり、色彩多型進化の理解に大きく寄与したと言える。

このアマオブネ類の色彩多型の進化に、捕食以外の要因も含めて、どのような要因が重要であるかを調べるため、4種の

多型種と8種の単型種で、殻の強度と交尾回数を比較した。その結果、多型種ほど殻の相対重量が重く、破痕を持った個体の比率も多型種で高いことが示された。この結果は、多型種ほど頑丈な殻を進化させており、色彩多型の進化に捕食が深く関わっていたことを示唆するものである。アマオブネ類は、メスの交尾嚢内の受け取り精莖数を数えることによって、交尾回数を推定できるという特徴があるが、このことを利用して、多型種と単型種の交尾回数を比較している。その結果、多回交尾が色彩多型の進化に関わっているという仮説は支持されなかったが、この交尾回数推定の手法はアマオブネ類の繁殖生態の解明に今後大きな力を発揮するにちがいない。

以上の成果をいっそう発展させるために、殻の色彩変異が多型的か単型的かを判定する方法を考案している。この方法をさらに改良すれば、他の生物の色彩変異の多型性を評価するのに応用できる可能性がある。

総合考察では、アマオブネ科の多型種と単型種の生息場所や生態、行動、捕食者群集を比較しつつ、フグ類の頻度依存的捕食がアマオブネ類の色彩多型を進化させた可能性が高いと結論づけている。現在、アマオブネ類の重要な生息地である河口やマングローブが人間活動によって急速に消失しつつあるなかで、アマオブネ類の色彩多型が維持されてゆくためには、本来の捕食者群集とそれが関わる生物種間関係が維持されなくてはならないことを、本研究は示唆している。

以上のように、本研究は、潮間帯の巻貝に見られる色彩多型が、貝食性の魚類による頻度依存的捕食によって進化しうるということを示した初めての研究として高く評価でき、今後の色彩多型の進化に関する研究に新たな展開を与えるものであると言える。

本申請者が所属する環境相関専攻生物環境システム論講座の目的の一つは、生態系の中で多様な生物の相互作用がもたらす生物の進化を探究することであり、本申請論文は本講座にふさわしい内容を備えたすぐれた研究成果と判断される。

よって本論文は博士（人間・環境学）の学位論文として価値あるものと認める。また、平成16年1月14日、論文内容とそれに関連した事項について試問を行った結果、合格と認めた。