

博士論文（要約）

カゲロウ幼虫における体色斑の
集団内多型，集団間変異および隠蔽機能

田村 繁明

いまだ出版契約にはいたらないものの、博士論文の全部を雑誌掲載などの形で刊行するつもりであるため、博士論文の全文をインターネット公表できない。博士論文を分割して、「Biological Journal of the Linnean Society」、「Ecological Entomology」、「Hydrobiologia」、「Limnology」などの学術雑誌に投稿し、受理されれば、5年以内に出版される予定である。

論文の内容の要旨

森林科学 専攻

平成 26 年度博士課程進学

田村 繁明

指導教員：富樫 一巳

論文題目 カゲロウ幼虫における体色斑の集団内多型，集団間変異および
隠蔽機能

1 章 序論

動物の体色斑（色や模様）は，配偶者選択や隠蔽色などの様々な適応的な機能を有する場合がある．体色斑に適応的な機能があり，それに関わる環境が生息地間で異なる場合，体色斑の表現型分化（異なる集団の間に生じた表現型平均値の相違）が生じることがある．適応的な表現型分化は，分化選択（複数の集団の表現型平均値をそれぞれ異なるピークに引き寄せる自然選択）や，表現型可塑性によって促進される．一方，体色斑が遺伝的に決定される場合，集団間の遺伝子流動は，体色斑の表現型分化を抑制し，集団内多型を生じることがある．体色斑と関連した遺伝的分化は，同類交配や雑種個体の適応度減少により集団間の遺伝子流動を抑制する．種の生活史特性は，これらの要因を介して，表現型分化を左右すると考えられる．集団間の表現型分化と種の生活史特性の関係を検討するには，近縁種の種間比較が有効である．

隠蔽色は，捕食者あるいは餌動物に対して機能し，捕食リスクの低下や捕食効率の増加によって個体の適応度を増加させる．体色斑が隠蔽機能を有する動物種において，生息地間で背景の色特性が異なるとき，集団間の体色斑の表現型分化が促進される．礫や砂の色特性は，由来となる地質によって決定され，陸上の動物種では，生息地の地質と関係した体色斑の表現型分化が知られている．山地溪流においては，砂礫で構成される河床の色特性は流域の地質によって異なる．そのため，河川に生息する動物にも，体色斑の隠蔽機能と集団間の表現型分化が認められる可能性がある．

河川昆虫であるトゲマダラカゲロウ属 (*Drunella*) 幼虫の体色斑には、種間、種内で変異が観察される。本属幼虫は魚類や鳥類に捕食され、肉食性を示す。本属のオオマダラカゲロウ (*D. basalis*) においては、体色斑に集団内多型が認められ、明色な花崗岩河床の河川では白色部の多い個体の、暗色な砕屑岩河床の河川では暗色部の多い個体の優占度が高いことが知られている。しかし、本属幼虫の体色斑が隠蔽機能を有することは実証されていない。

本研究の目的は、トゲマダラカゲロウ属 5 種の幼虫について、①体色斑の集団内多型、生息地の河床の色特性と体色斑の集団間変異との関係 (表現型分化)、魚類捕食者に対する体色斑の隠蔽機能を明らかにすること、②適応的な体色斑の表現型分化を促進、抑制する要因を明らかにすること、③これらを種間で比較考察することである。対象種は、オオマダラカゲロウ (以下、オオマダラ)、ヨシノマダラカゲロウ (*D. ishiyamana*, 以下ヨシノ)、フタマタマダラカゲロウ (*D. sachalinensis*, 以下フタマタ)、ミットゲマダラカゲロウ (*D. trispina*, 以下ミットゲ)、ヨシノに形態が類似した未記載種のニセヨシノマダラカゲロウ (仮称) (*Drunella* sp., 以下ニセヨシノ) である。

2 章 種の生活環、幼虫の微生息場、食性

多摩川水系の小坂志川において、本属各種の生活環を明らかにした。幼虫出現期は、オオマダラでは 10~4 月、ヨシノでは 4~7 月、フタマタでは 3~6 月、ミットゲでは 1~6 月、ニセヨシノでは 6~8 月であった。最大頭幅は、オオマダラでは 3.1 mm、ヨシノでは 1.9 mm、フタマタでは 2.2 mm、ミットゲでは 2.7 mm、ニセヨシノでは 1.2 mm であった。

多摩川水系の小菅川赤沢において、ミットゲ幼虫の微生息場を調べた。幼虫が出現する礫の周囲や直下では、表層河床に占める細粒底質 (長径 16 mm 未満) の割合が大きく、粗粒底質 (長径 16 mm 以上) とともに細粒底質も、捕食者と遭遇する際の背景として重要であることが示唆された。

小坂志川で採集された個体の消化管内容物分析の結果、いずれの種も石面付着物と餌動物を摂食する雑食者であること、ニセヨシノを除いて大型個体ほど肉食性が強いことが示された。また、同定できた餌動物は、コカゲロウ科幼虫が 80%以上を占めた。

3 章 体色斑の集団内多型、および生息地河床の色特性と体色斑の集団間変異の関係

富良野、日光、奥多摩・丹沢、瀬戸の 4 地域において、本属各種の発育中後期に相当する個体を採集し、体背面写真の画像解析により各種を 3~5 の体色斑型に分類した。各種において、全体明度 (個体の各部位の明度の平均) の平均がその種の代表値より大きい体色斑型の個体を明色個体、小さい体色斑型の個体を暗色個体、明暗対比度 (個体の各部位の明度の標準偏差) の平均がその種の代表値より大きな体色斑型の個体を体比色個体、小さい体色斑型の個体を一様色個体とした。各調査地点の河床における細粒底質と粗粒底質の明度を、画像解析により評価した。河床の明度勾配と体色斑の集団間変異の関係について、生息地の河床明度 (細粒底質と粗粒底質の明度) と集団の体色斑特性 (明色個体の割合、対比色個体の割合、集団平均明度、集団平均対比度) の間の単相関分析を行った。集団間の表現型分化の強度を、体色斑構成の地域差を考慮し日光地域の集団に限定して、集団の体色斑特性に対する生息地の河床明度による直線回帰の決定係数により評価した。

河床の明度は河床の地質によって異なった。いずれの種においても、明色個体と暗色個体、あるいは対比色個体と一様色個体がともに存在した集団の割合は 80%以上であった。オオマダラ、ヨシノ、ミツトゲでは、明色な河床の集団ほど、体色斑の明度や明暗対比の大きい個体が多いという河床の明度勾配に沿った表現型分化が認められた。また、日光地域のフタマタでは、明色な河床の集団ほど暗色部の大きな個体が少なかった。日光地域における表現型分化の強度は、オオマダラ、フタマタ、ミツトゲでは大きく、ヨシノ、ニセヨシノでは小さかった。

4章 魚類捕食者に対する体色斑の隠蔽機能

本属幼虫の体色斑の魚類捕食者に対する隠蔽機能の有無を明らかにするために、花崗岩河床由来の明色底質と砕屑岩河床由来の暗色底質において、ミツトゲ幼虫の対比色個体と背面全体が暗色である一様色個体をカジカに捕食させる実験を行い、それぞれがカジカに攻撃される頻度を調べた。

明色底質では対比色個体に比べ一様色個体は 6 倍攻撃され、暗色底質では一様色個体に比べ対比色個体は 6 倍攻撃された。このことから、ミツトゲの体色斑は、魚類捕食者に対する隠蔽機能を有することが強く示唆された。

5章 背景の色特性に応じた体色斑の可塑性

本属幼虫について、背景の色特性に応じた発育に伴う体色斑の可塑性の有無と方向性を明らかにするために、フタマタ、ミツトゲ、ニセヨシノを暗色処理容器または明色処理容器において個別に飼育し、体背面の各部位の相対明度（背景明度との差）の変化量を調べた。

フタマタ、ニセヨシノのそれぞれ 2 つの体色斑型では、相対明度の変化量が処理間で異なり、変化の方向は背景の明暗に対応したことから、背景の色特性に応じた体色斑の可塑性を有するといえる。ただし、実験期間中に、体色斑型が変化した個体は認められなかった。ミツトゲの 1 体色斑型では、体色斑の変化が認められたが、背景に応じた体色斑の可塑性は認められなかった。これらのことから、体色斑の表現型分化に対する可塑性の寄与は小さいと推察された。

6章 集団間の遺伝子流動および体色斑型間の遺伝的分化

本属各種における集団間の遺伝子流動、体色斑型間の遺伝的分化を明らかにするために、ミトコンドリア DNA・COI 領域の塩基配列を日光地域の個体について解析した。

いずれの種においても、個体の遺伝的変異は集団内の変異によって 50%以上説明され、集団間の固定指数と地理的距離の間に正の相関は認められなかったことから、集団間の遺伝子流動は大きいと推定された。いずれの種においても、体色斑型間にミトコンドリア DNA の遺伝的分化が認められたことから、体色斑型の決定に、遺伝的要因が介在する可能性は高いといえる。日光地域において集団間の表現型分化の強度が大きかったオオマダラ、フタマタ、ミツトゲでは、河床明度に沿った表現型分化に寄与する体色斑型間に遺伝的分化が認められた。これら 3 種では、体色斑型間の遺伝的分化が、表現型分化に対する遺伝子流動の抑制効果を減じている可能性がある。

7章 総合考察

オオマダラ, ヨシノ, フタマタ, ミットゲでは, 生息地河床の明度勾配に沿った体色斑の表現型分化が認められた (3章). 本属幼虫の体色斑は, 魚類捕食者に対する隠蔽機能を有することが示された (4章). 複数種の幼虫において, 背景の色特性に応じた体色斑の可塑性が認められたものの, 体色斑型の変化は観察されなかった (5章). 5種のいずれにおいても, 体色斑型間のミトコンドリア DNA の遺伝的分化が認められた (6章). これらのことから, 体色斑型の決定には遺伝的要因が介在することが強く示唆され, 集団間における体色斑の表現型分化は, 隠蔽機能を介した分化選択により促進されると考えられる.

体色斑の表現型分化の強度には, 種間差が認められた (3章). 表現型分化の強度の種間差は, 体色斑の可塑性の有無, 集団間の遺伝子流動, 体色斑型間の遺伝的分化の有無では説明できない. 表現型分化の強い種は, 幼虫の出現する季節が早く, 最大体サイズが大きい種であった (2章) ことから, 魚類の捕食圧の高さや出水攪乱の季節性が分化選択の強度を決定している可能性がある.

いずれの種においても, 体色斑に多型を示す集団は 80%以上であった (3章). また, 特定の一地域における集団間の遺伝子流動は, いずれの種においても大きいと推定された (6章). これらのことから, トゲマダラカゲロウ属では, 成虫の飛翔や風による運搬を介した移動性が高く, 他集団から不適応な個体に移入することにより, 体色斑の集団内多型が維持されていると推察される.