

# 博士論文要約 (Summary)

平成 26 年入学

連合農学研究科 農水圏資源環境科学専攻

氏 名 加藤 三步

タイトル	琉球諸島におけるシロオビアゲハの進化生物学
------	-----------------------

キーワード (擬態) (雌限定的多型) (シロオビアゲハ)

## 第1章 総合緒言

「擬態は漸進的進化の産物である」という Bates の主張は、今日まで多くの進化生物学研究者の関心を集めてきた。ところが、生物の擬態効果を証明した経験的証拠は極めて乏しく、捕食を回避するという擬態の適応的意義は、一部推測を交えている。擬態研究の進展のためには、可能な限りの経験的証拠を既存/新規の仮説に照らして議論することが必要であろう。本研究では、1) 擬態形質の生態学的進化メカニズム、2) 不完全擬態が生じる原因、3) 推定擬態者（ミミック）と推定擬態対象（モデル）の相互作用（model-mimic relationship）を、自然な環境の変化を反映させた野外長期時系列データを用いて経験的に究明した。

## 第2章 擬態の進化観測

### 背景と仮説

擬態が漸進的に進化したという説に対し、他個体と適応度に大差がない擬態進化初期の個体の形質は、漸進的進化では集団に広まりにくいことが指摘された。この理論的背景から、突然変異でモデルにある程度似た個体が生まれ、そこから漸進的進化が始まったという説や、完全にモデルに似たミミックが突然変異で生じたとする説が提唱された。現在も、これらの議論に決着はついていない。

シロオビアゲハは雌限定的多型を有し、雄と同じ見た目をした非擬態型の雌と、別種の毒蝶のベニモンアゲハに似た擬態型の雌が存在する。擬態型には、ベニモンアゲハと同様に、黒色の後翅の中央に複数の白斑紋が並び、翅の外枠に沿って複数の赤斑紋が見られる。これらの斑紋は、捕食者に無害なミミックが有害なモデルに擬態することで捕食を回避する（ベイツ型擬態）ための擬態形質（警告色）だと信じられている。ベニモンアゲハは、石垣島に 1968 年、宮古島に 1975 年、沖縄島に 1993 年に新たに定着したが、定着以前の沖縄島の擬態型の擬態形質のサイズの変異は非常に大きいといわれていた。これらのことから、ベニモンアゲハの新規定着が擬態型の翅形質をモデルに似せる安定化選択と方向性選択を引き起こしたと可能性を考えた。

### 材料と方法

仮説を検証するため、博物館等に収蔵された琉球諸島の擬態型の標本を撮影し、母系遺伝することがわかっている白斑紋のサイズを計測した。

## 結果と考察

過去 60 年分のサイズ測定の結果、沖縄島の白斑紋サイズとその分散は 1993 年以降増加していることが示唆された。1980 年より前にモデルが定着した先島諸島の白斑紋サイズは、80 年代の時点で沖縄島集団のサイズよりも有意に大きくなっていて、これらの結果は、モデル定着による選択圧の変化により擬態形質の漸進的小進化が起きたことを示唆する。ところが、予想に反して、沖縄島の白斑紋サイズの分散はモデル定着後に拡大していた。この原因は、擬態型が琉球諸島在来の毒蝶であるジャコウアゲハにもともと擬態していたためだと考えられた（分断化選択）。

## 第3章 擬態形質のエピジェネティック変異

### 背景と仮説

擬態型の白斑紋の大きさは、同所的に生息する毒蝶への擬態効果で進化的に調節されていると考えられるが（2 章）、赤斑紋のサイズの変異を維持する遺伝的・生態学的メカニズムは不明である。筆者は、これらのメカニズムに紫外線（UV）が関連しているのではないかと考えた。UV は日常的に生物組織を傷つける環境要因の一つである。蝶にとって、翅は優先的に保護すべき形質であり、その損失は個体の繁殖成功度の低下につながる。擬態型の黒色領域は UV を吸収するメラニンで構成されるが、2 色の擬態形質の構成にメラニンは関与していないため、擬態形質は UV に対する抵抗性が低いと想像される。従って、強 UV 環境の擬態型は、翅の保護を優先するため、黒色領域を拡大させると同時に赤斑紋サイズを小さく発現させるが、弱 UV 環境では、派手な警告色で擬態効果を得ることを優先し、黒色領域を縮小させると同時に赤斑紋サイズを大きく発現させると予測した。

### 材料と方法

2014 年と 2015 年に擬態型を採集し、赤斑紋サイズと黒色領域の相関、及び、赤斑紋サイズと野外 UV-B 積算放射量の相関を解析した。また、UV の影響を直接試験するため、各年に採集した擬態型雌を 3 日間室内飼育し、4 日目以降に産卵した卵から孵化した幼虫を羽化まで飼育した。このとき光環境のみが異なる 2 台のインキュベータを使用して 4 つの飼育区を設定した: 1) 親子ともに蛍光ライト照射環境で飼育; 2) 親は UV ライト、子は蛍光ライト照射環境で飼育; 3) 親は蛍光ライト、子は UV ライト照射環境で飼育; 4) 親子ともに UV ライト照射環境で飼育。羽化した次世代の擬態型の赤斑紋サイズを親のサイズと比較することで増減率を算出した。

### 結果と考察

沖縄本島で採集した擬態型の赤斑紋サイズと黒色領域には強力な負の相関がみられた。このことは、翅の保護と擬態に表現形上のトレードオフが起こり得ることを意味する。また、赤斑紋サイズと UV-B 積算放射量には、2 年間通して負の相関がみられた。これらの結果は、UV が強い時期に地味な黒い翅の擬態型が増えるが、UV が弱い時期には派手な警告色の擬態型が増えることを示唆する。野外で採集した擬態型（親）を UV 照射下で飼育すると、次世代幼虫（子）をどの光環境で飼育しても、羽化した成虫の赤斑紋は小型化することが示唆された。小型化した赤斑紋はベニモンアゲハのサイズとのギャップを一層拡大させた。この推定的エピジェネテ

ミック変異は、翅の保護と擬態に関連する赤斑紋を、親が経験した UV 環境に応じて子に適宜発現させる「遺伝」システムだと考えられる。同時に、このシステムは擬態形質の変異が大きいミック（不完全擬態）を生じさせる一つの要因であると考えられる。

#### 第4章 推定ミックと推定モデルの種間相互作用評価

##### 背景と目的

第2章では、琉球諸島における近年の擬態型の白斑紋サイズ変異の拡大は、擬態型が2種の毒蝶（ベニモンアゲハとジャコウアゲハ）に擬態するようになったために生じたのではと議論した。捕食者はモデルを襲うことで初めてそれらが有害であることを学習する。しかし、捕食者の学習には、捕食者の移入や記憶の忘却、代替餌の存在など、様々な“ノイズ”の影響が想定され、一部の研究者は擬態による捕食回避効果そのものを疑問視している。本章では、野外におけるチョウ個体群の時系列データを用いて、シロオビアゲハが2種の毒蝶の擬態関係の検証を試みた。

##### 材料と方法

2014年4月から2016年10月まで、隔週に一度、沖縄県今帰仁村でシロオビアゲハと2種の毒蝶を総採集し、採集個体数とビークマーク（BM）保持個体数をそれぞれカウントした。BMは、主な捕食者である鳥に襲われた際にチョウ目の翅に残る傷のことであり、捕食圧を表す有効な指標である。本調査では、因果関係を検出する Convergent Cross Mapping（CCM）を採集個体数（個体数密度）と BM 保持個体数（捕食圧）の時系列データに適用することで、それらの増減に伴う相互作用を網羅的に解析した。

##### 結果と考察

ベニモンアゲハの個体数密度が増えると、擬態型とベニモンアゲハへの捕食圧が減ることが示唆されたが、シロオビアゲハのオスと非擬態型への捕食圧には影響しなかった。さらに、ベニモンアゲハへの捕食圧が増加すると、約2ヶ月後にベニモンアゲハと擬態型の個体数が増加することが示唆された。これらの結果は、捕食者がモデルを襲う機会が増えて忌避学習が促進されると、モデル及びミックへの捕食圧が下がり、次世代以降の個体数が増加しやすくなることを意味する。一方、ジャコウアゲハは他種への捕食圧に影響を及ぼさなかった。擬態型の白斑紋サイズの変異を拡大させる要因は、複数モデルの存在ではなく、白斑紋サイズの発現にともなう生理的コストである可能性を今後検討すべきであろう。

また、擬態型の個体数増加はベニモンアゲハへの捕食圧を増加させなかった。ベイツ型擬態種自身は捕食可能なエサであるため、モデルへの誤った攻撃を誘導する寄生的存在だと一般には信じられているが、本調査結果は擬態型が一方的に利益を得る commensalist であることを明示するものであった。

#### 第5章 総合考察

第2章では、ベニモンアゲハの琉球諸島への新規定着による捕食圧の変化が、擬態型の白斑紋形質に漸進的な小進化をもたらしたことを示した。擬態型がベニモンアゲハに擬態効果を有していることは、第4章で明らかになった。シロオビアゲハの多型が派生した進化当初から擬

態型がある程度モデルに似ていたのかどうかは、擬態型の白斑紋形質の発現に関わる遺伝子を使用した系統解析で明らかになる可能性がある。

第3章では、赤斑紋サイズは、季節的な変異があり、親が経験した UV 環境の強弱によってエピジェネティックに変化していることを発見した。この変化は、UV から翅を保護するための季節適応である一方で表現形上のトレードオフで赤斑紋サイズの変異を拡大させ、その結果、擬態型の擬態を不完全にすると考えられる。

この他に、不完全擬態が生じる要因は、表現系が若干異なる複数モデルの存在や、“寄生的なベイツ型擬態種”とモデル間の進化的軍拡競争 (chase-away) 説などが挙げられるが、第4章の調査は、擬態型のモデルがベニモンアゲハ一種であり、擬態型がモデルに対して寄生的ではないことを示唆した。これまでの主要な仮説に反する本調査は、擬態の進化理論に再考を促すものである。

以上の洞察の多くは、長期時系列データを用いた調査で得られたものである。このことは、時系列データ解析が擬態の進化を明らかにする有用な手法であることを意味する。不完全擬態が生じるメカニズムに関しては、依然、多くの謎が残されているが、琉球諸島のシロオビアゲハに見られる可変的な擬態形質は、不完全擬態の謎を解くために特に重要な題材になり得るであろう。