

カタツムリを食べるヘビと島嶼生物地理学

京都大学白眉センター 特定助教 細 将貴

1. はじめに

島は、訪れる者にさまざまな気づきを与える場所である。特に、1835年にガラパゴス諸島を訪れたあるイギリス人青年が得た気づきは、人類にとってひととき大きな意味を持つことになった。彼が得たもの、それは進化というアイデアである。C. ダーウィンは島ごとに異なる動物の姿を目の当たりにし、生物の種は永久不変な存在ではなく、場所ごとに異なる環境に対して適応進化してきたのではないかと考えた。

以来、進化論に匹敵するとは言わないまでも、人類は進化生物学や生態学における多くの着想を島から得てきた。本稿では、その流れの中で形をなした「島嶼生物地理学」という研究分野とその展開について紹介する。例として取り上げるのは、筆者の研究してきた「カタツムリを食べるヘビと食べられるカタツムリ」の共進化である。

2. 島嶼生物地理学のあらまし

島を扱うことで大成功を収めたアプローチのひとつは、ある場所に存在する生物の種数はどのように決まるのか、という生態学の中心課題を解こうとするものだった。半世紀ほど前、生態系という複雑なシステムをなるべく単純なシステムに分解して理解するためのアプローチとして、「島」を利用することを思いついた生態学者たちがいた。E. O. ウィルソンとR. マッカーサーである。

「島」の特性は、空間(生態系サイズ)が小さいため、そこに存続できる生物の種数や個体数が限られるということだ。彼らは、滅多やたらと複雑なことにはならないというこの特性を利用し、まず島の内と外に世界を分け、島の内部における生物群集の動態に焦点を絞って理解していこうとした。なお、「島」は必ずしも海に浮かんでいる必要はない。湖まわりに点在する池や、宅地開発で街なかに取り残された社寺林も、そこに棲む生物にとっては「島」だと考えることができる。

何かのひょうしに大陸から島にやってくる生物も

いれば、島で絶滅してしまう生物もいるだろう。ならば島の生物種数は、種の入れ替わりがちょうど均衡する時点で定まるといえるはずだ。では、移入率と絶滅率は何で決まるのだろうか。注目されたのは、島の面積と大陸との距離だった。面積が大きければ大きいほど、そこに棲む生物は絶滅しにくくなるはずだ。また大陸との距離が近ければ近いほど、ひとたび絶滅してもまた移入してくることが強く期待できる。この2つの変数を考慮することにより、島の生物種数を予測することのできる数理モデルが構築された(図1)。

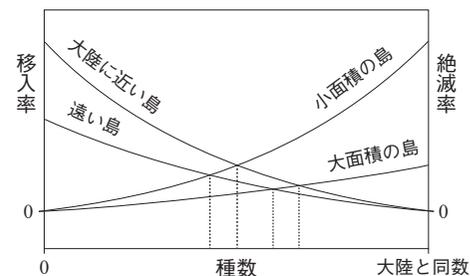


図1 面積と大陸からの距離で決定される生物種数の動的平衡点。

ウィルソンとマッカーサーが提案したこの単純な理論的枠組みは、さまざまな「島」で取られた実際のデータに対してとても当てはまりがよく、群集生態学の基礎として未だに重宝されている。また応用科学としても、どういった設計で保護区を作ればより効率よく生物多様性を保全できるのか、という政策上の実践的な課題の解決にあたって大いに役立てられた。

しかし、この「島の生物地理学」理論は、あくまで生態学的な時間スケールで生物多様性の動態を記述したものだ。つまり、いま現在のことを理解するための枠組みである。進化生物学的な時間スケールで生物多様性を記述するには、多くの拡張が必要だ。鍵になる概念は、絶滅、適応進化、種分化、それから生物間の相互作用である。

3. 絶滅と適応進化

小さな島に棲む生物は絶滅しやすい。それは生息できる個体数の上限が低いからである。そもそもの個体数が少なければ、偶発的な個体数の変動によって絶滅が起きやすくなるのだ。2匹しかいない動物が何かのひょうしに全滅することは、1000匹いる動物が全滅することよりも容易に起こりうる。だから同じ面積の島であれば、絶滅のしやすさは、生息密度の低い分類群で高まると予想される。

よく知られていることに、食物連鎖の上位にある動物は概して生息密度が低い。捕食者一匹一匹が生きていくには、それらよりもずっと多くの被食者を必要とするからである。オオカミの数はシカの数よりも少ないのだ。つまり上位の捕食者は島で絶滅しやすい。このことは、上位捕食者を欠く島が実際に多数あることから裏付けられる。

捕食者のいない島は、被食者にとってパラダイスに違いない。もっとも、捕食者がいないからといって無限に増えることはできないので、大半の個体が子を残す前に死ぬという運命は変わらない。では、どのような個体がより多くの子を残すことになるだろうか。簡単に予想できるのは、もはや無用の長物となった、かつては身を守るために役立っていた形質を失った個体だ。そうした形質を退化させることで、他の形質により多くの資源を投資できるようになるからだ。退化は一般に、一種の適応進化なのである。

そうして身を守ることをやめてしまった動物が、例えばヨナクニマイマイである。このカタツムリは、琉球列島の南の端、台湾と西表島の間に位置する与那国島にのみ分布する。近縁なカタツムリとして、石垣島と西表島に別亜種のイッシキマイマイ、台湾に別種のタンスイマイマイが知られている。ヨナクニマイマイは、とりたてて変わったところのあるカタツムリではないが、他の二者は、成貝になると殻の口にちょっと変わった構造物を発達させるという特徴をもつ(図2)。

陸上に棲む巻き貝であるカタツムリは、海の貝とは違ってカルシウムを潤沢には使えないため、薄い殻をやりくりして捕食者から身を守る。殻口部の変形は、陸棲のプラナリアやホタルの幼虫といった、殻口から内部に侵入してくるタイプの捕食者に対する防御に役立っているのではないかと一般に考えら

れてきた。しかし、それは小型のカタツムリに限った話だ。イッシキマイマイは大型で、成貝の殻口は幅が1cmを超える。殻口部の変形は、捕食者の侵入を妨げるにはあまりに小さいように思える。

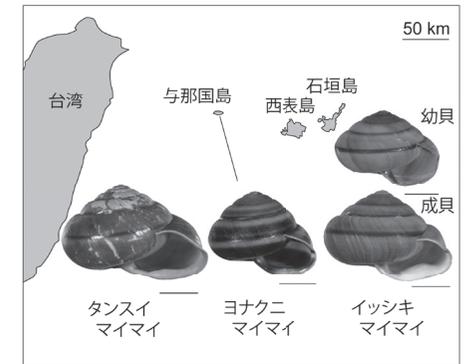


図2 八重山諸島および台湾に分布するニッポンマイマイ属カタツムリの一部。スケール: 10mm

この微妙な構造物で退けることのできそうな捕食者が、一分類群だけ知られていた。セダカヘビ科のヘビ類である。セダカヘビはカタツムリやナメクジを専ら食べる変わったヘビで、琉球列島では石垣島と西表島にイワサキセダカヘビ1種が、台湾にもそれと近縁な3種が分布している。そう、ちょうど与那国島にはいないのである。

実験の結果、殻口部に変形を発達したイッシキマイマイは、イワサキセダカヘビに襲われても高い確率で殻に逃げ込むことに成功し、生きながらえることができた。軟体部に噛み付いたヘビの下顎の動きを殻口部の変形が妨げ、結果的に飲み込まれずに済んでいたのである。いっぽうでヨナクニマイマイや、殻口部が変形する前の未成熟なイッシキマイマイ、および沖縄島に生息する大型の同属種であるシュリマイマイは、おおむね食べられてしまった。

予想していなかったことだが、この実験からイッシキマイマイにはさらに別の防御形質が備わっていることが判明した。しっぽ(腹足の先端部)の自切である。噛み付かれたイッシキマイマイは、しばしばしっぽを噛みちぎられるに任せ、生き延びることができた。失われたしっぽは数週間で再生するので、死ぬよりもずっとマシだ。

ただし損害がないわけではない。しっぽを再生する間、殻の成長が止まってしまうのだ。だから、殻口部の変形が完成し、しっぽを切らずともヘビから

逃げられるようになれば、しっぽ切りをやめるはずだ。実験結果を注意深く見ると、しっぽ切りは変形の完成した成員よりも、まだ変形していない幼員でずっと頻繁に起きていた。

しっぽ切りというとトカゲの例が有名だ。トカゲでも、切れたしっぽは再生する。しかし、再生尾には椎骨がなく、形や色合いも元とは異なる。実はイッシキマイマイでも同様に、再生尾は元のしっぽと区別がついた(図3)。野外で調査すると、ヨナクニマイマイでは再生尾を持つ個体がほぼいないのに対し、イッシキマイマイでは10%程度もの個体が再生尾を持っていた。このことは、イッシキマイマイがイワサキセダカヘビにかなり頻繁に襲われていて、しかもその際にしばしばしっぽ切りによって生き残っていることを物語っている。

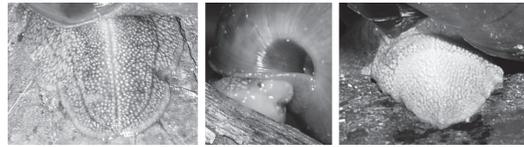


図3 イッシキマイマイのしっぽ切り。左から順に無傷のもの、再生中のもの、再生後のもの。再生中のものは、無傷のものに比べて色合いも淡く、模様も見られないため、区別がつく。

西表島と台湾にいる以上、かつては与那国島にもセダカヘビの仲間がいたと考えられる。海に隔てられ、島が縮小していく過程で、与那国島のセダカヘビは個体数の減少を余儀なくされ、ついには減ってしまったのだろう。そして天敵を失ったヨナクニマイマイの祖先は、殻口部に変形をもつことやしっぽを切ることをいつしかやめてしまったのである。

4. 島における種分化

古典的な「島の生物地理学」理論では、島での生物種数の増加は近傍の大陸もしくは別の島からの移入によるものと仮定していた。多くの場合はそれで間違いない。しかし、種数を増やすにはもうひとつのルートが考えられる。種分化である。種分化とは、ひとつの種が、互いに交配することのできない複数の種に進化することである。例えばヒトとチンパンジーは700万年ほど前に種分化し、それ以降、別々の道を歩んできた。こうしたイベントが島で起きれば、よそからの移入がなくても種数が増えることになる。

アフリカ大陸のような広大な場所ならまだしも、

島のような狭い場所でも種分化は起きるのだろうか。非常によく知られた例が、またしてもガラパゴス諸島のダーウィンフィンチである。この小鳥たちは、ガラパゴス諸島で15種にも分化し、どれも同じ種だと思って標本をひとまとめにしてしまったダーウィンをあとで大変ガッカリさせている。ダーウィンは多種多様なエサ資源に種ごとに適応し、短期間で多様な種に分化した。このような、自然選択を原動力として短期間のうちに多くの種に分化する進化のことを適応放散と呼ぶ。西インド諸島のアノールトカゲや小笠原諸島のカタマイマイ、東アフリカのヴィクトリア湖産シクリッドなども例として有名である。

こうした適応放散が起きるかどうか、予測可能だろうか。J. B. ロソスとD. シュルターは、西インド諸島のアノールトカゲを対象に解析をおこない、島の中で種分化が起きるにはある程度の面積が必要であることを見出した。つまり、島がある規模より大きいと絶滅が起きにくくなるだけでなく、種分化が起きやすくなり、結果として多くの種が生息することとなるのだ。この傾向は、ハワイ諸島のクモヤ、アフリカの多くの湖を対象におこなわれたシクリッドでの研究でも確かめられている。

大きな島で適応放散が起りやすいのはなぜか。それは、多様な環境が島の中でそれぞれある程度大きな規模をもって存在できるからである。生物は、同種であっても個体間に多少の違いがある。いっぽう各環境で最適な型は、それぞれ異なると考えられる。ある環境で最適な個体が別の環境では不利になり、その別の環境で有利な個体は元の環境には適していない、という状況だ。環境の異なる場所がそれぞれある程度の広さをもつと、局所局所の環境に対して最適な個体ばかりが集まって集団を形成することになる。このとき、結果として集団間の遺伝的な交流が妨げられ、ついには種分化してしまうことがある。このような、異なる環境への異なる適応進化の結果として起きる種分化のことを、生態的種分化と呼ぶ。生態的種分化を短期間のうちに何度も起こすという現象が、適応放散の正体である。

5. 左巻きカタツムリの種分化

典型的とは言いにくいだが、生態的種分化の例として左巻きのカタツムリの進化について紹介しよう。

カタツムリの殻は、右か左のどちらかに巻いている。巻き方向はカタツムリの種ごとに決まっており、種内に両方がいる場合はほとんどない。なぜなら、同じ巻き同士でなくては交尾ができないからだ。カタツムリの多くは雌雄同体だが、交尾をして精子を交換し、子を残す。突然変異で逆巻きに生まれると、交尾相手に恵まれないため、子を残すことができない。結果的に種内はどちらかの巻き型に統一されることになる。逆に言うと、左右逆転の進化に成功すれば、他の集団との種分化が完成する。

実際のところ、カタツムリには右巻きの種と左巻きの種の両方が存在する(図4)。両方を含む分類群(属)は何十もあるので、巻き型の逆転による種分化は、繁殖上の不利を乗り越えてこれまで何十回も起きてきたことになる。とはいえ起きにくいのは確かかなようで、種数の上では右巻きのカタツムリが圧倒的に多い。最初のカタツムリが右巻きだったせいだと考えると納得できる。



図4 左巻きのパンカラマイマイ(左)と右巻きのアコウマイマイ(右)。

そもそも筆者がセダカヘビに着目したのは、左巻きカタツムリの謎を解くためだった。右巻きのカタツムリのほうが多いのだから、捕食者であるセダカヘビには右巻きのカタツムリ捕食への適応進化が起きているかもしれない。もしセダカヘビが「右利き」に進化していれば、カタツムリは多少なりとも左巻きに進化しやすくなるだろう。「右」と「左」の共進化である。

そこでイワサキセダカヘビが捕食の際に主に使う下顎に注目すると、歯の本数が異なるという明瞭な左右差が見つかった(図5)。他の種のセダカヘビについても海外の博物館から標本を取り寄せて調べてみると、ほとんどで同様に右の歯のほうが多い。一種だけ左右同数のものが見つかったが、それは図鑑にナメクジばかりを食べると記述されていた。右巻きに合わせる必要がないのである。

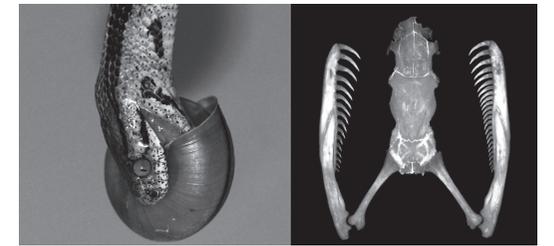


図5 イワサキセダカヘビの捕食行動と下顎骨。

右巻きと左巻きのカタツムリをそれぞれ与えるという実験により、歯列の非対称性は右巻きカタツムリの軟体部を殻から短時間で引き抜く機能があるらしいことがわかった。しかも、左巻きの捕食には頻繁に失敗し、逃してしまうことがわかった。

つまり左巻きのカタツムリは、セダカヘビのいる場所では少しだけ有利になるのだ。右巻きの種にあって突然変異で生まれた左巻きの個体は、交尾相手がほぼいないという逆境にありながらも、ヘビに食べられにくいという有利さに与ることができる。

予想が正しければ、左巻きカタツムリの進化はセダカヘビの分布域で加速しているはずだ。世界規模で文献を調査した結果、この予想は裏付けられた。左巻きカタツムリの進化は多くの場合、セダカヘビの存在下でのみ有利さが増すために起きる、生態的種分化の一種だったのだ。またこれは、生物間の相互作用が種分化を引き起こしうることを示す例でもある。

6. おわりに・今後の展望

島嶼生物地理学は、古い問いに飽くなき挑戦を続ける、常に新しい研究領域である。ゲノム科学や全球規模の環境データ等に助力を得て展開されていくであろう今後の展開がますます楽しみである。

参考文献

- MacArthur RH & Wilson EO 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton Univ. Press.
 Losos JB & Schluter D 2000. *Nature* 408: 847-850
 細将貴 2012. 右利きのヘビ仮説. 東海大学出版会
 Hosono M 2007. *Biol. Lett.* 3: 169-172.
 Hosono M *et al.* 2010. *Nat. Commun.* 1: 133.
 Hosono M 2012. *Proc. R. Soc. B* 279: 4811-4816.
 Hosono M & Hori M 2008. *Am. Nat.* 172: 726-732