



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	エゾサンショウウオの適応的な表現型可塑性 : 「頭でっかち型」
Author(s)	道前, 洋史; Michimae, Hirofumi; 若原, 正己 他
Citation	日本生態学会誌, 57(1), 33-39
Issue Date	2007-03-31
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/28231
Type	journal article
File Information	NSG57.pdf



エゾサンショウウオの適応的な表現型可塑性—「頭でっかち型」

簡略表題：エゾサンショウウオの「頭でっかち型」

道前洋史・若原正己

北海道大学先端生命科学研究院生命システム科学分野

An adaptive phenotypic plasticity in larvae of the salamander *Hynobius retardatus* ---broad-headed morph. Hirofumi Michimae and Masami Wakahara
(Division of Life System Sciences, Faculty of Advanced Life Science, Hokkaido University)

表現型可塑性は生物が環境の変化に対して示す適応的反応であり、理論的にも適応進化できることが報告されている。この場合、自然淘汰は、個々の表現型ではなく反応基準を標的としているのである。しかし、表現型可塑性を適応進化させる生態的・環境的条件の実証的研究結果が十分にそろっているとはいえない。本稿では、この問題について、北海道に生息する有尾両生類エゾサンショウウオ幼生の可塑的形態「頭でっかち型」を題材に議論を進め、表現型可塑性について、分野横断的（生態学的・生理学・内分泌学的）なアプローチも紹介する。

キーワード：エゾアカガエル、形質相関、ストレスホルモン、卵サイズ、共食い

はじめに

生物の発生過程において、遺伝的変異は必ずしも、直接、表現型へ反映するのではなく、遺伝子型が緩衝機能を持つことで、最終的には正常で標準的な表現型へといたる場合がある。あるいは、発生過程が環境の攪乱にさらされた場合でも、同様

に標準的な表現型へといたる場合がある。これは、発生過程の安定化（カナリゼーション）と呼ばれ、発生経路が遺伝的変異や環境の攪乱にもかかわらず、限定された方向をとるために起こる（Hall 1999; Gilbert 2003）。特に、動物の初期発生時の形質は高度にカナライズされている例が多い（Hall 1999）。ところが、カナリゼーションとは逆に、潜在的に複数の発生経路をもつ遺伝子型も存在する。このような遺伝子型は環境の変化に応じて複数の表現型を発現する能力をもち、これを表現型可塑性と呼ぶ（West-Eberhard 2003）。

表現型可塑性については、非適応的であると考えられる例（Smith-Gill 1983）も報告されてはいるが、多くの例で適応的であると考えられている（Pigliucci 2001; West-Eberhard 2003）。近年、適応的な観点から表現型可塑性にアプローチした研究が盛んになってきており、それに伴い、幾つかの動物群で表現型可塑性の集団間変異が報告されてきた（アマガエル：Leips et al. 2000; スズキ：Hjelm et al. 2001; カゲロウ：Dahl and Peckarsky 2002; タマキビ：Trussell and Nicklin 2002; アカガエル：Laurila et al. 2002）。これら表現型可塑性の集団間変異は、表現型可塑性の進化について重要な問題を提起している（Pigliucci 2005）。観察された表現型可塑性の集団間変異は適応進化の結果であるのか？ そして、表現型可塑性が適応進化するならば、安定化淘汰もしくは方向性淘汰として働く生態的・環境的条件とは何なのか？ 表現型可塑性それ自体が一つの形質として選択の対象となるのか？ それとも、他の形質と関連した応答として進化するのか？ これらの問題に答えることは、これからの表現型可塑性の研究において、最も注目されるべき方向性でもある（Pigliucci 2005）。

本稿では、北海道に生息するエゾサンショウウオ（*Hynobius retardatus*）の幼生時に発現する可塑的形態「頭でっかち型」（broad-headed morph）を対象とした研究例を紹介する。可塑的誘導形態である頭でっかちは個体レベルで観察されるが、ここでの議論のテーマは表現型可塑性の進化であるから、頭でっかち型発現率の集団間変異に注目した。特に、我々はエゾサンショウウオ幼生の頭でっかち型発現率の集団間変異から、表現型可塑性の適応性、進化条件、すなわち、どのような生態的・環境的条件がこの可塑的形態を適応進化させるのかを重点的に報告する。

「頭でっかち型」の誘導要因

エゾサンショウウオ幼生には、北米大陸に生息するトラフサンショウウオ属のトウブタイガーサラマンダー (*Ambystoma tigrinum*) 幼生と同じく、以前から通常の形態である標準型と同種の高密度化によって誘導される「共食い型」が知られていた (Collins and Cheek 1983; Lannoo and Bachmann 1984; Wakahara 1995)。この共食い型 (図 1) は標準型と比較して顎の幅がひろがっており、共食いに有利な形態であると考えられてきた (Stephen 1992)。しかし、エゾサンショウウオが生息する実際の池には同種の幼生だけではなく、たとえばエゾサンショウウオの餌となるエゾアカガエル (*Rana pirica*) のオタマジャクシも棲んでおり、エゾサンショウウオの幼生はこのオタマジャクシを捕食している (Ohdachi 1994)。そこで、エゾサンショウウオの餌となっているオタマジャクシの存在が、エゾサンショウウオの共食い型形成にどう関係するかも調べてみた。エゾサンショウウオ幼生の共食い型の発生率に対する効果は、同種の密度の効果よりも、餌とするエゾアカガエルの幼生密度の効果のほうが大きい (図 2)。つまり、エゾサンショウウオの共食い型を誘導するには同種の幼生よりも異種のオタマジャクシの方が効果が大きいことが分かった。これらの結果から、今まで共食い型と考えられてきた形態は、共食いのための形態ではなく、より有効に大きな餌を食べるための形態「頭でっかち型」と呼ばれるようになった (Michimae and Wakahara 2002)。

水生動物の捕食者-被食者相互関係においては、以前から特定の化学物質 (例えばカイロモン) が相手の存在を知るうえでの重要な手がかりとして知られてきた。例として、ミジンコやワムシはその捕食者から分泌されるカイロモンを手がかりにして捕食者に対する防御形態 (可塑的形質) を発現させるといわれている (Dadson 1989; Tollrian 1995)。同様に、これまでのいくつかの両生類で見られる表現型可塑性の先行研究の多くは、被食者・捕食者から放出される何らかの化学物質によって伝達される刺激によって誘導されると考えられてきた (Kats and Dill 1998; Van Buskirk 2001) が、その物質が特定されているわけではない。では、エゾサンショウウオ幼生は同種やエゾアカガエルの幼生の何を感じて頭でっかち型を発現させているのだろうか? 我々はエゾサンショウウオ幼生が、他の幼生が泳ぐときに揺ら

す尾の震動に反応して頭でっかち型を発現させると考えた。

それらを確認するためにまず被食者の種特異性を調べた。エゾサンショウウオと同所的に生息するエゾアカガエルの幼生と、全く分布が重ならないアフリカツメガエル (*Xenopus laevis*) の幼生を用意して、正常個体と尾を切断した個体を使用して頭でっかち型の誘導率（出現頻度）を調べた。その結果エゾサンショウウオ幼生の頭でっかち型の誘導には、1) 種に関係なくアフリカツメガエル幼生でも有効で、2) 両種とも尾を切断した個体を用いた場合には誘導率が低いことが確かめられた。これらの実験結果は化学物質による誘導よりも幼生の尾の物理的な振動が原因であることを示唆している。

そこで、私たちはエゾサンショウウオ幼生に人為的な機械刺激を与えてみた。ステッピングモーターに連結した回転軸にビニールテープで作成した模擬尾を張り付けて適当な振動数（10 Hz）を与えたところ、頭でっかち型を誘導することができた。エゾサンショウウオ幼生は他の幼生の尾が揺れることによって発生する震動で、その存在を認知していることが判明した。この結果は、止水系に生息する動物にとって震動は化学物質と同様に相手の存在を知るうえで信頼性のある手がかりとなりうることを示した (Michimae et al. 2005)。

「頭でっかち型」の集団間変異

Polyphenism とは環境によってその表現型が不連続に変化する場合の可塑性で、たとえばチョウの翅の紋様の季節型 (Kingsolver 1995; Brakefield 1996) やコロギの化生 (Bradford and Roff 1995; Roff and Bradford 2000) のように環境依存性（この場合温度）で、しかも明瞭に区別される可塑的表現型のことを示す

(West-Eberhard 2003)。この範疇には、サバクトビバッタの孤立相（短翅型）と集団相（長翅型）や社会性昆虫のワーカーと女王に見られる「栄養多型」など多くの例が知られている。Polyphenism は、その形態の区別のし易さ、したがって適応度の比較のし易さなどから、表現型可塑性の進化的研究にはうってつけである

(West-Eberhard 2003)。この有利な点に加えて、共食い多型 (cannibalistic

polyphenism) では共食い型の誘導 (環境) 要因の操作が容易であることから、さらに優れているといわれている (Elgar and Crespi 1992 ; Hoffman and Pfennig 1999)。

Lively (1986;1989) や Hazel et al. (2004) らの進化モデルによれば、1) 環境依存的なトレードオフが形態間に存在すること、2) 誘導形態の維持にはコストが掛かること、3) 環境の手がかりの信頼性が高いこと、この3つの条件を満たすとき、形態間にはたらく頻度依存的な選択により、polyphenismは進化的に維持されることが示されている。また、環境条件の変化による選択圧の変化は、形態間の平衡頻度を変化させることも予想している。このように以前から進化モデルを用いた表現型可塑性、特に polyphenism の理論的研究が進んでいるにもかかわらず、実証的な研究はほとんど進んでいないのが現実である。

我々は、Lively (1986) の進化モデルを共食い多型と同様と考えられるエゾサンショウウオ幼生の頭でっかち型を用いて検証を試みた。はじめに、上の3つの必要条件を満たしているのかどうかを調べたところ、1) エゾサンショウウオ幼生の形態間には、環境依存的なトレードオフが存在する (Michimae and Wakahara 2002)。エゾサンショウウオ幼生は、雪解け間もない水たまりで生活していることが多い。この時期はエゾサンショウウオ幼生の餌となるベントスが少なく (Michimae unpublished data)、同時期に生息している同種やエゾアカガエルの幼生は、重要な餌になると考えられる。したがって、小型な無脊椎動物よりも大型な餌の捕食に有利な頭でっかち型は標準型より適応的である。しかし、同種を優先的に捕食する頭でっかち型は、ベントスを餌とする標準型より生長率が著しく大きくなり、その結果、変態期間が短くなる。しかしこの場合、むしろ変態時のサイズは小型化する。両生類の変態時の体サイズは、その後の生存率や繁殖活動に大きな影響を与えることが報告されており (Scott 1994; Altwegg and Reyer 2002)、ここで報告した頭でっかち型の変態時の体サイズ矮小化は、適応度の低下を招くと考えられる。ついで、2) 頭でっかち型の維持にはコストが掛かることが間接的に証明されている (Michimae and Wakahara 2002)。それは、頭でっかち型を単独で飼育し、餌をベントス (イトミミズ) に戻すと形態が可逆的に標準型へと変化することから推測される。3) 幼生密度の変化はそのまま直接的に幼生間の遭遇頻度を反映すると考えられるため、幼生時期の生息環境 (幼生密度) を知る上で幼生密度は信頼できる手が

かりとなると考えられる。

そこで、北海道各地から襟裳、当丸、野幌、小沼、上当別、厚田、奥沢、豊羽という地点で幼生密度（同種とエゾアカガエルの幼生を合算した密度）の異なる8つの池をえらび、そこで採集した卵嚢から孵化した幼生の頭でっかち型出現率を、3つの実験幼生密度条件（同種低密度、同種高密度、他種（エゾアカガエル幼生）高密度）で比較した（Michimae 2006）。その結果、実験処理間で頭でっかち型出現率が異なっていることに加え、いずれの実験処理区でも、池ごとの幼生密度の頭でっかち型出現率への回帰係数は有意であった（図3）。自然条件下の幼生密度が高い池からの幼生では、頭でっかち型出現率が高くなり、幼生密度が低い池からの幼生集団では、頭でっかち型出現率が低くなった。すなわち、局所的な環境に適応した表現型可塑性の変異が観察されたのである。この結果から、高密度の環境の幼生では頭でっかち型が適応的であり、より幼生密度に対して反応性の高い可塑的な集団への進化が推測された（Michimae 2006）。

卵サイズと表現型可塑性の形質相関

卵には胚発生に必要な多くのRNA、タンパク質、ホルモンが含まれている（Gilbert 2003）。卵サイズは、時に個体発生を通じて後の様々な形質に影響を与える（Mousseau and Fox 1998 ; Dufty Jr et al. 2002 ; Romero 2004）。この卵サイズは、発生が初期であればあるほど大きな影響を与えることも知られている（Dufty Jr et al. 2002）。エゾサンショウウオ幼生の頭でっかち型は、孵化後間もない時期に発現する（Nishihara-Takahashi 1999）。このことから、我々は卵サイズと表現型可塑性の程度（頭でっかち型発生率）が相関するのではないかと予想した（Michimae et al. unpublished）。

一般に環境の変異が異なる卵サイズの進化要因であることはよく知られている（Mousseau and Fox 1998）。特に親の保護のない動物では、幼生期の生長率や生存率は孵化サイズに依存している（Bernardo 1996 ; Sinervo and Doughty 1996 ; Fox et al. 1997 ; Einum and Fleming 1999）。孵化サイズは卵サイズで決定されるため、幾

つかの例外はあるが (Parichy and Kaplan 1995)、幼生期の環境が厳しいほど卵が大きくなるのが有利であると考えられている (McGinley et al. 1987; Mousseau and Fox 1998; Einum and Fleming 1999)。大きいエゾサンショウウオ幼生は大きな餌 (同種幼生とエゾアカガエル幼生) を食べるのに有利であると考えられ、大きな餌が豊富にある環境では大きなエゾサンショウウオ幼生、すなわち大きな卵が有利であると予想される。逆に言えば、大きな餌があまりないような環境では、大きな卵を産むのは無駄であり、小さい卵の方が有利だと予想される。そうであるなら、エゾサンショウウオの表現型可塑性と卵サイズは同じ選択要因に応答している可能性がある。つまり、幼生密度が高い環境の幼生では、より可塑的で卵サイズの大きい個体が適応的であり、幼生密度が低い環境の幼生では、より可塑的でない卵サイズの小さい個体が適応的であると予想される。

そこで前述の8つの池から卵を採集して、卵サイズと一腹の卵数を正確に比較した。初めに、卵サイズと卵数のトレードオフの関係を調べたところ、その関係は集団間で変化しなかった (図4)。大きな卵を産む親は卵数が少なく、小さな卵を産む親は卵数が多い。次に、幼生密度と卵サイズの関係を分析したところ、2変数は有意に回帰していた (図4)。親のサイズや栄養条件など、卵サイズに影響を与えると考えられる要因を考慮していないが、自然条件下の幼生密度は卵サイズの集団間変異を引き起こす選択要因の一つであることが判明した (Michimae et al. unpublished)。大きな幼生は幼生密度の高い環境で有利であり、母親は少数で大きな卵を産むのが適応的である。逆に幼生密度が低い環境では、母親は多数の小さな卵を産むことが適応的なのである。

卵サイズと頭でっかち型の出現頻度の関係を実験密度処理別に図示すれば、図5のようになる。例えば他種高密度条件下では、卵サイズが大きくなるにつれて、頭でっかち型の発生率は高くなる。同種低密度でも、同種高密度条件下でも、同様に卵サイズに依存して頭でっかち型の発生率は高くなる。このように、頭でっかち型の発生率は実験密度だけでなく、卵サイズにも依存している。つまり、大きな卵からは頭でっかち型が出やすく、小さい卵からは頭でっかち型は出にくいということが結論される。このような2形質が相関しているのは、一つには卵に含まれる何らかの物質が原因であるのかもしれない。加えて、この形質相関が進化的に維持され

ているのは、2形質のいずれもが、大きな餌、つまり同種やエゾアカガエルの幼生の効率的な捕食に関係しており、同じ選択要因（自然条件下の幼生密度）に応答していると考えられるからである。しかし、この2形質、卵サイズと頭でっかち型の出現頻度の関係は、実験処理間だけでなく集団間でも変わらなかった。形質相関に関する進化的研究では、各形質は方向性淘汰に応答しその値を分化させていくが、形質相関には安定化淘汰が働くことがあると報告されている（Zeng 1988; Merila and Bjorklund 1999; Stepan et al. 2002）。おそらく、本研究の例でも、同じような解釈が成り立つと予想できる（Michimae et al. unpublished）。

おわりに

表現型可塑性の研究は学際的な知識が要求される分野でもある。ここで、内分泌学観点からの研究例を若干ではあるが紹介する。多くの動物において、生物的・非生物的環境変化はストレスになる（Nelson 2005）。動物が外界からのストレス要因にさらされた場合、視床下部-下垂体-副腎（HPA軸）のストレス内分泌反応系が活性化され、最後に末端のストレスホルモン量が調整されることで、体内の恒常性が保たれる（Nelson 2005）。近年、多くの動物群で表現型可塑性の至近的要因として、このストレス内分泌反応系が注目されている。特に、ストレス時の内分泌応答において中心的な役割を果たす視床下部ホルモン（コルチコトロピン放出ホルモン：CRH）、さらにCRH受容体とCRH結合タンパクも含めた関係が注目されている（Denver 1997; Smagin et al. 2001; Seasholtz et al. 2002; Zorrilla et al. 2003; Huising et al. 2004; Michimae and Denver unpublished）。多くの動物でストレスによるCRHの分泌量の変化は、行動や生活史形質の変化を誘導することが報告されてきた（Nelson 2005）。しかし、これらの研究の大半がモデル生物であり、今後は多くの動物群への適用が、表現型可塑性の至近的要因の解明、しいては究極的要因の解明に必要であると考えられる。

謝辞

原稿に有益なご意見を下さった工藤洋・石原道博両氏、校閲者に心から感謝致します。また、本特集を企画された岸田治氏に御礼申し上げます。

引用文献

- Altwegg R, Reyer HU (2002) Patterns of natural selection on size at metamorphosis in water frogs. *Evolution* 57:872–882
- Bernardo J (1996) The particular maternal effect of propagule size, especially egg size: patterns, models, quality of evidence and interpretations. *Am Zool* 36:216–236
- Bradford MJ, Roff DA (1995) Genetic and phenotypic source of life history variation along a cline in voltinism in the cricket *Allonemobius socium*. *Oecologia* 103:319–326
- Brakefield PM (1996) Seasonal polyphenism in butterflies and natural selection. *Trends Ecol Evol* 10:275–277
- Collins JP, Cheek JE (1983) Effects of food and density on development of typical and cannibalistic salamander larvae in *Ambystoma tigrinum neburossum*. *Am Zool* 23:77–84
- Dadson SI (1989) The ecological role of chemical stimuli for the zooplankton: predator-induced morphology in *Daphnia*. *Oecologia* 78:361–367
- Dahl J, Peckarsky BL (2002) Induced morphological defenses in the wild: predator effects on a mayfly, *Drunella coloradensis*. *Ecology* 83:1620–1634
- Denver RJ (1997) Environmental stress as a developmental cue: Corticotropin-releasing hormone is a proximate mediator of adaptive phenotypic plasticity in amphibian metamorphosis. *Horm Behav* 31:169–179
- Dufty Jr AM, Clobert J, Moller AP (2002) Hormones, developmental plasticity

- and adaptation. *Trends Ecol Evol* 17:190–196
- Einum S, Fleming JA (1999) Maternal effects of egg size in brown trout (*Salmo trutta*): norms of reaction to environmental quality. *Proc R Soc Lond B* 266:2095–2100
- Elgar M A, Crespi B J (1992) *Cannibalism: ecology and evolution among diverse taxa*. Oxford University Press, Oxford
- Fox CW, Thakar MS, Mousseau TA (1997) Egg size plasticity in a seed beetle: an adaptive maternal effect. *Am Nat* 149:149–163
- Gilbert SF (2003) *Developmental biology*, 7th ed. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts
- Hall KB (1999) *Evolutionary developmental biology*, 2nd ed. Chapman & Hall, London
- Hazel W, Smock R, Lively CM (2004) The ecological genetics of conditional strategies. *Am Nat* 163:888–900
- Hjelm J, Svanback R, Bystrom P, Persson L, Wahlstrom E (2001) Diet-dependent body morphology and ontogenetic reaction norms in Eurasian perch. *Oikos* 95:311–323
- Hoffman EA, Pfennig DW (1999) Proximate causes of cannibalistic polyphenism in larval tiger salamanders. *Ecology* 80:1076–1080
- Huising MO, Metz JR, van Schooten C, Taverne-Thiele AJ, Hermsen T, Verburg-van Kemenade BML, Flik G (2004) Structural characterisation of a cyprinid (*Cyprinus carpio* L.) CRH, CRH-BP and CRH-R1, and the role of these proteins in the acute stress response. *J Mol Endocrinol* 32:627–648
- Kats LB, Dill LM (1998) The scent of death: chemosensory assessment of predation risk by prey animals. *Ecoscience* 5:361–394
- Kingsolver JG (1995) Viability selection on seasonal polyphenism traits: wing melanin pattern in western white butterflies. *Evolution* 49:932–941
- Lannoo MI, Backmann MD (1984) Aspects of cannibalistic morphs in a population of *Ambystoma t. tigrinum* larvae. *Am Mid Nat* 112:103–109

- Laurila A, Karttunen S, Merila J (2002) Adaptive phenotypic plasticity and genetics of larval life histories in two *Rana temporaria* populations. *Evolution* 56:617–627
- Leips J, McManus MG, Travis J. (2000) Response of treefrog larvae to drying ponds: comparing temporary and permanent pond breeders. *Ecology* 81:2997–3008
- Lively CM (1986) Canalization versus developmental conversion in a spatially variable environment. *Am Nat* 128:561–572
- Lively CM (1999) Developmental strategies in spatially variable environments: barnacle shell dimorphism and strategic models of selection. In: Tollrian R, Harvell CD (eds) *The ecology and evolution of inducible defenses*. Princeton University Press, Princeton, pp 245–258
- McGinley MA, Temme DH, Geber MA (1987) Parental investment in offspring in variable environments: theoretical and empirical considerations. *Am Nat* 130:370–398
- Merila, J Bjorklund M. 1999. Population divergence and morphometric integration in the greenfinch (*Carduelis chloris*) – evolution against the trajectory of least resistance? *J Evol Biol* 12:103–112
- Michimae H (2006) Differentiated phenotypic plasticity in larvae of the cannibalistic salamander *Hynobius retardatus*. *Behav Ecol Sociobiol* 60: 205–211
- Michimae H, Wakahara M (2002) A tadpole-induced polyphenism in the salamander *Hynobius retardatus*. *Evolution* 56:2029–2038
- Michimae H, Nishimura K, Wakahara M (2005) Mechanical vibrations from tadpoles' flapping tails transform salamander's carnivorous morphology. *Biol Lett* 1:75–77
- Mousseau TA, Fox CW (1998) *Maternal effects as adaptations*. Oxford Univ Press, New York
- Nelson RJ (2005) *An introduction to behavioral ecology and endocrinology*, 3rd

ed. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts

- Nishihara-Takahashi A (1999) Faster growth of head size of pre-feeding larvae in a cannibalistic population of the salamander *Hynobius retardatus*. *Zool Sci* 16:303-307
- Ohdachi S (1994) Growth, metamorphosis, and gape-limited cannibalism and predation on tadpoles in larvae of salamanders, *Hynobius retardatus*. *Zool Sci* 11:127-131
- Parichy DM, Kaplan RH (1995). Maternal investment and developmental plasticity: functional consequences for locomotor performance on hatchling frog larvae. *Func Ecol* 9:606-617
- Pigliucci M (2001) Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture. Johns Hopkins Univ Press, Baltimore and London
- Pigliucci M (2005) Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends Ecol Evol* 20:481-486
- Romero LM (2004) Physiological stress in ecology: lessons from biomedical research. *Trends Ecol Evol* 19:249-255
- Roff DA, Bradford MJ (2000) A quantitative genetic analysis of phenotypic plasticity of diapause induction in the cricket *Allonemobius socius*. *Heredity* 84:193-200
- Scott DE (1994) The effect of larval density on adult demographic traits in *Ambystoma opacum*. *Ecology* 75:1383-1396
- Seasholtz AF, Valverde RA, Denver RJ (2002) Corticotropin-releasing hormone-binding protein: biochemistry and function from fishes to mammals. *J Endocrinol* 175:89-97
- Smagin GN, Heinrichs SC, Dunn AJ (2001) The role of CRH in behavioral responses to stress. *Peptides* 22:713-724
- Smith-Gill SJ (1983) Developmental plasticity: developmental conversion versus phenotypic modulation. *Am Zool* 23:47-55
- Sinervo B, Doughty P (1996) Interactive effects of offspring size and timing

- of reproduction on offspring reproduction: experimental, maternal, and quantitative genetic aspects. *Evolution* 50:1314–1327
- Stephen MR, George VL, James PC (1992) Performance consequences of a trophic polymorphism: feeding behavior in typical and cannibal phenotypes of *Ambystoma tigrinum*. *Copeia* 1992:672–679
- Steppan SJ, Phillips PC, Houle D (2002) Comparative quantitative genetics: evolution of the G matrix. *Trends Ecol Evol* 17:320–327
- Tollrian, R. 1995. Predator-induced morphological defenses: costs, life history shifts, and maternal effects in *Daphnia pulex*. *Ecology* 76:1691–1705
- Trussell GC, Nicklin MO (2002) Cue sensitivity, inducible defense, and trade-offs in a marine snail. *Ecology* 83:1635–1647
- Van Buskirk J (2001) The costs of an inducible defense in anuran larvae. *Ecology* 81:2813–2821
- Wakahara M (1995) Cannibalism and resulting dimorphism in larvae of a salamander *Hynobius retardatus*, inhabited in Hokkaido, Japan. *Zool Sci* 12:467–473
- West-Eberhard MJ (2003) *Developmental plasticity and evolution*. Oxford University Press, Oxford
- Zorrilla EP, Tache Y, Koob GF (2003) Nibbling at CRF receptor control of feeding and gastrocolonic motility. *Trends Pharmacol Sci* 24:421–427
- Zeng, Z.-B. 1988. Long-term correlated response, interpopulation covariation, and interspecific allometry. *Evolution* 42:363–374

脚注

2006年7月29日受付、2006年12月27日受理

道前洋史

北海道大学先端生命科学研究院

〒060-0810 札幌市北区北10条西8丁目

e-mail: hirofumi@sci.hokudai.ac.jp

図の説明

図 1. エゾサンショウウオの頭でっかち型（右）と標準型（左）。頭でっかち型は極端に顎が大きくなり、その結果頭部が異常に大きく発達する。

図 2. エゾサンショウウオ幼生の頭でっかち型発現におよぼすエゾアカガエルの幼生密度の効果 (Michimae 2006 より)。実験処理区として、同種低密度、同種高密度、他種高密度の 3 種を用意した。頭でっかち型発生率 (means ± SEs) の処理間差は、同種低密度と同種高密度 ($P=0.0054$)、同種低密度と他種高密度 ($P<0.0001$)、同種高密度と他種高密度 ($P<0.0001$)、全てにおいて有意である。エゾサンショウウオ幼生の密度を上げるよりもアカガエルの幼生密度を上げる方が、頭でっかち型誘導能が高まる。このような実験から、この形態は共食いのためではなく、大型の餌を有効に捕食するための形態であると結論された。

図 3. 各実験処理区（同種低密度：a、同種高密度：b、他種高密度：c）別に分けたエゾサンショウウオ幼生の頭でっかち型発現におよぼす生息池の幼生密度の効果 (Michimae 2006 より)。全ての処理区において、ロジスティック回帰係数は有意である（同種低密度： $b=-0.9268$, $P<0.0001$ ；同種高密度： $b=-0.3195$, $P=0.0009$ ；他種高密度： $b=1.2463$, $P<0.0001$ ）。生息池の幼生密度が高くなるほど、頭でっかち型の発現率は高くなる。各データ点は、各水槽での頭でっかちの発生率。○：奥沢、□：襟裳、△：厚田、◇：小沼、●：上当別、■：当丸、▲：豊羽、◆：野幌。幾つかのデータは重複している。

図 4. (a) 対数変換した卵サイズとクラッチサイズ（一腹の卵数）の関係 (Michimae et al. unpublished より)。集団間で回帰係数は有意に異ならないため (ANCOVA; $F_{7,183}=1.575$, $P=0.145$)、最終的に単回帰分析された。その回帰係数は有意であった ($Y=-0.541X+5.295$, $r^2=0.198$, $t=-6.98$, $P<0.001$)。 (b) 生息地の幼生密度と卵サイズの関係。べき乗回帰モデルが適用された。回帰係数 10.171 は有意であるが、0.099 は有意な傾向があった ($Y=10.171X^{0.099}$, 10.171, $t=7.746$, $P<0.001$; 0.099, $t=0.643$, $P=0.085$)。生息地の幼生密度が高くなるほど、卵サイズも大きくなった。

○：奥沢、□：襟裳、△：厚田、◇：小沼、●：上当別、■：当丸、▲：豊羽、◆：野幌。

図5. 各実験処理区（同種低密度：a、同種高密度：b、他種高密度：c）別に分けたエゾサンショウウオ幼生の頭でっかち型発現におよぼす卵サイズの効果（Michimae et al. unpublished より）。全ての処理区において、ロジスティック回帰係数は有意である（同種低密度： $b=-0.960$, $P<0.0001$ ；同種高密度： $b=-0.259$, $P=0.0084$ ；他種高密度： $b=1.204$, $P<0.0001$ ）。卵サイズ大きくなるほど、頭でっかち型の発現率は高くなる。各データ点は、各水槽での頭でっかちの発生率。○：奥沢、□：襟裳、△：厚田、◇：小沼、●：上当別、■：当丸、▲：豊羽、◆：野幌。幾つかのデータは重複している。

图1

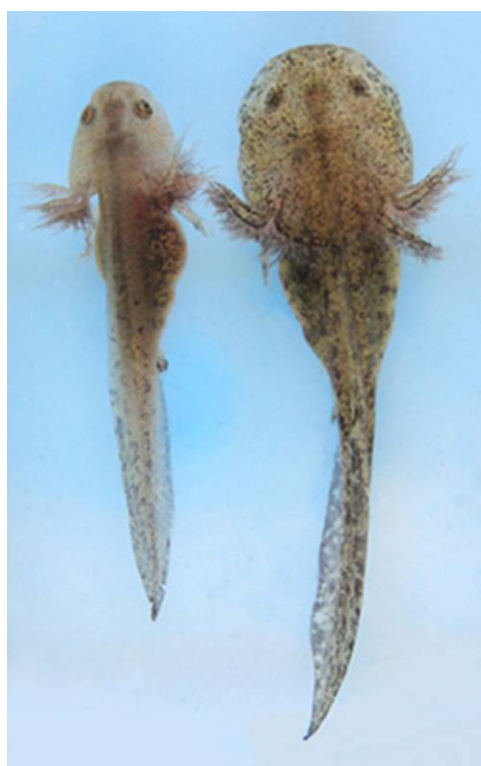


図2

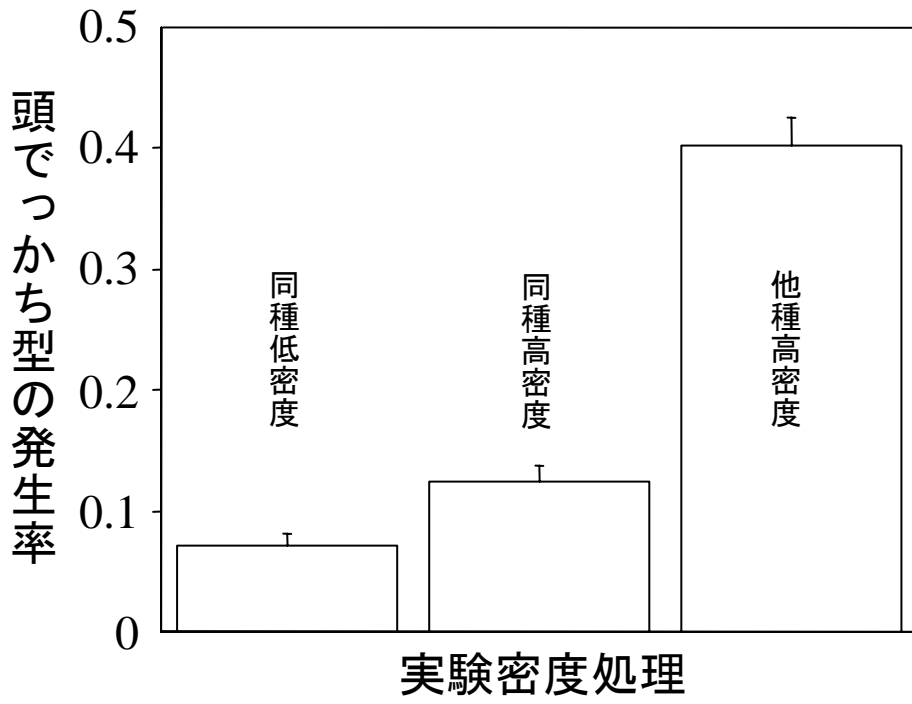


図 3

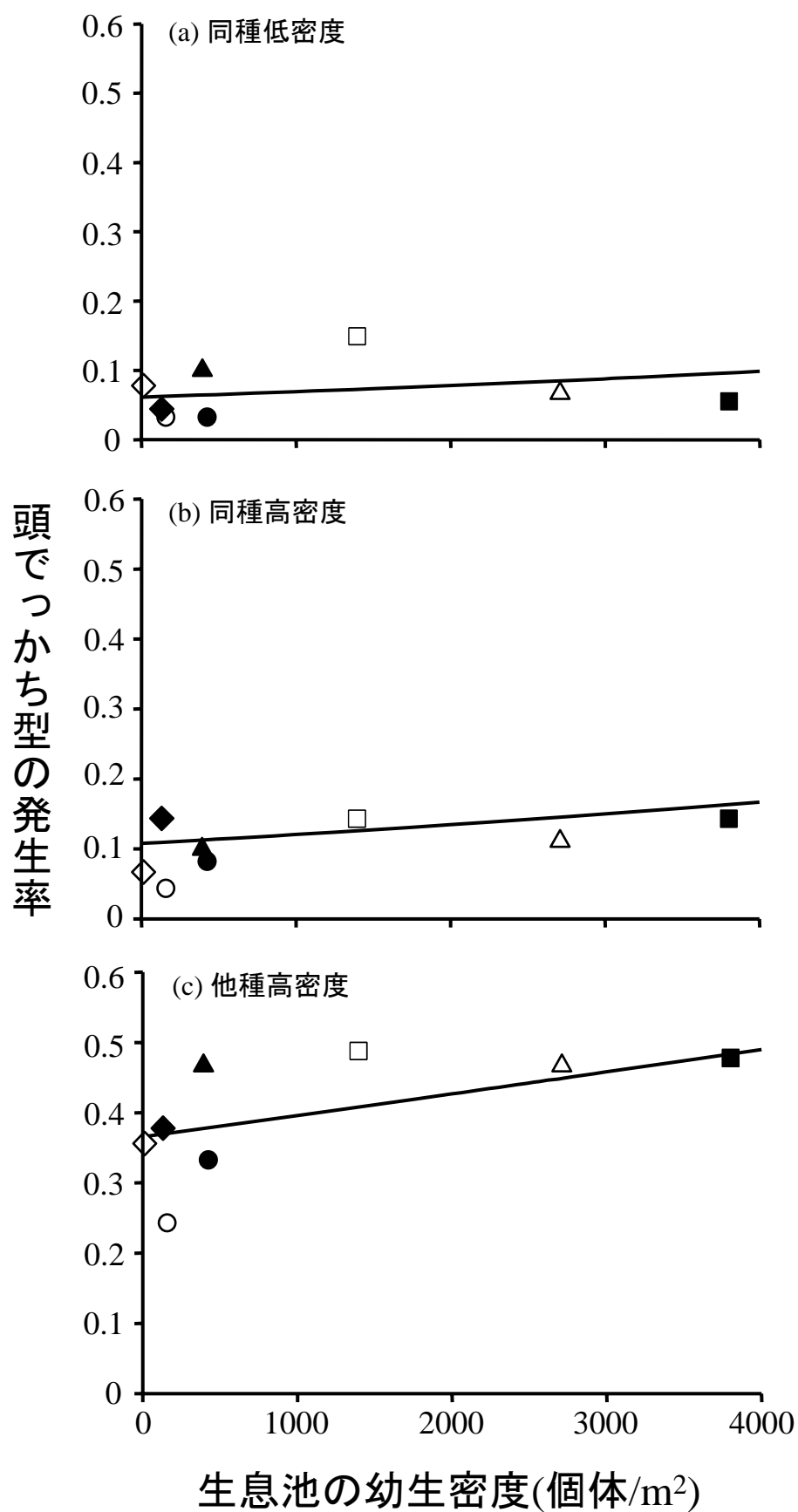


図 4

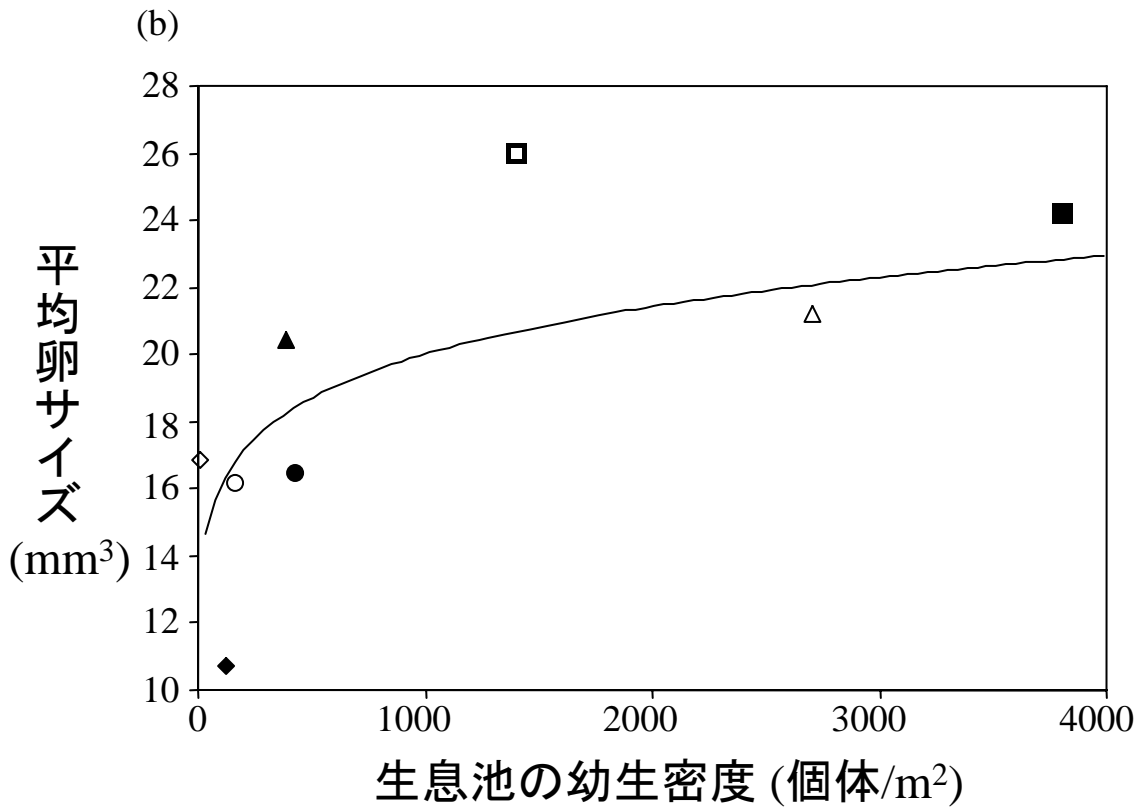
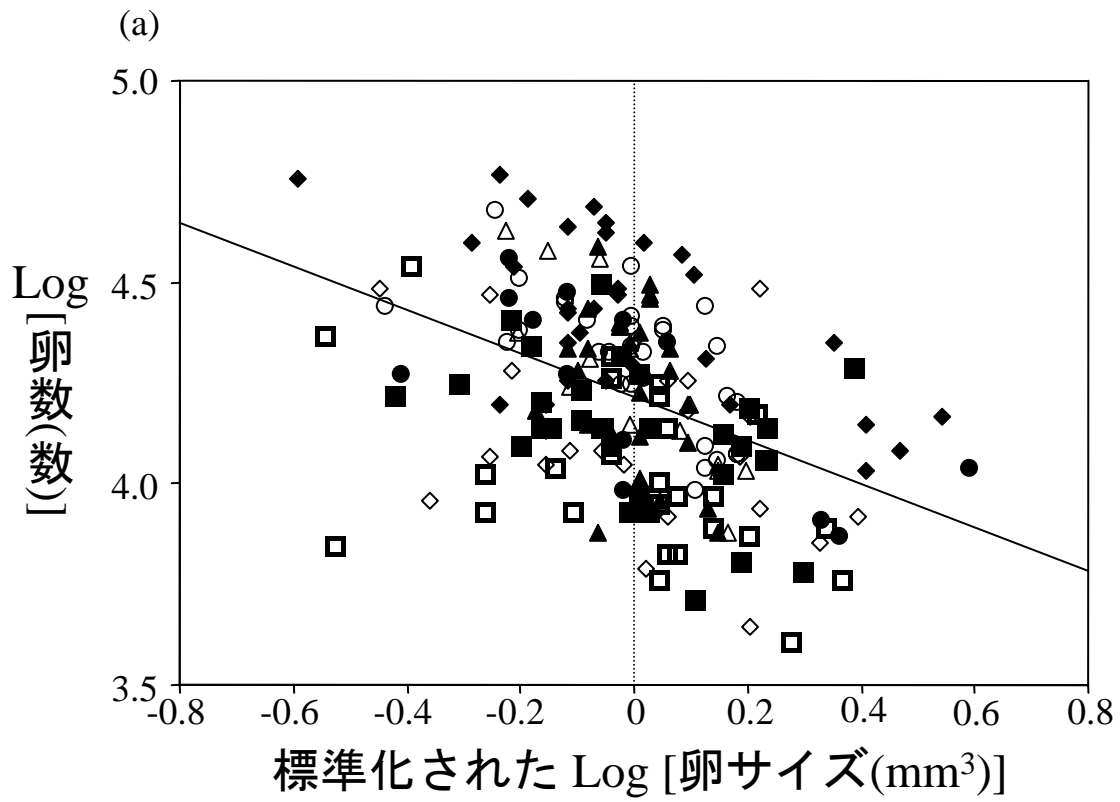


図 5

