

「繁殖様式の進化が特定の生息環境と行動を基盤に生じる」という仮説を発表

—なぜ直接子どもを産むトカゲは出現したのか—

千葉県立中央博物館 生態学・環境研究科 栗田隆気 研究員は、東邦大学 児島庸介 研究員、京都大学地球環境学堂 西川完途 准教授、マレーシア・サラワク州森林局 Mohamad Yazid Hossman 研究員との共同研究により、インドから東アジアにかけて生息するトカゲの仲間の生息環境、行動、繁殖様式の進化に関する研究を行い、「繁殖様式の進化が特定の生息環境と行動を基盤に生じている」という仮説を発表しました。

一般的にはトカゲ・ヘビなどの爬虫類は卵を産む「卵生」であると認識されていますが、およそ 20% は直接子どもを産む「胎生」です。また胎生の種は冬の長い高緯度地域や高標高地で多く見られ、その理由として卵や子が低温にさらされての死亡や発育不全を防ぐために胎生が獲得された可能性が考えられてきました。しかし、胎生の種は熱帯地方にも生息します。そして何より、このような特徴が過去どのように進化してきたかを直接観察することはできないことから、これまで確固たる定説はありませんでした。

今回の研究では、樹上、地上、岩場など多様な環境に生息していて卵生種・胎生種の両方を含むトビトカゲ亜科に注目し、DNA 塩基配列、既往文献、野外での調査をそれぞれ行いました。その結果得られた生息環境、動きの速さ、繁殖方法の3つの情報について解析し、進化の歴史を復元したところ、卵生から胎生への進化が2回生じたことが明らかになりました。また、生息環境、動きの速さ、繁殖方法はそれぞれ関連して進化したことが示唆され、樹上で生活する傾向が強く、かつゆっくりとした動きしかできない種で胎生が進化していることが明らかになりました。

樹上性のトカゲ類には敵から素早く逃走することで捕食等を逃れる種が多く含まれています。これまで妊娠中に生じる敏捷性の低下のリスクが大きいことから樹上性の種では胎生への進化が起こりにくいと考えられていましたが、本研究の結果、ゆっくりと動くという生存戦略が介在することによって、樹上性の種においても胎生化が生じることが明らかになりました。

本研究成果は、2020年8月13日に英国自然史博物館が刊行する学術誌「Systematics and Biodiversity」に掲載されました。



本研究で用いたトビトカゲ亜科の一種

<<研究の経緯>>

脊椎動物には、すべての鳥類は卵を産み、ほぼすべての哺乳類は子どもを産むように、特定の繁殖様式をとるグループがある一方で、ある種は卵を産み、別の種は子どもを産むといった複数の繁殖様式をとるグループも存在します。トカゲ・ヘビの仲間は 10,000 種以上の現生種のうち約 20%が子どもを産む胎生種であるため、繁殖様式の進化やその要因を研究するうえで古くから注目されてきたグループです。関連する先行研究では、冬の期間が長い高緯度地域、年間を通して涼しい標高の高い場所などでトカゲ・ヘビ類の胎生種が見られることに注目し、胚が低温にさらされて死亡したり発育不全になったりすることを避けられるというメリットが胎生化を促したという学説が主に検討されてきました。しかし、胎生種は年間を通じて気候が安定した熱帯地域にも分布しています。これは、低温への適応だけではなく、未知の要素がトカゲ・ヘビ類の胎生の進化に関わっていることを示唆しています。

このような特徴（以下、形質といいます）が過去どのように進化してきたかを直接観察することはたいへん難しく、卵や胎内の仔の化石が産出している場合に限られます。そこで進化学的研究では、現生種や遺伝情報が残っている近年の絶滅種について、種間の DNA 塩基配列の類似性に基づいて系統関係を推定し、それらの種の形態・生理・行動などに関する形質を照らし合わせることで、分析した種の祖先が有していた形質の状態を推定する「祖先形質復元」という方法がしばしば用いられます。この祖先形質復元によって、注目した形質状態（たとえば繁殖様式のひとつである胎生）がいつ頃進化したか、何回進化したか、ある形質と別の形質（たとえば生息環境と繁殖様式）の進化に関連性があるかなどを推定することが可能です。ただし、これらの方法で生物やそれらの持つ形質の進化史を復元するには、DNA の保存に適した条件で保管された試料があることと、対象とするグループの多くの種で復元したい形質について十分な情報があることが必要です。

本研究グループはほぼ赤道直下にあたるマレーシア・サラワク州（ボルネオ島）の野外調査中に、「トビトカゲ亜科」と呼ばれるトカゲの仲間で、これまでほとんど発見例がない *Harpesaurus borneensis*（ボルネオ島に生息する、剣のあるトカゲ、の意）という種を採集しました（図 1）。本種は、ほぼ完全に木の上で生活する、捕食者などの脅威に晒されてもゆっくりとしたスピードでしか逃げることができない、直接子どもを産む胎生である等、トビトカゲ亜科の中では非常に特殊な生態・行動を示すことが知られていました。トビトカゲ亜科では、このような特徴を持つ種は、*Harpesaurus* の他にはスリランカに生息する 2 種でのみです。しかし、*Harpesaurus* はその希少性から研究用の試料すら世界的にほとんど無かったため、本種の奇妙な特徴とトビトカゲ亜科の進化を関連付けて研究されたことはありませんでした。本研究ではこの奇妙なトカゲの採集を機に、*Harpesaurus* を含むトビトカゲ亜科の代表的な 45 種と他のトカゲ類 51 種について DNA 塩基配列データベースと文献の調査を行い、DNA 塩基配列と生態・行動などの情報を整備して、生息環境、動きの速さ、繁殖様式の進化を復元しました。

<<研究の内容>>

これまで *Harpesaurus* と他のトビトカゲ亜科の類縁関係はわかっていませんでしたが、本研究により *Harpesaurus* は東南アジアに生息する樹上性または半樹上性（木の上を主な生活場所としつつ、頻繁に地表も利用する性質）で動きの速い卵生のグループと近縁であることがわかりました。さらに、祖先形質復元によって、*Harpesaurus* とその近縁群の祖先は樹上性で、動きが速く、卵生であった可能性が高いことがわかりました（図1）。また、トビトカゲ亜科全体の進化を復元したことで、*Harpesaurus* とスリランカに生息する樹上性で動きの遅い胎生の2種の類縁関係も明らかになり、胎生の進化は *Harpesaurus* とスリランカの2種で別々に生じたことがわかりました。さらに、異なる形質が関連して進化したかどうかを推定する分析では、生息環境、動き、繁殖様式の3形質に進化的な関連があることが示されました。

卵生から胎生への進化は漸進的で、その間には卵を体内で保持する期間がしだいに長くなる中間段階があると考えられています。妊娠中は妊娠していない時より動くスピードが低下し、卵が成長して重くなるにつれメスに掛かる負荷も大きくなります。したがって、卵を産む種にとっては、長い妊娠期間を持つ胎生に近い段階の卵生ほどメスが捕食されるリスクが高まり、生存に不利だと考えられます。また、多くのトカゲの仲間は乾燥に弱い卵を産むため、湿度が安定した地中に産卵する必要があります。樹上性の種でも適切な産卵場所を探しに地表へ降りなければならないので、胎生化過程の後期ほど大きく負荷が掛かったメスが動き回る必要があるため、このようなリスクは樹上性の種でさらに高いと考えられています。

このような理由から繁殖様式の進化に関する先行研究では、樹上性であることは胎生への進化を抑制する要因になると言われてきました。しかし、本研究ではこのような予想に反し、トビトカゲ亜科では樹上性の種で胎生化が生じていることが示されました。この現象について本研究では次の仮説を提唱しました。

木の上を主な活動場所とするトカゲ類には、多くのトビトカゲ亜科トカゲ類のように脅威が迫ったときに素早く逃げるのできる種と *Harpesaurus* のようにゆっくりとしか動くことのできない種がいます。素早く動くことで捕食者を回避する戦略をとる種では、従来の予想通り妊娠中の運動能力の低下は重大なリスクであり、それが強く胎生化を制限している可能性があります。一方、逃げるスピードがそれほど生存に重要でない種、たとえば敵に見つかりにくい形態や行動で発見されるのを防ぐような種では、妊娠中の運動能力の低下から生じるリスクが軽減されることにより、胎生への進化が可能になったのではないかと考えられます（図2）。

本研究で提唱した仮説がトビトカゲ亜科以外のトカゲ・ヘビ類にも当てはまるのかどうかは、今後世界中の研究者により検証されることになります。我々哺乳類とは違い柔軟な繁殖様式を維持し続けるトカゲ・ヘビ類の進化に関する理解が、本研究を起点にさらに深化すると期待されます。

<<発表雑誌>>

雑誌名：「Systematics and Biodiversity」 18 巻 7 号

論文タイトル：「Phylogenetic position of a bizarre lizard *Harpesaurus* implies the co-evolution between arboreality, locomotion, and reproductive mode in Draconinae (Squamata: Agamidae)」

著者：Takaki Kurita, Yosuke Kojima, Mohamad Yazid Hossman, Kanto Nishikawa

DOI 番号：10.1080/14772000.2020.1795741

アブストラクト URL：

<https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/14772000.2020.1795741>

添付資料

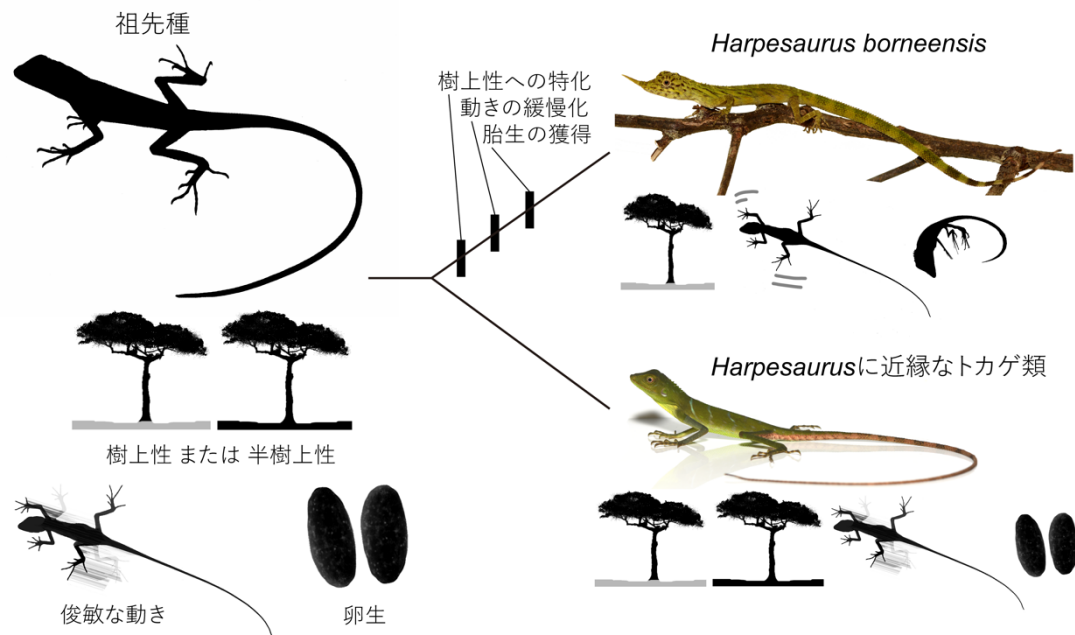


図 1. *Harpesaurus* と近縁なトカゲ類の進化

Harpesaurus と本属に近縁なトカゲ類の祖先は樹上性・半樹上性で、俊敏に動くことができる、卵生の種であったと推定されました（図左側）。*Harpesaurus* では樹上で生活する傾向が強くなるとともに、動きが緩慢になった結果、卵生から胎生へ進化したと解釈できます（図右上）。

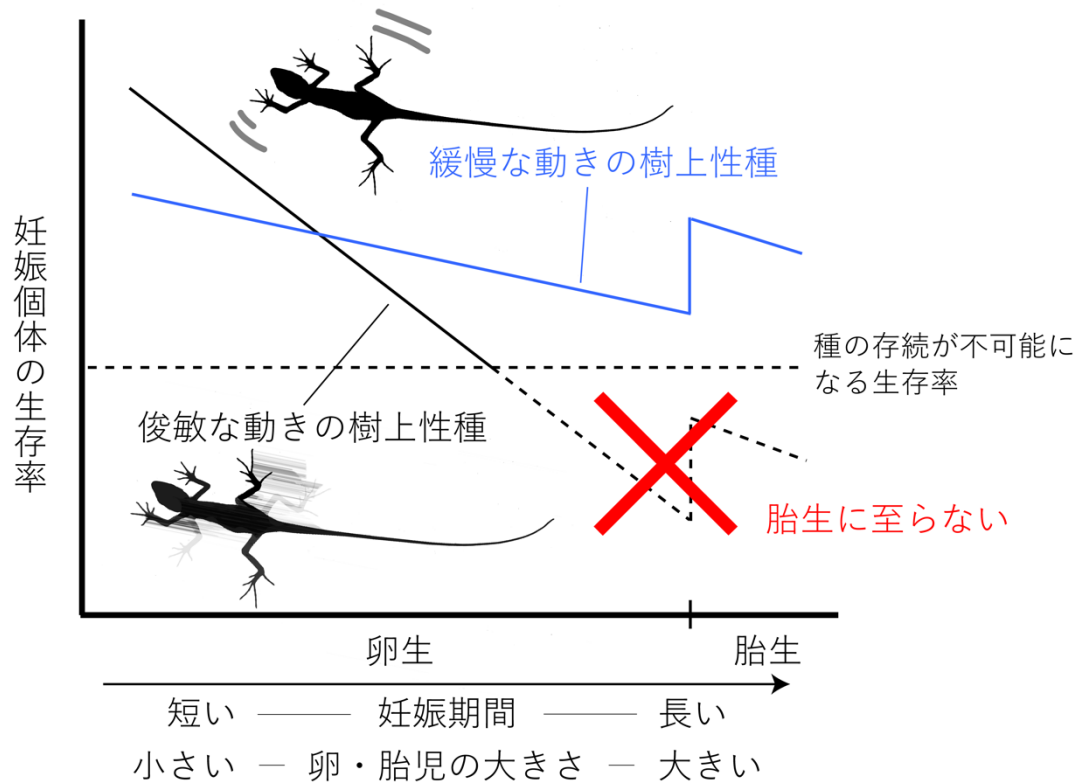


図2. 対捕食者戦略による胎生化の可否の仮説

俊敏な動きによって捕食者から逃避することが生存上重要な種では、妊娠期間が長くなり大きな卵を産むようになると、妊娠個体の生存率が極端に下がり、種の存続に十分な数の子孫を残せなくなると考えられています。一方、緩慢な動きを前提とした対捕食者戦略をとる種では、妊娠期間の長期化や卵の大型化による妊娠個体の生存率への影響が前者の場合よりも小さい可能性があり、このことが胎生化の余地をつくったと考えられます。