

令和 4 年 6 月 30 日現在

機関番号：72645

研究種目：若手研究

研究期間：2019～2021

課題番号：19K16221

研究課題名（和文）寄生生態と初期発生様式から探るハナゴウナ科腹足類の多様化プロセス

研究課題名（英文）Parasitic ecology, early development, and diversification process of eulimid gastropods

研究代表者

高野 剛史（Takano, Tsuyoshi）

公益財団法人目黒寄生虫館・その他部局等・研究員

研究者番号：50794187

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,200,000円

研究成果の概要（和文）：棘皮動物寄生性であるハナゴウナ科の巻貝類を対象に、野外における生態調査、形態比較と遺伝子解析を併用した種多様性の把握および系統関係の推定を行った。その結果、同種の宿主を複数種のハナゴウナ類が利用する例が多く認められた。それらが科ないし特定の属内の異なる系統に属する場合と、互いに極めて近縁な種である場合があり、後者は特に地理的に離れた地点間で見出された。これらにより、ハナゴウナ類の多様化には同種宿主への反復的な宿主転換と、地理的隔離の両者が寄与していることが示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

寄生生物は200以上のグループが知られ、極めて高い種多様性を示すものがある。本研究では、ハナゴウナ科で同種宿主への反復的な宿主転換が明らかとなり、このような事象が寄生生物の多様化を促進することが示唆された。また、寄生生物は生態系の中でも重要な役割を果たす。今回得られたハナゴウナ類の系統分類ならびに寄生生態の基礎的知見は、海洋生態系の正確な理解につながるとともに、同分野に関する教育への貢献も期待される。

研究成果の概要（英文）：Gastropods of the family Eulimidae are known as parasites of the Echinodermata with various morphologies and lifestyles, and an extraordinary diversity of both extant and extinct species. In this study, ecological, morphological and molecular investigations were conducted for eulimid gastropods to elucidate their diversification processes. A single host species is often parasitized by multiple eulimid taxa. They mostly belong to different genera or to different lineages in a certain eulimid genus, while presumed sister species also parasitize a single host species. In the latter cases, two species were distributed in different geographic areas from each other. These results suggest that repeated host shifts to an echinoderm species and geographic isolation events have advanced diversification of eulimid gastropods.

研究分野：系統分類学

キーワード：寄生 腹足類 種多様性 初期発生 DNAバーコーディング 分子系統解析 棘皮動物

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属します。

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

寄生は地球上のあらゆる環境で普遍的にみられる生物間相互作用であり、その実態を把握することは生態系の維持や生物一般の進化を理解するうえで重要となる。寄生生物からなる系統は時に高い種多様性を示すことが知られ、その種数は自由生活者を上回るとも言われている。多様化メカニズムとして宿主特異性の進化や宿主転換が着目されており、これらの進化イベントについて、扁形動物門をはじめ様々な分類群を対象に、分子系統解析を基礎とした研究が行われてきた。一方、海洋と陸上とは寄生・共生に関わる生物群が大きく異なるにもかかわらず、前者における研究は後者に比べ大きく遅れており、海産寄生生物には、多様化過程はおろか、正確な種多様性や基礎的な生態すら未解明な分類群が存在する。これは海洋生態系の全体像を探るうえで大きなデメリットである。

上述の寄生生物多様化メカニズムは、系統樹に基づく考察のほか、局所適応の観点からも研究が進められてきた。すなわち、「複数の宿主を利用する種において、集団ごとに利用可能な生物の構成が異なり、結果異なる宿主選好性が生じる」ことが種分化促進の契機となるとの考えに基づく。このような選好性の集団間変異の解明は、食植性昆虫をはじめとする陸上生物を対象とした先行研究が数多く知られる。一方、海産寄生生物での実証例は極めて稀である。これは、海洋生物の多くは高い分散能をもつため、地点間で異なる環境要因に対し局所適応を遂げるより、むしろ表現型可塑性を獲得し、ジェネラリストとなる場合が多いためと考えられている。逆に低い分散能は、好適な宿主がいる環境に留まりやすいことから、特にスペシャリストで適応的と解釈されている。低い分散能の系統では、比較的頻繁な宿主転換や種内における宿主選好性の獲得が検出されるかもしれない。また広い地理的スケールでは選好性に差がみられやすいことも考えられる。

2. 研究の目的

海産寄生性巻貝の代表的グループであるハナゴウナ科貝類は、潮間帯から超深海まであらゆる環境に生息し、高い種多様性を示す。ジェネラリスト・スペシャリストの両者が知られ、多様な形態・寄生様式・繁殖戦略の種を含む。一方で、形態差が明瞭でないにも関わらず生態情報に基づき別種と考えられている例や、連続的な形態変異を示す単一種が極めて広大な水平および垂直分布をもつとされる例が散見され、正確な種分類に至っていない。本研究では、同科における種多様性・寄生生態・初期発生様式を網羅的に把握することを目的とした。分子系統解析により同科貝類の進化パターンを推定し、寄生生物を対象とした先行の理論および実証研究と対比することで、海洋における寄生生物多様化メカニズムの全体像に迫る。

3. 研究の方法

国内外で採集されたハナゴウナ科貝類を殻形態にもとづき分類、同定するとともに、生貝についてはミトコンドリア DNA の COI 領域部分塩基配列によるバーコーディングを行った。標本は、同科貝類の多様性が高い南西諸島における野外調査や、東北海洋生態系調査研究船「新青丸」などによる深海調査航海により新規に採集したほか、パリ国立自然史博物館から貸与を受けているものも用いた。形態と塩基配列の比較により同種と考えられるクレードを認識し、それぞれの地理的分布、寄生生態を把握した。各種について、原殻形態を実体顕微鏡および走査型電子顕微鏡で観察、初期発生様式を推定し、分布域の広さや採集地点間の遺伝的差異と対比した。本内容は、特にセトモノガイ属、フタオビツマミガイ属、*Goodingia* 属の種に注力した。

また代表的な種について、1 個体より核 DNA の 28S rRNA、18S rRNA、ヒストン H3、ミトコンドリア DNA の 16S rRNA、12S rRNA 領域の部分塩基配列 (約 5.2 kbp) を追加で決定し、既存のデータとあわせベイズ法と最尤法により系統構築した。得られた系統樹に殻形、宿主棘皮動物の綱、歯舌の有無をマッピングし、祖先種の形質状態を最尤推定した。あわせて化石記録を用いたベイズ法による分岐年代推定を行い、形態進化や宿主転換の起こった絶対年代を検討した。

4. 研究成果

本研究では、(1) 日本および周辺海域におけるハナゴウナ科貝類の種多様性、(2) 同科貝類の系統分類と各種における地理的分布・寄生生態・遺伝的変異、および(3) 科全体の系統関係および進化史について検討し、一部は査読付き論文として公表した。

(1) 日本および周辺海域におけるハナゴウナ科貝類の種多様性

ハナゴウナ科貝類の多様性が高い沖縄県の 2 地点において得られた死殻にもとづき、それぞれ 23 および 32 種が見出された。一方地点間で重複する種は 10 にとどまり、今回観察されたよ

りも遥かに高い多様性を示すと考えられた。未記載種や生貝として未発見の種も多数含まれ、野外調査を継続する必要性が示された。また、千島・カムチャッカ海溝の深海・超深海帯の貝類相を調査した結果、ハナゴウナ科の6種を認めた。うち一種は同科貝類の最深記録であった。

加えて、日本近海から得られた *Concavivalcis* 属および *Haliella* 属の一種をそれぞれ新種として記載した。後者の *H. seisuimaruae* は、*Haliella* 属貝類として世界で初めて宿主上から発見されたため、寄生生態もあわせて報告した。

(2) ハナゴウナ類の系統分類と各種における地理的分布・寄生生態・遺伝的変異

(2-1) *Goodingia* 属

Goodingia 属の種はウミシダ類を宿主とする。日本近海より同属貝類を初めて報告し、パプアニューギニアで得られた個体と形態およびミトコンドリア DNA の COI 領域の塩基配列を比較した。全て同種のウミシダから得られ、塩基配列は地点間で異なったが、形態での区別ができず単一種と判断した。分散能力が低く、地域個体群ごとに遺伝的分化がみられる可能性が考えられた。本属はインド西太平洋域に広く分布し、紅海などからも記録がある。今後より広い地理的スケールでの検討ならびに核 DNA 配列の比較が必要である。

(2-2) フタオビツマミガイ属 *Mucronalia*

本属貝類はクモヒトデ類に寄生する。日本およびニューカレドニアから得られた標本を検討した結果、それぞれから同種クモヒトデを利用する種がみつき、それらは遺伝的に異なり、僅かな殻形態差により区別される近縁な別種と判明した。他方日本では3種のクモヒトデから類似の殻形態を示す本属貝類が得られ、それらの間に前述2種間と同等ないしそれ以上の遺伝的差異が検出された。フタオビツマミガイ類の分化には、宿主転換と地理的距離が寄与している可能性が示された。

(2-3) セトモノガイ属 *Melanella*

セトモノガイ類はナマコ寄生性で、高い種多様性を示す。日本、パプアニューギニア、ニューカレドニアで得られた標本を中心に DNA バーコーディングを行うとともに殻形態を精査した。系統構築と形態比較により同種と考えられるクレードを認識し、各種の分布と寄生生態をまとめた。その結果、種によっては3地点のいずれからも得られ、遺伝的差異もほとんどないことや、セトモノガイ類の進化において何度も同種ナマコへの宿主転換が起こったことが示唆された。後者は、本属の高い多様性創出に貢献していると考えられた。複数種のナマコを利用するジェネラリストも多数見つき、広域な地理的分布を示す種では顕著であった。一方、検討個体数が限られたことにより、宿主選好性の明瞭な地域差は見いだせなかった。

(3) ハナゴウナ科全体の系統関係および進化史

本研究では、上述の代表種のほか、新たにナマコ類、ウニ類およびクモヒトデ類の内部寄生種や、千島・カムチャッカ海溝の超深海性種、特異な殻形態を示すオドリオネジニナ属の種などを対象に、核とミトコンドリア DNA の6遺伝子の塩基配列を決定、既存のデータとあわせ系統解析を行った。その結果、内部寄生の少なくとも2種がこれまでに解析した内部寄生種とは異なる系統に属し、同科において、新生代以降に10回以上内部寄生性が獲得されたことが示された。また、深海帯以深の種は2系統に属するなど、同科進化過程に関する興味深い知見を得た。

また6遺伝子座による系統解析で、同科貝類は16~18のクレードに分けられた。宿主不明な種も含まれるが、各クレードに属するハナゴウナ類は同じ綱の棘皮動物を利用する傾向が極めて強く、これらの関係性を明らかにすることは同科の進化過程を探る上で重要である。そこで各クレードを代表する種について、次世代シーケンサーを用いミトゲノム配列を取得し、それらにもとづく系統解析を行った。本内容は論文化に向けて準備中である。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計12件（うち査読付論文 11件 / うち国際共著 2件 / うちオープンアクセス 6件）

1. 著者名 高野剛史、都築章二	4. 巻 50
2. 論文標題 沖縄県座間味島から得られたハナゴウナ科貝類	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 ちりぼたん	6. 最初と最後の頁 205～212
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Takano Tsuyoshi、Goto Ryutaro	4. 巻 51
2. 論文標題 Molecular and morphological systematics of the crinoid-parasitic snail genus Goodingia (Mollusca: Caenogastropoda: Eulimidae) with new insights into intrafamilial phylogenetic relationships	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Marine Biodiversity	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s12526-020-01141-0	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Goto Ryutaro、Takano Tsuyoshi、Eernisse Douglas J.、Kato Makoto、Kano Yasunori	4. 巻 163
2. 論文標題 Snails riding mantis shrimps: Ectoparasites evolved from ancestors living as commensals on the host's burrow wall	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Molecular Phylogenetics and Evolution	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.ympev.2021.107122	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 高野剛史	4. 巻 108
2. 論文標題 寄生性巻貝の多様性と生態を探る	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 うみうし通信	6. 最初と最後の頁 4～6
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

1. 著者名 Fukumori Hiroaki、Takano Tsuyoshi、Hasegawa Kazunori、Kano Yasunori	4. 巻 178
2. 論文標題 Deepest known gastropod fauna: Species composition and distribution in the Kuril-Kamchatka Trench	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Progress in Oceanography	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.pocean.2019.102176	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Takano Tsuyoshi、Kimura Shoichi、Kano Yasunori	4. 巻 908
2. 論文標題 Host identification for the deep-sea snail genus Haliella with description of a new species (Caenogastropoda, Eulimidae)	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 ZooKeys	6. 最初と最後の頁 19 ~ 30
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3897/zookeys.908.46613	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Takano Tsuyoshi、Tsuzuki Shouji、Kano Yasunori	4. 巻 78
2. 論文標題 Systematic relocation of <i>Chrystella kajiyamai</i> Habe, 1961 to the eulimid genus <i>Bacula</i> (Gastropoda: Vanikoroidea)	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Venus (Journal of the Malacological Society of Japan)	6. 最初と最後の頁 119 ~ 124
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.18941/venus.78.3-4_119	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 高野剛史、都築章二	4. 巻 52
2. 論文標題 沖縄県伊平屋島から得られたハナゴウナ科貝類	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 ちりばたん	6. 最初と最後の頁 18 ~ 29
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Takano Tsuyoshi, Tsuzuki Shouji, Kano Yasunori	4. 巻 5093
2. 論文標題 Description of a second species of the eulimid genus <i>Concavibalcis</i> (Gastropoda: Vanikoroidea)	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Zootaxa	6. 最初と最後の頁 397 ~ 400
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.11646/zootaxa.5093.3.8	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Takano Tsuyoshi, Waren Anders, Kano Yasunori	4. 巻 88
2. 論文標題 Phylogenetic position of the deep-sea snail family Haloceratidae and new insights into caenogastropod relationships	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Journal of Molluscan Studies	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/mollus/eyac012	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 高野剛史、濱本耕平	4. 巻 52
2. 論文標題 コブヒトデに寄生していたチャイロヘソアキゴウナ (新生腹足亜綱: ハナゴウナ科)	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 ちりばたん	6. 最初と最後の頁 170 ~ 174
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Takano Tsuyoshi, Kubo Hirofumi, Obuchi Masami	4. 巻 -
2. 論文標題 New records of associations between ectoparasitic snails of the genus <i>Mucronalia</i> (Caenogastropoda: Eulimidae) and their ophiuroid hosts from Japan and New Caledonia, with description of a new species	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plankton and Benthos Research	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

〔学会発表〕 計10件（うち招待講演 1件 / うち国際学会 2件）

1. 発表者名 後藤龍太郎、高野剛史、Eernisse Douglas J.、加藤真、狩野泰則
2. 発表標題 寄生巻貝イシカワシタダミの起源
3. 学会等名 2021年度 日本ベントス学会・日本プランクトン学会合同大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 高野剛史、狩野泰則
2. 発表標題 ショットガンシーケンスによる小型底生生物のミトゲノム決定：ハナゴウナ科腹足類を例に
3. 学会等名 2021年度 日本ベントス学会・日本プランクトン学会合同大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 高野剛史
2. 発表標題 寄生性腹足類の自然史
3. 学会等名 寄生虫分類・形態談話会 第89回例会（招待講演）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 高野剛史、Landschoff Jannes、Griffiths Charles、狩野泰則
2. 発表標題 ハナゴウナ科腹足類におけるクモヒトデ内部寄生の発見
3. 学会等名 日本貝類学会令和3年度大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Takano Tsuyoshi、Murakami-Sugihara Naoko、Itoh Hajime、Shirai Kotaro、Kano Yasunori
2. 発表標題 Host exploitation of eulimid gastropods: in situ observation, molecular identification and stable isotope analysis
3. 学会等名 World Congress of Malacology 2022 (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 高野剛史、後藤龍太郎
2. 発表標題 ウミシダに寄生するGoodingia属腹足類(ハナゴウナ科)の分類・分布・系統的位置
3. 学会等名 日本貝類学会令和2年度大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 高野剛史、伊藤萌、高見省吾
2. 発表標題 分子生物学的手法によるハナゴウナ科腹足類の宿主同定
3. 学会等名 日本貝類学会2019年度大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Brenzinger Bastian、Takano Tsuyoshi、Schrodl Michael、Kano Yasunori
2. 発表標題 Phylogeny of the lower Heterobranchia through an expanded taxon sampling and Sanger sequencing
3. 学会等名 World Congress of Malacology 2019 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 高野剛史、杉原奈央子、白井厚太郎
2. 発表標題 安定同位体比分析によるハナゴウナ科腹足類と宿主棘皮動物の栄養段階推定
3. 学会等名 2019年日本ベントス学会・日本プランクトン学会合同大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 川島紀子、高野剛史、大崎章弘、千葉和義
2. 発表標題 「生物の分類」の授業実践に向けた「未知の生物」の教材化の検討
3. 学会等名 日本生物教育学会第104回全国大会
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関			
米国	University of California, Santa Cruz			
スウェーデン	Naturhistoriska riksmuseet, Stockholm			
フランス	Museum national d'Histoire naturelle			
ドイツ	Zoologische Staatssammlung Munchen	Staatliches Mus Naturkunde Stuttgart		