

令和 5 年 6 月 26 日現在

機関番号：13601

研究種目：挑戦的研究(萌芽)

研究期間：2019～2022

課題番号：19K22450

研究課題名(和文)螺旋卵割の量的左右性と鏡像体の進化力

研究課題名(英文)Quantitative asymmetry of spiral cleavage and reversal evolvability

研究代表者

浅見 崇比呂 (ASAMI, Takahiro)

信州大学・理学部・特任教授

研究者番号：10222598

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 5,000,000円

研究成果の概要(和文)：これまでに確立された腹足類モデル系において、螺旋卵割の極性を左右する因子に突然変異が生じると、初期胚の割球配置が個体間で大きくばらつく。この量的な個体変異に初めて着目し、以下のパラドクスを解決するための実証実験を行った。「螺旋(冠輪)動物のうち、体内受精する巻貝は、交尾器を体の側面にもつため、左右逆に発生すると交尾器の位置も逆になり、交尾する上で不利である。にもかかわらず、逆巻(内臓逆位)の種がくり返し進化した。一方、サザエなどの巻貝や他の螺旋動物は、交尾せずに放精放卵するか、または正中線で交尾するため、左右逆でも配偶に支障がない。ところが、内臓逆位の種は進化していない。」

研究成果の学術的意義や社会的意義

螺旋卵割は、前口動物を二分する大系統の一つ(螺旋/冠輪動物)にユニークな発生様式である。受精卵が時計回りまたは反時計回りに分裂する。螺旋卵割のこの極性を左右する因子に突然変異が生じると、各発生段階における割球配置が、野生型よりも個体間で大きくばらつく。本研究は、この割球配置の量的な個体変異が遺伝的背景に依存する事実を抽出した。

研究成果の概要(英文)：Maternal effects of mutations of a gene linked to spiral cleavage polarity cause significantly large individual variations in blastomere configuration in gastropod model systems. By analyzing the dependence of these individual variations on genomic background, this study verified the resolution of a paradox in the evolution of left-right reversal in spiral cleavage, which has recurrently occurred only in gastropod groups with internal fertilization despite positive frequency-dependent selection against reversal mutants resulting from their physical difficulty in copulation with the non-reversed wild type.

研究分野：進化生物学

キーワード：evolvability

1. 研究開始当初の背景

軟体動物門の巻貝類には、交尾せずに体外受精により繁殖するグループ(系統群)と、交尾して体内受精により繁殖するグループがある。後者には、雌雄異体のグループと雌雄同体のグループがある。雌雄同体の有肺類には、水生のものと陸生のものがある。成熟個体がオス機能とメス機能の双方を備える同時雌雄同体であっても、交尾する二個体がオス役とメス役を分業する交尾様式をもつグループと、二個体のどちらもが雌雄二役を同時に行って精子を交換する交尾様式をとるグループがある。後者は、陸生の柄眼類に特徴的である。

巻貝のうち、交尾して体内受精するグループでは、たがいに左右逆に発生する結果、巻き方向に加え、他の構造や機能も左右逆の系統がくり返し進化した。これらのグループの場合、右巻のもの(個体・系統・集団・種)と左巻のものは、たがいに内臓逆位の関係にある。淡水生の有肺類の右巻種と左巻種それぞれの野生型の初期発生を比較すると、受精卵の細胞分裂(螺旋卵割)の左右極性がたがいに左右反転していることがわかる。だが、卵割パターンやその結果として実現する割球配置がちょうど鏡面对称になっているかは今日まで不明である。これは、右巻種でも左巻種でも必ずある割球配置の個体変異を含めた種間の比較を行う観察研究が今日まで行われたことがないためである。

内臓逆位の系統(集団・種)がくり返し出現したグループにおいて、ほとんどの系統は右巻か左巻のどちらか一方に固定しており、同一の集団に右巻と左巻が共存する樹上生の系統は人工繁殖がほぼ不可能であることが多い。このため、巻き方向(発生の左右極性)が核1遺伝子に依存することを示す交雑実験のほとんどは、まれに野生集団に見つかる逆巻変異個体をもとに作成した変異系統を用いて行われた点に注意が必要である。野生型の系統として存続する右巻と野生型として存続する左巻の交雑実験は唯一、右巻だけの集団と左巻だけの集団のどちらもがあり、両者が接する地域のみで右巻と左巻が生息していたポリネシアマイマイを用いて行われ、左巻が右巻に対して顕性であることが判明している。この樹上性巻貝は1980年代に絶滅し、現在にいたるまで、現実に進化した右巻の種(系統・集団)と左巻の種の間で個体が左右逆に発生する、その原因となる遺伝子はつきとめられていない。

巻貝の生殖口は、正中面にはなく体の側面にある。このため、右巻と左巻が内臓逆位の関係にあるグループでは、生殖口の位置がたがいに左右逆に位置する。発生の左右極性が核遺伝子の母性効果により決定されることから、交尾相手の表現型に応じて交尾行動を調節することはないため、左右逆の逆巻変異個体は野生型との交尾が物理的に困難である(図1)。

この繁殖上の不利による正の頻度依存淘汰が、少数派の逆巻変異を産む遺伝子型に対して働く。そのため、交尾により体内受精する巻貝の系統のほとんどは祖先型の右巻に固定している。しかし、右巻から左巻へ、さらに左巻から右巻にもどる系統進化も、くり返し生じている。一方、交尾をせずに体外受精する巻貝や他の螺旋(卵割)動物、および交尾器が正中線にある螺旋(卵割)動物では、内臓逆位は配偶上不利ではないものの、これまでに内臓逆位に固定した集団(系統・種・分類群)は見つからない。



図1. 左図: 右巻どうし(雌雄同体)の正常な交尾. 右図: 左巻変異体(上)は、交尾器(矢印)が右巻野生型とは左右逆に位置するため、野生型(多数派)との交尾が難しい。雌雄異体の巻貝でも同様に正の頻度依存淘汰が働く。

2. 研究の目的

螺旋卵割は、前口動物を二分する上門の一つ(螺旋/冠輪動物)の発生様式である。螺旋動物のうち、交尾して繁殖する巻貝は、交尾器を体の側面にもつ。このため逆巻(内臓逆位)は、野生型との交尾が難しく、配偶上不利である。にもかかわらず、逆巻への進化がくり返し生じた。逆に、サザエのように放精放卵する巻貝を含め、他の螺旋動物は、体外受精するか、交尾器を正中線にもつ。ゆえに、左右逆に発生しても配偶上支障がない。ところが、内臓逆位の種は進化していない。本研究の目的は、このパラドクスを解くために不可欠であることが明らかとなった、左右極性の表現型変異をもたらず発現システムの統計遺伝解析を遂行することにある。

3. 研究の方法

淡水生の右巻グループ(モノアラガイ科)の一種であるタケノコモノアラガイの野生集団に発見された左巻変異個体を用いた人工繁殖により、わずかに孵化する個体のほとんどが左巻であ

る系統が得られた。孵化するはるか前のベリジャー幼生になるまでほとんどの受精卵が正常に発生できずに死亡する。その原因はフォルミンファミリー遺伝子の一つ *diaph* が重複した後のその一方に生じたフレームシフトにあり、重複した *diaph* の双方の発現が右巻(野生型)の正常発生に不可欠であることが判明した。右巻グループの一種オナジマイマイの野生集団に検出された左巻変異体は、同様に重複した *diaph* の一方の発現が欠損した変異遺伝子のホモ接合体から生まれる。後者の場合にも、受精卵の多くは初期発生の段階で異常な螺旋卵割により死亡するが、まれに生存して同一卵塊から孵化する個体には右巻と左巻が混在する。したがって、どちらの変異遺伝子コピーも、野生集団において生存淘汰されるものにあり、現実に出現した左巻種群(分類群)の進化の責任遺伝子ではないことも明らかである。

本研究の方法論はこれらモデル系間の差異にもとづく。有肺類は、右巻と左巻の交尾が可能な同時雌雄同体である。個体の巻型は、母親の核遺伝子型が決定する。淡水生の右巻種タケノコモノアラガイ、陸生の右巻オナジマイマイ、左巻ナミコギセル、左巻スグヒダギセルの野生集団から検出された螺旋卵割極性の変異因子と集団が受け継ぐゲノム(遺伝的背景)の相互作用を抽出し、統計遺伝解析を遂行した。

4. 研究成果

本研究により、独自に基礎研究を蓄積した世界にユニークな実験系を駆使し、発生進化を駆動する動的機構への実験的アプローチを新規に開拓した。発生進化の研究パラダイムは、形態形成の分子機構を現生の系統間で比較・理解する方法論にある。ゆえに、種内の表現型変異はノイズとみなされるのが普通である。螺旋卵割の極性(野生型)と形態形成が母性効果因子 *dirph* の正常発現に依存することから、現実に進化・出現した左右逆に発生する巻貝が *dirph* の変異により進化すると思われる。だが現実には、野生集団にくり返し出現する *dirph* 変異はいずれも胚の奇形死亡率を増大するため淘汰される。ところが本研究により、巻貝の逆巻の外形それ自体が生存上あるいは繁殖上有利となる環境においては、変異胚に占める奇形発生しないものの比率を決定する母性効果に遺伝的変異が実在し、生存選択が働く直接的証拠を得た。これは、交尾して体内受精する繁殖生態をもつ巻貝類にのみ内臓逆位の系統がくり返し出現した逆説的な多様性進化機構そのものを説明する。本研究により、初期卵割の極性変異と割球配置(表現型)に依存する zygotic expression との間の相互作用が、現実の内臓逆位が野生型として存続する分類群の進化プロセスに不可欠であることがあきらかとなった。これまで、外部形態や内臓配置にみる極性を二者択一(右型 vs 左型)のバイナリ形質と捉えられてきた。本研究により、螺旋卵割する初期胚に顕在する極性の量的変異に着眼した研究の今後の展開に不可欠の研究基盤が確立された。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計3件（うち査読付論文 3件/うち国際共著 3件/うちオープンアクセス 3件）

1. 著者名 Schwaha Thomas, Ruthensteiner Bernhard, Melzer Roland R., Asami Takahiro, Pall Gergely Barna	4. 巻 57
2. 論文標題 Three phyla-Two type specimens-One shell: History of a snail shell revealed by modern imaging technology	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research	6. 最初と最後の頁 527 ~ 533
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/jzs.12293	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 Pall-Gergely Barna, Majoros Gabor, Domokos Tamas, Juhasz Alexandra, Turoci Agnes, Badacsonyi Laszlo, Fekete Judit, Asam Takahiro	4. 巻 8
2. 論文標題 Realtime Social Networking Service rapidly reveals distributions of non-indigenous land snails in a European capital	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 BioInvasions Records	6. 最初と最後の頁 782 ~ 792
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3391/bir.2019.8.4.06	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 Pall-Gergely Barna, Sajan Sheikh, Tripathy Basudev, Meng Kaibaryer, Asami Takahiro, Ablett Jonathan D.	4. 巻 981
2. 論文標題 Genus-level revision of the Alycaeidae (Gastropoda, Cyclophoroidea), with an annotated species catalogue	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 ZooKeys	6. 最初と最後の頁 1 ~ 220
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3897/zookeys.981.53583	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

〔学会発表〕 計0件

〔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
---------	---------