

## 自己評価報告書

平成 23 年 5 月 23 日現在

機関番号：13601

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2008～2012

課題番号：20405007

研究課題名（和文）巻貝左右性の動的平衡と適応進化

研究課題名（英文）Dynamic equilibrium and adaptive evolution of snail handedness

研究代表者

浅見崇比呂 (ASAMI TAKAHIRO)

信州大学・理学部・教授

研究者番号：10222598

研究分野：進化生物学

科研費の分科・細目：生態・環境

キーワード：左右性

## 1. 研究計画の概要

本研究の目的は、樹上性の巻貝 *Amphidromus* 属で、発生の鏡像型と実像型（左右二型）が持続的に共存するメカニズム、および集団の鏡像進化（右巻⇔左巻）を抑制・促進する要因を検証することにある。具体的には、以下 4 点の問題に焦点を絞り、動態調査、野外実験、試料収集を行う：（1）左右二型は、選択的な異型交尾（右巻×左巻）がもたらす負の頻度依存淘汰で維持されているか、（2）異型交尾を可能にする交尾器は、二型集団（種）が進化する引き金になっているか、（3）鏡像体は、発生拘束による純化淘汰を受けているか、（4）捕食者の右巻専食は、右巻→左巻の適応進化（＝生態的種分化）をもたらすか。

## 2. 研究の進捗状況

（1）左右二型の共存動態と系統進化：古典的に知られるような、左巻の集団と右巻の集団が存在するのではなく、左右二型が同一の場所に共存し、しかも、左右二型種の場合、集団はほとんどすべて左右二型を維持していることが判明した。分子系統学的な解析により、この左右二型現象は、単一系統の進化プロセスを通じてくり返し進化したことが判明した。左右二型の最も古い起源をもとにした推定により、系統によっては少なくとも 100 万世代にわたり左右二型が維持されていることが判明した。

（2）左右二型の形態進化：野生集団から採集した殻の形態を分析した結果、同一集団で殻形態の遺伝子群を共有するにもかかわらず、左右二型は多くの集団で互いに形が統計

的に有意に異なることを発見した。しかも、集団しだいで、左右二型の形の異なり方が逆転していることを発見した。これらの事実をもとに、数理モデルを用いて解析した結果、左右二型の形を変更する多面発現効果を巻型遺伝子が母性発現しているだけではなく、その多面発現効果と相互作用するエピスタシスが集団ごとに進化していることが判明した。

（3）カタツムリ専食ヘビの適応進化：単系統のセダカヘビ 15 種の博物館所蔵標本を用い、下顎の形態を調べたところ、14 種では右側の歯の数が一貫して左側よりも多いことを発見した。歯数が左右で対称であった種は、文献調査によりナメクジを食べることが判明した。オナジマイマイの右巻と左巻を餌とする捕食実験により、餌の巻き方向に関わらず、右巻の殻を顎で固定し肉を抜き出す捕食行動を左巻の巻貝に対しても行うため、左巻カタツムリの捕食が著しく困難であることが判明した。結果として、セダカヘビは、カタツムリ群集を圧倒的に優占する右巻カタツムリの捕食に特化して分岐・適応進化し、うち一種は二次的にナメクジ食に特化したために左右対称な祖先型の顎を獲得したことが明らかとなった。

## 2. 現在までの達成度

①当初の計画以上に進展している。

（理由）

（1）長期動態調査により初めて、二型頻度の周期変動と選択的異型交尾を立証した結果、異型交尾の繁殖上の利益、および互いを選ぶメカニズムが、新たな発展課題として浮き彫りにした。（2）進化ルールの反証：鏡

像の種は動物界で一般に見つからない。逆巻がくり返し進化した巻貝でも、左右二型は一般に共存しない。二型が共存・進化する原因を解明し、動物界の反鏡像ルールを統一的に理解する基盤を確立した。(3) 発生拘束の検証：遅滞遺伝ゆえに、共存する二型は、殻の形を決める量的遺伝子を含む遺伝子プールを共有する。ゆえに、二型の形の差異は、発生の左右反転それ自体に起因することを立証した。これにより、モノアラガイ・オナジマイマイの変異系統で検出された発生拘束が、野生個体で検出可能であることを初めて明らかにした。(4) 生態的種分化：単一座位のピークシフトが遺伝的浮動ではなく共進化により生じ、かつ種分化をもたらす事例は、理論的にも実験的にも予測されていない。本研究により、捕食者と被食者の左右性が相互に適応進化する、新規の共進化系を立証した。(5) 二型種群のほとんどが近年絶滅し、動態解析が可能な例は、本属において他にない。本研究によりその学術的価値を示し、なぜ緊急の保全が希求されるのかに答え、今後の保全政策の推進に具体的に寄与した。

### 3. 今後の研究の推進方策

(1) 頻度偏向メカニズムの解明：左右二型が維持されているマレイマイマイ属の一種で、同一集団の右巻と左巻が互いを積極的に選択して交尾していることが報告されている。これがもし左右二型を維持する主因であれば、負の頻度依存淘汰により左右二型は、一般に1:1の比率で観察されるはずだが、これまでの長期生態調査によるかぎり、1:1から有意にずれる頻度が多く集団で維持されていることがあきらかである。二型の頻度変化に周期性(いわゆる振動)がある可能性を支持する観測結果は得られていない。この頻度の時空変異を制御するメカニズムを解明する。

(2) 左右二型種群の形態進化：これまでに、殻の幾何学的形態測定による形態分析により、遺伝子プールを共有するにもかかわらず左右二型の形が異なり、その異なり方が集団しだいで変化することをつきとめた。しかし、この原因が左右極性決定遺伝子の母性効果により副次的に生じるのか、それとも成長過程での左右極性遺伝子の多面発現により生じるのかが不明であり、国際的な論争が続いている。左右二型の頻度に伴って殻形態の平均値が変動するか否かを野生集団で検証し、かつ産卵直後の胚発生を比較し、この問題に答える。

### 5. 代表的な研究成果

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 52 件)

- ① Okumura, T., Utsuno, H., Kuroda, J., Gittenberger, E., Asami, T. and Matsuno, K. 2008. The Development and Evolution of Left-Right Asymmetry in Invertebrates: Lessons From *Drosophila* and Snails. *Developmental Dynamics* 237:3497-3515. 査読有
- ② Wiwegweaw, A., Seki, K., Mori, H. and Asami, T. 2009. Asymmetric reproductive isolation during simultaneous reciprocal mating in pulmonates. *Biology Letters*, 5:240-243. 査読有
- ③ Nakadera, Y., Sutcharit, C., Ubukata, T., Seki, K., Utsuno, H., Panha, S. and Asami, T. 2010. Enantiomorphs differ in shape in opposite directions between populations. *Journal of Evolutionary Biology* 23:2377-2384. 査読有
- ④ Hosono, M., Kameda, Y., Wu, S.-P., Asami, T., Kato, M. and Hori, M. 2010. A speciation gene for left-right reversal in snails results in anti-predator adaptation. *Nature Communications*. 1:133. doi: 10.1038/ncomms1133. 査読有
- ⑤ Utsuno, H., Asami, T., Van Dooren, T. J. M. and Gittenberger, E. 2011. Internal selection against the evolution of left-right reversal. *Evolution*, doi:10.1111/j.1558-5646.2011.01293.x. 査読有

[学会発表] (計 85 件)

- ① Asami, T. The biology of molluscan handedness. 2008.11.10. Department of Zoology, Institute of Biosciences, University of São Paulo, São Paulo.
- ② Asami, T. and Kawano, T. The evolution and development of snail handedness. 2009.7.5. XXI Encontro Brasileiro de Malacologia, Rio de Janeiro.
- ③ Nakadera, Y., Asami, T., Sutcharit, C. and Panha, S. Evolutionary divergence and natural history of Southeast Asian snails. Asian Heads of Research Councils Biodiversity Symposium. 2009.7.21. Nagoya.
- ④ Asami, T. Are hybrids superior or inferior in mating success? Keynote Lecture, 2010.7.20. World Congress of Malacology, Phuket.
- ⑤ Gittenberger, E., Hamann, T. D. and Asami, T. Chirality in speciation. 2010.7.23. World Congress of Malacology, Phuket.