

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成 25 年 6 月 3 日現在

機関番号：13601

研究種目：基盤研究（B）

研究期間：2008～2011

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 chirality

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

研究成果の概要（和文）：発生の実像型と鏡像型が共存する頻度とその変動パターンの長期動態観測を遂行した。交尾して繁殖する巻貝に知られる通り、右巻と左巻の物理的な交尾困難がもたらす正の頻度依存淘汰が機能するかぎり、左右二型は安定して共存できない。本研究により、左右二型の共存を可能にする主因と考えられる右巻×左巻の交尾がどのように達成されるかを知るために、全暗条件下での赤外線微速度撮影により異型交尾と同型交尾の交尾行動の記録・分析を遂行した。

研究成果の概要（英文）：We pursued long-term ecological surveys to understand the evolutionary history and population dynamics of dimorphism for left-right polarity in development in the tree snail genus *Amphidromus*. Both morphs of chirality coexist within populations, which is not possible as long as positive frequency-dependent selection occurs as known for snails that need to copulate for reproduction. We achieved behavioral analyses by recording cases of interchiral and intrachiral copulation, which allow them to coexist, by an infrared time-lapse video system.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合 計
2008 年度	3,500,000	1,050,000	4,550,000
2009 年度	3,200,000	960,000	4,160,000
2010 年度	2,500,000	750,000	3,250,000
2011 年度	1,900,000	570,000	2,470,000
年度			
総 計	11,100,000	3,330,000	14,430,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：生態・環境

キーワード：左右性

1. 研究開始当初の背景

【国内外の動向・位置づけ】

（1）左右二型現象：同一集団の右巻と左巻は、たとえ交尾できなくても、遅滞遺伝ゆえにゲノムを共有し、同所的には種分化しない。むしろ、多数派と交尾できない少数派が淘汰され、集団は単一の巻型に固定する。この原理に反する二型現象は、古典的なパド

ックスとして知られる。

（2）二型種群の絶滅：だが、海洋島の二型種群は絶滅の一途にあり、実態の解明は不可能とされてきた。われわれは、東南アジアに広く分布する本属に着目し、豊富に現存する野生集団を発見した。さらに、二型が積極的に共存する事実をつきとめた。

（3）異型交尾：交尾様式から不可能とさ

れてきた異型交尾（右巻×左巻）を本属が容易に行うことを発見した。その結果、それでは説明できない二型頻度の事例が発展問題として浮上した。

（４）発生拘束：脊索・線虫・節足動物で左右決定機構の理解が進み、鏡像進化を妨げる発生拘束の分子機構が問われている。本研究の主眼は、以上の経緯から導かれる共存・進化機構の問題解決にある。

【これまでの研究成果・着想に至った経緯】

（１）進化的安定性：分子系統解析により、二型性は、本属左右性の最も祖先的な形質状態であることが示唆された。

（２）二型の維持：調査した二型種の全集団で二型が共存し、単型の集団は見つからなかった。これは、二型を維持するメカニズムの存在を示唆する。

（３）交尾器の進化：二型種は、互いに離れたまま、陰茎を延ばして交尾する。この交尾形質が二型共存の必須条件なら、二型種群に共通に見つかるはずであり、二次的に単型に固定した系統の進化プロセスが新たに問題となる。この経緯により、交尾形質に新規に着目した。

（４）生態的種分化：巻貝だけを食べるセダカヘビ類は、本属と分布が重複し、顎が右巻の肉抜きに特化していた。しかも、ナメクジ食に転じた種は、顎が左右対称だった。巻貝は９割の種が右巻である。これらの事実、「巻貝食のヘビは豊富な右巻の捕食に特化し、巻貝は対抗して左巻に進化する」共進化系の存在を示唆する。しかも、集団が左巻に進化すれば、自動的に右巻とは生殖的に隔離される。それなら、東南アジアに高い鏡像進化率は、生態的種分化に起因することになる。

2. 研究の目的

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。

3. 研究の方法

（１）長期動態追跡：毎年雨季に、方形区の二型頻度を継続調査し、頻度 1:1 からの有意なずれが周期的な振動によるか否かを検証する。

（２）二型維持と交尾器：分子系統解析の結果から、本属は、左右二型の種群と単型の種群に分かれ、集団の左右性が系統進化的に安定であることが明らかである。二型を維持する鍵形質が、異型交尾を可能にする交尾器（陰茎鞘）であることが示唆された。そこで、交尾行動を観察・記録・分析する手法を開発し、どのようにして異型交尾が達成されるのかを追究する。

（３）地理的分布調査と標本採集：調査地域 20 地点で、スナップショット方式により方形区（50 m×50 m）の二型頻度を記録、死殻を採集し、形態を比較解析する。

（４）殻の形態比較：共存する左右二型は、形を決める量的遺伝子を含め、遺伝子プールを共有する。その特徴に着目し、成体死殻の 11 形質を比較する。同一集団の左右二型が鏡像対称でなければ、発生拘束が野生集団でも生じることが立証される。

4. 研究成果

（１）長期動態追跡：雨季に方形区の二型頻度を継続調査し、頻度 1:1 からの有意なずれが周期的な振動によるか否かを検証した。これまでの調査結果から、統計的に有意に二型頻度が変動する集団と調査期間内では変動しない集団があり、両者の変動パターンには有意な差異があることが示唆された。

（２）二型の形態的差異：右巻と左巻の成熟した個体の殻を採集し、殻の形態を同一集団の左右二型の間、同一集団の異なる採集年度の間、および異なる集団の間で比較した。その結果、殻の形態は、同一集団の遺伝子プールを共有する個体どうしでありながら、右巻と左巻の形態は一般に統計的に有意に異なることが明らかとなった。しかも、左右二型の殻の形態がどのように異なるか、そのパターンが異なる地点で採集された集団標本の間で異なることがわかった。異なる採集年度の間での差異については、これまでよりも大きな調査規模で長期的な変動パターンを追跡しないかぎり、変動パターンの原理を理解する上で必須の情報が得られないことが明確である。

5. 主な発表論文等

（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 44 件）

(1) Utsuno, H., Asami, T., Van Dooren, T. J. M. and Gittenberger, E. 2011. Internal selection against the evolution of left-right reversal. *Evolution* 65:2399-2411. (査読有)

(2) Y. Takahashi, S. Morita, J. Yoshimura and M. Watanabe. A geographic cline induced by negative frequency-dependent selection. *BMC Evolutionary Biology* 11:256, <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/11/256> (2011.9.14) (査読有)

(3) Iwata, S., Kobayashi, K., Higa, S., Yoshimura, J. and Tainaka, K-i. 2011. A simple population theory for mutualism by the use of lattice gas model. *Ecological Modelling* 222 (13):

2042-2048; doi:10.1016/j.ecolmodel.2011.04.009 (10 July 2011) (査読有)

(4) Kato, F., Tainaka K-i., Sone, S., Morita, S., Iida, H. and Yoshimura, J. 2011. Combined effects of prevention and quarantine on a breakout in SIR model. Scientific Reports 1, doi:10.1038/srep00010 (2011.6.14) (査読有)

(5) Nariai Y, Hayashi S, Morita S, Umemura Y, Tainaka K-i, Sota, T., Cooley, J. R. and Yoshimura, J. 2011. Life cycle replacement by gene introduction under an Allee effect in periodical cicadas. PLoS ONE 6(4): e18347. doi:10.1371/journal.pone.0018347 (2011.4.06). (査読有)

(6) Hata H, Yasugi M, Hori M, 2011. Jaw laterality and related handedness in the hunting behavior of a scale-eating characin, *Exodon paradoxus*. PLoS ONE 6(12): e29349. (doi:10.1371/journal.pone.0029349) (査読有)

(7) Takahashi, T., Ota, K., Kohda, M. and Hori, M. 2011. Some evidence for different ecological pressures that constrain male and female body size. Hydrobiologia, (doi: 10.1007/s10750-011-0961-4) published online: 1 December 2011. (査読有)

(8) Ota, K., Kohda, M., Hori, M. and Sato, T. 2011. Parker's sneak-guard model revisited: why do reproductively parasitic males heavily invest in testes? Naturwissenschaften, 98:837-843. (doi:10.1007/s00114-011-0834-8) (査読有)

(9) Takahashi, T., Ochi, H., Kohda, M. and Hori, M. 2011. Invisible pair bonds detected by molecular analyses. Biology Letter (doi: 10.1098/rsbl.2011.1006). Published online Nov.23, 2011 (査読有)

(10) Yasugi, M. & Hori, M. 2011. Predominance of cross-predation between lateral morphs in a largemouth bass and a freshwater goby. Zoological Science 28:869-874. (doi:10.2108/zsj.28.869) (査読有)

(11) Nagai, H., Terai, Y., Sugawara, T., Imai, H., Nishihara, H., Hori, M. and Okada, N. 2011. Reverse Evolution in RH1 for adaptation of cichlids to water depth in Lake Tanganyika. Molecular Biology and Evolution, 28(6):1769-1776. (doi:10.1093/molbev/msq344) (査読有)

(12) Taniguchi, K., Maeda, R., Ando, T.,

Okumura, T., Nakazawa, N., Hatori, R., Nakamura, M., Hozumi, S., Fujiwara, H., Matsuno, K. Chirality in planar cell shape contributes to left-right asymmetric epithelial morphogenesis. Science 333, 339-341 (2011). (査読有)

(13) Shimizu, K., Sarashina, I., Kagi, H. and Endo, K. (2011) Possible functions of *Dpp* in gastropod shell formation and shell coiling. Development, Genes and Evolution, 221, 59-68. (査読有)

(14) Utsuno, H. and Asami, T. 2010. Maternal inheritance of racemism in the terrestrial snail *Bradybaena similaris*. Journal of Heredity 101:11-19. (査読有)

(15) Utsuno, H., Kasem, S., Fukuda, H. and Asami, T. 2010. Genetic basis of racemism and ease of interchiral mating in a clausiliid species of snails. Molluscan Research 30:37-47. (査読有)

(16) 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)

(17) 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)

(18) Hosono, M., Kameda, Y., Wu, S.-P., Asami, T., Kato, M., & Hori, M. 2010. Speciation gene acts for anti-predator adaptation. Nature Communications 1:133 | DOI:10.1038/ncomms1133 | www.nature.com/naturecommunications (査読有)

(19) Ota, K., Heg, D., Hori, M. & Kohda M. 2010. Sperm phenotypic plasticity in a cichlid: a territorial male's counterstrategy to spawning takeover. Behavioral Ecology, 21:1293-1300 (doi:10.1093/beheco/arq146). (査読有)

(20) Takeuchi, Y., Ochi, H., Kohda, M., Sinyinza, D. & Hori, M. 2010. A 20-year census of a rocky littoral fish community in Lake Tanganyika. Ecology of Freshwater Fish 19:239-248. (査読有)

(21) Awata, S., Heg, D., Kohda, M., Hori, M. & Shibata J. 2010. Group Structure, Nest Size, and

Reproductive Success in the Cooperatively Breeding Cichlid *Julidochromis ornatus*: a Correlation Study. *Ethology* 115:1-13. (査読有)

(22) Takeuchi Y., Hori M., Omar M., Kohda M. 2010. Lateral bias of agonistic responses to mirror images and morphological asymmetry in the Siamese fighting fish (*Betta splendens*). *Behavioural Brain Research* 208:106-111. (査読有)

(23) Okumura, T., Fujiwara, H., Taniguchi, K., Kuroda, J., Nakazawa, N., Nakamura, M., Hatori, R., Ishio, A., Maeda, R., and Matsuno, K. Left-right asymmetric morphogenesis of the anterior midgut depends on the activation of a non-muscle myosin II in *Drosophila*. *Dev. Biol.* 344, 693-706 (2010). (査読有)

(24) Kumazawa, F., Asami, T., Nakagiri, N., Tainaka, K., Togashi, T., Miyazakid, T., Yoshimura, J. 2009. Population dynamics of Müllerian mimicry under interspecific competition. *Ecological Modelling*, 220:424-429. (査読有)

(25) 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)

(26) Wiwegweaw, A., Seki, K., Utsuno, H. and Asami, T. 2009. Fitness consequences of reciprocally asymmetric hybridization between simultaneous hermaphrodites. *Zoological Science* 26:191-196. (査読有)

(27) Yumi Tanaka, Jin Yoshimura , Chris Simon, John R. Cooley and Kei-ichi Tainaka. 2009. Allee effect in the selection for prime-numbered cycles in periodical cicadas. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0900215106 (査読有)

(28) Jin Yoshimura , Taro Hayashi, Yumi Tanaka, Kei-ichi Tainaka and Chris Simon. 2009. Selection for prime-number intervals in a numerical model of periodical cicada evolution. *Evolution* 63, 288-294. (査読有)

(29) Kohda, M., Heg, D., Makino, Y., Takeyama, T., Shibata, J., Watanabe, K., Munehara, H., Hori, M. & Awata, S. 2009. Living on the wedge: female control of paternity in a cooperatively breeding cichlid. *Proceedings of the Royal Society B* 276 : 4207-4212. (査読有)

(30) Takahashi, T., Watanabe, K., Munehara, H., Rüber, L., & Hori, M. 2009. Evidence for divergent natural selection in a Lake Tanganyika cichlid fish. *Molecular Ecology* 18:3110-3119. (査読有)

(31) Asami, T. and Asami, N. 2008. Maintenance mechanism of a supergene for shell colour polymorphism in the terrestrial pulmonate *Bradybaena similaris*. *Basteria*, 72:119-127. (査読有)

(32) Seki, K., Wiwegweaw, A. and Asami, T. 2008. Fluorescent pigment distinguishes between sibling snail species. *Zoological Science* 25:1212-1219. (査読有)

(33) 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)

(34) Hiroyasu Nagata, Satoru Morita, Jin Yoshimura, Tokiya Nitta and Kei-ichi Tainaka. 2008. Perturbation experiments and fluctuation enhancement in finite size of lattice ecosystems: uncertainty in top-predator conservation. *Ecological Informatics* 3: 191-201. (査読有)

(35) H. Nagata, J. Yoshimura, K. Tainaka. 2008. A slight delay in the onset of conservation may bring about an abrupt increase of extinction risk: Perturbation experiments in an ecological lattice model. *Lecture Notes in Computer Science* 5191: 362-367. (査読有)

(36) Hosono, M. & Hori, M. 2008. Divergent shell-shape as an anti-predator adaptation in tropical land snails. *The American Naturalist* 171:726-732. (査読有)

(37) Kohda, M., Shibata, J., Awata, S., Gomagano, D., Takeyama, T., Hori, M. & Heg, D. 2008. Niche differentiation depends on body size in a cichlid fish: a model system of a community structured according to size regularities. *Journal of Animal Ecology* 77 : 859-868. (査読有)

(38) Takahashi, T. & Hori, M. 2008. Evidence of disassortative mating in a Tanganyikan cichlid fish and its role in the maintenance of intra-population dimorphism. *Biology Letters* 4:497-499. (査読有)

(39) Takeuchi, Y., Tobo, S. & Hori, M. 2008. Morphological asymmetry of the abdomen and behavioral laterality in atyid shrimp. *Zoological Science* 25:355-363. (査読有)

(40) Takeuchi, Y. & Hori, M. 2008. Behavioural laterality in the shrimp-eating cichlid fish, *Neolamprologus fasciatus*, in Lake Tanganyika. *Animal Behaviour* 75:1359-1366. (査読有)

(41) Sarashina, I., Kunitomo, Y., Chiba, S., Iijima, M. and Endo, K. (2008) Preservation of the shell matrix protein Dermatoportin in 1500-year-old land snail fossils from the Bonin islands. *Organic Geochemistry*, 39, 1742-1746. (査読有)

(42) Iijima, M., Sarashina, I., Takeuchi, T. and Endo, K. (2008) Expression patterns of engrailed and dpp in the gastropod *Lymnaea stagnalis*. *Development, Genes and Evolution*, 218, 237-251. (査読有)

(43) Takeuchi, T., Sarashina, I., Iijima, M. and Endo, K. (2008) In vitro regulation of CaCO₃ crystal polymorphism by the highly acidic molluscan shell protein Aspein. *FEBS Letters*, 582, 591-596. (査読有)

(44) Hozumi, S., Maeda, R., Taniguchi-Kanai, M., Okumura, T., Taniguchi, K., Kawakatsu, Y., Nakazawa, N., Hatori, R., and Matsuno, K. The head region of unconventional Myosin I family members is responsible for the organ-specificity of their roles in left-right polarity in *Drosophila*. *Developmental Dynamics* 237, 3528-3537 (2008). (査読有)

6. 研究組織

(1) 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

(2) 研究分担者

吉村 仁 (YOSHIMURA JIN)
静岡大学・創造科学技術大学院・教授
研究者番号：10291957

堀 道雄 (HORI MICHIO)
京都大学・理学研究科・教授
研究者番号：40112552

遠藤 一佳 (ENDO KAZUYOSHI)
東京大学・理学系研究科・教授
研究者番号：80251411

松野 健治 (MATSUNO KENJI)
大阪大学・理学研究科・教授
研究者番号：60318227

(3) 連携研究者

太田 英利 (OTA HIDETOSHI)
兵庫県立大学・自然・環境科学研究所・教授
研究者番号：10201972

上島 励 (UESHIMA REI)
東京大学・理学系研究科・准教授
研究者番号：20241771

青塚 正志 (AOTSUKA TADASHI)
首都大学東京・理学研究科・教授
研究者番号：40106604