

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 6 月 19 日現在

機関番号：13601

研究種目：基盤研究(A) (海外学術調査)

研究期間：2012～2016

課題番号：24255004

研究課題名(和文) 巻貝左右性の生態機能と長期動態

研究課題名(英文) Ecological functions and long-term dynamics of chiral dimorphism in snails

研究代表者

浅見 崇比呂 (ASAMI, Takahiro)

信州大学・学術研究院理学系・教授

研究者番号：10222598

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 31,400,000円

研究成果の概要(和文)：東南アジアに広く分布するマレイマイマイ属に着目し、二型が積極的に共存する事実をつきとめた。交尾様式から不可能とされてきた右巻と左巻の交尾を本属が容易に行うことを発見した。方形区の二型頻度の長期調査により、頻度1:1からの有意なずれが長期的に継続することをつきとめた。求愛行動において交尾予定の相手の左右性を判別せず、特徴的な交尾行動だけで左右二型の交尾を容易に実現していることを示唆する結果を得た。天敵であるトガリセダカヘビの捕食実験により、トガリセダカヘビは左巻のカタツムリを識別し、同サイズの右巻と比べ、捕食効率が低い左巻の捕食は能動的に回避している証拠を得た。

研究成果の概要(英文)：Our study on the chiral dimorphism of the genus *Amphidromus* discovered that the chiral morphs are positively maintained within populations. One of their predator snakes recognizes and avoid preying on sinistrals that are more difficult and costly to handle, where sinistrals adaptively increased against specialized predation on dextrals by the snakes. As long as the snake strikes, the snake successfully preys on sinistrals by reversing striking behavior. The snake's recognition of prey handedness cannot be explained by snake's learning because dextrals remain predominant in their habitats. Instead, this suggests that the snake coevolved the ability to recognize prey handedness in response to the increase of sinistrals under predation on dextrals by the snake.

研究分野：進化生物学

キーワード：left-right asymmetry

1. 研究開始当初の背景

(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、古典的なパラドックスとして知られる。

(2) 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。

(3) ホモキラリティ：螺旋卵割を行う冠輪動物の系統的位置に関する実証研究と共通理解が進み、鏡像進化を妨げる純化淘汰のメカニズムが問われている。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。

(4) 左右二型現象の進化的安定性：分子系統解析により、マレイマイマイ亜属において、左右二型の共存は最も祖先的な形質状態であることが明らかとなった。

(5) 二型の維持：調査した二型種的全集団で二型が共存し、単型の集団は見つからなかった。ゆえに、左右二型を積極的に維持するメカニズムが存在する。

(6) 適応的種分化：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る。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したと考えられる。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適応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、マレイマイマイ属で、発生鏡像型と実像型(左右二型)が持続的に共存するメカニズム、および巻貝一般に特徴的な鏡像進化を抑制・促進する要因を検証し、左右性の生態機能を理解することにある。

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

東南アジアの樹上性マレイマイマイ属では、卵割の最初から左右逆に発生する鏡像型と実像型が同一の集団に共存する。内臓まで左右逆の二型が共存する現象は、カタツムリ以外の動物に類をみない。カタツムリでも 99%以上の種・属は右巻か左巻のどちらか一方に固定している。樹上性有肺類のマレイマイマイ属は、その中で発生鏡像型と実像型(左右二型)が同一種にみつかることが多いグループである。本研究では、長期的な左右二型集団の動態の追跡を継続し、雨季(5~10月)に方形区の二型頻度を調査し、頻度 1:1 からの有意なずれが安定して継続することをつきとめた。全暗条件での赤外線微速度撮影により求愛・交尾行動を記録する撮影技術を大きく改善した。結果として、右巻と左巻の間の交尾行動にみる、これまでに予測されたことのない特徴的な交接体位による交尾様式を記録することに成功した。求愛行動の段階で交尾予定の相手の左右性を判別していないことを明らかにした。特徴的な交尾行動により物理的に左巻と右巻の間の交尾が容易になることが判明した。これはこれまでに想定されてきた交尾行動による左右二型進化の制約に関する理解を大きく変える成果である。樹上性の天敵であるセダカヘビを用いた捕食実験により、左巻が比較的多く生息する地域ではセダカヘビが左巻の餌を識別し、捕食効率においてコストが大きな左巻の捕食を能動的に回避していることを発見した。

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 68 件)

68 件すべて査読あり

1. Páll-Gergely, B., Jochum, A., Asami, T. Three new species and a new genus of Hypselostomatidae from Cong Troi Cave, Northern Vietnam (Gastropoda: Pulmonata). Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae, in press.

2. Páll-Gergely, B., Fehér, Z., Otani,

- J.U., Asami, T. An integrative taxonomic approach to infer the systematic position of *Chalepotaxis* Ancey, 1887 (Gastropoda: Stylommatophora: Helicarionidae). *Molluscan Research* <http://dx.doi.org/10.1080/13235818.2016.1234996>, 2016.
3. Páll-Gergely, B., Naggs, F., Asami, T. Novel shell device for gas exchange in an operculate land snail. *Biology Letters* 12:20160151, 2016.
4. Páll-Gergely, B., Muratov, I.V., Asami, T. The family Plectopylidae (Gastropoda, Pulmonata) in Laos with the description of two new genera and a new species. *ZooKeys* 592:1-26, 2016.
5. Danaisawadi, P., Asami, T., Ota, H., Sutcharit, C., Panha, S. A snail-eating snake recognizes prey-handedness. *Scientific Reports* 6:23832, 2016.
6. Danaisawadi, P., Asami, T., Ota, H., Sutcharit, C., Panha, S. Predatory behavior of the snail-eating snake *Pareas carinatus* (Boie, 1828) (Squamata: Pareidae): an ethogram study. *Tropical Natural History* 16:21-31, 2016.
7. Páll-Gergely, B., Asami, T. A new species of *Gudeodiscus* Páll-Gergely, 2013 from China, with extraordinary conchological and anatomical features (Gastropoda, Pulmonata, Plectopylidae). *Zookeys* 564:1-19, 2016.
8. Hasegawa, E., Ishii, Y., Tada, K., Kobayashi, K., Yoshimura, J. Lazy workers are necessary for long-term sustainability in insect societies. *Scientific Reports* 6:20846, 2016.
9. Okabe, T., Yoshimura, J. Optimal hash arrangement of tentacles in jellyfish. *Scientific Reports* 6:27347, 2016.
10. Kitamura, K., Kakishima, S., Uehara, T., Morita, S., Tainaka, K., Yoshimura, J. The effects of rainfall on the population dynamics of an endangered aquatic plant, *Schoenoplectus gemmifer* (Cyperaceae), *PLoS ONE* 11:e0157773, 2016.
11. Takeuchi, T., Koyanagi, R., Gyoja, F., Kanda, M., Hisata, K., Fujie, M., Goto, H., Yamasaki, S., Nagai, K., Morino, Y., H., Endo, K. (19人中12番目). Bivalve-specific gene expansion in the pearl oyster genome: Implications of adaptation to a sessile lifestyle. *Zoological Letters* 2:3, 2016.
12. Inaki, M., Yang, L.J., Matsuno, K. Cell chirality: its origin and roles in left-right asymmetric development. *Phil Trans Roy Soc B*, DOI:10.1098/rstb.2015.0403, 2016.
13. Matsumoto, K., Ayukawa, T., Ishio, A., Sasamura, T., Yamakawa, T., Matsuno, K. Dual roles of O-glucose glycans redundant with monosaccharide O-fucose on Notch in Notch Trafficking. *Journal of Biological Chemistry* 291:13743-13752, 2016.
14. Tada, S., Hori, M., Yamaoka, K., Hata, H. Diversification of functional morphology in herbivorous cichlids (Perciformes: Cichlidae) of the tribe Tropheini in Lake Tanganyika. *Hidrobiologia*, doi:10.1007/s10750-016-2761-3, 2016.
15. Takeuchi, Y., Hori, M., Tada, S., Oda, Y. Acquisition of lateralized predation behavior associated with development of mouth asymmetry in a Lake Tanganyika scale-eating cichlid fish. *PLoS ONE* 11:e0147476, 2016.
16. Yasugi, M., Hori, M. Predominance of parallel- and cross-predation in anglerfish. *Marine Ecology* 37:576-587, 2016.
17. Tsuji, K., Hori, M., Hhyu, M. H., Liang H., Sota, T. Colorful patterns indicate common ancestry in diverged tiger beetle taxa: Molecular phylogeny, biogeography, and evolution of elytral coloration of the genus *Cicindela* subgenus *Sophiodela* and its allies. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 95:1-10, 2016.
18. Nyumura, N., Asami, T. Synchronous and non-synchronous semelparity in sibling species of pulmonates. *Zoological Science* 32:372-377, 2015.
19. Kakishima, S., Asami, T. (14名中6番目), Yoshimura, J. (14番目). The contribution of seed dispersers to tree species diversity in tropical rainforests. *Royal Society Open Science* 150330, 2015.
20. Danaisawadi, P., Asami, T., Ota, H., Sutcharit, C., Panha, S. Subtle asymmetries in the snail-eating snake

- Pareas carinatus* (Reptilia: Pareasidae). *Journal of Ethology* 33:243-246, 2015.
21. Páll-Gergely, B., Hunyadi, A., Ablett, J., Luong Van, H., Naggs, F., Asami, T. Systematics of the family Plectopylidae in Vietnam with additional information on Chinese taxa (Gastropoda, Pulmonata, Stylommatophora). *Zookeys* 473:1-118, 2015.
22. Páll-Gergely, B., Fehér, Z., Hunyadi, A., Asami, T. Revision of the genera *Pseudopomatias* and its relatives (Gastropoda: Cyclophoroidea: Pupinidae). *Zootaxa* 3937:1-49, 2015.
23. Koyama, T., Ito, H., Kakishima, S., Yoshimura, J., Cooley, J.R., Simon, C., Sota, T. Geographic body size variation in the periodical cicadas *Magicicada*: implications for life cycle divergence and local adaptation. *Journal of Evolutionary Biology* 28:1270-1277, 2015.
24. Rabajante, J.F., Tubay, J.M., Uehara, T., Morita, S., Ebert, D., Yoshimura, J. Red Queen dynamics in multi-host and multi-parasite interaction system. *Scientific Reports* 5:10004, 2015.
25. Ito, H., Kakishima, S., Uehara, T., Morita, S., Koyama, T., Sota, T., Cooley, J.R., Yoshimura, J. Evolution of periodicity in periodical cicadas. *Scientific Reports* 5:14094, 2015.
26. Clark, J.V., Aldridge, A.E., Reolid, M., Endo, K., Pérez-Huerta, A. Application of shell spiral deviation methodology to fossil brachiopods: Implications for obtaining specimen ontogenetic ages. *Palaeontologia Electronica* 18.3.54A:1-39, 2015.
27. Luo, Y.-J., Endo, K. (10人中9番目) The *Lingula* genome provides insights into brachiopod evolution and the origin of phosphate biomineralization. *Nature Communications* 6:8301, 2015.
28. Luo, Y.-J., Satoh, N., Endo, K. Mitochondrial gene order variation in the brachiopod *Lingula anatina* and its implications for mitochondrial evolution in lophotrochozoans. *Marine Genomics* 24:31-40, 2015.
29. Isowa, Y., Sarashina, I., Oshima, K., Kito, K., Hattori, M., Endo, K. Proteome analysis of shell matrix proteins in the brachiopod *Laqueus rubellus*. *Proteome Science* 13:21, 2015.
30. Okumura, T., Matsuno, K. (12名中12番目) Class I myosins have overlapping and specialized functions in left-right asymmetric development in *Drosophila*. *Genetics* 199:1183-1199, 2015.
31. Hata, H., Tanabe, A., Yamamoto, S., Toju, H., Kohda, M., Hori, M. Depth segregation and diet disparity revealed by stable isotope analyses in the coexisting herbivorous cichlids in Lake Tanganyika. *Zoological Letters* 1:15, 2015.
32. Asanuma, H., Asami, T. (9人中6番目), Matsuura, K., Roff, D.A., Yoshimura, J. (9番目) Evolutionary optimality in sex differences of longevity and athletic performances. *Scientific Reports* 4:5425, 2014.
33. Ujiie, Y., Asami, T. Temperature is not responsible for left-right reversal in pelagic unicellular zooplanktons. *Journal of Zoology* 293:16-24, 2014.
34. Páll-Gergely, B., Asami, T. Description of two new Ecuadorian *Zilchistropia* Weyrauch 1960, with the clarification of the systematic position of the genus based on anatomical data (Gastropoda: Stylommatophora: Scolodontidae). *ZooKeys* 453:1-17, 2014.
35. Páll-Gergely, B., Asami, T. Additional information on the distribution, anatomy, and systematics of living and fossil Chinese Plectopylidae (Gastropoda: Pulmonata). *Genus* 25:527-564, 2014.
36. Inoue, H., Yoshimura, J., Iwabuchi, K. Gene expression of protein-coding and non-coding RNAs related to polyembryogenesis in the parasitic wasp, *Copidosoma floridanum*. *PLoS ONE* 9:e114372, 2014.
37. Togashi, T., Sasaki, H., Yoshimura, J. A geometrical approach explains Lake Ball (Marimo) formations in the green alga, *Aegagropila linnaei*. *Scientific Reports* 4:3761, 2014.
38. Shimizu, A., Yoshimura, J. (11名中11番目) Fine-tuned bee-flower coevolutionary state hidden within multiple pollination interactions.

Scientific Reports 4:3988, 2014.

39. Pérez-Huerta, A., Aldridge, A.E., Endo, K., Jeffries, T.E. Brachiopod shell spiral deviations (SSD): Implications for trace element proxies. *Chemical Geology* 374-375, 13-24, 2014.

40. Sawamura, K., Maehara, K., Keira, Y., Ishikawa, H. O., Sasamura, T., Yamakawa, T., Matsuno, K. A test of double interspecific introgression of nucleoporin genes in *Drosophila*. *G3* 4:2101-2106, 2014.

41. Hatori, R., Matsuno, K. (10人中10番目) Left-right asymmetry is formed in individual cells by intrinsic cell chirality. *Mechanisms of Development* 133:146-162, 2014.

42. Nakayama, M., Ishibashi, T., Ishikawa, H.O., Sato, H., Usui, T., Okuda, T., Yashiro, H., Ishikawa, H., Taikou, Y., Matsuno, K. (23人中23番目). A gain-of-function screen to identify genes that reduce lifespan in the adult of *Drosophila melanogaster*. *BMC Genetics* 15:46, 2014.

43. Hata, H., Tanabe, A., Yamamoto, S., Toju, H., Kohda, M., Hori, M. Disparity among sympatric herbivorous cichlids in the same ecomorphs in Lake Tanganyika: amplicon pyrosequences on algal farms and stomach contents. *BMC Biology* 12:e90, 2014.

44. Shimizu, K., Iijima, M., Setiamarga, D.H.E., Sarashina, I., Kudoh, T., Asami, T., Gittenberger, E., Endo, K. Left-right asymmetric expression of *dpp* in the mantle of gastropods correlates with asymmetric shell coiling. *BMC EvoDevo* 4:15, 2013.

45. Páll-Gergely, B., Hunyadi, A. Asami, T. A peculiar new species in the genus *Landouria* Godwin-Austen, 1918 from China (Gastropoda: Heterobranchia: Stylommatophora: Camaenidae). *Molluscan Research* 33:130-134, 2013.

46. Páll-Gergely, B., Asami, T. A new, ribbed *Schileykula* species from north-eastern Turkey. *North-Western Journal of Zoology* 9:214-216, 2013.

47. Yoshimura, J., Ito, H., Miller, D.G. III, Tainaka, K. Dynamic decision-making in uncertain environments I. The principle

of dynamic utility. *Journal of Ethology* 31:101-105, 2013.

48. Yoshimura, J., Ito, H., Miller, D.G. III, Tainaka, K. Dynamic decision-making in uncertain environments II. Allais paradox in human behavior. *Journal of Ethology* 31:107-113, 2013.

49. Sota, T., Yamamoto, S., Cooley, J.R., Hill, K.B.R., Simon, C., Yoshimura, J. Independent divergence of 13- and 17-y life cycles among three periodical cicada lineages. *Proceedings of National Academy of Science USA* 110:6919-6924, 2013.

50. Endo, K., Takeuchi, T. Annotation of the pearl oyster genome. *Zoological Science* 30:779-780, 2013.

51. Setiamarga, D.H.E., Shimizu, K., Kuroda, J., Matsuno, K. (21人中20番目), Endo, K. (21人中21番目) An in-silico genomic survey to annotate genes coding for early development-relevant signaling molecules in the pearl oyster *Pinctada fucata*. *Zoological Science* 30:877-888, 2013.

52. Sasamura, T., Matsuno, K., Fortini, M.E. Disruption of *Drosophila melanogaster* lipid metabolism genes causes tissue overgrowth associated with altered developmental signaling. *PLoS Genetics* 9:e1003917, 2013.

53. Aoyama, N., Yamakawa, T., Sasamura, T., Yoshida, Y., Ohori, M., Okubo, H., Iida, E., Matsuno, K. (10人中10番目). Loss- and gain-of-function analyses of vacuolar protein sorting 2 in Notch signaling of *Drosophila melanogaster*. *Genes & Genetic Systems* 88:45-57, 2013.

54. Nakamura, M., Matsuno, K. (9人中9番目) Reduced cell number in the hindgut epithelium disrupts hindgut left-right asymmetry in a mutant of *pebble*, encoding a RhoGEF, in *Drosophila* embryos. *Mechanisms of Development* 130:169-180, 2013.

55. Hata, H., Yasugi, M., Takeuchi, Y., Takahashi, S., Hori, M. Measuring and evaluating morphological asymmetry in fish: distinct lateral dimorphism in the jaws of scale-eating cichlids. *Ecology and Evolution* 3:4641-4647, 2013.

56. Matsui, S., Takeuchi, Y., Hori, M.

Relation between morphological antisymmetry and behavioral laterality in a poeciliid fish. *Zoological Science* 30:613-618, 2013.

57. Ujiié, Y., Asami, T., de Garidel-Thoron, T., Liu, H., Ishitani, Y., De Vargas, C. Longitudinal differentiation among pelagic populations in a planktic foraminifer. *Ecology and Evolution* 2:1725-1737, 2012.

58. Gittenberger, E., Hamann, T.D., Asami, T. Chiral speciation in terrestrial pulmonate snails. *PLoS One* 7:e34005, 2012.

59. Noshita, K., Asami, T., Ubukata, T. Functional constraints on coiling geometry and aperture inclination in gastropods. *Paleobiology*, 38:322-334, 2012.

60. Ito, H., Uehara, T., Morita, S., Tainaka, K., Yoshimura, J. 2011. Slightly male-biased sex ratios for the avoidance of extinction. *Evolutionary Ecology Research*. 13: 759-764, 2012.

61. Togash, T., Bartelt, J.L., Yoshimura, J., Tainaka, K., Cox, P.A. Evolutionary trajectories explain the diversified evolution of isogamy and anisogamy in marine green algae. *Proceedings of National Academy of Science USA* 109:13692-13697, 2012.

62. Ito, H., Uehara, T., Morita, S., Tainaka, K., Yoshimura, J. Foraging behavior in stochastic environments. *Journal of Ethology* 39:23-28, 2012.

63. Isowa, Y., Sarashina, I., Setiamarga, D.H.E., Endo, K. A comparative study of the shell matrix protein aspein in pteriod bivalves. *Journal of Molecular Evolution* 75:11-18, 2012.

64. Ayukawa, T., Matsumoto, K., Ishikawa, H.O., Ishio, A., Yamakawa, T., Matsuno, K. (8人中8番目) Rescue of Notch signaling in cells incapable of GDP-L-fucose synthesis by gap junction transfer of GDP-L-fucose in *Drosophila*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 109:15318-15323, 2012.

65. Kuroda, J., Matsuno, K. (16名中16番目) Canonical Wnt signaling in the visceral muscle is required for left-right asymmetric development of the *Drosophila* midgut. *Mechanisms of Development*

128:625-629, 2012.

66. Nakazawa, N., Taniguchi, K., Okumura, T., Maeda, R., Matsuno, K. A novel Cre/loxP system for mosaic gene expression in the *Drosophila* embryo. *Developmental Dynamics* 241:965-974, 2012.

67. Yamakawa, T., Yamada, K., Sasamura, T., Nakazawa, N., Kanai, M., Suzuki, E., Fortini, M.E., Matsuno, K. Deficient Notch signaling associated with neurogenic pecanex is compensated for by the unfolded protein response in *Drosophila*. *Development* 139:558-567, 2012.

68. Ota, K., Hori, M., Kohda, M. Testes investment along a vertical depth gradient in a herbivorous fish. *Ethology* 118:683-693, 2012.

6. 研究組織

(1)研究代表者

浅見 崇比呂 (ASAMI TAKAHIRO)
信州大学・学術研究院理学系・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
(平成28年度は連携研究者)

堀 道雄 (HORI, Michio)
京都大学・理学研究科・名誉教授
研究者番号：40112552
(平成28年度は連携研究者)

遠藤 一佳 (ENDO, Kazuyoshi)
東京大学・理学系研究科・教授
研究者番号：80251411
(平成28年度は連携研究者)

松野 健治 (MATSUNO, Kenji)
大阪大学・理学研究科・教授
研究者番号：60318227
(平成28年度は連携研究者)

生形貴男 (UBUKATA, Takao)
京都大学・理学研究科・准教授
研究者番号：00293598
(平成28年度は連携研究者)

(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