

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 5 月 29 日現在

機関番号：12601

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2012～2014

課題番号：24770072

研究課題名(和文) 両側回遊性貝類の自然史

研究課題名(英文) Natural history of amphidromous gastropods

## 研究代表者

狩野 泰則 (Kano, Yasunori)

東京大学・大気海洋研究所・准教授

研究者番号：20381056

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,600,000円

研究成果の概要(和文)：熱帯島嶼の河川は一般に急傾斜で流程が短い。腹足類は同環境に卓越する両側回遊動物の一  
群であり、アマオブネ・コハクカノコ・トウガタカワニナ・マミズスノウミウシ科の4系統が、白亜紀 - 新生代にかけ  
独立に河川進出した。多くは典型的な小卵多産で、孵化したプランクトン食幼生の生残に塩分を要する。本生活史復元  
には変態前後の殻体元素比解析が有用である。アマオブネ科では両側回遊から純海水性への進化的逆転がおきたほか、  
笠型の平行的獲得がみられ生態的制約の強さが伺われる。同科回遊群は種の多様性極大がCoral Triangleにある点で浅  
海性底生動物の一般的傾向に近似し、主な地理的分布規定要因は海流および気温である。

研究成果の概要(英文)：The natural history of neritid and thiarid gastropods was studied for  
understanding the role and importance of amphidromy in freshwater ecosystems on coastal and oceanic  
islands. Our comprehensive, well-supported molecular phylogeny of the former family not only confirmed  
repeated invasions of freshwater by marine ancestors but also suggested multiple reinvasions of the sea  
from limnic habitats. A plausible explanation for such unusual reversal in habitat shifts is the  
ontogenetically euryhaline nature of amphidromous animals. Re-classification of the LWP species based on  
shell morphology and mitochondrial COI sequences revealed that most amphidromous taxa have very small  
intraspecific variation throughout their wide-ranging distributions that often span several thousand  
kilometers. Species richness peaks in the Coral Triangle and declines with increasing distance from this  
region, both latitudinally and longitudinally, corresponding with the pattern for shallow marine animals.

研究分野：進化学・生態学

キーワード：両側回遊 軟体動物 腹足類 幼生 河川 生物地理 熱帯 国際研究者交流

## 1. 研究開始当初の背景

両側回遊 amphidromy とは、個体発生のごく初期を海で過ごしたのち河川を遡上し、淡水中でその後の成長や産卵を行う生活環をさす。両側回遊は、ハゼ類やアユなどの多くの魚類に加え、コエビ類や貝類などの無脊椎動物にもみられ、沿岸河川、特に島嶼の陸水域における生物群集の発達と維持において極めて重要な役割を果たしていると考えられる。実際、熱帯島嶼河川で見られる動物の大半は回遊型的生活環をもつ。しかし、低緯度地域における両側回遊動物の分類、分布、集団の遺伝的構造、発生、生態に関する知見はごく少ない。また、広域をカバーする生物地理学的研究は存在せず、種多様性及び分散能力は一般に過小評価されている。

アマオブネ科は、熱帯から温帯の岩礁、河川河口ならびに淡水域に生息するアマオブネ上目の腹足類である。インド西太平洋・カリブ海の熱帯～亜熱帯島嶼河川には本科の両側回遊種が卓越し、単一河川における種数も非常に多い。ところが、過去の河川性アマオブネ類の分類は、陸水性であることから遠隔地の集団を別種とみなし、また棘の有無など少数の形態形質に基づく点で、生物学的種概念とはかけ離れたものであった。多様性が最も高いと予想される Coral Triangle (マレーシア・フィリピン・インドネシア周辺) の河川のアマオブネ相については特に調査研究が遅れている。

幼生の海洋分散、変態後の遡上など回遊性アマオブネ類の生態に関する研究も多くないが、着底後の幼若期に集団で移動すること、時に河口から 70 km もの上流に分布すること、種によっては 20 年もの寿命をもち、長距離移動が可能であることなどが報告されている。河川上流域には藻食者にとっての空きニッチがあり、また捕食者が少ないことが遡上のコストと見合っていると考えられる。実際、捕食の多くはギルド内のもの(科内種間の卵嚢捕食)と推察される。一方、この遡上コストを小さくするため、幼生の多くが感潮域上部で着底すること、また種によっては着底後の幼貝が他種の殻に長期間乗ったまま遡上することも分かっていた。幼生の海流分散については、3 種において mtDNA COI 配列の種内変異が検討されており、いずれも南太平洋の比較的広い範囲でほぼ均一な遺伝的構造を示すことが判明している。しかし、これらの研究

は個々の種の分布全域をカバーしておらず、更に広範囲での分散が予見される。

## 2. 研究の目的

熱帯・亜熱帯の沿岸河川には、1) 淡水で孵化した幼生が海へ下り、2) 数週間から数ヶ月かけ成長したのち、3) 河口で着底して川を遡る「両側回遊」を行う動物が卓越し、極めて高い種多様性を示す。これら両側回遊動物は、成体が淡水に生息するにも関わらず幼生期に海流分散し、また小卵多産のいわゆる r 戦略をとることで、容易に新環境へ進出、地理的分布を拡大すると考えられる。本課題では、付加成長する殻をもつ点で優れた研究材料である貝類を用いて、熱帯性両側回遊動物において初となる多角的かつ全球的な自然史研究を行い、同生活環が島嶼河川生態系多様性の創出・維持機構に果たす極めて重要な役割を明らかにする。

## 3. 研究の方法

本課題では、申請者の上記研究および国内外の関連研究を踏まえ、3 年の期間内に両側回遊性アマオブネ類について以下を遂行した：

1) インド・西太平洋、カリブ海を含む熱帯～亜熱帯域の島嶼河川に生息するアマオブネ科・コハクカノコ科・トウガタカワニナ科ほかの両側回遊性貝類について、形態・分子情報を基に生物学的種分類を行う。これにより、2) 各種の地理的分布と地域毎の種多様性を明らかにする。また、3) 種内個体間の遺伝的変異と地理的分布を対比し、海流分散の程度を推定、4) 種間系統樹の構築により、形態の進化、河川への進出と回遊型生活環の獲得の歴史を検討する。5) 蓋を用いた初期発生推定法により、個々の種について浮遊期の長さを比較する。6) 貝殻成長線と安定同位体の分析により種毎の寿命を求め、河川遡上距離との相関を検討する。7) 殻体の Sr/Ca 解析により、浮遊幼生の挙動を検討する。これらの結果を統合し、島嶼河川生態系における両側回遊の重要性を検証する。これらの結果を統合することで、低緯度域における両側回遊動物のモデルケースとしてのアマオブネ類自然史の多面的理解が得られると確信する。

## 4. 研究成果

平成 24 年度の実施内容は下記の通りである。

1) 分子・形態情報の対比による両側回遊種の種多様性把握：初年度は、パプアニューギニアで開催されたパリ自然史博物館主催の多様性調査に参加し、アマオブネ類ほか腹足類の標本を採集した。約 20 日間の滞在により周辺の種多様性を完全に網羅すべく徹底的な調査を行った。2) 世界各地での過去の調査で得られた標本群から DNA を抽出、COI 遺伝子他の相同塩基配列を増幅し、塩基配列を決定した。3) 沖縄県・鹿児島県ならびにタイ国において、陸水性・汽水性・海性腹足類の生態データ収集等を行った。4) 神奈川県三崎においてアマオブネ類卵嚢に対する捕食を検討し、河川環境における捕食との比較のもと論文として出版した。5) 中生代のアマオブネ類卵嚢様化石について検討し、これがゴカイの棲管であることを示す論文として出版した。6) 両側回遊種ならびに近縁の海産種について、遺伝的解析および初期発生様式から海流分散の程度を推定し、学会大会にて発表した。

2 年目、平成 25 年度の実施内容は下記の通りである。1) 分子・形態情報の対比による両側回遊種の種多様性把握：初年度、パプアニューギニアでの多様性調査に参加し、アマオブネ類ほか腹足類の標本を採集した。本年度に入り、パリ博物館経由でその際のサンプルが到着したので、形態・分子解析を開始することができた。データは論文化に向けて現在取りまとめ中である。2) 沖縄県およびオーストラリアのシドニー周辺において、陸水性・汽水性・海性腹足類の生態データ収集等を行った。3) 両側回遊種ならびに近縁の海産種について、遺伝的解析および初期発生様式から海流分散の程度を推定し、18th World Congress of Malacology (アゾレス諸島・ポルトガル) などの学会大会にて複数件の発表を行った。4) 両側回遊種を含めたアマオブネ類・スノウミウシ類の進化について検討し、学会発表ならびに原稿投稿を行った。

研究期間 3 カ年のうち最終年となる平成 26 年度には、アマオブネ科ならびにトウガタカワニナ科を中心として、1) 分子・形態情報の対比による両側回遊種の分類、2) 地理的分布および各地域での種多様性の把握、3) 種間系統樹の構築の 3 項目についてデータを取りまとめ、出版に向けて原稿を準備した。また、4) オーストラリアおよびニューギニア・マダンからの試料について実験解析を進めた。さらに、5) 沖縄県および鹿児島県での野外調査により、特にトウガタカワニナ科貝類の初期発生について情報を蓄積し

た。6) 6 月、ニューギニア・カビエン周辺でパリ自然史博物館主催の総合調査に参加し、先のマダンからの試料と比較した。7) 河川上流・中流域から得られたアマオブネ類の原殻ならびに後成殻について、ストロンチウム/カルシウム比の元素分析を行い、単一個体における回遊の証拠を得ることに成功、出版準備を開始した。8) 両側回遊種ならびに近縁の海産種について、遺伝的解析および初期発生様式から海流分散の程度を推定し、学会大会・シンポジウムにて複数件の発表を行った。9) 両側回遊種を含めたアマオブネ類・スノウミウシ類の進化について検討し、論文化した。

3 年間で得られた成果については、下記の通り誌上・学会大会などで発表したほか、現在も論文投稿中・投稿準備中の原稿が複数あり、今後の出版の見込みである。

#### 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 8 件)

Kano, Y., T.P. Neusser, H. Fukumori, K.M. Jörger, & M. Schrödl. 2015. Sea-slug invasion of the land. *Biological Journal of the Linnean Society*, in the press. 査読あり

Hidaka, H. & Y. Kano. 2014. Morphological and genetic variation between the Japanese populations of the amphidromous snail *Stenomelania crenulata* (Cerithioidea: Thiaridae). *Zoological Science*, **31**: 593–602. DOI:10.2108/zs140074 査読あり

Takano, T. & Y. Kano. 2014. Molecular phylogenetic investigations of the relationships of the echinoderm-parasite family Eulimidae within Hypsogastropoda (Mollusca). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **79**: 258–269. DOI:10.1016/j.ympev.2014.06.021 査読あり

Fukumori, H. & Y. Kano. 2014. Evolutionary ecology of settlement size in planktotrophic neritimorph gastropods. *Marine Biology*, **161**: 213–227. DOI:10.1007/s00227-013-2330-5 査読あり

Stöger, I., J.D. Sigwart, Y. Kano, T.

Knebelberger, B.A. Marshall, E. Schwabe & M. Schrödl. 2013. The continuing debate on deep molluscan phylogeny: Evidence for Serialia (Mollusca, Monoplacophora + Polyplacophora). *BioMed Research International*, **2013**: Article ID 407072. DOI:10.1155/2013/407072 査読あり

Kano, Y., H. Fukumori, B. Brenzinger & A. Warén. 2013. Driftwood as a vector for the oceanic dispersal of estuarine gastropods (Neritidae) and an evolutionary pathway to the sunken-wood community. *Journal of Molluscan Studies*, **79**: 378–382. DOI:10.1093/mollus/eyt032 査読あり

Fukumori, H., S.Y. Chee, Y. Kano. 2013. Drilling predation on neritid egg capsules by the muricid snail *Reishia clavigera*. *Journal of Molluscan Studies*, **79**: 139–146. DOI:10.1093/mollus/eyt007 査読あり

Zatoń, M., Y. Kano, M.A. Wilson & P. Filipiak. 2012. Unusual tubular fossils associated with microbial crusts from the Middle Jurassic of Poland: agglutinated polychaete worm tubes? *Palaios*, **27**: 550–559. DOI:10.2110/palo.2012.p12-013r 査読あり

[学会発表] (計 18 件)

日高裕華・狩野泰則 . 淡水産トウガタカワニナ科貝類における海洋分散の可能性: 幼生飼育および遺伝子解析から .2015年3月19日 第62回日本生態学会大会 . 鹿児島大学 (鹿児島県鹿児島市).

Hiroaki Fukumori and Yasunori Kano. Evolutionary history, species diversity and biogeography of amphidromous neritid gastropods in the Indo-West Pacific. The 3rd Joint Symposium on Ocean, Coastal, and Atmospheric Sciences: University of Tokyo and University of Hawai'i, Kashiwa, Japan. 2015年3月11日 東京大学大気海洋研究所 (千葉県柏市).

狩野泰則 . 両側回遊性腹足類の自然史 . 2014年度魚類学会シンポジウム「魚類における両側回遊: その生活史多様性と進化」.2014年11月17日 .神奈川県立生命の星・地球博物館 (神奈川県小田原市).

Hiroaki Fukumori and Yasunori Kano. 2014. Molecular phylogeny of the superfamily Neritoidea (Gastropoda: Neritimorpha): Transitions between marine and freshwater environments in the ontogenetic cycle and past evolutionary history. The 2nd Asian Marine Biology Symposium 2014. 1–4 October 2014. Jeju, Korea.

福森啓晶・狩野泰則 . 河川性アマオブネ類の原殻に残された海の履歴: 殻体 Sr/Ca 比による生活史復元 . 2014年日本プランクトン学会・日本ベントス学会合同大会 . 2014年9月5日 . 広島大学 (広島県東広島市).

日高裕華・狩野泰則 . 絶滅危惧種 / 侵略的外来種の判別: 直達発生性トウガタカワニナ類の例から . 2014年日本プランクトン学会・日本ベントス学会合同大会 . 2014年9月5日 . 広島大学 (広島県東広島市).

Bastian Brenzinger, Yasunori Kano and Michael Schrödl. Headshield anatomy in the 'cephalaspid' gastropod *Ringicula*, and its context in the phylogeny of Heterobranchia. The 3rd International Congress on Invertebrate Morphology, Humboldt-Universität zu Berlin, Germany. 3–7 August 2014. Berlin, Germany.

福森啓晶・狩野泰則 . 直達発生の獲得がもたらす島嶼での遺伝的多様性と進化: パラオ固有の河川性オカイシマキ属腹足類の例 . 日本貝類学会平成26年度大会 . 2014年4月12日 . 大阪市立自然史博物館 (大阪府大阪市)

狩野泰則 ・ Timea P. Neusser ・ 福森啓晶 ・ Katharina M. Jörgen ・ Michael Schrödl. ウミウシの陸上進出 . 2013年日本ベントス学会・日本プランクトン学会合同大会 .2013年9月28日 .東北大学(宮城県仙台市).

日高裕華・狩野泰則 . 邦産トウガタカワニナ科貝類の初期発生様式と絶滅リスク評価 . 2013年日本ベントス学会・日本プランクトン学会合同大会 .2013年9月28日 . 東北大学 (宮城県仙台市).

Timea P. Neusser, Yasunori Kano and Michael Schrödl. Acochlidian sea slugs (Mollusca) on shore leave—another invasion of the land. 106th Annual Meeting of the German Zoological Society. 13–16 September 2013. Munich, Germany.

Timea P. Neusser, Yasunori Kano and Michael Schrödl. 2013. Acochlidian sea slugs on shore leave—another invasion of the land. World Congress of Malacology 2013. 21–28 July, 2013. Azores, Portugal.

Alex M. Weigand, Adrienne Jochum, Hiroaki Fukumori, Yasunori Kano and Annette Klussmann-Kolb. 2013. History of the diversification of surface and subterranean microgastropods (Ellobioidea: Carychiidae). World Congress of Malacology 2013. 21–28 July, 2013. Azores, Portugal.

Hiroaki Fukumori and Yasunori Kano. Adaptive radiation of neritoid gastropods: transitions between marine and freshwater environments in the ontogenetic cycle and past evolutionary history. World Congress of Malacology 2013. 21–28 July, 2013. Azores, Portugal.

狩野泰則・Timea P. Neusser・福森啓晶・Katharina M. Jörger・Michael Schrödl. ウミウシの陸上進出 . 日本貝類学会平成 25 年度大会 . 2013 年 4 月 20 日 . 豊橋市自然史博物館 ( 愛知県豊橋市 ) .

日高裕華・狩野泰則 . タケノコカワニナとムチカワニナは同種か . 日本貝類学会平成 25 年度大会 . 2013 年 4 月 20 日 . 豊橋市自然史博物館 ( 愛知県豊橋市 ) .

日高裕華・狩野泰則 . 邦産トウガタカワニナ科貝類の分類学的再検討 : 絶滅危惧、回遊それとも移入 ? 2012 年日本ベントス学会・日本プランクトン学会合同大会 . 2012 年 10 月 6 日 . 東邦大学 ( 千葉県船橋市 ) .

福森啓晶・狩野泰則 . 淡水性アマオブネ類は同科海産種と等しく長距離分散する . 日本貝類学会平成 24 年度大会 . 2012 年 4 月 14 日 . 東京家政学院大学 ( 東京都千代田区 ) .

[ 図書 ] ( 計 1 件 )

Kano, Y. 2012. Neritimorpha. *In*: McGraw-Hill Encyclopedia of Science & Technology. McGraw-Hill, New York.

[ その他 ]

ホームページ等

<http://www.ecosystem.ori.u-tokyo.ac.jp/benthos/index.html>

## 6 . 研究組織

### (1) 研究代表者

狩野 泰則 ( KANO, Yasunori )

東京大学・大気海洋研究所・准教授

研究者番号 : 2 0 3 8 1 0 5 6