

平成30年6月7日現在

機関番号：14301

研究種目：若手研究(A)

研究期間：2014～2017

課題番号：26711024

研究課題名(和文)「魔法形質」による種分化の分子進化過程

研究課題名(英文)The molecular evolutionary process of speciation by a magic trait

研究代表者

細 将貴 (Hoso, Masaki)

京都大学・白眉センター・特定助教

研究者番号：80557695

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 19,300,000円

研究成果の概要(和文)：適応と生殖隔離の両方に同時に影響する形質である「魔法形質」は、すぐれて単純な種分化の機構として知られている。そのなかでも「カタツムリの巻型」は、形質状態がひとつの遺伝子で決定されるという点において特異な利点を持つ。本研究課題は、台湾東南部に分布するSatsuma属カタツムリの左巻き種群を対象に、巻型の進化過程を生態調査、系統地理学的解析、および交配実験によってあきらかにし、その結果をもとに巻型遺伝子を特定することを目的として実施された。その結果、当初の予想を上回る複雑な進化史が示唆され、遺伝子の特定には至らなかったものの、それらが同一の遺伝子により平行的に起源したという作業仮説は支持された。

研究成果の概要(英文)："Magic traits", which are traits that simultaneously affect both adaptation and reproductive isolation, are known to work as a simple mechanism of speciation. Among them, the chirality of land snails has a unique advantage in that the trait status is determined by a single gene. In this research project, I conducted ecological survey, phylogeographical analyses, and crossing experiments on the species complex of the genus Satsuma in SE Taiwan, aiming to elucidate the evolutionary process of the snail chirality at the molecular level. The results suggested its complex evolutionary history beyond the original expectation, prohibiting further analyses for the identification of the responsible gene, but supported that they originated in parallel by the same gene.

研究分野：進化生物学

キーワード：種分化

## 1. 研究開始当初の背景

理屈のうえで最も単純な仕組みの種分化は、“魔法形質(magic trait)”によるものである。魔法形質とは、その変化が適応と生殖隔離の両方に同時に影響する形質のことである。なかでも魔法形質であることを申請者が実証した「カタツムリの巻型」は、強力な単一の遺伝子を原因とし、一方向的な平行進化を想定できるという点で特異である。

巻き型の逆転はさまざまな系統のカタツムリで生じているが、少なくともその一部は対捕食者防御のための適応進化の副産物であることがわかっている。これは、依然として多数派を占める右巻きのカタツムリ分類群に対して特化した捕食器官・行動を持った捕食者であるセダカヘビ科のヘビ類からの捕食圧を受けて進化したものと考えられるからである。この場合、進化の方向は右巻きから左巻きであることが前提として想定できる。セダカヘビ類の分布する台湾に産するニッポンマイマイ属カタツムリには左巻きのものが複数種知られており、申請者の以前の研究により、それらが多系統的で複数回の独立起源によるものである可能性が示唆されていた。

この左巻きへの平行進化の遺伝的な背景として、大きくふたつの可能性が考えられる。ひとつは、独立の突然変異によって生じた複数の左巻きアリルが各系統で固定した可能性で、もうひとつは、突然変異によって生じた単一の左巻きアリルが側系統の関係にある各系統に独立に固定した可能性である。台湾の左巻き種群の分布状況からは、後者のシナリオがより尤もらしいことが示唆されていた。後者の場合、巻き型とゲノム領域の間で相関をとることにより、左巻きアリルを特定することが可能になる。またそればかりではなく、これまでにない理論モデルに従った種分化のリアルな過程を復元することが可能になると考えられた。

## 2. 研究の目的

上記のシナリオを検証するべく、本研究では、生態調査、系統地理学的解析、および交配実験によって種分化の過程を時間・空間的に高い解像度で復元し、その結果をもとに連関解析等をおこなうことで巻型遺伝子を特定することを目的とした。

## 3. 研究の方法

### [野外調査]

2013年8月から2017年10月にかけて、台湾に10回渡航し、ニッポンマイマイ属カタツムリの広域サンプリングをおこなった。主な調査地域は左巻き種群の分布する台湾南東部で、調査地点は200箇所を超えた。また調査を実施できた日数は計70日間程度であっ

た。調査は夜間にレンタカーを用いて実施し、必ずカウンターパートが同行した。サンプリングでは、個体のいた場所の地上高を記録した。持ち帰った後に殻径を計測した上で殻から軟体部を取り出し、それぞれを標本として保存した。同時にDNA抽出に用いる組織片も採取した。採集した個体の数は最終的に1728点にのぼった。

### [分子実験・集団解析]

種群の集団構造を明らかにするため、すべての試料からDNAを抽出し、その多くについてシーケンスを得た。当初はミトコンドリアのCO領域のみを用いて簡易な結果を求め、集団としてのまとまりを理解し、後にそれらの代表サンプルに対してRAD-seqを実施するという計画であった。しかし研究期間中にMIG-seqと呼ばれる安価に比較的多くのSNPマーカーを得ることのできる手法が開発されたため、最初から全サンプルに対してこれを実施することにした。

### [安定同位体解析]

同所的に生息する種間のニッチ分化を検証するため、総合地球環境学研究所において炭素および窒素の安定同位体比を計測した。共存する種の組み合わせは複数あり、その多くで実験を実施する予定であったが、後述の通り本研究では1地点での結果を得るにとどまった。

### [交配実験]

生殖隔離に対する巻き型の効果を定量化し、生物学的種の境界を明らかにするため、さまざまな集団に由来する個体間で交配の可否を確かめる行動実験を実施した。実験に用いた個体は未成熟な状態で野外から採集したものに限り、それらを飼育下で成熟させることで未交尾であることを保証した。

実験は屋内で透明なプラスチックケースに入れておこない、行動を一晚中インターバル撮影で記録した。

## 4. 研究成果

### [分布パターンの解明]

台湾南東部のニッポンマイマイ属に対して、左巻きの系統群とそれらと近縁な右巻きの系統群をすべて網羅した詳細な分布地図を作成した。これは、特にコアとなる南北約100km東西約20kmの区画については、最近接する調査地点間が5kmを超えないほどの超細密なものである。その結果、当初の予想を遥かに超える複雑さを伴いつつも、いくつかの興味深い地理的・生態的なパターンが明らかとなった。

第一に、右巻きの系統では複数が共存することがなく、単独もしくは1種もいない地点ばかりであった。つまり、離散的にいくつかの集団が存在するという状況であり、これら

は潜在的には単独の生物学的種である可能性を強く示唆する。

第二に、左巻きの系統は調査対象地域の端を除いて全域に分布することが確認された。これは、左巻きアリルが遺伝子流動のあるすべての集団に伝播していった痕跡とみなすことができる。しかしながら、いくつかの地点では2つの左巻き系統が共存していると考えられた。これらの間に遺伝子流動があるのかどうかは重大な関心事であり、現在解析を進めているところである。

第三に、上記の例外的な地点もあるものの、ほとんどの組み合わせにおいて共存する系統同士は巻き型が異なることが明らかとなった。これは、巻き型の違いが生殖隔離機構として働き、共存を容易にしたという当初の仮説を支持する結果である。

第四に、予備的な集団遺伝解析の結果から、形態的にも遺伝的にも、最近縁の右巻き集団から分化の小さい左巻きの集団が見つかった。最近縁の右巻き集団とは側所的に分布することから、種分化の最中もしくは完了直後の状態にあることが想像される。現在、詳細な集団解析を進めているところである。

第五に、集団全体を含めた予備的な系統解析の結果、左巻きの系統は当初の見積もりを遥かに上回る数になることが判明した。これは、同一の左巻きアリルが複数の集団に浸透したとする当初の仮説を支持する結果であるものの、慎重な集団解析の実施を強いるものでもある。

以上の結果から、仮説の検証に向け、同じ方針で調査を進めてよいことに確信が得られた。今後は集団遺伝学的な解析を丁寧を実施し、反復が多いという利点を活かしながら成果をいくつか分割して論文にまとめていく予定である。

#### [共存機構の解明]

野外調査、安定同位体比解析、交配実験により、複数種の共存を可能にしている機構の解明を試みた。

まず、野外調査の結果からは、共存する複数系統間に明瞭な生息地選好性の違いは見いだせなかった。他のカタツムリで調査項目にしばしば含まれる、休眠時に利用する環境を定量的に調べる必要があると考えられた。

次に、一地点から得た右巻きと左巻きの系統間で安定同位体比を比較した。その結果、炭素同位体比は両者ともに一定の値の範囲に収まったものの系統間に違いが見られなかった。また窒素同位体比は両者ともに個体差が著しく大きく、系統間に有意な差は検出されなかった。これは、両系統ともに雑食であることに加え、各個体の安定同位体比が直近に大量に摂取した餌資源によって左右されることが原因と考えられた。そのため調査対象を拡大しても十分な成果は期待できないと判断し、それ以上の実験は中止した。

最後に交配実験によって系統間の生殖隔

離を定量化しようと試みた。一部の異所的な右巻きの系統同士で交尾が確認されるなど期待通りの結果が一部で得られたが、飼育下で成熟するまで育てることに当初の予想を上回る困難が伴ったため、十分な試行数を稼ぐことができなかった。

以上から、共存機構に関する生態的な調査は実りが少なく、今後の課題を多く残す結果となった。

#### 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3件)

Hoso M. (in press) (査読有)

Mechanisms underlying variations in the dentition asymmetry of Asian snail-eating snakes. *Ecological Research Monographs*.

Hoso, M. (2017) (査読有)

Asymmetry of mandibular dentition is associated with dietary specialization in snail-eating snakes.

*PeerJ* 5: e3011

DOI: 10.7717/peerj.3011

Yamamichi M.\* & Hoso, M. (2017) (査読有)

Roles of maternal effects in maintaining genetic variation: Maternal storage effect. *Evolution* 71(2): 449-457.

DOI: 10.1111/evo.13118

[学会発表](計9件)

細 将貴 (2017) [招待講演]

「右利きのヘビ仮説」で解く種の起源。3H1015 生命情報科学若手の会 第9回研究会 愛知県ホテルたつき 2017年10月7日。

Masaki Hoso (2017) [査読付き]

Ecology, evolution, and development of dentition asymmetry in snail-eating snakes. The 29th CDB meeting: "Marvelicks, New Models in Developmental Biology" Organizer: Carina Hanashima, Hiroshi Kiyonari, Shigeru Kuratani, Richard R. Behringer, P07, RIKEN CDB, Japan, 19-20 Oct. 2017.

細 将貴 (2017)

カタツムリ食ヘビ類における下顎歯列の非対称性は専食するエサ動物と関連する。3H1015 日本動物学会第88回富山大会 一般講演 富山県民会館 2017年9月23日。

山道 真人, 細 将貴 (2017)

Roles of maternal effects in maintaining genetic variation: Maternal storage effect. K02-18 日本生態学会第64回大会 英語一般講演 早稲田大学 2017年3月16日。

細 将貴 (2017)  
自切頻度から捕食圧を推定する新しい方法 .  
J01-08 日本生態学会第 64 回大会 一般講演  
早稲田大学 2017 年 3 月 15 日 .

細 将貴 (2016) [招待講演]  
右利きのヘビと左巻きのカタツムリ . 日本生態学会第 63 回大会 みんなのジュニア生態学講座 仙台国際センター 2016 年 3 月 21 日 .

細 将貴 (2015) [招待講演]  
「右利きのヘビ仮説」で解く種の起源 . 第 31 回個体群生態学会大会 「これからの 30 年: 生態学の大問題は何か?」 滋賀県立大学 2015 年 10 月 10 日 .

細 将貴 (2015) [受賞講演]  
「右利きのヘビ仮説」で解く種の起源 . 日本生態学会第 62 回大会 宮地賞受賞講演 鹿児島市民文化ホール 2015 年 3 月 20 日 .

細 将貴 (2014) [招待講演 (公開講演)]  
追うヘビ、逃げるカタツムリの右と左の共進化 . 日本貝類学会平成 26 年度大会 公開講演 大阪自然史博物館 2014 年 4 月 13 日 .

[図書] (計 9 件)

清水 勇\*, 細 将貴 (2018) [査読付き]  
シーボルトのヤマイヌ (Jamainu) . 生物科学 69(3): 165-175.

細 将貴 (2018)  
西表島のカタツムリは夜に進化する . ぎょぶる 特別編集「西表島自然観 イリオモテ、ウラオモテ」: 60-61.

細 将貴 (2018)  
「せだか-へび【背高蛇】」. 岩波書店、岩波書店編集部 [編]「広辞苑を 3 倍楽しむ その 2」(岩波科学ライブラリー) p.64-65 .

清水 勇\*, 細 将貴, 神野 慧一郎 (2017)  
[査読付き]  
シーボルトのトキ(朱鷺) . 生物科学 69(1): 53-61.

細 将貴 (2016)  
進化生物学者のフィールドノート 「カタツムリのしっぽ切り」から迫る、幻のヘビの生態 . 古今書院、梶丸岳・丹羽朋子・椎野若菜 [編] フィールドノート古今東西 (Fenics 百万人のフィールドワーカーシリーズ 13) . p.115-129.

細 将貴 (2016)  
進化は繰り返す: カタツムリの科学 . 化学同人、化学 71(6):41-44.

細 将貴 (2015)

カタツムリを食べるヘビと島嶼生物地理学 .  
サイエンスネット、サイエンスネット  
(54):2-5.

細 将貴 (2015)  
<愛と分子> 雌雄はないが裏表と左右はある カタツムリの愛 . 東京化学同人、現代化学 (532):52-55.

細 将貴 (2015)  
「右利きのヘビ」で解く、左巻きカタツムリの謎 . 日本生物工学会、生物工学会誌 93(3):170-175.

[産業財産権]

出願状況 (計 0 件)

名称:  
発明者:  
権利者:  
種類:  
番号:  
出願年月日:  
国内外の別:

取得状況 (計 0 件)

名称:  
発明者:  
権利者:  
種類:  
番号:  
取得年月日:  
国内外の別:

[その他]  
ホームページ等  
なし。

6. 研究組織

(1) 研究代表者  
細 将貴 (HOSO, Masaki)  
京都大学白眉センター・特定助教  
京都大学大学院理学研究科・連携助教  
研究者番号: 80557695

(2) 研究分担者  
なし。

(3) 連携研究者  
なし。

(4) 研究協力者  
なし。