

令和元年5月30日現在

機関番号：14301

研究種目：研究活動スタート支援

研究期間：2017～2018

課題番号：17H06795

研究課題名(和文) 共生からの解放にともなう種多様化のメカニズムの解明：海産二枚貝類における検証

研究課題名(英文) Mechanism underlying species radiation associated with the loss of symbiotic habit in marine clams

研究代表者

後藤 龍太郎 (Goto, Ryutarō)

京都大学・フィールド科学教育研究センター・助教

研究者番号：50725265

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,100,000円

研究成果の概要(和文)：ウロコガイ科は、海産の小型二枚貝類で、共生性の系統と自由生活性の系統を含む。後者は前者から派生的に進化し、それに伴い種の多様化が起こったことが示唆されている。本研究では、その生態的要因を解明するために、日本に生息するウロコガイ科を主な対象として、集団間の遺伝的分化、生活史、幼生の分散について比較検証を行った。集団解析の結果、両系統において、地理的な遺伝的構造を示す種と示さない種が含まれ、明瞭な違いは見られなかった。また、両系統とも、幼生を春から夏にかけて保育する傾向が比較的良好に見られた。浮遊幼生期の目安となる胎殻サイズは、自由生活性の一部系統で小さい傾向があった。複数の条件的共生種を発見した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

生活様式の違いが種の多様化にどのように影響を及ぼすかを理解することは進化生物学における重要な命題の一つである。ウロコガイ科二枚貝類には、自由生活性と共生性という対照的な生活様式を持つ系統が存在するため、両者の比較によって、生活様式の転換と種の多様化の関連性を検証できる。両系統の多角的な比較によって得られた本研究の知見は、海洋の生物多様性がどのように創出されたかを理解する上で欠かせないものとなる。

研究成果の概要(英文)：Galeommatidae is a group of tiny marine bivalves that exhibit a high species diversity in shallow waters and includes free-living and commensal clades. It was suggested that the major free-living group evolved from commensal ancestors and species radiation occurred with this change of the lifestyle. In this project, we investigated the ecological factors associated with the species radiation in this group by comparing the free-living and commensal species in Japan in terms of geographic genetic structure, larval dispersal, and life historical characteristics. Population genetic analyses suggested that both clades include species with and without geographically structured genetic pattern. There is the rough tendency that veliger larvae are brooded from spring to summer in both clades. The size of the prodossoconch varies in each clade, but some major group in free-living clades has smaller prodossoconchs. Facultative commensal galeommatids were newly recorded during the field sampling.

研究分野：進化生物学

キーワード：二枚貝 種分化 共生 多様化 ウロコガイ科

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19、CK - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

寄生関係や共生関係のような密接な生物間の相互作用が、種の多様化を促すか、それとも抑制するかといった問いは、進化生物学の重要な命題の一つとして現在盛んに研究されている。ウロコガイ科二枚貝類 (Galeommatidae sensu Ponder, 1998) は、浅海域で著しい種の多様化を遂げたグループであり、二枚貝の中で最も種多様性の高い科として知られている。本科には、他の動物の体表や巣穴などを住処として利用する共生性の系統と、そこから二次的に派生した自由生活性の系統 (主に干潟や磯の転石下に生息) が存在する。共生性の系統に比べて自由生活性の系統の方が、種の多様性が高くなっていることが明らかとなっている。それゆえ、本系は、他の動物との共生から解放されたことに伴う生態的・進化的変化を検証する上で絶好のモデルシステムであり、多角的に研究が進められつつある。

2. 研究の目的

日本の沿岸域の磯や干潟では、ウロコガイ科の種多様性が極めて高く、多様な生態を持った自由生活性および共生性のウロコガイ科二枚貝類の生息が確認されている。本研究では、これら日本産ウロコガイ科二枚貝類に主に注目し、幼生の分散様式、集団間の遺伝的な分化、幼生の分散・着底時期などの生活史などの側面から、共生性と自由生活性の系統間で比較を行う。それによって、種の多様化パターンの変化をもたらした生態的要因を明らかにすることが本研究の目的である。

3. 研究の方法

[サンプリング]

分子実験・形態解析・飼育実験に用いるためのサンプルを得るために、日本各地の干潟や磯など潮間帯域において採集調査を行なった。採集地は、沖縄県沖縄本島、鹿児島県奄美大島・加計呂麻島、熊本県天草、岡山県倉敷市、徳島県、和歌山県田辺市・白浜町・串本町、神奈川県三浦市などである。また、東京大学大学院理学系研究科附属臨海実験所 (三崎)、琉球大学熱帯生物圏研究センター瀬底研究施設には、採集に関するサポートを受けた。採集調査は、潮間帯の転石帯での探索とヤビーポンプやスコップを用いた干潟の底生生物の巣穴内の探索を中心に進めた。共生性のウロコガイ科の採集の際には、宿主もあわせて採集を行なった。

[生活史調査・飼育実験]

上記のサンプリングに加えて、ウロコガイ科二枚貝類の季節を通じた生活史 (主にベリジャー幼生の保育時期や放出時期) を明らかにし系統間で比較を行うために、和歌山県田辺市鳥の巣干潟、鹿児島県奄美大島北部の干潟において定期サンプリングを行なった。調査対象種は、ウロコガイ科のママアゲマキ属複数種 (*Scintilla* spp.)、スジホシムシモドキヤドリガイ [*Nipponomusella subtruncata* (Yokoyama, 1927)]、イソナマコノワタズキン (*Entovalia lessonothuriae* Kato, 1999)、マルヤドリガイ属の1種 (*Montacutona* spp.) などである。また、宿主との繁殖時期との関係性を検証するために、宿主の採集も合わせて行った。その他、これまでに採集した標本を解剖することで、貝殻内の外套腔で保育されているベリジャー幼生の有無を調べ、幼生の保育時期に基づく繁殖時期の推定をウロコガイ科二枚貝類の広範な種で行った。ベリジャー幼生の採集を目的として、スジホシムシモドキヤドリガイ、オサガニヤドリガイ *Borniopsis macrophthalmensis* (Morton & Scott, 1989)、マルヤドリガイ属、オウギウロコガイ *Galeommela utionomii* Habe, 1958、ツヤマアゲマキ *Scintilla nitidella* Habe, 1962、その他ママアゲマキ属の複数種について、1-3ヶ月程度の飼育を行った。

[分子実験・集団解析・系統解析]

野外で採集したウロコガイ科二枚貝類の軟体組織の一部から、DNeasy Blood & Tissue Kit (Qiagen) を用いて、DNA を抽出した。得られた DNA 抽出物を用いて PCR を行い、COI 領域やその他の遺伝子領域を増幅した。シーケンシングは、Eurofins Genomics 社の外注サービスを利用した。得られたシーケンスデータを用いて、以下の二種類の解析を行った：(1) ミトコンドリア遺伝子 COI 領域などを用いた集団解析、および(2) 18S, 28S rRNA, COI, H3 領域などの複数遺伝子を用いた系統解析である。後者では、Mesquite による祖先形質復元解析によって、ウロコガイ科内での自由生活性・共生性生活性間といった生活様式の進化的変遷や、様々な宿主への進化的進出について検証した。

[形態計測・解析]

二枚貝類では、幼生期に形成した殻が胎殻として殻頂付近に残るため、浮遊幼生期間の長さの目安として用いられることがある。共生性の系統と自由生活性の系統の間で、胎殻の大きさに差が見られるかを検証するために、日本沿岸で様々なウロコガイ科のサンプリングを行い、それぞれの貝殻を撮影し、その胎殻の大きさ (殻長) の大きさを比較した。ウロコガイ科は、大きく5つほどのクレードから形成される。そこで、比較の際には、ウロコガイ科の系統を網羅するように配慮した。

4. 研究成果

[多数の条件的共生性系統の発見]

ヤビーポンプを用いた干潟での野外調査によって、甲殻類の巣穴から多種のウロコガイ科二枚貝類を採集することができた。生息密度や特定の宿主に限り採集されることから、ある程度の選好性を持つことが示唆された。これらのほとんどは、これまで他の生物との共生の報告がなかったものである。さらに、これらの種の多くは、ウロコガイ科のマメアゲマキ属に属したが、この属は自由生活性系統の代表的な属である。そして、これらの種の一部は、実際、他の自由生活性系統の種と同様に、巣穴外の潮間帯の転石下においても採集できた。それゆえ、これらの種の一部は条件的共生者であるといえる。

今回採集されたマメアゲマキ類には、これまで自由生活性系統とされていたものも含まれており、ウロコガイ科における共生性から自由生活性の進化プロセスに新たな視点を提供し、生活様式の区分の見直しを迫る知見があった。さらに、条件的共生性種は、共生性種と自由生活性種の間接的な生活様式を持つ。それゆえ、今後、これらの種をモデルとして多角的に研究を展開することで、共生性から自由生活性系統への生活様式の進化に伴う生態的・進化的変化を検証することが可能になると期待される。

[集団解析・系統解析]

スジホシムシモドキヤドリガイ、マゴコロガイ、ヒナノズキン、*Borniopsis* aff. *nodosa*、オウギウロコガイ、ツヤマメアゲマキ、チリハギガイなどを中心に、採集したウロコガイ科二枚貝類を用いて、COI 遺伝子に基づく集団解析を行った。その結果、スジホシムシモドキヤドリガイ、マゴコロガイ、ヒナノズキンでは、明確な地理的な遺伝構造は見られなかった。一方、*B. aff. nodosa* においては、本州の集団と南西諸島の集団の間で明確な遺伝的な差異が見られた。スジホシムシモドキヤドリガイと *B. aff. nodosa* に関しては、ともに干潟に生息するスジホシムシモドキ類を宿主とするが、両者の間で遺伝的構造に違いが見られたのは興味深い結果である。一方、予備的な結果ではあるものの、自由生活性系統においても、遺伝的構造を示す種と示さない種の両方が見られた。これらの結果から、自由生活性、共生性の両系統において、集団間の遺伝的分化のパターンには種間で大きな違いが存在し、その一方で系統間での明瞭な違いは認められない可能性が示唆された。ただし、共生性の系統に比べて、自由生活性系統では解析を用いた種やサンプル数が限られることから、今後論文化に向けてデータを拡充していく必要があると考えている。

生活様式の進化的変遷について、これまでの解析に含まれていなかった種について改めて再解析を行った。その結果、従来、共生性系統に含まれているとされていたアケボノガイ *Barrimysia cumingii* (A. Adams, 1856) など、複数の共生種が自由生活性系統の内群に入ることが明らかになった。また前述したように条件的共生性種が、主要な自由生活性系統の内群に含まれた。条件的共生種が、自由生活性系統内の異なる複数の系統に分かれたことから、条件的共生の進化は複数回起きていることが示唆された。また、詳しい生態的要因は不明ではあるが、自由生活性から二次的に共生性（条件的共生を含む）に戻った系統は、そのほとんどが甲殻類の巣穴を利用していた。それゆえ、甲殻類の巣穴は、ウロコガイ科の共生習性の再獲得を促しやすい何らかの環境条件を備えている可能性がある。

[生活史調査・飼育実験]

野外調査および標本調査の結果、共生生活性、自由生活性ともに、春から夏にかけてベリジャー幼生を保育している種が多い傾向が大まかに見られ、系統間での明瞭な違いは見られなかった。また、スジホシムシモドキヤドリガイ、イソナマココノワタズキンについては、定期サンプリングによって十分量のサンプルが得られたため、今後詳しい解析を行う予定である。浮遊幼生の飼育実験に関しては、飼育時の餌の問題や採集時期などの問題が生じ、十分なデータを取ることができなかった。今後論文化に向けては再実験が必要である。

[胎殻のサイズ比較]

自由生活性系統、共生性の系統において合計約 40 種について胎殻のサイズの計測を行った。どちらも胎殻の殻長はおおよそ 250 - 350 μm の間で種によって大きくばらつき、明瞭な違いは見られなかった。ただし、自由生活性系統で特に多様化したグループについては、胎殻のサイズが比較的小さい傾向が見られた。これは、自由生活性系統の方が浮遊幼生期が短いという研究当初の予想と矛盾しない結果である。今後は、さらに得られたデータを系統樹上にマッピングし解析を行うことで、生活様式の転換に伴う胎殻のサイズの進化的変遷について詳しく検証を行い、論文化を目指す予定である。

5. 主な発表論文等

[雑誌論文] (計 3 件)

Goto R, Fukumori H, Kano Y, Kato M (2018) Evolutionary gain of red blood cells in a commensal bivalve (Galeommatoidae) as an adaptation to a hypoxic shrimp burrow. Biological Journal of the Linnean Society 125: 368-376.査読有.
<https://doi.org/10.1093/biolinnea/bly104>

Goto R, Ishikawa H (2018) An unusual habitat for bivalves: rediscovery of the enigmatic commensal clam *Sagamiscintilla thalassemicola* (Habe, 1962) (Bivalvia: Galeommatoidae) from spoon worm's spoon. Marine Biodiversity, accepted.査読有.
<https://doi.org/10.1007/s12526-018-0897-2>

Goto R, Harrison TA, Ó Foighil D (2018) Within-host speciation events in yoyo clams, obligate commensals with mantis shrimps, including one that involves a change in microhabitat and a loss of specialized traits. Biological Journal of the Linnean Society 124: 504-517.査読有.
<https://doi.org/10.1093/biolinnea/bly044>

〔学会発表〕（計3件）

後藤龍太郎. ウロコガイ科二枚貝類における住み込み共生と進化. 2017年度日本プランクトン学会・日本ベントス学会合同大会, 2017, 滋賀県立大学.

後藤龍太郎. 干潟で見られる共生関係の多様性と進化. 2018年度日本プランクトン学会・日本ベントス学会・合同大会, 2018, 創価大学.

Goto R. Diversity and evolution of spoon worms and their associated fauna. Symposium of Integrative Biology: Biodiversity in Asia.2019. 2019, Kyoto University.

〔図書〕（計0件）

〔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：
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：
国内外の別：

〔その他〕

ホームページ等

6. 研究組織

(1)研究分担者

研究分担者氏名：

ローマ字氏名：

所属研究機関名：

部局名：

職名：
研究者番号（8桁）：

(2)研究協力者
研究協力者氏名：
ローマ字氏名：

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。