

平成 30 年 5 月 26 日現在

機関番号：11301

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2015～2017

課題番号：15H03743

研究課題名(和文)化石記録から種分化プロセスに迫る：孤島の陸貝化石に見る多様性進化

研究課題名(英文)Process of species diversification in fossil records of land snails on remote islands

研究代表者

千葉 聡 (Chiba, Satoshi)

東北大学・東北アジア研究センター・教授

研究者番号：10236812

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,200,000円

研究成果の概要(和文)：小笠原諸島の陸貝化石の年代測定から、最終氷期以降、カタマイマイなどが形態的、生態的に区別のできるタイプに分化したことが示された。琉球列島の喜界島などでも同時代の化石を解析した結果、同じような変化のパターンは見られず、小笠原での急速な分化は、その放散と関係していると考えられる。一方、本土と琉球列島の近縁現生種について、系統推定とニッチ利用を調べた結果、いずれにも形態とニッチ利用の関係が示すパターンに共通性が認められたが、急速な放散はカタマイマイに限られた。島では競争によるニッチ分化が放散の要因と考えられるのに対し、本土の種分化では地理的隔離の他は、捕食-被食の効果が認められた。

研究成果の概要(英文)：A rapid morphological and ecological divergence was documented in the fossil records of land snails in the Pleistocene and Holocene deposits on the Ogasawara Islands. However, such rapid divergence is not found in the fossil snail sequences in the Ryukyu Islands (e.g. Kikai Island). Molecular phylogenetic analyses and ecological surveys showed consistent relationships among morphology, ecology and phylogeny were found in Ogasawara, Ryukyu, and mainland lineages, but rapid ecological and species divergence are limited to the snails of Ogasawara. These patterns are consistent with those detected in the fossil records. Divergence of habitat use promoted by competitive interaction appears to be a major process of speciation and radiation on oceanic islands, while speciation on mainland occurs by adaptation against predation as well as geographic isolation.

研究分野：生態学

キーワード：進化 海洋島 生物地理 更新世 適応放散

1. 研究開始当初の背景

種分化プロセスの解明は、進化生物学の最もホットなテーマである。実はその発火点は、1970～80年代に古生物学者が提唱した断続平衡説(Eldredge & Gould 1972)であった。しかし、化石から生物学的な種の違い(生殖的隔離の有無)を判別できないという致命的な弱点のため、その後の種分化研究において古生物学は意義を認められなくなった。

しかしながら、安定同位体を用いた生態復元の技術の進歩などにより、一定のレベルでの化石集団の生態特性の推定が可能になった。また分子遺伝学的手法の進展により、精密な系統推定や集団動態、遺伝的交流の推定が可能になり、現生種から得られたデータと組み合わせることにより、現生種の情報のみでは得られない過去の生態や環境との関係、遺伝的分化の実体について知見が得られる可能性がある。またこのような状況を踏まえて、現生種のデータを援用することにより、化石記録の解析から種分化プロセスの解明に迫れる可能性がある。

以上のような問題意識を背景とした研究を行う上で、陸貝は最適な材料である。特に小笠原諸島や琉球列島では、更新世以降の豊富な化石記録が得られることから、すぐれたモデル系と見なすことができる。またこれらの化石陸貝の近縁種は、日本本土に広く分布しており、これらの生態的、遺伝的データを利用することにより、上記の研究を行うことが可能である。

2. 研究の目的

本研究は、“生物学的な種(生殖的隔離の有無)を化石で認識する”という難題を解決し、化石記録から種分化プロセスの解明を試みる。その一方で、最新の分子遺伝学的手法を用いて、現生種の種分化過程や多様化の歴史を推定する。

この目的のため、小笠原諸島の最終氷期以降の固有陸貝化石について、集団とその生息環境、生活形を識別し、その歴史的变化を決定する。

化石から推定された種分化プロセスの一般性の判断や、情報が欠落している部分を補完するため、小笠原及び琉球列島の現生種およびそれに近縁な本土の種の生活形、遺伝的変異、種分化の歴史の推定を行う。これから推定される種分化プロセスと、化石を用いて得られたプロセスの情報を統合し、陸貝の種分化プロセスや放散過程を推定する。またこれを踏まえて海洋島と本土(琉球列島を含む)の種分化プロセスの相違について検討する。

3. 研究の方法

(1)化石記録の解析

最終氷期以降の小笠原及び琉球列島から産出する陸貝化石について、1個体ごとにAMS法により年代測定を行い、各個体の時空分布を決定する。形態解析により殻形態・色彩を

定量化し、個体の年代値に基づいて、形態の分化過程と分化速度を、個体ベースで高精度に読み取る。殻の炭素・酸素安定同位体比を指標に化石個体の住み場所を推定し、ニッチ分化の進行過程を読み取る。

(2)現生集団の生態および形態解析

小笠原及び琉球列島の現生陸貝のニッチ利用や生態を調査、記録する。採集した陸貝の殻の形態解析を行い、変異を記録する。得られた生活形などの生態的性質と形態変異の関係を調べて、両者の間に一定の関係性が認められるかどうかを調べる。

(3)遺伝子解析と分子系統解析

小笠原、琉球列島の陸貝およびそれに近縁な本土の陸貝のミトコンドリアDNAおよび核ITS遺伝子の分析を行って塩基配列を決定し、それに基づいて種間の系統推定を行う。マイクロサテライトDNAの解析が可能種については、集団の遺伝的変異を調べて、集団間の遺伝的分化のレベルや集団構造を解析する。次世代シーケンス技術を用いたMig-seqおよびRad-seqによる遺伝子解析も行い、詳細な遺伝的分化のレベルを推定する。これらのデータから、ニッチ利用の違いと集団の遺伝的分化の関係を明らかにする。

(4)数理モデルによる検証

種分化を個体ベースでシミュレートするための数理モデルはすでに構築している(Konuma & Chiba 2007)ものを用いる。このモデルに本研究で得られた遺伝情報や形質間のリンクの情報を導入し、植生など地理情報を空間構造として用いる。生活史情報、同類交配、移動距離、捕食圧、推定密度などは既知のデータから推定して用いる。推定値であることを考慮し、幅広い変数で計算し、現実的な条件で実際の種分化過程(種分化の速度やパターン等)や、それと形質の分化のレベル、ニッチ利用の分化のレベルを調べる。これらの結果を総合して、陸貝における種分化の主要な様式や、海洋島と本土の種分化の様式の違いについて推定する。

4. 研究成果

(1)化石記録のパターン

小笠原諸島の更新世から、多数の化石を見出したことから、これらの出現年代を決定し、種の消長を調べた。その結果、約10000年前の最終氷期末に、30%の種が父島南部と南島から消滅したことが明らかとなった。温暖化とそれに伴う海面上昇により、これらの種は絶滅したと考えられる。

この絶滅事変以降に化石記録から多産するヒロベソカタマイマイの形態変異の時間変化を調べた。その結果、従来2000年前以前の化石種とされていたヒロベソカタマイマイは、最も新しいもので320年前という年代が得られ、年代の幅から推定して約300

200 年前に絶滅したと考えられた。殻の色彩からヒロベソカタマイマイは、明色型・暗色型に区別することができ、この2型は約4000年前に南島で分化し、それ以前はすべて暗色型であったことが示された。一方、父島では、ほぼ同じ時期に暗色型から明色型に急速にシフトした。南島の資料について、形態の分化過程を、個体ベースで高精度に読み取ったところ、明色型、暗色型の分化に伴い、急速な形態の分化が認められた。以上の結果から、数千年の間に急速な同所的な表現形質の分化が生じたことが示された。殻の安定炭素同位体の分析から、このふたつのタイプは異なる植生のパッチに優占していたことが推定された。このことから、種分化にニッチ分化が寄与している可能性が示唆された。

琉球列島において、喜界島や宝島から *Euhadra*, *Bradybaena* とヤマタニシ属の化石種を採集し、その時系列変化を調べたその結果、体サイズの違いが繰り返し進化し、またそれが繁殖隔離に寄与しており、種分化の重要な要因であることが推定された。しかし、はっきりしたニッチ分化と種分化の関係は検出できなかった。

(2)生態解析

小笠原の種について、野外での住み場所、利用空間、付着基質などの分析を行い、ニッチ利用を調べた。その結果、特に樹上性の集団は、色彩多型が顕著で、殻が薄く、背が高い傾向を示したのに対し、地上性の種は一般に殻の色が濃色で、色彩多型に乏しく、厚い傾向を示した。また地上性でも落葉層の表層に住む種は、落葉層の下部に住む種よりも、色彩が明るく、殻が扁平な傾向を示した。これらの傾向は、異なる地域の種や集団で、共通に認められた。これらのデータから、形態・色彩の違いが、ニッチ利用のパターンの違いと対応していることが見出された。

次に琉球列島と本土の種について、同様の解析を行った。その結果、小笠原とほぼ同様の関係が、ニッチ利用と形態の間に認められた。しかし、その関係性は小笠原の種に比べ、本土の近縁種では弱く、明瞭な関係が認められないケースも多かった。

特に北海道のナンバンマイマイ科の種群は、小笠原のカタマイマイと同じ科であるにもかかわらず、異種間で明瞭なニッチ分化を示さず、形態の違いはニッチ利用とも関係が認められなかった。野外観察と室内実験から、この種群の形態の違いは、捕食者に対する異なる防御機構の存在で説明することができた。またこの形態の違いは、繁殖隔離に関係することが示唆された。このことからこの種群では、ニッチ分化ではなく、捕食者に対する適応が、形態、行動の分化をもたらす種分化を生じたことが推定された。

(3)遺伝的変異と系統関係

小笠原諸島のカタマイマイ類で RAD-seq に

よる系統推定を行った結果、従来のニッチ分化による種分化や平行的な適応放散の仮説が支持された。以上の結果から 島嶼域において島ごとの隔離以外の要因、特に生態的な要因が種分化に強くかかわっている可能性が示された。さらに集団間でニッチ分化による遺伝的分化が生じていることが示唆された。一方、エンザガイ類では平行的な放散の仮説は支持されなかった。ニッチ分化と種分化の関係は示唆されたものの、反復的な放散のパターンは検出されなかった。

琉球列島のオナジマイマイ系では、その種分化や地理的分化の多くの部分が、異所的種分化によるものであることが示された。これらの種は、琉球列島が形成される以前にすでに形成されており、島ごとの種構成や変異の地理的分布は、隔離による分化よりもむしろ海流による集団や種の分散によって説明することができた。

本土においては、平行進化や適応放散のパターンは顕著ではなく、むしろ頻繁な異種間交雑によって、種間で遺伝子浸透が起きている事例が多く見られた。このような交雑は *Euhadra* や北海道のナンバンマイマイ科で顕著であった。特に後者は、捕食者に対する異なる適応様式が種分化をもたらしている可能性を支持する結果となった。

(4)モデル解析

種分化のプロセスについてのモデルを構築し、計算機シミュレーションによって、適応放散の過程を調べた。その結果、移動性が比較的高く、環境の異質性のスケールが大きい環境で、小笠原の陸貝が示すような種分化と適応放散が生じることが推定された。これは適応放散を生じたグループの性質とおおむね調和的であった。

(5)まとめ

化石記録、現生種の生態データ、遺伝的変異および理論的解析の結果から、海洋島では主に種間競争を介したニッチ分化が種分化を駆動し、適応放散を生じることが示唆された。一方、大陸島や本土では、異所的種分化が種であり、また捕食 被食を介した生態的種分化が生じることが示された。以上の結果から、島 本土といった環境の違いが、異なる種分化の様式を経て、異なる多様化のパターンを生じることが推定された。

<引用文献>

Gould, S. J., Eldredge, N., Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered, *Paleobiology*, 3, 1977, 115-151.

Konuma, J., Chiba, S., Ecological character displacement caused by reproductive interference, *Journal of Theoretical Biology*, 247, 2007, 354-364.

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)

Nekola, J.C., Chiba, S., Coles, B.F., Drost, C.A., Proschwitz, T., Horsák, M., A phylogenetic overview of the genus *Vertigo* O. F. Müller, 1773 (Gastropoda: Pulmonata: Pupillidae: Vertigininae), *Malacologia*, Vol.62, 2018, pp.21-161. 査読有

Hirano, T., Wada, S., Mori, H., Uchida, S., Saito, T., Chiba, S., Genetic and morphometric rediscovery of an extinct land snail on oceanic islands. *Journal of Molluscan Studies*, Vol.84, 2018, pp.148-156. 査読有

Richards, P.M., Morii, Y., Kimura, K., Hirano, T., Chiba, S., Davison, A., Single-gene speciation: mating and gene flow between mirror-image snails. *Evolution Letters*, Vol.1, 2017, pp.282-291. 査読有

Morii Y., Prozorova L., Chiba S., Parallel evolution of passive and active defence in land snails. *Scientific Reports* Vol.6. 2016, 35600.
<https://www.nature.com/articles/srep35600> 査読有

Chiba, S., Cowie R.H., Evolution and extinction of land snails on oceanic Islands. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst* Vol.47, 2016, pp.123-141. 査読有

Suzuki, T., Chiba, S., Dynamics of evolutionary radiation under ecological neutrality. *Journal of Theoretical Biology*, Vol. 406, 2016, pp.1-7. 査読有

Morii, Y., Yokoyama, J., Kawata, M., Davison, A., Chiba, S., Evidence of introgressive hybridization between the morphologically divergent land snails *Ainohelix* and *Ezohelix*. *Biological Journal of the Linnean Society*, Vol.115, 2015, pp.77-95. 査読有

Hirano, T., Kameda, Y., Kimura, K. and Chiba, S., Divergence in the shell morphology of the land snail genus *Aegista* (Pulmonata: Bradybaenidae) under phylogenetic constraints. *Biological Journal of the Linnean Society*, Vol.114, 2015, pp.229-241. 査読有

[学会発表](計1件)

Chiba, S., Adaptive and non-adaptive radiation in island snails. 個体群生態学会、2017年10月15日、福岡(福岡県)

6. 研究組織

(1) 研究代表者

千葉 聡 (CHIBA, Satoshi)
東北大学・東北アジア研究センター・教授
研究者番号: 10236812.

(2) 研究分担者

なし

(3) 連携研究者

なし

(4) 研究協力者

平野尚浩 (HIRANO, Takahiro)
森井悠太 (MORII, Yuuta)
Larisa, Prozorova
鈴木崇規 (SUZUKI, Takanori)