

研究種目：基盤研究（A）

研究期間：2006～2008

課題番号：18204048

研究課題名（和文）多様性爆発の生物学的メカニズム

研究課題名（英文） MECHANISMS OF ADAPTIVE DIVERGENCES

研究代表者

千葉 聡 （CHIBA SATOSHI）

東北大学・大学院生命科学研究科・准教授

研究者番号：10236812

研究成果の概要：好適な生息環境、種数が少なく空白のニッチが多い、新しい環境の出現、といった要因が満たされるとなぜ急速な適応放散が起きるのか、その生態学的、遺伝学的プロセスを、海洋島などカンブリア爆発や大量絶滅直後の環境のモデルとなる場所の生物を通して明らかにした。このような環境では、資源利用の分化により地理的隔離なしに種分化が起きることにより、急速な形態と系統の多様化が起こりうることを示された

交付額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2006年度	22,600,000	6,780,000	2,9380,000
2007年度	7,200,000	2,160,000	9,360,000
2008年度	6,000,000	1,800,000	7,800,000
年度			
年度			
総計	35,800,000	10,740,000	46,540,000

研究分野：数物系科学

科研費の分科・細目：地球惑星科学・層位・古生物学

キーワード：多様性、適応放散、進化、海洋島、種分化、相互作用

## 1. 研究開始当初の背景

カンブリア爆発や海洋生物の上陸過程、そして大量絶滅の直後に観察される爆発的な適応放散は、地球史上の最も劇的かつ謎に満ちた現象のひとつである。近年、この現象の地質学的背景の研究が進み、好適な生息環境、種数が少なく空白のニッチが多い、新しい環境の出現、などがそれをもたらす条件として重要であると考えられている。しかし実は、なぜこのような環境条件の下では生物の多様化が急速に進むのか、その生物学的なプロセスはよくわかっていない。例えば多くの研究者は、異所的種分化の後に起きる形質置換で急速な放散が説明できると考えているが、それを支持する証拠は驚くほど少ない。また

この系統の多様化になぜ急速かつ極端な形態の分化が伴うのかも不明である。ところがこうした地球史上の爆発的進化のイベントは、化石記録が断片的な古い時代のものであり、生物学的なプロセスを直接解明するのは極めて困難である。そこで本研究では、上記の環境条件を満たす現生の環境である海洋島と潮間帯に注目し、そこに住む生物で今まさに繰り返し広げられつつある適応放散の過程を調べることにより、この難題をクリアしようと考えた。

## 2. 研究の目的

## (1) 島でおきる多様化

隆起サンゴ礁や火山島などは、大洋中に出現

した新しい環境であり、大陸から遠く隔離されているため、たどり着ける種が少なくニッチがほとんど占められていない。そして偶然たどりついた創始者が劇的な適応放散を遂げる。この状況は大量絶滅直後などの生態学的状況と共通点が多く、そのモデルケースとなる。この多様性爆発イベントのミニチュア世界において、どのような種分化のプロセスが働いているのか、どのような生態学的機構、また生物間相互作用が、多様化を促進するのか、急速な形態変化はどの遺伝子のどのような変化によるのか、生態的、生理的な性質はどう変化するのか、そしてニッチの空白がこの変化にどう関わるのかを解明し、爆発的多様化機構のモデルを構築する。

#### (2) 潮間帯でおきる多様化

潮間帯は海と陸のはざまにあって、生物の上陸進化が繰り返されている場所である。陸上進出を目指す生物にとって、そこは新しいニッチが開拓される場所であり、新しい性質の進化を観察する上で適した場所である。この場所の生物に注目し、どのようなプロセスが多様化と新しい性質の進化にかかわっているかを明らかにする。

### 3. 研究の方法

#### (1) 島における研究

##### ① 材料

材料として小笠原諸島の固有陸貝類、伊豆諸島（新島、神津島）のマイマイ属、大東諸島のヘソカドガイ類を用い、各島においてこれらの種の採集を行った。また小笠原と大東諸島においては、古砂丘、フィッシャー堆積物と鍾乳洞堆積物から化石を採取した。

##### ② 生態調査

種ごとに形態の異なる集団を見出して、それらの間の生息環境の違いを調べた。カタマイマイ属やマイマイ属については、殻に超小型電波発信機（約 0.3g）を装着し、発信される電波をもとに、野外で個体の位置を観測して個体の移動を追跡した。異なる生息場所、餌場ごとの滞在時間を調べ、タイプ間の利用資源と住み場所の違いを調べた。さらに殻に径約 1cm（約 3g）のボタン型超小型温度記録計（データロガ）を装着し、各個体が活動、休息していた場所の温度を自動的に記録し、回収した温度計から温度記録を解析し、各タイプ間の利用資源と生息場所の違いを調べた。

##### ③ 形態解析

マイマイ属とカタマイマイ属の多型を示す集団について、形質を選び測定してタイプの違いを定量化した。それ以外の種については地域集団ごとに形態測定を行い、集団間の違いを定量化した。

##### ④ 行動解析

マイマイ属とカタマイマイ属の多型の各タイプ間や異なる集団間で、配偶者の選好性の違いによる繁殖隔離の有無を知るため、交尾の際にタイプの違いを識別しているかどうか、同じタイプの個体を配偶者として選ぶ傾向があるかどうかを、実験室にて交配実験を行って調べた。

##### ⑤ 遺伝子解析

マイクロサテライト DNA の分析：マイクロサテライト DNA とは、短い同じ塩基配列の繰り返しからなる領域である。その繰り返し数の変異が著しいため、集団構造の解析にも大きな威力を発揮する。まず生体試料から DNA ライブラリを作成し、2-3 塩基の繰り返し配列からなる DNA 断片をプローブとしてスクリーニングを行い、得られた DNA 断片をプラスミドベクターにてクローニングした後、塩基配列を決定し、この領域を増幅するプライマーを設計した。これらのプライマーを用いて増幅された DNA 断片長の変異を集団内で解析することによって、多型の各タイプ間の繁殖隔離の有無や強さ、集団間の遺伝的分化の度合いを定量化した。さらにミトコンドリア DNA(16SrRNA、12SrRNA、CO1 遺伝子)を用いて、集団間の遺伝的変異の解析と系統解析を行った。あわせてマイマイ属を材料として殻形の多型の遺伝的背景を知るため QTL (量的形質遺伝子座) 解析を行った。

#### (2) 潮間帯における研究

##### ① 材料

潮間帯で種間相互作用が種の生息域の多様化にどのような影響を及ぼすかを調べるため、潮間帯上部から中部にかけて生息する巻貝ホソウミニナとその寄生虫 (Trematoda) を材料とした。これらの採集は日本各地の干潟や岩礁地で行った。

##### ② 生態調査

各地点で感染率とすみ場所の記録を、水深や陸からの距離を求めることによって行った。また各個体に感染している寄生虫の同定に際しては、mitDNA と核 ITS 遺伝子の解析結果もあわせて用いた。

##### ③ 形態解析と行動解析

感染個体と非感染個体に区別したのち、これらの形態解析を行った。また感染が個体の行動にどのような影響を与えるかを調べるため、感染個体と非感染個体それぞれについて、住み場所に対する選好性の調査を行った。

##### ④ 遺伝子解析

種間関係が住み場所の拡大や新たなニッチの獲得にどのような影響を与えるを知るため、北米に外来種として進出したホソウミニナと在来のホソウミニナを比較した。北米集団の起源を調べるため、mtDNA の分析により、日本各地の集団との遺伝的変異の比較

を行った。そして北米集団とその起源集団に感染する寄生虫群集の比較を行った。

#### 4. 研究成果

##### (1) 島における進化

##### ① 現生陸産貝類から検出された種分化プロセス

小笠原諸島のカタマイマイ類、オガサワラヤマキサゴ類、エンザガイ類など多くのグループについて網羅的に遺伝子解析、生態学的な解析、形態解析を行った結果、いずれのグループでも住み場所の違いが形態レベル多様性の主因であるとともに、繁殖隔離の重要な機構として機能しており、ニッチ分化が種分化の有力なプロセスとして機能していることが示された。また過去の気候変動に起因する地理的隔離による遺伝的分化や、その後の交雑による相乗効果により、適応放散が促進したと考えられる。

次に100年前に侵入定着した外来植物であるモクマオウやリュウゼツランなどの植生への適応状況を調べた結果、オガサワラヤマキサゴやカタマイマイ類で、顕著な形態的变化とすみ場所への選好性の変化を生じていることが示された。

兄島ではアニジマヤマキサゴがモクマオウの純林の落葉下に高密度で生息していた。モクマオウ林は極端に乾燥し、厚く不毛な落葉層を形成するため、ほとんどの土壌生物は棲むことができないが、これらの陸貝は本来周辺に分布する乾性低木林にすむ種であるにもかかわらず、100年の間に住み場所をシフトさせたと考えられる。モクマオウの林下に生息するアニジマヤマキサゴは、その祖先である乾性低木林の集団とは形態的に大きな差があり、祖先集団の幼形的な特徴を強く有している。このことから、モクマオウ林への適応に伴い、ごく短期間に幼形進化が生じたと考えられる。モクマオウの林下の集団は、乾性低木林の集団より、強い乾燥への耐性があり、より乾燥した条件で摂食活動や繁殖行動を行う。このことから両集団は交尾を行う環境条件を異にしており、発端的な種分化を生じていると考えられる。以上の知見は、まったく新しい生息環境が現れた時には、きわめて急速な適応進化が起こり、また同時に種分化が急速に進行することを示している。

姉島では島の各所にリュウゼツランが繁茂しているが、この根元には高密度でフトオビカタマイマイが生息する。形態解析の結果、これらの集団は近隣の在来種タコノキやビロウに生息する集団と有意な差が認められた。mtDNAの解析の結果、両集団に遺伝的な差は認められなかったが、マイクロサテライト遺伝子の分析の結果、両集団の間には弱いながら繁殖隔離が存在することが分かっ

た。このことから、この種ではリュウゼツランの侵入定着後、それへのニッチのシフトが起こり、それとともに発端的な種分化が起きたと推定される。

以上の知見は、適応放散が従来考えられていたより、著しく高速で進みうることを示す重要な成果である。また一連の研究を通して、これらの陸貝相の保全のための方策を提案することが可能となった。

##### ② 化石陸貝から検出された種分化プロセス

小笠原のカタマイマイ属の化石種について年代測定と形態解析を行った結果、最終氷期以降の南島で、繰り返し形態の分化と絶滅が起きたことが明らかになった(図1)。これらは殻の色と対応しており、数百世代のうちに、暗色のタイプと明色の2タイプが分化し、すみやかに一方が絶滅した。安定炭素同位体比の測定を行ったところ、明色のタイプは暗色のタイプより高い $\delta^{13}C$ 値を示し、その値の分化は形態の分化と同調して起こっていた。現生集団では、 $\delta^{13}C$ 値の違いはすみ場所の違いと対応しており、広葉樹やタコノキ、ビロウなどのC3植物からなる深い湿った落葉のパッチにすむ種では低くなり、より開けて乾燥したC4植物の優占する草地にすむ種では高くなる傾向を示している。以上の結果から、化石記録に示された形態の分化は、住み場所の分化に伴う生態的な種分化のプロセスを反映していると考えられる。以上の知見は、小さな島であるにもかかわらず、種分化は生態学的なプロセスにより地理的隔離なしにきわめて速いスピードで起こりうることを示す重要な成果である。

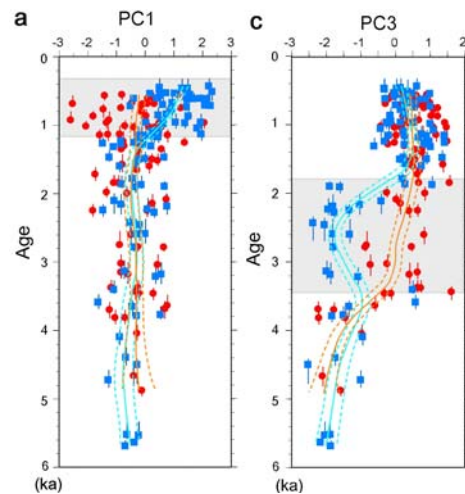


図1 6000年間の化石記録で検出された分化パターン

##### ③ 島で検出された海から陸への上陸プロセス

大東諸島のウスイロヘソカドガイの生息場所の分析と遺伝的解析の結果、本種は北大東、南大東の各島で遺伝的分化を遂げており、また海岸から内陸への独立な数度にわたる進出が起きていることが示された。この結果から、種間相互作用による制限要因が無ければ、陸上への生物の進出は急速に進むことが示された。また合わせて遺伝的分化や種分化が促進されることが示された

(2) 潮間帯における多様化

ホソウミナに対する寄生虫の感染率を調べたところ、水深や高度に応じて寄生率が増えることが示された。これは寄生虫がホストの生理的な性質を変化させ、ホストの資源利用や住み場所を操作することにより変化させた結果であると考えられた。この仮説を検証するため、野外で非感染個体が寄生虫に感染することで、どのように行動が変化するかを調べたところ、寄生虫に感染した個体は、より深い場所へと移動し、感染個体と非感染個体の間に帯状分布が形成されることがわかった。また、寄生虫に感染した個体は、成熟しても成長が止まらないため、極端に大型化することが判った。上記の結果は、ホストと寄生虫の関係が、潮間帯群集の構造に大きな影響を与えていること、また、生態的な多様化や種分化にも、無視できない影響を与えている可能性があることを示している。

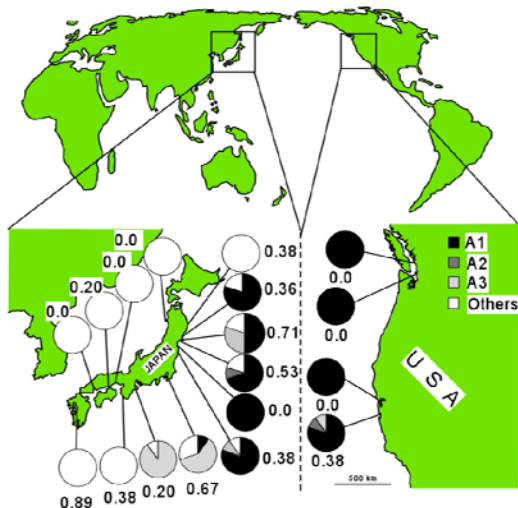


図2 北米と日本のホソウミナ集団の mtDNA の地理的変異

次に北米のホソウミナ集団について mtDNA の解析を行ったところ、これらの集団は宮城県の集団と遺伝的構成がほぼ一致しており、宮城県から由来したことがわかった(図2)。宮城県からは100年前にカキが北米に輸出されており、ほぼ同時期に北米で最初にホソウミナが発見されていることから、北米集団は100年前のカキ輸出に伴い、宮城

から移入したと結論付けることができた。

一方、北米のホソウミナにはごく少数の寄生虫の種類しか感染していなかった。またそれらの起源は遺伝的には宮城県のものとは一致せず、ホストとは独立に移入したと考えられる。また遺伝的構造から判断して、寄生虫はホストが侵入する以前に、北米に移住を試みていたが、定着できなかったと考えられる。この結果は、ひとつの種の侵入が、それを利用する新しい種の侵入をもたらすという住み込み連鎖の過程を示していると考えられ、これが生物のニッチ拡大と多様化の有力なメカニズムと考えられる。

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23件)

①Chiba, S., Okochi, I., Obayashi, T., Miura, D., Mori, H., Kimura, K., and Wada, S. (2009) Effect of habitat history and extinction selectivity on species richness pattern of an island snail fauna. *Journal of Biogeography*, in press, 2009 査読有

②Chiba, S. Morphological divergence as a result of common adaptation to a shared environment in lands snails in the genus *Hirasea*. *Journal of Molluscan Studies*, in press, 2009 査読有

③Mori, H., and Chiba, S. Sociality improves larval growth in the stag beetle *Figulus binodulus* (Coleoptera:Lucanidae). *European Journal of Entomology*, in press, 2009 査読有

④Chiba, S. and Davison, A. Associations between stable carbon isotope ratio and vegetation in modern and fossil land snails *Mandarina chichijimana* on Chichijima of the Ogasawara Islands. *Paleontological Research*, in press, 2009 査読有

⑤Kawakami, K., Wada, S. and Chiba, S. Possible dispersal of land snails by birds. *Ornithological Science* 7, 167-171, 2008 査読有

⑥Davison, A. and Chiba, S. Contrasting response to Pleistocene climate change by ground living and arboreal *Mandarina* snails from the oceanic Hahajima archipelago. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 363, 3391-3400, 2008 査読有

⑦Chiba, S and Davison, A. Anatomical and molecular studies reveal several cryptic species of the endemic genus *Mandarina* in the Ogasawara Islands. *Journal of*

Molluscan Studies 74, 373-382, 2008 査読有

⑧Sarashina, I., Kunitomo, Y., Iijima, M., Chiba, S. and Endo, K. Preservation of the shell matrix protein dermatopontin in 1500 year old land snail fossils from the Bonin islands. Organic Geochemistry 39, 1742-1746, 2008 査読有

⑨Miura O., Mori, H., Nakai, S. Satake, K., Sasaki, T. and Chiba, S. Molecular evidence of the evolutionary origin of a Bonin Islands endemic *Stenomelania boninensis*. Journal of Molluscan Studies 74, 199-202, 2008 査読有

⑩Chiba, S., Sasaki, T., Suzuki, H., and Horikoshi, K. The subfossil land snail fauna from the central Chichijima, Ogasawara Islands, with description of a new species. Pacific Sci. 62, 137-145, 2008 査読有

⑪Konuma, J. and Chiba, S. Trade-offs between force and fit: extreme morphologies associated with feeding behavior in carabid beetles. American Naturalist 170, 90-100, 2007 査読有

⑫Chiba, S. Species richness patterns along environmental gradients in island land molluscan fauna. Ecology 88, 1738-1746, 2007 査読有

⑬Chiba, S. Taxonomic revision of the fossil land snail species of the genus *Mandarina* in the Ogasawara Islands. Paleontological Research 11, 317-329, 2007 査読有

⑭Ohbayashi, T. Okochi, I., Sato, H., Ono, T. and Chiba, S. Rapid decline of the endemic snails in the Ogasawara Islands. Applied Entomology and Zoology 42, 479-485, 2007 査読有

⑮Chiba, S. Morphological and ecological shifts in a land snail caused by the impacts of an introduced predator. Ecological Research 22, 884-891, 2007 査読有

⑯Konuma J. and Chiba, S. Ecological character displacement caused by reproductive interference. Journal of Theoretical Biology 247, 354-364, 2007 査読有

⑰Chiba, S. and Davison A. Shell shape and habitat use in the NW Pacific land snail *Mandarina polita* from Hahajima, Ogasawara Islands: current adaptation or ghost of species past?. Biological Journal of the Linnean Society 91, 149-159, 2007 査読有

⑱Miura, O. and Chiba, S. Effects of double infection on the shell size and

distribution of snail hosts. Parasitology International 56, 19-22, 2007 査読有

⑲Miura, O., Nishi, S. and Chiba, S. Temperature-related diversity of shell colour in the intertidal gastropoda *Batillaria*. Journal of Molluscan Studies 73, 235-240, 2007 査読有

⑳Chiba, S., Davison A and Mori, H. The endemic land snail fauna on a remote peninsula in Ogasawara, northwestern Pacific. Pacific Sci. 61, 257-265, 2007 査読有

㉑Miura, O., Torchin, M., Kuris, A.M., Hechinger R.F., and Chiba, S. Introduced cryptic species of parasites exhibit different invasion pathways. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 103, 19818-19823, 2006 査読有

㉒Koene, J. and Chiba, S. The way of the samurai snail. American Naturalist 168, 553-555, 2006 査読有

㉓Davison, A. and Chiba, S. The recent history and population structure of five *Mandarina* snail species from sub-tropical Ogasawara (Bonin Islands, Japan).

Molecular Ecology 15, 2905-2910, 2006 査読有

[学会発表] (計2件)

①千葉聡 小笠原の陸産貝類の形態的多様性と遺伝的多様性 日本生態学会関東地区会シンポジウム 2009年1月10日 東京

②Chiba, S. The delayed impact of habitat destruction on island land snail fauna. Memorial symposium of the 24th International Prize for Biology, 11 December 2008 Sendai

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

千葉 聡 (CHIBA SATOSHI)

東北大学・大学院生命科学研究科・准教授  
研究者番号：10236812

### (2) 研究分担者

牧野 渡 (MAKINO WATARU)

東北大学・大学院生命科学研究科・助教  
研究者番号：90372309

山崎 和仁 (YAMAZAKI KAZUHITO)

神戸大学・理学部・助教

研究者番号：20335417

豊福 高志 (TOYOFUKU TAKASHI)

海洋研究開発機構・地球内部変動研究センター・研究員

研究者番号：30371719

### (3) 連携研究者