

令和 5 年 5 月 1 日現在

機関番号：14301

研究種目：若手研究

研究期間：2020～2022

課題番号：20K15860

研究課題名（和文）矮雄の起源とその進化条件の解明：浅海性二枚貝類をモデルとして

研究課題名（英文）Origins and evolution of dwarf males in marine bivalves

研究代表者

後藤 龍太郎（Goto, Ryutaro）

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） 3,300,000円

研究成果の概要（和文）：異性（雌や雌雄同体）に付着して暮らす体サイズの非常に小さな雄、すなわち矮雄は、海洋生物の様々な分類群で見られるが、その進化条件の理解は遅れている。本研究では、海産の小型二枚貝類であるウロコガイ科を主な対象として、繁殖集団サイズの縮小と矮雄進化の関連性について検証した。野外調査や標本調査により繁殖集団サイズのデータを得るとともに、網羅的な分子系統樹を構築した。その結果、本科では矮雄が少なくとも7回以上独立に進化していることが示唆され、矮雄を持つ系統は繁殖集団サイズが小さい傾向が見られた。本研究の知見は、矮雄を持つ他の海洋生物の系との比較を通じて、矮雄進化の総理解に大きく貢献するものである。

研究成果の学術的意義や社会的意義

海洋では異性（雌や雌雄同体）に付着して暮らす小さな雄（矮雄）が様々な分類群で見られる。しかし、その進化条件の理解は依然として遅れてきた。本研究では、海産の小型二枚貝類であるウロコガイ科を主な対象として研究を行い、本科で7回以上独立に矮雄が起源し、繁殖集団サイズの縮小が矮雄進化を促すことを示唆した。性的二形性の進化は、進化生態学の大きな課題だが、本研究の知見はその理解に大きく寄与するものである。

研究成果の概要（英文）：Dwarf males, which are very small males that live attached to females (or hermaphrodites), are found in various taxonomic groups in the marine realm, but the conditions favoring the evolution of dwarf males remain poorly understood. In this study, I investigated the relationship between mating group size and the evolution of dwarf males, focusing on Galeommatidae, a family of tiny, diverse marine bivalves. Field and specimen surveys were conducted to obtain data on mating group size, and a comprehensive molecular phylogenetic tree was constructed. The results suggest that dwarf males have evolved independently at least seven times in this family, and lineages with dwarf males tend to have smaller mating group sizes. The findings of this study significantly contribute to a comprehensive understanding of the evolution of dwarf males, compared with other model systems.

研究分野：進化生態学

キーワード：性的二形 矮雄 進化 共生 繁殖集団サイズ 分子系統解析 二枚貝

## 1. 研究開始当初の背景

極端な性的サイズ二型の例としてよく知られているのが、異性(同種の雌や雌雄同体)に付着して暮らす体サイズの非常に小さな雄、すなわち「矮雄」である(Turner & Yakovlev 1983 *Science*)。矮雄は、甲殻類、魚類、軟体動物、環形動物など、様々な分類群で進化しており、固着性や寄生性の海洋生物、チョウチンアンコウのような深海生物などでよく見られる(Vollrath et al. 1994 *TREE*)。生息密度が低く、配偶相手を見つけるのが困難な状況や餌の乏しい状況で適応的な戦略だと考えられているが(Ghiselin 1974)、依然として矮雄が進化する究極要因の解明には至っていない。Charnov (1987) は、数理モデルを用いて「雌雄同体の生物では繁殖集団サイズ(繁殖集団の個体群密度)が縮小した場合、個体間の精子競争が緩和されて矮雄が進化する」ことを理論的に示した。しかし、繁殖集団サイズの縮小が矮雄進化を導くことを実証した研究は、フジツボ類を対象にしたものにほぼ限られる(Yusa et al. 2012 *Proc Roy Soc B*; Lin et al. 2015 *MPE*)。さらに、これらの研究では、深海への進出に伴い矮雄の進化が起こっているため、繁殖集団の縮小と深海の貧栄養のどちらが矮雄進化を促したか区別が難しい(遊佐 2017)。それゆえ、繁殖集団サイズと矮雄進化の関連性を理解するためには、他の分類群、特に浅海域の同一水深帯で矮雄が進化した系で検証する必要がある。

## 2. 研究の目的

ウロコガイ科 Galeommatidae sensu Ponder, 1998 は、浅海で多様化を遂げた二枚貝類で、約 620 種の記載種と非常に多くの未記載種を含む。潮間帯の転石の裏に付着して暮らすものから、他の生物の体表や巣穴に共生するものまで様々な生活様式を持つ種が報告されている。本科の種は基本的に雌雄同体であるが、雌雄同体あるいは雌の大型個体に付着する矮雄が様々な系統で見られる。大型個体の殻長が約 1~2 cm なのに対し、矮雄の殻長は 0.5 mm 程度しかないことが多く、雌に比べて極端に小さい矮雄の例の一つである。その一方、本科は矮雄を持たない系統、すなわち雌雄同体のみからなる系統なども数多く含む。また、海洋生物の多くは放卵放精で体外受精を行うため繁殖集団の定量が難しいが、ウロコガイ科の種は精包の直接輸送による体内受精によって近隣の個体間でのみ交配を行うことが多いため(Mikkelsen & Bieler 1992)、付着基盤や宿主ごとに独立した繁殖集団として扱える。このように、ウロコガイ科は繁殖集団サイズと矮雄進化の関係を解明する上で理想的な系だと言える。そこで、本研究では、ウロコガイ科二枚貝類を対象として、(1) 繁殖集団サイズの推定、(2) 各種における矮雄の有無の検証、(3) 網羅的分子系統樹の構築、などを実施することで、繁殖集団サイズの縮小と矮雄進化の関連性について詳しく検証することを目的とした。また、矮雄を持つことが知られる他の海産無脊椎動物の系(寄生性腹足類、環形動物のユムシ類等)との比較を通して、海洋における矮雄の進化条件についての統合的理解を目指した。

## 3. 研究の方法

### a. 矮雄を持つ種と持たない種の探索

ウロコガイ科の中で矮雄を持つ種と持たない種がそれぞれどれだけいるのかについて、野外調査で得られた標本や博物館から借り出した標本の観察・解剖によって網羅的に明らかにする。標本観察の際に大型個体(雌雄同体や雌)に付着する小型個体が見られた場合、これらの精巣の発達の有無を解剖及び組織切片によって確認し、矮雄かどうかを検証する。申請者のこれまでの研究により、小型個体は矮雄である場合(Goto et al. 2007 *Mar. Biol.*)と成長前の幼若個体の場合(Goto et al. 2011 *Zool. Sci.*)があるため、両者を区別する。

### b. ウロコガイ科各種の繁殖集団サイズの解明

ウロコガイ科各種の繁殖集団サイズを野外調査によって明らかにする。集団サイズは、先行研究(Yusa et al. 2012)の定義と同様、互いに繁殖可能な距離にいる矮雄以外の大型個体の数とする。ウロコガイ科の多くの種は、移動能力が低く、付着基盤間や宿主間での移動はほとんどないと考えられている。また、近隣の個体間でのみ交配を行う(e.g. Mikkelsen & Bieler 1992)。そこで、自由生活性種では、付着基盤あたりの個体数、共生性種では、宿主あたりの個体数を繁殖集団サイズとして用いる。野外調査によって、これらの生態データを得るのに加え、先行研究などからも生態データを収集する。

### c. 矮雄の進化パターンの解明と繁殖集団サイズとの関連性の検証

ウロコガイ科の詳細な分子系統樹を構築し、矮雄の有無の情報を系統樹上の各種にマッピングする。これを元に祖先形質復元解析を実施し、科の中で矮雄を持つ系統が何回起源したかを明らかにする。解析には、Mesquite(Maddison & Maddison 2018)を用いる。さらに、矮雄を持つ系統と持たない系統の繁殖集団サイズについて、系統関係を考慮した比較解析を行い、「繁殖集団が小さい場合に矮雄が進化したか」を検証する。分子系統樹の構築には、申請者らの

先行研究 (Goto et al. 2012; Li et al. 2016) で使われている DNA データに、本研究で新たに得られたデータを加える。

#### 4. 研究成果

##### a. 野外調査、生態調査

2020 年度、2021 年度は、コロナ禍の影響で遠征が難しく、十分な野外調査が行えなかったが、2022 年度は比較的様々な地点で調査を行うことができた。本州の紀伊半島沿岸、南西諸島の奄美大島、沖縄本島、石垣島などの干潟環境の潮間帯において、ウロコガイ科二枚貝類の採集や繁殖集団サイズのデータの収集を行った。調査を通じて、矮雄様の微小個体に付着されている大型個体を複数の種について採集することができた。また、広範なウロコガイ科について、生態データを得ることができた。特に、ウロコガイ科の希少種であるミドリコムシヤドリガイ *Sagamiscintilla thalassemicola*、環形動物ミドリコムシ科のボネリムシの巣穴内に共生するイソカゼガイ属の未記載種 (*Basterotia* sp.)、ホシムシ類の巣穴に片利共生するコハゼガイ属の種 (*Monterosatus* spp.) やホシムシアケボノガイ *Barrimysia siphonosomae* などについて、詳しく調査を行うことができた。これらの研究成果の一部については、日本ベントス学会の年次大会等で発表を行った。また、南西諸島での野外調査によって、ウロコガイ科の共生性種の 1 種について、着底から成熟に至るまでで、宿主利用様式や個体群密度が大きく変化するという発見があり、繁殖集団サイズを検討する上で重要な知見となった。ウロコガイ科二枚貝類の大型個体に付着する小型個体について、得られた標本の一部について解剖や組織切片の作成を行い、矮雄かどうかを検証した。サメハダトラフシャコの巣穴内に共生するウロコガイ科ヨーヨーシジミ属の複数種の生態に関する共同研究の成果について、国際学会 World Congress of Malacology 2022 において発表が行われた。

##### b. 博物館標本調査

パリ自然史博物館やフロリダ自然史博物館から借り出している標本を対象に、矮雄様の小型個体が付着しているウロコガイ科の大型個体の探索調査を行った。これによって、既知の種に加え、新たに矮雄を持つ可能性がある種を見つけることができた。

##### c. 先行研究調査、総説執筆

先行研究を広くレビューし、ウロコガイ類の生態情報 (矮雄の有無、繁殖集団サイズ) について文献調査を行った。特に、国内における共生性のウロコガイ類の多様性や分類、生態について先行研究を詳しく調査し、総説を執筆した (後藤, 2022)。これによって、これまで見落とされていた生態情報や分類の混乱などについて整理することができ、本研究を進める上での情報基盤の形成に大きく役立った。

##### c. 分子系統解析

野外調査による採集に加え、共同研究者によるサポートによって、多くのウロコガイ類の標本を分子系統解析用に新たに入手することができた。得られた標本について、DNA 抽出、PCR、シーケンシングを行い、得られた分子情報を系統解析のデータセットに加えることで、これまでより網羅的かつ解像度の高い系統樹を得ることができた。系統樹に生態情報をマッピングした結果、ウロコガイ科では、少なくとも 7 回以上独立に矮雄が進化したことが示唆された。また、矮雄を持つ系統では、繁殖集団サイズが小さい傾向が見られた。これらの研究成果について、日本ベントス学会の 2022 年度大会などにおいて発表を行った。今後さらにデータを拡充して、論文の投稿を目指す。また、ミトコンドリア遺伝子の COIII 領域や核遺伝子の ITS2 領域などについても安定して PCR 増幅ができるようになり、今後広くウロコガイ科の系統解析に利用できるようになった。

##### d. 寄生・共生巻貝の進化に関する成果

ウロコガイ科の共生性貝類と比較的よく似た生態を示しつつも、軟体動物門の中で系統的に大きく離れている腹足綱クビキレガイ上科の寄生貝類・共生貝類について、その生息場所転換と矮雄様の小型雄の進化との関連性について明らかにした (Goto et al., 2022)。クビキレガイ上科のイシカワシタダミ類 (*Caledoniella* spp.) は、フトユビシャコ類の腹面に寄生する巻貝類である。この巻貝は、宿主上で大きな雌と小さな雄ががつがい形成し、繁殖を行う。これまで不明だったイシカワシタダミ類の系統位置を分子系統解析によって推定した結果、繁殖集団サイズが比較的大きい片利共生性の祖先的なグループから繁殖集団サイズの小さい体表寄生者へ進化したことに伴い、矮雄様の小型雄が進化したことが示唆された。ウロコガイ科の共生性貝類における矮雄の進化との比較を通して、軟体動物における性的二形性の起源と進化についての総合的理解が進んだ。また、イシカワシタダミ類と同じクビキレガイ上科に属するカズウズマキ *Circulus cinguliferus* について、テッポウエビ類の巣穴に片利共生する習性を持つことを明らかにした (Goto & Sato, 2021)。併せて雌雄の判別も行った結果、雄が雌に比べてやや小

さい傾向が見られた。今後、このような種も加えて、分子系統解析を行うことで、クビキレガイ上科内における性的サイズ二型の進化パターンについて、より詳細な理解が得られると考えている。

e. 環形動物ユムシ類における矮雄進化に関する知見

環形動物のユムシ類（ミドリユムシ科）のボネリムシ亜科の仲間は、雌の体表ないし内部に棲む矮雄が知られており、極端な性的二形の例としてよく知られている。近年の私たちの分子系統解析の結果（Goto et al. 2020）、国内に生息し世界最大のユムシ類として知られるサナダユムシ *Ikeda taenioides* の仲間は、矮雄を持つユムシ類の系統の比較的基部で分岐したことが示唆されている。それゆえ、本種の繁殖様式の解明は、ユムシ類における矮雄の進化的起源を考える上で重要だが、砂泥に非常に深く潜る生態ゆえに、本体（体幹部）が得られず、その理解が遅れていた。本研究では、88年ぶりにサナダユムシの本体を採集に成功した。解剖の結果、得られた個体は全て雌で、その内部や体表からは矮雄は見つからなかった。先行研究でも同様の指摘があるため、本種は矮雄を持たず単為生殖によって繁殖を行っている可能性がある。矮雄を持つ系統の祖先的なグループが単為生殖を行っているとするれば、矮雄の起源や進化条件を考える上で興味深い知見となると考えられる。

f. その他

ウロコガイ科二枚貝類の進化研究などの取り組みについて評価され、日本動物学会奨励賞（2021年度）、日本進化学会の研究奨励賞（2022年度）を受賞した。

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計8件（うち査読付論文 6件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Goto Ryutaro, Takano Tsuyoshi, Eernisse Douglas J., Kato Makoto, Kano Yasunori	4. 巻 163
2. 論文標題 Snails riding mantis shrimps: Ectoparasites evolved from ancestors living as commensals on the host's burrow wall	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Molecular Phylogenetics and Evolution	6. 最初と最後の頁 107122 ~ 107122
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.ympev.2021.107122	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 Goto Ryutaro, Henmi Yumi, Shiozaki Yuto, Itani Gyo	4. 巻 16
2. 論文標題 Giant spoon worms pumped out of their deep burrows: First collection of the main bodies of Ikeda taenioides (Annelida: Thalassematidae: Bonelliinae) in 88 years	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plankton and Benthos Research	6. 最初と最後の頁 155 ~ 164
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3800/pbr.16.155	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -
1. 著者名 Goto Ryutaro, Sato Taigi	4. 巻 16
2. 論文標題 Use of crustacean burrows as habitat by the marine snail <i>Circulus cinguliferus</i> (Gastropoda: Truncatelloidea: Vitrinellidae)	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plankton and Benthos Research	6. 最初と最後の頁 69 ~ 72
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3800/pbr.16.69	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -
1. 著者名 Takano Tsuyoshi, Goto Ryutaro	4. 巻 51
2. 論文標題 Molecular and morphological systematics of the crinoid-parasitic snail genus Goodingia (Mollusca: Caenogastropoda: Eulimidae) with new insights into intrafamilial phylogenetic relationships	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Marine Biodiversity	6. 最初と最後の頁 5
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s12526-020-01141-0	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 後藤龍太郎	4. 巻 52
2. 論文標題 ウロコガイ上科共生二枚貝類の多様性, 分類, 進化	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 ちりばたん	6. 最初と最後の頁 115 ~ 157
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 後藤龍太郎	4. 巻 24
2. 論文標題 海底の無脊椎動物の進化を紐解く	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 日本進化学会ニュース	6. 最初と最後の頁 16 ~ 19
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 阿部 博和, 小林 元樹, 小田中 健流, 太田 尚志, 後藤 龍太郎, 美濃川 拓哉, 鷲尾 正彦, 阿部 広和, 福森 啓晶	4. 巻 34
2. 論文標題 スジホシムシモドキ共生性二枚貝スジホシムシモドキヤドリガイの宮城県と青森県における記録	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 石巻専修大学研究紀要	6. 最初と最後の頁 109 ~ 114
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Kise Hiroki, Eduarda Alves Santos Maria, Julie Lois Fourreau Chloe, Iguchi Akira, Goto Ryutaro, Davis Reimer James	4. 巻 182
2. 論文標題 Evolutionary patterns of host switching, lifestyle mode, and the diversification history in symbiotic zoantharians	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Molecular Phylogenetics and Evolution	6. 最初と最後の頁 107732 ~ 107732
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.ympev.2023.107732	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計11件（うち招待講演 6件 / うち国際学会 1件）

1. 発表者名 後藤龍太郎、高野剛史、Douglas J. Eernisse、加藤真、狩野泰則
2. 発表標題 寄生巻貝イシカワシタダミの起源
3. 学会等名 2021年日本ベントス学会・日本プランクトン学会合同大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 後藤龍太郎
2. 発表標題 海産無脊椎動物における寄生と共生：多様性、起源、進化を語る
3. 学会等名 第2回ERATO共生進化機構先端セミナー（招待講演）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 後藤龍太郎
2. 発表標題 日本動物学会奨励賞受賞講演：海産無脊椎動物（特に軟体動物と環形動物）を対象とした進化生物学・系統分類学
3. 学会等名 日本動物学会第92回オンライン米子大会（招待講演）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 後藤龍太郎
2. 発表標題 干潟の地下で共に暮らす：共生貝類の多様性・生態・進化
3. 学会等名 特別展普及講演会・日本貝類学会令和3年度大会公開講演会（招待講演）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 後藤龍太郎
2. 発表標題 奄美大島の内湾環境における生物多様性：干潟の底生生物と共生関係に着目して
3. 学会等名 島嶼研シンポジウム「奄美大島の内湾 - 濁りに隠れた多様な生き物たちの楽園 - 」(招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 後藤龍太郎, 平林勲, 下村通誉
2. 発表標題 死サンゴ礁内部の共生関係：ポネリムシの巣穴に特異的に共生する生物群集について
3. 学会等名 日本プランクトン・ベントス学会合同大会2020年度大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 高野剛史, 後藤龍太郎
2. 発表標題 ウミシダに寄生するGoodingia属腹足類(ハナゴウナ科)の分類・分布・系統地理
3. 学会等名 令和二年度日本貝類学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 後藤龍太郎
2. 発表標題 海産底生生物の多様性と進化を探る
3. 学会等名 2022年度第2回環境食品応用化学科セミナー(第6回光生命進化セミナー講演会)(招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 後藤龍太郎, Diarmaid O'Foighil
2. 発表標題 ウロコガイ上科二枚貝類における矮雄の多様性と進化
3. 学会等名 2022年日本プランクトン学会・日本ベントス学会合同大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Teal Harrison, Ryutaro Goto, Jingchun Li, Diarmaid O'Foighil
2. 発表標題 Within-host ecological shift does not mean within-burrow coexistence for two bivalves commensal with mantis shrimp
3. 学会等名 World Congress of Malacology 2022 (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Ryutaro Goto
2. 発表標題 Exploring Evolutionary Trees of Marine Invertebrates
3. 学会等名 Virtual Guest Lecture (Department of Biology, Faculty of Mathematics and Natural Sciences, Universitas Negeri (招待講演))
4. 発表年 2022年

〔図書〕 計2件

1. 著者名 日本ベントス学会	4. 発行年 2020年
2. 出版社 海文堂出版	5. 総ページ数 256
3. 書名 海岸動物の生態学入門	

1. 著者名 京都大学フィールド科学教育研究センター瀬戸臨海実験所創立100周年記念出版編集委員会	4. 発行年 2022年
2. 出版社 京都大学学術出版会	5. 総ページ数 706
3. 書名 海産無脊椎動物多様性学	

〔産業財産権〕

〔その他〕

京都大学教育研究活動データベース <a href="https://kdb.iimc.kyoto-u.ac.jp/profile/ja.77787129014d4d3d.html">https://kdb.iimc.kyoto-u.ac.jp/profile/ja.77787129014d4d3d.html</a> 京都大学教育研究活動データベース <a href="https://kyouindb.iimc.kyoto-u.ac.jp/j/kT9yW">https://kyouindb.iimc.kyoto-u.ac.jp/j/kT9yW</a>
--

6. 研究組織		
氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関		
米国	カリフォルニア州立大学フラトン校	ミシガン大学	