

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 16 日現在

機関番号：13601

研究種目：挑戦的萌芽研究

研究期間：2014～2015

課題番号：26650161

研究課題名(和文) 発生システムの生態進化 なぜ内臓逆位は交尾する巻貝でのみ進化したのか

研究課題名(英文) Evolutionary ecology of developmental system: Why has situs inversus evolved only in internally fertilizing snails?

研究代表者

浅見 崇比呂 (ASAMI, Takahiro)

信州大学・学術研究院理学系・教授

研究者番号：10222598

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,200,000円

研究成果の概要(和文)：自然集団の遺伝的背景のもとでは、左右逆に発生するだけで、動物の胚は奇形死亡率が増大する。この純化淘汰が内臓逆位の進化を抑制している。対して巻貝では、内臓逆位の逆巻系統がくり返し進化した。だがそれは、放精放卵せず交尾して繁殖する巻貝にかぎられる。しかし、野生集団で検出された左右反転因子が螺旋卵割の左右極性にもたらす母性効果を解析した結果、螺旋卵割の左右極性は右型か左型のどちらか一方に決定されるのではなく、両者の間の中間的な極性が連続的に実現されていることが判明した。

研究成果の概要(英文)：In bilaterian metazoa, mutation for left-right reversal is associated with an increased probability of early developmental defect and reduces survival. This purifying selection constrains the evolution of situs inversus. In contrast, left-right reversal of primary asymmetry has repeatedly evolved in gastropods that copulate for reproduction (i.e. internally fertilize). The present study disclosed that mutations in wild populations of terrestrial gastropods generate continuous variation in the degree of left-right polarity in spiral cleavage by their maternal effect.

研究分野：進化生物学

キーワード：左右性

1. 研究開始当初の背景

交尾する巻貝では、逆巻は交尾上不利なため淘汰されやすい。にもかかわらず、逆巻種がくり返し進化した。一方、交尾せず体外受精する巻貝や、交尾器が正中線にある動物では、内臓逆位は配偶上不利ではないのに、集団に固定しない。本研究は、このパラドクスを解決する開拓研究として位置づけられる。

19世紀末に種間比較により、有肺類の初期胚は螺旋卵割が右巻種と左巻種では左右逆に進行する。この観察に加え、右巻種のソトモノアラガイで見つかった左巻突然変異を用いでの交雑実験により、右巻野生型遺伝子と左巻突然変異遺伝子との遺伝様式が20世紀初頭に報告されて以来、有肺類の巻き方向すなわち螺旋卵割の極性は、突然変異で左右反転するものと信じられ、発生学や遺伝学の教科書で記述されてきた。巻貝には右巻種と左巻種があり、右巻か左巻の表現型に分けられるため、巻き方向の進化を記述する上では、野生集団に右巻遺伝子が左巻遺伝子のどちらかが新たに固定するプロセスとして理解するのは妥当である。しかし、ソトモノアラガイおよびタケノコモノアラガイで左巻遺伝子による左巻系統の固定と交雑実験が行われた以外には、野生型遺伝子に対する逆巻遺伝子の存在は立証されていない。

逆に、右巻種のオナジマイマイや左巻種のナミコギセルでは、野生集団で検出された逆巻変異体の原因遺伝子が逆巻遺伝子ではなく、螺旋卵割の極性を決定することができなくなるラセミ(欠損)遺伝子であることが近年判明した。

2. 研究の目的

突然変異で出現した逆巻の胚は、鏡像対称には発生せず奇形死亡率が高い。右巻への捕食圧と、遺伝浮動は、この左巻への淘汰圧と拮抗する。交尾する巻貝では、頻度しだいで左巻が交尾上有利になる。以上の条件下では、胚奇形率に有意な量の相加遺伝分散があるかぎり、胚奇形率の低い左巻が選択される。本研究では、胚の螺旋度の量的変異に着目し、野生集団にみつける左右反転変異体の初期発生にみる極性変異の統計解析をおこなう。

これまで、右巻種の野生集団と左巻種の野生集団の比較、およびモノアラガイの右巻と左巻の比較から、螺旋卵割の表現型・極性は右型か左型のどちらか一方であると信じられてきた。すなわち、左右極性としては2種類であるものの、この極性に量的変異があるか否かの検証はこれまで実験的に検証されたことがない。本研究の狙いは、殻と軟体部の巻き方向や内臓の配置という2次左右性を

決定する螺旋卵割の極性の量的変異を統計解析することにある。

これにより、右巻種や左巻種に出現する逆巻遺伝子またはラセミ遺伝子がもたらす左右逆(内臓逆位)の表現型が、純化淘汰の対象となりうる量的変異を示すのか否かの実証的基盤を得ることができると予測される。

3. 研究の方法

有肺類は、右巻と左巻の交尾が可能な同時雌雄同体である。個体の巻型は、母親の核遺伝子型が決定する。左巻遺伝子のホモ接合体 dd が産む卵はすべて左巻に発生し、右巻遺伝子ホモ接合体 DD が産む卵はすべて右巻に発生する。ゆえに、DD×ddの交配により、両親の遺伝的背景(核ゲノム)を共有し、巻型の遺伝子型も同一の Dd でありながら、母性因子ゆえに左右逆に発生する個体が得られる。胚(第三卵割終了直後)を透過式光学顕微鏡で撮影し、螺旋度を計測する。

4. 研究成果

自然集団の遺伝的背景のもとでは、左右逆に発生するだけで、動物の胚は奇形死亡率が増大する。この純化淘汰が内臓逆位の進化を抑制している。対して巻貝では、内臓逆位の逆巻系統がくり返し進化した。だがそれは、放精放卵せず交尾して繁殖する巻貝にかぎられる。しかし、野生集団で検出された左右反転因子が螺旋卵割の左右極性にもたらす母性効果を解析した結果、螺旋卵割の左右極性は右型か左型のどちらか一方に決定されるのではなく、両者の間の中間的な極性が連続的に実現されていることが判明した。

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17件)

1. A snail-eating snake recognizes prey-handedness.

Scientific Reports,6:23832, 2016.

Danaisawadi, P., Asami, T., Ota, H.,

Sutcharit, C. and Panha, S.

査読有

2. Predatory behavior of the snail-eating snake

*Pareas carinatus* (Boie, 1828) (Squamata:

Pareidae): an ethogram study.

Tropical Natural History,16:21-31, 2016.

Danaisawadi, P., Asami, T., Ota, H.,

Sutcharit, C. and Panha, S.

査読有

3. Three new species and a new genus of Hypselostomatidae from Cong Troi Cave, Northern Vietnam (Gastropoda: Pulmonata). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 2016  
Páll-Gergely, B., Jochum, A. and [Asami, T.](#)  
査読有
4. A new species of *Gudeodiscus* Páll-Gergely, 2013 from China, with extraordinary conchological and anatomical features (Gastropoda, Pulmonata, Plectopylidae). *Zookeys*, 564:1-19, 2016  
Páll-Gergely, B. and [Asami, T.](#)  
査読有
5. Review of the genus *Endothyrella* Zilch, 1960 with description of five new species (Gastropoda, Pulmonata, Plectopylidae) *ZooKeys*, 529:1-70, 2015  
Páll-Gergely, B., Budha, P.B., Naggs, F., Backeljau, T. and [Asami, T.](#)  
査読有
6. The contribution of seed dispersers to tree species diversity in tropical rain forests dispersers to tree species diversity in tropical rainforests  
*Royal Society Open Science*, 2:150330, 2015  
Kakishima, S., Morita, S., Yoshida, K., Ishida, A., Hayashi, S., [Asami, T.](#), Ito, H., Miller III, D. G., Uehara, T., Mori, S., Hasegawa, E., Matsuura, K., Kasuya, E., Yoshimura, J.  
査読有
7. Seven new hypselostomatid species from China, including some of the world's smallest land snails (Gastropoda, Pulmonata, Orthurethra) *ZooKeys*, 523:31-62, 2015  
Páll-Gergely, B., Hunyadi, A., Jochum, A., and [Asami, T.](#)  
査読有
8. Synchronous and non-synchronous semelparity in sibling species of pulmonates *Zoological Science*, 32:372-377, 2015  
Nyumura, N. and [Asami, T.](#)  
査読有
9. Subtle asymmetries in the snail-eating snake *Pareas carinatus* (Reptilia: Pareatidae) *Journal of Ethology*, 33:243-246, 2015  
Danaisawadi, P., [Asami, T.](#), Ota, H., Sutcharit, C. and Panha, S.  
査読有
10. A new Chinese species of *Eostrobilops* Pilsbry, 1927 with a checklist of *Eostrobilops* and *Enteroplax* Gude, 1897 species (Gastropoda, Pulmonata, Strobilopsidae) *ZooKeys*, 508:85-95, 2015  
Páll-Gergely, B., Hunyadi, A. and [Asami, T.](#)  
査読有
11. Systematics of the family Plectopylidae in Vietnam with additional information on Chinese taxa (Gastropoda, Pulmonata, Stylommatophora). *Zookeys*, 473:1-118, 2015  
Páll-Gergely, B., Hunyadi, A., Ablett, J., Luong Van, H., Naggs, F. and [Asami, T.](#)  
査読有
12. Revision of the genera *Pseudopomatias* and its relatives (Gastropoda: Cyclophoroidea: Pupinidae) *Zootaxa*, 3937:1-49, 2015  
Páll-Gergely, B., Fehér, Z., Hunyadi, A. and [Asami, T.](#)  
査読有
13. A new Turkish species (Gastropoda: Pulmonata: Pristilomatidae) and association of distribution with habitat in the genus *Vitrea* *Venus*, 73:41-50, 2015  
Páll-Gergely, B. and [Asami, T.](#)  
査読有
14. Description of two new Ecuadorian *Zilchistropia* Weyrauch 1960, with the clarification of the systematic position of the genus based on anatomical data (Gastropoda: Stylommatophora: Scolodontidae). *ZooKeys*, 453:1-17, 2014  
Páll-Gergely, B. and [Asami, T.](#)  
査読有
15. Additional information on the distribution, anatomy, and systematics of living and fossil Chinese Plectopylidae (Gastropoda: Pulmonata) *Genus*, 25:527-564, 2014  
Páll-Gergely, B. and [Asami, T.](#)  
査読有
16. Evolutionary optimality in sex differences of longevity and athletic performances *Scientific Reports*, 4:5425, 2014  
Asanuma, H., Kakishima, S., Ito, H., Kobayashi, K., Hasegawa, E., [Asami, T.](#), Matsuura, K., Roff, D. A. and Yoshimura, J.  
査読有
17. Temperature is not responsible for left-right reversal in pelagic unicellular zooplanktons *Journal of Zoology*, 293:16-24, 2014

Ujiié, Y. and Asami, T.  
査読有

6 . 研究組織

(1)研究代表者

浅見 崇比呂 (ASAMI Takahiro)  
信州大学・学術研究院理学系・教授

研究者番号 : 10222598

(2)研究分担者

( )

研究者番号 :

(3)連携研究者

( )

研究者番号 :