

氏 名	ほそ まさ き 細 将 貴
学位(専攻分野)	博 士 (理 学)
学 位 記 番 号	理 博 第 3299 号
学位授与の日付	平 成 20 年 3 月 24 日
学位授与の要件	学 位 規 則 第 4 条 第 1 項 該 当
研 究 科 ・ 専 攻	理 学 研 究 科 生 物 科 学 専 攻
学 位 論 文 題 目	Handedness coevolution: predator-prey interaction drives speciation in snails (左右非対称性の共進化：捕食者－被食者間相互作用による巻貝の種分化)
論文調査委員	(主 査) 教 授 堀 道 雄 教 授 今 福 道 夫 准教授 曾 田 貞 滋

論 文 内 容 の 要 旨

カタツムリには一形質・一遺伝子の変異で完成する、巻きの逆転という極めて単純な種分化の様式がある。申請者は、右巻きのカタツムリ捕食に特化した捕食者の存在下では、共進化の結果として左巻きのカタツムリの種分化が起きるという仮説を立て、一連の検証をおこなった。

第1章では、仮説の全容を記し、進化生態学における本研究の意義を明示した。

第2章では、巻きの逆転による種分化を促進しうる自然選択の因子として、ナミヘビ科セダカヘビ亜科のカタツムリ専食性ヘビ類が有望な候補になることを示した。まず、セダカヘビ類のほとんどの種で、右下顎の歯の本数が左のものと比べて著しく多いという非対称性が見つかった。この歯列の非対称性は卵から孵化する前に完成していたことから遺伝的に決定されていると考えられた。そして室内実験から、歯列の非対称性が右巻きのカタツムリ捕食の効率を向上させるための適応であることが示された。さらに、左巻きのカタツムリはヘビの捕食を回避できることが判明した。以上の結果は、セダカヘビ類の捕食圧の下では左巻きのカタツムリが適応的に種分化しうることを示す。

第3章と4章では、具体的な対象としてナンバンマイマイ科ニッポンマイマイ属に注目し、セダカヘビ類との間に強い相互作用があることを示した。まず、カタツムリ食ヘビ類の食性を解明する上で汎用性の高い非侵襲的手法を開発し、ニッポンマイマイ属のイッシキマイマイが捕食圧を受けていることを示した。次に、この種が特殊な対ヘビ被食防御機構を進化させていることを示した。防御機構には2つあり、ひとつは殻形態の変形、もうひとつは自切であった。これらはヘビの分布しない島の亜種には確認されなかった。野外調査の結果からは、イッシキマイマイでは自切から再生した尾部をもつ個体の頻度が際立って高いことが判明した。以上の結果は、イッシキマイマイにはヘビに対する防御行動が進化しており、それらが野外で機能していることを意味する。

第5章では、生物地理学的解析と分子系統解析によって仮説の検証を試みた。解析の結果、セダカヘビ類の分布域には高頻度で左巻きの種を含むカタツムリの属が分布していることが判明した。その傾向は、左巻きであることの有利さが発揮されやすい、大型になる分類群でより顕著であった。とくにニッポンマイマイ属では、セダカヘビ類の分布域において高頻度に左巻きの種が右巻きの系統から分化してきたことが示された。以上の結果はすべて、当初の仮説を支持する。

総合討論では、本研究から新たに派生する命題とその発展性について議論した。

論 文 審 査 の 結 果 の 要 旨

種分化機構の解明は、進化生物学における最も重要な命題のひとつである。種分化とは生殖隔離機構の進化に他ならないが、種分化に実際に寄与した生殖隔離機構を特定することは容易ではない。なぜなら、種分化を完了した2種間に現在見られる生殖隔離機構は、初期の隔離機構と同一であるとは限らないからである。この難問に対するアプローチは、いくつか考案されている。そのひとつは、わずかな数の隔離機構で種分化が達成されるケースについて研究を進めることである。しか

し、そのような例はほとんどない。唯一、その可能性があると言われているのが、カタツムリにおける巻きの逆転による種分化である。

カタツムリの巻き方向には右巻きと左巻きがあり、ほとんどの種は右巻きである。まれに出現する巻きの逆転は、一遺伝子の突然変異に起因することが知られている。右巻きと左巻きの間では交尾が成立しないため、集団中に両方の型が安定して共存することはほとんどない。またそれゆえに、ひとつの集団が逆巻きに固定されてしまうと、その集団はほかの同種集団との間に強力な生殖隔離を生じる。そのため、巻きの逆転は一形質・一遺伝子の変異で完成する種分化といえる。ところが、逆巻き同士で交尾が困難であるということは、逆巻きが集団中に固定する過程において巻き方向に正の頻度依存選択が働くことを意味する。つまり、固定の過程の初期において、逆巻き個体は交尾相手に恵まれず、適応度を低下させることが予想される。そのため、巻きの逆転による種分化を達成するためには、正の頻度依存選択に対抗する進化的な力が必要不可欠である。これまで、この点については遺伝的浮動に焦点を絞った理論的研究以外に大きな進展はなかった。そこで本研究では、右巻きのカタツムリ捕食に特化した捕食者の存在下では左巻きのカタツムリの種分化が起きるという新規の仮説を立て、一連の検証をおこなっている。

まず、巻きの逆転による種分化を促進する自然選択の因子として、セダカヘビ類が有望な候補になることを示した。セダカヘビ類は東南アジアに広く生息し、陸産貝類を専食することで知られているヘビ類である。広範な標本の検討によって、セダカヘビ類のはほぼ全種で右下顎の歯の本数が左下顎より多いという、右巻きのカタツムリ捕食に特化した形態を見いだした。ナメクジ専食性の種で非対称性が二次的に失われていたことは、この非対称性が適応進化の賜物であることを示唆する。さらに、精緻な捕食実験によって左巻きのカタツムリがセダカヘビ類による捕食を免れることを示した。以上の新知見は、脊椎動物では希有の形態の発見として科学史に刻まれたのみならず、広く報道され人口に膾炙したという点でも特筆すべき成果である。

次に、相互作用の具体的な対象としてニッポンマイマイ属に注目し、SEMによる糞分析によってセダカヘビ類からの捕食圧を受けていることを示した。この新手法は、未知な点が多いカタツムリ食性のヘビ類の野外生態を解明する上で、重要な手がかりを提供すると思われる。

また、捕食を受けていた種が、特殊な対ヘビ被食防御機構を身につけていることを捕食実験によって示した。防御機構のひとつは特殊化した殻形態であったが、このことは、熱帯性のカタツムリに広く見られる多様な殻形態がカタツムリ食ヘビ類に対する被食防御として進化してきた可能性を示唆する。もうひとつは、尾部の自切であった。申請者は再生した尾部が無垢の尾部と容易に区別できることに注目し、セダカヘビ類のいない島を対照区として野外調査をおこなうことで、自切が実際に有効に機能していることを示した。これは、自由生活をする動物間の相互作用を野外で検出することに成功したという点で、高く評価できる。

最後に、生物地理学的解析とニッポンマイマイ属の分子系統解析によって、セダカヘビ類の分布域において左巻きのカタツムリの系統が高頻度で出現することを実証した。以上の成果により、上記の仮説は強く支持されたといえる。見過ごされてきた視点から綿密に論理を構築し、様々な手法を駆使して種分化という重要命題の解明に実証的に寄与した点は、高く評価できる。

よって本研究は博士（理学）の学位論文として価値あるものとして認める。なお、論文内容とそれに関連した分野について試問を行った結果、合格と認めた。