

令和 2 年 3 月 11 日

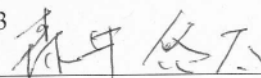
海外特別研究員最終報告書

独立行政法人日本学術振興会 理事長 殿

採用年度 平成 30 年度

受付番号 201860283

氏 名



(氏名は必ず自署すること)

海外特別研究員としての派遣期間を終了しましたので、下記のとおり報告いたします。

なお、下記及び別紙記載の内容については相違ありません。

記

1. 用務地(派遣先国名) 用務地: マッセー大学 (国名: ニュージーランド国)
2. 研究課題名(和文) ※研究課題名は申請時のものと変わらないように記載すること。
捕食・被食者間の「赤の女王」型共多様化仮説の検証
3. 派遣期間: 平成 30 年 7 月 17 日 ~ 令和 2 年 2 月 12 日 (576 日間)
4. 受入機関名及び部局名
マッセー大学 (ニュージーランド), 農業環境研究所
5. 所期の目的の遂行状況及び成果…書式任意 **書式任意 (A4 判相当 3 ページ以上、英語で記入**

も可)

(研究・調査実施状況及びその成果の発表・関係学会への参加状況等)

(注)「6. 研究発表」以降については様式 10-別紙 1~4 に記入の上、併せて提出すること。

【実施状況・概要】

ニュージーランドには未記載種も含め 1,400 種にも至ると推定される多種多様な陸産貝類（カタツムリ類）が生息する。さらにそれらの 99 % 以上がニュージーランドの固有種であるとされている。一方で、科や属の多様性（系統的多様性）は著しく低いという特徴もある。この背景には、2,300 万年前にほぼ全土が海中に没したとされるニュージーランドの地史が大きく関係していると考えられる。すなわち、2,300 万年前に一度リセットされた陸上環境に少数の祖先種が侵入し、それらが 1,400 種もの多くの種、および表現型に独自に進化したと考えられることから、ニュージーランドは適応放散の研究に理想的な条件を揃えた調査地であると言える。このことは、ニュージーランドの代名詞とも言える飛べない鳥・キーウィや、我々ヒトの活動により絶滅した巨鳥・モアに代表される鳥類、キリギリス科のバッタであるウェタに代表される昆虫類、奇抜な体表模様を見せるリクウズムシ類などの複数の分類群で、カタツムリ類と同様の多様性と固有性が見られることや、数種のコウモリを除く哺乳類やヘビ類が自然分布していないことから示唆される。また、単位面積当たりのカタツムリ類の種密度が世界的に見ても極めて高く、多種共存のメカニズムを探る上でも適した調査地であると考えられた。

渡航期間中に、1. DNA マーカーを用いたカタツムリ種間の系統関係の推定、2. ニュージーランドにおけるカタツムリ類の季節消長の把握、3. カタツムリ類の種／個体密度の計測、および森林環境との関係性の解析、の 3 つのテーマを並行して行った。研究の基礎を成す野外調査をそれぞれのテーマに沿って計画し、ニュージーランドの北島、南島、スチュアート島を含む広域において、採集と調査の許可を得た上で行った。結果として、2019 年 7 月から最後に調査を終えた 2020 年 1 月までの一年と半年の間に、ニュージーランド広域における合計 135 地点において調査を行い、うち 51 地点から、合計でおよそ 100 種ものカタツムリを採集することができた（図 1）。通算調査日数は 126 日を数えた。

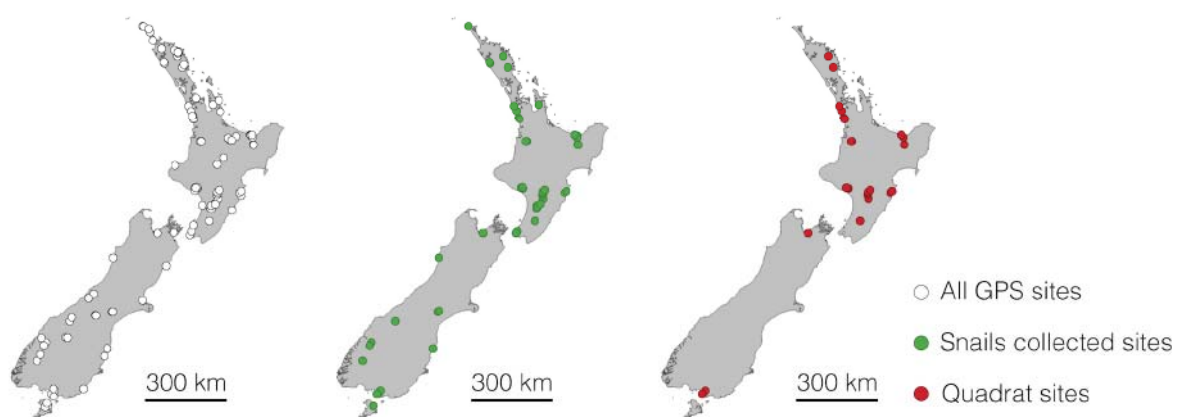


図 1. 滞在期間中に調査を行ったすべての地点（白丸）、カタツムリ類の採集地（緑丸）、および森林の環境測定とカタツムリ類の密度調査を行った調査地（赤丸）。

【実施状況・各論】

1. DNA マーカーを用いたカタツムリ種間の系統関係

ニュージーランドのカタツムリ類のうち、最も多くの種を内包し、野外において最も優占する Charopidae 科と Punctidae 科を中心に、ニュージーランドの北島、南島、スチュアート島を含む広域から可能な限り多種を網羅するようサンプルを採集した。同じくニュージーランドで多様化している Rhytididae 科のカタツムリ類も含め、ニュージーランド広域の多種のカタツムリ類を対象に、DNA マーカーを用いた系統関係の推定と、ニュージーランドのカタツムリ類の進化史の把握を、一つ目の目標とした。

51 地点における採集によって集まった 3,141 個体のカタツムリ類すべてを、可能な限り殻と軟体組織とを分けて高濃度エタノールに保存した。次に標本の管理・保存のためのラベリングを行い、文献や博物館の標本を基に種同定した。結果として同定されたおよそ 100 種のカタツムリ類のうち、31 地点から得られた 3 科 27 属 61 種 176 個体を DNA 解析の対象として選出し、実体顕微鏡下において殻形態の記録・計測のために正面・上部・下部より写真撮影した。殻の撮影にあたり、実体顕微鏡の焦点を少しずつずらし、複数の写真を結合することで全面に焦点の合う写真を作成するという方法を用いた。結果として撮影した写真の枚数は 5,116 枚を数え、現在までにほぼすべての編集作業を終えている。

DNA 解析の手法としては、古典的なサンガー法における DNA 配列の取得と、次世代シーケンサー（NGS）を用いた SNPs 解析の二つを予定している。これまでのところ、少数のサンプルを対象にサンガー法による予備的な結果が出ており、既存の分類体系と相反する種間関係が示されている。サンガー法による解析については、今後さらにサンプル数を増やして解析を行う予定である。一方、NGS による解析については、DNA 解析のために選出した 3 科 27 属 61 種 176 個体の中から、さらに 3 科 24 属 24 種 48 個体を選出し、受入／共同研究者である Prof. Steve Trewick と Prof. Mary Morgan-Richard に詳しい情報やサンプルの状態を伝えるところまでを、ニュージーランド滞在中に行ってきた。技術的・予算的な支援を二人から受けながら、今後も共同研究を続けていく予定である。

2. ニュージーランドにおけるカタツムリ類の季節消長

DNA マーカーを用いた解析と並列して、ニュージーランドのカタツムリ相を時間／空間的に把握するという基礎的なテーマにも取り組んだ。空間的なパターンの把握には広域でのサンプル採集と環境要因の計測を行う必要があるが、広域における調査は単発的になるため、季節的な変化の影響を強く受けることがある。空間的なパターンの解析に先立ち、ニュージーランドのカタツムリ相の季節消長の把握することを、二つ目の目標とした。

マッセー大学のあるパーマストンノースという街から北西に 100 km ほどに位置する

ファンガヌイという地域にある 100 ha ほどの原生林において、カタツムリ類の種密度と個体密度を月ごとに測定し季節変化を追った。具体的な手法としては、森林内に 20 m 四方の定点を設置し、その林床に 50 cm 四方のコドラートを 5 つ設置し、リター層を回収してその中に含まれるカタツムリ類をすべて採集し、実体顕微鏡下ですべての個体について種同定し、それぞれについて生存個体／新しい空殻／古い空殻の別を記録した。集計の結果、各月の種・個体数に大きな分散が見られるものの、特に生存個体に着目すると、ニュージーランドのカタツムリ類では採集される種・個体数に季節的な変化は見出されなかった。このことから、ニュージーランドでは季節の影響を受けることなく、森林環境の状態を測る生物指標としてカタツムリ類を利用することができると考えられる。

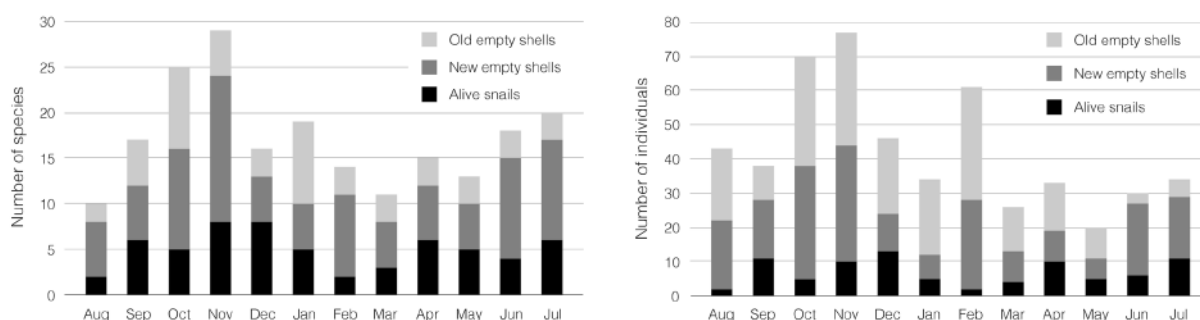


図 2. ニュージーランド北島・ファンガヌイ地域の調査地における 2018 年 8 月から 2019 年 7 月までの各月のカタツムリ類の種数（左）と個体数（右）の変化。調査月ごとのばらつきはあるものの、生存個体数／種数（黒）に着目すると、明確な季節消長は見られない。

3. カタツムリ類の種密度および個体密度の推定、および森林環境との関連性

ニュージーランドのカタツムリ相の空間的なパターンの把握と、種・個体密度と森林環境との関連性を、三つ目のテーマとした。ニュージーランドへのヒトの到着は遅く、西暦 1100 年頃に原住民であるマオリ族が定着したのが最初とされている。その後、西暦 1800 年代に入ってようやく、西洋からの移入者が土地を開拓し始め、森林を伐採し家畜を放牧するようになり、現在の景観へと続いている。上記のようなニュージーランドにおける人類史は、20 万年もの歴史を持つ人類誕生の地・アフリカや、7 万年ほど前に起きたとされる出アフリカの後、1 万年ほど前までにはユーラシア大陸を経て北米から南米の南端まで分散したと考えられている他地域の人類史と比べて極めて短く、ニュージーランドの生態系がごく最近までヒトの影響を全く受けずに成り立ってきたことを示している。そのことからニュージーランドは、カタツムリ類の種・個体密度がどのような環境要因によって左右されているのかを、ヒトによる環境攪乱を取り除いた上で評価できる地球上でも稀有な場所であると考えた。

まず、ニュージーランド広域におけるできる限り人の手の加わっていない森林を 29 地点選定し調査地とした。それらの森林において、カタツムリ類の種密度・個体数密度、森林の

林冠を構成する樹種、最も大きな樹木の胸高直径、土壌 pH と電気伝導度、リター層の深さ、調査を行った斜面の向きと角度を計測した。カタツムリ類の種密度・個体数密度の計測には、先述の季節消長の調査の際と同様に林床に 50 cm 四方のコドラートを 5 つ設置し、リター層を回収してその中に含まれるカタツムリ類をすべて採集した。環境要因としてはまず、各調査地に 20 m 四方の区画を設置し、そこに生える胸高直径 10 cm 以上の樹木の種・個体数を記録し、区画内で最大の樹木についてその胸高直径を計測した。ニュージーランドにおける西洋からの入植の歴史が 200 年未満であることを考えると、土地利用について考えたときに樹齢 200 年以上の古樹を内包する森林であれば人類の影響をほとんど受けていない森林とみなすことができる。調査地に選んだ森林には 2 m 以上もの胸高直径を誇る巨木が見られることもあり、それらの樹木は樹齢が 600 年を超えると推定されることから、人類の影響を可能な限り排除し、純粋な相関関係を推定することができると考えられる。次に、土壌環境については、リター層のすぐ下の土壌を目の粗さ 1.40 mm の篩（ふるい）にかけ、粒径を揃えた上で純水に溶かし pH と電気伝導度を計測した。さらに、カタツムリ類の生息するリター層の厚さ、日当たりと乾燥に影響を与えうる斜面の向きと角度をそれぞれ 10 回ずつ計測し、各地点における平均値を算出した。最後に、区画調査によって得られたカタツムリ類すべてを実体顕微鏡下で種同定し、環境要因との相関を一般化線形混合モデル（GLMM）により解析した。

種同定、および個体数の集計の結果、12 科 39 属 85 種 2,035 個体のカタツムリ類を記録した。それらのうち在来種のみを解析に用い、カタツムリ類の種数・個体数を目的変数として、各環境要因との相関を統計的に解析したところ、土壌 pH、電気伝導度、リター層の深さについて正の相関が、調査を行った斜面の向きについて負の相関が見られるなど、いくつかの有意な結果が得られた。今後さらに詳しい解析を加え、上述した一つ目のテーマであるニュージーランドのカタツムリ相の季節消長の結果と合わせ、論文として出版を目指す。

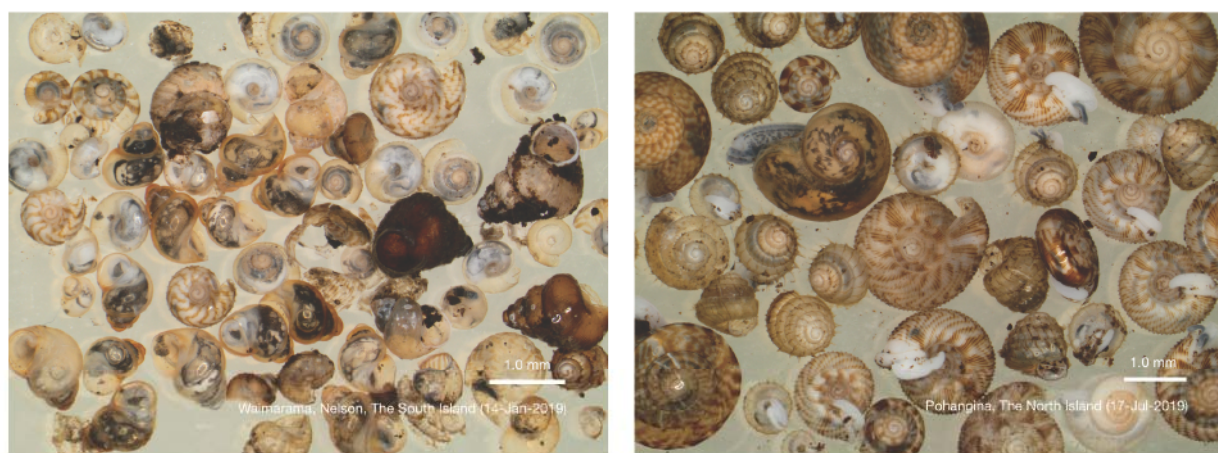


図 3. 定量的な区画調査によって得られた微小なカタツムリ類の実体顕微鏡写真。ニュージーランド南島・ネルソン（左）、および北島・ポハンギナ（右）において得られたもの。

【成果の発表・関係学会への参加状況等】

研究室におけるセミナーにおいて、これまでに4回、自身の研究について発表する機会を得た。いずれにおいても、研究の内容を明確に伝えることができ、受入研究者を始めとした多くの参加者らとの活発な議論を経て、非常に有意義な意見をいただくことができた。また、2018年12月にニュージーランドの首都・ウェリントンで行われた国際軟体動物学会に発表者として参加した際にも、現在行っている研究内容について国内外の多くの研究者と議論を交わした。今後上記3つのテーマそれぞれについて、ニュージーランド・マッセー大学の研究者らと相談しながら、論文の出版に向けて共同研究を続けていく予定である。