

令和 1 年 10 月 18 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 201860309

氏 名 平野 尚浩

(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： アイダホ （国名：アメリカ合衆国）

2. 研究課題名（和文）※研究課題名は申請時のものと違わないように記載すること。

性的解放”仮説の検証：ガラパゴス諸島の陸産貝類 を例として

3. 派遣期間：平成 30 年 6 月 30 日 ～ 令和 1 年 9 月 18 日

4. 受入機関名及び部局名

Department of Biol. Sciences, University of Idaho

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、英語で記入也可)**

(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。

<研究・調査実地状況>

採用 1 年目は、主な調査地であるエクアドル・ガラパゴス諸島へ、2019 年 1 月と 6 月の計 2 回訪れた。加えて、5 月には大陸側であるペルーでも調査を実地した。この他、大陸と島嶼の種群の表現型多様化パターン（特に生殖器や殻の繁殖形質）を比較するため、アメリカや中国でも追加で野外調査・サンプル採集を行なった。

以下に 1 年目に行った研究・調査実地状況について時期ごとにまとめたものを示す。

2018 年 7 月～12 月

アイダホ大学の所属研究室に収蔵されているガラパゴス諸島に固有な陸産貝類の標本、特にトウガタマイマイ科約 80 個体を用いて解剖を実地した。その結果、これまでの分類学的研究で言及されてきた生殖器の一部形質は、実は異なる器官である可能性が明らかになった(図 1)。また、生殖器形態の各形質（ペニスの長さや太さなど）を定量化し、得られたデータを元に予察的に主成分分析等の統計解析を行なった。その結果、ガラパゴス諸島の各島の種群の生殖器形態のパターンは、それぞれの島ごとにクラスターを形成することが明らかになった。

この他、大陸における陸産貝類の生殖器形態の多様化パターンを検証し、島嶼における多様化パターンと比較するため、北米・ロッキー山脈の固有の *Oreohelix* 属、中国内陸部に固有の *Cathaica* 属にも着目し、それぞれ現地での調査・採集を行なった。*Oreohelix* 属は、ゲノム解析の結果、トウガタマイマイ科に比較的近縁であることが示された。また、陸産貝類の種認識あるいは性選択の結果多様化した可能

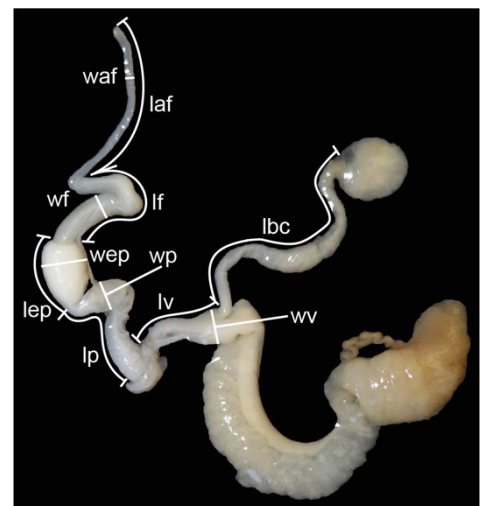


図 1. トウガタマイマイ科の生殖器と定量化した形質。af はこれまで f の一部と考えられていたが、異なる形質であることが判明した。

性が示されている殻表面の彫刻について、RNAseq を用いた発現解析を行なった。RNAseq は外的環境から非常に影響されやすく、良質の RNA を抽出することは難しいため、活動状態の個体を用いた肉抜き法とトライゾール、液体窒素を用いることで、速やかにサンプルから RNA を抽出することに成功した。現在は様々な系統の表面彫刻のある個体・種とない個体・種を用いて RNA の発現パターンを比較し、殻表面彫刻の多様化プロセスについて解明を目指している。

中国では、四川省・甘粛省で *Cathaica* 属を 70 種以上採集した。これらは殻形態が著しく異なるものの、解剖の結果生殖器の多様性はあまり見られなかった。得られたサンプルは、オナジマイマイ属との比較研究に使用する予定である（下記参照）。研究の打ち合わせについてもその際に東北大学で行った。

2019 年 1 月

ガラパゴス諸島のサンタクルス島・フロレアナ島で野外調査・サンプル収集を行なった。サンタクルス島では多くの種・集団が減少あるいは絶滅により確認することが困難であったが、島内の雲霧帯の一部地域においてまだ健全な固有陸産貝類の生息地を確認した。フロレアナ島ではサンタクルス島のような生息域の攪乱は見られないものの、島内の火山周辺の雲霧帯に限って固有陸産貝類は見られた。以上のことから、本研究の対象種である固有トウガタマイマイ科は、比較的標高の高い地域に限って分布している可能性が示された。

加えて、ダーウィン研究所の協力により、同研究所に収蔵されている無脊椎動物コレクションのうち、1960～70 年代にサンタクルス島で採集され、現在は減少あるいは絶滅したと思われるトウガタマイマイ科約 15 種のエタノール液浸標本を用いて解剖を行なった（図 2）。サンプルの軟体部は比較的脆かったが、肉抜き法を用いることで無破損もしくは最小限の殻の破損で、定量化可能な生殖器を取り出すことに成功した。ダーウィン研究所のサンプルは約 100 個体を解剖した。



図 2. ダーウィン研究所に収蔵されているガラパゴス諸島固有のトウガタマイマイ科の標本。すでにほとんどの種が絶滅している可能性が高い。

2019 年 2 月～4 月

1 月に得られたサンプルや、所属研究室の未解剖サンプル約 20 個体を用いて、解剖を継続して実地した。

4 月には、採用以前に採集していた東アジア産の島嶼固有オナジマイマイ属を用いて、遺伝的多様化と表現型（殻・生殖器形態）の多様化の関連性を明らかにした論文を発表した (Hirano et al., 2019 Journal of Biogeography)。今後は、7 月に中国で得られ、オナジマイマイ属や、同じナンバンマイマイ科に属する *Cathaica* 属を用いて、ガラパゴス諸島とペルーなどの大陸におけるトウガタマイマイ科の多様化との比較を行うことで、大陸と島嶼における近縁種群の多様化プロセスについて解明し、放散における普遍性や、生殖器形態などの表現型がその際にどのように寄与したかについて明らかにする予定である。

また、4 月には、東アジア産のタニシ科貝類の遺伝的多様化について、交雑が深く関わっていることを明らかにした論文を発表した (Hirano et al., 2019 Scientific Reports)。

2019 年 5 月～6 月

5 月に南米の大陸側で、トウガタマイマイ科が種多様化しているペルーを訪れ、野外調査とサンプル採集を行なった。その結果、ガラパゴス諸島同様に、高標高地域（特にアンデス山脈）でトウガタマイマイ科の高い種多様性が見られ、標高 5000m 程度でも本種群が確認された。

6 月には再度ガラパゴス諸島を訪れ、サンタクルス島・イザベラ島・サンクリストバル島の 3 つの島で野外調査とサンプル採集を行なった。サンタクルス島では、1 月に訪れた際に調査した雲霧帯において、過去 20 年間で数個体しか発見されていない希少トウガタマイマイ科の種を発見し、その生態が樹上に特化したものであることが明らかになった。イザベラ島ではトウガタマイマイ科に著しい種内多型が見られ、これまで殻しか発見されていなかった未記載種と考えられてきた種の生体を発見した。その結果、本個体は著しく巨大化した既存種である可能性が明らかになった。サンクリストバル島では 2 日と非常に短期間の調査ではあるが、野外においてトウガタマイマイ科を含めた陸産貝類が樹液を採餌する事例を初めて確認し、樹上において樹液にトラップされる個体が確認された。

ガラパゴス諸島のトウガタマイマイ科は大陸の種群から多様化したと先行研究の分子系統解析の結果から考えられており、今回私の調査により確認したペルーとガラパゴス諸島の種群の生息環境の類似性からもそれが裏付けられた。すなわち、トウガタマイマイ科の種多様化において、系統的な制約が強く働いてきたことが示唆され、海洋島における適応放散のプロセスにおいて、島という特殊な環境が重要なわけではなく、祖先系統の生態が適応放散に与える影響の強さが示唆された。

2019 年 7 月～9 月

これまで得られた成果を元に、研究結果をまとめ発表した。(下記参照)

9 月には、東アジア産のタニシ科貝類の遺伝的・形態的多様化についての古代湖の役割を明らかにした論文を発表した(Hirano et al., 2019 Molecular Ecology)。

<成果の発表・関係学会への参加状況等>

2019 年 8 月に行われる 2019 World Congress of Malacology において、これまでの成果の一部を発表した。下記にその内容の要約（プログラムに登録済み）を示す。

Genital morphology can be diversified even among closely related species. This is because differences in genitalia are often a product of sexual selection/conflict. However, genital morphology has also been recognized as a taxonomic trait for clarifying phylogenetic relationships, indicating its morphological similarity among closely related lineages. Here, we focus on the hermaphroditic land snail genus *Naesiotus* on the Galapagos Islands. These snails form the most species-rich lineage of these islands (more than 65 species). A recent phylogenomic study found that these snails can be divided into two major clades, and that there is a significant linear positive relationship between clade age and island geological age. Thus, we investigated divergence patterns of genital morphology of the snails. We measured 11 traits of genitalia in more than 180 individuals representing 40 species including presumably extinct species and sister lineages from mainland Ecuador. We find that divergence patterns of genital morphology reflect phylogenetic relationships. Patterns of the genital morphology in one of the two main clades indicate that populations on older islands tend to have longer penis, flagellum, bursa stalk than that of snails found on younger islands. These results highlight the potential effects of population demographic history and a potential role for the degree of sexual selection/conflict among populations in genitalia divergence. Both phylogenetic constraints and sexual selection/conflict might affect divergence patterns of genital morphology in these snails. Although the functional role of these elongated genital structures is unclear, *Naesiotus* should be a good model for clarifying effects of sexual selection/conflict in evolutionary diversification.

帰国後も引き続き、特に大陸のトウガタマイマイ科を中心に解剖を行い、最終的にガラパゴス諸島と大陸との表現型の多様性を比較し、系統関係と照らし合わせることで、どのような要因が生殖器形態などの表現型の多様化に寄与してきたのかを明らかにする予定である。それらをまとめて論文として発表する予定のほか、ガラパゴス諸島で発見された陸産貝類の樹液を採餌する様子について、初記録として報告した（投稿中）。この他、種間などの高次レベルでの比較だけでなく、種内の集団レベルでの生殖器形態の変化に着目した研究についても、共同研究として受入教員と行う予定である。