

## シャコに寄生する謎多き巻貝の起源を解明 — 巣穴の中の居候から体表寄生者へと進化 —

### 概要

巻貝の仲間は、海から淡水、陸に至るまで地球上のあらゆる環境に進出し、生態も極めて多様です。その中で、最も変わった生態を示すものの一つが、甲殻類のシャコの腹面に寄生して暮らすイシカワシタダミです。これまでその特殊な生態がどのように進化してきたのかは謎に包まれていました。京都大学フィールド科学教育研究センター 後藤龍太郎助教、目黒寄生虫館 高野剛史研究員、カリフォルニア州立大学フラトン校 Douglas J. Eernisse 教授、京都大学人間・環境学研究科 加藤真教授、東京大学大気海洋研究所 狩野泰則准教授らのグループは、DNA 情報に基づく分子系統解析を行うことで、イシカワシタダミの系統的位置を明らかにしました。その結果、この巻貝は従来分類されてきたシロネズミガイ上科ではなくクビキレガイ上科という別のグループに入ることが判明し、さらにその中で干潟の動物（シャコやユムシ）の巣穴内に共生する巻貝の系統に内包されることが明らかとなりました。このことは、自由生活性の祖先から、宿主の巣穴内に居候する片利共生者を経て、シャコ類の体表に付く寄生者へと進化してきたことを示唆しています。寄生性の獲得に至る段階的な進化の過程が示された例は少なく、海洋における寄生生物の起源や進化を理解する上で重要な知見であると考えられます。本研究結果をまとめた論文（正式版）は、2021年6月24日に米国の国際学術誌「Molecular Phylogenetics and Evolution」にオンライン掲載されました（pre-proof は2月19日からオンライン掲載）。



## 1. 背景

他の生物に寄生して暮らす生物（寄生生物）は様々な分類群で見られ、動物の進化の過程では200回以上生じたことが知られています。その一方で、自由生活性の祖先的なグループからどのような過程を経て、寄生生物が進化してきたのかという根本的な部分については、ほとんど明らかになっていません。

イシカワシタダミ属の巻貝は、フトユビシャコ類（甲殻類）の腹面に、吸盤で付着して暮らす寄生者です。大きさは1~6 mmで、主に熱帯・亜熱帯の浅海に生息しています。大きな雌と小さな雄ががついで寄生し、雌はシャコの腹肢に卵塊を産みつけて繁殖します。寄生されたシャコは、成長阻害、脱皮頻度の減少、不妊化など、様々な負の影響を受けることが知られています。

海洋に住む巻貝には、実は他の動物に寄生する種が多く、5,000種以上も知られています。そのほぼ全てが動きの緩慢な、あるいは固着性の無脊椎動物（ナマコ、ヒトデ、ゴカイ、サンゴ類など）を宿主としています。その点、イシカワシタダミは、高い遊泳能力を持ち、貝類を襲う獰猛な捕食者としても有名なフトユビシャコ類を利用しており、一線を画しています。寄生巻貝の中でもユニークな存在であるイシカワシタダミは、どのように進化してきたのでしょうか。この疑問を解決するためには近縁な種の形態や生態と比較することが有効なアプローチです。イシカワシタダミは、形態の類似性からシロネズミガイ上科シロネズミガイ科に分類されてきましたが、その妥当性について詳しく検証されておらず、巻貝のどのグループに近いのかについては、これまでよく分かっていませんでした。そこで本研究では、イシカワシタダミのDNA情報を基に分子系統解析を行い、その近縁種を明らかにするとともに、ユニークな寄生生態獲得に至る進化過程を検討しました。

## 2. 研究手法・成果

予備的な系統解析を行った結果、イシカワシタダミが従来の分類されていたシロネズミガイ上科ではなくクビキレガイ上科という別のグループに入ることが示唆されました。クビキレガイ上科は、浅海から深海、淡水域から陸上まで、実に幅広い環境へ進出を遂げた小型巻貝の一群です。一部の種が干潟に住む無脊椎動物（ユムシや甲殻類など）の巣穴内に居候（片利共生）することが知られていますが、寄生性の種は知られていませんでした。イシカワシタダミを含むクビキレガイ上科貝類の系統関係を明らかにするために、同上科の代表的な科や属について、核遺伝子とミトコンドリア遺伝子の複数領域の塩基配列を比較し分子系統解析を行いました。その結果、イシカワシタダミは、干潟の無脊椎動物の巣穴内に片利共生する種で構成されるグループに内包されることが明らかになりました。さらに、その中で、シャコ類の巣穴内に片利共生する種（シャコアナモリ）がイシカワシタダミと最も近縁でした。これらの解析結果により、自由生活性の祖先から（1）まず、無脊椎動物の巣穴に共生する習性の獲得、（2）次に、シャコ類を宿主として利用するように特殊化、（3）最後に、宿主の巣穴壁面から体表へと生息場所を移すとともに宿主に害をなす寄生者へと変化、というプロセスを経てイシカワシタダミへと進化してきたことが示唆されました。寄生生物は、動物や植物の様々な分類群で見られますが、多くの場合、祖先的なグループの絶滅や寄生性獲得に伴う著しい形態の特殊化などが原因で、進化過程を追うことは困難です。今回、自由生活性から体表寄生性に至るまでの過程が段階的に示されたことは注目すべき点といえます。

また、今回明らかになった片利共生性の近縁種との比較から、シャコの体表寄生性になることに伴い生じたと考えられる様々な形態的特殊化も明らかになりました。例えば、殻開口部を塞ぐ蓋の喪失や、巻貝における摂餌器官である歯舌の喪失、活動的な宿主に強く付着するための吸盤構造の獲得などがこれにあたります。

さらに、本研究の分子系統解析により、クビキレガイ上科内において片利共生する習性が複数回進化したことが示されたほか、同上科を構成する科の分類学的再検討も合わせて行われました。

### 3. 波及効果、今後の予定

本研究の興味深い点は、自由生活者から体表寄生者へと進化を遂げるにあたっての段階的なプロセスが示されたことです。寄生生物の進化を考える際に、「宿主と共に暮らすようになる」のが先か、それとも「宿主を餌として利用するようになる」のが先なのか、という点が重要ですが、イシカワシタダミの場合は、「一緒に暮らすようになる」のが先で、その後に「宿主を食べる」習性が進化したことを示しています。このことは、海洋に暮らす他の寄生生物の起源を考える上でも重要な知見になると考えています。

イシカワシタダミの生態にはまだ不明な点が多いため、その解明が今後の課題の一つです。例えば、イシカワシタダミの雄と雌は、シャコの腹面において、それぞれ必ず決まった位置に付着していますが、それが何のためなのか、一夫一妻以外見つからないのは何故なのか（新たな追加個体を防ぐ機構があるのか）など更なる検討が必要です。

さらに、イシカワシタダミに近縁な、巣穴に片利共生するグループの多様性は未解明な点が多く、掘り下げる余地が大きいと考えています。今後、巣穴共生の巻貝の多様性と系統関係を明らかにしていくことで、より詳細に寄生進化の過程を紐解くことができると期待しています。

### 4. 研究プロジェクトについて

●予算の出資者、関連研究機関などを記入してください。

本研究は JSPS 科学研究費補助金および NSF の助成を受けて行われました。

#### <研究者のコメント>

最も変わった生態を持つ巻貝の一つ、イシカワシタダミの進化の謎を解くことができ嬉しいです。巣穴に居候して暮らす共生巻貝とは全く別のグループだと考えられてきたので、両者が極めて近縁だという解析結果を見た時は非常に驚きました。

本研究成果は、2021年6月2日から目黒寄生虫館で開催されている特別展「貝なのに寄生虫？ 寄生巻貝の多様性と起源」で紹介されています（2021年10月31日まで開催予定）。<https://www.kiseichu.org/event>

#### <論文タイトルと著者>

タイトル：Snails riding mantis shrimps: Ectoparasites evolved from ancestors living as commensals on the host's burrow wall（シャコに乗る巻貝：体表寄生者は宿主の巣穴壁面に住む片利共生者から進化した）

著者：Ryutaro Goto, Tsuyoshi Takano, Douglas J. Eernisse, Makoto Kato, Yasunori Kano

掲載誌：Molecular Phylogenetics and Evolution DOI： <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2021.107122>