

## 『右利きのヘビ』で解く、左巻きカタツムリの謎

細 将貴

ヒトの心臓、ヒラメの眼、フクロウの耳…。左右の非対称性は、実にさまざまな動物の体に見られる現象だ。しかしながらこうしたよく知られた例ですら、どのように、そしてなぜ進化してきたのかは、ほとんどわかっていない。なかでもカタツムリには、あからさまに非対称な「巻き型」の謎に加えて、「左巻きカタツムリの起源」という謎がある。

巻き貝は螺旋状に殻を成長させていくので、(よほどひねくれた形をしていない限り) 右巻きか左巻きかのどちらかに区別できる。そして巻き型は、基本的に種ごとに決まっています。ある種ではすべての個体が右巻きで、またある種ではすべての個体が左巻きという具合になっている(図1)。そして種数のうえでは右巻きが多数派だ。しかし、左巻きカタツムリは少数派とはいえ単一の系統群に属しているわけではないことから、ながい進化の過程で幾度となく右巻きの系統から独立に進化してきたことがわかっている。

この、左巻きカタツムリ系統の起源には、いずれも基本的に種分化がともなったと考えられる。種分化とは、互いに交配することができなくなる性質(生殖隔離機構)が進化することだ。多くのカタツムリは雌雄同体だが、特徴的な交尾姿勢をとって精莢(精子のつまった袋)を交換し、有性生殖をおこなう。実はこのとき、巻き型が

異なると交尾がほぼ成り立たなくなってしまう<sup>1)</sup>。だから、ある集団が左巻きに統一されれば、他の右巻き集団から生殖的に隔離されることになり、種分化してしまうわけだ。そしてその種を始祖として、左巻きの系統が脈々と続いていくのである。

ところが、このシナリオには矛盾がある。突然変異で生まれてきた左巻き個体は、まわりの右巻き個体とはうまく交尾できないはずだ。だから、左巻き遺伝子は子孫に受け継がれることなく絶えてしまうことが予想される(正確に言うと、個体の巻き型は母親の遺伝子型によって決まる[遅滞遺伝する]ため、右巻き遺伝子が優性の場合、右巻きでありながら左巻き遺伝子をヘテロで保持している個体がいれば左巻き遺伝子は次世代に伝わりうる。ただしその場合でも子を残せない子孫がいずれは出てきてしまうので、左巻き遺伝子は減少の一途をたどる)。当然、集団全体に広まることなんて夢のまた夢だ。現生する種のほとんどで、巻き型が右巻きか左巻きのどちらかに統一されているのもそのせいだろう。つまり、この繁殖上の不利を乗り越えて(つまり、自然選択に逆らって!)、左巻きカタツムリの系統は起源してきたのである。難題「左巻きカタツムリの起源」は、何十年の間、進化生物学者たちの頭を悩ませてきた。謎を解く鍵を握っていたのは、ほとんど誰からも注目されたことのないヘビだった(図2)。



図1. 右巻きのカタツムリ(右: *Pancala bacca*)と近縁な左巻きのカタツムリ(左: *P. pancala*)



図2. 野生のイワサキセダカヘビ

著者紹介 京都大学白眉センター(特定助教) E-mail: MasakiHoso@gmail.com



図3. セダカヘビ科ヘビ類とニッポンマイマイ属カタツムリ類の分布

### 「右利きのヘビ仮説」

カタツムリばかりを食べるといふ珍しいヘビが、琉球列島の石垣島と西表島にいるらしい。そしてちょうどその辺りに、左巻きのカタツムリが何種か分布している。両者の分布が奇妙に重複していることに気づいた私は、大胆にも、このヘビが右巻きのカタツムリを捕食するのに特化していて、左巻きカタツムリの進化を促進した張本人ではないかと考えた(図3)。最初は酒席で披露するためだけの与太話に過ぎなかったが、いつしか本気で信じ始め、とうとう実際に研究を進めることにした。悩み多き修士課程の始まりの頃だった。

作戦はこうだ。まず、このカタツムリ食のヘビ類(セダカヘビ科)が右巻きのカタツムリを食べるのに特化していることを示す。使えるのは、この仲間で唯一日本に棲息するイワサキセダカヘビだ。標本から形態を精査するのが最初の一手になるだろう。右巻きカタツムリに対応した左右非対称性が、体のどこかに見つかるはずだ。とはいえ、生きたヘビを使い、右巻きと左巻きのカタツムリを与えるという行動実験は必須のステップだ。また、左巻きの種に近縁な右巻きの種を、このイワサキセダカヘビが野外で実際に食べているという証拠もほしい。できれば、昔から食べていたということまで示したい。そして最後に、このヘビ類の分布域で確かに左巻きカタツムリの多様化が著しいということを示す。一行ごとに「でも、どうやって?」と突っ込まざるを得ない、見事な研究計画である。

### 珍蛇、イワサキセダカヘビ

イワサキセダカヘビ。アオダイショウやマムシなどと



図4. カタツムリに対するイワサキセダカヘビの捕食行動。スケールバーは10 mm.

違って、和名に味わい深さのないヘビだと思う。「イワサキ」は、本種の記載者である牧茂一郎に最初の標本を届けた、岩崎卓爾の苗字にちなんだものだ。岩崎氏は、石垣島の測候所に勤めるかたわら、集めた生物標本を分類学者たちに提供し、結果としていくつもの新種の和名に名前を残すことになった戦前の人物である。「セダカ」は「背高」の意味で、体が側扁していることを示す。日本の他のヘビには見られない特徴だが、海外では多くのヘビに見られ、樹上生活に適応した体型だと考えられている。

もう一つの特徴は、なんといってもカタツムリばかりを食べるといふ、変わった食性である。イワサキセダカヘビの属するセダカヘビ科では、知られている限りにおいて全種がもっぱら陸産貝類を食べるとされている。陸産貝類と書いたのは、カタツムリのほかにナメクジも食べる種が大半だからだ。石垣島と西表島には在来種のナメクジがないので、イワサキセダカヘビに関しては例外的にカタツムリばかりを食べていると考えてよい。陸産貝類を専食するヘビは、東南アジアに分布するセダカヘビ科のほかでも知られていて、それぞれ北米、中南米、アフリカに生息している3つのヘビ類が独立に偏食家へと特異な進化を遂げている。

イワサキセダカヘビに関する研究は、牧茂一郎による記載以降、分類学的位置の再検討などがいくつか散発的におこなわれてきたに過ぎなかった。というのも、このヘビは非常に珍しく、探しに行ってもすぐに見つかるような動物ではなかったからだ。セオリーとして、大学院生はこういう生物を研究対象に選んではいけない。しかし選んでしまったからには、何をやっても必ず意味があるのだと信じて自分を奮い立たせるしかない。確かに、手付かずの生物からは、記載すべき新しい知見がいくらかでも見つかるはずなのだ。

生態に関してわかっていたことも、当然ながら当時のごくわずかだった。カタツムリを食べるといふこと、初夏に卵を生むといふこと、そして猛烈に珍しいといふこと…。それからカタツムリを食べる様子の観察記録が知られていた。這い進んでいるカタツムリの柔らかな軟体部に噛みつき、下顎の左右を別々に前後に動かすことで

中身だけを引っ張りだして飲み込む(図4)。右巻きに対応した形態をしている可能性が高いのは、下顎だ。骨格を調べることができれば、もしかするともしかするかもしれない。

### 標本の威力

幸運なことに、イワサキセダカヘビの骨格を調べる機会はほどなくもたらされた。爬虫類の分類を専門にしている太田英利先生(当時琉球大学)のお陰である。届いた頭部の骨格標本は、アリザリンの赤に染め上げられ、まるでガラス細工のような艶かしい輝きを小瓶の中で静かに放っていた。

ピンセットで拾い上げた左右の下顎骨を、実体顕微鏡下でシャーレに並べる。長さや形に違いはなさそうに見える。しかし、どうも違和感がぬぐえない。歯と歯の間隔が左右で違うような気がしたのだ。心を落ち着かせて、歯の数を数えてみた。右が、24本。左が、16本!

「右利きのヘビ仮説」が初めて現実味を帯びた瞬間である(図5)。同時に届いたすべての個体で、下顎の歯の数に左右差が見られた。どの個体でも、右のほうがだんぜん多い。その後数ヶ月のうちに、主にアメリカの博物館から標本を片っ端から取り寄せてレントゲン写真を撮ることで、セダカヘビ科のほとんどの種について歯の数を調べることができた。結果、イワサキセダカヘビだけでなく、どの種のどの個体でも、基本的にすべて右の歯が多いということがわかった<sup>2)</sup>。

しかし例外的に、左右にまったく差のないセダカヘビも一種いることがわかった。これはいったい、どうしたことか。考えられる可能性のひとつは、この種だけはカタツムリを食べていないというものだが、そんな出来過



図5. イワサキセダカヘビの骨格標本。スケールバーは10 mm.

ぎた話があるだろうか。しばらくそう悶々としていたところ、海外の図鑑に、本種はナメクジばかりを食べているという記述を見つけた。やはりカタツムリに対応させる必要がなかったのである<sup>2)</sup>!

### 幻のヘビを探す

ほかのどんな脊椎動物にも見られない左右差が、カタツムリを食べるときにしか使われることのない器官で見つかった。この歯列非対称性は右巻きのカタツムリを効率よく食べるための適応である、と断言したいのは山々だが、それは勇み足というもの。カタツムリの巻いた殻に適応しているだけで、巻き型とは無関係、という可能性もじゅうぶんにある。ここから先に進むには、生きたイワサキセダカヘビを使った実験で確かめることが必要だ。私はまず、この幻のヘビを捕獲するために西表島に飛ばなくてはならなかった。

世の中には、電話一本、メール一通で研究室に届く実験動物がいるらしい。いったいどこの世界の話かと思う。ストックセンターって何だよと思う。イワサキセダカヘビは、見つかっただけで地元の新聞に載るような珍しいヘビである。実際、イワサキセダカヘビの捕獲効率は、これまでの経験上、三週間の調査で一匹捕獲できるかどうかといったところだ。

それも天候に大きく左右される。カタツムリを獲物とするので当然だが、少雨が続けばまったくダメだ。気温が低すぎても出てこない。夕方に降った雨が霧になって足元に漂う、風のない生暖かな曇天の夜がもっとも期待できる。イワサキセダカヘビを初めて捕獲したのも、そんな夜だった。

収穫のない日がながく続いたある晩の帰り道、小雨に濡れた路上で、異様に細長く明るい色のヘビが視界をかすめた。かけよった私の手の内で、ひんやり息づく小さな奇跡。大切に持ち帰り、研究を次のステップへと進めた。

### 実験で確かめる

実験を組むために必要だったのは、イワサキセダカヘビだけではなく、実験に適したカタツムリもまた調達する必要があったのだ。右巻きのもので左巻きのものをヘビに与えて、捕食の効率を比較する。そのためには、エサとなるカタツムリに巻き型以外の違いがあってはならない。しかし、基本的にカタツムリは種ごとに巻き型が決まっている。同じ種で右巻きのもので左巻きのものを揃えることは、原則的に不可能なのだ。

ところが、タネを明かせば、この難題は解決の目処が最初からついていた。オナジマイマイという右巻き種の

で見つかった、左巻きの突然変異系統（正確には巻き型遺伝子の壊れたラセミ変異体。右巻きと左巻きの両方が半々で生まれてくる）を提供してもらえる算段がついていたのだ。巻き型が異なると交尾ができないということを示した論文で使われた、伝説の実験動物である。

信州大学の浅見崇比呂先生から提供されたオナジマイマイたちは、見事なデータを残しておいしく食べられていった。イワサキセダカヘビは、左巻きの個体を食べるのにたいへん手間取り、多めに顎を動かさなくてはならなかった。時間も長くかかった。そして重要なことに、たびたび捕食に失敗して左巻きの個体に逃げられてしまったのだ。カタツムリは、ひとたびヘビの口から逃れると、落下した先で頑なに殻に閉じこもってしまう。軟体部が露出していない以上、ヘビには手出しができないため、カタツムリは生き残ることができたのだ。

左巻きであることが生存上の利益につながるという実験結果は、きわめて重要だった。いくらヘビが右巻きカタツムリの捕食に適応していたとしても、結果的に左巻きも食べられてしまっただけでは元も子もないからだ。これで、左巻きカタツムリの進化を加速させる要因としてはじめて、ヘビからの選択圧が認められたわけである。

ただし、捕食の成功率に非対称な歯列は関係ないと私はみている。より決定的なのは行動の非対称性だ。カタツムリを襲うとき、イワサキセダカヘビは必ず頭を左に傾ける(図4)。結果として、相手が右巻きであれば、自動的に下顎が殻の中に引きこまれていく。それと同時に上顎を殻口内部から外側に定位させることで、ヘビは安定した体勢をとることができる。ところが、相手が左巻きであればこの一連の動作が裏目に出てしまう。下顎ではなく、上顎が殻口内部に引きこまれてしまうのだ。頭蓋骨と一体化している上顎にはカタツムリの軟体部を引っ張りだす機能などない。殻の外側に出すには一時的に口を開けるしかなく、結果的にカタツムリを食べこぼしてしまうのだ。

実験の結果はとてもシンプルで、美しかった。左巻きのカタツムリはヘビに襲われても生き残ることが多かった。オナジマイマイのほかに別種の左巻きのカタツムリでも試したが、結果は変わらなかった。むしろサイズが大きい分だけ不具合が大きくなり、滅多に捕食に成功しない有り様だった。イワサキセダカヘビは、まさしく「右利き」だったのだ<sup>2)</sup>。

### イワサキセダカヘビが食べていたもの

「右利きのヘビ仮説」のおおもととなった、セダカヘビ科のヘビ類と分布のほぼ重複する左巻きのカタツムリ

たちは、ニッポンマイマイ属に分類されている。北は青森から南は台湾まで分布し、特に琉球列島の森林で優占する大型のカタツムリである。先ほどの実験で用いた、オナジマイマイではないほうもそのひとつだ。遠い昔、セダカヘビに襲われていたこの属の右巻きの種が、左巻きに進化して現在に至っている。このシナリオを厳密に確かめることは、今となっては不可能だ。しかし、ありそうな話だったかどうかを検証することはできる。

「かつて食べられていたのだから、今も食べられているはずだ」。この予想が当たれば、仮説は支持されるだろうか。答えはNoだ。逆説的だが、適応進化が起きたあとには、自然選択は検出できなくなる。仮説が正しければ「今は左巻きになり、食べられずに済んでいる」はずなのだ。つまり「現在イワサキセダカヘビに左巻きのカタツムリが食べられていない」としたら仮説は部分的に支持されることになるが、「右巻きだった頃の祖先は食べられていた」という条件がつく。だから、予想にはもうひとひねり必要である。

「かつて適応進化が起きたのだから、今後も適応進化が起きるはずだ」これならいいだろう。今と昔では状況はさまざまに違えど、空間的に近い場所において、系統的に近い分類群でなら、じゅうぶんに期待していい予想だ。つまり、検証されるべき予想を具体的に言うところなる。「現在、右巻きのニッポンマイマイ属はイワサキセダカヘビに食べられている」。

奇跡的に捕まえることのできたイワサキセダカヘビは、数日ののちに小さなフンを排泄した。それを顕微鏡下で丁寧にはぐしたところ、顎板と歯舌という、カタツムリの口器を形成する硬組織が見つかった。キチン質できているため、消化されずに残っていたのだ。これらはカタツムリの分類形質に用いられることもあるほど、種ごとに特徴的な形状をしている。貝殻ごと食べるわけでもないカタツムリ食のヘビ類が実際に野外で何を食べているのかはわかるはずがないと思われてきたが、それはフンから歯舌と顎板を探すという発想がこれまでのヘビ研究者にはなかったからだった。

幸いなことにきれいに保存されていた歯舌の微細構造が決め手となって、食べられていたのはイッシキマイマイだと同定することができた。西表島で唯一の、右巻きのニッポンマイマイ属カタツムリである。決して強い証拠ではないが、仮説検証のうえでは大きな前進だった<sup>3)</sup>。

### 西表島の奇妙なカタツムリ

餌食になっていることわかったこのイッシキマイマイには、殻に玄人好みの微妙な特徴がある。殻の口の部

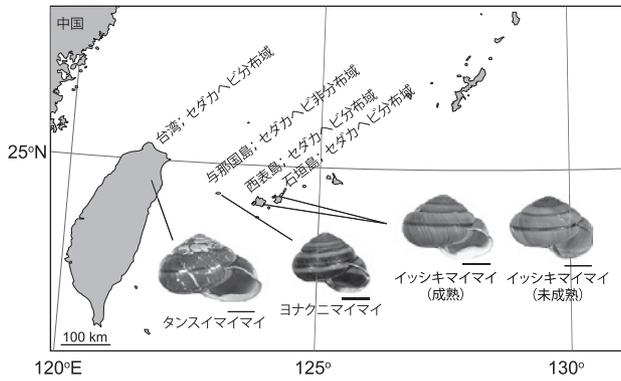


図6. イッシキマイマイとその近縁種群の殻形態および分布。写真右下のスケールバーは10 mm。

分が、成熟すると奇妙に歪むのだ(図6)。このような殻口部の変形は微小なカタツムリにしばしば見られ、乾燥や昆虫類から身を守る機能を持つと考えられている。しかし、大型のカタツムリではあまり例がない。実際、琉球列島や日本本土のニッポンマイマイ属には一切見られない。西表島と台湾の中間にある与那国島に生息する、イッシキマイマイの亜種であるヨナクニマイマイにも見られない。しかし、台湾にはよく似た近縁種が知られていた。そして与那国島にはないが、台湾には別種のセダカヘビが分布している。つまり、殻口部に変形のあるカタツムリの分布は、セダカヘビの分布する地域に限られているのだ。これらの変形は、セダカヘビに対する防御として進化したのではないだろうか。

そこで、またしても苦心して材料を集め、行動実験を組んでみた。その結果、成熟したイッシキマイマイは確かに高い頻度でヘビに食べられずに生き残れることがわかった。未成熟の個体やヨナクニマイマイ、大きさのうえではイッシキマイマイに匹敵する他種のニッポンマイマイ属カタツムリにはできない芸当だった。殻口部の変形には、噛みつかれたあとにヘビの顎を振り切る機能があったのだ。つまり、この右巻きのニッポンマイマイ属カタツムリは、そうとうな昔からセダカヘビと食う・食われるの関係にあったと考えられる。「左巻きのニッポンマイマイ属が右巻きだった頃の祖先は食べられていた」という可能性を支持する発見である<sup>4)</sup>。

それだけではなかった。実験を進めていくうちに、食べられたはずの未成熟なイッシキマイマイがしばしば生きていたという奇妙な現象に遭遇した。それも結構な頻度である。なんと、しっぽ(腹足の先端部分)を切り離してヘビから逃げていたのだ。自切である。自切は、体の一部を自発的に切り離すという行動で、おこなう動物の例はトカゲやバッタなど枚挙にいとまがない。タコ

やウミウシなど軟体動物でも広く見られるが、カタツムリではこれが初報告となった<sup>5)</sup>。

対捕食者防御としておこなう場合、自切はまさに最終手段である。自切する能力をもつ動物であっても、保護色をまったり物陰に隠れたりして捕食者に出会わぬよう細心の注意を払っているのが普通だ。自切には、その器官を失うという手痛いコストが伴うからだ。イッシキマイマイも、できれば自切などせずにヘビから逃げたほうが経済的に違いない。しかし、殻口の変形には成熟しないと形成されないという制約がある。これらのコスト節約と制約から予想されるとおり、成熟前は自切することでヘビから逃れ、成熟後はコスト節約のために殻口の変形によってヘビから逃れるという、防御行動の切り替えをイッシキマイマイがおこなっていることも、実験結果の解析から明らかになった。

さらに興味深いことに、切れたしっぽは数週間で再生し、無傷なしっぽと容易に区別がついた。それならきっとと考え、イッシキマイマイの生息する石垣島と西表島、それからヨナクニマイマイの生息する与那国島のそれぞれ数地点で、再生したしっぽをもつ個体の割合を調査した。結果、イッシキマイマイでは約1割の個体が再生尾を持っているのに対して、ヨナクニマイマイにはそのような個体がほぼ皆無だった。このことは、自切行動が対ヘビ防御として野外で有効に機能している可能性と、現在、野生のイッシキマイマイがけっこうな頻度でヘビから襲われている可能性の両方を同時に示唆する<sup>5)</sup>。ニッポンマイマイ属カタツムリとセダカヘビとの、古くから続く浅からぬ縁は、もはや疑いようがなくなってきた。

### 仮説を検証する

セダカヘビが「右利き」であることはあきらかになった。ニッポンマイマイ属カタツムリとの深い関係も詳らかになった。最後の詰めは、セダカヘビの存在下で左巻きカタツムリが高頻度で起源してきた可能性の検証である。琉球列島南部を舞台にしたニッポンマイマイ属の進化史はもちろん興味深いだが、それがあきらかになっただけでは不十分だ。はなから仮説にとって都合のいい例だとわかっているのだから、本当の意味で検証したことにはならないからだ。ニッポンマイマイ属に限らず、別地域の他の系統群でも同様の進化が起きていなくてはならない。

そこで意を決して、文献から全球規模でカタツムリの分布を調べ、セダカヘビの分布との重複具合を確かめていくという気の遠くなるような作業を開始した。流し読みしたカタツムリの図鑑やモノグラフは、ドイツ語のもの、中国語のものなどを含め、総ページ数で3000を超

えた。全種の分子系統を利用できればなお望ましかったが、自力で構築しようとすれば一生かかっても完成しそうにない。使える情報をかき集め、限界まで妥当で丁寧な解析をおこなうしかなかった。

得られた1000属近いカタツムリの巻き型情報を、セダカヘビに分布が重複するかどうかを主なパラメーターにして統計解析にかける。ほかに組み入れたパラメーターは体サイズと殻の形だ。大きな左巻きほどヘビから食べられにくかったという実験結果と、細長いカタツムリでは平たいカタツムリより逆巻き同士の交尾が容易だという既存研究の結果<sup>1)</sup>を考慮したのだ。また可能な限り系統的に独立な比較をおこなうため、解析にはいくつかの工夫をほどこした。たとえば、同じ科に所属する場合には「左巻きへの進化の回数」が「左巻きの種を含む属の数」を下回る可能性が高い。そうした効果はある程度除去できたはずだ。

解析の結果は明白だった。セダカヘビの分布域では、確かに高頻度で左巻きカタツムリの系統が起源していた。その傾向は大型のカタツムリほど顕著だった。また平たいカタツムリにおける左巻き系統にいたっては、もはやセダカヘビの分布しない地域にはほぼいないと言ってよいような有り様だった(図7)。

ダメ押しとして、ニッポンマイマイ属の分子系統解析も共同研究者とおこなった。その結果、琉球列島南部と

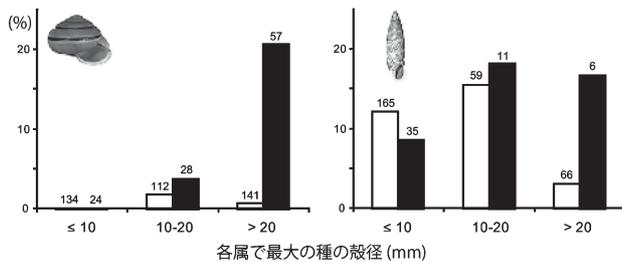


図7. カタツムリ(柄眼目)における、左巻きの種を含む属の割合。殻形態(左:平ら, 右:細長)、セダカヘビ科ヘビ類との分布重複の有無(黒:重複, 白:無重複)、および体サイズで区分して表示。グラフ上の数字は各カテゴリーに分類された属の総数。

いう非常に狭い地域でありながら、そこに分布する左巻きの種の起源は一度きりではないということが判明した。一度起こるだけでも奇跡のような進化なので、繰り返し起きたことは何かの必然を暗示する。セダカヘビからの自然選択がそうさせたのだと信じるに足る証拠だといえよう。こうして「右利きのヘビ仮説」は強く支持されたのだ<sup>6)</sup>。

### 「右利きのヘビ仮説」のこれから

仮説の検証は、一通り終わることができた。今やもうやるべきことは残っていないような気もするが、一方で多くの謎を新たに生み出した気もする。左右で数が異なるなどという、脊椎動物にあるまじきセダカヘビの歯の発生過程はどうなっているのか。歯が左右同数のセダカヘビは二次的に進化してきたのか、それとも祖先の姿をそのまま引き継いでいるのか。イッシキマイマイがしっぽを切る仕組みはどうなっているのか。セダカヘビのいない場所に棲む左巻きのカタツムリや海産巻貝は、どうやって進化してきたのか。トリビアルなものも多いが、医学や材料科学の発展に寄与する原石がこうした謎のなかに埋もれていないとも限らない。他分野の研究者の助けを借りながら、今後も謎解きに取り組んでいきたいと考えている。

蛇足になるが、本稿に記した研究過程の悲喜こもごもについてより詳しく知りたい方は、拙著「右利きのヘビ仮説 追うヘビ, 逃げるカタツムリの右と左の共進化」(2012, 東海大学出版会)をご参照ください。

### 文献

- 1) Asami, T. *et al.*: *Am. Nat.*, **152**, 225 (1998).
- 2) Hoso, M. *et al.*: *Biol. Lett.*, **3**, 169 (2007).
- 3) Hoso, M. *et al.*: *Herpetol. Rev.*, **37**, 174 (2006).
- 4) Hoso, M. *et al.*: *Am. Nat.*, **172**, 726 (2008).
- 5) Hoso, M. *et al.*: *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, **279**, 4811 (2012).
- 6) Hoso, M. *et al.*: *Nat. Commun.*, **1**, 133 (2010).