



## (論文内容の要旨)

有肺類は陸産貝類の中でも特に著しい適応放散を遂げた一群であり、その移動能力の小ささゆえに分散過程や生殖隔離の成立過程を追跡できる数少ない生物のひとつである。本研究では、日本島弧固有の陸貝ニッポンマイマイ属(ナンバンマイマイ科)に焦点を当て、分子系統解析と殻・生殖器形態の統計的解析をもとに、種分化パターンと生殖隔離機構の解明、ならびに分類体系の整理を試みた。

本論文は全部で8章から構成されている。第一章ではまず、陸貝を用いた進化生物学的研究の事例およびそれらを進める上で障害となる分類学上の問題を紹介し、ニッポンマイマイ属陸貝のもつ特徴がどのようにこれらの研究に貢献するかを論じた。

第二章では、本属の85種/亜種について分子系統解析を行った。その結果、本属の中にはこれまでの形態分類では認識されていなかった、亜属レベルの単系統群が存在することが明らかになった。各系統群の分布や生態学的特徴、及び日本列島地域の地質学的知見に基づいた考察の結果、本属は6亜属に分割するのが妥当であると考えられ、亜属レベルでの多様化は中新世後期以降の気候変動や地殻変動に伴う分断と、樹上性・地上性というハビタットの分化によって促されたと推定された。

第三章～第五章では、琉球列島に分布する樹上性のグループであるオキナワヤマタカマイマイ亜属に着目し、その分化様式と生殖隔離機構、および分類について考察した。第三章では、本亜属11種について分子系統解析を行ったほか、沖縄島に分布するオキナワヤマタカマイマイとその近縁種について網羅的なサンプリングを行い、ミトコンドリアDNA(チトクロームオキシダーゼ遺伝子サブユニットI(COI))と核DNA(リボゾーム内部転写スペーサー領域ITS)の遺伝的変異および形態的分化を解析した。その結果、オキナワヤマタカマイマイは遺伝的交流のない2つの生物学的種からなり、両者は生殖器形態によって識別できることが明らかになった。

第四章では、前章の結果を基にオキナワヤマタカマイマイ亜属の分類学的再検討を行った。前章で明らかになったオキナワヤマタカマイマイ亜属の2つの隠蔽種をそれぞれオキナワヤマタカマイマイ *Satsuma eucosmia*、シラユキヤマタカマイマイ *S. largillierti* として再記載し、前章で独立種ではないと判断されたオキノエラブヤマタカマイマイはオキナワヤマタカマイマイの亜種に、ヒメユリヤマタカマイマイはシラユキヤマタカマイマイのシノニムに格下げした。

第五章では、オキナワヤマタカマイマイとシラユキヤマタカマイマイそれぞれの地方集団の生殖器形態を詳細に調べ、沖縄島北部において分布域の重なる両種の間で生殖器形態に顕著な形質置換が見られることを明らかにした。

第六章と第七章では、オキナワヤマタカマイマイ亜属との比較という視点に立ち、同じく琉球列島に分布する地上性のグループであるシュリマイマイ亜属について同様な解析と分類学的再検討を行った。第六章では、沖永良部島から久米島に主な分布域を持つシュリマイマイの網羅的なサンプリングと分子系統解析(COI、リボゾーム外部転写スペーサー領域ETS)、形態形質の多変量解析を行った。その結果、シュリマイマイにも生殖器形態で識別できる2つの隠蔽種(生物学的種)が存在すること

が明らかになった。オキナワヤマタカマイマイ亜属とシュリマイマイ亜属は同所的に分布するが、両亜属においてよく似た地理的遺伝構造がみられ、それらは昆虫や両棲爬虫類等の分化・分布様式とも共通することから、これらの生物の種分化は、島嶼の分離や融合といった共通の地史的要因の影響下で進行したことが示唆された。一方で、種内の遺伝的分化はオキナワヤマタカマイマイ亜属の方シュリマイマイ亜属よりもはるかに大きいという結果が得られたが、これは樹上性種の方が地上性種よりも、その生息場所の三次元構造を反映して個体間距離が見かけ以上に長く、また森林の縮小・分断などによって隔離されやすかったことを示唆している。

第七章では、前章で得られた結果を基にシュリマイマイの分類学的再検討を行った。前章で明らかになったシュリマイマイの隠蔽種をそれぞれ *Satsuma mercatoria*、*S. miyakoensis* として再記載したほか、シュリマイマイに認められていた8亜種それぞれを上記2種いずれかの亜種あるいはシノニムとした。

終章の第八章では、前章までの結果をまとめ、ニッポンマイマイ属の多様化と生殖隔離の機構について議論した。本属は新第三紀後期に地理的隔離および地上性・樹上性という生態分化を伴う亜属分化を経験したのち、それぞれの地域でさらなる多様化を遂げたと考えられる。特に琉球列島では度重なる地理的分断によって異所的種分化を起こし、その間で生じた生殖器形態や殻の巻型の違いなどが生殖隔離機構となり、複数種の共存と多様化をもたらしたと考えられた。

## (論文審査の結果の要旨)

生物の種分化には、地理的隔離が最も重要な契機であると考えられている。地理的に隔離された集団が再び出会った時、そこに生殖隔離が生じていれば、両者は種分化したと言える。しかし、実際に種分化をとらえ、その機構を明らかにした研究はごくわずかしかない。陸産貝類は、その移動能力の小ささゆえに分散過程や生殖隔離の成立過程を追跡できる数少ない生物のひとつである。本研究は、日本島弧固有の陸貝ニッポンマイマイ属(ナンバンマイマイ科)に焦点を当て、分子系統解析と殻・生殖器形態の統計的解析をもとに、分類体系の整理をしつつ、種分化パターンと生殖隔離機構の解明を試みたものである。

第一章ではまず、陸貝の進化に関する先行研究を整理し、陸貝を進化生物学的研究の材料として用いる時の指針を示している。

第二章では、ニッポンマイマイ属85種/亜種の分子系統解析をもとに、亜属レベルでの分類体系の整理を行なった。この解析は、殻や生殖器の形態からだけでは認識されていなかった系統群の存在を浮かび上がらせた点において意義深い。また、本属の亜属レベルでの多様化が中新世後期以降の気候変動や地殻変動に伴う分断と、樹上性・地上性というハビタットの分化によって促されたという推定は、日本島弧の生物相の成立史に新たな視点をもたらすことになった。

第三章では、琉球列島に分布する樹上性のオキナワヤマタカマイマイ亜属陸貝の網羅的サンプリングと分子系統解析を行ない、オキナワヤマタカマイマイと呼ばれていた種が遺伝的交流のない2つの生物学的種からなり、両者は生殖器形態によって識別できることを明らかにした。この隠蔽種の発見は、陸産貝類の分類に分子系統解析と生殖器の詳細な比較が必須であることを示すものである。

第四章では、前章の結果を基にオキナワヤマタカマイマイ亜属の分類学的再検討を行い、前章で明らかになった二種の隠蔽種をそれぞれ記載した。この研究は、琉球列島を代表する陸貝の新しい分類体系を提示した点において意義深い。

第五章では、沖縄島北部において分布域の重なるオキナワヤマタカマイマイとシラユキヤマタカマイマイの間で生殖器形態に形質置換が見られることを明らかにした。このことは、多くの動物が持つ視覚・聴覚・嗅覚による明確な交尾前隔離の手段をもたない陸貝において、生殖器形態の機械的な不一致が生殖隔離機構として働く可能性を示していると考えられる。また、生殖器形態の形質置換は昆虫で僅かな例が知られているのみであり、本発見は昆虫以外では初の例である。

第六章と第七章では、オキナワヤマタカマイマイ亜属との比較という視点に立ち、同じく琉球列島に分布する地上性のグループであるシュリマイマイ亜属について同様な解析と分類学的再検討を行った。第六章では、沖永良部島から久米島に主な分布域を持つシュリマイマイの網羅的なサンプリングと分子系統解析(COI、ETS)、形態形質の多変量解析を行った。その結果、シュリマイマイにも生殖器形態で識別できる2つの隠蔽種(生物学的種)が存在することが明らかになった。オキナワヤマタカマイマイ亜属とシュリマイマイ亜属は同所的に分布するが、両亜属においてよく似た地理的遺伝構造がみられ、それらは昆虫や両棲爬虫類等の分化・分布様式とも

共通することから、これらの生物の種分化は共通の地史的要因の影響下で進行したことが示唆された。樹上性であるオキナワヤマタカマイマイ亜属と地上性であるシュリマイマイ亜属それぞれの遺伝的分化様式を明らかにすることによって、陸貝の生活様式が種分化に与える影響を一般化したことは、本研究の白眉である。

第七章では、前章で得られた結果を基にシュリマイマイの分類学的再検討を行った。この結果は、琉球列島の生物相が考えられていた以上に多様であることを示している。

終章の第八章では、前章までの結果をまとめ、ニッポンマイマイ属の多様化と生殖隔離の機構について議論した。本属は新第三紀後期に地上性・樹上性という生態分化を伴う亜属分化を経験したのち、度重なる地理的分断によって異所的種分化を起し、その集団間で生じた生殖器形態や殻の巻型の違いなどが生殖隔離機構となり、複数種の共存と多様化をもたらしたという壮大な結論は、日本島弧における生物多様性の形成史に新たな視点をもたらすことになった。

本論文の第三～五章の内容はすでに国際誌に掲載されている（第三章は *Molecular Phylogenetics and Evolution*、第四章は *Venus*、第五章は *American Naturalist*）。

以上のように、本研究は、徹底的なサンプリングと地道な形態計測、緻密な実験による分子系統解析によって、ニッポンマイマイ属の分類体系を整理し、これまで謎に包まれていた種分化機構を明らかにした重厚な研究であると評価できる。

本申請者が所属する関連環境学専攻自然環境動態論講座の目的の一つは、生物多様性を深く理解し、生物の種分化の機構を探究することであり、本研究は本講座にふさわしい内容を備えたものと言える。

よって

本論文は博士（人間・環境学）の学位論文として価値あるものと認める。また、平成 21 年 1 月 9 日、論文内容とそれに関連した事項について試問を行った結果、合格と認めた。