

(続紙 1)

京都大学	博士 (理学)	氏名	吉川 晟弘
論文題目	Evolutionary relationships of the inter/intraspecific color variations on the pereopods of the intertidal hermit crab <i>Clibanarius</i> Dana, 1852 (潮間帯性ヤドカリ・ヨコバサミ属 <i>Clibanarius</i> Dana, 1852 の種間および種内の歩脚色彩多様化の進化的背景)		
<p>ヨコバサミ属 <i>Clibanarius</i> Dana, 1852は、潮間帯から潮下帯にかけて生息しているヤドカリの仲間である。本属の種は岩礁域や、サンゴ礁、干潟、河口付近、マングローブ林等の様々な潮間帯環境の進出しており、世界中から59種（そのうち37種がインド-西太平洋域に分布）が報告されている。本属の種は、歩脚に種により顕著に異なる色彩の特徴を有しており、例えばツメナガヨコバサミに見られる縞模様、スネリウスヨコバサミに見られる明斑模様などの特徴を有す。しかし、多様な色彩の特徴がどのように進化してきたのか、また特定の色彩と生息環境には対応が見られるのか、については未だ明らかにされていない。そこで申請者は、インド-西太平洋洋域に生息しているヨコバサミ属19種の系統的位置を推定することで、彼らが持つ色彩の要素の進化的背景を推定し、色彩の多様化過程を考察した。加えて、生息環境（岩礁帯や干潟）と色彩の特徴の関係を議論し、各色彩の特徴の生態学的意義を考察した。方法としては、採集されたヨコバサミ属からCOIおよび12S rRNA、16S rRNA、Histone H3領域の決定し、最尤法（ML法）による系統解析により系統関係を推定した。そして得られた系統樹をもとに祖先形質解析を行うことで、祖先種の色彩の特徴を推定した。その結果、ヨコバサミ属の祖先的な模様は「明斑」を呈していた可能性が示唆され、「縞」・「淡い明縞」・「無地色」が系統内で複数回個別に進化していることが示された。ヨコバサミ属のヤドカリは祖先形である斑点模様から、硬基質環境（岩礁・サンゴ礁環境）への進出とともに「無地色」や「歩脚先端の明色」を獲得し、軟基質環境（干潟・マングローブ林）への進出に合わせて「縞」を獲得したと推測される。続いて、多様な色彩の特徴がどのように出現し、種内集団に蓄積されるかを解明するために、ある1種の種内の色彩多型の出現過程について調査した。材料には、イソヨコバサミ <i>Clibanarius virescens</i> (Krauss, 1843)を用いた。そして、本種の色彩変異の形成要因を、①成長段階による違い、②地理的な違いの2つの視点から調査した。調査にはインド-西太平洋域である日本（本州、四国、九州、南西諸島）、オーストラリア北部（タウンズビル）、インドネシア（ジャワ島、ロンボク島）、タイ（プーケット）で採集された標本を用いた。本研究で着目した色彩変異は、①Morgan (1988)で報告された歩脚の指節に見られる3型(A暗色の帯、B斑点、C無地)および②白色の歩脚、②青色の歩脚の2つである。採集された標本の生時の色彩の特徴を実物および写真から記録し、その体サイズおよび歩脚の指節のサイズを計測した。その後、成長段階による色彩変異の出現頻度および地域間における出現頻度の違いを調べた。その結果、指節に見られる3型は成長に合わせてCタイプ、Bタイプ、Aタイプの順番に出現することが判明した。また白色の歩脚をもつ色彩変異個体は、前甲長がおおよそ1.5 mm から2.5 mm のサイズで見られ、2.5 mm 以上の大きになると緑色もしくは青色の色彩になることが示された。青色の歩脚については、プーケットにおいて高頻度で出現したが、通常色の個体との体サイズ差および性差が見られず、その出現原因は不明であった。地域間に見られる指節の色彩変異の出現頻度については、オーストラリア北部、イン</p>			

ドネシア、タイなどの熱帯・亜熱帯域から採集された個体ではCタイプの指節を持つ個体が多く、かつ温帯域に生息する集団と比べて最大抱卵個体の体サイズが小さくなっている事がわかった。以上の結果から、熱帯・亜熱帯域の集団はAタイプおよびBタイプの指節が現れる体サイズに達する前に成熟し、世代を交代している可能性が見出された。COI領域を用いた系統解析では、今回調査した3つの色彩型において遺伝的な分化は確認されなかった。

以上の内容のこの論文は、以下の観点からの審査を実施した。

熱帯域のサンゴ礁では、多様な体色と模様を持った甲殻類が多数知られ、特に太陽光が届く範囲に生息する種で色彩は多様である。地理的にはCoral Triangleと呼ばれるフィリピン、インドネシア、オーストラリア北部を中心とする三角形の地域は海洋生物の多様性が最も高く、鮮やかな体色と顕著な模様を持った生物が多産する。こうした多様な体色と模様が、どのように系統的に進化してきたかというのは、生物の進化の一つの重要なテーマである。

申請者は、この興味深いテーマに着目し、熱帯、亜熱帯に広く分布する潮間帯性のヨコバサミ属のヤドカリ類をモデルケースに、種ごとに見られる多彩な体色と色彩について、それが系統的にどのように進化してきたかを、生息地との関係も含め調べた。このヤドカリ類を採集するにあたり、申請者は、Coral Triangleに源を発する黒潮が流れる本州の房総半島から九州を経て、奄美、沖縄、またCoral Triangleの中心地であるインドネシア、オーストラリア、タイなどの地域で精力的に野外調査を行なった。また複雑に見える色彩を、いくつかの要素に分け、それらの組み合わせによって各種の模様を記述した。系統の推定の遺伝的解析には、国立遺伝学研究所の遺伝情報分析室の協力を得た。その結果、このグループは黒地に白い斑点を持つ硬基質環境（岩礁・サンゴ礁環境）にすむ種から進化し、「無地色」や「歩脚先端の明色」を獲得し、さらに軟基質環境（干潟・マングローブ林）への進出が起きて「縞模様」を獲得したという興味深い結果を得た。これまで十脚甲殻類の、ある一つの属に着目して色彩と系統の進化を詳細に推測した例は少なく、特に硬基質環境と軟基質環境の両方に生息する属において、このような解析が行われた初めての例である。

また申請者はこのヨコバサミ類の中で、唯一暖温帯域にも分布域を伸ばしてきていて、この属の中で、世界で最も広い分布域を持つイソヨコバサミに焦点をあて、暖温帯域から熱帯域にわたる広範囲の採集を行い、色彩と遺伝的構造の地理的な解析を行なった。東京湾のような暖温帯域とインドネシアのサンゴ礁の個体で、遺伝的差異はなく、また南半球と北半球の集団でも大きな遺伝的な差異は見出せなかったが、インド洋の集団を中心に遺伝的構造が異なる分集団があることを発見した。また本種に見られる色彩変異と地理的な遺伝的差異には顕著な関係はなかった。この結果は、種分化と色彩の進化が必ずしも平行して起こるわけではないことを示しており、色彩の進化に一つの重要な知見を与えるものである。

以上のように申請者は、日本各地から東南アジア、オーストラリアなどで精力的な調査、採集を行い、また瀬戸臨海実験所および国立遺伝学研究所において、形態および遺伝的な解析を行い、系統を推測し、上記のような興味深い知見を多数見出した。

よって、本論文は博士（理学）の学位論文として価値あるものと認める。また、令和2年1月17日に論文内容とそれに関連した口頭試問をおこなった結果、合格と認めた。