

京都大学	博士 (理学)	氏名	古居 晴菜
論文題目	Evolutionary morphology of ostracod carapaces: functional trade-offs among carapace-closing abilities and postural stability (貝形虫の進化形態学的研究：閉殻力と姿勢の安定性のトレードオフ関係)		
<p>(論文内容の要旨)</p> <p>微小な水棲甲殻類である貝形虫は、キチン質の外骨格を包む炭酸カルシウムの背甲が化石として多産するため、古生物学的に重要なグループである。鉱物質の背甲は捕食者や乾燥から身を守る機能を担っており、二枚の背甲を閉じるための閉殻筋が発達する。一方、貝形虫は、背甲を開けて付属肢を外に出して活発に動き回る。貝形虫は体が小さいために多様な動物の被食者になるが、背甲を閉じることによる防御と、付属肢を使った逃避の2通りの捕食回避行動が知られている。貝形虫には多様な背甲や閉殻筋の形態が見られるが、そうした形態的多様性が閉殻や逃避に関わる運動機能にどの程度制約されているかは不明であった。</p> <p>本研究では、この点を明らかにするために、貝形虫の背甲と閉殻筋の形態を表現する理論形態モデルを用いて、彼らの運動に関わる機能に注目した進化形態学的研究を行った。殻の外形を三軸楕円体で、閉殻筋を円柱でそれぞれ近似し、殻口輪郭の縦横比、殻の膨らみ、閉殻筋の付着位置、閉殻筋の太さの四つの形状パラメータで形態を表すモデルを作成した。運動に関する機能として、閉殻強度、殻を閉じる速さ、姿勢の安定性の三つに注目し、これらの機能特性を表す無次元量を定義して形態モデル毎に計算して評価した。その結果、機能特性間の相反関係が見いだされ、閉殻強度と姿勢の安定性の両立が困難であることがわかった。すなわち、殻幅が殻高に対して大きいほど姿勢が安定する代わりに閉殻強度が落ち、逆に殻幅が殻高に対して小さいほど閉殻強度は増すが姿勢が不安定になる。太い閉殻筋を腹縁付近に発達させることで閉殻強度と姿勢の安定性の間のパレート最適解が得られるが、こうした形態を採用すると殻を閉じる速さが犠牲になることがわかった。一方、閉殻筋を殻中央部に配置すると、三つの機能特性のいずれも大きく損なわれずに済むことがわかった。</p> <p>貝形虫109種の現生および化石試料から上記の形状パラメータを計測し、得られた実測値から構成した理論形態モデルについて三つの機能特性の値を計算して、試料毎の機能特性を近似的に評価した。その結果、殻口輪郭の縦横比と殻の膨らみの間に有意な正の相関が認められ、いずれかの機能に極端に特化した種は見出されなかった。つまり、貝形虫の殻形状は、閉殻強度と姿勢の安定性を折衷するものに限られる。また、実際の閉殻筋の付着位置は殻の中央からわずかに背側に寄った位置が卓越しており、閉殻強度と姿勢の安定性のパレート最適よりも、三つの機能特性を均衡させる方が貝形虫にとって重要であることが示唆された。</p> <p>現生種で上記三つの機能特性と生活型を比較したところ、堆積物表在種は閉殻強度より姿勢の安定性や殻を閉じる速さをやや優先させているのに対して、内生種は姿勢の安定性を多少犠牲にして強い閉殻力を実現する傾向が見られ、葉上種は堆積物表在種と内生種の中間的な値を示した。この結果は、堆積物表在種では小型捕食者から逃げる逃避戦略が、内生種では飲み込まれた際に殻を閉じて耐える装甲戦略が、多様な捕食者がいる葉上環境では中間的な対捕食者戦略が採用される傾向があることを示している。さらに、先行研究で提示されている現生貝形虫の分子系統樹の端点に機能特性と生活型の形質状態を配置した結果、生活型が様々な系統に散らばる同形形質になる一方で、より派生的なグループほど閉殻強度が若干弱くなる傾向が見られた。このことから、上記の機能特性と生活型の連関は、単なる系統的近縁性による形質状態の共有よりは、捕食者に対する適応の結果であると解釈できる。</p>			

(論文審査の結果の要旨)

本学位申請論文は、素朴な観察に基づいて種毎に議論されることが多かった貝形虫の機能形態について、数理モデルで表される殻形状と生体力学に基づく機能特性の関係を一般化し、個々の形態ではなく形態的バリエーションに着目して、様々な系統にわたる大規模な種間比較に基づいて論じたものである。貝形虫は、多様な環境に生息し化石記録も豊富なので、進化古生物学の研究材料として有望であるが、先行研究の多くは記載分類や古環境復元などに集中しており、大進化レベルでの研究は限られている。本論文は、貝形虫の筋-骨格系の幾何学的単純さと形態的バリエーションに着目することでその材料としての利点を十分に引き出しており、このグループの今後の進化形態学的研究の指針を示すものとして位置付けられる。

古生物の形態を機能や適応の観点から理解しようとする研究には、生物の構造や運動を力学的に解析するバイオメカニクスと、形態的多様性やその偏りを機能的観点から考究する機能-形態空間解析の2種類のアプローチがある。前者の方法が古脊椎動物の筋-骨格系の解析に多用されてきたのに対し、後者の方法は貝殻など幾何学的に単純な形態を表す数理モデルとともに発展してきた。本研究は、二枚の背甲を備え活発に運動する貝形虫を対象に、研究対象によって使い分けられてきた上記二つの手法を組み合わせたものであり、方法論的にも新奇性が認められる。こうした解析の結果、貝形虫の形質間の相関が閉殻機能と姿勢の安定性の折衷で説明できることを見出した点は、革新的な成果として高く評価できる。

本研究は、様々な系統にわたる100種以上の計測データに裏付けられており、少なくとも現生に限れば貝形虫全体の傾向を把握しうる範囲の分類群を扱っている。貝形虫の採取法、試料処理法、種同定は、申請者が他大学の専門家に指導・協力を仰いで会得しており、本研究成果は量だけでなく質の高いデータを提供したものと評価できる。理論形態学的・形態測定学的・生物統計学的解析は全体的に良く設計されており、解析手法の選択や使用方法も適当である。本研究で新たに定義された三つの機能特性については、それらの間の代数的関係や形状パラメータとの関係が付録で詳述されており、モデルの数学的背景についても十分に吟味されていることが窺える。また、理論形態パラメータを用いた統計解析では、一般にパラメータ間の代数的従属関係による疑似相関が問題になるが、本研究では計算統計学による標本再抽出法を用いてこの問題を克服し、生物学的に意味があると思われる形状間の相関の検出に成功している。

本研究で扱った試料は現生および鮮新世以降のものに限られるが、本研究のアプローチは、保存さえ良ければ中・古生代の古い化石にも適用可能である。将来、データベースを用いた情報集約的な方法と上手く組み合わせれば、捕食圧の増大によって海洋生態系が大きく変貌したとされる中生代海洋革命の前後で貝形虫の形態的バリエーションがどう変わったか、あるいは多くの種が入れ替わった大量絶滅事変の前後ではどうであったかなど、貝形虫の大進化史に直接関わる大きな研究テーマに発展する可能性がある。

以上のことから、本論文は博士(理学)の学位論文として十分価値あるものと認められる。また、令和4年1月20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。

要旨公表可能日：2022年4月1日以降