

(続紙 1)

京都大学	博士 (理学)	氏名	池田 悠吾
論文題目	Geographic divergence pattern and morphological variability of the Japanese greater horseshoe bat (ニホンキクガシラコウモリにおける地理的分化パターンと形態的変異性)		
(論文内容の要旨)			
<p>ニホンキクガシラコウモリ (<i>Rhinolophus nippon</i> Temminck, 1835 ; 以下ニホンキク) は日本列島を含む東アジアからヒマラヤ山岳地帯東部まで広域分布する。近年の分子系統解析から、本種はヒマラヤ山岳地帯西部からヨーロッパまで分布するキクガシラコウモリ (<i>Rhinolophus ferrumequinum</i> (Schreber, 1774) ; 以下キク) の姉妹種とされたが、量的・質的に両種を識別可能な形態形質は未解明であった。また、日本列島と朝鮮半島および中国北東部を含む北東アジア系統のシトクロムbおよびDループ領域から構築された分子系統樹では、西日本や九州産の配列情報が不足しており、日本列島集団の単系統性は不明瞭であった。また、日本列島産ニホンキクにおける超音波の最大周波数が、南から北にかけて減少することや、周縁島嶼集団で増大することについて、体サイズ変異との負の相関が指摘される一方で、キクガシラコウモリ科の種間では、体サイズよりも鼻腔高および耳介長とより強い相関を示すことが示唆されており、日本列島に生息する当該種における最大周波数の変異は、超音波の発声および受容と関連する形態形質の変異によって駆動されると考えた。</p> <p>第2章では、姉妹種であるニホンキクとキクの形態的差異を明らかにするために、頭蓋骨形態の量的・質的な変異解析を実施した。ニホンキクとキクの間に明瞭な形態変異があることを解明し、両種を識別する上で重要な形質について形質状態を定義した。また、ニホンキクの種内において、遺伝的分化と整合する形状変異と、日本列島集団の頭蓋骨の大型化、および済州島集団の頭蓋骨の小型化を解明した。</p> <p>第3章では、日本列島産ニホンキクの単系統性を明らかにするために、西日本を中心に野外調査を行い、得られた標本のシトクロムbおよびDループ領域の配列情報を加えた北東アジア系統の分子系統解析を実施した。日本列島集団が東日本/西日本/南九州の3クレードに分化し、そのうちの南九州クレードに朝鮮半島、済州島、および中国北東部集団が内包されることを解明した。このことから、日本列島集団の単系統性を否定し、大陸への再進出仮説を提唱した。また、日本列島内の遺伝的な東西分化が、他の中大型哺乳類の分化パターンと整合することを示唆した。</p> <p>第4章では、超音波関連形質の中でも、評価が難しい平滑構造を多く含むため特に知見が少ない鼻骨形態の変異を解明するために、京都、済州島、および朝鮮半島南部産ニホンキクと、島根および壱岐産コキクガシラコウモリ標本の三次元メッシュモデルを構築し、三次元幾何学的形態測定法を用いた変異解析を実施した。ニホンキクとコキクガシラコウモリの間には鼻骨瘤後中部の変異を、ニホンキクの京都集団と済州島集団の間には鼻骨瘤前中部の変異を検出した。また、一般化線形モデルにより、前者は前腕長、後者は最大周波数が最適モデルであることを解明した。このことから、鼻骨形態は部位によって変異性が異なり、島嶼集団でみられる最大周波数の増大は鼻骨瘤前中部の高い変異性が関与することが示唆された。</p> <p>第5章では、日本列島ニホンキクが3つの遺伝クレードを維持している原因が、山脈や海峡による地理的分断ではなく、氷河期の異なるレフュージアへの集団隔離に伴い、変異性が高い鼻骨形態を代表する超音波発声に関与する形態変異が蓄積されたことで生じる各集団間の音声コミュニケーションの不和であるという仮説を提唱した。</p>			

本仮説は、キクガシラコウモリ科に特有の超音波発声に関与する形態形質が初期の集団分化を促進するという全く新しい考えに基づいており、本仮説を検証することで、コウモリ類における高い種多様性を産生する種分化機構の解明につながると期待される。

(続紙 2)

(論文審査の結果の要旨)

コウモリ類は哺乳類のなかで飛翔能力をもつことから、陸上を生活域とする分類群とは異なる分散様式や種分化が期待される。本論文は、ユーラシア大陸に広く分布するキクガシラコウモリ種群を対象として、その種分類の問題の解決、北東アジアにおける生物地理の解明、頭骨の部位ごとの変異性の違いとその機能形態学をはじめて明らかにした。

第2章では、ヨーロッパから東アジアまで広域に分布するとされてきたキクガシラコウモリが、近年の分子系統学的研究からヨーロッパに分布するキクガシラコウモリ、アジアに分布するニホンキクガシラコウモリの2つに分けられるのではないかとの種分類の問題に取り組んだ。両種の頭骨形態に着眼し、複数の比較形態学的手法を用いることで、形態的差異と識別形質をはじめて解明することができた。中国、韓国、およびハンガリーとの共同研究として、分布全域をカバーする標本資料の精力的な調査が実施された。さらに、ニホンキクガシラコウモリの地域集団間において2つの異なる形態学的変異傾向がみられることをはじめて明らかにした。旧北区における広域分布種の種分化や生物地理の理解につながる研究として評価できる。

第3章では、ニホンキクガシラコウモリの北東アジア集団に着目し、分子系統地理学解析により、日本列島に3つのクレードが認められること、その一つは北東アジアの大陸部集団を内包しているという興味深い地理的パターンを見いだした。日本列島内での分化が気候変動による分布域の縮小過程で生じ、その後日本列島から大陸へ再進出したとする仮説を提唱したことは興味深い。これまで陸上動物の知見がもとになっていた日本列島における動物種の分散経路や起源の理解に、飛翔能力をもつコウモリ類の新しい系統地理パターンを提示した研究として評価できる。

第4章では、マイクロCT撮影を用いた三次元幾何学的形態測定 of 最新手法を取り入れ、これまで評価が難しかった平滑な部位を含めた頭骨形態変異を詳細に明らかにした。異なる種間、および同種地域集団間で、超音波の発声と関連する鼻骨において変異が見られることを明らかにし、同時に種間と同種地域集団間では変異が生じる部分が異なることをはじめて解明した。超音波を用いるコウモリ類特有の形態的性質と、哺乳類としての普遍的な形態的性質の違いに着目し、この変異性の違いが、超音波の発声と咬合力の増大に伴う頭骨強化という2つの異なる機能的制約によってもたらされるという新たな形態進化モデルを提唱した。

第5章では、高い変異性が見られた鼻骨とその超音波発声への機能的関連を考察し、超音波を利用するコウモリ類に特有の、初期の集団分化を促進する種分化メカニズムに関する新仮説を提唱した。この仮説は、生態学的種分化の概念と形態学的変異性の違いを融合した画期的なものであり、当該分野に大きなインパクトを与える成果である。

このように、本研究はニホンキクガシラコウモリの種分化と地域集団間分化について、飛翔能力と超音波発声に着目することにより、陸上動物とは異なる種分化と系統地理学パターンを見だし、その形成要因について新たな仮説やモデルを提唱した研究として高く評価できる。コウモリ類がもつ独特の進化や種分化研究への波及も期待される。

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5年1月16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： 年 月 日