

(続紙 1)

京 都 大 学	博士 (人間・環境学)	氏名	椿 玲未
論 文 題 目	Ecology and evolution of pteridoidean bivalves symbiotic with filter-feeding sessile organisms (濾過食性固着生物と共生するウグイスガイ上科二枚貝の生態と進化)		
(論文内容の要旨)			
<p>海水中には膨大なプランクトンや有機物が懸濁しており、海底の基盤の上には、居ながらにして海水を濾過しそれらの懸濁物を摂食するように進化した濾過食性固着生物が数多く見られる。そして固着生物の上にさらに別の生物が付着するという関係が豊富に見られ、そのような「住み込み共生」が海の生物多様性を著しく高いものに行っていることが指摘されてきた。本論文は、ウグイスガイ上科二枚貝を材料に、濾過食性固着生物への付着生活がどの系統で起源し、付着寄主上で多様化がどのように進行し、付着寄主との間にどのような生態的關係が形作られてきたのかを明らかにしようとしたものである。</p> <p>第一章では、海洋生態系における住み込み共生が海の生物の多様化に果たした重要性を指摘し、ウグイスガイ上科二枚貝類は、住み込み共生の獲得が海洋生物の生態や多様化に及ぼしうる影響を検証するのに適した系であることを概説した。</p> <p>第二章では、ウグイスガイ上科の多様化の歴史と住み込み共生性の起源を明らかにするために、分子系統解析を行った。その結果、刺胞動物や海綿動物に付着するグループは岩石に付着する種から、それぞれ独立に起源しており、特に刺胞動物の八放サンゴ亜綱に共生する系統で更なる多様化を起こしたことが明らかになった。またこの分子系統解析の結果は、ウグイスガイ上科の上位分類体系の変更を迫るものであった。</p> <p>第三章では、寄主転換がウグイスガイ上科二枚貝の多様化を促したかを調べるために、海綿動物に住み込み共生するヤブサメガイの集団遺伝的構造を、核遺伝子の増幅断片長多型解析法を用いて調べた。その結果、異種の実上個体間で有意な遺伝的分化が見られ、ヤブサメガイはホストレースを形成していることが明らかになった。以上の結果は、寄主への特異性の形成と寄主転換がウグイスガイ上科の多様化に関わっていることを示唆している。</p> <p>続く第四、五章では、海綿に共生するホウオウガイを対象に研究を行った。まず第四章では、ホウオウガイの基本的な生態を明らかにすることを目標とし、沖縄本島の羽地内海において、ホウオウガイの寄主範囲と生活史の調査を行った。その結果、ホウオウガイの寄主特異性は極めて高く、モクヨクカイメン属の1種 (<i>Spongia</i> sp.) のみを寄主として利用していた。また、ホウオウガイは約十年の寿命を持ち、雄性先熟で、年一回9月頃に繁殖を行っていた。また、見つかった全ての海綿個体にホウオウガイが共生していたことから、両者は絶対共生関係にある可能性が示唆された。</p>			

そこで第五章では、ホウオウガイと海綿の共生関係の実態の解明を目指した。ホウオウガイは、有毒成分を持つ海綿の中に住み込むことによって捕食者から守られるという利益を享受していることはわかっていたが、海綿がホウオウガイとの共生から得る利益は不明であった。水槽中での観察によって、ホウオウガイが濾過済みの排水を海綿の体内に向かって排出していることが判明したため、海綿はその強い水流を利用して体内の水循環を効率的に行っているという仮説を立て、水流を実測することによってこの仮説を検証した。その結果、海綿はホウオウガイが生み出す水流を上手く利用して濾過食を行なっていることが明らかになった。濾過共生とでも呼ぶべきこのような共生関係はこれまで報告がなく、ウグイスガイ上科二枚貝類と付着寄主の相互作用の一つの到達点であると見なすことができる。

最終章である第六章では前章までの結果をまとめ、ウグイスガイ上科の多様化には、生物基盤への住み込み共生と、寄主生物への特殊化、そして寄主転換が介在した種分化が深く関わってきたと結論した。

(論文審査の結果の要旨)

海の生物多様性の著しい高さは、固着しながらにして濾過食を行う固着生物の多様さと、固着生物の存在が新たな生物の生活の場所を創造するという相乗効果に起因すると考えられている。しかし、そのような固着生物とそこに住み込む生物の相互作用や相乗多様化機構について、実証的な研究はまだほとんどない。本論文は、ウグイスガイ上科二枚貝を材料に、濾過食性固着生物への付着生活性がどの系統で起源し、付着寄主上で多様化がどのように進行し、付着寄主との間にどのような生態的關係が形作られていったのかを、重厚な生態観察とさまざまな実験によって明らかにしたものである。

ウグイスガイ上科は、足糸を持ち、基盤に付着して生育する二枚貝の一群で、岩に付着するものに加えて、さまざまな固着生物に付着して生活する多くの種を含んでいる。そのため固着生物への住み込み共生が付着生物の多様化を促進したかどうかを検証するのに、ウグイスガイ上科はふさわしい系統群であると言える。

本論文は第二章で、ウグイスガイ上科の分子系統解析を行い、刺胞動物や海綿動物に付着するグループは岩石に付着する種からそれぞれ独立に起源し、獲得された固着生物への特異性は失われることなく保持されたことを明らかにした。濾過食性固着生物にとって、その上に付着する付着生物は、濾過効率を下げる「招かれざる客」であり、それゆえに固着生物は付着生物に付着されないように、化学的・物理的な対付着者防衛を行なっている。この分子系統解析で得られた、固着生物への付着の進化が2回しか起こらなかったという知見は、寄主の防衛を乗り越えることの困難さに符合している。

第三章では、寄主転換がウグイスガイ上科二枚貝の多様化を促したかを調べるために、海綿動物に住み込み共生するヤブサメガイの集団遺伝的構造を、核遺伝子の増幅断片長多型解析法を用いて調べた。その結果、異種の実質上の個体間で有意な遺伝的分化が見られ、ヤブサメガイはホストレースを形成していることが明らかになった。この結果は、住み込み共生の途上でまさに種分化が起きつつあることを示すものであり、海における付着生物の多様化機構の本質に迫る業績であると評価できる。また詳細な形態比較によって、ヤブサメガイは寄主の海綿ごとに殻の形態や色彩が異なることも指摘されており、そのデータはヤブサメガイの分類学的整理にも貢献するにちがいない。

ヤブサメガイがさまざまな種の海綿の上で多様化しつつあるのとは対照的に、ホウオウガイの寄主特異性はきわめて狭い。第四章では、沖縄本島の羽地内海におけるホウオウガイの寄主範囲と生活史を詳細に報告している。ホウオウガイは羽地内海ではモクヨクカイメン属の1種 (*Spongia* sp.) のみを寄主として利用しており、そのすべての海綿個体にホウオウガイがついていたという発見は、両者が絶対共生の關係にあることを強く示唆している。ウグイスガイ上科二枚貝における生活史データは、アコヤガイなどの有用種では知られているが、共生性の種では世界で初めての貴重なものである。ホウオウガイは、そも

そも潮下帯に生息しているため観察が困難で、しかも世界的に見ても珍しい種である。このホウオウガイのデータは、数年に及ぶ忍耐強い潜水調査によって得られたという意味においても貴重なものである。また、この生態調査は、羽地内海の生物を対象に行なわれた初めての重厚な個体群動態の調査でもあり、その結果は羽地内海の自然の豊かさを世界に訴えるものとしても価値あるものである。

ホウオウガイが特異的な海綿と絶対共生にあるということは、両者の間に特別な相利共生関係があることを暗示していた。そこで第五章では、両者の関係を、濾過食に使われる水流の共同利用という視点から、掘り下げていった。水槽内でのホウオウガイの行動観察、染色液を使った水流の追跡、樹脂を使った海綿の水溝系の観察、ホウオウガイが吸収した水と排出した水の間での植物プランクトン密度の比較といった、創意溢れる一連の観察・実験によって、ホウオウガイと海綿が水流を分かち合う「濾過共生」とも言える関係にあることを明らかにした。この発見は、最初は拮抗的であったはずの濾過食者同士が、住み込み共生を通して、互いに相利共生の関係に進化していったことを示唆しており、本論文の白眉であると評価できる。

以上のように本論文は、フィールドでの重厚な生態調査や、緻密な分子系統解析、遺伝解析、形態観察、行動実験、水流実験などさまざまな手法を駆使して、ウグイスガイ上科二枚貝における住み込み共生の進化と付着寄主を介した多様化機構を明らかにした先駆的な業績であると評価できる。

本申請者が所属する相関環境学専攻自然環境動態論講座の目的の一つは、生物同士の共生関係が維持される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25年1月17日、論文内容とそれに関連した事項について口頭試問を行なった結果、合格と認めた。

Webでの即日公開を希望しない場合は、以下に公表可能とする日付を記入すること。

要旨公開可能日： 年 月 日以降