

(続紙 1)

京都大学	博士 (理学)	氏名	大戸 夢木
論文題目	Physiological and ecological studies on life history evolution of amphidromous goby fishes (両側回遊性ハゼ科魚類の生活史進化に関する生理生態学的研究)		
(論文内容の要旨) <p>生物の新規環境への進出の中で、海洋生物の淡水域への進出は過去に何度も繰り返され、種や生活史の多様化に貢献してきた。様々な海洋起源の動物の系統では仔魚・幼生期以外を淡水域で過ごす両側回遊種が進化し、多様化している。また、両側回遊種の陸封化は、淡水種への分化やその後の淡水域における多様化の引き金になりうるため、淡水種の多様性の起源を理解する上で重要な現象である。しかし、両側回遊性を介した淡水進出に伴う生活史進化や、これを特徴づける生理的要因の理解は不足している。本研究では、両側回遊性の進化初期において各生活史段階がどのような順序で淡水進出したのか、またそれを可能とした、あるいは制限した生理特性はどのようなものかを明らかにすることを目的とした(第1章)。</p> <p>ハゼ科ウキゴリ属は8種の海水、汽水種の他に、少なくとも3種の両側回遊種と4種の淡水種を含み、本研究の目的を達成する上で魅力的な系である。第2章では、両側回遊性の進化初期におけるハビタット移行の順序を推定するため、祖先環境である汽水域へ大きく依存する両側回遊種のスミウキゴリにおいて、成魚の生息場所と産卵場所の分布を調査した。本州の2河川のいずれにおいても、成魚の生息は非産卵期に淡水域に偏っていたが、ほとんどの産卵は汽水域で観察された。この結果は、繁殖に関わる生理形質が、成魚の生理機能と比較して進化的に保守的であることを示唆する。</p> <p>第3章では、スミウキゴリの生活史において淡水域への依存度が最も高い成魚期の生理特性を明らかにするため、本種成魚を様々な塩分条件で室内飼育し、生理コストを比較した。実験魚は淡水域で採集されたが、淡水中での無給餌下の体重減少率は1/3海水や2/3海水よりも有意に大きかった。このように、本種成魚にとっての最適塩分は体液の浸透圧(1/4-1/3海水)より高く、他の典型的な通し回遊魚が示すような効率的な淡水型の浸透圧調節機構を発達させないまま、淡水域に生息することがわかった。</p> <p>第4章では、海から淡水域へ遡上中のスミウキゴリ稚魚の塩分選好性を明らかにした。室内で塩分選択実験を行ったところ、本種稚魚は淡水より2/3海水や海水を好む行動を示した。このように、本種は高塩分への選好性に反し、海から淡水域へ遡上することが示唆された。第3、4章の結果を総合すると、両側回遊性の初期進化において、成魚や稚魚は柔軟な生理機構を駆使し、生理的負荷の大きくかかる淡水域に侵入・生息することが示唆された。こうした淡水域での生理コストは、低い捕食圧や豊富な餌資源などで補償されると考えられる。</p> <p>第5章では、両側回遊性において海洋生活を営む唯一の生活史段階である仔魚の淡水進出を制限する生理的要因を明らかにするため、回遊パターンの異なるウキゴリ属の両側回遊種間で、仔魚の淡水適応を比較した。室内実験により、仔魚の淡水耐性は陸封しないスミウキゴリで最も低く、ついでシマウキゴリ、そして陸封集団を持つウキゴリの順で高かった。次に、各種において淡水と海水に順化</p>			

させた仔魚の遺伝子発現を網羅的に比較した。この結果、水の排出を担うAquaporin-3や、塩類の取込を担うSLC13の遺伝子の海水に対する淡水中での発現量は、他種よりウキゴリで有意に大きく上昇していた。このように、いくつかの浸透圧調節関連遺伝子の発現量の変異が陸封の鍵を握ることが示唆された。

第6章では、第2-5章で得られたウキゴリ属の生活史と生理特性に関する知見が、海洋生物の淡水進出に伴う生活史進化や、これに関わる生理的要因を理解する上でどのような貢献を果たすかを議論した。

(論文審査の結果の要旨)

生物多様性の創出機構の理解において、新規環境への侵入と適応は最も注目される現象の一つである。海洋に起源する水生生物の淡水域への進出は、魚類をはじめ主要な動物群で繰り返し生じ、それらは淡水生態系の重要な構成要素となっている。淡水侵入の進化過程においては、海と川を行き来する「通し回遊」という生活史が介在することが多い。通し回遊性には、よく知られる遡河回遊性と降河回遊性に加え、生活史の初期にのみ海洋で過ごし、産卵や主な生活は淡水域で行われる(淡水性)両側回遊性が含まれる。両側回遊種は、その柔軟な生活史様式から、海洋生物の淡水侵入とその後の多様化において重要な役割を果たしたと推測されている。淡水侵入の進化においては、いかにして生理・生態的に大きく異なる塩分環境への適応を実現するかが鍵となる。本論文は、多様な回遊様式を含むハゼ科魚類に注目し、両側回遊性進化の初期段階における生理・生態的制約と淡水適応の遺伝的基盤の解明に、野外調査、飼育実験、遺伝解析などから取り組んだものである。

申請者は、まず淡水侵入の進化における両側回遊性種の役割についてレビューした上で、特に近縁種の中に汽水性、両側回遊性、淡水性の種を含むウキゴリ属内の1系統を研究対象とする利点を提示している(第1章)。第2章では、その中でも両側回遊性の祖先的な特徴を残すと予想されたスミウキゴリに着目し、複数河川における野外調査に基づいて生活史段階ごとの塩分環境の利用パターンを調べ、典型的でない両側回遊性の実態が明らかにされた。本種群では、生活史進化における生息環境の移行順序に関する仮説のうち、繁殖環境の進化的保守性が支持された。

第3章から第5章では、それぞれスミウキゴリの成魚、遡河中の稚魚、そして孵化直後の仔魚の3つの生活史段階における塩分選好性や耐性に関する飼育実験が行われた。巧妙な工夫を凝らした水槽実験の結果、淡水域から得られた成魚と稚魚のいずれもが淡水条件を生理的、行動的に好まず、野外では相対的に高い生理的コストを払いながらも淡水域に侵入し、生息していることを示す結果を得た。これは淡水侵入を促す生態的要因の存在を強く示唆し、いくつかの仮説を提示しながら、その解明の重要性が指摘されている。また仔魚期においても、スミウキゴリの淡水条件での生残率は近縁種に比べて低かった。一方、いくつかの湖沼で淡水集団を生み出しているウキゴリにおいて、河川でも一生淡水域で生活する集団や個体が存在することが、耳石のSr:Ca比分析から明らかにされている。さらに網羅的遺伝子発現分析から、ウキゴリの仔魚では浸透圧調節に関わる少数の遺伝子の発現が特異的に上方または下方に調節され、淡水での生残に寄与している可能性が示された。

本研究は、本種群における淡水侵入が、典型的な通し回遊種と異なり、浸透圧調節機構の明確な切り替えを伴わずに実現され、ハゼ類の塩分耐性に関する前適応を背景にして初期進化した可能性を、複数のアプローチから描き出した(第6章)。また、淡水侵入において特に繁殖環境の移行が障壁となるが、器官の未発達な仔魚における少数の遺伝子発現の改変が淡水域への定着を可能にした鍵形質である可能性を示したことは大きな成果であり、生活史の進化機構に関する理解を深め、今後の研究の発展に有意に寄与するものと考えられる。

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3年1月18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。

要旨公表可能日： 年 月 日以降