

(続紙 1)

京都大学	博士 (理学)	氏名	澤田 直人
論文題目	Systematics and Diversification Patterns of the Extant Freshwater Snail Genus <i>Semisulcospira</i> (Semisulcospiridae: Caenogastropoda: Mollusca) in the Ancient Lake Biwa (古代湖琵琶湖産カワニナ属現生種の分類と多様化パターンの研究)		
(論文内容の要旨)			
<p>数十万年を越えて存在する古代湖は様々な生物における種分化のホットスポットであり、そこで多様化した分類群の体系的知見の整備、系統関係や自然史の研究は、生物の多様化パターンならびに多様化プロセスの解明に不可欠である。カワニナ属 <i>Semisulcospira</i> は軟体動物門新生腹足亜綱カワニナ科に所属する卵胎生の淡水貝類で、約400万年の歴史をもつ古代湖である琵琶湖において、大規模な多様化を遂げている。</p> <p>琵琶湖のカワニナ属の種多様性や形態変異の全容は1990年代に把握されたと考えられてきた。しかしながら、先行研究では1900年代前半までに記載された、古い種のタイプ標本の検討が一切行われておらず、形態種間の遺伝的関係や分布の様相、形態形質の種内変異は評価されていなかった。そこで、本研究では本属の成長に伴う殻形態の変化を定量評価するとともに、古い種のタイプ標本の再検討と新たに採集した標本の統合的解析を通じた、琵琶湖に生息するカワニナ属の包括的な分類学的再検討を行った。さらに、非岩礁環境における本属のニッチ分化と形態進化パターンの解明を試みた。</p> <p>第2章では、形態変化の定量化を目指し、ヤマトカワニナ <i>S. niponica</i> を対象に、ランドマークを用いた幾何学的形態測定法と、本属で伝統的に用いられてきた11形質の測定を行った。その結果、両手法において雌雄の両方で成長に伴う殻形態の変化が検出され、わずかながら性的二型も示された。また、胎児殻の数とサイズは母親の体サイズと正の相関を示した。したがって、本属の形態解析では雌雄を区別し、殻が十分に成長した標本を用いることで、種内および種間の形態変異をより正確に定量することができる結論づけた。</p> <p>第3～6章における分類学的再検討では、12名義種のタイプ標本の検討に加え、新規標本を分布域全体から採集し、成貝殻、胎児殻、歯舌、生殖器の形態を検討、比較した。さらに、ヤマトカワニナ、タテヒダカワニナ <i>S. decipiens</i>、カゴメカワニナ <i>S. reticulata</i> の再検討においては、MIG-seq法によるゲノムワイドSNPに基づく集団遺伝学的解析を行なった。その結果、5既知種を他種の新参異名として扱い、さらに、13既知種の再記載と7新種の記載を行った。また、湖の固有種が属する2つの種群を、10固有種から成るヤマトカワニナグループ <i>S. niponica</i>-group および、9固有種から構成されるナカセコカワニナグループ <i>S. nakasekoeae</i>-group として分類学的に定義し、琵琶湖水系の現生固有種が19種から成ることを明らかにした。</p> <p>さらに第6章では、本属におけるニッチ分化と形態進化を明らかにするために、非岩礁環境の3地点でコドラート調査を行い、得られた10固有種の成貝殻、胎児殻、歯舌の形態を比較した。その結果、両グループは独立して、非岩礁環境において3層の垂直的な分布構造を示すことが明らかとなった。成貝殻、胎児殻、歯舌の形態的特徴は、同所的に生息する両グループの種間で類似しており、生息地の非生物的環境への適応や、繁殖生態および栄養形態の進化が属内で平行的に生じたと推定された。本研究によってカワニナ属20名義種の分類学的地位が包括的に整理されるとともに、非岩礁環境における平行的なニッチ分化と形態進化の様相が解明された。</p>			

(続紙 2)

(論文審査の結果の要旨)

生物の多様性創出過程の解明には、その生物の種多様性の正確な把握と、系統関係や自然史の詳細な理解が必要不可欠である。多様な分類群において種分化のホットスポットである古代湖では、蓄積されたそれら基礎的知見が基盤となり、様々な種多様性の創出過程が明らかになってきた。申請者は、古代湖である琵琶湖で唯一適応放散を遂げた淡水貝類のカワニナ属に注目し、形態変異の定量化、分類学的改訂、形態および基礎的な生態的特性の解明に取り組んだ。琵琶湖に生息するカワニナ類は、20世紀初頭までに記載された既知種が、分類学的に再検討されたことはなく、加えて各種の自然史に関する知見も断片的にしか判明していなかった。琵琶湖のカワニナ類は、古代湖に生息する固有種の適応放散に関する、様々な進化学的知見を得る研究の題材となる可能性があるにもかかわらず、分類学的混乱によって多様性創出過程の理解が阻まれていた。

申請者は、第一に、琵琶湖産カワニナ属1種を対象を絞った形態解析によって、殻形態に関する、成長に伴う変化と雌雄差の検討を行った。その結果、当該種では雌の殻サイズが、性成熟後に雄と比較して大型化し、雌雄の成長パターンに違いが出るのが明らかになった。この結果から、本属の種内および種間の形態変異をより正確に定量化し評価するためには、雌雄を区別し、かつ殻が十分に成長した大型の標本を用いる必要があると結論づけた。

さらに、申請者は、12名義種の分類学的地位を確定するために、それら全種のタイプ標本を検討するとともに、分布域全体から採集した新規標本を用いて、殻形態、摂食器、生殖器の形質状態を検討した。加えて、MIG-seq法によりゲノム全体から縮約された一塩基多型データに基づいて集団遺伝学的解析を行い、新規標本の遺伝構造を推定した。これらの解析結果は、既知種の大部分で、種の統合、あるいは分割の必要性を示し、5種を他種の新参異名として扱うとともに13既知種の分類学的地位を再定義した。加えて7新種を記載し、琵琶湖・淀川水系の現生種が20種から成り、それらの内19種が固有種であると結論づけた。加えて、琵琶湖・淀川水系に固有の種のみから構成される2つの系統群について、それぞれの形態的特性を検討し、形質状態を反映した種群として分類学的に定義した。これら一連の分類学的改訂によって、特に、琵琶湖の離島や岩礁地で、本属の種多様性が過小評価されていたことを明らかにした。

上記に加えて、申請者は、本研究によって提唱された新たな種分類に基づき、本属における生息環境の選好性と形態の多様化の様相を明らかにするために、非岩礁環境の3地点でコドラート法による分布調査を行った。調査によって得られた10固有種の殻形態と摂食器形態を比較した結果、2つの種群が独立して、非岩礁環境において3層の垂直的な分布構造を示すことを明らかにした。また、殻形態と摂食器形態は、同所的に生息する2つの種群の種間で類似していることから、各種群において平行的に、生息環境への適応や、繁殖生態に関係した殻形態の変化が起こったことが示唆された。

本研究では、琵琶湖産カワニナ属を対象として、形態形質の変異を正確に定量する手法を提案するとともに、20名義種の分類学的地位を包括的に整理した。混乱していた琵琶湖・淀川水系固有カワニナ類の種多様性について、形態および集団遺伝構造を詳細に検討し、頑健な一般参照体系を構築したことは高く評価できる。さらに、非岩礁環境における生息環境と形態の多様化の様相を解明した。したがって、琵琶湖に生息する貝類の種多様性と多様化パターンの解明に寄与する研究と判断されると共に、古代湖における種分化様式や多様性創出過程の解明につながる成果であるとみなせる。

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6年1月17日に論文内容とそれに関連した口頭試問を行った結果、合格と認めた。

要旨公表可能日： 年 月 日以降