（ 続紙 １ ）

京都大学	博 士（ 理 学 ）	氏名	遠藤　千晴
論文題目	Ecological niche expansion through phenotypic diversification in a common generalist freshwater fish, *Pseudogobio esocinus* （淡水魚カマツカにおける表現型多様化を通じた生態的ニッチ拡大）		

（論文内容の要旨）

生物種内における生態・形態的な多様化のパターンやそれと環境・資源利用との関係を明らかにすることは、生物が適応的な多様性を増大させながらニッチを拡大していく機構を理解する上で重要である。これまで、適応的多様化現象の典型である栄養多型を中心に、２つの対照的な環境を利用する集団間における形質の分化（二型化）に焦点を当てた研究が行われてきた。一方で、そのような単純で明瞭な二型化を示さないまま大きな形質変異かが生じる場合や、多数の局所集団かが遺伝子流動を伴いながら構造化された場合などについては、形質変異の詳細なパターンやその維持機構について十分に理解が進んでいない。これらの解明は、様々な環境要因が不均質に組み合わさった実際の野外環境においてどのように適応的多様化が実現しうるかを予測する上で重要な役割を果たす。本研究では、普通種のジェネラリストとして複数の多様な環境を幅広く利用し、大きな形態変異を示す淡水魚カマツカ（*Pseudogobio esocinus*）に着目し、種内多様性の形成・維持に関係する環境・遺伝的条件を統合的に理解することを目的とした。

まず琵琶湖とその周辺河川の様々な地点において、カマツカの形態変異パターン、食性、および遺伝的集団構造を調べた（第２章）。その結果、琵琶湖では、河川で利用される埋在性の餌とは異なるタイプの表在活動性の餌へのニッチ拡大に伴った重要形質（口部）の変異がみられた。様々な地点間で平均的な形態や個体間変異幅が異なり、湖内では個体レベルで形態と食性の関係がみられた。局所集団や表現型の間には遺伝的分化は認められず、湖内のメタ個体群全体において、中間型を含む大きな連続変異が維持されていた。つまり、餌条件に起因する多様化選択の下で形質多様性が発達するものの、そこに生殖隔離が伴わないことにより、種内で多様性が持続していることが示唆された。

次に、中間型を含む連続変異が、どのような機能的・行動的パフォーマンスの多様化をもたらすかを調べるため、琵琶湖のカマツカを用いた室内実験を行った（第３章）。その結果、異なる表現型間では２つの餌タイプに対する選択性や摂餌行動の変化を介した摂餌効率のトレードオフがみられ、中間型が潜在的に不利になることが明らかとなった。形質の遺伝的基盤については不明であるが、何らかの中間型のコスト緩和・代償機構が存在する可能性、あるいは同類交配が未発達なために分化が生じづらく、非適応的な状況がもたらされ続けている可能性が考えられた。

第４章では、湖とは異なる選択圧が想定される河川の異質性に富む環境に着目し、メタ個体群内の形態的多様化のパターンが局所環境条件や遺伝子流動の程度によってどのように決定されるかを調べた。典型的な自然河川である由良川のカマツカにおいて、利用する餌に関連した栄養形質の変異だけでなく、ハビタット特性に関連した体形の変異もみられることや、局所個体群間で明瞭な形質分化がみられることが明らかとなった。また外来集団からの遺伝子流動が生態・形態の多様化を促進していることも示唆された。これらの結果から、本種では、局所集団の置かれた微細環境・生態条件に対し、メタ個体群全体で様々な形質における柔軟な変異性が維持されることにより、河川内の上流から下流までと幅広く生息し、また、普通種として広域分布を実現したのではないかと考えられた。

以上のように、本研究は、生物のニッチ拡大を可能とする適応的多様性の形成・維持機構を考える上で、集団間のニッチ分化だけでなく、局所集団内やメタ個体群スケールでの多様性動態に着目することが重要であることを強調するものである。

（続紙　２　）

（論文審査の結果の要旨）

生物は、様々な生物学的・非生物学的環境に適応し、その過程で形態、生態、生理特性等における多様性を獲得してきた。自然選択によってもたらされる環境適応は生殖隔離に結びつくことで、種の多様化をもたらす重要な要因となる。一方、種内における適応や多様化は必ずしも集団分化や種分化をもたらすとは限らない。広域の多様な環境に生息する、いわゆる普通種は、種多様化とは別の適応進化の重要な側面を理解する糸口を与えうる。本博士論文は、西日本の河川・湖沼に広く分布する底生魚カマツカを対象に、局所環境適応や遺伝子流動の解明を通じて、明瞭な形質分化や種分化を伴わない種内多様化の実態を明らかにし、その生態学的・進化学的意義を追究したものである。

申請者は、異なる生息地タイプに棲むカマツカの２つの地域集団（琵琶湖集団、由良川集団）を対象とし、形態、生態、行動、集団遺伝に関する統合的な研究を行った。まず種内多様性に関する研究状況をレビューした上で、琵琶湖沿岸域・周辺河川の多数地点の局所集団について、形態、食性、遺伝集団構造を調べた（第２章）。カマツカは基本的に底砂を吸引し、その中の底生生物を摂食するが、申請者は、互いに遺伝子流動がある琵琶湖沿岸集団の間で、吸引機能に関係する口吻の突出機構に変革をもたらす程度の口部形態変異が、集団間および集団内で連続的に見られることを明らかにした。さらに集団内の個体変異の大きさが局所集団の間で大きく異なること、個体の形態特性が主要な餌である埋在性のユスリカ幼生に加えて、より運動性の高いヨコエビ類の捕食割合と関連していることを示した。続く第３章では、口部形態の変異と餌の選好性や摂餌効率に関連があることを水槽実験により検証し、両極端な形態間では機能的トレードオフが存在することを明らかにした。これらの研究により、種としてジェネラリストとされる本種においても、集団間、集団内で特殊化が見られ、それにより底質環境に関連した多様な餌資源を有効に利用している実態を明らかにした点は興味深い。

次に申請者は、琵琶湖とは異なる生態環境にある河川集団を対象に、カマツカのメタ集団における適応と表現型変異に関する研究を行った（第４章）。由良川中・上流域の流程に沿った複数地点の局所集団について、集団構造、形態、食性、そして底質や底生生物相に関する詳細なデータを取得、解析することにより、遺伝子流動を伴いながらも、集団間・集団内において、口部形態のみならず、運動性に関わる体型においても連続的または分断的な変異が存在することを明らかにした。さらにそれらと餌環境や底質・流速などの非生物学的環境との関連性を見いだし、河川流程に沿った不均一環境に多方向的に適応しながら、メタ集団として大きな変異性を保持している実態を提示した上で、その意義について生態学的、進化学的に重要な議論を展開している（第５章）。

本論文において申請者は、明確な適応分化や生態的種分化現象に比べて注目度が低かったメタ集団における集団内変異の維持・拡大という現象に注目し、多面的で豊富な野外データの解析や実験検証を通じて、普通種が多様な環境で繁栄する生態学的機構に関する理解を進展させた。見過ごされがちな普通種に対して、独自の視点で詳細な研究を実現することにより、適応進化を背景とする種の存続に関する一般的側面に光を当てた点は高く評価される。

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６年３月12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