

京都大学	博士（理学）	氏名	柿岡 諒
論文題目	Adaptive divergences of cyprinid fishes in relation to divergent habitat use (異なった生息場所の利用に関連したコイ科魚類の適応的分化)		
(論文内容の要旨)			
生物の体型の多様化はしばしば多様な生態的地位への適応の結果として生じる。魚類の体型は河川と湖沼に生息する集団や近縁種間で分化する例が見られるが、これは遊泳能力において生態的な意味をもつと考えられる。申請者は湖沼と河川間で体型の分化を伴う集団や種の分化とその遺伝的基盤について、琵琶湖を含む西日本に生息するコイ科魚類を材料にして研究を行った。 はじめに、スゴモロコ類における湖沼・河川集団間での遺伝的・形態的分化について研究を行った（第2章）。遺伝解析にはミトコンドリア DNA のシトクロム <i>b</i> 部分塩基配列とマイクロサテライト 12 座を用いた。形態解析には脊椎骨の計数と幾何学的形態測定学を用いた。地理的に離れたスゴモロコ類が別々の遺伝的クラスターに分けられたほか、琵琶湖北部のスゴモロコ類は琵琶湖南部・流入・流出河川とは異なるクラスターに割り当てられた。琵琶湖北部の集団は最近集団を拡大したことが示唆された。琵琶湖北部の集団と他の集団では体型が分化していた。これは琵琶湖の沖合環境での生活に関連して、遊泳効率を上げる適応に関わるものと考えられた。 次に、タモロコ属魚類の湖沼集団の起源と集団分化について研究を行った（第3章）。ミトコンドリア DNA のシトクロム <i>b</i> 塩基配列に基づいた系統解析により、タモロコで 3 つの大きな系統が見いだされた。そのうちの 1 つは琵琶湖の固有種であるホンモロコと単系統群を形成した。ホンモロコの系統が分化したのは更新世前期にまでさかのぼると推定された。これは現在の琵琶湖で広大な沖合域が形成された年代に先行する。しかし、現在のホンモロコの遺伝的な多様性は、沖合環境ができた更新世後期以降に形成されたと推定された。諏訪湖下流の伊那盆地でのみ見いだされた隠蔽系統は、絶滅したとされるスワモロコとの類縁関係がある可能性が示唆された。 第4章では、コイ科のモデル生物であるゼブラフィッシュとの比較ゲノム解析とタモロコ属魚類の適応的表現型分化の遺伝的基盤を探るための量的遺伝座位（QTL）解析に供するため、タモロコ属魚類の連鎖地図を構築した。連鎖地図のための家系にはタモロコとホンモロコの F2 雑種 198 個体を用いた。次世代シーケンサーを用いて得られた Restriction-site associated DNA（RAD）タグマーカー 1622 座を用い、1390.9 cM、25 連鎖群、平均マーカー間距離 0.87 cM の連鎖地図を構築した。タモロコ属魚類とゼブラフィッシュの間では、シンテニーと遺伝子の配置が高い程度で保存されていた。 最後に、タモロコ属魚類の体型における湖沼と河川間での形態的分化とその遺伝的基盤について研究を行った（第5章）。ホンモロコを含む湖沼性のタモロコ属魚類は流線型で、持続的な遊泳に有利であると考えられた。一方、河川性のタモロコ属魚類は体高が高く、入り組んだ環境での機敏な遊泳に有利だと考えられた。RAD に基づく連鎖地図を用いて体型関連形質について QTL 解析を行った結果、中程度の効果をもつ QTL が複数特定された。ほとんどの QTL は 1 つの形質にのみ影響を与えていたが、生態的意義のある体型の変異に関わる複数の形質に影響を与えるゲノム領域も見られた。 本論文は、コイ科魚類において湖沼と河川の間に見られる体型の適応的分化のパターンとそれに関連した集団の歴史に加え、体型の変異に関わる遺伝的基盤の一端を明らかにした。本研究は、多様な生息環境の利用に関わる表現型の適応進化を明らかにする上で重要な貢献をなすと考えられる。			

(論文審査の結果の要旨)

新たな環境に侵入した生物の適応とそれに伴う種分化現象は、進化生物学の主要な探求テーマである。従来の表現型の分析に加え、近年、様々な分子遺伝学的手法が発展してきたことにより、種の進化的歴史や適応現象の遺伝的基盤を追求することが可能な時代に入っている。本申請論文は、東アジアの代表的な古代湖である琵琶湖における淡水魚類の適応進化を主要なテーマとし、表現型分析、分子系統地理解析、そしてゲノム学的解析を駆使して、適応進化のパターンとその遺伝的基盤の解明を推し進めたものである。

本論文では、東アジアの淡水生態系の主要構成要素であるコイ科魚類の2つの分類群を対象とした研究が展開され、主論文は4つの主要な章から構成されている。前半2つの章では、両分類群の種内・近縁種間の系統類縁関係と分布域形成の歴史が推定され、特に湖沼適応に関連した表現型・生態型の進化パターンが明らかにされた。後半の2つの章では、タモロコ類に焦点を当て、湖沼適応に関連する形態変異の遺伝的基盤が、最新の手法を用いた連鎖地図作成と量的形質座位 (QTL) 分析に基づいて追求された。

まず、スゴモロコ類に関する研究(第2章)では、複数タイプの遺伝標識を使用して、種の遺伝的集団構造を明らかにするとともに、沖合環境が発達した琵琶湖北部に、周辺部とは遺伝的に分化した集団が存在することを見いだした。幾何学的形態測定解析により、この集団は湖沼進出した魚類で一般的によく見られる形態変異傾向を示すことが明らかにされ、また歴史人口学解析に基づき、その集団確立は、琵琶湖北湖の形成以降の比較的新しい時期になされたものと推定された。

次に、タモロコ属魚類の湖沼集団の起源に関する研究(第3章)では、分子系統解析から、タモロコの種内に3つの大きな系統が見いだされた。典型的な湖沼集団である琵琶湖固有種のホンモロコはタモロコの1つの系統に近縁であることが分かったが、その系統分化は、従来の推察に反して、琵琶湖の沖合域が形成された年代よりかなり古いことが明らかにされた。しかし、現在の集団確立はここ数万年以内の短い期間に生じたと推定され、スゴモロコ類と類似したパターンを示した。また本属内で湖沼適応が系統的に独立して複数回起こったことが強く支持された。

第4章と第5章では、次世代シーケンサーを用いた解析に基づき、タモロコ・ホンモロコの精密連鎖地図と QTL 解析が行われた。F2 雑種家系に関する RAD タグ標識を用いて推定されたゲノム構造は、モデル生物であるゼブラフィッシュと高いシンテニーの保存を示すことが明らかにされた。幾何学的形態計測解析に基づいて同定された湖沼適応関連形質の QTL 解析の結果、中程度の効果をもつ QTL が複数特定され、その中には生態的意義が示唆される複数の形質に影響を与えるゲノム領域が含まれることも分かった。

本論文は、淡水生態系の主要構成要素であるにもかかわらず、これまでほとんど研究対象とされることのなかったコイ科魚類の湖沼適応進化に関する研究を複数の材料と視点で推し進め、次代の研究への道筋を明瞭に示した点で、たいへん価値が高い。また標本収集から多岐にわたる新しい解析手法の習得まで、自律的に高いレベルで成し遂げた点も、申請者の高い研究能力と資質を示すものであると評価される。

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、平成25年1月18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。