

京都大学	博士（理学）	氏名	浅原 正和
論文題目	Variability and evolvability in mammalian dentition (哺乳類の歯における変異性と進化可能性)		
(論文内容の要旨)			
哺乳類の歯は複雑な形態を持つため、進化を研究する上で重要な形質として扱われてきた。近年、変異性と進化可能性が形態進化に重要な要素であると考えられている。変異性は生み出される変異の傾向を、進化可能性は生物の持つ変異と変異性を生み出す能力を意味する。これらは進化の傾向に影響する。哺乳類の歯の形態に関して、これまで適応のパターンについて多くの研究がなされてきた。一方で、変異性と進化可能性、そしてそれらが進化に与える影響については、十分な研究はなされていない。そこで、本研究は哺乳類の歯式と臼歯形態の進化に関して、トガリネズミ形目モグラ科と食肉目イヌ科を用いて、変異性と進化可能性の指標としての集団内に見られる変異と、進化の結果である種間変異のパターンについて調査した。 モグラ科モグラ族では進化の過程で上顎第二前臼歯が減少する例が多い。ロシア沿海州と中国東北部におけるコウベモグラ (<i>Mogera wogura</i>) の歯数変異を調査したところ、上顎第二前臼歯の欠失が最も高頻度でみられた。本種における歯数変異個体の出現率は分布域の北限で高かった。これは分布域の辺縁で遺伝的浮動の効果が増大していることが原因と考えられた。地下棲の動物は側所的、あるいは周辺種分化を起こしやすいことが知られており、このような辺縁部に見られる特徴的な事象は、歯式進化を引き起こす要因にもなり得ると考えられた。 食肉目イヌ科の頭骨と歯の形態に関して、食性適応についてはこれまで多くの研究がなされてきたが、変異性と形態的統合については明らかにされていない。本研究は岐阜県下呂市産のタヌキ (<i>Nyctereutes procyonoides</i>) の頭骨標本を用いて、タヌキの集団内における頭骨と下顎第一大臼歯の形態変異、およびその相関を幾何学的形態測定法により解析し、変異性とその形態的統合を明らかにした。観察された下顎第一大臼歯における形態変異は、食肉目イヌ科でみられる食性を反映した種間変異に類似していると考えられた。一方で、頭骨と下顎第一大臼歯に形態的統合はみられなかった。そのため、タヌキにおいて頭骨と歯の形態はそれぞれ独立に進化すると考えられた。 イヌ科の下顎大臼歯には機能の分化がみられ、大臼歯の相対サイズにおける種間変異は主に食性と関係しているとされる。本研究は下顎大臼歯の相対サイズと数を規定するとされ、マウスにおける実験発生学で確立された「抑制カスケードモデル」が食肉目イヌ科の種内変異と種間変異を説明できるかを検討した。その結果、種間変異、種内変異ともに抑制カスケードモデルによって説明できると考えられたが、そのパターンは下顎第一大臼歯の比率の変異幅がきわめて大きいという、これまで報告された他の哺乳類と異なっていた。イヌ科において下顎第一大臼歯とそのほかの臼歯の比率が変化することは臼歯列における、肉食適応に重要な切り裂きの機能と雑食適応に重要なすり潰しの機能の比率を変化させる。このようなイヌ科特有の抑制カスケードのパターンと、それによる臼歯形態の特徴的な変異性が、イヌ科における食性の多様性に貢献したことが示唆された。 本研究から、変異性と進化可能性が科レベルで保守的であり、またそのために適応進化が拘束されることが考えられた。一方で、変異性と進化可能性自体がある系統で進化することによって、系統特異的に多様な適応進化が可能になったと考えられた。したがって、変異性と進化可能性自体を研究することが形態進化を可能にした要因を明らかにする上で重要である。			

(論文審査の結果の要旨)

変異性や進化可能性は形態進化研究において近年その重要性が議論されている概念である。一方で、変異性や進化可能性、さらにそれらが形態進化に与えた影響について、実証的研究はこれまで十分に行われてこなかった。変異性や進化可能性が、その形態進化の理解に重要であることが示唆されてきた哺乳類の歯についても、適応進化に関する多くの研究がなされてきたものの、変異性や進化可能性については、これまでに十分には解明されていない。

申請者は、哺乳類の歯の変異性や進化可能性を明らかにし、さらには形態進化の要因を探るため、祖先的なトリボスフェニック型臼歯の特徴を保持しているトガリネズミ形目モグラ科、食肉目イヌ科に着目して本研究を行った。これらの分類群は、歯式の進化や食性適応に応じた臼歯の多様化が見られ、形態進化の研究に最も適した分類群といえる。コウベモグラでは、歯数変異個体の出現率の地理的変異を調査した。歯数変異が頭骨サイズの影響によるとしたこれまでの見解を再検討し、種の分布域辺縁部における集団遺伝学的要因が歯数変異個体の出現率に関わっていること、またそれが歯式の進化を生み出す要因ともなり得るという新たな仮説を提唱している。タヌキを用いた頭骨と下顎第一大臼歯の変異性を調査した研究では、頭骨と歯の形態的統合がみられないこと、下顎第一大臼歯の変異性が、イヌ科における主に食性を反映した種間変異に類似していることを明らかにした。これをもとに、頭骨と歯それぞれが食性などを反映しながら形態を進化させ、イヌ科の形態の多様性を創出したであろうという議論を行っている。頭骨や歯といった異なる部位によって変異性や進化可能性に違いが見られることを、計測データの解析によってはじめて示した注目すべき研究といえる。さらに、下顎臼歯の相対サイズと歯式における種間変異と変異性をイヌ科27種で探索した研究において、実験発生学で提唱された抑制カスケードモデルがそれらを説明できるかについて検討した。主に食性適応を反映している種間変異と変異性のパターンの類似性が明らかとなり、その進化が抑制カスケードモデルによって説明できるであろうことを議論した。一方で、イヌ科における抑制カスケードのパターンはこれまでに報告されている他の哺乳類とは下顎第一大臼歯における相対サイズの変異幅が大きい点で、明らかな違いが認められる、イヌ科特有のものであった。これは、変異性と進化可能性が科レベルで保守的である一方、ある系統において変異性と進化可能性が進化することによって、歯の形態の多様な適応進化が促進されることをはじめて議論した注目すべき内容といえる。

以上の通り、申請者の研究は、博物館標本を最新の知見や手法に基づいて詳細に調査・解析することにより、哺乳類の歯の形態における変異性と進化可能性を理解し、形態進化におけるそれらの影響を解明したものである。哺乳類における形態や食性の多様性創出機構の総合的理解につながる意義ある研究である。

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21日に論文内容とそれに関連した口頭試問を行った。その結果合格と認めた。