

論文の内容の要旨

Data-driven Approaches in Paleontology

(データ駆動型アプローチに基づく古生物学)

氏名 三上智之

序論

進化生物学の成立には化石記録が大きな影響を与えた一方で、現代の進化生物学では、現生生物のみが研究対象とされることが多い。これは、現生生物からは、実験・分子データ等を通じて、進化を解明するための手がかりが豊富に得られるためである。一方、現生生物のみを対象に進化の研究を行う場合、例えば絶滅系統を考慮できない点などに限界がある。これらを解決するには化石の研究が不可欠であるが、化石記録は不完全であるため、その研究には困難が伴う。そこで本研究では、大量のデータを統計解析することで化石記録の不完全性を補い、古生物学の立場から進化生物学の発展に寄与することを目指した。

アンモノイド類でのパレート理論の再検証

近年、自然淘汰で実現する表現型を予測する理論として、パレート理論とよばれる枠組みが提唱されており、この理論でアンモノイド類の殻の多様性を説明できる可能性が議論されている。本研究では、新たな統計手法を開発しデータ解析を行

い、アンモノイド類でパレート理論を検証した。

パレート理論は、実現する表現型がパレート最適性という条件を満たすと考える。いくつかの仮定の下、こうした表現型は、表現型空間上で単体（線分、三角形、四面体などの図形）状の領域に限られ、頂点が特定の機能へのスペシャリストに相当すると予測される。実際に、**t-ratio test** (Shoval *et al.*, 2012)とよばれる検定を用いて、アンモノイド類の表現型が有意に三角形に近い領域に限られることが示されている(Tendler, Mayo and Alon, 2015)。

t-ratio test では、与えられたデータセットが、全ての形質が独立だと仮定してランダム化されたデータセットに対して、有意に単体に近いかどうかを調べる。しかし、種間比較においては系統的制約が形質間の非独立性をもたらすことから、独立性の仮定は正しくなく、この手法が偽陽性を引き起こしやすいことが指摘されている(Edelaar, 2013)。そこで本研究では、系統関係を考慮したデータセットのランダム化手法である **flipping randomization** 法を開発した。この手法は、表現型

データと、その背後にある系統関係を入力として、姉妹群間の形質値の差を元のデータと同じに保ったままデータをランダム化する。flipping randomization 法を用いた t-ratio test である flipping t-ratio test を用いてアンモノイド類の形態形質の再解析を行ったところ、有意差は確認できず、アンモノイド類の表現型は、パレート理論でなく系統的制約のみで説明できることが示された。

タリーモンスターの分類学的位置

近年の分子系統学の発展により、現生動物の系統関係は高い確度で解明されつつある。一方で、絶滅分類群の情報は依然として化石からしか得られない。こうした分類群の化石において、大量の化石標本から得られた形態データを網羅的に解析し、解剖学的特徴を読み解くことで分類学的位置を解明できれば、進化史への理解を進めることができる。本研究では、*Tullimonstrum gregarium* (タリーモンスター) として知られる奇妙な形態を持つ動物に着目し、データ駆動的なアプローチでその分類学的位置の解明を試みた。

タリーモンスターは、アメリカ・イリノイ州のメゾンクリーク一帯の石炭紀の地層のみで産出し、長い眼柄の先端に位置する目と、歯のような構造を持つ鋏状の器官を備えた吻が特徴的である。近年、タリーモンスターが基盤的な脊椎動物であるという説が提唱された(Clements *et al.*, 2016; McCoy *et al.*, 2016)。この仮説が正しければ、タリーモンスターは脊椎動物の初期進化史の理解のために重要である。本研究では、タリーモンスターの化石計154点と、メゾンクリークで産出する多様な動物化石75点を、それぞれ3Dレーザースキャナーで計測することで、化石の表面形状のデータを収集した。さらにX線μCTを用いてタリーモンスターの歯の形状を計測した。3Dデータの網羅的な解析を行った結果、筋節・脳・鰓孔・鰭条など、脊椎動物である根拠とされた構造物が、脊椎動物のそれらとは異なることから、タリーモンスターは脊椎動物でないことが明らかになった。本研究の結果は、タリーモンスターが脊椎動物以外の脊索動物か旧口動

物であることを示唆する。より詳細な分類学的位置については、今後の更なる検証が必要である。

ヘリコプリオンの進化的起源の解明

Helicoprion 属は、螺旋状に巻いた奇妙な歯を持つペルム紀の軟骨魚類であるが、この新奇形質がどのように獲得されたのかは未だに解明されていない。本研究では、標本や文献などから多面的なデータを抽出し、データ駆動的なアプローチと伝統的な形態学の両方を活用することで、*Helicoprion* がどのように進化したかを明らかにした。

本研究では、宮城県気仙沼市の黒沢層の上部キャピタニアンに相当する層準から新たに発見された *Parahelicoprion* 属の歯化石を研究した。*Parahelicoprion* 属は、その歯の形態から *Helicoprion* 属との関連が指摘されるが、二種の断片的な歯列しか知られておらず(Karpinsky, 1924; Merino-Rodo and Janvier, 1986)、ほとんど研究が行われていない。新標本は、既知の標本に比べて状態が良く、*Helicoprion* 属の進化過程について新たな情報を与えるものである。形態学的比較の結果、新標本は当該属の既知の二種と異なる未記載種であることが示唆された。幾何学的形態測定法を用いて新標本と関係する属の歯の輪郭を比較したところ、*Parahelicoprion* は *Helicoprion* を含む一群と類似していた。一方で、lateral crown wings に装飾がある点、歯冠に鋸歯がある点、歯根が完全に融合していない点など、*Parahelicoprion* は *Sarcoprion* と共通する特徴を多く持っており、二属の中間的な形態であることが分かった。この結果は、*Helicoprion* が *Sarcoprion* に近いエウゲネオドゥス目の軟骨魚類から進化したことを示唆する。

さらに、群馬県立自然史博物館が所蔵する *Helicoprion davisii* の標本に、頭骨の多くの部分が保存されていることを発見した。ヘリコプリオンの頭骨の形状は *Sarcoprion* のそれと類似しており、頭骨の特徴からも *Helicoprion* が *Sarcoprion* に近いエウゲネオドゥス目の軟骨魚類から進化したことが裏付けられた。