

論文審査の結果の要旨

氏名 高野 剛 史

本博士論文は、導入、総合考察ならびに3つの章により構成され、寄生性腹足類（軟体動物門）の中で特に種数の多い、ハナゴウナ科およびトウガタガイ科の進化について論じている。寄生生物進化の解明は生物多様性を総合的に理解する上で重要であるが、腹足類を対象とした詳細な分子系統解析はこれまで行われていなかった。本論文では、世界中から収集した試料より、核・ミトコンドリアの複数遺伝子座について塩基配列を決定、比較することで、網羅的なタクソンサンプリングと信頼性の高い系統構築を達成している。

導入では、寄生生物の生態・形態の進化および種多様化メカニズムについて、これまでの研究例や仮説を提示するとともに、上記2科の腹足類を対象とすることの重要性と利点が提示されている。すなわち、1) 多様化を遂げた寄生性分類群の多くが陸上を含む様々な環境に進出し、かつ生活史において複数の宿主グループを利用するのに対し、両科の貝類は海洋にのみ生息し、成長に伴う宿主転換がみられないにも関わらず膨大な種に分化している；2) ハナゴウナ科には、一時寄生種から内部寄生種を含む幅広い寄生戦略がみられる一方、トウガタガイ科貝類は全種が一時寄生種であることから、両者には全く異なる多様化の要因が予想される；3) 殻が化石として残りやすく、時間軸を考慮した進化パターンの推定に適している、の3点である。

第1章では、棘皮動物に寄生する分類群であるハナゴウナ科について、系統的位置の探索を行っている。本研究過程は、寄生性分類群がいかなる祖先種から進化したかを知るうえで重要である。多くの寄生性動物において肉食者との近縁性が示唆されている一方、同科は微細藻食者であるリソツボ上科貝類が姉妹群であると考えられてきた。本章において、上位分類群である *Hypsogastropoda* の網羅的系統解析を行った結果、ハナゴウナ類の姉妹群は肉食性のシロネズミガイ科貝類であり、よって同科の生態的起源は寄生動物の起源に関する一般的傾向に沿うことが明らかとなった。

第2章では、ハナゴウナ科内の進化史解明を目的とし、同科の100種以上を対象に殻形態の計測および分子系統解析を行っている。その結果、祖先状態である一時寄生から永続外部寄生および内部寄生性への進化が、内群の複数系統において独立に生じ、かつ同じ寄生様式の種における形態の収斂が高頻度で生じていることが判明した。これは、同科貝類が反復適応放散により多様化して

きたことを示している。反復適応放散は主に海洋島や湖などの閉鎖的な系で生じるが、本結果は、寄生生物の系において初めてこのパターンを明瞭に示した例であるといえる。また本章では、化石種をキャリブレーションに用いた分岐年代推定により、内部寄生性の獲得や殻形態の進化が比較的短時間で起こりうることを明らかにしている。

第3章では、軟体・環形動物に寄生するトウガタガイ科について、分子系統解析および祖先形質推定を行い、その多様化パターンと、近縁群との系統関係を論じている。その結果、同科の姉妹群であるとされていたイソチドリ科が、実際にはトウガタガイ科から派生した内群であること、殻形質に基づく同科の分類体系には大幅な見直しが必要であることが分かった。また、本科貝類における種多様性の増大において、水深・底質の異なる海洋環境への放散が重要であることが示唆された。これは、2章で示されたハナゴウナ類の多様化パターンと異なり、「宿主の提供するニッチ多様性が寄生者の多様性を規定する」と考える一般的仮説と整合する結果である。

総合考察では、上記の第2・3章で明らかとなった腹足類2科における多様化パターンを対比し、その類似点と相違点、特にトウガタガイ科において永続寄生性が進化し難い理由について、宿主および寄生者の生態的・形態的特性から考察している。また、他の寄生性動物における進化史と比較し、本研究の新奇性について右のように詳述されている。1) ハナゴウナ科貝類を材料に、内部寄生性の獲得を伴う寄生生物の反復適応放散を初めて、かつ明確に提示した。2) 化石記録の検討により、寄生生物における形態・生態進化の時空分布を示した。これらの知見は、生物進化の総合的な理解に大きく貢献すると考えられる。

なお、本論文第1章は、狩野泰則（指導教員、東京大学大気海洋研究所准教授）との共同研究であるが、論文提出者が主体となって分析及び検証を行ったもので、論文提出者の寄与が十分であると判断する。

したがって、博士（理学）の学位を授与できると認める。