

論文審査の結果の要旨

氏名 佐藤 圭

本博士論文は、軟体動物門二枚貝綱原鰓亜綱に属する貝類の貝殻微細構造を詳細に比較し、その多様性を明らかにするとともに、系統学的な評価を行い原鰓類の貝殻の進化を考察したものである。原鰓類は二枚貝類中で最初に分岐したグループであると考えられており、化石記録も豊富で、軟体動物全体の進化史を考える上で興味深い研究対象である。

第一章はイントロダクションとして、貝類の貝殻微細構造の研究に関係する過去の知見をまとめ、研究の展望を述べている。まず、硬組織を持つ動物の鉱物種と微細構造の分類について言及し、次に軟体動物の貝殻微細構造の概要を示した。軟体動物は石灰質の殻体を持つため、顕生代を通じて豊富な化石記録があり、先行研究では 40 種類の微細構造が記載されている。次に原鰓類の過去の系統仮説、上位分類体系を総括し、本研究において検討すべき系統学・分類学上の問題点を整理した。

第二章は原鰓類の分子系統解析である。系統解析には、ミトコンドリア遺伝子 (COI, 16S) と核遺伝子 (H3, 18S, 28S rDNA) の計 5 領域の塩基配列の解読を行ったほか、Sharma et al. (2012) による核遺伝子 4 種のデータを追加し、計 6725 塩基対について系統推定を行った。その結果、4 つある原鰓亜綱の上科 (Solemyioidea, Manzanelloidea, Nuculoidea, Nuculanoidea) の単系統性は、高いブートストラップ値で支持された。ただし、形態形質による過去の分類により Nuculoidea とされていた Sareptidae は Nuculanoidea のクレードに含まれることが明らかになった。このため Sareptidae は上科レベルで分類を改める必要があることを指摘した。

第三章では、原鰓類の貝殻微細構造を記載し、分子系統解析の結果と照合することにより系統学的な再評価を行った。走査型電子顕微鏡(SEM)による微細構造の観察の結果、各分類群の微細構造組み合わせは、上科ごとにはっきりと異なる傾向を示した。Nuculoidea は全ての種の殻の内層にシート状真珠構造があり、Solemyioidea は外層に特異な稜柱構造を持つ。また、Manzanelloidea と Nuculanoidea は均質構造を有することで特徴づけられた。そしてこのような貝殻微細構造組み合わせに基づいたグルーピングと分子系統樹の結果は整合的であった。Sareptidae の系統上の位置が上科レベルで改められるという分子系統解析の結果は、貝殻微細構造の形質でも支持された。

第四章では結晶方位解析に基づき貝殻微細構造の分類の再評価を行った。従来の研究では、SEM による形態と鉱物種の対応関係だけを根拠に分類されることが多かったが、結晶方位解析を併用することで、各微細構造の類似度をより詳細に評価できることを確認した。

単結晶 XRD の回折パターンから(111)面と(012)面の結晶方位を再構築したところ、Solemyioidea と Nuculanoidea は上下の殻層で結晶方位があまり変化しないのに対して、Nuculoidea は外層・中層・内層で全て結晶方位パターンが異なっていることが明らかとなった。また、Solemyioidea と Nuculoidea では、科・属レベルで結晶方位に違いがみられた。

第五章は上記の解析結果を総合し、先行研究の文献情報と比較することにより、原鰓類の貝殻微細構造の進化について考察した。現生原鰓類では、前述のように上科ごとに安定的な微細構造の組み合わせを持っていることを本研究で明らかにした。しかし、白亜紀以前の化石種を考慮に入れば微細構造が大きく変化した時代がある。カンブリア紀の祖先的二枚貝である Euprotobranchia の殻は真珠構造に類似するアラゴナイト葉状構造の単層からなり、さらに、Solemyioidea と Nuculanoidea には真珠構造をもつ祖先種が存在する。以上ことから、原鰓類の上科が分岐した時点では各上科は真珠様構造をもっていたが、後に現生型の微細構造組み合わせを獲得したと考えられる。真珠構造は有機質に富み強度が高い構造であるが形成のコストが高く、均質構造はその逆である。従って、多くの原鰓類が真珠構造を失う方向に進化したことは、殻の生産コストを下げる方向に進化したものであると考察した。

本研究の特徴は、原鰓類の全ての科の主要な属の種を網羅的にサンプリングし、分子系統解析、貝殻微細構造の形態学、結晶方位解析の結果を総合的に解析し、貝殻の進化過程を推定した点にある。特に同一個体から分子データと貝殻微細構造のデータを取得して厳密に検証した研究は前例がなく、独創性の高い研究であると評価される。なお、本論文の3章は佐々木猛智、間嶋隆一、中島礼、渡部裕美との共同研究であるが、論文提出者が主導して出版したものである。従って、審査委員会では博士（理学）の学位に値するものであると判断した。