

論文の内容の要旨

水圏生物科学

平成19年度博士課程 入学

氏 名 宮本 洋臣

指導教員名 西田 周平

論文題目 Molecular and morphological studies on the diversity and biogeography of pelagic chaetognaths

(浮遊性毛顎類の多様性と生物地理に関する分子遺伝学的、形態学的研究)

海洋漂流系は地球上で最大の生命圏である。陸上とは異なり顕著な物理的障壁が乏しいため、そこに生息する動物プランクトンの多くは極めて広い海域に分布し、汎世界的に分布すると考えられている種も多い。しかし近年の分子遺伝学的研究は、これら広域分布種の多くが形態では識別が困難な、遺伝的に分化した個体群（隠蔽種）からなることを示し、形態種内の遺伝的構造、個体群・種間の系統関係、種分化様式、高次分類群の系統的位置等についても多くの知見をもたらした。

現在約90種が知られている浮遊性毛顎類は、種多様性は必ずしも高くないが、個体数、生物量ともに大きく、代表的な肉食性動物プランクトンとして海洋の食物連鎖において重要な役割を果たしている。浮遊性毛顎類に関しては旧くから分類や分布生態について研究が行われ、全海洋に生息する種はほぼ網羅されていると考えられている。しかし、生息環境による形態変化、不十分な形態記載などの理由から分類形質の評価が難しく、また種の識別形質や属・種の定義が研究者間で異なるなど、多くの分類学的問題が指摘されている。このような問題の解決には分子分類や集団遺伝学的手法が有効である。一方、近年、底生性毛顎類の分子遺伝学的研究により毛顎類が後生動物のなかで特異な位置を占め、動物進化の上で極めて

興味深い動物群であることが注目されている。しかし、浮遊性毛顎類の遺伝的特性と系統関係に関する知見は極めて乏しい。

本研究はこれらの点に着目し、浮遊性毛顎類における種間・種内の遺伝的特性を明らかにするとともに、形態・生態的特徴と比較することにより、形態分類を再検討することを目的とした。さらに、得られた分子系統地理の知見に基づき、漂泳生態系、特に中・深層における種分化機構について考察した。

浮遊性毛顎類の分子分類

浮遊性毛顎類の広範な種における遺伝的特性を把握する目的で、大西洋と太平洋から得られた 22 種についてミトコンドリア COI 塩基配列(約 360 bp) (うち 1 種のみ srRNA 塩基配列) を決定し、種内・種間の系統を解析した。この結果、*Eukrohnia hamata* と *Eu.bathypelagica* の遺伝的關係は形態分類と一致せず、両種が混在する複数の系統に含まれることが示された。また、10 種で種内に顕著な遺伝的分化 (uncorrected p -distance > 0.10) が認められ、現在の形態分類が多様性を著しく過小評価していることが示された。また、遺伝的に分化した集団相互の地理的關係は、大洋間異所性、水塊間異所性、および同所性分布に分類された。これらの知見を参照して、特徴的な分化パターンを示す種と種群について、以下に示す詳細な解析を行った。

Caecosagitta macrocephala の遺伝的多様性と隠蔽的種分化

相模湾 (0-1400 m) と大西洋 (1000-4000 m) から中・深層種 *Ca. macrocephala* 52 個体を採集し、種内の遺伝的分化を解析した結果、大西洋に 3 集団 (mtA、B、D)、相模湾に 1 集団 (mtC) が認められた。また、外群を含めた解析では、[mtA、(mtB、C、D)] という系統關係が支持された。この關係は核マーカー (nITS1) でも支持されたが、mtB、C、D の分化は、核マーカーでは認められなかった。これらのことから、*Ca. macrocephala* に少なくとも 2 種の隠蔽種が存在することが示された。さらに、mtA の分布深度は北大西洋深層水 (> 2000 m)、mtB、C、D の分布深度は南極中層水 (< 2000 m) に対応したことから、本種においては、鉛直的な水塊構造の成立に起因して隠蔽種が分化したことが示唆された。

Solidosagitta zetesios の分類の再検討

3 大洋の中・深層に広く分布する大型種 *So. zetesios* の遺伝的分化と形態的特徴を南大西洋と西部北太平洋の試料に基づき解析した結果、太平洋 (Pa-1、2) と大西洋 (At-1、2) に各 2 集団が認められた。また、外群を含めた解析から、本種は 2 つの系統 [Pa-1、At-1] と [Pa-2、

At-2] からなることが示された。これら 2 系統の個体間には、前鰭の位置と成熟体長に有意な違いが認められた。さらに系統内集団間で形態を比較したところ、Pa-2 と At-2 では違いが見られなかったが、Pa-1 と At-2 では前鰭の大きさが有意に異なり、顎毛の色にも相違が認められた。これらの結果から、*So. zetesios* の中に少なくとも 3 種の隠蔽種が存在し、これらは形態的特徴によっても識別可能であることが示された。

***Eu. hamata* と *Eu. bathypelagica* の分類学的再検討と分子系統地理**

遺伝子と形態の統合的解析により、広域に分布する中・深層種 *Eu. hamata* と *Eu. bathypelagica* の分類を再検討した。全球的に採集された試料に基づく系統解析の結果、両種が 4 つの集団 (ham-a、b、c、d) からなることが示された。しかし、これらの形態種はいずれも単系統群を形成せず、各集団には両種が混在していたことから、従来の卵巣形態の相違に基づく両種の形態分類は遺伝的系統関係を反映していないことが示された。

4 集団の形態を比較した結果、ham-d のみ腹側の顎毛が鋸歯状を呈し、他の 3 集団は相互に有意な成熟体長の相違を示した。また、ham-a、b、c、d は、それぞれ南大洋、温帯域、熱帯域、北太平洋北部に多く出現したことから、各集団の分化が大洋の水塊構造と関係することが示唆された。また、ham-b と c ではさらに集団内の遺伝的分化が認められたが、ham-a と d では分化は認められず、冷水域に比べ温帯・亜熱帯域で、より高頻度で遺伝的分化が起きたことが示唆された。ham-c 内の亜集団の分布は重なり、明瞭な地理的構造は認められなかったが、ham-b では本州南岸以北と赤道域の間に遺伝的分化が認められた。また、その他の亜集団においても集団内でさらに異所的分化が起きていることが示唆された。ham-a と d を各々 1 つの任意交配集団としてミスマッチ解析を行った結果、それぞれ 6 万年前、10 万年前に個体数が減少し、その後急増したことが示唆された。この時期は最終氷河期の前期および中期にあたるため、個体群の減少は気候変動に起因するものと推察された。

***Pseudosagitta* 属における種の系統関係と分類学的検討**

同一種内の形態的多型である可能性が指摘されている *Ps. scrippsae* と *Ps. lyra* の形態分類を遺伝学的解析に基づき評価した。また、本研究の初期の段階で確認された *Ps. lyra* の 4 集団と形態的多型との関係について解析した。この結果、*Ps. lyra* と *Ps. scrippsae* 間にミトコンドリアおよび核マーカーのいずれにおいても分化が認められ、両種が生殖的に隔離されていることが示唆された。しかし、*Ps. scrippsae* は *Ps. lyra* の内群として存在し、*Ps. lyra* の 4 集団の単系統性は支持されず、*Ps. scrippsae* との種分化以前に *Ps. lyra* 内の集団が分化したことが示された。また、*Ps. lyra* の遺伝的集団は、従来報告されている形態的多型とは一致せず、多型が

個体発生にともなう形態変化であることが示された。

Pseudosagitta 4種はそれぞれ北大西洋亜寒帯域 (*Ps. scrippsae*)、温帯・熱帯域 (*Ps. lyra*)、南大洋 (*Ps. gazellae*)、深層 (*Ps. maxima*)に異所的に分布する。系統解析の結果、4種は、[*Ps. maxima* {*Ps. gazellae*(*Ps. scrippsae*、*Ps. lyra*)}] という関係にあり、中層と深層への鉛直的分化に引き続き、中層の祖先種がさらに地理的に分化したものと推察された。*Ps. gazellae* と [*Ps. scrippsae*、*Ps. lyra*] は遺伝距離から漸新世にあたる 32 万年前に分化したと推定された。漸新世は、南極環流が成立した時期であり、環流の成立とともに種分化したことが推察された。

浮遊性毛顎類ミトコンドリアゲノムの構造的特性

浮遊性毛顎類の遺伝学的特性と後生動物の系統学に関する基礎的知見を得ることを目的として、*Zonosagitta nagae*、*Mesosagitta decipiens*、*Flaccisagitta enflata* のミトコンドリアゲノムの全塩基配列を決定した。3種のゲノムの全長は、それぞれ 11459、11121、12631 bp で、一般的な後生動物にコードされている 37 の遺伝子のうち 23 を失っていた。コードされている遺伝子は系統的に離れた底生性の 2 種と同じであり、欠失は祖先種において起きたと推察された。また、COII-III、ND1-3、srRNA、および tRNA^{met} は毛顎類で共通する遺伝子配置であり、祖先形質であると考えられた。

以上本研究により、現在認められている形態種の多くに複数の遺伝的に分化した集団が存在し、形態分類が種多様性を過小評価していることが示された。また、一部の隠蔽種については種間の形態的識別点が明らかになった。さらにこれらの結果を生態的情報と統合することにより、漂泳系における種分化機構解明のための多くの示唆が得られた。本研究は外洋域の中・深層に生息する種を主な対象としたが、今後、未だ知見の乏しい低緯度沿岸種や外洋表層種について解析することにより、全球規模での浮遊性毛顎類の多様性と種分化機構が明らかになるものと考えられる。