

# 論文審査の結果の要旨

氏名 芳賀 拓真

本論文は5章からなり、第1章はニオガイ上科化石種の系統分類と進化史、第2章はDNA塩基配列に基づくニオガイ上科の系統分類、第3章は分岐年代推定と比較解剖によるニオガイ上科の適応進化、第4章はキクイガイ科の生殖戦略と分散様式について述べ、第5章ではニオガイ上科の分類学的記載を行っている。

第1章では、初期進化の過程を明らかにするため、ジュラ紀の化石種について古生物学的な検討がなされている。環太平洋域から初めて発見された木材穿孔性 *Opertochasma* 属の1新種について切片や走査型電子顕微鏡による観察を行い、ニオガイ科に帰属することを明らかにした。また、他のテチス海周辺産4種との比較を行ない、(1)ジュラ紀の化石種は全て前後開閉運動による穿孔活動を行っていたこと、(2)ニオガイ科はジュラ紀後期に木材中での穿孔生活に適応していたこと、(3)同上科の木材食性は懸濁物食性に先んじてジュラ紀中期に獲得されていた可能性が高いことを明らかにした。これらの発見は、同上科の初期進化過程の理解を著しく前進させるものである。

第2章では、ニオガイ上科の分類体系と系統関係を究明している。同上科の単系統性は形態形質で支持されてきたが、近年の分子系統解析では単系統性が疑われていた。しかし、本研究の解析は、同上科の単系統性を有意に支持し、形態に基づく従来の見解を補強している。さらに、現生の科と亜科全てを含むOTUについて、核の28S rRNA, 18S rRNA, Histone H3, そしてmtDNAの16S rRNAとCOI領域の塩基配列を決定して分子系統解析を試み、多数の形態形質を系統樹上に復元し、形質の再評価を行った。その結果、(1)同上科はスズガイ科、フナクイムシ科、キクイガイ科、ニオガイ科の4科から構成されること、(2)背腹開閉運動様式は二次的に進化した派生的かつ多系統的な形質であり、従来の進化仮説は明確に棄却されること、(3)同上科は系統派生の段階で前後開閉運動様式を進化させ、上科固有の形態を獲得したことが明らかとなった。本研究は、同上科の分類体系と系統進化を初めて客観的に検証した優れた研究である。

第3章では、28S rRNAの塩基配列に基づいてニオガイ上科の分岐年代を推定し、地史的イベントとの関連から適応放散の背景を追求している。また、消化器系の比較解剖

から、木材食性系統群の胃にみられる木材片を貯蔵する盲嚢と相同な盲嚢が、退化的ながらも懸濁物食性の系統群にも存在することを明らかにするなど、食性進化の解明も試みている。その結果、(1) 三畳紀中期～後期の針葉樹の放散を契機として、同上科は系統派生後まもなく木材食を獲得した可能性があること、(2) ジュラ紀後期に現生の木材食性系統群であるキクイガイ科とフナクイムシ科が派生した一方、スズガイ科とニオガイ科では系統派生後に懸濁物食性へと食性を移行させた可能性があること、(3) ジュラ紀中期～白亜紀中期にかけての海洋植物プランクトン相の変革は、懸濁物食性系統群の多様化を生じた可能性があることを示した。これらの仮説は、今後さらなる検証が必要ではあるが、中生代の海洋の陸源有機物循環や現代型海洋生物相の適応放散の研究に、新たな進展をもたらす可能性がある。

第4章では、深海棲キクイガイ科の1種について、連続切片と走査型電子顕微鏡観察に基づき、同科の生殖戦略と分散様式の一例を明らかにしている。同科においてしばしばみられる大型個体に付着する変態期幼生様の小型個体は保育幼貝とみなされ、これまで深海に点在する沈木への分散は謎とされてきた。本研究では、世界で初めて、それらがプロジェネシスによる幼形進化的な矮雄であること明らかにした。すなわちこの発見は、キクイガイ科はプランクトン栄養発生によって広範囲に分散し、矮雄化現象が科内で広く生じている可能性を暗示し、矮雄の獲得は深海の沈木といった局在的かつ非永続的な環境への有利な生殖戦略であることを強く示唆している。本研究は長年の海洋生態学の1つの謎を解明したもので、高く評価される。

第5章では、本研究によって見いだされたスズガイ科の1新種、キクイガイ科の1新属1新種と1新組み合わせについて、それぞれ詳細な記載を行ない、系統分類学的に重視されるべき形態を明らかにした。

なお、本論文第1章、第2章、そして第5章は加瀬友喜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。

以上要するに、本研究はニオガイ上科の系統分類についての重要な貢献であるばかりでなく、海洋生物における木材食性の進化研究に進展をもたらす新知見を含む優れた研究であると判断される。したがって、博士(理学)の学位を授与できると認める。