

論文内容要旨

平成 20 年度入学 大学院博士後期課程

地球共生圏科学専攻 生物学 分野

氏 名 井元 順一



論文題目 ウグイ亜科魚類の分子系統地理学的研究

淡水産生物の分布は大陸の移動や河川の歴史などの地史と密接な関係を持っているので、生物地理の研究に適したモデルである。コイ科ウグイ亜科魚類はヨーロッパ、アジア、北米の淡水域に分布する多くの種から成る。Cavender and Coburn (1992)はユーラシアと北米産ウグイ亜科魚類の主な種の形態的形質を精査し、ウグイ亜科をleuciscinとphoxininの2群に分けた。このうちleuciscinはヨーロッパ産の種と北米産の*Notemigonus cryleucas*を、phoxininは残りの北米産の種と極東アジア産の*Phoxinus*、*Tribolodon*、*Pseudaspius*などの種を含む。また、これまでにいくつかの分子系統解析も行われてきた。その結果、leuciscin、極東産phoxinin、北米産phoxininの中のWestern clade、Chub clade、OPM cladeなどのクレード、他のどの系統にも属さない*Phoxinus phoxinus*などのいくつかの系統があることがわかってきた。しかし、taxon sampling、解析に用いた領域、解析の方法によって結果は異なり、それらの系統間の類縁関係はよくわかっていない。ウグイ亜科魚類は属間でも形態が酷似し、このため自然分類体系が十分に確立されていない。本研究では、極東、北米、ヨーロッパのウグイ亜科魚類の系統類縁関係を明らかにするために、ミトコンドリアゲノム(ミトゲノム)全塩基配列に基づいた系統解析を行った。また、分岐年代推定、祖先地域推定も行い、ウグイ亜科魚類の進化史を北半球の地史を含めて考察した。

まず、塩基置換モデルとアミノ酸置換モデルを用いてミトゲノム配列による発見探索法による系統解析を行った結果、極東産phoxinin、*Phoxinus phoxinus*、leuciscin、北米産phoxininのWestern clade、OPM cladeが見られた。極東産phoxininは単系統群を形成し、他のウグイ亜科魚類各クレードからは大きく分岐していた。これらのクレード間の類縁関係を調べるために、コドン置換モデルによる網羅的探索を行った。その結果、統計的支持はやや低いものの北米産phoxininは単系統群を形成することが示された。分岐年代推定から、白亜紀後期にウグイ亜科魚類の祖先系統が分岐し、

その時に一斉放散的に各系統の分岐が起こったことが示された。このように白亜紀後期に多様化が起きることは哺乳類、鳥類、両生類、ポリネーターとなる昆虫、アリ(Meredith et al., 2011; Brown et al., 2008; Sahney et al., 2010; Roelants et al., 2007; Grimaldi, 1999; Moreau et al., 2006)で見られる現象である。Benton (2010)は、白亜紀に被子植物への植物相のturnoverが起こり、植物相の0%から80%まで増えたが、これが要因となって陸上生物の多様化が起きたという仮説を提唱したが、本研究の結果はBenton (2010)の仮説を支持するものである。

祖先地域推定から、ウグイ亜科魚類はヨーロッパに起源することが示された。

また、leuciscinはヨーロッパに、phoxininは北米に起源を持つことが示され、phoxininの共通祖先は大西洋をつなぐ陸橋を通して北米に分散したと考えられる。極東産phoxininと*Phoxinus phoxinus*の共通祖先はベーリング地峡を通して北米から極東に移動してきたことがわかった。ウグイ属(*Tribolodon*)は日本列島、日本海が形成された年代に種分化したことが示された。

ウグイ亜科魚類のほとんどの属を網羅するように、DNA データベースに登録されているcyt *b*、12S、16Sの配列を集め、ミトゲノム全長配列のデータセットと組み合わせてミトゲノム超行列のデータセットを作成し、系統解析、分岐年代推定を行った。その結果、先行研究と大体一致していたが、これまでに示されたことのないいくつかの新しい系統類縁関係が見られ、いくつかの同属の種が多系統になった。ウグイ亜科魚類の6つの系統でそれぞれ多様化が起きた年代が異なることが示された。祖先地域推定から、ウグイ亜科魚類の起源は東ヨーロッパ、phoxininの起源は北米大陸の太平洋側である可能性が示された。また、様々な形質や生態的特徴を祖先形質推定してみたところ、ウグイ亜科魚類は環境に柔軟に適応しながら進化してきたことがわかった。

学位論文の審査及び最終試験の結果の要旨

平成25年2月12日

理工学研究科長 殿

課程博士論文審査委員会

主査 半澤直人

副査 玉手英利

副査 長山俊樹

副査

副査

副査

学位論文の審査及び最終試験の結果を下記のとおり報告します。

記

1. 論文申請者

専攻名 地球共生圏科学専攻

氏名 井元順一

2. 論文題目

ウグイ亜科魚類の分子系統地理学的研究

3. 審査年月日

論文審査 平成24年1月23日 ～ 平成25年1月29日

論文公聴会 平成25年1月29日

場所 理学部1号館13番教室

最終試験 平成25年1月29日

4. 学位論文の審査及び最終試験の結果

(1) 学位論文審査 合格

(2) 最終試験 合格

5. 学位論文の審査結果の要旨

別紙のとおり

6. 最終試験の結果の要旨

別紙のとおり

別 紙

専 攻 名	地球共生圏科学専攻	氏 名	井 元 順 一
学位論文の審査結果の要旨			
本論文では、北半球の淡水域に広く分布し、魚類の中で最多の種数からなるコイ科で最も主要な分類群の一つであるウグイ亜科魚類を対象として、同亜科魚類の系統進化をミトコンドリアゲノムデータに基づいて様々な統計的手法で解析し、系統地理学や古生物学と関連させて同亜科魚類の起源と進化過程、進化要因を総合的に論じている。淡水魚類であるウグイ亜科魚類は、分布が陸水域に限定されるため、大陸の移動や、海域による分布域の分断、陸橋形成による分布拡散などの影響が顕著に生じるため、系統地理学的研究には適した材料であるとともに、種数が多く多様性に富むため、その種分化の過程や要因を研究するのにも適している。論文申請者はこれらの特徴に着目して、海外調査を含めた調査・採集を通して生物材料を自ら確保し、理論の専門家である共同研究者から最新の解析手法を学んで自らの解析に取り入れ、独自の視点から系統地理学的研究を展開した。 本論文第1章では、ウグイ亜科魚類 12 種のミトコンドリアゲノム配列を新たに決定し、これまでに遺伝子データベースに登録されている他の近縁種と外群であるコイ科魚類数種のミトコンドリアゲノム配列とともに系統解析を行い、最も誤差の少ない「コドン置換モデル」に基づいて系統推定を行った。その結果、いくつか提唱されているウグイ亜科各種の分類体系について、その信憑性と矛盾点を明確に指摘した。さらに、複数の魚類化石の推定年代を基準として系統樹上の分岐年代を補正し、より確からしいウグイ亜科魚類の起源と各種の分岐年代推定をおこなった。その結果、ウグイ亜科魚類の祖先種は白亜紀後期に分岐し、その後一斉放散的に主要な系統の分岐が起こったことが推定された。また、現在のウグイ亜科魚類の分布と推定された各系統の分岐年代に基づいて、確率論的解析手法で祖先地域の推定を行った結果、ウグイ亜科魚類の起源は現在のヨーロッパ付近にあり、そこから進化を続けながら、当時部分的に大陸がつながっていた北米大陸に渡ってさらに進化し、その後ベーリング陸橋を通して極東アジアに分布を拡げて来たことが推定された。この分布拡散仮説は前例が少なく、魚類では初めての仮説である。また、極東アジアではウグイ亜科魚類は、当初は淡水湖であった古日本海湖が徐々に入り江となり、やがて海となったのに伴って、大陸側と日本列島側でそれぞれの種が分化したことが推定された。 第2章では、さらに多くの種を含めた解析のため、部分配列データを含むミトゲノム超行列データをウグイ亜科の多種から広く集め、現生の各種のいくつかの表現型から、確率論的解析手法で祖先形質の推定を行った。その結果、種分化の年代と当時の環境要因との関連で、食性の転換や浸透圧調整能の獲得と消失が起こったことが推察された。 これら一連の研究は、分子遺伝学の外国専門誌 Gene に受理され、すでに電子ジャーナル版で公開され、まもなく冊子体としても公開される予定である。同様に、研究の内容はいくつかの国際シンポジウムでも口頭発表され、高い評価を受けた。 ゲノムデータの新規性が高いこと、解析手法が最新で最も誤差が少ないこと、提示した分布拡散仮説は魚類では初めての斬新な仮説であることなどにより、本論文は学術論文として高い価値があり、また十分に博士学位論文に値すると判断し、合格とした。			
最終試験の結果の要旨			
論文申請者の研究内容の発表後、魚類学、系統分類学、系統地理学、古生物学、分子系統学の各分野に関する口頭試問をおこなった。その結果、論文申請者は各質問に対して十分論理的に説明することができ、また各分野に関する深い知識を有することが確認できた。また、直接研究内容に関わる質問に対しても、自らがもつ知識の範囲で的確に回答することができた。以上の口頭試問を通じて、論文申請者は博士としての資質を十分にそなえていると判断した。 以上より、最終試験の結果を合格と判定した。			