

氏名	竹中將起
学位の種類	博士(理学)
学位記番号	甲第128号
学位授与の日付	平成31年 3月 20日
学位授与の要件	信州大学学位規程 第5条第1項該当
学位論文題目	日本列島形成史と強く関連した日本固有ガガンボカゲロウ科昆虫における進化生物学的研究
論文審査委員	主査 教授 東城幸治 教授 市野隆雄 教授 浅見崇比呂 准教授 高田啓介 教授 陶山佳久(東北大学)

論文内容の要旨

日本列島形成史と強く関連した 日本固有ガガンボカゲロウ科昆虫における進化生物学的研究

地球上に生息する多種多様な生物相は、地球誕生以来の長い時間をかけて繰り返されてきた種分化の結果であると言える。つまり、種分化機構を解明することは、地球上の生物多様性創生機構の解明でもある。種分化機構の解明は、古くから多くの研究者を魅了させてきたが、解決には至っていない。種分化とは、単純には1つの生物が2つの種に分かれることを指し、いかに1つの生物種が生殖的に隔離されるかの過程である。すなわち、生殖隔離の進化とも言い換えられる。生殖隔離の進化の大きな要因として、集団の隔離が挙げられる。特に、本研究では物理的な障壁によって集団が分断化され、集団間の遺伝子交流が遮られ、集団ごとに独自の変異を蓄積することで、生殖的な隔離が成立し、種分化に至るメカニズムに注目した。

日本列島の周辺には世界に十数枚しかない地殻プレートの4枚がぶつかり合う稀な地域であり、この影響などから日本列島は複雑な形成史をもつことに加えて、今なお活発な地殻変動が生じている。世界的スケールにおいても興味深い地形・地史を有する地域である。そこで、日本列島の形成時期から日本の地史の影響を強く受けてきた生物種を対象に、その遺伝構造から日本列島の地史と生物の進化史との関連を究明し、そこで得られたデータを元に、生物集団の分断イベントについてより詳細に追究する。さらには、分断された集団間での生殖的な隔離の有無や、その程度に至るまでを網羅的に追究する。これらのデータから、生物集団がどのように分断し、種分化にまで至るのか。また、その要因について究明することを目的とする。

本研究で対象とするガガンボカゲロウ *Dipteromimidae* は日本固有科であり、1属2種と極めて小さな分類群を構成する。限定的なハビタットである山岳源流域に適応しているため、本種

群のハビタットは孤立・散在的となりがちである。亜成虫・成虫期間は数日と短く、分散力も低いため、集団間の分散は極めて生じにくいものと考えられる。それらの結果として、各集団レベルでの遺伝的分化や固定化が進みやすく、遺伝的浮動 (random genetic drift) の影響を強く受けることとなる。しかし、本種群の集団では孤立・散在しがちであるが、これらの分断化された集団が日本列島内の広域に多数に存在していることが明らかとなり、日本列島の形成時代から現在に至るまでの地史と生物進化史との関連性を議論するのに適した種群であると考えられる。

本研究では、ガガンボカゲロウ科の分布域を網羅する地域からサンプルを採集し、ミトコンドリア DNA 16S rRNA, *COI* 領域, および核 DNA 28S rRNA, histone H3 領域を解析し、本種群の分子系統学的関係を明らかにした。その結果、日本固有科ではあるものの、その起源は日本列島の原型を構成する陸塊がユーラシア大陸の東縁に位置していた時代に遡り、日本列島が大陸から離裂するに伴って陸塊とともに分散してきたことが明らかとなった。西南日本に広域に分布するガガンボカゲロウ *Dipteromimus tipuliformis* 種内には、遺伝的に分化した5つの系統群が存在し、その分布が地理的に明確に分かれていること、そして、これら5系統群が現在の地形だけでなく、日本列島形成時期から始まる様々な地史との関係を示した。特に、本邦最大の断層である中央構造線における遺伝的な分化は、地質構造線に由来する興味深い事例を明らかにした。

この地域集団レベルでの遺伝的分化の大きさは、他のカゲロウ類における種間レベル、もしくはそれ以上の分化にも相当するため、ガガンボカゲロウは隠蔽種を含んだ **species complex** の可能性が示唆された。しかし、外部形態などの分類の鍵となるような形態形質に系統群間での差異は認められていない。そこで、本研究では遺伝的に大きく分化した5系統群の種内変異の妥当性を評価するために「ハンドペアリング」法を用いた交配実験の手法を開発し、系統群間での生殖隔離の有無を実験的に検証した。さらに、交配実験手法の確立だけでなく、交配実験の成功を分子同定によって検証する方法も確立した。遺伝的に大きく分化した系統群の隣接集団間において交配実験を実施した。その結果、全く発生・孵化しない集団、つまり完全に生殖的隔離が成立した集団や、わずか数%の発生・孵化率を示した生殖隔離の程度が強い集団、そして対照実験 (同一系統内での交配実験) と比べると低いものの発生・孵化した生殖隔離の程度が弱い集団と、段階的な状態を示す集団が観察された。つまり、ガガンボカゲロウは「種分化連続体 **speciation continuum**」と呼ばれる連続的な種分化状態が存在することを明らかにした。

本研究の重要な点としては、ガガンボカゲロウが地域集団レベルで遺伝的に大きく分化していることを明らかにしただけでなく、それらの遺伝系統群間での生殖隔離の程度を実験室下において実験的に示した点にある。このことは、種分化や、それに伴う生物多様性創出におけるそのメカニズムを垣間見ることのできる貴重な種であると言えるだろう。これらのことからガガンボカゲロウは、今後の種分化研究における鍵分類群になり得る種群になると考えている。