

氏名	主森 亘
学位の種類	博士（理学）
学位記番号	博 甲 第 9036号
学位授与年月日	平成 31年 3月 25日
学位授与の要件	学位規則第4条第1項該当
審査研究科	生命環境科学研究科

学位論文題目

Evolutionary Consequences of the Structure-Function Relationship of Ankle Joints
in the Pinnipeds during their Secondary Adaptation to Life in Water
(二次的水棲適応に伴う鯨脚類の足根関節の形態機能進化史)

主査	筑波大学教授（連携大学院）	博士（理学）	甲能 直樹
副査	筑波大学教授	理学博士	指田 勝男
副査	筑波大学准教授	博士（理学）	上松 佐知子
副査	筑波大学准教授	博士（理学）	藤野 滋弘

論 文 の 要 旨

この論文の著者は、海棲哺乳類の水棲適応過程において、形態や生態生理に何が起こったのかをつまびらかにするため、陸上と海中とを共に利用する鯨脚類を、水生生活への適応進化の「遷移段階」と位置づけて、陸上での行動（歩行）と海中での行動（遊泳）という機能の効率といった観点からは相反する両方の機能を担う足首関節に着目し、8例の現生個体の解剖を自身の手で行って足首関節の機能単位を30の形質分布で定義して、現生種と化石種とで45種の足首関節を網羅的に観察・計測することで、各形質とそれを意味づける機能と生態の適応進化の過程を、系統進化の分岐パターン上で位置づけて意味づける試みを行った。鯨脚類は大きく4科に分類される系統群が認識されており、その分化はそれぞれ陸上での移動様式と海中での遊泳様式が異なることによるニッチとの関係で説明されてきた。これに対して、著者は鯨脚類の化石種も含む全系統群の足首関節に付着する筋群の機能をつぶさに立体復元して運動様態を明らかにすると共に、陸上哺乳類の歩行運動をも枠組に捕らえて相対化を試みた。その結果、アシカ類の足首関節は祖先型と解釈され、絶滅したデスマトフォカ類とセイウチ類は異なる系統群であるにも関わらずほぼ同様の後肢遊泳型を独立に進化させたことを明らかにした。また、アザラシ科については識別した30形質のうち14形質までが固有の形質状態であることを示し、機能形態学的には足首が側方に反転することにより後方に進展させた後肢の背屈・底屈運動を側方運動へと転位させて、哺乳類の持つ背腹方向の振動に加えて魚類と同様の側方振動による空間運動様式でニッチの拡大を図った結果であると説明した。著者はこのことを検証するにあたって、各系統群の種多様性（種・亜種数）、生息域、食性を指標として、それぞれの形質進化を「形質変化自跡法」により分岐パターン上で意味づけることを試み、鯨脚類の進化によって遊泳様式を生み出す後肢機能の多様性がそのまま進化史上の多様性と並行的であることを示した。そして、この変化により鯨脚類の中でアザラシだけ歩行機能を失っていることを海中での多様性獲得とのトレードオフと捉えて、アザラシ科が歩行機能を失っているにも関わらず鯨脚類の中で多様性が最も高いことを合理的に説明することに成功した。

審 査 の 要 旨

海洋環境には多種多様な生物が生息し、その多様性を生み出した原動力が短期的～中長期的な周期で起こる海洋環境の変化で生じた地域的～広域的絶滅や新たな種の出現は、生物学者～古生物学者に至るすべての研究者が、その背景要因とメカニズムに興味を抱き議論を続けている。鯨脚類はそうした海洋環境に生息する海棲哺乳類ながら、全系統群において後肢を維持して繁殖等の際に陸上を利用し続けており、水生適応（遊泳の最適化）の観点から見て遷移的な段階があると理解されてきた。本研究はそのような鯨脚類の遊泳・歩行運動の適応進化を、これまでのパラダイム（主に海洋環境における食性の進化）とは異なって、陸上歩行と水中遊泳とに生じるトレードオフが何であるかという観点で現生種から化石種まで網羅的に観察して、水生適応過程における後肢形態の持つ機能形態的意味の解明を試みたものである。著者は、遊泳・歩行という複雑な立体運動を行う四肢の機能単位である後肢の進化に注目し、足首関節という運動の要をなす部分に焦点を絞りで、鯨脚類がその生息域の広さから標本観察それ自体が困難であるにも関わらず、ほぼ網羅的に詳細な形態観察と計測により足首関節骨の各形態と機能との連関を類型化し、足首構造と遊泳・歩行の効率性・適応性の解釈を行った。これを基に、科のレベルで絶滅してしまったデスマトフォカ類が現在のセイウチ科とほぼ同形態の足首関節を持ってニッチェを競合させていたことを明らかにし、この2大系統群の絶滅と交代のタイミングの同期性を合理的に説明した。前述の通り、これまで立体空間の移動を行う大型脊椎動物の陸上における歩行と水中における遊泳といった相反する行動を共に担う四肢について、機能形態学的な観点から進化を系統進化のパターン上において議論する試みは少なく、鯨脚類についても例外ではなかった。従来、鯨脚類の海棲適応については、頭蓋と歯牙の形態進化に基づいて、食性の多様化という観点から描かれてきたものの、実際の海洋生活に直接関わる遊泳と歩行に論点を置いた機能進化の復元は初めての研究であり、今後同様の観点を持った研究の先駆的研究例となることが期待される。

平成 31 年 1 月 23 日、学位論文審査委員会において、審査委員全員出席のもとに論文の審査及び最終試験を行い、本論文について著者に説明を求め、関連事項について質疑応答を行った。その結果、審査委員全員によって合格と判定された。

よって、著者は博士（理学）の学位を受けるのに十分な資格を有するものとして認める。