

氏 名	齋 藤 礼 弥
学 位 の 種 類	博士 (理学)
学 位 記 番 号	博甲 第 188 号
学位授与の日付	2014 年 3 月 31 日
学位授与の要件	学位規則第 4 条第 1 項該当
学位論文の題目	Adaptive evolution in spatangoid echinoids living in the shallow sublittoral zone
論 文 審 査 委 員	主査 神奈川大学 教授 金 沢 謙 一
	副査 神奈川大学 教授 小 笠 原 強
	副査 神奈川大学 教授 日 野 晶 也
	副査 名古屋大学 教授 大 路 樹 生

## 【論文内容の要旨】

本論文は、ウニ類のブンブク類について、このウニ類の亜潮間帯への適応を機能形態と生活史という観点から明らかにし、さらに現生種に見られる適応が、地質時代にその祖先種が経験した現在とは異なる環境への適応を経てもたらされたことを示した。四つの章と付記事項から構成され、第 I 章ではブンブク類の特徴と研究の現状および本研究の目的と意義、第 II 章では現生ブンブク類における亜潮間帯への適応、第 III 章では現生トウカムリのブンブク類に対する捕食行動、第 IV 章ではこれらの成果に基づくブンブク類の適応進化について述べられている。以下に各章の要約を記す。

### 第 I 章 General Introduction

ブンブク類にはおよそ 1 億 5 千万年の歴史があり、化石が豊富であること、また、ウニ類の中で最も多様な生息場所に棲み、最大の種数を誇るグループであることから適応進化の研究に適した材料である。しかし、ブンブク類の生態に関する研究は驚くほど少ない。生態学的研究がなされたブンブク類は僅か数種に限られ、それらも一つの生息場所に生息する 1 種を扱うのみで、他の生息場所のデータが欠如しているため、その種の生息を規定する要因を特定することが困難である。これまでブンブク類複数種を同時に扱った生態学的研究も存在しないことから、ブンブク類の多様性をもたらす各種の適応の違いは分かっていない。一地域に生息する複数種を同時に扱い、各種の生態学的データの比較による包括的な生態学的研究を行うことが出来れば、それはブンブク類の生息分布を制御する要因の解明に繋がり（第 II 章）、得られた生態学的知識は、最終的に、ブンブク類における適応進化の研究を可能にする（第 IV 章）。

地質時代のブンブク類は、肉食性巻貝トウカムリ類による高い捕食圧にさらされていたことが知られている。しかし、トウカムリ類の捕食がブンブク類の進化に与えた影響を考察した研究は 2 例のみである。また、トウカムリ類の捕食行動については、水槽観察に基づく論文が 2 篇あるのみで、これらも表在性の正形ウニ類のみを対象とし、ブンブク類に対する捕食行動は未だ知られていない。その捕食行動が明らかになり、それをブンブク類とトウカムリ類の化石記録に適用すれば、ブンブク類の進化におけるトウカムリ類の捕食の影響を正確に推察することが出来る（第 III 章）。

本論文では、これらの基本構想の上に、まず現生種における生態学的研究を行い、その成果を化石記録に適用することで、ブンブク類の適応進化を明らかにする（第Ⅳ章）。

## 第Ⅱ章 Adaptation for living in the shallow sublittoral zone in spatangoid echinoids

日本海の隠岐諸島では、9種のブンブクが水深 5-18m の約 1km<sup>2</sup> の範囲に生息することから、ブンブク類の包括的生態学的研究を行う上で、非常に優れた場所である。4種について、2007年11月から2013年7月の間に21回の潜水調査を行い、生息場所の環境と同一コホートに属する個体の数と体サイズの変遷を調べた。室内では各種の行動に関する水槽実験とその行動に関わる殻、棘、管足の機能形態学的解析を行った。また、ブンブク類の餌となる堆積物中に含まれる有機物量（蛋白質と脂質、炭水化物）、各時期の生殖腺の状態を調べ、殻の成長と生殖腺の発達に関する生物測定学的解析を行った。

海底環境の調査から、堆積物表面から深さ 5 cm までの堆積物表層は、荒らしなどにより攪乱が起きる不安定な環境であることが分かった。その様な堆積物表層にはヒラタブンブクとネズミブンブクが生息するが、嵐による表層攪乱後、ヒラタブンブクの死殻がほとんど見つからないのに対し、ネズミブンブクの死殻は頻繁に見つかる。水槽内の水流実験では、ネズミブンブクは簡単に洗い出されて再び潜ることが出来ないのに対し、ヒラタブンブクは洗い出しよりも速く深く潜ることで、洗い出しを避けていた。ヒラタブンブクは背腹両側に太く長い筋肉により支持される大型の棘を持ち、それにより攪乱の際の素早い潜行が可能である。一方、ネズミブンブクはその様な棘を一切持たない。オオブンブクとライオネスブンブクは、堆積物表面から 10cm 以上の深さで見つかることから、日常的に深く潜ることにより攪乱を避けていると思われる。これら2種は、卵形の殻形と特殊化した腹面の形態により、周囲の堆積物の荷重が大きい堆積物中深くでの潜行が可能である。攪乱に対する形態を持たないネズミブンブクの場合、多種とは異なる生活史によって不安定な環境に適応している。4種の成長速度、寿命、性成熟年齢を比較すると、ネズミブンブクが最も速く成長し、約1年で寿命を迎えるが、この種だけが1年以内に生殖活動を行う。このブンブクでは殻が大きくなるにつれて相対的に殻が薄くなることから、脆弱な殻を作ることによって速い成長速度を維持し、殻形成へのエネルギーを抑えて生殖腺の発達に割り当てていると思われる。ネズミブンブクは世代交代を早めることで、不安定な環境に適応している。堆積物中に含まれる有機物量の測定結果から、蛋白質は、ほとんどの地点で表層付近に最も多く含まれ、堆積物中深くなるに連れて減少していた。堆積物深層の貧栄養な環境に生息する2種では、有機物が付着した堆積物粒子を口に運ぶ管足の数が、表層で生活するブンブクと比べて、2倍以上あり、これは、貧栄養への適応と思われる。それでもこれら2種の成長は遅く、性成熟に達するのも遅い。しかし一方で安定な環境の故にもたらされる長い生存期間を持つことから、適応度において生息場所の安定は貧栄養を上回る利点があるであろう。因みに、ヒラタブンブクは、不安定な堆積物表層で生活し、殻の成長が速いが、性成熟年齢は遅く、生存期間は長い。このウニの場合、その特異な形態により攪乱が起こる堆積物表層で生存可能なことから、性成熟を遅らせても生存に必須な形態の形成に最初にエネルギーを分配するのであろう。この様に、亜潮間帯の不安定な環境では、海底攪乱に対する形態による適応がある一方、その様な形態を持たないブンブクでは、トレードオフによるエネルギーの分配により世代交代を早めるという生活史により適応していることが明らかになった。

## 第Ⅲ章 Predation of cassids on spatangoid echinoids

沖縄県名護市辺野古大浦湾にて採集したトウカムリを用いて、水槽内でブンブクに対する捕食実験を行った。堆積物表層で生活するヒラタブンブクの場合、トウカムリが接近してウニに触れると、

腹側の長い棘を用いて、素早く堆積物表面に脱出し、表面を走って逃げた。しかし、この逃避行動が成功したのは、9 個体中 2 個体であった。7 個体は、トウカムの足で覆い被さる最初の攻撃で押さえ込まれて捕食された。逃避に成功した 2 個体はどちらもトウカムの殻高の 3 分の 1 以上の大型個体であったことから、体サイズが逃避行動の成功にとって重要な要素であると考えられる。約 5000 万年前に最初のヒラタブンブク類が出現した時、その殻長は約 3 cm であり、一方、同時期に同所に出現したトウカム類の殻高は約 4 cm であった。両者の体サイズに大きな差は見られないことから、当時、ヒラタブンブク類の逃避行動は機能していたと思われる。約 2000 万年前に、ヒラタブンブク類の殻長が最大約 10 cm に達したのに対し、トウカム類では殻高がその 3 倍の 30 cm 以上に達するものが現れた。この時期以降、ヒラタブンブク類がトウカム類と同所的に生息しなくなるという事実は、大型化したトウカム類には、もはやその逃避行動が通用しなくなったことを示唆する。堆積物中に埋めたムラサキウニに対する捕食の実験では、細粒砂の約 8 cm の深さに埋めた場合、トウカムはその深さまで堆積物を掘ってウニを捕食したが、約 15 cm の深さに埋めた場合は、堆積物中のウニに気付かなかった。このことは、堆積物中に深く潜ることはトウカムの捕食を避ける上で有効であることを示唆する。しかし、粗粒砂の約 15 cm の深さに埋めた場合、トウカムはウニの存在に気付いて捕食した。粗粒砂の場合、深く潜っていても、やはり大型化したトウカム類には、もはや有効な逃避手段ではなくなった可能性が考えられる。

#### 第IV章 Adaptive evolution in spatangoid echinoids living in the shallow sublittoral zone.

始新世に、熱帯と亜熱帯域の亜潮間帯に生息するブンブク類で、新たな殻形態が突然、また収斂的に出現したが、これは同時期に同地域に出現した天敵のトウカム類の捕食により引き起こされたと考えられる。ヒラタブンブクの様に背腹両側に太く長い棘を備えた扁平な殻のブンブクは、トウカムに攻撃された場合、素早く堆積物表面に脱出して逃げ、オオブンブクの様に効率的な潜行のための特殊な形態を持つ卵形のブンブクは、堆積物に深く潜ることで捕食を避けていたと思われる。中新世以降、ブンブク類の 3 倍以上に大型化するトウカム類が現れると、両者は同所的に見つからなくなる。対捕食形態を持つブンブクは、現在、トウカムが生息しない深海や亜潮間帯の最上部、或いは温帯域に生息する。亜潮間帯最上部の海底攪乱が起こる場所では、オオブンブクの様なブンブクは堆積物中の潜行に適した形態を活かして深く潜ることで、堆積物から洗い出されて死に至るのを避けることが出来る。ヒラタブンブクの様に、堆積物表層で生活するブンブクは、対捕食者の素早く動ける形態を活かして、攪乱の際、水流により洗い出される前に、素早く深く潜ることで生き残ることが出来る。これらとは対照的に、ネズミブンブクは捕食もしくは嵐による攪乱に対する特殊な形態を持たないが、これは、このウニの祖先がトウカム類の捕食にさらされなかったことを暗示している。ネズミブンブクでは、形態的適応の代わりに生活史において殻の成長と性成熟の間に独自のトレードオフを持つこと、すなわち、とても薄い殻板を形成することで殻形成にかかるコストを抑え、生殖腺の発達にエネルギーを多く分配することで、不安定な環境に適応している。ネズミブンブクは、他のブンブク類よりも速い殻の成長速度を持つことに加えて、1 年で性成熟に達することが可能であり、結果として、不安定な環境での早い世代交代を達成している。このように、ブンブク類は、それぞれの進化史に依存する異なる方法で、不安定な亜潮間帯に適応している。亜潮間帯における水流による攪乱の影響を受け易い不安定な環境への傑出した形態的適応は、巻貝類の捕食圧無くして、獲得されなかったであろう。白亜紀のブンブク類のように、本来、穏やかで安全な環境に生息する堆積物食者であるブンブク類にとっては、表層と比べ貧栄養な堆積物深層に潜ることや、緩慢な動作に比べてよりエネルギーを必要とする急速な移動は意味を持たないに違いない。これらの行動のための特異な形態が、始新世以前、捕食圧にほとんどさらされるこ

となく、穏やかな亜潮間帯に留まり続けた約1億年の間には、決して進化しなかったという事実が、このことを強く示唆する

## 【論文審査の結果の要旨】

ウニ類のブンブク類は潮下帯以深の堆積物中に生息するために生態学的調査が困難であり、これまでその知見が極端に乏しかった。著者は潜水調査によりこのウニ類を生息場所で長期に渡り定期的に観察することで、ブンブク類4種の詳細な生態とそれらの相互関係を明らかにするという極めて意義深い成果を挙げた。この成果により、ブンブク類の多様性が最も高い亜潮間帯において、各種の適応を制約する要因が明らかになり、このウニ類の適応進化を解明する道が開かれた。また著者は、巻貝類のブンブク類に対する捕食行動を直接観察することに初めて成功し、この成果により、捕食の影響を見積もったブンブク類の進化史を初めて構築した。この論文は、生物科学と地球科学の境界領域における画期的な統合的成果であり、進化生物学における顕著な業績である。以上の事由により、本論文は博士（理学）の学位論文として十分に価値あるものと認定される。