



# HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	Systematic and Evolutionary Studies of Ascidians (Chordata: Tunicata) [an abstract of dissertation and a summary of dissertation review]
Author(s)	長谷川, 尚弘
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(理学)
Dissertation Number	甲第15749号
Issue Date	2024-03-25
Doc URL	<a href="https://hdl.handle.net/2115/92493">https://hdl.handle.net/2115/92493</a>
Rights(URL)	<a href="https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/">https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/</a>
Type	doctoral thesis
File Information	Naohiro_Hasegawa_abstract.pdf, 論文内容の要旨



# 学位論文内容の要旨

博士の専攻分野の名称 博士 (理 学) 氏 名 長 谷 川 尚 弘

## 学位論文題名

Systematic and Evolutionary Studies of Ascidians (Chordata: Tunicata)  
(海鞘類 (脊索動物門・被囊動物亜門) の体系学・進化的研究)

脊索動物門を構成する3つの亜門の1つである被囊動物亜門(尾索動物亜門ともよぶ)は海鞘綱・尾虫綱・タリア綱から成る。そのうち海鞘綱はオタマジャクシ型幼生が基質に付着すると終生固着生活を送る成体に変態するという点で他2綱と区別される。海鞘綱は3目25科171属で構成され、世界から約3000種、日本から約300種が記載されている。それらには大型の単体性種と小型の個虫が集合する群体性種を含む。2000年代以降、被囊動物や海鞘綱を対象とした分子系統解析によって綱・目間の系統関係が明らかにされてきたが、全25科のうち先行研究において分子系統解析の対象とされてきたのは6科に留まり、科階級以下の分類体系は整理の途上にある。日本の海鞘相に目を向けてみると、南西諸島や深海域のような海鞘相調査の遅れている地域・生息環境があることから国内未報告種・未記載種の存在が予測された。また、生物学の様々な分野で体サイズに関する研究がなされてきたが、海鞘類を含めた群体性動物の個虫縮小化の進化過程はいまだに明らかになっていない。上記で述べた海鞘類における体系学および進化的課題を解決することが本研究の目的である。そのために、①分類学的地位に疑問のあった北海道産シロボヤ科の一種に関する体系学的研究、②日本未記録であった深海産ナツメボヤ科の一種の体系学的研究、③沖縄産ツツボヤ科の未記載種に関する体系的研究、④褶鰓目を対象とした群体化、特に群体を構成する個虫の小型化に関する進化的研究に取り組んだ。

学位申請論文は全5章から構成されている。海鞘類の概要を述べた第1章に続き、第2章ではロシアのウリバンスキー湾をタイプ産地とする *Syncarpa oviformis* Redikorzev, 1913 (和名なし) の後行異名であることが疑われていた北海道厚岸湾をタイプ産地とする *S. composita* (Tokioka, 1951) (カタマリムラボヤ) を再記載するとともにその系統的位置を推定した。カタマリムラボヤの分類学的地位を明らかにするために、シンタイプおよび新たに採集されたトポタイプと *S. oviformis* のホロタイプの形態を比較した。その結果、触手の数、異なる太さをもつ横走血管の種類の数、肛門葉の数に違いがみられたため、カタマリムラボヤは *S. oviformis* とは別種であるとみなされた。また、シロボヤ科内における *Syncarpa* 属の系統的位置を18S rRNA (18S) およびチトクローム c 酸化酵素サブユニット I (COI) 遺伝子の部分配列に基づいて推定した。その結果、*Syncarpa* 属は *Dendrodoa* 属の姉妹群であることが支持された。両属において生殖腺が体の右側だけに一つあることが知られている。したがって、この特徴は両属の共有派生形質であると考えられる。

第3章では、南太平洋の水深1000~1860 m からのみ知られていたナツメボヤ科の *Fimbrora calsubia* Monniot and Monniot, 1991 を再記載した。*Fimbrora* 属はナツメボヤ科内の各属を区別するために必須である乳頭状突起や神経腺開口部の形質状態が不明であった。そこで、北西太平洋の西七島海嶺における環境調査において、有人潜水調査船「しんかい6500」によって宝永海山付近の水深2027 m で採集された一個体について詳細に形態観察するとともに本属の海鞘綱内における系統的位置を推定した。その結果、*Fimbrora* 属は一次乳頭状突起を欠き、二次乳頭状突起を持つという点で *Psammascidia* 属に似ていることが分かった。18S と COI 部分配列に基づく系統解析の結果、*Ascidia zara* Oka, 1935 に近縁であると推定された。これに加えて、海鞘綱内において深海性種の肉食性が少なくとも独立に3回獲得されたことが推定された。この報告は *F. calsubia* の北太平洋初記録であるとともに最深記録でもある。

第4章では、ガイコツパンダホヤという通称で親しまれている群体ホヤを新種として記載した。

数年前に沖縄県久米島のダイビングショップによって、ガイコツパンダホヤの奇妙な姿がインターネット上で紹介されたが、その分類学的地位は不明であった。そこで、久米島沖のトンバラと呼ばれるダイビングポイントにてガイコツパンダホヤ4群体を採集し、形態観察とCOIに基づく分子系統解析を行った。その結果、本種は①群体内で個虫どうしが群体基部の被囊でつながる、②鰓孔列が10~14である、③幼生が管状陥入構造を持たないという3つの特徴からツツボヤ科の*Clavelina*属に属することが分かった。形態観察の結果を裏付けるように、分子系統解析の結果は本種が*Clavelina*属で構成されるクレードに含まれることを支持した。さらに、既知の*Clavelina*属44種と形態比較したところ、①個虫が他の個虫と群体基部でのみ連絡する、②個虫長が最大20mmである、③生時、無色透明な個虫が白や黒で彩られる、④鰓孔列が10~14である、⑤体の両側に2本の縦走筋帯が腹部から内柱に向かって走るという5つの特徴によって本種は他種と区別された。これらの結果から、本種を新種として記載した。

第5章では、海鞘綱褶鰓目を対象にした系統解析と祖先形質復元により、群体性の進化過程において個虫縮小化に方向性があったことを示した。本研究では、日本とイスラエルで採集した17種の海鞘類からRNAを抽出し、トランスクリプトーム配列を決定した。このトランスクリプトーム配列に加えて、褶鰓目シロボヤ類16種のトランスクリプトーム配列をGitHubリポジトリから、また管鰓目と褶鰓目の海鞘類9種のプロテオーム配列を海鞘類公共データベースANISEEDから取得した。得られた全42種の配列情報をもとにオーソログの配列についてアラインメント、トリミングおよびコンカテネート処理を経て、1883遺伝子由来の1,039,648アミノ酸からなるデータセット(欠損率0.1%)を作成した。このデータセットに基づいて最尤法とベイズ推定を用いた系統解析を行った。得られた最尤系統樹をもとに、ベイズ推定を用いた祖先形質復元を行った。その結果、群体性の獲得後、個虫が漸次縮小していったという進化的傾向が示された。個虫小型化は群体性動物が付着するための基質上のスペースを巡る競争に対する適応的な反応であると考えられる。これを説明するために、個虫小型化は母個虫が出芽してから娘個虫が出芽し始めるまでの期間を短くし、群体が海中の基質上を拡大する速度を速めることを示唆する数理モデルを構築した。これに加えて、本研究の結果は群体性が褶鰓目の中で3回独立して進化したことを推定した。さらに、群体性に関連する形質が一度獲得されると、それらは一貫して保存されることも示唆した。このことは、群体性海鞘類にとってこれらの形質が生物学的に重要であることを強調している。