氏 名 **見 澤 康 充** 

学位(専攻分野) 博士 (人間・環境学)

学位記番号 人 博 第 81 号

学位授与の日付 平成 12年 3月 23日

学位授与の要件 学位規則第4条第1項該当

研究科•専攻 人間•環境学研究科人間•環境学専攻

学位論文題目 ヒダサンショウウオの自然史的研究

(主 查) 論文調查委員 教授松井正文 教授相良直彦 助教授加藤 真

## 論文内容の要旨

本論文は日本産の流水産卵性小型サンショウウオ類の中で、最も広範な分布を示すヒダサンショウウオについて、形態・生態・遺伝生化学的手法を用いて、地理的変異の実態とその成因の解析を中心に、自然史を解明しようとしたものである。このために、まず、京都産、東京産の幼生の生活史を比較して、両地域間で変態時期、変態時の大きさなど、生活史に大きな違いのあることを見いだした(第1章)。京都産の成体は変態幼体同様、東京産より小さいが、その原因を解明するために両地域からの標本の長骨組織に見られる成長停止線を調べ、それが性成熟年齢の違いや成長率の違いでなく、変態時のサイズの違いによることを明らかにした(第2章)。次いで分布域の全域を含む地点から得られた標本を用いて、遺伝的分化の実態と(第3章)、形態計量形質、計数形質、体色パターンに見られる変異の実態を明らかにした(第4章)。最後に、頭骨と舌骨器官の、個体発生に伴う形態変化を調べ、形態変異の成因に迫ろうとした(第5,6章)。

京都産、東京産の幼生の生活史を調べたところ、京都では秋季に渓流が干上がる前に幼生の変態は完了し、それ以降は水中に見られないのに対し、東京では常に水が十分あり、大部分の幼生は孵化の翌年に変態することが分かった。また、孵化幼生の大きさは両地域で変わらなかったが、変態個体は京都産が東京産よりずっと小さいという違いがあった。

そこで京都産、東京産の個体について、長骨組織に見られる成長停止線から年齢を推定したところ、雄の最少成熟年齢は東京産で5歳、京都産で6歳だが、雌では両個体群とも最低7年を要すること、寿命は20歳以上に及ぶことが分かった。両個体群ともに見られた、雌が雄より大きい性的2型は、雄が成熟した後の、雌のより大きな成長率に起因すると思われた。京都産の成体が東京産より小さいのは、性成熟年齢の違いや成長率の違いでなく、変態時の大きさの違いによることが分かった。また、高齢で体が大きい雌は大きな卵を産む傾向のあることも分かった。

次に、電気泳動法を用いた酵素蛋白の分析によって全分布域からの 21 個体群の遺伝的分化を調べたところ、ヒダサンショウウオはブチサンショウウオと種のレベルで異なることが確認されただけでなく、 2 群に分かれ、分布域の東部の 5 個体群は、残りの中部および西部の個体群と明瞭に異なることも分かった。さらに、より程度の弱い分化が中部と西部の個体群間にも見られ、これらの分化には日本列島の形成過程が大きく関連していることが示唆された。

形態についても、分布域の全域からの24個体群の雄成体標本を用いて調べたところ、計量形質の変異から、ヒダサンショウウオは関東から静岡にかけての本州東部地域の集団と、愛知以西の本州中・西部地域の集団とに大別されるだけでなく、計数形質と体色パターンについても、東西の個体群に分れる傾向があり、形態的分化の傾向が遺伝的分化に見られたものとほほ一致することが分かった。形態計量形質および計数形質のうち、いくつかは経度、標高、年平均気温、年降水量などの生息環境変数と相関しており、生息環境の変異も個体群の形態変異に影響を与えていることが示唆された。

さらに、このような外部形態の変異の基盤となる内部形態の変異について知るために、京都産と東京産の幼生を用いて、個体発生に伴う頭骨の形態変化を調べた。その結果、頭蓋の骨質要素のうち歯をもつ要素は早く出現し、幼生が卵嚢外に出るまでには口蓋と下顎の全骨要素が出揃うこと、変態後に消失する要素のうち口蓋骨は翼状骨と連絡した後に発達することなどが分かった。

また、舌骨器官についても、発生に伴う形態変化を調べたところ、幼生孵化期には構成要素の原基は出現し、摂餌開始段階には構成要素が全て出揃うこと、変態直後の段階では、まだ成体の状態は完成しないことなどが分かった。頭骨、舌骨器官ともに東京産と京都産の間でいくつかの骨要素の出現時期に違いのあることも分かった。

以上の結果を総合して、系統分類学的関係を中心にヒダサンショウウオの自然史について考察を行った。ヒダサンショウウオは長い間、ブチサンショウウオの亜種として扱われてきたが、本研究によって形態的にも遺伝的にも、まったくの独立種であることが確定された。その一方で、本種の内部には東西の2群が含まれることが明らかになった。この事実は、生物地理学的にきわめて興味深いだけでなく、今後、この種を分類学的に細分していく必要のあることを強く示唆し、さらに、個々の個体群の保護・保全について、再考の必要があることを強く示唆するものでもある。

## 論文審査の結果の要旨

両生綱サンショウウオ目の動物は、北半球を中心に分布するが、サンショウウオ科のほとんどはアジアのみに見られ、体外受精を行うなどの特徴から、この目の中でもっとも原始的な群と考えられている。また、サンショウウオ科の中で、最も多くの種を含むのがサンショウウオ属で、現在までに約24種が記載されているが、日本には17種が分布し、両生類としても日本列島で最も多様に分化している。この属は繁殖環境の違いから、止水産卵性と流水産卵性の2群に区分されるが、日本には本研究の主題であるヒダサンショウウオを含む流水産卵性の5種が分布している。この属の最大の特徴は、それぞれの種が形態的に極めて類似し、分類同定さえ難しい点にある。しかし、近年の遺伝生化学的研究の結果、これらは遺伝的に大きく分化していることが明らかになってきた。

サンショウウオ類は、人間生活との関係は決して密接とは言えないが、一部の地域では古くから民間薬として利用されてきた。さらにこの類は、最近まで発生学的研究の材料として広く利用されてきた自然史的に貴重な動物である。しかし、今や日本では人里近くを主要な生活場所とするカスミサンショウウオなど止水産卵性の種が、土地開発による環境破壊や減反による環境改変によって、生存を脅かされつつあるばかりか、人里離れた山地に生息するヒダサンショウウオなど流水産卵性の種にも同様な状況が起こっており、多くのサンショウウオ類は環境庁のレッドリストに掲載されるなど、絶滅の危惧がある動物群として、その動向が注目されている。

さて、本論文の対象動物であるヒダサンショウウオは、この類の系統進化史の解明にとって極めて重要な種と言える。すなわち、まず、日本に生息するサンショウウオ類のうち、止水産卵性の種については、これまでかなりの研究がなされてきたが、流水性の種についての研究は極めて少なく、サンショウウオ属全体の進化傾向は把握できていない。しかし、流水性の種の多くは分布域が限られ、材料の入手が難しい。一方、ヒダサンショウウオは流水産卵性の種の中でもっとも分布範囲が広く、関東地方から中国地方にかけての本州の山地に生息しており、個体数も他種にくらべれば少なくはなく、種内での形態変異も著しい。従って、この種の自然史研究は、日本列島で極端に多様化していて、系統進化学上興味深い脊椎動物であるサンショウウオ類の歴史を考える上で、極めて重要と言える。

ヒダサンショウウオの系統・分類学的関係については、古くから、形態の面から議論がなされ、生態、核型の面からも一部研究がなされてきたが、充分な資料を用いてそれらを検討した研究は皆無であった。このような研究の遅滞の原因は、広範な地域からの材料の入手が容易でなかったことに加え、形態学的研究には系統・分類学的関係を知る上で方法論的な限界があることにも原因があった。このような観点からすると、本研究で得られた成果は、使用した標本の収集範囲、扱った個体数、また生態・生化学という広範な手法を含めた解析の、どの面からみても、現在、自然史的な立場から到達し得る最良のものとみなせる。これにより、本種の分類学的位置について、従来の断片的な形態・生態学的根拠のみに基づいたものよりも、客観的かつ信憑性の高い知見が得られることになった。さらに、従来の研究では知られることのなかった本種の地域個体群間の分化の実態は、酵素蛋白の解析という新しい手法を用いた本研究によって初めて解明された。また、このような種内分化の要因を、2個体群間についてだけではあるが、形態・生態学的に説明するのに成功したことは、サンショウウオ類の自然史全体を解明しようという申請者の意欲を示すものである。

この研究によって、従来広域に分布するために、保護・保全の対象となりにくかったこの種について各個体群の特異性が明らかにされたことは、今後、それらの保護管理を考えていく上で重要な基盤が得られたことになり、環境学という立場からみても重要な貢献とみなせる。また、本研究は、希少動物であるサンショウウオ類の保護・保全について、重要な基礎を

与えるばかりではない。この類は日本の各地で分化しているため、進化学上の多くの問題を追求していく上で、理想的な動物群の一つといえるが、そうした研究が、本研究で得られたような、確固とした解析の枠組みに基礎をおいているならば、進化学にとっての重要性は何倍にも増加するであろう。

このように、本研究はひとりヒダサンショウウオにとどまらず、他のサンショウウオ類をはじめとする有尾両生類の自然 史的研究に新しい途を開くものであることは確かである。したがって、本研究は史的時間軸を通じて生物が示す動的な存在 様式を探求する本研究科人間・環境学専攻動態環境論講座の動物自然史論での研究目的に合致したものとして高く評価でき る。

よって本論文は博士(人間・環境学)の学位論文として価値あるものと認める。また、平成 12 年 1 月 20 日、論文内容とそれに関連した事項について試問を行った結果、合格と認めた。