

(続紙 1)

京都大学	博士 (理学)	氏名	Jadab Kumar BISWAS
論文題目	Variation and Variability of Skull Morphology in Rodents (Mammalia: Rodentia) (齧歯類頭骨形態の変異と可変性 (哺乳綱: 齧歯目))		
(論文内容の要旨)			
<p>変異は生物学研究における中心的概念であり、主題のような研究は多様性を明確に理解するために必要である。頭骨は哺乳類の機能的適応と進化を研究するための基本骨格構造であり、頭骨は一般に動物の自然史を反映させている。齧歯類は最も多様に進化した哺乳類のグループであり、地表、地下、樹上、水中など多様な環境に生息する。生活様式の多様性から、齧歯類の頭骨は、機能的、発生的および進化的観点に関してしばしばモデル系として使用される。本論文では、複数の変動指数を用いて、齧歯類の種内および種間で頭骨の形態変異を研究した。</p> <p>本研究では距離測定法と幾何学的形態測定法の両方を用いた。距離測定法では、変動係数 (CV)、ピアソンの相関係数 (r)、相対成長係数 (α) などの異なる変動指数の解析に加え、単変量、二変量および多変量解析を用いた。幾何学的形態測定法では、主に相対成長的形状変化とモジュール性をふまえた多変量解析を用いた。距離測定法ではPAST (ver. 3.16) とJASP (ver. 0.8.2.0)、幾何学的形態測定法ではMorphoJを解析ソフトウェアとして用いた。</p> <p>第2章では、アカネズミ (<i>Apodemus speciosus</i>) の頭骨を解析し、全ての解析部位においてオスが大きい性的二型が明らかになった。一方、CVは性別間で有意差はなく、各距離測定値の平均と逆相関を示した。さらに、眼窩よりも前部の測定値のCVは他の部位のCVより大きい傾向があった。また、相対成長傾向は眼窩よりも前部での等成長と正の相対成長、他の部位での負の相対成長を明らかにした。第3章では、ムササビ (<i>Petaurista leucogenys</i>) の頭骨を解析し、全ての解析部位においてメスが大きい性的二型が明らかになった。特に、上顎骨と下顎骨の最大長、頬骨弓の幅に関し有意な差があったほか、下顎の切歯駆動にかかわる部位でも有意な差を示した。一方、CVは性別間で有意差がなかった。また、前後軸と横軸に基づく上顎骨の大きさで可変性のパターンは異なる傾向があったが、上顎骨のそれぞれの亜区分間では明らかではなかった。第4章では、同属のアカネズミとヒメネズミ (<i>A. argenteus</i>) の間で頭骨形状を比較した。ヒメネズミはアカネズミに対して比較的広い頬骨弓と下顎枝、および狭い下顎の正中離開を示した。上顎切歯、眼窩間幅および耳骨胞も種間差を示した。一方、相対成長傾向では、両種間で驚くほど類似した変動パターンが明らかになった。また、上顎骨 (吻と頭蓋) と下顎骨 (下顎枝と歯槽部) においてそれぞれ二つのモジュールの存在が明らかになり、両種間で共通の相対成長傾向と一致した。</p> <p>発見された種内変動パターンは、ネズミ科およびリス科の齧歯類における共通の発生活因子の存在を意味し、これは哺乳類頭骨の成長に関して保存された傾向を示唆する。齧歯類で発見された頭骨の二型性は主にサイズに関連した現象であったが、両方の性で示された多様性における同じ傾向は形態的制約の結果であった。アカネズミのオスが大きい性的二型は、交配のための同性内の競争において利点を得るために進化</p>			

した可能性がある。また、ムササビのメスが大きい性的二型は、ほとんど機能的因子と関連しており、咬合力を高め、より価値の高い資源を得ることに寄与する可能性がある。アカネズミ属の2種間で観察された頭骨形状の変化は、それらの生活様式と生態学的選好性に関連する。両種の頭蓋骨の主要部位における類似した変動パターンは、類似した発生因子に起因している可能性がある。

以上のことから、頭骨形態の種内変異の傾向は主に機能および発生因子と関連することが明らかになった。さらに、種間変異の解析は生活様式と生態学的選好に関連した形態学的適応を検証した事例となる。

(論文審査の結果の要旨)

形態にみられる変異は生物学における中心的概念である。種内や種間に見られる変異は、各構造の可変性が反映されている。変異や可変性を理解することは機能的適応と進化を研究するために不可欠である。機能的、発生的および進化的観点に関して、しばしばモデル系として使用される齧歯類の頭骨は種内や種間の変異や可変性を理解する上でふさわしい研究対象である。本論文は齧歯類の頭骨を用いて変異と可変性を総合的に解明したものと見える。

距離測定法と幾何学的形態測定法を用い、これまでに提唱されている変異や可変性に関する係数、単変量、二変量および多変量解析により、頭骨各部位の変異様式と可変性が明らかにされた。

第2章では、ネズミ科のアカネズミ (*Apodemus speciosus*) の頭骨の解析から、オスが大きいというサイズによる性的二型がある一方で、変動係数には性による違いが見られないことを明らかにした。変動係数は距離測定法による各計測部位と逆相関を示した点では先行研究と同様であったが、加えて眼窩よりも前部の変動係数が他の部位よりも大きいこと、それが各部位の相対成長様式と関係していることをはじめて明らかにしたことは高く評価できる。

第3章では、リス科のムササビ (*Petaurista leucogenys*) の頭骨の解析から、哺乳類では報告例が限られているメスが大きいというサイズによる性的二型があることを示し、一方で変動係数は性別間で差異が見られないことを明らかにした。各部位や部位間の変異性と可変性の詳細な解析から性的二型がメスにおいて咬合力を高め、より価値の高い資源を得るための機能的因子と関わっていると示したことは、メスが大きい性的二型の進化を理解する上で重要な発見である。

第4章では、ネズミ科のアカネズミと同属のヒメネズミ (*Apodemus argenteus*) の比較が行われ、いくつかの部位で大きな差異が認められること、それらが樹上性のヒメネズミが咬合力を高めることにより、アカネズミと食性を変えることと関係していることを明らかにした。この発見は生息環境や食性により形態変異が生じることを示し、形態学的適応を明らかにした事例である。一方で相対成長パターンはアカネ

(続紙 3)

ズミとヒメネズミで類似していること、それらが両種における同じ2つのモジュールが存在することに関係していることを明らかにした。これらは同属2種に見られる形態的違いが部位ごとの可変性やモジュールの制約に関わっていることを示しており、形態変異と可変性の理解に大きく貢献する発見である。

齧歯類の中で系統的に異なるネズミ科とリス科に共通してみられる変異や可変性のモジュールは、哺乳類において保存された傾向であり、機能的、発生的な要因とも関連していることが示唆された。一方でネズミ科とリス科で異なる変異や可変性はモジュール間のインテグレーションの違いによることが議論された。本論文は齧歯類の頭骨に見られる変異や可変性をネズミ科とリス科の3種に着目し、先行研究を詳細にレビューしながら、新しい発見につなげた研究成果である。得られた変異や可変性に関する新たな知見は齧歯類だけでなく、哺乳類の頭骨の変異や可変性を理解し、変異と可変性が生み出してきた形態進化を解明することに大きく寄与することが期待される。

よって、本論文は博士（理学）の学位論文として価値あるものと認める。また、令和2年1月14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。

要旨公表可能日： 年 月 日以降