(続紙1)

京都大学	博士(人間・環境学)	氏名	倉石	典広
論文題目	Systematic study on the <i>Polypedates leucomystax</i> Complex			
	(シロアゴガエル複合群の系統分類学的研究)			

(論文内容の要旨)

東南アジアから南アジアにかけて広域に分布する アオガエル科シロアゴガエル属 Polypedatesは多くの種が記載されてきたにもかかわらず、形態が互いに酷似していて分類学的扱いが困難であった。本論文は、シロアゴガエル属の中でとりわけ分類が混乱していたシロアゴガエル複合群に属するカエル類について、分子系統関係を明らかにし、分類学的考察を行ったものである。まず、琉球列島に侵入したシロアゴガエルのミトコンドリアDNA(mtDNA)の塩基配列を決定し、その原産地がフィリピンの一地域であることを明らかにした(第1章)。次に、台湾と中国大陸に分布するタイワンシロアゴガエル $P.\ mega-\ cephalus$ のmtDNAの塩基配列と鳴き声、外部形態を解析し、基準産地である香港産の集団と台湾産の集団が種レベルで異なることを明らかにし、台湾産に $P.\ braueri$ の名を適用することを提唱した(第2章)。さらに、分布域全体から得られたシロアゴガエル属の多くの個体について、mtDNAの塩基配列情報に基づく系統解析を行い、シロアゴガエル複合群の系統関係を明らかにすると同時に、新たな分類体系を提唱した(第3章)。

1960年代に沖縄島の米軍基地で生息が確認されたシロアゴガエルの原産地は、これまでインドシナと推定されてきたが、その根拠は明確でなかった。そこで、近縁群のカエルのmtDNAのcyt b遺伝子の塩基配列を決定したところ、琉球産の個体はどれも共通の塩基配列をもち、フィリピンの一地域のものと完全に一致する一方で、ベトナムや台湾などの個体とは大きく異なっていた。このことから、琉球産シロアゴガエルはフィリピンの一地域からのごく少数個体の移入に起源すると結論できた。

タイワンシロアゴガエルは台湾と中国大陸に分布するが、基準産地である香港産の集団と台湾の集団の間には形態に顕著な差異があることが見いだされた。そこで、各地のタイワンシロアゴガエルについて mtDNAの12S rRNA, $tRNA^{Va}$ 遺伝子の塩基配列を決定し、さらに鳴き声と外部形態についても比較を行った。その結果、中国大陸の集団と台湾の集団は遺伝的にも形態的にも明瞭に区別されることが明らかになった。博物館に収蔵されているタイワンシロアゴガエルの標本を調査した結果、台湾産のものにはP. braueriという有効名があることを確認し、この名を適用すべきことを提言した。同時にドイツ・ベルリンの博物館に保存されているP. braueriの総基準標本のなかから、後基準標本を指定した。

このように、シロアゴガエル複合群の分類にはmtDNAの塩基配列の解析が有効であることが明らかになったので、この手法をシロアゴガエル複合群の全分類群に応用することにした。分布域の全域から集められたシロアゴガエル属の全205個体に

3つの ミトコンドリア遺伝子 (12S rRNA,16S rRNA,tRNA^{Val})の塩基 ついて、 配列を決定し、その系統解析を行った。その結果、シロアゴガエル属は単系統群を なし、南アジア産と東南アジア産(2種の南アジア産を含む)の2クレードに分岐 することが分かった。東南アジア産のクレード内部で、シロアゴガエル複合群はP. *macrotis*と単系統群をなした。それとともに、シロアゴガエル複合群の内部には 4クレードが認められ、そのうち1クレードはさらに3クレードに分けられた。こ れら6クレードのそれぞれは、他のいずれかのクレードと同所的に分布しており、 このことはそれぞれのクレードが種レベルで分化していることを示唆している。ま た、同じクレードに属するものの中に、大きな遺伝的分化を内包した異所的集団が 見いだされ、それらの集団間に外部形態や鳴き声の差異が認められた。上記6クレ ードのうち2クレードはタイワンシロアゴガエルとシロアゴガエルに当たること が明らかになり、その分布境界はタイの半島部にあることが判明した。残りの4ク レードも互いに独立の種と認めるのが妥当であると考え、それぞれに適用されるべ き学名の特定を試みた。その中には無名であることが判明した分類群が含まれてお り、それらを記載することは今後の課題である。また、本研究では材料が入手でき なかったものも数種あるため、それらの分類学的取り扱いも今後の課題として残さ れている。

これら6クレードを含むシロアゴガエル属全体について分岐年代を推定したところ、始新世に南アジアクレードと東南アジアクレードの分化が起こった後、後者の地域間分化が起こったことが明らかになった。さらに、シロアゴガエルなどの数系統においては、人間活動による非意図的導入が現在の分布形成にかかわってきたと推定された。

シロアゴガエル複合群の分類については長い間、議論が交わされてきたが、分布域全体を見渡す研究はこれまでなされていなかった。本研究によって、シロアゴガエル複合群に何種が含まれ、それぞれがどのような系統関係にあり、どのような歴史をたどってきたかが、初めて明らかになった。それに加えて、この複合群の一部の種が人間活動に便乗して分布を広げうるという発見は、東南アジア原産の両生類の非意図的導入に注意をはらう必要があるという示唆を与えるものである

(論文審査の結果の要旨)

インドネシアのジャワを基準産地とするシロアゴガエルおよび、それと形態・生態的に極めてよく似た多くの分類群を一括してシロアゴガエル複合群と呼ぶ。この複合群に属する分類群は、分布域では最も普通に見られるカエル類であり、とくに人為によって撹乱された環境を好むという特性があるため人目につきやすい。このために、これらのカエル類は分布域の各地で、ほとんど検討がなされないまま、シロアゴガエルと同定されたり、その亜種、近似した別種など、独立の分類群として記載されたりしてきた。そうした分類に関しての議論は、過去100年以上にわたって繰り返されてきたが、現在も定説がない。しかし、近年、本研究でも採用された遺伝生化学的手法の導入が大きく貢献し、カエル類の多くの系統群で分類に関する研究が著しく進展しつつあり、多くの隠蔽種が発見されている。その結果、単一の広域分布種というもの自体が存在しないのではないかという考えさえ、提起されるに至っている。こうした流れのなかで、広域分布種のなかでもとりわけ分布域の広いシロアゴガエル複合群についても、その実態の解明が待たれていた。

一方、シロアゴガエル複合群は、現在、生物多様性に打撃を与えることが世界的に問題となっている外来種としても悪名高い。アオガエル科に属する樹上性のカエルであるこの複合群の構成者は、四肢の指先にある吸盤を用いて容易に他物体に吸着し、またカエル類としては極めて乾燥に強い。こうした特性が、その主要な生息場所が人間活動に直結していることと相まって、貨物に紛れ込んだり、園芸用樹木についたりして輸送され、新たな地域に侵入・定着・拡散している。シロアゴガエル複合群の侵入・定着はグアムをはじめ、多くの地域で報告され大きな問題となっている。沖縄島の米軍基地で発見され、本研究によってシロアゴガエルであることが特定された個体群は、軍事物資に紛れ込んで侵入したと思われるが、その後40年ほどの間に自然分散して現在では島内のほぼ全域に見られるだけでなく、やはり意図しない人為分散によって宮古島など周辺の多くの離島に定着してしまった。外来個体群が、競合すると思われる在来のアオガエル類にどのような影響を及ぼすかは不明であるが、餌となる昆虫類など、在来の無脊椎動物に大きな影響を及ぼすいることには疑念をはさむ余地がない。このことから、シロアゴガエルは環境省によって特定外来生物に指定され、現在駆除活動が実施されている。

本研究は主に遺伝生化学的解析を用いることによって、本複合群の系統分類学的取り扱いについて新しい視点を提起したものである。本研究で駆使された生化学的手法はごく標準的なものではあるが、使用した標本の収集範囲が広く、扱った個体数が極めて多い点に大きな特徴がある。この研究により、シロアゴガエル複合群の遺伝的変異・分化について、従来の断片的な材料に基づいたものとは比較にならない、客観的かつ信頼性の高い知見が得られることになった。とくに従来の研究では解明できなかった、シロアゴガエルとタイワンシロアゴガエルとの遺伝的関係、分布域の特定をはじめ、多くの隠蔽種を含む本複合群の系統分化の実態の解明は、綿密な野外での調査および、室内での DNA の解析という手法を用いた本研究によって初めてなされたもの

である。また、分類学的問題の解決のために、1900 年代に採集された博物館所蔵標本を綿密に検討し、適格名を割り出したが、この手法は、標本保存の意義を再認識させるものであった。このように、本複合群の広範な分布域全体を調査することによって、多くの遺伝系統の存在と、それぞれの系統の分布域を特定したことは、種分化の問題を扱う際の基礎を確立した点で高く評価できる。また、この研究によって、各地に侵入し、外来種問題を引き起こしている個体群の由来を遺伝的に明らかにする基礎も確立された。

これらのことは、今後、本複合群に含まれる分類群それぞれの分類学的位置を確定していく上で重要な示唆を与えることになり、生物多様性の解明という見地からして重要な貢献とみなせるばかりでなく、外来種として大きな位置を占めつつある本複合群の侵入防御への重要な基礎を与えた面から、生物多様性の保護・保全にとっても大きな寄与をなすものである。

このように、本研究はシロアゴガエル複合群にとどまらず、東南アジアを中心に広域分布する他のカエル類の自然史的研究に新しい途を開くものである。したがって、本学位申請論文は、自然と人間の調和的な共生を可能にする新しい科学・技術のあり方を探求する相関環境学専攻自然環境動態論講座にふさわしい内容を具えたものと言える。

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22年1月12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。

Webでの即日公開を希望しない場合は、以下に公表可能とする日付を記入すること。 要旨公開可能日: 年 月 日以降