

(続紙 1)

京都大学	博 士（理 学）	氏名	渡辺 順也
論文題目	Comparative ontogeny of avian limb skeleton: implications for ontogenetic ageing and evolutionary variability, with special emphasis on the evolution of avian flightlessness		
(論文内容の要旨)			
鳥類の中には飛ばない鳥がいる．鳥類における無飛翔性の進化の研究では，祖先の未成熟個体の形態を保持したまま成体となる幼形進化が重要だと考えられてきた．鳥類では，一般に未成熟個体と成体とで形態が異なり，成長するにつれて飛翔に適した形となるが，こうした成長に伴う形態変化の方向を大きく改変せず，個体発生の進行を遅らせるだけで成体の形を変えて無飛翔化を実現できるという考えである．しかしながら，成長途中で地上生活に適した形が現れない系統では，こうした進化は難しいはずである．このような異時性によって進化しうる形態は，祖先種の個体発生途中で現れる若しくはその延長線上に想定される形に限られるので，個体発生経路が進化の可塑性を制約する可能性が古くから指摘されてきた．一方，無飛翔性の鳥はどの系統でも見られるわけではなく，特定の系統に偏在しているが，こうした事実を上述の制約で説明する仮説が近年提唱されている．しかしこの仮説は，十分な証拠に裏付けられたものではない．本研究は，現生新顎類を対象として，個体発生変異や種間・系統間比較に関するデータとその解析によって上述の仮説の検証を試みたものである． まず，個体発生変異に関するデータを集積するために，五つの科（ミズナギドリ科，サギ科，ウ科，カモ科，ウミスズメ科）をそれぞれ代表する5種（オオミズナギドリ，アオサギ，ウミウ，ウミネコ，ウトウ）の鳥の四肢の骨（上腕骨，尺骨，手根中手骨，大腿骨，脛骨，足根中足骨）について，様々な成長段階を一通り揃えた試料の収集と骨格標本の作製を行い，これらの標本について表面構造及び内部組織を観察し，骨の長さ太さを計測した．その結果，四肢の骨の長さは雛の段階で急速に増加し，巣立ち雛では成体に匹敵する長さになるのに対して，骨の太さは徐々に増加し，巣立ち雛/幼体と成体との間でも有意差があることがわかった．また，雛では骨の内部に多数の太いハバース管が走り，これらが骨の表面に露出して溝状の構造を呈するのに対して，成長につれて骨の内部はより緻密になり，成体では表面が滑らかで無構造になるという共通性を見出した．これにより，骨格標本や化石標本の観察から成長段階を判定する方法（特に確実な成体判別法）を確立した． 次に，系統毎の進化的変異が個体発生の方向と関係しているかどうかを確かめるために，形態測定学的解析を行った．上記5科にカモ科を加えた6科202種2490個体の成体標本から上記6部位の骨の長さを計測し，上記5種の計測データに文献から得られたマガモ（カモ科）の計測値を加えた個体発生データと比較した．成体の認定には前述の判定法を用いた．種毎の個体発生の方向を調べるために多変量アロメトリー解析を行った結果，前肢については正の，後肢については負のアロメトリーがそれぞれ検出された．科毎の進化的変異について調べるために，系統的主成分分析によって座標付けを行った結果，進化的変異の方向が科によって様々であることがわかった．距離変量に基づく形態空間ではサイズの変異が支配的となるので，全ての計測値を形状超平面に投影した上で，個体発生と進化的変異の方向を比較した．比較の一番目として，6種の個体発生の方向と6科の進化的変異の方向を総当たりで対比較（66組）した．			

検定の多重性を考慮した無作為化検定の結果、個体発生の方角の種間差が比較的高頻度で検出された。比較の二番目として、それらの方角が同じ科同士の場合に有意に似ていると言えるかどうかを、6種と6科のあらゆる組み合わせ方（全720通り）での相関と比較する正確並べ替え検定によって検討した結果、系統特異的な相関が見出された。以上に加えて、形質間の共分散構造の系統的制約の強さを評価するために、進化的共分散行列の異質性を解析した。パラメトリックブートストラップによる検定の結果、いずれの科でも有意な異質性（系統的制約）が検出された。これらの形態測定学的・生物統計学的解析結果から、科毎の進化的変異が個体発生の方角と密接に関係していることが示された。

以上の結果は、鳥類形態における進化的可塑性が系統特異的な個体発生経路に制約されるという従来の考えを支持するものである。無飛翔性が何度も進化したカモ類では、上肢が雛では極めて小さく成長とともに急速に大きくなるような個体発生経路を呈するので、無飛翔性の偏在を進化的可塑性の制約で説明しようとする既存の仮説とも、本研究の結果は整合的である。

(論文審査の結果の要旨)

本学位申請論文の研究は、素朴な観察と直感に依って議論されてきた鳥類の異時性について、豊富なデータに基づく実証的な研究方針を貫いたものである。異時性の議論から生まれたアイデアの中に、個体発生経路が進化的変異を制約するという概念モデルがあるが、これはより一般には、内的要因によって変異や進化の範囲が偏る発生拘束の一形態とみなすことができる。発生拘束の進化的意義は、古生物学においても、概念レベルでは20世紀末頃から注目され、近年では形質間の共分散構造の分析からのアプローチがさかんに試みられている。本論文はそうしたアプローチが鳥類研究において結実した果実の一つであると位置づけられる。

本論文の内容は、膨大な量の観察・計測データに裏付けられている。特に異時性の研究においては、形状とサイズと齢の関係が最も本質的であるが、比較形態学や古生物学で利用される自然史標本は、齢の情報を欠く場合がほとんどであり、また異なるサイズを揃えた系列標本も決して多くはない。こうした事情から、鳥類の異時性に関する従来の議論は、個体発生変異に関しては極めて貧弱な知見の上に乗った砂上の楼閣だった。本研究は、個体識別によって雛の齢を把握する野外調査からスタートし、齢情報付きの個体発生系列標本を揃えるという地道で時間のかかるステップを踏んだものである。また、成長段階判定法を確立するために、これらの系列標本に基づいて表面構造や内部組織の個体発生変化を種毎に詳細に調べており、その成果を記載した部分はそれだけでも鳥類の比較形態学への大きな貢献として評価できるものである。

さらに、こうして得られた個体発生変異に関する情報と種間変異に関する豊富な

(続紙 3)

データに基づく形態測定学的解析から、個体発生変異と科内の変異の主成分との関係を見出すことに成功した。種間変異のデータは、新顎類の様々な系統に渡る200種以上の標本から得られたもので、筆者自身が内外の大学や博物館を巡って計測したものである。形態測定学的・生物統計学的解析は全体的に良く設計されており、個々の解析手法の選択や使用方法も適当である。解析手法の一部は本研究用にカスタマイズされたもので、各手法の理論的背景についての筆者の深い理解が窺える。何より特筆すべき本研究の特色は、鳥類の異時性と進化的制約に関する従来 of 仮説を十分な定量的データによって初めて検証したことで、この点は高く評価できる。

本論文で対象とした鳥類は6科に限られるが、本研究のアプローチとその成果は、どのような個体発生パターンを示す系統で無飛翔化が進化しやすいのかを一般化することにつながる。これは、個体発生経路の方向を見極めれば形態進化の可能性を予測できることを意味する。こうした枠組みが獣脚類恐竜から鳥類への進化史にまで拡大適用可能かどうか非常に興味深い。本研究のアプローチは、既知の化石記録を後追いの説明するのとは異なり、未確認の事柄に対して多くの予測を与える仮説を生むので、鳥類の進化史の理解を根本的に深める可能性を秘めている。

以上のことから、本論文は博士(理学)の学位論文として十分価値あるものと認められる。また、平成28年10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。

なお、本論文は、京都大学学位規程第14条第2項に該当するものと判断し、公表に際しては、(平成30年3月31日までの間)当該論文の全文に代えてその内容を要約したものとすることを認める。

要旨公表可能日： 平成 年 月 日以降