

( 続紙 1 )

京 都 大 学	博士 ( 人間・環境学 )	氏名	原 壮大朗
論 文 題 目	Osteological study of Setouchi salamander <i>Hynobius setouchi</i> (セトウチサンショウウオの骨格に関する研究)		
(論文内容の要旨)			
<p>本論文は有尾類サンショウウオ科の形態進化の全容解明に向けて、サンショウウオ属の代表種の骨格構造の詳細を明らかにして他属と比較することで、科内の骨格の多様化の実態を明らかにしたものである。</p> <p>本論文は6章から構成されている。</p> <p>第1章では、サンショウウオ科に関わる分類学的問題を概説した。サンショウウオ科は近年の分子解析技術の発達により新種が急増し、属レベルでの再分類が必要になってきている分類群である。一方で、これまでサンショウウオ科の分類に用いられてきた骨格形質に関する研究は少なく、骨格形態の記載はなおざりにされてきた。このような状態では、サンショウウオ科の形態における多様性がどのように進化したのかを解明することができない。そこで、サンショウウオ科の骨格構造の詳細な研究を行う意義付けを明確にした。</p> <p>続いて第2章では、有尾類の骨学的研究の歴史を概説した。有尾類の骨学的研究は古くから行われているが、自国の言語で書かれた研究も多い。特にサンショウウオ科の骨学的研究は英語で書かれていないものが多いために、その後の研究で無視されてきた重要な情報が多く認められた。そのため、サンショウウオ科を中心に有尾類の骨学的研究の歴史を改めて再検討した。その結果、1800年代に主にイモリ科を対象として詳細な骨学的研究が始まり、それを元にして1900年代後半にアメリカサンショウウオ科の研究が発展していったことがわかった。一方、サンショウウオ科の骨学的研究は頭骨を中心に研究されてきたが、有尾類の骨学的研究がイモリ科の研究から始まっていることも影響して、サンショウウオ科全体に共有されていると考えられている形質が記載されていないなど、多くの誤りが見られた。近年のマイクロCT技術の発展に伴い骨学的研究が増えつつあるが、未だ骨格構造の詳細が分かっていないことが明らかとなった。</p> <p>そこで第3章で、サンショウウオ科内でもっとも種多様性の高いサンショウウオ属の中で、一般的な形態をもっているセトウチサンショウウオを用いて、科内にみられる骨格要素の全てを詳細に記載した。その結果、本種は全体的によく骨化しており、これまでの研究で記載されていないことが多かった中隔上顎骨と耳小柱は安定して存在することが明らかとなった。また、体サイズの小さな個体では有尾類の分類や進化で重要な形質である関節骨、手根骨、足根骨が軟骨の状態であることが明らかとなった。</p>			

さらに、橈骨の突起に性差が見つかった。

第4章では、第3章で骨格に雌雄差のあることが示唆されたことを受けて、外部形態と骨格形態について成長や成熟に伴う形態変化と雌雄差を明らかにした。その結果、セトウチサンショウウオにおいては、幼体に性差はなく、成長様式の違いにより成体において雌雄差の現れることが明らかとなった。成体の雄は雌よりも、頭部、四肢、尾部の形質が長く大きく、特に上腕骨が頑健であった。さらに、雄が雌より血道弓が幅広いことや、雌が雄よりも尾仙骨数が多く、第一血道弓が後方に傾くことなど、外部形態からは認められない性差が明らかとなり、それらは繁殖行動と関係している可能性が強く示唆された。

第5章では、特にサンショウウオ科の分類形質として重要な頭骨要素について、成長に伴う変化と雌雄差の詳細を明らかにし、サンショウウオ属の分類に用いられる頭骨形態の再評価を行った。その結果、幼体は後頭部を構成する骨要素が相対的に大きく、下顎は頑健であった。一方で、上顎骨と前頭部は成長するに従い前後に伸長し、歯数が増加することが初めて明らかとなった。この結果により、幼体で現れていた形質がサンショウウオ科の他属の分類形質となっている例が明らかにされた。

以上の第3～5章から、セトウチサンショウウオの骨格形態は種内レベルで成長に伴う変化や雌雄によって大きな変異を示すことが初めて明らかになった。

最後に第6章では各章を総括し、本論文の成果について考察を行なった。本論文で明らかになった新たな形質には、従来の化石の研究では無視されてきた形質もみられ、今後は部分的にしか発見されていない化石でも正確な部位の特定が可能になった。また、セトウチサンショウウオで安定して観察された耳小柱は、過去に報告されている他の属のものと形状が異なっていることに着目して、その骨格形態をより詳細に明らかにすることで、新たな分類形質となる可能性が示された。さらに、セトウチサンショウウオ種内で変異の大きい形質がサンショウウオ科の他の属の識別形質とされていたことは、変異の生じやすい骨格部位が多様化することで食性や繁殖行動の進化が生じ、科内の属の種多様性の増大に寄与してきたことを示唆し、サンショウウオ科における形態進化の解明の一助となった。

(論文審査の結果の要旨)

両生綱の中で、有尾類は原始的な形態を保持していると考えられている一方、体サイズだけをとっても、脊椎動物で最小に近い極端な小型種から、オオサンショウウオのような大型種まで変異が大きく、幼形成熟をするものや後肢のみを欠失するものもあり、両生綱の中で形態的多様性がもっとも高いと言える。この有尾類の中で、サンショウウオ科は系統的に祖先的な位置にあり、体外受精を行うことが知られている。また、体外受精を行う有尾類の中で、種の多様性がもっとも高いのがサンショウウオ科で、現在までに86種が知られている。そのため、サンショウウオ科は有尾類の進化を解明するうえで極めて重要なグループといえるが、この群は形態の種内変異が大きく、かつ種間の形態差が小さいために、採集地の情報やDNA配列の情報がなければ種の同定の難しい場合もある。そのために、多様化過程の推定のためには、これまで分子情報による歴史生物地理的な解析に頼らざるを得なかった。しかし、分子系統解析だけでは、種分化の歴史は推定できても、それぞれの種がどのような環境でどのような適応を遂げてきたのかが分からない。さらに、分岐年代推定は分子情報のみでは不可能で、正確な分類学的位置と生存していた地質年代がともに分かっている化石情報が不可欠である。

本論文では、サンショウウオ科で種数のもっとも多いサンショウウオ属の中で、標準的な体型をしているセトウチサンショウウオを用い、極めて詳細に全ての骨格の再記載と、成長や成熟にともなう骨格形態の変化の分析を行った。その結果、従来知られていた外部形態の大きな種内変異が、どのような骨形態の変異を反映しているのかを明らかにしただけでなく、外部形態では認められなかった新たな種内変異をも発見している。特に興味深い点は、本論文で初めて示された骨格の大きな種内変異が、サンショウウオ科の他属の特徴をほぼ包含していたことである。このような傾向はダーウィンが「種の起源」で述べた、個体変異が進化を生み、新たな種が生じ、さらに属という系統を生じさせるのであれば、種内の発生学的な変異が高次分類群の特徴として現れるという見解を支持している。本論文はまた、それらの高次分類群の骨格的特徴が、生態的な特性、特に捕食様式と関係していることを見出し、サンショウウオ科における多様化の鍵となる、形態の適応的意義の解明に肉薄した。本論文は形態的に保守的とされるサンショウウオ科で、1種の骨格形態の種内変異を詳細に調査することで、今後の形態の種間・属間比較を行うための解剖学的礎を作っただけでなく、サンショウウオ科全体の形態的多様性の起源を解明した点が大きく評価される。

また、近年は分子系統学的手法の発展により、サンショウウオ科では多くの隠蔽種が発見、記載され、特にサンショウウオ属では、この10年程度だけで種数が2倍にもな

っている。しかし、あまりに分子系統学的手法に依存しすぎた結果、詳細な形態学的研究がなおざりにされてきた。本論文は、有尾類において多くの骨格要素を残している祖先的系統であるサンショウウオ科の代表種について、骨格形態の詳細な記載と、これまでの誤った骨格解釈の是正を行っており、サンショウウオ科だけでなく有尾類全体での多くの系統分類学的、形態学的、発生学的な研究において、将来的に長く引用されると思われる。

また、今後は本論文の成果に基づいて現生種と化石種との比較も容易になる。特に両生類の骨格は弱いために、全身骨格の化石が発見されることは極めて稀である。本研究は、全身骨格の雌雄間・発育段階間の変異を詳細に記載しているため、化石の正確な同定や生態の推定に貢献するだけでなく、分岐年代推定においても、より正確なキャリブレーションデータを提供できることが期待される。

本論文の対象となったセトウチサンショウウオは、人里近くを主要な生息場所としている止水産卵性の種で、土地開発による環境破壊や改変により生息域が激減しており、京都府も条例で保護している。そのために本論文のように多くの個体を用いた種内変異の研究は控えるべき時代になってきている。しかし本論文に用いられた個体群は、1980～1990年代に絶滅しかけていた野生個体群から本学構内に移入され半野生下で繁殖を続けている移入個体群である。この個体群を調査することによって、自然個体群への影響を最小限にとどめつつ、本論文で解明された骨格要素と生態的・行動的な特性との関係に関する知見は、今後の近縁種を含めたサンショウウオ類の保全策の立案に大きく寄与するにちがいない。

このように、本研究はセトウチサンショウウオにとどまらず、他のサンショウウオ科をはじめとする有尾類の自然史的・保全学的研究に新しい途を開くものは確かである。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人間・環境学研究科相関環境学専攻自然環境動態論講座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、令和4年1月26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、著作権に係る制約がなくなるまでの間、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：令和4年3月25日 以降