

(続紙 1)

京 都 大 学	博士 (人間・環境学)	氏名	福山 伊吹
論 文 題 目	Species diversity of subfossorial reptiles and amphibians in Sundaland (スンダランドにおける半地中性爬虫両生類の種多様性)		
(論文内容の要旨)			
<p>本論文は、形態学的、分子系統学的、音響学的研究をもとに、スンダランド（東南アジアの、主にボルネオ島やスマトラ島を含む地域）の半地中性爬虫両生類を分類学的に再評価し、それらの多様性形成パターンを明らかにすることを目的とした。</p> <p>本論文は5章から構成されている。</p> <p>第1章では、スンダランドの生物地理学的重要性と近年の爬虫両生類の分類学的研究を概説した。分子系統学的研究により、スンダランドの落葉層に生息する半地中性爬虫両生類の種多様性はこれまで考えられていた以上に高いことが明らかになりつつあるが、採集の難しさや形態的な多様性の低さから、このような半地中性爬虫両生類の研究は立ち遅れている。熱帯林の落葉層における爬虫両生類の種多様性の実態と、その形成過程を理解することで、熱帯における生物多様性形成に新たな知見を加える可能性について議論し、スンダランドの落葉層に生息する半地中性爬虫両生類の分類学的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、ハラオビマタハリヘビの分類学的再検討を行った。ハラオビマタハリヘビは半地中性の小型コブラであり、個体群によって色彩の変異が大きい。また、シノニム（同物異名）が多く存在し、未記載種を含む種複合体であると考えられている。本研究では、ハラオビマタハリヘビの標本調査を行うとともに、形態的特徴に関する情報を先行研究から入手した。また、ND4遺伝子の塩基配列を決定し系統解析を行った。形態学的調査と文献調査の結果、これまでハラオビマタハリヘビのシノニムとして扱われてきたコクジョウマタハリヘビは、形態学的にハラオビマタハリヘビや他の近縁種とは区別され、また、本種に対して、これまでいくつかのシノニムが記載されていたことが判明した。分子系統学的解析の結果、少なくとも3種の未記載種がこのグループに含まれること、コクジョウマタハリヘビは系統的にハラオビマタハリヘビや他の近縁種から分化していることが示された。そこで、コクジョウマタハリヘビを復活させ、再記載した。</p> <p>第3章では、ラルティアトカゲの分類学的研究を行った。ラルティアトカゲは小型から中型のトカゲで、地中性に特化し、四肢は全くないか極端に縮小している。その隠遁的な生態から発見が困難であり、いくつかの種は1個体または数個体の標本からしか知られていない。本章ではラルティアトカゲ属の標本調査を行うとともに、形態的特徴に関する情報を先行研究から入手した。また本属のND1遺伝子の塩基配列を決定し、系統解析を行った。その結果、ボルネオ島のペンリッセン山から新たに得られた標本は、形態学的・分子系統学的解析の結果、同属の他のすべての種と区別できることが</p>			

明らかになったことから、この種を新種として記載した。

第4章では、タカネチョボグチガエルの分類学的再検討を行った。チョボグチガエル属は小型から中型の地表性または半地中性のカエルである。タカネチョボグチガエルはボルネオ島のムル山の高地のみに分布する本属の最小種であり、これまでの研究でこの種には分布する標高が異なる3つの表現型があることが知られていた。本章では本種の3つの表現型の標本の形態を調べ、同属他種と比較した。また、ミトコンドリアDNAの16SrRNA遺伝子と核DNAのRAG1遺伝子の塩基配列を決定し、系統解析を行った。さらに、3つの表現型の鳴き声のうちの広告音を記録し、同属他種の広告音と比較した。形態学的解析の結果、3つの表現型は頭胴長で明確に区別され、また、いずれの型も同属他種と明確に区別された。分子解析の結果、チョボグチガエルはタカネチョボグチガエルクレードと残りのすべてのチョボグチガエルから形成されるクレードの2つに大きく分かれることが明らかになり、タカネチョボグチガエルクレードには形態学的に同定された3つの表現型に対応する3つのサブクレードが含まれていた。広告音についても、3つの表現型間で明確に区別された。3つの表現型は形態学的、系統学的、音響学的に明らかに異なっており、そのうちの2種は未記載種であったため、新種として記載した。

以上の第2～4章から、スダラランドにおける半地中性爬虫両生類を代表する異なるマイクロハビタットを占める分類群において、種レベルから系統レベルまでの多様性が過小評価されていることが明らかになった。

最後に第5章では第2～4章を総括し、本論文の成果について考察を行なった。スダラランドでは過去5年間に両生類で26種、爬虫類で42種の新種が記載されているが、これらの新種のうち地中性・半地中性の爬虫類は9種のみで、両生類の地中性・半地中性種は1種もない。このことは、スダラランドの落葉層における爬虫両生類の分類学的研究が遅れていることを示している。また、本研究で見出された未記載種はいずれも山地に分布しており、当地域の高標高地における爬虫両生類の種多様性の高さが改めて明らかとなった。さらに、コクジョウマタハリヘビを含むいくつかのヘビ類やラルティアトカゲ属などの爬虫類は、スダラランドの各山地 + 陸塊の近くに位置する小さな島嶼という特徴的な分布パターンを示す一方、両生類ではそのようなパターンは見つかっておらず、タカネチョボグチガエルなどでは、1つの山地内で標高ごとに分化するという例が確認された。このような分布パターンには、過去の気候変動や各分類群の生態的な違いなどが影響していると考えられる。また、今回扱った3つの分類群を含むいくつかの分類群では、同所的に複数の同属種が分布している例が多く存在していた。これらの種の多くは、生態的・繁殖的な分化によって共存を可能にしていると考えられた。

(論文審査の結果の要旨)

スンダランドは、東南アジアにおける生物多様性のホットスポットのひとつであり、生物多様性が極めて高く、かつ保全の必要性も高いことで知られている。近年、分子系統学的研究によりスンダランドの爬虫両生類には多くの隠蔽種が存在し、これらのグループの多様性はまだ過小評価されていることが明らかになってきている。また、これらの研究により、スンダランドの落葉層に生息する半地中性爬虫両生類の種多様性は以前考えられていたよりも高いことや、落葉層のような普遍的な環境でも種の多様化が生じており、これまで見過ごされてきたことが明らかになりつつある。一般的に、落葉層の厚さはそこに生息する脊椎動物の密度と正の相関があるが、熱帯林の落葉層は温帯林に比べて薄い。このことは、熱帯の種多様性創出には、環境の多様性以外の要因も関与していることを示唆している。そのため、スンダランドの落葉層に生息する動物の多様性を理解することは、熱帯における生物多様性の形成に新たな知見を与える可能性がある。しかし、十分な数のサンプルを収集することが難しいことや、形態学的・生態学的多様性が低いため、これらの半地中性爬虫両生類に関する分類学的研究は少ない現状がある。

本論文では、形態学的、分子系統学的、音響学的研究を行い、スンダランドの半地中性爬虫両生類の分類学的な再評価をおこなった。その結果、スンダランドでは半地中性爬虫両生類を代表する複数の分類群で、種レベルから系統レベルまでの多様性が過小評価されていたことが改めて明らかになった。特に興味深い点は、ボルネオ島ムル山のみ分布するタカネチョボグチガエルグループが同属他種から系統的に大きく分化していた点である。ムル山のようなスンダランドの中では比較的昔から多くの調査が行われている地域においてさえ、別属レベルに分化した系統が見過ごされてきて、新たに発見されるということは、スンダランドの高標高地にはまだ多くの未発見の種や系統が存在することを強く示唆している。かつ今後のスンダランドの爬虫両生類の多様性を解明していく上で、非常に重要な示唆を与える発見である。

スンダランドの山地は爬虫両生類に限らず、多くの生物において固有性及び多様性が高いことが知られている。それらについて、これまで各山地に固有種や固有の系統が分布し、それぞれの山系がSky-islandとして機能しているという議論がしばしばなされてきた。これは生物相の分化している高標高の山地群を、まるで雲海に浮かんだ島に見えることから、海洋によって分断され生物相の分化した島嶼群になぞられた視点である。本論文では、それらのSky-islandに加えて、各陸塊の周囲にある本当の島islandも同様の機能を果たすという伝統的な考えも取り込み、Sky-island + islandとして機能しているという、陸域と海域を包括的に捉える全く新しい生物地理学的パターンを体系化した。さらに、その形成要因についても議論することで、分類群ごとの移動分散

能力の違いによって、異なる分布パターンが生じる可能性についても新たな仮説を提唱している。この発見は島嶼が大半を占める唯一の熱帯域である東南アジアの生物多様性形成の研究に、新たな視座を与えるものであり、爬虫両生類のみならず、当地のさまざまな分類群の研究において、将来的に長く引用されると思われる。

本論文では、スンダランドの半地中性爬虫両生類について、落葉層のような均質な環境内においても複数の同属種が同所的に分布するパターンが多く存在することを明らかにしている。これらのうち少なくともいくつかは生態的・繁殖的な分化によって共存を可能にしていると考えられるが、詳細な共存メカニズムについては全くわかっていない。今回確認された半地中性爬虫両生類の同所的分布の多さは、今後の当地における種間関係の生態学研究を促進するであろう。そして、熱帯地域ではどうして多くの種が共存でき、排除されないのかという、長年の種多様性の維持機構についての謎に挑むことに大きく貢献するであろう。

本論文で対象となったコクジョウマタハリヘビ、コガタラルティアトカゲ、タカネチョボグチガエルグループは、いずれもスンダランドの一部の高標高地のみに分布している。その中でも特にコガタラルティアトカゲとタカネチョボグチガエルグループは分布域が局限されており、これまで一つの山でしか発見されていない。また、種ごとに好む気候・温度帯が極限され、かつ移動能力の低い種が多いことも本論文で明らかになった。スンダランドの高標高地は、熱帯における冷涼なリゾート建設や高原野菜の農地開拓などの土地開発による環境破壊や改変、地球温暖化の影響などによって生物多様性の維持が脅かされている地域でもある。本論文によって、これまで過小評価されていたこれらの分類群の種境界や分布域を明らかにしたこと、そして環境への依存性が高く、かつ気候変動の影響から逃れられないことが推測されたことで、今後の近縁種を含めた同地域の爬虫両生類の保全策の立案に大きく寄与する。

このように、本研究は東南アジアの爬虫両生類にとどまらず、東南アジア熱帯域の生物全体の自然史的・保全学的研究に新しい途を開くものである。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 6 年 1 月 22 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 年 月 日 以降