

(続紙 1)

京都大学	博士（人間・環境学）	氏名	野田 昌裕
論文題目	Systematic study on fossil giant salamanders (Urodela, Cryptobranchidae) (オオサンショウウオ科化石種の系統分類学的研究)		
(論文内容の要旨)			
有尾目オオサンショウウオ科（Urodela, Cryptobranchidae）は、後期暁新世から現代にかけて約 6,000 万年間にわたり存続してきた両生類の系統であるが、化石種および現生種を含めて 5 属 12 種しか知られていない。その理由としては、その形態学的特徴が極めて保守的で変異が少なく、かつ化石の多くは歯骨や椎骨などの断片的な骨要素に限られるため、化石種の分類が困難なためである。また、現生種の分類には DNA などの分子情報や鰓孔の有無などの外部形態情報が主に用いられる一方、化石種の分類は骨の形態情報しかない。しかし国際動物命名規約では化石種も含めて先取権の原則が適用されるために、年代的に先に化石種で属が記載されていれば、のちに記載される現生種は、限られた化石情報で定義された属に分類される。形態的変異の少ないオオサンショウウオ科では、これまで、化石種で定義された属に現生種が帰属されてきた。本研究では、形態学と分子生物学の両手法を用いて、化石種と現生種の両方を同時に分析することで、これまで研究が不十分であったオオサンショウウオ科全体の分類体系の見直しを行った。 第 1 章では、上述したオオサンショウウオ科の分類学における現在の課題を概説し、化石種と現生種の双方から得られる情報を統合することで、化石種の分類を全面的に整理するという本論文の目的を提示した。 第 2 章では、愛媛県の上部更新統敷水層から産出したオオサンショウウオ科の化石を対象とし、形態比較、放射性炭素年代測定、古代 DNA 分析による統合的なアプローチで分析した。その結果、本化石は <i>Andrias</i> の一種と同定された。また、化石から得られたミトコンドリア DNA の部分配列情報を用いて分子系統解析を実施した結果、日本固有種である <i>A. japonicus</i> であることが明らかとなった。また放射性炭素年代測定の結果からは本化石の年代は完新世の 4,100～3,500 年前と、従来報告されていた年代より新しいことが明らかとなった。現在の四国に生息する <i>A. japonicus</i> の生息域は、今回分析した化石が発見された地域とは大きく離れていることから、過去には四国内では現在の生息域よりも広い地域に分布していたことが分かった。 第 3 章では、大分県安心院の鮮新統津房川層から産出した化石の分類学的再検討を行った。安心院の化石種は、他種には見られない独自の形態学的特徴の組み合わせを有することが明らかとなった。また幾何学的形態測定法によって、本種の形態的特徴は現生の 2 属の形態的特徴のいずれとも異なっていることを示した。加えて、			

現生 2 属における椎骨異常を調査した結果、骨の奇形は主として体前方の脊椎骨と仙椎付近に限定されていた。したがって、安心院の化石種で中部胴椎と同定された椎骨にみられる独自の特徴が奇形に起因する可能性は低いと判断された。これらの根拠に基づき、安心院の化石種は新属に帰属する種とする分類の妥当性が示唆された。同地域に現存する *A. japonicus* が河川の流水域に生息しているのに対し、この新属は化石の産出状況から池などの止水環境に生息していたと考えられた。本研究による全長推定式に基づく値は約 1.1 メートルであり、前関節突起に約 18 本の成長線が観察されたことから、18 歳前後の個体であったと推定された。

第 4 章では、分類学的位置づけが未確定であった北米の後期暁新世の *Cryptobranchus saskatchewanensis* と、中新世の *Andrias matthewi* が、それぞれ新属に帰属する種であるとする分類の妥当性を示した。また全長推定の結果、*A. matthewi* と同定されていた一部の化石は全長 2 メートルを超える巨大な種であることが分かった。これらのことから、この化石は少なくとも真の *A. matthewi* とは異なる別種あるいは別属の種である可能性が考えられた。以上の結果から、新生代の北米にはオオサンショウウオ科の複数種が生息していたことが明らかになった。

最後に第 5 章では、以上の結果に基づき総合考察を行った。オオサンショウウオ科の進化史推定における化石の再評価の重要性や、化石種と現生種から得られる情報量の差が分類体系の構築に与えてきた影響について、他の分類群との比較を通じて広く議論を展開した。

(論文審査の結果の要旨)

脊椎動物の進化史を解明する上では、化石種と現生種を含めた総合的な研究が不可欠であるが、その基礎となる両者の分類学的統合は困難であることが多い。現生種の分類では、軟組織、分子情報、行動や生態など多くの知見が活用できる一方、化石種の分類は、化石として残りやすい硬骨の一部という限られた情報に依存せざるを得ず、利用できる情報量に大きな差が生じるためである。一部の魚類や哺乳類では両者の統合が進んできたが、両生類は軟骨が多く骨自体も薄い板状であるが故に化石として保存されにくいことに加え、現生種の骨学的研究の蓄積が不十分といった要因により、分類学的統合が大きく立ち遅れている。

オオサンショウウオ科は、約6,000万年にわたって長く存続するグループであるために、こうした問題が顕著に現われている分類群である。産出する化石は歯骨と椎骨に偏り、種間や属間における骨形態の差異も乏しいものの、それらの情報を頼りに新属が作られてきた。国際動物命名規約では化石種と現生種を分けることなく先取権の原則が適用されるために、現生種の全てを化石で定義された属に帰属させてきた。現生種のDNA分岐年代推定では化石種の産出層準による年代推定を利用することが多い。したがって、キャリブレーションに利用される化石種を誤った属に帰属させた場合、推定結果全体に重大な影響を及ぼす。この点において、化石種の正確な分類学的位置づけは、進化史復元において極めて重要である。

本論文は、化石種と現生種から得られる情報を統合し、オオサンショウウオ科の化石種の分類学的再検討を行うことでこの課題の解決に貢献したものである。特に、マイクロCT撮影による骨の内部形態も含めた詳細な形態解析に加えて、分子生物学的手法を組み合わせるという総合的なアプローチを採用した点は、新規性の高い研究として高く評価できる。

本論文では、まず愛媛県の上部更新世統から産出した化石の分類学的再検討を行った。骨の形態比較、放射性炭素年代測定、古代DNA分析を組み合わせることで、これらの化石が現生種*Andrias japonicus*に含まれることを示し、現在本種の生息していない四国西部において完新世の4,100~3,500年前には本種が分布していたことを明らかにした。本研究は、両生類化石に対して形態情報と分子情報を併用して同定を行った先駆的研究であり、日本固有種の地域絶滅の実態解明にも重要な知見を与えた。

次に、上記の現生種とは形態学的特徴が大きく異なる大分県安心院の鮮新統から産出した3つの椎骨化石について分類学的再検討を行った。骨形態の定性的・定量的な評価に基づき、これらの化石が独自の形態学的特徴の組み合わせを有することを示した。加えて、現生2属における椎骨異常を調査した上で、当該化石が新属に属するとの結論に至った。現生種が流水域のみに生息する一方で、この新属の種は池などの止水域に

生息していたと考えられ、東アジアにおけるオオサンショウウオ科の生態的多様性を理解する上でも重要な成果である。

さらに本論文では、現生種と同一の属とされていた最古の化石種を含む北米の化石群についても再検討を行った。後期暁新世の*Cryptobranchus saskatchewanensis*および中期～後期中新世の*Andrias matthewi*は、その形態学的特徴の組み合わせから既知の属には含まれない可能性が示された。また、*A. matthewi*とされていた一部の標本には全長が2メートルを超えるものも見つかり、この従来オオサンショウウオ科では知られていなかった巨大な大きさから未記載の種あるいは新たな属に帰属する種である可能性も考えられた。これらの知見は、新生代の北米におけるオオサンショウウオ科の属レベルでの多様性の高さを示唆し、本科の進化史理解に新たな視点を提供するものである。

以上の成果から、オオサンショウウオ科が従来考えられてきたような保守的なグループではなく、時間的・空間的に多様な形態および生態を有していたことが明らかになった。したがって、本論文は、オオサンショウウオ科の進化史解明に大きく寄与したと言える。

このように、本論文は史的時間軸における地球環境と生物進化の相互関係を探求する人間・環境学研究科 人間・環境学専攻 地球・生命環境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、本学位申請論文は博士（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8年1月6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、京都大学学位規定第14条第2項に該当するものと判断し、公表に際しては、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