

(続紙 1)

京 都 大 学	博士（ 人間・環境学 ）	氏名	Amir Hamidy
論 文 題 目	Taxonomic studies of megophryid frogs of the genus <i>Leptobrachium</i> （ウデナガガエル属の分類学的研究）		
(論文内容の要旨)			
本論文は、東南アジアを中心に広域分布するコノハガエル科のうち、分類学的に多くの問題が残されているウデナガガエル属 (<i>Leptobrachium</i>) とヒゲガエル属 (<i>Vibrissasphora</i>) について、分子系統学・形態学的手法を用いて地理的変異を解析し、分類学的整理を試みたものである。 第1章ではウデナガガエル属とヒゲガエル属に関わる分類学的問題を概説した。これら2属は、ヒゲガエル属では繁殖期の雄の上唇に特徴的な棘状の突起が発達するのに、ウデナガガエル属ではそのような特徴をもたないことで区別されるが、近年の分子系統学的解析の結果、ヒゲガエル属をウデナガガエル属に含める見解が提起されてきた。しかし、先行研究で扱われた種数は極めて限られたもので決定的な結論を得るに至っておらず、包括的研究が待たれていた。 そこで、まず第2章では、2属の分布域の大半を含む地域から得られた、ほとんどすべての種について、ミトコンドリア (mt) DNAを用いてこれら2属の分子系統学的研究を行った。その結果、両者は単系統群をなすことが確認されたが、ウデナガガエル属のうち、大陸産の多くはヒゲガエル属とともに単系統群をなし、残りのウデナガガエル属の種と姉妹群となること、つまりウデナガガエル属は側系統群をなすことが明らかになった。この結果から広義のウデナガガエル属の中に、ウデナガガエル亜属とヒゲガエル亜属を認めることを新たに提案した。また、ウデナガガエル属の多くは、長い間ジャワを基準産地とする<i>L. hasseltii</i>と同定されてきたが、フィリピンのような地理的に離れた個体群も同一種とする分類は問題視されていた。この研究によって、<i>L. hasseltii</i>はジャワとスマトラに限られ、他地域の個体群は独立種とすべきことが明らかになった。分類形質として重要な虹彩の色の進化を系統樹上に並べた結果、ウデナガガエル亜属では単一色、ヒゲガエル亜属では背腹方向で二分される傾向があるが、前者の中にも二色のものが出現することをも見出した。 第2章の結果、ウデナガガエル属の中に多くの隠蔽種が混在することが見出されたので、その一部の記載に着手した。ボルネオ産の系統と近縁であったスマトラ産の1種は、それまで調査が不十分だった同島の現地調査で得られたものであるが、成体では全体が淡青色、幼体では灰色の虹彩をもつことで、同属の他種すべてから区別されたので、これを新種<i>L. waysepuntiense</i> として記載した（第3章）。 一方、第2章の結果、ボルネオ島産のウデナガガエル属でも種レベルの分類に多く			

の問題があることが判明した。ことに*L. montanum*と*L. abbotti*の2種は腹の斑紋の有無という形態形質で区別されてきたが、mtDNA系統樹上では2種ともにいくつかの単系統群をなして、相互に入り組んでいた。そこで、ボルネオ島内のサンプリング地点、個体数を増やして再解析を行った。その結果、第2章で大まかに見られた傾向はさらに強化され、形態と遺伝の対応がつかないこと、遺伝距離からみて数種の隠蔽種が2種それぞれに含まれることを明らかにした（第4章）。

さらに、mtDNA 解析の結果、*L. nigrops*と同定できる個体にも、塩基配列の大きな違いからマレー半島系統、ボルネオ沿岸部系統、ボルネオ内陸部系統の3系統が含まれており、それらの間には大きな遺伝的距離が認められたので、核DNA 解析と詳細な形態変異の調査を加え、これらが互いに独立種であることを明らかにした。3者の中で基準産地を含むマレー半島系統が真の*L. nigrops*であることから、ボルネオ沿岸部系統とボルネオ内陸部系統を、それぞれ新種として記載した（第5章）。

ウデナガガエル属は東南アジア産カエル類の中で、分類が困難な群の一つであるが、既知の種の中に、遺伝的にも形態的にも区別される隠蔽種が含まれていることが本研究によって明らかとなり、すでにボルネオハヤセガエル属などで指摘されてきた、ボルネオ産のカエル類の多様性が過小評価されているという事実が追認された。この問題は、系統分類学的、生物地理学的にきわめて興味深いだけでなく、東南アジア熱帯域の流水環境の保全について、慎重な配慮が必要なことを示したものである（第6章）。

(論文審査の結果の要旨)

現在、世界から6,000種を超えるカエル類が知られているが、それらは大まかに、進化程度に応じて3群に分類される。チュウカンガエル類 (Mesobatrachia) は、進化程度の低い群 (Archaeobatrachia) と高い群 (Neobatrachia) の間にあって、旧世界のみに分布する。その中でコノハガエル科はアジアに固有で約10属が知られ、ペットとして一般にもよく知られているアジアツノガエル (コノハガエル属) もこれに含まれる。一方、ウデナガガエル属は、東南アジアの広い範囲から南アジアの一部に分布し、地域によってはきわめて普通のカエルであるが、知名度は低い。また、このウデナガガエル属に似るが、繁殖期の雄が上顎に特異な突起を持つヒゲガエル属は中国南部とベトナムの一部から知られている。両属とも成体は中程度の大きさの体、幅広く扁平で大きな頭部、長い前肢で特徴づけられ、主に森林の林床で生活する。また幼生は大きな体と特殊化した口器とをもち、緩やかな溪流で生活する。

最近、分子系統学的研究の結果から従来の見解と対立する、ウデナガガエル属とヒゲガエル属を同属として扱う見解が示唆されてきたが、それは限られた地域の標本に基づくもので、広く受け入れられるには至っていなかった。本研究では、これら2属の分布範囲を網羅する地域から得られたほとんどの種の多数個体について、mtDNAの長領域を解析することにより、分子系統学的な観点から両属の関係を検討した。加えて形態形質にも着目し、ことに重要な識別形質とされた眼の虹彩の色について分析を行った。こうした包括的研究はこれまでなく、本研究によってウデナガガエル属とヒゲガエル属の関係について、ようやく確実な知見が得られた。

また、ウデナガガエル属の内部では、種のレベルで分類に関する多くの問題が残されてきた。本属に含まれる種の多くは成体の形態が酷似しており、種間の識別に用いられる形質が限られているために、同定がきわめて難しい。このため、たとえばボルネオ島に固有の種は長い間、ジャワ産の種と同一種とされてきた。そしてフィリピン産の種は本研究の開始時には依然としてジャワ産と同一種とされていた。本研究ではこうした種レベルでの分類学的問題を解決すべく、これまで標本の得られていなかった地域への現地調査も行って、十分な地理的変異の解析に取り組む努力がなされた。その結果、ボルネオ島に固有の種は、遺伝的に大きく分化しており、形態と対応しない隠蔽種が多数含まれると結論するに至った。

このように本研究は、ウデナガガエル属に関わる様々な分類学的問題の解決を目的になされ、現在主流となっている遺伝生化学的解析を軸に、従来の形態的分析を加えることによって、本属の系統分類学的問題について新しい視点を提起した。この研究により、本属の種内変異・分化について、従来の断片的な遺伝・生化学的根拠のみに基づいたものよりも、客観的かつ信頼性の高い知見が得られることになった。隠蔽種を含む本属の種分化の

実態の解明は、綿密な野外調査、DNA の解析および、形態の再解析という手法を用いた本研究によって初めて可能になったものである。また、単に分類の再検討に留まるのではなく、ウデナガガエル属系統進化の過程を、分子時計の概念を用いて考察していることも高く評価できる。

東南アジア地域における自然環境の破壊は、過度の森林伐採の問題などで良く知られているが、最近ではそれに加えて、山岳道路や観光施設の建設が、ウデナガガエル属のように山地林に囲まれた溪流や、低湿地に生息する種の危機をさらに高めている。しかし、本属の多くの種のようにこれまで広域分布種とされてきたものは、国際自然保護連合のレッドリストに掲載されたり、絶滅危惧種指定の対象となったりしにくかった。この研究によって、従来広域分布種とされた種のいくつかは、実は多くの隠蔽種を含むことが明らかにされた。このことは、今後、それらの保護管理を考えていく上で重要な示唆を与えることになり、生物多様性の保全という見地からして重要な貢献とみなせる。

さらに、本研究は、本属の保護・保全についての重要な基礎を与えるばかりではない。東南アジアの各地ではカエル類が多様に分化しているため、種分化様式を解明するのに理想的な地域の一つと言えるが、本研究は、ウデナガガエル属についての多方面からの詳細な解析を通して、東南アジア地域における進化の問題に肉迫したものである。

このように、本研究はウデナガガエル属にとどまらず、他のカエル類をはじめとする無尾両生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 25 年 1 月 17 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