

## 審査の結果の要旨

氏名 郡司 芽久

本研究の論説は五章よりなる。研究の本質部分は、偶蹄類に関する、頸部の長さや機能の多様化をもたらす進化メカニズムの解明である。解剖所見と骨格標本からデータを蓄積し、比較進化機能形態学を進めた論文である。

論文の第1章では、脊椎動物において、頸部がどのように進化してきたかという実際の進化石と適応の機能形態学的内実を把握するために、先行研究を精査し、本研究の着眼点を解説している。四足動物の頸部が、陸棲生活によって獲得されたそれ自身派生的構造であり、結果、体幹の大部分に対して頭の運動を独立させ、自在に頭部を動かすことができるようになったことを示している。これにより、摂食装置と感覚器官を集中配置した頭部が進化学的適応においてさらに飛躍的に存在意義を強めたことが明らかである。その認識の下で、偶蹄類内で特に首が伸長しているキリン科、ラクダ科、ウシ科を選び、頸部から胸部にかけての筋骨格構造を記載し、近縁種間における頸部伸長の機能形態学的メカニズムを比較、解明する論文であることを示した。

第2章では、ウシ科の中でブラックバック族を題材とした。首の長さが異なる近縁種間において、頸部骨格構造を定量的に比較した。アメリカ自然史博物館に収蔵されているブラックバック族の骨格標本14種を対象に、形状の記載と椎体長の計測を行った。とくに首が長いグレヌク (*Litocranius walleri*) の成長様式を算出、他種と比較した。この結果、グレヌクを含むすべての種において頸椎の長さの成長率は一定であることが示され、首の長さの変化は頸椎の成長速度の差によって生じているわけではないことが示された。またグレヌクの椎骨形態を、近縁種で比較的頸部の長いダマガゼル (*Nanger dama*)、首の伸長が見られないトムソンガゼル (*Eudorcas thomsonii*) と比較した。その結果、グレヌクと他の2種の間で共通した形態学的特徴は少なく、グレヌクの頸椎は独自の形態学的特徴を備えていることが明らかになった。この特徴は、採食時に後肢のみで起立するグレヌク特有の行動と機能形態学的に関係があることが推察された。

第3章では、キリン (*Giraffa camelopardalis*)、ヒトコブラクダ (*Camelus dromedarius*)、アルパカ (*Vicugna pacos*)、リヤマ (*Lama glama*) の4種において多系統的に伸長した頸部骨格筋構築を肉眼解剖学的に記載した。また、シカ科のニホンジカ (*Cervus nippon*) を比較対象として同様に記載し、頸部筋構造の伸長機構を推察、機能形態進化的に論議した。結果、長頸化した4種に特異的筋構造は確認されなかった。このことは、少なくとも偶蹄類においては、頸部筋構造の伸長を説明する普遍的理論が確立されにくいことを示唆している。しかし、体幹との接続部に相当する上腕頭筋と頸腹鋸筋では、キリン、アルパカ、リヤマの3種に共通した退化的派生状態が確認された。これら3種では、頸腹鋸筋の終止部が後位頸椎に局限することが確認された。本来、頸腹鋸筋は、肩甲骨から頸椎を吊

り下げる機能を果たす。しかし、キリン、アルパカ、リャマの頸部は背側部に立ち上がるため、頸腹鋸筋のうち前位頸椎に終止する筋束は、体幹を持ち上げる位置を走行することができないため、派生的に失われたと考えられる。このことは、長頸化が、前肢と脊椎の連結部において、各系統で独自の二次的派生形質を生むことを意味している。他方、キリンでは、板状筋と頸最長筋において、終止領域に、瘤状の隆起が観察されたが、明らかに雄においてよく発達し、性的二型を示した。両筋肉は繁殖行動時に雄が起こすネッキング闘争行動の際に、頸部の背側および側方への運動に寄与している。そのため、雄でよく発達するという性的二型が見られた可能性が示唆される。

第4章では、キリンの頸胸境界部の機能形態学的特異性を議論した。キリンと近縁でより頸部が短いオカピ (*Okapia johnstoni*) を比較対象に用いた。両種の後位頸椎と前位胸椎・肋骨、そして頸長筋を比較した結果から、キリンのみで特異的に、第一胸椎がそれより後ろの胸椎に対して大きな可動性を備えていることが証明された。これは、キリンにおいて、第一胸椎がいわば八番目の頸椎として運動できることを意味する。キリンの場合、体高を高くするために、胸郭が前方背側へ伸びあがる形状をとっている。したがって頭部を地面の位置まで下げ、飲水行動をとることがかなり困難になっている。そこで、体高を高くするという適応において、逆に頭部の可動範囲を広くして、頭部を地面近くまで下げることが可能となるように、第一胸椎の可動域を拡大したことが示唆された。

第5章では、これまでの研究結果と考察を総合し、偶蹄類の頸部を伸ばす進化がどのような機能形態学的メカニズムを作り上げることと関連していたかを論議した。奇蹄目、食肉目や、一部化石系統における頸部の伸長について文献的に把握し、頸部が伸長する進化機構と適応戦略についてまとめた。

以下に評価を述べる。偶蹄類の長頸化進化プロセスを比較機能形態学的に解析し、哺乳類と脊椎動物の頸椎の進化理論に結びつけるという論旨は、きわめて先進的な研究計画であると高く評価できる。希少な種を含む骨格の収集と標本作製、既存博物館標本の検討、データの収集、統計学的解析など、一連の研究は多大な労力の上に積み上がられたものであり、それが十分な成果に結びついていると判断される。解析の緻密さ、結論的的確さ、論理の厳格さ、慎重な議論と理論づくりへの努力など、すべての点で高水準の論文であると高く評価できる。頸部を基軸とした脊椎動物の比較機能形態進化学への貢献は計り知れず、関連分野では、古生物学、分子遺伝学、分子発生学、分子進化学に与える影響もとても大きい。

これらの研究成果は、学術上応用上寄与するところが少なくない。よって、審査委員一同は本論文が博士（農学）の学位論文として価値あるものと認めた。