

学 位 論 文 題 名

Phylogeny and Cladistic Classification
of the Superfamily Pandaloidea
(Crustacea:Decapoda:Caridea)

（タラバエビ上科の系統類縁関係と分類）

学位論文内容の要旨

タラバエビ上科は甲殻上綱十脚目コエビ下目に属する分類群で、3科22属約170種が認められている。本上科のエビ類は南極海を除く全世界の海洋に広く分布し、形態、生態ともに変化に富む。また、コエビ類としては大型になる種が多く、水産上、クルマエビ類に次いで重要なものとなっている。

本上科は Holthuis (1955) によって、タラバエビ科 Pandalidae、オキナガレエビ科 Thalassocarididae、およびウキカブトエビ科 Physeocarididae の3科をまとめた分類群として提唱され、この体系は多くの研究者に認められてきたが、一方では、異なった見解が提唱されてきた (Thompson, 1967; Menon and Williamson, 1970; Bowman and Abele, 1982)。特に、Christoffersen (1989) は成体および幼生の外部形態を主に用いて、本上科の単系統性とその内部の系統類縁関係を分岐法によって分析した。彼は、Holthuis

(1955)のタラバエビ上科を単系統群として認め、さらに、従来認められてきたタラバエビ科が非単系統群(グレード)であるという結果から、分岐パターンに基づいて本上科を7科に分類した。Christoffersenの研究は、系統類縁関係を理論的に推定した上で分類体系を提唱するといふもので、従来の研究に比較しても画期的なものであるが、分析形質が不十分であること、あるいは最節約原理によらなかつたことによるテストの困難性を抱えており、問題の多いものといわざるを得ない。

本研究は、コエビ類の系統類縁関係を再検討することによってタラバエビ上科の位置を決定した上で、その内部の系統類縁関係を推定し、さらに分類体系を構築することを目的として行われた。また、推定された分岐図から演繹される、生物学的情報について考察を加えた。

研究に用いた材料は、本上科に含まれる16属66種、および他のコエビ下目エビ類19属19種で、その成体を比較解剖し、主に外部形態について分析を行った。系統類縁関係の推定には分岐分析を用いた。形質極性の決定については、コエビ下目については他の十脚甲殻類を比較群として、一方、タラバエビ上科については、コエビ下目内の関係の推定された各科、あるいは上科を比較群として、外群比較法を適用した。

本研究ではコエビ下目について22個、タラバエビ上科について115個の派生形質を採択

して最節約原理を適用して分析し、図に示すような分岐関係を得た（図 1、2）。本研究の結果を以下に要約する。

1 タラバエビ上科の定義

タラバエビ科、オキナガレエビ科、およびウキカブトエビ科の位置を、コエビ下目内の系統類縁関係を再検討する過程で推定した結果、これら3科は1個の派生形質（第1胸脚の鉗が退化する）で支持される単系統群であることが示された。また、本上科を内群として分岐分析を行った結果、上科内で逆転を示す3形質（第3から第5胸脚の長節に2列の棘をもつ、など）がさらに本上科の定義形質となることが示された。

2 タラバエビ上科の系統的位置

タラバエビ科が系統的にはどのグループに近縁であるかについては、従来、様々な見解があったが（Bate, 1888; Borradaile, 1907; Thompson, 1967; Christoffersen, 1987; 1990）、本研究では、エビジャコ上科 *Alpheoidea* とテッポウエビ上科 *Crangonoidea*、および *Merhippolyte* 属から構成されるクレードが、本上科の姉妹群であることが示された。

3 タラバエビ上科内の系統類縁関係とランキング

分岐分析の結果、最節約的な分岐図が1本得られた。この分岐パターンに従い、分類学

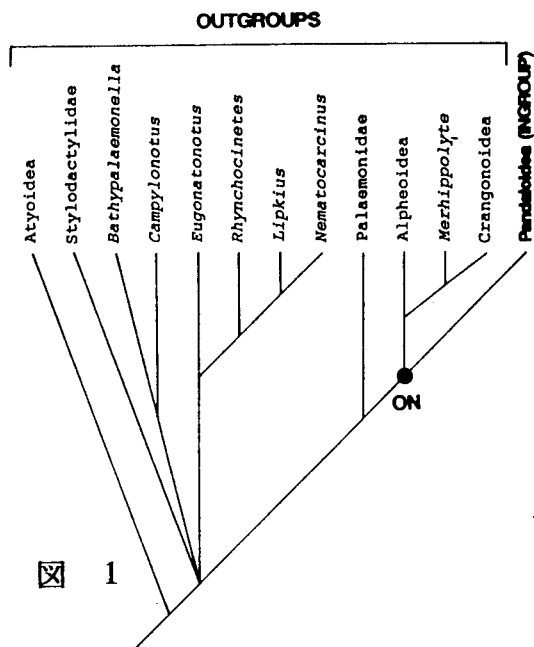


図 1

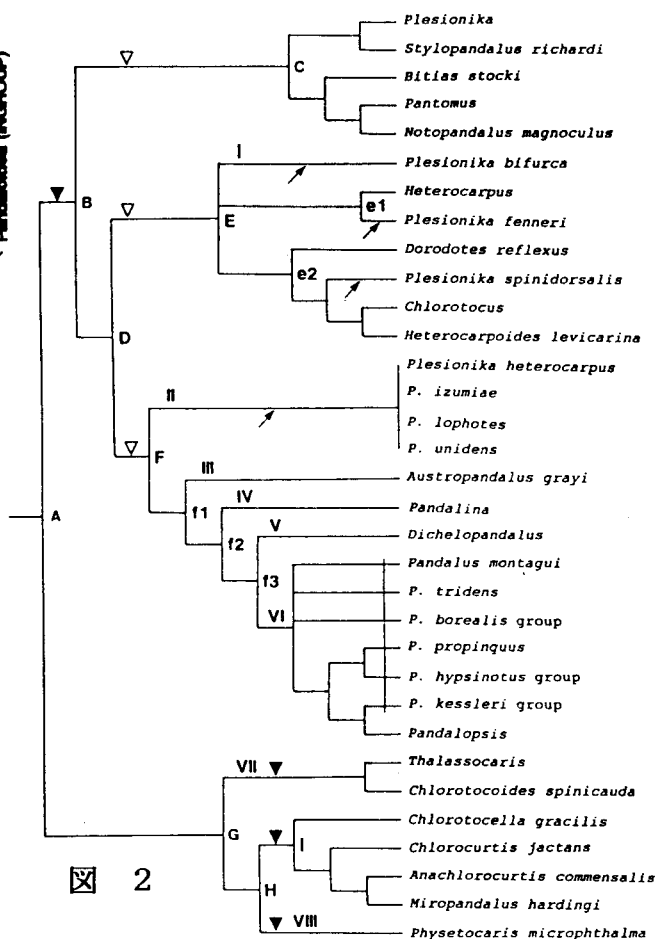


図 2

的変更を最小にするように科のランクを与えた (図 2、黒三角)。本研究で改訂されたタラバエビ科 (図 2、Node B) は、本上科のほとんどの種を含み、第 1 触角柄部第 2 節の前縁に小棘を持つなど 6 個の形質で定義される。オキナガレエビ科 (図 2、Branch VII) は 2 属を含み、雄の第 1 腹肢内肢が交接器として著しく変形するなどの 10 個の形質によって定義される。本研究では、Node H で分岐する 2 グループ (Node I, Branch VIII) がそれぞれ特徴的である上に、ウキカブトエビ科が従来、単一模式群として認められてきたことを考慮し、ウキカブトエビの姉妹群 Node I に独立の科のランクを与え、クラゲエビ科 (新科) Chlo-

rotocchelidaeを提唱した。クラゲエビ科は、従来、タラバエビ科に含められてきた4属から構成され、触角棘の前縁が斜めに切れるなど3個の形質で定義される。一方、ウキカブトエビ科はウキカブトエビ1属1種のみを含み、眼が極度に退縮し、特殊化した神経構造を持つ、など23の固有形質を含む27形質で定義される。

また、多くの種を含むタラバエビ科について、推定された系統類縁関係を反映させるように科内に3亜科を提唱した(図2、白三角)。ジンケンエビ亜科は5属を含み、第2胸脚腕節の最先端分節に発達した毛束を持つという形質で定義される。ミノエビ亜科は4属と従来ジンケンエビ属に所属していた3種を含み、頭胸甲の正中隆起がよく発達し、後半まで達する、など3個の派生形質で定義される。タラバエビ亜科は5属と従来ジンケンエビ属に所属していた、単系統的にまとまった4種から構成され、第5胸脚の坐節に1本の棘を持つ、など3個の形質で定義される。

ジンケンエビ属については、異質な種を含む非単系統群であることが示されたので(図2、矢印)、系統的位の推定された種、あるいは種群については新しいタクサを提唱した。すなわち、Plesionika bifurca、P. fenneri、および P. spinidorsalis について、それぞれ Bathynothocaris、Sororeheterocarpus、および Fenneropandalus の3新属を提唱した。タラバエビ亜科の1種群について

は、従来、PlesionikaのシノニムとされてきたNothocarisを復活させた。

また、タラバエビ属Pandalusとモロトゲエビ属Pandalopsisの関係については、タラバエビ属が側系統群である上に、属の祖先種の状態が推定できず、分岐分類の概念からはモロトゲエビ属を独立の分類群とは認められないので、タラバエビ属のシノニムとした。

結果として、本上科エビ類は4科25属2位置不明種に整理された。

- Superfamily Pandoidea Haworth, 1825 タラバエビ上科
- Family Pandalidae Haworth, 1825 タラバエビ科
 - Subfamily Plesionikinae Christoffersen, 1989 ジンケンエビ亜科
 - Genus Plesionika Bate, 1888 ジンケンエビ属
 - [Synonym: Parapandalus Borradaile, 1899]
 - Genus Stylopandalus Coutiere, 1905 カザリジンケンエビ属
 - Genus Bitias Fransen, 1990
 - Genus Notopandalus Yaldwyn, 1960
 - Genus Pantomus A. Milne Edwards, 1883
 - Subfamily Heterocarpinae Thompson, 1967 ミノエビ亜科
 - Genus Bathynothocaris, new genus
 - Genus Sororeheterocarpus, new genus
 - Genus Heterocarpus A. Milne Edwards, 1881 ミノエビ属
 - Genus Dorodotes Bate, 1888
 - Genus Fenneropandalus, new genus
 - Genus Chlorotocus A. Milne Edwards, 1882 サヨエビ属
 - Genus Heterocarpoides De Man, 1920 ベニエビ属
 - Subfamily Pandalinae タラバエビ亜科
 - Genus Nothocaris, revived
 - Genus Austropandalus Holthuis, 1952
 - Genus Pandalina Calman, 1899
 - Genus Dichelopandalus Caullery, 1896
 - Genus Pandalus Leach, 1814 タラバエビ属
 - [Synonym: Pandalopsis Bate, 1888]
 - Incertae cedis
 - "Genus Peripandalus De Man, 1917"
 - "Pandalus brevis Rathbun, 1906"
 - "Parapandalus gracilis Zarenkov, 1971"
- Family Thalassocarididae Bate, 1888 オキナガレエビ科
 - Genus Thalassocaris Stimpson, 1860 オキナガレエビ属
 - Genus Chlorotocoides Kemp, 1925
- Family Chlorotocellidae, new family クラゲエビ科
 - Genus Chlorotocella Balss, 1914 クラゲエビ属
 - Genus Chlorocurtis Kemp, 1925
 - Genus Anachlorocurtis Hayashi, 1975 ウミカラマツエビ属
 - Genus Miopandalus Bruce, 1983
- Family Physetocarididae Chace, 1940 ウキカブトエビ科
 - Genus Physetocaris Chace, 1940 ウキカブトエビ属

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 尼 岡 邦 夫

副 査 教 授 箕 田 嵩

副 査 助 教 授 仲 谷 一 宏

学 位 論 文 題 名

Phylogeny and Cladistic Classification of the Superfamily Pandaloidea (Crustacea: Decapoda: Caridea)

(タラバエビ上科の系統類縁関係と分類)

タラバエビ上科は甲殻上綱十脚目コエビ下目に属し、南極海を除く全世界の海洋に広く分布し、形態、生態ともに著しく変化に富む。本上科には3科22属約170種が知られ、水産上重要種を多く含んでいる。

本上科の系統分類学的研究はかなりなされ、長い間Holthuis (1955)の体系が認められていた。しかし近年系統の分析方法が変化したことなどによってこれと異なる見解が出され、この類の再検討が迫られている。本論文はコエビ下目内でのタラバエビ上科の系統的位置を明らかにしたのち、本上科の系統類縁関係を推定した。さらに、この関係を反映させた新分類体系を提唱することを目的とした。

本研究はコエビ下目の19属19種とタラバエビ上科の16属66種を比較解剖し、コエビ下目では22個、タラバエビ上科では115個の派生形質を採択し、分岐分類学的に分析した。分析には最節約の原理を適用した。極性の決定には、下目では他の十脚類、上科では推定されたコエビ下目内の比較群を用い、外群比較法を採用した。本論文の審査に当り特に評価した結果を以下に要約する。

1) タラバエビ上科の定義について、本上科はタラバエビ科、オキナガレエビ科及びウキカブトエビ科から成り、第1胸脚の鉗が退化するという1個の派生形質で支持される単系統群であることを明らかにした。また、本上科を内群として分岐分析の結果、第3から第5胸脚の長節に2列の棘をもつなどさらに3形質が追加された。

2) 本上科の系統的位置に関して、従来さまざまな見解があったが、本研究

では、本上科はエビジャコ上科、テッポウエビ上科及びMerhippolyte属で構成される群と姉妹群であることを示した。

3) 本上科内の系統類縁関係とランキングについて、本上科は従来のタラバエビ類のほとんどの種を含むタラバエビ群とオキナガレエビ群からなることを明らかにした。前群は第1触角柄部第2節の前縁に小棘を持つなど6個の派生形質で定義される。この群に対して科のランクを与えタラバエビ科とした。本群はさらにジンケンエビ、ミノエビ及びタラバエビの3亜群に分岐した。これらの亜群に対してそれぞれ亜科のランクを与えた。他方、オキナガレエビ群は雄の第1腹肢の内肢が交接器として著しく変形するなど10形質で定義されるオキナガレエビ亜群、触角棘の前縁が斜めに切れるなど3派生形質で定義されるクラゲエビ亜群、及び眼が極度に退縮し、特殊化した神経構造を持つなど23派生形質で特徴づけられるウキカブトエビ亜群に分岐する。これらの亜群は明瞭な幹を形成するためにそれぞれに科のランクを与えた。

この分岐関係の結果から、従来のジンケンエビ属(Plesionika)は5個の非単系統群から成ることが判明したので、Bathynothocaris、Sororeheterocarpus及びFenneropandalusの3新属を設立し、さらに旧属名のNothocarisを復活させた。

4) 分類体系について、上記の系統類縁関係の結果からタラバエビ上科を4科、3亜科、24属とする以下に示す新分類体系を確立した。タラバエビ科では、ジンケンエビ亜科はジンケンエビ属、カザリジンケンエビ属、Bitias属、Notopandalus属及びPantomus属の5属、ミノエビ亜科はBathynothocaris属、Sororeheterocarpus属、ミノエビ属、Dorodotes属、Fenneropandalus属、サヨエビ属及びベニエビ属の7属、そしてタラバエビ亜科はNothocaris属、Austropandalus属、Pandalina属、Dichelopandalus属及びタラバエビ属の5属からなる。オキナガレエビ科はオキナガレエビ属及びChlorotocoides属の2属、クラゲエビ科はクラゲエビ属、Chlorocurtis属、ウミカラムツエビ属及びMiopandalus属の4属、そしてウキカブトエビ科はウキカブトエビ属の1属のみを含む。

以上のように、本論文は混乱していたタラバエビ上科のエビ類に明確な定義を与え、本類の系統的位置を明らかにし、本上科内の系統類縁関係を確立した。さらに、この関係に基づいて新分類体系を樹立した。これらのことは甲殻類の系統分類学及び水産学の分野に貴重な貢献をなすものと高く評価された。

以上の点を主査、副査が評価し、申請者が博士(水産学)の学位を受ける資格があると認定した。