

学 位 論 文 題 名

Taxonomic Studies on Monostilifera
(Nemertea: Enopla: Hoplonemertea)

(単針類紐形動物の分類学的研究)

学位論文内容の要旨

からだは細長いヒモ状で体節構造を持たず、表面は繊毛上皮に覆われているためヌルヌルして、吻と呼ばれる摂食器官を使って獲物をおそう肉食性の無脊椎動物は、一般にヒモムシと呼ばれ、紐形動物門に分類される。紐形動物門の上目の一つである単針類は、吻に一本の針を持つことで特徴づけられ、汽水域や淡水域にすむ少数種と、わずかな陸生種をのぞいて、ほとんどが海に生息している。世界から約500種、我が国からはこれまで43種が報告されており、現在96属8科に分類されている。しかし、ほとんどの種の記載が不十分であるため、属や科レベルの分類は再検討が必要である。本学位論文はその単針類の分類学的研究の成果である。

学位論文は6章からなり、2～5章で4つの内容、すなわち、命名法に関する考察、ある属の科への所属に関する議論、属レベルでの系統解析、日本産全種のモノグラフ、を扱っている。

第1章の序章に続き、第2章では山岡貞一氏によって記載された日本産単針類4種の学名に関する命名法上の問題を検討した。山岡氏は日本で2人目の紐形動物分類学者であり、1939年に北海道帝国大学を卒業した後に静岡県須崎の三井海洋生物学研究所に籍を置き3編の論文を発表した。その後満州の新京第一中学校に赴任するまでの間にさらに1編の論文の草稿を準備したが、この論文は結局発表されずに当時指導教官であった内田亨教授、および奥田四郎博士の元に保管された。奥田博士は山岡氏の残した未発表原稿中の未記載種を当時編纂中であった『改訂増補日本動物図鑑』に収録した。それらは *Emplectonema mitsuii* Yamaoka, *Paranemertes katoi* Yamaoka, *Amphiporus ogumai* Yamaoka, *Prostoma roseocephalum* Yamaoka の4種であり、2～3の図と外部形態の簡潔な記載を伴っている。また個々の記載の最後には奥田博士の名前が括弧付きで記されている。

これら4種の学名は適格性、有効性、公表者、出版年が不明瞭である。なぜなら(1)出版したのが山岡氏本人ではなく、(2)学術雑誌ではなく図鑑に掲載され、(3)奥田博士の名が記載に付随しており、(4)出版年が記されておらず、(5)新種であることが明瞭に記されていないためである。しかしこれら4種の学名は国際命名規約第四版(以下「規約」)第8条、10～20条、および23条の要求を満たしているため適格かつ有効であり、第50条1項から公表者は奥田博士ではなく山岡氏であると判断される。また規約第21条からこれらの学名の公表の日付は日本動物図鑑の初版年、つまり1947年と決定される。また規約の勧告51Eに従い、これら4種の学名の引用の形式は Yamaoka, Teiichi, 1947, as submitted by Shiro Okuda, in Seinosuke Uchida, et al., *Illustrated Encyclopedia of the Fauna of Japan (Exclusive of Insects) - Revised Edition (1947)*, Hokuryukan Co. Ltd., Tokyo. となる。

第3章では単針類の一属 *Duosnemertes* の科への所属に関して検討した。本属は Bürger (1895)

による *Amphiporus marmoratus* の記載に基づき、Friedrich (1955) によって創設された。その際 Friedrich は *Duosnemertes* 属の特徴として消化管と吻口が別々に開口するという特徴のみを重視して他の形質には言及せず、また、本属がどの科に属するかについても言及しなかった。後に Gibson (1972, 1982) は *Duosnemertes* 属を Amphiporidae 科に分類している。

Bürger (1895) による *Amphiporus marmoratus* の図版には Friedrich (1955) が参考にした消化管と吻口が別々に開口する縦断面図の他に、縦走筋と環状筋による網竈状の吻鞘壁、一つの血管突起、脳の後方まで延びる頭感器が明瞭に描かれた横断面図が収録されている。これらの形質の組み合わせは Cratenemertidae 科に特徴的であるため、*Duosnemertes* 属を Amphiporidae 科から Cratenemertidae 科に移行した。

第4章では、形態形質に基づき、単針類の属間の系統解析を行い、現行の科レベルの分類の妥当性を検討した。Gibson (1989) や Crandall (1993) は吻鞘壁の筋層の組成を元に Cratenemertidae 科と Plectonemertidae 科をまとめた高次分類群を提唱しているが、彼らの新分類体系は広く受け入れられていない。今回、その評価も合わせて行った。

上述のように単針類では96属が8科に分類されているが、このうち20%強の21属は科への所属が不明となっている。また多くの種の記載、特に科の模式属の種の記載が不十分であるために属や科の定義が極めて曖昧であり、科レベルの分類は再検討を必要としている。そこで、96属全ての模式種の記載から51の形質を抽出したデータマトリクスをもとに PAUP 3.1.1 (Swofford, 1993) を用いて最節約法による系統解析を行った。59属の模式種は記載が不十分であったため解析からは除外した。また外群は多針類の *Urichonemertes pilorhynchus* を用いた。

合計37属を用いた解析の結果、樹長210の最節約樹が90本得られた。これらの厳密合意樹は Plectonemertidae 科の単系統性を支持したが、Amphiporidae 科、Emplectonematidae 科、Prosorhochmidae 科、Tetrastemmatidae 科は多系統であることを示唆した。また、Carcinomemertidae 科、Ototyphlonemertidae 科はそれぞれ2属あるうち1属しか解析に用いることが出来なかったために科内の系統は評価できなかった。また Cratenemertidae 科は側系統的であることが示された。さらに厳密合意樹上では Plectonemertidae 科が最も派生的、Cratenemertidae 科が最も原始的な位置を占めた。以上の結果は、Gibson (1989) と Crandall (1993) の新分類体系が決して適切ではなく、むしろ、伝統的分類体系の方が妥当であることを示した。

第5章は日本産単針類のモノグラフにあてられている。我が国からはこれまで Stimpson, Yamaoka, Iwata などによって43種が報告されているが申請者の研究により新たに19種の生息が確認された。このうち *Diopsonemertes acanthocephala* は新属新種として、*Correanemertes akkeshiensis*、*Paramphiporus bilineatus*、*P. fulvescens*、*Poseidonemertes rhykyuensis*、*Zygonemertes dichoductifera*、*Nipponnemertes rubra*、*Nipponnemertes sadoensis*、*Nemertopsis setoensis*、*Ototyphlonemertes dolichobasis*、*Prostoma limnicolum*、*Sacsonemertopsis shizunaiensis*、*Tetrastemma crystallium* の12種は新種として記載した。また、Yamaoka (1940) によって北海道から報告された *Nemertellina minuta* はドイツで原記載された個体とは異なる上に *Nemertellina* 属の他のどの種とも異なるため、新種 *N. yamaokai* とした。さらに、*Zygonemertes virescens*、*Ototyphlonemertes martynovi*、*O. nikolaii*、*Oerstedia oculata*、*O. zebra* の5種は日本初記録種である。また、既知種のうち *Emplectonema mitsuii* は新属 *Emplectonemella*、*Tetrastemma nigrifrons* と *T. stimpsoni* は新属 *Paratetrastemma* を創設してそれぞれ收容した。*Amphiporus depressus sensu* Iwata (1945) は Stimpson (1857) の記載した *A. depressus* とは明瞭に異なるため、新名 *A. paradepressus* を与えた。本研究によって日本産単針類の種数は62

種となった。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 馬 渡 駿 介

副 査 教 授 片 倉 晴 雄

副 査 教 授 増 田 道 夫

学 位 論 文 題 名

Taxonomic Studies on Monostilifera (Nemertea: Enopla: Hoplonemertea)

(単針類紐形動物の分類学的研究)

21世紀は生物多様性研究の時代であるといわれる。地球上の予測生息種数は控えめに見積もっても約2億種といわれているが、そのうち既知種は約175万に過ぎず、全体の1%に満たない。生物多様性に関する全ての学問をリードするのは分類学に他ならず、なかでも海産無脊椎動物の分類は熱帯雨林の昆虫相と並んで研究の遅れが指摘されている分野である。

紐形動物門は、その系統学的位置に関していまだに納得のいく共通理解が得られていない極めて興味深い海産無脊椎動物の一群である。しかしながら、採集や標本作製が難しいなど幾つかの点で研究対象として非常に扱いにくく、解明の遅れている分類群である。単針類はその様な紐形動物門内の一つの上目を構成し、8科96属約500種が知られている。単針類に関するこれまでの研究はその殆どが断片的な種の記載にとどまり、分類群全体の系統解析などは行われてこなかった。また近年相次いで科以上の高次分類体系が提唱されているが、未だに各研究者間で意見の一致を見ていない。

申請者は単針類を研究対象とし、日本産種の学名の命名規約上の問題や、或る属の科への所属といった分類学的諸問題について検討した。また、単針類全96属の分岐分析を行って現行の科レベルの分類を評価すると同時に、近年提唱された高次分類体系の妥当性を検証した。さらに日本産単針類全種に関する分類学的情報を網羅したりビジョンを行っている。

Emplectonema mitsuii, *Paranemertes katoi*, *Amphiporus ogumai*, *Prostoma roseocephalum* の4種は1947年初版の『改訂増補日本動物図鑑』が初出であるが、その公表形態の特異性により、これまで海外の研究者に認知されていなかった。申請者はこれら4種の学名が国際動物命名規約上、適格かつ有効である事を指摘したほか、学名の著者、出版年、およびその引用形式を示した。

更に申請者は、単針類の一属 *Duosnemertes* が、それまで無視されていた形質を持つことを明らかにした上で、科への所属に関して検討し、本属をそれまでの Amphiporidae 科から Cratenemertidae 科に移行した。

属レベルの系統関係の推定には、全属の模式種の文献情報をもとに 50 の形態形質、および 1 つの生態学的形質を抽出して系統解析のための分類形質として採用した。多針類の一種を外群として解析を行った結果得られた厳密合意樹は、Plectonemeridae 科の単系統性を支持したが、Amphiporidae 科、Emplectonematidae 科、Prosorhochmidae 科、Tetrastemmatidae 科が多系統群であることを示した。Carcinonemertidae 科、および Ototyphlonemertidae 科については科内の系統を評価できなかったが、Cratenemertidae 科は側系統群である事が示唆された。また、Cratenemertidae 科が単針類の中で最も原始的、Plectonemertidae 科は最も派生的なグループであることを明らかにし、近年提唱されたこの 2 科をまとめる分類体系よりは、伝統的分類体系の方が妥当であることを示した。

我が国からはこれまで 42 種の単針類が報告されていたが、申請者の研究により新たに 20 種の存在が確認された。この結果、日本産単針類は 7 科 22 属 62 種となる。このうち 3 属は新属、14 種は新種、3 種は新組み合わせとして記載し、1 種については新名を与えた。また、このうち 3 属は日本初記録属、5 種については日本初記録種である。これにより日本産単針類の分類学的知見はかなり増大したと言える。

3 種の新組み合わせのうちの一種 *Emplectonemella mitsuii* は、外部形態の特徴から容易に既知種 *Emplectonema mitsuii* と同定されるが、神経系は副側神経をもち、体壁筋は螺旋筋層をそなえる上、体壁縦走筋層が前方で二層に分かれ、分裂型の前頭隔壁を持つなど形質状態の組み合わせが特異であり、既存のどの属にも所属させることが困難であると判断されたため新属を創設した。

以上のように、本研究は単針類紐形動物の分類学に関する知見を大いに深めただけでなく、系統関係に関する今後の研究に新しいきっかけを与えるものとして評価される。ある地域における特定の動物群を網羅的に記載した成果は分類学という学問領域の枠内にとどまらず、生態学や生物地理学などの周辺領域へ大きな波及効果をもたらす。この観点からも本研究は高く評価される。

公開発表において、副側神経が支配する特定の器官の存在、および申請者の導いた系統仮説が今後いかに検証されるかについて質問がなされたが、申請者はおおむね妥当な回答を行った。

よって審査員一同は、申請者が北海道大学博士（理学）の学位を授与される資格のあるものと認めた。