

学位論文題名

A phylogenetic study of Phyllodocidae
(Polychaeta, Annelida), with revisions of two genera.

(サシバゴカイ科多毛類(環形動物)の系統分類学的研究)

学位論文内容の要旨

サシバゴカイ類は底生性の環形動物多毛綱の主要な一科をなす動物群で、海洋環境に広く分布し、これまでに約400種が記載されている。サシバゴカイ類は人目を引く鮮やかな色彩・斑紋を持つ種が多いこともあって少数の標本に基づき記載されたことも多く、情報不足解消のために分類の再検討が必要な状況にある。

本研究では、特に分類の見直しが必要であり、形態的多様性の高さから系統学的にも重要な位置にある*Notophyllum* 属、*Paranaitis* 属についてタイプ標本ならびに新たに採集された状態良好な標本を用い分類学的再検討を行い、さらに分岐学的手法によりサシバゴカイ科内の系統関係の推定を試みた。本研究の主要な結果は以下の通りである。

1. 分類学的再検討

1-1. *Notophyllum* 属の再検討

Notophyllum 属の既知の担名種15種に加え、同属のシノニムとみられる *Macrophyllum* 属、*Trachelophyllum* 属、*Nipponophyllum* 属、*Hesperophyllum* 属の全種について、現存する全てのタイプ標本、ならびに多数の状態良好な標本を元に検討した。*Notophyllum* 属の特徴の一つは、科内他属に例のない大きく発達し枝分かれした顎器官を持つことである。従来の研究ではこの顎器官の分岐数が重視されてきたが、特に多くの個体が観察できた *N. foliosum*、*N. japonicum* を用いて解析した結果、この形質は体サイズ依存的に変異するものであることが明らかとなった。これに対し、口吻、特にその両側の突起の形態、第一第二体節の退縮の度合い、背触鬚基節の伸長、背剛毛の有無というこれまで注目されていなかった形質に種間の差異が認められたので、これらを新たに分類に導入した。その結果、*N. foliosum* (Sars, 1835), *N. americanum* Verrill, 1885, *N. imbricatum* Moore, 1906, *N. japonicum* Marenzeller, 1879, *N. multicirris* (Grube, 1878), *N. sagamianum* Izuka, 1912, *N. splendens* (Schmarda, 1861)の7種が区別され、日本から未記載の1種 *N. imajimai* sp. nov. を確認した。このうち *N. multicirris* は原記載直後から *N. splendens* の新参同物異名とされてきた種であるが、タイプ標本を確認した結果、明確に区別される別種であることが明らかになった。上記8種の形態的特徴、生息環境、地理的分布、生物学的特徴を記載した。また、*N. laciniatum* Willey, 1905と*N. tectum* (Chamberlin, 1919)は標本の不在と記載情報の不足のため*Notophyllum* 属の不明種として扱い、*N. caecum* Fauvel, 1913は同じく*Notophyllinae* 亜科の不明種として扱った。形態観察の結果得られた形質情報をもとに*Notophyllum* 属内の分岐解析を試みた。その結果、*Notophyllum* 属の単系統性が強く支持された他、属内には*N. foliosum*、*N. imbricatum*、*N. americanum*、*N. imajimai* sp. nov.の4

種から成るクレードが口吻と背触鬚基節、背剛毛に関する形質により支持された。

1-2. *Paranaitis* 属の再検討

Paranaitis 属の既知種 14 種に加え、同属のシノニムとされる *Anaitis* 属、*Pareteone* 属、*Compsanaitis* 属、*Eulalia* (*Euphylla*) 亜属の全種について、現存する全てのタイプ標本、ならびに多数の状態良好な標本を観察した。*Paranaitis* 属の特徴の一つに口吻の多様性の高さが挙げられる。しかし、これまで体系だった記載がなされなかったために種間で対応が難しかった。本研究では口吻の形態を詳細に記載すると共に、背触鬚基節の形態、剛毛の相称性、感触手の付着位置などの新分類形質を導入した。その結果、*P. wahlbergi* (Malmgren, 1865), *P. abyssalis* (Hartmann-Schröder, 1975), *P. benthicola* (Knox, 1960), *P. bowersi* (Benham, 1927), *P. caeca* (Moore, 1903), *P. gardineri* Parkins, 1984, *P. inflata* (Hatchings & Murray, 1984), *P. kosteriensis* (Malmgren, 1867), *P. polynoides* (Moore, 1909), *P. speciosa* (Webster, 1879), *P. uschakovi* Eibye-Jacobsen, 1991 の 11 種が区別され、日本から未記載の 3 種 *P. misakiensis* sp. nov., *P. pumila* sp. nov., *P. otsuchiensis* sp. nov. を確認した。上記 14 種の形態的特徴、生息環境、地理的分布、生物学的特徴を記載した。また、*P. capensis* (Day, 1960) と *P. formosa* (Verrill, 1885), *P. picta* (Verrill, 1885) は情報の不足のため *Paranaitis* 属の不明種として扱い、*Anaitis peremptoria* Claparède, 1870, *Anaitis zeylanica* Willey, 1905, *Phyllodoce* (*Anaitis*) *papillosa* Ehlers, 1887, *Phyllodoce* (*Anaitis*) *rubens* Grube, 1880 は同じく Notophyllinae 亜科の不明種として扱った。

2. サシバゴカイ科内の系統関係

サシバゴカイ科内の系統関係を分岐学的手法を用いて推定した。内群には科内 19 属から各 1 種を選定し用いたが、特に形態的多様性の高い *Phyllodoce* 属、*Paranaitis* 属、*Mysta* 属からはそれぞれ 4 種、7 種、2 種を選んで用いた。外群にはサシバゴカイ科の姉妹群と目されているラキドニア科から 1 種を選んだ。46 形態形質を採用し、PAUP により最節約樹形を探索した結果 13 の等しく節約的な樹形を得た。これらの厳密合意樹から示される主要な結果は以下の通りである。(1) Notophyllinae 亜科の単系統性が支持された。(2) *Paranaitis* 属 7 種と *Chaetoparia nilssoni* が単系統群を形成した。このため *Paranaitis* 属は側系統群となったが、クレード内分岐の崩壊指数はいずれも低く、現段階での分類の変更は避けた。(3) *Eteone* 属群 (*Eteone* 属、*Mysta* 属、*Hypereteone* 属) は単系統群 *Paranaitis*-*Chaetoparia* の姉妹群を形成した。このことは *Eteone* 属群と *Mystides* 属群にみられる第三体節背触鬚の欠損は別々の起源を持つことを示している。逆に、*Eteone* 属群、*Paranaitis* 属、*Chaetoparia* 属、*Phyllodoce* 属に存在する顎突起は単一起源である可能性が高まった。

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 助教授 佐 藤 正 典 (鹿児島大学大学院理工学研究科)

学 位 論 文 題 名

A phylogenetic study of Phyllodocidae
(Polychaeta, Annelida), with revisions of two genera.

(サシバゴカイ科多毛類 (環形動物) の系統分類学的研究)

環形動物多毛綱は一般に大型の海産底生動物群で、軟体動物や節足動物甲殻綱とならび、海洋ベントス群集中で生物量において最大の分類群のひとつである。また、多毛綱は17目約80科に分けられ、捕食性、腐食性、濾過摂食性、寄生性など様々なニッチェに適応放散をとげる一方、柔軟かつ筋肉質のその体はタンパク質に富み、魚類、大型甲殻類などより大型な捕食者の良質な飼料となり、海洋食物網の中で極めて重要な位置を占める。さらに砂泥中に棲管を作って生息するものも多く、特に河口干潟などの富栄養化した底質中では多毛類の棲管中を流れる水流により底質中の有機物の分解が促進され、いわゆる「干潟の浄化作用」の一翼をなすなど、環境保全を考える上でも極めて重要な動物である。しかしながら、環形動物多毛類の研究は軟体動物や節足動物に比べ大きく後れをとっている。体が軟らかく硬い部分の少ない事に加え、環形動物の特徴でもある同規的体節からなるその体は、体節ごとの分化も少ないため、分類形質が少ないことがその一因であると予想される。申請者の研究は多毛類の中でも特に分類形質に乏しく分類が困難であるとされるサシバゴカイ科を対象としたものである。

申請者はサシバゴカイ科の中で特に分類が混乱し、その見直しが必要とされている *Notophyllum* 属と *Paranaitis* 属について、タイプ標本ならびに、申請者自身によって新たに採集された状態良好な多くの標本、さらに海外の研究者により採集された多数の標本を併用し、両属の分類学的再検討を行っている。

その最初のステップとして申請者は既存の分類形質の見直しから着手した。特に *Notophyllum* 属に関しては、これまで極めて重視されていた顎器官の分岐

数という形質が体サイズ依存的な変異を持つことを明らかにし、変異幅を把握した限定的な使用が必要であることを示した。さらに新たな分類形質の探索を試みた結果、背触鬚基節、口吻等の形質を分類に新たに導入した。同様に *Paranaitis* 属については、第一体節と第二体節の間の癒合の有無が分類形質として用いられていたが、この形質は標本の作製条件の違いによるアーティファクトと区別できないことを指摘し、特に口吻から、突起の形状・配列・分布などこれまで曖昧だった情報を整理し、分類形質としての利用を可能にした。

次に、再評価した形質を用い、これまでに記載されていた *Notophyllum* 属 2 1 種、*Paranaitis* 属 2 7 種を比較検討した結果、それぞれ 7 種と 1 1 種が有効名であると結論し、残りの種はそれぞれ同物異名、不明種とあつかうか、別属に所属変更した。有効種それぞれの再記載を行い、新たに *Notophyllum* 1 種、*Paranaitis* 3 種を新種として記載した。また、それぞれの種の地理的分布記録についても報告のもとになった標本をもとに再同定を行い、誤同定を修正した結果、広域分布種とされていたものに 2 種が混在していた事などを発見し情報の訂正を行った。これらの処置により、混沌とした状況にあった 2 属について大幅な情報の整理が行われたことで、続く研究での誤同定などの混乱要因を防止し、記載のスタンダードを提供したことで本研究の意義は大きい。

さらに、本論文では、上記の分類学的再検討の過程で得られた多くの形質情報をもとに、サシバゴカイ科内の系統関係の推定を行っている。4 6 形態形質を用いた節約法による解析の結果、サシバゴカイ科の 3 つの亜科の内、*Notophyllinae* 亜科の単系統性は支持されたが、*Phyllodocinae* 亜科は側系統、*Eteoninae* 亜科は多系統との結果を得た。これは、*Eteoninae* 亜科のタイプ属である *Eteone* 属が *Phyllodocinae* 亜科に包含されたためであるが、この点で Orrhage and Eibye-Jacobsen (1999) による中枢神経系の形質を用いた結果と一致する。異なるデータセットから同じ結論が得られたことで、*Eteone* 属の系統的位置についてのこの仮説はより強化されたと言える。

以上のように本研究は分類の混乱したサシバゴカイ科多毛類について現在可能な最良の手法で再検討を行ったものであり、その結果、形態・分布・生態等の情報が大幅に整理された事は非常に大きな成果である。さらにこの研究により現段階での知見が一つにまとめられた事で、以後の研究での正確な同定を可能にし、間違った情報を減らすと共に、更なる未記載種の発見を容易にし、将来の分類学の発展にも大きな貢献をしたといえる。

よって申請者は、北海道大学博士（理学）の学位を授与される資格があるものと認める。