

学 位 論 文 題 名

# Taxonomy and Biology of the Japanese Penicillate Diplopods

(日本産フサヤスデ類の分類学及び生物学に関する研究)

## 学位論文内容の要旨

日本におけるフサヤスデ類の分類学と生物学に関する研究は、高桑・高島 (1942) 以来およそ 60 年間際立った進展が見られない。本研究は、日本産フサヤスデ類の分類学と生物学について新たな観点から検討したものである。分類学においては一般形態の記載、成体と幼虫の種レベルでの検索表の作成、既知種の再検討と再記載、未記載種の記載、後胚子発生、系統関係、地理的分布、東アジア地域の分類体系の構築について検討した。分類形質として従来用いられていなかった大顎構造を新たに取り入れることによって、種や属の決定など今までの分類学上の疑問点を統一的に説明できた。大顎は、実体顕微鏡下で解剖し、生物顕微鏡と走査型電子顕微鏡で観察した。系統関係は後胚子発生と地理的分布の両面から検討した。地理的分布は 1,078 地点の調査から明らかにした。東アジア地域での分類体系の構築には特に大顎の臼歯形態を重視した。また、生物学においては生活史、生息地、繁殖、食物選好性、性比について検討した。生活史は 1975 年から 1990 年の期間におもに定期調査によって調べた。生息地環境の塩濃度と食物分析は Mohr 法および分光分析(可視)で行った。食物選好性は消化管内容物を分析した。性比は  $\text{♀}/\text{♂}+\text{♀}$  の式で求めた。

1. 一般形態を詳細に記載したことで、新しい分類形態と名称の関連性が明瞭になった。
2. 成体と幼虫の種レベルの検索表を作成したことで、すべての幼虫期について種や属の確定ができるようになった。
3. 日本産 *Monographis* 属の 1 種 3 亜種はすべて以下の特徴をもっていた：1) 大顎臼歯の縁片末端棘は普通で、臼歯櫛葉数が少ない、2)) 第 6 触角節の感覚乳頭は少ない、3) 歩肢の第 2 附節は基部が卵形の小さな感覚毛をもつ。一方、中国・東南アジア産 *Monographis* 属は以下の特徴をもっていた：1) 大顎臼歯は頑丈な末端棘のある臼歯縁片と多数の臼歯櫛葉をもつ、2) 第 6 触角節の感覚乳頭は多数あり、触角節末端縁に沿って配列する、3) 歩肢の第 2 附節は頑丈な棘がある。このことから日本産種群と中国・東南アジア産の種群は互いに別属として扱うのが妥当と判断された。また、日本産 3 亜種のすべてについて歩肢の第 2 附節の感覚毛は *Eudigraphis* 属の特徴 (Silvestri, 1948) と完全に一致した。このことから日本産の *Monographis* 属とされていたものは *Eudigraphis* 属に変更するのが妥当と判断された。また、3 亜種には大顎の臼歯構造に加えて、口器形態、歩肢感覚毛の形態と毛序などに明瞭な区別が認められ、それぞれ別種とした。
4. *Polyxenus shinoharai* は第 6 触角節に 2 本の太い桿状乳頭をもっている。一方、ヨーロッパ産 *P. lagurus* および近縁種はすべて 1 本の太い桿状乳頭をもっている。これにより、新属の *Japonixenus* を創立し、*shinoharai* をこれに帰属した。
5. 本州中部山岳地帯から *Polyxenus* 属の未記載の新種を発見し、*P. tamurai* sp. nov. と命名して記載した。
6. *Lophoturus okinawai* の大顎構造は原記載に記載されていないためにこれを記載した。

7. 種ごとの後胚子発生を明らかにし、発育段階による形質の変化を比較した。*Eudigraphis* 属の4種は *E. kinutensis*, *E. taiwaniensis*, *E. takakuwai*, *E. nigricans* の順で祖先的な形質を多く持っていた。また、*J. shinoharai* と *P. tamurai* sp. nov. の両属は近縁関係にあることが判明した。*L. okinawai* は VI と VII 齢意外に後胚子発生は解明できていない。
8. *E. takakuwai*, *E. nigricans*, *E. kinutensis*, *J. shinoharai*, *L. okinawai* は本州の暖温帯地域から亜熱帯地域にかけて分布した。このことから、これらの3属5種は、琉球列島を経由して本州に分布したと考えられた。また、*P. tamurai* sp. nov. は、近縁種がウラジオストクに生息すること、琉球列島には分布しないことなどから朝鮮半島経由で本州に侵入し、分化したものと考えられる。
9. *Eudigraphis* 属の4種の系統関係において、中国大陸で *E. sinensis* と共通の祖先型から *E. kinutensis* の祖先型が派生し、この祖先型が台湾で *E. kinutensis* と *E. taiwaniensis* の2種を派生させた。その後、*E. taiwaniensis* の祖先型は *E. takakuwai* を派生させ、さらに *E. takakuwai* の祖先型から *E. nigricans* が派生したと考えられた。このことは地理的パターンによっても支持された。また、*Japonixenus* 属は祖先形質を多くもつ *Polyxenus* 属から派生したと考えられた。*L. okinawai* の系統関係は今後の調査によって明らかにする。
10. *Japonixenus*—*Polyxenus* 属グループの大顎は円形に配列した中間葉感覚乳頭と副臼歯隆起をもつ。一方、*Eudigraphis*—*Monographis* 属グループは3列の中間感覚乳頭と臼歯櫛葉をもつ。これにより、*Polyxenidea* 上科は従来の *Polyxenidae* 科だけでなく、新科を創立するのが妥当と考え、*Silvestridae* を創立した。*Japonixenus*—*Polyxenus* 属グループは *Polyxenidae* 科に、*Eudigraphis*—*Monographis* 属グループは新科にそれぞれ分類される。また、この新しい分類体系に従って東アジア産フサヤスデ類を再検討した。
11. *L. okinawai* を除く日本産フサヤスデ類の生活史は1年1世帯であった。*L. okinawai* の生活史は今後解明する。
12. 生息場所は種特異性が認められ、以下の5型が確認された：*E. takakuwai*—腐植中、樹皮下、樹冠、落果、蟻巣など多様型、*E. kinutensis*—樹皮下型、*E. nigricans*—磯海岸の岩の剥離間隙型、*J. shinoharai*—海岸森林と磯海岸の境界域の岩の剥離間隙型、*P. tamurai* sp. nov. と *L. okinawai*—腐植中型。
13. *L. okinawai* を除く3属5種の産卵期は、6月中旬から10月下旬であった。卵塊は以下の3型に分けられた：*Eudigraphis* 属—4〜5列の平板型、*Japonixenus* 属—2段リング型、*Polyxenus* 属—螺旋型。1卵塊あたりの卵数は *E. takakuwai*  $32.3 \pm 4.91$ 、*E. nigricans*  $25.8 \pm 4.08$ 、*E. kinutensis*  $31.7 \pm 6.15$ 、*J. shinoharai*  $16.0$  ( $n=1$ )、*P. tamurai* sp. nov.  $16$  ( $n=1$ ) であった。
14. 食性は以下の4型に分けられた：*E. takakuwai*、*P. tamurai* sp. nov.、*L. okinawai* の3種—腐植食型、*E. kinutensis*—樹皮・地衣食型、*J. shinoharai*—腐植・地衣食型、*E. nigricans*—地衣食型。
15. 生殖法は両性生殖であり、単性生殖は認められなかった。性比は約1:1であった。

最後に、この研究から日本産フサヤスデ類が3科4属6種に分類整理され、種ごとの後胚子発生、系統関係および分布が明らかになった。さらに、フサヤスデ類の生活史、生息地、繁殖、食物選好性、性比についても明らかにされた。これらの研究手法ならびに結果はフサヤスデ類の研究の発展だけでなく、今後、他のヤスデ類の研究にも貢献するものと考えられる。

# 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 戸 田 正 憲 (大学院地球環境科学研究科)

## 学 位 論 文 題 名

# Taxonomy and Biology of the Japanese Penicillate Diplopods

(日本産フサヤスデ類の分類学及び生物学に関する研究)

フサヤスデ類は、その名の通り体表に毛の束を備え、最大でも体長 6 mm 以下の最小のヤスデで、分類学的にはヤスデ綱フサヤスデ亜綱に属し、現在までに記録されている約 100 種は熱帯地方から北極圏まで広く分布する。一般のヤスデ類は主に外部生殖器の形態で分類されている。ところがフサヤスデ類は発達した外部生殖器を持たないため、種分類形質が少なく、高次分類群でも分類は安定していなかった。また、フサヤスデ類の後胚子発生については断片的な報告例以外に本格的な研究はなされておらず、生活史、棲息地、繁殖、食性などの生物学的特性はほとんど解明されていなかった。申請者が本研究を始める前は日本産フサヤスデ類は 3 属 3 種 3 亜種とされていた。

そこで申請者は、日本産フサヤスデ類の全容の解明を目的とし、分類学および生物学的観点から研究を行なった。その包括的研究の成果が本論文である。

まず、従来亜種とされてきた *Eudigraphis takakuwai takakuwai*, *E. t. nigricans*, *E. t. kinutensis* は、大顎臼歯櫛の櫛歯の配列状態、歩肢第 2 附節の感覚毛の卵型基部の毛の有無、等々の形態形質で明確に区別されることを見いだした。さらに、日本の 1,078 地点で定性的な調査をおこなった結果、*E. t. takakuwai* は山岳地帯を除く関東地方以西に広く分布し、*E. t. nigricans* は日本の暖温帯に属する磯海岸に分布、*E. t. kinutensis* は暖温帯の北部地域にあたる関東地方に局所分布することが明らかとなった。*E. t. takakuwai* と *E. t. nigricans*、また *E. t. takakuwai* と *E. t. kinutensis* は同所的生息が確認された。他方、*E. t. nigricans* と *E. t. kinutensis* は分布が重ならなかった。生息場所を調べてみると、*E. t. takakuwai* は腐植中、樹皮下、樹冠、落果、蟻巣など多様なところ、*E. t. kinutensis* はケヤキやクスノキなどの樹皮下、*E. t. nigricans* は海岸森林から隔離された磯海岸の岩の剥離間隙と、それぞれ異なっていた。以上の結果から、3 亜種は生殖的に隔離されているとみとめ、それぞれを種に格上げし、3 別種 *Eudigraphis takakuwai*, *E. nigricans*, *E. kinutensis* として記載した。以

上の研究は、分布や生息場所のデータを用いて生殖隔離機構の有無を生物学的に確認して種分類学を行なうという、信頼度の高い種分類の典型的研究として高く評価できる。

さらに申請者は、本州中部山岳地帯から日本で未記録の *Polyxenus* 属の一種を発見し、新種として記載した。また、日本産 *Lophoturus okinawai* の原記載には大顎構造の記述がないことから、それらについても明らかにした。以上の分類学的研究から、日本産フサヤスデ類は4属6種となった。加えて申請者は、日本各地1,078地点での調査に基づき、それぞれの種の地理的分布を明らかにした (*Eudigrashis* 種に関しては上述のとおり)。 *J. shinoharai* は暖流の影響を受ける海岸森林周辺に限って分布し、 *P. tamurai* sp. nov. は本州中部の山岳地帯にのみ分布する。また、 *L. okinawai* は沖縄島と小笠原諸島の亜熱帯に属する地域に広く分布することが判明した。

生物学的特性についても申請者は詳細な研究を行なった。まず、生活史は、継続的な調査ができなかった *L. okinawai* を除いたすべて1世帯1年であることが確認された。主な生息地は以下の通り (*Eudigrashis* に関してはすでに述べた)。 *J. shinoharai* は海岸森林と磯海岸の境界域にすむ。 *Polyxenus* 属新種と *L. okinawai* は腐植層中に棲息する。

産卵時期については以下のことが判明した。 *L. okinawai* を除く3属5種において6月中旬から10月下旬である。すべて卵塊の形で産卵され、卵塊の表面は逆鉤のある尾毛で被われる。卵の配列は属によって特徴があり、 *Eudigrashis* 属は4~5列の平板型、 *Japonixenus* 属は2段リング型、 *Polyxenus* 属は螺旋型であった。1卵塊あたりの卵数は種によって異なり、 *E. takakuwai* 32.3、 *E. kinutensis* 31.7、 *E. nigricans* 25.8、 *J. shinoharai* 16.0、 *P. tamurai* sp. nov. 16である。

日本産フサヤスデ類の食性は4型に分類された。 *E. takakuwai*、 *P. tamurai* sp. nov.、 *L. okinawa* の3種は腐植食型、 *E. kinutensis* は樹皮-地衣食型、 *J. shinoharai* は腐植-地衣食型、 *E. nigricans* は地衣食型である。最後に、日本産フサヤスデ類の生殖型は両性生殖型であること、又、性比がほぼ1:1であることを明らかにした。

以上の、申請者による日本産フサヤスデ類の生物学的特性に関する研究は、これまで世界でも例を見ない詳細なもので、今後の同様な研究の範となるものである。

以上のように、本研究はフサヤスデ類の分類学および生物学に関する知見を大いに深めたことに加えて、世界のフサヤスデ類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。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。