

学 位 論 文 題 名

The taxonomy and phylogeny of the superfamily
Gammaroidea (Crustacea:Amphipoda) in Japan

(日本産ヨコエビ上科ヨコエビ類 (節足動物門: 甲殻綱) の
系統分類学的研究)

学位論文内容の要旨

ヨコエビ類は、海陸に広く分布し、これまでに 7,000 種以上が記載されている小型甲殻類である。ヨコエビ類は直接発生をし、幼体がふ化するまでメスが保護するため浮遊幼生期をもたず、移動分散能力が低い。このため、地域ごとに異なった種に分化しやすいと考えられている。また、ヨコエビ類は魚類の初期飼料になるなど、生態系食物連鎖の中で重要な役割を担っていると考えられる。

ヨコエビ上科ヨコエビ類は、既知種 500 種以上を擁する大きな分類群である。しかし、日本における本上科の分類学的研究は不十分であり、未記載種の存在が予想された。また、ヨコエビ上科の系統関係や適応放散に関してはほとんど知見がなかった。本研究では、ヨコエビ上科の詳細な形態形質の観察と分子系統解析を行なうことにより、日本における本上科の種多様性と系統関係を解明することを目的とし、記載分類および系統学的な研究を行なった。

第一章では、4 科 10 属 26 種のヨコエビ上科ヨコエビ類を日本から記録もしくは記載した。扱った種のうち、6 種 (*Eogammarus itotomikoe*, *Jesogammarus fujinoi*, *J. mikadoi*, *J. shonaiensis*, *Lucioblivio kozaensis*, *Octopupilla felix*) は学位論文作成の過程で著者らによってすでに新種として記載公表された種、3 種 (*Eogammarus barbatus*, *E. tiuschovi*, *Spasskogammarus spasskii*) は日本からの初記録種である。また、1 新科 2 新属を設立した。新科 *Luciobliviidae* は新属新種 *Lucioblivio kozaensis* に基づいて設立した。本科は、大顎の臼歯が退化すること、顎脚の外板が退化すること、第 7 胸肢は底節鰓を欠くこと、第 3 尾肢外枝は 1 節である、という特徴的な形質をもつ。新属 *Octopupilla* は、新種 *O. felix* に基づいて *Mesogammaridae* 内に設立した。本属は、目が痕跡的であること、第 3 尾節背面に頑丈な刺毛をもつこと、第 3 尾肢内枝が外枝の長さの 70% に達すること、などの特徴的な形質をもつ。さらに、*Eoniphargus* の科への所属を明らかにした。今回、原記載以来 50 年ぶりに本属のタイプ種 *E. kojimai* が得られた。この新たに得られた標本を精査した結果、*Eoniphargus* は *Mesogammaridae* に所属するとの結論を得た。

第二章では、ヨコエビ上科の系統類縁関係を明らかにするために、(1) *Jesogammarus* お

よび (2) ヨコエビ上科および周辺分類群の分子系統学的解析を行なった。

(1) *Jesogammarus* (Anisogammaridae) は、日本、中国、韓国の淡水、汽水域から 2 亜属 16 種が報告されている。本研究では、COI および 12S rRNA データに基づき *Jesogammarus* の系統関係の推定を行なった。その結果、subgenus *Annanogammarus* の単系統性が強く支持された。また、*J. (A.) naritai* と *J. (J.) suwaensis* は上記の 2 遺伝子ではほとんど差異が見られず、*J. (A.) naritai* は琵琶湖産魚種とともに諏訪湖および河口湖に移入された可能性も示唆された。一方、中国産の *J. (J.) hebeiensis* や汽水に生息する *J. (J.) hinumensis* の系統的位置は確定できなかった。また、解析に用いられた *J. (A.) naritai* と *J. (J.) suwaensis* の個体数も各 2 個体と少ないため、両種の関係を明らかにするために、さらに多くの個体を解析に用いる必要がある。

(2) 日本産ヨコエビ上科の 4 科 10 属 12 種、ハッジヨコエビ上科の 1 科 3 属 4 種、マミズヨコエビ上科の 1 科 1 属 1 種を用い、ミトコンドリアの 16S rRNA および核の 28S rRNA データに基づき分子系統解析を行なった。その結果、海から淡水および間隙環境への侵入は、独立に何度も生じている可能性が示唆された。また、Anisogammaridae, Mesogammaridae の単系統性が強く支持された。一方、ヨコエビ上科の単系統性は支持されなかった。このことから、ヨコエビ類においては、系統関係に基づく、上科レベルでの分類学的再検討が必要である。ヨコエビ上科は、第二触角に gammarid-type の calceoli をもつことで特徴付けられていたが、gammarid-type の calceoli は、ヨコエビ類において、少なくとも 2 回独立に進化した可能性が示唆された。

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 小 亀 一 弘

学 位 論 文 題 名

The taxonomy and phylogeny of the superfamily Gammaroidea (Crustacea: Amphipoda) in Japan

(日本産ヨコエビ上科ヨコエビ類 (節足動物門：甲殻綱) の
系統分類学的研究)

ヨコエビ類は、陸海域に広く分布する小型甲殻類で、膨大な種を擁し、魚類の初期飼料となるなど生態学的にも重要なグループである。現在までに日本とその沿岸地域からはおよそ 300 種が報告されている。種数こそ地中海などのよく調査されている地域とほぼ同じであるが、それらの地域では種分類が完成しているのに対し、日本の現状はそれには程遠く、これまでにまとまった報告がある地域は、瀬戸内海と北九州に限られていた。本研究は、日本をほぼ網羅する 188 地点から得られた 20,000 個体を越えるサンプルに基づき、日本のヨコエビ上科を扱った最初のモノグラフである。学位論文は、(1) 日本産のヨコエビ上科ヨコエビ類の分類と、(2) ヨコエビ上科および周辺分類群の分子系統学的な解析の 2 部から構成されている。分類の部では記載分類に徹して研究を行ない、1 新科 2 新属を設立した。新科 *Luciobliviidae* は新属新種 *Lucioblivio kozaensis* に基づき、大顎の臼歯と顎脚の外板が退化し、第 7 胸肢に底節鰓を欠き、第 3 尾肢外枝は 1 節からなる等々の特徴的な形質をもつ。新属 *Octopupilla* は、新種 *O. felix* に基づいて *Mesogammaridae* 内に設立したもので、目が痕跡的、第 3 尾節背面に頑丈な刺毛をもつ、第 3 尾肢内枝が外枝の長さの 70% に達する等々の特徴的な形質をもつ。さらに、正確な記載と綿密な図版によって 4 科 10 属 26 種のヨコエビ上科ヨコエビ類を日本から記録した。このうち、6 種は過去 5 年の間に申請者と共同研究者が記載したものであり、3 種は申請者によって日本に分布することが初めて確認された種である。本研究によって日本のヨコエビ上科の種数は従来知られていたものの 2 倍近くに増え、日本は本上科の解明が最も進んだ地域の一つとなった。

分子系統解析の部では、分子データを基に、ヨコエビ上科および周辺分類群の系統関係を推定し、分類学的問題の解決および生息環境の進化について検討を加えている。*Jesogammarus* の系統解析では、COI および 12S rRNA データに基づき、本属が擁する 2 亜属のうち *Annanogammarus* 亜属の単系統性が強く支されることを示した。加えて、*J. (A.) naritai*

と *J. (A.) suwaensis* は上記の 2 遺伝子ではほとんど差異が見られず、*J. (A.) naritai* は琵琶湖産魚種とともに諏訪湖および河口湖に移入された可能性も示唆された。

ヨコエビ上科の系統類縁関係に関しては、日本産ヨコエビ上科の 4 科 10 属 12 種に加え、*Hadzioidea* の 1 科 3 属 4 種および *Crangonyctoidea* の 1 科 1 属 1 種を用いて、ミトコンドリアの 16S rRNA および核の 28S rRNA データに基づく分子系統解析を行っている。その結果、海から淡水および間隙環境への侵入、もしくはその逆の経路は、ヨコエビ類において独立に何度も生じている可能性があることが示唆された。加えて、*Anisogammaridae* および *Mesogammaridae* の単系統性が強く支持されることを示す一方、ヨコエビ上科が単系統とならないことを明らかにした。このことは、上科レベルでの分類学的再検討が必要であることを示唆する重要な指摘である。

審査員一同は、これらの成果を高く評価し、申請者が博士（理学）の学位を受けるに十分な資格を有するものと判定した。