

学位論文題名

Taxonomy and Phylogeny of Tanaidaceans (Crustacea: Peracarida) from Japan

(日本産タナイス目 (甲殻亜門: フクロエビ上目) の
分類学および系統進化学に関する研究)

学位論文内容の要旨

タナイス目はフクロエビ上目に属する水生甲殻類の一動物群である。主に海域に産し、海産種は極域から赤道直下、沿岸域から水深 9000m にいたる深海域まで報告される。世界から約 1000 種 (うち化石種 13 種)、日本近海からは 80 種余りが報告される。現行のタナイス目内の体系は 4 亜目 34 科からなるが、系統関係については、多くの研究が限られたグループ間の近縁性を独立に示唆するに留まっているため、理解が進んでいない。2010 年には初めてタナイス目内の分子系統解析が試みられたが (Drumm 2010)、現生 3 亜目のうちの 2 亜目、そのうちの少数の科しか扱えておらず、多くの系統的仮説は解決されないまま残されている。

本論文は、タナイス類の形態形質に基づく記載分類学的研究および、分子情報に基づく系統進化学的研究の成果をまとめたものである。

第一章では、タナイス目の概要と研究材料・方法について述べた。第二章では、南西諸島海域より得られたタナイス類の記載分類を行った。4 未記載種、*Nesotanaïs ryukyuensis* sp. nov., *Kudinopasternakia balanorostrata* sp. nov., *Pseudosphyrapus quintolongus* sp. nov., *Pseudosphyrapus cuspidiger* sp. nov. の記載を行った。*Nesotanaïs ryukyuensis* を記載する過程で *N. rugula* Bamber, Bird and Angsupanich, 2003 の補完的再記載を行い、両種の雄が鋏脚に有する溝列の構造と機能について考察を行った。また、*Nesotanaïs* 属と *Pseudosphyrapus* 属の種検索表を作成した。

第三章では、*Arctotanaïs alascensis* (Richardson, 1899) の所属を明らかにした。本種は所属している Tanaidae 科の共有派生形質状態の一つである、“歩脚座節の喪失”を示さず、歩脚座節を有することが Kussakin と Tzareva (1974) により報告されていた。しかし後に Sieg (1980a) は本種が歩脚座節を喪失していると記載した。“歩脚座節の喪失”は、タナイス目内において Tanaidae 科のみが示す形質状態であることから、本種が歩脚座節を有していた場合、所属について疑問が生じる。今回、北海道より得られた *A. alascensis* を用いて、分子系統学的手法から本種の所属を検証した。採集された標本にはこれまで報告の無かった雄個体が含まれたので、その記載も行った。18S rRNA 遺伝子の部分配列情報に基づいた分子系統樹は、*A. alascensis* が Tanaidae 科に属することを強く支持した。形態観察では、Kussakin と Tzareva (1974) の記載どおり本種が歩脚座節を有することと、Tanaidae 科の他の共有派生形質状態を示すことが再確認された。以上のことから、*A. alascensis* は Tanaidae 科に所属させるのが妥当であると考えられたので、Tanaidae 科の判別文の修正を行った。また *A. alascensis* の歩脚座節は半円形であり、他のタナイス類が有する円形の歩脚座節とは異なる形状を示すことが今回明らかになった。

第四章では、タナイス目内の分子系統解析を行った。これまでタナイス目内の亜目階級には 2 仮説が提唱されている。Lang (1956) は現生種について Monokonophora と

Dikonophora の 2 亜目体系を提唱した。Sieg (1980b) は化石種までを含んだ 4 亜目体系を提唱した。Sieg (1980b) の体系下で現生種は, Apseudomorpha 亜目, Neotanaidomorpha 亜目, Tanaidomorpha 亜目の 3 亜目に分けられ, Tanaidomorpha 亜目はさらに Tanaoidea 上科と Paratanaoidea 上科の 2 上科に分けられる。現在タナイス類研究者に広く認められているのは, Sieg (1980b) の体系である。これら 2 体系で大きく異なるのは, Neotanaidae 科の系統的位置であるが, 本科の系統的位置については異なる 3 仮説が存在している。

Lang (1956) は Neotanaidae 科が現行の Paratanaoidea 上科と姉妹群を形成し, 現行の Tanaoidea 上科とともに Dikonophora 亜目としてまとまると考えた。Lauterbach (1970) と Gardiner (1975) は Lang (1956) の体系を支持したうえで, Neotanaidae 科は現行の Tanaoidea 上科と Paratanaoidea 上科全体の姉妹群であると考えた。Sieg (1984) は自身の提唱した現生 3 亜目の体系の下, Neotanaidae 科は Neotanaidomorpha 亜目を構成する唯一の科であり, Apseudomorpha 亜目と近縁であると考えた。本章では, Neotanaidae 科の系統的位置について, 分子系統学的手法を用いて検証を行った。18S rRNA 遺伝子の部分配列情報に基づいた分子系統樹は, 解析方法により樹形に差が見られたが, いずれの場合も, Neotanaidae 科が Tanaoidea 上科と姉妹群を形成することを強く示した。この結果は, これまで提唱されていたいずれの系統仮説とも異なり, 同時に Sieg (1980b) の現生三亜目の体系を否定するものであった。得られた分子系統樹をもとに, さらに, Apseudomorpha 亜目内に独立に進化した 2 系統が存在するという仮説と, Apseudomorpha 亜目に属する Sphyrapodidae 科の系統的位置に関する仮説についても議論を行った。Guțu (2006) は Apseudomorpha 亜目内には第一歩脚底節および胸節側部の棘状突起の有無で区別できる独立の 2 系統が存在すると提案した。しかし Drumm (2010) の系統樹では 2 系統がそれぞれ単系統を形成しなかった。今回の結果は Drumm (2010) と同様であり, やはり Guțu (2006) の仮説を支持しなかった。Sphyrapodidae 科については, 形態類似度から, 同じ亜目に属する Kalliapseudidae 科との近縁性と, 異なる亜目に属する Neotanaidae 科との近縁性が提唱されていた。今回, 最節約法, 最小進化法, 最尤法を用いた解析において Sphyrapodidae 科は Kalliapseudidae 科を除いた Apseudomorpha 亜目と姉妹群を形成し, Kalliapseudidae 科および Neotanaidae 科との近縁性は支持されなかった。唯一ベイズ法を用いた解析においてのみ Kalliapseudidae 科との近縁性が示唆されたが, やはり Neotanaidae 科との近縁性は支持されなかった。

以上の通り, 本論文では, 4 未記載種の記載を行い, *Arctotanais alascensis* および Neotanaidae 科の系統的位置について分子系統学的手法を用いて明らかにした。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 Matthew H. DICK

副 査 教 授 片 倉 晴 雄

副 査 教 授 堀 口 健 雄

副 査 准教授 柁 原 宏

学 位 論 文 題 名

Taxonomy and Phylogeny of Tanaidaceans (Crustacea: Peracarida) from Japan

(日本産タナイス目 (甲殻亜門: フクロエビ上目) の
分類学および系統進化学に関する研究)

タナイス目 (Tanaidacea) は主として海域に産する小型水生甲殻類で、これまで世界から約 1000 種、日本から 80 種余りが報告されているが、現在も未記載種が多く存在するグループである。本目においては 4 亜目 5 上科 34 科からなる高次分類体系が広く受け入れられてきたが、これら高次分類群間の系統関係には不明な点が多く残っていた。著者は日本産タナイス目を対象として分類学的、系統学的研究を行い、本論文にまとめた。論文はタナイス目の概要について述べた第一章、各章の内容をまとめた第五章を含む計五章からなる。

第二章においては南西諸島海域から得られた 4 新種が記載されている。南西諸島海域は沿岸域から深海域に至るまで多様な海洋環境を保有しているものの、これまで本海域からのタナイス類の報告は 5 報 10 種に限られており、十分な研究が進んでいたとは言い難い。そこで著者は本海域を対象に採集調査を行い、2 科 4 未記載種を確認し、それぞれ *Nesotanaïs ryukyuensis*、*Kudinopasternakia balanorostrata*、*Pseudosphyrapus quintolongus*、*P. cuspidiger* として記載した。このうち *Nesotanaïs* 属は日本初報告、*Kudinopasternakia* 属は北太平洋初報告であった。*Nesotanaïs ryukyuensis* を記載する過程で *N. rugula* Bamber, Bird and Angsupanich, 2003 のタイプ標本と比較観察したところ、後者の雄の缺脚において原記載と異なる点を確認されたため *N. rugula* の雄缺脚を再記載した。この他著者は *Nesotanaïs* 属および *Pseudosphyrapus* 属の全種の検索表を作成している。

第三章では *Arctotanaïs alascensis* の雄を記載すると共に、本種の系統学的位置について検証している。*Arctotanaïs alascensis* はタナイス上科に所属するとされていたものの、本上科の定義形質の一つである歩脚座節の形質状態については、欠損するという記述 (Sieg 1980) と定義に反し座節が存在するという記述 (Kussakin & Tzareva 1974) が混在しており、本種の上科への所属には疑問があった。そこで著者は本種の所属を検証するために、歩脚の走査型電子顕微鏡観察と分子系統解析を行った。詳細な電子顕微鏡観察の結果、本種は歩脚座節を持っていることが確認され、また分子系統解析の結果からは本種が残りのタナイス上科の種と単系統群を構成することが示された。これらのことから *A. alascensis* のタナイス上科への所属が確かめられたため、歩脚座節に関するこれまでのタナイス上科の定義の修正を行った。また、著者が採集した標本には、これまで知られていなかった本種の雄個体が含まれていたため、その記載も行っている。

第四章では、ネオタナイス科の系統学的位置とタナイス目内の高次分類体系に関する議論が行われている。現生のタナイス目では、アブセウデス上科を含むアブセウデス亜目、ネオタナイス亜目、パラタナイス上科とタナイス上科を含むタナイス亜目からなる 3 亜目 3 上科の体系が支持されてきた。しかし、これら高次分類群間の関係については形態形質に基づいた三つの異なる系統仮説が提唱されてきたが、分子データに基づいた系統解析は行われていなかった。そこで著者は、3 亜目 3 上科に属する現生種を材料に含んだ分子系統解析を行い、現行の高次分類体系を検討した。得られた 18S rRNA 遺伝子の部分配列情報に基づく系統樹からは、ネオタナイス亜目とタナイス亜目が単系統となること、ネオタナイス亜目がタナイス亜目のタナイス上科と姉妹群を形成する

ことが強く支持された一方、アブセウデス亜目が単系統か否かについては決定できなかった。この結果はこれまで形態形質に基づいて提唱されてきた三つの系統仮説のいずれとも異なっていた。著者は、タナイス亜目が側系統的となった今回の解析結果に基づいて現行体系の修正を行った。すなわち、ネオタナイス亜目とタナイス亜目が多くの共有形質を持ち、なおかつ、ネオタナイス科、パラタナイス上科、タナイス上科が複数の形質によって明瞭に区別されるという形態学的特徴も考慮した上で、ネオタナイス亜目をタナイス亜目内の上科に格下げし、2 亜目 4 上科とする高次分類体系を新しく提唱した。

これを要するに、著者は、4 種の新種記載を通して日本産タナイス類の多様性理解に貢献するとともに、タナイス目内の関係の大きな枠組みを分子系統学的手法により初めて明らかにした。このことはタナイス類の分類学・系統進化学の発展に対して貢献するところ大なるものである。よって著者は、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る。