

氏名	佐藤 友美
学位の種類	博士(理学)
学位記番号	博甲第933号
学位授与の日付	平成19年3月22日
学位授与の要件	課程博士(学位規則第4条第1項)
学位授与の題目	Phylogeny and evolution of the genus <i>Xestoleberis</i> (Podocopida, Ostracoda, Crustacea) (貝形虫 <i>Xestoleberis</i> 属の系統と進化)
論文審査委員(主査)	神谷 隆宏(自然科学研究科・教授)
論文審査委員(副主査)	加藤 道雄(自然科学研究科・教授), 長谷川 卓(自然科学研究科・助教授), 岩見 雅史(自然科学研究科・教授), 塚越 哲(静岡大学・助教授)

Abstract

Ostracode genus *Xestoleberis* belongs to family Xestoleberididae, superfamily cytheroidea, and is one of the small Crustaceans. The genus *Xestoleberis* appeared during the Cretaceous and is presently distributed from tropical to temperate areas all over the world. However, the phylogenetic relationships of *Xestoleberis* and its biogeographical distribution have been little studied around Japan nor other areas.

A total of 28 *Xestoleberis* species, collected from the intertidal zone on the east coasts of the North Pacific (USA, Mexico), Philippine, Japan and Italy, were divided into three groups (Groups A, B and C) based on the morphology of their carapace pore-systems. The grouping was supported by general carapace shape, morphology of muscle scars, male copulatory organs and "Differentiation of Distributional pattern of Pore-systems (DDP)" analysis, and was considered to reflect phylogeny. The geographical distribution of *Xestoleberis* was shown for the first time, and the distinctive distribution of species and groups, which correspond to marine climates, was clearly recognized. Group A has the widest distribution, found from low to middle latitudes and Group B is distributed in the low latitudes. These two groups have the cosmopolitan distribution. On the contrary, the distribution of Group C species is mainly limited to the central and northern coasts of Japan.

Some fossil species of *Xestoleberis* from Japan were examined their carapace shape and the morphology of pores, and subdivided into three groups, Groups A, B and C, just as same as the recent species. Fossil *Xestoleberis* from overseas also classified into either Groups A and B on the basis of the carapace shape in the publications. As the result, the outline of the evolutionary history of the genus *Xestoleberis* was revealed. In the early Cretaceous, the Group A has appeared in Europe, and spread all over the world thereafter. The Group B has differentiated from the Group A during Cretaceous in North America, and spread all over the world thereafter. The Group C must have appeared in Pliocene around the south west Japan, and invaded toward the northern area, only now distributed at Hokkaido and Kuriru Island which is the coldest habitat for the genus *Xestoleberis*.

《学位論文要旨》

貝形虫は数千 m の深海から浅海、潮だまりや河口、湖沼や水田、湧き水や一時的にできる水溜まりまで、地球上のあらゆる水塊に生息する微小甲殻類の一種である。体長 1mm 前後と微小であるため、一般にはその存在をあまり知られていない。しかし、石灰質の殻を持つことから堆積物中より化石として普通に産出するので、化石記録に基づく古環境復

元や生物進化を解明する研究や、表面装飾、蝶番、閉殻筋痕等の特徴的な形質を用いて分類や系統解析等の研究が行われてきた。

研究対象とする、*Xestoleberis* 属貝形虫は、岩礁地の潮間帯の海藻上をはじめ世界中の浅海に生息しており、日本で最も普遍的に見られる海生貝形虫の一属である。しかしながら表面装飾に乏しい殻を持ち、現生種の正確な種分類には雄性生殖器形態等を用いる必要があるため、各種の分布・生息域を正確に議論した研究はいままでなされてこなかった。また、背甲表面に目立った特徴のない本属は系統関係に関する研究もおくれている。しかし、*Xestoleberis* 属はその分布の普遍性ゆえ、環境指標や種分化・種形成過程に関する新たな知見が得られる生物進化研究の好材料である。

そこで本研究では日本、並びにメキシコ、アメリカ、フィリピン、イタリアの潮間帯から採取した現生試料を用い、まず殻形態と軟体部の詳細な観察から種同定を行った。その結果、合計28種の*Xestoleberis* 属が確認された。背甲上に散在する pore-system の形態に基づきこれらの*Xestoleberis* 属を3つのグループ (Groups A, B and C) に分け、DDP 法で種間およびグループ間の系統関係を推定した (図1)。調査したすべての種で A-7、A-6 幼体において数と分布は共通し、A-5 幼体でグループ、グループ内の種間の pore-system の数の分化が生じはじめ、その後、成長とともに pore-system の数は増加し各種特有の数と分布をもつようになる。Pore-system の形態に基づくグループ分けと DDP 法に基づく系統関係は矛盾しない結果となった (図1)。また、A-5 幼体における pore-system の総数は大きく異なるものの、Group B と Group C の pore-system の分布に共通性が見られ、Group A に対して Group B と C が近縁関係にある事が示された。さらに、*Xestoleberis* 属の種は雌雄で pore-system の数が異なることが観察された。

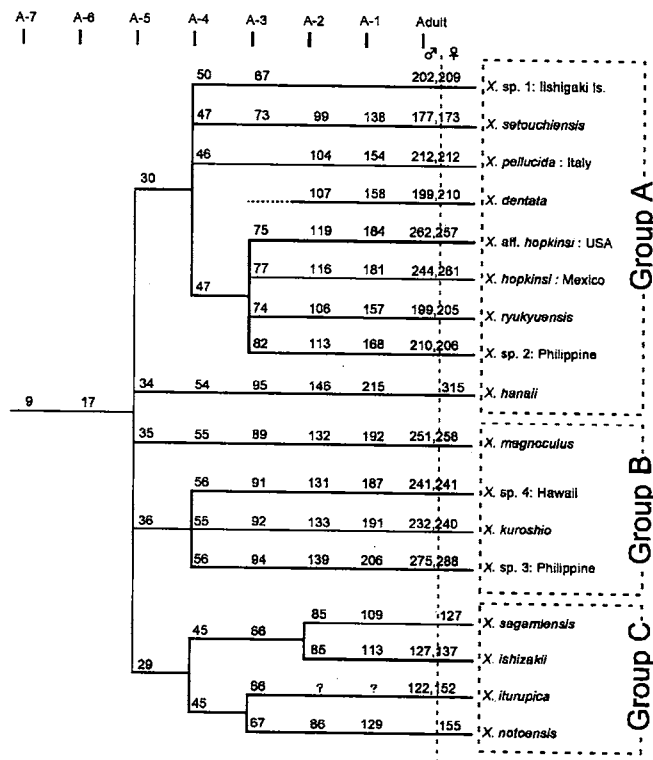


図1. DDP 法に基づき推定された系統関係

また、pore-systemの形態に基づくグループ分けを背甲形態、筋痕、蝶番、antennule、antenna、mandible、maxillula、first-third thoracic legs、雄性交尾器の形質と比較検証した。その結果、背甲形態、筋痕、mandibular palpの3番目の節のsetaの数、雄性交尾器の形質はpore-systemの形質に基づくグループ分けに完全に一致した。mandibular palpの1番目の節のsetaの数、maxillula palpの一番目のsetaの数はGroup AとGroup Bに共通性が見られ、蝶番とantennuleのpodomereの数、first-third thoracic legsはpore-systemに基づくグループ分けと矛盾し、Group Aの一部とGroup Cに共通性が見られる事が明らかになった。しかし、蝶番とantennuleのpodomereの数は個体発生における形質調査から系統を反映しない可能性が強く示唆された。

調査地域における各種の地理的分布は海水温(海水生物地理区分)と密接な関係があることが明らかとなった。文献資料を加えた汎世界的な調査から、Group Aは熱帯から温帯まで世界中のあらゆる地域に分布し、Group Bは熱帯、亜熱帯地域の暖かい海域に限定して産した。一方、Group Cは日本周辺(九州以北)にのみ存在する、いわば寒冷水域に適応した日本固有グループであることも明らかとなった。また、日本において、もっとも大きな種構成の変化は亜熱帯域と暖温帯域境界に存在し、その境界より北に生息する種の多くが亜寒帯域まで生息していること、南西諸島のそれぞれの島における種多様性の高さが際立っていることなどが判明した。

化石については、日本産種を用いporeの形態と殻形態からグループ分けが可能である事を確認した上で、これを文献試料に応用して*Xestoleberis*属のそれぞれのグループの時空分布を明らかにした(図2)。現在、汎世界的に分布する2つのグループのうちGroup Aは白亜紀前期にヨーロッパで出現し現在最も広い分布を持っている。Group Bは白亜紀後期に北米で出現し、その後世界中に分布を広げている事が明らかになった。上記の2つのグループに対し、日本周辺でしか見られないGroup Cは鮮新世に南西日本で出現し、現在分布の中心をより北方に移動させている。Group Cは

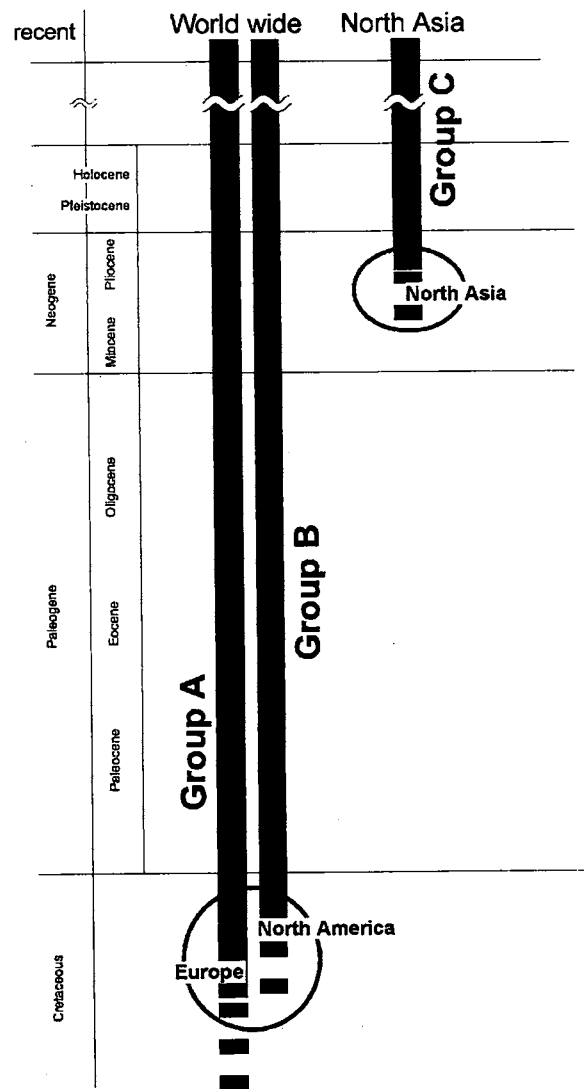


図2. 各グループの出現時期

浅海に生息する *Xestoleberis* 属の中で最も寒冷な環境に適応しているグループである事が明らかになった。特に、Group C は現生種、化石種共に日本周辺でのみ見られる事から日本周辺で種分化が生じたと考えるのが妥当である。

化石記録と現生種の詳細な調査から導かれた *Xestoleberis* 属の分岐進化は図3に示した通りである。化石記録に基づけば、白亜紀前期に *Xestoleberis* 属の共通祖先種から Group A が生じ、その後、Group A から Group B が分化した。このとき同時に Group A にのみ見られる背甲上の lip-type pore が消滅し、背甲形態、筋痕、mandible の seta の数、雄性交尾器に Group B に特有の形質が生じたと考えられる。鮮新世に入り、すでに汎世界的な分布を持っていた Group B から、日本の南西海域で Group C が生じた。この時、グループ特有の simple-type pore が背甲上に生じ、多くの付属肢の seta が減少した。また、Group C は seta の数、hengement など他のグループに対して幼形的な特徴を多く備えており、幼形化と寒冷環境への適応の関連が考えられる。

Pore-system の形態に基づき属内を細分するという新しい方法でグループにわけそれぞれのグループごとにその形態、分布、化石記録を詳細に調査した事によって、*Xestoleberis* 属の系統と進化についての理解が深まった。この成果は、Ostracoda のみならず浅海生生物の進化における1つのモデルであり生物進化の理解を深めるものとなりうる。

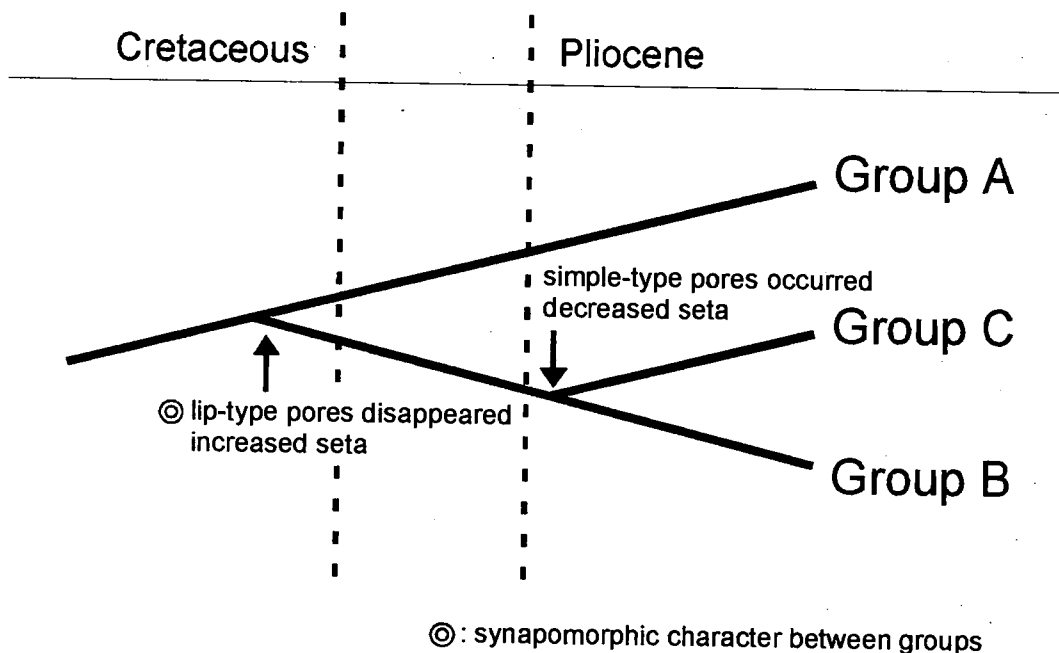


図3. 推定された *Xestoleberis* 属の進化過程

学位論文審査結果の要旨

本学位論文審査は第一回審査会を2月5日に、論文提出者による口答発表を2月7日に開催後、論文審査委員による審査を行い、以下の結論を得た。

貝形虫は石灰質の殻を持つ小型甲殻類で、現生の海生種は1万種をはるかに超える。その中の一属 *Xestoleberis* 属は白亜紀に現れ、現在世界中の浅海に普遍的に生息する貝形虫であるが、殻形態が単純なこともあり、その分類、系統、分布に関する研究は遅れていた。本研究により、従来謎であった *Xestoleberis* 属の進化史の概要が明らかとなった。論文提出者は日本周辺の100以上の地点およびメキシコ、アメリカ、フィリピン、イタリアなどで採取した試料を解析し、まず殻と雄性生殖器の形態に基づき種分類を行った。次に殻に分布する感覚毛のタイプにより属内を3グループに細分し、このグループ分けが様々な背甲や軟体部の形質に支持されることを確かめた。また3グループの現在の地理的分布と層序学的分布を、文献にある報告も含め、調査した。結果、2グループが白亜紀に現れ現在世界的の熱帯から亜熱帯を中心に分布すること、3番目のグループがおそらく鮮新世に日本周辺で出現し、日本北部という本属にとって最も寒冷な地域にまで多様化して分布することが明らかとなった。また本研究を通して日本に分布する *Xestoleberis* 属の新種7種が記載された。以上のように本研究の成果は古生物学ならびに海洋生物学へ重要な知見をもたらしており、学位論文として適格であると判断される。