

氏名・(本籍)	いり 入	づき 月	とし 俊	あき 明
学位の種類	博 士 (理 学)			
学位記番号	理博第1272号			
学位授与年月日	平成4年3月27日			
学位授与の要件	学位規則第4条第1項該当			
研究科専攻	東北大学大学院理学研究科 (博士課程) 地学専攻			
学位論文題目	Taxonomy and morphological study of the subfamily Hemicytherinae (Ostracoda, Crustacea) from Northeast Japan (東北日本産 Hemicytherinae 亜科 (貝形虫, 甲殻類) の分類 と形態学的研究)			
論文審査委員	(主査)			
	教 授 斎 藤 常 正		教 授 森 啓	
			助 教 授 石 崎 国 熙	

論 文 目 次

1. Introduction
2. Acknowledgements
3. Review of taxonomic studies of the Hemicytherinae
4. Materials
 - a. Stratigraphy of the study areas
5. Terminology of some features concerning valve morphology
6. Morphological relationships among genera in the Hemicytherinae
 - a. Reticulation
 - b. Dirichlet Domains

- c. Ontogenetic changes of pores distributed on the surface of valve
 - d. Ontogenetic changes of pores distributed along the anterior valve margin
 - e. Muscle scar patterns
 - f. Hingement
 - g. Discussion
 - h. Conclusions
- 7. Morphological relationships among species in some examined genera
 - a. Ontogenetic changes and heterochrony of species belonging to the genus *Baffinicythere*
 - b. Morphological relationship between *Baffinicythere* and *Elofsonella*
 - 8. Discussion of relationship between Pacific and Atlantic ostracode species
 - 9. Systematic descriptions
 - 10. References

論文内容要旨

貝形虫は甲殻類に属し、体長 1 mm 前後の動物体が、2 枚の石灰質殻で覆われている仲間が多い。深海から陸上の湿地帯にいたるあらゆる現在の水域に適応している。これらの殻は化石として保存されやすく、化石記録はカンブリア紀に始まる。貝形虫のうち Hemicytherinae 亜科は、寒流系軟体動物化石群で特徴づけられる大桑一万願寺動物群を含む鮮新-更新統中に多産し、かつ多様性が非常に高い。さらに、これらは海生底生貝形虫の中では、大型で、かつ殻表に様々な装飾模様を持つ特徴がある。この亜科に含まれるいくつかの種は、北大西洋と北太平洋にまたがって存在する。

Hemicytherinae 亜科に属す貝形虫種の後期新生代における種分化と移動パターンを解明するために、代表的な 9 属 (*Baffinicythere*, *Elofsonella*, *Finmarchinella*, *Hemicythere*, *Johnnealella*, *Normanicocythere*, *Patagonacythere*, “*Urocythereis*,” *Yezocythere*) 23 種を対象として、殻に見られる特徴(網状装飾, 垂直毛細管, 縁辺毛細管, 筋肉痕, 蝶番など)の成長過程における変化を重視し、分類および形態学的研究をおこなった。

貝形虫類の属レベルの分類は、従来殻の外形殻表の装飾パターン, 筋肉痕, 蝶番などに基づいていたが、その変異の程度(特に地理的変異)は考慮されていない。本研究ではこれらの特徴に基づいて認定された分類群について、遺伝的に安定な細胞の分布パターンと直接関係する網状装飾, 垂直毛細管, 縁辺毛細管の位置関係を特に重視し、まず分類を再編成した。網状装飾とは貝形虫殻の表面に見られる網目状の模様で、各網目はその直下の表皮細胞と 1 対 1 に対応する。このパターンは、ポロノイ多角形 (Voronoi polygon, Dirichlet Domain) に近似し、かつ成体に向け、その近似の度合が高くなることから、各々の表皮細胞が物理的により安定かつ均衡な状態へと推移すると考えられる(図 1a, b)。また調べた 23 種のすべてにおいて、網状装飾は相対的に同一の分布状態を示し、細胞分裂の経路が非常に保守的であり、分類基準としての重要性は低いが、形態解析をする際、相同点 (homologous point) として有用であろう。垂直毛細管および縁辺毛細管は、下位の神経あるいは分泌細胞に対応することがわかっている。まず前者については、その成長段階に伴う変化から、同属内の種系統を推論するいくつかの研究がおこなわれている。しかしながら、近縁の属間でのパターンの類似性についての検討がなされていないので、その有効性には疑問が残る。本研究で 9 属 23 種全てについて、幼生段階における殻表の垂直毛細管の位置関係を調べた結果、ほとんどの種が、A-4 令(成体から 4 段階前の幼体)まで同一の分布パターンをとる。しかしながら A-3 令(成体から 3 段階前の幼体)ではいくつかのグループに分かれることが明らかになった(図 2)。このグループは従来の属レベルの分類群と類似のパターンをとるが、同属内の種でさえ、全く異なるパターンをとる例もある(例えば“*Urocythereis*”)。縁辺毛細管は貝形虫殻の縁辺部にあり、生体は、そこから剛毛を出し、主として感覚を司ると考えられている。この特徴は高次分類群(亜科レベル以上)の区分には用いられることもあるが、成長過程に伴う分布パターンの変化を考慮に入れた研究は

行われていない。本研究では、殻前縁部の蝶番から10番目の表皮細胞までの間に分布する毛細管を対象とした。まず成体の毛細管の数に基づく、50未満と以上で2タイプに区別される。さらにおおのこの種について、基本的にA-4令からの成長過程における変化を追跡した。その結果、同属内の種に発生軌跡の類似性がみられた(図3)。しかしながら“*Urocythereis*”属にまとめられてきた種間には、先の結果と同様にかかなりの違いがあり、異なる系統の種が混在していると示唆される。よって、従来この属に含められていた4種のうちの3種を新属(*Daishakacythere*)として再編成した。発生過程に伴う分布パターンの軌跡を考慮すると3タイプに区分できる。すなわち *Baffinicythere*, *Daishakacythere*, *Elofsonella* のグループと *Finnmarchinella*, *Hemicythere borealis* group, *Johnnealella*, *Normanicythere*, *Patagonacythere* のグループおよび *Hemicythere villosa* group である。このようにみると、縁辺毛細管の発生軌跡は属レベルでの関係を整理するのに非常に有効な形質で、これと垂直毛細管の分布パターンとを考えあわせると、環境の変化を受けやすく地理的変異の多い殻表の装飾模様や外形に基づくよりも信頼性の高い種間の近縁性を指示できる。以上の分類学的研究により、8属(1新属)23種(5新種)を定義した。

次にこれら8属の起源と移動ルートを考察した。3.5-4.0 Ma に形成されたベーリング海峡が、それらの種の種形成や移動に多大な影響を与えた可能性があるため、海峡が開く前における貝形虫化石群を明確にする必要がある。そこで軟体動物化石の研究から、寒流の支配下にあったとされ、浅海相を示す上部中新統(7.0-8.0 Ma) 藤琴川層および舌崎層中の化石群を研究した。結果として両層からあわせて38属86種の貝形虫種を確認した。このうち少なくとも14種が現在北極周辺に分布する種(circumpolar species)で、うち *Elofsonella concinna*, *Hemicythere emarginata* の2種が Hemicytherinae 亜科に属し、これらの種は北太平洋から北大西洋へ移動した後も、ほとんど形態的变化を示していない。これに対し、上部中新統から産出した *Baffinicythere*, *Finnmarchinella* 属内の種は、北大西洋との間で、種レベルで異なる。このことから、これらの両属については、ベーリング陸峡の崩壊後、北極周辺における比較的早い形態進化が考えられる。

最後に circumpolar species のうち所属する種が非常に少なく、かつ相互に近縁であると考えられている *Baffinicythere* 属と *Elofsonella* 属の系統関係を考察した。このために殻の形態学的変化(殻サイズ、殻の外形、網状装飾、毛細管のパターン)を成長段階を通じて解析した。

Baffinicythere 属は、高緯度地域の浅海に分布する代表的な貝形虫で、現在4種しか知られていない(*B. howei*, *B. ishizakii*, *B. reticulata*, *B. robusticostata*)。 *Baffinicythere howei* は北大西洋から北極地域の後期鮮新世(イングランドの Red Crag) から現世にのみ分布し、残りの3種は日本周辺の鮮新-更新統に多産する。

Baffinicythere ishizakii と *B. reticulata* は後期中新世から更新世にかけて存在し、これに対し、 *B. robusticostata* は後期鮮新世から現世の親潮影響下の堆積物中に含まれる。結果として、 *B. reticulata* は他の2種と比較して、いくつかの原始的形質を保有しており、化石記録も最も

古い。成長段階に伴う殻サイズ(殻の2次元投影図の面積)の変化パターンからは、*B. ishizakii* は *B. reticulata* と比較して、成長率(脱皮段階に対する殻サイズの変化率)は同じであるが、*B. ishizakii* はサイズが常に大きいことから、孵化後のサイズがすでに大きかったと考えられ、これに対し *B. robusticostata* は、成長率が最も大きく、幼体で小さくても、成体で大きい個体となると予想され、これら2種は *B. reticulata* に対し、異なる戦略を取っていたと考えられる。殻形態の定量的変化は、左殻の外形を用いて、その閉曲線をフーリエ変換し、得られたスペクトルを分散共分散に基づく主成分分析をおこなって明らかにした。結果として、第二主成分までで、形態変化の96%を説明できる。第一主成分(77%)は主として、成長段階に伴う外形変化を反映し、第二主成分(8%)は種間の違いを示す。これらの結果から *B. ishizakii* と *B. robusticostata* は、*B. reticulata* と比較して、特に成体で進歩的な形態をとる。さらにこの形の違いは殻のサイズとの間で、相関が非常に高いことがわかった(図4)。縁辺毛細管の分布パターンは3種ともA-3令まで同一であるが、その後 *B. ishizakii* はその分裂スピードを増し、成体では約82本と際だって多い。同様に垂直毛細管に関しても、*B. reticulata* と *B. robusticostata* はA-1令まで同様な分布パターンをたどるが、*B. ishizakii* は他の2種に比べて、一令先の分布パターンをとり(すなわち *B. ishizakii* のA-1幼生は、他の2種の成体におけるパターンとほぼ同一である)、成体では約250個になる。このように *B. ishizakii* は調べたすべての形質に関して、*B. reticulata* と比べた場合、派生形質状態であり、成体進化(peramorphosis)の結果を示すと考えられる。一方 *Baffinicythere robusticostata* は部分的に派生状態をとる。さらに北大西洋、北極に分布する *B. howei* の産出は日本周辺からは認められていない。*B. howei* と他の3種との間で垂直毛細管および表面装飾(主にリッジパターン)を比較した結果、北太平洋周辺に生息していた *B. reticulata* の一群が、ベーリング海峡の形成(3.5-4.0 Ma)に伴い、北極海周辺に移動し、素早く種形成をとげたことが示唆される。また *Elofsonella* 属(*E. concinna*, *E. yuguanensis*) と *Baffinicythere* 属(*B. reticulata*) との関係を上記と同じ方法で検討した。これらの属は、Home and Whittaker(1983)により近縁であると考えられており、実際に毛細管のパターンからは近縁性が示唆される。しかしながら、殻の成長過程での外形変化を説明する第一主成分において2属は成体では同一であるが、幼生段階へ向けて発散していく軌跡をたどる。しかも同属内の種はほぼ1曲線上にのる。このように両属は、同様の毛細管の分布パターンを保持しながら、外形に構造上の変異の結果を示しており、この外形の違いは、発生過程での形質出現のタイミングの調節機構によるものではないと考えられる。

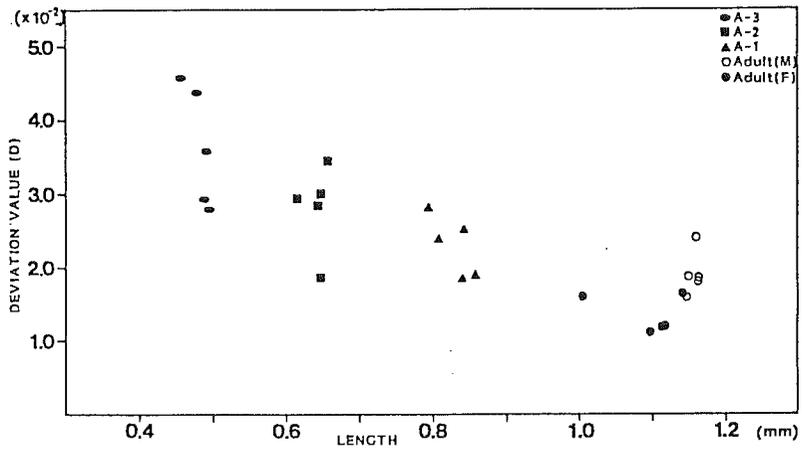
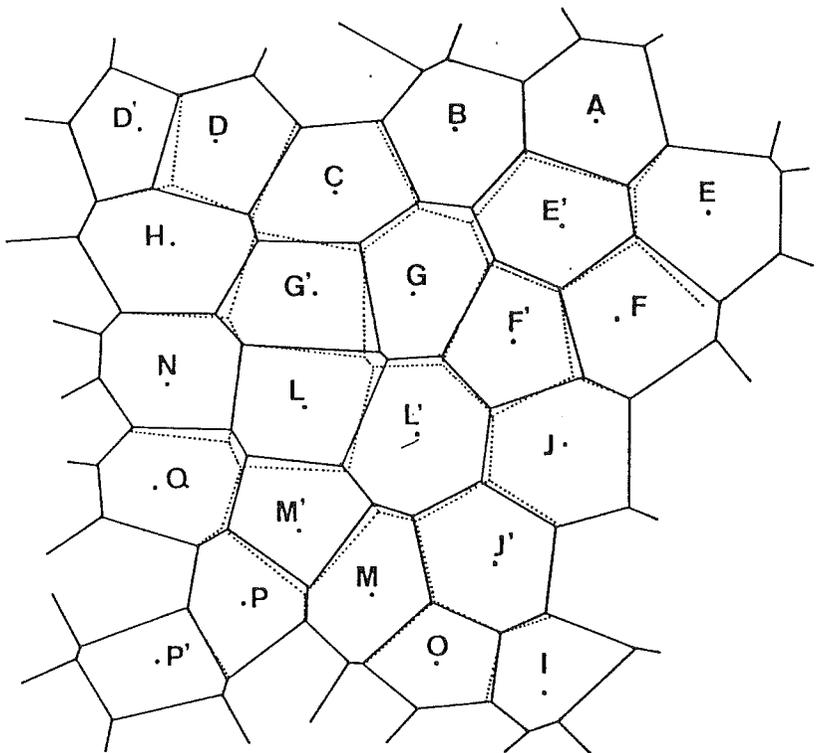
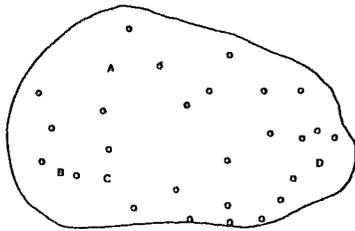


図1a. 殻長と、ポロノイ図形からの逸脱値との関係



Pattern of reticulation (——) and Voronoi polygons (-----).

図1b. 網状装飾パターンとポロノイ図形



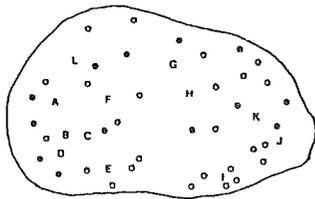
A-4

A *Ba. ishizakii* *El. yuquanensis*

B D *He. orientalis*

C *Pa. robusta*

<i>Ba. reticulata</i>	<i>Ba. robusticostata</i>
<i>Da. abei</i>	<i>Da. posterocostata</i>
<i>Da. sp. A</i>	<i>El. concinna</i>
<i>Fi. hanaii</i>	<i>Fi. nealei</i>
<i>Fi. subrectangulata</i>	<i>Fi. uranipponica</i>
<i>He. emarginata</i>	<i>He. ochotensis</i>
<i>Jo. nopporoensis</i>	<i>No. japonica</i>
<i>Ur. gorokuensis</i>	



A-3

ABCDEFGHI L *Ba. ishizakii*

<i>Ba. reticulata</i>	<i>Ba. robusticostata</i>
<i>Da. abei</i>	<i>Da. posterocostata</i>
<i>Da. sp. A</i>	

AB D FG K *El. concinna*

<i>Fi. hanaii</i>	<i>Fi. japonica</i>
<i>Fi. nealei</i>	<i>Fi. uranipponica</i>

<i>Fi. rectangulata</i>	<i>Fi. subrectangulata</i>
-------------------------	----------------------------

<i>He. emarginata</i>	<i>He. kitanipponica</i>
-----------------------	--------------------------

B FG *He. ochotensis*

B D FG J *He. orientalis*

<i>Jo. nopporoensis</i>	<i>Jo. gorokuensis</i>
-------------------------	------------------------

<i>No. japonica</i>	<i>Pa. robusta</i>
---------------------	--------------------

D *Pa. sasaokensis*

AB DEFGHI KL *El. yuquanensis*

図2. 幼体 (A-3, A-4) における垂直毛細管の分布パターン。小丸はすべての種に共通する毛細管を示す

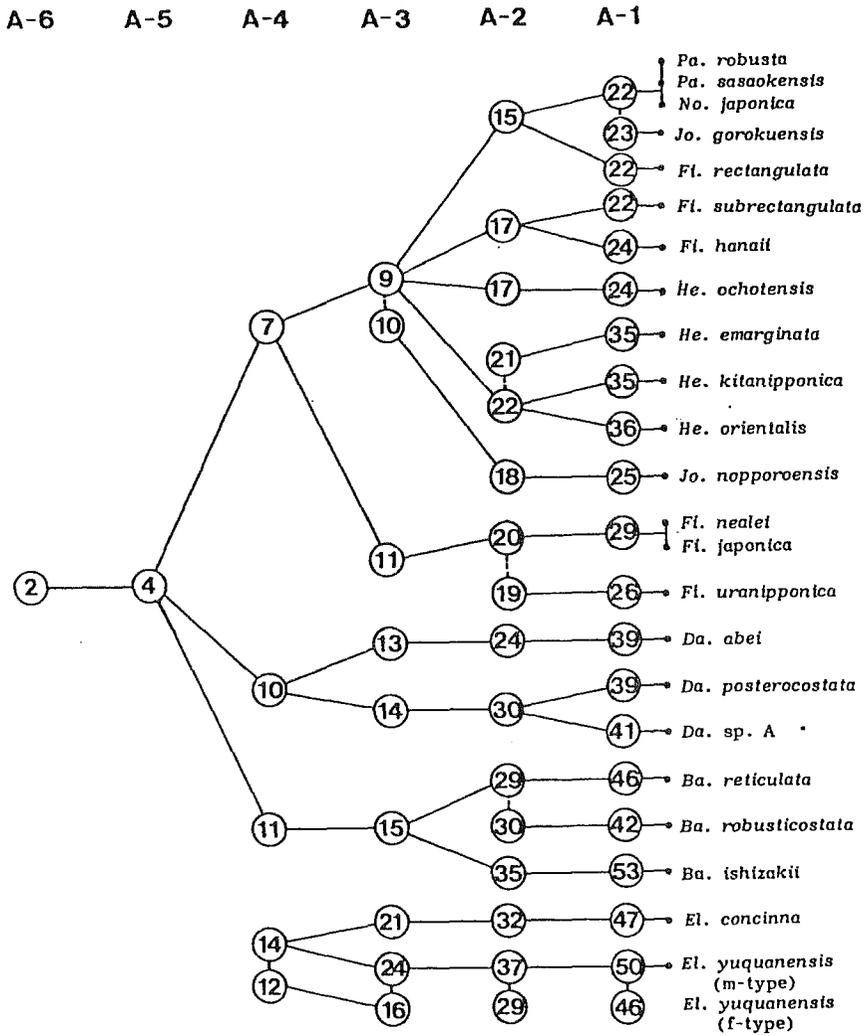


図3. 縁辺毛細管の発生経路。数字は毛細管の数

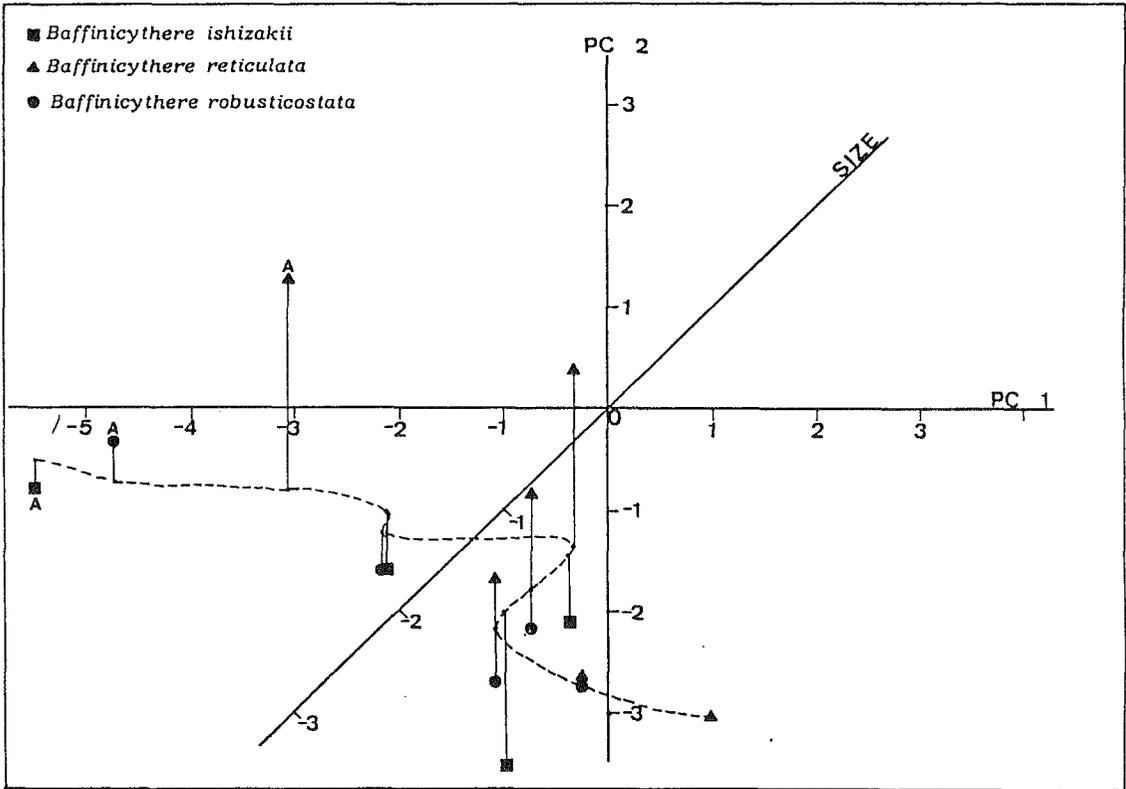


図4. サイズ，主成分1および2の3次元表示（点はスコアの平均値）

論文審査の結果の要旨

貝形虫は甲殻類に属し、多くは、動物体が体長 1 mm 前後で合弁の 2 枚の石灰質殻で覆われている。陸上の湿地帯から深海にいたるまで、あらゆる水域に生息し、化石として良く保存されることから、広く古環境の指示者として多くの研究がある。この貝形虫のうち、Hemicytherinae 亜科は、寒流系の軟体動物群を特徴的に含む、鮮新世から更新世の大桑一万願寺動物群にもなっており、かつ非常に高い多様性が認められる。

本論文は、Hemicytherinae 亜科の 9 属 23 種の貝形虫を対象に、新生代後期における、種分化と生物地理区の確立の過程を詳細に検討したものである。

貝形虫の殻は、網状装飾、垂直毛細管、縁辺毛細管、筋肉痕、蝶番などの特徴ある形質を具備している。本研究では、これらの殻構造の中で遺伝的に安定な細胞の分布パターンと直接関係する構造の位置関係を特に重視して、系統分類を再編成した。なかでも網状装飾の各網目は、その直下の表皮細胞と 1 対 1 に対応する。この網目のパターンは、ポロノイ多角形、つまり Voronoi Polygon に近似し、かつ成体に向けその近似度を増すことから、各表皮細胞が物理的により安定でかつ均衡を保つ状態へと推移する現象と考えられる。また、垂直毛細管と縁辺毛細管は、下位の神経あるいは分泌細胞に対応し、それらの殻表面の位置関係が、A-4 令から A-3 令の個体発生の段階で、幾つかの分類群に特徴的に分化し、属レベルでの類縁関係を判定する重要な criteria となる。これらにもとづき分類の再検討を行い、8 属 23 種を再定義した。なかには、1 新属、5 新種を認めた。ついで、これら 8 属の進化と世界における migration を、北日本、ベーリング海域、カナダ北極圏、北大西洋の後期新生代の群集について検討した結果、北太平洋に生息していた *Baffincythere reticulata* の一群が、3.5~4.0 Ma のベーリング海峡の形成に伴い北極海へと分布を広げ、鮮新世に大西洋に到達して *B. howei* へと進化した過程が明らかにされた。

以上、本論文は北太平洋から polar route を経て北大西洋にいたる、貝形虫の一群の進化・migration について重要な新知見を与えるものであり、本人が自立して研究活動を行うに必要な高度の研究能力と学識を有することを示している。よって入月俊明提出の論文は博士(理学)の学位論文として合格と認める。