

## 論文内容の要旨

論文題目 Phylogenetic history and morphological evolution of ostracods  
inferred from 18S ribosomal DNA sequences  
(18S リボソーム DNA 配列から推定される貝形虫類の系統史と形態進化)

氏名 山口成能

甲殻類の一群である貝形虫類は顕生代を通じて豊富な化石記録があり、古生物学上で最も重要な分類群の一つである。その背甲や軟体部は多彩な形態をしており、伝統的分類学ではこれらの形態形質に基づき貝形虫類は分類されてきた。しかし、これらの形質の多くは貝形虫類高次分類群間で相同性が不明であるため、従来の形態に基づいた系統論は信頼性に欠けており、新しい手法に基づく系統の再検討が望まれていた。

本研究では、まず、分子系統に基づいて貝形虫類上科間の系統関係とそれら高位分類群を特徴づける分類形質の形態進化の過程について検討を行った。さらに、貝形虫類の多様化の過程を明らかにするため、多様化の過程に関する二つのモデル (Phyletic bifurcation モデルと Budding cladogenesis モデル) のそれぞれの妥当性について一部の貝形虫類を用いて化石記録、分子系統学的手法、及び、形態分岐学的手法により検討した。そして、これらの解析結果に基づき、Cytherocopa 亜目に属する貝形虫類の起源と形態進化を検討した。

具体的には、貝形虫類内上科間の系統を明らかにするため、Podocopa 目 6 上科、Platycopa 目 1 上科、及び、Myodocopa 目 4 上科に分類される貝形虫類を用いて分子系統解析を行った。そして、分子系統図上に形態形質を再構築し、その進化を考察した。さらに、多様化の過程について検討するため、Trachyleberididae 科、Thaerocytheridae 科、Hemicytheridae 科、Paradoxostomatidae 科、Cytheruridae 科の 17 属に分類される貝形虫類を用いて分子系統解析を行い、各々の科の化石の時間分布と分子系統上に最節約的に再構築された形態形質との関係を考察した。また、Cytherocopa 亜目内科間の系統を明らかにするため、16 科に分類される貝形虫類を用いて分子系統解析を行った。そして、その起源やヒンジ構造の進化を二つの多様化過程モデルに基づき、分子系統図の樹形と化石記録から考察した。系統関係は、18S リボソーム DNA 全塩基配列を基に、最尤法、最節約法、及び、近隣結合法を用いて推定した。

得られた貝形虫類上科間の分子系統図において、Podocopa 目と Platycopa 目から成る貝形虫類と Myodocopa 目に属する貝形虫類はそれぞれクラスターを形成したが、これらの 3 目全体が

ら成る貝形虫類はクラスターを形成しなかった（図1）。この結果は、貝形虫類の二枚殻から成る石灰質の背甲が Podocopa 目と Platycopa 目から成る貝形虫類の系統と Myodocopa に属する貝形虫類の系統へ独立にもたらされたことを示唆する（図2）。また、Bythocytheracea 上科と Cytheracea 上科、及び、Cypridacea 上科と Macrocypridacea 上科はそれぞれクラスターを形成したが、その他の Podocopa 目と Platycopa 目に属する上科間の関係は多分岐となり、18S rDNA のデータから系統関係を明らかにできなかった。これは、Podocopa 目と Platycopa 目に属す主要なグループの祖先、すなわち、Cytherellacea 上科の祖先、Darwinulacea 上科の祖先、Bairdiacean 上科の祖先、Bythocytheracea 上科と Cytheracea 上科の共通祖先、Cypridacea 上科と Macrocypridacea 上科の共通祖先が古生代前期から中期にかけて短い時間間隔で分岐していったことに起因すると推察された。

得られた Trachyleberididae 科、Thaerocytheridae 科、及び、Hemicytheridae 科の属間の分子系統図では、Trachyleberididae 科に属する貝形虫類が Thaerocytheridae 科と Hemicytheridae 科から成る貝形虫類に対して側系統群になり（図3）、また、Cytheruridae 科と Paradoxostomatidae 科の属間の分子系統図では、Cytheruridae 科に属する貝形虫類が Paradoxostomatidae 科に属する貝形虫類に対して側系統群になった。Trachyleberididae 科の化石の出現時期は Thaerocytheridae 科と Hemicytheridae 科の化石の出現時期より早く（図4）、また、Cytheruridae 科の化石の出現時期は Paradoxostomatidae 科化石の出現時期より早い。加えて、形態形質を分子系統上に最節約的に再構築した結果、Trachyleberididae 科と Cytheruridae 科は原始形質のみを持ち、Thaerocytheridae 科、Hemicytheridae 科と Paradoxostomatidae 科は派生形質を持つ（図4）。これらの分子系統、化石記録、及び、形態分岐学の証拠は、祖先から子孫が分岐した後もその祖先が存在するという多様化の過程を示す Budding cladogenesis モデルにより予測され、貝形虫類で実際に Budding cladogenesis モデルに整合的な多様化が生じたことを示唆する。

Cytherocopa 亜目内の科間の分子系統解析から得られた分子系統図では、Cytheracea 上科のクラスターにおいて、Eucytheridae 科のクラスターが最初に分岐し、続いて Cytheruridae 科と Paradoxostomatidae 科から成るクラスター、Loxoconchidae 科のクラスター、Leptocytheridae 科のクラスター、残りの10科（Xestoleberididae、Limnocytheridae、Cytheridae、Schizocytheridae、Krithiidae、Cushmanideidae、Cytherideidae、Hemicytheridae、Thaerocytheridae、Trachyleberididae）から成るクラスターが分岐する。分子系統図の分岐順序と化石の出現順序から、Eucytheridae 科、Leptocytheridae 科の系統は他の Cytherocopa 亜目の貝形虫類の系統から各々三畳紀、ジュラ紀には分岐したと推定される（図5）。Cytherocopa 亜目の貝形虫類の急速な多様化は既に中生代初期に始っていたのかも知れない。また、分歯 A 型（Amphidont）のヒンジ構造は独立に少なくとも4回、Loxoconchidae 科の系統と Leptocytheridae 科の系統、Schizocytheridae 科の系統、Trachyleberididae 科、Thaerocytheridae 科、及び、Hemicytheridae 科の共通祖先の系統で進化したことが示唆される（図6）。ヒンジ構造の複雑化や単純化は系統関係を反映しているのではなく、むしろ背甲の石灰化の度合いや厚さに協調して進化したと考えられる。

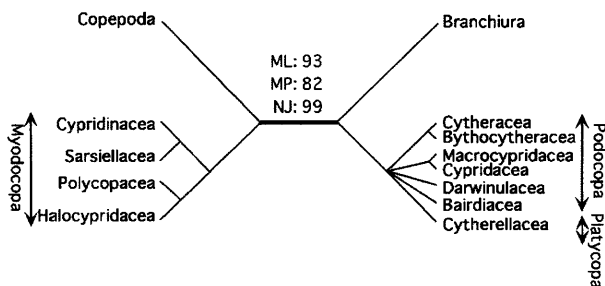


図1. 貝形虫類上科間のML, MP, NJ図の厳密合意樹

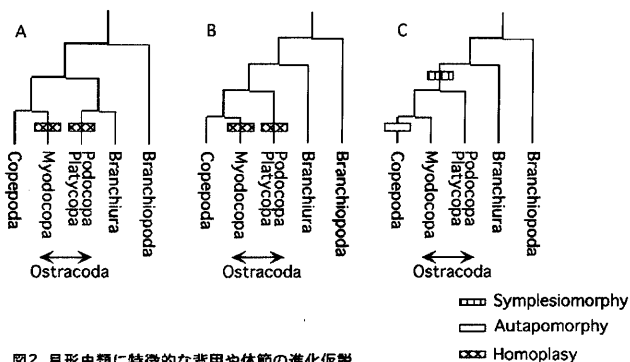


図2. 貝形虫類に特徴的な背甲や体節の進化仮説  
A, ML, NJ図. B, MP図 (DELTRAN). C, MP図 (ACCTRAN).

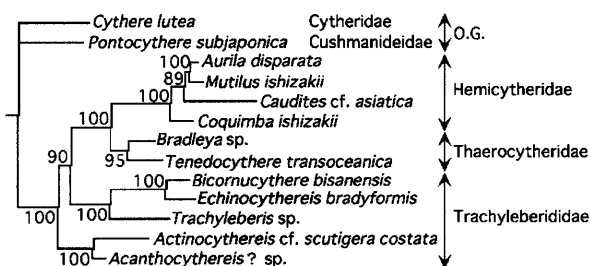


図3. Hemicytheridae, Thaerocytheridae, Trachyleberidaeの属間のML図

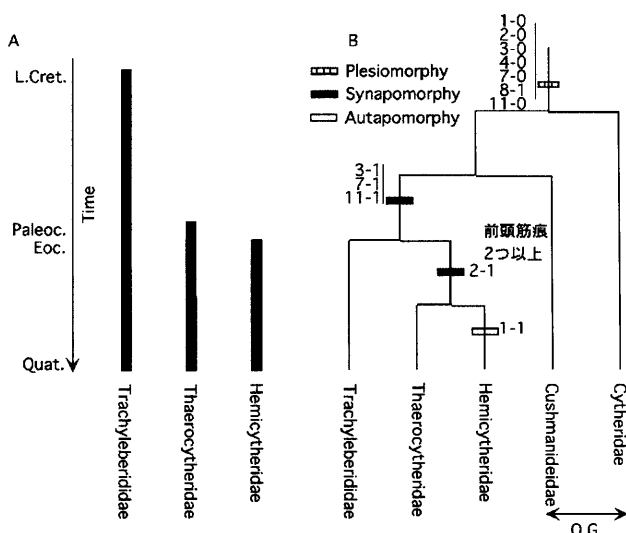


図4. Hemicytheridae, Thaerocytheridae, Trachyleberidae間の比較  
A, 化石の出現順序. B, 分子系統図上で最節約的に再構築された形態進化仮説.

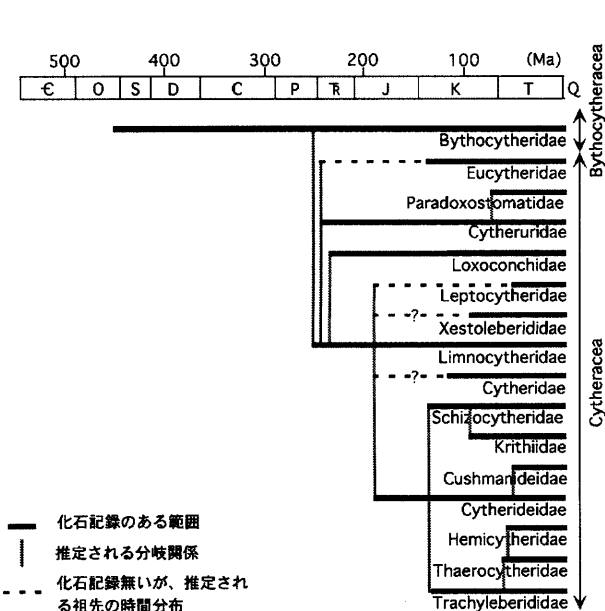


図5. Budding cladogenesis modelに基づくCytheroecopa 16科の起源  
化石記録はBenton (1993) を引用した。

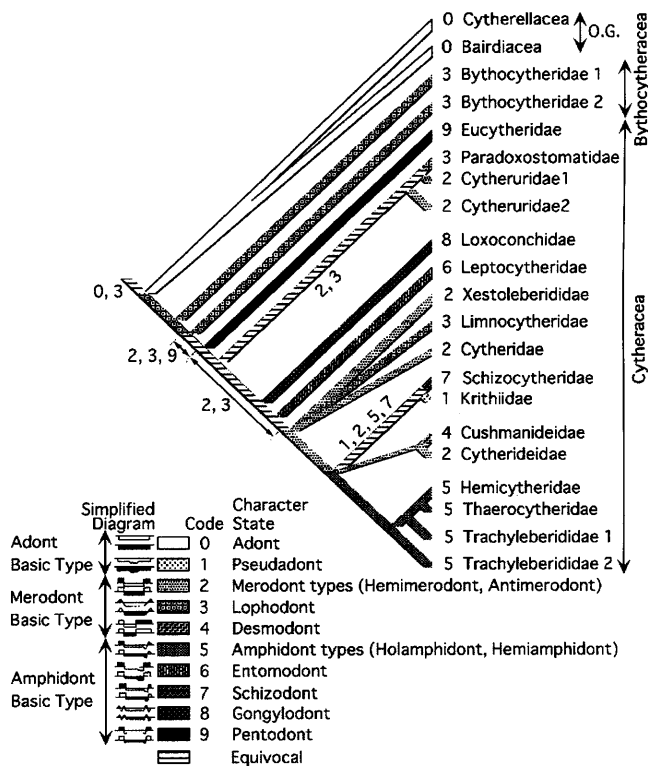


図6. ヒンジ構造の形態進化仮説