

京都大学	博士（理学）	氏名	藤本 心太
論文題目	Diversity and Phylogeny of the Order Arthrotardigrada (Tardigrada: Heterotardigrada)		
<p>(論文内容の要旨)</p> <p>クマムシ類は四対の肢を持つ微小動物である。この動物は18世紀から研究されており、現在千を超える種が、陸、陸水、海洋環境から記載されている。この動物は独自の門、緩歩動物門に属しており、節足動物と有爪動物と近縁である。</p> <p>本門は真クマムシ綱、異クマムシ綱、中クマムシ綱の3綱からなる。真クマムシ綱は、ハナレヅメ目の頭部乳頭を除き外部付属器を欠くこと、マルピーギ氏管を有すること、総排出口を有することを特徴とする。異クマムシ綱は、多様な外部付属器を有すること、マルピーギ管を欠くこと、生殖孔と肛門が独立に開口することで特徴づけられる。中クマムシ綱は、前述2綱の中間的形質を持つとされているが、その唯一の構成員であるオンセンクマムシの存在自体が疑問視されている。</p> <p>これらの中で異クマムシ綱に属する、中央毛を有することで特徴づけられるフシクマムシ目は、20世紀後半になって本格的研究が始まったばかりの分類群である。現在7科9亜科42属170種程度が知られる本目には、未だ多くの未記載分類群が存在すると考えられており、その系統関係も未解決である。それにもかかわらず、その形態的多様性の高さから、最も祖先的な分類群として考えられてきた。そのため、本目の形態的多様性の全貌の把握と系統関係の解明は、門全体の進化を理解する上で非常に重要な位置を占めている。そこで、フシクマムシ目の形態的多様性のより深い理解とそれらの系統関係を解明するために、高い多様性が期待される日本沿岸産フシクマムシ目に着目し、その分類学的研究とそれに基づく分子系統学的研究を行った。</p> <p>分類学的研究では、日本の本州房総半島館山湾、紀伊半島田辺湾、九州島原湾および琉球列島の海域から採集された標本を光学顕微鏡および走査型電子顕微鏡で観察し、形態に基づいて分類した。その結果、フシクマムシ目1新亜科2新属8新種を記載し、本目の形態的多様性の幅を広げた。これらには、独立の科を与えられることもある形態的に特異な単型だった属で2番目の種を発見し、これまで分類形質としてほとんど顧みられることのなかった受精囊の形態に着目するなど画期的な論文が含まれている。また本研究によって北西太平洋で報告されている種数は先行研究とあわせて33種となり、北西太平洋は、太平洋で最も多くの種で知られる海域となった。</p> <p>分子系統学的研究では、上記分類学的研究のための調査で採集した種と米国フロリダで採集した種について、核の18Sと28S rRNAの部分配列を最尤法とベイズ推定によって解析した。フシクマムシ目7科中6科を網羅した本解析の結果、真クマムシ綱と異クマムシ綱の姉妹群関係、本目の側系統性、トゲクマムシ目の単系統性が先行研究同様に支持された。またシンカイクマムシ科が異クマムシ綱と本目のなかで最も早く分岐した分類群であることが初めて示され、チカクマムシ科とルノークマムシ科の</p>			

姉妹群関係が分子データによって初めて支持された。先行研究によって多系統の可能性の示唆されていたウミクマムシ科は、*Styraconyxinae* (亜科) と *Tanarctinae* (亜科) がそれぞれ、科のタイプ属を含む他のウミクマムシ科のものとは遺伝的に離れた単系統群であることも示された。これらの結果から、チカクマムシ科 *Parastylgarctus* (属) を最も祖先的形質を多く残した分類群とする従来の考えを一新し、異クマムシ綱の共通祖先と現生クマムシ類の共通祖先の形質状態を推定した。またウミクマムシ科の *Styraconyxinae* (亜科) と *Tanarctinae* (亜科) をそれぞれ科に昇格させることを提唱した。そして化石記録を含めこれまでのクマムシ類の系統分類学的研究の成果から、クマムシ類の進化史を考察した。

(続紙 2)

(論文審査の結果の要旨)

海洋の間隙環境に棲息する小型生物群は20世紀になるまでほとんど顧みられてこなかった。海産クマムシ類(緩歩動物門)もそのような分類群の一つである。この研究の歴史の浅い分類群はこれまでに数人の欧米の分類学研究者によって地中海と大西洋を中心に精力的に調査されてきたが、太平洋の北西部についてはいくつかの散発的研究があるばかりで、研究が遅れていた。申請者はこの海域をフィールドに、海産クマムシ類のほとんどを含む異クマムシ綱フシクマムシ目の系統分類学的研究を行ってきた。博士申請論文は、申請者のこれまでにやってきた本目に関する記載分類学的研究と分子系統学的研究を総括したものである。

申請者は日本産フシクマムシ目の分類学的研究によって、日本沿岸に多数の未記載分類群が存在することを明らかにした。このうち、新亜科や新属を含む8種を本論文で記載した。それぞれの種は詳細な記述に加え、光学顕微鏡観察による精緻なスケッチ、顕微鏡写真、必要に応じて走査型電子顕微鏡写真で構成された最高水準の記載が行われており、長い年月に渡る検証に耐えうるものである。高次分類群の記載は、分類学的再検討ではなく、新規形質状態発見に基づくもので、この目の形態的多様性の全貌が明らかになっていないことを示している。また本研究は、世界で数例の報告しかない海底洞窟産クマムシ類の報告も含んでいる。海底洞窟からは、前述の新亜科と深海性とされる属を報告しており、海産クマムシ類における海底洞窟という環境の位置づけや海底洞窟と深海の生物相の関係を考える上で、興味深い情報を提供している。これは今後の海底洞窟をフィールドにした研究を触発するものである。また、汎世界種とされる種と酷似する日本産標本を、これまでこの属で分類形質として用いられることのなかったメスの生殖器系の形態に基づいて新種として記載している。これは浮遊幼生期のない小型底生生物に汎世界種が存在するという小型底生生物の生物地理学的問題「汎世界種の謎」を少なくとも海産クマムシ類において解消する糸口を示しており、海産クマムシ類の生物地理学に大きく貢献するものと考えられる。以上述べたように、申請者の分類学的研究は、北西太平洋の海産クマムシ相の充実と新分類群の記載といった分類学的知見の深化に止まらない成果を挙げてきた。

分子系統学的研究では、分類学的研究で採集した日本産種に加え、米国フロリダ産種の核の18Sと28S rRNAの部分配列に基づいて、海産クマムシ類フシクマムシ目の高次系統の解明を試みている。その結果、これまで系統的位置が不明であった科・亜科の系統的位置を明らかにし、形態に基づいた従来の系統仮説を一新する成果を挙げた。これはクマムシ類の進化学的研究、たとえば陸上進出や、樽型休眠をはじめとする極限環境耐性能力の獲得を理解する上で重要な知見をもたらしており、今後のクマムシ学の発展に大きな影響を与えるものである。

よって、本論文は博士(理学)の学位論文として価値あるものと認める。また、平成28年1月19日、論文内容とそれに関連した事項について試問を行った結果、合格と認めた。