介形虫 *Cythere* 属の生殖器の形態と垂直孔の分布様式 —— 系統復元への有用性をめぐって ——

塚 越 哲

(東京大学理学部地質学教室)

The Character of Male Copulatory Organ and the Distributional Pattern of Normal Pore Canals in the Ostracode Genus *Cythere*. —— Consideration of Their Usefulness for the Phylogenetic Reconstruction ——

AKIRA TSUKAGOSHI

Abstract

TSUKAGOSHI, AKIRA (Institute of Geology, Faculty of Science, University of Tokyo), 1989. The Character of Male Copulatory Organ and the Distributional Pattern of Normal Pore Canals in the Ostracode Genus *Cythere*. — Consideration of Their Usefulness for the Phylogenetic Reconstruction —. (Bull. Jap. Assoc. Benthology), 35/36: 89-96.

The male copulatory organs, which are important for the Recent ostracode taxonomy, were compared in the ten *Cythere* species and the relationship between the copulatory organ and the geographic distribution was examined. For nine pairs of species whose geographic distributions overlap with each other, copulatory organs are morphologically different. Conversely, the pairs of species with similar copulatory organs show either of the following characteristics; 1) their distributional areas completely isolated, or 2) their distributional areas are very close or more or less overlap each other, but their breeding seasons or their habitats are different. In the case of *Cythere*, consequently, the diversification of copulatory organ does not seem to reflect taxonomic distance between species. On the other hand, the number and the distribution of normal pore canals on the carapace were traced from the early stages when the distributional patterns are identical among all the *Cythere* species, to the adults which have their own patterns. As a result, the phylogenetic relationship of *Cythere* species was reconstructed with semi-quantitative estimation of the phylogenetic distance.

はじめに

介形虫は節足動物門・甲殻類綱の中で1つの亜綱をなす動物群で、古くはカンブリア紀より化石として産出し、その種数は化石種をも含めて10万種を越えるであろうといわれる。一般的な介形虫は、体長1mm前後

と微小であるが、その石灰質の背甲は地層中に大量に保存される。化石介形虫の研究は、油田探査をはじめとする地下資源開発と共に19世紀末ごろよりさかんになった。このため、その分類は背甲の外形や表面装飾といった化石として保存され得る形質に基づいてなされてきた。特に背甲表面に開口する垂直孔の配列は、

遺伝的に安定な形質として知られ、介形虫の分類上重要な形質として扱われてきた。一方、現生介形虫の分類学的研究は、これに先立って進展しており、おもに背甲に包まれたキチン質軟体部に重点をおいてなされてきた。特に雄の生殖器の形態は、昆虫の場合と同様に、種間の生殖的隔離を成立させる器官として、多くの現生介形虫研究者によってその重要性が指摘されてきた。

介形虫は死後遺骸となり、堆積物中に取り込まれて化石となる。キチン質軟体部である左右1対の生殖器官を含む付属肢(第1および第2触角、大顎、小顎、3対の胸肢および尾叉)は、ごく特殊な場合をのぞいて、化石としては残り得ない。化石として保存される部位は、石灰質でできた背甲とその微細構造に限定される。

付属器官のうちでも最も重要な形質である雄の生殖器の形態の比較・認定は、その形態が種間の隔離に関与するならば、確かに種を識別する手段としては非常に有効であるといえる。しかし種と種の近縁性、すなわち系統についてはどうであろうか。もし、キチン質軟体部にのみ系統復元に関する情報のほとんどが集中しているならば、化石をも含めた介形虫の進化古生物学的研究は、きわめて困難なものとなろう。本論文では、キチン質軟体部の形質である雄の生殖器官の形態と、背甲にみられる垂直孔の数とその分布様式を取り上げ、種間の近縁性、すなわち進化系統を復元する上

で、どちらの形質がより有効であるのかを検討した。

本小論は、既に米国甲殻類学会誌 *Journal of Crustacean Biology* (vol. 8, no. 4) に掲載された内容を一部改編して紹介したものである。分類については、TSUKAGOSHI & IKEYA (1987) および IKEYA & TSUKAGOSHI (1988) を参照されたい。

試料と方法

本研究では、すでに TSUKAGOSHI & IKEYA (1987) および IKEYA & TSUKAGOSHI (1988) によって、生殖器の形態と垂直孔の配列の両面から分類が確立されている *Cythere* 属の現生種10種 (*C. alveolivalva*, *C. boreokurila*, *C. golikovi*, *C. lutea*, *C. nishinipponica*, *C. omotenipponica*, *C. sanrikuensis*, *C. schornikovi*, *C. uranipponica*, *C. urupensis*) について、各々の生殖器の形態を地理的分布状態とあわせて比較し、更に種間におけるその形態の持つ意義を検討した。この際、*C. boreokurila* と *C. urupensis* (SCHORNIKOV, 1974による精密なスケッチを参照した)を除く8種は実際に標本を解剖し、検鏡した(図1)。また、生殖器の形態の地理的個体変異を想定して、複数の地域から複数の個体を扱ったが、地域間に本質的な変異は認められず、種内では安定な形質であった。

図1 *Cythere*属の生殖器(雄)。a: *Cythere alveolivalva*, b: *C. golikovi*, c: *C. lutea*, d: *C. nishinipponica*, e: *C. omotenipponica*, f: *C. sanrikuensis*, g: *C. schornikovi*, h: *C. uranipponica*, CA: clasper apparatus, CS: capsule, DE: ductus ejaculatorius, SL: supporting lobe。二対のうち左側の器官を外側よりスケッチしたもの。(TSUKAGOSHI & IKEYA, 1987より改編, 一部加筆)

Cythere 属の雄の生殖器の形態を種間で比較してみると、生殖器の大半を占める四辺形の capsule 部や、その下方に位置する supporting lobe の基部には、形態差をほとんど認めることができなかった。これに対して、clasp ing apparatus の数とその各々の形や supporting lobe 末端部分の ductus ejaculatorius (精

子を放出する管)を取り巻く部位に、著しい種間の形態差が認められた。まず、clasp ing apparatus の数は、*C. omotenipponica* が 1 本、*C. alveolivalva*, *C. golikovi*, *C. lutea*, *C. nishinipponica*, *C. urupensis* が 2 本、*C. boreokurila*, *C. sanrikuensis*, *C. schornikovi* が 3 本、*C. uranipponica* が 4 本を持つ。また一つの種

図 2 *Cythere* 属各種がもつ clasp ing apparatus の種類と supporting lobe の伸長度による比較。8 つの型の clasp ing apparatus のうち各々の種がどの型を有するか否かがマス目で表される：黒；有する，白：有さない，黒三角；有するがやや典型的でないことを示す。最下段のマス目は，supporting lobe の伸長度を示す（黒；長い，黒三角；中間的，白；短い）。例えば，*Cythere lutea* は，no. 1 と no. 4 の clasp ing apparatus を有し，supporting lobe は短い。（TSUKAGOSHI, 1988 より一部加筆）

図 3 2 種間の生殖器の形態の比較 (S; *Cythere schornikovi* と U; *C. uranipponica*)。黒と白のマス目は，no. 1-8 の clasp ing apparatus の有無を表す。最下段の“SL”のマス目は，supporting lobe の伸長度を表す：黒；長い，白；短い。（TSUKAGOSHI, 1988 より一部加筆）

が複数の clasping apparatus をもつ場合、それらのすべては、別々の形をしている。扱った10種がもつ clasping apparatus の形を橢円型 (no. 1), くちばし型 (no. 2), ブーツ型 (no. 3), 二股型 (no. 4) などの8つに分類し、各々の種が、どの型の clasping apparatus を保持しているかをまとめた。また, supporting lobe の末端部分は、長く後方に伸びるもの、短いもの、その中

間的なもの3つのタイプに分けられた(図2)。例えば, *C. schornikovi* と *C. uranipponica* とを比較してみると, clasping apparatus の本数は *C. schornikovi* が3本であるのに対し, *C. uranipponica* は4本, その形態は前者が橢円型 (no. 1), くちばし型 (no. 2), ブーツ型 (no. 3) であり, 後者は前者のもつ3つの型に加えて, さらにS字型 (no. 8) を持つ。Supporting lobe 末

図4 *Cythere* 属の種10組における生殖器官の形態差と地理的分布との関連。a: *C. omotenipponica*-*C. uranipponica*, *C. schornikovi*-*C. urupensis*. b: *C. nishinipponica*-*C. omotenipponica*, *C. golikovi*-*C. sanrikuensis*, *C. omotenipponica*-*C. sanrikuensis*. c: *C. nishinipponica*-*C. uranipponica*, *C. golikovi*-*C. uranipponica*. d: *C. sanrikuensis*-*C. uranipponica*. e: *C. schornikovi*-*C. uranipponica*. f: *C. sanrikuensis*-*C. schornikovi*. (G: *C. golikovi*, N: *C. nishinipponica*, O: *C. omotenipponica*, Sa: *C. sanrikuensis*, S: *C. schornikovi*, U: *C. uranipponica*, Up: *C. urupensis*. 地図上の実線, 点線, 破線はそれぞれの図の中で, 1, 2, 3 番目の組の分布の重複域を示す。) (TSUKAGOSHI, 1988より改編, 一部加筆)

図5 生殖器の形態差と地理的分布との関連 (A: *C. alveolivalva*, B: *C. boreokurila*. 点線: 両者の分布が重複する地域を示す). (TSUKAGOSHI, 1988より一部加筆)

端部は前者では後方に伸長するが、後者は逆に短い(図3)。生殖器の形態はこうにして認識・比較され、地理的分布が重複する場合と、生殖器の形態が類似する場合との2つに分けて種間関係を検討してみた。

結 果

地理的分布が互いに重複する(同所的に生息する)2種の組み合わせをとると、以下の9組があげられる。

- 1) *C. omotenipponica* — *C. uranipponica* (図4a)
- 2) *C. schornikovi* — *C. urupensis* (図4a)
- 3) *C. nishinipponica* — *C. omotenipponica* (図4b)
- 4) *C. sanrikuensis* — *C. omotenipponica* (図4b)
- 5) *C. sanrikuensis* — *C. golikovi* (図4b)
- 6) *C. nishinipponica* — *C. uranipponica* (図4c)
- 7) *C. uranipponica* — *C. golikovi* (図4c)
- 8) *C. boreokurila* — *C. alveolivalva* (図5)
- 9) *C. uranipponica* — *C. sanrikuensis* (図4d)

これらのうち、1)～8)までの組み合わせは、互いの種は異なるパーツで構成される生殖器を持つ(2種間の生殖器の形態差は非常に大きい)。また、9)の組み合わせについては、形態差は比較的小さく、その類似度が高い。この2種(*C. uranipponica* と *C. sanrikuensis*)の分布域は三陸沿岸でたしかに重複しているが、野外調査の結果、両者にはその生殖時期に大きなずれがあり、事実上の生殖的隔離が成立していることが確かめられた。従って、同所的に生息する種どうしについてはその生殖器の形態が著しく相違するといえる。

次に、生殖器の形態的類似度が高い、つまり互いに似ているものどうしの種の組み合わせをとると、さきに述べた *C. uranipponica* と *C. sanrikuensis* の他、以下

の5組をあげることができる。

- 1) *C. alveolivalva* — *C. schornikovi* (図6a)
- 2) *C. alveolivalva* — *C. sanrikuensis* (図6b)
- 3) *C. lutea* — *C. urupensis* (図6c)
- 4) *C. schornikovi* — *C. uranipponica* (図4e)
- 5) *C. sanrikuensis* — *C. schornikovi* (図4f)

これらのうち1)～3)は、その分布域がそれぞれ1)北米西岸—千島列島南部、2)北米西岸—三陸沿岸、3)北部大西洋—千島列島中・南部、と2種間の地理的分布は大きくかけ離れていた。また4)、5)の場合は、4)が千島列島南部—対馬暖流域北部、5)が三陸沿岸—千島列島南部、と2種間の地理的分布域は、1)～3)に比べて比較的近づいている。しかし、*C. schornikovi*は寒流系種、*C. uranipponica*および*C. sanrikuensis*は暖流系種であり、これらの2種どうしは、互いに分布の中心を異にし、また、各々の種の生息環境も大きく相違する。このことから、*C. uranipponica*—*C. sanrikuensis*の種間でみられたように生殖の季節的隔離が成立していると思われる。つまり、生殖器の形態が類似したこれらの種どうしは、同じ場所で同時に生殖が行われることはないと推測される。

論 議

生殖器官の形態が分類上重要視される生物、例えば昆虫の場合では、二つの形態群間でその部分の形態が著しく異なるということが、交尾を物理的に不可能にさせる機械的隔離を成立させている要素としてとらえられ、種を認定する重要な決め手とされる。このいわゆる“Key and Lock”の関係は多くの昆虫の場合には、構造的にも明確であり、交配実験によっても証明されている(ISHIKAWA, 1973, 石川, 1987)。介形虫

図6 3組の種における生殖器官の形態差と地理的分布との関連 (a: *C. alveolivalva*-*C. schornikovi*, b: *C. alveolivalva*-*C. sanrikuensis*, c: *C. lutea*-*C. urupensis*. A: *C. alveolivalva*, L: *C. lutea*, Sa: *C. sanrikuensis*, S: *C. schornikovi*, Up: *C. urupensis*). (TSUKAGOSHI, 1988より一部加筆)

図7 垂直孔の分布様式から復元した *Cythere* 属 (10種) の種間関係。第5齢 (A-3) では、どの種もまったく同一の分布様式をとる。第6齢 (A-2) で、グループG1からG4までの4つの種群に分かれる。第7齢 (A-1) では、グループG1はさらにG1aとG1bとに分かれ、グループG2とG3と同様に2分化する。そして第8齢 (Adult) では、全ての種が独自の分布様式をとるようになる。また、生殖器官の形態と垂直孔の類似性について4つの組についてみると、生殖器官の形態が類似する2組 *C. alveolivalva*-*C. schornikovi* と *C. lutea*-*C. urupensis* は、地理的分布が大きくかけ離れている。これに対し、生殖器官の形態が大きく異なる2組 *C. nishinipponica*-*C. uranipponica* と *C. golikovi*-*C. sanrikuensis* は、地理的分布が大きく重複する。(TSUKAGOSHI, 1988より改編、一部加筆)

の雄の生殖器官は、キチン質軟体部 (いわゆる動物体) 全体の約4分の1から3分の1を占めるほど大きく発達している (介形虫の中には、長さ数mmにも達する精子を持つものがある)。そして、その形態は、種ごとに明確に異なっている。これに対し、雌の生殖器官は非常に小さく、雄の生殖器官の10分の1程度の大きさであり、また、少なくとも外部形態においては種間の差は雄に比べてきわめて小さい。介形虫の交配に関する最近の研究では、その生殖器官は昆虫の場合のような“Key and Lock”の関係ではなく、雄が接触刺激による一定の伝達信号を雌に送り、雌がそれを感知するための器官として働いている、という指摘がある (D.

DANIELOPOL, A. HUMES 両博士による私信)。

近年、介形虫は進化的生物学の研究対象として注目されつつある。それは介形虫が微小でありながら、比較的高等な体制を有し、あらゆる水界にその体制をよく適応させ、かつ化石としても保存されることなどの利点からである。化石として保存される背甲に認められる多くの形質のうち、垂直孔は分類上重要な形質であることはすでに多くの研究者によって認められている (e.g. VAN MORKHOVEN, 1962 HANAI, 1970, BENSON, 1972)。垂直孔は付随する剛毛と共に感覚器官を形成し、背甲の内側に存在する神経系細胞と直接つながっている。すなわち、背甲に開口する垂直孔の

配列は、生物体の神経系細胞の配列をそのまま反映していると考えられる。本研究で扱った10種のうち9種の幼体（第5齢）から成体（第8齢）に至るまでの各個体について、その垂直孔の数と配列が調べられた。その結果、第5齢（A-3 stage）では全9種はまったく同数の垂直孔と同一の分布配列をとることが知られた。第6齢（A-2）では4つのグループに分化する。すなわち1）：*C. schornikovi*, *C. alveolivalva*, *C. sanrikuensis*, *C. golikovi*, 2）：*C. nishipponica*, *C. uranipponica*, 3）：*C. urupensis*, *C. lutea*, 4）：*C. omotenipponica* の4グループであり、各グループごとに垂直孔の数と配列は同一である。さらに第7齢（A-1 stage）ではグループ1が、1 a）：*C. schornikovi*, *C. alveolivalva* と、1 b）：*C. sanrikuensis*, *C. golikovi* とに分かれ、グループ2および3では、それぞれの2種が異なった分布配列をとる。そして第8齢（成体；Adult stage）では、各種ごとにすべて固有の分布配列をもつようになる（図7）。以上のように、9種の垂直孔の配列が幼体初期までまったく同一であることは、これらの種群が単系統であることを示唆し、また、各成長段階において種間に同一性が維持される過程は、種間の系統的近縁性を反映していることがうかがえる。

垂直孔の配列において、その同一性が発生後期まで維持されるもののうち、*C. schornikovi* — *C. alveolivalva* と *C. urupensis* — *C. lutea* の2組は、生殖器の形態も互いに類似していた。しかし、*C. nishipponica* — *C. uranipponica* と *C. sanrikuensis* — *C. golikovi* の2組は、生殖器の形態に大きな差が認められた。前2組は地理的分布域が大きくかけ離れているのに対し、後2組の分布域は互いに重複し、同所的に生息している。この結果から、同所的2種間では、その系統的近縁性とは無関係に互いに形態差の大きい生殖器官を有し、一種の形質置換が起きていることがつきとめられた。

ま と め

介形虫の分類上、2つの重要な形質である生殖器の形態と背甲に開口する垂直孔の配列のうち、生殖器の形態は、同所的に生息する2種を識別するためには有効な形質である反面、その形態の違いは、その機能的役割から、必ずしも系統的隔たりを反映してはいない。一方、背甲上の垂直孔の分布様式を個体発生的に追跡

する方法は、系統復元に有効であることが示された。同時に、この形質は化石としても保存されるため、介形虫の進化系統学に大きく寄与するものと期待できる。

文 献

- BENSON, R. H., 1972. The *Bradleya* problem, with description of two new psychrospheric ostracode genera *Agrenocythere* and *Poseidonamicus* (Ostracoda; Crustacea). *Smithsonian Contr. Paleobiol.*, 12: 1-150.
- HANAI, T., 1970. Studies on the Ostracoda subfamily Schizocytherinae Mandelstam. *J. Paleontol.*, 44: 693-729.
- IKEYA, N. and TSUKAGOSHI, A., 1988. The interspecific relations between three close species of the genus *Cythere* O. F. MÜLLER. In, *Evolutionary biology of Ostracoda, its fundamentals and applications*, ed. by T. HANAI, N. IKEYA and K. ISHIZAKI, Kodansha, Tokyo, pp. 891-917.
- ISHIKAWA, R., 1973. Notes on Some Basic Problems in the taxonomy and the phylogeny of the subtribe Carabina (Coleoptea, Carabidae). *Bull. Natn. Sci. Mus. Tokyo*, 16: 191-215.
- 石川良輔, 1987 日本のおサムシの種分化. 遺伝, 41: 9-16.
- TSUKAGOSHI, A., 1988. Reproductive character displacement in the ostracod genus *Cythere*. *J. Crust. Biol.*, 8: 313-334.
- TSUKAGOSHI, A. and IKEYA N. 1987. The ostracod genus *Cythere* O. F. Müller, 1785 and its species. *Trans. Proc. Paleontol. Soc. Jap.*, N. S. 187-222.
- VAN MORKHOVEN, F. P. C. M., 1962. *Post-Paleozoic Ostracoda, their morphology, taxonomy and economic use I*, Elsevier Publishing, Amsterdam, 204pp.

1989年4月15日受理

113 東京都文京区本郷7-3-1

東京大学理学部地質学教室

塚越 哲