

学位論文題名

Phylogeny of the Order Gadiformes

(Teleostei, Paracanthopterygii)

(タラ目魚類の系統分類学的研究)

学位論文内容の要旨

側棘鰭上目に属するタラ目魚類は、深海から淡水域まで汎世界的に分布し、約 90 属 500 種からなる多様な分類群を含んでいる。本目の系統類縁関係については、これまで数多くの研究があり (例えば Cohen, ed., 1989)、分岐学的方法による解析も行われた (例えば、Markle, 1989; Howes, 1990, 1993)。しかし、多くの類縁関係は異なった分類群を対象とし、異なった形質群と方法論により推定されたため、高位の分類体系と各分類群の地位に関しては非常に混乱した状態にある (例えば Cohen et al., 1990; Nelson, 1994)。これらの問題を解決するため、本研究はタラ目全体を対象とし、次の目的で行われた：1) 共有派生形質の再検討に基づくタラ目の再定義；2) 形態的データの分岐学的解析による本目内の系統類縁関係の推定；3) この分岐仮説に基づく本目の新分類体系の提唱。さらに、得られた分岐仮説を基に推定された形質進化、生物地理、化石属の系統的位置、異時性から本目魚類の系統進化について考察を加えた。

本研究では、タラ目 49 属 68 種および他の側棘鰭類 12 属 12 種の比較解剖により得られた筋肉・骨格系、外部形態など計 51 の変換系列を基に分岐分類学的方法に従い、コンピュートプログラム PAUP を用いて目内の類縁関係およびタラ亜科の生物地理を推定した。さらに、コンピュートプログラム MacClade を用いて背鰭擬棘の形質進化を調べた。

Patterson and Rosen (1989) とそれ以降の研究で提示されたタラ目の共有派生形質を再検討した結果、本目は次の 5 形質により定義される：1) 肩甲骨孔が肩甲骨と烏口骨間に位置する；2) 耳石内面にメガネ状の裂溝を

もつ；3) 口蓋弓挙筋が閉顎筋の側方に位置する；4) 舌顎骨は1個の関節顆をもつ；5) 基舌骨をもたない。このうち4)と5)は本研究で初めて明らかにした形質である。

タラ目内の系統類縁関係は、Patterson and Rosen (1989) の側棘鰭類を外群とし、最初に目内の科から亜科レベルで解析した結果、11本の最短の分岐図を得た。その厳密合意樹では、唯一 *Macruronus* を除くタラ亜目高位群 (sensu Howes, 1990) のクレード内の関係が未解決となり、次にこのクレード内を属レベルで解析し1本の最短の分岐図を得た。この2つの分析から推定されたタラ目内の分岐仮説を図1に示す。本研究の主な結果を次に要約する：1) カワリヒレダラ科が本目内で最初に分岐し、残りの2群 (ソコダラ亜目とタラ亜目) と姉妹群関係になる；2) ソコダラ科内ではアナダラ亜科、ソコダラ亜科、バケダラ亜科とイッカクダラ亜科の順に分岐する；3) ヒカリダラ科とソコダラ科は姉妹群関係にある；4) タラ亜目高位群の単系統性を確認し、その中でホキ科は残りのグループの姉妹群となる；5) ホキ科を除くタラ亜目高位群の全属間の類縁関係を初めて推定した；6) 従来 of メルルーサ科 (sensu Nelson, 1984) は多系統群である；7) ウナギダラ科はタラ亜目高位群内に位置し、サイウオ科の姉妹群となる；8) タラ亜科とカワメンタイ亜科は姉妹群関係をなす；9) フィシス亜科とガイドロプサルス亜科は姉妹群関係にあり、その単系統性を3派生形質により初めて検証した；10) カワメンタイ亜科の単系統性を3派生形質により初めて検証した。これらの結果のいくつかは、分岐分類学的方法を用いたMarkle (1989), Howes (1989, 1990, 1991a, 1993), Dunn (1989), Iwamoto (1989), Fahay (1989) らの最近の仮説を支持し、進化分類学的方法によるそれ以前の仮説 (例えば、ウナギダラ科がタラ目内で最初に分岐すること、従来 of メルルーサ科がホキ亜科、ヒカリダラ亜科、メルルーサ亜科からなることなど) を棄却した。

推定された類縁関係の分岐順序に従い、本研究ではタラ目内に3亜目11科8亜科3族を認める新分類体系を提唱した (図2)。この新分類体系では、カワリヒレダラ亜目、ソコダラ亜目、タラ亜目を認めることで、Howes (1993) の分類体系に近いが、ヒカリダラ科とアナダラ亜科をソコダ

ラ亜目に含めた点で異なる (Howes はタラ亜目に含めた)。また、科または亜科の分類学的地位においては、Nelson (1994) の分類体系に最も近いが、タラ科内にガイドロプサルス亜科、フィシス亜科、カワメンタイ亜科およびタラ亜科を認める点で異なる (Nelson は前者 2 亜科をフィシス科、後者 2 亜科をタラ科とした)。さらに、タラ亜科内に 3 族を認める点は、本亜科を独立科とし 4 亜科を認めた Dunn (1989) とは異なる。

タラ目魚類は、通常背鰭の第 1 担鰭骨に関係する 1 ~ 2 本の supernumerary fin-ray(s) (=SR) と呼ばれる鰭条をもち、そのうちの 0 ~ 2 本は擬棘を形成する。本目の系統仮説の主幹において背鰭 SR は、2 本の軟条 (本目の祖先型とカワリヒレダラ科) から 2 本の擬棘 (タラ目下位群、ホキ科)、さらに第 1 鰭条が消失し 1 本の擬棘 (ホキ科を除くタラ亜目高位群) へ進化したと予想される。カワリヒレダラ科分岐後のタラ目下位群祖先型において、擬棘は第 1 背鰭の分離と発達に伴い獲得されたと考える。背鰭 SR 数の減少や擬棘から軟条への逆転は、末端分類群内でそれぞれ生じ、フィシス亜科でのみ SR は消失したと推定された。

タラ目魚類の生物地理は Howes (1991b) により総括的に論じられたが、本研究では、各科または亜科の分布パターン、系統回遊を再検討した。特にタラ亜科 12 属の系統回遊について、得られた分岐仮説と分布に基づき次の仮説を得た： 1) タラ亜科 3 族の起源は北大西洋である； 2) 地史的記録が古く、本亜科内では好温水特性をもつと考えられる 4 属 *Gadiculus*, *Trisopterus*, *Micromesistius*, *Merlangius* は地中海に進入した； 3) この 4 属の中では *Gadiculus*, *Micromesistius* の 2 属のみが南半球高緯度に進入した； 4) タラ族 4 属 *Theragra*, *Gadus*, *Eleginus*, *Microgadus* が、ベーリング海峡開口後 (350 万年前) に北極海から北部北太平洋へ進入し、その後の氷河期により北極海を中心とした分布が分断された。

タラ亜目魚類の化石分類群である †*Rhinocephalus planiceps* は、頭部の骨格、中軸骨格や耳石などの形質からホキ科とメルルーサ科の分岐点間において派生し、†*Palaeogadus* (多くの種を含む多系統的な属) は †*Rhinocephalus* が分岐後に出現したと推測した。

本研究の分岐仮説および形態学的形質や生物学的特性から、タラ目魚

類の異時性を推定した。特に顕著な幼形進化が、バケダラ亜科とイッカクダラ亜科、ウナギダラ科（ネオテニー）およびサイウオ科（プロジェクトネシス）で推定された。さらに、タラ亜目高位群の各分類群において、性成熟（早熟や晩熟）、産卵数、年齢、最大体長および発育段階時期に顕著な差異が見られることから、環境への適応や繁殖戦略などに関連する異時性が本目魚類の進化過程において重要な役割を担い、様々な段階で様々な程度に影響してきたことが示唆された。

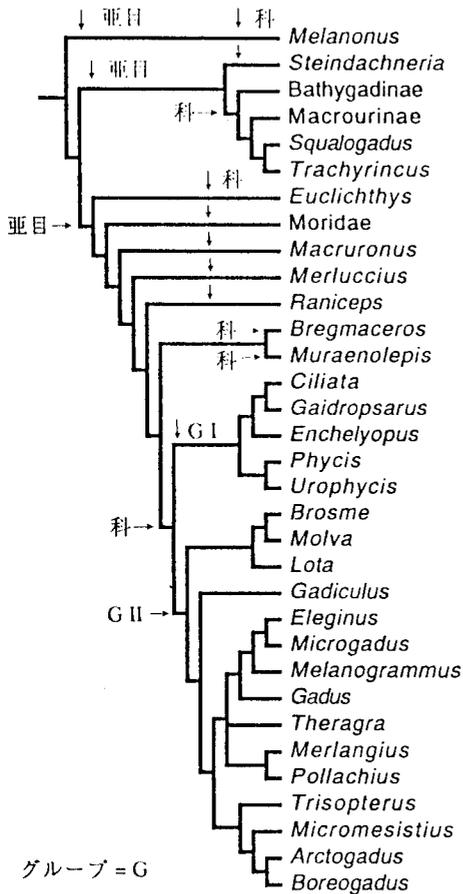


図1. 本研究で推定されたタラ目内の系統類縁関係

- Order Gadiformes タラ目
- Suborder Melanonoidei カワリヒレダラ亜目
 - Family Melanonidae カワリヒレダラ科
 - Suborder Macrouroidei ソコダラ亜目
 - Family Steindachneriidae ヒカリダラ科
 - Family Macrouridae ソコダラ科
 - Subfamily Bathygadinae アナダラ亜科
 - Subfamily Macrourinae ソコダラ亜科
 - Subfamily Macrouroidinae バケダラ亜科
 - Subfamily Trachyrincinae イッカクダラ亜科
 - Suborder Gadoidei タラ亜目
 - Family Euclichthyidae アシナガダラ科
 - Family Moridae チゴダラ科
 - Family Macruronidae ホキ科
 - Family Merlucciidae メルルーサ科
 - Family Ranicipitidae ラニセブス科
 - Family Bregmacerotidae サイウオ科
 - Family Muraenolepididae ウナギダラ科
 - Family Gadidae タラ科
 - Group I グループ I
 - Subfamily Gaidropsarinae ガイドロブサルス亜科
 - Subfamily Phycinae フィシス亜科
 - Group II グループ II
 - Subfamily Lotinae カワメンタイ亜科
 - Subfamily Gadinac タラ亜科
 - Tribe Gadiculini ガディクルス族
 - Tribe Gadini タラ族
 - Tribe Trisopterini (nov.) トリソプテルス族

図2. 本研究によるタラ目の新分類体系

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 尼 岡 邦 夫
副 査 教 授 箕 田 嵩
副 査 助 教 授 仲 谷 一 宏

学 位 論 文 題 名

Phylogeny of the Order Gadiformes (Teleostei, Paracanthopterygii)

(タラ目魚類の系統分類学的研究)

タラ目魚類は側棘鱗上目に属し、極めて多様な分類群を含み、深海から淡水域に汎世界的に分布している。現在、約90属500種が知られている。本目魚類の系統類縁関係に関する研究は数多くあるが、対象とした分類群が異なっていたり、異なった形質群と方法論で論じられていたために、高位の分類群の地位は極めて混乱した状態にあり、一定の見解に到達していない。本研究はこれらの問題を解決するために、タラ目全体を対象とし、49属68種、それ以外の側棘鱗類12属12種を比較解剖し、筋肉系、骨格系、外部形態などから51変数系列を用い、分岐分類学的手法によって分析を行った。

本論文はタラ目魚類を明確に再定義し、本目内の系統類縁関係を推定し、これに基づいて本目魚類の新分類体系を提唱している。さらに、得られた分岐仮説に基づいて本目魚類の進化について形質進化、生物地理、化石の系統的位位置及び異時性から考察を加えている。かかる内容の本論文の審査にあたり、主査、副査が評価した結果を要約すると、次のようである。

1 タラ目魚類の定義に関して：肩甲骨孔の位置、耳石内面のメガネ状裂溝の存在、口蓋弓挙筋の位置関係、舌顎骨の1個の関節顆の存在及び基舌骨の欠如の5派生形質で本目魚類を明瞭に定義した。そのうち、後の2形質は本研究の新知見である。

2 系統類縁関係に関して：カワリヒレダラ群が本目内で最初に分岐し、ソコダラ及びタラの2群と姉妹群関係をなす。ソコダラ群内ではヒカリダラ科とソコダラ科は姉妹関係にあり、後者の科ではアナダラ亜科、ソコダラ亜科、バケダラ亜科及びイックダラ亜科の順に分岐した。タラ群内ではホキ科は残りの全ての仲間と姉妹関係となる。従来のもメルルーサ科は多系統群である。ウナギダラ科はサイウオ科と姉妹関係を形成する。フィシス亜科はガイドプサルス亜科と、タラ亜科はカワメンタイ亜科とそれぞれ姉妹関係である。また、カワメンタイ亜科は3派生形質を有する単系統群である。以上の新知見に加え、この系統類縁関係の中でタラ群の全属間関係を初めて明

らかにした。

3 分類体系に関して：この系統類縁関係に基づき、本目を3亜目、11科、8亜科、3族を認める新分類体系を提唱した。カワリヒレダラ亜目にカワリヒレダラ科を、ソコダラ亜目にヒカリダラ科とソコダラ科を、そしてタラ亜目にアシナガダラ科、チゴダラ科、ホキ科、メルルーサ科、ラニセプスコ、サイウオ科、ウナギダラ科及びタラ科をそれぞれ配置した。また、ソコダラ科にアナダラ亜科、ソコダラ亜科、バケダラ亜科及びイッカクダラ亜科の4亜科を設けた。タラ科に2グループを置き、第1グループにはガイドロプサルス亜科とフィシス亜科を、第2グループにはカワメンタイ亜科とタラ亜科を含ませた。さらに、タラ亜科にガデクルス族、タラ族及びトリソプテルス族を置いた。この新体系は従来のもとはかなり異なるが、系統類縁関係を反映した合理的な体系である。

4 系統類縁関係からみたタラ目魚類の進化について：(1)本目は背鰭の第1担鰭骨に関係するSupernumerary fin ray (SR)に着目して、この骨が軟条から2本の擬棘へ、さらに、1本の擬棘へと進化した。また、SRの数の減少や擬棘から軟条への逆転も生じていることを考察した。(2)生物地理ではタラ科の3族の起源を北大西洋と推定した。そのうち、4属は地中海に進入し、さらに、その中の2属は南半球の高緯度まで到達した。一方、タラ族の4属はベーリン海峡を通過して北極海から北部北太平洋に進入したが、その後、氷河期に北極海との分布が分断された。(3)化石種の*Rhinocephalus planiceps*は骨格や耳石の特徴から、ホキ科とメルルーサ科の分岐点間において派生し、他の化石種*Palaeogadus*はその分岐後に出現した。(4)顕著な幼形進化がバケダラ亜科、イッカクダラ科、ウナギダラ科及びサイウオ科に見られ、異時性が本目魚類の進化の中で重要な役割を担ったものと推定された。

以上のように、本論文は極めて混乱していたタラ目魚類を明確に定義づけ、本目内の系統類縁関係を明らかにした。さらに、この類縁関係に基づいて新しい分類体系を提唱した。また、この関係からタラ目の進化について考察を加えた。これらのことは魚類の系統分類学及び水産学の分野に貴重な貢献をなしたものと高く評価された。

以上の点を主査、副査が評価し、申請者が博士(水産学)の学位を受ける資格があると認定した。