

学 位 論 文 題 名

Comparative Anatomy, Phylogeny
and Cladistic Classification of the Order
Orectolobiformes (Chondrichthyes, Elasmobranchii)

(テンジクザメ目の比較解剖、系統類縁関係、および分類に関する研究)

学位論文内容の要旨

テンジクザメ目 (Orectolobiformes) は軟骨魚綱板鰓亜綱に属し、主にインド・太平洋の熱帯・亜熱帯域より31種が知られる。本目の分類に関してはRegan (1908)以降、テンジクザメ科 (Orectolobidae) とジンベエザメ科 (Rhincodontidae) の系統的に異なる2科に分けるとする見解が一般的であった (Bigelow and Schroeder, 1948など)。近年Applegate (1972) は両者を1つにまとめて目のランクを与え、3亜目・8科を認めたが、従来の体系に新たな分類群名を与えたにすぎないものであった。一方、Dingerkus (1986) は本目内の分類体系を分岐関係に基づき構築したが、彼の分岐仮説は客観的な根拠に基づいていないうえ、観察部位が限定されている。その後Compagno (1988) はDingerkus (1986) とは大きく異なる分岐仮説を示唆したにもかかわらず、これに基づく分類学的な検討はなされなかった。そこで、本研究は多くの解剖学的データに基づきテンジクザメ目の系統類縁関係を推定し、分岐関係を反映した分類体系を再構築することを目的として行われた。

本研究では、テンジクザメ目に含まれる10属22種の筋肉系、骨格系、頭部側線系、および外部形態の観察を行った。系統類縁関係の推定には分岐分類学的手法を採用し、分岐図の算出には最節約的原理に基づきPAUP ver. 3.0 (Swofford, 1989) を用いた。極性はMaddison et al. (1984) のtwo step procedureを用いて決定した。

第1段階の解析では、テンジクザメ目の単系統性とその外群を見いだすため、化石群のヒボードス類とキセナカントウス類を外群として現生板鰓類全体の分岐関係を推定した。その結果、主に神経頭蓋の形状から34個の派生形質が採択され、54通りの最節約的な分岐関係が得られた。以下にその主な結果を示す。

1. テンジクザメ目は三叉顔面神経の2本の眼上枝が眼窩に開く単一の開口を貫通すること、など2個の派生形質を共有する単系統群である。
2. テンジクザメ目はメジロザメ目とネズミザメ目からなるクレードと姉妹群をなし、ネコザメ類はさらにこれら3目の姉妹群となる。

続いて、第1段階の結果をもとに本目内の分岐図の再構築を行ったところ、136個の派生形質から最節約的な分岐図が6通り得られた。その厳密合意樹を図1に示す。テンジクザメ目はさらに動眼筋のrectus inferiorが分枝してeye stalkに挿入する、など17個の派生形質を共有することで支持される。目内の分岐関係より主に次のことが明らかとなった。

1. *Parascyllium*および*Cirrhoscyllium* (クラカケザメ属) は腹側筋が最後の鰓弓に挿入する、など41個の極めて特徴的な派生形質を共有する単系統群をなす (B)。その他のすべてのテンジクザメ目はsuborbitalisが眼窩内に起発する、など24個の派生形質を共有し (C)、クレードBの姉妹群をなす (A)。
2. *Orectolobus* (オオセ属)、*Sutorectus*および*Eucrossorhinus*は口の縁辺に皮弁を持つ、など16個の派生形質を共有する単系統群を形成する (D) が、オオセ属は非単系統群である。
3. *Brachaelurus* (E) はgenio-coacoideusが肩帯に起発する、など8個の派生形質により支持され、クレードEの姉妹群をなす。
4. *Chiloscyllium* (テンジクザメ属) と*Hemiscyllium*はローレンチーニ瓶の頬部群が肩帯よりも後方へ伸長する、など13個の派生形質を共有する単系統群をなす (F)。

5. *Rhincodon* (ジンベエザメ属) と *Ginglymostoma* (コモリザメ属) からなるクレードは、*Stegostoma* (トラフザメ属) と supraorbital blade を持つ、など24個の派生形質を共有し、単系統群を形成する (G)。

この結果は Compagno (1988) が示した分岐仮説と一致し、Dingerkus (1986) の示した仮説は棄却された。

得られた分岐関係に基づき、本目内に Parascylloidei (クラカケザメ亜目; クレードB) と Orectoloboidei (テンジクザメ亜目; クレードC) の2亜目をおき、それぞれに1科 (クレードB)、4科 (クレードD~G) を認めた新たな分類体系を提唱した。また、結果2から *Sutorectus* と *Eucrossorhinus* はオオセ属の新参シノニムとするのが妥当であると判断された。以下に本研究で得られた分類体系を示す。

Order Orectolobiformes Applegate, 1972 テンジクザメ目

Suborder Parascylloidei Applegate, 1972 クラカケザメ亜目

Family Parascylliidae Gill, 1862 クラカケザメ科

Genus *Parascyllium* Gill, 1862

Genus *Cirrhoscyllium* Smith and Radcliffe, 1913 クラカケザメ属

Suborder Orectoloboidei Applegate, 1972 テンジクザメ亜目

Family Brachaeluridae Applegate, 1972

Genus *Brachaelurus* Ogilby, 1907

Family Orectolobidae Gill, 1896 オオセ科

Genus *Orectolobus* Bonaparte, 1834 オオセ属

Family Hemiscylliidae Gill, 1862 テンジクザメ科

Genus *Chiloscyllium* Müller and Henle, 1837 テンジクザメ属

Genus *Hemiscyllium* Müller and Henle, 1838

Family Rhincodontidae Müller and Henle, 1839 ジンベエザメ科

Genus *Stegostoma* Müller and Henle, 1837 トラフザメ属

Genus *Ginglymostoma* Müller and Henle, 1837 コモリザメ属

Genus *Rhincodon* Smith, 1828 ジンベエザメ属

Genus *Nebrius* Rüppell, 1837 *incertae sedis* オオテンジクザメ属

Genus *Pseudoginglymostoma* Dingerkus, 1986 *incertae sedis*

得られた分岐関係に基づき、以下の3点について考察を行った。

分岐図上の各分類群にそれぞれの繁殖様式をあてはめて形質の最適化を行いその

進化的推移を推定したところ、本目の共通祖先は卵生で、並行的に一腹仔数の増加を伴う胎生が獲得されたと推定される。一方、テンジクザメ科やジンベエザメでは著しい繁殖様式の変化が生じたと考えられるが、これらの変化は異時性による発育の促進・遅滞の結果生じた形態の変化とそれに伴う生活史戦略の変化と密接に関連していると推定される。

本目の化石の記録に基づき、各分類群の絶対年代の推定を行った結果、テンジクザメ目の共通祖先はジュラ紀の初期（約1億7千万年前）に出現し、各亜目はその比較的初期のうちに派生したと考えられる。そして、白亜紀の初期（約1億2千万年前）には現世種の属する科レベルの分類群がほぼ出現したと推定された。

分岐関係と各群の分布域、および推定された絶対年代から、テンジクザメ目はローラシア・ゴンドワナ両大陸に挟まれたテーチス海に起源を持つと推定される。その後、白亜紀以降に生じたテーチス海の衰退に伴い西部太平洋及びインド洋へ分散し、テーチス海が完全に閉じた第三紀にかけて現在の分布域への拡散が生じたと推定される。

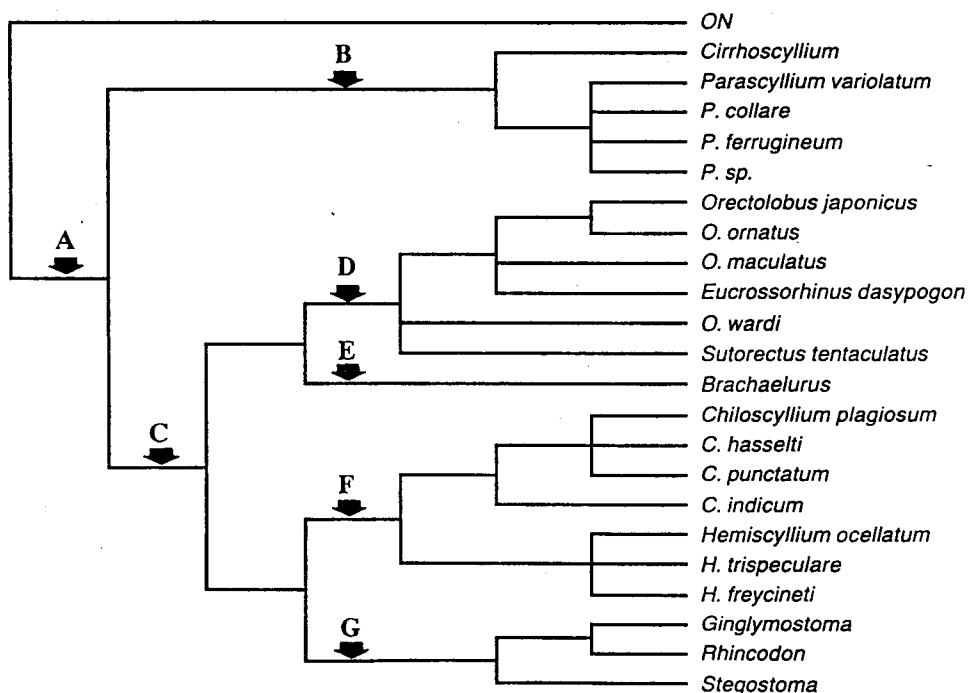


図1 テンジクザメ目22種の厳密合意樹。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 尼 岡 邦 夫

副 査 教 授 中 尾 繁

副 査 助 教 授 仲 谷 一 宏

学 位 論 文 題 名

Comparative Anatomy, Phylogeny and Cladistic Classification of the Order Orectolobiformes (Chondrichthyes, Elasmobranchii)

(テンジクザメ目の比較解剖、系統類縁関係、および分類に関する研究)

テンジクザメ目は軟骨魚綱板鰓亜綱に属し、主にインド・太平洋の熱帯・亜熱帯海域から31種が知られている。本目魚類の分類については近年、注目され研究されてきているが、標本、観察部位はともに少なく、それらの結果は必ずしも一定の見解に到達していない。本研究は10属22種の本目魚類の比較解剖を行い、筋肉系、骨格系、頭部側線系及び外部形態から得た多くのデータを分岐分類学的手法を用いて解析し、単系統性を証明し、外群との関係を明らかにした後、系統類縁関係を推定し、それを反映した分類体系を構築したものである。さらに、この類縁関係に基づいて、本目魚類の繁殖様式の進化、本目及びその亜目と科の出現時期、分散経路などを考察したものである。結果は以下のように要約される。

1. テンジクザメ目の単系統性とその外群を見いだすために、化石群を外群として現生の板鰓類の分岐関係を神経頭蓋の形状などの34派生形質から求めた。テンジクザメ目は三叉顔面神経の2本の眼上枝が眼窩に開く単一の開口を貫通することなど2派生形質を共有する単系統群であり、メジロザメ目とネズミザメ目からなる群と姉妹関係をなし、これら3目とネコザメ目は姉妹群となる。

2. 136派生形質からテンジクザメ目内の分岐図を構築した。その結果、本目はさらに17派生形質を共有する。

3. 目内の分岐図に基づく系統類縁関係から次のことを解明した。1) *Parascyllium* 属とクラカケザメ属は腹側筋が最後の鰓弓に挿入することなど41派生形質を共有する単系統群である。2) その他の本目魚類は suborbitalis 筋が眼窩内に起発するなど24派生形質を共有し、前2属と姉妹群をなす。3) オオセ属、*Sutorectus* 属及び *Eucrossorhinus* 属は口の縁辺に皮弁をもつなど16派生形質を共有する単系統群である。4) *Brachaelurus* 属は genio-coracoideus 筋が肩帯に起発するなど8派生形質で支持され、オオセ属などと姉妹群をなす。5) テンジクザメ属と

Hemiscyllium 属はロレンチーニ瓶の頬部群が肩帯よりも後方へ伸長するなど13派生形質を共有する単系統群である。6) ジンベエザメ属とコモリザメ属はトラフザメ属と supraorbital blade をもつなど24派生形質を共有する単系統群である。

4. 得られた分岐関係に基づいて、本目内にクラカケザメ亜目とテンジクザメ亜目の2亜目を置き、前亜目にクラカケザメ科 (*Paraschyllium* 属、クラカケザメ属)、後亜目に *Brachaeluridae* 科 (*Brachaelurus* 属)、オオセ科 (オオセ属)、テンジクザメ科 (テンジクザメ属、*Hemiscyllium* 属) 及びジンベエザメ科 (トラフザメ属、コモリザメ属、ジンベエザメ属) の4科を認める新分類体系を提唱した。また、*Sutorectus* 属と *Eucrossorhinus* 属はオオセ属の新参シノニムとするのが妥当である。

5. さらに、得られた本分岐関係に各分類群の繁殖様式をあてはめてその進化を考察した。その結果、本目魚類の共通の祖先は卵生であり、並行的に腹仔数を増加させる方向に進化したと考えられる。

6. 本目魚類の化石の記録に基づいて、各分類群の絶対年代の推定を行った結果、本目魚類の共通の祖先はジュラ紀の初期 (約1億7千万年前) に出現し、各亜目はその比較的初期に派生したと考えられる。そして白亜紀の初期 (約1億2千万年前) には科レベルのほとんどすべての分類群が出現したと推定した。

7. 分岐関係と各群の分布域とそれらの推定された絶対年代から、本目魚類はローラシアとゴンドアナ両大陸に挟まれたテーチス海に起源し、その後、白亜紀以降にこの海の衰退に伴って西部太平洋及びインド洋に分散し、そしてテーチス海が完全に閉じた第三紀にかけて現在の分布域に拡散したと推定した。

以上のように、本論文は混乱していたテンジクザメ目魚類の単系統性を派生形質に基づいて明確に定義づけ、本目内の系統類縁関係を明らかにした。さらに、この類縁関係から新分類体系を構築した。また、この関係に基づいて、本目魚類の繁殖様式の進化、本目魚類の出現した時期と派生した時期、及び本目魚類の分布と分散時期を推定したことは魚類の系統分類学及び水産学の分野に多大の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。