

博士（水産科学） 佐 藤 圭 一

学 位 論 文 題 名

Phylogenetic systematics of the deep-water
catshark genus *Apristurus*

(Chondrichthyes, Carcharhiniformes, Scyliorhinidae)

(ヘラザメ属魚類の系統分類学的研究)

学 位 論 文 内 容 の 要 旨

ヘラザメ属魚類はメジロザメ目トラザメ科に属し、現在 34 有効種からなる大きな分類群で、全世界に分布する深海性魚類である。本属魚類については、これまでに種分類に関する多くの研究（例えば Springer, 1979; Compagno, 1984）があるが、系統分類学的研究は数少ない（例えば Nakaya, 1975; Compagno, 1988）。また、近年ヘラザメ属内にいくつかの種グループが存在することが報告され（例えば Nakaya and Sato, 1999）、本属魚類について系統分類学的見地から再検討する必要がある。

そこで本研究はヘラザメ属の系統分類を確立することを目的として、以下の研究を行った：1) 形態的データの分岐学的解析による、本属魚類の単系統性および近縁群との系統類縁関係の推定；2) 分岐仮説に基づくヘラザメ属魚類の分類体系の提唱；3) 系統仮説に基づく本属の生物地理および形質進化の考察。

材料と方法：本研究では、ヘラザメ属 15 種を含むトラザメ科の 13 属 31 種、およびトラザメ科の姉妹群とみなされたタイワンザメ亜科の 2 属 3 種を対象として比較解剖を行い、形態観察を行った。筋肉・骨格系、頭部感覚器官、および外部形態から計 45 変換系列を得て、コンピュータープログラム PAUP ver.3.0s を用い、トラザメ科の系統解析を行った。ヘラザメ属には、すべての変換系列が一致する種により構成される 5 つの Morphotype を定義し、Morphotype 単位で解析を行った。分岐分析の結果、12 本の最節約的な分岐図（樹長 59、一致指数 0.80）が得られたが、いずれ

の最節約樹においても、ヘラザメ属とその近縁群の姉妹群関係およびヘラザメ属内の分岐関係が一致したことから、これらの厳密合意樹を系統解析の結果として採用した(図1)。

系統類縁関係： 厳密合意樹から判断すると、トラザメ科内には以下の4つのクレード(系統群)が存在する。クレード1: *Schroederichthys*、ナヌカザメ、トラザメ、*Poroderma* 属；クレード2: *Aulohalaelurus*、*Atelomycterus* 属；クレード3: *Asymbolus*、ヤモリザメ、イモリザメ、ヘラザメ、ナガサキトラザメ、*Haploblepharus*、*Holohalaelurus* 属；クレード4: イモリザメ属の一種 *P. melanobranchus*。しかし、これらの4クレードは多分岐となり、各クレード間の系統類縁関係は未解決となった。これらのクレードのうち、ヘラザメ属を含むクレード3は、*Asymbolus*・ヤモリザメ・イモリザメ・ヘラザメ属からなるクレードと、ナガサキトラザメ・*Haploblepharus*・*Holohalaelurus* 属からなるクレードに二分岐する。このうち、前者のクレードの分岐関係からヘラザメ属に関する以下の系統仮説が導かれた。1) ヘラザメ属はイモリザメ属(*P. melanobranchus* を除く)と姉妹群をなし、これらは胸鰭の metapterygial axis が伸長すること、spiracularis が存在しないことなどの4個の共有派生形質で支持される；2) ヘラザメ属は、前眼窩突起が細長いこと、動眼筋の上斜筋と下斜筋が基部で接することなどの8個の共有派生形質で支持される単系統群である；3) ヘラザメ属は Morphotype1-3、およびMorphotype4-5 からなる2つのクレードにより構成され、それぞれ7個および4個の共有派生形質で支持される；4) Morphotype1-3 のクレードは、Morphotype 1-2 およびMorphotype 3 の2つのクレードにより構成される。

分類体系：本研究では上述の系統仮説に基づき、ヘラザメ属内に2亜属を認める以下の新分類体系を提唱した。

Genus *Apristurus* Garman, 1913 ヘラザメ属

Type species: *Scylliorhinus indicus* Brauer, 1906

Subgenus *Apristurus* subgen. nov., manuscript name ヘラザメ亜属

Type species: *Scylliorhinus indicus* Brauer, 1906

Morphotype 4: 8種

Morphotype 5: 4種

Subgenus *Parapristurus* Fowler, 1934, nom. nov., manuscript name アラメヘラザメ亜属

Type species: *Catulus spongiceps* Gilbert, 1895

Morphotype 1: 1種

Morphotype 2 : 1 種

Morphotype 3 : 11 種

さらに本研究で系統解析に用いることのできなかった本属魚類9種は、既知の記載情報などから Morphotype の所属は不明であるが、すべてヘラザメ亜属に属するものと判断された。

生物地理：トラザメ科魚類の棲息域は大陸プレートに限定され、海洋プレートにはほとんど棲息しないことが報告されている(Springer, 1982)。本研究では、世界の海洋をプレートの分布に基づき9区分し、ヘラザメ属魚類の分布データから、Wiley (1988)などによる分断生物地理的手法を用いて地域分岐図を求めた。その結果、ヘラザメ属魚類の分布域は以下の4地域に区分された：1) 東ユーラシア地域；2) インド洋地域；3) アフリカ地域；4) 西ユーラシア-南北アメリカ地域。地域分岐図および各種の分布状態から、上述の東ユーラシア-インド洋地域と西ユーラシア-南北アメリカ地域の間に、強い生物地理的な障壁があると推定された。この障壁の主な要因として、ユーラシアおよびインドプレートと太平洋プレートの間に存在する超深海域によることが示唆された。

本属魚類の分布パターンをクレードごとに検討した結果、それぞれの亜属レベルでは全世界的に分布するが、2亜属のいずれにおいても亜属内のそれぞれの Morphotype レベルで、東ユーラシア・インドプレートの低緯度海域に分布するグループと、全世界の高緯度海域に分布するグループが認められた。

また、本研究の系統仮説から、ヘラザメ属の共通祖先は、東ユーラシアまたはインドプレート上のある地域に起源すると推定された。現生のメジロザメ目魚類は新生代の第三紀、始新世に起源したと考えられている(Compagno, 1990)ことから、ヘラザメ属は始新世に東ユーラシアまたはインドプレート上で起源し、それぞれの亜属、Morphotype に分化した後、世界各地に分布域を拡大したと推定される。

形質進化：本研究で系統分析に用いなかった、胴長、吻長、唇褶長、腸の螺旋弁数、卵殻の形態形質について、得られた系統仮説を基にそれぞれの形質進化を考察した。胴長は属内で連続性を示すが、胴長が 10%以下の短胴種は主にインド太平洋やカリブ海メキシコ湾などの低緯度地域に限定

して分布し、それぞれの亜属で独立して出現したと推定された。吻長はヘラザメ属内の Morphotype 1-2 で顕著に伸長し、系統樹上で 1 回だけ生じたと推定された。唇褶長は Morphotype 1-2 および 4-5 で、下顎の唇褶長が上顎のものより相対的に短い。しかしそれらの唇褶を支持する骨格系の状態が異なることから、Morphotype 1-2 と 4-5 に見られる唇褶の状態は、相同ではないと判断された。腸の螺旋弁数は、ヘラザメ亜属では 12 以上、アラメヘラザメ亜属では 12 以下であり、後者の 1 種テングヘラザメのみ例外的に 12 以上であった。テングヘラザメでは腸が他の種よりも短く、それを機能的に補填するために二次的に螺旋弁数が増加したと推定された。卵殻の形態については、トラザメ類の卵殻は一般に両端に *tendril* をもつが、ヘラザメ属魚類では *tendril* が退化・消失する傾向が認められた。その要因として、砂泥質の海底や緩やかで安定した水流など深海底の環境に適応した形態であることが推定された。

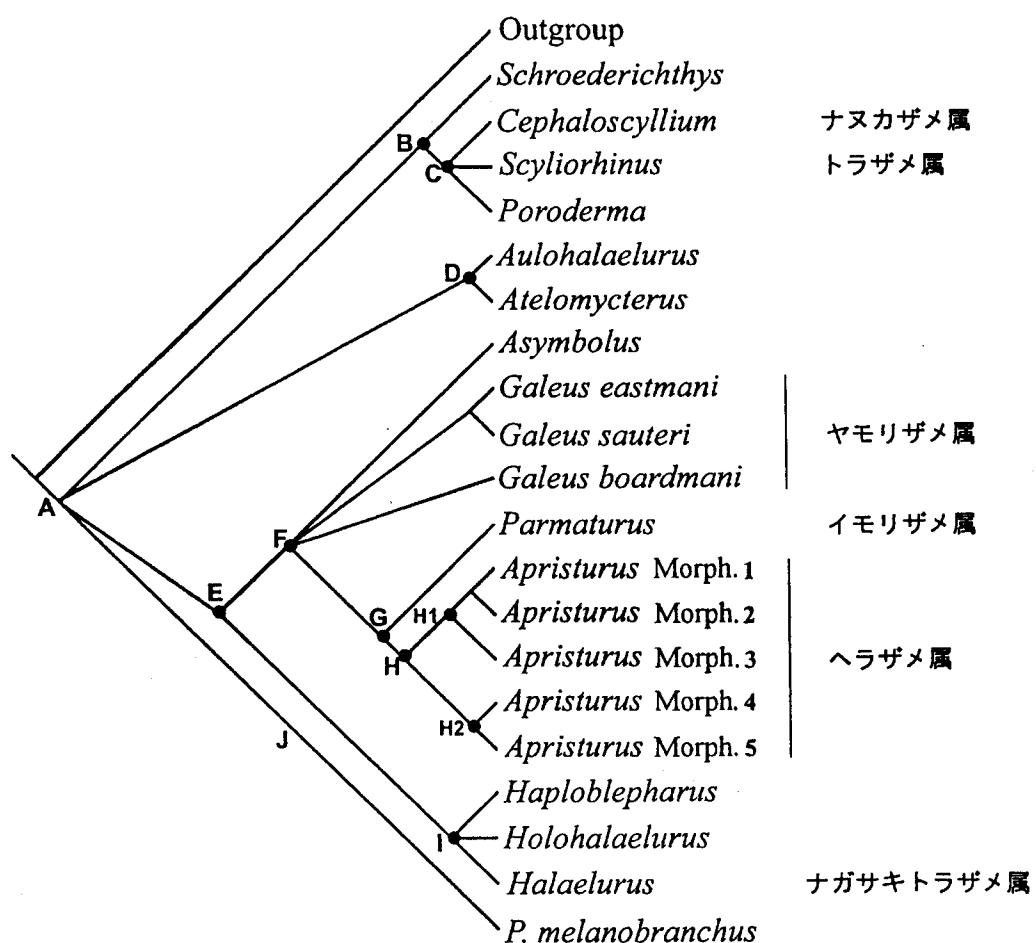


図1. 本研究で示されたトラザメ科の分岐関係 (厳密合意樹)

学位論文審査の要旨

主査 教授 仲谷 一宏

副査 教授 山本 弘敏

副査 助教授 矢部 衛

学位論文題名

Phylogenetic systematics of the deep-water catshark genus *Apristurus*

(Chondrichthyes, Carcharhiniformes, Scyliorhinidae)

(ヘラザメ属魚類の系統分類学的研究)

ヘラザメ属魚類はメジロザメ目トラザメ科に属し、現在 34 有効種からなる大きな分類群である。本属は扁平な吻部や尾鰭と接する長い臀鰭基底を持つことなどで特徴づけられ、極海を除く全世界に分布する深海性魚類である。本属魚類の種分類に関しては、多くの研究があるが、極めて混乱した状況にあり、また系統分類学的研究は数少ない。近年ではヘラザメ属内にいくつかの種グループが存在することが報告されているが、系統分類学的な根拠は示されておらず、本属魚類を系統分類学的見地から再検討し、系統関係を反映した分類体系を構築する必要がある。

そこで本研究は、ヘラザメ属の形態的データに基づく単系統性を検証し、近縁群との系統類縁関係を推定し、さらにその結果に基づいて、系統関係と整合するヘラザメ属の分類体系の提唱し、生物地理および形質進化の考察する事を目的として行われた。

本研究では、ヘラザメ属 15 種を含むトラザメ科の 13 属 31 種、およびタイワンザメ亜科の 2 属 3 種を用い、筋肉・骨格系、頭部感覺器官、および外部形態を比較検討し、得られた 45 形質に基づき、分岐分類学的手法により、系統解析を行った。ヘラザメ属はすべての変換系列が一致する 5 Morphotype から構成されていることが判明したため、Morphotype 単位で解析を行った。その結果、12 本の最節約的な分岐図が得られたが、ヘラザメ属内および近縁群との関係は何れの分岐図でも一致したため、その厳密合意樹を構築し、系統解析の結果として採用した。

本研究の結果を要約すると以下の通りである。

- 1) トラザメ科内には 4 つのクレード(系統群)が存在し、ヘラザメ属はヤモリザメ属、ナガサキトラザメ属等を含むクレードに属する。2) ヘラザメ属はイモリザメ属(*P. melanobranchus* を除く)と姉妹群をなし、これらは胸鰭の metapterygial axis が伸長すること、spiracularis が存在しないことなどの 4 個の共有派生形質で支持される。3) ヘラザメ属は、前眼窩突起が細長いこと、動眼筋の上斜筋と下斜筋が基部で接することなどの 8 個の共有派生形質で支持される単系統群で、更に本属は 7 個および 4 個の共有派生形質で支持される 2 つのクレードにより構成される。4) ヘラザメ属内の 2 クレードは、

分類学的には亜属のランクと考えられ、ヘラザメ亜属 *Subgenus Apristurus* およびアラメヘラザメ亜属 *Subgenus Parapristurus* なる新亜属を創設し、ヘラザメ属の新分類体系を提唱した。また、地域分岐図および各種の分布状態から、5) ヘラザメ属魚類の分布域は4地域に区分され、東ユーラシア-インド洋地域と西ユーラシア-南北アメリカ地域の間に何らかの強い生物地理的な障壁があると推定した。この主な要因として、ユーラシアおよびインドプレートと太平洋プレートの間に存在する超深海域を考えた。6) 創設した2亜属各々には、東ユーラシア・インドプレートの低緯度海域と、全世界の高緯度海域に分布する2グループが認められた。7) ヘラザメ属は、始新世に東ユーラシアまたはインドプレート上で起源し、それぞれの亜属、Morphotype に分化した後、世界各地に分布域を拡大したと推定した。更に得られた系統関係や分布などから、8) 脊長は属内で様々で、短脊種は主にインド太平洋やカリブ海メキシコ湾などの低緯度地域に限定して分布しているが、それぞれの亜属で短同種が独立して出現したと推定した。9) 長吻種はアラメヘラザメ亜属に見られ、これらは系統樹上で1回だけ生じたと推定した。10) 唇褶長に関しては、下顎の唇褶長が上顎のものより相対的に短い状態が異なる morphotype に見られたが、支持する骨格の状態が異なることから、これらは相同ではないと判断した。11) 腸の螺旋弁数は、ヘラザメ亜属では12以上、アラメヘラザメ亜属では12以下であるが、アラメヘラザメ亜属に属するテングヘラザメには12より多い状態が見られた。これは本種の腸が他の種よりも短いために螺旋弁数が二次的に増加したと推定した。12) トラザメ類の卵殻は一般に両端に tendril をもつが、ヘラザメ属魚類では tendril が退化・消失する傾向が認められた。これは砂泥質の海底や緩やかで安定した水流など深海底の環境に適応した形態であると推定した。

以上により申請者の研究成果は魚類系統分類学及び水産学の分野に大いに貢献したものと高く評価され、審査員一同は本研究の申請者が博士（水産科学）の学位を授与される十分な資格を有すると判定した。