

学 位 論 文 題 名

Comparative Anatomy and Phylogeny
of the Family Mullidae (Pisces : Perciformes)

(ヒメジ科魚類の比較解剖学及び系統分類学的研究)

学位論文内容の要旨

ヒメジ科魚類はスズキ目スズキ亜目に属し、世界の熱帯及び温帯海域に比較的広く分布する底生性魚類である。本科にはヒメジ属 *Upeneus*, アカヒメジ属 *Mulloidichthys*, ウミヒゴイ属 *Parupeneus*, *Mullus* 属, *Upeneichthys* 属、および *Pseudupeneus* 属の 6 属約 55 種が知られ、産業的重要種も含まれている (Nelson, 1994)。本科魚類は下顎縫合部の直後に鰓条骨から起源した 1 対の長い髭があること、背鰭が 2 基で互いによく離れていること、そして尾鰭が深く二分することなどで特徴づけられる。ヒメジ科魚類についての分類学的研究は多くあるが、そのほとんどが特定の海域に分布する種類に限られた研究であり、本科魚類全体を対象にした研究はまだ行われていない。また本科魚類の比較解剖に関する研究はさらに少なく、一部の骨格に関する断片的なものがあるのみで、全骨格系あるいは、筋肉系に関する知見はない。さらに、本科魚類は古くから自然群とされてきたが、その単系統性および系統類縁関係に関する情報はほとんどない。

そこで、本研究はヒメジ科魚類の骨格系及び筋肉系について比較解剖を行い、それらの形態学的諸特徴を記載すること、ヒメジ科魚類の単系統性を形態学的形質に基づき検証すること、科内の類縁関係を明らかにすること、そして分岐分類学的な系統仮説に基づくヒメジ科魚類の分類体系を提唱することを目的として行われた。

材料と方法：ヒメジ科魚類 6 属 41 種及びスズキ目魚類 31 科 42 属（その内スズキ亜目魚類が 25 科 36 属）の骨格系、筋肉系及び外部形態の比較解剖を行い、得られた合計 41 形質変換系列を用いヒメジ科魚類の系統解析を行った。形質の極性決定はスズキ目魚類を外群とする外群比較法 (outgroup comparison) を用い、スズキ目魚類で一般的に見られる形質を原始形質、ヒメジ科魚類を含む一部の魚群で独特に見られる形質を派生形質と見なした。系統解析は PAUP*4.0b4a (Swofford, 2000) を用い、最節約規準の下で発見的構築法 (exhaustive search) によって最適樹を求めた。形質進化に関する仮定はワグナーの最節約規準 (ordered: Farris, 1970)、又はフィッチの最節約規準 (unordered; Fitch, 1971) を、

形質の最適化は変換遅延 (DELTRAN) を採択した。

結果と考察：

1. 形態学的な諸特徴の記載：ヒメジ科魚類 41種の比較解剖を行い、全種の全骨格系 (神経頭蓋、眼骨、上顎と下顎、懸垂骨、舌弓、鰓弓、肩帯、腰帯、尾骨、及び脊柱と背鰭・臀鰭の担鰭骨)及び全筋肉系 (頬部筋肉、舌弓部筋肉、鰓弓部筋肉、肩帯部筋肉、腰帯部筋肉、尾部筋肉、及び体側筋など)を詳細に記載し、本科魚類の形態学的諸特徴を明らかにした。本科魚類の骨格系で 39形質、筋肉系で 12形質、そして外部形態で 1形質の合計 52形質に種間の形態学的変異が見い出された。また、本科魚類では共通するが外群としたスズキ目魚類の状態とは異なる形態学的特徴として26形質が見い出された。これらの内、外群比較法により形質変化系列が特定された 67形質を用い本科魚類の単系統性の検証及び系統解析を行った。

2. 単系統性の検証：ヒメジ科魚類は形態学的特徴から見いだされた26共有派生形質により支持される単系統群であることが判明した。特に、髭の分化に関連する舌弓の骨学的、筋学的特徴をはじめとする下記の 13形質はヒメジ科以外の魚類にはない特異な固有派生形質であり、本科魚類の単系統性を強く支持する。

1) 第一眼下骨が側篩骨と関節する、2) 第一眼下骨によく発達する眼下骨床がある、3) 内翼状骨が側篩骨と関節する、4) 口蓋骨の後端に軟骨帯が発達し内翼状骨と関節する、5) 接続骨が後翼状骨と縫合する、6) 間鰓蓋骨の内側面に上舌骨と関節するソケットがある、7) 舌弓の骨学的な特化 (第一鰓条骨が髭に変形する、鰓条骨が5本に減少する、角舌骨が前方に突出する、および角舌骨と上舌骨が凸型を成す)、8) 腰骨の accessory subpelvic keelが拡張する、9) 腰骨に付属突起がある、10) 鼻骨が頭蓋骨に強く付着する、11) 舌弓の関連筋肉の変化 (髭に関連する4対の筋肉がある、両側の protractor hyoideiが正中線上で接しない、hyohyoidei abductores section 1が1本の鰓条骨のみに挿入する、および hyohyoidei abductores section 2が尾舌骨に挿入する)、12) transversus dorsalis anteriorがinterarcual cartilageに挿入する、13) supracarinalis mediusと supracarinalis posteriorが前方に延びる。

3. 類縁関係の解明：合計52の形質の中で種内変異が見られた 11形質を除く、41形質変換系列を用いたヒメジ科魚類 41種の分岐分析の結果、最節約分岐図 (樹長 72、一致指数 0.74)が 7本得られた。その内、形質極性の客観的決定ができないため系統解析に用いなかった眼前鱗の形質進化を最適に説明できた 1本の分岐図をヒメジ科魚類の系統仮説として採用した (図)。

この系統仮説に基づくと、ヒメジ科魚類は 6つの分岐群(clade) によって構成される。

分岐群A1は第3下尾骨と第4下尾骨が完全に融合することなど5つの共有派生形質で支持される単系統群であり、2つの分岐群から構成される。分岐群A2は口蓋骨に歯がないことなど6つの共有派生形質で支持される単系統群で分岐群A1と姉妹群関係を成す。分岐群A2は分岐群B1とB2から構成される。分岐群B1は前鋤骨に拡張した歯板を持つなど6つの共有派生形質で支持され、また分岐群B2は levator arcus palatiniが前鰓蓋骨の下方に延びるなど3つの共有派生形質によって支持され、それぞれが単系統群を成す。分岐群B2は分岐群C1とC2からなる。分岐群C1は前頭骨稜と後頭骨稜がつながるなど3つの共有派生形質で支持される単系統群である。分岐群C2は鼻骨の感覚管が分枝することなど6つの共有派生形質によって支持され、分岐群D1とD2からなる。分岐群D1は口蓋骨が側篩骨と関節することなど5つの共有派生形質で支持される単系統群である。分岐群D2は前下方に伸張した涙骨をもつことなど8つの共有派生形質で支持され、分岐群E1とE2からなる。分岐群E1は上顎に大きな円錐歯列があることで、分岐群E2は前頭骨の前半部に稜があることなど2つの共有派生形質で支持される単系統群である。

本研究において単系統群と判断された分岐群A1, B1, C1, D1, E1およびE2はそれぞれ既存のヒメジ属、*Mullus*属、*Upeneichthys* 属、アカヒメジ属、*Pseudupeneus*属、およびウミヒゴイ属に該当した。

4. ヒメジ科魚類の姉妹群の推定：本研究では、ヒメジ科の姉妹群を特定することはできなかったが、ヒメジ科全魚種に共有され、スズキ目魚類全般においては稀に見られる以下の派生形質を見いだした。これらの派生形質はヒメジ科魚類の姉妹群の推定に有効な形質である可能性が示唆された。

1. 内翼状骨に内側面に突出する薄板をもたない。

この状態はスズキ亜目のヒゲダイ属、クロダイ属、キダイ属、フエフキダイ属、ヨコシマタマガシラ属、およびヒメジ科魚類において見られた。

2. Adductor arcus palatiniが口蓋骨と前鋤骨まで延びる

この状態はフエダイ属、ヨコシマタマガシラ属、イトヨリダイ属およびヒメジ科魚類において見られた。

以上のことから、イサキ上科又はタイ上科魚類(*sensu* Johnson, 1980) がヒメジ科魚類の姉妹群になりうる可能性が示唆された。

5. 分類体系：本研究では、上述の系統仮説に基づき、系統配列規定 (phyletic sequencing convention)に従って、従来の体系との分類学的変更を最小限にとどめるように属の階級を設定し、既存の6属を認める以下の分類体系を提唱した。

Family Mullidae ヒメジ科

Genus *Upeneus* Cuvier, 1829 ヒメジ属

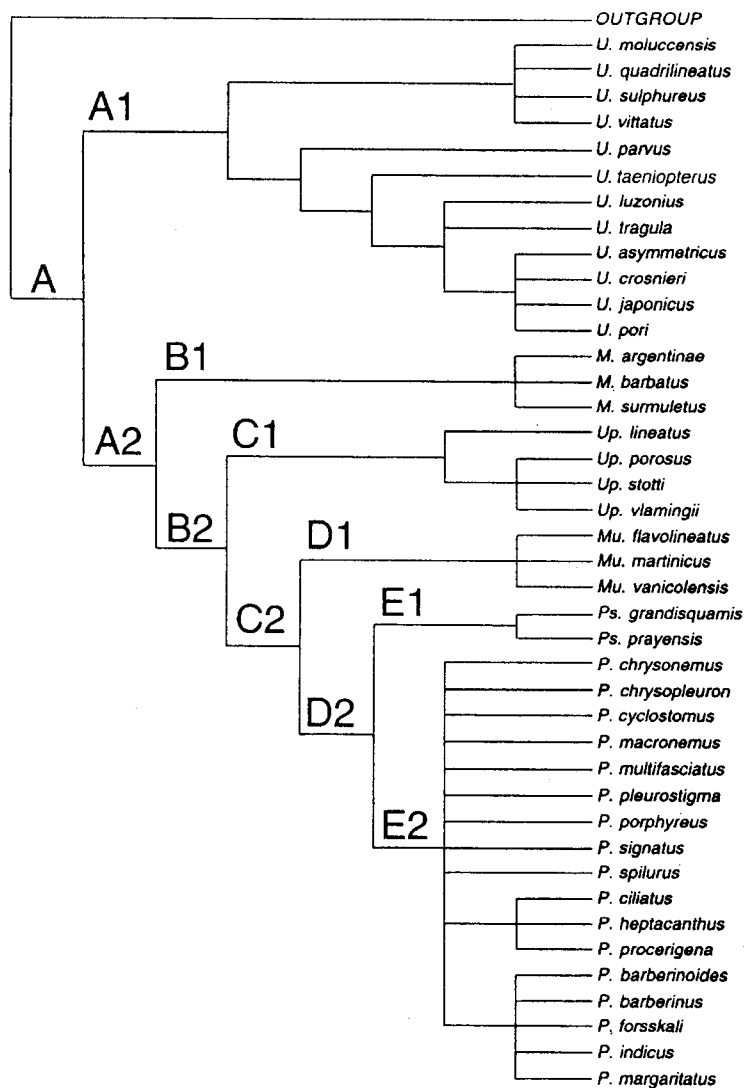
Genus *Mullus* Linnaeus, 1758

Genus *Upeneichthys* Bleeker, 1855

Genus *Mulloidichthys* Whitley, 1929 アカヒメジ属

Genus *Pseudupeneus* Bleeker, 1862

Genus *Parupeneus* Bleeker, 1863 ウミヒゴイ属



図。本研究で採択したヒメジ科魚類の系統類縁関係

U.、ヒメジ属；Mu.、アカヒメジ属；P.、ウミヒゴイ属；M.、*Mullus*属；Up.、*Upeneichthys*属；Ps.、*Pseudupeneus*属

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

Comparative Anatomy and Phylogeny of the Family Mullidae (Pisces : Perciformes)

(ヒメジ科魚類の比較解剖学及び系統分類学的研究)

本研究はスズキ目ヒメジ科魚類の骨格系及び筋肉系の比較解剖を行い、形態学的諸特徴を記載すること、単系統性を検証すること、科内の類縁関係を明らかにすること、そして系統関係を反映したヒメジ科魚類の新分類体系を提唱することを目的として行われた。

ヒメジ科魚類はヒメジ属、アカヒメジ 属等 6 属約 55 種からなり、下顎に1対の髭があること、背鰭が2基で離れていること、尾鰭が深く二分することなどで特徴づけられる。本科の分類学的研究は多いが、殆どが特定海域に限定した研究で、本科全体を扱った研究はない。比較解剖学的研究も骨格の断片的報告があるにすぎない。本科は自然群と考えられてきたが、単系統性や系統類縁関係に関する研究も殆どないのが現状である。

材料はヒメジ科魚類 6 属 41 種、スズキ目魚類 31 科 42 属で、比較解剖で得られた 41 形質変換系列を用い系統解析を行った。系統解析は分岐分類学的手法を用い、形質の極性決定はスズキ目魚類を外群とする外群比較法で、スズキ目魚類で一般的な形質を原始形質、ヒメジ科魚類を含む一部の魚群で独特に見られる形質を派生形質とした。

本研究の主要な結果は以下に述べるとおりである。

1. ヒメジ科魚類 41 種の比較解剖を行い、全種の全骨格系 と全筋肉系を詳細に記載し、本科魚類の形態学的諸特徴を明らかにした。
2. 本科の骨格系で 39 形質、筋肉系で 12 形質、外部形態で 1 形質の計 52 形質に種間の形態学的変異を見いだした。また、本科魚類では共通するが外群としたスズキ目魚類の状態とは異なる形態学的特徴として 26 形質を明らかにした。これらの内、外群比較法

により形質変化系列が特定された 67 形質を用い単系統性の検証及び系統解析を行った。

3. ヒメジ科は形態学的研究で見いだした 26 共有派生形質により支持される単系統群であることを証明した。特に、髭の分化に関連する舌弓の骨学的、筋学的特徴、第一眼下骨が側篩骨との関係、舌弓の骨学的な特化など 13 形質はヒメジ科以外の魚類にはない特異な固有派生形質であり、本科魚類の単系統性を強く支持するものであると考えた。

4. 41 形質変換系列を用いたヒメジ科魚類 41 種の系統解析の結果、最節約分岐図（樹長 72、一致指数 0.74）が 7 本得られた。その内、形質極性が客観的に決定できなかったため系統解析に用いなかった眼前鱗の形質進化を最適に説明できた 1 本の分岐図をヒメジ科魚類の系統仮説として採用した。

5. この系統仮説によると、ヒメジ科は 6 つの分岐群によって構成される。分岐群 A1 は第 3 下尾骨と第 4 下尾骨が完全に融合するなどの 5 共有派生形質で、また分岐群 A2 は口蓋骨に歯がないなどの 6 共有派生形質で支持される単系統群で、互いに姉妹群となる。A2 は分岐群 B1 と B2 からなり、B1 は前鋤骨に拡張した歯板を持つなど 6 共有派生形質で、B2 は levator arcus palatini が前鰓蓋骨の下方に延びるなど 3 共有派生形質で支持される。B2 は分岐群 C1 と C2 からなり、C1 は前頭骨稜と後頭骨稜がつながるなど 3 共有派生形質で支持される単系統群をなす。C2 は鼻骨の感覚管が分枝することなど 6 共有派生形質によって支持され、分岐群 D1 と D2 からなる。D1 は口蓋骨が側篩骨と関節するなど 5 共有派生形質で支持される単系統群であり、D2 は伸張した涙骨をもつなど 8 共有派生形質で支持され、分岐群 E1 と E2 からなる。E1 は上顎に大きな円錐歯列があることで、E2 は前頭骨の前半に稜があるなど 2 共有派生形質で各々単系統群である。

6. ヒメジ科全魚種に共有され、スズキ目魚類全般では稀に見られる 2 派生形質（内翼状骨の内側面に突出する薄板がない、Adductor arcus palatini が口蓋骨と前鋤骨まで延びる）を見いだし、これらの派生形質をもつイサキ上科又はタイ上科魚類がヒメジ科魚類の姉妹群になる可能性を示唆した。

7. 本研究の系統仮説に基づき、系統配列規定に従って属の階級を設定し、既存の 6 属を派生形質によって定義した新分類体系を提唱した。

以上により、申請者の研究成果は魚類系統分類学およ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。