

学 位 論 文 題 名

Molecular Phylogeny and Systematics
of the Right-eyed Flounders, Genus *Pleuronectes*
and Related Taxa (Pleuronectiformes: Pleuronectidae),
with a Revised Classification of the Family Pleuronectidae

(ツノガレイ属魚類およびその近縁群の分子系統分類学的研究)

学位論文内容の要旨

カレイ科は北半球の沿岸域を中心に分布する約60種からなる魚類分類群で、日本におけるマコガレイやイシガレイのみならず、欧米におけるDover soleやPacific halibutなど、世界的にも水産重要種を数多く含んでいる。

本科魚類に関する包括的な分類学的研究はNorman (1934), Sakamoto (1984), Cooper and Chapleau (1998)らにより行われてきた。Norman (1934)は、主に外部形態の類似性にもとづいて本科に27属59種を認めた。その後、Sakamoto (1984)は、56種の比較解剖データから算出した表形的類似度をもとに多くの分類学的改編を行ったが、その中で、Norman (1934)の7属 (*Isopsetta*, *Lepidopsetta*, *Limanda*, *Liopsetta*, *Parophrys*, *Pleuronectes*, *Pseudopleuronectes*) をツノガレイ属*Pleuronectes*としてまとめた。このツノガレイ属は現在まで広く受け入れられてきたものの、分岐分類学的方法にもとづいていないことから、改編された分類群の単系統性が不明確であるなどの問題が指摘されてきた。これを受け、Cooper and Chapleau (1998)は、Norman (1934)およびSakamoto (1984)のデータを一部含む106形態形質をもとに分岐解析を行い、得られた分岐図にもとづいて、Sakamoto (1984)のツノガレイ属を再び6属に分割した。しかし彼らの研究において結果的に採用された分岐図は128本の最節約分岐図の50%多数合意図で、厳密には類縁性の検証が不可能な多分岐関係を多く含むものであった。このように、Sakamoto (1984)の提唱したツノガレイ属は系統分類学的に大きな問題を含んでおり、早急な解決が望まれる。しかしその系統関係の推定は、形態形質にもとづく限り、Cooper and Chapleau (1998)の結果からも明らかなように、明確な分岐仮説を提示することは極めて困難である。

そこで本研究は、近年多くの研究により種間から属間程度の系統類縁関係の推定に有効

であることが明らかにされてきているミトコンドリアDNA (mtDNA) シトクローム *b* 遺伝子 (Cyt *b*) の塩基配列データを用いて、ツノガレイ属とその近縁群を含むカレイ科魚類種間の系統類縁関係を推定すること、得られた系統関係にもとづいてツノガレイ属とその近縁群の分類学的混乱を解決しカレイ科の分類体系を確立すること、分子系統図上で形態形質の系統学的評価を行うこと、およびカレイ科魚類の系統進化を明らかにすることを目的として行われた。

【材料と方法】 Sakamoto (1984) のツノガレイ属魚類21種中17種を含む計43種のカレイ科魚類を内群に、その他のカレイ目魚類3種を外群に用い、Cyt *b* 全長1,141塩基の配列を決定し、最節約法、最尤法、近隣結合法により系統関係を推定した。

【分子系統図】 系統解析の結果、いずれの推定法においても、また、種数を少なくした解析においてもほぼ同一の樹形が得られた (図)。この樹形において認められたカレイ科魚類の系統関係は従来の系統仮説とは大きく異なるものの、各分岐の信頼度を無作為化により推定したところ、その多くの分岐関係は高い確率で支持された。また、Sakamoto (1984) のツノガレイ属ならびにCooper and Chapleau (1998) のカレイ亜科Pleuronectinaeの単系統性を樹形検定により検定したところ、Cyt *b* 塩基配列データからはいずれの仮説も支持されなかった。これらのことから、Sakamoto (1984) の提唱したツノガレイ属は多系統群であること、Cooper and Chapleau (1998) の分岐仮説が妥当でないことが明らかとなった。

【分類体系】 Cooper and Chapleau (1998) が用いた106形態形質それぞれの系統発生パターンを分子系統図上に最節約的に復元し、共有派生形質を提示した。それにもとづいてカレイ科内に24属を認め、全種の新しい分類体系を構築した。Sakamoto (1984) およびCooper and Chapleau (1998) の体系との相違点を以下に要約する。

- (1) Sakamoto (1984) のツノガレイ属魚類21種は8属に分類・整理された。
- (2) Cooper and Chapleau (1998) の*Limanda*属に含められていた6種のうち、スナガレイ*Limanda punctatissima*、ハナガレイ*L. proboscidea*および*L. ferruginea*の3種を別属とし、その属名に*Myzopsetta* Gill, 1861を復活させた。
- (3) Cooper and Chapleau (1998) のツノガレイ属*Pleuronectes*に含められていた5種のうち、トウガレイ*Pleuronectes pinnifasciatus*、*P. glacialis*および*P. putnami*の3種を別属とし、その属名に*Liopsetta* Gill, 1864を復活させた。
- (4) Cooper and Chapleau (1998) でカラスガレイ属*Reinhardtius*に含められていたアブラガレイ*Reinhardtius evermanni*は、従来通りアブラガレイ属*Atheresthes*とするのが妥当であると結論した。
- (5) 決定された各属間の系統類縁関係の解明にはさらなる検討が必要であることが

ら、亜科は設定しなかった。

【形態形質の評価】形態形質の最節約復元の結果から、これまで系統を反映すると考えられてきたが、分子系統図上では平行的に出現する形質（吻部の左右非対称性など）と、本研究で初めて共有派生形質であることが明らかとなった形質（頭部側線分枝を持つこと、眼窩間隆起が発達しないこと）が検出された。前者は、カレイ科魚類の吻部形態が従来予想された以上に変化しやすく、適応的なものであることを示唆しており、主な餌生物および生息水深との関係も認められた。一方後者は、今後亜科レベルの分類を含めカレイ科の分類体系を整理していく上で有効と考えられた。

【系統進化に関する考察】太平洋と大西洋に分断分布する姉妹種間の分岐年代を、魚類mtDNAタンパク質コード遺伝子の一般的な分子進化速度（1.2% pairwise difference/100万年）を用いて大まかに推定したところ、約210-940万年前と見積もられた。この推定から、カレイ科魚類は北太平洋域において、本研究で認められたすべての属が出現した後、中新世後期～鮮新世にかけて大西洋に分散したと推察された。

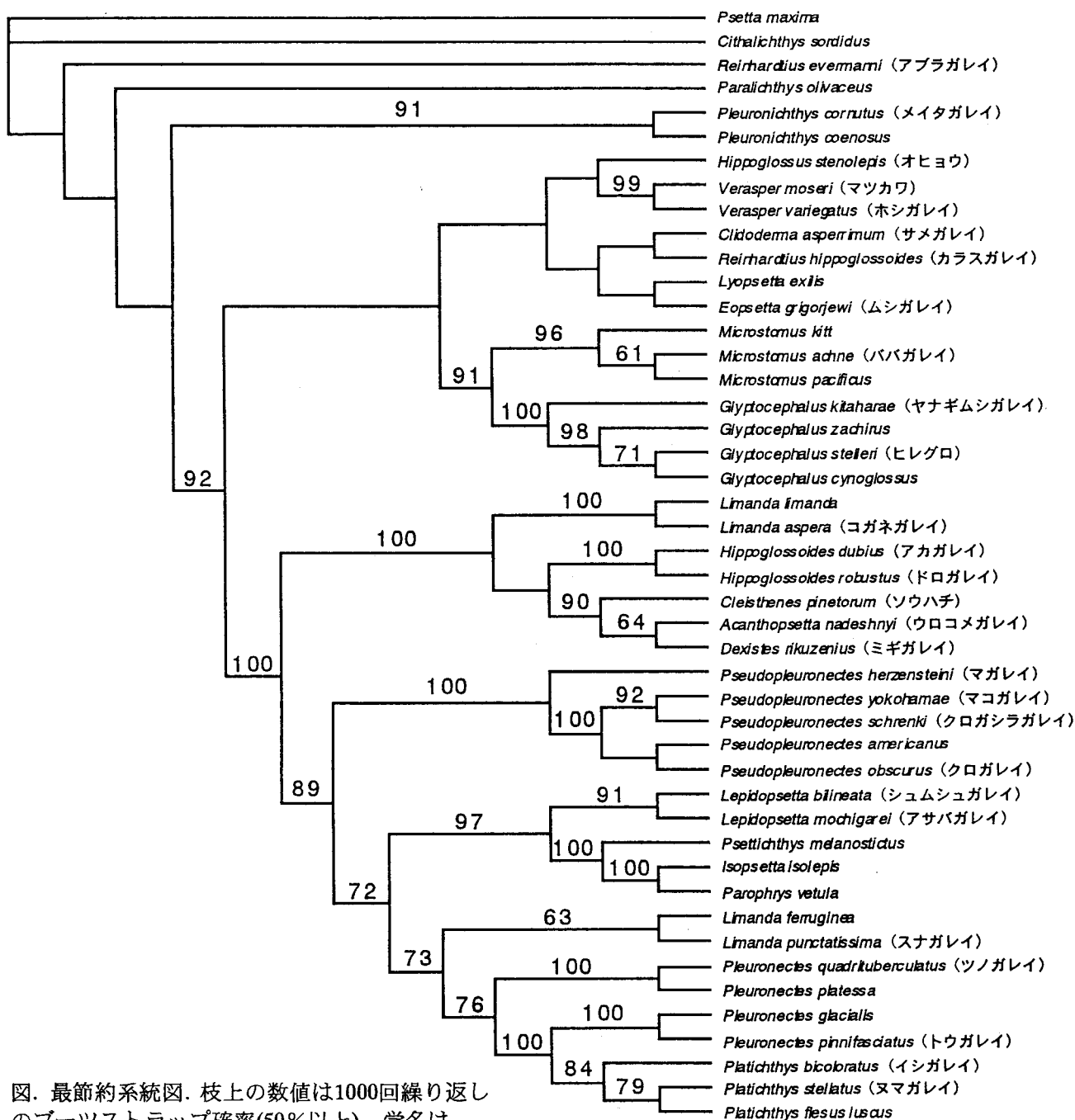


図. 最節約系統図. 枝上の数値は1000回繰り返しのブーツストラップ確率(50%以上). 学名は Cooper and Chapleau (1998)に従った.

学位論文審査の要旨

主査	教授	仲谷	一宏
副査	教授	西田	睦
副査	教授	荒井	克俊
副査	助教授	矢部	衛

学位論文題名

Molecular Phylogeny and Systematics of the Right-eyed Flounders, Genus *Pleuronectes* and Related Taxa (Pleuronectiformes: Pleuronectidae), with a Revised Classification of the Family Pleuronectidae

(ツノガレイ属魚類およびその近縁群の分子系統分類学的研究)

カレイ科は北半球の沿岸域を中心に分布する約 60 種からなる分類群で、世界的にも水産重要種を数多く含んでいる。本科魚類の包括的な分類学的研究の 1 つである Norman (1934) は、外部形態の類似性により本科に 27 属を認めた。Sakamoto (1984) は、56 種の比較解剖データから算出した表形的類似度をもとに多くの分類学的改編を行い、Norman (1934) の 7 属をツノガレイ属 1 属としてまとめた。このツノガレイ属は、分岐分類学的方法にもとづいていない、単系統性が不明確であるなどの問題が指摘され、これを受けて Cooper and Chapleau (1998) は 106 の形態形質をもとに分岐解析を行い、Sakamoto (1984) のツノガレイ属を再び 6 属に分割した。しかし彼らの分岐図は 128 本の最節約分岐図の 50% 多数合意図で、多分岐関係を多く含むもので、系統学的に信頼度が高いとは言い難い。以上のように Sakamoto (1984) の提唱したツノガレイ属は系統分類学的に大きな問題を含んでいる。しかし、その系統関係の推定は、今のところ形態形質にもとづく限り、極めて困難である。

本研究は、ミトコンドリア DNA シトクローム *b* 遺伝子の塩基配列データを用いて、ツノガレイ属とその近縁群を含むカレイ科魚類種間の系統類縁関係を推定すること、系統関係にもとづいて分類学的混乱を解決しカレイ科の分類体系を確立すること、分子系統図上で形態形質の系統学的評価を行うこと、およびカレイ科魚類の系統進化を明らかにすることを目的として行われた。

本研究の主要な研究成果は以下の通りである。

1. Sakamoto (1984) のツノガレイ属魚類 21 種中 17 種を含む計 43 種のカレイ科魚類を内群に、その他のカレイ目魚類 3 種を外群に用い、Cyt b 全域 1,141 塩基の配列を決定した。

2. 最節約法、最尤法、近隣結合法いずれの系統の推定法においても、また、種数を少なくした解析においてもほぼ同一の樹形が得られた。この樹形において認められた系統関係は従来の系統仮説とは大きく異なるものの、各分岐の信頼度を無作為化により推定したところ、その多くの分岐関係は高い確率で支持された。また、Sakamoto (1984) のツノガレイ属ならびに Cooper and Chapleau (1998) のカレイ亜科の単系統性を検定したところ、いずれの仮説も支持されなかった。従って、Sakamoto (1984) の提唱したツノガレイ属は多系統群で、Cooper and Chapleau (1998) の分岐仮説は妥当でないと結論した。

3. Cooper and Chapleau (1998) が用いた 106 形態形質を分子系統図上に最節約的に復元し、共有派生形質を提示した。それにもとづいてカレイ科内に 24 属を認め、全種の新分類体系を構築した。

4. 本研究で提唱した新たな分類体系と Sakamoto (1984) および Cooper and Chapleau (1998) の体系との相違点は以下の通りである。1) Sakamoto (1984) のツノガレイ属魚類 21 種は 8 属に分割した。2) Cooper and Chapleau (1998) の *Limanda* 属の 6 種のうち、スナガレイ、ハナガレイおよび *L. ferruginea* の 3 種を別属とし、その属名に *Myzopsetta* Gill, 1861 を復活した。3) Cooper and Chapleau (1998) のツノガレイ属に含められていた 5 種のうち、トウガレイ、*P. glacialis* および *P. putnami* の 3 種を別属とし、その属名に *Liopsetta* Gill, 1864 を復活した。4) Cooper and Chapleau (1998) でカラスガレイ属に含められていたアブラガレイは、従来通りアブラガレイ属とするのが妥当であると結論した。

5. 形態形質の最節約復元の結果から、これまで系統を反映すると考えられてきたが、分子系統図上では平行的に出現する形質（吻部の左右非対称性など）と、本研究で初めて共有派生形質であることが明らかとなった形質（頭部側線分枝を持つこと、眼窩間隆起が発達しないこと）を見いだした。

6. 太平洋と大西洋に分断分布する姉妹種間の分岐年代を、魚類 mtDNA タンパク質コード遺伝子の一般的な分子進化速度 (1.2% pairwise difference/100 万年) を用いて約 210-940 万年前と見積もった。この推定から、カレイ科魚類は北太平洋域において、本研究で認められたすべての属が出現した後、中新世後期～鮮新世にかけて大西洋に分散したと推察した。

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。