

学 位 論 文 題 名

Phylogenetic Systematics of the Houndsharks Family  
Triakidae (Chondrichthyes, Carcharhiniformes)

(ドチザメ科魚類の系統分類学的研究)

学位論文内容の要旨

ドチザメ科魚類はメジロザメ目に属し、世界の熱帯から温帯海域に分布する軟骨魚類である。本科には *Triakis*, *Mustelus*, *Scylliogaleus*, *Hemitriakis*, *Galeorhinus*, *Hypogaleus*, *Iago*, *Gogolia* の 9 属約 39 種が知られる (Compagno, 1999)。本科魚類の分類体系には様々な見解があり、現在は Compagno (1973) によって再定義された体系が広く用いられているが、本科を明確に特徴付ける分類形質はない。本科魚類を含めたメジロザメ目の系統学的研究は、Maisey (1984), Compagno (1988), Shirai (1996) などがあり、その形態学的特徴よりドチザメ科魚類はトラザメ科魚類などの原始的な群から、メジロザメ科魚類などの派生的な群への遷移過程にある一分類群であると考えられていた。しかし、これらの研究は、一部の形態形質のみに基づいていること、メジロザメ目全体の類縁関係が明確でないことなどの問題を抱えている。

本研究は、従来のドチザメ科魚類とその近縁群の骨格・筋肉系及び頭部感覚器官の比較解剖及び外部形態の観察に基づき、1) その形態学的特徴を記載すること、2) 得られた形態形質に基づきドチザメ科魚類とその近縁群の類縁関係を明らかにすること、3) 類縁関係に基づき分類体系を再構築すること、そして 4) 新たな系統仮説に基づき捕食機構、頭部感覚系、繁殖様式に関する形質進化の傾向を推定することを目的として行った。

【材料と方法】

従来のドチザメ科 8 属 23 種を含む 4 目 12 科 38 属 59 種の骨格・筋肉・頭部感覚器官の比較解剖及び外部形態の観察を行った。本研究は、第一解析として形質の極性決定に用いる外群及び内群を決定し、第一解析で求めた外群を基に第二解析としてドチザメ科魚類を含む内群の類縁関係を推定した。系統解析には PAUP\* ver.4.0b10 を用い、形質の最適化には ACCTRAN と DELTRAN を採用した。形質進化の推定には MacClade 4.0 を用いた。

【結果と考察】

1) 形態学的特徴の記載

従来のドチザメ科魚類の外部形態, 筋肉・骨格系, 頭部感覚器官に関して詳細な観察を行い, 得られた形態学的特徴を記載した.

## 2) 類縁関係の推定

### ・第一解析

メジロザメ目魚類を内群, ネコザメ目, テンジクザメ目及びネズミザメ目魚類を外群とし, 17 変換系列をもとに第一解析を行った. その結果, 208 本の最節約的な樹形(樹長 35, 一致指数 0.629)が得られた. これらの厳密合意樹に基づき検討した結果, トラザメ科のうちトラザメとナヌカザメからなる単系統群は, 第四外鰓軟骨がないことなどで支持され, メジロザメ目魚類の初期に分岐したと推定された. 従来のドチザメ科魚類を含みトラザメとナヌカザメを除くメジロザメ目魚類からなる単系統群は, 交尾器の accessory terminal cartilage が板状であることなどで支持された. よって, 本研究ではトラザメとナヌカザメ(*Scyliorhinini sensu Compagno, 1988*)を外群, *Scyliorhinini* を除くメジロザメ目魚類を内群とした.

### ・第二解析

第一解析の結果をもとに, 110 変換系列に基づき解析を行った結果, 73 本の最節約的な樹形(樹長 279, 一致指数 0.437)が得られ, これらの厳密合意樹(図)を本研究の結果として採用した. その結果, 従来のドチザメ科を含む単系統群 J は, 眼柄を持つことなど 20 個の共有派生形質によって支持される単系統群で, その姉妹群には単系統群 H が位置した. 一方, 従来のドチザメ科魚類は側系統関係にあり, それらは従来のドチザメ科魚類 3 属からなる単系統群 K と, 従来のドチザメ科 5 属及び 4 科 *Leptochariidae*, *Hemigaleidae*, *Carcharhinidae*, *Sphyrnidae* からなる単系統群 T に分かれた. *Triakis*, *Mustelus*, *Scylliogaleus* からなる単系統群 K は, 前鼻弁の外側にキールを持つことなど 5 個の共有派生形質によって支持され, 単系統群 T は, 神経頭蓋に medial ectethmoid condyle を持つことなど 6 個の共有派生形質によって支持された. また, 単系統群 K のうち *Triakis scyllium* と *T. semifasciata* からなる単系統群 L は, 従来同属とされてきた *Triakis maculata* と側系統関係にあり, *Triakis maculata* を含む単系統群 M は, ventral covering plate を持つことなど 4 個の共有派生形質で支持された.

## 3) 分類体系

本研究の結果は, ドチザメ科を中心にメジロザメ目の分類体系の大幅な変更を示唆する. 第二解析の結果より, 単系統群 J には亜目 *Carcharhinoidei sensu Compagno, 1988* が適用され, 他の単系統群(分岐群 *Scyliorhinini*, *Atelomycterus*, *Schroederichthys*, D, H)にも同等の亜目階級を提唱した. ドチザメ科 *Triakidae* は本科のタイプ属を含む単系統群 K を基に再定義され, 側系統群と見なされた属 *Triakis* はタイプ種を含む単系統群 L に, *Triakis maculata* に対しては, 属 *Cazon* が提唱された. 従って, 本研究で提示するドチザメ科は 4 属(*Triakis*, *Scylliogaleus*, *Cazon*, *Mustelus*)から構成される. また, 従来のドチザメ科 5 属を含む単系統群 T には科 *Carcharhinidae* が適用された.

Suborder Carcharhinoidei  
Family Triakidae  
*Triakis*

メジロザメ亜目  
ドチザメ科  
ドチザメ属

<i>Mustelus</i>	ホシザメ属
<i>Cazon</i>	
<i>Scylliogaleus</i>	
Family Carcharhinidae	メジロザメ科
Suborder Scyliorhinoidei	トラザメ亜目
Family Scyliorhinidae	トラザメ科
Suborder Schroederichthyoidei	
Family Schroederichthyidae	
Suborder Atelomycterinoidei	サンゴトラザメ亜目
Family Atelomycteridae	サンゴトラザメ科
Suborder Pentanchinoidei	ヘラザメ亜目
Family Pentanchidae	ヘラザメ科
Suborder Pseudotriakinoidei	オシザメ亜目
Family Pseudotriakidae	オシザメ科

#### 4) 形質進化

##### ・捕食機構

顎の開閉機構, 唇褶の動き, 歯の機能に基づき, その進化傾向を推定した. その結果, 本目魚類は吸込み・掴み取り型から多様な型へ派生し, *Triakidae* の分岐群 M では吸込み・押し潰し・掴み取り型へ派生したと結論した.

##### ・頭部感覚系

頭部側線系, ロレンチーニ氏器官, pit organ に基づき, その進化傾向を推定した. その結果, 本目魚類は側線分枝が未発達でロレンチーニ氏器官の開孔部位が眼窩後方に限定される祖先型から, *Carcharhinoidei* の分岐点 J で側線分枝が発達しロレンチーニ氏器官の開孔部位が眼窩前方に拡張する型へ派生したと結論した.

##### ・繁殖様式

本目魚類の繁殖様式を4つのカテゴリーに分け, その進化傾向を推定した結果, 本目魚類は卵生から卵黄依存型胎生そして胎盤依存型胎生へと進化する傾向を示した. 胎盤依存型胎生は分岐点 P と V で独立して出現し, *Mustelus* の一群である分岐群 P は独自に胎盤依存型胎生を獲得したと結論した.

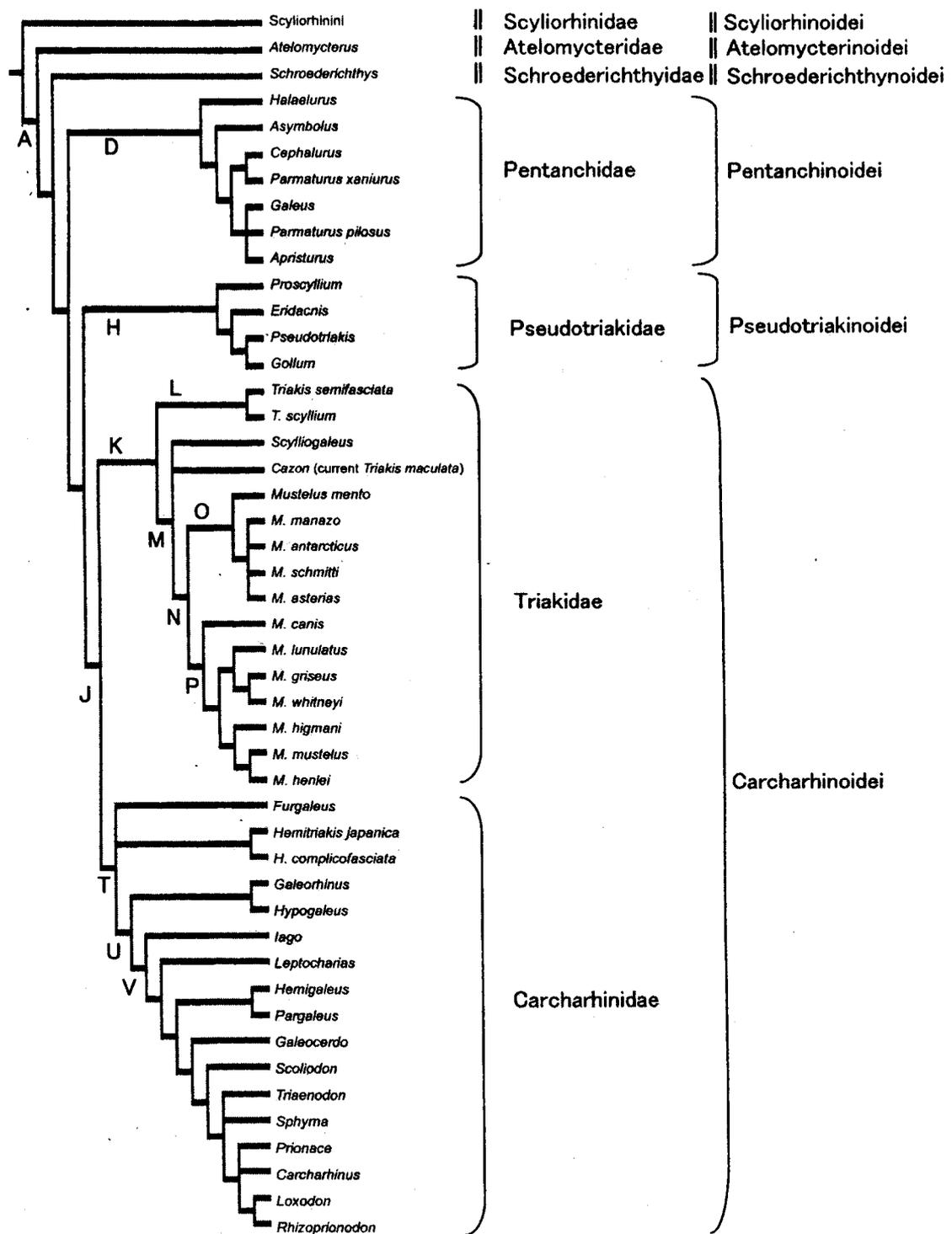


図 第二解析の厳密合意樹と提唱する新分類体系の亜目階級(右)と科階級(左)

# 学位論文審査の要旨

主 査 教 授 仲 谷 一 宏  
副 査 教 授 嵯 峨 直 恒  
副 査 助 教 授 矢 部 衛

学 位 論 文 題 名

## Phylogenetic Systematics of the Houndsharks Family Triakidae (Chondrichthyes, Carcharhiniformes)

(ドチザメ科魚類の系統分類学的研究)

ドチザメ科はメジロザメ目に属する軟骨魚類であり、本科には 9 属約 39 種が知られる (Compagno, 1999)。現在の本科は Compagno (1973) によって再定義されたが、それを明確に特徴付ける分類形質はない。また、本科魚類を含めた過去の本目の系統学的研究では、本科魚類はトラザメ科魚類から、メジロザメ科魚類への遷移過程にある一分類群であると考えられているが、ドチザメ科魚類の単系統性に関して明らかにされていない。

そこで、本研究は従来のドチザメ科魚類とその近縁群の全骨格・筋肉系及び頭部感覚器官の比較解剖、及び外部形態の観察に基づき、1) 詳細な形態学的特徴を記載すること、2) 得られた形態形質に基づき本科魚類とその近縁群の類縁関係を明らかにすること、3) 類縁関係に基づき分類体系を再構築すること、そして4) 幾つかの形質の進化を推定することを目的として行った。

使用した材料は、従来のドチザメ科 8 属を含む 4 目 12 科 38 属 59 種で、その骨格・筋肉・頭部感覚器官の比較解剖及び外部形態の観察を行った。本研究は、第一解析として形質の極性決定に用いる外群及び内群を決定し、第一解析で求めた外群を基に第二解析としてドチザメ科魚類を含む内群の類縁関係を推定した。系統解析には PAUP\* ver.4.0b10 を用い、形質の最適化には ACCTRAN と DELTRAN を採用した。形質進化の推定には MacClade 4.0 を用いた。

本研究の主要な結果は以下に述べるとおりである。

### 1) 形態学的特徴の記載

従来のドチザメ科魚類の外部形態、筋肉・骨格系、頭部感覚器官に関して詳細な観察を行い、得られた形態学的特徴を記載した。

### 2) 類縁関係の推定

・第一解析では、メジロザメ目魚類を内群、ネコザメ目、テンジクザメ目及びネズミザメ目魚類を外群とし、17 変換系列をもとに解析を行った結果、208 本の最節約的な樹形 (樹長 35, 一致指数 0.629) が得られた。

これらの厳密合意樹に基づき検討した結果、トラザメ科のうちトラザメ属とナヌカザメ属からなる単系統群は、多くのメジロザメ目魚類の姉妹群であることが明らかになった。一方で従来のドチザメ科の単系統性並びにその姉妹群は明らかにされなかったため、本研究ではトラザメ属とナヌカザメ属 (*Scyllorhinini sensu Compagno, 1988*) を外群、*Scyllorhinini* を除くメジロザメ目魚類を内群とした。

・第二解析では、変換系列に基づき解析を行い、73本の最節約的な樹形(樹長 279, 一致指数 0.437)が得られ、これらの厳密合意樹を本研究の結果として採用した。その結果、従来のドチザメ科魚類と他の4科(*Leptochariidae*, ヒレトガリザメ科, メジロザメ科, シュモクザメ科)は単系統群を構成し、その姉妹群にはオシザメ科と台湾ザメ科からなる単系統群が位置した。一方、従来のドチザメ科魚類は側系統関係にあり、*Triakis*, *Mustelus*, *Scyllogaleus* からなる単系統群と、従来のドチザメ科5属及び他の4科からなる単系統群に分かれた。また、従来の属 *Triakis* は *Triakis scyllium* と *T. semifasciata* からなる単系統群と、*Triakis maculata* との側系統関係にあることが明らかになった。

### 3) 新分類体系

求められた系統類縁関係から以下のような新分類体系を提示した、従来のドチザメ科魚類と他の4科からなる単系統群にはメジロザメ亜目 (*Carcharhinoidel sensu Compagno, 1988*) が適用される。ドチザメ科は本科のタイプ属である *Triakis* を含む単系統群と再定義した。新たに定義したドチザメ科は4属 (*Triakis*, *Scyllogaleus*, *Cazon*, *Mustelus*) から構成される。*Triakis* 属はタイプ種を含む *Triakis scyllium* と *T. semifasciata* からなる単系統群に適用され、*Triakis maculata* に対しては *Cazon* 属が提唱された。

### 4) 形質進化

・捕食機構：顎の開閉機構、唇褶の動き、歯の機能に基づき、その進化傾向を推定した。その結果、本目魚類は吸込み・掴み取り型から多様な型へ派生し、ドチザメ科の一部では吸込み・押し潰し・掴み取り型へ独自に派生したと結論した。

・頭部感覚系：頭部側線系、ロレンチーニ氏器官、*pit organ* に基づき、頭部感覚系の進化傾向を推定した。その結果、ドチザメ科とメジロザメ科の共通祖先は側線分枝が発達しロレンチーニ氏器官の開孔部位が眼窩前方に拡張する型へ派生したと結論した。

・繁殖様式：本目魚類の繁殖様式の進化傾向を推定した結果、本目魚類は卵生から卵黄依存型胎生そして胎盤依存型胎生へと進化する傾向を示した。また、胎盤依存型胎生は属 *Mustelus* 内の一群及びメジロザメ科内において、それぞれ独自に胎盤依存型胎生を獲得したと結論した

以上を内容とする本論文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、審査員一同は本論文が博士(水産科学)の学位を授与される資格のあるものと判定した。