

学位論文題名

Phylogenetic Systematics of the Hammerhead Sharks
(Chondrichthyes, Carcharhiniformes)

(シュモクザメ類の系統分類学的研究)

学位論文内容の要旨

シュモクザメ類はメジロザメ目に属し、世界の熱帯および温帯海域に広く分布する軟骨魚類であり、“cephalofoil”と呼ばれる特異な頭部側方の張り出しをもつことによって特徴づけられ、*Eusphyrna* および *Sphyrna* の 2 属 8 種が知られる (Compagno et al. 2005)。シュモクザメ類の分類体系にはいくつかの見解があり、メジロザメ科に含められることもあるが (例えば Nelson, 1994)、一般には Sphyrnidae シュモクザメ科として独立した科とされている。シュモクザメ類を含めた系統学的研究は Compagno (1988), Martin (1993) などにより、一部の形態および分子から行われてきたが、一致した見解には至っていない。またシュモクザメ類全種の全骨格・筋肉系の形態に基づく類縁関係の研究は行われたことがない。

そこで本研究は、シュモクザメ類とその近縁群の骨格・筋肉・頭部感覚系の比較解剖学に基づき、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シュモクザメ類とその近縁群の類縁関係を明らかにすること、3) シュモクザメ類の類縁関係を解明すること、4) 類縁関係に基づき分類体系を再構築すること、そして 5) 新たな系統仮説に基づき、シュモクザメ類の系統分散および形質の進化を論ずることを目的として行った。

【材料と方法】

シュモクザメ類全種を含むメジロザメ目魚類 6 科 21 属 35 種の骨格・筋肉・頭部感覚系の比較解剖およ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および内群を決定し、第一解析で求めた外群を基に第二解析としてシュモクザメ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、形質の最適化には変換促進と変換遅延の両方を採用した。形質進化の推定には MacClade4.0 を用いた。

【結果と考察】

1) 形態学的特徴の記載

シュモクザメ類の外部形態および骨格・筋肉・頭部感覚系の詳細な形態学的特徴を記載した。

2) 類縁関係の推定

・第一解析

シュモクザメ類、メジロザメ科魚類、ヒレトガリザメ科魚類およびドチザメ科魚類を内群、トラザメ科魚類を外群とし、33 変換系列をもとに第一解析を行った。その結果、24 本の最節約的な樹形 (樹長 46, 一致指数 0.7609) が得られた。これらの厳密合意樹に基づき、シュモクザメ類およびメジロザメ科魚類からなる単系統群と、ヒレトガリザメ科魚類が姉妹関係であることが推定された。よって本研究ではシュモクザメ類およびメジロザメ科魚類を内群に、さらに極性決定を明確にするためヒレトガリザメ科魚類に加え、ドチザメ科魚類の *Hemitriakis* および *Galeorhinus* を外群に設定し、第二解析を行った。

・第二解析

106 変換系列に基づき解析を行った結果、6本の最節約的な樹形(樹長 264, 一致指数 0.4205)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。単系統群 A はシュモクザメ類と従来のメジロザメ科魚類を含み、11個の共有派生形質で支持された。この単系統群 A において、メジロザメ科の *Galeocerdo* と *Prionace* が早期に分岐し、すべてのシュモクザメ類で構成される単系統群 G はメジロザメ科の *Scoliodon* と姉妹関係であることが示唆された。よって従来のメジロザメ科は側系統群であることが明らかとなった。この単系統群 G と *Scoliodon* の近縁性は、11個の共有派生形質で支持された。また、単系統群 G は 24 個の共有派生形質で強く支持され、さらに、6 個の共有派生形質で支持される単系統群 H1 と、5 個の共有派生形質で支持される単系統群 H2 に二分された。

3) 分類体系

第二解析の結果より、従来のシュモクザメ科およびメジロザメ科を含む単系統群 A に従来通り科階級を与えた。この科階級群の学名として先取権の原理により、*Sphyrnidae* Gill, 1872 を用いるのが適当と判断した。また、従来のシュモクザメ科に相当する単系統群 G には属の階級を与え、先取権の原理により *Sphyrna* Rafinesque, 1810 を適用した。また、*Sphyrna* 属には 2 つの単系統群 H1 および H2 が認められたが、*S. blochii* は従来、頭部の特異性を反映して独立した階級が設定されてきたことを考慮し、*S. blochii*, 単系統群 H1a および H2 にそれぞれ *Eusphyra*, *Sphyrna*, および *Platysqualus* の 3 亜属を与えた。以下に本研究で提示した新分類体系を示す。

Family Sphyrnidae Gill, 1872

Genus *Carcharhinus* Blainville, 1816

Genus *Galeocerdo* Müller & Henle, 1837

Genus *Loxodon* Müller & Henle, 1838

Genus *Negaprion* Whitley, 1940

Genus *Prionace* Cantor, 1849

Genus *Rhizoprionodon* Whitley, 1929

Genus *Scoliodon* Müller & Henle, 1837

Genus *Triaenodon* Müller & Henle, 1837

Genus *Sphyrna* Rafinesque, 1810

Subgenus *Eusphyra* Gill, 1862

Subgenus *Platysqualus* Swainson, 1839

Subgenus *Sphyrna* Rafinesque, 1810

4) 起源および系統分散

各種の分布域を系統樹上にマッピングし、その起源および系統分散を最節約的に考察した。その結果、シュモクザメ類はインド・西太平洋に起源し、そこから大きく 2 つの方向に分散したと考えた。*Eusphyra* および *Sphyrna* 亜属の共通祖先はインド・西太平洋で *Sphyrna blochii* を分岐し、その後 *Sphyrna* 亜属は東方、南方および西方へ広く分散した。また、*Platysqualus* 亜属の祖先はテーチス回廊を通して西部大西洋および東部太平洋に分散し、西部大西洋では *S. (P.) tudes* を、パナマ回廊を通して東部太平洋では *S. (P.) corona* をそれぞれ分岐し、その後パナマ地峡が形成される前に *S. (P.) media* および *S. (P.) tiburo* がそれぞれ分岐したことが示唆された。

5) 形質進化

シュモクザメ類は従来のメジロザメの一部から派生し、その共通祖先が cephalofoil を獲得した。このことと並行して従来のメジロザメ型の特徴から、腹側筋の発達、胸鰭関節機構の円滑化、頭部側線系やロレンチーニ器官の複雑化、そして嗅覚器官の拡大などの変化が生じ、一部ではさらに変化して、現在のシュモクザメ類が生じたと考えられる。また、シュモクザメ類は近縁種とは対照的に大規模な分散を

遂げたが、この原因として、cephalofoil やこれらの特異な器官など、他のサメ類にはみられない形態と機能が、シュモクザメ類の適応放散に関与していた可能性が示唆された。

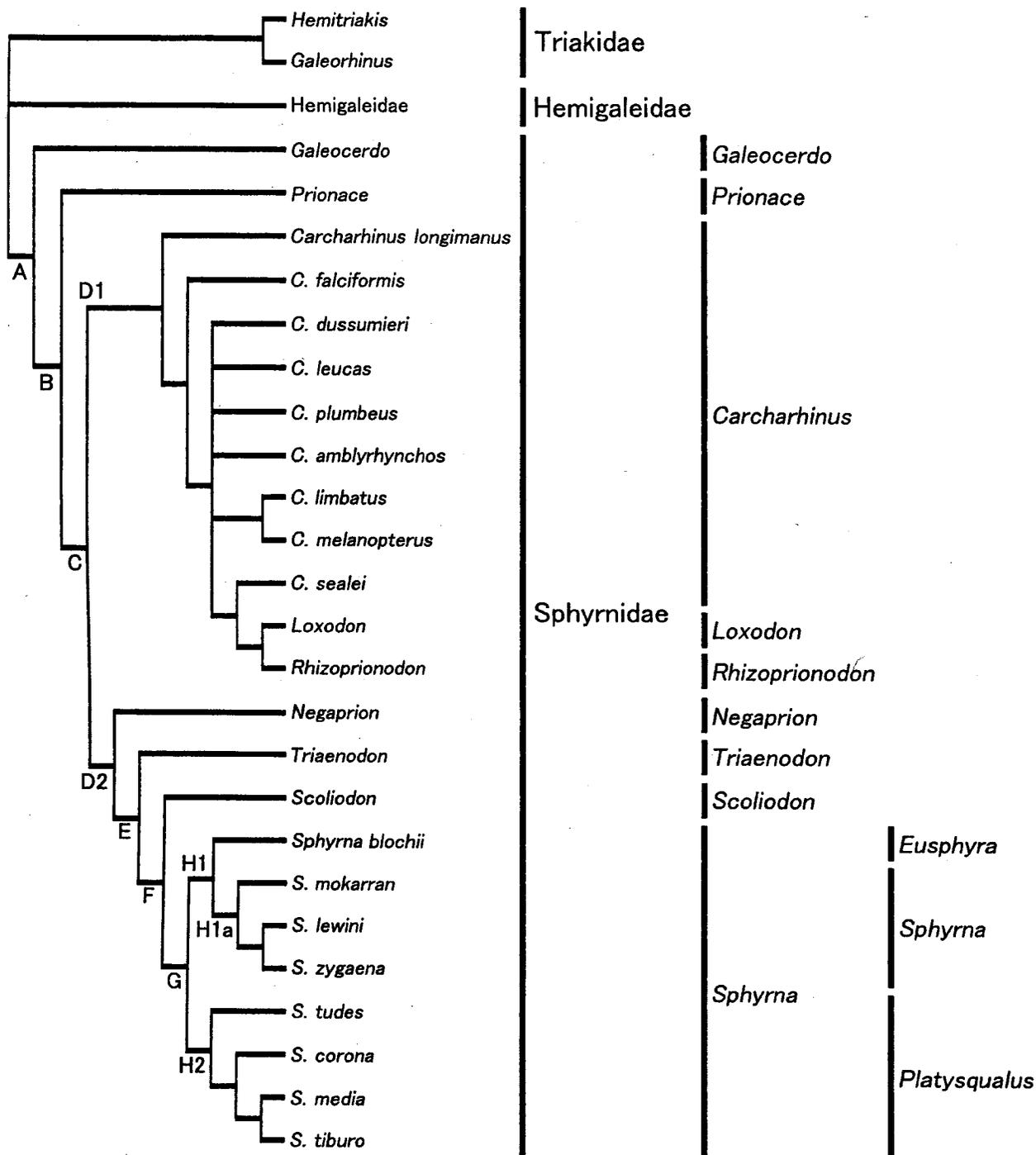


図 第二解析の厳密合意樹と提唱する新分類体系の科階級 (左), 属階級 (中央)および亜属階級 (右)

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 仲 谷 一 宏
副 査 教 授 矢 部 衛
副 査 助 教 授 今 村 央

学 位 論 文 題 名

Phylogenetic Systematics of the Hammerhead Sharks (Chondrichthyes, Carcharhiniformes)

(シュモクザメ類の系統分類学的研究)

シュモクザメ類はメジロザメ目に属し、*Eusphyra* および *Sphyma* の 2 属 8 種が知られる。シュモクザメ類の分類体系にはいくつかの見解があり、メジロザメ科に含められることもあるが、一般には *Sphymidae* シュモクザメ科として独立した科とされている。シュモクザメ類を含めた系統学的研究は一部の形態および分子から行われてきたが、一致した見解には至っていない。またシュモクザメ類全種の全骨格・筋肉系の形態に基づく類縁関係の研究は行われたことがない。

そこで本研究は、シュモクザメ類とその近縁群の骨格・筋肉・頭部感覚系の比較解剖に基づき、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シュモクザメ類とその近縁群の類縁関係を明らかにすること、3)シュモクザメ類の類縁関係を解明すること、4)類縁関係に基づき分類体系を再構築すること、そして 5)新たな系統仮説に基づき、シュモクザメ類の系統分散および形質の進化を論ずることを目的として行なわれた。

以下に本研究の結果を要約する。

- 1) シュモクザメ類全種を含むメジロザメ目魚類 6 科 21 属 35 種の骨格・筋肉・頭部感覚系の比較解剖および外部形態の観察を行い、詳細な記載を行った。
- 2) シュモクザメ類、メジロザメ科魚類、ヒレトガリザメ科魚類およびドチザメ科魚類を内群、トラザメ科魚類を外群とし、33 変換系列をもとに第一解析を行った。その結果、24 本の最節約的な樹形 (樹長 46, 一致指数 0.7609) が得られた。これらの厳密合意樹に基づき、シュモクザメ類およびメジロザメ科魚類からなる単系統群と、ヒレトガリザメ科魚類が姉妹関係にあることが推定された。よってシュモクザメ類およびメジロザメ科魚類を内群に、さらに極性決定を明確にするためヒレトガリザメ科魚類に加え、ドチザメ科魚類の *Hemitriakis* および *Galeorhinus* を外群に設定し、以下の第二解析を行った。
- 3) 形態観察により得られた 106 変換系列に基づき第二解析を行った結果、6 本の最節約的な樹形 (樹長 264, 一致指数 0.4205) 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。シュモクザメ類は従来のメジロザメ科魚類と共に、11 個の共有派生形質で支持される単系統群に含まれた。この単系統群において、メジロザメ科の *Galeocerdo* と *Prionace* が早期に分岐し、すべてのシュモクザメ類で構成される単系統群はメジロザメ科の *Scoliodon* と姉妹関係であることを明

らかにした。よって従来のメジロザメ科は側系統群であることが判明した。また、シュモクザメ類の単系統性は 24 個の共有派生形質で強く支持され、さらに 6 個の共有派生形質で支持される単系統群と、5 個の共有派生形質で支持される単系統群に二分された。*Scoliodon* との近縁性は、11 個の共有派生形質で支持された。

- 4) 以上の解析結果より、従来のシュモクザメ科およびメジロザメ科を含む単系統群に、先取権の原理により、科階級 *Sphymidae* Gill, 1872 を与えた。従来のシュモクザメ科に相当する単系統群には属の階級を与え、先取権の原理により *Sphyma* Rafinesque, 1810 を適用した。また、*Sphyma* 属には *Eusphyma*, *Sphyma*, および *Platysqualus* の 3 亜属を認めた。
- 5) 各種の分布域を系統樹上にマッピングし、その起源および系統分散を最節約的に考察した結果、シュモクザメ類はインド・西太平洋に起源し、そこから大きく 2 つの方向に分散したと考えた。*Eusphyma* および *Sphyma* 亜属の共通祖先はインド・西太平洋で *Sphyma blochii* を分岐し、その後 *Sphyma* 亜属は東方、南方および西方へ広く分散した。また、*Platysqualus* 亜属の祖先はテーチス回廊を通して西部大西洋および東部太平洋に分散し、西部大西洋では *S. (P.) tudes* を、パナマ回廊を通して東部太平洋では *S. (P.) corona* をそれぞれ分岐し、その後パナマ地峡が形成される前に *S. (P.) media* および *S. (P.) tiburo* がそれぞれ分岐したことが示唆された。また、シュモクザメ類は従来のメジロザメの一部から派生し、その共通祖先が *cephalofoil* を獲得したが、このことと並行して、腹側筋の発達、胸鰭関節機構の円滑化、頭部側線系やロレンチーニ器官の複雑化、そして嗅覚器官の拡大などの変化が生じ、一部ではさらに変化して、現在のシュモクザメ類が生じたと推論した。また、シュモクザメ類は近縁種とは対照的に大規模な分散を遂げたが、この原因として、*cephalofoil* やこれらの特異な器官など、他のサメ類にはみられない形態と機能が、シュモクザメ類の適応放散に関与していた可能性を示唆した。

以上の申請者の研究成果は魚類系統分類学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資格を有すると判定した。