博 士（水産科学） 鶴 岡 理

学 位 論 文 題 名

Phylogenetic systematics of the cottid fishes of *Icelus gilberti* species complex (Perciformes: Cottoidei)

（カジカ科ダルマコオリカジカ種群（スズキ目カジカ亜目）の系統分類学的研究）

学位論文内容の要旨

ダルマコオリカジカ *Icelus gilberti* は，口蓋骨歯がある，頸棘は未発達，眼上棘および頭頂棘がない，側線鱗列と背側鱗列があるなどの標徴を示すカジカ科魚類である．本種は稀少種と見なされてきたが，近年，北海道周辺の浅海域から，上述のダルマコオリカジカの標徴を示す小形のカジカ科魚類が数多く採集された．これらの魚類には形態的および生態的に多様な個体が含まれており，特に生殖突起をもつ雄ともたない雄が混在することから，複数種が含まれると判断される．そこで本研究は，これらをダルマコオリカジカ種群として扱い，1) 本種群の分類学的再検討を行い，含まれる種を確定すること，2) 本種群とその近縁群について比較解剖を行い，骨格系，筋肉系などの形態を記載すること，3) 2)の結果を基に本種群とその近縁群の系統類縁関係を推定し，ダルマコオリカジカ種群の分類体系を再構築すること，4) 推定された類縁関係に基づき，カジカ科内における生殖突起の形質進化を考察することの4点を目的として行った．

1．ダルマコオリカジカ種群の分類学的再検討

北日本各地から得られた119個体を用いて形態比較を行い，本種群内に，明瞭に識別される3形態種を認めた．さらに，関連する担名タイプ等と比較検討し，それら3形態種は以下に記す3種であることを明らかにした．

□ダルマコオリカジカ *Icelus gilberti* Taranetz in Schmidt, 1935

標徴: 吻および頬部が鱗に被われる，側線と背側鱗列の間に櫛鱗が散在する，胸鰭腋鱗がない，体に4個の鞍状斑がある，第2背鰭条数は17–18，雄は生殖突起が伸長する．

□ラウスカジカ *Icelus sekii* Tsuruoka, Munehara and Yabe, 2006

標徴: 側線と背側鱗列の間に鱗がない，胸鰭腋鱗がない，体に5個の鞍状斑がある，第2背鰭条数は17–19，雄は生殖突起が伸長する．

本種はTsuruoka et al. (2006)により新種として記載された．

□ウスジリカジカ *Icelus mororanis* (Jordan and Seale, 1906)

標徴: 側線と背側鱗列の間に鱗がない，胸鰭腋鱗がある，体に4個の鞍状斑がある，2対の頸部皮弁がある，第2背鰭条数は14–17，雄は生殖突起をもたない．

本種は，これまでオットセイカジカ *Stelgistrum stejnegeri* Jordan and Gilbert, 1898の新参シノニムとされてきたが，本研究でコオリカジカ属の有効種であることが明らかにされた．なお，本種はTsuruoka et al. (in press)により再記載された．

2．ダルマコオリカジカ種群の系統類縁関係

分類学的再検討の結果，ダルマコオリカジカ種群には3種が含まれることが示されたが，同時にコオリカジカ属内に生殖突起をもつ種ともたない種が混在することが明らかになり，本属魚類の単系統性に疑問がもたれた．そこで，ダルマコオリカジカ種群の系統学的位置を推定し，本種群の分類体系を再構築するために，内群16種，71形質変換系列を用いて系統解析を行った．系統解析の方法は定法に従い，外群には *Jordania zonope* と *Hemilepidotus hemilepidotus* を用いた．

解析の結果，1本の最節約的な樹形が得られた（樹長: 189，一致指数: 0.44，修正一致指数: 0.26）．従来のコオリカジカ属は3つのクレードに分割され，多系統群であることが示された．ダルマコオリカジカ種群を除く，本研究で用いたコオリカジカ属3種は，頸棘がある，上部尾柄鱗があるなどの1個の固有派生形質を含む4個の共有派生形質で支持される単系統群（クレードH2）を形成した．ダルマコオリカジカ種群は側系統群であり，本種群3種にオットセイカジカを加えた4種が単系統群（クレードJ2）を形成することが明らかとなった．その単系統性は，1列の背側鱗列がある，側線上方の小鱗は背鰭基底の直下に限定される，側線の下方に鱗がない，の3個の共有派生形質で支持された．さらに本クレード内で，ダルマコオリカジカとラウスカジカが2個の共有派生形質（痕跡的な頸棘をもつ，生殖突起が伸長する）により支持される単系統群（クレードK1）を，またウスジリカジカとオットセイカジカが1個の共有派生形質（胸鰭腋鱗がある）により支持される単系統群（クレードK2）を形成した．

3．ダルマコオリカジカ種群の分類体系の再構築

本研究では，系統解析の結果に基づきコオリカジカ属とその近縁群の分類体系を再検討すると共に，

ダルマコオリカジカ種群とオットセイカジカの中に認められた2つのクレードにそれぞれ新たに属階級，genus *Icelichthys* Schmidt, 1935 ダルマコオリカジカ属および genus *Stelgistrum* Jordan and Gilbert, 1898 オットセイカジカ属を設定した（図1）.

□Genus *Icelichthys* Schmidt, 1935 ダルマコオリカジカ属

構成種: ダルマコオリカジカとラウスカジカの2種.

標徴: 頸棘は痕跡的で皮下に埋没する，左右の頭長骨が接する，胸鰭腋鱗がない，雄の生殖突起が良く伸長する.

□Genus *Stelgistrum* Jordan and Gilbert, 1898

構成種: ウスジリカジカとオットセイカジカ，*S. beringianum* および *S. concinnum* の4種.

標徴: 頸棘がない，左右の頭頂骨が接する，胸鰭腋鱗がある，生殖突起がない.

生殖突起の形質進化

本研究で得られた系統仮説を基にして，生殖突起の形質進化（0: ない, 1: 伸長しない, 2: よく伸長する）を推定したところ，以下の2点が明らかになった.

1) 生殖突起は複数のクレードで独立に獲得された.

2) 一度獲得された生殖突起が二次的に失われることはない.

生殖突起の平行的獲得が起こったと推定されるクレード間で，生殖突起をより詳細に比較したところ，生殖突起の形態に差異が認められた．すなわち，コオリカジカ属などからなるクレードF1は，生殖突起の先端に付属器がある．ホホウロコカジカ *Astrocottus lepriops*（クレードD1）は生殖突起の基部に貯精嚢がある．ヤマノカミ *Trachidermus fasciatus*（クレードB1）の生殖突起はコブ状で伸長しない．ダルマコオリカジカ属（クレードK1）の生殖突起は，よく伸長するものの先端に付属器がない．この様な生殖突起の形態の違いからも，カジカ科における生殖突起の多系統的な獲得が支持された.

カジカ科では，交尾が確認されている種は全て生殖突起をもつことから，生殖突起は交尾行動に必須の器官と考えられる．本研究の解析で生殖突起の二次的な喪失が推定されなかったことは，交尾種が二次的に非交尾種に戻ることはないとする生態学的な仮説とも整合する．また，ヤマノカミやツマグロカジカ *Gymnocanthus herzensteini* などの非交尾が確認されている種がもつ生殖突起は，機能的な交尾器の痕跡器官ではなく別の機能をもつ新器官であり，さらに，それぞれの系統内における交尾行動の前進化である可能性が示唆された.

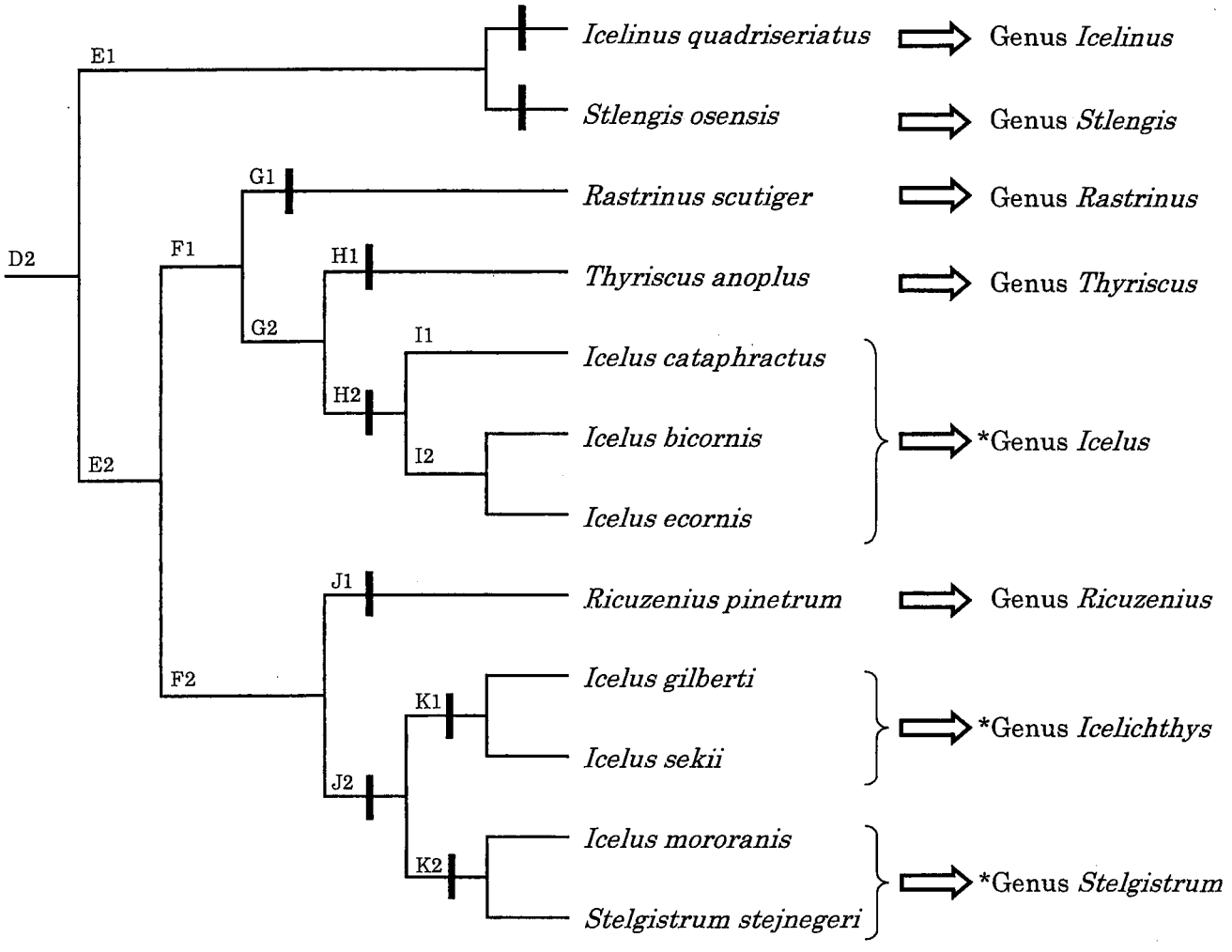

図 1. コオリカジカ属グループ（クレード D2）内の類縁関係と属階級の設置．縦棒は属を設置する位置を示す．（* 本研究に基づいた属階級の変更）

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　　准教授　　今　村　　央

学 位 論 文 題 名

Phylogenetic systematics of the cottid fishes of *Icelus gilberti* species complex (Perciformes: Cottoidei)

（カジカ科ダルマコオリカジカ種群（スズキ目カジカ亜目）の系統分類学的研究）

ダルマコオリカジカ*Icelus gilberti*は，口蓋骨歯がある，頸棘は未発達，側線鱗列と背側鱗列があるなどの標徴を示すカジカ科魚類である．本種は稀少種とみなされてきたが，近年，上述のダルマコオリカジカの標徴をもつ小形のカジカ科魚類が数多く採集された．これらの魚類は形態的および生態的に非常に多様で，特に生殖突起をもつ雄ともたない雄が混在することから，複数種が含まれると判断される．そこで本研究は，これらをダルマコオリカジカ種群として扱い，1）本種群の分類学的再検討，2）本種群とその近縁群の内部形態の記載，3)本種群とその近縁群の系統類縁関係の推定と分類体系の再構築，4)カジカ科内における生殖突起の形質進化についての考察，以上4点を目的として行われた．

本研究の結果を以下に要約する．

1．119個体を用いて形態比較を行い，本種群内に明瞭に識別される3形態種を認めた．さらに，関連する担名タイプ等と比較検討し，それら3形態種は以下の3種であることを明らかにした．

・ダルマコオリカジカ*Icelus gilberti* Taranetz in Schmidt, 1935
標徴：吻および頬部が鱗に被われる，側線と背側鱗列の間に櫛鱗が散在する，胸鰭腋鱗がない，体に4個の鞍状斑がある，雄は生殖突起が伸長する．

・ラウスカジカ*Icelus sekii* Tsuruoka, Munehara and Yabe, 2006
標徴：側線と背側鱗列の間に鱗がない，胸鰭腋鱗がない，体に5個の鞍状斑がある，雄は生殖突起が伸長する．

・ウスジリカジカ*Icelus mororanis* (Jordan and Seale, 1906)
標徴：側線と背側鱗列の間に鱗がない，胸鰭腋鱗がある，体に4個の鞍状斑がある，2対の頸部皮弁がある，雄は生殖突起をもたない．

本種は，これまでオットセイカジカ*Stelgistrum stejnegeri* Jordan and Gilbert, 1898の新参シノニムとされてきたが，本研究でコオリカジカ属の有効種であることが明らかにされた．

2．ダルマコオリカジカ種群を含むカジカ科魚類11属16種の全骨格系，全筋肉系および外部形態を観察し，詳細に記載した．

3．2.により得られた71形質変換系列を用いて系統解析を行った．解析の結果，1本の最節約的な樹形が得られた（樹長：189，一致指数：0.44，修正一致指数：0.26）．ダルマコオリカジカ種群は側系統群であり，本種群3種にオットセイカジカを加えた4種が，1列の背側鱗列があるなどの3個の共有派生形質で支持される単系統群を形成した．さらに本クレード内で，ダルマコオリカジカとラウスカジカが2個の共有派生形質（痕跡的な頸棘をもつ，生殖突起が伸長する）により支持される単系統群を，またウスジリカジカとオットセイカジカが1個の共有派生形質（胸鰭腋鱗がある）により支持される単系統群を形成した．

4．従来のコオリカジカ属は多系統群であり，3つのクレードに分割されたため，本属のタイプ種を含むクレードをコオリカジカ属genus *Icelus*とした．また，ダルマコオリカジカ種群とオットセイカジカの中に認められた2つのクレードにそれぞれ新たに以下の属階級，genus *Icelichthys* Schmidt, 1935ダルマコオリカジカ属およびgenus *Stelgistrum* Jordan and Gilbert, 1898オットセイカジカ属を設定した．

Genus *Icelichthys* Schmidt, 1935 ダルマコオリカジカ属

構成種：ダルマコオリカジカとラウスカジカの2種．

標徴：頸棘は痕跡的で皮下に埋没する，左右の頭長骨が接する，胸鰭腋鱗がない，雄の生殖突起が良く伸長する．

Genus *Stelgistrum* Jordan and Gilbert, 1898

構成種：ウスジリカジカとオットセイカジカ，*S. beringianum*および*S. concinnum*の4種．

標徴：頸棘がない，左右の頭頂骨が接する，胸鰭腋鱗がある，生殖突起がない．

5．本研究で得られた系統仮説を基にして，生殖突起の形質進化（0：ない，1：伸長しない，2：よく伸長する）を推定したところ，以下の2点が明らかになった．

1）生殖突起は複数のクレードで独立に獲得された．

2）一度獲得された生殖突起が二次的に失われることはない．

生殖突起の平行的獲得が起こったと推定されるクレード間で，生殖突起をより詳細に比較したところ，生殖突起の形態に差異が認められた．つまり，コオリカジカ属などからなるクレードは，生殖突起の先端に付属器がある．ホホウロコカジカ*Astrocottus lepriops*は生殖突起の基部に貯精嚢がある．ヤマノカミ*Trachidermus fasciatus*の生殖突起はコブ状で伸長しない．ダルマコオリカジカ属の生殖突起は，よく伸長するものの先端に付属器がない．この様な生殖突起の形態の違いからも，カジカ科における生殖突起の多系統的な獲得が支持された．

3）カジカ科では，交尾が確認されている種は全て生殖突起をもつことから，生殖突起は交尾行動に必須の器官と考えられる．本研究の解析で生殖突起の二次的な喪失が推定されなかったことは，交尾種が二次的に非交尾種に戻ることはないとする生態学的な仮説とも整合する．また，ヤマノカミやツマグロカジカ*Gymnocanthus herzensteini*などの非交尾種がもつ生殖突起は，機能的な交尾器の痕跡器官ではなく別の機能をもつ新器官であり，さらに，それが交尾行動の前進化である可能性を指摘した．

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、申請者が博士（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。