

学位論文題名

Phylogenetic systematics of the family Sillaginidae
(Actinopterygii: order Perciformes)

(キス科魚類の系統分類学的研究 (条鰭綱: スズキ目))

学位論文内容の要旨

キス科 Sillaginidae 魚類は、南アフリカからオーストラリア、日本にいたるインド - 西部太平洋の主に浅海や汽水域に生息し、体が細長くてやや側扁する、口が小さい、背鰭が2基ある、臀鰭棘が2本であることなどで特徴づけられる。Nelson (2006)によると本科魚類として3属約31種が知られ、日本では遊漁対象にもなっているシロギス *Sillago (Parasillago) japonica* をはじめ多くの漁業対象種が含まれる。

キス科は分類学的にはスズキ目スズキ亜目に属するが、本科の分類体系は今だに統一的な見解に達していない。Gill (1862) はキス科に3属(*Sillago*, *Sillaginopsis*, および *Sillaginodes*) を認めたが、Fowler (1933)は Gill (1862) の体系をさらに2亜科に分割した。また McKay, (1985) は、主に鰾の形態からキス科に3属3亜属を認めたが、Nelson (2006) は、外部形態の特徴から3属のみを認めている。このようにキス科の分類体系について様々な見解が示されているが、それらはいずれも特定の特徴に着目したもので、包括的な比較形態学的検討がなされておらず、さらに分類体系の基盤となる系統類縁関係の提示に至っていない。

そこで本研究は、キス科魚類の骨格系、筋肉系、および鰾の比較解剖に基づき、1) 詳細な形態記載を行うこと、2) 得られた形態形質から本科の単系統性を検証すること、3) 科内の系統類縁関係を推定すること、4) 系統類縁関係に基づき本科の分類体系を再構築することを目的として行われた。さらに新たな系統仮説に基づき、キス科魚類の生物地理学的な起源と分散、および進化傾向について考察した。

【材料と方法】

本研究ではキス科魚類3属3亜属23種とスズキ亜目12科12属12種の比較解剖を行った。系統類縁関係の推定には分岐分類学的手法を用いた。形質間の極性決定には外群比較法を用い、Functional outgroup (Watrous and Wheeler, 1981) の概念に基づき、典型的なスズキ亜目の形質状態を原始根と判断した。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および変換遅延を採用した。生物地理学的な起源と分散は Sawada (1982) に基づき推定した。なおキス科各種の学名は本研究で新分類体系を提示する第7章までは McKay (1992) に従った。

【結果と考察】

1) 形態学的特徴の記載

キス科魚類の骨格系 11 部位 (眼骨、頭蓋骨、顎骨、懸垂骨および鰓蓋骨、舌弓、鰓弓、肩帯、腰帯、脊柱、背鰭・臀鰭担鰭骨および鰭条、および尾鰭骨格)、筋肉系 10 部位 (動眼筋、頬部筋肉、神経頭蓋・懸垂骨および鰓蓋骨間の頭部の筋肉、頭部腹側部の筋肉、鰓弓部筋肉、肩帯部筋肉、腰帯部

筋肉, 尾鰭筋肉, および体側筋), および鰾の形態学的特徴を詳細に記載した。

2) キス科の単系統性

キス科魚類は以下の 15 個の共有派生形質で定義される単系統群であることが明らかにされた。1) 上主上顎骨を欠く, 2) 板状骨が長い, 3) 口蓋骨歯を欠く, 4) 鰓条骨数が 6, 5) 上舌骨が支持する鰓条骨は 1 本, 6) 左右の腰骨の前部が離れる, 7) 腹鰭第 1 軟条の分節が著しく短い, 8) 第 1 血管棘は L 字型, 9) 脊椎骨数は 32-44, 10) 臀鰭棘数が 2, 11) 臀鰭基底部分が長い, 12) 閉顎筋 A1 から発する腱が涙骨の前腹側部に停止する, 13) 閉顎筋 A2 が A1 の外側を覆う, 14) 鰓弓筋要素 TVP が発達する, 15) 胸舌骨筋が鰓弓と肩帯を結ぶ筋肉 PCE の起始部を挟み込む。

3) キス科内の系統類縁関係

比較解剖によって得られた 24 個の変換系列を用いて系統解析を行った結果, 12 本の最節約的な樹形が得られた。本研究では, これらの樹形の厳密合意樹 (図) をキス科魚類の系統仮説として採用した。

以下に本科の主要なクレードの構成種, 共有派生形質および固有派生形質の概要を記す。

クレード A1

構成種: *Sillaginodes punctata*, *Sillaginopsis panijus*, *Sillago* (*Sillaginopodys*) *chondropus*, および *Sillago* (*Parasillago*) *macrolepis*.

共有派生形質 (1 個): 基舌骨の前部が幅広い。

クレード A2

構成種: *Sillago* (*Sillago*) *intermedius*, *S. (S.)* sp. (未記載種), *S. (S.) parvisquamis*, *S. (S.) sihama*, *S. (Parasillago) asiatica*, *S. (P.) japonica* など 19 種。

共有派生形質 (2 個): 接続骨の内背側面が発達する, 鰾に管状突起がある。

クレード B1

構成種: *Sillaginodes punctata*.

派生形質 (5 個): 第 3 と第 4 下尾骨が癒合し, 尾部棒状骨から独立する; 第 2 咽鰓骨と上鰓骨を結ぶ筋肉 M. Pb2-Eb2 がある; 鰾に単純な前側方突起があるなど。

固有派生形質 (2 個): 基蝶形骨と副蝶形骨が離れる, 側線鱗数が 129-147。

クレード B2

構成種: *Sillaginopsis panijus*, *Sillago* (*Sillaginopodys*) *chondropus* および *Sillago* (*Parasillago*) *macrolepis*.

共有派生形質 (2 個): 第 4 眼下骨後部は平坦, 腹鰭の筋肉要素 EXP が腰骨の背側前縁から発する。

クレード C1

構成種: *Sillaginopsis panijus* および *Sillago* (*Sillaginopodys*) *chondropus*.

共有派生形質 (5 個): 鰓弓腹面の筋肉要素 TVP は 1 層で中央縫線を欠く; 鰓弓の筋肉要素 AD4 は AD5 と OBP に完全に覆われる; 背側筋の背側前部が上後頭骨窩より前方に伸長しないなど。

Sillaginopsis panijus

派生形質 (9 個): 上顎骨に靱帯原基が付着する突起がない; 烏口骨の前腹側突起が細い; 脊椎骨の側突起が細い; 鰾がないなど。

固有派生形質 (18 個): 前上顎骨の上向突起が短い; 第 2 背鰭棘が伸長する; 眼が小さいなど。

Sillago (*Sillaginopodys*) *chondropus*

派生形質 (4 個): 基舌骨の前部が狭い; 舌弓に舌動脈溝がない; 第 5 角鰓骨の腹部突起が発達するなど。

固有派生形質 (2 個): 腰骨後方突起が長い, 第 1 腹鰭軟条が肥厚し棍棒状を呈する。

クレード C2

構成種: *Sillago* (*Parasillago*) *macrolepis*.

派生形質 (3 個) : 第 2 および第 3 基鰓骨が部分的に縫合する ; 脊椎骨の側突起が血管孔を形成する ; 鰾に管状突起がある .

4) 分類体系の再構築

得られた系統縁関係で主に各クレードの共有派生形質および固有派生形質の分布状態を検討し、クレード A2, B1, C2, および C1 内の *Sillaginopsis panijus* と *Sillago* (*Sillaginopodys*) *chondropus* にそれぞれ属のランクを与えるのが妥当と判断した . クレード B1 に対しては *Sillaginodes*, またクレード C1 内の *Sillaginopsis panijus* に対しては従来の属名を踏襲させた . クレード C1 内の *Sillago* (*Sillaginopodys*) *chondropus* は *Sillago* 属のタイプ種ではないことから Fowler (1933) が本種の亜属名とした *Sillaginopodys* を属名に昇格させた . クレード B1 の *Sillago* (*Parasillago*) *macrolepis* は属階級群のタイプ種ではないため、新たに属を設ける必要がある . また従来の *Sillago* 属と *Parasillago* 亜属は本研究の結果、非単系統群であると判断された . そこで両属階級のタイプ種 [*Sillago* (*Sillago*) *sihama* (Forsskal, 1775) と *Sillago* (*Parasillago*) *ciliata* Cuvier, 1829] が含まれるクレード A2 の属名に関しては先取権の原理 (国際動物命名規約第 23 条) に基づき *Sillago* 属を用いた . また、本研究でキス科に亜属レベルのランクを設定しないこととした . 以下に本研究で提唱するキス科魚類の新分類体系を示す .

Family Sillaginidae Richardson, 1846 キス科

Genus *Sillago* Cuvier, 1817 キス属

Genus *Sillaginopsis* Gill, 1861

Genus *Sillaginodes* Gill, 1862

Genus *Sillaginopodys* Fowler, 1933

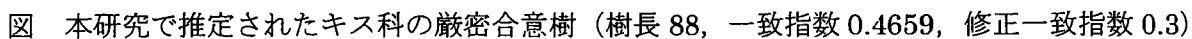
Unnamed new genus ("*Sillago* (*Parasillago*)" *macrolepis* に対して)

5) 動物地理学的な起源と分散

キス科魚類の分布域を Briggs (1974) の海洋区分と現生種の分布域をもとに 11 領域に区分し、本科の起源および系統分散を推定した . その結果、キス科魚類の共通祖先はオーストラリア南西部に起源し、その後インド - 西部太平洋の各地へと分散して行ったと考えられる . またキス科魚類の耳石の化石が現在本科魚類が分布しないヨーロッパやニュージーランドの新生代第三紀の地層から発見されている (McKay, 1992) . これらのことから、本科魚類は新生代中期までは現在より広く分布していたが、冷水化などのために分布域が縮小したものと考えられる .

6) 進化傾向

本研究で提示されたキス科魚類の系統仮説に基づき、本科魚類の進化傾向を検討した . その結果、キス科魚類の共通祖先は発達した鰾、および接触感覚器としての機能を備える腹鰭を有し、海底近くに生息する遊泳型魚類と推定された . キス科魚類の主要な 2 つのクレード (A1 と A2) で異なる進化傾向が推定された . すなわち、クレード A1 では鰾を退縮させ、一部の種では接触感覚機能を備えた棍棒状の腹鰭や発達した嗅覚受容器などを獲得し、更に底性生活へ適応したとみなされる . 一方、A2 では進化に伴って鰾の突起が発達し、鰾による聴覚機能がさらに発達していったと考えられる . したがって、キス科は独自の進化傾向をもつ 2 群を擁するグループであると結論された .



学位論文審査の要旨

主査	教授	矢部	衛
副査	教授	五嶋	聖治
副査	准教授	今村	央
副査	助教	河合	俊郎

学位論文題名

Phylogenetic systematics of the family Sillaginidae (Actinopterygii: order Perciformes)

(キス科魚類の系統分類学的研究 (条鰭綱：スズキ目))

キス科魚類は、体が細長く、口は小さく、背鰭が2基あり、臀鰭棘が2本であることなどで特徴づけられ、南アフリカからインド-西部太平洋の主に浅海や汽水域に3属約31種が分布し、シロギスをはじめ多くの漁業対象種が含まれる。本科魚類については従来の研究により様々な分類体系が提示されてきた。しかし、分類体系の基盤となる本科魚類の系統類縁関係は未だに提示されていないため、いずれの体系が妥当であるか一定の見解が示されていない。そこで本研究は、キス科魚類の骨格系、筋肉系、および鰓の比較解剖に基づき、1) 詳細な形態記載を行うこと、2) 得られた形態形質から本科の単系統性を検証すること、3) 科内の系統類縁関係を推定すること、4) 系統類縁関係に基づき本科の分類体系を再構築することを目的として行われた。さらに新たな系統仮説に基づき、キス科魚類の生物地理学的な起源と分散、および進化傾向について考察した。

以下に本研究の結果を要約する。

- 1) キス科魚類3属23種を比較解剖し、骨格系11部位(眼骨、頭蓋骨、顎骨、懸垂骨および鰓蓋骨、舌弓、鰓弓、肩帯、腰帯、脊柱、背鰭・臀鰭担鰭骨および鰭条、および尾鰭骨格)、筋肉系11部位(動眼筋、頬部筋肉、神経頭蓋・懸垂骨および鰓蓋骨間の筋肉、頭部腹側部の筋肉、鰓弓部筋肉、肩帯部筋肉、腰帯部筋肉、尾鰭筋肉、および体側筋)、および鰓の形態学的特徴を詳細に記載した。
- 2) キス科魚類の単系統性を分岐分類学的に次の定義する15個の共有派生形質を提示した：上主上顎骨を欠くこと、板状骨が長いこと、口蓋骨歯を欠くこと、鰓条骨数が6であること、上舌骨が支持する鰓条骨は1本であること、左右の腰骨の前部が離れること、腹鰭第1軟条の分節が著しく短いこと、第1血管棘はL字型であること、脊椎骨数は32-44であること、臀鰭棘数が2であること、臀鰭基底部分が長いこと、閉顎筋A1から発する腱が涙骨の前腹側部に停止すること、閉顎筋A2がA1の外側を覆うこと、鰓弓筋要素TVPが発達すること、胸舌骨筋が鰓弓・肩帯間の筋肉PCEの起始部を挟み込むこと。

- 3) 比較解剖の結果から得られた 24 形質変換系列を用いて系統解析を行い 12 本の最節約的樹形を得て、それらの厳密合意樹をキス科魚類の系統類縁関係に関する系統仮説として提示した。また、分岐図上の各クレードの共有派生形質を特定した。
- 4) 新たな系統仮説をもとに従来のキス科魚類の分類体系を検討し、本科魚類に設定されていた従来の 3 属 3 亜属のうち *Sillago* 属と *Parasillago* 亜属が非単系統群であることを明らかにした。
- 5) キス科魚類を 5 属 (1 新属を含む) とする以下に示す新分類体系を提唱した。

Family Sillaginidae Richardson, 1846 キス科

Genus *Sillago* Cuvier, 1817 キス属

Genus *Sillaginopsis* Gill, 1861

Genus *Sillaginodes* Gill, 1862

Genus *Sillaginopodys* Fowler, 1933

Unnamed new genus : "*Sillago (Parasillago) macrolepis*" に対して

- 6) 本研究で提示された系統仮説に基づき生物地理学的な考察を行い、キス科魚類の共通祖先はオーストラリア南西部に起源し、インド - 西部太平洋の各地へと分散したこと、本科魚類は新生代中期までは現在より広く分布していたが、冷水化などのために分布域が縮小したことなどを推論した。
- 7) キス科魚類の共有派生形質に着目して、本科魚類の進化傾向を考察した結果、キス科魚類の共通祖先は発達した鰾および接触感覚器としての機能を備える腹鰭を備えた、海底近くに生息する遊泳型魚類と推定された。また、本科の主要な 2 つのクレードで異なる進化傾向が推定され、一方では鰾を退縮させ、接触感覚機能を備えた棍棒状の腹鰭や発達した嗅覚受容器などを獲得し、更に底性生活へ適応し、他方では進化に伴って鰾の突起が発達し、鰾による聴覚機能がさらに発達していったものと推論された。

このような申請者の研究成果は、水産科学の基盤の 1 つである魚類系統分類学分野に大いに貢献するものと高く評価された。よって、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。