

学 位 論 文 題 名

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

(カワビシャ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

カワビシャ科 Pentacerotidae 魚類はインド-太平洋および南部大西洋の水深 40–400m に生息し、体は高く、強く側偏すること、頭蓋骨の表面に多くの顆粒状突起を備えることなどで特徴づけられる (Hardy, 1983; Nelson, 2006 など)。Nelson (2006) によると本科には世界で 7 属約 12 種が知られ、一般に「ツボダイ」の商標で流通するクサカリツボダイ *Pseudopentaceros wheeleri* などの産業重要種も含まれる。カワビシャ科は分類学的にスズキ目 Perciformes スズキ亜目 Percoidei に属するが、多くの研究者により様々な分類体系が提示されてきた。例えば、Jordan (1907) は本科の科名を Histiopteridae として、*Histioporus*, *Evistias* および *Zanclistius* などの 8 属を 2 亜科に区分した。一方、Smith (1964) は本科の科名を Pentacerotidae として、*Histioporus*, *Zanclistius* と *Paristiopterus* を含む Histiopterinae と、*Pentaceropsis* と *Pentaceros* を含む Pentacerotinae の 2 亜科 5 属に区分した。さらに、Hardy (1983a, b) は本科内に 3 亜科を認め、Histiopterinae に 4 属 (*Histioporus*, *Zanclistius*, *Evistias* および *Parazanclistius*)、Paristiopterinae に 2 属 (*Paristiopterus* と *Pentaceropsis*) および Pentacerotinae に 2 属 (*Pentaceros* と *Pseudopentaceros*) を認めた。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、どの体系が妥当であるか、一定の見解が示されていない。また、本科魚類の単系統性や近縁群についてもほとんど検討されていない。

そこで本研究は、1) カワビシャ科魚類の全骨格系と全筋肉系の比較解剖を行い、それらの形態学的特徴を詳細に記載すること、2) 本科の単系統性を検証すること、3) 本科内の系統類縁関係を推定すること、4) 得られた系統類縁関係をもとに本科の新分類体系を再構築すること、5) 本科の生物地理学的起源を推定すること、ならびに 6) 本科の近縁群を推定することを目的として行われた。

【材料と方法】

形態の観察にはカワビシャ科 8 属 13 種を含むスズキ亜目 11 科 19 属 25 種を用いた。系統類縁関係の推定には分岐分類学的手法を用いた。形質の極性決定には外群比較法を用い、典型的なスズキ亜目魚類の状態を本科の原始的な状態と判断した。系統解析には PAUP*4.0b10 (Swofford, 2002) を用い、最節約基準の下で最適樹を求めた。形質の最適化には変換促進と変換遅延を採用した。生物地理学的起源は Sawada (1982) に基づいて推定された。

【結果と考察】

1. 形態学的特徴の記載

カワビシャ科魚類の骨格系 11 部位 (眼骨、頭蓋骨、顎骨、懸垂骨と鰓蓋骨、舌弓、鰓弓、肩帯、腰帯、脊柱、背鰭・臀鰭担鰭骨と鰭条、および尾鰭骨格)、筋肉系 9 部位 (頬部筋肉、神経頭蓋・懸垂

骨・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、背鰭・臀鰭担鰭骨の筋肉、および体側筋)、および外部形質を詳細に観察し、形態学的特徴を記載した。

2. 本科魚類の単系統性

カワビシヤ科魚類は以下の11個の共有派生形質によって定義される単系統群であることが明らかになった。1) 第2眼下骨が側篩骨に接する, 2) 頭蓋骨の背面と側面に顆粒状突起がある, 3) 上後頭骨が高く太い, 4) 前上顎骨の上向突起が関節突起と完全に癒合する, 5) 上主上顎骨がない, 6) 前上顎骨と主上顎骨が靭帯を介して強く接する, 7) 口蓋骨歯がない, 8) 内翼状骨と側篩骨が関節する, 9) 第3上鰓骨に歯板がない, 10) 鰓弓背面の筋肉TDA が丸形である, および11) 胸鰭深層部の筋肉ADR が第3射出骨に付着する。カワビシヤ科魚類の単系統性が分岐分類学的に提示されたのは、本研究が初めてである。

3. 類縁関係の推定

比較解剖の結果から採択された44形質変換系列を用いて系統解析を行った結果、4本の最節約的樹形が得られた。本研究ではそれらの厳密合意樹(図)を本科魚類の系統仮説として採用した。以下に主要なクレードの構成種と主な共有派生形質を示す。

クレードA1

構成種: *Histiopodus typus*, *Evistias acutirostris*, *Zanclistius elevatus*, *Pentaceropsis recurvirostris*などの7種。

共有派生形質 (10個): 第1眼下骨がL型である, 前鋤骨歯がない, 第2咽鰓骨の付属歯板がないなど。

クレードA2

構成種: *Pentaceropsis capensis*, *P. decacanthus*, *P. japonicus*, *P. quinquespinis*などの6種。

共有派生形質 (21個): 第1眼下骨が四角形, 第2眼下骨に眼下骨床がある, 第4眼下骨に眼下骨床がある, 第3眼下骨が前鰓蓋骨に接するなど。

クレードB1

構成種: *Histiopodus typus*, *Evistias acutirostris*, *Zanclistius elevatus*, *Pentaceropsis recurvirostris*などの6種。

共有派生形質 (1個): 尾鰭上葉の主鰭条数が9。

クレードB2

構成種: *Parazanclostius hutchinsi*の1種。

共有派生形質 (1個): 肩帯の筋肉ARVが擬鎖骨と烏口骨に付着する。

クレードC1

構成種: *Histiopodus typus*, *Evistias acutirostris*, *Zanclistius elevatus* および *Pentaceropsis recurvirostris*などの4種。

共有派生形質 (2個): 上側頭骨通る感覚官が分柿する, 尾鰭上葉の主鰭条数が10。

クレードC2

構成種: *Paristiopterus labiosus* と *P. gallipavo* の2種。

共有派生形質 (3個): 第1眼下骨が直角三角形を呈する, 犬歯と円錐形歯があるなど。

クレードD1

構成種 *Histiopodus typus*, *Evistias acutirostris* および *Zanclistius elevatus* の3種。

共有派生形質 (4個): 鼻骨, 側篩骨および頭頂骨に顆粒状突起があるなど。

クレードD2

構成種: *Pentaceropsis recurvirostris* の1種。

共有派生形質 (7個): 眼下骨に顆粒状突起がない, 第4眼下骨に眼下骨床があるなど。

クレードE1

構成種：*Histiopodus typus*と*Evistias acutirostris*の2種。

共有派生形質（2個）：背鰭の第1担鰭骨が1本の棘条を担う，肩帯表層の筋肉ABSが擬鎖骨と烏口骨に付着する。

クレードE2

構成種：*Zanclistius elevatus*の1種。

共有派生形質（1個）：肩帯の筋肉ARVが擬鎖骨と烏口骨に付着する。

4. 分類体系の再検討

本研究の結果，カワビシヤ科魚類は2つの主要なクレードA1とA2を形成することが明らかになった。Hardy (1983a, b) が設定した3亜科のうち，*Histiopodinae*と*Paristhiopodinae*の2亜科はいずれもクレードA1に含まれた。しかし，*Histiopodinae*の構成種はクレードB2とD1に含まれ，また*Paristhiopodinae*はクレードD2とC2に含まれることから，これら2亜科はいずれも単系統群ではないと判断された。一方，Hardyの設定した*Pentacerotinae*の構成種はすべてクレードA2に含まれた。これらのことに加えて，クレードA1とA2は，それぞれ10個と23個の派生形質で支持される明確な単系統群と推定されたことから，本研究ではこれらのクレードに亜科のランクをあたえ，クレードA1を*Histiopodinae*，クレードA2を*Pentacerotinae*とした。

属レベルのランクに関しては，従来のほとんどの属が単系統群であるとみなされたが，*Pentaceros*は側系統群であり，*Pseudopentaceros*の2種を加えることではじめて単系統群となる。したがってクレードA2に属のランクを与えるのが妥当と判断した。本クレードに適用すべき学名に関しては，*Pentaceros* Cuvier & Valenciennes, 1829が*Pseudopentaceros* Bleeker, 1876に対して国際動物命名規約の定める先取権をもつため，*Pentaceros*を本クレードの属名として用いる。以下に本研究で提唱する新分類体系を示す。

Family *Pentacerotidae* カワビシヤ科

Subfamily *Histiopodinae* カワビシヤ亜科

Genus *Histiopodus* Temminck & Schlegel, 1844 カワビシヤ属

Genus *Evistias* Jordan, 1907 テングダイ属

Genus *Zanclistius* Jordan, 1907

Genus *Pentaceropsis* Steindachner & Döderlein, 1883

Genus *Paristhiopodus* Bleeker, 1876

Genus *Parazanclistius* Hardy, 1983

Subfamily *Pentacerotinae* ツボダイ亜科

Genus *Pentaceros* Cuvier, 1829 ツボダイ属

5. カワビシヤ科の生物地理学的起源を推定

本科魚類の分布域を Briggs (1974) の海洋区分と現生種の分布状態を基に12海域に区分し，本科の生物地理学的な起源を考察した。その結果，カワビシヤ科魚類は南部オーストラリア海域から起源し，ここから様々な海域に分散したと推定された。

6. カワビシヤ科の近縁群

カワビシヤ科魚類の11個の共有派生形質とその他の一般的特徴に着目し，本科の近縁群を検討した。その結果，カワビシヤ科の共有派生形質のうち，頭蓋骨の背面と側面に顆粒状突起をもつなどの3形質がオニガシラ科 *Ostracoberycidae* にも確認され，また前上顎骨の上向突起が関節突起と完全に癒合するなどの4形質がチョウチンウオ科 *Chaetodontidae* にも確認された。したがって，これら2科がカワビシヤ科の近縁群候補であることが示唆された。

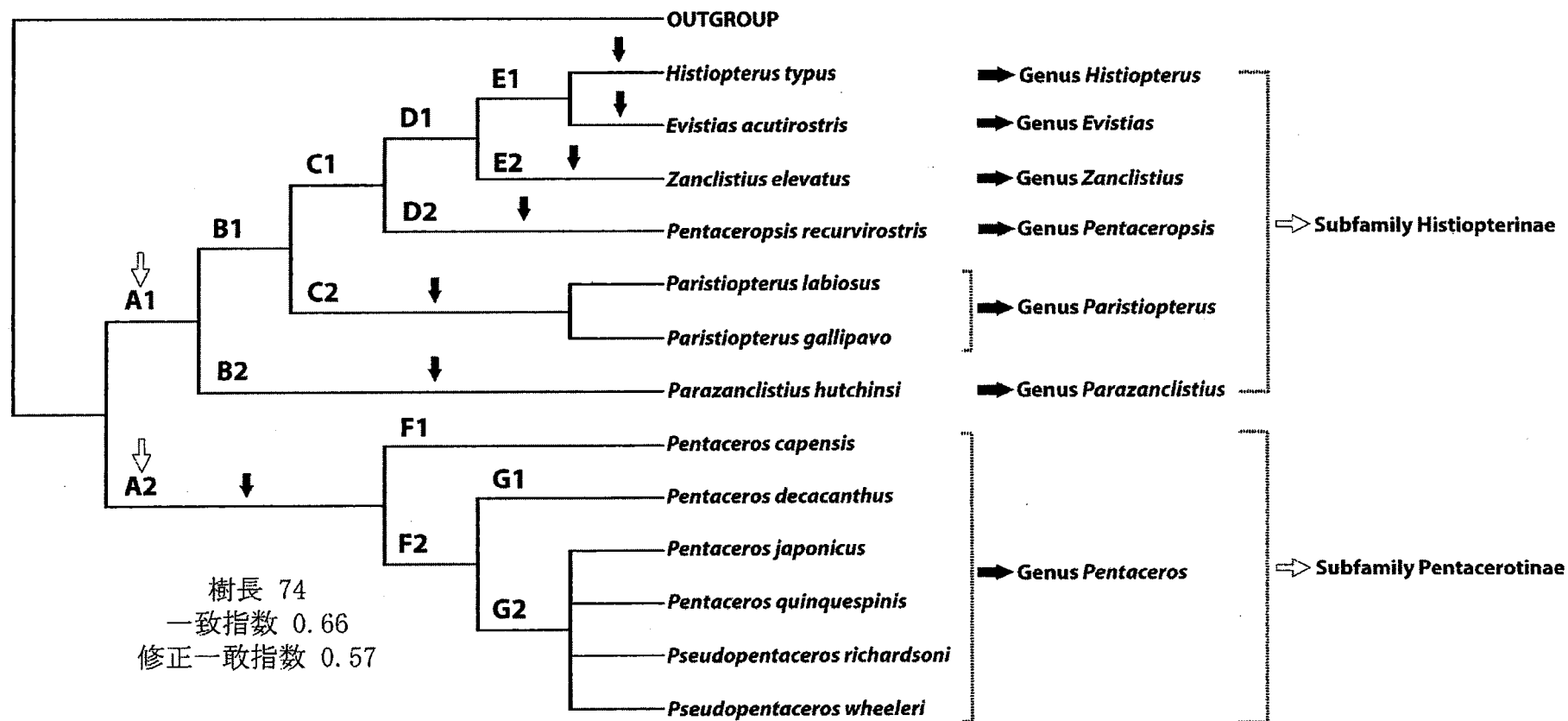


図. カワビシャ科の類縁関係と属階級の説置. 白矢印は亜科を黒矢印は属の説置する位置を示す.

学位論文審査の要旨

主査	教授	矢部	衛
副査	教授	今井	一郎
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 Pentacerotidae (Actinopterygii: order Perciformes)

(カワビシヤ科魚類の系統分類学的研究 (条鰭綱：スズキ目))

カワビシヤ科魚類は体が高く、強く側扁すること、頭蓋骨表面に多くの顆粒状突起があることなどで特徴づけられ、一般に「ツボダイ」の商標で流通するクサカリツボダイなどの水産重要種も含む 13 種が知られている。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、1) カワビシヤ科魚類の全骨格系と全筋肉系の比較解剖を行い、それらの形態学的特徴を詳細に記載すること、2) 本科の単系統性を検証すること、3) 本科内の系統類縁関係を推定すること、4) 得られた系統類縁関係をもとに本科の新分類体系を再構築すること、5) 本科の生物地理学的起源を推定すること、ならびに 6) 本科の近縁群を推定することを目的として行われた。

以下に本研究の結果を要約する。

- 1) カワビシヤ科魚類 8 属 13 種を比較解剖し、骨格系 11 部位 (眼骨、頭蓋骨、顎骨、懸垂骨と鰓蓋骨、舌弓、鰓弓、肩帯、腰帯、脊柱、背鰭・臀鰭担鰭骨と鰭条、および尾鰭骨格)、筋肉系 9 部位 (頬部筋肉、神経頭蓋・懸垂骨・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、背鰭・臀鰭担鰭骨の筋肉、および体側筋)、および外部形質を詳細に観察し、それらの形態学的特徴を記載した。
- 2) カワビシヤ科魚類の系統性を分岐分類学的に定義する次の 11 個の共有派生形質を提示した：第 2 眼下骨が側篩骨に接すること、頭蓋骨の背面と側面に顆粒状突起がある上後頭骨が高くて太いこと、前上顎骨の上向突起が関節突起と完全に癒合すること、上主上顎骨がないこと、前上顎骨と主上顎骨が靭帯を介して強く接すること、口蓋骨歯がないこと、内翼状骨と側篩骨が関節すること、第 3 上鰓骨に歯板がないこと、鰓弓背面の筋肉 TDA が丸形であること、胸鰭深層部の筋肉 ADR が第 3 射出骨に付着すること。

- 3) 比較解剖の結果から得られた 44 形質変換系列を用いて系統解析を行い 4 本の最節約的樹形を得て、それらの厳密合意樹をカワビシャ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カワビシャ科魚類の分類体系を検討した結果、本科魚類に設定されていた 3 亜科のうち *Histiopterinae* と *Paristiopterinae* の 2 亜科が非単系統群であること、また従来の *Pentaceros* 属が側系統群であることを明らかにした。
- 5) カワビシャ科魚類を 2 亜科 7 属とする以下に示す新分類体系を提唱したこと。

Family Pentacerotidae カワビシャ科

Subfamily Histiopterinae カワビシャ亜科

Genus *Histiopterus* Temminck & Schlegel, 1844 カワビシャ属

Genus *Evistias* Jordan, 1907 テングダイ属

Genus *Zanclistius* Jordan, 1907

Genus *Pentaceroopsis* Steindachner & Döderlein, 1883

Genus *Paristiopterus* Bleeker, 1876

Genus *Parazanclistius* Hardy, 1983

Subfamily Pentacerotinae ツボダイ亜科

Genus *Pentaceros* Cuvier, 1829 ツボダイ属

- 6) 本研究で提示された系統類縁関係に基づき生物地理学的な考察を行い、本科の生物地理学的な起源を南部オーストラリア海域であり、5つの系統分散パターンがあったと推論した。
- 7) カワビシャ科魚類の 11 個の共有派生形質に着目し、本科の近縁群を検討した。その結果、カワビシャ科の共有派生形質のうち、頭蓋骨の背面と側面に顆粒状突起をもつなどの 3 形質がオニガシラ科にも確認され、また前上顎骨の上向突起が関節突起と完全に癒合するなどの 4 形質がチョウチョウオ科にも確認されたことから、これら 2 科がカワビシャ科の近縁群候補であることが示唆された。

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。