

学位論文題名

Phylogenetic relationship of the hexanchiform sharks  
(Squalomorphii : Hexanchiformes)

(カグラザメ目魚類の系統学的研究)

学位論文内容の要旨

カグラザメ目魚類はツノザメ上目 Squalomorphii に属し、6-7 対の鰓孔、棘のない 1 基の背鰭、臀鰭があるなどの特徴を示す (Nelson 2006)。カグラザメ目魚類は、ラブカ属 *Chlamydoselachus* の 2 種からなるラブカ科 Chlamydoselachidae と、エドアブラザメ属 *Heptranchias* の 1 種、カグラザメ属 *Hexanchus* の 2 種およびエビスザメ属 *Notorynchus* の 1 種からなるカグラザメ科 Hexanchidae を含み、大西洋、太平洋およびインド洋の広い海域にわたり、いずれも局所的に分布する (Nelson 2006; Ebert and Compagno 2009)。

本目魚類の系統類縁関係に関しては、本目を単系統群とする仮説と非単系統群とする仮説が提示されてきた。Compagno (1973) は本目魚類の単系統性と現生板鰐類との類縁関係を示し、後に本目の 6 個の共有派生形質を提示した (Compagno 1977)。Maisey and Wolfram (1984) と Maisey (1986) は Compagno (1977) とは異なる共有派生形質を示し、本目魚類の単系統性を支持した。しかし、Thies (1987) は彼らの示した共有派生形質を認めず、本目の単系統性を否定した。更に Shirai (1992a, 1996) と de Carvalho (1996) は形態情報を用いた現生板鰐類の系統類縁関係について新たな仮説を提唱し、その中でカグラザメ目魚類に関しては前者は側系統群、後者は単系統群とみなした。また、近年の分子系統学的研究ではカグラザメ目魚類の単系統性が支持されている (Naylor et al. 2005; Heinicke et al. 2009; Vélez-Zuazo and Agnarsson 2011)。このように本目魚類の系統類縁関係が形態学的には統一見解に至っていないのは、カグラザメ目魚類に関する形態学的な知見が不足していることに起因すると考えられる。そこで本研究は、(1)カグラザメ目魚類の骨格系、筋肉系、側線器、循環器、および外部形態を詳細に記載し、(2)サメ類の中での形態形質の相同性を再検討し、(3)それらに基づき系統類縁関係を推定し、(4)分類体系を再構築することを目的として行われた。

【材料と方法】

本研究ではカグラザメ目魚類 2 科 5 種、および他のサメ類 13 科 20 種を比較解剖に供した。形質の極性の決定には外群比較法を用い、外群として先行研究で示された化石分類群である Hybodontiformes を用いた。系統推定には PAUP\* 4.0  $\beta 10$  を用い、最節約的基準により分岐関係を推定した。

【カグラザメ目魚類の形態形質の相同性】

1. 鰓弓骨格：ほとんどの板鰐類では鰓弓は 5 対だが、カグラザメ目魚類では 6-7 対である。Shirai (1992b) はサメ類の鰓弓要素の定義を行ったが、本研究では改めてサメ類全般で詳細な比較を行い、鰓弓骨格の再定義を行った。Shirai (1992b) の定義した  $\beta'$  鰓弓は形態変異が多く、厳密には定義できないことが判明した。また、カグラザメ目魚類と他のサメ類の鰓弓数の違いは、 $\beta$  鰓弓の数の違いに起因すると判断した。

2. 交尾器支持骨格：サメ類の交尾器は分類形質として有用であるが、本目魚類の数種に関しては成熟した交尾器の形態が不明であり、系統推定には用いられてこなかった。本研究ではサメ類全般を対象に交尾器を支持する骨格要素を比較観察し、骨格要素の形態が若魚と成魚でほぼ同様であることを確認した。また、交尾器を支持する骨格要素を新たに再定義し系統解析に供した。

3. 頭部側線系：本目に属するラブカ属は頭部に溝状の側線器をもつ唯一の現生サメ類であるため、この側線器の相同性は現在まで不明であった。本研究では側線器の神経支配とロレンチーニ瓶、および孔器と管器の分布を比較し、ラブカ属の溝状側線器は他のサメ類の孔器と同じ神経支配を受け、分布パターンが同様であることを明らかとした。この結果に基づき、頭部側線系について新たな定義を提唱した。

#### 【系統解析と分類体系】

比較解剖の結果に基づき 78 個の形質変換系列を作成し、それらを用いて系統解析を行った結果、樹長 180 の 10 本の最節約的分岐図 (一致指数 0.66, 修正一致指数 0.51) が得られ、それらの厳密合意樹を本目魚類の系統類縁関係を示す分岐図として採用した (図 1)。本研究の結果、カグラザメ目魚類はツノザメ上目に含まれ、6 個の共有派生形質で支持される単系統群であること、またカグラザメ目魚類は 2 つの主要クレードで構成され、ラブカ属を含むクレード B は 18 個の固有派生形質を含む 23 個の派生形質で、エドアブラザメ属、エビスザメ属、およびカグラザメ属を含むクレード C は 14 個の共有派生形質でそれぞれ支持されたことが判明した (表 1)。このように数多くの派生形質により単系統性が示された各クレードに、それぞれ目、科の分類階級を与える以下の分類体系を提示した。

ツノザメ上目 Squalomorphii

カグラザメ目 Hexanchiformes sensu Compagno, 1973

ラブカ科 Chlamydoselachidae Garman, 1884

ラブカ属 Chlamydoselachus Garman, 1884

カグラザメ科 Hexanchidae Gray, 1851 (1838)

エドアブラザメ属 Heptanchias Rafinesque, 1810

カグラザメ属 Hexanchus Rafinesque, 1810

エビスザメ属 Notorynchus Ayres, 1855

キクザメ目 Echinorhiniiformes

ツノザメ目 Squaliformes

カスザメ目 Squatiniformes

ノコギリザメ目 Pristiophoriformes

#### 【総合考察】

本研究ではカグラザメ目内に 2 科を設定したが、ラブカ科は 23 個、またカグラザメ科は 14 個とそれぞれ数多くの派生形質で支持される。この派生形質の数は科階級群としては他のサメ類に比べ著しく多いもので、この両科が姉妹群であるものの互に著しく形態的に分化していることを示す。Heinicke et al. (2009) は分子系統学的研究により板鰐類の系統類縁関係を推定し、その中でラブカ科とカグラザメ科の分岐年代を約 2 億 2 千万年前と推定した。この分岐年代はツノザメ目内の各科の分岐年代 (1 億 7 千万年前から 1 億 3 千 5 百万年前) などに比べ極めて古い。本研究で確認されたラブカ科とカグラザメ科の著しい形態分化は、この分岐年代の古さを形態学的に裏付けたものと考えられる。

従来の研究では本目魚類に特異に見られる鰓弓の増加が、本目の共有派生形質として常に挙げ

られていた。本研究で得られた最節約的分岐図で鰓弓要素の形質最適化を行った結果、 $\beta$  鰓弓の増加がカグラザメ目魚類の共通のクレードAで増加する仮説とともに、これがラブカ科のクレードBとカグラザメ科のクレードCで同形形質として別々に増加した仮説が得られた。従って、鰓弓の増加は必ずしもカグラザメ目魚類の共有派生形質とはみなせないことが判明した。本研究では鰓弓数の増加以外の6個のカグラザメ目魚類の共有派生形質を見いだしたが、これらの派生形質を基にした本目の単系統性に関する仮説は、本研究により初めて提示された。

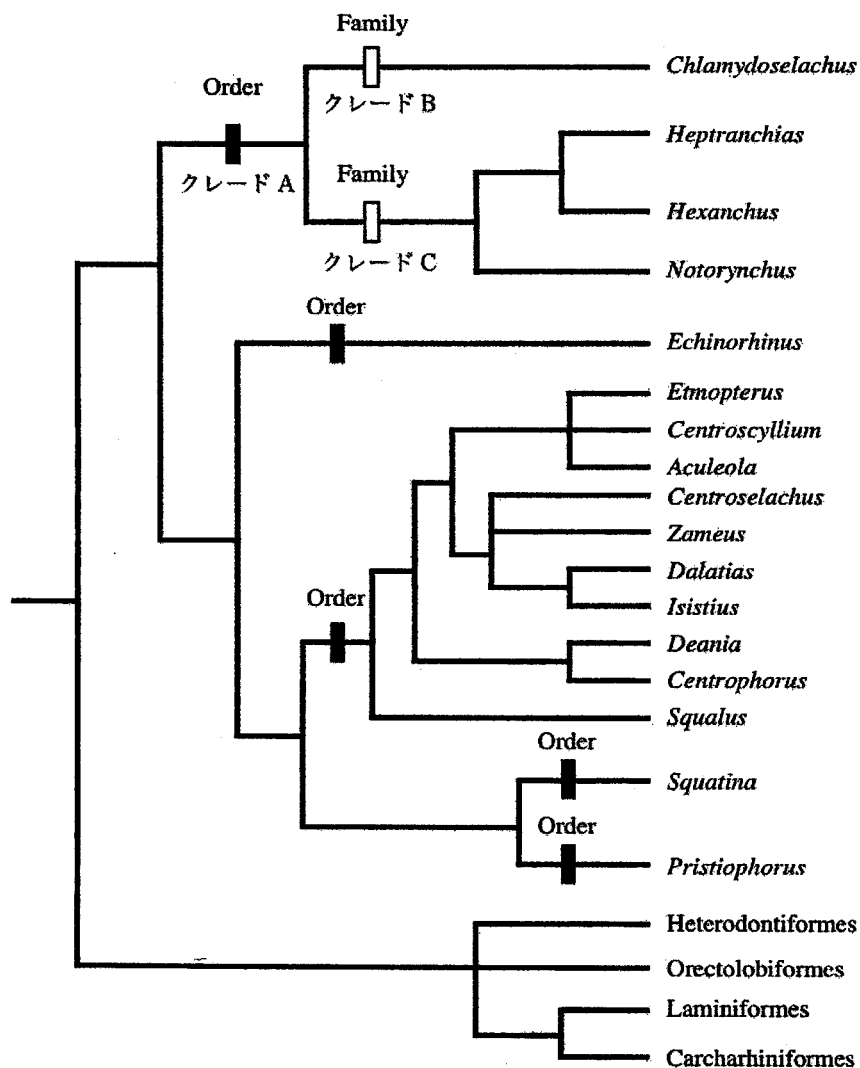


図 1. カグラザメ目魚類とその近縁群の系統類縁関係

表1. カグラザメ目および目内2科の派生形質

| カグラザメ目                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                | ラブカ科                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <ol style="list-style-type: none"> <li>1. 三叉神経眼下枝が外篩骨突起の下方を通る</li> <li>2. 胸鰭前担鰭軟骨が輻射軟骨と離れる</li> <li>3. 眼下筋が眼前突起に挿入する</li> <li>4. 左右の吻部側線管が離れる</li> <li>5. 最後方の2列の出鰓動脈が結合する</li> <li>6. 1基の背鰭がある</li> </ol>                                                                                                                                                                                                                                                                                                            | <ol style="list-style-type: none"> <li>1. 舌弓の外鰓軟骨がない</li> <li>2. 基舌軟骨に小孔がある</li> <li>3. <math>\gamma</math> 鰓弓と <math>\delta</math> 鰓弓は緩く結合する</li> <li>4. <math>\delta</math> 鰓弓後方に棒状の小軟骨がある</li> <li>5. 3つの <math>\beta</math> 鰓弓がある</li> <li>6. 腹側の外鰓軟骨がない</li> <li>7. 肩甲突起に節がある</li> <li>8. 胸鰭神経上枝孔がない</li> <li>9. 恥座軟骨が輻射軟骨を支持する</li> <li>10. 恥座軟骨に多くの神経孔がある</li> <li>11. <math>\beta</math> 軟骨が交尾器に緩く付着する</li> <li>12. 椎体は化骨するが脊椎骨の前半に限られる</li> <li>13. 背鰭基底軟骨がない</li> <li>14. 血管弓門の基部は総排出孔よりやや後方</li> <li>15. 外眼筋直筋群は眼柄から起発する</li> <li>16. 外側直筋の基部は二又する</li> <li>17. Subspinalis筋が咽鰓軟骨と舌鰓軟骨に挿入する</li> <li>18. Arculalis dorsalis筋は単一の付着点をもつ</li> <li>19. 側方のロレンチーニ瓶器の管部は短い</li> <li>20. 下顎側線器は溝状</li> <li>21. 左右の後側頭連合管は離れる</li> <li>22. 舌鰓および角舌側線器は溝状</li> <li>23. 外リンパ孔開口部は後側頭連合管より後方</li> </ol> |
| カグラザメ科                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          |
| <ol style="list-style-type: none"> <li>1. 後眼窩関節がある</li> <li>2. 後頭部の半椎体がない</li> <li>3. 上唇軟骨は1個</li> <li>4. 下唇軟骨がない</li> <li>5. <math>\gamma</math> 鰓弓と <math>\delta</math> 鰓弓は固く結合する</li> <li>6. 胸鰭後担鰭軟骨に短い基節部がある</li> <li>7. 輻射軟骨を支持、および支持しない2個の連結軟骨がある</li> <li>8. <math>\beta</math> 軟骨は連結軟骨と交尾器に固く固着し、腹鰭基底軟骨と離れる</li> <li>9. 表層閉顎筋は閉顎筋から起発し、眼の後方に挿入する</li> <li>10. 背側舌鰓収縮筋は口蓋方形軟骨に挿入する</li> <li>11. 頭部側方のロレンチーニ瓶器がない</li> <li>12. 鼻部側線管と眼上側線管は離れる</li> <li>13. 下顎側線器は孔状</li> <li>14. 下顎歯は一列に並び、互いは重ならない</li> </ol> |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          |

# 学位論文審査の要旨

|    |      |                  |
|----|------|------------------|
| 主査 | 教授   | 五嶋聖治             |
| 副査 | 教授   | 矢部衛              |
| 副査 | 准教授  | 今村央              |
| 副査 | 助教   | 河合俊郎(北海道大学総合博物館) |
| 副査 | 名誉教授 | 仲谷一宏             |

## 学位論文題名

### Phylogenetic relationship of the hexanchiform sharks (Squalomorphii : Hexanchiformes)

#### (カグラザメ目魚類の系統学的研究)

カグラザメ目魚類は6-7対の鰓孔と単一の背鰭をもつ特異な軟骨魚類である。カグラザメ目にはラブカ属 *Chlamydoselachus*, エドアブラザメ属 *Heptranchias*, カグラザメ属 *Hexanchus* およびエビスザメ属 *Notorynchus* の4属6種が含まれ、大西洋、太平洋およびインド洋にいずれも局所的に分布する。カグラザメ目魚類の系統類縁関係に関しては、本目を単系統群とする系統仮説と非単系統群とする仮説が提示されており、一定の見解に至っていない。これは本目魚類に関する特に形態学的な知見が不十分であることに起因すると考えられる。そこで本研究は、カグラザメ目魚類の骨格系、筋肉系、側線器、循環器などの比較解剖を行い、詳細な形態記載を行うこと、形態形質の相同性を再検討し、新たに系統解析を行い、本目の単系統性を検証すること、およびそれらに基づく分類体系を提示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) カグラザメ目魚類4科5種、および本目以外のサメ類13科20種を対象に比較解剖を行い、軟骨骨格系7部位、筋肉系5部位、側線感覚系2部位、循環器系および外部形態を詳細に観察し、それらの形態学的特徴を記載した。
- 2) 相同性が曖昧であった鰓弓骨格、交尾器支持骨格および頭部側線系の各構成要素の相同性を再検討し、以下の新たな見解を提示した。
  - ・鰓弓を5対もつ一般の板鰓類と異なりカグラザメ目魚類は6-7対の鰓弓をもつが、この鰓弓数の違いは、新たに定義した $\beta$ 鰓弓要素の数の違いに起因する。
  - ・サメ類全般を対象に交尾器支持骨格を比較観察し、骨格要素の形態が若魚と成魚でほぼ同様であることを確認し、交尾器を支持する骨格要素を新たに定義して系統解析に供した。
  - ・現生サメ類でラブカ属だけがもつ溝状の頭部側線器は、他のサメ類の孔器系列と同じ神経支配を受け、分布パターンが同様であることから、両者を相同器官と判断し、系統解析に供した。
- 3) 比較解剖の結果で認められた78個の形態形質の形質変換系列を基に系統解析を行った結果、樹長180の10本の最節約的分岐図(一致指数0.66, 修正一致指数0.51)が得られた。それらの厳密合意樹を基にカグラザメ目魚類の新たな系統仮説を提示した。
- 4) カグラザメ目魚類はツノザメ上目に属する単系統群で、その単系統性は6個の共有派生形質で支持されると判断された。
- 5) カグラザメ目魚類は2つの主要クレードで構成され、ラブカ属を含むクレードは18個の固有派生形質を含む23個の派生形質で、またエドアブラザメ属、エビスザメ属、およびカグラザメ属を含む

クレードは14個の共有派生形質でそれぞれ支持されると判断された。

- 6) 数多くの派生形質によって単系統性が強く支持されたクレードに対し、目および科の分類階級を与えた以下のカグラザメ目魚類の分類体系を提示した。

ツノザメ上目 Squalomorphii

カグラザメ目 Hexanchiformes sensu Compagno, 1973

ラブカ科 Chlamydoselachidae Garman, 1884

ラブカ属 *Chlamydoselachus* Garman, 1884

カグラザメ科 Hexanchidae Gray, 1851 (1838)

エドアブラザメ属 *Heptranchias* Rafinesque, 1810

カグラザメ属 *Hexanchus* Rafinesque, 1810

エビスザメ属 *Notorynchus* Ayres, 1855

キクザメ目 Echinorhiniformes

ツノザメ目 Squaliformes

カスザメ目 Squatiniformes

ノコギリザメ目 Pristiophoriformes

- 7) 本研究で確認されたラブカ科とカグラザメ科の著しい形態分化は、両科の分岐年代をツノザメ目内の各科のそれより著しく古い約2億2千万年前とする分子系統学的研究による見解を形態学的に裏付けたものとみなされた。

- 8) カグラザメ目は一般の板鰐類よりも多い6-7対の鰓弓をもち、この特徴は従来から本目魚類の共有派生形質とみなされてきた。しかし、本研究で得られた分岐図を基にこの特徴の形質最適化を試みた結果、目レベルの共有派生形質である可能性とともに、ラブカ科のクレードとカグラザメ科のクレードで独自に鰓弓数の増加が生じた可能性も認められたことから、鰓弓の増加は目レベルの共有派生形質とは必ずしもみなせないことを提示した。

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。