

## 学位論文題名

## Comparative anatomy and phylogenetic systematics of the family Uranoscopidae (Actinopterygii: Perciformes)

(ミシマオコゼ科魚類の比較解剖学および系統分類学に関する研究)

## 学位論文内容の要旨

ミシマオコゼ科魚類は熱帯から温帯の浅海から水深 900 m に生息する底生性魚類で、世界で約 50 種が知られる。本科魚類は海底の砂泥に潜り込み、眼だけを露出せるユニークな習性をもつ。本科の分類体系は従来から様々な見解が示されてきた。例えば Günther (1860) は本科に 4 属を、Mees (1960) は 10 属を、Nelson (2006) は 8 属を認めた。このように本科の分類体系に一定の見解が得られていないのは、信頼性のある本科の系統類縁関係が示されていないことによると考えられる。本科の系統類縁関係を示した唯一の研究と言える Pietsch (1989) の骨学的研究によると、本科は 12 個の共有派生形質により支持される単系統群であり、科内に 7 属が含まれる。しかし、この結果に対しては、多くの派生形質の見落としや不適切な形質評価などが指摘された。また、従来の研究では、ミシマオコゼ科はトラキヌス科と姉妹関係にあることが示唆されてきたが、その根拠が曖昧であることから、両科の共有派生形質についても再評価する必要がある。

そこで本研究は、1) ミシマオコゼ科の骨格系および筋肉系を詳細に記載すること、2) 形態形質に基づき種間の系統類縁関係を推定すること、3) 本科の単系統性の検証と姉妹群の推定を行うこと、4) 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、本科の底生生活への適応に関わる機能形態とその進化史について考察した。

## 【材料と方法】

本研究ではミシマオコゼ科のすべての名義属のタイプ種を含む 32 種、および外群比較のために選択したスズキ亜目 17 科 26 種を対象として、骨格系 10 部位と筋肉系 8 部位の比較解剖と外部形態の比較観察を行った。また、ミシマオコゼ科とトラキヌス科の姉妹関係の評価のために *Trachinus draco* を用いて検討した。系統類縁関係の推定には分岐分類学的手法を用い、最節約的に分岐関係を推定した。

## 【単系統性】

比較解剖の結果、ミシマオコゼ科は、第 2 眼下骨がない、肩帯の射出骨が短い幅広く肩胛骨と烏口骨に固着する、腹側筋要素 *obliquus superior* が二分する、鰾がないなどの 42 個の共有派生形質によって支持される明確な単系統群であることが明らかとなった。

## 【系統解析】

比較解剖の結果に基づき 115 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、1 本の最節約的な樹形(樹長 296, 一致指数 0.51, 修正一致指数 0.41) が得られ、これをミシマオコゼ科の系統類縁関係として採用した。その結果、ミシマオコゼ科は 7 つの主要なクレードで構成され、各クレードはそれぞれ多くの共有派生形質によって支持されることが明らかとなった。以下に主要なクレードについて要約する。

クレード 1A. ミシマオコゼ科魚類全てを含む。共有派生形質 17 個: 基蝶形骨がない、口唇に多くの皮質突起があるなど(変換促進ではさらに 12 個)。

クレード 2A. *Pleuroscopus* とアオミシマ属を含む。共有派生形質 8 個: 歯骨にフランジがある、下鰓蓋骨が顆粒状突起に被われるなど(変換促進ではさらに 2 個, 変換遅延ではさらに 5 個)。

クレード 2B. *Kathetostoma*, ミシマオコゼ属, サツオミシマ属, *Astroscopus*, カスリミシマ *Selenoscopus turbisquamatus* と *Genyagnus monopterygius* を含む。共有派生形質 5 個: 副蝶形

骨の後部は翼蝶形骨に接する，閉顎筋 A2 要素が発達し A1 要素を被うなど（変換促進と変換遅延ではさらに各 5 個）。

クレード 3A. *Pleuroscopus pseudodorsalis* を含む。派生形質 8 個：翼耳骨棘がある，鱗が小棘状など（変換遅延ではさらに 5 個）。

クレード 3B. アオミシマ属を含む。共有派生形質 9 個：外翼状骨に後部側突起がある，舌弓の筋肉 *hyohyoidei abductor 2* が第 3 鰓条骨に挿入するなど（変換促進ではさらに 2 個，変換遅延ではさらに 4 個）。

クレード 7A. *Kathetostoma* を含む。共有派生形質 9 個：臀鰭第 1 近位担鰭骨の前端基部が第 1 鰭条を担わない，閉顎筋 Aw 要素が方骨まで伸びるなど（変換遅延ではさらに 6 個）。

クレード 7B. ミシマオコゼ属，サツオミシマ属，*Astroscopus*，カスリミシマと *Genyagnus monopterygius* を含む。共有派生形質 6 個：口蓋骨の腹縁がくぼむ，体後部の側線が背鰭基底を走るなど（変換促進と変換遅延ではさらに各 4 個）。

クレード 14A. ミシマオコゼ属とカスリミシマを含む。共有派生形質 17 個：腹鰭の筋肉 *arrector dorsalis pelvicius* がない，主鰓蓋骨の側面後部に感覚管があるなど（変換遅延ではさらに 5 個）。

クレード 14B. サツオミシマ属，*Astroscopus* と *Genyagnus monopterygius* を含む。共有派生形質 7 個：口蓋骨に鼻腔と口腔を結ぶ凹みがある，口唇の皮質突起が扁平など（変換促進ではさらに 5 個，変換遅延ではさらに 2 個）。

クレード 26A. *Genyagnus monopterygius* を含む。派生形質 8 個：第 1 眼下骨の前部に 3 棘がある，腹椎骨の横突起が拡張するなど（変換遅延ではさらに 8 個）。

クレード 26B. サツオミシマ属と *Astroscopus* を含む。共有派生形質 9 個：腹部正中線上に襞状構造がある，口唇の皮質突起が伸長するなど（変換促進ではさらに 3 個）。

クレード 27A. サツオミシマ属を含む。共有派生形質 10 個：最上部の射出骨がない，背鰭の第 1 近位担鰭骨が棘条を担わないなど（変換促進ではさらに 1 個，変換遅延ではさらに 4 個）。

クレード 27B. *Astroscopus* を含む。共有派生形質の 20 個：本研究で新たに発見した下顎の筋肉要素 *transversus protractor hyoidei* がある，眼窩部に発電器があるなど（変換促進ではさらに 4 個）。

#### 【ミシマオコゼ科の分類体系】

分類体系の安定性を考慮し，7つの主要クレード（3A，3B，7A，14A，26A，27A および 27B）に属レベルの分類階級を与え，本科を 7 属とする以下の新分類体系を提示し，各属の分類記載を行った。なお，従来，有効な属として扱われてきたカスリミシマ属 *Selenoscopus* は，その単型種 *S. turbisquamatus* が本研究で扱ったミシマオコゼ属 *Uranoscopus* の全種からなる単系統群（クレード 14A）内の末端クレードと位置付けられたため，ミシマオコゼ属の新参異名であると判断された。

Family Uranoscopidae	ミシマオコゼ科
Genus <i>Pleuroscopus</i> Barnard, 1927	
Genus <i>Xenocephalus</i> Kaup, 1858	アオミシマ属
Genus <i>Kathetostoma</i> Günther, 1860	
Genus <i>Uranoscopus</i> Linnaeus, 1758	ミシマオコゼ属
Genus <i>Genyagnus</i> Gill, 1861	
Genus <i>Ichthyscopus</i> Swainson, 1839	サツオミシマ属
Genus <i>Astroscopus</i> Brevoort, 1860	

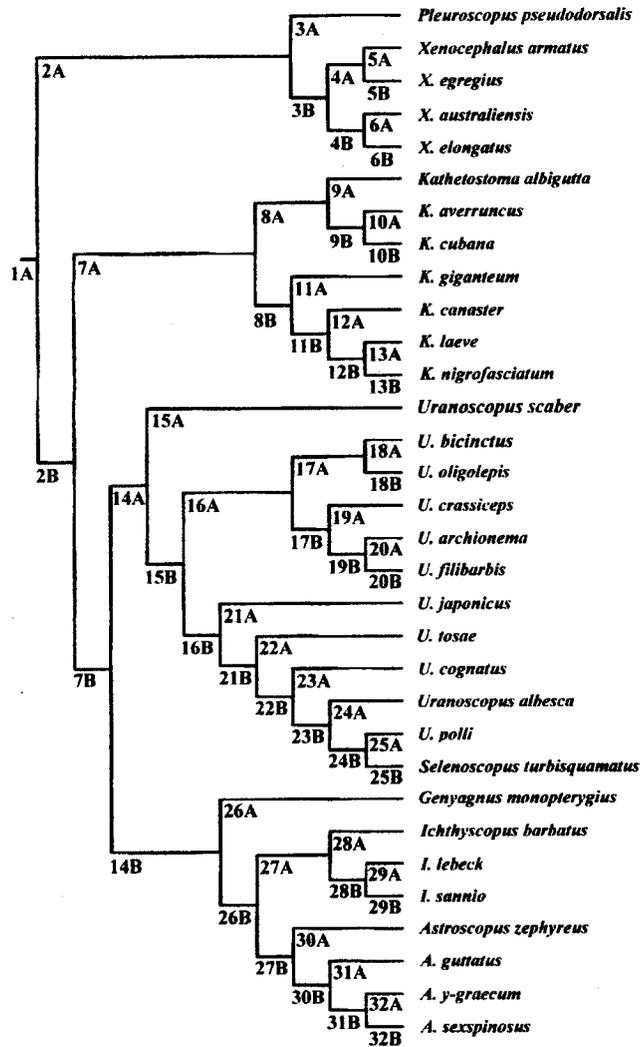
#### 【ミシマオコゼ科の姉妹群】

ミシマオコゼ科魚類とトラキヌス科の *Trachinus draco* の形態形質を比較した結果，腰骨の前部が肩帯の下端より前方に突出する，擬鎖骨棘があるなどの 23 個の派生形質を共有することが判明し，両科の姉妹関係が強く示唆された。

#### 【底生生活への適応に関わる機能形態とその進化史】

ミシマオコゼ科魚類は海底での底生生活に適応したと考えられる多くの形態的特徴をもつ。それらのうち摂餌，胸鰭運動，呼吸，感覚器，舌の誘引器，発電器などの機能に関連する 39 個の形態形質に

ついて考察した。これらの形態形質うちの少なくとも6形質はミシマオコゼ科の共有派生形質であることから、本科の共通祖先は既に底生生活に適応した基本形態を保持していたと考えられる。一方、閉顎筋の構造、鼻腔と口腔を結ぶ構造などの33形質は本科内のいずれかのクレードの共有派生形質であり、その数はクレード2Aの *Pleuroscopus* で4個、アオミシマ属で6個と比較的少なく、クレード2Bの *Kathetostoma* で11個、ミシマオコゼ属で14個、*Genyanus* で13個、サツオミシマ属で15個と多く、クレード27Bの *Astroscopus* で17個と最も多い。このことから、クレード2Aでは底生適応の基本形態が比較的保持されてきたのに対し、クレード2Bでは底生適応に関わる新たな機能形態が加わり、その数がクレードの配列に沿って増えたと考えられる。以上のことから、ミシマオコゼ科は海底の砂泥に潜り込む習性に関連した多くの適応形質を獲得することによって、本科特有の多様性を得たと考えられる。



ミシマオコゼ科魚類の系統類縁関係

# 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 (総合博物館)

## 学位論文題名

### Comparative anatomy and phylogenetic systematics of the family Uranoscopidae (Actinopterygii: Perciformes)

(ミシマオコゼ科魚類の比較解剖学および系統分類学に関する研究)

ミシマオコゼ科は熱帯から温帯の浅海から水深 900 m に生息する底生性魚類で、世界で約 50 種が知られる。本科魚類は海底の砂泥に潜り込み、眼だけを露出せるユニークな習性をもつ。本科の分類体系については従来から様々な見解が示されてきた。例えば Günther (1860)は本科に 4 属を、Mees (1960)は 10 属を、Nelson (2006)は 8 属を認めた。このように本科の分類体系に一定の見解が得られていないのは、本科の信頼性のある系統類縁関係が示されていないことに起因する。本科の系統類縁関係を示した唯一の研究である Pietsch (1989)の骨学的研究によると、本科は 12 個の共有派生形質により支持される単系統群であり、科内に 7 属が含まれる。しかし、この結果に対しては、数多くの派生形質の見落としや不適切な形質評価などがあることが指摘されている。また、従来の研究では、ミシマオコゼ科はトラキヌス科と姉妹関係にあることが示唆されてきたが、その根拠が曖昧であることから、両科の共有派生形質についても再評価する必要がある。そこで本研究はミシマオコゼ科魚類の比較解剖を行い、骨格系および筋肉系を詳細に記載すること、形態形質に基づき種間の系統類縁関係を推定すること、本科の単系統性の検証と姉妹群の推定を行うこと、および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、本科の底生生活への適応に関わる機能形態とその進化史について考察した。

以下に本研究の結果を要約する。

- 1) ミシマオコゼ科のすべての名義属のタイプ種を含む 32 種、および外群比較のために選択したスズキ亜目 17 科 26 種を対象として、骨格系 10 部位と筋肉系 8 部位の比較解剖と外部形態の比較観察を行い、それらの形態学的特徴を詳細に記載した。
- 2) 比較解剖の結果、ミシマオコゼ科魚類は、第 2 眼下骨がない、肩帯の射出骨が短い幅広く肩胛骨と烏口骨に固着する、腹側筋要素 *obliquus superior* が二分するなどの 42 個の派生形質を共有する明確な単系統群であると判断された。
- 3) 形態形質から作成した 115 個の形質変換系列を基に分岐分類学的手法を用いてミシマオコゼ科の種間の系統解析を行った結果、1 本の最節約樹(樹長 296, 一致指数 0.51, 修正一致指数 0.41) が得られ、これをミシマオコゼ科の系統類縁関係として採用した。
- 4) この系統類縁関係によると、ミシマオコゼ科は 7 つの主要なクレードで構成され、各クレードはそれぞれ数多くの共有派生形質によって支持されることが明らかになった。
- 5) ミシマオコゼ科内の 7 つの主要クレードに属レベルの分類階級を与え、本科に 7 属を認める新分類体系を提示し、各属の分類記載を行った。なお、従来、有効な属として扱われてきたカスリミシマ属 *Selenoscopus* は、その単型種 *S. turbisquamatus* が本研究で扱ったミシマオコゼ属 *Uranoscopus* の全種からなる単系統群内の末端クレードと位置付けられたため、ミシマオコゼ属の新参異名であると判断された。

ミシマオコゼ科の新分類体系

Family Uranoscopidae	ミシマオコゼ科
Genus <i>Pleuroscopus</i> Barnard, 1927	
Genus <i>Xenocephalus</i> Kaup, 1858	アオミシマ属
Genus <i>Kathetostoma</i> Günther, 1860	
Genus <i>Uranoscopus</i> Linnaeus, 1758	ミシマオコゼ属
Genus <i>Genyagnus</i> Gill, 1861	
Genus <i>Ichthyscopus</i> Swainson, 1839	サツオミシマ属
Genus <i>Astroscopus</i> Brevoort, 1860	

- 6) ミシマオコゼ科魚類とトラキヌス科の *Trachinus draco* を比較した結果、腰骨の前部が肩帯の下端より前方に突出するなどの 23 個の派生形質を共有することが判明し、両科の姉妹関係が強く示唆された。
- 7) ミシマオコゼ科魚類が示す底生生活に適応したと考えられる多くの形態的特徴のうち摂餌、胸鰭運動、呼吸、側線感覚器、舌の誘引器、発電器などの機能に関連する 39 個の形態形質の形質進化について考察した。本科の共通祖先は砂泥底への潜り込みなどの底生生活に適応したユニークな基本形態を既に保持していたと判断された。また、その後の進化の過程で底生にさらに特化した新たな機能形態がクレードごとに加わったことにより、本科特有の種多様性が生じたとみなされた。

このような申請者の研究成果は、魚類の生物多様性に関する新たな知見を形態学・系統分類学の観点から提供したもので、水産科学の基盤となる海洋生物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。