

学位論文題名

Taxonomy and systematics of a stichaeid fish, *Ernogrammus zhirmunskii*, and its related fishes (Cottiformes: Stichaeidae)

(タウエガジ科魚類ヤリガジ及びその近縁群の系統分類学的研究)

学位論文内容の要旨

タウエガジ科に属するヤリガジ *Ernogrammus zhirmunskii* Markevich and Kharin, 2011 はロシアのピーター大帝湾から採集された標本に基づき記載された体長約 75 mm の小型の底生性魚類である。Markevich and Kharin (2011) は本種の特徴的な側線の配列パターンに着目し、本種をムスジガジ属 *Ernogrammus* に位置付けた。一方で本種は臀鰭の後部に 1 本の強固な棘条をもつことで、それが無い本属他種とは明らかに異なる。この特徴は真骨魚類の中でもタウエガジ科のトゲギンボ *Eumesogrammus praecisus* に唯一みられる極めて特異な特徴とされていた。しかし、Markevich and Kharin (2012) は両種の近縁性を十分に検討しておらず、*Er. zhirmunskii* の属の帰属については問題が残されている。この問題を検討する上で本種とその近縁群の系統類縁関係の推定は必須である。

一方、北海道噴火湾、および宮城県志津川湾から *Er. zhirmunskii* に類似した標本が多数採集されている。本研究においてこれら標本の分類学的位置付けを *Er. zhirmunskii* のホロタイプと原記載をもとに検討した結果、本標本は *Er. zhirmunskii* と同定されたが、原記載に重大な誤りがあることが明らかとなった。そのため、本種の再記載および他種との分類形質の再検証を行う必要がある。

そこで本研究は、(1) *Er. zhirmunskii* の外部形態を詳細に再記載し、分類学的に精査すること、(2) 本種とその近縁群の骨格系と筋肉系の詳細な比較観察を行い、これらを記載し、(3) 得られた形態情報に基づき、本種とその近縁群の系統類縁関係を推定し、その関係をもとに本種の属レベルの帰属を判断するとともに、タウエガジ亜科の分類体系を再構築することを目的とした。また、詳細な形態観察と得られた系統仮説に基づき、タウエガジ科で分類形質として重要視されてきた体側の側線管の相同性と進化傾向について考察した。

【*Ernogrammus zhirmunskii* の分類学的検討】

Ernogrammus zhirmunskii のタイプシリーズおよび日本産の標本をもとに本種の再記載を行った。本研究の結果、Markevich and Kharin (2011) による本種の前記載中に以下の誤りが明らかとなった。すなわち、腹鰭は 1 棘 3 軟条からなる（前記載では 1 棘 4 軟条）、臀鰭は 2 棘 26–28 軟条 1–2 棘である（1 棘 28–30 軟条 1 棘）。また、前記載にはタウエガジ科の重要な分類形質である頭部の感覚孔の配列が記載されているが、定義があいまいであるため、本種の状態は不明確であった。本研究では、骨格系との位置関係をもとに本種の前記載の感覚孔の開孔位置を詳細に記載した。これらの結果、本種は臀鰭後部に棘条がある、腹鰭は 1 棘 3 軟条からなる、“upper lateral line canal” の後端は尾鰭基底の近くに達する、“middle lateral line canal” は“upper lateral line canal” から離れる、腹面の正中線上に 1 本の側線管があることで、タウエガジ科のいずれの種からも識別される有効種であることが再確認された。

【*Ernogrammus zhirmunskii* の属レベルの帰属の検討】

1) 系統解析の材料と方法

本研究では、体側に側線がある、頭部の感覚管が発達するなどの特徴で *Er. zhirmunskii* との近縁性が示唆されるタウエガジ亜科 *Stichaeinae* に含まれる 5 属 11 種、およびアミメガジ亜科 *Xiphisterinae* のうち体側に明瞭な側線管をもつ 3 属 3 種を比較解剖に供した。極性の決定には外群比較法を用い、タウエガジ科が含まれるゲンゲ亜目で最も早期に分岐したメダマウオ科からメダマウオ属 *Bathymaster* と、ゲンゲ亜目の姉妹群であるカジカ亜目からアイナメ属 *Hexagrammos* を外群として採用した。系統類縁関係の推定は分岐分類学的手法を用い、最節約的基準のもとで最適樹を求めた。形質の最適化には変換促進と変換遅延を採用した。

2) 体側の側線系の相同性

タウエガジ科の体側の側線管は、従来からその位置関係に基づいて“upper lateral line canal”、“middle lateral line canal”、“lower lateral line canal” および “ventral lateral line canal” の名前が与えられ、認識されてきた。しかし、それらの種間での相同性の検討は不十分であった。本研究では詳細な形態観察と個体発生の比較に基づき、それぞれの側線管の相同性を推定し、再定義を行い系統解析に供した。また、各側線管に関して以下の知見が明らかとなった。

“Upper lateral line canal” は一般の真骨魚類の体側の側線と相同で、いずれの種でも後頭管の後端から起発し、発達に伴い後方に伸長する。“Middle lateral line canal” は体側筋の水平隔壁上に位置し、その中央部が現れた後に、前後方向に伸長することで形成される。従来の “lower lateral line canal” は、その形成パターンから、“zigzag type” と “straight type” の 2 タイプに大別される。腹面正中線上の “ventral lateral line canal” は発達過程が異なることから複数の種で独自に獲得されたことが推定された。

3) 系統解析結果

内群 14 種の比較解剖および体側の側線管の観察の結果に基づき 48 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が得られた。

その結果、*Er. zhirmunskii* は genus *Ernogrammus* のタイプ種である *Er. hexagrammus* と姉妹関係にあることが明らかとなった。したがって、*Er. zhirmunskii* は genus *Ernogrammus* に位置付けるのが妥当である。この体系は Markevich and Kharin (2011) の見解を支持する。また、本種は臀鰭の後部に棘条をもつ *Eu. praecisus* とは単系統群を形成しなかった。

【臀鰭後部の棘条の進化】

得られた系統類縁関係のもとで、最節約基準を用いて検討した結果、臀鰭後部の棘条は *Er. zhirmunskii* と *Eu. praecisus* で独自に獲得されたと推定された。*Eumesogrammus praecisus* では最後方から 2 番目の臀鰭遠位担鰭骨の後下部に軟骨がない、最後方から 1 番目と 2 番目の間に臀鰭近位担鰭骨がないという固有派生形質をもつが、これらの差異は臀鰭後部の棘条が両種で独自に獲得されたとする仮説を支持する。

【体側の側線管の進化】

得られた系統類縁関係から、体側の側線管の進化を最節約的基準のもとで検討した。その結果、一部例外はあるものの、進化に伴い複雑な側線パターンを獲得する傾向があることが明らかとなった。また、“upper lateral line canal” 以外の側線管はゲンゲ亜目の中で、タウエガジ亜科とアミメガジ亜科の一部の種だけに見られる非常に特異な形態である。本研究で得られた系統類縁関係によれば、これら側線管の配列パターンは系統発生を比較的良好に反映しており、タウエガジ亜科の属レベルの定義を行う上で極めて有用な形質であると判断された。

【タウエガジ亜科の新分類体系】

系統解析の結果、従来のアミメガジ亜科に含まれる3種はタウエガジ亜科の派生群に位置付けられ、後者は側系統群であるため分岐分類学的には分類単位として不適当であることが明らかとなった。しかし、亜科レベルの分類体系の構築には、タウエガジ科に含まれるすべての亜科との系統関係の検討が不可欠であり、2亜科のみの解析結果から判断することは困難である。したがって、本研究では暫定的に *Stichaeinae* の有効性を認め、本亜科の属レベルの分類体系の再構築を行った。

単系統性が支持された各クレード (B1, C1, D1, E1, F1, G1, H1) に対し、それぞれ属の階級群名を与え、以下に示す分類体系を新たに提示した。また、各属の記載を行い、検索表を示した。

Subfamily *Stichaeinae* タウエガジ亜科

Genus *Stichaeus* Reinhardt, 1836 ニセタウエガジ属 (和名新称)

Genus *Dinogunellus* Herzenstein, 1890 ナガヅカ属

Genus *Ulvaria* Jordan and Evermann, 1896

Genus *Stichaeopsis* Kner, 1870 ゴマギンボ属

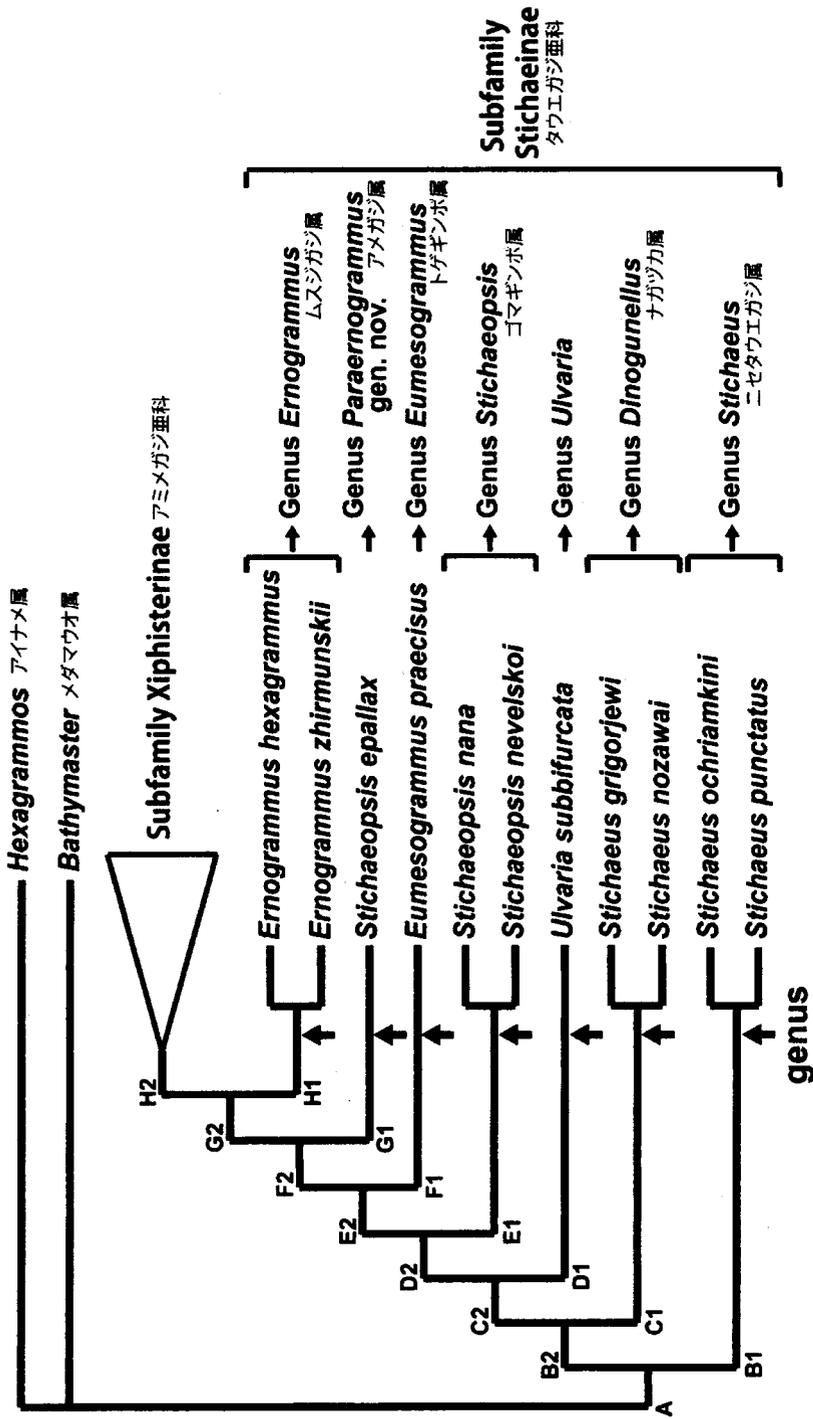
Genus *Eumesogrammus* Gill, 1864 トゲギンボ属

Genus *Ernogrammus* Jordan and Evermann, 1898 ムスジガジ属

Genus *Paraernogrammus* gen. nov. Yamanaka, 2013 アメガジ属 (新属・和名新称)

Incertae sedis: genus *Plagiogrammus* Bean, 1894

Genus *Dinogunellus* は多くの研究で genus *Stichaeus* の新参異名であるとみなされていたが、本研究で genus *Dinogunellus* のタイプ種 *Stichaeus grigorjewi* Herzenstein, 1890 は genus *Stichaeus* のタイプ種 *Blennius punctatus* Fabricius, 1780 が含まれるクレード (B1) とは異なるクレード (C1) に位置付けられることが明らかとなったため、*Dinogunellus* は有効属と判断された。また、従来の genus *Stichaeopsis* はクレード E1 と G1 に支持される多系統群であることが明らかとなったため、genus *Stichaeopsis* のタイプ種 *Stichaeopsis nana* Kner, 1870 を含むクレード E1 に対し genus *Stichaeopsis* を適用し、“*Stichaeopsis*” *epallax* の1種で構成されるクレード G1 に新属 *Paraernogrammus* gen. nov. を提唱した。



図、*Ernogrammus zhirmunskii* とその近縁群の系統類縁関係および提唱する新分類体系

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

Taxonomy and systematics of a stichaeid fish, *Ernogrammus zhirmunskii*, and its related fishes (Cottiformes: Stichaeidae)

(タウエガジ科魚類ヤリガジ及びその近縁群の系統分類学的研究)

タウエガジ科に属するヤリガジ *Ernogrammus zhirmunskii* はロシアのピーター大帝湾産の標本に基づき Markevich and Kharin (2011)によって記載された小型の底生性魚類であり、著者らは本種の特徴的な側線パターンに着目し、本種をムスジガジ属に帰属させた。しかし、真骨魚類の中でタウエガジ科のトゲギンボ *Eumesogrammus praecisus* だけに特異的に確認される臀鰭後部の強固な棘条が本種にも確認されているにもかかわらず、原記載では両種の近縁性は十分に検討されていない。一方、北海道噴火湾と宮城県志津川湾から本種に類似した標本が多数採集され、それらは本種のタイプ標本などと比較した結果、同種であることが判明したが、原記載に重大な誤りがあることが明らかとなった。これらの状況を踏まえ本研究は、1) ヤリガジを分類学的に精査し再記載すること、2) 本種とその近縁群の系統類縁関係を形態情報に基づき推定すること、3) 得られた系統仮説に基づき本種の属レベルの帰属を判断するとともに、タウエガジ亜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、系統仮説に基づきタウエガジ科魚類において分類形質として重要視されてきた体側の側線管の相同性と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。

【ヤリガジの分類学的検討】

ヤリガジのタイプ標本および日本産の標本をもとに本種の再記載を行い、原記載では誤っていた腹鰭と臀鰭の鰭条数などを訂正し、本科魚類の重要な分類形質である頭部感覚孔の開孔位置を詳細に記載した。その結果、本種は臀鰭後部に棘条がある、腹鰭は1棘3軟条からなる、腹面の正中線上に1本の側線管があるなどの側線管の特徴により、タウエガジ科のいずれの既知種からも識別される有効種であることが再確認された。

【ヤリガジの属レベルの帰属の検討】

- 1) ヤリガジおよびそれとの近縁性が示唆されるタウエガジ亜科 *Stichaeinae* とアミメガジ亜科 *Xiphisterinae* の8属14種を対象に骨格系と筋肉系の比較解剖を行い、得られた形態情報を基に分岐分類学的手法を用いて系統解析を行った。
- 2) 比較した魚類はいずれも体側に複数の側線管をもつが、それらの種間での相同性の検討は不十分であったため、詳細な形態観察と個体発生の比較に基づき各側線管の相同性を推定して再定義を行い、

系統解析に供した。

- 3) 48 個の形質変換系列を作成し系統解析を行った結果 1 本の最節約的樹が得られ、これをヤリガジ及びその近縁群の系統仮説として採用した。その結果、ヤリガジはムスジガジ属 *Ernogrammus* のタイプ種であるムスジガジ *Er. hexagrammus* と姉妹関係にあることが明らかとなり、ヤリガジはムスジガジ属に位置付けるのが妥当と判断された。これは Markevich and Kharin (2011) の見解を支持するものであった。

【タウエガジ亜科の新分類体系】

- 1) 系統解析の結果、アメガジ亜科に含まれる 3 種はタウエガジ亜科の派生群に位置付けられ、後者は側系統群であり分岐分類学的には分類群として不適当とみなされる。しかし、亜科レベルの分類体系の構築にはタウエガジ科のすべての亜科を検討することが不可欠であることから、本研究ではタウエガジ亜科の有効性を暫定的に認め、本亜科の属レベルの分類体系の再構築を行った。
- 2) 得られた系統仮説から単系統性が支持された主要クレードに対し、属の階級群名を与え、以下に示す新分類体系を提示した。また、各属の記載を行い、検索表を示した。

Subfamily Stichaeinae タウエガジ亜科

Genus *Stichaeus* Reinhardt, 1836 ニセタウエガジ属 (和名新称)

Genus *Dinogunellus* Herzenstein, 1890 ナガヅカ属

Genus *Ulvaria* Jordan and Evermann, 1896

Genus *Stichaeopsis* Kner, 1870 ゴマギンボ属

Genus *Eumesogrammus* Gill, 1864 トゲギンボ属

Genus *Ernogrammus* Jordan and Evermann, 1898 ムスジガジ属

Genus *Paraernogrammus* gen. nov. Yamanaka, 2013 アメガジ属 (新属・和名新称)

Incertae sedis: genus *Plagiogrammus* Bean, 1894

【体側の側線管の進化】

系統解析の結果を基に体側の側線管の進化を最節約的に検討した結果、タウエガジ亜科魚類では一部例外はあるものの、進化に伴い側線パターンが複雑化する傾向があり、これらの側線管の配列パターンは系統発生を比較的良好に反映し、本亜科の属レベルの定義を行う上で極めて有用な形質であると判断された。

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。