

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 8 日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2013～2015

課題番号：25440196

研究課題名(和文)分子系統仮説の分類体系への還元

研究課題名(英文) Proposal of new fish classification from evaluated molecular phylogenetic hypotheses

研究代表者

今村 央 (Imamura, Hisashi)

北海道大学・水産科学研究科(研究院)・教授

研究者番号：00312421

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,600,000円

研究成果の概要(和文)：分子系統学的研究で示されてきたタラ目とマトウダイ目、およびアンコウ目とフグ目の近縁性を形態学的に検証した結果、これらはそれぞれ姉妹関係にあると推定された。タラ目とマトウダイ目は、さらにサケスズキ目とギンメダイ目と単系統群を形成するという分子系統仮説も支持された。この一群は、本研究では観察しなかったステューレポルス科とも近縁であることがごく最近の研究で示唆されており、これら5分類群を側棘鱗上目に位置づけることを初めて提唱した。アンコウ目とフグ目はヒシダイ科と姉妹関係にあるという分子系統仮説も支持されたが、この一群に対しては他の分類群との類縁関係が解明された後に分類群名を検討すべきと判断した。

研究成果の概要(英文)：Close relationships of the orders Gadiformes and Zeiformes, and Lophiiformes and Tetraodontiformes suggested by previous molecular phylogenetic studies were evaluated. It was inferred that Gadiformes and Zeiformes have a sister relationship, and are closely related to the orders Percopsiformes and Polymixiiformes. Because the lampriform family Stylepholidae was assumed to be included in this monophyletic group in a paper recently published, it was proposed here that the superorder Paracanthopterygii is redefined as including the four orders and Stylepholidae. It was also assumed that Lophiiformes and Tetraodontiformes have a sister relationship with each other, and the perciform family Capridae is a sister group of the two orders. Because the three taxa are nested within other acanthopterygians, it was concluded that a taxon name for the formers is not proposed until relationships of the three taxa and acanthopterygians are reconstructed.

研究分野：魚類系統分類学

キーワード：分類体系 タラ目 マトウダイ目 アンコウ目 フグ目 単系統群

1. 研究開始当初の背景

生物の系統類縁関係の推定には、古い時代から形態情報が用いられてきた(例えばカサゴ目魚類の系統関係を推定した Gill, 1888 など)。しかし、近年においては分子系統学的手法を用いた系統解析が主流となり、従来の形態学的観点からはまったく考えつかない斬新な系統仮説を次々と発表されている。例えば、Miya et al. (2003)は mtDNA の塩基配列を用い、48 種の有棘類 Acanthomorpha の系統関係を推定した。その結果、タラ目とマトウダイ目、アンコウ目とフグ目、一部のトゲウオ目とゲンゲ亜目、カレイ目とアジ科の近縁性など、これまで提唱されたことのない、極めて新しい系統仮説を提示するに至っている。

一方、本申請者は共同研究者とともに形態形質に着目し、従来のカサゴ目は多系統群であり、カサゴ・コチ類とアイナメ・カジカ類の2群に大きく分割されること、そして前者はハタ科と、後者はゲンゲ亜目と近縁であるという系統仮説を示した(Imamura and Yabe, 2002)。この仮説のうち、カサゴ目は単系統群ではないこと、アイナメ・カジカ類はゲンゲ亜目と近縁であることなどは、分子系統仮説からも支持されている(例えば Smith and Wheeler, 2004)。さらに、本申請者を代表とする研究グループは、かつて分子情報をもとに示唆された、ワニギス亜目のハタハタ科魚類とアイナメ・カジカ類の近縁性を形態形質から検証した結果、ほぼ同様の仮説、すなわちハタハタ科はカジカ亜目のうちカジカ上科とダンゴウオ上科から形成される単系統群と姉妹関係にあるという仮説を提示するに至っている(Imamura et al., 2005)。このように、観察の精度が高かったり、系統仮説の推定に用いる形質をよく吟味することによって、形態情報も系統仮説の推定に一定の有効性があることが示されている。

近年の傾向として、斬新な分子系統仮説が提示されても、それがすぐに分類学者に取り入れられたり、直接分類体系に反映されることはほとんどない。これは、分子データでは分類群を定義しにくいこと、および分子系統仮説を提唱した著者本人が分類体系に関心を示していないことなどに起因すると考えられる。したがって、これまで提唱された分子系統仮説を形態学的立場からも検証し、系統関係が形態的にも支持されるのであれば、形態形質を用いて新たな分類群を定義・提唱し、あるいは形態的に支持されないのであれば、その系統関係の再検討を促すべきであり、そうすることで、より信頼性のある系統仮説を分類体系に反映させることが可能と考えられる。しかしこのような試みはごく一部の研究でしか行われておらず(例えば上述の Imamura et al., 2005 は、ハタハタ科をカジカ

亜目に位置づけるとともにハタハタ上科に含めており、本群の分子系統仮説を分類体系に還元した、数少ない例である)斬新な分子系統仮説も単なる系統仮説として提唱されただけにとどまっているのが現状である。

2. 研究の目的

このような状況のもと、本研究では、これまで提示された極めて斬新な魚類の分子系統仮説を形態形質に基づいて検証し、形態的にも近縁性が認められれば当該群の定義を行い、分子系統仮説を分類体系に還元することを目的とした。具体的には、これまで提唱された分子系統仮説のうち、目(order)という比較的大きな分類単位に含まれ、かつ食用重要種を多く含むことから、分類体系の変更が他分野に与える影響が大きいと考えられるタラ目とマトウダイ目、およびアンコウ目とフグ目の近縁性に焦点を絞って研究を行った。

3. 研究の方法

本研究では、タラ目、マトウダイ目、アンコウ目およびフグ目の11部位の骨格系(眼下骨、両顎、頭蓋骨、懸垂骨、舌弓、鰓弓、肩帯、腰帯、尾鰭骨格、および脊椎骨、担鰭骨などを含む中軸骨格)を主な観察対象とした。材料に用いた標本はアリザリンレット S で硬骨を、アルシャンブルーで軟骨を染色した後に比較解剖を行った。標本の観察には本科学研究費で購入した描画装置付実体顕微鏡(ライカ M125)を使用した。多くの骨格の名称は Rojo (1991)に従ったが、尾鰭骨格は藤田(1990)に従った。

本研究では進化的な共通性(共有派生形質)の候補を抽出し、これらに基づいて近縁性の検証を行った。形質間の極性の決定には、外群比較法(outgroup comparison)を採用し、上記4目よりも早期に出現し、原始的形質を多く持つと考えられる、キンメダイ目、カンムリキンメダイ目、ハダカイワシ目、およびヒメ目を比較に用いた。研究対象の4目のそれぞれで形質変異が認められた場合、先行研究によって推定された系統類縁関係に基づいて、各目の共通祖先が持っていたと考えられる形質を系統解析ソフト MacClade ver. 4.0 で推定し、これを目間の比較に用いた。

本研究ではタラ目では7科20属22種、マトウダイ目では6科10属13種、アンコウ目では14科14属15種、およびフグ目では8科8属8種の比較解剖を行った。その他にもタラ目では6科7属8種、アンコウ目では6科12属14種、およびフグ目では5科26属28種の軟X線写真を撮影し、それらに基づいた骨格の観察も行った。外群を含む比較材料には、キンメダイ目、サケスズキ目、スズキ目ヒシダイ科などを含む7目12科14属14種を

用いた。

4. 研究成果

(1) タラ目とマトウダイ目の共通性

本研究ではタラ目とマトウダイ目に共通する以下の14個の派生形質(以下GZ)を確認した。形質の後の丸括弧内には対応する原始形質を示す。

- GZ 1. 眼下骨棚がない(ある)
- GZ 2. 上主上顎骨がない(図1)(ある)

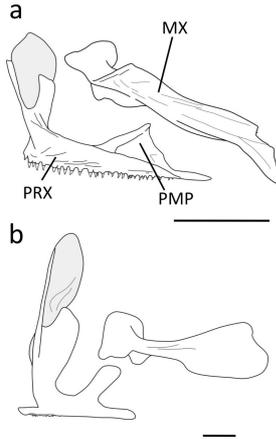


図1. a サガミソコダラ(タラ目)とb ベニマトウダイ(マトウダイ目)の上顎. MX 主上顎骨 maxilla, PMP postmaxillary process, PRX 前上顎骨 premaxilla. スケールは 5 mm

GZ 3. Postmaxillary process がよく発達する(図1)(未発達)

GZ 4. 外翼状骨に歯がない(図2)(ある)

GZ 5. 舌顎骨の頭蓋骨との関節顆が1個である(2個)

GZ 6. 鰓条骨が7本である(8本)

GZ 7. 上方と下方の後擬鎖骨が癒合する(図2)(独立する)

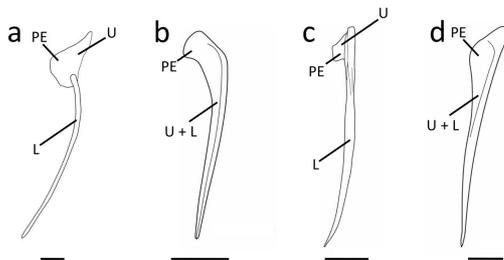


図2. a *Macrurus magellanicus* (タラ目), b マダラ (タラ目), c ベニマトウダイ (マトウダイ目) および d ツノマトウダイ (マトウダイ目)の後擬鎖骨(内側図). U 上方要素 upper element, L 下方要素 lower element, PE 後部の突出部 posterior expansion. スケールは 5 mm

GZ 8. 上方の後擬鎖骨が小さい(図2)(大きい)

GZ 9. 尾鰭椎前第2椎体に付随する神経棘が長い(図3)(短い)

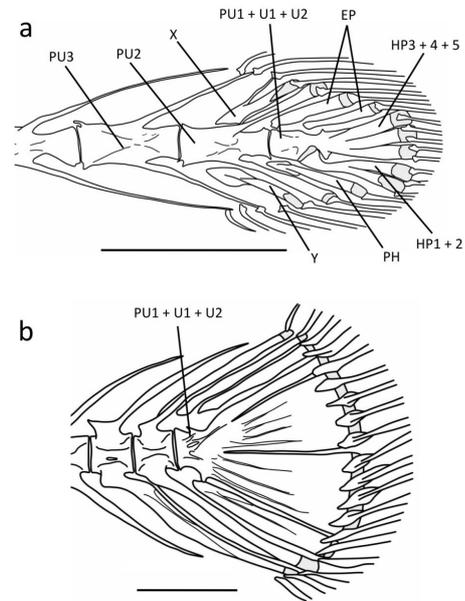


図3. a イトヒキダラ(タラ目)とb ヒョウマトウダイ(マトウダイ目)の尾鰭骨格. EP 上尾骨 epural, HP 下尾骨 hypural, PH 準下尾骨 parhypural, PU 尾鰭椎前椎体 preural centrum, U 尾鰭椎 ural vertebra, X X骨, Y Y骨. スケールは 5 mm

GZ 10. 下尾骨側突起がない(図3)(ある)

GZ 11. 準下尾骨と尾部棒状骨が離れる(図3)(接する)

GZ 12. 上尾骨が2本である(図3)(3本)

GZ 13. 尾神経骨がない(図3)(ある)

GZ 14. 第3と第4下尾骨、および第2尾鰭椎が癒合する(図3)(それぞれ独立する)

(2) アンコウ目とフグ目の共通性

本研究ではアンコウ目とフグ目に共通する以下の10個の派生形質(以下LT)を確認した。

LT 1. 鼻骨がない(図6)(ある)

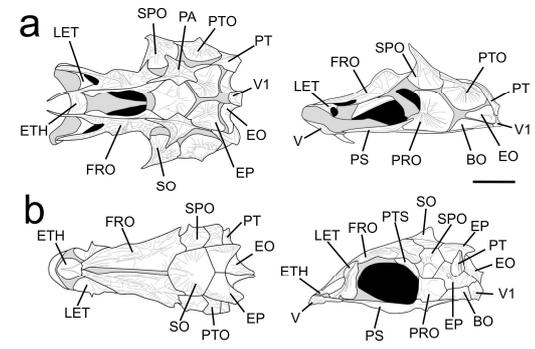


図6. a オニアンコウ(アンコウ目), b ベニカワムキ(フグ目)の頭蓋骨(左、背面図; 右、側面図). BO 基後頭骨 basioccipital, EO 外後頭骨 exoccipital, EP epiotic, ETH 篩骨 ethmoid, FRO 前頭骨 frontal, LET 側篩骨 lateral ethmoid, PA 頭頂骨 parietal, PRO 前耳骨 prootic, PS 副蝶形骨 parasphenoid, PT 後側頭骨 posttemporal, PTO 翼耳骨 pterotic, PTS 翼蝶形骨

pterosphenoid, *SO* 上後頭骨 supraoccipital, *SPO* 蝶耳骨 sphenotic, *V* 前鋤骨 vomer, *VI* 第 1 脊椎骨 first vertebrae. スケールは 5 mm.

- LT 2. 間在骨がない (図 6) (ある)
- LT 3. 上主上顎骨がない (ある)
- LT 4. 上側頭骨がない (ある)
- LT 5. 間位担鰭骨がない (図 7) (ある)

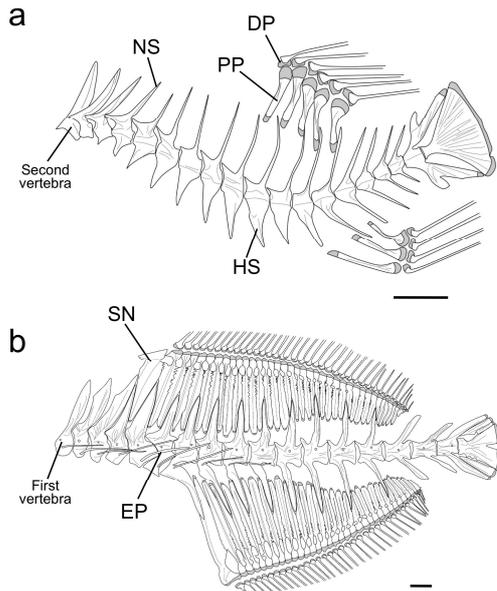


図 7. a トゲラクダアンコウ (アンコウ目), b ウマヅラハギ (フゲ目) の担鰭骨と脊椎骨. *DP* 遠位担鰭骨 distal pterygiophore, *EP* 上肋骨 epipleural, *HS* 血管棘 hemal spine; *NS* 神経棘 neural spine, *PP* 近位担鰭骨 proximal pterygiophore, *SN* 上神経骨 supraneural. スケールは 5 mm.

- LT 6. 肋骨がない (図 7) (ある)
- LT 7. 背鰭と臀鰭の近位担鰭骨はほぼ直線的な棒状で、それぞれ背方と腹方を向く (図 7) (やや L 字状でともに後方を向く)

(3) 結果と論議

タラ目とマトウダイ目、およびアンコウ目とフゲ目の近縁性

タラ目とマトウダイ目、およびアンコウ目とフゲ目にはそれぞれ 14 個と 7 個の派生形質による共通性が認められた。タラ目とアンコウ目はこれまで側棘鰭上目に含まれてきたが、多くの研究者によってその単系統性は疑問視されてきた。また、マトウダイ目はフゲ目との近縁性を示唆されることもあったが (Rosen, 1984)、その根拠は十分とは言えない。また、タラ目とマトウダイ目、およびアンコウ目とフゲ目に共通する派生形質のうち、眼下骨棚がない (GZ 1)、上主上顎骨がない (GZ 2, LT 3)、鰓条骨が 7 本である (GZ 6)、間位担鰭骨がない (LT 5) などは多くのズキ目魚類にも見られるものであり、両目間の近縁性を強く示唆することはできない。しかし、

舌顎骨の頭蓋骨との関節顆が 1 個である (GZ 5)、上方の後擬鎖骨が小さい (GZ 8)、尾鰭椎前第 2 椎体に付随する神経棘が長い (GZ 9) はむしろ希な形質である。同様に、鼻骨がない (LT 1)、間在骨がない (LT 2)、背鰭と臀鰭の近位担鰭骨はほぼ直線的な棒状で、それぞれ背方と腹方を向く (LT 7) という形質も、希な形質である。これらのことから本研究では、分子系統学的研究から示唆されたタラ目とマトウダイ目、およびアンコウ目とフゲ目の近縁性は形態形質からも支持しうると判断した。なお本研究の観察では、眼下骨を持たない、鰓条骨が 6 本以下である、および上尾骨 0 ~ 1 本であるという 3 個の派生形質でもアンコウ目とフゲ目は共通することを確認したが、フゲ目の原始的な化石種にはこれらの形質に対応する原始形質が存在することが判明したため (Tyler and Sorbini, 1996)、この 3 形質は両目の近縁性を示す形質には含めなかった。

上述の形質の他にも、これら 4 目はそれぞれで共通の派生形質を持つことが確認された。すなわち、タラ目では scapular foramen が肩甲骨と烏口骨の間にある (マトウダイ目では肩甲骨の中にある) および基舌骨がない (ある) の 2 形質、マトウダイ目では背鰭と臀鰭の近位担鰭骨の後端が側方に広がる (タラ目では広がらない) 後翼骨が著しく小さい (大きい) など 9 形質、アンコウ目では第 1 脊椎骨が頭蓋骨に固着する (フゲ目ではゆるく関節する) 背鰭第 1 棘は誘因突起に変形する (通常の棘) など 12 形質、およびフゲ目では頭頂骨がない (アンコウ目ではある) などの 3 形質である。したがって、タラ目とマトウダイ目、およびアンコウ目とフゲ目は、それぞれ姉妹関係にあると推定され、この点でも従来の多くの分子系統仮説が支持された。ただし、近年になって Grande et al. (2013) は分子系統学的手法に基づき、従来はアカマンボウ目に位置づけられていたステューレポスル科がマトウダイ目と姉妹関係にあると推定した。本研究では本科魚類の観察はできなかったため、マトウダイ目と本科の直接の近縁性は検証できなかった。今後の研究課題である。

タラ目とマトウダイ目、および他の分類群の近縁性

Miya et al. (2003) は分子系統学的手法から、タラ目とマトウダイ目はギンメダイ目およびサケズキ目と近縁であることを示唆した。本研究で観察したギンメダイ目とサケズキ科魚類は、タラ目とマトウダイ目に共通する 14 形質のうち、GZ 6 (鰓条骨が 7 本である) と 9 (尾鰭椎前第 2 椎体に付随する神経棘が長い) の 2 形質を持っており、このうち GZ 9 はむしろ珍しい形質である。さらにサケズキ目魚類は GZ 1、2、7、9、10、12 および

14を持つことが判明した。したがって本研究では、タラ目とマトウダイ目はギンメダイ目およびサケスズキ目とも近縁で、これら4目は単系統群を形成し、特に前2目はサケスズキ目と姉妹関係にあると推定した。この関係はMiya et al. (2003)が示したものとよく一致する。

アンコウ目とフグ目、およびヒシダイ科の近縁性

ヒシダイ科は従来はスズキ目やマトウダイ目に含まれてきた分類群である。本科は近年になってアンコウ目とフグ目との近縁性が複数の研究者によって示唆されてきたが、これら3群の系統関係には諸説あった。すなわち、ヒシダイ科はフグ目(Miya et al., 2003)、アンコウ目(Yamanoue et al., 2007; Betancur-R et al., 2013)またはフグ目とアンコウ目からなる単系統群(Dettaï and Lecointre, 2008)のいずれかと姉妹関係になるという仮説である。本研究でヒシダイ科を観察した結果、本科はアンコウ目とフグ目と共通する形質のうち、4個(LT 2, 3, 5, 7)を持つことが判明した。上述の通り、LT 2と7は希な形質であるため、本研究ではこれら3群の単系統性は支持されると判断した。一方、ヒシダイ科はアンコウ目とは第1脊椎骨が頭蓋骨と固着することと後擬鎖骨が1本であるという2形質で共通し、フグ目とは前鋤骨に歯がないなどの2形質で共通する。また、上述の4形質(LT 2, 3, 5, 7)はヒシダイ科とも共通するため、アンコウ目とフグ目のみに共通するのは3形質(LT 1, 4, 6)となる。このうち、LT 1(鼻骨がない)とLT 4(肋骨がない)は極めて希な形質である。したがって、量的にも質的にもヒシダイ科とアンコウ目、あるいはヒシダイ科とフグ目の近縁性より、アンコウ目とフグ目のそれの方が強くあり、よって本研究ではヒシダイ科は両目からなる単系統群と姉妹関係にあるという分子系統仮説が強く支持された。

系統仮説の分類体系への還元

本研究で得られた系統仮説から分類体系への還元を試みた。本研究の結果、タラ目とマトウダイ目の他、サケスズキ目およびギンメダイ目が単系統群を構成すると推定された。これら4目は他の分類群と形態的に識別できるため、独自の分類群名を与えるのが適当であると判断される。本研究ではこの一群に対してParacanthopterygii側棘鱗上目を適用するのが妥当と考えた。この側棘鱗上目はMiya et al. (2003)のそれとよく一致する。一方、本研究では観察していないものの、近年になってステューレポスル科もこの単系統群に含まれることが指摘されているため、本科も側棘鱗上目に暫定的に含めることとする。この5分

類群からなる側棘鱗上目が提唱されるのは初めてである。

本研究の結果、アンコウ目、フグ目、およびヒシダイ科が単系統群を形成することが支持された。したがって、これら3分類群も他の魚類と識別可能なため、この単系統群に対しても分類群名を与えるべきである。しかし、近年の遺伝子を用いた研究ではこの群は多くの棘鱗上目魚類の中に包括されることが示唆されている。したがって、他の分類群との類縁関係が解明され、それらの分類体系も勘案しながらこれら3群からなる一群に適用すべき分類名を検討すべきと判断した。以上より、本研究ではアンコウ目、フグ目、およびヒシダイ科からなる一群に対する分群名の提唱は行わないこととした。他の分類群との類縁関係の解決を待って、引き続き検討すべき課題である。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計11件)

Nagao, T. and H. Imamura. 2015.

Platycephalus clavulatus Cantor, 1849 (Teleostei: Platycephalidae), a junior synonym of *Cociella punctata* (Cuvier, 1829). Spec. Divers., 20: 129–133. 査読あり

Tashiro, F., Y. Hibino and H. Imamura. 2015.

Description of a new species of the genus *Neenchelys* (Anguilliformes: Ophichthidae, Myrophinae) from the eastern Indian Ocean, with comments on the availability of three congeners. Ichthyol. Res. DOI: 10.1007/s10228-015-0473-8 (巻数ページ数なし) 査読あり

Imamura, H. 2015. Taxonomic revision of the flathead fish genus *Platycephalus* Bloch, 1785 (Teleostei: Platycephalidae) from Australia, with description of a new species. Zootaxa, 3904: 151–207. 査読あり

Nagano, Y., H. Imamura and M. Yabe. 2015. A new ghost flathead (Scorpaeniformes: Hoplichthyidae) from southwestern Australia. Ichthyol. Res., 62: 245–252. 査読あり

Knapp, L. W. and H. Imamura. 2014. *Grammoplites vittatus* (Valenciennes), (Scorpaeniformes, Platycephalidae), removed from synonymy with *Grammoplites scaber* (Linnaeus). Zootaxa, 3846: 447–450. 査読あり

Ho, J.-C., P. C. Heemstra and H. Imamura. 2014. A new species of the sandperch genus *Parapercis* from the western Indian Ocean (Perciformes: Pinguipedidae). Zootaxa, 3802: 335–345. 査読あり

櫻井慎大・今村 央・矢部 衛. 2013. 沖縄舟状海盆から得られた日本初記録のアナゴ

科魚類カザリエラアナゴ(新称)*Blachea xenobrachialis*. 魚類学雑誌, 60: 135–140. 査読あり

Imamura, H. 2013. Validity of *Platycephalus grandispinis* Cuvier, 1829, with priority over *Platycephalus longispinis* Macleay, 1884 (Actinopterygii: Scorpaeniformes: Platycephalidae). Spec. Divers., 18: 183–192. 査読あり

〔学会発表〕(計5件)

Imamura, H. Taxonomic revision of *Platycephalus indicus* species complex (Teleostei: Platycephalidae) from the Indian Ocean and western Pacific. Second Myanmar Japan Symposium, 2015年12月5日, パセイン大学, パセイン市, ミャンマー.

Imamura, H. Taxonomic revision of the family Platycephalidae from Southeast Asia. First Myanmar Japan Symposium. 2014年12月1日, パセイン大学, パセイン市, ミャンマー.

森田恭司・今村 央・矢部 衛. タラ目とマトウダイ目の近縁性に関する形態学的検証. 日本魚類学会 2014年度年会. 2014年11月15日, 神奈川県立生命の星地球博物館, 神奈川県, 小田原市.

Imamura, H. Morphological approach to a question of “scorpaeniform” monophyly. Annual meeting of Ichthyological Society of Korea. 2014年5月9日, 全北大学, 全州, 大韓民国.

Imamura, H. Taxonomic revision of bar-tailed species of the genus *Platycephalus* Bloch, 1785 from Australia. 9th Indo-Pacific Fish Conference. 2013年6月24–28日, 沖縄コンベンションセンター, 沖縄県, 宜野湾市.

〔図書〕(計5件)

Kimura S., A. Arshad, H. Imamura and M. A. Ghaffar (eds.) 2015. Fishes of the northwestern Johor Strait, Peninsular Malaysia. Universiti Putra Malaysia Press, Serdang and Mie University, Tsu. 116 (i–viii, 108).

〔産業財産権〕

出願状況(計0件)

取得状況(計0件)

〔その他〕

ホームページ等: 今後早い時期に研究室のホームページ (<http://rose.hucc.hokudai.ac.jp/~r16774/>) で本研究の概要を公開する予定

6. 研究組織

(1) 研究代表者

今村 央 (IMAMURA, Hisashi)
北海道大学・水産科学研究院・教授
研究者番号: 00312421

(2) 研究分担者: なし

(3) 連携研究者: なし