

博士論文要約（Summary）

平成 28 年入学

鹿児島大学大学院連合農学研究科農水圏資源環境科学専攻

氏 名 畑 晴陵

タイトル	カタクチイワシ亜科魚類の分類学的研究
------	--------------------

キーワード（ニシン目）（脊椎動物）（硬骨魚類）

「序論及び目的」

カタクチイワシ亜科魚類はニシン目カタクチイワシ科の 1 亜科であり・・・・・・・・・・
本亜科魚類の分類学的研究は長らく行われておらず，含有種数の多いタイワンアイノコイワシ属とインドアイノコイワシ属に対しては分類学的研究をおこない，各名義種の分類学的位置づけ，各種に適用すべき学名，各種の形態的特徴，分布域，生態学的特徴を明らかにものとした．各属の単系統性もまた，不明瞭な点が多かったため，これらに対しては外部形態のほか，骨学的形質の観察をおこない，検討を行った．それぞれの属内の種間関係，さらに属間関係を明らかにものとし，これらの関係と形態の変化を関連付けて考え，本亜科魚類がどのような進化を遂げたのか考察することを目的とした．

「材料及び方法」

本亜科魚類の分類学的研究においては，各名義種のタイプ標本と，それぞれの原記載を調査した．また，各種の分布域広域から得られた多数の一般標本の精査を行った．

「結果」

「タイワンアイノコイワシ属の分類学的研究」

本属魚類の全名義種の検討をおこなった結果，熱帯アジアを中心に，食用魚や養殖餌料などとして重要な魚種であるシロガネアイノコイワシとミズスルルに適用すべき学名が変更された．前者に適用すべき学名は従来 *E. devisi* とされてきたが，本研究により，これまでミズスルルに適用されてきた *E. heteroloba* を適用すべきであることが明らかとなった．また，ミズスルルに対しては，これまで *E. heteroloba* の新参異名とされてきた *E. pseudoheteroloba* を適用すべきであることが判明した．また，2 種の日本国内における詳細な分布も明らかとなった．シロガネアイノコイワシは従来鹿児島県大隅半島東部に位置する内之浦湾からのみ記録されてきたが，新たに土佐湾，鹿児島県薩摩半島西岸笠沙町，および奄美大島における分布が確認された．ミズスルルに関しては，従来沖縄県と神奈川県から記録されてきたが，これらの他，奄美大島にも分布することが明らかとなったほか，神奈川県からの記録はカタクチイワシの誤同定に基づくものであることも明らかとなった．

また，これまで 6 有効種が知られていた本属に，*E. auster*, *E. gloria*, および *E. intermedia* の 3 新種が確認された．*E. gloria* と *E. intermedia* は，上顎が著しく短く，その後端が前鰓

蓋骨前縁に達しないことから、タイワンアイノコイワシ *E. punctifer* に酷似するが、それぞれ、鰓耙数が異なることによって識別される。また、*E. gloria* は *E. punctifer* と *E. intermedia* と比較して背鰭第 1 軟条が長いことによっても識別される。これら 3 種は異所的に分布し、従来アフリカ東岸から南日本、仏領ポリネシアにかけてのインド・太平洋に広く分布すると考えられてきた *E. punctifer* は太平洋にのみ分布し、*E. intermedia* はインド沿岸とアフリカ東岸に、*E. gloria* は紅海とペルシャ湾にのみ分布する。なお、*E. punctifer* の分布域の調査の過程で、南日本におけるタイワンアイノコイワシの詳細な分布状況も明らかとなった。本種は相模湾から琉球列島にかけての南日本に広く分布する。

上記 2 新種に次いで記載を行った *E. auster* は、フィジーから得られており、上顎が長く、その後端が前鰓蓋骨後縁に達することや背鰭と臀鰭の不分枝軟条数がいずれも 3 であることなどによってシロガネアイノコイワシと *E. macrocephala* に類似するが、鱗が細かく、体側横列鱗数が 11（他の 2 種では 8 または 9）であること、鰓耙数が多いこと、頭長の値などによって容易に識別される。

また、*E. austeri* との比較を行った *E. macrocephala* は、ジブチとオマーンから得られたタイプ標本のみが知られていたが、本研究において、新たに紅海とソマリア沿岸から得られた個体が確認され、従来知られていたよりも広い海域に分布することが明らかとなった。

これらの分類学的研究を通じて、タイワンアイノコイワシ属魚類に含まれる有効種は 9 種となり、従来知られていたよりも遙かに多様性に富むことが判明した。

「インドアイノコイワシ属の分類学的研究」

本属魚類の分類学的研究を行った結果、各種に適用すべき学名が大幅に変更されることが明らかとなった。Hardenberg (1933)によって記載された *S. insularis insularis* は *S. tri* の新参異名であることが明らかとなった。Bleeker (1853)によってインドネシアから得られた個体に基づき記載された *S. tri* は、体背面の色彩によって他種と容易に識別されるとされてきたが、その色彩には大きく変異があり、こうした変異が分類学的混乱をもたらしてきたことが判明した。また、*S. tri* に関しては、色彩以外に、両腹鰭間に棘状の稜鱗を有すること、体側鱗の模様が複雑に分化しないこと、鰓耙数などによって特徴付けられることも明らかとなった。また、従来多くの研究者によって *S. insularis* と認識されてきた種に対しては、Dutt and Babu Rao (1959)によってインド東岸から得られた個体に基づき記載されたものの、その後長らく *S. baganensis* の新参異名とみなされてきた名義種である、*S. bengalensis* を適用すべきことが明らかとなった。

さらに、Hardenberg (1933)において、*S. insularis* の亜種として記載された 3 名義種、*S. i. bataviensis*、*S. baweanensis*、および *S. i. oceanicus* がいずれも有効種であることも明らかとなった。*Stolephorus bataviensis* と *S. baweanensis* はこれまでインド・西太平洋に広く分布すると考えられてきた *S. waitei* として扱われてきた種の一部であり、真の *S. waitei* はオーストラリアの北東岸の固有種であることも判明した。真の *S. waitei* は *S. bataviensis* と *S. baweanensis* とは、上顎が短く、前鰓蓋骨後縁に達しない（他の 2 種では達する）ことや鰓耙数などによって容易に識別される。本研究において有効性が確認された *S. bataviensis* は、*S. baweanensis* とは、たたんだ腹鰭の後端が背鰭起部直下よりも後方に達する（*S. baweanensis* では達しない）ことなどによって識別される。形態的、遺伝的に互いに酷似する *S. bataviensis* と *S. baweanensis* の分布域形成には、更新世氷河期に生じた海面の下降に

伴う大規模陸地（スンダランド）の出現が大きく関係していると推測される。また、上述の通りオーストラリア固有種と判明した *S. waitei* の他に *S. nelsoni* や *S. advenus*, *S. carpentariae* など、本属魚類にはオセアニア地域にのみ分布する種が多く観察されるが、これらは、更新世に生じていた 2 つの陸域であるスンダランドとサフル大陸の間にある深海域の存在により、浅海性魚類であるインドアイノコイワシ属魚類の交流が断たれたことにもない、種分化が生じたものと思われる。これらの氷河期の海面の上下と生物の種分化に関しては多くの分類群において知られてきたが、ニシン目においては初めて確認される事例である。

また、*S. insularis* の 1 亜種として記載された *S. oceanicus* は従来 *S. chinensis* と同定されてきた種の一部であり、さらに、*S. chinensis* のシントタイプには複数種が含まれることも明らかとなったため、*S. chinensis* のレクトタイプ指定・再記載を行うと同時に、未記載種を新種、*S. continentalis* として記載を行った。*S. chinensis* と *S. continentalis* は、鰓耙数や胸鰭、腹鰭の長さによって識別される。また、従来これら 2 種と同一種とされてきた *S. oceanicus* は、これら 2 種とは、鱗が細かく、体側横列鱗数が 8 と少ない（他 2 種では 10）ことで識別される。本研究において新種として記載をおこなった *S. continentalis* と *S. oceanicus* は遺伝的にも非常に近縁で、形態的にも酷似するが、前者が中国大陸南岸からベトナム北部に分布するのに対し、後者ではベトナム南部からインドネシアにかけて分布し、異所的に出現することが明らかとなっている。同様の分布パターンが他のニシン目魚類においても確認されており、ベトナムの北部と南部の間に生物相の境界線が存在することが示唆される。なお、*S. insularis* など、Hardenberg (1933) によって記載された各名義種に関しては、分類学的混乱を防ぐため、本研究においてネオタイプの指定を行った。

体長 12 cm 以上に達し、インドアイノコイワシ属において最大級となるインドアイノコイワシとヤエヤマアイノコイワシに関しても、学名変更が生じることが明らかとなった。インドアイノコイワシの学名はこれまで *S. indicus* とされ、インド東岸から南日本、仏領ポリネシアにかけてのインド・太平洋に広く分布するとされてきたが、本研究により新たに 4 種に区分され、アフリカ東岸からインド沿岸にかけてのインド洋のものには *S. indicus*, モーリシャス近海のものには *S. commersonnii*, 西太平洋のものには *S. baliensis*, フィジーから仏領ポリネシアにかけてのものには *S. insularum* を適用すべきと判断された。それぞれの種は、鰓耙数や頭長、背鰭軟条長などによって互いに識別される。これらの内、モーリシャス産の種に適用される学名である *S. commersonnii* は従来ヤエヤマアイノコイワシに適用されるものであったがこの対応関係は誤りであり、また、インド沿岸から太平洋にかけて分布するヤエヤマアイノコイワシに対しては、これまで *S. commersonnii* の新参異名とされてきた *S. rex* を適用すべきであることが明らかとなった。また、ヤエヤマアイノコイワシは従来、アフリカ東岸から琉球列島とパプアニューギニアにかけて広く分布するとされてきたが、これらの内、アフリカ東岸に分布するものは体背面に黒色縦帯がないことでその他の海域のヤエヤマアイノコイワシと区別され、本研究において、新たに *S. rex* の亜種、*S. r. zephyrus* として記載を行った。

新種として、*S. insignus* の記載を行った。本種は台湾北部、フィリピン、インドネシア・ハルマヘラ島から 10 個体が得られている。体背面に目立った模様がないことや、上顎が長く、その後端が前鰓蓋骨後縁付近に達すること、たたんだ腹鰭の後端が背鰭起部直下よ

りも後方に達することなどから、フィジーとサモアに分布する *S. apiensis* に類似する。しかし、*S. insignis* は *S. apiensis* と比較して鰓耙数が少なく、体高が低い、項部の黒色斑が明瞭であることなどによって識別される。

インドアイノコイワシ属には、原記載以降全く報告されていない種が複数存在し、これらに関しても再記載を行い、各種の有効性や、形態的特徴、分布域の検討を行った。

Wongratana (1987)によって西オーストラリア州産の1個体に基づき記載された *S. advenus* は、これまでホロタイプ1個体のみが知られてきたが、本研究において、2個体目が確認された。

Stolephorus advenus と同様に、Wongratana (1987)によってオーストラリア北岸産の個体に基づき記載された *S. nelsoni* は、原記載以降報告されることのない種であったが、本研究により、あらたに15個体の追加標本が確認され、さらに本種のインドネシアにおける分布も確認されたと同時に、形態的に類似する *S. brachycephalus* との詳細な形態的差異も明らかとなった。

Stolephorus multibranchus は、ミクロネシア・ポナペから得られたタイプ標本のみが知られていたが、本研究により、新たにコスラエにおける分布、本種が汽水域にも侵入することが確認された。

Kimura et al. (2009)によって記載された *S. teguhi* はインドネシア・スラウェシ島北部から得られたタイプ標本のみが知られていたが、本研究により、フィリピン・ルソン島における分布が確認され、本種がセレベス海から南シナ海東部にかけて広く分布する可能性が示唆されたほか、形態的に類似する *S. pacificus* との詳細な比較を行った。

これらの分類学的研究の結果から、従来19有効種が知られてきたインドアイノコイワシ属魚類は27種1亜種が確認され、タイワンアイノコイワシ属同様に、これまで認識されてきたよりも遙かに多様性に富むことが明らかとなった。

「各属の単系統性の検討」

カタクチイワシ亜科3属は従来、体腹縁の稜鱗や尾舌骨の露出の有無、これらの組み合わせによって分属・識別がなされてきたが、この形態区分が曖昧な種もあり、それぞれの属の共有派生形質、単系統性は不明瞭なままであった。本研究において、各属各種の骨学的形質の検討を行った結果、3属は、下尾骨や鰓条骨、舌弓を構成する各骨部の形状によって識別されることが明らかとなり、これらはそれぞれの属の単系統性を支持する結果となった。

「結論及び考察」

上述の通り、タイワンアイノコイワシ属とインドアイノコイワシ属は従来知られていたよりも遙かに多くの種を含み、多様性に富んだグループであることが明らかとなり、各種の詳細な形態や分布情報も明らかとなった。本亜科魚類の種同定において、重要な形質となる鰓耙数であるが、これは、流程500 km以上の大規模河川の河口から2000 km以上離れた地域や、こうした河川の流入のない紅海に分布する種において、著しく多くなる傾向があると同時に、鰓耙数の多寡は系統を反映するものではないことも明らかとなった。

また、各属各種のシトクローム b 遺伝子部分領域の解析に基づき、種間関係の推定を行った。その結果、インドアイノコイワシ属においては、分化の古い種においては、前鰓蓋骨の凹みや、背鰭起部と両腹鰭間にある棘状の稜鱗など、エツ亜科（カタクチイワシ科を

構成するもう一つの亜科) 構成種との共通点が多く見られた。また、分化が新しい種ほど、上顎が短く、体腹縁の稜鱗数が少ない傾向が見られた。上顎の矮小化や稜鱗数の減少は、インドアイノコイワシ属のみでなく、インドアイノコイワシ属よりも派生的とされるタイワンアイノコイワシ属においても観察された。上顎が短く、稜鱗数が少ない種は、そうでない種と比較して遊泳性が強く、沿岸よりも外洋域を主な生息場所とする。さらに、最も派生的な属であるカタクチイワシ属においては、上顎は極端に短いものとなり、さらに、体腹縁の稜鱗は全く無くなっている。カタクチイワシ属は、他の2属が熱帯海域を主な分布域とする一方で、日本近海やオーストラリア近海、アフリカ南部などの温帯域を分布域の中心とし、大規模な回遊をおこなうことが知られている。これらのことから、カタクチイワシ亜科の祖先となる種は、底生魚類として発生し、エツ亜科と分化したのち、稜鱗の減少や上顎の矮小化などを経て、徐々に遊泳生活へ適応し、最終的には温帯域での大規模な回遊生活をおくるカタクチイワシ属にいたったことが明らかとなった。

※注1 博士論文要約はインターネットの利用により公表されるので、記載内容については十分注意してください。

※注2 特許、知的財産等に係る部分は記載しないでください。

※注3 全体で4頁～5頁を目処にしてください。

※注4 10.5ポイントで作成。(本様式を使用する。文字数、行数は変更しない。)