

氏名	武内啓明
学位の種類	博士(農学)
学位記番号	農第174号
学位授与の日付	平成24年3月22日
学位授与の要件	学位規程第5条第1項該当
学位論文題目	Phylogeny of the cyprinid subfamily Cultrinae and related taxa (Teleostei: Cypriniformes) コイ科クルター亜科魚類の類縁関係
論文審査委員(主査)	教授 細谷和海
(副主査)	教授 櫻谷保之
(副主査)	教授 松野裕

The cyprinid subfamily Cultrinae *sensu lato* of Luo and Chen (1998) are a well-known component of the East Asian freshwater ichthyofauna. They are distributed throughout East and South East Asia, and exhibit greatest diversity and species richness in the mainland China. This subfamily includes eighteen genera, with approximately 85 species/subspecies are currently considered as valid. The Cultrinae are generally recognized by superficial characters such as the compressed body, well developed abdominal keel, and long based anal fin, but its monophyly and the relationships among its members are poorly understood.

The goals of this study are: (1) to describe the morphological characters derived mainly from osteology of the extant cultrins and related taxa; (2) to evaluate the hypothesis of the monophyly of the subfamily Cultrinae; (3) to estimate interrelationship with closely related subfamilies, and to generate a hypothesis of the interrelationships within the Cultrinae. Biogeography of cultrin fishes are also reviewed in the light of the numerical phylogenetic results.

#### 1. Monophyly of Cultrinae

The phylogenetic relationships of sixteen genera of the cyprinid subfamily Cultrinae *sensu lato* and related taxa were estimated herein cladistically based on 68 phenotypic characters derived mainly from osteology. Three equally parsimonious tree of 99 steps (CI = 0.8586, RI = 0.9386) was found. Based on the strict consensus tree of three equally parsimonious trees, not all of the putative members of the Cultrinae *sensu lato* were resolved as a monophyletic group. However, a major clade containing the bulk of cultrin diversity was recovered. This group, which I call the Cultrinae *sensu stricto*, includes *Culter* and a number of closely related taxa: *Anabarilius*, *Hemiculter*, *Hemiculterella*, *Ischikauia*, *Megalobrama*, *Parabramis*, *Pseudohemiculter*, *Pseudolaubuca*, *Sinibrama* and *Toxabramis*.

This monophyletic group is the sister to the Xenocypridinae *sensu stricto* (including *Distoechodon*, *Pseudobrama* and *Xenocypris*). Not found in the Cultrinae *sensu stricto* are a number of taxa that have been previously classified in the subfamily: *Macrochirichthys*, *Metzia* and *Paralaubuca*. In present study, the interrelationships, classification, and biogeography of the members of the Cultrinae *sensu stricto* are discussed in following paragraphs.

## 2. Interrelationships with related taxa

Following result of our cladistic analysis, the Cultrinae Kryzanovskii 1947 is recognized as the junior synonym of the closely cyprinid subfamilies (Hypophthalmichthyinae Günther 1868, Xenocypridinae Günther 1868, Elopichthinae Berg 1912, and Opsariichthyinae Rendahl 1928). Although the priority of the Hypophthalmichthyinae and Xenocypridinae over the Cultrinae is clear cut, both family-group names, the Hypophthalmichthyinae and Xenocypridinae that potentially could apply to the taxon were proposed by Günther (1868). The type genera of both family-group (*Hypophthalmichthys* and *Xenocypris*) are classified as members of the same subfamily as *Culter* based on the results of this study and previous phylogenetic analyses. Where synonyms are published simultaneously and at the same taxonomic rank, the precedence of names among the possible choices is established by the first reviser (Art. 24; ICZN, 1999). Previous authors may have been selected the Xenocypridinae as having priority over the Hypophthalmichthyinae. Following prevailing usage, we are recognizing the Xenocypridinae Günther 1868 as the appropriate name for this taxon, but I disclaim any nomenclatural acts in this article, because, authors have a responsibility to ensure that new scientific names, nomenclatural acts, and information likely to affect nomenclature are made widely known by publication in appropriate scientific journals or well-known monographic series (Recommendation 8A; ICZN, 1999). The publication in the scientific journal is needed to resolve this issue in the future.

## 3. Interrelationships within Cultrinae

Based on the phylogeny reported herein, two major groups are recognized within the Cultrinae. I call two lineages as follow: the first lineage is “cultrine group” including large and flat bodied fishes such as *Culter* (includes *Chanodichthys* and *Ancherythroculter*), *Megalobrama*, *Parabramis*, *Sinibrama* and *Ischikauia* whereas the second is “hemicultrine group” including slender and small fishes such as *Hemiculter*, *Toxabramis*, *Hemiculterella*, *Pseudolaubuca*, *Pseudohemculter*, and *Anabarilius*. The monotypic genus *Ischikauia* endemic to Lake Biwa, Japan, is placed as the most basal lineage within the cultrine group.

## 4. Biogeography

The center of origin of each genus is proposed by the biogeographic method of dispersal-vicariance analysis. Under the premise that neither species is an ancestor of the other, the branching pattern of the cladogram suggests that the common ancestor of the cultrine group except for *Ischikauia* is thought to have existed in southern (e.g., Hong River, Pearl River and Hainan Island) or central China (e.g., Liao River, Yellow River and Yangtze River), and the common ancestor of all members of the cultrine group in southern China + Japan or central China + Japan. The all members of the hemicultrine group have a common ancestor thought to have existed in southern or central China. The common ancestor of the Cultrinae is deduced to have existed in southern or central China. Consequently, the origin of the subfamily Cultrinae sensu stricto is believed to have occurred in these regions.

武内啓明氏の「Phylogeny of the cyprinid subfamily Cultrinae and related taxa (Teleostei: Cypriniformes)」は、クルター亜科の類縁関係を解明するとともに、その起源に関する新たな仮説を提唱した点で大いに評価できる。クルター亜科が属すコイ科Cyprinidaeは約3000種から構成され、単一の科としては魚類で最大のグループである (Nelson, 2006; Eschmeyer and Fricke, 2011)。近年、大規模な分子系統解析によってコイ科の主要な系統間の類縁関係が明らかとなりつつある (Cunha et al., 2002; Saitoh et al., 2006, 2011; Kong et al., 2007; Rüber et al., 2007; Wang et al., 2007; He et al., 2008; Li et al., 2008; Fang et al., 2009; Chen and Mayden, 2009; Mayden et al., 2009; Mayden and Chen, 2010; Tang et al., 2010, 2011)。しかし、その一方で、タナゴ亜科やテンチ亜科の系統的な位置づけや、クルター亜科とその近縁群 (クセノキプリス亜科、レンギョ亜科、カワアカメ亜科など) との類縁関係など、いくつかの解決すべき問題が残されている。とりわけ、クルター亜科とその近縁群との類縁関係は、コイ科における亜科の分類を決定する上できわめて重要であるが、未だ明らかにされていない。本研究は、クルター亜科とその近縁群の類縁関係を網羅的なサンプリングに基づき解析を行なったはじめての研究である。本研究で得られた主な成果は以下のとおりである。

(1) 骨学的情報の記載

骨格系は古くから系統推定に用いられてきた重要な形質のひとつである。しかし、クルター亜科内で詳細な記載がある分類群はごく限られており、クルター亜科の類縁関係を推定するには情報が絶対的に不足していた。本研究では、クルター亜科のみならず、近縁群のクセノキプリス亜科、レンギョ亜科、カワアカメ亜科などを含めた合計33種の全骨格系を詳細に記載した。得られた骨学的情報は、系統解析を行なう上で重要であるばかりでなく、クルター亜科の形態進化を議論する上できわめて有益な情報を提供した。

(2) 系統関係の推定

骨格系を中心とした合計68形質に基づき最節約解析を行ない、3つの最節約樹が得られた。これら3つの最節約樹から算出され厳密合意樹から、従来クルター亜科に含まれていた *Macrochirichthys*, *Metzia*, *Paralaubuca* の3属は、他のクルター亜科とは直接の類縁性がないことが明らかとなった。すなわち、従来のクルター亜科は単系統群ではなく、分類群としては不相当であることを示している。これらの結果を受け、クルター亜科、カワアカメ亜科、レンギョ亜科、クセノキプリス亜科は単一の亜科として分類すべきであると結論づけた。本研究は、クルター亜科の非単系統性を明示したはじめての研究である。

(3) 分類体系の再構築

国際動物命名規約に基づき、クルター亜科と近縁群 (クセノキプリス亜科、レンギョ亜科、カワアカメ亜科) を含めた単系統群の名称について議論した。まず、「先取権の原理」により1868年にA. Güntherによって記載されたクセノキプリス亜科とレンギョ亜科がふさわしいことを指摘した。さらに、同一出版物中で命名された両亜科間の優先権を決定する方法としては「第一校訂者の原理」が適切で

あることから、第一校訂者としてクセノキプリス亜科に優先権を与えるべきであると結論づけた。この成果は、クルター亜科とその近縁群 (クセノキプリス亜科、レンギョ亜科、カワアカメ亜科) の分類学的な混乱を解決した点で大きな成果といえる。

(4) クルター亜科の発祥地の推定

従来、クルター亜科の発祥地は、Nakajima (1986) が推定した日本列島周辺の地域であると考えられていた。Nakajima (1986) は、その根拠として日本の第3紀の地層から数多くのクルター亜科魚類の化石が発掘されているのに対し、現在の分布の中心である中国大陸ではそれより新しい時代から確認されていないことを挙げている。この仮説は、日本列島に生息する純淡水魚が大陸からの分散に由来したと考える従来の仮説とは異なり、日本から大陸への分散を仮定した点で非常にユニークであり、魚類学者の注目を集めていた。しかし、中国大陸における化石の発掘調査が十分に進んでいないことや、化石種の系統的な位置づけがまったく考慮されていないなど、解決すべきいくつかの問題点があった。これを受け本研究では、系統的な視点からクルター亜科の発祥地の推定を試みた。分散分析 (DIVA) を用いて発祥地と分散経路を推定した結果、クルター亜科の発祥地は、Nakajima (1986) の仮説とは異なり、中国南部 (紅河水系から浙江省付近) もしくは中国中部 (長江水系から遼河水系) であると推定された。さらに、骨格系の情報に基づき、既知の化石種の系統的な位置づけを明らかにし、日本列島から発掘されている最古のクルター亜科化石は、*Hemiculter*, *Sinibrama*, *Culter* など現生のクルター亜科と共通する属から構成され、いずれの属も比較的新しい系統であることを明らかにした。これらの情報に基づき、クルター亜科の起源が約1500万年前であるとするNakajima (1986) の説は、年代を過小評価している可能性があることを指摘し、日本列島の誕生が約2000万年前であることを考慮すると、他の日本産純淡水魚と同様に、中国大陸で発祥したのちに日本列島に侵入したと考えるのが妥当であると結論づけた。

以上の研究成果は、いずれも新規性に富み、魚類系統分類学、系統地理学などの分野において大きな功績をあげたといえる。

よって、本論文は博士 (農学) の学位論文として価値あるものと認める。なお、審査にあたっては、論文に関する専攻内審査および公聴会など所定の手続きを経たうえ、平成24年2月9日、農学研究科教授会において、論文の価値ならびに博士の学位を授与される学力が十分であると認められた。