

平成30年6月14日現在

機関番号：14301

研究種目：研究活動スタート支援

研究期間：2016～2017

課題番号：16H06896

研究課題名(和文) ソコダラ科ヤリヒゲ亜属魚類の系統分類と形態進化：深海底生性魚類の浅海域への適応

研究課題名(英文) Systematics and evolution of the grenadier subgenus *Quincuncia* (Actinopterygii: Macrouridae: Coelorinchus)

研究代表者

中山 直英 (Nakayama, Naohide)

京都大学・総合博物館・特定助教

研究者番号：40781894

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,300,000円

研究成果の概要(和文)：ソコダラ科トウジン属ヤリヒゲ亜属魚類について、亜属レベルの分類体系と世界規模の種分類を、形態および遺伝的形質から再検討した。核DNAの系統解析の結果、伝統的に認められてきた本亜属は2つの明瞭なグループからなる側系統群であることが判明し、これらの2群は発光器、体側鱗、背鰭、色彩などの形態形質からも支持される。系統解析から再定義された狭義のヤリヒゲ亜属について、形態および遺伝的形質に基づき種分類を再検討し、既知の11有効種とインド-西太平洋域から5未記載種を認めた。

研究成果の概要(英文)：Molecular phylogenetic analysis of the grenadier subgenus *Quincuncia* revealed the group to be paraphyletic, and this result was further supported by morphological characters including morphology of light organ, structure of body scales and dorsal fin, and coloration. Based on morphological and molecular characters, this study also clarified that the revised *Quincuncia* consists of 11 valid species, and 5 undescribed species from the Indo-West Pacific.

研究分野：魚類系統分類学

キーワード：系統分類 生物多様性 深海魚

1. 研究開始当初の背景

タラ目のソコダラ科魚類は、水深 200m 以浅の大陸棚上から 6000m 以深の海溝まで様々な環境に適応した多様なグループである。本科は深海底で爆発的に種分化した一群で、これまで世界から約 27 属 370 種が知られている。また、深海底に出現する魚類としては最も種多様性が高く、生物量も多いことから海洋生態系において重要な役割を担っている。そのため分類のみならず、形態、生態、生理、分子生物学、水産、保全生物学など、様々な分野で研究対象とされてきた。しかし、基礎的な分類は遅れており、正確な種同定すら難しいのが現状である。このような分類学の問題は、関連分野の研究を推進する上で根本的な障害になっている。

特に、科内最大の属であるトウジン属(約 120 名義種)では、包括的な分類学的再検討が一度もなされておらず、その必要性が繰り返し強調されてきた。実際、本属には未記載種の可能性がある標本が数多く存在し、既知種の学名も整理されていないことから、正確な種の同定すら難しい。一方、属内には伝統的に 4 つの亜属(あるいはサブグループ)が認められてきたが、これらの亜属は系統的にまとまりがないことが形態と分子の両面から示唆されており、分類学的に再定義する必要がある。申請者の予備的な研究からも、本属魚類は形態学的特徴から少なくとも 12 の種群に分けられ、これらの種群はおそらく亜属レベルに相当することが示唆されていた。

深海域に生息する生物は、その特異な環境に適応したユニークな形態を持ち、古くから研究者の興味を惹いてきた。魚類についても多くの研究例があり(たとえば Marshall, 1979)、浅海から深海への進出という文脈から形態の適応進化が議論されてきた。一方、トウジン属のヤリヒゲ亜属 *Quinquencia* Gilbert & Hubbs, 1920 (図 1) はソコダラ科内で最も浅場に適応した一群で、深海性魚類の中でも浅海域への進出を果たした数少ないグループである。本亜属の特徴として、腹部発光器が著しく発達すること(図 2)、体の下半部が銀白色であること、背側に特徴的な虎斑模様を持つことなどが挙げられる。これらの形態は浅海域への進出とともに獲得されたと考えられ、深海性魚類の「環境適応形態」を新たな切り口で議論できると期待される。

2. 研究の目的

ヤリヒゲ亜属の分類学的再検討

ヤリヒゲ亜属の分類学的再検討を属と種レベルで行う。本亜属の単系統性は先行研究により疑問視されており、申請者の予備調査からも、発光器、鱗、頭部側線系(水流の感知に関連する器官) および色彩などの形態形質により二分されることが判明している。



図 1. トウジン属ヤリヒゲ亜属のヤリヒゲ

これらの 2 グループのうち、一方は新亜属に相当すると考えられる。そこで研究では、形態と分子の両面からヤリヒゲ亜属の再定義を行う。また、全既知種について形態の種内変異、性的二型、および標本に基づく分布域を明らかにするとともに、未記載種についても併せて検討する。

浅海域への進出に伴う適応形態の解明

ヤリヒゲ亜属(本研究で再定義する狭義のグループ)は発達した腹部発光器や独特な斑紋パターンによって特徴付けられ、これらの形質は浅海域への進出に伴い獲得された可能性が高い。この仮説の検証するために、まず、遺伝情報に基づきトウジン属における系統関係を明らかにする。続いて、各系統における形態と生息水深の関連性を検討し、ヤリヒゲ亜属に見られる形態形質を、深海域から浅海域への進出という視点から議論する。

3. 研究の方法

標本調査と採集: 所属機関(京都大学)に保管されている標本および組織サンプルの検討に加え、国内外における研究機関の訪問、標本の借用、新規標本の採集を行い、分類学的再検討と遺伝的分析に用いる標本および組織サンプルを確保した。博物館標本の検討では以下の研究機関を訪問して所蔵標本の調査を行った: スミソニアン研究所(ワシントン DC; 2017 年度), 国立台湾大学(台北; 2017・2018 年度), 国立海洋生物学博物館(屏東; 2017 年度), 上海海洋大学(上海; 2018 年度); プーケット海洋生物学センター(プーケット; 2018 年度); オーストラリア博物館(シドニー; 2018 年度); ノーザンテリトリー博物館(ダーウィン; 2018 年度); オーストラリア連邦科学産業研究機構(ホバート; 2018 年度); 国立科学博物館(2017 年度), 高知大学(2017・2018 年度)。また、高知県御畳瀬から本属の追加標本を多数採集するとともに、海外研究協力者の助力を得て、台湾の北東部・南西部、およびベトナムの南部で新規標本と組織サンプルの採集を行った。

種分類: 全既知種について、有効な識別形質と形態の種内変異を明らかにするため、関連するタイプ標本をすべて調査・検討し、異名関係の整理を行った。また、各種について組織サンプルが確保された場合は、ミトコンドリア DNA の COI 領域を対象とした DNA バーコーディングを行い、形態形質に基づく種の認識の妥当性を検証した。

トウジン属内の系統解析とヤリヒゲ亜属の再定義： の DNA バーコーディングの結果を踏まえて核 DNA の RAG1 および Rhodopsin 領域の分子系統解析を行い、トウジン属内の系統関係とヤリヒゲ亜属の単系統性を検証した（本稿では RAG1 の結果だけを示す）。また、分子系統仮説に基づき本亜属を分類学的に再定義し、グループの識別形質を改訂した。

適応形態の考察： で得られたトウジン属内の系統関係を踏まえ、生息水深に関連した形態形質の進化パターンを議論した。

4. 研究成果

種分類：伝統的なヤリヒゲ亜属に含まれる 29 名義種のうち、現在調査可能な 26 種についてタイプ標本の形態学的特徴を調査・検討した。トンガリヒゲ *C. longissimus* Matsubara, 1943、イナセヒゲ *C. vermicularis* Matsubara, 1943、および *C. abbreviatus* Chu and Lo, 1963 ではタイプ標本が消失しており、*C. acus* Weber, 1913 では所蔵博物館の改修工事のために標本の観察ができなかった。そのため、これらの 4 種については原記載の情報に基づいて検討を行った。その結果 25 種が有効と認められ、これらの既知の有効種は背鰭、体側鱗、発光器、および色彩などの形態学的特徴により大きく 2 つのグループに区分されることが明らかになった。このうち、ヤリヒゲ亜属のタイプ種である *C. argentatus* Smith and Radcliffe, 1912 を含む一方を狭義のヤリヒゲ亜属と定義し、本グループには以下の 11 有効種が含まれることが明らかになった：*C. argentatus*; *C. denticulatus* Regan, 1921; タイワンソコダ *C. formosanus* Okamura, 1963; *C. gaesorhynchus* Iwamoto and Williams, 1999; イチモンジヒゲ *C. kamoharai* Matsubara, 1943; トンガリヒゲ; *C. mayiae* Iwamoto and Williams, 1999; ヤリヒゲ *C. multispinulosus* Katayama, 1942; *C. pardus* Iwamoto and Williams, 1999; *C. quincunciatus* Gilbert and Hubbs, 1920; *C. semaphoreus* Iwamoto and Merrett, 1997; *C. thompsoni* Gilbert and Hubbs, 1920。また、形態形質の検討と DNA バーコーディングに基づき、オーストラリア北東沖、パプアニューギニア、および南シナ海から、計 5 種の未記載種を発見した。これらの未記載種については現在投稿論文を執筆中である。

トウジン属内の系統関係とヤリヒゲ亜属の再定義：トウジン属 33 種を対象に核 DNA の RAG1 領域に基づく系統解析を行った結果 9 つのクレードが認められ、伝統的なヤリヒゲ亜属は大きく 2 つのクレードに分かれる側系統群であることが判明した。この結果は の

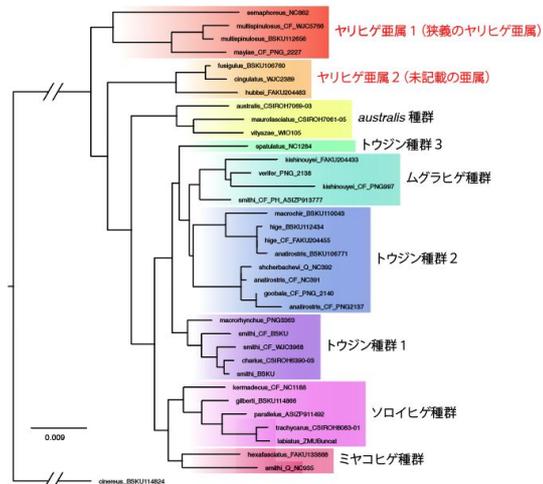


図 2. 核 DNA の RAG1 領域に基づくトウジン属の系統関係

種分類において形態形質から認識された 2 グループに一致する。これら 2 つのクレードは分類学的には独立した亜属であると考えられ（一方は未記載）現在、狭義のヤリヒゲ亜属の再定義と、未記載の亜属を含む分類学的再検討に関する論文を準備中である。

適応形態の考察：図 2 に示した系統解析の結果、ヤリヒゲ亜属はトウジン属内でも初期に派生し、浅海域に適応したグループであることが示唆された。しかし、今回の核 DNA の系統解析では、タクソンサンプリングが不十分で、使用した領域も短いことから、本属内の形態進化の議論に向けたさらなる系統解析の充実が望まれる。

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 2 件)

Nakayama, N. and H. Endo. 2017. A new species of the grenadier genus *Coelorinchus* (Actinopterygii: Gadiformes: Macrouridae) from the Timor Sea, Eastern Indian Ocean. *Ichthyological Research* 64(1): 12-20. <http://www.doi.org/10.1007/s10228-017-0585-4>, 査読有

Nakayama, N., H. Takaoka and K. Miyamoto. 2018. First record of the grenadier *Coelorinchus sheni* (Actinopterygii: Gadiformes: Macrouridae) from Japan. *Species Diversity* 23(1): 121-127. <http://www.doi.org/10.12782/specdiv.23.121>, 査読有

〔学会発表〕(計 5 件)

中山直英・遠藤広光．チモール海から得られたソコダラ科トウジン属の1未記載種．2016年度日本魚類学会年会．岐阜大学，岐阜．2016年9月24日．

Nakayama, N. Commercial trawl landings by local fishermen: an important sources of scientific specimens for deep-sea taxonomy in Japan. International Symposium on Interactions of Human, Culture and Nature Explored with University Museum Collections. Vietnam National University, University of Science, Hanoi. 11 October 2016.

Nakayama, N. Deep-sea fishes collected from Southeast Asia, with a new species of the genus *Coelorinchus* (Actinopterygii: Gadiformes: Macrouridae). The 6th International Symposium on Asian Vertebrate Species Diversity, LIPI, Bogor. 25 October 2016.

中山直英．日本周辺における深海性ソコダラ科魚類の多様性と分類-形態に基づく分類学の実践とその重要性-．日本DNA多型学会(一般シンポジウム 現代の魚類学 2016)．東京大学大気海洋研究所，柏．2016年11月30日．(招待講演)

中山直英・甲斐嘉晃．沖縄舟状海盆から採集されたソコダラ科トウジン属の1未記載種．2017年度日本魚類学会年会．北海道大学水産学部，函館．2017年9月16日．

〔図書〕(計4件)

Nakayama, N. 2016 (ed.). Proceedings of the International Symposium on Interactions of Human, Culture and Nature Explored with University Museum Collections. Kyoto University, Kyoto. 105 pp.

Nakayama, N. 2016. Commercial trawl landings by local fishermen: an important source of scientific specimens for deep-sea fish taxonomy in Japan. In: Nakayama, N. (ed.) Proceedings of the International Symposium on Interactions of Human, Culture and Nature Explored with University Museum Collections. Kyoto University, Kyoto. Pp. 50-56.

Nakayama, N. 2017. Macrouridae. In: Motomura, H., U.B. Alma, N. Muto, R.P.

Babaran and S. Ishikawa (eds.) Commercial and Bycatch Market Fishes of Panay Island, Republic of the Philippines. The Kagoshima University Museum, Kagoshima. P. 54.

中山直英．2018．ソコダラ科．In: 中坊徹次(監修・編)．小学館の図鑑Z 日本魚類館．小学館，東京．Pp. 162-163．

〔その他〕
ホームページ等
http://bp.shogakukan.co.jp/z_sakana/vol11.html

〔国際共同研究〕
国立台湾大学(台湾)
国立自然博物館(ベトナム)

6．研究組織

(1)研究代表者

中山 直英(NAKAYAMA, Naohide)
京都大学・総合博物館・特定助教
研究者番号: 40781894

(4)研究協力者

CHEN, Wei-Jen
(国立台湾大学・海洋研究所・教授)
HOANG, Anh Tuan
(ベトナム国立自然博物館・研究員)