

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 6 月 2 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2010～2013

課題番号：22370032

研究課題名(和文) 系統地理学的解析および耳石分析による日本海深海性底魚群集の成立過程に関する研究

研究課題名(英文) Study of formation process of deep-sea demersal fish community in the Sea of Japan by phylogeographical and otolith analyses

研究代表者

小島 茂明(KOJIMA, Shigeaki)

東京大学・新領域創成科学研究科・教授

研究者番号：20242175

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 8,500,000円、(間接経費) 2,550,000円

研究成果の概要(和文)：日本海に優占する深海底魚類7種および2種群の遺伝的集団構造をミトコンドリアDNAの塩基配列に基づき解析したところ、1) 遺伝的多様性が低く、日本海内外に分化が見られない種、2) 遺伝的多様性はそれほど高くないが、日本海内外に有意な分化が見られる種、3) 種内に大きな遺伝的分化が見られるが、日本海内外に遺伝的差異が見られない種、4) 大きく遺伝的分化した個体群が日本海内外にそれぞれ分布する種、5) 日本海固有種に分類できる事が示された。個体の成長に伴う耳石のSr/Ca値の変化から、そうした構造の形成に、最終氷期に伴う日本海集団の隔離と個体発生的鉛直移動の有無が重要であった事が示唆された。

研究成果の概要(英文)：On the basis of nucleotide sequences of mitochondrial genes, seven species and two species groups of dominant demersal fishes of the Sea of Japan were classified into 1) species with low genetic diversity, showing no genetic deviation of the Sea of Japan population, 2) species with medium genetic diversity species showing genetic deviation of the Sea of Japan population, 3) species with large intra specific genetic diversity showing no genetic deviation of the Sea of Japan population, 4) species with large intraspecific genetic diversity showing significant genetic deviation of the Sea of Japan population, and 5) endemic species to the Sea of Japan. Changes of Sr/Ca values in otoliths with the growth suggested that such genetic population structures were formed through the isolation of the Sea of Japan populations during the last glacial period and the presence or absence of the ontogenetic vertical migration.

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学、生物多様性・分類

キーワード：日本海 深海性底魚類 耳石 遺伝的分化 系統地理学

1. 研究開始当初の背景

日本海は周囲の海域と浅く狭い海峡のみで接続する半閉鎖的な縁海である。最終氷期には、海水準の低下による隔離と大量の淡水の流入により深海域が還元化し、深海生物群集が絶滅し、現在の群集は最盛期後に近隣海域から再侵入した個体により再形成されたものであると考えられてきた。しかし最近の古海洋学の研究により、最終氷期最盛期の日本海深海域でも、対馬海峡の東側や水深 500 m 付近の海底は還元化していなかった事が明らかになってきた。また、数は少ないが、日本海固有の深海生物種の存在は最終氷期を日本海で生き延びた種の存在を示唆していた。

研究代表者らは、日本海の深海生物集団がどのように隔離され、分化したのかを明らかにし、海洋環境変動が深海生物の進化に及ぼした影響を評価する事を目的に、日本海の深海性底魚群集の優占種であるノロゲンゲとコブシカジカの集団構造をミトコンドリア DNA 調節領域の塩基配列に基づき解析した。その結果、前者では、日本海の集団が他海域の集団から遺伝的に完全に分化しており、その分岐年代が最終氷期より前と推定されたのに対して、後者では、日本海、オホーツク海および北西太平洋の集団間に有意な遺伝的差異が検出されなかった。両者の違いは、稚仔魚期の個体発生的垂直移動の有無によると考えられたが、深海性底魚類の稚仔魚期の分布水深の知見は限られており、断片的な採集例から推定されているに過ぎず、新たな手法による検証が必要であった。

2. 研究の目的

最終氷期に環境が極端に悪化した事が知られている日本海の深海性底魚群集を構成する優占種について、DNA の塩基配列に基づき集団の遺伝的構造とその形成過程を推定し、耳石の分析に基づいて推定した稚仔魚期の分布水深と比較する事で、成長段階によ

る鉛直移動の有無が環境変動による集団の衰退とその後の回復過程に強く影響するという仮説を検証する。過去の環境変動が生物群集にどのような影響を及ぼしたかを明らかにする事で、人間活動に起因する将来の環境変化が海洋生態系に及ぼす影響を評価するための有益な情報を得る事を目的とする。

3. 研究の方法

(1) 東京大学大気海洋研究所学術研究船「淡青丸」KT-10-8 次(日本海、北海道沖太平洋)、KT-11-8 次(オホーツク海)、KT-12-18 次(三陸沖)航海を主催し、ビームトロールによる深海性底生魚類の採集をおこなった。また、東北海区水産研究所および日本海区水産研究所による深海水産資源調査航海に参加し、三陸沖および日本海の深海性底生魚類を採集した。更に漁船に定期的に同乗し、新潟沖でサンプルを収集した。日本海南西部でマユガジ亜科魚類の詳細な分布調査をおこなった。

(2) 採集されたノロゲンゲの太平洋集団の遺伝的特性をミトコンドリア DNA の塩基配列に基づき解析し、既知の日本海およびオホーツク海集団と比較した。日本海で優占する深海性底魚種タナカゲンゲ、マツバラゲンゲ、クロゲンゲ種群、日本海底魚の第 3 の優占種とされていたザラビクニンを含むサケビクニン種群、アカガレイ、ソウハチについて日本海内外の集団の遺伝的差異の有無をミトコンドリア DNA の塩基配列に基づいて検証した。

(3) 日本海の底生魚類で卓越するゲンゲ科マユガジ亜科魚類の系統関係をミトコンドリア DNA の 12S および 16S リボゾーム RNA、チトクローム b、チトクローム c オキシダーゼ サブユニット I (COI) 遺伝子および核 DNA 上のロドプシン遺伝子のイントロン領域の塩基配列に基づき解析した。単系統群を成す事が示された日本海固

有種であるアシナガゲンゲとオホーツク海のクロホシマユガジおよび日本海内外での遺伝的分化が確認されたマツバラゲンゲについて、分岐年代および分岐後の各海域の集団サイズ変化をコアレセント理論に基づく手法により解析した。

(4) ノロゲンゲ、タナカゲンゲ、コブシカジカおよびサケビクニン種群の一種の耳石のストロンチウム・カルシウム比 (St/Cr) を電子プローブマイクロアナライザー (EPMA) により核から耳石縁辺に向かって測定した。またタナカゲンゲ、マツバラゲンゲ、ヒナゲンゲ、ヤマトコブシカジカおよびサケビクニン (ザラビクニン種群の一種) の耳石を用いて、安定同位体比質量分析計を用いて酸素安定同位体比を核から耳石縁辺に向かって測定した。

4. 研究成果

(1) 日本海の陸棚斜面で最も優占する底生魚類のグループであるマユガジ亜科魚類を日本海南西部で6種 (タナカゲンゲ、マツバラゲンゲ、クロゲンゲ、アゴゲンゲ、アシナガゲンゲ、ヒナゲンゲ) 約 7,500 尾採集した。最も大型のタナカゲンゲを除く5種は、いずれも限られた海域や水深にのみ出現した。種組成の変化が、水温で最もよく説明される事が、Distance-based linear model (DistLM) 解析により示された。

(2) ミトコンドリアDNA調節領域およびその上流側に位置するリピート配列の解析から、ノロゲンゲの太平洋集団はオホーツク集団と共通する特徴を持つが、遺伝的多様性が遥かに高い事が明らかになった。この結果は、複数の極めて深い海峡により連続しているオホーツク海と太平洋の間に、何らかの分散障害がある事を示している (図1)。

ミトコンドリアDNA調節領域とチトクロームb遺伝子の塩基配列に基づくタナカゲンゲ、マツバラゲンゲ、クロゲンゲ種群の解析では、オホーツク海集団と日本海集団間

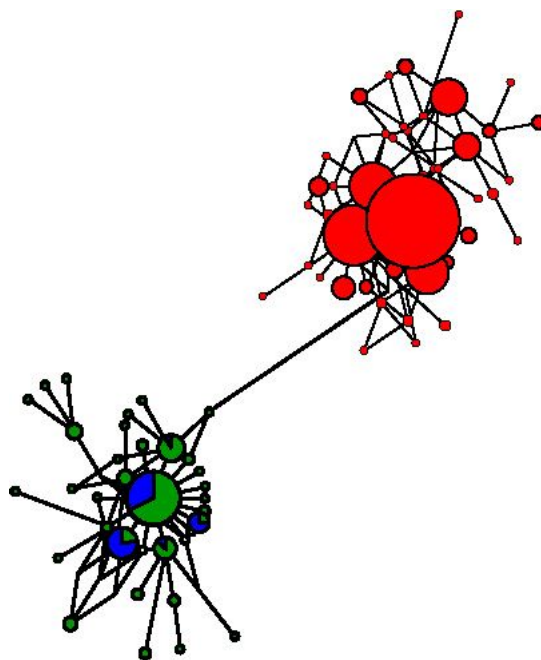


図1 ノロゲンゲの遺伝子ネットワーク。円の面積は個体数を、赤、青、緑はそれぞれ、日本海、オホーツク海、太平洋の個体を表す

に有意な遺伝的分化が示されたが、ノロゲンゲの場合と異なりそれぞれの海域の個体が単系統群になっておらず、分岐からの時間が短いから、分岐後もわずかながら海域間の交流がある可能性が考えられた。

サケビクニン種群ではチトクロームbおよびCOI遺伝子塩基配列に基づく系統解析により、日本海内外の個体が完全に分化しており、それぞれ別種と考えられる複数の単系統群から成る事が示された。これは本研究の開始後に発表された Kai et al. (2011)の結果と一致するものであったが、オホーツク海から Kai et al. (2011)が報告していない系統群が、新たに見出された。

ミトコンドリアDNA調節領域の塩基配列に基づいて、異体類のアカガレイとソウハチの集団構造を解析したところ、前者では得られた全ての配列が互いに、よく似ており、海域間に遺伝的分化が全くみられないというコブシカジカと同じ特徴を示したのに対して、後者では大きく遺伝的に異なる2つの

グループに分かれるというノロゲンゲと似た性質を示したが、ノロゲンゲの場合と異なり、どちらのグループも日本海、オホーツク海、黄海および太平洋の全てに分布していた。各海域での2グループの頻度分布から、過去の日本海集団の隔離による遺伝的分化と氷期後の隔離障壁の消滅に伴う二次的接触が、原因として考えられた。

(3) マユガジ亜科の分子系統解析の結果、その単系統性が支持されたが、先行研究で支持されていたマユガジ属の単系統性が否定された。また、深海の泥底環境での姿勢保持や摂餌に参与するとされている下顎骨軟骨組織がマユガジ属の進化過程で複数回、独立に獲得されたことが示された。更に、日本海の深海性底魚の固有種であるアシナガゲンゲが、太平洋産のクロホシマユガジと極めて近縁である事が明らかになった。アシナガゲンゲは、日本海に隔離されたクロホシマユガジとの共通祖先が遺伝的に分化し、別種と認識される程度まで形態的分化を遂げたものであると考えられた。ミトコンドリアDNAチトクロームbおよびCOI遺伝子の塩基配列に基づく、集団レベルの解析でも、両種が単系統群となっている事が確認された。同様にマユガジ亜科内で、日本海と近隣海域のそれぞれに分布する姉妹種のペアが、さらに2組認められた。

アシナガゲンゲとクロホシマユガジを対象にコアセメント理論に基づく解析をおこない、両者が更新世中期に分化したことを示した。更にベイズ法に基づく解析により、アシナガゲンゲ集団では最終氷期後に、クロホシマユガジ集団では最終氷期中に急速な集団サイズ拡大が起きた事が示された。次に日本海およびオホーツク海南部に生息するマツバラゲンゲを対象に同様の解析をおこない、分岐年代が最終氷期に遡ることを示した。また、日本海集団のサイズが最終氷期後、急速に拡大したのに対して、オホーツク海集団

は最終氷期を通じて安定的に維持されていたが、最終氷期後に急速に縮小したことを示した。以上の結果は、日本海の深海底魚相が更新世の氷期間氷期サイクルに伴う海峡での隔離と海域毎に異なる環境変遷より形成された事を示している。

(4) ノロゲンゲ、サケビクニン種群およびコブシカジカの耳石のストロンチウム・カルシウム比 (St/Cr) を、EPMA を用いて核から耳石縁辺に向かって測定したところ、ノロゲンゲとサケビクニン種群では全体を通じて大きな値の変化がみられなかったのに対して、コブシカジカでは生活史の初期に形成される核付近で St/Cr の急激な上昇がみられた (図2)。ノロゲンゲの耳石縁辺部の St/Cr

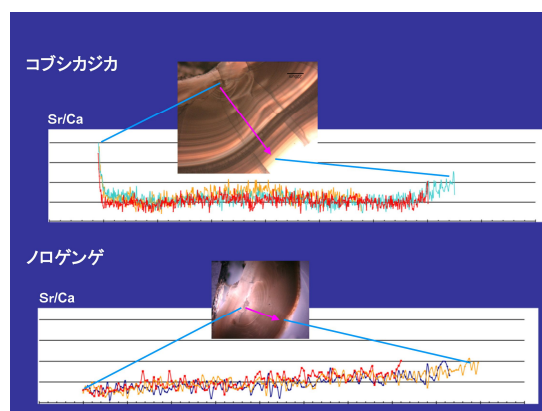


図2 成長に伴うコブシカジカとノロゲンゲの耳石の St/Cr の変化

の値が採集場所の水温と有意に正相関することやコブシカジカと近縁であるが、個体発生的鉛直移動をしないことが知られているニウドウカジカではこの様な現象がみられなかったことから、コブシカジカの St/Cr の上昇は、発生初期を水温の高い海洋表層付近で過ごすためと考えられた。二次元高分解能二次イオン質量分析計 (NanoSIMS) を用いた精密元素マッピングによりコブシカジカの鉛直移動は受精卵の段階ではなく、孵化後に起こることが示唆された。タナカゲンゲで同様な解析をおこなったところ、本種は稚仔

魚期の鉛直移動は行わないが、成長後に浅所へ頻りに移動する結果、海域間の遺伝的交流が維持され、遺伝的分化が生じていない事が示唆された。

深海性底魚5種の耳石を用いて、成長に伴う酸素安定同位体比の変化を解析したが、いずれの種についても急激な変化は見出されなかった。St/Cr に比べて感度が低いため、発生初期に個体が経験する水温の変化が反映されていない可能性が考えられた。

(5) 本研究から日本海の底生魚類は1) 遺伝的多様性が低く、日本海内外に分化が見られない種(コブシカジカ、アカガレイ)、2) 遺伝的多様性はそれほど高くないが、日本海内外に有意な分化が見られる種(タナカゲンゲ、マツバラゲンゲ、クロゲンゲ)、3) 種内に大きな遺伝的分化が見られるが、日本海内外に遺伝的差異が見られない種(ソウハチ)、4) 大きく遺伝的分化した個体群が日本海内外にそれぞれ分布する種(ノロゲンゲ、サケビクニン種群)、5) 日本海固有種(アシナガゲンゲ)に分類できる事が示された。耳石の解析結果を合わせ考えると、1) は稚仔魚期の海洋表層への個体発生的鉛直移動のため、最終氷期の日本海表層部の淡水化により絶滅し、氷期後に再侵入した種、2) は日本海集団が最終氷期に隔離され、氷期を日本海で生き延びて遺伝的に分化したが、氷期後に外部との間で限定的な個体移動が起きている種、3) は最終氷期以前から日本海集団が隔離され、遺伝的に分化していたが、最終氷期後に分散障害がなくなったため、外部と自由な個体移動が起きた種、4) は最終氷期以前から現在に至るまで日本海集団が隔離され続けているが日本海内外に形態差が生じていない種、5) は最終氷期以前から現在に至るまで日本海集団が隔離され、日本海内外の個体間に形態差が生じた種であると考えられる(図3)。

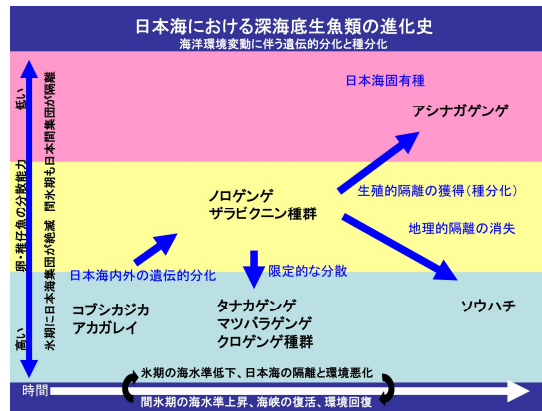


図3 日本海に分布する深海底魚類の進化の模式図

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4件)

Kojima, S., K. Sakuma and T. Yanagimoto: Contrasting genetic population structures between congeneric flounder species, *Hippoglossoides dubius* and *H. pinetorum*. Plankton and Benthos Research, in press (2014) 査読有

Sakuma, S., Y. Ueda, T. Hamatsu and S. Kojima: Contrasting population history of deep-sea demersal fish, *Lycodes matsubarai* in the Sea of Japan and the Sea of Okhotsk. Zoological Science, in press (2014) 査読有

Shinohara, G., M. Nakae, Y. Ueda, S. Kojima and K. Matsuura: Annotated checklist of deep-sea fishes of the Sea of Japan. National Museum of Nature and Science Monographs, 44, 225-291 (2014) 査読無

Kojima, S., R. Maeda, K. Sakuma, Y. Kokubu, S. Hagihara and M. Itoh: Genetic characterization of the northwestern Pacific population of a deep-sea demersal fish, *Bothrocara hollandi*. Plankton and Benthos Research, 6, 108-114 (2011) 査読有

https://www.jstage.jst.go.jp/article/pbr/6/2/6_2_108/_pdf

〔学会発表〕(計 2 件)

Kojima, S. and K. Sakuma: Phylogeography of deep-sea demersal fishes inhabiting the Sea of Japan and neighboring sea areas. Russian - German workshop “Future Vision II”, Deep-sea investigations in the northwestern Pacific. 2013 年 9 月 9 日 A. V. Zhimunsky Institute of Marine Biology, Vladivostok

小島茂明ほか：日本海産深海底魚類の遺伝的集団構造 ソウハチで発見された第 3 のパターン . 2012 年度日本プランクトン学会・日本ベントス学会合同大会 2012 年 10 月 7 日 東邦大学

Kojima, S. et. al.: Population structure and life history of deep-sea demersal fishes of the Japan Sea. Trench Connection: International Symposium on the Deepest Environment on Earth 2010 年 11 月 10 日 東京大学 大気海洋研究所

〔図書〕(計 2 件)

Kojima, S. and K. Sakuma: Phylogeography of deep-sea demersal fishes inhabiting the Sea of Japan and neighboring sea areas. in ‘Proceedings of Russian - German workshop “Future Vision II”, Deep-sea investigations in the northwestern Pacific’, A. V. Zhimunsky Institute of Marine Biology, Vladivostok, pp. 61-63 (2013)

小島茂明：日本列島周辺の海洋生物. 進化学事典 日本進化学会編 共立出版, 500-502 (2012)

(1) 研究代表者

小島 茂明 (KOJIMA, Shigeaki)
東京大学・大学院新領域創成科学研究科・教授

研究者番号：20242175

(2) 研究分担者

大竹 二雄 (OTAKE, Tsuguo)
東京大学・大気海洋研究所・教授

研究者番号：20160525

(3) 連携研究者

篠原 現人 (SHINOHARA, Gento)
独立行政法人国立科学博物館・動物研究部・研究主幹

研究者番号：10280520