

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 3 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2012～2014

課題番号：24370036

研究課題名(和文) 更新世の氷期-間氷期サイクルが日本列島周辺魚類の分布形成に与えた影響の解明

研究課題名(英文) Zoogeographic and systematic studies on marine and diadromous fishes related to glacial-interglacial cycles

研究代表者

中坊 徹次 (Tetsuji, Nakabo)

京都大学・総合博物館・教授

研究者番号：20164270

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 7,100,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、氷期-間氷期サイクルが日本列島周辺の海産魚、および通し回遊魚の分布パターン形成に与えた影響を明らかにすることを目的として研究を進めた。海産魚では、北太平洋に広く分布する寒海系魚類に海域間で遺伝的・形態的差異が認められるケースが多くみられたほか、暖海系魚類では、間氷期に対馬海峡によって個体群が分化した後、氷期の海退で二次的接触や交雑が生じたと考えられるパターンが複数の種で確認された。氷期-間氷期サイクルが淡水魚に与える影響については多くの研究例があったが、本研究の結果、海産魚や通し回遊魚でもその影響が大きいことが明らかとなった。

研究成果の概要(英文)：For an understanding of the impact of glacial–interglacial cycles on distribution of fishes of the Japanese Archipelago and neighboring regions, we determined patterns of population structure focusing on marine and diadromous fishes. We found extensive population sub-divisions among geographic regions associated with a sea-level regression during glacial periods in some marine cold-water species. In addition, the genetic population structure in marine temperate-water species suggested population subdivision during glacial periods and consequent secondary contact during interglacial periods across the Tsushima Strait. Although the impact of glacial–interglacial cycles on freshwater fishes is well known, we showed such impact also have affected the population structures and distributional patterns of marine and diadromous fishes.

研究分野：魚類系統分類学

キーワード：種分化 氷河期海洋生物地理 系統地理学

1. 研究開始当初の背景

日本列島周辺の多様性に富む魚類相と、魚類相の基となる各魚種の種内個体群の分布パターン形成史の解明は、生物地理学の興味深い課題である。魚類の分布パターンは、現在の海洋構造の影響のほかに現在の状況になる以前の履歴を歴史的要素と合わせて考慮する必要がある。歴史的要素のなかでも、種や個体群レベルでの魚類の分布パターン形成にとりわけ重要な意味を持つと考えられるのは、最も新しい地質時代の第四紀更新世(約260万年前～約1万年前)、いわゆる氷河期である。しかし、氷河期に実際にどのような魚類の分布変動が起こっており、氷河期終了後にどのようにして現在の分布となったのかについては、ほとんどわかっていなかった。

2. 研究の目的

第四紀更新世(約260万年前～約1万年前)には大陸氷河・氷床が発達する氷期と、温暖な間氷期が交互に生じていた。氷期には寒冷化により温帯生物の生息限界が南下するとともに、海水の減少のため海面が大幅に低下したことが知られており、淡水魚類の現在の分布形成にはこの氷期-間氷期サイクルの影響が大きいことが各地の研究で明らかにされつつある。一方、海産魚類と通し回遊魚(海と淡水域を往復する魚)では海面低下期には地峡の形成による海洋の分断や海流の移動により、海中の環境も著しく変化するため、分布形成に強い影響を受けていると考えられるが、研究例は少ない。本研究では、氷期-間氷期サイクルが日本列島周辺の海産魚(暖海系魚類と寒海系魚類)および通し回遊魚の分布パターン形成に与えた影響を明らかにすることを目的とする。

3. 研究の方法

本研究は、日本周辺の海産魚および通し回遊魚の現在の分布パターンがどのように形成されたかを解明するものであり、第四紀更新世(約260万年前から約1万年前)の氷期-間氷期サイクルの海洋環境変動が主要因の一つであるという仮説のもとに分析を行う。

寒海系海産魚、暖海系海産魚、通し回遊魚の3カテゴリーから代表的な種を選び、各種の示す分散・分断・個体群拡大等の歴史について時間軸を入れて推定し、それらを重ね合わせて全体としての層序構造を描く。比較的近年の事象を扱うため、主に分子遺伝データを用いた、近縁種群や種内個体群レベルでの系統地理学的・人口学的分析を主体とする。

4. 研究成果

分析に用いた多くの魚類で、氷期-間氷期サイクルで種分化が起きた可能性が考えられた。具体的な研究成果は以下の通りである

寒海系魚類
寒海系魚類では、メバル属魚類のヨロイメ

バル複合種群、ムラソイ複合種群とキツネメバル複合種群に関する成果を得た。ヨロイメバル複合種群に含まれるヨロイメバル・コウライヨロイメバルは対馬海峡をはさみ、氷期-間氷期サイクルで種分化が起きた可能性が考えられた。ムラソイ複合種群とキツネメバル複合種群は、それぞれ近い過去に分化した2種を含んでいるものの、交雑が起こっていることが明らかとなり、特に後者では海洋環境(水温と分布水深)が交雑の頻度に関わっていることが示唆された。

ダンゴウオ科についてもいくつかの新知見が得られた。本科に含まれるコンペイトウは、北太平洋に広く分布していると考えられていたが、遺伝的分析の結果、北西太平洋と北東太平洋の集団は遺伝的に大きく異なっているだけでなく、北西太平洋では日本海・オホーツク海にも有意な遺伝的分化が見られた。これはおそらく氷期の海水準低下に伴い、集団分化が起こったものと考えられた。同時に、本科の分類形質として使われてきた骨質上突起の有無は性的2型であることが明らかとなり、本科魚類の大幅な分類の見直しが必要であることを報告した。また、ダンゴウオの日本海集団と太平洋集団にも大きい遺伝的分化と形態的差異を見いだした。これらについては現在別種として報告すべく、論文を作製中である。これらについても、氷期-間氷期サイクルで種分化が起きた可能性が考えられた。

その他、イカナゴ科魚類、ゲンゲ科魚類、クサウオ科魚類について論文を公表した。特に日本近海のイカナゴ科イカナゴ属魚類は、現在まで2種と考えられてきたが、もう1種が混同されていたことが明らかとなり、これを新種として発表した。またクサウオ科魚類のサケビクニン類からもポフォート海に生息する1新種を発表し、同時に近縁種の分類学的混乱を整理した。特にサケビクニン類は海域間での分化が認められており、海水準低下による分断が種分化につながった可能性が高い。

暖海系海産魚

暖海系魚類では、ニシン科のコノシロの種内に深く分化した2つのミトコンドリアDNA系統が部分的に重複しつつ側所的に存在することを明らかにした。重複分布域での生殖隔離の有無を調べるために多数のマイクロサテライトDNAマーカーを新規に単離し分析したところ、両系統の間では遺伝子交流が制限されている可能性が示された。この二つの系統は、対馬海峡の南北で氷期の隔離によって成立した後、間氷期に二次的接触が生じたと考えられる。

ウシノシタ科のデンベエシタピラメとアカシタピラメは今まで同種とされることが多かったが、遺伝学的および形態学的分析から、別種として扱うのが妥当であることを明らかにした。しかし、ミトコンドリアDNA分析および核DNAのAFLP分析の結果からは、

有明海，瀬戸内海，日本海西部などで両種の交雑個体群が認められ，海水準変動サイクルに影響された，個体群分化とその後の二次的接触による部分的交雑の繰り返しという複雑なプロセスが想定された。

通し回遊魚

通し回遊性魚類では，山梨県西湖でサケ科のクニマスおよび同属のヒメマスについてミトコンドリア DNA およびマイクロサテライト DNA 分析を行い，両種が西湖では生殖的隔離を保っていること，両種間の遺伝的分化レベルは小さく，ヒメマス（ベニザケ）の地域個体群間の差異に相当することを明らかにした。同時に，クニマスの発育に伴う形態変化を詳細に調べてヒメマスと比較し，結果を公表した。

山梨県本栖湖では両種間の交雑に由来するとみられる個体が発見されたため，多くの標本について遺伝学的分析を行ったところ，本栖湖では西湖と異なり純粋なクニマス個体は見出されず，ヒメマスとの間で交雑群を形成していることが明らかとなった。クニマスは温暖な間氷期にヒメマス-ベニザケ群から分化したと推定されるが，未だヒメマスとの間に交配後隔離は成立していないと考えられる。

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 16 件)

1. Orr JW, Kai Y, Nakabo T: "Snailfishes of the *Careproctus rastrinus* complex (Liparidae): redescriptions of seven species in the North Pacific Ocean region, with the description of a new species from the Beaufort Sea" *Zootaxa* (in press). 査読あり
2. Orr JW, Sharon W, Kai Y, Raring N, Nakabo T, Katugin O, Guyon J: "Systematics of North Pacific sand lances of the genus *Ammodytes* based on molecular and morphological evidence" *Fishery Bulletin* 113. 129-156 (2015), 査読あり
3. Tohkairin A, Hamatsu T, Yoshikawa A, Kai Y, Nakabo T: "An illustrated and annotated checklist of fishes on Kitami-Yamato Bank, southern Sea of Okhotsk" *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory* 43. 1-29 (2015), 査読あり
4. Kai Y, Stevenson DE, Ueda Y, Hamatsu T, Nakabo T: "Molecular insights into geographic and morphological variation within the *Eumicrotremus asperrimus* species complex (Cottoidei: Cyclopteridae)" *Ichthyological Research* 査読あり
5. DOI: 10.1007/s10228-014-0453-4
Tohkairin A, Kai Y, Ueda Y, Hamatsu T, Ito M, Nakabo T: "Morphological divergence between two color morphotypes of *Crystallichthys matsushimae* (Cottoidei: Liparidae)." *Ichthyological Research* 62:145-155 (2015), 査読あり
6. Kai Y, Ueda Y, Fujiwara K, Itoh M, Yamasaki A, Nakabo T: "Population structure and demographic history of *Davidjordania poecilimon* (Teleostei: Perciformes: Zoarcidae)" *Species Diversity* 19. 15-19 (2014), 査読あり
7. Gwak WS, Lee YD, Nakayama K: "Population structure and sequence divergence in the mitochondrial DNA control region of gizzard shad *Konosirus punctatus* (Temminck & Schlegel) in Korea and Japan" *Ichthyological Research* 62. 379-385 (2015), 査読あり
8. Nakayama K, Muto N, Nakabo T: "Mitochondrial DNA sequence divergence between "Kunimasu" *Oncorhynchus kawamurae* and "Himemasu" *O. nerka* in Lake Saiko, Yamanashi Prefecture, Japan, and their identification using multiplex haplotype-specific PCR" *Ichthyological Research* 60. 277-281 (2013), 査読あり
9. Muto N, Noda T, Kai Y, Nakabo T: "First record of albinism in the rockfish *Sebastes pachycephalus* complex (Scorpaeniformes: Scorpaenidae)" *Ichthyological Research* 60. 195-197 (2013), 査読あり
10. Muto N, Kai Y, Noda T, Nakabo T: "Extensive hybridization and associated geographic trends between two rockfishes *Sebastes vulpes* and *S. zonatus* (Teleostei: Scorpaeniformes: Sebastidae)" *Journal of Evolutionary Biology* 28. 1750-1762 (2013), 査読あり
11. Kai Y, Muto N, Nakabo T: "*Sebastodes tanakae*, a junior synonym of *Sebastes trivittatus* (Scorpaenoidei: Sebastidae)" *Ichthyological Research* 60. 272-276 (2013), 査読あり
12. Kai Y, Muto N, Noda T, Orr JW, Nakabo T: "First record of a rockfish (Sebastidae), *Sebastes melanops*, from the western North Pacific, with comments on its synonymy" *Species Diversity* 18. 175-182 (2013), 査読あり

13. Muto N, Nakayama K, Nakabo T: "Distinct genetic isolation between "Kunimasu" (*Oncorhynchus kawamurae*) and "Himemasu" (*O. nerka*) in Lake Saiko, Yamanashi Prefecture, Japan, inferred from microsatellite analysis" *Ichthyological Research* 60. 188-194 (2013), 査読あり
14. Kai Y, Nakabo T: "Taxonomic review of the *Sebastes pachycephalus* species complex (Teleostei: Scorpaeniformes: Sebastidae)" *Zootaxa* 3637. 541-560 (2013), 査読あり
15. Muto N, Noda T, Kai Y, Nakabo T: "First record of albinism in the rockfish *Sebastes pachycephalus* complex from Miyako, Iwate Prefecture, Japan" *Ichthyological Research* 60. 195-197 (2013), 査読あり
16. Kai Y, Park KD, Nakabo T: "The incomplete history of mitochondrial DNA lineages between *Sebastes longispinis* and *S. hubbsi* (Scorpaeniformes: Scorpaenidae)" *Journal of Fish Biology* 81. 954-965 (2012), 査読あり

[学会発表](計 31 件)

1. Kai Y, Stevenson DE, Ueda Y, Hamatsu T, Nakabo T: "Molecular insights into geographic and morphological variation within the *Eumicrotremus asperimus* species complex (Cottoidei: Cyclopteridae)" *Fishery Sciences Association of Korea*. 2014年7月2日. Busan, Korea. (招待講演)
2. Kai Y: "Fish Collection Building in Kyoto University: Present Status" *Symposium on the Collection of Fish Specimen at MABIK*. 2014年7月3日. Gunsan, Korea. (招待講演)
3. Nakabo T: "Fishes of Japan with pictorial keys to the species" and the fish collection of Kyoto University (FAKU). *Symposium on the Collection of Fish Specimen at MABIK*. 2014年7月3日. Gunsan, Korea. (招待講演)
4. Nakabo T: "Struggles with species limits" *Fishery Sciences Association of Korea*. 2014年7月2日. Busan, Korea. (招待講演)
5. 吉川 茜・甲斐嘉晃・中坊徹次: "北太平洋産ユメカサゴ属 3 種の形態的特徴と分布" *日本魚類学会*, 2014年11月14-17日, 神奈川県立生命の星・地球博物館(神奈川県小田原市)
6. 甲斐嘉晃・池口新一郎・金 眞久・中坊

徹次: "日本初記録のタウエガジ科魚類 *Dictyosoma tongyeongensis*" *日本魚類学会*, 2014年11月14-17日, 神奈川県立生命の星・地球博物館(神奈川県小田原市)

7. 松井彰子・乾 隆帝・山下 洋・中山耕至: "日本沿岸域におけるタビラクチの系統地理学的検討" *日本魚類学会*, 2014年11月14-17日, 神奈川県立生命の星・地球博物館(神奈川県小田原市)
8. 上田修作・武島弘彦・高橋 洋・田上英明・中山耕至・小松輝久: "マイクロサテライト DNA 分析から見たアカメの遺伝的集団構造" *日本生態学会大会*, 2014年3月14日-18日, 広島国際会議場(広島県広島市)
9. 松井彰子・中山耕至・甲斐嘉晃・山下洋: "キララハゼ 3 種における遺伝的集団構造と生態的特性の関係" *日本魚類学会*, 2013年10月4日-6日, 宮崎観光ホテル(宮崎県宮崎市)
10. 上田修作・武島弘彦・高橋 洋・田上英明・中山耕至・小松輝久: "マイクロサテライト DNA 分析からみた高知県産アカメの遺伝的集団構造" *日本魚類学会*, 2013年10月4日-6日, 宮崎観光ホテル(宮崎県宮崎市)
11. 山田 諒・中山耕至・W-S GWAK: "中国および韓国におけるスズキ・タイリクスズキ間の自然交雑の確認" *日本魚類学会*, 2013年10月4日-6日, 宮崎観光ホテル(宮崎県宮崎市)
12. W-S Gwak・D-H Han・中山耕至: "ミトコンドリア DNA 分析からみた韓国および日本沿岸におけるコノシロの遺伝的集団構造" *日本魚類学会*, 2013年10月4日-6日, 宮崎観光ホテル(宮崎県宮崎市)
13. 片淵弘志・甲斐嘉晃・中坊徹次: "アカタナゴ 2 集団の形態的差異" *日本魚類学会*, 2013年10月4日-6日, 宮崎観光ホテル(宮崎県宮崎市)
14. 東海林明・甲斐嘉晃・上田祐司・濱津友紀・伊藤正木・中坊徹次: "AFLP 法によるアバチャン(クサウオ科)の遺伝的集団構造の推定" *日本魚類学会*, 2013年10月4日-6日, 宮崎観光ホテル(宮崎県宮崎市)
15. 甲斐嘉晃・池口新一郎・中坊徹次: "日本海から得られたダンゴウオの形態的・遺伝的特徴." *日本魚類学会*, 2013年10月4日-6日, 宮崎観光ホテル(宮崎県宮崎市)
16. Matsui S, Nakayama K, Kai Y, Yamashita Y.: "Contrasting genetic population structures among three species of *Acentrogobius* around the Japanese archipelago." *9th Indo-Pacific Fish Conference*, 2013年6月24日-28日, 沖縄コンベンション

- センター(沖縄県宜野湾市)
17. Gwak W-S, Han D-H, Nakayama K: "Population structure and sequence divergence in the mitochondrial DNA control region of Gizzard shad *Konosirus Punctatus* in Korea and Japan" 9th Indo-Pacific Fish Conference, 2013年6月24日-28日, 沖縄コンベンションセンター(沖縄県宜野湾市)
 18. Nakabo T, Tohkairin A, Muto N, Kai Y, Nakayama K: "'Kunimasu", *Oncorhynchus kawamurae* Jordan and McGregor, 1925 (Salomoniformes: Salmonidae), rescued from extinction" 9th Indo-Pacific Fish Conference, 2013年6月24日-28日, 沖縄コンベンションセンター(沖縄県宜野湾市)
 19. Sakai K, Kai Y, Nakabo T. 2013.: "Taxonomic review of *Kyphosus* species (Perciformes, Kyphosidae) from the Indo-Pacific and Atlantic Oceans" 9th Indo-Pacific Fish Conference, 2013年6月24日-28日, 沖縄コンベンションセンター(沖縄県宜野湾市)
 20. Muto N, Kai Y, Noda T, Nakabo T: "Historical divergence followed by secondary contact in *Sebastes trivittatus* (Scorpaeniformes: Sebastidae)" 9th Indo-Pacific Fish Conference, 2013年6月24日-28日, 沖縄コンベンションセンター(沖縄県宜野湾市)
 21. Kai Y, Orr JW, Nakabo T: "Genetic divergence in the *Careproctus rastrinus* species complex (Liparidae) inferred from AFLP: evidence of secondary contact in the Bering Sea" 9th Indo-Pacific Fish Conference, 2013年6月24日-28日, 沖縄コンベンションセンター(沖縄県宜野湾市)
 22. Tohkairin A, Kai Y, Ueda Y, Hamatsu T, Ito M, Nakabo T: "Morphological and genetic divergence in *Crystallichthys matsushimae* (Cottoidei, Liparidae)" 9th Indo-Pacific Fish Conference, 2013年6月24日-28日, 沖縄コンベンションセンター(沖縄県宜野湾市)
 23. 中坊徹次: "クニマス、過去からの生還" 日本動物学会, 2012年9月14日, 大阪大学会館(大阪府)(招待講演)
 24. 中坊徹次: "クニマスの生物学的特性" 日本魚類学会市民公開講座, 2012年7月14日, 山梨県立博物館(山梨県)(基調招待講演)
 25. 中山耕至: "西湖におけるクニマスとヒメマスの遺伝的差異" 日本魚類学会市民公開講座, 2012年7月14日, 山梨県立博物館(山梨県)(招待講演)
 26. 田路拓人・中山耕至: "アカシタビラメとデンベエシタビラメの遺伝的比較" 日本魚類学会, 2012年9月24日-25日, 水産大学校(山口県下関市)
 27. 東海林明・甲斐嘉晃・上田祐司・濱津友紀・伊藤正木・中坊徹次: "アバチャン(クサウオ科: スイショウウオ属)に見られる2色彩型の遺伝的差異" 日本魚類学会, 2012年9月24日-25日, 水産大学校(山口県下関市)
 28. 甲斐嘉晃・Duane E. Stevenson・上田祐司・濱津友紀・中坊徹次: "北太平洋におけるコンペイトウ(ダンゴウオ科)の形態変異と遺伝的集団構造" 日本魚類学会, 2012年9月24日-25日, 水産大学校(山口県下関市)
 29. Kai Y, Nakabo Y: "Rediscovered type specimens in the fish collection of Kyoto University (FAKU)" Association of Pacific Rim Universities (APRU) Research Symposium on University Museums, 2012年9月10日-11日, 京都大学(京都府)
 30. Muto N, Kai Y, Noda T, Nakabo T: "Extensive introgressive hybridization in marine fishes and its geographic trends: a case of rockfishes *Sebastes vulpes* and *S. zonatus*(Scorpaeniformes: Scorpaenidae) from Japan" Fish Barcode of Life World Conference 2012, 2012年6月12日, Yeosu, Korea
 31. Kai Y, Jeong CH, Nakabo T: "Molecular phylogenetic perspective on the morphological diversification of *Sebastes* (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) from the western North Pacific" Fish Barcode of Life World Conference 2012, 2012年6月12日, Yeosu, Korea
- 〔図書〕(計2件)
- 池田博美・中坊徹次: "南日本太平洋沿岸の魚類" 東海大学出版部, 神奈川, xxi+597pp (2015)
- 中坊徹次: "東アジアにおける魚類の生物地理学(日本産魚類検索全種の同定第三版)" 東海大学出版会. 50 (2013)
- 〔産業財産権〕
該当なし
- 〔その他〕
該当なし
6. 研究組織
(1)研究代表者

中坊徹次 (NAKABO, Tetsuji)

京都大学総合博物館・教授

研究者番号：20164270

(2)研究分担者

中山耕至 (NAKAYAMA, Kouji)

京都大学大学院農学研究科・助教

研究者番号：50324661

甲斐嘉晃 (KAI, Yoshiaki)

京都大学フィールド科学教育研究センター・助教

ー・助教

研究者番号：30379036

(3)連携研究者

なし