様　式　Ｃ－１９、Ｆ－１９－１、Ｚ－１９　（共通）

科研費 KAKENHI

科学研究費助成事業　　研究成果報告書

令和　５ 年　６ 月 ２０ 日現在

機関番号：１６４０１

研究種目：若手研究

研究期間：2018～2022

課題番号：１８Ｋ１４５０９

研究課題名（和文）ソコダラ科トウジン属魚類の種多様性、系統分類、および形態進化の解明

研究課題名（英文）Exploring species diversity, phylogenetic systematics, and morphological evolution of the grenadier genus Coelorinchus

研究代表者

中山　直英（Nakayama, Naohide）

高知大学・教育研究部自然科学系理工学部門・講師

研究者番号：４０７８１８９４

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費）　　3,200,000円

研究成果の概要（和文）：ソコダラ科トウジン属Coelorinchus Giorna, 1809の分類を，亜属と種の両レベルから検討した．分類学的に亜属と想定される種群を再定義し（12種群＋1種を確認），これらの識別形質や構成種を明らかにした．また，インド-西部太平洋を中心に新種記載と既知の学名の整理を行い，日本周辺の北西太平洋に分布する種については包括的な分類学的再検討を出版した．さらに，トウジン属全種の採集情報を分献と標本に基づき徹底的に調査し，各種の分布を詳細に明らかに．また，日本周辺の北西太平洋における本属の動物地理的特性を議論した．

研究成果の学術的意義や社会的意義
研究対象のトウジン属は水産的に重要なタラ最大の属であり，一部の種は漁獲され，未利用資源としての可能性も高い．しかし，過去に世界レベルの分類学的再検討が一度もなされておらず，亜属と種の両レベルで分類が混乱していた．本研究により，属内の分類学的な整理が飛躍的に進み，日本周辺の北西太平洋では，長年未解明であった分類学的問題が一掃された．また，この海域における本属魚類の分布パーターンやその動物地理学的特性が詳細に解明された．本研究の成果は，本属魚類を対象とした水産学を含むあらゆる分野の基礎資料として重要である．

研究成果の概要（英文）：This study revised taxonomy of the grenadier genus Coelorinchus Giorna, 1809 both at subgeneric and species levels. In order to revise subgeneric classification, 13 species groups (each of which was assumed to be a subgenus) were re-defined, and their diagnostic features and included species were clarified. A number of taxonomic problems has been solved based on new species descriptions, redescriptions of known species, and discussion of synonymy, and a taxonomic monograph was published for species distributed in the northwestern Pacific around Japan. Distributional information of all species was summarized based on literature surveys and the specimens examined, and zoogeographical characteristics of the genus in the northwestern Pacific around Japan were discussed.

研究分野：魚類学

キーワード：分類学　生物多様性　形態学　深海魚

※科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属します。

様　式　Ｃ－１９，Ｆ－１９－１，Ｚ－１９（共通）

１．研究開始当初の背景

タラ目のソコダラ科魚類は深海底で爆発的に種分化した一群である（世界から約 27 属 370 種以上）．このうち，本研究で扱ったトウジン属 *Coelorinchus* Giorna, 1809 は，科内最大の属で（研究当初の段階では約 120 有効種），形態形質や生息水深の多様化も著しい．しかし，その種数の多さから，本属の世界的な分類学的再検討は一度もなされておらず，亜属と種の両レベルで分類が混乱していた．まず亜属レベルでは，伝統的に認められてきた 4 つの亜属（*Oxygadus* Gilbert and Hubbs, 1920 ソロイヒゲ亜属，*Oxymacrurus* Bleeker, 1874 トウジン亜属，*Paramacrurus* Bleeker, 1874 ムグラヒゲ亜属，および *Quincuncia* Gilbert and Hubbs, 1920 ヤリヒゲ亜属）の有効性が疑問視されていた．また，申請者による形態形質に基づく先行研究からも，従来の亜属は少なくとも 12 の種群に細分化されると想定されていた．これらの種群は分類学的には亜属に相当すると考えられるが，その系統的な裏付けは不十分であった．次に種レベルでは，近縁と想定される種間で外見的特徴が酷似しており，多くの種では形態形質の種内変異も十分検討されていなかった．また，既知の学名の異名関係が整理されておらず，未記載と考えられる標本も多数確認されていたため，既報の文献では普通種ですら同定が困難な場合もあった．一方，トウジン属を含む深海性魚類は深海という特異な生息環境に適応したユニークな形態的特徴を有しているが，適応形態の進化に関する過去の議論は推察に留まっている場合が多く，系統仮説に裏付けられた研究例は限られている．トウジン属の種間では，生息水深などと関連した形態の連続的かつ明瞭な変化が存在し，浅場に生息する種ほど発光器が発達し，体の斑紋が複雑になる傾向がある．また，生息水深と形態的特徴は種群（すなわち亜属）ごとに一定のまとまりを持つ．このような傾向は進化生物学的に興味深く，魚類の適応形態について理解を深める上でも有用であると考えられる．

２．研究の目的

本研究では，形態および遺伝的形質に基づき，研究開始当初に判明していた 12 種群が独立した亜属に相当するのか検討する．また，新種記載と既知種の学名の整理を精力的に行い，トウジン属の種多様性の全容解明に挑む．また，形態形質に基づく分類が遺伝的形質からも支持されるか検証するとともに，本属魚類の形態的特徴，分布域，検索表などをまとめたレビューの出版を目指す．さらに，上記から得られる形態情報と系統仮説を用い，トウジン属における形態進化と生息水深の関連性を評価する．

３．研究の方法

（1）フィールドワークと標本調査

国内外でフィールドワーックを行い，トウジン属を中心としたソコダラ科魚類の生鮮標本および組織サンプルを入手した．国内では，静岡県（2018–2022 年度），愛知県（2018–2019 年度），および高知県（2022 年度）において底曳網漁業の混獲物の調査を行った．また，他機関から駿河湾を中心とした南日本から得られた大型の生鮮標本の提供があった．海外では，南シナ海北部および台湾東部で実施された調査航海（2018 年度；台湾・フランス・日本の研究機関が参画した深海生物の国際共同研究）に参加し，トウジン属を含むソコダラ科の研究サンプルを多数得た．

フィールドワークと並行して，国内の研究機関に保管されている標本を重点的に調査し，分類学的問題を抱える既知種について，形態的特徴の種内変異を把握した．国立科学博物館（2019 年度），京都大学総合博物館（2018 年度），および高知大学理工学部（2018–2019 年度）を訪問し，所蔵標本の現地調査を実施した．一方，国内に標本がない種では，海外の研究機関から標本を借用し，比較検討に供した．標本の借用が困難な場合（タイプ標本や大型の標本）は，必要に応じて現地調査を行う予定であったが，新型コロナウィルス感染症の国際的な流行の影響で，軒並み実施することができなかった．唯一，コロナ禍以前の 2019 年度に，タイ国の研究機関において所蔵標本の現地調査を実施することができ，アンダマン海のソコダラ科魚類相を検討した．

（2）遺伝的解析

遺伝的解析用の組織サンプルが利用できる場合は，形態形質もとづく種分類を遺伝的形質からも評価した（ミトコンドリアゲノムの COI 領域を用いた DNA バーコーディング）．属内の系統解析では，研究開始当初，ミトコンドリアゲノムの 2 領域と核ゲノムの 1 領域（合計で約 2.7K 塩基）を使用する予定であった．しかし，周辺領域における研究動

向を踏まえると情報量が劣るため，近年の魚類の系統推定でよく使われる超保存エレメント（UCEs；約 1G 塩基）に基づく解析を試みた．一方，トウジン属全種の分布情報を文献調査と標本調査により把握し，データベース化した．また，本属各種の分布特性を評価するためには，属全体の動物地理学的特徴をよりマクロに理解する必要があると考え，日本周辺を中心に，本属魚類の世界的な分布パターンを，鉛直および水平方向の両面から検討した．

４．研究成果

（1）亜属および種群の再検討

研究当初に把握していた 12 種群が独立した亜属に相当するか判断する第一段階として，各グループを特徴づける形態形質を，標本の比較と文献調査により検討した．このうち，日本近海の北西太平洋に分布する 24 種を含む 8 種群（*C. anatirostris* 種群，*C. argentatus* 種群，*C. argus* 種群，*C. japonicus* 種群，*C. hubbsi* 種群，*C. occa* 種群，*C. parallelus* 種群，および *C. tokiensis* 種群）を重点的に精査し，各グループの識別形質とこれらの種群に含まれる構成種を明らかにした（海外産の種も含む；Nakayama et al., 2018；Nakayama, 2020）．また，ロシア極東部から台湾にかけて分布するテナガダラ *C. macrochir* (Gunther, 1877)は，形態的特徴の組み合わせが属内でも特異であり，上記の 12 種群には帰属しないと暫定的に判断した．続いて，上記の 12 種群＋1 種の系統関係や進化的な独立性や検証するため，各種群（あるいは種）の網羅的なタクソンサンプリングに留意し，UCEs の解析を計画・一部実施した［研究期間内に解析を完了することはできなかった：後述の 4-(4)を参照］．

（2）種多様性の解明

日本周辺の北西太平洋に出現する種を包括的に再検討し，その成果を 380 ページ超のモノグラフとして出版した（Nakayama, 2020）．このなかで，本海域に 2 新種を含む 25 種が分布することを明らかにし，新種記載（*C. lanceolatus* Nakayama, 2020 および *C. nox* Nakayama 2020；図 1）を行うとともに，学名の異名関係が混乱していた普通種や，種内変異や形態的特徴の一部が不明であった稀種を再記載した．異名関係では従来の研究で有効とされてきた *C. productus* Gilbert and Hubbs, 1916 テングヒゲ，*C. asteroides* Okamura, 1963 ホシヒゲ，および *C. sparsilepis* Okamura and Yatou, 1984 マバラヒゲが，それぞれ *C. anatirostris* Jordan and Gilbert, 1904 ネズミヒゲ，*C. hige* Matsubara, 1943 カタヒゲ，および *C. parallelus* (Günther, 1877)ソロイヒゲの新参異名であることを明らかにした．また，これまで *C. formosanus* Okamura, 1963 タイワンソコダラの新参異名として考えられてきた *C. abbreviatus* Chu and Lo, 1963 と *C. intermedius* Chu and Lo, 1963 は，*C. multispinulosus* Katayama, 1942 ヤリヒゲの新参異名と判断した．さらに，この海域に分布する全種の検索表を刷新して提示した．一方，*C. argentatus* 種群（*Quincuncia* 亜属の一部に該当）の 1 新種に関する記載論文を，ロシア科学アカデミーおよび北海道大学の研究者と共同で発表した（Nakayama et al., 2020）．

図 1．本研究により記載されたトウジン属の 3 新種．
上：*Coelorinchus lanceolatus* Nakayama, 2020
中：*Coelorinchus nox* Nakayama, 2020
下：*Coelorinchus posteromaculatus* Nakayama, Prokofiev and Kawai, 2020

なお，研究の過程において，ソコダラ科以外の深海底生性魚類の分類や分布に関する新知見が得られたため，学術論文として公表した（Nakayama et al., 2018；図 1）．

（3）形態形質と生息水深の進化的関連性

生息水深の変化に伴う形態形質の進化的方向を議論する前段階として，ソコダラ科およびトウジン属の分布情報を世界規模で取りまとめ，各分類群の分布パターンを把握した．とくに，日本周辺の北西太平洋における鉛直分布と水平分布をより科レベルで詳細に検討し，学術書の 1 章として出版した（Nakayama, 2022）．日本周辺のソコダラ類相は，水深 1100m を境に上部と下部で属および種レベルの構成が大きく異なり，トウジン属魚類は上部を特徴づける主要な構成メンバーであることが明らかとなった．また，日本列島周辺の 15 海域を水平的に区分し，調査海域における本科魚類の水平分布の境界や，分布を規定・

制限する要因を検討したところ，上記の 15 海域におけるソコダラ類相は，1）日本海，2）北日本の太平洋岸沖＋オホーツク海，3）東シナ海＋南日本の太平洋岸沖，および 4）九州-パラオ海嶺の 4 つグループに大別されることが判明した．トウジン属はこのうち 3）の海域で種多様性がとくに高く，緯度が上昇するほど出現種数が減少することが明らかになった．これらの検討の結果，トウジン属を含む多くのソコダラ科の水平分布は，水温や海流などの物理的な要因だけでなく，各グループの生息に適した海底環境の不連続な分布や，最終氷期以降の海洋環境の変遷などの影響を色濃く反映していることが示唆された．

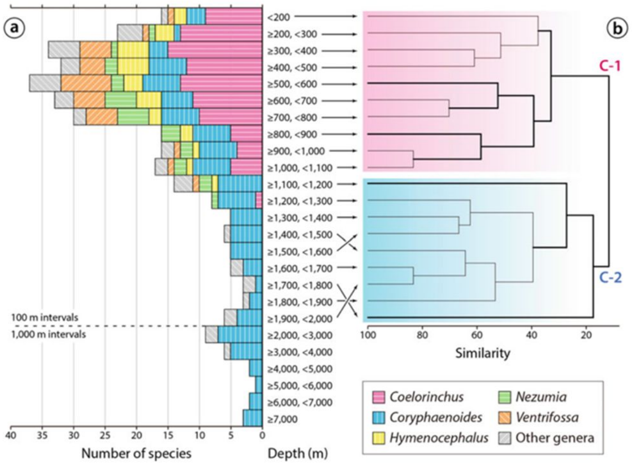

図 2．日本周辺の北西太平洋におけるソコダラ科魚類の垂直分布．a の網掛けで示した部分が各水深帯におけるトウジン属の種数を示す．Nakayama (2022: fig. 8.3)より．

一方，属内の系統解析を研究期間内に完了させることができなかったため［4-(1)および 4-(4)を参照］，形態進化と生息水深の関連性を十分に議論することができなかった．ただし，解析は現在も継続して進めており，今後はサンプル数を充実させ，検討が終了した段階で速やかに学術論文として公表したい．

（4）研究期間の延長と研究の達成度

研究期間の初年度は，申請時の所属機関から他機関に転出していたため，新たな研究環境の整備などに労力を割く必要があった．また，2 年目の年度終わりから新型コロナウィルスの流行が世界的に拡大し，研究開始当初に予定していた海外でのフィールドワークと標本調査を満足に実施することができなかった．とくに，2020 年度以降は，結果的にすべての渡航計画を中止せざるをえなかった．研究機関の変更やコロナ禍の影響もあり，当初想定していたよりも進捗が遅れ，研究期間を 2 年間延長した．属内の系統解析は 2021 年度から本格的に開始し，最終年度の後半に蓄積されていたサンプルをまとめて解析する計画であった．しかし，この時期に所属機関が改めて変更になり，転出・転入に伴う事務作業，引越し，研究環境の変化により，解析を思うように進めることができなかった．

このよう状況下においても，分類および動物地理に関するまとまった成果を公表できたことから，当初目的の重要な部分はある程度達成できたと考えられる．とくに，日本産ソコダラ科魚類の分類学的モノグラフ（Nakayama, 2020）では，日本周辺に出現するトウジン属 25 種の分類学的情報を一括して整理し，関連する海外産の多くの種についても分類学的情報を解決できたことは大きい．また，国際共同研究により，新種記載（Nakayama et al., 2020）を含む多くの分類学的成果もあった．なお，研究期間内に検討した未記載と考えられる種についても，投稿論文を複数準備している．これらの結果と既報の文献情報に基づき，トウジン属全種において，種群レベルの帰属と学名の検討がほぼ完了しつつある．一方，動物地理に関しては，日本周辺の北西太平洋を中心に，本属魚類の水平および鉛直方向の分布特性を把握することができた（Nakayama, 2022）．これらの成果と，継続して実施している属内の系統解析の結果を統合することにより，研究開始当初の目的であった亜属および種レベルの分類学的再検討と，属内における形質進化の解明を達成できる見込みである．

５．主な発表論文等

〔雑誌論文〕　計5件（うち査読付論文　5件／うち国際共著　2件／うちオープンアクセス　2件）

１．著者名 Naohide Nakayama	４．巻 3
２．論文標題 Grenadiers (Teleostei: Gadiformes: Macrouridae) of Japan and adjacent waters, a taxonomic monograph	５．発行年 2020年
３．雑誌名 Megataxa	６．最初と最後の頁 1-383
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.11646/megataxa.3.1.1	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 －

１．著者名 Nakayama, N., Prokofiev, A.M. and Kawai, T.	４．巻 -
２．論文標題 Coelorinchus posteromaculatus (Actinopterygii, Gadiformes, Macrouridae), a new species of grenadier from the eastern Indian Ocean	５．発行年 2020年
３．雑誌名 Ichthyological Research	６．最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s10228-020-00741-x	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

１．著者名 Nakayama, N., Matsunuma, H. and Endo, H.	４．巻 67
２．論文標題 A preliminary review and in situ observations of the spook fish genus Harriotta (Holocephali: Rhinochimaeridae)	５．発行年 2019年
３．雑誌名 Ichthyological Research	６．最初と最後の頁 82-91
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s10228-017-0585-410.1007/s10228-019-00703-y	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 －

１．著者名 Kimura, K., Kawai, T., Tashiro, F., Nakayama, N., Aungtonya, C. and Banchongmanee, S.	４．巻 76
２．論文標題 Deep-sea fishes from the Andaman Sea by R/V Chakratong Tongyai during 1996-2000. Part 2: orders Beryciformes and Stephanoberyciformes	５．発行年 2019年
３．雑誌名 Phuket Marine Biological Center Research Bulletin	６．最初と最後の頁 1-8
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 該当する

1．著者名 中山直英・高見宗広・堀江 琢	4．巻 66
2．論文標題 駿河湾におけるノコバスミクイウオParascombrops mochizukiiの記録	5．発行年 2019年
3．雑誌名 魚類学雑誌	6．最初と最後の頁 205-210
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.11369/jji.18-046	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 －

〔学会発表〕　計5件（うち招待講演　1件／うち国際学会　0件）

1．発表者名 中山直英
2．発表標題 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
3．学会等名 2020年度日本魚類学会年会
4．発表年 2020年

1．発表者名 中山直英
2．発表標題 東インド洋から得られたソコダラ科トウジン属の 1 未記載種
3．学会等名 2019年度日本魚類学会年会
4．発表年 2019年

1．発表者名 中山直英
2．発表標題 深海性魚類の分類学のこれから：日本の現状と今後の課題
3．学会等名 2018年度日本魚類学会年会（日本魚類学会設立50周年記念シンポジウム 日本の魚類学―その歴史と次世代への展望）（招待講演）
4．発表年 2018年

１．発表者名 松沼瑞樹・中山直英・遠藤広光
２．発表標題 イボオコゼ科Cocotropus dezwaani Weber and de Beaufort, 1915の有効性
３．学会等名 2018年度日本魚類学会年会
４．発表年 2018年

１．発表者名 河合俊郎・田城文人・今村 央・中山直英・木村克也・千田哲朗・神山晃汰・Charatsee Aungtonya・Surapong Banjongmanee
２．発表標題 調査船Chakratong Tongyaiによってタイ王国プーケット沖のアンダマン海にて採集された深海性魚類
３．学会等名 2018年度日本魚類学会年会
４．発表年 2018年

〔図書〕　計4件

１．著者名 Naohide Nakayama	４．発行年 2021年
２．出版社 Springer	５．総ページ数 454
３．書名 Diversity and distribution patterns of deep-sea demersal fishes of Japan: a perspective from grenadiers. In: Kai, Y. et al. (ed.) Fish diversity of Japan. pp. 125-142	

１．著者名 Nakayama, N. (In: Koeda, K. and Ho, H.-C., eds.)	４．発行年 2019年
２．出版社 National Museum of Marine Biology and Aquarium, Pingtung	５．総ページ数 1353
３．書名 Family Macrouridae (In: Fishes of Southern Taiwan. NMMBA Atras Series 18)	

1．著者名 村山 司，野原 健司，庄司 隆行，田中 彰	4．発行年 2019年
2．出版社 東海大学出版部	5．総ページ数 128
3．書名 海洋生物学マニュアル（分担執筆：魚類の標本作製）	

1．著者名 一般社団法人日本魚類学会	4．発行年 2018年
2．出版社 丸善出版	5．総ページ数 756
3．書名 魚類学の百科事典（分担執筆：外部形態）	

〔産業財産権〕

〔その他〕

深海魚ソコダラ類の日本近海における種多様性を解明～4新種を含む多くの分類学的成果～
https://research-er.jp/articles/view/93777
深海魚ソコダラ類の日本近海における種多様性を解明～4新種を含む多くの分類学的成果～
https://www.tokai.ac.jp/news/detail/4_5.html
海洋生物学科の中山助教らの研究グループが新種の深海魚を発見しました
https://www.u-tokai.ac.jp/academics/undergraduate/marine_science_and_techno/news/detail/post_149.html
北太平洋からの報告記録がなかった深海魚アズマギンザメ属の1種を日本から初めて報告
https://www.tokai.ac.jp/news/detail/_1_2.html

6．研究組織

	氏名 （ローマ字氏名） （研究者番号）	所属研究機関・部局・職 （機関番号）	備考

7．科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕　計0件

8．本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関

その他の国・地域	**国立台湾大学**			
ロシア連邦	**ロシア科学アカデミー**			