

平成 22 年 5 月 14 日現在

研究種目：若手研究 (B)

研究期間：2007～2009

課題番号：19770063

研究課題名 (和文) カサゴ目魚類における色彩多型の進化的役割の解明

研究課題名 (英文) Evolutionary significance of the color variants in Scorpaeniformes fishes

研究代表者

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

研究者番号：30379036

研究成果の概要 (和文)：カサゴ目魚類における色彩多型の進化的役割について研究を行った。この結果、メバル属のように繁殖行動が複雑なグループでは色彩多型間に遺伝的・形態的差異が検出されたが、繁殖行動が複雑でないグループではその様な傾向は見られなかった。カサゴ目の色彩多型の進化的意味は、その繁殖様式と大きく関わっており、特に繁殖行動の複雑なグループで同類交配による生殖的隔離の維持に役立っている可能性が示唆された。

研究成果の概要 (英文)：The evolutionary significance of intraspecific color variants in Scorpaeniformes fishes was investigated. In the genus *Sebastes* (Scorpaenidae), which has very complicate mating behavior due to the internal fertilization, genetic and morphological differences were evident among color variants. However, such differences were not found in the species without complicate mating behavior. These results suggest that the difference in body coloration may play an important role for assortative matings to keep a reproductive barrier in species with complicate mating behavior. The evolutionary significance of color variants may be closely related with the reproductive mode in species of Scorpaeniformes.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2007年度	1,500,000	0	1,500,000
2008年度	900,000	270,000	1,170,000
2009年度	800,000	240,000	1,040,000
総計	3,200,000	510,000	3,710,000

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：多様性・カサゴ目・色彩多型・生殖的隔離

1. 研究開始当初の背景

一般に魚類の体色は、その種の生息する環境と密接な関係を持っており、環境に応じて

体色を変化させて隠蔽などに役立つと考えられている。同一種に見られる「色彩多型」も、多くは生息環境による変異と考えられて

きた。しかし、申請者は、これまでカサゴ目に含まれるメバル属魚類において、形態学的・集団遺伝学的研究を行い、種内の色彩多型と考えられていたものに明らかな遺伝的相違が見られることがあることを発見した(Kai et al., 2002a, 2002b)。これらの色彩型は、遺伝的に混合していない、つまり別種の関係にあると考えられ、メバル属魚類では「色彩多型」が、生殖的隔離を保つ上で重要な役割を果たしていると考えられた。メバル属のように体内受精するグループでは、雌による雄の選択が行われ、必然的に繁殖行動が複雑となる(例えば, Shinomiya and Ezaki, 1991)。雌による雄の選択にはいろいろな形態形質がキーとなりうるが、この中で「色彩」の違いは、より似たもの同士の交配、つまり同類交配を生み出す要因となっている可能性がある(Narum et al., 2004)。しかし、このような研究例は少なく、まだ推定の域を出していない。

このように繁殖行動の複雑なグループにおいて、「色彩多型」は生息環境への適応とは別の役割を持つ可能性が高く、多様なメバル属の進化に重要な役割を果たしているのではないかと考えられる。一方、複雑な繁殖行動を持たない種(大部分の体外受精する種)の「色彩多型」は、そのような役割は考えられず、「生息環境への適応」である可能性が高い。しかし、実際に生息環境との関係を明らかにした研究例は、ほとんど見られない。このように、「色彩多型」には、繁殖様式ごとに異なる進化的役割があることが考えられるが、断片的知見しか得られていない。本研究では、多様な繁殖様式を持つカサゴ目魚類に焦点を当て、繁殖様式ごとに色彩多型に関する知見を集めることで、その進化的役割の多面性について明らかにすることを目的とした。

Kai Y, Yagishita N, Ikeda H, Nakabo T (2002a) Genetic differences between two color morphotypes of redfish, *Sebastes scythropus*. (Osteichthyes: Scorpaenidae) Species Diversity 7: 371-380.

Kai Y, Nakayama K, Nakabo T (2002b) Genetic differences among three color morphotypes of the black rockfish, *Sebastes inermis*, inferred from mtDNA and AFLP analyses. Molecular Ecology 11: 2591-2598.

Narum SR, Buonaccorsi VP, Kimbrell CA, Vetter RD. 2004. Genetic divergence between gopher rockfish (*Sebastes carnatus*) and black and yellow rockfish (*Sebastes chrysomelas*). Copeia 2004:

926-931.

Shinomiya A, Ezaki O. 1991. Mating habits of the rockfish, *Sebastes inermis*. Environmental Biology of Fishes 30: 15-22.

2. 研究の目的

本研究ではカサゴ目魚類の「色彩多型」に注目し、繁殖行動が複雑なグループでは同類交配につながる「種の違い」に、複雑でないグループでは同種内での「生息環境への適応」に関係している、という仮説を立て、これを検証した。

本目魚類の繁殖様式は、他の分類群に比べて多様であり、体内受精するものとそうでないものが含まれるのが特徴である。前述のように前者では繁殖行動が複雑で、後者ではそれほど複雑ではないということが考えられる。また本目魚類は、岩礁域を中心に生息するため、色彩が生息環境による影響を受けやすいとされる。つまり、カサゴ目には「色彩多型」の要因として、同類交配を生む「種の違い」による場合と、同種内の変異で「生息環境への適応」による場合が含まれると考えられる。そこで、それぞれの繁殖様式のタイプから色彩多型の見られる種群をいくつか選び、繁殖様式のタイプごとに色彩多型間の生態的、形態的、遺伝的特徴の違いを明らかにし、それぞれの「色彩多型」に「種の違い」と「生息環境への適応」がどのように関係しているかを検討していく。

本研究の特色として、仮説を検証するにあたり、「カサゴ目魚類」という繁殖様式が多様なグループに注目することが挙げられる。ほとんどの魚類は体外受精するが、カサゴ目魚類には、体外受精するものの他に、体内受精して受精卵を産出するもの、あるいは仔魚として産出するものが含まれている。このような分類群を扱うことで、よりクリティカルに繁殖様式ごとの「色彩多型」の役割における違いを検出できることが予想される。

また、それぞれの色彩多型の分析では、「形態学的手法」と「遺伝学的手法」を併用する。従来、種内における「色彩多型」は、大きな形態的変異が見られないことから、生息環境による違いと考えられることが多かった。しかし、これらが近い過去に種分化した「別種」であった場合、大きな形態的分化が見られないには十分考えられることである。それぞれの色彩多型について、形態学的研究だけでなく、近年の分子遺伝学的手法を適用することで、色彩以外の形態的差異が無くても生殖的隔離の有無を判断することが可能となる。形態学的差異も併せて検出できれば、生殖的隔離の存在をより強固に示すことができる。一方で、遺伝的な差異が見られない場合、色彩多型それぞれの生態的情報も把握し、生息環

境への適応についても科学的根拠をもとに考察する。同時に、生態的な違いを反映するような形態学的差異が検出されれば、生息環境の適応についてより詳細に考察することが可能である。現在のところ、「色彩多型」が生息環境への適応によるものであることを、実際のデータに基づき、明らかにした研究した例はほとんど見られない。このように複数の手法を併用することで、対象とする分類群の「種多様性」を正確に把握できることが期待される。

「色彩多型」については、アフリカのタンガニーカ湖のシクリッド類で注目され、その爆発的進化への貢献について多くが研究されてきた。しかし、我々に身近な多くの分類群で色彩多型が見られるにもかかわらず、シクリッド以降の色彩多型に関する研究は進んでいない。本研究では、「カサゴ目魚類」に注目することで「色彩多型」の役割を多面的に把握することができ、生物の進化に「色彩」がどのように関わっているか、新たに知見を加えられるものと期待される。

3. 研究の方法

(1) 研究対象とする分類群

本研究では、以下の魚類を扱った。これらは、色彩多型が見られるだけでなく、考察に必要な繁殖生態、生息場所に関する知見が比較的多く蓄積されている。

①体内受精（仔魚産出型）：メバル属。メバル属の色彩多型は、いくつかの種群ですでに申請者らの知見が得られている。メバル属魚類は、その特異な繁殖様式もあり、繁殖行動はいろいろな種で明らかになっている。また、水産重要種も多いことから、生態学的知見も多い。ここでは、まだ詳しい検討が行われていない（検討中のものも含む）メバル複合種群、ムラソイ複合種群、ヨロイメバル種群の色彩多型について研究を行った。

②体内受精（受精卵産出型）：ユメカサゴ属。ユメカサゴ属の繁殖生態については、大西洋産の種で詳しく検討されており、知見は十分に蓄積されている。現在、ユメカサゴとされるものには、斑紋パターンが異なるものが知られており、しばしば別種として扱われている。本研究では、これらのユメカサゴ色彩型を扱った。

③体外受精：クサウオ科コンニャクウオ属。クサウオ科コンニャクウオ属については、いくつかの種において、体色に変異があると考えられているグループ（サケビクニン-ザラビクニン類=サケビクニン複合種群、ヒレグロコンニャクウオ複合種群）が知られており、これらを対象とした。

(2) 標本採集

漁獲対象種であるフサカサゴ科のメバル属、ユメカサゴ属については漁獲されたものを市場などで購入した。市場は、申請者の所属する京都大学舞鶴水産実験所に近い舞鶴漁連を中心に、岩手県宮古市、福島県相馬、駿河湾、石川県能登などでサンプリングを行った。また、申請者の所属する京都大学の舞鶴水産実験所の調査船「緑洋丸」、その他、京都府の水産試験場（京都府海洋センター）の調査船「平安丸」、京都府の海洋高校の実習船「みずなぎ」で行われる資源量調査に同行し、そこで混獲されるクサウオ科魚類を採集した。海外の標本については、James W. Orr氏（アメリカ海洋気象局、アラスカ漁業サービスセンター）およびTheodore W. Pietsch氏（ワシントン大学水産学部）に協力を依頼し、標本を採集した。なお、研究打ち合わせと標本採集のため、ワシントン大学水産学部を訪問した。さまざまな機関の協力もあり、対象とした種はほとんど分布域を網羅したサンプリングが可能となった。

なお、分析に用いた標本は、証拠標本として京都大学の魚類標本コレクション（FAKU）およびワシントン大学魚類標本コレクション（UWFC）に登録した。

(3) 分析

①形態学的分析には、計測形質・形態形質の比較を行った。また、標本をホルマリンなどで固定する前に、生鮮時の体色を記録しておくため、デジタル一眼レフカメラで撮影を行いデータベース化した。

②遺伝的分析には、まず比較的手法の容易なミトコンドリアDNAの配列比較を行った。調査領域としたのは、進化速度の中程度の16s rRNA遺伝子、やや早いチトクロームb遺伝子、さらに最も早いといわれる調節領域である。これらを種によって使い分けた。ミトコンドリアDNAの配列比較ではっきりした結果が出ない場合、より多型感度の高いAFLP法も併用した。AFLP法は、近い過去に種分化した分類群間でも、遺伝的相違を検出できる極めて有効な方法であることが、申請者らの研究で判っている。なお、実際にAFLP法を適用したのは、メバル属のメバル複合種群、ムラソイ複合種群、ヨロイメバル複合種群、およびクサウオ科コンニャクウオ属のサケビクニン複合種群である。

(4) 分類学的整理

本研究の間に、従来1種と考えられてきたものに複数種が含まれる場合があった。これらに関しては、学名の整理を含む分類学的検討を行った。実際に複数種が確認できたのは、

メバル複合種群, ムラソイ複合種群, ヨロイメバル複合種群, サケビクニン複合種群である。これらのタイプ標本の観察をアメリカ・スミソニアン国立自然史博物館, ドイツ・フンボルト大学自然史博物館, ドイツ・ハンブルグ大学動物学博物館, オーストリア・国立自然史博物館, および北海道大学水産科学研究院(函館)で行った。

4. 研究成果

(1) 体内受精・仔魚産出型の色彩多型

カサゴ目フサカサゴ科に含まれるメバル属のメバル複合種群, ムラソイ複合種群, ヨロイメバル複合種群に知られている色彩多型について, 形態的・遺伝的差異の検出を試みた。

①メバル複合種群

メバル複合種群については, 遺伝学的(ミトコンドリア DNA と AFLP) 研究は既にデータを得ていたため, 主に形態学的のデータをとった。メバル複合種群には, 従来, 赤型, 黒型, 茶色型の色彩多型が含まれていたが, これらには小さいながらも明瞭な遺伝体裁があり, さらに形態的にも特に胸鰭の軟条数が互いに異なるということが明らかとなった。この3色彩型はマイクロハビタットが異なるものの, 同所的に生息している。したがって, 色彩多型間には, 遺伝的交流はなく, 互いに種分化してからの時間が短い別種の関係にあることが示された。メバル複合種群は, 従来「メバル *Sebastes inermis*」1種と考えられてきたため, これらの分類学的再検討を行った。そして, それぞれにアカメバル *S. inermis*, クロメバル *S. ventricosus*, シロメバル *S. cheni* という和名と学名を適用した。

②ムラソイ複合種群

ムラソイ複合種群についても, 色彩多型の存在から, 4 亜種(ムラソイ・ホシナシムラソイ・オウゴンムラソイ・ホシナシムラソイ)に分類されたりムラソイ1種内の変異と考えられたりしてきた。本研究で, ムラソイ複合種群の形態学的・遺伝学的(ミトコンドリア DNA と AFLP) 差異の検出を試みた。その結果, ムラソイ・ホシナシムラソイとオウゴン・アカブチムラソイ間に小さいながらも形態的・遺伝的差異が検出され, 両者の間には遺伝的交流がないことが示された。ムラソイ・ホシナシムラソイは, オウゴン・アカブチムラソイに比べてやや南方に分布することもわかった。しかし, 両者は日本列島中部で大きく分布が重なるため, 亜種というよりは種分化してからの時間が短い別種の間にあると判断するのが良いと結論づけた。これらについても学名の整理を含む分類学的検

討を行った。この内容については, 現在論文を投稿中であるが, ムラソイ複合種群は独立する2種からなり, それぞれに適切な和名と学名を与える予定である。

③ヨロイメバル複合種群

ヨロイメバル複合種群は, 従来ヨロイメバルとコウライヨロイメバルの2種が含まれていると考えられてきた。ところが, 両者のミトコンドリア DNA を比較したところ, 全く同じハプロタイプを持っている個体が含まれていることが明らかになった。この2種の間をさらに詳細に調べるため AFLP による分析を行ったところ, ここでは明瞭な遺伝的差異が検出できた。2種の間には, 形態学的調査から中間型は存在しないことから, ミトコンドリア DNA 違いがないことは, 種間交雑ではなく, 2種が分化してからの時間が短いためであると考えられた。これらについても現在論文を作成中である。

以上のように, メバル属においては, それぞれの複合種群に含まれていた色彩多型の間には小さいながらも形態的・遺伝的差異が検出された。つまり, それぞれの色彩多型の間には, 遺伝的交流はなく, それぞれ比較的最近に種分化した別種の間にあることが示された。メバル属魚類は, 硬骨魚類の中では数少ない胎生魚である。このため, 交尾に至るまでの繁殖行動は非常に複雑であることが知られている。メバル属に見られる色彩多型は, 近縁種が同類交配によって生殖的隔離を維持するのに重要であることが考えられる。

(2) 体内受精・受精卵産出型の色彩多型

カサゴ目フサカサゴ科のユメカサゴ属においてもいくつか色彩多型が知られており, ここではユメカサゴ *Helicolenus hilgendorffii* の色彩多型の関係について調査を行った。

ユメカサゴには, 通常ははっきりした斑紋を持つが, これを持たないタイプが知られており, しばしばニセオキカサゴと誤同定されることがある(真のニセオキカサゴは天皇海山にのみ分布)。これらの関係を探るため形態的・遺伝的差異の検出を試みた。ところが, この2色彩型の間には明瞭な差異は検出できなかった。形態学的調査の中で, はっきりした斑紋を持たないものには大型個体が多かったことが明らかとなった。両者は分布域も大きく重なっていることから, ユメカサゴの色彩型2型は, 成長による違いと考えるのが妥当であると結論づけた。さらに, 比較のために用いたオキカサゴとユメカサゴのミ

トコンドリア DNA の変異から系統樹を作成したところ、2 つの大きく分化したクレードが見つかったものの、それらは必ずしもオキカサゴとユメカサゴに対応していないことがわかった。つまり、この 2 種間には種間交雑があると考えられる。

このようにユメカサゴ属は交尾するという繁殖様式を持っているものの、色彩が生殖的隔離に役立っていることはなく、また、種間交雑の存在からその繁殖行動はメバル属のように複雑なものではない可能性が考えられた。

(3) 体外受精型の色彩多型

カサゴ目に含まれるクサウオ科のコンニャクウオ属魚類にもいくつかの色彩多型が知られている。ここで対象にしたのは、サケビクニン複合種群とヒレグロコンニャクウオ複合種群である。

①サケビクニン複合種群

サケビクニン複合種群には、従来サケビクニンとザラビクニンが知られている。サケビクニンに比べるとザラビクニンは体色が黒いといわれるが、その他の形態的差異は明瞭ではない。また、サケビクニン *C. rastrinus* には、新参同物異名と判断された *C. pellucidus* と *C. acanthodes* が含まれる。サケビクニン複合種群に含まれる色彩多型を遺伝的に調査した結果、色彩多型間には形態的・遺伝的差異は認められなかった。ところが、日本海、太平洋、オホーツク海、ベーリング海と言った海域ごとに明瞭な形態的・遺伝的分化が検出でき、特に遺伝的差異はクサウオ科魚類で別種とされるものに匹敵する程度の大きさであった。サケビクニン複合種群では、メバル属のように色彩の違いが生殖的隔離に重要な役割を果たしている訳ではなく、むしろ海域という地理的構造が遺伝的分化に重要であることが示された。なお、それぞれの海域ごとに分化した集団は、十分に遺伝的にも離れていることから別種の間にあると判断し、現在、分類学的研究を進めている。サケビクニン複合種群には、少なくとも 7 種が含まれていることが明らかとなり、そのうち少なくとも 2 種については今までに学名を付けられていない新種の可能性が高い。これについては今後より詳細な研究が必要となるであろう。

②ヒレグロコンニャクウオ複合種群

ヒレグロコンニャクウオ複合種群についても背鰭・臀鰭が黒くなるものと、あまり黒くならないものが知られている。これらの 2 色彩型についても、形態学的・遺伝学的（ミトコンドリア DNA のみ）差異の検出を試みた。その結果、サケビクニン複合種群と同様に、色彩多型間というよりはむしろ、日本海

と太平洋の個体群に明瞭な形態的・遺伝的差異が検出された。日本海と太平洋の個体群の遺伝的差異はかなり大きく、別種と言われるものよりも大きいことが分かった。これらは、別種の間にあると判断し、現在、分類学的研究を進めている。関係する名義種のタイプ標本を調査した結果、日本海の個体群は新種として記載する必要がある、現在論文を作成中である。

以上の様にクサウオ科魚類においては、色彩多型間に遺伝的・形態的差異は検出できず、むしろ地理的集団間に差異が検出されるという結果になった。これは、クサウオ科魚類は大型の沈性卵を産出するため、分散能力が低いことと関係している可能性がある。クサウオ科魚類は通常硬骨魚類と同じように、卵生であり、複雑な繁殖行動は知られていない。従って色彩多型もメバル属にみられるような同類交配には関係なく、生殖的隔離の維持に関わっているということもないと考えられた。

[カサゴ目における色彩多型の進化的役割]

カサゴ目魚類における色彩多型の関係と繁殖様式の方法について考察した。メバル属のように、体内受精で胎生のグループでは、色彩の違いが生殖的隔離に関わっていることが示された。メバル属魚類では、交尾前の繁殖行動が非常に複雑であることが知られており、これによって色彩の同じものが交配する「同類交配」が起き、これによって生殖的隔離が上手く成立しているものと考えられる。このように、体内受精するものでは、色彩多型が同類交配を生み出すと予測していたが、体内受精するものの卵生であるユメカサゴ属においては、そうではないという結果となった。ユメカサゴ属においては、色彩多型はメバル属のように同類交配を生み出さないこと、また全くの別種間でも交雑があることから、交尾前の繁殖行動はメバル属のように複雑でない可能性がある。ユメカサゴ属は一般的に水深 100m 以上に生息しており、その繁殖行動についてはよく分かっていない部分がある。この原因については今後十分検討が必要であると考えられる。一方、体外受精を行うクサウオ科については、色彩多型と生殖的隔離についての関係は見られず、色彩多型は単なる変異であると考えられた。これは当初予想していたとおりで、体外受精するグループでは、繁殖行動は複雑ではなく、また、これによって同類交配も生まれなためであると考えられる。

このように、カサゴ目の色彩多型の進化的意味は、その繁殖様式と大きく関わっている可能性が示唆された。しかし、ユメカサゴ属のように一部では予想と反する結果が得られているだけでなく、種間交雑も起きている

という結果が得られた。ユメカサゴ属においては、どのように「種」の境界を保っているのか、今後生態学的な調査を含めた研究が必要である。また、クサウオ科では、地理的集団間に大きな遺伝的分化が見られる結果となり、その原因として卵の大きさによる分散能力の低さが考えられた。クサウオ科は、種数が多く「種多様性」の高いグループである。今後、その多様性の高さと地理的に分化の起こりやすいと言う特徴の関係については、研究が必要であろう。

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)

Kai, Y. Nakabo T. Taxonomic review of the *Sebastes inermis* species complex (Scorpaeniformes: Scorpaenidae). Ichthyological Research, 査読有り, 2008年, Vol. 54, No. 3, Pages 238-259

Kai Y., Soes DM. A record of *Sebastes schlegelii* Hilgendorf, 1880 from Dutch coastal waters. Aquatic Invasions. 査読有り, 2009年, Vol. 4, Pages 417-419.

[学会発表] (計9件)

① 甲斐嘉晃・坂井恵一・中坊徹次. サケビクニン種群(クサウオ科)の形態的・遺伝的特徴. 日本魚類学会, 2007年10月5日, 北海道大学.

② Kai Y., Orr JW, Sakai K, Nakabo T. Cryptic diversity in the *Careproctus rastrinus* species complex (Liparidae) from the North Pacific as inferred from molecular and morphological analyses. International Symposium of Systematics and Diversity of Fishes. 2008年3月4日, National Science Museum, Tokyo, Tokyo, Japan.

③ 甲斐嘉晃・中坊徹次. 日本海から得られたクサウオ科コンニャクウオ属 *Careproctus* の1未記載種. 日本動物分類学会, 2008年6月17日, 横浜国立大学

④ Orr JW, Kai Y., and Baldwin. New snailfishes (Liparidae) of the genera *Careproctus* and *Paraliparis* from the North Pacific Ocean and Bering Sea. Joint Meeting of Ichthyologists and Herpetologists, 2008年7月23日, Le Centre Sheraton Montréal Hotel, Montréal, Canada

⑤ 甲斐嘉晃・中坊徹次. *Sebastes steindachneri* Hilgendorf, 1880 は *S. wakiyai* (Matsubara, 1934) と *S. paradoxus* Matsubara, 1943 の古参同物

異名. 日本魚類学会, 2008年9月21日, 愛媛大学.

⑥ Orr, J. W., Y. Kai, and T. Nakabo. Snailfishes (Liparidae) of the *Careproctus rastrinus* complex from the North Pacific Ocean, Bering Sea, and Sea of Japan. Annual Meeting of the Gilbert Ichthyological Society. 2008年10月17日. Ashland, Oregon, USA.

⑦ Kai Y., Orr JW, Sakai K, Nakabo T. Phylogeography of the *Careproctus rastrinus* Species Complex (Liparidae) in the western North Pacific. 8th Indo-Pacific Fish Conference, 2009年6月2日, Perth, Western Australia, Australia.

⑧ Kai, Y. Nakabo T. Phylogeography of fishes in the Sea of Japan. Annual Meeting of the Gilbert Ichthyological Society. 2009年9月18日. Friday Harbor, Seattle, Washington, USA.

⑨ 甲斐嘉晃・J.W. Orr・坂井恵一・中坊徹次. サケビクニン複合種群の分類学的再検討. 日本魚類学会, 2009年10月11日, 東京海洋大学.

[図書]

なし

[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

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

研究者番号: 30379036

(2) 研究分担者

なし

(3) 連携研究者

なし