

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 6 月 5 日現在

機関番号：14301

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2011～2013

課題番号：23770085

研究課題名(和文)北太平洋産クサウオ科魚類の系統地理学～爆発的種分化の要因と種多様性の解明

研究課題名(英文)Phylogeography of the snailfishes of the North Pacific

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

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,100,000円、(間接経費) 930,000円

研究成果の概要(和文)：クサウオ科魚類は主に北太平洋で爆発的に種分化した多様なグループである。本研究では、主に遺伝的情報を用いて、その多様性の程度と起源を明らかにする事を目的とした。特に、北太平洋でも閉鎖的な海域である日本海からは、ノトサイカイビクニンを新種として発表した。さらに日本海から得られたアラスカビクニンに類似した1新種についても現在記載を進めている。また、深海性のサケビクニン類やアバチャンにおいて、海域ごとに形態的・遺伝的分化をみだし、それらが複数の種からなっている可能性を明らかにした。クサウオ科魚類は、大型の沈性卵を産出するために海域間で分化が起こりやすく、これが種分化につながるものと考えられた。

研究成果の概要(英文)：Family Liparidae is one of the specious taxa in the North Pacific. In this study, the diversity and evolutionary history of the family were explored on the basis of molecular and morphological analyses. A new species, *Careproctus notosaikaiensis*, was described from the Sea of Japan, which is one of the semi-enclosed seas in the North Pacific. Also, a new species closely related with *Careproctus colletti* is to be described from the Sea of Japan. The genetic and morphological divergences were found among the local populations (e.g., Sea of Japan, Sea of Okhotsk, Bering Sea, Pacific Ocean) of the *Careproctus rastrinus* and *Crystallychthys matsushimae*, suggesting they may include some cryptic species. Because the species of Liparidae usually lay large demersal eggs, they may easily differentiate among local population, resulting their diversity.

研究分野：基礎生物学

科研費の分科・細目：生物多様性・分類

キーワード：多様性 系統地理 種分化 分類

### 1. 研究開始当初の背景

カサゴ目クサウオ科魚類（下記写真：ザラビクニン）は、水深数mのタイドプールから魚類で最も深い 7000m以上の超深海まで様々な環境に適応した多様なグループである。現在、世界中から 29 属 334 種が知られており、そのうちの約半数、22 属 155 種が日本周辺を含む北太平洋から知られている。このため、本科魚類は、北太平洋において、最も「種多様性」の高い科の一つに挙げられている。



本科魚類の特徴として、非常に大きな付着沈性卵を産出し（最大直径 8 mm）、仔魚も比較的大きい状態で孵化することがあげられる。一般に魚類は、浮遊性の卵を大量に産出し、卵・仔魚期の分散能力が高いと言われている。この結果、大部分の魚類は分集団化しにくく、地理的集団構造は見られないことが多い。これに対し、クサウオ科魚類は、その卵や仔魚の特徴から分散能力が非常に低いため、地理的分化が起こりやすいと考えられている。また、それぞれの種の分布域が地理的に狭いものが多いため、このような地理的分化が「種分化」の要因となっている可能性が示唆されている。

一般的に「種分化」は、地理的な隔離と密接に関係していることが多く、例えば氷河期の海面下降などのイベントによって、集団が分断されて起こると考えられている。このような「地理的分化」の結果、生殖的な隔離が完全に成立すれば「種分化」につながると考えられ、クサウオ科魚類の多様性の起源を考える上で「地理的分化」を正確に把握しておく必要がある。特にクサウオ科魚類の多く見られる北太平洋には、日本海、オホーツク海、ベーリング海といった周囲を列島に囲まれた半閉鎖的の海域が多く、現在も海域間の分散が妨げられている可能性が高いだけでなく、これらの海域は、氷河期に何度か孤立化した可能性が示唆されている。生物集団の地理的分布を決定づける原理と歴史を研究する分野は、「系統地理学」と言われ、近年遺伝的情報から推定する研究が多く行われている。ところが、一般的な魚類では、その分散能力の高さから、海洋域での系統地理学的研究はあまり知られていない。しかし、本研究でターゲットとするクサウオ科魚類の分散能力の低いという特徴と、北太平洋の半閉鎖的の海域を多く含むという特徴は、海洋における系統地理学的研究に新たな展開を与えると期待できる。

しかし、そのような例を直接的に示した研

究はなく、例えば分子遺伝学的手法を用いた種分化に関する研究、系統地理学的研究は皆無であった。

### 2. 研究の目的

クサウオ科魚類は、爆発的に種分化を遂げた多様性の高いグループである。本科魚類は、特徴的な産卵生態により、地理的分化が起こりやすいと考えられている。このような地理的分化が「種分化」の要因となり、本科魚類の種多様性の高さにつながっている可能性がある。しかし、本科魚類の地理的分化パターンの研究は皆無で、さらに、種多様性が高いと言われながらも、その分類は大きく混乱している。本研究では、遺伝的情報を用いて（1）系統地理学的視点から北太平洋のクサウオ科魚類の地理的分化とその歴史を明らかにし、爆発的種分化の要因を推定すること、（2）分類学的な整理を行い、その多様性を正確に把握すること、を目的とした。

### 3. 研究の方法

本研究では、北太平洋に分布するクサウオ科魚類をターゲットに、遺伝的情報（ミトコンドリア DNA、必要に応じて核ゲノム）に基づいて、系統地理学的視点から地理的分化とその歴史的な要因を解明し、本科魚類の高い「種多様性」を生み出した原動力についての知見を得ることを試みた。特に北太平洋に注目し、半閉鎖的の海域が種多様性に与える影響を明らかにした。二つ目の目的として、得られた遺伝的情報をもとに、北太平洋のクサウオ科魚類の「種多様性」を正確に把握し、クサウオ科魚類を分類学的に整理した。遺伝的に定義された種（あるいは地域集団）に対し、詳細な形態的観察をするという方法により、今まで分類学的混乱のもととなっていた形態的変異について、どれが「種間」の違いで、どれが「種内変異」なのかを明らかにすることができる。また、タイプ標本との照合も行い、シノニム関係を含めてそれぞれの種の学名も整理・決定して記載論文を公表することも行った。

### 4. 研究成果

#### ① 日本海からの固有種の発見

日本海から新種となるノトサイカイビクニン *Careproctus notosaikaiensis* を記載、発表した。本種は、次に挙げる形質で、同属の近縁種から識別できる：脊椎骨数 57-58（腹椎骨数 10-12+尾椎骨数 46-48）；背鰭軟条数 52；臀鰭軟条数 46-47；尾鰭軟条数 10；胸鰭軟条数 35-37；胸鰭には深い欠刻があり、輻射骨は円形で 4 個（3+1 個）；鰓孔下部は胸鰭第 4-7 軟条基底と同じ高さに位置する；顎歯は強い三葉；肋骨は 2 対；鰓孔上部の感覚孔は 2 個；下顎先端の 1 対の感覚孔

は同一の開口部をもつ；幽門垂数 20-29；固定標本では背鰭と臀鰭は黒く縁取られ、胃は黒色。本種は石川県沖の水深 200m ほどのところに生息すると報告したが、後に韓国の東方沖からも発見された。今のところ、日本海だけから記録されている。日本海は氷河期時代に海水準の低下に伴い周囲の海から孤立した可能性が知られており、これが日本海の固有種を生み出したと考えられている。本種も、そのような影響により種分化を遂げた可能性が高い。

この他にもアラスカビクニン *Careproctus colletti* の近似種も日本海から得ており、現在記載を進めている。本種も日本海からのみ知られる固有種である。

## ② アバチャンにおける 2 色彩型の発見とその分類学的位置づけ

クサウオ科魚類に含まれるアバチャン *Crystallichthys matsushimae* は、日本海、太平洋、オホーツク海に普通に見られる種で、赤色の斑紋を持つことで知られていた。しかし、日本海南部から得られた「アバチャン」は赤色の斑紋ではなく、黄色の斑紋を持つことを発見した（下記図：Thokaiein et al., 2014 より）。



アバチャンの色彩型 2 型がどのような関係にあるのかを明らかにするため、両者の詳細な分布や形態的・遺伝的差異を調査した。その結果、黄色斑紋型は山口県の日本海沖から秋田県の日本海沖までに限定的に分布するのに対し、赤色斑紋型は朝鮮半島東岸と秋田県以北の日本海とオホーツク海、太平洋に分布することが明らかとなった。両者の分布は互いに重ならず、分布の境界に当たる秋田県や朝鮮半島東岸においては両者の中間的な特徴を持つ個体が採集されている。

両者には形態的・遺伝的差異も明らかとなった。ミトコンドリア DNA の塩基配列の比較においては、両者を明瞭に識別できるような違いは認められなかったが、集団レベルで有意に分化していた。核ゲノムの分析においても、両者に有意な遺伝的分化が認められている。同時に、赤色斑紋型の日本海北部集団・オホーツク海集団・太平洋集団の間にも有意な遺伝的分化が認められた。

赤色斑紋型と黄色斑紋型は明瞭な地理的な障壁がないにもかかわらず、秋田県と朝鮮半島東岸を結ぶ線で分布が分かれていた。このことと、形態的・遺伝的差異が認められたことから、両者は少なくとも亜種、あるいは別種の関係にあることが考えられた。しかし、遺伝的な差異はきわめて小さいことから、両者が分化したのは、きわめて近い過去である可能性が高い。日本海の内部でこのような分化パターンが認められた魚類は初めてのケースであり、どのような原因で両者が分化したのかは今後の研究が必要である。

一方、赤色斑紋型内の地域集団間でも遺伝的分化が認められた。それぞれの地域集団は、宗谷海峡、津軽海峡という浅く狭い海峡で隔てられており、このような海峡が集団分化を引き起こしたと考えられた。現在、最終的な分析を行っているところであるが、おそらく最終氷期の海水準低下に伴い、それぞれの海峡が陸化（あるいはほぼ陸化）した時に、集団の分化が生じ、その後も狭く浅い海峡で分散が隔てられているものと考えられる。このような分化パターンはサケビクニン類（後述）でも見られ、本科魚類の大きい沈性卵を産出するという繁殖生態を反映しているものと思われる。

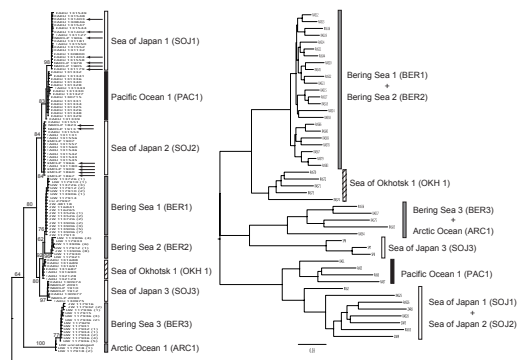
## ③ サケビクニン複合種群に関する系統地理学的研究

クサウオ科のサケビクニン *Careproctus rastrinus* は日本海・東北太平洋沖からオホーツク海、ベーリング海を経てアラスカ湾まで北太平洋に広く分布している。しかし、近縁種であるザラビクニン *C. trachysoma* など数種との区別が困難であり、分類学的に混乱している。本研究では、サケビクニンとその近縁種を対象とし、遺伝的分析手法を用いることで、これらの分類学的混乱を解消するとともに、サケビクニン類の種分化について考察することを目的とした。

標本は、サケビクニン類の分布を網羅した日本海、オホーツク海、東北太平洋沖、ベーリング海、北極海、アラスカ湾から得た。ミトコンドリア DNA (mtDNA) のチトクローム *b* 遺伝子、CO I 遺伝子領域の部分塩基配列約 1200 塩基対については、既に発表している申請者らの研究を参照し、本研究では、AFLP（増幅断片長多型解析）法を用いた核 DNA の分析をメインに行った。

既に発表した研究により、mtDNA を用いた系統樹では、サケビクニン類には各海域に対応した 9 系統が含まれることが明らかとなっている。日本海には 3 系統、ベーリング海（アラスカ湾）にも 3 系統が分布し、オホーツク海、東北太平洋、北極海には各 1 系統が分布していた。色彩の違いで同定したサケビクニンとザラビクニンは、遺伝的には区別できず、色彩の違いは種同定には不適切であると考えられた。一方、AFLP 法を用いた核ゲノムの分析では 6 系統が確認された。mtDNA の 8 系

統のうち、日本海の2系統、ベーリング海の2系統、ベーリング海の1系統と北極海の1系統、それぞれのペアは、核DNAの分析では分化が確認できなかった。残りの3系統（日本海、オホーツク海、東北太平洋のそれぞれ1系統）はmtDNAの系統と一致した。mtDNAと核DNAで結果が一部一致しなかったが、これはサケビクニン類が複雑に集団分化と交雑（二次的接触）を繰り返した結果で、mtDNAは必ずしも現在の遺伝的分化を表せていないと考えられる（下記図参照。左側がmtDNA、右側が核DNAの系統樹）。



以上の分析から、サケビクニン類には海域ごとに分化した少なくとも6種が含まれ、日本海には2種のサケビクニン類が分布することが明らかとなった。1種は、日本海に普通に見られ、ザラビクニン *C. trachysoma* と同定するのが妥当である。この種には、体色が黒っぽいものから淡赤色のものまで幅広い変異が認められる。もう1種は、分布が限られており、現在のところ能登半島西岸沖でのみ採集されている。この種は小型で全長10cm程度にしかならず、胸鰭下部の軟条がザラビクニンほど伸長しないと言うことで区別可能である。

mtDNAと核DNAを併用した研究によりサケビクニン類は、北太平洋の沿海で分断と二次的接触を繰り返しながら複雑に進化したことが明らかとなった。これもアバチャンと同様に、本科魚類の大きい沈性卵を産出するという繁殖生態を反映しているものと思われる。大型の沈性卵を産出する魚類は、クサウオ科魚類の他にも、近縁のダンゴウオ科などでも知られており、今後、そのような分類群を対象にすることによって北太平洋の魚類の系統地理学のパターンを明確にできるものと期待できる。

#### 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3件）

① Tohkairin A, Kai Y, Ueda Y, Hamatsu T, Ito M, Nakabo T (2014) Morphological divergence between two color morphotypes of *Crystallichthys matsushimae* (Cottoidei: Liparidae). *Ichthyological Research* (in

press) (査読あり)

② 甲斐嘉晃 (2014) 京都大学舞鶴水産実験所における自然史教育と研究. *タクサ 日本動物分類学会誌*, 36:17–23 (査読なし)

<http://jssz.sakura.ne.jp/taxa/n33.html>

③ 甲斐嘉晃 (2013) サケビクニン類の遺伝的変異と分類学的扱い. *日本海ブロック試験研究集録* 46:89–90 (査読なし)

③ Kai Y, Ikeguchi S, Nakabo T (2011) A new species of the genus *Careproctus* (Liparidae) from the Sea of Japan. *Ichthyological Research* 58: 350–354 (査読あり)

doi 10.1007/s10228-011-0241-3

〔学会発表〕（計5件）

① 東海林明・甲斐嘉晃・上田祐司・濱津友紀・伊藤正木・中坊徹次. 2013. 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, 宮崎観光ホテル, 宮崎市. 10月4日~6日

② Kai Y, Orr JW, Nakabo T. 2013. 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, Okinawa, Japan, 24-28 June 2013.

③ Tohkairin A, Kai Y, Ueda Y, Hamatsu T, Ito M, Nakabo T. 2013. Morphological and genetic divergence in *Crystallichthys matsushimae* (Cottoidei, Liparidae). 9th Indo-Pacific Fish Conference, Okinawa, Japan, 24-28 June 2013.

④ 東海林明・甲斐嘉晃・上田祐司・濱津友紀・伊藤正木・中坊徹次. 2012. 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, 水産大学校, 下関市. 9月23~24日

⑤ 東海林明・甲斐嘉晃・上田祐司・中坊徹次. 2011. アバチャン（クサウオ科：スイショウウオ属）に見られる形態的変異. 2011年度日本魚類学会年会, 弘前大学, 弘前市, 9月30日~10月1日.

〔図書〕（計1件）

中坊徹次・甲斐嘉晃 (2013) クサウオ科. 中坊徹次(編)日本産魚類検索, 第3版. 東海大学出版会, 秦野市. pp. 1205–1218

〔産業財産権〕

なし

〔その他〕

① 高校生向けの授業で日本海のクサウオ科魚類についての講義を行った（富山県氷見高校：2011年8月26日；京都府海洋高校：2012年11月2日，2014年2月5日）

② 舞鶴市赤れんがパーク内で深海魚に関する展示を行い、クサウオ科魚類についても

説明のパネルを設置した（2013年7月29日～8月18日）

③ 上記のイベントの一環として舞鶴市赤れんがパーク内において「深海魚ワークショップ」を開催し、一般向けにクサウオ科魚類についても解説を行った（2013年8月18日）

④ 舞鶴市高等教育機関等合同 PR 事業の一環として「京都大学の深海魚研究」として一般向けに展示を行った。この中でクサウオ科魚類の国際研究の進展状況について一般向けに解説した（舞鶴市赤れんがパーク：2012年10月27～28日）

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

甲斐嘉晃 (Kai, Yoshiaki)

京都大学

研究者番号：30379036