

論文内容の要旨

論文題目: Evolutionary process of deep-sea fishes in the subfamily Lycodinae in
the northwestern Pacific

(北西太平洋におけるマユガジ亜科深海魚の進化過程)

氏名 佐久間 啓

現在の海洋環境における生物多様性は、過去の環境変動に伴う地質学および生物学的な影響を受けながら、長い時間をかけて形作られてきた。環境の変動は時として海洋生物の集団を分断し、その集団サイズを大きく変動させたと考えられる。なかでも、更新世の氷期間氷期サイクルに伴う劇的な気候変動は、現在の海洋生物の多様性に大きな影響を与えたことが知られる。北西太平洋の縁海は、氷期の環境変動がもっとも苛烈であった海域の一つである。過去の研究から、北西太平洋の海洋生物集団が、氷期の海水準変動に伴って分断され、多様化が促進されたことが指摘されてきた。しかし、環境変動が当海域の生物多様性を与えた影響に関する実証的研究はいまだ行われていない。本研究では、底生深海魚の一群であるマユガジ亜科の魚類に着目した。マユガジ亜科はスズキ目ゲンゲ科に属し、32 属 120 種以上が北極・南極を含む世界中から報告されているが、特に北西太平洋においてもっとも多様性が高い。また、マユガジ亜科魚類は浮遊卵・浮遊仔魚を持たず、分散能力が極端に低いことから、過去の環境変動の痕跡が遺伝的集団構造に残されていることが期待できる。以上より、本研究では、マユガジ亜科魚類を対象として、北西太平洋の縁海における深海生物の多様化過程に過去の環境変動が果たした役割を明らかにすることを目的とした。

第二章では、北西太平洋に生息するマユガジ亜科魚類の系統関係を明らかにするため、分子系統解析を行った。解析にはマユガジ亜科 18 種を含むゲンゲ科魚類 24 種を用い、その分子系統関係をミトコンドリア DNA (12S, 16S, cytochrome *b*, COI) と核 Rhodopsin 遺伝子を含む約 2.9 kb の塩基配列に基づいて分析した。その結果、マユガジ亜科の単系統性は支持されたものの、亜科内の系統関係は既存の分類体系と異なることが示された (図1)。既往の分子系統学および形態学的研究からマユガジ属の単系統性が広く知られていたが、本研究で新たに日本列島周辺のマ

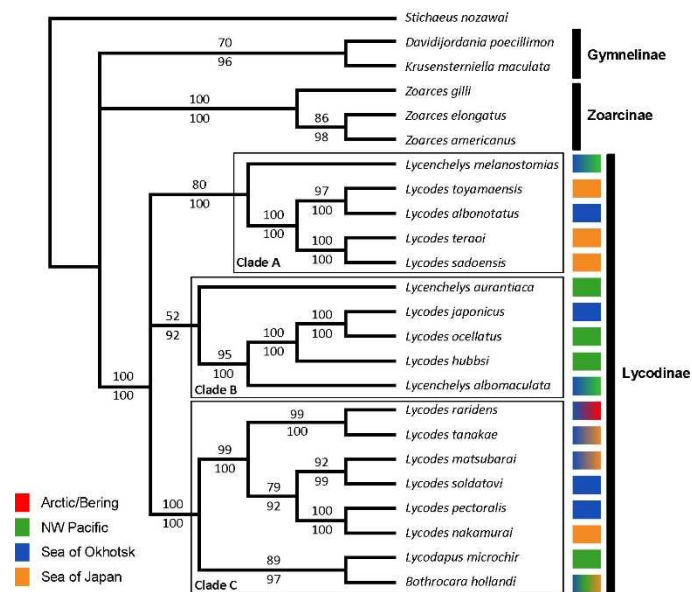


図1. 18種のマユガジ亜科 *Lycodinae* を含むゲンゲ科 23種の分子系統関係。各単系統群の支持率を10,000反復の最尤推定に基づくブートストラップ値(枝上)およびベイズ事後確率(枝下)に示す。

ユガジ亜科魚類を解析に加えた結果、マユガジ属が多系統群であることが示された。再節約法に基づく祖先形質推定からは、マユガジ属の表徴とされる Submental crest (下顎骨軟骨組織)が、過去に複数回獲得されたことが示された。Submental crest は深海の泥底において適応的な形質であるとされ、マユガジ亜科魚類の深海底生環境への適応が平行的に起こったことが示唆された。また、今回明らかになったマユガジ亜科魚類の系統関係から複数の姉妹種群が確認された。これらの種は、隣接する海域にまたがって生息していた祖先種が、海水準の低下に伴い分断されることで形成されたと考えられる。これらの知見は、北西太平洋におけるマユガジ属魚類の多様性を過去の環境変動に伴う異所的種分化から説明する上で、重要な成果である。

第三章では、日本海におけるマユガジ亜科魚類の分布状況を明らかにするとともに、本亜科魚類の分布を決定する要因を探索するため、分布調査に基づく群集構造解析を行った。日本海の陸棚斜面ではマユガジ亜科魚類がもっとも優占するが、当海域におけるマユガジ亜科魚類の分布状況はいまだ明らかになっていない。そこで本研究では、日本海南部において6種、約7500尾のマユガジ亜科魚類を採集し、それぞれの種の地理的分布と深度分布を明らかにした。また、6種の体長組成と水深の関係を明らかにし、タナカゲンゲ *L. tanakae* およびアゴゲンゲ *L. toyamensis* の2種が、個体発生的鉛直移動を行うことを示唆した。さらに、調査地点の環境要因(水温、水深、塩分)のうち、調査地点の水温の変化が種組成の変動をもっともよく説明することを、Distance-based linear model (DistLM) 解析に基づき明らかにした。

四章では、氷期の環境変動がマユガジ亜科魚類の種内集団形成に果たした役割を検討するため、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 *L. matsubarai* について集団遺伝学的解析を行った。ミトコンドリア DNA の二遺伝子座(cytochrome *b*, 調節領域)を分析した結果、日本海とオホーツク海の地域集団は遺伝的に区別され、両者が最終氷期中に分化したことが示さ

れた(図 2b)。氷期の海水準低下に伴い、二つの海域の境界である宗谷海峡が陸化したことで、集団が分断されたと考えられる。また、過去の集団サイズ変動を可視化する Skyline plot 分析の結果、本種の日本海集団が最終氷期後に急速な集団拡大を経験したことが示された(図 2c)。一方、本種のオホーツク海集団については、最終氷期後の急速な集団縮小が示唆された(図 2c)。日本海集団では最終氷期の際に縮小した集団サイズが氷期後に回復したのに対し、オホーツク海集団は最終氷期後、種間競争により減少したと推測された。これらの結果から、地理的に隣接する深海魚の地域集団で全く対照的な集団サイズの変動が起こりうるということが初めて示され、氷期の環境変動が地域によって海洋生物集団に異なる影響を与えたことが明らかになった。

次いで第五章では、氷期の環境変動がマユガジ亜科魚類の種多様化に果たした役割を検討するため、第二章で明らかになったアシナガゲンゲ *L. japonicus* およびクロホシマユガジ *L. ocellatus* の姉妹種群を対象として集団遺伝学的解析を行った。2 種はそれぞれ日本海および東北沖太平洋に固有であり、これらの海域を隔てる津軽海峡の陸化により、種が分化したと考えられる。ミトコンドリア DNA の二遺伝子座(cytochrome *b*, COI)を分析した結果、日本海とオホーツク海の地域集団は遺伝的に区別され、両者が更新世中期の 20-80 万年前に分化したことが示された(図 3)。中

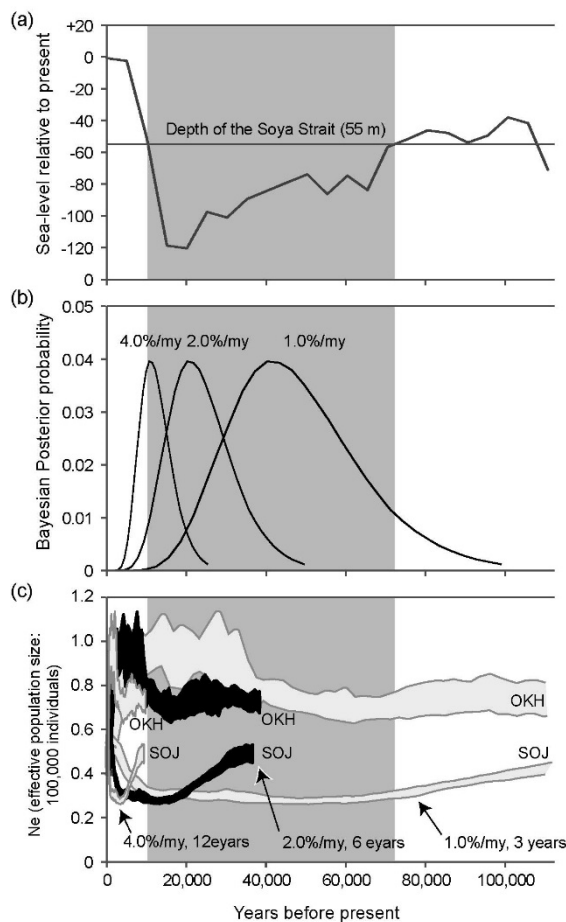


図 2. (a) 過去 10 万年間の海水準変動に見られる世界的な傾向。背景色は、宗谷海峡の水深よりも海水準が低く、陸橋が形成されていたと考えられる時期を示す。(b) Isolation with Migration model に基づく分岐年代推定の結果得られた事後確率の分布。Cytochrome *b* 遺伝子の進化速度をそれぞれ百万年に 4%、2%、1%としたときの値を示す。(c) 日本海 (SOJ) およびオホーツク海 (OKH) における過去の集団サイズ変動を示した Skyline plot。Cytochrome *b* 遺伝子の進化速度および世代時間をそれぞれ百万年に 4%、2%、1%、および 12 年、6 年、3 年としたときの値を示す。

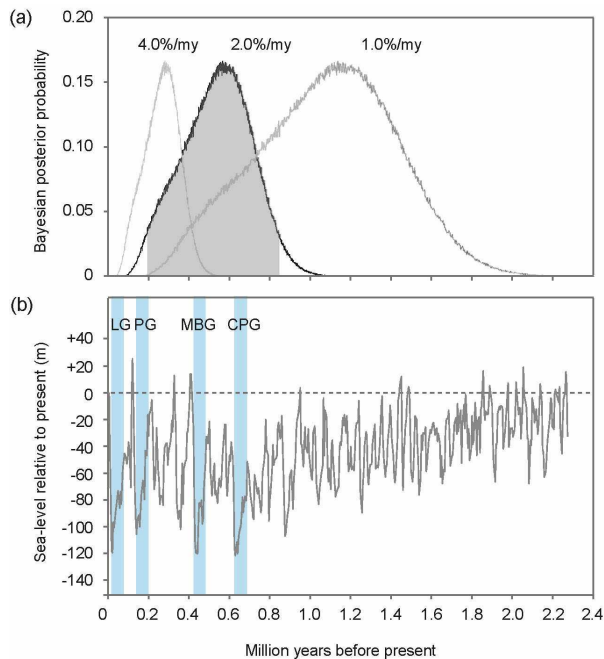


図 3. (a) Isolation with Migration model に基づく分岐年代推定の結果得られた事後確率の分布。Cytochrome *b* 遺伝子の進化速度をそれぞれ百万年に 4%, 2%, 1% としたときの値を示す。背景色は、95% highest posterior probability interval を示す。(b) 過去 200 万年間の海水準変動に見られる世界的な傾向。背景色は、海水準が現在と比べて 100 m 以上低かった時期を示す。

期更新世には、海水準が現在よりも 100 m 以上低下した氷期が 4 回存在することから、海水準低下に伴い、津軽海峡の水深が極めて浅くなったことで、2 種が分化したと考えられる。また、Skyline plot 分析の結果、アシナガゲングは最終氷期後に、クロホシマユガジは最終氷期中に集団拡大を経験したことが示された。このような傾向の違いから、4 章で示された環境変動の影響に関する地域固有性が再度確認された。これらの結果から、最終氷期の環境変動が地域集団の形成のみならず、種の多様化にも影響したことが、本研究ではじめて示された。

以上の結果から、北東太平洋に生息するマユガジ亜科魚類の多様化過程に、氷期の環境変動に伴う異所的種形成プロセスが大きな役割を果たしたことが明確になった。マユガジ亜科魚類の深海底への適応は、過去 1 回の革新的な適応形質の獲得によってではなく、平行的に進んだことが明らかになった。種分化に際しては、氷期間氷期の気候変動が大きな役割を果たしたことが示された。また、深海性魚類であるマユガジ亜科の集団は、時として隣接する 2 つの海域で全く異なる集団サイズの変動を経験していた。過去に行われた深海性魚類に関する研究は、このような地域固有の集団形成プロセスに着目してこなかった。深海性魚類の種内集団は多くの場合遺伝的に均一であり、種の分布範囲も沿岸性の種と比較すると圧倒的に広く、時として汎世界的に分布する。本研究の結果を踏まえれば、これらの深海性種も、過去の環境変動に伴う地理的分断や、狭い地理的スケールで起こる集団サイズの変動を経験した可能性がある。現生集団の遺伝的均一性によって覆い隠されてしまった過去の集団形成の歴史が、現在の深海生物の多様化に貢献したものと、本研究では結論付ける。