

日本海における深海生物相形成と海洋環境変動—深海性底魚を例として—

小島茂明・足立健郎・児玉安見

東京大学海洋研究所

Formation of deep-sea fauna and changes of marine environment in the Japan Sea

Shigeaki Kojima, Kenro Adachi and Yasumi Kodama

Ocean Research Institute, University of Tokyo (kojima@ori.u-tokyo.ac.jp)

Abstract. The Japan Sea is a semi-enclosed marginal sea where anoxic bottom water developed significantly during the last glacial maximum. In order to understand the organisation of the deep-sea fauna in the Japan Sea, it would be helpful to compare the population structures of marine species between the Japan Sea and the neighbouring sea areas. In this paper, we report the population structures of the deep-sea demersal fish *Bothrocara hollandi* in the Japan Sea and the Okhotsk Sea and discuss the effect of environmental changes in the Japan Sea on the population structures.

Keywords: Japan Sea, deep-sea, glacial periods, phylogeography, demersal fish

はじめに

生物集団の遺伝的性質が、その分布域全域に渡って均一である事はむしろ稀であり、多くの場合、集団は何らかの地理的な構造を持っている。氷期の結氷や気温低下による生物生産の低下など過去の大きな環境変動が多くの集団に地理的構造を形成し、その影響が長期間に渡って維持されている事が知られている (Avice, 2000)。したがって現在の集団の構造を解析する事で過去の環境変動を推定し、更には将来の気候変動が生態系に与える影響を予測する事も不可能ではない。近年の分子生物学の発展により、比較的短時間、低コストで集団解析に耐える数の個体から塩基配列データを取得する事ができるようになった。またコンピュータの能力向上は、複雑な統計解析をパーソナルコンピュータで手軽におこなうことを可能にした。こうした状況に支えられて、様々な生物種について、集団構造に関するデータが急速に蓄積され、系統地理学 (Phylogeography) という新しい学問分野が誕生した (Avice, 2000)。演者らはこれまで、日本周辺に生息する干潟の巻貝類や深海魚類を対象に集団構造と過去の海洋環境変動との関係を解析してきた (小島, 印刷中)。本稿では、日本海の深海魚を例にとり、これまでに得られている研究結果を紹介し、日本海の過去の海洋変動との関連について議論する。

日本海の深海生物相

アジア大陸東岸に連なる縁海のひとつである日本海は、周囲の海域と狭く浅い海峡のみで結ばれた半閉鎖的な海

域である。最終氷期には、外部からの海水流入がほぼ停止し、大陸から流入した淡水による成層化、深海域の無酸素化が起こったと考えられている (Oba *et al.*, 1991; Tada *et al.*, 1999)。一方、同じ縁海でもオホーツク海は、太平洋と深い海峡で連絡しているため、最終氷期の最盛期にも日本海のような劇的な環境悪化は起こらなかったとされる (Keigwin, 1998; Gorbarenko *et al.*, 2004)。

日本海の深海生物は低い種多様性と固有性で特徴づけられる (Nishimura, 1983; 堀越ほか, 1987; Tyler, 2002)。また、他海域の同種あるいは近縁種集団に比べて、高い生息密度と広い水深分布範囲を示す種が多いのも特徴である (西村, 1974; 堀越ほか, 1987; Okiyama, 2004)。こうした性質は、更新世の日本海に繰り返起きた環境悪化により、深海生物集団が何度も衰退あるいは絶滅し、隣接する海域から再侵入を果たした少数の種だけが他海域の同種集団より広い分布域を占有する事ができたためであると考えられる。

深海魚類についてみると日本海はハダカイワシ類 (Myctophidae) やソコダラ類 (Macrouridae) などの典型的な深海魚類 (一次的深海魚) を欠き、本来沿岸性であったものが、比較的最近になって深海域に進出した魚類 (二次的深海魚) が中心となっている (西村, 1974)。これには現在の日本海で優占するゲンゲ類 (Zoarcidae)、カジカ類 (Cottidae) やクサウオ類 (Liparidae) などが含まれる。深海に真に特化した一次的深海魚は、容易に浅い海峡を越える事ができないためと考えられるが、日本海の中深層に存在する低温かつ低塩分の日本海固有水が一次的深海魚の定着を妨げているという可能性も指摘されてい



図 1. 奥尻海盆水深 1400 m で採集されたノロゲンゲ *Bothrocara hollandi* (Jordan et Hubbs, 1925).

Figure 1. Specimens of the Japan Sea eelpout *Bothrocara hollandi* (Jordan et Hubbs, 1925) collected at a depth of 1400m in the Okushiri Basin.

る (西村, 1974).

比較的最近まで、最終氷期最盛期の還元化により日本海の深海生物が絶滅した後 (Oba *et al.*, 1991; Tada *et al.*, 1999), 近隣海域からの再侵入により現在の日本海の深海生物群集が形成されたと考えられてきた。しかし、近年の詳細な古海洋研究により、最終氷期の最盛期にも、対馬海峡付近 (Gorbarenko and Southon, 2000) や日本海の中層 (Amano, 2004; Itaki *et al.*, 2004) は無酸素状態にはならなかったことが示されている。日本海の深海生物は、こうした良好な環境が残された場所を refugium (逃避地) として、日本海の氷期を生き延びる事ができたのではないだろうか。

筆者らは、氷期の日本海における海洋環境変動が深海生物集団に与えた影響を解明する事を目的に、1996 年から日本海およびオホーツク海の深海域で底魚類や底生無脊椎動物を収集し、その集団構造を解析してきた。

日本海およびオホーツク海に生息する深海性底魚ノロゲンゲの集団構造

ノロゲンゲ (*Bothrocara hollandi*; 図 1) は、日本海の深海域で最も優占する底魚類で、最も広い水深範囲 (150~1980 m) に分布し、1800 m 以深に生息する唯一の魚種である (Okuyama, 2004)。日本海以外ではオホーツク海の水深 500 m 付近を中心に分布するが、生息密度はさほど高くない。オホーツク海の水深 1000 m 以深には、ノロゲンゲの代わりに姉妹種であるカンテンゲンゲ (*Bothrocara tanakae*) が生息している。カンテンゲンゲはノロゲンゲと異なり、太平洋にも分布しており、両種が共存するオホーツク海で、水深による住み分けが成立しているものと

考えられる。両種の起源に関しては、1) 両種の共通祖先が日本海とオホーツク海に隔離され、種分化した後、日本海からオホーツク海へノロゲンゲが分布を拡大した、2) 太平洋で分化したカンテンゲンゲがオホーツク海に分布を広げ、浅い場所に追いやられたノロゲンゲのみが日本海に侵入した、3) 日本海で分化したノロゲンゲと太平洋で分化したカンテンゲンゲがオホーツク海で出会ったなど、様々な可能性が考えられるが、その検証のためには、各海域のカンテンゲンゲを採集し、ノロゲンゲと集団構造を比較する必要がある。

日本海 26 ヶ所 (水深 279~1677 m) で採集された 422 個体とオホーツク海 5 ヶ所 (水深 391~535 m) で採集された 30 個体のノロゲンゲを対象に、ミトコンドリア DNA の中で最も分子進化速度の速い調節領域上流部の塩基配列 (約 400 塩基対) を決定し、集団構造を解析した (Kojima *et al.*, 2001; Kodama *et al.*, unpublished data)。また近縁のカンテンゲンゲ、シロゲンゲ (*Bothrocara molle*) およびカムチャッカゲンゲ (*Bothrocarina microcephala*) を外群として系統解析をおこなった。452 個体のノロゲンゲから 56 種類の異なる塩基配列を持つハプロタイプが得られた。日本海とオホーツク海に共通するハプロタイプはなく、系統解析から 2 つの海域のハプロタイプは相互に単系統群を形成する事が示された。両海域の集団の間には、5 ヶ所の塩基置換が固定しており、集団間に長期間遺伝的交流がなく、遺伝的に完全に分化している事が示された (図 2)。

日本海集団のハプロタイプには更に、水深 1100 m 以浅のみに分布するハプロタイプからなる単系統群 (図 2 の日本海 A グループ) とその他のハプロタイプからなる側系統群 (図 2 の日本海 B グループ) の 2 つのグループが認めら

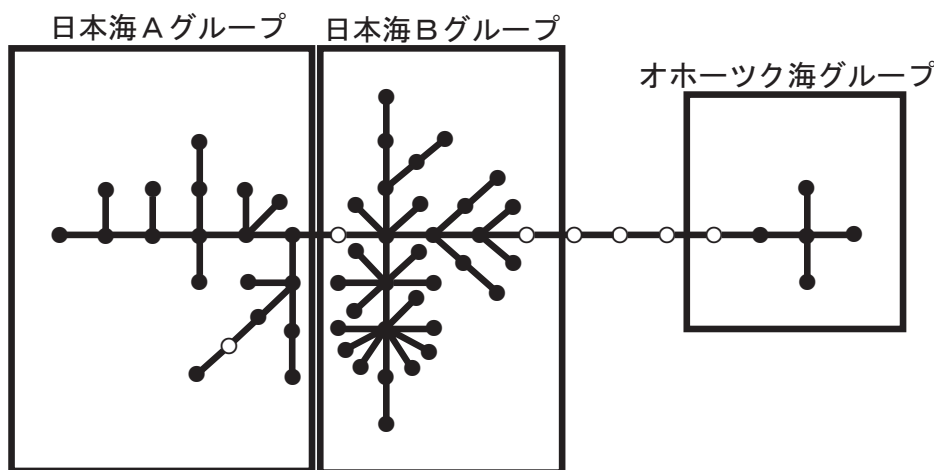


図2. ノロゲンゲから得られたハプロタイプ（黒丸）の系統関係を表す Minimum Spanning Network. 実線は一ヶ所の塩基置換または欠失/挿入, 白丸はサンプルが得られていないハプロタイプを示す.

Figure 2. Minimum Spanning Network showing the phylogenetic relationships among haplotypes of *Bothrocara hollandi*. Each line indicates a single nucleotide substitution or nucleotide insertion/deletion. Haplotypes not detected in the sample are indicated by open circles.

れた。系統解析からも、AグループがBグループから派生した事が示された。この事はAグループの全ての個体が、プロリン tRNA 遺伝子に由来すると思われる繰り返し配列を複数共有する事からも支持された。Bグループに属する個体は、日本海の全ての採集地点で採集されたが、Aグループの個体は、水深 1100 m 以浅の採集地点でも東北地方沖および福井県沖では採集されず、分布域が3つに分かれた(図3)。また隣接する採集地点間では、水深が浅いほど、Aタイプの個体の頻度が高くなる傾向が見られた。

Mismatch distribution analysis により、近過去の急速な集団拡大の有無を検定し、拡大年代の推定をおこなった。この方法は、短期間にサイズが拡大した集団では、任意の遺伝子領域の塩基配列を個体総当りで比較した場合、配列が異なる箇所の数 (Mismatch 数) の分布 (Mismatch distribution) が単一のピークを持ち、拡大から時間が経つにつれてピークの位置が Mismatch 数の大きい方へシフトする性質を利用して過去の集団拡大の有無を検証し、有意な拡大が検出された場合、その年代を推定するというものである (Rogers and Harpending, 1992)。この方法により、日本海集団全体およびその2つのグループのいずれについても、過去の急速な集団拡大が検出された。一方、オホーツク海の集団には、集団拡大が検出されなかった。オホーツク海のノロゲンゲは、日本海に比べると分布水深範囲が狭く、生息密度も低いが、遺伝的多様性は日本海集団に比べ低いものの、日本海集団とは異なり、最終氷期中も集団が安定して維持されていたと推測される。これは、オホーツク海では最終氷期最盛期にも、顕著な環境悪化がなかった事と整合的である。

日本海集団の個体とオホーツク海集団の個体間の塩基配列の差異は 1.5~3.3% の範囲にあった。もしノロゲンゲの調節領域の分子進化速度がわかれば、2つの海

域の集団が分岐した年代を計算する事ができる。また、Mismatch distribution analysis により得られた日本海集団の τ 値 (Mismatch distribution のピークでの Mismatch 数) から、拡大の起きた年代を推定する事も可能である。しかし残念ながら、ゲンゲ類の調節領域の進化速度についての報告はない。また魚類の調節領域の分子進化速度は種によって、二桁変動する事が報告されており (McMillan and Palumbi, 1997)、他種の速度を単純に当てはめる事は、大きな誤差を生じさせる危険がある。しかし、分岐年代と拡大年代は、どちらも同じ分子進化速度に基づいて算出されるので、その比は分子進化速度に関わらず一定である。この場合、分岐年代と拡大年代の比は 2.3~5.0 となる。即ち日本海集団とオホーツク海集団の分岐は、日本海集団の拡大に比べて2倍以上古い事になる。もし、最終氷期後にオホーツク海から日本海へ再侵入した個体群が日本海で拡大し、現在の集団を形成したとすれば、再侵入時の日本海には急速に回復した良好な環境の下 (Itaki *et al.*, 2004)、空いたニッチェが広がっていたはずであり、集団拡大が引き続いて起きた事が予想される。この場合、2つの事象の年代は一致する事になる。実際には2つの年代の推定値の間には最小でも2倍の開きがあるので、最後にオホーツク海から日本海への侵入が起きたのは最終氷期最盛期の前であると考えられる。

最終氷期最盛期の間も日本海にノロゲンゲ集団が存在したとすると、その拡大は環境悪化による集団の縮小に続く環境の回復に伴うものと考えられる。日本海集団の拡大年代を最終氷期最盛期の後、深層の無酸素状態が急速に解消したとされる 14000 年前 (Itaki *et al.*, 2004) であると仮定すると、Mismatch distribution の τ 値が 2.625 である事から、ノロゲンゲの調節領域上流部の分子進化速度は 100 万年あたり 23.5% となる。この分子進化速度を用いる

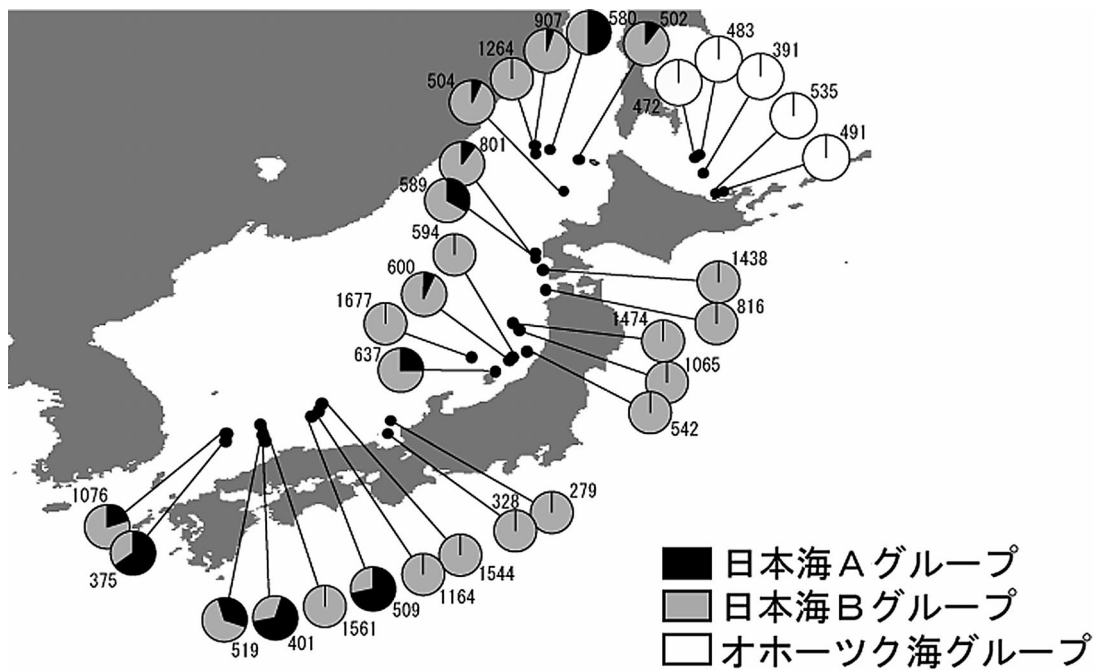


図3. ノロゲンゲの各採集地点におけるオホーツク海グループ，日本海Aグループおよび日本海Bグループ個体の頻度．数字は採集地点の水深 (m) を表す．

Figure 3. Location of sites at which *Bothrocara hollandi* specimens were collected. Relative frequencies of individuals of the Okhotsk Sea Group, the Japan Sea A Group and the Japan Sea B Group are expressed as sectors of pies. Water depths (m) of the sampling sites are shown.

と，日本海集団とオホーツク海集団の分岐年代は 70000～32000 年前と計算される．これは最終氷期中期の深海域の還元化が始まる前の時期に当たる．

日本海集団のうち 1100 m 以浅のみに分布する A グループは，最終氷期最盛期の日本海で環境が良好に保たれていた水深 500 m 以浅の海域 (Itaki *et al.*, 2004) で生き延びた個体群の子孫が，最盛期後に分布をより深い海域に広げる途上にあると考えられる．一方，B グループの祖先が，どこで最終氷期を生き延びたかについてはよくわからないのが現状である．可能性のひとつとして，東シナ海が考えられる．実際，過去に黄海東部からノロゲンゲの報告例 (波戸岡, 2000) があるが，本種の分類が安定したのが比較的最近であるため，その信頼性には疑問が残る．少なくとも我々が実施した，同海域で最も深い対馬舟状海盆でのトロール調査では本種は採集されておらず，氷期後に絶滅した可能性も含めて今後の検討課題である．

まとめ

日本海の深海生物群集の成立過程を明らかにするためには，より多くの種についてデータを蓄積していく必要がある．我々は，ノロゲンゲに次ぐ日本海深海底魚の優占種であるヤマトコブシカジカ (*Malacocottus gibber*) とその姉妹種又は亜種とされるオホーツク海産のコブシカジカ (*Malacocottus zonurus*) について，同様の解析を進めているが，両者の間には若干の外部形態の差異が見られ

るにもかかわらず，遺伝的な分化は検出されていない (足立ほか, 未発表データ)．ヤマトコブシカジカの分布域は 250-1740 m であるが (Okiyama, 2004)，コブシカジカはノロゲンゲに比べより浅い 75 m まで分布する (尼岡ほか, 1995)．本種がノロゲンゲに比べて，より浅い場所で生存が可能であるなら，最終氷期最盛期後に比較的容易に海峡を越える事ができ，両海域間の遺伝的交流が起きた，あるいは現在も続いているのかもしれない．またコブシカジカは太平洋沿岸にも分布するので，宗谷海峡より深い津軽海峡が分散経路となっているのかもしれない．コブシカジカとヤマトコブシカジカの間に見られる形態的な差異は環境変異であるか，現在の日本海集団が比較的少数の個体から生じた事による創始者効果によるもので，形態分化が中立な遺伝的分化に先行している可能性が考えられる．同様な事例は太平洋沿岸に分布する浅海性の巻貝であるバテイラ (*Omphalinus pfeifferi pfeifferi*) とその亜種とされる日本海沿岸産のオオコシダカガンガラ (*Omphalinus pfeifferi carpenteri*) の間にも見られる (小島, 印刷中)．

数少ない日本海固有種である深海性の巻貝ツバイ (*Buccinum tsubai*) とエッチェウバイ (*Buccinum striatissimum*) の進化について，分子系統解析 (Iguchi *et al.*, 2004, 2007) と化石記録 (Amano, 2004) の両面から研究され，両種が氷期の間も日本海のみ分布していた事が示されている．またクモヒトデ類についても同様の研究が開始されたと聞く．我々も日本海深海底魚類第3の優占種であり，オホーツク海にも分布するザラビクニン (*Careproctus*

trachysoma) についても収集したサンプルの解析を開始している。近い将来, こうした研究の成果を基に, 日本海の深海生物群集がどのような過程を経て形成されたのか, その全貌が明らかになるものと期待される。

謝辞

本稿で紹介した研究は, 日本海区水産研究所林 育夫博士, 北海道区水産研究所柳本 卓博士, 国立科学博物館篠原現人博士らとの共同研究である。サンプル収集に際しての学術研究船淡青丸および白鳳丸の乗組員および乗船研究者, 北海道区水産研究所および福井県水産試験場スタッフの協力を感謝する。

文献

- Amano, K., 2004. Biogeography and the Pleistocene extinction of neogastropods in the Japan Sea. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **202**, 245-252.
- 尼岡邦夫・仲谷一宏・矢部 衛, 1995. 北日本魚類大図鑑. 390p., 北日本海洋センター.
- Avise, J. C., 2000. *Phylogeography: the History and Formation of Species*. 447p., Harvard University Press, Cambridge.
- Gorbarenko, S. A. and Southon, J. R., 2000. Detailed Japan Sea paleoceanography during the last 25 kyr: constraints from AMS dating and $\delta^{18}\text{O}$ of planktonic foraminifera. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **156**, 177-193.
- Gorbarenko, S. A., Southon, J. R., Keigwin, L. D., Cherepanova, M. V. and Gvozdeva, I. G., 2004. Late Pleistocene-Holocene oceanographic variability in the Okhotsk Sea: geochemical, lithological and paleontological evidence. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **209**, 281-301.
- 波戸岡清峰, 2000. ゲンゲ科. 中坊徹次編, 日本産魚類検索 全種の同定, 1028-1044. 東海大学出版会.
- 堀越増興・永田 豊・佐藤任弘, 1987. 日本列島をめぐる海. 299p., 岩波書店.

- Iguchi, A., Ueno, M., Maeda, T., Minami, T. and Hayashi, I., 2004. Genetic population structure of the deep-sea whelk *Buccinum tsubai* in the Japan Sea. *Fisheries Science*, **70**, 569-572.
- Iguchi, A., Takai, S., Ueno, M., Maeda, T., Minami, T. and Hayashi, I., 2007. Comparative analysis on the genetic population structure of the deep-sea whelk *Buccinum tsubai* and *Neptunea constricta* in the Sea of Japan. *Marine Biology*, **151**, 31-39.
- Itaki, T., Ikehara, K., Motoyama, I. and Hasegawa, S., 2004. Abrupt ventilation changes in the Japan Sea over the last 30 ky: evidence from deep-dwelling radiolarians. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **208**, 263-278.
- Keigwin, L. D., 1998. Glacial-age hydrography of the far northwest Pacific Ocean. *Paleoceanography*, **13**, 323-339.
- 小島茂明, 印刷中. 日本沿岸における底生動物の分散と遺伝的分化. 塚本勝巳編, 海洋生命系のダイナミクスシリーズ第5巻「海と生命」, 東海大学出版会.
- Kojima, S., Segawa, R., Hayashi, I. and Okiyama, M., 2001. Phylogeography of a deep-sea demersal fish, *Bothrocara hollandi*, in the Japan Sea. *Marine Ecology Progress Series*, **217**, 135-143.
- McMillan, W. O. and Palumbi, S. R., 1997. Rapid rate of control-region evolution in Pacific butterflyfishes (Chaetodontidae). *Journal of Molecular Evolution*, **45**, 473-484.
- 西村三郎, 1974. 日本海の成立. 227pp., 築地書館.
- Nishimura, S., 1983. Okhotsk Sea, Japan Sea, East China Sea. In Ketchum, B. H., ed., *Ecosystems of the World 26, Estuaries and Enclosed Seas*, 375-401. Elsevier, Amsterdam.
- Oba, T., Kato, M., Kitazato, H., Koizumi, I., Omura, A., Sakai, T. and Takayama, T., 1991. Paleoenvironmental changes in the Japan Sea during the last 85,000 years. *Paleoceanography*, **6**, 499-518.
- Okiyama, M., 2004. Deepest demersal fish community in the Sea of Japan: A review. *Contributions from the Biological Laboratory, Kyoto University*, **29**, 409-429.
- Rogers, A. R. and Harpending, H., 1992. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Molecular Biology and Evolution*, **9**, 552-569.
- Tada, R., Irino, T. and Koizumi, I., 1999. Land-ocean linkages over orbital and millennial timescales recorded in late Quaternary sediments of the Japan Sea. *Paleoceanography*, **14**, 236-247.
- Tyler, P. A., 2002. Deep-sea eukaryote ecology of the semi-isolated basins off Japan. *Journal of Oceanography*, **58**, 333-341.

