

# ミトコンドリア DNA 調節領域および形態データから推定した日本周辺海域におけるオカメエイ属 4 種の集団構造

三澤 遼<sup>1</sup>・遠藤広光<sup>2</sup>・甲斐嘉晃<sup>3</sup>

<sup>1</sup> 〒 031-0841 青森県八戸市鮫町下盲久保 25-259 (国研) 水産研究・教育機構水産資源研究所  
水産資源研究センター底魚資源部底魚第 2 グループ

<sup>2</sup> 〒 780-8520 高知県高知市曙町 2-5-1 高知大学理工学部海洋生物学研究室

<sup>3</sup> 〒 625-0086 京都府舞鶴市字長浜 京都大学フィールド科学教育研究センター舞鶴水産実験所

(2021 年 4 月 13 日受付；2021 年 6 月 4 日改訂；2021 年 6 月 5 日受理；2021 年 7 月 28 日 J-STAGE 早期公開)

キーワード：ガンギエイ目, メダマカスベ, モヨウカスベ, ツマリカスベ, コモンカスベ

魚類学雑誌  
Japanese Journal of  
Ichthyology

© The Ichthyological Society of Japan 2021

Ryo Misawa\*, Hiromitsu Endo and Yoshiaki Kai. 2021. Population structures of four species of the genus *Okamejei* (Rajiformes; Rajidae) around Japan, inferred from gene sequence variations and morphometric data. *Japan. J. Ichthyol.*, 68(2): 173–181. DOI: 10.11369/jji.21-017.

**Abstract** The population structures of four Japanese species of the rajid genus *Okamejei* were investigated based on sequence variations in the mitochondrial DNA control region and morphometric data. These suggested that geographic barriers, such as straits and ocean currents, had shaped the population structures on a small spatial scale, the Tsushima Warm Current being particularly significant. This may be related to the limited migration ability of *Okamejei* species due to their small body size and habitat preference for shallow waters.

\*Corresponding author: Demersal Fish Resources Division, Fisheries Stock Assessment Center, Fisheries Resources Institute, Japan Fisheries Research and Education Agency, 25-259 Shimomemurakubo, Same, Hachinohe, Aomori 031-0841, Japan (e-mail: batoideafish@gmail.com)

ガンギエイ目は底生性軟骨魚類で、大型の卵殻卵を海底に産み付け、生活史初期に浮遊期がない (Last et al., 2016)。そのため、本目魚類の分散能力は低く、遺伝的に分化した地域集団が形成されやすいと考えられる (Griffiths et al., 2011)。実際、本目においては、いくつかの種で地域集団を有することが知られる (Chevolot et al., 2006；Griffiths et al., 2011；Cariani et al., 2017；Vargas-Caro et al., 2017；Ferrari et al., 2018)。日本周辺海域においては、コモンカスベ *Okamejei kenojei*、メガネカスベ *Beringraja pulchra*、そしてドブカスベ *Bathyraja smirnovi* の集団構造が明らかにされ、対馬暖流や黒潮などの海流構造、対馬海峡や宗谷海峡などの海底地形が、遺伝的・形態的に分化した地域集団を形成する主要因であることが示唆された (三澤ほか, 2019；Misawa et al., 2019, 2020)。

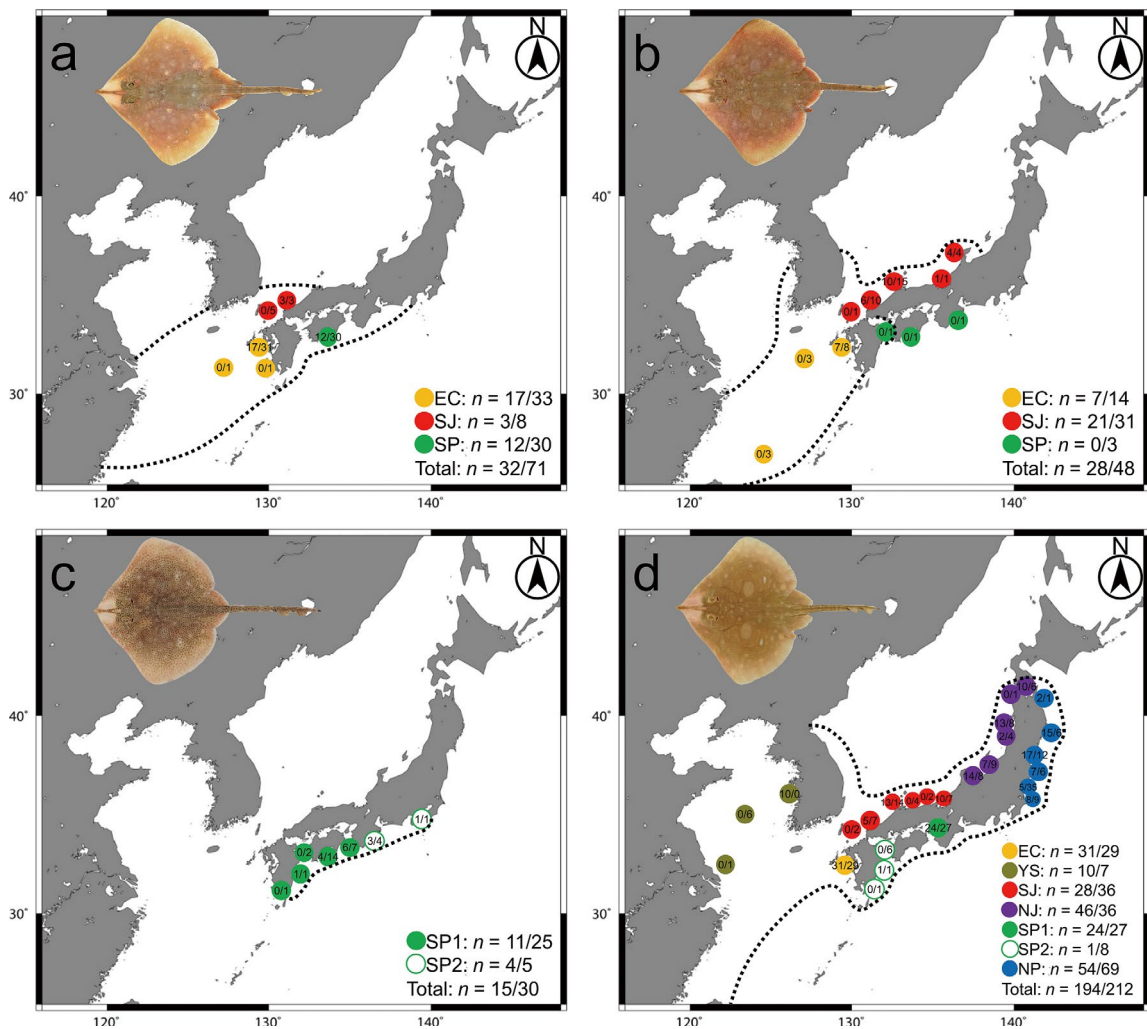
コモンカスベを含むオカメエイ属 *Okamejei* の多

くの種は通常 200 m 以浅の浅海域に生息し、全長は 60 cm 以下とガンギエイ目魚類の中では小型のグループである (Ishiyama, 1958, 1967；石原, 1990；波戸岡ほか, 2013；Last et al., 2016；Weigmann, 2016)。コモンカスベにおいては、日本周辺の各海域で狭い空間スケールで分化した集団構造が存在し、とくに大阪湾および東北太平洋岸集団の分化が顕著であることが判明した (Misawa et al., 2019)。このことから、体サイズが小さく移動能力が限定的であること、浅海性のため海流の影響を受けやすいことなどの生態的な特性が、本種の集団構造形成に影響することが示唆される。また、近年、軟骨魚類の保全に関して注目が高まりつつあり、集団構造に基づいて管理単位を設定することが望ましいとされる (Domingues et al., 2018)。しかし、本属の他種の日本周辺海域における集団構造の知見はなく、集団の分化パターンやそれに影響する

要因についても検討の余地がある。本研究では、モヨウカスベ *O. acutispina*, メダマカスベ *O. meerdervoortii*, ツマリカスベ *O. schmidtii* の分布域をほぼ網羅したサンプリングに基づき (Fig. 1), ミトコンドリア DNA の調節領域 (mtCR) を対象とした遺伝的分析と, 外部形態の計測値を基にした形態解析から, 日本周辺海域におけるオカメエイ属魚類の集団構造の特徴を明らかにし, その形成要因について考察した。さらに, 考慮すべき管理単位についても提言した。

## 材料と方法

**標本** 本研究の遺伝的分析には, 合計 75 個体 (メダマカスベ 32 個体, モヨウカスベ 28 個体, ツマリカスベ 15 個体) を, 形態解析には合計 149 個体 (メダマカスベ 71 個体, モヨウカスベ 48 個体, ツマリカスベ 30 個体) をそれぞれ用いた (Fig. 1)。また, 上記 3 種とコモンカスベを比較するために, Misawa et al. (2019) のデータセットを再解析した (遺伝的分析 194 個体, 形態解析 212 個体)。本研究では, 東シナ海, 黄海, 日本海南部 (能登半島以南), 日本海北部 (能登半島



**Fig. 1.** Sampling sites and number of examined specimens of four species of *Okamejei*. Each symbol represents a sampling site. Numbers indicate number of specimens used in mtCR / morphological analyses. Dotted lines indicate distributional area (after Ishiyama, 1967 and Last et al., 2016). a: *O. meerdervoortii*; b: *O. acutispina*; c: *O. schmidtii*; d: *O. kenojei*. EC = East China Sea; YS = Yellow Sea; SJ = southern Sea of Japan; NJ = northern Sea of Japan; SP = Pacific coasts of southern Japan; NP = Pacific coasts of northern Japan.

以北), 南日本太平洋岸 (千葉県銚子以西), および東北太平洋岸 (千葉県銚子以北) の 6 海域に区分した. なお, 潜砂性ヨコエビ類のナミノリソコエビ *Haustorioides japonicus*, 底生性魚類のニホンキンカジカ *Cottiusculus nihonkaiensis* やヒナゲンゲ *Petroschmidia teraoi* では, 能登半島周辺を境界として日本海の南部 (西部) と北部で異なる遺伝的集団構造をもつこと (Takada et al., 2018; Kai and Yamanaka, 2019; Sakuma et al., 2020), 温帯性底魚の魚類相が千葉県銚子付近を境界として大きく異なることから (例えば, 中坊, 2013, 2018; 池田・中坊, 2015), 本研究ではこれらの地域を境界として日本海と太平洋をそれぞれ 2 海域に区分した.

本研究で遺伝的分析・形態解析に用いた標本は, 高知大学理工学部 (BSKU), 京都大学舞鶴水産実験所 (FAKU), 鹿児島大学総合研究博物館 (KAUM), および国立科学博物館 (NSMT) に保存されている [メダマカスベ (東シナ海: 17 個体・33 個体): FAKU 140897-140909, FAKU 141665-141682, KAUM-I. 201, KAUM-I. 34231; メダマカスベ (日本海南部: 3 個体・8 個体): FAKU 143617, FAKU 145366, FAKU 145391, NSMT-P 50616-50619, NSMT-P 50330; メダマカスベ (南日本太平洋岸: 12 個体・30 個体): BSKU 53396, BSKU 53995, BSKU 59374, BSKU 63326, BSKU 98146, BSKU 98149, BSKU 110144-110146, BSKU 112325-112327, BSKU 112356-112357, BSKU 112394-112395, BSKU 112400-112401, BSKU 112658, BSKU 112885-112889, BSKU 112896-112897, BSKU 116601-116602, FAKU 137248-137249; モヨウカスベ (東シナ海: 7 個体・14 個体): BSKU 20205, BSKU 32665, FAKU 140539-140541, FAKU 140675, FAKU 140913-140916, KAUM-I. 35895, KAUM-I. 35983, KAUM-I. 36014, NSMT-P 64981; モヨウカスベ (日本海南部: 21 個体・31 個体): FAKU 38744-38745, FAKU 57850, FAKU 57853, FAKU 58207, FAKU 75201, FAKU 77127, FAKU 138903, FAKU 111488-111489, FAKU 140687-140140691, FAKU 140692-140696, FAKU 143126, FAKU 143618, FAKU 144142, FAKU 144977-144979, FAKU 145368, FAKU 145393-145394, FAKU 145397, FAKU S90, FAKU W429, NSMT-P 5774; モヨウカスベ (南日本太平洋岸: 0 個体・3 個体): BSKU 229, FAKU 34796, FAKU 101229; ツマリカスベ (南日本太平洋岸, 紀伊半島以西: 11 個体・25 個体): BSKU 1563, BSKU41656, BSKU44501, BSKU

52050, BSKU 53602, BSKU 57343, BSKU 57777, BSKU 58466, BSKU 64530, BSKU 76384, BSKU 110873, BSKU 110890, BSKU 112252-112255, BSKU 116198, FAKU 34742, FAKU 63263-63264, FAKU 111499, FAKU 121903, FAKU 137595, FAKU 143981, KAUM-I. 14153, NSMT-P 79671; ツマリカスベ (南日本太平洋沿岸, 紀伊半島以東: 4 個体・5 個体): BSKU 110176-110177, BSKU 110185, BSKU 117399, FAKU 141256; コモンカスベ (東シナ海: 31 個体・29 個体; 黄海: 10 個体・7 個体; 日本海南部: 28 個体・36 個体; 日本海北部: 46 個体・36 個体; 南日本太平洋岸, 大阪湾: 24 個体・27 個体; 南日本太平洋岸, 九州東岸: 1 個体・8 個体; 東北太平洋岸: 54 個体・69 個体): (Misawa et al., 2019 を参照)].

**遺伝的分析** Misawa et al. (2019) の方法に従い, mtCR の部分塩基配列を決定した. 本研究で新たに決定した配列は, INSDC (International Nucleotide Sequence Database Collaboration) に登録されている (メダマカスベ: LC464700-LC464731; モヨウカスベ: LC464747-LC464774; ツマリカスベ: LC464732-LC464746). コモンカスベは Misawa et al. (2019) で決定された塩基配列 (LC386653-LC386846) を用いた.

得られた塩基配列は BioEdit v. 7.2.5 (Hall, 1999) で編集し, Clustal W v. 2.1 (Larkin et al., 2007) でアライメントを行った. ハプロタイプ間の類縁関係を示すハプロタイプネットワークは PopART v. 1.7 (Leigh and Bryant, 2015) を用いて, median-joining 法に基づいて作成した. さらに, Arlequin v. 3.5.1.3 (Excoffier and Lischer, 2010) を用いて, 各種のハプロタイプ数 ( $H$ ), ハプロタイプ多様度 ( $h$ ), 塩基多様度 ( $\pi$ ) を求めたほか, 海域間の遺伝的分化を調べるために, ペアワイズ  $\Phi_{ST}$  値を推定した. さらに, 種や海域によってはハプロタイプ間の距離が近く, 通常 1 塩基置換で接続することから, ハプロタイプ間の塩基置換数を考慮する  $\Phi_{ST}$  値に加えて, ハプロタイプの頻度のみを考慮するペアワイズ  $F_{ST}$  値も Arlequin を用いて算出した. ペアワイズ  $\Phi_{ST}$  値および  $F_{ST}$  値は 10,000 回の再抽出を繰り返して検定し, 得られた  $P$  値には, 多重比較によるタイプ I エラー率の増大を防ぐために, シーケンシャル・ボンフェローニ補正 (Rice, 1989) を行った.

**形態解析** 形態解析に用いた個体は 70% エタノールもしくは 50% イソプロピルアルコールに保存したものを用いた. 計測形質に基づいた形態

解析では、13 計測形質 [全長 (TL), 体盤長 (DL), 体盤幅 (DW), 背面頭長 (HL), 眼前吻長 (POB), 眼径 (ED), 両眼間隔 (DBO), 腹面頭長 (VHL), 口前吻長 (POR), 鼻前吻長 (PNA), 両鼻孔間隔 (DBN), 第 1 鰓孔間隔 (DBG), 尾部長 (TLL)] を、眼径および腹面頭長はそれぞれ Hubbs and Ishiyama (1968) と Ishiyama (1958) に従い、それ以外の形質については Last et al. (2008) に従って計測した。これらの 13 形質の計測値を対数変換し、海域間での形態的差異を明らかにするために Past v. 3.21 (Hammer et al., 2001) を用いて、4 種を含む解析と種ごとの解析の 5 種類に分けた主成分分析を行った。

## 結 果

**遺伝的分析** mtCR の 600 塩基対を対象とした遺伝的分析の結果、オカメエイ属 4 種合計 269 個体において 67 箇所にて 69 通りの変異箇所があり、そのうち挿入および欠失は 4 箇所にて確認された。本属 4 種それぞれでみられたハプロタイプ数は 4–14、ハプロタイプ多様度は 0.6217–0.8191、塩基多様度は 0.0013–0.0046 の範囲であり、ハプロタイプ多様度に対して塩基多様度が低い値を示した

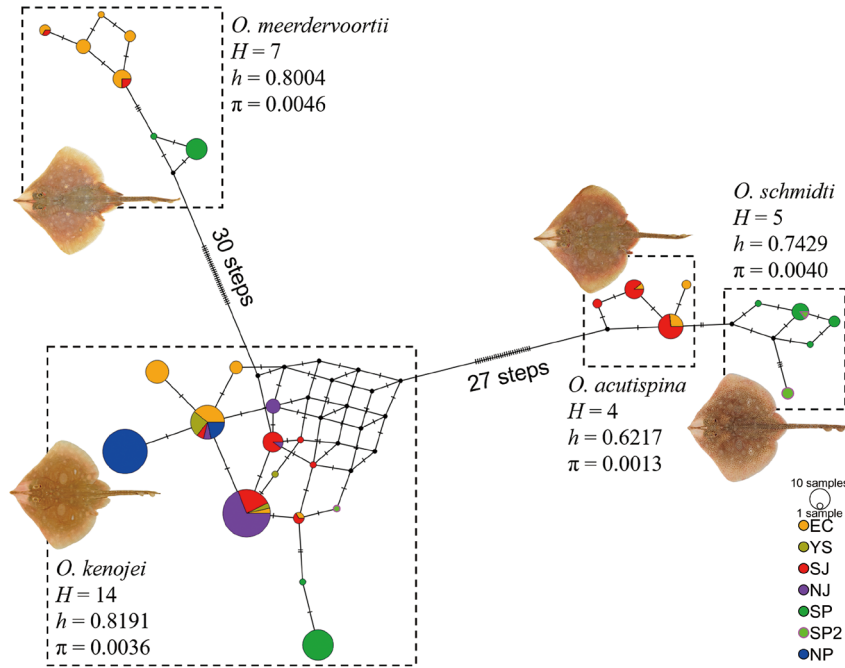
(Table 1; Fig. 2)。また、4 種のなかではモヨウカスベの遺伝的多様性が最も低いことが示唆された。地域ごとにみると、メダマカスベの南日本太平洋岸、コモンカスベの日本海北部、南日本太平洋岸 (大阪湾) および東北太平洋岸の個体ではハプロタイプ多様度、塩基多様度ともに著しく低い値を示した (Table 1)。

種間の塩基置換数は 2–30 と様々で、とくにモヨウカスベとツマリカスベ間では 2 塩基置換と非常に少なかった。本属 4 種のハプロタイプネットワークについて、メダマカスベの南日本太平洋岸およびコモンカスベの九州東岸と大阪湾産の個体は固有のハプロタイプのみを有していた (Fig. 2)。また、ツマリカスベの相模湾産の 1 個体は紀伊半島以西の個体とハプロタイプを共有したが、紀伊半島東岸の 3 個体は固有なハプロタイプを共有していた。そこで、ペアワイズ  $\Phi_{ST}$  値および  $F_{ST}$  値の推定には、ツマリカスベでは紀伊半島を境に東西で区別し、コモンカスベでは九州東岸と大阪湾を区別した。また、日本海産のコモンカスベにおいては、能登半島周辺を境界として南北でハプロタイプの頻度が明確に異なることが確認された。種内の海域間における  $\Phi_{ST}$  値および  $F_{ST}$  値から、メダマカスベの東シナ海と日本海南部間、コモン

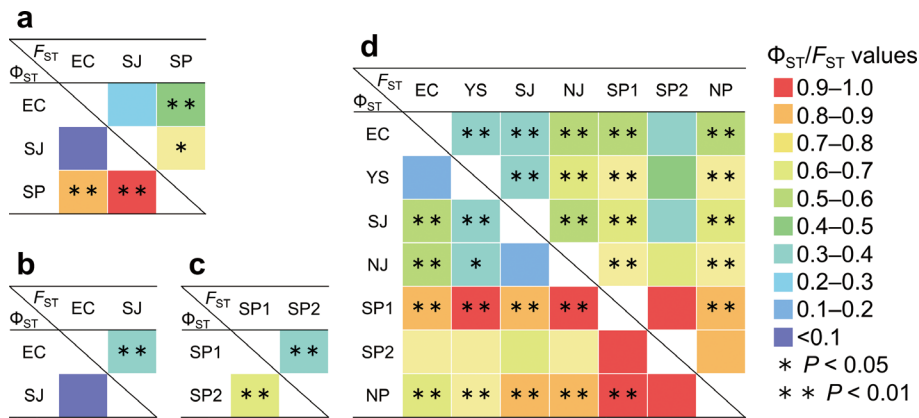
**Table 1.** Genetic diversity indices of four species of *Okamejei*

Species	Area	<i>n</i>	<i>H</i>	<i>h</i>	$\pi$
<i>O. meerdervoortii</i>	EC	17	5	0.7868 ± 0.0590	0.0019 ± 0.0014
	SJ	3	2	0.6667 ± 0.3143	0.0022 ± 0.0023
	SP	12	2	0.1667 ± 0.1343	0.0003 ± 0.0005
	Total	32	7	0.8004 ± 0.0415	0.0046 ± 0.0028
<i>O. acutispina</i>	EC	7	3	0.6667 ± 0.1598	0.0013 ± 0.0012
	SJ	21	3	0.6000 ± 0.0640	0.0012 ± 0.0010
	Total	28	4	0.6217 ± 0.0662	0.0013 ± 0.0011
<i>O. schmidtii</i>	SP1	11	4	0.6727 ± 0.1232	0.0018 ± 0.0014
	SP2	4	2	0.5000 ± 0.2652	0.0042 ± 0.0034
	Total	15	5	0.7429 ± 0.0895	0.0040 ± 0.0026
<i>O. kenojei</i>	EC	31	5	0.6989 ± 0.0498	0.0016 ± 0.0013
	YS	10	3	0.5111 ± 0.1643	0.0011 ± 0.0011
	SJ	28	6	0.6931 ± 0.0625	0.0015 ± 0.0012
	NJ	46	4	0.3101 ± 0.0836	0.0008 ± 0.0008
	SP1	24	2	0.0833 ± 0.0749	0.0001 ± 0.0003
	SP2	1	1	-	-
	NP	54	2	0.2013 ± 0.0667	0.0003 ± 0.0005
	Total	194	14	0.8191 ± 0.0137	0.0036 ± 0.0022

*n* = Number of individuals; *H* = number of haplotypes; *h* = haplotype diversity;  $\pi$  = nucleotide diversity. EC = East China Sea; YS = Yellow Sea; SJ = southern Sea of Japan; NJ = northern Sea of Japan; SP = Pacific coasts of southern Japan; NP = Pacific coasts of northern Japan.



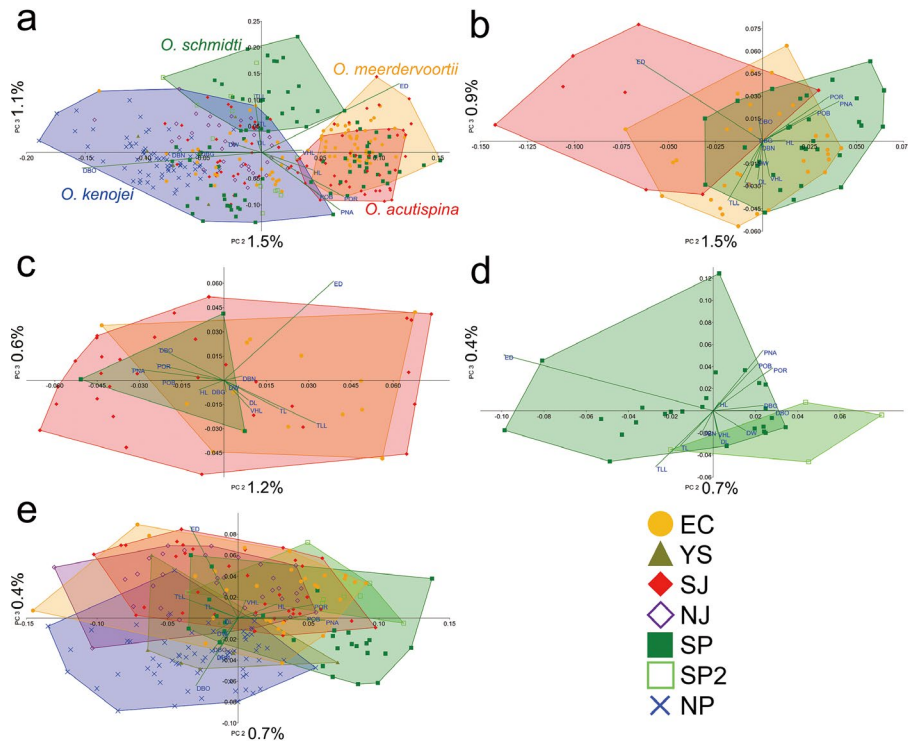
**Fig. 2.** Median-joining haplotype network and genetic diversity indices calculated from mtCR (600 bp) variations of four species of *Okamejei*. Circle size represents number of individuals, each bar representing one substitution. Black nodes represent unsampled sequences.  $H$  = number of haplotypes,  $h$  = haplotype diversity,  $\pi$  = nucleotide diversity. Abbreviations of sampling sites as in Fig. 1.



**Fig. 3.**  $\Phi_{ST}$  (below) and  $F_{ST}$  (above) values among local populations of four species of *Okamejei*. a: *O. meerdervoortii*; b: *O. acutispina*; c: *O. schmidti*; d: *O. kenojei*. Asterisks indicate significance (after sequential Bonferroni correction). Abbreviations of sampling sites as in Fig. 1.

カスベの九州東岸とその他の海域間を除いて有意な遺伝的分化が示唆された (Fig. 3)。とくに、メダマカスベの南日本太平洋岸集団、コモнкаスベの大阪湾集団および東北太平洋岸集団は  $\Phi_{ST}$  が 0.6 以上、 $F_{ST}$  が 0.4 以上と高い遺伝的分化を示した。なお、モヨウカスベの東シナ海と日本海南部

間、コモнкаスベの東シナ海と黄海間および日本海南部と日本海北部間では  $\Phi_{ST}$  値からは有意差が示されなかったが、 $F_{ST}$  値では有意な分化が示された。これは、これらの個体から検出されたハプロタイプの頻度には有意差があるものの、ハプロタイプ間の距離が近いと推測される。



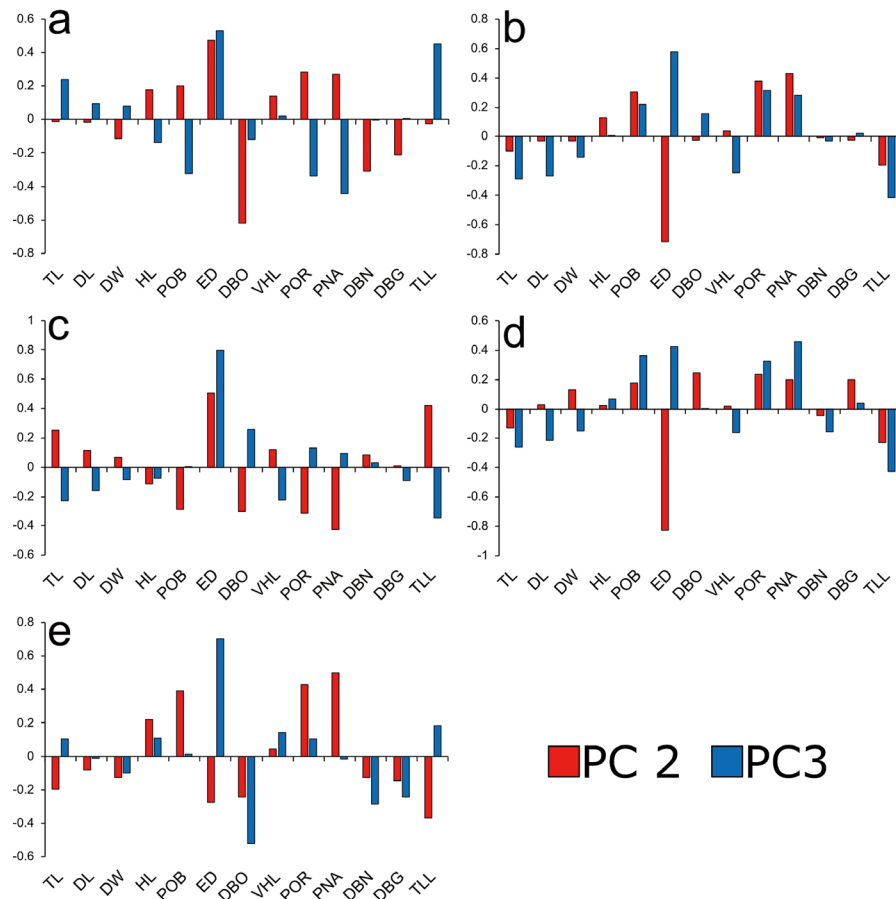
**Fig. 4.** Scatter plots of principal components 2 and 3 (PC2 and PC 3) based on 13 measurements of four species of *Okamejei*. a: all four species; b: *O. meerdervoortii*; c: *O. acutispina*; d: *O. schmidtii*; e: *O. kenojei*. TL = Total length, DL = Disc length, DW = Disc width, HL = Head length, POB = Preorbital snout length, ED = Eye diameter, DBO = Distance between orbits, VHL = Ventral head length, POR = Preoral snout length, PNA = Prenarial snout length, DBN = Distance between nostrils, DBG = Distance between 1st gill slits, TLL = Tail length. Vectors indicate factor loadings of each measurement. Abbreviations of sampling sites as in Fig. 1.

**形態解析** オカメエイ属 4 種合計 361 個体の 13 計測形質に基づいた 5 つの主成分分析において、第 1 主成分の寄与率は 96.7–98.5% と高かった。しかし、その因子負荷量はすべての形質で正の値であり、これらはサイズ要素を含むものと考えられたことから、第 2・第 3 主成分を示した (寄与率はそれぞれ 0.7–1.5%, 0.4–1.1%)。4 種を含む主成分分析の結果、ツマリカスベとコモンカスベの主成分得点は他種と明確に分離し、メダマカスベとモヨウカスベの 2 種はプロットの重複があるものの、第 2・第 3 主成分において分離する傾向が確認された (Fig. 4a)。因子負荷量は第 2 主成分では、眼径と両眼間隔、第 3 主成分は眼径、鼻前吻長および尾部長で大きな値であった (Fig. 5a)。また、種ごとの分析の結果、モヨウカスベ (Figs. 4c, 5c) を除く 3 種では海域間での形態的差異があることが示唆された。メダマカスベの第 2 主成分では、東シナ海、日本海および南日本太平洋岸の 3 海域で

それぞれ分離する傾向がみられ、その因子負荷量は、眼径、口前吻長および鼻前吻長で大きな値を示した (Figs. 4b, 5b)。ツマリカスベでは遺伝的分析の結果を考慮して紀伊半島以西と以東の南日本太平洋岸を区別したところ、第 2 主成分においてこの 2 海域で分離する傾向がみられ、その因子負荷量は眼径で大きな値を示した (Figs. 4d, 5d)。コモンカスベでは、東シナ海、日本海南部および日本海北部の 3 海域のプロットは大きく重複するものの、それ以外の海域では第 2・第 3 主成分においてそれぞれまとまる傾向がみられた (Fig. 4e)。因子負荷量は第 2 主成分では眼前吻長、口前吻長、鼻前吻長、および第 3 主成分は、眼径と両眼間隔で大きな値を示した (Fig. 5e)。

## 考 察

**集団構造** 遺伝的分析と形態解析の結果から、



**Fig. 5.** Factor loadings of principal components 2 and 3 (PC2 and PC3) based on 13 measurements of four species of *Okamejei*. a: all four species; b: *O. meerdervoortii*; c: *O. acutispina*; d: *O. schmidtii*; e: *O. kenojei*. Abbreviations for morphometric characters as in Fig. 4.

本研究で用いたオカメエイ属4種には以下の地域集団の分化が顕著であった；メダマカスベ：東シナ海，日本海南部，南日本太平洋岸；モヨウカスベ：東シナ海，日本海南部；ツマリカスベ：紀伊半島以西，紀伊半島以東；コモンカスベ：東シナ海，黄海，日本海南部，日本海北部，九州東岸，大阪湾，東北太平洋岸。

遺伝的分析において， $\Phi_{ST}$  もしくは  $F_{ST}$  値の有意性から，メダマカスベの東シナ海と日本海間，コモンカスベの九州東岸とその他の海域間では遺伝的な分化は確認されなかった (Fig. 3a, d)。これらは，遺伝的分析に用いた個体数が少なかったことが要因と考えられる。コモンカスベについて，Misawa et al. (2019) では日本海の南部と北部は区別せず1つの地域集団としたが，本研究では2海域に区別して解析したところ，遺伝的差異が認められた。また，モヨウカスベでは，南日本太平洋沿岸から形態解析用に3標本しか得られず，こ

の海域に独立した地域集団が存在するかは十分に検討できなかった。しかし，本種の南日本太平洋沿岸における記録は稀であることから (Ishiyama, 1967；石原, 1990；三澤・遠藤, 2014)，他海域からの偶発的な出現の可能性も考えられる。ツマリカスベについては解析個体数が少ないものの，遺伝的・形態的な差異を考慮すると，紀伊半島周辺を境界として南日本太平洋沿岸の東西で分化した地域集団の存在が考えられる。以上のように，本属4種においては狭い空間スケールでの集団構造の存在が示唆された。今後より密なサンプリングを行うことで，詳細な集団構造が把握できると考えられる。

**集団の分化パターン** 本研究で用いた4種の集団分化パターンについて，メダマカスベやモヨウカスベ，コモンカスベで確認されたように，東シナ海・日本海側の集団は互いに比較的類似することに対して，太平洋側の集団は他の地域集団から

の遺伝的・形態的分化が顕著であった (Figs. 2, 3a, b, d, 4c, e). このことから、本属では対馬暖流流域とそれ以外の地域の間で交流が強く制限され、対馬暖流は障壁または分散、あるいはその両方に関係すると考えられる。一方、コモカスベでは、本研究の過程で黒潮の影響が強いと考えられる海域 (例えば、土佐湾や紀伊半島南部) からは標本が確認されず、黒潮が分布を規定する直接的な要因の一つである可能性が考えられる (Misawa et al., 2019). ツマリカスベは南日本太平洋沿岸に広く分布するが、2 集団に分かれることが示唆され、海流や海底地形以外にも本種の分散を制限する何らかの要因があると推測される。また、ツマリカスベとモヨウカスベの2種は外部形態が明確に異なるが (Fig. 4a)、遺伝的近縁性が示唆された (Fig. 2). 形態的にも、これら2種は腹面の感覚孔が大きく、腹部中央にも密に分布し、さらに腹鰭付近にまで広がる本属では特異的な特徴を共有する (例えば、Ishihara, 1987; 石原, 1990; Jeong et al., 2007). 2種の主分布域の境界は九州南岸にあると推測され (Ishiyama, 1958, 1967; 石原, 1990; Last et al., 2016)、対馬海峡や大隅海峡のような海底地形だけでなく、対馬暖流と黒潮の海流構造も2種の分化に寄与した可能性が高い。これら2種の関係については、今後、より詳細な遺伝的・形態的分析によって検討する必要がある。

以上のように、本属魚類の集団構造に関して、狭い空間スケールであること、対馬暖流等の海流構造の影響を受けることが示唆された。これらは Misawa et al. (2019) の推測と一致し、本属魚類が小型で回遊範囲が狭いこと、浅海域に生息して海流の影響を受けやすいことと密接に関係すると考えられる。実際、日本周辺海域で集団構造が推定されている比較的大型種のメガネカスベおよびドブカスベの結果 (三澤ほか, 2019; Misawa et al., 2020) と比較すると、小型である本属4種ではより細かな地域集団の分化がみられる。さらに、本属4種と同様に浅海性であるメガネカスベにおいても、海流構造と関連した集団の分化が示唆されている (三澤ほか, 2019)。

また、本研究で対象とした4種のうち、メダマカスベとモヨウカスベは準絶滅危惧種、ツマリカスベとコモカスベは情報不足とされることから (環境省, 2017)、今後は本研究で明らかとなった上述の地域集団とその分化パターンを考慮したモニタリングが必要と考えられる。とくに、メダマカスベの南日本太平洋岸集団、コモカスベの日

本海北部、南日本太平洋岸 (大阪湾) および東北太平洋岸集団は遺伝的多様性が極めて低く、集団サイズが小さいことや、過去にボトルネック効果 (もしくは創始者効果) が働いたことが予想されるため、その集団動態には注視が必要であろう。

## 謝 辞

本研究を行うにあたり、標本の採集にご協力頂いた中塚直征氏 (長崎県庁)、松沼瑞樹博士 (近畿大学農学部)、内田喜隆氏 (山口県農林水産部)、池口新一郎氏 (上越市立水族館)、標本調査等にご協力頂いた篠原現人博士および中江雅典博士 (国立科学博物館動物研究部)、本村浩之博士 (鹿児島大学総合研究博物館) に厚く御礼申し上げる。また、標本観察や採集に際してご協力頂いた高知大学理工学部海洋生物学研究室の学生の皆様、そして多数の貴重なコメントを頂いた2名の匿名の査読者に心より感謝の意を表する。

## 引用文献

- Cariani, A., S. Messinetti, A. Ferrari, M. Arculeo, J. J. Bonello, L. Bonnici, R. Cannas, P. Carbonara, A. Cau, C. Charilaou, N. E. Ouamari, F. Fiorentino, M. C. Follesa, G. Garofalo, D. Golani, I. Guarniero, R. Hanner, F. Hemida, O. Kada, S. L. Brutto, C. Mancusi, G. Morey, P. J. Schembri, F. Serena, L. Sion, M. Stagoni, A. Tursi, N. Vrgoc, D. Steinke and F. Tinti. 2017. Improving the conservation of Mediterranean chondrichthyans: the elasmomed DNA barcode reference library. *PLoS ONE*, 12: e0170244.
- Chevolot, M., G. Hoarau, A. D. Rijnsdorp, W. T. Stam and J. L. Olsen. 2006. Phylogeography and population structure of thornback rays (*Raja clavata* L., Rajidae). *Mol. Ecol.*, 15: 3693–3705.
- Domingues, R. R., A. W. S. Hilsdorf and O. B. F. Gadig. 2018. The importance of considering genetic diversity in shark and ray conservation policies. *Conserv. Genet.*, 19: 501–525.
- Excoffier, L. and H. E. L. Lischer. 2010. Arlequin suite ver. 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Mol. Ecol. Resour.*, 10: 564–567.
- Ferrari, A., F. Tinti, V. B. Maresca, A. Velonà, R. Cannas, I. Thasitis, F. O. Costa, M. C. Follesa, D. Golani, F. Hemida, S. J. Helyar, C. Mancusi, A. Mulas, F. Serena, L. Sion, M. Stagoni and A. Cariani. 2018. Natural history and molecular evolution of demersal Mediterranean sharks and skates inferred by comparative phylogeographic and demographic analyses. *PeerJ*, 6:



- e5560.
- Griffiths, A. M., D. W. Sims, A. Johnson, A. Lynghammar, M. McHugh, T. Bakken and M. J. Genner. 2011. Levels of connectivity between longnose skate (*Dipturus oxyrinchus*) in the Mediterranean Sea and the north-eastern Atlantic Ocean. *Conserv. Genet.*, 12: 577–582.
- Hall, T. A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucl. Acids Symp. Ser.*, 41: 95–98.
- Hammer, Ø., D. A. T. Harper and P. D. Ryan. 2001. Past: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. Electronica*, 4: 403–417.
- 波戸岡清峰・山田梅芳・藍澤正宏・山口敦子・柳下直己. 2013. ガンギエイ目. 中坊徹次 (編), pp. 205–216, 1771–1773. 日本産魚類検索 全種の同定. 第3版. 東海大学出版会, 秦野.
- Hubbs, C. L. and R. Ishiyama. 1968. Methods for the taxonomic study and description of skate (Rajidae). *Copeia*, 1968: 482–491.
- 池田博美・中坊徹次. 2015. 南日本太平洋沿岸の魚類. 東海大学出版部, 秦野. xxii + 597 pp.
- Ishihara, H. 1987. Revision of the western North Pacific species of the genus *Raja*. *Jpn. J. Ichthyol.*, 34: 241–285.
- 石原 元. 1990. 北太平洋産ガンギエイ科魚類の分類・資源に関する研究. 東京大学博士学位論文. 186 pp.
- Ishiyama, R. 1958. Studies on the rajid fishes (Rajidae) found in the waters around Japan. *J. Shimon. Coll. Fish.*, 7: 193–394, pls. 1–3.
- Ishiyama, R. 1967. Fauna Japonica. Rajidae (Pisces). Biogeographical Society of Japan, Tokyo. vi + 84 pp., 32 pls.
- Jeong, C.-H., T. Nakabo and H.-L. Wu. 2007. A new species of skate (Chondrichthyes: Rajidae), *Okamejei mengae* from the South China Sea. *Korean J. Ichthyol.*, 19: 57–65.
- Kai, Y. and T. Yamanaka. 2019. Tsugaru Strait hybrid zone between two Japanese marine sculpins (genus *Cottiusculus*). *Mar. Biodiv.*, 49: 501–504.
- 環境省. 2017. 環境省版海洋生物レッドリストの公表について: <http://www.env.go.jp/press/103813.html>. (参照 2021-3-17)
- Larkin, M. A., G. Blackshields, N. P. Brown, R. Chenna, P. A. McGettigan, H. McWilliam, F. Valentin, I. M. Wallace, A. Wilm, R. Lopez, J. D. Thompson, T. J. Gibson and D. G. Higgins. 2007. Clustal W and Clustal X version 2.0. *Bioinformatics*, 23: 2947–2948.
- Last, P. R., W. T. White, J. J. Pogonoski and D. C. Gledhill. 2008. New Australian skates (Batoidea: Rajoidei) – background and methodology. Pages 1–8 in P. R. Last, W. T. White, J. J. Pogonoski and D. C. Gledhill, eds. Description of new Australian skates. CSIRO Marine and Atmospheric Research Paper No. 21.
- Last, P. R., B. Séret, M. F. W. Stehmann and S. Weigmann. 2016. Skates family Rajidae. Pages 204–363 in P. R. Last, W. T. White, M. R. de Carvalho, B. Séret, M. F. W. Stehmann and G. J. P. Naylor, eds. Rays of the world. CSIRO Publishing, Australia.
- Leigh, J. W. and D. Bryant. 2015. PopART full - feature software for haplotype network construction. *Methods Ecol. Evol.*, 6: 1110–1116.
- 三澤 遼・遠藤広光. 2014. 標本に基づいた高知県産エイ類のチェックリスト. 板鯧類研究会報, 50: 1–16.
- 三澤 遼・武藤望生・濱津友紀・金 眞久・甲斐嘉晃. 2019. メガネカスベにおける遺伝的集団構造と形態的差異. 魚類学雑誌, 66: 23–35.
- Misawa, R., Y. Narimatsu, H. Endo and Y. Kai. 2019. Population structure of the ocellate spot skate (*Okamejei kenojei*) inferred from variations in mitochondrial DNA (mtDNA) sequences and from morphological characters of regional populations. *Fish. Bull.*, 117: 24–36.
- Misawa, R., A. M. Orlov, S. Y. Orlova, I. I. Gordeev, H. Ishihara, T. Hamatsu, Y. Ueda, K. Fujiwara, H. Endo and Y. Kai. 2020. *Bathyrāja (Arctorāja) sexoculata* sp. nov., a new softnose skate (Rajiformes: Arhynchobatidae) from Simushir Island, Kuril Islands (western North Pacific), with special reference to geographic variations in *Bathyrāja (Arctorāja) smirnovi*. *Zootaxa*, 4861: 515–543.
- 中坊徹次. 2013. 東アジアにおける魚類の生物地理学. 中坊徹次 (編), pp. 2287–2338. 日本産魚類検索 全種の同定. 第3版. 東海大学出版会, 秦野.
- 中坊徹次. 2018. 日本の魚の多様性, その由来. 中坊徹次 (編), pp. xii–xvi. 小学館の図鑑 Z 日本魚類館. 小学館, 東京.
- Rice, W. R. 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution*, 43: 223–225.
- Sakuma, K., Y. Ueda, K. Fujiwara, T. Kodama, H. Kurihara, G. Shinohara and S. Kojima. 2020. Contrast across a boundary: Differing histories of two eelpout populations on a continuous continental slope. *Deep Sea Res. I Oceanogr. Res. Pap.*, 165: 103399.
- Takada, Y., K. Sakuma, T. Fujii and S. Kojima. 2018. Phylogeography of the sandy beach amphipod *Haustorioides japonicus* along the Sea of Japan: Paleogeographical signatures of cryptic regional divergences. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 200: 19–30.
- Vargas-Caro, C., C. Bustamante, M. B. Bennett and J. R. Ovenden. 2017. Towards sustainable fishery management for skates in South America: the genetic population structure of *Zearaja chilensis* and *Dipturus trachyderma* (Chondrichthyes, Rajiformes) in the south-east Pacific Ocean. *PLoS ONE*, 12: e0172255.
- Weigmann, S. 2016. Annotated checklist of the living sharks, batoids and chimaeras (Chondrichthyes) of the world, with a focus on biogeographical diversity. *J. Fish Biol.*, 88: 837–1037.