

秋田県男鹿半島中部更新統鮪川層産マダラ *Gadus macrocephalus* の 耳石とその系統発生的背景

大江 文雄*・渡部 晟**・鈴木 秀一***

A large otolith of *Gadus macrocephalus* from the middle Pleistocene Shibikawa Formation, Oga Peninsula, Akita Prefecture, Northern Japan, and the *Gadus* phylogenetic background

Fumio Ohe*, Akira Watanabe**, and Shuichi Suzuki***

キーワード：マダラ 耳石 更新世 鮪川層 男鹿市 秋田県

Key words: *Gadus macrocephalus*, otolith, Pleistocene, Shibikawa Formation, Oga, Akita Prefecture

Abstract

A large otolith of *Gadus macrocephalus* Tilesius from the lower fossiliferous bed of the Middle Pleistocene Shibikawa Formation, Anden, Oga Peninsula, Akita Prefecture was described.

The lower fossiliferous bed consists of mainly sandy alternate layers which bear numerous or few shells of mollusca inhabiting waters of the cold current, and is wrapped from the upper and lower sides by the layers of B-Og tuff (0.448Ma) and Aso-1 tuff (0.255Ma).

The whole otolith-feature of this fossil species is not able to distinguish clearly from that of *Gadus macrocephalus* Tilesius, in excepting a slim otolith of *Theragra chalcogramma* (Pallas), which inhabits Pacific Ocean, of course, also from both of *G. morhua* Linnaeus and *G. ogac* Richardson which inhabit Atlantic Ocean.

We considered the paleontological circumstance of this fossil species in understanding the newest result of the research of gadine fishes (Coulson *et al.*, 2006), in the implications for taxonomy and biogeographic origins from whole-genome data sets, and regarded especially a proposition of Pacific clade in their two hypotheses as the origin of *Gadus* spp., to convince the present circumstances in that *Gadus macrocephalus* and *Theragra chalcogramma* inhabit the Northern Pacific.

We categorized positively this fossil otolith as that of a direct ancestor of *G. macrocephalus* Tilesius under the above circumstance and the bio-geographical distribution of *Gadus* species in Pacific Ocean.

1. はじめに

秋田県立博物館の地質部門では、教育普及事業として例年化石採集会を実施している。この事業は現地での採集と、後日の化石クリーニング・同定等をセットとした教室である。2010年は5月16日と23日に男鹿市安田の鮪川層の露頭において採集、同月30日にクリーニング等の室内作業を行った。本教室の講師として指導にあっていた渡部は、室内作業の際に、参加者の一人筒井菜都美さんが5月23日に採集した化石の中に大型で保存良好な耳石があることに気づき、大江が魚種を査定したところ、マダラ *Gadus macrocephalus* Tilesius の左耳石であることが判明した。その後、この標本は採集者の筒井さんから秋田県立博物館

に寄付された。

耳石が産出した地層は中部更新統鮪川層の下部化石層で、寒流系の軟体動物の貝殻化石を主体とする層準であり、マダラが北太平洋（63°N-31°N, 119°E-119°W）の水温6℃～9℃の大陸棚から上部斜面（100m-400m）に生息する冷水系の魚類であることから、軟体動物化石以外の共産化石として当時の生物環境を考察する上で同調性を示す初めての記録となった。

タラ科のグループは中期漸新世(Middle Oligocene)から化石(e.g. Berg, 1940; Fodotov, 1976)が知られているが、現生種は北半球に集中して北極海の周縁海域に重なり合って生息する。このような分布状態は比較的新しい時代に、例えば化石耳石資料

*〒489-0888 愛知県瀬戸市原山台5-77 **〒010-0101 潟上市天王字長沼110-3 元秋田県立博物館 ***秋田県立博物館

(Nolf and Steurbaut, 1989a,1989b) から後期中新世以後に分化し, その中でもマダラ属 (*Gadus*) は主として北半球の高緯度地域の冷水海で, 後期鮮新世から更新世にかけて分化・分散したことが言われている。

日本列島周縁では北海道から日本海, 親潮が影響する太平洋の沿岸水域にマダラ *Gadus macrocephalus* Tilesius, スケトウダラ *Theragra chalcogramma* (Pallas), コマイ *Eleginus gracilis* (Tilesius) の3種が生息する。

しかし, これらの地史的変遷を追跡できる化石試料の産出は極めて少ない。鮭川層からマダラの耳石が産出したことは, マダラ属の系統進化を明らかにするだけでなく, 当時の海の魚類相並びに堆積環境を考える上で貴重な資料である。

本報告では耳石の記載に加えて, 最近のマダラ属の mtDNA 分析による系統解析を参考にして太平洋でのマダラ属の動向と地史的変遷についても言及した。

2. 耳石産地の層序と軟体動物化石

耳石化石の産地は秋田県男鹿市五里合安田海岸の海食崖で 39°58'14"N, 139°50'41"E の地点である (図1)。

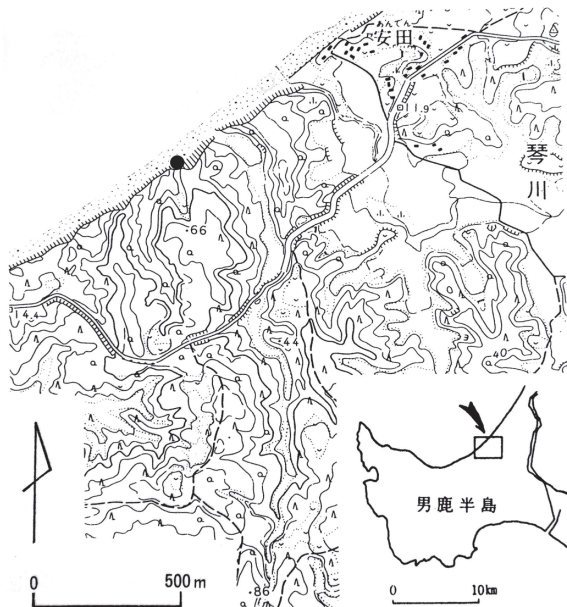


図1 マダラ耳石産地 (●印). 国土地理院発行2万5千分の1地形図「北浦」を使用した。

この海食崖には, 下位から脇本層, 鮭川層 (以上, 中部更新統), 濁西層, 五里合層 (以上, 上部更新統)

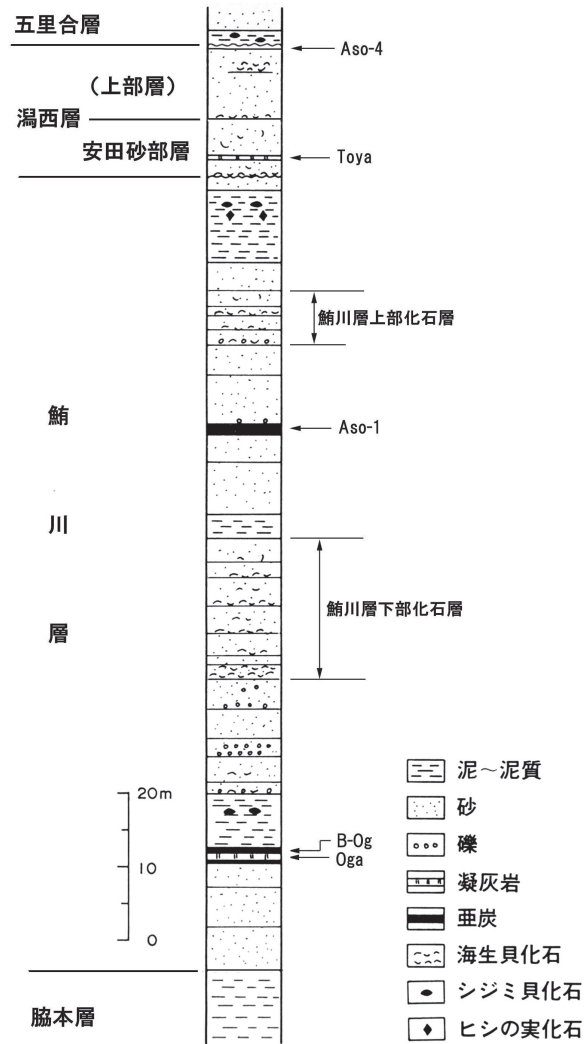


図2 マダラ耳石化石を産出した秋田県男鹿市五里合安田海岸の海食崖柱状図

が露出している (図2)。耳石化石は鮭川層から産出した。鮭川層は脇本層に整合で重なり, 濁西層に不整合で覆われる。主として海成砂層からなり亜炭層や泥層を挟む。白井・多田 (1997) は, 脇本層最上部から濁西層にかけて6つの堆積サイクルを認定した。

軟体動物化石を多産する層準は下位から3番目と5番目の堆積サイクルに含まれる堆積物中であり, 前者を鮭川層下部化石層 (厚さ約17m), 後者を鮭川層上部化石層 (厚さ約7m) と呼称する (首藤ほか, 1977)。耳石化石は鮭川層下部化石層から得られたが, 化石層内における正確な層位は不明である。

Shirai and Tada (2000) は, 本露頭の地層を, 構成粒子, 堆積構造, 化石などにに基づき9種類の堆積相に区分し, それぞれの堆積水深を推定し

表1 鮪川層下部化石層の代表的な軟体動物化石

学名	和名	地理的分布
Gastropoda		
腹足類		
<i>Niveotectulla pallida</i> (Gould)	ユキノカサ	駿河湾・山口県北部以北, 千島
<i>Punctrella fastigiata</i> A. Adams	エンスイスカシガイ*	北海道西南部・能登半島以南, 東シナ海
<i>Punctrella nobilis</i> A. Adams	コウダカスカシガイ	駿河湾・山口県北部以北, 千島
<i>Homalopoma amussitatum</i> (Gould)	エゾザンショウ*	銚子・新潟以北, 千島
<i>Cryptonatica clausa</i> (Broderip & Sowerby)	ハイイロタマガイ	駿河湾・見島以北, 北太平洋, 北極海
Bivalvia		
二枚貝類		
<i>Acila (Truncacila) insignis</i> (Gould)	キララガイ*	五島列島・房総半島以北, 北海道
<i>Arca boucardi</i> Jousseume	コベルトフネガイ	北海道南部以南, 沖縄
<i>Glycymeris (Glycymeris) yessoensis</i> (Sowerby)	エゾタマキガイ	房総半島・丹後半島以北, 沿海州・千島
<i>Swiftopecten swiftii</i> (Bernardi)	エゾキンチャク	三陸・但馬以北, 沿海州・アラスカ
<i>Patinopecten (Mizuhopecten) yessoensis</i> (Jay)	ホタテガイ	三陸・能登半島以北, 沿海州・千島
<i>Monia macrochisma</i> (Deshayes)	ナミマガシワモドキ	東北・北海道以北, アリューシャン, ベーリング海, カナダ西岸
<i>Adontorhina subquadrata</i> (A. Adams)	ユキヤナギガイ*	房総半島・日本海見島以北, オホーツク海
<i>Cylocardia ferruginea</i> (Clessin)	クロマルフミガイ	南千島・北海道南部・男鹿半島以南, 九州
<i>Astarte (Astarte) hakodatensis</i> Yokoyama	ハコダテシラオガイ*	相模湾・五島列島以北, 北海道
<i>Tridonta (Tridonta) borealis</i> Schmacher	エゾシラオガイ*	三陸・対馬以北, ベーリング海・北大西洋
<i>Clinocardium (Ciliatocardium) ciliatum</i> (Fabricius)	コケライシカゲガイ	三陸・但馬沖以北, アラスカ, 北極海
<i>Anisocorbula venusta</i> (Gould)	クチベニデ	北海道南部・男鹿半島以南, 九州, 黄海, 西太平洋
<i>Pandora (Heteroclidus) pulchella</i> Yokoyama	オシドリネリガイ*	但馬沖・北海道以北, 日本海, 沿海州, オホーツク海

和名に*を付した種は秋田県沿岸で生息が確認されていない (西村・渡部, 1943; 渡辺, 1976MS).
地理的分布は肥後・後藤 (1993), 奥谷 (2000) などによる。

た。それによれば, 鮪川層下部化石層を含む部分は堆積相 H (Fine silty sandstone, Massive, Intense bioturbation) であり, 水深は 60-100m と推定された。

鮪川層下部化石層の基底から 20 数 m 下位には亜炭層があり, これに白頭山 - 男鹿火山灰 (B-Og) が含まれている。また同じく 30 数 m 上位にも亜炭層があり, 阿蘇 1 火山灰 (Aso-1) が挟まれている。B-Og は 0.448Ma, Aso-1 は 0.255Ma とされる (白井ほか, 1997)。Ma は Mega annum (百万年前) を表す。

本露頭の各堆積サイクルは, テフラの年代と古水深変化をもとにして酸素同位体変動曲線に対比された (白井・多田, 1997)。それによれば鮪川層下部化石層は酸素同位体ステージ (MIS) 9 に相当する。

耳石が産出した鮪川層下部化石層は主として砂層からなり, 礫質となる部分もある。軟体動物化石が密集した層とやや散在している層がほぼ互層をなす。上部に向けて化石の産出量が少なくなる傾向がある。

渡部は, 厚さ約 17m の鮪川層下部化石層を, 化石産状に配慮し垂直的に 29 層に区分した上で各層から化石を採集した。その結果, これまでに腹足類 46 種, 掘足類 1 種, 二枚貝類 73 種を識別した (未公表)。この化石層では, 垂直的な種組成の変動は著しくない。またこの化石層において垂直的に広く分布する種は, 区分された各層におい

ても個体数が多い傾向があり, 本化石層を代表する種とみなすことができる。そのような種を表 1 に示した。これらの軟体動物は何れも浅海性で, 寒流系の種が大部分を占め, 現在の秋田の海には生息していない種も多い (西村・渡部, 1943; 渡辺, 1976MS)。一方, 典型的な暖流系種はほとんど産出しない。鮪川層下部化石層の軟体動物化石の種組成は, 対馬暖流の影響を受けて暖流系種が主体となっている現在の秋田の浅海における軟体動物の種組成とは相当異なっている。このことから見て, 当時の男鹿半島沿岸海域は寒流が南下する環境であり, 仮に暖流の影響下にあったとしても, 現在の北海道日本海側沿岸のように暖流の北端に近い環境であったと推定される。

3. 耳石の記載

耳石 (扁平石, sagitta) の内表面 (Inner face or medial face) には, 耳石が内リンパ液と共に収まっている小囊 (Sacculus) の壁から, 耳石の動きを感知するために伸びた神経索・感覚上皮 (Sensory epithelium) が付着する凹凸模様が存在する。この凹凸の模様は種属固有の特徴を表し, 耳石分類の有効な形質となっている。ここでは耳石の形状・数的特徴を表記するために Nolf (1985), Ohe (1985) 等を参考にマダラの耳石について, 図 3 に部位の用語と計測部位を示した。

形状は概ね楕円形で前方周縁は丸みをもつがその腹縁は角を持つ。一方、後方周縁は丸みを持つが細くなる。背腹周縁は鈍鋸歯状を呈す。内面は凸曲面で、前後方向に連なる丘の中心よりやや前方に頸 Col (Collum) と呼称する角張った小さな窪みがあり、それを介して丘は前後方向に長楕円形の稜 Ci, Cs (Crista inferior, Crista superior) で囲まれた前方丘 Aco (Anterior colliculum or ostium) と後方丘 Pco (Posterior colliculum or cauda) とに区切られる。丘の内部は浅い窪みになっている。後方丘の長さは前方丘の1.6倍ある。それらと背部周縁との間は扇状の窪みを呈し、中心に向かって20条ほどの溝 Gr (Groove) が走る。また、耳石の腹部には周縁に沿って隆起線 Ri (Ridge) により区切られた細長い溝 Fu (Furrow) が存在する。

一般にマダラ耳石の外表面は水滴状の結節 (tubercle) に覆われているが、本化石では何らかの原因で、恐らく堆積過程の中で、外面が露出した状態にあり流水により表面が溶解されたと思われる。

Family Gadidae (Gadini, Rafinesque, 1810)

タラ科

Genus *Gadus* Linnaeus, 1758

マダラ属

Species *Gadus macrocephalus* Tilesius, 1810

マダラ

図3, 写真1

標本：秋田県立博物館 標本番 746-2187, 左耳石 (left otolith; 扁平石, sagitta)

採集者：筒井菜都美 (秋田市)

採集年月日：2010年5月23日

場所：秋田県男鹿市五里合安田海岸の海食崖 (39°58'14"N, 139°50'41"E)

層準：更新統鮪川層下部化石層 (0.448Ma-0.255Ma, 白井ほか, 1997)

耳石計測値：耳石長 (OL) = 24.7mm, 耳石高 (OH) = 12.9mm, 耳石厚 (OT) = 3.6mm, 曲率長 CL (curvature length) = 5.2mm, 耳石長 / 耳石高 (OL/OH) = 1.91, 耳石長 / 曲率長 (OL/CL) = 4.75である。耳石厚は外面が溶解された状態での値なので耳石長に対する比は求めている。

形状：耳石外形は魚体からの離脱後、堆積過程で

の変形あるいは破損・摩滅は無く、よく保存された左耳石 (扁平石) である。ただし、外面は凹面を呈し、二次的な溶解により浮き彫りにされた皺が数条存在する。

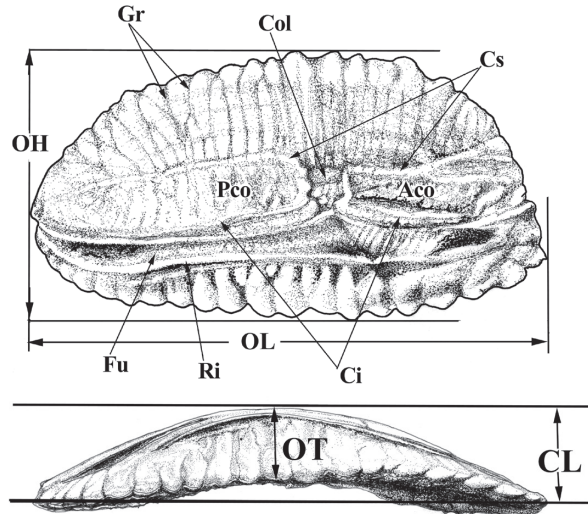


図3 化石マダラ左耳石の内面 (上図) と腹側面 (下図) の用語

OL, 耳石長; OH, 耳石高; CL, 曲率長; OT, 耳石厚; Aco, Anterior colliculum or ostium; Ci, Crista inferior; Col, Collum; Cs, Crista superior; Fu, Furrow; Gr, Groove; Pco, Posterior colliculum or cauda; Ri, Ridge

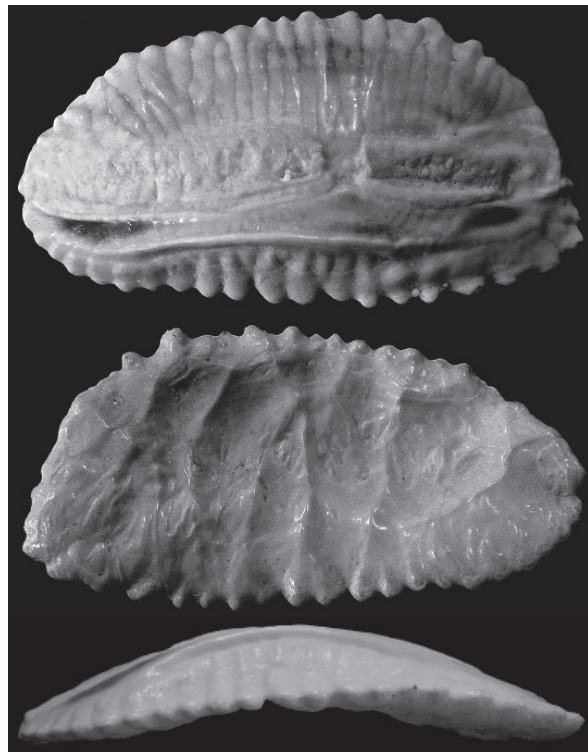


写真1 秋田県男鹿半島男鹿市安田更新統鮪川層から産出したマダラ *Gadus macrocephalus* Tilesius の耳石 耳石長 (OL) = 24.7mm

4. 他魚種の耳石との形状比較

シベリア, アラスカ, カナダの北太平洋沿岸域には4種のタラ類が生息している. マダラ, スケトウダラ, コマイ, タイハイヨウトムコッド (*Microgadus proximus* (Girard)) である (Cohen *et al.* 1990). ベーリング海峡の南に位置するベーリング海 (Bering Sea) にはこの4種に加えて北極海に広く分布するキョクタラ *Boreogadus saida* (Lepechin) が生息する. これらの耳石は形状に明確な差異があり, Frost (1981), Lidster *et al.* (1994), Short *et al.* (2006) 等が明らかにしている. 特に Frost (1981) は海生哺乳類の食性で, 胃内容物のタラ類を判別するための基礎資料として, ベーリング海, チュクチ海 (Chukchi Sea), ボーフォート海 (Beaufort Sea) から得られたタラ類6種の耳石形状を詳述している. それらを図4にまとめて示す. チュクチ海はベーリング海峡を越えた北極海の入り口にあり, また, ボーフォート海はアラスカとカナダに跨る北極海に面した海域である.

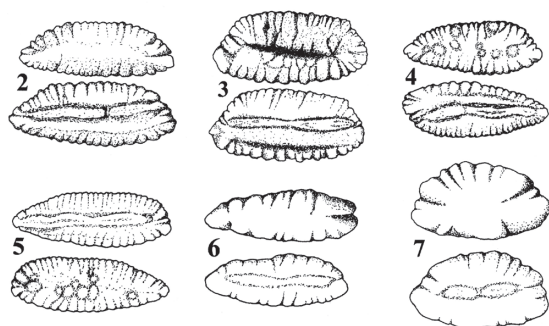


図4 ベーリング海, チュクチ海, ボーフォート海から得られたタラ類 (Gadid fishes) 6種の耳石. 図中の番号は原記載の図番号 (Frost, 1981)
 2, *Theragra chalcogramma*; 3, *Gadus macrocephalus*;
 4, *Eleginus gracilis*; 5, *Microgadus proximus*;
 6, *Boreogadus saida*; 7, *Arctogadus* sp.

6種のタラ類の耳石図では, 4, 5, 6の耳石形状が全体的に細長く, 後部にいくに従い先細になり, 基本的には本化石耳石とは区別できる形状である. 図中の2のスケトウダラや3のマダラ耳石では前方背縁が角張り, 全体的な形状で本化石耳石がマダラのものに該当することが明らかである. また, ここでは図示していないが Harvey *et al.* (2000) の東部北太平洋から得られた *Gadus macrocephalus* のものとよく一致する.

マダラ属にはマダラ以外に北大西洋のタイセイ

ヨウダラ *G. morhua* Linnaeus とグリーンランド近海のグリーンランドタラ *G. ogac* Richardson が知られている. 外形の類似も然ることながら耳石の形状も似ていて3種の間で識別することは難しい. タイセイヨウダラの耳石形状については Nolf and Steurbaut (1989) や Campana (2004) が詳細に記述している. Nolf and Steurbaut (1989) では成長に伴う形状変化を段階的に図示しており, それぞれの形状 (Fig.10A-10F, p.104) はマダラのものと同様に酷似する. 若い固体のものはどちらかというよりスリムな外形のスケトウダラの耳石にも似る. また, やや小型で最大体長が77cm程に達するグリーンランドタラの耳石の形状も Campana (2004) の図版 (p.54) を見るかぎりマダラのものと同様に識別するのが難しい.

太平洋でマダラと生息域が重なるスケトウダラの耳石形状並びに内面構造は, マダラのものと同様に基本的に一致するが, マダラの耳石では, OHのOLに対する割合はスケトウダラに比較して大きくがっしりしている. それに対して, スケトウダラの場合は小さくスリムである. Frost (1981) は両者のOHについて, マダラでは $OH > 44\% \times OL$, スケトウダラでは $OH < 44\% \times OL$ (通常40%) の関係式がそれぞれ成り立つという. これらの式を基に OL/OH を計算することができ, 両者の領域の境界値が2.27 (通常2.5) であることが判る. 値が2.27以上であればスケトウダラに, 2.27以下であればマダラの範疇に入ることが目安になる. 本化石耳石の OL/OH の値は1.91でありマダラの範疇に入ることが明らかである. 更に, 形状的にスケトウダラの外面の凹面の状況はマダラのものより深いことが特徴的であるが, 本化石耳石の凹面が広くて浅いことからその違いは明確である. マダラ属3種とスケトウダラの耳石形状が極めて類似することは後でも触れるが, 4種が祖先を同一とし系統発生的に分岐した時代が比較的最近であることを暗示している.

年齢査定と魚体長の推定: 耳石を利用して年齢査定する方法は, 服部ら (1991) が行っているOH方向の切断による断面の輪紋数をカウントする方法が一般的である. 本標本がただ1個体のみであるので, 切断してまでの査定はできない.

別の方法としてマダラの体長 FL (尾叉長, Fork length) と OL の相関から, 化石標本の FL をその OL から推測することができる. 現生種では OL が 28mm 程度もしくはそれ以上の大きになるとその前方背部が肥大・肥厚する傾向があり, 単純に回帰式から体長を求めることが難しくなる. しかし, 敢えて求めるとすれば, Harvey *et al.* (2000) の東部北太平洋に見られるマダラの FL と OL の回帰式 $FL (cm) = 4.51 \times OL (mm) - 22.97$ を用いて, 耳石を持っていた魚体の FL の値を求めることができる. 結果, その値は 88.4cm と計算できる. マダラの尾鰭は截形 (truncate) に近いので総体長 (TL) は FL より僅かに長く, TL は 100cm 前後と推定できる. また, 桜井・福田 (1984) の陸奥湾でのマダラによる被鱗体長 (BL) と OL の回帰式 $OL (mm) = 10.35 + 0.141 \times BL (cm)$ に化石標本の値を代入すると BL が 101.7cm となる. TL と BL の関係式は同じく桜井・福田 (1984) に示されており, それからは 109.9cm と算出され, Harvey *et al.* (2000) の式に従って求めた値とはやや異なる. 日本の周縁海域で捕獲されるマダラは BL が 78.7cm 前後 (TL 84.8cm) で満 6 年齢であることが, 服部ら (1991) により報告されていることから本化石はそれ以上の加齢個体の耳石であると推定できる.

5. 太平洋でのマダラ属の動向と地史的変遷

マダラ属に属する 3 種は前述したように北太平洋, 北大西洋, グリーンランド周辺海域にそれぞれが分布生息する. これらの分布と系統関係については, 最近, Coulson *et al.* (2006) によって北太平洋-北極海-北大西洋に生息するタラ類 (タラ科) の mtDNA 解析が行われ明らかにされている. その結果, マダラ属 3 種とスケトウダラ属との間で系統発生的に意外な関係があることが明らかになり, マダラ属の起源と拡大分散にともなう生物地理学的関係に新たな展開が示されている.

図 5 は彼らによるマダラ属並びに類縁種の分布と系統解析の結果を表したものである. この図はもともとカラーで識別された図であるが, ここでは印刷の関係でモノクロームに変えてある. 見づらけれど, A は北極を中心にした地図で, 黒

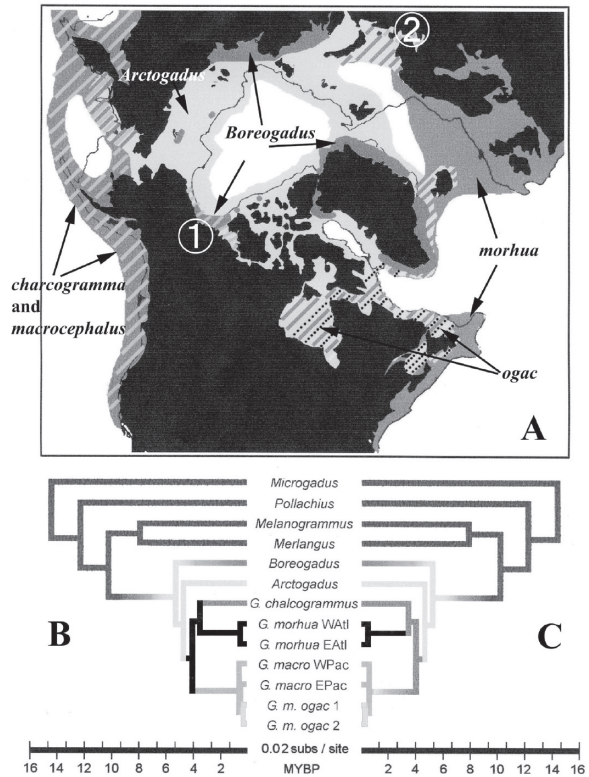


図 5 北極海をめぐるタラ類の分布 (A) とそれらの横断交流に関する 2 つの生物地理学的仮説: B, 北極の大西洋クレード家系から分岐した *Gadus* spp. の起源仮説; C, 北極の太平洋クレード家系から分岐した *Gadus* spp. の起源仮説 (Coulson *et al.*, 2006). 地図 A には種名並びに番号①, ②を加筆した.

①, Beaufort Sea; ②, Barents Sea. MYBP, Million years before present

く塗りつぶされた部分が陸地を, 灰色や縞模様でマダラ属 4 種 (スケトウダラも含まれる) とそれらと祖先が同じクレード (clade) 関係にあるキョクタラ属 (*Boreogadus*) と ホッキョクタラ属 (*Arctogadus*) の 2 属の分布を示している. 図では各種の分布状態が分かりづらいので矢印で種名を入れて補足してある. アジア大陸と北アメリカ大陸を繋ぐ環北太平洋沿岸域に沿ってマダラとスケトウダラが分布し, 北極海では永久浮氷 (図中の白部分) の周縁をホッキョクタラ属が分布し, 西シベリアのラプテフ海 (Laptev Sea), カラ海 (Kara Sea) 沿岸とグリーンランド沿岸にはキョクタラ属が分布する. 北大西洋ではグリーンランドを挟んでヨーロッパ側と北アメリカ側にタイセイヨウダラ (ニシマダラ) が北極海との境界まで分布する. また, グリーンランドタラはその名前に反して, グリーンランドの南の一部に分布するに過ぎず, おおかたの分布はタイセイヨウダラと共に北アメ

リカ東岸域に分布する。しかし、その分布に至る時間経過と分化はミステリアスである。mtDNA解析の結果では太平洋のマダラの亜種として位置づけられているのである。更に興味深いのは、原図では見にくいですが、番号①、②で加筆した海域である。①はマダラとして分類される個体が生息するというボーフォート海を示している。Coulson *et al.* (2006) は具体的に種名を示していないが、Cohen *et al.* (1990) によれば分布しているのはグリーンランドタラである。②はスケトウダラ属の *Theragra finnmarchica* Koefoed, 1956 が生息しているバレンツ海 (Barents Sea) を示している。この種は北北大西洋で極めて稀な種として1932年に初めて記載された。しかし、最近、Ursvik *et al.* (2007) による mtDNA 解析から、この種が日本海から大西洋に1930年頃に Soviet Russian authorities によりシベリア鉄道で Murmansk に移植されたスケトウダラそのものであると判断されている。彼らは自然に太平洋からベーリング海峡を越えて大西洋に移動しバレンツ海で自然繁殖したとは考えていない。従って②における分布は以下で論議するマダラ属起源の対象から除外して良いと思われる。

図5B,CはmtDNA分析の結果から塩基配列の相違と塩基置換に関わる時間を基に作成された分岐図である。

同じ系統図が色調を変えて左右に対峙させて図示されているのは、マダラ属各種の起源を、大西洋で大西洋クレード (黒太線) と名付けられる北極家系 (Arctic lineage) から生じたとする仮説 (図5B) と、太平洋で太平洋クレード (薄い黒太線) と名付けられる北極家系から生じたとする仮説 (図5C) で推測できるからである。図5Bの仮説では、北極家系から4Ma (図5中の4MYBPを示す、以下文中のMaは同じ) に分岐したタイセイヨウダラ *G. morhua* 家系 (黒太線) が最初に東部大西洋へ侵入し、同時にマダラ *G. macrocephalus* に分岐する一群が北太平洋へ侵入し、大西洋では3.8Ma頃に *G. morhua* 家系からスケトウダラ *G. chalcogrammus* が分岐していることを示す。図5Cの仮説では北極家系から *Gadus* 共通の祖先が太平洋へ侵入し、4Ma頃にマダラ家系と *G. morhua*

家系 (図中の黒太線) を分岐し、更に3.8Ma頃に *G. chalcogrammus* と *G. morhua* とに分岐して、*G. morhua* が大西洋へ侵入したとする説である。マダラ属の起源を大西洋側に取りれば、現在の太平洋でのマダラとスケトウダラの分布を説明するためには最大2回のベーリング海峡での南向きの侵入があったことを考えなければならない。Coulson *et al.* はもし仮にそうであればマダラとスケトウダラが共に1回の同時通過 (simultaneous) で太平洋側に侵入したであろうと推測する。この時期は3.5-3.0Maの頃である (Grant and Stahl, 1988)。また、図5Cの太平洋クレード仮説を支持した場合にはベーリング海峡での1回の南下と1回の北上を考えればよく、現在のマダラとスケトウダラの太平洋での分布状況が無理なく理解できる。もし図5Bの仮説をとれば現在マダラとスケトウダラの末裔が北極側にいてもよいことになるからである。グリーンランドタラはごく最近 (0.1Ma前後) に東太平洋のマダラ *G. macrocephalus* EPac から分岐したことを示している。現在の分布を説明するためにはCoulson *et al.* (2006) の言を待つまでも無く、太平洋からベーリング海峡を経てアラスカ・カナダのボーフォート海沿岸伝いにグリーンランド、大西洋へと再侵入 (この分岐図ではグリーンランドタラをマダラの亜種 *G. macrocephalus ogac* としていることから) した道筋が考えられる。図6は図5Cの説を基に筆者らが分岐と分散を描いたものである。

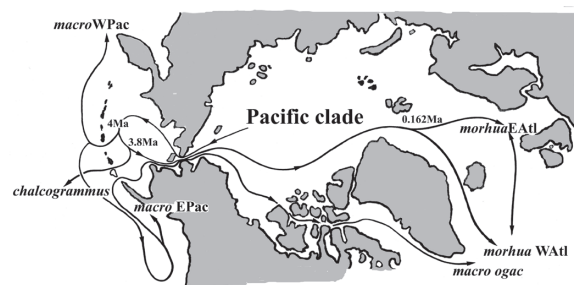


図6 Coulson *et al.* (2006) のC仮説に基づいて描いたマダラ属 *Gadus* 4種の分岐と分散

Gadus 属の祖先は *Boreogadus* や *Arctogadus* 両属の末裔が北極海に生息することから、起源は北極海のどこかであったと考えられ、その位置を Pacific clade で示した。スケトウダラは *G. chalcogrammus* として示してある。*G. macrocephalus* の北極海への再侵入は *G. macrocephalus ogac* へと変わっていく。大西洋でのタイセイヨウダラの亜種レベル分岐年代は Carr and Marshall (2008) を参照した。

タイセイヨウダラの大西洋でのその後の動向はごく最近の時代にヨーロッパ大陸側の *G. morhua* WAtl とアメリカ大陸沿岸の *G. morhua* EAtl に亜種レベルに分岐していることが図5で示されているが、その年代や詳細については述べられていない。しかし、その後、Carr and Marshall (2008) はタイセイヨウダラの mtDNA 分析により6つの主要な染色体半数体グループ (Haplogroups) を突き止め、ヨーロッパ側 (ノルウェー) と北アメリカ側の両タイセイヨウダラとの拡散経緯を論じている。それによると0.162Ma頃から分岐が始まるようで、これはリス氷期 (Riss glacial) に当たり、その後の間氷期 (Sangamon/Würm interglacial) の最高温期 (0.128Ma) から多様な分岐が起きたことを明らかにしている。このことは Bigg *et al.* (2007) も論じているところである。図5ではそれに対応するかの様に太平洋側では *Gadus macrocephalus* WPac と *Gadus macrocephalus* EPac の分岐が起きている。氷期による寒冷な環境とその後の温暖化は種分化と新たな分散への足がかりになっているようである。

蛇足になるが、この図5では北太平洋に見られるタラ類のうちコマイ *Eleginus gracilis* (Tilesius) や Pacific tomcod *Microgadus proximus* (Girard) が系統樹の上では論議の中心から外され外群的取り扱いになっている。コマイは Roa-varon and Orti (2009) によれば *Microgadus* 属と極めて近い種として位置付けされているが、Coulson *et al.* (2006) では、*Eleginus* は *Microgadus* とまったく同属 (congener) であり、マダラ属のより祖先系の遺伝子配列を持っていることを示している。

日本列島周縁でのマダラの分布は北海道太平洋沿岸から東北の三陸沖に至る海域と日本海側では島根沖まで知られている。服部ら(1992)によれば、それぞれの海域での個体群に成長度合・寿命に独立性があるといわれている。また、これらとは別に日本海の個体群から隔離されて黄海・渤海湾にアロパトリック (Allopatric, 異所性) にマダラが生息する (山田他, 2007)。小林ら (1993) によればアイソザイムの違いから日本海北部のマダラと遺伝的に有意差が認められ、推定によると0.025Maに両者が分岐しているという。ちょうどヴェルム

氷期頃に寒流勢力により黄海にまで南下したマダラがその後の温暖期 (0.015Ma) に入り、対馬暖流の復活によって完全に日本海側個体群とは隔離された状態になったという。

日本列島でのタラ科魚類の耳石化石は氷河期以前の日本海側と青森県の下北半島の更新統から産出する。形状的には何れも *Gadus* 属であると考えられる。所謂、大桑 - 万願寺動物群の堆積物中からのもので、記録では2Ma以前の堆積物中からは見つかっていない。大桑層 (金沢市) の最下部が露出する犀川河床で産出したタラ属耳石 (松浦, 1996) が現在のところ一番古いと考えてよいだろう。具体的には松浦 (1996) のものを含めて、Hatai (1965a,b), Hatai and Kotaka (1963) らの記事によると下記の五ヶ所からの産出がある。市町村合併で新しい地名に変更され現地が分りづらくなっている。また、鮮新統として扱われてきた地層がその後の調査研究の進展で何れも更新統に属する事が分っている。

- 青森県下北郡田名部町 (現むつ市) 近川、浜田海岸の砂子又層 (→浜田層, 1.36Ma-1.10Ma), Hatai and Kotaka, 1963; Hatai, 1965a, b.
- 新潟県佐渡郡沢田町鶴子 (現佐渡市沢根町), 沢根累層, Hatai and Kotaka, 1963; Hatai, 1965a, 1965b.
- 新潟県北蒲原郡中条町 (現胎内市中条町), 灰爪累層 (1.3Ma-0.9Ma), Hatai, 1965a, b.
- 新潟県出雲島町おかまだに, 灰爪累層 (1.3Ma-0.9Ma), Hatai, 1965b.
- 石川県金沢市大桑, 大桑層 (1.86Ma), 松浦, 1996.

日本海側の限られた0.5Ma以降と考えられる第四系の浅海性貝類群としての鮪川層並びに安田層 (小笠原, 1996) は、大桑 - 万願寺動物群の消滅過程に対応し北太平洋地域が温暖化にあった時期に堆積した地層であると考えられている。鮪川層下部化石層は酸素同位体ステージ9に対比され (Shirai and Tada, 2000), 温暖期 (高海面期) に当たっている。高海面期にはベーリング海峡が存在し北極海からの冷水が太平洋側に流入し、それに伴い海洋生物が随伴したことは間違いない。その頃に秋田の海には現在と寸分違わない耳石を持つ

たマダラが生息していたことは事実で、下部化石層はそれらを含めた生物相を包含しているはずである。それらは軟体動物からも検証されている。

今後、ベーリング海の閉鎖を含めたマダラの系統的な解明と太平洋での動向について、鮭川層全体に及ぶ耳石群集の調査解明とそれを挟む瀉西層並びに脇本層からの新たなタラ類耳石の発見が大きな鍵となる。マダラ属の分岐がベーリング海峡を通して北太平洋で行われたとする説に加えて Coulson *et al.* (2006) は 6Ma-5Ma の間で北極海に分布する氷性漂流魚 (西村, 1981) の *Boreogadus* や *Arctogadus* の祖先が *Gadus* への分岐に関わっている可能性を示していることから、今後、北太平洋でのタラ類の地史的動向を明らかにするためには日本海側の中新統～鮮新統からのマダラを含めた *Gadus* 属並びに関連種属の化石試料の発見が不可欠である。

謝辞

本研究のきっかけとなった安田産のマダラの化石耳石は筒井菜都美さんから秋田県立博物館へ寄付して頂いた。マダラの耳石長と体長に関する資料は独立行政法人水産総合研究センター東海区水産研究所八戸支所資源評価研究室の服部努博士からご教授頂いた。マダラ属の分布と動向について最新の mtDNA 系統分析による研究で、カナダの Dalhousie 大学生物学部の Mark W. Coulson 博士から図 5 を使用することについて快く承諾を頂いた。黄海のマダラに関する文献等については前西海区水産研究所主任研究官山田梅芳氏にお世話になった。また、浜田層に関する地質・古生物学的資料は青森県立郷土館の島口天氏から頂いた。以上の方々に紙上をお借りして感謝を申し上げる。

参考文献

Berg, L. S. (1940), Classification of fishes both recent and fossil. Travaux de l'institut zoologique de l'academie des sciences de l'USSR, tome v, livr.2, Agency, (In English and Russian versions, New Delhi, India), 517 p.

Bigg, G. R., *et al.* (2007), Ice-age survival of Atlantic cod: agreement between paleoecology

model and genetics. *Proc. R. Soc. B* 275, 163-172.

Campana, S. E. (2004), Photographic atlas of fish otoliths of the Northwest Atlantic Ocean. NBC Research Press, Ottawa, Ontario, 284p.

Carr, S. M., and Marshall, H.D. (2008), Interspecific phylogeographic genomics from multiple compete mtDNA genomes in Atlantic cod (*Gadus morhua*): origins of the "codmother," transatlantic vicariance and midglacial population expansion. *The genomics Society of America, Genomics* 180, 381-389.

Cohen, D. M., Inada, T., Iwamoto, T., and Scialabba, N. (1990), Gadiform fishes of the world, FAO species catalogue. N. FAO Fisheries Synopsis 125, 10, 442p.

Coulson, M.W., Marshall, H.D., Parin, P. and Carr, S.M. (2006), Mitochondrial genomics of gadine fishes: implications for taxonomy and biogeographic origins from whole-genome data sets. *Genome*, 49, 1115-1130.

Frost, K. (1981), Descriptive key to the otoliths of Gadid fishes of the Bering, Chukchi, and Beaufort Seas. *Arctic* 34, (1), 56-59.

Grant, W. S., and Stahl, G. (1988), Evolution of Atlantic and Pacific cod: loss of genetic variation and gene expression in Pacific cod. *Evolution*, 42 (1), 138-146.

Harvey, J. T., Loughlin, T. R., Perez, M. A., and Oxman, D. S. (2000), Relationship between fish size and otolith length from 63 species of fishes from the Eastern North Pacific Ocean. NOAA Technical Report NMFS 150, 36p.

Hatai, K. (1965a), Some Pliocene fish otoliths from Japan. *Senck. leth.* 46a [Weiler-Festschr]. 133-143.

Hatai, K. (1965b), Some fish otoliths from northeast Honshu, Japan. *Science Reports of the Tohoku University, Sendai, Second Series (Geology)*, 37 (1), 63-77.

Hatai, K., and Kotaka, T. (1963), New species of *Gadus* from the Pliocene of Japan. *Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan*, N.S. 49, 25-28.

肥後俊一・後藤芳央 (1993), 日本及び周辺地域産軟体動物総目録. エル貝類出版局, 693p.

服部努・桜井泰憲・島崎健二 (1991), マダラの耳石薄片法による年齢査定と成長様式. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 58 (7), 1203-1210.

- 小林巖雄 (1996), 前期～中期更新世の古日本海。北陸地質研究所報告, 5, 263-286.
- 小林時正・Grant, W.S.・Zhang, C.I. (1993), 黄海と日本海における魚類マダラの成熟の遺伝的関係とそれに関わる地史。1993年度日本魚類学会シンポジウム - 東シナ海及び隣接海域の魚類相とその成立 -, 講演要旨, 14-15.
- Lidster, W. W., Lilly, G. R., and Dawe, E. G. (1994), Otoliths of Arctic cod (*Boreogadus saida*), small Atlantic cod (*Gadus morhua*), and three other fish species from Newfoundland waters: description and relationship of body length to otolith length. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 16, 33-40.
- 松浦信臣 (1996), 金沢地域の大桑層産脊椎動物化石。北陸地質研究所報告, 5, 55-87.
- Nelson, J. S. (1984), *Fishes of the world*. 2nd edition, 523p., John Wiley & Sons.
- Nolf, D. (1985), *Otolithi piscium*. Handbook of Paleichthyology. Gustav Fischer Verlag Stuttgart, New York.
- Nolf, D., and Steurbaut, E. (1989a), Importance and restrictions of the otolith-based fossil record of Gadiform and Ophidiiform fishes. 47-58, (Ed.) Cohen, D.M. (1989), *Papers on the systematics of Gadiform fishes*. 32, science series, Natural History Museum of Los Angeles County.
- Nolf, D., and Steurbaut, E. (1989b), Evidence from otoliths for establishing relationships within Gadiforms. 89-111, *Ibid.*
- 西村三郎 (1981), 地球の海と生命, 海洋生物地理学序説。海鳴社, 284p.
- 西村正・渡部景一 (1943), 男鹿半島貝類目録。資源科学研究所彙報, 3, 63-74.
- Ohe, F. (1985), Marine fish-otoliths of Japan. Special volume, The Senior High School attached the Aichi University of Education. 184p.
- 小笠原憲四郎 (1996), 大桑・万願寺動物群の古生物地質学的意義。北陸地質研究所報告, 5, 245-262.
- Ogasawara, K. (1996), Review and comments on the late Neogene climatic fluctuation and intermittence of the Bering Land Bridge. *Proc. IGGP-355. Oji Seminar*, 1005, Kyoto.
- 奥谷喬司編 (2000), 日本近海産貝類図鑑。東海大学出版会, 1173p.
- Roa-varon, A., and Orti, G. (2009), Phylogenetic relationships among families of Gadiformes (Teleostei, Paracanthopterygii) based on nuclear and mitochondrial data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 52, 688-704.
- Short, J. A., Gburski, C. M., and Kimura, D. K. (2006), Using otolith morphometries to separate small Walleye Pollack *Theragra chalcogramma* from Arctic cod *Boreogadus saida* in mixed samples. *Alaska Fishery Research Bulletin*, 12 (1), 147-152.
- 首藤次男・高安泰助・岩井武彦・鎌田康彦・西岡幸一・大塚妙子・小高民夫・増田孝一郎・小笠原憲四郎・野田浩司・鎮西清高・蟹江康光・岡本和夫・松隈明彦・岩崎泰穎 (1977), 鮭川層・安田層・瀉西層の関係について。九州大学理学部研究報告 (地質学), 12, 215-227.
- 白井正明・多田隆治 (1997), 男鹿半島安田海岸における上部第四系浅海成堆積物のサイクル層序。堆積学研究, 44, 43-52.
- Shirai, M., and Tada, R. (2000), Sedimentary successions formed by fifth-order glacio-cycles in the middle to upper Quaternary formations of the Oga Peninsula, northeast Japan. *Jour. Sed. Res.* 70, 839-849.
- 白井正明・多田隆治・藤岡換太郎 (1997), ODP日本海資料との対比に基づく男鹿半島安田海岸更新世中期 - 後期テフラの同定と年代。第四紀研究, 36, 183-196.
- 桜井泰憲・福田慎作 (1984), 陸奥湾に來遊するマダラの年齢と成長。 *Sci. Rep. Aquaculture Cen. Aomori Pref.* 3, 9-14.
- Ursvik, A., Breines, R., Christiansen, J.S., Fevolden S-E., Coucheron D. H. and Johansen, S. D. (2007), A mitogenomic approach to the taxonomy of polllocks: *Theragra chalcogramma* and *T. finnmarchica* represent one single species. *BMC Evolutionary Biology*, 7: 86, 1-8.
- 渡辺浩記 (1976MS), 秋田県産貝類目録 (謄写印刷)。
- Wikipedia (2010), Gadidae, the free encyclopedia, <http://en.Wikipedia.org/wiki/Gadidae>.
- 山田梅芳・時村宗治・堀川博史・中坊徹次 (2007), 東シナ海・黄海の魚類誌。東海大学出版会, 1260p.