

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和元年6月7日現在

機関番号：38005

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2016～2018

課題番号：16K07492

研究課題名(和文) 熱帯性淡水魚類の故郷を探る：島嶼河川のコネクティビティと仔魚の分散機構

研究課題名(英文) Exploration to locate home of tropical freshwater fish: dispersal mechanism of amphidromous fish larvae

研究代表者

前田 健 (Maeda, Ken)

沖縄科学技術大学院大学・マリンゲノミクスユニット・研究員

研究者番号：20572829

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,800,000円

研究成果の概要(和文)：琉球列島、フィリピン、ベトナムの河川でハゼ類を中心とした魚類の採集を行い、分類、魚類相、集団構造、系統、初期生活史、分散機構等を研究した。特にフィリピンと琉球列島の間には、共通する種が多く、また遺伝的交流のある種が多いことが示唆された。ボウズハゼ類やカワアナゴ科などは実際に島嶼間を越えて仔魚が運ばれている可能性が高い一方、ヨシノボリ属や泥干潟のハゼ類などには、地域間で遺伝的に差異があるものが含まれ、それらは浮遊期の分散が限定的であると考えられた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

これまで東南アジアのハゼ類の分布、集団構造、生活史などに関する知見は非常に乏しく、琉球列島に分布するハゼ類との関係を理解することは困難であった。本研究によってこれらに関する多くの新知見が得られ、東南アジアと琉球列島の間のコネクティビティに関する具体的な情報を得ることができた。これらハゼ類には絶滅危惧種も多く含まれるが、分散する種とその土地の固有の集団では保全に対するアプローチが異なる。本研究の成果は生物多様性の保全に有用な情報を与え、また、今後研究すべき課題を明確にした。

研究成果の概要(英文)：Gobies were collected from freshwater streams and estuaries in the Ryukyu Archipelago, Philippines, and Vietnam to study their taxonomy, fauna, population structure, phylogeny, early life history, and dispersal mechanism. The Philippines shared more species with the Ryukyu Archipelago than Vietnam and their population structure suggested the gene flow between these two areas in many species, especially Eleotridae and Sicydiinae. Their larvae are likely to be transported between these islands. On the other hand, Rhinogobius and some mudflat dwellers were suggested to have limited larval dispersal. These results greatly improved our knowledge about connectivity of populations between Southeast Asia and the Ryukyu Archipelago.

研究分野：魚類の生活史

キーワード：ハゼ 淡水魚 琉球列島 フィリピン ベトナム 回遊 集団構造 生活史

1. 研究開始当初の背景

熱帯の島嶼河川に生息する魚類の多くは、生活史の初期に仔魚が海で浮遊期を過ごし、その間に遠く離れた場所へ分散する機会を持つ。琉球列島の多様性の高い河川産魚類相は、熱帯地方からの仔魚の分散の影響を強く受けて成り立っていると考えられる。特に希少種には熱帯地方、特に東南アジアに本拠地を持つものが多いと推測されるが、両地域の結びつきを具体的に示す知見は乏しい。その主な原因として、分類に問題があり、正確な同定に基づく分布情報を得ることが難しいこと、遺伝的な交流の有無を示す集団構造の研究が行われていないこと、仔魚の分散機構が不明であることが挙げられる。研究開始当初の状況では、希少種の固有性の判断や仔魚の供給源の特定は難しく、仔魚の運搬が実際に行われているのかどうか推測することすら困難な種が多かった。

2. 研究の目的

本課題では、琉球列島と東南アジアの河川産魚類のコネクティビティと仔魚の分散機構を解明することを目的とし、ハゼ類(ハゼ目魚類)を中心とする魚類の分類、魚類相、集団構造、生活史等の研究を行う。また、希少種の故郷を特定し、仔魚の分散を考慮に入れた保全策を提言することを目的とする。

3. 研究の方法

(1) 標本の採集 フィリピンのパラワン島、ベトナム中部のダナン市、北部のクアンニン省でサンプリングを行い、ハゼ類を中心とした河川産魚類の標本を採集した(図1)。また、琉球列島では沖縄島を中心に、西表島、石垣島、久米島、徳之島等からも標本を得た。採集された標本の右胸鰭を切り取って、これをDNA抽出のために99%エタノールで固定し、残りの体を10%ホルマリンで固定し、形態観察に供した。また、一部の標本は、耳石の解析に用いるため、全身を99%エタノールで固定した。

(2) 形態観察 採集された標本および博物館標本等の形態観察を行った。

(3) ミトコンドリアDNA解析 標本の右胸鰭からDNAを抽出し、イルミナ社の次世代シーケンサーを用いてミトコンドリアDNAの全塩基配列を決定した。これらを元に、複数地点から得られた標本について集団構造を明らかにした。また、1地域のみから得られた種もできる限り解析し、分類群間の系統関係を調べた。

(4) 回遊履歴 採集されたハゼ類の耳石を摘出し、電子線マイクロプローブアナライザを用いて、耳石に含まれる微量元素(Sr, Ca)を線解析し、海水と淡水の間の回遊履歴を推定した。

(5) 希少種の生息状況のモニタリング 沖縄島の3河川に水温データロガーを設置した。これら3河川を含む各地の河川で水中観察を行い、ナンヨウボウズハゼ属を中心にその生息状況を記録した。

(6) 初期生活史 沖縄島とベトナムで採集されたハゼ類の卵と仔魚の形態を実体顕微鏡下で観察、計測し、記録した。また河川加入直後の仔魚の耳石を摘出し、その輪紋数から日齢を推定し、浮遊期の長さを推定した。

4. 研究成果

(1) 分類・魚類相

2016年と2018年の調査で、フィリピン(パラワン島)の河川から43属78種、ベトナムの河川では35属55種(ダナンから22属32種、クアンニン省から22属36種)のハゼ類を採集した。フィリピンでは、採集されたハゼ類のうち72%(35属56種)が琉球列島にも分布する種であったが、ベトナムでは、琉球列島と共通の種は42%(18属23種)しか含まれなかった。一方、九州以北の日本本土との共通種は、パラワン島で24%(16属19種)、ベトナムで25%(12属14種)であり、どちらも少なかった。



図1. 標本採集地点。フィリピンでは西部のパラワン島、ベトナムでは中部のダナンと北部のクアンニン省で採集を行った

本研究では、ボウズハゼ類とエソハゼ属の分類を再検討し、それぞれ論文を公表した。これまで分類が混乱し、同定が困難であった2属の分類学的問題を解決した上で、エソハゼ属の1新種を記載し、エソハゼ属とボウズハゼ属の日本初記録種を報告した(図2)。また、ヨシノボリ属、カワアナゴ属、ヒナハゼ属等他の分類群についても研究を行い、それぞれ結果を公表する準備を進めている。

分布に関する新知見も数多く得られた。沖縄島においてこれまで北部のみに分布するとされてきた希少種のミナミアシシロハゼが南部の漫湖と豊崎にも生息することを発見し、論文として公表した。

(2) 集団構造・系統

琉球列島、フィリピン、ベトナムの3地域のうち複数地域で、複数個体(2~76個体)のミトコンドリアDNAを解析できたハゼ類38種のうち、地域間で明瞭な集団構造が認められなかった種は23種あり、それらは地域間で遺伝的交流を持つ可能性が示唆された。そのうち4種は3地域で採集され、琉球列島とフィリピンに共通の種は17種であったのに対し、琉球列島とベトナムに共通の種は1種のみであった。

一方、2地域の集団間に遺伝的交流がないと推測されたものには、琉球列島とフィリピンで採集された7種、琉球列島とベトナムで採集された4種、フィリピンとベトナムで採集された1種などがあった。スナゴハゼは3地域で採集され、全て遺伝的に独立した集団であっただけでなく、沖縄島やパラワン島の中でも複数の地理集団に分けられた。同属のククチスナゴハゼは、フィリピンとベトナムの集団間で遺伝的差異が認められ、琉球列島にはその両方の集団が出現した。

このように種によって集団構造はさまざまであったが、琉球列島とフィリピンの間では、琉球列島とベトナムの間より共通種が多く、また遺伝的交流のある種が多いことが示唆された。地域間で明瞭な集団構造を示さなかった種には、解析された全てのカワアナゴ科とボウズハゼ類を含む両側回遊魚のほか、ミナミヒメハゼやインコハゼなど汽水域の砂底や礫底に生息する種が多く含まれた。これらの仔魚は、実際にフィリピンやベトナムなどから琉球列島へ運ばれている可能性がある。

一方、ノコギリハゼ科、ヨシノボリ属、スナゴハゼ属、軟泥底の干潟に生息する種などには、地域間で遺伝的交流がない種が多く、仔魚の分散が限定的であることが示唆された。特に、泥干潟周辺の環境に依存するマサゴハゼ、ミナミアシシロハゼなどを含む5種は、沖縄島内の複数地点間でも遺伝的な差異があり、仔魚はほとんど分散しないと考えられた。

ハゼ類の系統関係についても多くの新知見が得られた。例えば、現在キララハゼ属として扱われる種は単系統ではなく、少なくとも4グループに分けられた。ボウズハゼ類においては、系統関係に地域ごとのまとまりはほとんどなく、種分化が起こってから頻りに移住や分布域の変化が起こっていることが示唆された。一方でベトナム北部のヨシノボリ属では、支流単位の地理的隔離と種間交雑が起こっていると推測された。このような対照的な事例は、分散型と非分散型の分散機構の違いを反映していると考えられる。

(3) 初期生活史・分散機構

耳石の微量元素分析により、フィリピン産ボウズハゼ類2種が典型的な両側回遊を行い、仔魚が海で浮遊期を過ごす一方、ヨシノボリ属2種は海へ回遊せず、一生を淡水域で過ごすことが示された。同様に、ベトナムでは、トラフボウズハゼと2種のヨシノボリ属(ゴクラクハゼ、ヨシノボリ属の1種-1)が両側回遊を行う一方、その他のヨシノボリ属7種(*Rhinogobius leavelli*, *R. virgigena*, *R. variolatus*, *R. sulcatus*, *R. boa*, ヨシノボリ属の1種-2、ヨシノボリ属の1種-3)は、生活史の初期に短期間汽水域に降りるかもしれないが、海には出ない可能性が示唆された。トラフボウズハゼ、ゴクラクハゼ、ヨシノボリ属の1種-1は、ダナンの河口で着底前の仔魚が採集され、このことから海で浮遊期を過ごすことが示された。ダナンの河川では、ヨシノボリ属の1種-2の卵塊が採集され、孵化仔魚が得られた(図3)。これまでに知られている両側回遊性のヨシノボリ属の仔魚と比べると少し大きいものの、河川

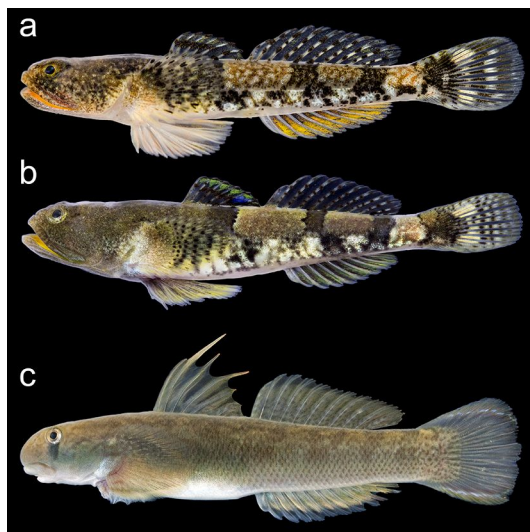


図2. 本研究で記載された新種エソハゼ *Schismatogobius ninja* (a)、日本初記録種カエルエソハゼ *Schismatogobius marmoratus* (b) とギザギザボウズハゼ *Sicyopterus longifilis* (c)

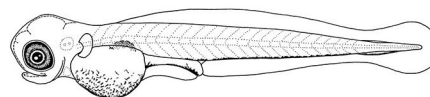


図3. ダナンで採集されたヨシノボリ属の1種-2の孵化仔魚。大きな卵黄を持ち、脊索末端の上屈は始まっていない。全長約4 mm

上流で浮遊期を過ごす種や直達発生の種と比べるとはるかに小さく未発達であるため、本種は孵化後に少なくとも汽水域や流れの緩いエリアまで流され、そこで発育することが示唆された。日本産ヨシノボリ属には多様な回遊型の種が含まれることが知られているが、大陸や東南アジアの島嶼におけるハゼ類の回遊や仔魚に関する知見はこれまでほとんどなく、これらは極めて貴重な知見と言える。ヨシノボリ属が分散しない要因の一つとして、孵化後に流下しても川の規模が大きければ海へ出ず、また海へ出る場合も沖へ出ないことが挙げられるだろう。

スナゴハゼは、耳石輪紋数から浮遊期が約2週間と特に短いことが推定され、それが仔魚の分散が限定的である要因の一つであると考えられた。



図4. 4年ぶりに確認されたニライカナイボウズハゼ

沖縄島の河川において、ナンヨウボウズハゼ属の希少種であるニライカナイボウズハゼは2014年、ヒスイボウズハゼは2015年を最後に確認されておらず、本研究期間においても最初の2年間は出現しなかったが、2018年に両種の出現が数年ぶりに確認された(図4)。また、ハヤセボウズハゼは毎年確認されたが、単一河川での生息は継続しなかった。いずれの種も生息個体数は少なく、1河川あたりの確認個体数は1~4個体に留まった。これらから、沖縄島におけるナンヨウボウズハゼ属の希少種の出現が、東南アジアにあると考えられる主要な生息地から仔魚が運ばれ、散発的に起こっている可能性が強く示唆された。

本研究では、琉球列島のボウズハゼ類とカワアナゴ科を含む両側回遊性ハゼ類に、東南アジアから海を越えて仔魚が運ばれてくる種が多いことが示唆された。これらは琉球列島の多様性の高い魚類相を構成する重要な要素となっており、東南アジアとのつながりが深いことは琉球列島の魚類相の特徴の一つと言える。その多様性を維持するために、それらが加入し生息できる環境を残していかななくてはならない。沖縄島の河川では、浚渫や河川改修が繰り返され、ハゼ類を含む魚類の安定した生息にとって大きな脅威となっている。水害を防ぎながら、河川生物の多様性を維持する工夫が求められる。

一方で、泥干潟のハゼ類には分散が限定的な種が多いことが示唆された。それらは沖縄島の中でも限られた内湾の干潟にしか生息しない。内湾の干潟は埋め立てによって大幅に縮小しており、現在残されたわずかな生息環境を確実に保全することが、これらハゼ類の絶滅を防ぐためには必須となる。本研究では、沖縄島内の集団間のコネクティビティについては、ごく一部の予備的な結果しか出せなかったが、干潟環境の重要性を示すため、各集団の遺伝的な固有性について、より詳細なデータが必要とされる。

(4) 今後の展望

本研究では、これまで分類が整理されていなかった東南アジアのハゼ類の多くの分類群について研究を進め、新知見を多数得ることができた。未発表のもの、研究継続中のものも多いため、今後これらを一一つ公表していく必要がある。また、本研究によりハゼ類の系統関係に関する新知見が多数得られ、分類に関して多くの課題を見出した。これらについても今後整理する必要がある。

本研究では、琉球列島とフィリピンのパラワン島およびベトナムで標本を採集し、魚類相と集団構造の研究を行った。今後その間に位置するフィリピン北部のルソン島や台湾、琉球列島の北に位置する日本本土を含めて解析することで、特に黒潮に沿った分散の可能性について理解を深めることができると考えられる。また、分散しない種に関しては、上記の沖縄島内の集団構造のような、より小さなスケールでの研究が重要である。

本研究のフィリピンとベトナムにおける研究は、フィリピンの西フィリピン大学、ベトナムのハノイ教育大学との共同研究として行われた。研究期間中にも現地のセミナーで成果を発表する等の活動を行った。2019年度にもフィリピンとベトナムで行われる現地の学会でそれぞれ成果を発表する予定であり、今後さらに成果を一般に普及できるよう努めたいと考えている。特にベトナムでは近年急速に開発が進められており、本研究期間中にも生息地が失われた例を数多く目にした。本研究で明らかになったハゼ類の多様性を伝え、保全に目を向けてもらうことは、現地の生物多様性の保全のために重要であるだけでなく、それらと強い結びつきを持つ琉球列島の河川生態系の保全のためにも重要と言えるだろう。

本研究には、当初、ハゼ類の仔魚の飼育を行い、浮遊期の形態変化と行動を記録する計画が含まれ、試験的に海産魚ヒバシヨウジの仔魚の飼育を行ったが、餌の培養と卵の入手のタイミングが合わず、ハゼ類の飼育は行うことができなかった。仔魚の分散機構を理解する上で非常に重要な研究であるため、今後の課題としたい。

5 . 主な発表論文等

[雑誌論文](計7件)

Miyake T, Aihara N, Maeda K, Shinzato C, Koyanagi R, Kobayashi H, Yamahira K. Bloodmeal host identification with inferences to feeding habits of a fish-fed mosquito, *Aedes baisasi*. Scientific Reports 9: 4002 (2019). 査読有

DOI 10.1038/s41598-019-40509-6

Maeda K, Saeki T. Revision of species in *Sicyopterus* (Gobiidae: Sicydiinae) described by de Beaufort (1912), with a first record of *Sicyopterus longifilis* from Japan. Species Diversity 32: 253–262 (2018). 査読有

DOI 10.12782/specdiv.23.253

Maeda K, Saeki T, Shinzato C, Koyanagi R, Satoh N. Review of *Schismatogobius* (Gobiidae) from Japan, with the description of a new species. Ichthyological Research 65: 56–77 (2018). 査読有

DOI 10.1007/s10228-017-0593-4

Tran HD, Iida M, Maeda K. Downstream migration of newly-hatched ayu (*Plecoglossus altivelis*) in the Tien Yen River of Northern Vietnam. Environmental Biology of Fishes 100: 1329–1341 (2017). 査読有

DOI 10.1007/s10641-017-0646-6

Kunishima T, Maeda K, Tachihara K. Newly discovered habitat of a threatened goby, *Acanthogobius insularis* (Perciformes: Gobiidae), in southern part of Okinawa-jima Island, Japan. Biogeography 19: 69–74 (2017). 査読有

<http://id.nii.ac.jp/1394/00000349/>

Iida M, Kondo M, Tabouret H, Maeda K, Pécheyran C, Hagiwara A, Keith P, Tachihara K. Specific gravity and migratory patterns of amphidromous gobioid fish from Okinawa Island, Japan. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 486: 160–169 (2017). 査読有

DOI 10.1016/j.jembe.2016.09.011

前田健. 両側回遊とは？バリエーションから考える. 海洋と生物 38: 350–355 (2016). 査読なし

<https://ci.nii.ac.jp/naid/40020942315/>

[学会発表](計17件)

前田健, Palla HP. フィリピンのパラワン島に生息する分布南限域のヨシノボリ属. 2018年度ゴリ研究会 (2019).

小林大純, 前田健, 飯田碧, 佐藤真央, 山平寿智. “洞窟カワアナゴ”の謎を追う. 2018年度ゴリ研究会 (2019).

飯田碧, Palla HP, 白井厚太郎, 前田健. 耳石微量元素分析から推定するフィリピン・パラワン島の河川に生息するハゼ亜目魚類の回遊. 2018年度ゴリ研究会 (2019).

小林大純, 前田健, 永野淳, 山平寿智. 両側回遊性洞窟魚の系統進化と種分化メカニズム. 第66回日本生態学会大会 (2019).

前田健, 新里宙也, 小柳亮, Tran HD, Palla HP, 佐藤矩行. キララハゼ属と近縁グループの系統関係. 日本魚類学会 2018年度年会 (2018).

飯田碧, Tran HD, 白井厚太郎, 前田健. ベトナム北部と中部の河川におけるハゼ亜目魚類の回遊パターン. 日本魚類学会 2018年度年会 (2018).

小林大純, 飯田碧, 前田健, 佐藤真央, 橋口康之, 白井厚太郎, 北野潤, 山平寿智. ゲノミクスと回遊履歴による洞窟性カワアナゴ属魚類の進化史の推定. 日本魚類学会 2018年度年会 (2018).

小林大純, 前田健, 山平寿智. 琉球列島のアンキアライン洞窟におけるカワアナゴ属魚類の感覚器の特殊化. 第65回日本生態学会大会 (2018).

Maeda K, Iida M, Kondo M, Shinzato C, Koyanagi R, Tran HD, Tan HH, Satoh N. Different population structures among amphidromous gobies result from different life histories. The 10th Indo-Pacific Fish Conference (2017).

前田健, 國島大河, 藍澤正宏. 沖縄島漫湖における *Butis butis* の出現と生息状況. 日本魚類学会 2017年度年会 (2017).

小林大純, 前田健, 佐藤真央, 立原一憲. 琉球列島の地下洞穴に出現するカワアナゴ属魚類の遺伝・形態学的特性. 日本魚類学会 2017年度年会 (2017).

Tran HD, Kinoshita I, Tran TT, Iida M, Maeda K, Shirai K, Kuroki M. Early life history of Ayu in northern Vietnam. 日本魚類学会 2017年度年会 (2017).

前田健, 佐伯智史. De Beaufort (1912) によって記載されたボウズハゼ属の分類の再検討と沖縄島で見つかった日本未記録のボウズハゼ属. 2017年度ゴリ研究会 (2017).

飯田碧, 立原一憲, 前田健. 沖縄島北部河川における両側回遊魚ボウズハゼ仔魚の加入時期. 2017年度ゴリ研究会 (2017).

Kobayashi H, Maeda K, Shinzato C, Koyanagi R, Satoh N, Sato M, Tachihara K. Rapid specialization in caves: Mitochondrial genome sequence data and morphological observations of amphidromous fish of the genus *Eleotris*. OIST & Univ. Ryukyus Joint Symposium 2017 (2017)
小林大純, 前田健, 佐藤真央, 内田晃士, 新里宙也, 小柳亮, 佐藤矩行, 立原一憲. 琉球列島の地下洞窟に出現するカワアナゴ属魚類の分類・生態学的位置付け. 日本洞窟学会第 43 回大会 (2017).
前田健. ニライカナイを探して. 日本魚類学会 2016 年度年会 (2016).

〔図書〕(計 4 件)

前田健, 國島大河(監修)漫湖みんなで水族館 2011–2018 —活動記録&魚類図鑑—. 漫湖水鳥・湿地センター管理運営協議会, 50 pp. (2019).
前田健. ボウズハゼ類. 中坊徹次(編)小学館の図鑑 Z 日本魚類館, 小学館, pp. 396–401 (2018).
Maeda K, Tsuchiko Y, Tachihara K. Early development of mudskippers. Murdy E.O., Jaafar Z. (eds.) Fishes out of water: Biology and ecology of mudskippers. CRC Press, pp. 69–88 (2017).
前田健, 立原一憲, 遠藤(高田)未来美ほか. 魚類. 改訂・沖縄県の絶滅のおそれのある野生生物 第 3 版(動物編)—レッドデータ沖縄—, 沖縄県環境部自然保護課, pp. 230–296 (2017).

〔その他〕

【報道関連】

1. 沖縄タイムス 【絶滅危惧種ハゼ 南部で確認】(2017 年 10 月 31 日)
<https://www.okinawatimes.co.jp/articles/-/164067>
2. 朝日新聞夕刊 【希少ハゼ 実は新種の「ニンジャ」】(2017 年 8 月 7 日)
<https://www.asahi.com/articles/ASK7W3V1PK7WULBJ005.html>
3. 沖縄タイムス 【琉球列島のハゼ命名「ニンジャ」】(2017 年 8 月 10 日)
<https://www.okinawatimes.co.jp/articles/-/126486>
4. 琉球新報 【クモとハゼ 新種相次ぐ 南大東と琉球列島】(2017 年 8 月 10 日)
5. OIST ニュース【ハゼはどこから沖縄へ】(2016 年 10 月 14 日公開)
<https://www.oist.jp/ja/news-center/news/2016/10/14/27233>

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。