

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 17 日現在

機関番号：17601

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2010～2014

課題番号：22370033

研究課題名(和文)造礁性イシサンゴ類の分子系統および化石と現世の形態多様性に基づく分類体系の再構築

研究課題名(英文)Revision of taxonomy of the zooxanthellate scleractinian corals based on the molecular data and the morphological data from present species and fossils

研究代表者

深見 裕伸 (Fukami, Hironobu)

宮崎大学・農学部・准教授

研究者番号：50402756

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 14,400,000円

研究成果の概要(和文)：サンゴ礁の形成に重要な役割を果たしているイシサンゴ類だが、分類に用いられる骨格形質の変化が大きいため、従来の形態を基にした分類体系は非常に混乱している。そのため、新たな手法と観点に基づくこれらの見直しと再構築が求められている。本研究では、最も分類体系の混乱の大きいイシサンゴ類3科〔クメイシ科(現、サザナミサンゴ科)、ハマサンゴ科、キサンゴ科〕に焦点をあてた。それらの分子系統解析を行い、得られたデータを基に形態形質の探索や再確認を行うことで、分類体系の改変を行ってきた。結果として、種レベルでは未だ互いに明確な区別は難しいものの、科や属において系統に沿った分類体系の大幅な改変を行うことができた。

研究成果の概要(英文)：The classical morphological-based taxonomy of the reef-building corals, which play an important role in forming the coral reefs, is in chaos at present because the skeletal characters, which are key characters for the classification of species and higher taxonomic ranks, are quite variable and instable. Therefore, new approach to revise the classical taxonomy of the corals has been required. In this study, we focused on the three families, "Faviidae" (=Merulinidae), Poritidae, and Dendrophylliidae, which taxonomy is much confusion in comparison with other families. Molecular phylogenetic analyses were applied into these families, and then based on the molecular data obtained, we searched which morphological key characters reflect on the molecular data. As the results, we succeeded the revision of the genus and family level of these corals, although it remains still many problems to resolve to define the species boundary.

研究分野：サンゴ分類系統

キーワード：イシサンゴ 分類 系統 分子解析 化石

1. 研究開始当初の背景

(1) サンゴは、一般にサンゴ礁の形成基盤をなす生物としてよく知られているが、実際はサンゴ礁域のみならず高緯度域(日本では種子島以北~千葉以南)まで広く分布しており、現在世界で750種以上の生息が確認されている。これらの骨格の形態的特徴は差異が乏しいうえに、分布海域や生息環境の違いによる群体内あるいは種内変異が大きく、それらの違いはしばしば種間の違いを超える(Todd 2008)。そのため、従来の骨格形態に基づくサンゴの分類体系は現在混乱しており、新たな手法と観点に基づくこれらの見直しと再構築が求められている。近年、サンゴの分子系統解析の手法が確立され、従来の骨格形態に基づくこれらの分類体系が必ずしも系統を反映していないことがわかってきた(例えば Fukami et al. 2004)。さらに、現在これらの分子系統の結果が従来の骨格形態分類へフィードバックされてきつつあるが未だ不十分である。

(2) 日本高緯度域の種は、これまで形態的特徴からはサンゴ礁域のものと同種と考えられていたが、実はサンゴ礁域のものと同種ではないかということが分かりつつある。一方、これら高緯度域に特徴的な種が本当に日本固有種であるのかを調べるには、分子系統解析に加え、過去にさかのぼり形態の変化、種組成や分布の変遷を見ることが重要な指標となる。

日本では、第四紀の地殻変動や急激な海水準変動によって形成されたサンゴ礁性堆積物が陸上に広く分布する。これらに含まれるサンゴ化石は、その保存状態のよさから現世サンゴと同様に骨格形態に基づく種レベルでの同定が可能である(Humblet et al. 2009)。よって、第四紀の生息年代が異なるサンゴ化石の骨格形態は、数千~数百万年スケールでのそれらの骨格形態の変化(あるいは安定性)を明らかにし、現在の各海域における骨格形態の種内変異や多型を評価するうえで有効な指標となる。

2. 研究の目的

日本は、太平洋におけるサンゴの生息北限に位置し、種多様性が高いうえに固有種が数多く生息し、第四紀(約260万年前から現在まで)の保存状態が良好なサンゴ化石が陸上で多産するという、生物学的・古生物学的・進化生物学的に見て世界に類を見ない優れた地理的背景を持っている。本研究では、日本のサンゴ礁域から非サンゴ礁域(高緯度域)にかけて分布する現世の造礁性イシサンゴ類(以下、サンゴ)およびそれらの化石の両方を用いることで、過去からの形態変化や分布の変遷、さらに固有種の存在を明らかにした上で、従来これらの分類体系で最も有効と考えられていた骨格の形態的特徴を再検討し、近年行われている分子系統解析結果と

調和的な骨格形質の発見と、現在混乱しているサンゴの分類体系の再構築を目指す。

3. 研究の方法

イシサンゴ目3科(旧キクメイシ科、ハマサンゴ科、キサンゴ科)に含まれる研究対象種について、異なる海域ごとに現世および化石試料を採集する。現世試料については、採集時に軟体部を採取した後、それらのDNAを抽出し、分子系統解析を行う。次に、現世および化石の両試料から得られた骨格標本の形態的特徴の観察とそれらの定量化を行う。これらの分子系統および骨格形態解析結果から、科・属内での形態的・遺伝的な相違を明らかにし、一時的に種の仮同定を行う。そして、世界各地に保管されている該当種のタイプ標本を精査し、採集した日本産種の最終的な種同定を行う。これらの結果をふまえて、改めて分子および形態解析結果の相違点を探し出し、両手法に調和的な骨格形質の再検討を行うことで、サンゴの分類体系の再構築を行う。

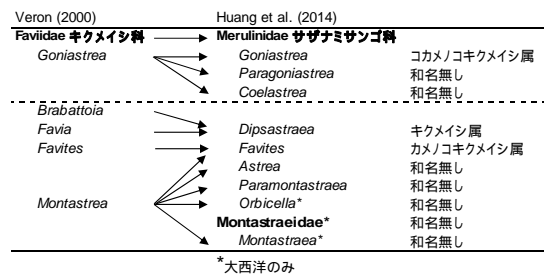
4. 研究成果

(1) キクメイシ科

分類体系の改変

2012年から2014年にかけてキクメイシ科の属の大改編が行われた(Budd et al. 2012, Huang et al. 2014a, b)。それに伴い、属名が大きく変更された。上記3編の論文による、この分類体系の変更には、本研究も部分的に関わっており、主な変更点を以下に挙げる(表1)。

表1. 分類体系の変更



特に、キクメイシ科がサザナミサンゴ科に内包されたこと、およびキクメイシ属の学名が*Favia*から*Dipsastraea*に変更になったことが、大きな変更点である。特に、2012年以降、サンゴの分類体系の改変がさまざまな科でも行われるようになり、イシサンゴ目全般の分類体系の改変に大きく寄与した。

しかしながら、これら改変で用いられた形態形質は肉眼での認識が不可能に近い微小な形質ばかりであった。そこで本研究では、これらのデータを基に、さらにサザナミサンゴ科(旧キクメイシ科を含む)に含まれている日本産の13属について、タイプ標本の観察、喜界島で採集した化石の観察、さらに、過去の文献に記述されていた各属の定義を

再確認し、本調査での種同定を通じてそれら分類・同定基準の見直しを行った。その結果、本研究により、それぞれの属を明確に肉眼で区分できる特徴を新たに見つけ出すことができた。

それらは以下の通りである。まず、群体形と個体の配列様式、次に、3通りの出芽タイプとその頻度の違い、そして、パリとエピテカとよばれる肉眼での認識が可能な骨格形態の有無である。これらが、近年の分子系統を基にした各属の近縁関係と調和的で、各属を再定義する上で非常に有効な指標となることが明らかになった。ただし、一部の属についてはこれらの形態で区別することができなかった。今後、更なる再検討が必要である。以下にこれらの特徴と属の特徴をまとめた(図1)。

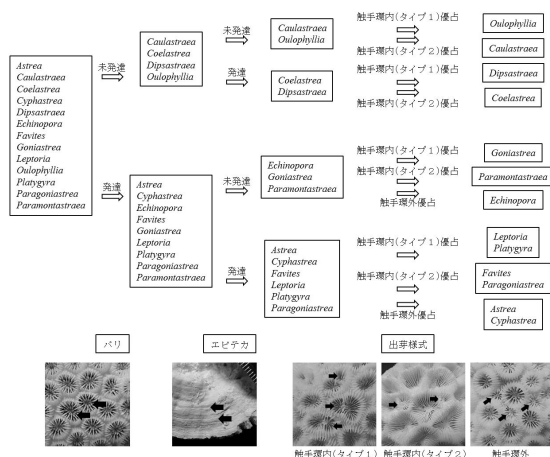


図1. サザナミサンゴ科の属の形態形質

このように、これまで属ですら同定するのに困難であった旧キクメイシ科を含むサザナミサンゴ科について、系統に沿った分類体系の改変と、新たな形態的特長の発見によりほぼ属レベルでの同定が可能となった。この結果を基に、種子島周辺に生息しているサンゴ種を新しい分類体系を基にまとめることができた(杉原ら 2015)。今後、各地でのサンゴをまとめていくことで、同定方法と新たな分類体系を国内に広めていくことで、国内のサンゴ研究の発展に大いに貢献できると考えている。

キクメイシ属の種について

本研究では、さらにサザナミサンゴ科(旧キクメイシ科)のキクメイシ属の種間の関係に焦点をあて、解析を行った。ミトコンドリア非翻訳領域にて推定したキクメイシ属(約15種 250 サンプル+DNA データバンクに登録されているデータ)の分子系統樹を以下に示す(図2)。

キクメイシ属は、大きく10のクレードに別れた。ただし、別属のヒユサンゴ属と *Coelastrea* が内部に含まれた。将来的に、これら2属はキクメイシ属に内包されると予想される。また、興味深いことに、ロツマキク

メイシ *D. rotumana* がその他の種と姉妹群をつくり、本種がキクメイシ属でもっとも祖先的であることも示された。一方、他種については、種ごとにクレードにまとまることなく、形態にもクレードごとに共有する形質が見つからなかった。このことから、本属の種を区分するために現在用いられている形態形質は、系統を反映していないことが示された。今後、どのように本属の種を系統に沿った形で種の分類体系を再構築していくのが大きな課題である。

また、高緯度で生息している種のうち、2種(*D. sp.1* と *D. sp.2*)が未記載種であることも明らかとなってきた。これらについては今後、記載を行っていく予定である。さらに、タカクキクメイシ *Favites valenciennesi* は形態的に2タイプに区別することができることが判明し(Fukami and Nomura 2009)。それらの一タイプがキクメイシ属に内包された。おそらく形態的に収斂したものと考えられる。

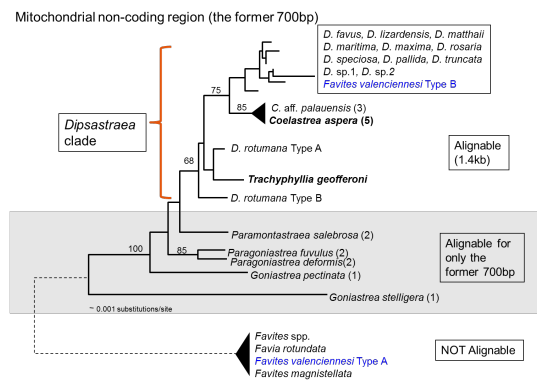


図2. キクメイシ属 *Dipsastraea* の分子系統関係

(2) ハマサンゴ科

ハマサンゴ科はサンゴ礁域と非サンゴ礁域の両方の生態系で大きな役割を果たす分類群であるが、その同定の困難さから系統解析も分類の再検討も未だに行われていない。現在ハマサンゴ科は、世界中に分布しているハマサンゴ属とハナガササンゴ属に加え、1属1種からなる他3属の合計5属で構成されている。本研究ではハマサンゴ科の属レベルでの分子系統解析(ミトコンドリア非翻訳領域と核 ITS を使用)を行った。

その結果、単一種だけからなる2属はハナガササンゴ属に内包され、形態的にもハナガササンゴ属の定義から外れないことからハナガササンゴ属の新参異名とした。一方でハナガササンゴ属の1種であるコハナガササンゴは他のハナガササンゴ属の種とは大きく離れて単一種からなるヒメサンゴ属と姉妹群をつかった。本種は、独特の特徴を持つため、コハナガササンゴ属(新属)として提唱した。以上の結果、ハマサンゴ科は、ハマサンゴ属、ハナガササンゴ属、ヒメサンゴ属、コハナガササンゴ属(新属)に再編された。この結果は、Kitano et al. (発表論文 と)

で報告された。本研究は、初めてハマサンゴ科の分類体系の改変を行ったものであり、サンゴ分類研究に大きく貢献した。

(3) キサンゴ科

キサンゴ科はイシサンゴ目の中でも珍しく、共生藻を持つ種と共生藻を持たない種を共に含むグループである。そのためキサンゴ科は、イシサンゴ目における共生藻獲得あるいは放出の進化の歴史を知る上でイシサンゴ目全体の縮図となり得るが、これまでにキサンゴ科の系統については分子生物学の分野からはまったく研究されていなかった。本研究では、浅海域でみられるスリバチサンゴ属(全12種のうち6種を解析)に特に注目しミトコンドリアCOIと核ITSを用いて解析を行った。また、比較として、同科の別属も解析した。

その結果、オオスリバチサンゴだけが他のスリバチサンゴ属から遺伝的に大きく離れることが判明した。また、本種は他の同属他種と比べて明らかに大きなサンゴ個体を持つことから、本種が別属であることが示唆された。さらに、サンゴ個体が同じ大きさである *Duncanopsammia* と遺伝的に近縁になることも判明した。今後、オオスリバチサンゴは *Duncanopsammia* に移行する必要があるかもしれない。一方、他のスリバチサンゴ属は遺伝的に1グループにまとまったものの、種間で区別することができなかつた。今後は、骨格形態の精査と、新たな分子マーカーを用いた解析が必要である。これらの一部のデータは Arrigoni et al. (2015) で報告された。

(4) 化石

鹿児島県喜界島の第四紀サンゴ礁堆積物に含まれるサンゴ化石を可能な限り採集し、同県種子島以北に生息する現生サンゴ群集(杉原ら 図書)と比較した。その結果、今から約5万4千年前の氷期堆積物(Sasaki et al. 2004)中のサンゴ化石群集は、現在の喜界島沿岸よりも、種子島沿岸のサンゴ群集によく類似していた(図3)。このことは、現在の暖温帯性のサンゴ群集は、その当時は奄美諸島海域まで生息していたことを示唆した。

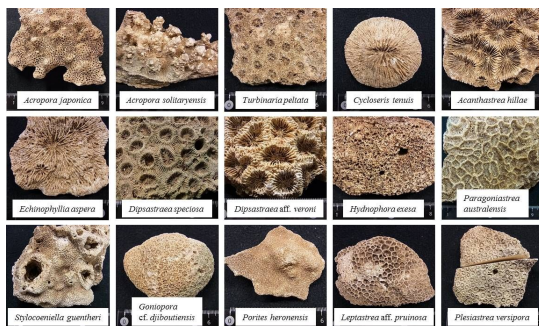


図3. 鹿児島県喜界島の後期更新世サンゴ礁堆積物から採集された主なサンゴ化石

<引用文献>

Arrigoni R, Kitano YF, Stolarski J, et al. (2014) A phylogeny reconstruction of the Dendrophylliidae (Cnidaria, Scleractinia) based on molecular and micromorphological criteria, and its ecological implications *Zoologica Scripta* 43: 661-688. doi:10.1111/zsc.12072

Budd AF, Fukami H, Smith ND, Knowlton N (2012) Taxonomic classification of the reef coral family Mussidae (Cnidaria: Anthozoa: Scleractinia). *Zool J Linn Soc* 166:465-529.

Fukami H, Budd AF, Paulay G, et al. (2004) Conventional taxonomy obscures deep divergence between Pacific and Atlantic corals. *Nature* 427:832-835.

Huang D, Benzoni F, Arrigoni R, et al. (2014a) Towards a phylogenetic classification of reef corals: the Indo-Pacific genera *Merulina*, *Goniastrea* and *Scapophyllia* (Scleractinia, Merulinidae). *Zool Scr* 43:531-548.

Huang D, Benzoni F, Fukami H, et al. (2014b) Taxonomic classification of the reef coral families Merulinidae, Montastraeidae, and Diploastreaeidae (Cnidaria: Anthozoa: Scleractinia). *Zool J Linn Soc* 171:277-355.

Humblet M, Iryu Y, Nakamori T, Sugihara K (2009) Variations in Pleistocene coral assemblages in space and time in southern and northern Central Ryukyu Islands, Japan. *Marine Geology*, 259: 1-20.

深見裕伸・野村恵一(2010)和歌山産タカクキクメイシ *Montastraea valenciennesi* (Milne Edwards and Haime, 1848)の隠蔽種の存在, 日本サンゴ礁学会誌, 11:25-31.

Sasaki K, Omura A, Murakami K, et al. (2004) Interstadial coral reef terraces and relative sea-level changes during marine oxygen isotope stages 3-4, Kikai Island, central Ryukyus, Japan. *Quaternary International* 120: 51-64

Todd PA (2008) Morphological plasticity in scleractinian corals. *Biol Rev* 83:315-337.

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

〔雑誌論文〕(計10件)

Kitano YF, Benzoni F, Arrigoni R, Shirayama Y, Wallace CC, Fukami H (2014) A Phylogeny of the Family Poritidae (Cnidaria, Scleractinia) Based on Molecular and Morphological Analyses. PloS one 9: e98406. 査読あり

Huang D, Benzoni F, Arrigoni R, Baird AH, Berumen ML, Bouwmeester J, Chou LM, Fukami H, et. al. (2014) Towards a phylogenetic classification of reef corals: the Indo Pacific genera *Merulina*, *Goniastrea* and *Scapophyllia* (Scleractinia, Merulinidae) Zoologica Scripta 43: 531-548. 査読あり

Isomura N, Nozawa Y, Fukami H (2014) Distribution and reproduction of the temperate-specific morphotype of the coral *Favites flexuosa* in the subtropical region, Lyudao, Taiwan. Invertebrate Reproduction & Development 58: 176-178. 査読あり

深見裕伸 (2013) 「キクメイシ科およびオトゲサンゴ科の分類体系の改変の理由」日本サンゴ礁学会誌 15:107-113. 査読あり

Kitano YF, Obuchi M, Uyeno D, Miyazaki K, Fukami H (2013) Phylogenetic and taxonomic status of the coral *Goniopora stokesi* and related species (Scleractinia, Poritidae) in Japan based on molecular and morphological data. Zoological Studies 52:25 doi:10.1186/1810-522X-52-25. 査読あり

Budd AF, Fukami H, Smith ND, Knowlton N (2012) Taxonomic classification of the reef coral family Mussidae (Cnidaria: Anthozoa: Scleractinia). Zoological Journal of the Linnean Society, 166:465-529. 査読あり

〔学会発表〕(計 21 件)

深見裕伸 (2014) 有藻性イシサンゴ類の分類体系の大改編. 日本サンゴ礁学会第 17 回大会 2014 年 11 月 27 日~2014 年 12 月 1 日 高知県高知市

立川浩之・深見裕伸・杉原 薫 (2014) ベルリン自然史博物館に収蔵されていたヒルゲンドルフ採集の日本産イシサンゴ類タイプ標本について. 日本動物分類学会第 50 回大会 2014 年 6 月 14 日~2014 年 6 月 15 日 茨城県つくば市

Fukami H, Sugihara K, Tachikawa H, Kitano Y, Muir P, Wallace CC (2012) How to identify species of the massive coral

genus *Favia*. 12th International Coral Reef Symposium. 2012 年 06 月 13 日~2012 年 06 月 13 日 ケアンズ、オーストラリア

Sugihara K, Tachikawa H, Nomura K, Fukami H (2012) Revision of the recent solitary mussid *Scolymia* in the Indo-Pacific. 12th International Coral Reef Symposium. 2012 年 06 月 13 日~2012 年 06 月 13 日 ケアンズ、オーストラリア

深見裕伸 (2012) キクメイシ科およびオトゲサンゴ科の分類体系の大幅変更. 日本サンゴ礁学会第 15 回大会 2012 年 11 月 23 日~2012 年 11 月 23 日 東京大学

Fukami H, Nagata S, Sugihara K (2010) Morphologic and phylogenetic variations of *Favia* in Japan and its taxonomic implication. The second Asia Pacific Coral Reef Symposium, 2010 年 6 月 20 日~2010 年 6 月 24 日 プーケット、タイ

Kitano YF, Tachikawa H, Shirayama Y, Fukami H (2010) Evolution of the zooxanthellate and azooxanthellate corals in the family Dendrophylliidae. The second Asia Pacific Coral Reef Symposium, 2010 年 6 月 20 日~2010 年 6 月 24 日 プーケット、タイ

〔図書〕(計 2 件)

杉原 薫・野村恵一・横地洋之 他 12 名 (深見裕伸 9 番目、立川浩之 11 番目) (2015) 日本の有藻性イシサンゴ類~種子島編~. 国立環境研究所生物・生態系環境研究センター. 198 ページ

杉原 薫 (2014) 琉球大学資料館 (風樹館) 中城湾サンゴ類標本目録. 琉球大学資料館. 82 ページ

〔産業財産権〕

出願状況 (計 0 件)

名称 :
発明者 :
権利者 :
種類 :
番号 :
出願年月日 :
国内外の別 :

取得状況 (計 0 件)

名称 :
発明者 :
権利者 :
種類 :

番号：
出願年月日：
取得年月日：
国内外の別：

〔その他〕
ホームページ等

6. 研究組織

(1) 研究代表者

深見 裕伸 (FUKAMI, HIRONOBU)

宮崎大学・農学部・准教授

研究者番号：50402756

(2) 研究分担者

杉原 薫 (SUGIHARA, KAORU)

独立行政法人国立環境研究所・生物・生態系

環境研究センター・特別研究院

研究者番号：90320275

立川 浩之 (TACHIKAWA, HIROYUKI)

千葉県立中央博物館・分館海の博物館・主任

上席研究院

研究者番号：90291111

(3) 連携研究者

()

研究者番号：