

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 6 月 22 日現在

機関番号：17301

研究種目：挑戦的萌芽研究

研究期間：2015～2016

課題番号：15K14790

研究課題名(和文)何が魚類を陸上へ進出させたか

研究課題名(英文)What made fishes to invade land

研究代表者

石松 惇 (ISHIMATSU, Atsushi)

長崎大学・海洋未来イノベーション機構・教授

研究者番号：00184565

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,000,000円

研究成果の概要(和文)：ベトナム、Soc Trang省の干潟で5種のマッドスキッパーを確認した。Boleophthalmus boddartiとPeriophthalmus chrysospilosは行動観察期間中90%の時間を干潟上で過ごしていたのに対し、Scartelaos histophorusは16%、Oxuderces nexipinnisは1%であった。Periophthalmodon schlosseriについては、観察例が少なく信頼性の高いデータを得ることができなかった。メコン河の上流150km付近までPeriophthalmodon septemradiatusが生息し、産卵していることを確認した。

研究成果の概要(英文)：Five species of mudskippers inhabit a mudflat in Soc Trang Province, Vietnam. Boleophthalmus boddarti and Periophthalmus chrysospilos spent 90% of the observation period on the mudflat surface. In contrast, Scartelaos histophorus spent 16% and Oxuderces nexipinnis spent only 1% of their time out of water. Periophthalmodon schlosseri was relatively rare and therefore we were unable to obtain reliable data for the species. Gut content analysis revealed that Pn. schlosseri and Ps. chrysospilos were carnivorous, B. boddarti and O. nexipinnis were herbivorous, and S. histophorus was omnivorous. Micro CT scanning demonstrated differences in skeletal morphology between the five species. Unexpectedly, we have found that Periophthalmodon septemradiatus inhabited freshwater regions of the Mekong River, up to 150 km upstream from the coast.

研究分野：環境生理学

キーワード：生態・行動 マッドスキッパー 進化

### 1. 研究開始当初の背景

硬骨魚類は、デボン紀から石炭紀の間に、陸上生活に適応した四肢類へ進化したと考えられているが、最も古い四肢動物の化石よりも遥かに古い時代に、干潟を歩行したと考えられる生痕化石が発見されており、陸上進出に伴う生態の変化など未だ大きな謎が解けないままである。この点で、水中と陸上の両方で生活を営む現生の両生魚類の研究は、生理・行動・生態の陸上移行時の動態を実際に調査することが可能であることから優れた研究材料と言える。特にマッドスキッパー *mudskipper* と呼ばれる *Oxudercinae* 亜科のハゼ類(トビハゼ、ムツゴロウ、トカゲハゼなど)は、全くの水中生活種から強く陸上生活に適応した種までを含んでおり、魚類の陸上進出を考える上で鍵となる動物群である。

我々は、ベトナム南部のメコンデルタにおける野外調査で、マッドスキッパー類のうちでもほとんど水中生活のみを送る種 (*Oxuderces*) から、強く陸上生活に適応した種 (*Periophthalmus*) までが同所的に生息している泥干潟に遭遇した。これらのマッドスキッパーは、形態的には一般の魚類とほとんど異なる。しかし、それにも関わらず、マッドスキッパー類が両生生活を営むという事実は、四肢動物の初期段階を示すと考えられている化石種が既に相当程度陸上への進化が進んだ段階にあり、より古い時代に魚類の水中からの脱却が始まっていた可能性を示唆している。

### 2. 研究の目的

作業仮説として、「脊椎動物を陸上へ駆り立てたのは陸上の餌資源であり、餌を求めての陸上進出は陸上生活への形態的・生理的適応に先立って起こる」と考える。この仮説に従うと、餌を求めて陸上へ進出する最も初期段階の生物は、陸上での滞在時間が短く、陸上での移動能力が低く、陸上での感覚器官を使った情報収集能力も低いと考えられる。これらのことから、初期段階では陸上に進出した生物は、遍在する食資源(植物性餌料やデトライタス)を利用することが予想される。また、滞在時間が短いのは、空気中での呼吸器官の機能喪失による。この作業仮説をベトナムのマッドスキッパー類を用いた研究によって検証する。

### 3. 研究の方法

【平成27年度】

#### (1) 行動比較

##### 行動撮影

ベトナム、メコンデルタにある Soc Trang 省の MoO 干潟(北緯 9° 11' 東経 105° 44') を乾期と雨期それぞれの季節の大潮干潮時に訪れ、干潟上に設置されているコンクリート歩道からマッドスキッパー類撮影用のビデオカメラを設置する。最低でも5台のビデオカメラを用いて、*Boleophthalmus boddarti*, *Oxuderces nexipinnis*, *Periophthalmodon schlosseri*, *Periophthalmus chrysospilos*, *Scartelaos histophorus* の個体を同時に撮影する。これまでの予備調査で、この干潟にはこれら5種のマッドスキッパーが常時生息し

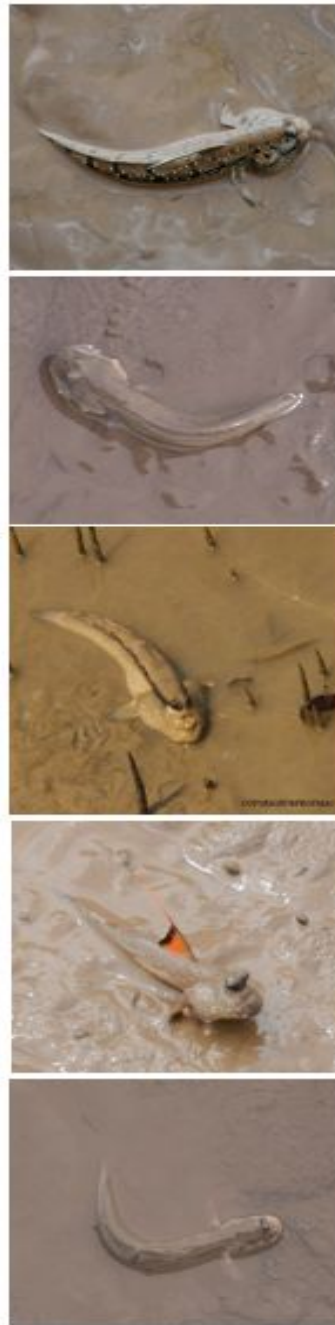


図1 MoO 干潟に生息する5種のマッドスキッパー(上から *B. boddarti*, *O. nexipinnis*, *Pn. schlosseri*, *Ps. chrysospilos*, *S. histophorus*)

ている事が確認されている。撮影スケジュールをプログラムしたビデオカメラにより、断続的に画像および映像を撮影し、カンター大学および長崎大学に持ち帰る。

##### 行動解析

全撮影時間に対する陸上と水中での滞在時間の比、陸上で移動する軌跡の総延長と広がり、摂餌行動の頻度を定量する。陸上滞在中の呼吸運動頻度、水中に戻ったときの呼吸運動頻度の増加の有無を確認する。

#### (2) 形態比較

##### 消化器官・食性比較

胃内容物を分析し、食性(動物食・藻類食・デトリ

タス食・雑食)を判定する。それぞれのマッドスキッパー種の餌生物の波打ち際から干潟上にかけての空間的分布を定量化する。

#### 感覚器官

陸上動物と水中動物で明瞭に異なるのは、眼球の扁平率であることから、5種のマッドスキッパーについて、この値を計測し比較する。

#### 骨格形態

標本を凍結して長崎大学に持ち帰り、3DマイクロCT、軟X線発生装置等(長崎大学先端生命科学研究所支援センターに設置)を用いて骨格系の撮影を行う。頭部の形態解析には3Dジオメトリ形態計測を用いる。摂餌器官については、歯の形態の測定を行い、食性との整合性を確認する。脊椎については、陸上重力を支える形態強化、脊椎のregionalizationが見られるかを精査する。腹筋の付着を示す形態が認められるか、まず初めに、体を弓型に曲げるため、腹筋を持っている可能性がある*Periophthalmus*を中心に調べる。腹筋は陸上生活への適応の一つであり、一般に魚類は腹筋をもたない。しかし、近年古生代の魚類で腹筋の痕跡が報告されている。

【平成28年度】

前年度の観察・計測を継続する。

### 4. 研究成果

#### (1) 行動比較

平成27年6月21日から28日および平成28年3月5日から14日の2回にわたって、平成28年には、9月23日から30日および12月1日から8日にベトナム Soc Trang 省, Mo0 の干潟で調査を行った。いずれの調査時ともに *Boleophthalmus boddarti*, *Oxuderces nexipinnis*, *Periophthalmodon schlosseri*, *Periophthalmus chrysospilos*, *Scartelaos histophorus*, の5種の生息を確認し、水中と陸上での滞在時間や摂餌行動などについての行動記録を行った。これら5種の水中と陸上での行動時間の分配を分析したところ、*B. boddarti*と*Ps. chrysospilos*は記録時間中約90%干潟上で行動していたのに対し、*S. histophorus*は16%、*O. nexipinnis*は1%と陸上での行動時間に大きな差が見られた。*O. nexipinnis*は、1回の陸上滞

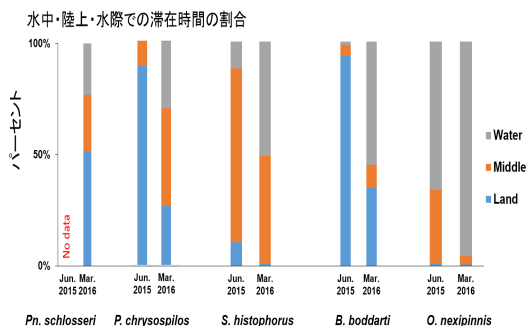


図2 5種のマッドスキッパーの水中(灰)、陸上(青)および中間(橙)における滞在時間の割合。「中間」とは体高の半分が水に浸かった状態をいう。

在時間が数十秒程度であり、陸上で摂餌らしい行動をするとすぐに水中に戻ることが確認された。

#### (2) 形態比較

##### 消化器官・食性比較

胃内容物を調査したところ、*Pn. schlosseri*は小型カニ類、*Ps. chrysospilos*は小型カニ類、昆虫類およびアリ類からなっており、両種は動物食性であった。*B. boddarti*と*O. nexipinnis*の胃内容物は完全に表在性小型藻類からなっており、植物食性であった。これらに対し、*S. histophorus*は小型藻類と無脊椎動物を食べており、雑食性であることが判明した。

消化管長の標準体長に対する割合は、*Pn. schlosseri*, *Ps. chrysospilos* および *S. histophorus* で 1.0 以下であり、*B. boddarti* では 2.0, *O. nexipinnis* では約 1.3 であった。

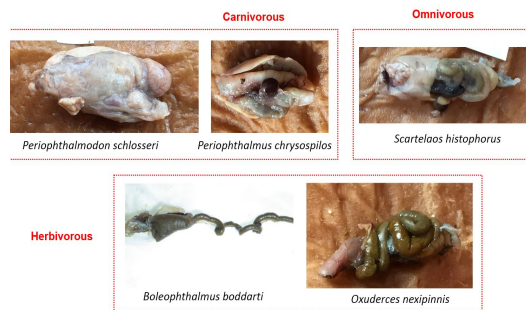


図3 5種のマッドスキッパーの消化管

#### 感覚器官

5種のマッドスキッパーの眼球の形態については、今後解析を進める。

#### 骨格形態

次ページ図4に5種のマッドスキッパーの頭部骨格マイクロCTスキャン像を示す。なおこれらのCTスキャン像は、東京大学総合研究博物館の前川優博士の撮影によるものである。最も陸上での滞在時間が短い*O. nexipinnis*の骨格は全体にほっそりしており、骨格の頑丈さが低いようである。これに対して、他の4種の骨格はつくりが太く頑丈になっていた。これはおそらく陸上での重力に対する形態的適応と考えられる。また、肩帯とくに胸鰭基部の骨格構造に陸上での移動に関係すると思われる形態的特殊化が*Pn. schlosseri*, *Ps. chrysospilos*で認められた。

#### (3) 淡水域でのマッドスキッパーの分布

当初はまったく想定していなかったが、2年間の野外調査によって、メコン河の上流、沿岸から直線距離で150km離れた場所までマッドスキッパーの1種*Periophthalmodon septemradiatus*が分布していることが判明した。しかも、巣穴を川岸に掘って、産卵しており、巣穴内から受精卵が得られた。また、稚魚も採集することができた。これらの生息域は全くの淡水であり、塩分は河川表層水、底層水ともにゼロであった。しかし、

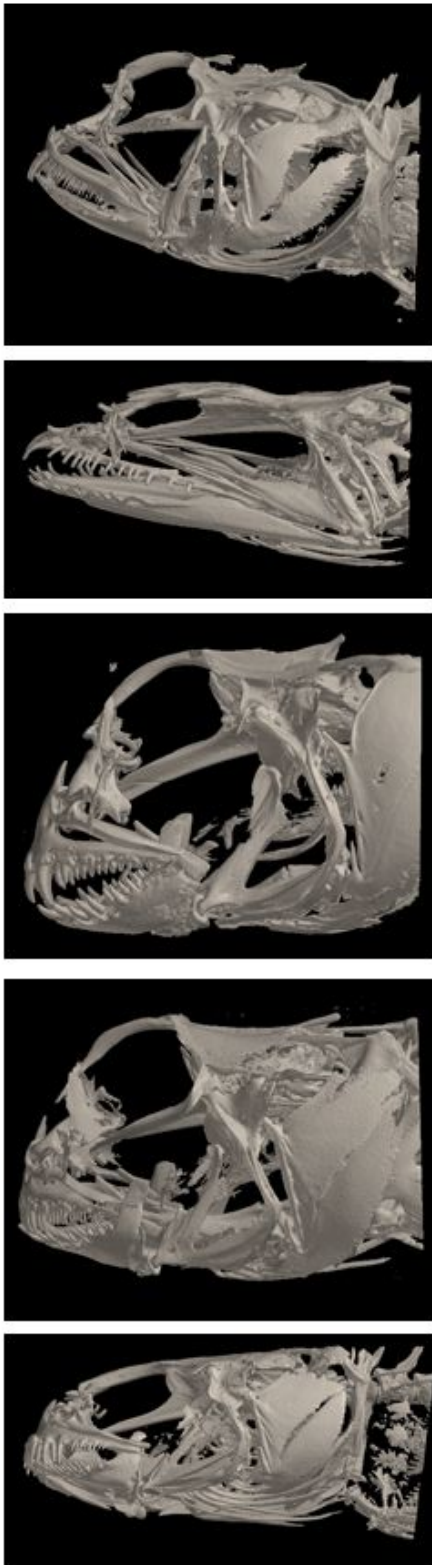


図4 5種のマッドスキッパーの頭部骨格(上から *Boleophthalmus boddarti*, *Oxuderces nexipinnis*, *Periophthalmodon schlosseri*, *Periophthalmus chrysospilos*, *Scartelaos histophorus*)

水位は一日に2回規則正しく上下しており(水位差1~2m), 潮汐の影響を受けていることが判

明した。東京大学大気・海洋研究所の白井 厚太郎助教に依頼して、2個体について耳石の元素分析を行ったところ、耳石中心のSr/Ca比は高く、高塩分域で孵化し、その後短時間に淡水域へ移行したことを推測させた。しかし、上流域でかなり小型の稚魚が採集されていることも事実であり、淡水域における *Pn. septemradiatus* の再生産生態については、さらなる検討が必要である。

MoO干潟における5種が同所的に生息する状況は、研究代表者の過去20数年におよぶ海外学術調査でも見たことがない。MoO周辺は現在急速に開発が進んでおり、またマッドスキッパーに対する漁獲圧も急激に強化している。現在、地元 Soc Trang 省およびカントー大学と MoO 干潟に生態系保護区を設定する構想を進めている。

MoO 干潟に生息する5種は行動的にも形態的にも、またおそらく生理的にも水中生活から陸上生活への移行を色濃く反映する変化を見せており、今後は特にマイクロCTスキャンニングや骨格と筋肉系の微解剖を通じて、種間比較を行っていく。

メコン河上流の淡水域にマッドスキッパーが生息する事実は、研究代表者らにとっても大きな驚きであり、これまで誰も想定していなかったことである。しかも、これらの生息域は開発が進んでいるように見受けられるため、多様性保全の立場からの取り組みが重要と思われる。現在、長崎大学水産学部の山田明德准教授らがDNA分析によって、*Pn. septemradiatus* の沿岸生息個体と上流域生息個体との間の遺伝的隔離の有無について検討を行っている。

#### 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 0 件)

〔学会発表〕(計 3 件)

V. H. Mai and A. Ishimatsu, 「Burrow residence of males and females of *Periophthalmus modestus* at breeding」, 日本魚類学会年会 2016年09月23日~26日, 岐阜大学(岐阜県・岐阜市)

野間 昌平・石松 惺, 「ホコハゼ循環系の解剖」, 日本魚類学会年会, 2016年09月23日~26日, 岐阜大学(岐阜県・岐阜市)

石松 惺, 「何が魚類を陸上へ進出させたか? マッドスキッパーによる検証」, ゴリ研究会, 2015年7月11日, 長良川うかいミュージアム(岐阜県・岐阜市)

〔図書〕(計 3 件)

A. Ishimatsu, CRC Press, Fishes Out of Water: Biology and Ecology of Mudskippers, 2017, 111-135

K.L. Martin and A. Ishimatsu, CRC Press,  
Fishes Out of Water: Biology and Ecology  
of Mudskippers, 2017,209-235

田北 徹・石松 惇,海游舎,「水から出  
た魚たち」,2015,168

〔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：  
取得年月日：  
国内外の別：

〔その他〕

ホームページ等

<http://mmurata0224.wixsite.com/ishimatsu>

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

石松 惇 (ISHIMATSU, Atsushi)  
長崎大学・海洋未来イノベーション機構・  
教授  
研究者番号：00184565