

令和 2 年 5 月 18 日現在

機関番号：14101

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2016～2019

課題番号：16K07840

研究課題名(和文) アジ科魚類ヒラアジ類の稚幼魚を含む分類・同定ならびに系統に関する研究

研究課題名(英文) Taxonomical studies on juvenile and adult trevallies of the family Carangidae with their phylogenetic analyses

研究代表者

木村 清志 (Kimura, Seishi)

三重大学・生物資源学研究科・招へい教員

研究者番号：00115700

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)：アジ科アジ亜科魚類について、形態学および分子生物学的解析を行った結果、本亜科はヨロイアジ群、ギンガメアジ群、ムロアジ群の3群に大別され、「ヒラアジ類」はこの3群すべてに含まれた。この系統関係は従来のものと大きく異なり、アジ亜科は解析できなかった2属を加えて30属で構成され、このうち26属が「ヒラアジ類」であった。ヨロイアジ群は13属(4新属を含む)、ギンガメアジ属は12属(1新属を含む)に分類すべきとの結論を得た。カイワリ属について、属の有効性および2未記載種を含む5種で構成されることを明らかにした。さらに日本産ギンガメアジ属稚幼魚の検索表を作成した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究は分子生物学的手法によって得られた情報を単に属間などの系統関係のみに利用するだけでなく、これに基づいて属や種の形態的範囲を規定し、正確な属や種の同定法を確立させるものである。本研究結果から、アジ亜科の多くの属では種構成や属間系統関係も大きく変貌した。本研究結果は、日本およびヒラアジ類を重要な食糧資源としている東南アジア諸国での、これらの魚類に関する水産資源学の発展に大きく寄与する。さらに本研究結果は魚類の多様性をより理解するのに大きく貢献し、世界中に広く分布している魚類の系統類縁関係を遺伝的手法を用いて解析していることから、海洋生物の系統地理学的分野にも大きく貢献するものである。

研究成果の概要(英文)：The subfamily Caranginae were analyzed molecular-biologically and morphologically based on the materials collected from Japan and Southeast Asia, and those borrowed from museums around the world. The Caranginae were divided into three clades (Carangoides Group, Caranx Group and Decapterus Group), and the all clades included "trevallies." The present phylogenetic analyses were highly different from the previous ones, the subfamily consisting of 30 genera including 5 new genera. Of these, 26 genera included species of "trevallies". "Carangoides" and "Caranx" groups could be divided into 13 (included 4 new genera) and 12 (included 1 new genus) genera. The generic validity of Kaiwarinus and its 5 included species (with 2 new species) were confirmed. The key to species for Caranx juveniles was prepared.

研究分野：生物学

キーワード：魚類 系統学 分類学 アジ科 属 種

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

(1) 全世界的に重要な食糧資源となっているアジ科アジ亜科(稜鱗や遊離臀鰭棘を有するアジ科魚類)に属する魚類のうち、体高が高く体が扁平であるものを特に「ヒラアジ類」と呼び、ギンガメアジ属やヨロイアジ属などがよく知られている。アジ科魚類は全体で 140 種程度を擁する非常に大きな科であり、科内の形態的多様性は極めて高い。一方、アジ科は古くから人類の食糧として利用され続け、また資源研究も行われてきたにもかかわらず、属や種レベルの分類は今なお混乱状態が続く、系統類縁関係についてもインド洋 - 太平洋域では最近までほとんど研究されていなかった。ヒラアジ類を含むアジ科魚類の分類学的研究は非常に少なく、1980 年以降では Gushiken (1983)、Gunn (1990)、Smith-Vaniz and Carpenter (2007)、Hilton et al. (2010) などが知られる程度である。したがって、熱帯海域での種分類は今なお国連農業食糧機構 (FAO) の同定ガイド (Smith-Vaniz, 1999 など) に依存しているのが現状である。またヒラアジ類を含むアジ科の系統関係については、Gushiken (1988) が形態的手法で、また Kijima et al. (1988) がアイソザイム遺伝子を使って報告し、その後 Reed et al. (2001) は分子生物学的手法を用いて一部の種の類縁関係を考察した。最近では分子生物学的手法でアジ科全体の系統と分岐年代に関するある程度まとまった論文が出版された (Santini and Carnevale, 2015)。

(2) 本研究代表者の木村は科学研究費補助金によって特にヨロイアジ属およびその近縁属(ヨロイアジ属群)について分子生物学的手法と形態学的手法を用いて、これらの分類や系統について研究した。その結果、ヨロイアジ属群各属の新たな識別形質や各属に含まれる種の構成、属間および種間の系統類縁関係を詳細に明らかにすることによって、ヨロイアジ属は自然分類群ではないことを証明し、この属の分割や近縁属との融合など、従来の概念とは異なる新たな分類体系を提唱した。この研究でヨロイアジ属群は当初予想したレベルをはるかに超える極めて深刻な分類学的系統学的混乱状態に陥っていることが明らかになり、このような混乱はヨロイアジ属群にとどまることなく、類似した体形をもつ他のヒラアジ類全体に及ぶことが高い確率で予想された。このようなことから、本研究では研究対象魚類をヨロイアジ属群以外のヒラアジ類全体に広げることとした。

2. 研究の目的

本研究ではヒラアジ類のうち、特に研究代表者の先行研究で検討されていないあるいは検討が不十分なカイワリ属、ギンガメアジ属、ホソヒラアジ属、マブタシマアジ属、コガネシマアジ属、ヒシカイワリ属、*Selene* 属および東太平洋産ヨロイアジ属について、分子生物学的手法を用いて属間および属内の系統関係を明らかにするとともに、各属の明瞭な形態学的特性を記載することや、分子生物学的手法と形態学的手法の両方から各属に含まれる種の分類学的再検討を行い、これまでの研究で明らかにしたヨロイアジ属群を加えて、新しい分類体系を提唱し検索表を作成することを目的とする。また、稚幼魚についても DNA 解析に基づいて親子関係を明らかにし、その形態的特性を見いだして稚幼魚の検索表を作成することも目的とする。

3. 研究の方法

(1) 標本採集は沖縄県、鹿児島県、宮崎県で、国外での調査はベトナム、タイ、マレーシア、インドネシアで現地の研究者が採集したものを利用して行う。(2) 属間や種間の系統および属や種の範囲を確定するため、ミトコンドリア DNA 複数領域を解析する。(3) DNA 解析に基づく属、種の形態的特性を明らかにするために、それぞれの属、種について詳細な外部、内部の形態観察を行う。(4) 種名を確定するためにタイプ標本調査を行う。(5) 稚幼魚の同定を DNA 解析に基づいて行う。

4. 研究成果

(1) アジ科アジ亜科内の各属の系統類縁関係。

アジ亜科内の系統類縁関係については、平成 23 - 25 年度科研費基盤研究 (C)「アジ科魚類各属の系統類縁関係とヨロイアジ属群各種の分類学的系統学的研究」(以後先の研究と呼ぶ)でも明らかにしたが、今回は大幅に種数を増やしてより詳細で信頼性の高い解析を行った。使用した領域はミトコンドリア DNA の *Cytb*, *16S*, *COI*, *ND5* で、イケカツオ亜科、コバンアジ亜科を外群として、最尤法で系統解析を行った。なお、今回の研究で筋肉組織が入手できなかった種については、部分配列を DDBJ から入手し、これらを加えてスーパーマトリックス解析を行った (図 1)。その結果、アジ亜科はヨロイアジ群、ギンガメアジ群、およびムロアジ群の 3 群に大別された。いわゆる「ヒラアジ類」はこの 3 群ともに見られ、前 2 群ではそのすべての種が「ヒラアジ類」で、ムロアジ群では、カイワリ属が「ヒラアジ類」と呼ばれる。したがって「ヒラアジ類」は系統的にまとまった群ではないことが明らかになった。

(2) ヨロイアジ群の構成。

先の研究ではヨロイアジ群はヨロイアジ属タイプ種の *Carangoides praeustus* を除いて、9 属に分離できるとの結論を得た。今回、大西洋および東太平洋の種を加えて解析をした結果、本群は従来の 8 属から次の 4 新属を含む 13 属に分けるべきとの結論を得た (図 2): イトヒキアジ属、ウマヅラアジ属、新属 1 (仮タイプ種 *Carangoides otorynter*)、*Selene* 属、ホシカイワリ属、新属 2 (仮タイプ種インドカイワリ、クボアジ属 (本属にはヨロイアジやリュウキュウヨロ

イアジ, および従来のヒシカイワリ属が含まれる), 新属 **3** (仮タイプ種コガネアジ), 新属 **4** (仮タイプ種台湾ヨロイアジ), クロアジモドキ属, ナンヨウカイワリ属, オキアジ属, イトヒキラアジ属.

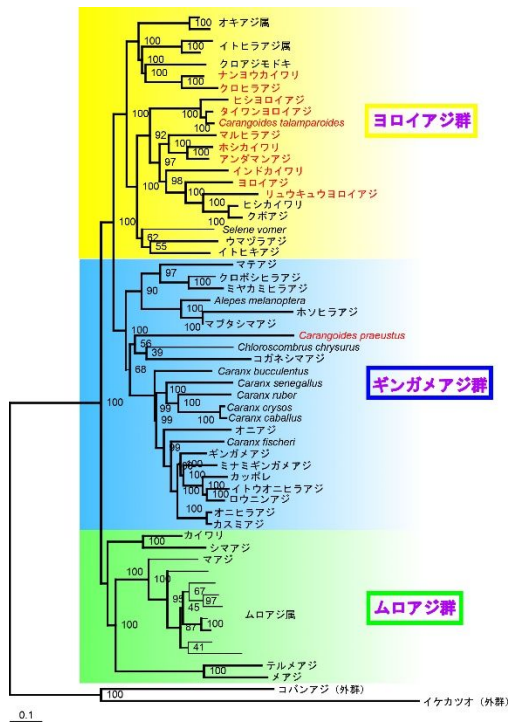


図 1. スーパーマトリックス解析によるアジ亜科の系統類縁関係.

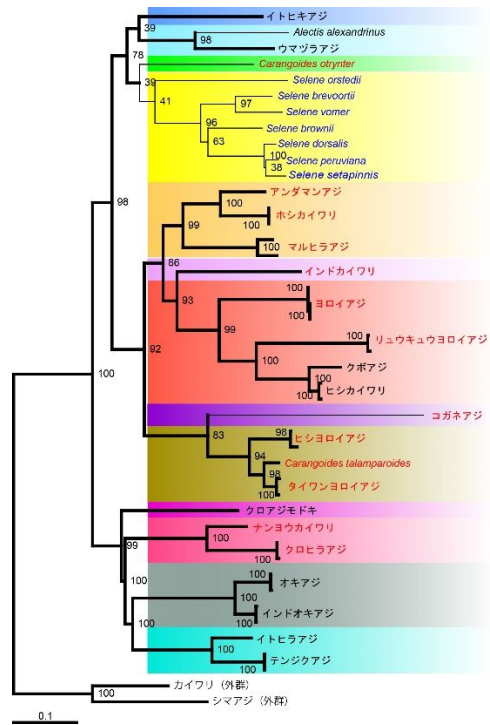


図 2. スーパーマトリックス解析によるヨロイアジ群の系統類縁関係.

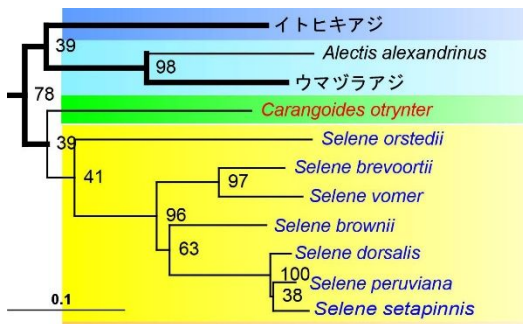


図 3. スーパーマトリックス解析によるイトヒキアジ属, *Selene* 属, *Carangoides otrynter* の系統類縁関係.

(3) イトヒキアジ属 - *Selene* 属を含む系統群の解析

先の研究では十分検討できなかったイトヒキアジ属や *Selene* 属を含む系統群について詳細な検討を加えた. その結果, 従来のイトヒキアジ属, *Selene* 属に加えて東太平洋に分布する *Carangoides otrynter* は明瞭な単系統性を示した (図 3). この系統樹から, 従来のイトヒキアジ属は 2 分されること, *Selene* 属は単系統でひとつの属として認められること, *C. otrynter* は独立した属にすべきであることが明らかになった.

(4) ギンガメアジ群の構成

本群は従来のギンガメアジ属のほかマテアジ属, マブタシマアジ属, ホソヒラアジ属, コガネシマアジ属, *Chloroscomburus* 属, オニアジ属が含まれた. また, ヨロイアジ属のタイプ種である *Carangoides praeustus* はヨロイアジ群ではなく, ギンガメアジ群に含まれることが明らかになり, これまで系統的な位置が不明瞭であった本種の類縁関係が明らかになった.

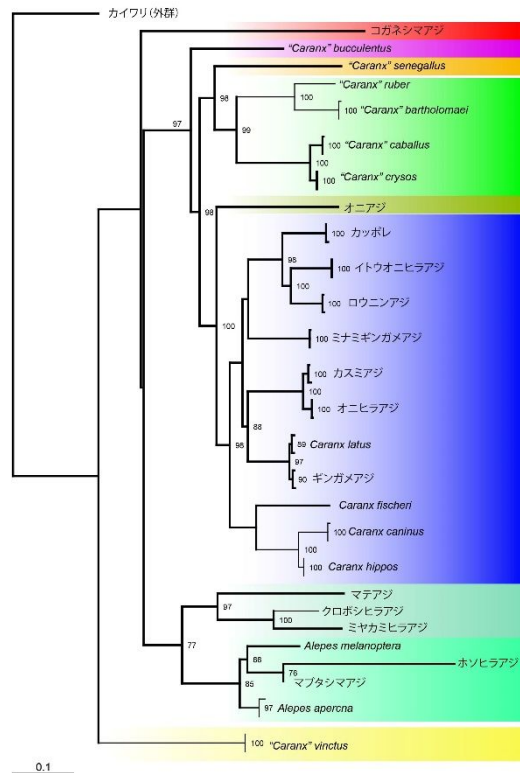


図 4. スーパーマトリックス解析によるギンガメアジ群の系統類縁関係.

Carangoides praeustus と *Chloroscomburus chrysurus* を除いたギンガメアジ群の詳細な系統樹を図 4 に示した。この図から、本群は次の 8 属に分かれる：コガネシマアジ属、新属 5 (仮タイプ種 *Caranx bucculentus*)、*Vexillicaranx* 属 (タイプ種 *Caranx africanus* = *Caranx senegallus*)、オニアジ属、ギンガメアジ属、クロボシヒラアジ属 (マテアジ属を含む)、マブタシマアジ属 (ホソヒラアジ属を含む)、*Xurel* 属 (タイプ種 *Caranx vincitus*)。また、図 4 から除外した *Carangoides praeustus* と *Chloroscomburus chrysurus* は形態学的にそれぞれが独立した属と考えられ、さらに、今回材料がなく解析できなかった *Hemicaranx* 属と *Pantolabus* 属も同様に独立した属と考えられるため、本群は全体で 12 属から構成されると考えられた。

(5) ムロアジ群はメアジ属、ムロアジ属、マアジ属、シマアジ属、カイワリ属で構成される。このうちカイワリ属は「ヒラアジ類」であり、本属が明確にムロアジ属やシマアジ属と近縁であることが明らかになった。このうちカイワリ属については、属内の構成について詳細に検討した。

(6) カイワリ属の有効性と属内の種組成

カイワリ属は、上顎前方に明瞭な歯帯があること、鋤骨歯帯が錨型であること、側線直走部のほぼ全域が稜鱗で覆われること、第 2 背鰭前部が伸長しないこと、腹椎骨の横突起が後血管関節突起と癒合しないことにより他のアジ科魚類と明瞭に区別でき、アジ科の有効属である。本属には次の 5 種が含まれる。

カイワリ *Kaiwarinus equula*。主上顎骨露出部に鱗がないこと、涙骨上顎の重なりが少ないこと、側頭部の鱗は密であることにより同属他種と区別できる。日本、韓国、中国に分布する。

Kaiwarinus acutus。主上顎骨露出部に鱗があること、涙骨上顎の重なりが少ないこと、側頭部の鱗は疎であることにより同属他種と区別できる。紅海、アデン湾、ソマリア沖、南西インド洋に分布する。

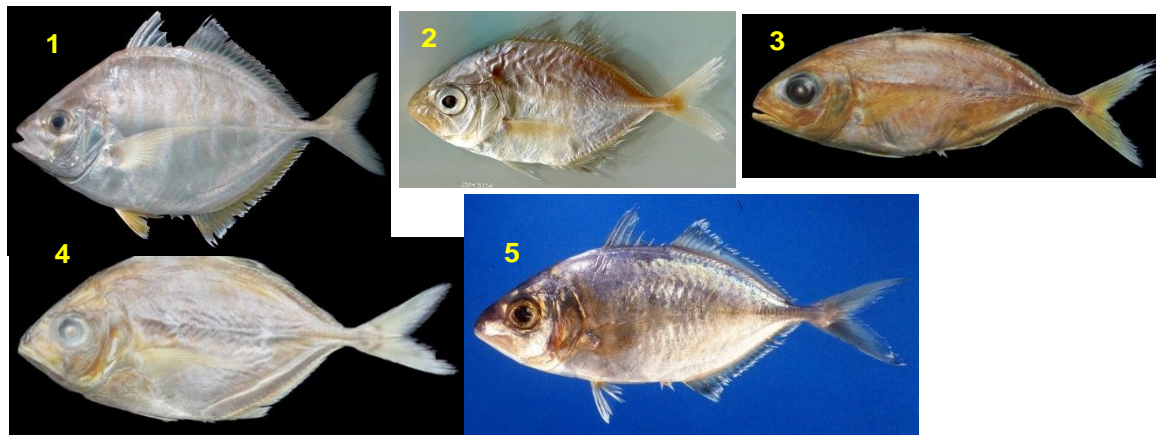


図 5. カイワリ属。1, カイワリ *Kaiwarinus equula* ; 2, *Kaiwarinus acutus* ; 3, *Kaiwarinus dason* ; 4, *Kaiwarinus* sp. 1 ; 5, *Kaiwarinus* sp. 2 .

Kaiwarinus dason。主上顎骨露出部に鱗がないこと、涙骨上顎の重なりが少ないこと、側頭部の鱗は疎であることにより同属他種と区別できる。ハワイ諸島に分布する。

Kaiwarinus sp. 1 未記載種。主上顎骨露出部に鱗があること、涙骨上顎の重なりが多いこと、側頭部の鱗は疎であることにより同属他種と区別できる。オーストラリア北中部に分布する。

Kaiwarinus sp. 2 未記載種。主上顎骨露出部に鱗があるが少ないこと、涙骨上顎の重なりが少ないこと、側頭部の鱗は疎であることにより同属他種と区別できる。紅海北部に分布する。

(7) ギンガメアジ属稚幼魚の検索表

ヨロイアジ群およびギンガメアジ群数種の稚幼魚について、ミトコンドリア DNA による同定を行った。その結果、これらの稚幼魚は特に背鰭軟条数、臀鰭軟条数、稜鱗数などの形質を慎重に計数すれば、ほぼ成魚と同様の形質で同定できることが明らかになった。ここでは材料の多い本邦産ギンガメアジ属魚類のカッポレとイトウオニヒラアジを除いた 5 種について、現場での迅速な同定を目的とした稚幼魚の検索表 (標準体長 40 - 130 mm) を作成した。

- | | |
|------------------------------------|---|
| 1a. 体側の暗色横帯が明瞭で計数可能。 | 2 |
| 1b. 体側の暗色横帯がないかあるいは不明瞭で計数不能。 | 3 |
| 2a. 左右の体側暗色横帯の合計は 8 - 9 本 | 4 |
| 2b. 左右の体側暗色横帯の合計は 10 - 11 本 | 5 |
| 3a. 鰓蓋後縁上端に黒点がある | 6 |
| 3a. 鰓蓋後縁上端に黒点がない | 7 |

4a . 上顎後端は瞳孔の中心下に達するかそれを超える	ロウニンアジ
4b . 上顎後端は瞳孔の中心下に達しない	8
5a . 鰓蓋後縁上端に黒点がある	9
5a . 鰓蓋後縁上端に黒点がない	10
6a . 尾鰭後縁が暗褐色または黒色で縁取られるか尾鰭全体が黒色を呈する	ギンガメアジ
6b . 尾鰭下葉先端域は白色を呈する	11
7a . 尾鰭後縁が暗褐色または黒色で縁取られるか尾鰭全体が黒色を呈する	カスミアジ
7b . 尾鰭下葉先端域は白色を呈する	12
8a . 標準体長は 50 mm を超える	オニヒラアジ
8b . 標準体長は 50 mm 以下	13
9a . 尾鰭後縁が暗褐色または黒色で縁取られるか尾鰭全体が黒色を呈する	ギンガメアジ
9b . 尾鰭は白色の下葉先端域を除いて後縁が暗褐色または黒色	ミナミギンガメアジ
10a . 尾鰭後縁が暗褐色または黒色で縁取られるか尾鰭全体が黒色を呈する	カスミアジ
10b . 尾鰭は全体に黒みを帯び、特に上葉後半部は濃く、下葉は上葉に比べてやや薄い。下葉先端域あるいは下葉後半は白色を呈する	オニヒラアジ
11a . 上顎後端は瞳孔の中心下を超える	ミナミギンガメアジ
11b . 上顎後端は瞳孔の中心下に達しない	オニヒラアジ
12a . 上顎後端は瞳孔の中心下に達するかまたはそれを超える	ロウニンアジ
12b . 上顎後端は瞳孔の中心下に達しない	14
13a . 体は円形で、頭部背輪郭の傾斜は急峻	ロウニンアジ
13b . 体は楕円形で、頭部背輪郭の傾斜は緩やか	オニヒラアジ
14a . 標準体長は 50 mm を超える	オニヒラアジ
14b . 標準体長は 50 mm 以下	ロウニンアジ

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計1件（うち査読付論文 0件 / うち国際共著 0件 / うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 宿女太志・岡田 誠・笹木大地・木村清志	4. 巻 45
2. 論文標題 三重県初記録ならびに分布北限記録更新のアジ科魚類4種	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Nature of Kagoshima	6. 最初と最後の頁 1-9
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

〔学会発表〕 計6件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 1件）

1. 発表者名 宿女太志・木村清志
2. 発表標題 アジ科ギンガメアジ属魚類の系統関係と属の再構成
3. 学会等名 日本魚類学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 木村清志・宿女太志
2. 発表標題 大西洋および東太平洋産アジ科魚類Selene属とCarangoides otrynterの系統的位置
3. 学会等名 日本魚類学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 宿女太志・木村清志
2. 発表標題 アジ科魚類ギンガメアジ属の系統関係およびCaranx bucculentusの系統的位置
3. 学会等名 日本魚類学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 木村清志・吉川晟弘・安井伸太郎
2. 発表標題 アジ科カイワリ属魚類の2未記載種と2名義種の有効性
3. 学会等名 日本魚類学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 木村清志, Nguen Van Quan, 今村 央
2. 発表標題 ベトナム・ハロン湾の魚類多様性
3. 学会等名 日本魚類学会年会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Seishi Kimura, Akihiro Yoshikawa and Shintaro Yasui
2. 発表標題 Taxonomic review of the genus Kaiwarinus Suzuki 1962 (Perciformes: Carangidae)
3. 学会等名 10th Indo-Pacific Fish Conference (国際学会)
4. 発表年 2017年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 木村清志, 今村 央, Nguyen Van Quan, Pham Thuy Duong	4. 発行年 2018年
2. 出版社 三重大学水産実験所	5. 総ページ数 323
3. 書名 Fishes of Ha Long Bay, the natural world heritage site in northern Vietnam	

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
--	---------------------------	-----------------------	----