

令和 2 年 7 月 17 日現在

機関番号：83811

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2017～2019

課題番号：17K07900

研究課題名(和文) 間隙性脊椎動物アストラベ群の分類と環境適応

研究課題名(英文) Taxonomy and adaptive radiation of the gravel-dwelling gobies of the genus Astrabe and allies

研究代表者

渋川 浩一 (Shibukawa, Koichi)

ふじのくに地球環境史ミュージアム・学芸課・教授

研究者番号：30435739

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,600,000円

研究成果の概要(和文)：東アジア沿岸での爆発的な種分化が判明しつつある間隙性魚類アストラベ群(スズキ目ハゼ科)の分類学的再検討を行い、4属56種を確認した。半数以上の29種が学名のない未記載種であった。本群魚類の多くは汀線付近の微細間隙に生息し、骨格系や筋肉系の比較観察においても、狭小環境での生活に有利に働くと思われる特殊な状態が多数確認された。種数の多いミミズハゼ属では多くの種が潮間帯の砂礫中に潜むのに対して、他3属は主に潮下帯に見られる。ミミズハゼ属における著しい種多様性は、干潮時に干出す潮間帯の砂礫間隙という、競合する他魚種のない環境への進出を可能とした特性の発現が契機となり醸成されたものと推察された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究により、汀線付近に堆積する砂礫の間隙という、脊椎動物の生息場所としては極めて特殊な環境下で醸成されたアストラベ群の種多様性が大きく解明された。とくに日本での著しい種多様性が確認され(全56種中54種が日本産、その内の46種が日本固有)、その爆発的種分化を招いた日本沿岸の砂礫環境の豊かさ、多様さを裏づける結果となった。中でもミミズハゼ属における未記載種の多さは、潮間帯の砂礫だまりというアクセスしやすい環境でさえ、さらには脊椎動物という比較的大型の生物に関してでさえも、我々の現在の生物多様性認識が未だ不十分であることを示すものである。

研究成果の概要(英文)：A taxonomic review of the gravel-dwelling gobies of the genus *Astrabe* and allies (Perciformes, Gobiidae), endemic to the coastal waters in the East Asia, reveals that the group comprises 56 species of 4 genera (*Astrabe*, *Clariger*, *Inu*, and *Luciogobius*); 29 species of them are undescribed. Most of the gobies in this group inhabit interstices of boulders and/or gravels piled along the shoreline, and their morphological characters, including musculature and osteological features, include a number of specializations that appear to be useful for living in a narrow environment. Many of the most species-rich genus *Luciogobius* are found in the intertidal zone, while the other 3 genera are usually found in the subtidal zone. It suggests that the remarkably rich species diversity in *Luciogobius* has been cultivated by the development of characteristics, which were enabled the entry into the environment free of competing fishes, viz., intertidal gravel bottoms where dry up in the low-tide hours.

研究分野：魚類分類学

キーワード：分類学的再検討 未記載種 学名確定 間隙性動物 魚類 環境適応 種多様性 汀線

## 様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

海岸に堆積する砂礫中の間隙水、すなわち砂利や礫の隙間が織りなす微細な水環境には、多様で複雑な生態系が広がっている。間隙水を主要な生息環境とする動物は 20 門以上から知られており(伊藤 1985)、これは現生する全動物門の半数以上に相当する。種多様性が極めて高いことも示唆されているが、記載研究すら未だ不十分であり、分類や生態の実態には未知な部分が多く残る(塚越 2007)。間隙性動物の研究は生物多様性認識に貢献するだけでなく、生息空間サイズや照度等、特定の環境的制約下における生物進化の理解にも多くのヒントをもたらすものと期待されている(塚越 2010)。

アストラベ群(Astrabe Group)に属するハゼ科魚類もまた、そうした間隙性種を多く含む。一部が洞窟水や河川の伏流水中、あるいは水深 20~50 m の海底から知られるものの、大多数は潮間帯やその周辺の砂礫中、転石下等に生息している。脊椎動物では、とくに海岸砂礫中の微細間隙を主要な生息環境として専用するものはアストラベ群の他にほとんど例がない。なぜ本群はこの環境に進出することができたのか。脊椎動物の特殊環境への適応ポテンシャルを考える上でもアストラベ群の存在はきわめて興味深い。また、断片的な食性情報から判断すると、アストラベ群魚類は汀線周辺の間隙環境では最大クラスの捕食者としての生態的地位にある。間隙水生態系に与える影響は大きく、同生態系の理解にあたりアストラベ群の種多様性や生態の実態解明が欠かせないことは言うまでもない。

しかしアストラベ群魚類の分類は、他の多くの間隙性動物と同様、深刻なまでに立ち遅れている。研究開始当初、同群には 26 種が記載・命名されていたが、それを上回る数の未記載種の存在が、本研究の研究者陣らによるそれまでの調査で明らかとなっていた(藍澤ほか 2015)。実際、近年の分子系統解析結果からも多数の隠蔽種の存在が指摘されており(Yamada *et al.* 2009)、今後記載研究が進めば従来の多様性認識を一変させることは間違いない。

なおここで言うアストラベ群とは、Birdsong *et al.* (1988) が中軸骨格の特殊性を基に提唱した Astrabe Group のうち、分子系統解析(Agorretta *et al.* 2013; Ellingson *et al.* 2014)により単系統性が示唆されている東アジア固有の 4 属(シロクラハゼ属、セジロハゼ属、コマハゼ属、ミミズハゼ属)を指す。ただしコマハゼ属をミミズハゼ属に含める研究者もいる等、属レベルの分類においても課題が残る。

### 2. 研究の目的

本研究では、アストラベ群の種多様性の全容を解明するとともに、汀線付近の微細間隙という、脊椎動物の生息場所としては極めて特殊な環境下で醸成された多様性の決定要因を探索することを目的とした。具体的には以下の 5 項目の調査研究を遂行した。

- (1) アストラベ群の分類学的再検討及び各種の学名の確定
- (2) 各種の同定に有効となる形態的特徴の特定
- (3) 各種の外部・内部形態に関する比較解剖学的観察
- (4) 各種の生息環境特性及び食性に関する情報収集
- (5) 上記(3)(4)の情報に基づいた、アストラベ群魚類の間隙環境への適応要因の特定

### 3. 研究の方法

(1) 標本に基づく形態観察 研究期間内に以下の博物館から所蔵標本を借用し、あるいは直接訪問して標本の観察を行った：国立科学博物館 筑波研究施設(つくば市)；宮内庁 生物学研究所(千代田区)；東京大学総合研究博物館(文京区)；神奈川県立生命の星・地球博物館(小田原市)；千葉県立中央博物館分館 海の博物館(勝浦市)；横須賀市自然・人文博物館(横須賀市)；ふじのくに地球環境史ミュージアム(静岡市)；和歌山県立自然博物館(海南市)；大阪市立自然史博物館(大阪市)；鹿児島大学総合研究博物館(鹿児島市)。これら博物館等所蔵標本以外にも、日本各地の協力者から送付いただいた標本も観察に供した。

本研究で確認した全ての種について外部形態の観察及び軟エックス線撮影画像による一部骨格(脊椎骨等)の観察を行うとともに、大半の種の透明二重染色標本を作成し、骨格系の詳細な比較観察を行った。各属の一部の種については、透明化前の染色標本で筋肉系の観察も行った。

(2) 生息環境情報の収集 研究機関内には、研究代表者らの静岡県内各地において生息環境(砂礫粒度や間隙水の塩分濃度、水深等)や各種の食性等に関する調査を行った。

(3) 成果の公表 得られた成果は関係する学会や国内外の学術専門誌で公表するとともに、ふじのくに地球環境史ミュージアム等での展示や講演会等を活用して一般への普及啓発も図った。

### 4. 研究成果

(1) アストラベ群の分類学的再検討及び各種の学名の確定

研究期間内に約 3,000 個体の標本を観察し、比較検討した結果、本群には以下の 4 属に含まれる 56 種が認められた(カッコ内は未記載種数)：シロクラハゼ属 3 種(0 種)；セジロハゼ属 9 種(3 種)；コマハゼ属 5 種(2 種)；ミミズハゼ属 39 種(24 種)。これらの内、以下の 11 種には渋川ほか(2019, 2020)において新標準和名を提唱した：コマハゼ属 1 種(フトオビコマハゼ)；ミミズハゼ属 10 種(キマイラミミズハゼ、ダイダイイソミミズハゼ、ゴマミミズハゼ、ハウチ

ワヤリミズハゼ、オチヨコナガミズハゼ、ミズヒキナガミズハゼ、ズングリナガミズハゼ、イチモンジミズハゼ、オグロナガミズハゼ、ヒイロナガミズハゼ)。なお、渋川ほか (2019) が未記載種として新標準和名を提唱したダイダイイソミズハゼは、その後 Ikeda *et al.* (2019) によってアカツキミズハゼ *Luciogobius yubai* として新種記載されている (標準和名は前者のものが優先)。また渋川ほか (2020) では、従来扱いが定まっていなかったコマハゼ属について、本研究で見出された新たな識別形質を含む明確な論拠をもって、有効属として扱った。

今回確認された 56 種の内、その約 96% に相当する 54 種が日本産であった。46 種 (全体の約 82%) は日本固有であり、種分化の中心である日本沿岸の砂礫環境の豊かさ、多様さを裏付ける結果となった。国外から報告されているものは 10 種に過ぎない。調査不足の感も否めないが、そもそも東アジアの大陸沿岸は汀線付近に砂礫が堆積する環境に乏しく (日本海沿岸や済州島等を除く) 本研究が日本産種で示したような種数の劇的な増加は望み難い。

本研究により既知種数 (27 種) を上回る 29 種の未記載種の存在が確認され、アストラベ群の構成種数は倍化した。とくにミズハゼ属 (日本産種は 38 種) は、国内ではサンゴ礁・岩礁性のイソハゼ属 (45 種) に次ぎ種数の多い属となり、沿岸砂礫底の豊かな生物多様性を実証することとなった。本研究期間中に十分確認できなかった地域も残されており (九州や四国、日本海沿岸等) 今後さらなる調査により種数の増加も見込まれるが、本研究の成果はその基盤として極めて重要な情報を提供する。

#### (2) 各種の同定に有効となる形態的特徴の特定

分類学的再検討の過程で認識された各属・種の識別形質をとりまとめ、渋川ほか (2019, 2020) において、属や種の再定義やグルーピング (種群の定義) それらの検索表を提示した。

#### (3) 各種の外部・内部形態に関する比較解剖学的観察

アストラベ群のハゼ類はいずれも体が蠕虫状で、鰭 (とくに背鰭) の退縮傾向が著しい。外部形態では体形や鰭の大きさなどに属間・種間で差があるものの、それほど明瞭ではない。一方で、今回観察した骨格系や筋肉系など内部形態では、狭小環境での生活に有利に働くとし唆される特殊な状態が多数確認されるとともに、各属や種群、種の定義に有効となる形質も多く認められた (渋川ほか 2019, 2020)。ここで得られた内容は、他の調査研究項目の基礎情報となった。

#### (4) 各種の生息環境特性及び食性に関する情報収集

アストラベ群の著しい種多様性が確認された静岡県内各地 (渋川ほか 2019) において調査を行い、各属や種群、種の生態的特性に関する情報を収集した。例えば種数の多いミズハゼ属の大半は干潮時に干出する潮間帯の砂礫底に生息するのに対して (一部の種を除く) 他 3 属は潮間帯ではごく少なく、常に水のある潮下帯 (あるいは潮間帯のタイドプール等) で主に見られることが明確となった。また、ミズハゼ属の複数種が同所的に生息する場所では、堆積する砂礫の粒径により出現する種が変化した。具体的には、上層の大型の礫間にはオオミズハゼ種群やヤリミズハゼ種群の大型個体が優占し、その下部に堆積する細かい砂礫では、体サイズが小さく、体形もより細長いナガミズハゼ種群のものが優占する例が多く確認された。こうした傾向が見られるのは、砂礫が深く堆積し、上層から下層にかけて粒径が変化していく場所であった。ここで得られた内容は、下記 (5) の考察における基礎情報となった。

#### (5) 上記 (1)~(4) の情報を基にした、アストラベ群魚類の間隙環境への適応要因の特定

既存研究 (Yamada *et al.* 2009) では、ミズハゼ属における中軸骨格の極端な分節化 (脊椎骨数の増加) が、沿岸の砂礫間隙で適応放散を引き起こした大きな要因と指摘されている。本研究ではさらに、神経頭蓋の著しい縦扁、相対的に短い前上顎骨と歯骨の顎歯域、肉間骨の縮小・消失や形状変化、ポウデロー靭帯の第一椎体への付着等、狭小な砂礫間隙での生活に有利に働くと思われる多くの特殊化した状態を内部形態の観察により見出した (渋川ほか 2020)。

しかしこの傾向は、程度の差こそあれアストラベ群に広く見られる傾向であり、ミズハゼ属の適応放散と称される程の極端な種分化まで説明付けることは難しい。ミズハゼ属と他 3 群とでは、生息環境の選択に、上記 (4) で見出したように異なる傾向がある。主に潮間帯に見られるミズハゼ属魚類だが、その環境は干潮時には干出する。水中生活者である魚類にとっては過酷な環境であり、実際、ミズハゼ属魚類が多く生息する場所では他魚種はほとんど見られない。競合相手の少ない環境への進出を可能にした特性、例えば干出状態をやり過ごすための生理学的特性の発現が、適応放散に向けての契機となったのではないか。この視点での分析は本研究期間に展開することができず、今後の課題として残された (渋川ほか 2020)。

#### 引用文献

Agorretta *et al.* (2013) *Mol. Phyl. Evol.*, 69: 619–633 / 藍澤正宏ほか (2015) 2015 年度日本魚類学会年会講演要旨 / Birdsong *et al.* (1988) *Bull. Mar. Sci.*, 42(2): 174–214 / Ellingson *et al.* (2014) *Mol. Phyl. Evol.*, 70: 464–477 / 伊藤立則 (1985) 砂のすきまの生き物たち. 海鳴社 / 渋川ほか (2019) 東海自然誌, (12): 29–96 / 渋川ほか (2020) 東海自然誌, (13): 79–116 / 塚越 (2007) *In: 片倉春雄・馬渡峻輔 (編) 動物の多様性*. 培風館 / 塚越 (2010) *タクサ*, 28: 4–10 / Yamada *et al.* (2009) *BMC Evol. Biol.*, 9: 1–32 .

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計2件（うち査読付論文 2件 / うち国際共著 0件 / うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 渋川浩一・藍澤正宏・鈴木寿之・金川直幸・武藤文人	4. 巻 12
2. 論文標題 静岡県産ミミズハゼ属魚類の分類学的再検討（予報）	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 東海自然誌	6. 最初と最後の頁 29-96
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 有
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 -

1. 著者名 渋川浩一・金川直幸・國領康弘	4. 巻 11
2. 論文標題 大井川下流域で確認されたナガレミミズハゼ	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 東海自然誌	6. 最初と最後の頁 45-50
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 有
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 1件 / うち国際学会 1件）

1. 発表者名 Koichi Shibukawa
2. 発表標題 Species Diversity of Fishes of Japan: Its Origin and Current Status fostered in the East-Asian insular habitats
3. 学会等名 The 3rd International Symposium in Shizuoka Prefecture, hosted by Fujimu and Mt. Fuji WHC（招待講演）（国際学会）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 渋川浩一
2. 発表標題 静岡県にはなぜこんなにミミズハゼが多いのか？
3. 学会等名 ふじのくに地球環境史ミュージアム「サイエンストーク@図鑑カフェ」
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 渋川浩一
2. 発表標題 間隙に潜む多様性 アストラベ群魚類の分類の現状と展望
3. 学会等名 魚類分類研究会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 武藤 文人・齋藤 佑将・水谷 さつき・市川 恭平・山岸 光耀・村木 尚斗・渋川 浩一
2. 発表標題 三保半島およびその近辺におけるミミズハゼ属魚類の分布と生息環境
3. 学会等名 日本魚類学会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 渋川浩一・藍澤正宏・鈴木寿之・金川直幸・武藤文人
2. 発表標題 静岡県産ミミズハゼ属魚類の分類と分布
3. 学会等名 ゴリ研究会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 渋川浩一
2. 発表標題 間隙性魚類アストラベ群の分類と環境適応
3. 学会等名 ふじのくに地球環境史ミュージアム「サイエンストーク@図鑑カフェ」
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計0件

〔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
研究 分担者	武藤 文人  (Muto Fumihito)  (50392915)	東海大学・海洋学部・准教授   (32644)	
研究 協力者	藍澤 正宏  (Aizawa Masahiro)	東京大学総合研究博物館・研究事業協力者   (12601)	
研究 協力者	鈴木 寿之  (Suzuki Toshiyuki)	大阪市立自然史博物館・外来研究員   (84433)	
研究 協力者	金川 直幸  (Kanagawa Naoyuki)	ふじのくに地球環境史ミュージアム・客員研究員   (83811)	