

令和 6 年 6 月 18 日現在

機関番号：82617

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2021～2023

課題番号：21K06327

研究課題名(和文) ホウキボシ科・ゴカクヒトデ科コンプレックス：深海から浅海への進出と適応

研究課題名(英文) Phylogenetic relationships between the Ophidiasteridae and Goniasteridae (Asterozoa): Evolution and adaptation from the deep sea to the shallow waters

研究代表者

藤田 敏彦 (Fujita, Toshihiko)

独立行政法人国立科学博物館・動物研究部・部長

研究者番号：70222263

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,100,000円

研究成果の概要(和文)：ホウキボシ科とゴカクヒトデ科を対象に形態と分子の両面から系統分類学的研究を行った。ホウキボシ科は腕が細長い形状で浅海で優占しているのに対し、ゴカクヒトデ科は五角形の形状で深海で優占している。分子系統解析によって、これまでホウキボシ科とされてきた種の多くは、ゴカクヒトデ科であることが判明し、分類体系を大きく見直す必要があることが判明した。祖先形質復元によって、ゴカクヒトデ科の一部が深海から浅海へと分布を広げたことが推定され、浅海においてホウキボシ科と似た体形に進化したと考えられた。深海から浅海へと分布を拡大し多様化したという、多くの底生動物での仮定とは逆の方向性の進化が明らかとなってきた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

生物は進化によって、様々な形態を生み出してきた。形態がそれぞれの系統でどのように変化したのかを追うことは、進化を理解する上での重要な課題である。ヒトデ類においては、これまで形態から推定されていた分類・系統が、分子系統解析によって大きく見直されつつある。系統に基づく分類体系と分類形質とを対比させた分析から、進化の実像がわかるようになり、浅海から浅海へ進出して多様化するという、これまであまり指摘されていなかった進化の道筋を示唆することができた。

研究成果の概要(英文)：Phylogenetic studies on the morphological and molecular characteristics of the families Ophidiasteridae and Goniasteridae were conducted. Traditional systematics considered ophidiasterids, with slender arms, to be dominant in shallow seas, while goniasterids, with pentagonal bodies, were thought to be dominant in the deep sea. However, detailed molecular phylogenetic analysis revealed that many species previously classified under Ophidiasteridae actually belong to Goniasteridae, indicating a significant need to revise the classification system. It was found that goniasterids are widely distributed from the deep sea to shallow waters, and species inhabiting shallow seas have similar morphologies to sympatric ophidiasterids. Ancestral state reconstruction suggested an evolutionary trend opposite to what has been hypothesized for many benthic animals, revealing an expansion from deep to shallow seas and corresponding morphological adaptations to shallow water environments.

研究分野：動物系統分類学

キーワード：分子系統解析 ホウキボシ科 ゴカクヒトデ科 ヒトデ綱 深海 分類体系 多様化

1. 研究開始当初の背景

ホウキボシ科は棘皮動物門ヒトデ綱アカヒトデ目に属し、およそ 29 属 130 種を含む (Clark, 1993). 主に温帯から熱帯の浅海に分布し、特に熱帯浅海のヒトデ相において優占する (Clark & Rowe, 1971; Downey, 1992). 一般的に盤が小さく腕が円筒形で細長い特徴をもつ (図 1A, B). それに対して、同じアカヒトデ目のゴカクヒトデ科は寒冷な深海で優占しており、盤が大きく体が平たい五角形ないし星形の形状となる (図 1C). ホウキボシ科は古くから分類学的問題点を抱えており (Fisher, 1919; Clark, 1921), ホウキボシ科の体形をしているものの骨片の配列や数などがゴカクヒトデ科に類似した点がある属・種が混在していることが知られていた (図 1 下).

Mah & Foltz (2011) はホウキボシ科のうち 7 属 7 種を含めてアカヒトデ上目の分子系統解析を行ったところ、ホウキボシ科は多系統となることが示唆された。これら 7 属のうち 2 属はゴカクヒトデ科に移動することを提案したものの (Mah & Foltz 2011; Mah 2017), それ以外の属は、分類学的な解決がなされていない。Mah & Foltz (2011) による分子系統解析はアカヒトデ上目という広い分類群の解析を目指したものであった、含まれたホウキボシ科の属・種は非常に限定的で、タイプ属も含まれておらず、ホウキボシ科の分類学的な問題やゴカクヒトデ科の系統関係は未解決のまま残されていた。

生息地や形態が対照的なこれら両科を対比させた時に見えてくるのが、「ホウキボシ類のように見えるゴカクヒトデ類」の深海から浅海への進出と形態的な適応進化である。すなわち、寒冷な深海に生息していたゴカクヒトデ科の一部が熱帯の浅海へと進出し、ホウキボシ科のような体形に進化したのではないかと考えられた。ホウキボシ科に分類の混乱が生じた要因は、もともと浅海で多様化していた真のホウキボシ類と、深海から浅海へと進出してきた「ホウキボシ類のように見えるゴカクヒトデ類」とが混在しているからということになる。

そこで、本研究では「ホウキボシ科・ゴカクヒトデ科コンプレックス」としてこれら両科を対象とし、緻密な分子系統解析により、これら両科の系統を明らかにして分類体系を再編し、形態や生態の精査と祖先形質復元によって、深海性ゴカクヒトデ類の浅海への進出と適応について明らかにすることを目標とした。

2. 研究の目的

(1) ホウキボシ科とゴカクヒトデ科の分類体系の混乱を、分子系統解析に基づき解決し、正確な分類体系を明示する。

(2) 祖先形質復元などを用いて、ゴカクヒトデ科の深海から浅海への進出とそれに伴う形態の進化を示す。

(3) ホウキボシ科ならびに「ホウキボシ類のように見えるゴカクヒトデ類」の収斂的な形態的・生態的特徴の熱帯サンゴ礁海域への適応を考察する。

3. 研究の方法

(1) 主に国立科学博物館に蓄積された標本を用い、不足している分類群については、他機関の標本や、日本各地ならびに東南アジア海域で行っている野外調査において、新たな標本を収集した。大西洋西部を中心とした世界中の、潮間帯から水深 2,350m から採集されたホウキボシ科 27 属 88 種 617 個体、ゴカクヒトデ科 39 属 67 種 249 個体を用いて分析を行った。

(2) 形態については、体の大きさと全形の指標となる幅長 (R) および間幅長 (r) は、標本写真かの画像を用いて計測した。体表面から観察可能な形質については、実体顕微鏡による観察を行い、骨格の配列などの観察は、台所用漂白剤 (次亜塩素酸ナトリウム) を用いて外皮を除去して観察した。

(3) 分子系統解析には、ホウキボシ科 21 属 60 種、ゴカクヒトデ科 19 属 30 種、とアカヒトデ上目マクヒトデ目 17 科 120 種を含めて行った。これらには、Mah & Foltz (2011) が配列を明らかにした 111 種のデータを含めている。ミトコンドリア DNA の 12S, 16S rDNA, COI と核 DNA の 28S rDNA, Histone H3 の部分配列を含む複数のデータセットを用い、最尤法とベイズ法で系統解析を行った。

(4) 一部の種における幅長・間幅長比 (R/r) と生息環境の関係に着目し、祖先形質推定と相関関係の検定を行った。ホウキボシ科 11 属 20 種、ゴカクヒトデ科 13 属 13 種で、12S, 16S rDNA, COI, 28S rDNA, H3 の計 2,184 bp により、系統樹をベイズ法で推定し、各種の標本採集情報や文献から得られた情報をもとに、それぞれの種の 3 つの基本的な情報として、体形 (R/r), 分布水深, 分布地の水温に関して、共通祖先から各形質がランダムに進化すると仮定して (ブラウン運動モデル), MCMC により各ノードの祖先形質をサンプリングして推定した。R/r と生息環境の相関について、周辺尤度からベイズファクターを計算して検定を行った。

4. 研究成果

タクソンサンプリングの充実のため新たに採集した標本もしくは博物館の既存標本について分類学的に検討したり、それらの標本の DNA 分析を実施していく課程で、対象とするホウキボシ科やゴカクヒトデ科を含むいくつかの分類群において未記載種が見つかったため、それらの種については共同研究者とともに、新種記載の論文等にとりまとめて発表、また分子分析の結果も含めての学会等における発表を行った。

アカヒトデ上目全体の分子系統解析の結果、ホウキボシ科は多系統群となり、大きな 2 つのクレードに含まれることがわかった (図 2)。タイプ属の *Ophidiaster* を含む 11 属 31 種がクレード A を形成し、残りの 10 属 29 種はゴカクヒトデ科の種とクレード B を形成した。クレード A は形態学的な共有派生形質を示さなかったが、1) 細長い腕、2) 密集した骨片で構成される体壁、3) 反口側板と同程度の大きさの縁板、4) 円柱状で 3 本以下の溝棘、5) 2 本以下の垂溝棘という形質の組み合わせによって他の科と区別することができた。一方で、クレード B はホウキボシ科を含んでおり、ゴカクヒトデ科の共有派生形質のうち、反口側板よりも大きく発達した縁板、反口側に限られる皮鰓という形質はクレード内では共有されなかった。

ホウキボシ科のみからなるクレード A 内の系統関係をより詳細に推定するために、クレード A の OTU を用いた解析では *Ophidiaster* 属は多系統群となった (図 3)。*Ophidiaster* 属の中で、*Tamaria* 属に含まれた種は、*Tamaria* 属の従来の定義だった 6 縦列に並ぶ皮鰓を共有しなかったが、1 枚の下縁板につき 2 枚の口側板が関節するという形質は共有した。また、*Dactylosaster* 属に含まれた種は、反口側板中央にのみ存在する顆粒を共有しなかったが、反口側板上に馬蹄形に分布する大型の顆粒を共有した。さらに 16S rDNA に基づく解析においては、タイプ種の *O. ophidianus* は *O. guildingi* と姉妹群となった。

ホウキボシ科とゴカクヒトデ科が混在したクレード B において、本クレード内の OTU からなる系統樹をもとに、 R/r 、水深、水温の祖先形質を推定した結果、クレード B の共通祖先では $R/r = 3.5$ (95%HPDI 2.2–4.8)、生息水深 290.0 m (同 136.8–487.0 m)、生息水温 14.4°C (同 6.7–23.5°C) と推定された (図 4)。また、 R/r と各環境データについて、相関関係のあるモデルとないモデルをベイズファクターによって比較したところ R/r は水深と負の相関を、水温とは正の相関を有意に示した。

これらの結果より、以下のことが示唆された。

(1) 分類体系の再編について、分子系統を行うことができた 21 属について、ホウキボシ科は、クレード A の 11 属 (タイプ属 *Ophidiaster* を含む) とし、クレード B の 10 属をゴカクヒトデ科に移動するべきであると考えられる。本研究で DNA 情報の得られなかった残り 8 属のうち、クレード A が示した形質の組み合わせを新たなホウキボシ科の定義とすれば、4 属 (*Andora*, *Austrofromia*, *Ferdina*, *Paraferdina*) はゴカクヒトデ科に移動することが示唆され、ホウキボシ科はクレード A の 11 属に加えて 4 属 (*Hacelia*, *Oneria*, *Pseudophidiaster*, *Pleanardoia*) のみを残り 15 属に限定するべきであることが示唆される。ホウキボシ科内の属については、*Tamaria* 属、*Dactylosaster* 属については、*Ophidiaster* の種の一部をとりこみ、再定義することができると考えられる。

(2) 幅長・間幅長比と生息環境の相関

クレード B に含まれたホウキボシ科の 10 属はいずれも温・熱帯の浅海に生息し、小型の盤と長い腕をもつため大きい R/r を呈した。これらの 10 属は単系統群にならず、寒冷な海域や深海に生息するゴカクヒトデ科の種とともにクレード B を形成した。祖先形質推定の結果、これらの属は独立に大きい R/r を獲得し、熱帯の浅海に進出してきたと推測された。また、水深が浅いほど、水温が高いほど大きい R/r を示す相関関係が示された。大きい R/r 、すなわち小型の盤と細長い腕は、狭所に隠れることや腕の自切、失われた腕の再生を容易にすることによって、捕食者の多い熱帯や浅海において、捕食者による攻撃を回避したり、損傷から回復したりする上で有利になる可能性がある。

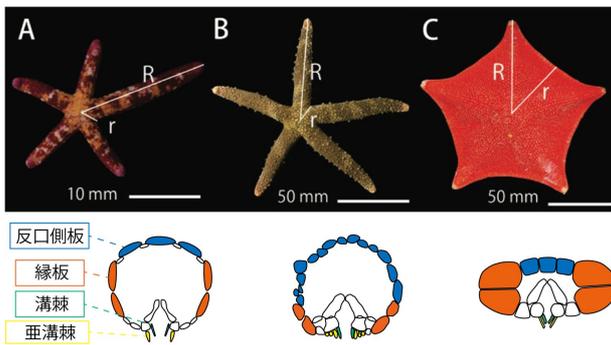


図1. ホウキボシ科 (A), ゴカクヒトデ科に類似した点があるホウキボシ科 (B) とゴカクヒトデ科 (C) の体形 (上) と腕の断面における骨片の配列 (下). R は幅長, r は間幅長. A, チャイロホウキボシ, B, イボヒトデ, C, ゴカクヒトデ.

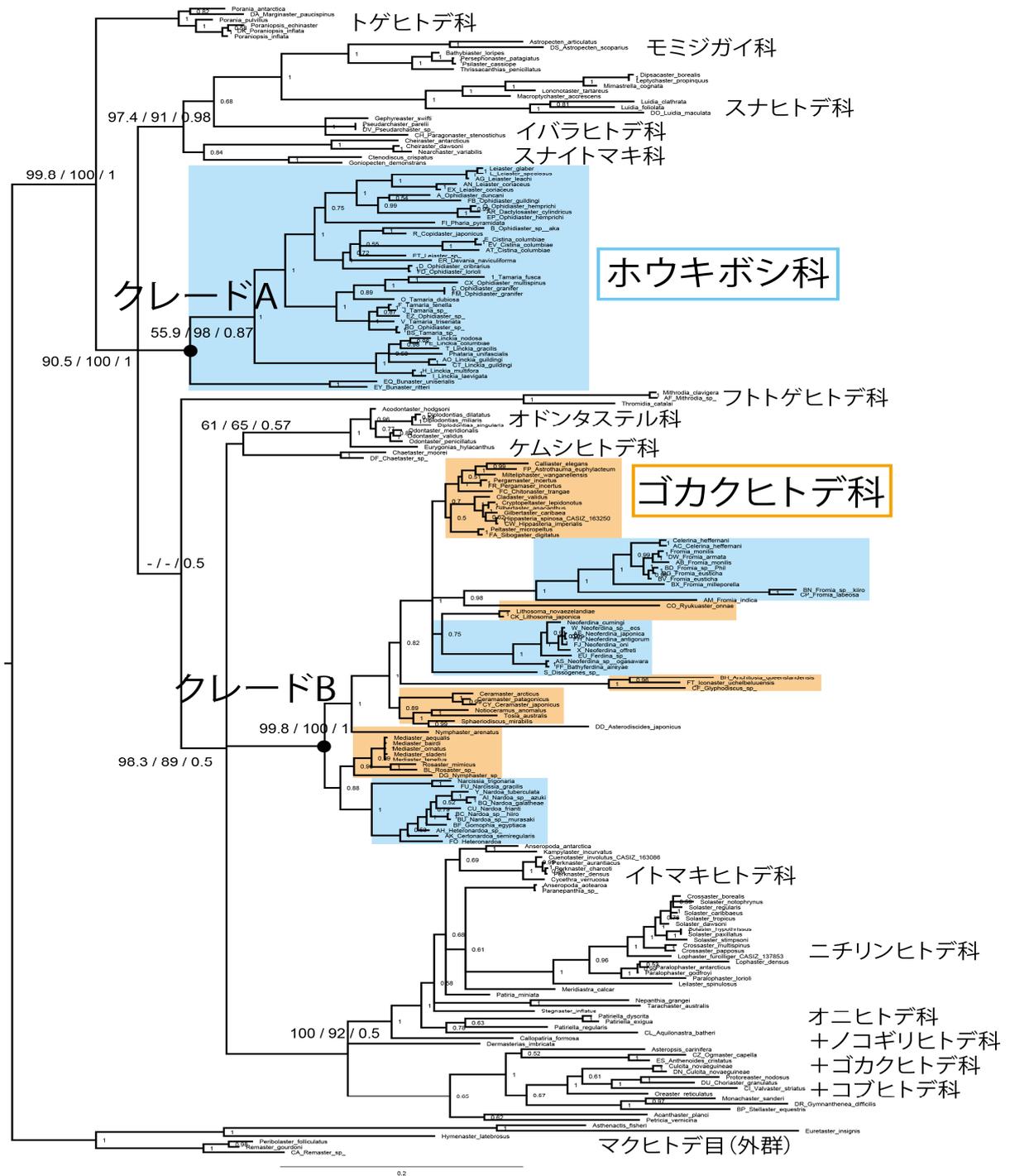


図3. ホウキボシ科 (水色) とゴカクヒトデ科 (橙色) を含むアカヒトデ上目のベイズ系統樹. ノード上の数字は SH-aLRT / UFBS / 事後確率.

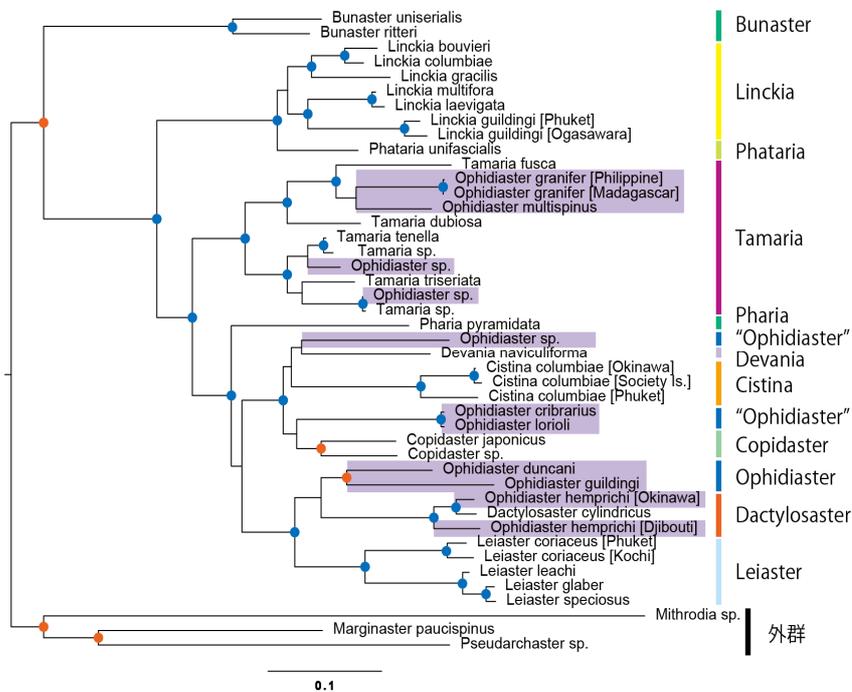


図4. クレードAのOTUを用いた最尤系統樹. 赤丸はSH-aLRT ≥ 0.80 , UFBS ≥ 0.95 , 事後確率 ≥ 0.98 の指標のうち2つを, 青丸は3つを満たしたノード. *Ophidiaster* (紫色) は多系統群となった.

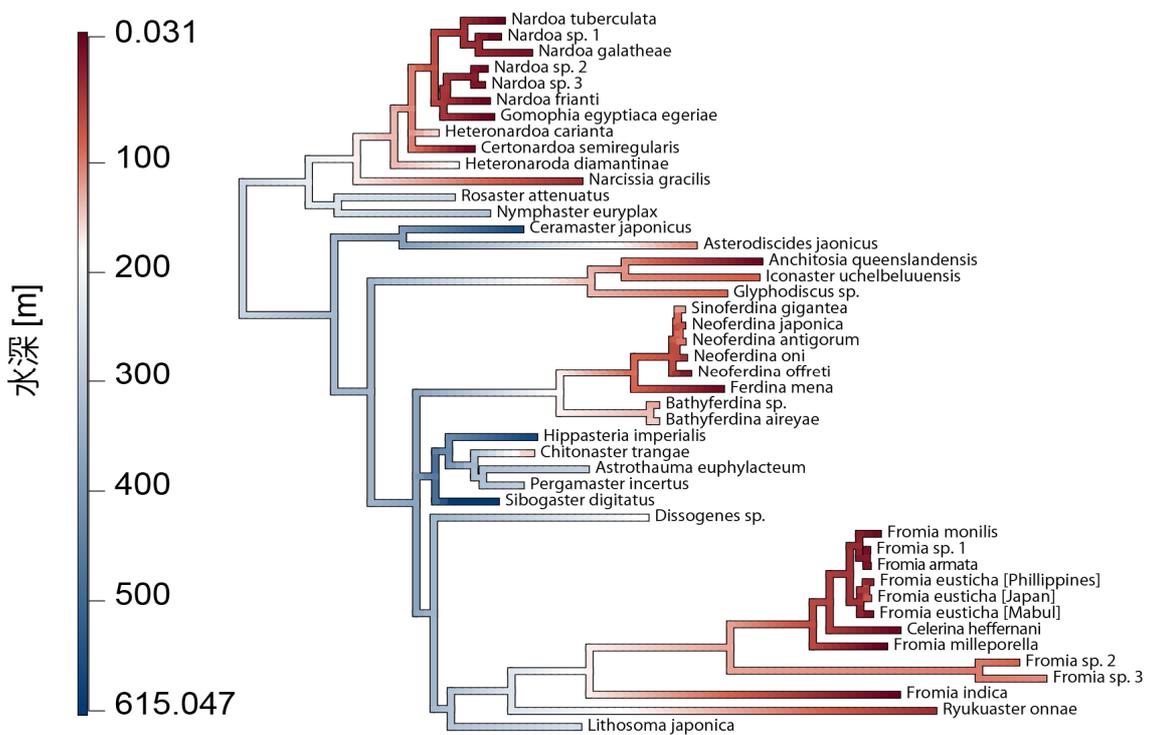


図5. クレードBの生息水深に関する祖先形質推定. 浅海性の種は深海性の共通祖先から独立に浅海域(水深200m以浅)へ進出したと推定された.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計3件（うち査読付論文 2件/うち国際共著 2件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 MAH CHRISTOPHER L., KOGURE YOICHI, FUJITA TOSHIHIKO, HIGASHIJI TAKUO	4. 巻 5403
2. 論文標題 New Taxa and Occurrences of Mesophotic and Deep-sea Goniasteridae (Valvatida, Asteroidea) from Okinawa and adjacent regions	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 Zootaxa	6. 最初と最後の頁 1~41
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.11646/zootaxa.5403.1.1	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Kobayashi Itaru, Hibino Mai, Yamamoto Masaki, Fujita Toshihiko	4. 巻 104
2. 論文標題 Description of a new Luidia species (Asteroidea: Paxillosoida: Luidiidae) from Japan with molecular phylogenetic analysis of the genus Luidia	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom	6. 最初と最後の頁 1-12
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1017/S0025315424000158	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 Woo, S. P., S. H. Tan, and T. Fujita	4. 巻 -
2. 論文標題 Echinodermata	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 Lee, Y.-H. (ed.), Probing into Marine Life with DNA Barcode in the Tropical Indo-Pacific	6. 最初と最後の頁 228-250
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 該当する

〔学会発表〕 計6件（うち招待講演 0件/うち国際学会 4件）

1. 発表者名 Hiruta, S. F., Kobayashi, I., and Fujita, T.
2. 発表標題 Phylogenetic position of enigmatic spherical-starfish, Podosphaeraster toyoshiomaruae (Asteroidea, Valvatida, Podosphaerasteridae)
3. 学会等名 6th World Conference on Marine Biodiversity (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Yamamoto, M., Hiruta, S. F, Fujita, T.
2. 発表標題 Systematic Revision of the family Asterinidae (Asteroidea, Valvatida) based on mitochondrial and nuclear gene sequences
3. 学会等名 6th World Conference on Marine Biodiversity (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 茂木隆伸・佐久間啓・三澤遼・成松庸二・藤田敏彦・狩野泰則
2. 発表標題 日本近海に分布するスナイトマキ属Ctenodiscusの系統分類学的再検討(棘皮動物門:ヒトデ綱)
3. 学会等名 2023年日本ベントス学会・日本プランクトン学会合同大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Shimpei F. HIRUTA, Davin H. E. SETIAMARGA & Toshihiko FUJITA
2. 発表標題 Molecular phylogeny of Neoasteroidea (Asteroidea) based on mitochondrial genome
3. 学会等名 11th European Conference on Echinoderms (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Takanobu MOGI , Toshihiko FUJITA & Yasunori KANO
2. 発表標題 Systematic revision of Ctenodiscus (Asteroidea, Paxillosoida) in Japanese waters
3. 学会等名 11th European Conference on Echinoderms (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 小林格・藤田敏彦
2. 発表標題 北海道沿岸のルソンヒトデ科の多様性
3. 学会等名 第19回棘皮動物研究集会
4. 発表年 2023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
研究協力者	マー クリストファー (Mah Christopher)		
研究協力者	蛭田 眞平 (Hiruta Shimpei)		
研究協力者	新井 未来仁 (Arai Mikihito)		
研究協力者	山本 眞生 (Yamamoto Masaki)		
研究協力者	小林 格 (Kobayashi Itaru)		

6. 研究組織（つづき）

	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
研究協力者	茂木 隆伸 (Mogi Takanobu)		
研究協力者	スティアマルガ デフィン (Setiamarga Davin)		
研究協力者	ウー サウピン (Woo Sau Pinn)		
研究協力者	タン シャウフアイ (Tan Shau Hwai)		

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関			
マレーシア	マレーシア科学大学			
米国	国立スミソニアン博物館			