

令和 4 年 6 月 5 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2019～2021

課題番号：19K06808

研究課題名(和文)北太平洋の魚類にみられる交雑帯の形成・維持機構の解明

研究課題名(英文)The mechanism of shaping hybrid zones in fishes of the North Pacific

研究代表者

甲斐 嘉晃(Kai, Yoshiaki)

京都大学・フィールド科学教育研究センター・准教授

研究者番号：30379036

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,400,000円

研究成果の概要(和文)：種間交雑は、生物進化や生物多様性を理解する上で重要なプロセスである。しかし、明瞭な地理的障壁がない海域の魚類において、交雑が起こっている場所(交雑帯)がどのように形成され維持されているかについての知見は乏しい。本研究では、海産魚類の交雑の実態について研究を行った。その結果、過去に大規模な種間交雑が起こっているもの(タウエガジ×ナガツカ)、場所限定で交雑帯を形成しているもの(イカナゴ属魚類、コオリカジカ属魚類、トクビレ科魚類、ホテイウオ類など)の例が検出でき、後者の交雑帯は、日本海北部、津軽海峡付近、カムチャッカ半島付近にあり、これまでの研究で知られていた動物地理学的な境界と概ね一致していた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

海産魚類の種間交雑や交雑帯についての研究は、淡水魚類に比べるとはるかに少なく、どのような要因で交雑帯が形成され、種が混じり合わずに交雑帯の範囲が維持されているのかは不明なままであった。今回の研究成果は、海産魚類でも過去・現在を問わず種間交雑が起こっていること、その結果、遺伝子レベルの生物多様性に何らかの貢献をしていることが示された。また、交雑帯は生物地理学的な境界に形成・維持されていることが多いことから、そのような場所を保全していくことで生物多様性を維持できる可能性がある。

研究成果の概要(英文)：Intraspecific hybridization is one of the important processes that drive the evolution and accumulate the diversity within a species. However, intraspecific hybridizations in marine realm have not been well documented. In this study, I investigated how and where intraspecific hybridizations are occurring. As a result, intraspecific hybridizations were detected between *Stichaeus nozawae* and *Stichaeus grigorjewi* as a past event. In addition, some species pairs of *Ammodytes*, *Icelus*, *Pallasina* and *Aptocyclus* were hybridized around the biogeographic boundaries in the western North Pacific, such as the northern Sea of Japan, around the Tsugaru Strait, and the Kamchatka Peninsula.

研究分野：魚類分類学

キーワード：種間交雑

1. 研究開始当初の背景

自然界における交雑は、遺伝的・形態的形質によって区別できる種間で起こる交配をさし、その結果生じる中間的特徴を持つ子孫を雑種と呼ぶ。多くの場合、種間で交雑が起きても雑種第1世代(F1)が生じない、あるいは生じてても不妊であるため、種間の「生殖的隔離」が成立して「種」の違いを保っている。一方、F1が親種との戻し交配が可能である場合、親種に別の親種の遺伝子もたらされることがある。その結果、遺伝子レベルでの多様性が高くなることや、特定の環境に対する適応度が変化する可能性がある。したがって、交雑は、生物進化や生物多様性を理解する上で重要なプロセスとなる。

魚類における種間交雑の研究は、主に淡水魚類を対象として進んできた。淡水魚類においては、水系の違いなど、近縁種が明瞭な地理的障壁で分布が分断されていることが多い。このような場合、洪水などによる河川の付け替え(河川争奪)などの地質学的イベントにより、近縁な別種(別集団)の分布が偶発的に重なってしまうことで交雑が起こる。例えば、キタノメダカ(青森県から北陸地方に分布)とミナミメダカ(東北太平洋側から関東地方を経て近畿以西に分布)では、分布の境界に当たる京都府から兵庫県北部に交雑集団が存在する。このように、分布域の異なる近縁種が、分布の境界付近で交雑を起こしている場所を「交雑帯」と呼ぶ。地理的障壁が明瞭な淡水魚類では、このような交雑帯の存在は多く知られてきた。

一方、海産魚類の種間交雑や交雑帯についての研究は、淡水魚類に比べるとはるかに少なく、どのような要因で交雑帯が形成され、種が混じり合わずに交雑帯の範囲が維持されているのかは不明なままである。一般に海産魚類では、分散しやすい卵を大量に産む繁殖戦略を持つ種が多く、淡水魚類に比べると集団間の移動が激しい。また、陸水域ほど明瞭な地理的障壁はほとんど存在しないことから、淡水魚類のように地理的に定義できる明瞭な交雑帯は、ほとんど知られてこなかった。しかし、北太平洋には、列島と大陸などに囲まれた日本海・オホーツク海・ベーリング海といった閉鎖的の海域が多く存在する。これらは、氷期の海水準低下に伴い、周囲の海域からほぼ孤立したことが知られており、そこに生息する生物集団が分断されて種分化につながった例が知られている。それぞれの海域を結ぶ海峡付近は、近縁種同士が接して分布することになり、交雑帯が存在することが予想される。実際、申請者の研究から、日本海に分布するニホンキンカジカと太平洋に分布するキンカジカの間では、津軽海峡付近に両者の遺伝子型を併せ持つ交雑個体が存在することが示された。2種は沈性卵を産出し、分散能力が低いこと、分布水深の上限が津軽海峡の水深と一致することから、津軽海峡付近のみで交雑帯が形成されている可能性がある。

海産魚類における交雑帯の形成・維持機構を明らかにするためには、生態の異なる複数の分類群、物理的環境の異なる複数の海域を比較し、考察することが一つの解決法となる。北太平洋には日本海以外にも閉鎖的の海域が数多くあり、生態的特徴の異なる複数の分類群や、物理的環境の異なる海域を比較することも可能となるため、交雑帯の形成・維持の理解に貢献できると考えられる。

2. 研究の目的

本研究では、北太平洋を対象として海域間で異なる分布を示す近縁種群を対象として、
 (1) 遺伝子・形態の分析から交雑帯の形成時期・形成範囲を多角的に捉える、
 (2) 生態的特徴の異なる複数の分類群における交雑帯の形成範囲を比較する、
 (3) 物理的環境の異なる複数の海域における交雑帯の形成時期と範囲を比較する、
 ことで海産魚類の交雑帯の形成・維持機構を明らかにすることを目的とする。多くの閉鎖的の海域が存在する北太平洋に注目することで「複数の分類群」と「複数の海域」を比較可能で、交雑帯を形成・維持する要因を多角的に明らかにすることが本研究の特色でもある。

3. 研究の方法

本研究は(1)標本採集、(2)遺伝子・形態分析、(3)複数種・海域間の比較研究から行った。対象とする海域は、前述のように北太平洋の日本海・オホーツク海・太平洋・ベーリング海を中心とする海域とした。対象とする分類群は、予備的研究により、異なる海域間に分布する種(集団)に遺伝的分化があり、かつ海峡付近で分布が接することで、交雑が起こっている可能



性が高い種(集団)を選んだ。分析手法として、形態の比較およびミトコンドリア DNA(mtDNA), 核 DNA の比較を用いた。

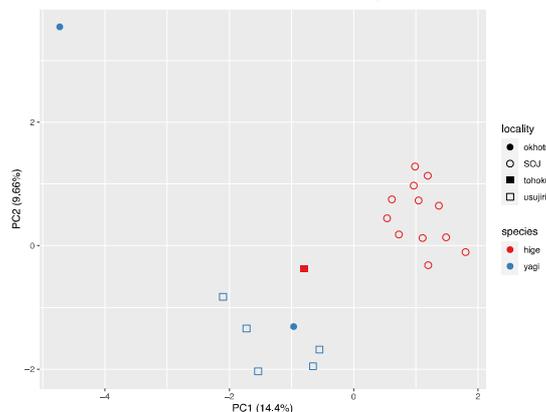
4. 研究成果

(1) ダンゴウオ科ホテイウオ

ホテイウオは北太平洋の日本海, 東北太平洋からオホーツク海, ベーリング海を経てアラスカ湾にまで分布する。本種の遺伝的集団構造を mtDNA の変異から推定したところ, 概ね東部北太平洋と西部北太平洋の 2 グループに分かれることが明らかとなった。興味深いことに, 東部北太平洋に固有の遺伝子型は西部北太平洋の東北太平洋沖にも見られた。東北沖で見られた東部北太平洋の遺伝子型を持つ個体は全て幼魚で, 浮遊生活を送っている段階のものであった。これらの遺伝的 2 グループは過去の地史的イベントで千島列島~カムチャッカ半島で分化したのち, 東カムチャッカ海流から親潮に乗って東部北太平洋の遺伝子型を持つ個体が分散しているものと考えられた。ホテイウオは産卵期に浅海域へと移動することが知られているが, 西部北太平洋の浅海域で採集された産卵期のホテイウオに東部北太平洋の遺伝子型を持った個体は見られなかったことから, 東カムチャッカ海流によって分散された個体は, 西部北太平洋で産卵には参加していない可能性が示唆された。つまり, ホテイウオには遺伝的に識別できる 2 グループの存在が明らかになり, これらの間の交雑の可能性は低いものと考えられた。

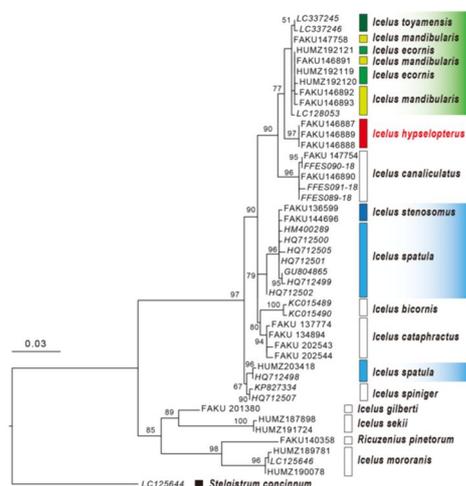
(2) トクビレ科ヤギウオ

ヤギウオとその近似種 (*Pallasina aix*) は北日本の日本海・太平洋・オホーツク海からベーリング海を経てアラスカ湾, カリフォルニア州にまで見られる。従来, 日本近海に分布するヤギウオには下顎にヒゲが発達する個体と発達しない個体の存在が知られていた。これらを形態学的・遺伝学的に精査したところ, *P. aix* はアラスカ湾からカリフォルニアまでにのみ分布し, mtDNA および形態的な差異から明瞭にヤギウオと識別できることが明らかとなった。一方, 従来ヤギウオとされていた種には, 形態的に識別できる 2 種が含まれているものの, mtDNA は同じ遺伝子型を持っている個体が見られた。つまり, これらの 2 種の間には交雑があるか, あるいはごく近年に種分化した可能性が考えられた。さらに多型感度の高い手法である MIG-seq によりヤギウオ 2 種の遺伝的差異を調べたところ, 2 種の間には比較的明瞭な差異が認められたものの, どちらかという日本海とそのほかの海域の遺伝的差異がより明瞭となった(下図: MIG-seq で検出された SNP を多変量解析した図)。日本海のヤギウオは水深 200m 以深の深海でも採集されることが多く, ヒゲが長いことが多いが, 太平洋やオホーツク海では浅海の藻場で採集されており, ヒゲが短いなどの生態的・形態的な違いも認められる。しかし, 東北太平洋北部沿岸で採集された 1 個体は, 遺伝的には日本海のグループにやや近く, 形態的にはヒゲが短く, 形態的にはオホーツク海・太平洋の個体群に近い。これは日本海に近い東北太平洋側において低頻度で交雑が起こっている可能性を示唆している。今後個体数を増やして精査することが求められる。



(3) カジカ科コオリカジカ属

カジカ科のコオリカジカ属のうち, 分布が海域ごとに分かれる近縁種について遺伝的・形態的分析を行った。ここでは, 日本海の固有種であるトミカジカと形態的に類似するオホーツク海の固有種であるウケクチコオリカジカを含む同属他種の遺伝的分析を行った。その結果, mtDNA ではトミカジカとウケクチコオリカジカは同じ遺伝子型を共有していること, さらに形態的には明瞭に異なるチゴコオリカジカとも同じ遺伝子型を共有していることが明らかとなった(右図)。トミカジカとウケクチコオリカジカは形態的に類似する点も多いが, 鱗の配列などで明瞭に区別可能である。また最大体長も大きく異なっており, トミカジカでは大きくても体長 120mm 程度であるのに対し, ウケクチコオリカジカは 180mm を超える個体も見られた。コオリカジカ属魚類は生殖突起を持つことから, 最大体長が大きく異なっていれば, 繁殖する可能性は低いと考えられる。したがって, これら 2 種は, 過去に交雑を経験している, あるいは日本海とオホーツク海でごく近年に種分化した姉妹



種の関係にあるものと考えられた。一方、チゴコオリカジカはこれら2種とは形態学的に大きく異なっており、また分布もウケクチコオリカジカと一致する。チゴコオリカジカはほとんど採集されない稀種であり、現時点ではなぜ共通の遺伝子型を持っていたかは不明である。

なお、本研究の過程で、オホーツク海南部の羅臼沖のみに分布するコオリカジカ属魚類が未記載種であることが分かり、新種として公表した。

(4) クサウオ科魚類

クサウオ科魚類のうち、インキウオ属のアゴインキウオ *Paraliparis mandibularis* と近縁種

と考えられるホムラダマ *Paraliparis flammeus* の関係について形態的・生態的に

調査を行った。両者はいくつかの形態学的特徴を共有しているものの、胸鰭を支える射出

骨の形態などで明瞭に区別できた。アゴインキウオは南日本の太平洋沿岸、ホムラダマは

東北太平洋沿岸に分布しており、両者は房総半島付近を境に異所的に分布していることが

分かった(左図)。しかし、両者に分布の境界付近でも2種は明瞭に区別でき、交雑の

可能性はないものと判断された。

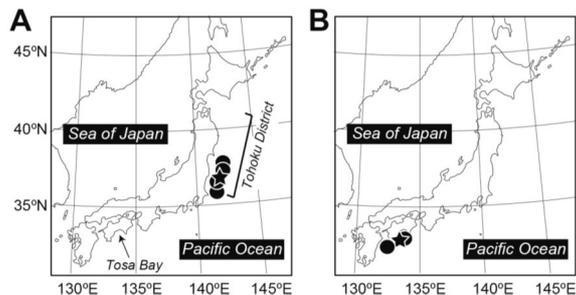
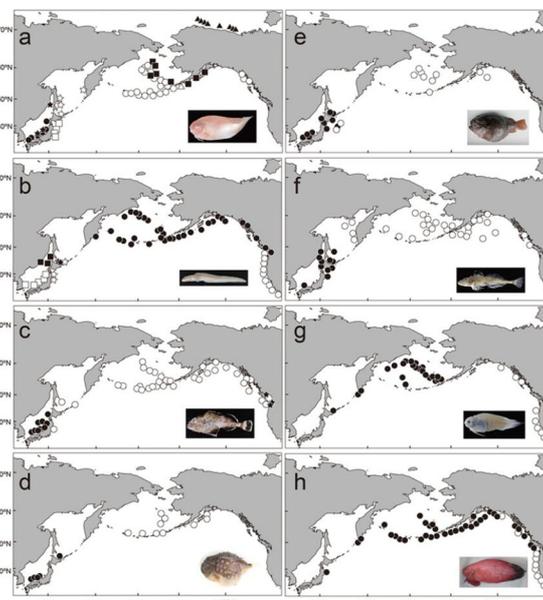


Figure 4. Distribution of specimens of (A) *Paraliparis flammeus* sp. nov. and (B) *P. mandibularis* examined during this study. Stars indicate type localities.

クサウオ科のフウライクサウオ属の *Elassodiscus caudatus* はベーリング海からカリフォルニア州にかけて生息するものと考えられてきたが、申請者らの研究により、北海道のオホーツク海にも本種によく似た種が分布することが分かった。形態的・遺伝的に精査したところ、オホーツク海からベーリング海に分布する集団とアラスカ湾からカリフォルニア州に分布する集団は異なることがわかり、それぞれを別種として記載した(前者は新種、モユククサウオ *Elassodiscus nyctereutes*, 後者が *E. caudatus*)。これらは近縁な関係にあるが、アリューシャン列島を境にして側所的に分布する(右図のg)。しかし、両者はmtDNAおよび形態で明瞭に区別でき、両種の特徴を併せ持つ個体は認められず、交雑は起こっていないものと判断された。



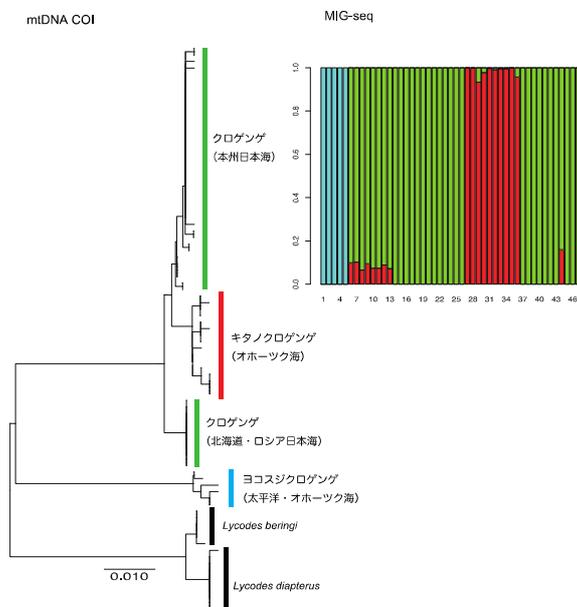
クサウオ科のヒゲビクニンとその類似種

はオホーツク海を中心に少なくとも4種(*Careproctus mederi*, *Careproctus gilberti*, *Careproctus ostentum*, *Careproctus parvidiscus*)が分布する。これらについて形態的・遺伝的分析を行った。その結果、これらは形態的には識別可能であるものの、mtDNAの分化の程度は極めて低かった。また、これらの繁殖に関わる形質(卵形、輸卵管など)に形態的な差異が多く見られ、これらが生殖的隔離の維持に関わっていることが推察された。また、*Careproctus parvidiscus*はホロタイプ1個体からしか知られていないが、*Careproctus mederi*と*Careproctus ostentum*の中間的形質を持っており、交雑個体の可能性が極めて高い。この可能性を明確にするためには、今後、核ゲノムの分析などが必要である。

(5) クロゲンゲ類

クロゲンゲ類は胸鰭に欠刻を持つことで特徴付けられるゲンゲ科魚類の一群である。日本近海には、日本海に分布するクロゲンゲとオロチゲンゲ、オホーツク海に分布するキタノクロゲンゲ、東北太平洋沿岸に分布するヨコスジクロゲンゲが知られている(上図b)。これらのmtDNAを分析したところ、ヨコスジクロゲンゲとキタノクロゲンゲは遺伝的にも識別できたが、日本海にはmtDNAに2系統あり、これらは必ずしもクロゲンゲとオロチゲンゲに一致していなかった(上図bの各シンボルはmtDNAの遺伝子型を示す)。さらにMIG-seqによるゲノムワイドな分析を行ったところ、ヨコスジクロゲンゲとキタノクロゲンゲ、クロゲンゲはそれぞれ遺伝的に異なる要

素を持っていたが、日本海北部にはクロゲンゲとキタノクロゲンゲの遺伝的要素を併せ持つ個体群が存在していることがわかった（右図の赤がキタノクロゲンゲの遺伝的要素、緑がクロゲンゲの遺伝的要素）。つまり、日本海北部ではキタノクロゲンゲとクロゲンゲの交雑帯が形成されていることが示唆された。形態学的には、背面の鱗域において、オロチゲンゲはクロゲンゲとキタノクロゲンゲの中間的な形質を呈しており、分布からもオロチゲンゲはキタノクロゲンゲとクロゲンゲの交雑個体群をもとに記載されている可能性が極めて高い。なお、mtDNA では日本海に2系統見られたが MIG-seq の結果とは一致していなかったことから、これらの2系統は祖先的な多型である可能性が考えられた。このような例は日本海のザラビクニンでも知られており、同じような歴史的要因を持つと考えられる。



以上のように、北太平洋の閉鎖的の海域に側所的に分布する近縁種（あるいは姉妹種）においては、トクビレ科やゲンゲ科でオホーツク海や日本海北部を中心に交雑が起きていることが明らかとなった。一方、カジカ科やダンゴウオ科では遺伝的に識別できる2系統が側所的に分布しているにもかかわらず、少なくとも現在には交雑が起こっていないこと、クサウオ科でも側所的に分布している近縁種では交雑は起こっておらず、むしろ同所的に分布する近縁種間で起こっていることが示された（前ページの図 a-h にこれまでの知見をまとめた。異なるシンボルはそれぞれ異なる遺伝子型の分布パターンを示す）。カジカ科やダンゴウオ科、クサウオ科では比較的複雑な繁殖行動が知られており、たとえ近縁種が側所的に分布していても、異種間では生殖的な隔離が保たれている可能性が高い。一方、トクビレ科やゲンゲ科ではこれまでのところ十分な繁殖行動が知られておらず、異種間でも偶然に繁殖してしまうことで交雑が起こっている可能性がある。

また、交雑帯が形成されている場所は、北太平洋の沿海の中ではオホーツク海と日本海の間が多いという結果となった。日本海とオホーツク海は比較的水深の浅い宗谷海峡によってつながっているが、過去の氷期には何度も分断されたことが知られている。海域としては比較的明瞭な障壁があったために、生殖的隔離が不十分でも種分化が起こり、結果として交雑帯を形成しやすい環境であった可能性がある。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計5件（うち査読付論文 4件/うち国際共著 2件/うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Stevenson DE, Orr JW, Kai Y	4. 巻 109
2. 論文標題 Revision of the tubenose poacher genus <i>Pallasina</i> Cramer (Perciformes: Cottoidei: Agonidae)	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Ichthyology & Herpetology	6. 最初と最後の頁 165-179
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1643/i2020049	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 Kai Y, Murasaki K, Misawa R, Fukui A, Morikawa E	4. 巻 968
2. 論文標題 A new species of snailfish of the genus <i>Paraliparis</i> (Liparidae) from the western North Pacific, with a redescription of poorly known species, <i>Paraliparis mandibularis</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Zookeys	6. 最初と最後の頁 143-159
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3897/zookeys.968.56057	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 Kai Y, Matsuzaki K, Orr JW, Mori T, Kamiunten M	4. 巻 68
2. 論文標題 A new species of <i>Elassodiscus</i> (Cottoidei: Liparidae) from the North Pacific with an emended diagnosis of the genus	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Ichthyological Research	6. 最初と最後の頁 66-66
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10228-020-00764-4	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 -
1. 著者名 Okazaki, T., Stevenson, D. E., Kai, Y., Ueda, Y., Hamatsu, T., & Yamashita, Y.	4. 巻 103
2. 論文標題 Genetic population structure and demographic history of a pelagic lumpsucker, <i>Aptocyclus ventricosus</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Environmental Biology of Fishes	6. 最初と最後の頁 283-289
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10641-020-00955-y	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 甲斐嘉晃	4. 巻 589
2. 論文標題 近年のイカナゴ属魚類の分類学的検討	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 月刊海洋	6. 最初と最後の頁 608-613
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 オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計2件 (うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件)

1. 発表者名 甲斐嘉晃
2. 発表標題 クサウオ科魚類における腹吸盤サイズと体型の関係
3. 学会等名 日本魚類学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 甲斐嘉晃・稲川 亮
2. 発表標題 北海道太平洋沖から得られたカジカ科の2未記載種とその帰属
3. 学会等名 日本魚類学会
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 Yoshiaki KAI, Hiroyuki Motomura, Keiichi Matsuura (eds)	4. 発行年 2022年
2. 出版社 Springer	5. 総ページ数 454
3. 書名 Fish Diversity of Japan	

〔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
--	---------------------------	-----------------------	----

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
---------	---------