

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 5 月 17 日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2014～2016

課題番号：26292098

研究課題名(和文) 暖流系生物の分布拡大で変遷する寒流域生物群集-漂着・繁殖あるいはゲノムパラサイト

研究課題名(英文) Change of cold currents fish fauna by expansion of warm currents - migration, settlement or genome-parasitism

研究代表者

宗原 弘幸 (Munehara, Hiroyuki)

北海道大学・北方生物圏フィールド科学センター・准教授

研究者番号：80212249

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 12,500,000円

研究成果の概要(和文)：地球規模の環境変動で温帯種との遭遇機会が増える魚類の応答について着目し北海道以北の魚類相変動と二次的遭遇の痕跡が残るアイナメ属について遺伝生態学的調査をした。その結果、南北海道から6種の北限記録を含む9種の初記録種が見つかり、現在は急速に海洋の生物相が変遷する過程にあることが示唆された。また、二次的接触の交雑に起源するアイナメ属半クローン雑種では、半クローンゲノムが地史的時間スケールでホストスイッチを介して雑種2系統と母種の3集団間を往来することが示唆された。必ずしもゲノムの浸透が起こるだけでない。以上から、漂着からゲノムパラサイトまで、種間相互作用の多様化の一端が明らかになった。

研究成果の概要(英文)：Global climate changes will alter many local fauna and flora, especially inhabiting high latitude boreal area. Changes of fish fauna along Hokkaido and sequences of the secondary contact between two close Hexagramids species were investigated genetic ecologically. As a result, the first records of 9 species including the Northernmost records of 6 species were found from specimens collected with SCUBA Diving from Southern Hokkaido. This finding suggests that at the present, fish fauna in Hokkaido is changing to more temperate-zone type. The secondary contact between Hexagramids species produced hemi-clonal hybrids. Hemi-clonal genome can migrate hemi-clonal hybrid population and their maternal species population by "host-switching", is referred to as changes in the species of the sperm donor among hybrids employing (hemi-) clonal reproduction. Including this example of the secondary contact without genetic penetration, this study clarified a part of diversities by species contacts.

研究分野：魚類遺伝生態学

キーワード：DNAバーコーディング 半クローン ナメダンゴ スジアイナメ カムチャツカ カジカ亜目 稚魚  
ホストスイッチ

## 1. 研究開始当初の背景

暖流と寒流の混合海域は、生物種数・量がともに高く、水産学的に重要である。しかし、その群集構造は、海流に乗って漂着する卵仔稚の種・量など、環境変動に影響される要素が内在し不安定である。こうした群集構造の可塑性は、寒流域に順応した種のほか、偶発的な漂着から定着までの、いくつかの変遷段階にある温帯種を含むことによる。特に近縁な温帯種と寒冷種との遭遇は、分化程度により遺伝子交流の度合いが異なる様々な交雑を引き起こし、特殊な種間関係と群集構造を作り出す。

本研究では、(1)北海道およびそれ以北の海域で新規加入予備集団である着底稚魚を解析すること、(2)新規定着種の繁殖生態、(3)近縁な温帯種と寒冷種の分布の重複により、種間交雑するようになったアイナメ属雑種の集団構造とその動態を明らかにする。

暖流と寒流が混合する北日本周辺海域の生物相は、日本全域に広く分布する温帯種と日本より北に分布中心を持つ寒冷種が接触し混在する特徴を持つ。そのため、国外・国内を見ても、本海域ほど温帯種と寒冷種が遭遇した際のレスポンスを高い精度で検出できる研究環境は他にない。

その結果の一つが、海産魚で初めて見つかった半クローン発生するアイナメ属の雑種集団である (Kimura *et al.*, 2014, J Fish Biol)。これは、温帯種のアイナメ、クジメの祖先種と寒冷種のスジアイナメが異所的生殖隔離の成立後、二次的遭遇で分布が重複し (Crow *et al.* 2009, Mole Eco)、交雑したための現象である。近縁種が先住する生息地に、少数の個体が漂着する初期状況では交雑が起こりやすい (Wirtz 1999, Anim Behav) が、一般に交雑個体の生存率や繁殖率は低く、ロスになる。しかし、ハイブリッドジェネシスは、遺伝子が異種と交わることなく、種が元来持っているゲノムを半クローンとして継続できる。ゲノムパラサイトと呼ばれる遺伝学的にも生態学的にも注目すべき現象が起こる (Lehtonen *et al.* 2013, Trend Eco. & Evol.)。

また、生物相については、近年暖流系 10 種が出現している (Tsuruoka *et al.* 2009, Ichthyol. Res.) 他、温帯種のネズツボ科セトヌメリが高水温の年には、産卵すること (Awata *et al.* 2010, Ichthyol. Res.) などが明らかになった。このように本海域は生物相・群集構造の変動を捕捉する重要なモニタリングサイトである。本研究では、これらの研究を進展させ、地球規模の変動に対する生物応答の予測に役立ちたい。

## 2. 研究の目的

地球規模の環境変動では、海流による大量の卵・仔稚の漂着を通じて、暖流と寒流の混

合海域が最も早く大きな影響を受ける。その結果、生物の分布域が変化し、漂着先で新たな種間関係が生ずる。本研究では、地球規模の環境変動で温帯種との遭遇機会が増える魚類の応答に着目し日本とそれ以北の魚類相変動と二次的遭遇の痕跡が残るアイナメ属について遺伝生態学的調査をした。それらの結果をもとに、個体の漂着から遺伝子定着まで様々なレベルの群集構造の変動を分析する。

## 3. 研究の方法

南北海道沿岸で定期的にスキューバ潜水を使った稚幼魚の標本採集を行い、当該海域の DNA バーコーディングリスト作成し、分子分類を試みる。また、調査期間中に行うカムチャツカでの同様の調査で得られる標本も用いる。これらを COI 領域をマーカーに、形態分類が困難な仔稚魚を分子分類する。

温帯種の混合実態については、アイナメ及びクジメの繁殖巣調査をスキューバ潜水で行い、この2種のなわばりにおける半クローン雑種卵の出現頻度から集団を定量的に評価する。また、アイナメ属雑種半クローンの起源については、交配実験および野外調査を通じ、mtDNA ハプロタイプを共有する半クローン雑種 2 系統とその母種、合わせて 3 系統の集団構造を mtDNA、マイクロサテライトおよび核型分析を使った遺伝学的解析から明らかにする。

## 4. 研究成果

初年度 (2014 年度) は、スキューバ潜水により南北海道から得られた寒冷種及び南方からの季節回遊魚の稚魚約 50 種及び未同定種 2 種について種査定を行った。当海域における初記録種及び北限記録が確認できた。種同定にあたり、出現種の属の DNA バーコーディングリストを作成したが、未報告の種を含む属があり、2 種については、同定できなかった。日本周辺と他の海域とを比較すると、極東域の配列情報の登録率、形態の知見ともに少なく、リストの充実が急務であることが示唆された。半クローンについては、遺伝マーカーの一つとなる核型を様々な系統、及び世代で観察した。

2 年目 (2015 年度) は、南北海道周辺においては、91 種にまで増えた。そのうち北限記録 6 種を含む 9 種の初記録種について記載するとともに初期形態変化と繁殖生態について記録がなかったヤギウオについてもまとめ、これらを論文として発表した (ヤギウオの論文は 2017 年 4 月に掲載、初記録種の論文は 2017 年 12 月に掲載決定)。これらの他に、南北海道で採集されたダンゴウオ属の 1 種が未記載である可能性がわかり、分類学的研究を進めた。半クローン雑種については、クジメとスジアイナメ両種のゲノムを持っているクジメ系雑種の配偶相手を見つける

ために、マイクロサテライトと核型マーカーが適用可能であることがわかった。核型マーカーは野外雑種でのみ2つの染色体が動原体で融合したロバートソン型融合染色体で、他の染色体と比べ大型であることからF1雑種や他種と識別できる。これが半クローンゲノムには1~3本見られる。そこで両種のなわばりから卵塊毎に数粒ずつ採集する標本採集を行った。もしスジアイナメの縄張りからクジメ系雑種の卵が見つければ、クジメ系雑種の一部は、スジアイナメと交配していることが示される。

3年目(2016年度)は、北海道よりもさらに北方にあるカムチャツカ半島東岸浅海域より潜水採集したカジカ亜目稚魚標本からDNAバーコーディングを使った稚魚相の解析を行った。この研究では、初記録種など分布拡大に関連する知見は得られなかったが、それまで稚魚期の形態の知見がなかった6種、同所的に出現する2種の識別方法が3組で確立できた。さらに、昨年まで明確にできなかった南北海道産のダンゴウオ属未記載種の遺伝的分化と形態的分化について、カムチャツカと羅臼の標本を加えて解析した。その結果、オホーツク海から北太平洋に分布する多様な形態集団を持つナメダンゴ種群とすることが妥当とする仮説を提示できた。集団の分化年代は、数万年程度と考えられた。さらに分化年代が古いアイナメ属種間の半クローン雑種については、マイクロサテライトと動原体融合染色体を遺伝マーカーに、前年度にスジアイナメの縄張りから採集した卵塊を調べ、クジメ系雑種のホストスイッチ(クジメ系雑種がスジアイナメと交配しスジアイナメに戻る)を調べた。その結果、96卵塊中5卵塊がホストスイッチであった。このことにより、半クローンゲノムがスジアイナメ集団でゲノムシャッフルが起こる最初のホストスイッチ交配が確認でき、野外でクジメ系雑種のスジアイナメゲノムがスジアイナメ集団に還元していることが示唆された。

以上の本研究結果は、津軽暖流が流入する海域では、温帯種の稚魚が相当な種数及び個体数が漂着していることが示され、寒流との境界域は現在急速に海洋生物相が変遷する過程にあることが示唆された。また、暖流が及ばない境界域以北では、魚類相は定性的に安定した水準にあることが伺えた。こうした短期的な環境変化の応答に対し、相対的に長い地史的な時代を経たアイナメ属では、種間の遭遇が半クローンによるゲノムパラサイトで分布を拡大するスジアイナメの例を見た。本種は、カナダ、アラスカからアリューシャン列島、カムチャツカ、オホーツク、北海道にまで分布する。環北太平洋要素種群では、最も広域分布種である。二次的遭遇の顛末が、競争による一方の絶滅や交雑によるゲノムの混合や均質化、あるいは広い範囲で種群形成するほか、繁殖集団としては一部交

流を持ちながら、種特異的ゲノムは維持して、分布を拡大できるケースが示された。

分布変動に伴う種間相互作用のより詳細な分析には、なお様々な段階の種間干渉の痕跡を辿る必要はあるかもしれないが、本研究は、海洋生物の漂着からゲノムパラサイトまで、種間相互作用の多様化の一端を明らかにすることはできた。

## 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7件)

百田和幸・宗原弘幸:北海道函館市臼尻からSCUBA潜水によって採集された北限記録6種を含む初記録9種の魚類. 北大水産科学研究紀要, 59(1-2): (2017). 掲載決定, 査読無.

百田和幸・宗原弘幸:トクビレ科ヤギウオ *Pallasina barbata* (Steindacher, 1876)の繁殖生態と形態发育. 北大水産科学彙報, 67: 7-12 (2017). DOI 10.14943/bull.fish.67.1.7, 査読無.

Munehara, H., M. Horita, M. R. Kimura-Kawaguchi and A. Yamazaki. Origins of two hemiclinal hybrids among three Hexagrammos species (Teleostei: Hexagrammidae): genetic diversification through host switching. *Ecology & Evolution* 6: 7126-7140. DOI: 10.1002/ece3.2446 (2016). 査読あり.

山崎 彩・永野優季・菊地優・百田和幸・鈴木将太・五十嵐健志・宗原弘幸:潜水調査による下北半島沿岸域の魚類相調査報告. 北大水産科学研究紀要, 57: 1-24, (2015). 査読無.

Li A, Munehara H, (2015) Complete mitochondrial genome of the antlered sculpin *Enophrys dicerca* (Scorpaeniformes, Cottidae). *Mitochondrial DNA*, 26(1): 125-126. DOI: 10.3109/19401736.2013.814114. 査読あり

Yamazaki A, Munehara H. (2015) Identification of larvae of two *Gymnocanthus* (Cottidae) species based on melanophore patterns. *Ichthyological research*, 62: 240-243. DOI:10.1007/s10228-014-0429-4. 査読あり

Hatano M, Abe T, Wada T, Munehara H. (2015) Ontogenetic metamorphosis and extreme sexual dimorphism in lumpsuckers: Identification of the synonyms *Eumicrotremus asperrimus* (Tanaka, 1912), *Cyclopteropsis bergi* Popov, 1929 and *Cyclopteropsis lindbergi* Soldatov, 1930. *J. Fish Biol.*, 86(3): 1121-1128. DOI:

[学会発表](計 11 件)

鈴木将太・宗原弘幸 アイナメ属における半クローンの再生. 日本水産学会年会, 東京海洋大学(東京都港区)2017年3月29日

荻野瑛乃・鈴木将太・大友洋平・宗原弘幸 夏季カムチャツカ浅海域に出現するカジカ亜目仔稚魚相. 日本水産学会年会, 東京海洋大学(東京都港区)2017年3月27日

宗原弘幸・鈴木将太・三宅翔太・堀田海帆・川口幹子 アイナメ属雑種・半クローン雑種2系統と母種の集団構造解明、これまでの成果と課題. 日本魚類学会年会, 岐阜大学(岐阜県岐阜市)2016年9月24日

大友洋平・阿部拓三・宗原弘幸 白尻で採集されたナメダングとみられる地域集団-遺傳的分化よりも形態的分化が先行. 日本魚類学会年会, 岐阜大学(岐阜県岐阜市)2016年9月24日

三宅翔太・鈴木将太・荒井克俊・宗原弘幸 半クローン発生するクジメ系雑種のホストの識別. 東京海洋大学(東京都港区)2016年3月29日

富樫孝司・山崎彩・安房田智司・古屋康則・阿部拓三・鶴岡理・アレックスマルケビッチ・宗原弘幸 カジカ上科魚類6科47属92種から見た本上科の分子系統. 日本水産学会, 東京海洋大学(東京都港区)2016年3月27日

百田和幸・宗原弘幸 DNAバーコーディングを用いた白尻周辺海域に出現する仔稚魚の分類学的研究. 日本水産学会年会, 東京海洋大学(東京都港区)2016年3月27日

宗原弘幸・堀田海帆・三宅翔太・鈴木将太 半クローン発生するクジメ系雑種の起源と維持. 日本水産学会北海道支部会, 東京農業大学(北海道網走市)2015年12月18日

大友洋平・阿部拓三・宗原弘幸 白尻で採集されたダングオ科魚類1種の分類学的研究. 日本水産学会北海道支部会, 東京農業大学(北海道網走市)2015年12月18日

山崎彩・中野翼・宗原弘幸 ベーリンク海およびチャクチ海におけるカジカ科魚類の分布と気候変動に対する応答について. 日本水産学会北海道支部会, 東京農業大学(北海道網走市)2015年12月18日

安房田智司・佐々木春香・後藤智仁・古屋康則・武島弘彦・山崎彩・宗原弘幸 ホヤやカイメンに卵を預ける魚の産卵場所選択と産卵管の進化. 日本水産学会北海道支部会, 東京農業大学(北海道網走市)2015年12月18日

(1)研究代表者

宗原 弘幸 (MUNEHARA, Hiroyuki)

北海道大学・北方生物圏フィールド科学センター・准教授

研究者番号: 80212249

(2)研究分担者

矢部 衛 (YABE, Mamoru)

北海道大学・水産科学研究科(研究院)・教授

研究者番号: 80174572

荒井 克俊 (ARAI, Katsutoshi)

北海道大学・水産科学研究科(研究院)・特任教授

研究者番号: 00137902

武島 弘彦 (TAKESHIMA, Hirohiko)

総合地球環境学研究所・研究高度化支援センター・特任助教

研究者番号: 50573086