

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 5 月 23 日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2011～2015

課題番号：23370038

研究課題名(和文) 海産生物の分散障壁に関する研究

研究課題名(英文) Anatomy of a Marine Dispersal Barrier

研究代表者

Dick Matthew. H (Dick, Matthew)

北海道大学・理学(系)研究科(研究院)・非常勤講師

研究者番号：80374205

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 14,000,000円

研究成果の概要(和文)：津軽海峡の東西南北で潮間帯に生息する、9つの分類群における海産生物の集団遺伝学的・系統地理学的解析を行った結果、津軽海峡はそれらの分散障壁としては強く作用していないことが明らかになった。長期間の浮遊幼生期間を持つ種の分散能力は高い傾向を示した。また解析の対象とした生物種の多くでは最終氷期以前からある程度大きな集団サイズが維持されてきたことが推測された。本研究により複数の隠蔽種(形態的に類似した別種)の存在が明らかとなった。

研究成果の概要(英文)：Tsugaru Strait does not appear to be acting, and to have acted, as a strong marine dispersal barrier, as shown by population genetic and phylogeographic analyses of marine organisms in nine taxonomic groups that were sampled from the intertidal zone in the vicinity of the strait. Species with longer period of planktonic larval duration tended to show higher dispersal ability. In many of the target species, the results indicated that populations with a certain degree of size have been maintained before the last glacial period. This study also revealed the existence of multiple cryptic species, i.e., species that morphologically resemble each other but can be differentiated with molecular sequence data.

研究分野：海産無脊椎動物の生物多様性

キーワード：海峡 分散障壁 集団遺伝学 系統地理学

1. 研究開始当初の背景

(1) 海洋生物における集団(個体群)間の遺伝的な「結合性」(つまり遺伝的な交流の程度)は近年多くの研究者の関心を集めている。この問題は進化生物学(側所的種分化)、生物多様性(隠蔽種の発見)、保全生物学(海中公園や保護区の選定・遺伝的多様性の維持・移入種の動態)、水産生物学(経済的有用種の多様性)、海洋生態系における気候変動による効果の予測(地球温暖化による海流や水温の変化が生物分散パターンにどのような影響を与えるのか)といった多くの分野に関連しているからである。「結合性」を減ずる要因には、内因的な分散能力の低さ、距離による隔離、あるいは海洋分散障壁などがある。これらの要素の相対的重要性は個々の事例によって異なるため、集団間の結合性の程度を予測することは多くの場合困難であり、経験的なデータはしばしば予測と合致しない。

(2) 海峡は島嶼における陸上生物の分散障壁として生物地理学的によく研究されてきた。海峡は海洋生物の分散障壁として作用するが、その研究事例はパナマ地峡を除くと殆ど知られていない。海産生物の系統地理学的研究において海峡は集団間の遺伝的不連続性を説明する上でしばしば場当たりの引き合いに出されてきたが、海洋分散障壁としての機能については殆ど注目されてこなかった。

2. 研究の目的

津軽海峡を挟んで北日本に広く分布する潮間帯生物における遺伝的な構造を幅広く明らかにし、これらの生物に影響を与える分散障壁としての津軽海峡の効果を明らかにする。

3. 研究の方法

(1) 北日本の34地点(図1)において9つの

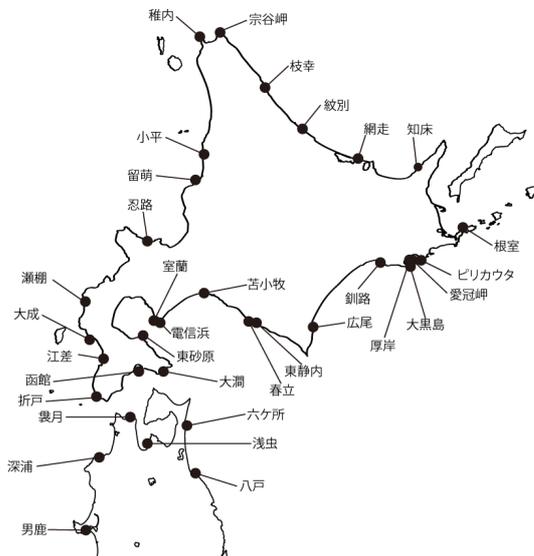


図1 採集地点

主要分類群を対象としてサンプリングを行

った。採集地点は津軽海峡の東西南北だけでなくその内部(函館や浅虫など)や、オホーツク海沿岸(紋別など)でも行った。主な対象分類群は生息環境(岩礁・砂浜・間隙)、繁殖様式(直接発生か間接発生か)、生息様式(附着生活か自由生活か)の異なるトゲカワムシ類(間隙・直接発生・自由生活)、コケムシ類(岩礁・間接発生・附着生活)、ヘラムシ類(岩礁・間接発生・自由生活)、センチュウ類(間隙・直接発生・自由生活)、フジツボ類(岩礁・間接発生・附着生活)、ヒトデ類(岩礁・間接発生・自由生活)、ホシムシ類(岩礁・間接発生・自由生活)、間隙性多毛類(間隙・間接発生・自由生活)、石灰藻類(岩礁・附着生活)とし、その中から普通種を選定した。

(2) 採集した標本からシリカゲル法によってDNAを抽出し、必要に応じて形態証拠標本作製・保存した。抽出したトータルDNAからユニバーサル・プライマーあるいは新たに設計したプライマーを用いて、ミトコンドリアのチトクロームc酸化酵素サブユニットI遺伝子(COI)と場合によって核のリボソーム内部転写スペーサー領域(ITS)の配列を決定した。トゲカワムシ類 *Echinoderes sensibilis* の124個体よりCOI配列571 bpを決定した。また、*Echinoderes* 属の1種ではCOI配列590 bpを161個体より決定した。コケムシ類の *Cauloramphus* 属においては複数の隠蔽種が見出され、合計306標本よりCOI配列580 bpを決定した。ヘラムシ類の1種であるオホーツクヘラムシ *Idotea ochotensis* のCOI配列を335標本から600 bp決定した。またITS配列についても116標本から485 bp決定した。イソヘラムシ *Cleantiella isopus* においては175標本からCOI配列569 bpを決定した。センチュウ類の1種 *Adoncholaimus daikokuensis* では採集された1273標本のうち、440個体のCOI配列(310 bp)と165個体のITS配列(894 bp)を決定した。フジツボ類においてはイワフジツボ *Chthamalus challengeri* 及びキタイワフジツボ *Chthamalus dalli* (17地点887標本)についてCOI配列をそれぞれ360標本(658 bp)と164標本(658 bp)から決定し、ITS配列はそれぞれ172標本(723 bp)と81標本(763 bp)から決定した。ヒトデ類のうちイトマキヒトデ *Patiria pectinifera* のCOI配列を125標本(659 bp)決定した。ホシムシ類においては、サメハダホシムシ *Phascolosoma scolops* のCOI配列を99標本について658 bp決定した。またITS配列に関しても101標本(679 bp)より決定を行った。ムカシゴカイ *Saccocirrus uchidai* のCOI配列を190標本(580 bp)から決定した。またITS配列に関しても193標本(421 bp)より決定した。石灰藻類のサンゴモ属 *Corallina* に属する複数の隠蔽種について合計634標本を採集し、COI配列(349 bp)についてはすべての個体で、ITS2配列(626 bp)ではそのうち93標本について決定した。

(3) 得られた配列データを元にハプロタイプネットワークを構築した。また、各集団のハプロタイプ多様度・塩基多様度・Tajima's  $D$  といった集団遺伝学的特性や、集団間の遺伝的分化の程度を推定するペアワイズ  $F_{st}$  の値を算出した。また、集団間の遺伝的分化の程度と地理的距離との間に相関の有無があるかどうかを検証する等の系統地理学的な解析を行った。

#### 4. 研究成果

(1) 総じて津軽海峡は海産生物に対する分散障壁としては強く機能していない。唯一、トゲカワムシ類では津軽海峡を境に分布がわかれる形態的に類似した2種が分布することが分かったが、この2種ではいずれも少数の個体がそれぞれ境界となる津軽海峡を「またいで」出現していた。遺伝的な構造化が見られる種においては、津軽海峡のみならず各地に分化が認められ、津軽海峡が特に大きな障壁であったという証拠はなかった。

(2) 多くの種において非常に大量のハプロタイプが検出され、個々の集団が長期にわたって維持されていることが明らかになった。種によってその程度に違いはあるが、最終氷期以前から集団サイズが維持されてきたことが推定された。この傾向は特にヘラムシ類の1種であるオホーツクヘラムシにおいて顕著であり、本種は少なくとも3回程度の氷期を越えて存続していたと考えられる。地域そのものが最終氷期において完全に氷床に覆われ、生物が一扫された後、温暖になるにつれ集団が拡大したという北大西洋におけるパターンとは大きく異なる。北日本では生物が一扫されなかったため氷期においても北方種はその個体群を維持し、その結果現在もなお非常に高いハプロタイプ多様度を示すことが推測される。それに対してイソヘラムシのように南方から集団を拡大させたと思われる集団は、近年の移入を示唆させる相対的に低い多様度を示した。

(3) 隠蔽種を含む種の存在が明らかになった。広域に同種が出現すると考えられていたコケムシ類と石灰藻類における対象種は、内部に大きな遺伝的な距離のある複数の種によって構成されていることが分かった。また証拠標本の詳細な形態調査により、これらの種群においては遺伝的な系統とそれぞれのグループで用いられてきた形態形質との間に相関はなく、隠蔽種と呼べるものであることが明らかになった。

(4) 浮遊幼生を持つ種は、予想通り分散能力が高く、今回対象とした北日本の範囲内に分散障壁は認められなかった。しかし、浮遊幼生期を持つ対象種(イワフジツボ・イトマキ

ヒトデ・サメハダホシムシ・ムカシゴカイ)を比較すると、その分散能力には差があり、遺伝的な構造に関して違いが認められた。なかでも固着生活を営むイワフジツボは採取されたいずれの地点においても全く違いを見せず、全地点でほぼ完全に  $F_{st} = 0$  の集団であることが明瞭となった。地域的な分化は認められないものの、出現するハプロタイプが一定ではなく、ある程度の分散があったのはイトマキヒトデとサメハダホシムシの2種であった。ムカシゴカイにおいては太平洋とそれ以外の地域とで異なる遺伝的な構造化がみられた。

(5) スガモの根に生息するセンチュウ類の1種 *Adoncholaimus daikokuensis* では説明の難しい結果がえられた。ミトコンドリアと核の両マーカーで遺伝構造を解明しようとしたが、それらの間には異なる傾向が認められた。ミトコンドリアのCOIにおいてはハプロタイプ多様度、遺伝多様度ともに低く、メインハプロタイプを中心に限られたステップ数の中にすべてのハプロタイプが出現する。このCOIにおいては、ある一つのハプロタイプに由来する集団が北日本全域に広がったということ以上の推定は出来ない。一方で核のITSでは道南において極めて塩基多様度が高く、それ以外の地域では極めて限られたハプロタイプが出現する低い塩基多様度を示す。これは道南においてのみ長期間の集団サイズの維持が推定され、その後道南集団より少数の個体が北日本全域に拡大したことを示唆する。この場合の問題点は現在も道南において維持される高い塩基多様度が、より早い進化速度が期待され、塩基多様度がより高くなると考えられるミトコンドリアのCOIが極めて限られた塩基多様度しか示さないことである。

#### 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3件)

Kajihara, H., Ikoma, M., Yamasaki, H., Hiruta, S.F. *Trilobodrilus itoi* sp. nov., with a redescription of *T. nipponicus* (Annelida: Dinophilidae) and a molecular phylogeny of the genus. *Zoological Science*, 査読有, 32(4), 2015, pp. 405–417, <http://www.bioone.org/doi/abs/10.2108/zs140251>

Yamasaki, H., Hiruta, S.F., Kajihara, H., Dick, M.H. Two kinorhynch species (Cyclorhagida, Echinoderidae, *Echinoderes*) show different distribution patterns across Tsugaru Strait, northern Japan. *Zoological Science*, 査読有, 31(7), 2014, pp. 421–429, <http://www.bioone.org/doi/10.2108/zs140011>

Dick, M.H., Mawatari, S.F., Sanner, J., Grischenko, A.V. Cribrimorph and other *Cauloramphus* species (Bryozoa: Cheilostomata) from the northwestern Pacific. *Zoological Science*, 査読有, 28(2), 2011, pp. 134-147, <http://www.bioone.org/doi/abs/10.2108/ZSJ.28.134>

〔学会発表〕(計7件)

柴田陽穂・蛭田眞平・嶋田大輔・柁原宏・Matthew H. Dick, 北日本産自由生活性線虫 *Adoncholaimus daikokuensis* の系統地理, 日本動物学会第86回大会, 朱鷺メッセ新潟コンベンションセンター(新潟県・新潟市), 2015年9月17日

我那覇生将・蛭田眞平・柁原宏・Matthew H. Dick, 異なる浮遊幼生期間を持つ潮間帯生物の遺伝構造, 日本動物学会第86回大会, 朱鷺メッセ新潟コンベンションセンター(新潟県・新潟市), 2015年9月17日

我那覇生将・蛭田眞平・柁原宏・Matthew H. Dick, 北日本沿岸におけるイワフジツボの系統地理, 日本動物学会第85回大会, 東北大学川内北キャンパス(宮城県・仙台市), 2014年9月11日~13日  
生駒真帆・蛭田眞平・柁原宏・Matthew H. Dick, 北日本沿岸におけるオホーツクヘラムシ *Idotea ochotensis* の系統地理, 日本動物学会第85回大会, 東北大学川内北キャンパス(宮城県・仙台市), 2014年9月11日~13日

Takumi Ohnishi, Matthew H. Dick, Phylogeography of *Cauloramphus magnus* (Bryozoa: Cheilostomata) in northern Japan. 国際苔虫動物学協会第16回大会, カターニア(イタリア), 2013年6月10日~15日

嶋田大輔・柁原宏・Matthew H. Dick, 海産自由生活性線虫 *Adoncholaimus* 属の北海道産2未記載種について, 日本動物分類学会第49回大会, 宮城教育大学(宮城県・仙台市), 2013年6月8日~9日

大西拓海・Matthew H. Dick, 海産コケムシー種 (Bryozoa: Cheilostomata) の津軽海峡を跨いだ系統地理学的研究, 日本動物学会第83回大会, 大阪大学豊中キャンパス(大阪府・大阪市), 2012年9月13日~15日

〔図書〕(計1件)

Dick, M.H., Hirose, M., Mawatari, S.F. Molecular distance and morphological divergence in *Cauloramphus* (Cheilostomata: Calloporidae). Pp. 29-44. In: Ernst, A., Schäfer, P., Scholz, J. (Eds) *Bryozoan Studies 2010*. Lecture Notes in Earth System Sciences, Vol. 143. Springer, Berlin, 2013. <http://link.springer.com/chapter/10.10>

07%2F978-3-642-16411-8\_3

〔産業財産権〕

○出願状況(計0件)

○取得状況(計0件)

6. 研究組織

(1)研究代表者

ディック マシュー・ヒル(DICK, Matthew Hill)

北海道大学・大学院理学研究院・非常勤講師

研究者番号: 80374205

(2)研究分担者

小亀一弘(KOGAME, Kazuhiro)

北海道大学・大学院理学研究院・教授

研究者番号: 8025219

柁原 宏(KAJIHARA, Hiroshi)

北海道大学・大学院理学研究院・准教授

研究者番号: 30360895

加藤 徹(KATOH, Toru)

北海道大学・大学院理学研究院・助教

研究者番号: 80374198