

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 4 年 6 月 7 日現在

機関番号：17102

研究種目：基盤研究(C)（一般）

研究期間：2018～2021

課題番号：18K06385

研究課題名（和文）クマノミ類をモデル系とした海洋適応放散の進化遺伝機構

研究課題名（英文）Exploration of evolutionary genetic basis underlying marine adaptive radiation of anemonefishes

研究代表者

小北 智之（Tomoyuki, Kokita）

九州大学・農学研究院・教授

研究者番号：60372835

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,300,000円

研究成果の概要（和文）：熱帯・亜熱帯域の浅海域は、地球上で最も種多様性が高い生態系の一つである。生物の移住の障壁に乏しい海洋環境では、異所的種分化モデルのような機構は駆動しにくいと、著しい種多様性の存在は海洋生物学上の大きなミステリーとなっている。その一方で、当該海域には生物による複雑で微細な生息場所が創出されており、多様な生息場所ニッチの存在により駆動される生態的種分化が広い分類群にわたって普遍的に生じているとの予測がある。本研究では、当該現象が強く示唆されるクマノミ属魚類をモデル系とし、未開拓領域である海洋の生物多様性創出と関連した表現型の進化遺伝機構を追究するための研究基盤、特に形質遺伝学的基盤を確立した。

研究成果の学術的意義や社会的意義
重要な種多様性創出機構である生態的（適応放散的）種分化の背後にある遺伝子・ゲノム基盤を追究することが近年可能となってきたが、研究のモデル系は陸上・陸水生物に極端に偏っており、海洋の種多様性創出における当該研究は、その莫大な種多様性の存在にも関わらず、未開拓領域となっている。この理由の一つは、一般に海洋生物は飼育繁殖・育成が難しく、様々な遺伝学的アプローチを展開する際の材料としての扱いにくさにある。本研究では、応用的な水産研究で培われてきた技術を適用することで、海洋の生物多様性創出と関連した表現型の進化機構を追究するための研究リソースを作出することができ、今後の研究展開のための基盤を確立した。

研究成果の概要（英文）：Tropical and subtropical coastal environments have extremely high species diversity on earth. In general, physical barriers to gene flow that theoretically prevent allopatric divergence are rare in marine environments, and therefore this extreme diversity remains a big mystery for marine biologist. However, there are the complicated microhabitats created by living organisms, and the diverse spatial niches can frequently promote ecological speciation in a variety of organisms. This study established research resources for exploring evolutionary genetic basis underlying adaptive phenotypic diversification that can drive ecological speciation, eventually adaptive radiation in the marine environments, using the anemonefishes as a model system.

研究分野：生態学・進化生物学

キーワード：海洋生態学 海洋生物学 魚類学 形質遺伝学 表現型進化 表現型適応 種多様性 サンゴ礁魚類

1. 研究開始当初の背景

近年のゲノム科学や生命科学の技術革新は、野生生物における種多様性創出の詳細なプロセスやメカニズムを追究することを可能としてきた。特に生態学者のようなマクロ系生物学者を魅了する種分化機構である生態的(適応放散的)種分化現象の遺伝・ゲノム基盤を追究は盛んに行われており、陸上・陸水環境における進化的モデル生物を用いてこの現象に関わる理論や仮説の検証に大きな貢献をしている。

その一方で、遺伝子流動の物理的障壁に乏しい海洋環境、特に莫大な種多様性を保有する熱帯・亜熱帯域の浅海環境においては、生態的種分化が主要な多様性創出機構であると予測されているにもかかわらず、当該研究が未開拓領域となっている。その理由の一つとして、海洋生物では、ゲノム情報の解読以外の材料としての扱いにくさ、つまり、飼育・室内実験のし難さに起因する遺伝学的・生理生態学的な研究アプローチの制約が存在することが挙げられる。また、DNA解読技術の急速な発展に伴い、全ゲノム情報に基づく比較ゲノミクスは多様な海洋生物でも現実的に実施可能となってきたが、海洋における種分化現象は、その推定年代が、この分野の有名なモデル魚類であるイトヨ類やシクリッド類等と比較してかなり古く、集団ゲノミクスやゲノムワイド関連解析の有効性が期待しにくいことから比較ゲノミクスアプローチのみで種分化の背後にある遺伝・ゲノム基盤の全体像を明らかにすることは容易ではない。

本研究は、我が国の世界最高レベルの海産魚種育苗生産技術を活かすことで、このボトルネックを解消し、形質遺伝学と比較オミクスとの併用によって海洋の生態的種分化機構を描き出す研究課題を着想するに至った。海洋には、本研究のモデル系であるクマノミ類以外にも現象的には興味深い種分化研究のモデルが無数に存在するため、海洋環境を General question を問う生態学・進化学のモデル系の一つに押し上げるようとする先導的な試みの一つと言えよう。

2. 研究の目的

熱帯・亜熱帯域の浅海域は、地球上で最も種多様性が高い生態系の一つである。一般に海洋環境では、生活史全体にわたる移住(遺伝子流動)の障壁に乏しく、異所的種分化モデルのような機構は少なくとも小さな地理的規模では働きにくい。このような海域における著しい種多様性の存在は、海洋生物学上の大きなミステリーとなっている。その一方で、熱帯・亜熱帯海域には造礁サンゴ類に代表される生物による複雑で微細な生息場所が創出されており、多様な生息場所ニッチの存在により駆動される生態的種分化が広い分類群にわたって普遍的に生じているとの予測もある(Rocha et al., 2005; Puebla, 2009)。このような生態的種分化現象についてはその顕著なパターンである適応放散現象の実態やその歴史的過程を含めた詳細な進化機構を追究するためには、ニッチ分化の背後にある表現型の適応進化および副産物としての交配前隔離の遺伝・ゲノム基盤を描き出すことが重要である。

本研究では、当該現象が強く示唆されるカリスマ生物・クマノミ属魚類をモデル系とした。クマノミ類はインド太平洋の浅海域に生息し、刺胞毒を有する大型イソギンチャクとの共生で有名な魚類である。このグループは、世界中に約30種、日本にも6種が生息している。そのカリスマ性ととも、海洋動物としては飼育・繁殖が比較的容易であることから、生態進化発生学や共生現象の新たなモデル脊椎動物にしようする試みがあり(Roux et al. 2020)、一部の種で高精度な全ゲノム情報も既に利用可能となっている(Lehmann et al. 2018)。さらに、クマノミ類の種多様化は典型的な生態的(適応放散的)種分化によって生じたこと、つまり、イソギンチャク共生獲得という鍵革新の後、共生イソギンチャク種シフトに伴う新規ニッチへの進出が、このグループの急速な種分化を駆動したことが示唆されており、現時点では、本研究の問いの追究にも最も優れたモデル系と考えられる。本研究は、クマノミ属魚類をモデル系に、生態的種分化の背後にあると考え

られる表現型分化を示す近縁種の人為交雑家系の作出技術を構築し、種間交雑家系を基盤とした形質遺伝学的アプローチを導入することで、未開拓領域である

海洋生物多様性創出の進化遺伝基盤を追究する研究基盤を得ようとした。

祖先性
スズメダイ >>> 鍵革新
イソギンチャクとの
共生能の進化 >>> ニッチシフト
異なる宿主利用
と関連した生態的種分化



3. 研究の方法

(1) クマノミ類のニッチシフトと関連した表現型の探索

既報の研究から、クマノミ類の共生イソギンチャクシフト、つまりニッチシフトと関連していると考えられている表現型進化(体サイズや鰭形態など)はいくつか知られているが、本研究では新規の表現型探索を行った。特に着目した形質としては、生理・行動的変異のプロキシとしての脳外形である(しばしば脳のパーツサイズは種固有のニッチや生息環境を反映)。

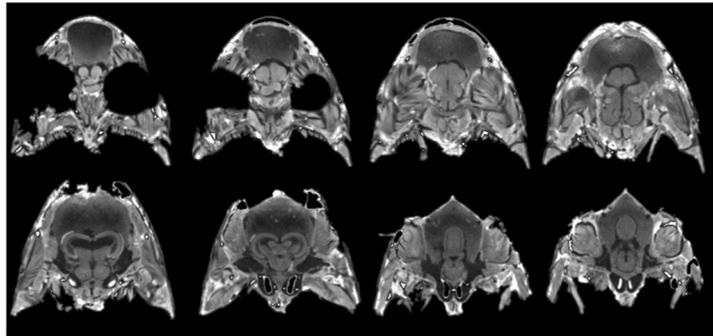
(2) クマノミ類における種間交雑家系の作出

クマノミ類のニッチ分化と関連した典型的な表現型分化を示す2種(クマノミ *Amphiprion clarkii* とカクレクマノミ *Amphiprion ocellaris*)を対象に、人工授精の技術開発と種間交雑家系の育成を実施した。

4. 研究成果

(1) クマノミ類のニッチシフトと関連した表現型の探索

クマノミ種間の生態的分化との関連が予測された脳のマクロ外形の精査を行い、種間(4種:クマノミ、カクレクマノミ、ハマクマノミ *Amphiprion frenatus*、ハナビラクマノミ *Amphiprion perideraion*)で比較した。X線マイクロCTを用いた立体構造解析から、共生するイソギンチャク類への依存性が低い種においては、視覚情報処理に係わる視蓋の相対サイズが大きく、さらに、網膜視細胞の組織生理学的解析から、このような種の視力が高いことも判明した。このような形質は、イソギンチャクへの依存性が低く、行動範囲が広いという生態的特徴と関連した新規の適応形質である可能性が示唆された。

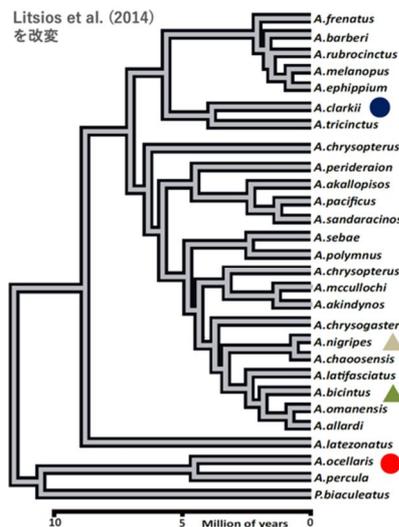


マイクロCTを用いた脳外形の解析

(2) クマノミ類における種間交雑家系の作出

本研究において、クマノミ類の人工授精技術を構築し、それを用いた種間交雑家系の作出に成功した。特に、クマノミ類の中で系統的に大きく離れた種であるクマノミとカクレクマノミ作出した種間F1交雑個体の形質発現に関する解析を行い、その生殖腺は、既報の純系個体の生殖腺の発達パターンと同様の特徴を有したことから、両種間に雑種不妊、つまり交配後隔離が進化していないことが強く示唆された。当初の予想とは異なりこのF1交雑個体の成長測度が遅かったため、本研究期間中にこの交雑家系を持ちいた次世代[戻し交雑(BC)家系またはF2交雑家系]の作出を実施することができなかったが、この家系は今後の形質遺伝学的研究(QTL解析による表現型変異の遺伝基盤の探索)や実験生態学的研究への有用性が期待できる。

本研究は新型コロナウイルスの影響下で実施したために、研究遂行上の様々な問題が存在し、当初の予定通りに進展しなかった側面もあるが、本研究では今後の研究展開において極めて重要な成果が得られた。



クマノミ類: インド・太平洋に約30種

		● カクレクマノミ	● クマノミ
ニッチ幅	狭 < 広		
体サイズ	小 < 大		
遊泳能力	低 < 高		
宿主依存度	高 > 低		
宿主の毒性	強 > 弱		

ニッチシフトと関連した表現型に顕著な分化が認められるクマノミ種間で人為的(人工授精)な交雑

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計0件

〔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 長島拓也・小北智之・河部壮一郎
2. 発表標題 生態的特性が異なるクマノミ種間におけるマクロ脳形態の比較
3. 学会等名 第30回魚類生態研究会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 小北智之・長島拓也・北沢宏貴・青木聡史・鈴木宏易
2. 発表標題 海洋適応放散研究のためのクマノミ種間交雑家系の作出
3. 学会等名 2021年度日本魚類学会年会（ウェブ大会）
4. 発表年 2021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
---------------------------	-----------------------	----

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