

スジハゼ複合種群における
遺伝的集団構造の形成にかかわる生態的特性の解明

2014 年

松井 彰子

要約

第 1 章 緒言

海洋生物の生息域は連続的ではなく、さまざまな物理的要因によって集団間の個体分散が制限され、遺伝子流動が制限されることで集団間に遺伝的差異が生じる。この遺伝的集団構造は遺伝的多様性に密接に関わっており、種内集団間および集団内の遺伝的多様性の保全には、遺伝的集団構造を把握し、その形成機構を解明することが不可欠である。遺伝的集団構造は、共通の物理的障壁の下でも、生態的特性の違いによって種間で異なることがあるが、生態的特性が遺伝的集団構造の形成に与える影響についての知見は乏しい。

本研究では、日本列島周辺海域に広く生息しているハゼ科魚類の「スジハゼ *Acentrogobius pflaumi*」に着目した。「スジハゼ」には形態的および生態的に異なる 3 タイプの存在が指摘されてきた。この 3 タイプは同所的に生息していることも多く、3 タイプが別種であることが示されれば、生態的特性と遺伝的集団構造の関係を検討するのに適した材料となりうる。本研究では、3 タイプが別種であることを検証した上で、3 種をモデル生物として各種の生態的特性と遺伝的集団構造を詳細に調べ種間で比較することにより、沿岸性魚類において生態的特性が遺伝的集団構造の形成に与える影響について明らかにすることを目的とした。

第 2 章 分類学的地位

形態的差異で区別される「スジハゼ」3 タイプが独立した種であることを検証するため、宮城県、京都府、鹿児島県でそれぞれ同所的に採集された各種計 32 個体、総計 96 個体を用い、ミトコンドリア DNA の COI 領域の部分配列約 500 bp を決定した。ハプロタイプ系統樹を作成したところ、各種は相互に単系統となり、平均塩基置換率は種内で 0.4–0.6%、種間で 8.6–15.5%であった。同所的な生息地において生殖的隔離が存在することから、3 タイプは互いに完全に異なる繁殖集団に属する別種であることが確認された。現在、この 3 種はツマグロスジハゼ *Acentrogobius* sp., スジハゼ *A. virgatus*, モヨウハゼ *A. pflaumi* という名で扱われている。

次に、後の章で扱う仔魚など、形態的特徴から種同定することが難しい標本の簡便な遺伝的種判別を開発することを目的とした。決定した 3 種の塩基配列の中で、各種に特異的な変異部分に結合する下流プライマーを 3 種類設計し、共通の上流プライマーとあわせて PCR 増幅を行った。このマルチプレックスハプロタイプ特異的 PCR 法 (MHS-PCR 法) により、各種ではそれぞれ異なる長さの DNA 断片が増幅され、また日本産の同属他種などでは増幅が認められないことが確認されたことから、本手法が 3 種の簡便かつ迅速で安価な遺伝的種判別法として有効であることが示された。

第3章 成魚の分布と生息環境

日本列島沿岸域におけるスジハゼ複合種群各種の地理的分布を明らかにすることを目的とし、「スジハゼ」の分布域として記録のある範囲を網羅するように設置した318地点で3種の採集調査を行った。その結果、3種の分布域は東北から九州にいたる広域で重なるが、ツマグロスジハゼは他の2種と比べ南寄りの分布を示し琉球列島にも分布していることが分かった。

次に、同一湾内における各種の生息域を調べることを目的とし、若狭湾西部海域をモデルフィールドとして、本海域の75地点で3種の採集調査を行った。また、生息環境を精査することを目的とし、2009年冬季と2010年夏季に、若狭湾の支湾である舞鶴湾の50地点で3種の定量採集と詳細な環境測定を行った。3種の分布と、実測した環境から求めた「実測変数」(水深・塩分・泥分率など10変数)および採集地点の地形データから算出した「地形変数」(水深、海底勾配、淡水の指標の3変数)との関係を多変量解析によって調べた。その結果、同一湾内での3種の生息環境および生息域は顕著に異なっており、季節や成長段階によらず、ツマグロスジハゼは湾奥部の小河川河口域など淡水の影響が大きく泥分が多い浅場に、スジハゼは湾奥部の泥分が比較的少ないアマモ場などの浅場にそれぞれ分布していたのに対し、モヨウハゼは湾奥部から湾中央部にかけての泥分が多い幅広い水深範囲に分布していた。このことから、ツマグロスジハゼとスジハゼの生息域は閉鎖性の高い環境に局所的に形成されるのに対し、モヨウハゼの生息域は閉鎖性の高い環境から比較的低い環境までの広範囲に形成されることが示唆された。

第4章 生活史

スジハゼ複合種群各種の生活史特性を明らかにし種間で比較することを目的とし、舞鶴湾内の1地点において、2009年10月から2010年11月にかけて定期的に3種を採集し、主に体長組成、生殖腺指数、卵サイズ、卵数とその季節変化から寿命、成熟齢、成熟サイズ、産卵期、浮遊仔魚期間、生涯の産卵数などを推定した。その結果、寿命、成熟齢、産卵期、浮遊仔魚期間では3種で顕著な違いはなく、いずれの種においても、春から夏にかけてふ化し、約2か月間の浮遊仔魚期を経て夏から秋に着底し、翌年の春から夏に産卵に参加した後、多くの個体が斃死するが、少数の個体が翌々年の産卵期まで生残することが分かった。生涯の産卵数については野外における産卵回数が不明であるため推測できなかったが、産卵数と飼育実験で得られた産卵回数とから種間で大きくは異なる可能性が示唆された。一方、成熟サイズと産卵期の長さについては種間で差異が認められ、ツマグロスジハゼとスジハゼに比べモヨウハゼの成熟サイズは小さく産卵期が長期に及んだ。このような種間差は成魚の生息環境に応じて仔魚の好適な環境への遭遇率が異なることと関係していると推察される。すなわち、ツマグロスジハゼとスジハゼではモヨウハゼと比べ産卵期が短くても、流れの影響を受けにくい湾奥部で産卵するため、仔魚が親の生息域周辺の好適な環境に着底できる確率は高いと考えられる。一方、モヨウハゼでは他の2種と比べて産卵期が長いこ

とで、流れの影響を受けやすい湾中央部で産卵する個体においても、仔魚が好適な環境に遭遇する確率が高く保たれている可能性が考えられる。

第5章 仔魚の分布と分散

スジハゼ複合種群の仔稚魚の耳石輪紋の日周性を検証することを目的とし、孵化時から飼育した3種の仔稚魚の日齢と扁平石の輪紋数を比較した。その結果、扁平石の輪紋数は日齢と対応していたことから、扁平石の輪紋計数は3種の仔稚魚の日齢推定に有効であることが示された。

次に、3種の仔魚期の分散機構を明らかにし分散の大きさを種間で比較するため、若狭湾西部海域において各種仔魚の成長段階ごとの水平および鉛直分布を調べた。水平分布調査は、2011年5月から10月に若狭湾の支湾である舞鶴湾の9地点において、2012年4月から10月に若狭湾西部海域の11点で行った。また、日周鉛直分布調査は、2012年6月に舞鶴湾内の1地点において24時間連続で行った。採集した仔魚標本は、第2章で開発したMHS-PCR法により種同定を行った後、耳石解析により日齢を査定した。この結果、ツマグロスジハゼとスジハゼの仔魚は舞鶴湾の湾奥部でのみ採集され、成魚の分布と概ね一致していたのに対し、モヨウハゼの仔魚は舞鶴湾内の全域および若狭湾の湾中央部にまで出現し、成魚よりさらに沖側でも分布が確認された。また、鉛直分布調査の結果、3種ともに孵化後約1週間までの初期仔魚は、日中に主に底層に、夜間に全層に出現したが、後期仔魚は昼夜をとおして主に底層に出現した。このことから、3種は同様の日周鉛直分布を示すが、ツマグロスジハゼとスジハゼの仔魚は浮遊仔魚期をとおして比較的流れの影響の小さな湾奥部に分布しているために分散が小さくなる一方で、モヨウハゼの初期仔魚は沖方向への流れの影響を受けやすい湾中央部の表層から中層にも分布しているために、個体群全体の沖方向への分散は他の2種と比較して大きくなると推察される。

第6章 遺伝的集団構造とその形成にかかわる生態的特性

スジハゼ複合種群の遺伝的集団構造を調べるため、日本列島周辺海域のほぼ同所的な24, 23, 22地点からそれぞれ採集された各種172, 146, 143個体を用い、ミトコンドリアDNAの*cyt b*領域の部分塩基配列800bpを決定した。種ごとに採集地点間の遺伝子流動の制限について調べた結果、ツマグロスジハゼとスジハゼでは地点間で遺伝子流動が制限されているのに対し ($\Phi_{ST} = 0.286, P < 0.001$; $\Phi_{ST} = 0.157, P < 0.001$)、モヨウハゼでは有意な制限が検出されなかった ($\Phi_{ST} = 0.012, P = 0.140$)。また、種ごとにハプロタイプネットワークを作成しSAMOVA (Spatial Analysis of Molecular Variance) を行ったところ、ツマグロスジハゼとスジハゼでは地域個体群が明瞭なグループ構造を示し、地理的な集団構造が強く見られたのに対し ($\Phi_{CT} = 0.348, P < 0.001$; $\Phi_{CT} = 0.222, P < 0.001$)、モヨウハゼでは地理的な集団構造がほとんど見られなかった ($\Phi_{CT} = 0.062, P < 0.001$)。これらの結果から、3種において、遺伝的集団構造の形成には各種の生息域および産卵期の長さに関わっている可能性が示唆され

た. すなわち, 湾奥部に局所的に生息し産卵期が比較的短いツマグロスジハゼとスジハゼでは, 仔魚期の分散が小さく, 仮に他集団から分散してきた仔魚がいたとしても好適な環境に着底する確率が低いために, 集団間の遺伝子流動が制限され各種内集団に特有の地理的分布が保たれているものと考えられる. 一方, 湾奥部から湾中部までの広範に生息し産卵期が長いモヨウハゼでは, 仔魚期の分散が大きく, 他集団から分散してきた仔魚が好適な環境に比較的たどり着きやすいために, 集団間の遺伝子流動が大きくなり遺伝的特性の地理的な偏りが小さくなると考えられる. また, ツマグロスジハゼとスジハゼとの間で遺伝的集団構造が類似していたことから, 現在の海流や氷期の海退時に形成された陸橋などの共通の物理的障壁によって2種の種内系列が同様に分岐した可能性がある. 一方, モヨウハゼでは明瞭な種内系列が認められなかったことから, 少なくとも現存するハプロタイプについては, 過去から現在いたるまで物理的障壁によって分岐を経験していないことが示唆された.

第7章 総合考察

沿岸生物の遺伝的集団構造の形成・維持機構には, 単一の生態的要因ではなく, 生活史特性, 生息環境, 行動などの様々な要因が複合的に関わっていると考えられる. したがって, 遺伝的多様性保全の観点から資源管理単位の設定や海洋保護区の設置など, 種内集団間の遺伝的差異と遺伝子流動による集団間のつながりを考慮する際には, 様々な生態的側面から対象種の遺伝的集団構造を検討する必要がある.