

ミドリイシサンゴにおける 産卵タイミングと生殖隔離

服田 昌之
お茶の水女子大学

深見 裕伸
カリフォルニア大学サンディエゴ校
スクリップス海洋研究所

Spawning timing and reproductive isolation in acroporids

M. Hatta · H. Fukami

●はじめに

サンゴの一斉産卵が広く知られるようになり、一般には、沖縄では初夏の満月の夜にサンゴの一斉産卵があると認知されているようである。実際には満月その日から数日ずれることが多く、同一海域でもビーチごとに産卵日が異なることも多い。慶良間では5月または6月の満月周辺で一斉産卵が起こり、ミドリイシの多くの種類が同調して配偶子のバンドルを放出する。卵も精子も海中では速やかに分散してしまうために、産卵のタイミングを同調させることは同種の中で受精率を高めることにつながる。実際に一斉産卵時の海水中のサンゴの精子密度は、短時間のピークから急速に、受精にふじゅうぶんな低密度に薄まってしまう (Omori et al. 2001)。そのいっぽうで別の問題が生じ得る。慶良間のサンゴ礁の多くではミドリイシが優占し、サンゴの被度が高い場所ではさまざまな種類のサンゴ群体がひしめきあって生育している。そのため一斉産卵においては、近隣の異種群体から放出された配偶子が会合ことになる。近縁な種間では雑種が生じる場合がよくあるため、サンゴでは多数種が一斉に産卵することによって多くの雑種が生まれている可能性が指摘されてきた。

●同調産卵と交雑

一斉産卵に参加するミドリイシにおいて、体系的な交配実験と遺伝的系統解析とを組み合わせることによって、複数の種の組み合わせで種間交雑が起こることや雑種化と戻し交配による種間での遺伝子の移入 (遺伝子浸透) があることが示唆された (Hatta et al. 1999)。形態では独立種と認識されてきたいくつかの種が、交雑をするとともに遺伝的には区別ができないという、種複合体とも言うべき特異な関係を有するのである (図1)。このような状況は、

異種の配偶子が高頻度で会合することがなければあり得ないのであるから、一斉産卵という特殊な生殖様式によって引き起こされてきたことは明らかであろう。

●産卵時刻の異なるミドリイシ

一斉産卵に参加する主要な種はミドリイシ属に属するが、すべてのミドリイシが一斉産卵に加わるわけではない。慶良間の阿嘉島周辺での詳細な調査によって、一斉産卵の3時間ほど前に配偶子バンドルを放出するミドリイシも見つかった (Hayashibara et al. 1993)。一斉産卵におけるバンドル放出は、22時から22時30分の間に集中する。ところがウスエダミドリイシ (*A. tenuis*) とドーンミドリイシ (*A. donei*) のバンドル放出時刻は19時から19時30分である。一斉産卵も含めて、日没時刻の年による違いによって産卵時刻は若干異なるものの、これら2種の産卵時刻が一斉産卵よりも早いことは毎年一定している。それはすなわち、産卵時刻は種ごとに

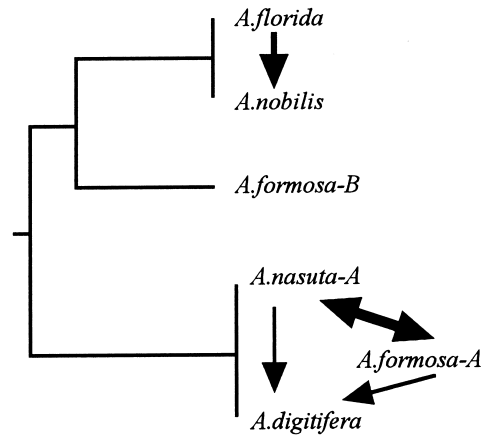


図1. 一斉産卵するミドリイシの生殖的遺伝的関係。交雑の方向と頻度を矢印と線の太さで示す。

表 1. 産卵時刻

種	バンドルセッティング時刻	バンドル放出時刻	インターバル時間
<i>A. donei</i> , <i>A. tenuis</i> , <i>A. yongei</i>	18:15-18:30	18:45-19:40	30-70 min
<i>A. austere</i> , <i>A. verweyi</i> , <i>A. vaughani-like</i>	18:15-18:30	19:50-20:30	95-130 min
一斉産卵種	20:15-20:30	22:00-22:30	60-155 min

遺伝的に決まっていることを示している。これらの産卵時刻の早い種の配偶子は、一斉産卵によって放出された配偶子と出会うことはまず考えられず、交雑する可能性も無いと思われる。

●産卵時刻が早いミドリイシ

ミドリイシサンゴは雌雄同体で、ひとつひとつの個虫の中に卵と精子が形成され、これらがひとつのバンドルに編み上げられて放出される。バンドルは形成されてからすぐに放出されるわけではなく、バンドルが個虫の口に現れて外部から目視できる状態であればとどまり、その後バンドルが放出される。そこで、バンドルが個虫の口に現れる時刻と、バンドルが放出される時刻に注目して、一斉産卵より早い時刻に産卵するミドリイシを探索した。その結果、前述の2種を含めて計6種のミドリイシの産卵時刻が早いことを見いだした(表1、Fukami et al. 2003)。ウスエダミドリイシ、ドーンミドリイシ、ヤングミドリイシ (*A. yongei*) の3種は、バンドルが個虫の口にセットされる時刻が18時30分頃、バンドル放出時刻が19時から19時30分で、バンドルセッティングから放出までのインターバルが30分から1時間であった。コイボミドリイシ (*A. austere*)、*A. verweyi*、そしてボーンミドリイシ (*A. vaughani*) に酷似するものの同種と確信できなかったもの (*A. vaughani-like* と表記) の3種は、バンドルセッティング時刻は前3種と同じであったが、インターバルが約2時間で、バンドル放出時刻は20時30分が主要であった。一斉産卵種では、バンドルセッティング時刻が20時30分頃、インターバルが2時間前後、バンドル放出時刻が22時から22時30分であった。これらのことから、

産卵時刻の早い2つの種群と一斉産卵の計3つのグループの間では、配偶子が相互に出会うことはほとんどないものと推測された。

●同調産卵における交雑

ウスエダミドリイシ、ドーンミドリイシ、ヤングミドリイシの3種は産卵時刻が同じで、阿嘉島周辺では前2種の群体数多くて同所的な生息が顕著である。そこで一斉産卵におけるのと同様に (Hatta et al. 1999)、同調的な産卵によって種間交雑があり得るのかを交配実験によって検証した。その結果、これら3種の間では、群体の組み合わせによっては50%を超える種間受精率を示すケースがあり、平均値でも12%から46%に達した (Fukami et al. 2003)。阿嘉島周辺ではウスエダミドリイシとドーンミドリイシの中間的な形態の群体が見られるが、もししたら雑種群体なのかも知れない。

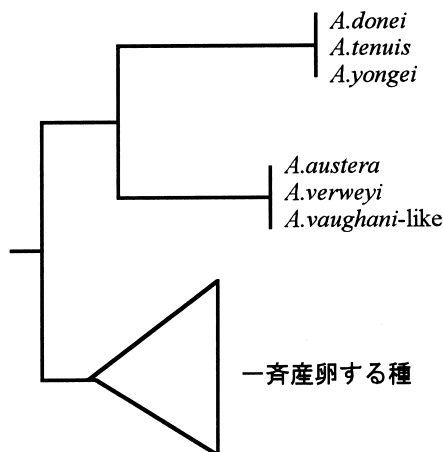


図 2. 産卵時刻の早いミドリイシの遺伝系統関係

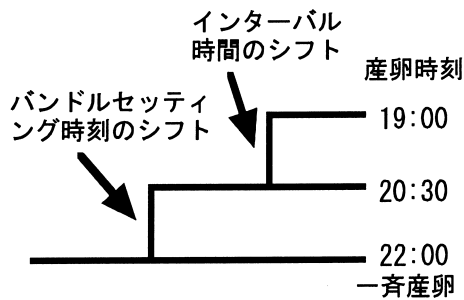


図3. 異なる産卵時刻の進化のイベント

●遺伝的系統関係

産卵時刻の早い6種について、既報 (Hatta et al. 1999) を踏襲して一斉産卵種と共に遺伝的系統解析を行った。その結果、産卵時刻が同じ種は遺伝的には区別することができないことが判明した (図2)。これは交雑の結果によって遺伝子浸透が起こったと解釈するとうまく説明できる。いっぽう、産卵時刻が異なるグループ間では、遺伝的な距離がじゅうぶんであり、遺伝子の交流が無いことがうかがえる。これは、産卵時刻の違いによって生殖隔離が確立されていることと整合性がある。

●産卵時刻の違いの進化

遺伝的系統関係と産卵時刻の違いから、どのような進化のイベントがあったのかを考えてみると、図3のようなシナリオが推定できる。ウスエダミドリイシのグループとコイボミドリイシのグループではバンドルセッティング時刻が同じであり、コイボミドリイシのグループと一斉産卵のグループではバンドル放出までのインターバル時間がほぼ同じである。一斉産卵型を祖先型と仮定し、まずバンドルセッティング時刻が早まった種群が出現し、それらの中で次にインターバル時間が短くなった一群が分岐した、と考えると最節約原理に則った説明ができる。いったん産卵時刻が異なれば、交雑による遺伝子移入が起きないために、遺伝的な分化は進行するであろう。

●おわりに

ミドリイシの産卵時刻は遺伝的に決まっているようであるが、どのような遺伝子が関わりどのような

変異によって産卵時刻が異なる種が進化してきたのかは全く未知である。バンドルセッティングは日没に伴ってどの程度暗くなったかという光条件に対する反応性の違い (岩尾 2000)、インターバル時間は体内時計ではないだろうかと考えているが、じゅうぶんな証拠はまだ無い。また、産卵タイミングが同じであれば交雑の可能性が高くなるが、一斉産卵種の間でも交雑しない種の組み合わせが多くあり、卵と精子の認識機構が重要であることも明らかである。この分子機構もまったく分かっていない。このようにミドリイシサンゴの種分化や雑種化に関しては未解決の課題が山積しているものの、産卵時刻の差は、同所的種分化を引き起こす機構として考える点で興味深い。

●引用文献

- Fukami H., M. Omori, K. Shimoike, T. Hayashibara and M. Hatta 2003. Ecological and genetic aspects concerned with reproductive isolation by differential timing of spawning in *Acropora* corals. *Mar. Biol.*, 142: 679-684.
- Hatta M., H. Fukami, W. Wang, M. Omori, K. Shimoike, T. Hayashibara, Y. Ina and T. Sugiyama 1999. Reproductive and genetic evidence for a reticulate evolutionary history of mass-spawning corals. *Mol. Biol. Evol.*, 16: 1607-1613.
- Hayashibara, T., K. Shimoike, T. Kimura, S. Hosaka, A. J. Heyward, P. L. Harrison, K. Kudo, and M. Omori 1993. Patterns of coral spawning at Akajima Island, Okinawa, Japan. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 101:253-262.
- 岩尾研二 2000. 造礁サンゴ産卵時刻のコントロール。みどりいし, 11: 24-25.
- Omori M., H. Fukami, K. Kobinata and M. Hatta 2001. Significant drop of fertilization of *Acropora* corals in 1999: An after-effect of heavy coral bleaching? *Limnol. Oceanogr.*, 46: 704-706.