

阿嘉島における ミドリイシ属サンゴの雑種種分化

磯村 尚子*

沖縄工業高等専門学校
生物資源工学科

深見 裕伸

宮崎大学農学部
海洋生物環境学科

Hybridization and speciation of *Acropora* in Akajima Island

N. Isomura* · H. Fukami

* E-mail: iso@okinawa-ct.ac.jp

●はじめに

ミドリイシ科ミドリイシ属サンゴ(*Acropora*; 以下、ミドリイシ)は、熱帯・亜熱帯および温帯のさんご礁生態系の基盤構成生物である造礁サンゴ(以下、サンゴ)の中で、最も種数の多い(世界に約 150 種)グループである。その種数の多さから、一度分化した種の間で交配が生じて雑種が形成され、その雑種体が種として確立される「雑種種分化」が生じていると考えられてきた(Veron 1995)。ミドリイシにおける雑種種分化の根拠として、1) 指状や樹枝状、テーブル状など種によって多様な形態を持つが、それらの中間形態が多くみられること、2) 多くの種が同調して同じ日時に精子と卵を放出するため(以下、多種同調産卵)、物理的に種間交配が起きやすいと考えられること、が挙げられる。

1)については、カリブ海に生息するミドリイシ 3 種、*A. cervicornis*、*A. palmata* および *A. prolifera* のうち、*A. prolifera* が雑種であることが明らかになっている(Volmer and Palumbi 2002)。雑種であることを確定したのは遺伝的な情報であったが、*A. prolifera* が雑種ではないかと予想できたのは、他の 2 種の中間形態を持っていたためである。2)については、ミドリイシの多種同調産卵がオーストラリアのグレートバリアリーフで報告されて以来(Babcock et al. 1986)、各地で種間交配実験が行なわれ、遺伝的に近い種間では受精できることが示された(例えば、Willis et al. 1997; Hatta et al. 1999)。しかし、多種同調産卵は自然界におい

て種間交配が起こる絶対条件であるが、グレートバリアリーフや日本の一部の地域以外では、年によって種間で産卵日や時間が異なることが多い(例えば、沖縄本島の瀬底島など)。さらに、種間交配が可能であったとしても、同種と異種の精子が同時に存在するときは、優先的に同種精子と受精することが示されている(Willis et al. 2006)。このことから、種間交配および雑種種分化は起こりにくく、同種のミドリイシ数が少ない辺境地域などの環境でまれに起こるものと考えられている。

その一方で、これらは「種間交配できる能力はあり、雑種体はできる」ことを明らかにしているが、「雑種種分化」が生じたことを示していない。雑種種分化が生じるには、多種同調産卵がおこる場所において、1) 種間交配がおこること、2) 雑種体が親種と同様に生活史のどの段階でも生存できること、3) 雑種体が妊性を持つこと、が必要である。特に3)は、雑種体が次世代を残し独立種として存在するために必要であるが、雑種体の妊性についてはミドリイシを含め、どのサンゴでも明らかになっていない。

以上をふまえ、著者らは、慶良間諸島の阿嘉島において雑種種分化の研究を行ってきた。阿嘉島はミドリイシの多種同調産卵が毎年みられる地域であるが(Hayashibara et al. 1993)、1998 年および 2001 年の大規模白化やオニヒトデの大量発生にともなう食害によりミドリイシの被度は白化前から半分以下に減

少している(谷口 2012)。これらの状況は、同種のサンゴ群体数が少ない辺境地域に似ていると考えられ、ミドリイシの種間交配と雑種種分化を明らかにするのに適しているといえる。研究対象としては、種間交配することが実験的に判明しており、多種同調産卵を行なう 2 種、トゲスギミドリイシ *A. intermedia*(以下、トゲスギ)とサボテンミドリイシ *A. florida*(以下、サボテン)を用いた。トゲスギは比較的浅い礁池内、サボテンはやや深場の礁縁に生息しているが、混在する場所も多くみられる。両者は形態の違いで明確に区別され、トゲスギは長い樹枝状(図 1A)、サボテンはメインの太い枝から多数の短い枝が突出する洗瓶ブラシ状である(図 1B)。ミドリイシの雑種研究を困難にしている原因として、サンゴは形態形質での分類が難しいことが挙げられる。カリブ海の先行研究から、雑種体は親種の間中間形態を示すことが予想されるが、形態的に類似しているミドリイシを対象種にした場合には、親種と雑種体の区別がつかない。本研究では、群体形が明確に異なるこれら 2 種を用いることで雑種の判別を容易に行うことが

できると期待できる。

以下、これまで得られた結果について簡潔に説明する。調査や実験の詳細は Isomura et al.(2013a)を参照していただきたい。

● 中間形態雑種

まず、阿嘉島・マジノハマにおいてトゲスギとサボテンの間期の群体形をもつ群体を探したところ、1 群体を見つけることができた(図 1C)。さらにこの群体の形態形質をトゲスギおよびサボテンと比較したところ、この群体は、まさに 2 種の間中間形態を示しており、種間交配由来の推定雑種であることが示唆された。

一方、2007 年に行なったトゲスギとサボテンの種間交配実験で得られたプラヌラ幼生を定着させ、5 年間飼育したところ、得られた雑種(確定雑種)は両種の間中間形態を示し(図 1D)、形態形質の測定結果からも推定雑種と類似した形態であることがわかった。さらに、核 DNA ミニコラーゲン領域を用いた予備的解析から、推定雑種はトゲスギとサボテンにみられる対立遺伝子

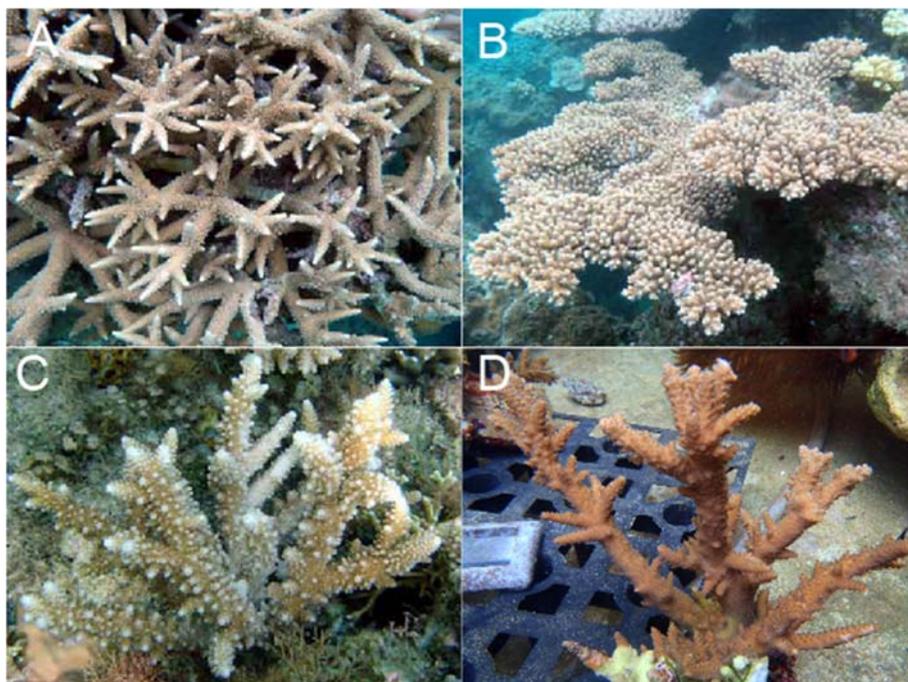


図 1 交配実験に用いたミドリイシ
A) トゲスギミドリイシ *Acropora intermedia*、B) サボテンミドリイシ *A. florida*、C) 野外推定雑種、D) 確定雑種

を持っており、遺伝的にもこの 2 種の交雑で生じた雑種であると推定された。

●産卵時間

トゲスギとサボテンは阿嘉島においては例年同日に産卵する (Hayashibara et al. 1993)。しかし、産卵時刻は全く同一ではなく、サボテンが 10 分から 30 分程度トゲスギより早く産卵する。交配実験を行なった 2012 年においても、両種は同日 (6 月 10 日) に産卵し、その時刻はサボテンが 21:45~21:50、トゲスギは 22:15~22:30 であった (日没時刻は 19:22)。推定雑種はこれら 2 種と同日に産卵し、トゲスギと同じ時間に産卵した。推定雑種が親種と考えられる 2 種と全く異なった時刻に産卵しないことから、以下 2 つが考えられる; 1) 産卵時刻は親種の影響を受ける、2) 産卵時刻の違いによる完全な交配前隔離は成立しがたく、親種との戻し交配の機会がある。

一方、2007 年から育成していた確定雑種については、2014 年に初めて産卵を確認することができた。現在論文を作成中のため、ここでは詳細を省略させていただきます。

●受精率

2007 年 6 月および 2012 年 6 月、阿嘉島周辺海域よりサンゴ群体を採集し、精子と卵を分けて交配実験を行なった。2007 年はトゲスギ 3 群体とサボテン 3 群体、2012 年はトゲスギ 3 群体とサボテン 4 群体および推定雑種 1 群体を用いた。受精率 (平均値) は、トゲスギおよびサボテンそれぞれの種内交配では 80% 以上

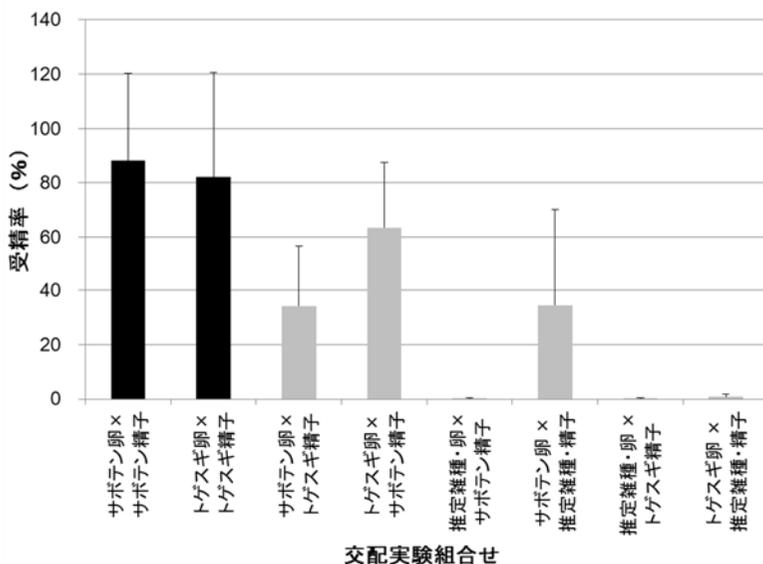


図 2 種内交配および種間交配の受精率 (2007 年と 2012 年に行なった交配実験結果の平均値) 黒は種内交配、灰色は種間交配を表す。エラーバーは標準偏差を示す。

と総じて高かった (図 2)。ただし、種内交配であるにも関わらず、両年ともに受精率が非常に低い (0~10%) 組合せがみられた。ミドリイシの受精率には、遺伝的類似度 (Isomura et al. 2013b) や複数群体の組み合わせ (Iwao et al. 2014) が関連しており、今回の低受精率の組合せでは上記 2 つのうちどちらかが受精に不適であった可能性がある。

一方、トゲスギ、サボテン、および推定雑種の中の種間交配では、卵と精子の組み合わせによって受精しないもの (0.1%; 推定雑種卵 × サボテン精子) から高率で受精するもの (63.5%; トゲスギ卵 × サボテン精子) までばらつきがみられた (図 2)。ミドリイシを始めとするサンゴの受精、特に自他認識機構はまだ明らかにされていないが、同種精子と優先的に受精すること (Willis et al. 2006) や、交配しない種間では受精時に精子の卵への反応がみられないこと (Morita et al. 2006) が報告されており、こうした現象が種間交配の受精率の低さの要因となっている可能性がある。

●発生とプラヌラ生残率および定着

2012年の交配実験において、受精から72時間後に各組み合わせから得られたプラヌラ幼生を20個体ずつ4つのシャーレに分け、受精後30日まで毎日生残数をカウントした。プラヌラ生残率は、推定雑種を除くと、種内・種間に関係なくサボテン卵の含まれる組み合わせで有意に高かった。ただし、推定雑種が含まれる組み合わせは、有意に低い値を示した。また、種内交配ではほぼ全部の胚が揃って発生したが、種間交配では種内交配よりも発生が遅れた上に、同じ時間に異なった発生段階の胚が混在していた。しかし、いずれも24時間後には発生段階がそろい、5日目からプラヌラ幼生の定着がみられた。

種間交配は、種内交配に比べて受精率は低いものの、その組み合わせの中には非常に高いプラヌラ生残率を示すものがみられた。また、種間交配で得られたプラヌラ幼生の変態・定着は種内交配由来の個体と同様であった。以上から、種間交配は少なくとも初期生活史には負の影響は与えておらず、雑種体が生き残る可能性は種内交配由来のものと同様であるといえる。さらに、「中間形態雑種」の項でも述べたように、種間交配実験で得られた確定雑種は定着後成体へと成長した。これらから雑種体は、瑣末的な相違はあるにせよ、種内交配由来のものと同様に、受精後胚発生し、プラヌラ幼生期を経て定着後、成長して成体になることができるといえる。

●まとめと今後の展望

これまでの結果から、多種同調産卵がみられる阿嘉島においてミドリイシの雑種種分化に必要な3つの条件、1)種間交配がおこること、2)雑種体が親種と同様に生活史のどの段階でも生存できること、3)雑種体が妊性を持つこと、を明らかにすることができた。しかし、さらに明らかにしなければならないことはたくさんある。

1つ目は、雑種体が「新しい種」として成立できるかどうかである。雑種体に妊性があることはわかったが、雑種体同士だけではなく親種とも交配可能であり、戻し交配が頻繁に行われるのであれば、生殖的・遺伝的に独立して種として成立できない。これらは、確定雑種を用いた交配実験により戻し交配の程度を調べていくことで明らかにできると考える。

2つ目は、どれくらいの数の雑種体が存在しているのか、またどの程度種間で遺伝子浸透が起こっているのかを遺伝的に明らかにすることである。今回、推定雑種の予備的な解析に用いたミニコラーゲン領域は、近縁種間での違いが少なく、扱う群体によっては2種を明確に分けることができないという問題点を有している。今後、マイクロサテライトなどによる詳細な遺伝的解析を進めていく予定である。

最後に、種間交配や雑種種分化はどのような場所でおこるかを明らかにすることである。阿嘉島のように毎年ではなくても、ごくまれに多種同調産卵する場所や、生息場所の辺縁であるいわゆる「辺境地域」に着目し、雑種種分化の起こり得る地域的条件を、本実験で行なったような諸実験や対象種の分布調査、さらに遺伝的解析を総合して検証する必要があるだろう。このように地域的な検証を重ねていくことは、ミドリイシひいてはサンゴ全体の種分化や進化を理解するのに必須であり、それによってサンゴ研究の長年の謎であった雑種種分化を解明していきたいと考えている。

●謝辞

本報は「Isomura N, Iwao K, Fukami H (2013) Possible natural hybridization of two morphologically distinct species of *Acropora* (Cnidaria, Scleractinia) in the Pacific: Fertilization and larval survival rates. *PLoS ONE* 8: e56701.」を基に加筆・改訂したものです。阿嘉島臨海研究所の保坂三郎理事長、大森 信前

所長には本研究に対して多大なるご理解とご協力をいただきました。この場をお借りして、改めて深く感謝いたします。この研究は JSPS 科研費・基盤研究 C(No. 26440225、研究課題名「ミドリイシ属サンゴの雑種種分化—雑種体の妊性と多種同調産卵からの解明—」、代表:磯村尚子)の助成を受けました。

●参考文献

- Babcock RC, Bull GD, Harrison PL, Heyward AJ, Oliver JK, Wallace CC, Willis BL (1986) Synchronous spawning of 105 scleractinian coral species on the Great Barrier Reef. *Marine Biology* 90: 379-394
- Hatta M, Fukami H, Wang W, Omori M, Shimoike K, Hayashibara T, Ina Y, Sugiyama T (1999) Reproductive and genetic evidence for a reticulate evolutionary history of mass-spawning corals. *Molecular Biology and Evolution* 16: 1607-1613
- Hayashibara T, Shimoike K, Kimura T, Hosaka S, Heyward A, Harrison P, Kudo K, Omori M (1993) Patterns of corals spawning at Akajima Island, Okinawa, Japan. *Marine Ecology Progress Series* 10: 253-262
- Isomura N, Iwao K, Fukami H (2013a) Possible natural hybridization of two morphologically distinct species of *Acropora* (Cnidaria, Scleractinia) in the Pacific: Fertilization and larval survival rates. *PLoS ONE* 8(2): e56701
- Isomura N, Baba Y, Nagata S, Nonaka M, Yamamoto HH (2013b) The relationship between genetic similarity and reproductive success in the branching coral *Acropora intermedia*. *Marine Biology Research* 9(2): 181-188
- Iwao K, Wada N, Ohdera A, Omori M (2014) How many donor colonies should be cross-fertilized for nursery farming of sexually propagated corals? *Natural Resources* 5: 521-526
- Morita M, Nishikawa A, Nakajima A, Iguchi A, Sakai K, Takemura A, Okuno M (2006) Eggs regulate sperm flagellar motility initiation, chemotaxis and inhibition in the coral *Acropora digitifera*, *A. gemmifera* and *A. tenuis*. *Journal of Experimental Biology* 209: 4574-4579
- 谷口洋基 (2012) オニヒトデの大量発生から 5 年、阿嘉島周辺のサンゴ礁の現状と将来の展望。みどりいし (23): 20-24
- Veron JEN (1995) Corals in space and time: The biogeography and evolution of the Scleractinia. Cornell University Press, Ithaca. 321pp
- Vollmer SV, Palumbi SR (2002) Hybridization and the evolution of reef coral diversity. *Science* 296: 2023-2025
- Willis BL, Babcock RC, Harrison PL, Wallace CC (1997) Experimental hybridization and breeding incompatibilities within the mating systems of mass spawning reef corals. *Coral Reefs* 16: S53-S65
- Willis BL, van Oppen MJH, Miller DJ, Vollmer SV, Ayre DJ (2006) The role of hybridization in the evolution of reef corals. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37: 489-517