

ていち No.141 別刷

海の温暖化による フグの分布域北上と雑種の増加

国立研究開発法人水産研究・教育機構水産大学校 生物生産学科

高橋 洋

海の温暖化によるフグの分布域北上と雑種の増加

国立研究開発法人水産研究・教育機構水産大学校 生物生産学科 高橋 洋

1. はじめに

フグといえば、トラフグを狙った延縄漁業が思い浮かびますが、国内で漁獲される天然のフグの約半分は定置網によって漁獲されています。定置網では主に産卵期にまとまった量の漁獲があり、主な漁獲対象種はトラフグをはじめ、マフグやゴマフグなどのトラフグ属魚類のフグです。身に脂肪を蓄えないフグは、産卵期でも味が落ちることはなく、さらに白子の付加価値もつくことから、地域によっては春先から初夏にかけての重要な漁獲物となっています。近年、海水温の上昇に伴うサンゴの白化現象や藻場の衰退、北海道でのブリの豊漁に象徴される魚類の分布域北上など、地球温暖化の海洋生態系への影響が顕在化してきています。例えば、フグ類やブリ類の全国の漁獲量に対する北海道の漁獲量の割合は、2010年より前に比べて、双方とも6倍以上に増えています。そして、このような急速な分布域の変化に伴い、かつてない規模で、異なる種の間で生まれた雑種が増えています。このような、海洋の温暖化に伴う分布域北上と雑種の増加は、これからの水産物の取り扱い、流通、および資源管理をより複雑で、難しいものにすると考えられます。そこで、今なぜこのような事態が起きているのか、その背景にある要因や、取り得る対策について、トラフグ属魚類のフグを例に解説したいと思います。

2. 雑種の多いフグ—その理由とは？

筆者はトラフグ属魚類の雑種の漁獲・流通状況を調査するために、毎年7月に宮城県気仙沼漁港で定置網によって漁獲されたフグ類を調査しています。2021年の調査では、全部で8種類のトラフグ属魚類のフグが一日の漁で水揚げされました。内訳は、トラフグ、マフグ、ショウサイフグ、ゴマフグ、ヒガンフグ、コモンフグ、シマフグ、そしてクサフグです。一属でこれほど多くの種が同時に水揚げされ、水産物として流通する魚類は、フグにおいて他にはありません。

市場などで水揚げされたフグを調べていると、これら典型的な個体のほかに、

どの種にも当てはまらない、いわゆる種類不明フグが100匹に1匹くらいの割合で混じっていることがあります(図1)。これらの種類不明フグには、異なる種間の交雑によって生まれた雑種と、遺伝的には純粋であるにもかかわらず、その種の特徴を持っていない種内変異が含まれます。現在、フグの取扱いに関する厚生省(旧厚生省)の通知では、このような種類不明フグは確実に排除することになっています(「フグの衛生確保について」昭和58年12月2日付け環乳第59号、厚生省環境衛生局長通知)。その理由として、体内に猛毒をもつフグを食べるというフグ食の安全が、食べても健康を害さない部位を、種ごとに数多くの検体を調べた上で成り立っているということがあります。稀に混じっている程度の種類不明フグの毒性(どこに毒をもつのか、またその毒の強さはどれくらいか)は不明であり、食の安全を考えると当然食品として流通させることはできません。

さて、これを他の魚で考えると、なぜこうもフグには種類不明が多いのかと疑問に思われるかもしれません。例えば、クロマグロを100匹水揚げしようが、1,000匹水揚げしようが、種類不明マグロは1匹も混じらないでしょう。その原因の1つが、トラフグ属魚類の進化のスピードにあります。

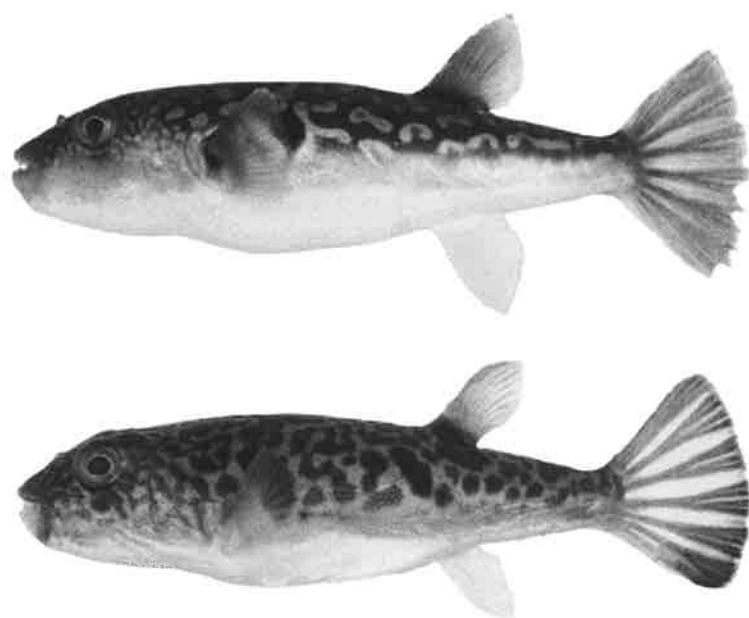
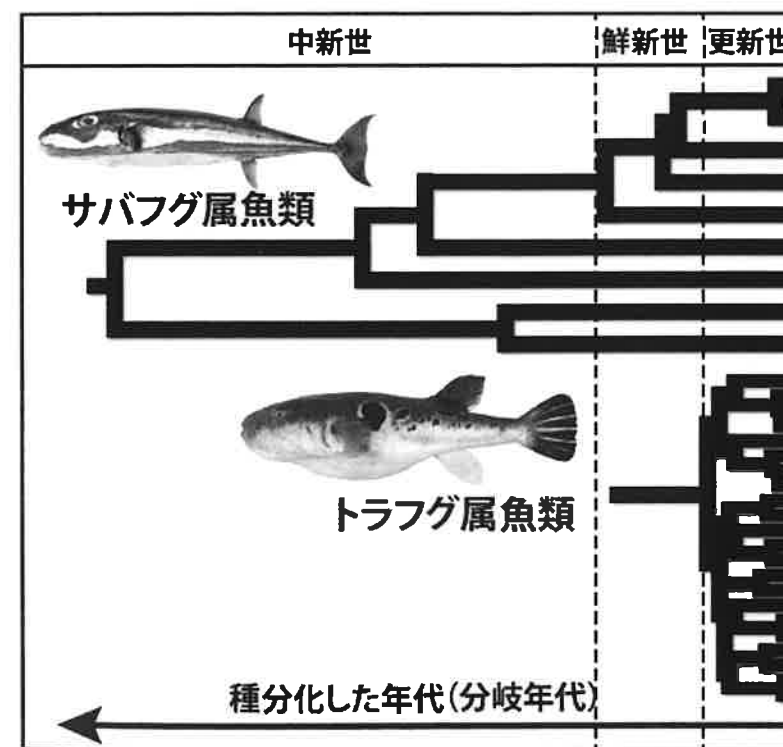


図1 種類不明フグの一例。上はシマフグとコモンフグの雑種、下はヒガンフグとコモンフグの雑種。

トラフグ属魚類には、高級フグ料理で有名なトラフグをはじめ、20種あまりの種が含まれます¹⁾。これらの種は、他の魚類のグループに比べて、ごく短い時間にたくさんの種に分かれた近縁種の集まりです(図2)。図2では、トラフグ属魚類と、同じフグの仲間(フグ科)のサバフグ属魚類の進化の歴史を比較しています。ちなみに、サバフグ属魚類には、シロサバフグやクロサバフグなど主に底びき網漁業で漁獲される水産有用種が含まれます。トラフグ属魚類は、鮮新世後期から更新世にかけて、わずか200万年~300万年前の間に20種あまりに分かれました²³⁾。一方、サバフグ属魚類は、2200万年という長い時間をかけて、わずか10種に分かれたにすぎません。このようなトラフグ属魚類の短期間の急速な種分化を、研究者は“爆発的種分化”と呼んでいます。

短期間に多くの種に分かれたために、トラフグ属魚類は互いによく似た姿形をしています。その一方で、トラフグのように重さ10kgにも成長するものもいれば、



Santini et al. (2013)より

図2 トラフグ属魚類(下)とサバフグ属魚類(上)の進化の歴史

クサフグのように 300g 足らずの小型種もいて、その大きさにはかなりのばらつきがあります。また、多くの種は海底で産卵しますが、産卵場の水深はさまざまであり、さらには川で産卵するメフグや、波打ち際で産卵するクサフグなどもあり、産卵生態もさまざまです。このように、単一の祖先種から、短期間にさまざまな環境に適応した多数の種が生み出される現象を、専門用語で適応放散と呼びます。トラフグ属魚類は、海水魚では数少ない適応放散の例として知られているのです。

適応放散は、淡水魚や陸上動物ではよくみられ、アフリカのタンガニーカ湖やマラウイ湖に生息するシクリッドという淡水魚や、ガラパゴス諸島に生息するダーウィンフィンチという小鳥が有名です。そして、これらの生物に共通してみられるのが、その進化の過程で種間交雑を繰り返しながら多様化してきたということなのです⁴⁵⁾。このことを考えると、トラフグ属魚類で種間交雑が時々起きることは自然なことであり、交雑はその進化の一部ともいえるのです。これまで雑種の親種がきちんと遺伝学的に特定された研究は 4 例あり、有明海におけるシマフグとナシフグの雑種⁶⁾、瀬戸内海におけるコモンフグとナシフグの雑種⁷⁾、東日本沿岸におけるショウサイフグとゴマフグの雑種⁸⁾、そして山口県沿岸などにおけるトラフグとマフグの雑種⁹⁾ が知られています。

このように、トラフグ属魚類は短期間の種分化を繰り返して生まれた近縁種の集合体であり、さまざまな組み合わせで雑種が生じるのはそのためだと思われます。そして、この爆発的種分化のきっかけが、フグの仲間が一般的に熱帯域に分布するのに対し、トラフグ属魚類だけが比較的水温の低い温帯域まで侵出したことだと考えられています。日本列島の大部分が温帯であり、北海道や東北の一部が亜寒帯の気候であることを考えると、日本近海はトラフグ属魚類の進化の最前線といえます。そこでは、雑種や種内変異などを通じて、その進化の一端を垣間見ることができるのです。

3. 東日本沿岸で起きた異変

その進化の最前線で、いま異変が起きています。2012 年秋に、筆者の研究室に茨城県水産試験場から「ショウサイフグによく似ているが、尻鰭の色が黄色いフグが市場から戻された、時にはこのような謎のフグが 20 匹以上も獲れる」と

いう情報が寄せられました。ショウサイフグは、関東地方ではポピュラーなフグで、カットウ釣りという独特の仕掛けを使った遊漁が盛んであり、また東日本沿岸では定置網でもまとまった漁獲があり、比較的安価で美味しいフグとして消費されています。それ以前は、雑種のフグが同時に何個体も漁獲されたことはなかったため、はじめは尻鰭の色が少し黄色みがかったショウサイフグなのではないか(ショウサイフグの尻鰭は白いのですが、時にうっすらと褐色味を帯びる個体があります)と考えていました。

すると続けざまに、今度は下関市の水産加工業者から「岩手県の普代村で漁獲されたフグの中に種類不明のフグがいる」と連絡があり、加工中に排除した 5 匹が研究室に届きました。そしてこの 5 匹も、上述の種類不明フグと同じく、尻鰭が黄色みを帯びるという特徴をもっていたのです(図 3)。この時はじめて、東

ショウサイフグ

背と側面に焦茶色の不定形の斑紋がある



白色

背と腹に小棘(トゲ)はない

雑種

背と側面の斑紋の色と大きさは中間的



薄い黄色

背と腹に弱い小棘(トゲ)がある

ゴマフグ

背と側面に藍黒色の小点が密布する



濃いレモン色

背と腹に小棘(トゲ)がある

図 3 ショウサイフグ、ゴマフグ、および両種間の雑種の特徴

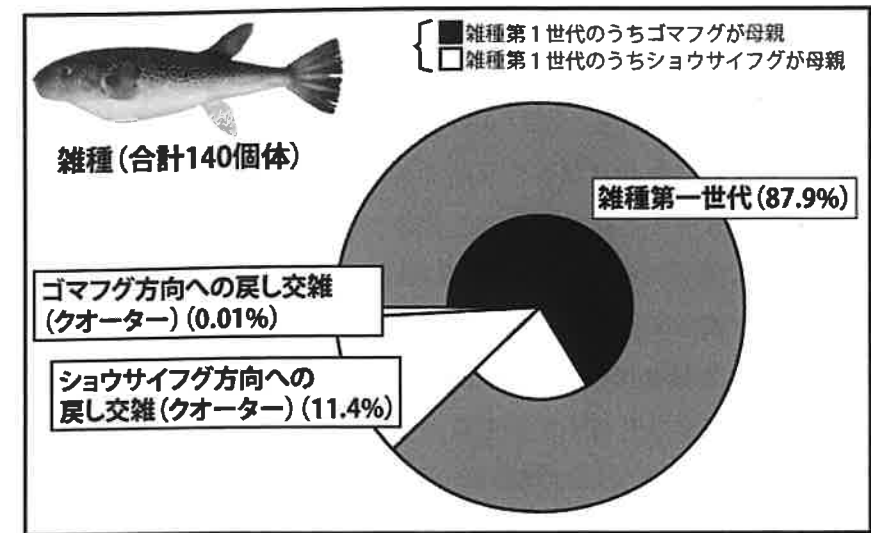
日本沿岸にこのような種類不明フグが大量に発生しているのではないかと気づきました。そこで、各県の水産試験場や先述の水産加工業者さんにご協力を頂き、岩手県沖から茨城県沖にかけての海域からたくさんの種類不明フグを集め、DNA分析による種・雑種判別をすることにしました。

その結果、驚いたことに、これらの種類不明フグの多くは、前述のショウサイフグと、茨城県ではほとんど漁獲されないゴマフグの雑種であることが判明しました⁸⁾。ゴマフグは本来日本海に多く、石川県の郷土料理である“フグの卵巣の糠漬け”は、主に産卵期に日本海側の定置網でまともって漁獲される本種を材料にしています。しかしながら、10年ほど前から、日本海の海水温上昇に伴い分布域が北に拡がり、津軽海峡を抜けて北海道南部太平洋岸や三陸沿岸の定置網でもまともって獲れるようになった種です（伊東尚登氏、私信）。

2012年から14年にかけて茨城県、福島県、および宮城県で漁獲された種類不明フグをDNA分析した結果、ショウサイフグとゴマフグの間の雑種149匹が確認され、その内訳は雑種第一世代が131匹、雑種第一世代が純粋なショウサイフグやゴマフグと再度交雑した戻し交雑個体—いわゆるクォーター—が18匹でした（図4）。純粋なショウサイフグとゴマフグが交雑して生まれた雑種第一世代が大半だったことは、この時点で今まさに交雑現象が進行していることを示しています。また、さらに驚いたことに、2013年の茨城県や福島県沖の試験操業の漁獲データから、同地域では雑種が全体の40%近くを占めていたことも分かってきました。この割合は、フグはもとより、これまで知られている他の海水魚の交雑現象のどれよりも高く、まさに空前の規模で種間交雑が起きていたのです。

4. 大規模な交雑現象はなぜ起きたのか？

なぜこのようなことが起きたのでしょうか？そのヒントは、交雑の方向性、つまりどちらの種が雌親でどちらの種が雄親か、を調べることによって得られました。雑種第一世代について、母親からのみ遺伝するミトコンドリアDNAの塩基配列を調べたところ、その8割近くがゴマフグを母親としていることが明らかになりました（図4）⁹⁾。生態学的な知見から、種間交雑は繁殖場所に一方の種が多く、もう一方の種が少ない状況で起きやすく、少ない方が雌親で、多い方が雄親の組み合わせで起きやすいことが知られています¹⁰⁾。これらのことを考え合



Takahashi et al. (2016)より

図4 ショウサイフグとゴマフグの雑種における雑種第一世代の割合（円グラフの外側）および雑種第一世代における交雑の方向性（円グラフの内側）

せると、ショウサイフグの産卵場に、何らかの理由でゴマフグが侵入し、たくさんのショウサイフグに混じってゴマフグが繁殖に加わったことが原因として浮上します。

大規模な交雑現象が起きた直前の2010年と2012年に、三陸沿岸を南下する津軽暖流が異常に強まったことが記録されています。またこの頃から、三陸沿岸の定置網にマダイ、サワラ、タチウオなど、これまで稀にしか獲れなかった暖流系の魚がまともって入るようになりました。これらを考え合わせると、日本海の海水温上昇により津軽海峡を越えて太平洋側まで分布を拡げたゴマフグが、この津軽暖流水に乗って三陸沿岸を南下し、福島県や茨城県沖のショウサイフグの産卵場所に達したことが、大規模な交雑現象の原因ではないかと考えられるのです。今後、三陸沿岸での調査を続け、津軽暖流の強さや流路と、雑種の出現頻度との関係を調べていくことにより、交雑現象の原因をはっきりさせたいと考えています。

この大規模な交雑現象は、今後どのように推移していくのでしょうか？近年、種分化して間もない近縁種が、人間活動がもたらす環境の変化によって再び一塊の集団（雑種群）に融合してしまうという“種分化の逆転”現象が淡水魚などで報告されています。ショウサイフグとゴマフグの場合も、このまま交雑が進めば、

種と種の境界が不明瞭になり、最悪の場合、両種共に絶滅して雑種ばかりになってしまうことも考えられます。あるいは、逆に雑種が減っていき、元通りほとんどが純粋なシウサイフグとゴマフグのみになる可能性、さらには、雑種が雑種同士で交配するようになり、シウサイフグからもゴマフグからも分かれて新しい種になる可能性も考えられます。

前述のように、筆者らは2017年より毎年1回、宮城県気仙沼漁港において漁獲されたトラフグ属魚類の調査を行っています。今のところ、2012～2014年頃にかけて観察された極めて高い雑種の混獲率はみられないものの、漁獲されたシウサイフグとゴマフグの中に2割ほど雑種が混じっている状態が続いています。また、2021年の調査では、雑種第一世代が純粋なシウサイフグやゴマフグと再度交雑した戻し交雑個体が若干増えている傾向がみられました。戻し交雑個体が増えているということは、自然下で少なくとも一部の雑種第一世代が成熟し、子孫を残していることを示しており、シウサイフグとゴマフグの遺伝子がさまざまな組み合わせで混じり合った個体が誕生していることを意味しています。今まさに、三陸の海で、海の温暖化が引き金となったフグの急速な進化をまのあたりにしているのかもしれません。

5. フグの分布域北上と雑種の増加への対策

水産庁の海面漁業生産統計調査によると、2010年頃までは概ね100トン未満だった北海道のフグ類の漁獲量が、2016年には700トン近くになり、都道府県別漁獲量で全国一位に躍り出ました。このことは、トラフグ属魚類でも量的にまとまって獲れるマフグやゴマフグの漁場が北に拡大していることを示しています。先述の通り、トラフグ属魚類はもともと交雑して雑種を作りやすい近縁種の集合体であり、気候変動によって種の分布範囲が大きく変化する中で、シウサイフグとゴマフグの間で見られたような交雑現象が、いつどこで、どのような組み合わせで起きてもおかしくはない状況です。今回起きたシウサイフグとゴマフグの雑種の大量発生では、水揚げ地である茨城県の水産試験場や出荷先の水産加工業者により、雑種が流通することなく排除され、さらに水揚げ地を管轄する茨城県などによって関係者に対して周知がなされました。一方で、茨城県以外への周知は行われておらず、新聞やテレビなどの報道により雑種の増加を初めて

知ったというフグ取扱者も多かったと思われます。温暖化による海洋の環境変化が加速する中、これからどのようにフグ食の安全・安心を確保していけばよいでしょうか。

フグが漁獲され、流通し、最終的に食品として消費者に提供されるまでの過程で、必ずふぐ処理者（フグの種類を鑑別に関する知識及び有毒部位を除去する技術等を有すると都道府県知事等が認める者）あるいはその立会いの下でフグが処理されます。すなわち、各都道府県等が認めたふぐ処理者がきちんとフグの種・雑種を鑑別すれば、食の安全・安心は確保できるということになります。しかしながら、現状では、ふぐ処理者の認定制度は都道府県ごとに異なっており、その知識および技術の水準が全国でばらばらな状況です。このことは、フグの漁場や流通経路が大きく変化する中で、自治体間でのふぐ処理者の資格の受入に支障をきたし、新たな産地においてふぐ処理者の経験的知識が不足する原因の一つになっています。

この問題に対応するために、厚労省は2019年に「ふぐ処理者の認定基準に関する検討会」を3回にわたって開催し、ふぐ処理者の知識及び技術の全国的な平準化に向けてふぐ処理者を認定する際の認定基準を取りまとめました（「ふぐ処理者の認定基準について」令和元年10月31日付け生食発1031第6号、厚生労働省大臣官房生活衛生・食品安全審議官通知）。この中で、ふぐ処理者に必要な知識として、トラフグ属では雑種が多く存在すること、そして、両親種が鑑別できない雑種ふぐは、確実に排除すること、という内容が、従来の種類不明ふぐは確実に排除するというに加えて、より具体的に示されました。さらに、ふぐ処理者が全国の雑種を含む種類不明ふぐの発生状況を確認することを求め、その拠り所となる情報については、厚労省医薬・生活衛生局食品監視安全課（以下、食品監視安全課）が定期的に都道府県等に対して雑種ふぐの発生・流通状況に係る調査等を行い、都道府県等に情報提供をうけました。

現在進みつつあるこれらの行政上の改革が機能すれば、ふぐ処理者は全国の雑種の発生状況をリアルタイムで把握することができ、またふぐ処理者の都道府県間の受入も進んで知識や技術の偏りが解消され、全国的にふぐ食の安全・安心が向上すると期待されます。そして、その成功の鍵を握っているのは、現場でフグを扱う人たちの情報発信—すなわち、怪しいフグに目を光らせ、万が一そのよう

なフグが発見された場合に、ただ排除するのではなく、水産試験場や市場衛生検査所などを通じて都道府県の食品衛生担当部局に伝えていただくこと一です。それが起点となり、全国の情報食品監視安全課に集められ、いわゆる“集合知”として全国のふぐ処理者にフィードバックされ、活用できるようになるからです。フグの漁場の急速な変化や雑種の増加、さらには直販などの流通形態の多様化に対して先手を打つ意味でも、関係各所が協力してこの制度上の改革を機能させ、消費者のふぐ食への安心感・信頼感のさらなる向上へとつなげていくことが大切です。

6. おわりに

地球温暖化の海洋生態系への影響が顕在化してきている中で、今まで獲れなかった温かい海の魚が獲れるようになったという話をよく耳にするようになりました¹¹⁾。その影で、フグの漁場が変化し、それに伴って近縁種間でかつてない規模で雑種が発生していること、またその対策について紹介してきました。温暖化によるフグの漁場の急速な変化は、今まで獲れなかったトラフグがまとまって獲れるようになり、新たな地域ブランドとして確立するなど、漁業者にとってプラスの面と、今回ご紹介したような雑種が増加したり、南方の種だったドクサバフグが獲れるようになったりと、マイナスの面の両方があると思います。特にドクサバフグについては、これまで分布域の北上が食中毒の発生によって確認される場合が多く、極めて危険性が高く注意が必要です。本項の最後に、このような状況に対する水産大学の取り組みを紹介させていただければと思います。

水産大学では、これまで各地で発生した雑種を含む種類不明フグや、食中毒原因種の DNA 分析による種・雑種判別を、水産試験場や保健所の依頼を受けて行ってきました。しかしながら、各機関から検体をお送りいただき、分析して結果を出すまでに最低でも2週間程度はかかり、また検体や結果のやり取りにも時間がかかっていました。そこで、各地の保健所などで一般的に備わっている分析機器（リアルタイム PCR 装置）で1時間程度と、ごく短時間で種・雑種判別ができる“種・雑種判別システム”を開発し、特許出願を行いました。このシステムを用いれば、各地の雑種を含む種類不明フグの発生を、水産大学を介さずとも、迅速に各都道府県で検知することができ、急速な海洋環境の変化に応じた検

査体制の迅速化に貢献できるのではないかと考えています。

また、現在水産大学では、水産技術研究所と協力して、全国の主要なフグの水揚げ地における雑種フグの漁獲・流通状況を、この種・雑種判別システムを用いて調べています。この調査を通じて、地域ごとの雑種の発生状況に関する情報を収集し、地域の状況に合わせた対策が打ち出せるような基礎資料にしたいと考えています。もし、私たちが調査にお邪魔するようなことがあったら、ぜひ声をかけていただき、現地のフグ情報をご提供ください。

加えて、今回ご紹介したショウサイフグとゴマフグの間の雑種のように、大量に漁獲される組み合わせについては、雑種の毒性も調査していく予定です。今のところ、雑種の外見からその両親種を正確に鑑別することは難しく、両親種が鑑別できない雑種ふぐは確実に排除するというルールが適用されます（図5）。従って、漁業者にとって、雑種は水揚げしても利用することのできないフグであり、その割合が高ければ高いほど、その損害は大きくなることとなります。しかしながら、もし水揚げしても利用することのできない雑種のフグを、漁業者が海に帰ってしまった場合、雑種のフグは純粋なフグに比べて生き残る確率が高くなり、



図5 大量に廃棄される雑種ふぐ（ほぼ全てがショウサイフグとゴマフグの雑種）。
下関市の水産加工会社（株式会社 蟹屋）で撮影。

さらに雑種が増えてしまうことになりかねません。シヨウサイフグとゴマフグのような組み合わせの場合、ある程度増減を繰り返しながらも雑種が存在し続けるとすれば、ダイナミックに進化するフグに合わせた柔軟な施策が必要になると思われまます。例えば、雑種が多く出現する組み合わせについては、雑種の外見から両親種を正確に鑑別できる基準を設け、雑種の毒性を定量的に調べた後に、利用可能とすることも一考に値するのではと考えています。

謝辞

本研究の一部は、生研支援センター「革新的技術開発・緊急展開事業（うち地域戦略プロジェクト）」および厚生労働科学研究費補助金「食品の安全確保推進研究事業」の支援を受けて行いました。

引用文献

- 1) 松浦啓一 (2017) 日本産フグ類図鑑. 東海大学出版部, 神奈川
- 2) Yamanoue Y, Miya M, Matsuura K, Miyazawa S, Tsukamoto N, Doi H, Takahashi H, Mabuchi K, Nishida M, Sakai H (2009) Explosive speciation of *Takifugu*: another use of fugu as a model system for evolutionary biology. *Mol Biol Evol* 26:623-629
- 3) Santini F, Nguyen MTT, Sorenson L, Waltzek TB, Lynch Alfaro JW, Eastman JM, Alfaro ME (2013) Do habitat shifts drive diversification in teleost fishes? An example from the pufferfishes (Tetraodontidae). *J Evol Biol* 26:1003-1018
- 4) Lamichhaney S, Berglund J, Almén MS, Maqbool K, Grabherr M, Martinez-Barrio A, Promerová M, Rubin C, Wang C, Zamani N, Grant BR, Grant PR, Webster MT, Andersson L (2015) Evolution of Darwin's finches and their beaks revealed by genome sequencing. *Nature* 518:371-375
- 5) Meier JJ, Marques DA, Mwaiko S, Wagner CE, Excoffier L, Seehausen O (2017) Ancient hybridization fuels rapid cichlid fish adaptive radiations. *Nat Commun* 8:14363. DOI: 10.1038/ncomms14363
- 6) Masuda Y, Shinohara N, Takahashi Y, Tabeta O, Matsuura K (1991)

Occurrence of natural hybrid between pufferfishes, *Takifugu xanthopterus* and *T. vermicularis*, in Ariake Bay, Kyushu, Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi* 57:1247-1255

- 7) Yokogawa K, Urayama K (2000) Natural hybrids between two species of puffer, *Takifugu vermicularis* and *T. poecilonotus*, obtained from the Seto Inland Sea, Japan. *Japan J Ichthyol* 47:67-73
- 8) Takahashi H, Toyoda A, Yamazaki T, Narita S, Mashiko T, Yamazaki Y (2017) Asymmetric hybridization and introgression between sibling species of the pufferfish *Takifugu* that have undergone explosive speciation. *Mar Biol* 164:90. DOI: 10.1007/s00227-017-3120-2
- 9) Tatsuno R, Miyata Y, Yoshikawa H, Ino Y, Fukuda T, Furushita M, Takahashi H (2019) Tetrodotoxin distribution in natural hybrids between the pufferfish species *Takifugu rubripes* and *Takifugu porphyreus*. *Fish Sci* 85:237-245
- 10) Wirtz P (1999) Mother species-father species: unidirectional hybridization in animals with female choice. *Anim Behav* 58:1-12
- 11) 日本海洋学会 (2017) 海の温暖化—変わりゆく海と人間活動の影響—. 朝倉書店, 東京