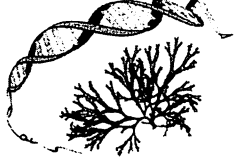


藻類学最前線



上井進也：大型藻類における最終氷期以降の分布拡大について

海藻においては同一の種の中にも大きな形態の変異がみられることが多いことはよく知られているかと思うが、遺伝的にどの程度の変異がみられるのかは意外と調べられていない。種内の遺伝的多様性が、どの地域に多く、またいずれの地域間で似ているかなどの情報はその種を保全する場合には重要な情報である。また、ごく最近に蓄積されてきた遺伝的変異は、塩基配列の変異よりはそれぞれの集団間にみられる対立遺伝子の頻度の違いとして現れることが多いため、その種の、とくに最終氷期以降（最終氷期は10000年前くらいまで）の系統地理について多くの情報を与えてくれる。本稿では最近発表されたヨーロッパのヒバマタの仲間の集団遺伝・系統地理学的解析の結果について紹介したい。

大雑把に言ってしまうとある集団の特定の遺伝子座を見た時に何種類の対立遺伝子があって、それぞれの対立遺伝子がどういう比率になっているかを調べ、その対立遺伝子の種類と比率の違いを集団間で較べるのが集団遺伝学的手法である。もう少し大雑把な話になるが、調べた対立遺伝子頻度の違いから、たとえば集団内での対立遺伝子の比率が似ていれば似ているほどその集団同士はより最近分かれた、という考察がなされるわけである。何を知りたいかによってサンプリングの方法やマーカーの種類、解析方法は違ってくるが、大抵は変異の早いマーカーを用い、頻度を知るという性質上、多くの個体を一つの地域集団からサンプリングし、解析にかける。古くはアロザイム（同一遺伝子座上の異なる対立遺伝子にコードされる酵素、これに対しアイソザイムは同じ触媒作用をもつ酵素群をいい、アロザイムより大きなくくりになる）を遺伝的マーカーとして用いた解析が主流であったが、最近ではマイクロサテライト（あるいはSimple Sequence Repeat: SSR）とよばれる、ゲノムDNA中に散在している1-2塩基ほどの短い配列の繰り返し配列に見られる反復数の変異を利用したものも多い。ちなみにアロザイムやマイクロサテライトなどは検出される変異（遺伝子座）のほとんどが核ゲノムにコードされていると言われているが、葉緑体やミトコンドリアの特定の領域をマーカーとして用いる場合も少なくない⁽¹⁾。

どのようなマーカーを使うにせよ集団遺伝学的な解析を行った場合、得られた遺伝子頻度と遺伝子型頻度からFst値あるいはGst値、 θ 値、 Φ_{st} 値という形でサンプリングをおこなった集団の間にみられる変異の程度を推測することができる。これらの値は計算方法や対応できるデータの形式が異なっているが基本的にあらわすものは同じものであり、数値が大きいほど比較している集団間の遺伝的分化が進んでいることを表し、 χ^2 検定により0よりも有意に大きいか検定される⁽²⁾。またそれぞれの集団が本当に一つの集団となっているか（つまりその集団が任意交配をおこなっており、集団と

みなした集まりが複数の集団を含んでいないか）、それぞれの集団内の遺伝的多様度はどの程度のものか、などサンプリングした集団そのものの情報も多く得られる。しかし本稿では系統地理と絡めながら集団の分化の面について紹介していきたい。

「集団間の遺伝的な分化」というが、ではどの程度の距離があれば、集団間に遺伝的な違いが見られるのだろうか？

Coyer *et al.*⁽³⁾の結果では流れ藻として長距離移動をする能力をもたないヒバマタ属の一種*Fucus serratus*の場合には2km以上離れている集団間には遺伝的な分化が見られるとしている。Coyer *et al.*⁽³⁾はスペインからノルウェイ、スウェーデンまでの北大西洋沿岸のいくつかの地域（図1, 左）で、それぞれ0.2-2kmの離れたいくつかの集団からサンプリングをし、またそのうちのいくつかの集団で2-4m²のコードラート、あるいは100 x 5 mのコードラートを用いて、位置関係を記録しながら50-150個体を調べるといって、距離のスケールをいくつかとってサンプリングし、1-100mの範囲で個体間に距離に応じた近縁性がみられるかどうか、どのくらい離れた集団間で遺伝的分化（統計的に有意なFst値）が見られるのかを調べている。結果としてCoyer *et al.*⁽³⁾では2 km以上離れている場合には集団間で有意な遺伝的分化が見られるとし、*F. serratus*におけるpanmictic unit（その内部にある亜集団間では遺伝的流動が大きく、結果として任意交配を行っている単一の集団と考えることのできるまとまり）は0.5-2kmほどであろうと結論している（例えば1km離れたスペインLa Cruna地方の2集団で $\theta = 0.050$, θ はFstと同義）。

参考までにLu & Williams⁽⁴⁾は同じヒバマタ目の*Halidrys dioica*で、4kmしか離れていない集団間では明らかな遺伝的分化は見られないとし（Fst = 0.018）、またEngelen *et al.*⁽⁵⁾はホンダワラ属の一種*Sargassum polyceratum*で150-200 m離れた集団間で有意な遺伝的分化（ $\Phi_{st} = 0.149$ ）を検出したとしている。Lu & Williams⁽⁴⁾は3つのアイソザイムを、Engelen *et al.*⁽⁵⁾はRAPD (Random Amplified Polymorphic DNA) をマーカーとして解析を行っており、またサンプリングの方法も異なっているので単純に比較できないが、例えば*H. dioica*の生活史のパターンは*F. serratus*と同じだが、成熟個体が流れ藻となる点は異なっているので、流れ藻の遺伝的交流への影響という点から興味深い。今回の*F. serratus*の結果と*H. dioica*や*S. polyceratum*の結果との違いがサンプリングや生育環境の違いによるのか、生物の違いによるのか、また生物の違いによるならばどのような性質が影響をもつのか、おおいに興味のあるところである。今後他の種でのデータの蓄積が期待される。

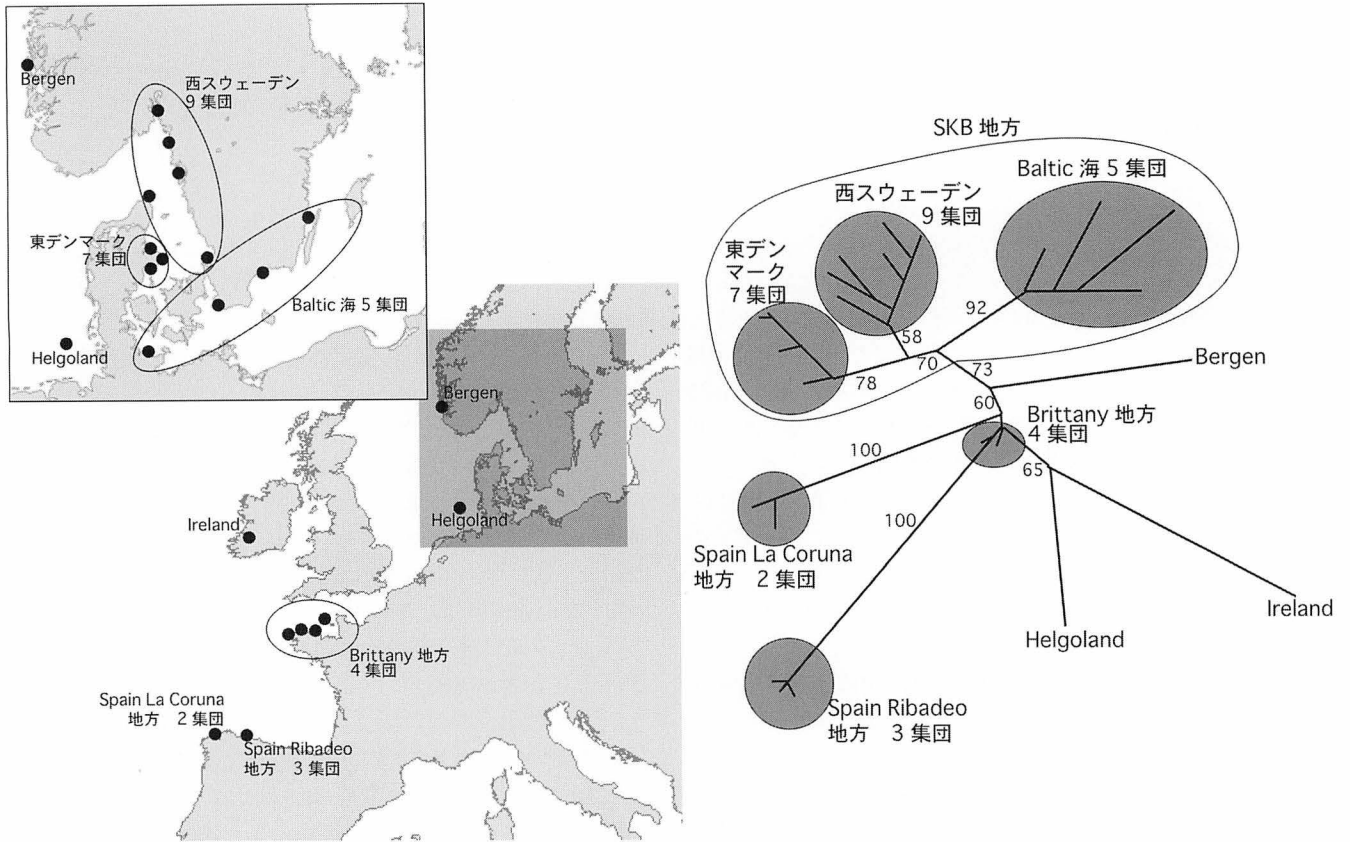


図1. ヨーロッパ各地の *Fucus serratus* 集団間を示した無根系統樹 (右) とそのサンプリングポイント (左)。地図中の点がサンプリングした地域を表し、系統樹および地図中の円は地域ごとのまとまりをしめす。それぞれのサンプリング地域から複数の集団をサンプリングしているため点の数と集団数は一致していない。地図中の挿入は網かけの部分拡大したもの。文献(3)より改変。

ヨーロッパ全域における遺伝的多様性の地理的分布

変異が地理的にどの地域に多いかは、その種の系統地理を考える時、変異の大きさそれ自体よりも多くの情報を与えてくれることがある。たとえば遺伝的に一樣な集団はごく限られた数の個体から始まった集団であるということはよく言われる。逆をいえば変異が多い集団というのは多くの、かつ遺伝的に多様な個体の集まりを祖先集団としているといえる。

上述の Coyer *et al.*⁽³⁾ の解析では、ヨーロッパ沿岸の *F. serratus* の遺伝的な多様性は Brittany 地方に高く、対立遺伝子の数をみると北海—北大西洋の他の地域の3倍、スカゲラック海峡からカテガット海峡を経てバルチック海にいたる地域 (以降 SKB 地方) の2倍という結果が得られている。また同じデータをもとに描いた無根系統樹 (図1, 右) では系統樹の中心付近に Brittany 地方の集団が集まり、そこからアイルランドとヘルゴランドのクレード、SKB 地方、スペインの Ribadeo 地方、そしてスペインの La Coruna 地方のそれぞれの集団が長い枝長で支持されるクレードとなった。具体的な数字をあげると Coyer *et al.*⁽³⁾ では7つのマイクロサテライトマーカーを使い (つまり7つの遺伝子座を調べていると言うこと)、*F. serratus* の分布域を網羅するように35集団 (2km以内のものは一つにまとめてある) から合計2393個体をサンプリングしている。一遺伝子座当たりの対立遺伝子の数は3.7—15.4であったが、その数は Brittany 地方 (13.6—

15.4, 平均14.52) で北海—北大西洋の他の地域 (3.7—7.4, 平均5.23) の3倍、SKB 地方 (5.4—8.6, 平均7.26) の2倍であった。

この系統樹の樹形と先の遺伝的多様性 (対立遺伝子の多様性) の結果を考えあわせると、*F. serratus* にとってレフュージア (避難地) として働いたのは Brittany 地方と考察するのが素直である。ちなみに氷河期においても暖かい気候のまま様々な生物群が生き残ることをゆるした地域をレフュージア (避難地) という。しかし、古気候学的な証拠から最終氷期の厳寒期 (25000—18000年前) には Brittany 地方には永久凍土が広がっていたと考えられている。つまり *F. serratus* には寒すぎたはずなのである。化石や花粉、さらには近年の分子系統・集団遺伝学的解析から、陸上植物や動物ではイベリア半島、イタリア半島、バルカン半島の3ヶ所がレフュージアとして働き、最終氷期以降この3ヶ所からヨーロッパに再移入した種が多いということが分かっている⁽⁶⁾。

この陸上植物・動物との違いに対して Coyer *et al.*⁽³⁾ は、やはり *F. serratus* にとってもレフュージアはイベリア半島沿岸であり、イベリア半島のすぐ北にあたる Brittany 地方には最終氷期以降分布をひろげる試みが、遺伝的に異なる集団から繰り返し行われ、移入集団間での交雑が Brittany 地方で度々起こったために、Brittany 地方に高い対立遺伝子多様度、遺伝的多様度がみられるのだろうと考察している。スペイン

沿岸の集団に遺伝的多様度が低かったのは、現在この地域が *F. serratus* の分布の南限にあたり、Brittany 地方とは逆に最終氷期以降、イベリア半島各地で集団の縮小・絶滅が相次いだ結果であろう。

バルト海周辺における遺伝的多様性

バルト海はスカンジナビア半島に抱きかかえられた海で、カテガット海峡、スカゲラック海峡をへて、北海、そして大西洋へとつながっている。最終氷期には完全に氷河に覆われていたが、その後一度海水化したもののその後淡水化が進んで、現在は入り口のスカゲラック海峡 (30 psu) からバルチック海 (7 psu) へと塩分の勾配が見られることが知られている。この SKB 地方でサンプリングされた *F. serratus* が北海の集団と分かれたのち、SKB の集団でまとまるという結果が得られていることは既に述べた。もう少し詳細に言うと SKB のクレードの中では最初にバルチック海 (7–15 psu) の集団が、それからブートストラップは高くないが東デンマークの集団 (21 psu) と西スウェーデンの集団 (15–30 psu) がそれぞれグループを形成して分岐している⁽³⁾。塩分との対応をみるとバルチック海と東デンマークの集団が分かれている点はいいが、広い塩分の範囲に生育する西スウェーデンの集団が一つにまとまっており、塩分に対応した集団の分化がみられるとは言い難い結果が得られている。解析の方法も異なるため単純に比較はできないが、この地域で行われた *Ceramium tenuicorne* を材料とした Gabrielson *et al.*⁽⁷⁾ の結果では RAPD マーカーにおいて弱いながらも塩分の変化に対応した集団同士のまとまりが報告されている。海藻類の汽水環境に対する適応がどの程度の困難を伴うものなのかは面白いテーマであり、この地域に分布する他の海藻を用いて生態学的研究を含めた解析を進められることが期待される。なおこの SKB 地方への移入は系統樹の結果からノルウェイ南西部付近からではないかと考えられている (イギリス北部の可能

性もあるがサンプリングしていない)。この地域と Brittany 地方の間にある北海やイギリス海峡は砂や泥が多く、*F. serratus* の生育には向いてないらしい。

まとめると、系統地理学的には最終氷期に *F. serratus* はイベリア半島付近 (おそらく地中海も) をレフュージアとして生き延びた後、Brittany 地方で遺伝的に分化した集団同士の交配を行いながら北へと分布の拡大を行う一方で、気候の温暖化で南方に残っていたままの集団は縮小、絶滅していったものと考えられる。これは多くの陸上植物や動物と同じシナリオである。しかし化石の残らない海藻ではレフュージアとなった地域を直接的に調べることはできない。これからより多くの種で同様の解析を行い、結果の一致性をみることで、より確かなことが判明してくであろう。また本稿では触れなかったが Coyer *et al.*⁽³⁾ の解析でいくつかの人為的移入が明らかになっている。人為的移入集団とそうでない天然集団を識別し、保護されるべき集団を明らかにすることを考えた時、種の分布を網羅するような遺伝的多様性の解明はこれからもっと重要になっていくであろう。

- (1) Sunnucks, P. 2000. Trends Ecol. Evol. 15: 199-203.
- (2) 綿野泰行 2000. p. 53-80. 岩槻邦男, 加藤雅啓 (編) 多様性の植物学 3 植物の種. 東京大学出版会. 東京.
- (3) Coyer, J. A., Peters, A. F., Stam, W. T. & Olsen, J. L. 2003. Mol. Ecol. 12: 1817-1829.
- (4) Lu, T. T. & Williams, S. L. 1994. Mar. Biol. 121: 363-371.
- (5) Engelen, A. H., Olsen, J. L., Breeman, A. M. & Stam, W. T. 2001. Mar. Biol. 139: 267-277.
- (6) Taberlet, P., Fumagalli, L., Wust-Saucy, A. G & Cosson, J. F. 1998. Mol. Ecol. 7: 453-464.
- (7) Gabrielsen, T. M., Brochmann, C. & Rueness, J. 2002. Mol. Ecol. 11: 2083-2095.

(日本学術振興会特別研究員 (研究従事機関) 神戸大学内
海域センター)