

藻類学最前線



藻場の遺伝的多様性研究：現状と今後の展望

秋田晋吾

はじめに

コンブ類やホンダワラ類などを主要な構成種として形成される藻場は、多くの水産有用種を含んだ多種多様な生物の生育場である (図 1a ~ d)。そのため、藻場の生態学には古くから大きな関心が払われてきた。近年は、藻場が衰退あるいは消失してしまう現象である磯焼けが世界各地で発生し大きな問題となっているため (図 1e, f)、磯焼けの発生機構 (例えば, Filbee-Dexter & Scheibling 2014, Vergés *et al.* 2014) や藻場の回復および保全 (例えば, Kuwahara *et al.* 2010, Westermeier *et al.* 2014) に関連した研究が数多く報告されている。

森林の保全には、2000 年代初頭から遺伝子解析が活用され、分断した森林の遺伝的多様性 (例えば, Bacles *et al.* 2004, 2005, Bacles & Ennos 2008) や地球温暖化による森林の分布シフト (例えば, Wardle & Coleman 1992) などが調べられている。一方、藻場の保全においては潜水機器を使用した現場観察が主流で、遺伝子解析はほとんど用いられていない。筆者は、藻場の生理生態調査に遺伝子解析を導入し、遺伝的多様性が藻場の維持機能に与える影響や遺伝的多様性を指標とした磯焼けの予測などを研究している。そこで、本稿では、藻場における遺伝的多様性研究の現状について述べた後、遺伝的多様性がコンブ類における藻場の維持機能に与える影響について既報の研究例をあげる。そして、筆者が博士後期課程の研究で行なった藻場の生育状況と遺伝的多様性の関連性について簡単に紹介する。最後に、遺伝的多様性を指標とした藻場研究の今後について言及する。

藻場における遺伝的多様性研究の現状

一般に、遺伝的多様性が高い個体群は環境変異や物理的攪乱に強いといわれている。これは、遺伝的多様性が高い個体群であるほど、様々な環境応答を示す個体が存在し、攪乱に対する許容範囲が広い集団であると考えられているからである。遺伝的多様性と個体群の維持機能については、陸上植物や海産被子植物でいくつか実証されている (Hughes *et al.* 2008 の Table 2 を参照)。例を挙げると、陸上植物のセイタカアワダチソウ *Solidago altissima* L. の群落では、同一の畑に遺伝的多様性の異なる個体群を 4 つ設けると、遺伝的多様性の高い個体群ほど、生産量が高く、生息する昆虫の数が多くなることが報告されている (Crutsinger *et al.* 2006)。また、アマモ *Zostera marina* L. の群落でも、遺伝的多様性の異なる個体群を同じ地点に作成し、物理的切断 (人為的な切断) からの回復速度を比較すると、遺伝的多様性の高い群落であるほどシュートの密度の回復が早いことが明らかになっ

ている (Hughes & Stachowicz 2004)。しかしながら、現在のところ、海藻の藻場では各地個体群の遺伝的多様性や連続性を調べる集団遺伝学的解析が主流で (例えば, Assis *et al.* 2013, Bermejo *et al.* 2018)、遺伝的多様性が藻場の維持機能に与える影響についてはほとんど研究例がない。特に、筆者が研究対象としているコンブ類の藻場では、後述する 3 例が報告されているにすぎない。

コンブ類の藻場において遺伝的多様性は何に影響を与えるのか?

遺伝的多様性がコンブ類における藻場の維持機能に与える影響について、1) 自家受精率が増加した場合の個体群の応答と、2) 高水温への耐性について調べた研究例を紹介する。

1) 自家受精の割合が増加した場合の個体群の応答

Raimondi *et al.* (2004) は、ジャイアントケルプ *Macrocystis pyrifera* (L.) C.Agardh を用い、自家受精率の

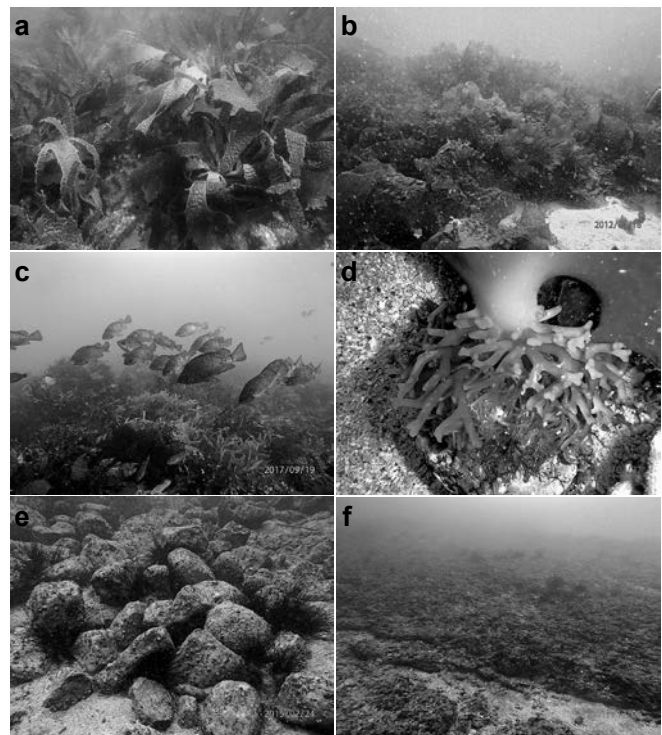


図1. 多種多様な生物の生息場である藻場と磯焼け域
a: 千葉県館山市のアラメ場, b: 静岡県沼津市のアントクメ場
c: アラメ *Ecklonia bicyclis* とヤツマタモク *Sargassum patens* の混成群落に生息するメバルの群
d: 付着器も多種多様な生物に棲家を提供 (Akita *et al.* in press)
e, f: 磯焼け域

増加が藻場の維持機能に与える影響について、コンブ類で初めて報告した。ここでは、同一の胞子体から由来する雌雄の配偶体から放出された配偶子が接合する場合を自家受精 (“selfing”) と定義している。この研究では、自家受精率 5%、50% および 100% の実験区を設けて、室内実験で配偶体の成熟と受精率を、野外実験で胞子体の生残率と成熟率を調べた。実験区は、同一の胞子体から得た遊走子を混合した区を自家受精率 100% とし、2 藻体の胞子体から得た遊走子を混合した区を自家受精率 50%、20 藻体から放出された遊走子を混合した区を自家受精率 5% とした。その結果、自家受精率が 100% の場合では自家受精率 5% と 50% の場合に比べて接合子の形成数が有意に低いこと、胞子体の生残率、成熟率および子嚢斑の面積が有意に減少することが明らかになった。子嚢斑は遊走子嚢の集合体であるため、その面積が減少すると放出される遊走子の数も減少する。また、ジャイアントケルプでは自家不和合性は認められなかったと報告している。

一方、Barner *et al.* (2011) は、一年生のコンブ科海藻である *Postelsia palmaeformis* Ruprecht を用いて、互いに遺伝子型が異なる 6 個体から由来する藻場を 7 つ作成した。そして、3 世代の間、自家受精と他家受精の頻度と次世代 (胞子体) の再生産数を調べた。すると、自家受精の頻度と次世代の再生産数はほとんど関連していなかった。

これら 2 種の自家受精に対する応答の違いについては、ジャイアントケルプでは放出された遊走子の半数が 100 m 未満の範囲に分散することに対して、*P. palmaeformis* の遊走子では 1 ~ 3 m しか分散しないことから、それぞれの種における繁殖戦略 (遊走子の分散距離) が影響しているのではないかという議論 (Johansson *et al.* 2013) がある。詳細な理由については今後の研究が待たれる。

2) 高水温への耐性

2013 年の夏に山口県の日本海沿岸で水温 29°C 以上の高水温塊が接岸し、カジメ類の藻場が広範囲にわたって衰退した (村瀬 2014)。同様に、オーストラリア西岸でも 2011 年の夏に高水温塊が発生し、同西岸の中～南部に繁茂していた *Ecklonia radiata* (C.Agardh) J.Agardh の群落が大きな被害を受けた。高水温の接岸後、中部では *E. radiata* の藻場が消失し、南部では残存した。そして、中部と南部の間では林冠の一部が消失し、小型海藻と *E. radiata* の混生藻場になった (Wernberg *et al.* 2016)。この現象における遺伝的多様性の関連を明らかにするために、高水温が接岸する 2011 年以前に解析した各地の藻場における光合成の量子収率と電子伝達速度、林冠消失からの回復速度を遺伝的多様性と比較した (Wernberg *et al.* 2018)。その結果、*E. radiata* の群落における遺伝的多様性は、高水温の接岸で *E. radiata* の群落が消失した中部で低く、群落が残存した南部で高かった。また、光合成の量子収率と電子伝達速度、林冠消失からの回復速度も同様に、中部で高く、南部で低かった。この結果から、遺伝的多様性の高い群落では生理生態的な機能が強く維持され

ているため、高水温への耐性も高いことが示唆された。彼らの研究によって、藻場でも遺伝的多様性が高い場合は、群落内の生理生態学的な機能が強く維持され、環境変異への耐性が高いことが初めて実証された。

藻場の生育状況と遺伝的多様性の関係性

これまで示したように、藻場でも遺伝的多様性が低下すると環境変異や物理的攪乱への耐性が低いことが明らかになりつつある。筆者は、一年生のカジメ科海藻であるアントクメ *Ecklonia radicata* (Kjellman) Okamura を用いて、個体群の生育状況 (衰退、長期間安定および拡大) と遺伝的多様性が関連しているのか調べてみた (秋田ら 2018)。

アントクメは、2015 年の 5 ~ 6 月に 11 産地から 265 藻体 (東京都伊豆大島、静岡県平沢、静岡県仁科、三重県早田浦、高知県土佐清水、鹿児島県串木野、鹿児島県長島、長崎県野母崎、長崎県新三重、長崎県壱岐姫崎および長崎県壱岐原島) を採集した。次に、アントクメのゲノム DNA 情報を基に開発したマイクロサテライトマーカー 10 座位 (Akita *et al.* 2018) を使用して、集団遺伝解析を行った。その結果、姫崎と原島には遺伝的な交流が認められたため、同一のグループとして扱い、11 産地を遺伝的に交流がない 10 個のグループ (伊豆大島、平沢、仁科、早田浦、高知県、串木野、長島、野母崎、新三重および壱岐) に分けた。そして、それぞれのグループの遺伝的多様性を判断する指数として、10 個体あたりに補正したアリル多様度 (AR)、10 個のマイクロサテライト遺伝子座のうち 7 個の遺伝子座で同じ遺伝子型を有する個体の割合 (P_{saxy})、遺伝子多様度の指数であるヘテロ接合度の期待値 (H_e) および近親交配の程度を表す近交係数 (F_{is}) を調べた。また、各産地の生育状況は文献調査 (伊豆大島: 駒澤ら 2011, 平沢: 石井 2007, Fujita *et al.* 2013, 早田浦: 倉島ら 2001, 石川ら 2017, 土佐清水: 田中 2006, 長島: 寺田 2011, 寺田ら 2013, 新三重: 南里 2011a, 2011b, 壱岐: 長崎県水産部 2012) により判断した。

遺伝的多様性解析の結果を表 1 にまとめた。アントクメの個体群が拡大している産地 (壱岐) では、 H_e が低く、 P_{saxy} と F_{is} が高かった。また、衰退傾向の産地 (新三重および土佐清水) では、 P_{saxy} は低く、 H_e と F_{is} が高かった。一方、個体群が長期間安定している産地 (長島、早田浦、平沢および伊豆大島) では、 P_{saxy} と F_{is} が低く、 H_e が高かった。これは、

表 1. 遺伝的多様性の指数と個体群の生育状況との関連性

個体群の種類	遺伝的多様性の指数	ヘテロ接合度の期待値 (H_e)	遺伝子型を共有する割合 (P_{saxy})	近交係数 (F_{is})
拡大傾向		低	高	高
衰退傾向		高	低	高
長期間安定		高	低	低

長期間個体群が安定している場合、多様な遺伝子型の個体から集団が形成され、自家受精や近親交配が行われる頻度が低いと解釈できる。上記で紹介したように、オーストラリア西岸の長期間安定している *E. radiata* の群落でも遺伝的多様性は高い。しかしながら、個体群が拡大している産地では、はじめに少数の藻体に移入した後、自家受精もしくは近親交配を繰り返しながら個体数が増加するため、 H_e が低く、 P_{saxy} と F_{is} が高くなると推察できる。また、衰退している個体群では、衰退とともに個体群の生育密度が低下し、自家受精や近親交配の割合が徐々に多くなっていくことで F_{is} が上昇すると考えられる。カジメ類では、遊走子が数 m しか分散しないことが確認されており（大野ら 1983, 柳瀬ら 1983）、生育密度の低下とともに自家受精や近親交配の割合が増加することを裏付ける。今後、遺伝的多様性と生育状況についてより多くの藻場構成種で調査を行い、藻場の状況を表す指標としての有効性について検討していく必要がある。

筆者は上述のパラメーターの中でも、近親交配の程度を表す近交係数 (F_{is}) に着目している。 F_{is} は各地の生育状況と関連し、衰退傾向の産地で高く、長期間維持されている個体群で低かった。これについては集団遺伝学的解析の報告例でも同様な傾向が得られている。フランスのブルターニュ地方で長期間維持されている *Laminaria digitata* (Hudson) J.V.Lamouroux と *Laminaria hyperborea* (Gunnerus) Foslie の個体群では、いずれも F_{is} が低い (Robuchon *et al.* 2014)。また、ポルトガル沿岸の *Saccorhiza polyschides* (Lightfoot) Batters では、過去 2 年間の調査で衰退が確認できた個体群やその周囲の個体群において F_{is} が高い (Assis *et al.* 2013)。これらのことから、少なくともコンブ類においては、藻場の状況を表す指標として F_{is} が有効である可能性が高いと筆者は考えている。海藻以外の生物を含めても、これまでに F_{is} と個体群の生育状況との関連性についての報告はない。より多くのコンブ類で F_{is} と生育状況の関連性を調査していくと同時に、これが関連する理由についても明らかにしたい。

今後の展望

本稿では、はじめに、遺伝的多様性が個体群の維持機能に与える影響について、陸上植物とコンブ類の研究例を紹介した。現在の研究例はごく僅かではあるが、遺伝的多様性は藻場の維持機能にも影響を及ぼしている可能性が高いと筆者は考えている。そのため、従来の潜水機器を用いた藻場の生理生態調査に遺伝子解析を組み合わせた研究を行い、遺伝子多様性が藻場構成種の成長や成熟に与える影響など、遺伝的多様性と藻場の維持機能の関連性について多くのことを解明していきたい。陸上植物と異なり、海藻は複雑な生活環を持つため、海藻独自の興味深い現象が明らかになるのではないかと個人的に期待している。

遺伝的多様性を考慮した藻場の管理については、Valero *et al.* (2011) が初めてレビューしたが、当時は藻場における

遺伝的多様性の調査例がわずかで、小規模スケールでの解析が多数を占めたため、その将来性への言及に留まっていた。現在、潜水調査のできる海藻研究者が減少傾向にあるなか、遺伝子解析は汎用性のある藻場調査のツールになりうると考えられる。藻場の生育状況と遺伝的多様性との関連性で紹介したように、将来的には、藻場の生育状態や過去の消長履歴が明らかになるような遺伝的な指標を作成したい。

遺伝的多様性を考慮して藻場を管理するためには、集団遺伝学的解析で遺伝的に交流のある集団を明らかにしグループ分けする作業も重要である。一般的に気胞を持たないコンブ類は遊走子の分散距離が短いと考えられているが、最近、興味深い報告があった。*Lessonia trabeculata* Villouta & Santelices では、子嚢斑を形成した藻体片が植食性魚類 *Aplodactylus punctatus* に摂餌、消化、排泄された後でも遊走子を放出するという (Ruz *et al.* 2018)。もしかすると、陸上植物の種子を鳥類や昆虫類が運搬するように、コンブ類の胞子も魚類により運搬されている可能性がある。また、深所でも生育可能な種類では目の届かない水深で個体群が交流している可能性もある。今後、集団遺伝学的解析の増加に伴い、興味深い現象が明らかになるだろう。

本稿では、簡単であるが藻場の遺伝的多様性研究についての現状を紹介した。世界各地で磯焼けが発生し藻場は衰退傾向にあるため、藻場を効率的に保全する方法が必要である。藻場の遺伝的多様性に関する研究は新しい分野であり、今後研究が進展することにより、藻場保全に関わる重大な発見が得られるかもしれない。

謝辞

本稿をご校閲いただいた東京海洋大学の藤田大介准教授と二羽恭介准教授に心より御礼申し上げます。また、神戸大学内海域環境教育センターの羽生田岳昭助教と慶應義塾大学の仲田崇志特任講師には、本稿の取りまとめに際しまして有益なご助言を頂きました。遺伝的多様性の解析においては、東京海洋大学の廣野育生教授、坂本崇教授および近藤秀裕教授に作業スペース、分析機器およびソフトウェアを提供いただきました。心より深謝致します。サンプルの採集は、東京都島しょ農林水産総合センターの駒澤一朗博士と飯島純一氏、静岡県水産技術研究所の長谷川雅俊博士と山田博一氏、三重大学藻類学研究室の倉島彰准教授、尾鷲市役所水産技師の石川達也博士、高知大学海洋植物学研究室の平岡雅規准教授と田中幸記博士、鹿児島大学水圏植物学研究室の寺田竜太教授と渡邊裕基博士（現所属：神戸大学内海域環境教育センター）、国立研究開発法人水産研究・教育機構西海区水産研究所の吉村拓氏、清本節夫博士、(株)ベントスの南里海見氏、オフィス MOBA の中嶋泰氏にご協力いただきました。心より感謝申し上げます。アントクメの遺伝的多様性解明は JSPS 特別研究員奨励費 (15J11734) により実施されたものです。ここに記して感謝の意を表します。

引用文献

- 秋田晋吾・小祝敬一郎・近藤秀裕・廣野育生・坂本崇・藤田大介 2018. 遺伝子多様度解析を用いたアントクメ個体群の消長予測. 藻類 66: 62.
- Akita, S., Koiwai, K., Hanyuda, T. et al. 2018. Development of 11 *Ecklonia radicata* (Phaeophyceae, Laminariales) SSRs markers using next-generation sequencing genomic analysis. J. Appl. Phycol. 30: 2111–2115.
- Akita, S., Yamada, H., Ito, M. & Fujita, D. in press. Seasonal changes in taxon richness and abundance of mobile invertebrates inhabiting holdfast of annual kelp *Ecklonia radicata* (Phaeophyceae, Lessoniaceae) the central Pacific coast of Japan. Phycol. Res. doi: 10.1111/pre.12353
- Assis, J., Coelho, N. C., Alberto, F., Valero, M., Raimondi, P., Reed, D. & Serrão, E. A. 2013. High and distinct range-edge genetic diversity despite local bottlenecks. PLoS One 8: e68646.
- Bacles, C. F. E. & Ennos, R. A. 2008. Paternity analysis of pollen-mediated gene flow for *Fraxinus excelsior* L. in a chronically fragmented landscape. Heredity 101: 368–380.
- Bacles, C. F. E., Lowe, A. J. & Ennos, R. A. 2004. Genetic effect of chronic habitat fragmentation on tree species: the case of *Sorbus aucuparia* in a deforested Scottish landscape. Mol. Ecol. 13: 573–584.
- Bacles, C. F. E., Burczyk, J., Lowe, A. J. & Ennos, R. A. 2005. Historical and contemporary mating patterns in remnant populations of the forest tree *Fraxinus excelsior* L. Evolution 59: 979–990.
- Barner, A. K., Pfister, C. A. & Wootton, J. T. 2011. The mixed mating system of the sea palm kelp *Postelsia palmaeformis*: few costs to selfing. Proc. R. Soc. B 278: 1347–1355.
- Bermejo, R., Chefaoui, R. M., Engelen, A. H. et al. 2018. Marine forests of the Mediterranean-Atlantic *Cystoseira tamariscifolia* complex show a southern Iberian genetic hotspot and no reproductive isolation in parapatry. Sci. Rep. 8: 10427.
- Crutsinger, G. M., Collins, M. D., Fordyce, J. A., Gompert, Z., Nice, C. C. & Sanders, N. J. 2006. Plant genotypic diversity predicts community structure and governs an ecosystem process. Science 313: 966–968.
- Filbee-Dexter, K. & Scheibling, R. E. 2014. Sea urchin barrens as alternative stable states of collapsed kelp ecosystems. Mar. Ecol. Prog. Ser. 495: 1–25.
- Fujita, D., Ishii, R., Kanyama, T., Abe, M. & Hasegawa, M. 2013. Patchy and zoned *Diadema barrens* on central Pacific coast of Honshu, Japan. In: Johnson, C. (ed.) Echinoderm in a changing world. pp. 187–193. Taylor and Francis Group, London.
- Hughes, A. R., Inouye, B. D., Johnson, M. T. J., Underwood, N. & Vellend, M. 2008. Ecological consequences of genetic diversity. Ecol. Lett. 11: 609–623.
- Hughes, A. R. & Stachowicz, J. J. 2004. Genetic diversity enhances the resistance of a seagrass ecosystem to disturbance. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 101: 8998–9002.
- 石井理香 2007. 静岡県内浦湾沿岸ガロマ場における海藻植生に関する研究. 東京海洋大学大学院修士論文.
- 石川達也・戸瀬太貴・阿部真比古・岩尾豊紀・森田晃央・前川行幸・倉島彰 2017. 三重県早田浦におけるガンガゼ除去に伴う海藻植生の変化. 日本水産学会誌 83: 599–606.
- Johansson, M. L., Raimondi, P. T., Reed, D. C., Coelho, N. C., Serrão, E. A. & Alberto, F. A. 2013. Looking into the black box: simulating the role of self-fertilization and mortality in the genetic structure of *Macrocystis pyrifera*. Mol. Ecol. 22: 4842–4854.
- 駒澤一朗・滝尾健二・有馬孝和・安藤和人・川辺勝俊 2011. 2004年の伊豆大島におけるアントクメの生育状況. 東京都水産海洋研究報告 5: 7–16.
- 倉島彰・森田晃央・栗藤和治・前川行幸 2001. 三重県早田浦の海藻植生. 三重大学生物資源紀要 27: 41–49.
- Kuwahara, H., Hashimoto, O., Sato, A. & Fujita, D. 2010. Introduction of Isoyake Recovery Guideline (Fisheries Agency, Japan). Bull. Fish. Res. Agen. 32: 51–60.
- 村瀬昇 2014. 藻場が消えた?! ~2013年, 夏から秋にかけての山口県日本海沿岸の藻場の異変~. 豊かな海 32: 67–70.
- 長崎県水産部 2012. 長崎県における磯焼け対策ガイドライン. 長崎県水産部資源管理課 (漁場環境班).
- 南里海児 2011a. 後継者に良い漁場を残したい~長崎県新三重地区の藻場回復~. 月刊養殖 48(2): 29–32.
- 南里海児・中嶋泰・八谷光介・清本節夫・安藤亘・吉村拓 2011b. 長崎県新三重地区における磯焼け対策について. 水産工学 48: 59–64.
- 大野正夫・笠原均・井本善次 1983. 土佐湾産カジメの生理生態学的研究 II. 成体からの移植実験. 高知大海洋生物研報 5: 65–75.
- Raimondi, P. T., Reed, D. C., Gaylord, B. & Washburn, L. 2004. Effects of self-fertilization in the giant kelp, *Macrocystis pyrifera*. Ecology 85: 3267–3276.
- Robuchon, M., Gall, L. L., Mauger, S. P. & Valero, M. 2014. Contrasting genetic diversity patterns in two sister kelp species co-distributed along the coast of Brittany, France. Mol. Ecol. 23: 2669–2685.
- Ruz, C. S., Muth, A. F., Tala, F. & Pérez-Matus, A. 2018. The herbivorous fish, *Aplodactylus punctatus*, as a potential facilitator of dispersal of kelp, *Lessonia trabeculata*, in Chile. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 500: 112–119.
- 田中幸記 2006. ウニ除去による海藻植生の変化. Current 7(3): 2–4.
- 寺田竜太 2011. 藻場の長期モニタリング. 海洋と生物 33: 291–297.
- 寺田竜太・川井浩史・倉島彰ら 2013. 日本産コンブ目海藻5種の分布とモニタリング指標種としての評価. 白山義久・石田惣・鈴木孝男ら (編) モニタリングサイト1000 沿岸域調査 (磯・干潟・アマモ場・藻場) 2008–2012年度とりまとめ報告書. pp. 68–73. 環境省自然環境局生物多様性センター. 山梨.
- Valero, M., Destombe, C., Mauger, S., Ribout, C., Engel, C. R., Daguin-thiebaut, C. & Tellier, F. 2011. Using genetic tools for sustainable management of kelps: a literature review and the example of *Laminaria digitata*. Cah. Biol. Mar. 52: 467–483.
- Vergés, A., Steinberg, P. D., Hay, H. E. et al. 2014. The tropicalization of temperate marine ecosystems: climate-mediated changes in herbivory and community phase shifts. Proc. R. Soc. B 281: 1–10.
- Wardle, P. & Coleman, M. C. 1992. Evidence for rising upper limits of 4 native New Zealand forest trees. New Zealand J. Bot. 30: 303–314.
- Wernberg, T., Bennett, S., Babcock, R. C. et al. 2016. Climate-driven regime shift of a temperate marine ecosystem. Science 353: 169–172.
- Wernberg, T., Coleman, M. A., Bennett, S., Thomsen, M. S., Tuya, F. & Kelaher, B. P. 2018. Genetic diversity and kelp forest vulnerability to climatic stress. Sci. Rep. 8: 1–8.
- Westermeier, R., Murúa, P., Patiño, D., Muñoz, L., Atero, C. & Müller, D. G. 2014. Repopulation techniques for *Macrocystis integrifolia* (Phaeophyceae: Laminariales) in Atacama, Chile. J. Appl. Phycol. 26: 511–518.
- 柳瀬良介・佐々木正・青山雅俊 1983. カジメ群落拡大に関する研究. 静岡県水試伊豆分場資料 143.

(東京海洋大学, 現所属・神戸大学内海域環境教育センター)