

# 三陸沿岸域をモデルとした海景遺伝学： 海産巻貝が示す明確な遺伝的境界

所属 東邦大学理学部生命圏環境科学科 氏名 山崎 大志

## ショートアブストラクト【要旨】

三陸沿岸の景観構造が海産生物の遺伝的集団構造に与える影響を解明するため、岩礁性巻貝 2 種を対象とした海景遺伝学的研究を実施した。高解像度の遺伝的解析の結果、両種ともに三陸沿岸域内で明確に分化し、その遺伝的境界は一致することが明らかとなった。すなわちこの境界は、海岸段丘からリアス式海岸へと景観が転換する重茂半島の周辺に位置しており、三陸特有の景観構造が遺伝的集団構造に影響を与えていることが示唆された。

## アブストラクト【本文】

### 1. はじめに

海景遺伝学 (Seascape genetics) は、陸域における景観遺伝学 (Landscape genetics : 景観を構成する様々な環境の空間的パターンが、生物の遺伝的集団構造や遺伝的多様性に与える影響を解明する学問領域) の概念を海域に拡張したものであり、海域の景観的要因が遺伝的集団構造に与える影響の解明を目的とする<sup>[1,2]</sup>。したがって、多様な景観に縁取られた複雑な海岸線を擁する地域は、海景遺伝学における有用な研究フィールドとなる。

三陸沿岸域は青森県八戸市～宮城県石巻市 (牡鹿半島) にかけて広がる、独特の海岸景観で有名な地域である。こうした景観を土台とする生態系・人々の文化の価値は高く評価され、三陸沿岸域は日本ジオパークに認定されている。この海岸景観は大きく 2 タイプに区分される。すなわち北部は出入りの少ない海岸段丘である一方、南部は海岸線が非常に複雑に入り組むリアス式海岸である。その境界は宮古湾の周辺に位置しており、重茂半島の南北で大きく景観を異にする。このような景観の多様性と南北両方向の海流の相互作用により、三陸沿岸域では生産性が非常に高い生態系が形成され、多様な海産生物が分布する。海産生物の遺伝的集団構造の形成プロセスや遺伝的多様性のレベルを把握することは、基礎科学的観点のみならず、水産学のような実学的にも重要である。以上の点から三陸沿岸域は、海景遺伝学的研究を実施する上で理想的なフィールドである。

一方で、景観と遺伝的集団構造の関係は陸域と海域で大きく異なる。すなわち陸域では、河川や山脈などが分散を制限する明瞭な障壁として機能するのに対し、海域は海水を介した集団の接続性が高く、明確な障壁を欠く。そのため海域では、集団間に高頻度の遺伝子流動が生じるため、景観的要因と遺伝的集団構造の関係を検出することがしばしば困難であった<sup>[3]</sup>。この点を三陸沿岸域で検証するために、これまでに筆者らは岩礁性巻貝の複数種を対象とした遺伝的集団構造の比較研究を実施してきた (解析領域はミトコンドリア DNA の COI 遺伝子)。その結果、調査した 6 種のうち 5 種において遺伝的分化は検出されず (表 1)、生活史の初期に浮遊幼生期をもつこれらの種では集団間に高い接続性が認めら

れた<sup>[4]</sup>。一方で、直達発生型（卵より稚貝が直接産まれるタイプの発生型）であるチヂミボラ *Nucella heyseana*（図 1A）では遺伝的分化が検出された（ $\Phi_{ST} = 0.351$ ,  $P < 0.05$ ）。このように、分散能力の低い直達発生型の種は地史的痕跡をそのゲノムに蓄積している可能性が高いため、三陸沿岸における景観遺伝学的研究を実施する上で有力なモデルとなる。しかしながらミトコンドリアの部分配列に基づく解析では、三陸独特の景観と、遺伝的集団構造の関係性を明確に示すことはできなかった。

以上の背景から本研究では、これらの課題の解決を目的に、三陸沿岸域に産する分散能力の低い岩礁性巻貝をモデルとした高解像度での遺伝的集団構造の把握を試みた。近年、急速に発展してきた次世代シーケンサーを用いゲノムワイドに SNPs 情報を取得する手法（ddRAD-

seq・MIG-seq など）は、サンガー法のような限定的な部分配列では捉えることが困難であった、海域における集団間の遺伝的分化の詳細を捉えることを可能とした<sup>[5,6]</sup>。対象種は、著者らによって既に遺伝的分化の存在が示唆されているチヂミボラに加え、同じく直達発生型の種であり分散能力が低いクロタマキビ *Littorina sitakana*（図 1B）である。クロタマキビにおいても、筆者らの未発表データ（ミトコンドリア DNA の CYTB 遺伝子の解析）により、三陸沿岸域における遺伝的分化の存在が示唆されている（ $\Phi_{ST} = 0.105$ ,  $P < 0.05$ ）。本研究ではこの 2 種を対象として、ddRAD-seq に基づく集団遺伝学的解析を実施することで、三陸沿岸に特有の景観と遺伝的集団構造の関連性を検討した。

## 2. 材料と方法

### 2-1. 野外調査・サンプリング

2018 から 2023 年にかけて、三陸沿岸域における岩礁潮間帯の 18 地点において野外調査を実施した（図 2）。調査の際には、対象の 2 種（チヂミボラ・クロタマキビ）の生息環境を記録し、サンプリングを行った。その後、得られたサンプルは研究室へ持ち帰り、以下のように処理した：サンプル煮沸後、殻と軟体部を分離し、殻は乾燥標本・軟体部は液浸標本とし保存した。DNA 抽出のため、特に殻軸筋の肉片は個別に 99.5%エタノールで保存した。

Species	Source of variation	d.f.	Fixation Index	Percentage of variation
イシダタミ	Among population	4	0.012 P = 0.14	1.24
	Within population	93		98.76
イボニシ	Among population	4	0.001 P = 0.35	0.10
	Within population	187		99.90
レイシガイ	Among population	2	-0.004 P = 0.62	-0.41
	Within population	50		100.41
タマキビ	Among population	7	0.0007 P = 0.42	0.07
	Within population	169		99.93
アラレタマキビ	Among population	7	-0.0033 P = 0.74	-0.33
	Within population	137		100.33
チヂミボラ	Among population	4	<b>0.3507</b> <b>P = 0.00</b>	<b>35.07</b>
	Within population	95		<b>64.93</b>

表 1. 三陸沿岸域における岩礁性巻貝の遺伝的分化の様相 (AMOVA に基づく). 浮遊幼生期をもつ 5 種では遺伝的分化は検出されない一方、直達発生型のチヂミボラでは集団間に遺伝的分化が検出された（表中太字）<sup>[4]</sup>.

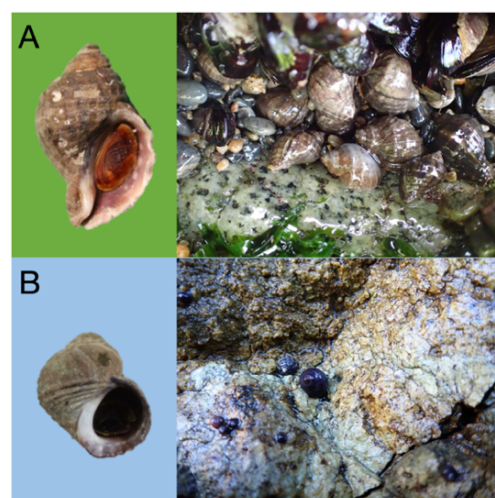


図 1. 本研究の対象種の巻貝. A: チヂミボラ. B: クロタマキビ. 両種とも三陸沿岸の岩礁潮間帯で観察することができる.

## 2-2. 分子実験・遺伝的解析

得られたサンプルから total DNA を抽出し、先行研究の手法に従って ddRAD-seq 用のライブラリーを調整した<sup>[7]</sup>。次世代シーケンサー (Illumina HiSeq 4000) によるシーケンスと、SNPs データのフィルタリングは著者らの先行研究と同様に行なった<sup>[6]</sup>。得られたデータセットに基づき、クラスタリング解析およびネットワーク解析を行なった<sup>[8,9]</sup>。

## 3. 結果および考察

三陸沿岸域の 12 地点より得られたチヂミボラ 86 個体と、11 地点より得られたクロタマキビ 92 個体について遺伝的集団構造を解析した (図 3)。その結果、両種ともに地理的構造と対応する遺伝的集団構造が認められた。本研究の重要な成果は

下記の 2 点に要約される。(1) 三陸沿岸域における海岸景観の転換点が、遺伝的境界と一致している点、(2) 遺伝的分化のレベルが種間で異なる点、である。

(1) について、2 種ともに重茂半島周辺を境界として遺伝的に分割された (図 3A および B)。チヂミボラでは、最も支持されたクラスター数は 2 であり、重茂半島を境界とした南北の遺伝的クラスターとして区別できる (図 3A)。ただし、南部クラスターの地点 9 および 11 においては北部クラスターの遺伝的要素も確認された。ネットワーク解析の結果もまた、重茂半島を境界とした明確な遺伝的分化を支持した (図 3C)。クロタマキビでは、最も支持されたクラスター数は 4 であり、こちらでも重茂半島を境界とした明瞭な遺伝的分化が認められた (図 3B)。ネットワーク解析の結果も同様の傾向を示した (図 3D)。

今回対象とした 2 種は東三陸北部～北海道以北に分布する北方系の種群であり、三陸沿岸はこれらの個体数が担保された集団が

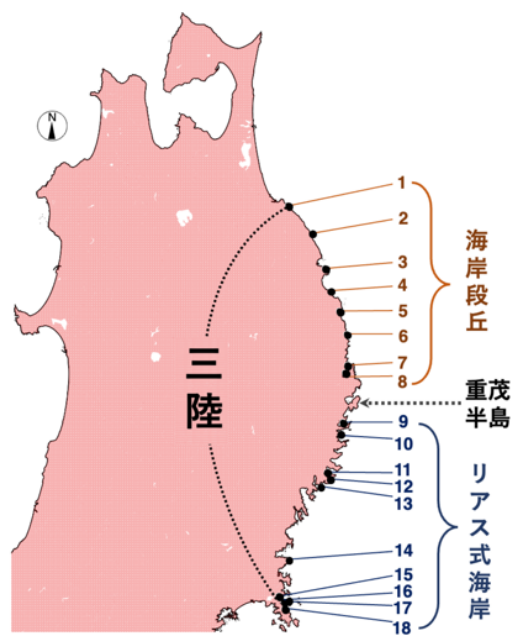


図 2. 本研究における 18 の調査地点。  
1-8: 比較的海岸線が単調な北部海岸段丘。  
9-18: 南部の複雑なリアス式海岸。

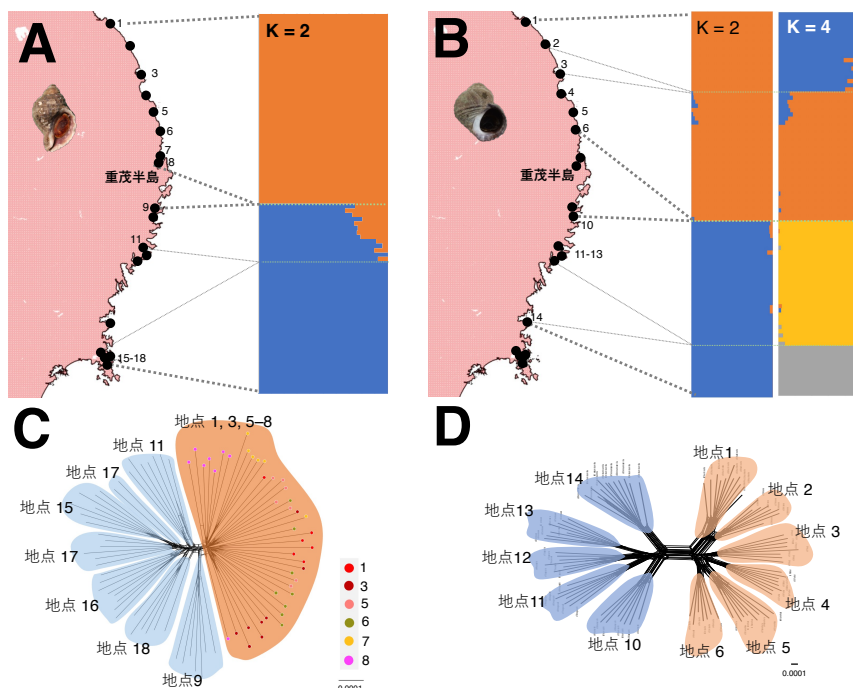


図 3. クラスタリング解析 (A, B) およびネットワーク解析 (C, D) の結果。  
A: チヂミボラ (K=2 を支持)。B: クロタマキビ (K=4 を支持)。両種ともに、重茂半島の南北を境界とした遺伝的分化が生じている。C: チヂミボラ。南部クラスターの遺伝的分化のレベルが高い。D: クロタマキビ。南北両方のクラスターで各集団の独立性が高い。

維持されている南限の地域となる。そのため、両種は北方から三陸沿岸への分布拡大の過程で、現在の遺伝的集団構造を形成してきたと考えられる。三陸沿岸域における遺伝的境界としては、岩礁性魚類における太平洋クレードと日本海クレードの交雑帯が知られているが<sup>[9]</sup>、本研究が示すような、三陸沿岸域内の景観と連動した遺伝的境界の検出は初の事例である。さらにチヂミボラでは、重茂半島を境界とした南北のクラスターで遺伝的分化の傾向が異なっている。すなわち北部クラスター内では入れ子状のネットワーク構造を示したのに対し（図 3C）、南部クラスターでは各集団間の独立性が高い傾向にある。これは、リアス式の複雑な海岸線が集団間の遺伝子流動を制限していることによる可能性がある。一方、クロタマキビは南北両クラスターに共通して集団の遺伝的独立性が高い傾向が認められた。

(2) について、上述したようにクロタマキビは南北両クラスター共に遺伝的独立性が高く、遺伝的分化のレベルについてチヂミボラのそれよりも高い傾向を示した。先行研究から、利用可能な水深範囲が広い種の遺伝的分化のレベルは、生息水深が限定的な種に比べて低いことが示されている<sup>[10]</sup>。今回の対象種の場合、チヂミボラは潮間帯～潮下帯以深と広い範囲に生息可能である一方で、クロタマキビの生息域は主に潮間帯に限定されている。したがってクロタマキビで観察された高いレベルの遺伝的分化は、利用可能水深の狭さに起因することが示唆される。

#### 4. 結論および展望

本研究では三陸沿岸域に分布する 2 種の岩礁性巻貝が、景観構造の転換点である重茂半島を境とした南北で遺伝的に分化していることを示した。こうした遺伝的境界のパターンは新規性の高い現象であることから、三陸沿岸域は海域における遺伝的集団構造の成立過程を理解する上で、重要な知見を提供しうるフィールドである。景観構造が遺伝的分化を促進する機構の解明は今後の課題であるが、チヂミボラの属する *Nucella* 属・クロタマキビの属する *Littorina* 属における低分散性の種では局所適応の進化が広く知られている<sup>[11-13]</sup>。そのため、南部のリアス式海岸で高度に分化し局所適応を遂げた集団では、寒流の方向性に逆った北方への分散が妨げられている可能性がある。今後は、重茂半島を中心としたさらなるサンプリングを実施し、集団数・個体数を加えた網羅的な遺伝的解析を行う予定である。得られる知見は三陸沿岸域の生態系への理解をさらに深めるとともに、三陸ジオパークの価値を生物学的側面から付加する成果となることが期待される。

#### 5. 引用文献（本論の著者が主著者・最終著者である論文）：

<sup>1</sup>Riginos & Liggins, 2013. *Geogr. Compass.*, 7: 197-216; <sup>2</sup>Selkoe et al., 2016. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 554: 1-19; <sup>3</sup>Selkoe et al., 2010. *Mol. Ecol.*, 19: 3708-3726; <sup>4</sup>Yamazaki & Ikeda, 2025. *Venus.*, 83: 99-110; <sup>5</sup>Kagawa et al., 2024. *Mar. Biol.*, 171: 177; <sup>6</sup>Yamazaki et al., 2022. *Sci. Rep.*, 12: 2119; <sup>7</sup>Peterson et al., 2012. *PloS one.*, 7: e37135; <sup>8</sup>Alexander & Lange. 2011. *BMC Bioinform.*, 12: 246; <sup>9</sup>Huson. 1998. *Bioinformatics.*, 14: 68-73; <sup>9</sup>Hirase et al., 2021. *Evolution.*, 75: 176-194; <sup>10</sup>Robuchon et al., 2014. *Mol. Ecol.*, 23: 2669-2685; <sup>11</sup>Johannesson, 2003. *J. Sea. Res.*, 49:107-117; <sup>12</sup>Sanford & Worth, 2010. *Ecology.*, 91: 891-901; <sup>13</sup>Corbett & Trussell, 2024. *Proc. R. Soc. B.*, 291: 20232583