

海のオアシスを作るサンゴ！ ミドリイシはどのように浅瀬の王者となったのか？

Integrative taxonomic analyses reveal that rapid genetic divergence drives *Acropora* speciation

琉球大学 古川 真央 (Furukawa, Mao)

サンゴの基礎知識

サンゴ礁は「海のオアシス」や「海の熱帯雨林」とも呼ばれる、海洋生物にとって重要な生態系です。サンゴ礁を形成する主役であるサンゴは、動かず、鳴かず、海底で静かに佇んでいるため、しばしば岩や植物と誤解されます。しかし、実際には多くの生物の命を支え、海洋生態系の「縁の下の力持ち」として欠かせない動物です。

サンゴには多様な種類が存在し、世界では約800種類以上が確認されています。そのうち約半分が日本に生息しており、日本の海がいかにサンゴにとって重要な環境であることを示しています。その中でも、サンゴ礁を形成する硬い骨格を持つ種類は「造礁サンゴ」と総称されます。造礁サンゴのほとんどは花虫綱六方サンゴ亜綱の仲間ですが、八方サンゴ亜綱に属するアオサンゴや、ヒドロ虫綱ヒドロサンゴ目に分類されるアナサンゴモドキも造礁サンゴに含まれます。

特に、造礁サンゴの中で代表的な存在が「ミドリイシ属サンゴ」(以下、ミドリイシ)です。造礁サンゴの中でも最も多くの種を持ち、インド-太平洋海域の水深10 m以浅の場所に最



図1 沖縄県本部町瀬底島周辺のサンゴ礁。テーブル状や枝状のミドリイシが海底を埋め尽くしている。



図2 ウスエダミドリイシの産卵の様子。ピンク色の小さな粒がバンドルで、その中に卵と精子がパッケージされている。

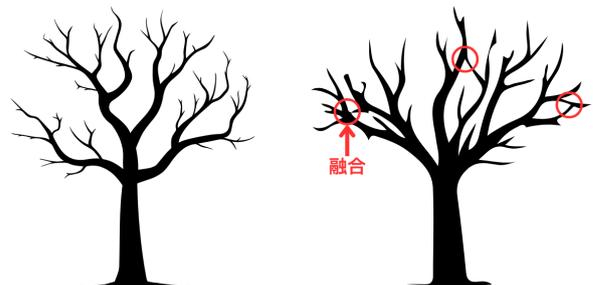
も広く分布しています(図1)。ミドリイシにはとても面白い生態があります。それが、「夏の一斉産卵」です。ミドリイシの仲間たちは、初夏の満月付近の夜に、様々な種類が一斉に産卵をするのです。ミドリイシは「同時的雌雄同体」であり、1つの群体がオスとしての役割とメスとしての役割を果たします。この為、産卵の時には、精子と卵をバンドルという袋にまとめて入れて、放出します。ミドリイシが一斉に産卵すると、夜の暗い海中に無数のバンドルが漂い、その光景はまるで宇宙にいるかのようだと言われます(図2)。

ミドリイシ属サンゴの不思議な種分化

動物の進化と聞いて、皆さんはどのようなイメージを持つでしょうか？伝統的には、動物は一つの種から異なる種が枝分かれするように分化してきた、と考えられてきました(図3)。この種分化を引き起こす主要因の一つが遺伝子の突然変異です。突然変異は、生物の遺伝子に微小な変化をもたらし、その変化が累積することで新たな種が形成される仕組みです。同じ種の中でも、突然変異によって遺伝子に違いが生じることで、外見や行動が変化し、環境に適応した個体が生存競争を有利に進める結果、新しい種が生まれる場合があります。しかし、近年の遺伝子解析技術の進歩により、遺伝子の突然変異以外にも、新しい種を誕生させる仕組みがあることが分かってきました。その一例が、近縁の種同士の交雑による「遺伝子浸透」です。交雑によって一方の種の遺伝子が他方の種に組み込まれ、新しい遺伝的特徴を生むことで、種分化が促進される場合があります(図3)。この現象は植物では一般的であり、種分化の重要な原動力として知られています。一方で、動物では長らく遺伝子浸透は例外的な現象とされ、種分化に大きな役割を果たすとは考えられていませんでした。ところが、遺伝子解析の進展に伴い、多くの動物でも遺伝子浸透が確認されるようになり、種分化において重要な役割を果たしていることが明らかになりつつあります。陸上動物では、例えば鳥類や爬虫類において遺伝子浸透が観察されており、それが種分化や環境適応の推進力となることが示されています(長谷川, 2012)。また、海洋生物において

従来考えられてきた種分化

遺伝子浸透による種分化



共通祖先から種が次々と分化

種が分化するだけでなく融合もする

図3 従来考えられてきた進化と遺伝子浸透による網状進化のイメージ図。

も交雑が知られており、これが種分化や適応にどのように影響を及ぼすのかについて、さらなる研究が求められています。

ミドリイシも、交雑と遺伝子浸透が進化と種多様性の重要な要因と考えられる生物の一例です。過去の研究では、ミドリイシの異なる種間で人工的に受精を行うと交雑が起きることが確認されています (Hatta et al. 1999)。さらに、ミドリイシは一斉産卵を行うため、海中で異なる種の配偶子 (精子や卵) が混ざり合う可能性があります。このような状況は、遺伝子浸透が起きる環境として非常に適していると考えられます。また、遺伝子解析を行なったいくつかの研究から、過去にミドリイシの異なる種間で遺伝子浸透が起きていた証拠が示されているのです (Mao et al. 2018)。このように、ミドリイシは複数の種の遺伝子が入れ子状に混ざりながら進化してきた可能性があります。これは網状進化仮説と呼ばれており、ミドリイシの種多様性を理解する上で重要な仮説とされています。

しかし、不思議なことに自然界におけるミドリイシの雑種の存在は非常に稀です。これまでに確認された例は、カリブ海で見つかった1種のみという状況です (Vollmer et al. 2002)。このため、ミドリイシにおいて実際に交雑や遺伝子浸透がどの程度進行しているのか、またその影響が種分化や環境適応にどう寄与しているのかを明らかにする必要があります。

サンゴの分類と種概念

サンゴの研究において、最も重要かつ難しい課題の一つが「種同定」です。正確に種を特定できなければ、得られた研究結果をもとに進化や種分化の過程を正確に考察することができません。ここで、「種概念」という言葉を聞いたことがあるでしょうか？種概念とは、生物学において「種」をどのように定義するかについての考え方を指します。現在、20種類以上の異なる種概念が提唱されており、生物の特性や研究目的に応じて使い分けられています。最も古典的な種概念が、形態学的種概念です。この概念は、形態的に似ている個体を同じ種とする考え方であり、サンゴの分類の出発点ともなっています。しかし、サンゴには生息環境に応じて形態を変える「可塑性」という性質があるため、形態だけでは安定して種を区別するのが難しいのです。その結果、形態に基づく分類では、実際には異なる種であるにもかかわらず、同じ種と見なされるケースが多く発生しました。この課題を克服するため、遺伝子解析技術がサンゴ研究に導入されるようになり、DNA配列を利用して分類を行う系統学的種概念が広く活用されています。系統学的種概念は、形態的に区別が困難な生物の分類に非常に有効であり、形態に

基づく分類群の中から実際には別種とされるべき隠蔽種を特定することが可能です。しかし、系統学的種概念だけに重きを置いてしまうと、究極的にはたった一つの突然変異を共有しているグループに対して種名を与えることになり、種の細分化が進んでしまうという懸念もあります。一方で、広く知られ、教科書にも掲載されている種概念が生物学的種概念です。この考え方は、自然条件下で交配し、子孫を残すことができる個体群を同じ種とみなします。しかし、この概念も万能ではありません。例えば、無性生殖で繁殖する生物では、個体ごとに別種として扱わざるを得ないという欠点があります。このように、すべての生物に適用可能な単一の種概念は存在せず、複数の種概念を組み合わせて活用することが重要です。特にミドリイシの場合は、交雑を伴いながら進化を遂げてきたとされるため、形態や遺伝子情報だけでなく、交雑の可否も含めて議論を進めることが求められます。

クシハダミドリイシを用いた研究の紹介

テーブル状ミドリイシの代表種、クシハダミドリイシ *Acropora* aff. *hyacinthus* とハナバチミドリイシ *A.* cf. *cytherea* は、交雑率が非常に高いことで知られ、長年にわたり遺伝子が混ざり合いながら進化してきたと考えられていました (Márquez et al. 2002) (図4)。この為、遺伝子浸透と種分化の関係を調査する上で理想的な研究対象です。本研究では、沖縄県の瀬底島周辺に生息するクシハダミドリイシとハナバチミドリイシを対象に、遺伝子浸透が起きているかどうかを検証しました。その過程で、既に産卵を終えている時期にもかかわらず卵を抱えているテーブル状ミドリイシを発見。この個体を調査した結果、図鑑などを参照し、正体が *A.* cf. *subulata* であると判明しました (図4)。形態が似ており、交雑の可能性があるこれらの種の種分化を明らかにするため、形態学的種概念、生物学的種概念、系統学的種概念を組み合わせたアプローチで正確な種同定を行い、交雑の有無や過去の遺伝子浸透を調査する計画を立てました。

まず、サンゴの骨格を用いた形態分類を実施しました。枝の側面に並ぶポリプの形態をよく見ると、しっかりと種を見分けることができると分かりました。クシハダミドリイシは、ポリプの縁が丸く、隙間がないほど密に並んでいます。一方、ハナバチミドリイシと *A.* cf. *subulata* は、ポリプの先が縦に細長く伸び、ポリプ間に隙間があることが特徴です。主成分分析を用いて形態の類似性に基づくグループ分けを行った結果、クシハダミドリイシ内で2つの形態グループが確認され、ハナバチミドリイシと *A.* cf. *subulata* もそれぞれ異なる形態グループを形成しました。

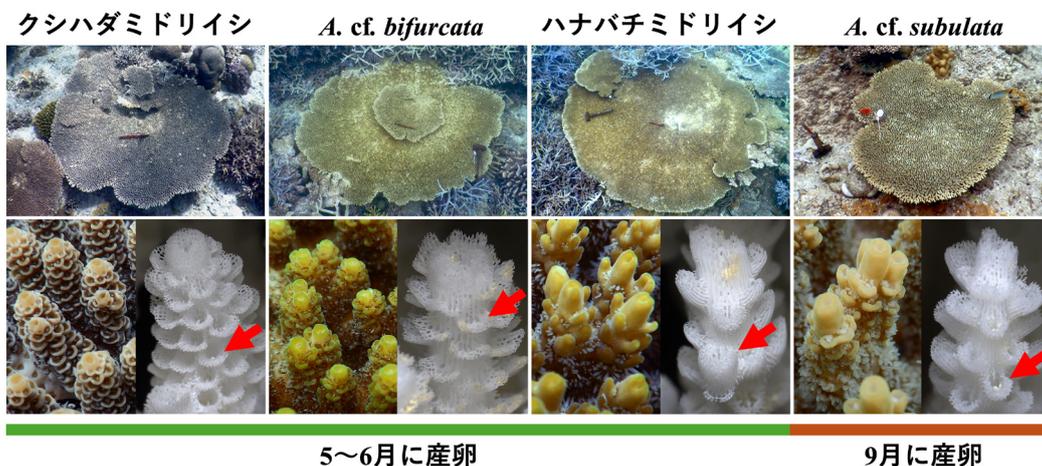


図4 本研究で使用した4種類のテーブル状ミドリイシ。全てテーブル状に成長し、群体形から見分けることは難しいが、枝の骨格を見れば違いが分かる。赤い矢印で示されているのが、特に違いが分かりやすい放射サンゴ個体 (ポリプ)。

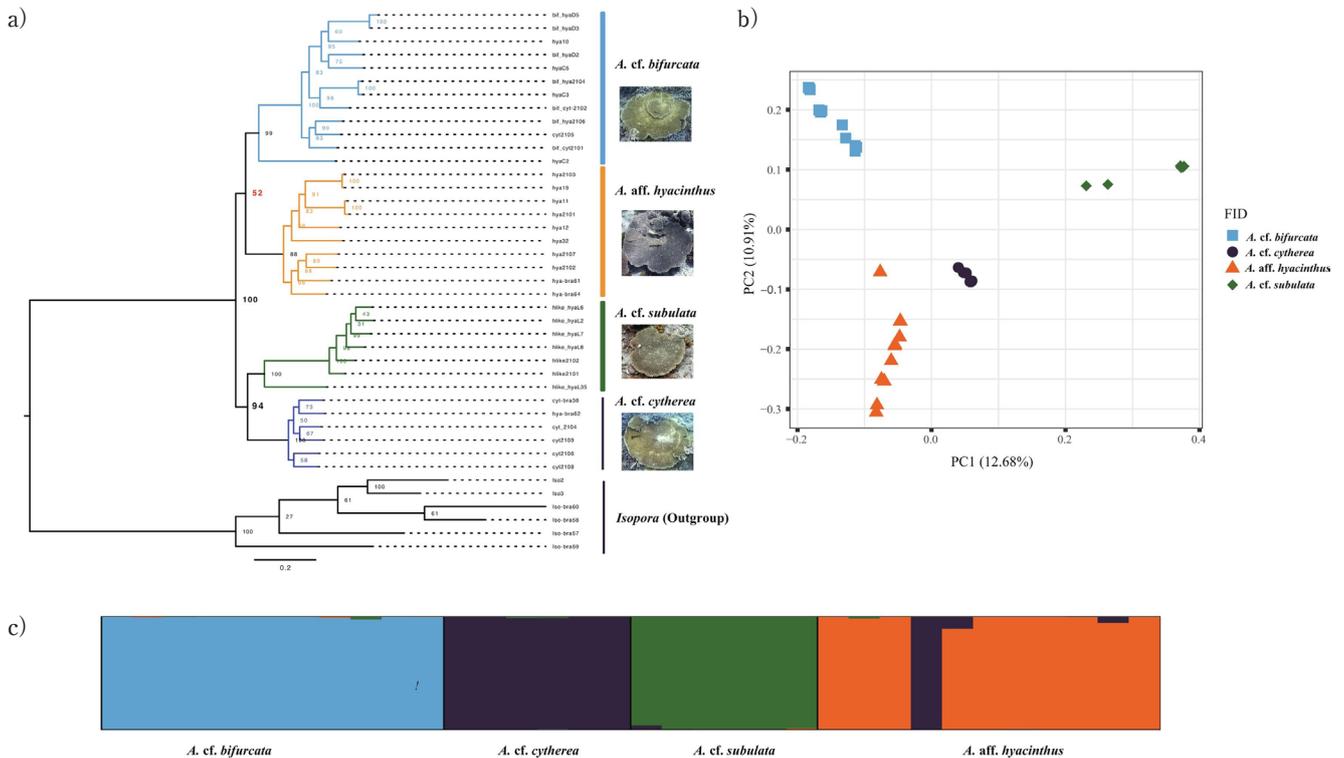


図5 本研究で利用した4種類のテーブル状ミドリイシの遺伝子解析の結果。a) 系統解析の結果。b) SNPsを用いた主成分分析の結果。c) 集団遺伝解析の結果。

次に、交雑するのかを調べるため、受精実験を行いました。5月～6月には、クシハダミドリイシとハナバチミドリイシの卵と精子を用いて実験を実施。結果として、両種間での交雑はほとんど確認されませんでした。9月には、事前に凍結保存したクシハダミドリイシとハナバチミドリイシの精子を用い、*A. cf. subulata* の卵との交配を試みたところ、ハナバチミドリイシの精子のみが交雑しました。また、クシハダミドリイシ同士の交配実験では、同一種であるにもかかわらず受精しない群体が存在しました。この群体を形態解析と照らし合わせた結果、実は *A. cf. bifurcata* という別種が混ざっていたことが判明しました(図4)。現在、*A. cf. bifurcata* はクシハダミドリイシのシノニムとされていますが、形態や繁殖生態(交雑の可否など)から独立した種である可能性が示唆されました。このため、*A. cf. bifurcata* を別種として扱い、遺伝子解析を行いました。

遺伝子解析では、まず、野外(海)で対象4種が交雑をしていないかを調べるために、集団遺伝解析を行いました。その結果、4種がそれぞれ異なる遺伝的構造を持っていた為、野外でも交雑は起きていないことが示唆されたのです。次に、4種類の系統類縁関係を調べました。4種類は共通祖先から派生しており、クシハダミドリイシと *A. cf. bifurcata*、ハナバチミドリイシと *A. cf. subulata* がそれぞれより近縁であることが分かったのです。また、過去にそれぞれの種間で遺伝子浸透があったかを調べる ABBA-BABA 解析を行いました。いずれの種間でも遺伝子浸透が起きていたということは支持されませんでした。さらに、それぞれの種間で遺伝的に異なっている箇所の探索を行ったところ、種間で形質を変化させ得るような変異が多く入っていることが分かったのです。その中には、配偶子を構成するタンパク質の遺伝子も多くあり、これは受精実験で異なる種間で交雑しないことに直結する可能性がありました。

ミドリイシ属サンゴの種分化

テーブル状のミドリイシにおいて、種分化の過程に遺伝子浸透は関与していないことが明らかとなり、むしろ遺伝的な変異

が種を分けた要因であることが分かりました(Furukawa et al. 2024)。これまで、ミドリイシの種多様性の原動力は遺伝子浸透によるものだと考えられてきましたが、それに加えて遺伝子進化による種分化も重要なプロセスであることが判明しました。ミドリイシでは遺伝子浸透が完全に起きていないわけではなく(本研究室で準備中のデータ)、属の中で複数の種分化プロセスが同時に作用していると考えられます。

また、テーブル状のミドリイシの中に隠蔽種が存在することも明らかになり、ミドリイシの種多様性が形態的な類似性によって過小評価されている可能性が示唆されました。本研究で採用した形態、繁殖生態、遺伝子解析の複合的なアプローチが、ミドリイシの種多様性を形成した原動力を解明するための鍵となるでしょう。

参考文献

Furukawa M., Kitanobo, S., Ohki M., Teramoto M., Hanahara N. and Morita M. (2024) Integrative taxonomic analyses reveal that rapid genetic divergence drives *Acropora* speciation, *Mol. Phyl. Evol.*, Volume 195.

長谷川 理 (2012) 鳥類における種間交雑と遺伝子浸透. *日本鳥学会誌*. 61(2): 238-255.

Hatta M., Fukami H., Wang W., Omori M., Shimoike K., Hayashibara T., Ina Y. and Sugiyama T. (1999) Reproductive and genetic evidence for a reticulate evolutionary history of mass-spawning corals., *Mol. Biol. Evol.*, Volume 16, Issue 11, 1607-1613.

Mao Y., Economo E.P. and Satoh N. (2018) The Role of Introgression and Climate Change in the Rise to Dominance of *Acropora* Corals., *Curr. Biol.*, Volume 28, Issue 21, 3373-3382.e5.

Márquez, L.M., Van Oppen, M.J.H., Willis, B.L., Reyes, A. and Miller, D.J. (2002) The highly cross-fertile coral species, *Acropora hyacinthus* and *Acropora cytherea*, constitute statistically distinguishable lineages. *Mol. Ecol.*, 11: 1339-1349.

Vollmer S.V. and Palumbi S.R. (2002) Hybridization and the Evolution of Reef Coral Diversity. *Science*, Volume 296, Issue 5575: 2023-2025.