

氏名・(本籍)	いそ むら なお こ 磯 村 尚 子
学位の種類	博士(理学)
学位記番号	理博第2049号
学位授与年月日	平成15年3月24日
学位授与の要件	学位規則第4条第1項該当
研究科, 専攻	東北大学大学院理学研究科(博士課程)生物学専攻
学位論文題目	Reproduction and localized adaptation of the intertidal sea anemone, <i>Anthopleura</i> sp. (岩礁潮間帯に生息するヨロイイソギンチャクの1種 <i>Anthopleura</i> sp. の生殖と局所的適応)
論文審査委員	(主査) 教授 西平 守孝 教授 菊地 永佑 助教授 千葉 聡

## 論文目次

Chapter 1. General introduction	1
Chapter 2. Reproduction and internal brooding of <i>Anthopleura</i> sp.	
2.1. Introduction	7
2.2. Materials and methods	
2.2.1. Study site	9
2.2.2. Quantifying the size of <i>Anthopleura</i> sp.	9
2.2.3. Anatomical study	11
2.2.4. Histological study	12
2.2.5. Field observations of the behavior of small individuals after release	12
2.3. Results	
2.3.1. Allometry	13
2.3.2. Juvenile development	13
2.3.3. Fecundity and seasonal prevalence of brooding activity	16
2.3.4. Size and number of tentacles of juvenile	20
2.3.5. Field observations of juvenile release and the fate of released juvenile anemones	25
2.4. Discussion	26
2.5. Summary	29
Chapter 3. Distribution of <i>Anthopleura</i> sp. in Mutsu Bay	
3.1. Introduction	30
3.2. Materials and methods	
3.2.1. Study sites	32

3.2.2. Measuring environmental factors	32
3.2.3. Studies of sea anemones and other organisms	34
3.3. Results	
3.3.1. Environmental features of each station	35
3.3.2. Distribution of sea anemones	35
3.3.3. Relationship between benthic organisms and sea anemones	39
3.3.4. Vertical distribution of sea anemones	46
3.3.5. Aggregation, color morph, and size of <i>Anthopleura</i> sp.	46
3.4. Discussion	51
3.5. Summary	58
Chapter 4. Localized adaptation of <i>Anthopleura</i> sp.	
4.1. Introduction	59
4.2. Materials and methods	
4.2.1. Study site and anemones used	61
4.2.2. Experimental design	63
4.3. Results	
4.3.1. Transplantation of individuals	
4.3.1.1. Survivorship	64
4.3.1.2. Asexual reproduction	69
4.3.1.3. Growth	73
4.3.2. Survivorship of released small individuals	79
4.4. Discussion	79
4.5. Summary	85
Chapter 5. General discussion	87
Acknowledgment	94
References	96
List of figures and tables	109
Appendix 1. Photographs of sea anemones	113

## 論文内容要旨

### 第1章 序論

浅海の生態系では、物理的攪乱や生物間の競争および捕食などが頻繁に生じ、それらは様々な生息場所で局所集団の絶滅を引き起こす要因となっている。集団の迅速な再構築は局所集団の維持にとって必要であり、一方、散布体の広範囲分散による新しい生息場所への加入は、生息場所の拡大や、場所や資源をめぐる親との競争回避に必要である。

生物の有性・無性生殖の役割は最初理論分野で考えられ、Williams (1975)は“Strawberry-coral model”を提唱した。このモデルは、無性生殖は局所的に適応した遺伝子型を維持し、有性生殖は新しい生息場所へ適応できる可能性がある多様な遺伝子型を持つ子孫を生産することができるために、この2様式を併せ持つ生物は安定して生存できることを示している。有性・無性両生殖様式を有するイソギンチャクを

用いて、このモデルの検証がいくつかなされておられ、有性生殖で生息域を拡大しつつ、無性生殖で増殖して局所的に適応していることが示唆された。

青森県浅虫周辺の岩礁帯に生息するヨロイソギンチャクの1種 *Anthopleura* sp. は、親の胃腔内で幼稚体を保育すること (Atoda 1954, Hamada 1999)、3つの色彩型 (BW, WW, BO) に区別でき、同じ色彩型で集団を形成し異なる色彩型間では攻撃行動を示すことが知られている (Hamada 1999)。しかし、イソギンチャク類では主な無性生殖様式である分裂も有性生殖の放卵放精もこの種では確認されていない。以上のことから、このイソギンチャクは有性生殖を行わず、無性的に幼稚体を生産していると考えられている。

この研究では、まず *Anthopleura* sp. の生殖周期と幼稚体の発生を調べ (第2章)、生殖様式がこの種の分布に影響していることを明らかにした (第3章)。引き続き、異なる2つの岩礁帯でイソギンチャクの相互入れ替え実験を行なうことによって「有性生殖を行わず分散ポテンシャルの低い散布体のみを生産するこのイソギンチャクは、局所的適応をする」という仮説の検証を行なった (第4章)。

## 第2章 *Anthopleura* sp. の生殖と胃腔内保育

イソギンチャク類は多様な生殖様式を示す。Atoda (1954)は、*Anthopleura* sp. が胃腔内で幼稚体を保育することを確認しているが、その詳細は不明であった。また、このイソギンチャクでは、イソギンチャク類で一般的な無性生殖法である縦分裂や出芽が観察されていないことから、幼稚体生産が無性的に行なわれていることが示唆されていた。これらのことをふまえ、*Anthopleura* sp. の生殖周期と幼稚体の発生について調査した。毎月の解剖学的観察と組織学的な解析では、生殖巣の発達は全く確認されなかった。一方、幼稚体の生産は一年を通して行なわれ、多くの幼稚体は触手が12本になる段階まで親の胃腔内で保育された後体外へ出ることがわかった。さらに、体外へ出た幼稚体の行動を野外で観察したところ、幼稚体は非浮遊性であり、親のすぐそばに定着するか波にさらわれてしまうことが示された。以上の観察から、幼稚体は無性的に作られ、その分散は狭域に制限されていると考えられる。

## 第3章 陸奥湾における *Anthopleura* sp. の分布

多くの底生生物にとって、散布体の分散は生態的進化的に重要な役割を担っている。生活史中にプランクトン期を有することは、より広い分散を行なうことができるという利益をもたらす。しかし、*Anthopleura* sp. の散布体はプランクトン期を持たないため、分布が限定されていると考えられる。生殖様式が分布に影響しているかを検討するために、陸奥湾における *Anthopleura* sp. の分布調査を大小2つの空間的スケールで行なった。広域分布調査では、*Anthopleura* sp. はパッチ状に不連続な分布を示し、分布パターンは陸奥湾の海流の影響を受けていると考えられた。一方、狭域分布調査でも *Anthopleura* sp. のパッチ状分布がみられ、幼稚体の分散はごく狭い範囲に限られることが裏付けられた。またいずれのスケールにおいても、*Anthopleura* sp. は同色彩型で集団を形成し、分布している地域では他のイソギンチャクより高密度で生息していることが示された。このような分布は、*Anthopleura* sp. の生殖の特徴で維持されていると考えられる。以上のことから、*Anthopleura* sp. は適した場所に一旦加入して集団を形成すると、その場所を他種イソギンチャクよりも長期間優占し続けると予想される。

## 第4章 *Anthopleura* sp. の局所的適応

Williams (1975)が示した“Strawberry-coral model”は、広範囲に分散可能な散布体を有性的に生産し、かつ局所的には無性増殖する生物に適用されており、これらの特徴を持つ生物は現在の生息場所に局所的に適応していることが示されている。*Anthopleura* sp. は、幼稚体を無性的に生産し、有性生殖の徴候は全

くみとめられなかった。また、陸奥湾ではこのイソギンチャクは岩礁帯に生息し、パッチ状に分布している。このような特徴を持つ *Anthopleura* sp. は局所的適応を示すという仮説を検証するために、*Anthopleura* sp. の相互入れ替え実験を2つの岩礁間で行なった。3つの色彩型 (BW, WW, BO) 全ての個体を実験に使用し、“Intact”、“Local” および “Introduced” の処理をした。“Intact” は元来生息していた個体を移植せずにそのままにし、“Local” は同じ岩礁帯から個体を移植し、“Introduced” は異なる岩礁帯から個体を移植する処理である。月毎の調査を2年間行なったところ、3色彩型すべてにおいて実験個体の生存率と、実験終了時の繁殖個体比率および保有幼稚体数は“Local”と“Intact”が“Introduced”よりも有意に高い値を示した。さらに、実験個体から放出されたと考えられる幼稚体の生存率も“Local”と“Intact”が“Introduced”よりも有意に高かった。以上の結果から、無性生殖のみで増殖する *Anthopleura* sp. は進化的に消滅してしまう危険性を持ちながらも、局所的に強く適応し、彼らに適した生息場所で優占していると考えられる。

## 第5章 総合討論

*Anthopleura* sp. は、無性的な幼稚体の生産で集団を維持していることが明らかになった。また移植実験から、集団はそれぞれの生息場所に非常に強く適応していることが示された。

*Haliplanella lineata* (タテジマイソギンチャク) では、単一の性や単一クローンで形成された集団が一時的に繁栄することはあるものの、結局は滅んでしまうことが報告されている。一方、イソギンチャクでは有性生殖は無性増殖よりもコストが高いこと、有性生殖で生産される散布体 (浮遊幼生) は死亡率が高く、他所への加入はきわめて稀であることが知られている。また、本研究では *Anthopleura* sp. はパッチ状に分布し、その場所で優占していることが示された。以上のことから、攪乱によって絶滅する危険性が高いにも関わらず、*Anthopleura* sp. が無性生殖で集団を維持し続けることの利益は、このイソギンチャクに限られた適切な生息場所で個体の適応度、子孫の生存率を共に高めることであると考えられる。

今後の展望として、*Anthopleura* sp. が生息していない場所は、このイソギンチャクが生息できない環境なのか、分散が欠如した場所なのか確かめる必要がある。さらに、長い寿命と世代のオーバーラップを示すイソギンチャクにおいては、局所的適応をより詳細に調べるにはさらに長期間の追跡調査が必要である。

## 論文審査の結果の要旨

固着性生物は局所的に適応した遺伝子型を維持する無性生殖と、新しい生息場所へ適応可能な多様な遺伝子型を生産する有性生殖を併せ持つことによって、局所集団の絶滅を引き起こすような攪乱の起こる環境下でも安定して生存できると考えられている (Strawberry-coral model)。磯村尚子提出の論文は、高密度集団を形成する潮間帯のイソギンチャクの生殖様式と生態分布を解明し、生息地点間の相互移植実験によって局所的適応を検証し、個体群の維持機構を論じたものである。

まず、陸奥湾に生息する *Anthopleura* sp. には3つの色彩型があり、いずれも胃腔内で一年中無性的に幼稚体を生産して保育するという先行研究の結果を確認し、組織学的観察によって有性生殖が認められないことを示すとともに、非浮遊性の幼稚体の分散範囲は限られ、親の近傍に多く定着することを明らかにした。さらに、陸奥湾内の岩礁潮間帯では、この種がパッチ状に分布すること、集団を形成して他種イソギンチャクよりも高頻度で生息していることを示した。これらのことから、この種は生息に適した場所に一旦加入して集団を形成すると、その場所を他種よりも長期間占有し続けると予想した。無性生殖のみで増え、分散が限られる本種の局所的適応の検証のために、2地点間の相互入れ替え実験における2年間の各月調査の結果、いずれの色彩型においても実験個体の生存率、実験終了時の繁殖個体比率および保育幼稚体数、さらに、実験個体から放出されたと考えられる幼稚体の生存率において、同じ地点内での移植個体が異なる地点間での移植個体よりも有意に高ことを示し、*Anthopleura* sp. が局所的に適応していると考えた。

*Anthopleura* sp. は有性生殖が見られず有性生殖による生息域の拡大が期待できないため、強力な攪乱によって絶滅してしまう可能性があるものの、そのような攪乱がない限り、無性生殖による幼稚体の生産と体内保育によって、その生息場所において集団を安定に維持・成長させ続けることが可能である。このように、絶滅をもたらす強力な攪乱が起こらない限り、*Anthopleura* sp. が無性生殖によって集団を維持し続けることは、限られた適切な生息場所で個体の適応度、子孫の生存率を高めるという利益をもたらしていることを明らかにした。

これらの研究成果は、本人が自立して研究活動を行なうに必要な高度の研究能力と学識を有していることを示している。したがって、磯村尚子提出の論文は、博士（理学）の学位論文として合格と認める。