

藻類学最前線



野外における褐藻類の単為発生

星野 雅和

Department of Algal Development and Evolution, Max Planck Institute for Developmental Biology,
Max-Planck-Ring 5, 72076 Tübingen, Germany

Masakazu Hoshino: Brown algal parthenogenesis in the field. Jpn. J. Phycol. (Sôru) 69: 95–101,
July 10, 2021

Parthenogenesis, the development of a new individual from an unfertilized gamete, has been commonly observed in laboratory cultures among various brown algal taxa. However, little is known about its role and contribution to the reproduction of field populations. Here, I review studies performed so far on parthenogenesis in field populations. Although only a few previous studies are available, I point out that parthenogenesis is not as common in the field as it has been observed in laboratory cultures. Parthenogenesis appears to play little role in the reproduction of sexual field populations, and populations which reproduce parthenogenetically tend to be biased to colder and/or wave exposed areas, compared with their closely related sexual populations. These features suggest that parthenogenesis may be an alternative process favored in particular environments, where sexual reproduction is more difficult. Finally, I also discuss the evolution of parthenogenetic lineages.

Key Index Words: brown algae, field populations, geographic parthenogenesis, parthenogenesis, sex ratio

Contact information: mhoshino.sci@gmail.com

はじめに

雌雄の配偶子が接合を経ずに新たな個体に発生する現象を単為発生 (parthenogenesis) と呼び、動物、植物、藻類など、有性生殖を行う多くの生物で確認されている。褐藻類は、ヒバマタ目やアミジグサ目などを除いて、単為発生を行うことが知られている (堀 1993)。褐藻類の単為発生は古くから知られてきた現象であるが、多くは培養下での観察に基づいたものである。ある現象が培養下で観察できることは、必ずしもその現象が野外で機能することを意味しておらず、褐藻類の単為発生が野外にて、どの程度、どのように機能しているのかについては、未解明な部分が多いのではないだろうか。本稿では、カヤモノリ属 (*Scytosiphon*) を材料とした筆者の研究内容を交えながら、野外における褐藻類の単為発生、そして、褐藻類の生殖戦略について議論してみたい。

カヤモノリ属の生活史と単為発生過程

カヤモノリ属 (広義シオミドロ目、カヤモノリ科) は中空管状の巨視的配偶体と盤状の微視的胞子体による異型世代交代を行う (図 1)。配偶体は雌雄異株であり (図 1a, b), 成熟すると体表面に複子嚢 (配偶子嚢; 図 1c) を形成する。放出された配偶子は、不等長の 2 鞭毛、眼点と葉緑体を 1 つずつ持つ (図 1d, e)。配偶子は雌雄で形態が近似する同型配偶であるが、雌配偶子の方が雄配偶子よりもわずかに大きい。雌配偶子は雄配偶子よりも早く運動能を失い、基物に着底し、球形となり性フェロモンを放出する (図 1f)。この性フェロモンにより、雄配偶子は雌配偶子に接近する。複数の雄配偶

子が前鞭毛で雌配偶子の細胞表面に付着してクランプを形成し (図 1g), そのうち 1 つの雄配偶子が雌配偶子と接合する (図 1h)。接合子は葉緑体と眼点を 2 つずつ持ち (図 1i), 未接合の配偶子 (図 1f, n) と区別できる。接合子は盤状の胞子体 (sexual sporophyte) に発達する (図 1j)。配偶子の接合を経て生じる胞子体の核相は $2n$ である。胞子体に形成された単子嚢 (図 1k) で減数分裂が起こり、放出された核相 n の減数胞子 (図 1l) は雌雄の配偶体へ発達する。単為発生過程 (図 1 アスタリスク) では、未接合の配偶子 (図 1f, n) が発芽し、配偶体か、sexual sporophyte と同様の形態の盤状体 (partheno-sporophyte; 図 1m, o) を形成する。Partheno-sporophyte の核相は n と考えられる。Partheno-sporophyte に形成された単子嚢から放出された遊走子は、着底、発芽して、由来する配偶子と同じ性の配偶体に発達する。

性決定は U 染色体 (雌染色体) と V 染色体 (雄染色体) による UV 式である (Lipinska *et al.* 2017)。Sexual sporophyte の単子嚢での減数分裂で、U 染色体が分配された減数胞子は雌配偶体に発達し、V 染色体が分配された減数胞子は雄配偶体に発達する (図 1a, b, l)。

以下、本稿では、有性生殖由来か単為発生由来かにかかわらず、sexual sporophyte 様の形態を示す藻体に対して、「胞子体」という語を用いる。また、「胞子体」が有性生殖由来か、単為発生由来かを区別する場合、有性生殖由来のものを「sexual sporophyte」、単為発生由来のものを「partheno-sporophyte」とする。

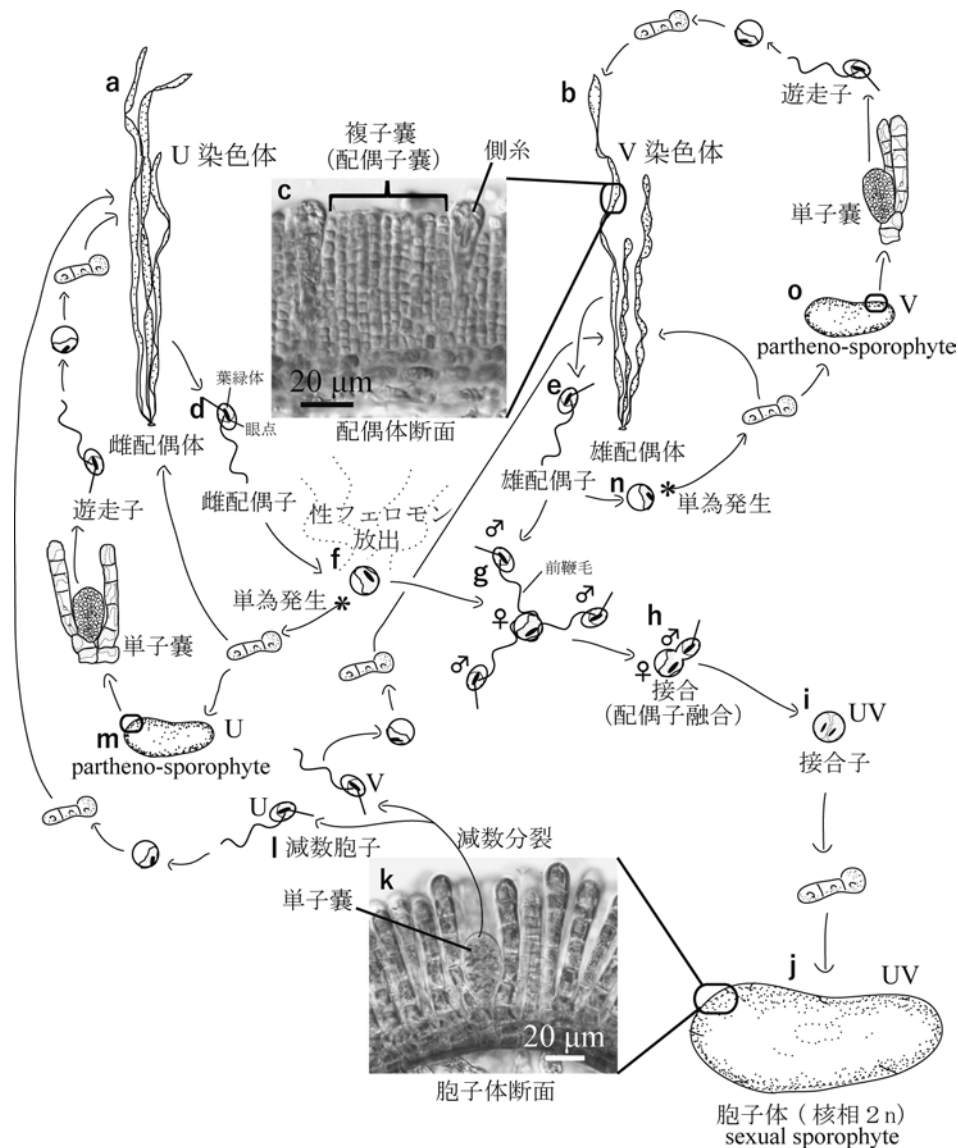


図1. カヤモノリ属 (*Scytosiphon*) の培養下における生活環。巨視的で雌雄異株の配偶体世代と、直径数ミリで盤状の孢子体世代による異型世代交代である。同型配偶（雌配偶子のほうが雄配偶子よりもわずかに大きい）。培養下では雌雄両方の配偶子の単為発生（アスタリスク）が観察できる。性決定はUV式であり，sexual sporophyteの単子嚢における減数分裂で，U染色体が分配された減数孢子は雌配偶体へ，V染色体が分配された減数孢子は雄配偶体へ発達する。

有性生殖を行っている野外集団における単為発生

有性生殖が高頻度で確認できる野外集団において，単為発生は繁殖に寄与しているのだろうか？つまり，配偶相手と出会えなかった配偶子は死んでしまうのか，それとも，単為発生して成熟し，集団の繁殖に寄与するのか。未接合の配偶子でも繁殖に寄与できるほうが，繁殖効率が良く，集団の維持に有利と思われるかもしれない。しかし，実際の集団を観察してみると，単為発生の繁殖への寄与は，有性生殖のそれと比較して小さいらしい。

シバザキカヤモノリ *Scytosiphon shibazakiorum* M. Hoshino & Kogame の北海道忍路湾の野外集団において，単為発生の

繁殖への寄与を調べた研究 (Hoshino & Kogame 2019) を紹介する。この集団は配偶体の性比が1:1であり，研究室に持ち帰り交配すると配偶子の接合が確認できるため，野外でも有性生殖を行っていると考えられる。カヤモノリ属の配偶子の単為発生経路には，大まかに，配偶体への経路と，partheno-sporophyte への経路の2通りがある (図1)。配偶子がどちらの経路をたどるのかは，日長や水温などの培養条件に影響される場合もあるが (tom Dieck 1987)，本種の場合，野外での配偶体の成熟時期に近い日長・水温条件で配偶子を培養すると，9割以上が partheno-sporophyte を形成する。そのため，野外において単為発生が起こるならば，それは

partheno-sporophyte を形成すると予想される。このことから、集団の繁殖における単為発生の寄与は、partheno-sporophyte が全孢子体 (sexual sporophyte と partheno-sporophyte) に占める割合とみなせると仮定した。

まず初めに、シバザキカヤモノリの sexual sporophytes あるいは partheno-sporophytes を採集する必要があるが、カヤモノリ属の孢子体は直径数ミリの盤状体であるため、フィールドで同定するのは不可能である。そこで、春にシバザキカヤモノリの配偶体が生えていた場所へ行き、岩を砕いて石を拾い、盤状の褐藻が付着した石を研究室に持ち帰り、顕微鏡下でカヤモノリ属の孢子体かどうかを確認した。次に、採集した孢子体が、有性生殖由来なのか (sexual sporophyte)、単為発生由来なのか (partheno-sporophyte) を判別する必要がある。Sexual sporophytes の遊走子 (減数孢子) からは雌雄両方の配偶体が発達するが、partheno-sporophytes の遊走子からは片方の性の配偶体のみが発達する (図 1; Nakamura & Tatewaki 1975)。そこで、採集した各孢子体から単子嚢を 1 つずつ単離し、単子嚢から放出された遊走子をペトリ皿の中で培養し、配偶体を発達・成熟させ、配偶子を放出させた。孢子体が sexual sporophyte であれば、雌雄の配偶子が含まれるため、ペトリ皿の中で接合が起こり、接合子が観察されるが、partheno-sporophyte であれば接合子が観察されないはずである。接合子が観察できなかったものについては、ペトリ皿の配偶体から DNA を抽出し、PCR 法によって性染色体 (雌 U 染色体、雄 V 染色体) の性特異的配列の増幅の有無を確認した。接合子が観察できず、一方の性マーカーしか増幅されなかったものを、partheno-sporophyte とみなした。最終的に、126 個体の孢子体のうち、partheno-sporophyte とみなされたのは 6 個体 (4.8%) のみで、その内訳は、雌配偶子の単為発生に由来するものが 2 個体、雄配偶子の単為発生に由来するものが 4 個体であった。

類似の研究は、同型配偶を行うシオミドロ属の 2 種 *Ectocarpus siliculosus* (Dillwyn) Lingbye と *E. crouaniorum* Thuret やウイキョウモ *Dictyosiphon foeniculaceus* (Hudson) Greville でも行われており、前者では野外で採集した 200 個体近くの孢子体、後者では 30 個体ほどの孢子体が調べられているが、partheno-sporophytes は確認されていない (Peters & Müller 1985, Couceiro *et al.* 2015)。卵生殖を行うコンブ目の種では、*Lessonia nigrescens* Bory や *Tauya basicrassa* N.G. Klochkova & T.N. Krupnova の野外集団で、卵の単為発生に由来すると考えられる孢子体が報告されているが、いずれも低頻度である (Oppliger *et al.* 2007, Klochkova *et al.* 2017)。

単為発生は培養下では広く観察される現象であるが、有性生殖が確認できる野外集団では単為発生による繁殖は稀らしい。これには、2 つの仮説が考えられる (Peters & Müller 1985)。1 つ目の仮説は、野外集団における高接合率 (高受精率) を想定するものである。接合率が高ければ、そもそも単為発生する未接合の配偶子の数が少ないので、partheno-sporophytes の出現は稀となる。先に述べたシバザキカヤモノ

ノリの野外集団の場合、未接合の配偶子が必ず partheno-sporophytes を形成し、かつ、雌配偶子由来の partheno-sporophytes と雄配偶子由来の partheno-sporophytes が等頻度で出現したとすると (つまり、全孢子体数の 2.4% ずつ)、雌雄配偶子の接合率は 97.6% となるはずである。同型配偶種の野外集団における接合率は報告されていないが、卵生殖種で雌雄異株のヒバマタ属の種 *Fucus vesiculosus* Linnaeus と *Eceranoides* Linnaeus の野外集団では 95–100% の高受精率が報告されている (Brawley 1992, Serrão *et al.* 1996)。

2 つ目の仮説は、未接合の配偶子はある程度存在するが、野外ではあまり生残しないことを想定するものである。多くの褐藻類では単為発生が培養下で観察できる。しかし、単為発生過程を詳細に観察している研究の多くで、単為発生時における高い死亡率や、成長速度の遅さ、partheno-sporophytes の異常な形態が報告されている (e.g. Kemp & Cole 1961, Nakahara 1984, Peters & Müller 1985)。筆者が行ったシバザキカヤモノリを用いた実験においても、雌配偶子の 20–60% が発芽前に異常に膨らむ異常な発生を示し、雄配偶子は 4 細胞期までは正常に発達するが、94–97% がそれ以上発達せずに枯死した。カヤモノリ属の雄配偶子の高死亡率は Han *et al.* (2014) でも報告されている。また、未接合の配偶子の発生初期の細胞分裂速度は、接合子のそれよりも遅い。培養下での観察結果を考慮するに、未接合の配偶子の野外における生残率は、接合子と比較して低いと予想される。上の 2 つの仮説が野外における partheno-sporophytes の発生頻度にそれぞれどの程度影響しているのかは不明だが、少なくともここで紹介した、シバザキカヤモノリ、*E. siliculosus*, *E. crouaniorum*, ウイキョウモ、*L. nigrescens*, そして *T. basicrassa* の集団において、単為発生の繁殖への寄与はごく小さいと考えられる。

単為発生によって繁殖する野外集団

単為発生が野外にて常に稀な現象なのかということ、そうでもない。これまでに紹介した集団とは異なり、単為発生のみで繁殖する野外集団も存在する。例えば、カヤモノリ *S. lomentaria* (Lyngbye) Link の一部の集団である (Hoshino *et al.* 2019)。筆者が研究を始めた当時、日本のカヤモノリには接合が観察できる集団 (有性集団) のほかに、接合が観察できない集団 (無性集団) が存在することが知られていた (Kogame *et al.* 2005)。筆者が修士課程時にカヤモノリ属において交雑試験をしていた折、ちょっとした好奇心から、無性集団から単離された幾つかの培養株の配偶子を有性集団のそれと交配させたところ、すべての無性集団の培養株の配偶子は、有性集団の雄配偶子と接合した。このことから、無性集団は実際には雌集団なのではないかと考えたのである。これを確かめるため、前述の性判別マーカーの PCR を行い、本州の有性集団 2 集団と北海道の無性集団 3 集団の配偶体の性比を調査したところ、有性集団には雌雄が大体 1:1 で存在するものの、無性集団は雌個体のみからなることが分かった。その後、無性集団の存在する北海道忍路にて野外調査を

行ったところ、カヤモノリの雌配偶子に由来する parthenosporophytes が発見された。つまり、カヤモノリの無性集団は、単為発生によって繁殖・世代交代する雌集団なのである。

性比が著しく雌に偏っており、雌配偶子の単為発生を介した繁殖が頻繁に起きていると予想される集団は、異型配偶を行うウスカワフクロノリ *Colpomenia peregrina* Sauvageau (Yamagishi & Kogame 1998) や ムチモ *Mutimo cylindricus* (Okamura) H. Kawai & Kitayama (Kitayama *et al.* 1992), ヒラムチモ *Cutleria multifida* (Turner) Greville (Kawai *et al.* 2016) にも報告がある。ただし、これらの集団とカヤモノリの雌集団の配偶子の単為発生は、性比 1:1 の有性生殖を高頻度で行っていると考えられる集団の配偶子の単為発生とは異なるものとして考えたほうが良い。例えばカヤモノリの場合、雌集団と有性集団の雌配偶子は、どちらも雄配偶子と融合するものの、雌集団の雌配偶子は、有性集団の雌配偶子と比べて、細胞サイズが大きく、性フェロモン生産量が少ない（高速液体クロマトグラフィーで検出できない）。それと関連しているのか、雌集団の雌配偶子の単為発生時の発達速度は、有性集団の配偶子の単為発生時の発達速度よりも大きく、有性集団個体を交配して得た接合子の発生時の発達速度と同程度である (Hoshino *et al.* 2019)。また、Han *et al.* (2014) によると、カヤモノリの無性集団の雌配偶子と近縁種キタカヤモノリ *S. promiscuus* McDevit & G.W. Saunders の有性集団の雌配偶子では、ミトコンドリア遺伝子の発現パターンが異なっている。ムチモでは、雌優占集団の雌配偶子の接合率は、有性集団（性比 1:1 の集団）のそれと比較して著しく低いことがわかっている (Kitayama *et al.* 1992)。単為発生が頻繁に起こる集団の配偶子は、単為発生に特化していることがうかがえる。

単為発生と環境

ここまで見てきたように、褐藻類には単為発生をほとんど繁殖に用いない集団（有性集団）もあれば、単為発生によって繁殖する集団（単為生殖集団）も存在する。陸上植物や動物では、単為生殖を行う生物は、近縁な有性生殖を行う生物と異なる分布域を持つことが多く、単為生殖生物の分布は、高緯度・高標高地域、乾燥地域、島嶼、あるいは“marginal（有性生殖を行う生物の分布の縁辺部）”と見なされる環境に偏ることが知られる (geographic parthenogenesis; Kearny 2005)。では、褐藻類の単為生殖集団はどのような分布パターンを示すのだろうか？褐藻類においては単為生殖集団の報告自体が稀であるため、それらの分布パターンに関する知見は乏しいが、筆者の知る限りの情報を挙げてみたい。

図 2 は Hoshino *et al.* (2021a) に基づき、日本列島におけるカヤモノリの配偶体集団の性比を示したものである。太平洋側では、雌雄両個体を含む有性集団が千葉県銚子以南に分布し、銚子以北には雄個体を含まない単為生殖集団が分布する。一方、日本海側では有性集団が北海道渡島半島まで分布しており、渡島半島にて有性集団と単為発生集団の分布が重なる。単為生殖集団は寒流の影響の強い（もしくは、暖流の影響の

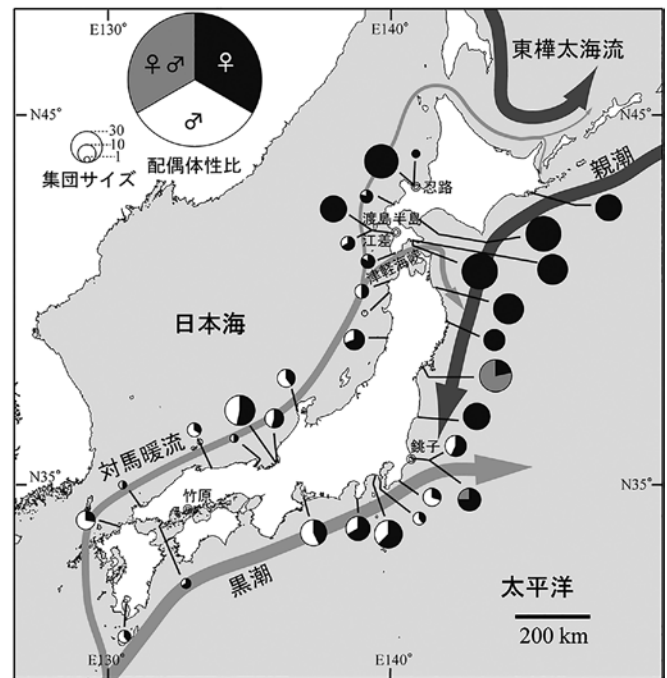


図 2. 日本列島におけるカヤモノリ (*Scytosiphon lomentaria*) の配偶体集団の性比調査結果。円グラフは各集団の性比を示し、円グラフの直径は集団サイズに比例する。性比の情報は、Hoshino *et al.* (2021a) での性判別マーカーによる性判別結果に基づいており、雄マーカーのみが増幅された個体を白色、雌マーカーのみが増幅された個体を黒色、両方のマーカーが増幅された個体を灰色で示している。

弱い）寒冷な海域に偏って分布しているように見える。また、千葉県銚子と北海道江差（渡島半島日本海側）では有性集団と単為生殖集団が側所的に生育するが、どちらの地点でも、単為生殖集団は有性集団よりも波当たりの強い場所に生育する (Hoshino *et al.* 2021a)。

ムチモの単為生殖集団もカヤモノリと似た分布パターンを持つ。ムチモは日本列島において九州から津軽海峡まで分布が確認されているが、雌優占の単為生殖集団は分布の北限である津軽海峡にのみ報告されている (Kitayama *et al.* 1992, Kogishi *et al.* 2010)。

また、北海道忍路湾のウスカワフクロノリ集団は雌優占で単為生殖を頻繁に行うが (Yamagishi & Kogame 1998), 筆者が今年 3 月に広島県竹原市周辺のウスカワフクロノリと思われる集団を調べてみたところ、性比はほぼ 1:1 で、有性生殖が常態となっていることが示唆された (星野未発表データ)。この 2 集団のみから単為生殖集団の分布パターンを議論することはできないが、カヤモノリやムチモと同様に、本種の単為生殖集団も何らかの環境勾配に沿った分布を持つ可能性があるだろう。

忍路湾にはカヤモノリ、シバザキカヤモノリ、カクレカヤモノリ *S. arcanus* M. Hoshino & Kogame, キタカヤモノリの 4 種のカヤモノリ属が分布している。4 種の内、カヤモノリは単為生殖集団であり、他 3 種は有性集団である (Hoshino *et al.*

2018, Hoshino *et al.* 2021b)。興味深いことに、カヤモノリの単為生殖集団は波当たりの強い場所に多く、他3種の有性集団は湾内の波当たりの穏やかな場所に多い (Kogame *et al.* 2005, 星野未発表データ)。

小亀一弘博士 (北海道大学教授) によると、2000 年くらいまでは忍路湾に生育するカヤモドキ *Hapterophycus canaliculatus* Setchell & N.L. Gardner には、雌個体のみからなる集団と、雌雄両個体からなる有性集団がみられたそうで (雌集団個体の配偶子は有性集団の配偶子と比べて非常に低い接合率を示したそうで、この雌集団が単為生殖集団であることを疑わせる)、この雌集団も雌雄両個体からなる有性集団よりも波当たりの強い場所に生育していたとのことである。残念なことに、現在では忍路湾にカヤモドキの雌集団は確認できず、有性集団のみが生育している。

これらの数少ない研究例から推測するに、褐藻類の単為生殖集団は寒冷な海域、もしくは波当たりの強い環境に偏って分布するようである。単為生殖を行う生物の分布パターンを説明するため、これまでに様々な仮説が提唱されている (Kearney 2005, Kawecki 2008, Hörandl 2009 等の総説を参照)。例えば、単為生殖集団の分布を氷期後の分布再拡大により説明する、「単為生殖集団は雌雄異株の有性集団と比較して、コロニー形成・分布拡大に有利である。その優れた分布拡大能力により、氷期後に利用可能になったと考えられる生育地を、単為生殖集団が有性集団に先んじて占有した」という仮説はカヤモノリに当てはまるかもしれない。「有性集団の分布域縁部とその外側に単為生殖集団が分布する理由は、個体密度が低く、交配相手を見つけにくくなると予想される分布域縁部とその外側であっても、単為生殖を行う生物は問題なくコロニーを形成できるため」という仮説はムチモの分布パターンを説明できるのではないだろうか。カヤモノリの場合は、Kamiya *et al.* (2017) が紅藻 *Caloglossa vieillardii* (Kützinger) Setchell での研究で示唆したように、低水温が有性的な生活環の完結を妨げることで、結果的に寒冷な海域に無性的な生活環を有する集団が分布している、ということも考えられる。どの仮説が正しいのかについては、更なる研究・より多くの種についての知見が必要であろう。

波当たりに関しては、*Alaria esculenta* (Linnaeus) Greville や *Silvetia compressa* (J. Agardh) E.A. Serrão, T.O. Cho, S.M. Boo & Brawley などの褐藻類において、水流のない穏やかな状態では配偶子放出が促進される一方、水流の強い攪拌された状態では配偶子放出が抑制されることが培養実験により示されている (Pearson *et al.* 1998, Gordon & Brawley 2004)。このようなメカニズムが進化していること自体、強い波当たりや水流が雌雄配偶子の出会い (有性生殖) を阻害することを示しているのではないだろうか。単為生殖集団は、有性集団 (有性生殖) には不適な、波当たりの強い場所を利用しているのかもしれない。

カヤモノリ、ムチモ、ヒラムチモには日本 (もしくは日本周辺) から海外に移入した集団の存在が示唆されているが、

それらは有性集団ではなく、雌優占の単為生殖集団であるらしい (Kogishi *et al.* 2010, Kawai *et al.* 2016, Hoshino *et al.* 2021a)。単為生殖を行う生物は、一個体からでもコロニーを形成でき、有性的な生物よりも増殖率が高いと予想されている (Cuellar 1977)。単為生殖集団は移入・定着に有利な点があるのかもしれない。

単為生殖集団の起源について

分布パターンよりも更に分からないのが、有性集団からどのように単為生殖集団が進化するのかである。動物の単為生殖生物では主に次の4タイプの起源が認められている (Simon *et al.* 2003)。(1) 感染起源: *Wolbachia* という細菌は宿主において母から子へ受け継がれるが、寄生蜂、アザミウマ、ダニなどにおいて単為生殖を誘導することが知られる。(2) 種間交雑起源: 雑種個体では減数分裂がうまくいかないことが多く、減数分裂をせずに卵を形成できるように選択が働き、結果として単為生殖生物が進化する。(3) 自然発生起源: 有性生殖や減数分裂に関与する遺伝子への突然変異により、性を失い、単為生殖生物が進化する。(4) 既存の単為生殖生物との交雑起源: 有性的な生物が既存の単為生殖生物と交雑することで、単為生殖的な雑種、つまり新しい単為生殖生物が進化する。

褐藻類の単為生殖集団はどのような起源をもつのだろうか。前述のように、褐藻類では単為生殖集団の報告自体が稀であるため、単為生殖集団の起源に関する研究は進んでいない。従って、ここではカヤモノリの単為生殖集団での研究 (Hoshino *et al.* 2021a) からわかってきたことを中心に議論してみたい。まず、褐藻類において *Wolbachia* のように単為生殖を誘導するような細菌の感染の有無は確認されておらず、現時点で (1) 感染起源を示唆するデータはない。(2) 種間交雑起源について、カヤモノリではその近縁種も含めて、核コード遺伝子とオルガネラ遺伝子を用いた分子系統解析が行われているが (Kogame *et al.* 2015, Hoshino *et al.* 2021a)、単為生殖集団の個体において、ミトコンドリアイントログレーションなどの種間交雑を示唆する証拠は得られていない。従って、カヤモノリの単為生殖集団は種間交雑に由来しない可能性が高いと考えている。

(3) 自然発生起源はどうだろうか。前述のように、カヤモノリ、カヤモドキ、ムチモの単為生殖集団個体では、性フェロモン生産量が接合率の、少なくとも一方が極めて低い。これらの形質は効率的な有性生殖に不可欠と考えられ、このような形質を失うことは、有性生殖能を失うことと同義なのではないか。これらの有性的形質の発現が突然変異等で抑制されたことが単為生殖集団の直接的な起源となった可能性がある。尤も、単為生殖集団が進化した後に、不要となった有性的形質が中立進化もしくは選択によって退化した可能性もあり (動物の単為生殖種に多くの例がある; van der Kooi & Schwander 2014)、「突然変異による有性的形質の喪失起源」を手放しで認めるわけにはいかない。自然発生起源で考えら

れる別のシナリオとしては、「有性生殖の効率が下がるような環境において、単為発生能に選択圧がかかり、高い単為発生能を持つ配偶子を生産する個体が進化した」というものだろうか。これまで見てきたように、カヤモノリも含めて褐藻類では、単為生殖集団と有性集団は明らかに異なるニッチを占めている。このニッチの違いが、単為生殖集団の起源に関係していても不思議ではないだろう。

(4) 既存の単為生殖生物との交雑起源に関しては、それを示唆するデータがカヤモノリで得られている。筆者はカヤモノリにおいて、図2に示した集団を含め36集団237個体の配偶体から、MIG-seq法(Suyama & Matsuki 2015)によりゲノム中の約800の遺伝子座から一塩基多型情報を得て、有性集団と単為生殖集団がどのような遺伝的な関係にあるのか調べた(Hoshino *et al.* 2021a)。解析法や解析結果の詳細についてここでは触れないが、得られた結果は、日本海側と太平洋側の単為生殖集団は別起源であることと、日本海側の有性集団と太平洋側の単為生殖集団との交雑(おそらく津軽海峡付近での)に由来する有性集団と単為生殖集団が存在することを示唆した(詳細はHoshino *et al.* 2021aを参照)。カヤモノリで最初に進化した単為生殖集団の起源は分からないものの、単為生殖集団は有性集団と交雑することで、新しい単為生殖集団を生み出すことがあるようだ。

おわりに

褐藻類の単為発生は古くから知られる現象で、これまでに多くの培養研究が行われており、近年では単為発生の遺伝的基盤の解明を試みる研究(Mignerot *et al.* 2019)も出てきた。ただ、大半の研究は有性集団から単離した培養株(つまり、野外ではほとんど起こっていないと考えられる単為発生)を材料としており、これまでに得られた知見のどれほどが、単為生殖集団の単為発生(つまり、野外で機能している単為発生)に当てはまるのかは不明である。

本稿で述べたように、褐藻類では野外における単為生殖集団の報告が少なく、単為生殖集団の分布パターンや進化メカニズムはほとんど未解明である。褐藻類における単為生殖集団の報告の少なさは、褐藻類において単為生殖集団の進化が稀である、というよりは、ある集団が単為生殖集団であることを証明するのが難しいためだろう。異型配偶種であれば、雌雄の配偶子・配偶子嚢を形態的に区別できるので、集団性比の偏りを認識でき、集団が単為生殖集団かどうかを判別しやすい。一方、同型配偶種の場合、形態的に集団性比を調べることは不可能であるため、個体の性判別には交配試験が必要となる。ただし、交配試験には、接合が観察できない場合、個体の性を判別できないという欠点がある。ある集団が単為生殖集団(性比が偏り、真に接合を欠く集団)であるのか、あるいは技術的・季節的な問題等で接合の観察に失敗しただけなのかが結論づけられないのである。褐藻類には、“接合の観察できない種・集団”が多いが(e.g. Wynne 1969, Müller 1977, Peters 1987, Deshmukhe & Tatewaki 1993, Hoshino

et al. 2020), それらの多くは単為生殖集団かもしれない。幸い、褐藻類でもゲノム研究が進んできたこともあり、性染色体上にPCRマーカーを設計するなどして、いくつかの分類群では遺伝的な個体の性判別を行うことが可能となっている(Couceiro *et al.* 2015, Lipinska *et al.* 2015, Hoshino *et al.* 2019)。また、近年では、RAD-seq法(Baird *et al.* 2008)やMIG-seq法など、次世代シーケンサーを用いて大量のゲノムワイドな一塩基多型情報を取得する手法も手軽に実施できるようになっており、そうした多型情報に基づく集団遺伝学的統計量から集団が有性的かどうかを予想することも可能である。野外集団の生殖様式を調べるツールは十分に増えてきている。前述のように、褐藻類には有性生殖の観察できない種・集団が多い。褐藻類の生殖戦略を理解するには、単為生殖集団をはじめとした、有性生殖以外の方法で繁殖する集団も研究していく必要があるだろう。

謝辞

忍路湾での調査にご協力いただいた忍路臨海実験所元管理人の柴崎康二さんと奥様の久美子さん、本稿の執筆にご協力いただいた小亀一弘教授(北海道大)、Susana Coelho 博士(Max Planck Institute)に深く感謝いたします。

引用文献

- Baird, N. A., Etter, P. D., Atwood, T. A. *et al.* 2008. Rapid SNP discovery and genetic mapping using sequenced RAD markers. *PLoS ONE* 3: e3376.
- Brawley, S. H. 1992. Fertilization in natural populations of the dioecious brown alga *Fucus ceranoides* and the importance of the polyspermy block. *Mar. Biol.* 113: 145–157.
- Couceiro, L., Le Gac, M., Hunsperger, H. M. *et al.* 2015. Evolution and maintenance of haploid-diploid life cycles in natural populations: the case of the marine brown alga *Ectocarpus*. *Evolution* 69: 1808–1822.
- Cuellar, O. 1977. Animal parthenogenesis. *Science* 197: 824–843.
- Deshmukhe, G. V. & Tatewaki, M. 1993. Occurrence of somatic diploidization in the life history of *Coilodesme japonica* (Dictyosiphonales, Phaeophyta). *Phycologia*, 32: 197–203.
- Gordon, R. & Brawley, S. H. 2004. Effects of water motion on propagule release from algae with complex life histories. *Mar. Biol.* 145: 21–29.
- Han, J. W., Klochova, T. A., Shim, J., Nagasato, C., Motomura, T. & Kim, G. H. 2014. Identification of three proteins involved in fertilization and parthenogenetic development of a brown alga, *Scytosiphon lomentaria*. *Planta* 240: 1253–1267.
- Hörandl, E. 2009. Geographic parthenogenesis: opportunities for asexuality. In: Schön, I., Martens, K. & van Dijk, P. (eds.) *Lost sex*. pp. 161–186. Springer, Dordrecht.
- 堀輝三(編) 1993. 藻類の生活史集成 第2巻 褐藻・紅藻類. 内田老鶴圃, 東京.
- Hoshino, M., Croce, M. E., Hanyuda, T. & Kogame, K. 2020. Species delimitation of *Planosiphon gracilis* morphospecies (Scytosiphonaceae, Phaeophyceae) from Japan and the description of *Pl. nakamurae* sp. nov. *Phycologia* 59: 116–126.

- Hoshino, M., Hiruta, F. S., Croce, M. E. *et al.* 2021a. Geographic parthenogenesis in the brown alga *Scytosiphon lomentaria* (Scytosiphonaceae): sexuals in warm waters and parthenogens in cold waters. *Authorea*. March 24, 2021. doi:10.22541/au.161655555.57737662/v1
- Hoshino, M., Ishikawa, S. & Kogame, K. 2018. Concordance between DNA-based species boundaries and reproductive isolating barriers in the *Scytosiphon lomentaria* species complex (Ectocarpales, Phaeophyceae). *Phycologia* 57: 232–242.
- Hoshino, M. & Kogame, K. 2019. Parthenogenesis is rare in the reproduction of a sexual field population of the isogamous brown alga *Scytosiphon* (Scytosiphonaceae, Ectocarpales). *J. Phycol.* 55: 466–472.
- Hoshino, M., Okino, T. & Kogame, K. 2019. Parthenogenetic female populations in the isogamous brown alga *Scytosiphon lomentaria* (Scytosiphonaceae, Ectocarpales): decay of a sexual trait and acquisition of asexual traits. *J. Phycol.* 55: 204–213.
- Hoshino, M., Tanaka, A., Kamiya, M., Uwai, S., Hiraoka, M. & Kogame, K. 2021b. Systematics, distribution, and sexual compatibility of six *Scytosiphon* species (Scytosiphonaceae, Phaeophyceae) from Japan and the description of four new species. *J. Phycol.* 57: 416–434.
- Kamiya, M., Saba, E. & West, J. A. 2017. Marginal distribution and high heterozygosity of asexual *Caloglossa vieillardii* (Delesseriaceae, Rhodophyta) along the Australian coasts. *J. Phycol.* 53: 1283–1293.
- Kawai, H., Kogishi, K., Hanyuda, T. *et al.* 2016. Phylogeographic analysis of the brown alga *Cutleria multifida* (Tilopteridales, Phaeophyceae) suggests a complicated introduction history. *Phycol. Res.* 64: 3–10.
- Kawecki, T. J. 2008. Adaptation to marginal habitats. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 39: 321–342.
- Kearney, M. 2005. Hybridization, glaciation and geographical parthenogenesis. *Trends Ecol. Evol.* 20: 495–502.
- Kemp, L. & Cole, K. 1961. Chromosomal alternation of generation in *Nereocystis luetkena* (Mertens) Postels and Ruprecht. *Can. J. Bot.* 39: 1711–1724.
- Kitayama, T., Kawai, H. & Yoshida, T. 1992. Dominance of female gametophytes in field populations of *Cutleria cylindrica* (Cutleriales, Phaeophyceae) in the Tsugaru Strait, Japan. *Phycologia* 31: 449–461.
- Klochkova, T. A., Klochkova, N. G., Yotsukura, N. & Kim, G. H. 2017. Morphological, molecular, and chromosomal identification of dwarf haploid parthenosporophytes of *Tauya basicrassa* (Phaeophyceae, Laminariales) from the Sea of Okhotsk. *Algae* 32: 15–28.
- Kogame, K., Ishikawa, S., Yamauchi, K., Uwai, S., Kurihara, A. & Masuda, M. 2015. Delimitation of cryptic species of the *Scytosiphon lomentaria* complex (Scytosiphonaceae, Phaeophyceae) in Japan, based on mitochondrial and nuclear molecular markers. *Phycol. Res.* 63: 167–177.
- Kogame, K., Uwai, S., Shimada, S. & Masuda, M. 2005. A study of sexual and asexual populations of *Scytosiphon lomentaria* (Scytosiphonaceae, Phaeophyceae) in Hokkaido, northern Japan, using molecular markers. *Eur. J. Phycol.* 40: 313–322.
- Kogishi, K., Kitayama, T., Miller, K. A., Hanyuda, T. & Kawai, H. 2010. Phylogeography of *Cutleria cylindrica* (Cutleriales, Phaeophyceae) in Northeastern Asia, and the identity of an introduced population in California. *J. Phycol.* 46: 553–558.
- Lipinska, A. P., Ahmed, S., Peters, A. F., Faugeton, S., Cock, J. M. & Coelho, S. M. 2015. Development of PCR-based markers to determine the sex of kelps. *PLoS ONE* 10: e0140535.
- Lipinska, A. P., Toda, N. R. T., Heesch, S., Peters, A. F., Cock, M. J. & Coelho, S. M. 2017. Multiple gene movements into and out of haploid sex chromosomes. *Genome Biol.* 18: 104.
- Mignerot, L., Avia, K., Luthringer, R. *et al.* 2019. A key role for sex chromosomes in the regulation of parthenogenesis in the brown alga *Ectocarpus*. *PLoS Genet.* 15: e1008211.
- Müller, D. G. 1977. Sexual reproduction in British *Ectocarpus siliculosus* (Phaeophyta). *Br. Phycol. J.* 12: 131–136.
- Nakahara, H. 1984. Alternation of generations of some brown algae in unialgal and axenic cultures. *Sci. Pap. Inst. Algal. Res. Fac. Sci. Hokkaido Univ.* 7: 77–292.
- Nakamura, Y. & Tatewaki, M. 1975. The life history of some species of Scytosiphonales. *Sci. Pap. Inst. Algal. Res. Fac. Sci. Hokkaido Univ.* 6: 57–93.
- Oppliger, L. V., Correa, J. A. & Peters, A. F. 2007. Parthenogenesis in the brown alga *Lessonia nigrescens* (Laminariales, Phaeophyceae) from central Chile. *J. Phycol.* 43: 1295–1301.
- Pearson, G. A., Serrão, E. A. & Brawley, S. H. 1998. Control of gamete release in furoid algae: sensing hydrodynamic conditions via carbon acquisition. *Ecology* 79: 1725–1739.
- Peters, A. F. 1987. Reproduction and sexuality in the Chordariales (Phaeophyceae). A review of culture studies. In: Round, F. E. & Chapman, D. J. (eds.) *Progress in Phycological Research*, Vol. 5. pp. 223–263. Biopress, Bristol.
- Peters, A. F. & Müller, D. G. 1985. On the sexual reproduction of *Dictyosiphon foeniculaceus* (Phaeophyceae, Dictyosiphonales). *Helgoländer Meeresun.* 39: 441–447.
- Serrão, E. A., Pearson, G., Kautsky, L. *et al.* 1996. Successful external fertilization in turbulent environments. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 93: 5286–5290.
- Simon, J. C., Delmotte, F. & Crease, R. T. 2003. Phylogenetic relationships between parthenogens and their sexual relatives: the possible routes to parthenogenesis in animals. *Biol. J. Linn. Soc.* 79: 151–163.
- Suyama, Y. & Matsuki, Y. 2015. MIG-seq: an effective PCR-based method for genome-wide single-nucleotide polymorphism genotyping using the next-generation sequencing platform. *Sci. Rep.* 5: 16963.
- tom Dieck, I. 1987. Temperature tolerance and daylength effects in isolates of *Scytosiphon lomentaria* (Phaeophyceae) of the North Atlantic and Pacific Ocean. *Helgoländer Meeresun.* 41: 307–321.
- van der Kooi, C. & Schwander, T. 2014. On the fate of sexual traits under asexuality. *Biol. Rev.* 89: 805–819.
- Wynne, M. J. 1969. Life history and systematic studies of some Pacific North American Phaeophyceae (brown algae). *Univ. Calif. Publ. Bot.* 50: 1–88.
- Yamagishi, Y. & Kogame, K. 1998. Female dominant population of *Colpomenia peregrina* (Scytosiphonales, Phaeophyceae). *Bot. Mar.* 41: 217–222.

(2021 年 5 月 10 日受付, 2021 年 6 月 11 日受理)
 通信担当編集委員: 羽生田 岳昭