

## Cape Hatteras と Point Conception : 北米東西岸の海洋生物地理

大垣俊一

海の生物の種類相が緯度によって変わり、岬や半島を越えることでもまた違った様相を見せることがあるのは、よく知られた事実である。北海道と沖縄では明らかに違い、房総半島は、多くの分類群について暖海種の北限になっている。このことはもっと小さなスケールでも成り立つ。紀伊半島では、西側では南に下るほど熱帯性の要素が強まり、南端の潮岬の東西で種類相が異なることは古くから指摘されてきた（日本自然保護協会 1966 など）。こうしたことは海の生物地理学のテーマだが、現在この分野の研究が最も進んでいるのは、北アメリカの東、西岸と思われる。アメリカ東岸（大西洋岸）は、黒潮に匹敵する強暖流、メキシコ湾流に洗われ、湾流は北緯 35 度付近のハッテラス岬（Cape Hatteras）で東向きに離岸する。ハッテラスの北は、'Cold Wall' と呼ばれる冷水塊の領域である。西岸（太平洋岸）ではこれと逆に、北から寒流のカリフォルニア海流が流れ、北緯約 34 度のコンセプション岬（Point Conception）付近で西向きに離岸する。そのため岬の南側はおおむね暖水に覆われている。本稿では、この両海域の生物相研究をふり返り、何が問題にされてきたのか、また現在どのように研究が進みつつあるのかを見る。それは日本で、同種のテーマの研究にも何らかの示唆を与えるだろう。

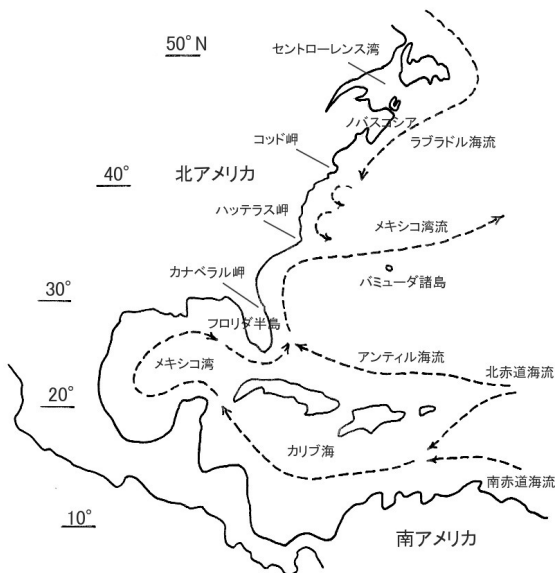
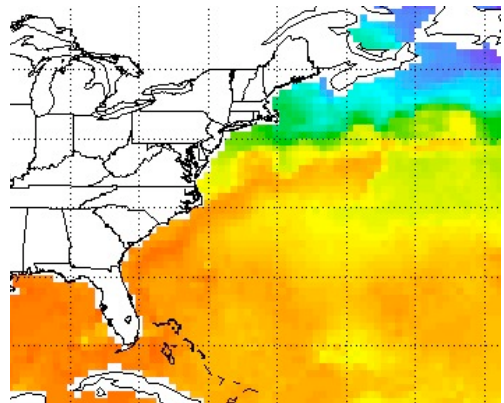


図 1. 北米東岸海流図

図 2. 北米東岸表面水温  
(NOAA 衛星画像 2008 年 6 月)

## 北米東岸

### 1. 海況

生物分布の基礎となる北米東岸の海流や水理については、生物地理のテキストや論文類に紹介されている。細かく見ると、季節や年度による変化、垂直方向の混合、小規模渦流などで相当複雑だが、平均的な姿としては図1のようにまとめることができる (Ekman 1953, Avise 1992, Briggs 1995)。南アメリカの東端に当たった南赤道海流は、二手に分かれ、北に向かう海流が、北赤道海流と合流しつつ、カリブ海からさらにメキシコ湾に入る。流れは湾内で反転し、フロリダ海流となってフロリダ半島南端から大西洋に出る。ここで北赤道海流から名を変えたアンティル海流と合流し、メキシコ湾流 (または単に「湾流」) と呼ばれる強力な流れを発生させる。湾流は、フロリダ東岸から、北のカロライナ地方の浅い湾 (South Atlantic Bight) を洗い、ハッテラス岬 (35° 03' N) で東に向きを変えて大西洋に流出する。このため、図に示したバミューダ諸島は湾流に取り込まれ、世界で最も高緯度 (32° N) まで熱帯系生物がみられる地点とされている。ハッテラスの北は寒流のラブラドル海流の影響下で、ハッテラス岬から北のコッド岬 (Woods Hole 海洋研究所の所在地) までの湾入部 (Middle Atlantic Bight) で、渦流を生じながら冷水塊を形成している。ラブラドル海流は低温で低塩分、メキシコ湾流は高温かつ高塩分のため、ハッテラス付近には明瞭な水理的境界 (潮目) が形成される (図2)。湾流がハッテラス岬と冷水塊に当たって向きを変えるとすると自然な感じがするが、詳しく調べると原因はかなり複雑らしい。北大西洋全体のスケールの、風圧の状態がからんでいるとも言われている (Cornillon & Gangopadhyay 1991)。

### 2. 生物地理

北米東岸の生物相については、海洋生物地理の古典として有名な Ekman (1953) に、以下のようにまとめられている。少し古いが、現在でも大まかには肯定されているので紹介する。北から見ると、コッド岬はかつて極帯 (arctic region) の南限とされたが、実態は複雑で、採用できない。ハッテラスの北は温帯 (temperate)、以南は赤道付近までほぼ一続きの暖水帯 (warm-water region) である。ただし北フロリダ、カナベラル岬 (28° N、NASA の宇宙基地のあるところ) のあたりに弱い境界があり、カナベラルからハッテラスまでは、カリブ海種の多く現れる移行帯ないし混交帯の性格を持つ。Ekman から 40 年後の Briggs (1995) の区分も、これと大きく変わらない。Briggs は、カナダのセントローレンス湾からハッテラス岬までを寒帯 (boreal)、ここからカナベラル岬までを暖温帯 (warm-temperate)、さらにその南を熱帯 (tropical) とした。コッド岬については、ここが多くの暖水種の北限、寒冷種の南限になっていることを述べつつ、境界としては明瞭でないとしている。Briggs の記述で注目すべきは、北米の北東岸では、湾流に運ばれた熱帯種が打ちあがり、またハッテラスからコッド岬の間では、夏に熱帯性種が多数出現していることである。これは南日本太平洋岸の黒潮流域と同じ現象だが、湾流域での情報がテキストの定性的記述にとどまり、生態学的研究が行われていないように見えるのはやや意外な感じがする。いずれにしても古典的生物地理の面では、北から南に寒冷要素が弱

まり、暖海要素が強まる勾配の中で、ハッテラスとカナベラルが地理区の境界となり、かつ前者がより明瞭ということになる。これは先の海流の情報から、ハッテラス付近は寒流と暖流の境であるのに対し、カナベラル周辺には水理面での明確な境界が認められないという事実にも対応している。

生物地理的研究は Ekman 以後、よりくわしい環境条件と生物分布の検討、および両者のつき合わせという方向に進んだ。Fischer (1960) は、熱帯に近づくほど種数が増えるという多様性の緯度勾配の問題を、海陸さまざまな分類群で検討している。北米東西岸の海産種についても軟体動物を用いて分析し、フロリダ北部とハッテラス岬周辺に南方性種の分布北限が集中することを示した。コッド岬が北方性種の南限となる傾向ははっきりしない。一方、沿岸水温は、論文の図からは冬の水温がハッテラス岬付近で急減する傾向が見えるが、著者は分布の制限要因として、冬夏の水温度それ自体よりも、両者の差や、寒暖流衝突域での突発的温度変化が重要であるとしている。Hall (1964) もまた、Ekman (1953) が最低水温 20°C 以上を熱帯の範囲としたような最低水温決定説に反論し、海産種にとっては繁殖と初期生活史にとって必要な温度の継続日数が重要で、これによって生物分布をよりよく説明できると考えた。Hall はこれによって南から、フロリダ北までを赤道内域 (inner tropical)、そこからハッテラスまでを赤道外域 (outer tropical)、その北コッド岬までを中温帯 (mild temperate)、さらに北のセントローレンス湾まで冷温帯 (cold temperate) という区分を示した。Hyden & Dolan (1976) は、南北アメリカの東西岸の水温度条件と 968 種の海産種の分布をもとに、水流や温度によって特徴づけられた水塊区分と、各種の分布の重なりや分布限界点との関係を論じている。両者は全体によい一致を示し、北米東岸では、コッド岬、ハッテラス岬南、フロリダ東南部がそのような地点として示されている。著者らは、水理環境 (流系、温度) と生物相の共変現象はめざましいものがあると述べている。

各種の分布の重なりや分布限界の集中点を基にした区分とは別に、各地域の群集を類似度指数によってグループ化し、地理的断絶を見出そうとする試みも行われている。Gabriel (1992) は、ハッテラス岬から北、ノバスコシアまでの底魚の 20 年余の漁獲データをもとに種組成のクラスター分析を行い、6 つの地理的グループを区別した。その結果、北 3 群と南 3 群の間、ハッテラス岬のやや南に、最も大きな断絶が認められた。北のグループは経年的に安定した分布域を保つのにに対し、南のグループの範囲は不安定で、後者は南域での温度変動など、海況の不安定性を反映するとしている。

### 3. 遺伝子交流

全体的な種構成に基づき生物地理区を分ける試みの一方で、境界をまたいだ個体群や遺伝子の交流の問題の研究が進められ、時代とともにこちらが主流になりつつある。Wells & Gray (1960) は、イガイ科二枚貝の *Mytilus edulis* (ムラサキイガイ近縁種) が、ハッテラス岬の北には一年中生息する一方、南では季節的に小型のものが現れるだけであることに注目し、岬周辺の個体群の維持機構を調べた。岬の南の最南端のポイントでは、冬から初夏のみ小型のものが現れ、密度変動も激しい。産卵期は春と秋の 2 期あるが、秋に北東からの強風を起こす嵐が発生すると、翌年、岬の南の密度が高まるという関係がある。こ

のことから著者らは、ハッテラス付近では南からの湾流で通常南下流は不活発だが、気象の変化で時おり南への流れが生じると考えた。幼生はこれに乗って北から南に流入するが、もともと北方性のため夏の高温に耐えられず、死滅をくり返しているというのである。個体群のアプローチとは別に、各地の個体の形態を詳しく分析して、個体群の分離や境界との関係を考察した例もある。Wilk et al. (1980) は、ニューヨーク州からフロリダの広い範囲で、カレイの 1 種の形態を 18 項目に分けて調べ、正準変量による多変量解析でグループ化を行ったところ、ハッテラスを境に、南北の個体群がはっきり分かれた。このような分析では、示された形態差が遺伝的なものか、生態形なのか問題になる。この点について著者らは、ハッテラス岬南北の放流試験の結果を引用し、岬南北の遺伝的交流が少ないことを示唆している。

地理区をまたいだ個体群の交流があるかどうか直接確かめるのは難しいため、タンパク電気泳動や DNA の分析技術が普及してからは、境界両側の個体の遺伝的性質を調べることによって、個体群交流の問題に迫ろうとする研究が活発に行われるようになった。Buroker (1983) は、コッド岬からメキシコ湾までの 19 地点について、カキの 1 種の対立遺伝子頻度を電気泳動によって調べた。その結果、メキシコ湾の一部で特異な組成を示した以外、ハッテラスやカナベラルを含めて遺伝的断絶は見られなかった。Bert & Arnold (1995) も同様の方法により対立遺伝子を調べた。著者らの視点は、カナベラル岬周辺での二枚貝 2 種の雑種の維持機構にあり、特に境界論に言及しているわけではない。しかしその結果を見ると、雑種の頻度は岬の北から南まで連続的に変化しており、これは岬を越えた遺伝子交流が存在することを示す結果と解釈できる。コッド岬からメキシコ湾まで、4 種の沿岸魚について、ミトコンドリア DNA を調べた研究 (Avisé et al. 1987) では、全域にわたり 2 タイプが混在する種、メキシコ湾の一部に特異な組成の個体群が存在する種などまちまちだが、1 種ではハッテラスを境に遺伝的な北方型と南方型が区別された。また、ハッテラス岬周辺で魚のミトコンドリア DNA により遺伝子交流を調べた例 (Graves et al. 1992, Jones & Quattro 1999) では、ともに岬の南北で差はみられず、同一の遺伝子プールに属すると判断された。この中には先に Wilk et al. (1980) の形態分析で断絶が示唆された種も含まれ、形態と DNA の情報に違いがあるが、ここでは Wilk らの見出した形態差は生態形と推測されている。

一方フロリダ半島周辺では、地史とからめた海産種の遺伝子研究が進められている。近縁な 2 種のカニの対立遺伝子頻度を電気泳動で調べた研究によると、フロリダ半島の東と西に系統群がほぼ分かれているが、半島のつけ根に両種の混交域がある (Bert & Harrison 1988)。これはかつて間氷期の海面上昇時、フロリダ半島基部の低地帯が水路になっていたとされることに対応している。また、冷水性の種は気候が寒冷化するとフロリダ南端まで分布を広げて交流し、温暖化すると南端から退いて東西岸に分布が分かれることをくり返したと考えられ、こうした地史的变化の痕跡を、幅広い分類群のミトコンドリア DNA の分析によって見出そうとする試みも行われている (Bowen & Avisé 1990, Avisé 1992a)。

## 1. 海況

北米西岸の海流は、テキストや論文類の記述から図3のようにまとめられる (Ekman 1953, Murray & Littler 1981, Stepien & Rosenblatt 1991, Briggs 1995, Burton 1998, Wares et al. 2001)。



図3. 北米西岸海流図

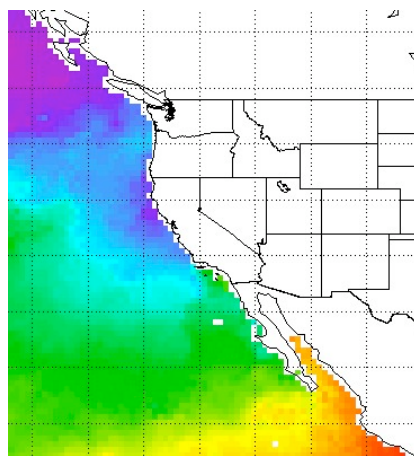


図4. コンセプション岬周辺表面水温  
(NOAA 衛星画像 2008年6月)

一帯の海流は黒潮の続流である北赤道海流に由来する。この流れは、北緯40度付近を東に進んでアメリカ大陸に当り、北へ向かうアラスカ海流と、南へのカリフォルニア海流に分かれる。北赤道海流はもともと暖流なので、これから派生したアラスカ海流も暖流的の性質を持ち、このためアラスカ沿岸は緯度の割に温暖な気候となる。一方カリフォルニア海流は低緯度の暖水に比べれば冷たく、寒流的で、カリフォルニア沿岸を洗いながらコンセプション岬でいったん南向きに離岸する。ここから南の流系は複雑で、カリフォルニア海流は大きく見ればカリフォルニア半島沖を南下するが、一部はアメリカ-メキシコ国境付近で逆流し、沿岸沿いに北に向かう。これを南カリフォルニア反流といい、南海域を流れる間に暖流的になっている。また、コンセプション岬南の湾入部 (Southern California Bight) は、小さな島が多数存在して地形的に複雑であり、南カリフォルニア反流に加えて小規模な渦流を生じながら、全体として滞留的な暖水塊を形成する。このため、コンセプション岬付近では、北からの寒流であるカリフォルニア海流と南の暖水塊との境に、しばしば明瞭な水理的境界がみられる (図4)。両者の温度差は、約5℃といわれている (Wares et al. 2001)。このほか、カリフォルニア沿岸は湧昇の発生海域としても有名である。ここでは春から秋にかけて北からの風が卓越する。この影響で、表層の海水が地衡流となって沖に流れ、これを補うために沖の深層から低温、高塩分の海水が上がってくる。湧昇はメンドシノ、アリーナ、コンセプションといった大きな岬周辺で起こりやすく、frontal jet と呼ばれる沖への表層流を発生させる (Koslo et al. 1991)。図4ではメンドシノ岬の位置に、紫

色に冷水が湧昇するさまがとらえられている。このような海況を反映し、北米西岸では、北はアラスカ海流の暖流的影響、南は低温の湧昇水の効果で水温の緯度勾配がはっきりしない。冷水と暖水の境界は、コンセプション岬や湧昇の発生域で比較的シャープに見られるにとどまり、この点、ハッテラス岬周辺でメキシコ湾流とラブラドル海流が大規模に接触する東海岸とは様相を異にする。

## 2. 生物地理

Ekman (1953) によれば、西海岸の生物地理については、南北に比較的一様な海況を反映して明瞭な境界を認めにくく、アラスカからカリフォルニアまで、全体に温帯

(temperate) と位置づけられる。ただ、カリフォルニア半島 (Baja California) 南部で、亜熱帯 (subtropical) への急変が見られる。一方 Hall (1964) は、カナダ、アメリカ国境付近以北を冷温帯 (cool temperate)、そこから南、コンセプション岬までを中温帯 (mild temperate)、コンセプションからカリフォルニア半島中央部まで暖温帯 (warm temperate)、さらにそれ以南を熱帯 (tropical) とした。Briggs (1995) でもパターンはほぼ同じで、コンセプション岬の北は冷温帯 (cold temperate)、南は暖温帯 (warm temperate) で、これはカリフォルニア中央部までとし、ここから南は熱帯 (tropical) となっている。沿岸魚類相についても、コンセプション岬は、北の亜極帯 (sub-arctic) と南の亜熱帯 (sub-tropical) を分ける位置にあり、またカリフォルニアの中央部でも、北の寒冷種から南の暖水種への移り変わりが見られるという (Hubbs 1948, 1960)。以上のように、各著者で地理区の名称や細かい区分にちがいがあがるが、大まかには一致しており、Ekman がコンセプション岬に特に言及していないことを除けば、同岬とカリフォルニア半島中央-南部に境界が存在するということになる。

分類群を絞った、より詳しい分布の検討も行われている。Fischer (1960) は、西海岸の水温の南北勾配と、軟体動物の分布範囲を検討しているが、水温についてはコンセプション岬周辺でやや変化が見られるものの、東海岸のハッテラス周辺ほどはっきりしないとする。腹足類、二枚貝とも、北に行くほどなだらかに種数が減ってゆき、特定域に分布限界点が集中する傾向はない。一方 Valentine (1966) は 2000 種以上の腹足類と二枚貝について西海岸での分布を検討し、Fischer とは異なる結果を得た。海岸線を緯度 1 度刻みに区切り、類似度に基づくクラスター分析で地理グループを構成したところ、54-55°N と 34-35°N (コンセプション岬) 付近に境界が認められた。分布限界も同じ地点に集中する傾向がある。この差は、コンセプション岬については周辺の水理環境の差に対応するが、全体的に見ると温度と貝類相の関係はさまざま、冬季水温のような単純な指標だけでは説明できないとしている。Hyden & Dolan (1976) も、北南米の海岸を緯度 1 度刻みに分割して各種の分布範囲の重なりを調べ、水理環境と対応させた。北米西岸では、水理と生物相の急変が起こる位置として、50°N、コンセプション岬、カリフォルニア半島の南部をあげている。カリフォルニア沿岸の魚類相を類似度に基づくクラスター分析で調べた例では、コンセプション岬とモンテレー (36°N) 付近に境界が認められ、特にコンセプション岬については明瞭だった (Horn & Allen 1978)。ここでは南方種の分布北限となる例が、北方種の南限となる例よりも多く、特に南方種が、岬の北の冷水によって北上を阻まれている

傾向が見える。Murray & Littler (1981) は、コンセプション岬の南側海域 (Southern California Bight) で、多数地点の海藻の種組成を主成分分析 (PCA) で調べている。南側に限られているので、岬の境界としての性格はわからないが、カリフォルニア海流に接する北端域では寒冷要素が最も強く、東南に離れるにつれて温暖要素が増すという、温度対応の変化が見られている。

境界論にからめた個生態的研究も、ウニ、海藻、貝、フジツボなどについて行われている。Ebert et al. (1994) は、バフンウニ類 2 種の個体群動態をカリフォルニア沿岸で調べ、コンセプション岬の北では、加入が頻度の小さいパルスとして起こるのに対し、南では規則的で、経年的に安定していることを示した。この原因について、北では頻繁に湧昇が発生して幼生が沖に流出するのに対し、南カリフォルニアは海流、地形的に水塊が安定し、幼生が沿岸部に維持されやすいためとしている。コンブの 1 種はコンセプション岬の北で太い茎と小さな葉状部を持ち、全体に頑丈 (北型) だが、南では細い茎を持ち、葉状部は大きい (南型) という形態差がある。Blanchette et al. (2002) は岬の南北で、これら 2 タイプの分布と環境条件を調べ、北型は低温、高養分、強い波の地点に、南型は高温、貧栄養、波の弱い環境に多いことを示した。次いで、形態差が遺伝的なものか初期生活史にかかわる生態形かを調べるために移植実験を行ったが、結果は複雑なものとなり、明確な結論が得られていない。カリフォルニア沖の大陸棚に分布するエゾバイ科の 1 種の巻貝は、かつてコンセプション岬の南に限られていたが、ここ数十年の海況や温度の変化に伴い、北側にも見られるようになった。Zacherl et al. (2003) は、南の従来の分布域と北の新規定着域のサイズ組成を比較し、北では南に比べて低密度であり、不規則なサイズ組成を示すことから、これが加入の不規則性を反映するとした。中間的なサイズ組成は、冷暖の水塊が接触して水温の急勾配を示す海域にみられる。著者らは温度と幼生分散が、本種の分布の決定要因であると述べている。一方 Broitman et al. (2008) は、オレゴン〜カリフォルニア 2000km 近い海岸線 26 地点で 7 年間、イガイ類 1 種とフジツボ 2 種の加入を毎月調べ、表層水温データと対照した。調査範囲内では、3 種とも温暖期に加入量が多く、そのパターンは湧昇などの水理環境に対応して、ブランコ岬とコンセプション岬付近を境に変わる。ただし各域内でもかなりのバリエーションがある。

### 3. 遺伝子交流

東海岸と同じく西海岸の生物地理研究も、分布パターンから、形態的特徴やタンパク電気泳動、DNA を用いた遺伝子交流の問題に向かった。形態的特徴に基づくものとしては、カリフォルニア沿岸のメバルの 1 種についての研究がある (Love & Larson 1978)。この種の頭部の棘の数には地理変異があり、これによってコンセプション岬南北の個体群を区別できる。棘数は大きく見れば南北の温度勾配と相関しているが、細かく見ると同程度の水温でも有意差が見られる場合がある。このことから著者らは棘数は温度による生態形ではなく、両個体群は海流条件によって遺伝的に分離していると考えた。Davis et al. (1981) はタンパク電気泳動により、アイナメの 1 種の魚の対立遺伝子頻度を調べたが、その結果、コンセプション岬南北の遺伝的な交流は、北域内より小さく、岬の境界としての役割を支持する結果になった。これは 4 地点で調べただけだったが、その後 Stepien & Rosenblatt

(1991) は、アサヒギンポ科の 6 種について、コンセプション岬を周辺南北 23 地点のサンプルのアロザイム分析を行った。著者らは種間、種内の変異パターンを地理的位置、沿岸流のパターンと幼生期の長さをからめて検討し、コンセプション岬の南北差については同種内の変異が小さく、先の Davis らの結論は支持できないとした。核やミトコンドリアの DNA を用いた研究では、潮間帯のカイアシ類、シオダマリミジンコで、コンセプション岬における遺伝的断絶が報告されている (Burton & Lee 1994)。しかし後に Burton (1998) は同じ種をより詳しく調べ、逆に、岬を越えた遺伝子交流は十分に行われていると結論した。沿岸岩礁性で浮遊幼生期を持たないウミタナゴの 1 種では、広い砂浜地帯と深い海の領域付近に断絶があり (Bernardi 2000)、汽水域や潟湖に棲むハゼの 1 種では大きく 2 つの遺伝的グループとさらに細かい区分が示されたが (Dawson et al. 2001)、いずれもそれらの境界にコンセプション岬は含まれていない。潮間帯のウニ、フジツボの DNA の研究でも、岬の南北の遺伝的な差はみられていない (Edmands et al. 1996, Wares et al. 2001)。このうち Wares らは、幼生の分散は岬の北から南へ向かう方が、南から北に比べて約 1.5 倍活発であるとし、これを南流するカリフォルニア海流の影響と考えている。

#### さまざまな不一致

これまで紹介してきた報告類では、同じテーマを違った方法で分析し、同様の結果を得ていることもあれば、くい違っていることもある。どこにその不一致があり、またその原因は何なのか検討してみる。まず、各種の分布範囲、分布限界の位置による地理区分と、類似度にもとづく多変量解析的方法の不一致がある。Fischer (1960) は前者の方法によって、北米東岸ではハッテラス岬と北フロリダが境界になっていることを示したが、西岸ではコンセプション岬を含めて、目立った境界を認めなかった。一方多変量解析では、東岸で Gabriel (1992) が漁獲データからハッテラス南北の魚類群集を区別し、西岸でも Valentine (1966) と Horn (1978) がコンセプション南北の種組成の断絶を指摘している。西岸での差はたぶん、統計的手法の導入で分析精度が強化されたことによる。東岸の場合に両手法で結果が一致しているのは、ハッテラスがコンセプションよりも明確な境界になっているためだろう。自然の傾向そのものが強ければ、粗い手法でも検出することができるということである。PCA やクラスター分析は、扱う種数にかかわらず、一定の方法で情報を要約して視覚化するので、多数の種を扱うことができる。Fischer (1960) は図の中で沿岸沿いに種ごとの分布域を線で示しているが、このようなやり方では数十種が限度だろう。これに対し、Valentine (1966) では対象種は 2000 を越える。むしろ分布範囲、分布限界による方法でも、種数が増せば精度は上がる。Hyden & Dolan (1976) は、1000 種弱の検討により、東岸ではコッド、ハッテラス、カナベラルの各岬の南北に境界があるとした。しかしその判断はかなり主観的で、示された図を見ても、必ずしも納得できるものにはなっていない。

二つ目の不一致は、境界をはさんだ個体群ないし遺伝子の交流をめぐる、形態と遺伝子の情報の間に見られる。東岸では、形態を扱った Wilk et al. (1980) と DNA を調べた Jones



& Quattro (1999) がハッテラス岬をはさんだ交流について、また西岸でも形態の Love & Larson (1978) と DNA の Stepien & Rosenblatt (1991) が、コンセプション岬について異なる見解を示した。共に形態では差あり、DNA ではなしとなり、DNA 研究者は、形態の結果は環境差による生態形とみなしている。形態分析は、遺伝子や個体群の交流に対しては間接的な証拠で、生態形を否定するのは Blanchette et al. (2002) の交換実験の結果が示すようになかなか難しい。DNA は直接的だから、形態分析の旗色は悪いようだ。

ただし、タンパクや DNA の分析でも、検討地点が多いことが必要で、サンプル数の差によって異なる結論になるケースがある。西岸のコンセプション岬をめぐり、共に魚のタンパクを調べた Davis et al. (1981) が差あり、Stepien & Rosenblatt (1991) が差なしとしたが、地点数は前者が 4、後者が 23 である。同じ種で DNA を調べた例 (Burton & Lee 1994, Burton 1998) でも、検討地点を増やすことでそれまで明確に見えていた差があいまいになった。これらの例では、地点数の多いほうが信頼度が高いことは当然である。

電気泳動によるアロザイム分析と、DNA の分析による結果のくい違いについては、Avisé (1992b) が注意を喚起している。北米東岸のカキの 1 種では、アロザイムの分析により、個体群間に高いレベルの遺伝子交流があるとみなされていた。しかし核やミトコンドリア DNA の RFLP (DNA を酵素で切断したときの断片長分布) では、明確な遺伝的分離が認められる。遺伝子交流が制限された条件下でも、タンパクの泳動特性に対する選択が各区域で同様なら、こうしたことは起こりうる。DNA の分析にもいろいろな種類があるが、たとえば塩基配列を決定するやり方と、アロザイムの頻度を電気泳動で調べる方法を比較すると、配列が多少違ってそれがタンパクの変化まで引き起こさないことはありうるから、理論的には DNA 分析の方が精度は高いといえるだろう。

## 生物地理区と遺伝子交流

Burton (1998) は、生物地理区の境界付近で行われた遺伝子レベルの研究を紹介する中で、境界の両側で遺伝的な差を認めた例は、フロリダ半島を例外として存在しないとした。つまり大方の予想に反して、境界を越えた遺伝子交流は十分に行われている。確かにここで紹介してきた研究を見ても、断絶を示したケースは少ない。東岸では Avisé et al. (1987) 西岸では Burton & Lee (1994) が数少ない例だが、前者は検討した 4 種のうち 1 種の結果で、地点数も少なく、後者はのちに、より詳細な調査で否定されている (Burton 1998)。全体に、いろいろやればたまたま分離することもあるだろうという域を出ていない。はじめの Burton のいう、例外的なフロリダの例とは、地史に関係した種分化の研究 (Bert & Harrison 1988, Bowen & Avisé 1990, Avisé 1992a) を指している。ここでは必ずしもカナベラル岬の熱帯境界を意識して研究が進められているわけではないが、実際そのあたりに遺伝的断絶を見出している例もある。この場合は、フロリダ半島の古地理が同種内の遺伝的変異や種分化に反映しているとみなされている。

生物地理区は多数種にもとづいて構成され、境界を越えれば別の種相が見られるという点において、異種間の関係である。一方遺伝子面での境界は、同種内において問題にされ

る。種間は生殖的に隔離されているから、遺伝的交流を問題にするのはナンセンスである。つまり種内の情報をもとに種間のパターンを論じようとしているわけで、こういうものを「カテゴリー錯誤」といい、議論の混乱のもととなる（ライル 1987, 服部 1998）。わかりやすく言えば、岬が障壁になっていない種をわざわざ選んで調べるわけだから、交流があるという結論になるのは当然である。もちろん同種でも微妙な差が現れる可能性はあるが、種間と種内の問題は、別々に分離と交流のメカニズムが探られねばならない。しかし、遺伝的交流に対する環境条件の影響は、かなり複雑なものと予想される。思いつく限りあげてみても、海流、水温、水質、地史的条件。生物の側からは分散能力（プランクトン幼生か直達発生か）、移動したあとの新環境への適応力、変異のスピードなど。Wares et al.

(2001) は、幼生の発生形態で区別した分析を行えば、水温と水流のどちらが遺伝的な差の要因かわかるとしているが、そのような単純なものではないだろう。ここであげた要因の中には、ほとんど問題にならないとして省けるものもあるかもしれない。たとえば海流条件については、水塊が明瞭に区別される場合でも、長いスパンで考えればまったく逆流や混交が起こらないとは考えにくい。そのため水理的境界は遺伝的隔離の要因にならないと考えている研究者もいるし（Burton 1998）、実際に境界を越えた個体群の定着が確認されている例もある（Wells & Gray 1960, Zachel et al. 2003）。しかしたとえば日本のサザエの研究では、日本海側と太平洋側で遺伝的な差があり、この差はすでに九州南端において明確であるという（Kojima et al. 1997, 2000）。著者らは北流しつつ分岐する、黒潮と対馬海流のパターンは歴史的に安定しており、これが両型の遺伝的な差をもたらしたと考えている。従ってこのような場合は海流による隔離が起こるのかもしれない。巻貝のバテイラとオオコシダカガンガラでも、太平洋型と日本型の種内二型が知られているが、これらの遺伝的分離にも、興味を持たれるところである。また地史については、地形的隔離を伴わない場合はあまり意味を持たないように思われるが、開放水面で連続するフロリダで、遺伝的差が見出されている例もある。分散能力が低く、また環境のわずかな差に反応する場合は、こういうことも起こるのかもしれない。いずれにしろ、検討すべき要因を絞り込むには、まだ情報が不足している。遺伝子と共に、水理、地史、幼生、個体群生態などの情報が必要だろう。

## 引用文献

- Avise JC (1992a) Molecular population structure and the biogeographic history of a regional fauna: a case history with lessons for conservation. *Oikos*, 63, 62-76.
- Avise JC (1992b) Balancing selection at allozyme loci in oysters: implications from nuclear RFLPs. *Science*, 256, 100-102.
- Avise JC, Reeb CA & Saunders NC (1987) Geographic population structure and species differences in mitochondrial DNA of mouthbrooding marine catfishes (Ariidae) and demersal spawning toadfishes (Batrachoididae). *Evolution*, 4, 991-1002.
- Bernardi G (2000) Barriers to gene flow in *Embiotoca jacksoni*, a marine fish lacking a

- pelagic larval stage. *Evolution*, 54, 226-237.
- Bert TM & Arnold WS (1995) An empirical test of predictions of two competing models for the maintenance and fate of hybrid zones: both models are supported in a hard-clam hybrid zone. *Evolution*, 49, 276-289.
- Bert TM & Harrison RG (1988) Hybridization in western Atlantic stone crabs (genus *Menippe*): evolutionary history and ecological context influence species interactions. *Evolution*, 42, 528-544.
- Blanchette CA, Miner BG & Gaines SD (2002) Geographic variability in form, size and survival of *Egregia menziesii* around Point Conception, California. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 239, 69-82.
- Bowen BW & Avise JC (1990) Genetic structure of Atlantic and Gulf of Mexico populations of sea bass, menhaden, and sturgeon: influence of zoogeographic factors and life-history patterns. *Mar. Biol.*, 107, 371-381.
- Briggs JC (1995) *Global Biogeography. Developments in Paleontology and Stratigraphy*, 14. Elsevier.
- Broitman BR et al. (2008) Spatial and temporal patterns of invertebrate recruitment along the west coast of the United States. *Ecol. Monogr.* 78, 403-421.
- Buroker NE (1983) Population genetics of the American oyster *Crassostrea virginica* along the Atlantic coast and the Gulf of Mexico. *Mar. Biol.*, 75, 99-112.
- Burton RS (1998) Interspecific phylogeography across the Point Conception biogeographic boundary. *Evolution*, 52, 734-745.
- Burton RS & Lee B-N (1994) Nuclear and mitochondrial gene genealogies and allozyme polymorphism across a major phylogeographic break in the copepod *Tigriopus californicus*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 91, 5197-5201.
- Cornillon P & Gangopadhyay A (1991) Why does the Gulf Stream leave the coast at Cape Hatteras? *Maritimes*, Feb. 1991, 13-15.
- Davis BJ, Demartini EE & McGee K (1981) Gene flow among populations of a teleost (Painted greenling, *Oxylebius pictus*) from Puget sound to southern California. *Mar. Biol.*, 65, 17-23.
- Dawson MN, Station JL, Jacobs DK (2001) Phylogeography of the tidewater goby, *Eucyclogobius newberryi* (Teleostei, Gobiidae), in coastal California. *Evolution*, 55, 1167-1179.
- Ebert TA, Schroeter SC, Dixon JD & Kalvass P (1994) Settlement patterns of red and purple sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus* and *S. purpuratus*) in California, USA. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 111, 41-52.
- Ekman S (1953) *Zoogeography of the sea*. Sidgwick & Jackson Ltd., Lond.
- Edmands S, Moberg PE & Burton RS (1996) Allozyme and mitochondrial DNA evidence of population subdivision in the purple sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*. *Mar. Biol.*, 126, 443-450.

- Fischer AG (1960) Latitudinal variations in organic diversity. *Evolution*, 14, 64-81.
- Gabriel WL (1992) Persistence of demersal fish assemblages between Cape Hatteras and Nova Scotia, northwest Atlantic. *J. Northw. Fish. Sci.*, 14, 29-46.
- Graves JE, McDowell & Jones ML (1992) A genetic analysis of weakfish *Cynoscion regalis* stock structure along the mid-Atlantic Coast. *Fish. Bull. US*, 90, 469-475.
- Hall CA (1964) Shallow-water marine climates and molluscan provinces. *Ecology*, 45, 226-234.
- 服部裕幸 (1998) カテゴリー錯誤 in 哲学思想事典. 岩波書店
- Horn MH & Allen LG (1978) A distributional analysis of California coastal marine fishes. *J. Biogeogr.*, 5, 23-42.
- Hubbs CL (1948) Changes in the fish fauna of western north America correlated with changes in ocean temperature. *J. Mar. Res.*, 7, 459-482.
- Hubbs CL (1960) The marine vertebrates of the outer coast. *Syst. Zool.*, 9, 134-147.
- Hyden BP & Dolan R (1976) Coastal marine fauna and marine climates of the Americas. *J. Biogeogr.*, 3, 71-81.
- Jones WJ & Quattro JM (1999) Genetic structure of summer flounder (*Paralichthys dentatus*) populations north and south of Cape Hatteras. *Mar. Biol.*, 133, 129-135.
- Kojima S, Segawa R & Hayashi I (1997) Genetic differentiation among populations of the Japanese turban shell *Turbo (Batillus) cornutus* corresponding to warm currents. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 150, 149-155.
- Kojima S, Segawa R & Hayashi I (2000) Stability of the courses of the warm coastal currents along the Kyushu island suggested by the population structure of the Japanese turban shell, *Turbo (Batillus) cornutus*. *J. Oceanogr.* 56, 601-604.
- Koslo PM et al. (1991) The structure of the transition zone between coastal waters and the open ocean off northern California, winter and spring 1987. *J. Geophys. Res.*, 96, 14707-14730.
- Love MS & Larson RJ (1978) Geographic variation in the occurrence of tympanic spines and possible genetic differentiation in the kelp rockfish. *Copeia*, 1978, 53-59.
- Murray SN & Littler MM (1981) Biogeographical analysis of intertidal macrophyte floras of southern California. *J. Biogeogr.*, 8, 339-351.
- 日本自然保護協会 (1966) 和歌山県海中公園学術調査報告. 日本自然保護協会調査報告 第 27 号.
- ライル G (1987) 心の概念. 坂本百大ほか訳. みすず書房
- Stepien CA & Rosenblatt RH (1991) Patterns of gene flow and genetic divergence in the northeastern Pacific Clinidae (Teleostei: Blennioidei), based on allozyme and morphological data. *Copeia*, 1991, 873-896.
- Valentine JW (1966) Numerical analysis of marine molluscan ranges on the extratropical northeastern Pacific shelf. *Limn. Oceanogr.*, 11, 198-211.
- Wares JP, Gaines SD & Cunningham CW (2001) A comparative study of asymmetric

- migration events across a marine biogeographic boundary. *Evolution*, 55, 295-306.
- Wells HW & Gray IE (1960) The seasonal occurrence of *Mytilus edulis* on the Carolina coast as a result of transport around Cape Hatteras. *Biol. Bull.* 550-559.
- Wilk SJ, Smith WG, Ralph DE & Sibunka J (1980) Population structure of summer flounder between New York and Florida based on linear discriminant analysis. *Tran. Am. Fish. Soc.* 109, 265-271.
- Zacherl D, Gaines SD, Lonhart SI (2003) The limits to biogeogeographical distributions: insights from the northward range extension of the marine snail, *Kelletia kelletii* (Forbes, 1852). *J. Biogeogr.*, 30, 913-924.