

令和 3 年 6 月 10 日現在

機関番号：11301

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2017～2019

課題番号：17H03727

研究課題名(和文) 環境勾配における遺伝子流動は適応を阻害するか：最適化理論を用いたアプローチ

研究課題名(英文) Does gene flow along environmental gradient inhibit adaptation? An approach using the optimality theory

研究代表者

彦坂 幸毅 (Hikosaka, Kouki)

東北大学・生命科学研究科・教授

研究者番号：10272006

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 14,000,000円

研究成果の概要(和文)：異なる環境では異なる選択がかかり適応的分化を促進すると期待されるが、別の環境に適応した集団から非適応遺伝子の流入が大きいと適応が阻害される可能性がある。本研究は、標高間で明瞭な表現型の分化が認められるハクサンハタザオを材料に、遺伝子流動によって適応阻害が生じているのかを明らかにすることを目的とした。成長解析に最適化モデルを適用した解析から、高標高タイプは主に高栄養環境に、低標高タイプは広い栄養環境に適応していると示唆された。さらに、空間的高解像度のゲノム解析の両面から調べた。前者のゲノム解析から、遺伝子流動が起こっているものの、一部の遺伝子には強い選択がかかっていることが示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

一般的に、進化は生殖的隔離が起こるときに起こりやすい。適応に対して選択はプラスにはたらく一方、遺伝子流動がマイナスに働き得るためである。本研究では、ハクサンハタザオの異なる標高に対する局所適応を研究対象とした。標高間では環境の違いが大きいが、比較的空間的距離が近いと、遺伝子流動が起こると考えられる。高空間解像度のサンプリングと最適化モデルを応用した育成実験により、遺伝子流動が起こるような環境でも、強い選択圧がはたらけば機能的分化が起こることを実験的に明らかにした。

研究成果の概要(英文)：In different environments, selective pressures in each environment enhance adaptive differentiation, but gene flows from the different environment may inhibit evolution. Here, we tested whether gene flow along altitude inhibit adaptation to the respective altitude in *Arabidopsis halleri*. The growth analysis with optimization theory revealed that highland ecotype adapts to higher nitrogen conditions while lowland ecotype adapts to a wide range of nitrogen conditions. Genetic analysis showed that gene flow occurs but in some single nucleotide polymorphisms (SNP) there was a clear differentiation in allele frequency along altitude, probably as a result of strong selection. We conclude genetic differentiation occurs if environmental condition is very different between two subpopulations even when their distance was small.

研究分野：生理生態学

キーワード：局所適応 進化 遺伝子流動

## 1. 研究開始当初の背景

一つの種が幅広い環境に分布する場合、種内には環境勾配に沿った形質や遺伝子の変異が見られる(エコタイプ)。そのような遺伝的分化がさらに進むと種分化につながると考えられ、進化において重要なプロセスである。形質や遺伝子の変異は、それぞれの環境への適応の結果であると期待される。しかし、別の環境に適応した集団から非適応遺伝子の流入が大きい場合、適応が阻害される可能性がある。理論的研究によれば、遺伝子流動による適応阻害のため、種の分布の拡大が制限される可能性すらある(Takahashi et al. 2016 Mol Ecol)。しかしながら、遺伝子流動による適応阻害が実際に起こっているのか、起こっているとすればどの程度なのかを検証することは非常に難しい。それは、形質の変異が見られたとしても、それぞれの形質がその環境で「最適なのか」あるいは「最適ではないのか」を評価することが難しいためである。

標高傾度は、地理的な距離が比較的近いにもかかわらず、大きな環境勾配があり、しばしばエコタイプ分化が見られる。ハクサンハタザオはそのような分化をもつ種の一つで、高標高型の葉や茎には高密度の毛(トリコーム)が生えているが、低標高型の葉は茎にはほとんど見られない、という明瞭な分化が見られる。エコタイプ間で見られる表現型の違いについては、すでに当研究室で紫外線耐性に違いがあることを見出し、発表している(Wang et al. 2016 J Plant Res)。また、ゲノム解析も行い、高標高と低標高で様々な機能遺伝子に変異が生じていることも報告している(Kubota et al. 2015 PLOS Genetics)。

ただし、ハクサンハタザオで見られるような表現型や遺伝子型の違いが直接的に適応の結果であるとは限らない。遺伝子も表現型も遺伝的浮動によって中立な変異を起こすことがある。本当に適応の結果であるかどうかを確かめるためには、適応度を定量的に評価することが必要である。適応度の評価には、種子生産や発芽実生の死亡率を調べるのが一般的な手法であるが、それでは直接的に表現型や遺伝子の貢献を評価することは難しい。本研究では、最適化モデルを利用し、現実の植物の成長とモデル予測を比較することによって適応性を評価することを試みた。

## 2. 研究の目的

本研究は、ハクサンハタザオを材料に、遺伝子流動によって適応阻害が生じているのかを明らかにすることを目的とし、成長解析と最適化モデルの組合せ及び空間的高解像度のゲノム解析の両面から調べた。

## 3. 研究の方法

### (1) 成長解析と最適化モデル

滋賀県伊吹山に生育するハクサンハタザオ高標高個体と低標高個体を材料とした。標高 380m (低標高)と 1300m (高標高)にて植物の種子を採取した。さらに、標高 380m、760m、1050m、1250m、1300m にて土壌を採取し、土壌の総炭素、総窒素(N)、アンモニア態 N、硝酸態 N の含量を調べた。

種子を発芽させ、川砂を詰めたポットに移植し、人工気象室にて育成した。栄養塩環境を 3 種類とした。移植後 21、42、63 日後に収穫し、葉身、葉柄、根に分け、葉面積を測定し、乾燥させ、N 濃度を測定した。

Ishizaki et al. (2003 Ann Bot) にしたがって、成長の最適化モデルを適用した。まず、古典的な成長解析を行った。相対成長速度 RGR (個体重あたり成長速度)を葉面積あたり成長速度 NAR と個体重あたり葉面積 LAR に分解し、LAR を個体重あたり葉重 LMR と葉重あたり葉面積 SLA に分解した。さらに、NAR を葉面積あたり窒素濃度 Narea の関数として表す。根あたりの窒素吸収速度 SAR を窒素栄養環境の指標とした。LMR を変化させることにより RGR がどのように変化するかを数値計算した。RGR を高くすることが適応度を高めることと同義であると仮定し、RGR を最大にする LMR を最適な LMR と定義した。

### (2) 遺伝子解析

高標高と低標高の間でどのように遺伝子が流動しているのか、さらに、選択と遺伝子流動がどのように拮抗しているのかを明らかにするため、伊吹山の標高に沿って標高 359m から 1317m まで平均標高 20m おきに生育していた 48 個体から葉を採取し、全ゲノムシーケンズを行った。これに、380m、600m、1000m、1250m で採取した個体(各標高 4 個体計 16 個体)について Kubota et al. (2015) が解析したゲノム情報を加え、全 64 個体について解析を行った。

## 4. 研究成果

### (1) 成長解析と最適化モデル

土壌の N 濃度は、総 N、アンモニア態 N、硝酸体とも高標高で多いという結果となった。

現実の植物では、LMR の平均値は富栄養条件ほど高くなる傾向にあった。RGR を最大にする LMR も富栄養条件ほど高くなる傾向があったが、現実の値よりも低い傾向があった。現実の LMR と最適な LMR の比を計算し、それを SAR (栄養条件の指標) に対してプロットしたところ、高標高個体では高 SAR で比較的 1 に近かったが、低 SAR で大きくなる (= 現実の値が最適値から離れる) 傾向があった。一方、低標高個体ではこの比は比較的一定であった。これらの結果は、高標高個体は富栄養条件で最適に近い分配はできるものの貧栄養条件には適応的に調節していないこと、低標高個体はいずれの栄養条件でも比較的適応的に分配を調節していることを示唆する。つまり、高標高個体は富栄養条件に適応していることになる。伊吹山では高標高ほど富栄養条件であるため、高標高個体が富栄養条件に適応していることは矛盾がない。

以上の結果は、Journal of Plant Research 誌に発表した (Wang et al. 2019 J Plant Res)

### (2) 遺伝子解析

ADMIXTURE というソフトウェアを用い、64 個体の個体群ゲノム構造を解析したところ、最適なサブ個体群の数は 1 となり、個体群は明確に分かれていないことが明らかになった。ただし、サブ個体群が 1 の場合と 2 の場合で cross-validation エラーの値は大きく変わらず、個体群は緩く 2 つのサブ個体群に分かれていることが示唆された。2 つのサブ個体群に分けた場合、標高 700m 以下の個体のゲノムはほとんどが一つのサブ個体群で占められた。一方、標高 1000m 以上の個体のゲノムはほとんどがもう一方のサブ個体群で占められ、標高 700-1000m の範囲の個体には両者のゲノムが混在していた。このことは、標高 700m 以下は低標高タイプの遺伝子をもつ個体が、標高 1000m では高標高タイプの遺伝子を持つ個体が分布し、標高 700-1000m では遺伝子流動によって量サブタイムの遺伝子が混合していることを示唆する。

標高 700m 以下の集団を低標高サブ個体群 (以下 L)、標高 700-1000m の集団を中間サブ個体群 (M)、標高 1000m 以上の集団を高標高サブ個体群 (H) と 3 つのサブ個体群に分け、標高に依存してアリル頻度が変化する一塩基多型 (SNP) を Latent factor mixed model (LFMM) を用いて探した。その結果、約 28000SNP が有意に標高に依存してアリル頻度が変化していることが明らかとなった。さらに、M におけるアリル頻度に着目して解析を行うと、「M と L」と「H」の間で大きくアリル頻度が変化する SNP や「L」と「M と H」の間で大きくアリル頻度が変化する SNP があることがわかった。

(2) の結果は、ゲノム全体としては L と H の間で遺伝子流動があり、M で遺伝子の混合が起こっている一方、L と M、あるいは M と H の境界でアリル頻度が大きく変化する遺伝子があることを示す。後者は強い選択の結果アリル頻度が変化していると考えられる。の結果から、高標高個体では葉への物質分配率 (LMF) が高栄養条件で最適化されていることが示唆されることから、高標高では、低標高からの遺伝子流動があるにもかかわらず高標高に適応的な遺伝子が安定して存在していることが示唆される。したがって、異なる標高間のわずか数 100m の近い距離で遺伝子流動があっても、環境による強い選択の結果、適応的な分化が起こっていると結論する。

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計11件（うち査読付論文 11件 / うち国際共著 3件 / うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Wang Qing-Wei, Daumal Maya, Nagano Soichiro, Yoshida Naofumi, Morinaga Shin-Ichi, Hikosaka Kouki	4. 巻 132
2. 論文標題 Plasticity of functional traits and optimality of biomass allocation in elevational ecotypes of <i>Arabidopsis halleri</i> grown at different soil nutrient availabilities	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Plant Research	6. 最初と最後の頁 237 ~ 249
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10265-019-01088-9	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 Yamaguchi Daisuke P., Mishima Dai, Nakamura Kozue, Sano Junji, Nakaji Tatsuro, Hiura Tsutomu, Hikosaka Kouki	4. 巻 2
2. 論文標題 Limitation in the Photosynthetic Acclimation to High Temperature in Canopy Leaves of <i>Quercus serrata</i>	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Frontiers in Forests and Global Change	6. 最初と最後の頁 19
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/ffgc.2019.00019	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -
1. 著者名 Martinez Kelsey A, Fridley Jason D, Oguchi Riichi, Aiba Masahiro, Hikosaka Kouki	4. 巻 39
2. 論文標題 Functional shifts in leaves of woody invaders of deciduous forests between their home and away ranges	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Tree Physiology	6. 最初と最後の頁 1551 ~ 1560
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/treephys/tpz065	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 Hikosaka Kouki, Noda Hibiki M.	4. 巻 42
2. 論文標題 Modeling leaf CO <sub>2</sub> assimilation and Photosystem II photochemistry from chlorophyll fluorescence and the photochemical reflectance index	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Plant, Cell & Environment	6. 最初と最後の頁 730 ~ 739
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/pce.13461	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Kumarathunge Dushan P., .... Hikosaka Kouki, ... et al.	4. 巻 222
2. 論文標題 Acclimation and adaptation components of the temperature dependence of plant photosynthesis at the global scale	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 New Phytologist	6. 最初と最後の頁 768 ~ 784
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/nph.15668	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Kohzuma Kaori, Hikosaka Kouki	4. 巻 498
2. 論文標題 Physiological validation of photochemical reflectance index (PRI) as a photosynthetic parameter using Arabidopsis thaliana mutants	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Biochemical and Biophysical Research Communications	6. 最初と最後の頁 52 ~ 57
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.bbrc.2018.02.192	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Ozaki Hiroshi, Oguchi Riichi, Hikosaka Kouki	4. 巻 131
2. 論文標題 Dependence of functional traits related to growth rates and their CO2 response on multiple habitat climate factors across Arabidopsis thaliana populations	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Journal of Plant Research	6. 最初と最後の頁 987 ~ 999
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10265-018-1058-1	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Hanada Kousuke, Tezuka Ayumi, Nozawa Masafumi, Suzuki Yutaka, Sugano Sumio, Nagano Atsushi J, Ito Motomi, Morinaga Shin-Ichi	4. 巻 25
2. 論文標題 Functional divergence of duplicate genes several million years after gene duplication in Arabidopsis	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 DNA Research	6. 最初と最後の頁 327 ~ 339
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/dnares/dsy005	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Machino Satoshi、Nagano Soichiro、Hikosaka Kouki	4. 巻 181
2. 論文標題 The latitudinal and altitudinal variations in the biochemical mechanisms of temperature dependence of photosynthesis within <i>Fallopia japonica</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Environmental and Experimental Botany	6. 最初と最後の頁 104248 ~ 104248
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.envexpbot.2020.104248	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Ishizuka Wataru、Hikosaka Kouki、Ito Motomi、Morinaga Shin-Ichi	4. 巻 70
2. 論文標題 Temperature-related cline in the root mass fraction in East Asian wild radish along the Japanese archipelago	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Breeding Science	6. 最初と最後の頁 321 ~ 330
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1270/jsbbs.18201	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Hikosaka Kouki、Kurokawa Hiroko、Arai Takahisa、Takayanagi Sakino、Tanaka Hiroshi O.、Nagano Soichiro、Nakashizuka Tohru	4. 巻 109
2. 論文標題 Intraspecific variations in leaf traits, productivity and resource use efficiencies in the dominant species of subalpine evergreen coniferous and deciduous broad leaved forests along the altitudinal gradient	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Journal of Ecology	6. 最初と最後の頁 1804 ~ 1818
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1365-2745.13603	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計9件 (うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件)

1. 発表者名 中村由紀子・小口理一・森長真一・彦坂幸毅
2. 発表標題 ハツカダイコン、ハマダイコンとそれらの交雑種F2における胚軸成長と高温ストレス応答
3. 学会等名 東北植物学会第8回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名	吉田直史・若宮健・鳥居怜平・小口理一・石井悠・藤井伸治・久保田涉誠・森長真一・花田耕介・河田雅圭・彦坂幸毅
2. 発表標題	標高間変異における自然選択と遺伝子流動と影響力の評価:ハクサンハタザオの全ゲノム解析から
3. 学会等名	東北植物学会第8回大会
4. 発表年	2018年

1. 発表者名	小口 理一・花田 耕介・彦坂 幸毅
2. 発表標題	種内変異を利用した高CO2 下成長促進遺伝子の探索
3. 学会等名	第66回日本生態学会大会
4. 発表年	2019年

1. 発表者名	彦坂 幸毅・黒川 紘子・新井 孝尚・高柳 咲乃・田中 洋・永野 聡一郎・中静 透
2. 発表標題	針葉樹林と落葉樹林優占種の標高傾度に沿った葉形質、生産力、資源利用効率の種内変異
3. 学会等名	第66回日本生態学会大会
4. 発表年	2019年

1. 発表者名	中村由紀子・Wang Qing-Wei・小口理一・森長真一・彦坂幸毅
2. 発表標題	栽培ダイコンと野生ダイコンの成長の高温ストレス応答
3. 学会等名	第60回日本植物生理学会年会
4. 発表年	2019年

1. 発表者名 吉田直史・小口理一・藤井伸治・久保田涉誠・森長真一・花田耕介・彦坂幸毅
2. 発表標題 ハクサンハタザオの局所適応解析：機能遺伝子の観点から
3. 学会等名 東北植物学会第7回大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Qingwei WANG, Maya Daumal, Soichiro Nagano, Naofumi Yoshida, Shin-Ichi Morinaga, Kouki Hikosaka
2. 発表標題 Optimality and plasticity of biomass allocation in elevational ecotypes of <i>Arabidopsis halleri</i> at different soil nutrient availabilities
3. 学会等名 第65回日本生態学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 吉田直史・若宮健・鳥居怜平・小口理一・石井悠・藤井伸治・久保田涉誠・森長真一・花田耕介・河田雅圭・彦坂幸毅
2. 発表標題 標高間変異における自然選択と遺伝子流動と影響力の評価：ハクサンハタザオの全ゲノム解析から
3. 学会等名 東北植物学会第8回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 代抒凝・小口理一・森長真一・彦坂幸毅
2. 発表標題 侵入種ミチタネツケバナと在来種タネツケバナの葉の機能形質の種内変異とその生息地環境依存性
3. 学会等名 東北植物学会第8回大会
4. 発表年 2018年



〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	花田 耕介 (Handa Kosuke)  (50462718)	九州工業大学・大学院情報工学研究院・准教授  (17104)	
研究分担者	藤井 伸治 (Fujii Nobuharu)  (70272002)	東北大学・生命科学研究科・准教授  (11301)	
研究分担者	森長 真一 (Morinaga Shin-Ichi)  (80568262)	日本大学・生物資源科学部・助教  (32665)	

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
連携研究者	河田 雅圭 (Kawata Masakado)  (90204734)	東北大学・生命科学研究科・教授  (11301)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------