

令和 2 年 5 月 2 日現在

機関番号：12501

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2017～2019

課題番号：17H03729

研究課題名(和文) 確率的進化 適応進化 生態的動態の相互作用による分布限界の成立機構の解明

研究課題名(英文) Testing the mechanism shaping distribution range: interplay among stochastic evolution, adaptive evolution and demography

研究代表者

高橋 佑磨 (Takahashi, Yuma)

千葉大学・大学院理学研究院・特任助教

研究者番号：00707622

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,800,000円

研究成果の概要(和文)：生物は新規環境への適応を繰り返すことにより、分布域を拡大しつづける可能性があるが、現実には、各生物種の分布は限定的である。このようなパラドクスは遺伝子流動により説明できる可能性がある。本研究では、河川の上流から下流に向かって個体が流されることにより下流側では環境にミスマッチな個体が増加することで下流側での適応進化が阻害されることを明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

生物の分布限界(北限や標高限界)はどのように成立するのか？これは、生物の分布パターンを理解・予測しようとする生態学の基本的な興味である。しかし、分布限界の成立機構、すなわち、分布域外の環境への新たな適応進化が抑制される機構の検証はほとんどない。本研究は、河川性カワニナを用い、確率的進化と適応進化、生態的動態の3者相互作用の視点から汽水適応の成否や河口での分布限界の成立の機構を実証した。一連の成果は個々の生物の分布域の成立メカニズムを明らかにすることやその重ね合わせとしての生物多様性の理解に貢献するものである。

研究成果の概要(英文)：Revealing the process preventing the adaptive evolution at range margin is important to understand the evolutionary mechanism that determined the species ranges and the pattern of species diversity on the earth. We revealed that asymmetric migration along the environmental continuum limits the adaptive evolution in a freshwater snail.

研究分野：進化生態学

キーワード：移住荷重 適応進化 チリメンカワニナ 遺伝子流動 確率的進化

様式 C-19、F-19-1、Z-19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

生物は進化を通じて新たな局所環境に適応することができる。ある種が複数の気候に跨って生息するのは、局所適応の賜物である。このことは、生物は潜在的にはあらゆる環境に分布を拡大できることを意味する。しかし、現実には個々の生物種の分布範囲や分布環境は極めて限定的で、海や山などの物理的障壁がなくとも分布限界が存在する。理論的には、確率的進化(びん首効果や遺伝子流動)により分布辺縁で適応進化が制限されることで分布限界が成立すると考えられる。すなわち、分布限界には「確率的進化と適応進化、生態的動態」の3者相互作用が潜在する。

分布辺縁で適応進化を制限する機構として2

つの仮説がある (Bridle and Vines, 2007)。一つ目は分布辺縁での遺伝的変異の枯渇による進化の律速である。分布辺縁での生息地の分断や個体数の減少により分布限界に近づくほど遺伝的変異が減少するため(図1)、新たな環境への適応ができなくなるのである。変異の枯渇による適応制限は、個体の分散能力を上回るような広域スケールで生じる種の分布限界(北限など)の場合に起きやすいとされている。申請者は、広域分布するイトトンボを用い、分布北限で遺伝的変異の枯渇により進化が制限されていることを実証している。

二つ目は、遺伝子流動による非適応的な遺伝子を含む遺伝的変異の増加(図1)がもたらす遺伝荷重(=移住荷重)によるものである。一般に、生物は分布の中心ほど密度が高く、辺縁ほど密度や集団サイズが小さい(図2)。そのため、分布の中心から辺縁方向に非対称な遺伝子流動が生じる。この遺伝子流動が分布辺縁において遺伝的変異を高め(図3)、非適応的な遺伝子の頻度を増大させる。その結果、辺縁集団でのさらなる適応進化(最適化)が阻まれ、分布限界が成立する。このような適応制限は、個体の分散範囲に対して相対的に小さいスケールで生じやすいはずで、標高限界などの生息地内での分布限界において関与している可能性が高い。しかし、移住荷重による適応制限・分布限界の成立の実証は皆無である。

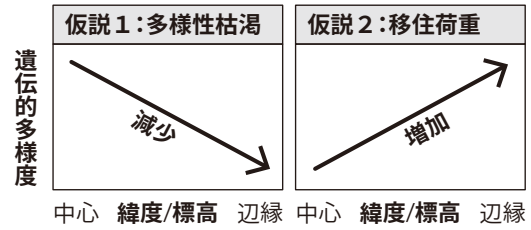


図1. 2つの仮説と遺伝的多様性に関する予測

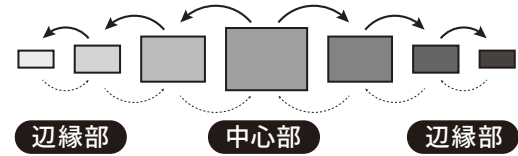


図2. 遺伝子流動は非対称になりがち

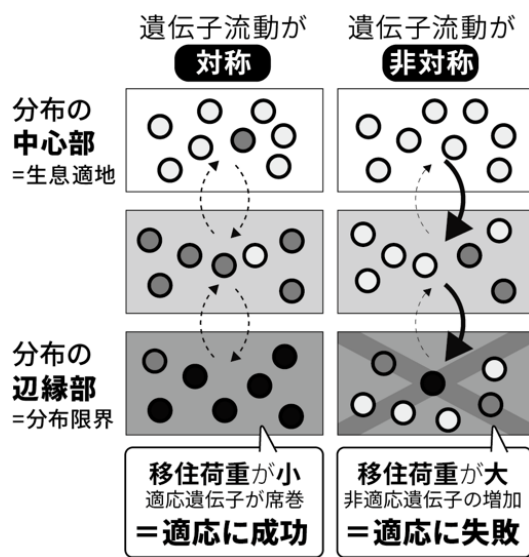


図3. 移住荷重による適応制限. 遺伝子流動が非対称だと、分布辺縁での最適化が阻まれる。

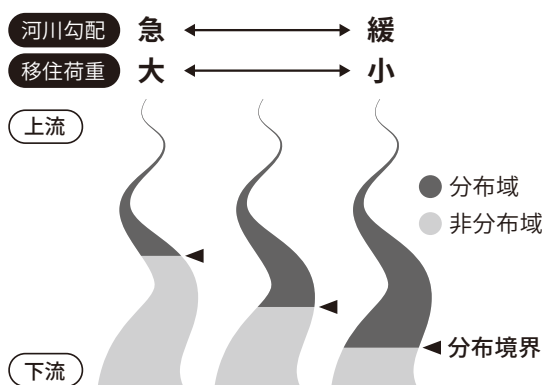


図4. 河口からの距離と塩分耐性の関係の予測

生息地内での遺伝子流動の一方向性(非対称性)が顕著な例ほど、移住荷重による適応制限と

分布限界の成立の検証に適した系といえる。本研究では、モデル系として河川性のカワニナの一
種であるチリメンカワニナに着目する。移動能力に乏しいため、水流による受動的移動（特に幼
体期）に勝る成体の遡上が生じにくく、遺伝子流動が上流から下流へ非対称に生じると期待され
るためである。本種は、河川の上～下流にわたる幅広い環境に生息しており、淡水域と汽水域と
の境界付近に分布限界をもつ。これまでの予備的な調査と遺伝解析で、上流からの遺伝子流動が
汽水への適応を制限し、分布限界が成立していることを支持する以下の結果が得られた。

- 遺伝子流動が上流から下流に非対称に生じる傾向がある
- なだらかな河川では、分布域が汽水環境まで進出している
- 緩やか河川ほど下流で塩分耐性が高い

このことは、各河川で移住荷重による適応制限が様々な程度で生じ、その制限が汽水域への適応
の成否、すなわち分布限界の位置の決定に影響することを示唆する。河床勾配の急な河川ほど、
遺伝子流動の非対称性が顕著で、強い移住荷重が生じ、分布範囲が狭くなる（＝汽水に進出しに
くい）と考えられる（図4）。

2. 研究の目的

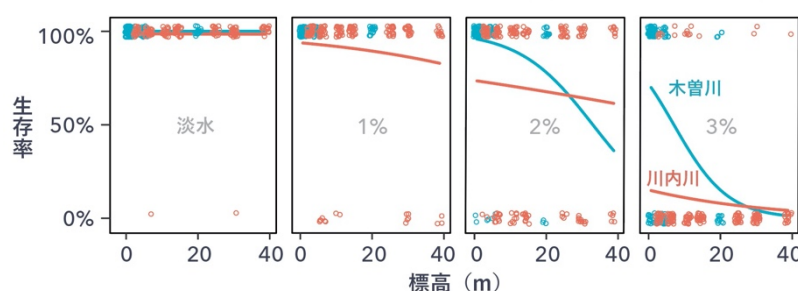
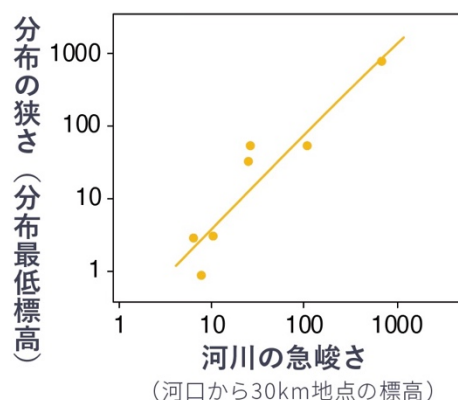
本研究は、河川性カワニナ類をモデル系とし、中立遺伝子と局所適応遺伝子を用いた集団遺伝構
造の解析と室内実験による耐性試験、野外での分布調査を行なう。これにより、確率進化と適応
進化、生態学的動態の3者相互作用の視点から分布限界の成立機構を検証する。

3. 研究の方法

複数の河川について、河口から5 km間隔で70 km地点まで、チリメンカワニナの定量サンプリ
ングを行ない、河川ごとの本種の分布範囲を推定する。河川内での局所適応の実態を明らかにする
ため、実験室内で産仔された稚貝を用いて、地点ごとに塩分耐性試験を行なう。また、形態幾何
学的解析によって地点ごとの形態を評価する。また、地点ごとに移動速度の測定を行なう。さら
に、活動リズムを測定するため、48 時間にわたって活動量を推定する。集団遺伝学的解析に関
しては、各地点で得られた個体から RNA を抽出し、集団トラウンسكريプトーム解析を実施す
る。得られたデータより、遺伝子流動の程度や、適応に関連する遺伝子の探索を行なう。

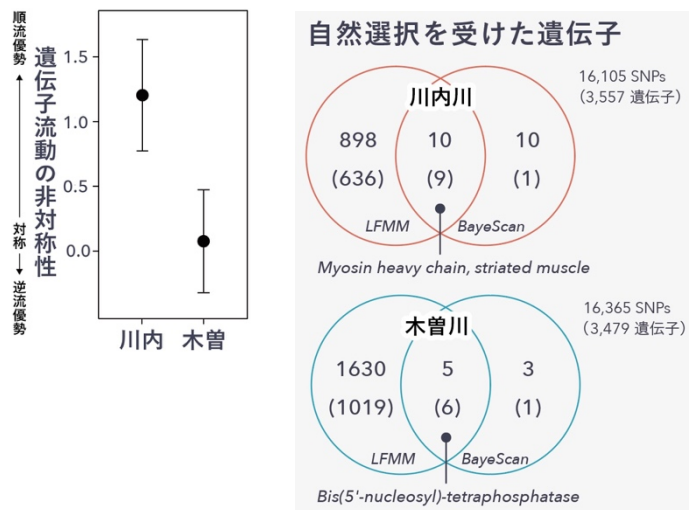
4. 研究成果

分布範囲を調査した結果、緩やかな河川ほどより下
流側での分布域が広いことが明らかとなった。急峻
な河川ほど遺伝子流動が多いと考えられるため、こ
のパターンは、このことは河川の勾配に応じた移住
荷重が生息範囲の決定に関わることを示唆してい
る。塩分耐性を測定したところ、いずれの河川でも
下流ほど高くなることが明らかになった一方、緩や
かな河川ほど下流側での塩分耐性の増加が著しかっ
た。このことも、遺伝
子流動が適応進化を妨
げている可能性を示唆
している。緩やかな河
川ほど汽水域への進出
が認められ、このよ
うな場所では、約 12.4



時間周期の概潮汐リズムをもつことも明らかになった。一方で、上流の急峻な地点ほど移動速度が早い傾向が認められたが、ダム直下など、止水域と隣接する地点では、移動速度が遅い傾向も認められた。このことは、異なる環境間での個体の移動が適応進化を妨げていることを裏付けている。

集団トランスクリプトーム解析を行なったところ、急峻な河川（川内川）ほど遺伝子流動が頻繁に起きていることがわかった。また、緩やかな河川（木曾川）では集団間の遺伝子発現パターンが大きく異なり、多くの遺伝子で標高と相関した発現が認められた一方で、急峻な河川で相関が検出された遺伝子はごく少数であった。また、標高ごとに遺伝子頻度が有意に異なる遺伝子として、筋肉ミオシンに関わる遺伝子が複数検出された。これらの結果は、塩分耐性や活動リズム、活動量（筋肉の質）が標高ごとの局所適応にかかわる重要な形質であることを示している。以上の結果は、移住荷重がこれらの形質の適応進化を阻害し、種の分布域決定に関与することを示唆している。



5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計0件

〔学会発表〕 計12件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 高橋佑磨
2. 発表標題 遺伝的多様性の進化とその副産物の人口動態
3. 学会等名 日本生態学会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 吉田琴音・高橋佑磨
2. 発表標題 チリメンカワニナにおける汽水域への分布拡大の進化的制約
3. 学会等名 日本生態学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 玉川克典・吉田琴音・高橋佑磨
2. 発表標題 集団トランスクリプトミクスによる分布制限要因の解明
3. 学会等名 個体群生態学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 玉川克典・高橋佑磨
2. 発表標題 集団トランスクリプトミクスによるチリメンカワニナの汽水適応の検証
3. 学会等名 日本進化学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 吉田琴音・高橋佑磨
2. 発表標題 河川内の移住が標高勾配に沿った適応進化に与える影響
3. 学会等名 日本進化学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 横溝 匠・高橋佑磨
2. 発表標題 チリメンカワニナの汽水域集団でみられる概潮汐リズムとその遺伝基盤の探索
3. 学会等名 日本生態学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 吉田琴音・高橋佑磨
2. 発表標題 河川における非対称な遺伝子流動と局所適応の失敗
3. 学会等名 日本生態学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 高橋佑磨
2. 発表標題 遺伝子流動からみる適応進化と生物の分布
3. 学会等名 日本生態学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 玉川克典・吉田琴音・高橋佑磨
2. 発表標題 遺伝子流動がもたらす遺伝的荷重と分布域制限：河川性貝類の汽水域への進出
3. 学会等名 日本生態学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 吉田 琴音, 高橋 佑磨
2. 発表標題 チリメンカワニナにおける標高間での遺伝子流動による局所適応の阻害
3. 学会等名 日本生態学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 大類 詩織, 高橋 佑磨
2. 発表標題 チリメンカワニナにおける河川内での流水適応
3. 学会等名 日本生態学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 横溝 匠, 高橋佑磨
2. 発表標題 チリメンカワニナの汽水集団における潮汐同調と概潮汐リズムの獲得
3. 学会等名 日本生態学会
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

千葉大学群集生態学研究室
<http://ecology.chiba-u.com/>

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	村上 正志 (Murakami Masashi) (50312400)	千葉大学・大学院理学研究院・教授 (12501)	