

令和 2 年 7 月 7 日現在

機関番号：11301

研究種目：基盤研究(B) (海外学術調査)

研究期間：2017～2019

課題番号：17H04611

研究課題名(和文)脅威が創出する多様性：ロシアとベトナムに見る進化爆発

研究課題名(英文) Diversity created by threats: the evolutionary explosion of molluscan fauna in Russia and Vietnam

研究代表者

千葉 聡 (Chiba, Satoshi)

東北大学・東北アジア研究センター・教授

研究者番号：10236812

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 14,500,000円

研究成果の概要(和文)：ロシア極東地域、ベトナムおよびその周辺地域の陸、淡水貝類の野外調査及び分子系統解析の結果から、ニッチの多様性は種分化速度を高め、種多様性に貢献する可能性があることが示された。その一方で、資源の量(殻形成に必要な炭酸カルシウム量)の豊富さが個体群密度を高め、その結果種分化速度や種多様性が促進されるなど、種間競争に関しては中立なプロセスが種多様化の主因であると考えられるケースもあった。捕食・被食の関係は、表現型の多様性を高めるとともに、種分化を促進し種多様性を高めると考えられた。以上の結果から、生態学的なプロセスは種の多様性の進化に重要な役割を果たすことが示された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

従来、たロシア極東地域とベトナム、中国南部の生物相は、生物多様性のホットスポットとして重視されながら、その実態が未知であった。本研究は、その形成要因を、陸、淡水貝類をモデルとして解明し、環境が多様性をもたらすの鍵であることを示すことができた。この成果は、本地域の生物相が、保全上の高い価値を持つことを示す。さらにこの成果は、現在急速に劣化しつつある本地域の生物相を保全することの重要性と緊急性を示している。

研究成果の概要(英文)：Field survey and molecular phylogenetic analysis of terrestrial and freshwater molluscs in the Russian Far East, Vietnam and surrounding areas indicate that niche diversity potentially increase speciation rates and contribute to species diversity. On the other hand, in some cases, the abundance of resources (the amount of calcium carbonate required for shell formation) is likely to increase population density and thus, ecologically neutral processes can promote speciation and increase species diversity. The present results suggest that the predator-prey relationship increase phenotypic diversity and promote speciation and increase species diversity. These results indicate that ecological processes play an important role in the evolution of species diversity.

研究分野：生態学

キーワード：生物多様性 種分化 適応

1. 研究開始当初の背景

環境への適応が種の多様化にどのように関わっているのか、という問題は、生態学や進化生物学の中心的な研究課題である。特に、互いに異なる形態と適応的特性をもつ多様な種が、単一の祖先から分化する現象である適応放散は、注目を集めてきた。従来、適応放散の駆動力として資源をめぐる競争が重視されてきた(1)が、ニッチ分化による生態的種分化を、適応放散のプロセスとみなす考えもある(2)。そのため種間でニッチ分化を生じていることが、適応放散に必要な定義とされることもある(Schluter 2000; Stroud & Losos 2016)。さらに多様なニッチが種分化を加速し、種の多様性が高まると、有力な捕食者が出現し、それとの共進化によりさらに種多様化が促進される可能性も考えられる。しかしながら、多様なニッチがあることや、捕食-被食の関係が、種の多様化を速めたり、種数の増加に関与するかどうか、確かめた研究は多くはない。実際には、種の多様化が先で、種間競争によりニッチ分化が付随して起きたために、種多様性とニッチの多様性に関係が認められる可能性が無視できないためである。

上記の問題を解決するためには、ニッチの多様性がもともと大きく異なる地域に注目し、多様化の歴史を推定したうえで、地域に祖先系統が進出したのちの種多様化の速度を求めることが有効である。しかしこのような地域は必ずしも多くなく、また十分な系統の比較ができるほど多様な種が分布している地域も少ない。海洋島や古代湖は、このような少ない例であり、これまでに多くの進化研究がなされてきたが、上記のような種多様性のレベルや多様化の速度と、ニッチの多様性を比較するに十分なほどの地域数や種数・系統の数に基づいて行われた研究は少ない。

固有性が高い多様な系統、種が分布し、多様なニッチが存在する地域の生物群の例として、ベトナムとロシアの陸、淡水貝類群集がある。ベトナムおよびそれに隣接する中国南部は、広い範囲に石灰岩地帯が分布し、それぞれの石灰岩山塊に固有の多様な陸産貝類が生息している。これらの地域には、多数の湖のほか、メコン川から揚子江まで大河が存在しており、それらには流域や湖ごとに固有の多様な淡水貝類が生息している。

一方、ロシア沿海地域には、高緯度地域としては例外的に高い種多様性をもつ陸産貝類が分布する。また、ウスリー川からバイカル湖にかけては、それぞれの流域や湖ごとに固有の淡水貝類の多様な種群が生息する。これらはニッチの多様性や特性が、どのように種多様化に影響を及ぼすかを明らかにするうえで、非常にすぐれたモデルである。しかしながら、これらの地域の陸、淡水貝類群集は、その研究上の高いポテンシャルにもかかわらず、その実態がほとんど明らかになっていない。

2. 研究の目的

ベトナム、ロシア及びその周辺地域である中国の陸、淡水貝類群集をモデルとして、その種多様化の歴史を解明するとともに、多様化にニッチの多様性や性質がどう関係しているかを解明し、ニッチの多様性あるいは捕食-被食が、種分化と形態の多様化を促進して適応放散を駆動するという仮説を検証する。また本地域の陸、淡水貝類群集は十分な調査がこれまで行われなかったことから、基礎情報を得るために、その多様性の実態把握を行う。

これらの地域の石灰岩地帯と非石灰岩地帯の陸産貝類、湖と河川の淡水貝類について、それぞれ生息地のニッチの多様性と種多様性の関係を明らかにする。また有力な捕食者の有無や、多様性との関係も明らかにする。またこれらの陸貝が示す形態の多様性が、特定のニッチへの適応や、捕食者の攻撃に対する適応であることを示すとともに、その形態の違いが繁殖隔離をもたらすことを示す。さらに、表現形質の分化パターンと集団の遺伝的分化のパターンの比較や、分子系統により推定される進化の歴史と対応させることにより、ニッチの多様性が種分化にどのように関係するか、ニッチの多様性や捕食者の存在が種分化を加速させる効果を与えてきたかどうかを解明する。

3. 研究の方法

(1) 野外調査

陸産貝類の生息状況の調査とともに試料の採集を行った。得られた試料を現地、または実験室に持ち帰り、種の同定を行った。種多様性、種構成、群集構造のデータを得た。生息地の環境要因を測定し、ハピタットを定量化した。淡水貝類についても同様の調査を行った。試料を採取するとともに、生息地の環境を分類、定量化した。捕食者の有無や多様性については、従来の記録を用いるとともに、野外調査の際に検出した。

野外調査と試料収集は、ベトナム(メコン川流域と北部の石灰岩地域)、中国南部、ロシア沿海地方、ウスリー川流域、ハンカ湖、バイカル湖において行った。さらに比較のため、近縁種群が分布する日本においても野外調査と試料収集を行った。

(2) 形態解析

ランドマーク法によって殻の形態形質の測定を行い、得られたデータから形態的特徴を抽出して、その多様性を定量化した。

(3) 分子系統解析

塩基配列の解析を、ミトコンドリア DNA と核 28SrRNA、ITS 遺伝子について行った。これらの遺伝子領域の変異を用いて系統関係を推定するとともに、過去の化石記録を用いて各系統の分岐年代を求めた。さらに MIG-seq および RAD-seq を用いたゲノムワイドの SNPs の分析による集団構造の分析と分子系統解析を行った。またこれらのデータから異なる系統間の分岐年代を求めた。

(4) 比較解析

地域ごとに得られた種多様性のデータと、地域のニッチの性質や多様性を比較し、それらの間の関係を調べた。さらに地域ごとに得られた系統の種分化速度とニッチの性質や多様性、捕食者の有無を比較し、環境要因が種分化速度にどう影響を与えるかを調べた。さらにこれらと形態レベルの多様性を比較し、ニッチの状態・多様性、捕食者の状況と形態の進化速度の関係を評価した。

4. 研究成果

(1) 陸貝の種多様性

ベトナム北部の石灰岩地帯では、イトカケマイマイ類で特に著しい多様性を見出すとともに(図1) とくに多様性の高い地点で、その捕食者と考えられるネジレガイ類に高い多様性を見出した。これらは共進化的な多様化をもたらしている可能性が示唆された。またこれらのユニークな陸貝群集が、ベトナム北部から中国南部にかけて分布していることがわかった。

ヤマタニシ類やベッコウマイマイのグループでも同様に石灰岩地で著しく高い種多様性が認められた。

捕食実験の結果、捕食者に対する陸貝の行動は大きく2通りあり、一方は殻にこもるのに対し、他方は殻や軟体部を活発に動かすことで、攻撃を回避した。後者は殻が薄質で小さく、また外唇が薄くなる傾向が認められた。ベトナムでは前者の例としてラッパガイ類やナンバンマイマイ類が認められる一方、ベッコウマイマイ類では後者のタイプが認められ、特に一部の種は足部を活発に動かすことによって、捕食者の攻撃を回避していた。これらの事例は、捕食者による攻撃が殻の多様性だけでなく、殻の消失や活動性など幅広い形質の多様性をもたらすことを示しており、本地域のモノアラガイやベッコウマイマイの殻の消失と調和的である。

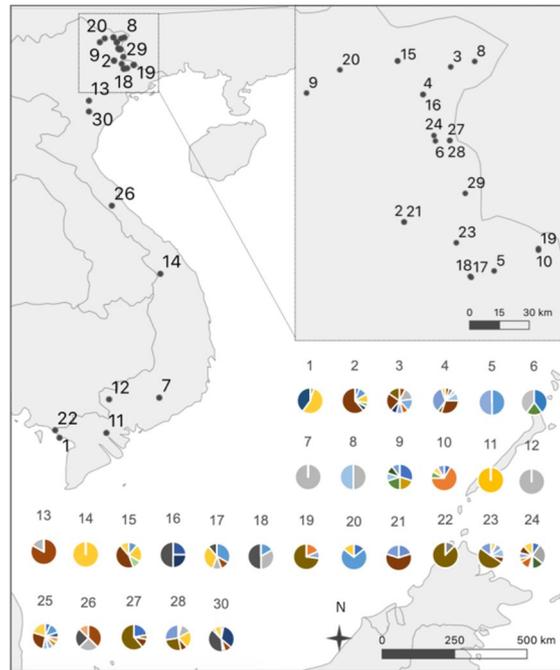


図1 ベトナムの陸貝の種多様性。別の色は異なる種。

(2) 陸貝の進化史

ベトナム石灰岩地の陸貝の多くは分子系統解析の結果、それぞれの石灰岩塊で独自に多様化したものと考えられた。ニッチの多様性よりは生息環境が石灰岩かどうか、種分化速度と種多様化に重要であると考えられた。これは石灰岩地がより殻形成に必要な炭酸カルシウムの供給源であることから、資源の豊富さが種多様性に重要であることを示す。ニッチ分化のようなプロセスよりも、中立的なプロセスが種多様性のパターンを決定していると解釈できる。これと捕食-被食の関係が、さらに多様化を促進していると考えられる。

極東ロシアにおいて陸産貝類の分子系統解析によって他の地域のグループとの比較を行った。その結果、極東ロシアのキバサナギガイ類から八丈島のハチジョウキバサナギが由来していることが示されるなど、大陸から島嶼部への長距離分散が生じており、それが東北アジア地域の本グループの多様化に寄与したと考えられた。極東ロシアや北海道においては、これらの種の多様性は、ニッチの多様性と一定の関係が認められたが、それぞれの地域での独自の放散は起きていなかった。多様化を促進した要因は明らかでないが、それぞれの種の住み場所は狭いニッチに限定されており、生息環境への特殊化がその主因と考えられる。

(3) 淡水性貝類の種多様性と進化史

淡水巻貝のヒラマキガイ類とタニシ類の調査を行った結果、中国南部からベトナム、さらにそれより以西の地域にかけて、著しい多様化が生じていることが示された。分子遺伝学的な解析と系統解析の結果から、これらベトナムを中心とした淡水貝類の起源は、東アジアとは異なる起源をもっており、本地域で放散したのと考えられた。

淡水貝類ではイシガイ類やヒラマキガイ類が本地域で放散したのち、繰り返し日本列島への侵入が起きたことが示された。ミズシタダミ類は極東ロシアからバイカル湖にかけての地域が、

多様性の世界的な中心地になっていると考えられ、特にバイカルで顕著な多様化が生じていた。

中国南部からベトナムにかけての地域から得られてタニシ類の形態解析と分子系統解析の結果、本地域の特に湖沼において種分化速度の向上が認められ、遺伝的分化のレベルに比して著しく大きな形態的な多様化と種分化が生じていることが示された。このことから、本地域の湖沼がタニシ類の多様化のホットスポットであることが示された。湖の多様なニッチの存在および捕食者である魚類への適応が、この種及び形態の多様化の要因であると推定された。

(4) まとめ

本研究で扱った地域の陸、淡水貝類の調査及び分子系統解析の結果から、ニッチの多様性は種分化速度を高め、種多様性に貢献する場合がある一方、資源の量（殻形成に必要な炭酸カルシウム量）が種分化速度や種多様性を促進しており、種間競争に関しては中立なプロセスが種多様化の主因であると考えられるケースもあった。捕食 被食は表現型の多様性を高めるとともに、種分化を促進し種多様性を高めると考えられた。以上の結果から、生態学的なプロセスは種の多様性に重要であることが示された。

<引用文献>

Schluter, D 2000 *The Ecology of Adaptive Radiation*. Oxford Univ. Press, NY.

Gavrilets S, Losos JB 2009 Adaptive radiation: contrasting theory with data. *Science* 323:732-737.

Stroud JT, Losos JB 2016 Ecological opportunity and adaptive radiation. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 47:507-532

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計8件（うち査読付論文 8件/うち国際共著 7件/うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Saito, T., Prozorova, L., Sitnikova, T., Surenhorloo, P., Hirano, T., Morii, Y., & Chiba, S.	4. 巻 818
2. 論文標題 Molecular phylogeny of glacial relict species: a case of freshwater Valvatidae molluscs (Mollusca: Gastropoda) in North and East Asia.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Hydrobiologia	6. 最初と最後の頁 105-118
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10750-018-3595-y	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 Saito, T., Hirano, T., Prozorova, L. A., Do Van Tu, Sulikowska-Drozd, A., Sitnikova, T., Surenhorloo, P., Yamazaki, D., Morii, Y., Kameda, Y., Fukuda, H., & Chiba, S.	4. 巻 18
2. 論文標題 Phylogeography of freshwater planorbid snails reveals diversification patterns in Eurasian continental islands.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 BMC Evolutionary Biology	6. 最初と最後の頁 164
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) doi.org/10.1186/s12862-018-1273-3	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 Nekola, J.C., Chiba, S., Coles, B.F., Drost, C.A., Proschwitz, T., & Horsack, M.	4. 巻 62
2. 論文標題 A phylogenetic overview of the genus <i>Vertigo</i> O. F. Muller, 1773 (Gastropoda: Pulmonata: Pupillidae: Vertigininae).	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Malacologia	6. 最初と最後の頁 21-161.
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) doi.org/10.4002/040.062.0104	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 Hirano T., Saito T., Tsunamoto Y., Koseki J., Bin Ye, Van Do, Miura O., Suyama Y., Chiba S.	4. 巻 9
2. 論文標題 Enigmatic incongruence between mtDNA and nDNA revealed by multi-locus phylogenomic analyses in freshwater snails.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 6223
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) doi.org/10.1038/s41598-019-42682-0	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 該当する

1. 著者名 Hirano, T., Saito, T., Tsunamoto, Y., Koseki, J., Prozorova, L., Do Van Tu, Matsuoka, K., Nakai, K., Suyama, y., & Chiba, S.	4. 巻 23
2. 論文標題 Role of ancient lakes in genetic and phenotypic diversification of freshwater snails.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Molecular Ecology	6. 最初と最後の頁 5032-5051
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) doi.org/10.1111/mec.15272	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 Sano I., Saito t., Miyazaki J.I., Shirai A., Uechi T., Kondo T. & Chiba S	4. 巻 15:
2. 論文標題 Evolutionary History and Diversity of Unionoid Mussels (Mollusca: Bivalvia) in the Japanese Archipelago.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plankton & Benthos Research	6. 最初と最後の頁 97-111
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) doi.org/10.3800/pbr.15.97.	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 Hirano T., Saito T., Shariar S.M., Tanchangya T.S.R., & Chiba S.	4. 巻 9
2. 論文標題 The first record of the introduced land snail <i>Bradybaena similaris</i> (Mollusca: Heterobranchia: Camaenidae) from Bangladesh.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 BioInvasions Records	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	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 Ye B., Saito T., Hirano T., Dong Z., Do V. T., & Chiba, S.	4. 巻 10
2. 論文標題 Human-geographic effects on variations in the population genetics of <i>Sinotaia quadrata</i> (Gastropoda: Viviparidae) that historically migrated from continental East Asia to Japan.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Ecology & Evolution	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	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

〔学会発表〕 計2件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 1件）

1. 発表者名 Morii Y, Prozorova LA & Chiba S
2. 発表標題 Predator-prey interactions as the trigger of prey species divergence.
3. 学会等名 The 8th EUROMAL European Congress of Malacological Societies (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Ye B, Saito T, Hirano T, Chiba S
2. 発表標題 ighly differentiated populations of Sinotaia cf quadrata in Japan were introduced from weak structured populations in China.
3. 学会等名 日本生態学会
4. 発表年 2019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
研究協力者	平野尚浩 (Hirano Takahiro)		
研究協力者	斎藤 匠 (Saito Takumi)		
研究協力者	プロゾロバ ラリサ (Prozorova Larisa)		

6. 研究組織（つづき）

	氏名 (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究協力者	ドウ バン チュ (Do Van Tu)		
研究協力者	山崎 大志 (Yamazaki Daishi)		
研究協力者	森井 悠太 (Morii Yuta)		