

令和 5 年 6 月 8 日現在

機関番号：11301

研究種目：若手研究

研究期間：2020～2022

課題番号：20K15866

研究課題名（和文）交雑が誘う適応放散：琵琶湖固有腹足類をモデルとした「超越分離」仮説の検証

研究課題名（英文）Does hybridization induce adaptive radiation? Testing the "transgressive segregation" hypothesis using endemic gastropods in ancient Lake Biwa as a model system

研究代表者

齊藤 匠 (Saito, Takumi)

東北大学・東北アジア研究センター・学術研究員

研究者番号：90858903

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,200,000円

研究成果の概要（和文）：モノアラガイとその近縁系統を琵琶湖を中心に東アジア全域からサンプリングし、次世代シーケンサーを用いて得たDNAデータから包括的な遺伝解析を行なった。またそれらの殻形態・生態についても調査した。結果として、琵琶湖における過去の異系統間の交雑が強く示唆されるとともに、殻の形態解析と生態調査から、琵琶湖内においては他の日本列島地域では見られない形態的多様性が存在していることが明らかになった。また、年代の推定から琵琶湖の地史的な変動が交雑の原因である可能性が示唆された。可塑性や因果関係についてのさらなる検討が必要であるが、これらの結果は交雑が進化的多様化の原動力となる可能性を支持していると考えられる。

研究成果の学術的意義や社会的意義

交雑が進化的な動態に与える影響は未知の点が多く、進化生態学上の重要課題であった。今回、交雑が進化的多様化に正の影響を与える可能性があることが網羅的なスケールでの遺伝解析から示唆された。また、従来あまり考慮されていなかった、生物地理学的な文脈の中で交雑を考慮することが重要であることが本研究により明らかになった。一方、本研究ではモノアラガイにおいて、多くの外来系統が日本列島に侵入していることも判明した。このような種内系統の隠蔽的な侵入は従来検出が難しくあまり着目されていなかったが、生物多様性の保全や進化動態への影響を考える上でも重要な知見であると考えられる。

研究成果の概要（英文）：Radix japonica and their related lineages were sampled from Lake Biwa and throughout East Asia, and comprehensive genetic analysis was conducted using DNA data obtained from a high throughput sequencer. The shell morphology and ecology of these snails were also investigated and examined. Then, the results strongly suggest past hybridization between different lineages in Lake Biwa, and morphological analysis revealed the existence of the high morphological diversity in Lake Biwa that is not observed in other parts of the Japanese archipelago. In addition, the divergence time estimation suggests that geological changes in Lake Biwa may be the cause of the hybridization. Although further studies on plasticity and cause-and-effect relationship are needed, the results may support the possibility that hybridization is the driving force of evolutionary diversification.

研究分野：進化生態学・保全生物学・系統分類学

キーワード：交雑 琵琶湖 モノアラガイ 多様化 外来種

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

近年、種多様化に対して種間交雑が与える影響が着目されている。特に、適応放散のような劇的な多様化事象の原動力として、交雑が重要な役割を果たした可能性が示唆されつつある (e.g. Seehausen 2004 *TREE* / Meier et al. 2017 *Nat. Commun.*)。また、理論研究によっても、異種間交雑の際に生み出される遺伝的多様性と表現型の多様化が新規環境への適応の原動力となりうることを示されている (Kagawa and Takimoto 2018 *Ecol. Lett.*)。一方で、そのような種間交雑が実際に形態・生態的多様性にどのような影響を与えているのかを実証した研究は特に動物においては上記のシクリッドの例など非常に限られている。

2. 研究の目的

本研究では、琵琶湖で形態的に多様化し、固有種を含んでいるモノアラガイ科 *Radix* 属の種群をモデル系として、交雑が形態・生態的多様化に与える影響を明らかにすることを目的とした。

3. 研究の方法

予察的なミトコンドリア CO1 領域を用いた調査からモノアラガイ科 *Radix* 属は琵琶湖においてオウミガイ *Radix onychia* とモノアラガイ *Radix japonica*、及び未記載種と思われる *Radix* sp. の 3 種が生息していると考えられ (図 1)、それぞれが形態的な差を有している一方で、交雑が原因と思われる形態種と CO1 領域で判別した種が異なるケースが散見された。そこでまず、日本列島



図 1. 琵琶湖産のモノアラガイ科 *Radix* 属

全域・さらにユーラシア大陸東部までを含めた広域から *Radix* 属のサンプルを収集し、GenBank から取得した同属のサンプルと合わせてミトコンドリア CO1 領域、核 ITS2・H3・28S 領域の 4 遺伝子領域を用いた系統解析を行った。

次に、上記から琵琶湖周辺に分布する種はモノアラガイ・オウミガイ・未記載種であることが強く示唆されたので、それぞれについて琵琶湖と日本列島周辺地域から集中的にサンプリングされた個体群を対象に、ゲノムワイドな一塩基多型 (SNPs) を ddRAD-seq を用いて取得した。またこれらのサンプルについて、殻を撮影し、楕円フーリエ法を用いた形態解析を行った。さらに、琵琶湖内の各種についてはコドラート法による付着基質の定量調査を行った。また琵琶湖における *Radix* 属貝類の歴史的な動態を考察するため、現生・化石及び貝塚出土貝類の標本調査・文献調査も合わせて行った。

4. 研究成果

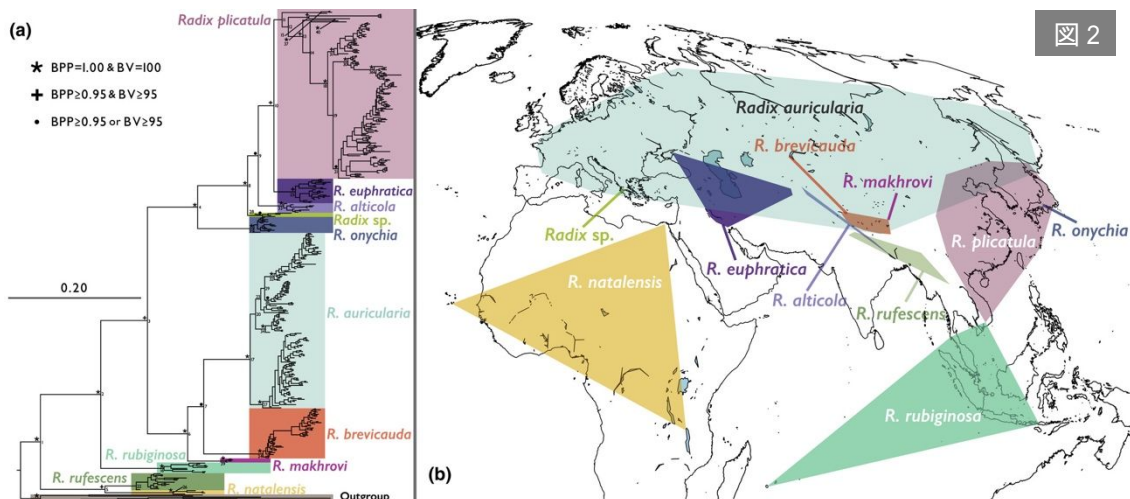


図 2. モノアラガイ科 *Radix* 属の全球規模での系統関係と分布。Figure 2 in Saito et al. 2021 *Ecology & Evolution* を一部改変。

(1) モノアラガイ科 *Radix* 属全体の汎世界的な多様性とそのメカニズムの解明

近年、淡水産貝類においては隠蔽種の存在や、ミトコンドリア領域と核領域の不一致、系統・形態の不一致などの諸課題が明らかになっており (e.g., Saito et al. 2018 *Hydrobiologia*; Hirano et al. 2019 *Sci. Rep.*) 断片的な結果から種を判断することは種動態の誤った理解につながる可能性がある。そこで、まず非常に網羅的なスケールで遺伝子配列を取得し、系統解析を行うとともに、その多様化メカニズムを推定した。結果として、日本からは上記未記載種を含むモノアラガイ種群とオウミガイ、イグチモノアラガイ *Radix auricularia* が生息することが判明した。琵琶湖周辺には予察的な示唆の通り、3種が生息していると考えられたが、未記載種とモノアラガイは遺伝的にかかなり近縁であることが示唆された。また、これら *Radix* 属貝類のマクロスケールにおける種多様化に対して、温度に対するニッチ保守性が大きな影響を与えている可能性が示唆された (本成果は Saito et al. 2021 *Ecol. Evol.* に発表)。

(2) 琵琶湖におけるモノアラガイ科 *Radix* 属の進化的動態と交雑の影響

SNPs を用いた遺伝解析の結果、事前の解析から予想されモノアラガイ・オウミガイ・未記載種という三系統という分類には遺伝的実態がなく、湖外のモノアラガイ・オウミガイ・湖内のモノアラガイと未記載種という遺伝的なまとまりが存在することが示唆された。さらに湖内のモノアラガイと未記載種はゲノムワイドな SNPs を用いても遺伝的に区別できないことも明らかとなった。また集団動態推定の結果、湖内のモノアラガイと未記載種はオウミガイと湖外のモノアラガイの交雑の影響を受けたことが推定された。さらに、湖内のモノアラガイ類は形態的多様性・生態的多様性ともに非常に高いことも明らかとなった。非常に遺伝子データ量が多いことから、現在、解析は完全に完了しておらず、今後さらに厳密に解析する必要があるものの、交雑による形態的・生態的多様性への影響が示唆される。また、RNA-seq やゲノミクス、交配実験を用いたより厳密な交雑と多様化の因果関係の検証を将来的には行う予定である。

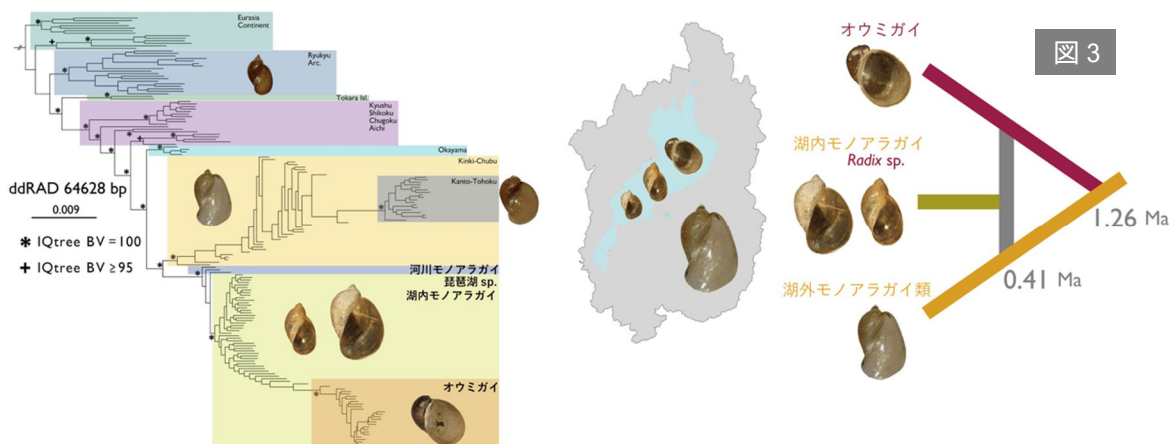


図 3. SNPs データを用いた遺伝解析の結果。系統解析と集団動態推定の結果から、湖内のモノアラガイと未記載種は遺伝的に区別できず、また、オウミガイと湖外のモノアラガイの遺伝的交流の影響を受けた種であることが示唆された。

(3) 日本列島の淡水産貝類における交雑の一般性の検証

上記のモノアラガイの例のような種間・異系統間交雑が一般的な事象であるのか、また多様化に影響しているのかを明らかにするため、一連のモノアラガイ科に関する研究を通してサンプリングされたサンプルなどを使用し、ddRAD-seq・MIG-seq・マイクロサテライトなどの遺伝的手法を用いてタニシ科ヒメタニシ類・ヒラマキガイ科の一種・イシガイ科ドブガイ類・ドブシジミ科においても交雑の有無を検討した。これらのほぼ全てについて種間・系統間交雑が疑われる例が検出され、日本列島の淡水産貝類において交雑は極めて普遍的な事象であることが示された (本成果は Ye et al. 2020 *Ecol. Evol.*; Ye et al. 2021 *J. Mollus. Stud.*; Sano et al. 2022 *Mol. Phylogen. Evol.*; Saito et al. 2022 *Mol. Phylogen. Evol.*; Saito et al. 2023 *Fresh. Biol.*; Hirano et al. 2023 *Mol. Phylogen. Evol.* へそれぞれ発表)。さらに標本調査と形態解析の結果、このような交雑は琵琶湖において他の種でも発生しており、その一部は絶滅や環境変化などによって現況から推測しづらい状況になっていることも示唆された (Saito and Kagawa 2020 *Biodiversity data j.*)。一方で、ヒラマキガイ科の一種の例などほとんどの例では交雑の後に形態的・生態的多様化が発生していることを示すデータは全く得られず、交雑のみでは形態的・生態的多様化には至らないことが示唆された。このことから、交雑の後の多様化には古代湖である琵琶湖の、淡水環境としては特異的な時間的安定性、ハビタットの多様性、地史的な複雑性などが多様化に大きく影響していることが推定される。従って、今後は琵琶湖に着目し、より包括的研究を進めていく必要がある。

(4) 新規外来種の検出

当初想定していなかった成果として、モノアラガイ科 *Radix* 属における網羅的サンプリングの

途上で日本から記録されていなかった外来種であるモノアラガイ科の一種 *Galba humilis* が遺伝的に同定・発見された（本成果は Saito 2022 *BioInvasion Rec.* に発表）。また、ddRAD-seq により取得した SNPs を用いた系統解析により、*Radix* 属においても日本列島においてユーラシア大陸からの広汎な移入が示唆された。この移入は C01 領域などの単領域レベルの遺伝解析では完全に検出することが難しく、環境 DNA などでの利用が盛んな DNA バーコーディングなどの新規技術利用時にも大きな懸念になる可能性がある。また、本研究の成果からも示唆されるように、交雑が生物の進化動態に与える影響は大きいと予想され、遺伝子浸透による在来種への様々な影響が懸念される。他方、汎アジア的規模での淡水産貝類の網羅的サンプリングの成果として、欧州における外来種であり、日本ほかアジア域を起源とする淡水産貝類であるヒラマキミズマイマイ *Gyraulus chinensis* の起源が琉球列島南部から台湾・香港にあることも特定した（Saito et al. 2023 *Hydrobiologia* に発表）。グローバル化した世界において、外来種は今後も一層重要な生物多様性保全上の課題となると考えられ、引き続きその実態を把握することが重要になると考えられる。

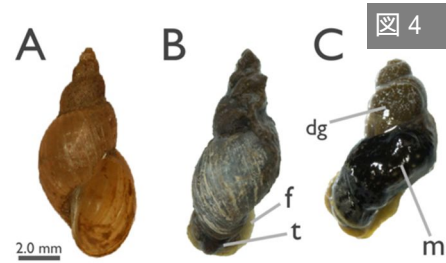


図 4. 新たに発見された外来種 *Galba humilis*. Figure 2 in Saito 2022 *BioInvasion Rec.* を一部改変。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計10件（うち査読付論文 10件／うち国際共著 7件／うちオープンアクセス 5件）

1. 著者名 Saito Takumi, Fujimoto Koji, Uchida Shota, Yamazaki Daishi, Hirano Takahiro, Sano Isao, Ye Bin, Kagawa Osamu, Shariar Mohammad Shovon, Do Van Tu, Morii Yuta, Prozorova Larisa, Chiba Satoshi	4. 巻 173
2. 論文標題 Uncovering overlooked diversity using molecular phylogenetic approach: A case of Japanese sphaeriid clams (Bivalvia: Sphaeriidae)	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Molecular Phylogenetics and Evolution	6. 最初と最後の頁 107508 ~ 107508
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.ympcv.2022.107508	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 Isao, Saito Takumi, Ito Shun, Ye Bin, Uechi Takeru, Seo Tomoki, Do Van Tu, Kimura Kazuki, Hirano Takahiro, Yamazaki Daishi, Shirai Akihisa, Kondo Takaki, Miura Osamu, Miyazaki Jun-ichi, Chiba Satoshi	4. 巻 175
2. 論文標題 Resolving species-level diversity of Beringiana and Sinanodonta mussels (Bivalvia: Unionidae) in the Japanese archipelago using genome-wide data	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Molecular Phylogenetics and Evolution	6. 最初と最後の頁 107563 ~ 107563
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.ympcv.2022.107563	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 Takumi, Slachtova Erika, Novakova Marketa, Horsakova Veronika, Ye Bin, Beran Lubos, Horsak Michal	4. 巻 -
2. 論文標題 Invasion history of Gyraulus chinensis (Gastropoda: Planorbidae) in Europe: a molecular and literature-based approach	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Hydrobiologia	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) 10.1007/s10750-023-05157-y	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 Takahiro, Saito Takumi, Ito Shun, Ye Bin, Linscott T. Mason, Do Van Tu, Dong Zhengzhong, Chiba Satoshi	4. 巻 182
2. 論文標題 Phylogenomic analyses reveal incongruences between divergence times and fossil records of freshwater snails in East Asia	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Molecular Phylogenetics and Evolution	6. 最初と最後の頁 107728 ~ 107728
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.ympcv.2023.107728	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 Takumi, Sasaki Tetsuro, Tsunamoto Yoshihiro, Uchida Shota, Satake Kiyoshi, Suyama Yoshihisa, Chiba Satoshi	4. 巻 67
2. 論文標題 Even short distance dispersal over a barrier can affect genetic differentiation in <i>Gyraulus</i> , an island freshwater snail	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Freshwater Biology	6. 最初と最後の頁 1971 ~ 1983
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/fwb.13990	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 Saito Takumi, Hirano Takahiro, Ye Bin, Prozorova Larisa, Shovon Mohammad Shariar, Do Tu Van, Kimura Kazuki, Surenhorloo Purevdorj, Kameda Yuichi, Morii Yuta, Fukuda Hiroshi, Chiba Satoshi	4. 巻 11
2. 論文標題 A comprehensive phylogeography of the widespread pond snail genus <i>Radix</i> revealed restricted colonization due to niche conservatism	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Ecology and Evolution	6. 最初と最後の頁 18446 ~ 18459
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/ece3.8434	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 Saito Takumi	4. 巻 11
2. 論文標題 First record of the non-indigenous freshwater snail <i>Galba humilis</i> (Say, 1822) (Mollusca: Hygrophila: Lymnaeidae) in Japan	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 BioInvasions Records	6. 最初と最後の頁 428 ~ 439
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3391/bir.2022.11.2.16	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 Ye Bin, Saito Takumi, Hirano Takahiro, Dong Zhengzhong, Do Van Tu, Chiba Satoshi	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 and Evolution	6. 最初と最後の頁 8055 ~ 8072
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/ece3.6456	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 Saito Takumi, Kagawa Osamu	4. 巻 8
2. 論文標題 New insights from museum specimens: a case of Viviparidae (Caenogastropoda: Mollusca) in Iwakawa 's collection preserved in the National Museum of Nature and Science, Tokyo	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Biodiversity Data Journal	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) 10.3897/BDJ.8.e52233	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 Ye Bin, Hirano Takahiro, Saito Takumi, Dong Zhengzhong, Do Van Tu, Chiba Satoshi	4. 巻 87
2. 論文標題 Molecular and morphological evidence for a unified, inclusive <i>Sinotaia quadrata</i> (Caenogastropoda: Viviparidae: Bellamyinae)	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Journal of Molluscan Studies	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) 10.1093/mollus/eyab013	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6件 (うち招待講演 5件 / うち国際学会 1件)

1. 発表者名 齊藤匠
2. 発表標題 琵琶湖産腹足類の起源：水棲目を中心に
3. 学会等名 オンライン研究集会「アナンデルの極東旅行から 100 年－琵琶湖の生物多様性はどこまで明らかになったか」(招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 齊藤匠、福田宏、平野尚浩、千葉聡
2. 発表標題 琵琶湖固有モノアラガイ類の起源：ゲノムワイドな遺伝解析を用いた検証
3. 学会等名 日本貝類学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Saito Takumi
2. 発表標題 The process of genetic diversification and the formation of distribution of freshwater molluscs.
3. 学会等名 Seminar organized by Department of Biochemistry and Molecular Biology, University of Rajshahi, Bangladesh, Rajshahi (招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Saito Takumi, Hirano Takahiro, Prozorova Larisa, Do Van Tu, Ye Bin, Shovon Mohammad Shovon, Uchida Shota, Surenkhorloo Purevdorj, Morii Yuta, Kimura Kazuki, Yamazaki Daishi, Sasaki Teturo, Tsunamoto Yoshihiro, Satake Kiyoshi, Fukuda Hiroshi, Suyama Yoshihisa, Chiba Satoshi
2. 発表標題 Dispersal is a driver for the diversification of Gyraulus spp. on both continental and oceanic islands.
3. 学会等名 World Congress of Malacology 2022, Munich, Germany (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 齋藤 匠
2. 発表標題 日本の淡水産巻貝類の系統・分類学的研究の最近の進展：水棲上目を中心に
3. 学会等名 第487回 水生昆虫談話会例会 (招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 齋藤 匠
2. 発表標題 淡水産巻貝類の系統的多様化・分布形成メカニズム
3. 学会等名 第69回 瀬戸海洋生物学セミナー (招待講演)
4. 発表年 2022年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 西野 麻知子編著、齊藤 匠他	4. 発行年 2022年
2. 出版社 サンライズ出版	5. 総ページ数 360
3. 書名 琵琶湖の生物はいつ、どこからきたのか?	

〔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
---------------------------	-----------------------	----

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			
バングラデシュ	University of Rajshahi			
ロシア連邦	Russian Academy of Sciences			
ベトナム	Vietnam Academy of Science & Technology			
韓国	Kyungpook National University			
モンゴル	Mongolian Benthological Society			
中国	Chinese Academy of Sciences	Zhejiang University		
米国	Virg. Polytechnic Instit. and Sta. Univ.			
チェコ	Masaryk University	Nature Conservation Agency of the CZ		