

令和 6 年 6 月 24 日現在

機関番号：14301

研究種目：国際共同研究加速基金（国際共同研究強化(B)）

研究期間：2020～2023

課題番号：20KK0163

研究課題名（和文）景観構造が創発する生活史多様性とそれがもたらす集団動態の安定化機構の解明

研究課題名（英文）Emergent effects of landscape heterogeneity on life history variation and population stability

研究代表者

佐藤 拓哉（Sato, Takuya）

京都大学・生態学研究センター・准教授

研究者番号：30456743

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 14,400,000円

研究成果の概要（和文）：ウェスト・ブルック川に生息するカワマスの長期個体群モニタリングをモデルシステムとして、「生態系の連環」と「生息地の連続性」という2つの景観要素が、種内に生活史多様性をもたらす仕組みを体系的に理解するを目指した。染色体レベルのカワマスゲノムを新規に構築した。さらに、野生動物の家系分析を高い精度で実現するためのSNP抽出の解析パイプラインを確立し、膨大な個体数の家系分析を高精度で実施するためのSNPパネルを作成した。現在、大規模家系分析と生態データの統合解析を進めている。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究は、自然生態系において、生活史の多様性維持によってポートフォリオ効果が成立する仕組みを体系的に理解するという学術的意義をもつ。この問いが解決されれば、変動環境下における集団動態の予測性を高めることができ、持続的な生物資源利用にも実質的な貢献を果たすことができる。

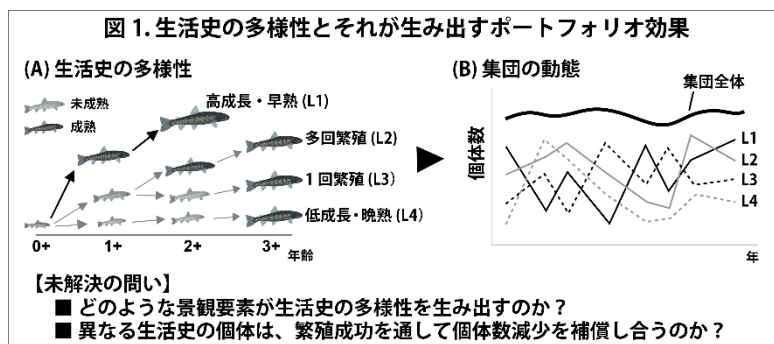
研究成果の概要（英文）：The processes that generate and maintain life history variation is fundamentally important for long-term persistence of populations and species, and sustainable resource management and conservation. In this project, we aimed to test the emergent effects of landscape heterogeneities (i.e., ecosystem linkages and habitat connectivity) on variation in life-history and population stability of west brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in a river network of western Massachusetts, USA. To do this, we constructed the reference genome of the brook trout studies and developed an analytical pipeline to conduct high-resolution pedigree analysis. At present, we are conducting analyses that integrate molecular data and life-history data.

研究分野：個体群生態学

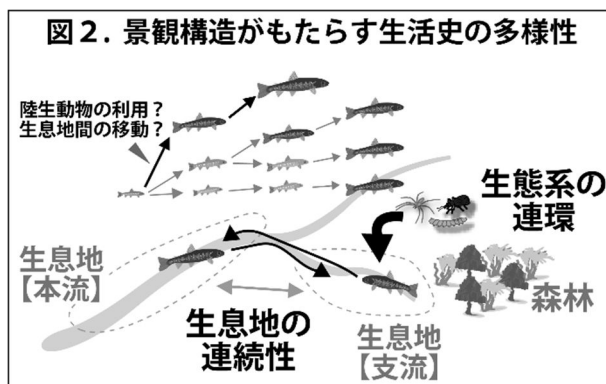
キーワード：ポートフォリオ カワマス 家系分析 SNP 生活史多様性

1. 研究開始当初の背景

生物は、自然の変動環境に対応するために、成長パターン・繁殖開始年齢・繁殖回数等に特徴づけられる多様な生活史をみせる(図1A)。近年、生物種の集団内にそのような生活史の多様性が維持されると、各生活史タイプで個体数の減少を補償しあうというポートフォリオ効果が生じることが明らかになってきた(図1B)引用文献 1,2。これに続く最新の研究では、このポートフォリオ効果は、自然生態系における環境の異質性(景観構造)とその時間変動によって生じることが指摘された引用文献 3。しかし、先行研究は、多様な生活史を含む集団ほど、「個体数の極端な減少」を喫する可能性が低い、という現象を示すことに終始している。すなわち、どのような「景観要素」によって、それぞれの個体の生活史が規定され、いかに集団の安定化を創発しているのか、という一連の過程は未解明である。



自然生態系は開放系であり、他の生態系と物質や生物の移動を通して連環している引用文献 4,5。この「生態系の連環」により、生物は、他の生態系から流入する餌資源を利用し、生活史形質である成長や繁殖スケジュールを変化させる。加えて、環境条件が異なる生息地間の連続性は、生物に「成長や繁殖のための移動」という選択肢をもたらすことで、生活史多様性の創出・維持に寄与するだろう。このように、「複数の生態系間の物質流を通じたつながり(生態系の連環)」と「生態系内の生息地間の物理的なつながり(生息地の連続性)」は、個体の生活史多様性を生み出す原動力として注目すべきである(図2)。それらの景観要素が生活史多様性を生み出すことを定量的に示し、さらに各個体の繁殖成功の推定から集団動態の理解に繋げることができれば、自然生態系でポートフォリオ効果が成立する仕組みを体系的に理解できる。



アメリカ・マサチューセッツ州西部のウェスト・ブルック川は、景観構造と生活史多様性の関係を検証することのできる理想的なフィールドである。ウェスト・ブルック川は、本流とそれに流入する3本の支流で構成されている(図3)。3本の支流を囲む溪畔林には、森林-河川の連環度合い(陸生昆虫供給量)に違いをもたらす植生変異がみられる。また、本流との連続性にも違いがみられ、連続性のある支流(OLとOS)と滝によって分断されている支流(IL)がある(図3)。

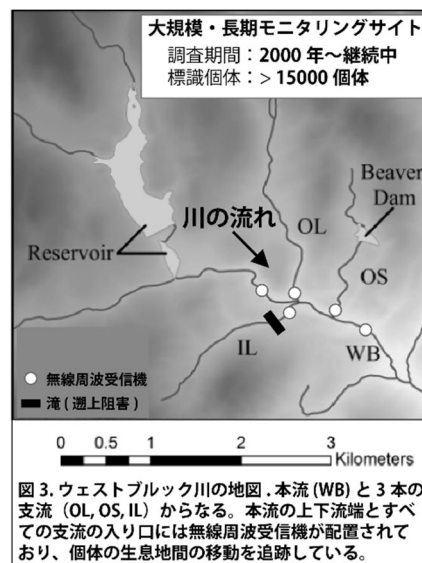
2. 研究の目的

そこで本研究の目的は、ウェスト・ブルック川に生息するカワマスの長期個体群モニタリングをモデルシステムとして、「生態系の連環」と「生息地の連続性」という2つの景観要素が、種内に生活史多様性をもたらし、ポートフォリオ効果を創発しているのかを検証することで、自然生態系においてポートフォリオ効果が成立する仕組みを体系的に理解することとした。

2. 研究の目的

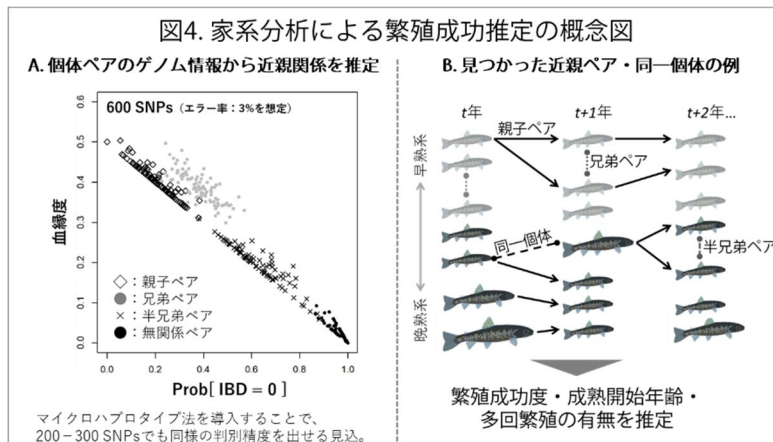
この問いが解決されれば、変動環境下における集団動態の予測性を高めることができ、持続的な生物資源利用にも実質的な貢献を果たすことができる。

図3. ウェストブルック川の地図。本流(WB)と3本の支流(OL, OS, IL)からなる。本流の上下流端とすべての支流の入り口には無線周波受信機が配置されており、個体の生息地間の移動を追跡している。



3. 研究の方法

ウェスト・ブルック川において、海外共同研究者である Letcher、Whiteley、および Kanno 博士らは、サケ科魚類のカワマス (*Salvelinus fontinalis*) について、極めて詳細な個体群モニタリングを継続している。2000 年から 20 年間に亘り、本流と 3 本の支流すべてにおいて、年 4 回 3 か月ごとに標識採捕調査を実施し、15,000 個体を超えるカワマス個体の季節的な生存・成長・繁殖データを集積している。また、すべての採捕個体には無線周波標識が埋め込まれ、本流 - 支流間の移動が追跡されている (図 3)。これらにより、膨大な数の個体について「高成長・早熟」や「低成長・晩熟」といった生活史の評価が可能になるだけでなく、「生息地の連続性が個体の移動と生活史に及ぼす影響」についても検証することができる状況であった。さらに特筆すべきは、採捕されたほぼ全ての個体について、DNA 分析用のサンプルが得られているため、家系分析による繁殖成功の推定が行えることであった (図 4)。



(1) 生活史の定義と評価

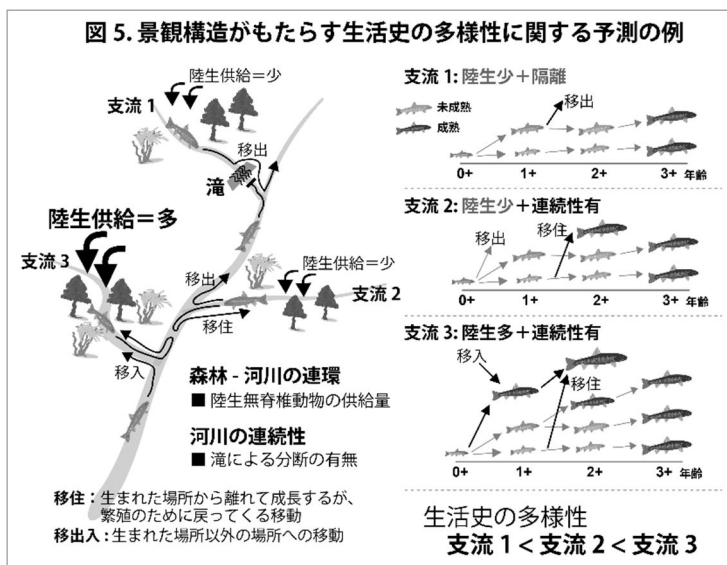
ウェスト・ブルック川に生息するカワマス (*S. fontinalis*) は、河川で一生涯を過ごす。寿命は 2-3 年であり、季節的な成長パターンや体サイズ構成、生涯の繁殖回数には個体間変異がある (Xu *et al.* 2010; Letcher *et al.* 2015 *J Anim Ecol*)。こういった事前研究を踏まえて、本研究では、20 年間の個体群モニタリングで得られる 15,000 個体を超えるカワマスの生態データから、成長パターン・成熟開始年齢・多回繁殖の組み合わせで、個体の生活史を定義する解析を進めた (図 1A 参照)。

(2) 移動タイプの定義と評価

ウェスト・ブルック川では、15,000 個体のほぼすべてに、無線周波標識がなされており、本流 - 支流間、および支流間の移動を個体レベルで網羅的に追跡できる。Kanno 博士の研究により、本流 - 支流の移動パターンには、繁殖成功と関連する個体間変異があることが分かってきている (Kanno *et al.* 2014 *Freshw Biol*)。本研究では、20 年間の膨大な移動データを解析するパイプラインを確立し (Letcher *et al.* 2018 *Fisheries*)、個体の移動タイプを詳細に評価・分類を試みた (図 5)。

(3) 景観要素がもたらす生活史・移動タイプの多様性評価

代表者らの先行研究から、陸生動物が河川に多く供給されると、サケ科魚類の生活史は多様化すると予想される。また、サケ科魚類では、支流から本流に移動して大型化し、繁殖のために支流に戻る移住個体が知られている (Koizumi *et al.* 2006)。そのような「生態系の連環」と「生息地の連続性」に起因するサケ科魚類の生活史決定を踏まえると、景観要素がもたらす生活史の多様性について、作業仮説を立てた (図 5)。例えば、陸生動物の供給が多く、かつ本流との連続性が保たれている支流 3 では、生活史の多様性は最も高くなる。陸生動物供給が少ない支流 2 では、「低成長・晩熟」の個体が多くなるが、移住があれば、「高成長・早熟」の個体を維持できる。陸生動物供給が少なく、滝によって隔離されている支流 1 では、生活史の多様性は最も低くなる。実際の景観観測結果に基づいて、各支流・本流に対して上記のような作業仮説を立てて検証をした。



(4) カワマス全ゲノム・リシーケンスとゲノムワイド遺伝子型決定

カワマスゲノムの一塩基多型 (Single Nucleotide Polymorphisms: SNP) 情報を調べるために、調査河川で採集する十数個体のカワマスについて、低カバレッジの全ゲノム・リシーケンスを行う。同属近縁種である北極イワナ (*Salvelinus Alpinus*) のドラフトゲノムが公開されているので (Christensen *et al.* 2018) これを参照してマッピングを行う。

家系分析では、親子ペアと兄弟ペアを高精度で識別することが必須である。そのような家系分析に必要な目標 SNP 数を、リシーケンスで得られる SNP 情報からシミュレーションにより試算した。本計画では 15,000 個体を超えるサンプルを解析対象にするため、低価格で目標 SNP 数を検出できる遺伝子型決定方法の導入が求められていた。そこで、まず対象カワマス集団の参照ゲノムを構築した。続いて、当該調査地の支流・本流から広く個体を採集し、ゲノムワイドリシーケンスデータを得た。さらに、ショートリード中に含まれる近接した SNP 情報を有効活用することで (マイクロハプロタイプ法, Baetscher *et al.* 2018) 目標 SNP 数を 200~300 個といった現実的な範囲に収める戦略を練る。遺伝子型決定法の候補としては、GT-Seq (Campbell *et al.* 2015) による大規模マルチプレックス・アンプリコン・シーケンシングからマイクロハプロタイプを含む SNP 抽出までを実施する解析パイプラインを構築した。

4. 研究成果

コロナ禍において、当初予定していた海外調査を十分に進めることができなかった。この状況を改善するために、米側研究者とサケ科魚類のゲノム解析・生活史研究に関する議論をオンラインによって継続的に行った。カワマスのゲノムが現時点でなかったことから、アメリカ側研究者に依頼し、良質なゲノム DNA を得るためのカワマス (4 個体) を採集・郵送してもらった。このカワマス試料を用いて、先進ゲノム支援 (2021 年第二回) の支援を受け、ゲノムサイズに対して約 30x のロングリードシーケンシング (PacBio) を実施した。さらに、高質なゲノムアセンブルを目指して Hi-C データの取得を行った。これにより、染色体レベルのカワマスゲノムを新規に構築し、ゲノムワイド一塩基多型 (SNP) 情報取得の基盤を整備した。

サケ科魚類のゲノムシーケンスデータから、異なる抽出条件で SNP を抽出し、それらに基づく家系分析をシミュレーションによって行うことで、高い精度で家系分析を実現するための SNP 抽出の解析パイプラインを確立し、論文発表した (Noda *et al.* 2024 Population Ecology; オープンアクセス)。2023 年度には、日本側研究者 6 名で、アメリカマサチューセッツ州のカワマス長期モニタリングサイトを訪問し、カワマスの個体群モニタリングと DNA 分析試料を採取した。この際に得た DNA 試料から、ローカバレッジのゲノムリシーケンスを行い、先に確立した解析パイプラインで SNP 抽出を行った上で、家系分析を高い精度で実現するための SNP パネルの作成を行った。アメリカ側研究グループが取得した長期の個体群データに基づき、成長・成熟パターン、およびその多様性解析を進めた。現時点で、当初仮説をすべて検証するには至っていないが、現在もアメリカ側研究者とのオンラインミーティングを継続しており、大規模家系分析と生態データの統合解析を進めている。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計1件（うち査読付論文 1件 / うち国際共著 0件 / うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 [1] Noda, S., Akita, T., Ueda, R., Katsumura, T., Hashiguchi, Y., Takeshima, H. & Sato, T.	4. 巻 -
2. 論文標題 Optimal SNP filtering strategies for pedigree reconstruction: A case study with wild red spotted masu salmon population	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 Population Ecology	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） 10.1002/1438-390X.12192	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 -

〔学会発表〕 計4件（うち招待講演 3件 / うち国際学会 1件）

1. 発表者名 野田祥平*（京大理），秋田鉄也（水産研究・教育機構），武島弘彦（福井県立大），佐藤拓哉（京大生態研セ）
2. 発表標題 Causes and consequences of life-history variation in wild populations: relating individual fitness to population dynamics and local adaptation using a pedigree analysis
3. 学会等名 第38回 個体群生態学会（招待講演）（国際学会）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 上田るい（神戸大院・理），金岩稔（三重大院・生資），照井慧（UNCG），瀧本岳（東大院・農），武島弘彦（東海大），勝村啓史（北里大），橋口康之（大阪医大），山崎曜（遺伝研），佐藤拓哉（京大・生態研セ）
2. 発表標題 と川のつながりが維持するアマゴの生活史多様性：野外操作実験とゲノム解析の融合へ
3. 学会等名 第69回日本生態学会大会（招待講演）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 野田祥平（神戸大院・理），秋田鉄也（水産機構・資源研），武島弘彦（東海大），佐藤拓哉（京大・生態研セ）
2. 発表標題 アマゴ野生集団における繁殖成功の個体間変異：ゲノムワイド家系解析からの評価
3. 学会等名 第69回日本生態学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 佐藤拓哉
2. 発表標題 大規模野外操作実験で紐解く生態系間相互作用の季節動態
3. 学会等名 第69回日本生態学会大会（招待講演）
4. 発表年 2022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	小関 右介 (Koseki Yusuke) (00513772)	大妻女子大学・家政学部・准教授 (32604)	
研究分担者	勝村 啓史 (Katsumura Takafumi) (10649544)	北里大学・医学部・准教授 (32607)	
研究分担者	立木 佑弥 (Tachiki Yuya) (40741799)	東京都立大学・理学研究科・助教 (22604)	
研究分担者	武島 弘彦 (Takeshima Hirohiko) (50573086)	東海大学・海洋学部・特定研究員 (32644)	
研究分担者	秋田 鉄也 (Akita Tetsuya) (60625507)	国立研究開発法人水産研究・教育機構・水研機構(横浜)・研究員 (82708)	

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
---------	---------