

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 5 月 13 日現在

機関番号：11301

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2012～2014

課題番号：24370005

研究課題名(和文) 分布停滞および拡大に関わる進化的要因：チョウ類を用いての検証

研究課題名(英文) Evolutionary factors affecting species range shift: using butterfly species

## 研究代表者

河田 雅圭 (Kawata, Masakado)

東北大学・生命科学研究科・教授

研究者番号：90204734

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 14,200,000円

研究成果の概要(和文)：地球温暖化による気温の上昇とともに多くの種が分布北限を北上させていることが報告されているが、北上せず停滞していたり、逆に縮小している種も多く存在する。本研究では東北地方に分布北限があるチョウのうち、この数十年分布を大きく北上させている4種と、分布が停滞している3種を用い、遺伝的集団構造をゲノムワイドなSNPを用いて解明した。その結果、停滞している3種は地域集団間での分化を伴う遺伝的集団構造がみられたが、拡大している4種ではみられなかった。分布域の拡大が停滞している種は温度以外の要因に局所適応しているために、北上させることが困難であると示唆された。

研究成果の概要(英文)：Ranges of many species tend to move northward owing to recent global warming, but those of some species have not changed or reduced. In this study, we examined genetic population structures of 4 species in which the range boundaries recently moved to northward (north-moving species) and 3 species in which they have not changed (stationary species) over recent decades using genome-wide SNP markers. The results show that clear genetic divergence among local populations could be found in stationary species, but not in north-moving species. This indicated that the stationary species could not move to northward owing to local adaptation to factors other than temperature.

研究分野：進化生態学

キーワード：分布拡大 局地適応 温暖化 チョウ

### 1. 研究開始当初の背景

なぜ、ある生物種は、分布を拡大しているのに、他の種は、停滞しているのか。分布拡大の進化を制限する要因の解明は生物多様性研究・保全に不可欠な課題である。分布拡大・制限に関わる進化的要因は物理的障害や他種との競争などで分布を拡大出来ないという要因とは別に、分布拡大の適応進化を制限する仮説として、移住荷重説と遺伝的変異欠如説がある。分布拡大や停滞に伴う進化的反応を調べるためには、適応進化に関わる性質の遺伝的変異を調べることが必須である。特に、高緯度への分布拡大や分布の停滞には、生息分布内の緯度勾配にそった場所で、異なる適応をしている性質の変異に関わる遺伝子を調べることが重要になる。

また、生物の分布は一定ではなく、環境要因の変化やそれに対する適応などによって変化している。近年の地球温暖化においても、気温の上昇とともに多くの種が分布北限を北上させていることが報告されている。しかし、同様の環境に生息しながら分布限界は北上せず停滞していたり、逆に縮小している種も多く存在する。分布を拡大あるいは停滞させる進化的・遺伝的要因を明らかにすることは、生物多様性の保全対策においても重要な課題である。

### 2. 研究の目的

本研究では東北地方に分布北限があるチョウのうち、この数十年分布を大きく北上させているヤマトシジミ(*Pseudozizeeria maha*)、キタキチョウ(*Eurema mandarina*)、ウラギンシジミ(*Curetis acuta*)、ツマグロヒョウモン(*Argyreus hyperbius*)の4種と、それらに比べて分布域の変化がなく停滞しているヒカゲチョウ(*Lethe sicelis*)、キタテハ(*Polgonia c-aureum*)、コジャノメ(*Mycalesis francisca*)の3種を用い、ゲノムワイドな遺伝子マーカーを検出する。それにより、それぞれの種の遺伝的構造、遺伝子流動、分布境界へ沿っての遺伝的変異量の変化を比較し、分布停滞と分布拡大の要因を明らかにすることを目的とする。

### 3. 研究の方法

#### (1)対象種とサンプル地点

サンプリングは、各種の分布境界付近から分布中央にわたって採集した。期間は2007~2009年の6月から10月と2013~2014年の6月から10月に行った。捕獲する際には42cm及び36cmの捕虫網を用いて行い、DNA抽出を行うまで-20℃で冷凍保存した。各種の分布図、サンプリング地点、サンプルサイズを図1に示す。

#### (2)対象種とサンプル地点

ゲノムワイドなSNPを検出するために、Suyama and Matsuki (submitted)によって開発

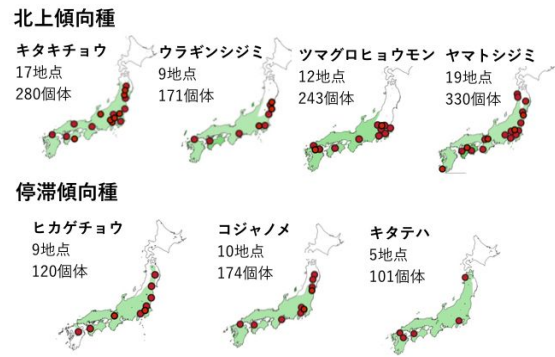


図1. 各種の現在の分布、採集地点、サンプルサイズ. 緑で示したところが、現在の分布。

された手法であるMIG-seq (Multiplexed ISSR Genotyping by Sequencing)を用いた。SSR配列を含むプライマーを複数用いたPCRによってISSR (Inter-Simple Sequence Repeat)領域を増幅し、これを次世代シーケンサーで読むことによってゲノムワイドなSNPを得る方法である。えられた配列はSTACKSを用いて、SNPを検出した。共通でえられたSNP数は438(ヤマトシジミ)、124(ツマグロヒョウモン)、221(ウラギンシジミ)、299(キタキチョウ)、161(コジャノメ)、371(ヒカゲチョウ)、971(キタテハ)であった。

### 4. 研究成果

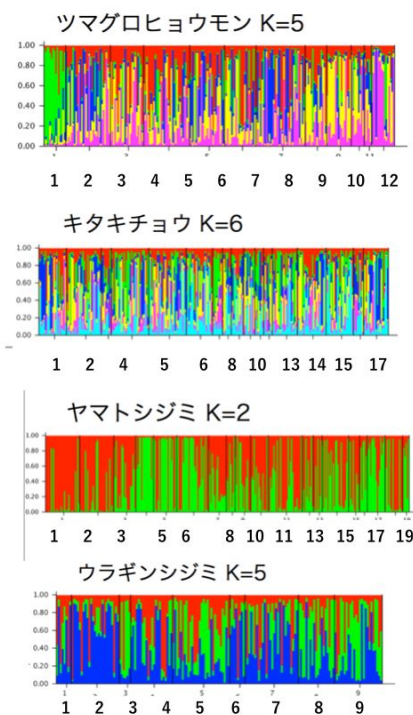


図2. 北上傾向種の集団の遺伝構造. 横軸数字は集団の番号. 集団1は北限集団. STRUCTUREによるアサインメントテストの結果. Kはクラスタ数を示す。

図2と3に、アサメントテストにより、それぞれ北上傾向4種と停滞傾向3種の集団の遺伝的構造をしめした。その結果、停滞している3種は地域集団間での分化を伴う遺伝的集団構造がみられたが、拡大している4種では明確な遺伝的集団構造がみられなかった。遺伝的距離に基づく系統樹においても、北上傾向種は、地理的にまとまらなかったが、停滞傾向種は、地理的なまとまりが見られた(図4)。

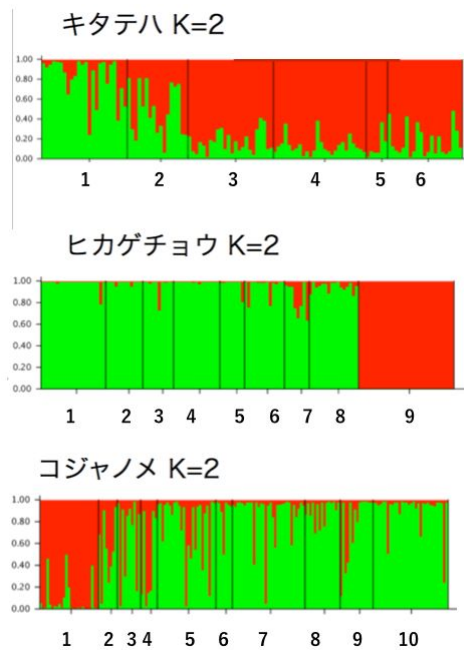


図3. 停滞傾向種の集団の遺伝構造。横軸数字は集団の番号。集団1は北限集団。STRUCTUREによるアサメントテストの結果。Kはクラスタ数を示す。

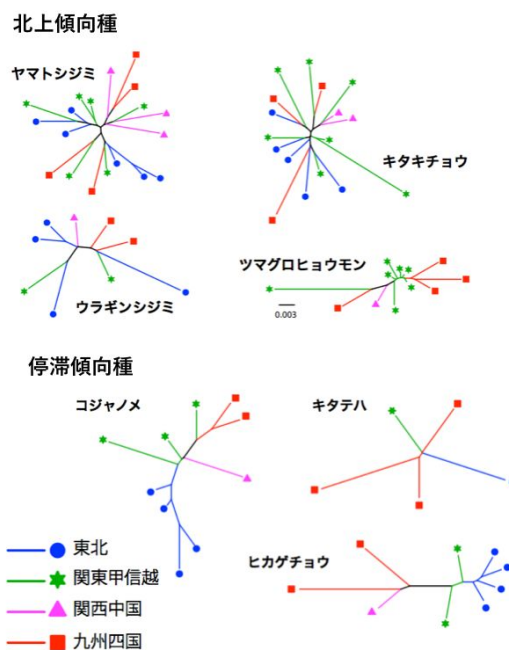


図4. 北上傾向種と停滞傾向種の遺伝的距離に基づく無根系統樹。

また、北上傾向種では、ヘテロ接合頻度は緯度が高くなるほど、つまり分布の北限に向かって減少傾向がみられたが、停滞傾向種では、その傾向はみられなかった(図5)。同様に対立遺伝子の多様度から推定した平均遺伝子多様度も、北上傾向種では、分布境界に向かって減少傾向がみられたが、停滞傾向種では、その傾向はみられなかった(図6)。

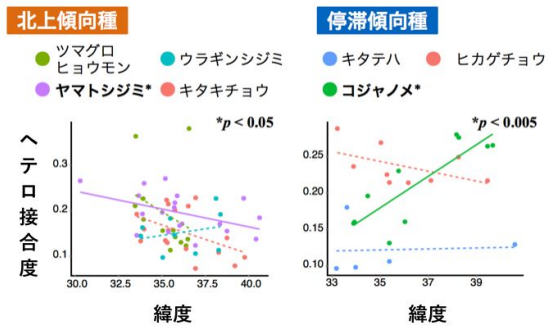


図5. 緯度による集団のヘテロ接合頻度の変化。

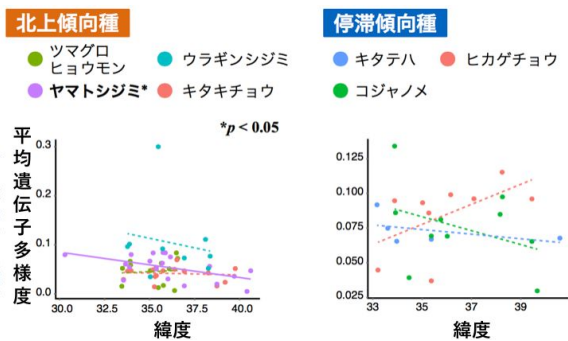


図6. 緯度による平均遺伝子多様度の変化。

これらの結果をまとめると、北上傾向種は、集団間の遺伝的分化の程度が少なく、広範囲にわたって遺伝子流動が生じているものと思われるのに対し、停滞傾向種では、集団間で遺伝的分化が生じており、遺伝子流動は、制限されていると考えられる。また、これまでの多くの生物の研究では、遺伝的多様性は分布の境界に向かって、あるいは緯度の上昇に伴って減少することが知られている(Guo, 2012)。その原因の一つは、最も適応している分布の中心部からの遺伝子が境界に向かって流動しているためだと思われる。分布停滞傾向種で、減少傾向がみられなかったのは、分布周辺部でも局所適応し、遺伝子流動が制限されているためと考えられる。

北上傾向種は、主に温度あるいは温度によって変化する要因が分布の制限要因となっ

ており、分散能力に応じて分布を北上させているのに対し、停滞傾向種では、遺伝的分化が起こり、それぞれ複数の集団で局地適応しているものと思われる。そのため、温度上昇が起こっても、温度以外の要因で局地適応しているために、分布を拡大できないものと考えられる。今後、分布停滞傾向種がどのような要因で局地適応しているのを調べる必要があるとおもわれる。

#### 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

〔雑誌論文〕(計 10 件)

1. Wallberg, A., F. Han, G. Wellhagen, B. Dahle, M. Kawata, N. Haddad, Z. L. P. Simões, M. H. Allsopp, I. Kandemir, P. D. la Rúa, C.W. Pirk, and M. T. Webster (2014) A worldwide survey of genome sequence variation provides insight into the evolutionary history of the honeybee *Apis mellifera*. *Nature Genetics* 46, 1081–1088. 査読有 doi:10.1038/ng.3077
2. Takahashi, Y., K. Kagawa, E. I. Svensson and M. Kawata (2014) Evolution of increased phenotypic diversity enhances population performance by reducing sexual harassment in damselflies. *Nature Communications* 5: 4468 査読有 doi:10.1038/ncomms5468
3. Tamate, S., Kawata, M. and T. Makino (2014) Contribution of non-orthologous duplicated genes to high habitat variability in mammals. *Molecular Biology and Evolution*, 31:1779-1786 査読有 doi: 10.1093/molbev/mss133
4. Tezuka, A., S. Kasagi, C. van Oosterhout, M. McMullan, W. M. Iwasaki, D. Kasai, M. Yamamichi, H. Innan, S. Kawamura, and M. Kawata (2014) Divergent selection on opsin gene variation in guppy (*Poecilia reticulata*) populations of Trinidad and Tobago. *Heredity* 113, 381–389 査読有 doi:10.1038/hdy.2014.35
5. Yoshida, K., Makino, T., Yamaguchi, K., Shigenobu, S., Hasebe, M., Kawata M., Kume, M., Mori, S., L. Peichel, C. L., Toyoda, A., Fujiyama, A. and Kitano, J. (2014) Sex chromosome turnover contributes to genomic divergence between incipient stickleback species. *PLoS Genetics*, 10(3): e1004223 査読有 DOI: 10.1371/journal.pgen.1004223
6. Makino, T., McLysaght, A and Kawata, M. (2013). Genome-wide deserts for copy number variants in vertebrates. *Nature Communications* 4:2283. 査読有 doi: 10.1038/ncomms3283
7. Iwasaki, W., Tsuda, M. and Kawata M. (2013) Genetic and environmental factors

affecting cryptic variations in gene regulatory networks. *BMC Evolutionary Biology*, 13:19 査読有 doi:10.1186/1471-2148-13-91

8. Takahashi, Y. and M. Kawata (2013) Alternative trait combinations and secondary resource partitioning in sexually selected colour polymorphism. *Ecology and Evolution*, 3:2038–2046. 査読有 Doi: 10.1002/ece3.610
9. Takahashi, Y. and M. Kawata (2013) A comprehensive test for negative frequency-dependent selection. *Population Ecology*, 55: 499-509. 査読有 Doi:10.1007/s10144-013-0372-7
10. Makino, T. and Kawata, M. (2012) Habitat variability correlates with duplicate content of *Drosophila* genomes. *Molecular Biology and Evolution*, 29, 3169-3179 査読有 doi: 10.1093/molbev/mss133

〔学会発表〕(計 1 件)

長太伸章、蝶の分布北限と停滞におよぼす遺伝子流動の影響、第 62 回日本生体学会、2015 年 3 月 20 日、鹿児島大学 (鹿児島県鹿児島市)

〔図書〕(計 0 件)

〔産業財産権〕  
出願状況 (計 0 件)

取得状況 (計 0 件)

〔その他〕  
ホームページ等

#### 6. 研究組織

(1) 研究代表者

河田 雅圭 (KAWATA, MASAKADO)  
東北大学・大学院生命科学研究科・教授  
研究者番号：90204734

(2) 連携研究者

横山 潤 (YOKOYAMA, JUN)  
山形大学・理学部・教授  
研究者番号：80272011

牧野 能士 (MAKINO, TAKASHI)  
東北大学・大学院生命科学研究科・准教授  
研究者番号：20443442

長太 伸章 (NAGATA, NOBOSKI)  
東北大学・大学院生命科学研究科・研究支援者  
研究者番号：70533264