

令和 6 年 6 月 14 日現在

機関番号：82101

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2021～2023

課題番号：21K05643

研究課題名(和文)種内の遺伝的変異の考慮による気候変動影響予測の改良

研究課題名(英文) Improving climate change impact prediction by considering genetic variability within species

研究代表者

石濱 史子 (Ishihama, Fumiko)

国立研究開発法人国立環境研究所・生物多様性領域・主幹研究員

研究者番号：80414358

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)：本研究では、気候変動影響予測の改善を目的として、種内の遺伝的変異を考慮する分布推定モデルを構築した。種内の遺伝的変異として、適応的一塩基変異(SNP)、目視可能な表現形質、中立変異の3つを検討対象とし、それぞれについて文献・画像データベース・実測によるデータ収集を行った。収集したデータを分析・検討した結果に基づいて、中立変異を考慮した分布推定モデルとして、分化した遺伝的タイプを区別したモデルや、複数のタイプについて同時に分布推定を行う階層モデルを構築し、過去の気候変化における分布推定や、環境応答の推定精度が向上でき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

分布推定モデルは、生物種の分布範囲と環境条件との対応関係から、生息に適した環境を推定する統計学的手法であり、気候変動影響を含めた生物の分布変化予測に幅広く利用される。同じ生物種でも、地域ごとの環境への局所適応があることはよく知られており、その適応は当然、気候変動への応答にも影響する。そのため分布推定でも種内の適応的遺伝的変異を考慮する事例が海外で少数出てきているが、手法的な改善の余地が大きい。本研究では、表現形質、適応的SNP(一塩基多型)、中立変異の3レベルの種内変異の情報に基づく分布推定手法を開発することで手法の汎用性を高める。

研究成果の概要(英文)：In this study, we developed a prediction model that takes into account genetic variation within a species to improve climate change impact prediction. Three levels of genetic variation within a species were considered: adaptive single nucleotide variations (SNPs), visible phenotypic traits, and neutral variation. We found that a hierarchical model that takes neutral mutations into account can improve the accuracy of estimating environmental responses.

研究分野：保全生態学

キーワード：分布推定モデル 気候変動 遺伝的多様性

1. 研究開始当初の背景

分布推定モデルは、生物種の分布範囲と環境条件との対応関係から、生息に適した環境を推定する統計学的手法である。気候変動影響が顕在化しつつある中、自然生態系における気候変動影響予測と、予測された影響を低減する方策の検討は、国内外での保全上の喫緊の課題である。分布推定モデルは、生物種における気候変動影響予測ではもはや欠かせないツールとなっている。

しかし、同じ生物種でも、地域ごとの環境への局所適応(遺伝子の地域的な違い)があることはよく知られており、その適応は当然、気候変動への応答にも影響する。そのため分布推定でも種内の適応的遺伝変異を考慮する事例が海外で少数出てきているが、手法的な改善の余地が大きい。また、野生種では、局所適応の遺伝的な基盤である、適応的遺伝子の情報がほとんど蓄積していないことが、このような種内変異を考慮した分布変化予測を行う大きな障壁となっている。

2. 研究の目的

本研究では、生物種内の遺伝的な違いを考慮した分布推定モデルの新たな手法開発を行うことで、気候変動影響予測の改善に寄与する。また、種内の遺伝的変異については、適応的遺伝子に関する情報蓄積が少ない現状を鑑み、情報蓄積の状況が異なる3つのレベルの変異(中立変異、表現形質、適応的 SNP(一塩基多型))の情報を収集し、それに基づいて、現実的な分布推定手法を開発することで手法の汎用性を高める。モデル構築手法としては、階層ベイズモデリングによるデータ統合および多種の同時分布推定という新たな統計手法を導入して精度向上を図る。

3. 研究の方法

本研究では、まず、情報蓄積と入手困難度が異なる、3つのレベルの種内変異それぞれについて、地理的分布情報を収集した。その上で、収集したデータに基づいて、データの入手性や各変異の性質を考慮して、遺伝的分化を考慮するのに適した分布推定モデルの構造を検討・構築した。

データ収集の方法として、中立的遺伝変異については、最も情報蓄積が進んでいるため、既存研究データを収集することとし、アロザイム、マイクロサテライト(SSR)、葉緑体シーケンス、MIG-Seqを用いた研究を対象として、英文・和文・学会発表を含む既往研究の情報を検索・収集し、必要に応じて著者へのデータ提供依頼を行った。分布推定モデルを構築するためには、対象種の分布域を広くカバーしたデータが必要であるため、全国的な遺伝構造の分析が行われている研究を収集対象とした。表現形質の変異については、目視判別可能かつ気候と関連した表現形質であり、かつ、博物館標本から収集可能な形質として、葉の形態形質の地理的な分布情報を収集することとした。葉のサイズ等は計測が容易、かつ、光環境や光合成特性との関連性を通じて、気候への適応に関与すると考えられる。まず、国際的なデータベースである GBIF からブナ、コンロンソウ、ミヤコグサ、ツリバナ、マイヅルソウ、タムシバの画像データを試行的に収集した。試行ののち、特に標本情報が豊富にあり、地理的な形態の変異が知られ、かつ、遺伝情報が集積しているブナに注力するのが効果的と考えられたため、データベースに公開されていない標本の情報も含め、集中的にブナの標本画像データを収集した。画像を収集した後、解析ソフトウェア MASS (Morphological Analysis of Size and Shapes) を用いた画像解析により、葉の幅、長さ、面積、長さとの比、形状の非対称性、丸み等の葉の形態情報の収集を行った。最も情報の入手困難度が高い適応的 SNP については、分担者により他課題において既に先端的な集団ゲノミクス研究が行われているブナを対象とした。しかし、ブナについては、すでに SSR による遺伝構造の評価や、リファレンスゲノムの構築、適応的 SNP の探索が行われているが、これまでに抽出された適応的 SNP の候補は、地理的な分布の傾向が明確でなかった。そこで、他課題でリファレンスゲノムの改良やそれに基づく適応的 SNP と中立な SNP のフィルタリングが行われているが、本課題では分布推定実施のためにさらに多くの地点数が必要となるため、追加地点でのサンプル採取と、フィルタリングされた SNP での遺伝構造・集団分化の再評価結果に基づくモデル構築を実施した。

上記のとおり収集した3つのレベルの変異について、それぞれの変異の特徴に合わせた分布推定手法の適用可能性を検討した。既存の種内変異を考慮した分布推定の研究で最もよく使われている方法の1つは、種内の遺伝的に異なるグループ(遺伝タイプ)ごとに地理的分布情報を分割し、遺伝タイプごとに分布推定モデルを構築する手法である。ただし、データを遺伝タイプごとに分割する方法は、1タイプあたりの情報量(解析地点数)が不足しがちであるという欠点がある。限られた遺伝解析地点数でも遺伝的変異を考慮した分布推定を可能とするためには、1. 遺伝的変異の情報を持たない種レベルの分布情報を併用する、もしくは2. 多種の同時分布推定という既存の手法を、種レベルではなく、遺伝タイプレベルで適用することでデータ分割をしないで分析する、という2つの選択肢が考えられる。本課題では、これら2つの方法を実装するモデル構造とそれぞれの手法の特徴の検討を行った。

1. については、まず、そもそも遺伝的変異の情報がある地点数は数十地点と、分布推定モデル構築に不十分な数しかないことが多い。これに対して、遺伝的変異の情報もたない、種レベル

での地理的分布情報ははるかに多く、100 地点を超えることも珍しくない。種レベルの分布情報と遺伝的変異の分布情報を統合的に用いることができれば、遺伝的変異を考慮しつつ十分な情報量に基づくモデルが構築できる可能性がある。種レベルの分布情報がある地点は、統計的には、いずれの遺伝タイプかはわからないが、少なくとも1つの遺伝タイプが生育する地点として扱うことができる。このような、種レベルの分布情報と遺伝タイプレベルの分布情報の関係性を記述することで、異なる性質を持つ分布情報を統合的に用いる、階層ベイズモデルという手法による分布推定モデルを構築した。2つ目の選択肢である、多種の同時分布推定は、従来、複数の異なる種の分布推定に用いられてきた。これを、同じ種内の複数の遺伝タイプに適用することで、遺伝タイプごとのデータ分割による情報喪失を回避する。同じ種内の異なる遺伝タイプは、環境応答に関して一定の類似性を持ちつつも、タイプごとの特徴を持つことが期待される。複数の遺伝タイプを同時に分析する際に、環境応答に関する類似性をモデルに組み込めば、環境応答性の推定精度の改善が見込まれる。

これらの分布推定モデル構築において従属変数となる、遺伝タイプの地理的分布情報は上記によって収集したデータを用い、特に、3つのレベルの遺伝的変異の情報すべてが集積しているブナを主な対象とした。遺伝的変異の情報を持たない、種レベルの地理的分布情報は、環境省生物多様性センターの自然環境保全基礎調査第6-7回植生調査のデータを利用した。説明変数である環境情報として、気候、土地利用、地質情報を用いた。具体的には、気候条件としては、課題代表者らのこれまで研究で植物の分布推定で有用性が高いことが確認されている、最寒月の平均気温、夏季の降水量、冬季の降水量を用いた。冬季の降水量は降雪量を指標する変数であり、ブナを含む多くの植物で見られている、太平洋側と日本海側に分かれる遺伝構造の形成と関連性が高い変数である。土地利用については、市街地、農地、植林地、二次林の面積を説明変数とした。他に、植物のいては特殊な土壌環境に対する局所適応も知られているため、石灰岩・超塩基性岩の分布も説明変数に含めた。

4. 研究成果

種内変異の情報収集について、まず、中立的変異については、文献等に基づいて42種の遺伝構造のデータを収集した。しかし、これらにおける種ごとの調査地点数は、最大で55地点、平均19.8地点、最頻値は15地点と、遺伝グループに分割して分布推定モデリングを行うには不十分な地点数であるものがほとんどであり、本課題で検討する多種の同時分布推定や、種レベルの分布情報とのデータ統合モデルの有用性が確認された。表現形質については、ブナの葉の形態について、ウェブスクレイピングを用いたデータ収集と、博物館収蔵標本の撮影とを組み合わせ、197点の標本画像を収集した。MASSでの画像解析により得られた形質について分析した結果、特に葉の長さ・幅について明瞭な緯度経度勾配が確認された。ただし、これらの形態は連続的でタイプ分けが困難であり、気候変動影響予測モデルに直接的に用いるのではなく、適応的SNPの特定等での活用を通じて予測改善に繋げるのが適切と考えられた。ブナのゲノムワイドなSNPに基づく遺伝構造・集団分化の再評価の結果では、従来のSSRでの研究で知られていた日本海側と太平洋側の集団分化に加え、これらの2集団の分化ののち、太平洋側が北側と南側の2集団に分化したデモグラフィーの歴史が明確となったため、この集団間の関係を考慮したモデリングが適切と考えられた。

これらの、収集したデータの状況分析に基づき、遺伝的な情報集積が大きいタマアジサイとブナをモデルケースとして、遺伝タイプを考慮したモデルを構築した。まず、タマアジサイについては、データを分割して遺伝タイプごとの分布推定を実施した。タマアジサイについては、中立的なSNPや形態情報から、本州と島嶼部で分化していることが分担者の研究により示されている。調査地点は25地点と、遺伝解析実験としては比較的多いが、データ分割した場合には分布推定モデル構築には不十分である。本分類群の遺伝構造は、本州と島嶼部という、地理的に境界が明確な構造であるため、遺伝情報を伴わない分布情報も、本州の分布地点は本州タイプに割り当てるという使い方が妥当である。そこでGBIFから収集した種レベルの分布情報も、本州か島嶼部かという位置情報から遺伝タイプの割当を行った上で、遺伝タイプごとの分布推定モデルをMaxentモデルを用いて構築した。構築したモデルを用いて、現在および過去(最終氷期最盛期)の分布を推定したところ、それぞれの遺伝タイプについて、現在の分布をほぼ再現できたことに加え、過去の分布推定において、本州タイプが三宅島以北には進出していたという推定結果であった。470座のSNPによる遺伝構造の評価において、三宅島以北の伊豆諸島北部には本州の遺伝タイプが島嶼部の遺伝タイプと混在していることから、この過去推定の結果は妥当であり、気候の変化に応じた分布推定を改善すると評価された。

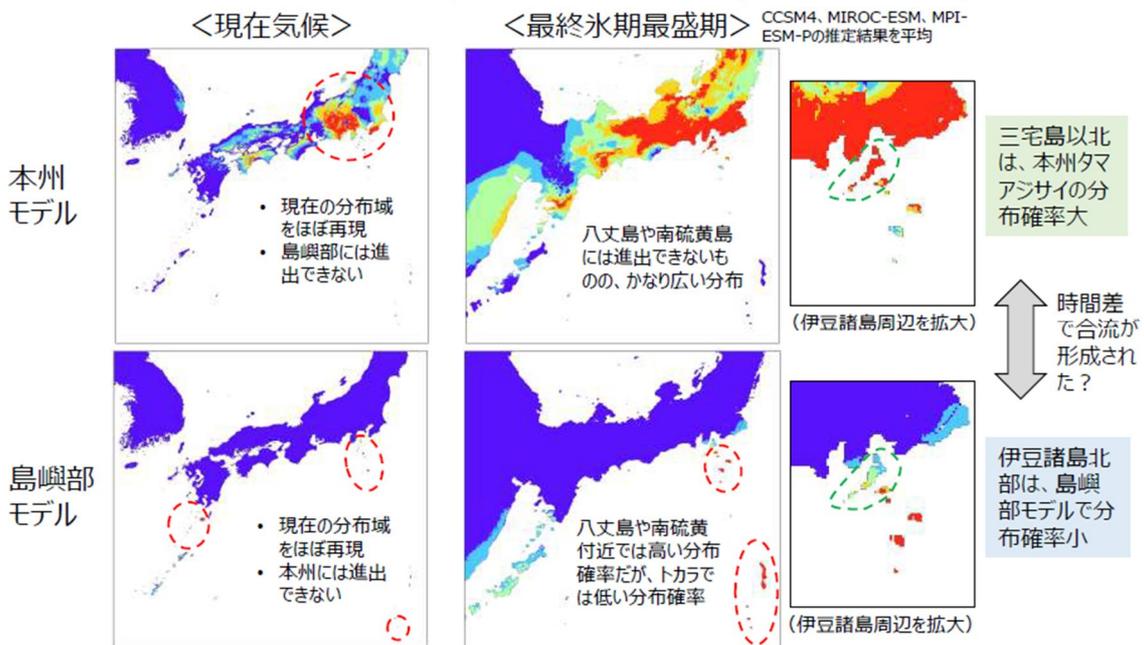


図1. タマアジサイにおける遺伝タイプごとの分布推定結果

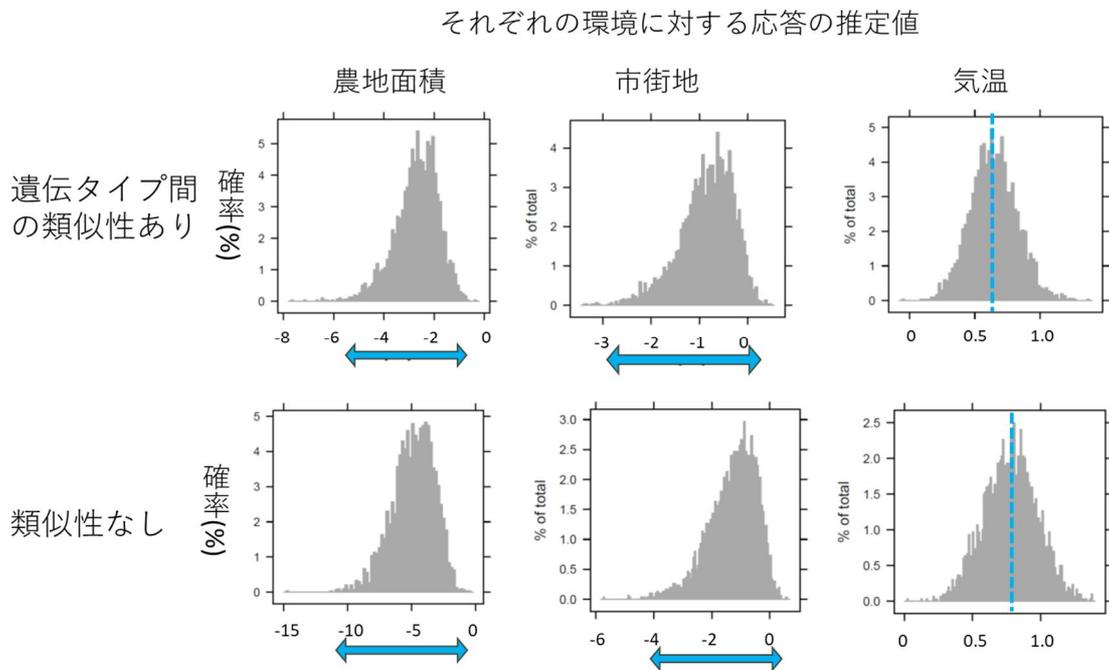


図2 土地利用（農地面積、市街地）および気候（最も寒い月の平均気温）に対する、ブナの分布の環境応答の推定結果。グラフの横軸が狭いほど、応答の推定精度が高い。例えば農地面積については、遺伝タイプ間の応答の類似性を考慮しないモデルでは、推定値の幅がおよそ -10 から -1 とであるのに対し、類似性を導入したモデルでは -6 から -0.5 と、推定誤差の幅が約 30% 低減している。気温については、精度はほとんど変化していないが、応答そのものの推定値がやや小さい値に変化しており、土地利用への応答が正確化した結果、気候への応答の推定値も変化したと考えられる。

ブナについては、まず、遺伝タイプの分布情報と種レベルの分布情報を統合するモデルのモデル構築を行った。この手法は、階層ベイズモデルにより、種レベルの分布を、複数の遺伝タイプのうち少なくとも1つが分布する確率として記述する。ただし、この記述は、遺伝タイプが3タイプ以上になると関係式の項数がタイプ数の自乗に比例して増え、モデルのパラメータ推定が困難となるため、日本海側と太平洋側の2つの遺伝タイプのみを考慮してモデルを構築した。このモデルにおいては、2つの遺伝タイプは、気候・土地利用・地質、それぞれの環境に対して、タイプ間で類似した環境応答を取りうるとし、タイプ間の環境応答の類似度は環境変数ごとにデータから推定する構造とした。この環境応答の類似性を取り入れたモデルを、タイプ間で環境

応答を全く独立に推定する、類似性なしのモデルの推定結果と比較した。その結果、環境応答の類似性を取り入れたモデルは、特に土地利用に対する環境応答の推定精度が向上した（図 2）。ブナは一般に山地に生育するという、共通の環境応答があるものの、2つの遺伝タイプは、日本海側（多雪）と太平洋側（少雪）という、大きく気候条件が異なる地域で分化しているため、この、土地利用に関する応答は類似性を考慮することで精度が向上するという結果は、ブナの生態から考えて妥当な結果であると考えられる。また、気候に対する応答は、推定精度は変わらなかったものの、分布パターンにおいて、土地利用により決定されている部分が適切に推定されれば、残りの環境応答を強く規定している気候に関する応答も、より正確な値になったと考えられる。ただし、この遺伝タイプの分布情報と種レベルの分布情報を統合するモデルは、分析可能な遺伝タイプ数が2タイプまでであるという大きな課題がある。また、一般に、遺伝タイプの情報がある遺伝解析サンプルの採取地点と、種レベルの分布情報は、調査方法（特に空間範囲と各調査地点における調査努力量の分布）が大きく異なることが多く、この違いを適切に考慮した補整方法を今後、開発することが必要である。

分析可能な遺伝タイプ数の制約という問題を解決するため、既存の多種の同時分布推定モデルを遺伝タイプに応用するモデルを同じくブナについて構築した。この際、遺伝タイプは、ゲノムワイドな SNP 解析に基づいて評価された3タイプとし、特に太平洋側の2タイプは、より最近に分化した遺伝的な距離がより近いという、遺伝タイプ間の遺伝距離を考慮し、環境応答の類似度も、この遺伝距離に応じて類似しやすくなるという構造を導入して、モデルのパラメータ推定が可能であることを確認した。この手法は、遺伝タイプの情報がないデータは使えないという制約はあるものの、遺伝距離の情報があれば種・亜種・品種など異なるレベルの関係にある分類群でも、同時分析が可能であり、このことにより、遺伝タイプごとの分布情報が一般に少ないという情報量の制約も緩和できると考えられる。今後は、このような多分類レベルの分析を実施し、モデルの挙動を確認していく必要がある。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計0件

〔学会発表〕 計4件（うち招待講演 2件 / うち国際学会 1件）

1. 発表者名	岩崎貴也, 谷川茜, 阿部晴恵, 網本良啓, 陶山佳久, 高山浩司, 加藤英寿, 尾関 雅章
2. 発表標題	関東中部地方から伊豆諸島, 南硫黄島, トカラ列島に生育するタマアジサイ類の分子系統地理解析
3. 学会等名	日本植物学会第85回大会
4. 発表年	2021年

1. 発表者名	Takaya Iwasaki, Azusa Ebisawa, Yusei Tamura, Takashi Shiga, Jaromir Kucera, Judita Zozomova; -Lihova, Karol Marhold, Pan Li, Jae-Hong Pak, Hyeok Jae Choi, Young-Dong Kim, Renat Sabirov, Ayumi Matsuo, Yoshihiro Tsunamoto, Yoshihisa Suyama, Rie Shimizu-Inatsugu, Kentaro K. Shimizu, Hiroshi Kudoh
2. 発表標題	Eurasian phylogeographic study of a widely distributed plant, <i>Cardamine impatiens</i> , based on the genome-wide SNPs by MIG-seq
3. 学会等名	East Asian Plant Diversity and Conservation Virtual Symposium (国際学会)
4. 発表年	2021年

1. 発表者名	戸丸信弘, 三須直也, 鳥丸猛, 内山憲太郎, 中尾勝洋, 竹内やよい, 遠山弘法
2. 発表標題	普通種ブナにおける遺伝的多様性保全のための統合的研究; ゲノムから個体群動態まで
3. 学会等名	日本生態学会第70回全国大会 (招待講演)
4. 発表年	2023年

1. 発表者名	石濱史子
2. 発表標題	企画趣旨: 全ての種の遺伝的多様性の保全に向けて
3. 学会等名	日本生態学会第70回全国大会 (招待講演)
4. 発表年	2023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	岩崎 貴也 (Iwasaki Takaya) (10636179)	お茶の水女子大学・基幹研究院・講師 (12611)	
研究分担者	戸丸 信弘 (Tomaru Nobuhiro) (50241774)	名古屋大学・生命農学研究科・教授 (13901)	
研究分担者	竹内 やよい (Takeuchi Yayoi) (50710886)	国立研究開発法人国立環境研究所・生物多様性領域・主任研究員 (82101)	

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