

令和 5 年 4 月 27 日現在

機関番号：12501

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2020～2022

課題番号：20K06822

研究課題名(和文) 遺伝子流動を伴う環境下における平行的な適応進化と適応阻害

研究課題名(英文) Parallel Adaptation and the limit of local adaptation in environments with gene flow

研究代表者

高橋 佑磨 (Takahashi, Yuma)

千葉大学・大学院理学研究院・准教授

研究者番号：00707622

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,400,000円

研究成果の概要(和文)：河川では下流ほど潮汐の影響が強いため、上流から下流への分布拡大には潮汐サイクルへの適応が求められる。一方で、隣接する環境間で遺伝子流動がある場合、とくに移入を受けやすい下流側において、局所適応が困難になる予想される。河川性巻貝のチリメンカワニナは一部の河川で感潮域まで分布が広がっている。本研究では、まず、本種において感潮域集団の個体だけが活動量に概潮汐リズムを示した。ただし、実験室内で潮汐サイクルに暴露すると、どちらの集団の個体であっても約12時間周期の活動リズムを示した。このことは、環境サイクルにตอบสนองして内在リズムが変化させることで、本種が下流環境に適応していることを示唆している。

研究成果の学術的意義や社会的意義

内在リズムは、多くの生物が有する基本的かつ普遍的な表現型である。本研究は、このリズムが種内で変化しうることを示した。異なった内在リズムの獲得は、生物がことなる環境リズムの場所に分布を拡大するさいにもっとも重要な形質変化の一つである。本研究では、行動変化のみならず、その遺伝基盤にもアプローチできた点で、生態学や進化生物学、あるいはその関係分野に大きなインパクトを与えるものである。

研究成果の概要(英文)：In rivers, since the tidal influence is strong in estuarine areas, adaptation to the tidal cycle is required to expand the distribution from upstream to downstream. On the other hand, if there is gene flow between adjacent environments, local adaptation is expected to be difficult, especially in downstream population. The distribution of the freshwater snail, *Semisulcospira reiniana*, has spread to the tidal zone in some rivers. In the present study, we first showed that only individuals of the tidal population exhibited a circatidal rhythm in their activity. However, the exposure to tidal cycle induced an activity rhythm with an approximately 12-hour cycle in individuals of both tidal and non-tidal population. This suggests that plasticity in response to environmental cycles led to the adaptation to the tidal cycle.

研究分野：進化生態学

キーワード：潮汐リズム 内在リズム チリメンカワニナ 遺伝子流動

1. 研究開始当初の背景

進化生態学のモデルでは、生物集団が最適な適応状態に向かって進化することを仮定することが多い。実証研究でも、生物が現在の環境に対して十分に適応していることがしばしば前提となる。しかし、現実には、すべての生物種において進化の不完全性が存在する。種の分布が限定的である（=すべての環境に生息できない）ことはその証拠の一つである。どの生物種も現在の分布の外側の環境に侵入したとしても新規局所適応が達成できずに局所絶滅に至ることで分布限界が成立しているのである（Kirkpatrick and Barton, 1997）。

適応進化の阻害する要因に「遺伝子流動」がある。遺伝子流動による適応阻害については、分布辺縁における適応進化の成否が象徴的に議論される。すなわち、個体数の多い分布の中心部の集団の個体が個体数の少ない分布辺縁の集団に非対称に流れ込むことによって、分布辺縁において非適応的な対立遺伝子の頻度を高まり、適応阻害や局所絶滅がもたらされる（移住荷重と呼ばれる、図1）。理論的には移住荷重は、遺伝子流動が多い場合と環境勾配が急峻、あるいは不連続な場合に生じやすいとされている（Bridle et al., 2018）。一方で、遺伝子流動は、その程度によっては集団内に遺伝的多様性を供給することを通じて適応進化を促進することもある（evolutionary rescue: Bell, 2013）。遺伝子流動による適応進化の促進と阻害という「相反する帰結」帰結については、優れた理論的研究は多いが（Bridle et al., 2018 など）、実証研究は極めて少ない。表現型レベルの解析がいくつかあるが、集団遺伝学解析や適応進化に関する遺伝子レベルの解析と生態的パターンを結びつけた研究は皆無である。

2. 研究の目的

河川は遺伝子流動による適応阻害を検証するために理想的なシステムである。上流から下流に一方向的な遺伝子流動が存在し、その程度は河床勾配の急峻さに依存して変化する可能性があるためだ。本研究では、河川の上流（淡水、非潮汐環境）と河川の下流（汽水、潮汐環境）に着目し、河川性貝類のチリメンカワニナを用いて、河川の急峻さと河川内での局所適応の生じやすさを検証した。

3. 研究の方法

国内の複数の河川で調査を行ない、河床勾配と本種の分布パターンの関係を調べた。つぎに、急峻な河川の代表として川内川、緩やかな河川の代表として木曾川と対象として、河川内での移動速度や殻形態の比較を行なった。さらに、唯一汽水環境への進出が認められた木曾川において本種の活動や遺伝子発現の内在リズムの標高間変異を調べた。最後に、実験室内で潮汐リズムに暴露することで、内在リズムを誘導することができるかを検証した。

4. 研究成果

勾配の異なるいくつかの河川で下流側の分布範囲を調査したところ、緩やかな河川ほどより下流域まで分布していることが明らかとなった。このことは河川の勾配に応じた移住荷重が生息範囲の決定に関わることを示唆している。勾配が緩やかで本種の分布が汽水域まで広がる河川と、比較的急峻で分布が淡水域のみに限られる河川について行なった集団遺伝学的解析では、急峻な河川の集団において遺伝的分化が小さく、より頻繁な個体の流入が生じていることが推測された。これらふたつの河川では塩濃度への耐性が異なっており、緩やかな河川の下流域では塩水に対して高い耐性をもつことが明らかとなった。さらに緩やかな河川では集団間の遺伝子発現パターンが大きく異なり、多くの遺伝子で標高と相関した発現が認められた一方で、急峻な河川で相関が検出された遺伝子はごく少数であった。これらの結果は、移住荷重が局所適応を阻害し、種の分布域決定に関与することを示唆している。

写真データをもとに、螺塔の縫合に6点の相同な点を取り、ランドマーク法にもとづく形態幾何学的解析を行なったところ、止水や緩流に生息する種ほど細長い殻形態になっていることがわかった。また、急峻である河川内において、勾配が急な地点の集団ほど殻形態が丸い傾向が見られた。次に、脚の接地面積を求めたところ、標高が高い地点に生息する個体ほど殻の大きさに対して接地面積が大きくなった。最後に、実験室環境で産出した川内川由来の稚貝を用いて、個体の移動速度を測定したところ、流れの速い地点に由来する個体ほど移動速度が速い傾向がみられた。これらの結果は、カワニナ類において、殻形態と移動能力に関して流水適応が存在していることを示唆している。生物集団は進化を通じて、生息する環境に適応する。環境が空間的に連続して変化する場合、その環境勾配に沿って表現型が連続的に変化することになる。このとき、緯度勾配のように環境の勾配が空間的に緩やかに生じるならば、個体が移動・分散によって著しく異なった環境に移動することはないが、標高勾配のように急峻な場合には、短距離の分散でも個体が大きく異なった環境に移動してしまい、適応度を低下させるリスクが大きくなるはずだ。したがって、遺伝子流動を完全に妨げることはできないが、急峻な環境勾配に沿って生息する生物では、移動を抑制するための表現型が進化していると考えられる。

チリメンカワニナの感潮域集団と非感潮域集団を用いて活動と複数の遺伝子の発現リズムを比較した。実験室の恒常環境で5日間の観察を行なったところ、非感潮域集団では24時間周期の活動リズムを示したのに対し、感潮域集団ではそれに加えて12時間周期の活動リズムも検出された。これらの個体についてトランスクリプトーム解析を行なうと、非感潮域集団に比べ、感潮域集団では12時間周期のリズムで発現変動する遺伝子が、多く検出された。一方で、非感潮域と感潮域の個体を12時間周期の人工的な潮汐環境に1ヶ月間暴露したあと、恒常条件下での活動リズムと遺伝子発現リズムを測定した。その結果、どちらの集団の個体であっても約12時間周期の活動リズムがみられた。このことは、環境サイクルに応答して可塑的が働き、概潮汐リズムが発現したことを示唆している。一方、遺伝子発現リズムを解析すると、潮汐環境への暴露による概潮汐振動(12.4±3.1 h)を示す遺伝子の増加は、感潮域集団でのみ認められた。12.4時間周期の発現リズムが潮汐環境への暴露によってどれだけ変化したのかを調べ、それをもとにGene Set Enrichment KEGG解析を行なうと、感潮域集団でのみパスウェイが検出された。このことから、概潮汐リズムの発現はどちらの集団も可能であるものの、概潮汐時計の被制御遺伝子や生理経路は感潮域集団の方が多く示唆された。これらの結果は、内在リズムの可塑性がチリメンカワニナの感潮域進出に重要な役割を果たすとともに、追隨して概潮汐時計との分子ネットワークの遺伝的変化が生じた可能性を示している。

これらの結果は、遺伝子流動が局所適応を妨げて、分布拡大を抑制することを示すと同時に、消極的な移動を妨げるような形質が進化していることを示唆している。また、下流域での環境適応が遺伝的な適応ではなく、可塑性の貢献が大きいことも示唆している。遺伝子流動の多い環境においては、可塑性による適応に依存しやすいのかもしれない。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計2件（うち査読付論文 2件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Tamagawa Katsunori、Yoshida Kotone、Ohrui Shiori、Takahashi Yuma	4. 巻 12
2. 論文標題 Population transcriptomics reveals the effect of gene flow on the evolution of range limits	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 1318
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1038/s41598-022-05248-1	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 Yokomizo Takumi、Takahashi Yuma	4. 巻 10
2. 論文標題 Changes in transcriptomic response to salinity stress induce the brackish water adaptation in a freshwater snail	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 16049
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1038/s41598-020-73000-8	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 0件/うち国際学会 0件）

1. 発表者名 Takumi YOKOMIZO & Yuma TAKAHASHI
2. 発表標題 Is the circatidal rhythm in the freshwater snail resulted from the adaptive evolution?
3. 学会等名 日本生態学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 大類詩織・高橋佑磨
2. 発表標題 カワニナ類における殻形態や吸着力、遡上能力にみられる流水適応
3. 学会等名 日本生態学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 大類詩織・玉川克典・高橋佑磨
2. 発表標題 カワニナ類貝類における行動的、形態的な流水適応
3. 学会等名 日本生態学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 横溝 匠・高橋佑磨
2. 発表標題 チリメンカワニナの感潮域集団における概潮汐リズム関連遺伝子
3. 学会等名 日本生態学会
4. 発表年 2021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

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