

令和 6 年 6 月 8 日現在

機関番号：32661

研究種目：若手研究

研究期間：2021～2023

課題番号：21K15161

研究課題名（和文）分散が駆動する海産巻貝の放散：貝殻遺骸・集団ゲノミクスを用いた検証

研究課題名（英文）Effects of dispersal: diversification process of East Asian marine snail species

研究代表者

山崎 大志 (Yamazaki, Daishi)

東邦大学・理学部・講師

研究者番号：70866392

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,000,000円

研究成果の概要（和文）：東アジア、特に日本列島の浅海域に産する海産巻貝と、巻貝類と相互作用する分類群について集団の分化および多様化のプロセスを解明した。サンガーシーケンスおよび次世代シーケンサーにより得られた多型に基づく分子系統学・集団遺伝学的な解析から、浮遊幼生として分散する生活史をとる種群において気候変動および他の生態的要因により遺伝子流動が阻害され、遺伝的集団構造の形成に至る過程を示した。さらに化石および貝塚遺骸を対象とした古生物学・形態学的手法により、本邦産貝類における形態の時空間的変遷プロセスを把握した。以上の知見は、分散と多様化の関係性の理解に貢献する成果である。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究の成果は、海洋生物の多様性ホットスポットである日本沿岸域における集団分化および多様化プロセスと分散の関係性について、高解像度の遺伝的解析と形態的解析から示したという点で意義がある。特に、世界自然遺産である小笠原諸島における固有貝類の進化史を捉えた研究は、今後の海洋保全の方針や、エコツーリズム等にも波及することから重要な社会的意義を持つと言える。加えて、貝塚遺骸から形態進化プロセスを示した研究は、本邦における多様な水産有用種の利用史と将来の持続性を考える点でも重要である。

研究成果の概要（英文）：This study evaluated the genetic and morphological diversification process of marine snail species from the shallow water areas of East Asia, especially the Japanese Archipelago. Our genetic analyses showed that climate change and various ecological factors can disrupt gene flow among population and lead to the formation of genetic population structure of species with planktonic larval phase in their life history. Furthermore, morphological analyses have allowed us to understand the process of spatio-temporal morphological change in Japanese snails. These findings contribute to our understanding of the relationship between dispersal and diversification in marine species.

研究分野：海洋生態学

キーワード：分散 貝塚遺骸 埋蔵文化財 貝殻標本 形態進化 集団遺伝学 進化生態学

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属します。

1. 研究開始当初の背景

地球上の種多様性を生み出した種分化のメカニズムを理解する上では、陸域における閉鎖的な研究システム(海洋島のフィンチや古代湖のシクリッド、など)が重要な役割を果たしてきた。一方で、接続性の高い開放系である海域における種分化および種多様化研究の事例は、陸域と比較した場合、著しく少ないのが現状である。従って、海域における多様化の機構には未解決の課題が多く残っている。

海域において、種それぞれが示す分散能力の多寡は集団間の遺伝的分化、ひいては種分化に影響を及ぼす。特に、成体の分散能力が低い底生生物の場合、生活史中の浮遊幼生期間の有無が重要な要因となる。これまで浮遊幼生として分散する海産無脊椎動物は、集団間の分化が生じ辛いとされてきた。しかしながら実際に観察される多様性は非常に高いレベルである。従って、海産生物の多様化プロセスを理解するためには、分散とその他の生態的・物理的要因と、集団分化の関係性を理解する必要がある。そこで本研究では、浅海性の巻貝を対象とした時空間的な形態変遷史および集団ゲノム解析から、分散と多様化の関係性について、気候変動の影響や種々の生態的要因と合わせ検証する。

2. 研究の目的

本研究の目的は、海域における多様化と分散の関係性を解明することである。遺伝的・形態的な多様化のプロセスを示すために、東アジア、特に日本沿岸に分布する浅海性の巻貝について、現生種および化石・貝塚遺骸標本に着目する。これらを対象とした高解像度の遺伝的解析と、形態的解析に基づく進化史の可視化を実施することで、分散にかかわる生活史形質や生息地利用性などの生態的要因と、気候変動が駆動する多様化プロセスを捉える。

3. 研究の方法

(1) 野外調査・サンプリング

主に日本沿岸において、浅海性貝類を対象とした野外における生態調査と、遺伝的・形態的解析を行うためのサンプル収集を行なった。なお、本研究の実施期間である2021年および2022年は世界的に流行した新型コロナウイルス感染症による社会情勢の影響を特に受けた。そのため、本研究においては新規に取得したサンプルに加えて、研究代表者が既に取得済みであったサンプルや協力者の取得したサンプルを使用した。野外調査においては、調査地に産する軟体動物を広くサンプリングし、各種の付着基質等の生態データを取得した。得られたサンプルは、実験室に持ち帰り後の解析用の標本とした。

(2) 形態的解析

得られたサンプルおよび博物館等に収蔵された貝塚遺骸標本について、各種の殻を撮影した。撮影データを用い、形態計測および輪郭の定量化を行なった。輪郭解析は楕円フーリエ解析に基づき実施した。一部の種については文献に図示された標本写真を用いてデータ化した。こうして得られた形態情報を用いて多変量解析を行なった。

(3) 遺伝的解析

得られたサンプルから total DNA を抽出し、DNA 濃度を定量した。その後、ミトコンドリアの一部遺伝子領域についてサンガー法により配列決定を行なった。得られた分子データを用いて、分子系統学的・集団遺伝的解析を実施した。さらに、次世代シーケンサーを用いたゲノムワイドデータ取得のためのライブラリーを作成した。ddRAD-seq 法および MIG-seq 法に基づき得られた一塩基多型データを用い、分子系統学的・集団遺伝的解析を行うことに加え、集団動態推定を実施した。以上、手法の詳細は公表した査読付論文に記載している。

4. 研究成果

これまでに、本研究の実施により得られた成果を6編の査読付論文として公表している(2024年5月末日時点)。重要な成果として、世界自然遺産である小笠原諸島において初めて、海産生物の遺伝的構造化プロセスを解明した(図1; Yamazaki et al., 2022. Sci Rep)。小笠原諸島に固有のイシダミ属巻貝を対象とした高解像度の集団ゲノム解析の結果、北部(釧島列島)・南部(父島・母島列島)間に遺伝的分化が検出された。さらに、この分化は約2万年前の最終氷期最盛期の終焉に伴う海面上昇がもたらした潮間帯面積の縮小が要因となったことが示唆された。加えて小笠原諸島における、現代の集団の結合性は南北から中心の父島へ向かう海流と、父島に豊富な本種の生息適地によって制御されていることを明らかにした。加えて、本研究ではイシダミ属の諸種に関する遺伝的解析を進めている。例として、クビレクロヅケを対象として次世代シーケンサーを用いた集団ゲノム解析を進めた研究では、地理的構造と一致する明瞭な遺伝的構造が検出されたことに加え、島嶼部(トカラ列島および琉球列島・伊豆諸島・小笠原諸島)を中心に固有性の高い遺伝的系統が出現することが明らかとなった。このうち一部は報告者

による先行研究 (Yamazaki et al., 2017. Mar Biol) においても示唆されていたものの、琉球列島において複数の遺伝的系群の混合により形成された島嶼集団が見出されるなど、従来の知見とは異なる、複雑な集団形成史が明らかとなった。また、伊豆諸島の北部・南部に遺伝的な境界が存在し、伊豆固有の系統群が出現・進化してきたことが示された。その一方で、殻形態を対象とした多変量解析の結果、こうした遺伝的な集団の分化に形態的分化が明確には伴わないことが示唆された。本成果を含め、イシダミ属の諸種を対象としたゲノミクス研究を実施しており、成果は順次論文として公表していく予定である。

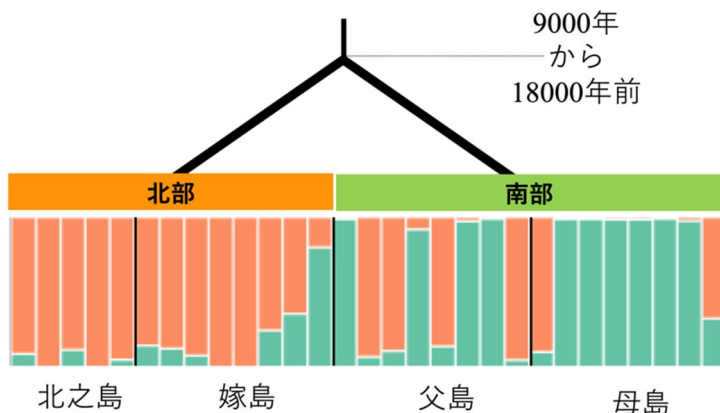


図1. 小笠原諸島における固有貝類の遺伝的集団構造 (STRUCTURE に基づく) と集団動態推定により示された分岐年代. 集団分化が最終氷期終了後の海面上昇の時期と一致する。

バテイラ属の巻貝は、東アジアでも特に日本列島の沿岸域で高い種多様性を示す。本属は種間だけでなく、種内においても多様な形態的変異を呈する種群であることに加え、現生種のみならず化石および貝塚遺骸が豊富である。こうした理由から、本属巻貝は本研究において有用なモデル系であるといえる。同一海域に生息し、生息地選好性が対照的な姉妹種であるクマノコガイ・クサイロクマノコガイを対象として、遺伝的変異の空間分布パターンと生態的要因の関連性を検討した (図2; Yamazaki et al., 2021. Mol Biol Rep)。この2種はそれぞれ外洋性・内湾性であることが報告者による先行研究から示されていた (Yamazaki et al., 2019. J Molluscan Stud)。こうした生息地の利用において対照的な特徴を示す2種について遺伝的多様性・集団間の遺伝的分化のレベルを比較した。その結果、遺伝的多様性は外洋性種が高い一方で、集団間の分化レベルは内湾性種が高いことがわかった (図2)。これらの成果は分散能力の類似する近縁種間においても、それぞれの遺伝的多様性・遺伝的構造は種固有の生態的特徴 (この場合は生息地利用範囲) から影響を受けることを示唆するものである。さらに、本属巻貝の化石および貝塚遺骸標本を対象とした形態解析を実施した。その結果、琉球列島産の化石は現生種と異なる形質を示している一方、関東を中心とした貝塚遺骸標本は現生種に類似した形態パターンを示していた。これらの成果は、今後一部サンプルの年代推定の結果を追加し、公表する予定である。なお、研究を進めていく上で検出された本属における分類学的課題の解決にも着手している (福田・山崎, 2021. Molluscan Divers)。

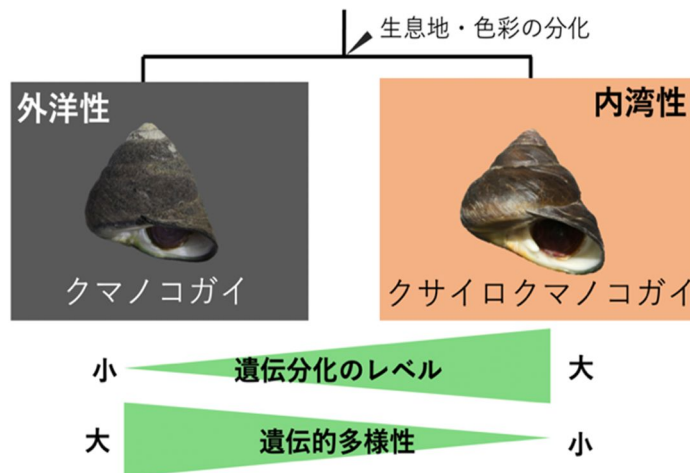


図2. クマノコガイ・クサイロクマノコガイの種間関係と生態的特徴, および集団遺伝学的解析の結果。

三陸沿岸域において、アッキガイ科・ニシキウズガイ科・タマキビ科といった潮間帯における普通種の巻貝類について、複数種を対象とした遺伝的集団構造の比較研究を実施した。サンガー法に基づく遺伝的解析の結果、分散能力の多寡が集団間の遺伝的分化・遺伝的多様性に影響するという、従来の見解を支持する結果が得られた。さらに、集団間に遺伝的分化が検出された分散能力の低い種群についてゲノミクス解析を実施したところ、三陸沿岸の海岸景観が地理的な遺伝構造に影響していることを示唆する興味深い結果を得た。これらは現在公表に向け準備中である。なお、タマキビ科の巻貝については三陸沿岸に産する種群だけでなく、九州西岸固有種の形態的特徴、および遺伝的構造について公表している (Yamazaki et al., 2021. Aquat Animals; Yamazaki et al., 2022. Plankton and Benthos Res)。

スガイ属の巻貝と、この属の諸種 (スガイ・カンギクなど) と生物間相互作用を持つ分類群について研究を実施した。日本沿岸および朝鮮半島南部に分布するスガイを対象とした集団遺伝学的解析の結果から、本種の浮遊幼生は比較的短いにもかかわらず、遺伝的な地理的構造を欠くことが明らかとなった。加えて、スガイの有効集団サイズは過去の氷期のような気候変動に加え、ごく近年の人間活動に影響を受けてきた可能性が示唆された (共同研究として投稿中)。また本

属巻貝の殻上には緑藻類であるカイゴロモが生育する。こうした体表共生系を対象とした研究から下記の成果が得られた。ベトナム北部において、カンギク殻上に付着するカイゴロモを初めて発見した。このカイゴロモを対象とした遺伝的解析を実施した結果、本カイゴロモは琉球列島に産するカンギク殻上に生息するカイゴロモではなく、本州のスガイ殻上を利用するカイゴロモと遺伝的に近縁であることが明らかとなった (Kagawa et al., 2024. Mar Biodivers)。これらの結果は、カイゴロモの分布南限に関する知見を大幅に更新するだけでなく、カイゴロモが宿主シフトを介して広い分布域を獲得したことを示し、共生生物の分散において宿主シフトが重要であることを示唆するものである。

以上のように本研究では、海産生物の多様化と分散の関係について、高解像度のゲノミクス解析と形態的・生態的解析から多角的な成果を得ることができた。一部の成果は順次公表に向け準備を進めている。今後は巻貝類で得られた知見の一般性を検討するために、他の浅海性の無脊椎動物についても研究を進めていく。加えて千葉県を中心とした貝塚遺骸サンプルの検討をさらに進め、多様な貝類種群について形態的な時空間変遷史と、気候変動と集団の分布拡大・縮小のプロセスを明らかにすべく、研究を展開する予定である。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計6件（うち査読付論文 6件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 3件）

1. 著者名 Kagawa Osamu, Van Tu Do, Hanyuda Takeaki, Chiba Satoshi, Yamazaki Daishi	4. 巻 54
2. 論文標題 Southernmost record of an epibiotic alga <i>Pseudocladophora conchopheria</i> (Sakai) Boedeker & Leliaert (Cladophorales, Ulvophyceae) with insights into the geographical dispersal and host utilization	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 Marine Biodiversity	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/s12526-024-01437-5	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 Yamazaki Daishi, Seo Tomoki, Hirano Takahiro, Saito Takumi, Kameda Yuichi, Fukuda Hiroshi, Chiba Satoshi	4. 巻 17
2. 論文標題 Genetic variation of <i>Littorina horikawai</i> endemic to the western coast and the adjacent islands around Kyushu, Japan inferred by mtDNA analyses	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plankton and Benthos Research	6. 最初と最後の頁 271 ~ 276
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3800/pbr.17.271	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 Yamazaki Daishi, Ito Shun, Miura Osamu, Sasaki Tetsuro, Chiba Satoshi	4. 巻 12
2. 論文標題 High-throughput SNPs dataset reveal restricted population connectivity of marine gastropod within the narrow distribution range of peripheral oceanic islands	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 1 ~ 11
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1038/s41598-022-05026-z	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 Yamazaki Daishi, Chiba Satoshi	4. 巻 49
2. 論文標題 Comparing the genetic diversity and population structure of sister marine snails having contrasting habitat specificity	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Molecular Biology Reports	6. 最初と最後の頁 393 ~ 401
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s11033-021-06885-x	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 福田宏、山崎大志	4. 巻 6
2. 論文標題 クボガイ (古腹足類:ニシキウズ目:クボガイ科)の有効名	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Molluscan Diversity	6. 最初と最後の頁 21~38
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	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 Yamazaki Daishi, Saito Takumi, Fukuda Hiroshi	4. 巻 AA2021-8
2. 論文標題 Shell colour dimorphism in Littorina horikawai on Tsushima Island, Japan	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Aquatic Animals	6. 最初と最後の頁 1~6
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	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3件 (うち招待講演 2件 / うち国際学会 0件)

1. 発表者名 山崎大志
2. 発表標題 【奨励賞受賞記念講演】波際の分子生態学：身近な貝類の多様性を遺伝子から紐解く
3. 学会等名 2023年日本プランクトン学会・日本ベントス学会合同大会 日本ベントス学会 (招待講演)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 山崎大志
2. 発表標題 三陸ジオパークの景観が規定する海域の遺伝境界：海産巻貝を用いた検証
3. 学会等名 令和5年度三陸ジオパーク全体研修交流会 (招待講演)
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 山崎大志, 伊藤舜, 三浦収, 佐々木哲郎, 千葉聡
2. 発表標題 小笠原諸島における海産生物の集団進化史の解明: クサイロインダタミを例とした検証
3. 学会等名 日本貝類学会令和4年度大会
4. 発表年 2022年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 京都大学フィールド科学教育研究センター瀬戸臨海実験所 創立100周年記念出版編集委員会【編】	4. 発行年 2022年
2. 出版社 京都大学学術出版会	5. 総ページ数 706
3. 書名 海産無脊椎動物多様性学	

〔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		
ベトナム	VAST		