

令和 6 年 6 月 6 日現在

機関番号：82105

研究種目：研究活動スタート支援

研究期間：2022～2023

課題番号：22K20670

研究課題名（和文）渡り経路の多様性をもたらした歴史的偶然性の解明：日本の渡り鳥に着目して

研究課題名（英文）Disentangling the influence of historical contingency on the diversity of migratory routes of Japanese birds

研究代表者

青木 大輔（Aoki, Daisuke）

国立研究開発法人森林研究・整備機構・森林総合研究所・任期付研究員

研究者番号：80963818

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 2,200,000円

研究成果の概要（和文）：渡り鳥は数千キロにも及ぶ長距離を毎年往復している。この渡り経路は種ごとに多様であるが、その進化的背景は未解明である。本研究は、日本の鳥類の渡り経路の種間差が種ごとの進化の歴史によって生じた可能性（歴史的偶然性）の検証を目的とした。渡り経路の解析と系統地理学を統合することでこの達成を目指した。まず、複数の渡り鳥において、集団遺伝学と種分布モデルを統合し、日本に移住してきた大陸上の祖先の地を復元した。次に、実際の渡り経路が祖先の地に制約されているかどうかをシミュレーションによって検討した。その結果、ノビタキ・アカモズの渡り経路の種間差は歴史的偶然性によって生じた可能性が推察された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

渡り鳥は、何千キロもの往復移動を安全に移動するために、種ごとに特有の渡り経路を進化させてきた。近年の人為的な環境変動によって、渡り経路の環境は劣化している。渡り鳥は渡り経路を変更することで生存を迫られているが、多くの渡り鳥は荒廃した環境を今もなお利用している。先行研究は渡り経路が柔軟に環境に適応すると考えてきたが、多くの渡り鳥が渡り経路を変更できていない理由を説明できなかった。本研究成果は、渡り経路が種ごとの歴史に制約されることで種特有の経路が進化した可能性を示唆した。多くの渡り鳥は急な環境変動に適応する柔軟性を失っている可能性があり、渡り鳥の進化理論の再考の必要性を迫る。

研究成果の概要（英文）：Migratory species have their own routes to travel long distances. It remains unexplored what evolutionary processes were responsible for generating the diversity of migratory routes. In this study, we aimed to examine a hypothesis that interspecific differences in migratory routes have evolved due to different evolutionary histories of each species (historical contingency). We aimed to accomplish this by integrating an analysis of migratory trajectories and phylogeography. First, in several migratory birds, I used phylogeography consisting of population genetics and species distribution modeling to reconstruct the continental ancestral areas. Next, I conducted mathematical simulation to examine whether migratory routes were constrained to this region. As a result, I inferred that interspecific differences in the migratory routes of Brown shrikes and Stejneger's Stonechats may be explained by historical contingency.

研究分野：進化生態学

キーワード：渡り鳥 生物地理学 集団ゲノミクス 歴史的偶然性 適応進化 バイオロギング

## 1. 研究開始当初の背景

渡りは、子孫を残す繁殖地と生存・成長に有利な越冬地を往復して使い分ける、鳥類に広くみられる生活史戦略である。渡り経路は栄養補給場など、現在の環境へ適応して進化したことが解明されている。しかし適応だけでは、同所的に繁殖する近縁種で異なる渡り経路が進化した理由は説明できず、種間で渡り経路が多様化した根本的な進化過程は未解明である。

生物の適応進化は必ず祖先の特徴を改変する形で生じるため、進化の帰結は歴史に制約されている。そのため、種ごとに個別の歴史は異なる制約を生み、異なる適応進化の結果をもたらす。これは歴史的偶然性という重要な進化的要因として知られている。渡り鳥は昔の生息地である「祖先繁殖地」を辿るように

渡っているという仮説が古くから唱えられてきた。種ごとに異なる祖先繁殖地に、現在の渡り経路が制約されているかどうか(図1)を解明する必要がある。

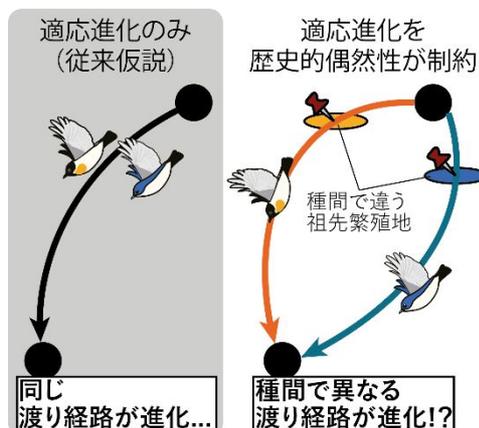


図1: 従来仮説(左)と本研究のアイデア(右)

## 2. 研究の目的

日本の鳥類の渡り経路の種間差が種ごとの進化の歴史によって生じた可能性(歴史的偶然性)の検証を目的とした。

## 3. 研究の方法

本研究では、大きく分けて(1)集団遺伝学/ゲノミクスおよび種分布モデルを統合した系統地理学による祖先分布域の推定およびその手法の確立、そして(2)推定した祖先分布域から渡り経路をシミュレーションし、実際の渡り経路と比較することから成る。

### (1) 系統地理学による祖先分布域の推定とその手法の確立

大きく分けて二つの側面からこの目標の達成を試みた。まず、次世代シーケンサー手法(MIG-seq法もしくはリシーケンス法)やミトコンドリアDNA解析によってゲノムワイドな遺伝子配列を取得し、これを解析することで日本の渡り鳥の系統地理学的歴史を復元する方法を確立した( )。もう一つは、このような系統地理学的歴史の情報を組み込んだ種分布モデルの手法を確立した( )。

#### 次世代シーケンサー手法を用いた系統地理学的歴史の復元

この手法の確立のために、シマクイナ・アカモズ・ノビタキ・キビタキを材料として実施した。これらについてはMIG-seqもしくはリシーケンスのいずれか(もしくは両方)とミトコンドリアDNAの配列解析を実施した。

#### 系統地理学的歴史の情報を組み込んだ種分布モデルの手法

Merow et al. (2016) Glob. Ecol. Biogeogr.の手法を参考にし、日本の集団の祖先集団が遺伝的に明らかになっている場合において、大陸での祖先の分布域を推定する手法を確立した。この手法に、「より空間的に近い集団からより日本の移住確率が高くなる」という確率的な仮定を敷き、日本への移住元となる地域を相対的な確率として算出した。なお、アカモズにおいては1-の結果に基づき、中国の亜種を祖先的集団とした。ノビタキにおいては次世代シーケンサー解析の過程にあるが、同種が東アジア北域に広く分布しているため、これらを祖先集団として扱った。

### (2) 渡り経路シミュレーション・実際の渡り経路との比較

推定された祖先的分布域を通るような適応的な渡り経路(歴史的偶然性シナリオ)と、歴史に関係なく現在の環境に適応した渡り経路(適応のみシナリオ)それぞれで渡り経路をシミュレーション

オンにより推定し、実際の渡り経路と比較し、どちらのシナリオがより渡り経路を実現しているかを調べた。渡り経路のシミュレーションには、どちらのシナリオでも、風向きおよび餌資源の分布に対して渡り経路が適応するというシミュレーションをそれぞれ実施した。実際の経路とシミュレーション経路の類似性については、Dynamic Time Warping (DTW) 法という方法を用いて距離を算出した。DTWの値は小さいほど実際の渡り経路に類似していることを示す。

#### 4. 研究成果

##### (1) 系統地理学による祖先分布域の推定とその手法の確立

##### 次世代シーケンサー手法を用いた系統地理学的歴史の復元

シマクイナ・アカモズの2種についてはバイオインフォマティクスおよび集団ゲノミクス解析が完了した。ノビタキとキビタキについてはミトコンドリアDNA解析を完了させた一方、膨大な次世代シーケンサーデータの解析は途中である。本報告書では主にシマクイナとアカモズでの結果を報告する。

##### ・ シマクイナ

ロシア、北海道、青森県の繁殖個体サンプル(n=31)および関東の越冬個体サンプル(n=21)をMIG-seqにより解析しペアードエンドリードを取得した。これを近縁種である*Laterallus jamaicensis coturniculus*の全ゲノムリファレンス配列にマッピングし、遺伝型尤度を計算した。これとミトコンドリアDNA配列を用いて各種集団遺伝学的解析を実施した。

日本(北海道)と大陸(ロシア・青森)の集団は約50万年前に分岐したことが複数の結果から示唆された。さらに、50万年前に分岐後に日本から大陸へと強い遺伝子流動が生じたことが集団動態解析や系統樹推定から明らかになった。この日本集団は大陸集団よりも大きな集団サイズを維持していたことが判明し、大陸への遺伝子流動は大陸集団の遺伝的構造に強い影響を与えたことが推察された。また、遺伝的多様性の起源になった日本にはより最近に大陸から再移住が生じていた(青森集団)。これらの結果から、日本と大陸の集団はもともと一続きになっていた東アジアの集団が分断されて進化したこと、日本と大陸の間での遺伝的なやり取りの中で二集団が双方に維持されてきたことが明らかになった(図2)。

これらの結果から、シマクイナでは祖先の大陸での分布域を直接的に推定することは困難であることが分かった。

##### ・ アカモズ

北海道(n=20)、長野県(n=28)、ロシア(n=11)および中国(n=12)で繁殖する亜種のサンプルをMIG-seqにより解析しペアードエンドリードを取得した。これを近縁種である*Lanius collurio*の全ゲノムリファレンス配列にマッピングし、遺伝型尤度を計算した。これを用いて各種集団遺伝学的解析を実施した。また、すでに論文発表済みであるミトコンドリアDNA解析結果(Aoki et al. 2021 Ecol Evol)から、アカモズの系統地理学的歴史を復元した。

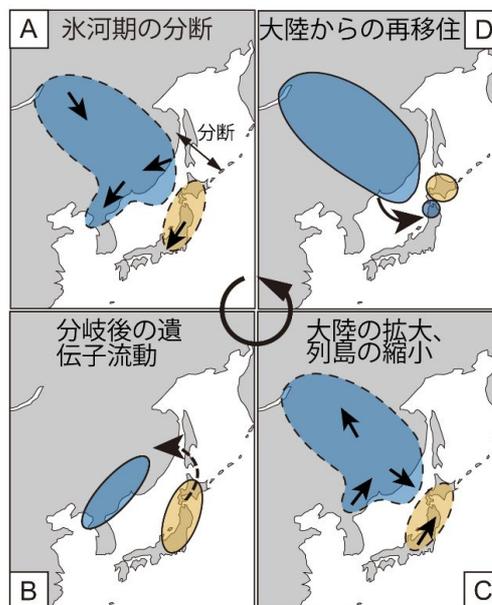


図2: シマクイナの集団ゲノミクスおよび種分布モデルから推定された日本集団の形成の歴史。

これらの結果、日本の集団は中国の祖先的集団から分岐し、その後 80~50 万年の間大陸と隔離されたことが明らかになった。その後、より最近に日本のミトコンドリアDNAの遺伝型が大陸にイントログレッションし、現在の大陸の北方亜種（ロシアの集団）が保持している可能性が示唆された。このことから、日本の集団は中国からの移住によって生じた可能性が明らかになった（図3）。先行研究ではミトコンドリアDNA上では中国と日本・ロシアという集団構造が明らかになっていたが、これだけでは日本がロシアから移住されたのか中国から移住されたのかは不明であった。次世代シーケンサーによる手法を合わせることで複雑な系統地理学的歴史を復元することができた。

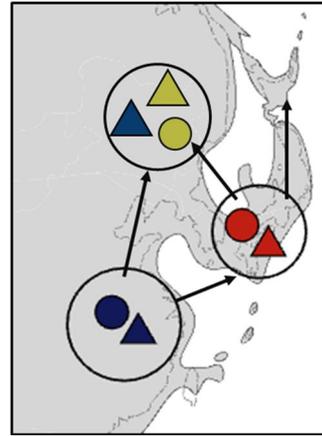


図3：アカモズの集団ゲノミクスおよび種分布モデルから推定された日本集団の形成の歴史。

系統地理学的歴史の情報を組み込んだ種分布モデルの手法

アカモズとノビタキの祖先分布域は図4のように推定された。系統地理学的な情報を組み込むことで、より詳細な祖先分布域の推定が可能となった。

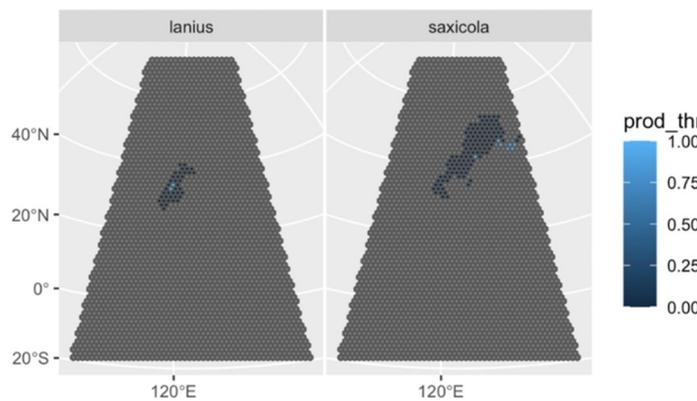


図4：アカモズ（左）とノビタキ（右）の祖先的分布域。濃い黒は祖先種が大陸に分布していた可能性のある地域、水色はそのうち日本への移住が生じたと推定された地域。

(2) 渡り経路シミュレーション・実際の渡り経路との比較

多くの場合、適応のみシナリオよりも歴史的偶然性シナリオのほうが渡り経路をよりよく再現したことが判明した（図5、青枠）。一方、適応のみシナリオは長野県ノビタキの春の渡りで一貫して実際の渡り経路を再現していた（図5、オレンジ色右下）。これらの結果から、渡り経路の進化において、種ごとの違いを生む原動力の一つとして歴史的偶然性は重要なものであると同時に、適応進化と拮抗して生じているものであることが示唆された。適応進化と歴史的偶然性の相対的な貢献度が渡り経路の種間の多様性を生んでいる可能性がある。

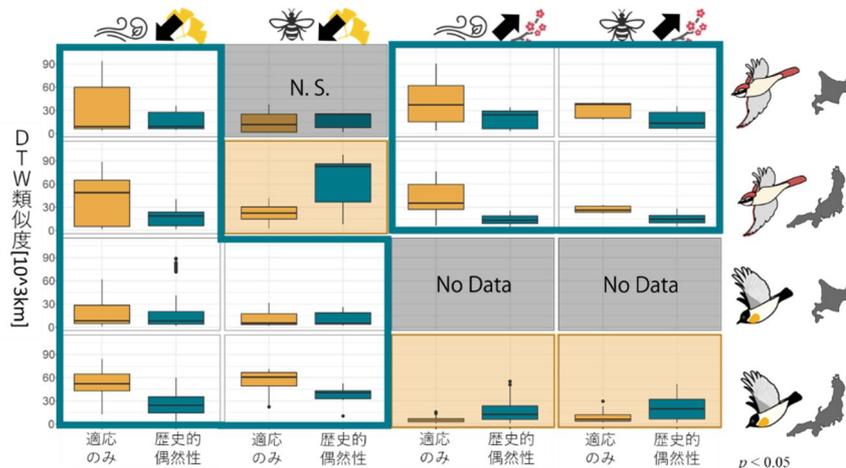


図5：異なる種・集団・季節の渡り経路を異なる環境要因（風・資源）でシミュレーションし、実際の対応する渡り経路と比較した際のDTWの値の比較。

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 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 Daisuke Aoki, Ryo Yamaguchi
2. 発表標題 The influence of geological dynamics on the tempos of colonization and speciation dynamics on a land-bridge island
3. 学会等名 生態学会第70回大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 松宮裕秋、北沢宗大、水村春香、青木大輔、赤松あかり
2. 発表標題 絶滅寸前の鳥アカモズの現状と、絶滅回避に向けた保全体制の模索
3. 学会等名 日本鳥学会2022年度大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 青木大輔、先崎理之、安藤温子、小田谷嘉弥、Wieland Heim、北沢宗大、Tom Wulf、Daronja Trense、Marc Bastardot、福田篤徳、高橋雅雄、今藤夏子
2. 発表標題 鳥は大陸進化の転機？集団動態解析による逆移住プロセスの解明
3. 学会等名 第39回個体群生態学会大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 青木大輔、松宮裕秋、赤松あかり、原星一、古巻翔平、高木昌興
2. 発表標題 生物地理学的レガシーは鳥類の渡り経路の種差を説明する
3. 学会等名 第71回日本生態学会大会
4. 発表年 2024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			
スイス	Swiss Ornithological Institute	University of Zurich	University of Lausanne	
ドイツ	Anhalt University of Applied Science	Koblenz-Landau University		