



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	The long-term effect of sex-biased dispersal on the population demographic history of the brown bear <i>Ursus arctos</i> in Hokkaido, Japan, and around areas based on genome sequencing analysis [an abstract of dissertation and a summary of dissertation review]
Author(s)	遠藤, 優
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(理学)
Dissertation Number	甲第15744号
Issue Date	2024-03-25
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/92475
Rights(URL)	https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/
Type	doctoral thesis
File Information	Yu_Endo_abstract.pdf, 論文内容の要旨



学 位 論 文 内 容 の 要 旨

博士の専攻分野の名称 博士（理 学） 氏 名 遠 藤 優

学 位 論 文 題 名

The long-term effect of sex-biased dispersal on the population demographic history of the brown bear
Ursus arctos in Hokkaido, Japan, and around areas based on genome sequencing analysis
ゲノム解析に基づく北海道を中心としたヒグマ個体群における
雌雄の分散様式の違いが長期にわたって集団史に与えた影響

雌雄によって、出生地に留まる傾向にあるか、出生地を離れ分散する傾向にあるかが変わる分散の性差は、幅広い分類群で見られる現象である。これまでの研究で、集団遺伝学的手法を用いることにより、この分散の性差は集団構造に反映されることが示されている。これは分散の性差が長期にわたって集団動態に影響を及ぼすためと示唆されているが、その過程の解明には大きく 2 つの課題がある。一つは、集団遺伝学的アプローチによって過程を検証する場合、雌雄間の性比、寿命、繁殖成功度の違いも結果に影響するため、純粋に分散の性差の影響を評価することが難しいことである。そしてもう一つは、ハプロタイプといった限られた遺伝領域のみ解析対象とする場合、遺伝様式の異なる領域間における遺伝子流動の度合いの差異を検出することが難しく、分散の性差の影響を見逃す可能性があることである。

単独性の大型哺乳類ヒグマは、オスはメスより長距離を移動し、オスに極端に偏った分散をすることが知られている。加えて乱婚性で寿命に大きな性差は確認されておらず、ミトコンドリア DNA、Y 染色体、核ゲノムなど異なる遺伝様式の遺伝情報が豊富に蓄積されている。そのため、分散の性差が集団動態に与える過程を検証することに適した生物種である。本研究では、こうした特徴のあるヒグマを対象に集団史を明らかにすることで、分散の性差が集団動態に与える過程とその影響を評価することを目的とした。

第二章では、大陸の系統と分岐時期の異なる 3 つのミトコンドリア DNA 系統が、道南地域、道央地域、道東地域の異なる 3 つの地域に分かれて分布する、北海道のヒグマ個体群に着目した。大陸の個体群と比較したときの北海道の個体群の遺伝的特徴と、北海道内の異なるミトコンドリア DNA 系統間における核ゲノム上の違いを明らかにするため、大陸の個体を含むヒグマ 17 個体の全ゲノムデータを用い、集団遺伝解析を実施した。

北海道の個体群の遺伝的多様性は、大陸の他の個体群と比較するとやや低いものの、絶滅が危惧されているイタリア中部やスペインの地域個体群と比較すると高かった。そのため、絶滅が今すぐ心配されるほど遺伝的多様性は低くないといえる。系統解析の結果からは、北海道のヒグマ個体群は大陸の個体群とは遺伝的に明瞭に異なるとともに、常染色体ゲノムに基づくと、ヒグマは北米、ヨーロッパ、北海道といった地域ごとに分けられるというパターンが示された。これは先行研究で報告されていた、同じ地域内で分岐時期の異なる系統が観察されるという、ミトコンドリア DNA ハプロタイプの分布パターンと一致しない。そのため、北海道を含む各ヒグマ個体群は、各地に分散後、異なるミトコンドリア DNA 系統間で交配し続けたことで、遺伝的に均一化されたと考えられる。有効集団サイズの変化を大陸と北海道の個体群間で比較した結果、およそ 13 万–11 万 4000 年前の最終間氷期において、大陸では有効集団サイズの増加が認められた一方、北海道では認められなかった。よって少なくとも最終間氷期までには、北海道のヒグマ個体群の祖先の一部は大陸から渡来したことが推定さ

れた。

これらの結果を踏まえると、オスに偏った分散は、異なるミトコンドリア DNA 系統間の交流を促進することで、集団内の遺伝的均一化を生じさせる効果があるといえる。

第三章では、ミトコンドリア DNA では三重遺伝構造が認められる一方、Y 染色体では地域間の明瞭な遺伝的違いが確認できないという特徴的な遺伝構造が知られる、北海道のヒグマ個体群の形成史に着目し、北海道のヒグマ 49 個体を対象に縮約ゲノム解析の一種である ddRAD-seq を実施した。遺伝的特徴およびその環境要因との関連性から、オスに偏った分散が個体群形成に与える影響を評価することを目的とした。

遺伝構造解析の結果から、北海道のヒグマ個体群はすでに遺伝的均一化がある程度進行しているものの、個体群内でわずかに遺伝的違いが見られた。それらは 2023 年現在の北海道ヒグマ管理計画の管理区分と対応していた。集団動態を推定したところ、およそ 2 万年前に一度集団サイズが縮小した後、最近集団サイズが回復したというモデルが支持された。X 染色体と常染色体の遺伝的分化度の比からは、大陸から北海道への渡来時に、オスに偏った分散が大きな貢献を果たしたことが示唆された。加えて、これらの結果と地形と気候変動の関係を検証したところ、低地がヒグマの分散の障壁となっていること、およそ 2 万年前の最終氷期最盛期に、北海道内でヒグマの生息に適した土地が減少し南下したことが推定された。

以上の結果から、北海道のヒグマ個体群は、最終氷期最盛期に、生息適地の縮小に伴って個体数が減少し、現在の三重遺伝構造の系統の祖先が残ったそれぞれの生息適地から、オスに偏った分散によって急速に北海道内に拡散したことで、現在の特徴的な遺伝構造が形成されたと推定された。

第四章では、ユーラシア大陸及びその周辺地域に点在するヒグマ個体群の全ゲノムデータを取得し、古代試料のデータを含む既報のゲノムデータと合わせて集団遺伝学的解析を実施することで、現在のヒグマ個体のゲノムには祖先の特徴と最近分散した個体の特徴の両方が反映され、それらはオスに偏った分散の程度によって決まっているかを検証した。

その結果、西アジア及びカザフスタンとチベットを中心とする中央アジアの地域個体群は、他の個体群と比較し異なる遺伝的特徴が残っていることが示された。ミトコンドリア DNA のハプロタイプから最近分散した個体の遺伝的特徴を多く含むと予想される個体と共有するアレルを計算した結果、これらの個体群は最近の分散による遺伝子流動の影響をあまり受けていないことが明らかとなった。近縁種との交雑を検証したところ、北海道及びエトロフ島の個体群は、既報の北米の個体群の次にホッキョクグマ由来のアレルが多く残っていることが示された。先ほどと同様の手法を用いて、最近の分散による遺伝子流動の影響を評価したところ、ホッキョクグマ由来のアレルが多く残る背景には、最近の分散の影響を大陸の個体群ほど受けていないことがあると考えられた。

これらの結果は、最初に設定した、ヒグマのゲノムの特徴と、その特徴はオスの分散によって決まるという仮説を支持するとともに、異なる時期の遺伝的特徴の複合的結果が現代の遺伝構造に反映されているという、集団の多重構造がヒグマ集団にも存在することを示唆する。

以上の結果から、ヒグマにおけるオスに偏った分散の性差は、新規環境への進出、急速な個体群形成、種内及び種間交雑のパターンの形成に著しく貢献するといえる。これらの作用をはじめとして、オスに偏った分散が長期にわたって集団動態に影響を与えることで、異なる系統間の遺伝的均一化、集団間の遺伝的差異、異なる遺伝様式間での系統関係の不一致が生じると考えられる。

一方で本研究では、集団動態における環境要因の影響も示された。気候変動やそれに伴う陸橋の形成といった地形の変化は、オスに偏った分散の促進もしくは制限に深く関わる要因である。地域個体群の絶滅や、近縁種との交雑も含めたヒグマの集団史において、こうした環境要因はオスに偏った分散と同じくらい、重要な要素であると考えられる。複数の要因を考慮することで、見逃されたヒグマの集団史を明らかにできる可能性がある。