

令和 2 年 6 月 10 日現在

機関番号：18001

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2017～2019

課題番号：17K17970

研究課題名(和文) ヤモリの鳴き声による種認識機構の喪失プロセスと進化メカニズム

研究課題名(英文) Process and mechanisms of evolutionary loss of species recognition by calls in geckos

研究代表者

城野 哲平 (Jono, Teppei)

琉球大学・熱帯生物圏研究センター・ポスドク研究員

研究者番号：70711951

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文)：ニホンヤモリ種群の求愛の鳴き声に対する祖先形質復元の結果、主に同種群全体の分布の辺縁域にみられる系統で、パターン型の鳴き声からパターンが独立に5回失われたと推定された。また、パターン型のオスでは咬合力(闘争能力を示す)と鳴き声の卓越周波数に相関はなく、メスは卓越周波数に対する選好性を示さなかった。一方、ランダム型のオスでは咬合力の大きいオスほど低い卓越周波数で鳴いており、メスは低い卓越周波数の鳴き声を好んだ。以上の結果は仮説を支持し、地理的隔離にともない種認識する必要性を失い、種認識に不要となった鳴き声が配偶者選択に特化することによって鳴き声のパターンが失われたことが示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究は、ニホンヤモリ種群の求愛コールにみられる儀式化(シグナル構造とその構造にコードされた情報の共進化)の逆過程が、地理的隔離にともない種認識する必要性を失ったことによって可能となったこと、種認識に不要となった求愛コールが配偶者選択に特化することによって推し進められたことを示唆するものである。これらの結果は、これまで報告がほとんどなかった儀式化の進化過程について数少ない実例を提供するとともに、シグナル理論の発展に大きく寄与するものであると考えられる。

研究成果の概要(英文)：Molecular phylogenetic reconstruction of the call type evolution in courtship calls of *Gekko japonicus* species group indicated that regular patterns has been lost in, at least, five independent clades, suggesting parallel losses of species recognition signaling system in call by the reversal manner of ritualization. All of the species without regular pattern call are distributed in marginal areas (mostly in islands) of the whole range of this species group, and thus the losses of species identification system in calls are considered to be associated with geographic isolation from other congeners. Behavioral experiments suggested that the dominant frequency of the gecko calls for mate-quality assessment and the species-specific pattern of calls for species recognition is in conflict. This conflict may be a selective pressure that leads to the loss of the species-specific pattern of calls in geographically isolated populations of the geckos.

研究分野：進化生態学

キーワード：コミュニケーションシグナル 進化 種認識 配偶者選択 機能生態 爬虫類 ヤモリ 儀式化

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

鳥の囀りやミツバチのダンスなど、精巧なシグナルがどのようにして進化したかは生物学の中心課題の一つである。シグナルは、まったく別の目的をもった行動から、求愛や威嚇などの機能を獲得し、それにともない判別性をより高めるような選択圧がかかることによって、ステレオタイプな構造が進化してきたと考えられている。このアイデアは「儀式化」として広く受け入れられているにも関わらず、実際にシグナルの機能と構造が共進化する道筋を具体的に示した例はほとんどない。この理由としては、多くの場合、近縁な種間ではシグナルの機能が共通しており、変異が認められないことが挙げられる。このような背景のなか、申請者は夜行性ヤモリにおいて、シグナルの特異的なパタンの崩壊に伴ってその機能の一部が失われるという、儀式化の逆過程といえるユニークな現象を見出した。

ニホンヤモリ種群は有鱗目ヤモリ科ヤモリ属の一種群で、未記載種を含め 33 種からなる。日本には 8 種のニホンヤモリ種群が分布しており、互いに外部形態や生態が非常に似通っている。それら 8 種では、分布が重なっているにも関わらず交雑しない種の組み合わせがある一方で、自然交雑を起こしている種の組み合わせも存在する。8 種全ての求愛行動を調べた結果、うち 4 種ではオスが種特異的な規則正しいパタンの鳴き声で求愛し、メスは鳴き声で種を区別することが明らかになった。一方で、他の 4 種ではオスがパタンの一切ない不規則な鳴き方で求愛し、メスは鳴き声で種を区別できなかった。この求愛様式の二型と、野外での自然交雑の有無とを照らし合わせた結果、ランダム型の種が他種と分布を接した時にのみ交雑が生じていることが分かった。これは、ランダム型種のメスが種を区別できず他種を受け入れてしまうことによって交雑が生じることを示唆している。さらに、ニホンヤモリ種群の系統情報に、日本、中国、ベトナムに分布する 19 種の鳴き声形質を重ね合わせて祖先形質の復元を試みた結果、パターン型が祖先的な形質であり、3 回独立に鳴き声のパタンが失われたと推定された。

ランダム型種が分布する島嶼の多くにはもともと近縁種がおらず、他のヤモリ属が人為移入することによって近縁種と分布を接するようになったと考えられる。このことから、島嶼域に分散した結果生じた地理的隔離は、種分化とともに種認識の必要性を失わせ、それらの種で種認識の機能と鳴き声の種特異的なパタンの消失が起こってランダム型が進化した。その後、パターン型と二次的に分布を重ねたことで交雑が生じているという仮説を立てた。

2. 研究の目的

これまでの研究結果はおおむね上記仮説を支持しているが、しかしながら、これまでの解析にはラオスとベトナム、台湾のほとんどの種や、中国の一部の種の鳴き声形質が含まれていなかった。特にラオスとベトナムに分布する種はニホンヤモリ種群でもっとも祖先的なグループであると考えられるため、それらの形質情報によっては祖先形質復元の結果が逆転してしまう可能性さえあり、これらの種を網羅した上で改めて解析を行う必要があった。

ニホンヤモリ種群の鳴き声の奇異な点は、ランダム化し種認識の機能が失われた鳴き声がいまだに求愛に用いられ続けていることである。なぜなら一般的に、機能を失い、情報を伝達しなくなったシグナルは、コミュニケーションに用いられなくなると予測されるからである。求愛の鳴き声は、一般に、交雑を防ぐ種認識に用いられるか、あるいは種内でより優秀な配偶相手を選択するために用いられると考えられている。このことから、種認識に用いられなくなったランダム型の鳴き声は、何の情報も伝えなくなったわけではなく、配偶者の選択専用に使われている可能性が高い。カエルなどで知られるように、配偶者選択にもちいられる鳴き声要素と種認識にもちいられるパタンとの間にトレードオフが成立するならば、配偶者選択にかかる選択圧が、種認識の必要がなくなったランダム型種で鳴き声のパタンの喪失を推し進めた可能性がある。

本研究は、ランダム型の求愛コールという稀有な現象の進化のプロセスとメカニズムについて明らかにすることを目的とし、野外調査、系統進化/系統地理学的解析、音響学・機能形態学的な操作を含めた室内行動実験といった多角的なアプローチにより実施した。

3. 研究の方法

進化プロセスの検証：

これまで調査できていなかったか不十分だったラオス、ベトナム、台湾で調査を行い、未入手だったヤモリ属ニホンヤモリ種群のサンプルを得た。より完成度の高いデータセットを用いた祖先形質復元を実施することによって、進化の方向性がパターン型ランダム型であることと、ランダム型種が種分化時点で他の同属種から地理的に隔離されていたかどうかについて検討した。

進化メカニズムの検証：

オスの外部形態形質や咬合力（武器形質の強度）の測定、求愛コールの個体差の定量化、ブレイバック実験によって、配偶者選択にもちいられる鳴き声の音声要素の候補を選別した。メスを複数のオスと同居させ、産まれる卵の父性を判定することで、実際にメスに配偶相手として選ばれたオスで上記候補形質が高い値を示すかどうかの確認を試みた。それぞれ配偶者選択と種認識にもちいられる 2 種類の鳴き声形質がトレードオフの関係にあるかどうかを確認することによって、配偶者選択の介する性選択が鳴き声パタンの崩壊を推し進めた可能性を検証した。

4. 研究成果

これまで調査できていなかったラオスの2種、ベトナムの1種、台湾の2種の鳴き声の録音に成功した。また、ラオスの4種の遺伝解析用の組織サンプルが得られた。一方で、予算や先方国との調整がうまくいかず調査実施できなかった、あるいは調査したがヤモリが鳴かなかったなどの理由により、中国の2種およびラオスの2種の組織サンプルおよび鳴き声データ、ラオスの1種とベトナムの3種の鳴き声データは落手することができなかった。結果として、全33種中、遺伝解析用の組織サンプル29種、鳴き声データ25種を得た。鳴いた25種のうち、19種はパタン型の鳴き声であり、ランダム型は6種のみだった。また、それら6種のうち4種は島嶼域に分布しており、うち2種は現在も他種より地理的に隔離されていた。残り2種はラオスのカルスト山地に強く依存した分布を示すことが示唆され、他の近縁種から地理的に隔離されていた。また、6種のうち5種が、種群全体の分布域の辺縁部に分布していた。得られたデータを用いて系統分析を行い、鳴き声形質を重ね合わせて祖先形質復元を試みた結果、やはりパタン型が祖先形質と推定された。また、鳴き声のパタンは独立に5回失われたと推定された。以上の結果は先の仮説を補強するものであり、隔離されたカルスト山地が大陸上の「島」として鳴き声の進化に寄与した可能性を示唆する。

また、パタン型の2種をそれぞれ沖縄諸島と台湾の馬祖諸島で、ランダム型の2種をそれぞれ奄美諸島と台湾島で採集した。オスの形態形質や体サイズを測定し、配偶者としての質を定量化し、さらにトカゲにとっての武器形質である顎の咬合力を測定し、オス個体の闘争における強さを定量化した。さらにオス個体の求愛コールを録音し、求愛コールのパタン以外の構成要素（継続時間や卓越周波数など）と、咬合力や体サイズとを比較することによって、配偶者選択の指標となる求愛コールの音声要素を卓越周波数に絞った。さらにその卓越周波数を刺激として鳴き声再生実験を行い、被検体であるメスの、再生音に対する選好性を調べた。その結果、パタン型の2種では両種で咬合力と卓越周波数に相関は検出されず、うち1種のメスは鳴き声の卓越周波数に対する選好性を示さなかった。一方、ランダム型の2種では両種で咬合力の大きいオスほど低い卓越周波数で鳴いており、うち1種のメスは低い卓越周波数の鳴き声を有意に好んだ。以上の結果は仮説を支持し、パタンのない鳴き声の種では、種認識に鳴き声を使わない代わりに、オスの求愛の鳴き声の周波数は配偶者としての質についての情報を伝達しており、メスは低い鳴き声を好むことで配偶者選択を行っていることが示唆された。パタン型とランダム型のそれぞれ残り1種のメスの選好性のデータは現在解析を進めている最中である。

さらに、実際に求愛コールがメスの配偶者選択に用いられていることを確かめるため、配偶者として好まれる鳴き声のランダム型種のオスを、他の雌雄と同居させる実験を行った。産まれた卵はすべて回収し、現在父性判定のための解析に供する準備を行っている。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計1件（うち査読付論文 1件 / うち国際共著 0件 / うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 徳山孟伸・東樹宏和・城野哲平	4. 巻 27
2. 論文標題 アシダカグモによるヤモリ属2種の捕食例	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Akamata	6. 最初と最後の頁 21-24
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 -

〔学会発表〕 計10件（うち招待講演 2件 / うち国際学会 2件）

1. 発表者名 城野哲平
2. 発表標題 爬虫類の聴覚の多様性とその適応的意義
3. 学会等名 日本音響学会2019年春季研究発表会（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 松木崇司、城野哲平、戸田守、太田英利
2. 発表標題 日本版レッドリスト改訂のための南鳥島における爬虫類調査
3. 学会等名 日本爬虫両棲類学会第57回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 城野哲平、戸田守
2. 発表標題 ヤモリの種特異的パターンを失った鳴き声は配偶者選択に特化する
3. 学会等名 日本動物行動学会第37回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 城野哲平・戸田守
2. 発表標題 ヤモリ属における種特異的のボタンをもたない求愛コールの意味の検証
3. 学会等名 日本爬虫両棲類学会 第56回大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 城野哲平・戸田守
2. 発表標題 繁殖的形質置換が導くヤモリの異所的個体群間の繁殖形質の分化
3. 学会等名 第66回日本生態学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 戸田守、城野哲平、Sanamxay, D., Nguyen, T. T., Nguyen, C. T.
2. 発表標題 ラオス産Gekko属ヤモリの分類の見直し
3. 学会等名 日本爬虫両棲類学会第58回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 野哲平、Tseng, H., 岡本康汰、戸田守
2. 発表標題 ヤモリ属の「ボタンなし」求愛コールは配偶者選択に用いられているか？
3. 学会等名 日本爬虫両棲類学会第58回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Jono, T., Toda, M., Ding, L., Okamoto T., Sanamxay, D., Nguyen, T. T., Nguyen, T. Q. and Tang, Y.
2. 発表標題 Ritualization in reverse: Multiple evolutionary loss of species recognition signal in geckos
3. 学会等名 9th International Symposium on Asian Vertebrate Species Diversity (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Jono, T. and Toda, M.
2. 発表標題 Premating reproductive isolation between allopatric populations promoted by reproductive character displacement in geckos
3. 学会等名 9th World Congress of Herpetology (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 城野哲平
2. 発表標題 縮んで伸びてバラバラになる：ヤモリの鳴き声のリズムの進化
3. 学会等名 九州両生爬虫類研究会第11回福岡大会（招待講演）
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 生物音響学会	4. 発行年 2019年
2. 出版社 朝倉書店	5. 総ページ数 464
3. 書名 生き物と音の事典	

〔産業財産権〕

〔その他〕

研究者webページ
<https://teppeijono.jimdo.com/>

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
連携研究者	戸田 守 (Toda Mamoru) (40378534)	琉球大学・熱帯生物圏研究センター・准教授 (18001)	