

令和 3 年 5 月 20 日現在

機関番号：10101

研究種目：若手研究

研究期間：2018～2020

課題番号：18K14793

研究課題名(和文) 種間相互作用による非適応的放散の新理論と検証

研究課題名(英文) Biotic interactions can cause allopatry and subsequent speciation: theoretical and empirical approaches

研究代表者

山口 諒 (Yamaguchi, Ryo)

北海道大学・先端生命科学研究院・助教

研究者番号：80812982

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,100,000円

研究成果の概要(和文)：生物集団の地理的隔離が地殻変動や気候変動などの物理的要因ではなく、交雑帯に代表される生物学的相互作用によって起きる可能性を提案する。近縁種同士が相互作用することで互いに地理的に分断し合う新規プロセスを“Biotic Population Subdivision (BPS)”と名付け、仮説検証には、飛翔能力が欠如しているオオヨモギハムシ種群の野外集団を用いた。本種を実例として、分子系統解析、交配実験および数理モデルにより、連続的な地形空間で隔離集団の創出と種分化の反復を再現・解析し、交雑帯での相互作用が野外で種分化を駆動する一要因となっていることを示した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

生物の種間相互作用を考慮した地理的隔離のメカニズムを数理モデリングにより解析し、野外と実験下での実証データを得ることで、BPSの枠組みを提唱した。これは従来の古典的な適応放散モデルでは到達できなかった知見であると同時に、非適応的放散の野外での検証例となる。国内外において本課題で提案する新規仮説の提唱・検証は行われておらず、日本独自の生物を用いて研究を展開した点においても、生物多様性の新たな理解に貢献した意義は大きい。

研究成果の概要(英文)：We propose that the geographic isolation of populations can occur not due to physical factors such as tectonic or climatic changes but due to biological interactions represented by hybrid zones. We named this novel process of geographic isolation by interacting closely related species "Biotic Population Subdivision (BPS)." We used natural populations of a species complex of a flightless leaf beetle to test our hypothesis. Using this species complex as an example, we analyzed the repetition of the origination of isolated populations and subsequent speciation in the continuous space using molecular phylogenetic analysis, mating experiments, and mathematical modeling. We showed that interactions in the hybrid zone are one of the factors that drive recurrent speciation.

研究分野：進化生態学

キーワード：種分化 種間相互作用 地理的隔離 数理モデル

1. 研究開始当初の背景

- (1) 適応放散は、生態環境と形質の多様化が結びついて起きる急速な進化のプロセスである。適応放散に関する研究の多くは、現時点における多様性パターンと生態的要因の間に見られる相関の解釈に依拠しており、過去の地理的隔離など非適応的な要因の貢献はごくわずかであるとされてきた。
- (2) 一方、近年着目され始めた非適応的放散は、複雑な近縁種構成とニッチ利用の間に明確な関係が見出せず、放散のプロセスにおいて適応の貢献してきた割合が比較的少ない場合を指す。非適応的放散の主要因である集団の地理的隔離は、地殻変動による島嶼化などの非生物学的(Abiotic)な現象によってもたらされることが多い。一方で、このような非適応的放散は海洋島内や大陸内の連続的な地形上でもみられるが、この空間スケールの多様性パターンは地殻変動や気候変動では説明がつかない。そのため、野外の非適応的放散をもたらす新たなメカニズムの提案が必要とされていた。

2. 研究の目的

- (1) 本研究課題では、要因が未解明である非適応的放散のパターンに対し、地理的分断に代表される非生物学的なプロセスではなく、生物学的相互作用によって近縁種が互いに地理的に分断し合う“Biotic Population Subdivision (BPS)”という新規プロセスの提唱を行う。BPSは、一方の種が他種の集団を地理的に分断するプロセスであり、種間で互いに移住個体の侵入を許さないことで分布境界を明確に保ちながら進行する(図1)。そこには、近縁種同士が同所的に分布しないメカニズムが必要であり、密度依存的なアリー効果による分布拡大の抑制や、生殖隔離の進化に伴う交雑個体の生存率低下、繁殖干渉による棲み分けの影響などが挙げられる。

- (2) 本仮説検証には、飛翔能力が欠如しているオオヨモギハムシ *Chrysolina angusticollis* の野外集団を用いる。オオヨモギハムシの北海道集団は9つの形態タイプに大別でき、未記載の複数種を含む“species complex”であるとされる(Saitoh et al. 2008, *Biol. J. Linn. Soc.*)。各形態タイプ間に食性の分化はなく、それぞれのタイプが生態環境との相関を持たずにパッチ状の分布を示している。本種を実例として、数理モデル、分子系統解析および実験室交配実験により、連続的な地形空間で隔離集団の創出と種分化の反復を再現・解析し、BPSが野外で非適応的放散の駆動要因の一つとなっていることを検証する。

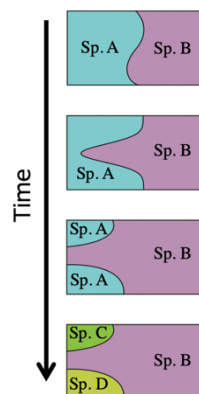


図1. BPSのプロセス

3. 研究の方法

- (1) 近縁種同士が生物学的相互作用によって互いに地理的に分断し合う BPS が、非適応的放散に与える影響を研究するための数理モデルを開発する。アリー効果や繁殖干渉、個体の分散能力など、BPS が連続空間上で地理的隔離を促進する条件を検討し、非適応的な放散パターンを演繹的に推論する。
- (2) オオヨモギハムシの遺伝的集団構造を分子系統解析によって明らかにし、野外集団においてどのような順番で地理的分断が進んできたのか推定を行う。
- (3) BPS が本種で非適応的放散の駆動要因となっていることを検証するため、側所的に分布する形態タイプの異なる集団間と、異所的に分布する同じ形態の集団間において、生殖隔離の強度に関する交配実験を行う。この実験により、各集団間で交雑が抑制され、分布境界が明確に保たれている要因が判明するとともに、異所集団間では種分化が進行中であることを検証する。

4. 研究成果

- (1) 数理モデルによる BPS と非適応的放散パターンの検証では、二次元連続空間上において生物個体が分散する過程を数理モデル化した。より具体的には、個体群増殖率にアリー効果を伴う多種系反応拡散方程式と遺伝的距離モデルを組み合わせることで解析を行った。資源分布の時空間動態が変化することで集団の密度分布が動き、地理的分断の機会が

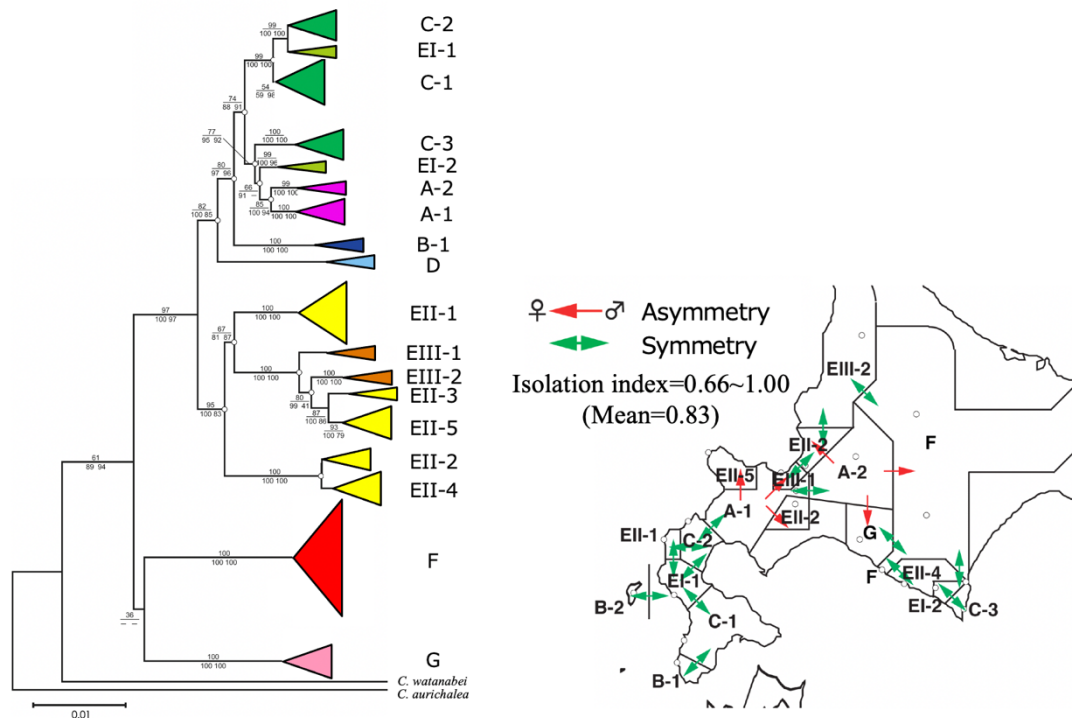


図2. 分子系統関係(左)と隣接集団間の交配前隔離強度(右)

生まれる。地理的な分断が長く継続すれば種分化に至るが、種数の増加に伴う集団サイズの縮小によって絶滅も起きる。つまり、平衡状態の種数は種分化と絶滅のバランスで決まる。種数蓄積パターンとして、適応放散とは異なるシグモイド型の結果が得られた。これは、初期の分断に時間がかかり、その後種数が増加するにつれて頻繁に分断と種分化が繰り返され、最終的に種分化と絶滅がバランスすることを示す(Yamaguchi et al. 2021 *Proc Roy Soc B*)。一方で、空間の広さに依存して平衡種数が増加するという、適応放散と共通の効果も見られた。また、BPSを引き起こすメカニズムとしては、生殖隔離の種間非対称性や利用資源(食草)の選好性が集団間で分化していることが重要であると判明した。

- (2) 北海道内で互いに隣接する各集団 20 個体、計 20 集団の総計 400 個体から RAD-seq によって分子系統解析を行い、分岐年代推定を行った。BPS による地理的隔離で種分化が促進されている場合、形態タイプの異なる隣接集団間よりも、異所的な同形態集団で遺伝的な類似度が高いはずである。つまり、地理的な距離が離れるほど分化が進むと予想する“Isolation by distance”は成立せず、BPS で分断された順に遺伝的分化が検出される。結果として、北海道中央部ではこの傾向が顕著であり、本种群の多様化の一部が BPS によって駆動されていることが示唆された(図 2 左)。また、分断されてからの経過時間が短いと想定される、形態の類似した異所集団では、遺伝的な分化の程度もわずかであり、今後 BPS による種分化が進むであろうと考えられる。
- (3) 近縁種同士が互いに地理的に分断し合う BPS が、オオヨモギハムシではどのような生物学的相互作用によって実現されているかを明らかにするため、生殖隔離の程度を交配実験によって調査した。その結果、交配後隔離よりも交配前隔離の強度が高いことが判明したほか、BPS が種分化を駆動していると予想された北海道中央部では、集団間の交配前隔離に非対称性が観察された(図 2 右)。これは一方の集団の個体他方に侵入した際、交雑が起きない雌雄の組み合わせがあることを意味する。このような非対称な異種間交配は、繁殖干渉の結果として側所的分布を引き起こす可能性が高い。また、個体群動態の側面から見ると、同タイプの個体が一定数いないと繁殖が成立しづらいアリー効果として認識でき、分布境界を明瞭に保つ要因となるため、BPS の成立に貢献している。

引用文献

1. Saitoh, S., Miyai, S. I., & Katakura, H. (2008). Geographical variation and diversification in the flightless leaf beetles of the *Chrysolina angusticollis* species complex (Chrysomelidae, Coleoptera) in northern Japan. *Biological Journal of the Linnean Society*, 93(3), 557-578.
2. Yamaguchi, R., Iwasa, Y., & Tachiki, Y. (2021). Recurrent speciation rates on islands decline with species number. *Proceedings of the Royal Society B*, 288(1949), 20210255.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 4件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 山口諒	4. 巻 69
2. 論文標題 種分化ダイナミクスと数理モデル-生殖隔離進化の促進要因を探る	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 日本生態学会誌	6. 最初と最後の頁 151-169
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.18960/seitai.69.3_151	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 山口諒, 松林圭	4. 巻 69
2. 論文標題 種の境界: 進化学と生態学, 分子遺伝学から種分化に迫る-序論と趣旨説明	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 日本生態学会誌	6. 最初と最後の頁 145-149
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.18960/seitai.69.3_145	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 Ryo Yamaguchi, Sarah P Otto	4. 巻 74
2. 論文標題 Insights from Fisher's geometric model on the likelihood of speciation under different histories of environmental change	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Evolution	6. 最初と最後の頁 1603-1619
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/evo.14032	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 Ryo Yamaguchi, Yoh Iwasa, Yuuya Tachiki	4. 巻 288
2. 論文標題 Recurrent speciation rates on islands decline with species number	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences	6. 最初と最後の頁 20210255
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1098/rspb.2021.0255	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3件（うち招待講演 2件 / うち国際学会 1件）

1. 発表者名 山口諒
2. 発表標題 Biotic interactions can cause allopatry and subsequent speciation: theoretical and empirical approaches
3. 学会等名 2019年度首都大学東京バイオコンファレンス（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 山口諒
2. 発表標題 種間相互作用による地理的分断プロセスの理論と実証
3. 学会等名 第67回日本生態学会大会（招待講演）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Yamaguchi, R. and Otto, P. Sarah
2. 発表標題 Fisher's geometric model on the likelihood of speciation under different adaptation scenarios
3. 学会等名 Gordon Research Seminar & Gordon Research Conference（国際学会）
4. 発表年 2019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
---------	---------