

令和 4 年 9 月 15 日現在

機関番号：18001

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2019～2021

課題番号：19H03286

研究課題名(和文) 分散と種の二次的接触、繁殖形質置換のサイクルが引き起こす連続的な種分化の検証

研究課題名(英文) Speciation driven by a cycle of secondary contact of related species and reproductive character displacement

研究代表者

戸田 守 (Toda, Mamoru)

琉球大学・熱帯生物圏研究センター・准教授

研究者番号：40378534

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,500,000円

研究成果の概要(和文)：種の分散による近縁種同士の接触が、交雑回避のため種認知に関わる形質に変化をもたらし、結果として、非接触域の集団との間で徐々に種分化を引き起こすとの仮説を検証した。対象のミナヤマモリ種群では、少なくとも一部の接触域では繁殖に関わる鳴き声の形質がより異なっている傾向があり、仮説を部分的に支持した。一方、接触により形質の変化が認められない系統もあり、全てがこの種分化様式で説明できる訳ではないことも明らかになった。もう一つの研究対象であるヌマガエル種群では、分布を接する2系統で鳴き声が違うことが明らかになったが、それが接触の結果であるかまでは詰めることができなかった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

繁殖形質置換の実証例は限られており、本研究の結果は、ヤモリ類において繁殖形質置換様のパターンが確認され、それが種分化の促進につながっている可能性を示した点で一定の意義がある。ただし、観察された変異の地理的パターンが実際に形質置換によるのか、仮に形質置換によっていたとしても、それと種分化との間に因果関係があるのかを明らかにするには至っておらず、今後、接触域と非接触域の詳細な比較・分析が必要である。本研究では、むしろ、ヤモリ類とヌマガエル類の分布と交雑の実態を明らかにし、種の分散と繁殖形質置換のサイクルによる玉突き的種分化仮説を検証する場を整えた点に大きな意味がある。

研究成果の概要(英文)：Secondary contact of related species might lead reproductive character displacement (RCD) to avoid maladaptive hybridization. Because RCD occurs only in the sympatric populations, it induces character differentiation between sympatric and allopatric populations within a single species, that may further lead speciation. Successive speciation can be driven by a cycle of species' dispersals, secondary contacts, and RCDs. We verified this hypothesis by use of groups of gecko and rice frog as models. Results showed that reproductive character difference was larger in the sympatric area than in allopatric area in several gecko species, being compatible with prediction deduced from the above hypothesis. However, such a character differentiation was not found in a case of secondary contact, negating the hypothesis. We also confirmed clear reproductive character difference between two rice frog species in parapatry, but failed to verify that this difference reflects character displacement.

研究分野：分類学，多様性生物学，爬虫類学，両生類学

キーワード：生物多様性 種分化 爬虫類 両生類

## 1. 研究開始当初の背景

種分化は生物多様性を生み出す源であり、そのプロセスの理解は生物多様性研究の中心課題の一つである。これまでに提案されている種分化プロセスのなかで最も一般的なものは、地理的隔離により集団の生物学属性が漸進的に変化し、種分化が起こるというもの(=一般的な異所的種分化)であろう。しかし、限られた地域のなかに、特定の系統から派生した多くの近縁種がひしめく状況がしばしばみられ、そのようなパターンを、長期におよぶシンプルな地理的隔離だけで説明するのは難しい。いくつもの近縁種が隣接して存在する状況を説明するものとして、例えば同所的な種分化を挙げることができるが、その実証研究では、「異所的ではないことの証明」はなされても、そのメカニズムの解明にまで踏み込んだ研究は多くない。

限られた地域のなかで起こる種分化メカニズムの一つとして、近縁な種同士の相互作用に誘導される種分化というものが提唱されている。それは、近縁な2種が二次接触した場合に、交雑を避けるため、繁殖形質(繁殖音や婚姻色など)が違う方向に進化すること(形質置換)に着目した考えであり、ある種が異種と一部分布を重ねて存在する場合に、同所集団だけで繁殖形質に変化が生じ、結果として同所的でない集団との間に繁殖形質のずれが生じ、種分化が起こるというものである。このモデルでは、種分化で新たに生じた種が分散し、他種と新たな二次接触域を形成することで次の形質置換を起こすという、玉突き的な種分化をも想定できるため、限られた地域のなかに多くの近縁種が存在する状態の創出メカニズムとして有望である。必要とされる条件も比較的シンプルであり、生物界で広範に起こってきた可能性がある。

## 2. 研究の目的

本研究の目的は、近縁な種ないし系統が複数見られる台湾のミナミヤモリ類とヌマガエル類を例に、近縁種との接触が繁殖形質の形質置換を引き起こすことによって集団を細分するような種分化が誘導され、そのようにして生じた種の分散によって新たな種の接触域が生じ、玉突き的に種分化が起こるという仮説を検証することである。上記の2種はともに種の識別にかかわる繁殖形質として求愛音を用いていると考えられる点を加味すると、次のような予測を引き出すことができる。a) 地理的に隣り合う系統は異なる求愛音を持つ、b) 2系統の接触域の集団では、単独でいる集団よりも異種との求愛音の違いがより顕著である、c) 最近分化した系統間、あるいは現在分化が進行している系統間では、求愛音の違いをもたらす遺伝子は中立的な遺伝子に先んじて分化している、d) 求愛音が明確に異なる種の間では交雑は認められない。本研究ではこれらの予測をテストする。

## 3. 研究の方法

上記の予測のテストのため、(1) 台湾における詳細な集団構造解析、(2) 求愛音の集団間比較、(3) 求愛音に変異をもたらす原因遺伝子の特定とその遺伝子の変異分析を行なうことを計画していたが、初年度に1をある程度進め、2について試料の一部を収集した段階で台湾への渡航が難しい状況になり、追加のデータや試料の入手ができなくなった。そこで幾つか方針を変更した。まず1について、接触域の分析の範囲を、台湾の複数系統が並行的に分散・侵入した琉球~九州の範囲に拡張した。2では求愛音の比較を主に種間の比較としたほか、種内集団間の違いについては、国内の種で代替して行った。3については断念した。

ミナミヤモリ種群とヌマガエル種群の双方で、台湾において野外調査と標本収集を行った。ミナミヤモリ種群では、既存の情報から複数の系統が接していると予想される台湾北部、東北部、西部丘陵地、東部、南部で調査した。加えて、分散先で複数系統が出会ったと考えられる九州と大隅諸島でも密な調査を実施した。ヌマガエル種群については、台湾の東北部から南東部にかけて密な調査を行った。また、台湾以外の地域でもサンプリングを行い、既存の試料と合わせて遺伝解析に供した。

標本の分析は、外部形態形質、mtDNAの部分配列解析、MIG-seq法による核DNAの一塩基多型解析によった。それらのデータに基づき、複数の系統が出会っている地域を絞り込むとともに、接触域における交雑の有無について検討した。

求愛音は、ミナミヤモリ種群については録音機を設置した実験室のアリーナ内で雌雄を対面させることで、ヌマガエル類については現地で夜間に実際に繁殖活動を行っている状況下で録音した。録音データをもとに音声解析を行い、優占周波数/基本周波数、パルス長、パルス間隔を測定し系統間および同一系統内の地域集団間で比較を行った。

#### 4. 研究成果

ミナミヤモリ種群の標本分析の結果、台湾西部系統と中部丘陵地系統については正確な境界域の特定に至り、両者が側所的に分布することが確認できた。両者の間に交雑個体はみつからなかった。一方、東北部系統と、それを挟むように分布する北部・東部系統の接触帯は地理的にかなり入り組んでおり、所々交雑も生じていることが分かった。台湾南部における西部系統と東部系統の境界は十分に絞り込めなかった。

一方、大隅諸島では台湾の東部の系統、北部の系統、台湾の離島だけに見られる系統のそれぞれと姉妹群をなす3系統が混在している地域があることが確認され、そのうちの2系統は九州でも分布を接していた。このうち、台湾東部系統と離島系統に対応する2系統の組み合わせで広範囲な交雑が示唆された一方、東部系統と北部系統に対応する組み合わせでは、交雑は確認されなかった。

ミナミヤモリの求愛音について、台湾東北部系統と、それと隣接する北部系統の間でパルス間隔に顕著な違いがみられ、前者で長く、後者が短かった。台湾東北部系統は、系統的に近い八重山諸島集団のパルス間隔よりも明らかに長く、一方北部系統は、近いクレードに含まれ、単独で分布する宮古島の系統よりも明らかにパルス間隔が短かった。すなわち、台湾で隣接する2系統は、琉球産の姉妹系統と比べ、それぞれ違いが際立つ方向の求愛音を持っているといえる。また、中琉球において、パルス間隔の長い同属別種と同所的にいるミナミヤモリ集団、単独で分布するミナミヤモリ集団を比較したところ、前者でパルス間隔が有意に短かった。これも、同所域で繁殖音の違いが際立つ方向の変異ということができ、台湾の事例とともに形質置換仮説とよく整合する。ただし、台湾東北部系統と北部系統の間には一部、交雑が起こっており、この点では、形質置換仮説からの予測と食い違う。今後、交雑が生じている地域とそうでない地域の間で鳴き声を分析するなどし、その意味について理解していく必要がある。

求愛音の分析ではもう一点、台湾中部丘陵地系統が、決まったパルス間隔をもたない「不規則型」の繁殖音を発することが分かった。「不規則型」の求愛音を持つヤモリ属の種は、鳴き声による種認知ができないことが示唆されており、これまで、異種との接触機会が多くない分布の辺縁部でだけ確認されていた。また、不規則型の種が異種と接している状況では、例外なく自然交雑が確認されている。多くの系統が存在する台湾において不規則型の種が見つかったことは予想外であり、またこの系統と地理的に隣接する西部系統との間で交雑が確認できなかったこともうまく説明できない。いずれにせよ、台湾における「不規則型」種の発見は、形質置換—玉突き種分化のシナリオには整合せず、少なくともこの系統に関しては、違った分化メカニズムを想定する必要がある。

ヌマガエルについて、台湾のサンプルに、日本本土、琉球列島、大陸系統のサンプルを加え、mtDNA部分配列とMIG-seq法による核DNA配列の解析を行ったところ、台湾東部系統と西部系統の接触域をほぼ正確に把握することができた。両者は遺伝的に明確に異なっているが分布を接しており、北東部と南東部それぞれで狭い交雑帯を形成していた。台湾東部系統は他のいずれの集団とも遺伝的に異なっており、独立種とみなすべきことが示唆された。そのほか、先島諸島のサキシマヌマガエルに加え、日本本土の集団も他から区別できることが明らかになった。

台湾のヌマガエル2系統の繁殖音を、沖縄島集団（台湾西部系統に近縁）、西表島集団（他のいずれとも大きく分化したサキシマヌマガエル）とともに分析した。その結果、パルス長とパルスレートにおいてサキシマヌマガエルの繁殖音が他と大きく異なることがあらためて示された。また、同じ2変数において、台湾東部系統と台湾西部系統の間にも違いが認められた。一方、東部系統をまたぎながらも遺伝的にはともに西部系統である台湾北部と南部の集団の間に明確な違いはなかった。交雑集団の鳴き声は東西2系統の中間的な値を示す傾向にあったが、地点数、サンプル数ともに不十分であり、追加の試料が必要である。

台湾の東西の系統でパルス長とパルスレートに違いがあったという結果は、これら2変数が系統特異的であり、種認知に寄与している可能性を示している。とはいえ、接触域付近と、そこから離れた地域間の比較は行えておらず、その形質置換については今後の検討課題である。

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 岡本康汰・城野哲平・戸田守	4. 巻 30
2. 論文標題 飼育下におけるミナミヤモリとヤクヤモリの産卵回数，産卵間隔，および貯精期間	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Akamata	6. 最初と最後の頁 21,25
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6件（うち招待講演 0件/うち国際学会 1件）

1. 発表者名 城野哲平・Hui-yun Tseng・岡本康汰・戸田守
2. 発表標題 ヤモリ属の「パタンなし」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. 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 岡本康汰・城野哲平・和智仲是・富永篤・戸田守
2. 発表標題 国内外来種ミナミヤモリは在来ヤモリに対して侵略的か？交雑帯の遺伝的構造の経時変化
3. 学会等名 第67回日本生態学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 和智仲是・富永 篤・ Chi-Shiun Wu・ 城野哲平・ 佐藤行人・ 上原みなみ・ 戸田 守
2. 発表標題 ミトコンドリアDNAと核DNAからみた日本・台湾産ヌマガエル類の遺伝的集団構造と交雑帯の位置
3. 学会等名 日本爬虫両棲類学会第59回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 岡本康汰・谷岡仁・末吉豊文・松尾公則・城野哲平・戸田守
2. 発表標題 求愛コールによる交配前隔離は完全か？ ヤモリ属の接触域における遺伝学的評価
3. 学会等名 第68回日本生態学会大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 城野哲平・戸田守
2. 発表標題 繁殖形質置換が副次的にもたらすヤモリの集団間の繁殖形質の分化
3. 学会等名 日本動物行動学会第40回大会ラウンドテーブル「繁殖行動の進化を左右する生態環境の影響」
4. 発表年 2021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
研究 分担者	和智 仲是  (Wachi Nakatada)  (40635299)	琉球大学・熱帯生物圏研究センター・助教   (18001)	

6. 研究組織（つづき）

	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
研究分担者	富永 篤 (Tominaga Atsushi)  (60452968)	琉球大学・教育学部・准教授  (18001)	
研究分担者	城野 哲平 (Jono Teppei)  (70711951)	広島修道大学・人間環境学部・准教授  (35404)	

	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
研究協力者	林 思民 (Lin Si-Min)	国立台湾師範大学・生命科学院・教授	
研究協力者	巫 奇勳 (Wu Chi-Shiun)	中國文化大学・生命科学系・副教授	
研究協力者	岡本 康汰 (Okamoto Kota)	琉球大学・大学院理工学研究・博士後期課程	

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		
台湾	国立台湾師範大学	中國文化大学	