

令和 6 年 6 月 21 日現在

機関番号：10101

研究種目：若手研究

研究期間：2021～2023

課題番号：21K15160

研究課題名（和文）生殖隔離における種間非対称性の進化生態学的起源

研究課題名（英文）Evolutionary Ecological Origins of Interspecific Asymmetry in Reproductive Isolation

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） 3,600,000円

研究成果の概要（和文）：新たな環境への局所適応では、その初期で適応度が低い個体が大半を占め、集団サイズは小さく、適応するにつれて個体数が回復する。古典的な理論では集団サイズが一定と仮定される一方、本研究では個体群動態を明示的に考慮したモデルを構築し、急速な適応とそれに伴う絶滅リスクと引き換えに生殖隔離の進化速度が加速するという理論を「種分化の不死鳥仮説」と命名した。また、オオヨモギハムシの北海道野外集団を用いた交配実験とゲノム解析では、交配の選好性に関わる体表炭化水素組成が分化していることが判明した。交配前隔離の非対称性も確認され、その起源が親集団の個体群動態に起因することが示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本課題では、親集団の絶滅リスクを考慮した種分化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、交配前隔離の進化的起源の理解を目指した。種分化は新たな種を生み出すメカニズムであり、継続的に種分化が繰り返されることで生物多様性が創出・維持されている一方、その背後には集団の絶滅リスクが進化を促進する可能性が明らかとなった。「種分化の不死鳥仮説」は従来の古典的な種分化モデルでは到達できなかった知見であると同時に、今後の更なる実証研究が待たれる。

研究成果の概要（英文）：In the initial stages of local adaptation to a new environment, most individuals have low fitness, the population size is small, but as adaptation progresses, the population size recovers. Classically, population size is assumed to be constant, but in this study, we have constructed a model that explicitly considers population dynamics. We have named the theory that the rate of evolution of reproductive isolation is accelerated under the high risk of extinction as the 'phoenix hypothesis of speciation'. Furthermore, mating experiments and genome analysis using *Chrysolina angusticollis* populations in Hokkaido, Japan, revealed that the composition of cuticular hydrocarbons, which are involved in mating preferences, have become differentiated. Asymmetric pre-mating isolation was also detected, and its origin was suggested to be due to the historical population dynamics of the parental populations.

研究分野：数理生物学

キーワード：種分化 生殖隔離 生物地理 数理モデル

様式 C-19、F-19-1 (共通)

1. 研究開始当初の背景

- (1) 種分化は新たな種を生み出すメカニズムであり、継続的に種分化が繰り返されることで生物多様性が創出・維持されている。近縁種同士は地理的に異なる生息域に分布する傾向にあり、これは種分化後の分布拡大と二次的接触の歴史を反映している。一方、生殖隔離が不完全な近縁種が互いに接する地域では交雑が観察されることも多い。出会った近縁種が遺伝子流動に直面したのち、分化したそれぞれのグループとして維持されるのか、あるいは一つの集団に融合してしまうのか、多くのシナリオの実証・理論研究が必要とされている。
- (2) 生殖隔離が不完全な近縁種が出会う交雑帯では、互いに不利益な交雑を避けるよう、交配前隔離として同類交配が強化され、交雑の完全な停止がもたらされる。これは、交雑に対する交配後の不利益がある場合、配偶者選択に影響する形質へ性淘汰がはたらくためである。しかしながら、交配前隔離の強化がすべての近縁種間で均等に起きるとは限らず、そこには先ほどの進化速度とは異なる非対称性が潜んでいる。強化による理論では、より不利益を被る立場の種の交配前隔離が進化しやすいと予測するが、近年、交配後隔離のコストが同じ近縁種間でも、非対称な交配前隔離が動植物の広範なグループで進化することが明らかになってきた。つまり、交雑帯の近縁種間関係に基づく強化のメカニズムだけでは説明がつかない生殖隔離の進化パターンが存在している。

2. 研究の目的

- (1) 本研究課題では、要因が未解明である交配前隔離の種間非対称性やその進化速度について、二次的接触による交雑帯の相互作用のみではなく、それ以前の種分化メカニズムを考慮した統合的シナリオの提唱を実証と理論の両側面から試みる。特に、理論的側面においては、適応度地形理論を個体ベースシミュレーションに応用する。親集団が過去に経験した環境変動や絶滅リスクを個体群動態として明示的に考慮することにより、適応プロセスが生殖隔離の進化速度に与える影響を定量化する。
- (2) 実証研究例として、飛翔能力が欠如しているオオヨモギハムシ *Chrysolina angusticollis* の北海道野外集団を用いる。本種の野外集団は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。RAD-seqによって得られる遺伝的多型情報を解析し、集団分化の時期、現在の遺伝子流動の量、分化後の遺伝子流動量の推移を推定する。交配前隔離の強度定量には、交配実験およびガスクロマトグラフィー質量分析(GC-MS)を用いた体表面化学組成解析を行う。

3. 研究の方法

- (1) 適応度地形モデル上における進化プロセスと雑種個体適応度の定式化を目指し、数理モデル構築および計算機シミュレーションを実施する。具体的には、フィッシャーの幾何モデルを個体ベースモデルに拡張する。
- (2) 野外集団のゲノム解析による非対称交配前隔離の進化シナリオ推定を行う。各集団20個体の総計400個体からRAD-seqによって遺伝的多型情報を再活用し、進化史における個体数遷移の推定を高精度に行う。また、集団遺伝学的手法(e.g., Isolation-Migrationモデル)を用い、集団分化の時期、現在の遺伝子流動の量、分化後の遺伝子流動量の推移を推定することで、過去のボトルネックや遺伝子流動の強さから種分化シナリオを考察し、交配前隔離への寄与とその重要性を議論する。
- (3) 非対称交配前隔離の機序の特定を行う。交配実験およびガスクロマトグラフィー質量分析(GC-MS)を用いた体表面化学組成解析により、オオヨモギハムシの同類交配は視覚ではなく化学シグナルに基づくことを示す。

4. 研究成果

- (1) 数理モデルによる生殖隔離の進化速度に関する研究では、集団サイズの動態を明示的に記述した個体ベースモデルを構築することにより、突然変異の蓄積による適応プロセスを単純化せずに追跡した上で、種分化可能性について議論する方針とした。新たな環境への適応では、その初期(適応度地形の麓に位置する時点)では適応度が低い個体が大半を占めるため、この絶滅リスクを回避するためには、適応度を大幅に回復させる

ような、表現型上も大きな効果を持つ突然変異 (**large-effect mutation**) の発生と蓄積を待たなければならない (図 1 左)。そのような変異を獲得できた集団に限り、集団サイズは急速な減少を経て回復に至る (図 1 右)。一方、効果の小さな変異を獲得する場合は適応度の回復が十分ではなく、結果として集団は絶滅に至ってしまう。種分化の程度を測るため、絶滅を回避して長期にわたって生存した親集団同士を交雑させ、その雑種個体の適応度計算をおこなった。同一環境への適応とその後の雑種個体の適応度低下 (突然変異順位種分化による接合後隔離) を考える場合、親集団が効果の大きな変異を蓄積した進化的背景を持っている場合の方が、小さな効果量の変異を蓄積した場合よりも雑種適応度低下の度合いが大きいことが判明した。雑種個体の表現型が適応度の頂点から離れる程度は、効果の大きな変異を組み合わせた時の方が遠くまで離れてしまうのは直感的である。つまり、絶滅リスクが高い場合は大きな変異を獲得した集団が生存し、そうした集団間同士の生殖隔離強度は高くなる。このように、急速な適応とそれに伴う絶滅リスクと引き換えに新種誕生の確率が高まるという理論を‘種分化の不死鳥仮説 (The phoenix hypothesis of speciation)’ と命名した。

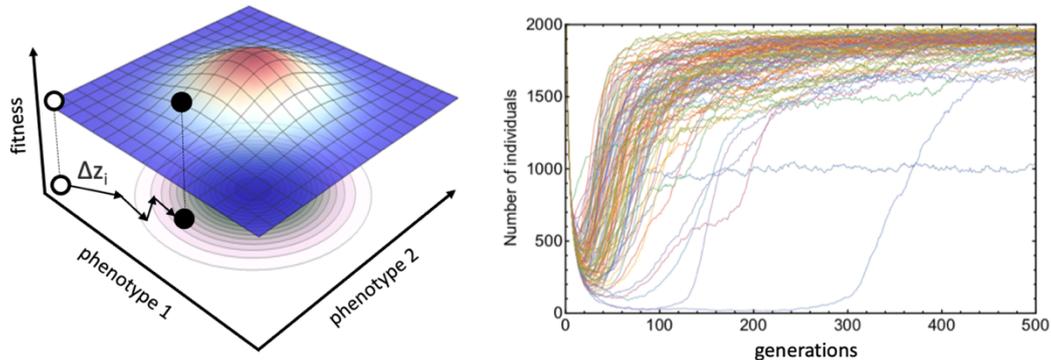


図 1. (左) 適応度地形上で個体が突然変異を蓄積しながら適応する例。白丸の適応度が低い地点を出発し、黒丸の地点まで 4 つのランダムな変異 (黒矢印) を蓄積している。(右) 集団の個体数は適応プロセスの初期で大幅に減少し、大きな絶滅リスクを経験したのち回復する。

- (2) 北海道内で互いに隣接する側所的集団各 20 個体、計 20 集団の総計約 400 個体から RAD-seq によって分子系統解析および集団構造解析を行い、分岐年代推定を行った。各集団の遺伝的距離は非常に小さく、集団が地理的に隔離しされてからの経過時間は短く推定される一方、交配前隔離の強度は平均 84%ほどと高く、非対称性も検出された。集団は互いに接しているにもかかわらず、過去の遺伝子流動も検出されなかったため、多くの集団間で交配前隔離が遺伝子流動の障壁として機能していることが予想された。
- (3) 近縁種同士が互いに接する交雑帯において、各集団のガスクロマトグラフィー質量分析から体表面化学組成解析を行ったところ、集団内の雌雄では同じ組成を持つ一方で、集団間では異なる組成を持つことが明らかとなった (図 2)。この傾向は隣接する集団の 23 の組み合わせについて同様であり、交配相手の選択に関わる形質である体表炭化水素が遺伝的距離と比較して高い進化速度で発達していることが判明した。そのほかの生物地理的解析と合わせ、親集団における過去の集団サイズの減少が交配前隔離の急速な進化に寄与している可能性が示唆された。

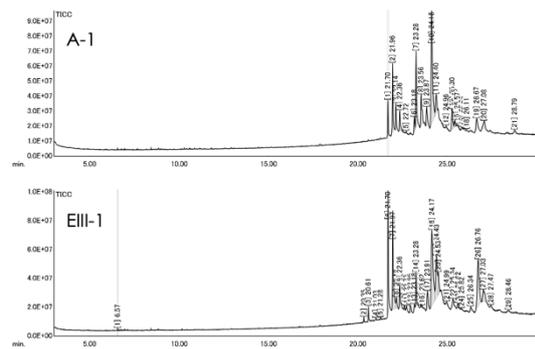


図 2. 隣接する 2 集団 (A-1 と EIII-1) の体表炭化水素組成。

本研究課題について、論文での発表に加え国際学会発表 5 件のうち 3 件が招待講演であった。特に、種分化の統合的研究を目指したワークショップ (IoS Integration Workshop, フィンランド) および Gordon Research Conference (Speciation 2023, イタリア) ではディスカッションリーダーを務め、セッションの企画ならび欧米を中心とした研究者ネットワークの構築を目指した。前者のワークショップの議論では、著者総勢 45 名のオピニオン論文として実を結んだ。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計5件（うち査読付論文 5件／うち国際共著 1件／うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Yamaguchi, R. Wiley B., and Otto, S.P.	4. 巻 289
2. 論文標題 The phoenix hypothesis of speciation	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Proc. Roy. Soc. B	6. 最初と最後の頁 20221186
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1098/rspb.2022.1186	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 Kyogoku, D., and Yamaguchi, R.	4. 巻 36
2. 論文標題 Males and females contribute differently to the evolution of habitat segregation driven by hybridization	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Journal of Evolutionary Biology	6. 最初と最後の頁 515-528
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/jeb.14156	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 Yamaguchi Ryo, Iwasa Yoh, Tachiki Yuuya	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 -
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 -
1. 著者名 Matsubayashi Kei W., Yamaguchi Ryo	4. 巻 64
2. 論文標題 The speciation view: Disentangling multiple causes of adaptive and nonadaptive radiation in terms of speciation	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Population Ecology	6. 最初と最後の頁 95-107
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1002/1438-390X.12103	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

1. 著者名 Yamaguchi Ryo, Matsubayashi Kei W.	4. 巻 64
2. 論文標題 Reply to Kagawa's comment: Quantifying mixture modes of evolutionary radiations	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Population Ecology	6. 最初と最後の頁 127-129
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/1438-390X.12114	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9件 (うち招待講演 3件 / うち国際学会 5件)

1. 発表者名 Ryo Yamaguchi
2. 発表標題 The phoenix hypothesis of speciation: reproductive isolation among populations experiencing extinction risk
3. 学会等名 The 3rd AsiaEvo Conference (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Ryo Yamaguchi
2. 発表標題 Population range expansion before secondary contact promotes heterosis
3. 学会等名 The 71st Annual Meeting of the Ecological Society of Japan
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 山口諒
2. 発表標題 種分化サイクルにおける個体群動態 - 種多様性創出の理解に向けて -
3. 学会等名 第39回個体群生態学会 (招待講演)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Ryo Yamaguchi, Bryn Wiley, and Sarah P. Otto
2. 発表標題 The phoenix hypothesis of speciation: Genetic divergence when populations face a changing environment
3. 学会等名 Evolution (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Ryo Yamaguchi
2. 発表標題 Macroevolutionary patterns of diversification and implications for species persistence
3. 学会等名 Gordon Research Seminar (Speciation 2023) (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Ryo Yamaguchi
2. 発表標題 The phoenix hypothesis of speciation: reproductive isolation among populations experiencing extinction risk
3. 学会等名 Gordon Research Conference (Speciation 2023) (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 山口諒
2. 発表標題 種分化の不死鳥仮説
3. 学会等名 日本生態学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 山口諒
2. 発表標題 Dynamics of speciation rate in an island biogeography framework
3. 学会等名 日本生態学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Ryo Yamaguchi, Yoh Iwasa, Yuuya Tachiki
2. 発表標題 Speciation rates in an archipelagic system decline with species number
3. 学会等名 Evolution 2021 (国際学会)
4. 発表年 2021年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 山口諒	4. 発行年 2024年
2. 出版社 共立出版	5. 総ページ数 176
3. 書名 新たな種はどのようにできるのか？ 生物多様性の起源をもとめて	

〔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
---------	---------

カナダ	University of British Columbia			
-----	-----------------------------------	--	--	--