

令和 2 年 6 月 17 日現在

機関番号：14501

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2016～2019

課題番号：16H04844

研究課題名(和文) 機械的生殖隔離による種分化：交尾器形態分化の要因と帰結

研究課題名(英文) Speciation by mechanical reproductive isolation: Causes and consequences of genital diversification

研究代表者

高見 泰興 (Takami, Yasuoki)

神戸大学・人間発達環境学研究科・准教授

研究者番号：60432358

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,000,000円

研究成果の概要(和文)：生物多様性創出の根源過程である種分化のメカニズムを理解するために、交尾器形態の種特異的な多様化を示すオオオサムシ類を用いた実証研究を行った。交尾器形態には性的対立による拮抗的淘汰がはたらくことを示し、その結果として、雌雄交尾器形態の共進化が駆動されることを明らかにした。種間の二次的接触によって不適応な交雑が生じる場合、交尾器形態に強化淘汰がはたらく、形質置換が生じることで、種間差が増加することも明らかになった。また、このように生じた交尾器形態の地理的変異によって、集団間の更なる生殖隔離がもたらされることも見いだした。交尾器形態の発生過程を記述し、形態分化をもたらす発生基盤も明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

生物多様性を生み出す過程を理解することは、ヒトを含む生物の起源を理解することにつながる点で学術的意義がある。

生物の見せる興味深い生態、行動、進化を学ぶことで、人を取り巻く生物環境に目を向け、興味を持つきっかけを提供しうる点で社会的意義がある。

研究成果の概要(英文)：In order to explore the mechanism of speciation via mechanical reproductive isolation, we performed ecological, evolutionary and developmental studies using *Ohomopterus* ground beetles that possess species-specific genital morphologies. Sexually antagonistic selection was revealed to operate in male and female genitalia, resulting in coevolutionary diversification between sexes. Difference in genital morphology increased at the secondary contact of species, suggesting reproductive character displacement driven by reinforcing selection. Additionally, this process generated further geographical variation in genital morphology within species and resulted in incipient speciation. Morphogenetic processes of male and female genitalia were described, thereby the developmental basis of genital diversification was inferred.

研究分野：進化生態学

キーワード：交尾器 性淘汰 形質置換 種分化 エボデボ

## 1. 研究開始当初の背景

種分化は、生物多様性を生み出す根源的過程である。今世紀に入り、自然淘汰や性淘汰によって生じる形質分化が、種分化を推し進める原動力であることが実証されつつある。現在は、マクロレベルの力学（淘汰）とミクロレベルのメカニズム（遺伝発生基盤）を統合し、種分化現象の多角的、統合的理解を目指す段階にある。

交尾器形態の分化は、種分化を推進する可能性がある。交尾器形態の種間差が、交雑を妨げる機械的生殖隔離をもたらすという証拠が、近年蓄積されつつある。動物の交尾器形態は種間で極めて多様なため、交尾器形態の分化による種分化は普遍的と考えられる。しかし、本仮説はしばしば否定的にとらえられ未だ十分な検証が行われていない。そこで我々は、機械的生殖隔離の先駆的研究対象であるオオオサムシ類を用い、本仮説についてマクロとミクロの両視点から多角的な検証を行うことを考えた。

申請者らはこれまで、雌雄交尾器に種特異的な対応を持つオオオサムシ類を用いて種分化機構の解明を進めてきた。研究には二つの大きな課題がある。一つは「局所適応と形質分化」であり、もう一つは「集団の二次的接触」である。局所適応と形質分化では、集団内で生じる性淘汰による交尾器形態の多様化と、交尾器形態の遺伝的基盤の解明を目指している。申請者はこれまで、精子競争による性淘汰が交尾器形態の多様化に関連することを明らかにした。さらに、形態分化をもたらす性淘汰を検出することで、交尾器形態の多様化要因の直接的な検証ができると期待される。

交尾器の遺伝発生基盤の解明は一部の実験動物に限られるが、申請者らはオオオサムシの初期胚発生と交尾器形態の QTL マップを明らかにしており、候補遺伝子の比較発現解析の試みもある。今後、形態分化と種分化をミクロの視点から理解するには、交尾器形態に関わる形態形成過程の解明と、候補遺伝子の特定が必要である。

第二の課題である集団の二次的接触では、形質分化が雑種形成をさまたげれば種分化に至るが、交雑による遺伝子流動が強ければ分集団は再び融合する。ここでのカギは、雑種形成に対してはたらく淘汰である。申請者はこれまで、種間の形態の不一致によって雌雄の交尾器が破損し、雑種形成がさまたげられることと、中間的な交尾器形態に負の淘汰がはたらくことを明らかにした。しかし、このような淘汰が種分化の初期にはたらき、種分化を促進したか否かは明らかでない。また、雑種形成に対する淘汰は、交尾器形態の分化（形質置換）を生じさせる。交尾器形態の形質置換の実証例は極めて限られるが、オオオサムシでは交尾器形態の形質置換パターンを示す種があり、実証可能性が高いと予想された。

## 2. 研究の目的

(1) 形態分化の淘汰要因： ①交尾器形態を多様化させた性淘汰と、②形質置換をもたらした自然淘汰の検出を試みる。

(2) 形態分化が種分化におよぼす影響： 交尾器形態の分化が種分化を促進する効果を定量的に把握する。

(3) 発生学的基盤： 交尾器形態の発生過程と形態分化が生じる段階を明らかにし、交尾器形態の分化をもたらす発生学的要因の特定を行う。

## 3. 研究の方法

(1) 形態分化の淘汰要因： ①交尾器形態を多様化させた性淘汰と、②形質置換をもたらした自然淘汰の検出を試みた。性淘汰の検出は、オオオサムシ亜属で 2 番目に大型化した交尾器部位を持つアオオサムシの交尾実験に基づいて行った。

形質置換とそれをもたらした自然淘汰の検出は、交雑帯を形成するマヤサンオオオサムシとイワキオオオサムシの形態変異と交雑回避能力の定量、および集団遺伝解析に基づいて行った。

(2) 形態分化が種分化におよぼす影響： 交尾器形態の分化が種分化を促進する効果を定量的に把握することを試みた。連続的な変異を持つマヤサンオオオサムシ亜種間の交雑実験により、

機械的生殖隔離を生じる形態差を定量した。

(3) 発生学的基盤： マヤサンオサムシの各亜種，ならびに近縁で交尾器形態の異なるイワキオサムシ，ドウキョウオサムシの幼虫と蛹をマイクロ CT により観察し，交尾器形態の発生過程と形態分化が生じる段階を明らかにすることを試みた。これらを元に，交尾器形態の発生ステージの解明と，交尾器形態の分化をもたらす発生学的要因の特定を行った。

#### 4. 研究成果

##### (1) -① 形態分化の淘汰要因： 交尾器形態の多様化をもたらす性淘汰

種特異的な交尾器部位である雄の交尾片と雌の膣盲嚢に，性的対立による拮抗的な淘汰がはたらいていること，それが雌雄交尾器サイズの共進化をもたらしていることを明らかにした。これらの淘汰は，より長い交尾片が雌の卵廃棄を通じて雄の相対的な受精成功を高めうること，より長い膣盲嚢がそれに対抗しうることによって生じていることが示唆された (図 1)。

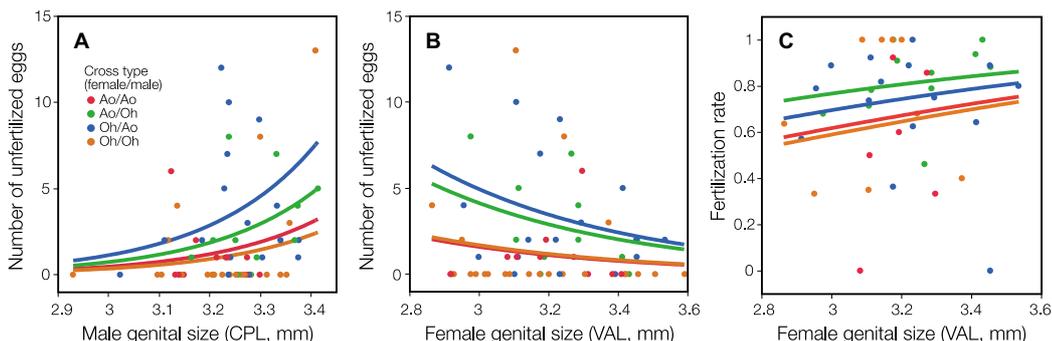


図 1 雌雄交尾器サイズと適応度成分の関連。4 タイプの雌雄集団の組み合わせを，色で表している。

加えて，雌雄交尾器サイズの集団間変異により，雌により大きなコストがかかると考えられる集団では，有効集団サイズの低下が観察された。よって，性的対立による性淘汰は，雌雄交尾器の拮抗的共進化を駆動することに加え，個体群動態にも影響することが示された。

(Takami *et al.* 2018. *Evolution*)

##### (1) -② 形態分化の淘汰要因： 形質置換をもたらす自然淘汰

マヤサンオサムシの雌雄交尾器サイズ (交尾片と膣盲嚢) が，イワキオサムシとの接触集団において増加するという，生殖適形置換のパターンを検出した (図 2)。また，Structure と NewHybrids を用いた集団遺伝学的解析より，両種のあいだには頻繁な交雑が生じていることが明らかとなった (図 3)。よって，検出された交尾器形態の形質置換は，生殖隔離が不完全な種分化途中の種間に生じた，生殖隔離の強化過程による可能性が示唆された。

(Nishimura *et al.* in preparation)

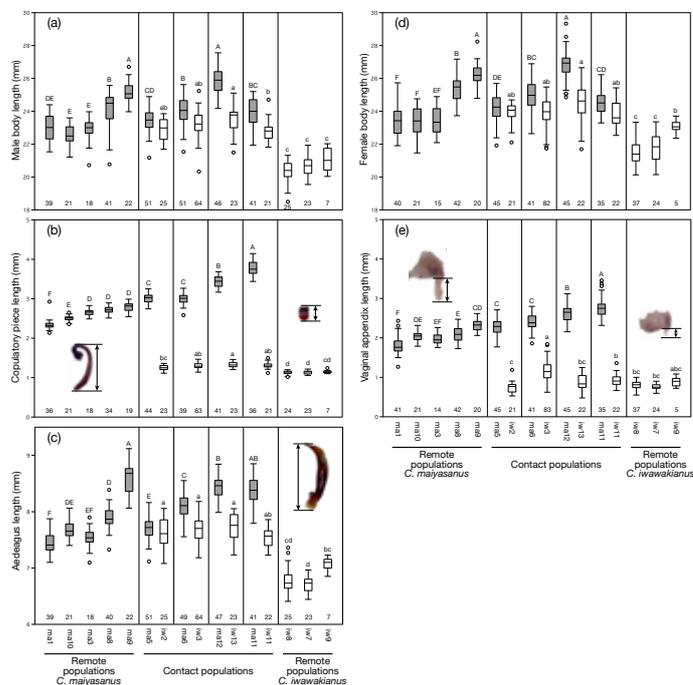


図 2 マヤサンオサムシ (灰色) とイワキオサムシ (白) の，雄体長 (a)，雄交尾片長 (b)，雄陰莖長 (c)，雌体長 (d)，雌膣盲嚢長 (e) の地理的変異。

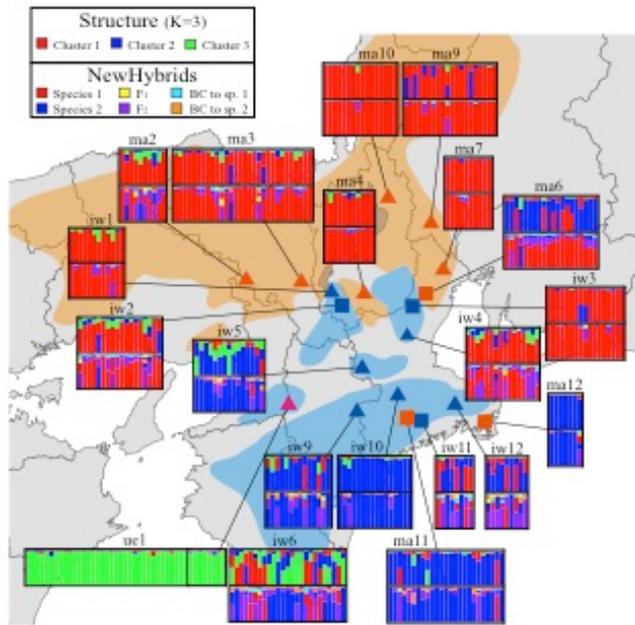


図3 マヤサンオサムシ, イワキオサムシ, ドウキョウオサムシの集団遺伝学的組成. マイクロサテライト 12 遺伝子座に基づく.

### (2) 形態分化が種分化におよぼす影響

マヤサンオサムシにおける交尾器形態の生殖適形質置換により生じた地理的変異が, 種内の地理的集団間 (亜種間) の生殖隔離をもたらしていることを明らかにした. 交尾器サイズの不一致が大きくなるほど, 交尾の際の精包受け渡し率は低下した (図4). これは, 種間相互作用による種分化仮説 (Hoskin et al. 2010) を支持する新たな例であると考えられた. (Xia *et al.*, in preparation)

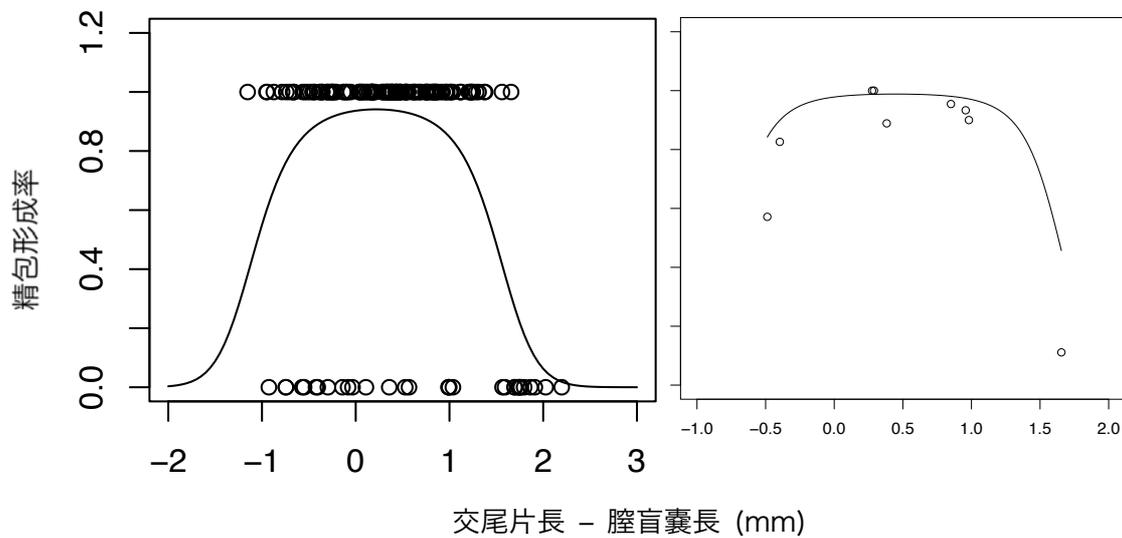


図4 雌雄交尾器サイズの一致と交尾成功との関係. 左は個体レベル, 右は集団レベルの結果.

### (3) 発生学的基盤

雄の交尾片と雌の腔盲囊が, 蛹の期間に主に形成されることを明らかにした (図5, 6). また, 種間の形態分化は, 雄では発生タイミングの差, 雌では発生速度の差によって生じていることを明らかにした. これらの知見は, 今後の遺伝子発現解析を行ううえで, 重要な情報をもたらすものである. (Terada et al. in review)

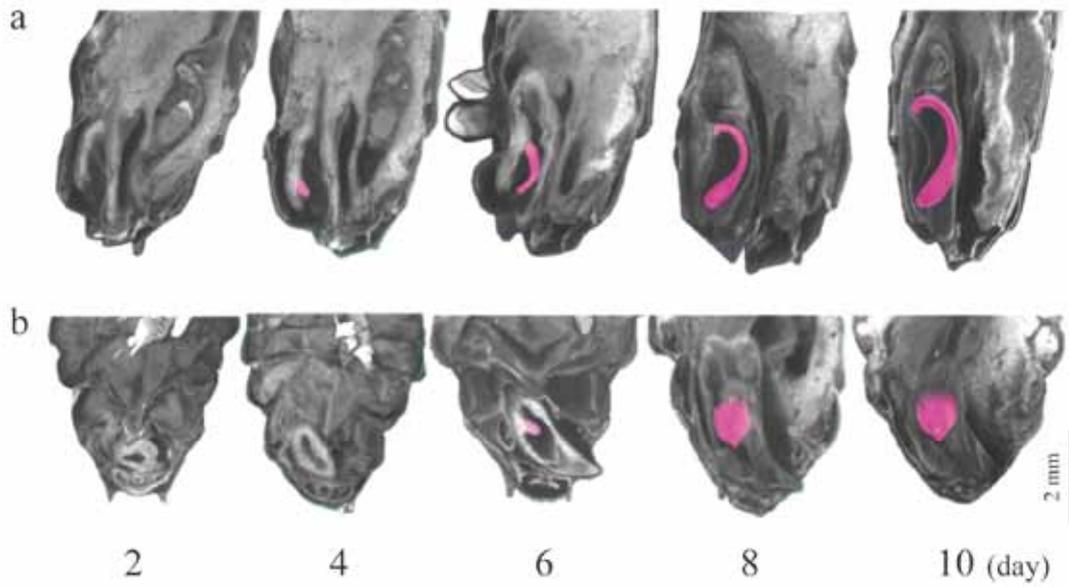


図5 蛹期における雄交尾器（交尾片：ピンク）の発生過程。マヤサンオサムシ(a), イワキオサムシ(b).

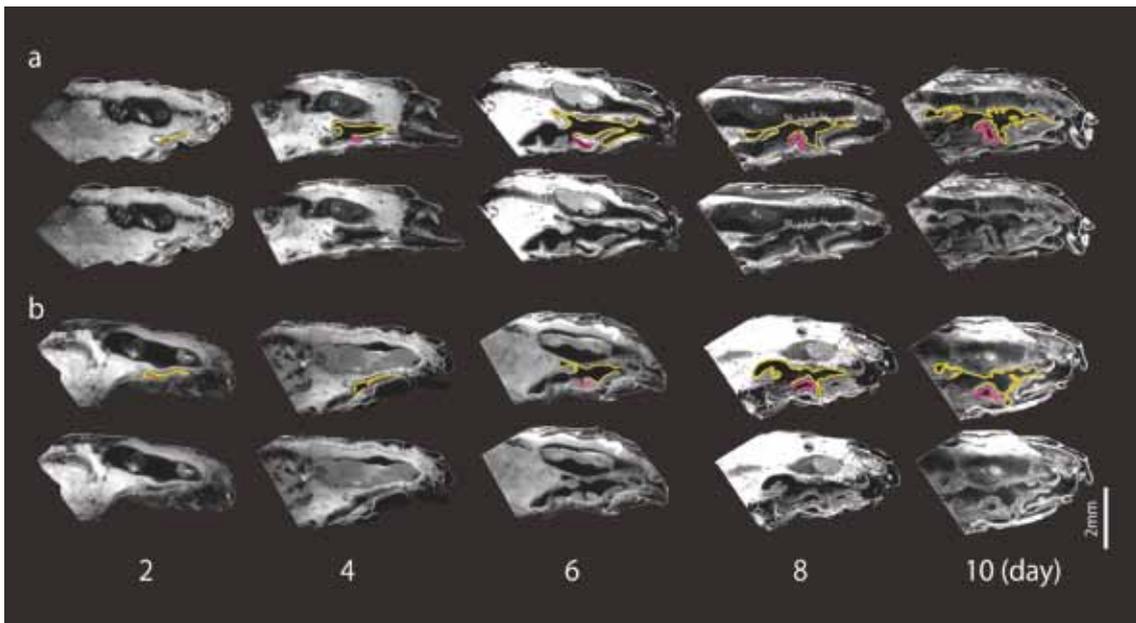


図6 蛹期における雌交尾器（膻盲囊：ピンク）の発生過程。マヤサンオサムシ(a), イワキオサムシ(b).

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 3件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Takami, Y., Fukuhara, T., Yokoyama, J. and Kawata, M.	4. 巻 72
2. 論文標題 Impact of sexually antagonistic genital morphologies on female reproduction and wild population demography	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Evolution	6. 最初と最後の頁 2449-2461
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/evo.13603	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 高見泰興	4. 巻 52(13)
2. 論文標題 昆虫の種分化研究の現状と今後の展開 - 自然史とゲノミクスが出会う時	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 昆虫と自然	6. 最初と最後の頁 30-32
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 無
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 Takami, Y. and Osawa, T.	4. 巻 6
2. 論文標題 Ecological differentiation and habitat unsuitability maintaining a ground beetle hybrid zone	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Ecology and Evolution	6. 最初と最後の頁 113-124
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1002/ece3.1814	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 Fujisawa, T., Sasabe, M., Nagata, N., Takami, Y. and Sota, T.	4. 巻 5
2. 論文標題 Genetic basis of species-specific genitalia reveals a role in species diversification	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Science Advances	6. 最初と最後の頁 eaav9939
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1126/sciadv.aav9939	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 -

〔学会発表〕 計13件（うち招待講演 2件 / うち国際学会 2件）

1. 発表者名 西村 太良, 高見 泰興
2. 発表標題 交尾器形態の形質置換と交雑コスト回避の検証
3. 学会等名 日本進化学会第20回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 寺田 夏蓮, 平山 明宏, 高見 泰興
2. 発表標題 マイクロCTを用いた多様な交尾器形態の発生過程の解明
3. 学会等名 日本進化学会第20回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 高見泰興
2. 発表標題 生態と進化の間に介在する性的対立とオサムシの交尾器
3. 学会等名 日本蜘蛛学会第50回大会（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 西村太良, 夏天, 長太伸章, 曾田貞滋, 高見泰興
2. 発表標題 交尾器形態の形質置換と交雑コスト回避の検証
3. 学会等名 日本生態学会第66回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 夏天, 西村太良, 長太伸章, 曾田貞滋, 高見泰興
2. 発表標題 マヤサンオサムシの初期種分化における生殖器形態の影響
3. 学会等名 日本生態学会第66回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 寺田 夏蓮, 平山 明宏, 高見 泰興
2. 発表標題 マイクロCTを用いた多様な交尾器形態の発生過程の解明
3. 学会等名 日本生態学会第66回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 西村太良, 高見泰興
2. 発表標題 マヤサンオサムシの交尾器形態の地理的変異は生殖的形質置換か? : 雌雄両面からの検証
3. 学会等名 第65回日本生態学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 寺田 夏蓮, 平山 明宏, 高見 泰興
2. 発表標題 マイクロCTを用いた多様な交尾器形態の発生過程の解明
3. 学会等名 第65回日本生態学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Takami, Y. and Takahashi, S.
2. 発表標題 Detecting divergent sexual selection operating upon divergent genital morphologies
3. 学会等名 XXV International Congress of Entomology (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 西村太良, 高見泰興
2. 発表標題 マヤサンオサムシの交尾器形態の地理的変異は生殖的形質置換か? : 交雑のコストとコスト回避の可能性
3. 学会等名 第64回日本生態学会大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Takami, Y.
2. 発表標題 Causes and consequences of genital diversification in Ohomopterus ground beetles
3. 学会等名 35th the society of population ecology meeting (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 西村太良, 高見泰興
2. 発表標題 マヤサンオサムシの交尾器形態にはたらく強化淘汰の検出
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 寺田夏蓮, 平山明宏, 高見 泰興
2. 発表標題 種特異的な交尾器部位の極端な大型化に関わる発生過程
3. 学会等名 第67回日本生態学会大会
4. 発表年 2020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
連携研究者	曾田 貞滋  (Sota Teiji)  (00192625)	京都大学・理学研究科・教授    (14301)	
連携研究者	小薮 太輔  (Koyabu Daisuke)  (60712510)	東京大学・総合研究博物館・特任助教    (12601)	