

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 4 年 5 月 20 日現在

機関番号：18001

研究種目：基盤研究(A) (海外学術調査)

研究期間：2017～2020

課題番号：17H01675

研究課題名(和文)メダカ科魚類における種分化速度と性淘汰圧のグローバルパターンに関する研究

研究課題名(英文)Researches on global patterns of speciation rates and sexual selection pressure in the family Adrianichthyidae

研究代表者

山平 寿智 (Kazunori, Yamahira)

琉球大学・熱帯生物圏研究センター・教授

研究者番号：20322589

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 32,100,000円

研究成果の概要(和文)：熱帯はなぜかくも多様なのか？本研究では、メダカ科魚類をモデルシステムに、この問いに実証的に答える。アジア諸国から本科魚類全種を採集してその全種系統樹を作成し、各種の性的二型を測定・比較したところ、温帯より熱帯に分布するグループほど性的二型の程度が大きいことがわかった。また、インドネシア(ムナ島)に調査定点を設置して、熱帯種(ウオウオラエメダカ)の成熟個体の季節的出現パターンを調べたところ、季節性の乏しい熱帯では実効性比が大きくオスに偏ることがわかった。これらの結果は、熱帯では性淘汰圧が強いことを示している。強い性淘汰圧は種分化を促進するが故に、熱帯の多様性は高くなるのかもしれない。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究は、性淘汰圧が緯度に沿って大きく変化することを野生集団で示した、世界初の例である。「強い性淘汰圧が種分化を促進するが故に熱帯の多様性は高い」とする結論は、「生物多様性のグローバルパターンの研究」と「性淘汰による種分化の研究」というこれまで独立に発展してきた2つの研究トレンドを1つにまとめた、革新的なアイデアである。また本研究の成果は、「新種のゆりかご」たる熱帯地域の破壊が将来に渡る生物進化に致命的な影響を与えかねないことを示すものでもあり、学術的のみならず社会的な意義も非常に大きい。

研究成果の概要(英文)：Why is the tropics so diverse? In this study, we empirically answer this question, using medaka fishes (Adrianichthyidae) as a model system. First, estimation of the comprehensive species-level phylogeny and comparisons of their sexual dimorphisms revealed that the degree of sexual dimorphisms is negatively correlated with latitudes. Second, seasonal appearance patterns of mature individuals of a tropical species (*Oryzias woworae*) by semi-monthly samplings from Muna Island, Indonesia, revealed that operational sex ratios are largely male-biased in the tropics where seasonality is lacking. These results indicate that sexual selection pressures are stronger in the tropics than in the temperate zone. The stronger sexual selection pressures may promote speciation rates in the tropics, resulting in the high species diversity.

研究分野：進化生態学

キーワード：種分化 性淘汰 メダカ

1. 研究開始当初の背景

生物多様性の空間的不均一性を説明することは、古くから生態学/進化生物学の中心課題の一つであると共に、多様性の保全・管理という視点からもその重要性が指摘されている

(Gaston 2000). 近年、マクロ生態学の発展により、ローカルな生物多様性はリージョナルな多様性によって説明されることが次第に明らかになりつつある (Caley & Schluter 1997, Gaston 2000). これはすなわち、地球規模での生物多様性のパターンを決めている要因の解明が、学術的にも社会的にもこれまで以上にその重要性を増していることを意味している。

地球規模で見ると、多くの分類群においてその種多様性は赤道付近で高く、北と南へ緯度が増すにつれて低下するというパターンが見られる。では、なぜ熱帯の生物はかくも多様なのだろうか？種多様性の緯度パターンを説明する要因は様々挙げられているが、中でも、“種分化仮説”が近年注目を集めている (Mora et al. 2003, Mittelbach et al. 2007). すなわち、多様性の高い地域は種分化が速いというのである。種分化仮説は、珊瑚礁魚類、植食性昆虫、鳥類などを対象に、その妥当性が近年活発に議論されている (Mora et al. 2003, Berlocher & Feder 2002, Bromham & Cardillo 2003). しかし、そもそもなぜ低緯度地域は種分化が速いのだろうか？そのコンセンサスは未だ得られていない。

メダカ科魚類は東・東南アジアに37種生息しており、その多くが熱帯に分布している。これら熱帯のメダカの特徴は、オスの派手な二次性徴とそれに起因する顕著な性的二型にある。これは、熱帯のメダカが強い性淘汰にさらされていることを示唆している。近年、性淘汰が種分化に寄与しているという理論/実証研究がシクリッドやショウジョウバエをモデルに蓄積しつつある (Higashi et al. 1999, Doi et al. 2001, Wagner et al. 2012). 申請者は、この強い性淘汰こそが熱帯の生物多様性の創出に寄与していると考えているが、種分化速度の緯度勾配と性淘汰圧の緯度勾配を関連づけた研究は、理論的にも実証的にもこれまでにない。

また、そもそもなぜ熱帯は性淘汰圧が強いのかも不明である。申請者らは、日本列島に南北に広く分布するメダカ (*Oryzias latipes* 種群) を用いて、高緯度温帯域 (青森) では、短い繁殖可能期間に対する季節性適応の結果として、雌雄共に成熟個体が一年の短い期間に集中して出現するため、実効性比がほぼ1:1になることを明らかにした。このような環境では、特定のオスによるメスの独占が生じにくく、オス間の獲得メス数の差は潜在的に小さい、すなわち性淘汰圧は弱くなる。これに対し、繁殖期の長い低緯度温帯域 (沖縄) では、成熟メスの出現が季節的に分散し、成熟メスが同じ日に重複して出現する割合が確率的に低くなるため、実効性比がオスに偏り、オス間の繁殖成功度の潜在的な差が大きくなる (=性淘汰圧が強くなる) ことがわかった。さらに季節性の乏しい熱帯域では、成熟個体が一年を通じて出現するため、実効性比は雌雄の潜在的繁殖速度の比に一致して大きくオスに偏り、性淘汰圧が最大化することが理論的に予測される。しかし、“温帯 vs. 熱帯”という地球規模での実効性比の比較は、どの分類群においてもこれまでにない。

2. 研究の目的

本研究の目的は、メダカ科魚類をモデルシステムとして、地球規模での性淘汰圧の緯度勾配と種分化速度の緯度勾配の因果関係を明らかにすることにある。そのために、アジア諸国から本科魚類全種を採集して全種系統樹を作成し、その分岐パターンと、各種の地理的分布域、および各種のオスの二次性徴形質との関係に関する解析を行い、低緯度に分布するグループほど性的二型が大きく、かつ種分化が速いことを検証する。また、熱帯域 (インドネシア) に調査定点を設置して、ランダム採集した個体に占める成熟個体の季節的出現パターンを明らかにし、野生集団の実効性比が、高緯度温帯域から熱帯域まで各緯度の季節性に依って連続的に変化することの検証も行う。

3. 研究の方法

(1) 全種系統樹の推定と二次性徴形質の緯度間変異

メダカ科魚類全37種のうち、標本未収集だった8種を対象に採集調査を行い、4種の採集に成功した。計33種の標本からゲノムDNAを抽出し、Illumina-seqによりそれぞれの全ゲノム配列のショートリードを得た。これを公開済みのメダカ科魚類3種 (*O. latipes*, *O. dancena*, および *O. celebensis*) の参照配列にマッピングして、各種の全ミトゲノム配列、ならびに核遺伝子5つ (RAG1, Myh6, SH3PX3, Zic1, および TMO-4C4) の配列を得た。また、トウゴロウイワシ系魚 (ダツ目, カダヤシ目, およびトウゴロウイワシ目) 17種と、外群としてシクリッド科2種の配列もデータベースから得た。これらの配列を遺伝子ごとにアライメントにかけて、最尤法とベイズ法を用いて系統樹の推定を行った。

また、メダカ科各種について、最大体サイズ、尻鰭長 (体長比)、および背鰭長 (体長比) の性的二型の程度を測定した。各性的二型の程度について、それぞれが緯度と負の相関にあるかを、上の系統樹で系統補正しながら検定にかけた。

(2) 実効性比の緯度間変異

インドネシアのムナ島に調査定点を設置し、ウォウオラエメダカ *O. woworae* の定期採集を行った。採集は、月2回の頻度で1年間継続した。採集した個体は活かしたまま実験室に持ち帰り、室内で維持していたウォウオラエメダカの成熟個体と交配させた。そして、産卵あるいは受精の有無に基づいて各採集メスならびに採集オスの個体の成熟の有無をそれぞれ判別し、成熟メスと成熟オスの季節的出現パターンを明らかにした。

4. 研究成果

(1) 全種系統樹の推定と二次性徴形質の緯度間変異

全ミトゲノム配列によるメダカ科魚類全種系統樹推定の結果、本科魚類は大きく3つのグループ (*celebensis* group, *javanicus* group, および *latipes* group) に分かれることがわかった (図1)。*latipes* group は、主としてインドシナ半島から東アジアにかけて分布する種で構成されており、温帯域に分布する3種 (*O. sakaizumii*, *O. latipes*, および *O. sinensis*) は、このグループに属した。*javanicus* group は、東南アジア全域および南アジアに分布する種で構成されていた。*celebensis* group は、スラウェシ島固有種で構成されていた。

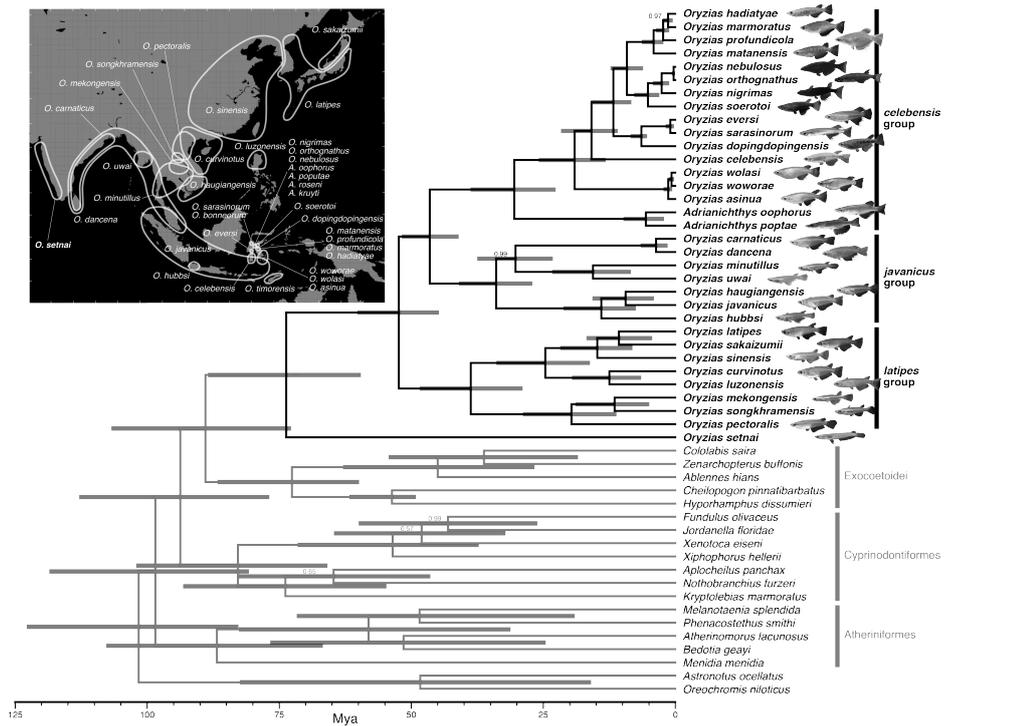


図1 メダカ科魚類 33 種のベイズ系統樹

各種の体サイズ、尻鰭長、および背鰭長の性的二型の程度は、緯度と強い負の相関を示すことがわかった (図2)。しかし、緯度を説明変数として系統一般化最小二乗法 (PGLS) にかけてところ、これら性的二型と緯度との間の負の相関は有意でなくなった。しかし、系統の寄与率と緯度の寄与率はほぼ同じであること、また、Pagel's λ がいずれも 0.5 に近い値をとることから、性的二型の地理的変異は系統のみでは説明できず、緯度も同様に重要であることが示された。性的二型と緯度との間の負の相関は、性淘汰圧の緯度勾配を反映しているものと考えられた。

(2) 実効性比の緯度間変異

ムナ島でのウォウオラエメダカの定点定期採集の結果、成熟メスも成熟オスも一年を通じて出現することがわかった (図3)。しかし、実効性比は一

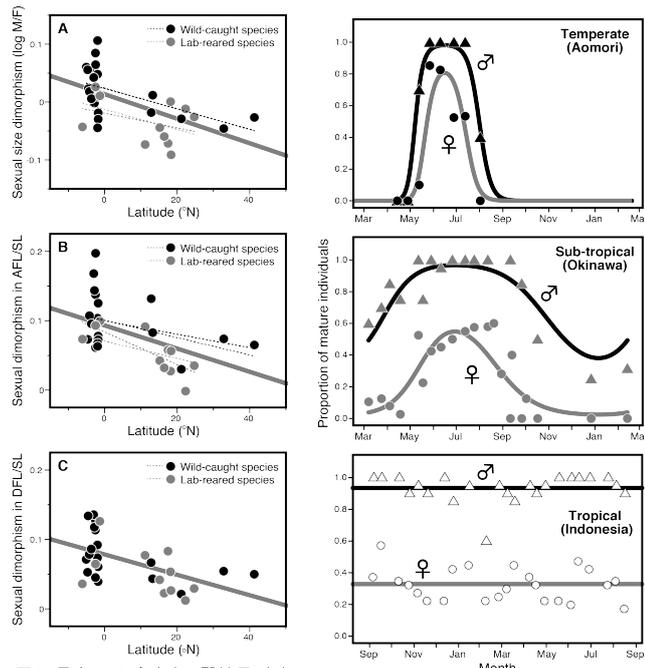


図2 最大サイズ (A)、臀鰭長 (B)、および背鰭長 (C) の性的二型の程度と緯度との関係

図3 繁殖可能個体の割合の季節変化パターンの緯度間変異

年中オスに強く偏っており、その日はおおよそ1 : 3 (メス : オス) であった。ウオウオラエメダカに見られたこの実効性比の偏りは、先行研究で明らかになっている日本のメダカ (沖縄のミナミメダカ *O. latipes* と青森のキタノメダカ *O. sakaizumii*) で見られた実効性比の偏りより、はるかに大きいことがわかった。この実効性比の緯度間変異は、各緯度の季節性への適応から予測されるパターンと完全に一致するものであり、性淘汰圧が実際に緯度に沿って大きく変化することを野生集団で示した、世界初の例である。

<引用文献>

Berlocher & Feder (2002) *Annu Rev Entomol* 47:773–815; Bromham & Cardillo (2003) *J Evol Biol* 16:200–207; Caley & Schluter (1997) *Ecology* 78:70–80; Doi et al. (2001) *Proc Nat Acad Sci USA* 98:6714–6719; Gaston (2000) *Nature* 405:220–227; Higashi et al. (1999) *Nature* 402:523–526; Mittelbach et al. (2007) *Ecol Letters* 10:315–331; Mora et al. (2003) *Nature* 421:933–936; Wagner et al. (2012) *Nature* 487:366–369

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計8件（うち査読付論文 8件/うち国際共著 8件/うちオープンアクセス 1件）

| | |
|--|---------------------------|
| 1. 著者名 Mandagi Ixchel F., Kakioka Ryo, Montenegro Javier, Kobayashi Hirozumi, Masengi Kawilarang W. A., Inomata Nobuyuki, Nagano Atsushi J., Toyoda Atsushi, Ansai Satoshi, Matsunami Masatoshi, Kimura Ryosuke, Kitano Jun, Kusumi Junko, Yamahira Kazunori | 4. 巻 34 |
| 2. 論文標題 Species divergence and repeated ancient hybridization in a Sulawesi lake system | 5. 発行年 2021年 |
| 3. 雑誌名 Journal of Evolutionary Biology | 6. 最初と最後の頁 1767 ~ 1780 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/jeb.13932 | 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 Yamahira Kazunori, Ansai Satoshi, Kakioka Ryo, et al. | 4. 巻 17 |
| 2. 論文標題 Mesozoic origin and 'out-of-India' radiation of ricefishes (Adrianichthyidae) | 5. 発行年 2021年 |
| 3. 雑誌名 Biology Letters | 6. 最初と最後の頁 20210212 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1098/rsbl.2021.0212 | 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 Kakioka Ryo, Sutra Nobu, Kobayashi Hirozumi, Ansai Satoshi, Masengi Kawilarang W. A., Nagano Atsushi J., Okuda Noboru, Tanaka Rieko, Sato Masahiro, Yamahira Kazunori | 4. 巻 34 |
| 2. 論文標題 Resource partitioning is not coupled with assortative mating in sympatrically divergent ricefish in a Wallacean ancient lake | 5. 発行年 2021年 |
| 3. 雑誌名 Journal of Evolutionary Biology | 6. 最初と最後の頁 1133 ~ 1143 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/jeb.13874 | 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 Sumarto Bayu K. A., Kobayashi Hirozumi, Kakioka Ryo, Tanaka Rieko, Maeda Ken, Tran Hau D., Koizumi Noriyuki, Morioka Shinsuke, Bounsong Vongvichith, Watanabe Katsutoshi, Musikasinthorn Prachya, Tun Sein, Yun L. K. C., Anoop V. K., Raghavan Rajeev, Masengi Kawilarang W. A., Fujimoto Shingo, Yamahira Kazunori | 4. 巻 131 |
| 2. 論文標題 Latitudinal variation in sexual dimorphism in a freshwater fish group | 5. 発行年 2020年 |
| 3. 雑誌名 Biological Journal of the Linnean Society | 6. 最初と最後の頁 898-908 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/biolinnean/blaa166 | 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 Sutra Nobu, Kusumi Junko, Montenegro Javier, Kobayashi Hirozumi, Fujimoto Shingo, Masengi Kawilarang W. A., Nagano Atsushi J., Toyoda Atsushi, Matsunami Masatoshi, Kimura Ryosuke, Yamahira Kazunori | 4. 巻 73 |
| 2. 論文標題 Evidence for sympatric speciation in a Wallacean ancient lake | 5. 発行年 2019年 |
| 3. 雑誌名 Evolution | 6. 最初と最後の頁 1898 ~ 1915 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/evo.13821 | 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 |

〔学会発表〕 計14件 (うち招待講演 3件 / うち国際学会 4件)

| |
|--|
| 1. 発表者名 Ilham Vemandra UTAMA, Kazunori YAMAHIRA |
| 2. 発表標題 Deeply divergent freshwater fish species within a single river system in central Sulawesi |
| 3. 学会等名 第69回日本生態学会大会 |
| 4. 発表年 2022年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 柿岡諒, MASENGI Kawilarang W. A., 木村亮介, 山平寿智 |
| 2. 発表標題 インドネシア・ボソ湖で同所的に種分化したメダカ属魚類間でのゲノム分化 |
| 3. 学会等名 第55回日本魚類学会年会 |
| 4. 発表年 2021年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 Sumarto BKA, Fujimoto S, Kobayashi H, Yamahira K |
| 2. 発表標題 Latitudinal variation in sexual dimorphisms in a freshwater fish group |
| 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 山平寿智 |
| 2. 発表標題 スラウェシ島の古代湖群におけるメダカ科魚類の種分化 |
| 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 Sumarto BKA, Yamahira K |
| 2. 発表標題 Differences in mating behavior between temperate and tropical medaka species |
| 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 Sutra N, Kusumi J, Nagano AJ, Matsunami M, Kimura R, Yamahira K |
| 2. 発表標題 Speciation driven by repeated colonization in a Wallacean ancient lake |
| 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 Yamahira K |
| 2. 発表標題 Population structures of adrianichthyids in the Malili Lakes System |
| 3. 学会等名 3rd Southeast Asian Gateway Evolution Meeting (国際学会) |
| 4. 発表年 2017年 |

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

山平寿智研究室
<http://www.cc.u-ryukyu.ac.jp/~yamahir/>

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 | 北野 潤 (Kitano Jun) (80346105) | 国立遺伝学研究所・ゲノム・進化研究系・教授 (63801) | |

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 | | | |
|---------|--|---------------------|------|------|
| インドネシア | Sam Ratulangi University | Halualeo University | LIPi | 他1機関 |
| インド | KUFOS | | | |
| ベトナム | Hanoi National University of Education | | | |
| ラオス | Living Aquatic Resources Research Center | | | |
| タイ | Kasetsart University | | | |
| ミャンマー | Ministry Nat. Res. Env. Conserv. | | | |