

令和 4 年 5 月 28 日現在

機関番号：14501

研究種目：基盤研究(B) (海外学術調査)

研究期間：2017～2020

課題番号：17H04603

研究課題名(和文)性的形質の緯度クラインをもたらす性淘汰の環境依存性の解明

研究課題名(英文)Revealing environmental dependency of sexual selection leading to latitudinal cline of sexual traits

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・教授

研究者番号：60432358

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 8,100,000円

研究成果の概要(和文)：性淘汰の環境依存性を通じた生物の多様化機構を解明することを目的とし、朝鮮半島に分布するツヤオサムシ類の雄交尾器サイズの緯度クラインを対象に、現地でのフィールド調査とサンプリングを基盤として研究を行った。分子系統解析の結果、集団の遺伝的分化と交尾器サイズの地理的変異は、単純な地理的隔離と局所環境適応だけではなく、大陸から半島へ繰り返し生じた移入による集団間の相互作用に影響された可能性が示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

繁殖に関わる形質の多様化は、種の多様化を生み出しうる点で生物多様性の創出機構を理解する上で重要である。本研究は、朝鮮半島に分布するツヤオサムシ類に見られる雄交尾器サイズの緯度に沿った変異が、大陸から半島へと異なる時期に繰り返し進入した集団間の相互作用によって影響された可能性を明らかにした。この結果は、生物の多様化が生息環境の変異だけではなく、地理的なセッティングによっても影響されることを示唆する。

研究成果の概要(英文)：To reveal the evolutionary diversification of sexual traits depending on interaction between sexual selection and environmental variation, I studied the latitudinal cline in the male genital size of Eucarabus species (Coleoptera, Carabidae) distributed in Korean Peninsula. Molecular phylogenetic analysis of mitochondrial and nuclear gene sequences revealed that repeated invasion of genetically-differentiated lineages from the continent to the peninsula, suggesting historical complexity of diversification. This finding suggests that the observed latitudinal cline in male genital size is influenced by interaction between residential and invaded lineages such as reproductive character displacement, in addition to variation in the intensity of sexual selection depending on environmental variation among populations.

研究分野：進化生態学

キーワード：性淘汰 交尾器 多様化 形質置換

1. 研究開始当初の背景

性淘汰は、性的形質の進化を推し進める。集団毎に独自の性的形質が進化すると、集団間で多様化が生じ、集団間の交配可能性が低下するため種分化につながる。よって、性的形質の多様化機構の解明は、生物多様性の創出機構の理解をもたらす点で重要である。

性淘汰理論は、性的形質の多様化を予測する。ランナウェイ理論では、雌雄形質の共進化のエスカレート程度が異なることで、雌雄形質に集団間の多様化が生じうる。さらに、雌雄形質の共進化が平衡線に達すると、平衡線上では偶然の効果(浮動)がはたらくため、これも多様性を生む原因となる。性的対立による雌雄の拮抗的共進化においても同様に、共進化の進み具合のばらつきによる多様化が生じる。また、相手の性に対抗する適応が雌雄共に生じるため、対抗適応が雄に偏る集団と雌に偏る集団の間にも多様化が生じうる。

しかし、性的形質の緯度クラインは、このような性淘汰理論だけでは説明できない。ニュージーランドに分布するミツギリゾウムシでは、性的形質である口吻が低緯度で長く、かつ相対成長の程度(アロメトリーの傾き)も低緯度で大きく、緯度に応じた形質変異を示す。日本列島に分布するメダカでも、低緯度ほど雄の体色が派手であるという緯度クラインが見られる。このような性的形質の緯度クラインに対し、性淘汰理論は性淘汰が低緯度ほど強い、あるいは性淘汰を制限する要因が高緯度ほど強い、と説明する。しかし、環境がどのように性淘汰の強さを決めるのか、またどのような環境要因が性淘汰を制限するのか、については、性淘汰理論自体からの予測は得られず、別の角度からの研究が必要である。そのため、性的形質のクライン形成に関する性淘汰の環境依存性の研究は、未だ一部の例に限られる。

朝鮮半島に生息するツヤオサムシ類(甲虫目、オサムシ科)は、雄交尾器形態に顕著な緯度クラインを示す(図1)。高緯度では内袋(ないたい)の基部に2つの側葉を持つが、低緯度ではその数が増え、また体積が増加する。これらの変異は、均一な環境下で繁殖させた個体でも維持されるため、遺伝的である。この地域のツヤオサムシ類は3~4種に分類されているが、ミトコンドリア遺伝子による系統樹は種のまとまりを示さず、比較的最近分化したことを示している。オサムシの雄交尾器は、精子競争や雌雄の対立を通じて性淘汰を受けることが申請者の研究によって明らかであるため、ツヤオサムシ類にみられる緯度クラインも性淘汰が関与している可能性が高い。

朝鮮半島北部は緯度が高く大陸的な寒冷気候であるのに対し、島嶼を含む南部は対馬暖流にさらされ温暖である。よって朝鮮半島は、比較的狭い範囲で環境傾斜が顕著に見られる点で、緯度クラインを効率よく調査できる状況にある。つまり、ツヤオサムシ類の交尾器形態の緯度クラインは、性淘汰の環境依存性を通じた生物の多様化機構を研究するための良い材料であると言える。

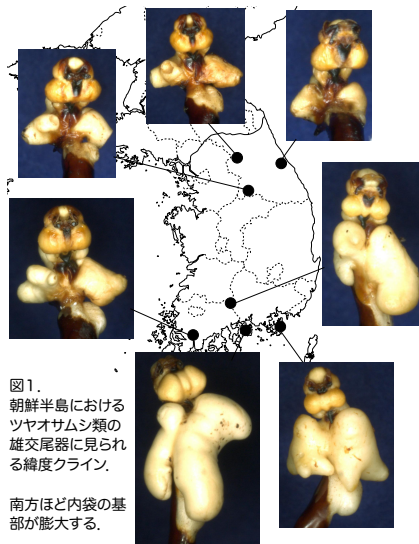


図1. 朝鮮半島におけるツヤオサムシ類の雄交尾器に見られる緯度クライン。南方ほど内袋の基部が膨大する。

2. 研究の目的

本研究は、性的形質の緯度クラインに注目し、性淘汰の環境依存性を通じた生物の多様化機構を解明することを目的とする。性的形質の多様化は、種分化を通じて生物の多様化に寄与する点で重要である。しかし、性淘汰による進化に環境が及ぼす影響については、未だ研究例に限られる。本研究では朝鮮半島に分布するツヤオサムシ類の雄交尾器形態の緯度クラインを対象に、現地でのフィールド調査とサンプリングを基盤として研究を行う。申請者がこれまでに国内の研究で蓄積してきた知見と手法を、朝鮮半島で見られる特異な多様性に適用し、性淘汰による生物多様化機構の新たな側面を理解することを目指す。

3. 研究の方法

(1) 性淘汰の強さの集団間変異

緯度による温度環境の変異は、雌雄の繁殖タイミングのずれや繁殖期の長さの変化を通じて、性淘汰の強さに影響する可能性がある。これが性的形質の緯度クラインを生み出している可能性を検証するため、朝鮮半島各地の集団について、繁殖期の性比(雄の割合)と精巣サイズ(交尾後性淘汰の強さ(雌の配偶頻度)の指標)を測定した。もし性淘汰が緯度クラインの原因ならば、緯度、性比、精巣サイズ、雄交尾器サイズの間にはそれぞれ正の関連が検出されるはずである。

(2) 性淘汰を制限する環境要因の集団間変異

性淘汰による進化を制限する環境要因が、性的形質の緯度クラインを生み出している可能性を検証する。高緯度の寒冷な環境では、個体密度が低下し繁殖をめぐる争いが弱まる可能性や、繁殖が短期間に集中し雄の配偶成功に差がつきにくくなる可能性がある。また、小集団化により

遺伝分散が減少し、淘汰に対する反応が低下するため、性的形質の進化が制限される可能性がある。そこで、環境要因による性淘汰の制限要因として、集団サイズに着目する。各集団における定量的なサンプリングと DNA 配列情報を元にしたコアレッセント解析により、集団サイズを推定し、雄交尾器サイズ、緯度との関連を検討する。仮説が正しければ、高緯度ほど集団サイズは小さく、また集団サイズは交尾器サイズと正に相関するはずである。

(3) 集団分化の歴史的背景

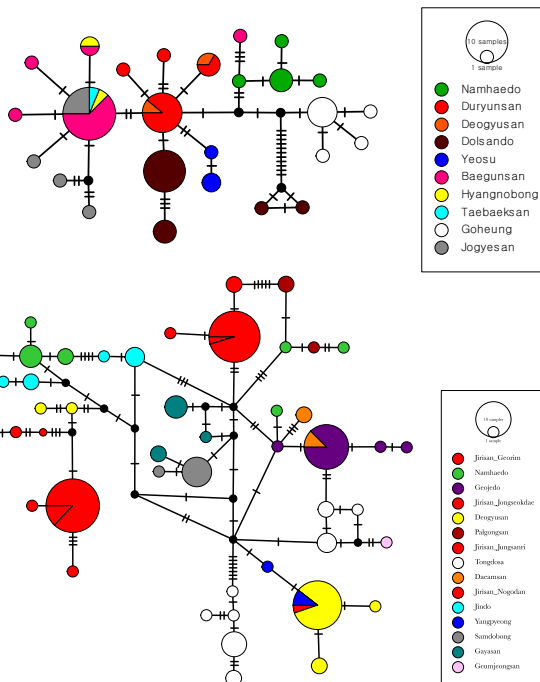
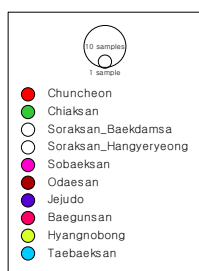
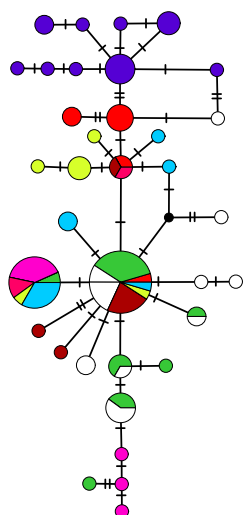
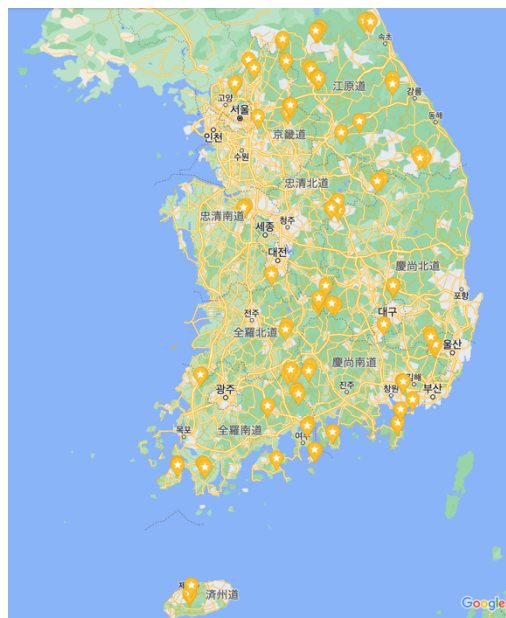
観察される緯度ラインは、集団分化の歴史に強く依存している可能性もある。南方における大型の雄交尾器は、近縁な集団の共通祖先で起こった進化に由来し、集団毎の環境に対する反応ではないかも知れない。この可能性を検証するため、DNA 配列データに基づく系統樹を構築し、集団間の分化の歴史を推定した。

4. 研究成果

2017-2020 年の研究期間のうち、最初の 3 年間で計 107 地点での現地調査を行い、740 個体のサンプルを採集した(右図)。2020 年にはコロナ禍のため現地での調査と韓国の協力研究者との共同作業(若手ポスドク研究者の長期来日を予定していた)が叶わず、2021 年度に 1 年間の延長を試みたものの、状況の回復が見込めなかったため、2021 年度をもって研究期間の終了とした。

交尾器サイズの測定については、共同作業の停滞のためまだ完了していないが、これまでの測定結果は図 1 に示す緯度ラインをおおむね支持するものとなっている。しかし、もっとも南部に位置する済州島の集団は、この緯度ラインから外れ、比較的小さな交尾器を持っていた。2022 年 5 月の現時点ではまだ海外出張が自由に行える状態ではないが、今後の状況を見据えつつ共同作業とデータの追加を進める。

ミトコンドリア ND5 遺伝子配列を解析した結果、朝鮮半島産ツヤオサムシには遺伝的に分化した 7 つの系統群が含まれることが明らかとなった(下図にその一部を示す)。一方、核 PepCk 遺伝子配列は遺伝的分化のレベルが低く、顕著な集団間の分化が見られなかった。7 つのミトコンドリア系統群は、ある程度地理的分布と整合するものの、必ずしも交尾器形態の地理的変異と一致するものではなかった。特に、南部に生息する交尾器が大型化した集団は、複数のミトコンドリア系統群を含んでいた。これらの結果は、ツヤオサムシ集団の遺伝的分化と交尾器形態の分化が、シンプルな地理的隔離と環境適応によるものだけではなく、複雑な歴史にも依存することを示唆する。北方で大陸と接続する朝鮮半島には、大陸から異なる系統が繰り返し侵入し、既存の集団と交雑した可能性がある。そのような移入の交雑の過程では、集団内の性淘汰だけではなく、集団間の繁殖干渉と、それに伴う交尾器形態の形質置換が生じたかも知れない。済州島に孤立した集団が、最南方に分布するにも関わらず大型の交尾器を持たない事実は、侵入集団との接触が起こらなかったことと整合する。このような分化した系統間の相互作用については当初の仮説で考慮していなかったが、今後の更なる解析でその可能性を検討する予定である。



5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4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 1件）

1. 著者名 Satomi, D., Koshio, C., Kudo, S., Tatsuta, H. and Takami, Y.	4. 巻 9
2. 論文標題 Latitudinal variation and coevolutionary diversification of sexually dimorphic traits in the false blister beetle <i>Oedemera sexualis</i>	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Ecology and Evolution	6. 最初と最後の頁 4949-4957
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1002/ece3.5101	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 Akiyama Kazutoshi, Jang Tae Woong, Park Yong Hwan, Shinohara Tadashi, Konuma Junji, Liang Hongbin, Kubota Kohei, Sota Teiji, Ishikawa Ryosuke, Kim Jung Lark, Kim Jong Kuk, Takami Yasuoki	4. 巻 131
2. 論文標題 Phylogeographical analysis of character displacement in feeding phenotypes of snail-feeding <i>Acoptolabrus</i> ground beetles	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Biological Journal of the Linnean Society	6. 最初と最後の頁 936 ~ 951
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1093/biolinnean/blaa134	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 Satomi Daisuke, Ogasa Wataru, Takashima Hiroshi, Fujimoto Syota, Koshio Chiharu, Kudo Shin ichi, Takami Yasuoki, Tatsuta Haruki	4. 巻 24
2. 論文標題 Limits to the exaggeration and diversification of a male sexual trait in the false blister beetle <i>Oedemera sexualis</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Entomological Science	6. 最初と最後の頁 219 ~ 227
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/ens.12469	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 Park Yonghwan, Jang Taewoong, Kim Jongkuk, Kim Su-Kyung, Kim Il-Kwon, Kim Chang-Jun, Takami Yasuoki	4. 巻 12
2. 論文標題 Temporal Variation Dominates in Local Carabid Beetle Communities in Korean Mountains	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Insects	6. 最初と最後の頁 1019 ~ 1019
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3390/insects12111019	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 -

〔学会発表〕 計0件

〔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	久保田 耕平 (Kubota Kohei) (30272438)	東京大学・農学生命科学研究科・教授 (12601)	
連携研究者	山平 寿智 (Yamahira Kazunori) (20322589)	琉球大学・熱帯生物圏研究センター・教授 (18001)	

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			
韓国	江原国立大学			