

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 6 年 9 月 6 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(C)（一般）

研究期間：2020～2023

課題番号：20K06789

研究課題名（和文）ヤモリにおける性染色体の獲得が駆動する種多様化仮説の検証

研究課題名（英文）Testing the species diversification hypothesis driven by sex chromosome acquisition in geckos

研究代表者

城野 哲平（Jono, Teppei）

京都大学・理学研究科・准教授

研究者番号：70711951

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,300,000円

研究成果の概要（和文）：生殖隔離の進化（強化）のメカニズムとそれに伴う種分化は、生物多様性創出の鍵となる重要な研究テーマである。しかし強化を野外で実証した例は多くなく、広範に生じると予測する理論研究との間に大きなギャップが存在する。そこで性染色体をもつ種とまたない種を含むニホンヤモリ種群を用いて、性染色体の獲得に伴いその上に隔離形質の遺伝子座が集積することによって組み換えが防がれ、強化を介した種分化が駆動されるという仮説の検証を試みた。ゲノムについての基盤情報を整備するとともに、同種群で性染色体を獲得した種でより顕著な繁殖形質の強化が生じているか検討し、性染色体の獲得が種多様性に果たした役割について考察した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

これまでの理論研究で、強化の実現には染色体上の連鎖が大きな役割を果たすことが示唆されてきた。その反面、ヒタキ科の鳥などを除いてそれを実証した研究はほとんどなく、強化に対する性染色体の貢献度は、進化生物学の大きな未解決課題の一つとなっている。グループ内に性染色体をもつ種とまたない種を含むヤモリ属は、性染色体の強化への関与の検証に適した研究対象である。本研究はこうしたこの種群の利点を活かし、強化と性染色体との関係について近縁の複数種を対象として調べた世界に先駆けた試みである。

研究成果の概要（英文）：The evolutionary mechanism of reproductive isolation is an important research subject as it is considered the source of biodiversity. However, there is little field evidence of evolutionary changes in reproductive isolation mechanisms, and there is a huge gap between the theoretical studies that predict the widespread evolutionary change of reproductive isolation. Using Gekko japonicus species group, including both species with and without sex chromosomes, we tested the hypothesis that the acquisition of sex chromosomes drives speciation through reinforcement of reproductive isolation. In addition to developing genomic information for future analysis, we examined whether more significant reinforcement of sexual traits occurred in the species that acquired sex chromosomes in this species group, and discussed the role that the acquisition of sex chromosomes contributed to species diversification.

研究分野：動物行動学

キーワード：生殖隔離 求愛音 音声コミュニケーション 種認識 性染色体 ヤモリ

1. 研究開始当初の背景

鳥の求愛ダンスやカエルの鳴き声など、動物は多種多様な性的シグナルを用いて求愛を行う。他種と同所的に分布し交雑の危険性がある場合、同種の形質を正しく認識し選択する個体により有利になることから、種を見分けやすくするため他種とより異なった方向にオスの種を示す性的シグナルとメスのシグナル識別能力(以下、この2形質を併せて種認識形質と表記)の両方が進化的に変化すると考えられる(強化)。強化は同所的に種分化したか、あるいは異所的に種分化して二次接触した系統間の種分化を完了させる過程として決定的な役割を果たすと考えられており、幅広い分類群を対象にその実証が試みられてきた。にもかかわらず、実際に野外で強化を検出できた例はそれほど多くない。これは、様々な条件下で強化が生じることを示した理論研究の結果とは対照的である。申請者は強化について、ニホンヤモリ種群の求愛に用いられる鳴き声を対象にこれまで検証を進めており、複数種共存する島と単独分布する島がモザイク状に入り混じっている島嶼域で、近縁種と共存する島では他種のシグナルとより異なり交雑を避ける方向に、オスの求愛の鳴き声とメスの選好性が急速に分化していることを示した。これはこのグループにおいて性的シグナルと好みの連動した強化が生じたことを実証する。しかし一方で、同種群の種の中には強化がまったく検出されない例もあり、特定のグループのみにおいて強化を促し、種を多様化させる特異的な要因が存在する可能性がうかがわれた。なぜ近縁なグループ内で強化が生じた種と生じていない種がいるのだろうか?強化が生じにくくなるメカニズムとして理論研究によって提案されているのが、種認識形質の遺伝子座間の組み換えによる混ぜ合わせ効果だ。種認識形質はシグナルとそれに対する選好性からなり、強化においてはそれらの遺伝子座が互いに連動して進化する必要があるが、減数分裂に伴う組み換えは、この遺伝子座間のリンクを崩すことで強化を阻害する。組み換えを防ぐためには、種認識形質の遺伝子座が特定の染色体上に集積することによる連鎖が必要であり、この連鎖が強化の実現に重要な役割を果たしていると考えられる。興味深いことに、強化が検出されたグループは、温度性決定(TSD)から遺伝性決定(GSD)への進化が生じた稀有なクレードに含まれている。強化が検出できた種はすべて異型の性染色体をもつGSDであり、一方強化が認められなかった種はすべての染色体に異型が認められず、TSDであることが示唆されている。そこで申請者は、性決定様式の進化的変化が種多様化を促したという仮説を立てた。GSDへの進化は、性染色体の獲得と同義である。種認識形質を含めた性的形質の遺伝子が性染色体上に集積することによって連鎖し、組み換えが生じにくくなることを通じて、形質間の組み換えが強化を阻害することがなくなり、強化による生殖隔離の成立が推し進められると考えた。

2. 研究の目的

ニホンヤモリ種群を対象に、性染色体の獲得が強化を介した種分化を駆動する可能性について検証した。これまでの理論研究で、強化の実現には染色体上の連鎖が大きな役割を果たすことが示唆されてきた。その半面、ヒタキ科の鳥の例を除いてそれを実証した研究はほとんどなく、強化に対する性染色体の貢献度は、進化生物学の大きな未解決課題の一つとなっている。グループ内に性染色体をもつ種ともたない種を含むニホンヤモリ種群は、性染色体の強化への関与を調べるのに適した研究対象である。本研究ではこうしたこの種群の利点を活かし、強化と性染色体との関係について複数の近縁種を対象として検証した。

3. 研究の方法

「性染色体の獲得による種多様化の駆動仮説」を検証するため、まず各系統の性決定様式の推定を試みた。同時に、今後の解析を見据えてゲノム情報を整備した。最後に、遺伝性決定の進化により性染色体を獲得した種で、顕著な強化が進化しているかの検討を行い、性染色体の獲得が種多様性に果たした役割について考察した。

(1) 性決定様式の推定

性染色体の進化過程を復元するためには、各系統の染色体構造や性決定様式についての情報が必要だが、ニホンヤモリ種群を含めたヤモリ属の染色体構造や性決定システムについては、申請者のこれまでの研究を含めた知見の蓄積があるものの、未だ染色体構造が不明な種も多い。申請者らはこれまで、ニホンヤモリ種群38種のうち34種を収集し、その系統関係を明らかにしてきた。これらのうち、染色体構造が知られるのは日本産の全種を含む17種のみである。そこで、これまでに強化が検出されているミナミヤモリの近縁系統を中心として、ニシヤモリ、タイペイヤモリ、カメヤマヤモリ、ミナミヤモリ与那国島系統、北トカラ系統、九州系統、八重山系統、を対象に、実験室で産卵させた卵を複数の恒温条件にて孵卵する実験を実施することで、各系統の性決定様式の推定を試みた。

(2) 遺伝情報の整備

メスの選好性に変異をもたらす原因遺伝子のマッピングには、基盤情報としてのゲノム構造を明らかにするとともに、系統関係の詳細についての情報が必須である。原因遺伝子のマッピングの基盤情報を整備するため、タイペイヤモリにごく近縁なことがわかっているミナミヤモリ九州系統、カメヤマヤモリ、台湾中部の遺伝的に分化した系統、それら全体の姉妹群になるヤクヤマモリの各1サンプルに対して全ゲノムショットガン解析を実施した。

また、ミナミヤモリ種複合群の系統関係を見直すため、これまで実施していたミトコンドリアDNAの部分領域に加えて、新たに核DNAの2領域(K1AA、RAG1)の配列を決定し、最尤法に基づく系統推定を行った。

(3) 性染色体をもつ種ともたない種における強化の程度の比較

コロナ禍の影響で台湾に渡航できなかったため、本来予定していたタイペイヤモリとカメヤマヤモリではなく、TSDと予測されるニシヤモリとGSDであるミナミヤモリ北トカラ系統の、鹿児島県の分布の接触域周辺の個体群を対象に実験を行った。2種が同所的に分布する地域と異所的に分布する地域で、オスの鳴き声とメスの選好性を定量化し、それを比較することで性染色体を獲得したミナミのみで強化が生じているか検討した。オスの鳴き声は採集個体を実験室に持ち帰り、雌雄を対面させて鳴かせることによって録音し、その音響構造を解析した。メスの選好性は、録音された鳴き声をもとに様々なパタンの鳴き声を音声解析ソフトによって合成し、それをメスに聴かせ反応を定量化する(プレイバック実験)ことで調査した。

またコロナ禍が収まりつつあった2023年度には台湾に渡航し、カウンターパートの国立台湾師範大学の林教授と研究打ち合わせを実施し、タイペイヤモリとカメヤマヤモリの接触域で予備的に生息状況の調査を行うとともに、各種のオスの鳴き声構造を調べた。

4. 研究成果

(1) 性決定様式の推定

ニシヤモリ42卵、ミナミヤモリ与那国島系統62卵、北トカラ系統61卵、九州系統53卵、八重山系統28卵が得られた。孵化幼体の生殖腺観察を実施したところ、少なくとも北トカラ系統および九州系統はGSDであることが示唆された。残りの系統についても分析を今後進める予定である。また、その過程で実施した薩摩半島での野外調査の結果、北トカラ系統と九州系統が概ね側所的に分布しており、頰娃町が分布の境界域であることが示唆された。共にGSDであるものの遺伝的に非常に近いこれら2系統の接触域で、性的形質に変化が生じているか検証することによって、本課題の仮説を別の角度から検証することが可能になるかもしれない。

(2) 遺伝情報の整備

全ゲノムショットガン解析について、HiSeq解析用のライブラリーを作成し、外注により配列情報を得たが、その後の解析は済んでおらず、ドラフトゲノムの作成には至っていない。今後、アセンブルの作業を進め、今後のゲノム解析用の参照配列データを整える。また、系統推定の結果、これまでのものに比べてわずかに系統樹のサポート値に改善がみられたが、核の部分配列では変異が不足しており、真の系統関係を把握するには至らなかった。そのため、ミナミヤモリとその近縁系統の真の系統関係を明らかにするためには、よりゲノムワイドな解析を行う必要性があることが示唆された。

(3) 性染色体をもつ種ともたない種における強化の程度の比較

北トカラ系統の同所個体群のオス15個体、異所的な2個体群のオス26個体、ニシヤモリの同所個体群のオス12個体、異所的な2個体群のオス20個体から鳴き声が録音できた。音声分析を実施した結果、性染色体を獲得した北トカラ系統では他種と同所的な個体群のみで同所分布する他種と異なる方向に鳴き声に変化していた一方で、性染色体をもたないニシヤモリでは3個体群すべてで鳴き声に違いがみられなかった。さらに、メスの鳴き声に対する選好性を評価するプレイバック実験を、北トカラ系統の同所個体群のメス8個体、異所個体群のメス13個体、ニシヤモリの同所個体群のメス10個体、異所個体群のメス11個体に対して実施した。今後解析を進めることで、北トカラ系統のみで繁殖形質置換が生じていることを確認する予定である。

また、台湾島北部で分布を接しているタイペイヤモリとカメヤマヤモリについて接触域で詳細な分布調査を実施した結果、側所分布する系統間で鳴き声構造が分化していることを定量的に確認できた。また、接触域では両種の間隔的な形態形質をもつ個体が優占していたことから、この2種間では例外的に大規模な交雑が生じていることが強く示唆された。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計5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 0件）

| | |
|---|-----------------|
| 1. 著者名 Okamoto, K., Jono, T. | 4. 巻 - |
| 2. 論文標題 Feeding behavior on honeydew excreted by the leucaena psyllid, <i>Heteropsylla cubana</i> , by the Hokou Gecko, <i>Gekko hokouensis</i> , on Iriomote Island, Japan. | 5. 発行年 2023年 |
| 3. 雑誌名 Herpetology Notes | 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） 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 - |

| | |
|--|---------------------|
| 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 - |

| | |
|--|-------------------|
| 1. 著者名 城野哲平・傳田哲郎 | 4. 巻 29 |
| 2. 論文標題 オキナワヤモリによるシマグワの果実の採食例 | 5. 発行年 2020年 |
| 3. 雑誌名 Akamata | 6. 最初と最後の頁 1-4 |
| 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 - |

| | |
|--|-----------------------|
| 1. 著者名 山本拓海・岡本康汰・清古貴・桑名知碧・Shan-Dar Tao・安里瞳・城野哲平 | 4. 巻 2020 |
| 2. 論文標題 第9回国際爬虫両生類学会議参加報告 | 5. 発行年 2020年 |
| 3. 雑誌名 爬虫両棲類学会報 | 6. 最初と最後の頁 226-232 |
| 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 原壮太郎・森哲・城野哲平・余田修助・小林滉平・福山伊吹・西川完途 | 4. 巻 2020 |
| 2. 論文標題 第9回アジア脊椎動物多様性シンポジウムおよびベトナムでの野外調査報告 | 5. 発行年 2020年 |
| 3. 雑誌名 爬虫両棲類学会報 | 6. 最初と最後の頁 220-226 |
| 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 - |

〔学会発表〕 計8件 (うち招待講演 3件 / うち国際学会 0件)

| |
|--|
| 1. 発表者名 城野哲平、戸田守 |
| 2. 発表標題 繁殖干渉がニシヤモリとミナミヤモリの求愛音にもたらす影響の検証 |
| 3. 学会等名 日本爬虫両棲類学会第60回大会 |
| 4. 発表年 2022年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 城野哲平 |
| 2. 発表標題 ヤモリの「パタンなし」求愛コールは種内の配偶者選択に用いられているか？ |
| 3. 学会等名 第93回日本動物学会早稲田大会 (招待講演) |
| 4. 発表年 2022年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 岡本康汰、城野哲平、和智仲是、戸田守 |
| 2. 発表標題 ミナミヤモリ系統間での移入先での二次的接触と交配：異所的集団の分類学的な関係解明への示唆 |
| 3. 学会等名 日本爬虫両棲類学会第60回大会 |
| 4. 発表年 2022年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 戸田守、城野哲平、岡本康汰、富永篤、Lin, S.-M.、山本拓海、和智仲是、Liao, C.-H. |
| 2. 発表標題 東アジア島嶼域のミナミヤモリ種複合群の系統と分類 |
| 3. 学会等名 日本爬虫両棲類学会第60回大会 |
| 4. 発表年 2022年 |

| |
|----------------------------------|
| 1. 発表者名 岡本康汰・城野哲平 |
| 2. 発表標題 ヤモリの交雑から生殖隔離の進化を探る |
| 3. 学会等名 日本爬虫両棲類学会第60回大会（招待講演） |
| 4. 発表年 2022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（招待講演） |
| 4. 発表年 2021年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 岡本康汰、城野哲平、戸田守 |
| 2. 発表標題 孵卵実験によるミナミヤモリ九州個体群およびヤクヤモリの性決定様式の解明 |
| 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 |

〔図書〕 計1件

| | |
|------------------------------|-----------------|
| 1. 著者名 城野哲平、戸田守、松井正文、森哲ほか | 4. 発行年 2021年 |
| 2. 出版社 サンライズ出版 | 5. 総ページ数 234 |
| 3. 書名 新 日本両生爬虫類図鑑 | |

〔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 | 戸田 守 (Toda Mamoru) (40378534) | 琉球大学・熱帯生物圏研究センター・准教授 (18001) | |

| | 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 | 岡本 康汰 (Okamoto Kota) | 琉球大学・理工学研究科・大学院生 (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 | | | |
|---------|----------|--|--|--|
| 台湾 | 国立台湾師範大学 | | | |