

令和 6 年 4 月 12 日現在

機関番号：82503

研究種目：若手研究

研究期間：2020～2023

課題番号：20K15869

研究課題名（和文）山地性トカゲ類の進化・集団動態から迫る熱帯の高い種多様性と過去の気候変動の関係性

研究課題名（英文）Examination of the relationship between high species diversity in tropical area and past climate change through the evolution and population dynamics of montane lizards

研究代表者

栗田 隆気 (Kurita, Takaki)

千葉県立中央博物館・その他部局等・研究員（移行）

研究者番号：00738841

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,200,000円

研究成果の概要（和文）：本研究の結果、アガマ科トビトカゲ亜科のトカゲ類において、樹上性の種の繁殖様式の進化、すなわち卵生から胎生への進化は生息環境と行動に影響を受けて生じたことが明らかになった。高標高の山地にのみ生息する複数の種を含む同亜科の *Pelturagonia* 属について形態および遺伝的分析の結果、9系統を確認し、うち4系統が未記載種と推定された。さらに、高標高に生息する *P. cephalum* についてドラフトゲノムを構築した。また、ヤモリ科の *Cnemaspis* 属では11系統を確認し、うち4系統が未記載種と考えられた。さらに、本属では生息基質の違いが種分化に関与し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

熱帯地域には高い種多様性を維持しながらも、その存続が危ぶまれている生物多様性ホットスポットが多く存在するが、その形成過程には不明な点が多い。本研究では、ボルネオ島の山地性トカゲ類を対象に種分化や集団動態を研究し、生息環境の変化が種分化に関与してきた可能性を示した。また、未記載種の発見は熱帯地域の生物多様性の実態解明に寄与する。さらに、トカゲ類の繁殖様式の進化に関する知見は、生物の適応進化のメカニズム理解につながる。本研究の成果は熱帯地域における生物多様性の進化的形成過程の理解を深め、生物進化や種多様性研究の発展に貢献するものである。

研究成果の概要（英文）：The results of this study revealed that the evolution of reproductive modes in arboreal lizards, specifically the transition from oviparity to viviparity, is influenced by their habitat and behavior within the subfamily Draconinae (Sauria: Agamidae). Morphological and genetic analyses of the genus *Pelturagonia*, which includes several species that inhabit only high-altitude mountain areas, identified nine lineages, four of which are estimated to be undescribed species. Furthermore, a draft genome was constructed for *P. cephalum*, which inhabits high elevations. In the genus *Cnemaspis* (Gekkota: Gekkonidae), 11 lineages were identified, four of which are considered to be undescribed. The results also suggest that differences in substrate preferences may have contributed to speciation within this genus.

研究分野：分類学

キーワード：東南アジア 有鱗目 種多様性 種分化 分類学

1. 研究開始当初の背景

緯度に沿った種多様性の勾配は広範な分類群で見られる。その中心は分類群に特異的だが、全体的に熱帯で種多様性が高い傾向がある。熱帯で生物の種多様性が高くなることに対する環境的・生物的要因として、環境収容力が大きくニッチが多様であること、生物が侵入してから長時間が経過していること、種の誕生が絶滅より速いペースで起こることなどが提唱されている (Pontarp et al., 2019 Trends Ecol Evol)。これらの仮説の多くに共通するのは、熱帯では環境が長期間安定してきたことを前提、もしくは究極的な駆動要因としている点である。

安定的な環境下では、生物の競争力に高い選択圧がかかり、それとトレードオフの関係にある分散力の低下をもたらすとされる (Pellissier, 2015 Front Ecol Evol)。遺伝子流動の制限は異所的種分化が生じる機会を増やすが、同時に、一種あたりの分布範囲が狭くなりやすいので、絶滅率の上昇を招きうる。熱帯で種分化率が高まるということは、多少の絶滅の増加は問題にならないくらい種分化が優勢になるか、何らかの要因が絶滅率の上昇を緩衝している可能性を示唆している。

環境の安定性が種多様性を高める要因となるならば、反対に、熱帯における環境の不安定性、たとえば過去の気候変動は種多様性を減少させる方向にはたらいたのか？ しかし、過去の気候変動が熱帯での種多様性形成にどう影響したのかはよくわかっていない。熱帯では生物の適応する温度帯が狭い傾向にあり (Janzen, 1967 Am Nat)、特に標高の高い場所に分布する山地性の種は気候の変化が穏やかでも分布を変化させうる。実際に、いくつかの山地の特定の標高帯に分布し、より標高が低い中間地域には見られない種も多く存在しており、このことは、現在は高標高に分布が限られている種もより標高の低い場所に分布していた時期があることを示唆している。そのような山地性種の分断された個体群には隔離後長い時間を経て別種とみなせるほど遺伝的・形態的変異が蓄積しているものがあるかもしれない。

2. 研究の目的

以上の背景に基づいて、研究代表者は、過去の気候変動は熱帯山地の環境に適応した生物の異所的種分化を引き起こし、全体として種分化率を高めたのではないかと、さらに、集団サイズの定期的な増加をもたらす絶滅率の上昇を緩衝しているのではないかと、という2つの仮説を立てた。これらの証拠となるパターンは、熱帯山地の高標高帯に固有の種を含む分類群の種間・種内系統関係、分岐年代、過去の個体群動態に残されているはずである。そこで、本研究では熱帯地域におけるトカゲ類の種分化の実態解明を目的として、東南アジアのボルネオ島に生息するトカゲの仲間を対象に、熱帯山地性の種の進化と個体群形成の歴史の解明を目指した。

3. 研究の方法

a. 繁殖様式のシフトと生態の関係の解明

トカゲ類では不安定な環境・寒冷な環境において、繁殖様式が卵生から胎生へ変化したとされる例が多くある (Zimin et al., 2022 Glob Ecol Biogeogr)。そこで、アフリカから東南アジアで多様化したトカゲ類の一群であるアガマ科トビトカゲ亜科について、繁殖様式の進化に対する生息環境と生態の影響を明らかにする。トビトカゲ亜科の系統関係を属レベルで推定する。推定された系統樹に基づいて、繁殖様式 (卵生、胎生)、生息環境 (地上性、樹上性など)、行動 (動きの速さ) の祖先形質復元を行う。さらに、これら3形質が進化的に関連してきたかどうかを解明する。

b. *Pelturagonia* 属の種多様性の解明

トビトカゲ亜科の一属である *Pelturagonia* 属は低地から 1000m を超える山地にまで分布し、

出現する標高帯が限局されている種を多く含んでいる。しかし、その種多様性の理解には不十分な点が多く、系統学的研究および分類学的整理が必須である。そこで、*Pelturagonia* 属の標本および新規に採集した個体の遺伝子分析に基づいて種間の系統関係を推定するとともに、外部形態の分析により分類学的整理を要する地域個体群を特定する。

c . *Pelturagonia* 属の過去の集団動態の解明

高標高地に分布するトカゲ類の過去の集団動態を解明するために、マレーシア領サバ州およびサラワク州の標高 1200m 以上の高地にのみ生息する 2 種 3 個体について、Illumina 社の HiSeq および ONT 社の MinION を用いてそれぞれショートリードとロングリードのゲノムデータを取得し、ドラフトゲノム情報を構築する。続いて、ゲノムワイド塩基多型データによる集団動態解析を実施する。

d . *Cnemaspis* 属の種多様性の解明

ヤモリ科の一属である *Cnemaspis* 属はインドから東南アジアにかけて分布する 200 種以上からなり、ごく狭い範囲、環境のみから知られている狭域性の種を非常に多く含む。とくに、砂岩地のみに生息する種、花崗岩地のみに生息する種、石灰岩地のみに生息する種というように、特定の岩石の種類に特定の *Cnemaspis* 属の種が生息するという関係が明瞭に見られることが知られている (Grismer et al., 2014 Zootaxa)。ボルネオ島マレーシア領サラワク州では山地山体は砂岩や花崗岩、低地は石灰岩カルストが発達する地域が多く、標高と地質が相関する場合が多い。そこでサラワク州の砂岩地、花崗岩地、石灰岩地から *Cnemaspis* 属ヤモリ類を採集し、ミトコンドリア DNA の部分塩基配列ならびに核ゲノム塩基多型データを取得して、系統解析および集団遺伝解析を実施し、遺伝的に見出された集団と生息環境の関係を明らかにする。また、必要に応じて分類学的整理を行う。

4 . 研究成果

a . 繁殖様式のシフトと生態の関係の解明

トビトカゲ亜科には 2 属の胎生属が含まれており、それらは独立して胎生へ進化したことが明らかになった。その一つである *Harpesaurus* 属は樹上性で、動きが緩慢であり、胎生という特徴を持つ。本属は希にしか発見されず、他のトビトカゲ亜科トカゲ類との類縁関係がこれまで不明であったが、本研究により東南アジアに生息する樹上性または半樹上性で動きの速い卵生のグループと近縁であることがわかった。祖先形質復元では、*Harpesaurus* 属とその近縁属の祖先は樹上性で動きが速く卵生であった可能性が高いことが推定された。加えて、トビトカゲ亜科全体として、生息環境、動きの速さ、繁殖様式の 3 形質の進化は、それぞれが独立して生じたと仮定する進化モデルではなく、関連して進化したことを仮定するモデルがより高いベイズファクターを示した。このことから代表者は、木の上を主な活動場所とするトカゲ類には脅威が迫ったときに素早く逃げることができる種とゆっくりとしか動くことのできない種があり、素早く動くことで捕食者を回避する戦略をとる種では妊娠中の運動能力の低下が重大なリスクとなって強く胎生化が制限されているが、隠蔽的な形態や行動で捕食者から発見されるのを防ぐ種では妊娠中の運動能力の低下から生じるリスクが軽減されることにより胎生への進化が可能になったという仮説を提唱した (Kurita et al., 2020 Syst Biodivers)。

b . *Pelturagonia* 属の種多様性の解明

Pelturagonia 属にはボルネオ島に分布する 5 名義種が含まれている。本研究では各地から収集した標本についてミトコンドリア DNA 部分塩基配列、ゲノムワイド塩基多型データ、および形態を分析した結果、独立した種と考えられる 9 系統を確認した。このうち 5 系統は既知の 5 種に対応し、4 系統が未記載種であると推定された。

c . *Pelturagonia* 属の過去の集団動態の解明

ショートリードデータのみで構築したドラフトゲノムは 500 塩基対以上のコンティグに限定すると約 18 億塩基対, コンティグ数約 74 万本, N50 が 4,227 塩基対となった。BUSCO によるドラフトゲノム完成度評価として, 完全長が得られた遺伝子座は 27.6%, 断片化した遺伝子座は 27.9%, 検出できなかった遺伝子座は 44.6%であった。ロングリードデータは約 90 ギガバイトのデータ取得を行い, N50 は約 10,000 塩基対であった。今後, これら 2 種類のデータを統合して解析し, より完成度の高いドラフトゲノムを作成することで, 集団動態を明らかにしていく予定である。

d . *Cnemaspis* 属の種多様性の解明

ボルネオ島マレーシア領サラワク州から得られた *Cnemaspis* 属ヤモリ類には遺伝的に分化した 11 系統が含まれることが明らかになった。これらのうち, サラワク州南部に分布し, 花崗岩, 砂岩, 木など幅広い環境を利用する 1 種とサラワク州北部に分布し, 石灰岩のみを利用する 1 種を除いた 9 系統は単系統を形成した。これら 9 系統は, 花崗岩地に生息する 1 系統, 砂岩地に生息する 2 系統, 石灰岩地に生息する 6 系統からなり, サラワク州南部のみから見出された。砂岩地の 2 系統および石灰岩地の 6 系統のどちらも単系統は形成しなかった。したがって, 本グループは進化的に複数回生息基質の変化を経験してきたことが推定される。形態, DNA 塩基配列, 分布域から, これら 9 系統のうち 5 系統は既知種, 残りの 4 系統は未記載種であると考えられた。現在, 砂岩地から発見された 1 系統について記載論文を投稿中である。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計1件（うち査読付論文 1件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Kurita Takaki, Kojima Yosuke, Hossman Mohamad Yazid, Nishikawa Kanto	4. 巻 18
2. 論文標題 Phylogenetic position of a bizarre lizard <i>Harpesaurus</i> implies the co-evolution between arboreality, locomotion, and reproductive mode in <i>Draconinae</i> (Squamata: Agamidae)	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Systematics and Biodiversity	6. 最初と最後の頁 675 ~ 687
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1080/14772000.2020.1795741	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0件

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

なぜ直接子どもを産むトカゲは出現したのか？ http://www2.chiba-muse.or.jp/www/NATURAL/contents/1603261165791/index.html
--

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
---------	---------