



Reproductive character displacement in genital morphology and its underlying evolutionary processes

西村, 太良

(Degree)

博士 (理学)

(Date of Degree)

2023-03-25

(Date of Publication)

2025-03-25

(Resource Type)

doctoral thesis

(Report Number)

甲第8545号

(URL)

<https://hdl.handle.net/20.500.14094/0100482293>

※ 当コンテンツは神戸大学の学術成果です。無断複製・不正使用等を禁じます。著作権法で認められている範囲内で、適切にご利用ください。



(別紙様式4)

論文内容の要旨

氏名 西村 太良
専攻 人間環境学専攻
指導教員氏名 高見 泰興

論文題目 (外国語の場合は、その和訳を併記すること。)

Reproductive character displacement in genital morphology
and its underlying evolutionary processes
(交尾器形態の生殖的形質置換とその進化過程)

論文要旨

種分化は生物多様性を生み出す根源的過程であり、種分化をもたらす生殖隔離の進化についての研究は生物多様性の起源を理解するために重要である。種分化のプロセスは、種間・集団間の遺伝子の交換が完全に妨げられた時に完了するため、生殖隔離はただ生じるだけでなく十分な強さにまで進化する必要がある。このことから、種分化の研究では、どのようなメカニズムで生殖隔離が世代を経て十分な強さまで進化するか、強化されていくかに焦点が当てられている。これは生殖隔離の強化(reinforcement)として知られている。強化のプロセスは二つの段階に分けることができる。まず祖先集団が異所的に分化し、集団間の遺伝子交換に対する内的/外的な生殖的隔離障壁を蓄積する。その後、分化した集団が二次的に接触した際に、それまでに蓄積されてきた生殖隔離に応じて、不適応な生態的、行動的種間相互作用に対する直接的な淘汰(接合前生殖隔離と関連)や、遺伝的に不適応な雑種形成に対する間接的な淘汰(接合後生殖隔離と関連)が集団間にさらなる形質分化をもたらす。生殖隔離の強化が促進される。このような強化は、二次的接触時に接合前生殖隔離が十分に強くない状態から、既存の接合後生殖隔離に関連した淘汰(強化淘汰)によって接合前隔離が増加するものと定義されている。しかし、強化が種分化へもたらす寄与については、いまだ十分に明らかにされていない。強化のプロセスが生じていることを示す形質分化のパターンとして、生殖的形質置換がある。生殖的形質置換とは、異種的な種間・集団間よりも同所的な種間・集団間で交配形質がより大きな分化を示す地理的変異のパターンである。交配形質の生殖的形質置換を引き起こす進化的プロセスは、前述の(1)強化仮説：生殖隔離が不十分な種間、集団間における不適応な種間相互作用に対する自然淘汰による交配形質の分化、だけでなく(2)繁殖干渉仮説：すでに生殖隔離が成立した種間に生じる繁殖干渉による交配形質の分化、(3)Templeton effect仮説：種内の集団間に形質分化があらかじめ存在し、種間交雑を避けられる変異を持つ集団のみが他種と共存する可能性、といった複数の進化的プロセスが存在する。そのため、生殖的形質置換の進化を理解するためには、これらの3つのプロセス間の識別が必要である。

本研究では、交尾器形態が種特異的に分化し、集団間の交尾器形態の不一致が生殖的隔離機構として働くことが知られているオオオサムシ亜属(甲虫目, オサムシ科, オサムシ属)を用いて、形態解析・配偶者選択実験・集団遺伝学的解析・同種および異種間交配実験・交尾器の物理特

性測定実験を行なった。Chapter 1では、種分化をもたらす生殖隔離および交尾器形態の進化に関する既存の研究例を概観し、問題点を明らかにした。Chapter 2では、近縁種の分布の接触域において種間差が増加するような交尾器形態の地理的変異を持つ近縁2種マヤサンオサムシとイワキオサムシと極端に誇張した交尾器形態を持つドウキョウオサムシを用いて、体サイズとのアロメトリー、気温、地理的距離、遺伝的距離が交尾器形態に与える影響を考慮した上で、交尾器形態の地理的変異が、特にマヤサンオサムシにおいて生殖的形質置換と一致することを明らかにした。また、マヤサンオサムシとイワキオサムシの接触集団において交配前隔離が不十分であること、過去に遺伝子浸透が生じていることから、観察された生殖的形質置換の要因として繁殖干渉仮説が不適當であることが示された。Chapter 3では、マヤサンオサムシとイワキオサムシを用いた同種交配・異種交配実験を元に、種間交尾の集団レベルのコストを定量した。Templeton effect仮説が予測する、形質置換した交尾器を持つマヤサンオサムシの接触集団において交雑時のコストが一貫して減少するといった証拠は得られなかったため、生殖的形質置換の要因としてTempleton effect仮説が不適當であることが示された。Chapter 4では、マヤサンオサムシとイワキオサムシを用いた異種間交配実験により種間交尾の個体レベルのコストを定量し、マヤサンオサムシの雌雄交尾器形態の個体変異との関連を検討することで強化淘汰の検出を試みた。その結果、マヤサンオサムシの接触集団において、雄交尾器に交雑コストを回避する点で有利になるような淘汰（強化淘汰）が働いていることが明らかになった。また、雄交尾器の物理特性測定実験により、接触域の雄交尾器は長さだけでなく柔軟性も進化していることが明らかになった。一方、雌の交尾器形態と交雑コストとの関連はほとんど見られなかった。これらのことから、強化淘汰によるマヤサンオサムシの雄交尾器の生殖的形質置換が明らかとなり、生殖的形質置換をもたらす進化的プロセスとして強化仮説が支持された。Chapter 5では、本論文の主な研究内容を要約することに加えて、強化仮説のさらなる検証をするために、生殖隔離の強さの指標として生殖隔離指数をマヤサンオサムシの集団ごとに算出した。その結果、強化仮説から予測される接触域の分化した交尾器形態による生殖隔離の強化は見られず、さらなる研究の必要性が示された。また、生殖的形質置換と同様の地理的変異のパターンを示すにもかかわらず、雌交尾器形態に働く強化淘汰が限定的であったことに関して、雌雄間の交配時の相互作用を踏まえ考察を行った。最後に、本研究で明らかした種分化をもたらす生殖隔離の進化における錠と鍵仮説の重要性と、いまだ明らかになっていない問題点を総括した。

本研究のこれらの結果は、種特異的な交尾器形態に働く強化淘汰の検出と交雑コスト回避を可能にする生物学的、力学的なメカニズムの解明をした初めての例である。本論文は、不適応な種間相互作用に対する自然淘汰が近縁種間の交尾器形態の分化を促進し、交配後接合前隔離が強化され、種分化が駆動されるという錠と鍵仮説を支持する新たな証拠であり、種の起源のさらなる理解に貢献することが期待される。

論文審査の結果の要旨

氏名	西村太良		
論文題目	Reproductive character displacement in genital morphology and its underlying evolutionary processes (交尾器形態の生殖的形質置換とその進化過程)		
判定	合格・不合格		
審査委員	区分	職名	氏名
	主査	教授	高見泰興
	副査	教授	丑丸敦史
	副査	教授	源利文
	副査	教授	近江戸伸子
	副査	農学研究科 准教授	杉浦真治
要 旨			
<p>本博士論文は、種間の生殖隔離に関わる交尾器形態の多様化をもたらす進化機構について、近縁種の二次的接触に伴う交雑と生殖隔離の強化という観点から説明することを目的としている。近縁種間で交尾器形態が大きく異なる分類群を対象に、形態解析、行動実験、集団遺伝解析、物性解析などを組み合わせた多角的な研究を含む。本論文は5章構成で、序論（第1章）、個々の研究内容を示す第2章～第4章、研究結果の総括を行う議論（第5章）、謝辞、引用文献から構成される。</p> <p>第1章の序論では、近縁種の二次的接触に伴う生殖形質の分化（生殖的形質置換）に関する既存の研究をレビューし、（1）生殖的形質置換をもたらす進化過程には3つの可能性があること、（2）交尾器形態の生殖的形質置換の実証例が限られると共に、その進化過程を特定した研究は極めて少ないこと、を明らかにしている。このような問題意識に対して、比較的狭い地域の中で近縁種が接触し、雌雄交尾器に種特異的な錠と鍵構造を持つオオオサムシ亜属は、良い研究材料であることを指摘している。</p> <p>第2章では、雌雄交尾器形態に顕著な分化を示すイワワキオサムシとマヤサンオサムシを対象に、形態解析による生殖的形質置換の検出と、行動実験と集団遺伝解析による現在～過去の種間の遺伝子流動の可能性を推定している。その結果、（1）現在見られる雌雄交尾器形態の地理的変異は生殖的形質置換から予測され</p>			

るパターンと一致すること、(2) 雄の自種雌に対する選好性は不完全で、種間交尾が生じること、(3) 分布の接触域では中立遺伝子座における種間の遺伝子流動が生じていること、を実証している。これらの結果に基づき、検出された生殖的形質置換は、不完全な生殖隔離が強化される過程で生じた可能性が高いことと、交尾器形態の分化が不十分な集団が絶滅したという Templeton 効果がはたらいた可能性が排除できないことについて論じている。

第3章では、雌雄交尾器形態に生殖的形質置換が検出されたマヤサンオサムシについて、イワキオサムシとの種間交尾実験により集団レベルの種間交配コストを定量することで、Templeton 効果を検証している。その結果、予測と異なり、集団レベルの種間交配コストが形質置換した交尾器を持つ集団で一貫して低下しないことを明らかにしている。特に、雄から見たコストは中程度の形質置換を示す集団で高く、形質置換が進むと低下するため、形質置換の進化過程には適応度が低下する「適応の谷」が存在することを指摘している。

第4章では、第3章と同様の種間交尾実験を元に、交尾器形態の個体変異と個体レベルの種間交配コストとの関連を定量することで、強化仮説を検証している。その結果、予測通り、交尾器形態に形質置換が検出された集団では、より長い雄交尾器は種間交尾で破損しにくく、かつ交尾を短縮することができるという点で有利となる自然淘汰を検出している。さらに、物性解析により、より長い雄交尾器は柔軟性が高く、破損しにくい事を実証している。これらと前章までの結果に基づき、検出された交尾器形態の生殖的形質置換は、強化仮説によって説明できると結論している。

第5章では、個別研究で得られた結果を総括し、交尾器形態進化のプロセスについて総合的に議論している。さらに、これまでの実験データから生殖隔離を定量し、強化仮説の更なる予測である生殖隔離の強化が生じていない事を示している。以上より、近縁種の二次的接触による生殖隔離の強化は、交尾器形態だけではなく、配偶者選択など他の要因も含めて議論すべきであることを指摘している。

本博士論文は、生物多様性の進化機構について、近縁種間の生殖的相互作用という視点から、生物学以外の手法も含めて多角的に取り組んだ実証研究の成果である。結果として、これまで実証例がほとんどなかった現象に対し、頑健な実証データをもたらすことでその理解をさらに高いものとしている。これらの知見は、生物の進化機構の解明という基礎生物学の視点はもとより、生物多様性の創出・維持機構の理解という、より発展的な視点からも重要な貢献である。

なお、本論文を構成する各章(第2章～第4章)は、個別の投稿論文としてまとめられている。第2章は *American Naturalist* 誌(査読付き、Wos論文)に、第3章は *Biological Journal of the Linnean Society* 誌(査読付き、Wos論文)に既に掲載され、第4章は投稿へ向けて準備中である。下記に掲載済み論文の詳細を示す。

Nishimura T, Nagata N, Terada K, Xia T, Kubota K, Sota T, Takami Y (2022)

Reproductive character displacement in genital morphology in *Ohomopterus* ground beetles. *American Naturalist* 199, E76-E90.

Nishimura T, Terada K, Xia T, Takami Y (2023) Relationships between reproductive character displacement in genital morphology and the population-level cost of interspecific mating: implications for the Templeton effect. *Biological Journal of the Linnean Society* 138, 14-26.

よって学位申請者の西村太良は、博士(理学)の学位を得る資格があると認める。