

# 東邦大学審査学位論文（博士）の要旨

# 論文要旨

氏名 香川 幸太郎

## 論文題目

## Evolution of diversity driven by secondary effects of adaptation

## 論文要旨

(論文要旨内容) Organisms adapt to their surrounding circumstances with evolution, learning, or phenotypic plasticity. Adaptive responses of a species to their surrounding circumstances can also cause secondary non-adaptive changes in their biological interactions. Such secondary effects may in turn drive further evolutionary changes of the species. In this thesis, I address to three study systems where secondary effects of adaptation affect evolutionary dynamics by means of computer simulation.

The first study focuses on co-evolution of phenology in plants, pollinators, and predators of the pollinators. Adaptive optimization in mutualistic plants and pollinators promotes synchronization of their phenology. However, phenological synchronization of pollinators will cause the secondary effect where they are effectively predated by predators that have evolved to be active at the active season of pollinators. I performed evolutionary simulations to ask how the joint action of such mutualistic and antagonistic biological interactions affects evolution of diversity in plants and pollinators. Second, I studied flower color evolution in generalized food-deceptive plants by focusing on the inaccuracy in flower color discrimination by pollinators. Pollinators learn to avoid rewardless flowers of food-deceptive plants and this drives flower color evolution of deceptive plants to prevent the learning. When color discrimination by pollinators is not accurate, avoidance learning on a specific flower color will also produce avoidance for other different but similar flower colors. I focus on the role of this secondary effect of pollinators' learning in determining evolution of food-deceptive flowers. In the third study, I investigated the role of interspecific hybridization in causing adaptive radiation. Recently, there is a growing recognition that interspecific hybridization may have facilitated adaptive radiation because hybridization can seed phenotypic diversity by generating various genotypes consisting of genes from multiple different species. In this view, adaptive speciation can seed secondary dramatic diversification by means of interspecific hybridization. However, it have also been suggested that hybridization may inhibit speciation by preventing genetic differentiation between incipient species in the course of speciation, and thus, the role of hybridization in adaptive radiation is still unclear. In this thesis, I performed simulations of adaptive radiation to ask under which conditions interspecific hybridization facilitates adaptive radiation.

Simulation results of the three study systems suggested that secondary effects of adaptation affects evolutionary dynamics through altering both natural selection regime and evolvability of organisms. My results suggest that the existence of secondary effects of adaptation makes evolutionary dynamics open-ended, which ultimately drive evolution of biological diversity.

## 論文題目 (和文)

# 適応の二次的な影響が引き起こす多様性の進化

## 論文要旨 (和文)

(論文要旨内容) 生物は進化、学習、表現型可塑性によって彼らを取り巻く状況に適応する。生物が適応的に変化する際、その副産物として二次的な状況の変化が生みだされる場合があり、それが生物の更なる進化を引き起こす可能性がある。本論文では、適応の二次的な効果が多様性の進化に与える影響に着目した。適応が二次的な効果を通じて進化動態にフィードバックするような三つの生物系を例に、個体ベースモデルを用いた進化シミュレーションを行い、多様化のメカニズムを調べた。

第一の研究では、植物・送粉者・送粉者の捕食者における、フェノロジーの共進化をシミュレーションした。植物と送粉者の共進化は、彼らのフェノロジーを一致させる方向へと進化させる。一方で、送粉者のフェノロジーがある時期に集中すると、それに合わせて適応した捕食者による捕食圧が高まるという二次的な効果が生み出され、フェノロジーの更なる進化が誘導される。個体ベースモデルを用いたシミュレーションにより、共生相互作用と捕食-被食相互作用が組み合わさることが、送粉系における多様性の進化にどのような影響をもたらすのかを調べた。第二の研究では、送粉者の色識別能力に着目し、無報酬花を持つ植物における花色の多様化メカニズムを調べた。送粉者は無報酬花の見た目を覚え、それを避けることを学習する。そのため、無報酬花をつける植物は送粉者によって学習されるリスクを下げるよう、花形質を進化させる。送粉者の色識別が不正確な場合には、送粉者がある花を無報酬花として学習する際に、それと似た色を持つ別の花も同時に無報酬花として学習される。このような不正確な色識別による学習の二次的な波及効果は、無報酬花の花色に対する選択圧を決定づける重要な要素となる。本研究では、送粉者の不正確な色識別が、無報酬花における花色の多様性パターンにどのように影響するのか、進化シミュレーションによって調べた。第三の研究では、種間での雑種形成が適応放散に与える影響を調べた。近年の研究によって、雑種形成が多様な表現型の進化を促進し、適応放散を引き起こすメカニズムとなることが明らかにされつつある。これは、適応的な進化を通じて種が分化すると、分化した種間での雑種形成によって進化可能性が二次的に増加しうることを示唆している。しかしその一方で、雑種形成は集団間の遺伝的な分化を崩壊させ、種分化を抑制することも示唆されてきた。したがって、雑種形成が適応放散においてはたす役割について統一的な理解はなされていない。本研究では、どのような条件において雑種形成が適応放散を促進するのかを調べるため、適応放散のシミュレーションを行った。

三つの研究で行った進化シミュレーションでは、適応の二次的な効果が、自然選択レジームの変化と、遺伝的な多様性の増加の両方を通じて進化ダイナミクスに影響を与えた。三つの研究で得られた結果は、適応的な進化に伴って二次的な効果が生じることで、連鎖的な進化ダイナミクスが引き起こされ、それによって多様性の進化が促進されることを示唆する。

## 論文審査の要旨及び審査結果の要旨

2012年入学	研究分野 生物学	氏名 香川幸太郎
審査委員	(主査) 東邦大学大学院理学研究科 教授 長谷川雅美 (副査) 東邦大学大学院理学研究科 教授 久保田宗一郎 (副査) 東邦大学大学院理学研究科 准教授 鏡味麻衣子 (副査) 東邦大学大学院理学研究科 講師 小沼順二 (副査) 東京大学大学院農学生命科学研究科 准教授 瀧本岳	
(論文題目)		
Evolution of diversity driven by secondary effects of adaptation		
(論文審査の要旨及び審査結果の要旨)		
<p>多様性は生物界の特徴である。生物の多様性はいったいどのようなしくみで進化してきたのだろうか。この疑問は、進化生物学の最大の課題であるだけでなく、その解決は、現在進行中の第6の大量絶滅から生物多様性を保全するためにも重要な指針を与えるはずである。学位申請者の香川幸太郎君は、博士後期課程を通じてこの疑問にとりくみ、その成果をまとめ学位申請論文に著した。生物の多様性は遺伝子から生態系までの生物学的階層において現れるが、香川君は特に種分化(論文第2章)、種内多型(第3章)、適応放散(第4章)に焦点をあて、独自の進化シミュレーションモデルを構築して解析することによって、これらの創出機構や生起条件を調べた。第1章は序論、第5章は総合考察に充てている。</p> <p>第2章で扱ったのは、被子植物と送粉者の共種分化である。過去の理論では、植物と送粉者の共生関係のみに注目して、共生相互作用を両者の共種分化の原動力として捉えてきた。いっぽう野外では、植物と送粉者の共生関係を搾取する生物(例えば盗蜜者や送粉者の捕食者)が多く見られる。そこで香川君は、送粉者の捕食者が植物と送粉者の共種分化に果たす役割を明らかにすることにした。植物と送粉者の共種分化の進化シミュレーションに捕食者を導入し、共種分化の起こりやすさを捕食者のいない場合と比べることで、捕食者の影響を評価した。その結果、捕食者を導入した場合には、共種分化が60倍以上も起こりやすくなることが分かった。この結果は共生相互作用の多様化に敵対的相互作用が大きな役割を果たすことを示唆している。</p> <p>第3章で研究したのは、無報酬花の花色多型の創出機構である。送受粉を送粉者に依存する被子植物の多くは、送粉サービスと引き替えに花蜜や花粉などの報酬を送粉者に提供する。しかし報酬を与えずに送粉者を利用する「無報酬花」をつける植物がいる。無報酬花への対抗手段として、送粉者はその花色な</p>		

どを学習し訪花を避けようとする。無報酬花において花色多型が進化するの、送粉者の学習を妨げて遅らせるためであろうと考えられている。送粉者の学習を妨げるためには数多くの花色が進化しそうなものだが、現実には2~3種類の花色からなる多型が多い。その理由として本章で提唱したのが、送粉者の認識能力のあいまいさである。送粉者が似た花色を区別できないならば、あまりに微妙な花色の違いは送粉者の学習を妨げることにならない。その結果、花色が大きく異なる離散的な多型が生じると考えられる。本章では、この考えの妥当性をシミュレーションモデルの解析によって示した。モデルのパラメータに無報酬花 (*Dactylorhiza sambucina*) の送粉者として知られるマルハナバチ (*Bombus terrestris*) のデータを用いたところ、実際の *D. sambucina* で見られる2~3種類の花色多型の進化が再現できた。またパラメータ依存性解析から、送粉者の認識能力が正確なほど、より多くの花色を含む多型が進化することが示された。

姉妹種が交雑し雑種を形成した場合、親種2種の遺伝的多様性を引き継ぐために娘種の遺伝的多様性が増大し、娘種の新規ニッチへの適応が迅速に進む可能性が指摘されている。しかし雑種形成は、娘種の遺伝的多様性を増大させる反面、親種間の遺伝子流動を引き起こし、種間の遺伝的分化を妨げる働きもする。そこで第4章では、複数種が異なる新規ニッチへ適応進化することによって起こる適応放散という現象をとりあげ、雑種形成が適応放散を促進するのかを明らかにすることを目的とした。適応放散過程をモデル化した大規模な進化シミュレーションを行い解析した結果、雑種形成により適応放散が促進されるためには、適度な同類交配が行われることが重要であることが判明した。これは同類交配が強すぎると雑種形成が行われなくなるが、同類交配が弱すぎると新規ニッチに適応的な遺伝子型が種内で維持されないためである。

第5章の総合考察では、生物多様性の進化のしくみに関して、第2、3、4章から得られる一般的な示唆について論じている。第2章では敵対的相互作用における適応進化が共生相互作用の多様性進化を生んでいる。第3章では、送粉者のあいまいな認識能力による無報酬花の学習が、無報酬花の離散的な多型を生むしくみが提案された。第4章では、異なる環境への親種の進化適応が、雑種形成により生まれる娘種の遺伝的多様性を増大させ、適応放散の促進が起こる条件を調べている。これらの結果に共通しているのが、「生物の進化適応が、新たな自然選択レジームの創出や遺伝的多様性の増大を通じて、つぎの適応進化を促す」プロセスであることを指摘し、このプロセスが生物多様性の進化原理として重要であることを論じている。

以上の研究成果は、種内多型、種分化、適応放散という複数のレベルにおける生物多様性の進化プロセスについて、新規のアイデアを提案し、その理論的妥当性と成立条件を明らかにした点で評価される。以上から、審査委員は一致して、本論文が本研究科の学位（博士（理学））を授与するのに十分な内容をもつものと認め、論文審査に合格と判定した。