

# 東邦大学審査学位論文（博士）の要約

Evolution of diversity driven by secondary effects of adaptation

適応の二次的な影響が引き起こす多様性の進化

Kotaro Kagawa

Biology Major, Graduate School of Science, Toho University

July, 2015

## 要旨

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。

## 第一章：導入

自然選択が多様性や複雑性を生み出す自明な理由は無いにもかかわらず、生命の多様性は時間と共に増加している。生命の多様性が進化する理由を説明することは、進化生物学における中心的な課題の一つである。

生物の進化は、遺伝的な多様性が存在する個体群に対して自然選択が働くことで駆動される。しかし、この進化のメカニズムによって多様な生物が生じることは自明ではない。多様性の進化を理解するためには、多様な表現型を進化させる自然選択が生まれるメカニズム、表現型が（実際の生物種で見られるような）離散的な分布を見せる理由、種間での生殖隔離が進化するメカニズムなどを説明する必要がある。

本論文では、生物多様性の進化における、生物間相互作用の役割に注目する。生物は多くの場合、同種他個体や、様々な他種の生物と相互作用しながら存在する。生物間相互作用は、生物に対してかかる自然選択を生み出す重要な要因だと考えられる。また、生物間相互作用は遺伝的な多様性を増加させるメカニズムにもなりうる。例えば、近縁な異なる種間での交雑は、二種の生物に由来する遺伝子が様々な組み合わせで多様な遺伝子型を作り出す。近年の研究によって、このような雑種の形成を介した表現型の多様化が大規模な適応放散を引き起こすメカニズムになりうるということが示唆されている。

生物間相互作用の顕著な特徴は、進化や学習を介した生物の形質や行動の変化によって、量的・質的に変化する点である。例えば、捕食者-被食者間での相互作用の強度は、捕食者の形質や行動と、被食者による防御形質の両方に依存して変化する。被食者による防御形質や、それに対する捕食者の対抗適応が相互作用の強度をダイナミックに変化させる。また、表現型の進化によって相互作用する相手の種が変化する可能性がある。同様に、種分化によって新たな種が生まれることで、相互作用する種の構成は変化する。

生物間相互作用が生物の適応と連動して変化する点については、生物多様性の進化においてどのような役割を果たすのだろうか？本論文では、この疑問に答えるために、三つの異なる生物系を対象に、多様性の進化メカニズムを調べた。第二章では、植物-送粉者による共生系に、送粉者の捕食者が入り込んだ系を考える。共生相互作用による共進化と、捕食-被食相互作用による共進化が組み合わさった進化ダイナミクスのなかで、いかにして多様性が進化するのかを論じる。第三章では、無報酬花における離散的な色彩多型の進化メカニズムを理論的に調べる。送粉者の学習と色識別能力に着目し、送粉者が無報酬の花に対して学習的に適応することが多型の進化に与える影響を解析する。第四章では、雑種形成が大規模な多様性の進化において果たす役割を論じる。交雑する種の組み合わせは、適応的な種分化によって新たな種が生まれることによって動的に変化する。本研究では、雑種形成が適応放散を生み出す条件を個体ベースモデルによる進化シミュレーションを用いて調べる。

## 第二章：送粉者への捕食が植物と送粉者の共種分化を促進する

植物と送粉者の共進化が、送粉共生系における多様性の進化を促進することが示唆されてきた。また、送粉者の捕食者や競争者が送粉者の行動や個体数に影響を与え、植物の適応度に間接的な影響を与えうることが認識されつつある。しかし、これまでになされてきた植物-送粉者の多様性の進化を扱った理論は、彼らの共生相互作用だけを考慮しており、捕食者や競争者の影響は考慮されていない。本研究では、送粉者に対する捕食者の存在が、植物と送粉者に見られる高い多様性の進化に寄与するという新仮説を立て、その理論的な妥当性をコンピューターシミュレーションによって検証した。植物の開花時期と送粉者・捕食者の活動時期が進化するような個体ベースシミュレーションモデルを開発し、進化動態を解析した。捕食者が不在の条件でシミュレーションを行った場合、植物と送粉者の共進化によって、植物の開花、送粉者の活動時期の早い時期と遅い時期への不完全な分化がみられたが、生殖隔離の成立には至らず、種分化は生じなかった。一方、捕食者を導入したシミュレーションでは植物の開花時期、送粉者の活動時期の、早い時期・遅い時期への完全な分化や、一方向へのシフトが引き起こされた。この結果は、送粉者への捕食が、送粉共生系の同所的・異所的な多様化の可能性を大きく増加させることを示唆する。

### 第三章：送粉者による不完全な色識別が無報酬花における離散的な色彩多型を進化させる

植物の中には、美しい花で昆虫を誘引するが、蜜などの報酬は与えず、送粉者を一方的に利用する戦略（だまし送粉）をとるものが知られている。だまし送粉植物では、しばしば種内に離散的な花色の多型が見られる。先行研究によって、送粉者の学習が生み出す負の頻度依存性選択が、花色多型の維持メカニズムとなることが明らかにされてきた。少数派の花色は、送粉者にとって出会う頻度が低いため、無報酬花であることを学習されにくい。その結果、少数派は多数派に比べて常に有利となり、多型が維持される。しかし、珍しい花色が常に有利であるなら、次々に新たな花色が生まれ、やがて花色は離散的でなくなることが予想される。それにもかかわらず、無報酬花がしばしば離散的な花色多型を持つのはなぜだろうか？私は、送粉者が似た色の花を正確に識別できない場合に、見分けやすい離散的な花色が進化するという仮説を立てた。個体ベースモデルを用いた進化シミュレーションの結果によって、この仮説の理論的妥当性が支持された。送粉者の色識別能力が低い場合、中間的な花色は、他の色と間違えて学習されるリスクにより不利となる。そのため、中間色が抜けた離散的な花色分布が進化的に安定となった。この理論は無報酬花以外の形質多型の例にも適用できる可能性がある。

### 第四章：適応放散における雑種形成と魔法形質の役割

適応放散は、単一の祖先から多様な生態学的ニッチに適応した複数の種が急速に進化する現象であり、そのメカニズムは盛んに研究されてきた。近年、適応放散の多くの例で過去に起きた雑種形成の痕跡が発見されており、このような雑種形成が適応放散を引き起

こす契機となった可能性が示唆されている。雑種形成は複数種の遺伝子が混ざった多様な遺伝子型を作り出し、生態形質の爆発的な多様化を促進しうる。適応放散が起きるためには、生態形質の多様化に加えて生殖隔離の成立が必要である。もし、交配が類似した生態学的ニッチを持つ個体同士で起きるならば、雑種形成を介した生態形質の多様化と連動して種数も増加し、適応放散に至ると予想される。そのような場合、生態学的形質は、生態学的分化と同類交配の両方に貢献する「魔法形質」として作用する。したがって、雑種形成は、魔法形質の多様化に貢献する場合に、適応放散を引き起こすことが予測される。しかしながら、雑種形成は種分化の崩壊や外交弱勢による種の絶滅を引き起こし、種多様化を抑制するメカニズムにもなりうる。雑種形成が様々な効果を引き起こしうる事を考慮すると、雑種形成が適応放散に対して与える効果は進化する生物の特性や環境条件に依存して変化することが予測される。本研究では、雑種形成を契機として起きる適応放散を個体ベースモデルでシミュレーションし、雑種形成が適応放散を促進する条件を探索した。シミュレーションの結果は、二つの重要な示唆をもたらした。第一に、シミュレーションの結果、雑種形成が適応放散に与える影響は、適応放散のフェーズによって大きく変化することが示唆された。適応放散の初期フェーズでは、雑種形成が生態形質の急速な多様化を促進し、それに連動して種数が増加することが確認された。しかし世代が進み、種間の遺伝的分化が増大するにつれて、他種との交雑が子供の表現型に与える影響が大きくなり、外交弱勢のリスクが増加した。その結果、適応放散の後期フェーズでは、雑種形成を介した局所的適応の崩壊と種の絶滅が頻繁に生じた。第二に、魔法形質が生み出す同類交配の強さと様式が、交配隔離の発達と種間雑種が起きる可能性をコントロールし、雑種形成を介した適応放散が起きる可能性を決定づけることが示唆された。

## 第五章：総合考察

本論文では三つの生物系を対象に、生物間相互作用が多様性の進化に貢献するメカニズムを研究した。これらの系では、生物間相互作用が生物の進化や学習によって変化することが、多様性の進化を促進した。

本論文で扱った三つの系では、生物間相互作用の学習や進化を介した変化が、進化の基本要素である、自然選択と遺伝的多様性に対して二次的な影響を与えることで、多様性の進化に貢献した。第二章で扱った、植物-送粉者-捕食者の系では、はじめに植物と送粉者の共進化によって彼らの開花時期・活動時期が一致するような進化が起きる。しかし、送粉者の活動時期が特定の期間に集中すると、それに合わせて活動するよう適応した捕食者からの強い捕食を受けるという二次的な自然選択レジームの変化が引き起こされた。その結果、三者は複雑な共進化ダイナミクスを見せ、結果的に活動時期が異なる多様な群集が進化した。第三章で扱った無報酬花における花色の進化では、送粉者の不正確な色識別に基づく学習が進化する色彩多型のパターンを決定付ける要因となっていた。送粉者の色

識別が不正確な場合、特定の花の色を無報酬花の特徴として学習する際に、他の似た色も同時に学習されるという二次的な影響が生まれる。色識別の不正確性に起因する学習の二次的な効果が、中間的な花色を不利にする自然選択レジームを生み出し、離散的な色彩多型の進化を促進した。第四章で扱った、雑種形成を介した適応放散では、初めに異なる生息地でその場所の環境に合わせていくつかの種が進化し、次にそれらの種が二次的に接触し、種間での交雑が起きることで多様な遺伝子型が生み出され、適応放散が促進された。この系では、適応的な進化によって生じた遺伝子が、雑種形成によって様々な遺伝子が組み合わさった多様な遺伝子型が作られる可能性を作り出し、更なる適応を促進するというフィードバックループが存在した。

生物の進化や学習を介した適応が生物間相互作用を変化させ、自然選択レジームと遺伝的な多様性に対して二次的な効果をもたらすことは、終わりのない連鎖的な進化を導く。私は、本論文の研究結果に基づいて、適応が二次的な効果を生み出すことが多様性の進化にとって鍵となることを示唆する。