

平成30年6月8日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2015～2017

課題番号：15K07228

研究課題名(和文) 送粉者と生育環境からの複合自然選択が加速する被子植物の生態的種分化

研究課題名(英文) Synergistic natural selection from pollinators and the growth environment facilitates the ecological speciation of flowering plants

研究代表者

瀧本 岳 (TAKIMOTO, Gaku)

東京大学・大学院農学生命科学研究科(農学部)・准教授

研究者番号：90453852

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,900,000円

研究成果の概要(和文)：花をつける植物(被子植物)は地球上の生物多様性を代表する分類群である。被子植物の多様性は、多様な生育環境への適応や、異なる送粉者(ハチ、チョウ、ガ、ハチドリなど)への適応の産物として説明されることが多い。このことから、「生育環境からの自然選択と送粉者からの自然選択が同時に働くことにより、被子植物の多様化(種分化)が起こりやすくなっているのではないか」という予想が成り立つ。この予想をくわしく検討したところ、生育環境に適応している植物が送粉者の誘引能力も高いことが、予想の成立条件として重要であることが分かった。この発見は、被子植物の多様性が生まれたしくみを理解する重要な鍵を与えるものである。

研究成果の概要(英文)：Flowering plants (angiosperm) represent a major component of biodiversity on earth. Diversity of angiosperm has often been explained as the results of adaptation to a variety of growth environments or to a variety of pollinators (e.g., bee, butterfly, moth, and hummingbird). This prompted an expectation: synergistic action of natural selection from the growth environment and from pollinators may facilitate the diversification (speciation) of angiosperm. We examined this expectation and found that an important condition for this expectation is that plants that are better adapted to local growth conditions can attract pollinators better. This finding may be an important key for understanding the mechanisms that generate angiosperm diversity.

研究分野：理論生態学

キーワード：生態的種分化 被子植物 送粉共生系 定花性 無報酬花 適応放散

### 1. 研究開始当初の背景

被子植物は地球上の記載種の約1/6を占める主要な分類群であり、被子植物の種分化の解明は生物多様性の創出機構の理解に不可欠である。近年、生態的種分化(異なる生態環境への適応がもたらす生殖隔離の進化)が重要な種分化機構の1つとして受け入れられるようになった。しかし、生態的種分化の理論的根拠を与えた理論研究は動物の種分化を扱ったものであり、被子植物の生殖隔離の重要な要因になりうる送粉者を考慮した植物の生態的種分化の理論研究はほとんど発展していなかった。

また、種分化研究では、複数の自然選択圧が生態的種分化を促進する可能性に注目が集まっていた。研究代表者らは、植物と送粉者の共種分化が、送粉者を食べる捕食者の導入によって飛躍的に起きやすくなることを、進化シミュレーションにより示していた。これは花資源利用と捕食者回避という複合的な選択圧が送粉者にかかることによって起きており、複合選択圧が生態的種分化を加速することの重要な理論的証拠である。また、自然選択と性選択が複合的に作用し生態的種分化が起きる理論モデルや、複数形質にかかる複合的な自然選択によってナナフシの生態的種分化が起きる野外例などの先行研究があった。

被子植物の適応進化を引き起こす自然選択圧は、送粉者と生育環境の2つに大別できる。送粉者は、花形質への選択圧となって、被子植物の多種多様な花形質を進化させる原動力の1つと考えられる。一方、生育環境には土壌や気候などの環境条件、植食者や競争者などとの相互作用が含まれ、これらへの適応も被子植物の多様性を担う。

しかし、送粉者と生育環境からの選択圧は、独立に植物の適応度を決めるだけでなく、相互に影響して植物の進化を左右すると考えられた。実際、生育環境が間接的に植物の花形質に与える影響が注目されはじめていた。例えば、ワイルド・ラディッシュでは、植食者に対して強く被食防衛する個体の花はあまり送粉者に好まれず、食害の多い個体は送粉者が好む色の花をつけていることが知られていた。また、ヤナギランでは、強い水ストレスのもとで花蜜が減り、花サイズが小さくなることが示されていた。このような送粉者と生育環境から複合的にもたらされる自然選択圧は、被子植物の生態的種分化を理解する鍵となるはずだと考えた。

### 2. 研究の目的

生物多様性の進化のしくみを理解するうえで、その主要な分類群である被子植物の種分化機構の解明は必須である。動物での生態的種分化の重要性が認知されてきたが、植物の生態的種分化の理論研究はほとんど進展していない。植物の種分化には、異なる生育環境への局所適応や、送粉者を介した生殖隔離の進化などが重要だと考えられてきた。しかし、最近の野外研究から、植物の生育環境への適応が、植物の花形質や送粉者を介した繁殖能力にも影響するこ

とが明らかになってきた。そこで本研究では、「送粉者からの自然選択圧と生育環境からの自然選択圧の相互作用が、植物の生態的種分化を加速する」という仮説を設定した。本研究の目的は、この仮説を進化シミュレーションモデルの開発と解析を通じて、理論的に検証することである。

### 3. 研究の方法

集団遺伝学モデルを構築し解析することにより、本研究の仮説「送粉者と生育環境からの複合的な自然選択圧が被子植物の生態的種分化を促進する」を検証した。具体的には、植物の生態的種分化の際に現実的だと考えられる3要素「送粉者の定花性」、「植物における局所環境への適応の程度と送粉者誘引能力との相関」、「新規花形質の進化」を組み込んだ実際の種分化シナリオをモデル化した。

### 4. 研究成果

予期していた研究成果(下の1)に加えて、当初予期していなかった研究成果も得られたため(下の2・3)、これらを合わせて報告する。

#### (1) 送粉者の定花性が駆動する顕花植物の生態的種分化

顕花植物の多様化にとって、生育環境からの自然選択と送粉者からの自然選択はともに重要な駆動要因となっている。しかしながら、両方のタイプの自然選択が共同して働いた場合に、顕花植物の種分化にどのような影響があるのかは、十分に調べられてこなかった。また、他に利用できる花(他種の花や、多型を持つ単一種の別タイプの花など)があるにもかかわらず、同じタイプの花を連続訪花する送粉者の行動を「定花性」という。この定花性には、同じ花形質をもつ花同士の間類交配を促進する効果があるため、顕花植物の種分化の促進要因として重要であるという説が唱えられてきたが、定花性により種分化が起こるためには、非現実的なほど強い定花性が必要であるという反論もあげられてきている。しかしこれらの問題を定式化し理論的に解析した研究はこれまでにない。そこで、本研究課題の研究協力者は、研究代表者とともに、集団遺伝学モデルを構築・解析することによって、異なる2つの植物集団が生育環境からの分化型自然選択(divergent natural selection)を受けている状況において、送粉者の定花性が生態的種分化を促進しうるのは、また促進するにはどれほど強い定花性が必要なのかを明らかにすることとした。解析をつうじて、2つの重要な結果が得られた(図1)。1つめは、送粉者の定花性が種分化を促進する条件として、局所生育環境に適応的な植物個体ほど送粉者を誘引する能力が高いという仮定が重要であることが判明した。2つめに、もし2集団の間花粉のやりとりや種子の移動分散が十分に低い場合ならば、現実的な強さの定花性であっても植物の生態的種分化を引き起こしうるといった結果が得られた。以上の結果は、生育環境からの自然選択と送粉者からの自然選

扱が共同して働く場合には、送粉者の定花性が顕花植物の生態的種分化を促進する重要な要因となりうる理論的な可能性を示すものである。ここまでの成果をまとめ、トップレベルの国際誌に投稿したところ、編集者・査読者からの良い評価を得たため、再投稿にむけて、現在改訂作業を行っている最中である。

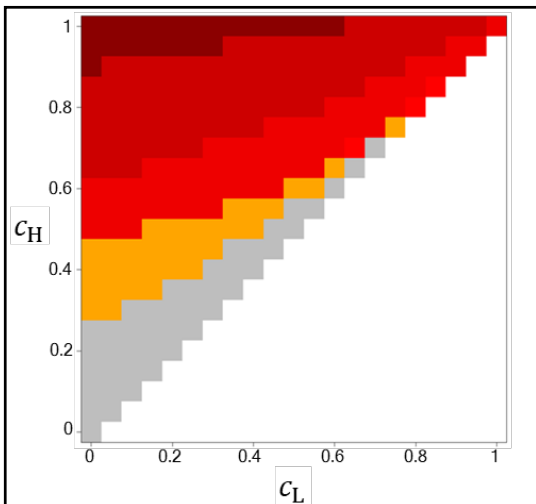


図1. 植物の生態的種分化を引き起こすために必要な送粉者の定花性の強さ。種分化が起きるためには現実的な強さの定花性があればよいが、局所生育環境に適応的な植物への送粉者への定花性がより強い必要があることを示している。X軸 ( $C_L$ ) は局所環境に適応していない植物に対する定花性の強さ、Y軸 ( $C_H$ ) は局所適応している植物に対する定花性の強さ。灰色の領域では新規花形質が進化しない。オレンジの領域では新規花形質は進化するが種分化には至らない。赤色の領域では種分化が起こり、より濃い赤の領域で種分化がより早く進む。

## (2) 無報酬花における色彩多型の進化メカニズムの解明

植物の中には、美しい花で昆虫を誘引するが蜜を分泌せず、昆虫を一方的に利用する戦略をとるものが知られている。このような戦略はラン科植物では一般的に見られ、だまし送粉と呼ばれる。だまし送粉植物はしばしば単一個体群内に大きく異なる離散的な花色の多型を持つ。先行研究によって、だまし送粉では珍しい花色の方が昆虫に学習されにくく有利となるため、少数派の絶滅が防がれ、多型が維持されることが明らかにされてきた。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。離散的な花色多型はなぜ維持されているのだろうか？そこで、本研究課題の研究協力者は、研究代表者とともに、「送粉者の色識別が不完全な場合に、見分けやすい離散的な花色が進化する」という新仮説を立てた。個体ベース・進化シミュレーションの結果、この仮説の理論的妥当性が支持された(図2)。送粉者の色識別が不完全な場合、中間的な花色は他の色と間違えて学習されるリスクが大きく、不利となる。そのため、中間色が扱けた離散的な花色分布が進化的に

安定となる。この理論は、様々な離散的な形質多型の例に適用できる可能性がある。この研究をまとめた論文は *The American Naturalist* 誌に掲載した(5(雑誌論文))。

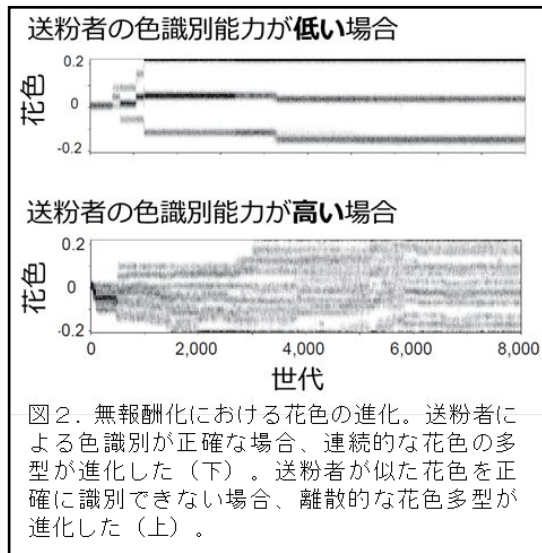


図2. 無報酬化における花色の進化。送粉者による色識別が正確な場合、連続的な花色の多型が進化した(下)。送粉者が似た花色を正確に識別できない場合、離散的な花色多型が進化した(上)。

## (3) 雑種形成が促進する生態的種分化と適応放散

地球上の様々な地域で、単一系統の生物が多様な生態をもつ多数の種へと急速に分岐する「適応放散」が多く観察されている。この適応放散を促進する要因として雑種形成が注目されてきた。例えば、アフリカのヴィクトリア湖周辺の湖沼で700以上の種へと適応放散したシクリッド科魚類では、それまで別々の川に棲んでいた二種の祖先種が出会い雑種を形成したことによって、祖先種の遺伝的多様性が増加し適応放散が進んだと言われている。しかし、雑種形成による適応放散の促進仮説には二つの問題点があった。一つは、雑種形成が種の融合や絶滅を介して種数を減少させた事例も多く、どんな状況の時に雑種形成が種数を増加させるのかは分かっていなかった。もう一つは、雑種形成による遺伝的多様性の増大が、どの程度、突然変異による遺伝的多様性の増大などと比べて、適応放散にとって重要なのかも分かっていなかった。

そこで、本研究課題の研究協力者は、研究代表者とともに、コンピューター上に仮想生物を構築し、それらの雑種形成と進化をシミュレーションすることで、雑種形成が適応放散に果たす役割が調べた。環境条件や雑種形成に至る歴史のシナリオを様々な変化させた約1万6千回のシミュレーションの結果(図3)、雑種形成が適応放散を促進するのは、二種の親種の間の遺伝的分化が小さすぎも大きすぎもせず、中程度のときであることが分かった。これは、親種の遺伝的分化が小さすぎると雑種の遺伝的多様性も低くなり、遺伝的分化が大きすぎると雑種集団の適応度が下がり絶滅してしまうためであった。さらに、新環境への侵入に際して全く新しい形質が進化する適応放散が起きるには、雑種形成が創り出す遺伝的多様性の増大が不可欠となる場合

があることも分かった。これらの結果は、過去の適応放散が起きるうえで、雑種形成が極めて重要な役割を果たしていた可能性を指摘するものである。

現在は、気候変動や人間活動がもたらす生物の分布域の変化によって、地球上のあらゆる地域で雑種形成の機会が増えていくかもしれない。本成果は、急速に変化しつつある世界での生物多様性の未来を予測するための基礎理論ともなるものとして重要である。この研究をまとめた論文は Ecology Letter 誌に掲載した(5〔雑誌論文〕)。

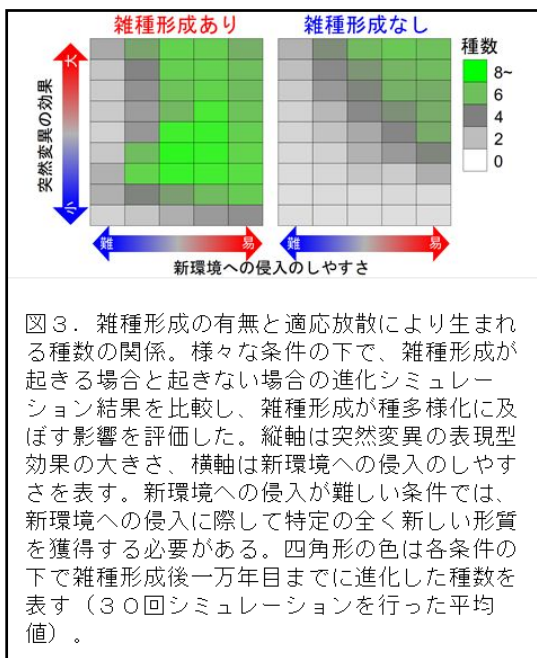


図3. 雑種形成の有無と適応放散により生まれる種数の関係。様々な条件の下で、雑種形成が起きる場合と起きない場合の進化シミュレーション結果を比較し、雑種形成が種多様化に及ぼす影響を評価した。縦軸は突然変異の表現型効果の大きさ、横軸は新環境への侵入のしやすさを表す。新環境への侵入が難しい条件では、新環境への侵入に際して特定の全く新しい形質を獲得する必要がある。四角形の色は各条件の下で雑種形成後一万年目までに進化した種数を表す(30回シミュレーションを行った平均値)。

### 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

〔雑誌論文〕(計 2件)

Kagawa, K. and Takimoto, G. (2018) Hybridization can promote adaptive radiation by means of transgressive segregation. 査読有 Ecology Letters 21: 264-274.

<https://doi.org/10.1111/ele.12891>

Kagawa, K. and Takimoto, G. (2016) Inaccurate color discrimination by pollinators promotes evolution of discrete color polymorphism in food-deceptive flowers. 査読有 The American Naturalist 187: 194-204.

<https://doi.org/10.1086/684433>

〔学会発表〕(計 4件)

Takimoto, G. (2018) Flower constancy by pollinator drives ecological speciation of flowering plants. Stand Alone Conference of the American Society of Naturalists (Asilomar CA, USA).

Takimoto, G. (2017) Flower constancy by pollinator drives ecological speciation of flowering plants. 第33回個体群生態学会大会(福岡).

Kagawa, K. & Takimoto, G. (2017) Inaccurate color discrimination by pollinators promotes evolution of discrete color polymorphism in food-deceptive flowers. XIX International Botanical Congress, T2-07-06, Shenzhen, China.

Kagawa, K. & Takimoto, G. (2015) Roles of hybridization and magic traits in adaptive radiations. The 62th Annual Meeting of Ecological Society of Japan. (Kagoshima, Japan).

〔図書〕(計 1件)

瀧本岳(2017)生物多様性の生態学理論。『生物多様性概論 - 自然のしくみと社会のとりくみ - (宮下直・瀧本岳・鈴木牧・佐野光彦著, 朝倉書店)』23 - 56 頁(第2章)。

〔その他〕

ホームページ等

<https://www.u-tokyo.ac.jp/ja/utokyo-research/research-news/interspecies-mating-as-promoter-of-evolutionary-biodiversity.html>

### 6. 研究組織

#### (1)研究代表者

瀧本 岳(TAKIMOTO, Gaku)

東京大学・大学院農学生命科学研究科・准教授

研究者番号: 90453852

#### (2)研究分担者

( )

研究者番号:

#### (3)連携研究者

( )

研究者番号:

#### (4)研究協力者

香川 幸太郎(KAGAWA, Kotaro)

スイス水圏科学技術研究所