

令和 4 年 6 月 29 日現在

機関番号：72641

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2018～2021

課題番号：18K06397

研究課題名(和文)島の鳥の適応放散はなぜ起きるか 数理モデルと幾何学的形態測定学によるアプローチ

研究課題名(英文) Why can island adaptive radiations of birds occur? An approach using mathematical models and geometric morphometrics

研究代表者

山崎 剛史 (Yamasaki, Takeshi)

公益財団法人山階鳥類研究所・研究所・研究員

研究者番号：70390755

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,400,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、「なぜ鳥は海洋島で適応放散を起こすことができるのか?」、「海洋島で適応放散を起こす鳥と起こさない鳥はどう違うのか?」を調査した。第一の問いについては、海上分散力に富むはずの祖先種が、なぜ群島内の狭い海峡で遺伝的交流を断たれるのかが謎であったが、コンピュータシミュレーションにより、適応放散の起きる条件下では、自然選択が分散力の急激な減少をもたらす可能性を明らかにできた。第二の問いについては、鳥類が環境に適応する際に重要な役割を果たすくちばしの形態の進化可能性が適応放散が起きるか否かを決めるとの仮説があったが、カラス類を用いた3次元幾何学的形態測定学の研究は、この仮説を支持しなかった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

人類の活動により、生物多様性の急激な喪失が続いている現代において、生物多様性についての理解の深化は急務である。海洋島の鳥の適応放散は、生物多様性の創出メカニズムを解明するための理想的な材料とみなされてきた。それは著しく多様な種を含む一方、観察がきわめて容易という特性を持つためである(海洋島の生態系はシンプルであり、そこに住む鳥は人間に対する警戒心を欠く)。本研究は、このように重要な題材について、「高い海上分散力を持つはずの鳥類がなぜ海洋島において多数の種に分化することができるのか」という、長年の謎を解決できた。

研究成果の概要(英文)：In this study, we asked the following questions: "Why can adaptive radiations occur in birds on oceanic islands?" and "What is the difference between birds that do and do not undergo adaptive radiation on oceanic islands?" For the first question, it was a puzzle why ancestral species with high overseas dispersal ability would be genetically fragmented due to narrow straits within an archipelago. Our computer simulations revealed that under conditions in which adaptive radiation occurs, natural selection favors a rapid decrease in dispersal ability. Regarding the second question, there was a hypothesis that the evolvability of bill morphology, which plays an important role in the adaptation of birds to their environment, determines whether adaptive radiation occurs on oceanic islands. However, a 3D geometric morphometrics study on crows did not support this hypothesis.

研究分野：進化生物学

キーワード：適応放散 種分化 数理モデル シミュレーション 幾何学的形態測定学 鳥類

1. 研究開始当初の背景

火山活動やサンゴの造礁運動によって、大陸から遠く離れた場所にできた海洋島にもふつう生物は生息する。高い飛翔力を持つ鳥類や、長期の漂流に耐えられる爬虫類、一部の植物などが偶然たどり着くことがあるからだ。このような「幸運な入植者」は、競争者や捕食者の少ない環境において、さまざまな新しいニッチへと侵出する機会を得る。このような祖先種は、生態的・形態的に非常に多様な子孫種を爆発的に生み出すことがある。この現象は適応放散とよばれ、ガラパゴス諸島のダーウィンフィンチ、ゾウガメ、イグアナ、ハワイ諸島のハワイミツスイ、銀剣草などで起きたと考えられてきた。

しかし、孤立した海洋島にたどり着いた生物がいつも必ず適応放散を起こすわけではないこともまた事実である。例えば、ガラパゴス諸島のほぼ全域に分布するコミミズクは、その群島の内部で亜種分化すら起こしていない。「ある系統は適応放散を起こすのに、ある系統は起こさない。その理由は何か？」この問いに答えることは、進化生物学における最重要課題の一つである。

2. 研究の目的

本研究では、海洋島の適応放散のケーススタディが最もよく行われているグループの一つである鳥類を対象に、「そもそもなぜ鳥は島で適応放散を起こすことができるのか?」、「島で適応放散を起こす鳥と起こさない鳥はどう違うのか?」の解明を目指す。詳細は以下の通りである。

課題1. 「そもそもなぜ鳥は島で適応放散を起こすことができるのか?」

海洋島の鳥の適応放散はどのようにして起きると考えられているのだろうか。現在、最も広く受け入れられているのは、以下の適応放散の異所的種分化説である (Grant & Grant 2008, Losos & Ricklefs 2009)。

- (a) 祖先種が群島内のある一つの島にたどり着く。
- (b) その後、その種は群島内の別の島に分布を広げる。
- (c) 島間の海峡によって遺伝的交流が制限される結果として、各島の集団は独自の進化的変化を蓄積して行く。
- (d) やがては繁殖に関わる特徴が分化し、新しい種が誕生する。海洋島は総じて生物多様性が低く、さまざまなニッチが空いたままになっているため、発端種はそれぞれ独自のニッチを確立し、短期間のうちに生態的、形態的に著しい多様化を遂げる。

この説を支持する事実はいくつもあり、大きな問題も一つ残されている。大海原を超えて孤立した海洋島に到達できるほど、海上分散力に富んでいたはずの祖先種が、なぜ群島内の狭い海峡で遺伝的交流を断たれたりするのだろうか?例えば、ガラパゴス諸島は大陸から約 900 キロも離れている一方、島間の海峡の多くは幅数キロ、広くてもせいぜい2、30 キロしかないのである。

この問題を解決する一つの方法は、祖先種の海上分散力が群島への侵入後、大幅に減少したと仮定することだろう。確かに、爬虫類や植物など、海流を利用して海洋島に侵入した生物は、いったん集団が確立した後は、群島外へ流されるリスクを避けるため、海上分散傾向を弱める可能性がある。また、飛翔を主に捕食者回避の目的で用いる鳥類は、捕食者を欠く環境において、無飛翔性を進化させる可能性がある。しかし、いずれの説明も、海洋島の鳥の適応放散の事例には適用できない。空を飛べる彼らは海流に流されるおそれがないし、彼らは採餌などの目的で日常的に飛翔を用いているのである。彼らはなぜ、数分もあれば越えられるような狭い海峡で異所的種分化を起こすのだろうか。本課題はこの謎の解明を目指す。

課題2. 「島で適応放散を起こす鳥と起こさない鳥はどう違うのか?」

海洋島に到達した鳥類の系統のなかに適応放散を起こすものがある一方、それをまったく起こさないものが多いのはなぜだろうか。

この問題に関連して、猛禽類の頭骨の3次元幾何学的形態測定学解析を行ったBrightら(2016)は、猛禽類のくちばしのかたちの変異の大半が、脳頭蓋の大きさやかたちに規定されていることを明らかにした(前者の変異の79.9%は後者によって説明される)。

元来、鳥のくちばしに見られる変異は、採餌行動に対する適応としてそのほとんどが生み出さ

れてきたと信じられていたが、この研究はその考えを改める必要があることを明らかにした。

Bright らはこの考えを一般化し、鳥のくちばしのかたちは進化的な制約を非常に強く受けるのがふつうで、自然選択に対し、必ずしも柔軟に応答できないのではないかと論じた。そのうえで彼らは、海洋島の鳥の適応放散の事例はこれらの制約(彼らの用語法に従えば「genetic lock」)を例外的に打ち破ることに成功した系統である可能性を指摘したのである。本課題ではこの仮説の検証に取り組む。

Bright, J. A., Marugán-Lobón, J., Cobb, S. N., & Rayfield, E. J. (2016) The shapes of bird beaks are highly controlled by nondietary factors. *PNAS*, **113**, 5352-5357. Grant, P. R. & Grant, B. R. (2008). *How and why species multiply: the radiation of Darwin's finches*. (Princeton University Press). Losos, J. B. & Ricklefs, R. E. (2009) Adaptation and diversification on islands. *Nature* **457**, 830-836.

3. 研究の方法

課題 1. 「そもそもなぜ鳥は島で適応放散を起こすことができるのか？」

この問いに答えを与えるため、高い海上分散力を持つ鳥に特化した数理モデルを構築し、海洋島における適応放散の初期過程のシミュレーションを実施した。

高い分散力を持つ個体であれば容易に(コストなく)飛び越えられる狭い海峡で隔てられた3島に3つの集団がある状況を想定した。分散力と形態形質に進化可能性を仮定した。島間には、形態形質に対する分岐自然選択が働くと考えた。

シミュレーションは大型計算上で SAS 言語を用いて行った。

課題 2. 「島で適応放散を起こす鳥と起こさない鳥はどう違うのか？」

海洋島で適応放散を起こしていない系統であるスズメ目カラス科のハシトガラスとハシボソガラス、ツル目クイナ科について、X線CTを用いた3次元形態データの収集を行った。Brightらの方法に基づき、くちばしの形態がgenetic lockを強く受けているかどうかを検討した。

4. 研究成果

課題 1. 「そもそもなぜ鳥は島で適応放散を起こすことができるのか？」

シミュレーションの結果は、高い分散力によって島間に遺伝子的交流がある状態でも、分岐自然選択の作用により、形態形質の分化が進むことを明らかにした(図1A)。

そして、いったん島間に形態形質の分化が生じると、各島で生まれた個体は自分が生まれた島の環境にマッチした形態を持つ可能性が高まるため、そこにとどまり続ける方が有利になる状況が生まれる(図1B)。

この進化により、たとえ祖先種が高い分散力を持っているとしても、速やかにそれは失われ、狭い海峡による異所的種分化のプロセスが開始される。なお、群島内に移住個体を送り出し続ける島が1つでも残っている限り、どの島も定住個体の固定に至ることができない。このため、この固定が起きるタイミングは3島でほぼ同時になることが多いことも判明した(図1C)。つまり、海洋島の適応放散では、異所的種分化の開始時期は群島内で高度に同期することが多く、系統的には3つの種が同時に生じたように見える

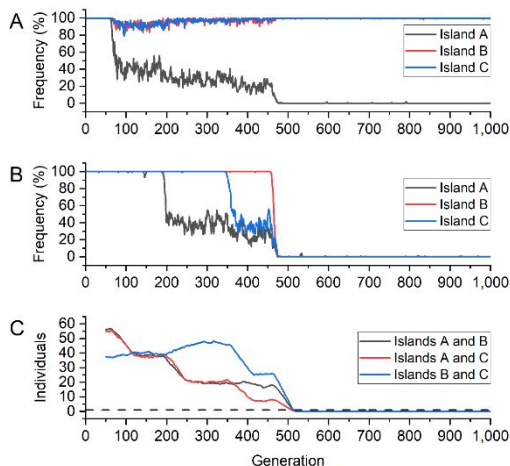


図1. シミュレーションの一例。(A) 形態形質の局所適応の進化、(B) 高分散力遺伝子の頻度低下、(C) 島間の移住個体数の減少。島Aのみ異質な環境にある。パネルCの点線は1世代あたり平均1個体の移住を表し、これを下回ると異所的種分化のプロセスが始まったと解釈される。

ことが多々あるのである。

結論として、海洋島の鳥の適応放散は、分散力に進化可能性を仮定することで容易に説明できることが明らかとなった。

課題 2 . 「島で適応放散を起こす鳥と起こさない鳥はどう違うのか？」

ハシブトガラスとハシボソガラスを用いた 3 次元幾何学的形態測定学の研究結果によると、くちばし形態の変異のうち、脳頭蓋の変異で説明できるのは、わずか 45.4%にすぎなかった。猛禽類で観察された 79.9%という値は、海洋島で適応放散を起こさない鳥類全体に一般化できない可能性が高まった。この成果は Ecology & Evolution 誌から出版した。

クイナ科については、18 属 25 種について X 線 CT データを収集した。これらのデータを活用した関連論文を Journal of Anatomy 誌から出版した。

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 0件 / うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Yamasaki Takeshi, Aoki Sou, Tokita Masayoshi	4. 巻 8
2. 論文標題 Allometry and integration do not strongly constrain beak shape evolution in large-billed (Corvus macrorhynchos) and carrion crows (Corvus corone)	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Ecology and Evolution	6. 最初と最後の頁 10057 ~ 10066
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/ece3.4440	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

〔学会発表〕 計2件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 1件）

1. 発表者名 Tatsuro Nakao, Takeshi Yamasaki, Naomichi Ogihara, Masaki Shimada
2. 発表標題 Okinawa Rail has relatively larger Wulst in the brain: Relationship between anvil using behavior and brain morphology
3. 学会等名 American Ornithology Meeting 2019 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 中尾達郎, 山崎剛史, 荻原直道, 島田将喜
2. 発表標題 クイナ科鳥類の脳におけるウルストの発達具合の定量的分析
3. 学会等名 日本鳥学会大会
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

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
研究分担者	島田 将喜 (Shimada Masaki) (10447922)	帝京科学大学・生命環境学部・准教授 (33501)	

6. 研究組織（つづき）

	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
研究 分 担 者	荻原 直道 (Ogihara Naomichi) (70324605)	東京大学・大学院理学系研究科(理学部)・教授 (12601)	
研究 分 担 者	小林 豊 (Kobayashi Yutaka) (70517169)	高知工科大学・経済・マネジメント学群・教授 (26402)	
研究 分 担 者	土岐田 昌和 (Tokita Masayoshi) (80422921)	東邦大学・理学部・准教授 (32661)	

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