

平成21年6月11日現在

研究種目：若手研究（スタートアップ）

研究期間：2007～2008

課題番号：19870022

研究課題名（和文）雑種形成に着目した生物多様性の進化維持機構の理論的研究

研究課題名（英文）Theoretical studies on hybridization and the evolution and maintenance of biodiversity

研究代表者

瀧本 岳

東邦大学・理学部・講師（TAKIMOTO GAKU）

研究者番号：90453852

研究成果の概要：

外来種や生息環境の破壊がもたらす雑種形成が問題となっている。雑種形成により2種が融合して1種となる「種分化の逆転」が起こることもあるが、雑種が第3の種として新たな生息地で確立する「雑種種分化」が起こることもある。本研究ではコンピュータシミュレーションを用いて、生息環境の改変が近縁な2種の雑種形成をもたらした場合、雑種種分化ではなく種分化の逆転が起きてしまう可能性が高いことを明らかにした。

交付額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2007年度	800,000	0	800,000
2008年度	800,000	240,000	1,040,000
年度			
年度			
年度			
総計	1,600,000	240,000	1,840,000

研究分野：理論生態学

科研費の分科・細目：生物多様性・分類

キーワード：雑種、種分化、生物多様性、超越分離、個体ベースモデル、種分化の逆転

1. 研究開始当初の背景

(1) 雑種形成がもたらす「種分化の逆転」と「雑種種分化」が注目されている。種分化の逆転の野外報告例は加速度的に増えつつある。例えば、氷河期の後、ブリティッシュ・コロンビアの一つの湖の中で底生動物食と沖帯プランクトン食の二種に分かれたトゲウオがいる。これら二種は1980年代まで形態・生態・遺伝的に分化していたが、1990年代後半には遺伝的に混合した単一の個体群（種）になってしまった。同時期に湖に侵入したザリガニが、湖水の透明度を下げたり、

水草相を破壊したりしたことに起因するようである。他にも、北米で生息地破壊がコヨーテとハイイロオオカミの交雑を促進したり、ガラパゴスフィンチの適応放散と雑種形成が人間活動の影響を受けたりしている例が報告された。

(2) 種分化の逆転とは逆に、異なる親種のゲノムを引き継ぎ高い遺伝的多様性をもつ雑種は、新しい環境へ急速に適応・進化し「雑種種分化」することがある。それまで極めて希だと考えられてきた同倍数性 (homoploid)

の雑種種分化の例が、植物でも動物でも相次いで報告され始めた。スヘルデ川とライン川を繋ぐ運河に侵入したカジカの雑種が新種として定着した例や、侵入植物をホストとして進化したミバエが雑種起源であることを示した例などがあげられる。

(3) 雑種形成が適応放散を促進するという仮説が提出された。この仮説には二種類ある。「雑種起源説」は、雑種が適応放散を創始すると考える。その根拠は、適応放散を可能にするだけの高い遺伝的多様性を雑種が持ちうるからである。「シंगाメオン説」(syngameon: 交雑可能な種群)は、適応放散の過程で生じる種の間で雑種形成が起こることによって、適応放散中の種群が高い遺伝的多様性を維持し、適応放散がさらに進むと主張する。これら二つの仮説は排他的ではない。シクリッドやダーウィンフィンチなど適応放散の典型例で、中立遺伝マーカーを用いて、これらの仮説の検証が始まったところであった。

(4) 急速に増えつつある野外例に比べて、理論研究は殆ど発展していなかった。準備研究として、雑種形成を組み込んだ単純な種多様性動態モデルを考案した。この準備的なモデルから、種分化の逆転と雑種種分化のバランスによって、種多様性の高い状態と低い状態が代替定常状態(alternative steady state)として現れることが分かった。これは通常の種分化と絶滅を考えただけでは出てこない。すなわちこの結果は、雑種形成の効果により適応放散の可否が初期条件いかんで決まることを示唆している。しかしこの準備モデルは雑種形成の遺伝的・生態的なメカニズムの詳細を全く取り込んでいない。

2. 研究の目的

本研究の大きな目的は、雑種形成が生物多様性の進化・維持を駆動しているプロセスを明らかにすることである。そこで上の準備的なモデルを発展させ、雑種形成の遺伝的・生態的なメカニズムを組み込んだシミュレーションモデルを開発した。このシミュレーションモデルを用いて、同所的に分化した起源をもつ親種の間で雑種形成があった場合に雑種種分化が起こる可能性を理論的に検討した。

3. 研究の方法

(1) 雑種種分化の遺伝学的メカニズム。各個体は資源獲得速度を決める表現型値を持つとする(図1)。雑種形成の際に親種より極端な表現型をもつ雑種が出現する可能性を考慮するために、超越分離が起こるような遺

伝学的メカニをシミュレーションモデルに組み込んだ。超越分離とは、親種の形質を超えた遺伝形質を雑種が持つことである。雑種形質の50%以上が超越分離を示すことが知られている。超越分離によって、親種がこれまでに適応してこなかった新しい環境へ雑種が進出し、雑種種分化が促進されると考えられる。

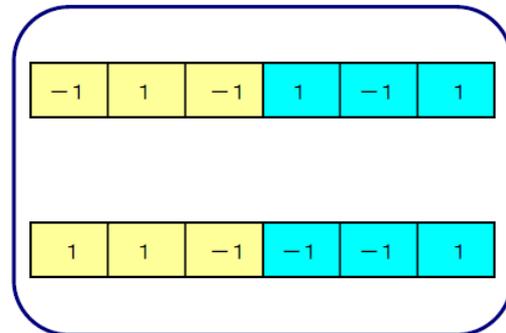


図1. シミュレーションで用いた二倍体生物。6つの遺伝子座を考え、各遺伝子座には2つの対立遺伝子(-1か1)のどちらかが入る。黄色の3つの遺伝子座にはいる対立遺伝子の値の合計が資源獲得に関わる形質の表現値を与える(図中の例では0)。青色の3つの遺伝子座にはいる対立遺伝子の値の合計が交配に関わる形質の表現値を与える(図中の例では0)。

(2) 雑種種分化の生態学的メカニズム。各表現型の適応度は、その表現型の資源獲得量に応じて定まり、その資源獲得量は、資源獲得速度と利用可能資源量に応じて定まるとした。ここでは資源タイプ(たとえば木の実の大きさや堅さなど)の違いを考え、異なるタイプの資源の獲得速度が表現型によって異なるとしている。また、異なるタイプの資源の利用可能量にも違いがあるとしている。つまり利用可能な資源の量に応じて各表現型の適応度が決まる。

(3) 同類交配。親種の間、あるいは親種と雑種の間で生殖隔離が生じるメカニズムとして同類交配を考え、シミュレーションモデルに組み込んだ。各個体は資源獲得速度を決める表現型値とは別に同類交配に関わる表現型値を持つ(図1)。メスは1回交尾、オスは複数回交尾するとし、メスが交配相手を選択する。メスは、交配相手の選択の際に、自分の同類交配に関わる表現型と同じ表現型を持つオスを交配相手として選ぶ確率が高くなるとした。

(4) 生活史。離散世代を仮定し、世代間の重複はない(すなわち子を産んだのち全ての個体は死亡する)とした。各世代内で4つのイ

イベント（資源獲得、自然選択、交配、繁殖）が順に起こるとした（図2）。

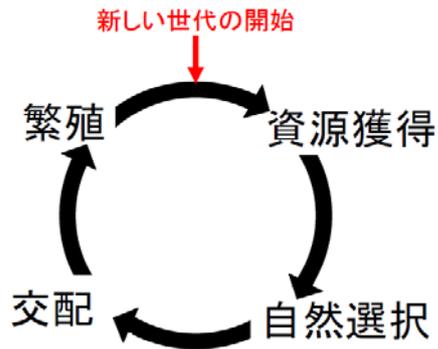


図2. 各世代内で次の4つのイベントが順に起こる。①資源獲得、②自然選択、③交配、④繁殖。繁殖により生まれた子孫が再び①からのプロセスを繰り返すことによって、各世代間の動態が定まる。

(5) 雑種分化の仮説的シナリオ。同所的起源をもつ親種からの雑種分化の仮説的なシナリオとして次のものを考えた。

- ①まず、分断型自然選択と同類交配により、異なるニッチに適応した親種が同所的に進化する。
- ②その後、環境変動により親種のニッチの環境収容力が変化し、親種のニッチと比べてより極端な環境に別の新たなニッチが創出される。
- ③環境収容力が低下し個体数の少なくなった親種は同種の交配相手と出会う機会が減り、もう一方の親種と交配し雑種を形成する。
- ④新たなニッチで適応的な雑種個体が超越分離により出現し同類交配を進化させ、第3番目の種として確立する。

4. 研究成果

(1) シミュレーションモデルの解析の結果、同所的起源をもつ親種の間では、上記のシナリオのうち、④のプロセスが機能しないことがわかった。異なる2タイプの資源の利用可能量が大きい場合、単一の祖先種から、同類交配を通じて生殖隔離が進化し、同所的に2種が生じる（上記シナリオの①、図3）。

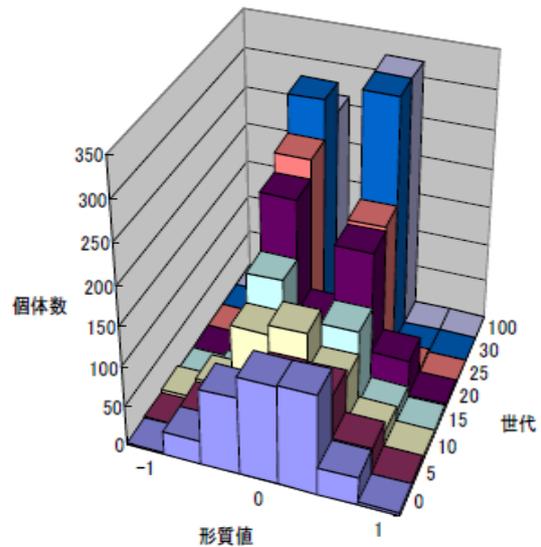


図3. 単一の祖先種からの種分化。しかし同所的に進化した2種からの雑種分化は起こらない。

そのあと親種が利用するタイプの利用可能資源が減少させ、別のより極端なタイプの利用可能資源を増加させる（上記シナリオの②）。すると、親種の間で雑種形成が起こるもの（上記シナリオの③）、超越分離により、より極端なタイプの資源の獲得速度の高い表現形質を持つ雑種が生じることがなかった。

シミュレーションモデルをより詳細に検討することにより、雑種分化が起こらない理由として、同所的起源をもつ親種の間では、雑種をつくったときに超越分離が起こるような遺伝的分化が生じないためだということが分かった。超越分離が起こるためには、親種の間で十分な数の異なる遺伝子座において、同等の機能を持つ対立遺伝子が固定している必要がある。同所的に起源する親種の場合には、そのような遺伝子座が十分な数だけ現れるほどの遺伝的分化は生じないと考えられる。

この結果は、より近縁な種間での雑種形成ほど、超越分離による雑種分化が起こりにくいということを示唆しており、次の2つの意義を持つ。

- ① 人間活動による生息地の改変によって、生態的に種分化した同所的な2種の雑種形成が問題となっている。本研究の結果から、そのような近縁種の雑種形成は、さらなる進化の原動力となるような遺伝的多様性の創出にはつながらないということが示唆できる。そのため、近縁種の共存を維持している異質環境の保全が重要であると考えられる。
- ② 本研究の結果は、雑種形成が適応放散を促進することを指摘したシングメオン説

の妥当性を限定するものである。シंगाメオン説は、適応放散の過程で生じる種の間で雑種形成が起こることによって、適応放散中の種群が高い遺伝的多様性を維持し、適応放散がさらに進むと主張している。しかし、このような雑種形成によって超越分離が起こるには、適応放散中の種群内部での遺伝的分化が十分に進んでいる必要がある。

(2) 上記シミュレーションモデルを用いた研究のほか、食物連鎖構造の維持機構や外来種管理に関する研究を行いその成果を国際誌に発表した。

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 3 件)

- ① Gaku Takimoto, Tomoya Iwata, Masashi Murakami、Timescale hierarchy determines the indirect effects of fluctuating subsidy inputs on in situ resources、*American Naturalist*、173、200–211、2009、査読有
- ② Gaku Takimoto、Early warning signals of demographic regime shifts in invading populations、*Population Ecology*、51、412–426、2009、査読有
- ③ Gaku Takimoto, David A. Spiller, David M. Post、Ecosystem size, but not disturbance, determines food-chain length on islands of the Bahamas、*Ecology*、17、30–44、2008、査読有

[学会発表] (計 3 件)

- ① 瀧本 岳、アリー効果と外来生物の個体数増加警報、第56回日本生態学会、2009年3月19日、盛岡
- ② 瀧本 岳、ギルド内捕食系研究の現状と課題、第55回日本生態学会(企画集会「雑食：食物網における直接効果と間接効果をつなぐ」)、2008年3月16日、福岡
- ③ 瀧本 岳、ガンマ多様性はメタ群集の存続可能性を高めるか?、第55回日本生態学会(企画集会「メタ群集研究における理論的・実証的アプローチ」)、2008年3月14日、福岡

[図書] (計 1 件)

- ① 瀧本 岳 (共著)、京都大学学術出版会、メタ群集と空間スケール、2008、38 ページ (27–50 および 73–86)

6. 研究組織

(1) 研究代表者

瀧本 岳 (TAKIMOTO GAKU)
東邦大学・理学部・講師
研究者番号：90453852

(2) 研究分担者

なし

(3) 連携研究者

なし

(4) 研究協力者

小椋 直子 (OGURA NAOKO)
東邦大学・理学部・生物学科 4 年
研究者番号：なし