

Chapter 7. Speciation and Extinction [188]

五十里

分布が広い種 *Achillea millefolium* セイヨウノコギリソウ

ある環境に対する適応は他の環境での適応を損なうトレードオフがある: 分布域が広い種といえど, すべての環境に適応している「すげいやつ」なわけではない
gene-environment interaction

セイヨウノコギリソウ

Fig7.8

異なる標高で取ってきた種を同じ庭で植えると, 標高によって特徴が異なる(背の高さが違う)

地理的隔離: 自然選択による遺伝的な差異を生じさせる

* 先駆者効果を伴う場合もある

なぜなら,

- 異なる環境は異なる形質を選択する傾向にある
- 地理的に隔離された場所の環境は異なる傾向にある

→ **ecological speciation**

多様な自然選択に駆動される生殖隔離. e.g. Schluter 1996

Fig 7.9

Peromyscus maniculatus シカシロアシネズミ

50亜種に分かれる

ハビタットごとに異なる特徴を持つ. 森の種は尾や足が長い

Fig 7.10

Chaetodipus intermedius

生息地の土壌によって体色が異なる: 捕食者による選択

勾配性の変異
Clinal variation
Fig 7.11

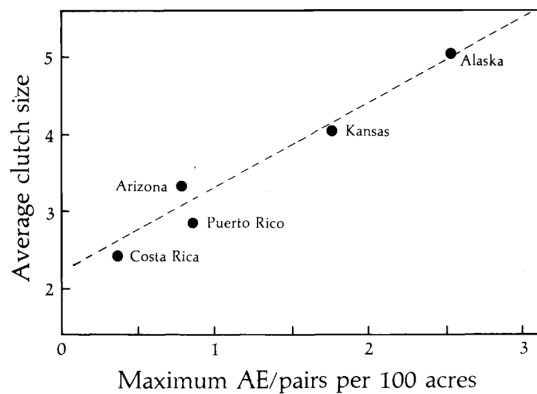


Fig. 4. Relationship between clutch size and the ratio of maximum actual evapotranspiration to density of breeding birds in five localities. Data from Table 3. Line drawn by eye to suggest the trend.

一次生産／ペア密度が、クラッチサイズ(ペアあたりの卵の数)と直線的に正に相関

* Clinal variation は個体群間の特徴が急に変わる領域 hybrid zones を持つことがある.

輪状種

Ring species

地理的隔離が円形に起きているケースで、両端の個体群(地理的には接している)が交配しない

Ensatina eschscholtzii イエローアイエスショルツサンショウウオ



Phylloscopus trochilus ヤナギムシクイ

<https://www.sciencedirect.com/topics/agricultural-and-biological-sciences/phylloscopus>
ムシクイ, ほかにいろいろな面白そう

セグロカモメ

英語版Wikiにも詳しい.

https://en.wikipedia.org/wiki/Ring_species

カモメの例 [編集]

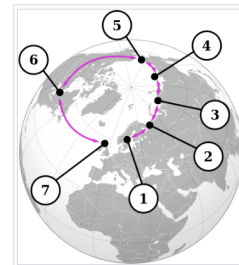


左: セグロカモメ *Larus argentatus*,
右: ニシセグロカモメ *Larus fuscus*

輪状種の典型例は北極を囲むように生息しているカモメ属の構成種である。セグロカモメは主にグレートブリテン島とアイルランドに住んでいるが、北アメリカに住んでいるアメリカセグロカモメと交雑することができる。アメリカセグロカモメは東シベリアに住むヴェガセグロカモメと交雑でき、ヴェガセグロカモメは西シベリアに住むビルラカモメと交雑できる。ビルラカモメはホイグリンカモメと交雑でき、ホイグリンカモメはシベリアニシセグロカモメと交雑でき、最後に、シベリアニシセグロカモメは北欧に住むニシセグロカモメと交雑できる。しかしながらニシセグロカモメとセグロカモメは、明確に異なっている上、通常交雑しない。

このようにヨーロッパで重なる“両端”の部分を除き、カモメの群

れは連続した集団を形作っている。

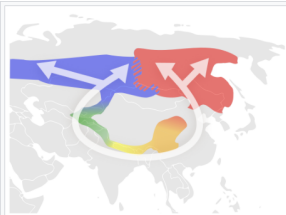


北極を囲むカモメの分布図: 52

1. ニシセグロカモメ
2. シベリアニシセグロカモメ
3. ホイグリンカモメ
4. ビルライカモメ
5. ヴェガセグロカモメ
6. アメリカセグロカモメ
7. セグロカモメ

マゼンダの矢印→は交雑関係。

他の例 [編集]



ヒマラヤを囲むヤナギムシクイの分布図。異なる色は異なる亜種を示す。

- カリフォルニアセントラルヴァレーを囲むように分布するエッシュョルツサラマンダー（エッシュョルツサンショウウオ）
- ヒマラヤ山脈の周囲に分布するヤナギムシクイ

アゴハゼ

三陸沿岸で、太平洋系統の個体群と日本海系統の個体群が混ざっている
雑個体（雑種？）は適応度が低いことがわかっている

Hirase, S. Comparative phylogeography of coastal gobies in the Japanese Archipelago: future perspectives for the study of adaptive divergence and speciation. Ichthyol Res 69, 1–16 (2022). <https://doi.org/10.1007/s10228-021-00824-3>

Allopatric speciation [190]

異所的種分化

地理的な隔離による種分化

- 例: 分布域が広い種の末端の個体群どうしは特徴の違いを蓄積していく

地理的隔離による差異の蓄積

→ gene flow が抑制され, 自然選択かドリフトの効果が卓越すると, 種分化に繋がる.

2つの極がある

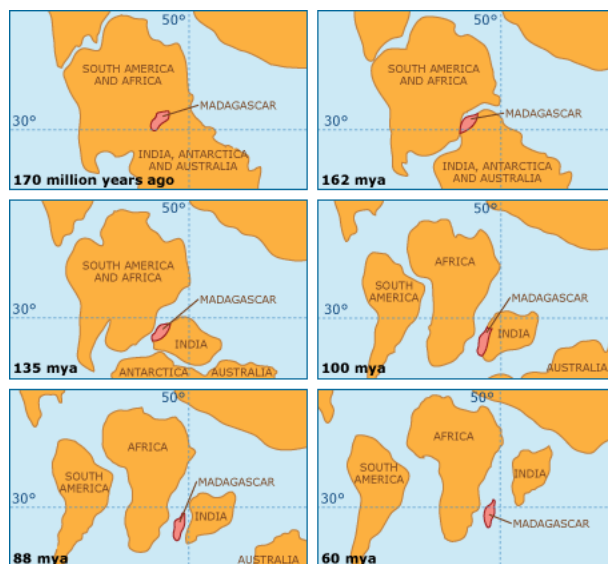
Vicariance

- 環境変動 vicariance event がもともと交流があった個体群どうしの隔離を生じさせる Fig 7.13
 - 大陸移動, 火山, 海面変動
- 生物相に共通したパターンをもたらす

例: ギンドワナ大陸の分化 (白亜紀後期)

Fig 7.14

マダガスカル固有のカエルが, 中央アジアに姉妹種を持つ



p.195

Peripheral isolates and founder events

- 隔離された場所への分散+創始者効果
 - 種間で共通して起こることはあまりない

ガラパゴス諸島

Fig 7.16

ゾウガメ: より古いイベント 4~Ma

Fig 7.17

フィンチ: ゾウガメよりは新しいイベント, ハイブリッド種の形成を含む 1.5~Ma

Contact/reinforcement

地理隔離されていた個体群の間のバリアが除かれた場合、以下が起きうる

1. 繁殖隔離が進んでおり(接合前隔離, 受精しない)別種として共存
2. 交雑が起きて, 混ざった個体のほうが多くなり, ハイブリッド種が生まれる
3. 交雑が起きるが, 混ざった個体の適応度が低く, 個体群間の遺伝的断絶が強められる reinforcement (Dobzhansky 1937)

★「いつ別種になるのか？」は難しい問い: 以下はどれも科学的な探求をするに足るよい問い (もっと研究しないとわからない)

- 種分化のメカニズムは異なる生物間で, あるいは系統的に近い生物間でどのくらい違うのか?
- 地理隔離イベントが起きたときに, 小さい個体群が分離されることはどれくらいあるのか? (訳あってるのか???) When vicariance events are involved, how often are the isolates small, peripheral populations –representing micro-vicariance– as opposed to large fragments of a once-continuous population?
- Gene flow はどれだけ個体群間の差異化を妨げるのか (cohesionの維持にどれだけ重要なのか)
- 大きな個体群からの遺伝的な流入 (genetic inertia) や, 似た環境による選択圧は, 個体群間の差異化をどれだけ遅らせるのか?
- 「地理的隔離 + 創始者効果」と「異所間での異なる選択圧」はどちらがより差異化に貢献するのか?
- 生殖隔離を促進するような選択圧はどれだけ強いのか? どういったシナリオのもとではこのような形質 (生殖隔離のこと?) がハイブリッドゾーンを離れ元の個体群に戻っていくのか: reinforcementのこと??
- どのくらい, 性選択 (誇張された形質への選択) が繁殖隔離に繋がるのか?

Sympatric/parapatric speciation [197]

同所的種分化

- **Sympatric speciation**
 - 元の個体群の生息域が大きく重なっている Fig 7.18A
- **Parapatric/stasipatric speciation**
 - 元の個体群の生息域に重なりがあるが、雑種個体の適応度が低いことで異種になっている Fig 7.18B

このモードの種分化は例外だと思われてきたが、そうでもないことがわかってきた(1980年以降)よくあるのが、allochronic (異時性種分化) な隔離

- マツノギョウレツケムシガ Pine processionary moth
- N年ゼミ
- (ケブカコフキコガネ)

Sympatric speciation が一般的な種分化のモードとは認められにくい3つの理由. see Bolnick and Fitzpatrick 2007

1. 元の個体群の生息域が今は重なっていても、かつてもそうだったのかはわからない
 - jump dispersal, range expansion
2. 分布が重なっているように見えても、ローカスケールでは実際には重なっていないことが多い:ミクロハビタットがちがう
 - 個体群としては別れているが gene flow が潜在的に存在するという状況が認められないと、集団遺伝学的に厳密な意味での sympatric speciation とはいえない
3. Sympatric speciation が起きているのは、系統的にとっても近い種どうし(見た目もニッチもほぼ同じ; sibling species)で、range shiftも起こっていないケースが多い→そもそも検出するのが難しい

★それでも、Sympatric speciation は種分化のプロセスとしてありえるものなので、重要(概念的にも)

Disruptive selection [198]

選択圧が非常に強い状況で、同所的種分化が促進される (Endler 1977)
破壊的選択

Disruptive selection が進んでいく段階

1. Panmixia
2. Disruptive selection at loci under selection
3. Partial reproductive isolation at neutral loci
4. Complete reproductive isolation

このようなプロセスが起こる例→植食性の虫や寄生生物などの、スペシャリスト性が特に高い生き物たち

- 新しいホストに定着することができたら(レア事象)、これまでとは違う環境下ですぐさま強い選択にさらされる
- ホスト種の counter evolution(利用されるのを避ける進化)によって、これらの種には強い選択圧がかかる.

オーストラリアとニュージーランドの島で, disruptive selection により複数種のヤシが同所的に生まれた例 (Papadopoulos et al. 2011)

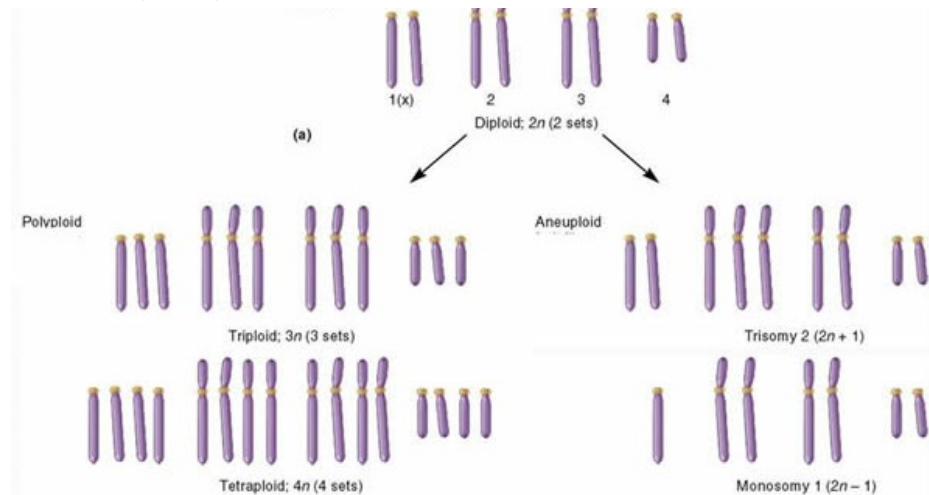
<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/evo.13813>

* 弱小勢力だった *H. forsteriana* が次第に拡大(?)

Chromosomal changes [198]

染色体 chromosome の数の変化

- aneuploidy 異数体: 染色体の数が部分的に違う
- polyploidy 倍数体: 染色体の数が全体的に整数倍



★さらに他のケース

inversion: 染色体数は同じだが, genetic material が部分的に変わる

translocation: ペアが変わる

染色体にこのような変異があると, 稔性が下がる→このような個体は増えにくい

一方, 小さなサイズでも個体群が形成されると, 遺伝的な隔離が急速に進む→新種形成へ

see Navarro and Barton 2003

<https://www.science.org/doi/10.1126/science.1080600>

倍数体による種分化は植物によく見られる.

Mayrose et al. 2015

<https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/nph.13192>

一方, 倍数体の個体群は, 種分化率が低く, 種の寿命が短い. 島嶼での激しい適応放散のようなプロセスによって, 種分化が急速に起こっている群集には現れにくい (see Whittaker and Fernandez Palacios 2007)

<https://mariomairal.com/wp-content/uploads/2021/01/Whittaker-R.-J.-Fern%C3%A1ndez-Palacios-J.-M.-2007-Island-Biogeography-Ecology-Evolution-and-Conservation.pdf>

p.199

★植物で倍数体による種分化が起きるプロセス

1. 減数分裂を経ずに卵細胞ができる $2n$
2. 減数分裂をした精細胞 n 相手に受精し, 3倍体ができる $2n + n = 3n$

3. 三倍体が complication(合併症?)によって3倍の卵細胞を作る(三倍体は減数分裂ができない) →それがnの精細胞と受精 4n
 - a. ミヤマハタザオ <https://www.jst.go.jp/pr/announce/20180925-2/index.html>
4. 4nの倍数体は、減数分裂により再生産(自花受精か、他の4倍体個体との間の子)できるようになる

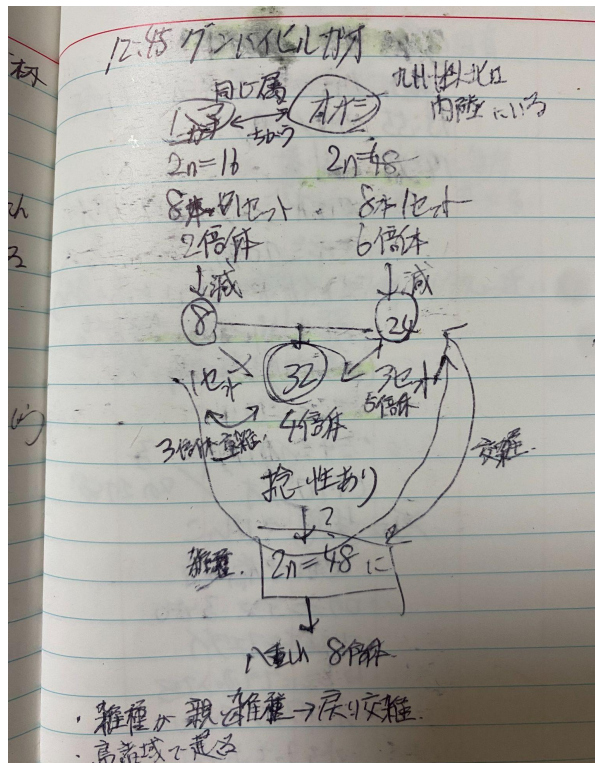
* ハマニガナとオオジシバリ

ハマニガナ(2n=16; 二倍体, ふつう) オオジシバリ(2n=48; 六倍体)

8本1セット→二倍体

8本1セット→六倍体

https://www.jstage.jst.go.jp/article/bunruichiri/50/1/50_KJ00001077406/article/-char/ja/



★ 倍数体のできかた

- **Autopolyploidy**: 同じ個体群の中で倍数体ができる
- **Allopolyploidy**: 異なる個体群(種)の間で倍数体ができる

* 後者のほうが起きやすい

- 異なる個体群間ではより染色体異常が起きやすい
- 雑種は、もとのどちらか(も)よりも適応度が高いことがある

<このようなプロセスは同所的種分化のドライバーになる>

同所的種分化の例 [199]

湖の淡水魚がよく知られている

- アフリカの Rift Valley Lakes における Chiclid(カワスズメ;スズキ目ベラ亜目シクリッド科)
- メキシコの Cuatro Ciénega における Chiclid(カワスズメ;スズキ目ベラ亜目シクリッド科)
- 北アメリカの Great Lakes における Whitefish
- シベリアのバイカル湖における Sculpin(カジカ上科)
- スカンディナヴィアの Herring(ニシン)
- メキシコの Lake Chichancanab(ユカタン)における Pupfish(カダヤシ目キプリノドン科)
- カナダの British Columbia の湖における Stickleback(トゲウオ科)

Rift Valley Lakes における Chiclid p.200

種分化にかかった時間は1万-10万年と推定されている(非常に短い時間で多様化が進む例;つよい選択圧による複数の安定解の出現);Lake Malawi には300+種の固有種 (rockfish)

★食うものの違いによる形態の変化が著しい:適応放散の結果

- 植食性/肉食性
- 食べるもの(プランクトン, 貝, 魚...)
- 食べる部位(全体, ヒレだけ, 目玉だけ...)

Fig. 7.19

- 性選択が影響したエビデンスもある (see Anseuw et al. 2012)
- 回遊魚(大人が生まれた場所に戻ってくる)は種分化が早い (see Salzburger et al. 2014)

明確な根拠はあるものの, allopatric process を完全に排除するのは難しい(更新世に湖が干上がりハビタットが分割された影響もあるはず)

→Allopatric process の寄与がありえないと判定されるケースで, 初めて断定できる (see Turner 2007); カメルーンのバロンビ湖のケース

Lake Chichancanab

種分化の時間は8000年程度と言われている

Fig. 7.20

British Columbia

湖ごとに, 沿岸性のグループと外洋性のグループに分かれている

まとめ

- いろんな例が, 地理的隔離がなくても種分化は起きうることを示す
- それでも, 異所的なプロセスを完全排除するのは難しい. 特に動物ではいい例は少ない

多様化 Diversification [202]

種分化が起こると次は何が起こるのか→「多様化」

ecological differentiation: 「同じ資源を異なった形で使う」

が生じ、その結果

adaptive radiation: 「単系統のグループが、大きく異なる生態学的ニッチを占める」
に繋がる

Ecological differentiation [202]

全く同じだけ資源を使う(同じ資源によって制限される)二種が同所的に存在すると、競争排除 competitive exclusion によりどちらかが絶滅
ref. Gause によるゾウリムシ実験 (Gause 1934)

生態学的にほとんど同じ種の分布は重ならない: 隠れ種 (sibling speices) がよい例
Fig. 7.21

競争排除により分布が重ならないアメリカサンショウウオ属 *Plethodon* (より攻撃的な近縁種の存在により、もう一方の種の分布が制限されている)
Fig. 7. 22

★逆に、(制限要因となる)リソースを異なった形で使えば、共存できる可能性がある
生態学的ニッチ(資源利用のあり方)が形態的、生理的、行動的差異を生じさせているよい例:
ダーウィンフィンチ

Character displacement: 理的に分布が重なる類似種間の差異が、種が共起する領域で強調される(ダーウィンフィンチで顕著; allopatric speciation→移入による共存→Character displacement)

中間的な形質が生まれても、資源の制限が強くなる (food shortage) ときに消えてしまう



Adaptive radiation [203]

よく知られた例

- ガラパゴス諸島のダーウィンフィンチ
- ハワイのギンケンソウ silversword, ハワイアンロベリオイド lobeliad, ミツドリ honeycreeper
- オーストラリアの有袋類
- カリブのアノールトカゲ属 Anolis

★海底魚の例も知られている アンコウ目 Lophiiformes

p.207 Fig.7.26

他にも, マダガスカルに多い

- レミュー(キツネザル; 100種; 絶滅した160kgもある種から, ネズミキツネザル属まで)
- テンレック
- オオハシモズ科
- エダハヘラオヤモリ leaf tailed gecko
- マダガスカルガエル科(ヤドクガエル/アマガエルとの形態的収斂を含む)

ハナシノブ科クサキョウチクトウ属 Phlox

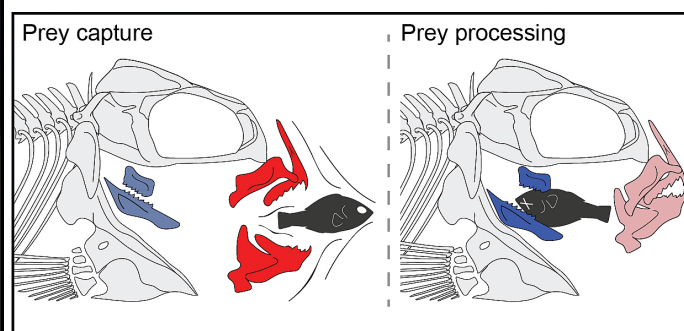
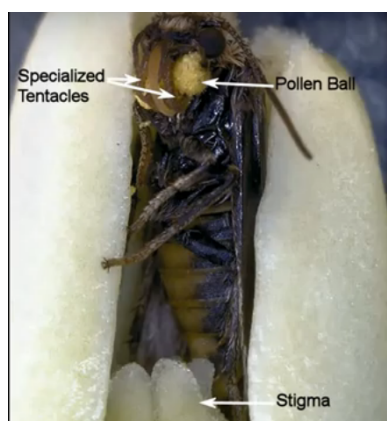
Fig.7.27

異なる pollinator に合わせて形態が変化

→自家受粉は小さい花, コウモリ媒が大きい花(両極端)

適応放散が促進されるのが, 以下ようなイベントが生じてできた新たな生態学的な機会, つよい選択が起きたとき

1. 優占していたグループの大量絶滅(恐竜絶滅→哺乳類繁栄)
2. ニッチが空いている系への侵入(島嶼や, 島嶼湖)
3. キーとなる形質の発現(鳥やコウモリの翼, ユッカガの口の触手, シクリッドの咽頭顎 Fig. 7.24)



絶滅 Extinction [208]

cephalopod 頭足類
teleost fish 硬骨魚類

Ecological processes [208]

Van Valen (1973) 赤の女王仮説

- 系統齢ではなく、分類/生態学的な状況が絶滅に関連する
- 一部のグループは、他よりも絶滅率が低い
 - 狭い島でも、小さな草食動物は生き残る

数理モデル Gilpin and Hanski (1991)

- 誕生/死亡 比は、個体群サイズが小さいほど小さくなる
- 死亡率が高い個体群は、個体数の減少から復活できない
- 個体群サイズが小さくなると、非線形に(線形より早く)絶滅率は増大する
- 環境変動が個体群の成長/退化速度 (demographic characteristics) を決定づける

環境変動と絶滅/移入

Fig. 7.29 [210] American Pika

更新世の環境変動による分布縮小と、鉱山跡への移入による分布拡大

Recent extinctions [210]

過剰な狩猟

リョコウバト: 過剰狩猟により、100年程度で50億以上いた個体群が絶滅
ステラーカイギュウ、カロライナインコ、オオウミガラス

保全政策によってぎりぎり絶滅していない／復活した種もいる: アメリカシロヅル、ナキハクチョウ、バイソン、ラッコ、キタゾウアザラシ、クロアシイタチ

病気

アメリカグリ: アジアから入ってきた病気(クリ胴枯病菌 *Cryphonectria parasitica*)によりほぼ絶滅

アメリカニレ、ハワイの鳥(鳥マラリア)、島嶼先住民、アメリカ先住民(天然痘など)

ハビタット改変

パナマ運河構築のため、ダムができ、丘が島になった(バロ・コロラド島)

150いた鳥のうち50が局所絶滅: 種数が少ない状態で安定(アオメウロコアリドリは、1969年の干ばつ時に絶滅し、再定着しなかった;)

最近の人間だけではなく、先住民(例: アボリジニ)も多くの種の絶滅に関与している

★個体群の復元は著しい

ラッコ、コククジラ、キタゾウアザラシ、ナキハクチョウなど: 一部は絶滅の危機にあったが、保護活動と資料の停止により復活

Extinction in the fossil record [212]

大量絶滅: 地球上の種の1/3が絶滅すること

定義はいろいろ議論がある

★大量絶滅の影響は「既存の種がいなくなる」以上のもの

- 空きニッチに、別のグループが入ってきて反映する
- 一度ほとんどが絶滅したグループは、たとえ一部が生き残っていても、それまでのようには復活しない
 - dead clade walking / 回復なしの生存
- 更新世メガファウナの絶滅
 - 気候変動＋人間の影響
- K-Pg 恐竜と大型爬虫類(陸), アンモナイトや頭足類(海)
 - 隕石衝突(Chicxulubクレーター)と火山活動(デカントラップ)の複合要因
 - 火山活動の活発化によるストレス下での隕石衝突
 - 隕石説: selective extinction(恒温動物が生き残った)が仮説に合致する(ランダムな絶滅ではなく、厳しい「フィルタ」となった)
 - 未解明問題はたくさんある: 相対的貢献は? 隕石によってどれだけ冷えたのか? どれだけ寒冷化が続いたのか? 絶滅したcladeとそうでないcladeを分けたのはなにか?
- ペルム紀 約2億5100万年前 Fig 7.31
 - 海の95%以上の生物が死滅
 - 複数の仮説があり未解明
 - 大陸移動(浅瀬の消滅), 無酸素化, 酸性化, 硫酸化, 気候変動など
 - 60000年にわたって継続
 - シベリア・トラップ

マクロ進化とミクロ進化 [215]

- マクロ進化 種の誕生, 消滅, 存続に寄与するプロセスやパターンを研究する
- ミクロ進化 個体群の特徴が, 遺伝的作用(自然選択, 変異, ドリフト, 遺伝的交流)によってどう変わるのか
 - 現存する種を対象に研究されてきた

ミクロ進化によって歴史的パターンをどれだけ説明できるか? →できないこともある

→マクロ進化的プロセスに着目する重要性が明らかになる

- 化石群集にみられるパターン: 変化がない数百万年もの長い期間 stasis と, 進化が激しい期間がある **Punctuated equilibrium** 断続平衡説
 - カンブリア大爆発
 - Lake turkana basinの頭足類 Williamson (1981)
 - 根拠となっている研究の誤りを指摘する反論もあり Bocxlaer et al. 2008

種選択

種レベルのtraitに対する選択: 立証するのは難しい

- 研究されてきたのは、体サイズとレンジサイズ(分布域の広さ; 移動能力)
 - K-Pg絶滅はランダムではなく、特定の系統を絶滅させ(恐竜や大型爬虫類, アンモナイトなど), 他を生き残らせた: ミクロな自然選択では説明できない領域があるのでは?
- 種レベルの選択と個体レベルでの選択は異なるプロセスではなく、似たプロセスが異なるレベルで作用した結果 Jablonski 2008
 - 種レベルで保持されるtraitがあることが前提: 分散様式など

Historical contingency

その後の生物多様性パターンに持続的影響をもたらした、偶然の出来事

Chance-influenced events with substantial long-term effects

- 哺乳類: 中生代に、いろいろな革新的形質(適応放散速度が上がるきっかけ)を発展させる
 - 頭と顎の形状, 歯, 歩行姿勢, 大きな脳, 代謝率(恒温性)
- それでも、大規模な繁栄のきっかけはK-Pg絶滅

めも

- placental 有胎盤類: 滅絶の哺乳類のほとんど; カモノハシ・ハリモグラの仲間(単孔類)とカンガルーやオポッサムの仲間(有袋類)以外
- ドコドン目: K-Pgで絶滅した哺乳類
- Multituberculata 多丘歯目: Oligoceneまでに絶滅した哺乳類

Fig 7.33 p. 218

新生代の哺乳類の拡散

- オーストラリア以外では、有胎盤類が繁栄
 - 南アメリカにも有胎盤類以外の哺乳類がいたが、北アメリカからの有胎盤類移入により絶滅
- オーストラリアでは、有袋類 marsupials や単孔目 monotremes(カモノハシ目)が繁栄.
 - フクロモモンガ, フクロギツネ, フクロオオカミ...いろいろ(有胎盤類との、収斂)
 - ネズミとコウモリはアジアからたどり着いて、多くの固有種へ分化

p. 218

★ライバルが消え去るようなイベントがない限りは、革新的な形質が現れても、多様化には時間がかかる

- 新腹足目(イモガイとか)
- 種子植物

★腕足動物 brachiopods と二枚貝

- 過去は逆だったが、二枚貝の方が現在は種が多い: 競走排除の結果だと考えられてきた
- しかし、実際には腕足動物のほうが絶滅率が高いことが影響していた
 - 大量絶滅時に、clamよりもbrachiopodsがより多く姿を消した

- プラクトンである幼生の期間が短かったため、分散能力が低い→環境変動の影響を受けやすい
 - 深海では、環境変動の影響は小さいため、生き残った

★マクロ進化とミクロ進化の観点の統合 [220]

- 異なるスケールの現象を見ている
 - 個体の繁栄 / 系統の繁栄
- どちらの視点も必要

industrial melanism

関連分野

- 生物系統地理学
- 進化発生生物学