

Chapter 7. Speciation and Extinction

天野・五十里

Speciation

種分化: 一つの祖先個体群から2つ以上の種へと進化すること。

アルフレッド・ウォレス「全ての種は、先に存在する近縁な種とともに時間的にも空間的にも同時に存在してきた」

What Are Species? [179]

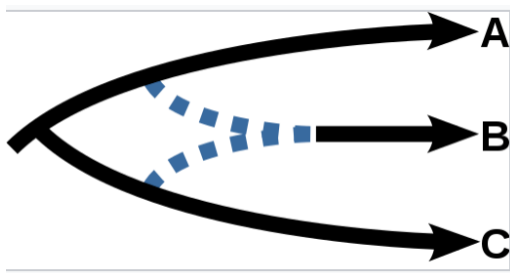
どの種も、ほかの種から区別される特徴を持っている。その特徴がどう受け継がれるかは、生殖様式によって異なる

有性生殖と無性生殖

有性生殖(繁殖時に複数個体間の遺伝的交流がある)に限って以下の現象が起こる。

Reticulate evolution/speciation

網状進化: 2つの祖先系統の部分的なマージによる新たな系統の出現



Tokogenetic

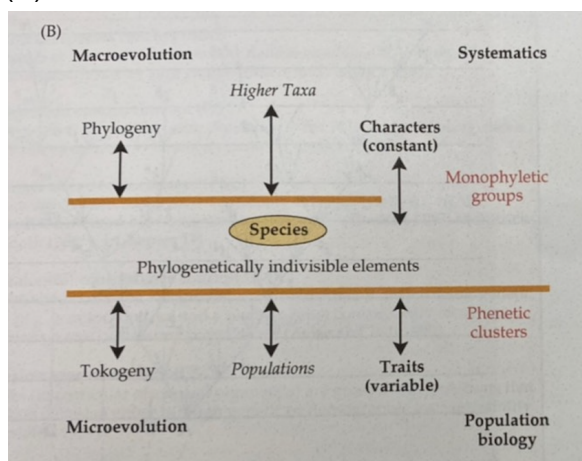
両性生殖を行うグループで、網状進化が起きている状態のこと。

p.179 Fig 7.1 有性生殖と無性生殖の対比

p.179 Fig 7.2

(A) 有性生殖における種分化の模式図

(B) ミクロ進化, マクロ進化の研究スケールの違い



Homology

相同形質: 共通祖先からその系統全体が受け継いだ特徴. 系統関係に起因する(鳥はみな羽を持っている). (相同)

Homoplasy

同系形質: それぞれの系統が進化の過程で独自に獲得あるいは喪失した形質の関係(共通祖先により最節約的に説明されない). (相似)収斂

- 海棲哺乳類とさかなのしっぽ
- 鳥とコウモリのはね

系統学はこういうことを研究する.

p.181 Fig 7.4 種の様々な定義

理論的概念化

進化的種概念 (Evolutionary Species Concept : ESC) : 種とは、“時間や空間を通じて他のそのような存在から自らの唯一性を保ち続け、独立した進化の運命と歴史的傾向を有する生命体を構成する存在”である。

操作上の種の範囲を定めるための指標

生物学的種概念 (Biological species concept : BSC) : 種は、「他の集団から再生産的に隔離された交配をする自然個体群の集まり」である。★理想的(個体群がどうできたか?)

認知的種概念 (Recognition species concept : RSC) : 種は、「個体が相手を潜在的繁殖パートナーとみなす最も包括的な個体群セット」である。

系統学的種概念 (Phylogenetic species concept : PSC) : 種は、「系統発生学的分類法の手法を通じて得られる進化的血統(クレード: 単系統)に基づいて定義される」。★実際に記載する人はこっち

結束構造種概念 (Cohesion species concept : CSC) : 種は、結束構造 cohesionを維持する個体群の集団である。

Cohesion: 凝集性

Demographic (ecological) exchangeability あるいは Genetic exchangeability によって保たれている種の一貫性

形態学的種概念 (Morphological species concept : MSC) : “種は、連続的かつ永続的に区別され、通常の方法によって区別可能な最小の集団である(形を見てわかる: 化石生物だとこれしかできない)” (Cronquist 1978)。この概念は、種間の形態学的差異は、土台となる遺伝性の発生学的な基盤を有すると仮定する。隠れ種 (sibling/cryptic species)の検出に失敗する (omission error)。また、形態学的形質の可塑性が高い(コロコロ変わる)場合にも種の検出に失敗する (comission error)。

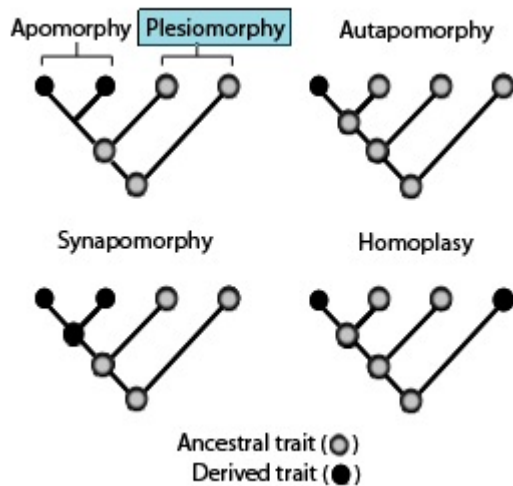
★種名: ホロタイプ標本につけられる(個体群につくわけではない)。形態学的にほかの種とちがわないと、「記載」できない。

p.181

“種とは何か”という問いに対する出現しつつある合意によつての鍵は、種概念化と種の範囲を定めるために用いることができる操作上の指標を区別していることを強調している点である。

派生形質 apomorphic characters とは、~~単系統群の間で共有される派生形質である。派生的な~~（子孫的な）系統群において観察される形質状態。単一の祖先に由来する全ての系統群において観察される相同な派生形質を共有派生形質 (synapomorphy) と呼ぶ（≈単系統群で共有される形質）。一方、特定の系統群でのみ観察される派生形質を固有形質 (autapomorphy) と呼ぶ。原始形質 primitive あるいは祖先形質 plesiomorphic とは、複数の分類群の共通する祖先が持っている形質である（共有原始形質は、共有派生形質を包含する？）。祖先的な系統群において観察される形質状態（派生的でない形質状態）。複数の祖先的な系統で共有される場合、これを共有原始形質 (symplesiomorphy) と呼ぶ。

外群が共有する（結果的に共有してる）のが plesiomorphy (原始形質)



Wikipediaより

系統学において、原始形質あるいは祖先形質 (plesiomorphy)、共有原始形質あるいは共有祖先形質 (symplesiomorphy or symplesiomorphic character) とは、2つ以上の分類群で共有される祖先的な形質の状態である。原始形質は、通常は派生形質に対して、祖先的な形質状態と言及される。共有原始形質は、考慮している分類群と最も近い共通祖先をもつ他の分類群にも共有されうる。したがって、共有原始形質を共有する分類群が、ほかの分類群よりも近縁であることにはならない。

- 1被子植物, 2裸子植物, 3シダに共有される「維管束を持つ」という形質は共有派生形質
 - 1,2と3が先に別れた
- 乳腺の存在は、四肢動物にとっては哺乳類の共有派生形質である。げっ歯類と霊長類がまざったグループを考えた場合には、祖先形質となる(両者の共通の祖先が、すでに持ってたから)。 <https://www.weblio.jp/content/%E4%B9%B3%E8%85%BA>

p.182 Fig 7.5

種分化は、空間・時間を通して彼らの特性を維持する分かれた子孫血統を形成するための祖先血統の分裂の点(ESC)か、分流した血統の間を区別する個々の(時として任意に決められるものではあるが)水準を越えた特性の多様なタイプの蓄積(SC1~8)のどちらとしても見ることができる。

Units below the species level [181]

- 亜種: (ある種の典型的な個体群と) はっきりと区別できるが、独立した種とまでは言えない個体群
 - 亜種どうしは形態的に違うことが多い。しかし、形態に基づく亜種分類は、個体群間の遺伝的差異に基づいた地理的品種 geographic races としての亜種と一致しないこともある
 - 植物では、亜種よりも変種 variety という用語を使う。
- 特定の生息地タイプに生じる区別された個体群: 生態型 ecotype
 - 亜種や変種(ふつうは地理的範囲の重複を持たない)とは異なり、二つ以上の生態型は、それらが異なる生息環境に制限されているときには、同じ局所的な地域に同時発生しうる。生態型は、彼ら独自の環境に対する遺伝的適応を反映したであろう形態学的・生理学的特性の違いを有する。
 - リュウキュウツワブキ
 - アカボシタツナミソウ

How Do New Species Arise? [183]

現代的統合 **Modern synthesis**

→ 自然選択説と遺伝学の統合

たとえば、自然選択に加えて倍数化、雑種形成なども進化の原動力として考慮する。

今日では、種分化は、単一の祖先種から新しい種類の生命体が誕生する枝分かれの過程 (**cladogenesis**: 分岐進化) として見られている。

anagenesis, phyletic speciation: 種分化を伴わない新しい種の誕生 (種が進化していく: 新種ができるとは記載上はみなされない?)

Mechanisms of genetic differentiation [184]

分子進化 (種レベル以下の進化) を操作する四つの主要なプロセス

- 突然変異 mutation
- 遺伝的浮動 genetic drift
- 自然選択 natural selection
- 遺伝子流動 gene flow

新しい対立遺伝子 (同じ遺伝子座における遺伝型の差異) が突然変異で生じる → 遺伝的浮動、自然選択、遺伝子流動によって頻度が変化する

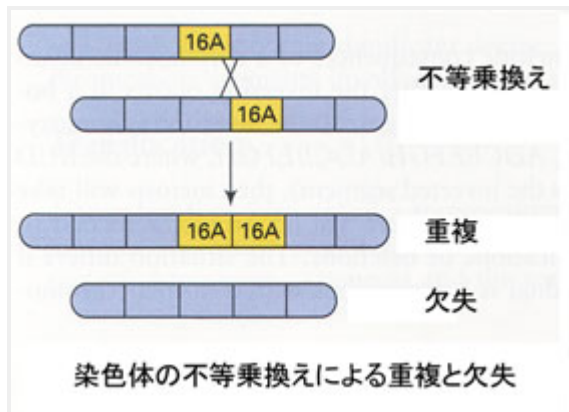
Mutation

(突然) 変異 mutation: DNA配列が変化すること

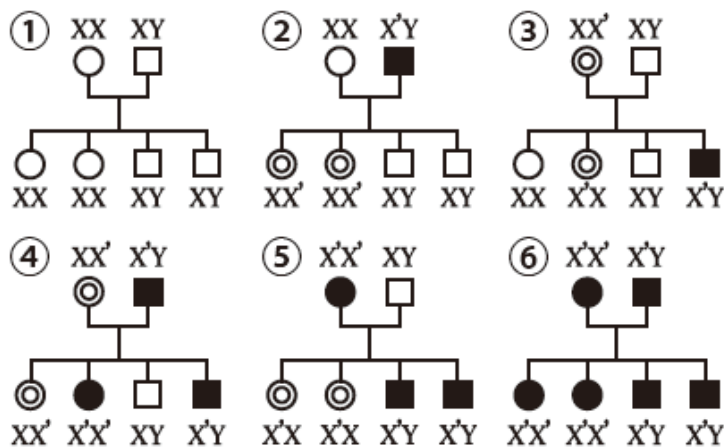
- 単一のヌクレオチドの置換 substitution
- あるいは一つ以上のヌクレオチドの欠失 deletion
- 挿入 insertion, 逆位 inversion
 - 転移因子 transposable insertion (染色体の中で移動しうるDNAの区分) や遺伝子水平伝搬 horizontal gene transfer によって生じる
 - 大腸菌におけるプラスミドの交換? 水平伝搬の例: 遺伝子をプラスミドにしたなら、遺伝子組み換えができる

★多重遺伝子族(例えばグロビン[ヘモグロビンのタンパク質成分])における新しい遺伝子コピーは、組み換え recombination における不等交叉 unequal crossover を通じて生み出され、欠損遺伝子は、遺伝子変換 gene conversion を通じて修復される

不等交叉



伴性遺伝(赤緑色覚異常や赤緑色覚多様性など)



X : 色覚正常な X 染色体 □ : 色覚正常な男性 ○ : 色覚正常な女性
 X' : 色覚異常の X 染色体 ■ : 色覚異常の男性 ⊙ : 保因者の女性
 Y : 男性の持つ Y 染色体 ● : 色覚異常の女性

* 1 組の夫婦から男子（四角）が 2 人、女子（丸）が 2 人
 生まれたとすると、確率の上からは、父母の色覚の状態に
 よって上記の 6 種類のパターンで色覚異常が遺伝します。

アルコール代謝の遺伝子

NN(強い)、Nn(弱い)、nn(すごく弱い)

東洋人はアルコール代謝の遺伝子に変異がある人が多い。

変異は遺伝的浮動や自然選択の対象になる→個体群の遺伝的構造内へと組み込まれる可能性がある

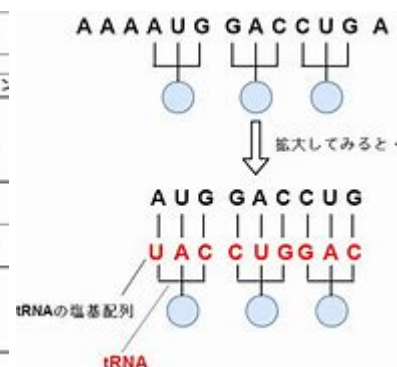
Genetic drift

世代間の対立遺伝子頻度のランダムな変化現象: 単独で偶然に引き起こされた個体群の遺伝的構成内の変化を含むため、比較的弱い力(小さい個体群において特に重要)

フェニルアラニン	UCU UCC UCA UCG	セリン	UAU UAC UAA UAG	チロシン 終止コドン	UGU UGC UGA UGG	システイン 終止コドン トリプトファン
ロイシン	CCU CCC CCA CCG	プロリン	CAU CAC CAA CAG	ヒスチジン グルタミン	CGU CGC CGA CGG	アルギニン
イソロイシン	ACU ACC ACA ACG	トレオニン	AAU AAC AAA AAG	アスパラギン リジン	AGU AGC AGA AGG	セリン アルギニン
メチオニン	GCU GCC GCA GCG	アラニン	GAU GAC GAA GAG	アスパラギン酸 グルタミン酸	GGU GGC GGA GGG	グリシン

- コドン？

メチオニンは開始コドンでもあります。



Effective population size: 有効集団サイズ。個体群内における繁殖可能個体数。実際の集団で観察された遺伝的浮動の効果に相当するWright-Fisher modelの下での集団サイズ(観察された遺伝的多様性をモデル(理想集団)に当てはめた際に期待される集団サイズ)。(Neの元々の定義は後者(理想集団下での期待集団サイズ)です。前者(繁殖可能個体数)と説明されることもあります。少々違和感を覚えます。なぜなら、理想状態を満たす集団は自然界には殆ど存在しないためです。)

Census population size: 個体群内の全ての個体の数。

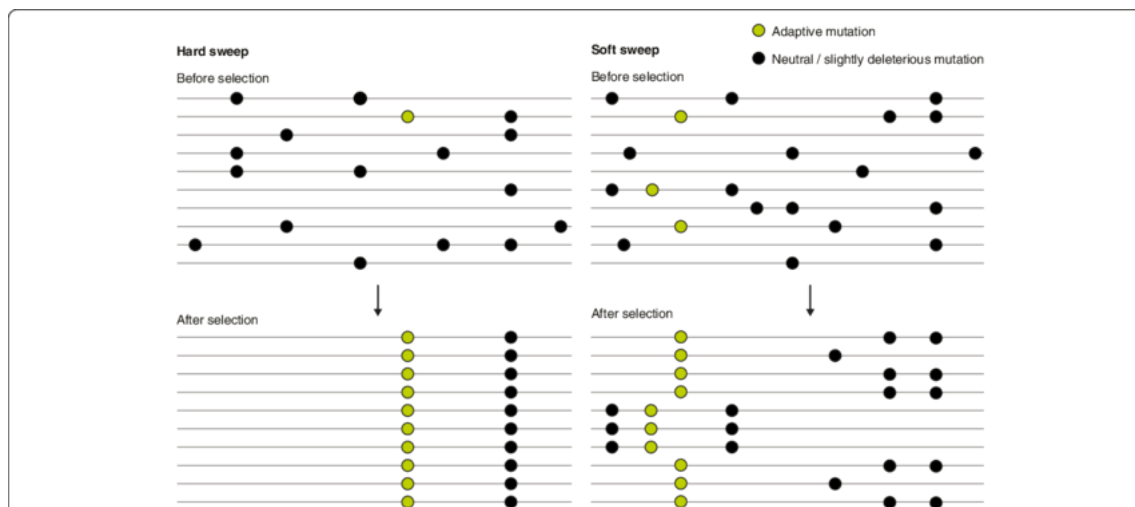
遺伝的浮動を考慮する際には、有効集団サイズに注目する。総個体数よりも有効集団サイズを著しく小さくする要因としては、社会的構造、年齢構成、そして無性生殖による世代間の遺伝子の伝搬等が含まれる。

Natural selection

ある個体の、環境内での生存や再生産の成功(適応度)を他の個体よりも高める遺伝的形質の存在により駆動される。適応度が高い個体群のサイズが増大する。

Selective sweep: 個体群の急速な分化を引き起こすこと。もし、新しい変異が有利な定着効果を有していれば、好ましい新しい変異が急速な固定は、それに“ヒッチハイクする”結びつかれた対立遺伝子と同様に、個体群の急速な分化を引き起こすだろう。新規で集団中に生じた(突然変異や遺伝子流動など)特定の変異に対して正の自然選択が働き、これが集団中に固定した際に、ヒッチハイク効果によってその変異の近傍にあるゲノム領域の多様性も低下すること(ヒッチハイク効果: 自然選択の効果が連鎖関係にある(選択の対象とは)別の変異の遺伝子頻度に影響を及ぼすこと)。

c.f. soft sweep: 環境が変わったことによって、すでにあった多形のなかでの変異の頻度が変わる
そういう場合は、すでに組み換えによって変異がシャッフルされている; 多形ができてから時間が経っている(変異を司るゲノムの領域がばらばらになっている; ペアになっている変異がばらされる)
→ヒッチハイクが起きにくい



Gene flow

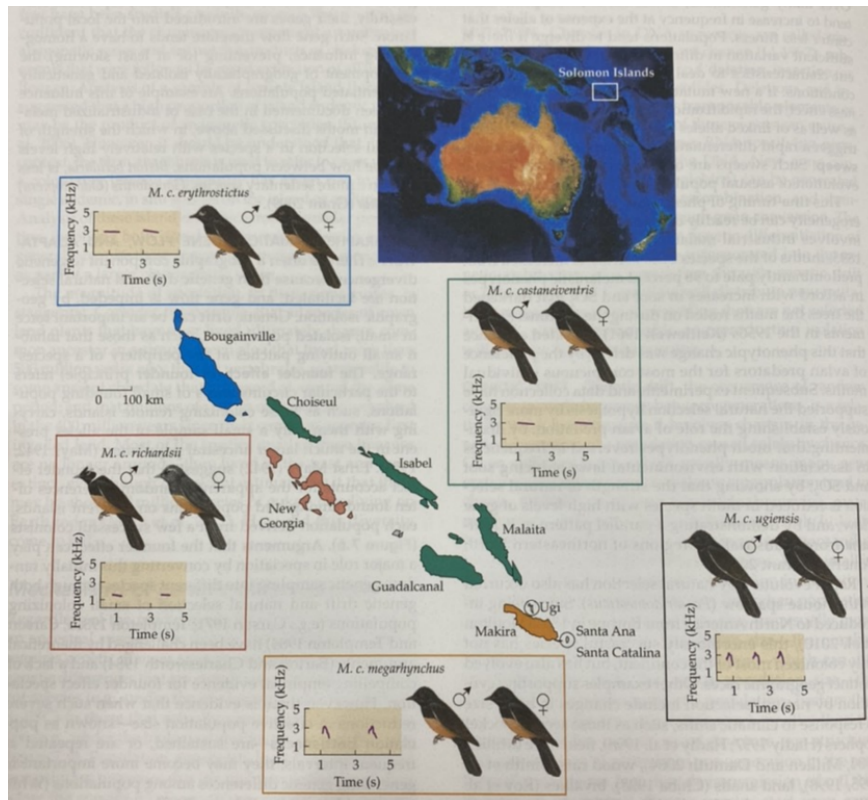
配偶子や子孫の分散による個体群内あるいは個体群間の対立遺伝子の移動。遺伝的浮動や自然選択を相殺し、遺伝的分岐を妨げる傾向がある。

Geographic variation, gene flow, and adaptation

創始者効果 founder effect (founder principle)

小さい個体群が新たな生息域を開拓した場合(遠方の島など)、対立遺伝子のサンプルが、元の個体群に対してとても小さくなる (Mayr 1942)

→鳥でたまに見られる、島ごとの亜種間でのランダムな形質の差異を説明するのでは
島ごとに、ちがうサンプルがたどり着いた



p.186 Fig 7.6: ニューギニア東部のソロモン諸島におけるカササギヒタキ科の個体群の分岐島ごとのランダムな差異→Mayrによって、先駆者効果のエビデンスだと指摘された(実際にはもっと複雑なプロセスだったことがわかっている; Whittaker & Fernandez-Palacios 2007). 形態や声が繁殖隔離に影響? (Uy et al. 2009)

創始者効果は種分化にも影響すると考えられているが、明確な証拠はまだない。
一方、個体群ボトルネックpopulation bottlenecksの証拠は知られている。

Wikipediaより

個体群ボトルネックpopulation bottlenecks: 生物集団の個体数が激減することにより遺伝的浮動が促進され、さらにその子孫が再び繁殖することにより、遺伝子頻度が元とは異なる均一性の高い集団ができる



シャチにおけるボトルネック効果: ミトコンドリアDNAの解析によって示唆されている
Moura et al. 2014 Killer Whale Nuclear Genome and mtDNA Reveal Widespread Population Bottleneck during the Last Glacial Maximum Molecular Biology and Evolution doi: 10.1093/molbev/msu058.
LGMに個体群サイズが低下?

p.187

Karyotypes 核型

核型が違う個体同士は繁殖しにくい。異なる環境に適応した個体群の間では、違う核型が生じていることがある。

これは、もとの個体群との間での gene flow が抑制されたほうが新しい環境で有利な形質を安定させやすいことを反映しているかも (本文中にこの点の文献引用はなし; gene flowが中程度でも局所適応はできるという理論モデルもある Wright 1978)。

このプロセスは種分化に繋がることもある。

例: メクラネズミ *Spalax ehrenbergi* において、北部個体群は $2n=58$ 、南部は $2n=60$ など。

大西洋のマダラ: 不等交叉 + 選択による遺伝的な差異化?

Matschiner, M., Barth, J.M.I., Tørresen, O.K. et al. Supergene origin and maintenance in Atlantic cod. *Nat Ecol Evol* 6, 469–481 (2022). <https://doi.org/10.1038/s41559-022-01661-x>

量的な形質 (複数の遺伝子座によって支持されていることがおおい): 1つ1つの遺伝子座にかかる選択は中立でも (ドリフト), 局所適応がおこることがありえる

複数の遺伝子座の変化がまとまって起こることであまれる形質が選択される (組合わせに対する選択; ある形質をもたらすのに必要な変異が組み合わせられなかった場合には、中立になる)

ref. トランスポーター仮説

ロブスター

Fig 7.7

異なる染色体の数や配置の個体群間の遺伝的流動はおそらくは減少する

(異なる核型 karyotypes の個体が繁殖するときに、染色体の結合や分離の問題が彼らの祖先の生存能力や生殖能力を減少させるため)。

旧世界の *Spalax* 属の穿孔動物げっ歯類において、*S. ehrenbergi* 種群の個体群間の染色体数の違いは、より中湿の地域に適応した個体群からの遺伝的浮動を減少させることによって、中東のより乾燥した砂漠への入植を容易したと考えられている。

