

プログラミングで進化の法則を探る： 個体ベースモデルによる進化の理論研究 ~~進化~~ 雑種種分化

香川 幸太郎 (国立遺伝学研究所・生態遺伝学研究室)

目次

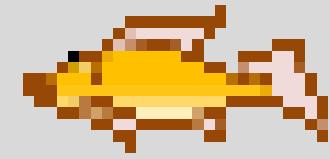
■ 個体ベースモデルの概要

- 手法の説明
- 長所・短所



■ 研究紹介：雑種種分化の理論

- 研究 1 : 雜種形成を介した適応放散
- 研究 2 : 交配形質の進化による雑種種分化



進化生物学における個体ベースモデルの立ち位置

進化を理解するとは？

(A) 地球で起きた進化の歴史を知る

- 化石・古代DNA
- 現生種の遺伝子データによる系統解析・生物系統地理

(B) 進化の普遍的な法則・メカニズムの理解

- 観察 ⇒ 普遍的な進化パターン
- 進化パターンの生成メカニズムを理論化
- 理論 ⇒ 進化パターンの予測
- 理論の仮定・予測を実証的に検証

無数の個別事例を一つの法則に縮約
未来の進化を予測

進化生物学における個体ベースモデルの立ち位置

進化を理解するとは？

(A) 地球で起きた進化の歴史を知る

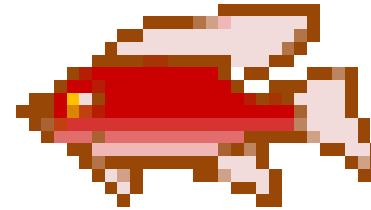
- 化石・古代DNA
- 現生種の遺伝子データによる系統解析・生物系統地理

(B) 進化の普遍的な法則・メカニズムの理解

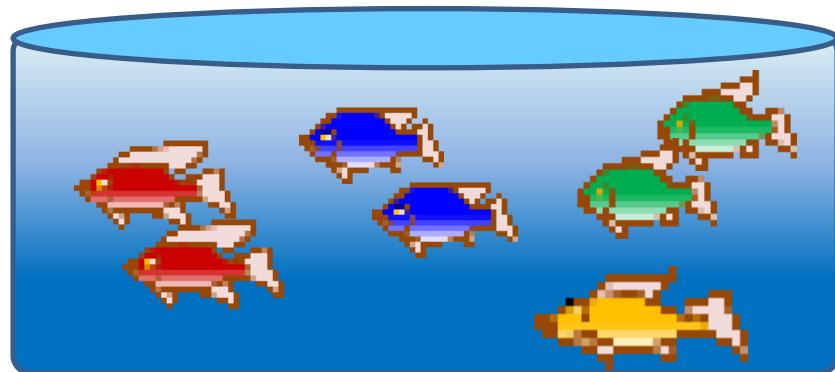
- 観察 ⇒ 普遍的な進化パターン
- **進化パターンの生成メカニズムを理論化**
- **理論 ⇒ 進化パターンの予測**
- 理論の仮定・予測を実証的に検証

無数の個別事例を一つの法則に縮約
未来の進化を予測

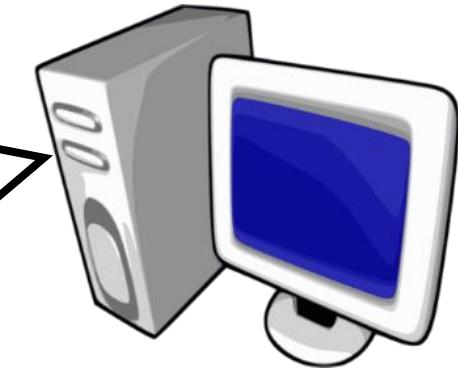
個体ベース・進化シミュレーションの概要



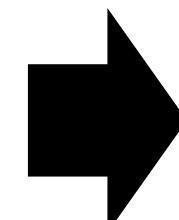
仮想的な生物
表現型・遺伝情報



仮想生物の生態系
1世代内での生物の
振る舞いをプログラム



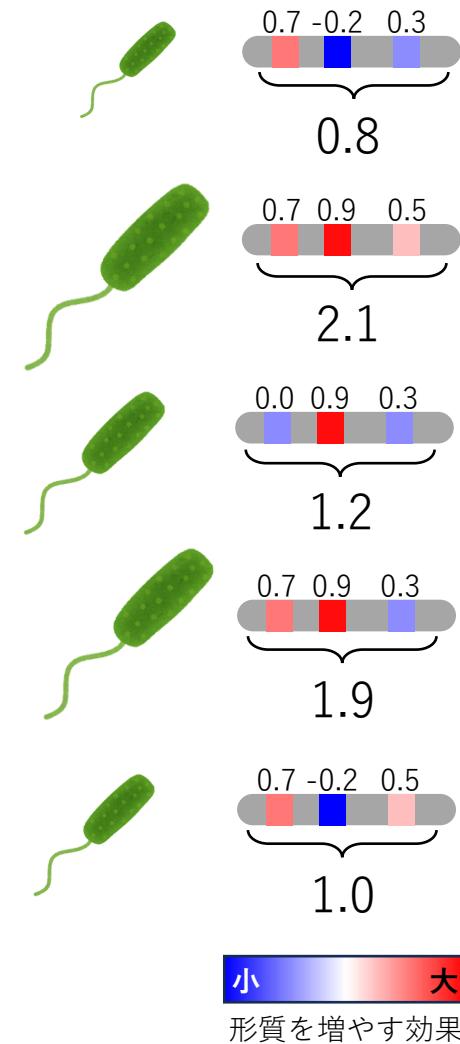
- 世代を繰り返して長期的進化をシミュレーション
- 様々な条件下で進化を観察



現実の生物にも適用
できる進化の法則

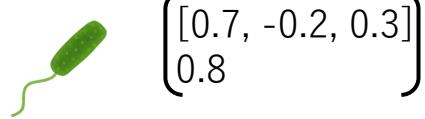
簡単な例

例：細胞サイズに注目

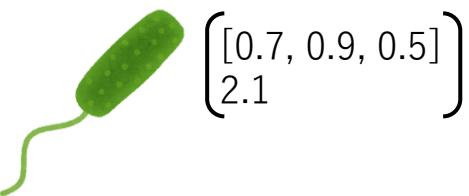


簡単な例

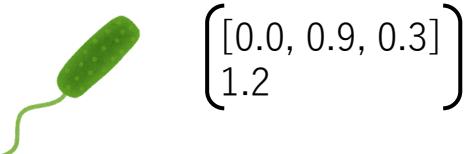
例：細胞サイズに注目



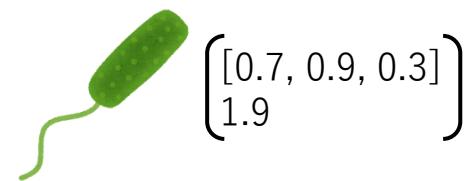
$$\begin{bmatrix} [0.7, -0.2, 0.3] \\ 0.8 \end{bmatrix}$$



$$\begin{bmatrix} [0.7, 0.9, 0.5] \\ 2.1 \end{bmatrix}$$



$$\begin{bmatrix} [0.0, 0.9, 0.3] \\ 1.2 \end{bmatrix}$$



$$\begin{bmatrix} [0.7, 0.9, 0.3] \\ 1.9 \end{bmatrix}$$

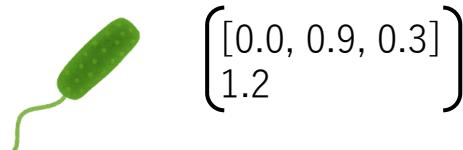
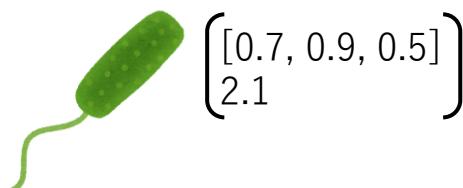


$$\begin{bmatrix} [0.7, -0.2, 0.5] \\ 1.0 \end{bmatrix}$$

生物個体
とみなす

簡単な例

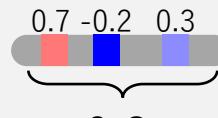
例：細胞サイズに注目



生物個体
とみなす

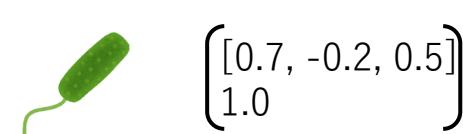
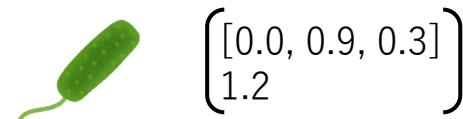
生物の1世代の出来事を計算手順として記述

世代T の集団



簡単な例

例：細胞サイズに注目



生物個体
とみなす

生物の1世代の出来事を計算手順として記述

世代T
の集団

生存確率

$$\begin{array}{c} 0.7 \quad -0.2 \quad 0.3 \\ \hline 0.8 \end{array} \rightarrow e^{-(0.8-2)^2}$$

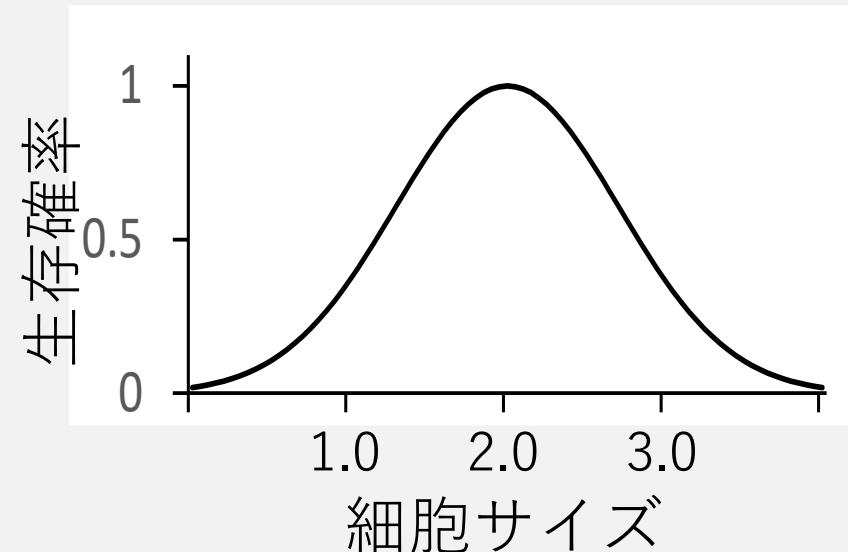
$$\begin{array}{c} 0.7 \quad 0.9 \quad 0.5 \\ \hline 2.1 \end{array} \rightarrow e^{-(2.1-2)^2}$$

$$\begin{array}{c} 0.0 \quad 0.9 \quad 0.3 \\ \hline 1.2 \end{array} \rightarrow e^{-(1.2-2)^2}$$

$$\begin{array}{c} 0.7 \quad 0.9 \quad 0.3 \\ \hline 1.9 \end{array} \rightarrow e^{-(1.9-2)^2}$$

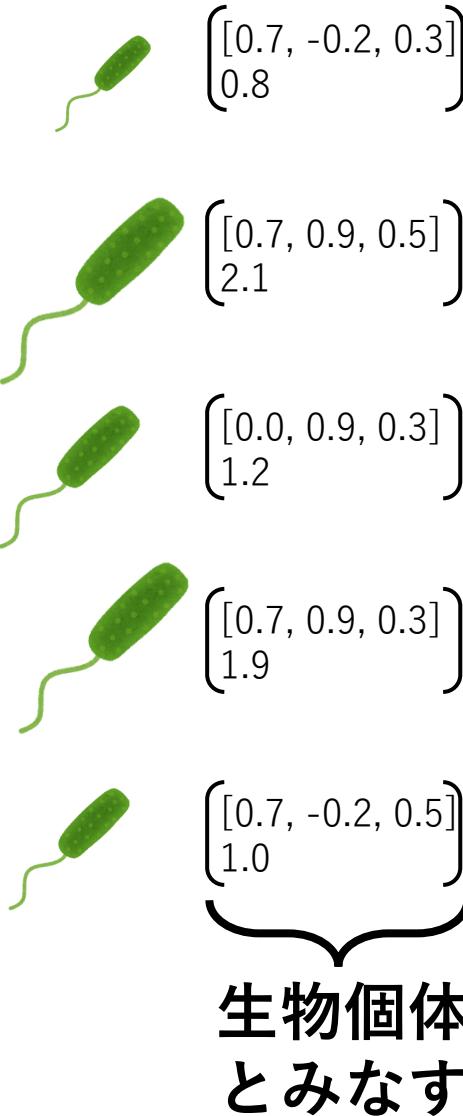
$$\begin{array}{c} 0.7 \quad -0.2 \quad 0.5 \\ \hline 1.0 \end{array} \rightarrow e^{-(1.0-2)^2}$$

$$w = e^{-(x-2)^2}$$



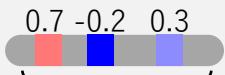
簡単な例

例：細胞サイズに注目



生物の1世代の出来事を計算手順として記述

世代T
の集団



0.8

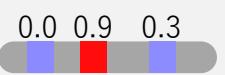
$$\rightarrow e^{-(0.8-2)^2} \rightarrow$$

生存者



2.1

$$\rightarrow e^{-(2.1-2)^2}$$



1.2

$$\rightarrow e^{-(1.2-2)^2}$$



1.9

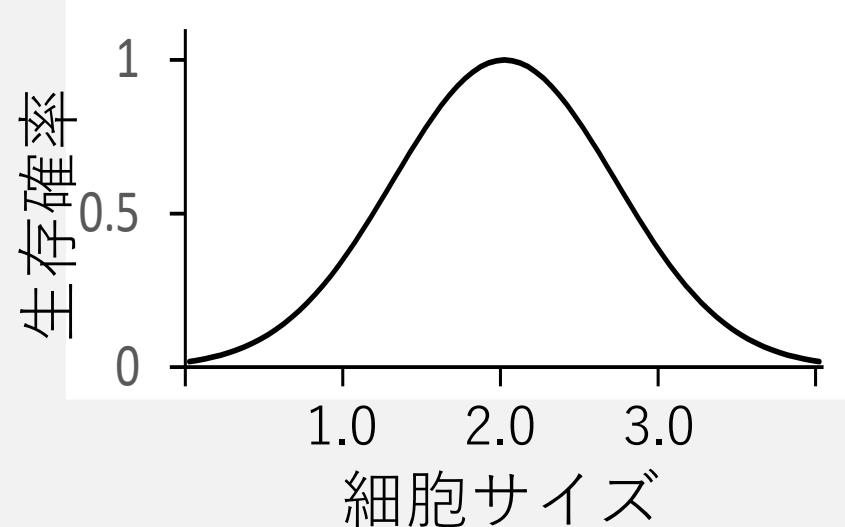
$$\rightarrow e^{-(1.9-2)^2}$$



1.0

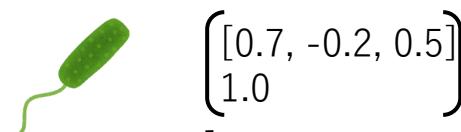
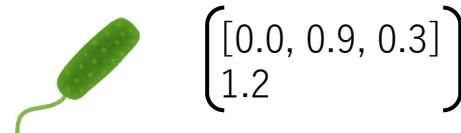
$$\rightarrow e^{-(1.0-2)^2}$$

$$w = e^{-(x-2)^2}$$



簡単な例

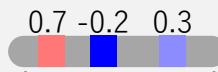
例：細胞サイズに注目



生物個体
とみなす

生物の1世代の出来事を計算手順として記述

世代T
の集団



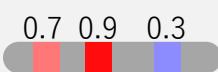
0.8



2.1



1.2



1.9



1.0

生存確率

生存者



$$\rightarrow e^{-(0.8-2)^2} \rightarrow$$

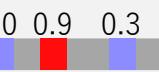


$$\rightarrow e^{-(2.1-2)^2} \rightarrow$$



2.1

$$\rightarrow e^{-(1.2-2)^2} \rightarrow$$



1.2

$$\rightarrow e^{-(1.9-2)^2} \rightarrow$$



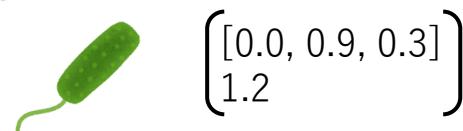
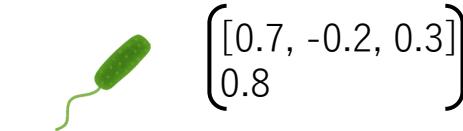
1.9

$$\rightarrow e^{-(1.0-2)^2} \rightarrow$$



簡単な例

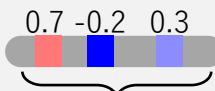
例：細胞サイズに注目



生物個体
とみなす

生物の1世代の出来事を計算手順として記述

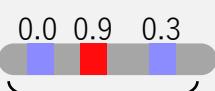
世代T
の集団



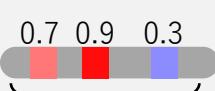
0.8



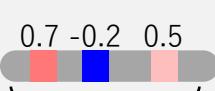
2.1



1.2



1.9



1.0

生存確率

$$\rightarrow e^{-(0.8-2)^2} \rightarrow$$

生存者



$$\rightarrow e^{-(2.1-2)^2} \rightarrow$$

生存者



$$\rightarrow e^{-(1.2-2)^2} \rightarrow$$

生存者



$$\rightarrow e^{-(1.9-2)^2} \rightarrow$$

生存者



$$\rightarrow e^{-(1.0-2)^2} \rightarrow$$

生存者

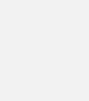


二倍体
世代

減数分裂

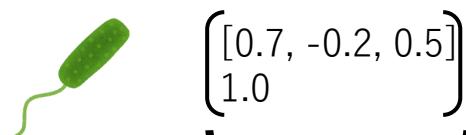
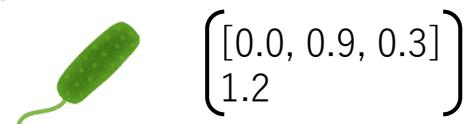
世代T+1
の集団

ランダム抽出
⇒有性生殖



簡単な例

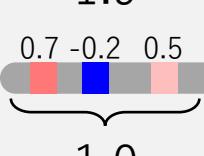
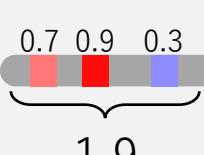
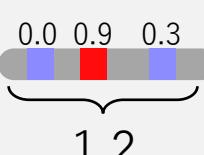
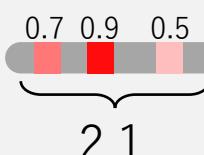
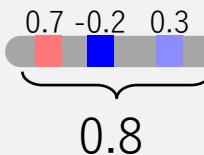
例：細胞サイズに注目



生物個体
とみなす

生物の1世代の出来事を計算手順として記述

世代T
の集団



生存確率

$$\rightarrow e^{-(0.8-2)^2} \rightarrow$$

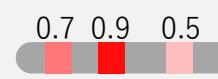
$$\rightarrow e^{-(2.1-2)^2} \rightarrow$$

$$\rightarrow e^{-(1.2-2)^2} \rightarrow$$

$$\rightarrow e^{-(1.9-2)^2} \rightarrow$$

$$\rightarrow e^{-(1.0-2)^2} \rightarrow$$

生存者



二倍体
世代

減数分裂

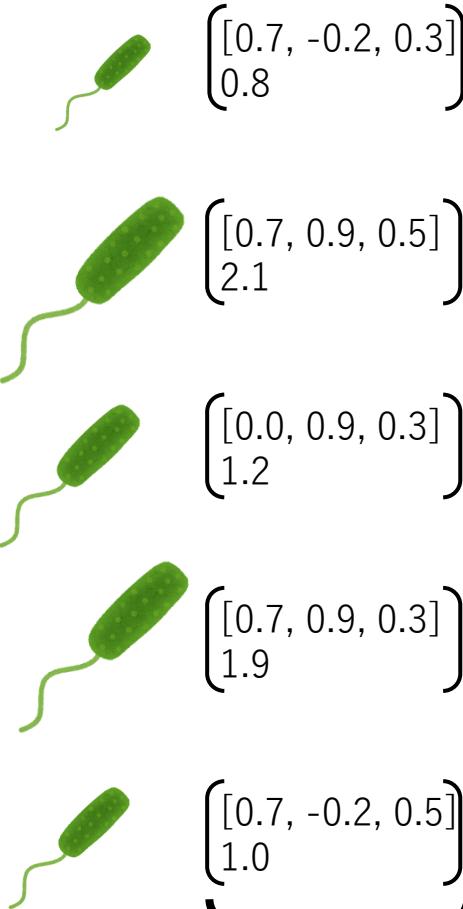
世代T+1
の集団

突然変異



簡単な例

例：細胞サイズに注目



生物個体
とみなす

生物の1世代の出来事を計算手順として記述

世代T
の集団

生存確率

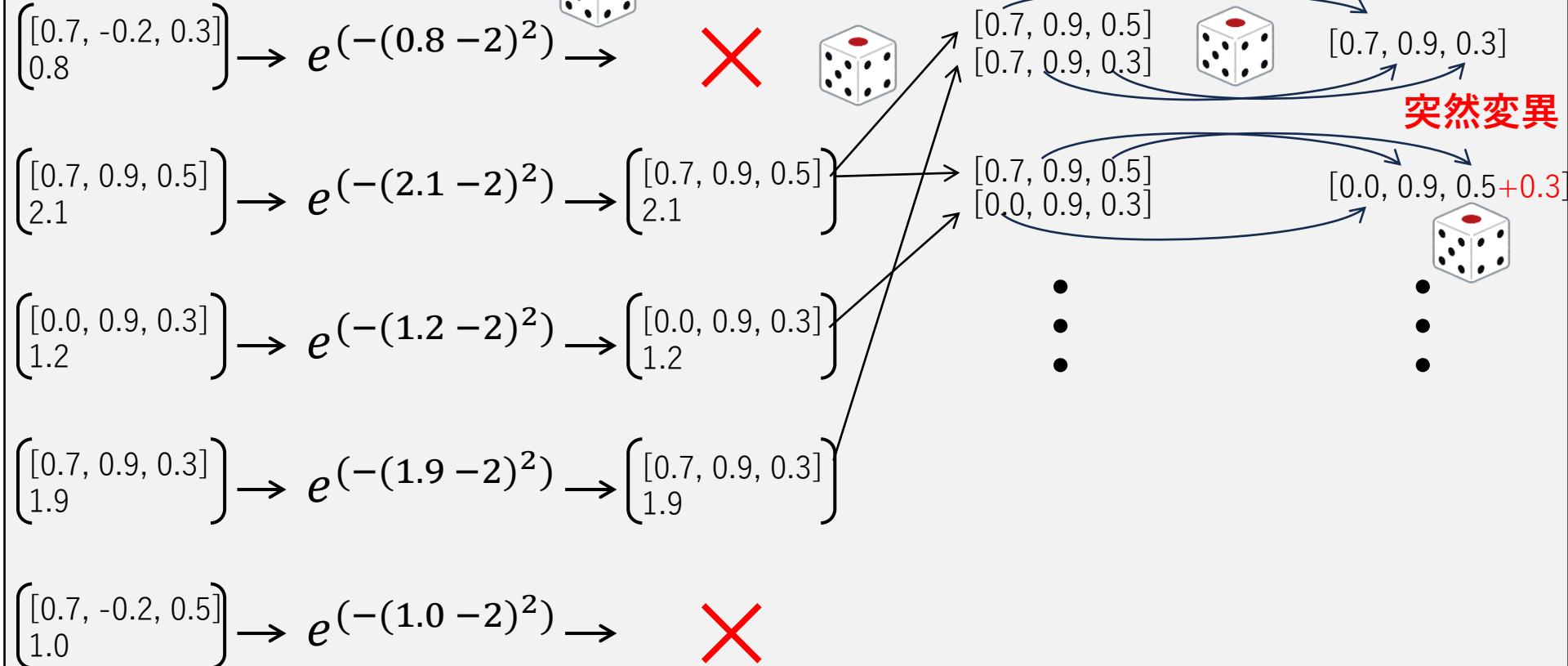
生存者

二倍体
世代

世代T+1
の集団

減数分裂

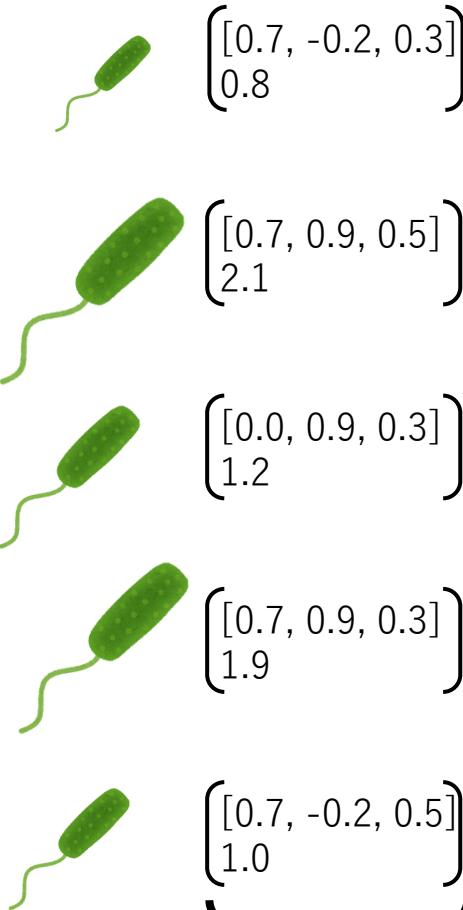
突然変異



コンピュータープログラム

簡単な例

例：細胞サイズに注目



生物個体
とみなす

生物の1世代の出来事を計算手順として記述

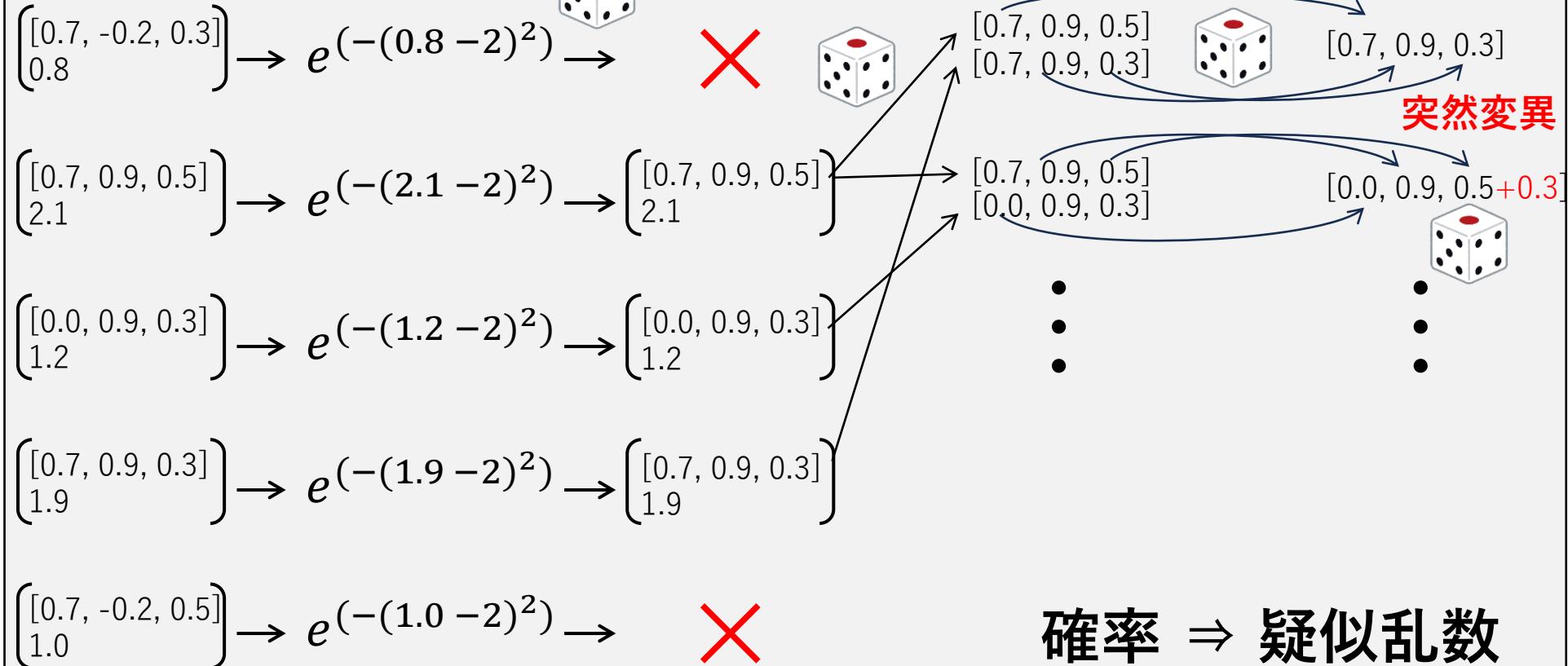
世代T
の集団

生存確率

生存者

二倍体
世代

世代T+1
の集団

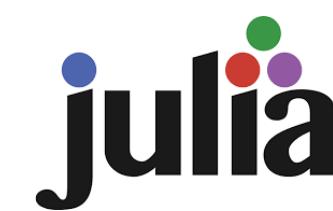


→ コンピュータープログラム

簡単な例

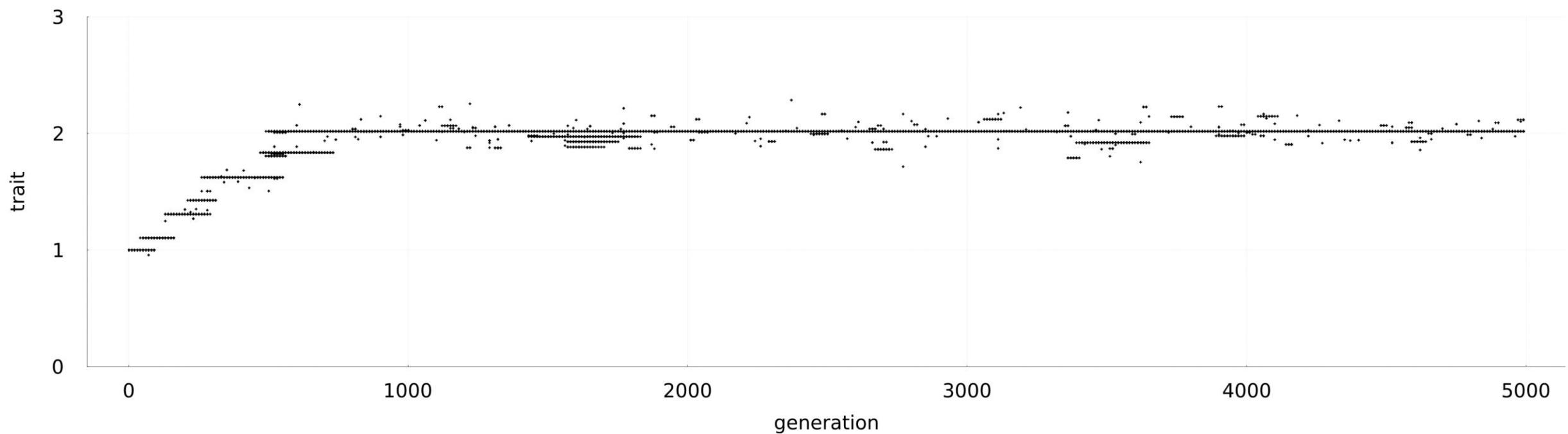
```
1  using Random, Dates, Statistics, Distributions#julia言語の付属機能を使うために呼び出すライブラリを指定
2  struct Individual
3      genome::Vector{Float64}#半数体。各遺伝子座が持つアレルの種類数は無数にあると仮定し、表現型効果を連続値で表現
4      phenotype::Float64
5  end
6  function simulation()
7      seed = time() |> Dates.unix2datetime |> Dates.millisecond#現在時刻を数値化してseedとする
8      rng = MersenneTwister(seed)#疑似乱数生成器をseedで初期化
9      population_size = 1000
10     μ = 0.000001#突然変異率
11     φ = 0.1#突然変異の表現型効果を決めるパラメーター
12     trait_opt = 2.0#最適な形質値
13     num_loci = 100#考慮する遺伝子座の個数
14     ancestral_genome = fill(0.01, num_loci)#100個の遺伝子座に注目
15     ancestral_phenotype = sum(ancestral_genome)#表現型は、全遺伝子座のアレルが持つ効果値の合計で決まる
16     population = fill(Individual(ancestral_genome, ancestral_phenotype), population_size)#生物集団の初期化
17     for generation in 1:10001
18         survivors = Individual[]#生存者を入れる入れ物を定義
19         for individual in population
20             fitness = exp(-(individual.phenotype - trait_opt)^2)#適応度
21             if rand(rng) < fitness#0.0~1.0の乱数を生成してfitnessより小さい値なら生存。生存確率 = fitness
22                 push!(survivors, individual)
23             end
24         end
25         population = Individual[]#populationを空にする
26         while length(population) < population_size
27             parent1 = survivors[rand(rng, 1:(length(survivors)))]#生存者から二個体無作為に選び、二倍体相の親とする
28             parent2 = survivors[rand(rng, 1:(length(survivors)))]
29             genome_new = Float64[]
30             for locus in 1:num_loci
31                 if rand(rng, Bool)
32                     push!(genome_new, parent1.genome[locus])
33                 else
34                     push!(genome_new, parent2.genome[locus])
35                 end
36                 if rand(rng) < μ#確率μで突然変異が生じる
37                     genome_new[locus] += rand(rng, Normal(0.0, φ))#親個体の形質値にランダムな数値を足す
38                 end
39             end
40             phenotype_new = sum(genome_new)
41             push!(population, Individual(genome_new, phenotype_new))
42         end
43         println("generation = $generation, mean_trait = $(mean(map(individual -> individual.phenotype, population)))")
44     end
45     simulation()
46 end
```

プログラム：
計算手順をコンピューターに
実行させるための指示書



簡単な例

シミュレーション結果の例



個体ベースモデルによる進化シミュレーション

- 生物個体を数値データで表現
- 疑似乱数を使ってランダム性を考慮
- 生物の個体レベルの局所的な挙動・相互作用をプログラム
⇒ 個体の挙動からどんな集団スケールの動態が生じるか？
- 現実の生物より単純だが共通の特徴を備える
 - 自己複製
 - 変異&遺伝
 - 選択

} 進化に必要な条件
- 主な作業はプログラミング

別名：エージェント・ベース・モデル
類似：人工生命, 遺伝的アルゴリズム

個体ベースモデルの進化生物学における用途

数理モデルで扱いにくい複雑な状況へのアプローチ

- 個体の位置（集団の空間構造）を考慮
- 遺伝子型・表現型・経験・学習行動・発生段階などの個体間差を考慮

理論・仮説の論理的妥当性を確認

- バーバルな理論に対する“proof of concept”
- 注目するメカニズムが理論上作用しうることを示す
- 新しい仮説の探索
- 対立する複数の説の成立条件を整理

個体ベースモデルの進化生物学における用途

数理モデルで扱いにくい複雑な状況へのアプローチ

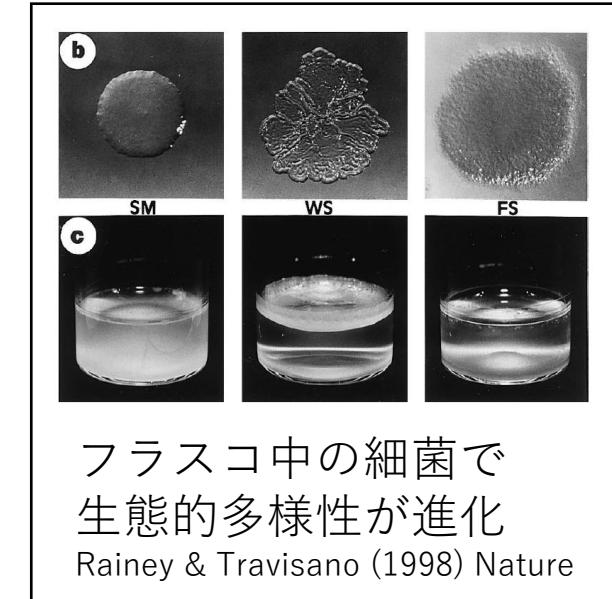
- 個体の位置（集団の空間構造）を考慮
- 遺伝子型・表現型・経験・学習行動・発生段階などの個体間差を考慮

理論・仮説の論理的妥当性を確認

- バーバルな理論に対する“proof of concept”
- 注目するメカニズムが理論上作用しうることを示す
- 新しい仮説の探索
- 対立する複数の説の成立条件を整理

実験進化の代用品？？

- 野外の系と全く同じ条件にはできないが、それはモデル生物の実験進化でも同じ
- 実験進化と比べて：あくまで理論上の結果しか得られない・コストは低い・系の完全観測が可能・実験の反復が容易・特定の要因のみの調整が可能



個体ベースモデルの短所

数理モデルと比べた短所

- 解析に時間がかかる
- 限られたパラメーター条件における結果しか得られない
- 大きな集団のシミュレーションが困難
- 結果の解釈がしばしば困難（そもそも複雑な状況を扱う事が多いことも原因）
- プログラムが複雑になりがち = エラーが入りやすい（デバッグが大変）

実験進化と比べた短所

- 現実の生物ではない = モデルが生物学的に妥当でない状況があり得る
- 仮説に寄せた都合の良い状況を作ることが可能
- パラメーター値を何かに決めないと実行不可能・仮定がたくさん必要

研究紹介：雑種種分化の理論

話題 1：雑種形成を介した適応放散

Kagawa & Takimoto (2018) *Ecol. Lett.*

話題 2：交配形質の進化による雑種種分化

Kagawa, Takimoto, Seehausen (2023) *Evolution*

研究紹介：雑種種分化の理論

話題 1：雑種形成を介した適応放散

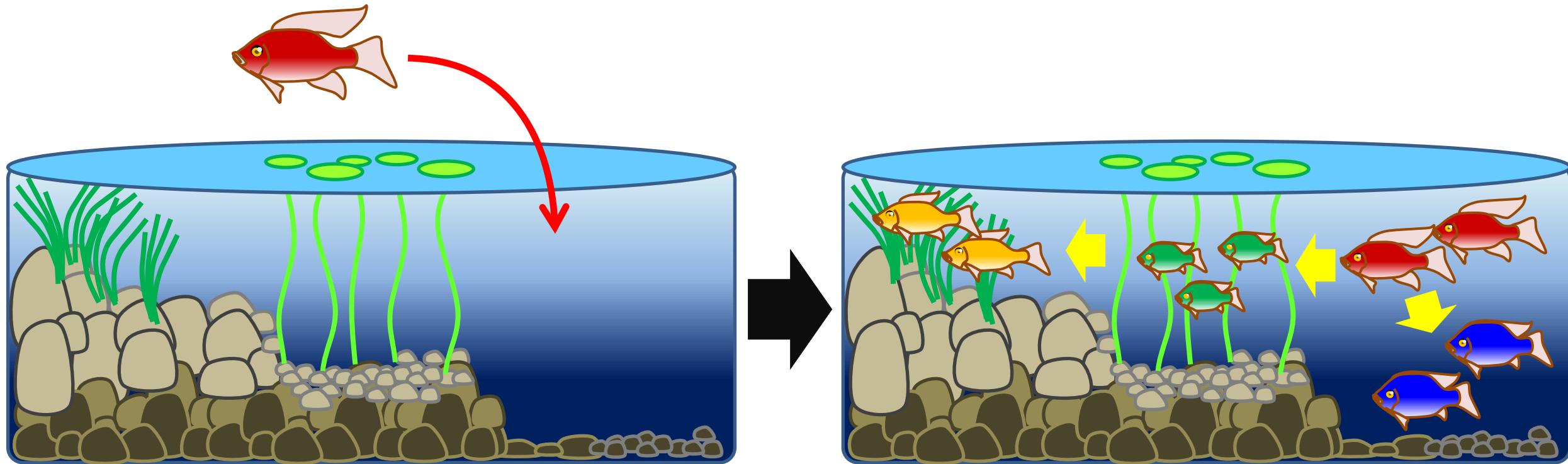
Kagawa & Takimoto (2018) *Ecol. Lett.*

話題 2：交配形質の進化による雑種種分化

Kagawa, Takimoto, Seehausen (2023) *Evolution*

適応放散とは？

単一系統内で多様な生態的ニッチを占める種が急速に進化



生態学的機会

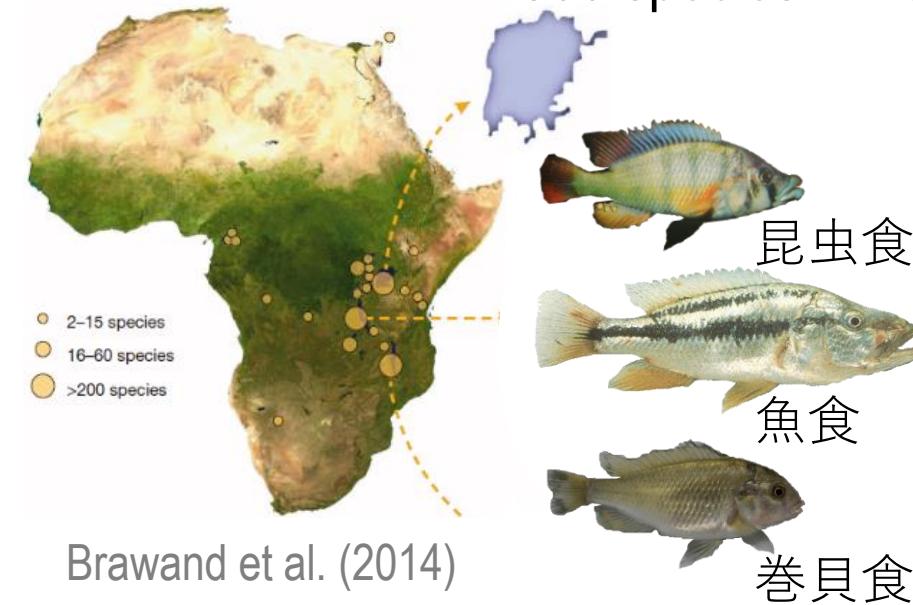
例：使われていないニッチが多くある新生息地への入植

適応放散とは？

単一系統内で多様な生態的ニッチを占める種が急速に進化

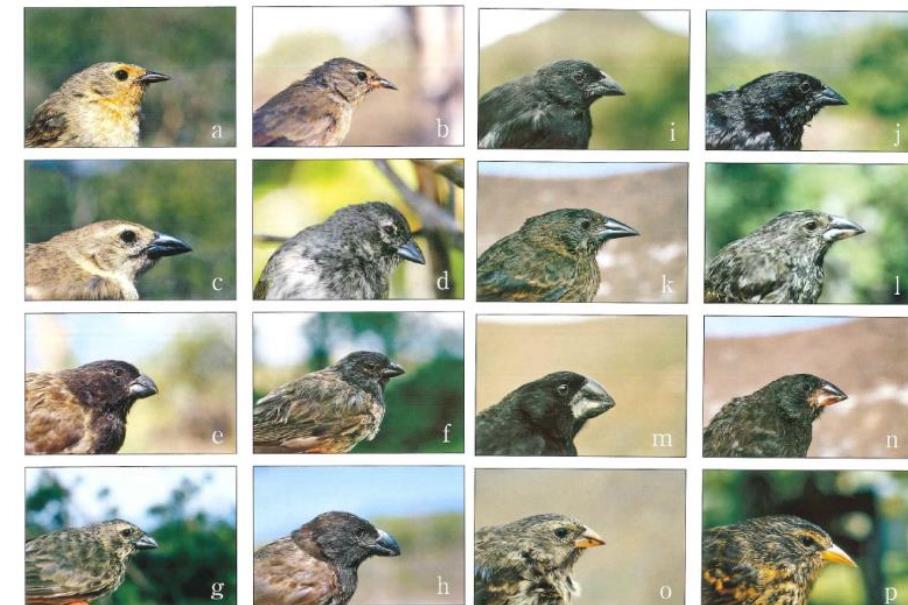
Cichlid fish of the Lake Victoria

500 species in 15,000 years



Darwin's finches

15 species in 2~3 million years



適応放散とは？

単一系統内で多様な生態的ニッチを占める種が急速に進化

Cichlid fish of the Lake Victoria

500 species in 15,000 years

Darwin's finches

15 species in 2~3 million years

突然変異による進化だけで
急速な適応放散は可能なのか？



Brawand et al. (2014)



魚食

巻貝食



プランクトン食

ウロコ食

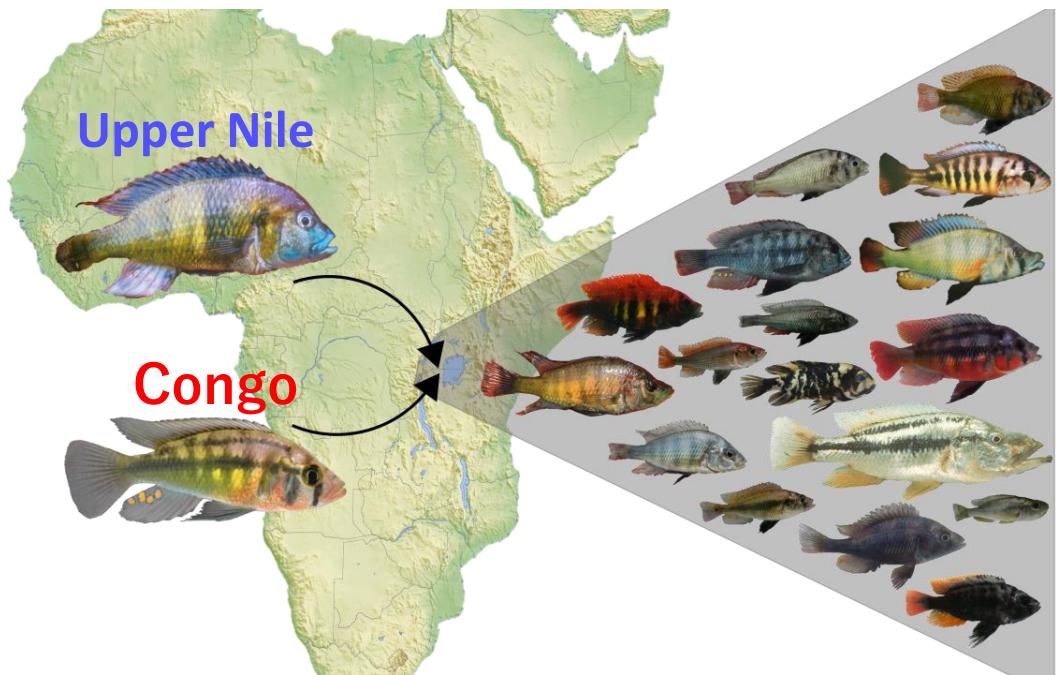


Grant & Grant (2008)

適応放散の雑種起源仮説

雑種形成 → 別種由来遺伝子の混合 → 多様な新規表現型の創出

(Seehausen 2004 ; Mallett 2008; Marques et al. 2019)

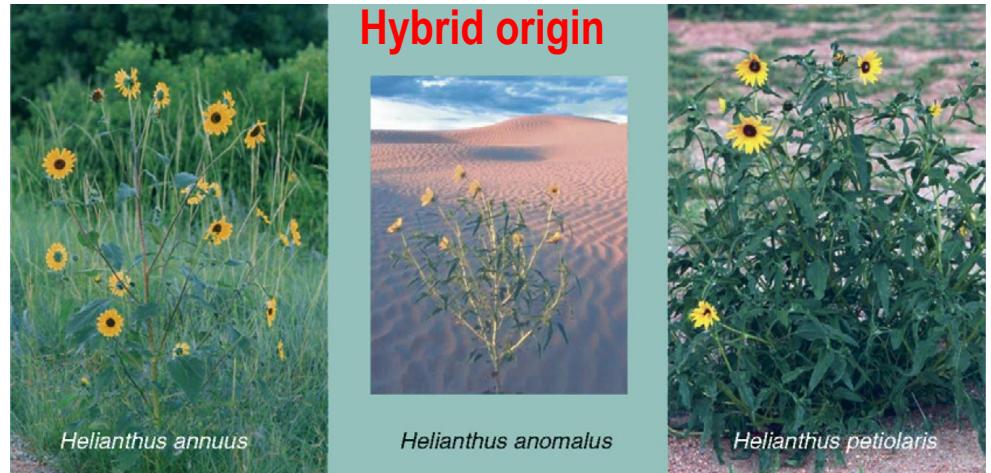


多様化した系統が過去に交雑を経験

(Meier et al. 2017 Nat. Commun.)

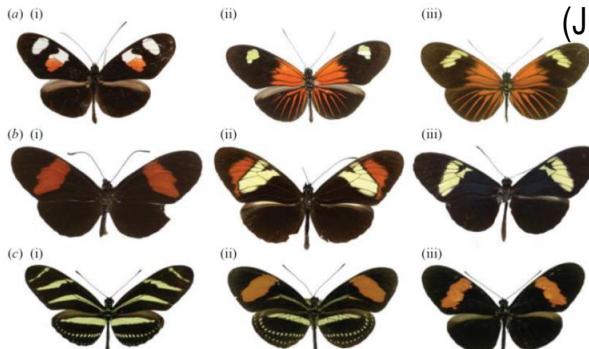
ヒマワリの雑種種分化

(Rieseberg et al. 2007)



ヘリコニウスドクチョウの放散
雑種種分化が繰り返し生じた

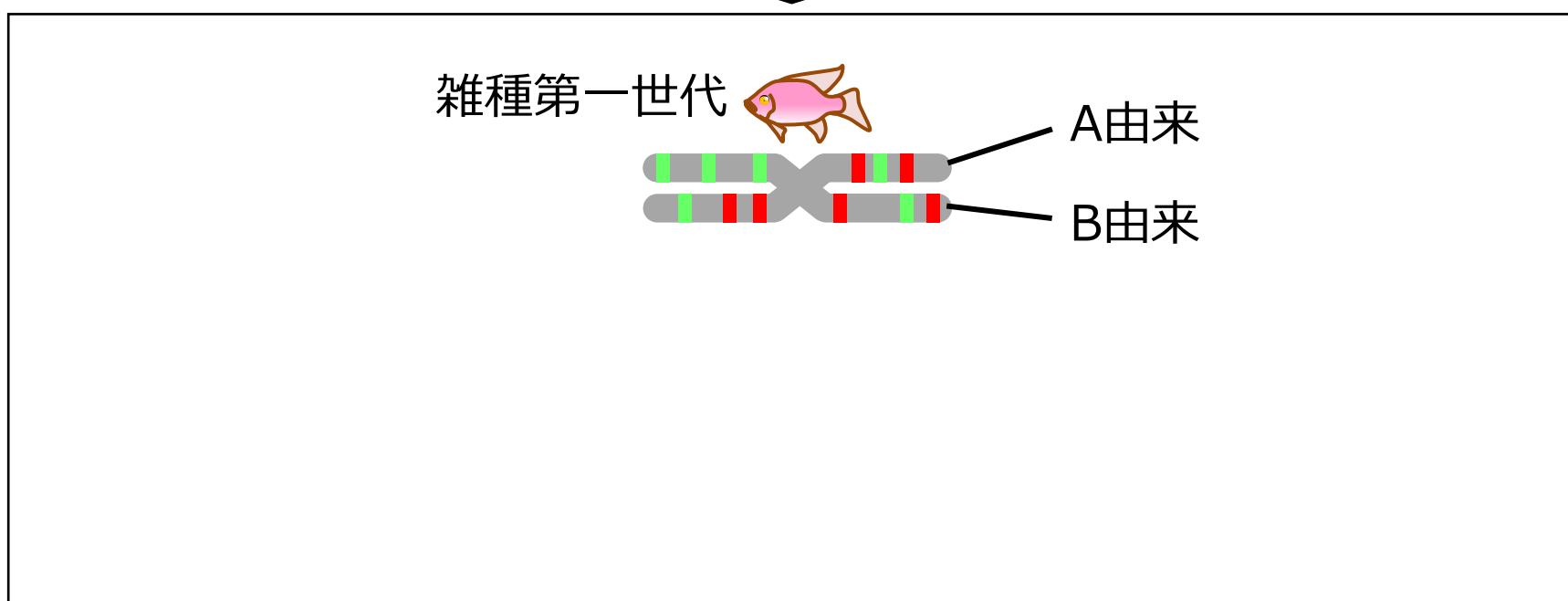
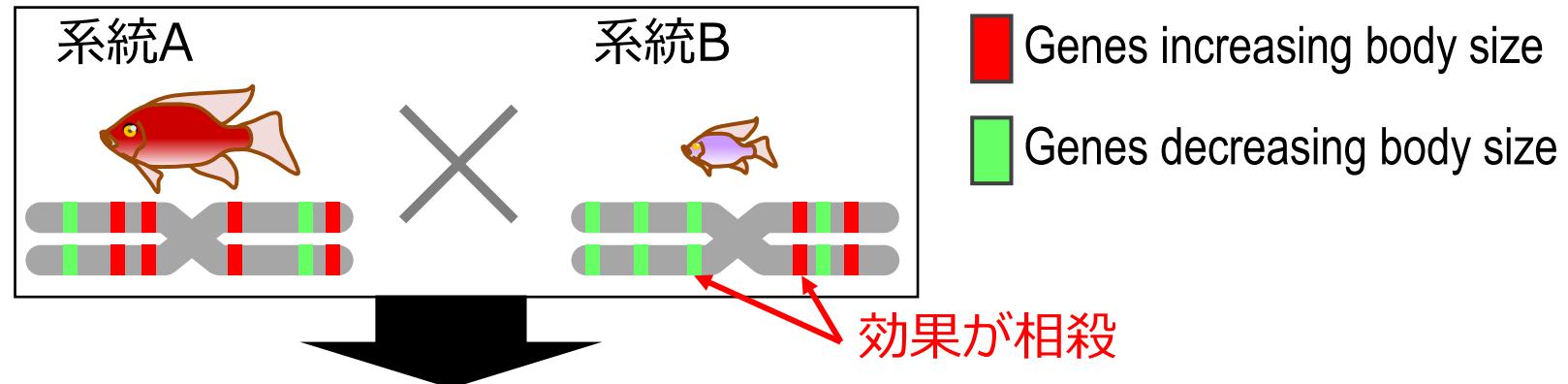
(Jiggins et al. 2008)



適応放散の雑種起源仮説

雑種形成 → 別種由来遺伝子の混合 → 多様な新規表現型の創出

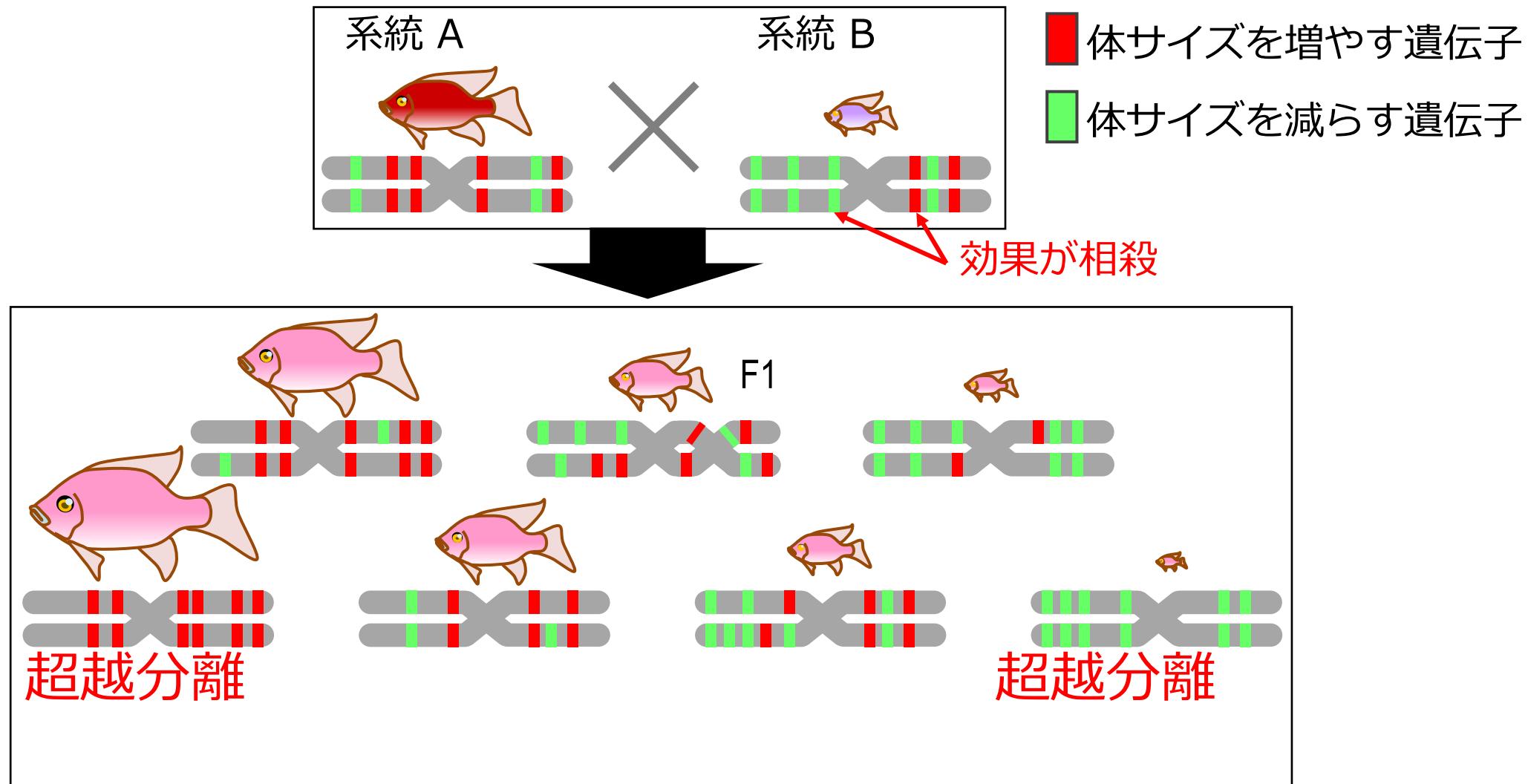
(Seehausen 2004 ; Mallett 2008; Marques et al. 2019)



適応放散の雑種起源仮説

雑種形成 → 別種由来遺伝子の混合 → 多様な新規表現型の創出

(Seehausen 2004 ; Mallett 2008; Marques et al. 2019)



問題点1：雑種形成は種数を減少させることも多い

雑種形成が適応放散を促進する条件は不明

雑種形成



適応放散を促進
種分化・生態的適応

(Seehausen 2004; Mallet 2007; Abbott et al. 2013)

適応放散を抑制
種の融合

(Seehausen et al. 2008; Vonlanthen et al. 2012)

集団の絶滅

by disturbing local adaptation
(Rhymer & Simberloff 1996; Todesco et al. 2016)

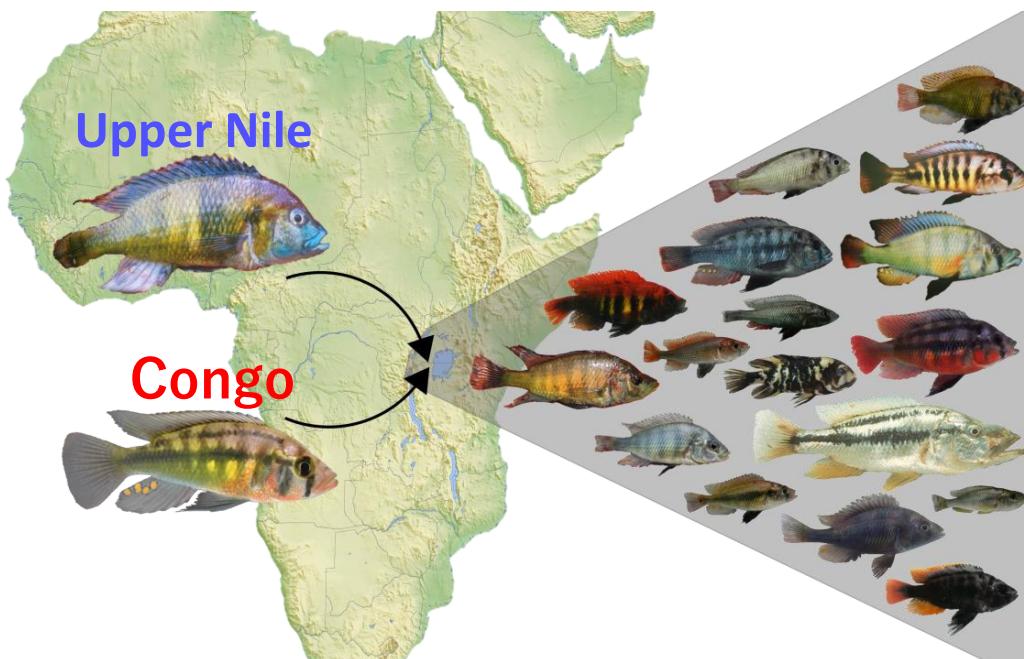
問題点2：雑種形成と適応放散の因果関係が不明

雑種起源の系統が適応放散した実例でも
雑種形成が適応放散に必要だったのかは不明

(Richards & Martin 2017)

多様化した系統が過去に交雑を経験

(Meier et al. 2017 Nat. Commun.)



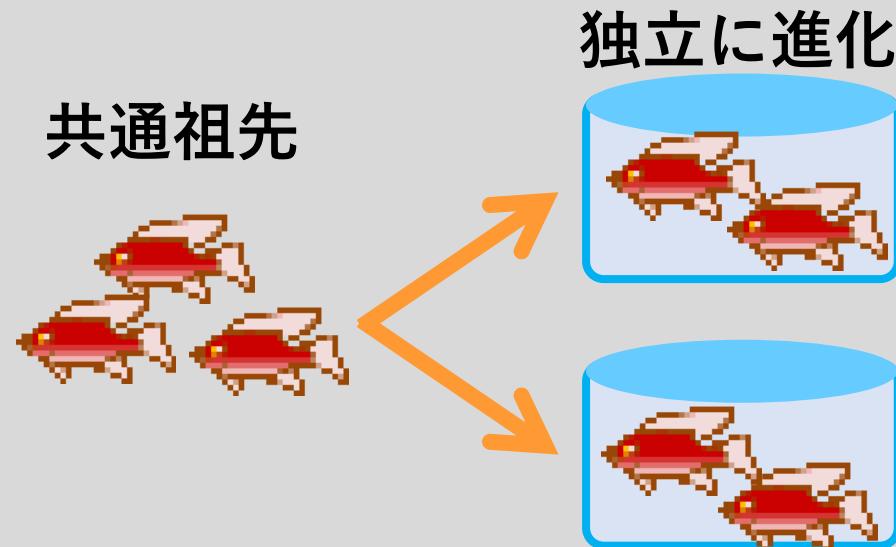
しかし、

- 雜種形成あり vs なしの比較が無い
- 新生息地の創出は雑種形成も促進

研究の概要

雑種形成を介した進化をシミュレーションするモデルを開発
できるだけ単純だが生態的種分化と超越分離が不可能でないモデルを構築

雑種形成あり・なしの条件で適応放散をシミュレーション



雑種形成あり vs なし



雑種形成が適応放散を促進する条件は？

シミュレーションするシナリオ

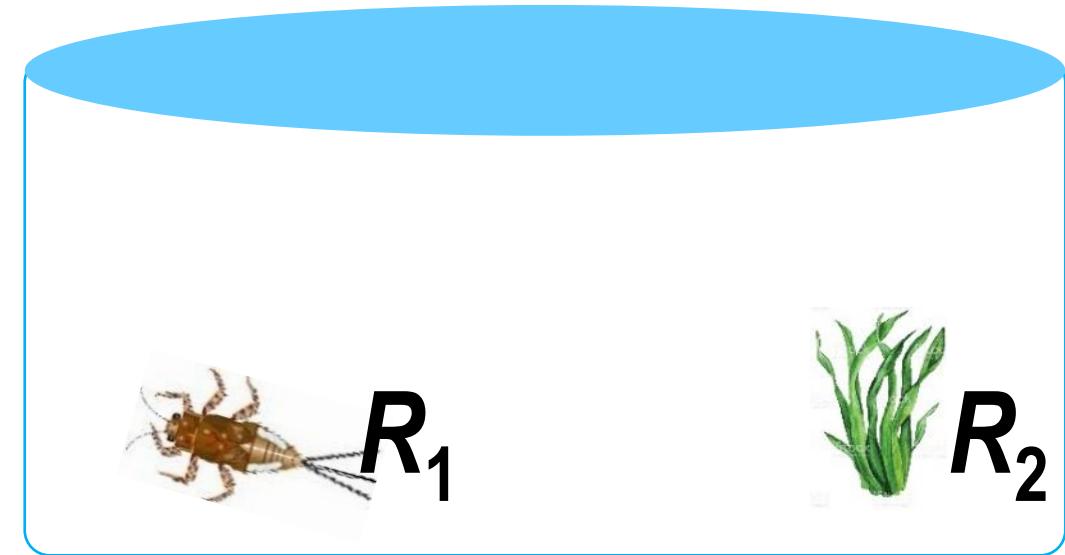
生息地 A



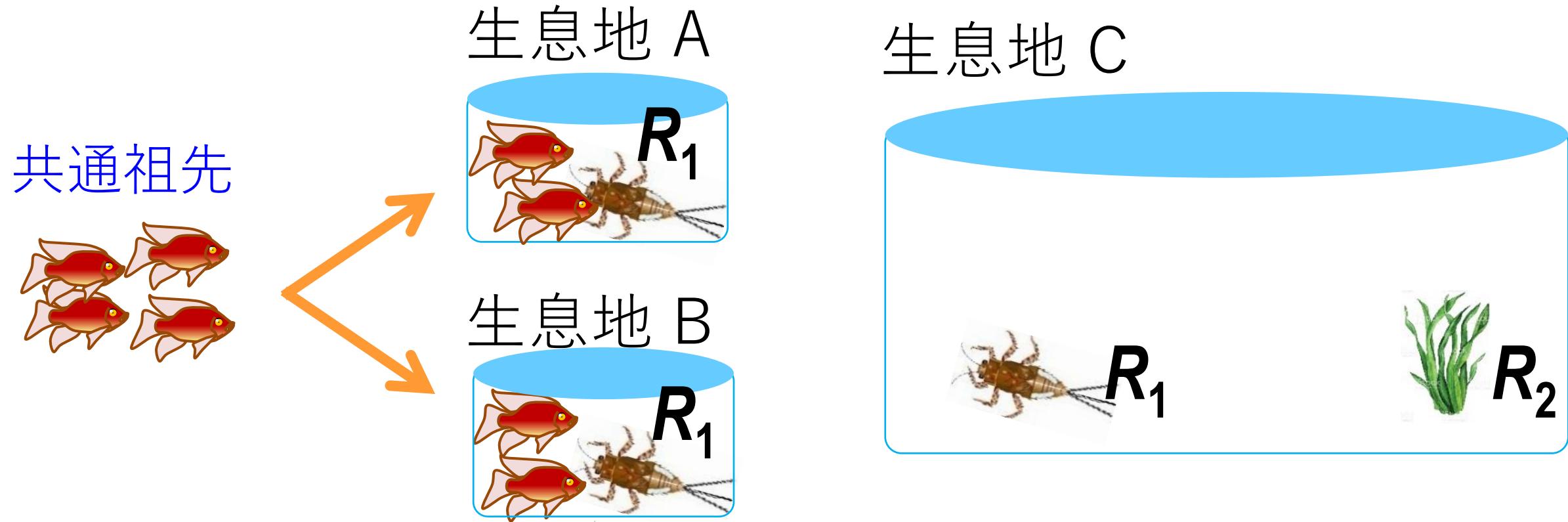
生息地 B



生息地 C

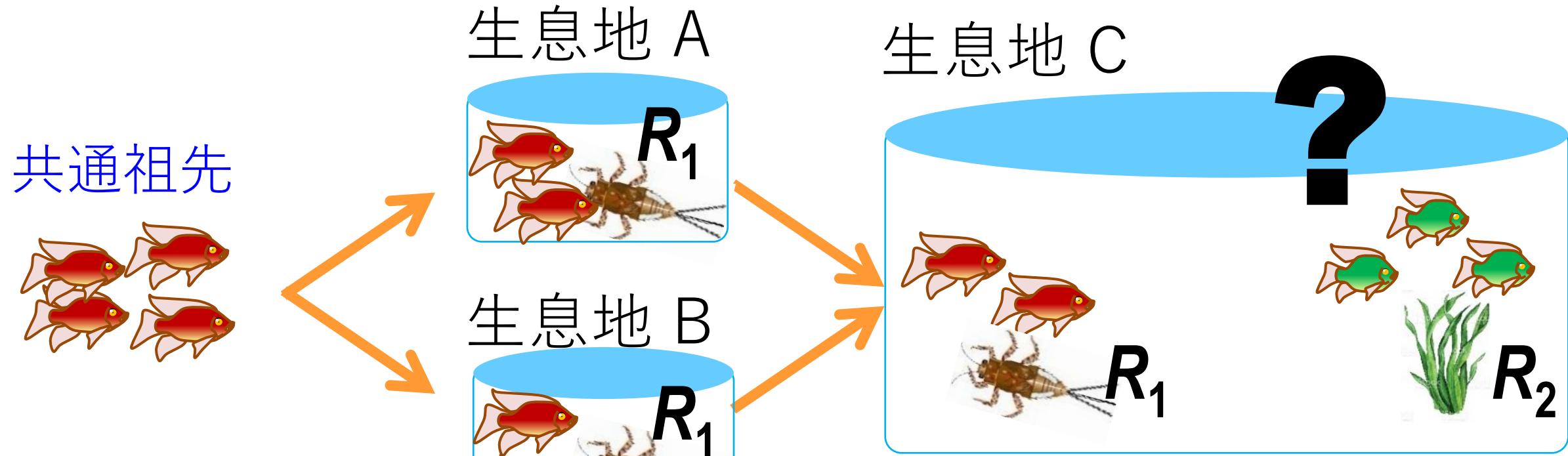


シミュレーションするシナリオ



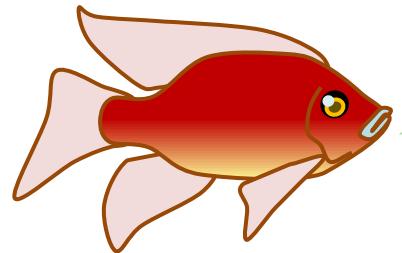
(1) 親系統が別々に進化（3万世代）

シミュレーションするシナリオ



(2) 雜種形成 & 新ニッチへの適応

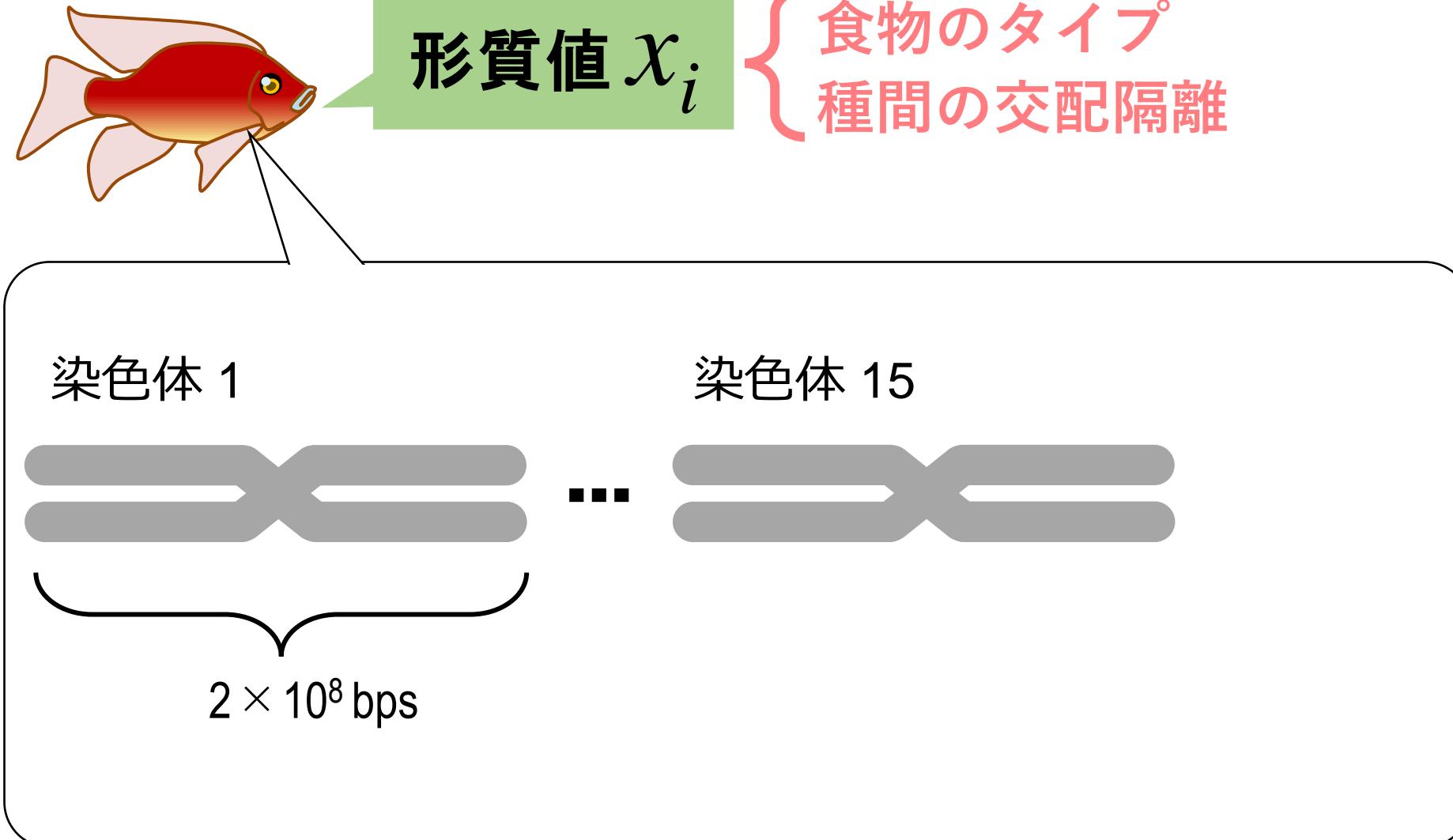
モデル：生物個体の構成



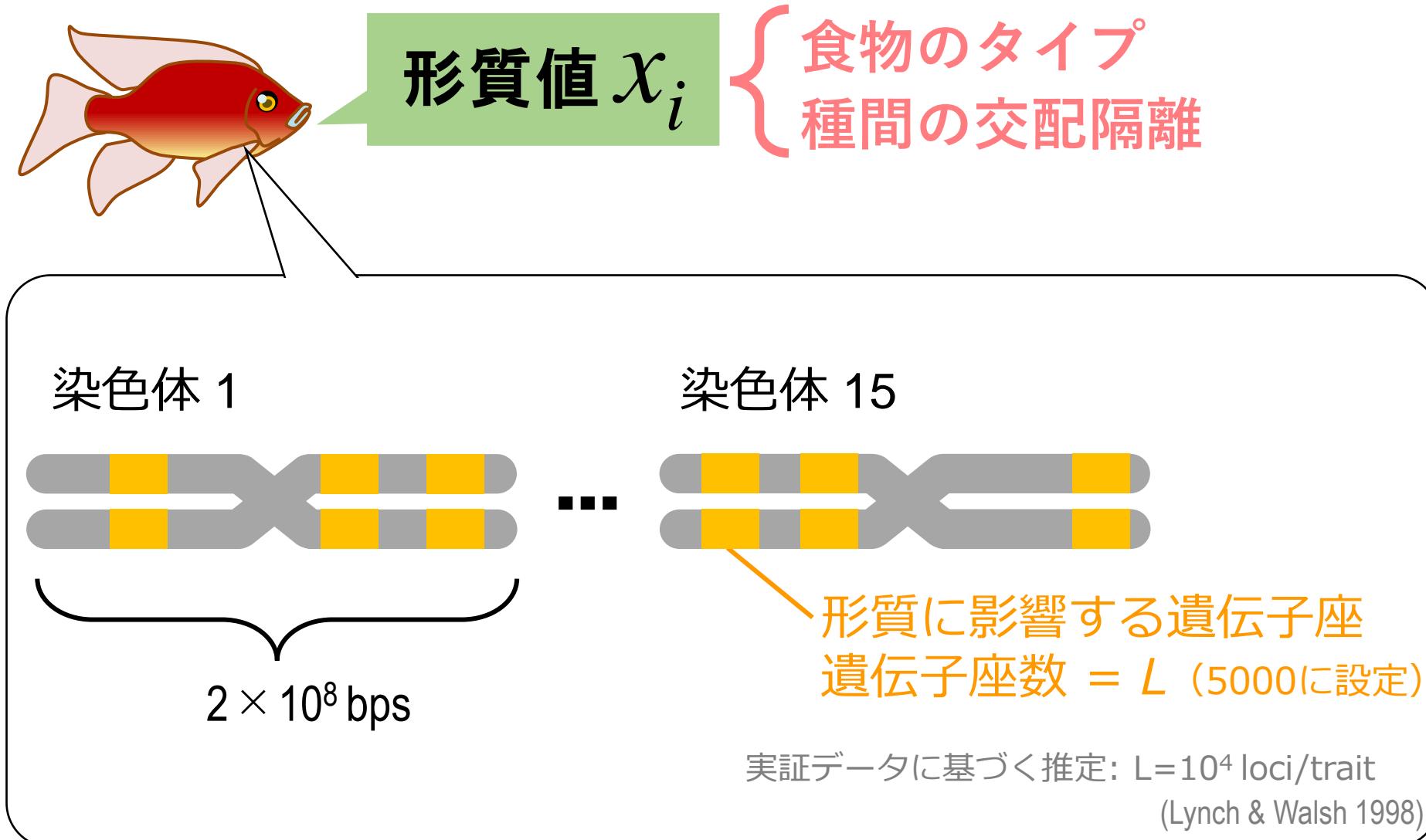
形質値 x_i

食物のタイプ
種間の交配隔離

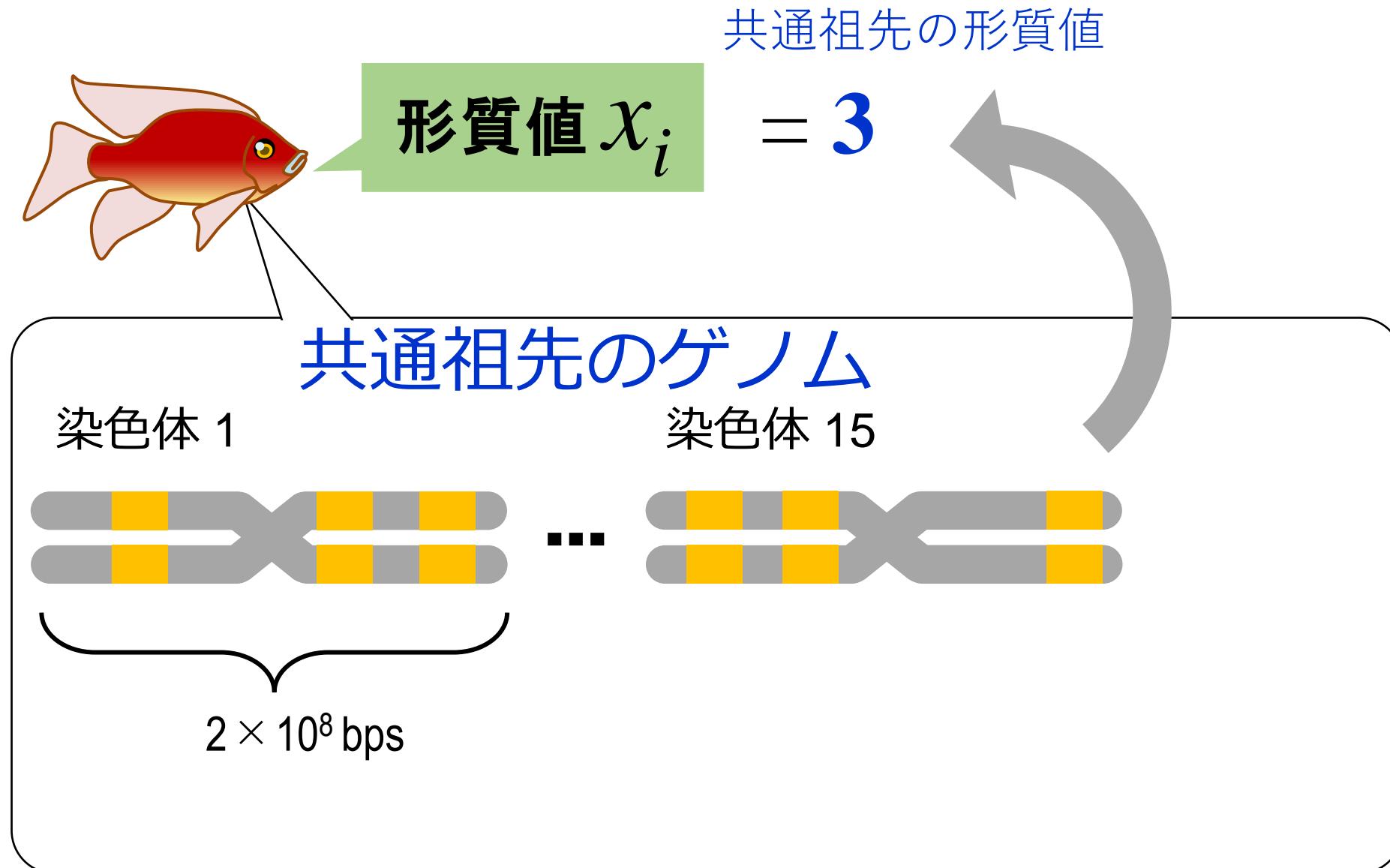
モデル：生物個体の構成



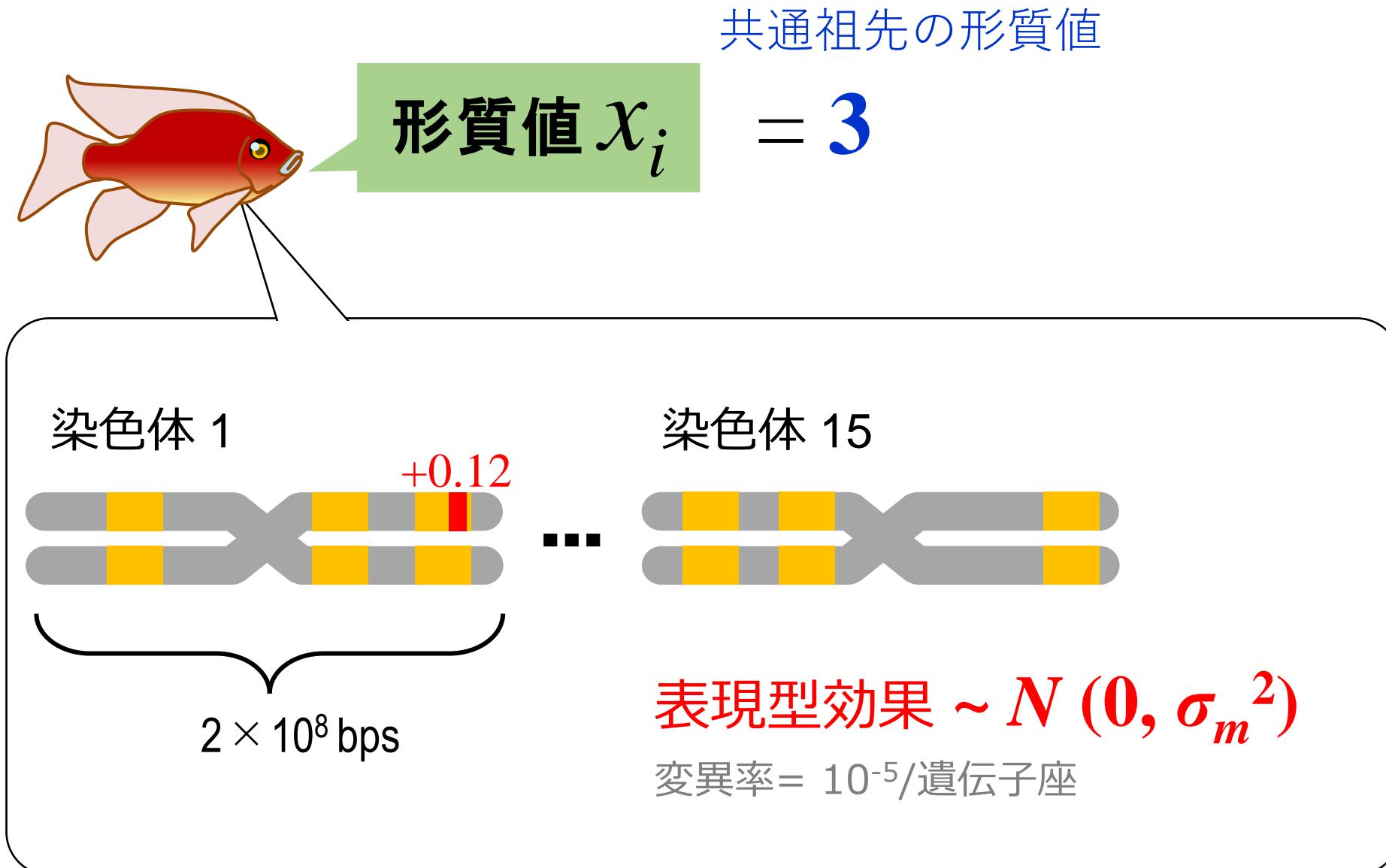
モデル：生物個体の構成



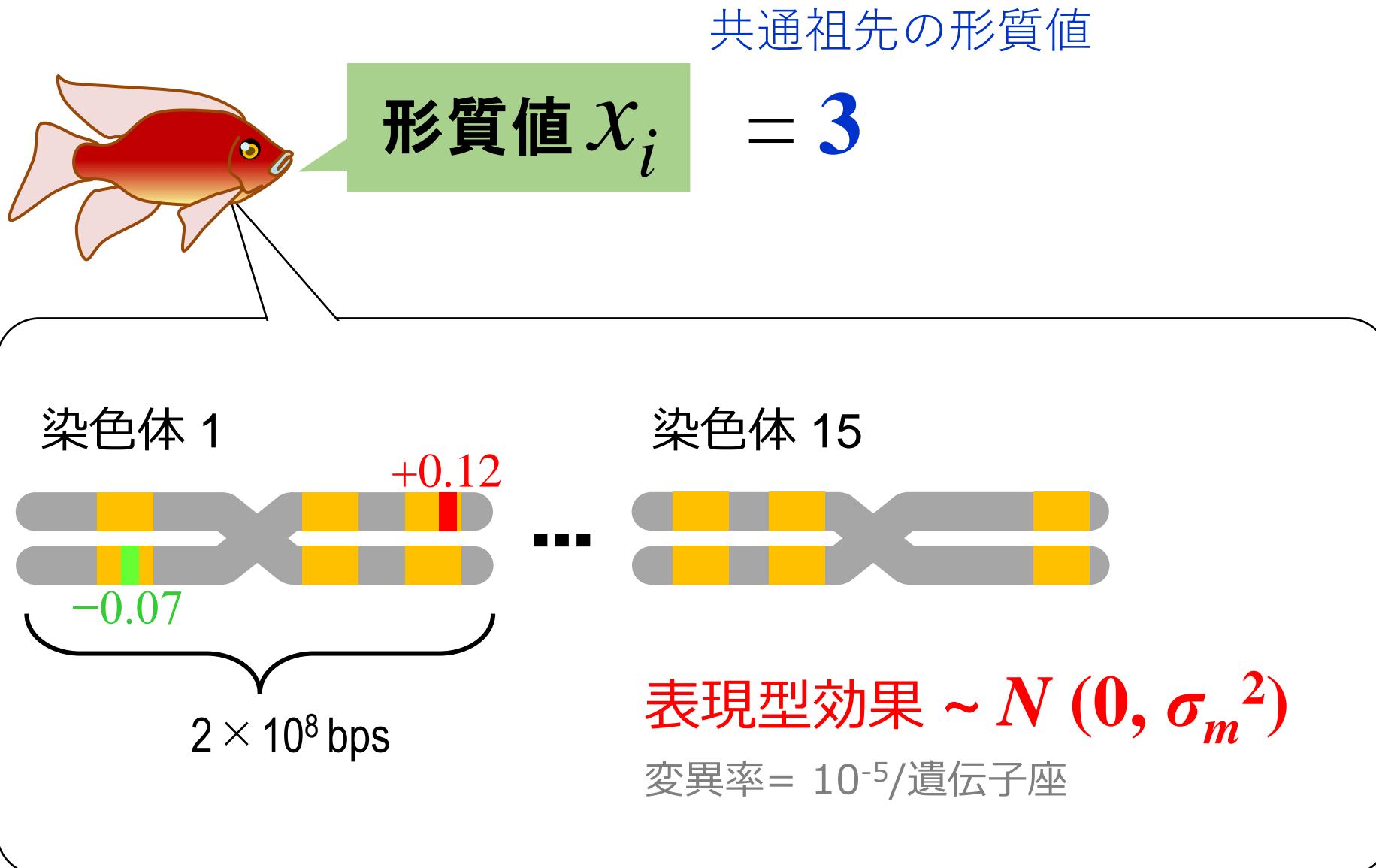
モデル：生物個体の構成



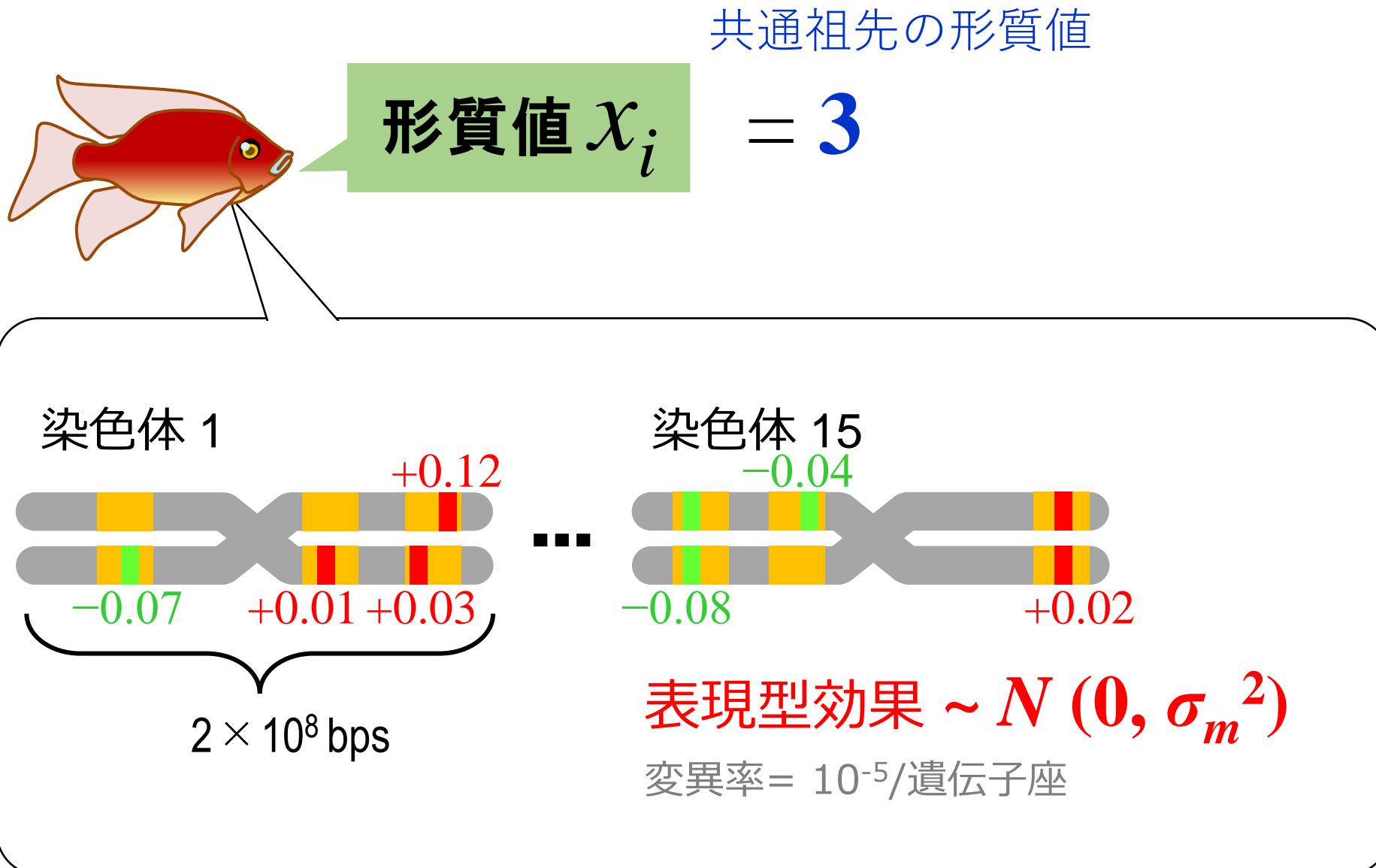
モデル：生物個体の構成



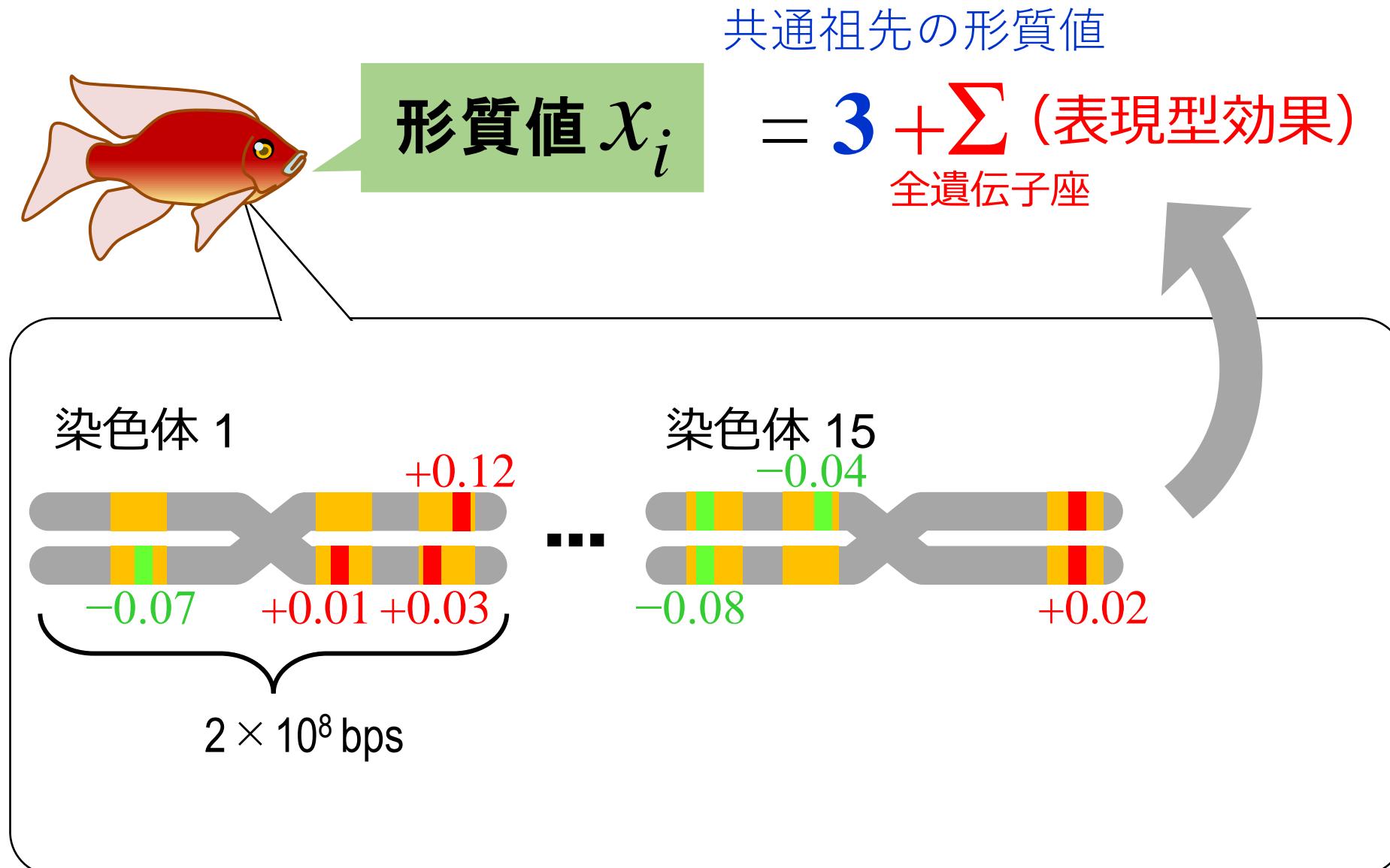
モデル：生物個体の構成



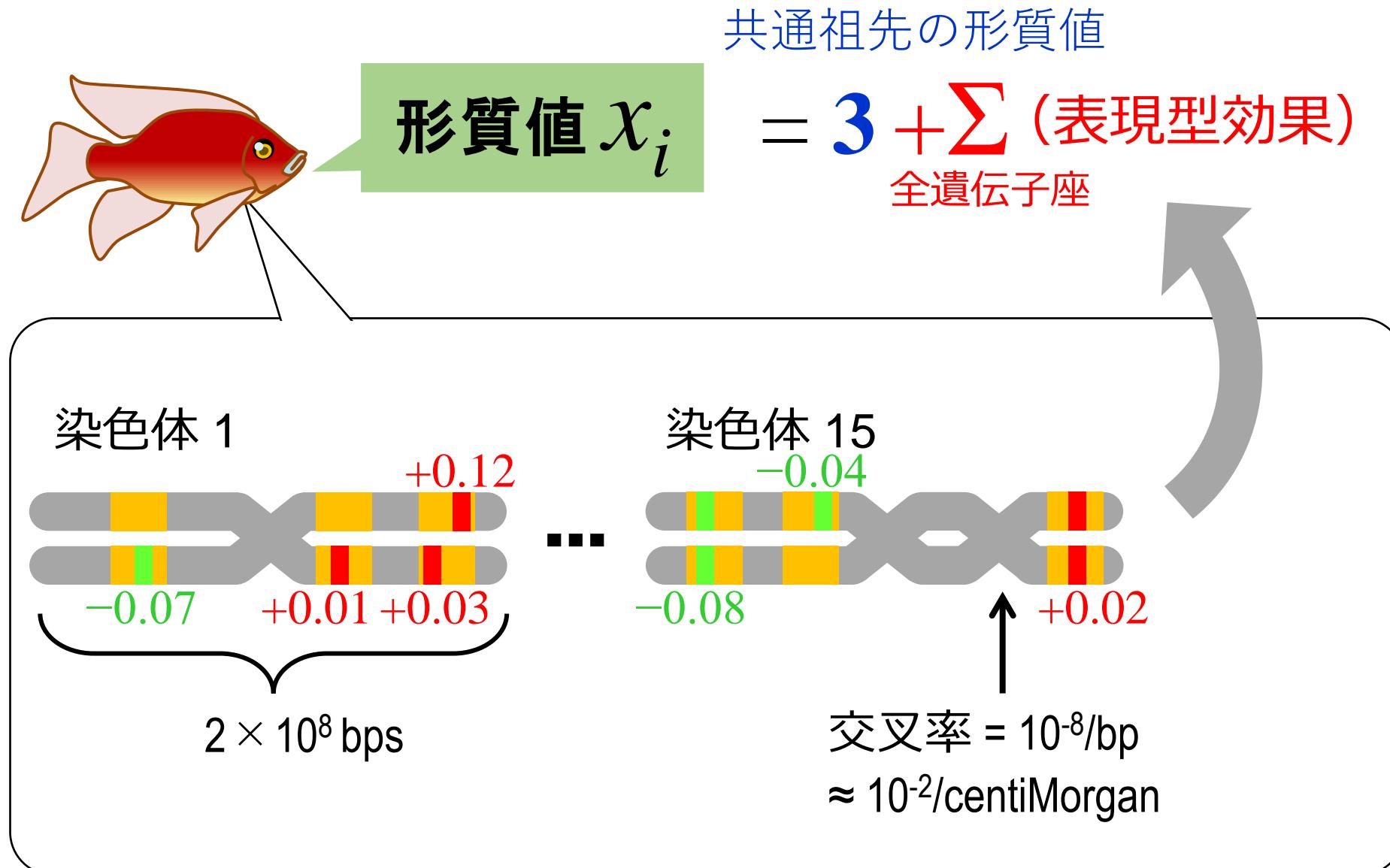
モデル：生物個体の構成



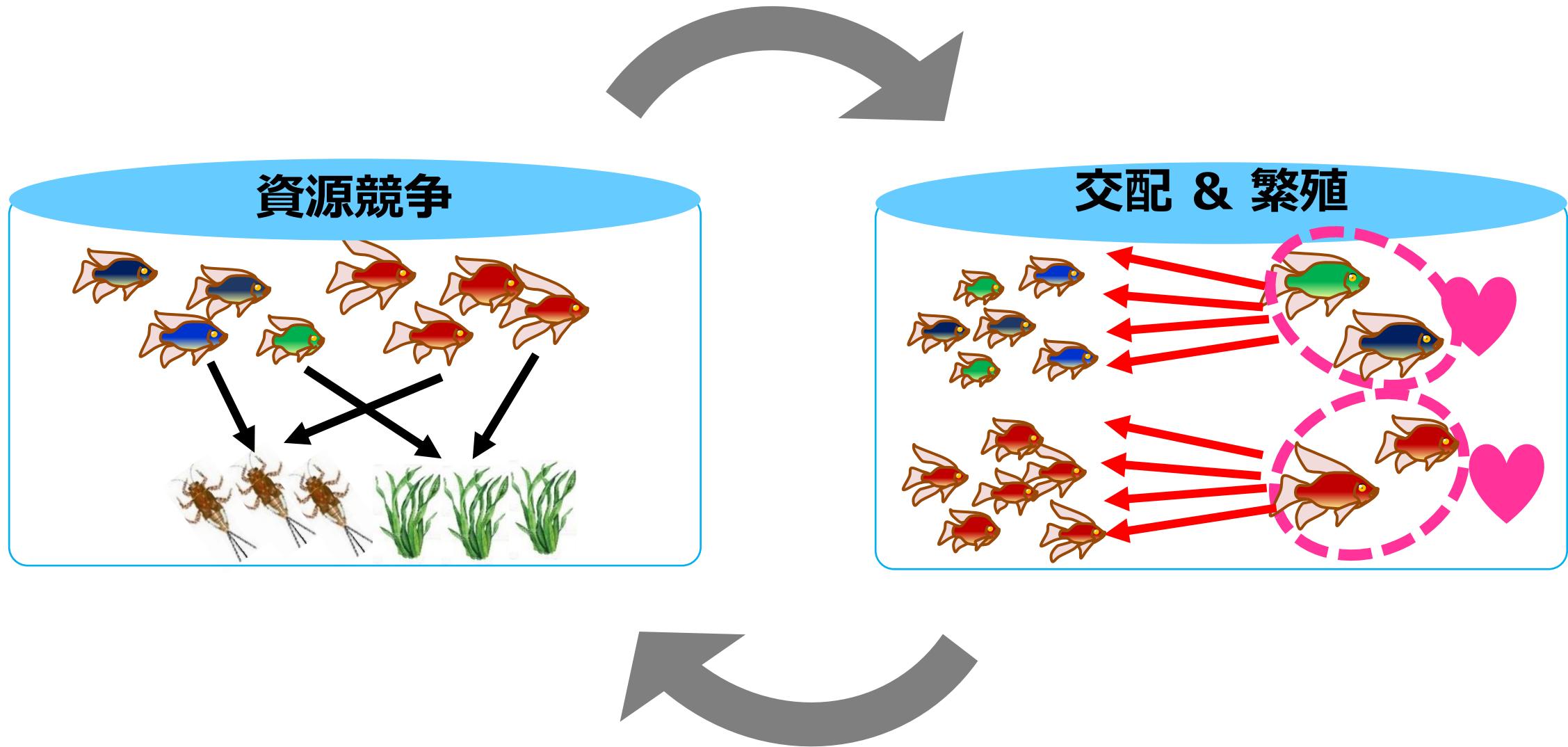
モデル：生物個体の構成



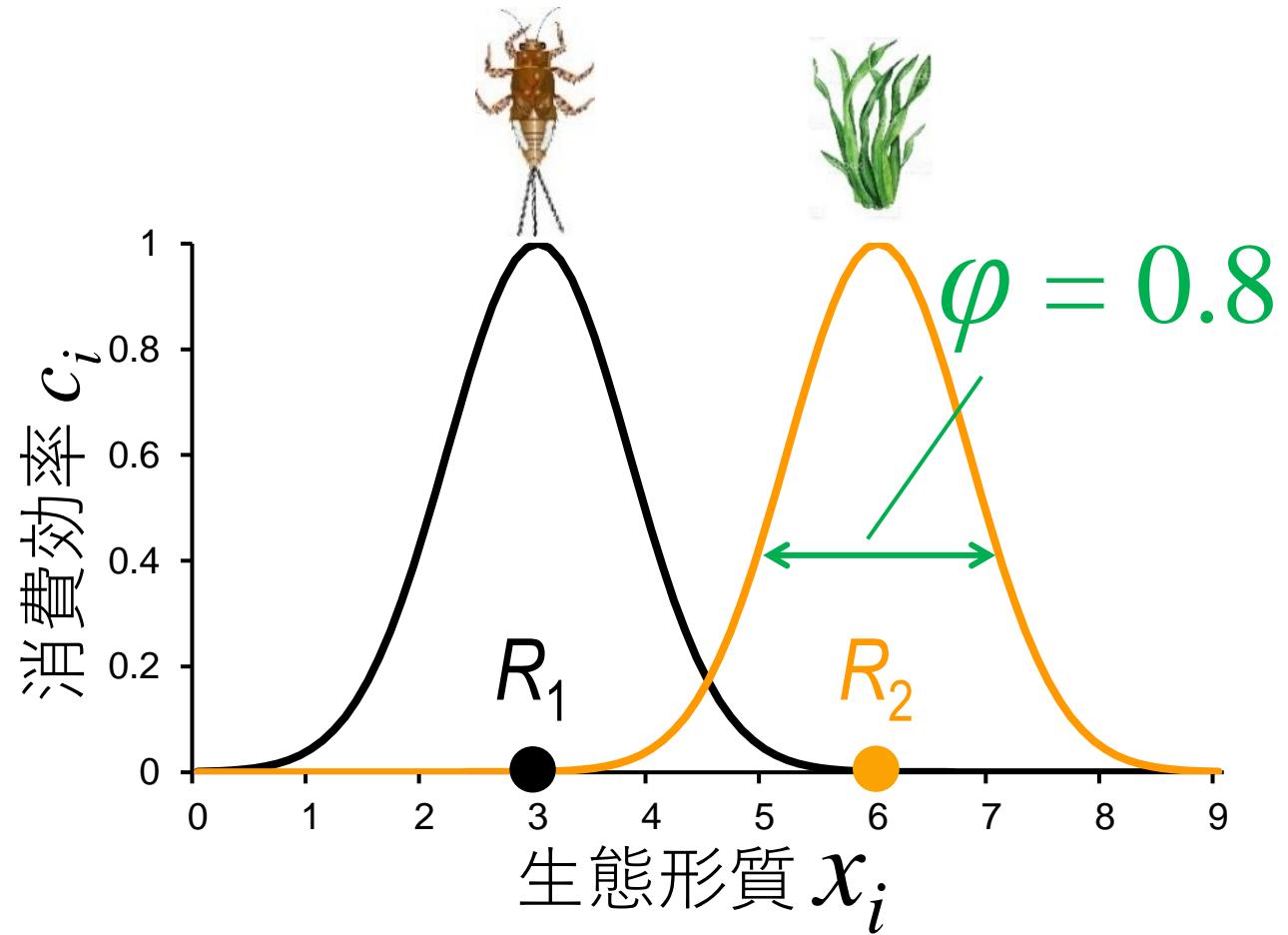
モデル：生物個体の構成



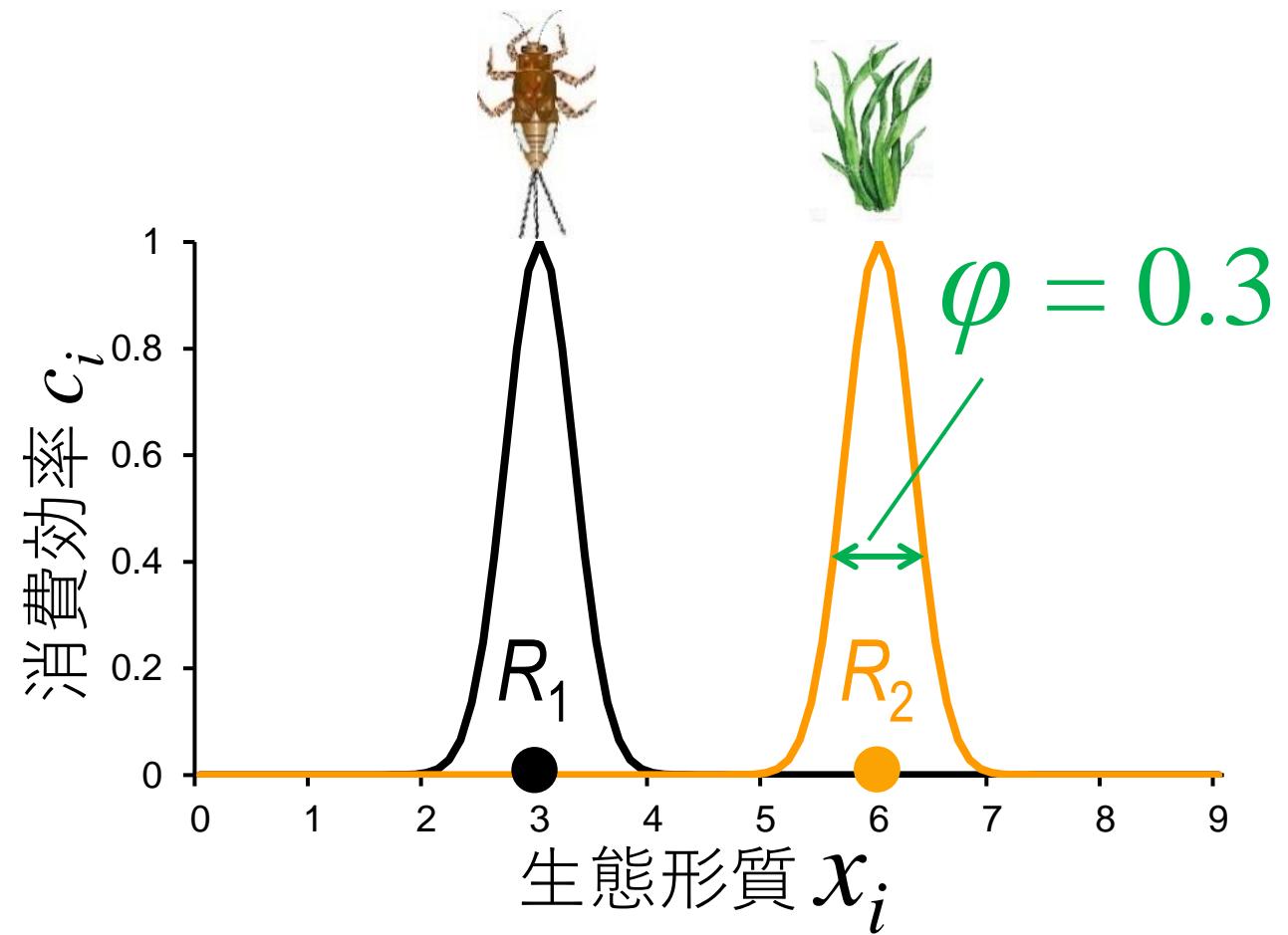
1世代の構成



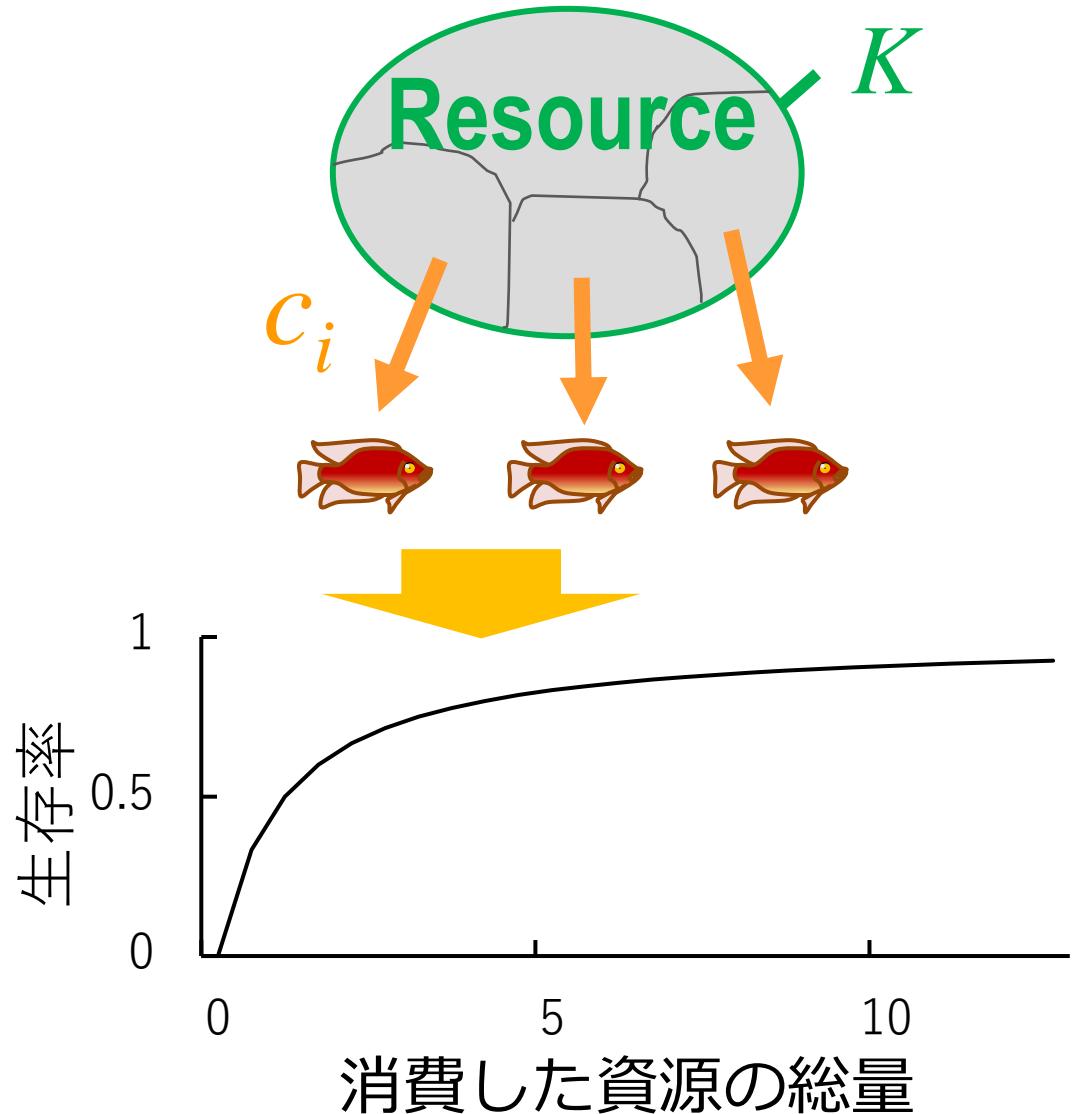
資源競爭



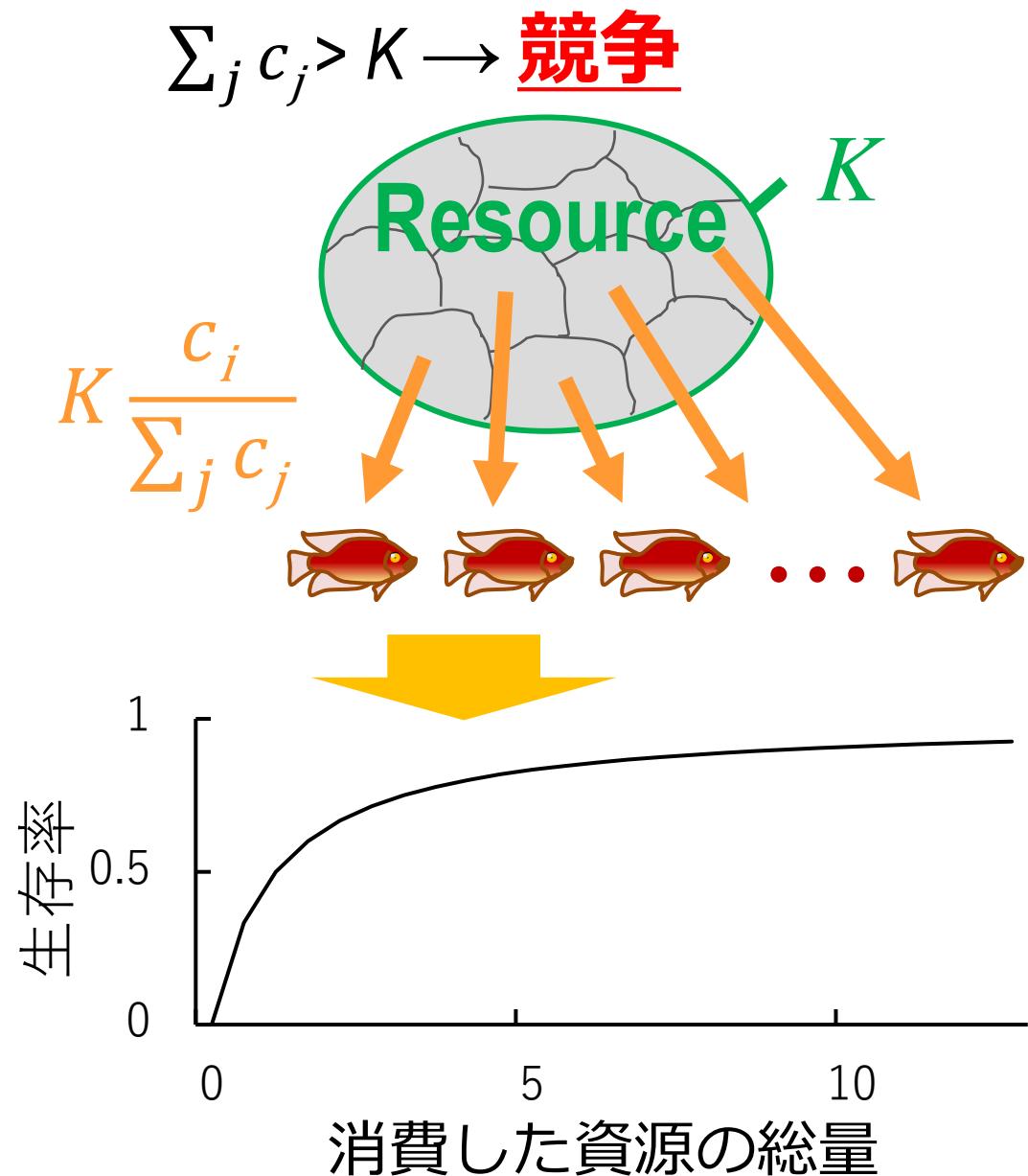
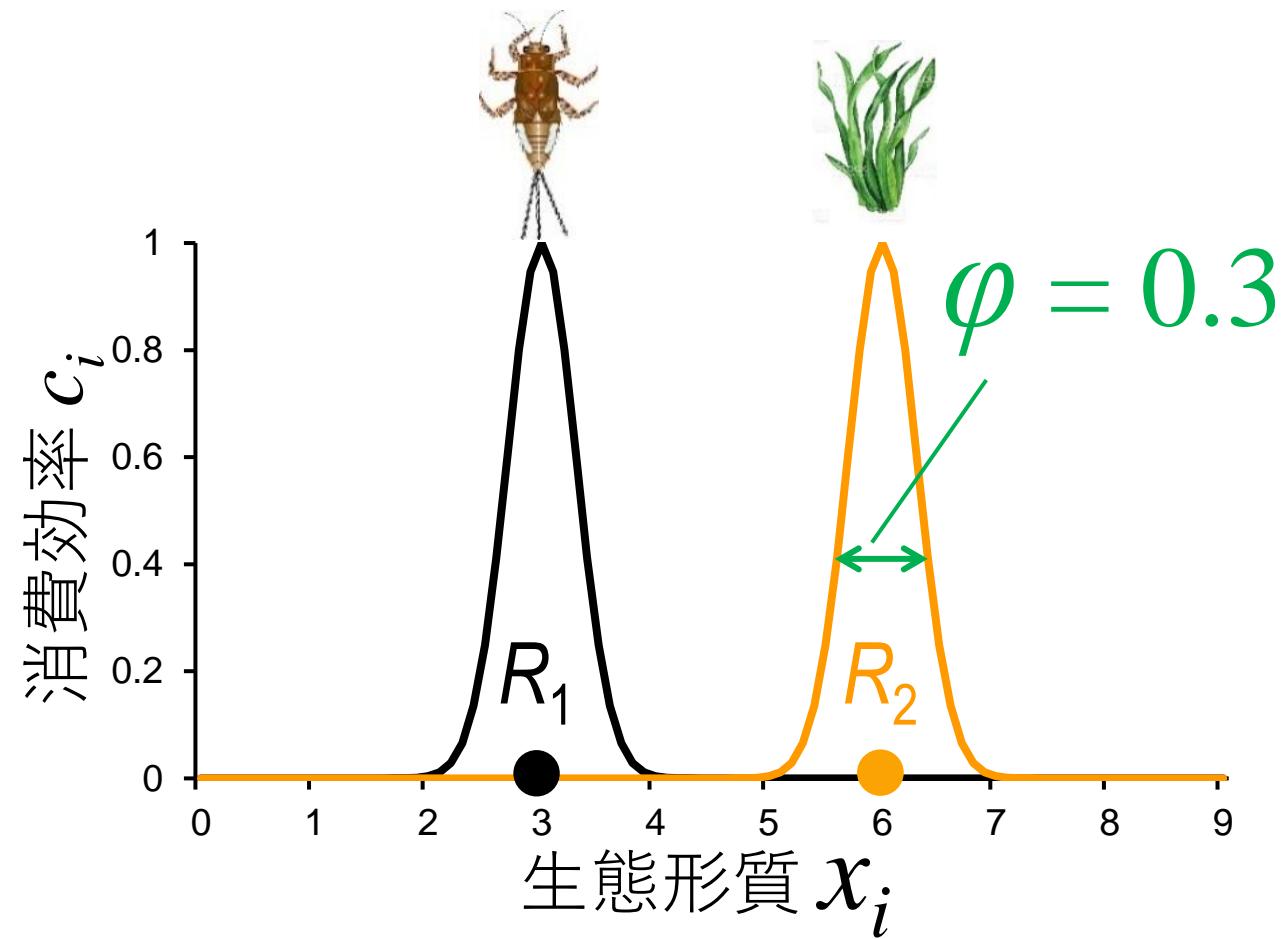
資源競争



$\sum_j c_j \leq K \rightarrow$ 競争無し



資源競争



資源競争

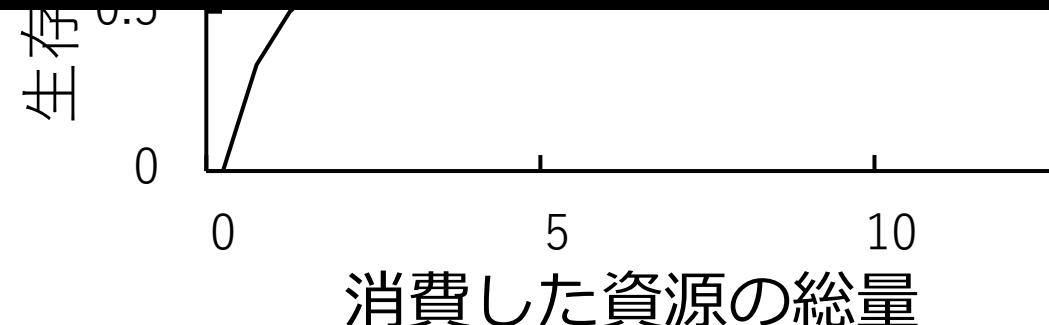
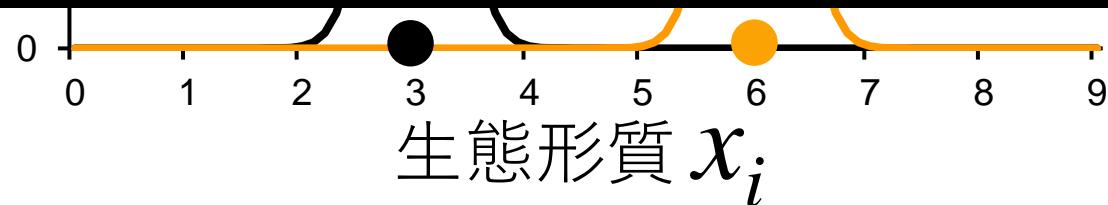


$$\sum_j c_j > K \rightarrow \text{競争}$$

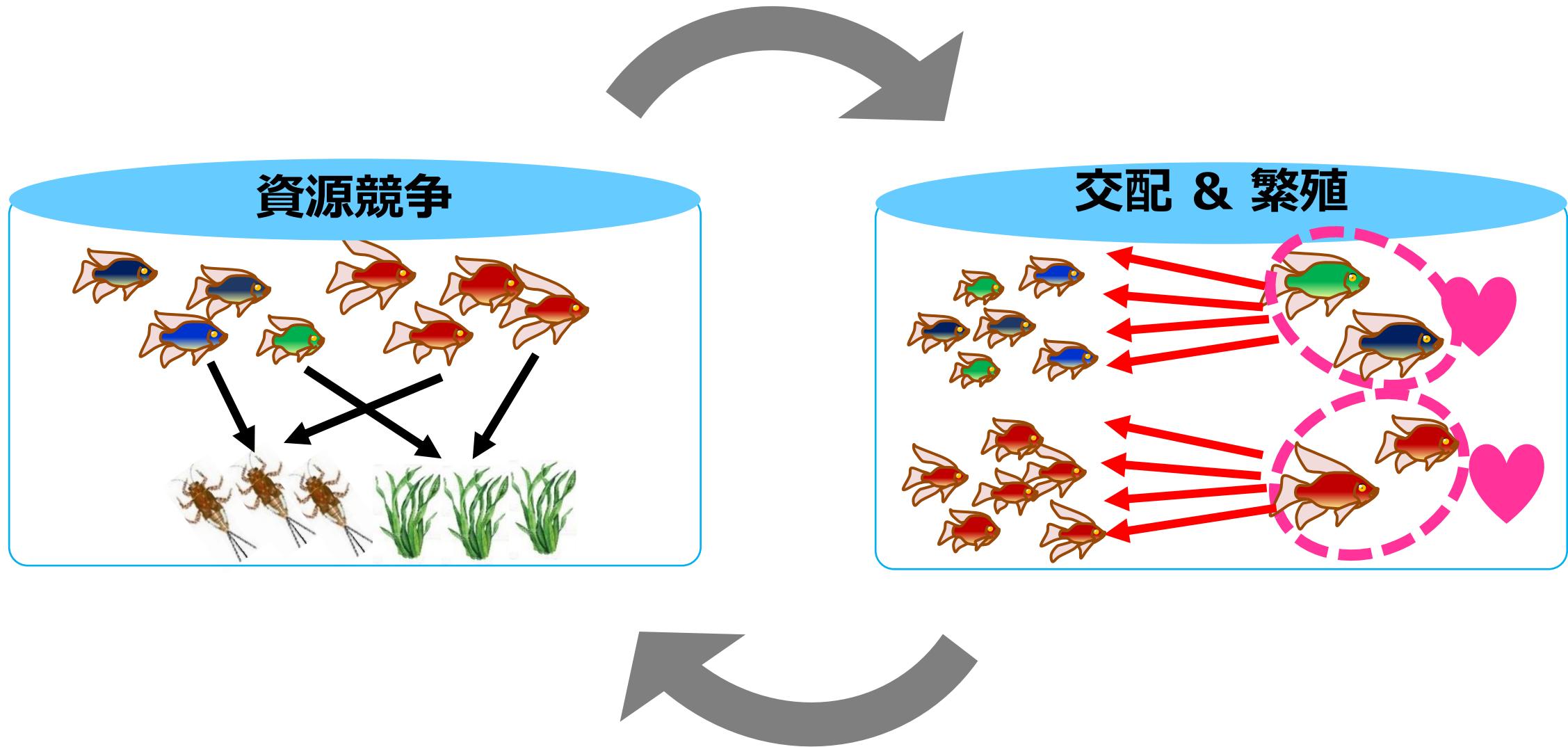


生存の条件

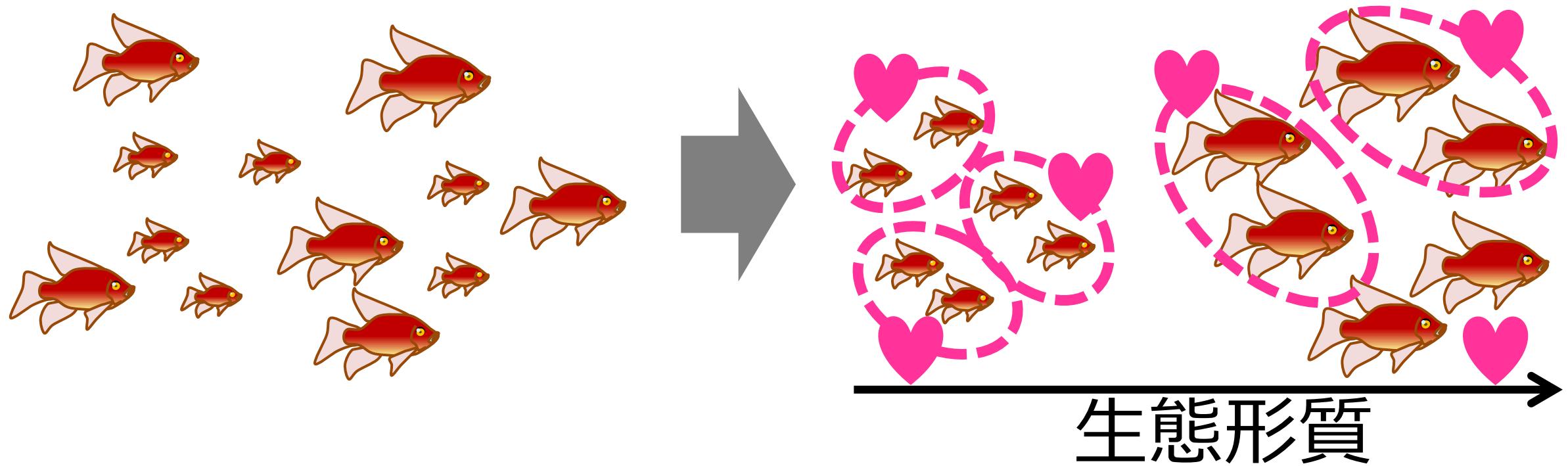
- (1) どのニッチにも適合していないと生存不可
- (2) 他個体が使っていないニッチを使うとより有利



1世代の構成



生態形質に基づく同類交配



今回のシミュレーションでは...

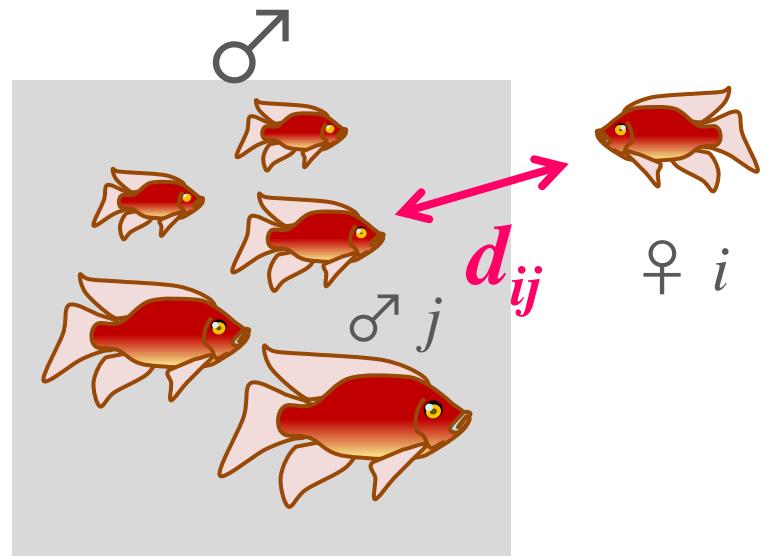
生態的分化 ≒ 生殖隔離

生態形質に基づく同類交配

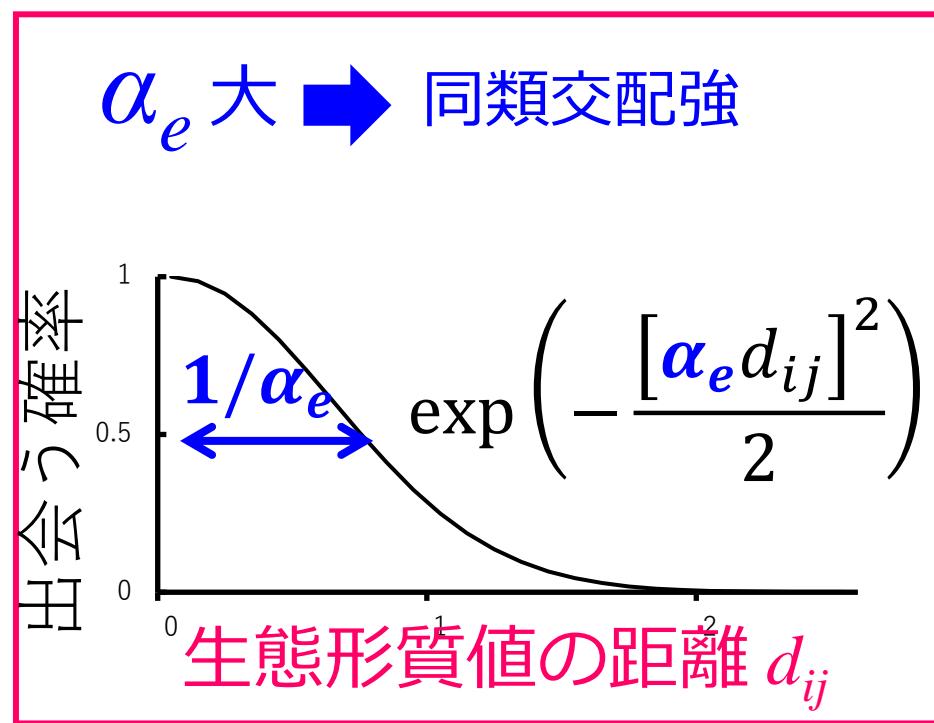
(1) 出会いの減少による同類交配

- 食植生昆虫のホスト植物分化
- 活動時間の分化

(Coyne & Orr 2004; Rundle & Nosil 2005)



出会いが無い場合は繁殖に失敗



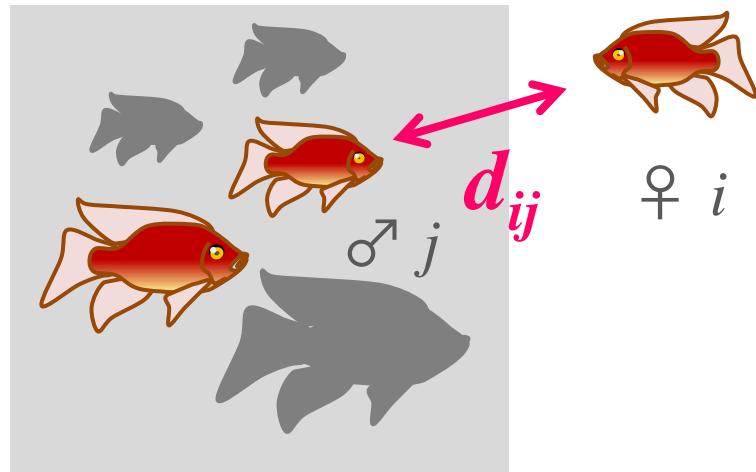
生態形質に基づく同類交配

(2) 配偶者選択による同類交配

- トゲウオ・シクリッド 体サイズ \leftrightarrow 生態的適応
同類交配
- ダーウィンフィンチ くちばしの形 \leftrightarrow 食物
さえずり

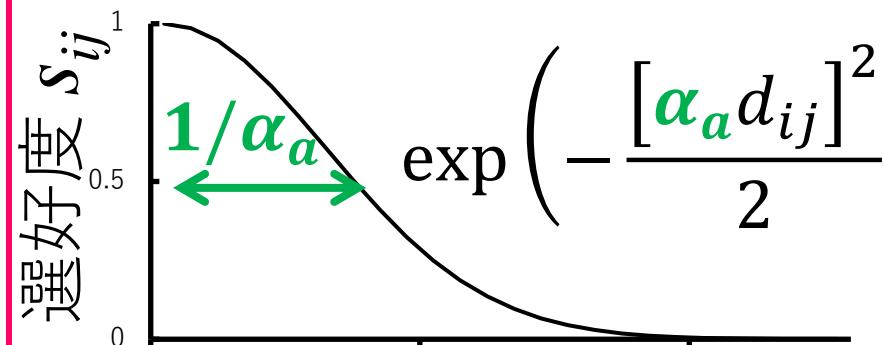
(Podos 2001; Servedio et al. 2011; Martin 2013)

出会った♂



$$\text{交配確率} = \frac{s_{ij}}{\sum_j s_{ij}}$$

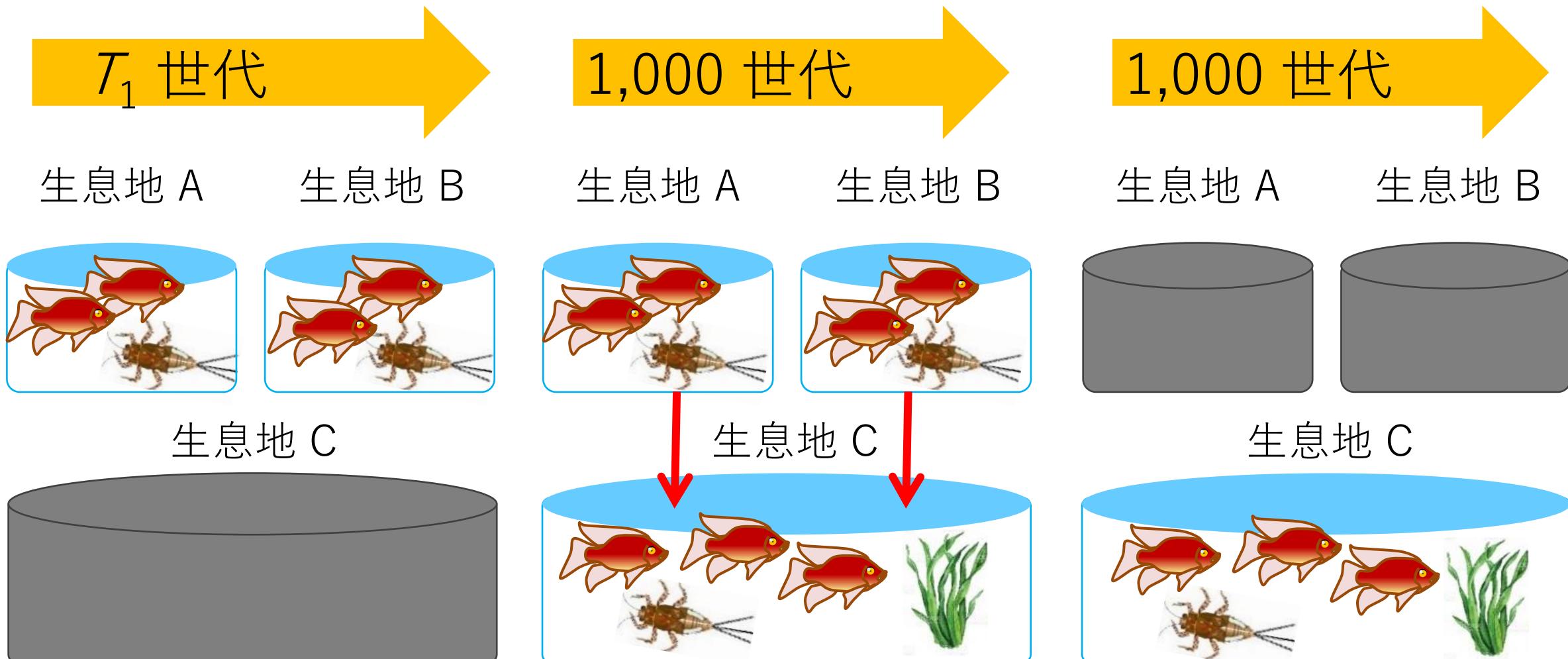
α_a 大 \rightarrow 同類交配強



生態形質値の距離 d_{ij}

$$\alpha_a = 2.0$$

シミュレーションのタイムテーブル



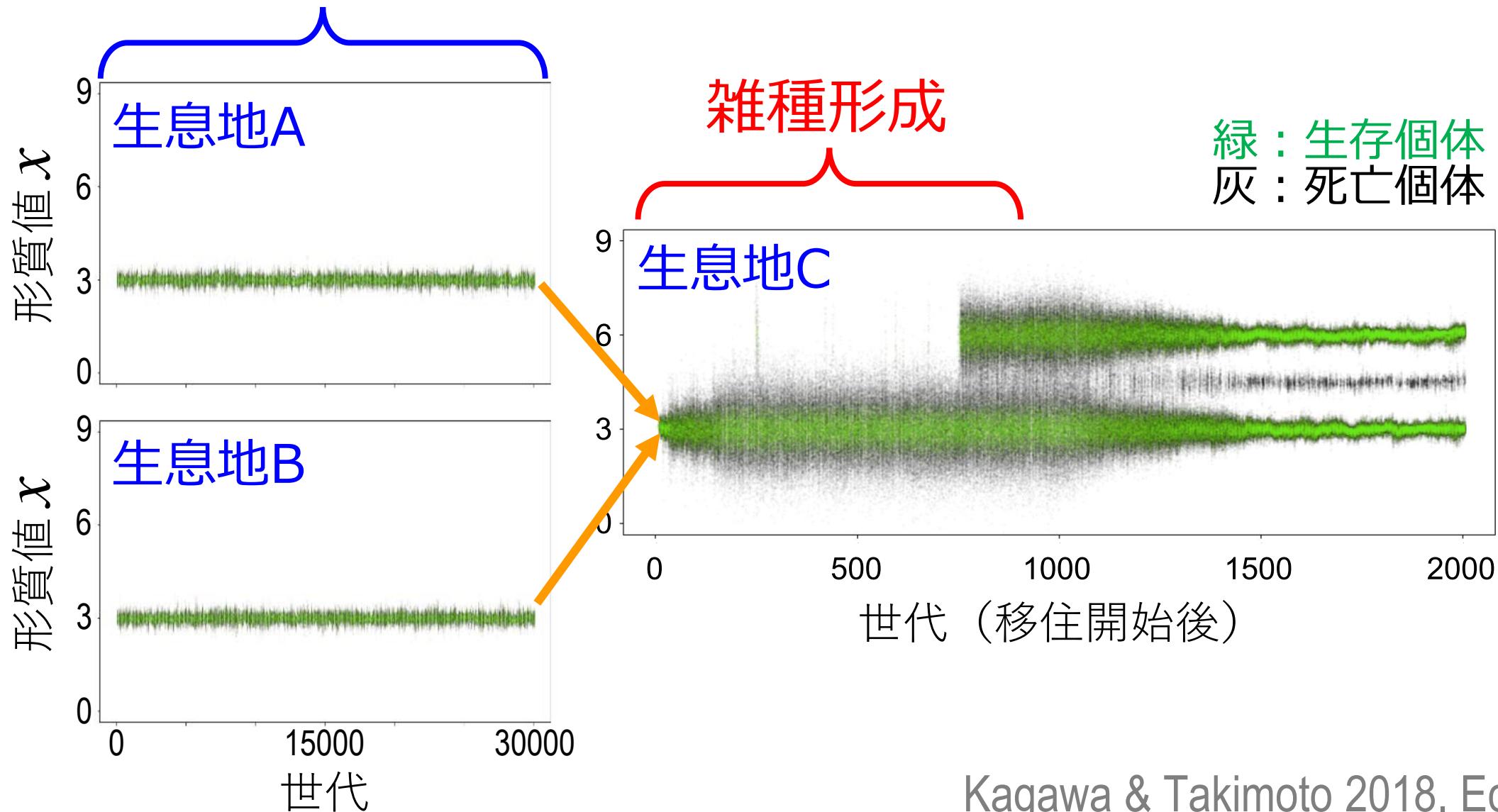
二次的接触
移住率 = 0.05

結果①

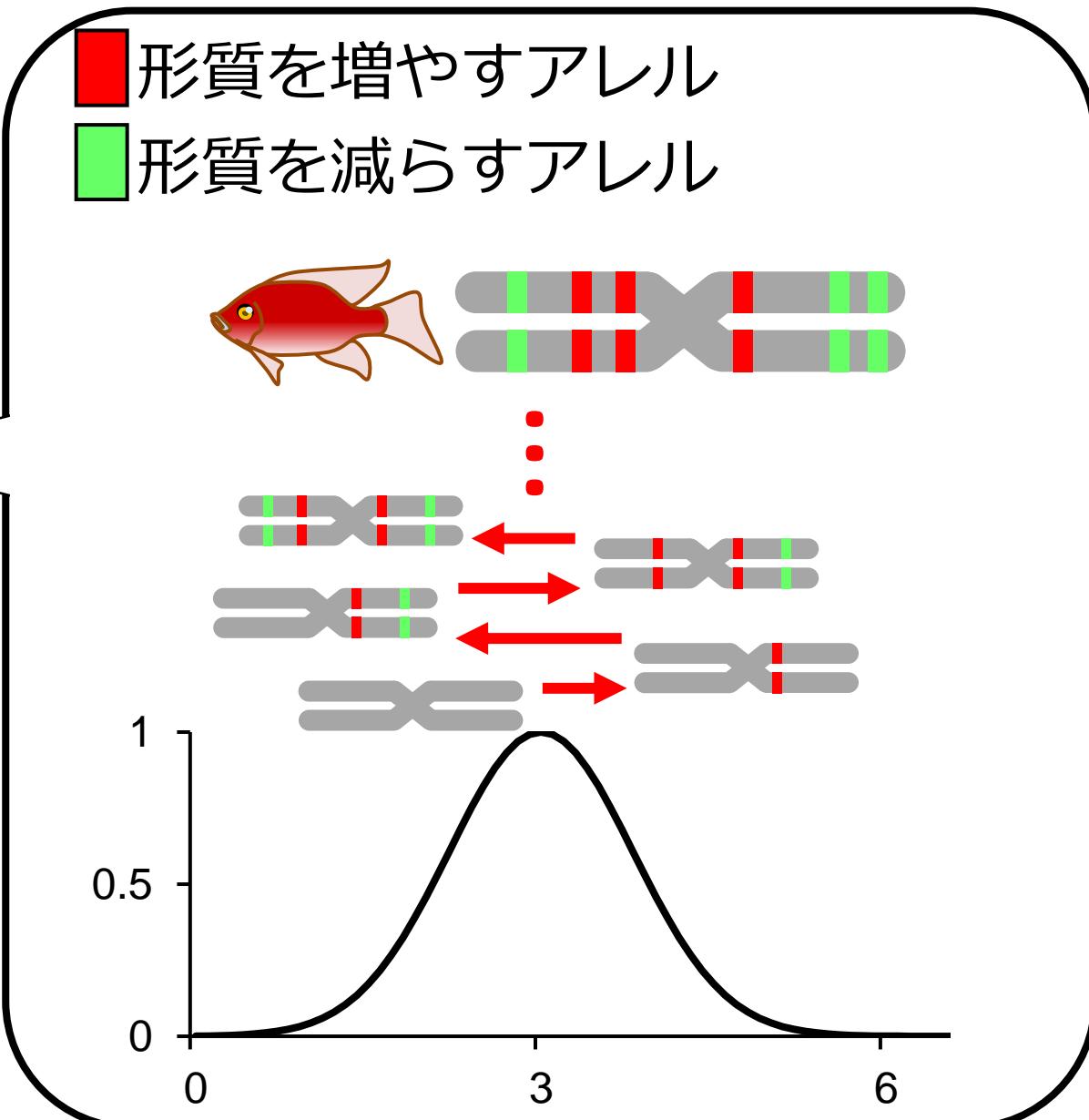
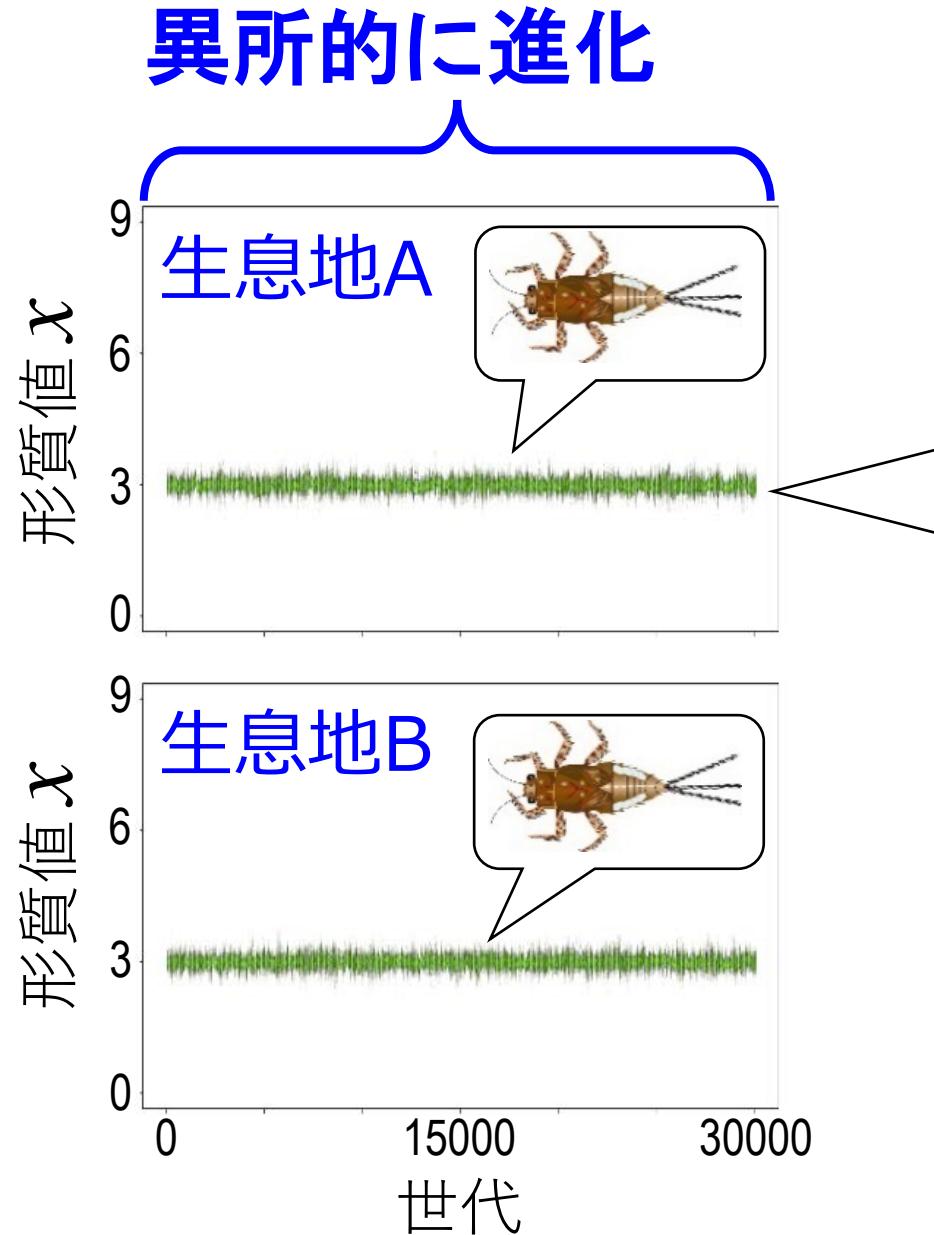
シミュレーション例

Example of ecological hybrid speciation

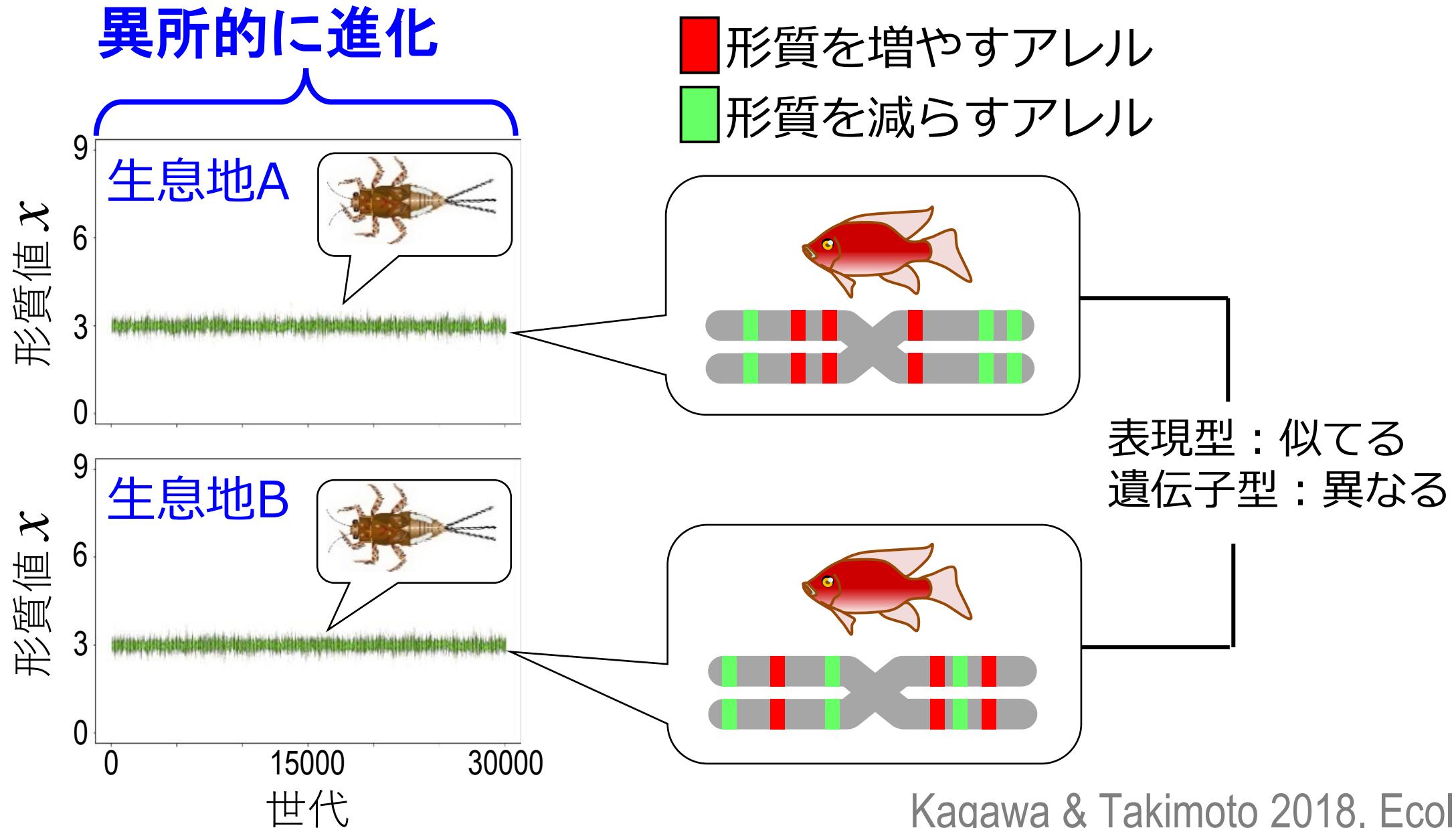
異所的に進化



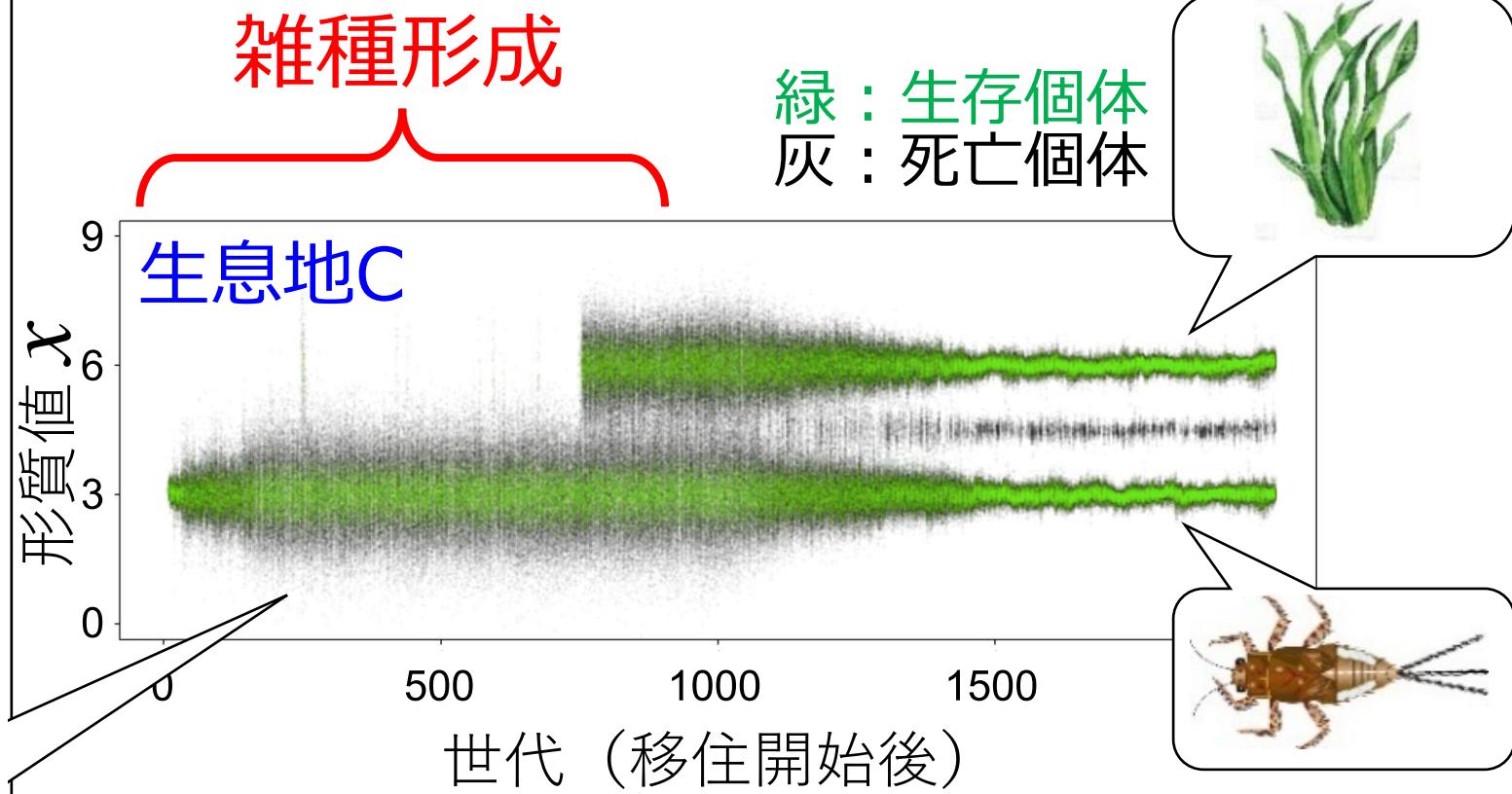
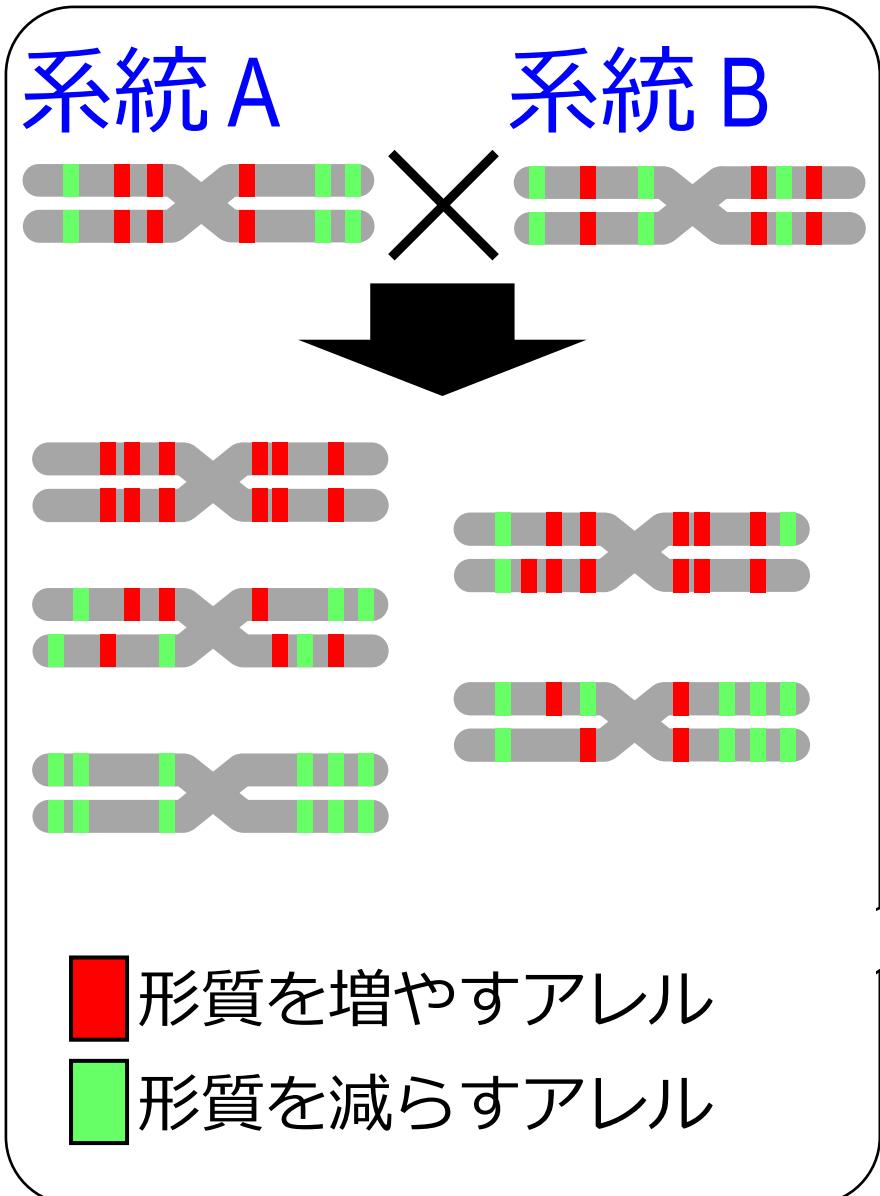
Example of ecological hybrid speciation



Example of ecological hybrid speciation



Example of ecological hybrid speciation

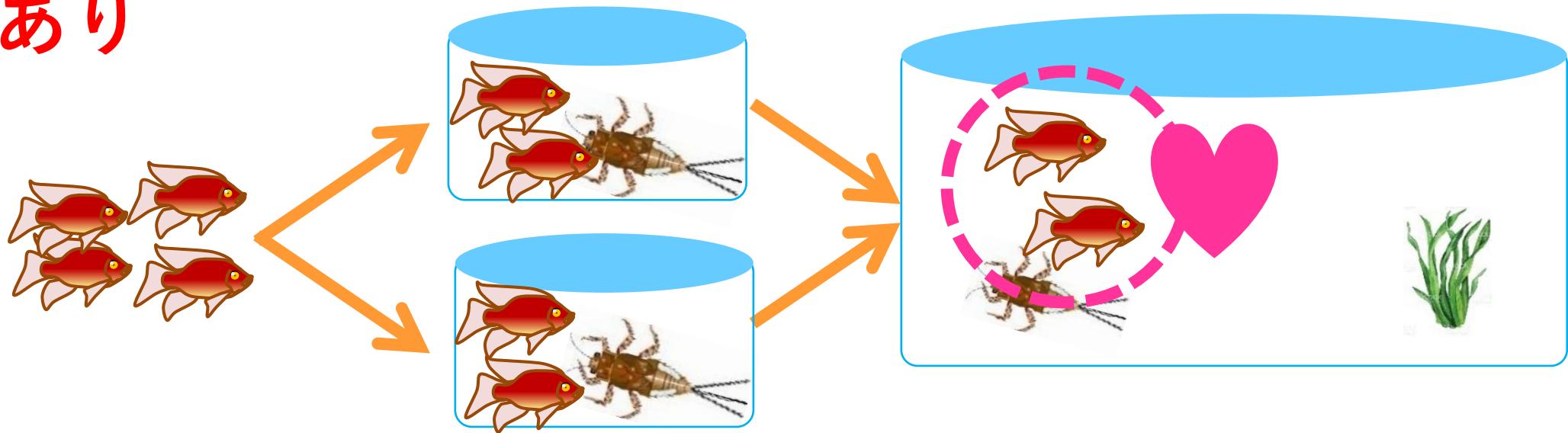


結果②

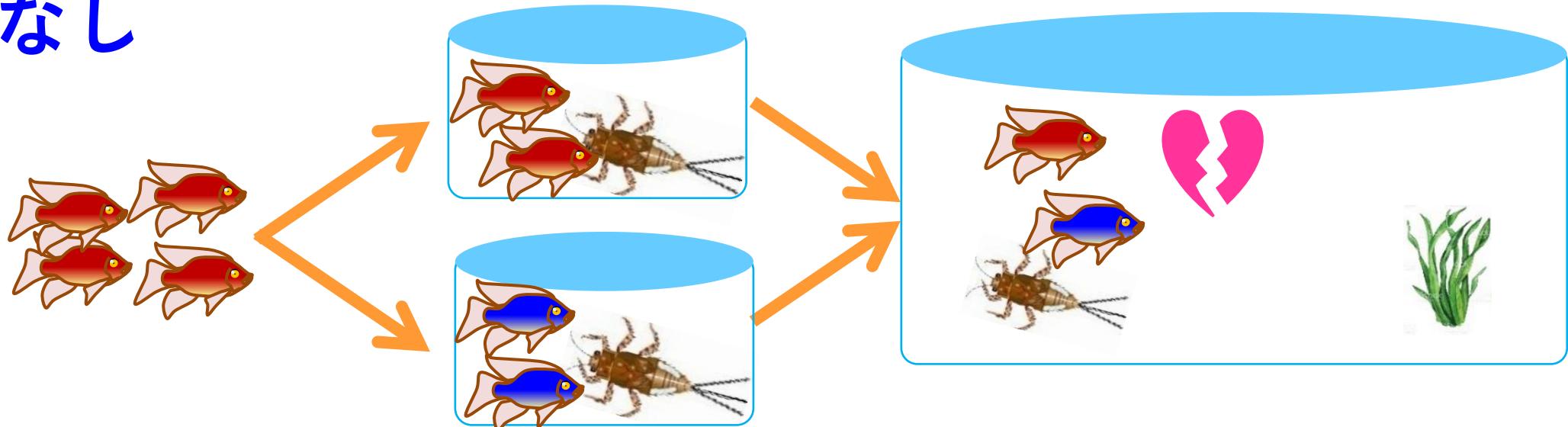
雑種形成が種分化を促進する条件

シミュレーションするシナリオ

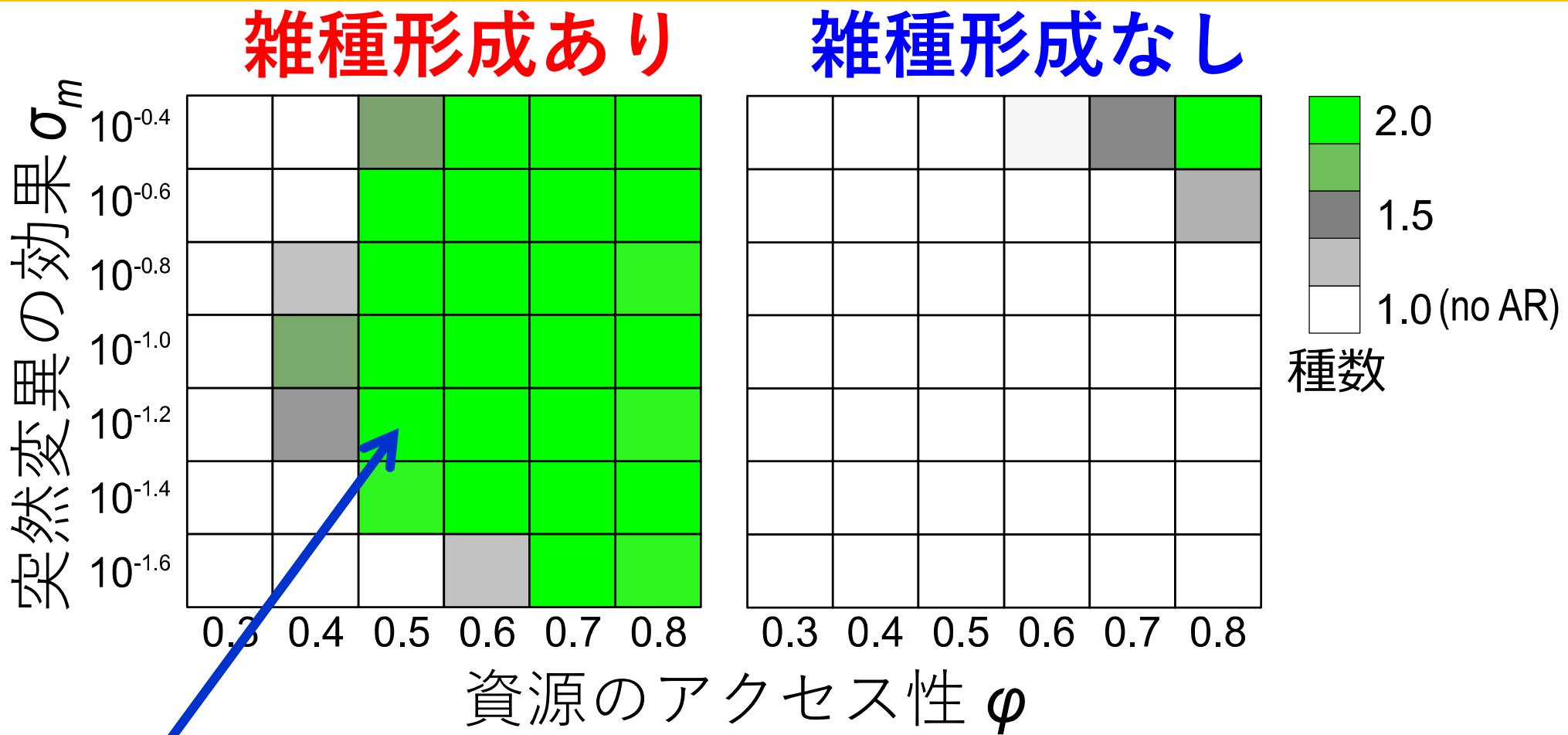
雑種形成あり



雑種形成なし



雑種形成が生態的種分化に不可欠となる条件は？

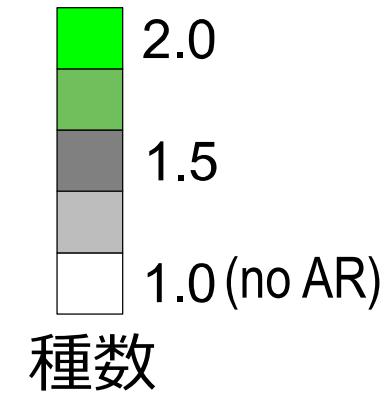
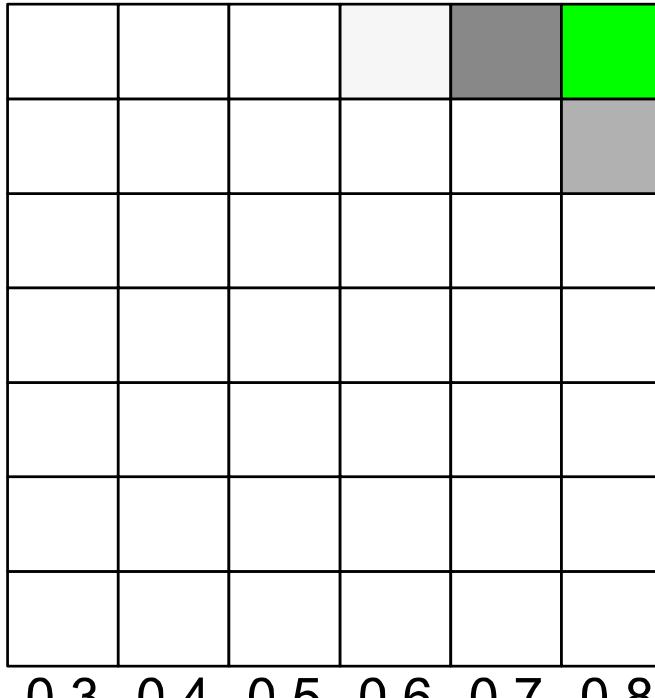
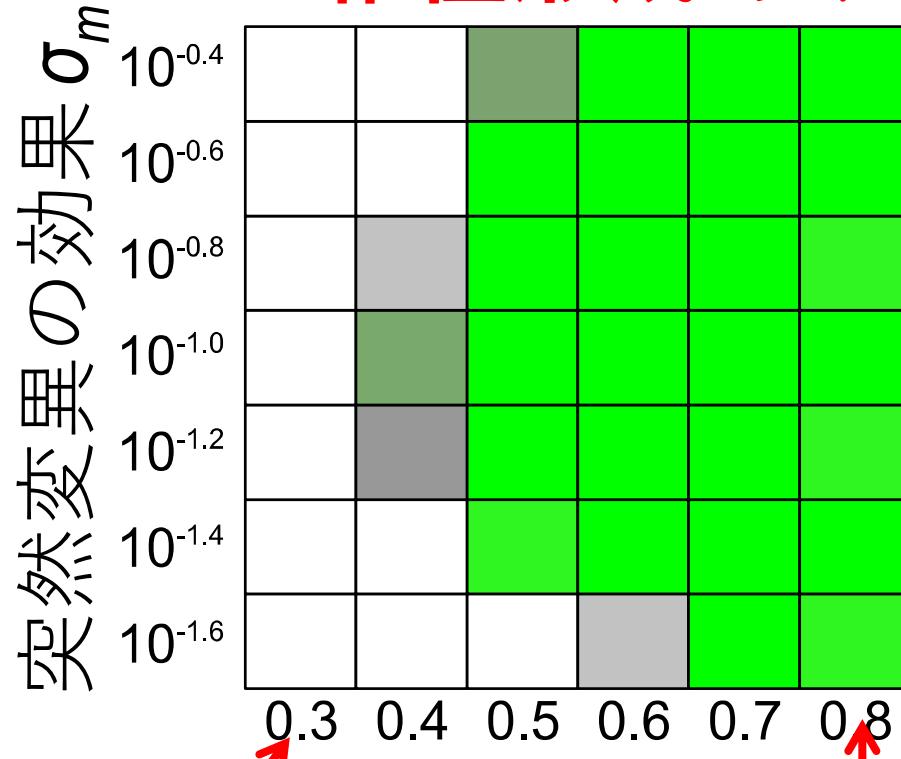


第2000世代目における種数
(30回のシミュレーションの平均値)

雑種形成が生態的種分化に不可欠となる条件は？

雑種形成あり

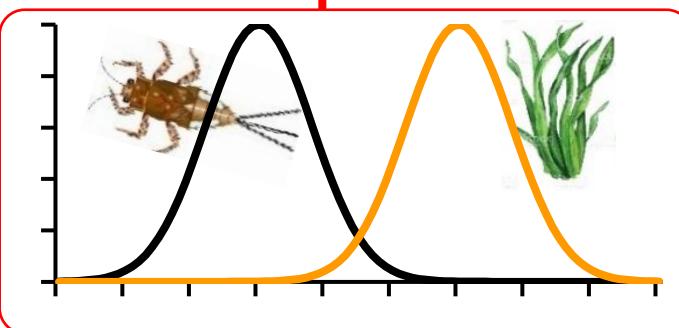
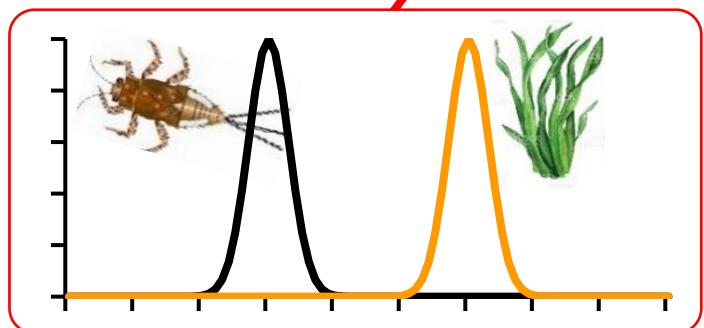
雑種形成なし



種数

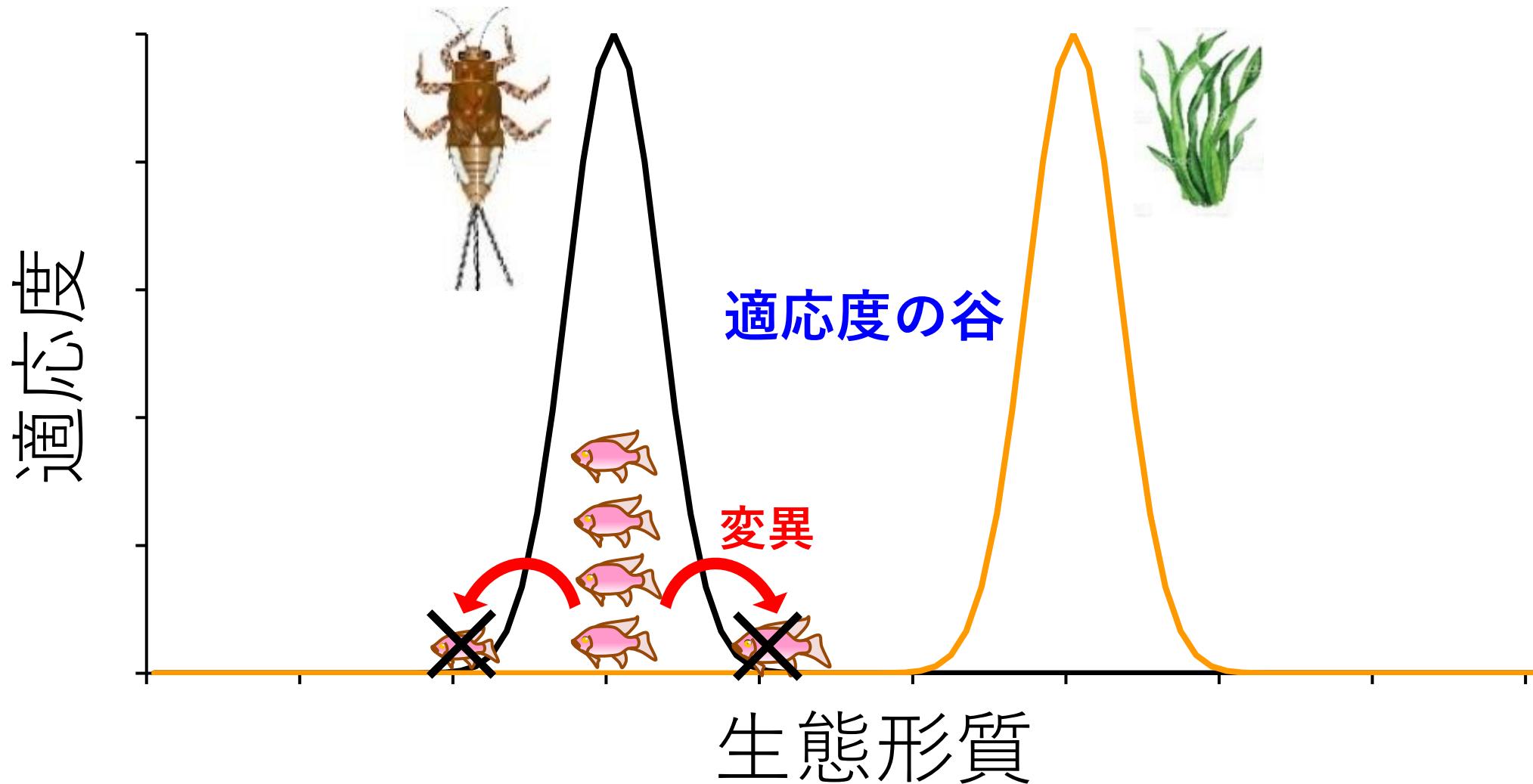
0.3 0.4 0.5 0.6 0.7 0.8

資源のアクセス性 φ



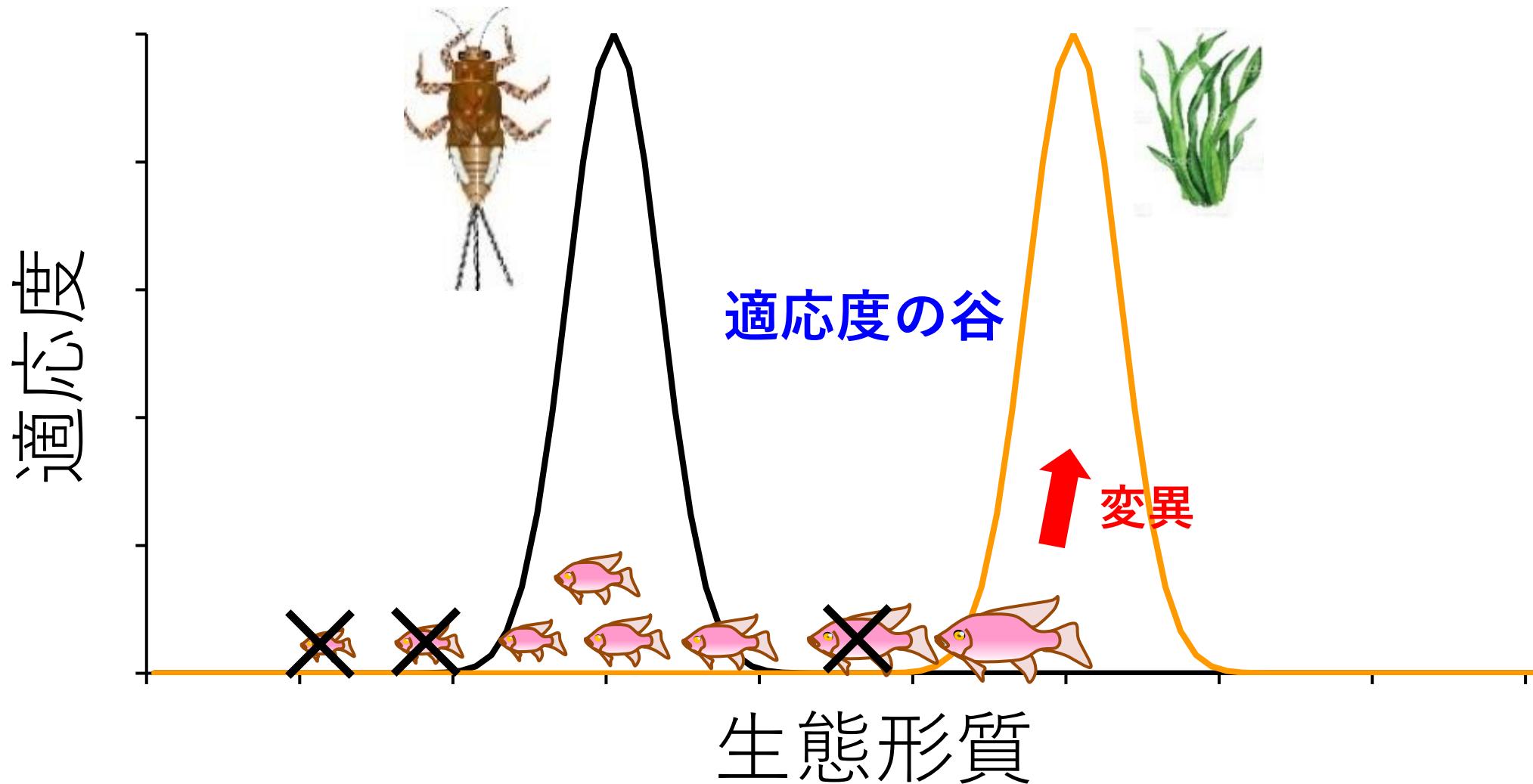
雑種形成が生態的種分化に不可欠となる条件は？

超越分離 ⇒ 新ニッチを最初に利用し始める段階を助ける

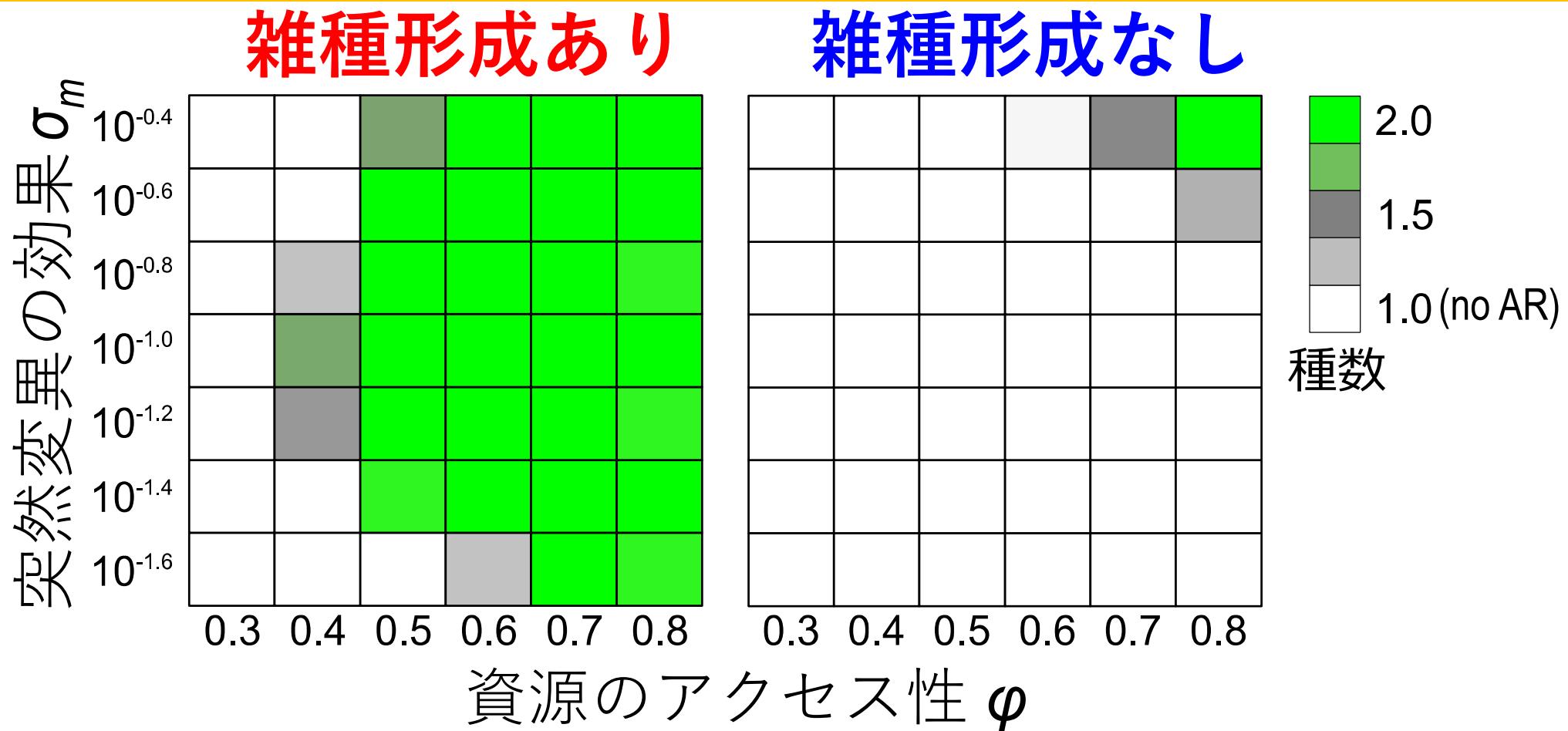


雑種形成が生態的種分化に不可欠となる条件は？

超越分離 ⇒ 新ニッチを最初に利用し始める段階を助ける



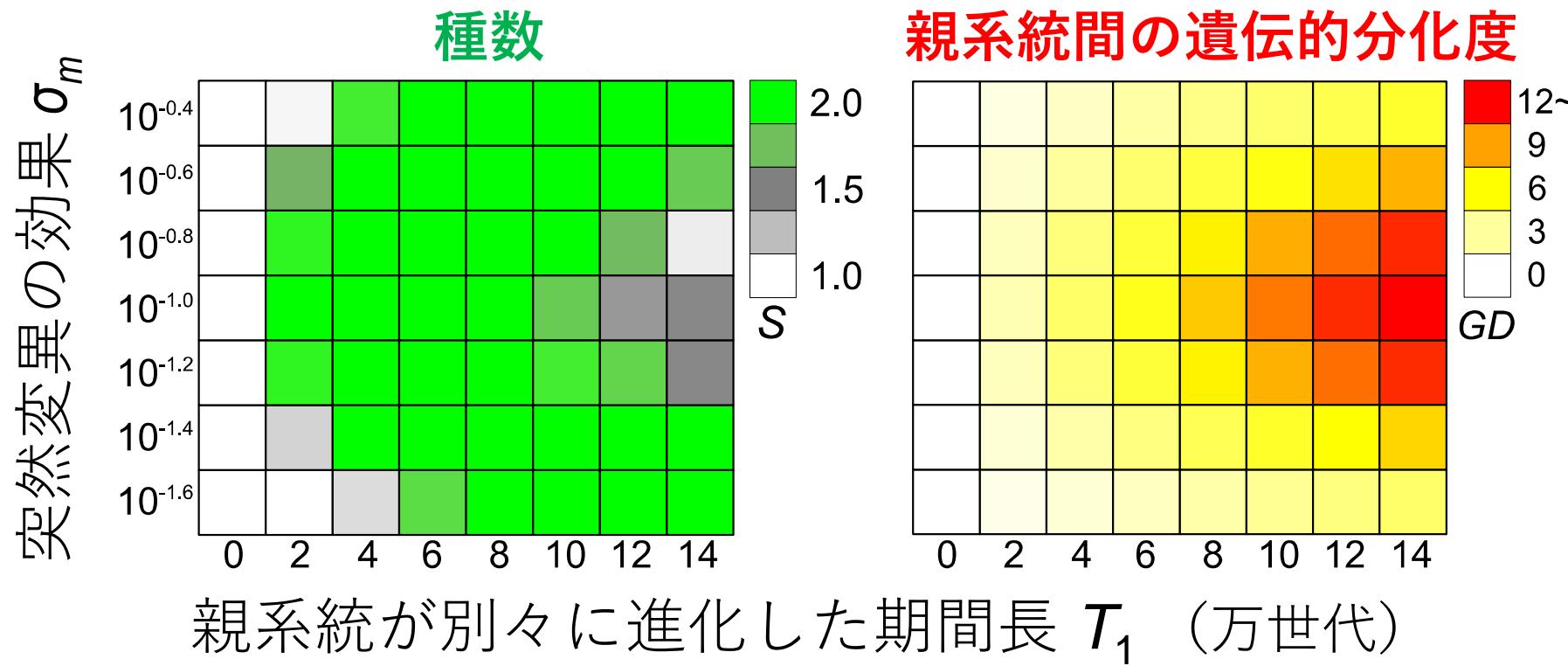
雑種形成が生態的種分化に不可欠となる条件は？



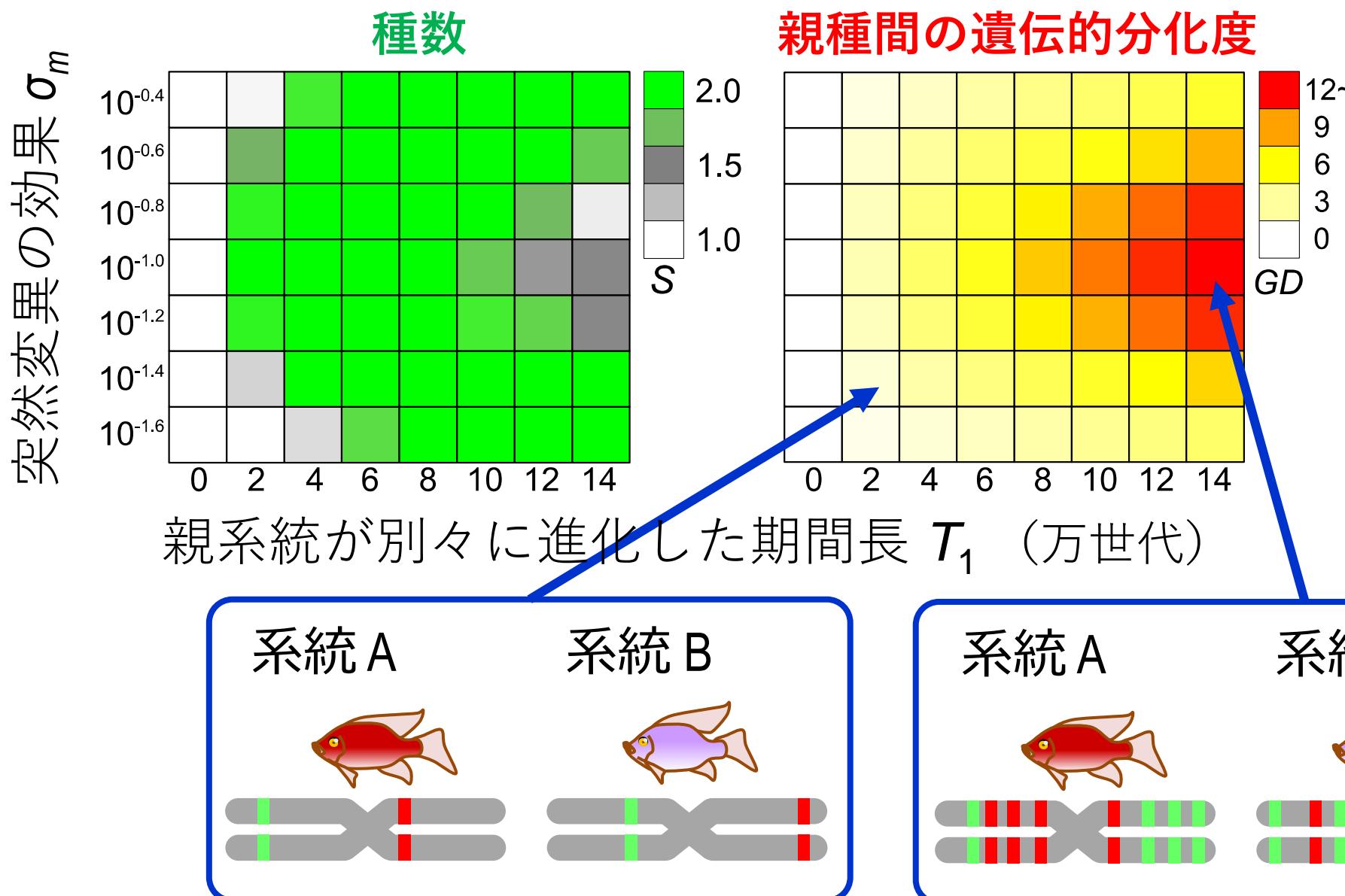
種分化に雑種形成が必要だったケース：

- (1) 二つの生態的ニッチを隔てる適応度の谷が大きい
- (2) 一度の突然変異がもたらす表現型の変化が小さい

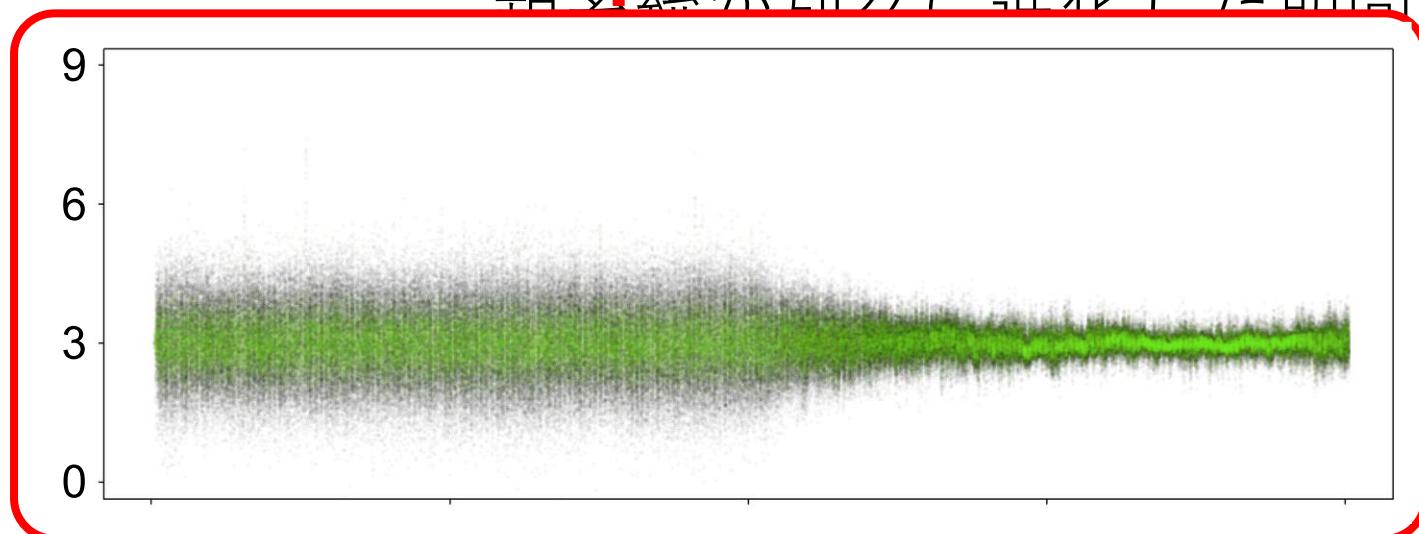
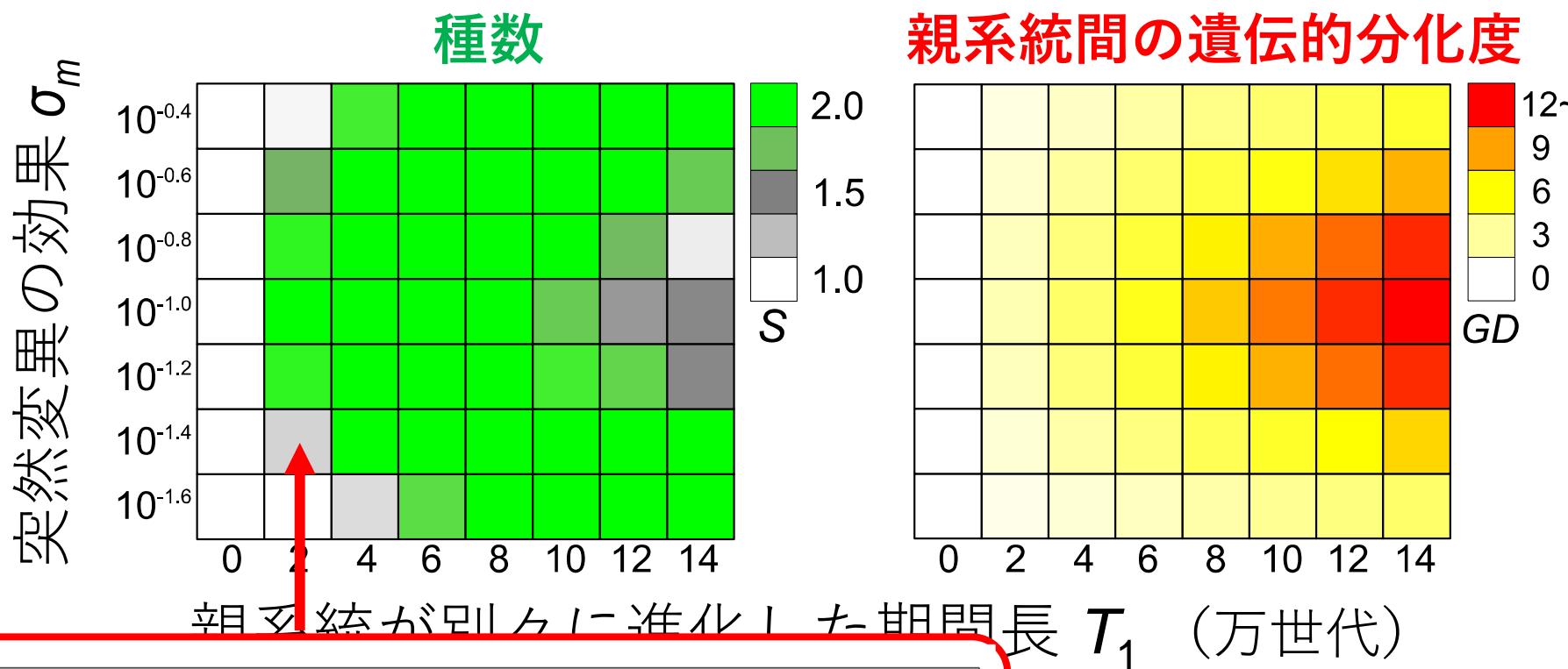
雑種形成が種分化を促進する条件は？



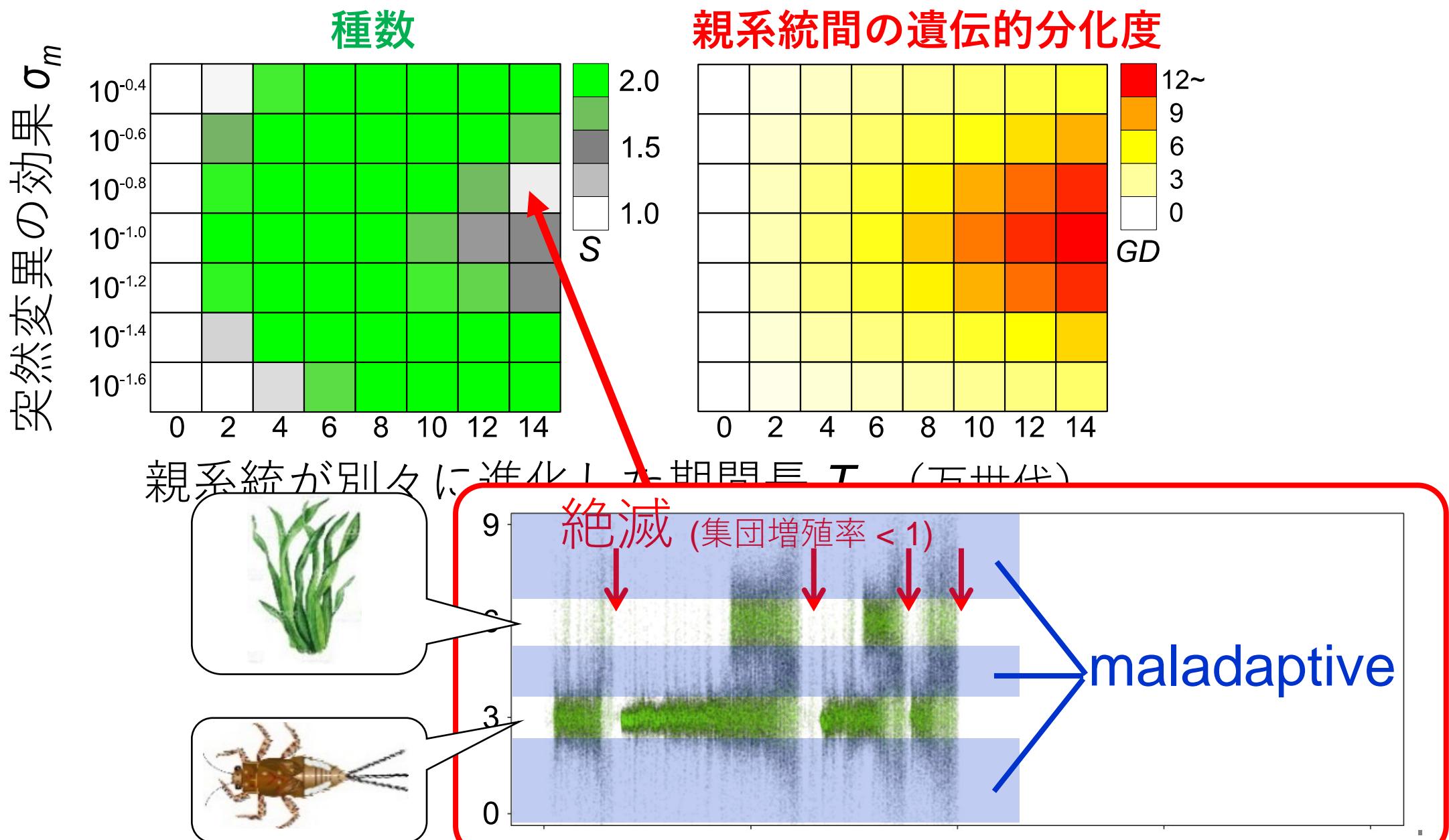
雑種形成が生態的種分化を促進する条件は？



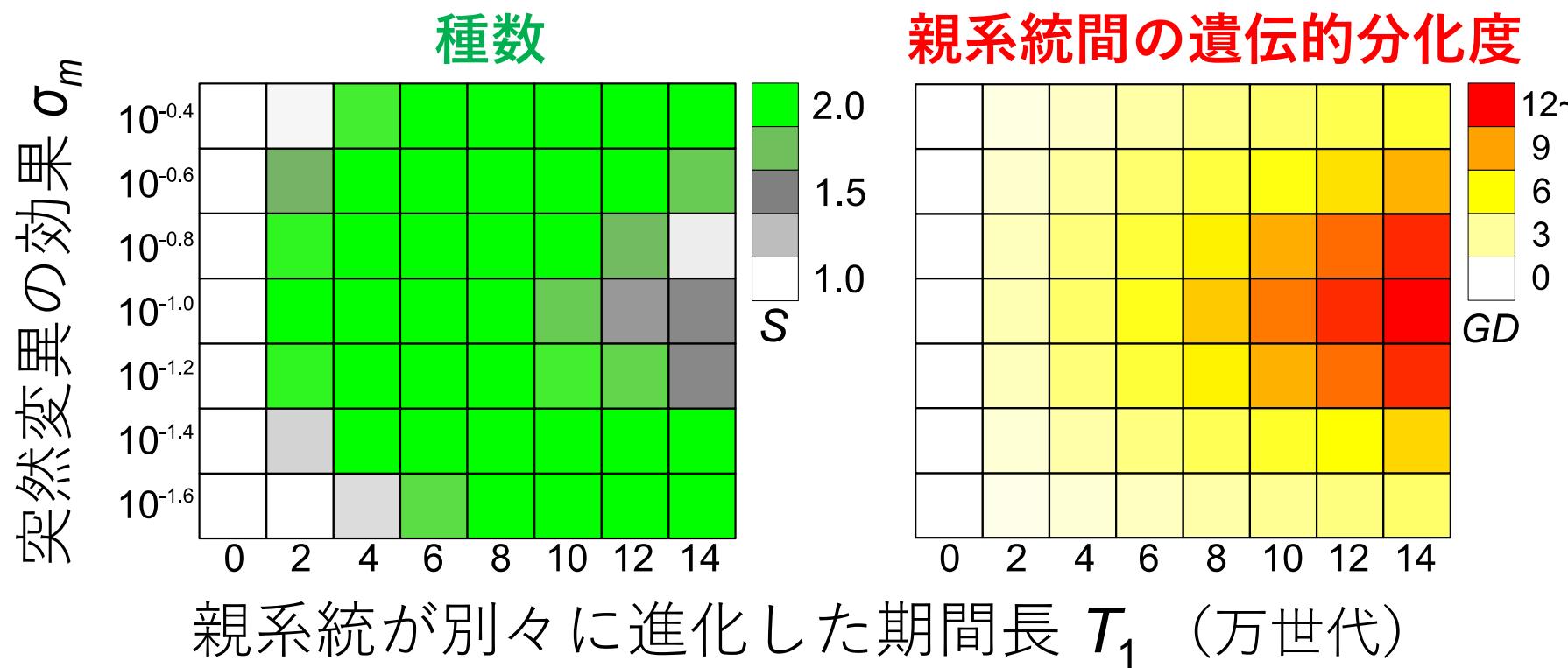
雑種形成が生態的種分化を促進する条件は？



雑種形成が生態的種分化を促進する条件は？



雑種形成が生態的種分化を促進する条件は？

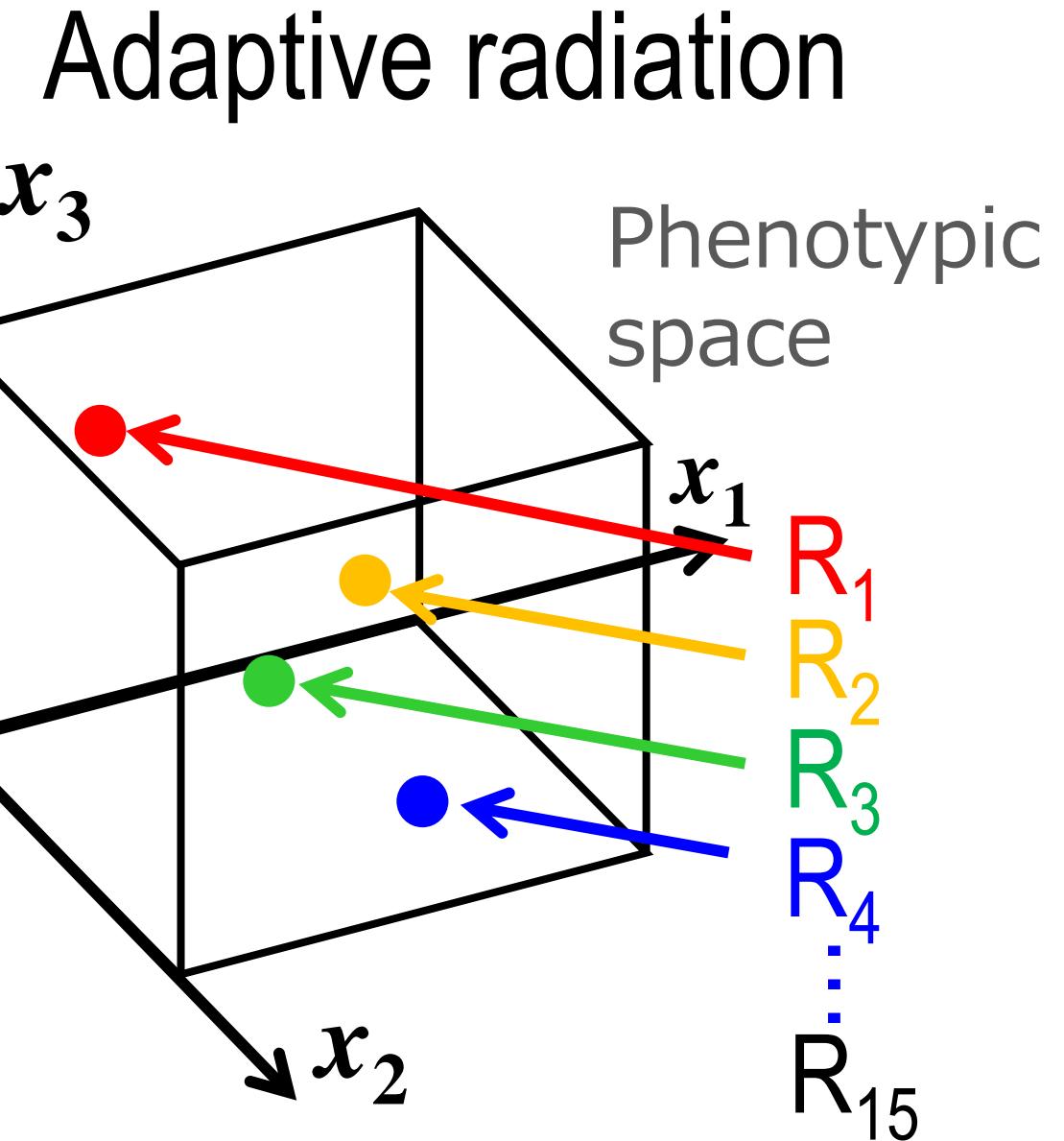
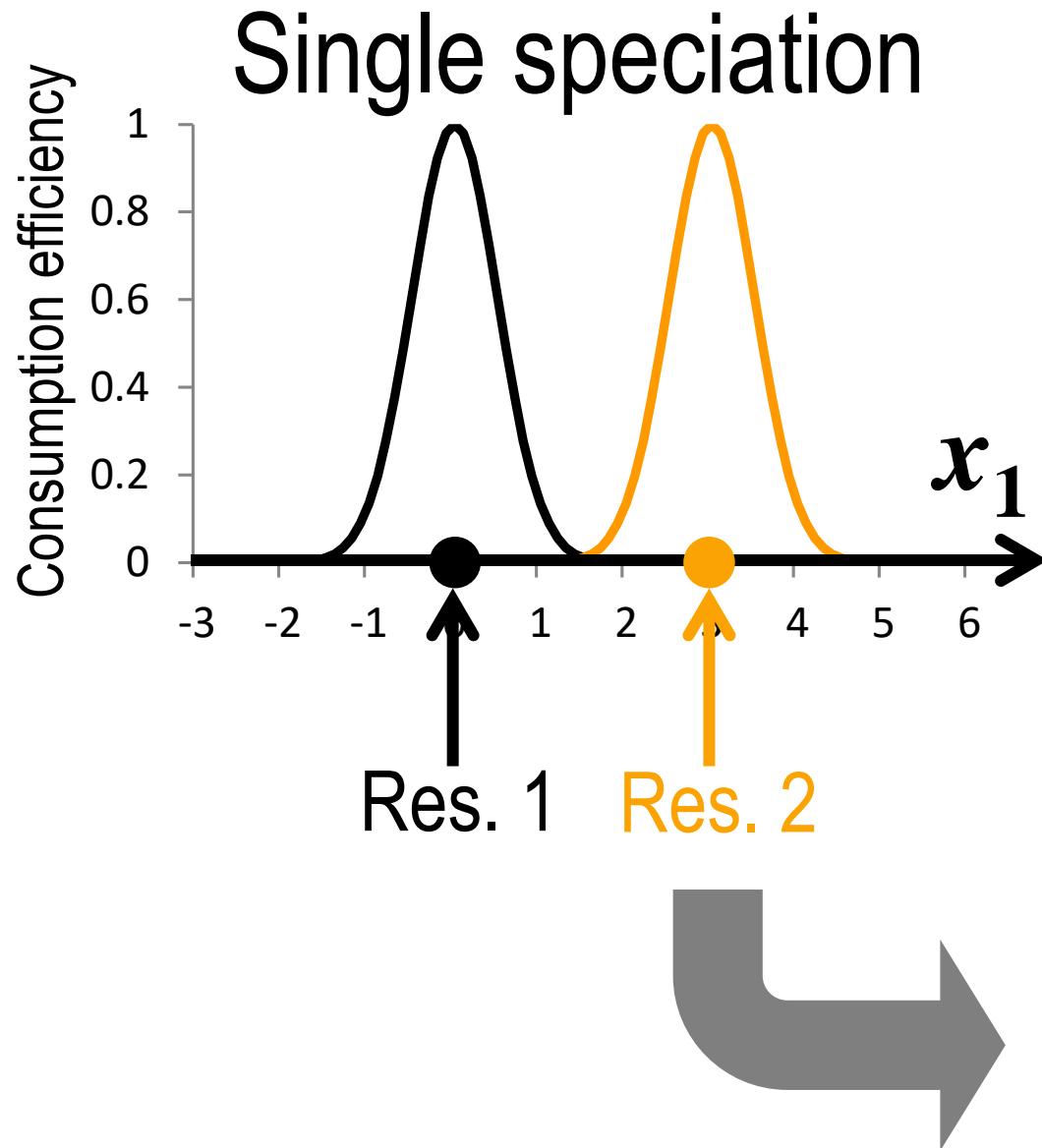


雑種形成が種分化を促進する条件:
親系統間の遺伝的分化が中程度

結果③

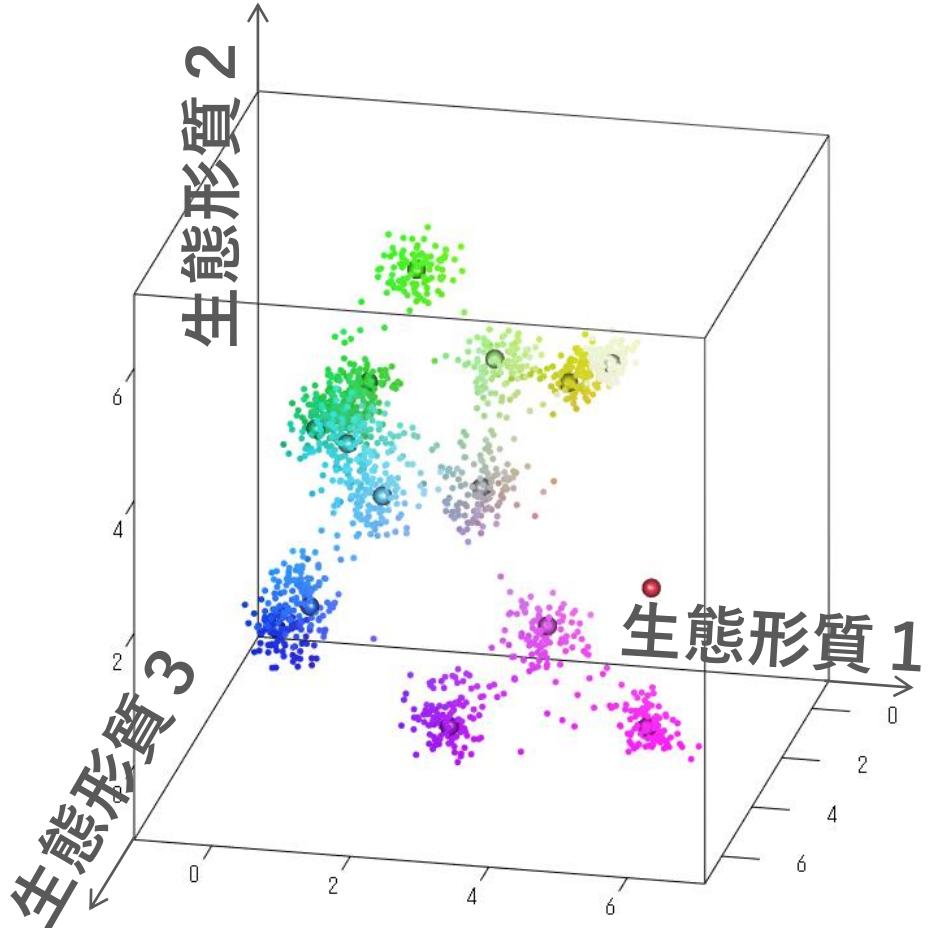
雑種形成を介した適応放散

Extension of the model



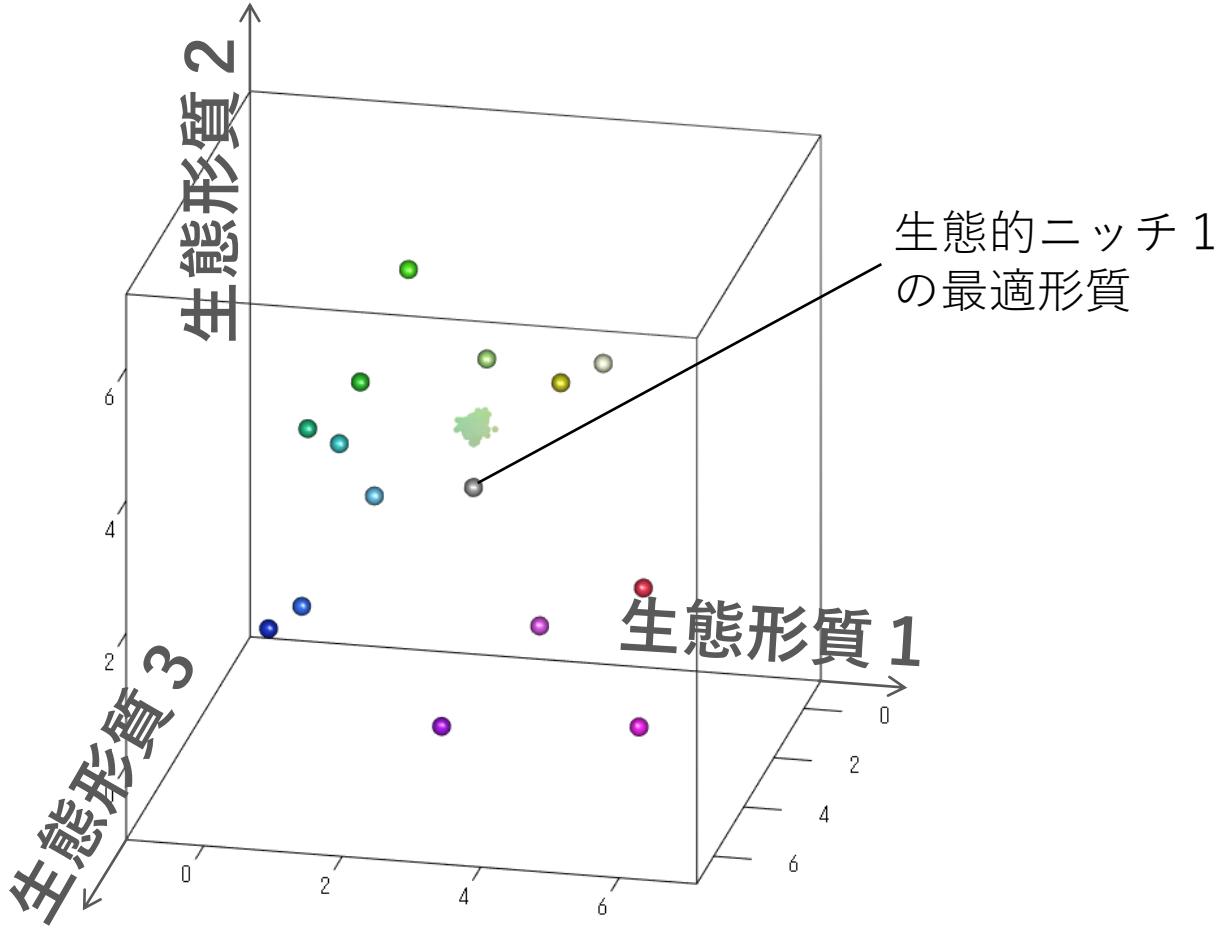
雑種形成による適応放散のシミュレーション例

雑種形成あり



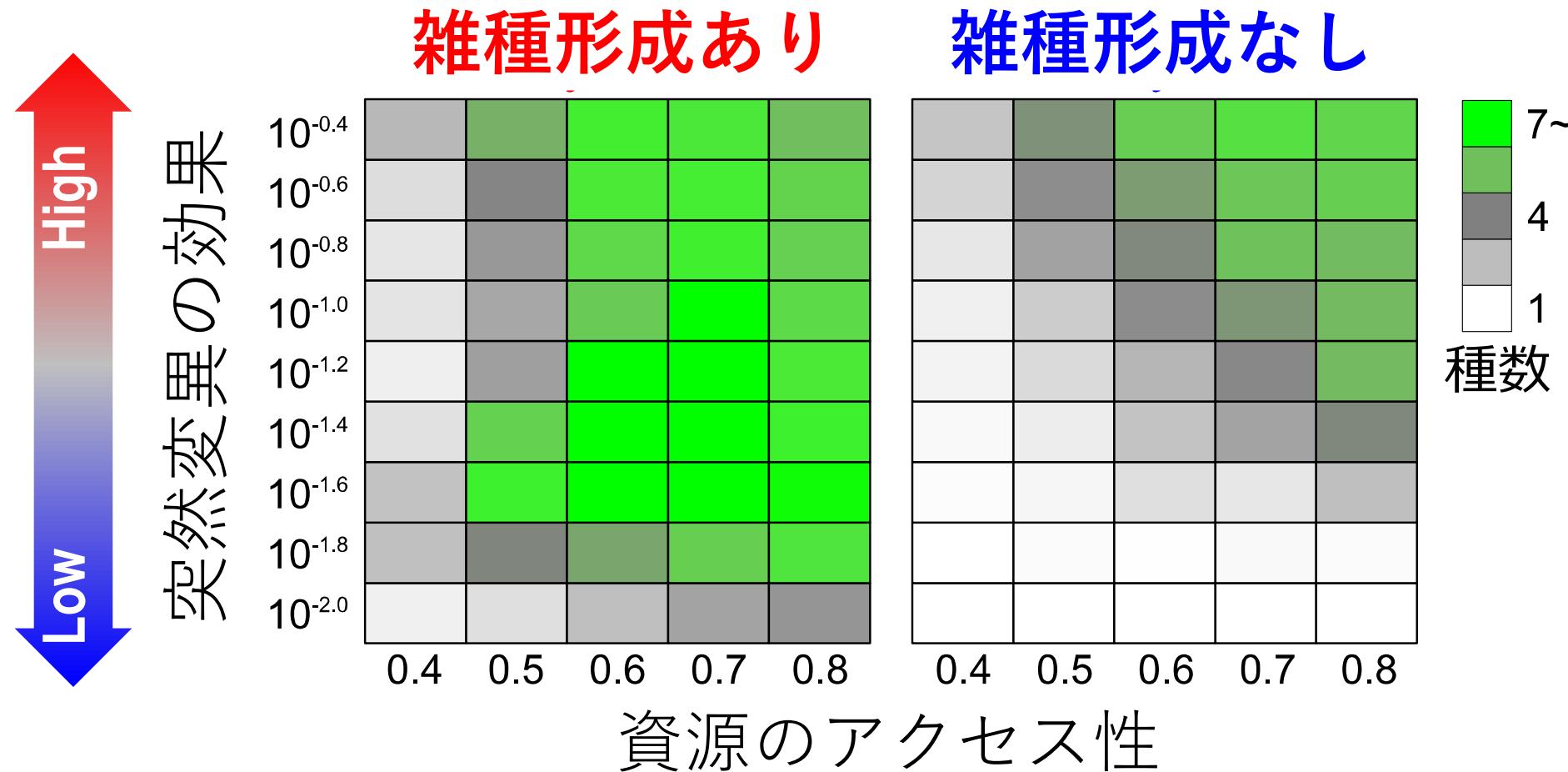
世代 5000

雑種形成なし



Kagawa & Takimoto (2018) Ecol. Lett.

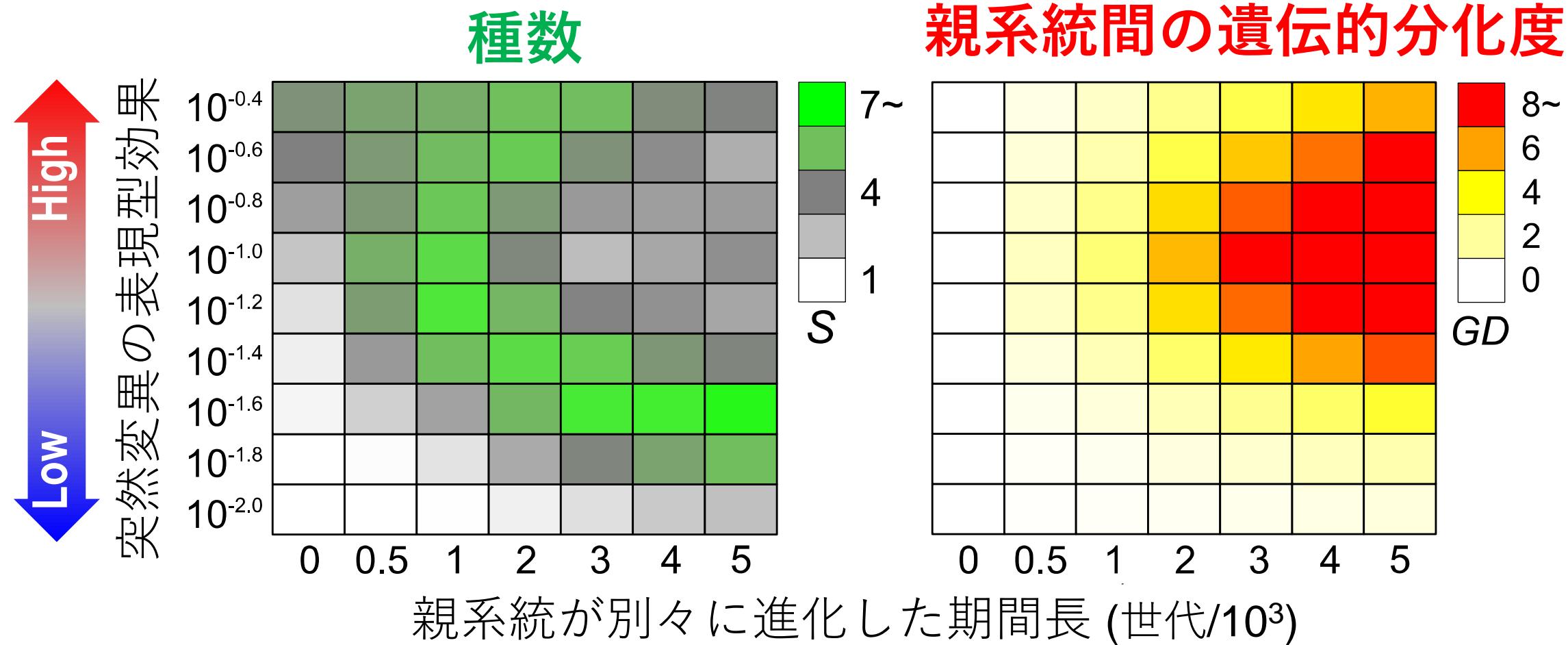
雑種形成が適応放散を促進する条件①



雑種形成が適応放散に必要となる条件：

- (1) 生態的ニッチ同士が適応度の谷で分断されている
- (2) 一回の突然変異で表現型が少しづか変化しない

雑種形成が適応放散を促進する条件②



遺伝的分化度が中程度の親系統間の雑種形成が
最も効果的に適応放散を促進

まとめ

- ① 雜種形成が適応放散を促進しうることを確かめた
- ② 生態的ニッチが適応度の谷で隔てられているときに、雑種形成が適応放散に不可欠となりうる
- ③ 親系統間の遺伝的分化度が中程度の時に雑種形成が適応放散を促進した
- ④ 親系統間の遺伝的分化が大きすぎると適応放散が抑制された

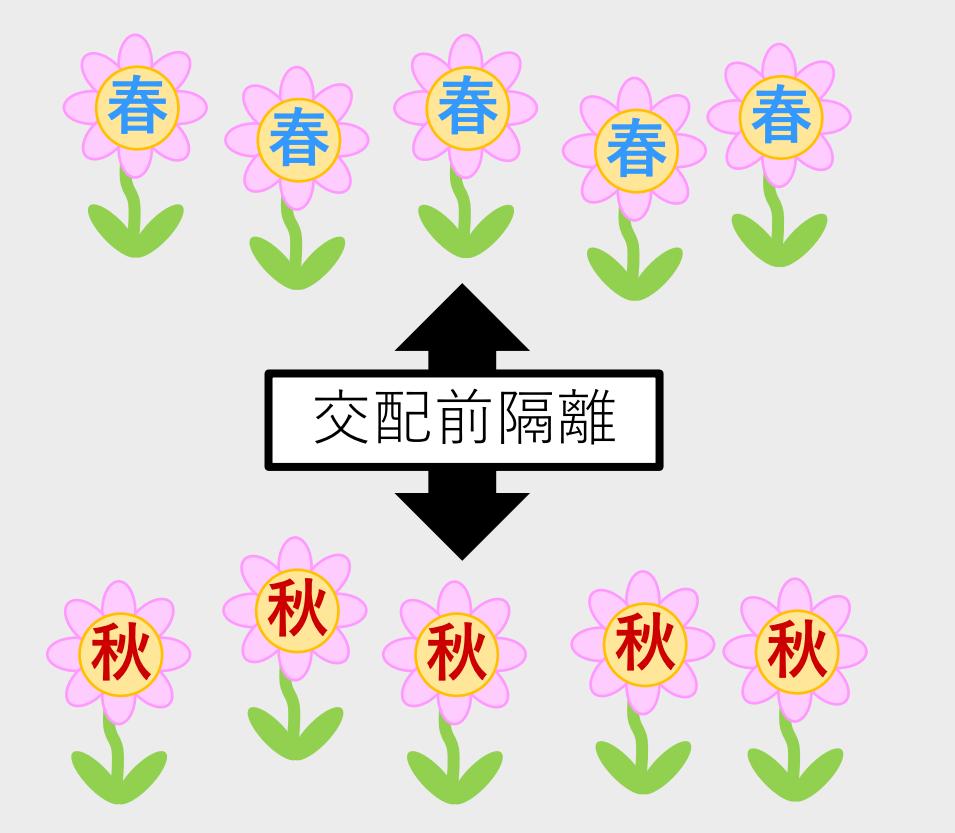
研究 1：雑種形成を介した適応放散

研究 2：交配形質の進化による雑種種分化

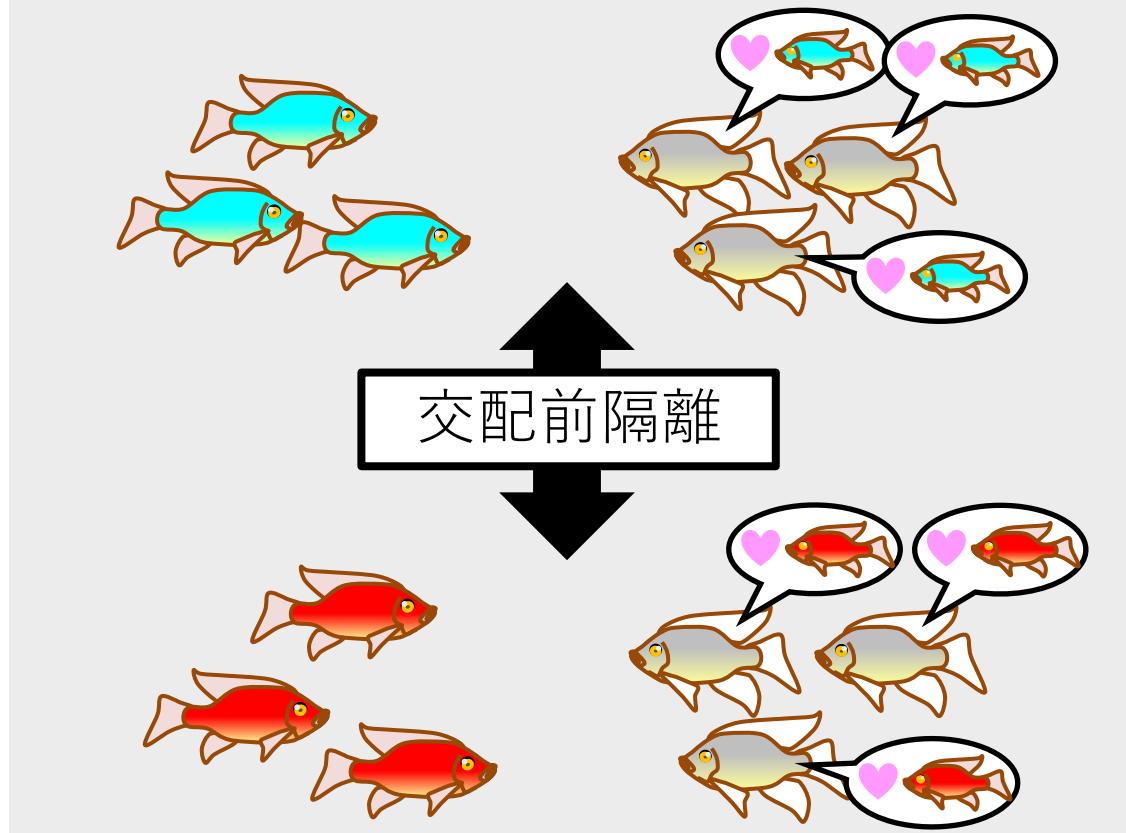
生物種の多様性はどのように進化したのか？

交配形質の分化は種分化の基本メカニズムの一つ

例) 開花時期



例) オスの婚姻色／メスの好み



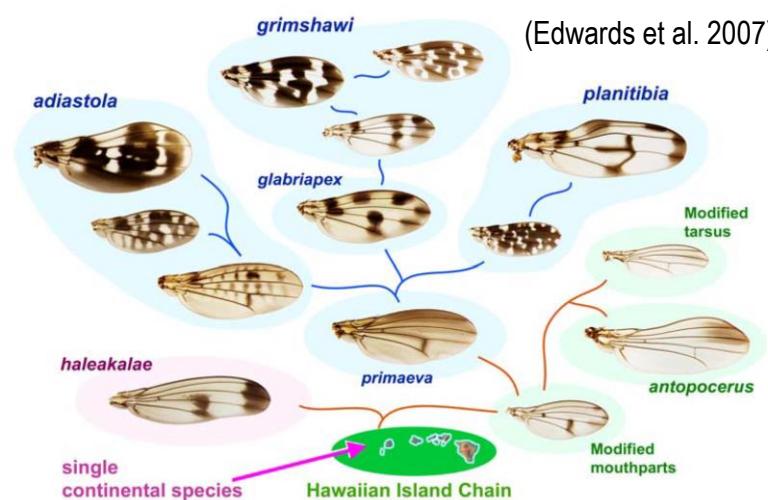
実証例 : カエル・鳴き声の分化(Boul et al 2007)
コオロギ・鳴き声の分化(Mendelson & Shaw 2005)

魚類・電気コミュニケーションの分化(Arnegard et al 2010)
ほか多数

交配形質の分化と進化的放散

多くの放散が性的に隔離された生態的に同等な近縁種を含む（種数 > 生態型数）

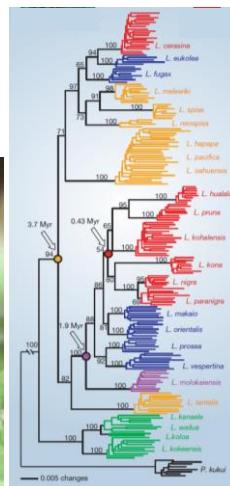
ハワイのショウジョウバエ



ハワイのコオロギ

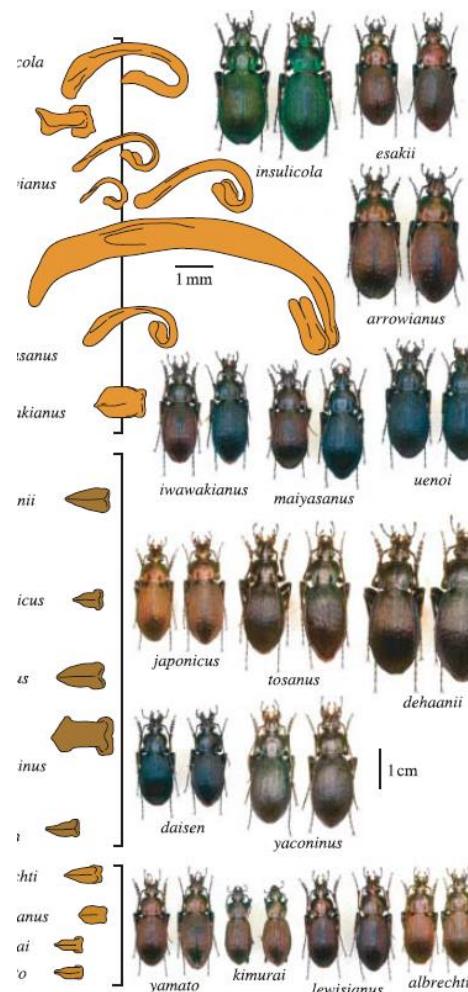


(Mendelson & Shaw 2005)



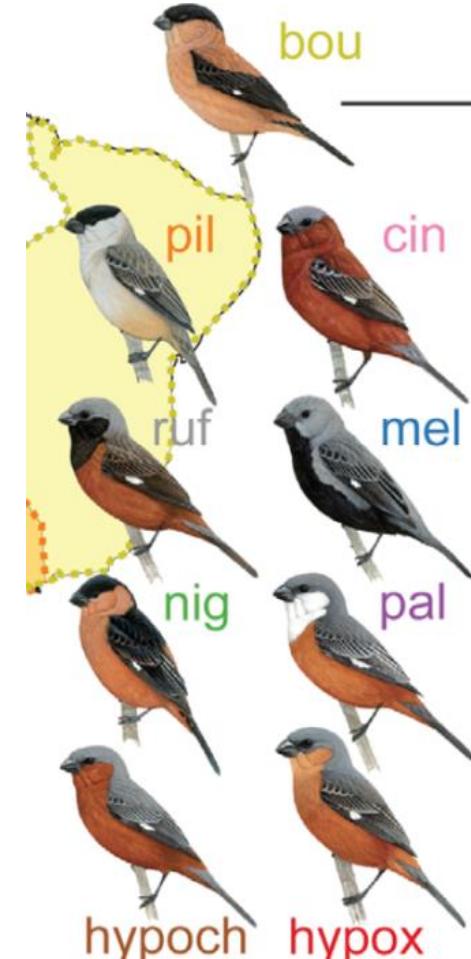
日本のオサムシ

(Sota & Nagata 2008)

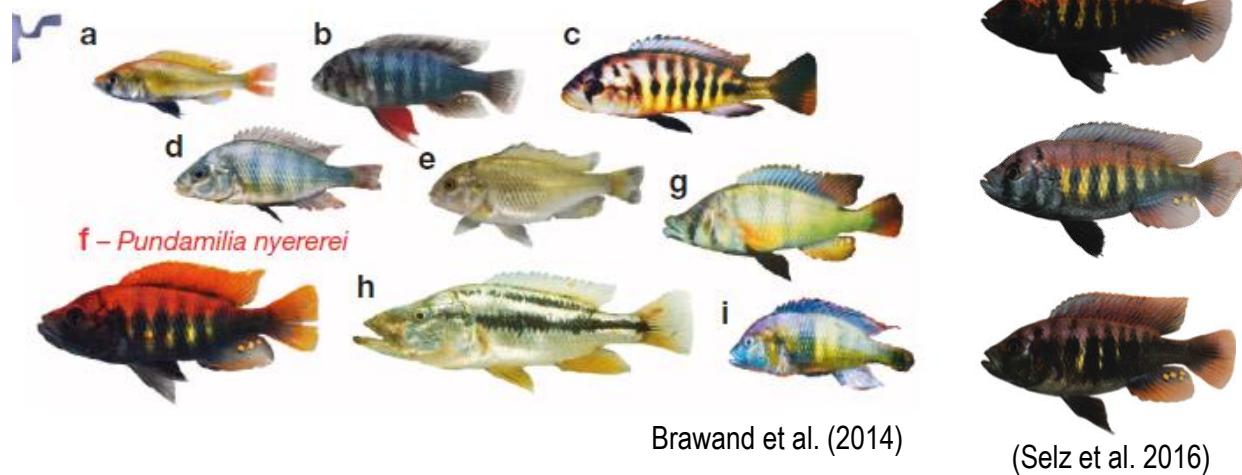


Capuchino Seedeaters

(Campagna et al 2017; Turbek et al. 2021)



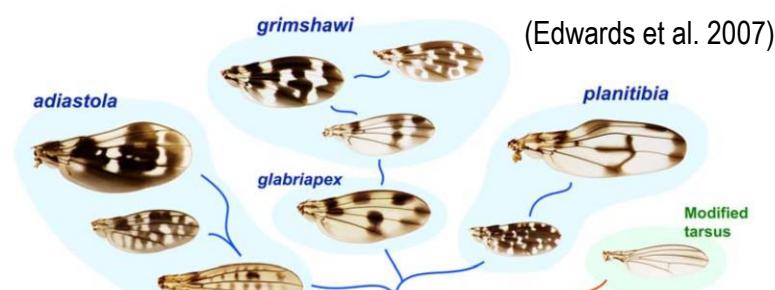
アフリカのシクリッド



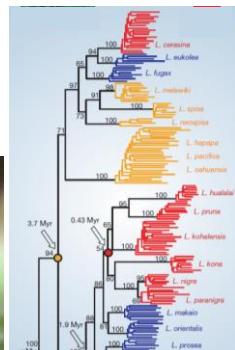
交配形質の分化と進化的放散

多くの放散が性的に隔離された生態的に同等な近縁種を含む（種数 > 生態型数）

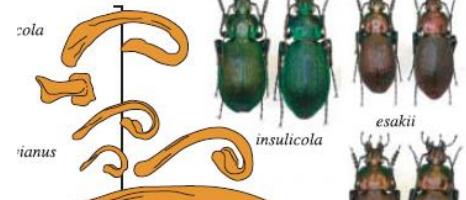
ハワイのショウジョウバエ



ハワイのコオロギ



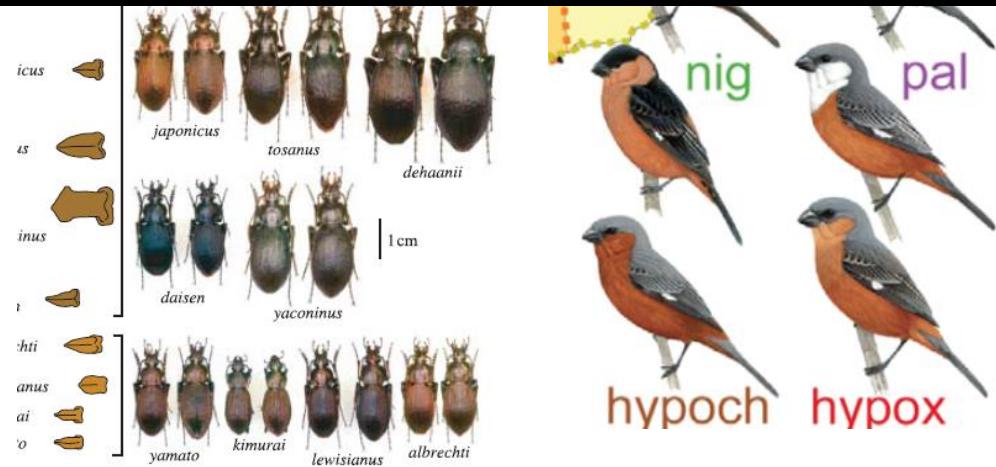
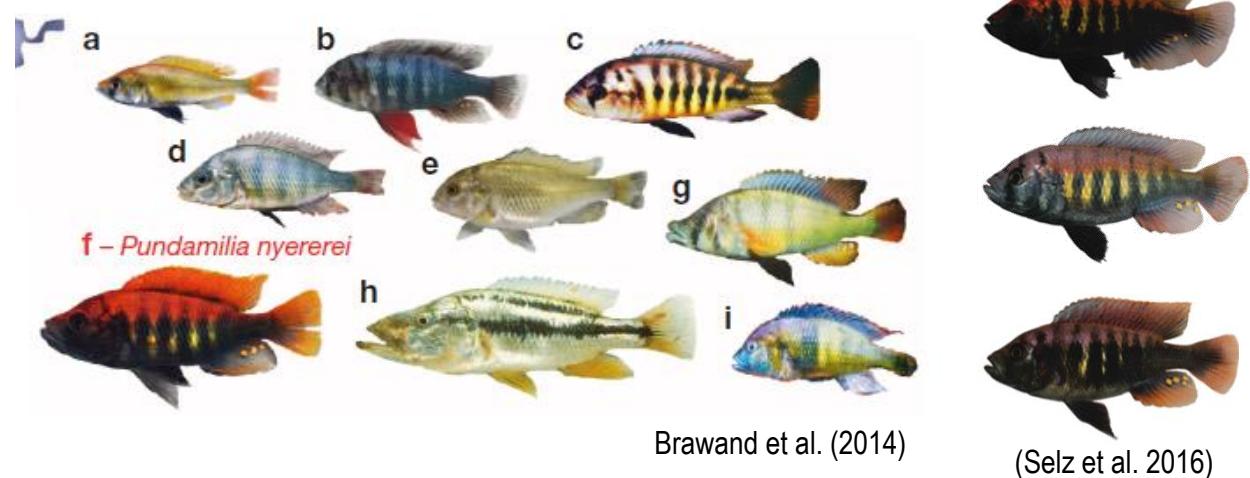
日本のオサムシ



Capuchino Seedeaters



交配形質の多様化は いかにして起きるのか？



交配形質の分化と進化的放散

雑種形成は交配形質の多様化にも影響？

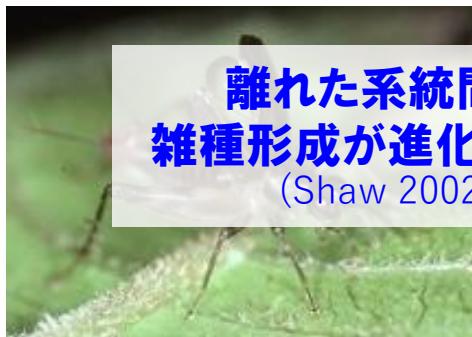
ハワイのショウジョウバエ

grimshawi (Edwards et al. 2007)



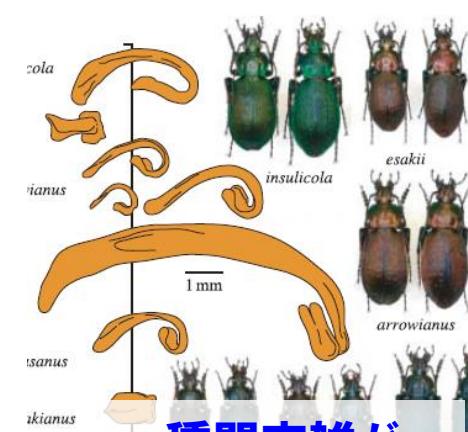
ハワイのコオロギ

(Mendelson & Shaw 2005)



日本のオサムシ

(Sota & Nagata 2008)



種間交雑が進化を促進

アフリカのシクリッド



Brawand et al. (2014)



(Selz et al. 2016)

Capuchino Seedeaters

(Campagna et al 2017; Turbek et al. 2021)

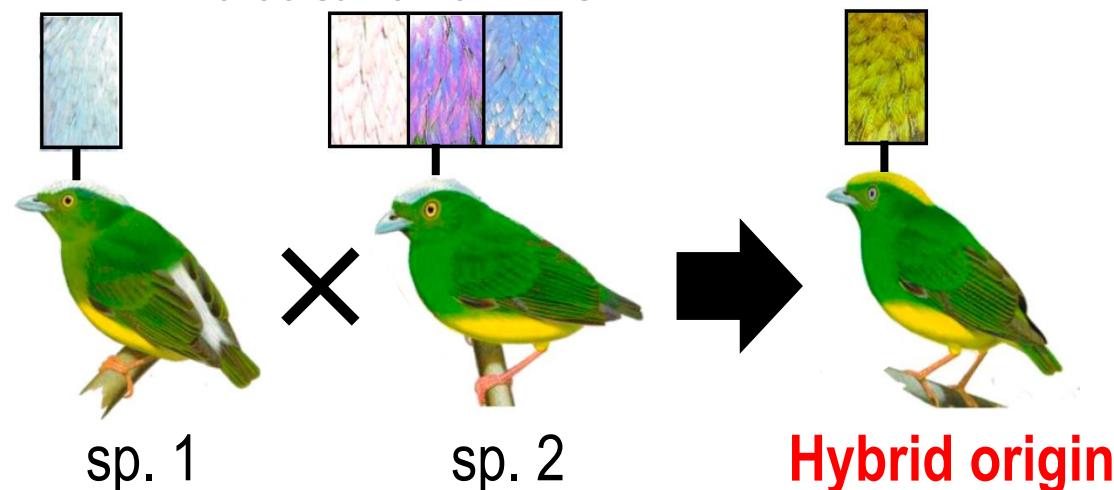


アイディア: 交配形質の超越分離 ⇒ 雜種種分化

雑種形成は新奇交配形質を生み出す場合もある

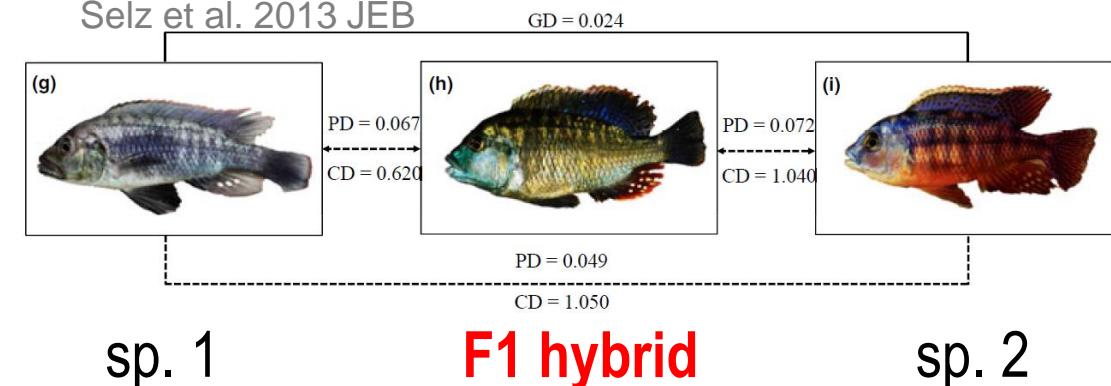
Amazonian manakin

Barrera-Guzman 2017 PNAS



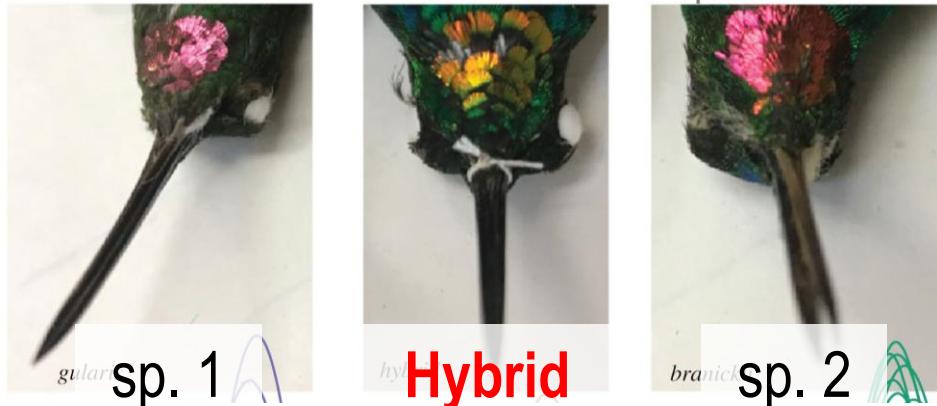
African cichlid

Selz et al. 2013 JEB



South American hummingbird

Eliason et al 2023 R. Soc. Open Sci.



Capuchino seedeaters

Campagna et al. 2018 PlosOne

F1 hybrid

sp. 1 sp. 2



Other examples:

Melo et al. 2009 Evolution

Merot et al. 2020 JEB

Myers et al. 2022 Anim. Behav.

Comeault & Matute 2018 PNAS

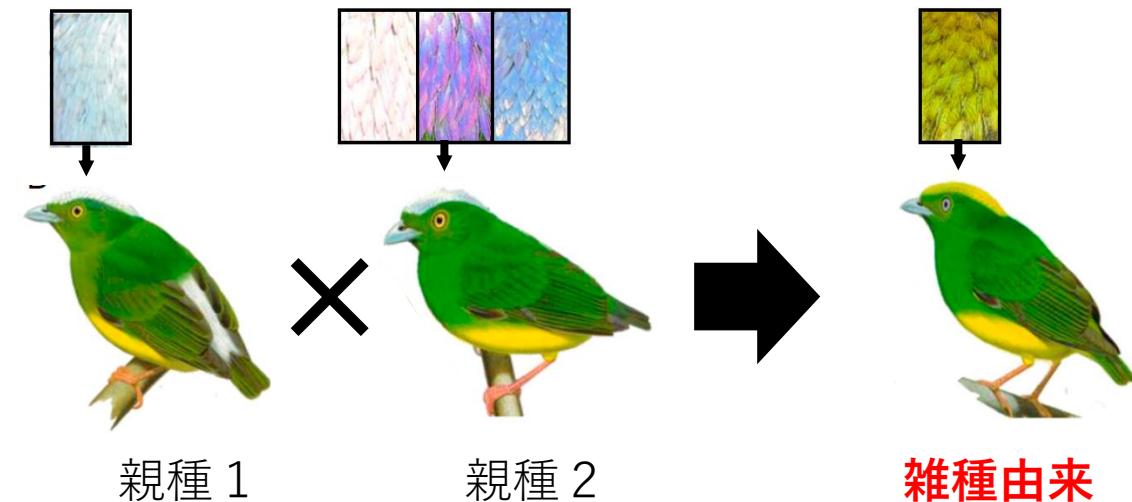
アイディア: 交配形質の超越分離 ⇒ 雜種種分化

雑種形成による新奇交配形質の創出が種分化を導いた事例？

■ アマゾンのマナキン

雑種種分化由来の種のオスが
新奇装飾形質を持つ

(Barrera-Guzman et al. 2017 PNAS)



■ ショウジョウバエの進化実験

ラボ内で10260の雑種系統を作成

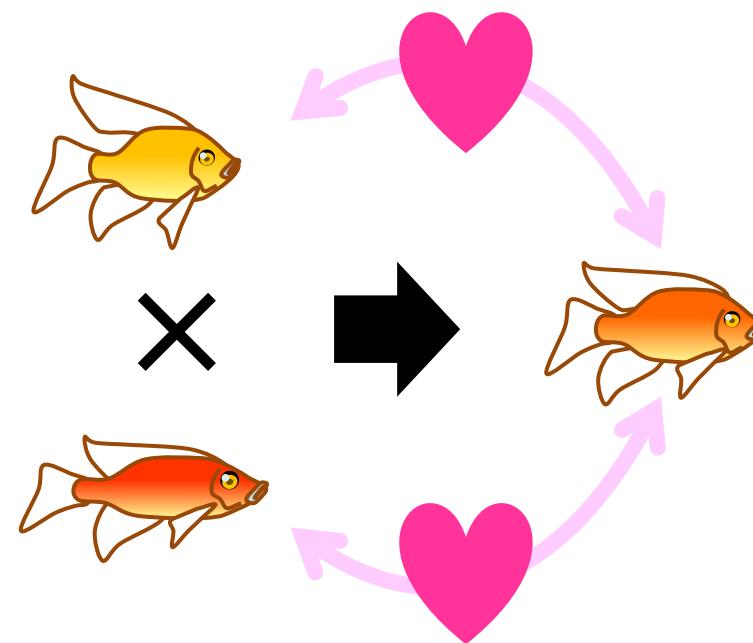
⇒ その内505系統で10世代以内に親種からの行動的生殖隔離が進化

(Comeault & Matute 2018 PNAS)

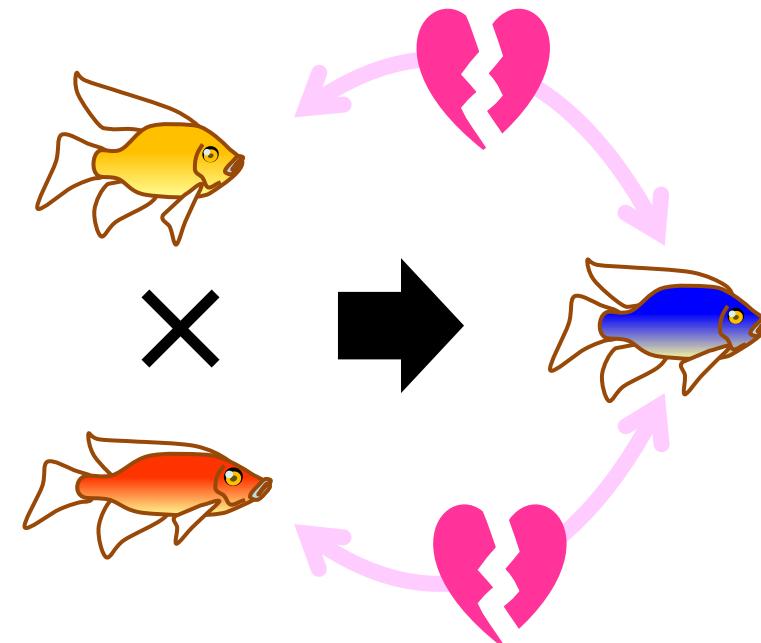
アイディア: 交配形質の超越分離 ⇒ 雜種種分化

超越分離が雑種種分化のカギ?

雑種が中間型となる場合



超越分離が起きる場合

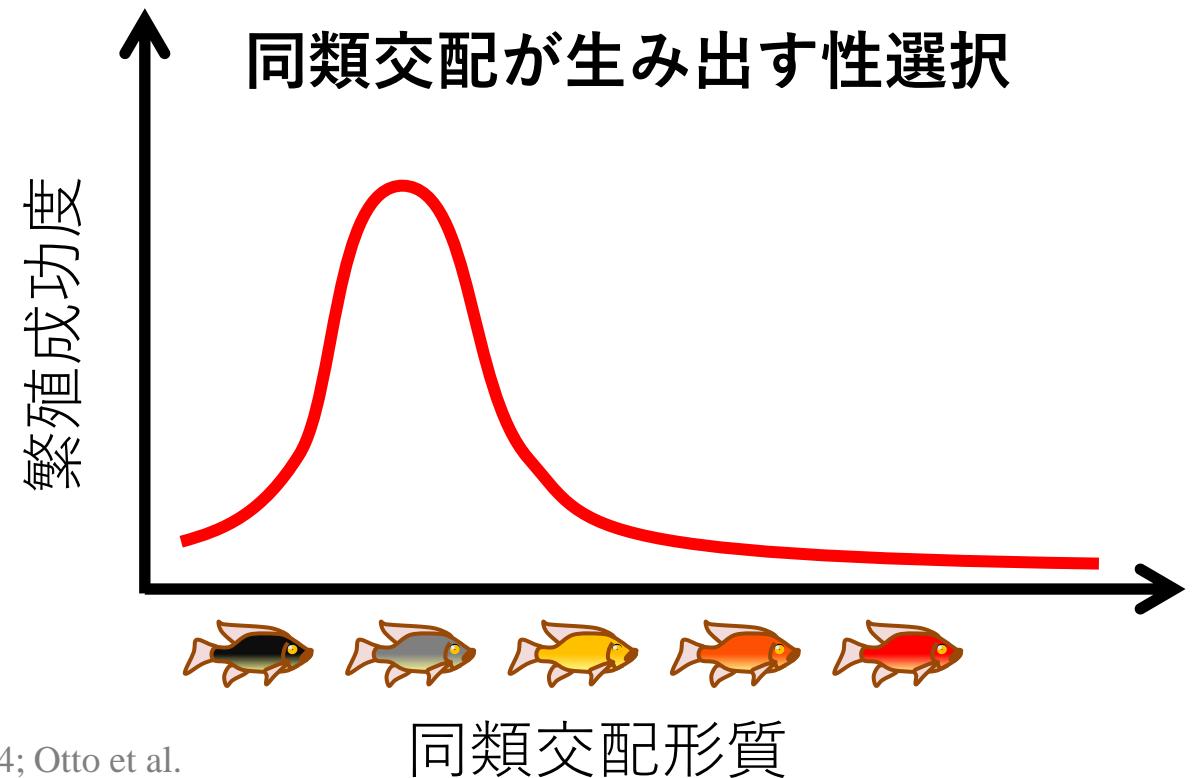
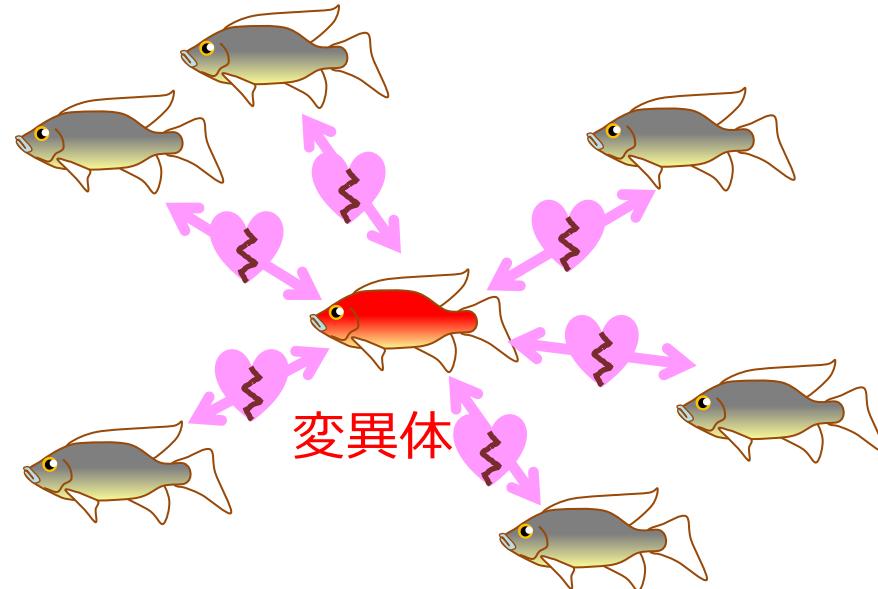


問題点

種分化理論の予想：

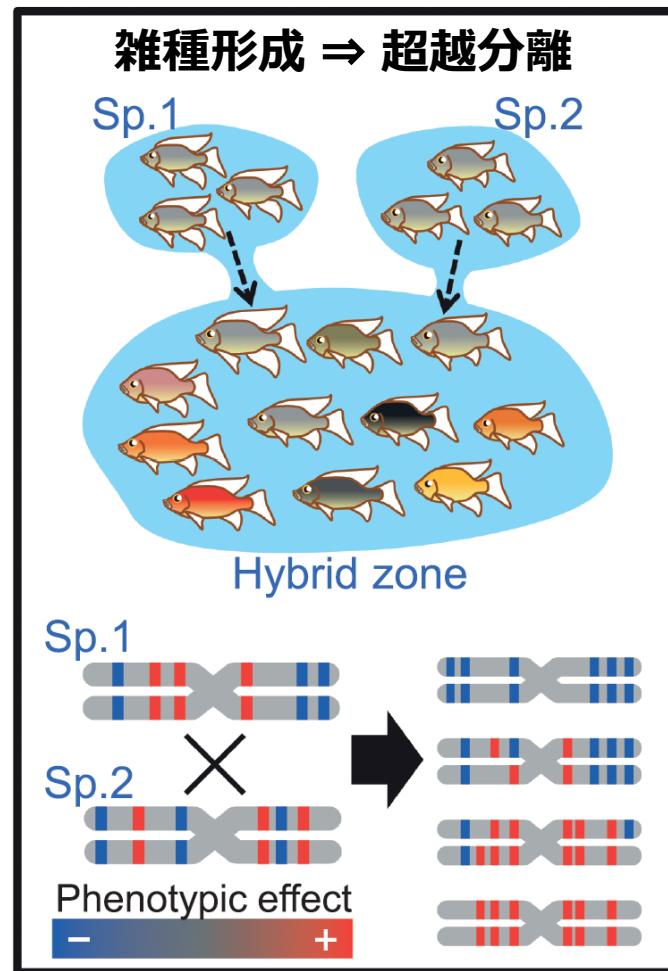
同類交配形質の新規表現型は集団に定着しにくい

祖先種との交配を妨げる新奇表現型 ⇒ 繁殖成功度低下

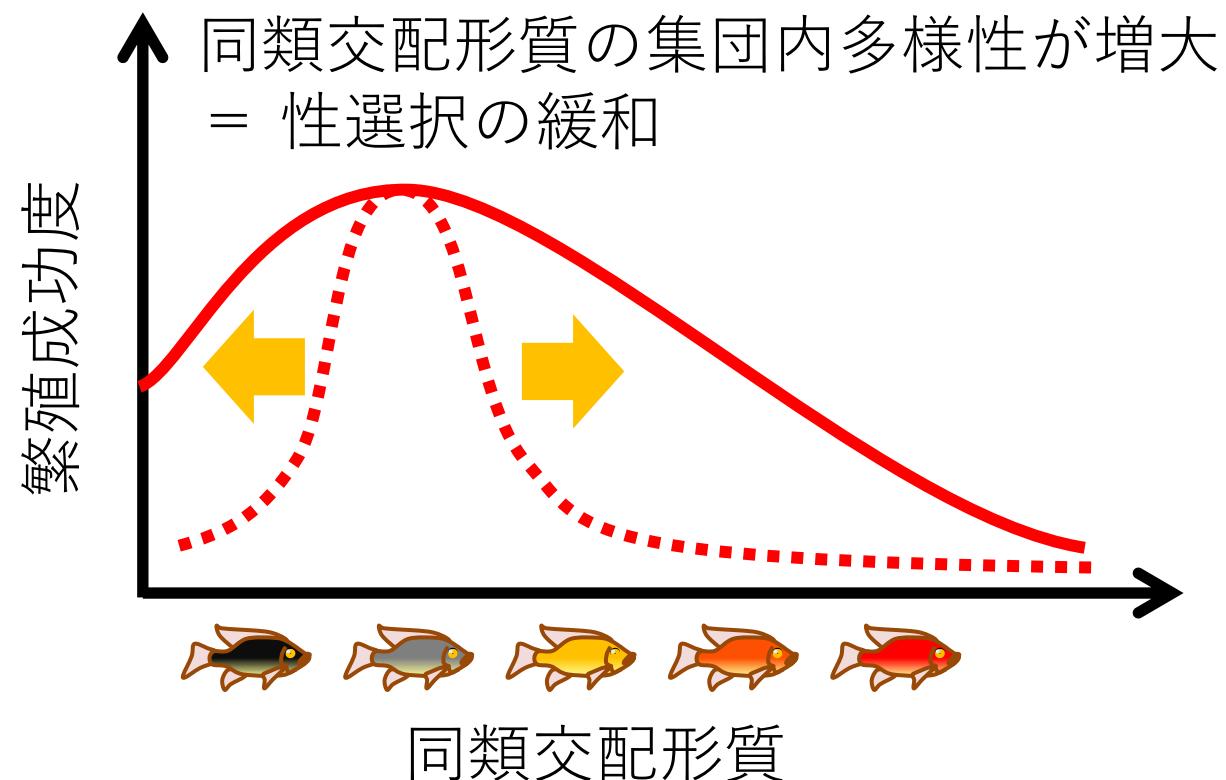


Kopp et al. 2018; Rosenthal et al. 2018; Servedio 2011; Servedio and Bürger 2014; Otto et al. 2008; Arnegard and Kondrashov 2004; Kirkpatrick and Nuismer 2004; van Doorn et al. 2004

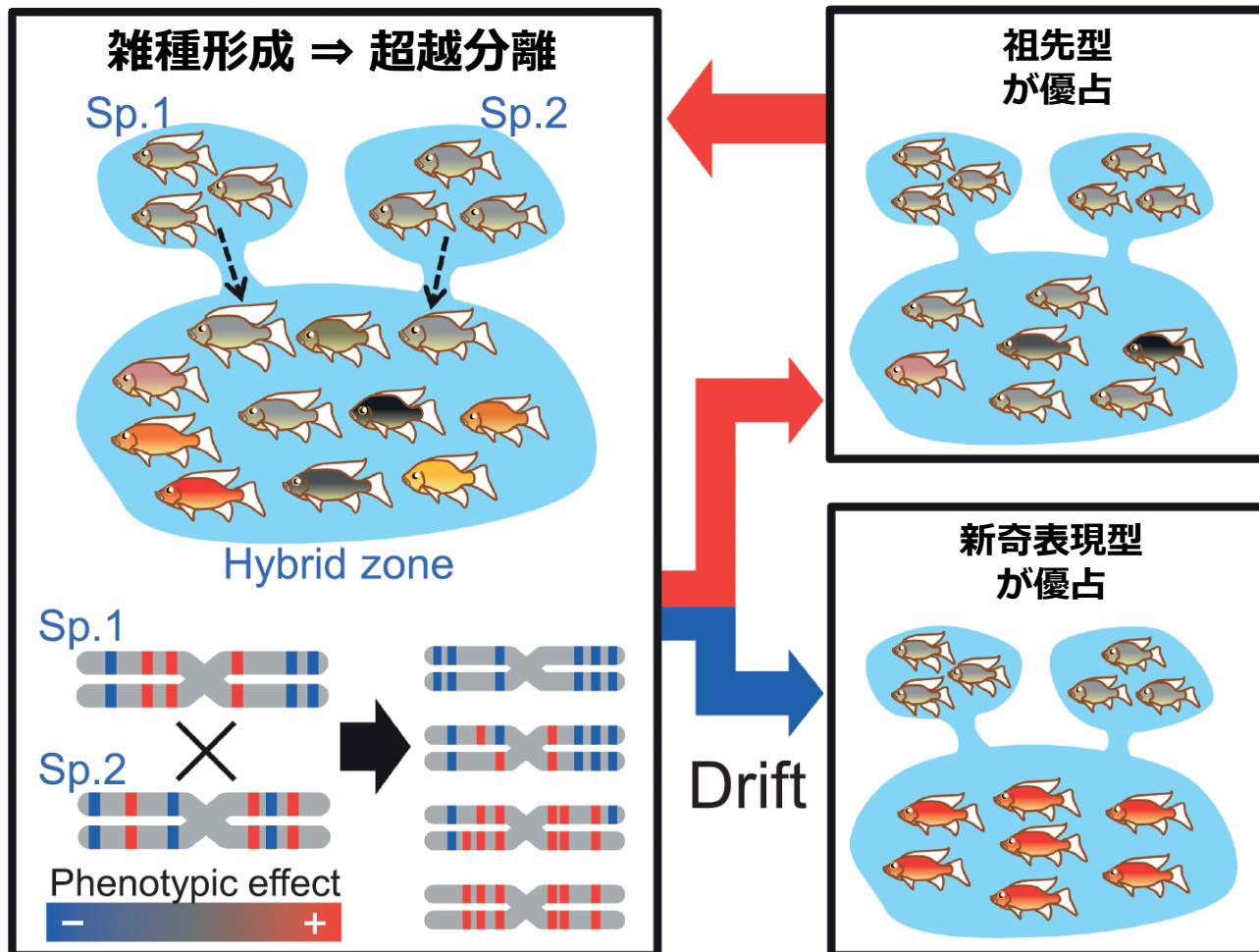
仮説 1：雑種集団では同類交配による性選択が緩和される



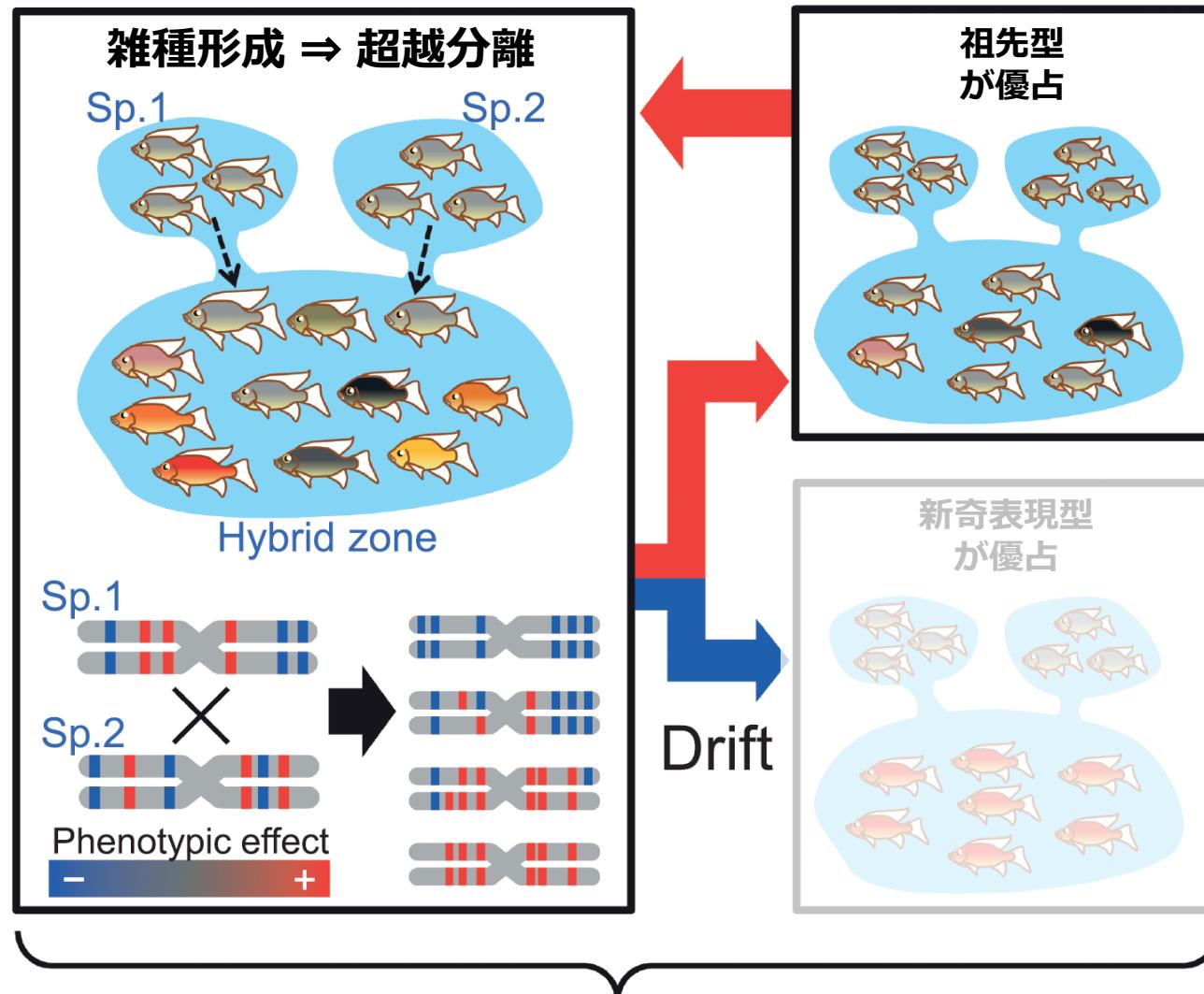
交配形質の新奇表現型が偶然固定する確率は低くないかもしれない



仮説 2：継続的な交雑が雑種種分化を促進

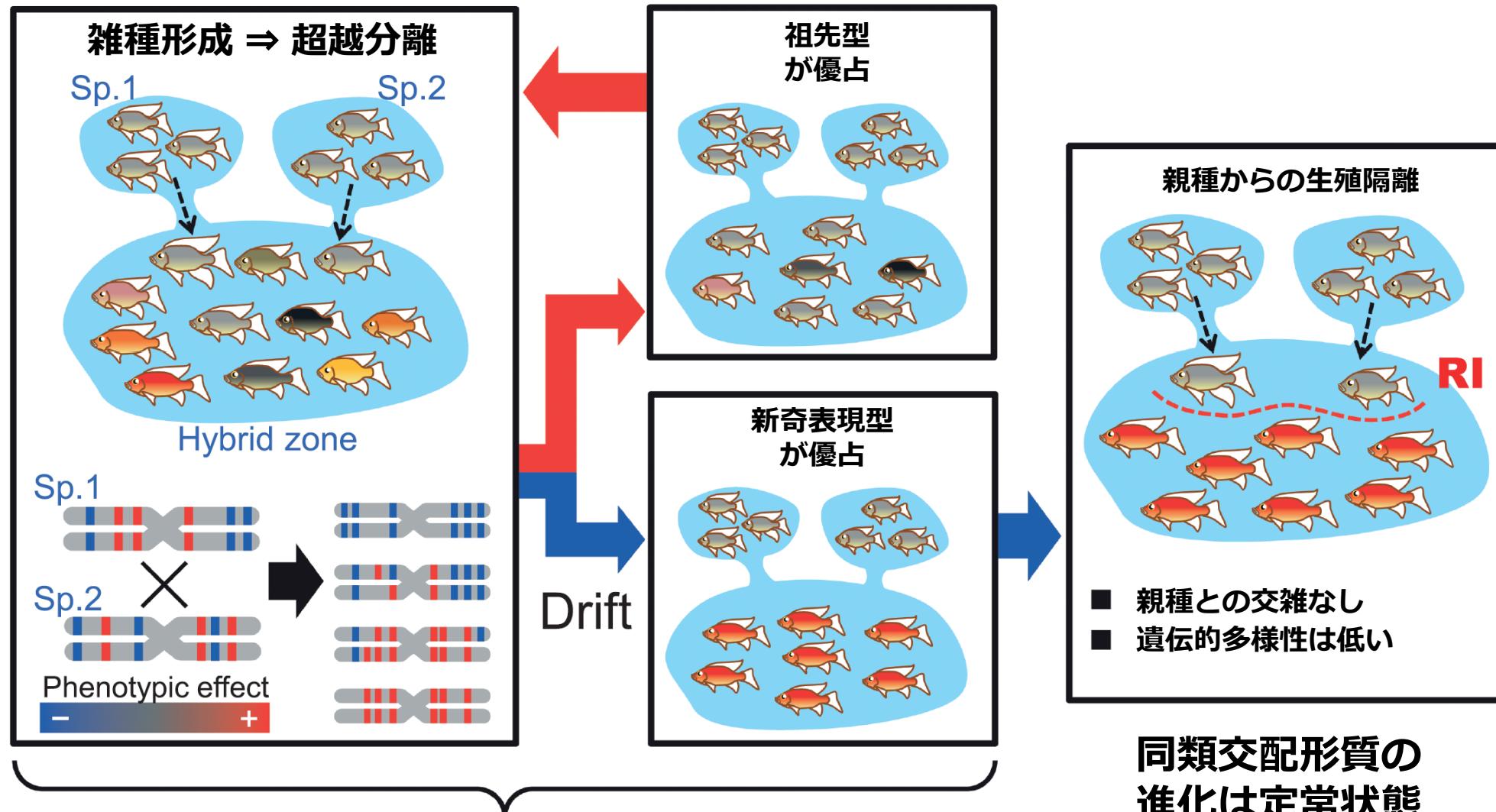


仮説 2：継続的な交雑が雑種種分化を促進



親種との継続的な交雑
⇒ 同類交配形質の偶発進化を促進し続ける

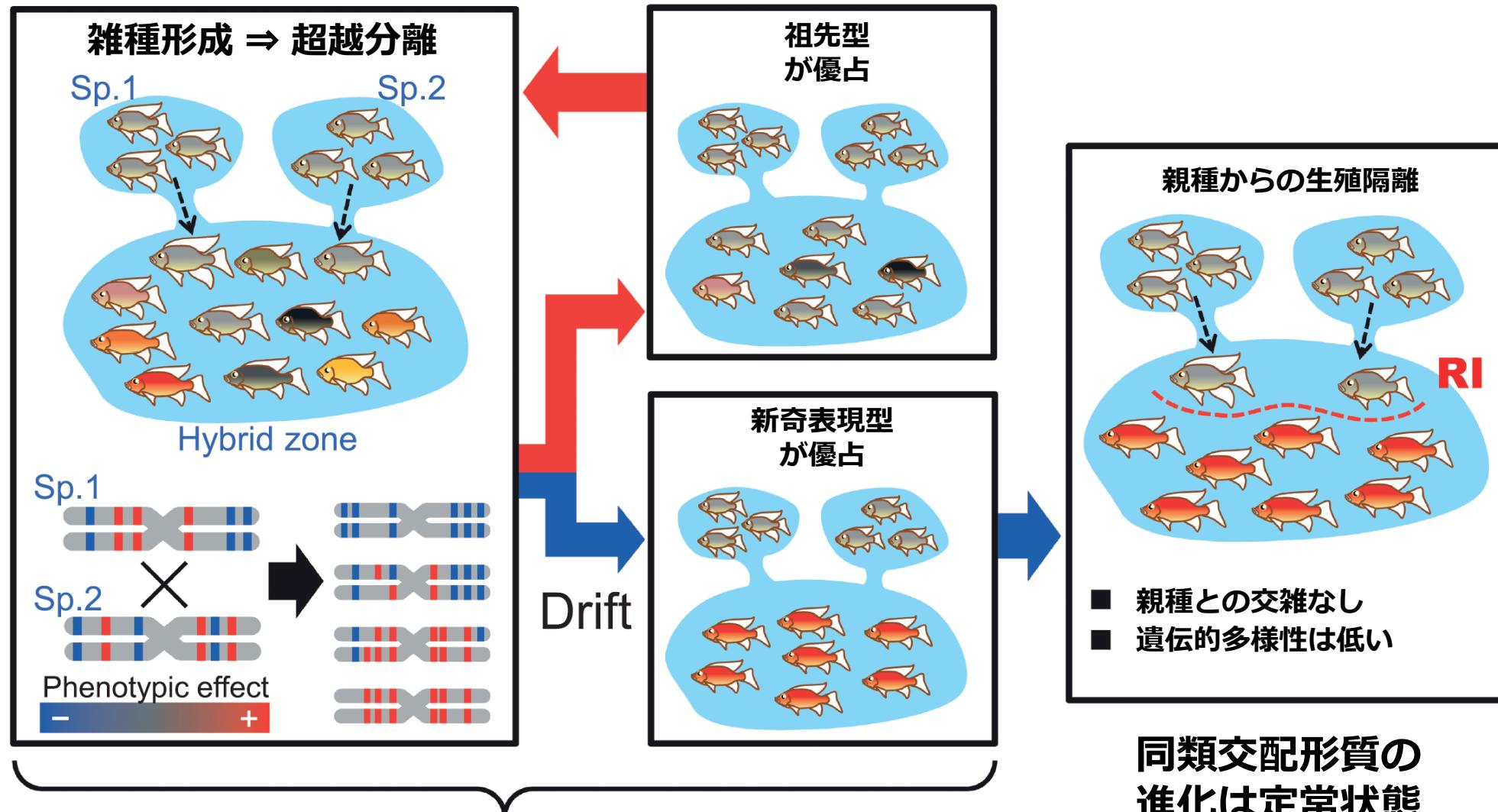
仮説2：継続的な交雑が雑種種分化を促進



同類交配形質の
進化は定常状態

親種との継続的な交雫
⇒ 同類交配形質の偶発進化を促進し続ける

仮説2：継続的な交雑が雑種種分化を促進



親種との継続的な交雑
⇒ 同類交配形質の偶発進化を促進し続ける

同類交配形質の
進化は定常状態

仮説2：継続的な交雑が雑種種分化を促進

雑種形成 ⇒ 超越分離

祖先型
が優占

研究目的：

仮説の理論的妥当性を検証する ("proof of concept"を与える)

アプローチ：

個体ベースモデルで

交雑帯における交配形質の進化シミュレーション



親種との継続的な交雑

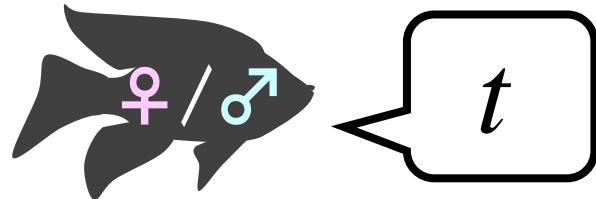
⇒ 同類交配形質の偶発進化を促進し続ける

同類交配形質の
進化は定常状態

個体ベース・モデルの概要

Matching model

雌雄で共通の同類交配形質



例)

- 繁殖期
- 開花期
- 交配場所選択
- 体サイズ

Preference/Trait model

♀ : 選好性

♂ : ディスプレイ



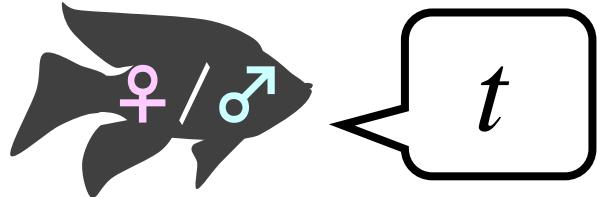
例)

- 婚姻色・飾り羽
- 求愛行動（鳴き声・ダンス）
- フェロモンと受容体
- 交尾器の形状

個体ベース・モデルの概要

Matching model

雌雄で共通の同類交配形質



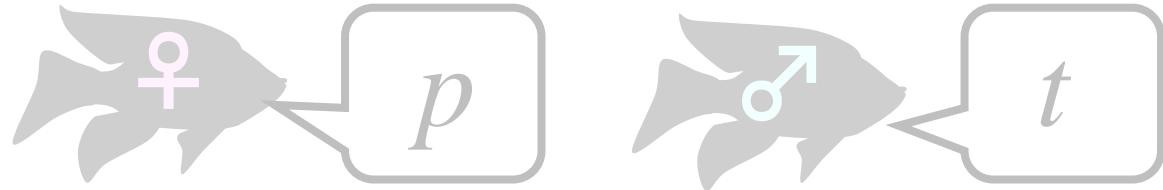
例)

- 繁殖期
- 開花期
- 交配場所選択
- 体サイズ

Preference/Trait model

♀ : 選好性

♂ : ディスプレイ

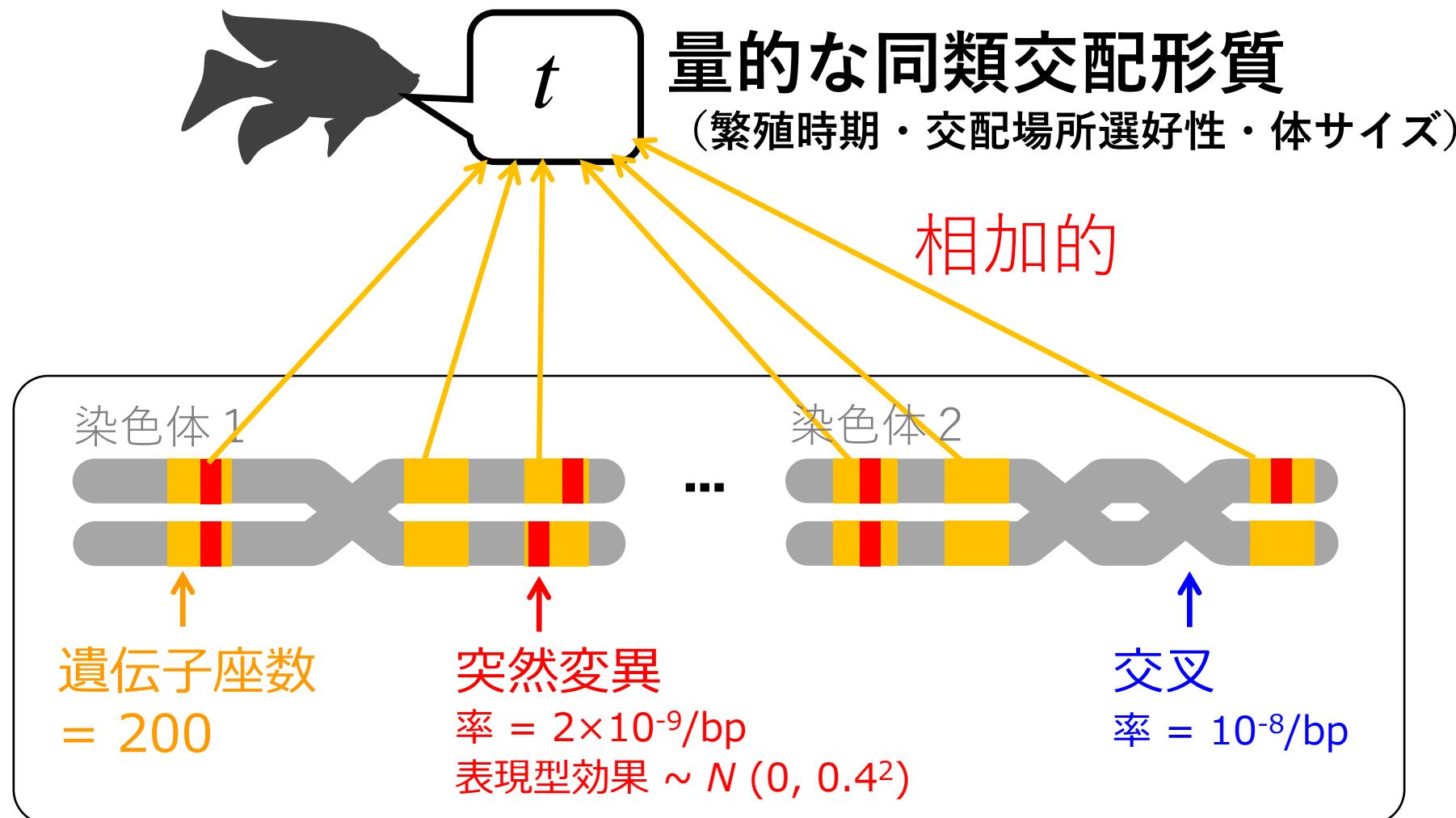


例)

- 婚姻色・飾り羽
- 求愛行動（鳴き声・ダンス）
- フェロモンと受容体
- 交尾器の形状

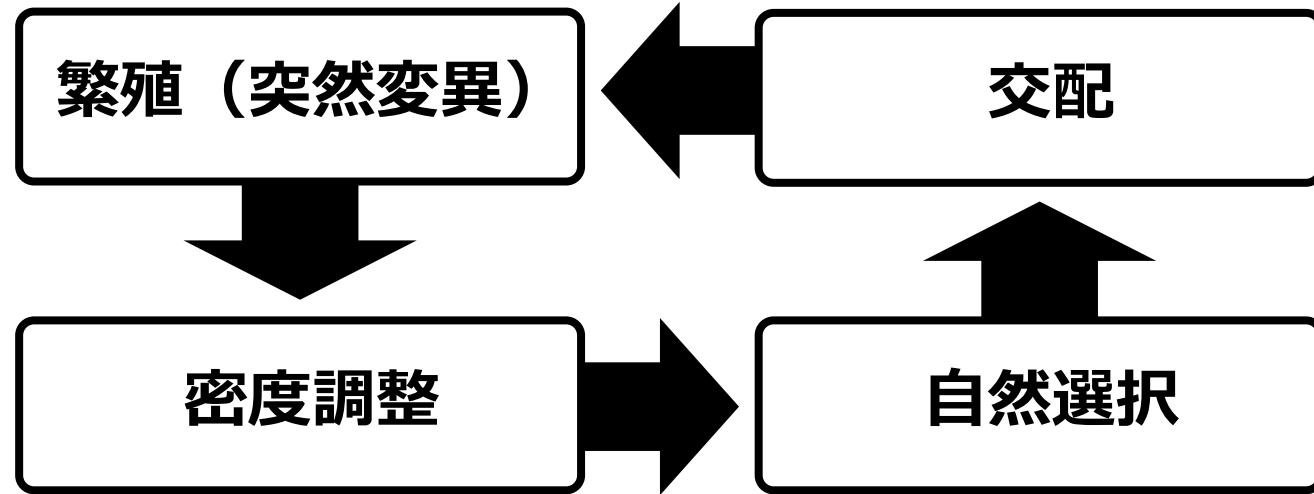
Matching model

個体ベース・モデルの概要



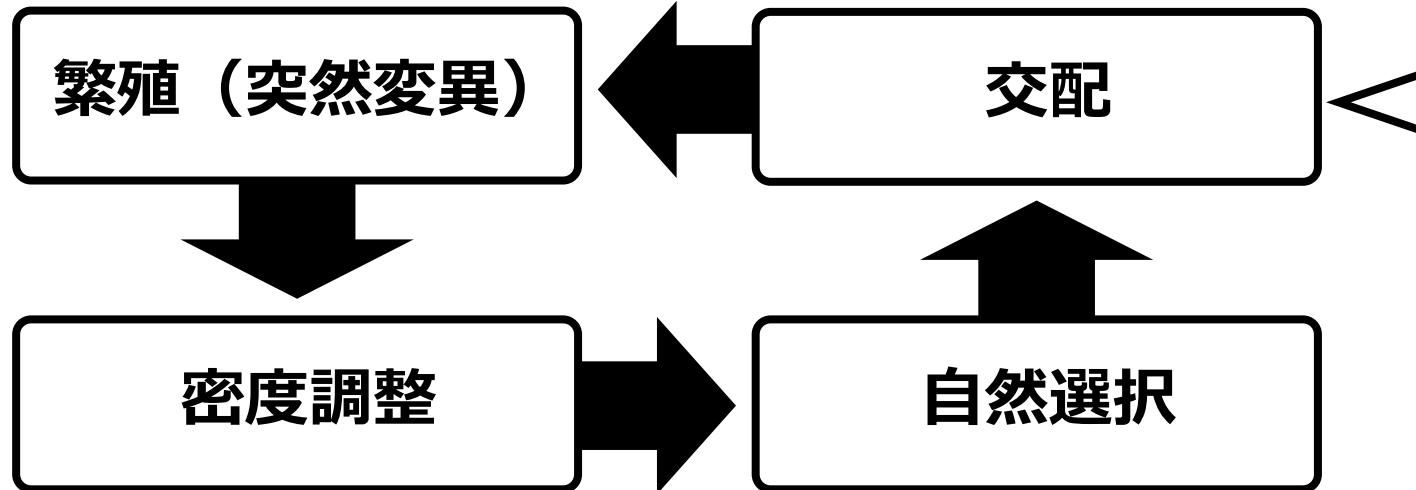
個体ベース・モデルの概要

一世代の構成

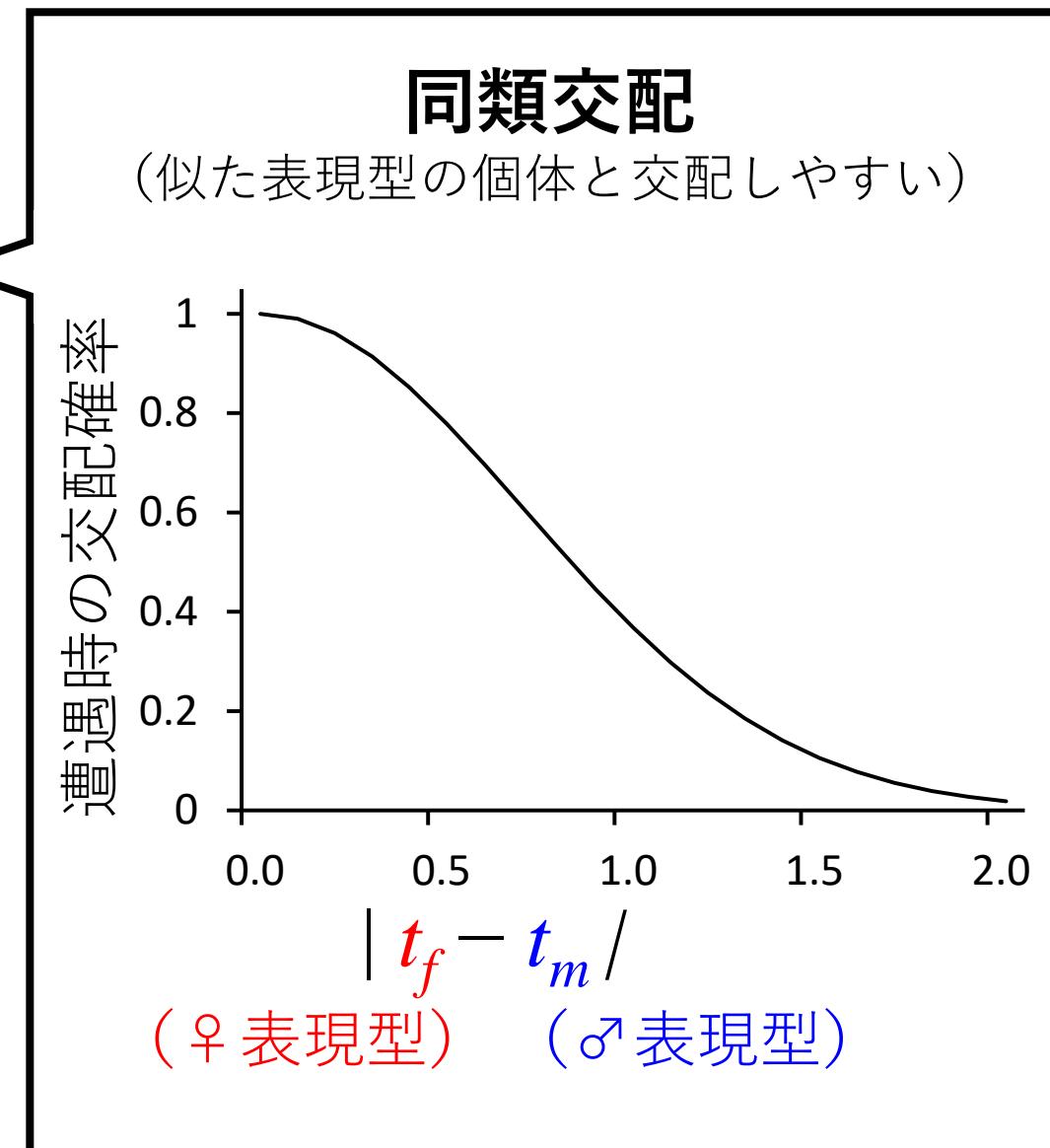


個体ベース・モデルの概要

一世代の構成

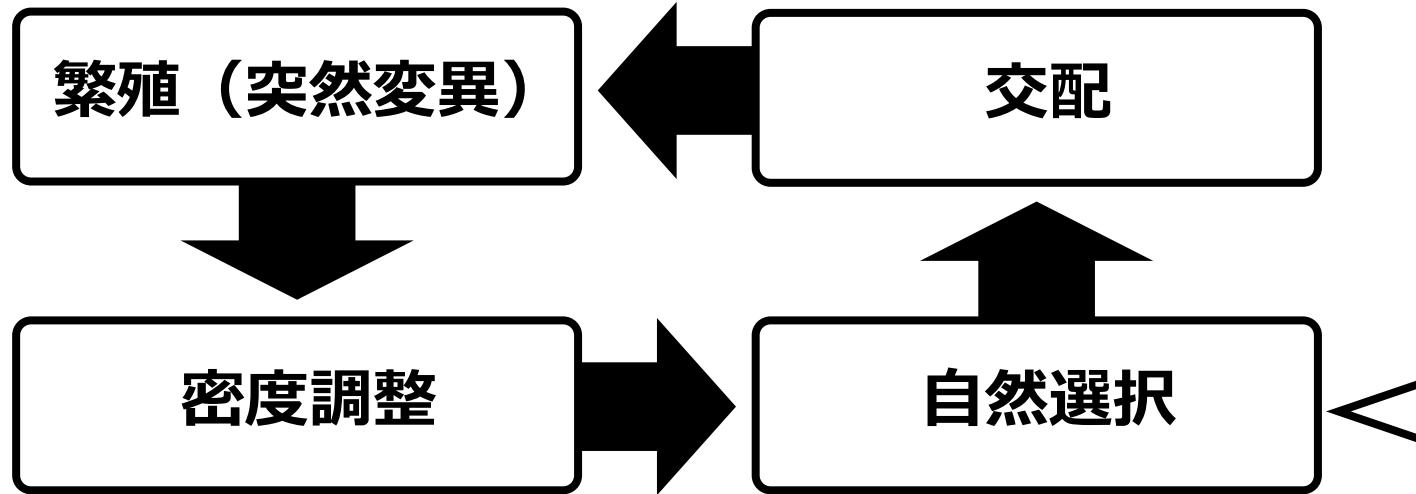


- メスの最大交配回数 = 1 回
- オスの最大交配回数 = 5 回
- メスがオスと出会う最大回数 = $0.5 \times$ オス個体数

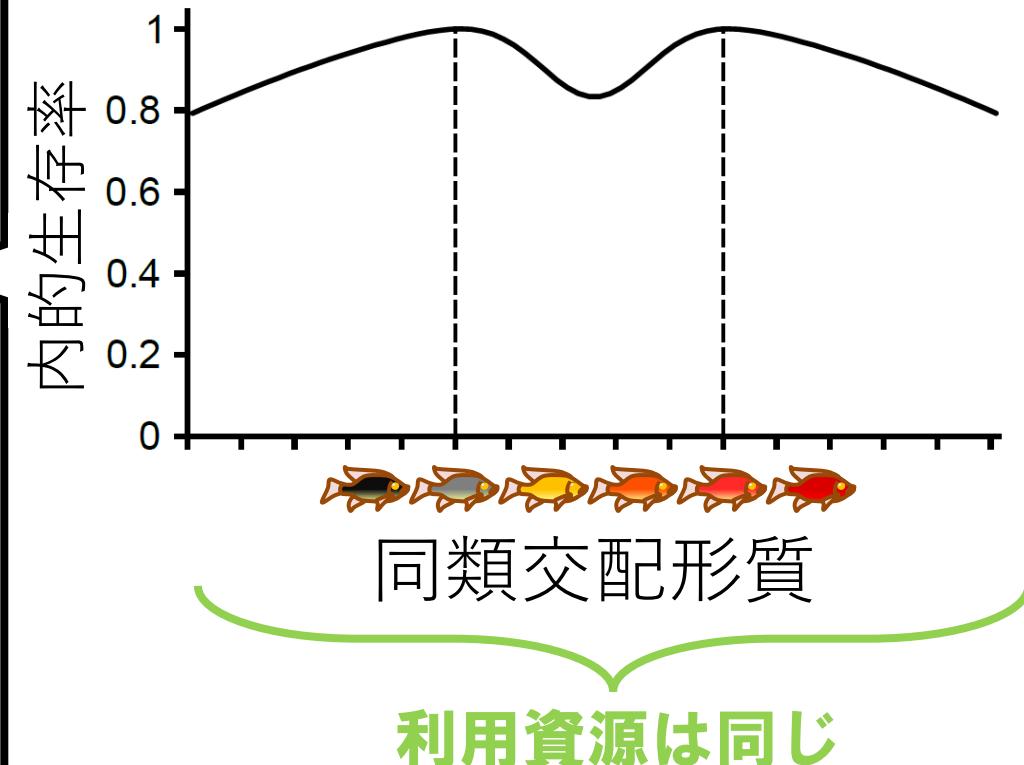


個体ベース・モデルの概要

一世代の構成

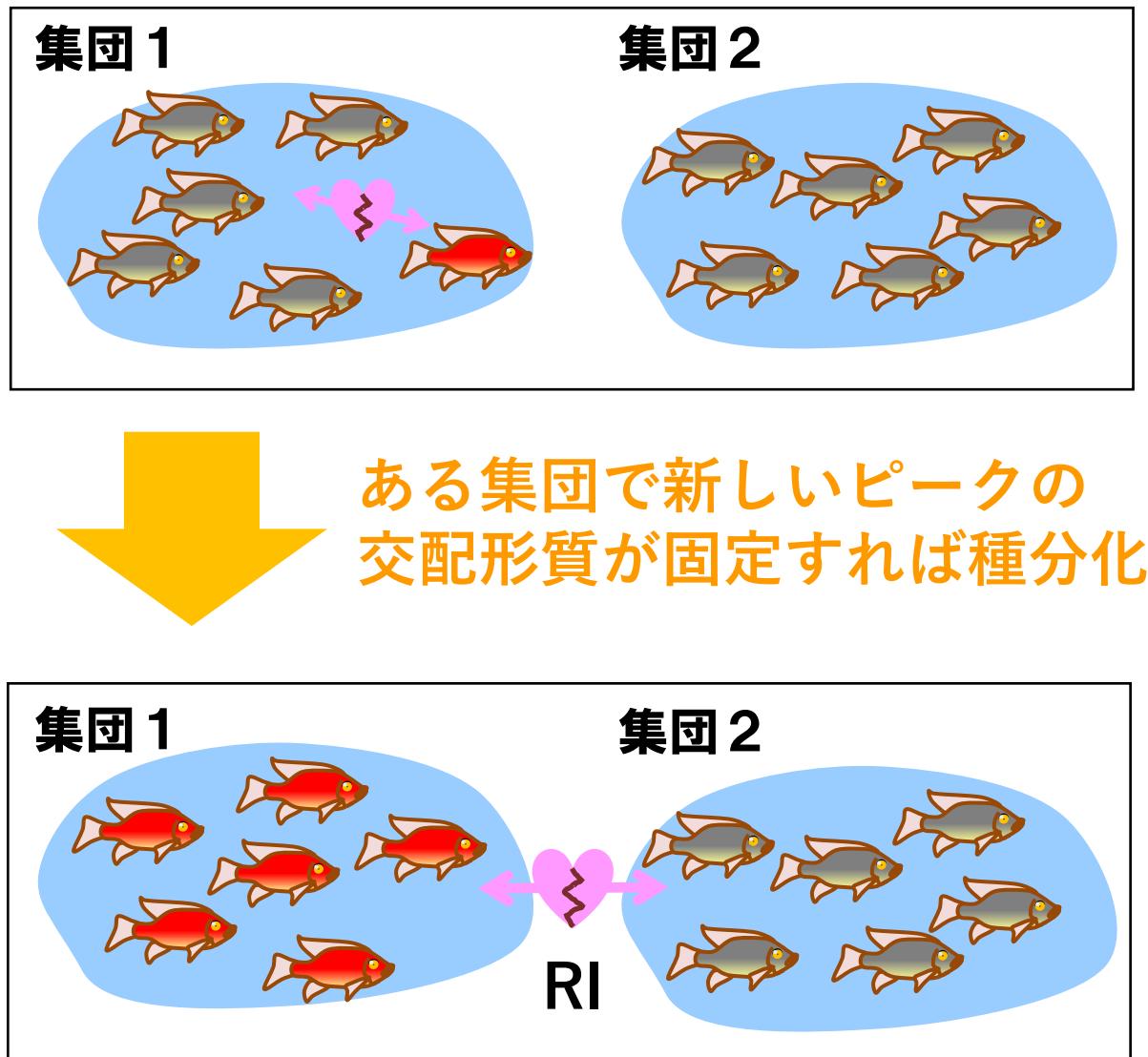
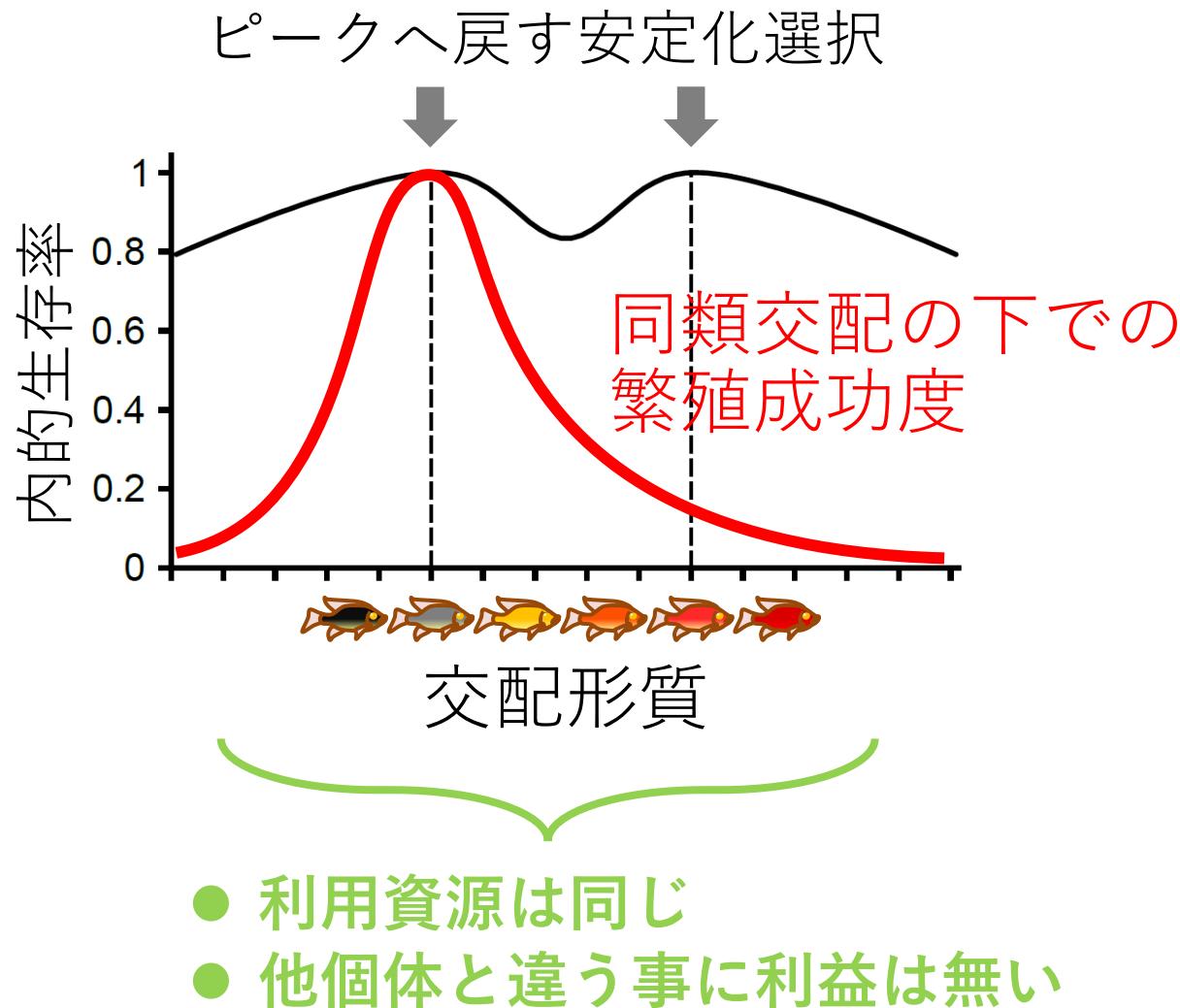


二峰型の静的な適応度地形

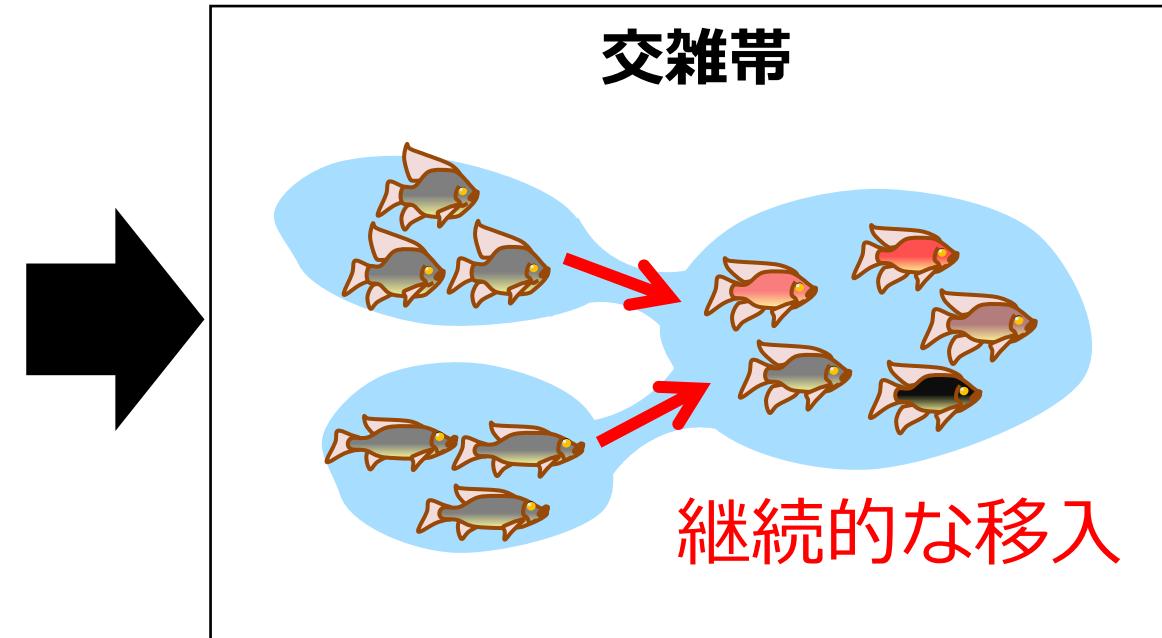
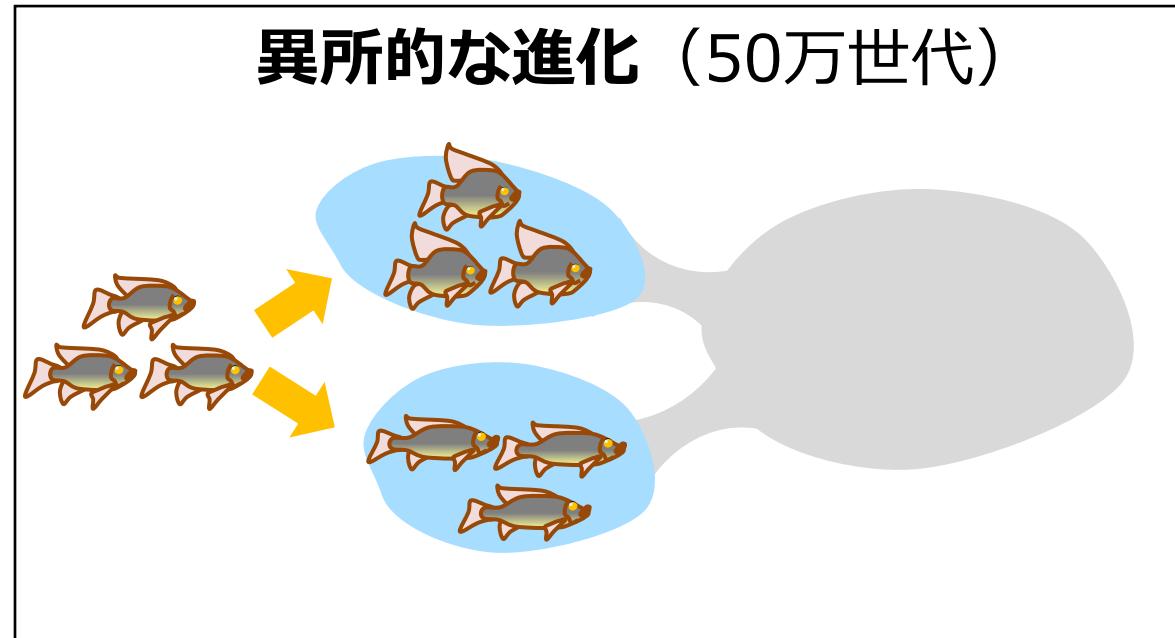


- 交配形質の表現型が完全に中立ではなく、内的な生存率にわずかに影響（例：表現型ごとに発現にかかるエネルギーが違う）
- 凸凹がある適応度地形の代表として二峰型の地形を採用

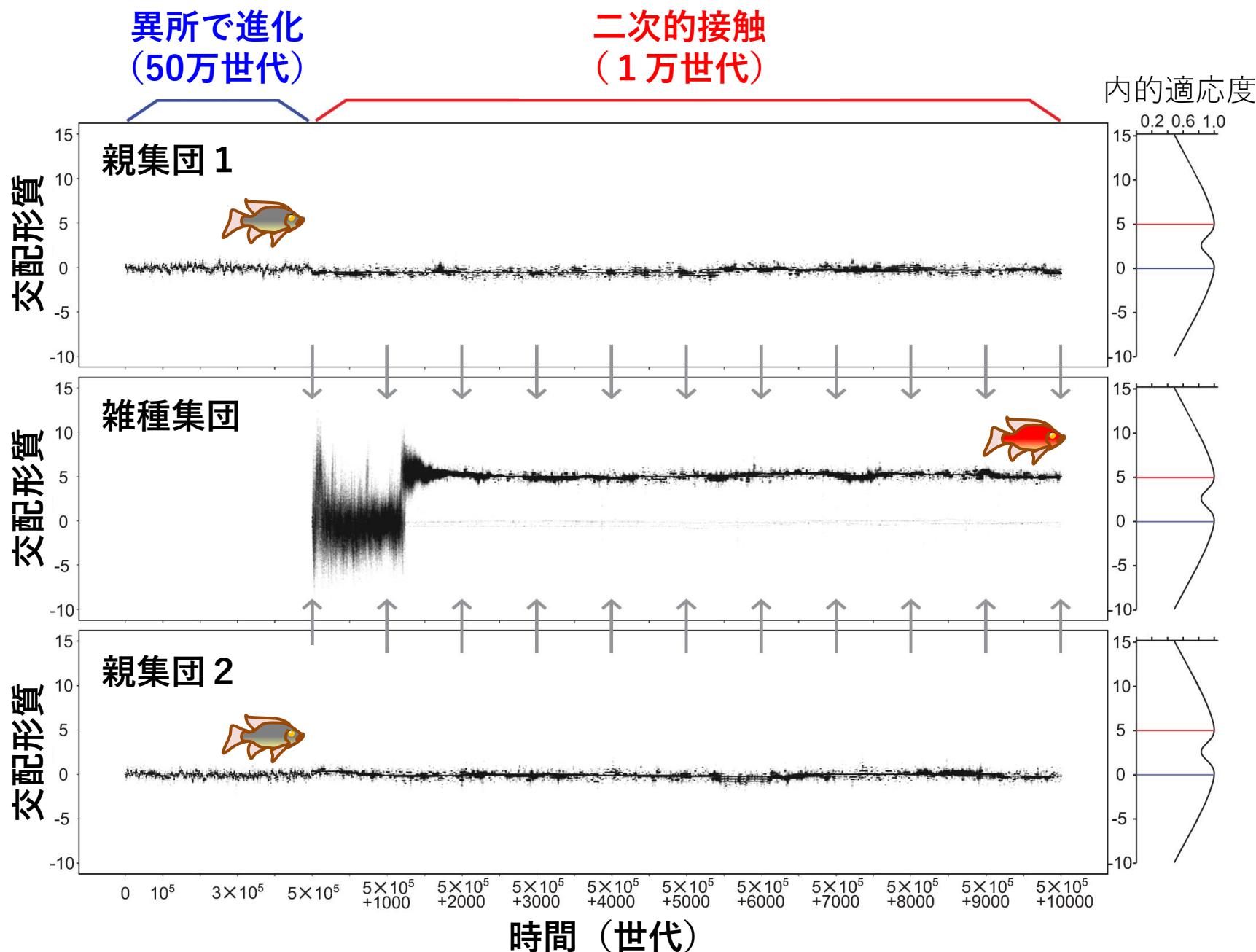
モデルの整理



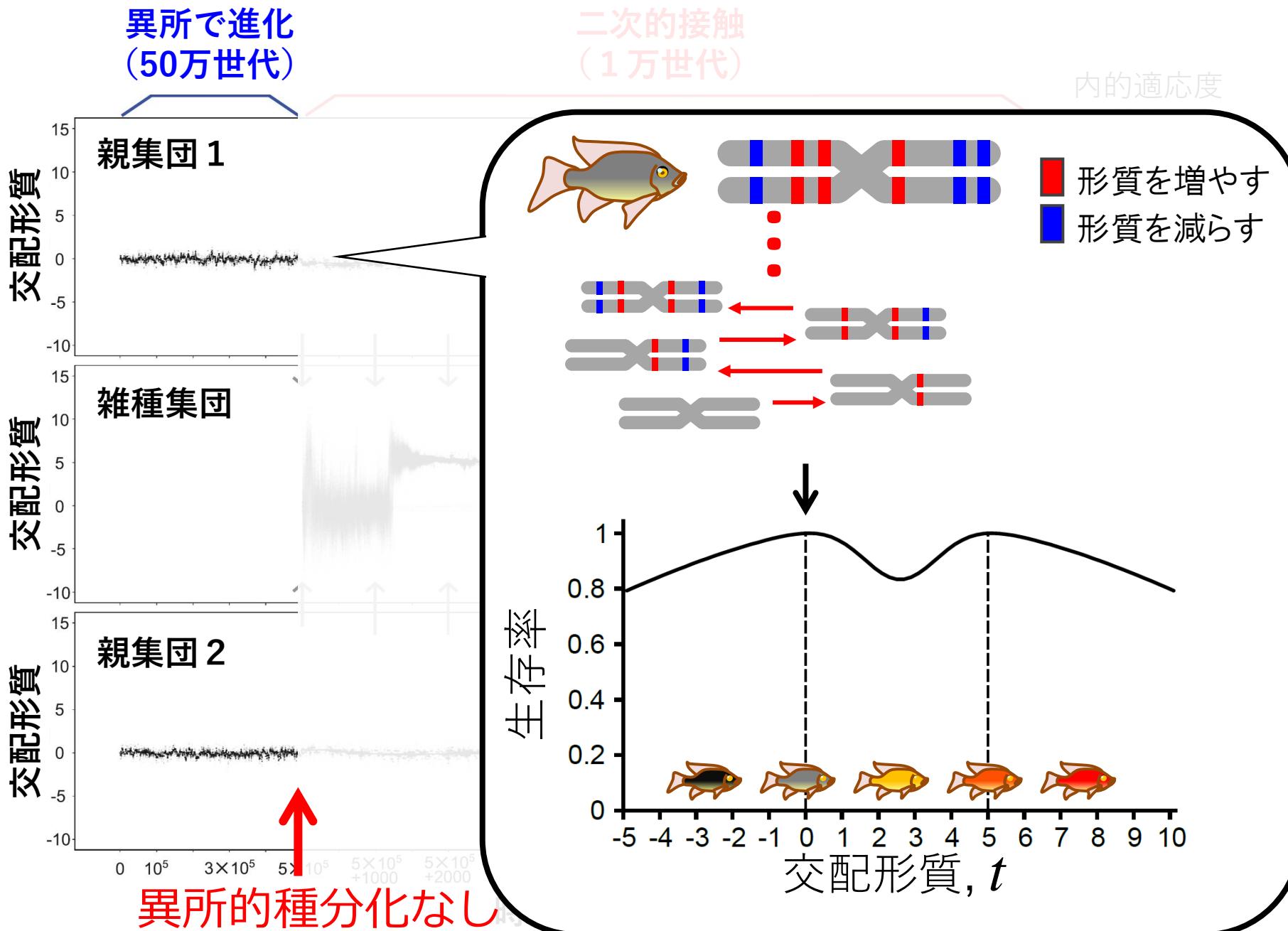
シミュレーションするシナリオ



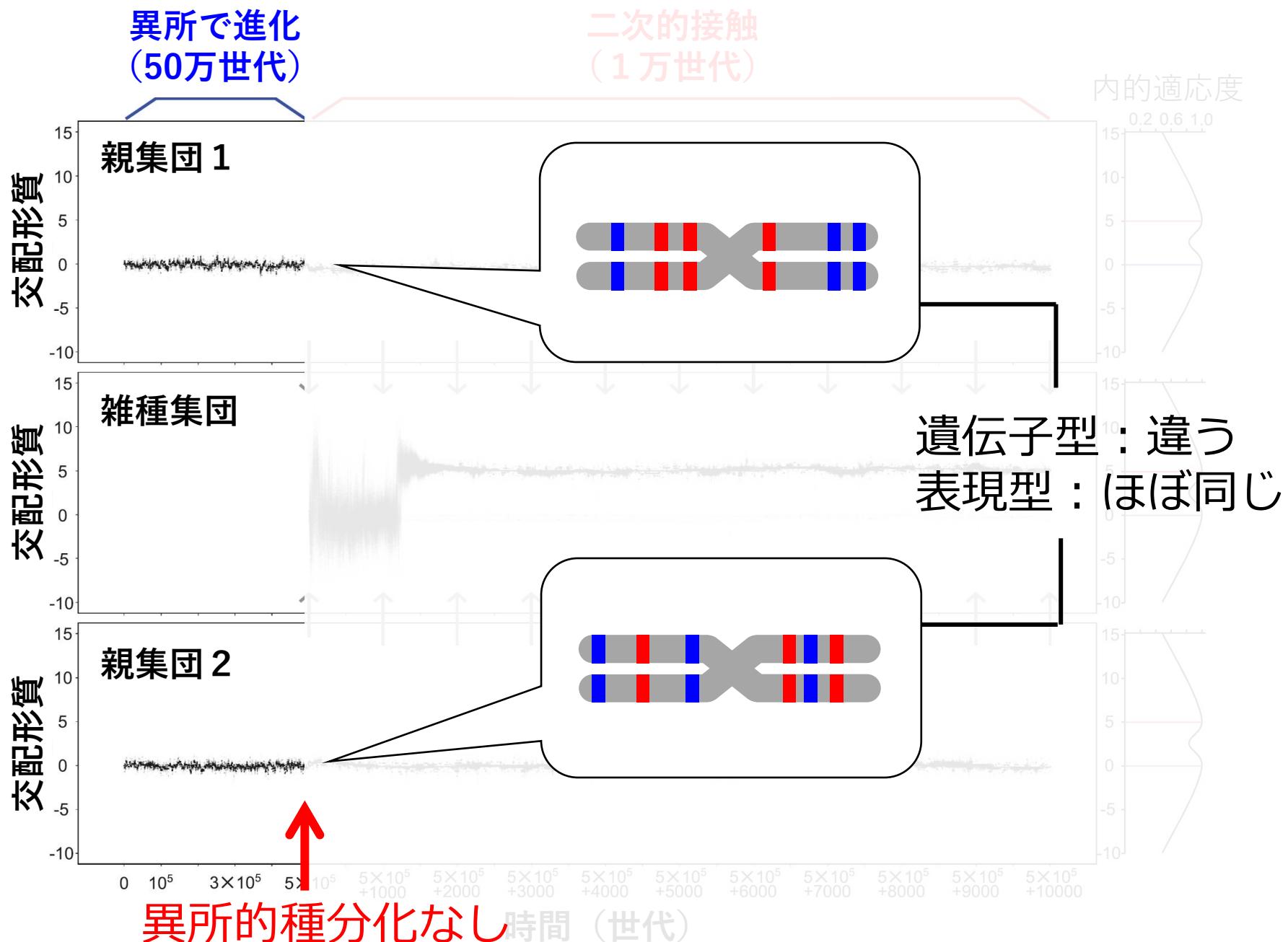
シミュレーション結果の例



シミュレーション結果の例



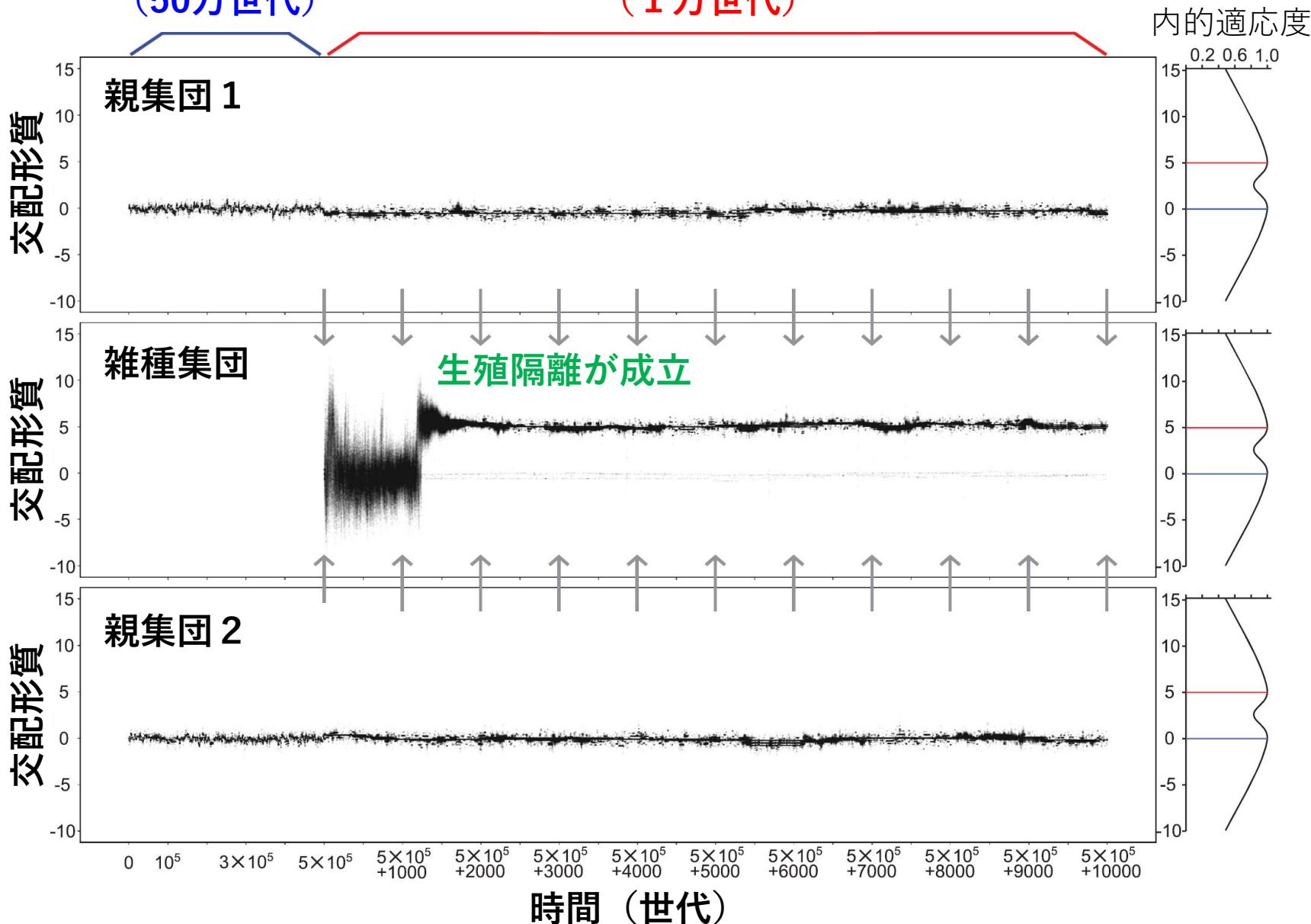
シミュレーション結果の例



シミュレーション結果の例

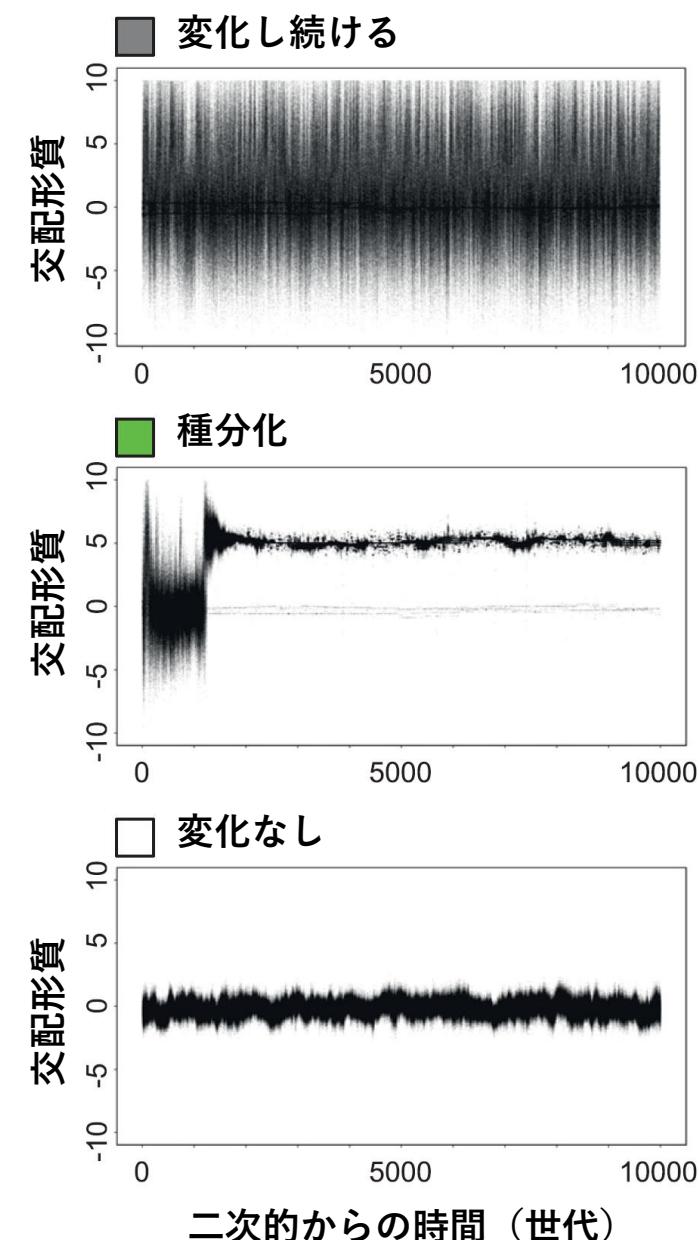
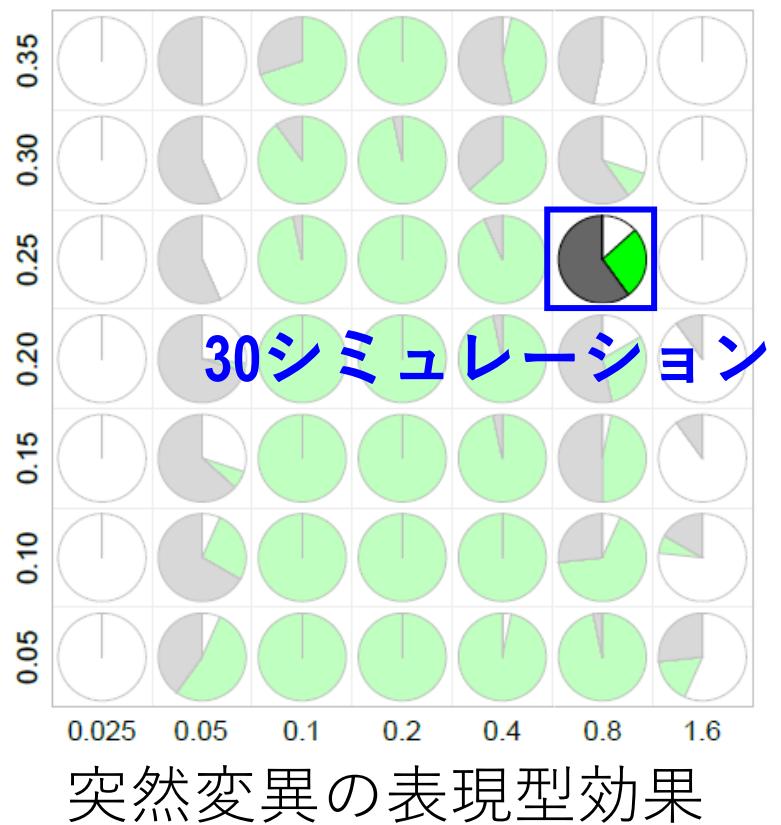
**異所で進化
(50万世代)**

二次的接触 (1万世代)

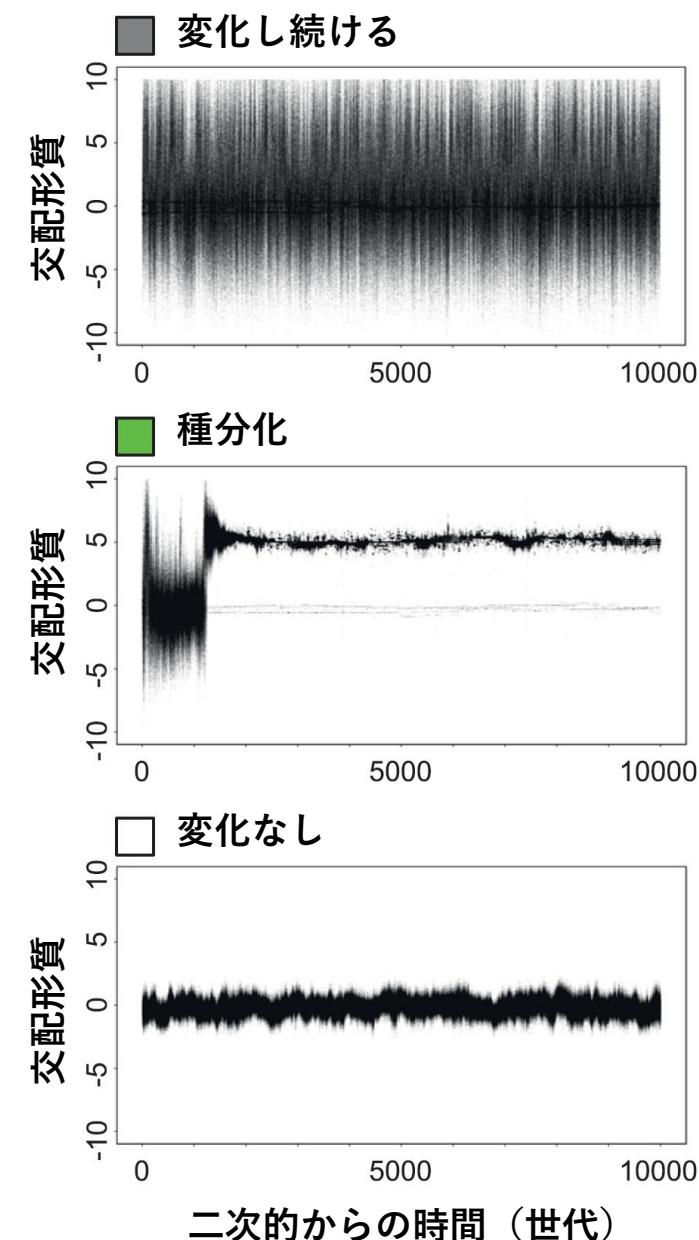
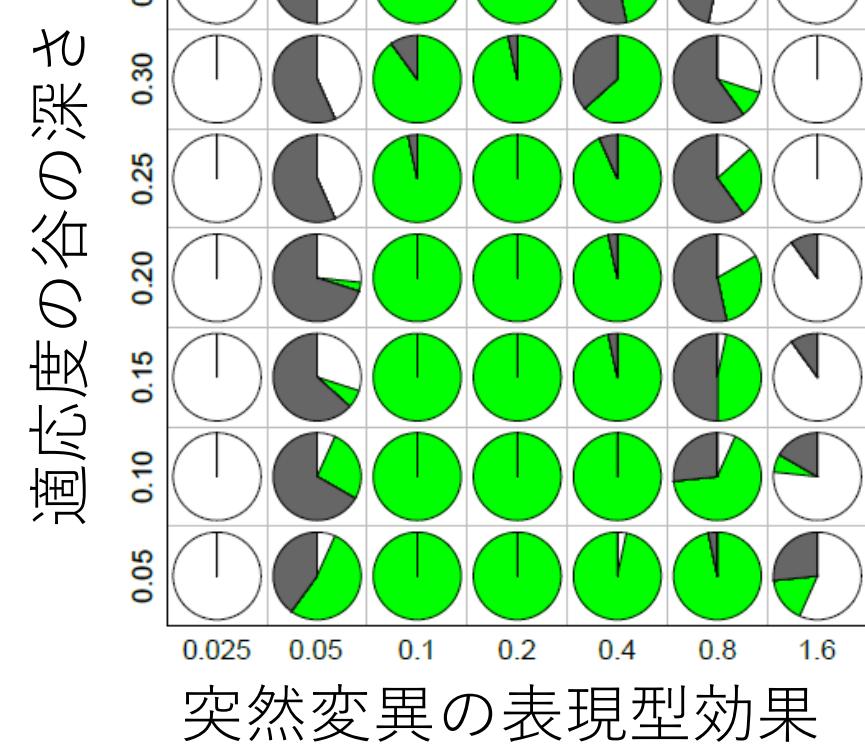


結果 1：異所的種分化が起きない条件でも雑種種分化が起きた

雑種種分化頻度
継続的移入

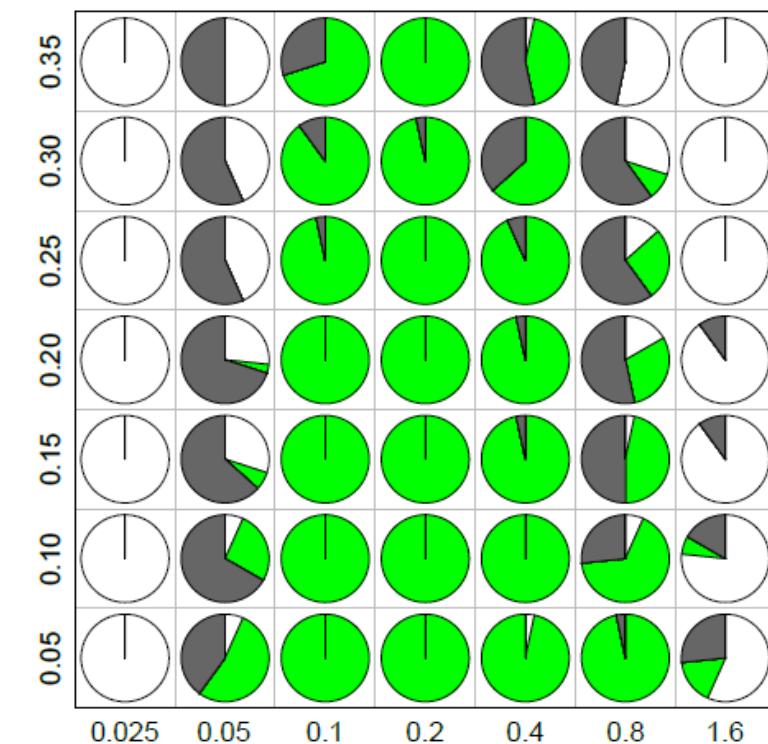


結果 1：異所的種分化が起きない条件でも雑種種分化が起きた

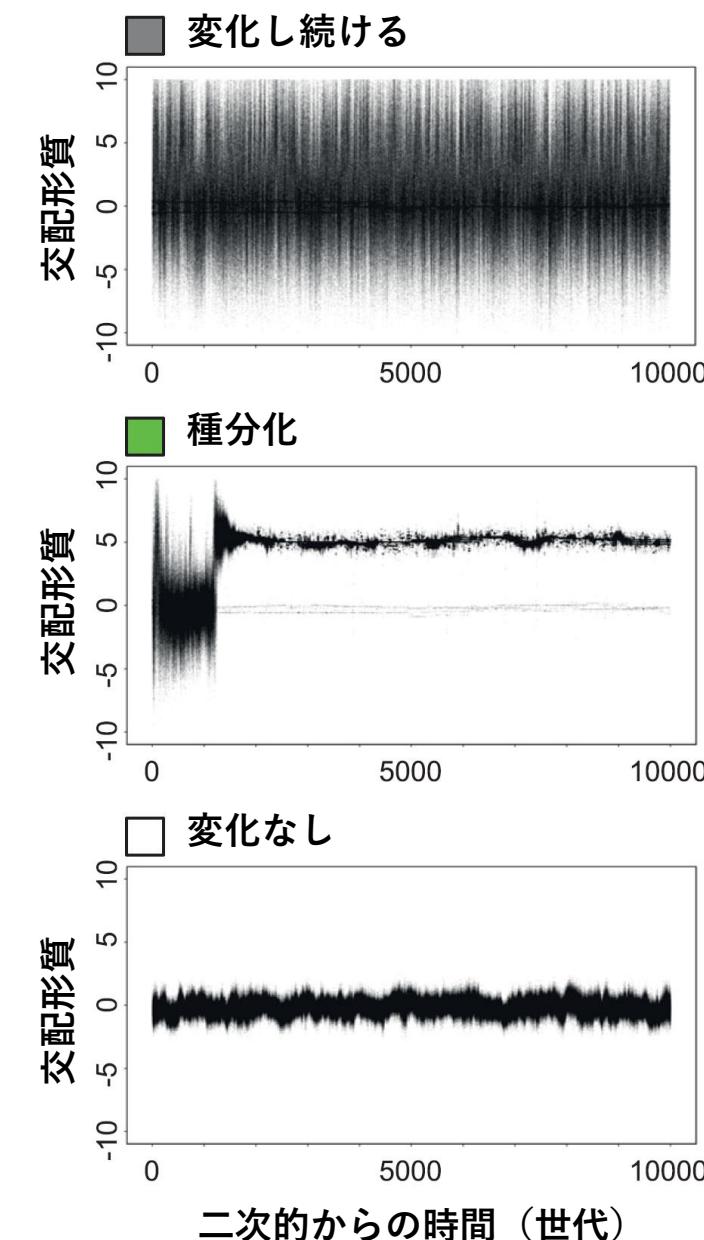
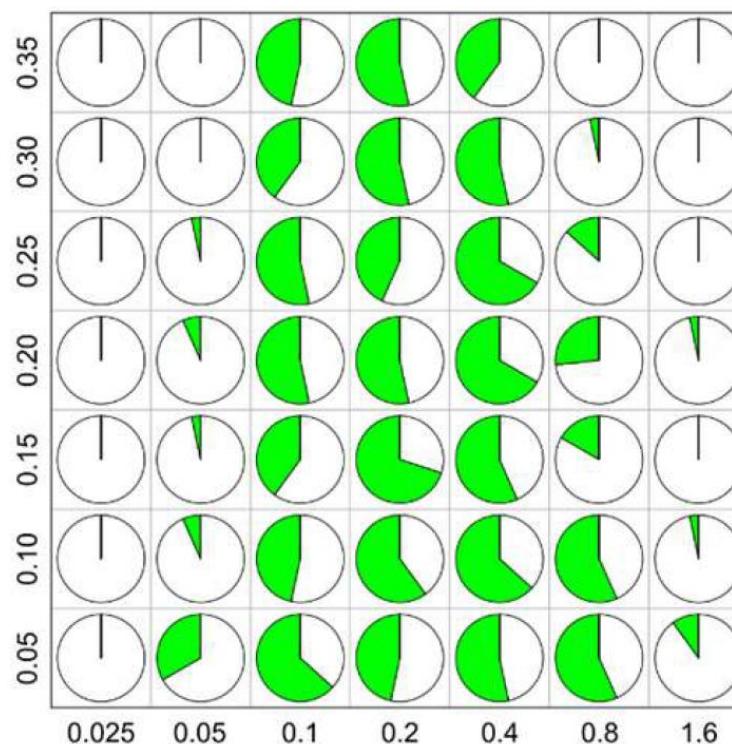


結果1：異所的種分化が起きない条件でも雑種種分化が起きた

雑種種分化頻度
継続的移入



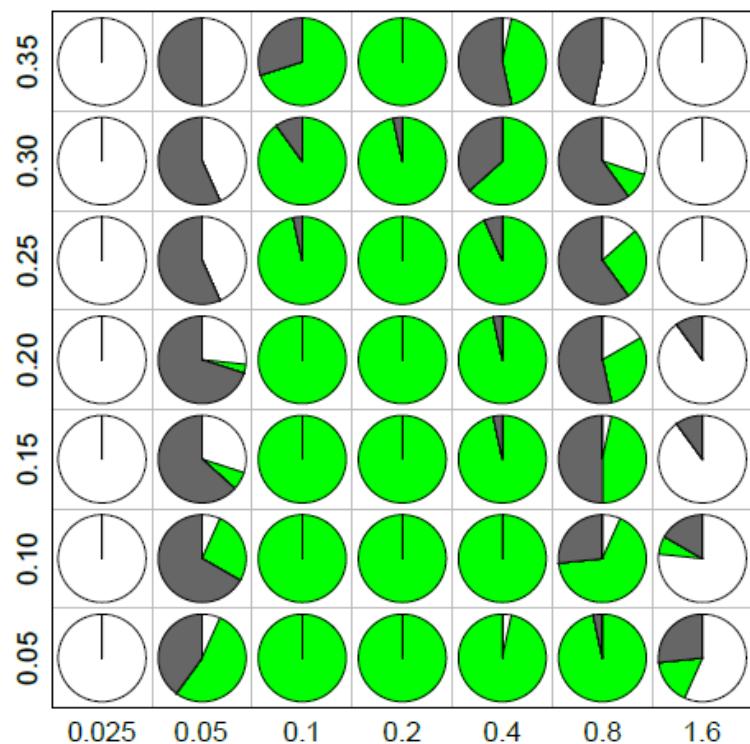
雑種種分化頻度
一度の移入



結果 1：異所的種分化が起きない条件でも雑種種分化が起きた

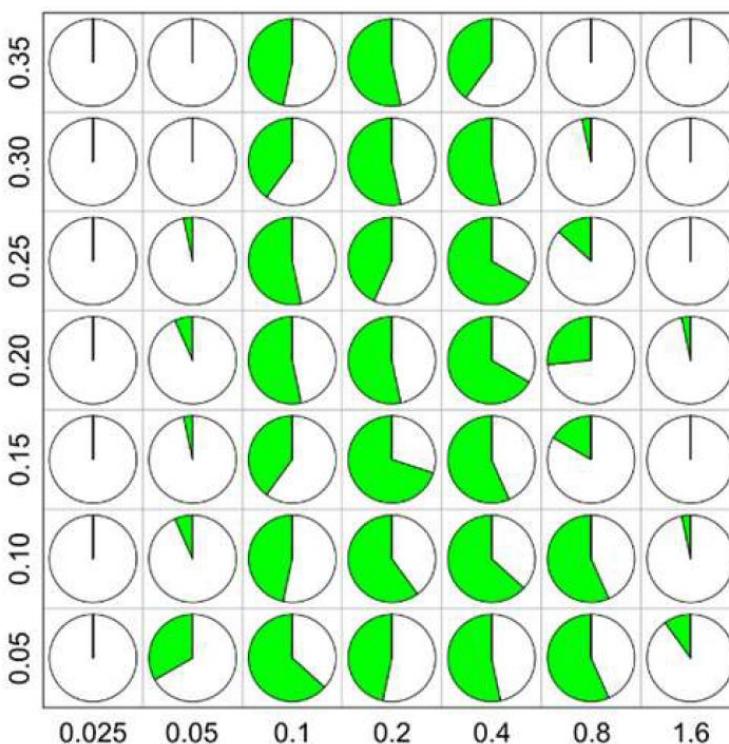
雑種種分化頻度
継続的移入

適応度の谷の深さ

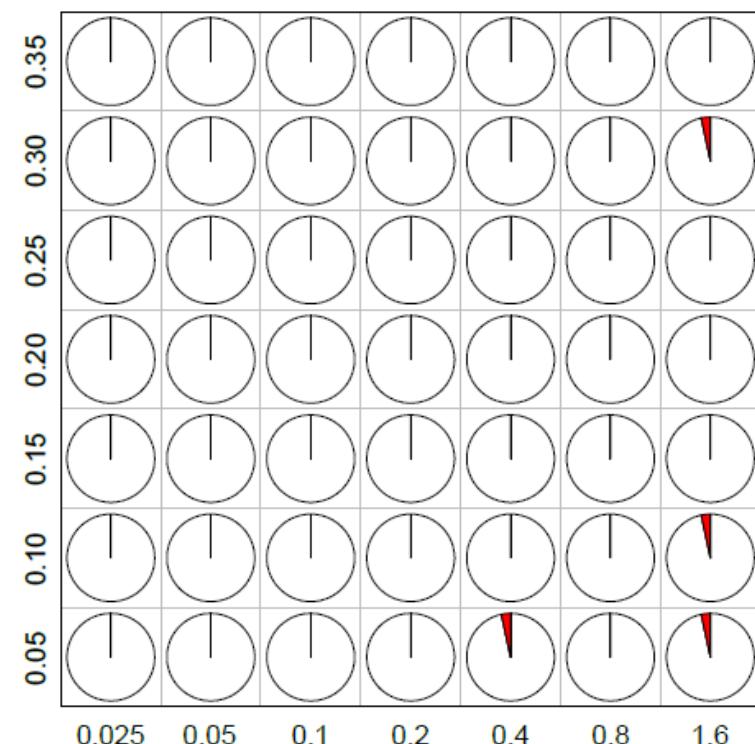


平均移住個体数／世代 = 10

雑種種分化頻度
一度の移入

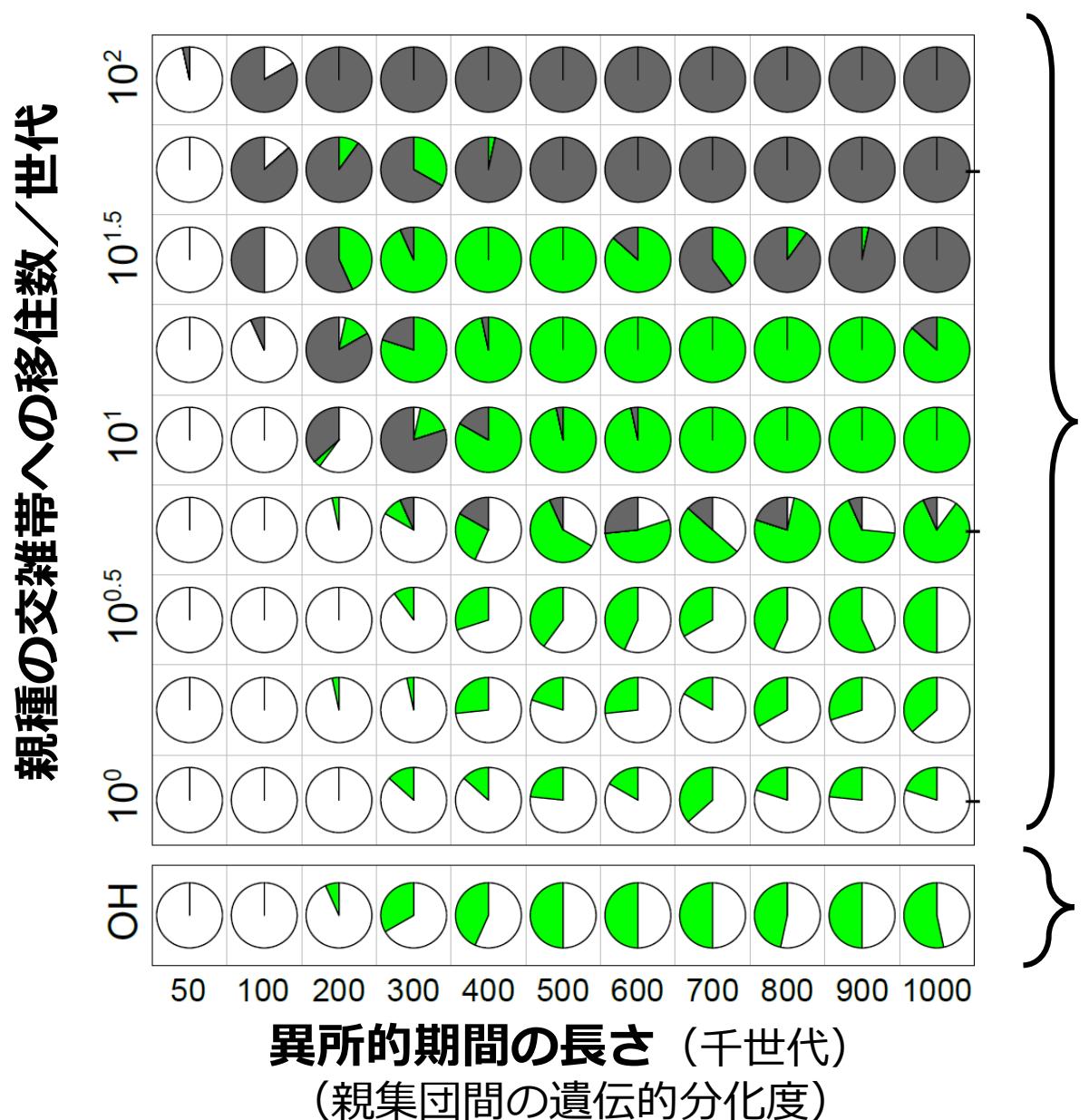


親系統が雑種形成前に
種分化した頻度



□ 変化なし ■ 変化し続ける
■ 種分化 ■ 異所的種分化

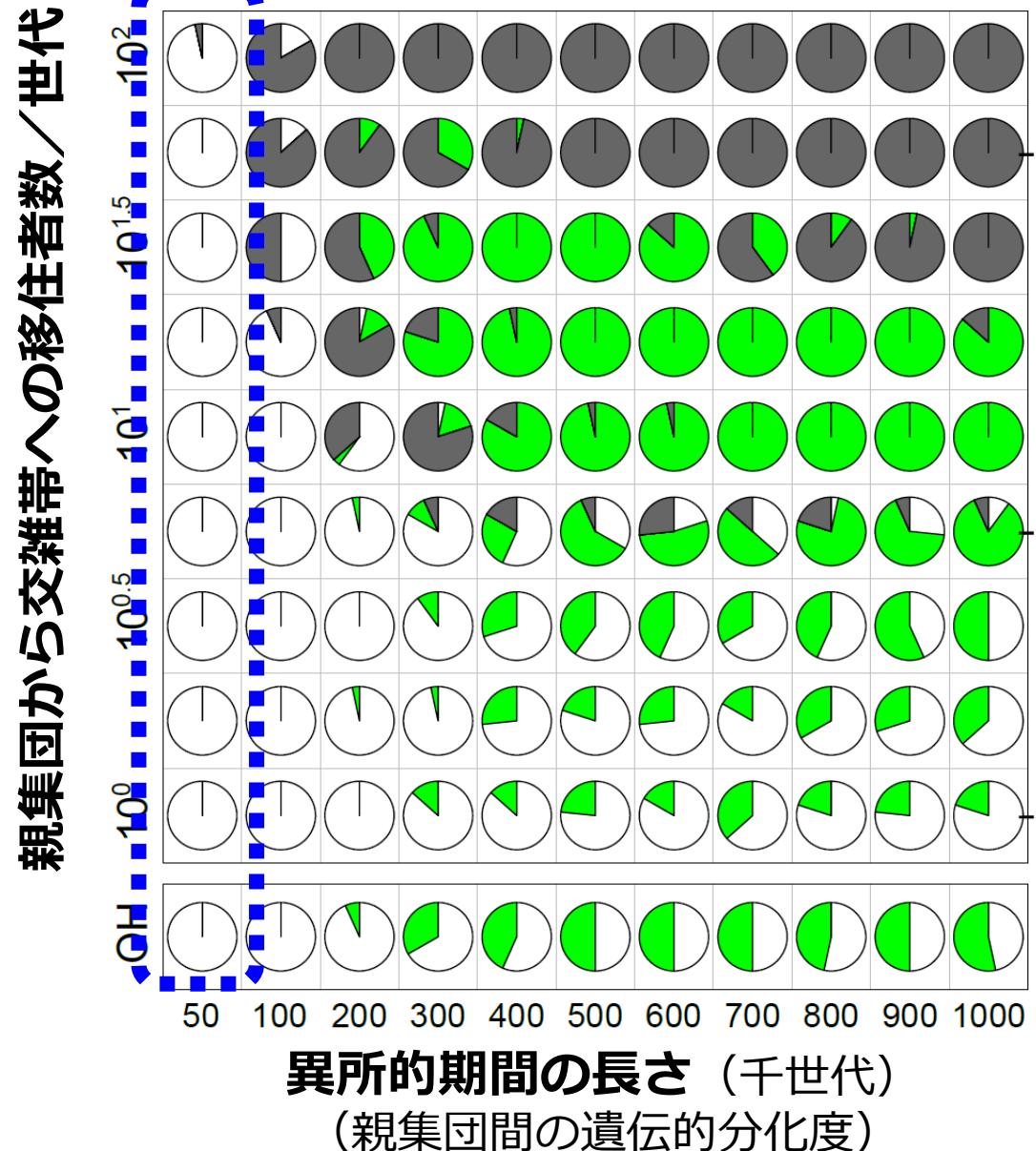
結果 2：親種の適度な継続的移入が種分化確率を高める



継続的に移入
(交雑帶)

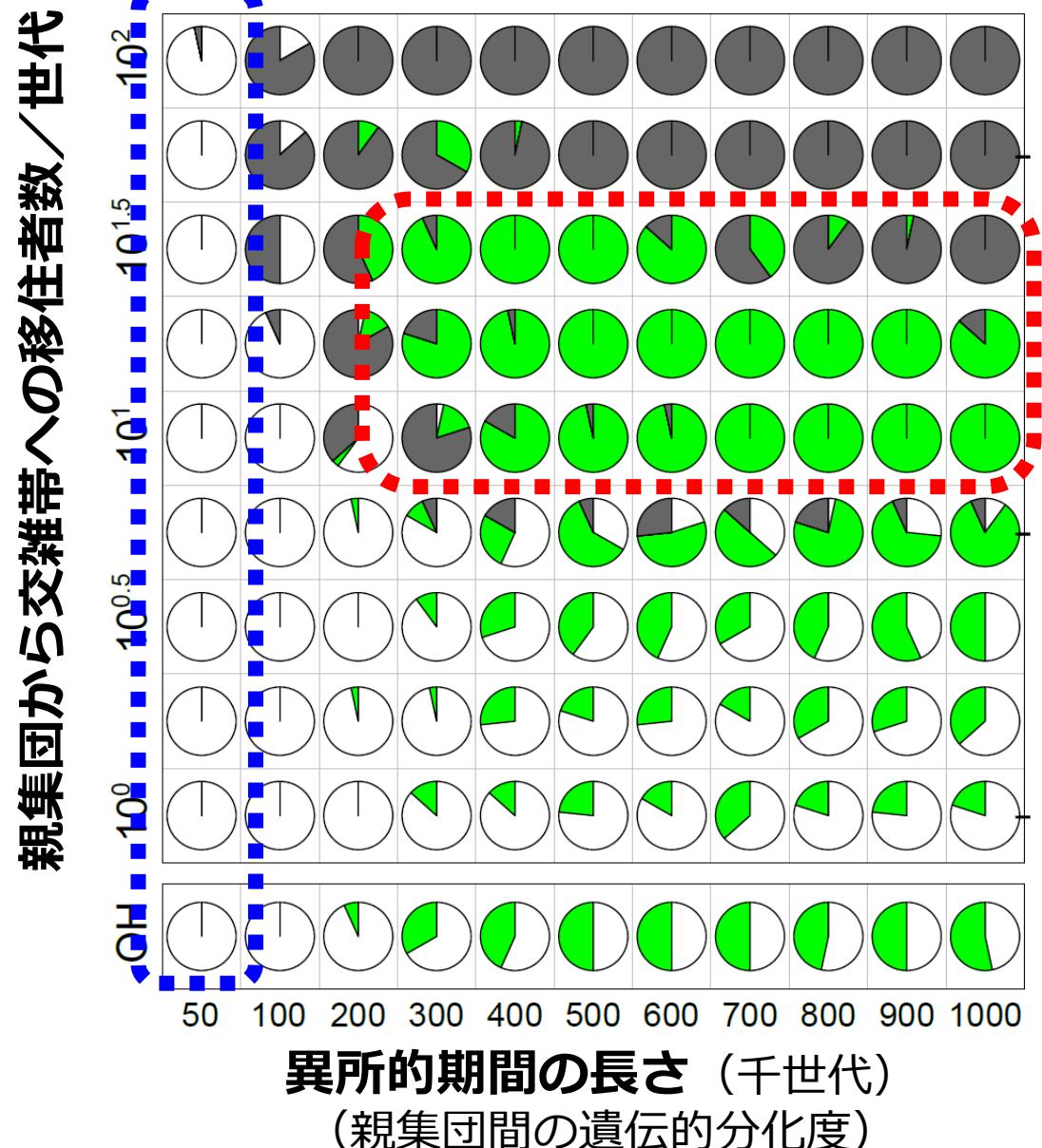
雑種集団設立時に
一度だけ大移入

結果 2：親種の適度な継続的移入が種分化確率を高める



親系統間に**十分な遺伝的分化**（長い異所的期間）がないと雜種種分化しない

結果 2：親種の適度な継続的移入が種分化確率を高める



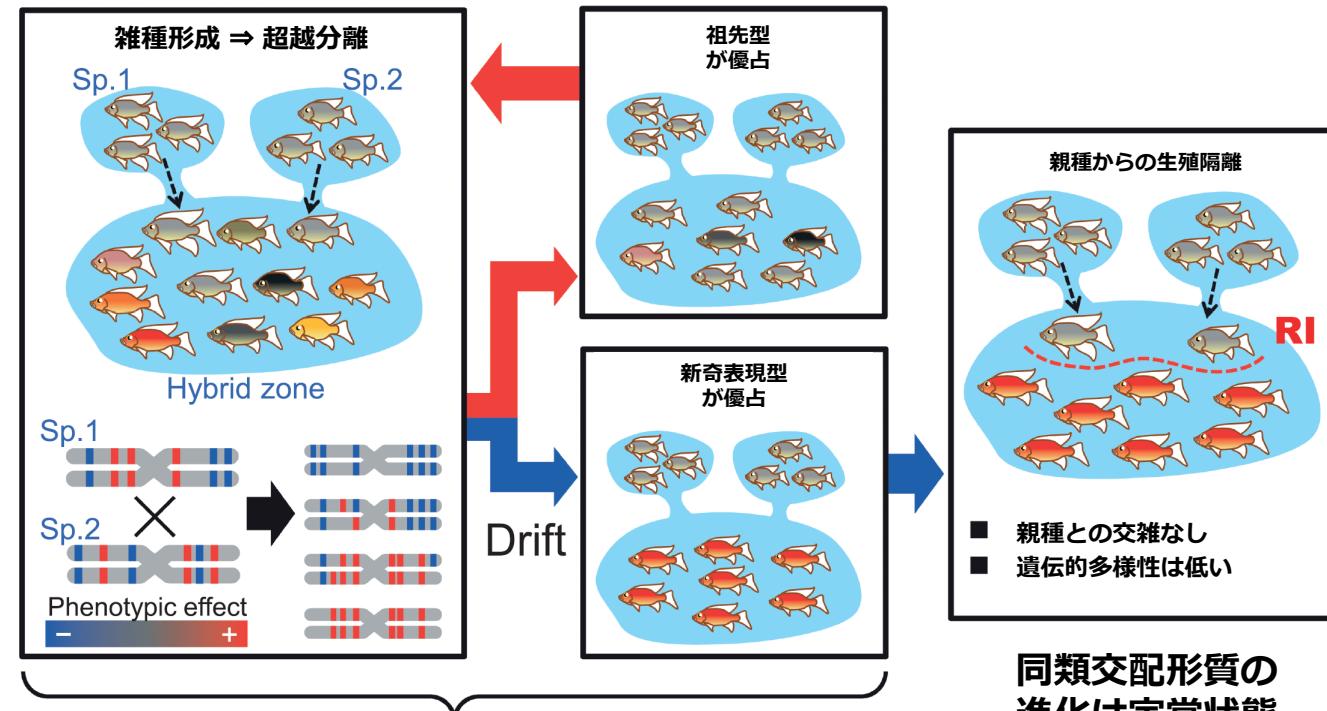
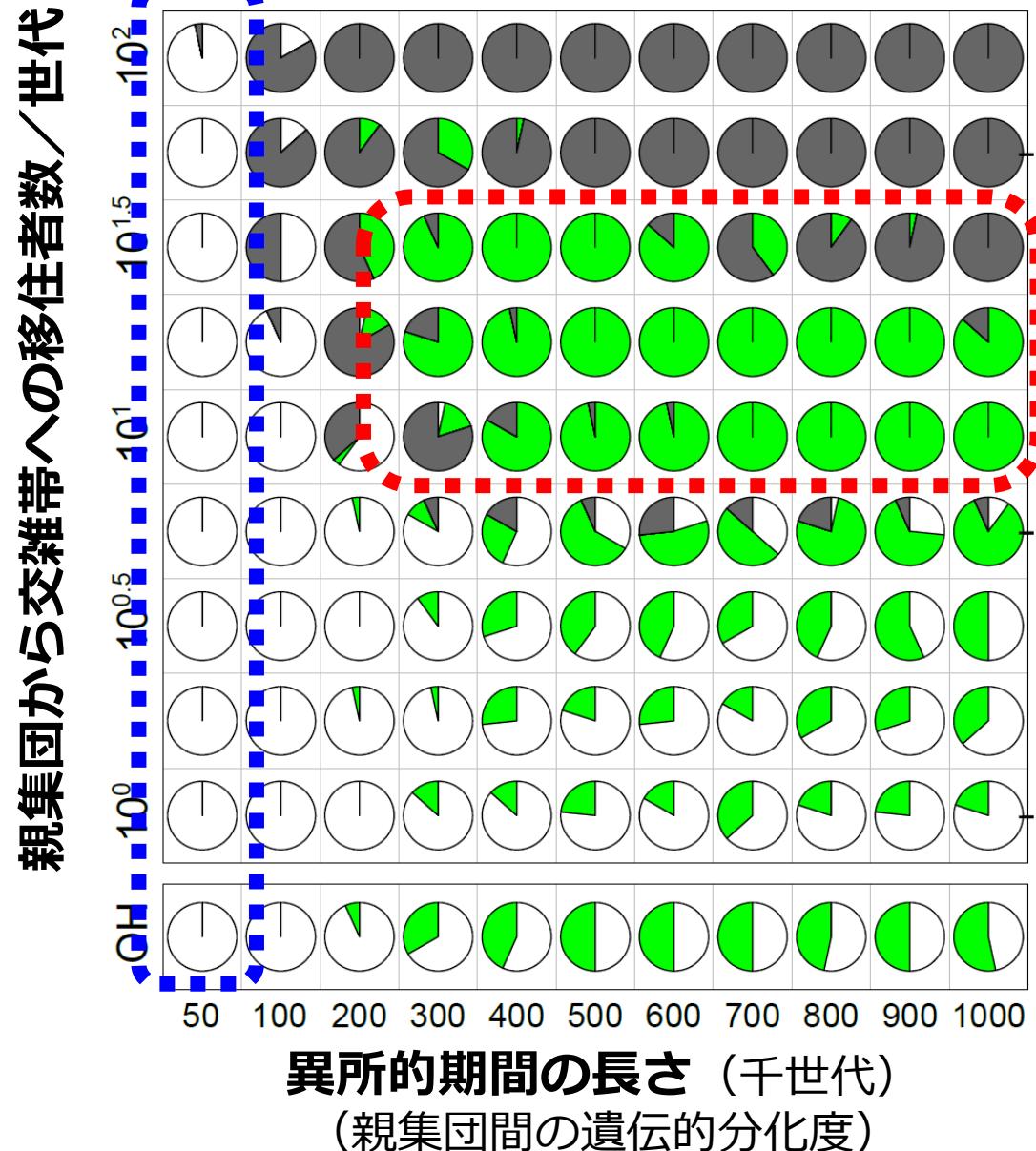
親系統間に **十分な遺伝的分化** (長い異所的期間) がないと雑種種分化しない

分化した系統間の二次的交雑帯



- 移入率が高すぎなければ、**交配形質の超越分離**による種分化が可能
- **中程度の移入率**で種分化率最大

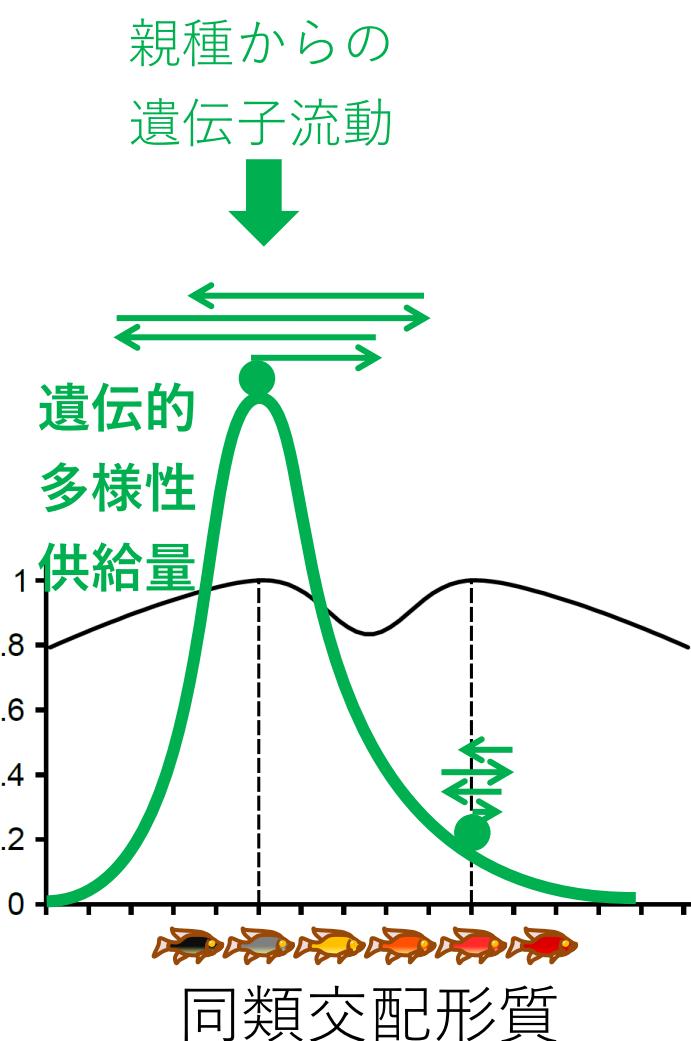
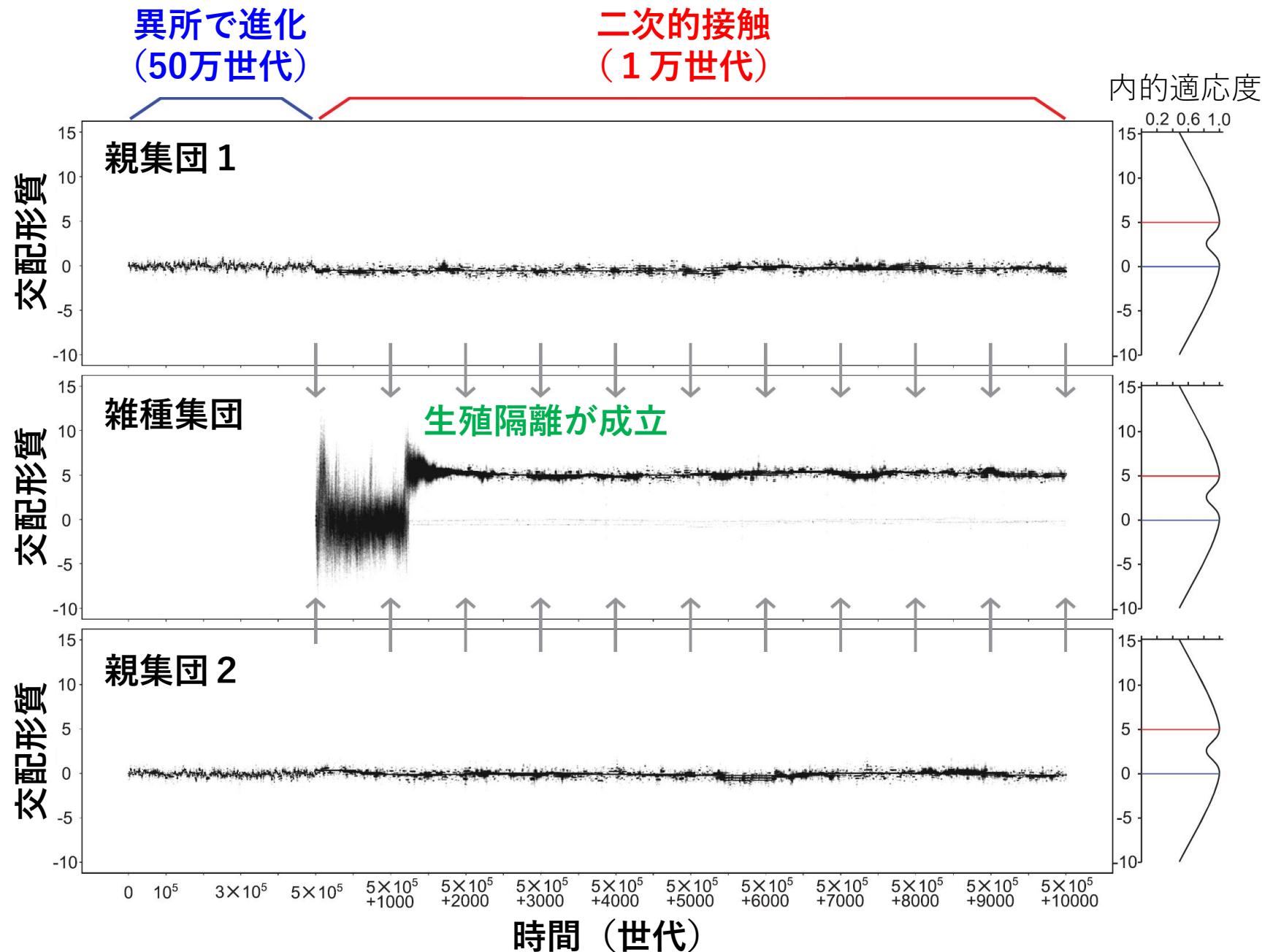
結果 2：親種の適度な継続的移入が種分化確率を高める



親種との継続的な交雑
⇒ 同類交配形質の偶発進化を促進し続ける

同類交配形質の進化は定常状態

シミュレーション結果の例



ここまでまとめ

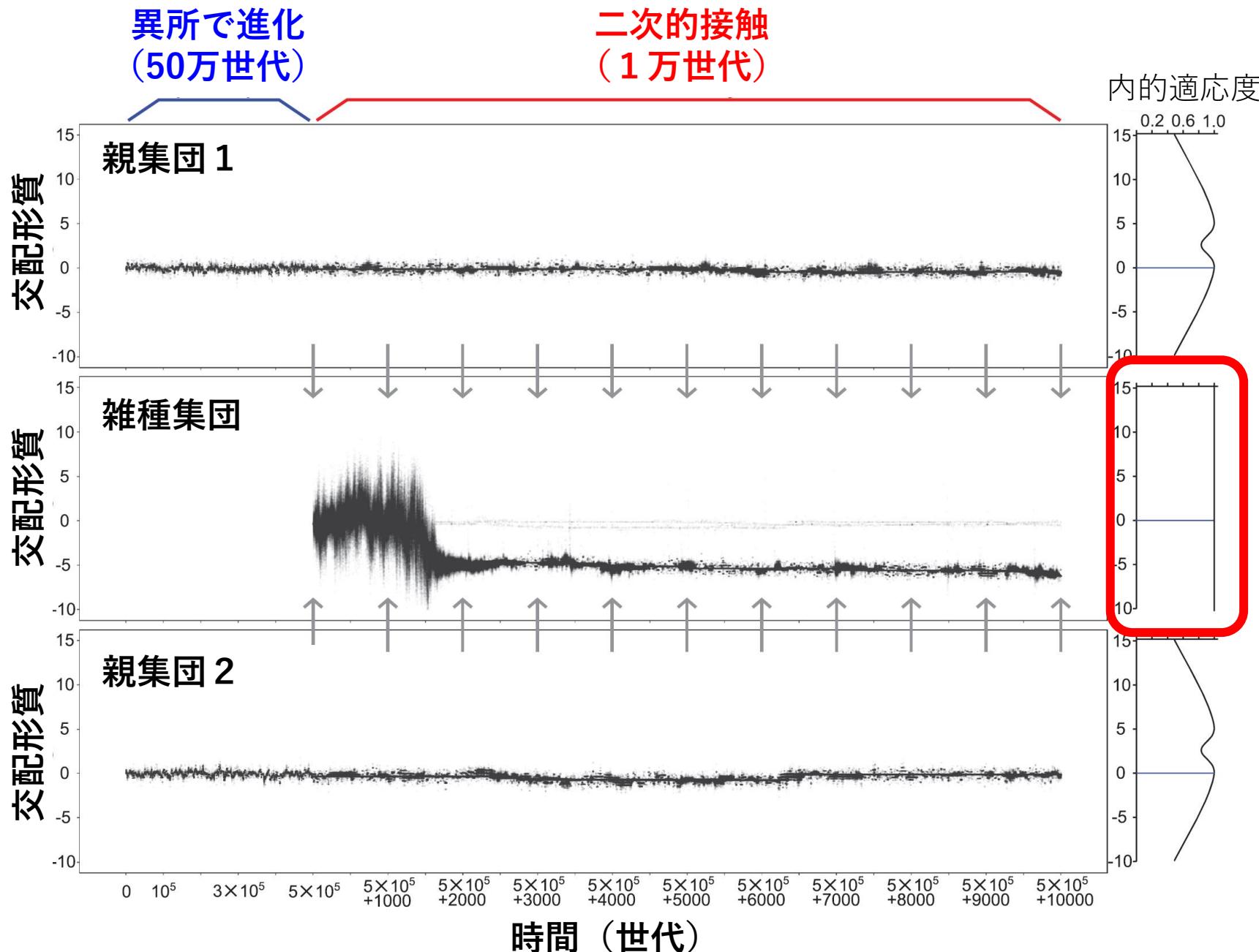
- 性選択と安定化自然選択が同類交配形質の変化を抑制 ⇒ 雑種形成なしでは種分化は難しかった
- 雜種集団では同類交配形質の超越分離が新種の形成を促進
 - 同類交配形質の新奇表現型が偶発的に固定
- 雑種形成が繰り返し起きる交雑帯で種分化確率が上昇
 - 雜種形成が遺伝的多様性を生み出し続け、同類交配形質が変化し続ける
 - 同類交配形質の進化は親種からの生殖隔離が成立するまで停止しない
 - 移住率が中程度の場合、雑種種分化がほぼ確実に起きた

ここまでまとめ

- 性選択と安定化自然選択が同類交配形質の変化を抑制 ⇒ 雑種形成なしでは種分化は難しかった
- 雜種集団では同類交配形質の超越分離が新種の形成を促進
 - 同類交配形質の新奇表現型が偶発的に固定
- 雑種形成が繰り返し起きる交雑帯で種分化確率が上昇
 - 雜種形成が遺伝的多様性を生み出し続け、同類交配形質が変化し続ける
 - 同類交配形質の進化は親種からの生殖隔離が成立するまで停止しない
 - 移住率が中程度の場合、雑種種分化がほぼ確実に起きた

新規表現型が元々の表現型より適応度が高い必要は無い

新奇交配形質の進化に自然選択は不要か？

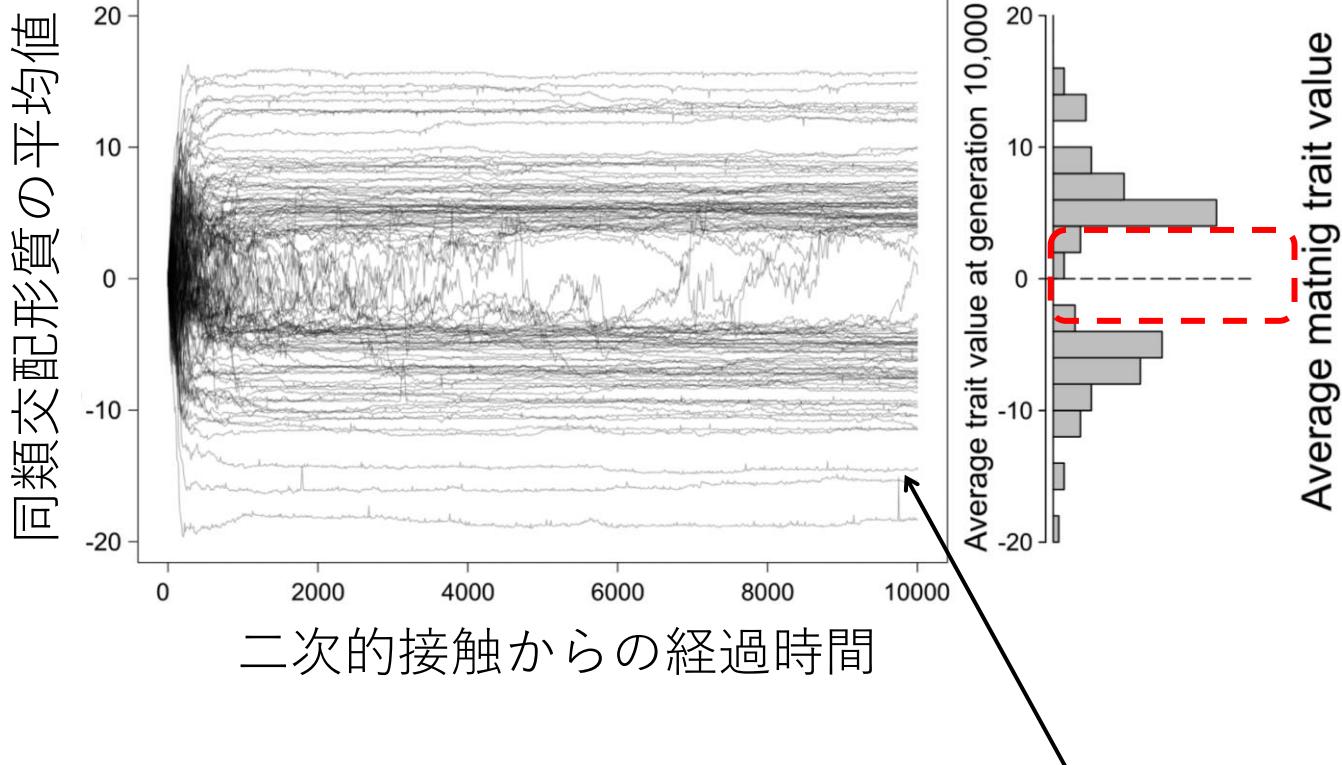


新奇交配形質の進化に自然選択は不要か？

120回のシミュレーションにおける同類交配形質の平均値の軌跡

(a)

継続的な移入

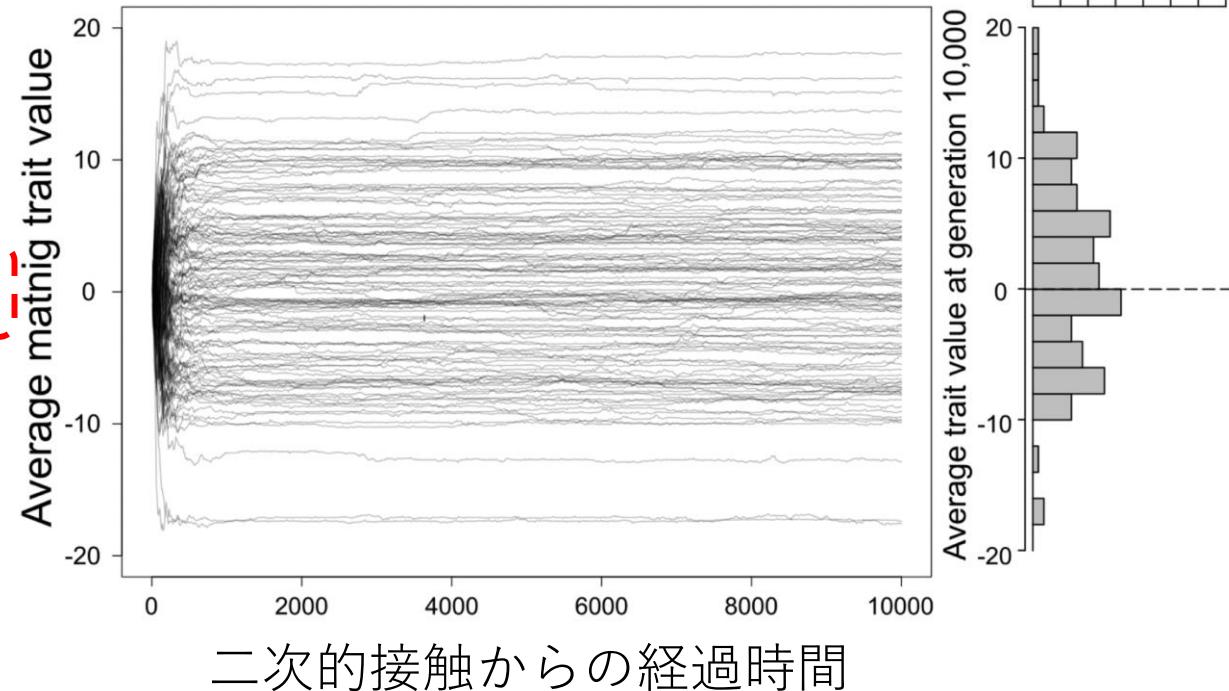


(c)

雑種集団設立時のみ大移入

(c)

雑種集団設立時のみ大移入



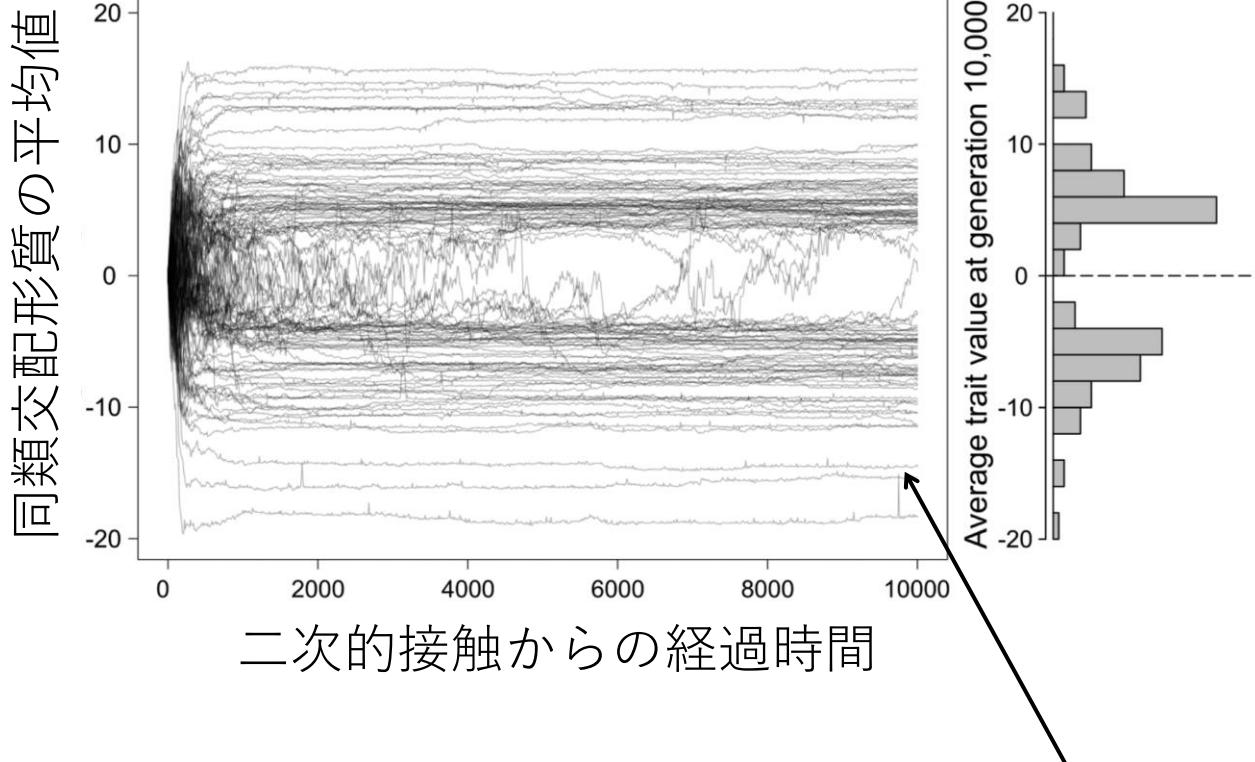
一本の線が
一回のシミュレーション

新奇交配形質の進化に自然選択は不要か？

120回のシミュレーションにおける同類交配形質の平均値の軌跡

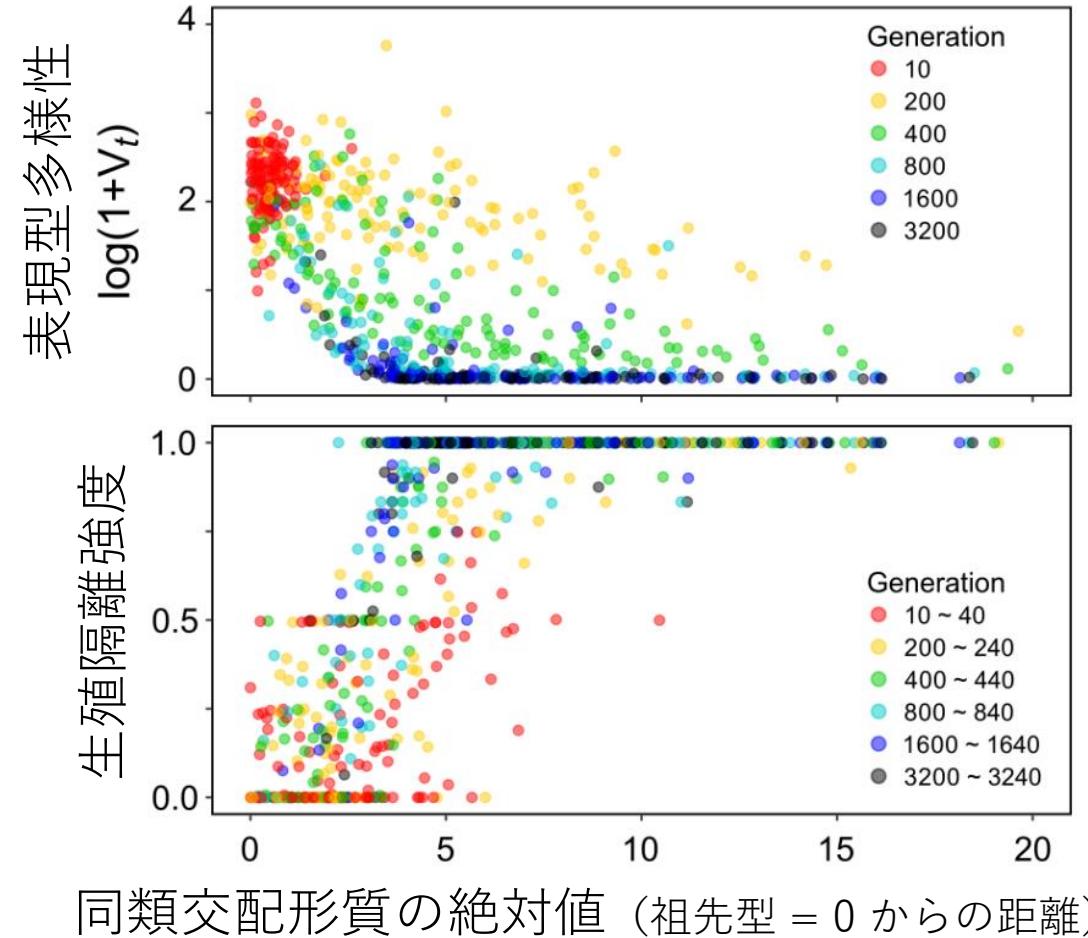
(a)

継続的な移入



一本の線が
一回のシミュレーション

(c)

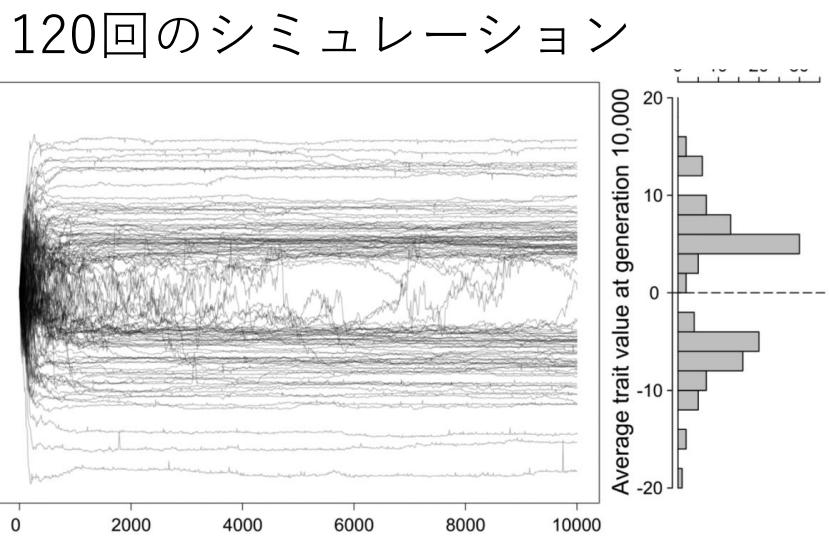
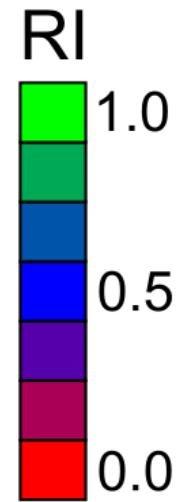
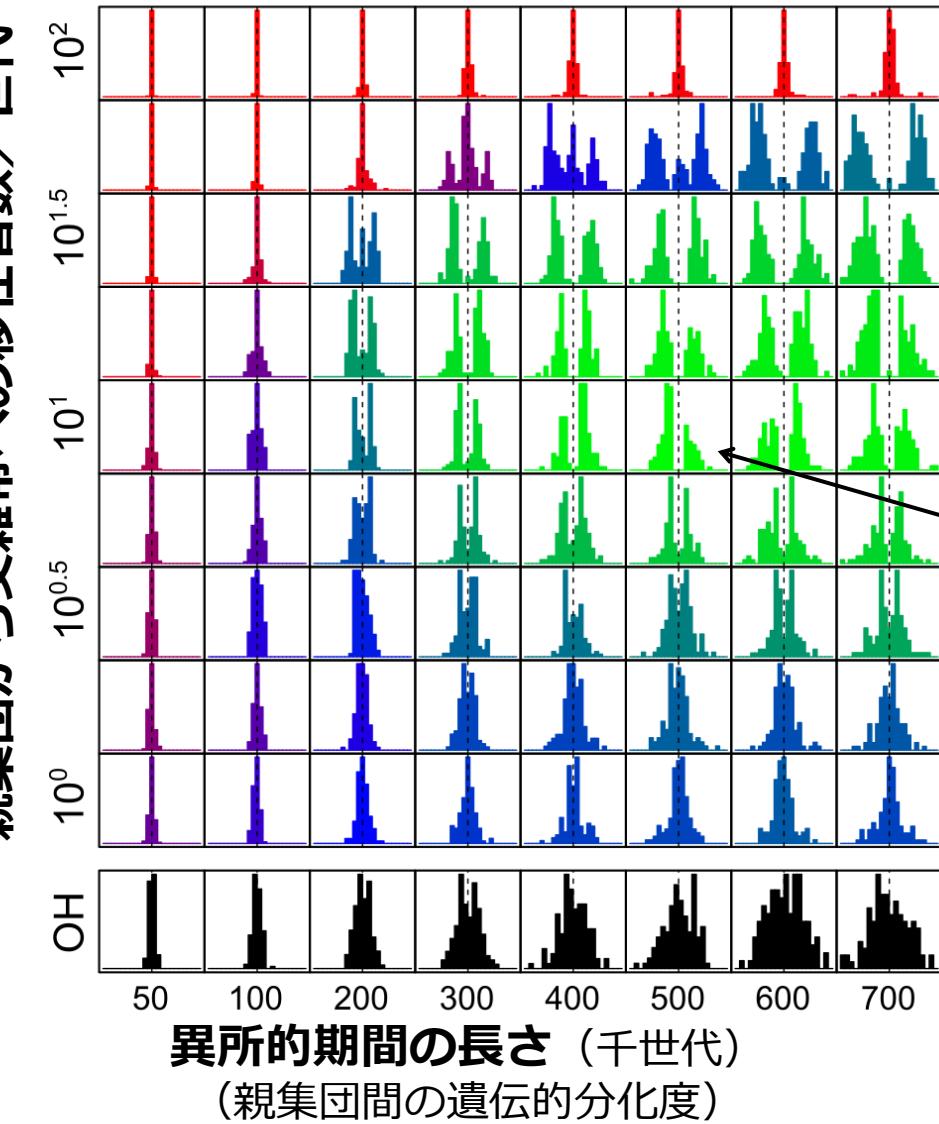


同類交配形質の絶対値 (祖先型 = 0 からの距離)

新奇交配形質の進化に自然選択は不要か？

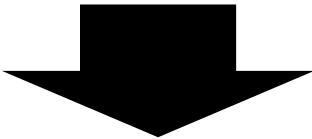
継続的移入
設立時のみ
大移入

(a)



まとめ

- 雜種形成が繰り返し起きる & 交配形質が超越分離する



交配形質の超越分離による生殖隔離の進化が不可避的となる場合が理論上あり得る

- 雜種形成 자체が親系統との交配を許す表現型の安定的維持を阻害し、結果的に生殖隔離の進化を促進（選択圧なしでも生じる進化的傾向）