

種分化—生物進化に残された最大の難問に迫る—

コーディネーター 巖佐 庸

生物の種は、無から生まれることはない。すでにいる種から、新しい生息地への移住、環境の改変、複数種の交雑、などを経て、新しい種が作り出される。それが種分化（種形成）である。本書は、種分化の過程について現代の生物学でどのような考え方がなされているかを説明するとともに、著者自身の理論的な研究をわかりやすく説明したものである。

生物の進化に関する生物学では、いま自然界で見られる現生生物の間の類縁関係をもとに、それらがどのような歴史を辿ってきたかを知る。以前には、進化というテーマは、さまざまな生物のことを幅広く知った権威者が、長年の経験を総合して自らの見解を語るおもむきがあり、若手研究者が手を出すのは危ないとさえいわれた。近年になってすっかり様変わりし、生物の遺伝子の塩基配列、つまりゲノム情報のおかげで、とても精緻な推定ができるようになった。ことに生物グループの類縁関係や分岐年代など進化史イベントの推定については、公開されたデータベースを用いて、アルゴリズムで系統樹を描き、推定の確度を示す数値がついた結果が得られるデータ科学になった。根拠を知りたいければ誰でも確かめることができる。他方で、生物の集団が環境変化などによってどう進化するかを知る方法も確立してきた。また、新しい突然変異が現れ消滅したり広がったりする経緯を調べるには、確率過程に基づく数理モデルがふんだんに用いられる。進化学は、生物学・生命科学の中で、数

理的アプローチが最もよく浸透した分野の1つになった。

そのような現代の進化生物学において、最もわかっていないことからの1つが、新しい種はどのようにできるのか、つまり種分化のプロセスである。さまざまな可能性が提案されており、どのシナリオももっともらしく、特定の状況でどれが特に重要かを知ることが難しい。

本書の著者の山口諒さんは、もともとチョウの好きな生物学の学生だった。大学院生の時に種分化の数理的研究に取り組み、重要な成果を挙げた。現在では、北海道大学で教鞭をとり、カナダのプリティッシュコロンビア大学で共同研究を続け、日本生態学会や日本数理生物学会、個体群生態学会などの研究奨励賞を受けた気鋭の若手研究者である。

本書では最初に、種とは何か具体的な生物の例を挙げて説明され(第1章)、別種間の交雑や遺伝子交流を抑えるための生殖隔離メカニズムが述べられる(第2章)。第3章から第6章まででは、著者自身のオリジナルな研究成果がわかりやすく紹介されている。たとえば同種の集団が、異なる島に生育していると、それらの間で異なる突然変異が蓄積し、互いの間の遺伝的な距離は広がっていく。嵐で吹き飛ばされたり丸太に乗ってやってきたりで、ごく稀に移住が起きると、交雑が起きて遺伝的な距離は縮まる。近い島の間では移住が始終起こり、別の種になることは難しい。移住が稀だと、その間に遺伝距離(遺伝的距離)が離れて、2集団の間で交雑ができなくなってしまう。すると「別種」になったと判定される。その後には次の移住が起きると、それはもともとその島にあった集団とは交配せず、2つの種が1つの島に共存することになる。

中間的な移住率の時、このような簡単なシステムでもどんどんと新しい種を作り出すことができることを山口さんは示した(第6

章)。この簡単なモデルから、種分化の起きる速度が、その生物の移住率や島との距離、嵐などの事象の頻度などに依存することがわかる。

遺伝距離とともに交配が起きにくくなる場合を考えてみる。2つの生息地にいる集団を考えると、それらの間の遺伝距離が離れると2つの島の集団間では交配が成立しにくくなる。距離がある程度の値以下だと頻繁によく混ざり2集団の性質はなかなか離れていかないのに対して、距離がその値を超えると、性質が急速に分化してしまう。これら2状況の境目に復帰不能点（転換点、tipping point）が存在する（第3章）。ナナフシの地域集団のペアを比べて近い順に並べ、遺伝的距離（もしくは形質の違い）を縦軸にとると、ある順位以下では小さく、それを超えると急に大きくなる、というジャンプを示す。この観測パターンは、モデルの予測に対応するものである（図3.9）。

酵母など微生物を用いると、多数の世代がかかる進化も実験的に研究できる。第4章ではそれによってわかったメカニズムと対応する形での数理モデルの研究が報告される。第5章では別種が分布する境目において、交雑帯が作られ、生物の適応進化もはたらいて隔離が進む場合と混ざってしまう場合があることが論じられる。

移住が生じた時に、2つの集団の距離をどの程度縮めるかは、侵入した個体数とすでに島にいる集団の個体数との比率による。島にいる集団が大きいと、侵入個体の割合は小さく、移住が起きてもそれほど距離を縮めることはない。島にいる種が次々と種分化し、種数が増えると、それぞれの種の個体数は小さくなる。他の島からの1回の移住がもたらすインパクトは大きくなる。移住によって元の集団との距離は伸びにくくなる結果、島の種数が大きくなると、種分化のプロセスが停止する（第6章）。

なるほど、そういうこともありそうだと思いますが、山口諒さん以前にこのようなプロセスの可能性をきちんと議論した人はいなかったようだ。これは数理モデルを作ることにより、どういう仮定のもとで何が生じるかが紛れなく明らかになるという、理論研究のパワーを示すものだ。

以上では、少数の島に生育する集団をもとに、突然変異の蓄積と稀に生じる移住によってどんどんと種が作り出されるというシナリオにフォーカスを当ててきた。第6章においては、生物が地理的に分布していて、地域ごとに少しずつ違っているものの別種とまでは判定できない時に、中間の集団が絶滅することで両端の集団の交流がなくなり、別種へと進化していくというシナリオが紹介される。これについては、将来の数理的考察の展開に期待したい。

ある地域に生育する共通の生活形をもつ一群の生物種の多様性には、はっきりしたパターンが見られる。たとえば、樹木の種数は熱帯多雨林ではとても多いが、温帯、寒帯となるにつれ減少する。これは冬という季節には樹木は活動ができないために、冬が長いほど種数が減るといえる。年中暖かい熱帯の中でも、熱帯多雨林のように1年のほとんどの月で100mm以上の雨が降る場所では樹高も高く種数が多いのに対して、雨の降らない乾季があるタイのような熱帯季節林は種数が少なくなり、乾季が長くなるとさらに減少し、最後はサバンナになる。

種数は一定環境では多くなり、冬や乾季が入る季節変動があると減少するということなのかとも思える。しかしそれはうまくいかない。熱帯の高地を考えると1年中ほぼ一定の温度であるが、種数は多くない。熱帯多雨林では、低地の種数が多く、高度が上がるにつれて減少する（ただし、低地林が乾燥する場所ではむしろ高地林で

種数が多いこともある)。

熱帯高地で樹木の種数が少ないことは、気候変動のあるなしではなく、単純に生育できている樹木の総個体数が少ないからではないかとも思える。熱帯低地は互いにつながっていて全体に生育する樹木個体数はかなりになるのに対して、高地の場所の樹木総個体数は少ないだろう。

北米の各州の樹木種数を見ると、夏に雨が多い南東部で種数が多く、地中海性であるカリフォルニアや乾燥する中西部は少なく、寒帯であるカナダやアラスカでは樹木の種数はとても少なくなる。これも種数が個体数によって決まる例だ。また、草花の花から蜜を吸い花粉を食べて生育するハナバチを考えると、餌である花の花粉や蜜の供給量の多い乾燥地域で、ハナバチの個体数も多く、種数も多いらしい。熱帯多雨林ではハナバチの個体数は少なく、種数も少ない。海洋生物では、水深の浅い場所では生産力が高く種類が多いが、深海では生物個体数が少なく種数も少ない。

こう考えると、かなり単純に聞こえるものの、「個体数の多い場所に種数が多い」とまとめられるのではないかと、とも思える。

さて種の多様性のパターンを理解するため、種数を決めるメカニズムから考えてみると、大きく分けて3つの説明がある。

第1は、資源利用を分けることで(もしくは捕食者や病原体が種ごとに異なることによって)共存できるとの考えである。

生態学では、性質が同じである種は互いに競争関係にあるために、いずれかが勝って種の数は減ることに注目する。すべて樹木だとしても、ある種は窒素が多い土壌を好み、別の種にはリンの豊かな土壌が必要かもしれない。開花の季節が少しずれていて別の昆虫に受粉を助けてもらっているのかもしれない。同じ樹木であっても異なる生活をしていて、その結果競争が強くならず共存している

のではないかと。昆虫食の鳥を考えると、ある種は大きな昆虫を専門に狙い、別の種は細い嘴をもって小さな昆虫を狙うとすると、競争が避けられるかもしれない。つまり、同じ地域で似た生活をする種の数が多いことは、異なる種の間で重要な形質が互いに重ならないようになっていて、「棲み分け」するので共存できるのだと考える。野外で行動や形態、生理、餌や棲家など、どこに重要な違いがあるのかを探し出そうとする。樹木ならば葉のついている高さとか、葉の形、枝ぶりなど、さらには、花の咲く時期、花粉を媒介する昆虫、種子の散布、など、調べればどこかに違いがあるはずだ。種の間の違いを見つけると、これらの生活の違いが共存をもたらしているのだろう、と推論する。しかし、それが共存をもたらしているほど十分に離れているのかどうかを確かめるのは本当は大変なことだ。

何らかの理由で共存している種の間では、互いに生活の仕方をシフトして重ならないようにする現象があり、形質置換という。たとえば、ほぼ同じサイズで同じ環境の鳥でも昆虫食の鳥が1種だけ生息する島では、鳥は、大小さまざまなサイズの昆虫を食べる。ところが2つの異なる種が同じ島に生息すると、片方はより大きな昆虫を中心に狙い、他方は小さな昆虫を狙うというふうには餌のサイズを分けるのだ。共存した場合に、資源利用が重ならないように行動を変えろということと、資源利用が重ならないから2種が共存していると考えるのは、全く違った議論だ。

生態学者が、野外で苦労して調べた種の間の違いこそ、それらの共存の基本だと主張したくなるのは、とても共感できる。しかし生物多様性理解の重要性を考えると、それを維持する基本プロセスについて、他の可能性も客観的に検討をする必要がある。

第2の説明として、むしろ競争能力に種の間で違いが少ない時の

ほうが、共存する種数が増えるのではないか、という考えがある。

種の間で生存率や出産率などによる競争能力にはっきりした違いがあると、一部の種が勝って他を排除する。しかし、競争能力がほとんど変わらないとすると、このような競争排除は起きにくくて多数が共存してしまう。つまり、全く同一の生活をしている種が多数あったとしても、それらの中で1つだけを除いて残りすべて減ぶはずとはいえなくなる。議論をはっきりさせるため、非常に多数の個体、たとえば樹木が、場所を占めていると考えてみよう。この時それらの個体は多数の異なる種に属しているとしよう。ランダムに1個体が倒れて、その後を他の個体の種子からの子供が埋めるという過程を考えてみる。その場合に、生き残りやすいとか種子を多量に作るといった増殖率の意味で他を圧倒する種がいると、早晩それが全部を占めてしまうだろう。しかし多数の種の間で、互いにほとんど競争能力に違いがないとするとどうだろうか。

Box 4 の図は、1つの集団の中に2個の対立遺伝子があり、同等の競争能力をもつ場合のダイナミクスを示している。それらが同等であっても、次の世代でコピー数はいまの世代とは違ってくる。それはサンプリングによる確率性のためだ。長い世代数が経つと最終的には1つだけが残る。しかしそれまでの時間は、集団サイズに比例して長くなる。

対立遺伝子数が2つではなくもっと多数、たとえば500あり、個体数が100,000といった場合を想定してみるとよい。対立遺伝子ではなく別の種で、競争能力に差がないとしてみよう。これは「中立群集モデル」といわれるものである。個体数が多いと種数が減少していく速度はとても遅くなる。もし種分化で新しい種がゆっくりでも供給されるなら、それとバランスして群集全体の種数が一定の値に収束する。

絶滅する速度を計算すると、世代あたりでは、(現在の種数)の2乗を(総個体数)で割ったものに等しい、という単純な公式が導かれる [1]. ということは、そこに生育する個体の数が多ければ、種の絶滅速度は遅くなるのだ。種分化による新しい種の供給とこの簡単な絶滅公式とのバランスで決まる種数は、総個体数が多いほど大きい。

総個体数の多い生物グループは種数が大きな値に進化するという議論は、単純ではあるが検討してみる価値がある。

第3に、種分化速度が大きい生物グループは種数も多くなるだろうという考えがある。

第6章で議論されたように、中間的な移住率をもつ種が種分化を頻繁に引き起こす。マネシツグミとダーウィンフィンチとの比較はその実例となっているが、もっと広い範囲の生物群でも現れるのではないか？ たとえば昆虫の中でも甲虫は特に種数が多い。植物だとキク科は種数が多い。これらの移動分散力が、種分化が頻繁に生じる適切な範囲に入ったからだという仮説は検証してみる価値があるだろう。

ただし、環境の厳しい高緯度域では魚類の種分化率は高いが、絶滅も起きやすいために種数は多くない(山口, 私信)。だから種分化速度が必ずしも種数の多さにつながらない場合もある。

哺乳類・爬虫類・両生類などについて、地球全体で種数を統計解析した結果がある [2]。さまざまな気候ごとでの種数を調べ、温度や降水量などの「気候条件要因」の効果をまず抽出する。それは熱帯多雨林のように暖かく雨が多いところで生産性が高く、種数が多くなるということだ。それを取り除いた残差について説明する効果としては、その気候を示す地域の広さや形に関する「地理的要因」が大きい。その第1は、気候帯の面積が大きいほど種数が大きいと

いうこと。第2は、同じ気候帯はいくつかのフラグメントに分かれているが、それらの間の平均距離の効果である。フラグメント間の距離が短すぎても長すぎても種数は小さく、中間的な距離の時に最大になるという。これは、「中間的な移住率で、種分化速度が最大になる」という山口諒さんの種分化理論の予測とあっているようだ。また同じ気候をもつ地域の面積の効果は、総個体数の効果を示しているようにも見える。

これらの効果は、全体として種数の90%を説明できる。その中で気候条件そのものの効果は驚くほど少なく、地理的效果（面積とフラグメント化の効果）がその2倍程度、両者の交互作用はさらに大きな説明力をもつという[2]。

さて、ある地域に生育し似た生活をする一群の種の数、総個体数の大小によって説明しようとする時に、その説明とは明らかに反する観測結果がある。湖や河川の淡水魚など水棲生物では、貧栄養の水域のほうが、富栄養の水域よりも種数が多いことだ。つまり富栄養の場所では、生産力があり確かに多数の個体がいるけれども、種数は貧弱なのだ。

これはどう考えればよいのだろうか。私は、富栄養の水域が広がったのは、人間がリンや窒素の肥料を域外から肥料として持ち込んで農地に撒き、水域に流れ込んだからではないかと思っている。するとそのような富栄養な水域が急激に増えたのは、進化的にはかなり最近の、ここ数百年のことなのではないか。それらの水域の生物が進化した状況では、地球上の大部分の水域が貧栄養であって、そこに適応した種がほとんどだとするとどうだろう。人間の影響が強くなる以前は、地球上に貧栄養の水域が圧倒的に多く、総個体数でも貧栄養環境に生息する生物個体が多かったとすれば、貧栄養環

境に適応進化した種の数が多くなる。現在、貧栄養環境より富栄養環境で種数が少ないのは、そのためかもしれない。

これが本当ならば、いまの状況が続いて、あと数百万年ほど経れば、富栄養水域に適応した種が増えて、貧栄養水域よりも種数が多くなるのかもしれない。

先に述べたように、気候や生活形、分類群により、生物の種数は明確なパターンを示す。それが成立している理由を理解することは、ゲノム情報や分子細胞生物学、フィールド生態学を含むさまざまな生物学の進歩によって、ようやく可能になってきた。毎年多くの種が、絶滅で失われつつあるいま、種の多様性の基盤を明らかにすることは、現代生物学に課せられた課題ではないか。

そのためには、いろいろな可能性をきちんと考えてみる必要がある。本書で、著者の山口諒さんが種分化に関して示されたように、ありうる仮説を一つひとつ確かめ、理論的にそのアイデアは成り立つのか、それはどういう条件の時なのか、を調べること、そしてその予測を、野外の生態学研究、多くの生物種や地域集団のゲノムの解析によって確かめていくことが必要だ。

引用文献

- [1] Halley, J. M., Iwasa, Y. (2011) Neutral theory as a predictor of avifaunal extinctions after habitat loss. *PNAS*, **108**, 2316–2321.
- [2] Coelho, M. T. P., *et al.* (2023) The geography of climate and the global patterns of species diversity. *Nature*, **62**, 537–544.