

自然界の「ムダの進化」が 生物多様性を支えることを解明

生物種の個体数増加に寄与しない利己的な性質の進化が導く多種共存

【発表のポイント】

- 自然界でこれほど多様な生物種が共存できるのはなぜか、「競争強者」が「弱者」を排除してしまわないのはなぜか、生態学の重大な未解決問題を解く理論の提案。
- 多くの生物（特にオス）に見られる色鮮やかな模様、求愛ダンス、歌、巨大な角など、種内に生じた「ムダの進化」が鍵。
- 「ムダの進化」によって、異種間の競争の影響が緩和され、その結果、多種の共存が促進されうることを理論的に提示。
- 種間競争を重視する従来の見方とは対照的な生態系観の提案。

【概要】

生物の装飾や求愛行動などの適応的特徴の進化は、その個体にとっては有利でも、種全体の増殖率への貢献は期待できないことから、種の繁栄にとっては、いふなれば「ムダの進化」です。東北大学大学院生命科学研究科の近藤教授、クイーンズランド大学 山道上級講師のほか、兵庫県立人と自然の博物館、理化学研究所数理創造プログラム、京都大学、千葉大学、琉球大学、弘前大学、東京大学の研究者からなる共同研究グループは、この「ムダの進化」こそが、自然界で競争排除を生じにくくしている要因である可能性を理論的に示しました。本研究では、これまで生物多様性との関係が省みられることのなかった要因が、種多様性の維持にとって重要であることを明らかにしたという斬新な成果を得ました。

本研究結果は7月9日の *Trends in Ecology & Evolution* 誌（電子版）に掲載されました。

本研究は JSPS 科研費 JP16H04846 「ムダの生態学：種内競争による形質進化が多種共存に及ぼす影響の解明（代表 近藤）」の助成を受けたものです。

【詳細な説明】

生態学の理論によると、一つの生息地に多くの異なる生物種が共存することは決して容易ではありません。互いに似通った餌資源や生息場所を利用する生物種の間には競争が働くため、資源利用効率のもっとも高い生物種（競争に強い種）のみを残して他の生物種（競争に弱い種）が駆逐されてしまうこと（競争排除⁽¹⁾）が予測されています。しかし、現実の生態系では非常にたくさんの種類の生物種が同一生息地に共存しており、この理論予測と合わないように思われます。では、何が多種の共存を可能にしているのでしょうか。これは、1959年に米

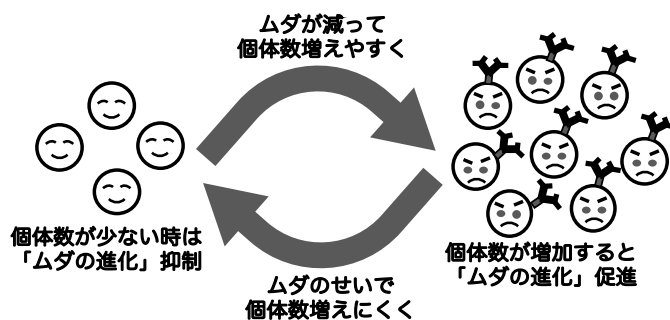
国の生態学者 George E. Hutchinson が有名な論考「Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of Animals? (The American Naturalist, Vol. 93, pp. 145-159)」の中で投げかけてから、60年以上も経つにもかかわらず、未だ解決されていない生態学における古典的な問いの一つです。種の存在下でも、弱い種が排除されずに存続できる仕組みとして、私たちは生物が同種他個体との関係性の中で様々なユニークな形質を進化させている点に着目しました。特に注目したのは、オスがメスを惹きつける際に利用する、鮮やかな模様や色彩、求愛ダンスなどの進化です。クジャクの派手な羽根 (図 1A) や、鳥や昆虫、カエルなどがメスを呼ぶ鳴き声などはその好例です。これらの「メスにモテるオスの特徴 (仮にここでは「モテ形質」と呼ぶことにします)」は、性選択⁽²⁾と呼ばれる進化プロセスの結果として生じたと考えられています。数理モデル⁽³⁾を利用して、このような性選択による「モテ形質」の進化が存在する場合と、存在しない場合とで比較すると、存在する時の方が競争関係にある 2 種が共存しやすくなることがわかりました。なぜそのようなことが起きるのでしょうか。

競争関係にある種が、「モテ形質」が進化し得る状況で共存しやすくなる理由は、二つの原理で説明できました。(原理 1) 生物種の個体数が増えるにつれて、同種オス間でのメスをめぐる競争が激化して「モテ形質」は進化しやすくなることと、(原理 2) 「モテ形質」進化は集団全体の個体数増加にはほとんど貢献せず、エネルギーの浪費になっていることです (ムダの進化; この学術上の新しい概念である「適応進化の結果として生じてしまう、種レベルでのムダ」を論文では「種内適応荷重 (Intraspecific Adaptation Load)」と命名)。仮に、2 種類の競争関係にある生物種 (一方は他方よりも競争に弱い) を考えてください。「モテ形質」の進化がなければ、競争排除則の理論予測通り、いずれ競争に強い種が弱い種を駆逐してしまいます。しかし、「モテ形質」が性選択によって進化しうる場合には、この競争排除が起きにくくなるのが数理モデルによって理論的に示すことができます。なぜなら、競争に強い種の個体数が増えていくと、「モテ形質」が進化しやすくなり (原理 1)、その生物が保有するエネルギーが繁殖や成長、他種との競争にではなく「モテ形質」に投資されてしまい (原理 2)、その「ムダ」への投資の結果として、競争に強い種が増えにくくなるのです。逆に、競争に弱い種が個体数を減らして行くと、「モテ形質」が減るような進化が生じて「ムダ」がへり、増殖速度が速くなるのです。このような個体数の増減に合わせて、「モテ形質 (ムダへの投資)」が強くなったり弱くなったりすることで、競争に弱い種も存続することが可能になるのです。

このような、多種共存を促進し得る進化は、「モテ形質」の進化だけではないこともわかりました。例えば、「裏切り行動⁽⁴⁾」の進化も、同様の効果を持っています。生物種の中には、異なる個体が互いに助け合うような協力的行動や互恵的行動がしばしば見られます。例えば、アリやハチのような社会性生物ではワーカーと呼ばれる個体が、もっぱら繁殖に専念する個体を助けることで、集団全体の生産性を高めることが知られています。しかし、このような互いの協力のもとで成り立っている社会にも「裏切り行動」と呼ばれる身勝手な行動をする個体が現れることがあります。例えば、ある種のアリでは一部の個体が集団のための労働を

やめて、自分の卵を生むことに専念することがあります (図 1B)。このような身勝手な「裏切り行動」は、自らの利益を増やすが、集団の利益には一切貢献しない点で「モテ形質」と類似しています。他にも、イトトンボのオスがメスに執拗に迫る「無理強い」行動 (図 1C)、オサムシやマメゾウムシのオスが危険な形状の交尾器で交尾の際にメスに外傷を与える行動 (図 1D)、オス同士がメスを巡って争う行動、さらには親が「メスではなくてオスを産む⁽⁵⁾」という行動までもが、全く同じ効果を持ち得ることが理論的に示されました。

生物は様々な興味深い特徴を進化させました。オスがメスを惹きつけようと利用する色とりどりの姿や鳴き声、奇妙なダンス、メスを巡って争うオスの立派な角、そして個体間の駆け引きのなかで生まれる「裏切り行為」など、生物の世界はその多様性で私たちを楽しませてくれます。これらの社会行動は、それを行っている個体にとっては有利なので進化しますし、実際に様々な生物で普遍的に観察されます。しかし、もう一方で、これらの進化は生物種の存続や繁栄への貢献がほとんど期待できず、集団にとってはエネルギーの浪費(=ムダ)となっていると言えます。そして、これらの生物の世界を彩る進化が「ムダ」だからこそ、種間での競争が弱められ、多種が共存できることをこの理論は予測しているのです。種内で進化するムダが多種の共存を促進することを主張するこの理論は、種間競争の役割を重要視する従来の方見方とは対照的な、新しい生態系観の提案にもなっています。



【用語説明】

(1) **競争排除** 異なる複数の生物種が互いに似通った餌やすみ場所を利用する場合、異種間に生じる競争関係のため、これらの種は長期間にわたって安定に共存することが困難であると理論予測されています。競争に強い種が競争に弱い種を排除してしまうかのように見えるので、この現象を「競争排除」と呼びます。競争排除は多くの生物で広く成り立つものだとして、これをルールと見なして「競争排除則」と呼ぶこともあります。現代の生態学は、「何が多種の共存を可能にしているのか」を問う際に、この異種生物間に働く「競争排除」を最も重要なプロセスの一つとみなしています。本研究は、生物の「ムダ」の進化が、この競争排除の力を弱めることを理論的に示すことで、多種が共存できる仕組みを提案しました。

(2) **性選択** クジャクのオスの美しい羽のように、生存にとって有利とは思えない特徴が進化した理由を説明するのが性選択です。この考え方によると、繁殖の機会を増やす形質であれば、たとえそれが生存にとって不利な形質でも進化し得ます。繁殖の機会を増やす形質に

は、(1) 繁殖相手としてより選ばれやすいような形質 (例. クジャクの羽やホタルの発光、シオマネキが巨大なはさみを振る行動) や、(2) 異性をめぐる闘争において有利な形質 (例. カブトムシの角やクワガタムシの大顎、様々な動物で見られるオス間の闘争行動) があります。これらの形質は、種の繁栄にはあまり貢献しない「ムダ」形質と捉えることができます。

(3) 数理モデル 数式等を利用することで研究対象の特徴を捉えた「模型」のこと。この研究では、「ムダ」の進化が多種の共存に及ぼす影響を評価するために、(1) 配偶者獲得や社会的な利益獲得に関わる「ムダ」な形質の進化のプロセスと、(2) 競争関係にあるような複数の異なる生物種の個体数変動のプロセスの両方を同時に考慮した数理モデルが構築され、解析されました。その結果、個体数が多くなるほどその生物では「ムダ」の進化が生じやすくなること、さらに多数を占めがちな競争に強い生物種に「ムダ」が進化することで、競争に弱い種が排除されずに済むことが理論的に示されました。

(4) 裏切り行動 生物の世界ではしばしば複数の個体が互いに協力しあうことで、両者もしくは社会全体にとっての利益を生み出すことがあります。これを協利行動と呼びます。理論研究によると、このような協利行動の維持は決して容易ではありません。なぜなら、社会全体のために行動する協力者がいったん多数派になると、自分自身は協力しないで利益だけを得ようとする「裏切り行動」をする個体が登場しやすくなるためです。本研究から、このような「裏切り行動」もまた、競争に強い生物種で登場しやすく、その存在の元では競争に弱い種の排除が起りにくくなることがわかりました。

(5) メスではなくてオスを産む 多くの生物では、オスとメスの二つの性が存在します。オスは自分自身では子供を産むことができないため、オスが精子を渡すだけで繁殖・子育てに貢献しない生物では、集団中にオスよりもメスが多い場合の方が個体数は速く増えます。しかし、自然選択の存在下では、オスとメスの比率はだいたい同じになってしまいます。オスが多いときにはメスを余分に産んだほうが、メスが多いときにはオスを余分に産んだほうが、その個体にとってはより多くの子孫を得ることになるためです。したがって、その種全体の個体数増加にはあまり貢献しない「オスの子を産む」ことは、集団の繁栄の視点からは「ムダ」と捉えることができます。

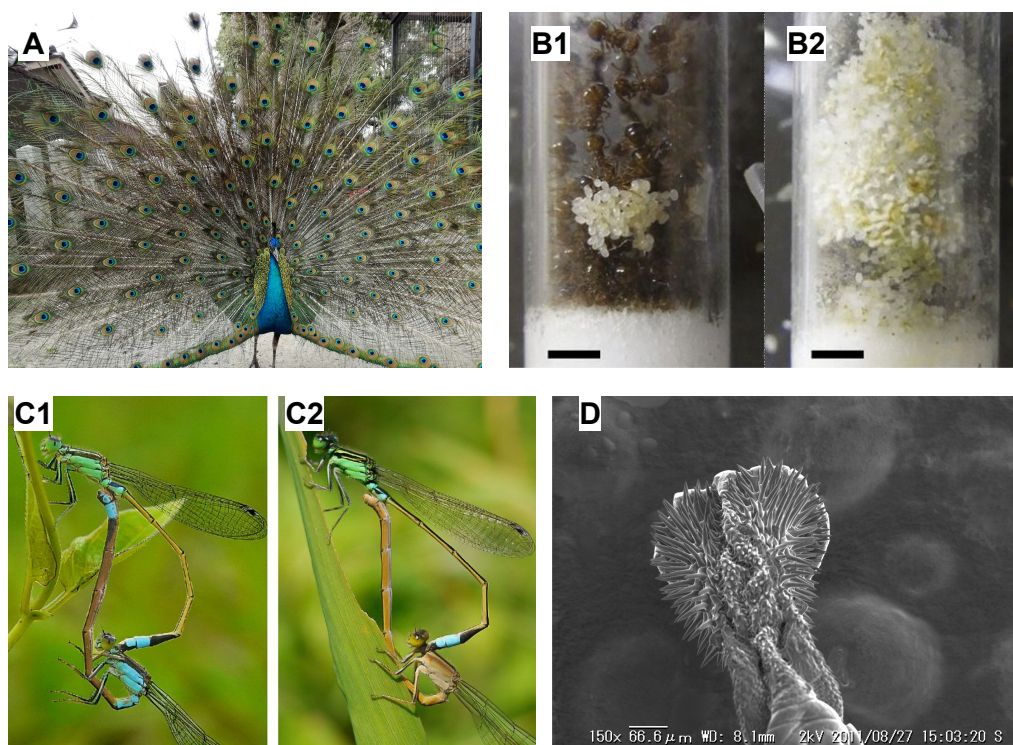


図 1. 動物に見られる様々な「ムダ」の進化. (A) クジャクのオスに見られる派手な色彩は、メスの選り好みによって生じた性選択の結果であると考えられている。(B1, B2) 実験環境下におけるアミメアリの正常なコロニーの様子 (B1) と、多くの個体がコロニー全体のために働かず自分勝手に産卵するために荒廃してしまったコロニーの様子 (B2)。(C1, C2) アオモンイトトンボでは、オスはメスを見つけると執拗に交尾を迫る。C1、C2 のいずれの写真でも右下の個体がメスだが、C1 のメスは C2 のメスよりもオス (左上の個体) に似ている。集団中で少数派の色をしたメスは、執拗なオスのアプローチから逃れることができると考えられている。(D) ヨツモンマメゾウムシという昆虫の一種のオスの交尾器。交尾器に生えた鋭い多数のトゲによって交尾・繁殖を確実なものにするが、同時にメスに外傷を与えてしまう。

【論文題目】

題目：Intraspecific adaptation load: a mechanism for species coexistence

著者：Masato Yamamichi, Daisuke Kyogoku, Ryosuke Iritani, Kazuya Kobayashi, Yuma Takahashi, Kaori Tsurui-Sato, Akira Yamawo, Shigeto Dobata, Kazuki Tsuji, Michio Kondoh

筆頭著者情報：山道 真人, クイーンズランド大 (オーストラリア)

雑誌：Trends in Ecology & Evolution

DOI: 10.1016/j.tree.2020.05.011