

分子遺伝学 特別講義

「生態系、集団の遺伝」

海洋研究開発機構 佐藤永 (さとうひさし)



最終更新版のファイルは、次のサイトから入手できるようにします：<http://seib-dgvm.com/hsato/lecture/>

このファイルには、補足メモが書かれています。

補足メモから試験問題が出題されることはありませんが、より深い理解に有用かと思えます。

本日のメニュー

目標：
個体以上のスケールを扱う生物学についての基礎的センスを取得する

1章 生物の進化

- 自然選択** 老化が淘汰されない理由、協力の進化
- 系統的制約** 輸精管や網膜における不合理
- 人口学的確率性** 人種ごとに血液型頻度が異なる理由

2章 生物多様性と生態系の構造

- 生物多様性を生み出すもの** 生物が多様な理由
- 生態系の構造** 種の絶滅や外来種の侵入を避けるべき理由

3章 植生のシミュレーション（試験範囲外）

- 地球システム統合モデルの発達と陸面過程**
- 気候変動に伴った植生の分布と、その予測**

1章 生物の進化

1.1 自然選択

老化が淘汰されない理由、協力の進化

1.2 系統的制約

網膜・輸精管における不合理的

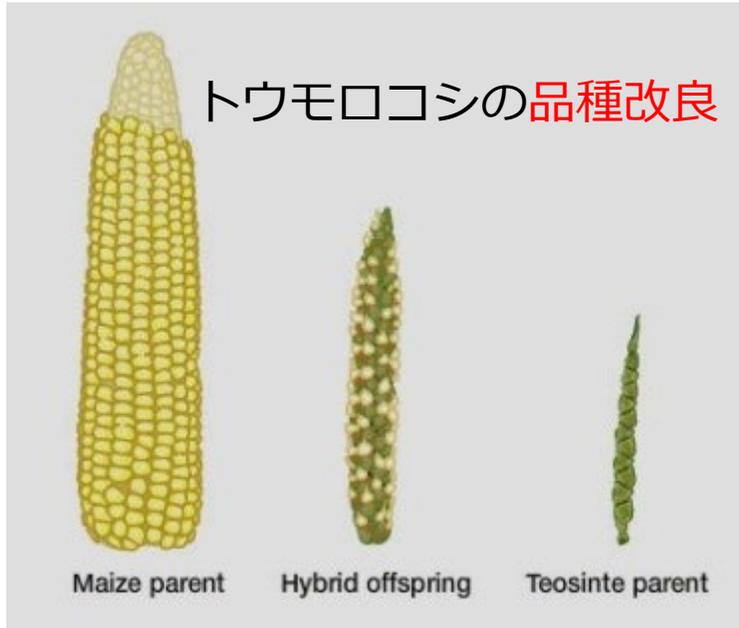
1.3 人口学的確率性

人種ごとに血液型頻度が異なる理由

生物の進化

- 進化の定義：**ある生物集団が持つ遺伝子の構成が、世代間で変化すること**

なので、これらの事例も進化に含まれます



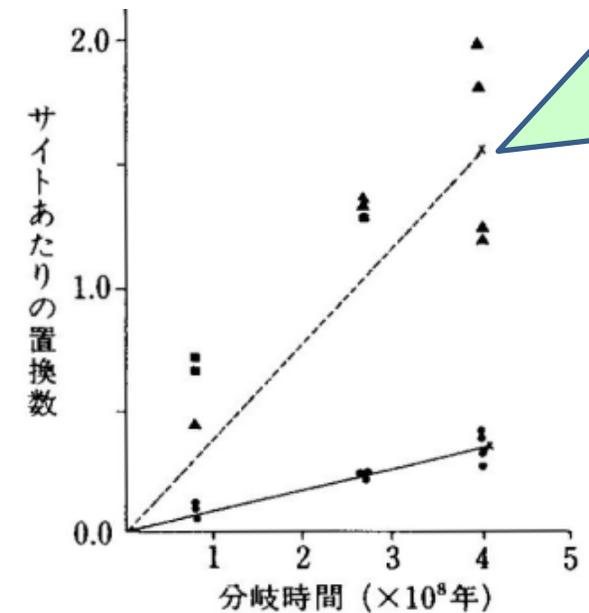
洞窟内の暗闇で生活史が完結する小魚における眼の**退化**



(写真: ARTUR GOLBERT, ALAMY)

インシュリン遺伝子の同義塩基(破線)と非同義塩基(実線)の置換率

出典: Liら(1985), 大羽(1991)による改写



この同義コドンの置換のような、適応度に影響を与えない進化は、特に**中立進化**と呼ばれます

進化のメカニズムその1: 自然選択

自然選択とは、次の条件が揃ったときに1世代のうちにおこる生態現象である

(文章とイラストの出典: 鷲谷2017「大学1年生のなっとく!生態学」)

- ① **変異**: 着目する表現型に個体群 (集団) のなかで変異 (個体差) がみられる
- ② **選択**: 適応度 (生死や子の数を通じて個体が次の世代に残す子の数) に個体差がある
- ③ **遺伝**: 表現型と適応度のあいだに何らかの関係が存在する

(有名な例)
19世紀後半の欧州で観
察された工業暗化

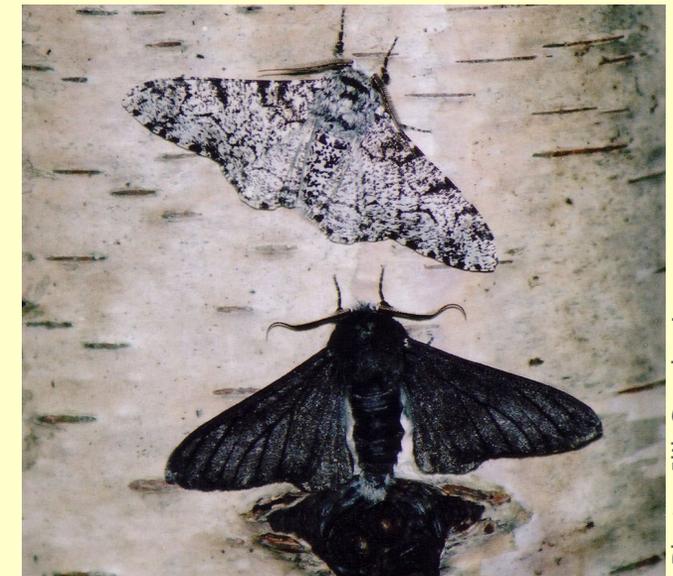
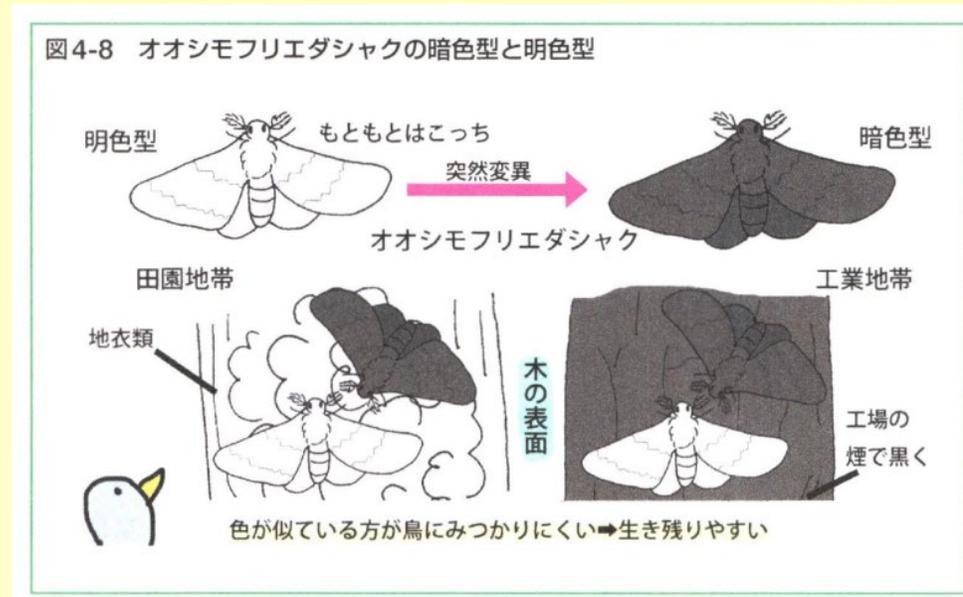


Photo: Ilik Saccheri

自然選択が進化に与える影響を徹底的に調べた例

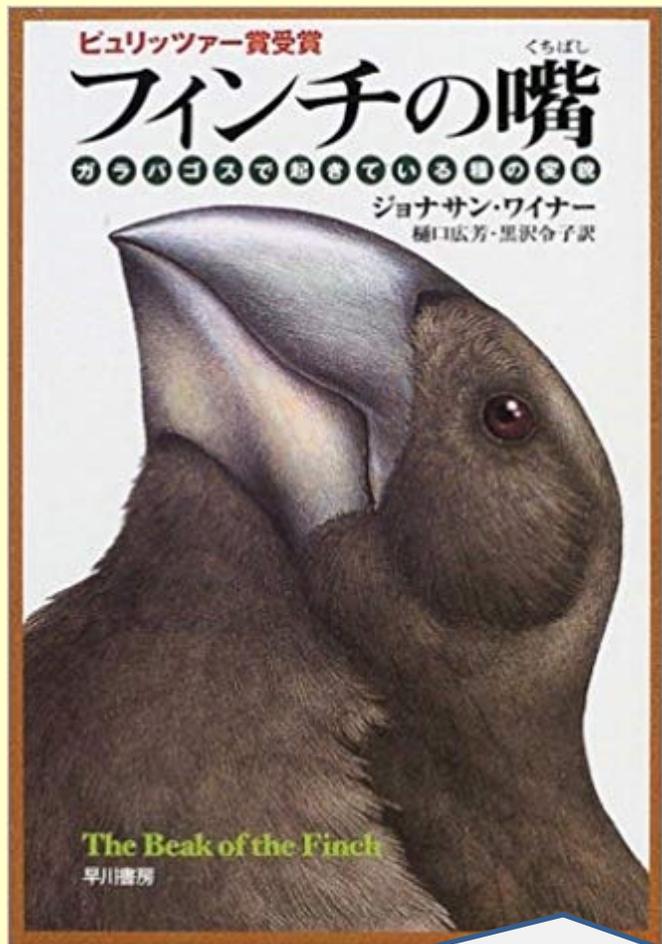
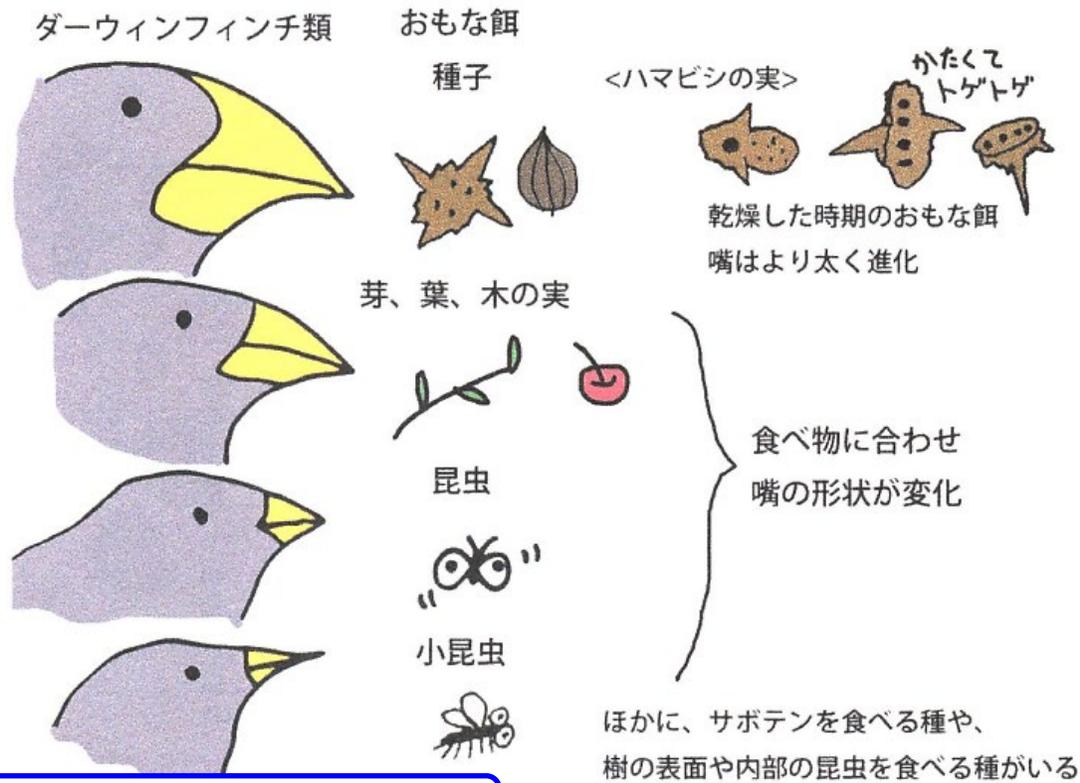
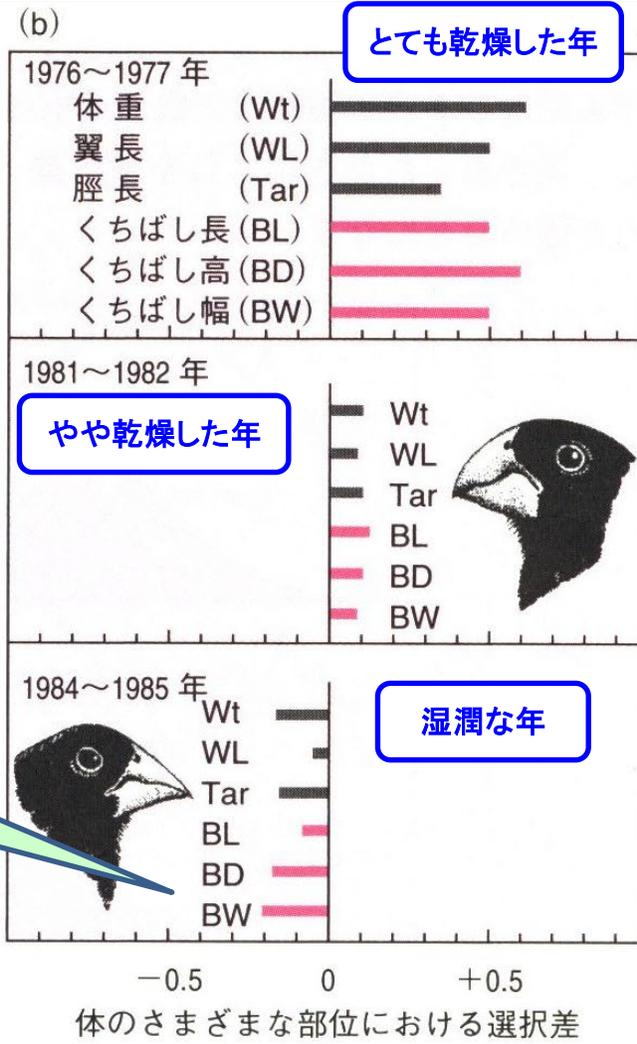
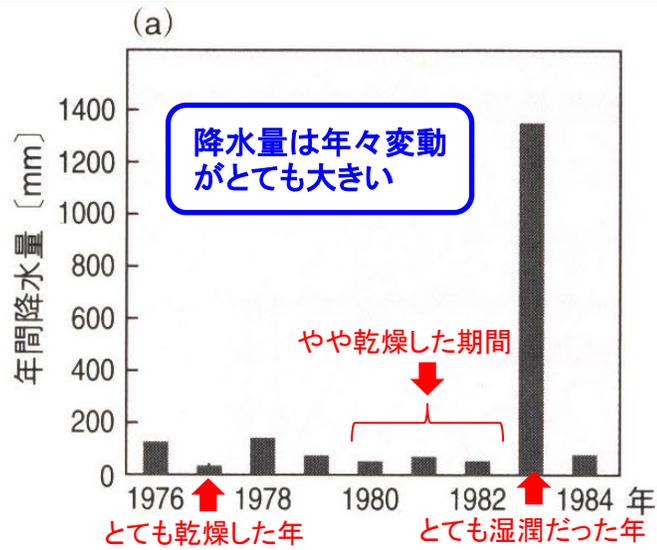


図4-3 ダーウィンに着想を与えたガラパゴスフィンチ：自然選択による進化の例



とはいえ、基本的には雑食

島には400羽ほどのフィンチがおり、グラント夫妻はその一羽一羽を見て区別していた。…1000羽以上いた年もあったが、それでも夫妻は一羽一羽を区別していた。…この島で研究を始めてからもう二十年、フィンチも二十世代を交代した。二人の頭には、それぞれの家系図がだいたい入っている。



湿潤年の後では、より小さな嘴を持つ個体が有利になった

形質への
選択差

形質の変異
と遺伝率

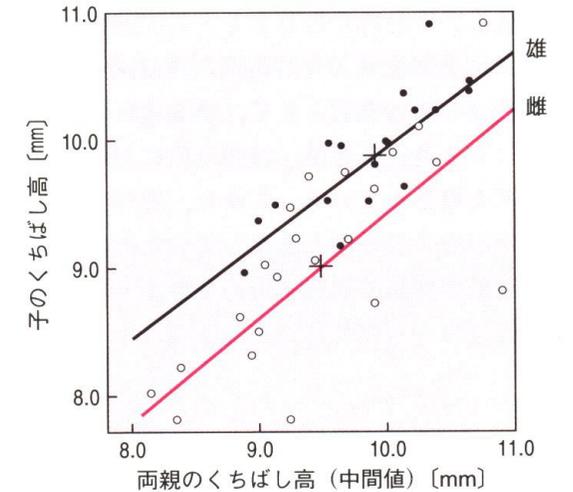
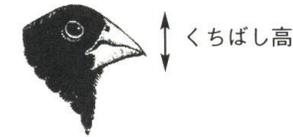


図3・9 降水量の年次変化 (a) とガラパゴスフィンチのくちばしにかかる選択差 (b) H.L.Gibbs, P.R. Grant, *Nature*, 327, 511 (1987).

図3・10 ガラパゴスフィンチのくちばし高 (くちばしの上下幅) にみられる親子間の回帰直線 子世代の●は雄 (息子), ○は雌 (娘) を個体ごとに表す. +は集団の平均値である. 回帰直線の傾きが遺伝率を示している. 個体数が少なく数値がばらついていて推定された傾きは0.5~1.0の間にあり, かなり高い遺伝率であることは確かである. P.R. Grant, *Sci. Am.*, 82-87 (1991).

では、なぜ自然選択が老化を淘汰しないのか考えてみよう

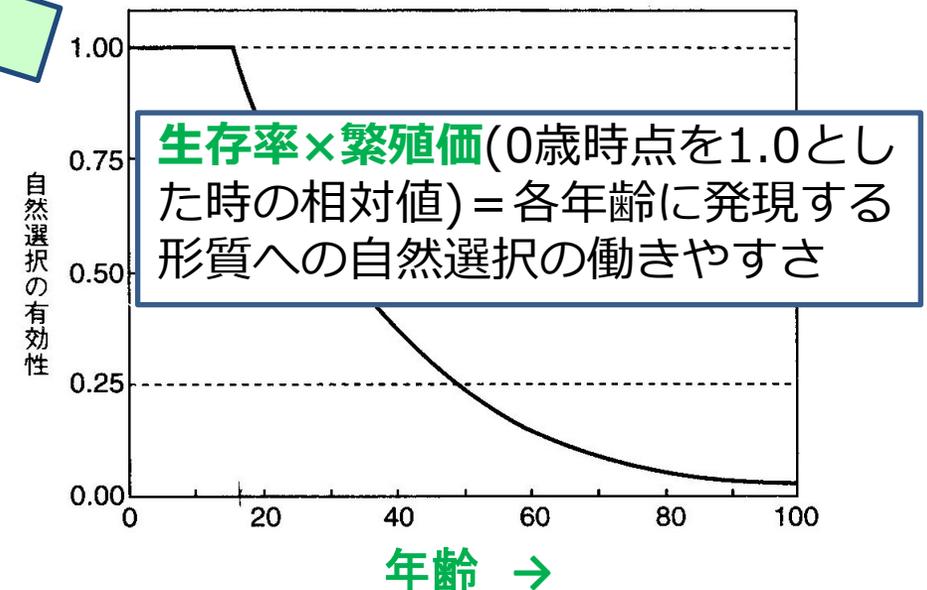
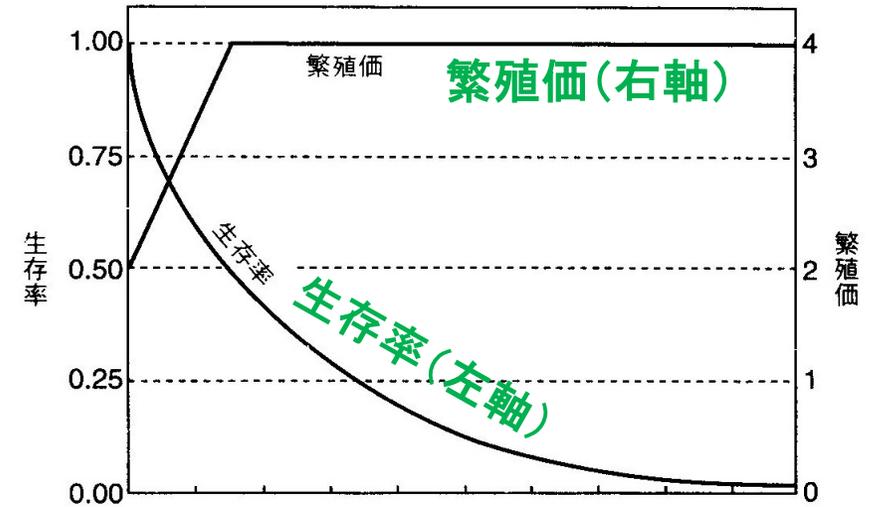
次の不老のヒト集団を仮定する

- 何歳になっても生存確率は年間96%
- 17歳から繁殖を開始、その後は一定の**繁殖価** (ある特定の年齢の集団が、残りの生涯に持つ平均的な子の数) を維持する ←生きてる間は常に現役!

高い年齢に発現する形質ほど
自然選択は働きにくくなる

若い時に高いパフォーマンスを与える特徴は、中年以降のパフォーマンスを高める場合も多いだろう。しかし、若いときに有利に、中年以降に不利に働くような形質も、自然選択により集団に広まることが可能。

→ **永遠の若さは容易に失われる**



実際、生存に不利な形質の進化は珍しくない

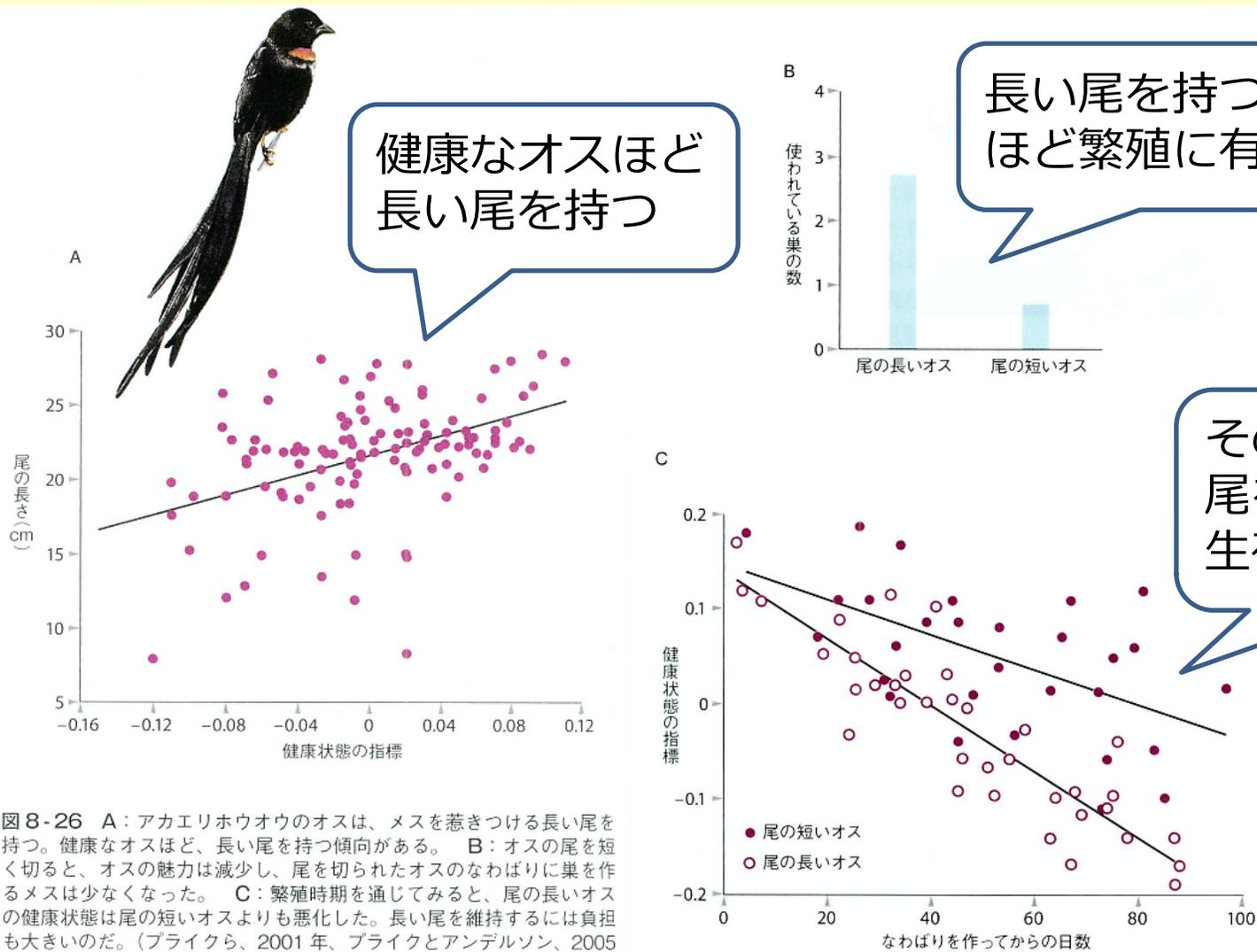
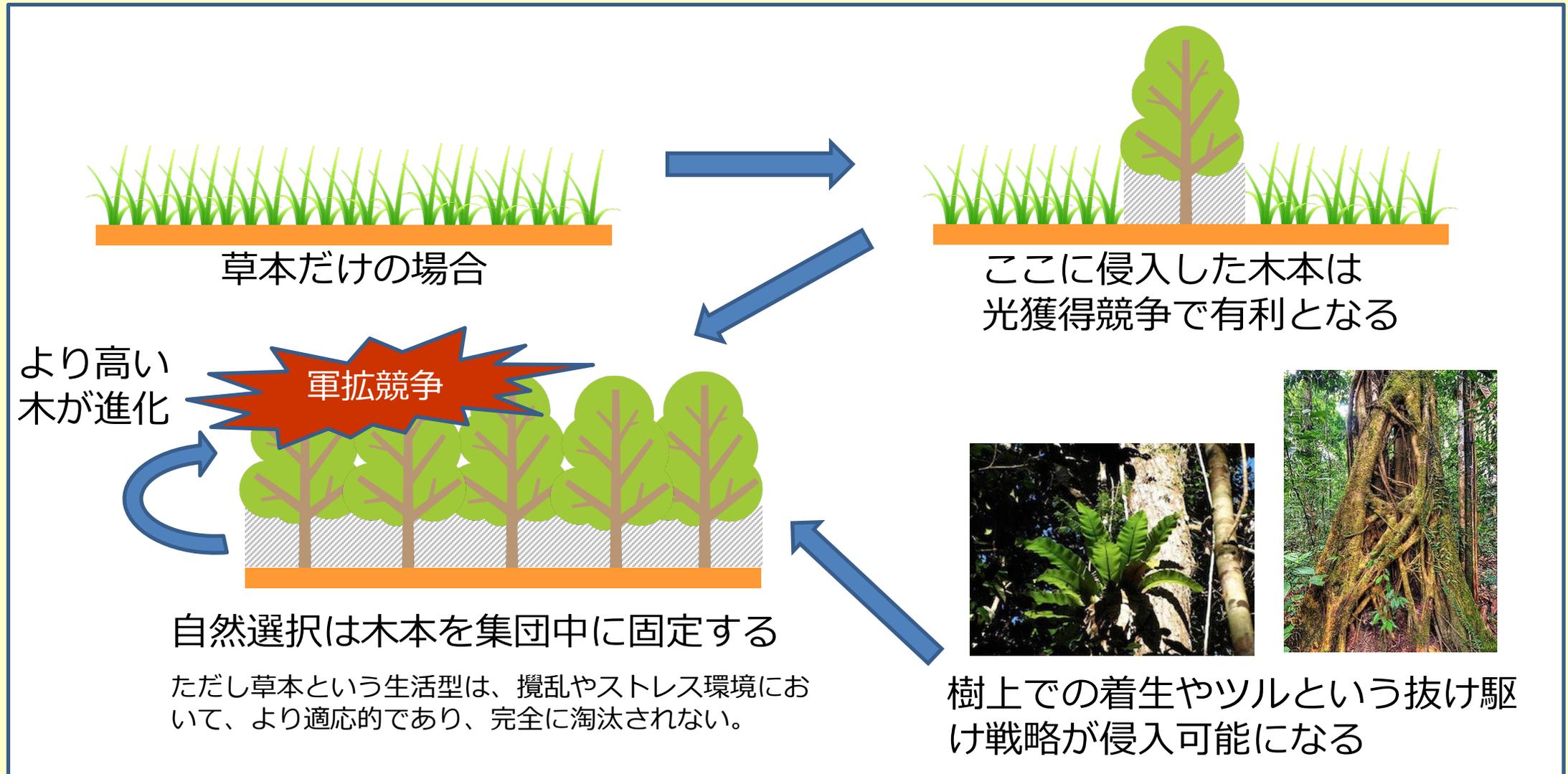


図8-26 A: アカエリホウオウのオスは、メスを惹きつける長い尾を持つ。健康なオスほど、長い尾を持つ傾向がある。 B: オスの尾を短く切ると、オスの魅力は減少し、尾を切られたオスのなわばりに巣を作るメスは少なくなった。 C: 繁殖時期を通じてみると、尾の長いオスの健康状態は尾の短いオスよりも悪化した。長い尾を維持するには負担も大きいのだ。(ブライクラ、2001年、ブライクとアンデルソン、2005年より改)

より高い適応度を追求する過程で起きる軍拡的な進化



着生植物のような「いかに相手を出し抜くか」という進化はわりと一般的

偽の花粉や蜜で送粉者を誘引する花



仮雄しべ(わずかな花粉のみ持つ)

仮雄しべ(蜜も花粉も分泌しない)

●ツユクサ



●ウメバチソウ

ウメバチソウの写真の出典:
<http://www.juno.dti.ne.jp/~skknari/umebati-sou.htm>

腐った肉や発酵した糞尿の臭いを発生させ、ハエを誘引して送受粉に利用する花



●カンアオイ



●ラフレシア (写真は *Rafflesia keithii*) [写真提供] 奥山雄大氏



●ザゼンソウ

ハナバチのオスを、臭いと形状で交尾相手と勘違いさせ(性的擬態)送受粉に利用する花



●オアリス属 (Bee orchid) の花 (写真は *Ophrys apifera*)
【写真提供】 Bernard DUPONT 氏 [2014 CC BY-SA 2.0]
[https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Bee_Orchid_\(Ophrys_apifera\)_-cropped.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Bee_Orchid_(Ophrys_apifera)_-cropped.jpg)

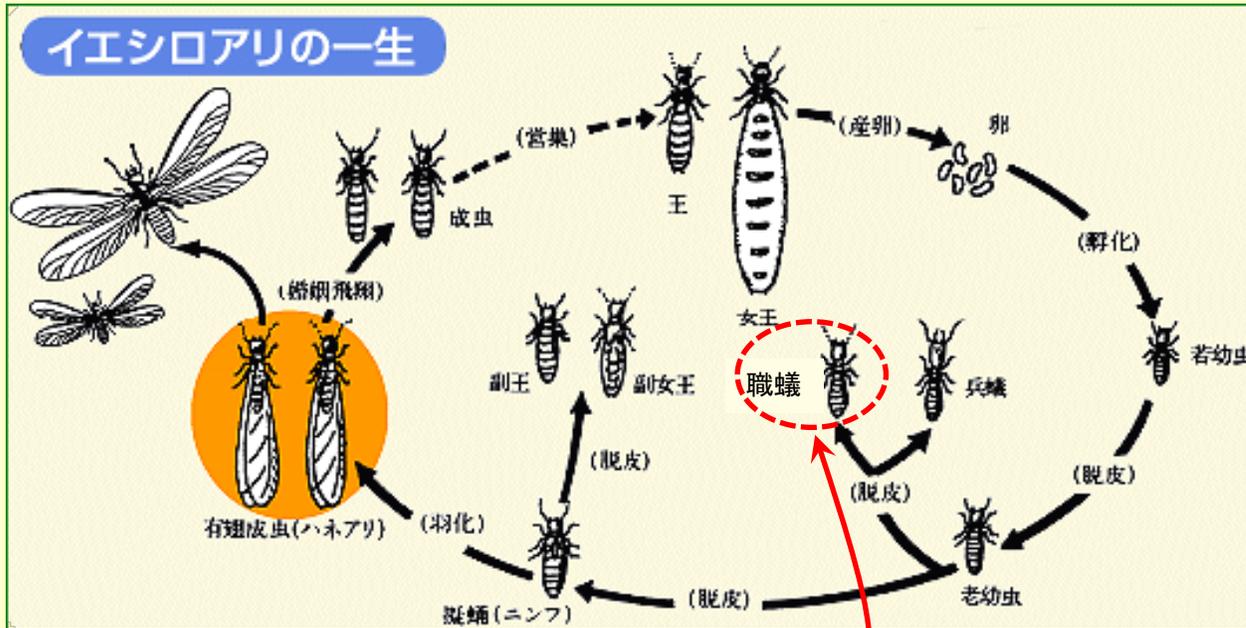
↑「娼婦ラン」とも呼ばれるようです

生物に見られる協力

究極の協力の例、**真社会性** (定義は、その動物が以下のような性質を持つこと)

- ・ 繁殖する個体が限られる、特に**不妊の個体が繁殖個体を助ける**
- ・ 親子二世代以上が同居し、共同して子の保護が行われる

真社会性は、シロアリ目やハチ目に加えて、哺乳類のハダカデバネズミでも見られる



コロニーの大多数を不妊の職蟻が占める



DIGGING THE UNDERGROUND LIFE
Naked mole-rats (*Heterocephalus glaber*) are rodents found in the hot tropical regions of the Horn of Africa. When he first described a naked mole-rat in 1842, the famous German naturalist Eduard Rüppell suspected that they were blind because the truding teeth, which are used for digging, were the only visible feature.

ANATOMY BLOOD: Naked mole-rats have a greater number of red blood cells per unit volume, and the hemoglobin in the red blood cells has a higher affinity for oxygen than that of most other mammals, so their blood is better at capturing what little oxygen there is.

EARS: No external ears, only openings in the sides of the head.
EYES: Very small eyes, which the animals often don't bother to open, that are only able to distinguish light from dark.

TEETH: Tusk-like teeth that protrude through the skin, enabling naked mole-rats to close their lips while using their teeth to dig through the soil without getting dirt in their mouths.
WHISKERS: Face whiskers and whisker-like hairs located on the body and tail detect objects in the mole-rat's path, pick up vibration signals, and generally sense the underground environment.

METABOLISM: Their mass-specific metabolic rate is about 70 percent that of other rodents, meaning their tissues use oxygen at a slower rate.

BODY: Streamlined, long, cylindrical shape, with very short limbs that enable the animals to run backwards and forwards with equal speed.

UNDERGROUND TUNNELS: Their underground tunnels are long and narrow, and they use their lips to expand and contract the soil to create a firm, expanding opening in the soil to breathe.

VISION: They have evolved to live in the dark.

ハダカデバネズミは
おしっこをかけられると
子どもがうめなくなる

ハダカデバネズミは、おしっこをかけられると子どもがうめなくなる。これは、彼らの皮膚が非常に厚く、痛みを感じないため、おしっこをかけることで子どもを刺激し、うめさせるという習性がある。



ハミルトンの**血縁選択**理論

自然選択は、遺伝子を共有する血縁者の適応度も含めて働く

このような血縁者の**適応度**も含めた適応度を**包括適応度**とよび、次式で定義される。

$$IF = 1 - c + r \times b$$

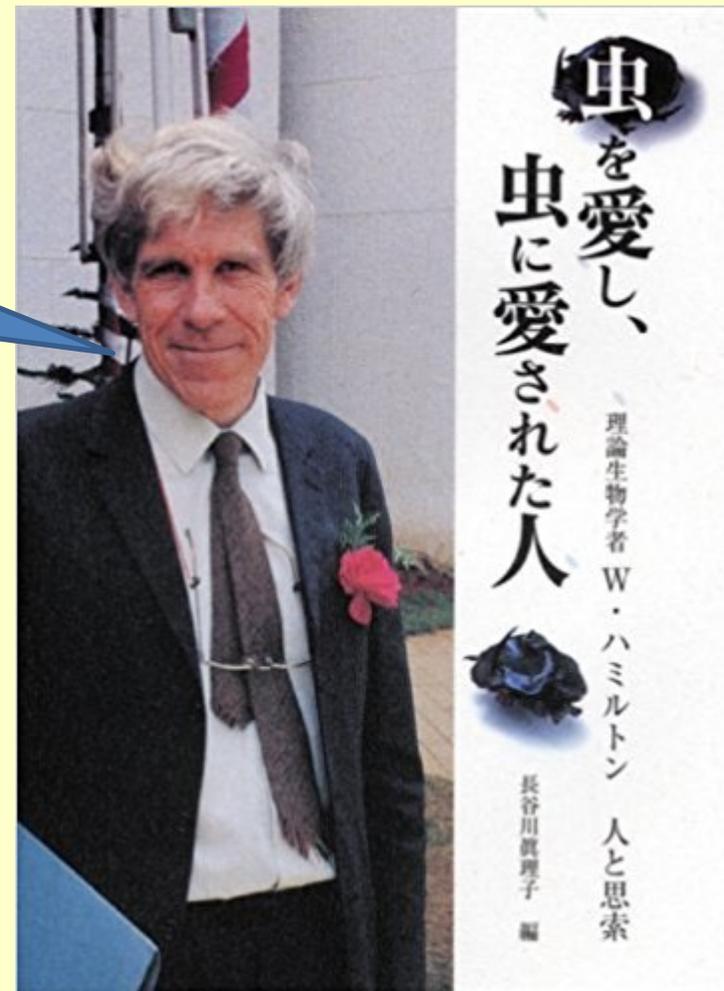
c : 利他行動をした個体が、その為に減らした適応度

r : 利他行動した相手との間の血縁度

b : 利他行動をされた個体が、そのために増やした適応度

$IF > 1$ の時に、その利他行動は自然選択される

兄弟愛の起源を説明する式



ウィリアム D. ハミルトン (1936-2000)
ダーウィン以来、最も偉大な進化生物学者と呼ばれる。血縁選択理論、局所的配偶競争理論、老化の進化、性の進化など。アフリカでエイズの起源に関する調査中に感染した悪性マラリアにより死去。

血縁関係のない主体間における協力の進化 ～植物と送粉者の**相利共生**が築かれる過程を例にして～



動物による植物からの収奪 → 動物を送粉者として利用する植物が進化

花粉を運ぶ手段	風（さらさら花粉）	動物（くつつく花粉）
動物による花の利用	<ul style="list-style-type: none"> ・花粉を食べる ・雌蕊分泌液をなめる ・花を食べる 	花粉、蜜を利用する
動物と植物の相互関係	動物だけ得	両方が得

非血縁者間の協力の進化は、一方的な収奪関係への適応の結果として生じたと考えられている

相利共生が長く続くと、もはや互いに逃れられなくなる事がある

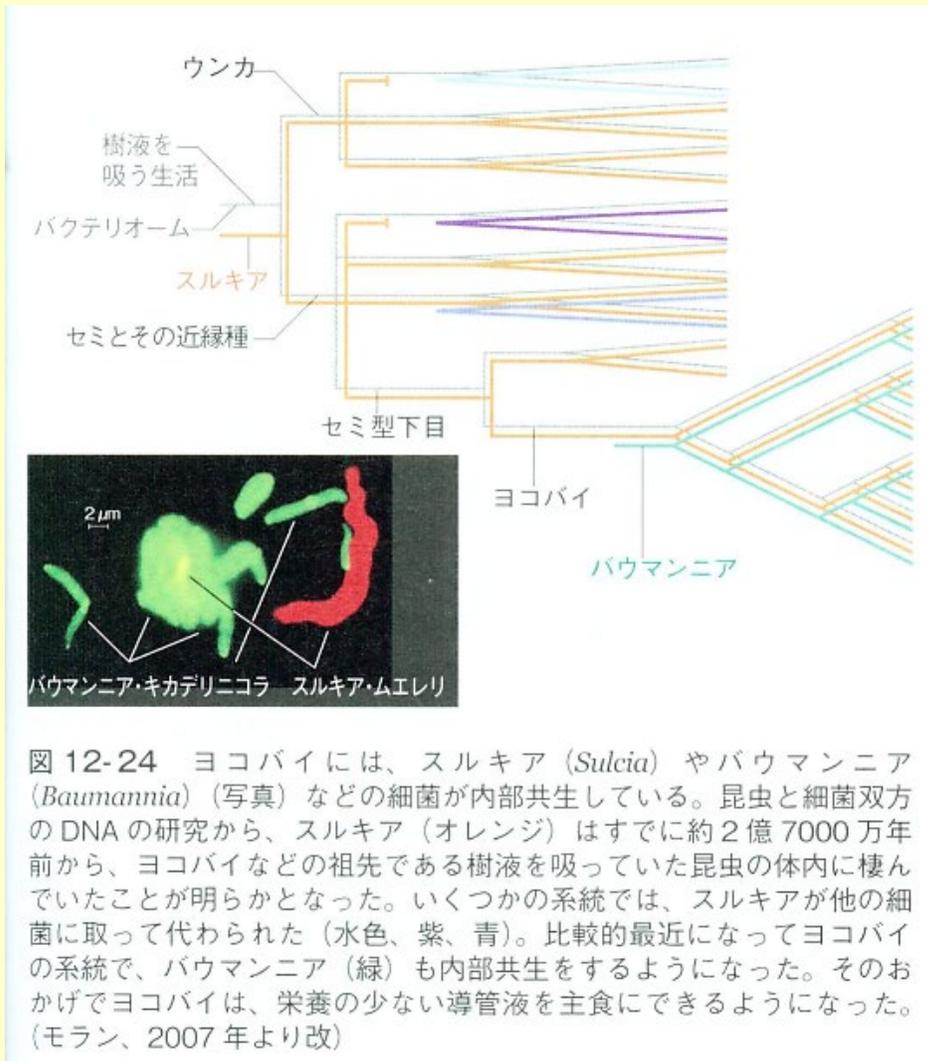


図 12-23 ヨコバイは重要な栄養を供給してくれる細菌と共進化してきた。細菌はヨコバイから食料と棲みかを得る。ヨコバイは細菌のためにバクテリオームという器官を発達させた (ヨコバイの両脇にあるオレンジ色の器官)。

バンマンニアやスルキアといった共生者は、宿主であるヨコバイと、系統樹が完全に一致しており、このことは共生者と宿主とが同調して種分化していることが分かる。

系統樹の比較と、化石記録から判断して、スルキアとの共生関係は遅くとも 2 億 7000 万年前には、バンマンニアとの共生関係は約 5000 万年前には始まっていたようである。

細胞内共生

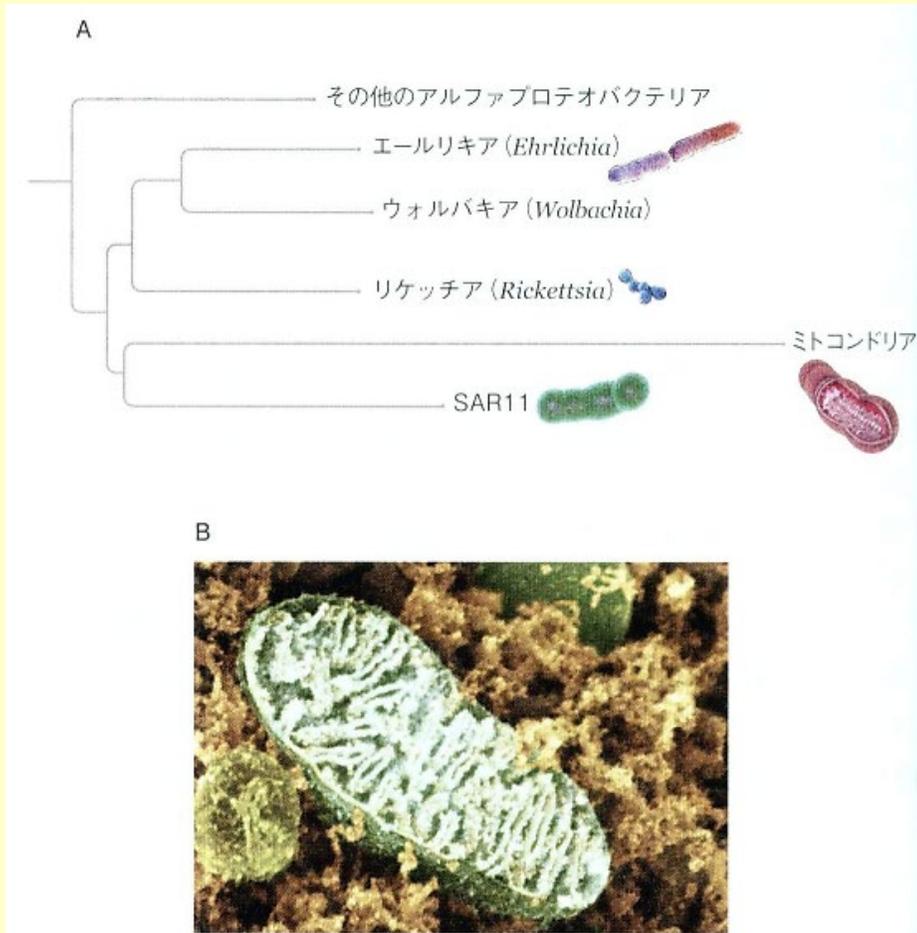


図 12-25 ミトコンドリアは、私たち真核生物の細胞のエネルギーを作る。このソーセージ型の構造体は、もともとは自由生活をしていた細菌だった。その細菌が、まだ単細胞だった私たちの祖先に呑み込まれたのである。今ではミトコンドリアは、ほとんどの真核生物の細胞に存在している。この系統樹は、DNA 解析にもとづいた、ミトコンドリアと近縁の細菌との関係を示している。(スラッシュラ、2011 年より改)

動物も植物も、細菌由来の細胞内小器官を有している

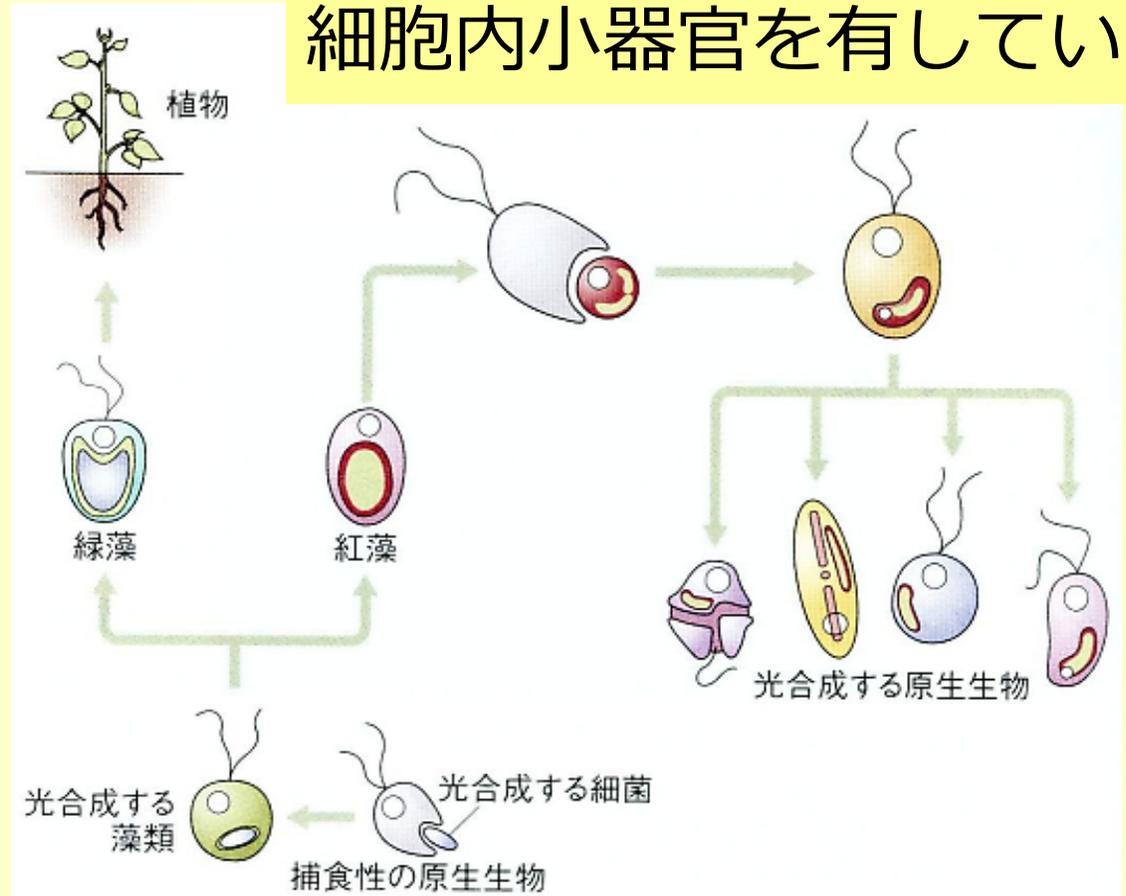
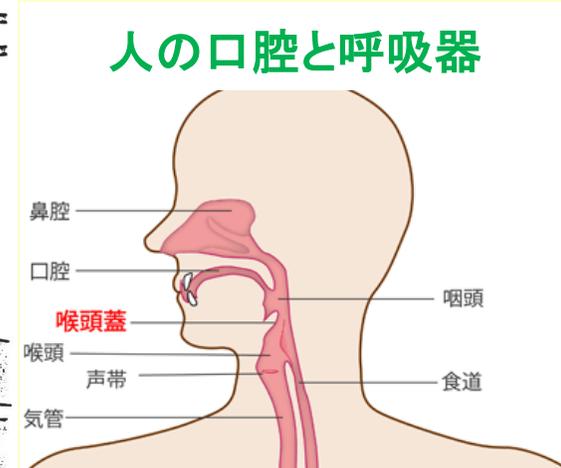
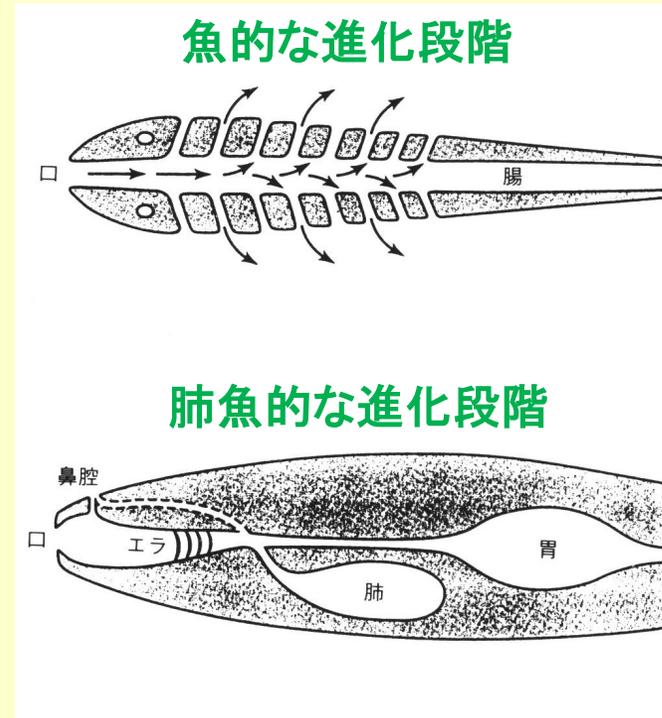
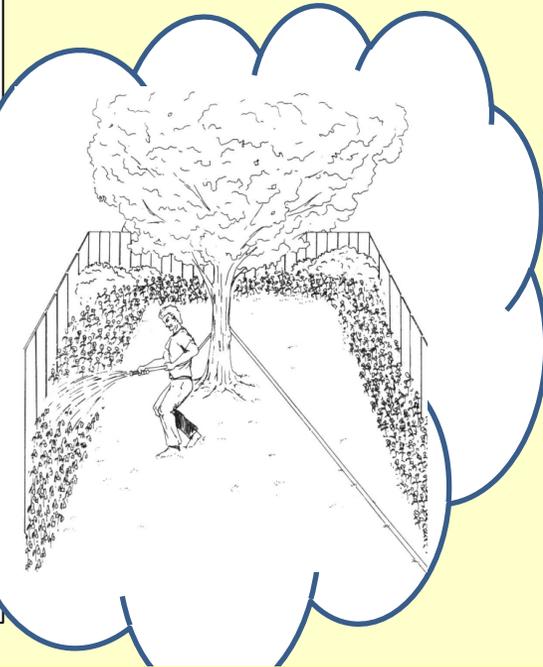
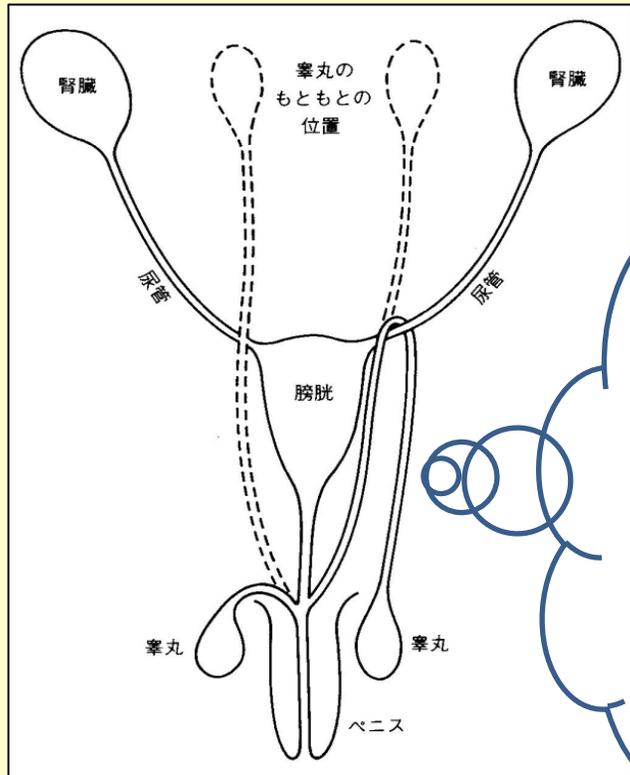


図 12-26 植物は共生者(細菌)の助けを借りて、太陽光を使って成長することができる。左下: 単細胞の真核生物が光合成をする細菌を呑み込んだ。左上: その子孫は、紅藻や緑藻などのいくつかの系統に進化した。緑藻の 1 つの系統から植物が進化した。右: 紅藻の 1 つの系統が、別の宿主に呑み込まれ、光合成をする様々な原生生物へと進化した。(バタチャリアら、2007 年より改)

進化のメカニズムその2: 系統的制約



図の出典：
左の3枚：ウィリアムズ(1988)
右の1枚：全国健康保険協会HP

自然選択による進化は、たまたま存在するもの生じた些細な変化に対し、すぐに利益に結びつく変化は保持し、害となるものを排除していく ←局所的最適解のみを追求する

そのため、解剖学的にみた人間の特性の多くは、現時点で望ましいものに由来しているのではなく、脊椎動物が発生した当時からのレガシーを抱えている

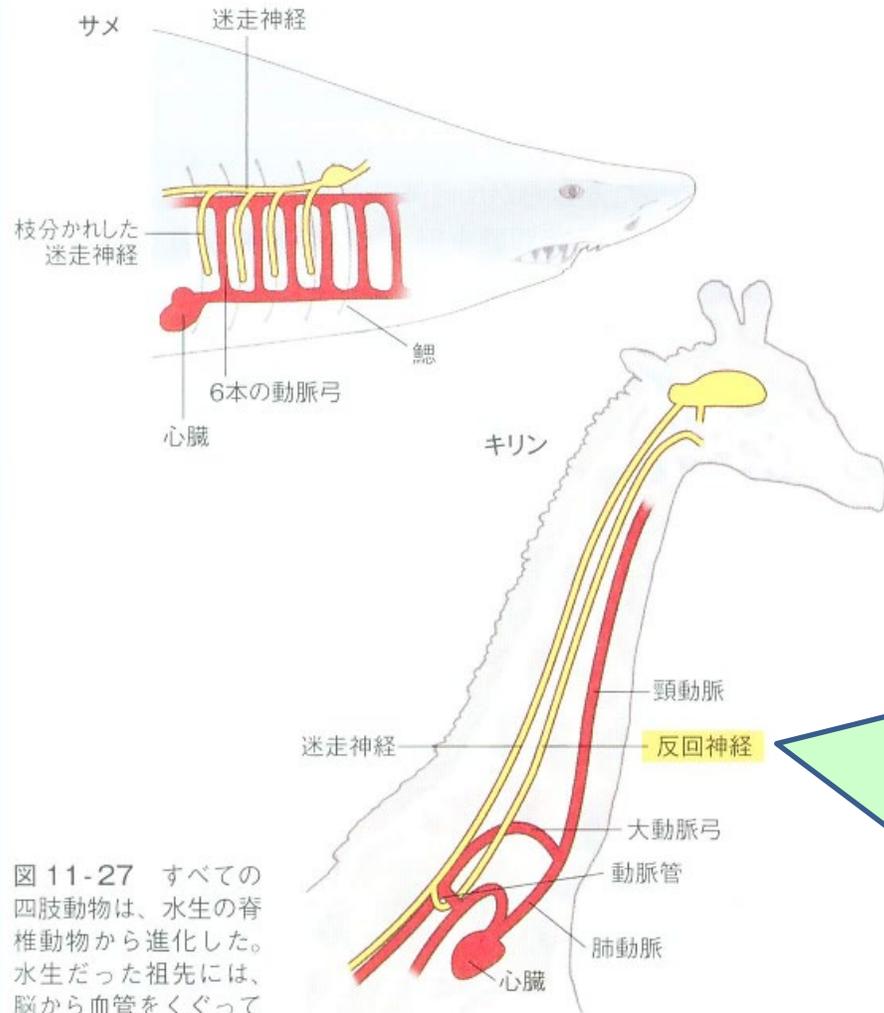
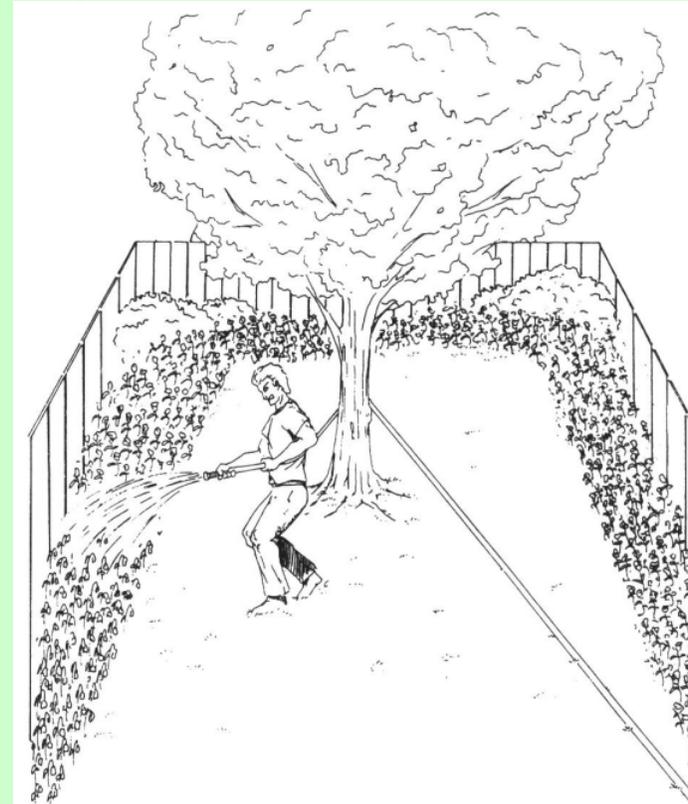


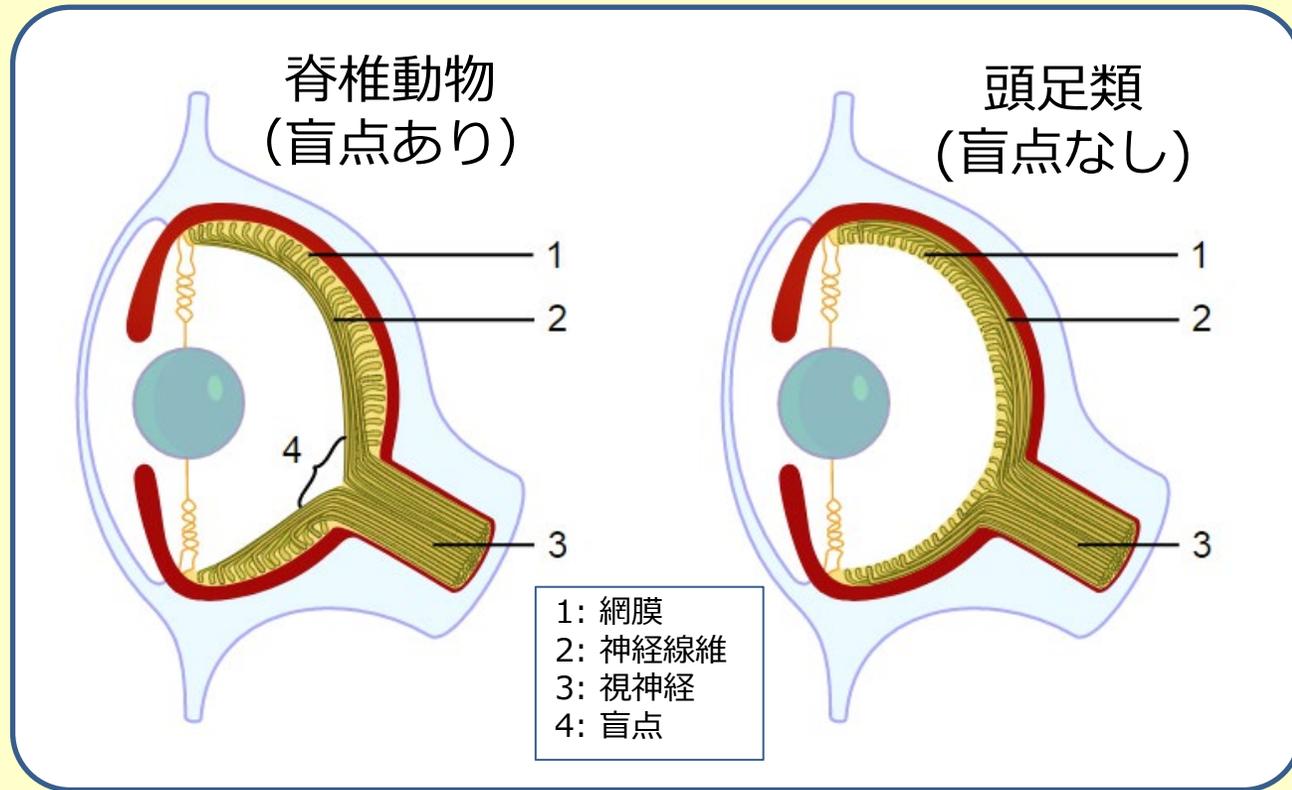
図 11-27 すべての四肢動物は、水生の脊椎動物から進化した。水生だった祖先には、脳から血管をくぐって鰓弓（鰓の穴と穴の間）に伸びる迷走神経があった。四肢動物が陸上生活に適應すると、鰓は機能しなくなったが、鰓だった組織は首に残った。そのため、今でも迷走神経から分枝した反回神経は、昔と同様に血管を迂回している。現生の四肢動物でもっとも首の長いキリンには、この進化的な制約による奇妙な構造が見られる。キリンの反回神経は、首の上から下まで下りていき、血管の向こう側をぐるりと回ると、また首を上っていき、スタート地点のすぐ近くまで戻るのだ。（ドーキンス、2009年より改）

キリンの反回神経は、長さ6mに達する。ショートカットできれば30cmで十分なのに！



図の出典：
 左：講談社「進化の教科書 第3巻」
 右：ウィリアムズ(1988)

進化における系統制約の例： 脊椎動物の眼のデザインにおける不合理



頭足類の眼は頭部表皮が陥没して形成されるが、脊椎動物の眼は脳の延長として発生する。これが、脊椎動物の眼に不合理なデザインを強いている事の一般的な説明。

図の出典：Wikipedia日本語版「眼の進化」

1. 初期の脊索動物は、光受容体の遺伝子を発現する、明暗のわかる眼点を持っていた



2. 明暗のわかる領域が頭部の両側に突き出る。



3. 色素が欠如した白い皮膚(レンズブラコード)の下に、カップ状の眼杯ができる。



4. 表面が透明になり、レンズが像を結ぶようになる。



5. 眼は球形になり、より正確な像を結ぶように進化する。

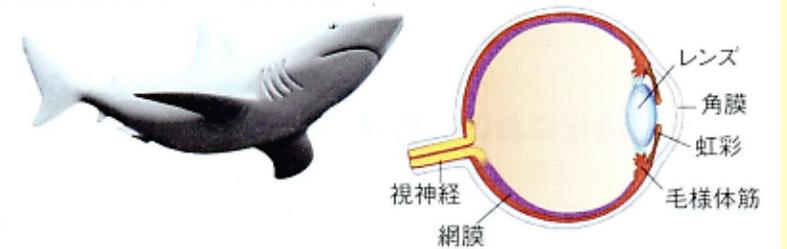
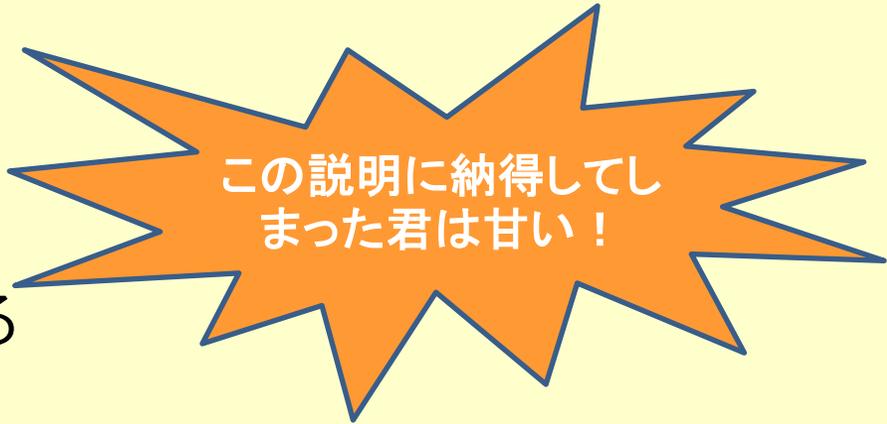


図 11-25 脊椎動物の眼の進化に関する最近の仮説の1つ。眼は単純な明暗を感じるセンサーから始まり、それから徐々に、はっきりした像を結ぶ器官へと進化していった。現生の脊椎動物やその近縁種は、このような進化を知る手がかりになる。(ラムら、2008年より改)

進化のメカニズムその3: 人口学的確率性

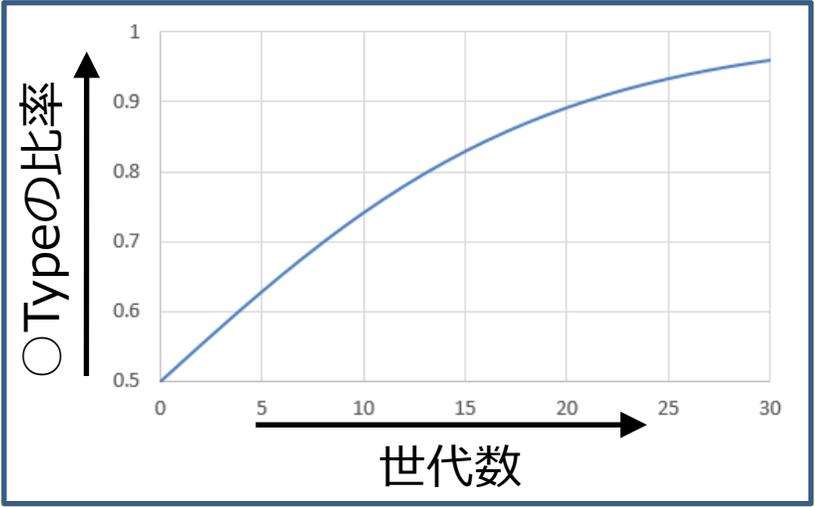


1世代に1回だけ繁殖を行う仮想的な生物集団を考える

- 1個体が10の子を持つ遺伝的性質を持つ個体群 (○Type)
- 1個体が9の子を持つ遺伝的性質を持つ個体群 (●Type)

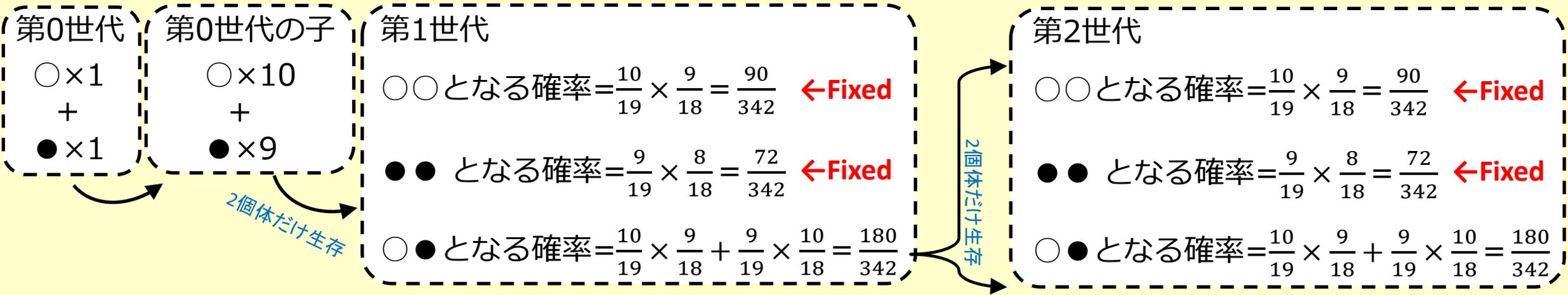
これらが同数混じり合った場合を考える。この混合集団の総数が、その後の世代で増減しない場合に期待される○Type比の変化は？

世代数	○Type比
第0世代	0.50
第1世代	$10 / (10+9)$
第2世代	$10^2 / (10^2+9^2)$
第n世代	$10^n / (10^n+9^n) = 1/(1+0.9^n)$



世代を重ねるに従い、●Typeは急速に集団から排除される

ここで、各世代で2個体だけ生存し繁殖するケースを考える



第n世代に●が固定される確率 = $\left(\frac{180}{342}\right)^n \times \frac{72}{342}$

第n世代までに●が固定される確率 = $\frac{72}{342} \times \sum_{i=1}^n \left(\frac{180}{342}\right)^i$ ↓無限等比級数の和の公式を適用

最終的に●が固定される確率 = $\frac{72}{342} \times \sum_{i=1}^{\infty} \left(\frac{180}{342}\right)^i = \frac{72}{342} \times \frac{342}{342-180} = \frac{72}{162} = 0.444444\cdots$

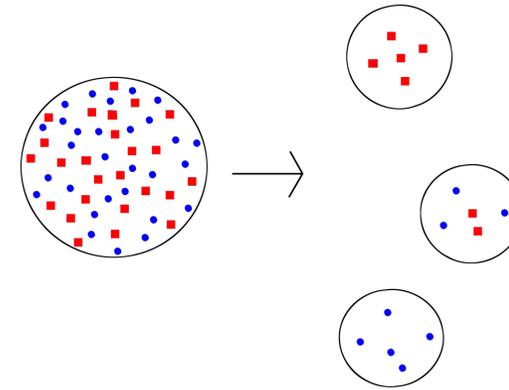
72/162の確率で●Typeが集団に固定される。
 このように、**小さな個体群では確率の効果は無視できなくなる**

遺伝子浮動
 (進化における確率の寄与)

人口学的確率性が生物集団に与える影響の例 創始者効果とボトルネック効果

創始者効果 (Founder's effect)

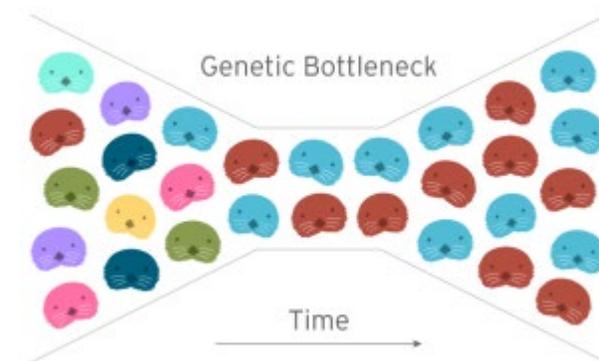
隔離された個体群が新しく作られるときに、新個体群の個体数が少ない場合、元になって個体群とは異なった遺伝子頻度の個体群ができること



図の出典：Wikipedia「創始者効果」

ボトルネック効果 (Bottle neck effect)

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、遺伝的多様性の低い集団ができること



図の出典：らっこちゃんねる

創始者効果とボトルネック効果の例（人間集団の血液型）

民族別ABO式血液型割合 ^[64] [隠す]				
民族集団	O (%)	A (%)	B (%)	AB (%)
先住民	61	39	0	0
アビシニア人	43	27	25	5
アイヌ (日本)	17	32	32	18
アルバニア人	38	43	13	6
大アンダマン人	9	60	23	9
アラブ人	34	31	29	6
アルメニア人	31	50	13	6
アジア系アメリカ人	40	28	27	5
マヤ人	98	1	1	1
モロス	64	16	20	0
ナバホ族	73	27	0	0
ニコバル人	74	9	15	1
ノルウェー人	39	50	8	4
パプア人 (ニューギニア島)	41	27	23	9
ペルシア人	38	33	22	7
ペルー先住民	100	0	0	0
フィリピン人	45	22	27	6
ポーランド人	33	39	20	9
ポルトガル人	35	53	8	4
ルーマニア人	34	41	19	6

表の出典：Wikipedia「ABO式血液型」

事実

北米・南米系の先住民のABO式血液型はO型が極度に高い。

考えられる理由1（創始者効果）

氷期にベーリング地峡を横断したごく少数の家族に偶然にもO型の者が多かった

and/or

考えられる理由2（ボトルネック効果）

その後に人口の少ない状態がしばらく続いて、または人口が極度に減少した時期を経験して、ボトルネック効果が働いた

1章「生物の進化」まとめ

1. 生物学における進化の定義とは、「ある生物の集団が持つ遺伝子の構成が、世代間で変化すること」

2. 進化を制御する力は、自然選択・系統的制約・人口学的確率性の3つ（突然変異率や物理的制約を入れる場合もあり）

- 自然選択 適応度に応じて遺伝子頻度を変えていく圧力
- 系統的制約 進化は、既に存在するものに修正を施す事で生じる
- 人口学的確率性 確率過程が進化に与える影響も無視できない

2章 生物多様性と、生態系の構造

2.1 生物多様性を生み出すもの。

生物の世界が多種多様な理由

地球上の生物
は、なぜ多種多
様なの？

2.2 生態系の構造

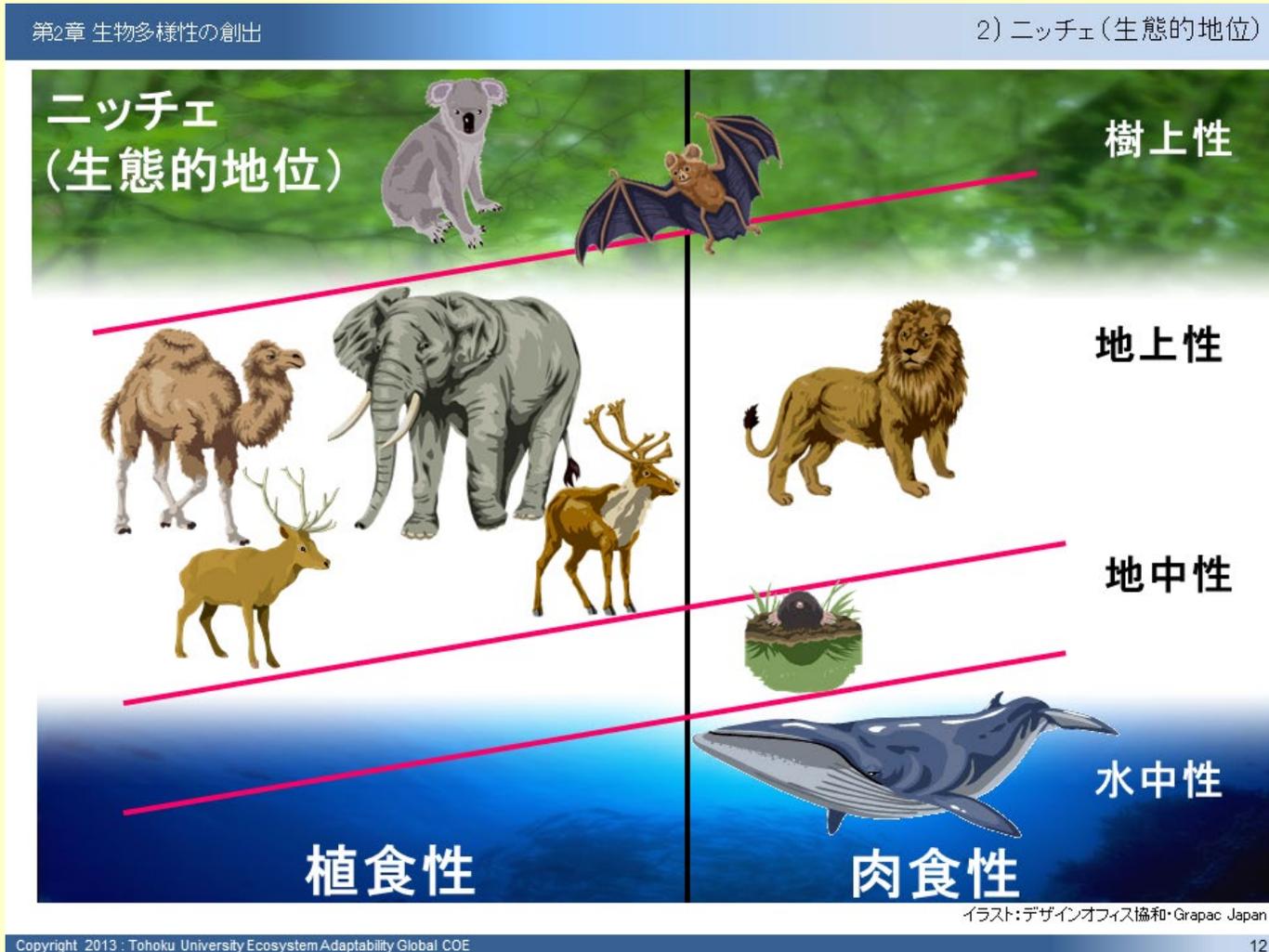
種の絶滅や外来種の侵入を避ける。

外来種って本当
に「悪者」なの？

進化が生物多様性を生じさせる理由、その1 ニッチ(生態的地位)の分割



このような、様々な**ニッチ**
(生態的地位)に特化する進
化の結果として、種が分化す
る現象を**適応放散**という



地上性で肉食という性質を共有しながらも、ニッチを分割した例



体重	120~250kg
獲物	50~500kg
最高速度	約60~80km/時

40~65kg
40kg以下
100km/時以上

- 速く走れない代わりに格闘が強い
- 格闘は強くない代わりに速く走れる

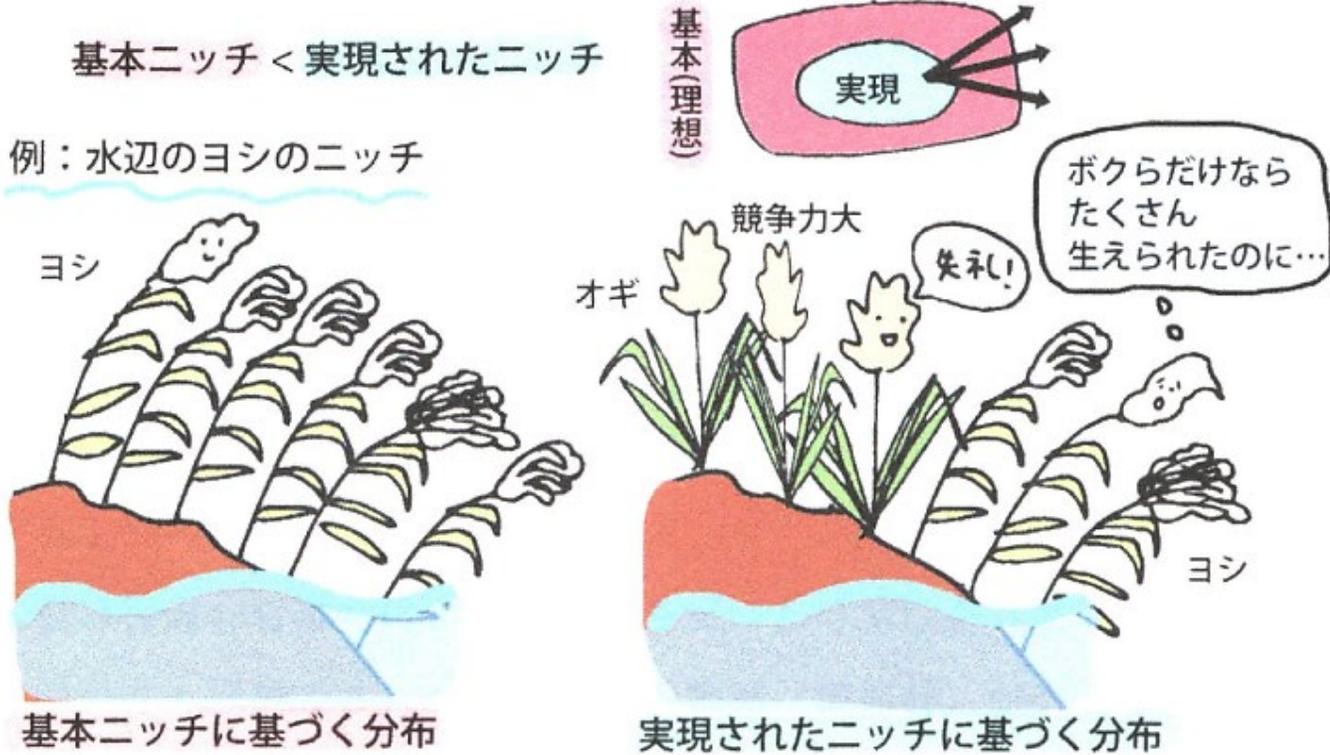


このような関係を
トレードオフと呼ぶ

生物の世界に絶対的な強者はいない。何かとひきかえに何かを得ている。トレードオフ関係にある現象がたくさんあり、その最適なバランスが環境によって異なる事が、地球上の多様な環境に多様な生物が生きていけることを保証している

基本ニッチと実現ニッチ

基本ニッチ 競争者のいないときに環境の多次元空間で占める範囲
実現されたニッチ 競争者のいるときに環境の多次元空間で占める範囲



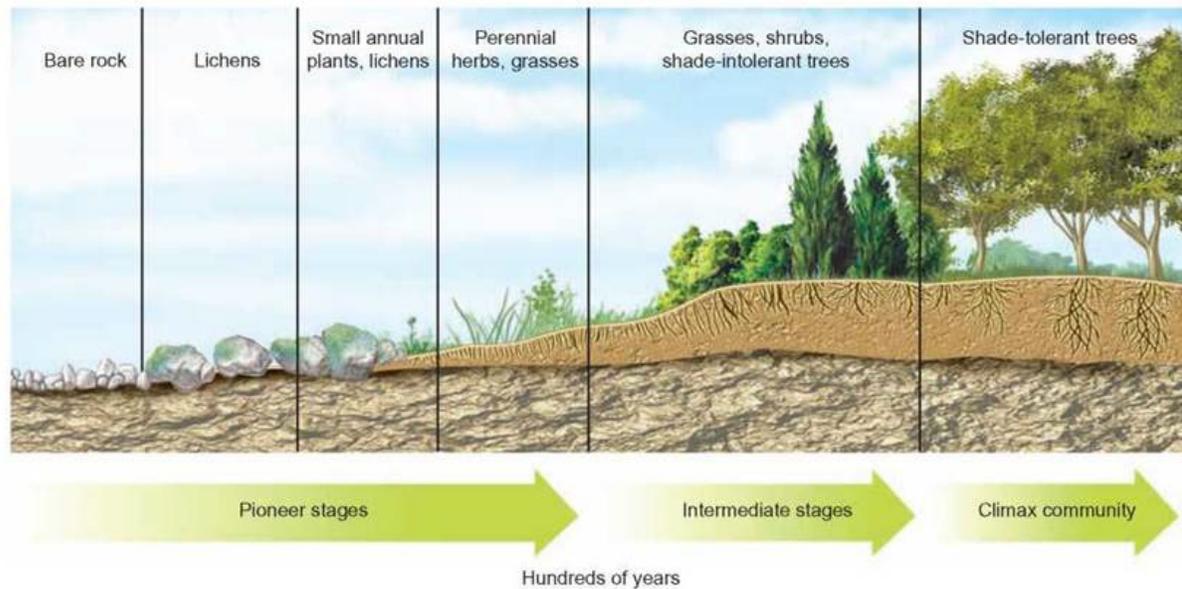
図の出典：生態学入門第2版

ニッチの分割は、他の種が利用できない生息地・資源に対して、それぞれの種が仲良く棲み分ける事で生じているとは限らない

遷移：植物における、攪乱からの時間経過に対してのニッチ分割

一次遷移

(土壌のない条件から始まる遷移)



図の出典：schoolbag.info/biology/concepts/108.html

二次遷移

(土壌のある条件で始まる遷移)

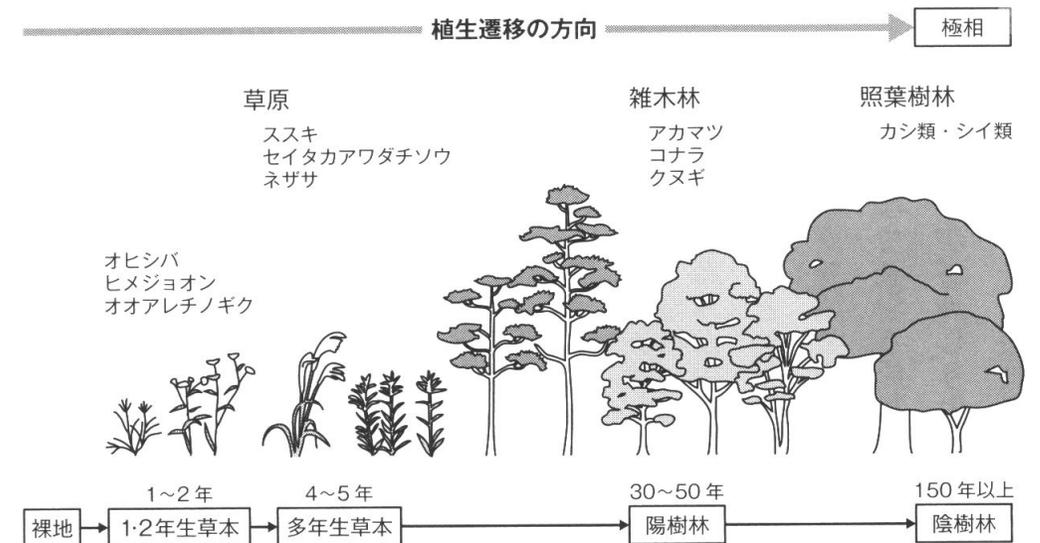


図 3-10 関東および西日本の低地における植生遷移

〈『里山の自然をまもる』築地書館、p.35 を参考に作成〉

図の出典：富田啓介「はじめて地理学」

遷移は攪乱後の植生回復において、優占種が次々と代わる現象であるが、これは植生の発達に伴う環境変化が、ニッチの異なる植物種を次々と優占させることで生じる

進化が生物多様性を生じさせる理由、その2

地理的な隔離

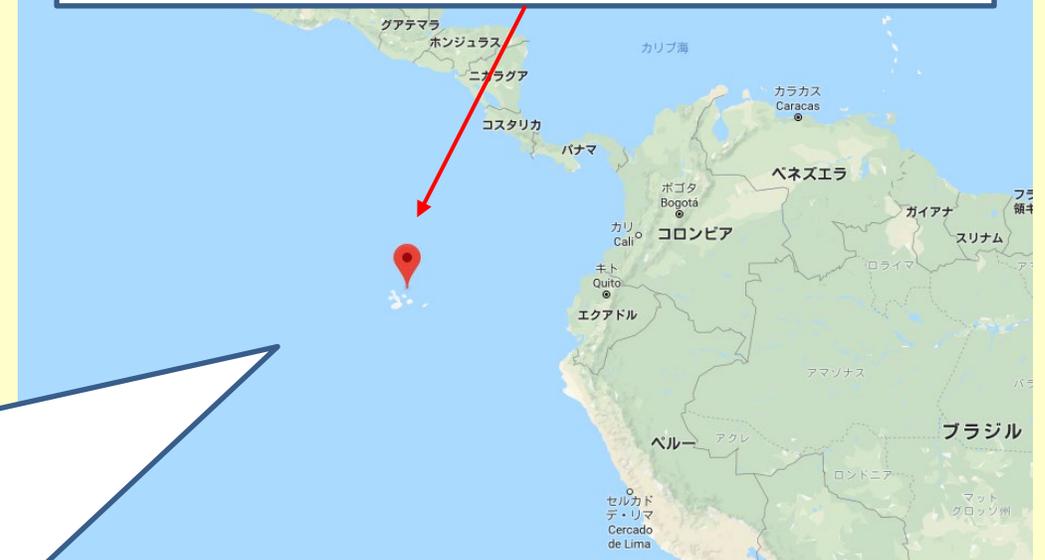
ここには非常に多くの固有種がある。

また哺乳類と両生類を欠くなど、生物相にははっきりしたゆがみがあり、その代わりに生存する種群には適応放散が著しい。

大型の爬虫類が地上の動物相で大きな役割を果たしているのが目を引く。

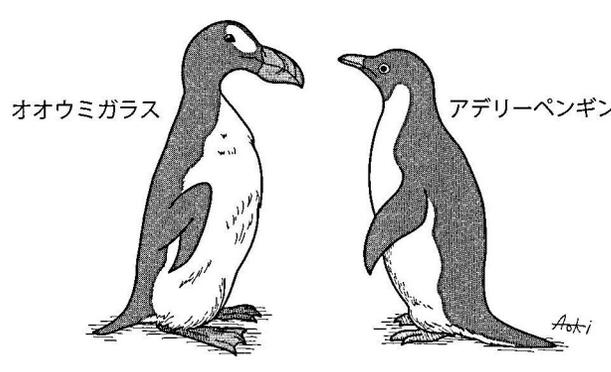


ガラパゴス諸島
500-1000万年前の火山活動により誕生



このように、地理的な隔離による生物の往来の制限も、生物多様性を生じさせる、もう一つの原因力である

同様のニッチ分化が生じたことで、系統的に異なる生き物が同じような姿に進化（収斂進化）した例



オオウミガラス

アデリーペンギン

かつて、ペンギンとは北極に棲んでいたオオウミガラスのことを指していました。大柄で飛べず警戒心に乏しいこの鳥は捕まえやすく、肉が美味なために人間によって数多と捕獲されて絶滅しました。南極周辺でも同様に飛べない鳥が発見され、当初は南のペンギンと呼ばれていましたが、オオウミガラスが絶滅し、ペンギンの名はこちらに移ったのです。オオウミガラスと南極のアデリーペンギンの姿形は似ています。遺伝的には縁遠いけれど、環境適応の結果、似通った形態と生活様式を獲得した収斂進化の一例です。

出典：林健太郎「薫風のトゥーレ」

同じニッチに適応している他の種が侵入した場合、しばしば在来種の生息地を奪ってしまう

→外来種問題

ニッチ	有胎盤類	オーストラリアの有袋類
穴掘り型	モグラ	フクロモグラ
アリクイ型	アリクイ	フクロアリクイ
ネズミ型	ネズミ	フクロマウス
木登り型	キツネザル	ブチスクス
滑空型	モモンガ	フクロモモンガ
ネコ型	ボブキャット	オオフクロネコ
オオカミ型	オオカミ	フクロオオカミ

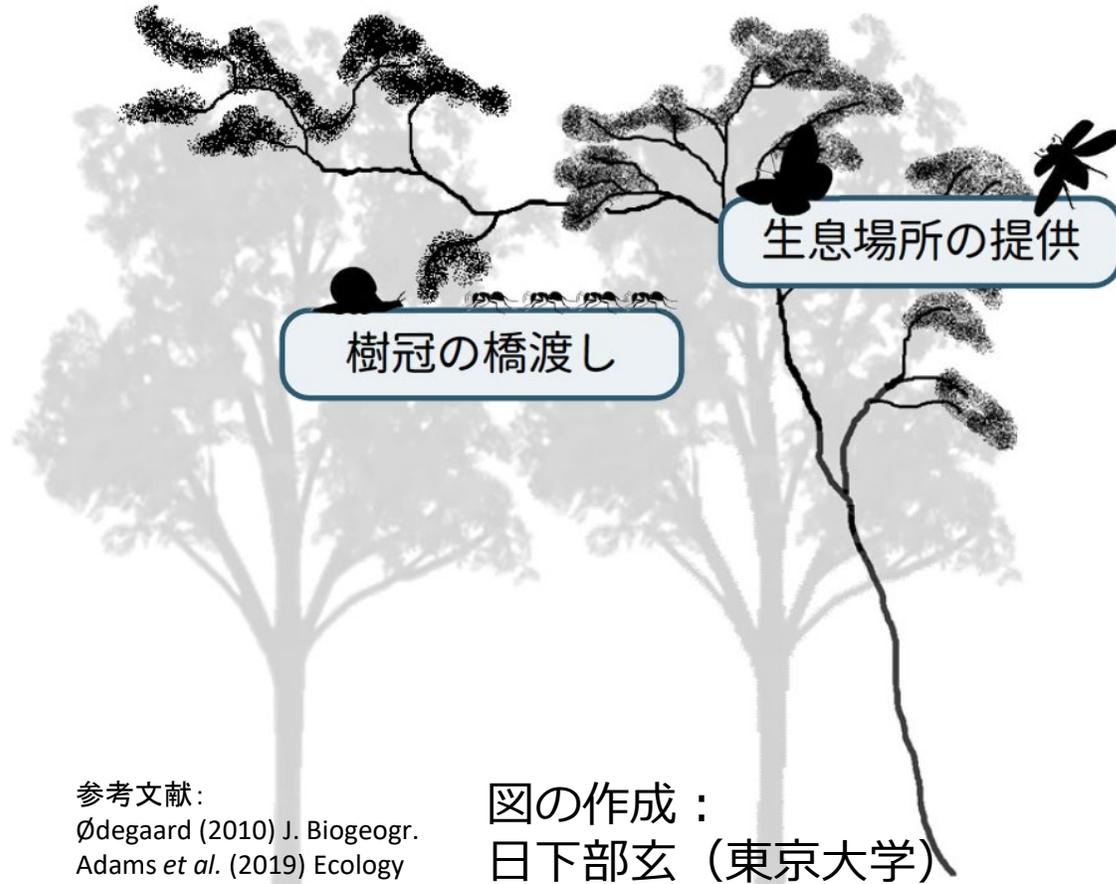
生態系の構造

ある生物種の存在が、他の生物種の適応やニッチ分割における前提条件となり、生物種間の相互作用が生じる。生態系のネットワークは、このようにボトムアップ的に構成された

図10-7 水田の食物網



つる植物の侵入による森林構造の変化は、
他の生物種の行動変容やニッチ提供をもたらす



ただし草本という生活型は、攪乱やストレス環境において、より適応的であり、完全に淘汰されない。

侵入で起きる軍拡的な進化



ここに侵入した木本は
光獲得競争で有利となる



樹上での着生やツルという抜け駆け戦略が侵入可能になる

生態系のネットワークを通じた影響の拡散例

有名なエピソード：大躍進政策下の中国では、農業の生産性向上を目的として、スズメの大量駆除を行った(北京市だけでも300万人が動員され、3日間で40万羽のスズメを駆除した)。しかしスズメの駆除は、かえって蠅、蚊、イナゴ、ウンカなどの害虫の大量発生を招き、農業生産は大打撃を被った。

人類の拡散に伴う大型動物の絶滅

表 2.1.1 過去 10 万年間に絶滅した陸上大型動物（成獣の体重が 44kg 以上）の属の数 (Wroe et al. 2006)

地域	絶滅属数	現存属数	合計属数	絶滅率 (%)
オーストラリア	19	3	22	86.4
南米	46	12	58	79.6
北米	33	12	45	73.3
ヨーロッパ	15	9	24	60.0
アフリカ	7	42	49	14.3

図の出典：臨床環境学

乱獲に伴う生態系食物網の変化

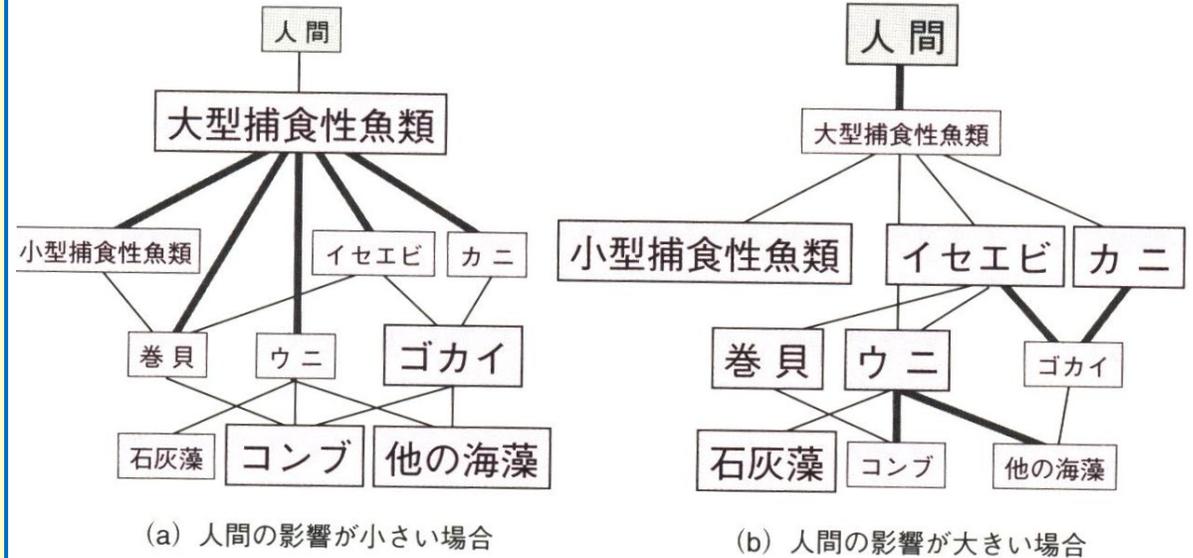


図 10・4 乱獲が海洋生態系の食物網にもたらす影響 北アメリカ北東部の沿岸域を対象に漁獲圧が高まる前 (a) と後 (b) とを比較した。字の大きさは現存量を、線の太さは相互作用の強さを示す。栄養段階が上位の生物ほど上方に配置した。R.S. Steneck, J.T. Carlton, "Marine Community Ecology," ed. by M. Bertness, S. Gaines, M. Hay, p.445-468, Sinauer Associates Inc. (2001) を改変。

図の出典：生態学入門第2版

ある生物種の個体数や影響力の変化は、生態系のネットワークを通じて、副次的な反応を生じさせる。一般に、それは予測困難である。

支配的な捕食者の除去に伴った、生態系の崩壊

1920年代～前世紀末にかけて、イエローストーン国立公園で生じた環境崩壊

イエローストーン国立公園からオオカミを駆除して間もなく、米国立公園局は別の害獣の存在に気づいた。ワピチがイナゴのように大量発生し、ノーザンレンジの緑をばりばりと食べ始めたのだ。1920年代末になると、生物学者達は、若芽を食べ尽くされた木々が枯死し、土壌が浸食され、ワピチが食べない植物ばかりがはびこっている、と懸念を口にするようになった。

ノーザンレンジでは、1920年以降、新しいポプラが生えなくなってきた。そして、公園の気象や森林火災の記録を見ても、その時代に異常なことが起きたわけでもなかった。ワピチは、それ以前からずっとその地域にいたが、ポプラを根元近くまで食べ尽くすようになったのは、1920年代に入ってからのことだった。この1920年代初頭というポプラが再生しなくなった時期は、イエローストーンからオオカミが消えた時期だった。



ワピチを狩るオオカミの群れ

U.S. National Park Service

捕食による食植者の直接的な個体数コントロールに加えて、このような「恐怖によるコントロール」も植生回復に寄与した

1995年にオオカミが再導入されて以降の変化

小さな谷、台地、島、川に突きだした岬のような土地、、、そうした場所では、ヤナギやハコヤナギが回復の兆しを見せ始めていた。いずれもワピチが、土地の支配者であるオオカミに捕まって殺されるのを恐れる土地だ。

ある地域の種の多様性は、環境の主要な要素が一つの種に独占されるのを、支配的な捕食者がうまく防いでくれるかどうかで決まる場合がある。このように生態系において比較的少ない生物量でありながらも、生態系へ大きな影響を与える生物種を**キーストーン種**と呼ぶ

2章「生物多様性と、生態系の構造」まとめ

- ① 進化が生物多様性を生じさせる理由は、(1)**ニッチ**（生態的地位）の分割、(2)**地理的隔離**
- ② ニッチは、他の種が存在することで新たに生じる場合もある
- ③ 変動する環境（生物的要素も含む）に対して、種がニッチの分割や適応を繰り返していく過程で、共存の関係ができあがった。すなわち、**生態系の複雑なネットワークには、何らかのグランドデザインに基づいて形成されるわけではない。**
- ④ 種の絶滅や外来種の侵入が、生態系に何をもたらすかについては、**現在の生態学では十分な予測を行うことはできない。**基本的に、起きたことの説明のみ可能。ただし、支配的捕食者の除去に伴う生態系崩壊など、ある程度は見通しのつく問題もある。



3章 植生とシミュレーション (試験範囲外)

3.1 地球システム統合モデルの発達と陸面過程

計算機の中に地球表層の物質・エネルギー循環を再現する

3.2 気候変動に伴った植生の分布と、その予測

動的全球植生モデルという、発展途上の技術について紹介します

講師略歴

【佐藤永（さとう ひさし）】

海洋研究開発機構（JAMSTEC） 副主任研究員、1972年生まれ 現在51歳

18～22歳 @東京大学 理学部 生物学科 植物学教室

「21世紀はバイオの時代」と言われていた頃。分子生物学ばかり勉強したものの、進化生態学の世界に。

23～28歳 @九州大学大学院 理学研究科 生物学専攻

植物の性表現進化を研究。主な研究手法は、野外調査と野外操作実験。これで学位取得。

ちなみにこの間、大隅良典先生（2016年ノーベル賞受賞）のご実家に、月1万円の家賃で住んでました。

28～30歳 @九州大学農学部

最初のポスドク職。野外調査する予算が無かったので、ネタは同じで、研究手法を理論に移行。

31～37歳 @JAMSTEC／地球フロンティア

地球シミュレーター上で動かす「地球システム統合モデル」の開発チームにて、植生シミュレーターを開発。

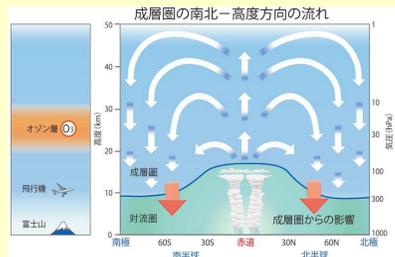
38～41歳 @名古屋大学大学院 環境学研究科

特任准教授として教育にも少し関わる。

42歳～現在 @海洋研究開発機構（JAMSTEC）

元の職場に戻る。定年制で雇用して頂き、やっと安定しました。

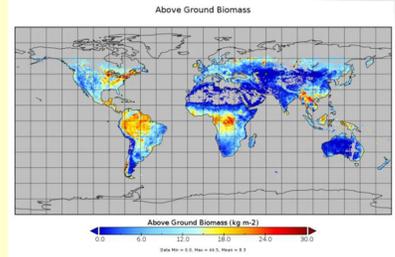
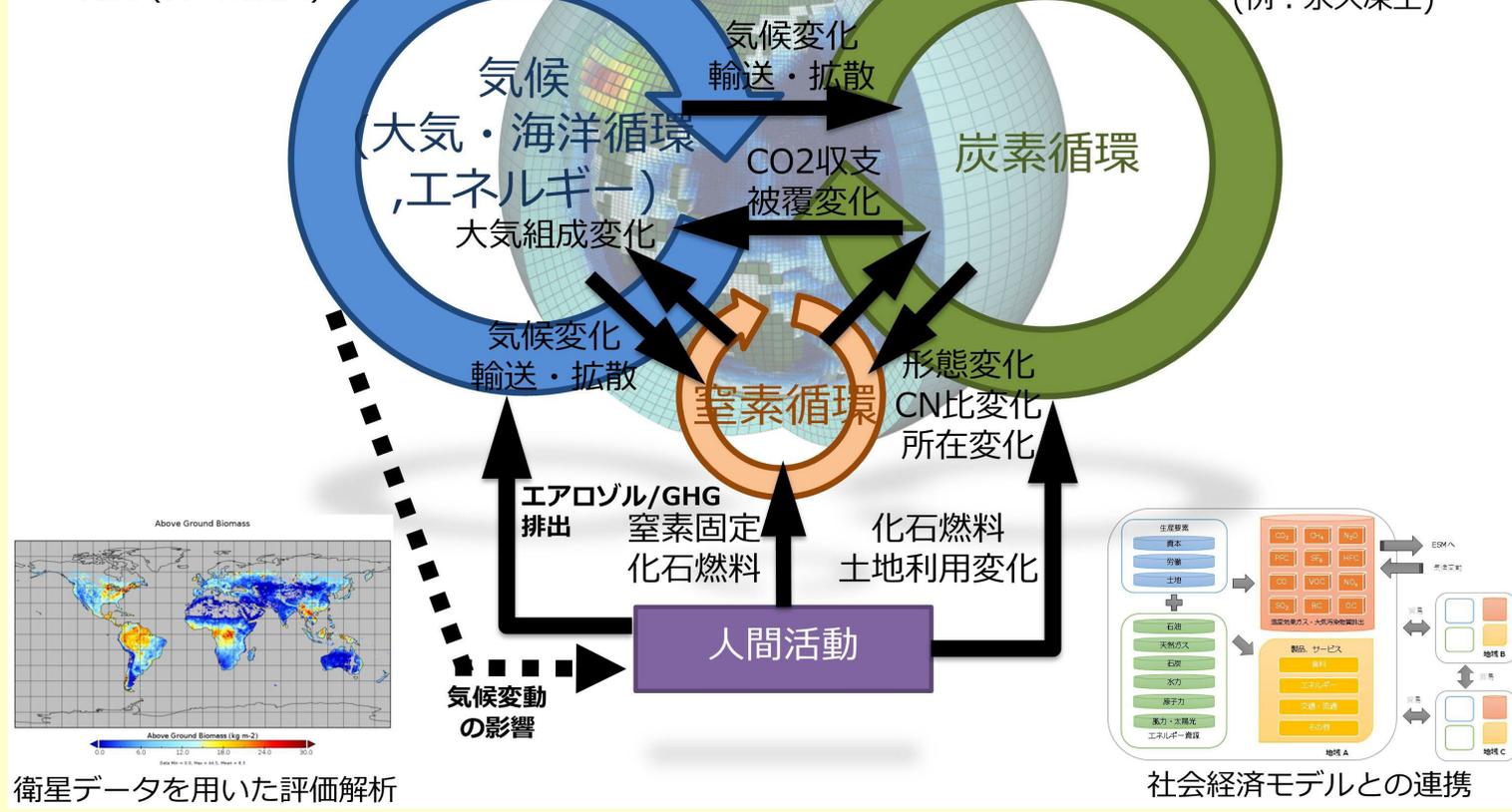
地球システム統合モデル



素過程理解と先端要素モデル
開発 (例: 成層圏)



観測研究との連携
(例: 永久凍土)

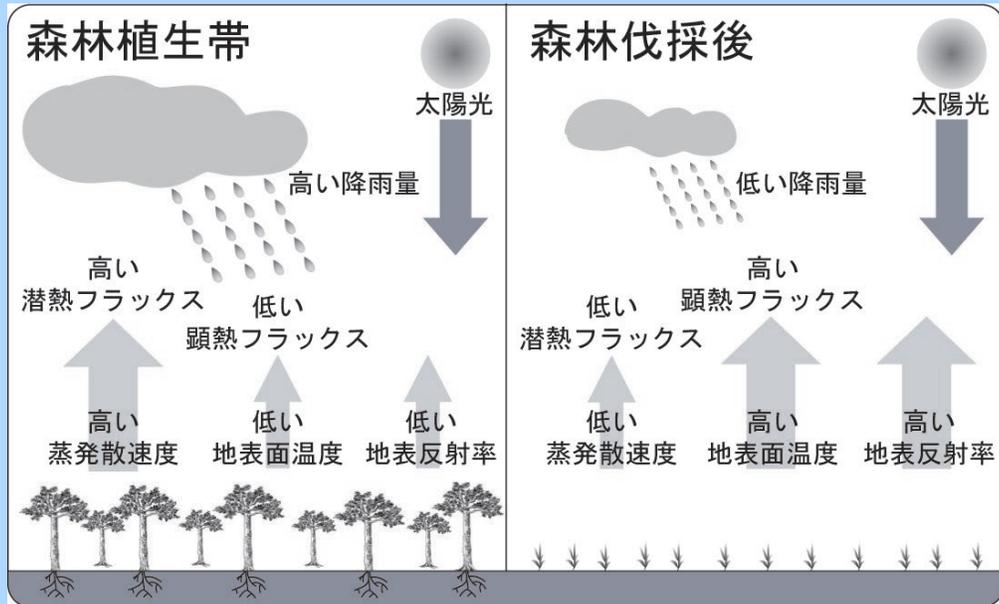


大気・海洋・陸域における物理現象を中心に扱う気候モデルを核とし、さらに炭素循環をはじめとする地球表層物質循環や、それに関わる生物・化学的なモデルも統合したもの。

気候変動と生態系・物質循環の間の相互作用やそれらに対する人間活動の影響等を包括的に取り扱うことができ、過去から現在までの地球環境の変動の理解や、温暖化をはじめとする将来の予測を行うことを可能とする。

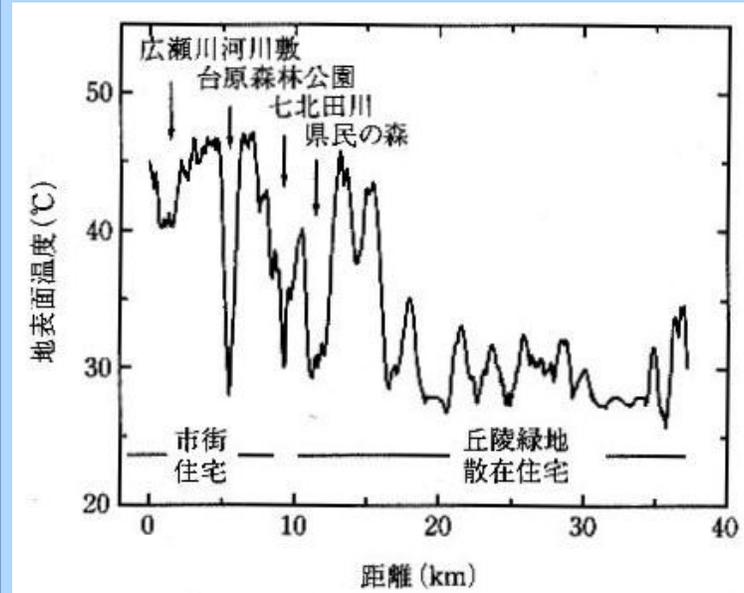
植生から気候環境へのフィードバック（熱・水・放射）

熱帯・温帯域において、森林伐採が
水収支・境界層フラックス・気象へ与える影響



出典: 佐藤永(2008) 日本生態学会誌 58、原図: Foleyら(2003) *Front Ecol Environ* 1

真夏の昼間に、ヘリコプターで
観測した地表面温度@仙台市



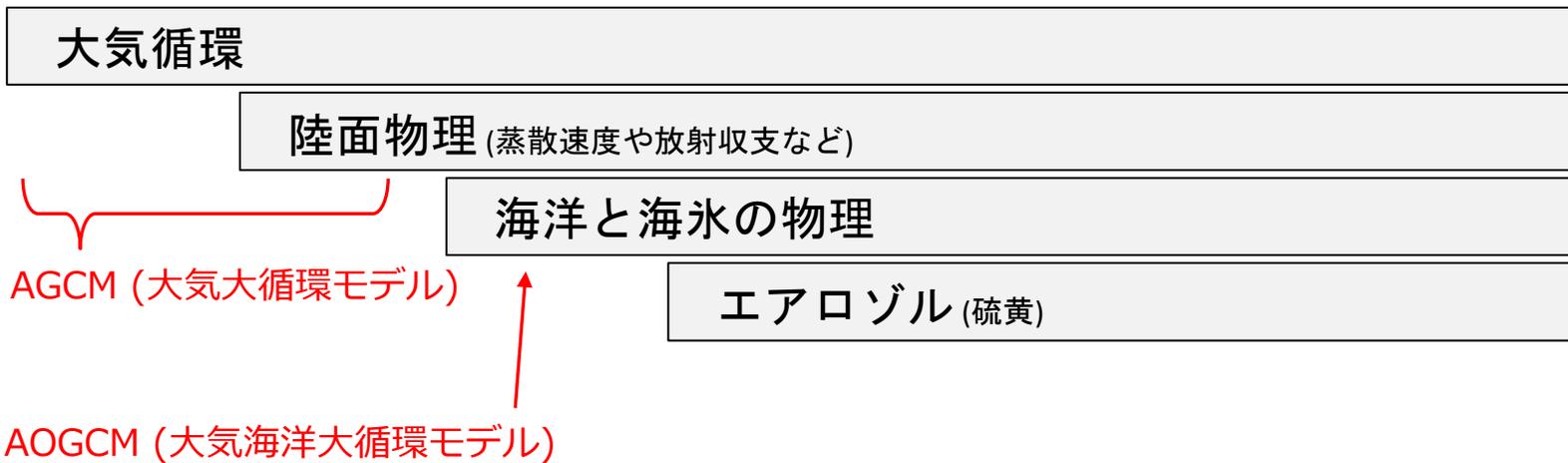
出典: 近藤純正「地表面の気象学」、データ元: 菅原広史

森林が存在することで、例えば年平均気温は一般に

- ・ 低～中緯度帯 → 下降
- ・ 高緯度帯 → 上昇

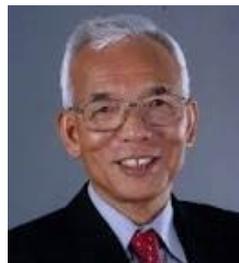
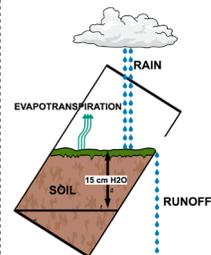
気候モデルの発達

1970年代 1980年代 1990年代 1990年代 2000年 2000年代 2010年代
中旬 中旬 中旬 下旬 前後 月上旬 月上旬



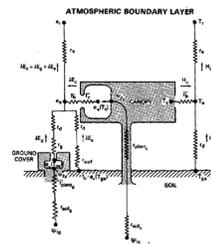
この時代の関連する陸面物理モデルと、鍵となる論文

BudykoのBucket model



Manabe (1969)
MWR 97

SiB, SiB2

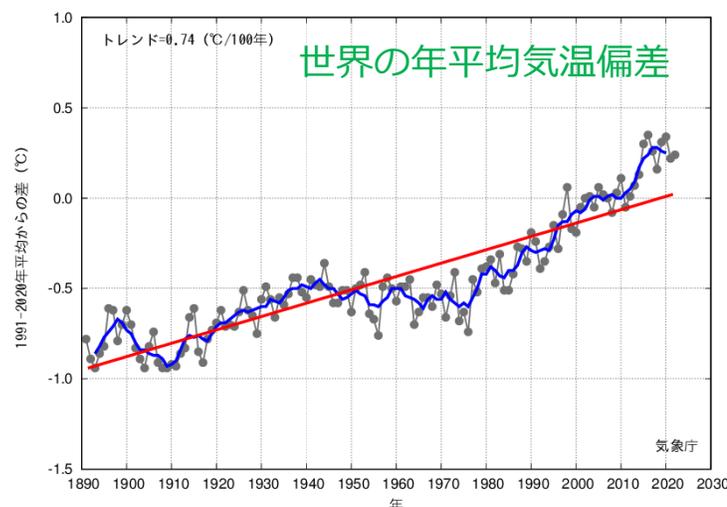


Sellers et al. (1986)
J. Atmos. Sci. 43

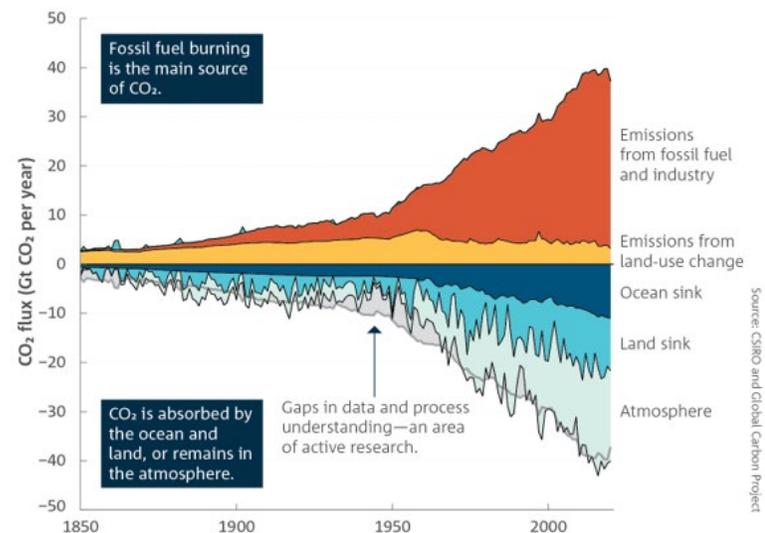
従って、気候モデル（数10～数100年先の気候を予測するモデル）は、ごく初期の段階から陸面物理が考慮されていた。

炭素収支を通じた全球気候への影響

これまでの化石燃料の燃焼と土地利用によって排出されたCO₂のうちその少なくとも半分くらいは、海洋と陸面に吸収されたと考えられている。



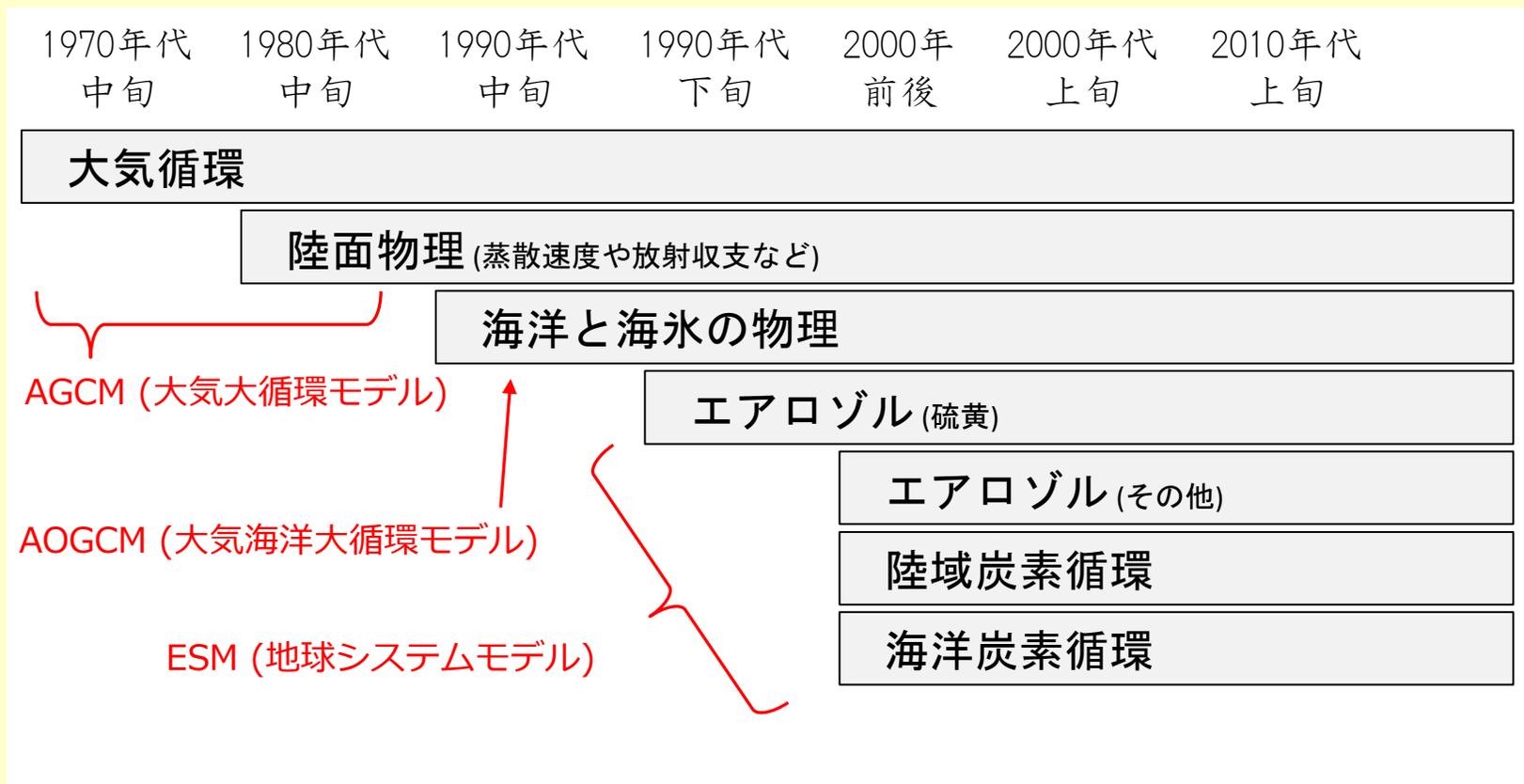
上半分：人為的CO₂の大気への排出フラックス時系列変化
下半分：大気中CO₂吸収フラックス時系列変化



1990年代以降、大気中の温室効果ガスが気候変動をもたらすという懸念が広まり、人類が排出したCO₂の量と、その行方について研究が進んだ。

その結果、これまでの化石燃料の燃焼と土地利用によって排出されたCO₂のうちその少なくとも半分くらいは、海洋と陸面に吸収されたと見積もられている。

気候モデルの発達



原図：IPCC 3rd Assessment Report

そのため、気候モデルに簡単な生物過程モデルが結合された。
このあたりから、長期気候変動シミュレーションに用いられるモデルはEarth System Model (ESM) と呼ばれるようになった。

Cox et al. (2000)の衝撃

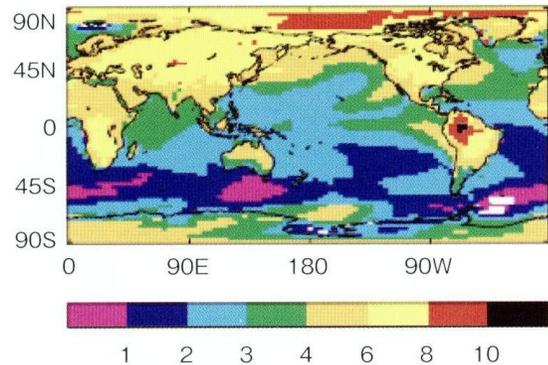


気候変動シミュレーションにおける動的植生の影響

@IPCC IS92a "Business as usual" 炭素排出シナリオ

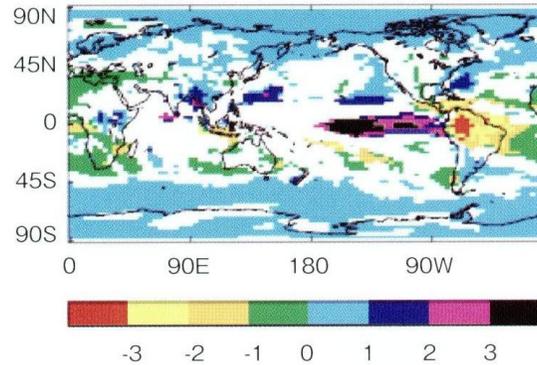
気温

(a) Screen Temperature (K)



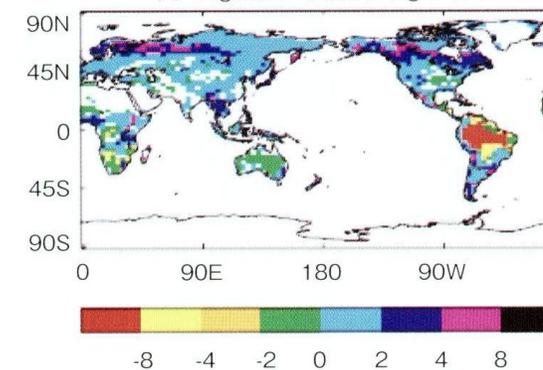
降水量

(b) Precipitation (mm day⁻¹)



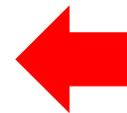
植生炭素

(c) Vegetation Carbon (kg C m⁻²)



1850~2100年にかけての全球平均気温の変化

- 植生分布を変化させない場合 : +6°C
- 植生分布を変化させた場合 : +8°C



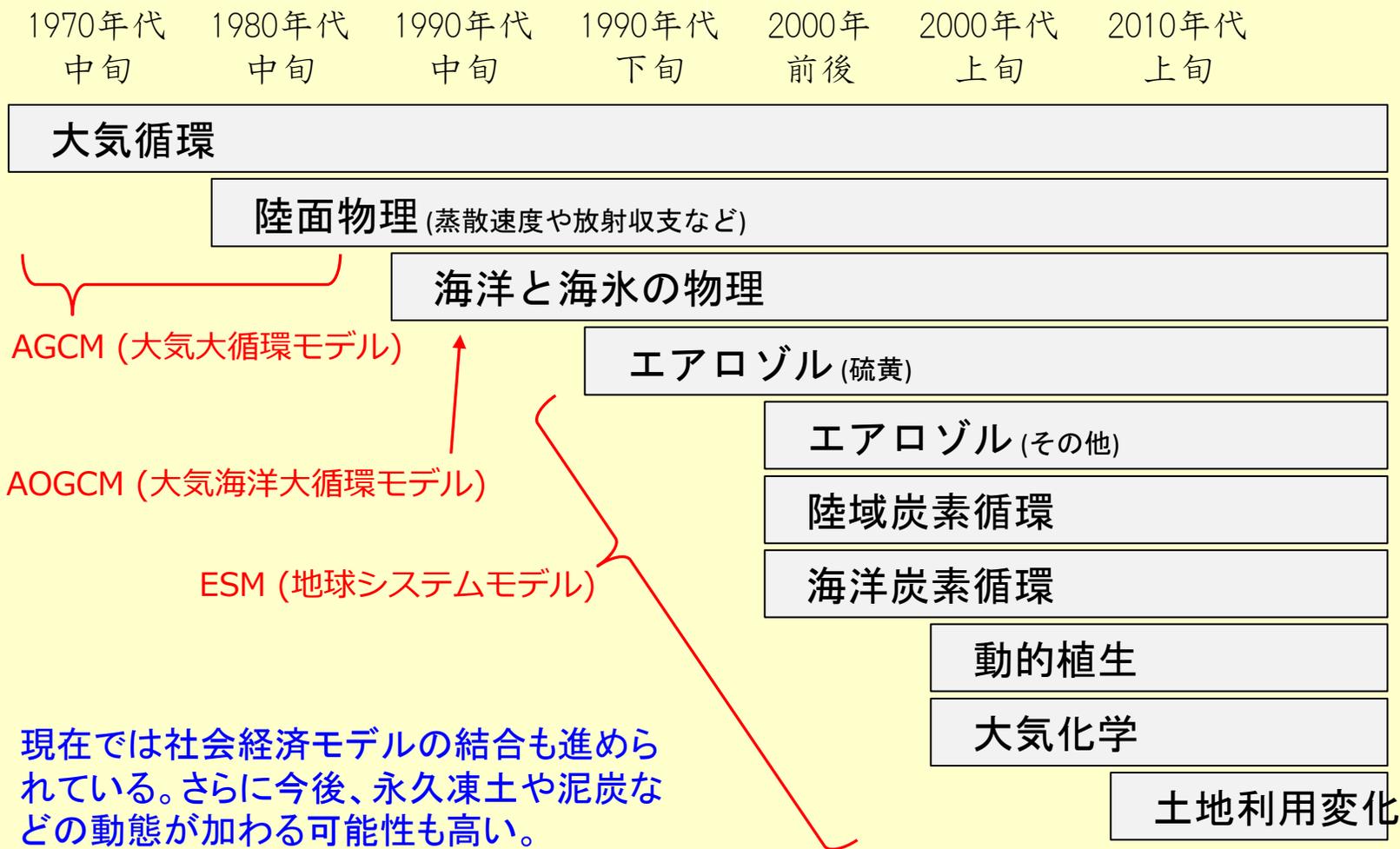
アマゾン盆地において生じる大規模な植生崩壊が、この差の主な理由

Cox et al. (2000) *Nature* 408

Cox et al. (2004) *Theoretical and Applied Climatology* 78

気候変動に応じた、植生の機能に加えて、その地理分布も動的に取り扱うモデルとしてDynamic Global Vegetation Models (DGVMs; 動的全球植生モデル)が勃興した。

気候モデルの発達



原図：IPCC 3rd Assessment Report

気候モデル（数10～数100年先の気候を予測するモデル）は複雑な地球システム統合モデルへと発展しつつある

気候区ごとのバイオーム

図2-10 降水量と気温によるバイオーム型の分布

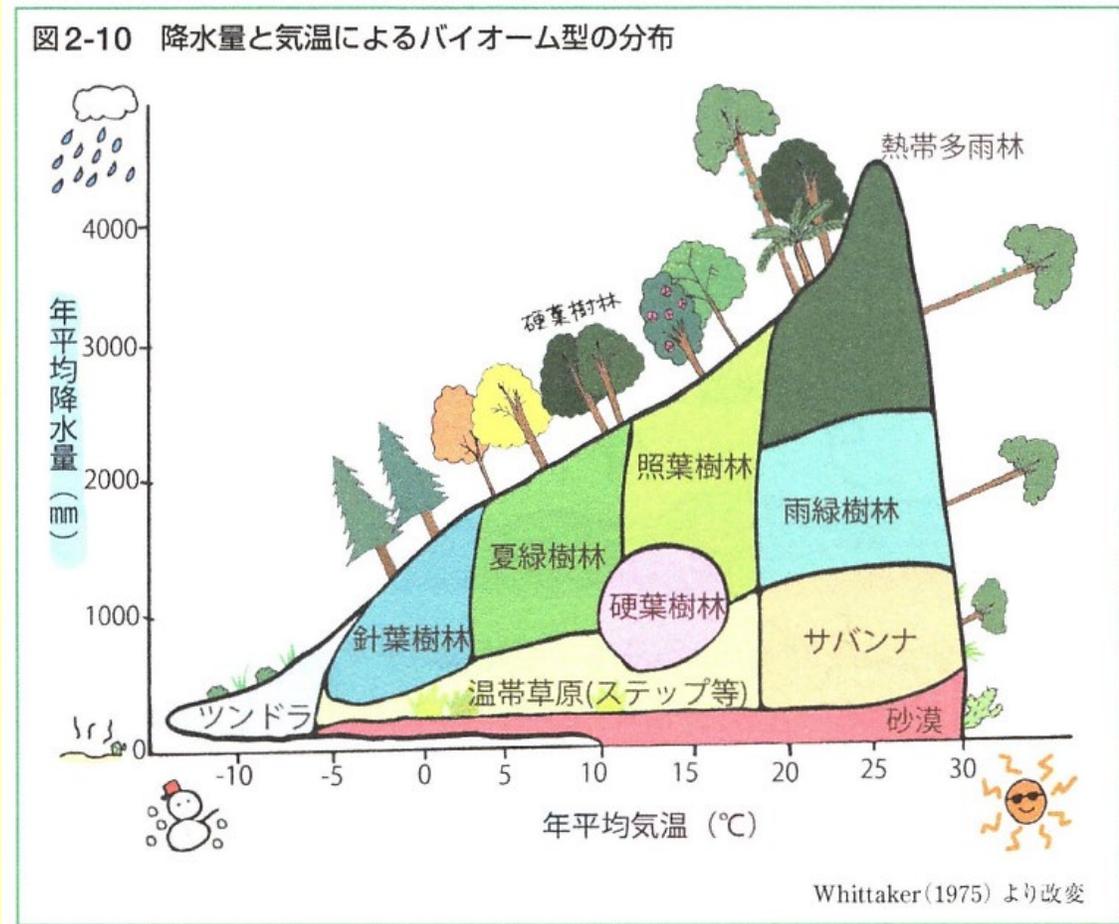
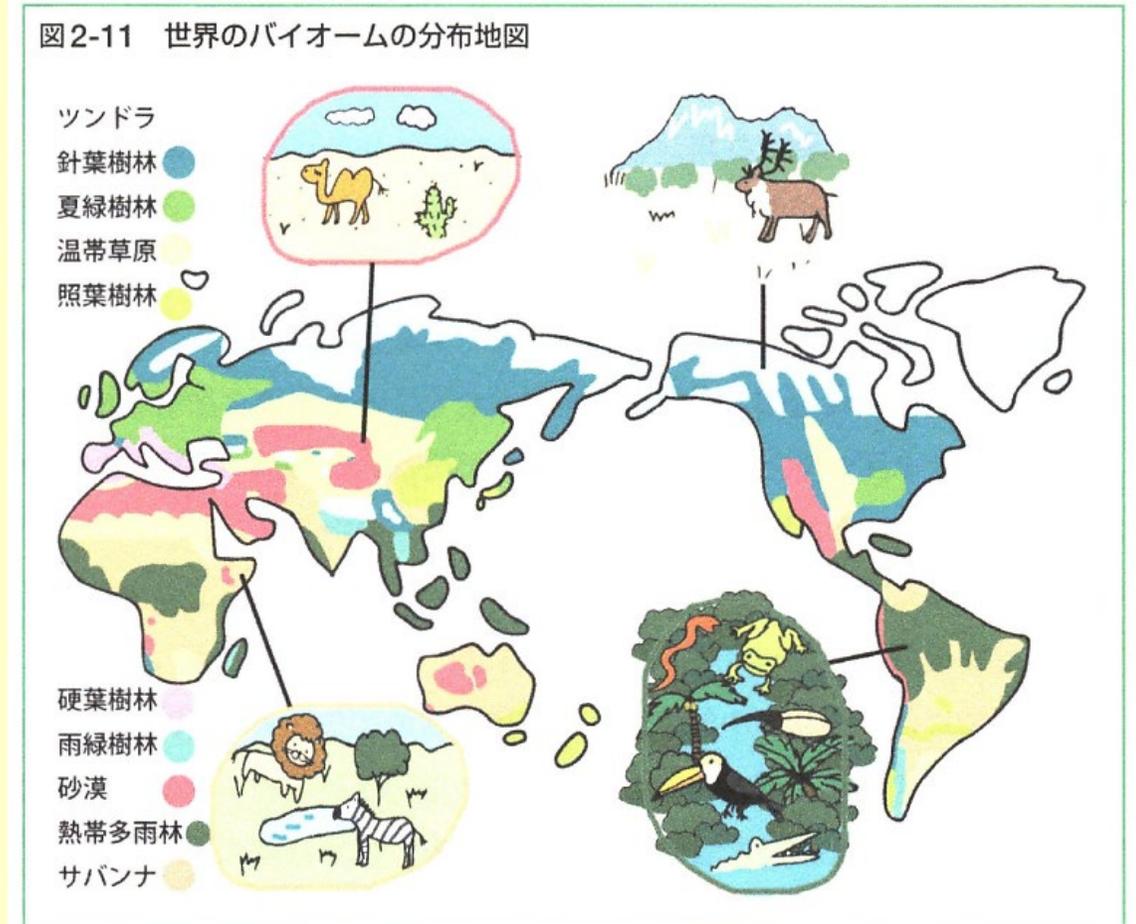
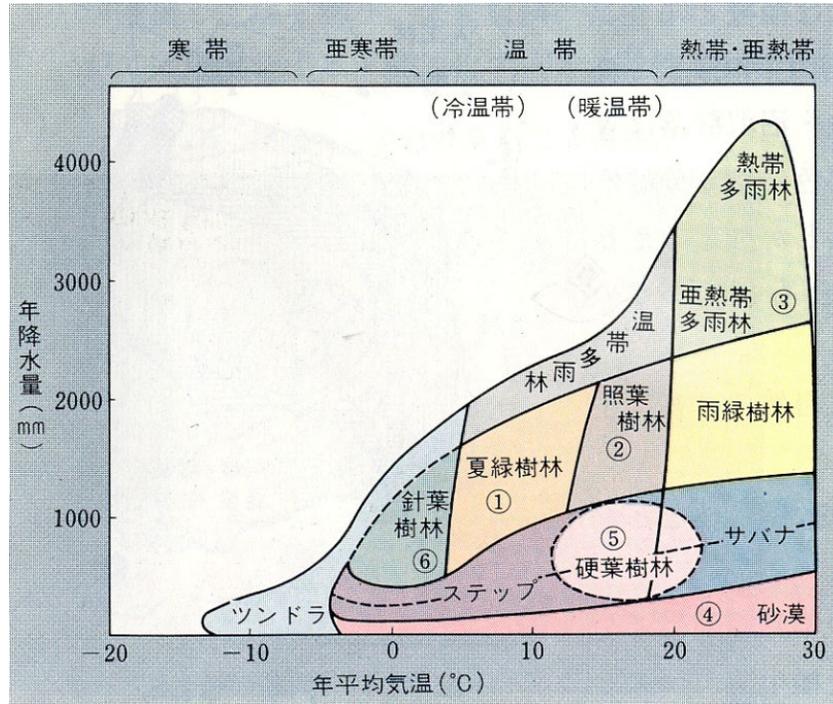


図2-11 世界のバイオームの分布地図

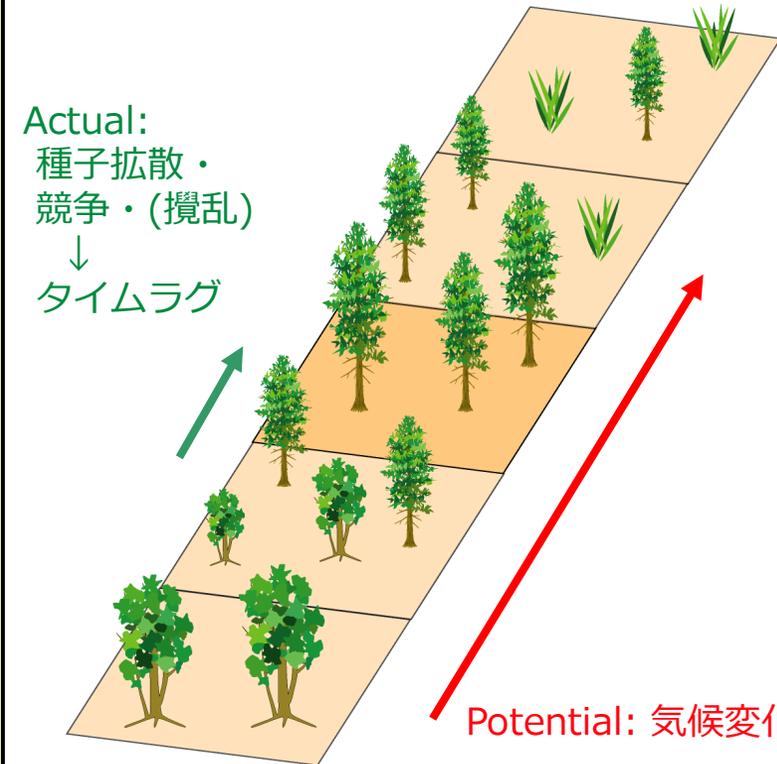


気候変動と植生変化との間の時間遅れ

全球スケールにおいては、植生帯の分布は、主に気候要素で決まる

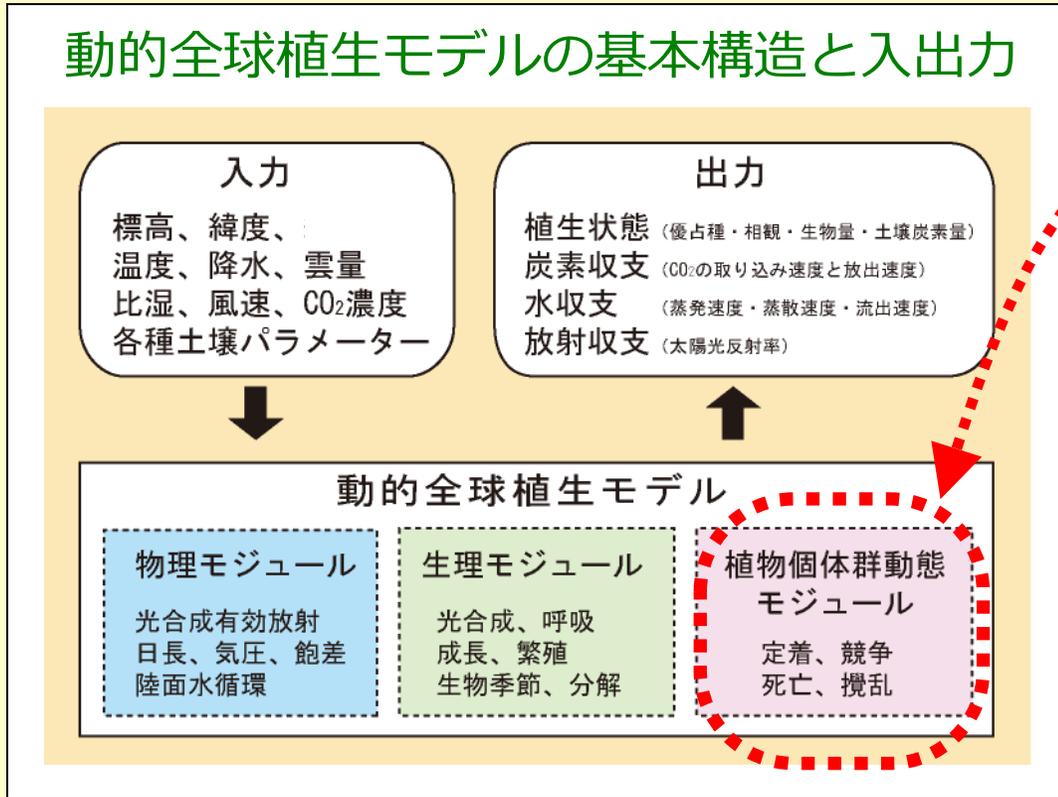


しかし、気候が変化しても、実際に植生の移動が完了するまでには、最大数千年に及ぶタイムラグが生じる



人間社会にとって重要なのは、数十～数百年間の気候変動予測。よって、気候変化と植生変化との間のタイムラグは無視できない。

動的全球植生モデルの基本構造と入出力



植物個体群動態の扱い方

SEIB-DGVM @ 東シベリアのカラマツ林

場所 (東シベリア)

緯度 : 北緯62度15分
経度 : 東経129度37分
標高 : 220m

年平均気候

気温 : -9.9°C
降水量 : 257mm

仮想林分の大きさ: 100m × 100m

草本は可視化していない

SEIBは、木本の個体間における局所的な相互作用を明示的に扱う動的全球植生モデル。気候変化に対する植生応答のタイムラグを支配する過程を、機構ベースで扱う、という発想の元で設計された。

ESMの要素の他に、植生モデル研究は何の役に立つのか

1. 現在の陸上生態系がどのように働いているかについて、理解が深まる
2. 将来起こりうる可能性の予測が、科学的に信頼性のある範囲で可能となる
3. どの部分に不確実性が大きいのか、あるいは信頼性がどのくらいあるかという評価ができる
4. 重点的に研究すべき分野や対象を、ある程度しぼり込むことができる
5. 生態系管理（例えば炭素管理）の効果を評価できる



補足資料

(試験範囲外)

事実：植物生産性は、若齢林は極相林よりも高い事が多い
また、自然林よりもプランテーション林のほうが高い場合も多い。

老齢林



伐採された天然林



アブラヤシ人工林

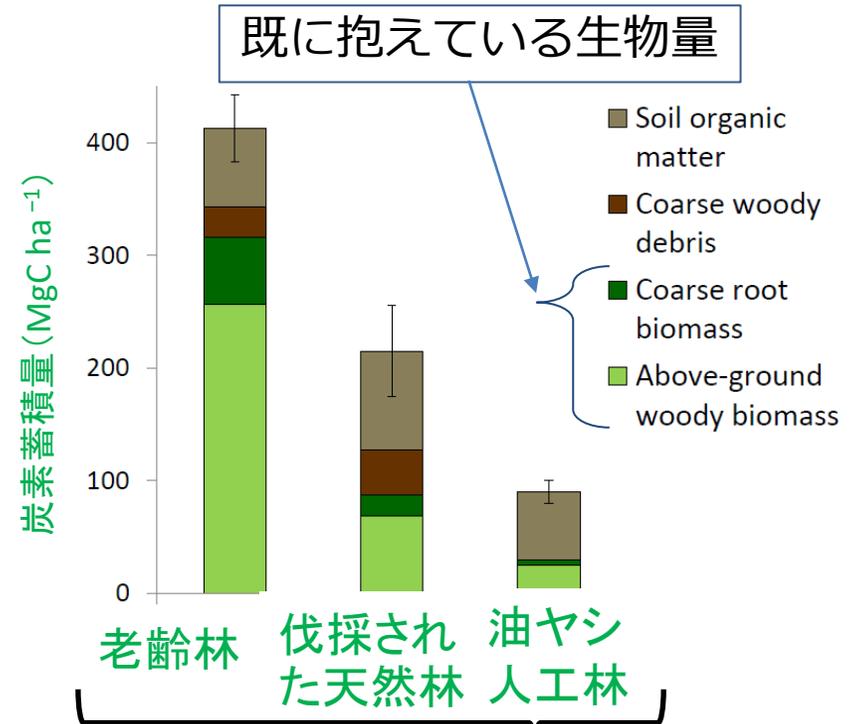
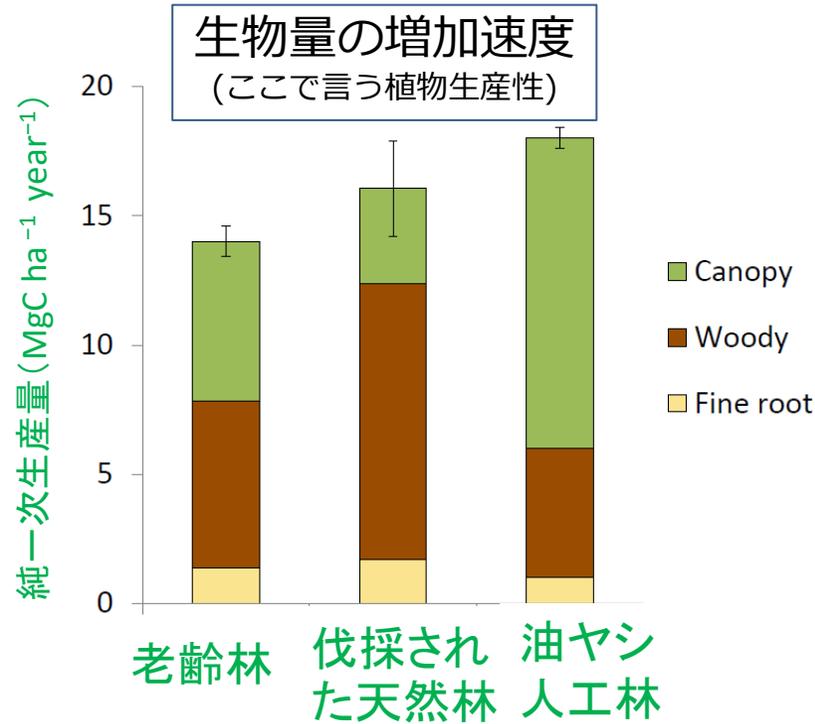


生物量



植物生産





この差が、維持呼吸の差となり、植物生産性の差を生じさせている
(加えて、より高所に水を運ぶことによるコスト増も生じる)

進化は、生態系の「全体の何か」を最大化・最適化するわけではない

相利共生は、生物多様性を生じさせる原動力となることがある

ハナバチが訪れる花



花蜜や花粉が目的の
ハエ目昆虫が訪れる花



蝶（チョウ）が訪れる花



甲虫が訪れる花



鳥類が訪れる花



狩りバチが訪れる花



産卵目的の
ハエ目昆虫が訪れる花



蛾（ガ）が訪れる花



アザミウマが訪れる花



コウモリが訪れる花



被子植物の種は、しばしば栄養体（枝葉や根など）の形質では同定が難しいが、花の形質を見れば一目瞭然というケースがある。これは、繁殖における戦略の違いが、種多様性を生じさせていることを強く示唆する。

◎送粉シンドローム

近い種類の送粉者に送粉を依存している植物種は、たとえそれらが系統的に離れていても、花の色や形、匂いなど、花の形質に共通の特徴が見られる傾向があります。これを送粉シンドロームといいます。ただし、送粉シンドロームは絶対的なものではなく、多くの例外を含みます。ここに挙げたのは、それぞれの送粉者グループが頻繁に利用する花の例ですが、それぞれの送粉者グループが、これらの花を排他的に利用していることを意味するものではありません（本文参照）。

【写真提供】※1、2 酒井章子氏、※3 Josch13氏（Pixabay.com）、※4 David Hembry氏、※5 Atamari氏 [2007 CC BY-SA 3.0]

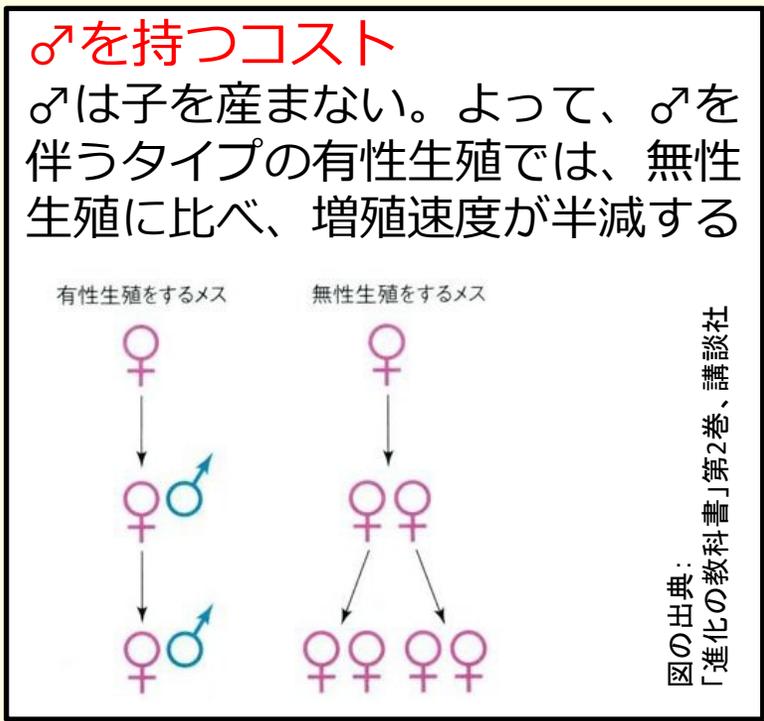
https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Adansonia_digitata_0013.jpg

有性生殖のコスト

2つの個体間あるいは細胞間で全ゲノムに及ぶDNAの交換を行うことにより、両親とは異なる遺伝子型の個体を生産すること

血縁関係の減少
産む子のゲノムの半分は、他個体由来である。よって、♀にとって、短期的な適応度は半分になる

性感染症リスク
多くの病原体にとって、交配は感染を広めるチャンスである



出会いのコスト
動物においては交配相手を探索し獲得しなければならない。植物では、花粉を他個体の雌性器官に到達させなければならない

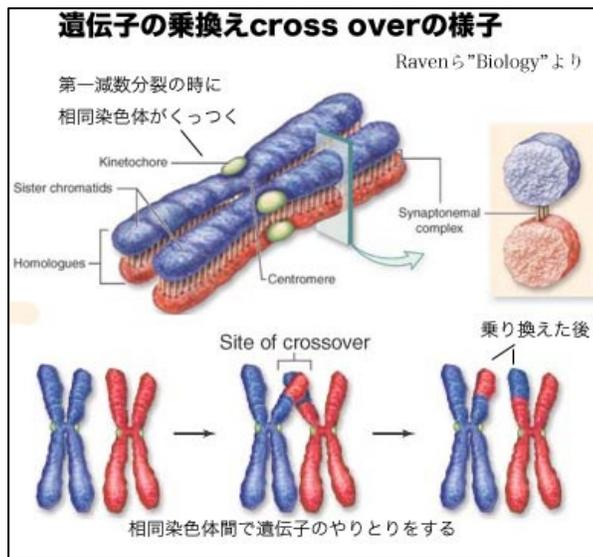


このように明確、かつ極めて大きなコストを伴いながらも、有性生殖は生物界で一般的な繁殖様式である（有性生殖のパラドックス）

有性生殖のメリット

有害突然変異の効率的な除去 (マラーのラチェット仮説)

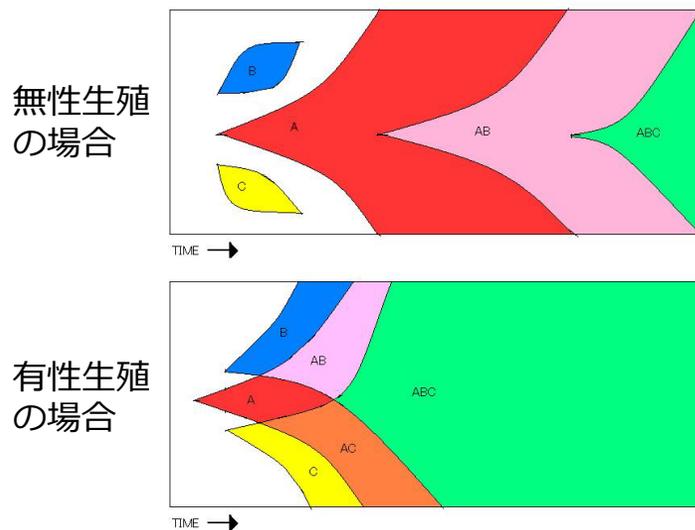
有性生殖集団では、組み替えにより有害突然変異を持たない個体が生じることで、有害突然変異を効率的に除去できる



有利な突然変異の組み合わせ

有性生殖集団では、別個体で生じた有利な突然変異を1個体に集めることで、環境変化へ素早く適応できる

~突然変異で生じた適応的な遺伝子が広まる様子~



図の出典: Wikipedia「有性生殖」

早い進化 (赤の女王仮説)

有性生殖集団は無性生殖集団よりも遺伝的に多様である。そのため、環境の変化に対して、速やかな進化で対応することが可能。これは特に病原菌に対する対応進化において重要と考えられる。



互いに関連

互いに関連

いずれのメリットも実在するようであり、またこれらは同時に働くことが出来る

このように、それぞれの主体が最大の利益を得る戦略における、主体間の相互依存的状況を研究する学問を「**ゲーム理論**」と呼ぶ

ゲーム理論の有名な例：
囚人のジレンマ

		囚人B	
		黙秘 (協調)	自白 (裏切り)
囚人A	黙秘 (協調)	2年 2年 	15年 1年
	自白 (裏切り)	1年 15年 	10年 10年

木という生活型・着生植物・病気・利己的な遺伝子、等々
生物の進化で一般的に見られる状況

お互い協力する方が協力しないよりも良い結果になることが分かっている、協力しない者が利益を得る状況では互いに協力しなくなる、というジレンマ

この時、**自分にとって最適な答えが全体にとって最適とはならない**

人間の様々な社会的行動（協力・利己・利他・悪意）の有り様についても、進化的視点の解析が試みられている

最後通牒ゲーム

AさんとBさんに、計10\$あげます。
Bさんとどう分けるか、Aさんは提案して下さい。
この提案をBさんは拒絶できますが、その場合、10\$は返してもらいます。



Aさん



Bさん

fairな提案

5\$と5\$



OK!



unfairな提案

9\$と1\$



OK



NO!

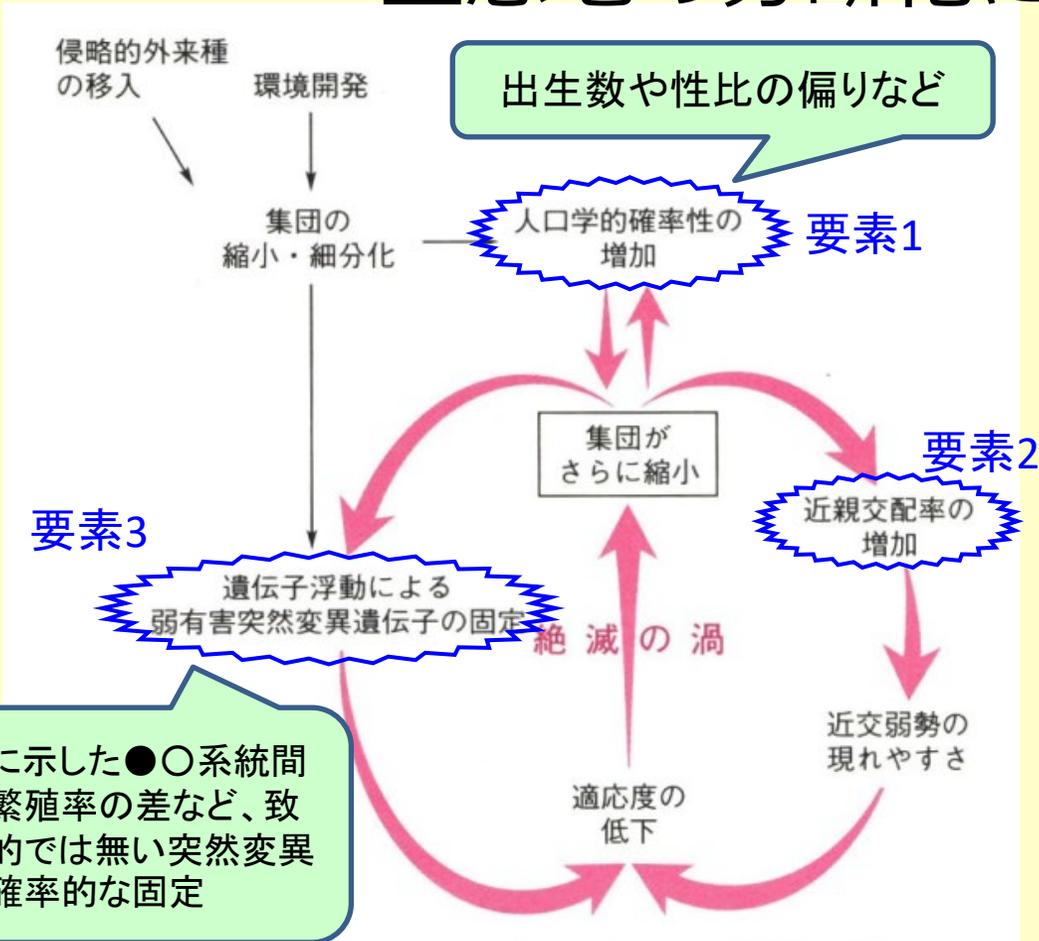


経済的に不合理な選択だが、約半数の人が10\$中2\$以下の提案を拒絶する。

ただし、このunfairな提案がコンピューターから出された場合には、たいていの人々が提案にOKを出す。よって、提案者に対しての悪意（報復感情とか）」が、この判断に影響していると考えられる。

社会的地位争いが、この「悪意」の進化的要因であるというのが、1つの説明

人口学的確率性が生物集団に与える影響例：その2 生息地の分断化による絶滅（絶滅の渦）



先に示した●○系統間の繁殖率の差など、致死的是無い突然変異の確率的な固定

図 10・6 絶滅促進要因の連動効果による「絶滅の渦」の概念図 最初は環境開発などでたまたま集団が縮小したとき、それがきっかけとなって、やがてさまざまな絶滅促進効果が連動してかかり始める。矢印の向きを見るとわかるように、このサイクルは正のフィードバックをもたらすように作用することに注意。

図の出典：生態学入門第2版

実例1：トキの個体群縮小

1981年に佐渡島に残っていた5羽の群れをいっせいに捕獲してケージ内の人工飼育に切り替えた。しかし、国内個体群は絶滅

	日本	朝鮮半島	中国	ロシア
1910年代				
1920年代	消息が途絶える			
1930年代	再発見			
1940年代				
1950年代				
1960年代			消息が途絶える	消息が途絶える
1970年代		消息が途絶える		
1980年代	全鳥捕獲 (この時点で日本最後の5羽)		再発見して捕獲 (この時点で中国最後の7羽) 人工繁殖に成功	
1990年代	中国から2羽を買い受ける 人工繁殖に成功			
2000年代	最後の日本産トキが死亡 佐渡島で放鳥開始	中国から2羽を買い受ける 人工繁殖に成功		
2010年代	佐渡島で放鳥トキの繁殖に成功			

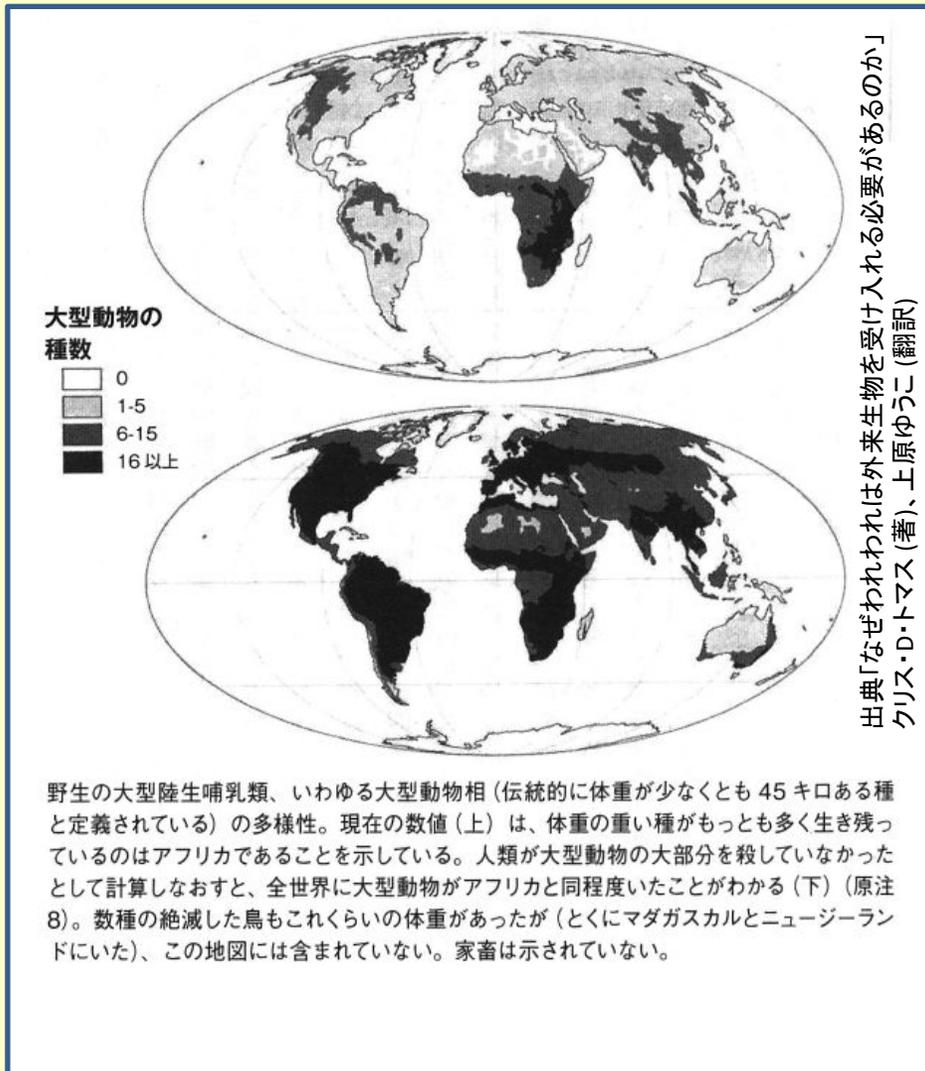
表の出典：Wikipedia日本語版「トキ」

実例2：カリフォルニアマダラフクロウの個体群縮小

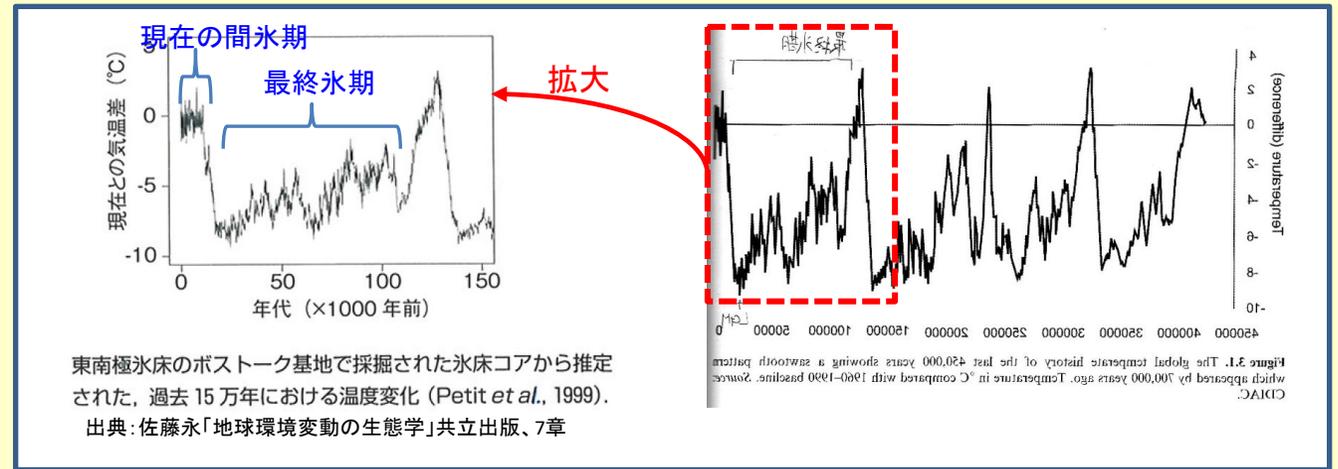
巣穴に利用していた大きな樹形の洞が森林伐採によって減少、局所個体群として細分化された。1991年にマダラフクロウ生息域内の森林伐採は永久に禁止されたが、それ以降も個体数は3000羽から2000羽に減少

ただし「手つかずの太古からの自然」という概念は正しくない

地球上の殆どの地域でヒトがキーストーン種である



気候は常に変動する。
これに伴って生態系の分布も変化してきた。



種ごとに分布の拡大速度は大きく異なる。そのため、生態系を構成する種は入れ替わるのが普通

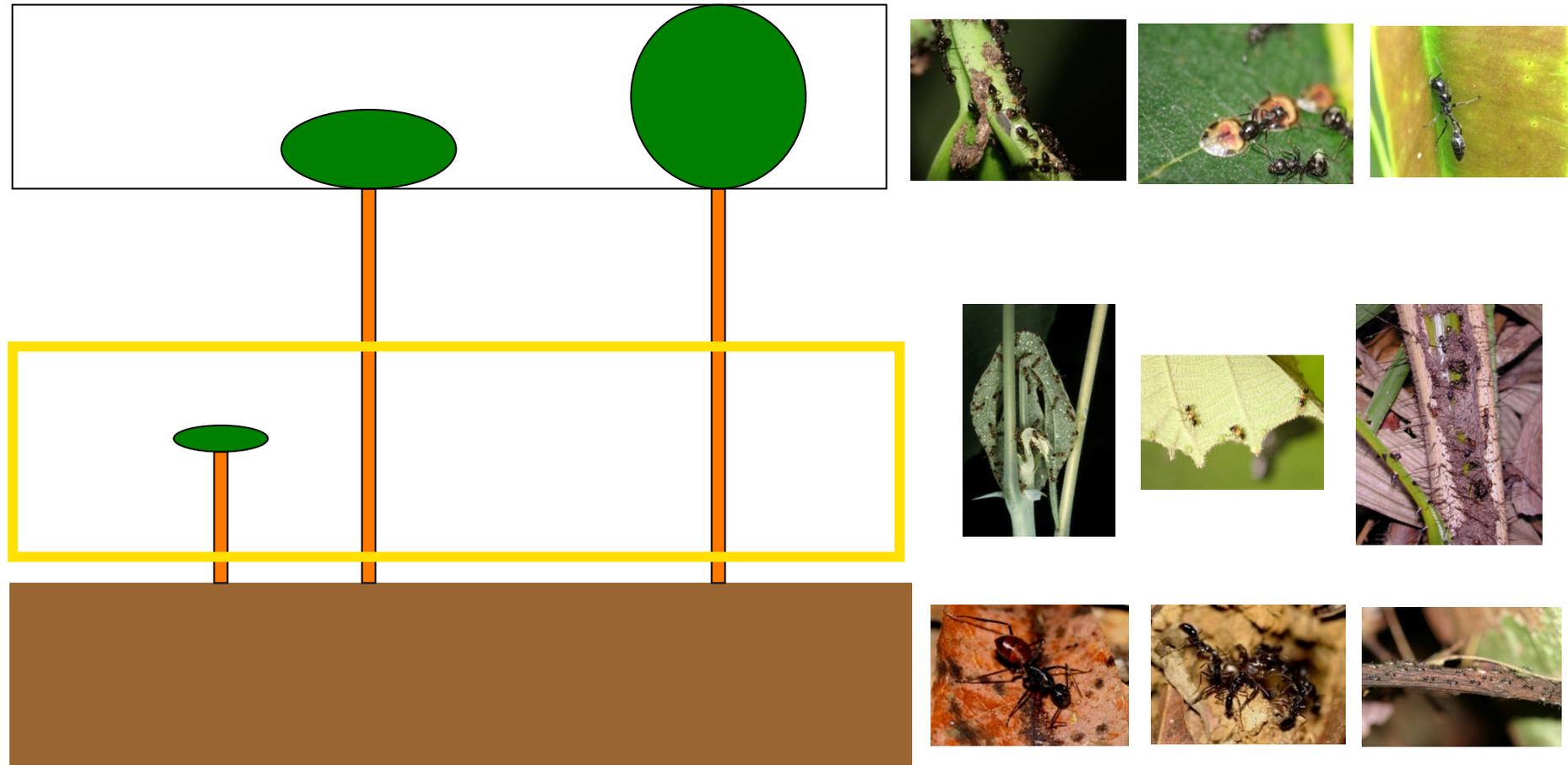


東南アジア熱帯で見られるアリ



写真提供: 田中洋・半田千尋・市岡孝朗

東南アジア熱帯におけるアリの空間的すみわけ



写真提供: 田中洋・半田千尋・市岡孝朗・井上民二

時間的すみわけ

昼行性



夜行性



写真提供: 田中洋・半田千尋・市岡孝朗

食いわけ

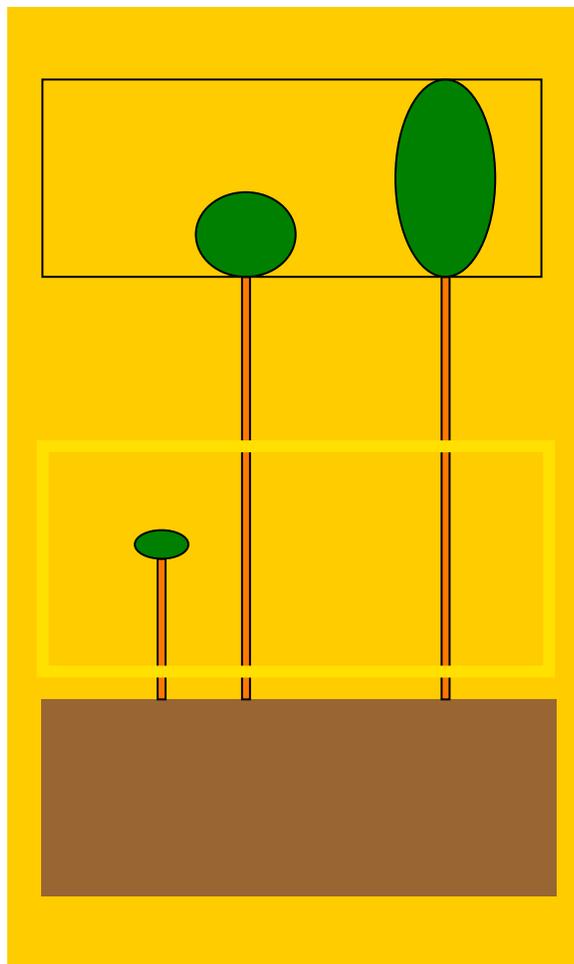


(南米)

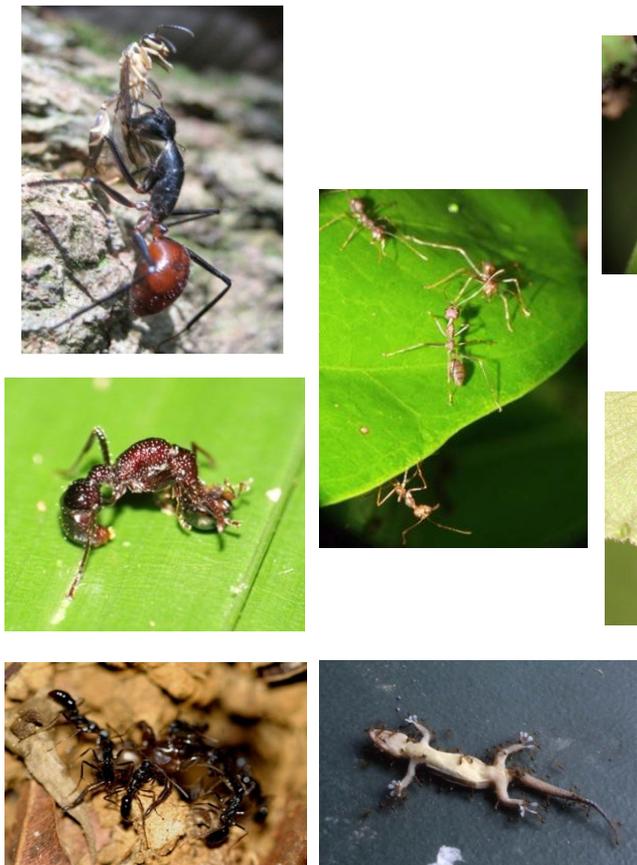


写真提供: 畑田彩・田中洋・井上民二・市岡孝朗・酒井章子

アリ群集のすみわけ



肉食



植食

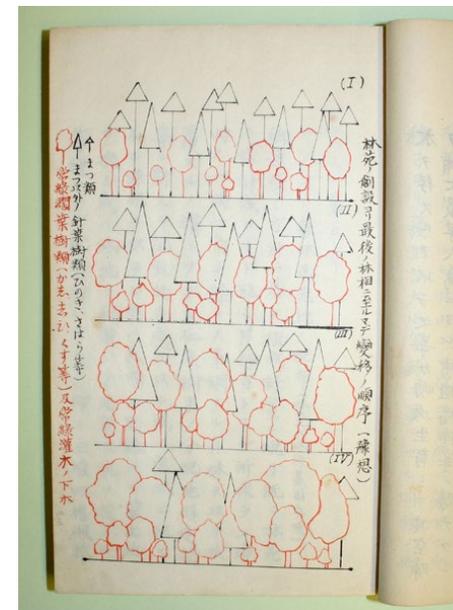


同じ場所に生息する多種は
ニッチェを分割することで共存している。

写真提供:
畑田彩・田中洋・
井上民二・半田千尋

SEIBが目指す応用例1 植生管理計画ツールの開発

例：明治神宮における「自然林」造営



初期条件：保水力と栄養塩に乏しい荒地（関東ローム）

目標：100年程度の時間をかけて自然更新する森林を造営する
ただし、その途中であっても森林景観を実現する

手法：荒廃地に適応したアカマツを林冠に、多種の常緑広葉樹を林床に植樹、以降放置

当時の日本の英知が結集され、経験知を元に計画が策定された。現在同様の事業を実施するにしても、状況に大差なし。そこで、このような植生変化を考慮に入れた長期土地利用計画を、より定量的かつ手軽に策定する手段を開発する。

SEIBが目指す応用例2 放置人工林の管理計画シミュレーター

日本の森林は40%以上が人工林であるが、間伐が間伐対象林齢の森林の半数程度しか実施されていない。放棄人工林は、いずれ広葉樹から成る自然林に遷移するが、その過程で様々な公益上の諸問題を起こす

豪雨に対する脆弱性



東海豪雨による「沢抜け」

保水力低下と土壌流出



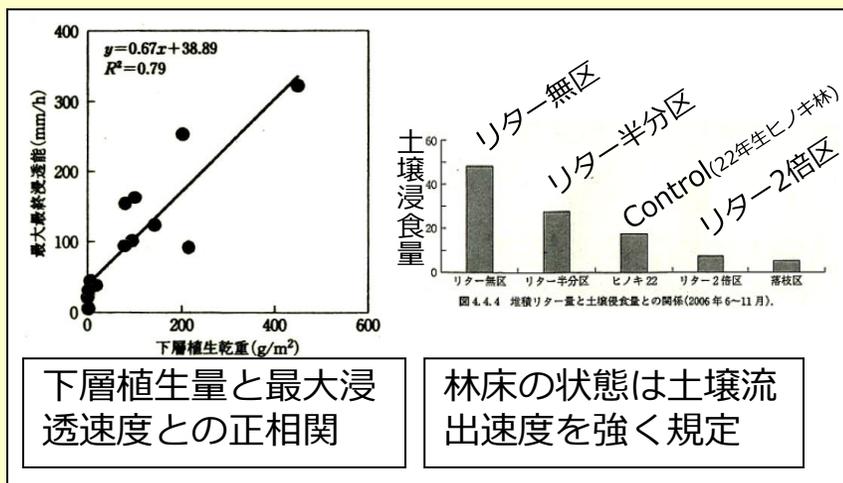
間伐前



間伐後

▲間伐されず、放棄された人工林。生物

▲荒廃した人工林も再び間伐を行えば、多様な生



下層植生量と最大浸透速度との正相関

林床の状態は土壌流出速度を強く規定

強度間伐により、林床が明るくなり、下層植生が回復する。その結果、林床の最大浸透速度が増大し（保水力の増加）、土壌流出速度が低下する（土壌流出の阻止）

同時に、攪乱に対する脆弱性も低下し、炭素固定速度も維持されると期待される