

市野隆雄 (2009) 生物群集の進化—系統学的アプローチ. In: シリーズ群集生態学 第2巻「進化生物学からせまる」(大串隆之・近藤倫生・吉田丈人 編), 京都大学学術出版会, 京都.

生物群集の進化—系統学的アプローチ

市野隆雄

信州大学理学部

進化的な時間スケールで見れば, 群集のメンバーは確実に変わっていく. なぜ, どのような機構で群集は変遷していくのだろうか? そこにパターンや法則性はあるのか? これらの問いに答えるためには, 系統学と生態学の両方の視点が欠かせない.

分子系統樹を利用した近年の研究によって, 革新的な生態形質(鍵適応)を獲得した系統群は, 古い形質をもつ系統群に比べて急速に分化し, 多様化してきたことがわかってきた. 群集の進化とは, このような多様化率の系統間での違い(系統淘汰)をつうじた群集の進化的遷移ととらえることができる.

そのプロセスを解明するには, 今後, 特定の属内の詳細な分子地理系統樹を作成し, それをニッチ分化や分布の異所性と関連づけて解析するアプローチが重要になっていくだろう. これは, 『種の起源』でダーウィンが示した仮想図(種間のニッチの違いを加味した系統樹)を実証する作業であり, 系統学と生態学の融合によって群集の進化を解明していくための, 切り札的なアプローチとなることが期待される.

キーワード: 群集の進化的遷移, 姉妹群比較法, 系統淘汰, 熱帯の生物多様性, 分子地理系統樹

連絡先: 市野隆雄

勤務先:

390-8621 松本市旭 3-1-1 信州大学理学部生物科学科進化生物学講座

Phone 0263-37-2563 Fax 0263-37-2560

E-mail: itinot@shinshu-u.ac.jp

6.1 はじめに

われわれの周りの自然は、じつに多様な生物から成り立っている。たとえば初夏、雑木林のコナラの梢にはセンダイムシクイがとまり、美しいさえずりで雌を呼んでいる。それを見ているのは、センダイムシクイの巣へ托卵をする鳥、ツツドリである。

一方、葉の上では、センダイムシクイの餌となるガの幼虫たちが、猛烈な勢いで新葉をむさぼり食べている。そのガの幼虫と同じ餌を利用しているのは甲虫のチョッキリ類である。小さな瑠璃色のイクビチョッキリが新葉にとまり、自分の卵を産み込んだ葉を、巧みに巻き込むことで自分の幼虫の餌を用意している。その横ではすでに作られたチョッキリの巻き葉の揺りかごの上に、小型の寄生バチが直立し、長い産卵管を突き立てて寄生卵を産みつけている。

さらに視線を下へおとすと、地表にはさまざまな種類のアリが徘徊し、鳥に追われて地面に落ちてきたガの幼虫をいち早く見つけて巣へ運び込んでいく。

さまざまな生物が複雑にからみ合ったこのような関係は、それが維持されている仕組みを考えるだけでも十分に興味深い。しかし、そもそも群集成立の歴史の中で、どのようにしてこのように精妙な種間関係が生み出されてきたのだろうか。そのような群集の歴史を考え出すと、いっそう興味がわいてくる。いま見られる生物の顔ぶれは、昔からずっと今のような形で共存していたのではない。もとをたどれば 38 億年ほど前、単一の生命が誕生して以来、地球上には細菌ばかりという時代が続いた。そしてその後、系統的な分岐をくり返しながらさまざまな生物が出現し、それらが群集の中で共存するようになってきたのだ。

複雑な種間関係は、今どのような仕組みで維持されているのか、また、それは歴史的にどのようにして形成されてきたのか。この二つの問いは、どちらもわれわれの興味をとらえる。そしてダーウィンの『種の起源』以来、多くの研究者がこの二つの問題に取り組んできた。

一つめの問いである多種共存の仕組みについては、おもに生態学者たちが探求を重ねてきた。そのアプローチの仕方は、基本的に狭い地域の群集（局所群集 local community, たとえば 100m-10km, Webb et al. 2002）を対象にする。なぜこんなにもさまざまな生物が局所群集内で共存できるのか、そこに一定の秩序や構造はあるのか、そういうことを探ってきた。その結果、ここ半世紀ほどの間に生物の共存様式についての理解がずいぶんすすんできた

(MacArthur 1972 ; Tokeshi 1999 ; Weiher and Keddy 1999; Chase and Leibold 2003).

冒頭に登場したムシクイ類のような食虫性の鳥たちの間では、それぞれの種が樹上の別々の場所で採餌するように特殊化（ニッチ分化）することによって、狭い地域での共存が可能になっていることがわかってきた（MacArthur 1958; Lovette and Hochachka 2006）。一方、地表で活動するアリの間では、餌の発見能力に優れた先取り型の種と、発見能力は低い餌を横取りする能力の高い占有型の種とが、結果的に餌を分け合うことになり共存が可能になっている（Sanders and Gordon 2000）。

一方、二つめの問い、すなわち種の歴史については、系統分類学者や生物地理学者が取り組んできた。彼らの視点は、生態学者のように狭い地域にとどまることなく、広域にひろがる生物の分布域全体にわたる。地球上のいろいろな場所には、地域ごとに異なる生物が生息している。進化の歴史の中でそれらはどのように分岐してきたのか。また、なぜそこにすむようになったのか。これらの課題について、おもに系統樹を使って彼らはアプローチしてきた（Miles and Dunham 1993 ; Manos and Donoghue 2001）。

冒頭のセンダイムシクイが属するムシクイ属 *Phylloscopus* は、おもにアジアなどの旧世界に分布している。一方、北米にもこれに似た食虫性の鳥、アメリカムシクイ族 *Parulini* がいる。この両者はすんでいる場所も、その行動もよく似ているが、系統樹の上ではずいぶんと離れた位置にある（互いに別の科に属する）。このことから、彼らははるか昔に分岐した後、別の大陸でそれぞれが独立に多様化してきたということがわかる。いま似ているように見えるのは収斂（他人の空似）にすぎない。

しかし驚いたことに、北米の林で観察してみると、アメリカムシクイ類に混じって数種のムシクイ類が生息している場合があるのだ。本来、旧大陸にしかないはずの鳥が、なぜ新大陸に分布するようになったのだろうか。生物地理学者は、こういった進化の歴史を、系統樹や大陸移動などの情報を使って解明しようとする。

以上の二つのアプローチ、すなわち狭域での共存機構、そして広域での歴史解析は、それぞれ生物群集をとらえる上で欠かすことのできない二つの見方である。そして、この両側面から考えない限り、われわれが知りたいこと、すなわち発端となる単純な種の集合体から、現在のように複雑で精妙な群集が進化してきたプロセスは理解できないだろう。

しかし、それにもかかわらず、群集生態学と系統学の両者を組み合わせた研究がおこなわれることはこれまで少なかった。その理由の一つとして、系統樹を推定することが簡単ではなかったことがあげられる。それぞれの種の

歴史がわからなければ、生態と系統の両者を組み合わせた解析は難しい。ところが、現在では分子系統樹を作成するための手法の発展によって、系統関係の推定がより容易になっている。このため、生態学者のあいだでも系統樹の情報を群集生態学に活用しようという機運が 90 年代以降、急速に高まってきた (Brooks and McLennan 1991, 2002; Ricklefs and Schluter 1993 ; McPeck and Miller 1996 ; Webb et al. 2002, 2006; Johnson and Stinchcombe 2007; Rezende et al. 2007). 最近の研究動向から見て、これからの群集生態学においては、系統情報、すなわち対象生物群の進化的な歴史を考慮した研究が当たり前になる可能性がある。

さて、生物群集の歴史も、人間の歴史がそうであるように、時代ごとに主要な支配勢力 (王朝) が次々に変わっていくような形ですすんできた (Wilson 1992). 今、B という生物グループが地理的分布域をひろげ、多数の種に分かれて勢力を拡大し、いろいろなニッチを占めているとしよう。とすれば、その一方で、それまで同じようなニッチを占め、勢いのあった A グループの生物は、競争、あるいは病気や環境の変化などによって数を減らし、絶滅の方向へ向かったに違いない。しかし B グループもいずれは同じ運命をたどり、C グループがそれにとって代わるだろう。

今われわれが見ているのは、このような王朝交代の一場面 (B グループが栄えている状態) にすぎないと考えることができる。一場面を詳しく分析することは重要にちがいない。しかし、それに加えて A, B, C グループの王朝交代の歴史がわかったらどうだろう。現在の群集を見たときに、なぜ B グループの種数が、たとえば 20 種にもなっているのか、あるいはわずかに残った A グループはなぜ特殊な環境で細々と生活を続けているのかなど、現在の群集が成立するようになった過程についての問い答えることができるようになるだろう。すなわち群集の歴史を知ることが、現在の群集構成の理解につながる場合がある。

一方、なぜ A→B→C という王朝交代 (群集の歴史) が、この順番で起こったのかという逆の問いもありうる。これは初期条件 (群集構成) が決まったら、次にどのような群集進化が起こるかを予測できるのかという問いであり、群集の「進化的遷移」の有無を問うている。

本章では、群集の歴史を知ることが、生態学にどのような新たな展開をもたらすかについて、特に上で述べた後者、すなわち群集構成から群集進化という流れに重点をおいて考察する。一方、本書の第 3 章ではこの逆の進化から構成という観点についてあつかっており、また、第 4 章では群集構成が小進化 (種内レベルの進化) におよぼす影響についてあつかっている。

本章の特徴は、群集の進化を系統 (単系統群) の分化と絶滅の結果として、

すなわち系統進化というダイナミックな視点からとらえる点にある。このようにとらえることによって、ある系統群（たとえば属）が種数の面で他の系統群を圧倒するようになったのはなぜか、あるいは相利関係が特定の生物群系（熱帯雨林など）でよく見られるのはなぜか、といった問いに答えることが可能となる。

しかし、系統レベルの進化から群集をとらえるこのような見方は、生態学の研究者にはなじみが薄いと思われる。そこで、無用の誤解を避けるため、本章ではまずこの見方の基礎となる概念について詳しく説明し、そのあと、群集構成が群集進化におよぼす影響について考察していきたい。

本章の構成を述べる。まず系統レベルの進化を理解する上で基礎となる概念について説明する（6.2節）。その概念とは、G・C・ウィリアムズ(1992)が提唱した系統淘汰である。続く6.3節では、系統淘汰の存否を検証するための手法、すなわち姉妹群比較法について解説する。6.4節では、これらをふまえ、群集構成が歴史的にある傾向をもって変遷していくという、群集の進化的遷移の概念について考察する。この用語は最初 Harvey(1993)が、島の生物相の歴史的変化をあらわすのに使った。本章では特に、どのような群集タイプではどのような種間関係が進化しやすいかという問題について、熱帯における相利関係の進化を例にして考察する。最後の6.5節では、群集の進化的遷移の解明に向けて、新たな研究プログラムを提示する。それは、C・ダーウィンが『種の起源』に載せた唯一の図、すなわち種間のニッチの違いを加味した仮想系統樹、を現実の生物について検証するという構想であり、具体的には近縁種の生態形質が相互作用を通じてどのように進化してきたかを、分子地理系統樹上で再現するという試みである。これにより、系統と生態の両面から群集の進化を解明していくための道すじを探りたい。

6.2 系統レベルではたらく進化のプロセス

生物の進化は、自然淘汰と遺伝的浮動という小進化のプロセスだけによって形作られてきたというのが、進化に関する常識である。実際、これらのプロセスがなければあらゆるレベルの進化は全く駆動されないという意味でこれは正しい。しかし最近、系統学上あるいは古生物学上の証拠が増えるにしたがって、高次レベルの進化を理解するためには、系統レベルではたらくプロセスも考慮する必要があることが指摘されるようになってきた(Williams 1992; Hubbell 2001; Mittelbach et al. 2007)。本節では、まず系統レベルの進化とは何かについて説明した後、なぜそれを考慮する必要があるのかについて解説する。

6.2.1 系統進化と小進化

ウィリアムズはその著書『Adaptation and Natural Selection』(1966)で、生物の適応が遺伝子レベルの淘汰によって生じたことを(ドーキンスに先んじて)明快に述べた。この本は、それ以後の進化生物学者たちを育てる、一種の「バイブル」の役割を果たした(長谷川 1998)。

一方、ウィリアムズは次作『Natural Selection: Domains, Levels, and Challenges』(1992)の中で、高次レベルの淘汰、すなわち系統淘汰(clade selection)の存在とその重要性について、これまた明快なレビューをおこなった。この本の中で、彼は系統淘汰を、単系統群(clade)を単位としてはたらく淘汰と定義し、生物の進化を理解する上できわめて重要な概念であると位置づけた。単系統群とは、ある共通祖先から生じた全ての子孫を含む系統群を指す。具体的には、小は局所遺伝子プールから、大は綱や門まで、それぞれが単系統群である。

ウィリアムズはまず、ネオダーウィニズムの根幹をなす小進化のプロセス、すなわち遺伝的浮動と自然淘汰が、種内の集団にはたらく進化のすべてを表現していると前置きする。特に自然淘汰が適応を生じさせる唯一の力であることを強調する姿勢は、1966年の前著から一貫している。しかし、そのスタンスに立った上で彼は、そのような小進化のプロセスも、地球上の生物相の進化(系統進化)を説明するのには適していないと述べる。

なぜ適していないのか?それは系統進化が、遺伝子プール(系統)中での突然変異による遺伝子の起源、およびその後の遺伝子の生存と絶滅という現象以上のものであるからだと言う。すなわち、系統進化は、生物相(biota)の中での分岐による系統の起源、およびその後の系統の生存と絶滅という現象、すなわち系統レベルのプロセスでもあるからだ。なおこれ以後、ウィリアムズ(1992)にしたがって遺伝子プールを単系統群(clade)と同義にとらえ、本章ではこれを簡単のため「系統」(cladeの意)と呼ぶことにする。

小進化と系統進化においてみられる4つの過程について図1にまとめた。まず系統淘汰の例としては、有性生殖の進化をあげた(図1B)。有性生殖型ばかりの系統と、無性生殖型ばかりの系統を想定し、それぞれに対してごく稀に大きな淘汰、たとえば病気の蔓延が起こるとする。ここでは有性生殖系統は遺伝子の組み換えによって抵抗性を発達させることで系統としては生き残り、一方、無性生殖系統は抵抗性を発達させることができず絶滅するとしている。この結果、系統樹上では、有性生殖型の系統(上半分の系統群)の方が、無性生殖型の系統(下半分の系統群)よりも、現存する下位系統数(右端での黒丸)が多くなっている。つまり、系統淘汰の結果、有性生殖の方が、

「繁栄」している。なおこの例は、なぜ有性生殖が進化したかを説明する多くの仮説のうちの一つを示したものにすぎない (Maynard Smith 1986 ; 巖佐 1987).

ここでは、系統内の自然淘汰の上では、(繁殖率が半分になるため) 不利な有性生殖という性質が (図 1 A), 系統間の淘汰では有利となる (図 1 B), という例を示した。しかし、自然淘汰と系統淘汰の両方において有利な性質の場合でも、話は同じである。要は、系統としての生き残りがその系統のもつ遺伝的性質に関係していれば、それを系統淘汰と呼ぶ。

小進化が、自然淘汰だけでなくランダムな遺伝的浮動によっても起こるように、系統進化も、系統淘汰だけではなく、ランダムな系統の分岐と絶滅によっても起こりうる(Williams 1992). 本章ではこれに対してランダムな系統的浮動(cladistic drift)という用語を当てる。これは系統の繁栄が、その遺伝的性質の有利不利によって決まるのではなく、偶然によってランダムに決まることを意味している。図 1 D では、黒色型と灰色型の 2 系統のうち (たまたま火山の近くに分布していた) 黒色型系統のみが絶滅して、灰色型系統が生き残っている。これがランダムな系統的浮動である。これを系統樹上でみると、長い進化的時間を経る間に、灰色型と黒色型の系統どちらに対しても突発的な絶滅が機会的に起こる結果、両系統の現存する下位系統数はランダムに決まることがわかる。

6.2.2 系統淘汰と自然淘汰

系統レベルではたらく淘汰については二つのとらえ方がある。まず、「真の種淘汰概念(pure species selection)」のとらえ方では、種が生残できるかどうか、種に特有の創発的性質(emergent properties, 性比のような、集団としてはじめてあらわれる性質)の差によらねばならないとする(Stanley 1979; Gould 1982; Vrba 1984). しかし、このような狭義の種淘汰が生物進化を説明する上でどの程度有効かについては論争があり、否定的な見解も多い (これについては河田 (1987, 1989) による的確な解説がある)。一方、もう一つのとらえ方は、系統レベルでみられる「淘汰」の原因は、個体の性質にはたらく小進化の結果でもかまわないとする。これは系統のソーティング (結果としての系統の生き残り) も含めてひろく系統レベル淘汰をとらえる見方である。

ウィリアムズ(1992)や Lloyd (1988)は後者の立場にたつ。彼らは、系統間で分岐率や絶滅率に差が見られる場合をすべて、その理由にかかわらず系統淘汰がおこったとみなすべきとするのだ。最近、系統淘汰を再評価しているウィルソン (1992), Dawkins and Wong (2004), Coyne and Orr (2004) などもすべて後者の立場に立っており、また種淘汰の提唱者側の一人である S・J・グール

ドも概念の変更をおこなっている(Gould 2002). 本章も後者の観点に立っている.

さらにウィリアムズ(1992)は, 種という分類レベルだけに淘汰に関して特別の何かはたらくとは考えられないため, 種淘汰という呼び方よりも, 系統を単位とした淘汰, すなわち系統淘汰という呼び方(Sterns 1986)が適切であるとした.

表 1 に, ウィリアムズ(1992)をもとに, 自然(遺伝子)淘汰と系統淘汰の共通点および相違点をまとめた. まず, 変異の原因は, 自然淘汰では遺伝子の突然変異と組み換えであるのに対し, 系統淘汰では自然淘汰と遺伝的浮動である. すなわち, 系統淘汰とは, 基本的には小進化プロセスの結果にすぎないことを押さえておく必要がある. 次に, 変異, 遺伝, そして「適応度」の差という, 淘汰が起こるための三つの要件を, 系統淘汰がすべて満たしていることを示した. まず, 系統間には遺伝子頻度に差があることが普通である(変異). 次に, A という親から生まれた子孫は, B 親から生まれた子孫よりも, より A 親に似ているということ(遺伝)が, 系統に関しても成り立つ. そして, 系統が分化する率(分岐率)や絶滅する率には, 系統それぞれがもつ遺伝子頻度の違いによって, 差が生じる. すなわち, 系統間に淘汰上の差が生じる.

次に, 今西(1979)が主張するような, 系統に一定の方向へ進化をおこさせるための内在的な力(方向性のある変異)がはたらくかどうかについて示した. このような力は, 自然淘汰と同様, 系統淘汰においてもはたらかない. なぜなら, 系統間での遺伝的性質の違い(変異)は, 各系統内での遺伝的浮動と自然淘汰によって, いきあたりばつたりで生じるからである(系統に都合のよいようには生じない). この意味でも, 系統淘汰は自然淘汰と同様, あくまでもランダムな変異にもとづく, 機械論的な現象である.

一方, 自然淘汰と系統淘汰には相違点もある. 自然淘汰の場合は, 集団内で遺伝子頻度を上げるという点をめぐって, 遺伝子間で淘汰が起こる. これに対し系統淘汰の場合は, 群集内のニッチの占有をめぐって, 系統間で淘汰が起こる. ここでの重要な違いは, 自然淘汰の場合は競争相手が, 同じ遺伝子座に乗っている(いくつかの)対立遺伝子と限定されるのに対し, 系統淘汰での競争相手は, 群集内でニッチをめぐって競合する多数の他系統であるという点である. ここでいう他系統とは, 似たニッチにおいて競合する近縁の系統が主になるが, 時には全く類縁関係のない系統との間で競争が起こることもあり得る(Kaplan and Denno 2007). したがって, 自然淘汰を解析する際には遺伝子頻度と適応度を対応させればよいのに対し, 系統淘汰を厳密に解析するためには, 群集内における種間関係の全体像を念頭におく必要がある.

最後に、淘汰上の成功の指標は、系統淘汰の場合、系統あたりの下位系統数が適切だろう。ただし、下位系統ごとに、その大きさ（より下位の系統数や個体数）はそれぞれ異なるため、これも決定的な指標とはいえない(Williams 1992)。あくまでも間接的な指標と考えるべきだろう。

さて、具体的に、どのような場合に系統淘汰がおこったといえるのだろうか。ここではウィリアムズ(1992)があげている二つの例を紹介する。

まず一つめは、系統淘汰が異所的にはたらく場合があることを示すためにウィリアムズがあげた例である。今、ライン川上流のブラウントラウト（ニジマスの仲間）が気候変動によって死に絶えたと仮定しよう。一方、ドナウ川上流のブラウントラウトは生き残ったとする。さらに、この運命の違いは、気候変動への感受性にかかわる遺伝子の頻度が、両川の集団間で違っていたことによると仮定する。ウィリアムズは、この仮想例はまさしく系統淘汰であるという。なぜなら、系統淘汰における「競争」の勝者の証は、生物相においてその系統が残存したかどうかであり、直接の競争があったかどうかは問題ではないからである。

ウィリアムズが系統淘汰としてあげた二つめの例は、同じ森に生息する 2 種の齧歯類（ジリス）を想定している。一方は平均体重が 1kg の、捕食者に出会ったら防衛のために反撃するジリス、他方は平均体重 250g の、捕食者が来たら穴に逃げ込むジリスである。両者とも、この体重に収束するような安定化淘汰がはたらいっているとする。小型種の場合、より小さな個体は種内競争において劣り、また、より大きな個体は捕食者から逃げるために都合のよい穴を掘ることができないと考えてもよい。いずれにせよ、種内の自然淘汰によって、この両種のジリスの体サイズは一定レベルで安定している。

さて、この小型種のジリスにとっては不幸なことに、イタチの集団がこの森に定着したとしよう。このイタチは小型ジリス種の穴にも、たやすく入ることができる。その結果、数年後には小型のジリス種は絶滅してしまった。一方、大型ジリス種はイタチに反撃することで生き延びた。

この例は Sober(1984)や Vrba(1984)など真の種淘汰論者によれば個体淘汰ということになるだろう。なぜなら、体サイズは個体の性質であり、またイタチの侵入によって高い死亡率をこうむるかどうかは、どちらの種に帰属しているかということではなく、ひとえに体サイズが小さいことによっていたからである。確かにこれらのことはすべて正しい。しかし同時にそれは些細なことである。重要な点は、ここで系統内と系統間という 2 種類の淘汰がはたらいっていたということ、そしてそれらを区別した方がパターンをわかりやすく説明できる、という点なのである(Williams 1992)。

6.2.3 なぜ系統淘汰が重要か

生物の適応を説明する唯一のメカニズムは、もちろん種内の自然淘汰であり、それは系統進化（大進化）を駆動するモーターの役割も果たしている。しかし、進化的な長い時間スケールで群集の構成メンバーの変化を見るときには、系統淘汰をも考慮する必要がある。なぜ考慮する必要があるのか？それは、系統淘汰に特有の、小進化プロセスから直接には説明できない性質が少なくとも二つあるからである(Wilson 1992)。

一つは、系統が分岐するかどうか、あるいは生き残るかどうか、小進化プロセスとは関係なく決まるという点だ。個体は、種全体の存続にはダーウィニズム的な意味で関心など持っていない。たとえ自分の種が減少して絶滅しようとも、各個体の性質は自分の遺伝子をより多く次世代に残せる方向へ（小）進化していくのだ。したがって、小進化の結果として、系統が分岐しやすくなる場合も、逆に絶滅しやすくなる場合もあるだろう。すなわち小進化から系統進化への翻訳は偶然に左右されるということだ。図 1 の A と B の有性生殖の進化の例のように、小進化上では有利な性質であっても系統進化の上では不利となることがある。

もう一つの、もっと重要な系統淘汰の性質は、それが進化を駆動するモーターの役割は持っていないにもかかわらず、群集パターンを決める上では決定的な要因になっているという点だ。系統淘汰によって系統間での分岐率や絶滅率に差が生じ、それが群集の種構成を変化させてゆく（図 1 B）。

以上、この 6.2 節で述べてきた群集の種構成が変化するプロセスをまとめると以下のようなになる。

- ①系統内で小進化プロセスがすすむ。（自然淘汰と遺伝的浮動）
- ②その結果として、系統ごとの遺伝子頻度の違いが生まれる。（系統レベルの変異）
- ③ある遺伝性質をもつ系統が下位系統数を増やしやすかったり（系統淘汰）、あるいは下位系統数の増減がランダムに決まったりする（ランダムな系統的浮動）。（系統レベルの進化）
- ④その結果として、系統ごとの相対的な繁栄度や群集構成が決まる。（群集構成の変化）
- ⑤群集構成の違いが、自然淘汰の方向に影響を与える。（生物間相互作用による進化—共進化—による）

この①から④への流れ（小進化から群集構成）、そして⑤から①へのフィードバック（群集構成から小進化）のくり返しによって群集は進化していくと考えることができる。以下の 6.3 節では主に③から④への流れ（系統進化か

ら群集構成) について、そして 6.4 節では主に⑤から (①, ②を経て) ③への流れ (群集構成から系統進化) について、それぞれ詳しく述べる。

6.3 系統淘汰を検出するための手法—姉妹群比較法

ここまでの内容から、われわれの最初の問い、すなわち、なぜこんなにも複雑で精妙な種間関係が生まれてきたのかという問いには、歴史的に見てどのような種が分化しやすく、どのような種 (あるいは、種間関係) が生き残りやすかったのか (あるいは、ランダムに分化・生残してきたのか) という観点も含めて答えなければならないことがわかってきた。

重要なのは、新たに生じた系統がどのようにして既存の群集のなかへ「割り込む」のか、という点である。もしそこで系統間に淘汰がはたらくとすれば、進化的な長い時間スケールでの系統の盛衰には一定のパターンがみられるのではないか。すなわち、ある性質を進化させた系統は他のものよりも分化しやすい、あるいは絶滅しにくいという可能性があるのではないか。

このような長期的な系統の入れ替わりのパターンがあるかどうかを調べるためには二つの方法がある。一つは、化石記録から過去の群集の変遷を見るという古生物学的な方法であり、もう一つは、姉妹群比較法とよばれる、現存生物の系統樹を利用して系統の分化と絶滅のパターンを解析する系統学的方法である。

化石記録から、海洋性動物、昆虫、維管束植物、四足脊椎動物などの分類群 (科や属) の数を推定すると、ここ 5 億年ほどの間、大絶滅の後ではいったん減少するものの、全体として地球上の生物多様性は増大し続けていることがわかる (本書第 3 章, Sepkoski 1984; Foote 2000; Labandeira and Sepkoski 1993; Benton 1990)。なぜ生物多様性は増え続けてきたのか。これには以下のような要因が関与していると考えられてきた。

- ① 大絶滅後の空きニッチの増大 (競争からの解放, Sepkoski 1996)
- ② 地球上の大陸塊の分割などによる異所性の発達 (Signor 1990)
- ③ 鍵適応 (key adaptation) を獲得した系統群の適応放散 (新ニッチの開拓による多様化, Simpson 1944; Schluter 2000)
- ④ 共進化 (種特異化や軍拡競走 arms race による多様化, Futuyma 2005)

このうち①は、多様性が減少したときに、それをもとへ戻そうとする力、いわば多様性を一定化させるような多様性依存的な要因がはたらいていることを示している。また②は、地球上の物理的な条件が多様化をゆるすように変化してきたということである。しかし、①と②だけでは、特に新生代に入ってから多様性の急激な増加を説明しきれない。

これらに対して、③と④はいずれも、生物自身の進化的な変化が、いわば自己触媒的にはたらくことによって、多様化を生み出してきたという仮説である。③の鍵適応とは、新しいニッチの利用を可能とするような、新規な形質が進化することを意味する。これが多様性の増大につながったという証拠としては、ウニ類の化石記録から、食性にかかわる口器などの形態の変化（鍵適応）が起こった系統群のみにおいて、新生代に多様性の増大がみられたという例がある(Bambach 1985)。一方、④の共進化が多様性を生んだという証拠としては、捕食者との共進化によって軟体動物の貝殻の形が中生代に多様化した例(Futuyma 2005)などをあげることができる。この場合、それに対抗して捕食者側の形質も多様化したはずである。

以上のように、古生物学上の証拠から、生物の多様性は、進化の歴史がすすむにつれて高まっていることがわかってきた。そして、その理由としては、生物自身の鍵適応の獲得や、他生物との共進化が大きくかかわっていると考えられた。しかし、ほんとうに生物自身の形質の変化が多様性の増大に寄与してきたのだろうか。そのことをもっと明確に検証する方法はないのだろうか。

ここで登場するのが、姉妹群比較法である。この方法は、系統樹上で隣り合う系統群（姉妹群）間で現存種数を比べる。一方の系統群がある性質 A を持っており、他方が持っていないとき、もし性質 A をもっている系統群の方が現存種数が多ければ、その性質を持ったことで、系統群全体として種分化しやすくなった（または絶滅しにくくなった）可能性が考えられる。これを一つの姉妹群間で比較するだけでなく、別の姉妹群ペアでも比較すればどうだろう。もし性質 A をもっている系統群ともっていない姉妹群との間で、上と同じパターンが独立に何度もくり返して観察されれば、性質 A を持つことが系統淘汰の上で有利にはたらき、その結果として系統群が多様化したことを、統計的に検証することができるだろう。

この方法のポイントは、証拠の反復数を増やすことにある。たとえば、口器の変化が多様性の増大に関与しているかどうかを、上記のウニ類のように一つの系統群だけで調べるのではなく、独立して進化したいくつもの異なる系統群について調べるのだ。

この手法は、進化生物学者の間で、ここ 10 年くらいの間盛んに使われるようになってきた方法である(Barracough and Nee 2001 ; Coyne and Orr 2004)。これらの研究から得られた結果は、群集の種構成がどのような生態的性質に左右されて進化してきたのか、すなわちどのような系統淘汰が起こってきたのかをわれわれに教えてくれる。

B・D・ファレルらは、植食性昆虫によって傷つけられた部位へ、昆虫を防

衛するための乳液や樹脂を送り込む管を進化させた植物系統群と、それともっとも近縁な、管を進化させなかった系統群との間で種数を比較した。すると、16 ペアのうち 14 ペアの比較において管（という新たな防御法）を進化させた系統群のほうが多く種の種を持っていた(Farrell et al. 1991)。これは植食者からの「逃避」による新ニッチの開拓が、植物の多様化をうながしたことを示している。

また、同様な方法で、Mitter et al. (1988)は、植食性の昆虫系統群と、それ以外の食性（動物・菌・デトリタス食性）を持つ姉妹群とで多様性を比較した。ここでも 13 ペアのうち、11 のペアで植食者の系統群がその姉妹群よりも多くの種を持っていたことから、植物という新たな食物ニッチを開拓することで昆虫が多様化したことがわかった。さらにファレルらはゾウムシやハムシといった植食性の甲虫類について、より詳しい検討をおこない、裸子植物を食べていた祖先系統群が、被子植物を食べるようになったことで、数倍から数千倍も多様性を増大させたことを明らかにした(Farrell 1998)。

これらの例は、新たな防衛法や食性（鍵適応）を獲得することで、それまで利用されていなかったニッチを開拓でき、それによって系統の多様化が促進されたことを示している。新しいニッチに進出した生物は、個体数を増やし、その結果として絶滅率が下がり、また分布を広げるとともに種分化率は上がっていくだろう。そのことを検出する上で、姉妹群比較法はきわめて強い力を発揮する。この手法がなければ、形質進化と適応放散の関係を実証的に示すことは難しいだろう。

ただ、その一方でこの方法には限界もある。それは、この方法では種数の差が、種分化率の差によって生じたのか、それとも絶滅率の違いによって生じたのかが区別できないという点である(Barraclough and Nee 2001; Coyne and Orr 2004)。これは、人口統計学でいうと、人口が増えたという結果だけがわかっていて、その原因が出生率の上昇によるのか、寿命が長くなったためかわからないのと同じである。これでは、多様性の増大プロセスを詳しく考察することが難しくなる。

種分化率の増大なのか、絶滅率の減少なのかを判断するには、化石の情報に頼るか(Jablonski and Raup 1995)、現存する生物については、個々のケースについてありそうなストーリーを組み立てることで類推する以外に手だてがない。その他の方法として唯一、望みがあるのは、現存生物の精密な系統樹から解析的に絶滅率を推定する方法である(Nee et al. 1994a,b; Kubo and Iwasa 1995)。横軸に時間をとり、系統樹上の各時間断面で存在する系統数（の対数）を縦軸にプロットしていく方法(lineage through time-plot, LTT)を使うことによって種分化率と絶滅率の区別が理論的には可能となる。なぜなら、系統樹の

根元に近い時点（より古い時代）における LTT の傾きは、多様化率（種分化率から絶滅率を引いた値）をそのままあらわしているのに対し、最近に分化した若い系統の時点（ごく最近の時代）になると、これらの若い系統は絶滅に至るのに十分な時間をまだ経験していないため、LTT の傾きが、ほぼ種分化率をあらわしていると考えられるからだ(Mittelbach et al. 2007). したがって、後者から前者を引き算すれば絶滅率が算出できることになる。ただ、理論的には可能であっても、実際には推定値の分散が大きくなりすぎるなどの難点があるため、この方法そのものによって種分化率と絶滅率を具体的に推定した例はまだない。ただし、これに似た方法で種分化率を推定した研究は出始めている(Ricklefs 2005; Weir 2006). 今後、より完全な系統樹、すなわち、ある高次分類群（たとえば属）に属する全ての種を含むような精密な系統樹が得られるようになれば、上記のような推定をおこなうことが可能になるだろう (Barraclough and Nee 2001).

6.4 群集の進化的遷移

以上、系統進化の観点から生物群集をみる見方について説明してきた。この間、ずっと通奏低音として流れていたのは、生物が多様化してきた理由は何かという問いである。

多様化の原因を探求すればするほど、生物がもつ、自己を絶えず変革していくという性質の重要性が浮かび上がってきた。すなわち、鍵適応の進化や共進化といった生物自身の形質の変化が、群集の多様化をもたらしてきたのではないかと考えられたのである。しかし、いくら種が「自己変革」をして分化しても、群集のニッチが埋まっているかぎり、そこへ割り込むことは難しいかもしれない。また、すでにある種が群集で一つのニッチを占めているとき、それを別の新種と分け合うというようなことが、どのような状況で可能なのか。あるいは、そもそも地球上の環境で生息できる種数には上限があって、それ以上は増えられないと考えるのが妥当ではないのか。

このような種分岐の問題について、最初に深く考察したのはダーウィンである。そこで本節では、まず 6.4.1 項で『種の起源』に沿って、ダーウィンの考え方を紹介する。次に 6.4.2 項～6.4.4 項では、ダーウィンが示唆した、系統淘汰にもとづく生物相の変化を「群集の進化的遷移」(Harvey 1993)としてとらえ、その特徴と具体例について述べる。最後に 6.4.5 項では、どのような群集でどのような種間関係が進化するかという問題について、熱帯における相利関係の進化を例にして考察したい。

6.4.1 ダーウィンの分岐の原理

生物の「自己変革」は、ある目標にむかって意識的におこなわれるのではありません。個体間に変異があり、かつ子孫を残す上で有利な変異が次世代に遺伝的に引き継がれていくという、自然淘汰の原理だけで、自動的に「自己変革」がおこなわれるのだ。そして、このサイクルを繰り返す中で、きわめて長い時間スケールをとってみれば、ある一つの種は形質の分岐をおこし（種の起源）、別々の種に分岐してゆく（系統進化）。これがダーウィンの『種の起源』のエッセンスであり、その書名の由来である。

しかし、この「形質の分岐」は、どのようにして起こりうるのか。ダーウィンはこれについて、種分岐の発端、すなわち隔離機構の観点から問うのではなく、分岐した種がどのようにして群集内で「場所」を確保できるのかという観点から問うた(Darwin 1859)。

なぜ分岐した種がそれぞれの場所を確保できるかについては、まず前節の多様性増大の仮説①、すなわち空いているニッチへある生物群が適応放散していく過程について考えるのが分かりやすいだろう。ビクトリア湖のカワズメ類は、湖ができてから約 10 万年の間に、他の湖から侵入した数種の祖先種から適応放散し、またたくまに数百種にまで増えた(Verheyen et al. 2003)。これは他のアフリカの大きな湖と同程度の種数であり、空白の（先住者のいない）場所において、いかに速く種に分岐と適応放散がすすむかを示している。すなわち「空いている場所」さえあれば、種は次々に分岐して場所を確保していくのだ。

しかしダーウィンは、地球上の群集は基本的に「住者（生物個体）でいっぱいになっている」と考えていた。それは「北方の地域でも山の上でも」である。彼は、自然は変動するが「長い期間をとれば、もろもろの力は平衡がとれて」おり、「自然の顔はいつもおなじようなのである」と考える。現代的な用語でいう「非飽和群集」ですらいっぱいだと彼がいう意味は、「場所（＝ニッチ）」という彼の用語が、競争だけでなく、捕食や気候など、全ての環境に対する場所としてとらえられているからであろう（種の起源 第三章）。

では、ダーウィンは、どのような場合に新しい種が割り込んで場所を占めることができると思ったのか。彼があげている例は、「どこかの国に棲息する一種類の食肉四足獣」である。もしその数がその「国」で棲息できる最大数に達しているなら、そしてその国の環境条件にはいかなる変化も起こらないとするなら、いかにして、その動物は、それ以上個体数を増やしうるか。それは、「ただその変化する子孫が」他の動物によって占められていない、もしくは完全には占拠されていない場所を占領することによってのみ可能であると考えられるのだ。そして、その具体的な方法として「新しい種類の獲物を食べ

るように変わること、あるいは、新しい場所に住んだり、木にのぼったり、水に入ったりすること」を挙げる。すなわち「この食肉獣の子孫の習性や構造が多様に分岐すればするほど、彼らはより多くの場所を占めることができるようになる」のだ。

ここに、生物はなぜ分岐をするのか、という問いに対する彼の答えがある。それは「子孫が多様になっていけばいくほど、生活の戦闘において成功する機会が多くなる」からである。この、形質の分岐から利益がえられるという彼の考えは、前項の多様化プロセスの③、すなわち鍵適応による新しいニッチの開拓にあたるだろう。

『種の起源』に彼が載せた唯一の図（図 2）は、種が分岐していくプロセスについて示したものである。種が形成される際の、生態学的に重要なポイントをこの図はすべておさえている。この図は一般的には（教科書などでは）、系統が分岐していくという進化のパターンをダーウィンが示した図であると解説されることが多い。しかし、ダーウィンがこの図をわざわざ入れたのは、種の起源、すなわち種の分岐の原理をくわしく説明するためであった。

祖先種である A~L は、一つの大きい属を構成しているとされる。そして図の横線どうしの間隔を、それぞれ千世代と仮定し、時間の経過にともなって種がどのように分岐し、または絶滅していくかをあらわしたのが図中の系統樹である。横方向の距離は、これらの種の形質が相互に似ている程度をあらわしている。

さて、スタートから 1 万 4 千世代後に残った（最上部の）15 種の全体としての形質の幅を見ると、もともとの 11 種がもっていた幅よりもより広い領域にまたがっていることが分かる。これは新しいニッチの開拓がおこったことを意味しており、それにともなって種数も 11 から 15 に増えている。また、この子孫として生き残った 15 種の親種をたどれば、それはすべて A, F, I の 3 種のどれかに由来するもので、それ以外の種はすべて絶滅していることも見て取れる。さらに、その 3 種のうち A と I の 2 種というのが、もともと多様な（上向きの扇形であらわされる、分岐した）子孫を残す傾向のある種であり、残りの F は、A や I と形質値がもっとも離れている（ニッチを異にする）種であったということも、この図には表現されている。

もし、こうした系統樹を実際のデータにもとづいて描くことができれば、群集の進化を、本格的な研究の俎上にのせることができるだろう。そのような研究においては、現代の生態学や系統学の手法と知見をフルに活用する必要がある。この点については 6.5 節で実例を挙げながら詳しく述べたい。

6.4.2 群集の進化的遷移とは何か

ダーウィンの考察から言えることは、ある時代の生物群集を構成する系統は、いずれ、より分岐しやすくまた絶滅しにくい系統に置き変わっていくであろうということである。これは人間の歴史における王朝の交代にたとえることもできる。しかし、単なる王朝交代とは異なり、群集メンバーの交代では、それまでよりも環境をより細かく分割利用したり、あるいは新たな環境を利用できるようになった系統しか、分岐・参入することはできないだろう。このように、群集の種構成が歴史的にある傾向をもって置き変わっていく現象を、群集の「進化的遷移」と呼ぶことにしたい。

そもそも進化とは、ある目標に向かって方向性をもってすすむものではない。つまり終着点が最初から決まっているのではない。そうではなく、祖先系統のもつ遺伝形質が、順次、段階を経て漸進的にすすむものである。動物の眼のようなレンズや虹彩を備えた複雑な器官は、それが一気に進化したとは信じられないが、より単純な光受容器官から段階を経て進化したと考えれば説明がつく(Maynard Smith 1986)。群集の進化も、これと同じように考えることはできないか。すなわち、群集を構成する種の顔ぶれや生態的な性質は、歴史を経るにしたがって段階を経て変化してきたというのが、群集の進化的遷移の考え方である。

この群集の進化的な遷移という概念は、群集の生態遷移と似ている。両者とも、攪乱による群集の空白化、そこへの種の参入、そして各段階の群集に適した種への入れ替わり、によってすすむ点が共通している。しかし、生態遷移が、次の攪乱が訪れるまでの数百年レベルの現象であるのに対し、進化的遷移は、数十万年レベル以上の、種分化をふくむ長いスパンの現象である。そして空間スケールの面でも、生態遷移がふつう狭い範囲の局所群集で起こるのに対し、進化的遷移は大陸レベル（あるいは隔離された大洋島や古代湖）で起こる現象である。

6.4.3 群集の進化的遷移の証拠

群集の進化的遷移は、さまざまな時間スケールでとらえることができる。まず、地球上の海洋生物相のここ5億年の変遷をみてみよう。古生代の初期、カンブリア紀に栄えたハルシゲニアやウィワクシア、そして三葉虫といった動物群は、古生代の後半には、アンモナイトや腕足類にとって代わられた。さらにそのグループも中生代にはほぼ絶滅し、水生の軟体動物や魚類が主役となった(Sepkoski 1984; Fortey 1997)。このような、生物グループごとの栄枯盛衰のパターンを説明する上では、二つのシナリオが考えられる。一つめは系統淘汰をともなう群集の進化的遷移である。これは、鍵適応をとげた（改良された）グループが種数を増やし、それが多様性に依存する競争によって

古いグループを競争置換で減らした，というものである．また，もう一つのシナリオは，古いグループが絶滅した結果，占有者の入れ替わり(**incumbent replacement**)がおこった，というものである．これは 6.3 節の多様化のシナリオ①，すなわち空きニッチへの適応放散にあたる．この典型として，中生代末期に絶滅した恐竜に代わって，哺乳類が大適応放散をとげた例をあげることができる(Futuyma 2005)．

さらに，大アンティル諸島のアノールトカゲの群集では，群集の進化的遷移を支持する，もっと強い証拠が得られている(総説として Losos 1996 がある)．そこでは別々の島へ入植した祖先種が，それぞれの島の上で個別・独立に多様な種へ適応放散したにもかかわらず，進化の結果としてできあがったそれぞれの島のトカゲ群集が，互いに似た構造をもっていたのだ．Harvey (1993)は，Losos らのこの研究を紹介した上で，群集を構成するメンバーの生態的な組み合わせがこのように進化的な時間スケールで一定の方向へ変化していくことを，進化的遷移 (**evolutionary succession**)と呼んだ．このような，くり返しのある群集の適応放散パターンは，諸島や湖などの隔離された場所で見られることが多い．アフリカの大地溝帯のいくつかの湖におけるカワスズメ類の平行適応放散(堀 1993)や，北米北部の氷河湖における，魚類の平行的多様化もその例であろう．後者においては，湖へ移住した祖先魚が，最終氷期以降のここ 1.5 万年程度の間，どの湖でも，別々の生態的性質を持つ 2 種ずつに分化してきた (Schluter 2000)．

このように，群集の進化的遷移は，数億年の大陸レベルでの遷移から，島や湖で起こる数万年レベルの遷移まで，さまざまな時間スケールでとらえることができる．

6.4.4 進化的遷移の方向：姉妹群比較からの示唆

では，進化的遷移のより後にあらわれてくる系統とは，どのような形質をもっているのだろうか．これを検証可能にするのが，6.3 節であつかった，系統間で多様化率を比較する姉妹群比較法である．この方法を使えば，多様化率が高く，「繁栄」しやすい系統がどのような形質をもったものなのかを検出することができる．以下では，最近の姉妹群比較法を使った研究を紹介し，①どのような形質が種分化率を高めるのか，また②どのような形質が絶滅率を下げる効果をもつのか，を見ていきたい．なお以下の例では，多様化率の増大が種分化率の増大の結果なのか，それとも絶滅率の減少の結果なのかは，個々の形質の属性から判断されている．

まず，著しい種分化を最近とげたことで多様化したとみられる系統がもっている形質として，性淘汰にかかわる形質をあげることができる．鳥や昆虫

における乱婚システムの進化，あるいは鳥における性的二色型や装飾的な羽毛の進化のような，性淘汰を強めるような，あるいは生殖隔離を促進するような形質の進化が，実際に系統の多様化を促進していることが姉妹群の比較から明らかになってきた(Mitra et al. 1996; Barraclough et al. 1995; Möller and Cuervo 1998).

同様に，植物と動物の相利関係も，種分化率を上昇させる効果があることがわかってきた．具体的には，被子植物における，花蜜を貯める距の進化や動物による送粉システムの進化などが，系統群の多様化を促進していることが姉妹群の比較から判明した(Hodges 1997; Dodd et al. 1999)．ただし，これらは種分化率を上げるとともに，絶滅率も増大させた可能性がある．なぜなら，特定の送粉相手に依存することは，特殊化の陥穽におちいり個体数を減少させることにつながるからである．このような種分化率の増加が絶滅率の増加をともなうというジレンマは，特殊化した生物がもつ宿命といえるだろう．いずれにしても，これらの研究例は，生物間の共進化が多様性を促進するという，6.3節で挙げた④の仮説を支持している．

一方，系統が絶滅しにくくなるという効果をもつ形質としては何があるだろう．ダーウィン(1859)は，個体数を増加させたり，分布域を拡大することにつながる性質の変化は，絶滅率を下げるはずだと述べた．実際，これらにかかわる形質，すなわち，体サイズの小型化や高い移動率などが，系統の多様化をすすめてきたことが，昆虫食性のコウモリ類やネズミ類の小型化，肉食性哺乳類の小型化，そして鳥の分布範囲や移動性の増大について姉妹群比較法により確かめられている(Gardezi and Da Silva 1999; Gittleman and Purvis 1998; Owens et al. 1999)．ただしこれについては，有意な多様化が見られなかった例もある（哺乳類のいくつかのグループにおける小型化：Gardezi and Da Silva 1999，軟体動物における分布域の拡大：Jablonski and Roy 2003）．このうち，特に体サイズの小型化は，個体数の増加につながるため，絶滅率を下げるのにきわめて効果的と考えられる．生物多様性の進化を考える上で，欠くことのできない要素であろう（Hutchinson and MacArthur 1959; May 1988）．

この項をまとめると，進化的遷移がすすむにつれて，生殖隔離を強めるような性質をもつ生物，相利関係をむすぶ生物，そして小型の体サイズや高い移動率をもつ生物が多様化しやすいといえる．

6.4.5 どのような群集でどのような種間関係が進化するか—熱帯における相利関係の進化

ここまで，群集は進化的時間スケールで遷移すること，そしてこの遷移は生殖隔離や相利関係にかかわる形質にとって「有利」にはたらくことをみて

きた。そこで次に、これらをふまえて、どのような群集では、どのような形質が進化しやすいのか、という問題を考えたい。すなわち、さまざまな遷移段階にある群集では、それぞれ進化しやすい形質が異なるのかについて問う。もし異なるとすれば、群集は、何らかの「法則性」なり「順番」をふまえて進化的に遷移しているという可能性が出てくる。ここでは特に、熱帯の生物群集における相利関係の進化を例にとりあげる。熱帯の生物群集の特徴は、相利関係が頻繁にみられることとどのような関わりがあるのだろうか。

現存する生物の多様性が示す顕著なパターンの一つとして、地球の緯度勾配に応じた多様性の勾配がある (Stevens 1989)。とりわけ熱帯雨林は、地球の陸上部分の約 6% の面積を占めるにすぎないにもかかわらず、地球上の生物種の半数以上が生息しているとされる (Wilson 1992)。熱帯雨林におけるこのような膨大な多様性はなぜ生まれたのか。これについては、これまで、流入 (太陽) エネルギー量が多いこと (Currie 1991) などの生態学的な仮説によって説明されることが多かった (甲山 1998; Willig et al. 2003)。

しかし、系統学上、あるいは古生物学上の証拠が増えてきたこと、また生態仮説がパターンを説明する上で必ずしも適切ではないとわかってきたこと (Currie et al. 2004) を受け、最近では、歴史的あるいは進化的な要因を重視する見方が再評価されている (総説として Mittelbach et al. 2007)。それらは、生態仮説のように、温帯よりも熱帯のほうが環境収容力が大きいために多様であるとするのではない。そうではなく、群集の歴史が長いこと、熱帯の方が時間をかけて多様化しえた (時間仮説, Wallace 1878; Stephens and Wiens 2003; Fine and Ree 2006)、あるいは、単位時間あたりの種分化率が高いか、もしくは絶滅率が低いことによって多様化した (多様化率仮説, Cardillo et al. 2005; Ricklefs 2006) と考える。

この、時間仮説と多様化率仮説は、群集の進化的遷移という本章のテーマと深くかかわっている。なぜなら、時間仮説は、時間をかけるほど複雑な群集が形成されるという意味で、群集の進化的遷移の概念と似ているし、また、多様化率仮説は、多様化した生物間の共進化が、よりいっそう熱帯の多様化率を高めているという、群集内の共進化を重視した仮説だからである (Schemske 2002)。ここ 10 年ほどの間に、この両仮説を支持する古生物学 (Stehli et al. 1969; Stehli and Wells 1971; Flessa and Jablonski 1996; Fine and Ree 2006) および系統学 (Farrell and Mitter 1993; Cardillo 1999; Crame 2000, 2002; Davies et al. 2004; Jablonski et al. 2006) からの証拠が蓄積されてきている。時間が経つにつれて生物間の共進化がすすむ。その結果として熱帯群集は複雑化・多様化してきたというシナリオが実証されつつあるのだ。

ここでは特に、共進化が多様化率におよぼす影響について検討する。これ

については、すでに 6.4.4 項で述べたように、植物と動物の相利関係が系統群の多様化を促進していることが姉妹群比較法により示された(Hodges 1997, Dodd et al. 1999). 長い共進化の結果、たとえば熱帯にしか分布しないイチジク属の植物 700 種以上は、それを送粉する相利共生者であるイチジクコバチ類の 1 種 1 種にとって唯一の資源となっており、さらに、特殊化した寄生コバチや、そのコバチに寄生する線虫とも複雑な関係をむすんでいる。このように共進化は、相利関係の種特異化、寄主と寄生者の軍拡競走による逃避-多様化 (escape-radiation, Ehrlich and Raven 1964), 相利共生者同士の共多様化などを通して群集の多様化に貢献する (Schemske 2002). そしてこのような共進化がもっとも頻繁に見られるのが熱帯なのだ (井上 1998, 2001; 湯本 1999).

以上をまとめると、①鍵適応による新たなニッチ開拓の機会がどれほどあるか (時間仮説), ②いったん開拓された新ニッチにおいて、その後の共進化がどれだけニッチの細分化を促進するか (多様化率仮説) という二つの観点からみて、熱帯の生物群集は、その進化的遷移のすすみ具合が温帯よりも大きいとみてよいだろう。

次に、なぜ熱帯では相利関係が頻繁にみられるかという点について考察する。近年、熱帯雨林の林冠における動植物相互作用の研究や (井上 2001), 熱帯の古代湖における魚類群集の研究(堀 1993)から、熱帯の群集においては、厳しい競争関係もみられる一方、相利関係あるいは協調関係の存在が顕著であることがわかってきた (ただし、温帯についてもこれまで見過ごされてきただけで同じことがいえる可能性がある)。このことから、類縁関係の離れた生物と相利的な関係をむすぶという鍵適応を進化させることで、熱帯の生物は新たな適応帯 (adaptive zone, 適応放散をゆるす環境) に進出し多様化したのではないか、またその後の共進化がさらなる多様性を生み出したのではないか、という仮説を立てることができる (相利多様化仮説)。これはすなわち、熱帯で相利関係が多く見られるのは、相利系という鍵適応が出現するのに十分な時間の蓄積が熱帯にはあり、かつ共進化によるニッチの細分化によって一つ一つの相利系内での多様化がすすんだためであるという仮説である。

これを検証するためには、まず鍵適応の面からは、相利関係という鍵適応を得た系統群と、その姉妹群とで、多様化の程度を比較する必要がある。次に共進化の面からは、相利関係にある生物群同士で、実際、同時進行的な多様化 (共多様化) がすすんできたのかどうかを、両者の系統樹を比較することから確かめる必要があるだろう。

われわれは、ここ 10 年ほどの間、東南アジア熱帯においてオオバギ属の植物 29 種 (図 3) とその幹内で生活する共生アリ 17 系統、そして共生カイガ

ラムシ 6 系統という三者からなる相利共生系の共進化について研究をすすめてきた。その結果、この三者の間では、そのどれが欠けても残りの二者の生存が危うくなるという絶対依存的な相利関係がむすばれていること (Itino et al. 2001a,b; Itino and Itioka 2001 ; 市野・市岡 2001 ; 市野 ほか 2008), 相利関係をむすぶことによって植物とアリの多様化が急速に進行したこと (Davies et al. 2001; Quek et al. 2004), そして三者の多様化の時期は 8 百万年前~2 千万年前であること (共多様化, Quek et al. 2004, 2007; Ueda et al. in press) を明らかにした。

これらの結果から、まず植物の体内へアリが住み込むという新しい形の相利関係が、新たな適応帯への進出を可能にしたこと、そして、それによってオオバギ属植物と共生アリのその後の多様化がもたらされたということが示唆される。また、共進化によって、共生カイガラムシも含めた種間相互作用の相乗的な多様化がもたらされたことも明らかになった。このような多様化の結果、オオバギ属の植物はきわめて狭い範囲に 6-7 種が共存するようになっている (図 3)。われわれのこの研究は一つのモデルケースにすぎない。しかし今後、さまざまな相利系についてこうした系統学的な視点からの研究がおこなわれるようになれば、なぜ熱帯で相利関係が多く見られるかについての理解がすすむだろう。さらに、相利関係以外の種間関係についても、それらがどのような群集において進化しやすいかという問題について、今後、系統学的アプローチからの研究がおこなわれることを期待したい。

6.5 群集が多様化していくプロセスの解明に向けて

前節では、群集の進化的な遷移についてさまざまな側面から考察した。とりわけ、姉妹群比較法がこの分野の最近の進展を牽引してきたことは特筆すべき点である。今後も、群集の多様化の要因について、この手法を使ってさまざまな検討がおこなわれることが期待される。

ただ、この姉妹群比較法は、ある形質の進化が系統群の多様化につながったかどうかを、姉妹関係にある科 (などの高次分類群) 同士の種数を比較することによって検討するだけである。一方、われわれがもっとも知りたいのは、群集の多様化がどのようにすすんできたかについての、もっと詳しいプロセスである。すなわち、生殖隔離→種分化→二次的接触→共存または絶滅、といった種分化プロセスにおいて、どのステージでどのような力がはたらくことによって種の残存や絶滅が決まるのか、そしてそのことによって群集のメンバー構成がどのように形作られていくのかを、われわれは明らかにしたいのだ。

生殖隔離を強化するような性淘汰にかかわる形質が進化しさえすれば、分化した2種は二次接触してもそのまま共存できるのか、それとも生態的なニッチ分化が新種の定着にはやはり不可欠なのか。さらに、もしニッチ分化が重要だとすれば、競争、捕食回避、相利などをつうじた新ニッチ開拓のうち、どの要因が、群集の進化的遷移のどの段階で重要になるのか。これらの問いが、われわれの興味を中心となる。

最後のこの節では、このような詳しい群集遷移のプロセスを明らかにしていく上で、今後重要になると考えられる新たなアプローチについて展望したい。それは、高次分類群（たとえば属）の完全な分子系統樹、さらには種内の分子地理系統樹を作成し、その上へ生態形質の進化をプロットするという手法である。これを一言でいえば、ダーウィンが『種の起源』で示した仮想系統樹（図2）を現実化するということだ。

彼の系統樹の図はきわめて示唆に富む（6.4.1項参照）。この図を見れば、それぞれの系統が、分岐をつうじてどのようにニッチを拡張、他系統を絶滅に追いやってきたのか、そしてどのような性質をもつ系統が多様化に成功し、あるいは絶滅したのか、などを一目で知ることができる。群集が多様化していくプロセスそのものを、この「ダーウィンの系統樹」は表現しているのだ。

では、このような図を実際に描くことは、いま可能なのだろうか。これについては可能な部分と、まだ難しい部分があるといわなければならない。まず、現存する種や種内の系統について、その系統関係や分岐年代を描くことは、DNA情報の利用によって可能である。そして、それぞれの系統の生態形質をダーウィンの図の横軸に沿ってあらわすことも可能だ。難しいのは絶滅した系統の情報である。系統樹上で絶滅がどの時期にどの程度起こったかというような情報は再現できるのだろうか？これについては、系統樹の情報から一部推定することが理論的には可能になってきている（6.3節を参照）。さらに、祖先種が過去にどのような形質をもっていたかを推定（復元）することも、簡単ではないが、化石記録の分析や系統樹上での祖先形質の推定（Maddison and Maddison 2007）によって、可能となる場合がある。

この「ダーウィンの系統樹」アプローチでは、一つの属に含まれる（理想的には）全種についての包括的な系統樹をまず作成する必要がある。なぜなら、種の分化の歴史をなるべく完全な形で再現しなければ（種がいくつも抜けているような系統樹では）、種分化についての詳細な議論はできないからである。この点が姉妹群比較法とは違うところである。さらに、もう一步をすすめて、種内での分子地理系統樹を描くことも、群集の進化的遷移を研究する上で有望なアプローチとなるだろう。これと、共進化の地理的モザイク（種内系統間にみられる相互適応形質の差異, Thompson 2005, 本書第4章）の情

報を統合させることによって、より詳細な解析が可能となる。

今のところ、生態形質と系統淘汰の両面を考慮したこのような研究は本格化していない。そこで、ここでは著者らによる東南アジアのアリの一亜属の分子地理系統に関する研究を紹介し、そこから、群集の進化についてどのような示唆が得られるか、また今後どのような研究の方向性が考えられるかについて検討したい。

前節でも触れたオオバギ属植物 (*Macaranga*, トウダイグサ科, 図 3) に共生するアリたちは、すべてシリアゲアリ属の一亜属 (*Decacrema* 亜属) に属しており、確認された 17 系統のアリは、単系統の、独立した系統群を形成していることがわかっている。われわれは、この亜属のアリについて網羅的な分子地理系統樹を作成した (図 4, Quek et al. 2007)。マダガスカルとアフリカの自由生活型のアリ 2 系統、スラウェシ島の植物共生アリ 1 系統、およびボルネオ島、スマトラ島、マレー半島の 32 地点から採集したオオバギ属植物に共生するアリ 17 系統の合計 433 サンプルは、この亜属のほぼ全部の種 (系統) を含んでいる。

この研究の目的は、ここまでに述べたような系統淘汰の実態解明にあるのではない。アジア熱帯の歴史生物地理を明らかにする目的でおこなわれた。しかし、一亜属に含まれる系統を網羅的にサンプリングしている点、種内系統の分岐パターンや歴史的盛衰まで分析している点、そして生態形質の系統進化を視野に入れている点 (Quek et al. 2004) などから、「ダーウィンの系統樹」アプローチの今後を考える上で重要な示唆を与える。

まず、オオバギ共生アリの種多様性の中心地はボルネオ北西部にあった。17 系統のアリのうち、10 系統がボルネオに固有の系統であり、スマトラとマレー半島にはそれぞれ 1 系統ずつの固有の系統がみられるにすぎなかった (分布している系統数はそれぞれ 5 および 6 系統であった)。またマレーとスマトラの系統は、祖先のボルネオ系統から派生していた。さらに、これら三地域は地質時代をつうじてしばしばスンダ陸塊としてつながっていた。これらのことからボルネオに起源した系統は陸路、マレーやスマトラへと広がっていったと考えてよいだろう。すなわち、ボルネオは系統の供給地 (ソース) であり、マレーやスマトラは、気候変動などによって系統ごと絶滅することの多いシンクであったことが示唆される。

この研究から得られた結果は、図 4 の分子地理系統樹に集約することができる。さて、われわれはこの分子地理系統樹から、群集の進化的遷移についてどのような仮説をたてることができるだろうか。また、今後それを検証していくためにはどのようなデータが必要なのだろうか。以下、種間、および種内の系統解析に分けて、それぞれ今後の研究方向を展望する。

＜種間系統樹からの研究方向＞

A. 多様性の姉妹群比較

まず、姉妹群の多様性を比較することで、群集進化のパターンをとらえることができる。図4の上方の10系統(H~F)とその下の5系統(D~E)とは姉妹群であるが、前者の方がより多様に分化している。なぜこのように多様化率に差があるかについて系統樹上でみた結果、アリとの相利関係を強めた系統ほど多様化がすすんでいることが示唆された(Quiek et al. 2004, 市野ほか 2008)。他のアリ-植物系でもこの点についての姉妹群比較をおこなっていくことで、相利性と多様化の関係について、より一般的な結論を得ることができるだろう。

B. 近縁種の同所的共存パターンと多様化

共生アリは5-7系統が、またオオバギ属植物は10種以上が、それぞれボルネオ北西部のどの地域をとってみても同所的に共存していた。すなわち、この系の多様性は、異所的(β 多様性)というよりは、同所的なものであった(α 多様性)。熱帯雨林における多様性が、このように異所的というよりは同所的に存在しているという証拠は、最近いろいろな分類群について得られてきている(Novotny et al. 2007)。このことは、熱帯雨林における多様化が異所的な隔離によって生まれただけではなく、その後の同所的共存を経て始めて完結してきたことを示唆している。

では、そのような同所的共存はなぜ可能になったのだろうか。これこそがダーウィンの図が提起した疑問であり、群集の進化を理解する上で最も重要な問いである。オオバギの多種共存については、それぞれのオオバギ種が、異なる生態的性質をもつ別種のアリと共生関係をむすぶことで被食回避ニッチを違えることができ、そのことで共存が可能になっていることが示唆された(Itino et al. 2003; Itino 2005; 市野・市岡 2001)。今後、この共存機構をより明確に示すためには、共存系統の組み合わせを移植実験によって変え、その後の動向を見きわめる必要がある(市野ほか 2008)。

さらに、このようなニッチ分化以外に、近縁種が共存するためには、種間の交雑を防ぐための生殖的な形質置換(reproductive character displacement)が進化することも必要だろう。生殖形質置換の進化を解析する時にも系統学的アプローチが重要となる(Lukhtanov et al. 2005 ; Coyne and Orr 1989;1997)。

＜種内の分子地理系統樹からの研究方向—共進化の影響＞

種間レベルの多様化にとって共進化が重要な役割を果たしている可能性が高いことは、これまでもくり返し述べてきた。しかし、もっと詳細なスケールでこのことを検証できないか。有望な方法の一つとして種内の地域集団ご

との解析がある。

地域ごとの種間相互作用の違い（共進化の地理的モザイク）は、地域集団ごとの過去の個体数変動パターン（以下の A）や多様化率（B, C）に確実に影響する。このような共進化モザイクと集団の歴史の関係を、生態的調査と系統解析の統合によってうまく検出できれば、群集多様化のプロセスを詳しく解明することができるだろう。具体的な可能性のある例を、やはりオオバギ共生系の研究からいくつか挙げてみよう。

A. 集団間での個体数変動の歴史の違い

DNA 配列の変異を種内の集団内や集団間で比較することによって、集団ごとの個体数変動の歴史を推定することができる（Slatkin and Hudson 1991）。たとえば図 4 の K 系統のアリは、氷期がくり返しおとずれた第四紀更新世に個体数を急激に増減させたことがわかった（Quek et al. 2007）。この結果は、十分なサンプル数が得られたマレー半島の寄主特異性の低い集団についてのものである。しかし、もし、同じ K 系統でも寄主特異性を高めた別の集団では、更新世の個体数に大きな変動が見られなかったとしたらどうだろう。寄主との共進化による種特異化の結果、後の集団では氷期などの気候変動の影響を受けにくかったという可能性が出てくる。もしこのようなパターンがくり返し別の系統でも見られれば、種特異化が個体数の安定化に寄与するという結論が導かれることになる。

個体数が安定化すれば、集団が絶滅する確率は低くなり、系統淘汰上「有利」になる。すなわち、個体数変動の歴史に関する研究は、系統淘汰や群集の多様化について示唆をもたらすだろう。

B. 集団間での多様化率の違い

図 4 の系統 H のアリは、ボルネオではさまざまな下位系統へと多様化している。しかしその一方で、図に Linga, Malaya と記したスマトラおよびマレーの集団は、個体数も少なく多様化していない。多様化の程度がこのように違う理由は何だろうか。これを説明する仮説としては、「スマトラ・マレーでは近縁の系統 K が優勢となっているため、系統 H の生息範囲が限定されている」といったことが考えられる。実際の野外での種間相互作用についての調査や実験が、これに対する答えをもたらしてくれるだろう。

C. 種分岐のプロセス

もし同所的に非常に近縁な 2 系統が見つかった場合、それは異所的分化の後、2 系統が二次的に接触して本格的な種の分岐が起こりつつある場面かもしれない。図 4 の系統 G1 と系統 G2 はボルネオの一部地域で同所分布していることがわかっている。このように近縁種間で同所性と異所性が混在する事例は、種分岐のくわしいプロセスを研究する上で絶好のモデルケースとなる。

具体的には、系統 G2 と同所的に生息している G1 集団と、異所的な G1 集団とで、生殖的形質置換やニッチ分化の程度を比較すれば、異所的分化から同所共存に至るまでの種分岐のプロセスをたどることができるだろう。ここでは「近縁種間の共進化」がキーワードとなる。

以上、近縁種間や種内の分子系統樹がもたらす情報から、ダーウィンの図（図 2）を描くことが可能であること、そして、そこへ生態情報を付け加えることで、群集の多様化プロセスについての詳細な解析が可能となることを述べた。最後にまとめとして、ダーウィンの図へ新たな情報を加えた時の視覚イメージを描いてみよう（図 5）。

ダーウィンの図は、形質差（x 軸）と時間（y 軸）という二次元によって種の分岐の状態をあらわしていた。まず、これに種（集団）間の空間的な距離という次元を一つ加えよう。空間的な距離は、異所性と同所性を区別する上で重要な意味をもつ。これで図は、生態形質の違い（x 軸）、空間的な距離（y 軸）、そして時間（z 軸）という三次元空間となる。この空間の中を、系統樹が枝をひろげながら上っていく。さらに枝の太さは個体数をあらわすとしよう。いま、現在という時間断面で、この系統樹を真横から切り取ってみよう。得られる「断面図」は、群集においてそれぞれの種が、どのような空間的距離をおいて分布しているのか（異所性）、生態形質はどれほど異なっているか（同所的なニッチ分化）、そして、個体数はどれくらいか（優占度）、という情報を、視覚的に示してくれるだろう。

ダーウィンが予想した生物群集のモデルは、この系統樹をどの時間断面で切り取っても、ニッチ平面（断面図）が、個体でいっぱいになっているというモデルである。これはジグソーパズルのピース（種にあたる）によって、パズルの全面（ニッチ平面）がおおわれているのと同じことだ。種ごとの個体数はピースの大きさであらわされており、それぞれのピースが占めるニッチ平面上での形は、（他種との関係により）局所群集ごとに可塑的に変わりうるだろう。（なお、図 5 では見やすくするために、また氷期などの環境変動による個体数減少を考慮して、枝の太さを適宜細くしている）

そして、「生物群集は時間とともに多様化していく」という化石記録の証言にしたがえば、この系統樹は、時間軸の上へ行くにつれて、種が分化することで種数（ピース）が増え、鍵適応による新ニッチの開拓によって全体としてのニッチ平面（パズル面）も大きくなっていくはずだ。

このような「ダーウィンの系統樹」を具体的なデータをもとに作成することで、群集の進化的遷移へのアプローチが可能となる。さらにダーウィンの図（図 2）のように単一系統群の系統分岐をとらえるだけでなく、将来的

には生物群集を構成するさまざまな生物群の系統樹を統合して解析することが必要となるだろう。なぜなら、ある系統群が多様化していく過程には、遠縁の生物との相互作用もかかわっていると考えられるからだ。

われわれは今、ダーウィンが望んでも得られなかった DNA 情報を簡単に手に入れることができる。今後、群集生態学にたずさわる多くの方が、この情報を利用して進化的なアプローチに取り組んでいかれることを期待したい。

謝辞

大串隆之氏を始めとする 6 名の校閲者には、内容や文章構成について有益なコメントをいただいた。図 4 は Swee-Peck Quek, Naomi Pierce, Stuart Davies, および Peter Ashton との共同研究の成果である。また小松貴氏には図 5 の作図でお世話になった。以上の方々にお礼申し上げる。

引用文献

- Bambach, R.K. (1985) Classes and adaptive variety: the ecology of diversification in marine faunas through the Phanerozoic. In *Phanerozoic Diversity Patterns: Profiles in Macroevolution* (ed J.W. Valentine), pp. 191-253. Princeton University Press.
- Barraclough, T.G., Harvey, P.H., and Nee, S. (1995) Sexual selection and taxonomic diversity in passerine birds. *Proceedings of the Royal Society of London Series B - Biological Sciences*, 259: 211-215.
- Barraclough, T.G. and Nee, S. (2001) Phylogenetics and speciation. *Trends in Ecology and Evolution*, 16: 391-399.
- Benton, M.J. (1990). The causes of the diversification of life. In *Major Evolutionary Radiations* (eds P.D. Taylor and G.P. Larwood), pp. 409-430. Clarendon Press.
- Brooks, D.R. and McLennan, D.A. (1991). *Phylogeny, Ecology, and Behavior: a Research Program in Comparative Biology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Brooks, D.R. and McLennan, D.A. (2002) *The Nature of Diversity : an Evolutionary Voyage of Discovery*. University of Chicago Press, Chicago.
- Cardillo, M. (1999) Latitude and rates of diversification in birds and butterflies. *Proceedings of the Royal Society of London Series B - Biological Sciences*, 266: 1221-1225.
- Cardillo, M., Orme, C.D.L., and Owens, I.P.F. (2005) Testing for latitudinal bias in diversification rates: an example using new world birds. *Ecology*, 86: 2278-2287.
- Chase, J.M. and Leibold, M.A. (2003) *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. University of Chicago Press, Chicago.
- Coyne, J.A. and Orr, H.A. (1989) Patterns of speciation in *Drosophila*. *Evolution*, 43: 362-381.

- Coyne, J.A. and Orr, H.A. (1997) 'Patterns of speciation in *Drosophila*' revisited. *Evolution*, 51: 295-303.
- Coyne, J.A. and Orr, H.A. (2004) *Speciation*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Crame, J.A. (2000) Evolution of taxonomic diversity gradients in the marine realm: evidence from the composition of recent bivalve faunas. *Paleobiology*, 26: 188-214.
- Crame, J.A. (2002) Evolution of taxonomic diversity gradients in the marine realm: a comparison of Late Jurassic and Recent bivalve faunas. *Paleobiology*, 28: 184-207.
- Currie, D.J. (1991) Energy and large-scale patterns of animal and plant species richness. *American Naturalist*, 137: 27-49.
- Currie, D.J., Mittelbach, G.G., Cornell, H.V., Field, R., Guegan, J.F., Hawkins, B.A., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Oberdorff, T., O'Brien, E., and Turner, J.R.G. (2004) Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters*, 7: 1121-1134.
- Darwin, C. (1859) *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. John Murray, London.
- Davies, S.J., Lum, S.K.Y., Chan, R., and Wang, L.K. (2001) Evolution of myrmecophytism in western Malesian *Macaranga* (Euphorbiaceae). *Evolution*, 55: 1542-1559.
- Davies, T.J., Savolainen, V., Chase, M.W., Moat, J., and Barraclough, T.G. (2004) Environmental energy and evolutionary rates in flowering plants. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 271: 2195-2200.
- Dodd, M.E., Silvertown, J., and Chase, M.W. (1999) Phylogenetic analysis of trait evolution and species diversity variation among angiosperm families. *Evolution*, 53: 732-744.
- Dawkins, R. and Wong, Y. (2004) *The Ancestor's Tale: a Pilgrimage to the Dawn of Evolution*. Houghton Mifflin, London.
- Ehrlich, P.R. and Raven, P.H. (1964) Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 18: 586-608.
- Farrell, B.D. (1998) 'Inordinate fondness' explained: why are there so many beetles? *Science*, 281: 555-559.
- Farrell, B.D., Dussourd, D.E., and Mitter, C. (1991) Escalation of plant defense: do latex and resin canals spur plant diversification? *American Naturalist*, 138: 881-900.
- Farrell, B.D. and Mitter, C. (1993) Phylogenetic determinants of insect/plant community diversity. Pages 253-266 In *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. (eds. R.E. Ricklefs and D. Schluter), pp. 253-266. University of Chicago Press, Chicago.
- Fine, P.V.A. and Ree, R.H. (2006) Evidence for a time-integrated species-area effect on the latitudinal gradient in tree diversity. *American Naturalist*, 168: 796-804.

- Flessa, K.W. and Jablonski, D. (1996). The geography of evolutionary turnover: a global analysis of extant bivalves. In *Evolutionary Paleobiology*. (eds D. Jablonski, D.H. Erwin and J.H. Lipps), pp. 376-397. University of Chicago Press, Chicago.
- Foote, M. (2000). Origination and extinction components of diversity: general problems. In *Deep Time: Paleobiology's Perspective* (eds D.H. Erwin and S.L. Wing), pp. 74-102. *Paleobiology* 26(4) supplement.
- Fortey, R.A. (1997) Late Ordovician trilobites from southern Thailand. *Palaeontology*, 40: 397-449.
- Futuyma, D.J. (2005) *Evolution*. Sinauer Associates. Sunderland.
- Gardezi, T. and Da Silva, J. (1999) Diversity in relation to body size in mammals: a comparative study. *American Naturalist*, 153: 110-123.
- Gittleman, J.L. and Purvis, A. (1998) Body size and species-richness in carnivores and primates. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 265: 113-119.
- Gould, S.J. (1982). The meaning of punctuated equilibrium and its role in validating a hierarchical approach to macroevolution. In *Perspectives on Evolution* (ed R. Milkman), pp. 83-104. Sinauer, Sunderland, MA.
- Gould, S.J. (2002) *The Structure of Evolutionary Theory*. Belknap Press.
- 長谷川真理子 (1998) 訳者あとがき. 『生物はなぜ進化するのか』(ジョージ・ウィリアムズ著, 長谷川真理子訳) 草思社, 東京.
- Harvey, P.H. (1993) The ecology of evolutionary succession. *Current Biology*, 3: 106-108.
- Hodges, S.A. (1997) Rapid radiation due to a key innovation in columbines (*Ranunculaceae: Aquilegia*). In *Molecular Evolution and Adaptive Radiation*. (eds T.J. Givnish and K.J. Systma), pp. 391-405. Cambridge University Press.
- 堀道雄 (1993) 『タンガニイカ湖の魚たち：多様性の謎を探る』平凡社, 東京.
- Hubbell, S.P. (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Hutchinson, G.E. and MacArthur, R.H. (1959) A theoretical ecological model of size distributions among species of animals. *The American Naturalist*, 93: 117-125.
- 今西錦司 (1979). ダーウィンと進化論. 『世界の名著 50 ダーウィン』(今西錦司編) 中央公論社, 東京.
- 井上民二 (1998) 『生命の宝庫・熱帯雨林』NHK 出版, 東京.
- 井上民二 (2001) 『熱帯雨林の生態学：生物多様性の世界を探る』八坂書房, 東京.
- Itino, T. (2005). Coevolution of ants and plants. In *Pollination Ecology and the Rain Forest* (eds D.W. Roubik, Sakai, S. and Hamid, A. A.), pp. 172-177. Springer, New York.
- Itino, T., Davies, S.J., Tada, H., Hieda, O., Inoguchi, M., Itioka, T., Yamane, S., and Inoue, T. (2001a) Cospeciation of ants and plants. *Ecological Research*, 16: 787-793.
- Itino, T. and Itioka, T. (2001) Interspecific variation and ontogenetic change in anti-herbivore

- defense in myrmecophytic *Macaranga* species. *Ecological Research*, 16: 765-774.
- Itino, T., Itioka, T. and Davies, S. J. (2003). Coadaptation and coevolution of *Macaranga* trees and their symbiotic ants. In *Genes, Behaviors and Evolution of Social Insects* (ed T. Kikuchi, Higashi, S. and Azuma, N.), pp. 283-294. Hokkaido University Press, Sapporo, Japan.
- Itino, T., Itioka, T., Hatada, A., and Hamid, A.A. (2001b) Effects of food rewards offered by ant-plant *Macaranga* on the colony size of ants. *Ecological Research*, 16: 775-786.
- 市野隆雄・市岡孝朗 (2001) 生物間相互作用の歴史的過程：アリ植物をめぐる生物群集の共進化. 『群集生態学の現在』 (佐藤宏明・安田弘法・山本智子編), pp. 353-370. 京都大学学術出版会, 京都.
- 市野隆雄・Swee-Peck Quek・上田昇平 (2008) アリ植物とアリー共多様化の歴史を探る. 『共進化の生態学－生物間相互作用が織りなす多様性 (種生物学研究第 31 号)』 (種生物学学会編), pp. 119-150, 文一総合出版, 東京.
- 巖佐庸 (1987) 有性生殖の進化に関する理論的諸研究. *Networks in Evolutionary Biology*, 4: 39-49.
- Jablonski, D. and Raup, D.M. (1995) Selectivity of end-Cretaceous marine bivalve extinctions. *Science*, 268: 389-391.
- Jablonski, D. and Roy, K. (2003) Geographical range and speciation in fossil and living molluscs. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 270: 401-406.
- Jablonski, D., Roy, K., and Valentine, J.W. (2006) Out of the tropics: evolutionary dynamics of the latitudinal diversity gradient. *Science*, 314: 102-106.
- Johnson, M.T.J. and Stinchcombe, J.R. (2007) An emerging synthesis between community ecology and evolutionary biology. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 250-257.
- Kaplan, I. and Denno, R.F. (2007) Interspecific interactions in phytophagous insects revisited: a quantitative assessment of competition theory. *Ecology Letters*, 10: 977-994.
- 河田雅圭 (1987) 種選択は進化の原因となりうるか? *Networks in Evolutionary Biology*, 4: 55-59.
- 河田雅圭 (1989) 『進化論の見方』 紀伊国屋書店, 東京.
- 甲山隆司 (1998) 生物多様性の空間構造と生態系における機能. 『生物多様性とその保全』 (井上民二・和田英太郎編), pp. 65-96. 岩波書店, 東京.
- Kubo, T. and Iwasa, Y. (1995) Inferring the rates of branching and extinction from molecular phylogenies. *Evolution*, 49: 694-704.
- Labandeira, C.C. and Sepkoski Jr, J.J. (1993) Insect diversity in the fossil record. *Science*, 261: 310-315.
- Lack, D. (1947) *Darwin's Finches*. Cambridge University Press.
- Lloyd, E.A. (1988) *The Structure and Confirmation of Evolutionary Theory*. Greenwood, New York.
- Losos, J.B. (1996) Phylogenetic perspectives on community ecology. *Ecology*, 77: 1344-1354.

- Lovette, I.J. and Hochachka, W.M. (2006) Simultaneous effects of phylogenetic niche conservatism and competition on avian community structure. *Ecology*, 87: S14-S28.
- Lukhtanov, V.A., Kandul, N.P., Plotkin, J.B., Dantchenko, A.V., Haig, D., and Pierce, N.E. (2005) Reinforcement of pre-zygotic isolation and karyotype evolution in *Agrodiaetus* butterflies. *Nature*, 436: 385-389.
- Maddison, W.P. and Maddison, D.R. (2007) Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.0. <http://mesquiteproject.org>.
- MacArthur, R.H. (1958) Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology*, 39: 599-619.
- MacArthur, R.H. (1972) *Geographical Ecology*. Harper & Row, New York.
- Manos, P.S. and Donoghue, M.J. (2001) Progress in Northern Hemisphere phytogeography: An introduction. *International Journal of Plant Sciences*, 162: S1-S2.
- May, R.M. (1988) How many species are there on earth? *Science*, 241: 1441-1449.
- Maynard Smith, J. (1986) *The Problems of Biology*. Oxford University Press, Oxford.
- McPeck, M.A. and Miller, T.E. (1996) Evolutionary biology and community ecology. *Ecology*, 77: 1319-1320.
- Miles, D.B. and Dunham, A.E. (1993) Historical perspectives in ecology and evolutionary biology: the use of phylogenetic comparative analyses. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24: 587-619.
- Mitra, S., Landel, H., and PruettJones, S. (1996) Species richness covaries with mating system in birds. *Auk*, 113: 544-551.
- Mittelbach, G.G., Schemske, D.W., Cornell, H.V., Allen, A.P., Brown, J.M., Bush, M.B., Harrison, S.P., Hurlbert, A.H., Knowlton, N., Lessios, H.A., McCain, C.M., McCune, A.R., McDade, L.A., McPeck, M.A., Near, T.J., Price, T.D., Ricklefs, R.E., Roy, K., Sax, D.F., Schluter, D., Sobel, J.M., and Turelli, M. (2007) Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters*, 10: 315-331.
- Mitter, C., Farrell, B., and Wiegmann, B. (1988) The phylogenetic study of adaptive zones: has phytophagy promoted insect diversification? *American Naturalist*, 132: 107-128.
- Möller, A.P. and Cuervo, J.J. (1998) Speciation and feather ornamentation in birds. *Evolution*, 52: 859-869.
- Nee, S., May, R.M., and Harvey, P.H. (1994a) The reconstructed evolutionary process. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B Biological Sciences*, 344: 305-311.
- Nee, S., Holmes, E.C., May, R.M., and Harvey, P.H. (1994b) Extinction rates can be estimated from molecular phylogenies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 344: 77-82.
- Novotny, V., Miller, S.E., Hulcr, J., Drew, R.A.I., Basset, Y., Janda, M., Setliff, G.P., Darrow, K.,

- Stewart, A.J.A., Auga, J., Isua, B., Molem, K., Manumbor, M., Tamtiai, E., Mogia, M., and Weiblen, G.D. (2007) Low beta diversity of herbivorous insects in tropical forests. *Nature*, 448: 692-695.
- Owens, I.P.F., Bennett, P.M., and Harvey, P.H. (1999) Species richness among birds: body size, life history, sexual selection or ecology? *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 266: 933-939.
- Quek, S.P., Davies, S.J., Ashton, P.S., Itino, T., and Pierce, N.E. (2007) The geography of diversification in mutualistic ants: a gene's-eye view into the Neogene history of Sundaland rain forests. *Molecular Ecology*, 16: 2045-2062.
- Quek, S.P., Davies, S.J., Itino, T., and Pierce, N.E. (2004) Codiversification in an ant-plant mutualism: Stem texture and the evolution of host use in *Crematogaster* (Formicidae : Myrmicinae) inhabitants of *Macaranga* (Euphorbiaceae). *Evolution*, 58: 554-570.
- Rezende, E., Lavabre, J., Guimaraes, P., Jordano, P., and Bascompte, J. (2007). Non-random coextinctions in phylogenetically structured mutualistic networks. *Nature*, 448: 925-928.
- Ricklefs, R.E. (2005) Phylogenetic perspectives on patterns of regional and local species richness. In *Tropical Rainforests: Past, Present, and Future*. (eds E. Bermingham, C.W. Dick and C. Moritz), pp. 16–40. University of Chicago Press, Chicago.
- Ricklefs, R.E. (2006) Global variation in the diversification rate of passerine birds. *Ecology*, 87: 2468-2478.
- Ricklefs, R.E. and Schluter, D. (1993) *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. University of Chicago Press.
- Sanders, N.J. and Gordon, D.M. (2000) The effects of interspecific interactions on resource use and behavior in a desert ant. *Oecologia*, 125: 436-443.
- Schemske, D. (2002). Ecological and evolutionary perspectives on the origins of tropical diversity. In *Foundations of Tropical Forest Biology: Classic Papers with Commentaries*. (eds R.L. Chazdon and T.C. Whitmore), pp. 163-173. The University of Chicago Press.
- Schluter, D. (2000) *The Ecology of Adaptive Radiation*. Oxford University Press.
- Sepkoski Jr, J.J. (1984) A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. III. Post- Paleozoic families and mass extinctions. *Paleobiology*, 10: 246-267.
- Sepkoski Jr, J.J. (1996). Competition in macroevolution: the double wedge revisited. In *Evolutionary Paleobiology* (eds D. Jablonski, D.H. Erwin and J. Lipps), pp. 211-255. University of Chicago Press.
- Signor, P.W. (1990) The geologic history of diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21: 509-539.
- Simpson, G.G. (1944) *Tempo and Mode in Evolution*. Columbia University Press.
- Simpson, G.G. (1953) *The Major Features of Evolution*. Columbia University Press.

- Slatkin, M. and Hudson, R.R. (1991) Pairwise comparisons of mitochondrial DNA sequences in stable and exponentially growing populations. *Genetics*, 129: 555-562.
- Sober, E. (1984) *The Nature of Selection*. The MIT Press, Cambridge, MA.
- Stanley, S.M. (1979) *Macroevolution: Pattern and Process*. W.H. Freeman, San Francisco.
- Stehli, F.G., Douglas, R.G., and Newell, N.D. (1969) Generation and maintenance of gradients in taxonomic diversity. *Science*, 164: 947-949.
- Stehli, F.G. and Wells, J.W. (1971) Diversity and age patterns in hermatypic corals. *Systematic Zoology*, 20: 115-126.
- Stephens, P.R. and Wiens, J.J. (2003) Explaining species richness from continents to communities: the time-for-speciation effect in emydid turtles. *American Naturalist*, 161: 112-128.
- Sterns, S.C. (1986). Natural selection and fitness, adaptation and constraint. In *Patterns and Processes in the History of Life: Report of the Dahlem Workshop* (eds D. Jablonski and D.M. Raup), pp. 23-44. Springer-Verlag, Berlin.
- Stevens, G.C. (1989) The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *American Naturalist*, 133: 240-256.
- Thompson, J.N. (2005) *The Geographic Mosaic of Coevolution*. University of Chicago Press.
- Tokeshi, M. (1999) *Species Coexistence: Ecological and Evolutionary Perspectives*. Blackwell Science, Oxford.
- Ueda, S., Quek, S.-P., Itioka, T., Inamori, K., Sato, Y., Murase, K. and Itino, T. (in press) An ancient tripartite symbiosis of plants, ants and scale insects. *Proc. R. Soc. B*
- Verheyen, E., Salzburger, W., Snoeks, J., and Meyer, A. (2003) Origin of the superflock of cichlid fishes from Lake Victoria, East Africa. *Science*, 300: 325-329.
- Vrba, E.S. (1984) What is species selection? *Systematic Zoology*, 33: 318-328.
- Wallace, A.R. (1878) *Tropical Nature and Other Essays*. Macmillan, New York.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A., and Donoghue, M.J. (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 475-505.
- Webb, C.O., Losos, J.B., and Agrawal, A.A. (2006) Integrating phylogenies into community ecology. *Ecology*, 87: S1-S2.
- Weir, J.T. (2006) Divergent timing and patterns of species accumulation in lowland and highland neotropical birds. *Evolution*, 60: 842-855.
- Weiher, E. and Keddy, P. (1999) *Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats*. Cambridge University Press.
- Williams, G.C. (1966) *Adaptation and Natural Selection*. Princeton University Press.
- Williams, G.C. (1992) *Natural Selection: Domains, Levels, and Challenges*. Oxford University Press.
- Willig, M.R., Kaufman, D.M., and Stevens, R.D. (2003) Latitudinal gradients of biodiversity: Pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*,

34: 273-309.

Wilson, E.O. (1992) *The Diversity of Life*. Harvard University Press.

湯本貴和 (1999) 『熱帯雨林』 岩波書店, 東京.

表1 自然（遺伝子）淘汰と系統淘汰の比較(Williams 1992 より作成)

	自然（遺伝子）淘汰	系統淘汰
変異の原因	遺伝子の突然変異と組み換え	自然淘汰と遺伝的浮動
淘汰が起こるための要件		
1. 遺伝的な違い（変異）	個体間での遺伝子頻度の差	系統間での遺伝子頻度の差
2. 形質の安定的な継承（遺伝）	世代をこえた遺伝子の安定性	系統としての形質の時間的な安定性
3. 「適応度」の差	繁殖率と生存率の差	分岐率と絶滅率の系統間での差
変異に方向性はあるか？	なし（遺伝子に都合の良い変異は起こらない）	なし（系統に都合の良い変異は起こらない）
誰と、何をめぐって競争するのか？	対立遺伝子間で、遺伝子座をめぐって競争	系統間で、生物相におけるニッチをめぐって競争
淘汰上の成功の指標は何か？	集団内での遺伝子頻度	系統あたりの下位系統の数

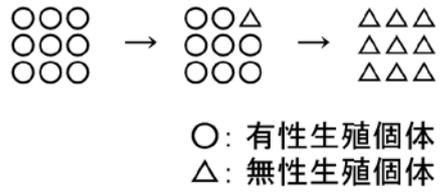
図の説明

(図3については、カラーを希望します。ただし、もしカラーだと本文中に挿入できないという場合は、白黒でも結構ですので、本文中への挿入を優先してお願いします。)

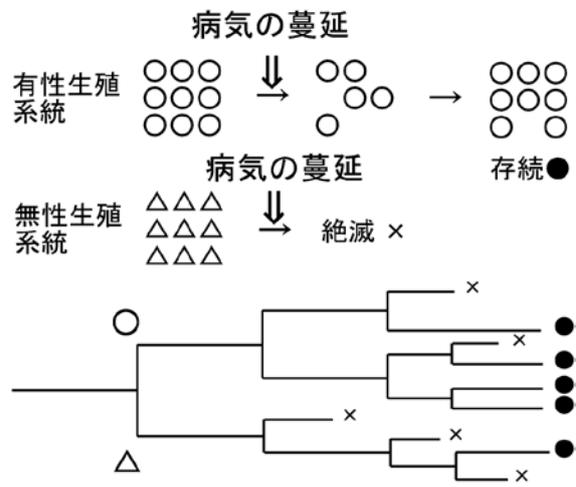
- 図1 自然淘汰(A), 系統淘汰(B), 遺伝的浮動(C), および系統的浮動(D)のはたらき方。図の左2つ(A, C)は小進化に、右2つ(B, D)は系統進化にそれぞれ対応する。図の上2つ、自然淘汰(A)と系統淘汰(B)では、仮想例として有性生殖と無性生殖の進化を示している。図の下2つ、遺伝的浮動(C)と系統的浮動(D)では、体色の黒色型と灰色型の進化を示している。詳細は本文 6.2.1 項を参照。
- 図2 ダーウィン著『種の起源』の唯一の図。種分岐の時間的経緯を、生態形質の違いと関連づけて示している。詳細は本文 6.4.1 項を参照。Darwin (1859)より。
- 図3 林道沿いの開けた場所に生育する先駆植物オオバギ属 (*Macaranga*) の木々。この範囲内で 6~7 種の幼木、成木が共存している。その幹内には、*Decacrema* 亜属の共生アリが種特異的に住み込んでおり、オオバギ属植物を植食者やツル植物から防衛している。また同じく幹内では、ヒラタカタカイガラムシ属 (*Coccus*) の共生カイガラムシが師管液を吸汁しており、アリに甘露を提供することで三者から成る相利共生系の一端を担っている。詳細は本文 6.5 節を参照。
- 図4 *Decacrema* 亜属の共生アリ 17 系統のボルネオ、スマトラ、およびマレー半島地域における分子地理系統樹 (ミトコンドリア DNA, COI 遺伝子から描いた最尤系統樹)。A, Cb, D, E, F, G1, G2, G3, G4, G5 の 10 系統はボルネオに固有分布する系統、B はマレー固有、Gs はスマトラ固有、Cms, J, K, L はマレーおよびスマトラに固有な系統である。枝上/枝下左/枝下右の数字は、それぞれ、最尤ブートストラップ確率/ベイズ事後確率/最節約ブートストラップ確率をあらわす (*印は 95%以上/75%以上であることを示す)。詳細は本文 6.5 節を参照。Quek et al. (2007)より。
- 図5 特定の属における三次元系統樹の仮想図。生態形質の違い (x 軸)、空間的な距離 (y 軸)、そして時間 (z 軸) という三次元空間の中を、

系統樹が枝をひろげながら上っていく様子をあらわしている。枝の太さは個体数をあらわす。ある時点で系統樹を切り取った断面図は、それぞれの種の間で、生態形質がどれほど異なっているか（x 軸，同所的なニッチ分化），どのような空間的距離をおいて分布しているのか（y 軸，異所性），そして，個体数はどれくらいか（優占度）をあらわしている。図中の記号は，図 4 における同記号のアリ系統をおおまかに想定しているが，この図はあくまでも「仮想図」にすぎない点に注意。詳細は本文 6.5 節を参照。

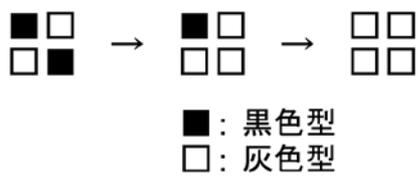
A 自然淘汰



B 系統淘汰



C 遺伝的浮動



D ランダムな系統的浮動

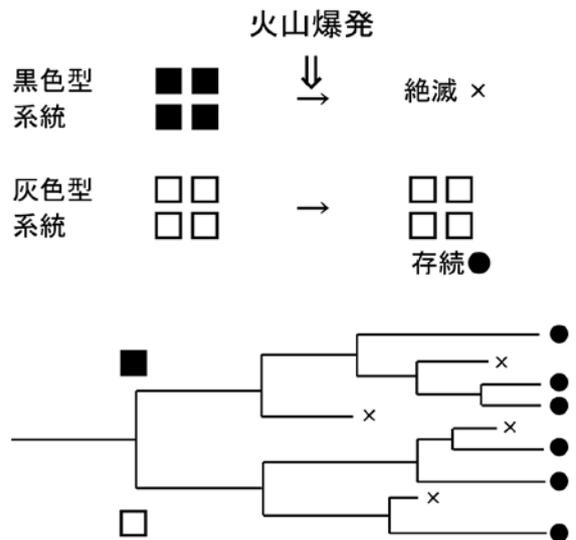


図 1

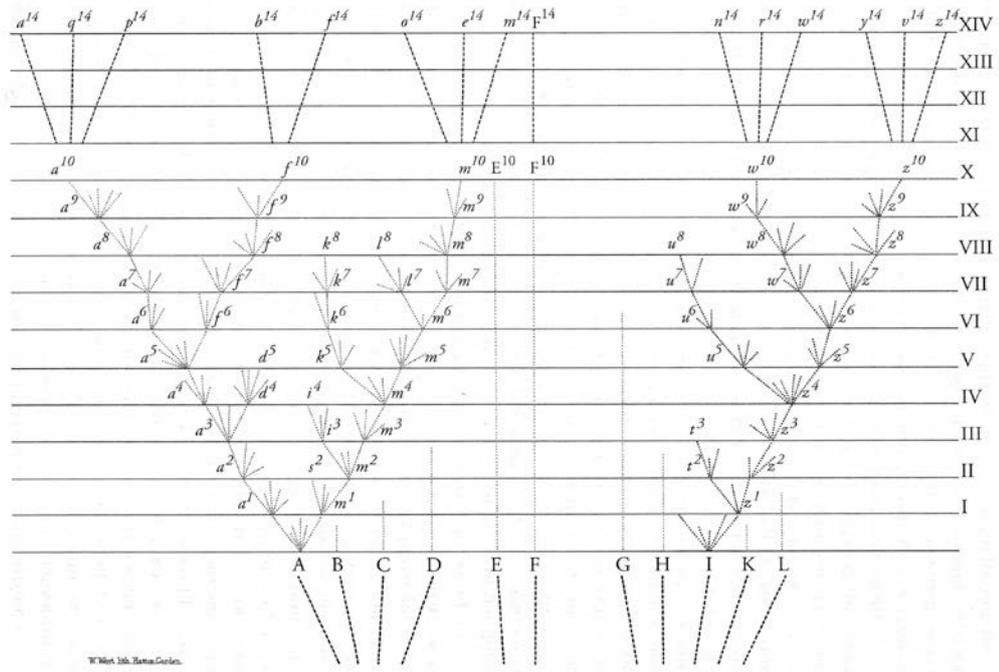


图 2



图 3

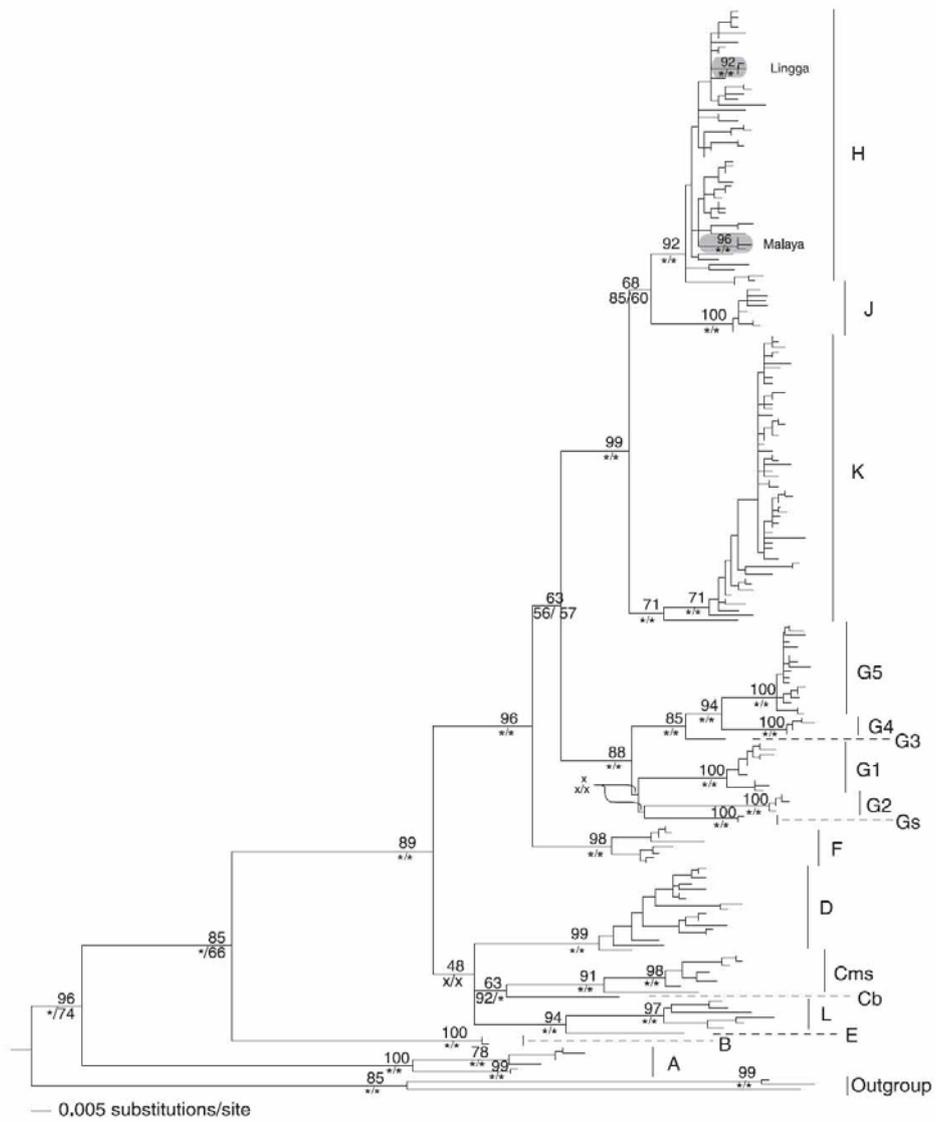


图 4

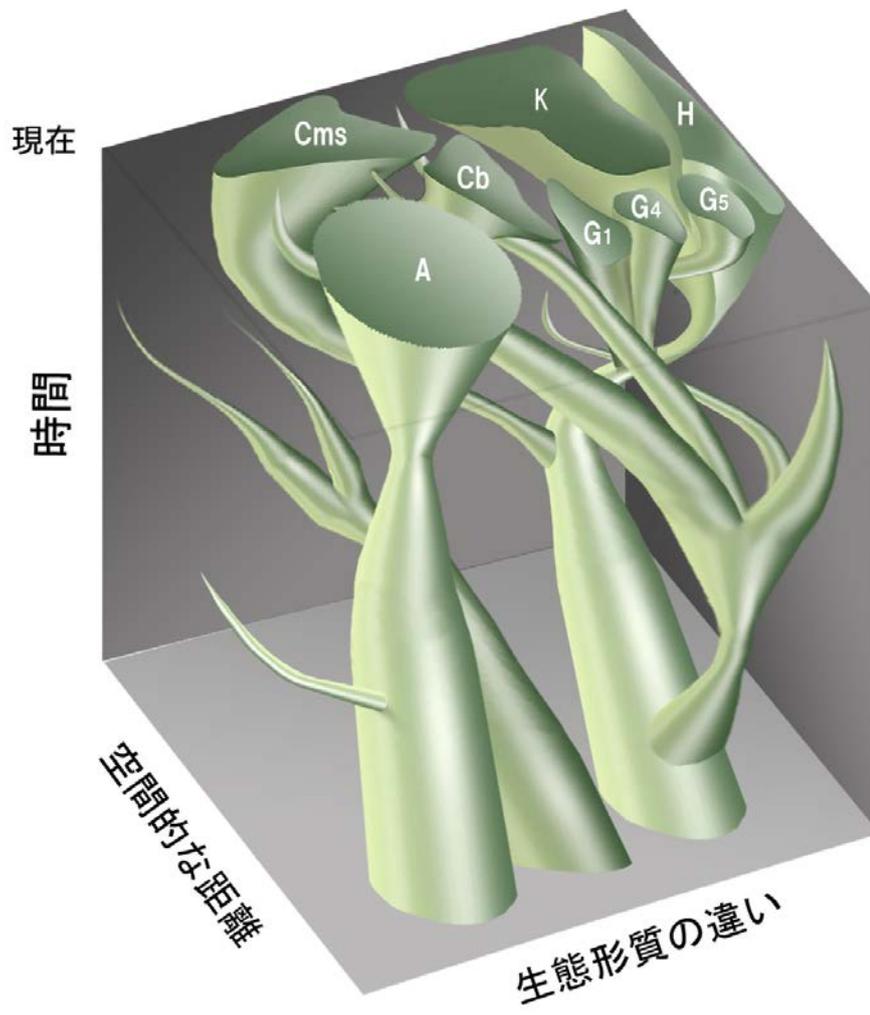


図 5