

昆虫における同種精子の優先性について

中 野 進

(受付 2003 年 10 月 14 日)

1. はじめに

多くの昆虫では雌が複数の雄と交尾をおこなう。雌は体内に精子を貯える器官を持ち、精子がこの中で長く生存するため、異なる雄由来の精子が卵の受精をめぐる競争をくりひろげる精子競争 (sperm competition) が生じる (Parker, 1970)。これまでこの精子競争は一つの種内の性選択との関連で研究が進められてきたが、80年代中ごろ以降、近縁種間や染色体の異なる品種間における精子競争が生殖的隔離機構との関連から議論されはじめた (Nakano, 1985a; Hewitt et al., 1989)。多くの昆虫における同一種内の精子競争では最後に交尾した雄の精子がほとんどの卵を受精させる (last-male sperm precedence) のに対して、近縁種間、あるいは染色体の異なる品種間での精子競争では、交尾の順序にかかわらず同種や同品種の精子が大多数の卵を受精させる。そのため、同種や同品種の精子の優先性 (conspecific sperm precedence) が存在すれば、近縁な集団 (種, 亜種, 品種) が混棲する場所で、異なる集団間の交尾がおこったとしても、雌は雑種個体の産出を抑えることができ、効果的な生殖的隔離機構が存在することになる。今回これまで行われた昆虫における同種精子の優先性の実際のデータを検討し、生殖的隔離機構としてどの程度有効かについて考察してみたい。

2. 昆虫における同種精子の優先性の例

この項では対象となる近縁な集団 (種, 亜種, 品種) 間の生殖的隔離の状況を示した後、同種精子の優先性についての実験結果を紹介する。なお以下の文章では同種だけでなく同亜種, 同品種に対しても、便宜的に同種間精子という用語を使用することにする。

2-1. コオロギ *Allonemobius fasciatus*, *A. socius*

生殖的隔離

Allonemobius fasciatus と *A. socius* は北米東部の草丈の短い草原に住む小型のコオロギである。この2種は長い間 *A. fasciatus* 1種とみなされていたが、Howard (1983) が電気泳動を利用して遺伝的差異を見つけ二つに分けた、形態では区別できない近縁種である。*A. fasciatus*

は南東カナダから北東およびアメリカの北部・中部にかけて分布し、*A. socius* は南東アメリカ、アメリカ南部・中部に生息する。微少な生息地の違いや季節消長の違いは両種間に見られない。また雄の calling song にわずかな違いがあるが、実験室で調べる限り、雌は同種の calling song にのみ誘引されるわけでもなく、交配前の隔離機構は有効ではない。ニュージャージーから西は少なくともイリノイまでの広い地域には両種のモザイク状の交雑帯が存在するが、この混棲地域では *A. socius* と *A. fasciatus* が多数を占め、雑種個体は少ない。また数少ない雑種個体は両親の中間的な遺伝子型でなく、むしろ戻し交配の遺伝子型を持っている。交雑帯における F₁ 雑種の頻度は 1%~7% 程度である。実験室内の交配でも、生存力があり妊性もある雑種が生まれるので、交配後の隔離機構も弱いと考えられる。このため以下に述べる同種精子の優先性が 2 種を分ける唯一の要因であると考えられている (以上 Gregory and Howard, 1994; Howard et al., 1998)。

同種精子の優先性

Allonemobius における精子利用は、1 個体の雌をそれぞれ別の 2 個体の雄と一度ずつ交尾させ、2 回目の交尾後生まれた子供の父性を、電気泳動により調べることにより明らかにされた。表 1 がその結果である。雌を同種の 2 匹の雄と交尾させると、両方の雄由来の精子が使われた。同種と異種の両方の雄と一度ずつ交尾させると、交尾の順序にかかわらず、すべての組み合わせにおいて同種の雄の精子が使われた。すなわち両種の精子があるところでは異種の精子はほとんど受精できない。

またこの実験で一週間ごとに時間を区切って卵を採集したところ、雑種が出現するのは一週目に生まれた卵に限られ、雌体内での精子貯蔵の時間が長くなればなるほど、同種精子の受精における優位性が増すことが明らかになった (表 1)。

表 2 は同種—同種、異種—異種の順で交尾をさせた場合の交配当たり産出される平均子供数を比較している。種間交尾を 2 回行った *A. fasciatus* の雌の場合、試みられた 13 回の交配のうち 2 回のみ子供を産出し、交配当たり産出された雑種の個体数は 1.77 と著しく少なかった。このため、種間交尾が行われても産出される雑種の数は少ないと考えられる。一方 *A. soc* ♀ (*A. fas* ♂ + *A. fas* ♂) の組み合わせでは、試みられたすべての交配で子供を産出し、交配あたりの雑種の個体数 51.0 は、同種間で 2 回交尾したときの 74.11 の 68% にも達していた。したがって *A. socius* 雌のように多くの雑種個体を出現しやすい組み合わせでは、非常に強い同種精子の優位性 (表 1) が雑種個体の削減に大きく貢献しているといえる。

ところで *Allonemobius* における同種精子の優位性は、雌の生殖管内での精子の運動能力の違いに関連している可能性がある。7 個体の *A. socius* と 6 個体の *A. fasciatus* に対して、同種間の交尾を 1 回だけおこない、交尾後雌の貯精嚢を解剖したところ、すべての個体で運動

昆虫における同種精子の優先性について

表1 近縁な *Allonemobius fasciatus* と *A. socius* で1匹の雌を2度交尾させ、生まれた子供がどちらの父親により受精されたかを調べた実験結果。子供の父性は電気泳動により決定した (Gregory and Howard, 1994 の表1を改変)。

組み合わせ	子供を産んだ交配の割合	二回目の交尾後一週間の間に生まれた子供			二回目の交尾後二週間目に生まれた子供		
		一番目の雄由来の子供 (%)	二番目の雄由来の子供 (%)	差*	一番目の雄由来の子供 (%)	二番目の雄由来の子供 (%)	差*
同種-同種							
<i>fas</i> ♀ (<i>fas</i> ♂ + <i>fas</i> ♂)	21/21	44.2	55.8	NS と P<0.025	32.8	67.2	P<0.001 と NS
<i>soc</i> ♀ (<i>soc</i> ♂ + <i>soc</i> ♂)	11/11	63.6	36.4	NS と P<0.025	50.2	49.8	NS
同種-異種							
<i>fas</i> ♀ (<i>fas</i> ♂ + <i>soc</i> ♂)	12/13	96.9	3.1	P<0.001	100.0	0.0	P<0.001
<i>soc</i> ♀ (<i>soc</i> ♂ + <i>fas</i> ♂)	9/ 9	99.1	0.9	P<0.001	100.0	0.0	P<0.025 と P<0.001
異種-同種							
<i>fas</i> ♀ (<i>soc</i> ♂ + <i>fas</i> ♂)	15/18	0.0	100.0	P<0.001	0.0	100.0	P<0.001
<i>soc</i> ♀ (<i>fas</i> ♂ + <i>soc</i> ♂)	11/11	9.2	90.8	P<0.001	0.0	100.0	P<0.001
異種-異種							
<i>fas</i> ♀ (<i>soc</i> ♂ + <i>soc</i> ♂)	2/10	64.0	36.0	NS	0.0	100.0	P<0.001**
<i>soc</i> ♀ (<i>fas</i> ♂ + <i>fas</i> ♂)	7/ 7	36.8	63.1	P<0.001	5.0	95.0	P<0.001

* 元の表では異種-異種の組み合わせ以外はすべて同所性集団と異所性集団を区別しているが、この表では二つの結果を合わせて示した。したがって同所性集団と異所性集団で差の程度が一致しない場合は二つの結果を併記した。** 元の図では NS になっているが P < 0.001 の誤りと思われる。

表2 近縁な *Allonemobius fasciatus* と *A. socius* 間の交配結果。交尾相手の雄を変え、二回だけ交尾させた際の、子供を産出したペアの割合と交配あたり産出された平均の子供数 (Howard and Gregory, 1993 の表3を一部改変)。

組み合わせ	子供を産出した交配の割合 (%)	交配あたりの平均子供数
同種-同種*		
<i>fas</i> ♀ (<i>fas</i> ♂ + <i>fas</i> ♂)**	100.0 (17/17)	33.88
<i>soc</i> ♀ (<i>soc</i> ♂ + <i>soc</i> ♂)	100.0 (9/ 9)	74.11
異種-異種		
<i>fas</i> ♀ (<i>soc</i> ♂ + <i>soc</i> ♂)	15.4 (2/13)	1.77
<i>soc</i> ♀ (<i>fas</i> ♂ + <i>fas</i> ♂)	100.0 (7/ 7)	51.00

* ハイフンの左側が1回目の交尾の組み合わせ、ハイフンの右側が2回目の交尾の組み合わせを示す。** 括弧の内の左側が1回目の交尾をした雄、右側が2回目の交尾をした雄を示す。

力のある精子が観察された。一方1回の種間交尾を行った場合は *A. fasciatus* では5個体のうち1個体、*A. socius* でも4個体のうち1個体でのみ運動力のある精子が観察された。すなわち異種の精子は雌体内で未受精卵に近づきにくかったと推測される。

同種精子の優位性は、近縁な2種が同数生息し、雌が何回も交尾するところで生殖的隔離機構として最も効果的に働くと考えられ、2種の比率がひずんだ場合はその効果に変化すると予測される。そこで Howard ら (1998) は2種の混合比を変えた集団を作り、交尾組み合わせがどう変わるかを最初に観察した。2種を同数(雌10個体, 雄10個体ずつ, 計40個体)入れたケージ A では、期待されたランダム交尾より、同種間の交尾の例数が多かったが、統計的に有意差はなかった。A. socius 80% (雌雄16個体ずつ), A. fasciatus 20% (雌雄4個体ずつ) のケージ B における交配は、ランダム交配から有意に外れており、少数派の A. fasciatus はより積極的に同種の交尾相手を探していると考えられた。ケージ C では A. fasciatus 80%, A. socius 20% の混合比で飼育をし、ランダム交尾が確認された。表3は3つの混合比で飼育した場合の雑種個体の出現頻度を示している。同種精子に優先性がないと仮定し、A から C のケージで観察された交尾の組み合わせをもとに推定した雑種頻度と、実際の雑種頻度(表3)を比較したところ、全12の飼育ケージのうち11ケージで実際の雑種頻度が有意に低かった。またこの雑種の出現頻度(0%~6%)は野外における雑種の出現率の1%~7%にもよく一致していた。表3の C1 ケージでは雑種頻度が19%と非常に高かったが、この値でも同種精子の優位性がないと仮定した場合の値より、有意に低かった。以上の結果 A. fasciatus と A. socius の間では両種が同じ数生息する場所のみならず、両種の比率が80:20に偏ったときでも同種精子の優位性が有効な隔離機構となることを示している(以上 Howard et al., 1998)。

表3 近縁な *Allonemobius fasciatus* と *A. socius* の混合比を変化させて2種を飼育した場合の子供の種類と割合。成虫の後脚を使い、3つの酵素による電気泳動の解析から子供の種を判定(Howard et al., 1998 の表2を一部改変)。

ケージ番号	二種の混合比 A. soc: A. fas	調査した 子供の数	子供の割合 (%)		
			A. soc.	A. fas.	雑種
A1	20:20	247	65.2	28.7	6.1
A2	20:20	196	71.4	26.0	2.5
A3	20:20	157	79.0	19.7	1.3
A4	20:20	164	81.7	14.6	3.6
B1	16:4	131	90.1	8.4	1.5
B2	16:4	175	83.4	15.4	1.1
B3	16:4	177	93.8	2.8	3.3
B4	16:4	144	95.8	2.8	1.4
C1	4:16	168	26.2	54.8	19.0
C2	4:16	146	43.2	52.7	4.1
C3	4:16	126	20.6	75.4	4.0
C4	4:16	90	41.1	58.9	0.0

2-2. ショウジョウバエ *Drosophila simulans*, *D. mauritiana*, *D. sechellia*

生殖的隔離

D. mauritiana と *D. sechellia* はそれぞれインド洋のモーリシャス諸島，セーシェル諸島にのみ土着する種で分布が狭いのに対して，*D. simulans* は世界中で人と共生している種である。3種の分布は重なっていない。雄の交尾器の一部 (male genital arch) の形態が違うだけで3種は非常に近縁である。実験室で *D. simulans* は他の2種と交尾するが，*D. sechellia* ♀ x *D. simulans* ♂，*D. mauritiana* ♀ x *D. simulans* ♂ の組み合わせでは種間交尾がおこりにくい。すべての種間交尾で妊性のある雌と不妊の雄の雑種が生まれる (以上 Price, 1997)。

同種精子の優先性

Allonemobius と同様に雌を2回のみ交尾させる方法で，まず同種内の精子利用を調べた。 P_2 値 (2回目の交尾後生まれた子供数に対する，2番目の♂由来の子供数の比率) は *D. simulans* で平均0.741，*D. mauritiana* は0.901，*D. sechellia* では0.792となり，いずれの組み合わせの場合も，2番目に交尾した雄の精子が受精に際して有効であることが明らかになった。

同様の方法で行った同種，異種を含めた2回交尾実験の結果を表4に示す。同種内の2回交尾と異なり， P_{con} 値 (2回目の交尾後生まれた子供の数に対する，同種の雄によって受精させられた子供の数の割合) は *D. simulans* ♀ (*D. simulans* ♂ + *D. mauritiana* ♂)，*D. simu-*

表4 近縁な3種の *Drosophila* (*D. simulans*, *D. mauritiana*, *D. sechellia*) を様々な組み合わせで1回あるいは2回交尾させ，生まれた子供の数と種類を比較した結果。子供の分類は雄の genital arch の形によった。sim は *D. simulans*, mau は *D. mauritiana*, sec は *D. sechellia*, sim-e は *D. simulans ebony* を表す (Price, 1997の図2をもとに作成)。

組み合わせ	実験雌数	子供の数*		雑種の割合 (%)
		母親と同じ種	雑種	
同種 <i>sim</i> ♀ (<i>sim</i> ♂)	45	158		0
異種 <i>sim</i> ♀ (<i>mau</i> ♂)	53		104	100
同種-異種 <i>sim</i> ♀ (<i>sim</i> ♂ + <i>mau</i> ♂)	20	122	20	14.1
異種-同種 <i>sim</i> ♀ (<i>mau</i> ♂ + <i>sim</i> ♂)	22	156	1.1	0.7
同種 <i>mau</i> ♀ (<i>mau</i> ♂)	15	80.8		0
異種 <i>mau</i> ♀ (<i>sim</i> ♂)	16		29	100
異種-同種 <i>mau</i> ♀ (<i>sim</i> ♂ + <i>mau</i> ♂)	10	64	5	7.3
同種 <i>sim-e</i> ♀ (<i>sim-e</i> ♂)	45	256		0
異種 <i>sim-e</i> ♀ (<i>sec</i> ♂)	10		32	100
同種-異種 <i>sim-e</i> ♀ (<i>sim-e</i> ♂ + <i>sec</i> ♂)	7	97	8	7.6
異種-同種 <i>sim-e</i> ♀ (<i>sec</i> ♂ + <i>sim-e</i> ♂)	6	100	0.3	0.3

* 図2は本文中の数値と一致しない場合があり，著者も誤りを認めている。

lans♀ (*D. mauritiana* ♂+*D. simulans* ♂), *D. mauritiana*♀ (*D. simulans* ♂+*D. mauritiana* ♂), *D. simulans-e*♀ (*D. simulans-e* ♂+*D. sechellia* ♂), *D. simulans-e*♀ (*D. sechellia* ♂+*D. simulans-e* ♂) の5つの組み合わせでそれぞれ, 0.859, 0.993, 0.927, 0.924, 0.997と高く, 交尾順序にかかわらず同種の精子が優占的に使われていることを示している (Price, 1997)。

また表4の異種間交尾, *D. simulans*♀ x *D. mauritiana*♂では104個体の雑種を産出していたが, 同種—異種の *D. simulans*♀ (*D. simulans* ♂+*D. mauritiana* ♂) と異種—同種の *D. simulans*♀ (*D. mauritiana* ♂+*D. simulans* ♂) ではそれぞれ20個体と1個体の雑種しか出しておらず, 同種精子の存在が雑種の出現数を大きくおさえている。同様の結果は *D. mauritiana*♀と *D. simulans*♂や *D. simulans-e*♀と *D. sechellia*♂の間でも得られている (表4)。

Price らは同種精子の優先性がどのようなメカニズムで起こるかについても詳しい研究を行っている (Price, 1997; Price et al., 2000)。表5は交尾の際, 精液 (seminal fluid の訳, 本稿では精液から精子を除いたものと定義する) のみを, 雌に送ることのできる雄 (*D. simulans* XO ♂) を使った, 2回交尾の実験結果である。*D. simulans*♀ x *D. mauritiana*♂の交尾では92.6個体の雑種がでるが, *D. simulans*♀ (*D. mauritiana* ♂+*D. simulans* XO ♂) の組み合わせでは, 産出される雑種個体の数は約1/3に減少している (表5)。以上の結果は同種の精子がなくても同種雄の精液を雌に送りこむだけで, 雑種個体の産出をかなり抑えられることを示している。*D. simulans* では, 精子の移送は交尾開始後10分くらいから始まり, 交尾開始後14分で完了するが, 精液はそれよりかなり早く, 交尾開始後5分くらいから雌に送り込まれる (Price et al., 2000)。

次に精子数を比べてみる。*D. simulans* XO 雄が先に交尾した場合は精子数が減少しておらず, *D. simulans* XO 雄が2回目の交尾の場合は精子数が1/10程度に減少している。このため Price ら (2000) は, *D. simulans* XO 雄が1回目に交尾した場合は精液が *D. mauritiana* の精子数を減らすことなくその不活性化 (incapacitation) を引き起こし, *D. simulans*

表5 近縁な2種の *Drosophila* (*D. simulans*, *D. mauritiana*) で, 1回あるいは2回交尾させ, 交尾の際の精液の受け渡し, 雑種個体数と貯蔵精子数に与える影響を調べた実験結果。*sim* は *D. simulans*, *mau* は *D. mauritiana*, *sim* XO は交尾の際, 雌に精子は渡せないが, 精液 (seminal fluid) を送ることのできる *D. simulans* (Price, 1997 の図3と Price et al., 2000の図3をもとに作成)。

交尾組み合わせ	実験雌数	1♀あたりの雑種個体数	雌体内に貯えられた精子数
<i>sim</i> ♀ (<i>sim</i> XO ♂)	25	0	0
<i>sim</i> ♀ (<i>mau</i> ♂)	53	92.6	67.9
<i>sim</i> ♀ (<i>mau</i> ♂+ <i>sim</i> XO ♂)	21	25.5	7.9
<i>sim</i> ♀ (<i>sim</i> XO ♂+ <i>mau</i> ♂)	47	32.0	82.9

表6 *Drosophila simulans* の同種間で2回交尾をさせ、精液の受け渡しが、産出する子供の数と貯蔵精子数に与える影響を調べた実験結果 (Price et al., 2000 の図5をもとに作成)。

交尾組み合わせ	実験雌数	1♀あたりの個体数	実験雌数	雌体内に貯えられた精子数
<i>sim</i> ♀ (<i>sim</i> ♂)	45	125.3	20	176.3
<i>sim</i> ♀ (<i>sim</i> ♂+ <i>sim</i> XO♂)	35	129.9	19	164.2

XO雄が2回目に交尾した場合は、*D. simulans* XO雄の精液の構成要素が*D. mauritiana*の精子を物理的に置換したため、精子数が減少したと考えている。しかし置換された*D. mauritiana*の精子の行き先についてはまだわかっていない。

ところで1回目同種間交尾をした*D. simulans*雌を、今度は*D. simulans* XO雄と交尾させると、精子の数は変化しなかった(表6)。この結果は、雄の精液による置換は同種間では起こらないことを示している。したがって同種間の2回交尾の場合、1回目の交尾由来の精子は後から入ってくる精液による置換に対して、何らかの対抗手段をもっていると考えられる (Price et al., 2000)

2-3. マダラテントウ *Epilachna pustulosa*, *E. vigintioctomaculata*

生殖的隔離

食植性テントウムシの*Epilachna pustulosa*と*E. vigintioctomaculata*は近縁な4種からなるオオニジュウヤホシテントウ群のメンバーである。*E. pustulosa*はアザミ類(キク科)やルイヨウボタン(メギ科)を食草とし、東部と南部を除く北海道に分布している。*E. vigintioctomaculata*はロシア沿海州、中国東北部、朝鮮半島、日本列島などの東アジアの冷涼な地域に広く分布し、ジャガイモ(ナス科)が主な食草である。2種の分布が重なっている地域でもお互いの食草が異なるため、両種が出会うことはまれであるが、札幌近郊の野幌ではナス科のオオマルバノホロシ上で両種が混棲する。越冬を終えた*E. pustulosa*は*E. vigintioctomaculata*より2-3週間早く出現するが、両種の繁殖時期は大幅に重なっていた。室内における交尾選択実験では同種間の交尾が多いものの、種間交尾も頻繁に行われた。野幌では野外で観察した全交尾例数の38%が種間交尾であった。種間交尾から生まれた卵の孵化率は4%で、70%を越す同種間交尾の孵化率より著しく低い(表15)。しかし、いったん孵化するとF₁雑種は両親と変わらない生存力、妊性を持ち、戻し交配の個体やF₂雑種も正常に育った。

野幌における雑種頻度は、調査期間中に個体マークされた全個体の0.5%にすぎなかった。したがってこの混棲地ではF₁雑種卵の低孵化率が、両種の生殖的隔離機構として最も重要と考えられる(以上 Nakano, 1985a; Katakura, 1997)。

同種精子の優先性

形態で区別できる2つの *E. pustulosa* 集団を使い、同種内での2回交尾の実験を行ったところ、平均71%の子供は2回目の交尾の精子により受精されており、最後の交尾が有効なことが明らかになった(表7)。

表7 *Epilachna pustulosa* の形態的に異なる2集団間での精子競争の結果。P₂ 値及び2回目の交尾前と交尾後の孵化率を示す。IIは基本型、IIIは札幌型の *E. pustulosa* を表す(Nakano, 1985bの表1をもとに作成)。

組み合わせ	実験雌数	孵化率(%)		得られた 子供の総数	P ₂
		2回目交尾前	2回目交尾後		
同集団-異集団					
II♀(II♂+III♂)	3	68.8	74.7	219	65.1
III♀(III♂+II♂)	2	45.1	64.3	141	82.7
異集団-同集団					
II♀(III♂+II♂)	3	51.6	58.5	149	67.0
III♀(II♂+III♂)	4	80.1	81.7	231	69.4

E. pustulosa と *E. vigintioctomaculata* を使って行った種間の2回交尾の実験結果を表8に示す。この実験では、1) 同種-同種、異種-異種の順で交尾した場合は、2回目の交尾の前後で孵化率に変化はない、2) 同種-異種の場合は、2回目の種間交尾にかかわらず孵化率の低下は無く、逆に異種-同種の場合は、最初の低孵化率が2回目の交尾後急激に上昇する、

表8 *Epilachna pustulosa* と *E. vigintioctomaculata* で2回交尾を行った場合の子供の種類と数、及び二回目の交尾前と交尾後の孵化率。雑種の判定は子供の形態に基づく。Pは *E. pustulosa*, Vは *E. vigintioctomaculata* を示す(Nakano, 1985aの表2、表3をもとに作成)。

組み合わせ	実験雌数	孵化率(%)			子供の数	
		2回目交尾の前	2回目交尾の後	差	母親と同じ種	雑種
同種-同種						
P♀(P♂+P♂)	7	52.6	52.4	NS		
V♀(V♂+V♂)	3	65.0	55.7	NS		
異種-異種						
P♀(V♂+V♂)	6	0.0	0.0	NS		
V♀(P♂+P♂)	4	0.4	0.1	NS		
同種-異種						
P♀(P♂+V♂)	4*	34.8	22.1	NS	106	0
V♀(V♂+P♂)	5	38.7	37.2	NS	306	2
異種-同種						
P♀(V♂+P♂)	7*	0.1	32.4	0.01<p<0.02	192	1
V♀(P♂+V♂)	7*	8.9	33.7	0.02<p<0.05	173	2

* 子供が成虫までに死亡したペアがそれぞれ1組あったので、子供の数を調べる実験の調査雌数は上から3, 6, 6になる。

3) 同種-異種, 異種-同種の組み合わせで2回目の交尾以降生まれた個体は, ほとんど母親と同じ種ばかりであることが明らかになった。以上の結果は混棲地域で雌が種間交尾をしたとしても, その前後に同種と交尾をしていれば, 孵化率の低い雑種卵ばかりを産み続ける種間交尾のデメリットを回避できることを示している。

上記の実験は同種間交尾と異種間交尾が1回ずつという系で行われたが, Katakura (1986a) は同種間交尾1回-異種間交尾複数回という系で, 孵化率の変化を調べた。その結果, 同種と交尾を1回していても, その後異種間交尾をし続けると卵の孵化率は下がることがわかった (表9)。

Epilachna における同種精子の優先性のメカニズムについては, 異種の雌体内における精

表9 *Epilachna pustulosa* と *E. vigintioctomaculata* で1回同種間交尾を行った後, 異種の雄と再度交尾させた場合の孵化率の変化。
1回目の同種間交尾終了後, 雌は単独で飼育するが, 2回目の異種間交尾終了後はその雄といっしょにペアで飼育し続けた。したがって, 1回同種間交尾-複数回異種間交尾と考えられる (Katakura, 1986a の表1より抜粋, 改変)。

組み合わせ	実験雌数	孵化率 (%)	
		2回目交尾前	2回目交尾後
V♀ (V♂+P♂)	2	90.3	20.6
P♀ (P♂+V♂)	5	78.0	35.0

表10 *Epilachna pustulosa* と *E. vigintioctomaculata* で同種間交尾および異種間交尾を行い, 交尾後の雌に貯えられていた精子数を比較した結果。同種間, 異種間とも, 1回交尾, 多数回交尾 (10雌10雄を一緒に一週間飼育), ペア飼育の3つの方法で調べた (Katakura, 1986b の表1を一部改変)。

雌の種類と交尾方法	雌体内の推定貯蔵精子数 ($\times 10^4$)				差 (同種:異種)
	実験雌数	同種間交尾	実験雌数	異種間交尾	
<i>E. vigintioctomaculata</i>					
1回交尾	10	31.9	10	4.8	$p < 0.01$
多数回交尾	7	52.7	8	5.1	$p < 0.01$
ペア飼育	12	79.0	8	12.5	$p < 0.01$
<i>E. pustulosa</i>					
1回交尾	12	11.1	10	2.3	$0.01 \leq p < 0.05$
多数回交尾	8	12.5	10	3.3	$0.01 \leq p < 0.05$
ペア飼育	8	51.0	11	11.7	$p < 0.01$
差 (<i>E. vigintioctomaculata</i> : <i>E. pustulosa</i>)					
1回交尾		$p < 0.01$		$0.05 \leq p < 0.1$	
多数回交尾		$p < 0.01$		NS	
ペア交尾		NS		NS	

子の不活性化が原因と考えられる。Katakura (1986b) は同種間交尾をした雌と異種間交尾をした雌を解剖し、精子貯蔵器官にたくわえられている精子数を比較した (表10)。その結果、1回交尾、多数回交尾、ペアー飼育にかかわらず、異種間交尾の際の貯蔵精子数は同種間交尾の1/4から1/10にすぎないことがわかった。交尾直後に雌体内に入る精子数は同種間交尾と異種間交尾で変わらないことから、精子が交尾囊から精子貯蔵器官に移動する段階で、雌の生殖管との不和合のため多くが死亡して取り除かれていると考えられる (Katakura, 1986b)。さらに種間交尾の場合、卵の受精率が時間の経過とともに落ちていく場合があるので、精子貯蔵器官に貯えられている間にも、異種精子の不活性化は進んでいるという可能性も指摘されている (Katakura and Sobu, 1986)。交尾後の貯蔵精子数の変化や精子の移動についてはその後も研究が続けられ、異種間交尾の場合は同種間交尾に比べて、雌体内における精子の移動が遅く、また交尾後1～2日の間に同種精子と異種精子の貯蔵数に大きな差があらわれることが明らかになっている (Nakano, 未発表)。

2-4. コクヌストモドキ *Tribolium castaneum*, *T. freemani*

生殖的隔離

Tribolium castaneum は貯穀や穀粉類の害虫で世界中に分布する。もう一方の *T. freemani* は *T. castaneum* の2～3倍の大きさであるが、形態や核型は同じで *T. castaneum* に近縁な種である。*T. freemani* についての記載はないが、*T. castaneum* は精巧な求愛行動なしに交尾を行い、交尾時間も45秒と短い。*T. castaneum* の雄も雌も一時間に数回交尾し、雄は他の雄や死体、あるいは甲虫のように見える対象物にも交尾を試みるので、両種間に交配前隔離機構はほとんどないと思われる。両種は交雑し、生存力のある雑種を生じるが、通常妊性はない。*T. freemani* ♀ x *T. castaneum* ♂ の雑種では性比が雌にかたよる。系統によって異なるが、多くの場合両種が交雑すると、種内交尾と同程度の数の F₁ 雑種を生じる (Wade et al., 1994; Wade and Johnson, 1994)。

同種精子の優先性

表11は *T. freemani* と *T. castaneum* の間で、雄2個体といずれかの雌1個体の計3個体を同じケースに入れ、産卵数、孵化率、幼虫の生存率を調べた結果である。*T. freemani* の雌は、1) 同種の雄2個体、2) 同種と異種の雄1個体ずつ、3) 異種の雄2個体と一緒に飼育した3つの場合において、産卵数、孵化率、幼虫の生存率に差が見られなかった。*T. freemani* の雌を同種と異種の雄1個体ずつと一緒に飼育した場合、191個体の子供を得たが、その中の4個体だけが雑種と考えられた。*T. castaneum* の雌を異種の雄2個体と飼育した場合は、同種の雄2個体と飼育した場に比べて産卵数、孵化率とも低い値を示している (表11)。

昆虫における同種精子の優先性について

表11 *Tribolium freemani* と *T. castaneum* の1雌と2雄を同じケースで飼育した際の産卵数、孵化率、幼虫生存率の比較。*c* は *T. castaneum*, *f* は *T. freemani* を示す。それぞれの組み合わせにつき6組調べた (Wade et al., 1994 の表1 を改変)。

組み合わせ	産卵数	孵化率(%)	幼虫生存率(%)
<i>f</i> ♀ (<i>f</i> ♂, <i>f</i> ♂)	66.5	81.07	89.40
<i>f</i> ♀ (<i>c</i> ♂, <i>f</i> ♂)	83.3	85.61	87.62
<i>f</i> ♀ (<i>c</i> ♂, <i>c</i> ♂)	73.0	80.54	88.65
<i>c</i> ♀ (<i>c</i> ♂, <i>c</i> ♂)	167.5	42.69	77.34
<i>c</i> ♀ (<i>c</i> ♂, <i>f</i> ♂)	170.5	41.23	71.95
<i>c</i> ♀ (<i>f</i> ♂, <i>f</i> ♂)	64.0	12.69	43.33

表12 二つの系統 (*b/b* と *+/+*) の *Tribolium castaneum* と一つの系統の *T. freemani* (*+/+*) 間でおこなった同種精子の優先性の実験結果。コード番号の1, 3, 4は同種の2系統を使用し、残りのコード番号では、同種と異種を組み合わせている。それぞれの組み合わせにつき9雌を調べた。雑種は体色と体長をもとに判定。*C* は *T. castaneum*, *F* は *T. freemani* を示す (Robinson et al. (1994) の表1, 図1, 2, をもとに作成)。

コード番号	組み合わせと飼育方法	子供の種類と比率
雌1個体と雄2個体を同時に飼育		
1	<i>C-bb</i> ♀ (<i>C-bb</i> ♂, <i>C-++</i> ♂)	雌により比率は著しく異なるが、65.3%は <i>C-++</i> ♂の子供。
2	<i>C-bb</i> ♀ (<i>C-bb</i> ♂, <i>F-++</i> ♂)	99%は <i>C-bb</i> 出現。
雌1個体を第1♂と7日間同時に飼育後、第2♂と交換		
3	<i>C-bb</i> ♀ (<i>C-bb</i> ♂+ <i>C-++</i> ♂)	<i>C-bb</i> ♂の精子は <i>C-++</i> ♂の精子により、すぐ置換された。
4	<i>C-bb</i> ♀ (<i>C-++</i> ♂+ <i>C-bb</i> ♂)	<i>C-bb</i> ♂の雄は <i>C-++</i> ♂の精子を置換したが、その速度は <i>F-++</i> ♂の精子を置換した時より遅い。
5	<i>C-bb</i> ♀ (<i>C-bb</i> ♂+ <i>F-++</i> ♂)	<i>F-++</i> ♂雄は <i>C-bb</i> ♂の精子をほとんど置換できず交換の9日目に75.2%におちるまで、99%は <i>C-bb</i> ♂の子供。
6	<i>C-bb</i> ♀ (<i>F-++</i> ♂+ <i>C-bb</i> ♂)	<i>C-bb</i> ♂は直ぐ <i>F-++</i> ♂の精子を置換し、97.1%~100.0%が <i>C-bb</i> ♂の子供。

したがって、出現する雑種数の期待値は低くなるが、実際に得られた値は、期待値より有意に小さい値であった (以上 Wade et al., 1994)。

さらに Robinson ら (1994) は、体色で識別できる二つの系統 (*b/b* と *+/+*) の *T. castaneum* と一つの系統の *T. freemani* (*+/+*) を使い同種の二つの系統間での精子利用と、同種と異種の精子間での精子利用についての実験を行った。表12にその結果を示すが、1) 同種と異種の雄と同時に飼育した場合 (コード番号2) も、1番目の同種雄を2番目の異種雄と入れ替えた場合 (コード番号5) も同種の精子の優先性が観察される、2) 1回目の交尾の異種精子は、それが同種精子の時よりずっと早く、2回目の同種の雄による交尾で置換される (コード番号4, 6), 3) 同種の2系統間では、精子の優先性に関して、ペアごと大きな

ばらつきがあるが（コード番号1）、同種と異種の精子間ではばらつきが小さく（コード番号2, 5, 6）、常に同種の精子が使われる、の3点が明らかになった。

2-5. バッタ *Chorthippus parallelus erythropus*, *C. p. parallelus*

生殖的隔離

Chorthippus parallelus parallelus はヨーロッパ中に分布するが、スペインには亜種の *C. p. erythropus* が分布し、両亜種はピレネー山脈にそって狭い交雑帯を形成する。この2亜種は鳴き声が異なり、実験室では同じ亜種同士で交尾を行う傾向があることがわかっている。F₁ 雑種の雄は精巣の機能不全のため、全く生殖能力がないのに対して、F₁ 雑種の雌は彼女らの親と同程度の適応値を持つ。戻し交配の雄は精巣に中程度の機能不全を持つが、精子を作り、子供も残す。これらの雑種の適応値の低さにもかかわらず、両亜種間には明らかに遺伝子交流がある（以上 Bella et al., 1992）。

同種精子の優先性

表13は *Chorthippus* の2亜種を使った2回交尾の実験結果である。母親と同じ亜種の個体（以下純粋な個体と呼ぶ）が雑種個体より多く出現している。純粋な個体の割合は、*C. p. parallelus* が雌の場合（76%, 81/107）の方が、*C. p. erythropus* が雌の場合（53%, 48/91）より有意に高かった。また純粋な個体の割合を交尾順序で比較すると、同亜種間交尾が2回目の時（76%, 78/103）の方が、1回目の場合（54%, 51/95）より有意に高かった。さらに純粋な個体の割合は、雌（44%, 35/80）より雄（80%, 94/118）で有意に高かった。したがって妊性、孵化率、産卵数などの自然選択のパラメータが2亜種で同じだと仮定すると、交雑

表13 *Chorthippus parallelus* の2亜種間で2回交尾を行った際に産出された子供の数と種類。子供の種類は胚を常染色体と性染色体のCバンドの違いで区別して判定した。Pは *Chorthippus parallelus parallelus* を、Eは *C. p. erythropus* を表す。括弧内は雄と雌の数を表す（Bella et al., 1992の表2をもとに作成）。

組み合わせ*	子 供 の 数	
	母親と同じ	雑 種
P♀ (E♂+P♂)	51 (35♂/16♀)	10 (6♂/ 4♀)
P♀ (P♂+E♂)	30 (23♂/ 7♀)	16 (1♂/15♀)
E♀ (P♂+E♂)	27 (18♂/ 9♀)	15 (7♂/ 8♀)
E♀ (E♂+P♂)	21 (18♂/ 3♀)	28 (10♂/18♀)

* それぞれの組み合わせにつき5雌が1回目の交尾と2回目の交尾の間に産卵し、合計20個体のうち15個体が2回目の交尾に成功したと記載されているが、それぞれの組み合わせで何個体調べたかは不明。

地域では *C. p. parallelus* の雌が純粋な子供をより多く産出し、 F_1 雑種の雄と純粋な雄の妊性の違いにより、*C. p. parallelus* の遺伝子がより前進すると考えられる（以上 Bella et al., 1992）。

2-6. バッタ *Podisma pedestris* の2つの染色体品種

生殖的隔離

Podisma pedestris には染色体の異なる二つの品種がある。祖先型の XO 品種は中部、東部ヨーロッパに広がり、そこから派生した XY 品種は南東フランスに分布するが、両品種はフランスとイタリアの国境付近の高山の尾根（標高 1500–2500 m）に狭い交雑帯を持つ。この種は羽を持たないため、他の直翅目のように翅をすり合わせる鳴声が隔離機構になることはない。さらに雑種の生存力は親の品種の約半分であることがわかっている（以上 Hewitt et al., 1989）。Hewitt ら（1987）はこの交雑帯の中心部からすでに交尾をしている雌を採集し、受精卵を産ませ、胚の核型を調べた。また野外で交尾しているペアを採集し、核型分析により交尾の組み合わせについても明かにした。その結果、交尾は同じ品種間で行われていないが、胚は同じ品種間で受精したものが多いことが明らかになった。この野外の状況を説明するため、同種精子の優先性を調べる以下の実験が行われた。

同種精子の優先性

表14は *Podisma pedestris* の2品種間で2回交尾の実験を行った結果である。XO型の性決定なので、雄の子供の父親は特定できないが、雌では可能になる。表14では両品種の精子が混じっているが、最初の交尾の精子が受精に際して優先することを示している。この点を考慮しても、同品種間の受精が有意に多いと Hewitt（1989）らは述べている。

表14 *Podisma pedestris* の2品種間で2回交尾を行った際に産出された子供の数と種類。性染色体の核型分析により、雌の子供の父親は判定可能であるが、雄の子供の父親は判定できなかった（Hewitt et al., 1989 の表1を改変）。

組み合わせ	実験雌数	子 供				
		$\widehat{XA}.\widehat{XA}\text{♀}$	$\widehat{XA}.XA\text{♀}$	$XA.XA\text{♀}$	$\widehat{XA}.A\text{♂}$	$XA.A\text{♂}$
$\widehat{XA}.\widehat{XA}\text{♀} (\widehat{XA}.A\text{♂} + XA.A\text{♂})$	6	89	11		88	
$\widehat{XA}.\widehat{XA}\text{♀} (XA.A\text{♂} + \widehat{XA}.A\text{♂})$	5	17	28		31	
$XA.XA\text{♀} (\widehat{XA}.A\text{♂} + XA.A\text{♂})$	6		24	25		28
$XA.XA\text{♀} (XA.A\text{♂} + \widehat{XA}.A\text{♂})$	7		15	37		22

2-7. クサカゲロウ *Chrysopa quadripunctata*, *C. slossonae*

生殖的隔離

Chrysopa quadripunctata は合衆国全土と南部カナダに分布し、ジェネラリストの捕食者である。一方 *C. slossonae* は合衆国の北東、中部大西洋側、および南東部に分布し、1種のアブラムシのみ捕食するスペシャリストである。*C. slossonae* は *C. quadripunctata* と常と同所的分布を示すが、生息場所や季節消長の違いから、両者が野外で出会うことはまれであると考えられ、野外から雑種も見つかっていない。*C. slossonae* (ニューヨーク集団, *C. quadripunctata* と同所的) と *C. quadripunctata* の4つの集団 (*C. slossonae* と同所的なニューヨーク集団とフロリダ集団, 異所的なカリフォルニア集団とカンザス集団) を使って交配実験を行った結果、異所的な *C. quadripunctata* (カリフォルニア集団とカンザスの集団) と *C. slossonae* の間では種間交尾が容易に行われ、 F_1 雑種は両親と同程度の生存率をもち、性比も0.5から有意に外れることはなかった。またカリフォルニアの *C. quadripunctata* と *C. slossonae* 間の F_1 雑種は、すべて受精していた。一方同所的な2種の間では種間交尾の頻度が低く、受精した F_1 雑種の割合も低かった。同種間交尾で受精卵が生まれている場合、精子が交尾嚢と貯精嚢の両方に入っていたのに対し、種間交尾後未受精卵が産卵されていた場合は、精子が交尾嚢までは入るものの貯精嚢にまで届いていなかった (以上 Albuquerque et al., 1996)。

同種精子の優先性

C. quadripunctata の雌を *C. slossonae* の雄と一緒に飼育しても、受精卵を産まない場合、雄を *C. quadripunctata* に交換して、その後生まれる子供の種類を調べた。この場合雄を交換すると一日以内に受精卵を生みはじめ、幼虫の形態から判定すると、すべて *C. quadripunctata* であった。このように早く精子の置換が生じたのは、同種間の交尾を行う前に、異種精子が交尾嚢まで入っていたものの、貯精嚢までは達していなかったためと考えられる。

一方 *C. slossonae* の雄と交配させ、孵化する雑種卵を生んでいた *C. quadripunctata* の雌の場合も、同様に雄を同種の *C. quadripunctata* に交換して、その後生まれてくる子供を調べた。調べた4個体のうち2個体は15日間雑種個体を産み続けた後、*C. quadripunctata* のみを産出し始めた。残りの2個体は30日間雑種個体のみを生み続けて死亡し、母親と同種の子供は1個体も産出しなかった。2個体で精子の置換が起こらなかった原因や、起こっても雄交換から2週間もたっていた原因は不明である (以上 Albuquerque et al., 1996)。

3. 同種精子の優先性と生殖的隔離機構としての有効性

7つの昆虫群で同種精子の優先性を見てきたが、*Drosophila* の場合は3種の分布が重なっていないので、野外で実際に彼らが出会う機会はない (Price, 1997)。また *Chrysopa* は分布は重なる場合があるが、生息場所、季節消長、餌が違っており (Albuquerque et al., 1996)、やはり同種精子の優先性が野外で実際に効力を発する場はないだろう。一方野外における混棲地や交雑帯が存在している *Allonemobius*, *Epilachna*, *Chorthippus*, *Podisma* は同種精子の優先性と生殖的隔離の関係を調べるのもっともよい材料といえよう。*Podisma* は他の多くの昆虫と異なり、最初の精子が受精に使われる。そのため同種—異種の場合は雑種個体の8.1倍および2.5倍多くの同種間交尾の子供が出現しているが、異種—同種の場合になると雑種と同種がほぼ1:1になったり、場合によっては雑種個体の方が1.6倍多く出現してしまう (表14)。同じバツタでも *Chorthippus* の場合は最後の交尾が受精に際してより有効であり、同系交配が2番目ののであれば雑種の比率は24%だが、1番目の場合は46%にまで跳ね上がっている (表13)。

Epilachna は同種間交尾と異種間交尾を1回ずつに限れば、同種の精子が圧倒的に優位を示し、雑種の頻度は *E. vigintioctomaculata* が雌の場合1.1%と0.6%、*E. pustulosa* では0.5%と0%であった (表8)。ただ *Epilachna* の場合、種間交尾の孵化率自体が極めて低いので、種間交尾のみ行われている時に比べ、同種精子が共存する場合、どの程度雑種頻度が低下するのかを測定することは難しい (Nakano, 1985a)。

今回の7つの動物群の中でもっとも強い同種精子の優先性を示し、有効な生殖的隔離機構となっていたのは *Allonemobius* である。同種と異種の精子が共存すると受精はほぼ完全に同種間でのみ起こり (表1)、それは2種の頻度が8:2と大きく偏りを見せた状況でも維持されていた (表3)。

4. 同種精子の優先性と今後の研究

ところで同種精子の優先性があると、種間交尾をした雌個体の適応値はどのように変化するのだろうか。表15は *Drosophila* と *Epilachna* の孵化率および幼虫期死亡率を比較したものである。*D. simulans* と *D. mauritiana* 間で異種間交尾を行った際、孵化率や幼虫期死亡率は同種間交尾の時と大きく変わらない。今、生涯産卵数を異種間交尾の場合も同種間交尾の場合もほぼ一定だと仮定すると、*Drosophila* の場合、異種間交尾1と異種間交尾—同種間交尾のような状況で、雑種個体の産出を減少させ、種間交尾による雌個体の適応値の低下を

表15 *Drosophila simulans* と *D. mauritiana*, および *Epilachna pustulosa* と *E. vigintioctomaculata* の孵化率および幼虫期死亡率の比較。*Drosophila* の孵化率の N は卵数, *Epilachna* の孵化率の N は調査雌数, 幼虫期死亡率の N は孵化幼虫数 (*Drosophila* のデータは Lachaise et al., 1986 の表 5 より抜粋, *Epilachna* のデータは Katakura and Nakano, 1979 の表 4 より一部抜粋)。

組み合わせ	N	孵化率	N	幼虫期死亡率
<i>Drosophila simulans</i> : <i>D. mauritiana</i>				
<i>sim</i> ♀ x <i>sim</i> ♂	300	97.3	292	24.7
<i>mau</i> ♀ x <i>mau</i> ♂	300	99.3	298	16.8
<i>sim</i> ♀ x <i>mau</i> ♂	510	95.9	489	19.2
<i>mau</i> ♀ x <i>sim</i> ♂			交尾せず	
<i>Epilachna pustulosa</i> : <i>E. vigintioctomaculata</i>				
<i>pus</i> ♀ x <i>pus</i> ♂	10	74.2		
<i>vig</i> ♀ x <i>vig</i> ♂	9	71.6		
<i>pus</i> ♀ x <i>vig</i> ♂	7	4.0		
<i>vig</i> ♀ x <i>pus</i> ♂	10	4.0		

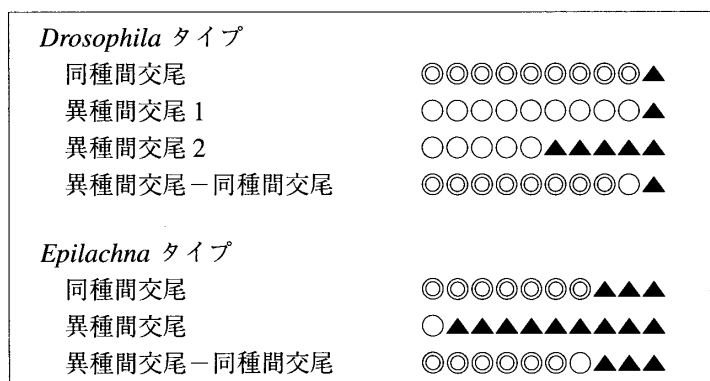


図1 *Drosophila* タイプと *Epilachna* タイプの同種精子優先性の比較。◎は同種の個体, ○は雑種個体, ▲は孵化しない個体。

食い止めるだろう (図1)。*D. simulans* と *D. mauritiana* の雑種は雄が不妊なので, 同種精子の優先性の効果は非常に大きいといえる。

Epilachna の場合は同種間交尾と異種間交尾で孵化率が大きく異なる。幼虫期死亡率を同種個体と雑種個体で比較したデータはないが, いったん孵化した雑種幼虫は同種の個体とかわりなく成長を続ける (Katakura and Nakano, 1979)。*Epilachna* の場合, 同種間と異種間の交尾で孵化率だけが異なると仮定すると, 異種間交尾の時と異種間交尾-同種間交尾の時で雑種個体の絶対数はそれほどかわらないだろう。ただ, 異種間-同種間交尾の時の方が子

供に占める雑種の比率が大きく下がり、この場合も雌は適応値の低下を同種精子の優先性により回復しているといえよう（以上図1）。

中野（1986）は近縁種が混棲し、種間交尾も頻繁におこる状況における雌の適応値と隔離機構の強化の関係を議論した際、*Epilachna* タイプのみを考えていたが、今回の多くの昆虫は *Drosophila* タイプにより近く、種間交尾の状況も図1の異種間交尾1と異種間交尾2の間ぐらいに位置していると考えられる。今後隔離機構の強化の議論を進めるには、同種間交尾と異種間交尾の際の総産卵数、産卵間隔、交尾回数、幼虫期の死亡率等のデータも必要になってくると思われる。

また同種精子の優位性の研究では、そのメカニズムを明らかにすることも必要であろう。Price et al. (2000) は同種精子の優先性は原則的に、異種の雄が受精時に競争的な不利 (competitive disadvantage) をこうむることと、非競争的な不利 (non-competitive disadvantage) を被ることの両方の組み合わせから生じると考えている。競争的な不利とは実際に異種と同種の精子が相互に接触し、置換や不活性化をひきおこす *Drosophila* タイプである。非競争的な不利の例としては雌の生殖管の中で異種精子が生存できない *Epilachna* の例が当てはまるが、同種精子の優位性のメカニズムに関する研究は片倉らの研究 (Katakura, 1985, 1986b; Katakura and Sobu, 1986) や Price らの研究 (Price, 1997; Price et al., 2000) を除くと、極めて少ない。

ところで精子競争は性選択の雄間競争として研究が進められてきたが、最近では精子競争に対抗する雌からの観点が注目されるようになってきている (Thornhill, 1983; Eberhard, 1996; Simmons and Siva-Jothy, 1998; Birkhead, 2000; Simmons, 2001)。この見方によると雌は精子競争の単なる受身の媒体ではなく、精子の貯蔵や利用を積極的にコントロールしていることになる。雌による選択は、交尾をして精子が送り込まれた後に、雌の体内という我々からは見えないところで行われるため、雌による隠れた選択 (cryptic female choice) と呼ばれている (Thornhill, 1983)。交尾から受精にいたる様々な段階で隠れた雌の選択が行われるが、その究極は雌体内に貯えられている様々な雄由来の精子のなかで、特定の雄の精子のみを雌が選択するという精子選択 (sperm selection) である (Simmons, 2001)。同種精子の優先性も最近では精子選択の関連でとらえられることが多くなっている (Simmons, 2001; Shuster and Wade, 2003)。Price et al. (2000) は同種精子の優先性が同種内の精子競争と同じ基本現象を含んでいるので、雌による隠れた選択の副産物から生じたものと考えている。*Epilachna* の場合も多数回交尾は混棲地域でも単棲地域でも観察されるので、もともと混棲地域で生殖的隔離のために発達したものではないといえよう。今後精子選択の研究成果なども参考にしつつ同種精子の優先性の起源 (Howard, 1999) について解明することも重要になってくるものと思われる。

謝辞 Catherine Price (現在 C. Fernandez, カルフォルニア大サンタクルス校), 布山喜章 (元都立大学), 木村正人 (北海道大学), 鶴崎展巨 (鳥取大学) の方々に, 論文内容などで不明な点をご教示いただいた。ここに厚く御礼申し上げる。本研究は1992年度広島修道大学総合研究所の調査研究「混棲地における近縁種の相互作用の解析とその動態の解明」の研究成果の一部である。

参 考 文 献

- Albuquerque, G. S., C. A. Tauber, and M. J. Tauber (1996) Postmating reproductive isolation between *Chrysopa quadripunctata* and *Chrysopa slossonae*: mechanisms and geographic variation. *Evolution* 50: 1598–1606.
- Bella, J. L., R. K. Butlin, C. Ferris, and G. M. Hewitt (1992) Asymmetrical homogamy and unequal sex ratio from reciprocal mating-order crosses between *Chorthippus parallelus* subspecies. *Heredity* 68: 345–352.
- Birkhead, T. R. (2000) *Promiscuity-An Evolutionary History of Sperm Competition*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Eberhard, W. G. (1996) *Female Control: Sexual Selection by Cryptic Female Choice*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Gregory, P. G. and D. J. Howard (1994) A postinsemination barrier to fertilization isolates two closely related ground crickets. *Evolution* 48: 705–710.
- Hewitt, G. M., R. A. Nichols, and N. H. Barton (1987) Homogamy in a hybrid zone in the alpine grasshopper *Podisma pedestris*. *Heredity* 59: 457–466.
- Hewitt, G. M., P. Mason, and R. A. Nichols (1989) Sperm precedence and homogamy across a hybrid zone in the alpine grasshopper *Podisma pedestris*. *Heredity* 62: 343–353.
- Howard, D. J. (1983) Electrophoretic survey of eastern North American *Allonemobius* (Orthoptera: Gryllidae): Evolutionary relationships and the discovery of three new species. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 76: 1014–1021.
- Howard, D. J. (1999) Conspecific sperm and pollen precedence and speciation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 30: 109–132.
- Howard, D. J. and P. G. Gregory (1993) Post-insemination signalling systems and reinforcement. *Phil. Trans. R. Soci. Lond. B* 340: 231–236.
- Howard, D. J., P. G. Gregory, J. Chu, and M. L. Cain (1998) Conspecific sperm precedence is an effective barrier to hybridization between closely related species. *Evolution* 52: 511–516.
- Katakura, H. (1985) Sperm transfer in the potato ladybird *Henosepilachna vigintioctomaculata* (Coleoptera, Coccinellidae, Epilachninae). *Kontyu* 53: 652–657.
- Katakura, H. (1986a) A further study on the effect of interspecific mating on the fitness in a pair of sympatric phytophagous ladybirds. *Kontyu* 54: 235–242.
- Katakura, H. (1986b) Evidence for the incapacitation of heterospecific sperm in the female genital tract in a pair of closely related ladybirds (Insecta, Coleoptera, Coccinellidae). *Zool. Sci.* 3: 115–121.
- Katakura, H. (1997) Species of *Epilachna* ladybird beetles. *Zool. Sci.* 14: 869–881.
- Katakura, H. and S. Nakano (1979) Preliminary experiments on the crossing between two puzzling phytophagous ladybirds, *Henosepilachna vigintioctomaculata* and *H. pustulosa* (Coleoptera: Coccinellidae). *Kontyu* 47: 176–184.
- Katakura, H. and Y. Sobu (1986) Cause of low hatchability by the interspecific mating in a pair of sympatric ladybirds (Insecta, Coleoptera, Coccinellidae): incapacitation of alien sperm and death of hybrid embryos. *Zool. Sci.* 3: 315–322.
- Lachaise, D., J. R. David, F. Lemeunier, L. Tsacas, and M. Ashburner (1986) The reproductive relationships of *Drosophila sechellia* with *D. mauritiana*, *D. simulans*, and *D. melanogaster* from the Afrotropical region. *Evolution* 40: 262–271.
- Nakano, S. (1985a) Effect of interspecific mating on female fitness in two closely related ladybirds (*Henosepilachna*). *Kontyu* 53: 112–119.

- Nakano, S. (1985b) Sperm displacement in *Henosepilachna pustulosa* (Coleoptera, Coccinellidae). *Kontyu* 53: 516–519.
- 中野 進 (1986) 雌の交尾様式からみた交配前隔離機構の発達. *Networks in Evolutionary Biology* 3: 1–5, 12–16.
- Parker, G. A. (1970) Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biol. Rev.* 45: 525–567.
- Price, C. S. C. (1997) Conspecific sperm precedence in *Drosophila*. *Nature* 388: 663–666.
- Price, C. S. C., C. H. Kim, J. Posluszny, and J. A. Coyne (2000) Mechanisms of conspecific sperm precedence in *Drosophila*. *Evolution* 54: 2028–2037.
- Robinson, T., N. A. Johnson, and M. J. Wade (1994) Postcopulatory, prezygotic isolation: intraspecific and interspecific sperm precedence in *Tribolium* spp., flour beetles. *Heredity* 73: 155–159.
- Shuster, S. M. and M. J. Wade (2003) *Mating Systems and Strategies*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Simmons, L. W. (2001) *Sperm Competition and its Evolutionary Consequences in the Insects*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Simmons, L. W. and M. T. Siva-Jothy (1998) Sperm competition in insects: Mechanisms and the potential for selection. In T. R. Birkhead and A. P. Møller, eds., *Sperm Competition and Sexual Selection*, pp. 341–434, Academic Press, London.
- Thornhill, R. (1983) Cryptic female choice and its implications in the scorpionfly *Harpobittacus nigriceps*. *Am. Nat.* 122: 765–788.
- Wade, M. J. and N. A. Johnson (1994) Reproductive isolation between two species of flour beetles, *Tribolium castaneum* and *T. freemani*: variation within and among geographical populations of *T. castaneum*. *Heredity* 72: 155–162.
- Wade, M. J., H. Patterson, N. W. Chang, and N. A. Johnson (1994) Postcopulatory, prezygotic isolation in flour beetles. *Heredity* 72: 163–167.