

## 「生殖的隔離の強化」に関する最近の研究について

中野 進

(受付 2005年10月11日)

### 1. はじめに

現在最も広く用いられている生物学的種概念によると、種は「現実的あるいは潜在的に相互に交配し、他のグループから生殖的に隔離された集団のあつまり」と定義される。したがって新しい種が生まれる種分化は「今まで相互に交配していた集団間に、その遺伝子流動を妨げる隔離障壁が生じ、新しい集団が生まれる過程」といえる。隔離障壁は交尾、放卵・放精、受粉の時期の前後により交配前隔離障壁と交配後隔離障壁に分けたり、受精の前後という基準で接合前隔離障壁と接合後隔離障壁に分けられるが(片倉, 1996参照, 表1), これらの

表1 隔離障壁 (Isolating barriers) の分類 (Futuyma, 2005をもとに作成)。

---

1. 交配前障壁 (Premating barriers)	配偶子を他種のメンバーに移送することを妨げる。
A. 生態的隔離	同所的分布をしていても潜在的な交尾相手に、出会わない。
1. 時間的隔離	集団が異なるシーズンや一日のうちの異なる時間に繁殖する。
2. 生息場所隔離	集団が同じ場所ではあるが、異なる生息場所で繁殖する傾向があり、空間的に分離されている。
B. 潜在的な交尾相手に出会うが、交尾しない。	
1. 行動的 (性的または行動学的) 隔離	動物では行動の違いが交尾を妨げる。
2. 花粉媒介者隔離	植物は、異なる動物種により花粉を媒介されたり、同じ花粉媒介者でも、体の異なる部位に花粉をつけ、媒介される。これは生態的隔離に分類されるかもしれない。
2. 交配後、接合前障壁 (Postmating, prezygotic barriers)	交尾あるいは配偶子移送は行われるが、接合子は形成されない。
A. 機械的隔離	交尾は行われるが、生殖器の構造が機械的に合わず、雄の配偶子の移送ができない。
B. 交尾行動隔離	交尾中の行動により、あるいは交尾器が上手く刺激しないため受精に失敗する。
C. 配偶子隔離	内因性の不和合、あるいは同種と異種の配偶子間の競争 (同種精子、あるいは同種の花粉管の優先性) による、配偶子の適切な移送、または受精の失敗。
3. 接合後障壁 (Postzygotic barriers)	雑種の接合子は形成されるが、その適応値が低い。
A. 外因性 (雑種の適応値が状況に依存して変わる)	
1. 生態的不和合	雑種は親の種と競争の際、親の種と同等の生態的地位を持たない。
2. 行動的不妊	交尾相手を見つける際、雑種は親の種に比べうまくいかない。
B. 内因性 (環境状況に依存しない問題のために、雑種の適応値が低い)	
1. 雑種の生存不能	発生上の問題が、雑種の生存率の減少をひきおこす。
2. 雑種不妊	通常生存力のある配偶子を作る能力が減少しているため。また「行動的不妊」、すなわち通常の求愛行動を行う神経学的な能力がないため。

---

隔離障壁がどのようにして生じるかは、種分化研究の中心課題である。

ところで、交配後隔離を持ち、交配前隔離はまだ不完全な近縁二集団（種、品種など）が出合った場合、隔離の強化（雑種や種間交尾に対する選択の結果、集団間の交雑を妨げる交配前隔離が発達する。次章参照）が生じる可能性に関しては、古くから議論をよんできた。強化説が提唱され、Dobzhansky らにより広められた第一期、強化の可能性が低いと見られた80年代の第二期をへて、現在は再度その可能性が認められ盛んな研究が行われている第三期に入るといわれている（Marshall et al., 2002; Coyne and Orr, 2004）。しかし、実際にどのくらい頻繁に強化が生じているのかという点に関しては、様々な条件下で生じるとする理論的研究と野外においてあまり例は多くないという実証的研究の間に大きなギャップがある。

本稿ではこのギャップの原因について論じた Marshall et al. (2002) と Servedio and Noor (2003) の二つの論文を紹介する。

## 2. 強化と生殖的形質置換

強化に関する議論の前に、関連する事項を簡単に説明する。

隔離されている二つの集団（異所的集団）があり、今、彼らを分けている障壁が取り除かれ、二集団の分布が重なった（同所的集団）と仮定する（図1）。交配後隔離を持つが交配前隔離は不完全な状態で二集団が接触すると、同所的集団の中では、同じ集団のメンバー間の

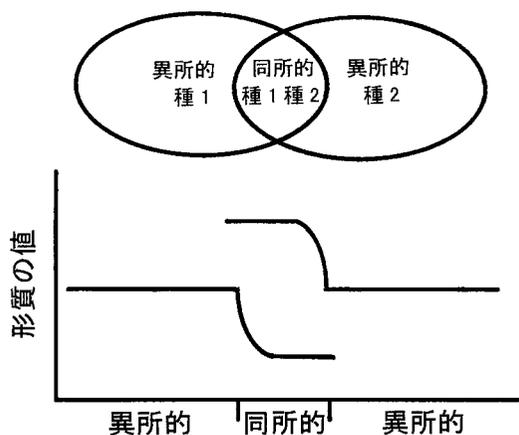


図1 生殖的形質置換。

種1と種2の分布が重複する同所的なところでは、異所的なところと比べて形質の違いが大きくなる。生殖的形質置換では繁殖に関する形質が異なる。餌の利用などの形質が異なる生態的形質置換でも、同所的な集団と異所的な集団の間に、同様の違いが認められる。

交尾と異なる集団のメンバーとの交尾の両方が生じる。異集団の個体と交尾した個体は適応値の低い雑種を産出し、同じ集団の個体と交尾した個体は適応値の高い非雑種個体を産出する。その結果、異集団の個体と交尾した個体と、同集団の個体と交尾した個体間に適応値の差が生じ、やがて同集団と交配する個体の頻度が増加し、最終的には二つの集団が分布を重ねた時より交配前隔離が強くなると考えられる。この過程を「自然選択により生殖的隔離が強化される (reproductive isolation is reinforced by natural selection)」, 「接合前 (交配前) 隔離の強化 (reinforcement of prezygotic (pre mating) isolation)」あるいは「強化 (reinforcement)」という。

ところで、強化が起こった同所的な集団では、集団間の交配を減らす形質が大きく異なるが、集団の接触がない異所的集団では当然ながら強化が起こっておらず、集団間交配を妨げる形質の分化は生じていない。その結果、同所的集団では異所的集団に比べ交尾に関する形質の違いが大きくなる生殖的形質置換 (reproductive character displacement) という現象が観察される (図1)。Butlin (1987) は上記のプロセスにおいて二集団が接触した際、雑種の適応値がゼロの場合と、ある程度の適応値を持っている場合を区別した。雑種の適応値がゼロの場合は雑種が生じても生存力がなかったり、不妊であり、両集団の遺伝子流動は完全に遮断され、すでに完全な種 (good species) になっている。一方雑種がある程度の適応値をもっていると、二集団間には遺伝子流動が存在し、まだ完全な種にはなっていない。すでに完全な種になった集団間で交配前隔離が強化されることを Butlin は生殖的形質置換とよび、本当の強化は、まだ遺伝子流動が存在する集団間で交配前隔離が強められることに限定した。この区別はその後あまり重要視されておらず (Servedigo and Noor, 2003; 片倉, 1996参照), 本稿でも雑種の適応値がゼロの場合も含め、強化とみなすことにする。

### 3. なぜ隔離機構の強化の実例が少ないのか

#### 3-1. Marshall, Arnold, and Howard (2002)

遺伝子流動や雑種に対する選択のレベルなどの強化の要因については、多くの研究者によってモデルの中で調べられてきているが、Marshall らは今まで注目されていなかった「交尾システムにおけるバリエーション」と「精子や花粉利用のパターン」という二つの要因と強化の関係を考察し、理論的研究と実証的研究のギャップを説明しようと試みている。

最初に「交尾システム」について考える。大部分の動植物の雌個体は一個体以上の雄個体から精子を受け取ったり、花粉を受けとっている。今近縁種が分布を重ねている場所で、多数回交尾がおこるとすると、種間交尾をした雌個体はその後同種の雄個体と交尾をする可能性があり、同種と異種 (本稿では以後同種, 異種の中に、同じ集団, 異集団という意味も含

める)の両方の精子を受け取ることになる。この場合、種間交尾をした個体は、少なくともいくらかの非雑種個体を産み、交雑にともなうコストは減少する。

もう一つの要因である「精子と花粉利用のパターン」も種間交尾に対する選択の強さに重要な影響を与える。動物や植物では同種、異種の両方と交尾あるいは両方の花粉を受粉した際、受精には同種の精子あるいは花粉が優先的に使用される場合がある。これを同種配偶子の優先性 (Conspecific Gamete Precedence, 以下 CGP と略) という。今、近縁な集団が二次的に接触する前に強い CGP をもっていると仮定する。この場合交雑帯で種間交尾をした雌個体はその前後に一度同種間交尾をしていると、同種とのみ交尾をした雌個体と同じ数の同種の個体を産む可能性があり、交雑に伴うコストはほとんどなくなる。

上記二つの要因と雌に対する種間交尾の影響を分かりやすく表したのが図2である。まず仮想的な2種の近縁種を考える。種間交尾から生じる全ての雑種個体は妊性がないが、生存力はあるとし、生まれた妊性のある子供の数が適応値を決めるとする。今一匹の雌が一回のみ種間交尾 (例えば種 A 雌×種 B 雄) を行なうと、すべて雑種を生じる。すなわち妊性のある子孫を残せず、雌は種間交尾のすべてのコストを支払うことになる。次に二回交尾を考える。一回は同種と、もう一回は異種の雄と交尾する雌を考え、さらに二回交尾した雌が雄の精子をどう利用するかに関して、交尾順序は影響しないと仮定する。CGP がない場合は、雌が受け取った異種と同種の両方の精子が受精に使われ、少なくとも子供の一部は非雑種と

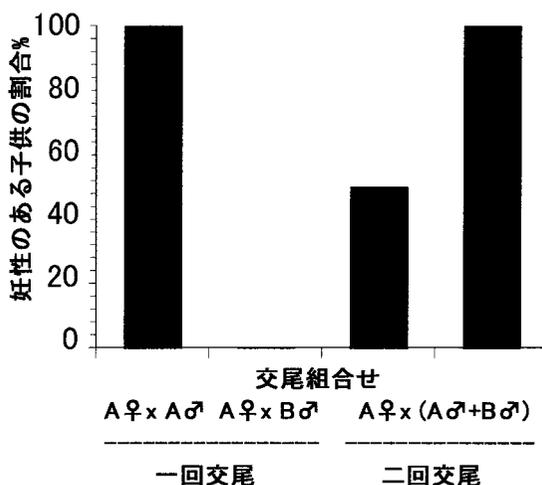


図2 同種配偶子の優先性と種間交尾が雌に与えるコストの関係。

A 種と B 種は近縁で、すべての雑種は完全な生存力を持つが、妊性はないとする。一回交尾の種間交尾の場合、子供は生まれても妊性がないので、数値は 0 となる。二回交尾の場合、雌は同種の雄と異種の雄と一回ずつ交尾するが、交尾順序は雌がどのように二種の精子を使うかに影響しないとする (Marshall et al., 2002 をもとに作成)。

なる。その結果一回の種間交尾の時に比べて、種間交尾のコストは減少する（図2の中央の二つを比較）。さらに、もし強いCGPがある状況でメスが二回交尾すると、受精に際して同種の精子が優先的に使われるので、子供のほとんどあるいはすべてが非雑種の個体になり、雌はほとんど種間交尾のコストを被らない（図2の両端の二つを比較）。したがって、すべての雑種個体の適応値がゼロだとしても、雌にとってそれらの雑種のコストは交尾と配偶子利用パターンにより変化する。

ところで雄のシグナル（calling song 又は display characteristics）は目立ち、研究しやすいため、強化の調査でよく使われてきた。雄のシグナルは、分布の重複地域の中の方が、重複地域の外より異っており、強化が生じているかもしれないことを示唆していた。ところが「交雑のコストは雄に対するより、雌に対してより大きい」という議論の結果として、最近では交尾パートナーの雌による選択へ重点が置かれるようになってきた。その結果、分布の重複帯の中にいる雌は、重複帯の外の雌より、種間の雄をより強く識別しているという証拠が探されている。

しかし雌が多数回交尾し、強いCGPを示す時、あるいは婚姻贈呈のため、交尾のコストがオスにとって高い時は、雌の方が異種の雄をよく識別しているという上記の状況はあてはまらない。このような状況では雌はほとんど雑種個体を生産しないと考えられる。種間交尾のコストが低い時は強化を生じる選択は弱くなり、分布が重なる地域では雌による雄のより強い識別の進化は生じない。したがって強化は、雌が一回のみ交尾する時と、CGPがない状況で多数回交尾が行なれる時にのみ生じると考えられる（表2）

ではCGPがある状況での多数回交尾は、雄に対してどのように働くのだろうか。雄はこの状況で種間交尾をしても、精子が卵をほとんど受精させられないため、種間交尾に対するコストはより高められているといえる。これは雌に対する強化を進める選択（reinforcing selection on females）が弱くなると、逆に雄に対する強化を進める選択（reinforcing selection on males）が強くなる場合があることを示している（表2多数回交尾でCGPがある雄と雌の間での比較）。さらに雄が雌に婚姻贈呈をし、雌は交尾により利益を受けるようなグループでは種間の雌雄の利害の対立（sexual conflict）により、強化は押しとどめられる。言い換えると、シグナルを分化させようとする雄側での選択は、より広い範囲のシグナルを受け取ろうとする雌側での選択により反撃されてしまうのである。

以上の議論から1) 多数回交尾は強化につながる選択の強さを雌に対しても雄に対しても弱め、強化の可能性を減らす、2) 強いCGPの効果はより複雑で、雌において強化を進める選択を一層弱め、一方雄に対しては強める（交尾が雄にとってコストがかかる時だけ、この増加は重要になる）という結論が得られた。結局多数回交尾と強いCGPのもとでは強化は生じにくい。

表2 配偶システム及び精子利用と種間交尾のコストの関係 (Marshall et al., 2002 の表1をもとに作成)。

性	交尾頻度	配偶システム	同種配偶子の優先性	種間交尾のコスト <sup>1)</sup>	
				雑種のデメリットが高い場合	低い場合
雌	一回	一夫一妻, 一夫多妻	無	高	低
		一夫一妻, 一夫多妻	強	高	低—高 <sup>2)</sup>
	多数回 <sup>3)</sup>	一妻多夫, 乱婚	無	低—高	低
		一妻多夫, 乱婚	強	無—低	無—低
雄	一回	一夫一妻, 一妻多夫	無	高	低
		一夫一妻	強	高	低—高 <sup>2)</sup>
		一妻多夫	強	高	高
	多数回 <sup>3)</sup>	一夫多妻, 乱婚	無	低	無—低
		一夫多妻, 乱婚	強 <sup>4)</sup>	低—高	低—高

- 1) 種間交尾が、どちらかの性によって作られる、生存力があり、妊性のある子供の数に与える負の影響。
- 2) 種間交尾が一回交尾の雄あるいは雌に与えるコスト。強い同種配偶子の優先性があり、雑種のデメリットが低い場合、種間交尾のコストは、同種の精子がない状況下で異種の精子が卵を受精させる力があるかどうかによって依存する。すなわち、異種の精子が受精に際し有効なら種間交尾のコストは最小になり、有効でないならコストは最大になる。
- 3) 多数回交尾は種間交尾のコストを減らす。それは種間交尾の前あるいは後に、同種交尾が行われ、その結果、純粋な個体（非雑種個体）が生まれる可能性が生じるからである。
- 4) 強い同種配偶子の優先性があれば、種間交尾をした雄はほとんど卵を受精させられない。しかし、交尾がエネルギー的にみて高くなければ、種間交尾のコストも低いままかもしれない。

そこで上記の結果から導かれる「近縁種間の同所的集団で弱い CGP は強い交配前隔離と結びつく。また強い CGP は弱い交配前隔離と結びつく」という関係が、様々な生物で認められるかどうかを調べた。表3はその結果であるが、一般的には CGP と交配前隔離の関係は予測と一致する。すなわち26例のうち16例で CGP があることと交配前隔離がないことが結びつき、4例で CGP がないことと交配前隔離があることが結びついていた (P=0.0465 Fisher の正確検定)。さらに動物の11例のうち9例の結果は予測と一致した。表3のデータはまだ限られているが、今後強化が働いているとされる生物群の間で弱い CGP が見つかるかどうかを調べることにより、多数回交尾と CGP の仮説を検証していくことができる。

「生殖的隔離の強化」に関する最近の研究について

表3 同所的分布を示す種における同種配偶子の優先性と交配前隔離の関連についての事例研究 (Marshall et al., 2002 の表2 を改変)。

分類群	同種配偶子の優先性 <sup>1)</sup>	交配前隔離 <sup>2)</sup>
動物		
アワビ		
<i>Haliotis corrugata</i> × <i>H. rufescens</i>		
<i>H. corrugata</i> の卵	有	無
<i>H. rufescens</i> の卵	無	無
<i>H. cracherodii</i> × <i>H. rufescens</i>	有	無
<i>H. fulgens</i> × <i>H. rufescens</i>	有	無
バッタ		
<i>Chorthippus p. parallelus</i> × <i>C. p. erythropus</i>		
<i>C. p. parallelus</i> 雌	有	有
<i>C. p. erythropus</i> 雌	無	有
テントウムシ		
<i>Epilachna pustulosa</i> × <i>E. vigintioctomaculata</i>	有	無
ウニ		
<i>Echinometra mathaei</i> × <i>E. oblonga</i>	有	無
<i>E. mathaei</i> × <i>E. type 'A'</i>	有	無
コオロギ		
<i>Allonemobius fasciatus</i> × <i>A. socius socius</i>	有	無
バッタ		
<i>Podisma pedestris</i> の品種	有	無
植物		
カバノキ		
<i>Betula</i>	有	無
アブラナ		
<i>Brassica campestris</i>	有	無
<i>B. napus</i>	有	無
キク科の一種		
<i>Haplopappus</i>	有	無
ヒマワリ		
<i>Helianthus</i>		
多年草	有	無
一年草	有	無
フヨウ		
<i>Hibiscus</i>	有	無
ハナシノブ科の一種		
<i>Ipomopsis</i>	無	有
アヤメ		
<i>Iris fulva</i> × <i>I. hexagona</i> 又は <i>I. brevicaulis</i>	有	有
<i>I. brevicaulis</i> × <i>I. fulva</i>	無	有
<i>I. hexagona</i> × <i>I. fulva</i>	有	有
ミゾホオズキ		
<i>Mimulus nasutus</i>	無	有
<i>M. guttatus</i>	有	有
ツルネラ科の一種		
<i>Piriqueta viridis</i>	無	無
<i>P. caroliniana</i>	有	無

<sup>1)</sup> 精子競争, 精子と卵の相互作用, タンパク質と卵の相互作用の実験において, 異種より同種の配偶子により, 卵が有意に多く受精させられた場合, 有とする。

<sup>2)</sup> 同種間の交尾が有意に多い場合, 有とする。

### 3-2. Servedio and Noor (2003)

強化の頻度や重要性を評価するには、強化の最も生じやすい場所でその痕跡を探すことから始める必要がある。理論的研究はすでに強化の生じうる、あるいは強化の妨げられる条件を提示しているので、実証的な研究からどれくらい頻繁にその条件が生じ、結果として強化が生じているかどうかを確認することができる。そこでこの論文では強化に関する理論的研究と実証的研究におけるギャップやミスマッチを探すことにより、研究者はこれまで強化の最も生じやすい場所で、その証拠を探してきたかどうかを、以下の五つの点から検証する。

#### 1) 不和合

強化の実例を示す際、これまで強化を推進する力として雑種の生存不能や不妊のみに注目してきたが、他の要因もあり、この点を考慮すると強化の頻度は過去過少評価されてきているかもしれない。

##### 1-1) 適応値の低い雑種を生じるコストー内因性と外因性の接合後不和合

伝統的な強化説では強化の推進力として、生態的な条件に関わらず、雑種の適応値を下げる内因的な遺伝的不和合（雑種の生存不能、雑種の不妊、雑種が交尾できない行動的な機能不全）に注目してきた。しかし雑種個体に対する選択が比較的弱い時にも強化が生じるという理論的研究がある。また雑種の生存不能と雑種の不妊が強化に与える影響を比較した Liou and Price (1994) は、雑種の生存不能の方が雑種の不妊より、強化によく結びつくことを示している。

一方生態的な条件と結びついて雑種の適応値が低くなる外因性の遺伝的不和合の例として、湖底と沖に生息する二種のトゲウオ (*Gasterosteus aculeatus* 種群) の研究がある。この二種は形態的にも生態的にも分化しているが、実験室で飼育すると雑種は両親の中間の形態を示し、 $F_1$  雑種と  $F_2$  雑種の適応値も高い。しかし、 $F_1$  雑種を野外に移植すると両親のいずれの生息地で飼育しても、両親より成長率が遅くなった (Hatfield and Schluter, 1999)。

今まで生物学者は内因性の不和合のみを強化を導く力として探してきたが、筆者は外因性の不和合の重要性を指摘している。またショウジョウバエの研究者は雑種の不妊と生存不能を偏って探し、脊椎動物を対象としている生態学者は生態的あるいは行動的な差（外因性の不和合）を偏って探しているため、もっと均等に様々の分類群で外因性と内因性の不和合の相対的な貢献を調べる必要がある。

##### 1-2) 種間交尾のコストー交配後で接合前の不和合

強化を生じるのは雑種個体に対する選択（すなわち接合後の隔離障壁）だけではない。交

尾後で接合前の不和合もその可能性がある（表1の2参照）。交尾後・接合前の不和合は a) 交尾と子供の産出の間で雌の死亡率を高めるメカニズム、あるいは b) 雌の妊性を減少させるメカニズムの形をとりうる。a) の例は交尾行動や交配時に、形態や行動の違いにより直接的な損傷が生じるような場合で、オサムシの *Carabus (Ohomopterus) maiyasanus* と *C. (O) iwawakianus* でみられる。近縁なこの二種は狭い交雑帯を持つが、実験室で種間交尾をした雌は交尾器の膈膜の破裂によりしばしば死亡する（Sota and Kubota, 1998）。b) の例としてはクサカゲロウの *Chrysopa quadripunctata* と *C. slossonae* の関係をあげることができる。*C. quadripunctata* の雌が *C. slossonae* の雄と交尾すると、交尾囊から貯精囊への精子移送の率が低下し、雌の妊性が低下する（Albuquerque et al., 1996）。

## 2) ノンランダムな交尾や受精

強化の可能性に影響をおよぼす主要な争点として、ノンランダムな交尾や受精の様式と遺伝的な基礎がある。ここでは種分化の際ノンランダムな交尾が、一対立遺伝子と二対立遺伝子のどちらでより起こりやすいかという点と、ノンランダムな交尾に直接働く選択について考察する。ここで対象とするのは、単一の遺伝子座に限定する。

### 2-1) 強化におけるノンランダムな交尾

二対立遺伝子のモデルでは組み替えが、ノンランダムな交尾を生じる対立遺伝子とそれぞれの集団で地域的に適応した対立遺伝子の組合せの有益な遺伝的結合（連鎖不平衡）をくずしてしまう。一方上記の二つの遺伝子座で見られた特別な連鎖が種分化のために必要でない一対立遺伝子モデルでは、このようなことはおこらない。一般的には強化は二対立遺伝子より、一対立遺伝子のシステムにおいて、より生じやすいが、実証的な研究は少なく、二つのシステムの相対的頻度に関する確たる証拠もほとんどない。開花時期の分岐や異時性種分化（allochronic isolation）、非対称の交尾選好（一つのカテゴリは同種を強く選好するが、もう一つのカテゴリはほとんどあるいは全く同種への選好を示さない）には、二対立遺伝子のシステムがあう。一対立遺伝子のシステムの一番いい例は、異種との交雑に対する選択が自殖の進化を生じるような場合である。多くの食植性昆虫では、交尾が彼らの育った食草上で選択的に行なわれる。これは一対立遺伝子のメカニズムであるが、もし寄主上での交尾が祖先的であり寄主選択が分化した特性であるなら、二つの対立遺伝子のシステムになる。

### 2-2) 同系交尾の直接的選択

強化を推進する力としてこれまで雑種の低い適応値を重視してきたが、それゆえに見逃してきた力として、ノンランダム交尾の対立遺伝子に直接働く選択がある。このような直接的

な選択は一对立遺伝子と二対立遺伝子のシステムのどちらでも働きうる。強化に関しても、交尾選好に働く直接的な選択は、雑種の低い適応値（交配前隔離の進化を推進する第一の力）によって引き起こされる間接的な選択よりずっと強い。また同所的なところで、両種が交雑を減らすためではなく、ニッチの重複をさけるための選択が働き、付随的に交尾のシグナルが変化し、交配前隔離が発達するという生態的形質置換説がある。生態的形質置換とシグナルの変化は、交尾選好への直接的な選択を引き起こすことができ、その結果生殖的形質置換と同様のパターンを生じるというものだが、強化と混同されるかもしれない。

大部分のシステムにおいて交尾選好への選択を測定するのが難しいこともあって、実際の例はほとんど無く、このメカニズムがどのくらい普遍的に生じているのかを評価するのは非常に難しい。

### 3) 種分化の地理学

発端種 (incipient species) の地理的な位置は、強化の可能性とそれを発見できる機会に影響する。遺伝子流動の率やパターンは強化が起こるかどうかが決定する際に重要であり、種の重複パターンは強化を見つけられるかどうかを決定する際に重要になりうる。

#### 3-1) 遺伝子流動

移動範囲が重ならない二つの集団が長距離の移入者を交換しているとき遺伝子流動はかなり低く、移入率が低くなると強化の可能性が増す。しかし遺伝子流入が一方向になるところ、すなわち大きな親集団から移入者を受け取っている周辺の隔離されたようなところでは、交配前隔離はほとんど進化しない。Nosil et al. (2003) はナナフシ *Timema cristinae* の隣接する二つ側所的集団（異なる食草を利用）を使い、二つの集団のサイズがほぼ同じ時交尾選択が最も強く、どちらかの集団が小さくなると交尾選択は弱くなることを示した。この結果は二つの集団がほぼ同じサイズの時、強化はもっとも強い効果を持ち、移入者が一方的になると、その効果は減少することを示唆している。

交雑帯で二次的な接触が生じると、強化を推進する雑種の選択は交雑帯の中でのみ生じる。そして交雑帯の中で進化した交配前隔離は交雑帯の外からの移住者により、打ち消されてしまう。交雑帯は一般的に種の分布範囲の端に形成されるので、移入は分布の中心から交雑帯へ一方向的になる傾向があり、強化に対抗することになる。しかし Liou and Price (1994) は強化が、一つの完全な同所的集団より、三つの隣接する飛び石モデル（三つのうち一つのみが最初に同所的）で、より簡単に生じることを見つけた。

飛び石モデルに合う交雑帯や地理的な重複のあるところでは、交配前隔離のパターンは強化説と矛盾しない。これらのパターンに対していくつかの代替的な説明（例えば生態的形質

置換。2-2)を参照)もなされるが、多くの明白な生殖的形質置換の事例がある。

クラインを示す交雑帯にそっての置換がヒタキで観察され、強化の信頼できる例となっているが、他の分類群ではまだ調査中である。同所性と異所性の区域を比較した結果、カタツムリ、ショウジョウバエ、カイアシ類、トゲウオ、カエルを含む多くの分類群で生殖的形質置換あるいは強化の証拠がみつまっている。

### 3-2) 強化のしるし (signature of reinforcement)

強化はこれまで生殖的形質置換の特徴が残りのところでのみ調査されてきた。このような特徴で強化を同定するには、種は同所的と異所的な集団あるいは地域の両方の持たねばならない。しかし同所的、異所的の二つの条件を満たさなくても、強化は移住者を交換している、あるいはそのレンジが完全に重複したような二つの集団でも生じるかもしれない。

逆に種が異所的と同所的な集団を維持している時でも、強化の特徴は交配前隔離障壁が異所的集団に広がることにより簡単に失われるかもしれない。

強化のしるしというのは、必ずしも強化を証明するわけではない。Pfennig は27年以上 *Spea bombifrons* と *S. multiplicata* の関係を調べ、二種間で交雑の頻度が減少しているのを示したが (Pfennig, 未発表)、このような時間的なデータをとることは、強化が見つかる状況を広げる可能性があり、強化を確実に示すための代替の方法となるだろう。

### 3-3) 絶滅

二集団が同所的になってもそのうちの一方が絶滅すると、強化は観察されなくなってしまふ。発端種が同所的になることは、絶滅の可能性に影響を与えるかもしれない。絶滅はいくつかの強化モデルで見つけられてきた。Liou and Price (1994) はモデルにより、一つの種がもう一つの種より数で圧倒した結果、個体数の少ない方の種は、しばしば適応値の低い雑種をつくるため、絶滅しやすいことを示した。

### 4) 交尾の手掛り (mating cue) に対する選択

強化は表面上は種間交尾に対する選択によって推進されるかもしれないが、実際は二次的接触の際にはすでに存在していた交尾の手掛りに自然選択、あるいは性選択が働く場合も含んでいるかもしれない。この選択(交尾の手掛りの選択)自体は交配前隔離の分化を推進することができる。また強力な力になり、雑種に対する選択を覆い隠す可能性がある。もしこのタイプの選択が一般的なら、推定される強化の実証例の数は過大評価されているかもしれない。ここで交尾の手掛りに対する選択が、どのように交配前隔離を促進するのかを理論研究から調べ、さらに自然界におけるこの選択の証拠をレビューする。

## 4-1) ノンランダム交尾の二つの要素

種分化や強化に関する多くのモデルでは二つの要素を持つノンランダムな交尾のシステムを考えている。一番目の要素は交尾選択（例えば交尾選好）を引き起こす一つの遺伝子座あるいは一連の遺伝子座である。二番目の要素は一番目の要素が働く手掛り（cue）（例えば雄の特徴）である。両方の要素はノンランダム交尾に必要とされているので、連鎖不平衡が二つの間にできる。したがって交尾の手掛りへの選択と雑種に対する選択のどちらが、ノンランダム交尾の進化を最初に進めるものになるのかを、両方の選択が生じるモデルにおいて決定することは難しい。しかし交尾の手掛りを分化させる自然選択を含んでいる強化のモデルでは、交尾の手掛りの選択だけで種分化に至ることができ、雑種に対する選択は単に信号への選択に追加されただけである。強化の証拠として昔から考えられてきた生殖的形質置換が存在していても、雑種に対する選択が時には交尾前隔離の分化の進化にほとんど貢献していないかもしれない。

強化の過程では、自然選択だけでなく性選択も交尾の手掛りに働きうる。強化のモデルでは、二次的接触の時に、性選択がすでに少しの分化を引き起こしていると仮定しているものもあり、ノンランダム交尾を強化する対立遺伝子がどう広がっていくかを調べている。

湖底と沖に住む二種のトゲウオは、性選択と自然選択の両方が働く状況で強化の関係を調べる好例である。沖に住むトゲウオは一般に小型で細い体をしており、底性のトゲウオは大きく厚みのある体をしている。体サイズは自然選択を受けているのみならず、交尾選択の重要な要素となっており、交配前隔離の分岐を推進させるのを助けているかもしれない（Nagel and Schluter, 1998）。性選択はトゲウオの雄の体色にも働いており、交配前隔離の発達に同様の役割を果たしているかもしれない。他の選択の力に比べると、雑種に対する選択は交配前隔離の分岐に小さい効果しか果たしておらず、強化における重要性は最小かもしれない。

交尾の手掛りに対する自然選択を確認し、強化が生まれる機会を拡大する力がどのくらい頻繁に見られるのかを評価するための最初のステップは、一つの特性に同じ方向で働いている自然選択と性選択の証拠を探すことかもしれない。鳥のさえずりのレパートリーの広さや、体サイズはそのような特性になりうるが、現実には性選択の研究では偏った特性を調べているので、自然選択と性選択が同じ方向に働いていることが分かっている例はほとんどない。

## 4-2) ノンランダム交尾の一つの要素

種分化のモデルでは、交尾選択あるいは生息地選択に関して、一つの要素だけを仮定したものがある。一つの要素の選択は分岐への直接的な選択を意味し、種分化を大いに促進する。食植性昆虫の生息地選択（例えば新しい寄主に侵入していく場合や、ジェネラリストの祖先からスペシャリストが生まれる場合）などがその例である。強化や同所的種分化の後半の段

階では、交雑に対する選択は、分岐を生じる推進力になっているかもしれない。

#### 5) 生殖的隔離の遺伝的性質

生殖的隔離の遺伝的な基盤は強化に到達する確率や速度に、容易に影響を与える。様々な理論的なモデルは、交配前隔離と交配後隔離の両方の遺伝的性質が強化にどのように影響を与えうるかを調べてきた。一方生殖的隔離の遺伝的性質に関する大部分の実証的研究は、記述的で、以下のような特別な点に焦点を合わせてきた。すなわち、生殖的隔離に関与する遺伝子の数と相対的分布（特に X 染色体と常染色体）、異型性（二型の性染色体があり、二種あるいはそれ以上の異なる配偶子を生じる生物の性）における選択的致死を引き起こす相互作用（ホールデーの法則：F<sub>1</sub> 雑種で一方の性の個体数が少なかったり、不妊の場合、それは性染色体がヘテロの方に生じる）、同じ遺伝子が、雄と雌の性的隔離の構成要素をコントロールするかどうかなどである。これらの多くのデータは、強化の過程についての理論的なモデルの予測を評価するのに利用できる。

##### 5-1) 生殖的隔離に関わる遺伝子の数と分布

理論的なモデルは、強化の生じる確率と交配前隔離をコントロールする遺伝子の数との間に、首尾一貫した関係を見出していない。実証的研究も交配前隔離に影響する遺伝子座の数について、大きく異なった数を推定している。強化の過程で雑種の不和合が生じるように、相互作用している遺伝子座の数を変えると、相互作用当たりより多くの遺伝子座をもつことが、進化に結びつきやすいという結果がモデルで得られている。しかし、この効果はそんなに大きくないだろう。一方生殖的隔離に貢献する遺伝子の染色体上の分布は、遺伝子座の数より、強化の生じる確率に、より大きい影響を与えるかもしれない。例えば性染色体と常染色体上での遺伝子の配置は、強化の可能性を変える。ショウジョウバエでは、雄限性の妊性の低下と X 染色体—常染色体のエピスタテスの組み合わせが、強化に好都合であることを示している。

雑種の機能不全が、X 染色体と常染色体上の遺伝子間、Y 染色体と常染色体、核と細胞質の遺伝子間、X 染色体と Y 染色体の遺伝子間などの有害な相互作用によって生じていることがわかっている。しかし、一方で外見上雑種不妊を引き起こしている単純な相互作用は、実際には三つかそれ以上の遺伝子座を含んでいる可能性がある。

##### 5-2) 交配前隔離と交配後隔離の連鎖

多くの理論的研究は、特に二対立遺伝子モデルにおいて、交配前隔離と交配後隔離の連鎖が強化の可能性を高めうることを示唆している。異型性では、組み替えがなく、交配後隔離

に必要とされる劣性の対立遺伝子はすぐ発現するので、伴性はこの効果を高める。強い連鎖と伴性は、交配前隔離の分岐の進化を促進するのみならず、内因的な交配後隔離の量も同様に強化しうる。

交配前隔離と交配後隔離に影響する遺伝子の連鎖は、いくつかの分類群で見ついている。*Drosophila pseudoobscura* と *D. persimilis* の場合、生殖的隔離のすべての形は、二種の間で逆位になっている三ヶ所に位置づけられた (Noor et al., 2001)。彼らはさらに、染色体の再配列は交雑している種の融合を妨げ、新しい連鎖を作ることで、強化を促進することを示唆した。Noor らの例を始め、交配前隔離と交配後隔離の連鎖が報告されている種のペアでは、一部分強化によって分化したと考えられている。しかしこのような連鎖は一般的ではなく、性的隔離と雑種不妊は様々な異所性の種では連鎖していない。

### 5-3) 交配前隔離の雌雄の要素の連鎖

かつて理論的研究では、自由な組み換えが生じていても、雌の選好性は雄への選択に呼応して進化するとされていた。しかし最近の研究では、雄の特性と雌の選好性に関与する遺伝子座の間で組み替えが減少していることが示され、これは種分化の可能性を増し、多分強化を促進するだろう。性的隔離の雌雄の要素が *Drosophila pseudoobscura* や *D. persimilis* ではつながっているが、他のショウジョウバエやガのフェロモン品種では、この連鎖は観察されない。

種間で観察される「選好」と「選好される形質」の異なる形が、同種の精子や花粉と卵との選択的な結びつきにおいて見ることができる。

## 4. Marshall et al. (2002) と Servedio and Noor (2003) へのコメント

強化の議論に交尾と配偶子利用のパターンを取り込んだ Marshall ら (2002) の仮説は、彼らも述べるように新しいものではない。食植性テントウムシのマダラテントウでも全く同じ観点から混棲地で発達しない交配前隔離が説明されている (中野, 1984, 1986; Nakano, 1985)。Marshall らの論文で興味深かったのは、強化を生じる選択が雌に対して弱まる状況は、逆に雄に対しては強まる可能性を明示した点である。マダラテントウの場合も雌の交尾様式から論じた中野 (1986) に対し、雌に対する選択と共に雄に対する選択を考慮することが必要であるという指摘があった (諏訪, 1986; 布山, 1986)。この指摘に対して片倉 (1987) は、マダラテントウの場合、混棲地の雄の繁殖成功度に大きなバリエーションが生じる可能性があるとして述べているが、これは本稿の表2の最下段、すなわち雄が多数回交尾をし、CGPがあり、雑種のデメリットが高い場合に相当する。Marshall らは雌と雄に働く選択の

方向が異なると、総体としてどうなるのかということまでは述べておらず、この点は今後研究が進むものと思われる。

Marshall らは今後の研究方向として、分岐からの時間に対する指標として遺伝距離を使い、交配前隔離の強さを CGP の強い種群と弱い種群の間で評価する Coyne and Orr (1989, 1997) の方法を提案している。このようなテストで、強い CGP を持つ同所的な種のペアーは、異所的な種のペアー間で見られるのと同じ遺伝距離と交配前隔離をもつという関係を予測することができる。一方弱い CGP を持つ同所的種のペアーは、異所的な種のペアー、あるいは強い CGP を示す同所的な種のペアーより早く、また強い交配前隔離機構を発達させるという予測も行なわれている。今後の研究を進展させる際に、実現性のある、非常に有効な方法であるといえよう。

Servedio and Noor (2003) は今まで強化の例を探す際に、最も有望な系の中で探してこなかったために多くの例を見落とし、あるいは別の原因で生じた例を誤ってカウントしているとしている。しかし、これは彼らが強化の定義を、「雑種の適応値に係わらず、種間交尾に対するあらゆるタイプの選択により、交雑している集団間に交配前隔離が付け加わること」と広くとったことにも関係している。この定義によると、雑種の表現型が両親と異なるため、分化しつつある親の集団から雑種が取り除かれる同所性種分化の後半の段階も、事実上強化と同じだとみなせることになる (Servedio and Noor, 2003; Servedio, 2004)。4) の交尾の手掛かりに対する選択の項目における、「雑種に対する選択より、交尾の手掛かりに働く自然選択や性選択の方が大きな力で、これらの選択が一般的なら、現在の強化の実証例は過大評価されている」という記述などは、強化の定義の違いを反映している部分が大いといえよう。さらに彼らは、自然選択と性選択が同方向で働いているところで強化を探すことを提案しているが、二つの選択の働く通常の方を考慮すると、これは極めて難しいのではなかろうか (4-1 参照)。それよりも理論的な研究が全く考慮していない Marshall らによる交尾様式と精子利用のパターンからのアプローチの方が、実証的研究を行っている研究者にも、より有益であると考えられる。また Coyne and Orr (2004) は、同所的な集団間で交配前隔離がより強いことを、強化以外で説明しようとする代替説のレビューをおこなっているが、この点についても別の機会に触れたい。

最後に強化がどのようなメカニズムで生じるのかを示した Ortiz-Barrientos et al. (2004) の成果に簡単に触れておく。北米のショウジョウバエ、*Drosophila pseudoobscura* と *D. persimilis* は自然界で交雑し、不妊の雄を生む。異所性の *D. pseudoobscura* の雌は、交尾の際、雄の識別が弱い (基本的な交尾識別 basal mating discrimination と呼ぶ)、*D. persimilis* と分布が重なる同所性の *D. pseudoobscura* の雌は強い交尾選択 (強化された交尾識別 reinforced mating discrimination と呼ぶ) を示し、交尾識別に関して強化が生じているといえる。

Ortiz-Barrientos らは *D. pseudoobscura* において、(1) 同所性集団の雌における高い交尾識別が、優性の性質として  $F_1$  雑種（同所性集団と異所性集団の交雑により生じた雑種）に遺伝すること、(2) 基本的な交尾識別と強化された交尾識別は、遺伝的構成が異なっていること、(3) 強化された交尾識別は匂いに基づき、基本的な識別で使われた雄による求愛の歌とは異なることを見つけた。彼らの結果は 5) の生殖的隔離の遺伝的性質の項目に、最新の成果を加えたことになる。我々はこれまで強化という特定の形質（色や嘴の長さ）が、異所的集団でより大きく異なるというイメージを持ち続けてきたので、特に上記 (3) の、強化により新しい識別のシステムが発達するという結果は、強化のイメージを根底から変えるものであり非常に興味深い。

謝辞 本研究は1993年、1994年度広島修道大学総合研究所の調査研究「近縁種の混棲地における生殖的隔離機構の解明」の研究成果の一部である。

#### 参 考 文 献

- Albuquerque, G. S., Tauber, C. A. and Tauber M. J. (1996) Postmating reproductive isolation between *Chrysopa quadripunctata* and *Chrysopa slossonae*: Mechanisms and geographic variation. *Evolution* 50: 1598–1606.
- Butlin, R. (1987) Speciation by reinforcement. *Trends in Ecology and Evolution* 2: 8–13.
- 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) Reinforcement, In *Speciation*, edited by Coyne, J. A. and Orr, H. A. pp. 353–381. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Futuyma, D. J. (2005) *Evolution*, Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- 布山喜章 (1986) ドロソフィリストの感想. *Networks in Evolutionary Biology* 3: 9–11.
- Hatfield, T. and Schluter, D. (1999) Ecological speciation in sticklebacks: Environment-dependent hybrid fitness. *Evolution* 53: 866–873.
- 片倉晴雄 (1987) 中野論文を読んで. *Networks in Evolutionary Biology* 4: 50–52.
- 片倉晴雄 (1996) 動物における種分化の機構. 岩槻邦男・馬渡峻輔編集 「バイオディバーシティ・シリーズ 1. 生物の多様性」 pp. 190–216 裳華房
- Liou, L. W. and Price, T. D. (1994) Speciation by reinforcement of premating isolation. *Evolution* 48: 1451–1459.
- Marshall, J. L., Arnold, M. L. and Howard, D. J. (2002) Reinforcement: The road not taken. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 558–563.
- Nagel, L. and Schluter, D. (1998) Body size, natural selection, and speciation in sticklebacks. *Evolution* 52: 209–218.
- 中野 進 (1984) 生殖隔離機構の強化について. *系統と生態* 13: 46–64.
- Nakano, S. (1985) Effect of interspecific mating on female fitness in closely related ladybirds (*Henosepilachna*). *Kontyu* 53: 112–119.
- 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.
- Noor, M. A. F., Grams, K. L., Bertucci, L. and Reiland, J. (2001) Chromosomal inversions and the reproductive isolation of species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA* 98: 12084–12088.

「生殖的隔離の強化」に関する最近の研究について

- Nosil, P., Crespi, B. J. and Sandoval, C. P. (2003) Reproductive isolation driven by the combined effects of ecological adaptation and reinforcement. *Proceedings of the Royal Society of London Ser. B* 270: 1911–1918.
- Ortiz-Barrientos, D., Counterman, B. A. and Noor, M. A. F. (2004) The genetics of speciation by reinforcement. *Plos Biology* 2: 2256–2263.
- Servedio, M. R. (2004) The what and why of research on reinforcement. *Plos Biology* 2: 2032–2035.
- Servedio, M. R. and Noor, M. A. F. (2003) The role of reinforcement in speciation: Theory and data. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34: 339–364.
- Sota, T. and Kubota K. (1998) Genital lock-and-key as a selective agent against hybridization. *Evolution* 52: 1507–1513.
- 諏訪将良 (1986) 好色肉体派の雄といえども. *Networks in Evolutionary Biology* 3: 7–8.