

CHAPTER 1 Species: Reality and Concept

文責：木村

帝国軍艦「ビーグル号」にナチュラリストとして乗り組み航海をしたとき、南米大陸に生息している動物の分布や、過去に大陸に生息していた生物から現在生息している生物にいたるまでのつながりについて、いくつかの事実を知って私は大いに衝撃を受けた。それらの事実から、種の起源がおぼろげながら見えてくるのではないかと思えたからだ。種の起源、それはわが国きってのある偉大な哲学者が言ったように、まさに神秘の中の神秘である。(Darwin 1859)

「種の起源」の出版以降、生物学者たちは連続的な進化のプロセスと不連続な実体(すなわち“種”)とを結びつけることに苦戦し、失敗してきた。ダーウィンの死後 120 年たった今日、種とは何であるのか、そしてそれはどのようにして生じるのか、私たちは合理的な図式を描くことが出来る。

最初のギモン

- ・ “種”は実在するのか？ 生物の本質は本当に不連続なものなのか？
- ・ 種が実在するとして、どのようにして種を定義するのか？
- ・ なぜ“種”は存在するのか？ どのような生物や環境の特性が、はっきりと区別できるグループに分けられるような性質を生み出すのか？

The Reality of Species

いわゆる「種の問題」は、以下の 2 つの選択肢まで集約できる。

- ・ 「種」は本質的な実体なのか
- ・ あるいは単に人間の頭の中の理論的な構造概念なのか (Mayr 1982)

例えば人間を考えると、ヒト *Homo sapiens* という一種にされているが、明らかに地域間で形質に差がある。この不連続性は「種」ではないのか？ けど、最近では世界中をヒトが移動し、国際結婚も増えて、この差はどんどん消滅してゆくだらう。こうなった場合には、どこで区切りをつけたらいいのか？

「種」というものの実体に懐疑的な生物学者たちの言い分

- ・ 種の問題というものは、生物学的議論ではなく、もはや言語学や神経学的なメカニズムによって生じるものだ。
- ・ 種分化は漸進的に進行するものであり、不連続な「種」の実態はそれに矛盾する

本書では、生物は多数の不連続なグループ(いわゆる「種」)を形成しており、「種」は実際するという立場をとっている。

以下では、有性生殖をするグループ、無性生殖をするグループ、そしてその両方を行うグループに分けて、「種とは主観的なものなのか、客観的なものなのか」を決定する手助けとなるいくつかの手法とその結果を紹介する。

Sexually reproducing eukaryotic taxa 有性生殖する真核生物

1. 「常識」だから

「種」は実在する。なぜならみんなそう思っているから。誰もタカとカラスのあいだに連続体が存在するとは思わないでしょう？

2. 俗名と学名の一致

生物学の教育を受けていない原住民に、その土地の動植物リストを作ってもらおう(俗名)。これと最初の分類学者が命名した学名とが一致するかどうかを調査する。

俗名 学名が一对一の関係：バックグラウンドの異なる人が、同様のユニットに生物を区分している 種の実在の強い証拠

一つの俗名が複数の学名を含む (underdifferentiation): 異なる学名がつけられた種が互いによく似ていたり、隠れた形質をもっていたりする場合には、種の実在の証拠とみなされる

複数の俗名が一つの学名に含まれる (overdifferentiation): 一貫してこのような関係が見られたら、種の実体に対する反証となる。
結果は、多くの地域で俗名と学名はおおむね 1対1 の関係を示し、それ以外は underdifferentiation の関係がほとんどだった。

(証拠の補強)

- ・ 形態的な不連続性と、DNA 配列の不連続性はおおむね同時に起こる
- ・ 繁殖期になると、雌は人間によって「同種」と判断されている雄と配偶する。
- ・ 花粉媒介者、偏性寄生生物なども優秀な「分類学者」だ

3. 統計的なクラスターの同定

判別関数分析、主成分分析などにより形態的な複数の母集団の不連続性を検出する DNA シーケンスにより、配列の不連続性を検出する 形態の不連続性と一致するかどうかなど。

Mayr が 838 種(とされている)の植物についての形態的、遺伝的分析の結果をまとめた。

616 種 形態的に簡単に不連続なグループに分類できた。

53 種 染色体の分析から異質倍数体、同質倍数体、同胞種であることが分かった。

50 種 単に染色体の異数化や異常発生の個体であることが分かった

72 種 真に「problematic」な集団だ・・・。

(交雑群、倍数体と祖先種との交配で生じた子孫、クローン etc)

雑種が生じていること自体は、かならずしも種の不連続性の反証とはならない。

たいてい雑種は何らかの障害をもっているから

交雑が生じる分類群はとても珍しい(植物では全体の 6-16%の属で交雑を生じる種を含む)

とはいえ、植物の分類群の中には動物に比べてはっきりと区分しづらい分類群がある。

配偶システムの多様性(自家受粉、アポミクシスなどを含む)

種の境界をぼやけさせる

しかし、有性生殖する生物(動植物の大半を占める)は、不連続なグループに落ち着いた。これは、種が実在するという大多数の生物学者たちの直感的な洞察を裏付けた。

Groups with little or no sexual reproduction ほとんどあるいはまったく有性生殖しないグループ

Species Concepts

Mayr が「生物学的種概念」を最初に提出したのが 1942 年。最近 20 年で種概念に関する議論は激しくなった。ざっと数えても少なくとも 25 の種概念が提唱されている。

種の定義、概念に関する議論がまだ続いている理由は・・・

- ・ 実際の生物に適用された時に、曖昧さが概念が存在しない
- ・ この曖昧さは進化の過程そのものからもたらされる。つまり種は他の種から発生する
- ・ たとえどのように種を定義しても、どこかで矛盾が生じる(あちらを立てればこちらがたたず)

⇓
有性生殖、無性生殖、そしてそのどちらの生殖様式ももつ生物の
全てを包括する一つの種概念など存在しない。

目的にあった種概念を適用すればいいんじゃない?

(人が種を定義する目的)

分類学的な手法で、分類する手助けをする。

我々が自然界で目にする不連続体に対応させる。

自然界でどのようにして不連続体が生じるのかを理解する手助けをする

生物の進化の歴史を描写する

生物の最大可能数に応用する

The biological species concept (BSC) 生物学的種概念

「種とは、生理学的な特性により他の類似の集団との交配を禁じられ、集団内では完全に繁殖が可能な個体の集合のことである」(Dobzhansky 1935)

「種とは、実際にあるいは潜在的に相互交配する自然集団のグループであり、他の類似の集団から生殖的に隔離されている」(Mayr 1942)

著者らの見解

「種は、しっかりとした、しかし必ずしも完全ではない生殖的隔離によって特徴付けられる」
(制限された遺伝子の交換は認める)

Mayr (1963) は

種をどう識別するか…「調和して共働する遺伝子プールを共有しているかどうか」

種をどう定義するか…「生殖隔離が働いているかどうか」

これに対する批判：生殖隔離を基準とした BSC は、共通した遺伝子プールとみなされる「種」を必然的に伴わない。なぜなら後者は生殖隔離が無くても維持されるから。

例)局所的な分断性淘汰

例えば 2 つの極端な生息地や資源を利用する個体に有利に働く選択が、局所的な適応により遺伝子が異なる 2 つのグループを生じさせ、維持させる。選択を受けない遺伝子は自由に交換できたとしても。

しかしこの見解は正しくない。なぜなら有性生殖する集団では、遺伝子の流動を食い止める障壁が無かったら。この遺伝的にはっきり区別される不連続集団はやがて融合してしまう。



遺伝的に別個の集団が同所的に安定して共存するためには、隔離障壁が必要

他の集団との遺伝子の交換の障壁となる生物学的な特性を「isolating barrier(隔離障壁)」
(表 1.2)

注)「自然選択」が種を独立に維持する障壁として働いていることを意味するのではない。
障壁は自然選択の直接の対象ではなく、進化的な分岐の偶然の副産物である

多くの場合、上記のような強い分断性の淘汰は(ホストレースなど)種分化を引き起こす外的な雑種の生存力の低下を伴う。

分岐を生じさせる選択圧がかかる前に隔離障壁が存在していなければならないと主張しているわけではない。



著者らの主張:「生殖隔離」がどのようにして生じたかを解明することが、種分化の謎を解くカギ!

Dobzhansky、Mayr 等の BSC 支持者たちと異なる点

- ・ 同所的な進化的分岐は、その前に生じる隔離障壁の進化を要求しない。
- ・ 調和して共働する、共通した遺伝子プールを必ずしも形成しない。

混乱を防ぐため、以下に著者らの提唱する BSC に対するいくつかの疑問を取り上げる。

1. BSCの基準のもとで「種」とみなされる前に生殖隔離が完成していなければならないか

BSC に対する古くからの批判：近縁種間で完全な生殖隔離が見られる種はほとんど無い。

- 近縁種との交雑を生じない分類群を「good species」と言ったりしていた。
- 外見では雑種に見えなくても、近年の分子分析の発展によって交雑は以前考えられていたものよりもずっと頻繁である。

BSC 支持者らの見解

- ・ Mayr (1963) : 生殖隔離がまだ完全ではなかったとしても、種分化のプロセスが不可逆になった時に「種」のレベルに達する。両親種の不連続性を阻害しない程度までなら交雑を容認する。
- ・ Dobzhansky (1951) : 2 つまたはそれ以上のメンデル集団が同所的に共存できる条件は、集団間の遺伝子の交換が自然選択によってコントロールできる程度までに生殖的に隔離されていること
- ・ Grant (1971) : たとえ異種間交配の不可能性が高いレベルで保証されていても交雑や遺伝子流動は生じ得る。これらの交雑の結果は種の異質性に影響を及ぼさないものもある。

- Wright (1978): 戻し交配がたとえ生じていても、漸次に種が移り変わってゆくタイプは、はっきりと両種の性質が異なるタイプに比べて少ない。雑種に対して相当な選択圧がかかっていると仮定すると、種の完全性は崩壊しない。

著者らの見解

- 隔離の強度が強ければ強いほど両集団は「種っぽく」振舞う。「種」のレベルにあるかどうかはそのような Sliding Scale を含む。「種であるかないか」の線引きは、ある程度主観的にならざるを得ない。

しかし、多くの進化学者たちは BSC が客観的な概念だと認めさせるために、遺伝子流動に対するガイドラインを多数提供してきた。

例) 遺伝子浸透によって導入された変異 > 突然変異によって導入された変異 種の境界はかすむ
 遺伝子浸透によって導入された変異 < 突然変異によって導入された変異

その個体群は「good species」の基準を満たす

これは明らかに間違っている。なぜなら浸透してきた遺伝子を排除する「選択」の効果をまったく考慮に入れていない。

【まとめ】

種分化の研究のゴールは、どのようにして共存する集団が生じるようになったのかを理解することであり、分類学者がそのような分岐した集団を種とみなすかどうかは重要ではない！

2. 「生態学的な差異」はBSCの構成要素とはならないの？

著者らは種の問題を

「はっきりと区別できる複数の集団の同所的共存機構の解明」と捉えてきた

共存機構の捉え方：

生態学者 最低限の生態的な差異（ニッチの差が最低限保証されること）

進化学者 生殖的な隔離障壁

どうして種を「共存を可能にするのに十分な生態的差異を持つ、生殖的に隔離された集団」と定義しないのか。

Van Valen (1976) の生態学的種概念：「種は、異なる適応域を占める」

Sewall Wright (1982) の生態学的種概念：「種は、適応地形の山の頂上に位置する」

各々のピークは不連続なニッチを示す

確かに生態的な差異は、非常にもっともらしい共存に対する説明である。しかし経験的には非常に検出しづらい。



著者らの見解：ニッチの差は、種の定義と言うよりはむしろ種の存続に、より強く関連する。

生殖隔離と生態的な差異のあいだには必ずしも相互関係が無くても良い。逆にいえば、生殖的な隔離を欠く生態的な差は、やがて融合する。

しかし、生態的差異は種分化において明らかに重要である。なぜならそのような生態的差異は、それ自体遺伝子流動を制限する障壁となるから。(生息地の隔離や他の障壁の進化を促進するような選択を生み出すことを通じて)

生殖隔離機構と生態的な差異による共存機構は一致することが多い

このことは次のような状況で見られる

異なる自然選択圧が、遺伝子流動を減少させる適応と種の共存を許す適応とを同時にうみだすとき。

- 生息地の隔離 異なる生息地に適応した 2 種は空間的に交雑が妨げられる。
- 外因性の接合後隔離 異なるニッチに適応した 2 種は、親種に比べて生態的に劣位な雑種を生む

共存を可能にしている生態的差異が、後の遺伝子流動に対する障壁の進化を促す時

・生態的な要因により交雑は不利になる 同所的種分化や生殖隔離の強化の重要な要素である「配偶者の識別」を発達させる。

新たな倍数体の誕生は、生態的な変化をしばしば伴い、祖先種との共存を可能にする。

3, 生殖隔離は遺伝的なものでなければならないか

地理的な障壁は？

地理的な隔離は遺伝子流動を妨げ異所的種分化を促進する。

But 隔離の障壁ではない

- 分類群間の生物学的な差異を伴わない
- それ自体は同所的分類群間の遺伝子流動を妨げない

障壁は遺伝子によって規定されているものなのか？

おおかた遺伝子によって規定されている

例外)「感染性種分化」: 寄生細菌の働きがホスト間の雑種の生存不能を引き起こす

「文化的種分化」: 托卵する鳥では、ホストがちがうと異なる刷り込みがされる

「非遺伝的な長期的種分化」: 17年ゼミ、カラフトマスなど(第4章、第5章)

「同質倍数性」: 遺伝子の配列には差はないが、染色体数が異なる。

4, 生殖的に隔離されているかを確かめなければならないか

実際に野外での交配頻度を確認しなくても生殖隔離の有無は推測できる。

- 形態 棘条数や生殖器形態などの形態的特徴の差が集団間で固定されている
- 染色体 染色体の逆位が固定されている
- 分子形質 分子マーカー等を用いて検証できる
- 人工交配実験 実験室で生存 or 繁殖不能だったものは野外でもそうでしょう

5, BSCは種分化を「気まぐれ」にするのか(生殖隔離は偶発的に形成されるのか)

異所的な種分化 生殖隔離の形成は分断された個体群の進化的変化の副産物
(進化的アクシデント)

この「アクシデント」という考えは、種は自然選択の直接の対象であるという概念に反する
この「選択」自身が隔離を引き起こす

「選択が隔離を増大させる」というアイディアは Modern Synthesis(統合、総合、ジンテーゼ)の創始者らによって精練されてきた。彼らは隔離「機構」を共通適した遺伝子プールを保存する「方法」としてとらえている。

Dobzhansky は隔離の障壁を単なる進化の副産物であるとは認めたがらない。

「(生殖隔離の)強化」こそが種分化の最終ステップであると信じていた。

6, 種分化は可逆か

明らかに、多くの障壁は可逆である。種分化の過程で2つの good species は一つに融合し得る

- 生息地の隔離、時間的 or 性的隔離、外因性の接合後隔離は環境の変化に伴い減衰し得る
例: 人間の生息地改変により交雑群が形成された事例 アヤメ、シクリッドなど
人間による移入種の持ち込みにより交雑が起こり絶滅した事例

しかし内因性の不和合性は元に戻すことが難しい



BSC は進化の潜在性をあらわす「予測的な」概念であると解釈されていることがある。この考えはもし生殖隔離が完全で、かつ不可逆である時には正しい。

しかし BSC は「現時点で」作用している隔離障壁について考慮されているだけで、その永続性については触れていない。

Advantages of the BSC 生物学的種概念の利点

形態学的種概念が主流だった時は、同胞種を区別することが出来なかった。Mayr(1942)はこの点を強調。

他の種概念は不連続体を認識し、識別するには役に立つ。しかしなぜその集団が不連続なグループになったのかについては何ら造詣を与えない。

- 系統学的種概念: なぜ系統樹の先端が別個のものになったのかは分からない
- 表形 or 遺伝子型クラスター種概念: どのようにして別個のクラスターが生じたのか、何が融合(ギャップの消失)を妨げているのかについては何も教えてくれない

Problems with the BSC 生物学的種概念の問題点

1. 異所的な分類群

完全に異所的で生存力も繁殖力もある雑種を形成できる集団をどのように扱うのか。

例1) ヨーロッパアカシカと北米ヘラジカ(どちらも学名は *Cervus elaphus*)

これらは分布域の重複がなく、サイズと色が異なっている。

この違い(遺伝的なものと仮定)が同所的にも維持されるのか、遺伝子の交換をせずに共存できるのかは知らない。

例2) アフリカの断層湖(rift lake)のシクリッド

雄の婚姻色の違いで別種と判断された多くの異所的集団。これらが同所的にも交雑しないのかどうかは不明。

移動を行う集団では・・・

移動によって交配の可能性があるものは、種として扱うかどうかを判断する手助けとなる。

例) 人種は本来異所的な集団 移動によって自由に交配可能

交配実験による検証

実験室(温室)内で内因性の発育障害のために生存力 and/or 繁殖力が失われたものは、野外でも生存 and/or 繁殖不能

別種
⇓

人工的な交配実験では異なる生物学的種に属することを決定することは出来るが

同じ生物学的種に属するかどうかを決定することは出来ない。

➤ 実験室や温室では生存 and 繁殖可能な子孫を残すのに、野外では雑種が見られない分類群は数多くある。

例) ライオンとヒョウ 動物園では雑種を形成

人為環境では交配前隔離が明らかに減衰する!

2. 交雑と遺伝子浸透

種の問題を引き起こす最も重大な原因は natural hybridization だ。

著者らの見解: 生殖隔離は完全でなくても良い。低頻度の交雑なら問題ない

【交雑にまつわる種々の問題】

いつ起こった交雑なのか?

現在見られる遺伝子の多型(異なるアレルの集団間の共有)は、現在交雑が起きていることを表すのか、過去の交雑の結果なのか、あるいは交雑など起こっておらず、単に過去の多型の残留なのかを判断するのは難しい

異所集団と同所集団で共有するアレルを比較することである程度予測可能

「交雑」現象の過大評価

交雑: 異なる分類群間の交配により雑種個体(F_1)が形成されること

浸透: F_1 雑種が掛け橋となり(親種との戻し交配を通じて)分類群に他の分類群の遺伝子が浸透していくこと

交雑は高頻度で生じるが浸透は制限されている、という状況もある

状況1) 雑種雌が繁殖力をもたない場合 内因性の接合後隔離

状況2) 鳥類の研究(ガラパゴスフィンチの例)

雑種は内因性の不妊性や生存不能性をもたないものもある

浸透は外因性の生存 and/or 繁殖不能によって妨げられている



交雑を生じる分類群が不連続性を維持していることは、交配後隔離の存在を示唆している!

【交雑帯での研究】

交雑帯において、雑種はたいていは適応的でない

雑種の存在自体が大量の遺伝子の交換を示唆しているわけではない。(次章)

遺伝子の大部分は種をまたいで移動できない。

分岐するように選択を受けている(適応度の低下を引き起こす)遺伝子と連鎖しているから



このような浸透の欠如は、アロザイムのクラインで見ることが出来る。

➤ アロザイムの頻度は交雑帯を横断するとき0%から100%へと急激に変化する接触域以外では遺伝子の交換がほとんどないことを示唆

【交雑が重大な問題だと結論付ける前に考えなければならない要因】

1. 現在見られる交雑の大部分は、人為的な生息地の攪乱の結果であるかもしれない
 2. 交雑は進化の途中経過であるかもしれない
 - 同所的種分化と強化の過程では、2 つのはっきりと区別できる形態の中間的な個体が出現する。しかしこの中間的な形態は隔離が完全であれば次第に消失するし、そうでなければ一種に融合する。
 3. 雑種とされていたものは、単に可塑性の地理的変異体 or 局所状態への適応より生じた非遺伝的な変異かもしれない
 - 植物の形態は、環境の違いによって劇的に変化する。
3. 完全にあるいは部分的に単為生殖する分類群

BSC は明らかに、有性生殖をほとんどしないグループを扱うのには不適である。

【最近の細菌の研究】

不連続な細菌のグループは、生態的同位関係にあるクローンに働く自然選択の結果維持される。
凝集性種概念、生態的種概念が細菌の分類群を扱うのにはふさわしい。

4. 化石や保存された標本をどう扱うか

表現型の不連続性から生殖隔離の有無を推測する

形態的に変異のある異所的な標本を識別するには・・・

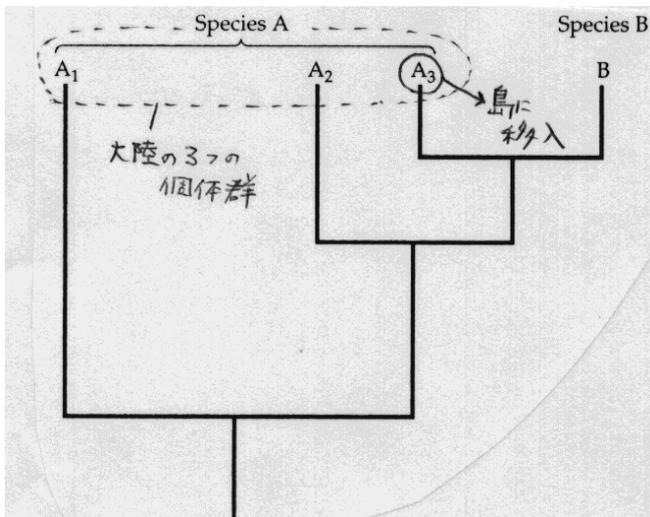
中間地点の標本が漸進的な形態変化を示す 同種を示唆

中間地点の標本にはっきりとした地理的不連続性がある 別種を示唆

5. 進化の歴史をゆがめること

BSC は進化的な歴史をゆがめることがある、と系統分類学者からの強い批判を受けている
同じの生物学的種に属する個体群どうしよりも、
異なる生物学的種に属する個体群との方が近縁であるという状況が起こりうる。

【進化的系統と BSC に基づく種が異なる例】



A₃が大陸から島に移入

島で強い淘汰圧がかかり急速に種 B が分化

種 B が再び大陸に移入したときには、A₁₋₃いずれとも生殖隔離が働いている

A₃個体群はA₁、A₂とよりもBと近縁



種 A は「側系統群 (偽系統群)」

BSC の使用をこのような理由で避けることを「側系統の脅威」と呼んでいる

Harrison (1998) の回答

「もし我々が種を隔離あるいは凝集性によって定義し、系統的な排他的ユニットであるという仮定を置かなかったとしても、種に側系統群を含めることが歴史を誤り伝える事にはならない」

A₁₋₃ は隔離の障壁を持たない 遺伝子流動はこれら 3 個体群を均質化する

(= A₃とBとの近縁関係を示す系統を破壊する)

[A₁, A₂, A₃] が一つの系列、Bがもう一つの系列という 2 叉に分かれた系統樹をいずれは構築する。



進化の歴史は直接見ることは出来ない。復元するしかない。
後に系統分類学によって復元される歴史は、実際には BSC と一致する

個体群間の遺伝子流動は、個体群間の隔離を進化させるよりも急速に、個体群の進化的歴史を消し去ってしまう。個体群の歴史を復元することが出来るのは、個体群間にはっきりとした不連続性がある、遺伝子の交換がごく稀にしか起こらないときのみである。

DNA 分析から進化の歴史は復元できるのか？

各々の遺伝子は独自の進化的歴史を持っていて、それは必ずしも他の遺伝子や個体群そのものの進化的歴史と一致しない。

- ・ 側系統群であると判断された種の多くは、単一の mtDNA 遺伝子を用いて判断されている。mtDNA は核 DNA とは異なる遺伝様式を持つ
 - mtDNA 単独では、残りの遺伝子座の状態を反映しない
- ・ 単一の遺伝子座のみの用いた判断では、過去の多型現象が派生分類群にも残っている時や、遺伝子流動が個体群の歴史を消滅させた時などは、正確に個体群の歴史を反映できない。

Why Are There Species なぜ種はあるのか

種分化の研究は同所的な集団間の不連続性が生じる起源を暴くかも知れないが、なぜこのような不連続性が必然的なものかについては説明できない。

生物や環境のどのような特性が不連続性を必然的に生み出すのか？

「種はなぜあるのか」という問いは非常に抽象的で答えのない問題かもしれないが、大変重要である。でもこれまでこの問いは無視され続けてきた。

唯一の広範な考察は Maynard Smith and Szathmary (1995) によるもの

1、種とは、生命的物体の自己組織特性 (self-organizing properties) によって形成される不連続な「安定状態」であるから

多くの適応は自然選択の結果ではなく、生命分子の自己組織特性の結果生じるという「構造主義」の学派と関連した考え方。

- ・ 「安定状態」の起源については触れていない
- ・ 一時的な不安定性がもたらす「適応の谷」が生じた後に形成される、新たな「安定状態」の起源について説明できない。

2、種とは不連続な生態的ニッチを埋めるものであるから

不連続なクラスターを、資源を利用する方法の本質的な不連続性の結果と捉えている。

- この生態的な説明はトレードオフの必然性とも関連している

ある方法で適応することは他の方法では適応できなくなることを指す

このようなトレードオフが分断性の淘汰を生み出す

注) 前述したようにこのメカニズムは生殖隔離と完全に独立ではない

3、生殖隔離は進化的分岐の必然的な結果であるから

この説明は有性生殖を行う生物に限定されたものであるが、分岐進化は十分な時間を与えられれば生殖隔離を生みやすいという事実を根拠にしている。

この隔離が同所的な分類群の永続的な共存や、将来の進化的分岐を許す。

最近の理論モデル (第 4 章) は、有性生殖するグループでは、同所的な種の共存には、不連続な資源への適応を伴う同所的種分化の最初のステップとして、生態的な説明が少なくとも部分的には不可欠である。と示唆している。

Table 1.1 生物学的種概念および最近提唱された代わりの種概念

概念の根拠	概念	定義
1. 交配	生物学的種概念 Biological Species Concept (BSC)	種とは、他の集団から生殖的に隔離された互いに交配できる自然個体群のまとまりである。(Mayr 1995)
2. 遺伝的な or 表現形のまとまり	遺伝子型クラスター種概念? Genotypic Cluster Species Concept (GCSC)	種とは、形態的にあるいは遺伝的に区別できる、他のクラスターとの中間的なものがほとんどあるいは全くない、個体のまとまりである。(Mallet 1995)
	認知種概念? Recognition Species Concept (RSC)	種とは、共通の受精システムを持つ(両親から生じた)個々の有機体の、もっとも包括的なまとまりである。(Patterson 1985)
	凝集的種概念 Cohesion Species Concept (CSC)	種とは、内因性の凝集メカニズムを通して、表現型がまとまるポテンシャルを持った個体の集まりである。(Templeton 1989)
3. 進化的まとまり	生態的種概念 Ecological Species Concept (EcSC)	種とは、ある極小の適応域を占める一つの系統枝(あるいは近縁の系統枝のセット)である。その適応域は他のどんな系統枝の適応域からも異なり、適応域外のすべての系統枝とは独立して進化する。(Van Valen 1976)
	進化的種概念 Evolutional Species Concept (EvSC)	種とは、他の類似の系列からの独自性を維持し、独自の進化的傾向と歴史的宿命を持つ、単一の祖先 - 子孫個体群の系列のことである。(Wiley 1978, Simpson 1961 を修正)
4. 進化的歴史	系統学的種概念 1 Phylogenetic Species Concept 1 (PSC 1)	系統学的種とは、これ以上単純化できない(基本の)有機体のまとまり(クラスター)である。他のそのようなクラスターからは分析上ははっきりと識別でき、クラスター内では祖先や家系の父系パターンが存在する。(Cracraft 1989)
	系統学的種概念 2 Phylogenetic Species Concept 2 (PSC 2)	種とは共通祖先を持つ最小の(排他的な)単系統のグループである。(de Queuroz and Donoghue 1988)
	系統学的種概念 3 Phylogenetic Species Concept 3 (PSC 3)	種とは、互いの遺伝子がグループ外のどんな有機体とよりも最近に合着する、基本の、排他的なグループ。グループ内には排他的な集団を含まない。(Baum and Donoghue 1995; Shaw 1998)

Table 1.2 生殖的な隔離障壁の分類

・ 交配前隔離障壁 ・

他種の個体との精子の移送や受粉が起きる前に遺伝子流動を妨げる隔離障壁

A. 行動的隔離（性的隔離とも）

他種の個体間での“交配の誘惑”の欠如をもたらし、最初に起こる求愛や交接をさまたげている全ての差異を含む。

B. 生態的隔離

主として種の「生態」における違いに基づく隔離。つまり局所環境への適応の直接的な副産物である障壁。

1. 生息地の隔離

種は、同じ地域に生息する場合に異なるハビタットを占める遺伝的、生物的な性癖がある。このように繁殖期のあいだ空間的に分離していることで遺伝子交換を妨げられたり制限されたりする。このような隔離は異なった適応、異なった選好性、競争、あるいはそれらの要因の複合作用によって生じ得る。

2. 時間的隔離

同所的な分類群間の遺伝子流動は、それぞれの分類群が違った時期（時間）に繁殖することで妨げられる。

3. 花粉媒介者（ポリネーター）による隔離

被子植物種間では、花粉媒介者との相互作用が異なることで、または単一の花粉媒介者であっても花粉を輸送する体の部位が異なることで、異種間の遺伝子流動は減少する。

B. 機械的隔離

生殖（器の）構造の不和合が生み出す、異なる2種間での正常な交接や受精の阻害。この不和合性は、雌雄の生殖器の機械的な適合性を欠くこと（構造的な隔離）あるいは異種の生殖器では交配の適切な刺激が生じないこと（触覚的な隔離）が原因で生じる。

C. 配偶システムの“隔離”

不完全な、あるいは完全な自家受精（オートガミー）や子孫の無性生殖（アポミクシス）の進化は新たな分類群や系統枝セットの創造の原因となる。第6章で触れるように、これはこの表中の他の隔離障壁と並列ではない。

・ 交配後接合前隔離障壁 ・

精子や花粉が移送された後だが、受精は起こっていないときに働く隔離障壁

A. 交接行動の隔離

交接中の個体の行動が、正常な受精を許すには不適切であること。

B. 配偶子の隔離

移送された配偶子が受精の効力をもたないこと。

1. 非競争的な配偶子の隔離

異種の個体間での一回の受精における、異種配偶子の移送や貯蔵、受精に際する内因的な障害

2. 競争的な配偶子の隔離（同種の精子や花粉の優先）

受精に際し、異種配偶子は同種配偶子との競争下では適切に移送されたり、貯蔵されたり、使われたりしない。

・接合後隔離障壁（雑種の繁殖不能 or 生存不能）

A. 外因性

生物的、あるいは非生物的な環境により生じる接合後隔離

1. 生態的な生存不能

雑種は正常に発生するが、適切な生態的ニッチを見つけることが出来ないために生存力が低下する。

2. 行動的な繁殖不能

雑種は正常な配偶子形成をするが、配偶者を獲得することが出来ないために親種よりも繁殖力が低下する。たいていは、雑種は中間的な形質や求愛行動を持つために、魅力がなくなってしまう。

B. 内因性

雑種の発生上の障害が影響する、環境とは比較的独立した交配後隔離

1. 雑種の生存不能

雑種は完全に、あるいは部分的に致死性をもち、正常発生が困難である。

2. 雑種の繁殖不能

a. 生理学上の不稔性

雑種は生殖システムや配偶子の発達に際して障害をもつ。

b. 行動上の不稔性

雑種は適切な求愛行動を不能にする神経学的、生理学的外傷を持つ。
