

CHAPTER6 Behavioral and Nonecological Isolation

~行動・非生態的隔離~

担当：佐藤

環境へあまり直接的に関わらない性淘汰とより強く関わっていることから、ここでは、行動的隔離、機械的隔離、交配後受精前隔離、配偶システムの隔離を“非生態的”なものとして考え、以下で扱っていく。

最初に配偶システムの隔離について扱う。多くの生物学者が配偶システムを隔離障壁として考える。我々は交雑レベルの変化が種分化に重要な影響を与えるかもしれないが、それらは生殖隔離を引き起こさないという問題を取り上げ、議論していく。

Mating System "Isolation" ~配偶システム隔離~

生殖隔離障壁のリストにはしばしば“配偶システムの隔離：配偶システムの変化による二つのタクサ間での遺伝子流動の減少”が含まれる。もっとも頻繁に引用される障壁は自家受粉や無性生殖への変化に関わるものである。これらは個体間の遺伝子流動を減らすので、個体群や種間の遺伝子流動もまた減少すると仮定する。

“自家受粉は花粉経路での個体群間の遺伝子流動を制限するため、繁殖における差異を強調させ、種の隔離をサポートする。隔離機構のリストに加えられるべきだ。” ~Levin, 1978~

“自家受粉の進化は明らかに交配前障壁に貢献するもの。それはまた、受精前隔離の発達を加速させるものであるかもしれない。” ~Fishman and Stratton, 2004~

しかし、自家受粉や無性生殖は実際には隔離障壁としては働かない。それはこの配偶システムが異なるタクサ間の遺伝子流動を邪魔するように、同じタクソンの個体間においても遺伝子流動を邪魔するためである。たとえば、完全に自家受粉、あるいは無性生殖をする個体のセットは生物学的な種を構成しない。それらはそれぞれが遺伝的に系統を隔離する“微細種”のようなものである。それぞれの自家受粉者は他の自家受粉者と隔離されており、交雑種と同じような関係である。一時的な自家受粉、もしくは無性生殖でも同じであり、タクサ内の遺伝子流動はタクサ間と同じくらい減少している。それゆえ、これらの配偶システムにおける変化は隔離障壁でも種分化の要素でもない。

配偶システムにおける変化は隔離障壁を生み出さないが、それにも関わらず、種分化を促進させることができる。ここで自家受粉における影響をいくつか見ていってみよう。

- ・ 自家受粉はローカルな環境に適応できない個体群からの遺伝子流動を減少させる強化を通して進化することが出来る。この遺伝子流動の減少は、ローカル環境（例えばイギリスの鉱山にある草地）への急速な適応を促す。そしてその副産物として生殖隔離を生み出す。
- ・ 自家受粉は単体の移入を認め、新たな環境で個体群の形成を可能にし、適応の副産物として繁殖隔離を導く。これは雌雄異株や自家受粉ができない種にとっては不可能なことであり、入植の成

功は少なくとも二つの個体が必要である(もしくは一個体の受精しているメス)。自家受粉の“繁殖の保障”は島の固有植物が高い割合で自家受粉種であることで説明される(Baker 1955; Stebbins 1957a)。

- ・ 自家受粉は、繁殖隔離を生み出す新しい淘汰圧を作り出すことが出来る。例えば、卓越した自家受粉者はしばしば、他家受粉者より小さい花を作り、花粉管も小さい。他家受粉者は長いスタイルをしているので、他家受粉者上で自家受粉者との競争に打ち勝つ。このような優先性を通して、遺伝子隔離が生じる。(Kiang and Hamrick 1978; Cruzan and Barrett 1993)
- ・ 自家受粉は有効個体群サイズ(effective population size)を減少させる。(集団が小さくてもやっていけるから?)これは遺伝的浮動の影響を増加させ、有害な遺伝子配列を固定させる(Gottlieb 1973, 1984a)。そのような配列は植物において不妊の雑種を引き起こすかもしれないが(Chapter7)、倍数性によってこの遺伝的不妊もまた種分化を促進させているのかもしれない(倍数体は遺伝子を重複して持つので、劣勢有害遺伝子の発現が抑制されやすく、近交弱勢が下がることが期待されるためか?)。さらに、それによる自家受精が祖先との遺伝子交換を減らし、種としての確立を促進するだろう(Chapter9)。

Mimulus(ゴマノハグサ)属における配偶システムの変化(自家受粉と他家受粉)を調べた遺伝子研究がある(Fishman et al. 2002 など多数)。それによると、自家受粉かどうかは多因性である。対照的に、*Arenaria uniflora*(ナデシコ科)における多型は比較的少ない遺伝子が関わっている(Fishman and Stratton 2004)。

Behavioral Isolation ~行動的隔離~

行動的隔離は繁殖期において異種間の性的魅力を減少させるすべての種の違いを含む。そのため、ときどき生殖隔離と呼ばれるが、この名は多少不正確であり、遺伝子流動を邪魔するような性的な相互作用は受精前だけでなく、受精後にも起こる。

Detecting and measuring behavioral isolation ~行動隔離の発見と計測~

もし同所的に生息し、同時期に繁殖し、普通に遭遇する2種がいるにもかかわらず、雑種が稀、もしくは全くいないなら、種間における行動隔離の存在を考えることが出来る。しかし、その強度の計測はほぼいつも実験室で行われる。例えば、異なる種のオスないしメスをいっしょにして、オス、メスの選好性を見る実験など。ほとんどの実験は、お互いがフィールドで遭遇することを前提にしている。しかし、たとえばショウジョウバエの研究はたいていフィールド環境よりも調査者の好みが基になっている。自然な遭遇は隔離された単一個体だけで起こるのか?(この場合選好性は関係ない)それとも異なる種のグループにおいても起こるのか?(この場合は選好性が重要)北アメリカ産のショウジョウバエでは、複数種がひとつの場所に集まることが発見され、選好性が重要であると解釈された(Heed and Mangan 1986)。少なくともショウジョウバエでは、そのような強い行動隔離が、実験デザインに強く依存して見られるため、実際の状況を調べるのが重要である。今後の問題として考えられることはこれらのテストを行った人工的状況が、自然界における行動隔離の強度の過小評価を導くことである。閉じ込められた個体は望まぬ交尾を避けることが出来ない。行動隔離の計測方法については多くの案があるが、どれが最適かということについてはいまだ分かっていない。

行動隔離にどの形質が関わっているかを示すことは難しい。ショウジョウバエ属において、何百とい

う行動隔離の研究のうち、ごく小数の場合において、どの形質が関わっているかが分かっている（羽の振動、フェロモン; Ritchie et al. 1999 など）。しかし、もし近い将来、我々が行動隔離の進化を理解できたなら、そのような形質が認識できるにちがいない。今のところ、最も良い研究は歌や羽飾りのような形質を操作できる種を用い、種間交尾の影響を観察することである。

最近の文献における行動隔離の証拠のほとんどは結論が弱い。例えば“近縁種において、羽飾りの色のようなオスに特有の形質が異なっており、この違いは行動隔離によるものと仮定される”といったものである。受け入れられている仮定はメスが同種のオスの形質を好むというものである。しかし、この推測は間違いかもしれない。まず、種間で異なる信号や種内の交尾のきっかけとなる行動は、一方の性の好みももう一方の信号と共進化しない限り、行動隔離を引き起こさない。例えば、異なる種のメスは生態学的反応の多様性から、オスの形質への好みにおいて違いがないかもしれない。性的に淘汰された形質はタクサ間で異なる。カダヤシに対するソードフィッシュでの尾鰭の形(Basolo 1990, 1995)、ウミスズメ科3種における鶏冠(Jones and Hunter 1998)、フィンチにおける個体群間の胸の色(Hill 1994)などは行動隔離を引き起こさない。加えて、サイズや歌、武器、のような多くの形質はオス間競争に用いられる。そのような場合、同種のオスの形質への好みは進化しないかもしれない。すなわち、メスは戦いの勝者との交尾を強制されるかもしれないが、それゆえオスへの選択がおきない。

Examples of behavioral isolation ~行動隔離の例~

優れた行動隔離についての研究の一つに Wiernasz and Kingsolver (1992)がおこなった、西部アメリカに同所的に生息する2種の蝶 *Pieris occidentalis* と *P. protodice* の研究がある。これら2種のオスは羽の色が異なり、*P. occidentalis*の方はより黒い羽を持つ。フィールドにおいて、*P. occidentalis*のメスは同種オスと交尾していたが、異種のオスとはしなかった。しかし、実験的に *P. protodice*のオスの羽を黒く塗ると、*P. occidentalis*のメスはこれを受け入れた。

聴覚の隔離はしばしばスピーカーを使用した同種間、異種間の呼びかけに対する個体の選択から認識された。これは Martinez Wells and Henry (1992)が同所的に住むカゲロウ3種間での隔離を示した。カエル、コオロギ、ノジコ、ムシクイなどでも知られている。

嗅覚を基にした繁殖隔離は植物(においの違いが引き起こす花粉媒介者の隔離)と同じくらい動物でも重要だが、フェロモンや他の化学物質など、その研究は虫に集中している。化学的隔離は揮発物質による遠距離の認知と、近接距離の受容の2つのどちらかが関わる。前者の一番の例として、同所的に存在するノメイガの2系統におけるフェロモンの違いが上げられる(Roelofs et al. 1985, 1987, 2002)。強い行動隔離はメスのフェロモンにおける種間の違いによって引き起こされる。この違いは些細なもので、炭化水素フェロモンの異性体の違い(シスカトランスか)だけである。一つの系統のメスは97:3の比率で異性体を作り、もう一つは1:99の比率で作る。ほとんどのオスはこれを認識し、同じ系統のメスのものに反応する。このようなフェロモンの違いにより引き起こされた行動隔離もチョウや、ウミヘビ、ショウジョウバエの数種で見られる。

行動隔離の原因として触覚だけがない。しかし、とある盲目のグッピー(*Poecilia mexicana*)のメスは側線を使い、大きいオスを選んでいる可能性が示唆されている(Plath et al. 2004)。これは触覚刺激が近縁種との交尾を避けるのに重要となっているかもしれない。

Relative importance of behavioral isolation ~行動隔離の重要性~

同所的に生息する生物間において性的誘引が乏しいことや、ハワイのショウジョウバエやニューギニ

アのゴクラクチョウのような、性的二型の進化に関わる多くの適応放散との関係により、動物学者はしばしば行動隔離が種分化の主要因と考えてきた。

“もし我々がその重要性により、様々な隔離のメカニズムをランク付けしたなら、行動隔離をトップに持ってくる”
~Mayr, 1963~

生活環の初期にはたらくため、行動隔離は遺伝子流動を防ぐ上で重要である(Chapter2)。行動隔離が種文化の起源と解釈できる3つの証拠がある。

ひとつ：Chapter2でまとめた Coyne and Orr's(1987a, 1997)のショウジョウバエの研究からあげられる(Fig2.2)。現在同所的であるタクサにおいて、行動隔離は接合後隔離より強力である。

ふたつ：Seehausenら(1997)が行った2種のシクリッド *Pundamilia nyerei* と *P. pundamilis* のオスの色の違いの研究もその一つである。飼育下で、彼らは色を区別することが出来る時、メスは同種のオスを強く好んだ。しかし、この白黒光下では同類交配は破綻し、雑種が生まれた(色は交配ディスプレイにおいて隔離を引き起こす鍵としての役割を果たしていた)。さらに、ビクトリア湖では、綺麗な水より、にごった水の場所のほうがシクリッドの種数が少ないことが発見された。たぶん色が区別できないため、隔離が起きなかったのだろう。これは行動隔離なしで、種が共存できないことを示し、種分化に重要であったことを暗示する。

みつ：鳥や虫における比較研究は性淘汰指数と生物多様性の比率との間に正の相関があることを示す(詳しくは Chapter12)。多様性の増加はそれ自体が性淘汰の副産物である行動隔離の結果としての種分化の増加を反映している。

The evolution of behavioral isolation ~行動隔離の進化~

もし安定した淘汰が信号と好みの両方に働くなら、どちらかの形質の変化が相手を見つける能力を減少させる。そのため、両方の形質が共進化するシナリオになるに違いない。現代進化論のなかで、この問題は2つの考えによって“解決した”。一つは、多様化した自然淘汰は多面発現性の遺伝子の副産物として行動隔離を生むかもしれないということ。地理的品種間の行動隔離は Mayr により、“遺伝子構成におけるすべての違いを反映しているに過ぎない”とされている。しかし、これはいくつかの人為淘汰実験で起こっているとされているが(Chapter3)、遺伝子多様性がどのように信号と好みの合致を生むのかは明らかではない。2つめとして、行動隔離は“種の認識機構”の進化的副産物として説明される。これはもっともらしいが、“種の認識”形質が安定淘汰条件下でどのように分岐するかについての説明はされていない。

この行動隔離の問題に対する解決が Darwin(1871)によって紹介された性淘汰というのは奇妙だが、1世紀後までは種分化と結び付けられなかった。このアイデアは Haskins によって 1949年に述べられたが、Ringo(1977), Lande(1981, 1982), West-Eberhard(1983)など生物学者が行動隔離と性淘汰の関係について調べ始めたのは25年後のことだった。

Table6.1は Kirkpatrick and Ryan(1991)を修正したもので、個体群間の好みと形質の多様性の一致を生み出す要因をまとめたものである。我々はこれらの過程を、行動隔離の引き金となる主要な進化要因、そしてこの過程が選択された時に、その主要な変化が信号や好みを生み出すかどうかによりカテゴリー化した。

最初二つは大きく性淘汰に関わっている、好みと信号の淘汰。我々は Andersson(1994)に従い、性淘

汰を“交尾相手をめぐる競争によって引き起こされる繁殖成功の違いや、その形質”と定義した。便宜上、オスには信号、メスには好みがあるとしたが、もちろん逆もあることを言うておく。我々は様々な性淘汰について細かく述べたりしない。これらの問題は十分に議論されている。むしろ、それぞれの淘汰が行動隔離をどのように引き起こしたか、仮説や自然界での例を挙げて述べていく。

DIRECT SELECTION ON PREFERENCES 好みに対する直接的な淘汰

“直接的な”淘汰では、好みを変化させる遺伝子は生存や生産力の上昇により直接的な利益を与えることを意味する。例えば、よりきらびやかな色や広いテリトリーをもつオス(色は寄生や病気について知らせる)を選ぶことによって、淘汰はメスの交尾相手獲得能力、資源獲得能力を発達させる。また、メスの好みは、感覚系のほかの側面における適応変化の副産物でもある。例えば、オスの鳴き声に対するメスの好みは、捕食者の音を避けたり、捕食者を認識したりといった自然淘汰の結果として変化し、オスの鳴き声はこの変化に应答して進化する。この過程は“感覚便乗:sensory exploitation や sensory drive”と呼ばれる。最後に、もしオスとメスの繁殖への興味が一致しない場合、淘汰は好みを変化させる。そのようなケースではオスは交尾中のメスの適応度を減らすように選択され、メスはこの進化を打ち消すことで適応度を上げる。(つまり軍拡競争)この過程を“拮抗性淘汰: antagonistic sexual selection”と呼ぶ。

もし異なる個体群において異なる方向へ淘汰が働き、それが行動隔離を生むなら、メスは共進化したオスの形質を好むようになるだろう。しかし、拮抗性淘汰は、オスの適応度を高める形質や行動がメスに有害であるかを見ることは難しいので、行動隔離を加速させそうにない(一つの可能性として、しつこいオスはメスに交尾を強制する)。だが、拮抗性淘汰は交尾後に作用し、潜在的に配偶子隔離の重要な原因となる。軟体動物や虫において種分化を促進させているかもしれない(詳しくは Chapter12)。

しかし、感覚的な偏りや拮抗性淘汰は、種分化の抑制にもはたらく。感覚の偏りはメスをより究極的な形質を好む“上限なし: open ended”に導く。しかし、オスは捕食のような進化的な強制により、形質の進化が阻害され、他の種のオスより望まない形になる。これはソードテイルフィッシュ *Xiphophorus nigrensis* や *X.pygmaeus* で起こっているかもしれない(Ryan and Wagner 1987)。それゆえ、拮抗的共進化間で、メスは同種オスとの対立が進化し、異種への好みを偶然導いてしまうかもしれない。

INDIRECT SELECTION ON PREFERENCES 好みに対する間接的な淘汰

この淘汰では、メスが好む遺伝子は自然淘汰の直接的な対象ではないが、それらは遺伝的にオスがよりメスをひきつけたり(ランナウェイ性淘汰)、高い適応度を示したりする(good-gene モデル)ように進化する。遺伝子モデルはランナウェイ過程がいくつかの条件下で分岐進化(結果、行動隔離)を引き起こすことを示す。

- 1) 遺伝的浮動が形質、もしくは好みのどちらかを変化させる。
- 2) 分岐は好みや形質に影響を与える遺伝子の適応度を変化させるような淘汰をもとにした。
- 3) いくつかの個体群で、形質や好みに影響を与える異なる突然変異が起こった。

(Lande 1981, Pomiankowski and Iwasa 1998)

good-gene モデルもまた、上と似たような過程で分岐進化する。例えば、鳥において、いくつかの個体群はオスの適応度の信号である異なる羽飾りに影響する突然変異を経験する。メスの好みはその後、

地域的に進化し、個体群間で行動隔離が生まれるだろう。この原因のいくつかはゴクラクチョウのような近縁種のグループ間でディスプレイや羽飾りの劇的な分岐を説明するかもしれない。しかし、我々は行動隔離の原因として、好みにおける間接的な淘汰の強力な例を知らない。例えば、ゴクラクチョウでは、もしオスの羽飾りが遺伝子の質と関係していたとしても、種の違いが交尾相手の区別に関係しているかどうかは分からない。

DIRECT SELECTION ON TRAITS 形質における直接的な淘汰

個体群間で分岐進化を引き起こす形質の淘汰には多くのタイプがあり、その地域に適応的な形質のオスを好むメスの選択を導く。例えば自然淘汰はランナウェイ過程を作り出すような、彼らの色、フェロモン、鳴き声などにはたらき、その地域環境中で、オスをより見つけやすくする。Irwin et al.(2001a)はそのような過程はムシクイにおいて歌を変化させ、“ring species”のringが繋がる場所で行動隔離を生み出したと述べている(Chapter3, Plate.1)。

淘汰はまた、同性内競争に影響を与える形質に作用する。この淘汰はあまり注目されていないが、ある性のメンバー（だいたいオス）は他の性を引きつける資源や、はたまた直接異性をめぐって競争する。種内競争は鎧や、攻撃行動、縄張り、新たな求愛の歌などの進化を促進させる。ここでの疑問はそのような淘汰はメスの好みにおいて、変化するかということである。これはメスがそのような競争の勝者と交尾を望む、もしくはそれらをもつオスを積極的に選択するかに依存している。後者の場合は好みによる分岐を引き起こし、行動隔離を起こす。Andersson(1994)はメスが積極的に競争の勝者を選んだという証拠を見つけられなかった。しかし、メスは優先オスにより交尾を強制させられているようには見えなかった。魚や鳥などで見られる婚外交尾や、オスがしばしばメスの適応度にとって重要な資源や縄張りをめぐって競争することは、メスの選択はオス間競争と一致していると解釈できる。こうして具体的な例は欠くが、行動隔離の原因として同性内競争は無関係と見なせない。

SELECTION FOR SPECIES RECOGNITION 種の認識のための淘汰

前隔離の議論は時々、性淘汰と種の認識(species recognition)のための淘汰との混乱によってゴチャゴチャしてしまう。これら両方の過程とも、好みや形質を変化させ、副産物として行動隔離を生む。これらを区別するものは種の認識のための淘汰が性淘汰よりも自然淘汰と関わっているかである。生物学者が性淘汰の重要性を受け入れる前は、種の認識の進化は行動隔離の主な原因として見られていた。

種の認識の進化にはいくつかのシナリオがある。ひとつめとして、両方の性においてとある形質の変化が加速することである。例えば、食料利用の増加が体サイズの増加を選択する。次に、淘汰は適した形質を持つ個体を好むように両方の性における交尾相手の好みを変化させるだろう。このケースの場合は大きなオスとメスである。そのような好みは、個体に適した交尾相手をより簡単に見つけさせ、最適な表現型をもつ個体と交尾することによって優れた子供を生産させるため、進化する。異なるハビタットではそれぞれに対応した変化を引き起こし、個体群間で行動隔離を導く。行動隔離を生み出す他の力とは対照的に、この淘汰のタイプは性的多型を生み出す必要が無い。

自然淘汰が交尾相手の認識に関わる表現型を変化させることはよくあるだろう。

例1 . ガラパゴスフィンチの2種において、行動隔離は体サイズやくちばしの形における違いがもとになっており、それらの特徴は資源利用のための自然淘汰を経て分岐している(Ratcliffe and Grant 1983 a,b)。これら種間変異に関わらず、種内の性的多型はほとんど無い。

例2. 自然淘汰による行動隔離の促進は2つの姉妹種のアマゾンの蝶で起こっている。両種はミューラー型の擬態をしており、同種であっても地域ごとに色彩パターンが異なっている。蝶のモデルによる実験では擬態と関わる色の違いがこれらの種間で同類交配を引き起こしていた。(Jiggins et al. 2001b)

種認識のための2つ目の淘汰は強化であり、関係した種の同所性に強く依存している。他のタクソンメンバーとの交雑は適応度を不利にする。この不利益は同種との交配の好みを増加させる淘汰を引き起こし、それは表現型の密接な調査を導くことによって起こる。

GENETIC DRIFT 遺伝的浮動

遺伝的浮動はランダムに起こるので、好みと形質両方が連携した進化を引き起こさないだろう。二つの単純な遺伝子モデル(Nei et al. 1983; Wu 1985)はこの関連現象が同所的、異所的両方で起こることを示している。しかし両方のモデルはメスの好みが中立な変化をする一方で、オスの形質は好みの浮動に送れないでついていくように淘汰されることを仮定している。

NONGENETIC MECHANISMS 非遺伝的メカニズム

鳴き声に直接的な淘汰がなく、メスの好みが幅広いなら、文化的浮動“cultural drift”を通して分岐するかもしれない。これは鳴き声や好みが学習や刷り込みを通して起こるものである。人の言語の進化と似ていて、異なる個体群の方言はお互いが理解できなくなるまで分岐する。ミヤマシトド(ホオジロ科)の歌系統“song races”における行動隔離はこのような過程により進化した(Baker 1983)。メスは彼女のルーツとなる系統のオスの歌を好み、それは親から学習される。

刷り込みもまた独自性を生み出すもので、他の種の巣に卵を産むような鳥の行動隔離は非遺伝的である。寄生者はいくつかの異なる宿主の巣を使うことができる。これは宿主の歌を真似るオスと、表現型や巣そして歌の両方を刷り込むメスを作り出す。この刷り込みによって与えられた、同所的な寄生者の行動隔離(つまり、異なる宿主利用と同類との交配それぞれにおいて)は、すぐにでも引き起こされる。この過程は稀かもしれないが、それらはいくつかの文化的種“cultural species”を生み出す。例えばアフリカのインディゴバード(Sorenson et al. 2003)。文化的種と宿主への寄生の適合度は99%以上にもなる。この非遺伝的隔離はその後完璧な物まねをする寄生者を、遺伝子進化を通して認める。それぞれの文化における寄生者の子供は宿主の子供の口の模様と似ただまし模様を進化させた。これは数少ない同所的種分化のもっともらしいケースの一つである。

TESTING THE ALTERNATIVES 行動隔離かどうか?

議論されてきた多くのメカニズムのうち、どれが行動隔離を生み出すかを決定するのは不可能である。なぜなら自然淘汰が性淘汰の引き金を引き、性淘汰は他の性淘汰の引き金を引くため複雑だからである。Endler and Houde(1995)のグッピーの研究では、異なる個体群のメスは同じ個体群のオスのパターンや色への弱い好みを示したが、考えられるすべての性淘汰のタイプがこの隔離を引き起こすと結んでいる。我々は、いくつかの種において、行動隔離に関わる形質や好みを合理的に理解し、その他の種では種内での好みや形質がどのような淘汰によって作られたか、そのアイデアを得た。しかし、前者と後者の研究について、同じ種が関わっているケースはほとんどない。

一つの例外が Wiernasz and Kingsolver(1992)の2種の蝶における研究である。羽の色の違いはこれ

らの種間で行動隔離を生み出すのかというものであった。Wiernasz はメスの *P. occidentalis* は同じ種のオスのより黒い羽の色を好むことを発見した。そのため、行動隔離のための種内性淘汰が関係していた。しかし、我々はどのようなタイプの性淘汰が関わったかは分からないし、なにが色や好みを変化させ始めたかどうかも知らない。

行動隔離の進化を理解するためのいくつかの方法がある。ひとつめは種認識の進化の途中であるとして、自然淘汰が行動隔離を加速させている種、これに集中することである。隔離が性淘汰の漠然とした起源をもとにするよりも、環境への明らかな適応をもとにしていると理解した方が簡単である。形質や好みの進化は、その後性淘汰に関わっているかもしれないが、その始まりはたぶん自然淘汰によって引き起こされたはずだ。もちろん、この一連の調査は淘汰の重要性に関わる我々の意思により偏る。

Boughmans(2001)のイトヨの研究は行動隔離を引き起こす淘汰を理解する一番のケースかもしれない。繁殖メスの色は British Columbia の 6 つの調査個体群における透明度と関係していた。透明な水に生息するオスは赤色の強さとその範囲が大きかった。対照的に、濁った水に生息するものは赤が見にくく、暗めだった。メスの色の好みは異なっており：透明な水に生息する魚は赤い光への敏感な反応をみせ、赤いオスとの産卵に強い好みを示した。濁った水のメスは逆だった。これらの色への好みの違いは“赤”、“暗”間の交尾相手の区別を引き起こした。Boughman は、水の透明度を基としたメスの視覚的な鋭敏さのために、行動隔離が分岐を起こしたとしている。これはオスの色の分岐進化を加速させるかもしれないし、感覚的な偏りをもとにした行動隔離を生み出す。しかし、代わりにの説明も出来る。自然淘汰は最初にオスの色の分岐を引き起こし、地域ごとにメスにとってより見やすくしたというものだ。この説明は感覚的偏りの代わりに種の認識に関わってくる。

行動隔離の進化を理解するもうひとつの方法は good-gene モデルに関わるものである。これはオスの形質が彼の遺伝子の質に関係するかどうか、メスがよりたくかく表現された形質を持つオスを好むかどうかを決定する。もしこのモデルが隔離障壁としてそのような形質の機能を示すことができるなら、その後は行動隔離と性淘汰の合理的な進化的リンクを作り出す。しかしこのシナリオは一つの複雑性を残している：遺伝的に優れているオスはたとえメスの好みも他の方法で進化したとしてもより交尾に成功するかもしれない。例えば、もし遺伝的に優れたオスが長い鳴き声をしているなら、メスはこれらの鳴き声が高い適応度を示すのではなく、ただ単に目立つのでこれを好むかもしれない。

行動隔離は種内における交尾相手選択の進化の副産物なので、この隔離の理解はどのように好みや形質が系統内で変化するかを知る必要がある。この仕事は生態隔離の起源を理解することより難しい。

The genetics of behavioral isolation 行動隔離の遺伝

Table6.2 は行動隔離に関する非生態障壁の遺伝的研究をまとめたものである。データはショウジョウバエのものに偏っているが(25のうち21がショウジョウバエ)、いくつかの結論を描くことが出来る。ひとつめは、行動隔離は一つ以上の遺伝子変化を必要とすることである。隔離はたいいてい、少なくとも一つの形質や好みの違いを基にしているので、これは驚くことではない。一つの形質でさえたいいていは少なくとも数個の遺伝子に関わっている。最も近縁な、ショウジョウバエ *Drosophila melanogaster* の 2 系統において、行動隔離は最少で 9 つの座をもとにしており、たいいていはそれより多い(Wu et al. 1995)。残念なことに、この遺伝子の結果は行動隔離の進化について何も教えてくれない。だが実質的には、性淘汰や自然淘汰されるすべての形質は複数の遺伝子において変化を引き起こすことができる。

しかし、大きな影響がある一つの遺伝子は生殖隔離を引き起こす複数の形質とかかわりがある。ショウジョウバエにおいて、行動隔離を引き起こすフェロモン構造の違いは多遺伝子によるものであるが

(Coyne 1996a)、蛾(*Spodoptera*)やキクイムシのフェロモン混合物は一つの領域の変化の結果である(Monti et al. 1997; Roelofs et al. 1987)。キクイムシにおいて、メス間のフェロモンの違いを引き起こす1遺伝子は、オスのフェロモン受容の違いに対応した1遺伝子と、これらの受容になんらかの影響を与える他の遺伝子によって合わせられている。

特にキクイムシでは、これらの単一遺伝子による違いは複雑で、単一遺伝子は、交尾の魅力減少に大きな影響を与える信号受容システムの共適応の鍵要素になるとは予測できないだろう。部分的な解決は*Ostrinia nubilalis*と*O. furnacalis*間の繁殖隔離を引き起こすフェロモンの違いにより提供される(Roelofs et al. 2002)。分子的な証拠はこのフェロモンの違い(*O. nubilalis*の系統間に見られるより大きい)がそれぞれの種において、異なる不活性な遺伝子を伴う二つの遺伝子の変化によるものであることを明らかにした。

2番目は、行動隔離はX染色体に関わっているかもしれないということである。これはX染色体が行動隔離を引き起こす形質に影響することを予測するいくつかの理論モデルで示されている(Charlesworth et al. 1987)。チョウにおいて、正逆交雑F1はフェロモンや配偶相手の強い選択の違いを示し、行動隔離に関わっていたため、経験的にもありそう(Prowell 1998)。しかしlepidoptera(チョウ)のX染色体の影響は行動隔離を生む形質を制限していない。このグループにおいて、すべての種の違い(これらの形態、生理、産卵の好み)が強いX染色体とのかかわりを示した。チョウにおけるX染色体はゲノムのうち小さな断片だけ(平均3%)なので、これらの邪道的なXの影響は謎を残している。視覚的なすべての遺伝子分析はチョウをもとにしているので、我々は他のグループにおける研究を必要としている。

3番目は、遺伝的なデータは両方の性において、同じ遺伝子が行動隔離を引き起こすかもしれないという意見をサポートしないということだ(例えば、同じ遺伝子は好みと形質両方に影響する)。オスやメスにおける行動隔離を引き起こす遺伝子はたいてい異なる遺伝子か、同じ遺伝子でも異なる領域からコードしている。この結果は予測されない:もし行動や歌、形態のような形質の種間における違いがこれらの形質を認識または評価するために使われている同じ遺伝子をもとにしていたなら、驚くべきことだ。

4番目は、行動隔離はしばしば非対称であり、ある種では他種に比べより強くはたらくことがあるということである。ショウジョウバエにおける研究の様々な特徴や、イモリや寄生蜂、蛇においても見られる。Arnoldら(1996)はこの非対称をランナウェイ性淘汰の結果として説明するが、彼らのモデルにおいて非対称は種分化の初期段階後に消え、分岐してから長い時間が経った種における説明は出来ていない。もし行動隔離が強化を通して進化したなら、非対称は異種と頻繁に出会うような種のメスにおいて区別を大きくすると予想するが、この説明は非対称が異所的な種間でも普通に見られるのでダメダメである。だが、もし非対称が他のタクサにおいてその役割を証明するなら、それはどのような選択が行動隔離を引き起こすかについて重要な手がかりを与えるかもしれない。

最後は、すべてのケースにおいて、行動的に隔離された種間の交雑F1メスは両方の親種のオスとの交尾へ、強い好みを示さなかった(Coyne et al. 2002など)。これは好み自体が交雑種において劣勢にはたらく遺伝子をもとにしているためであり、そのため交雑メスは好みを示さない。にも関わらず、メスの好みの退行は種分化が異所的であることを意味しているのかもしれない。もし、種分化が同所的に起こったなら、劣勢遺伝子を基としたメスの好みが起こらない:ヘテロ接合体のメスは両方のタクサのオスと急速に交配し、同類交配の進化を防ぐ。

オスの羽飾りのような片一方の性に限定された形質に関わる行動隔離をするタクサ間の時間をかけ

た交雑はそのような形質を生み出す遺伝子の本質について我々に何か教えてくれるかもしれない。オス限定の形質は二つの方法で進化した：ひとつめは、それを生み出す遺伝子のはじめからオスに限定されていた。ふたつめは、それらは最初、両方の性で見られたが、その後メスにおいて（それが不適合だったためか）修正された遺伝子の蓄積により退行した。二つ目のシナリオにおいて、外部の遺伝子由来だとその抑制機能が壊れているかもしれないため、交雑 F1 や戻し交雑のメスにおいてオスのような形質が見られるかもしれない。これらの交配はいくつかの性的多型の種において比較的容易であるので、交雑メスの表現形についての報告はほとんど無いが、多くがすでに準備されている違いはない。しかし、ゴクラクチョウにおける二つの遺伝子間の交配は、素晴らしいオスの羽をもつ交雑メスを示さなかった。これは羽の違いがオスに限定された影響を持つ突然変異をもとにしたものであるか、修正された対立遺伝子が F1 交雑種において優勢であるかのどちらかであると解釈できる。