

メスの配偶者選択による生殖的形質置換

九州大学大学院・システム生命科学府 山口 諒
九州大学理学部・生物科学部門 巖佐 庸

Ryo Yamaguchi^a, Yoh Iwasa^b

^aGraduate School of System Life Sciences, Kyushu University

^bDepartment of Biology, Faculty of Sciences, Kyushu University

1. はじめに

多くの生物種群において異種との性的相互作用は、多くの場合、稔性のある次世代(雑種)を残すことができない。仮に残せたとしても、次世代の環境適応や配偶を巡る競争において不利であることが多く、適応度が低くなる傾向にあるため、時間やエネルギーなどの資源が無駄になる(例外として、Mallet (2005)のように雑種形成による種分化の報告もある)。このように、種間の性的相互作用のうち、一方あるいは両方の種の(特にメスの)適応度を減少させる現象は繁殖干渉と呼ばれる(Gröning and Hochkirch, 2008)。繁殖干渉には様々な様式が知られているが、最も実質的な被害を被る例として種間交雑が挙げられるだろう。オスによるセクハラをはじめとする交雑以前の繁殖干渉においても、個々の場面での小さな相互作用が、発生頻度の高さを考慮に入れると、結果としてかなり大きな適応度の低下を相手種にもたらしうることが指摘されている(kishi *et al.*, 2009)。したがって、可能ならばこのような異種との性的相互作用を完全に避けるのが良いのは明らかである。この繁殖干渉を避けるための進化的帰結として、より多くの不利益を被った種の絶滅、生殖的形質置換による同所的生息、棲み分けや資源分割などが想定されるが、これらは従来の種間競争と同様であり、繁殖干渉が一種の競争であることが分かる(Birch, 1957)。本稿では以下、特に種間交雑と生殖的形質置換に着目する。

生殖的形質置換はある種内において、交配に関わる形質に置換が起きる現象のことであり、具体的には交尾器の形状や雌雄の見た目、それに対する好みなどが対象の形質である。近年、多くの分類群において野外観察による実証が進んでいるほか (Sætre *et al.*, 1997; Höbel and Gerhardt, 2003; Smadja and Ganem, 2005; Uit De Weerd *et al.*, 2006; Johanet *et al.*, 2009)、生態的形質置換と組み合わせた理論研究が進んでいる。Konuma and Chiba (2007)は資源競争と配偶者選択の両方に関わる体サイズに関して繁殖干渉の存在が種間の形質差を大きくすることを示し、Goldberg and Lande (2006)は生殖・生

態的形質置換に対する空間的環境勾配の重要性を、さらに Thibert-Plante and Hendry (2009)は個体ベースモデルを用いて雑種個体の不適応性が生み出す形質置換を再現している。

本研究では、雑種個体が生存不能である 2 種間において、生殖的形質置換が生殖前隔離を促進する現象を考える。オスの二次性徴形質とそれに対するメスの好みを考え、一方の種がもう一方の種へ侵入する状況を想定する。このような状況下で適応的に同種の配偶相手を選択しようとする、一定程度の異種との性的相互作用は避けられない(本間 *et al.*, 2012)。特に、近縁種との間には配偶相手の認識に用いられる形質に重複が生じやすく、誤って種間交雑が生じやすい。このオス形質には、見た目に影響する形態形質の他に、交配行動や音・化学シグナルなどが挙げられる。さらに、異所的に生息する 2 種間には遺伝的な不和合性によって雑種の適応度が著しく減少し、生殖後隔離が成立している可能性があるため、これらの仮定は妥当なものであろう。量的遺伝モデルを用いた同様の研究には Sved(1981)があり、初期における生殖的形質置換のスピードは潜在的な形質多型によって促進されるとされている。そこで、本稿では最終的な形質置換量および、生殖的形質置換が実際に適応度の改善を導いているのかに注目する。

2. モデル

近縁だが生殖後隔離が成立している 2 種が異所的に生息している状況を想定し、一方を注目する集団(以下、自集団)とした時に、もう一方の集団(以下、相手集団)から一方的かつ継続的に毎世代一定数の移入個体がある状況を想定する。今、生殖前隔離は確立していないため、自集団のメスは誤って相手集団のオスを交配相手として選んでしまうリスクがある。

モデルの導入に伴い、まず自集団のオスの二次性徴形質の値を x 、それに対するメスの好みを y とし、それぞれの平均値を $\bar{x}$ および $\bar{y}$ とする。これらは一次元の量的形質であり、関連するすべての遺伝視座は常染色体性であると仮定する。また、相手集団のオス形質を z 、その平均値を $\bar{z}$ と定義する。

形質値 x を持つ自集団のオス個体の適応度は

$$W_m(x|\bar{y}) = \exp\left\{\lambda_m - \frac{x^2}{2w^2} - a(x - \bar{y})^2\right\} \quad (1a)$$

と表され、 λ_m は自集団内でのオスの適応度の最大値を示す定数である。現在の環境におけるオスの最適な形質値を $x=0$ とし、オスの生存率が形質値に対して正規分布することを仮定するならば、冪指数の 2 項目の w は、環境に許容されるオスの形質値

に関する標準偏差(niche width)を示す。つまり、オスの適応度は形質値が $x=0$ から離れることによって急激に低下する。さらに冪指数の3項目はオスがメスから配偶者選択の効果を受けることを表している。あるオス個体は形質値がメスの好みの平均値に近い程より配偶個体として選ばれやすく、適応度が高い。ここで a はメスの配偶者選択(の選好性)の強さを表す係数である(effectiveness of the female mate choice)。

次に自集団のメスの適応度関数を考える。オスの形質に対する好み y を持つメス個体の適応度は、

$$W_f(y|\bar{x}, \bar{z}) = \exp\left\{\lambda_f - b(y - \bar{x})^2\right\} \frac{N \exp\left\{-a(y - \bar{x})^2\right\}}{N \exp\left\{-a(y - \bar{x})^2\right\} + mN' \exp\left\{-a(y - \bar{z})^2\right\}} \quad (1b)$$

で表され、式(1a)と同様に定数 λ_f 、さらに自分の好みがおスの形質値の集団平均から離れている際に好みのオスに中々出会えないことから、配偶者選択のコストの大きさ b を含む冪指数の2項目を導入する。また、これに掛けられている後半の項は同類交配成功率であり、オスは複数回交配可能でメスは1回のみの交配可能を仮定した際の、メスに特有の効果である。メスの同類交配成功率は、自集団のオスと相手集団のオスの形質平均値 $\bar{x}$ および $\bar{z}$ が近いほど、また自集団のオスの個体数と比較して移入個体のオスの数が増加するほど低下する。 N と N' はそれぞれ自集団と相手集団のオス個体数を表すものであり、 m は相手集団オスの毎世代の移入率を示す。今、 m は十分に小さく、さらに相手集団のメスの移入効果は、その移入者不和合性(immigrant inviability)によって侵入先で定着できず無視できるものとする。また、自集団における子孫はオスとメスから均等に遺伝するため、両性の適応度の平均値は一致する。

離散でかつ重複の無い世代を持つ自集団における、両性の量的形質の平均値の進化は、遺伝分散共分散行列を用いて以下の様に定式化される(Iwasa *et al.*, 1991):

$$\begin{pmatrix} \Delta \bar{x} \\ \Delta \bar{y} \end{pmatrix} = \frac{1}{2} \begin{pmatrix} G_x & B \\ B & G_y \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \frac{\partial}{\partial x} \ln W_m \\ \frac{\partial}{\partial y} \ln W_f \end{pmatrix}. \quad (2)$$

G_x および G_y は相加遺伝分散、 B は相加遺伝共分散を表し、選択圧が弱い状況において後者は前者より十分に小さい(Pomiankowski and Iwasa, 1993)。つまり、式(2)は形質平均値の変化量が、その変異量と選択勾配の積で表されることを示しており、 G_x と G_y が定数であることを仮定するならば上記のダイナミクスは、

$$\Delta \bar{x} = \frac{1}{2} G_x \left\{ -\frac{\bar{x}}{w^2} - 2a(\bar{x} - \bar{y}) \right\}, \quad (3a)$$

$$\Delta \bar{y} = \frac{1}{2} G_y \left[-2b(\bar{y} - \bar{x}) + \frac{2a(\bar{x} - \bar{z})}{1 + \frac{1}{\gamma} \exp\{a(\bar{x} - \bar{z})(2\bar{y} - \bar{x} - \bar{z})\}} \right], \quad (3b)$$

と書き下すことが可能である．ここで移入のインパクトの指標として，自集団オスに対する移入オスの個体比を $\gamma = mN'/N$ とおいた．

3. 結果

3.1 生殖的形質置換の平衡点

自集団のオスの二次性徴形質およびメスのそれに対する好みはそれぞれ，世代が経過するに従い相手集団のオスの形質値を避ける方向へと進化する(図1左)．移入を受ける前の(最適な)自集団内形質値を $x_0 = y_0$ とすると，まずメスが誤って交配相手に異種を選んでしまうことで不利益を被り，次世代のメスの好みは y_0 よりも異種の形質値から離れる方向にずれて存在する．続いて自集団のオスが自集団のメスに交配相手として選ばれるためには，このシフトしたメスの好みに近くなければならないため，オスの形質値はメスの好みを追いかけるかたちでシフトしていく．しかし，どこまでもシフトすることは無く，あるところで平衡状態をむかえ，その関係性は

$$\bar{y}^* = \bar{x}^* \left(1 + \frac{1}{2aw^2} \right) \quad (4)$$

で表される．これは逃げようとするメスの好みに対してオスの形質発現にかかる選択がブレーキとなるためである．式(4)は，平衡状態において常にメスの好みがオスの形

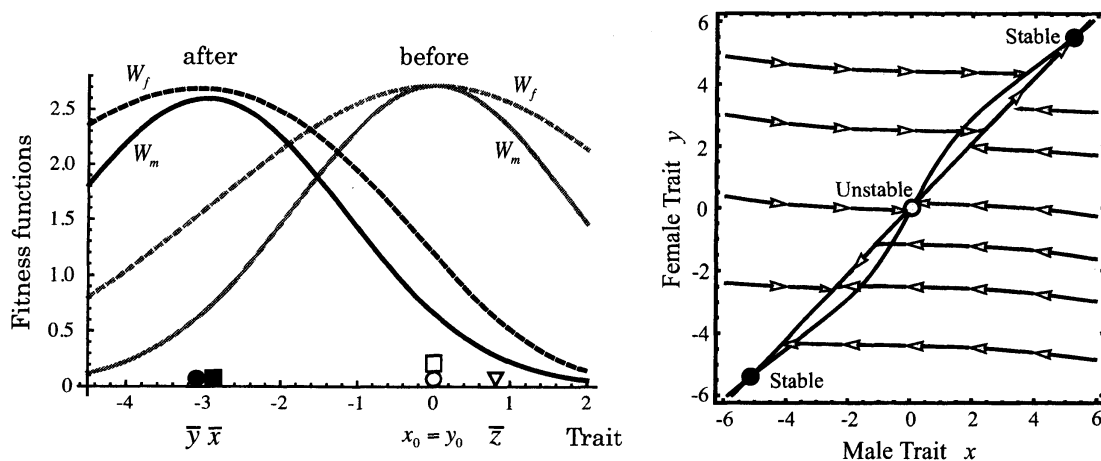


図1 生殖的形質置換における形質値と適応度関数の変化(左)とその局所安定平衡点(右)．左図の四角はオスの形質値，丸はメスの好み，逆三角は移入オスの形質値に対応．また白抜きは初期状態，黒塗りは平衡状態に対応する．右図の白点是不安定平衡点，黒点は安定平衡点を示す．

質値よりも大きな絶対値を持つことを示すとともに、メスの性選択とオスへの自然選択のバランスが平衡状態を実現していることを示している。平衡状態での自集団形質値と好みは同符号であり、2つの局所安定平衡点のうち(図1右)、相手オス形質値から離れる方向の1点へ到達する。

次に注目する点は初期状態から平衡状態までの形質値の総シフト量である。雌雄によるシフト量の差は少ないため、ここではオスの総シフト量 $|\bar{x}(\infty) - \bar{x}(0)|$ を代表値として用いることにする。各パラメータと総シフト量の関係性は配偶者選択の強さ a を除き、単調増加または減少となる。ここでは総シフト量がある値でピークを持つ a について紹介する(図2)。

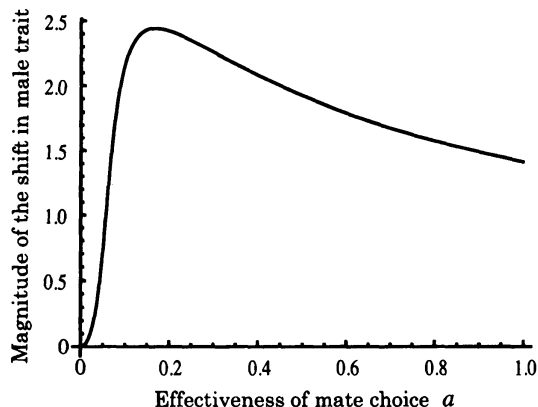


図2 配偶者選択の強さと総シフト量

メスの立場から見て、 a が小さいときには交配相手を、相手集団のオスから離れた自らの好みに準じて選ばないために、形質のシフト量が少ない。よって a が大きい場合には、メスが好みに忠実にオスを選ぶため、シフト量が大きくなる。しかし、大き過ぎる場合には、より厳密に自分の好みに従うため、自集団のオスの形質が極端にシフトせずとも十分に種間交雑を避ける状態が実現される。

3.2. 形質置換に要する時間

近縁の別種から侵入を受けた場合に、繁殖干渉を避けるための形質置換が重要であることは先に述べた通りである。侵入を受けた直後のオスの形質値を $x(t_0)$ 、平衡状態のオスの形質値を $x(\infty)$ として、進化的応答までの平均時間を以下で定義する：

$$\tau = \frac{1}{\bar{x}(\infty) - \bar{x}(t_0)} \int_0^\infty t \frac{d\bar{x}}{dt}(t) dt. \quad (5)$$

式(5)は離散ステップの形質シフトに対して補間を行うことで数値計算する。一般に、この応答時間は総シフト量が多い程、時間を要するものであるが、移入のインパクトに関しては逆の傾向が見られる。つまり、シフト量が小さい時には時間を要し、シフト量が多い時にはより速く応答が完了する(図3)。移入

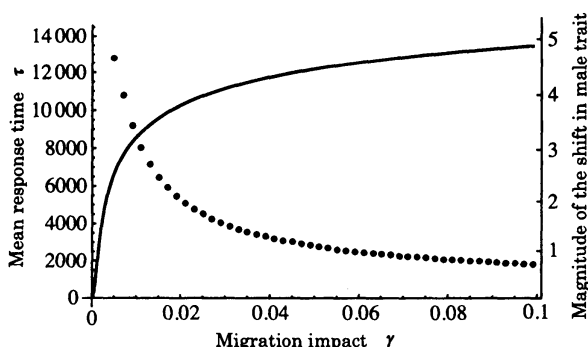


図3 移入インパクトと応答時間(点), 総シフト量(実線)

のインパクトは唯一今回のモデルにおいて、その生物種が内在的に持つ生物学的パラメータではなく、物理的な移入量に対応する指標である。この傾向は絶滅を避けるための生物学的応答としては直感的に想定できるものである。

3.3 形質置換による適応度の変化

実際に形質置換に伴って、雌雄の適応度がどのように変化するであろうか。式(1b)より集団の平均適応度を $W_y(\bar{y}|x)$ とおくと、式(2)において B を無視して

$$\Delta W_y(\bar{y}) = W_y \frac{1}{2} G_y \left(\frac{\partial}{\partial y} \ln W_y \right)^2 \geq 0, \quad (6)$$

等号は平衡状態において実現する。これは平均適応度が単調増加することを示しており、形質置換が適応的な進化であることに対応する。また、この考えは基本的に Fisher (1930) と同じである。

時間 t におけるメスの適応度を $W_f(t)$ 、オスの生存率を $S_m(t) = \exp\{\lambda_m - x^2/2w^2\}$ としたときのそれぞれの時系列変化を示したものが図4である。メスの適応度は近縁種の移入直後に急落するが、形質置換に伴って回復し、平衡状態に至る。この平衡状態においても相手集団からの移入は継続的にあるため、本来の初期状態における適応度まで完全に回復しきることは無い。一方でオスの生存率は元の最適なものとは異なる形質を発現することによって、次第に低下することが分かる。これもまた、形質置換の完了によって平衡状態に至る。ここでオスの適応度を生存率と言い換えたのは、生殖的形質置換の前後において、雌雄各個体の子孫数に変化が生じると考えられるためである。つまり平衡状態では初期状態に比べ、より少数のオスが多数のメスを獲得している状況にあると予想される。

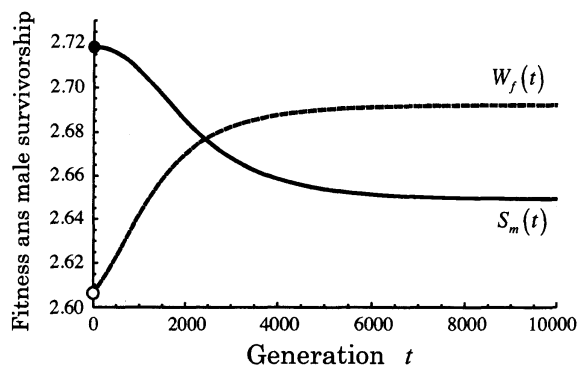


図4 オスの生存率(実線)とメスの適応度(点線)の変化。黒点は移入前の最適な適応度の値であり、雌雄ともに同じ値を持つ。白点は移入直後のメスの適応度の値を示す。

4. まとめと考察

生物種間において、種間交雑はしばしばメスの繁殖成功度の低下をまねき、ときには一方の種を絶滅に導く。メスがオスの形質に対して選好性を持つ種の場合、この繁殖干渉を避けるように、自集団のオスへのより顕著な選好性を進化させ、生殖前隔離に強化が生じる。本研究は、オスの二次性徴形質が類似している、異所的に存在した二種を仮定し、その分布域が重なった後における、形質とそれに対応するメスの選好性の共進化について量的遺伝モデルを用いた解析を行った。オスの形質は種間の認識を明確にする方向へと進化し、そのシフト量はメスの選好性が中程度に強い場合に最大となることがわかった。平衡状態はオスの形質に対する自然選択と性選択のバランスによって実現されるとともに、常にメスの選好性が先行した。またこの結果は、メスが選好性のみを進化させ、オスとの共通形質に変化がみられない場合に、性的二型の進化を示唆するものであった。

本モデルでは異種の移入量が小さく、さらにそのメスの影響は考慮してこなかった。しかし実際にはそれらの影響を考えると、自集団のオスの適応度にも影響が出ることが想像される。たとえば、相手集団のオスが自集団のメスと交配してしまうことによって交配相手が減少するため、 $W_m(x|y)$ もその関数である必要があるかもしれない。今後は、上記に加え個体群動態、さらには空間構造を導入することにより、生殖的形質置換が完了せずに、絶滅に至ってしまう場合や棲み分けに至る条件についても検討したい。

参考文献

- Birch, L. C. 1957. The meanings of competition. *Am. Nat.* 91: 5-18.
- Fisher, R.A. 1930. "*The genetic theory of natural selection.*" Clarendon, Oxford.
- Goldberg, E. E. and Lande, R. 2006. Ecological and reproductive character displacement on an environmental gradient. *Evolution* 60: 1344-1357.
- 本間淳, 岸茂樹, 鈴木紀之, 京極大助. 2012. “特集にあたって: 繁殖干渉の歴史的な位置づけと行動生態学的な背景” 日本生態学会誌 62: 217-224.
- Höbel, G. and Gerhardt, H. C. 2003. Reproductive character displacement in the acoustic communication system of green tree frogs (*Hylacinerea*). *Evolution* 57: 894-904.
- Iwasa, Y., Pomiankowski, A. and Nee, S. 1991. The evolution of costly mate preferences. 2. The handicap principle. *Evolution* 45: 1431-1442.

- Johanet, A., Secondi, J., Pays, O., Pagano, A., Lodé, T. and Lemaire, C. 2009. A case of reproductive character displacement in female palmate newts (*Lissotriton helveticus*). *CR. Biol.* 332: 548-557.
- Kishi, S., Nishida, T., Tsubaki, Y. 2009. Reproductive interference determines persistence and exclusion in species interactions. *Jour. Anim. Ecol.* 78: 1043-1049.
- Konuma, J. and Chiba, S. 2007. Ecological character displacement caused by reproductive interference. *J. Theor. Biol.* 247: 354-364.
- Mallet, J. 2005. Hybridization as an invasion of the genome. *Trends in Ecology and Evolution*, 20: 229-237.
- Pomiankowski, A. and Iwasa, Y. 1993. Evolution of multiple sexual preferences by fisher runaway process of sexual selection. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **253**: 173-181.
- Sætre, G. P., Moum, T., Bureš, S., Král, M., Adamjan, M. and Moreno, J. 1997. A sexually selected character displacement in flycatchers reinforces premating isolation. *Nature* 387: 589-592.
- Smadja, C. and Ganem, G. 2005. Asymmetrical reproductive character displacement in the house mouse. *J. Evol. Biol.* 18: 1485-1493.
- Sved, J. A. 1981. A two-sex polygenic model for the evolution of premating isolation. I. Deterministic theory for natural populations. *Genetics* **97**: 197-215.
- Thibert-Plante, X. and Hendry, A. P. 2009. Five questions on ecological speciation addressed with individual-based simulations. *J. Evol. Biol.* 22: 109-123.
- Uit De Weerd, D. R., Groenenberg, D. S. J., Schilthuizen, M. and Gittenberger, E. 2006. Reproductive character displacement by inversion of coiling in clausiliid snails (*Gastropoda, Pulmonata*). *Biol. J. Lin. Soc.* 88: 155-164.