

In sight of speciation

感覚生態学

種分化の仕組みが見えてきた

Mark Kirkpatrick & Trevor Price

魚の眼がその視環境に適応することで、雌が配偶相手として選ぶ雄の体色に偏りが生じることがある。感覚器官の特性によるこうした選り好みは、新しい種を作り出す一因となりうる。

Nature Vol.455 (601-602) / 2 October 2008

異種間の配偶を防ぐ「種の障壁」はなぜ、どのようにして進化してきたのだろうか？ *Nature* 2008年10月2日号のp.620では、Seehausen たち¹が、シクリッド（アフリカ産のカワスズメ科の魚類）における「種の障壁」の進化に視覚が重要な役割を果たし

ていることを示唆する豊富なデータを示している。自然選択の結果、魚の眼が視環境に適応して、自分が捕食したり捕食されたりする相手だけでなく、自分と同種の仲間もよく見えるようになっていることは、他の魚類の研究からすでに明らかになっている²⁻⁴。



図1 眼中に入らない相手は、配偶相手に選ばれない。Seehausen たち¹は、体色多型のあるシクリッドにつき、視覚特性による配偶相手の選り好みについて調べた。

Seehausen たちはさらに一步踏み込んで、雄の体色が赤色または青色のどちらかであり(図1)、赤色と青色に対する視感度に遺伝的多型があるようなシクリッドについて研究を行った。

その結果、一部の個体群では、青色に敏感な雌は青色の雄のみを配偶相手とし、赤色に敏感な雌は赤色の雄のみを配偶相手としているらしいことがわかった。こうして、視覚系に作用する自然選択が生殖上の障壁の1つとなって新種の形成に寄与している可能性が浮上してきた。つまり、視覚の特性によって認知の内容が決まり、配偶相手が決まるというのである。Seehausen たちはさらに、こうした障壁は1つの個体群内でも生じうると提案する。その場合、従来考えられていたような地理的隔離によって赤色個体群と青色個体群が進化する段階は必要ないことになるため、議論をよびそうである。

アフリカ大湖産のシクリッド類は、生物学的にも生態学的にもドラマティックに生きている。この魚類は、地球上で最大級の速度で種分化をしているのだ。爆発的な種分化の結果、さまざまな体色、形態、習性をもつ種が多数存在しており、その一部はどの町のペットショップでも見かけることができる。なかでも、今回の研究¹の対象となったビクトリア湖のシクリッド類は種分化の速度が驚異的に速く、ここだけで500種以上が生息している。シクリッドの仲間が出現した

のはほんの数十万年前のことであり⁵、2万年前には大規模な種間交雑があったと考えられている⁶。

ビクトリア湖の視環境は多様である。湖岸から湖底へと降りていくにしたがい、湖内の可視スペクトルはしだいに赤色寄りになっていく。同じ湖の中でも、スペクトルが急激に移行していく場所もあれば、徐々に移行していく場所もある。Seehausen たちは、シクリッド類がこうした環境にどのように適応してきたかを調べるため、魚たちが実際に何を見ているかを知りたいと考えた。彼らはまず、さまざまな色に対する視感度の調節にかかわるオプシン遺伝子の1つに遺伝的多型(対立遺伝子)があることを見いだした。これらの遺伝子を *in vitro* で発現させて、得られたタンパク質の吸収特性を調べると、赤色に敏感な多型と青色に敏感な多型があることがわかった。さらに、赤色に敏感な多型をもつシクリッドは、青色に敏感な多型をもつシクリッドよりも深いところに生息していることも明らかになった。

赤色、青色、およびその中間の体色をもつ雄の個体数比は、個体群間でばらつきがある。特に、環境内の可視スペクトルの移行が急でもゆるやかでもないマコベ(Makobe)島のような場所では、青色の雄は浅いところにしかおらず、赤色の雄は深いところにしかいない。こうした場所では、青色の雄の大部分が青色に敏感なオプシン多型遺伝子をもっているのに対

して、赤色の雄の大部分は赤色に敏感な多型遺伝子をもっている。2つの体色多型（モーフ）は、ほかの遺伝的マーカーにも違いがあることから、出現途上の種であると考えられる。しかし、可視スペクトルの移行が急な場所では、2つの体色多型が交雑している。これはおそらく両者が出会う機会が多いためである。

「美は見る者の眼の中にある（蓼食う虫も好きずき）」というわけだろうか。Seehausen たちは、交配を管理して得たシクリッドを使って配偶相手選択実験を行い、オプシン多型のみでは配偶相手の選り好みを強くは決定できないことを見いだした。この湖では深度によって体色多型が分離していることから、シクリッドはほとんどの場合、自分と同類の個体と遭遇し、配偶相手としているに違いない。普通に考えれば、魚は眼が最もよく見える環境で過ごすことを好むだろう。つまり、視覚の特性によって、生息環境に対するある種の選り好みが生まれ、配偶相手の選択に影響を及ぼすだけでなく、種分化の一因にもなると考えられるのである。

しかし、これだけで十分なのだろうか。他の研究

からは、視覚による生殖的隔離を補完するような機構が別に存在していることが指摘されている。シクリッドの雌は、産んだ卵を口の中に入れ、卵が孵化した後も幼魚を守り続ける。Verzijden と ten Cate⁷ の2007年の報告によると、雄の体色が赤色か青色かという点を除いて非常によく似ている2種のシクリッドの間で、母親の口内にある卵を交換してそれぞれ育てさせたと、成長した雌たちは、自分と同じ種の雄よりも、養母と同じ種の雄を強く好んだという（図2）。2種の雌は非常によく似ているため、子の選り好みが体色に基づいているのか、あるいは匂いなど、関連する他の手がかりに基づいているのかは不明である。これとは別に、シクリッドでは鳥類などと同様に⁸、若齢時の学習（性的な刷り込み）が生殖的隔離に関係しているようである。つまり、環境の差異に応じて雄の形質が分岐するときには常に、自分と似た配偶相手を選ぼうとする「調和配偶」が生じうるのであり、そうした現象は、視物質のオプシンが分岐しないときにも起こりうるのである。地理的隔離がなくても、刷り込みや視覚やその他の仕組みにより新種が生じうるのであるのかどうかは、まだ明らかでない。

Seehausen たち¹は、赤色と青色に敏感なオプシン対立遺伝子の進化的起源は、今回の研究対象となった種よりも古いと報告している。これは興味深い発見である。赤色と青色の体色多型はシクリッド類の他の種でもみられるため⁹、体色多型の起源も古いと考えられる。アフリカ産シクリッド類が劇的な放散を遂げたことには、その遠い祖先から感覚系や雄の発する信号に関する遺伝的多型を数多く受け継いだことが大きく関係していると思われる。これにはおそらく、2万年前に起きたと推定されている種間交雑が関係しているのだろう。こうした多型は、種分化が起こるたびに繰り返し取り込まれていく。系統分類学者の視点からみれば、種分化は進化系統樹の独立した「ノード（節点）」にあたる。しかし魚の視点からみれば、種分化とはおそらく、同じ顔ぶれの遺伝子が夜ごとに上演する進化の芝居のようなものなのだろう。 ■

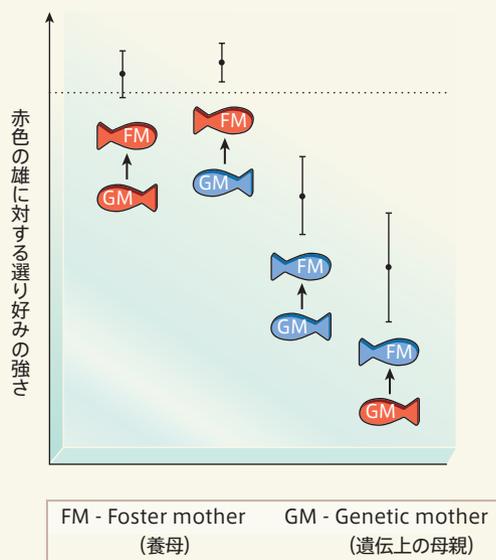


図2 配偶相手の選り好みは、育ての母によって決まる。雌が口の中で子育てをするシクリッドを用いた配偶相手選択実験⁷では、異種の養母に育てられた雌は、養母と同じ種（自分にとっては異種）の雄を好んだ。図中の魚の体色は雄のものであり、実際には、どちらの雌もよく似たくすんだ体色をしている。配偶相手の選り好みの強さは、雌に2種の雄を見せたときの接近回数の違いで測った（標準誤差表示、点線はランダム選択を示す）。この知見から、シクリッドでは若齢期の学習が生殖的隔離に寄与していることが示唆される（図は参考文献7からの改変）。Seehausen たち¹は今回、視覚に対する自然選択の作用も生殖的隔離に寄与していることを示した。

Mark Kirkpatrick、テキサス大学統合生物学部門（米）
Trevor Price、シカゴ大学生態学・進化学部（米）

1. Seehausen, O. *et al. Nature* **455**, 620-626 (2008).
2. Boughman, J. W. *Nature* **411**, 944-948 (2001).
3. Maan, M. E., Hofker, K. D., van Alphen, J. J. M. & Seehausen, O. *Am. Nat.* **167**, 947-954 (2006).
4. Cummings, M. E. *Evolution* **61**, 530-545 (2007).
5. Genner, M. J. *et al. Mol. Biol. Evol.* **24**, 1269-1282 (2007).
6. Seehausen, O. *et al. Proc. R. Soc. Lond. B* **270**, 129-137 (2003).
7. Verzijden, M. N. & ten Cate, C. *Biol. Lett.* **3**, 134-136 (2007).
8. ten Cate, C. & Vos, D. R. *Adv. Study Behav.* **28**, 1-31 (1999).
9. Seehausen, O. & Schluter, D. *Proc. R. Soc. Lond. B* **271**, 1345-1353 (2004).