

キイロショウジョウバエの成虫体重に関する 人為選抜系統間にみられた機械的隔離

小須田 和 彦

序

機械的隔離 mechanical isolation は同所的な生殖的隔離機構 reproductive isolating mechanisms の一つで、雌雄の交尾器官が物理的に適合しない事による隔離である。昆虫の体の大小が交尾に支障を起す例は殆ど報告されていない。ショウジョウバエには体のサイズに関する突然変異が知られているが、互いにたやすく交尾するし、幼虫期の飼育条件などにより体のサイズに大きな変異が生じるが、交尾に関して支障が生じたという報告も殆ど知られていない (Dobzhansky, 1937, 1970; Mayr; 1963)。したがって、機械的隔離の普遍性については論議のあるところとなっている。今回、キイロショウジョウバエを用いて、成虫体重に関して 14 世代にわたる選抜実験を行ない、選抜系統間において生殖的隔離が生じるかどうかを調査した。生殖的隔離が生じるようであれば、それが性的、心理的または行動的隔離であるか、機械的隔離であるかを確かめることとした。

材料並びに方法

山梨県甲府勝沼において採集したキイロショウジョウバエ *Drosophila melanogaster* 自然集団から A, B 二つの反復選抜系統を作った。体重の重い方向への選抜系統 HA, HB の各系統については、雌雄それぞれ 50 個体の体重を測定し、最も体重の重い雌雄 5 個体を選び出し、これらを次代の親とした。LA, LB 系統についても、同様に雌雄 50 個体の体重を測定し、体重の最も軽い雌雄 5 個体を選抜し、次世代の親とした。ただし、世代 8 以後は、各系統、毎代、雌雄 30 個体が測定された (Fig. 1, 2)。A 系統においては 14 世代まで、B 系統では 13 世代まで選抜が継続された。体重の人為選抜実験における結果並びに選抜に伴う相関反応 correlated response については、すでに報告してある (Kosuda, 1997, 1998, 2000)。

配偶行動を調査するには、例えば 1 匹の雌と 1 匹の雄を同じ容器に入れ、数日後に幼虫などの存在によって交配の有無を知る無選択法と雌雄の一方あるいは両者に選択させる選択法がある。

Fig. 1 Selection in Line A

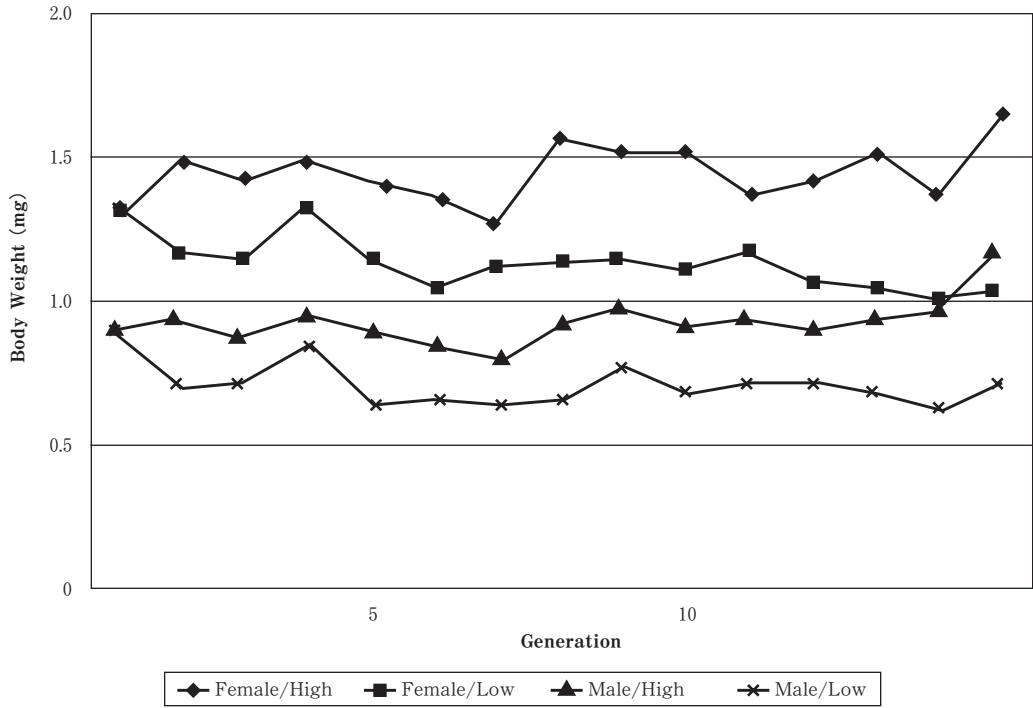
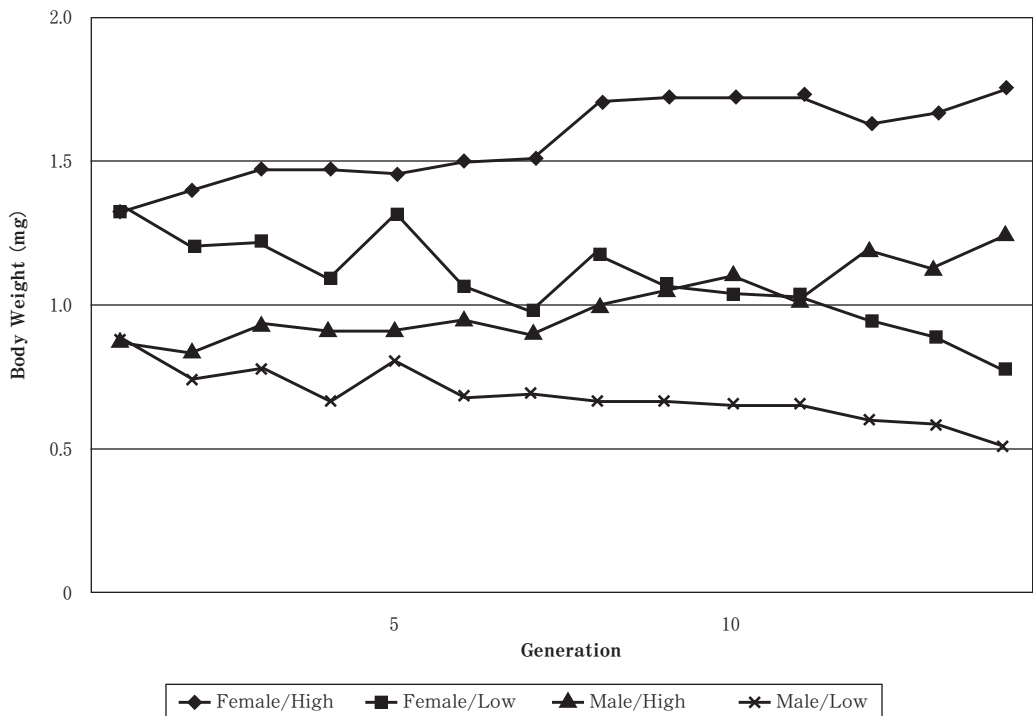


Fig. 2 Selection in Line B



選抜法には A 種の雌と B 種の雌を共存させ雄に選択させる雄選抜法 male choice method と反対に A 種の雄と B 種の雄とを同居させ一方の雌に選ばせる雌選抜法 female choice method, AB 両方の雌雄を共存させて、直接観察することにより配偶行動を識別する雌雄選抜法 multiple choice method が考えられるが、今回の実験では雌選抜法が採用された。すなわち、H 系統と L 系統の雌 10 匹ずつと H 系統または L 系統の雄 20 匹を入れ、雌を解剖し受精のうに精子の有無を調査して交尾を推定した。実験はそれぞれ 2 回行われた。同系交配 homogamic mating と異系交配 heterogamic mating の割合を、それぞれ X , Y としたとき、隔離指数 isolation index は $(X - Y) / (X + Y)$ で求められた。

結 果

B 系統における体重に関する人為選抜の反応はかなり良く、最終世代（世代 13）において、HB の雌、LB の雄の平均体重は、それぞれ、1.796 mg, 0.511 mg であった。特に、LB の雄の小さい事が注目される。一方、A 系統における体重に関する選抜反応はあまり良くなく、HA の雌、LA の雄の平均体重は、世代 14 において、それぞれ 1.610 mg, 0.716 mg であった。生殖的隔離の実験結果は Table 1~6 にまとめられている。表中のカイ二乗 chi-square の値は同系交配と異系交配とが等しく起こると仮定したときの値である。A 系統ではいずれの世代においても HA と LA 間に生殖的隔離は見出されなかった。B 系統においても、世代 5 ならびに世代 10 ではいかなる生殖的隔離もみられなかった。しかしながら、最終世代（世代 13）において、HB の雌と

Table 1 No. of matings in Line A at generation 5.

Generation 5		Line A		
	H females	S females	isolation index	chi-square
HA males	53	51	0.019	0.010
	53	45	0.081	0.163
LA males	46	67	0.186	0.980
	56	34	-0.244	1.340

Table 2 No. of matings in Line B at generation 5.

Generation 5		Line B		
	H females	S females	isolation index	chi-square
HB males	59	43	0.157	0.627
	46	56	-0.098	0.245
LB males	55	43	-0.122	0.367
	43	47	0.044	0.044

Table 3 No. of matings in Line A at generation 10.

Generation 10		Line A			
	H females	S females	isolation index	chi-square	
HA males	56	49	0.067	0.117	
	49	42	0.077	0.135	
LA males	44	58	0.137	0.480	
	40	57	0.175	0.745	

Table 4 No. of matings in Line B at generation 10.

Generation 10		Line B			
	H females	S females	isolation index	chi-square	
HB males	32	43	-0.147	0.403	
	36	40	-0.053	0.053	
LB males	35	54	0.214	1.014	
	44	62	0.170	0.764	

Table 5 No. of matings in Line A at generation 14.

Generation 14		Line A			
	H females	S females	isolation index	chi-square	
HA males	62	49	0.117	0.380	
	41	61	-0.196	0.980	
LA males	42	54	0.125	0.375	
	45	65	0.182	0.909	

Table 6 No. of matings in Line B at generation 13.

Generation 13		Line B			
	H females	S females	isolation index	chi-square	
HB males	14	20	-0.176	0.265	
	15	25	-0.250	0.625	
LB males	14	52	0.576	5.470**	
	11	44	0.600	4.950**	

** : significant at 5% level

LBの雄の間では隔離指数 isolation index が2回の実験で0.576と0.600となり、明らかな生殖的隔離が見出された。カイ二乗値もそれぞれ5.470と4.950となり、5%有意水準で異系交配が少なかった。直接観察により、LB系統の雄は盛んにHB系統の雌に交尾を試みるけれど、体のサイズが小さいため雄の生殖器が雌の生殖器に届かないために生殖的隔離が起こる事が確かめられ

た。したがって、この隔離は機械的隔離とみなしてよいと考えられる。

また、HB 系統の雌の配偶行動をはじめとする行動全般が選抜実験の後半から終盤に著しく低下することが観察された。体重が選抜により極度に増大することによって行動が鈍くなることは期待されたことでもある。また、選抜に伴って近交度 degree of inbreeding が高まったことが考えられる。選抜に伴って近交弱勢が示されることは一般的なことであり、選抜実験系で近交度の高まりを避けることは極めて難しいことである。今回の実験でも選抜の相関反応として、適応度が低下する近交弱勢 inbreeding depression が見られたことは以前に報告されている。

論 議

交尾器、特に昆虫類のそれは複雑な構造の違いがあり、しばしば分類の基準にされる。昆虫における雌雄の交尾器は互いに精密に適合しており、わずかな狂いによって交尾ができなくなるという Lock and key theory は、Durfour により提唱され K. Jordan (1905) によって完成された。しかしながら、Kerkis (1931) はカメムシの一種 *Eurygaster integriceps* で、交尾器の変異の程度は、外部形態のそれと統計的に変わらないことを明らかにした。昆虫の交尾器が分類に役立つことは、必ずしも、それが機械的隔離に有用であることを意味しない。分類上、交尾器官の相違が有用であるのは、交尾器の構造がはなはだ複雑であることが多く、種間の差異が比較的簡単な外部形態に比べて、交尾器官に現れやすいためである (Dobzhansky, 1937, 1970)。

古くは、ガの種間交雑で交尾の際に雌の生殖器が傷つき、時によっては死亡することが Standfuss (1896) によって報告されている。Federley (1932) によれば、スズメガ科に属する *Chaerocampa elpenor* の雄を *Metopsilus porcellus* の雌に交尾させることができるが、時には陰茎が抜けないで、雌の産卵が阻止される。Grant and Grant (1964) はサルビアの花器の構造とミツバチ・ハエなどの訪花昆虫に分化がみられる事を報告している。

機械的隔離に関する実験は非常に乏しい。実験室では、キイロショウジョウバエ *Drosophila melanogaster* の雄はウスグロショウジョウバエ *D. pseudoobscura* の雌に交尾を試み、ときには成功する。体のサイズに関する変異も交尾を妨げるようには見えない。ショウジョウバエでは、体のサイズにかかわる突然変異個体間や栄養充分に育てられたサイズの大きい個体と貧栄養で育てられたサイズの小さい個体間においても、容易に交尾が行なわれるし、子孫も得られる (Dobzhansky, 1937, 1970)。

有性生殖を行なう生物種は、遺伝子を他種と交換しないゆえ遺伝的には閉鎖系である。反対に、種以下の生物集団、例えば品種は開放系である。地理的隔離のように外的要因によって隔離されていない限り、品種は遺伝子を交換する。ヒト、ゴリラ、チンパンジー、オランウータンはそれぞれ異なる種である。これらの種のひとつに、いかなる突然変異や新たな遺伝子の組み合わせが

起こっても、たとえそれがどんなに好ましいものであっても、他種の進化に役立つことはない。すなわち、どんな遺伝子も一つの種の遺伝子プール gene pool から他の遺伝子プールに移ることは無い。一方、一つの種を形成する品種はお互いに進化において無関係ではいられない。一つの品種に起きた遺伝的変化は、種全体の遺伝的性質に成り得る。

隔離機構 isolating mechanism という用語は、有性生殖集団間におけるすべての遺伝的に調節された遺伝子交換の障壁に対して、1937年に初めてドブジャンスキー Dobzhansky によって提唱された。種間の遺伝子交換は地理的隔離および生殖的隔離機構によって妨げられる。隔離機構は種が持つもっとも重要な特性であろう (Mayr, 1963)。

隔離の結果として起こる種形成は、生息分布が障壁により分断されるなど分布が異なるために起こる地理的隔離 geographical isolation を伴う異所的種形成 allopatric speciation と、伴わない同所的種形成 sympatric speciation とに大きく二分できる。同所的にもかかわらず、遺伝子交換が制限または抑制される隔離機構すなわち生殖的隔離機構について、いくつかの分類が提唱されてきた (Dobzhansky, 1937; 1970, Grant, 1963; Ehrman and Maxon, 2001)。ここにまとめておくことにする。生殖的隔離機構はその時期により、雑種個体の形成を妨げる交配前隔離 premating or prezygotic isolation と雑種の生存力と生殖能力を低下させる交配後隔離 postmating or postzygotic isolation の二つに分けられる。

生殖的隔離機構 Reproductive Isolating Mechanisms

交配前隔離 premating isolation

季節的または時間的隔離 seasonal or temporal isolation

交尾期や開花時期が雌雄で異なる場合に起こる隔離

生態的隔離 ecological isolation

同所的 sympatric に生育しているが、生態的に異なる場所 niche に生息。厳密に言えば異所的ともいえるので、ここに挙げることについては疑問がある。

行動的、心理的または性的隔離 ethological, psychological or sexual isolation

雌雄個体間に性的誘因力が無いか乏しい場合にみられる隔離

機械的隔離 mechanical isolation

交尾が試みられるものの、雌雄の交尾器が適合しないなどにより、精子の移転が起こらない隔離

交配後隔離 postmating isolation

配偶子生存不能 gametic isolation or mortality

配偶子は移転されるものの、精子とか花粉が卵細胞や胚嚢内で生存できないとか正

常に機能しないため受精が起らず雑種が形成されない。植物における自家不和合や動物で見られる不妊の多くはこれに相当する。この配偶子生存不能による隔離は生殖的隔離を雑種形成の前後で分ける分類では雑種形成前隔離 prezygotic isolation に入れられ、時として交配前隔離に分類されることがある。

雑種生存不能 hybrid inviability

雑種が生存力を欠くとか、成長できないなど雑種の適応度が低くなる場合

雑種不妊・不稔 hybrid sterility

雑種が生存できるものの、機能ある生殖細胞を作れない完全または部分的な不妊となるケース。生殖的隔離機構のなかで最も重要なものであり、アリストテレスによっても認識されていた。

雑種崩壊 hybrid breakdown

雑種第一代は生殖力を持つが、その後の子孫が生存力を欠いたり、生殖力を欠くなど適応度が低下する場合

要 約

機械的隔離は同所的な生殖的隔離機構のひとつであり、雌雄の生殖器が物理的に適合しないことにより引き起こされる。今回、キイロシヨウジヨウバエ *Drosophila melanogaster* を用いて、成虫体重に関して 14 世代にわたる選抜実験を行ない、選抜系統間において生殖的隔離 reproductive isolation が生じるかどうかを調査したところ、反復系統のひとつで最終世代において、体重の重い雌と軽い雄との間で生殖的隔離が生じた。直接観察により、LB 系統の雄は盛んに HB 系統の雌に交尾を試みるけれど、体のサイズが小さいため雄の生殖器が雌の生殖器に届かないために生殖的隔離が起こる事が確かめられた。したがって、この生殖的隔離は性的、心理的または行動的隔離 sexual, psychological or ethological isolation によるものではなく、明らかに機械的隔離 mechanical isolation であることが判明した。

参考文献

- Dobzhansky, Th. (1937) *Genetics and the Origin of Species*, 3rd edition, New York: Columbia University Press.
- Dobzhansky, Th. (1970) *Genetics of the Evolutionary Process*, New York: Columbia University Press.
- Ehrman, L. & Maxon, S. (2001) *The Genetics of Behavior*, Oxford and New York: Oxford University Press.
- Federley, H. (1932) Die Bedeutung der Kreuzung für die Evolution. *Janaische Zeits. Naturwiss.*, 67: 364-386.

- Grant, V. (1963) *The Origin of Adaptations*. Columbia Univ. Press, New York.
- Grant, K. A and V. Grant. (1964) Mechanical isolation of *Salvia apiana* and *Salvia mellifera* (Labiatae). *Evolution* 18: 196-212.
- Huettel, M., ed. (1986) *Evolutionary Genetics of Invertebrate Behavior: Progress and Prospects*, New York: Plenum Press.
- Jordan, K. (1905) Der Gegensatz zwischen geographischer und nichtgeographischer Variation. *Zeit. wiss. Zool.*, 83: 151-210.
- Kerkis, J. (1931) Vergleichende Studien über die Variabilität der Merkmale des Geschlechtsapparats und der äusseren Merkmale bei *Eurygaster integriceps*. *Put. Zool. Anz.*, 93: 129-143.
- Kosuda, K. (1997) Artificial selection for body weight of adult flies and its correlated response in *Drosophila melanogaster* (in Japanese). *Bulletin of Josai University* (Liberal Arts: Natural Science) 21: 1-10.
- Kouda, K. and A. Sekine (1998) The viability reduction as a correlated response to selection for body weight in *Drosophila melanogaster*. *D.I.S.* 81: 154-156.
- Kosuda, K. (2000) Artificial selection for body weight of adult flies and its effect on the egg to adult viability in *Drosophila melanogaster* (in Japanese). *Bulletin of Josai University* (Liberal Arts: Natural Science) 23: 1-10.
- Mayr, E. (1963) *Animal Species and Evolution*, Cambridge, Massachusetts: Belknap Press.
- Standfuss, M. (1896) *Handbuch der paläarktischen Grossschmetterlinge für Forscher und Sammler*. G. Fischer, Jena.

Mechanical Isolation between Selected Lines for Adult Body Size in *Drosophila melanogaster*

Kazuhiko KOSUDA

Abstract

Mechanical isolation is one of sympatric reproductive isolating mechanisms, and it results from the physical ill-fitting of reproductive organs of males and females. The body size is influenced by various mutations and environmental conditions such as temperature and rearing density. It has not been reported so far that such size differences in *Drosophila* and other insects hinder copulation. The generality of the mechanical isolation is controversial. In this study, selection experiments for adult body weight were carried out for 14 generations in *Drosophila melanogaster*. At the final generation of selection, the reproductive isolation was uncovered between females with heavy weight and males with light one in one of 2 replicate selection lines. This reproductive isolation was found not to be ethological or sexual but to be mechanical. It was observed that small males have a great trouble to copulate with big females due to the size difference, although they are eager to copulate, because the penis of males with small size does not reach to the female reproductive organs.