

学 位 論 文 題 名

Speciation and ecological differentiation
in *Drosophila elegans*

(カザリショウジョウバエにおける種分化及び生態的分化)

学位論文内容の要旨

種分化は生物多様性を増大させ、一方、分化しつつある個体群間の交雑は多様性を減少させると考えられるが、種分化及び交雑の過程、機構についてはまだ十分に理解されるに至っていない。本研究では、異所的に分布するカザリショウジョウバエの褐色及び黒色系統の種分化及び生態的分化について調べた。さらに、これらの系統が会うことにより、個体群にどのような変化が起こるかについて実験的に調べた。本種の褐色系統は中国南部からニューギニア島にいたる地域に、黒色系統は台湾及び琉球列島に分布している。この2系統間には、体色以外、形態上の差異は認められていない。

まず、この2系統間の生殖隔離について調べた。Female choice test 法で交尾前生殖隔離について調べたところ、どちらの系統のメスも同色系統のオスとより高頻度で交尾したが、褐色系統のメスは黒色系統のメスに比べ、選択性は弱かった。同色地理系統間では交尾選択は見られなかった。一方、褐色系統のメスと黒色系統のオス間の F_2 において生存力が若干低下したものの、同組み合わせの F_1 においても、また、他の組み合わせ間の F_1 、 F_2 においても、生殖能力・生存力の低下は見られず、交尾後生殖隔離はかなり弱いものと結論された。これらのことから褐色系統と黒色系統は異所的種分化のごく初期の段階にあると考えられた。さらに、組換え近交系及び F_1 個体を用いた遺伝的解析により、両系統間のメスの交尾選択に関わる形質の相違には少なくとも2つの遺伝子座が、オスの形質の相違には2つ以上の遺伝子座が関与し、少なくともその一つは X 染色体上にあることが明らかになった。

次に、両系統間の生態的分化について調べた。褐色個体と黒色個体では熱吸収効率が異なると考えられるので、光照射下での体温上昇を比較した。その結果、予想どおり、褐色個体に比べ黒色個体の方で体温が高くなった。黒色系統は褐色系統に比べ気温の低い地域に分布しているが、黒い体色はこうした地域で有利に働くのかも知れない。一方、低温・高温・乾燥耐性については、両系統間に差は見られなかった。

交尾戦略に関わる形質にも、両系統間で相違が見られた。すなわち、交尾時間は黒色系統に比べ褐色系統で短く、また、精子の移送も褐色系統で早く起こった。褐色系統と

黒色系統間の交尾実験から、交尾時間と精子移送のタイミングの決定にはオスとメスの両方が関与していることが明らかになった。組換え近交系と F_1 雑種を用いた遺伝的解析により、両系統間のオスとメスの交尾時間の相違に関与している遺伝子座は、それぞれ少なくとも2つ以上あり、オスの交尾時間の相違に関わる遺伝子座のうち少なくとも1つは X 染色体上にあることが明らかになった。

次に、交尾時間の適応的意義について調べた。多くのショウジョウバエでは、一般に受精嚢に精子が十分に貯えられている間は再交尾が起きない。従って、交尾時間が長くなるとメスに送り込まれる精子の量は増え、そのため再交尾能力の回復は遅れると予想される。また、メスに送り込まれる精子の量が増えると、産下された卵の受精率は増加すると考えられる。そこで、褐色系統と黒色系統の再交尾率と受精卵数について調べた。褐色系統において、交尾開始後3分で交尾を中断させた場合、産卵数が減少した。黒色系統でも3分及び5分で交尾を中断させると、精子の移送率が低くなった。このように、交尾時間が短いと、十分な精子を移送できないことが明らかになった。一方、黒色系統において交尾開始後10分で交尾を中断させた場合、産卵数や再交尾率は最後まで(20~30分)交尾させた場合と変わらなかった。これらのことから、両系統の交尾時間は10分で十分であり、黒色系統の長い交尾時間の適応的意義については分からなかった。

次に、これらの系統を混ぜあわせた実験個体群及び系統間の F_1 個体を founder とする実験個体群を作成し、これらの個体群のその後の変化を追うことにより、二次的出会いが個体群にどのような結果をもたらすかについて探った。前者の個体群では、褐色系統と黒色系統の交雑はある程度起こったものの、黒色系統の形質を持つ個体は速やかに減少し、30~40世代後にはほとんど見られなくなった。また、後者の個体群でも、黒色系統の形質を持つ個体は減少した。この理由としては、黒色系統の持つこれらの形質そのものの適応度が低いという可能性もあるが、むしろ、これらの形質と低い適応度を持つ遺伝子との連鎖が考えられた。このように、本研究において、二次的出会いの結果、交雑がある程度起こった場合、系統間の適応度の違いが、出会い後の変化に大きな影響を与えることが示された。

以上のように本種の褐色系統と黒色系統は種分化の初期的段階にあり、さらに両系統間には体色、交尾時間、適応度にも相違が見られ、今後、生態学的及び遺伝学的な研究を進めることにより、種分化の過程についてさらに理解を深めることができると期待される。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 木 村 正 人
副 査 教 授 高 木 信 夫
副 査 教 授 戸 田 正 憲
副 査 助 教 授 鈴 木 仁

学 位 論 文 題 名

Speciation and ecological differentiation in *Drosophila elegans*

(カザリショウジョウバエにおける種分化及び生態的分化)

種分化の機構、過程の解明は進化学の中心課題の一つであり、これまでに非常に多くの研究がなされてきた。しかしながら、種分化に至る集団間の遺伝的分化は、中立的变化の結果なのか、それとも、各集団が異なる環境に適応した結果なのか、といったことについてはほとんど分かっていない。そこで、申請者は、まず、種分化において生態的要因が果たす役割を探ることを目的とし、カザリショウジョウバエの黒色および褐色系統間の生殖隔離及び生態的分化について調べた。

Female choice test法で交尾前生殖隔離について調べたところ、どちらの系統のメスも同色系統のオスとより高頻度で交尾したが、褐色系統のメスは黒色系統のメスに比べ、選択性は弱かった。さらに、交尾後隔離について調べたところ、褐色系統のメスと黒色系統のオス間の F_2 において生存力が若干低下したものの、同組み合わせの F_1 においても、また、他の組み合わせ間の F_1 、 F_2 においても、生殖能力・生存力の低下は見られず、交尾後生殖隔離はかなり弱いことが明らかになった。さらに、組換え近交系及び F_1 個体を用いた遺伝的解析により、両系統間のメスの交尾選択に関わる形質の相違には少なくとも2つの遺伝子座が、オスの形質の相違には2つ以上の遺伝子座が関与し、少なくともその一つはX染色体上にあることを明らかになった。

次に、両系統間の生態的分化について調べた。褐色個体と黒色個体では熱吸収効率が異なると考えられるので、光照射下での体温上昇を比較したところ、黒色個体の方で体温が高くなった。黒色系統は褐色系統に比べ気温の低い地域に分布しているが、黒い体色はこうした地域で有利に働くのかも知れない。

さらに、交尾時間が、黒色系統で20-30分、褐色系統では10分で、両系統で大きく異なっていた。遺伝的解析により、両系統間のオスとメスの交尾時間の相違に関与している遺伝子座は、それぞれ少なくとも2つ以上あり、オスの交尾時間の相違に関わる遺伝子座のうち少なくとも1つはX染色体上にあることが明らかになった。次に、交尾時間の適応

的意義について調べた。交尾開始後3分で交尾を中断させた場合、産卵数が減少するか、精子の移送率が低くなった。このように、交尾時間が短いと、十分な精子を移送できないことが明らかになった。一方、黒色系統において交尾開始後10分で交尾を中断させた場合、産卵数や再交尾率は最後まで交尾させた場合と変わらなかった。以上のように、黒色系統の長い交尾時間の適応的意義については明らかにすることができなかった。

このように、申請者は、本種の黒色系統と褐色系統間には交尾前隔離と生態的分化がみられることを明らかにした。本研究では、本種の交尾前隔離の発達に生態的分化がどのような役割を果たしているかについては明らかにすることができなかったものの、本種はこのことを調べるための良い材料であることを示した。

次に、申請者は、種分化しつつある個体群が2次的に出会った場合、個体群にどのような変化が起こるかについて、本種を用いて実験的に調べた。種分化しつつある個体群の出会い、交雑を引き起こし、さらに、生物多様性を減少させると考えられ、特に、人為的に動植物が運ばれる現在では、その影響が危惧されている。申請者は、黒色系統と褐色系統を混ぜあわせた実験個体群及び両系統間のF₁個体をfounderとする実験個体群を作成し、これらの個体群のその後の変化を追った。その結果、前者の個体群では、褐色系統と黒色系統の交雑はある程度起こったものの、黒色系統の形質を持つ個体は速やかに減少し、30~40世代後にはほとんど見られなくなった。また、後者の個体群でも、黒色系統の形質を持つ個体は減少した。この理由としては、黒色系統の持つこれらの形質そのものの適応度が低いという可能性もあるが、むしろ、これらの形質と低い適応度を持つ他の遺伝子との連鎖が考えられた。このように、二次的出会いにともない交雑がある程度起こった場合、個体群間の適応度の違いが、出会い後の変化に大きな影響を与えることが示された。

このような研究は、これまで全くなされておらず、非常に独創性に富んだものであり、また、生物多様性の維持のための基礎データとして有用である。

よって審査員一同は、これらの成果を高く評価し、また研究者として誠実かつ熱心であり、大学院課程における研鑽や取得単位などとも併せ、申請者が博士（地球環境科学）の学位を受けるのに十分な資格を有するものと判定した。