

カオジロシヨウジョウバエ群 (*Drosophila auraria* species complex) の近縁 4 種における性的隔離

小熊 譲¹⁾・黒川 治男¹⁾・橘 信行²⁾

¹⁾筑波大学生物科学系

²⁾千葉県立長生高等学校

Sexual Isolation among four Sibling Species of

Drosophila auraria Species Complex

YUZURU OGUMA¹⁾, HARUO KUROKAWA¹⁾ and NOBUAKI TACHIBANA²⁾

¹⁾Institute of Biological Sciences, University of Tsukuba

²⁾Chosei Highschool, Chiba Prefecture

Synopsis

Drosophila auraria species complex consists of 4 closely related species. Among these, *D. auraria*, *D. biauraria* and *D. triauraria* are widely distributed in Japan and Korea, but *D. quadraria* is recoded from only Taiwan. They can be experimentally crossed and produce offspring but interspecific hybrid has hardly been found in nature. The sexual isolation experiments between these 4 species were carried out by using male multiple choice method. The isolation coefficients represented between different species were highly significant (Table 1). The values were 0.917 between B (*D. biauraria*) and T (*D. triauraria*), 0.899 between A (*D. auraria*) and B (*D. biauraria*), and 0.875 between A and T. The degrees of the sexual isolation were clearly shifted in the tests using *D. quadraria* as a partner. In either experiment between A and Q, or between T and Q considerably on-sided mating preference was recognized. This fact indicates that *D. quadraria* females can easily accept alien males, particularly of *D. auraria* and *triauxaria*.

The relationships among the 4 species with respect to the sexual isolation were provisionally represented in Fig. 2. It is explicable in this complex that the sexual isolation proper has enough of a role in order to maintain discrete gene pool as species.

緒 言

種の起源について考察する場合、異種間の遺伝子交流を妨げている地理的隔離 (geographic isolation) と生殖的隔離 (reproductive isolation) の機構とその程度が重要な問題となる。生殖的隔離機構の一つとして性的隔離 (sexual isolation) があり、2 種の間での性的隔離の程度を調べる一般的方法として STALKER (1942) が考案した選択交配法とその改良法とがある。

Drosophila 属 *Sophophora* 亜属 *melanogaster* 種群に属するカオジロシヨウジョウバエ群

(*Drosophila auraria* species complex) には4つの近縁種 (*D. auraria*, *D. biauraria*, *D. triauraria*, *D. quadraria*) がある。これらは互いに実験的に交配が可能で種間の性的隔離をしらべる好材料である。4種のうち *D. auraria*, *D. biauraria*, *D. triauraria* の3種は、互いに生息地域の一部を overlap させながら広く日本に分布している。これら3種の性的隔離については黒川 (1959, 1960, 1963) が報告しているが、*D. quadraria* を含めた実験はまだ試みられていない。本実験は *D. auraria*, *D. biauraria*, *D. triauraria* からそれぞれ2系統、これに台湾のみに分布する *D. quadraria* 1系統を加え、4種の間での性的隔離を雄多岐選択法 (male multiple choice method) を用いてしらべたものである。

材料及び方法

1980年に野外で採集した *D. auraria*, *D. biauraria*, *D. triauraria* をそれぞれ2系統と、25°Cの恒温室で維持されていた *D. quadraria* (Chi-Tou, Taiwan. Texas stock 3075.1) 1系統を用いた。採集地及び、系統番号は下のとおりである。

Drosophila auraria : A 541 (筑波医学棟裏)

A 542 (筑波栗林)

D. biauraria : B 16 (日原)

B 3 (四万)

D. triauraria : T 540 (筑波医学棟裏)

T 544 (筑波栗林)

D. quadraria : Q (台湾)

最初の実験は A 541, B 16, T 544, Q の、また次は A 542, B 3, T 540, Q の組み合わせを用い、それぞれの間の性的隔離の程度を調べた。

今回用いた雄多岐選択法は次のように行なった。

まず、しらべようとする2種の処女雌を集める。羽化後12時間以内の雌をエーテルで麻酔して集め、グルコース・寒天培地の餌を入れた管瓶に1本につき50匹(以下)づつ入れて25°Cの恒温室で飼育する。2種の雌は形態的に区別がつけにくいので、羽化後3日目に一方の雌全部を再度麻酔し、片翅の先端部を切り落して区別した。5日齢に達した両種の処女雌をそれぞれ10匹づつ計20匹、麻酔せずにグルコース・寒天培地の餌が入った管瓶に入れ、そこにどちらか一方の種の、同じく5日齢の雄(雌と同時に羽化したもの)を20匹入れる。25°Cの恒温室に8~12時間放置したあと雌雄を分け、全ての雌を解剖して管状受精囊内の精子の有無により交尾したか否かをしらべる。

解剖は、実体顕微鏡の下で2本の柄つき針を用いて行った。一方の針で雌の腹部を抑え、もう一方の針で外部生殖器を引っ張ると内部生殖器が出てくる。それを、リンガー液をのせたスライドグラス上に移し、10個体分まとめてカバーグラスをかけ、150~300倍で検鏡する。管状受精囊は精子が入っていないと透明だが(図1A)、入っていると茶色がかって見える。また、中で精子が動いているのも容易に識別できる(図1B)。

交配実験は1つの組み合わせにつき7~17回繰り返して行ない、性的隔離の程度は LEVENE (1949) の coefficient of isolation (K =隔離係数) で表わした。隔離係数の計算式は次のとおりである。

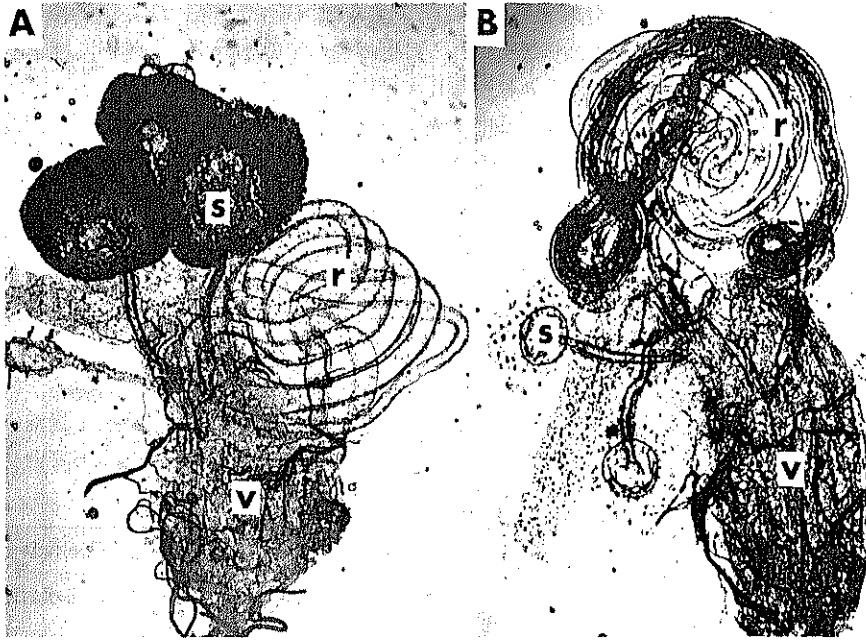


図1 カオジロショウジョウバエの雌の内部生殖器。r: 管状受精嚢, s: 受精嚢, v: 陰部。A: 管状受精嚢が空である。B: 管状受精嚢に精子が多数入っており黒くみえる。

$$K = \frac{\log(1-P_1) - \log(1-P_2)}{\log(1-P_1) + \log(1-P_2)}$$

$$P_1 = \frac{\text{同種間交尾をした雌の数}}{\text{同種の全雌数}}$$

$$P_2 = \frac{\text{異種間交尾をした雌の数}}{\text{異種の全雌数}}$$

隔離係数は+1から-1までの値をとりうる。雄が別種の雌と全く交尾しなかった場合は1, どちらの種の雌とも等しく交尾した場合は0, 別種の雌とより多く交尾した場合はマイナスとなる。

結 果

実験の結果を表1に示す(以下, *D. auraria*, *D. biauvaria*, *D. triauraria*, *D. quadraria* をそれぞれ A, B, T, Q と略称する。

表1および図2から A, B, T の間には, どちらの雄を用いた交配においても相互に大きな隔離係数が示され, 黒川(1960)に報告された通り種間に強い性的隔離があることがわかった。Q は, B との間に強い性的隔離を示したが, A と T に対しては, とくに A 又は T の雄を用いた

場合に弱い隔離を示した。反対に Q 雄を用いた交配では A 雌 ($K=0.966$) および T 雌 ($K=0.546$) に対しそれぞれ強い隔離を表わした。これらの組み合わせのなかで、T 雌が同種より Q の雄により多く交尾していることが注目される ($K=-0.322$)。

以上のように A, T, Q の間に顕著な一方向的交尾選択がみられたが、この現象はどの組み合わせにおいても若干みとめられるもので、A, B, T の間のそれは黒川 (1960) の結果と一致している。

すべての交配結果について χ^2 法により random mating との差を検定したところ、A 541×Q (A 541 ♂) の場合 ($p=0.3\sim 0.2$) を除く全ての組み合わせにおいて $p<0.001$ のレベルで有意差がみとめられた。

表1 カオジロシヨウジョウバエ近縁4種の性的隔離。A: *D. auraria*, B: *D. bauraria*, T: *D. triauraria*, Q: *D. quadraria*, Homogamic: 同系交配, Heterogamic: 異系交配。Coefficients of isolation: 隔離係数。+は精子が入っていたもの、-は入っていないものを表わす。

Cross			Homogamic		Heterogamic		Homogamic	Heterogamic	Coefficients of isolation
Type	Female	Male	(+)	(-)	(+)	(-)	%(+)	%(+)	
A×B	A541+B16	A541 B16	119 50	50 50	27 0	143 100	70.4 50.0	15.9 0.0	0.751 1.000
	A542+B3	A542 B3	81 72	18 16	11 2	88 85	81.8 81.8	11.1 2.3	0.871 0.973
A×T	A541+T544	A541 T544	74 55	26 45	22 3	78 97	74.0 55.0	22.0 3.0	0.689 0.927
	A542×T540	A542 T540	81 99	18 25	5 6	94 123	81.8 79.8	5.1 4.7	0.940 0.942
A×Q	A541+Q	A541 Q	124 137	33 21	110 7	42 153	79.0 86.7	72.4 4.4	0.096 0.956
	A542+Q	A542 Q	102 119	8 11	65 4	43 124	92.7 91.5	60.2 3.1	0.479 0.975
B×T	B16+T544	B16 T544	84 59	33 47	2 8	118 101	71.8 55.7	1.7 7.3	0.973 0.830
	B3+T540	B3 T540	56 83	13 36	0 10	69 109	81.2 69.7	0.0 8.4	1.000 0.863
B×Q	B16+Q	B16 Q	92 141	58 6	16 27	133 120	61.3 95.9	10.7 18.4	0.787 0.880
	B3+Q	B3 Q	58 107	18 10	22 25	58 94	76.3 91.5	27.5 21.0	0.635 0.825
T×Q	T544+Q	T544 Q	86 135	73 13	126 74	33 76	54.1 91.2	79.2 49.3	-0.337 0.567
	T540+Q	T540 Q	80 143	37 25	101 75	13 94	68.4 85.1	88.6 44.4	-0.307 0.529

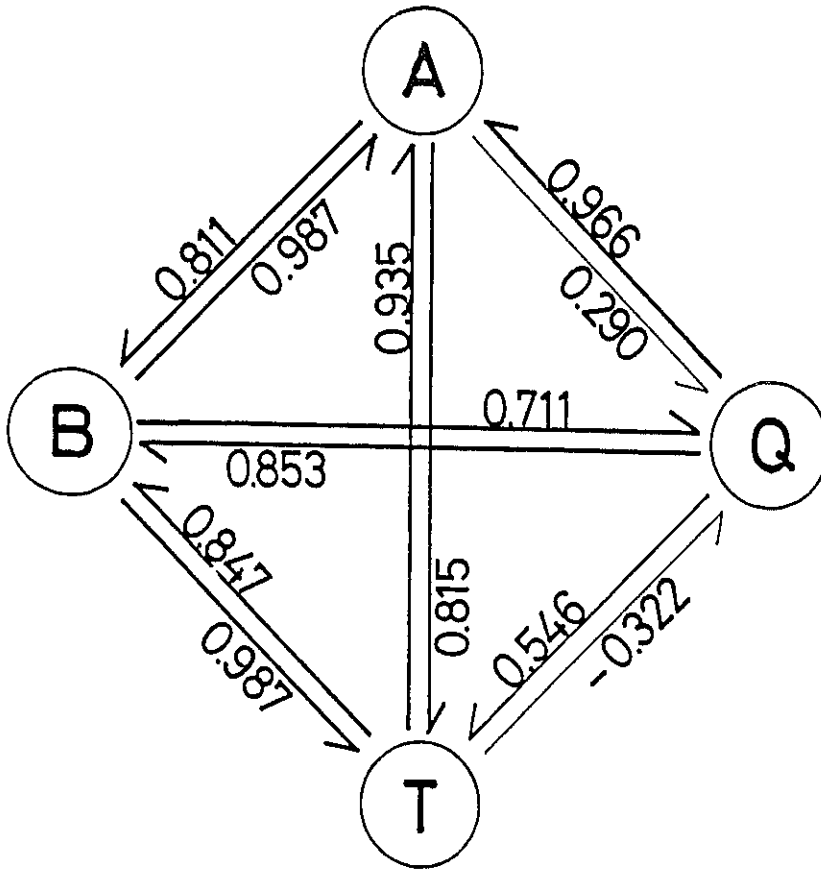


図2 カオジロショウジョウバエ近縁4種の性的隔離。A: *D. auraria*, B: *D. biauraria*, T: *D. triauraria*, Q: *D. quadraria*. 数字は平均隔離係数, 矢印の基部が雄を表わす。

考 察

実験から A, B, T 3 種の間相互に強い性的隔離がはたらいていることがわかった。これら 3 種は日本, 韓国, 中国に, 一部生息地域を overlap させながら広く分布しているが, 自然交雑個体と思われるものがほとんどみられていない(黒川, 1967)。恐らく野外においては, この実験で明らかになった強い性的隔離に加え, 種々の生態的條件の違い, 例えば, 食性や生息環境の違いなどが存在し, それらがより完全な生殖的隔離の機構を構成して種間交雑を妨げているものと推察される。

A, B, T のそれぞれの間の隔離係数は, 黒川 (1960) の実験では AB 間 (0.845) > AT 間 (0.787) > BT 間 (0.702) の順序であったが, 本実験では BT 間 (0.917) > AB 間 (0.899) > AT 間 (0.875) であった。両実験の間に若干方法上の違いがある(黒川は雄 10 匹, 本実験は雄 20 匹を入れた) ため, そのまま比較することはできないが, 隔離係数はほぼ一致している。

A, B, T の間に強い性的隔離があるのに対し, Q を用いた交配ではかなり違った結果が得られた。B と Q の間では, どちらを雄にした場合もかなり強い隔離があるのに対し, AQ 間および TQ 間にはいちじるしい一方向的交尾選択がみられた。この事実は A および T の雄が自種の雌と Q の雌とをよく区別できていない, もしくは Q の雌が A や T の雄をかなり容易に受け入れていることを示唆している。Q は, 一般的に交尾率が高く, 性的活性が強いと思われる(表 1)。

B は他のどの種とも相互に強い隔離を示すが, そのうち Q との隔離係数だけがやや小さい。この傾向は, 別途行なわれた本近縁 4 種の唾腺染色体の比較研究(鎌田ら, 未発表)で明らかにされた, F₁ hybrid における染色体対合の程度と一致している。これらの事実は, B が他の 3 種の何れとも系統的にかなり離れていること, および, 強いて言えばやや Q に近いことを暗示している。

Q を用いた交配でみられた一方向的交尾選択の現象は, かなり一般的なものである。この現象は, 近年 KANESHIRO (1976), WATANABE (1980) らにより, 種の分化の方向を示唆するものとして議論されている。黒川(1967)は, A, B, T 3 種の雄の外部生殖器, とくに挿入器(phallic organ)の構造(1956), 雄の第 6 腹板の剛毛, 生息地域などを比較する傍ら, *melanogaster* 群の起源が南方とされていることも考え合せた結果, 恐らく A が original form で, B はより進化した form であろうと推定した。一方, LEE (1974) は, これら 4 種と種間雑種の形態, 適応値, 性的隔離, アイソザイムパターンなどを比較した結果, T と Q が近い関係にあること, および Q が 4 種の original form であろうと述べている。KAWANISHI and WATANABE (1980) は, 種が分化するに当たり, もとの集団の雄と交尾をしない雌が出現することが契機となるという仮説を立てた。すなわち, 新しく分化した種の雌は古い集団の雄と交尾せず, 古い種の雌は新しく分化した種の雄と割合よく交尾する傾向がある, というものである。この仮説を本実験の 4 種に適用すると, Q (*quadraria*) から A (*auraria*), T (*trauraria*) または B (*biauraria*) が分化したことになり, LEE (1974) の, Q (*quadraria*) が 4 種の起源ではないかという推定と一致する。

以上, カオジロショウジョウバエの近縁 4 種について, 主に性的隔離の実験結果にもとづいてその系統関係を論じたが, この問題はさらに唾腺染色体の比較や配偶行動など, 多方面の研究結果をまっけて総合的に検討したい。

参 考 文 献

- KAWANISHI, M. and T. WATANABE. 1980. ショウジョウバエ進化の新モデル, 科学朝日 4: 1-5.
- KANESHIRO, K.Y. 1976. Ethological isolation and phylogeny in the *planitibia* subgroup of Hawaiian *Drosophila*. *Evolution*. 30: 740-745.
- KUROKAWA, H. 1956. Comparative studies on some characteristics of three races of *Drosophila auraria*. *Annot. Zool. Japon.* 29: 225-233.
- . 1959. Experiments on sexual isolation between races A and B of *Drosophila auraria*. *Annot. Zool. Japon.* 32: 220-224.
- . 1960. Sexual isolation among the three races, A, B, and C of *Drosophila auraria*. *Jpn. J. Genet.* 35: 161-166.

- . 1963. Population genetics on three races of *Drosophila auraria* Peng. II. Sexual isolation among strains within a race C. Jpn. J. Genet. 38 : 1-5.
- . 1967. Population genetics on three races of *Drosophila auraria* Peng. III. Geographical and ecological distribution of the races, A, B, and C, with special regard to its speciation. Jpn. J. Genet. 42 : 109-119.
- . 1967. Variation in male genitalia of *Drosophila auraria* collected in nature. Annot. Zool. Japon. 40 : 154-160.
- LEE, T.J. 1974. Speciation in the species complex *Drosophila auraria*. Jpn. J. Genet. 49 : 305.
- LEVENE, H. 1949. A new measure of sexual isolation. Evolution. 3 : 315-321.
- STALKER, H.D. 1942. Sexual isolation studies in the species complex *Drosophila virilis*. Genetics. 27 : 238-257.