

14.1 種は様々な形で定義されてきた

13章では、小進化を集団の遺伝子プールを構成する対立遺伝子頻度の変化と定義した。化石記録において最も明確に観察される**大進化**は、種の起源ないし種分化を必要とする。種分化は、単一の種が2個の子孫種に分かれること、もしくはある種が時間を経て別の種に変化することである。種分化は遺伝子プールの対立遺伝子と遺伝子型の変化の最終的な結果である。生命の多様性は完全に種分化により形成されるものである。したがって、種を定義し、種分化がいつ起こるのかを理解することが重要である。本書ですでに種を生存物質のタイプとして定義したが、ここで種というものの特性をより詳細に見ていきたい。

進化学的種概念では、それぞれの種はそれ自身の進化的歴史を有すると考える。進化学的種概念では、ある種を別の種から区別する形質が重要である。そのような形質が不変である限り、複数の化石は同一種に属するとみなされる。それらの形質の変化は化石記録における新種の進化を示す。進化学的種概念の利点は、有性生殖を行う生物にも無性生殖を行う生物にも適用できることである。

生物学的種概念は、種を定義するうえで形質の違いよりも生殖隔離を重要視する。すなわち、形質が種の識別に役立つとしても、生物学的種概念のもとでは種の基準は生殖隔離である。生物学的種概念は有用であるが、無性生殖を行う生物や化石としてのみ知られる生物には適用できない。**Figure 14.1B**の flycatcher は互いに類似しているが、これらは相互に交配が不可能であり、異なる種である。これら3種は異なる生息地で生活する。**Acadian flycatcher**は落葉樹林や林湿地に生息する。**Willow flycatcher**はやぶ、草地、古い果樹園、ヤナギ林に生息する。**Least flycatcher**は開けた林、果樹園、農耕地に生息する。逆に、生物群が形態学的差異を示しながら交配が妨げられない場合、単一種として扱われる。ヒトは顕著な表現型の変異を示すが、互いに交配可能であり、単一種に属する。

14.2 生殖隔壁により種間の遺伝的差異が維持される

2つの種が分化しているということは、それらの種は生殖的に隔離されている、すなわち、種間の遺伝子流動が起こらないということである。交配の成功を妨げる隔離機構は、生殖隔離障壁とよばれる。**接合前隔離機構**は、生殖行動が妨げられることにより配偶子の接合（受精）に至らない仕組みである。

生息地の隔離

同じ地理的範囲に分布する2種が生息地を異にする場合、交配が起こる機会は少ない。**Figure 14.1B**の flycatcher の種間での交配が起こらないのもこのためである。

時間的隔離

近縁種が同じ場所に生育することがあるが、それらの繁殖時期が異なる場合、種間での配偶行動は起こらない。

行動的隔離

多くの動物種は、互いに相手を認識するための求愛行動をとる。**Figure 14.2C**のカツオドリは、種特異的な求愛ダンスを行う。ホタルの雌は雄の発光のパターンによって同種の雄を識別する。同様に、コオロギの雌は雄の発音によって同種の雄を認識する。多くの種において、雄個体はフェロモンと呼ばれる雌個体の発する化学物質を感知することにより同種の雌個体を認識する。

物理的隔離

昆虫の多くの種は、種間では合致しない形状の生殖器を持つ。動物の生殖器や植物の花器構造が合致しなければ、交配は起こりえない。

配偶子隔離

異なる種の配偶子が接触しても、融合して接合子を形成しないことがある。動物では、精子が他種の雌生殖器官内で生存できなかつたり、卵が同種の精子のみに対する受容体を持っている場合がある。植物では、異種間の受粉では花粉管が伸長しないことがある。

接合後隔離機構は、種間交配が成功した場合でも、雑種後代の生育ないし繁殖が不可能となる仕組みである。

接合子致死

雑種の接合子が死亡する場合がある。2つの異なる染色体セットを持つ接合子は体細胞分裂がうまくいかないことがあるし、両親の遺伝子情報が不適合であるために胚発生が継続しないこともある。

雑種不稔

雑種が成体にまで成長するが不稔（不妊）であることがある。ウマの雄とロバの雌の交配によりラバが生まれるが、ラバは通常不妊である。雑種不稔は、減数分裂の以上のために正常な配偶子が形成できないことが原因であることが多い。

14.3 異所的種分化は地理的障壁を基にして起こる

進化生物学者のエルンスト・マイヤーは「系統進化と種の起源」を著し、生物学的種概念と種分化が起こるプロセスを提示した。彼によれば、種を構成する個体の一部が地理的に隔離された時、遺伝的浮動と自然選択により亜種の分化が始まる。次第に、それらの個体のグループは互いに交配が不可能となり、それぞれ新種へと進化する。このマイヤーの仮説は**異所的種分化**とよばれる。

異所的種分化を支持する多くのデータがこれまでに見出されている。**Figure 14.3A**はカリフォルニアにおいて研究されてきた異所的種分化の例である。*Ensatina* 属のトカゲの祖先集団は太平洋沿岸の北西部に分布する。(1) 祖先集団の一部が南方へ移住し、亜種が形成される。亜種は海岸山脈とシエラネバダ山脈における選択圧にそれぞれ晒される。(2) セントラルバレーによって亜種間の遺伝子流動が制限される。(3) 南方へ行くほど遺伝的分化の程度は上昇し、カリフォルニア南部では体色の顕著な差異を示し互いに交配不可能な生物群が形成される。

ワシントン州のベニザケは異所的種分化のより詳細な例である。1930年代から1940年代にかけて、ワシントン湖に数千頭のベニザケが導入された。そのうち一部は **Pleasure Point Beach** に定住し、別の一部はシダー川へ移住した。生物学者のアンドリュー・ヘンドリーは、プレジャーポイントビーチとシダー川のベニザケが形態学的に識別可能であることを発見した。河川は比較的水流が速いため、河川の雄個体は湖岸のものに比べて細くなる傾向が見られた。急流においては、体を横転させるという配偶行動を行う上で細身の体が有利である。一方、湖岸では雌個体のサイズが河川のものより大型化した。体が大型であるほど、より深い産卵床を礫の積もる河口域の湖底に掘ることができる。深い産卵床は、川の流れによるかく乱を受けにくく、卵が十分に生

存できるだけ温度を維持することができるのである。

ヘンドリーは耳石の調査により、湖岸の雄個体の3分の1が河川で成育したものであることを明らかにした。しかし、それぞれの個体群を構成する個体の形態と大きさは維持されていた。したがって、河川から湖岸へ移動した雄個体は繁殖に成功していないということである。すなわち、生殖隔離が生じていたことになる。このベニザケの例に見られるように、適応的変化の副次的効果として生殖隔離が生じることがある。

集団間で生殖隔離が確立される時、接合前隔離機構が形成されるより先に接合後隔離機構が発達するだろう。すでに見たように、ウマとロバが交配した場合、後代ないしその次世代は不妊である。種間雑種が後代を残すことができなければ、雑種の出現が回避されるように自然選択が作用するであろう。実際、2集団が完全に生殖的に隔離される過程で、自然選択により接合前隔離機構が発展すると考えられる。

14.4 適応放散は多数の近縁種を派生させる

自然放散とは、単一の祖先種から様々な環境に適応した多数の子孫種が形成される減少のことである。生態学的ニッチとは、種が生息可能な環境条件の範囲のことである。フィンチの祖先種がガラパゴス諸島に到達した時、その子孫は様々なニッチに拡散し、占有した。地理的隔離により様々なフィンチの集団の遺伝子プールが隔離され、自然選択によりそれぞれの集団は島の環境に適応した。このとき、多数の集団は遺伝的に分化し、偶然同所的に生育することがあっても互いに交配しない別種となった。フィンチは配偶行動の差異にくちばしにより同種を識別する。これは接合前隔離機構のうちの行動隔離である。

ハワイ諸島では、アジアもしくは北アメリカから500万年ほど前に移住したゴールドフィンチに似た共通祖先から多数のミツドリが分化した。それらは現在、種子、果実、花、昆虫といった多様な餌を利用するために様々な形態とサイズを示すくちばしを持つ。

14.5 種分化は地理的障壁がなくても起こりうる

地理的隔離を伴わない種分化を同所的種分化という。植物では、ある種の分布範囲内で接合後隔離により新種が出現する例が存在する。植物の同所的種分化の場合、倍数性が関与する。倍数性には、同質倍数性と異質倍数性が知られる。

同質倍数性は、二倍性種の減数分裂において染色体の分配が起こらず非還元配偶子が形成されることにより生じる。もし二倍性の配偶子が半数性の配偶子と受精すれば、三倍性の個体が形成される。三倍体は減数分裂の際染色体の対合が正常に起こらないため不稔であり、有性生殖によって子孫を形成することができない。三倍体は種子を形成しないため、人類は果物の生産のために三倍体を利用してきた。Figure 14.5Aは種子を形成する二倍体のバナナと種なしの三倍体のバナナの比較である。もし二倍性の配偶子間の受精が起こると、四倍体の個体ができる。四倍体は同じ倍数性どうしでの交配を行う限り可稔である。高次倍数性の植物は二倍体と比べると大型の果実を形成する。例えば、現代の大型のイチゴは8倍体である。

異質倍数性の形成過程では、種間雑種形成に続いて染色体倍加が起こる。例えば、*Clarkia concinna*は14本の染色体を持つ二倍体である。近縁種である*C. virgata*は10本の染色体を持つ。これら2種の、一方の親由来の7本の染色体と他方由来の5本の染色体が対等に対合しないため

不稔となる。しかし、染色体倍加により、これらの雑種である *C. pulchella* では正常な減数分裂が起こる。

14.6 人為選抜によりトウモロコシが作り出された

トウモロコシ *Zea mays* は、農耕の歴史における最も顕著な植物改良の成果の一つである。トウモロコシはアメリカで最も重要な穀物であり、年間 95 億ブッシェルの収量がある。トウモロコシは穀物としてのみならず、3000 を超える様々な食品生産物の原料である。

トウモロコシは、メキシコ南部に自生する野生植物テオシントを祖先とする。トウモロコシとテオシントの形態学的類似性は低い。テオシントの雌穂の種子列数は2であり、種子は非常に硬い殻に囲まれている。紀元前 3000–4000 年前に、テオシントの有用性に気付いた人々が人為選抜によってトウモロコシを進化させた。考古学的記録としては、メキシコ南西部オアハカ州の高地の遺跡からテオシントとは異なる穂軸の遺物が見出されている。

現在、トウモロコシには数百にのぼる品種が存在し、世界の穀類の中で最も多様性に富む作物である。トウモロコシは高地や熱帯域でも栽培され、南極を除く地球上のあらゆる地域に導入されている。トウモロコシにはパーチングコーン、フリントコーン（硬粒種）、デントコーン（馬歯種）、フラワーコーン、スイートコーン（甘味種）、ポップコーン（爆裂種）の主要な品種群が存在する。