

2 MARCH 2012 VOL 335 SCIENCE 1090-1092

Pollinator-Mediated Selection on Flower Color Allele Drives Reinforcement

送粉者による花の色彩遺伝子への自然選択は「強化」を促進する

Robin Hopkins and Mark D. Rausher

Abstract

- ◇ 「強化 (Reinforcement)」: 交雑を避けるような交配前隔離
- ◇ *Phlox drummondii* (*P. dru*) の花色への自然選択を検証し、「強化」を定量的に評価
- ◇ 近縁種 *P. cuspidata* (*P. cus*) と分布が重なる地域で様々な共通圃場実験を行った
- ◇ 花の色の違いは繁殖成功や適応度とは相関なし
- ◇ 色の薄い *P. dru* と *P. cus* よりも、色の濃い *P. dru* と *P. cus* の間で送粉者が頻繁に移動
- ◇ 花色に対する送粉者の選好性は「強化」による自然選択を示している

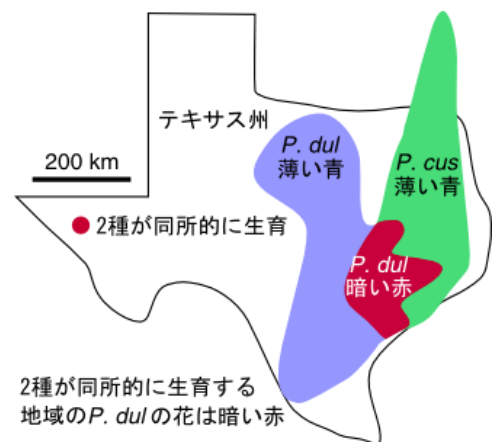
Introduction

「強化」による自然選択は種分化にとって重要

- 「強化 (Reinforcement)」: 自然選択によって分化しつつある集団間において、交雑を避けるような交配前生殖隔離が強くなる進化
- ウォレスが 1889 年に出版した (邦題)『ダーウィニズム: 自然淘汰説の説明とその若干の応用』で提唱したため、「ウォレス効果」とも呼ばれる
- 「強化」は長い間議論の対象になってきたが最近の研究ではその重要性が示唆
⇔ 遺伝的な基盤についてはほとんどわかっていない
- 一部の理論モデルは交雑をさける生殖前隔離である「強化」よりも、その分化しつつある集団や交雑集団への直接的な自然選択の方が重要であると主張
- 「強化」に関する実証的な先行研究は、「強化」と直接的な自然選択を区別できてない

Phlox drummondii の花色多型は「強化」のモデル

- *Phlox drummondii* (*P. dru*) は北米テキサス原産のハナシノブ科の一年草
- *P. dru* の花色の多形は「強化」で維持?
- 分布域の東部で *P. cuspidata* (*P. cus*) と同所的に生育
- 両種とも基本的な花色は薄い青
P. cus と同所的に生育する *P. dru* の花色は暗い赤
- 両種は自然雑種を形成するが不完全な雑種不稔
90%の雑種個体は胚珠・花粉が不稔



付図1. 調査対象の*Phlox*属植物の分布

P. drummondii の花色の多型の維持メカニズム

- 祖先的な形質は明るい青 (light blue)
派生的な形質は暗い赤 (dark red)
- 「色遺伝子」と「濃さ遺伝子」の調節領域の変異によって制御
- 花の色 : Flavonoid 3'5'-hydroxylase (*F3'5'h*) という酵素をコードする遺伝子の調節領域の変異によってアントシアニン色素の構成が変化
祖先的な「青」のアリル (*H*) は、派生的な「赤」のアリル (*h*) に対して優性
- 色の濃さ : *R2R3-Myb* をコードする遺伝子の調節領域の変異によって色素の量が変化
派生的な「暗い色」のアリル (*I*) は祖先的な「明るい色」のアリル (*i*) に対して優性
- *P. dul* のみ生育する集団ではアリル *i* とアリル *H* に固定…「明るい青」
P. cus と同所的な集団ではアリル *I* とアリル *h* に固定もしくはほぼ固定…「暗い赤」
明るい赤 (*ii, hh*) や暗い青 (*I-, H-*) は同所的集団と異所的集団の境界でまれに出現
- SSR による *P. dul* の集団遺伝構造は花色間の遺伝子流動を示唆
⇨花の色に関わる遺伝子のアリルは selective sweep によって固定
→花色の地理的な変異は遺伝的浮動ではなく自然選択で維持

本研究で行う3つ実験 : 「強化」による自然選択の検証

1. *P. cus* 不在下の野外環境で共通圃場実験を行い花色と適応度の関係进行评估
花の色によって適応度が異なる→環境による自然選択で多型が維持?
花の色によって適応度が異ならない→「強化」の可能性を示唆
2. *P. cus* と *P. dul* の混植試験によって花色と種間交雑の関係を評価
この2種の種間雑種は不稔であるため、雑種の形成は非適応的
花の色によって雑種形成率が異なれば、雑種形成率が低い色の方が適応的
3. *P. cus* と *P. dul* の混植試験によって花色と送粉者の行動の関係を評価
送粉者が花の色を認識して訪花していれば、2の雑種形成パターンの説明ができるかも

1. 花の色と適応度の関係

方法

- 花色の遺伝子型がわかっている種子を3世代交配によって作成
- 花の色・濃さに関する遺伝子座をホモ接合になるようにコントロール
- 家系の効果は交配の工夫で無作為化
- 2,720個の種子をブロックあたり170個ずつ植栽
- 成長後、個体の生存率、結果率を計測し、適応度 (生存率×果実生産量) を計算
- 圃場はテキサス大学の Stengl Research Station で2種が自然分布する

結果

- 花の色による生存率・繁殖成功・適応度の有意な違いはなかった (Fig 1A, B, C)
- 結果率と適応度は明るい青でわずかに小さいが有意ではない

- *P. dul* と *P. cus* が同所的に生育する環境下では、花色に直接的に作用する環境の効果は検出されなかった
- 花の色によって生存・種子生産といった適応的な差はない

2. 花の色と種間交雑パターンの関係

方法

- 花の色・濃さに関する遺伝子座がホモ接合してうる個体を 30 個体ずつ用意
- 明るい青花の個体をリファレンスとして 30 個体と *P. cus* を 115 個体用意
- 以上の 3 種類の個体群を 1 つのブロックに混植し、繰り返しのブロックを作成
- それぞれの花色の *P. dul* と *P. cus* が混在した状態で自然受粉
- それぞれの花色およびリファレンスから 100-150 個の種子をランダムに採取
- 父系解析を行い、父親が *P. dul* と *P. cus* のどちらなのかを判定
- 相対種間交雑率 = (各花色の種間交雑率) / (リファレンスの種間交雑率) を算出

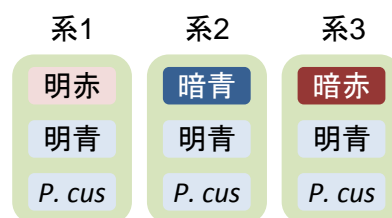
結果

- ブロックあたりのリファレンス（明るい青色）個体の種間交雑率は 28-44 %
同所的に生育する場合には種間交雑が普通に起こることを示唆
- 花の色（青か赤）による相対種間交雑率の違いは検出されなかった（Fig 1D）
- 暗い色の花は明るい色の花の相対種間交雑率の約半分（Fig 1D）
→花の色を暗くするアリル (*I*) は *P. dul* と *P. cus* の種間交雑を減少させる
- 種間雑種の不稔性 90 %（Ruane et al 2008）と、リファレンス（明るい青）の交雑率 43% から選択係数を計算すると 0.32 → 暗い色になる遺伝子型の方が 1.32 倍有利
- *P. dul* と *P. cus* が同所的に生育する場所では強い「強化」選択によって暗い色のアリル (*I*) が急速に頻度を増加させ、固定される
- 種間交雑と花の色（赤・青）は関係ない→花色の濃さが「強化」選択にとって重要
- *P. cus* の花粉を *P. dul* に人工授粉→花色によって結実率は変わらない（Levin 1985）
種間交雑の起こりやすさの要因は結実の段階ではなく、送粉の段階にある？

3. 花の色と送粉者の行動の関係

方法

- 付図 5 のような組み合わせの共通圃場を作成
- 各系には祖先的な形質である明るい青の *P. dul* と *P. cus* は必ず含まれ、派生的な 3 形質は別々の系へ
- それぞれの実験系内で送粉者の行動を観察
ある花に訪花したあとにどの種・色の花に訪花するのかを記録
- 全部で 180 匹の送粉者を使って、2,301 回の移動パターンを観察



付図5. 送粉者調査の実験系

結果

- 両種ともに *Battus philenor* (アゲハチョウ科；アオジャコウアゲハ) の訪花頻度が最も高く、複数種のセセリチョウ類が訪花
- アオジャコウアゲハとセセリチョウ類の訪花行動は似ており、*P. dul* と *P. cus* の両方に訪花
- 送粉者が *P. cus* を訪花した後は明るい花の *P. dul* (赤・青関係なく) を訪花する傾向 (Table 1)
→ 明るい青花と明るい赤の花で種間交雑率に違いがないという結果に矛盾しない
- 送粉者が明るい色の *P. dul* を訪花した後は *P. cus* にも多く訪花 (Table 1)
→ 明るい色の *P. dul* は花粉を無駄にしており、父性繁殖成功が低いかも
- 送粉者が *P. cus* を訪花後、暗い花の *P. dul* (赤・青関係なく) に訪花しにくい (Table 1)
→ 明るい花よりも暗い花で種間交雑率が低いという結果に矛盾しない
- 送粉者が暗い色の *P. dul* を訪花した後に *P. cus* に訪花するケースは少ない (Table 1)
→ 暗い色の *P. dul* は種間交雑で花粉を無駄にしておらず、父性繁殖成功が高いかも
- 暗い花色の *P. dul* は薄い花色の *P. dul* よりも近縁種である *P. cus* と花粉を交換しにくい
- 送粉者は花蜜量・濃度など様々な要因に反応するが、今回の結果は学習による可能性
P. cus は明るい青色であり、送粉者は色の違いではなく濃さの違いを見分けている？

なぜ2種の同所的な集団では *P. dul* の花は赤くなったのか？

- 今回の結果は2種が同所的な場所では「送粉者の行動によって暗い色が有利になる」ことは説明できているが、「赤色の花にアリルが固定されている」理由は説明できない
- 中立マーカーと比較した研究：赤色アリルは自然選択で固定した可能性
⇨ 本研究：色の違いは「適応度」や「*P. cus* との種間交雑率」の違いに関係ない
- 可能性1. 赤色の花は適応的だが選択圧が小さくて今回は検出できなかった
Fig1 Cを見るとわずかではあるが、同じ濃さの花同士では赤色の方が適応度は高い
- 可能性2. 赤色に対する選択圧が今回の実験系には含まれていなかった
- 可能性3. 自然選択の要因が過去には存在したが現在はそれがなくなってしまった
- 花色の遺伝子の近くに強い選択圧を受ける遺伝子があって、ヒッチハイキングで一掃に固定してしまったことも考えられるが、この可能性は低そう

進化における「強化」の役割

- 本研究では「強化」と交配後の自然選択を区別し、交配前隔離の重要性を示した
- *P. dul* がいない状態での生育させた場合、適応度に違いがない
→ 交配後の生育に関する自然選択は花の色の多様性維持にあまり寄与していない
- 多くの植物は送粉者を変えることで交配前隔離を進化させてきた
⇨ 本研究：(送粉者の忠実具合によっては) 送粉者シフトなしで交配前隔離が成立
- 忠実な訪花はマルハナバチでは一般的であるがチョウではまれ
本研究で訪花頻度が高かった *Battus philenor* は産卵の際に葉の形を識別しており、訪花

に関しても忠実な行動を示すのは特別驚くべきことではない。

- 理論モデルの予測
 - ① 自然選択が強いときに「強化」が起こりやすい
∴強い自然選択は交配前隔離を減らすような遺伝子流動・組み替えを妨げる
 - ② 1つのアレルで決まる形質だと「強化」が簡単に起こる
⇔「強化」の遺伝的な基盤までわかっている系はほとんどない
- 本研究の結果は、少なくとも1つの遺伝座で非常に強い「強化」が起こっている
*P. dul*の暗い花色のアレルは明るい花色の*P. cus*と同所的に生育する場合に有利
*P. cus*との交雑は強い雑種不稔なのでとても強い選択圧になる（理論予測と一致）
- 多くの「強化」メカニズムは2つのアレルに関連した交配メカニズムかもしれない
- 「強化」に関する研究は動物で多いが植物の種分化にも重要であることを示した
→顕花植物の特徴である花の色・形や花序構造の膨大な多様性の説明に寄与するかも

※著者である Robin Hopkins さんのホームページに Phlox 属植物の花色多型に関する一連の研究の解説があります (<http://www.duke.edu/~rh47/Home.html> : 2012年6月22日確認)。