キジ目鳥類における種間雑種の存在

西堀正英¹・安江 博²

¹広島大学大学院 生物圏科学研究科 応用動物科学講座、²農業生物資源研究所 動物ゲノムグループ

Evidence for hybridization of species in the order Galliformes based on molecular and population genetics

Masahide NISHIBORI¹ and Hiroshi YASUE²

¹ Department of Bioresource Science and Technology, Graduate School of Biosphere Science, Hiroshima University

² Genome Research Department, National Institute of Agrobiological Sciences

1. はじめに

ラバ(騾馬: Mule)は、雄ロバと雌ウマとの一代種間雑種で生殖能力を持たないが、役畜に適し利用価値が高いとされている。一方、雄ウマと雌ロバとの種間雑種はケッテイ(駄騾: Hinny)とよばれ、役能力がやや劣るためにあまり利用されていない。家畜の場合は良い性質を持つものを得るために人為的に雑種を作り出されてきた。一般に雑種は両親のいずれかの種の形質より優れていることが多く、これを雑種強勢といい、ラバやトウホアンアー(土蕃鴨)(菜鴨(ツアイアー)の雄と バリケンの雌を交雑)がこの例である。また、動物園では、ライガー、レオポン、タイゴンなどの人気の高いネコ科の動物について人為的に種間雑種が作られた。これらのほとんどは、一代雑種であり、生殖能力に乏しく雑種同士の交配はできないことが多いとされている。キジ目鳥類では、キンケイ雄とキジ雌を交雑し、テンケイと称し、食肉用として飼育されている。

形態形質や妊性などの繁殖性を調査する目的での人為交雑による雑種の研究はあるが、自然状態における雑種の現状を分子遺伝学的に明らかにした報告はほとんどない。著者ら(Nishiboriら2005)は、ニワトリ(鶏)とヤケイ(野鶏: セキショクヤケイ、ハイイロヤケイ、セイロンヤケイ、アオエリヤケイ)との類縁関係を分子遺伝学的に解析する中で、ニワトリとヤケイとの間で種間雑種が存在していることを発見した。また、アカアシワシャコとイワシャコとの間に雑種が存在することを分子遺伝学的に明らかにした報告もある(Barattiら2004)。本稿では、キジ目鳥類の自然下での雑種とその研究の現状を紹介し、キジ目鳥類を分類学的立場から、および遺伝資源保護の見地から考

察する。

2. 種

一般に動物における「種」とは、マイヤーの生物学的種概念により、「種は実際あるいは潜在的に交配可能な自然個体群の集まりをいい、これらの個体群は他の種の個体群とは繁殖の上で隔離されている」(Mayr 1942)と定義されている。つまり、「種」として分類された分類群を構成するメンバーは互いに交配可能で交配によって生まれた個体は妊性を有する。メンバー間で遺伝子のやりとりが行われ、それらは全体として遺伝子の集合体であるゲノム群(遺伝子プール)を共有している。一方、「生物学的別種」のメンバーとは生殖的に隔離されている。したがって、仮に、「生物学的別種」のメンバーと偶発的に交雑が起こり、それにより子供が誕生しても、その子供は妊性を持たず、子孫を形成できない。しかしながら、現在の動物の分類は、こうした生物学的種概念に厳密にしたがった分類になっていないものも多く存在すると考えられる。

3. 雑種

雑種とは、受精卵の核自体が2つの動物種由来の染色体を持つもので、この生物個体のすべての細胞の核内に2種の遺伝子が存在する個体である。この個体のすべての細胞は同じ遺伝子セットを持っている。つま

連絡先: 西堀正英、広島大学大学院 生物圏科学研究科 応用動物科学講座 〒739-8528 広島県東広島市鏡山1-4-4
(e-mail: nishibo@hiroshima-u.ac.jp)

り別種間で交雑し、その誕生した子孫を雑種という。雑種は一般に、前述のようなラバなど一代雑種で生殖能力を持たないが、雑種強勢（雑種強勢とは、雑種である子の能力が、両親よりもすぐれている現象のことをいい、特に強健性や抗病性、生産性に効果が現れる）により実用的に利用価値が高いとされているものが多い。ロバの染色体は62本（配偶子は31本）、ウマの染色体は64本（配偶子は32本）である。種間雑種のラバの染色体は63本（31本+32本）となり、このため対にならない染色体ができ、減数分裂が不規則になる。これがラバに妊性がない理由である。

しかしながら、上述したように、現在の動物の分類では「生物学的種」の概念」だけをベースにしたものではないため、自然界で現在の「種」の間で交雑が起こる（起こっている）可能性もある。自然界での「種」間交雑の可能性については、それらの種間での生殖隔離の有無、加えてそれら2つの生物種群が時間と空間を共有して生息している（同所的）かどうかについて検討する必要がある。

4. キジ目

キジ目は、生態・地理学のおよび生理・形態学的特徴からツカツクリ科 (Megapodidae)、ホウカンチョウ科 (Cracidae)、キジ科 (Phasianidae)、ホロホロチョウ科 (Numididae)、ハウズラ科 (Odontophoridae) の5科に分類されている。さらにこれら5科は75属283種に分類されている (Sibley と Ahlquist 1990) (表1)。キジ科は、45属177種とキジ目の中で最も多くの種が分類されている。また、キジ科では、その形態形質からシャ

コ族 (tribe Perdicini) とキジ族 (tribe Phasianini) とに分類されている (Johnsgard 1999)。シャコ族 (Perdicini; old world quail, partridge, and francolin) は、一般に小型でニホンウズラ (Japanese quail: *Coturnix japonica*) やコジユケイ (Chinese Bamboo Partridge: *Bambusicola thoracica*) などが含まれる。一方、キジ族 (Phasianini; pheasants, junglefowl, and peafowl) は、一般に大型であり、ニワトリ (*Gallus gallus* var. *domesticus*) やニホンキジ (Green pheasant: *Phasianus versicolor*) などが含まれる (Johnsgard 1999)。

著者らは、現在キジ目のより詳細かつ信頼性の高い系統を分子系統学的に解析するために、ミトコンドリアゲノム (mtDNA) の全塩基配列を決定し、分子系統樹を作成して系統解析を行っている。すでにキジ目33種について全 mtDNA の塩基配列を解析し、DNA データバンク (DDBJ/EMBL/GenBank) に登録した。キジ目鳥類の mtDNA において、著者らが塩基配列を決定した種および他のグループによって報告されている種の配列データを用いて、キジ目の分子系統学的解析を行った (図1)。この中で、ミトコンドリアの塩基配列より第3コドンの塩基配列を抽出し、分子系統樹を作成し、系統解析を行った結果を図1に示した。系統解析にはコジユケイ (Chinese bamboo partridge: *Bambusicola thoracica*)、ヒメウズラ (Blue-breasted quail: *Coturnix chinensis*)、ニホンウズラ (Japanese quail: *Coturnix japonica*)、ニワトリ (Chicken: *Gallus gallus* var. *domesticus*)、アオエリヤケイ (Green junglefowl: *Gallus varius*)、ホロホロチョウ (Helmeted guineafowl: *Numida meleagris*)、インドクジャク (Indian peafowl: *Pavo cristatus*)、コウライキジ (Ring-neck pheasant: *Phasianus colchicus*)、ホソオライチョウ (Sharp-tailed grouse: *Tympanuchus phasianellus*)、および外群にはアメリカホシハジロ (Redhead: *Aythya americana*) を用いた。この中で、ホソオライチョウはライチョウ科に、ホロホロチョウはホロホロチョウ科に、ニワトリ、アオエリヤケイ、コウライキジおよびインドクジャクはキジ科キジ族に、ニホンウズラ、ヒメウズラ、コジユケイおよびヨーロッパヤマウズラはキジ科シャコ族に分類されている。(((((((ホソオライチョウ, ヨーロッパヤマウズラ), コウライキジ), (ヒメウズラ, ニホンウズラ)), インドクジャク), ((アオエリヤケイ, ニワトリ), コジユケイ)), ホロホロチョウ), アメリカホシハジロ) となり (図1)、これらの系統樹からニワトリ・アオエリヤケイとコジユケイが単系統となり、またコウライキジとヨーロッパヤマウズラおよびヒメウズラ・ニ

表1. キジ目の分類 (genus : 属 / species : 種)

family Megapodidae (6/19)	: ツカツクリ科
megapode, scrubfowl, brush-turkey	
family Cracidae (11/50)	: ホウカンチョウ科
guan, chachalaca, curassow	
family Phasianidae (45/177)	: キジ科
junglefowl, pheasant, grouse, peafowl, old world quail (rock partridge, Japanese quail), etc.	
family Numididae (4/6)	: ホロホロチョウ科
guineafowl	
family Odontophoridae (9/31)	: ハウズラ科
new world quail (California quail) etc.	

(Sibley and Monroe, 1990)

図 1. ミトコンドリア DNA の塩基配列に基づく最尤 (Maximum Likelihood: ML) 系統樹。系統解析にはコジュケイ (Chinese bamboo partridge: *Bambusicola thoracica*)、ヒメウズラ (Blue-breasted quail: *Coturnix chinensis*)、ニホンウズラ (Japanese quail: *Coturnix japonica*)、ニワトリ (Chicken: *Gallus gallus* var. *domesticus*)、アオエリヤケイ (Green junglefowl: *Gallus varius*)、ホロホロチョウ (Helmeted guineafowl: *Numida meleagris*)、インドクジャク (Indian peafowl: *Pavo cristatus*)、コウライキジ (Ring-neck pheasant: *Phasianus colchicus*)、ホソオライチョウ (Sharp-tailed grouse: *Tympanuchus phasianellus*)、および外群にはアメリカホシハジロ (Redhead: *Aythya americana*) を用いた。ミトコンドリア 2 遺伝子 (*ND2*, *Cytb*) の第 3 コドンの塩基配列に基づき、HKY85-F モデルを用いた ML 系統樹 ($\alpha/\beta = 12.264$)。図中の各分岐に示した数値は、RELL (Resampling of Estimated Log-Likelihood of Sites) 法によりブートストラップ値 (1,000 回試行) を示す。0.01 は、substitutions/site を示す。(Nishibori ら 2004)

図 2. キジ科の分子系統における「族 (tribe)」の系統関係

ホンウズラが単系統となった。以上の結果はともにキジ族とシャコ族とが同じ単系統の中にそれぞれ含まれていることから、分子系統では形態・形質による「族」の分類とは矛盾する結果であった (図 2)。Kimball ら (1999) は「キジ族とシャコ族はそれぞれが単系統である」という説を否定し、著者らの研究結果もこの説を

否定するものであった。したがって、キジ族とシャコ族とはそれぞれの独立した祖先種を持つのではなく、共通の祖先種からまず分岐がおり、その中のある単系統内でキジ族およびシャコ族に分類されている種が成立したものと考えられる (図 2)。それぞれの単系統内にキジ族とシャコ族とが出現したことは、形態分類学上の収斂進化の一例であろうと考えられる。鳥類における収斂進化の例として、ツバメ (House (Barn) Swallow: *Hirundo rustica*) とイワツバメ (House Martin: *Delichon urbica*) がある。両者はともに飛んでいる昆虫を飛びながら捕らえて食べるのに適した形態であり、そのために外見上も非常によく似ている。しかし、分子系統学的な解析から、ツバメはスズメ (Tree Sparrow: *Passer montanus*) などの鳴禽類に近く、イワツバメはハチドリ (Hummingbird: *Amazilia amabilis*) に近縁であるとされている (Sibley と Ahlquist 1987)。このように形態形質による分類は、分子系統と異なるこ

とがあり、この原因はおもに収斂進化によるものである。以上のことから、キジ目における族 (tribe) の分類は、生物系統学的立場からは正しくはないものと判断される。キジ目における系統関係 (遺伝的類縁関係) については、主に従来の形態・形質による分類学的な情報のみから推定することは難しく、分子系統学的手法による分析結果を取り入れた系統学による新たなキジ目の系統樹が必要である。著者らおよび Kimball らのグループが構築した分子系統樹から、1) キジ族とシャコ族はそれぞれ単系統ではない (Nishibori ら 2001, 2002, 2004)。2) ホソオライチョウ (Sharped-tail grouse: *Tympanuchus phasianellus*) はライチョウ科に分類されているがキジ科の単系統に含まれる (Nishibori ら 2002, 2004)。3) ホロホロチョウはキジ科が分化する以前に分岐した (Kimball ら 1999; Nishibori ら 2004) ことが明らかとなった。さらに、4) シチメチヨウ (Turkey; *Meleagris gallopavo*) はキジ科の単系統に含まれる (Kimball ら 1999; Nishibori ら in preparation)。5) ツカツクリ科 (family Megapodiidae) およびハウカンチョウ科 (family Cracidae) は、キジ目の最も初期に分岐した (Kimball ら 1999; Dimcheff ら 2000; Nishibori ら in preparation)。6) 新大陸に生息するウズラ (New world quail; ハウズラ科; family Odontophoridae) はキジ科の分岐以前に分岐していた (Kimball ら 1999; Dimcheff ら 2000; Nishibori ら in preparation)。しかし、family Odontophoridae (ハウズラ科) の分岐と family Numididae (ホロホロチョウ科) の分岐でどちらが初期に起こったかは、研究者によってその系統樹はことなっているために統一した見解はなされていない。

以上のことをまとめて、キジ目の系統樹について図3のようなトポロジーであると提案した (西堀と安江 2003)。

5. キジ目における雑種

キジ目における種間雑種について、ジュケイ属 (*Tragopan*)、ヤケイ属 (*Gallus*)、コシアカキジ属 (*Lophura*)、ミミキジ属 (*Crossoptilon*)、ヤマドリ属 (*Symaticus*)、キジ属 (*Phasianus*)、キンケイ属 (*Chrysolophus*) およびクジャク属 (*Pavo*) における属内で人工授精により誕生した種間雑種の例が報告されている。さらにキジ族 (tribe Phasianini) とシャコ族 (tribe Perdiciini)、キジ族とジュケイ亜科 (*Tetraoninae*)、キジ族とホロホロチョウ亜科 (*Numidinae*)、キジ族とシチメンチョウ亜科 (*Meleagridinae*)、キジ族とハウカンチョウ科 (*Cracidae*)、キジ族とツカツクリ科 (*Megapodidae*) のメンバーとの種間雑種が報告されているが、これらはすべて Gray (1958) の報告であり、キジ族にはニワトリが用いられ、すべて人為的交雑実験である (この報告には、詳細な記載はないが、誕生した子供は妊性のない雑種と考えられる)。一方、ハウズラ亜科 (*New world quail: Odontophorinae*) との交雑種に関する報告例はない。これはハウズラ亜科とそのほかのキジ目鳥類との類縁関係が比較的遠い (Sibley と Ahlquist 1990) ことに起因するものであろうと述べている (Johnsgard 1999)。

一方、自然交雑としては、形態学的な解析から、ミヤマハッカ (Kalij: *Lophura leucomelane*) とハッカ (Silver pheasant: *Lophura nycthemera*)、およびシロミミ

図3. 著者らの研究成果に基づくキジ目の系統 (西堀と安江 2003)

図4. ヤケイ4種とその分布

キジ (White ear pheasant: *Crossptilon crossptilon*) とミミキジ (Blue ear pheasant: *Crossptilon mantchuricum*) との雑種の存在が知られている。これらの種は同所種 (local sympatric species) であり、これらの交雑は偶然に起こっているとされている (Johnsgard 1999)。

6. ヤケイ属における種間雑種の存在

キジ目ヤケイ属 (order Galliformes, family Phasianidae, genus *Gallus*) は、セキショクヤケイ (Red Junglefowl: *Gallus gallus*)、ハイイロヤケイ (Grey Junglefowl: *Gallus sonnerati*)、セイロンヤケイ (Ceylon Junglefowl: *Gallus lafayettei*) およびアオエリヤケイ (Green Junglefowl: *Gallus varius*) の4種からなる (Nishibori ら 2005) (図4)。ニワトリ (domestic chicken) は、セキショクヤケイと同種に分類され、*Gallus gallus* var. *domesticus* と称されている。

ニワトリの起源に関しては「ニワトリはセキショクヤケイ (赤色野鶏) のみが家禽化されて成立した」という仮説がダーウィンによって初めて提唱された (Darwin 1868)。その根拠とは、1) ニワトリとヤケイとの交雑種の中で、常に繁殖力を有するのはセキショクヤケイ

との交雑種だけであり、他のヤケイとの交雑種は繁殖力をもたない場合がある。2) セキショクヤケイの生息域がヤケイ4種の中で最も広い。3) ニワトリ間での交配を行うと、セキショクヤケイに良く似た個体は誕生するが、他の3種のヤケイに似た個体は出現しなかった。4) ニワトリの在来種の中には、セキショクヤケイとよく似た羽色と体型を持つものがある、である。その後、1949年にハット (Hutt 1949) が、複数のヤケイがニワトリの起源となっているとする説を提唱した。その根拠として、1) ニワトリの品種分化は、きわめて多種多様である (現在では世界で734の品種が登録されている (FAO 2000))。2) セキショクヤケイ以外のヤケイでも、ニワトリとの間に人工授精により雑種を作ることは可能であり、それらの中には繁殖力をもつものがある、とされている。

ニワトリの起源を明らかにするために、ヤケイ属の類縁関係について解析されてきた (Hashiguchi ら 1981; Okada ら 1984; Yamashita ら 1994; Fumihito ら 1996)。Hashiguchi ら (1981) と Okada ら (1984) は、ヤケイ属4種およびニワトリの血液タンパク質の多型性から遺伝子頻度を算出し、デンドログラムを作成してそれぞれ

の類縁関係を明らかにした。その結果、セキショクヤケイがニワトリと遺伝的に最も近縁であり、ダーウィンの仮説を支持する結果となっている。また両者はともにアオエリヤケイがニワトリとは遺伝的に最も遠い位置にあると報告している。Yamashita ら (1994) は、DNA フィンガープリントを遺伝指標として、ニワトリとヤケイとの遺伝的類縁関係を分析した。さらに Fumihito ら (1996) は、ミトコンドリア D-loop の約 400 塩基を用いて分子系統樹を作成して系統解析を行った。その結果、両者ともに、セキショクヤケイがニワトリと遺伝的に最も近縁であり、ダーウィンの仮説を支持する結果となっている。また、ヤケイの中でアオエリヤケイがニワトリと最も類縁関係が遠いことを明らかにした。以上のように、これまで解析されてきたヤケイ属における類縁関係の解析では、セキショクヤ

ケイとニワトリが最も近縁であり、ダーウィンの仮説が支持されている。

著者らは、現在、キジ目鳥類の系統を明らかにするために分子遺伝学的な解析を網羅的に行っている (Nishibori ら in preparation)。その一環としてヤケイ属における遺伝的類縁関係の解析を行っている。著者らは、表 2 に示したヤケイ 4 種、ニワトリおよびニホンウズラのミトコンドリアおよび核遺伝子の塩基配列に基づいて分子系統樹を作成し、類縁関係を解析した。ミトコンドリア遺伝子に基づく系統樹 (図 5) では、ハイイロヤケイのうちの 2 羽 (GyJFLAO および GyJFTAMA) は、ニワトリ (WL, WR, NHR1, NHR2, NLAO, Silkie) およびセキショクヤケイ (RJFban, RJFgal, RJFspa) と同じ群に位置したが、GyJFIND はニワトリおよびセキショクヤケイとは離れて位置した。

表 2. 実験に用いたヤケイ、ニワトリのサンプルリスト

Species and breeds	Abbreviation of individual	No. of birds	Sex	Place and year of sampling
ヤケイ				
Red Junglefowl (セキショクヤケイ) (<i>Gallus gallus</i>)				
<i>Gallus gallus gallus</i>	RJFgal	1	♂	Manila, Philippine (1998)
<i>Gallus gallus spadiceus</i>	RJFspa	1	♂	Vientiane, Lao P.D.R. (1998)
<i>Gallus gallus bankiva</i>	RJFban	1	♂	Bali, Indonesia (1990)
Green Junglefowl (アオエリヤケイ) (<i>Gallus varius</i>)	GJF	1	♂	Bali, Indonesia (1990)
Grey Junglefowl (ハイイロヤケイ) (<i>Gallus sonnerati</i>)	GyJFLAO	1	♂	Lao Zoological Park, Vientiane, Lao P.D.R. (1998)
	GyJFTAMA	1	♂	Tama Zoological Park, Tokyo, Japan (1982)
	GyJFIND	1	♂	Delhi National Park, Delhi, India (1995)
Ceylon Junglefowl (セイロンヤケイ) (<i>Gallus lafayettei</i>)	CJF	1	♂	Tama Zoological Park, Tokyo, Japan (1999)
ニワトリ				
Laos native chicken (<i>Gallus gallus</i> var. <i>domesticus</i>)	NLAO	1	♂	Vientiane province, Lao P.D.R. (1998)
ニホンウズラ				
Japanese quail (<i>Coturnix japonica</i>)	JQ	1	♂	Hiroshima University, Hiroshima, Japan (2000)
以下、DNA データバンクより				
ニワトリ				
Domesticated chicken (<i>Gallus gallus</i> var. <i>domesticus</i>)				
White Leghorn (DDBJ/GenBank/EMBL: AP003317)	WL	1	♂	
White Plymouth Rock (DDBJ/GenBank/EMBL: AP003318)	WR	1	♂	
New Hampsher Red (DDBJ/GenBank/EMBL: AY235570)	NHR1	1	ND	
New Hampsher Red (DDBJ/GenBank/EMBL: AY235571)	NHR2	1	ND	
Silkie (DDBJ/GenBank/EMBL: AB086102)	Silkie	1	♂	

注：詳細は、Nishibori ら (2005) を参照
ND: no data

図 5. ミトコンドリア DNA の塩基配列に基づく ML 系統樹。RJF はセキショクヤケイを示し、RJFgal は gallus 亜種、RJFspa は spadiceus 亜種、RJFban は bankiva 亜種。GyJF はハイロヤケイを示し、GyJFLAO は Laos で入手した個体、GyJFTAMA は多摩動物園から入手した個体、GyJFIND はインドで捕獲された個体。CJF はセイロンヤケイ、GJF はアオエリヤケイを示す。WL はホワイトレグホーン、WR はホワイトブリマスロック、NHR はニューハンプシャーレッド、NLAO はラオス在来鶏、Silkie はウコッケイ、JQ はニホンウズラを示す。それぞれの詳細は表 2 を参照いただきたい。(a) ミトコンドリア 13 遺伝子 (ND1, ND2, COI, COII, ATPase8, ATPase6, COIII, ND3, ND4L, ND4, ND5, Cytb, ND6) の第 1、第 2 コドンの塩基配列に基づいた系統樹。(b) ミトコンドリア 12 遺伝子 (ND6 を除く) のアミノ酸配列に基づいた系統樹。(c) ミトコンドリア 13 遺伝子 (a と同様) の第 3 コドンの塩基配列に基づいた系統樹。図中の各分岐に示した数値は、ブートストラップ値 (1,000 回試行) で、500 以上を示した。(Nishibori ら 2005)

セイロンヤケイ (CJF) およびアオエリヤケイ (GJF) は、ニワトリおよびセキショクヤケイとは離れて位置した。ここでハイイロヤケイは1つの種でありながら2つの群に位置する結果となった。この疑問を明らかにするために、2つの核遺伝子 (*OTC* intron9 および *CR1*) の塩基配列を決定し、その配列を基に分子系統樹を作成した。

OTC intron9 に基づく系統樹 (図6) では、ニワトリ、

セキショクヤケイおよびハイイロヤケイ (GyJFLAO) の1つのアレルが Clade A、ハイイロヤケイ (GyJFTAMA, GyJFIND および GyJFLAO の一方のアレル) およびセイロンヤケイが Clade B、およびアオエリヤケイが Clade C となった。Chicken repeat 1 (*CR1*) に基づく系統樹 (図7) では、Clade A にニワトリとセキショクヤケイ、Clade B にハイイロヤケイとセイロンヤケイ、Clade C にアオエリヤケイが位置した。以上から、ハ

図6. *OTC* intron9 の塩基配列に基づく ML 分子系統樹。JQ に、*PRKDC* (293bp) と相同性の高い挿入配列を見つけた。ヤケイ属は、Clade A ~ C の3つのクレイドとなった。(Nishibori ら 2005)

図7. Chicken repeat 1 (*CR1*) の塩基配列に基づく ML 分子系統樹。JQ では *CR1* を検出できなかったために系統解析には用いていない。ヤケイ属は、Clade A ~ C の3つのクレイドとなった。(Nishibori ら 2005)

イイロヤケイのアレルは二者択一的に、ニワトリ・セキショクヤケイとクラスターをつくり、一方ではセイロンヤケイともクラスターを作ることが明らかとなった。加えて、ニワトリとセキショクヤケイのアレルが択一的にクラスターを作っていることが明らかとなった。以上のことから、ハイイロヤケイとニワトリおよびセキショクヤケイとの種間雑種の存在が強く示唆された。

これまでの結果と同様にセキショクヤケイが、現在のニワトリの成立に強く係わっており、さらに著者らの研究からハイイロヤケイおよびセイロンヤケイの関与も示唆された。

一方、種間雑種が確認されたセキショクヤケイ、ハイイロヤケイなどは、それぞれ別種に分類されている (Sibley と Ahlquist 1990)。しかし、種間の交雑が過去におこり、さらにその次世代へと子孫が継続されてきていることから、マイヤーの生物学的種概念 (Mayr 1942) に準じると、これらのヤケイおよびニワトリは別種ではなく、同種で別亜種に分類される方がふさわしいものと判断される。

7. イワシャコ属における種間雑種の存在

イワシャコ属 (order Galliformes, family Phasianidae, genus *Alectoris*) には7種 (ハイイロイワシャコ (Rock partridge: *A. graeca*)、イワシャコ (Chukar partridge: *A. chukar*)、オオイワシャコ (Przewalski's rock partridge: *A. magna*)、ノドグロイワシャコ (Philby's rock partridge: *A. philbyi*)、チャエリイワシャコ (Barbary partridge: *A. barbara*)、アカアシイワシャコ (Red-legged partridge: *A. rufa*)、アラビアイワシャコ (Arabian chukar: *A. melanocephala*) が分類され、ヨーロッパ、アジアおよびアフリカに広く分布している。アカアシイワシャコは、地中海北部および西部、つまりイベリア半島、南フランスおよび中央フランス、イタリア北西部、コルシカ島に生息する在来種である。さらにイギリスなどヨーロッパ諸国にも導入されている (Randi ら 2003)。アカアシイワシャコは、スペイン、フランスおよびイタリアではもっとも重要な狩猟鳥の1種である。アカアシイワシャコの狩猟圧が継続して高く、ヨーロッパ種保存事業リスト (SPEC: the list of the species of European conservation concern) で「低リスク」種、つまりその生息数が緩やかな減少傾向を示す種としてリストアップされている (BirdLife International 2004)。これをうけて、多くの農家が、アカアシイワシャコを生産し、放鳥している。具体的には、スペ

インで年間500万個体以上が放鳥されている。一方、これまで生息していなかった地域への放鳥あるいは生産による雑種の放鳥などにより種間雑種の存在の可能性に対する懸念が浮上してきている。スペインの狩猟法では、外来種およびそれらの雑種の放鳥は禁止されている。この問題は、野生集団の遺伝構造に人為的かつ重要な影響をもたらすことは明らかである。

南フランスとイタリア国境付近およびスペインでは、アカアシイワシャコとハイイロイワシャコの雑種の存在が報告されている (Randi と Bernard-Laurent 1999; Negro ら 2001)。Randi と Bernard-Laurent (1999) は、南フランスとイタリア国境に生息するアカアシイワシャコ、ハイイロイワシャコおよびその両者がともに生息する地域で捕獲された個体について6つのアロザイムのタイプを解析し、その集団における頻度およびアレルタイプを明らかにした。この結果、アカアシイワシャコとハイイロイワシャコが共存する地域では、アロザイムのタイプが両者の中間的なタイプになることを明らかにした。

Negro ら (2001) は、RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA) マーカー解析により、スペインにおけるアカアシイワシャコとハイイロイワシャコ、および両者の交雑種を人為的に作出し、そのタイプを調査した。その結果、図8に示すように、アカアシイワシ

図8. RAPD 解析プロファイル (OP-08-1000 マーカー)。サンプルは左から、ハイイロイワシャコ2個体 (G)、アカアシイワシャコ2個体 (R) および; ハイイロイワシャコとアカアシイワシャコ雑種3個体 (H)。矢印1は、ハイイロイワシャコ特異的断片、矢印2は、アカアシイワシャコ特異的断片を示す。雑種は矢印1と矢印2の断片がともに存在する。MWは分子量マーカーを示す。(Negro ら 2001)

図9. RAPD 解析プロファイル (OP-C-09 マーカー)。Mw は分子量マーカーを示す。サンプルは左から、アカアシワシヤコ 6 個体 (R); アカアシワシヤコとイワシヤコの雑種 4 個体 (Pia; アカアシワシヤコとして捕獲された個体: Pianosa, Italy); イワシヤコ 6 個体 (C)。アカアシワシヤコとイワシヤコの種特異的増幅断片は、3360 ~ 920bp であった。(Barbanera ら 2005)

ヤコのタイプとハイイロイワシヤコのタイプの中間的なタイプになることを報告した。この RAPD 解析技術を使って狩猟用のアカアシワシヤコを生産する農家における雑種をモニターするとともに、野生種について調査し、両者の雑種の存在を報告した。

イタリアにおいて、Microsatellite marker による解析 (Baratti ら 2004)、mtDNA D-loop の塩基配列および RAPD 解析 (Barbanera ら 2005) により、アカアシワシヤコとイワシヤコとの雑種の存在が明らかになった。イタリア Pianosa island でアカアシワシヤコとして捕獲された個体のミトコンドリア Cytochrome *b* および D-loop の塩基配列を基に系統樹を作成すると、アカアシワシヤコとクラスタリングする個体とイワシヤコとクラスタリングする個体が存在することが明らかとなった。これらについて RAPD 解析を行い、図9に示したように、アカアシワシヤコとイワシヤコの両者のプロファイルを示した。その結果、ある個体にアカアシワシヤコとイワシヤコの遺伝子が存在する種間雑種の存在が明らかとなった。アカアシワシヤコとイワシヤコは、かつては生息域が異なっていた (異所性; Randi 1996) が、前述のようにアカアシワシヤコあるいはイワシヤコを狩猟目的のために放鳥されたことによって、両者の生息域が重なってきた (同所性) ことが原因で、自然状態での両者の交雑が起きているものと考察されている (Barbanera ら 2005)。

以上のように、地中海沿岸諸国でアカアシワシヤコとイワシヤコ、およびハイイロイワシヤコにおける雑種の存在が分子遺伝学的手法を用いて明らかとなった。アカアシワシヤコとイワシヤコ、アカアシワシヤコとハイイロイワシヤコとの間に種間雑種が自然環境下で確認されたことから、3者はそれぞれ別種に分類されているが、マイヤーの生物学的種 (Mayr 1942) に準じると、これらの3種は別種ではなく、同種における別亜種に分類する方がふさわしいものと判断される。

8. キジ目における種を考える

自然状態で、形態学的な見地からの雑種が報告されているミヤマハッカとハッカ、シロミミキジとミミキジについては、今後、分子遺伝学的な解析を行い、その雑種の存在を確かめる必要がある。また、ヤケイ (ニワトリを含む) およびイワシヤコにおいて、分子遺伝学的に種間雑種の存在が明らかにされている。つまり、これらの種では過去に種間交雑がおり、さらにその次世代へと子孫が継続されてきていることから、マイヤーの生物学的種 (Mayr 1942) に準じると、セキショクヤケイ、ハイイロヤケイおよびニワトリ、あるいはアカアシワシヤコ、イワシヤコおよびハイイロイワシヤコがそれぞれ別種であるということと矛盾する。したがって、それらは別種ではなく、同種で

別の亜種に分類される方がふさわしいものと判断することができる。しかしながら、自然界で捕獲した個体の解析はゲノムの中に刻み込まれた歴史のレトロスペクティブな解析である。したがって、交雑を実証するためには、実験室レベルで交雑し、得られた個体について分子遺伝学的解析を行う必要がある。著者らは、現在これに向けた準備を行っている。

本稿で紹介したような種間雑種を分子遺伝学的に検出し、その上で純系の子孫のみを残すことは遺伝資源保存のために重要であると考えられる。種(亜種)を保存する場合、自然保護の立場から放鳥する際には遺伝的に明らかな純系の個体を交雑の可能性のある別種が生息していない地域に限って放鳥するなどの対策およびその規則を明確に定めなければならないと思われる。一方、動物生産(畜産)の立場では、有用な形質を担う「遺伝子」源が重要である。上述のように、種(亜種)の維持、生息域等の保全を行うことが、動物生産ではその「遺伝子」源となると著者らは確信している。

引用文献

- Baratti M, Ammannati M, Magnelli C, Dessi-Fulgheri F. 2004. Introgression of chukar genes into a reintroduced red-legged partridge (*Alectoris rufa*) population in central Italy. *Animal Genetics*, 36: 29–35.
- Barbanera F, Negro JJ, Giuseppe GDi, Bertoni F, Cappelli F, Dini F. 2005. Analysis of the genetic structure of red-legged partridge (*Alectoris rufa*, Galliformes) populations by means of mitochondrial DNA and RAPD markers: a study from central Italy. *Biological Conservation*, 122: 275–287.
- BirdLife International Birds in Europe. 2004. Population estimates, trends and conservation status. (Cambridge, UK: BirdLife Conservation series No.12). <http://www.birdlife.net/datazone/species/index.html?action=SpcHTMDetails.asp&sid=144&m=0>
- Darwin C. 1868. The variation of animals and plants under domestication. John Murray, London.
- Dimcheff DE, Drovetski SV, Krishnan M, Mindell DP. 2000. Cospeciation and horizontal transmission of avian sarcoma and Leukosis virus *gag* genes in Galliform birds. *Journal of Virology*, 74: 3984–3995.
- Fumihito A, Miyake T, Takeda M, Shingu R, Endo T, Gojobori T, Kondo N, Ohno S. 1996. Monophyletic origin and unique dispersal patterns of domestic fowls. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 93: 6792–6795.
- Gray AP. 1958. Bird hybrids: A check-list with bibliography. Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal, UK.
- Hashiguchi T, Tsuneyoshi M, Nishida T, Hgashiuwatoki H, Hiraoka E. 1981. Phylogenetic relationships determined by the blood protein types of fowls. *Japanese Journal Zootechnical Science*, 52: 713–729.
- Hutt FB. 1949. Genetics of the fowl. McGraw Hill Book Company Inc., New York.
- Johnsgards PA. 1999. The Pheasants of the World: Biology and Natural History, 2nd ed. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Kimball RT, Braun EL, Zwartjes PW, Crown TM, Ligon JD. 1999. A molecular phylogeny of the pheasants and partridges suggests that these lineages are not monophyletic. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 11: 38–54.
- Mayr E. 1942. Systematics and the origin of the species. Columbia University Press, New York.
- Negro JJ, Torres MJ, Godot JA. 2001. RAPD analysis for detection and eradication of hybrid partridges (*Alectoris rufa* × *Alectoris graeca*) in Spain. *Biological Conservation*, 98: 18–24.
- Nishibori M, Hayashi T, Tsudzuki M, Yamamoto Y, Yasue H. 2001. Complete sequence of Japanese Quail (*Coturnix japonica*) mitochondria genome and its genetic relationship with those of related species. *Animal Genetics*, 32: 380–385.
- Nishibori M, Tsudzuki M, Hayashi T, Yamamoto Y, Yasue H. 2002. Complete nucleotide sequence of the *Coturnix chinensis* (blue-breasted quail) mitochondria genome and a phylogenetic analysis with related species. *Journal of Heredity*, 93: 439–444.
- 西堀正英・安江博. 2003. ミトコンドリア DNA によるキジ目家禽の分子系統. *動物遺伝育種研究*, 30: 29–35.
- Nishibori M, Hayashi T, Yasue H. 2004. Complete nucleotide sequence of *Numida meleagris* (Helmeted Guinea fowl) mitochondria genome. *Journal of Poultry Science*, 41: 259–268.
- Nishibori M, Shimogiri T, Hayashi T, Yasue H. 2005. Molecular evidence for hybridization of species in the genus *Gallus* except for *Gallus varius*. *Animal Genetics*, 36: 367–375.

- Okada I, Yamamoto Y, Hashiguchi T, Ito S. 1984. Phylogenetic studies on the Japanese native breeds of chickens. *Japanese Poultry Science*, 21: 318–329.
- Randi E. 1996. A mitochondrial cytochrome *b* phylogeny of the *Alectoris* partridges. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 6: 214–227.
- Randi E, Bernard-Laurent A. 1999. Population genetics of a hybrid zone between the red-legged partridge and rock partridge. *Auk*, 116: 324–337.
- Randi E, Tabarroni C, Rimondi S, Lucchini V, Sfougaris A. 2003. Phylogeography of the rock partridge (*Alectoris graeca*). *Molecular Ecology*, 12: 2201–2214.
- Sibley CG, Ahlquist JE. 1987. Avian phylogeny reconstructed from comparisons of genetic material, DNA. In *Molecules and Morphology in Evolution: Conflict or Compromise?* (Patterson C, ed.) 95–121. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sibley CG, Ahlquist JE. 1990. *Phylogeny and classification of birds: a study in molecular evolution*. New Heaven & London: Yale University Press.
- Sibley CG, Monroe BL Jr. 1990. *Distribution and taxonomy of birds of the world* (Sibley CG, Monroe BL Jr, eds.), London: Yale University Press.
- Yamashita H, Okamoto S, Maeda Y, Hashiguchi T. 1994. Genetic relationships among domestic and Jungle Fowls revealed by DNA fingerprint analysis. *Japanese Poultry Science*, 31: 335–344.