— 総 説 —

鳥類における種間交雑と遺伝子浸透

長谷川 理*

エコ・ネットワーク 〒060-0809 北海道札幌市北区北9条西4丁目エルムビル 8F

(2012年5月2日受付；2012年7月20日受理)

キーワード：鳥類，種間交雑，遺伝子浸透，種分化，強化，交雑による種形成，遺伝的融合，遺伝的攪乱。

日本鳥学会誌

*Japanese Journal of
Ornithology*

© The Ornithological Society
of Japan 2012

Osamu HASEGAWA*. 2012. Hybridization and genetic introgression in birds. *Jpn J Ornithol* 61: 238–255.

Abstract. Hybridization and genetic introgression have recently drawn increasing attention in evolutionary studies. Since speciation events are mainly regarded as bifurcating phenomena occurring when an ancient population has divided into two species, hybridization has been treated as exceptional. However, recent molecular approaches, especially multi-locus analyses, have revealed the important role of introgressive hybridization. This review introduces recent avian research related to hybridization and genetic introgression. Such events may be grouped into four categories of occurrence, when: 1) two lineages continue to diverge, 2) two separate lineages fuse to become one, in a process known as “de-speciation” or “species fusion”, 3) a new lineage is formed by hybridization of two parental lineages, called “hybrid speciation”, and 4) two lineages are maintained and genetic introgression occurs between those lineages. The importance of studying hybridization and genetic introgression so as to be able to address conservation issues such as genetic contamination by invasive species, is also discussed.

Key words: Avian, Hybridization, Genetic introgression, Speciation, Reinforcement, Genetic fusion, Hybrid speciation, Genetic contamination.

Eco-network, Elm Bld. 8F, North 9 West 4, Kita-ku, Sapporo 060-0809, Japan.

はじめに

異種間の交雑 (hybridization) によって生まれた交雑個体 (hybrid)，いわゆる雑種と呼ばれる個体は，野生下でもしばしば観察される。たとえば，二種の形態的特徴を併せ持つとか，中間的な色や形状をしているといった点から交雑個体だと推測される。鳥類で見られる交雑個体も，バードウォッチャーなどからは珍重され注目される (McCarthy 2006)。また，飼育下においては，栽培，畜産，あるいはペット産業など様々な育種分野で異種間・

異系統間の交配が試みられ，数多くの研究もなされてきた (Coyne & Orr 2004; Mallet 2008)。

しかしながら種間交雑は，進化に関する研究分野，とりわけ野外個体群での種分化研究の中では，必ずしも重要視されてきたわけではない (Mallet 2005, 2007; Rheindt & Edwards 2011)。英語の “speciation” に対し日本語の “種分化” という語句が当てられていることから分かるように，生物の種は二つの集団が分化 (分岐) することで生じるという見方が一般的である。新たな生物種が誕生するプロセスとして，二つの集団の間に遺伝的・形態的な差異がどのように蓄積するか，生殖隔離などの分化機構がどのように作用するかという点が注目されることが多い。種間交雑という現象は，分化が不十分な状態で生じる例外的な現象だとみなされ，分化を促進させる事象と比べ瑣末な問題として扱われる傾向があった (Mallet 2005)。とく

* E-mail: ohasegawa@snow.plala.or.jp

doi:10.3838/jjo.61.238

JOI:JST.JSTAGE/jjo/61.238

この論文は 2011 年度鳥学会大会 (2011 年 9 月 19 日大阪) で行われたシンポジウム「鳥の種分化と種分類—日本列島の鳥の系統学からの発展」(企画者：西海 功・高木昌興) で発表された。

に生物集団間の生殖隔離を分類の基準とする生物学的種概念 (Biological species concept, Mayr 1963) の下では、種間交雑は種分化における欠陥であるかのように捉えられてきた (Mallet 2005)。

しかし、生物集団は必ずしも生殖隔離を伴った状態でのみ個々の特異性を進化させるわけではないため、歴史を異にする集団間に交雑が生じるのは当然の現象ともいえる。種分類の基準についても未だ統一した見解は得られておらず、生物学的種概念以外にも形態的、生態的、系統的種概念など様々な概念および判断基準が提案されている。それゆえ、生殖隔離の有無を問わず、生物集団間の交雑を理解することは重要である。本稿でも、“種” 間交雑という語を用いて紹介する様々な事例について、生殖隔離が確認あるいは想定されている分類群 (生物学的種) 間の交雑に限定せず、形態種や生態種などを含め、何らかの異なる特徴を有する生物集団間の交雑として紹介する。

生物進化を考える上で重要なのは遺伝子浸透 (genetic introgression あるいは introgression, 日本語では遺伝子移入などとも呼ばれる) である。種間交雑という現象は、異なる経緯をもつ集団に属する個体が交配し、それにより両集団の遺伝的特徴を併せ持った個体が誕生することを指すが、それだけでは集団レベルの進化に作用するとは限らない。しかし、交雑個体と親種との戻し交配 (backcrossing) によって交雑が繰り返されれば、一方の集団内に他方の遺伝的特徴が混入していくことになり、これを遺伝子浸透と呼ぶ。また、遺伝子浸透をともなう交雑を、浸透性交雑 (introgressive hybridization) と呼ぶ。進化を引き起こす原動力となるのが集団内の遺伝的変異だとすると、集団の遺伝的構成 (genetic structure) を変化させる遺伝子浸透は、その後の集団の進化に少なからぬ影響を与えるだろう (Barton 2001; Seehausen 2004; Arnold 2006; Grant & Grant 2008a)。

遺伝子浸透の影響が重視されるようになってきた背景には、分子生物学的な技術の発展により、野外個体群において遺伝子浸透の有無を確認できるようになったことがあげられる。種間交雑が起こっているかどうかは、主に形態や行動をもとにした観察から推測されるが、たとえ異種間のつがい形成や配偶行動、あるいは二種の間の特徴を併せ持つ個体が観察されたとしても、実際にどの程度の遺伝子の移動 (gene flow, genetic exchange) が生じているかを推測することは難しい。しかし、PCR 法や塩基解読法といった分析手法がそれらの

確認を可能にした (Avice 2004)。とくに最近では核 DNA を対象とした遺伝情報が蓄積されてきたことが大きい。進化学や生態学に分子生物学的手法が導入されてからも、分析対象はミトコンドリア DNA が中心で、核 DNA を対象とするアプローチは長い間少数だった。マイクロサテライト DNA マーカーの新規開発や AFLP 法等の導入にあわせ、複数の中立遺伝子座を対象とするアプローチが増え、さらに常染色体や性染色体上の特定の遺伝子座の塩基解読も増加している。ミトコンドリア DNA の一領域など、単一遺伝子座の分析からでは、たとえば外部形態による判別と DNA 分析による判別に不一致が生じるような場合にのみ浸透性交雑を推測することができたが、様々な遺伝子座を対象とできるようになったことで、集団内および同一個体内の遺伝的な混在を検出しやすくなった (Randi 2008; Yuri et al. 2009; Vali et al. 2010b)。そうして、野生個体群を対象とした遺伝子浸透の影響が、より詳細に、把握・考慮されるようになってきたといえる。

本論文では、鳥類における種間交雑や遺伝子浸透の研究事例を総説する。これまでも重視されてきた分化のプロセスにおける種間交雑の役割に加え、とくに近年注目度が増している浸透性交雑や集団の遺伝的な融合について紹介したい。集団が二次的に接触 (secondary contact) した場合に、種間交雑や遺伝子浸透がどのように集団間の関係に影響するかは様々であるが、ここでは系統関係を念頭におき 4 つのタイプに分類して解説する (図 1)。一番目は、二系統の分化の程度が拡大する場合である (図 1a)。何らかの生殖隔離により、二つの系統の間に種間交雑が生じないか、あるいは交雑が生じてでも遺伝子浸透が生じない場合は、時間の経過に伴い各々の系統で固有の変異が蓄積され系統間の差異は徐々に大きくなる。種間交雑が生じることで生殖隔離機構がより強化 (reinforcement) されることもあり、むしろ分化が加速する場合もある。二番目に、系統が融合する場合である (図 1b)。個別の進化過程を歩んできた二集団が、浸透性交雑により融合 (fusion) することがある。この場合、種あるいは系統群の数は二つから一つに減少する。三番目に、新たな系統群が形成される場合である (図 1c)。系統を異にする二集団の間に交雑が生じ、その交雑個体の集団がもう一つ別の系統群として独立する。こうした現象は、交雑による種形成 (hybrid speciation) と呼ばれる。“speciation” は日本語で通常“種分化”と訳すが、

図1 種間交雑や遺伝子浸透が生じる二つの集団の系統関係の変化。(a) 二つの系統の差異が拡大する。(b) 二つの系統が一つに融合する。(c) 二つの系統から、それぞれの一部分が融合し、新たな系統が形成される。(d) 二つの系統は維持されるが、系統間に遺伝子浸透が生じる。(Jacobsen & Omland 2011 を参考に作図した。)
 Fig. 1 Four idealized evolutionary scenarios related to hybridization and genetic introgression. (a) two lineages continue to diverge, (b) two lineages fuse together to become one, (c) a new lineage is formed by hybridization of two parental lineages, (d) two lineages are maintained with genetic introgression between them. The figure was prepared with reference to Jacobsen & Omland (2011).

この場合祖先種が分化するのではなく、二種の融合によって新たな種が生じることから“種形成”という語を用いた。この場合、種・系統群の数は二つから三つに増加する。四番目は、各々の系統が維持され、種や系統群の数は変化しないものの、系統群の間に遺伝子浸透が生じる場合である(図1d)。各系統群のその後の進化に影響を与える遺伝子浸透にも様々なパターンがある。両系統ともに同程度の遺伝子浸透が生じる場合もあるし、一方の系統にのみ偏って生じる場合もある。また、遺伝子座によって遺伝子浸透の程度が異なる場合もあり、たとえば特定の外部形質については集団間の差異が維持される一方で、それ以外の遺伝子座については遺伝的特徴が融合するといった状況もある。以上のように研究事例を概説した後、鳥類の野外個体群の保全における観点、および鳥類の進化研究の観点から、種間交雑や遺伝子浸透を研究する必要性を考察する。

種間交雑および遺伝子浸透の 生じ方と集団の系統関係

1) 二系統の分化が拡大する場合

集団間に二次的な接触があったとしても、生殖隔離(reproductive isolation)により種間交雑が起こらない場合がある。種間交雑が起きたとしても、交雑個体同士の交配や、交雑個体と親種との戻し交配を妨げる生殖隔離があれば、種間交雑が第一世代(F1)までに限定されるため遺伝子浸透は生じない。遺伝子浸透が生じなければ系統群間の遺

伝的特徴が混合することではなく、各系統群に個別に生じる遺伝的変異の発生と蓄積により、系統間の差異、つまり分化の程度は拡大していくだろう。こうした種間交雑や遺伝子浸透を妨げる生殖隔離機構には様々なものがあるが、一般的にはまず交尾行動を境として、交配前隔離(premating isolation)と交配後隔離(postmating isolation)に分けられる。さらに交配後隔離は、配偶子の接合(受精)を境として、(交配後)接合前隔離(prezygotic isolation)と接合後隔離(postzygotic isolation)とに分けられる(Coyne & Orr 2004)。

交配前隔離は、生息地の違いや、利用環境など生態的な違いによって配偶が制限されることを含むが、鳥類ではとくに行動による隔離が重要だと考えられている(Kirpatrick & Ravigne 2002; Randler 2002)。行動による隔離は、主にさえずりや求愛ディスプレイ、外部形態などに対する配偶者選好において、同種の特徴を選好する同類交配(assortative mating)があることで生じる(e.g., Gill 1998; Randler 2008; Gay et al. 2007, 2009; Neubauer et al. 2009)。このような交配前隔離があれば、二種が同所的に存在しても、異種間のつがい形成や交尾行動は起こらないか、少なくとも異種間の組み合わせが生じる頻度は、ランダムな組み合わせよりも低くなるであろう。

交配前隔離が無いか不完全な場合は、異種間のつがい形成や配偶行動が起きるだろう。しかしこの場合でも、早い段階での交配後隔離があれば、交雑個体が観察されることはない。(交配後)接合前隔離は、オスの精子がメスの体内に送られ

てから受精に至るまでの隔離機構であるため、接合前隔離の存在を確認することは非常に難しく、そのため研究事例も多くは無いが、最近 Birkhead & Brillard (2007) による優れた総説が発表された。接合前隔離があれば、受精には至らないため、交雑個体が誕生することはない、二つの系統間に遺伝子浸透が生じることはない。

交雑個体が誕生するものの、繁殖可能齢までに死に至る場合や、繁殖しても次世代を生産することができない場合を接合後隔離とよぶ (Price & Bouvier 2002)。交雑によって生まれた個体が巣立ち後も生存すれば、第一世代 (F1) の交雑個体が野外でも観察されるだろうが、接合後隔離によって交雑が一世代に限られれば、やはり遺伝子浸透は進まない。

接合後隔離をもたらす要因は、内的要因と外的要因に分けられる (Coyne & Orr 2004)。内的要因は、主に遺伝的不適合 (genetic incompatibility) にもとづく生存能力や妊性の低下である。たとえば、受精しても発生が進まず孵化しない場合や、孵化しても雛がすぐに死ぬといった場合には、遺伝的な発生障害が考えられる。Pryke & Griffith (2009) は、コキンチョウ *Erythrura gouldiae* の異なる系統間の交雑において、交雑個体の致死率が高いことにより遺伝子浸透が制限されていることを報告した。また、たとえ繁殖齢まで生存することができても、たとえば染色体の構造変化によって配偶子形成がうまくいかないなど、繁殖不能 (不妊性) となる場合がある (Price & Bouvier 2002; Price 2008)。

接合後隔離の外的要因とは、交雑個体にかかる自然淘汰や性淘汰を指す。たとえば、交雑個体が適切な生態的ニッチを獲得できないために生存率が低かったり、中間的な形質を持つがゆえに配偶者獲得に際して不利が生じ繁殖できないことなどが考えられる (Coyne & Orr 2004)。それぞれ、交雑個体に自然淘汰が作用すると考えられている事例 (Kvist & Ryttonen 2006; Irwin et al. 2009; Barrowclough et al. 2011)、性淘汰が作用していると考えられる事例 (Leichty & Grier 2006; Gay et al. 2009) が報告されているほか、チャバライカル *Pheucticus melanocephalus* とムネアカイカル *P. ludovicianus* の間には自然淘汰と性淘汰のどちらもが交雑個体の適応度を減少させたという報告がある (Mettler & Spellman 2009)。

野外観察下では、交雑個体の生存率や繁殖成功率の低さについて、内的要因と外的要因を区別す

るのが難しい場合が多い (e.g., Gay et al. 2008) が、たとえば異種間つがいの繁殖成績 (交雑個体の生存率) が同種内つがいの繁殖成績よりも低い場合や、交雑個体の配偶者獲得率あるいはつがい形成した際の繁殖成績 (卵数や雛数) が同種内つがいよりも低い場合は、なんらかの接合後隔離が集団間の遺伝子浸透を制限していると考えられる。交雑個体が繰り返し目撃される地域は交雑帯 (hybrid zone) として認識されるが、交雑帯が形成されるような場合でも、接合後隔離により遺伝子浸透や集団間の融合が妨げられる場合がある (Price & Bouvier 2002; Wiley et al. 2009; Pryke & Griffith 2009)。たとえば Carling et al. (2011) は、ボルチモアムクドリモドキ *Icterus galbula* とビュラックムクドリモドキ *I. bullockii* の交雑帯について、最近のサンプルと 50 年前のサンプルを使用して比較し、交雑帯が長期間狭い範囲に維持され、遺伝子浸透は進行していないと推測した。この他にも、比較的古くから狭い交雑帯として維持されている場所で、遺伝子浸透が進行していないと考えられる例がいくつかある (Barrowclough et al. 2005, 2011; den Hartog et al. 2010; Toews et al. 2011)。このような場所では、交雑個体の出現頻度と、交雑個体にかかる淘汰圧のバランスがとれていると考えられている。ただし、外的要因による接合後隔離の場合、淘汰のかかる特定の表現型や遺伝子座でのみ遺伝子浸透が妨げられていても、その他の遺伝子座では遺伝子浸透が進行している場合もある (Yuri et al. 2009) ため、どのように系統間の差異が維持・拡大しているのか判断が難しい。特定の形質や遺伝子座によって遺伝子浸透の生じ方が異なる状況については 2-4 で取り上げる。

二次的接触によって分布域が重複したことで、種間の形態的あるいは生態的な差異がより大きくなる形質置換 (character displacement) が起こることがある (Grant & Grant 2006)。形質置換は、種間でオーバーラップする表現型を持つ個体への淘汰圧が強くなり、その表現型の存在頻度が下がることによって生じる。このような形質の二分化をもたらす分断化淘汰 (disruptive selection) は、交雑個体の表現型 (中間的な色彩や形態) にもかかるため、種間交雑を介しても形質置換は起こりうる (Gay et al. 2009; Neubauer et al. 2009; Reifova et al. 2011)。分断化淘汰や形質置換が起こる状況では、系統間の分化の程度は、二次的接触や種間交雑が生じない場合よりもむしろ大きくなっていくと考えられる (Price 2008; Schluter 2009)。

種間交雑の適応度の低下をもたらす接合後隔離がある場合、種間交雑を避けるために交配前隔離が発達することがあり、強化 (reinforcement) と呼ばれる (Dobzhansky 1940; Kirkpatrick 2001)。この強化という現象は、種分化を促進させるメカニズムであり、種間交雑が進化に及ぼす影響として重視されてきた。鳥類では、マダラヒタキ *Ficedula hypoleuca* とシロエリヒタキ *F. albicollis* の間の強化が代表的な例だが (Saetre & Saether 2010 で総説されている)、他にも交雑個体への淘汰を介して交配前隔離が進化したと考えられる例はいくつか報告されている (Servedio & Noor 2003; Servedio et al. 2009; Olofsson et al. 2011)。時間の経過に応じて強化が進んだことを推測した研究例として、Carling & Zuckenberg (2011) がある。ムネアカカリノジコ *Passerina amoena* とルリノジコ *P. cyanea* の交雑帯で現在と 40~45 年前のサンプルを比較したところ、交雑帯が約 40 年間に徐々に狭くなっていることから強化が生じていると考察した。また、オオカモメ *Larus marinus* とアメリカセグロカモメ *L. smithsonianus* の間には過去に遺伝子浸透があったと考えられるのに、現在ははっきりと行動による隔離があることから、強化により急速に交配前隔離が生じた可能性が示唆されている (Sternkopf et al. 2010)。

以上のように形質置換や強化がおこれば、二集団間の違いは単に異所的な二集団のまま個別の変化が蓄積される場合よりもより大きくなると考えられる。これは種間交雑が進化に及ぼす効果のうち、分化を促進させる効果だと考えられる。

2) 二系統が融合する場合

異種間のつがいから生まれた交雑個体の方が、同種内つがいから生まれた個体よりも繁殖成功度が高くなる例もある。交雑個体の優位性 (hybrid superiority) と呼ばれ、鳥類でもいくつか知られている (Grant & Grant 1992; Saino & Villa 1992)。一例としてアメリカオセグロカモメ *Larus occidentalis* とワシカモメ *L. glaucescens* の、アメリカ西海岸の交雑帯における研究 (Good et al. 2000) をあげる。二種の形態はよく似ているが採餌・繁殖生態に違いが見られ、アメリカオセグロカモメが主に魚を捕食すること、ワシカモメが草地に造巣することが特徴である。ワシカモメ集団の中で、アメリカオセグロカモメとの交雑により生まれたオスは、ワシカモメ同士から生まれたオスよりも高い割合で雛に魚を給餌したことから、雛の成

長・生存率が高かった。また、通常は砂地に営巣するアメリカオセグロカモメ集団の中で、ワシカモメとの交雑で生まれたオスは、草に覆われた場所に営巣したため雛の生存率が高かった。交雑個体は両種の生態的特徴を備えており、適応度の高い方の行動をとることができたのだと解釈されている。こうした種間交雑が有利となる現象により、二種の交雑帯は 100 年程度の間に急速に広がっていると考えられている (Price 2008)。

交雑個体の適応度が高ければもちろんのこと、たとえ交雑個体の生存率や繁殖率が低くても、高頻度で交雑が繰り返されれば集団間の遺伝子浸透は進行するだろう。遺伝子浸透が続けば、遺伝的均一化 (genetic homogenization) が進み、二つの系統は次第に一つにまとまっていく (図 1b)。このような現象は、種の融合 (fusion of species)、反種分化 (de-speciation)、逆向きの種分化 (reverse speciation, speciation in reverse) などの語で呼ばれる。

種が融合する例としてカワスズメ (シクリッド) をはじめとした魚類に関する研究が代表的である (Seehausen et al. 1997, 2008; Seehausen 2006; Taylor et al. 2006)。鳥類でもダーウィンフィンチ類 (Geospiza) を対象に、様々な種の融合が報告されている (Grant & Grant 1997, 2008a, 2008b, 2010; Grant et al. 2003, 2004)。ダーウィンフィンチ類では、主に地理的な要因 (異所性) と生態的な要因 (局所的な自然淘汰) により種間の遺伝的・形態的な差異が拡大するが (Grant & Grant 2002, 2006)、遺伝的不適合は生じていないらしく、種間交雑に対する交配後隔離などは見られていない (Grant et al. 2003; Grant & Grant 2008a, 2010; Saetre & Saether 2010)。環境の変化に応じて分布域や自然淘汰圧が変化するため、ときに交雑個体の適応度が高くなる状況が生じる。それにより、種間の接触に伴う遺伝子浸透、さらには種の融合が繰り返しておきけるとされる (Grant & Grant 2008a)。

二つの系統が融合していく過程では、最初から二集団の分布域が全て重なるわけではないため、まずは局所的に遺伝子浸透が生じ、徐々に広がっていく (Dabrowski et al. 2005; Neubauer et al. 2009; Sternkopf et al. 2010)。カラフトワシ *Aquila clanga* のいくつかの個体群では、アシナガワシ *A. pomarina* の侵入により急速に遺伝的な融合が進んでいることが、16 年間にわたる調査で明らかとなった (Vali et al. 2010a)。二種の交雑帯は 1500km にもおよび、交雑帯の位置も急速に移行している。この

ためカラフトワシの固有性が今後10年から100年程度で消失する可能性が懸念されている。

過去に遺伝的な融合が生じたと考えられる例もいくつかある (Rhymer et al. 1994; Allendorf et al. 2001; Peteres et al. 2007)。アメリカガモ *Anas rubripes* は、古くからマガモ *A. platyrhynchos* との種間交雑が観察され、遺伝的な融合が想定されていた。この二種は、形態的な特徴から別種とされてきたが、近年のDNA分析では二種間に有意な遺伝的差異は認められなかった。現在の種間の遺伝的差異の値を、約60年前の剥製標本から求めた値と比較したところ、急速に遺伝的差異が小さくなっていることが判明した (Mank et al. 2004)。つまりアメリカガモは、浸透性交雑によってマガモとの有意な遺伝的差異を失ったと考えられる。両種の配偶者選好がそれぞれの種に固有となる同類交配ではなく、アメリカガモもマガモの表現型を好むことが、種間交雑および融合をもたらしたと推測されている。このように、種間交雑を促す要因があったり、雑種個体に優位性があるような場合は、わずか数十年～数百年という非常に短い期間でも、二つの集団の遺伝的な融合が進むようだ。

過去に融合が生じていたとすれば、現時点ではすでに一つの分類群として認識されるであろうことから、現在の観察から過去の融合を認識するのは難しい。しかしワタリガラス *Corvus corax* のように、現在は単一種として分類されている分類群が、実は古くに分岐していた二つの系統から成り立っている可能性が、分子系統解析によって判明することがある (Webb et al. 2011)。過去に二つの系統の融合があったことを示唆するこのような痕跡は、隠されたクレード (cryptic clade) などと呼ばれる。他に、ハクガン *Chen caerulescens* (Quinn 1992)、アオガラ *Parus caeruleus* (Taberlet et al. 1992)、アデリーペンギン *Pygoscelis adeliae* (Ritchie et al. 2004) などでも報告されている。

一度分化した系統が、後になってまた一つに融合するという現象は、単に元通りの状態に戻った、あるいは同じ系統のまま維持されてきたということとは異なる。一定期間、それぞれ異なる環境下で異なる淘汰を受けて固有の特徴が進化し、それが組み合わさったわけであり、常に一つの系統として維持されてきた場合と比べて、集団の遺伝的構成は複雑になり、遺伝的多様性は高まる (Lewontin & Birch 1966; Buerkle et al. 2000)。そのため、こうした分岐と融合の繰り返しを経た進化プロセス (Grant & Grant 2008a) は、独自の適応

可能性を獲得する重要な効果があるかもしれない (Grant et al. 2004; Seehausen 2004)。

3) 交雑により新たな系統が形成される場合

二つの種から交雑によって新たなもう一つの種が形成されることを、交雑による種形成 (hybrid speciation, ハイブリッド種形成, 交雑種分化などとも呼ばれる) と言う (図1c)。系統が二つから一つに融合する場合 (図1b) とは異なり、親系統が二つとも維持されたまま三つ目の系統が形成されるため、種レベルの多様性を高めることになる (Mallet 2005; Schwarz et al. 2005)。

このような“交雑による種形成”のうち、染色体数の倍化をともなう倍数性 (polyploidy) のものは植物で数多く知られており、植物の種分化機構の中で重視されてきた (Otto & Whitton 2000; Wood et al. 2009)。動物の場合、単為生殖を行う一部の魚類や昆虫類などで倍数体が見られるが、通常の有性生殖しか行わない場合は倍数体が生じず、まして異なるゲノムセットからなる異質倍数体 (allopolyploid) ともなればアフリカツメガエル *Xenopus laevis* などごく一部の例外をのぞき存在しない。このため、動物においては、種間交雑によって新たな種が形成されるという現象には懐疑的な見方が多く、かりに存在しても非常に稀な現象とみなされ、あまり注目されなかった (Coyne & Orr 2004)。

最近になって染色体数が変わらない同倍数性 (homoploidy) の交雑による種形成 (homoploid hybrid speciation) が注目されている。植物でも同倍数性の交雑による種形成は知られていた (e.g., Rieseberg 1997, 2001; Ungerer et al. 1998) が、倍数性のものと比べると例が少なく、動物においてもそうした種形成が生じる条件はかなり限定的だと考えられていた (Buerkle et al. 2000)。ところが動物でも、魚類 (Nolte et al. 2005; Meyer et al. 2006) や昆虫類 (Schwarz et al. 2005; Gompert et al. 2006; Mavares et al. 2006) で次々と報告され、それらの重要性を見直す意見や総説が報告された (Mallet 2005, 2007; Mavares & Linares 2008; Nolte & Tautz 2010)。

鳥類では、古くからキアカクサインコ (アカクサインコの亜種 *Platycercus elegans adelaidae*) が、基亜種アカクサインコ *P. e. elegans* とキクサインコ *P. e. flaveolus* の混合により形成されたと考えられていた (Price 2008)。Joseph et al. (2009) では、これら亜種間の遺伝的関係について不明瞭な結果

となったが、“交雑による種形成”の事例である可能性が残されており、さらなる分析が期待される。

鳥類でもようやく2011年になって、立て続けに遺伝分析を用いた研究が報告され (Brelsford et al. 2011; Hermansen et al. 2011; Elgvin et al. 2011), “交雑による種形成”という現象が注目されるに至った (Jacobsen & Omland 2011). まず一つ目の事例は、キツタアメリカムシクイ *D. coronata* で報告された。キツタアメリカムシクイは元々は4亜種に分類されていたが、最近の研究ではそれぞれ独立種 (*D. coronata*, *D. auduboni*, *D. nigrifrons*, *D. goldmani*, 和名はキツタアメリカムシクイのみで4種それぞれに対応した名称はない) として扱われている (Brelsford & Irwin 2009). このうち、“交雑による種形成”の例として考えられているのは北アメリカ西部に分布する *D. auduboni* で、北アメリカ東部に分布する *D. coronata* とメキシコ北西部に分布する *D. nigrifrons* の種間交雑により生じたと考えられている。Brelsford et al. (2011) は、まず AFLP 分析により、*coronata* と *nigrifrons* が異なるクラスターとして判別されること示した上で、*auduboni* にはその二種の遺伝的特徴が混合していることを示した。次にミトコンドリア DNA を対象とした解析で、*auduboni* には二つの系統があることを明らかにし、一方の系統は *coronata* と、もう一方は *nigrifrons* と同じ系統群になることを示した。また、*auduboni* の外部形態が中間的な特徴を持つこと、それぞれの親系統との間に部分的な生殖隔離が確認されている (Brelsford & Irwin 2009) ことから、*auduboni* が現在はずでに独立した系統をなしていると判断した。これらの結果から、*D. auduboni* が、交雑により生じた種だと結論づけている。

もう一つの例は、イタリアスズメ *Passer italiae* である。イタリアスズメは、古くからイエスズメ *P. domesticus* とスペインスズメ *P. hispaniolensis* の交配により形成されたと考えられていた (Johnston 1969; Price 2008) が、それが遺伝分析からも裏付けられた (Hermansen et al. 2011). Hermansen et al. (2011) は、マイクロサテライト DNA 分析を用いて、イタリアスズメが独立したクラスターを作らず、イエスズメとスペインスズメの遺伝子型の混合であることを示した。同様にイタリアスズメのミトコンドリア DNA のハプロタイプも全てどちらかの種の中に見つかった。イタリアスズメは現在、イタリア半島やいくつかの地中海の島に分布しており、イエスズメとはアルプス山脈や地

中海で分布を完全に隔てている。スペインスズメとはイタリア南東のガルガーノ半島で分布域が重なっているが、種間交雑は見られていない。ゆえにイタリアスズメは、親種と考えられる二種から地理的あるいは生殖的に独立した系統であり、交雑によって形成された種として結論づけられている。

“交雑による種形成”の過程では、初期には二つの系統間で交雑が可能であり、後にそれぞれの親系統と子系統の間に生殖隔離などによる独立性が生じるという限定的な条件が必要となる (Buerkle et al. 2000; Mallet 2007). 比較的想定しやすいケースは、異所的に分布する二集団から、それぞれ複数個体が新たな生息適地に移入し交雑するというものである。そのような場所として、周囲から隔離された高山帯や海洋島などが考えられる (Gompert et al. 2006; Jacobsen & Omland 2011). 過去に国際保護鳥に指定されていたマリアナ諸島のマリアナガモ *Anas oustaleti* がそうしたケースとして考えられていた (Jacobsen & Omland 2011) が、残念ながらすでに絶滅してしまった。

“交雑による種形成”にあたる事例を、それぞれの親系統から完全に独立し現在の遺伝的交流がない場合に限定して定義する (Mallet 2007) と、実例はかなり限られるかもしれないが、新たに誕生した系統の独立性を厳密に求めなければ、こうした種形成過程が進行している事例はもっと多く存在するかもしれない (Mavarez & Linares 2008). 新たな系統群の遺伝的な独立性が明確ではないものの、地理的に隔離された海洋島において、ごく最近“交雑による種形成”が進行している可能性がシロハラミズナギドリ類 (*Pterodroma*) で報告されている (Brown et al. 2010). インド洋に浮かぶラウンド島 (Round island) では、1949年にはじめてシロハラミズナギドリの繁殖が確認されたが、それは約9,000 km も離れた南大西洋のトリンダデ島 (Trindade island) にのみ分布するムナフシロハラミズナギドリ *Pterodroma arminjoniana* だと同定された。続いて1986年には、太平洋に分布するカワリシロハラミズナギドリ *P. neglecta* が同島で見つかった。その後、異種間のつがい形成および中間的な形態的特徴を持つ交雑個体が確認されるようになった。Brown et al. (2010) が、このラウンド島の個体群とトリンダデ島のムナフシロハラミズナギドリ個体群についてマイクロサテライト DNA マーカーで分析したところ、有意な遺伝的差異が検出された。また、音声解析により、鳴き声

についても両方の親種と異なる独自の特徴を持つことを明らかにした。地理的に離れて分布する親種から継続的な遺伝子の流入が生じているかどうかは不明だが、ラウンド島では現在も二種の浸透性交雑が進行していることから、著者らはラウンド島の個体群が新たな系統としての進化過程を歩んでいる可能性を考察している。移動能力の高い鳥類では、本来の繁殖地への定着性に反して、ときに長距離の分散を行う可能性があり、その潜在能力は新たな場所での“交雑による種形成”を可能とするのかもしれない。

4) 系統が維持されつつ遺伝子浸透が進行する場合

系統の融合や新たな系統群の形成に至らずとも、ある集団中に遺伝子浸透が生じる（図1d）ことは、その集団の遺伝的多様性を高めたり、新たな環境適応への可能性を高める遺伝子が導入されることになり、生物集団のその後の進化に影響するだろう（Barton 2001; Seehausen 2004; Arnold 2006; Rheindt & Edwards 2011）。それぞれの集団にどのように遺伝子浸透が生じるかは様々に異なる。たとえば、一方の集団から他方の集団に遺伝子浸透が非対称に生じる場合や、形質や遺伝子領域によって遺伝子浸透の有無や程度が異なる場合などがある。遺伝子浸透の生じ方は、二つの集団に属する個体がどのように接触するか、あるいは集団間にどのような生殖隔離機構があるかなどによって左右される。

二つの集団間で遺伝子浸透が非対称となる理由の一つは、二集団の接触の仕方が偏っているためである。二つの集団の分布域がそれぞれに広がって二次的接触を生じるような場合もあるだろうが、一方のみが分布域を拡大させ、もう一方の分布域に侵出するような場合もあるだろう。後者の場合、集団間の個体数や個体数密度、個体数の増加速度などが異なり、そうした不均衡が遺伝子浸透を偏らせると考えられる。たとえば侵出した側（invader）は個体数が少ないため、別種個体を配偶相手に選ばざるをえないが、侵入された側（元々分布している側、invadee）は個体数が多いため、異種を避けて同種個体と配偶することができる。それらが繰り返された場合、侵入した側への遺伝子浸透の度合いが高くなると考えられる。遺伝子浸透が、侵入された側に広がるよりも、侵出した側へと偏って起こった例はいくつか報告されている（Rohwer et al. 2001; Secondi et al. 2006; Steeves et al. 2010）。ニュージーランドのクロセイタカシギ

Himantopus novaezelandiae の分布域にオーストラリアセイタカシギ *H. himantopus leucocephalus* が侵出した際には、クロセイタカシギへの遺伝子浸透はほとんど生じず、クロセイタカシギからオーストラリアセイタカシギへの遺伝子浸透だけが偏って生じたと報告されている（Steeves et al. 2010）。

集団間の個体の接触・移出入が同程度に生じるとしても、種間あるいは雌雄間の行動の違いから、遺伝子浸透が一方的になる場合もある。たとえば、種間で縄張り防衛に伴う他個体への排他・攻撃行動に差があるような場合（MacDonald et al. 2001）や、配偶者選好において一方の種のオスのみが両種のメスから選好される場合である。アフリカジュズカケバト *Streptopelia capicola* からウスアフリカジュズカケバト *S. vinacea* にミトコンドリア DNA の遺伝子浸透が偏って生じていた例では、両種のメスがともに後者のオスを好むことが非対称性の原因ではないかと推測された（den Hartog et al. 2010）。こうした種間あるいは雌雄間の行動の違いは環境によっても異なると考えられ、アオバネアメリカムシクイ *Vermivora pinus* とキンバネアメリカムシクイ *V. chrysoptera* の交雑帯では、地域によって、双方向な遺伝子浸透が生じたり（Shapiro et al. 2004; Dabrowski et al. 2005）、キンバネアメリカムシクイにのみに生じたり（Vallender et al. 2007）している。

遺伝子浸透の生じ方が遺伝子領域によって異なる場合もある。その一つに、ある特定の形質に自然淘汰や性淘汰がかかり、その形質（それをコードしている遺伝子領域）だけ遺伝子浸透が制限される場合がある。たとえば、種の識別や配偶者選好に関係する形質は、他の中立的な遺伝子座にくらべ遺伝子浸透が制限される。Gay et al. (2007) は、ニシセグロカモメ *Larus argentatus* とキアセグロカモメ *L. cachinnans* の東ヨーロッパでの交雑帯で、マイクロサテライト DNA およびミトコンドリア DNA を対象とした遺伝分析とともに、体の各部のサイズや色の相違を量的に評価した。中立的な遺伝子領域、および外部形態の中でしばしば種の判別基準として用いられる嘴や脚の色には明確な違いが見られず、遺伝子浸透が生じていると推測された。一方、虹彩とアイリング（eyering）の色には明確な違いが維持されていた。著者らは、違いが見られた形質には交配前隔離（同類交配）が作用しており、遺伝子浸透が妨げられることで種間の違いが維持されていると推測している。

Yuri et al. (2009) は、キノドマイコドリ *Manacus vitellinus* とムナジロマイコドリ *M. candei* について、様々な種類の遺伝子マーカーを用いて遺伝子浸透の程度を比較した。その結果、遺伝子領域や形質によって遺伝子浸透の有無や程度が大きく異なることが明らかとなった。著者らは、種間交雑を扱った研究の多くが、ごく一部の形質や遺伝子座における結果を元に、遺伝子浸透が妨げられている、あるいはしっかりした生殖隔離があると判断しているが、実際には大半の遺伝子領域で生じている遺伝子浸透の存在を過小評価している可能性がある」と主張している。

ミトコンドリアと核の間でも遺伝子浸透の程度が異なることがある。鳥類の交雑帯を対象にミトコンドリア DNA と核 DNA の両方を対象とした研究で、核の遺伝子座には遺伝子浸透がみとめられるものの、ミトコンドリアの遺伝子座では遺伝子浸透が無いか低かったという報告がいくつかある (Helbig et al. 2001, 2005; Bensch et al. 2002; Crochet et al. 2003; Secondi et al. 2006; Vallender et al. 2007; Carling & Brumfield 2008; Rush et al. 2009)。反対に、核 DNA よりもミトコンドリア DNA で遺伝子浸透の程度が上回る場合もある (McCracken et al. 2001; Kulikova et al. 2004, 2005)。ミトコンドリア DNA の遺伝子浸透が進行すれば交雑個体群中に二つのハプロタイプ系統が混合する状態に至る (Nittinger et al. 2007; Alstrom et al. 2008; Irwin et al. 2009) が、ミトコンドリア DNA は半倍数性であり基本的に組み換えが生じないので、同一個体の中で別系統の遺伝子が混雑することはない。そのため、種間交雑がくりかえされるうちに、集団が一方のハプロタイプ系統に占有され置き換わること (mitochondria DNA replacement) がある (Irwin et al. 2009; Jacobsen & Omland 2011)。ミトコンドリア DNA のハプロタイプが一方の系統に置き換わってしまえば、二集団の遺伝的特徴に違いがなくなるため、ミトコンドリアの遺伝子には遺伝子浸透が生じていないという結論を導いてしまう可能性がある。そのため、遺伝子浸透の有無を判断するには、他の遺伝子座や形態形質とあわせて分析する必要がある (Confer 2006; Rheindt & Edwards 2011)。

ミトコンドリアと核の遺伝子座で遺伝子浸透の程度が異なる理由の一つは、雌雄の分散性の違いである。オスのみが他方に移入して種間交雑を起こす場合、オスが持ち込む核遺伝子は浸透するが、母系遺伝するミトコンドリアの遺伝子は交雑個体

に伝わらず遺伝子浸透もおこらない (Helbig 2001, 2005)。反対に、メスの分散性が高い場合は、ミトコンドリアの遺伝子が浸透しやすい。前述のアオバネアメリカムシクイとキンバネアメリカムシクイの交雑帯のうち、キンバネアメリカムシクイにミトコンドリア DNA が偏って遺伝子浸透している地域では、アオバネアメリカムシクイのメスの分散がミトコンドリア DNA に偏った遺伝子浸透をもたらしていると考えられる (Gill 1997)。ただし、鳥類ではメス分散の種の割合が高いにも関わらず、ミトコンドリア DNA の遺伝子浸透が制限されている事例が多いということは、雌雄の分散性の違いが原因である可能性は比較的小ないかもしれない (Petit & Excoffier 2009)。

鳥類においてミトコンドリア DNA の遺伝子浸透が制限される要因の一つとして、生殖隔離 (接合後隔離) が雌雄で非対称であることが考えられる。ホールデンの規則 (Haldane's rule, Haldane 1922) と呼ばれるもので、性染色体がヘテロ接合となる側の性で、交雑個体の生存率や繁殖率が低下することである。鳥類の場合は、メスの性染色体がヘテロ (ZW) であるため、交雑個体のうちメスは生存できなかつたり不妊となる。アメリカガモとマガモの間で経験的にメスの交雑個体が生存不能であること (Kirby et al. 2004) や、マダラヒタキとシロエリヒタキのメスの交雑個体が不妊となること (Veen et al. 2001) が知られている。ホールデンの規則に沿えば、W 染色体上の対立遺伝子、そして母系遺伝するミトコンドリア上の遺伝子も、常染色体上や Z 染色体上の遺伝子に比べて伝わらないか伝わりにくいと考えられる (ただし Z 染色体上の遺伝子も、常染色体上の遺伝子に比べて遺伝子浸透しづらいという報告もある, Saetre et al. 2003; Carling et al. 2010)。ホールデンの規則に沿ってミトコンドリア DNA の遺伝子浸透が制限されていると思われる事例が、アメリカコガラ *Poecile atricapillus* とカロライナコガラ *P. carolinensis* の交雑帯 (Bronson et al. 2005) や、ムネアカリノジコとルリノジコの交雑帯で観察されている (Carling & Brumfield 2008) ほか、いくつかの報告がある (Carling & Brumfield 2008, 2009; Pryke & Griffith 2009; Carling et al. 2010)。

このように、遺伝子浸透のパターンは一様ではないため、二つの系統間に種間交雑や遺伝子浸透が認められた場合でも、それぞれの生物集団にどのような影響が生じるのか、個別に考慮することが必要である。

考 察

1) 野外鳥類個体群の保全における遺伝子浸透の問題

種間交雑や遺伝子浸透に関する研究の発展が求められる背景の一つに、生態系保全に関する問題がある。人為的な要因で生じる遺伝子浸透は、しばしば遺伝子汚染 (genetic pollution, genetic contamination) や遺伝的攪乱 (genetic disturbance) と呼ばれ、野生生物の個体群を保全する上で重要なテーマとなる (Rhymer & Simberloff 1996; Allendorf et al. 2001; Lee 2002; Seehausen 2006; Vellend et al. 2007; Brumfield 2010)。近年は人間活動が原因と考えられる種間・地域個体群間の二次的接触が急速に増加していることから、種間交雑や遺伝子浸透に関するさらなる理解が必要となっている。

遺伝子浸透を生じさせる人為的な問題の一つは、人間が本来分布していない地域に生物を持ち込み野外放出させること、いわゆる外来生物問題である (Allendorf et al. 2001; Lee 2002; Vellend et al. 2007)。もう一つは、人間による環境改変が生物の分布域を変化させることである (Confer 2006; Seehausen 2006; Seehausen et al. 2008; Brumfield 2010)。たとえば森林伐採や宅地化といった人間活動が地域環境を均一化させ、これまで集団間の移動を妨げてきた物理的障壁が取り払われると、生物の移動が可能となり二次的接触が生じる。いずれの場合にせよ、遺伝的均一化が進めば固有の特徴は薄められていき、集団がほぼ交雑個体から構成される“Hybrid swarm”と呼ばれる状態に至ると、種や地域個体群本来の固有性は消滅することになる (Allendorf et al. 2001; 河村ら 2009; Brumfield 2010)。

野外での交雑を生じさせる人間の行いの中でも、資源の増加を目的とした魚の放流や農作物などの栽培種の野外放出などが遺伝的攪乱の原因として重視されている (Laikre et al. 2010)。鳥類では、狩猟対象であるキジ科 (Phasianidae) やカモ科 (Anatidae) の鳥が積極的に放鳥されたり、飼育下から逃げ出したりしてきた歴史があり、古くから野生種との交雑が懸念されてきた (Barbanera et al. 2010)。そして、実際に近年の分子生物学的手法の発展により次々と遺伝子浸透が確認されている (Puigcerver et al. 2007)。最近でも、たとえば Chazara et al. (2010) は、ウズラ *Coturnix japonica* によるヨーロッパウズラ *C. coturnix* への遺伝子浸透を、

Casas et al. (2012) はイワシャコ *Alectoris chukar* によるアカアシイワシャコ *A. rufa* への遺伝子浸透を報告した。イワシャコとアカアシイワシャコの交雑個体は、生残率が低いものの、クラッチサイズが大きいことから、今後も遺伝子浸透が進むと予想されている。飼育種・狩猟対象種による遺伝子浸透の問題は今後も深刻化すると考えられており、種間交雑の判定手法の提案 (Randi 2008) や個体群管理についての提言 (Barbanera et al. 2010) がなされている。また、近年ではペットなどの飼育用に持ち込まれた外来種が野外放出 (いわゆる籠脱け) し、在来種と交雑することがある。ガビチョウ *Leucodipteron c. canorum* は日本国内でも外来種として知られているが、台湾では固有のタイワンガビチョウ *L. taewanus* との遺伝的な混合が明らかとなっている (Li et al. 2010b)。

人間が直接的に移動させた場合だけでなく、人為的な環境改変の結果として、本来の自然条件下では生じなかったであろう二次的接触を生じさせ、交雑を引き起こす場合がある。そもそも生物集団の分布域は固定されているわけではなく拡大・縮小は常に生じているが、鳥類はとくに移動能力の高い分類群であり、人為的な環境改変による分布域の変化、それに伴う遺伝子浸透が生じやすいと考えられる。

人為的な環境改変による遺伝子浸透の事例としては、異所的に生息していたアオバネアメリカムシクイが生息地改変によって分布域を拡大させ、キンバネアメリカムシクイと種間交雑を起こしたという例がある (Confer 2006; Vallender et al. 2007)。また、ニュージーランド固有のクロセイタカシギへの遺伝子浸透が懸念されているオーストラリアセイタカシギの分布拡大も、人為的な要因、おそらく森林伐採や海岸・川辺の環境悪化が要因だと考えられている (Steeves et al. 2010)。他に、アメリカフクロウ *Strix varia* の分布拡大に伴うニシアメリカフクロウ *S. occidentalis caurina* への交雑例 (Haig et al. 2004) もある。

野生生物保全を念頭におく場合、対象種・対象地域の優先順位を判断し、できるだけ効率的な対策を講じる必要がある。そのため、遺伝子浸透の特徴、たとえば、両種ともに遺伝子浸透があるのか片方のみか、集団間の融合は進むのか固有性が維持されるのか、形質 (遺伝子座) によって浸透の仕方が異なるのかなど、傾向や程度を把握することが求められる。クロセイタカシギのように、交雑個体が頻繁に目撃されることから在来固有種

が完全に遺伝的な混合状態 (hybrid swarm) になっていると悲観されていたものの、実は在来種側への遺伝子浸透はほとんど生じていなかったという例もある。ニュージーランド固有のクロセイタカシギはオーストラリアセイタカシギとの浸透的交雑のため固有の遺伝的特徴を持つ個体は絶滅したと考えられていた (Brumfield 2010) が、前述したように遺伝子浸透が非常に限定的にしか生じていなかったことが判明した。人為的再導入によって個体数を回復させる施策が検討されていたが、研究結果をもとに再導入計画ではなく在来個体群の維持を優先するよう提言されている (Brumfield 2010; Steeves et al. 2010)。

交雑個体が確認されているものの、遺伝解析をしてみると両種の間に遺伝子浸透が見られなかったという例もあり、カオジロオタテガモ *Oxyura leucocephala* とアカオタテガモ *O. jamaicensis* で報告されている (Munoz-Fuentes et al. 2007)。ただし野生生物保全においては、このような場合でも種間交雑の影響を考慮する必要がある。たとえば、交配後隔離機構により子の生存や繁殖が不能であっても、交配前隔離がなく異種間での配偶が起こるのであれば、繁殖が著しく妨げられる可能性が高い。絶滅危惧種などのように、すでに個体数が少ない状態の個体群に外来種が侵入すると、ただでさえ在来種同士の配偶機会が少なくなっているにも関わらず、外来種との配偶がさらに個体数減少を加速させ、場合によっては外来種に置き換わるという可能性がある。そのため、たとえ遺伝子浸透が確認されていない場合でも、二種間にもこのような配偶行動および生殖隔離機構が存在するか明らかにすることが重要である。

すでに二種の遺伝的特徴が混合してしまっている場合には、どのように保全対策を講じるか難しい問題である。マミジロカルガモ *Anas superciliosa* はニュージーランドの在来種であるが、19 世紀半ばにヨーロッパから持ち込まれたマガモによりすでに固有性は消滅したとされる (Rhymer et al. 1994)。現在では在来種に代わって交雑個体群の保護が検討されている (Allendorf et al. 2001)。せめて交雑個体中に残るマミジロカルガモ由来の特徴 (表現型、遺伝子型) を残存させるということであろう。

日本でも、狩猟に関連してコウライキジ *Phasianus colchicus karpowi*、ヤマドリ *Syrnium soemmerringii*、コジュケイ *Bambusica thoracicus* などが放鳥されているほか、農業用のアイガモなども

野生個体群と外来種・亜種との交雑が懸念されている。他にも飛行競技用に持ち込まれているオオタカ *Accipiter gentilis* の亜種や、飼育用に持ち込まれているメジロ *Zosterops japonicus* の亜種などによる遺伝子汚染が懸念されている。国内でも外来生物の問題は深刻であるが (Eguchi & Amano 2004a, 2004b)、遺伝的なアプローチの詳細研究も期待される。

2) 鳥類の進化・種分化研究における種間交雑や遺伝子浸透の重要性

種間交雑や遺伝子浸透の生じる頻度について、これまでは過小評価されてきた可能性がある (Mallet 2005; Currat et al. 2008)。交雑個体は主に外部形態の特徴をもとに確認・報告されるため、見落とされてきたものも多数あるだろう。交雑個体にどちらか一方の表現型しか発現しない場合は、種間交雑や遺伝子浸透の存在を疑うきっかけにはならない。遺伝子浸透が一方の種からもう一方へのみ偏っている生じる場合なども同様である。鳥類では、全体の約 10% の種で種間交雑が報告されており (Grant & Grant 1992)、実際にはもっと多くの種に未確認の種間交雑があると推測されている (Grant & Grant 1992; McCarthy 2006)。これまでも野外観察だけでなく細胞遺伝学的な手法などで種間交雑の研究はなされてきた (e.g., 山階 1949) が、近年の DNA 分析がより多くの対象種に導入されれば、外見からは分からない種間交雑や遺伝子浸透の確認も期待できる (Mallet 2005)。また、すでに DNA 分析が導入されてはいるものの、たとえば一つの遺伝子座のみの分析から種間交雑や遺伝子浸透が否定されてきたものに対しても、異なる複数の遺伝子座を対象とした再検討が進めば、見落とされた遺伝子浸透が発見されるかもしれない (Mallet 2005; Yuri et al. 2009; Vali et al. 2010b)。次世代シーケンサーの導入など新たなテクノロジーからも研究発展が期待される (Lerner & Fleischer 2010; Haig et al. 2011)。

現在観察されている交雑帯では、自然淘汰などによって遺伝子浸透が進行せず両集団の関係が維持されているという報告例が多い。しかし、これらは遺伝子浸透の事例が稀なことを示すわけではなく、遺伝子浸透が停滞している交雑帯であるがゆえに我々が観察対象として認識しやすいということかもしれない。遺伝的な融合が急速に進む場合には、交雑個体と認識できる特徴 (たとえば中間的な形態) が比較的速やかに姿を消してしまう

ため、交雑帯として観察できる期間は限られるだろう。そうだとすると、種間交雑や遺伝子浸透は、実は我々が考える以上に頻繁に生じており、とくに過去に生じたものについて過小評価している可能性が高い。実際に、古い年代に遺伝子浸透があったことを示す報告も出てきている (Joseph et al. 2009; Carling et al. 2010; Li et al. 2010a)。たとえば Peters et al. (2007) は、オカヨシガモ *Anas strepera* とヨシガモ *A. falcata* のミトコンドリア DNA に 1 万年以上も前の遺伝子浸透の形跡があることを明らかにした。

ミトコンドリア DNA を対象とした分子系統解析の発展により鳥類の系統関係の把握は飛躍的に進んだ。しかし、過去に遺伝子浸透が生じているにも関わらず、それを考慮せずに系統推定を行うと、誤った結論に至る可能性がある (図 2)。たとえば、実際に二集団が分化をはじめた後も遺伝子浸透が繰り返されるか、あるいはかなり後になって遺伝子浸透が生じた場合、分岐年代はかなり浅く見積もられてしまう (図 2a)。また、先に分岐

した系統群との間に遺伝子浸透が生じることで、推定される分岐順序が入れ替わり、遺伝子浸透が生じた二群を姉妹系統群と判定してしまうことがあるだろう (図 2b)。これまでも単一遺伝子座の分析から系統関係や分岐年代を推定する問題点はしばしば指摘されており (Nichols 2001; Baker et al. 2009)、複数の遺伝子座による評価を推奨する声も少なくなかった。しかし、それらは主に遺伝子座ごとのリニッジソーティング (lineage sorting, 分化後も両集団に共有されていた遺伝子型が、遺伝的浮動によって消失すること) の早さの違いを想定したもので、種系統樹と遺伝子系統樹の違いを問題としていた。系統推定においても、遺伝子浸透の影響をもっと考慮する必要がある (Rheindt & Edwards 2011)。

過去に遺伝子浸透があれば、二つの生物集団中には同じ遺伝子型あるいは系統関係の近い遺伝子型が存在し、相互的な単系統 (図 3a) とならずに側系統の関係になる (図 3c) ことが多い。これまでに報告されてきた分子系統の結果には、高い割合で側系統が認められることから、遺伝子浸透はかなり頻繁に生じてきたと考えることもできる (Funk & Omland 2003)。ただし系統関係が側系統となる原因は、遺伝子浸透だけでなく、不完全なリニッジソーティング (incomplete lineage sorting)、あるいは解析対象とする生物集団の分類が間違っている可能性があげられるため、それらの識別が必要である (Funk & Omland 2003)。リニッジソーティングが不完全な状態とは、分化前の祖先集団から存在していた遺伝子型が分化後の集団中に残っているため、集団間に系統関係の近い遺伝子型が残っている状態である (図 3b)。分類の仕方が間違っている状況というのは、系統関係を正しく反映する形質を基準に分類すれば相互的な単系統群となるはずなのに、別の形態的特徴で分類しているために単系統群にならないというような状況である。McKay & Zink (2010) は、鳥類で報告された 122 の事例を検討し、ミトコンドリア上の遺伝子座を用いた系統樹で見られる側系統の半数以上は、こうした分類の仕方の問題ではないかと推論した。しかしこの研究はミトコンドリアの遺伝子座に生じる遺伝子浸透の可能性を過小評価し、ミトコンドリア DNA のハプロタイプが浸透的交雑によって置換される状況を想定していないといった批判 (Rheindt & Edwards 2011) を受けている。一方、Joseph & Omland (2009) は、オーストラリアの鳥類で見られる側系統性については遺伝

図 2 遺伝子浸透が誤った系統推定を導く可能性。(a) 二集団の分化からかなり後に遺伝子浸透が生じた場合、分岐年代を浅く推定してしまう。(b) 側系統である 1 と 2 の間に遺伝子浸透が生じた場合、1 と 2 を姉妹系統群として推定してしまう。(Rheindt & Edwards (2011) を参考に作図した。)

Fig. 2 Possible introgression scenarios leading to incorrect estimations of phylogenies. (a) Recent introgression causes younger estimation of divergent time. (b) Introgression between paraphyletic lineages 1 & 2 cause incorrect topology judged as sister lineages. The figure was prepared with reference to Rheindt & Edwards (2011).

図3 分類群と遺伝子の系統関係. 外側の太い灰色線は分類群の系統を示し, 内側の細い黒線は遺伝子の系統関係を示す. (a) 相互的な単系統性. (b) 不完全なりニッジソーティング. (c) 遺伝子浸透 (点線).

Fig. 3 Three phylogenetic relationships of taxa and genes. Thick gray lines indicate the divergence of a taxonomic group, and thin black lines show gene trees within taxon trees. (a) reciprocal monophyly (b) incomplete lineage sorting (c) genetic introgression (dashed line).

子浸透の可能性も高いとし, Rheindt & Edwards (2011) と同様に, 鳥類でもこれまで想定されていた以上に遺伝子浸透の影響が大きいのではないかと主張している. 最近では, 多数の遺伝子座を用いて正確に種・分類群の分岐時期を求めることで, 不完全なりニッジソーティングと遺伝子浸透の影響を別個に評価・検討する統計的な枠組みが発展しており (Peters et al. 2007; Knowles 2009; Hey 2010), 今後は過去に生じた遺伝子浸透の影響についてもより多くの再評価が進むであろう (Durand et al. 2011).

過去に生じた遺伝子浸透だけでなく, 現時点で別種として扱われている分類群の間でも, 将来的に遺伝子浸透が生じる可能性を想定しておくことが必要だろう. 実際に別種として扱われている分類群間で多くの種間交雑や遺伝子浸透の事例が見つかっているし, 今後もそうした事例報告は増えるだろう. 種概念や種の分類基準については依然として議論があり (e.g., 西海 2012), どのような生殖隔離が存在するかを正確に確認した上で別種と判別されているような状況は少なく, 外部形態や行動, 異所性などから判別されていることも多い. 近年では DNA 分析を導入し, 系統関係や遺伝的差異を判断材料とすることもあるだろうが, 現時点で何らかの形質に離散の状態が確認できたとしても, 二系統間の非可逆性が保証されているわけではない. かりに何らかの生殖隔離が確認されていたとしても, それが生態や行動の違いにもとづく交配前隔離や, 自然選択・性選択による接合後隔離などの外的な隔離要因であれば, 環境の変化に伴い隔離の状態がかわりうる. そのため,

現在は遺伝子浸透が妨げられていても環境の変化によって急速に遺伝子浸透が生じることもあるだろう. 別種に分類されているからといって, 系統関係が安定したもの, あるいは今後もさらに分化が進むものと見なししてしまうと, 種間交雑や遺伝子浸透などの進化における重要な効果を見落としてしまうかもしれない. 一つの種が将来的に二つに分岐する可能性があると同様に, 二種から一種に融合したり, 新たに三つ目の種が形成されたりする可能性についても念頭においておく必要があると考えられる.

本稿では鳥類における最近の研究事例を紹介したが, 進化のプロセスにおける種間交雑や遺伝子浸透の役割の評価は, 人間自身の研究 (e.g., Green et al. 2010; Reich et al. 2010; Abi-Rached et al. 2011) も含め, 様々な生物種で急速に進んでおり, むしろ鳥類ではまだ少ない. 鳥類の大きな特徴の一つは飛べることであり, 移動能力・分布拡大能力が高いことだ. もちろん飛行能力を持つからといって常に分布を広げるとは限らない. しかし, その潜在的な移動可能性から, 鳥類では, 異なる地域の集団が出会い遺伝子浸透が生じる可能性も高いと思われる. 種間交雑や遺伝子浸透をテーマとした研究において, 鳥類は今後さらに発展が期待される対象であろう.

本特集のきっかけとなった日本鳥学会 2011 年度大会の公開シンポジウム「鳥の種分化と種分類」の企画者である西海 功氏と高木昌興氏には, 本稿の発表の機会を与えて頂き厚く感謝申し上げます. 編集委員並びに 2 名の査読者には, 本稿の改訂にあたり有益な助言を頂いた. また, 江田真毅氏からも本稿に関し数々の有意義なコメ

ントを頂いた。深く御礼申し上げる。

摘 要

種間交雑や遺伝子浸透という事象は、進化研究においてこれまであまり重視されてこなかった。新しい系統群が生じるのは、祖先集団が二つに分岐する過程が主であり、一旦分化を始めた二集団が再び融合するような現象は例外的に扱われてきたためである。しかし近年の分子生物学的手法の発展、とりわけミトコンドリアDNAに限らず様々な核DNAの遺伝子領域が分析対象となってきたことにより、生物集団間に生じる交雑や遺伝子浸透の重要性が再評価されている。本稿は、鳥類を対象にした最近の研究事例について、集団間に種間交雑や遺伝子浸透が生じた際に、(1) 二系統の分化の程度が拡大する場合、(2) 二系統が一つに融合する場合、(3) 交雑により新たな系統が形成される場合、(4) 系統が維持されつつ遺伝子浸透が生じる場合に分けて紹介し、鳥類の進化や保全における種間交雑や遺伝子浸透の重要性を概説する。

引用文献

- Abi-Rached L, Jobin MJ, Kulkarni S, McWhinnie A, Dalva K, Gragert L, Babrzadeh F, Gharizadeh B, Luo M, Plummer FA, Kimani J, Carrington M, Middleton D, Rajalingam R, Beksac M, Marsh SGE, Maier M, Guethlein LA, Tavoularis S, Little AM, Green RE, Norman PJ & Parham P (2011) The shaping of modern human immune systems by multi-regional admixture with archaic humans. *Science* 333: 89–94.
- Allendorf FW, Leary RF, Spruell P & Wenburg JK (2001) The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends Ecol Evol* 16: 613–622.
- Alstrom P, Olsson U, Lei F, Wang H-t, Gao W & Sundberg P (2008) Phylogeny and classification of the Old World Emberizini (Aves, Passeriformes). *Mol Phylogenet Evol* 47: 960–973.
- Arnold M (2006) *Evolution Through Genetic Exchange*. Oxford University Press, New York.
- Avis JC (2004) *Molecular Markers, Natural History, and Evolution*. Sinauer Associates Inc, Sunderland.
- Baker AJ, Tavares ES & Elbourne RF (2009) Countering criticisms of single mitochondrial DNA gene barcoding in birds. *Mol Ecol Res* 9: 257–268.
- Barbanera F, Pergams ORW, Guerrini M, Forcina G, Panayides P & Dini F (2010) Genetic consequences of intensive management in game birds. *Biol Conserv* 143: 1259–1268.
- Barrowclough GF, Groth JG, Mertz LA & Gutierrez RJ (2005) Genetic structure, introgression, and a narrow hybrid zone between northern and California spotted owls (*Strix occidentalis*). *Mol Ecol* 14: 1109–1120.
- Barrowclough GF, Gutierrez RJ, Groth JG, Lai JE & Rock DF (2011) The hybrid zone between Northern and California spotted owls in the Cascade-Sierran suture zone. *Condor* 113: 581–589.
- Barton NH (2001) The role of hybridization in evolution. *Mol Ecol* 10: 551–568.
- Bensch S, Helbig AJ, Salomon M & Siebold I (2002) Amplified fragment length polymorphism analysis identifies hybrids between two subspecies of warblers. *Mol Ecol* 11: 473–481.
- Birkhead TR & Brillard JP (2007) Reproductive isolation in birds: postcopulatory prezygotic barriers. *Trends Ecol Evol* 22: 266–272.
- Brelsford A & Irwin DE (2009) Incipient speciation despite little assortative mating: the yellow-rumped warbler hybrid zone. *Evolution* 63: 3050–3060.
- Brelsford A, Mila B & Irwin DE (2011) Hybrid origin of Audubon's warbler. *Mol Ecol* 20: 2380–2389.
- Bronson CL, Grubb TC, Sattler GD & Braun MJ (2005) Reproductive success across the black-capped chickadee (*Poecile atricapillus*) and Carolina chickadee (*P. carolinensis*) hybrid zone in Ohio. *Auk* 122: 759–772.
- Brown RM, Nichols RA, Faulkes CG, Jones CG, Bugoni L, Tatayah V, Gottelli D & Jordan WC (2010) Range expansion and hybridization in Round Island petrels (*Pterodroma* spp.): evidence from microsatellite genotypes. *Mol Ecol* 19: 3157–3170.
- Brumfield RT (2010) Speciation genetics of biological invasions with hybridization. *Mol Ecol* 19: 5079–5083.
- Buerkle CA, Morris RJ, Asmussen MA & Rieseberg LH (2000) The likelihood of homoploid hybrid speciation. *Heredity* 84: 441–451.
- Carling MD & Brumfield RT (2008) Haldane's rule in an avian system: using cline theory and divergence population genetics to test for differential introgression of mitochondrial, autosomal, and sex-linked loci across the Passerina bunting hybrid zone. *Evolution* 62: 2600–2615.
- Carling MD & Brumfield RT (2009) Speciation in Passerina buntings: introgression patterns of sex-linked loci identify a candidate gene region for reproductive isolation. *Mol Ecol* 18: 834–847.
- Carling MD, Lovette IJ & Brumfield RT (2010) Historical divergence and gene flow: coalescent analyses of mitochondrial, autosomal and sex-linked loci in Passerina buntings. *Evolution* 64: 1762–1772.
- Carling MD, Serene LG & Lovette IJ (2011) Using historical DNA to characterize hybridization between Baltimore orioles (*Icterus galbula*) and Bullock's orioles (*I. bullockii*). *Auk* 128: 61–68.
- Carling MD & Zuckerberg B (2011) Spatio-temporal changes in the genetic structure of the Passerina bunting hybrid zone. *Mol Ecol* 20: 1166–1175.
- Casas F, Mougeot F, Sanchez-Barbudo I, Davila JA & Vinuela J (2012) Fitness consequences of anthropogenic hybridization in wild red-legged partridge (*Alectoris rufa*, Phasianidae) populations. *Biol Invasions* 14: 295–305.
- Chazara O, Minvielle F, Roux D, Bed'hom B, Fève K, Coville JL, Kayang BB, Lumineau S, Vignal A, Boutin JM &

- Rognon X (2010) Evidence for introgressive hybridization of wild common quail (*Coturnix coturnix*) by domesticated Japanese quail (*Coturnix japonica*) in France. *Conserv Genet* 11: 1051–1062.
- Confer JL (2006) Secondary contact and introgression of golden-winged warblers (*Vermivora chrysoptera*): Documenting the mechanism. *Auk* 123: 958–961.
- Coyne J & Orr H (2004) *Speciation*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Crochet PA, Chen JZ, Pons JM, Lebreton JD, Hebert PDN & Bonhomme F (2003) Genetic differentiation at nuclear and mitochondrial loci among large white-headed gulls: Sex-biased interspecific gene flow? *Evolution* 57: 2865–2878.
- Currat M, Ruedi M, Petit RJ & Excoffier L (2008) The hidden side of invasions: Massive introgression by local genes. *Evolution* 62: 1908–1920.
- Dabrowski A, Fraser R, Confer JL & Lovette IJ (2005) Geographic variability in mitochondrial introgression among hybridizing populations of Golden-winged (*Vermivora chrysoptera*) and Blue-winged (*V. pinus*) Warblers. *Conserv Genet* 6: 843–853.
- den Hartog PM, den Boer-Visser AM & ten Cate C (2010) Unidirectional hybridization and introgression in an avian contact zone: Evidence from genetic markers, morphology, and comparisons with laboratory-raised F(1) hybrids. *Auk* 127: 605–616.
- Dobzhansky T (1940) Speciation as a stage in evolutionary divergence. *Am Nat* 74: 312–321.
- Durand EY, Patterson N, Reich D & Slatkin M (2011) Testing for ancient admixture between closely related populations. *Mol Biol Evol* 28: 2239–2252.
- Eguchi K & Amano HE (2004a) Invasive birds in Japan. *Glob Environ Res* 8: 29–39.
- Eguchi K & Amano HE (2004b) Spread of exotic birds in Japan. *Ornithol Sci* 3: 3–12.
- Elgvin TO, Hermansen JS, Fijarczyk A, Bonnet T, Borge T, Saether SA, Voje KL & Saetre GP (2011) Hybrid speciation in sparrows II: a role for sex chromosomes? *Mol Ecol* 20: 3823–3837.
- Funk DJ & Omland KE (2003) Species-level paraphyly and polyphyly: Frequency, causes, and consequences, with insights from animal mitochondrial DNA. *Ann Rev Ecol Evol Syst* 34: 397–423.
- Gay L, Crochet P-A, Bell DA & Lenormand T (2008) Comparing clines on molecular and phenotypic traits in hybrid zones: A window on tension zone models. *Evolution* 62: 2789–2806.
- Gay L, Neubauer G, Zagalska-Neubauer M, Debain C, Pons JM, David P & Crochet PA (2007) Molecular and morphological patterns of introgression between two large white-headed gull species in a zone of recent secondary contact. *Mol Ecol* 16: 3215–3227.
- Gay L, Neubauer G, Zagalska-Neubauer M, Pons JM, Bell DA & Crochet PA (2009) Speciation with gene flow in the large white-headed gulls: does selection counterbalance introgression? *Heredity* 102: 133–146.
- Gill FB (1997) Local cytonuclear extinction of the golden-winged warbler. *Evolution* 51: 519–525.
- Gill FB (1998) Hybridization in birds. *Auk* 115: 281–283.
- Gompert Z, Fordyce JA, Forister ML, Shapiro AM & Nice CC (2006) Homoploid hybrid speciation in an extreme habitat. *Science* 314: 1923–1925.
- Good TP, Ellis JC, Annett CA & Pierotti R (2000) Bounded hybrid superiority in an avian hybrid zone: Effects of mate, diet, and habitat choice. *Evolution* 54: 1774–1783.
- Grant PR & Grant BR (1992) Hybridization of bird species. *Science* 256: 193–197.
- Grant PR & Grant BR (1997) Hybridization, sexual imprinting, and mate choice. *Am Nat* 149: 1–28.
- Grant PR & Grant BR (2002) Unpredictable evolution in a 30-year study of Darwin's finches. *Science* 296: 707–711.
- Grant PR & Grant BR (2006) Evolution of character displacement in Darwin's finches. *Science* 313: 224–226.
- Grant BR & Grant PR (2008a) Fission and fusion of Darwin's finches populations. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 363: 2821–2829.
- Grant PR & Grant BR (2008b) *How and Why Species Multiply*. Princeton University Press, Princeton and Oxford.
- Grant PR & Grant BR (2010) Conspecific versus heterospecific gene exchange between populations of Darwin's finches. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 365: 1065–1076.
- Grant PR, Grant BR, Keller LF, Markert JA & Petren K (2003) Inbreeding and interbreeding in Darwin's finches. *Evolution* 57: 2911–2916.
- Grant PR, Grant BR, Markert JA, Keller LF & Petren K (2004) Convergent evolution of Darwin's finches caused by introgressive hybridization and selection. *Evolution* 58: 1588–1599.
- Green RE, Krause J, Briggs AW, Maricic T, Stenzel U, Kircher M, Patterson N, Li H, Zhai WW, Fritz MHY, Hansen NF, Durand EY, Malaspina AS, Jensen JD, Marques-Bonet T, Alkan C, Prufer K, Meyer M, Burbano HA, Good JM, Schultz R, Aximu-Petri A, Butthof A, Hober B, Hoffner B, Siegemund M, Weihmann A, Nusbaum C, Lander ES, Russ C, Novod N, Affourtit J, Egholm M, Verna C, Rudan P, Brajkovic D, Kucan Z, Gusic I, Doronichev VB, Golovanova LV, Lalueva-Fox C, de la Rasilla M, Fortea J, Rosas A, Schmitz RW, Johnson PLF, Eichler EE, Falush D, Birney E, Mullikin JC, Slatkin M, Nielsen R, Kelso J, Lachmann M, Reich D & Paabo S (2010) A draft sequence of the neandertal genome. *Science* 328: 710–722.
- Haig SM, Bronaugh WM, Crowhurst RS, D'Elia J, Eagles-Smith CA, Epps CW, Knaus B, Miller MP, Moses ML, Oyler-McCance S, Robinson WD & Sidlauskas B (2011) Genetic applications in avian conservation. *Auk* 128: 205–229.
- Haig SM, Mullins TD, Forsman ED, Trail PW & Wennerberg L (2004) Genetic identification of Spotted owls, Barred owls, and their hybrids: Legal implications of hybrid identity. *Conserv Biol* 18: 1347–1357.
- Haldane JSB (1922) Sex-ratio and unisexual hybrid sterility in animals. *J Genet* 12: 101–109.
- Helbig AJ, Salomon M, Bensch S & Seibold I (2001) Male-biased gene flow across an avian hybrid zone: evidence from

- mitochondrial and microsatellite DNA. *J Evol Biol* 14: 277–287.
- Helbig AJ, Seibold I, Kocum A, Liebers D, Irwin J, Bergmanis U, Meyburg BU, Scheller W, Stubbe M & Bensch S (2005) Genetic differentiation and hybridization between greater and lesser spotted eagles (*Accipitriformes*: *Aquila clanga*, *A-pomarina*). *J Ornithol* 146: 226–234.
- Hermansen JS, Saether SA, Elgvin TO, Borge T, Hjelle E & Saetre GP (2011) Hybrid speciation in sparrows I: phenotypic intermediacy, genetic admixture and barriers to gene flow. *Mol Ecol* 20: 3812–3822.
- Hey J (2010) Isolation with migration models for more than two populations. *Mol Biol Evol* 27: 905–920.
- Irwin DE, Brelsford A, Toews DPL, MacDonald C & Phinney M (2009) Extensive hybridization in a contact zone between MacGillivray's warblers *Oporornis tolmiei* and mourning warblers *O-philadelphia* detected using molecular and morphological analyses. *J Avian Biol* 40: 539–552.
- Jacobsen F & Omland KE (2011) Increasing evidence of the role of gene flow in animal evolution: hybrid speciation in the yellow-rumped warbler complex. *Mol Ecol* 20: 2236–2239.
- Johnston RF (1969) Taxonomy of house sparrows and their allies in Mediterranean basin. *Condor* 71: 129–139.
- Joseph L & Omland KE (2009) Phylogeography: its development and impact in Australo-Papuan ornithology with special reference to paraphyly in Australian birds. *Emu* 109: 1–23.
- 河村功一・片山雅人・三宅琢也・大前吉広・原田泰志・加納義彦・井口恵一郎 (2009) 近縁外来種との交雑による在来種絶滅のメカニズム. *日生態会誌* 59: 131–143.
- Kirby RE, Sargeant GA & Shutler D (2004) Haldane's rule and American black duck x mallard hybridization. *Can J Zool* 82: 1827–1831.
- Kirkpatrick M (2001) Reinforcement during ecological speciation. *Proc R Soc Biol Sci Ser B* 268: 1259–1263.
- Kirkpatrick M & Ravigne V (2002) Speciation by natural and sexual selection: Models and experiments. *Am Nat* 159: S22–S35.
- Knowles LL (2009) Statistical phylogeography. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 40: 593–612.
- Kulikova IV, Drovetski SV, Gibson DD, Harrigan RJ, Rohwer S, Sorenson MD, Winker K, Zhuravlev YN & McCracken KG (2005) Phylogeography of the mallard (*Anas platyrhynchos*): Hybridization, dispersal, and lineage sorting contribute to complex geographic structure. *Auk* 122: 949–965.
- Kulikova IV, Zhuravlev YN & McCracken KG (2004) Asymmetric hybridization and sex-biased gene flow between Eastern Spot-billed ducks (*Anas zonorhyncha*) and Mallards (*A-platyrhynchos*) in the Russian Far East. *Auk* 121: 930–949.
- Kvist L & Rytönen S (2006) Characterization of a secondary contact zone of the Great tit *Parus major* and the Japanese tit *P-minor* (Aves: Passeriformes) in Far Eastern Siberia with DNA markers. *Zootaxa*: 55–73.
- Laikre L, Schwartz MK, Waples RS & Ryman N (2010) Compromising genetic diversity in the wild: unmonitored large-scale release of plants and animals. *Trends Ecol Evol* 25: 520–529.
- Lee CE (2002) Evolutionary genetics of invasive species. *Trends Ecol Evol* 17: 386–391.
- Leichty ER & Grier JW (2006) Importance of facial pattern to sexual selection in golden-winged Warbler (*Vermivora chrysoptera*). *Auk* 123: 962–966.
- Lerner HRL & Fleischer RC (2010) Prospects for the use of next-generation sequencing methods in ornithology. *Auk* 127: 4–15.
- Lewontin RC & Birch LC (1966) Hybridization as a source of variation for adaptation to new environments. *Evolution* 20: 315–336.
- Li SH, Yeung CKL, Han LX, Le MH, Wang CX, Ding P & Yao CT (2010b) Genetic introgression between an introduced babbler, the Chinese hwamei *Leucodioptron c. canorum*, and the endemic Taiwan hwamei *L-taewanus*: a multiple marker systems analysis. *J Avian Biol* 41: 64–73.
- Li JW, Yeung CKL, Tsai PW, Lin RC, Yeh CF, Yao CT, Han LX, Hung LM, Ding P, Wang QS & Li SH (2010a) Rejecting strictly allopatric speciation on a continental island: prolonged postdivergence gene flow between Taiwan (*Leucodioptron taewanus*, Passeriformes Timaliidae) and Chinese (*L. canorum canorum*) hwameis. *Mol Ecol* 19: 494–507.
- Mallet J (2005) Hybridization as an invasion of the genome. *Trends Ecol Evol* 20: 229–237.
- Mallet J (2007) Hybrid speciation. *Nature* 446: 279–283.
- Mallet J (2008) Hybridization, ecological races and the nature of species: empirical evidence for the ease of speciation. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 363: 2971–2986.
- Mank JE, Carlson JE & Brittingham MC (2004) A century of hybridization: Decreasing genetic distance between American black ducks and mallards. *Conserv Genet* 5: 395–403.
- Mavarez J & Linares M (2008) Homoploid hybrid speciation in animals. *Mol Ecol* 17: 4181–4185.
- Mavarez J, Salazar CA, Bermingham E, Salcedo C, Jiggins CD & Linares M (2006) Speciation by hybridization in *Heliconius* butterflies. *Nature* 441: 868–871.
- Mayr E (1963) *Animal Species and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- McCarthy EM (2006) *Handbook of Avian Hybrids of the World*. Oxford University Press, Oxford.
- McCracken KG, Johnson WP & Sheldon FH (2001) Molecular population genetics, phylogeography, and conservation biology of the mottled duck (*Anas fulvigula*). *Conserv Genet* 2: 87–102.
- McDonald DB, Clay RP, Brumfield RT & Braun MJ (2001) Sexual selection on plumage and behavior in an avian hybrid zone: Experimental tests of male-male interactions. *Evolution* 55: 1443–1451.
- McKay BD & Zink RM (2010) The causes of mitochondrial DNA gene tree paraphyly in birds. *Mol Phylogenet Evol* 54: 647–650.
- Mettler RD & Spellman GM (2009) A hybrid zone revisited: molecular and morphological analysis of the maintenance,

- movement, and evolution of a Great Plains avian (Cardinalidae: Pheucticus) hybrid zone. *Mol Ecol* 18: 3256–3267.
- Meyer A, Salzburger W & Scharl M (2006) Hybrid origin of a swordtail species (Teleostei: *Xiphophorus clemenciae*) driven by sexual selection. *Mol Ecol* 15: 721–730.
- Munoz-Fuentes V, Vila C, Green AJ, Negro JJ & Sorenson MD (2007) Hybridization between white-headed ducks and introduced ruddy ducks in Spain. *Mol Ecol* 16: 629–638.
- Neubauer G, Zagalska-Neubauer MM, Pons JM, Crochet PA, Chylarecki P, Przystalski A & Gay L (2009) Assortative mating without complete reproductive isolation in a zone of recent secondary contact between herring gulls (*Larus argentatus*) and caspian gulls (*L. cachinnans*). *Auk* 126: 409–419.
- Nichols R (2001) Gene trees and species trees are not the same. *Trends Ecol Evol* 16: 358–364.
- 西海 功 (2012) DNA バーコーディングと日本の鳥の種分類. *日鳥学誌* 61: 223–237.
- Nittinger F, Gamauf A, Pinsker W, Wink M & Haring E (2007) Phylogeography and population structure of the saker falcon (*Falco cherrug*) and the influence of hybridization: mitochondrial and microsatellite data. *Mol Ecol* 16: 1497–1517.
- Nolte AW, Freyhof J, Stemshorn KC & Tautz D (2005) An invasive lineage of sculpins, *Cottus* sp (Pisces, Teleostei) in the Rhine with new habitat adaptations has originated from hybridization between old phylogeographic groups. *Proc R Soc Biol Sci Ser B* 272: 2379–2387.
- Nolte AW & Tautz D (2010) Understanding the onset of hybrid speciation. *Trends Genet* 26: 54–58.
- Olofsson H, Frame AM & Servedio MR (2011) Can reinforcement occur with a learned trait? *Evolution* 65: 1992–2003.
- Otto SP & Whitton J (2000) Polyploid incidence and evolution. *Annu Rev Genet* 34: 401–437.
- Peters JL, Zhuravlev Y, Fefelov I, Logie A & Omland KE (2007) Nuclear loci and coalescent methods support ancient hybridization as cause of mitochondrial paraphyly between gadwall and falcated duck (*Anas* spp.). *Evolution* 61: 1992–2006.
- Petit RJ & Excoffier L (2009) Gene flow and species delimitation. *Trends Ecol Evol* 24: 386–393.
- Price T (2008) *Speciation in Birds*. Roberts and Company, Greenwood Village, Colorado.
- Price TD & Bouvier MM (2002) The evolution of F-1 postzygotic incompatibilities in birds. *Evolution* 56: 2083–2089.
- Pryke SR & Griffith SC (2009) Postzygotic genetic incompatibility between sympatric color morphs. *Evolution* 63: 793–798.
- Puigcerver M, Vinyoles D & Rodriguez-Teijeiro JD (2007) Does restocking with Japanese quail or hybrids affect native populations of common quail *Coturnix coturnix*? *Biol Conserv* 136: 628–635.
- Quinn TW (1992) The genetic legacy of Mother Goose - phylogeographic patterns of lesser snow goose *Chen caerulescens caerulescens* maternal lineages. *Mol Ecol* 1: 105–117.
- Randi E (2008) Detecting hybridization between wild species and their domesticated relatives. *Mol Ecol* 17: 285–293.
- Randler C (2002) Avian hybridization, mixed pairing and female choice. *Anim Behav* 63: 103–119.
- Randler C (2008) Mating patterns in avian hybrid zones - a meta-analysis and review. *Ardea* 96: 73–80.
- Reich D, Green RE, Kircher M, Krause J, Patterson N, Durand EY, Viola B, Briggs AW, Stenzel U, Johnson PLF, Maricic T, Good JM, Marques-Bonet T, Alkan C, Fu QM, Mallick S, Li H, Meyer M, Eichler EE, Stoneking M, Richards M, Talamo S, Shunkov MV, Derevianko AP, Hublin JJ, Kelso J, Slatkin M & Paabo S (2010) Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia. *Nature* 468: 1053–1060.
- Reifova R, Reif J, Antczak M & Nachman MW (2011) Ecological character displacement in the face of gene flow: Evidence from two species of nightingales. *BMC Evol Biol* 11: 138.
- Rheindt FE & Edwards SV (2011) Genetic introgression: An integral but neglected component of speciation in birds. *Auk* 128: 620–632.
- Rhymer JM & Simberloff D (1996) Extinction by hybridization and introgression. *Annu Rev Ecol Syst* 27: 83–109.
- Rhymer JM, Williams MJ & Braun MJ (1994) Mitochondrial analysis of gene flow between New-Zealand Mallards (*Anas platyrhynchos*) and Grey-ducks (*A. superciliosa*). *Auk* 111: 970–978.
- Rieseberg LH (1997) Hybrid origins of plant species. *Annu Rev Ecol Syst* 28: 359–389.
- Rieseberg LH (2001) Chromosomal rearrangements and speciation. *Trends Ecol Evol* 16: 351–358.
- Ritchie PA, Millar CD, Gibb GC, Baroni C & Lambert DM (2004) Ancient DNA enables timing of the Pleistocene origin and Holocene expansion of two Adelie penguin lineages in Antarctica. *Mol Biol Evol* 21: 240–248.
- Rohwer S, Bermingham E & Wood C (2001) Plumage and mitochondrial DNA haplotype variation across a moving hybrid zone. *Evolution* 55: 405–422.
- Rush AC, Cannings RJ & Irwin DE (2009) Analysis of multilocus DNA reveals hybridization in a contact zone between *Empidonax* flycatchers. *J Avian Biol* 40: 614–624.
- Saetre GP, Borge T, Lindroos K, Haavie J, Sheldon BC, Primmer C & Syvanen AC (2003) Sex chromosome evolution and speciation in *Ficedula* flycatchers. *Proc R Soc Biol Sci Ser B* 270: 53–59.
- Saetre G-P & Saether SA (2010) Ecology and genetics of speciation in *Ficedula* flycatchers. *Mol Ecol* 19: 1091–1106.
- Saino N & Villa S (1992) Pair composition and reproductive success across a hybrid zone of Carrion crows and Hooded crows. *Auk* 109: 543–555.
- Schluter D (2009) Evidence for ecological speciation and its alternative. *Science* 323: 737–741.
- Schwarz D, Matta BM, Shakir-Botteri NL & McPherson BA (2005) Host shift to an invasive plant triggers rapid animal hybrid speciation. *Nature* 436: 546–549.
- Secondi J, Faivre B & Bensch S (2006) Spreading introgression in the wake of a moving contact zone. *Mol Ecol* 15:

- 2463–2475.
- Seehausen O (2004) Hybridization and adaptive radiation. *Trends Ecol Evol* 19: 198–207.
- Seehausen O (2006) Conservation: Losing biodiversity by reverse speciation. *Curr Biol* 16: R334–R337.
- Seehausen O, Takimoto G, Roy D & Jokela J (2008) Speciation reversal and biodiversity dynamics with hybridization in changing environments. *Mol Ecol* 17: 30–44.
- Seehausen O, van Alphen JJM & Witte F (1997) Cichlid fish diversity threatened by eutrophication that curbs sexual selection. *Science* 277: 1808–1811.
- Servedio MR & Noor MAF (2003) The role of reinforcement in speciation: Theory and data. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34: 339–364.
- Servedio MR, Saether SA & Saetre G-P (2009) Reinforcement and learning. *Evol Ecol* 23: 109–123.
- Shapiro LH, Canterbury RA, Stover DM & Fleischer RC (2004) Reciprocal introgression between Golden-Winged Warblers (*Vermivora chrysoptera*) and Blue-Winged Warblers (*V. pinus*) in eastern North America. *Auk* 121: 1019–1030.
- Steeves TE, Maloney RF, Hale ML, Tylianakis JM & Gemmell NJ (2010) Genetic analyses reveal hybridization but no hybrid swarm in one of the world's rarest birds. *Mol Ecol* 19: 5090–5100.
- Sternkopf V, Liebers-Helbig D, Ritz MS, Zhang J, Helbig AJ & de Knijff P (2010) Introgressive hybridization and the evolutionary history of the herring gull complex revealed by mitochondrial and nuclear DNA. *BMC Evol Biol* 10: 348–348.
- Taberlet P, Meyer A & Bouvet J (1992) Unusual mitochondrial DNA polymorphism in two local population of blue tit *Parus caeruleus*. *Mol Ecol* 1: 27–36.
- Taylor EB, Boughman JW, Groenenboom M, Sniatynski M, Schluter D & Gow JL (2006) Speciation in reverse: morphological and genetic evidence of the collapse of a three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) species pair. *Mol Ecol* 15: 343–355.
- Tegelstrom H & Gelter HP (1990) Haldane rule and sex biased gene flow between 2 hybridizing Flycatcher species (*Ficedula albicollis* and *F. hypoleuca*, Aves, Muscicapidae). *Evolution* 44: 2012–2021.
- Toews DPL, Brelsford A & Irwin DE (2011) Hybridization between Townsend's *Dendroica townsendi* and black-throated green warblers *D. virens* in an avian suture zone. *J Avian Biol* 42: 434–446.
- Ungerer MC, Baird SJE, Pan J & Rieseberg LH (1998) Rapid hybrid speciation in wild sunflowers. *Proc Natl Acad Sci USA* 95: 11757–11762.
- Vali U, Dombrovski V, Treinys R, Bergmanis U, Daroczi SJ, Dravecky M, Ivanovski V, Lontkowski J, Maciorowski G, Meyburg BU, Mizera T, Zeitz R & Ellegren H (2010a) Widespread hybridization between the Greater spotted eagle *Aquila clanga* and the Lesser spotted eagle *Aquila pomarina* (Aves: Accipitriformes) in Europe. *Biol J Linn Soc* 100: 725–736.
- Vali U, Saag P, Dombrovski V, Meyburg BU, Maciorowski G, Mizera T, Treinys R & Fagerberg S (2010b) Microsatellites and single nucleotide polymorphisms in avian hybrid identification: a comparative case study. *J Avian Biol* 41: 34–49.
- Vallender R, Robertson RJ, Friesen VL & Lovette IJ (2007) Complex hybridization dynamics between golden-winged and blue-winged warblers (*Vermivora chrysoptera* and *Vermivora pinus*) revealed by AFLP, microsatellite, intron and mtDNA markers. *Mol Ecol* 16: 2017–2029.
- Veen T, Borge T, Griffith SC, Saetre GP, Bures S, Gustafsson L & Sheldon BC (2001) Hybridization and adaptive mate choice in flycatchers. *Nature* 411: 45–50.
- Vellend M, Harmon LJ, Lockwood JL, Mayfield MM, Hughes AR, Wares JP & Sax DF (2007) Effects of exotic species on evolutionary diversification. *Trends Ecol Evol* 22: 481–488.
- Webb WC, Marzluff JM & Omland KE (2011) Random interbreeding between cryptic lineages of the Common raven: evidence for speciation in reverse. *Mol Ecol* 20: 2390–2402.
- Wiley C, Qvarnstrom A, Andersson G, Borge T & Saetre G-P (2009) Postzygotic isolation over multiple generations of hybrid descendents in a natural hybrid zone: How well do single-generation estimates reflect reproductive isolation? *Evolution* 63: 1731–1739.
- Wood TE, Takebayashi N, Barker MS, Mayrose I, Greenspoon PB & Rieseberg LH (2009) The frequency of polyploid speciation in vascular plants. *Proc Natl Acad Sci USA* 106: 13875–13879.
- 山階芳麿 (1949) 細胞学に基づく動物の分類. 北方出版社, 札幌.
- Yuri T, Jernigan RW, Brumfield RT, Bhagabati NK & Braun MJ (2009) The effect of marker choice on estimated levels of introgression across an avian (Pipridae: Manacus) hybrid zone. *Mol Ecol* 18: 4888–4903.