総説・Review

魚類学雑誌
48(1): 1–18

魚類の種分化プロセスにおける交雑と遺伝子浸透

向井貴彦

〒164–8639 東京都中野区南台1–15–1　東京大学海洋研究所　海洋生命科学部門

(2001年1月5日受付；2001年3月20日改訂；2001年3月29日受理)

キーワード：交雑帯，生殖隔離，ミトコンドリアDNA，核遺伝子，分子系統

魚類学雑誌
Japanese Journal of Ichthyology
© The Ichthyological Society of Japan 2001

Takahiko Mukai. 2001. Hybridization and introgression in the speciation process of fishes. Japan. J. Ichthyol., 48(1): 1–18.

Abstract Hybridization and introgression have been considered important aspects in the speciation process and evolution of reproductive barriers. Although most hybrid zones of animals have been considered as 'tension zones,' maintained by dispersal/selection balance of hybrids, many of the hybrid zones of freshwater fishes may lead to hybrid swarm. On the other hand, some of the hybrid zones of diadromous, brackishwater and maritime fishes may, in fact, be 'tension zones' and widespread introgression of genes. These differences may be dependent upon dispersal abilities, because migration from 'pure' populations to a hybrid zone (and vise versa) can be expected in widely dispersible species, but not in drainage-restricted freshwater fishes. Although many of the examples of fish hybrid zones may have originated following secondary contact of geographically-isolated populations, reinforcement of reproductive barriers have not appeared. In particular, hybrid swarms of freshwater fishes have often emerged as hybrid-origin species. In some cases in brackishwater species, mtDNA trees have suggested long term hybridization, there being no evidence for reinforcement. One of the reasons for the continuing existence of hybrid zones (and genetic differences among populations) may be environmental selective pressures in ecotones, because 'tension zones' of fishes originally formed in a transitional zone between different environments.

Ocean Research Institute, University of Tokyo, 1–15–1 Minamidai, Nakano-ku, Tokyo 164–8639, Japan (e-mail: tmukai@ori.u-tokyo.ac.jp)

魚類における種間交雑現象は古くから多くの例が知られており，さほど稀な現象ではないと考えられてきた(Hubbs, 1955)．しかしながら，25,000種以上が知られる魚類の中では，その例は微々たるものであり，人為的な攪乱や不安定な環境が生み出す現象としてとらえられている面も多い．

魚類以外では，植物に多くの交雑の事例が知られており，雑種起源の種分化や交雑による網目状進化として注目されてきた (Sang et al., 1995; Ungerer et al., 1998)．動物における網目状進化は，造礁サンゴ (*Acropora*) のような一部の例 (Hatta et al., 1999) を除けば稀であるが，動物の交雑現象は，生殖隔離機構の進化を知るための興味深い題材として，主として地理的に隣接した地域（側所的）に分布する近縁種間での交雑帯に注目して研究されてきた (Barton and Hewitt, 1985)．交雑帯 (hybrid zone) とは，遺伝的に異なった集団が接触して雑種を生じている地域のことであり，多くの場合，その地域は両集団の分布が重複する狭い範囲に限定されている．ただし，その生物の分散能力などの特性に依存して，その幅は数百メートルから数百キロメートルにおよぶ場合もある．また，遺伝的に分化した集団間の遺伝子流動 (gene flow) が存在しつつも，完全に融合することなく接触している交雑帯は，種分化過程をかいま見ることができる「進化の窓 (windows on evolutionary process)」あるいは「自然の実験室 (natural laboratory)」とも表

現されてきた (Barton and Hewitt, 1989; Harrison, 1990).

こうした「自然の実験室」としての交雑帯に着目した研究は数多く存在し，ヨーロッパ産のヒキガエル類 (*Bombina bombina* と *B. variegata*) やハツカネズミ (*Mus musculus* と *M. domesticus*)，北米のコオロギ (*Gryllus pennsylvanicus* と *G. firmus*) などは古典的な代表例である (Hunt and Selander, 1973; Ferris et al., 1983; Szymura and Barton, 1986; Gyllensten and Wilson, 1987; Rand and Harrison, 1989; Szymura and Barton, 1991). 後述することになるが，魚類においても，北米の淡水魚などの交雑帯に関する報告がなされている (Bernatchez et al., 1995; Duggins et al., 1995; Dowling et al., 1997).

そこで本論文では，まず交雑帯についての概説をおこなったうえで，魚類における実例について検討したい．また，魚類の交雑についての遺伝学的な側面については酒井 (1995) および酒井 (1999) といった解説もあるため，ここでは特に，野外における交雑帯のパターンと，近年著しく発展したミトコンドリアDNAの系統学的研究がもたらした遺伝子浸透 (introgression) に関する知見に着目する．

DNAの塩基配列情報を用いた分子系統樹は，個々の遺伝子の系図についての情報をもたらすという点で，アロザイムなどをマーカーとした系図を考慮しない伝統的集団遺伝学に基づく解析とは一線を画しており (Avise, 2000)，交雑帯の構造や種分化過程について興味深い事実を明らかにすることができる．そこで，こうした分子系統樹が魚類の種分化過程についてどのような展望を開き，今後どのような課題が重要となるかについての議論も試みたい．

交雑帯の一般的構造

Tension zone

交雑帯の構造と維持機構については理論的ならびに実践的側面から多くの研究がなされており，Barton (1979a, b), Barton and Hewitt (1985, 1989) によって基本的な部分はまとめられている．彼らは，ほとんどの交雑帯を，雑種個体の分散と淘汰のバランスによって維持されている「tension zone」(Key, 1968) であると考えている．つまり，遺伝的に異なる集団が接した地域において，一方の集団から他方の集団への個体の分散が生じるものの，雑種が生存率や妊性において劣ることによって受

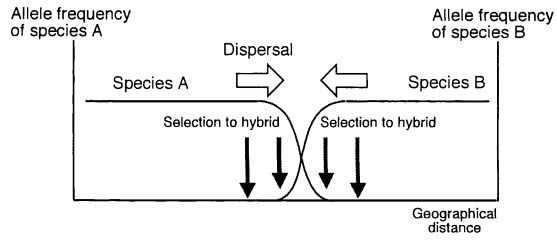

Fig. 1. Schematic model of a tension zone (Barton and Hewitt, 1985). Dispersal/selection balance maintains clines of allele frequencies. Although selection to hybrid individual is only internal factors (infertility and inviability) in the model of Barton and Hewitt (1985), environmental selective pressures may also be significant (Schilthuizen, 2000).

ける自然淘汰のために，移入した雑種個体の頻度は急減し，ある一定距離以上には進入できない状態が維持されるとするものである (Fig. 1). また，Barton and Hewitt (1989) は，雑種の受ける淘汰に関して，生存率や妊性といった内的な要因を重視している．しかし，環境の違いによって生じる外的な淘汰も考えられるし (Schuilthuizen, 2000)，物理化学的要因以外にも共存する様々な生物種間との相互作用や，頻度依存的な淘汰の影響も想定されるだろう．

いずれにせよ，雑種個体に対する淘汰が存在するという仮定さえあれば，分散と淘汰のバランスによって，狭い地域で急激な遺伝子頻度の勾配が生じるモデルが成り立ちうる (Bazykin, 1969). Bazykinのモデルでは，異なる集団の持つ対立遺伝子のホモ接合体の適応度が等しく，ヘテロ接合体に一定の淘汰がかかるという仮定だけで，一様な環境の中に狭い範囲で急激な遺伝子頻度の勾配が生じる地域が形成される．ただし，こうしたモデルの予測するtension zoneは，そのままでは一定の場所にとどまることはないが，現実の交雑帯は一定地域にとどまっていることが多い．その理由として，集団の密度が様々な障壁によって変化に富むことによって，tension zoneが集団密度の少ない方へ移動し，結果的に地理的障壁にトラップされてしまうためと考えられている (Barton, 1979b).

遺伝子浸透

ここまで述べた通り，遺伝的に異なった集団は，狭い範囲の交雑帯を挟んで，その違いを維持しうる．しかし，淘汰に中立で，なおかつ淘汰される遺伝子と連鎖していない遺伝子は交雑帯を越えて

互いの集団に進入することがある．そうした現象を遺伝子浸透 (introgression) と呼ぶ．遺伝子移入，浸透交雑，移入交雑などの表現を訳語に当てる場合もあるが，現象的には同じである．

この現象は，特にミトコンドリアDNA (mtDNA) において数多くの報告がなされている (Arnold, 1993)．mtDNA は，細胞内小器官であるミトコンドリアの保有する環状DNAであり，細胞核のゲノムとは独立に細胞質遺伝することから，核ゲノム中で雑種形成によって淘汰される遺伝子の影響を受けずに交雑帯をすり抜けて異種間に浸透することができると考えられる．また，mtDNA は有効な集団サイズが核遺伝子に比べて小さいために（両親の持つ二倍体の核遺伝子が次世代に寄与する割合に比べて，雌親の半数体ゲノムのみが遺伝するmtDNA は実質的な有効集団サイズが 1/4 になる），集団中に存在する多型が速やかに特定の遺伝子型に固定する (Birky et al., 1989)．そのため，異種間で浸透した mtDNA は，本来その種が保有していた mtDNA との多型的な状態から，速やかにどちらかの mtDNA に固定するので，ほとんどの核遺伝子は本来のまま維持されながらも，mtDNA は異種のものに置き換わるという現象が生じやすい (Takahata and Slatkin, 1984; Takahata, 1985; Asmussen et al., 1987, 1989; Asmussen and Arnold, 1991; Avise, 1994)．

ただし，mtDNA のような細胞質ゲノムが遺伝子浸透を生じやすいのは事実だが，核遺伝子が浸透しないわけではないことも留意する必要がある．塩基配列レベルで個々の遺伝子の系図を比較しているのは，ほとんど mtDNA に関する研究であり，核遺伝子の系図を比較した研究は極めて少ない．この系図がわかれば，遺伝的多型が祖先集団に由来するのか二次的交雑で浸透した結果なのか識別できるが (Avise, 2000)，アロザイム・RAPD・AFLP 分析などのように（たとえ分子生物学的技術が最先端であろうとも）個々の対立遺伝子の系図を考慮しないアプローチには，祖先集団からもたらされた多型と遺伝子浸透による多型を識別する能力は存在しない．

交雑と遺伝子浸透の方向性

自然界における交雑は，そのほとんどすべてが一方向に限定されており，A種の雄とB種の雌は交雑するが，その逆は生じない (Wirtz, 1999)．その場合，ほとんどの mtDNA は卵の細胞質中のミトコンドリアに由来するため，雑種の持つ mtDNA は基本的に母方の種に由来する．ちなみに，植物の場合は，葉緑体 DNA (cpDNA) が母系遺伝する反面，mtDNA が父系遺伝するという性質を持つために交雑帯では cpDNA と mtDNA が逆方向に浸透している現象を観察することができる (Watano et al., 1996)．

Wirtz (1999) は，動物の交雑について多くの事例を検討した結果，雑種形成が一方向的に起こる原因として，行動的あるいは生態的要因・体サイズの差・スニーキング・雌による配偶者認識などを挙げつつ，最も一般的なのは集団中における異種の頻度の差であるとした．その前提として，雌が配偶者をより厳しく選別するという傾向が仮定される．この仮定は，雌の方が雄よりも繁殖に費やすコストが高いために生じる帰結とされている（逆に，雄がより多くのコストを払うヨウジウオ類では，雄が雌の配偶者をより厳しく選別する；Berglund and Rosenqvist, 1993）．

そうした前提のもとでは，周囲に同種の雄が多数存在する雌は同種と交配し，少数派の異種の雄は交配相手に選ばれない．しかし，異種の集団中に入り込んだ少数派の雌は，同種の交配相手を見つける機会が少ないために，やむなく異種の雄と交配する．そのため，複数種が共存する場所において，少数派の雌と多数派の雄の交雑という方向性が生じ，その逆（少数派の雄と多数派の雌）は雌の選好性によって生じないと説明される．この説明がどこまで一般的といえるかは議論の余地があると思われるが，Avise and Saunders (1984) は，北米のブルーギル (*Lepomis*) の交雑が，稀な種の雌と多数いる種の雄で生じていることを示している．

しかし，単純に繁殖行動の特性で交雑に方向性が生じる例として，アメリカ産アマガエル2種 (*Hyla cinerea* と *H. grantiosa*) の交雑がある (Lamb and Avise, 1986)．この2種のうち，*H. grantiosa* の雄は池の中で，*H. cinerea* の雄は池の周囲において，周辺の森からやってくる雌を待ち受けており，池の外縁にいる *H. cinerea* の雄が池の中に行こうとする *H. grantiosa* の雌を掴まえて交接することによって一方向的な交雑が生じる．そのため，この2種の交雑においては雌による配偶者の選り好みは，あまり非対称性に関連しないと思われる．したがって，交雑の要因と方向性については，行動および生態学的な観察が不可欠である．

また，遺伝子浸透に限定した場合，理論的には

集団サイズの差によって mtDNA の浸透の方向に差が生じる (Takahata, 1985). その場合は集団サイズの大きい方から小さい方に向かって浸透すると予測されており，行動学・生態学的に決定される交雑の非対称性と，最終的に集団中に固定する mtDNA は必ずしも一致しない (Avise et al., 1997).

さらに，mtDNA の集団中での挙動に関する議論の多くは，自然淘汰における中立性を前提におこなわれているが，必ずしも mtDNA は進化的に中立ではなく，種間でその適応度に差があることは，考慮しておく必要がある (Matuura et al.,1989; Niki et al., 1989; Rand et al., 1994; Ballard and Kreitman, 1995). 魚類においては知られていないが，二枚貝類のように恒常的に父系と母系の mtDNA が併存して遺伝するものもあるため (Hurst and Hoekstra, 1994; Zouros et al., 1994; Stewart et al., 1995; Rawson and Hilbish, 1995; Hoeh et al., 1996)，核ゲノムと mtDNA の複雑な相互作用が存在する可能性もある．したがって，mtDNA の自然淘汰における中立性をアプリオリに仮定することはできない．mtDNA の適応度に差があれば，遺伝子浸透の方向にも影響を及ぼすはずであり，Wilson and Bernatchez (1998) はレイクトラウトの集団中にホッキョクイワナの mtDNA が固定されている原因として，ホッキョクイワナの mtDNA の方が低温条件下で有利であった可能性を述べている．

実 例 の 検 討

先述の通り，交雑帯（特に tension zone）は，その生物の分散力に大きな影響を受ける．そのため，ここでは分散が水系内に限定される「淡水魚」，沿岸を通じた分散が可能な「通し回遊魚および汽水魚」，海洋を広範囲に移動できる「海水魚」の３つに分けて実例を検討したい．ただし，ここでの「淡水魚」などの定義は厳密なものではなく，便宜的なものである．また，対象とする生物集団を「種」とするか「亜種」もしくは「地域集団」とするかは原則として原著にしたがったが，厳密な区分は難しいため，幾分便宜的であることをお断りしておく．

淡水魚

生活史の過程で海に出ることのない淡水魚は，その分布が水系の地理的構造に依存している．そのため，地質年代的な時間スケールにおいて河川争奪による流路変更や，海進海退による下流域の連結・断絶といった地史の影響を強く受けた地理的集団構造を持つことになる．その実例は極めて豊富であり，他の著書や総説にまとめられている（水野・後藤，1987; Avise, 2000）．また，明確な地理的集団構造は，遺伝的に異なる集団の接する地域における交雑帯の解析に適しているように思われるのだが，雑種形成や遺伝子浸透の報告の多くが人為的に導入された移入種と在来種の間の交雑に関するものであり (Hubbs, 1955; Smith, 1992)，自然集団の地理的集団構造や種分化と関連づけたものは意外に少ない．

淡水魚の自然集団における交雑帯の比較的明瞭な事例は，カナダのセントローレンス湾北岸及び南岸におけるホッキョクイワナ (*Salvelinus alpinus*) からレイクトラウト (*S. namaycush*) への mtDNA の浸透 (Wilson and Bernatchez, 1998)，アメリカ合衆国のミシガン湖・エリー湖周辺域におけるコイ科魚類（*Luxilus cornutus* と *L. chrysocephalus*）の交雑帯 (Dowling et al., 1989; Dowling and Hoeh, 1991; Dowling et al., 1997)，フロリダ半島周辺におけるブルーギル (*Lepomis macrochirus*) 亜種間の交雑帯 (Avise et al., 1984)，日本の丹後・但馬地方におけるメダカ (*Oryzias latipes*) の北日本集団と南日本集団の境界集団（酒泉，1987a, b）に見ることができる．

しかし，これら４例は，それぞれ異なる分布域を持つ２種（もしくは亜種，地域集団）が接触している地域における交雑帯だが，雑種に対する淘汰と分散のバランスによって維持されている「tension zone」とは異なっている．ブルーギルの場合はフロリダ半島に分布する *Lepomis macrochirus purpurescens* と，フロリダ半島より西のメキシコ湾岸の地域に分布する *L. m. macrochirus* の２亜種が，フロリダ半島の北側の地域において混生し，その混生地域においては２亜種が自由に交配する雑種群 (hybrid swarm) となっている (Avise et al., 1984; Arnold, 1993).

メダカの場合は，遺伝的に大きく分化した北日本集団と南日本集団の分布の境界にあたる丹後・但馬地方の日本海沿岸において，過去に両集団が交雑した結果生じた「境界集団」を生み出している（酒泉，1987a, b）．「境界集団」では，北日本・南日本それぞれの集団を特徴づける酵素遺伝子座において，北日本集団の対立遺伝子で固定，もしくはそれに近い状態の遺伝子座と，南日本集団の対立遺伝子で固定した遺伝子座の両方を持っている．さらに，その地域固有の対立遺伝子を高

頻度で持った遺伝子座も存在し，しかも調査地点によって北日本型のmtDNAを持つ集団と南日本型のmtDNAを持つ集団が存在する．このことは，現在その地域において北日本集団と南日本集団が接触して雑種形成しつつバランスをとっているのではなく，丹後・但馬地方で遺伝的に混交した雑種群を形成した後に，個々の遺伝子座で北日本由来の対立遺伝子と南日本由来の対立遺伝子がランダムに固定したものと思われる．また，関東地方には，北日本とも南日本とも異なる特異なmtDNAをもつ集団が見つかっている．この集団は，アロザイム分析では南日本集団に含まれており，固有の対立遺伝子は持っていない．そのため，かつて存在した関東地方固有の集団と南日本集団が交雑し，関東固有集団はmtDNAを残して消滅してしまった可能性がある (Matsuda et al., 1997).

レイクトラウトやカワマスへのホッキョクイワナのmtDNAの浸透も，現在両種が混生する地点での交雑ではなく過去の交雑の結果を示すものである (Bernatchez et al., 1995; Wilson and Bernatchez, 1998). カナダのセントローレンス湾周辺ではレイクトラウトとホッキョクイワナの陸封個体群がモザイク状に分布しており，そこでのレイクトラウトの集団のいくつかは，形態的にも，アロザイム遺伝子座もしくはマイクロサテライト遺伝子座の複数の対立遺伝子においてもレイクトラウトであることが明確でありながら，ホッキョクイワナのmtDNAに固定されている．このことは，過去に両種が交雑した後，ホッキョクイワナのmtDNAが遺伝的浮動，もしくは自然淘汰上の有利さなどによってレイクトラウトの集団中に固定したものと考えられている．Wirtz (1999) が論じたように，異種の共存域において少数派の雌と多数派の雄が交雑するならば，母系遺伝するmtDNAの遺伝子浸透がその方向で生じることによって，異種の侵入によって絶滅に向かう集団の雌が固有のmtDNAを残して絶滅するということもありえるだろう．

2種のコイ科魚類*Luxilus cornutus*と*L. chrysocephalus*の交雑帯もtension zoneとは言い難い．この2種は合衆国東部に広く分布し，ミシガン湖南部とエリー湖の周辺で分布が重なる以外は，*L. cornutus*がそれより北方に，*L. chrysocephalus*は南方にそれぞれ分布している．分布の重複域では，形態的にそれぞれの種と判別されるものとともに雑種が存在し，遺伝子浸透も観察されている (Dowling et al., 1989; Dowling and Hoeh, 1991; Dowling et al., 1997). その交雑帯は両種の分布域から見れば相対的に狭いが，実際は500×1000 kmくらいの広い範囲であり，その中では交雑の頻度や遺伝子浸透の程度・方向の異なる分集団が存在している．しかし，その分集団の性質に一定の傾向は見られず，mtDNAの遺伝子浸透の方向もミシガン湖周辺の水系では*L. chrysocephalus*から*L. cornutus*へ，エリー湖周辺ではその逆方向への浸透に大きく偏っており，このことは現在の環境による相違よりもむしろ，かつて分断されていた地域における種間の頻度差による遺伝子浸透の方向の違いとして説明されている (Dowling et al., 1997). また，交雑帯の外にmtDNAの浸透が見られる地域も存在するが，それも，かつて共存域が広がっていた名残であると考えられている (Dowling and Hoeh, 1991).

また，Takahashi and Takata (2000) はイバラトミヨ (*Pungitius pungitius*) とエゾトミヨ (*P. tymensis*) のmtDNAの系統を比較したところ，一部地域でエゾトミヨ固有のmtDNAが残っているものの，多くの地域のエゾトミヨ集団がイバラトミヨに由来すると思われるmtDNAを保有しており，イバラトミヨ由来のmtDNAに固定したエゾトミヨ集団も存在することを明らかにした．

上記以外にも，かつての交雑による雑種起源と推定される種や集団についての報告がいくつか存在している (Dowling and Secor, 1997). アメリカ合衆国西部に分布するコイ科魚類 (*Gila*) やカダヤシ科魚類 (*Cyprinodon*) においては，アロザイムから推定される系統とmtDNAから推定される系統の不一致から，いくつかの種は雑種起源によるものと推測されている (DeMarais et al., 1992; Dowling and DeMarais, 1993; Echelle and Dowling, 1992; Echelle and Echelle, 1993). 雑種起源の集団の中には，倍数化して単為生殖集団となるものも存在し，ヒメハヤ属 (*Phoxinus*) やシマドジョウ属 (*Cobitis*)，カダヤシ科魚類の*Poeciliopsis*などにそのような集団が存在する (Goddard and Dawley, 1990; Quattro et al., 1992; Goddard and Schultz, 1993; Vrijenhoek, 1993; Sezaki et al., 1994).

これらの事例から導き出される結論の一つとして，淡水魚の交雑帯においてtension zoneがほとんど存在しないということがある．tension zoneは連続した分布域において，交雑帯への母集団からの移住，および雑種の分散が前提となる．

淡水魚においてtension zoneが形成されないのは，その分散が水系内に限定されることに原因があると考えられる．つまり，交雑可能な種が分布

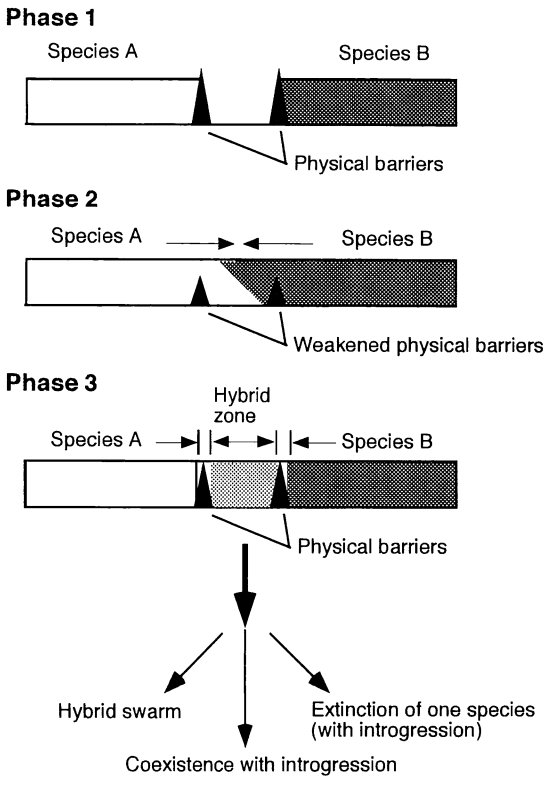

Fig. 2. Putative process of natural hybridization between freshwater fishes. Phase 1. Each species restricted to different drainages, isolated by physical barriers. Phase 2. Drainages connected when barriers become weakened, each species disperses. Phase 3. Hybrid zone becomes isolated from 'pure' populations by physical barriers. Tension zone cannot form, because immigrants from 'pure' populations is absent. This situation may lead to a hybrid swarm, coexisting with introgression, or extinction of one species, depending on the strength of the reproductive barriers.

を重複させた後，その水系が周囲から隔離されてしまえば，雑種は周囲の水系に分散することもなく，周辺からの「pure」な個体の移住もほとんどないという状況が生じることになる．そのため，交雑帯は雑種群となるか，あるいは周辺の個体群から隔離されて共存しながら遺伝子浸透を生じることになるのだろう (Fig. 2)．その状態が長期に維持されれば，それぞれの種に由来する対立遺伝子に固定した遺伝子座をモザイク上にもった雑種起源の集団（メダカなど）や，絶滅した種の一部の遺伝子が固定した状態（ホッキョクイワナのmtDNAを持つレイクトラウトなど）を生じるものと思われる．

ただし，一つの水系内で遺伝的に分化した集団が接している場合は，tension zoneを形成している場合もありえる．Sakai et al. (1998) の報告しているドンコ (*Odontobutis obscura*) の遺伝的に分化した地域集団の中で，西瀬戸グループと匹見グループは山陰地方の高津川水系で共存している．この2グループは6つの酵素遺伝子座で対立遺伝子の置換が認められている遺伝的に大きく異なったグループで，高津川の中・下流域に西瀬戸グループ，上流域と支流の匹見川および周辺の河川には匹見グループが分布する．これらは同じ水系内で側所的に分布し，互いの集団内に他のグループに属するドンコが出現しない．ただし，雑種第二代と推定される遺伝子型の個体が数個体見つかっており，遺伝子浸透が生じていることが示唆されている（酒井ほか，1999）．このような場合は一つの水系内に交雑帯がtension zoneとして存在している可能性があり，非常に興味深い．

通し回遊魚・汽水魚1：Tension zone

通し回遊魚や汽水魚は沿岸を通じた分散が可能であるため，多くの場合，遺伝的集団構造において地理的細分化は観察されず，広い範囲で一様な集団を形成する (Avise et al., 1986; Brown and Chapman, 1991; Zink et al., 1996; Chubb et al., 1998; Avise, 2000)．しかし，ある程度大きな範囲で見た場合は，歴史的な影響によって地理的分断を生じていることがあり，北米大西洋岸のマミチョグ (*Fundulus heteroclitus*) (Bernardi et al., 1993)，スズキ類 (*Centropristis striata*)，ニシン類 (*Brevoortia tyrannus* と *B. patronus*)，チョウザメ類 (*Acipenser oxyrhynchus*) (Bowen and Avise, 1990) などのように，mtDNAの系統などから認識できる遺伝的に分化した集団で構成されている場合もある．

こうした，遺伝的に分化した集団が接触した地域においては交雑帯が形成される場合があり，非常に明瞭な例をフロリダ半島の *Fundulus majalis* と *F. similis* に見ることができる (Duggins et al., 1995)．この2種のうち，*F. majalis* はアメリカ合衆国大西洋岸をフロリダ半島の途中まで分布しており，フロリダ半島の途中から先とメキシコ湾岸においては *F. similis* が分布する．両種の接触する地域では，極めて狭い範囲において複数の酵素遺伝子座で一方の種に固有の対立遺伝子からもう一方の種のものに急速に置き換わる様子が観察されており，また，交雑帯で観察される雑種には，本来の対立遺伝子の組み合わせを保とうとする連鎖不

平衡 (linkage disequilibrium) も観察されている（ただし有意ではない）．このパターンは明らかにBarton and Hewitt (1985) などに定義されるtension zoneと思われる．

フロリダ半島周辺においては，多くの沿岸生物で遺伝的に分化した集団の分布が観察されており，過去にメキシコ湾岸と大西洋岸で生物相が分断されたためと考えられている (Avise, 2000)．したがって，*Fundulus* の遺伝的に分化した2種の交雑帯も，地理的に分断された集団の二次的接触によるものであると考えられる．

また，Duggins et al. (1995) は，遺伝子流動 (gene flow) の程度を示すNm値（世代あたりの移住個体数）が十分に大きいため遺伝子流動が十分に存在すると思われること，および，内的要因による雑種の淘汰を反映する連鎖不平衡の値が有意ではないことから雑種の妊性や生存率の低下がそれほど顕著でないと考え，フロリダ半島に存在する環境要因（温度などによるマングローブ林の発達度合いなど）の勾配が，それぞれの種の形態学的形質および生理学的形質に対する淘汰となって，狭い範囲での遺伝子型の急速なクラインを形成していると推測している．したがって，*F. majalis* と *F. similis* の交雑帯は，地理的分断による遺伝的分化とそれぞれの地域の環境特性への適応が一次的な要因として生じ，その後，二次的な接触による交雑帯の形成が生じたものと推測される．

他の汽水魚や通し回遊魚の交雑帯については，*Fundulus* ほど明確ではない．Mukai et al. (1997) は，遺伝的に分化しているチチブ (*Tridentiger obscurus*)（汽水性）とヌマチチブ (*T. brevispinis*)（両側回遊性）の間でmtDNAの系統解析をおこない，多所的な遺伝子浸透が生じていることを明らかにした．チチブとヌマチチブは，アロザイム分析によって遺伝的に大きく分化していることが示されているにもかかわらず，mtDNAの塩基配列が極めて類似しており，mtDNAの系統はチチブとヌマチチブの両種を含む地理的な3つのサブグループ（本州太平洋沿岸・西日本・日本海沿岸～東北地方）を形成している．一方，アロザイム分析によってヌマチチブの姉妹群であることが示唆されたナガノゴリ (*T. kuroiwae*) は南西諸島に隔離分布しており，本土の2種とは明らかに分化した固有のmtDNAのみを保有していた．しかも，チチブとヌマチチブの雑種が存在することも明らかとなったため (Kim and Yang, 1995; Mukai et al., 2000)，遺伝的に分化したチチブとヌマチチブが，互いの分布が重複した地域において多所的交雑によるmtDNAの遺伝子浸透を引き起こし，一方の種のmtDNAがもう一方のものに完全に置き換わってしまったものと推測された（向井，1999）．しかし，チチブとヌマチチブは，そのほとんど全ての分布域が重複しているため，広範囲で見た場合に明瞭な交雑帯は存在しない (Mukai et al., 1997)．

ところが，チチブとヌマチチブの生息場所を比較してみると，チチブは汽水域を好み，ヌマチチブは淡水域に遡上するために，同じ河川に分布する時はヌマチチブが河川中～下流の淡水域，チチブが河口の汽水域に側所的にすみわける（Katsuyama et al., 1972; 明仁親王，1987; 板井・金川，1989; Kim and Choi, 1989; 玉田，1993; Kim and Yang, 1995; 松本ほか，1995; 山下ほか，1997; 高橋ほか，1997）．そのため，雑種が見つかるのは，塩分濃度の低い汽水湖などの，両種の分布が重なる場所であり (Kim and Yang, 1995; Mukai et al., 2000)，また，両種が通年同所的に生息する茨城県の涸沼では，戻し交配の結果生じると思われる遺伝子型の個体の頻度が低く保たれており，雑種に対する淘汰が存在することが示唆されている (Mukai et al., 2000)．

したがって，チチブとヌマチチブの場合，水系内での側所的分布と雑種に対する淘汰の存在から，流程内での tension zone ではないかと思われる．また，チチブ類は仔魚が沿岸で一ヶ月程度の浮遊生活をした後，遡上した河川で側所的分布を形成するために，両種の側所的分布は生態的要因によることが明らかである．

また，Duggins et al. (1995) が，フロリダ半島に存在するエコトーン（環境勾配）を *Fundulus* の交雑帯を維持する要因であるとしながらも，南北での地理的分断という歴史的要因を排除しきれないのに対し，毎世代沿岸から遡上して汽水域エコトーンに側所的分布を形成するチチブ類は，エコトーンによる tension zone の形成と遺伝的分化の維持を，より明確にあらわしていると言える．ただし，その反面チチブとヌマチチブの遺伝的分化がどのように生じたかという歴史的要素は不明瞭である．日本周辺の沿岸域には，海退期に日本列島や琉球列島が大陸と連続することによって日本海や東中国海の沿岸域が太平洋沿岸から隔離されるという，沿岸生物相の分断要因が存在したため（西村，1980; 西村，1981; Kojima et al., 1997），おそらく地理的分断による遺伝的分化が生じたものと考えられるが，明確な要因はわかっていない

(向井, 1999).

Fundulus ともチチブ類とも違うパターンの例としては，北海道におけるウグイ類の交雑を挙げることができる (酒井, 1987; Sakai, 1995). 北海道にはウグイ (*Tribolodon hakonensis*), エゾウグイ (*T. ezoe*), マルタ (*T. brandti*) の3種が分布しており，ウグイとマルタは降海性を持ち，産卵のために河川に遡上する．これら3種は，ほぼ同種のみの群を作って産卵し，その産卵日や産卵時間には種間で若干のずれがあるが，かなりの重複が見られるという．そして，3種の間の雑種は比較的高頻度で存在するものの，その中に含まれる戻し交配の頻度が非常に低いことから，おそらくは雑種への淘汰によってそれぞれの種が (若干の交雑を伴いつつも) 維持されていると考えられている．また，それを説明するためのモデルも提案されている (酒井, 1987).

この場合，地理的な交雑帯の構造は明らかでなく，水系内での tension zone も存在しない．しかしながら，基本的に同種で産卵群を作ることと，他種の産卵群へ参加する個体に対する淘汰が存在するため，産卵群＝地域集団，他の産卵群への参加＝他の地域集団への移住としたアナロジーが成り立つならば，tension zone としてとらえることも可能かもしれない．こうした視点から見れば，純淡水魚にも同様な tension zone が存在する可能性もありうるだろう．

通し回遊魚・汽水魚２：雑種群

これまで述べたように，淡水魚は tension zone が形成されずに雑種群を形成する傾向にあるのに対して，通し回遊魚・汽水魚には比較的明瞭な tension zone が生じることが示された．おそらく，通し回遊魚・汽水魚は分散力が高いために，雑種群を形成するような集団は，均質な集団として融合してしまうものと思われる．そして，ある程度生殖隔離が発達した集団は，母集団からの移住と雑種への淘汰のバランスによって tension zone を形成することになると考えられる．

ただし，汽水魚においても雑種群は形成されることがあり，スズキ (*Lateolabrax japonicus*) とタイリクスズキ (*L.* sp.) の雑種群が有明海に存在することが近年明らかになった (中山, 2000). スズキとタイリクスズキはそれぞれ日本周辺域と中国・朝鮮半島の東中国海沿岸域に異所的に分布し，朝鮮半島西岸で分布が重複する．朝鮮半島での共存域では，それぞれ産卵期が異なるために生殖隔離が維持されており，雑種は見つかっていない．ところが，有明海には形態的にスズキとタイリクスズキの特徴を兼ね備えた集団が分布しており (Kinoshita et al., 1995; Yokogawa et al., 1997), mtDNA の解析および AFLP 法による多数の核 DNA マーカーの解析によって有明海産スズキはスズキとタイリクスズキの雑種起源であることが示された (中山, 2000).

有明海におけるスズキとタイリクスズキの雑種群が生じた具体的なプロセスについては，よく分かっていないが，有明海は両種の分布の境界付近にある閉鎖的な内湾であり，淡水魚における雑種群の形成 (Fig. 2) と同様に，両種が共存した状態で周辺海域から隔離されることで，雑種群となった可能性が考えられるだろう．

通し回遊魚・汽水魚３：その他の実例

その他の通し回遊魚の交雑として，北米大西洋岸に分布するアメリカウナギ (*Anguilla rostrata*) とヨーロッパ沿岸に分布するヨーロッパウナギ (*A. anguilla*) の雑種らしき個体が両地域の中間に相当するアイスランドに分布することが知られている (Avise et al., 1990). アイスランドのウナギの遺伝的特徴は交雑のモデルと非常によく一致するものの (Arnold, 1993), ウナギは外洋に存在する産卵場まで回遊して産卵するため繁殖生態に不明なことが多く (塚本, 1994), 交雑の詳細は分かっていない．

トゲウオ類では，イトヨ (*Gasterosteus aculeatus*) においても，アロザイム分析で大きな遺伝的分化が示された集団間で mtDNA がほとんど分化していないことから，交雑と遺伝子浸透の可能性が示唆されている (Higuchi and Goto, 1996).

通し回遊魚のアロザイム分析と mtDNA の系統の明らかな不一致はヨシノボリ類 (*Rhinogobius* spp.) でも知られており，アロザイム分析で遺伝的分化が明示されているヨシノボリ類の種間で，mtDNA はほとんど分化しておらず，しかも mtDNA の系統は琉球列島と日本本土というある程度地理的にまとまったクレードを形成している (Masuda et al., 1989; Katoh and Nishida, 1994; 青沼ほか, 1998). アロザイム分析と mtDNA の系統の不一致，さらには mtDNA の地理的なまとまりというパターンは，前述したチチブ類における mtDNA の浸透の例 (Mukai et al., 1997) を強く想起させる．したがっ

て，酒井 (1999) も指摘しているように，ヨシノボリ類においてもmtDNAの浸透が生じていると考えた方が妥当であろう．

仮に，ヨシノボリ類にmtDNAの浸透が生じているとした場合，日本本土と琉球列島の両地域に分布して母系のもととなりうるのはクロヨシノボリ (*R.* sp. DA) とシマヨシノボリ (*R.* sp. CB) である．この2種のうち，シマヨシノボリは他のヨシノボリ類と同一の河川に生息することが多く，産卵場所も若干重複している（玉田，2000）．さらに，シマヨシノボリは他のヨシノボリ類に比べて雌が非常に積極的な求愛行動を示し，雄が巣穴の入り口に顔を見せただけで巣に入ったりすることから（水野，1989），もしヨシノボリ類が交雑した場合，シマヨシノボリが雌親となる可能性は高いと思われる．したがって，分布の広さ，他種との同一河川での共存，行動的な特性といったことを総合して考慮すれば，日本産両側回遊性ヨシノボリ類のmtDNAはシマヨシノボリに由来する可能性が考えられるだろう．

他にも交雑帯を形成している可能性のある実例としては，オーストラリア沿岸のバラマンディ (*Lates calcarifer*) において，オーストラリア大陸のインド洋側と太平洋側で分化したmtDNAの系統がオーストラリア大陸北岸で接触して混ざりつつあることもあげられるが (Chenoweth et al., 1998)，mtDNAの系統しか調べられていないために，何の障壁もなく混ざりつつあるのかどうか不明である．

海水魚

分子データをもとに海水魚の交雑や遺伝子浸透を論じた報告は少ない．集団構造や系統地理については様々な報告があるが，沿岸性魚類については汽水魚・通し回遊魚とほぼ同様である (Avise, 2000)．外洋性魚類については，海洋の中深層に連続的に分布するユキオニハダカ (*Cyclothone alba*) でさえも明確な遺伝的分化が存在することから (Miya and Nishida, 1997)，研究が進むことによって，遺伝的に分化した集団を持つ種がさらに見つかってくる可能性がある．

今のところ，分子データを用いた交雑の研究としては，浮遊仔魚期を欠いたスズメダイ科のスパイニークロミス (*Acanthochromis polyacanthus*) の例が知られている (Planes and Doherty, 1997)．スパイニークロミスには，色斑とアロザイムの多型から識別できる二型がオーストラリア大陸東岸のグレートバリアリーフの南北に分布しており，狭い範囲で共存している．交雑によるアロザイムの遺伝子浸透は交雑帯に限定されており，おそらくは雑種に対する淘汰によって維持されているのであろう．

また，太平洋産クロマグロ (*Thunnus thynnus orientalis*) とビンナガマグロ (*T. alalunga*) の間でmtDNAの遺伝子浸透が生じ，太平洋産クロマグロのmtDNAの多くはビンナガマグロのものに置き換わっていることが示されている (Chow and Kishino, 1995)．しかし，太平洋産クロマグロのmtDNAがビンナガマグロに由来するものだとしても，それぞれのmtDNAが単系統クレードを形成しているため，現在交雑しているわけではないと考えられている．

世界に100種近く存在するとされるメバル属 (*Sebastes*) でも，カナダのセントローレンス湾で *S. fasciatus* と *S. mentella* の交雑と遺伝子浸透が生じていることが核のrRNA遺伝子の制限酵素切断片長多型 (RFLP) で示唆されており (Desrosiers et al., 1999)，北米太平洋岸においても，*S. auriculatus*, *S. caurinus*, *S. maliger* の3種の間に交雑と遺伝子浸透が生じている可能性が示されている (Seeb, 1998)．どちらも交雑帯としてのパターンは不明だが，セントローレンス湾は，より南方に分布する *S. fasciatus* と，より北方の *S. mentella* の分布の接点に位置している．しかし，1992年のサンプルは，全体の半分近く (50/109) が雑種であるにも拘わらず，1988年の若魚は *S. fasciatus* のみから成り立っていたとされている．そのため，安定した交雑帯や雑種群ではなく，一時的なものである可能性も考えられている (Desrosiers et al., 1999)．

熱帯域に分布する，キンチャクダイ科やチョウチョウウオ科にも色彩から識別される種間雑種が知られており，西太平洋海域において異なる種類の分布が重複する相対的に狭い海域で雑種が発見されている (Pyle and Randall, 1994; McMillan and Palumbi, 1995; McMillan et al., 1999)．しかし，キンチャクダイ科の雑種に関する遺伝的解析はなされておらず，チョウチョウウオ類においては，遺伝的分化も行動的隔離も観察されていないため，どのようにして交雑帯に類似したパターンが生じるのかは，まだ明らかではない．

種分化プロセスとの関連

交雑帯は，生殖隔離の不完全な集団がそれぞれの違いを維持している場所であり，「種」の進化を

かいま見ることのできる「窓」といえる (Harrison, 1990). そこで，その「窓」から見える進化パターンを以下にまとめてみる．

二次的接触か，側所的分化か？

交雑帯の形成要因は，地理的に分断された集団が遺伝的に分化した後で二次的に接触する場合と，ある程度広い範囲に分布する集団が，地理的分断なしに環境要因の違いによって遺伝子頻度の急激なクラインを形成する場合が考えられる．Barton and Hewitt (1989) は，ほとんどの交雑帯が二次的接触によるものとしており，おそらくは本論文であげた事例の多くも二次的接触によるものと考えられる．少なくとも「複数の」酵素遺伝子座や様々なDNAマーカーで異なる対立遺伝子が固定した集団は，遺伝的交流を続けながら環境要因のみによって分化したとするよりも，長期の地理的隔離があった後に二次的接触をしたとする方が考えやすい．また，フロリダ半島のように，生態的に異なる様々な生物が同様な地理的分化のパターンを示す地域では，明らかに生物相の地理的分断が存在したと考えられる (Avise, 2000)．今後，多くの生物で分子系統樹を用いた系統地理学的記載が進めば，様々な交雑帯が二次的接触によるものかどうかがより明確になることだろう．

一方で，環境要因によって側所的に分化する場合も存在しないとはいえない．近年の研究では，異なる環境の接点であるエコトーンにおいて顕著な生態的分化が進行することが示唆されている (Schilthuizen, 2000)．一つの例はオーストラリアの熱帯雨林とその周辺に分布するトカゲの一種 (*Carlia rubrigularis*) であり，熱帯雨林内とその周辺の開けた場所の集団を比較した結果，遺伝的に分化していても同様な環境に分布する集団間に形態的な違いはほとんどなく，遺伝的に酷似していても隣接する異なる環境に分布する集団間では，体サイズや前肢・後肢の長さ，頭長に違いが見られている (Schneider et al., 1999)．このことは，淘汰をうける形質が，熱帯雨林とその周辺のエコトーンにおいて急激なクラインを生じることを示している．

また，Smith et al. (1997) は，アフリカの熱帯雨林とサバンナのエコトーンにおいてヒメアオヒヨドリ (*Andropadus virens*) の集団間の遺伝子流動の程度をマイクロサテライトDNAマーカーをもとに推定し，体重や翼長などの形態的違いと比較した．その結果，熱帯雨林内の集団間，およびサバンナへの移行帯内の集団間では遺伝子流動の程度の大小に拘わらず形態的な違いがほとんどないが，熱帯雨林と移行帯の集団間では，遺伝子流動の程度が小さな集団ほど，形態的な違いが顕著に大きくなっていた．したがって，Smith et al. (1997) は，熱帯雨林内とその周辺のエコトーンにおいて，異なる自然淘汰が働くことによって形態的分化を引き起こすと考えている．

これらの例は，異なる環境間で生じる淘汰の違いによって多様化が引き起こされることを示した結果であり，エコトーンの重要性を強く示唆している．本論文で示した *Fundulus* (Duggins et al., 1995) やチチブ類 (向井, 1999) の例も，温帯から亜熱帯へのエコトーンや淡水から汽水・海水へのエコトーンに交雑帯を形成していることは，仮にそれらが地理的隔離後の二次的接触によるものであったとしても，異なる環境間での自然淘汰の違いが遺伝的・生態的分化を維持する上で重要なことを示唆している．

生殖隔離の強化は生じているのか？

交雑帯において生殖隔離の強化 (Reinforcement の一語で表現されることが多い) が起きるかどうかは，種分化の機構・プロセスを知る上で非常に興味深いことである．生殖隔離の強化とは，地理的隔離によって分化した集団が接触したときに，雑種の適応度が低いことによって交雑を避ける方向に淘汰が進み，生殖隔離が完成に向かうことをいう (Dobzhansky, 1940)．

また，近縁種が同所的に生息する地域において，種間競争によって形態・生態形質の分化が進むことを形質置換 (character displacement) と呼び (Brown and Wilson, 1956)，生殖隔離の強化を繁殖形質置換 (reproductive character displacement) とも表現する．しかし，繁殖形質そのものに置換が生じなくとも，生態的地位に関する形質に置換が生じれば，利用する微小生息場所 (microhabitat) が異なることによる同系交配が進行する可能性もあるため，必ずしも切り離して考えることはできない．

これらのうち，形質置換は野外におけるパターンがその存在を示唆する一方で，理論的には否定される傾向にあった．しかし，Schluter (1994) がイトヨ (*Gasterosteus aculeatus*) の底性・遊泳性二型間での形質置換の存在を実験的に示したことで，その存在が比較的認められるようになった (Grant,

1994)．その一方，より種分化に関わりの深い「生殖隔離の強化」については否定的な見解も根強い (Hostert, 1997)．確かに，同所的・異所的集団間で交配実験をすることで「強化」の存在を示した研究もあるが (Noor, 1995; Sætre et al., 1997; Rundle and Schluter, 1998)，求愛行動に形質置換が見られない実例もある (Veech et al., 1996)．

理論面では，Liou and Price (1994) が雄の二次性徴に対する雌の好みに着目してシミュレーションをおこなった結果，十分な接合後隔離 (postzygotic isolation) が存在し，共存する集団が絶滅せずに存続し続ける条件下で生殖隔離の強化が生じることを示した．Kelly and Noor (1996) は，雌の好みではなく，交配相手を見分ける能力 (mating discrimination) に関するシミュレーションで，雑種の適応度が低ければ，雄の形質も雌の好みも変化することなく，交配相手を見分ける能力が強化されることを示した．その場合，繁殖行動に形質置換が見られなくとも，隔離の強化が進行している可能性を示すことになり，求愛行動に形質置換がなくとも交配実験で生殖隔離の強化が示されている事実と整合的である．

しかし，本論文で取り上げた例については，生殖隔離の強化と思われるものは存在しない．むしろ，Liou and Price (1994) の予測に近いものが多いことは注目できるだろう．Liou and Price (1994) は，接合後隔離が十分でなければ，雑種群になるか，あるいは雑種の適応度が低いにも拘わらず交雑を進めることで一方の集団の絶滅を引き起こすとしている．

淡水魚の実例では，ブルーギルやメダカで明らかな雑種群が形成されており，雑種群に由来すると思われる様々な「種」も数多く存在している (Avise et al., 1984; 酒泉, 1987a, b; Goddard and Dawley, 1990; DeMarais et al., 1992; Echelle and Dowling, 1992; Quattro et al., 1992; Dowling and DeMarais, 1993; Echelle and Echelle, 1993; Goddard and Schultz, 1993; Vrijenhoek, 1993; Sezaki et al., 1994; Dowling and Secor, 1997)．そして，ホッキョクイワナとレイクトラウトのように，ホッキョクイワナが絶滅して mtDNA のみレイクトラウトの集団中に残っている例もある (Wilson and Bernatchez, 1998)．

通常の形質置換に関しても，生殖隔離の完成した種間では豊富な事例が存在するが (Robinson and Wilson, 1994)，生殖隔離が不完全な種間ではイトヨ類以外に明確な事例は見あたらない (Schluter, 1994)．日本産淡水魚の場合，ホンモロコ (*Gnathopogon caerulescens*) とタモロコ (*G. elongatus*) が，琵琶湖において形態的に明瞭な形質置換を示している一方で，人為的に放流された山口県のダム湖で遺伝的に融合した集団を形成しており，生殖隔離が不完全であることを示している（細谷，1987; 酒井，1995）．この例は非常に興味深いが，ダム湖で雑種群を形成したタモロコとホンモロコの由来などについて検討を要すると思われる．

通し回遊魚・汽水魚・海水魚の交雑帯においても，生殖隔離の強化と思われるものは，今のところ見つかっていない．フロリダ半島で交雑帯を形成する *Fundulus* の2種には生殖隔離がほとんど見つかっておらず (Duggins et al., 1995)，太平洋のチョウチョウウオ類 (*Chaetodon*) も色彩で区別される種の共存域では中間型が数多く見つかり，交配実験でも同系交配の傾向はほとんどない (McMillan et al., 1999)．

また，チチブ類では，現在における交雑が観察されるだけでなく (Kim and Yang, 1995; Mukai et al., 2000)，異種に浸透した後，二次的に固有の塩基配列型（ハプロタイプ）となったmtDNAが数多く出現しており，固有のハプロタイプが生じるほど古くから浸透交雑が生じてきたことを示唆している (Mukai et al., 1997) (Fig. 3A)．過去における交雑の頻度が推定できないために，生殖隔離の強化によって交雑頻度が減少したのかどうかを判断することは困難であるが，仮に生殖隔離の強化がチチブ類に生じていたとしても，現在のところ隔離を完成させるにはいたっていない．

太平洋産クロマグロとビンナガマグロの交雑については，mtDNAの系統が非常に近縁ではあるものの，相互に単系統群となるため，過去に交雑が生じて，現在ではほとんど交雑していないことを知ることができる (Chow and Kishino, 1995)．しかも，相互に単系統群ということは，遺伝子浸透が生じた後，それぞれの集団内で遺伝子系列の選別 (lineage sorting) が十分進むだけの時間が経過したことを示している (Fig. 3B)．そのため，生殖隔離の強化によって交雑しなくなったという解釈も可能だが，マグロ類の交雑の詳細については未知であり，生殖隔離の強化の結果であるかどうかを判断するのは非常に難しい．

したがって，理論的には生殖隔離の強化はあり得るが，現在知られている魚類の交雑のパターンから判断する限り，遺伝的交流のある集団間での生殖隔離の強化と判断できる事例は，一般的では

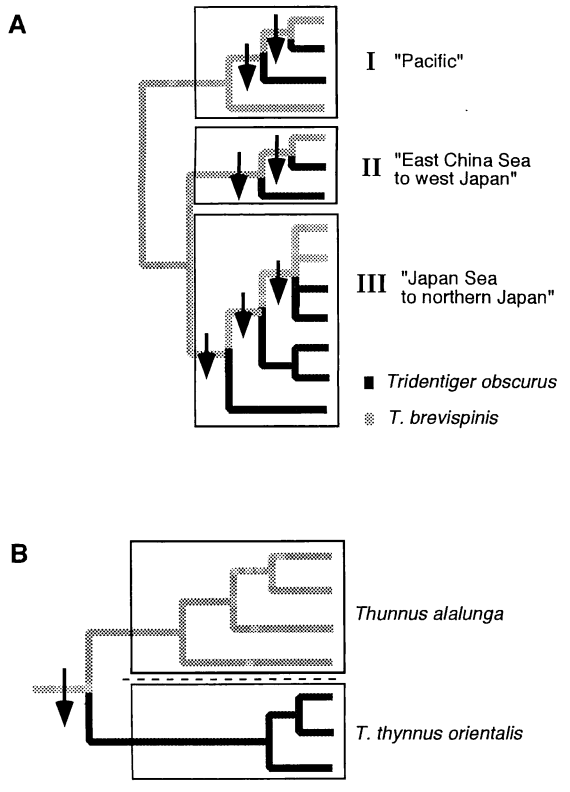

Fig. 3. Examples of mitochondrial DNA (mtDNA) phylogeny of hybridizing or hybridized species' pairs. A) MtDNA phylogeny among haplotypes of *Tridentiger brevispinis* and *T. obscurus* (modified from Mukai et al., 1997). These species are hybridizing, the direction of introgression (arrows) possibly being from *T. brevispinis* to *T. obscurus* (Mukai et al., 2000). Although their mtDNA tree showed polyphyly, it was related to geographical structure (Mukai et al., 1997). The age of the introgression was estimated from the position of the oldest arrow in the tree, the result suggest that introgression has been maintained for several hundreds of thousands years (Mukai, 1997). B) MtDNA tree between Pacific northern bluefin tuna (*Thunnus thynnus orientalis*) and albacore (*T. alalunga*) (modified from Chow and Kishino, 1995). Pacific northern bluefin was not clustered with Atlantic northern bluefin (*T. t. thynnus*), the putative sister clade of Pacific northern bluefin based on morphology and nuclear DNA markers, but has an indicated sister relationships with albacore. Although the results suggested that the mtDNA of Pacific northern bluefin was originated from albacore, their haplotypes showed reciprocal monophyly. Thus, hybridization and introgression has occurred in the past, been discontinued for a sufficiently long time for the establishment of reciprocal monophyly.

ないといえる．

交雑はいつまで続くのか？

遺伝的に異なる集団が，雑種形成と部分的な遺伝子流動をいつまで維持できるのか，という問題も興味深い課題である．アロザイム・RAPD・AFLP 分析など個々の対立遺伝子の系図を考慮しないアプローチでは，残念ながら交雑帯が維持されてきた時間を知ることは困難である．しかし，個々の遺伝子の系図があれば多くの事実を知ることができる．例えば，チチブとヌマチチブの場合も，mtDNA の系統関係から多地域的な交雑と遺伝子浸透を知ることが可能となった (Mukai et al., 1997)．

また，系図情報をもとに，交雑の生じた年代を推測することも可能である．ただし，分子進化速度の推定は，基準となる絶対年代の情報が存在しないと困難である．それでも，生物群によっては比較的もっともらしい分子進化速度の推定がなされているので，そうした結果を当てはめて「見当をつける」ことはできる．チチブとヌマチチブの場合は，F_1 雑種のもつ mtDNA のハプロタイプから，交雑がチチブ雄とヌマチチブ雌の間で生じていると推定され，その上で両種の集団サイズに極端な差があるとはいえないことから，ヌマチチブからチチブへの mtDNA の浸透を仮定した．そして，ヌマチチブからチチブへ浸透したと思われるハプロタイプが分岐した年代は，最も分子進化速度が速い推定（Cytochrome *b* 遺伝子において百万年あたり 10％）(Irwin et al., 1991) で約20万年となった．百万年あたり 10％というのは，通常考えられている進化速度に比べて極めて速い推定値である．しかし，それより遅い進化速度を用いれば，分岐年代はさらに古くなるため，推定される分岐年代は20万年よりも古いと考えて差し支えないだろう．したがって，ヌマチチブからチチブへの浸透後，二次的に固有のハプロタイプとなった mtDNA の起源は数十万年前までさかのぼる (Mukai, 1997) (Fig. 3A)．チチブとヌマチチブが現在も交雑していることを考慮すれば (Kim and Yang, 1995; Mukai et al., 2000)，数十万年前から現在まで交雑し続けていると解釈するのが妥当だろう．

こうした数十万年にわたる交雑というのは決して稀ではなく，他の生物でも知られている現象である (Futuyma, 1986)．チチブとヌマチチブの場合

は，交雑帯が生じる汽水環境が海水準の変動によって大きな影響を受ける反面，どれだけ変動しても海に流れ込む河川がある限りどこかに存在し続ける，ある意味では極めて安定した環境である．それゆえ，汽水域エコトーンに形成される交雑帯が長期にわたって存続し，今後も維持されていく可能性があるだろう．

遺伝子浸透に対する淘汰

遺伝的に分化した相手集団に浸透した遺伝子に対する淘汰はよく分かっていない．アロザイムに関しては，しばしば淘汰がはたらくことが指摘されており，北米大西洋岸の *Fundulus heteroclitus* においては，LDH-B 遺伝子座の対立遺伝子頻度の勾配が，南北の温度勾配による淘汰によって生じていると考えられている (Bernardi et al., 1993)．

ミトコンドリアDNAの場合も，カナダのセントローレンス湾周辺において，その場所では絶滅したホッキョクイワナのmtDNAが生き残ったレイクトラウトの集団中に固定している現象について，mtDNAに対する淘汰によるものという解釈もなされている (Wilson and Bernatchez, 1998)．しかし，mtDNA は中立で核遺伝子に淘汰が働いた可能性など，いろいろな仮説が存在しうるため，厳密にはショウジョウバエでおこなわれたような卵の細胞質キメラの作成などの実験的手法が必要となる (Matuura et al., 1989; Niki et al., 1989)．あるいは，核DNAにおける，様々な対立遺伝子の系統樹を作成することによって，mtDNA 以外の遺伝子浸透および分子進化の動態を明らかにする必要があるだろう．

今 後 の 課 題

これまで述べてきたように，交雑帯は生殖隔離の進化や，遺伝子流動の存在する状態での生態的・遺伝的分化の維持機構といった，種分化プロセスを知る上で本質的な情報を得るための重要な素材である．生殖隔離の進化については，Rundle and Schluter (1998) がイトヨの同所的および異所的集団から採集した底性・遊泳性の二型間の交配実験をおこなうことで，生殖隔離の強化が生じていることを示している．しかし，魚類だけでも分類群ごとの配偶行動の様式が極めて多様であることを考慮すれば，系統的制約として隔離の強化が生じやすいグループとそうではないものの両方が存在する可能性がある．したがって，交雑や遺伝子浸透の生じている様々な分類群において，生殖隔離の強化や形質置換に焦点を当てた仮説検証型の実験を進める必要があろう．

また，地理的に隔離された小集団における雑種群の形成と，そこから生じる雑種起源の種の進化も興味深い．集団が地理的に細分化される必要があるため，ほとんど淡水魚にしか見られないが，独特な進化様式として注目されている (Dowling and Secor, 1997)．しかし，交雑によるゲノムの多様化，それに対する淘汰の影響，野外での適応度など明らかにされるべき問題は多い．

通し回遊魚や汽水魚の場合は，雑種群は形成されずにtension zoneが形成されることが多い．しかし，tension zoneが維持される機構については必ずしも十分な理解がなされているわけではない．Barton and Hewitt (1985) は雑種が妊性や生存率で劣るという内的要因による淘汰を重視しているが，Schneider et al. (1999) やSmith et al. (1997) は，エコトーンに存在する外的な自然淘汰が生物の集団間の違いを維持するのに重要であるとしている．

本論文で取り上げた通し回遊魚や汽水魚のtension zoneがエコトーンに形成されていることも，環境からの淘汰の重要性を示唆している．おそらくは内的要因と外的要因の双方がはたらいているものと予想されるが，そうした観点から交雑帯（＝遺伝的交流のある集団間の遺伝的・生態的分化）が，どのような環境要因と，どのくらいの強さの内的要因による淘汰によって維持されているのか，検証していく必要があるだろう．

そして，交雑帯の由来を明らかにするためには分子系統樹による解析が必要である．先述のように，交雑帯の由来には二次的接触と側所的分化の二つの可能性が存在する．しかし，交雑帯が二次的接触によるものであるかどうかを明らかにするためには，分子系統樹を用いた系統地理学的解析が必要不可欠であり，地史や他の生物における知見と総合して，様々な証拠を吟味しなければならない．また，側所的種分化であることを示すには，交雑帯が二次的接触によるものではないという十分な根拠が必要である．

分子系統樹を必要とするもう一つの理由は，研究対象とする交雑帯の起源が新しいのか古いのか，どのくらいの期間維持されてきたのかなどを知るためである．本論文でチチブ類を例にして取り上げたように，遺伝子系統樹が推定されていれば，交雑が近年生じたものか古くから続いているものかを判断する材料になる．また，マグロ類のよう

に過去に生じた交雑を知ることもできる．交雑が長期に渡って存続するのかどうかは，生殖隔離の強化によって種分化が完成するのかどうかを明らかにする上で重要な問題である．

また，mtDNAだけでなく核遺伝子の分子系統樹を推定することも今後の課題である．現在のところ，遺伝子浸透に関するほとんどの報告は，mtDNAの系統解析によるものである．これは，アロザイム分析などの手法が個々の対立遺伝子の系図についての情報をもたらさないために，遺伝子浸透の結果生じた対立遺伝子の共有も「祖先集団の多型」に由来するとされてしまっているためだろう．そこで，mtDNA以外の遺伝子浸透を明らかにすることで，交雑帯における遺伝的交流のパターンをより明確にすることができると考えられる．mtDNAという完全に連鎖した1遺伝子座の系図のみから遺伝子浸透の生じた年代や規模を推定するよりも，核遺伝子の系図を併用した方が，より確かな情報を得ることができるはずである．

さらに，個々の核遺伝子の系図を推定することで，適応に関連する可能性のある遺伝子セットが，種分化プロセスにおいてどのような挙動を示すのかを知ることもできるかもしれない．このことは，中立であるという前提で研究することの多いmtDNAの挙動に対する淘汰の影響を明らかにする上でも重要だろう．現実には，ヘテロ接合体から個々の対立遺伝子の塩基配列を決定する煩わしさや，対立遺伝子間の組み換えによる系統樹作成の困難，および極めて遅い進化速度による系統情報の不足など，多くの難題が存在している (Avise, 2000)．しかし，種分化プロセスを，より正確に知り，進化生物学的な理解を進めるためには必要な情報となるであろう．

謝　　辞

本稿の執筆を強く奨めてくださった後藤晃氏（北大・院水産）に，深く感謝いたします．また，本稿をまとめるにあたっては，私の大学院時代から現在に至るまでの間に様々なご教示をいただいた西田睦氏（東大・海洋研），森沢正昭氏（東大・臨海），宮正樹氏（千葉中央博），および成瀬清氏（東大・院理）のご理解と温かいご支援，そして多くの議論が必要でした．ここに，心より感謝の意を表したいと思います．執筆にあたっては，東京大学海洋研究所分子海洋科学分野の野原正広，馬渕浩司の両氏にも様々なご協力をいただきましたことに，厚くお礼申し上げます．

なお，本研究の一部は笹川科学研究助成金 (9–185) および日本学術振興会特別研究員制度の研究助成費 (11–08406) の援助を受けました．

引　用　文　献

明仁親王．1987．チチブ類．水野信彦・後藤　晃（編），pp. 167–178．日本の淡水魚類-その分布，変異，種分化をめぐって．東海大学出版会，東京．

青沼佳方・朝日田　卓・井田　齊・岩田明久・小林敬典．1998．東シナ海周辺におけるヨシノボリ属魚類（ハゼ科）の遺伝的多型現象および動物地理に関する考察．DNA多型，6: 116–122.

Arnold, J. 1993. Cytonuclear disequilibria in hybrid zones. Ann. Rev. Ecol. Syst., 24: 521–554.

Asmussen, M. A. and J. Arnold. 1991. The effects of admixture and population subdivision on cytonuclear disequilibria. Theor. Popul. Biol., 39: 273–300.

Asmussen, M. A., J. Arnold, J. C. Avise. 1987. Definition and properties of disequilibrium statistics for associations between nuclear and cytoplasmic genotypes. Genetics, 115: 755–768.

Asmussen, M. A., J. Arnold, J. C. Avise. 1989. The effects of assortative mating and migration on cytonuclear associations in hybrid zones. Genetics, 122: 923–934.

Avise, J. C. 1994. Molecular Markers, Natural History and Evolution. Chapman & Hall, New York. xiv+511 pp.

Avise, J. C. 2000. Phylogeography: the History and Formation of Species. Harvard Univ. Press, Massachusetts. viii+447 pp.

Avise, J. C., E. Bermingham, L. G. Kessler and N. C. Saunders. 1984. Characterization of mitochondrial DNA variability in a hybrid swarm between subspecies of bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). Evolution, 38: 931–941.

Avise, J. C., G. S. Helfman, N. C. Saunders and L. S. Hales. 1986. Mitochondrial DNA differentiation in North Atlantic eels: Population genetic consequences of an unusual life history pattern. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 83: 4350–4354.

Avise, J. C., W. S. Nelson, J. Arnold, R. K. Koehn, G. C. Williams and V. Thorsteinsson. 1990. The evolutionary genetic status of Icelandic eels. Evolution, 44: 1254–1262.

Avise, J. C., P. C. Pierce, M. J. Van Den Avyle, M. H. Smith, W. S. Nelson and M. A. Asmussen. 1997. Cytonuclear introgressive swamping and species turnover of bass after an introduction. J. Hered., 88: 14–20.

Avise, J. C. and N. C. Saunders. 1984. Hybridization and introgression among species of sunfish (*Lepomis*): analysis by mitochondrial DNA and allozyme markers. Genetics, 108: 237–255.

Ballard, J. W. O. and M. Kreitman. 1995. Is mitochondrial DNA a strictly neutral marker? Trends Ecol. Evol., 10: 485–488.

Barton, N. H. 1979a. Gene flow past a cline. Heredity, 43: 333–339.

Barton, N. H. 1979b. The dynamics of hybrid zone. Heredity, 43: 341–359.

Barton, N. H. and G. M. Hewitt. 1985. Analysis of hybrid zone. Ann. Rev. Ecol. Syst., 16: 113–148.

Barton, N. H. and G. M. Hewitt. 1989. Adaptation, speciation and hybrid zone. Nature, 341: 497–503.

Bazykin, A. D. 1969. Hypothetical mechanisms of speciation. Evolution, 23: 685–687.

Bernardi, G., P. Sordino and D. A. Powers. 1993. Concordant mitochondrial and nuclear DNA phylogenies for populations of the teleost fish *Fundulus heteroclitus*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 90: 9271–9274.

Bernatchez, L., H. Glemet, C. C. Wilson and R. G. Danzmann. 1995. Introgression and fixation of Arctic char (*Salvelinus alpinus*) mitochondrial genome in an allopatric population of brook trout (*Salvelinus fontinalis*). Canad. J. Fish. Aqua. Sci., 52: 179–185.

Berglund, A. and G. Rosenqvist. 1993. Selective males and ardent females in pipefishes. Behav. Ecol. Sociobiol., 32: 331–336.

Birky, C. W. Jr., P. Fuerst, T. Maruyama. 1989. Organelle gene diversity under migration, mutation, and drift: Equilibrium expectations, approach to equilibrium, effects of heteroplasmic cells, and comparison to nuclear genes. Genetics, 121: 613–628.

Bowen, B. W. and J. C. Avise. 1990. Genetic structure of Atlantic and Gulf of Mexico populations of sea bass, menhaden, and sturgeon: Influence of zoogeographic factors and life-history patterns. Marine Biol., 107: 371–381.

Brown, B. L. and R. W. Chapman. 1991. Gene flow and mitochondrial DNA variation in the killifish, *Fundulus heteroclitus*. Evolution, 45: 1147–1161.

Brown, W. L. and E. O. Wilson. 1956. Character displacement. Syst. Zool., 5: 49–64.

Chenoweth, S. F., J. M. Hughes, C. P. Keenan and S. Lavery. 1998. When oceans meet: A teleost shows secondary intergradation at an Indian–Pacific interface. Proc. R. Soc. Lond. B, 265: 415–420.

Chow, S. and H. Kishino. 1995. Phylogenetic relationships between tuna species of the genus *Thunnus* (Scombridae: Teleostei): Inconsistent implications from morphology, nuclear and mitochondrial genomes. J. Mol. Evol., 1: 741–748.

Chubb, A. L., R. M. Zink and J. N. Fitzsimons. 1998. Patterns of mtDNA variation in Hawaiian freshwater fishes: the phylogeographic consequences of amphidromy. J. Hered., 89: 8–16.

DeMarais, B. D., T. E. Dowling, M. E. Douglas, W. L. Minckley and P. C. Marsh. 1992. Origin of *Gila seminunda* (Teleostei: Cyprinidae) through introgressive hybridization: Implications for evolution and conservation. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 89: 2747–2751.

Desrosiers, B., J. M. Sevigny, and J. P. Chanut. 1999. Restriction fragment length polymorphism of rDNA in the redfishes *Sebastes fasciatus* and *S. mentella* (Scorpaenidae) from the Gulf of St. Lawrence. Can. J. Zool., 77: 267–277.

Dobzhansky, T. 1940. Speciation as a stage in evolutionary divergence. Ame. Nat., 74: 312–321.

Dowling, T. E., R. E. Broughton, and B. D. Demarais. 1997. Significant role for historical effects in the evolution of reproductive isolation: Evidence from patterns of introgression between the cyprinid fishes *Luxilus cornutus* and *Luxilus chrysocephalus*. Evolution, 51: 1574–1583.

Dowling, T. E. and B. D. DeMarais. 1993. Evolutionary significance of introgressive hybridization in cyprinid fishes. Nature, 362: 444–446.

Dowling, T. E. and W. R. Hoeh. 1991. The extent of introgression outside the contact zone between *Notropis cornutus* and *Notropis chrysocephalus* (Teleostei: Cyprinidae). Evolution, 45: 944–956.

Dowling, T. E. and C. L. Secor. 1997. The role of hybridization and introgression in the diversification of animals. Ann. Rev. Ecol. Syst., 28: 593–619.

Dowling, T. E., G. R. Smith and W. M. Brown. 1989. Reproductive isolation and introgression between *Notropis cornutus* and *Notropis chrysocephalus* (family Cyprinidae): Comparison of morphology, allozymes, and mitochondrial DNA. Evolution, 43: 620–634.

Duggins, C. F. Jr., A. A. Karlin, T. A. Mousseau and K. G. Relyea. 1995. Analysis of a hybrid zone in *Fundulus majalis* in a northeastern Florida ecotone. Heredity, 74: 117–128.

Echelle, A. A. and T. E. Dowling. 1992. Mitochondrial DNA variation and evolution of the death valley pupfishes (Cyprinodon, Cyprinodontidae). Evolution, 46: 193–206.

Echelle, A. A. and A. F. Echelle. 1993. Allozyme perspective on mitochondrial DNA variation and evolution of the death valley pupfishes (Cyprinodon, Cyprinodontidae). Copeia, 1993: 275–287.

Ferris, S. D., R. D. Sage, C. M. Huang, J. T. Nielsen, U. Ritte and A. C. Wilson. 1983. Flow of mitochondrial DNA across a species boundary. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 80: 2290–2294.

Futuyma, D. J. 1986. Evolutionary Biology 2nd ed. Sinauer Associates, Massachusetts（岸　由二・粕谷英一・河田雅圭・牧野俊一・鶴崎展巨・秋元信一・日野輝明・山口陽子・小松　正（共訳）. 1991. 進化生物学（原書第2版）. 蒼樹書房, 東京. 612 pp.）

Goddard, K. A. and R. M. Dawley. 1990. Clonal inheritance of a diploid nuclear genome by a hybrid freshwater minnow (*Phoxinus eos-neogaeus*, Pisces: Cyprinidae). Evolution, 44: 1052–1065.

Goddard, K. A. and R. J. Schultz. 1993. Aclonal reproduction by polyploid members of the clonal hybrid species *Phoxinus eos-neogaeus* (Cyprinidae). Copeia, 1993: 650–660.

Grant, P. R. 1994. Ecological character displacement. Science, 266: 746–747.

Gyllensten, U. and A. C. Wilson. 1987. Interspecific mitochondrial DNA transfer and the colonization of Scandinavia by mice. Genet. Res., 49: 25–29.

Harrison, R. G. 1990. Hybrid zones: Windows on evolutionary process. Oxford Surv. Evol. Biol., 7: 69–128.

Hatta M., H. Fukami, W. O. Wang, M. Omori, K. Shimoike, T. Hayashibara, Y. Ina and T. Sugiyama. 1999. Reproductive and genetic evidence for a reticulate evolutionary his-

tory of mass-spawning corals. Mol. Biol. Evol., 16: 1607–1613.

Higuchi, M. and A. Goto. 1996. Genetic evidence supporting the existence of two distinct species in the genus *Gasterosteus* around Japan. Env. Biol. Fish., 47: 1–16.

Hoeh, W. R., D. T. Stewart, B. W. Sutherland and E. Zouros. 1996. Multiple origins of gender-associated mitochondrial DNA lineages in bivalves (Mollusca: Bivalvia). Evolution, 50: 2276–2286.

細谷和海．1987．タモロコ属魚類の系統と形質置換．水野信彦・後藤　晃（編），pp.31-40．日本の淡水魚類－その分布，変異，種分化をめぐって．東海大学出版会，東京．

Hostert, E. E. 1997. Reinforcement: a new perspective on an old controversy. Evolution, 51: 697–702.

Hubbs, C. L. 1955. Hybridization between fish species in nature. Syst. Zool., 4: 1–20.

Hunt, W. G. and R. K. Selander. 1973. Biochemical genetics of hybridization in European house mice. Heredity, 31: 11–33.

Hurst, L. D. and R. F. Hoekstra. 1994. Shellfish genes kept in line. Nature, 368: 811–812.

Irwin, D. M., T. D. Kocher and A. C. Wilson. 1991. Evolution of the cytochrome *b* gene of mammals. J. Mol. Evol., 32: 128–144.

板井隆彦・金川直幸．1989．静岡県の淡水魚類　追補1．静岡女子大学研究紀要，21: 71–87.

Katoh, M. and M. Nishida. 1994. Biochemical and egg size evolution of freshwater fishes in the *Rhinogobius brunneus* complex (Pisces, Gobiidae) in Okinawa, Japan. Biol. J. Lin. Soc., 51: 325–335.

Katsuyama, I., R. Arai and M. Nakamura. 1972. *Tridentiger obscurus brevispinis*, a new gobiid fish from Japan. Bull. Natn. Sci. Mus. Tokyo, 15: 593–608.

Kelly, J. K. and M. A. F. Noor. 1996. Speciation by reinforcement: a model derived from studies of *Drosophila*. Genetics, 143: 1485–1497.

Key, K. H. L. 1968. The concept of stasipatric speciation. Syst. Zool., 17: 14–22.

Kim, I. S. and Y. Choi. 1989. A taxonomic study of goby, the genus *Tridentiger* (Gobiidae, Pisces) from Korea. Bull. Korean Fish. Soc., 22: 59–69. (In Korean with English abstract.)

Kim, J. B. and S. Y. Yang. 1995. Taxonomic study on two species in the genus *Tridentiger* (Pisces: Perciformes: Gobiidae). Korean J. Syst. Zool., 11: 359–377. (In Korean with English abstract.)

Kinoshita, I., S. Fujita, I. Takahashi, K. Azuma, T. Noichi and M. Tanaka. 1995. A morphological and meristic comparison of larval and juvenile temperate bass, *Lateolabrax japonicus*, from various sites in western and central Japan. Japan. J. Ichthyol., 42: 165–171.

Kojima, S., R. Segawa and I. Hayashi. 1997. Genetic differentiation among populations of the Japanese turban shell *Turbo* (*Batillus*) *cornutus* corresponding to warm currents. Mar. Ecol. Prog. Ser., 150: 149–155.

Lamb, T. and J. C. Avise. 1986. Directional introgression of mitochondrial DNA in a hybrid population of tree frogs: The influence of mating behavior. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 83: 2526–2530.

Liou, L. W. and T. D. Price. 1994. Speciation by reinforcement of premating isolation. Evolution, 48: 1451–1459.

Masuda, Y., T. Ozawa and S. Enami. 1989. Genetic differentiation among eight color types of the freshwater goby, *Rhinogobius brunneus*, from western Japan. Japan. J. Ichthyol., 36: 30–41.

Matsuda, M., H. Yonekawa, S. Hamaguchi and M. Sakaizumi. 1997. Geographic variation and diversity in the mitochondrial DNA of the Medaka, *Oryzias latipes*, as determined by restriction endonuclease analysis. Zool. Sci., 14: 517–526.

松本史郎・小林　修・本間義治．1995．背鰭棘によるチチブとヌマチチブの区別および両種の新潟県内における分布．日本生物地理学会会報，50: 5–13.

Matuura, E. T., S. I. Chigusa and Y. Niki. 1989. Induction of mitochondrial DNA heteroplasmy by intra- and interspecific transplantation of germ plasm in *Drosophila*. Genetics, 122: 663–667.

McMillan, W. O. and S. R. Palumbi. 1995. Concordant evolutionary patterns among Indo-West pacific butterflyfishes. Proc. R. Soc. Lond. B, 260: 229–236.

McMillan, W. O., L. A. Weigt and S. R. Palumbi. 1999. Color pattern evolution, assortative mating, and genetic differentiation in brightly colored butterflyfishes (Chaetodontidae). Evolution, 53: 247–260.

Miya, M. and M. Nishida. 1997. Speciation in the open ocean. Nature, 389: 803–804.

水野信彦．1989．ヨシノボリ属．川那部浩哉・水野信彦（編），pp. 584–603．山渓カラー名鑑－日本の淡水魚．山と渓谷社，東京．

水野信彦・後藤　晃（編）．1987．日本の淡水魚類－その分布，変異，種分化をめぐって．東海大学出版会，東京．ix+244 pp.

Mukai, T. 1997. The studies on the multiple and multiregional hybridization and reproductive isolation of the sibling species complex of the genus *Tridentiger* (Perciformes, Gobiidae). Doctoral Thesis, University of Tokyo. 121 pp.

向井貴彦．1999．チチブ属魚類の隔離と交雑による進化：「同種」と「別種」の間で．松浦啓一・宮　正樹（編），pp. 147–160．魚の自然史－水中の進化学．北海道大学図書刊行会，札幌．

Mukai, T., K. Naruse, T. Sato, A. Shima and M. Morisawa. 1997. Multiregional introgressions inferred from the mitochondrial DNA phylogeny of a hybridizing species complex of gobiid fishes, genus *Tridentiger*. Mol. Biol. Evol., 14: 1258–1265.

Mukai, T., T. Sato and M. Morisawa. 2000. Natural hybridization and gene flow between two *Tridentiger* gobies in Lake Hinuma (Ibaraki Prefecture, Japan). Ichthyol. Res., 47: 175–181.

中山耕至．2000．有明海産スズキ個体群の起源に関する分子遺伝学的研究．博士論文，京都大学．96 pp.

Niki, Y., S. I. Chigusa and E. T. Matuura. 1989. Complete re-

placement of mitochondrial DNA in *Drosophila*. Nature, 341: 551–552.
西村三郎．1980．日本海の成立（改訂版）．築地書館，東京．228 pp.
西村三郎．1981．地球の海と生命：海洋生物地理学序説．海鳴社，東京．284 pp.
Noor, M. A. 1995. Speciation driven by natural selection in *Drosophila*. Nature, 375: 674–675.
Planes, S. and P. J. Doherty. 1997. Genetic and color interactions at a contact zone of *Acanthochromis polyacanthus*: A marine fish lacking pelagic larvae. Evolution, 51: 1232–1243.
Pyle, R. L. and J. E. Randall. 1994. A review of hybridization in marine angelfishes (Perciformes: Pomacanthidae). Env. Biol. Fish., 41: 127–145.
Quattro, J. M., J. C. Avise and R. C. Vrijenhoek. 1992. An ancient clonal lineage in the fish genus *Poeciliopsis* (Atheriniformes: Poeciliidae). Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 89: 348–352.
Rand, D. M., M. Dorfsman and L. M. Kann. 1994. Neutral and non-neutral evolution of *Drosophila* mitochondrial DNA. Genetics, 138: 741–756.
Rand, D. M. and R. G. Harrison. 1989. Ecological genetics of a mosaic hybrid zone: Mitochondrial, nuclear, and reproductive differentiation of crickets by soil type. Evolution, 43: 432–449.
Rawson, P. D. and T. J. Hilbish. 1995. Evolutionary relationships among the male and female mitochondrial DNA lineages in the *Mytilus edulis* species complex. Mol. Biol. Evol., 12: 893–901.
Robinson, B. W. and D. S. Wilson. 1994. Character displacement in fishes: A neglected literature. Am. Nat., 144: 596–627.
Rundle, H. D. and D. Schluter. 1998. Reinforcement of stickleback mate preferences: Sympatry breeds contempt. Evolution, 52: 200–208.
酒井治己．1987．ウグイ類-交雑の集団遺伝学．水野信彦・後藤　晃（編），pp. 18–30．日本の淡水魚類－その分布，変異，種分化をめぐって．東海大学出版会，東京．
酒井治己．1995．魚類における自然交雑と種分化．生物科学，47: 113–123.
Sakai, H. 1995. Life-histories and genetic divergence in three species of *Tribolodon* (Cyprinidae). Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 42: 1–98.
酒井治己．1999．交雑と保全．海洋と生物，21: 330–337.
酒井治己・田中善樹・辻井浩志・岩田明久・池田　至．1999．遺伝的に著しく異なるドンコ2グループの高津川水系およびその近隣河川における分布．魚類学雑誌，46: 10–114.
Sakai, H., C. Yamamoto and A. Iwata. 1998. Genetic divergence, variation and zoogeography of a freshwater goby *Odontobutis obscura*. Ichthyol. Res., 45: 363–376.
酒泉　満．1987a．メダカの分子生物地理学．水野信彦・後藤　晃（編），pp. 81–90．日本の淡水魚類－その分布，変異，種分化をめぐって．東海大学出版会，東京．
酒泉　満．1987b．遺伝学的手法によるメダカの生物地理．遺伝，41: 17–22.
Sang, T., D. J. Crawford, and T. F. Stuessy. 1995. Documentation of reticulate evolution in peonies (peonia) using internal transcribed spacer sequences of nuclear ribosomal DNA - implications for biogeography and concerted evolution. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 92: 6813–6817.
Sætre, G. P., T. Moum, S. Bures, M. Král, M. Adamjan and J. Moreno. 1997. A sexually selected character displacement in flycatchers reinforces premating isolation. Nature, 387: 589–592.
Schilthuizen, M. 2000. Ecotone: Speciation-prone. Trend Ecol. Evol., 15: 130–131.
Schluter, D. 1994. Experimental evidence that competition promotes divergence in adaptive radiation. Science, 266: 798–801.
Schneider, C. J., T. B. Smith, B. Larison and C. Moritz. 1999. A test of alternative models of diversification in tropical rainforests: Ecological gradients vs. rainforest refugia. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 96: 13869–13873.
Seeb, L. W. 1998. Gene flow and introgression within and among three species of rockfishes, *Sebastes auriculatus*, *S. caurinus*, and *S. maliger*. J. Hered., 89: 393–403.
Sezaki, K., S. Watabe, Y. Ochiai and K. Hashimoto. 1994. Biochemical genetic evidence for a hybrid origin of spiny loach, *Cobitis taenia taenia*, in Japan. J. Fish Biol., 44: 683–691.
Smith, G. R. 1992. Introgression in fishes: Significance for paleontology, cladistics, and evolutionary rates. Syst. Biol., 41: 41–57.
Smith, T. B., R. K. Wayne, D. J. Girman and M. W. Bruford. 1997. A role for ecotones in generating rainforest biodiversity. Science, 276: 1855–1857.
Stewart, D. T., C. Saavedra, R. R. Stanwood, A. O. Ball and E. Zouros. 1995. Male and female mitochondrial DNA lineages in the blue mussel (*Mytilus edulis*) species group. Mol. Biol. Evol., 12: 735–747.
Szymura, J. M. and N. H. Barton. 1986. Genetic analysis of a hybrid zone between the fire-bellied toads, *Bombina bombina* and *Bombina variegata*, near Krakow in southern Poland. Evolution, 40: 1141–1159.
Szymura, J. M. and N. H. Barton. 1991. The genetic structure of the hybrid zone between the fire-bellied toads *Bombina bombina* and *Bombina variegata*: Comparisons between transects and between loci. Evolution, 45: 237–261.
高橋弘明・佐藤陽一・洲澤　譲．1997．椿泊湾流入河川の魚類相．徳島県立博物館研究報告，7: 39–66.
Takahashi, H. and K. Takata. 2000. Multiple lineages of the mitochondrial DNA introgression from *Pungitius pungitius* (L.) to *Pungitius tymensis* (Nikolsky). Canad. J. Fish. Aqua. Sci., 57: 1814-0833.
Takahata, N. 1985. Introgeression of extranuclear genomes in finite populations: Nucleo-cytoplasmic incompatibility. Genet. Res., 45: 179–194.
Takahata, N. and M. Slatkin. 1984. Mitochondrial gene flow. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 81: 1764–1767.

玉田一晃．1993．富田川の魚類相．南紀生物，35: 125–132.

玉田一晃．2000．和歌山県会津川における両側回遊性ヨシノボリ属4種の産卵場の分布．魚類学雑誌，47: 55–60.

塚本勝巳．1994．ウナギ-大回遊の成立．後藤　晃・塚本勝巳・前川光司（編），pp. 42–58．川と海を回遊する淡水魚—生活史と進化—．東海大学出版会，東京．

Ungerer, M. C., S. J. E. Baird, J. Pan, and L. H. Rieseberg. 1998. Rapid hybrid speciation in wild sunflowers. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 95: 11757–11762.

Veech, J. A., J. H. Benedix Jr. and D. J. Howard. 1996. Lack of calling song displacement between two closely related ground crickets. Evolution, 50: 1982–1989.

Vrijenhoek, R. C. 1993. The origin and evolution of clones versus the maintenance of sex in *Poeciliopsis*. J. Hered., 84: 388-395.

Watano, Y., M. Imazu and T. Shimizu. 1996. Spatial distribution of cpDNA and mtDNA haplotypes in a hybrid zone between *Pinus pumila* and *P. parviflora* var *pentaphylla*. J. Plant Res., 109: 403–408.

Wilson, C. C. and L. Bernatchez. 1998. The ghost of hybrids past: Fixation of arctic charr (*Salvelinus alpinus*) mitochondrial DNA in an introgressed population of lake trout (*S. namaycush*). Mol. Ecol., 7: 127–132.

Wirtz, P. 1999. Mother species-father species: Unidirectional hybridization in animals with female choice. Animal Behaviour, 58: 1–12.

山下剛司・淀　太我・岡田　誠・廣瀬　充・木村清志．1997．三重県熊野地方の河川魚類相．魚類学雑誌，44: 107–111.

Yokogawa, K., N. Taniguchi and S. Seki. 1997. Morphological and genetic characteristics of sea bass, *Lateolabrax japonicus*, from the Ariake, Japan. Ichthyol. Res., 44: 51–60.

Zink, R. M., J. M. Fitzsimons, D. L. Dittmann, D. R. Reynolds and R. T. Nishimoto. 1996. Evolutionary genetics of Hawaiian freshwater fish. Copeia, 1996: 330–335.

Zouros, W., A. O. Ball, C. Saavedra and K. R. Freeman. 1994. Mitochondrial DNA inheritance. Nature, 368: 817–818.