

Choosing mate: good genes versus genes that are a good fit

Herman L Mays Jr & Geoffrey E Hill

雄の装飾形質に対する雌の嗜好性は雌の繁殖成功および（或いは）子孫の質を最大にするメカニズムであると広く認識されている。しかし経験的な研究から、遺伝的に多様であることに適応的利益があることや雌はメイトチョイスの基準として遺伝的相違を利用することが示されてきている。この雌のメイトチョイスとしての遺伝的相違仮説は矛盾もある。雄の飾りなどの絶対的な基準と遺伝的相違などの相対的基準の両方を、チョイスの際にどのように使うのだろうか。本論文ではこのジレンマの解決策とこれを支持する実証例について紹介する。これらの2つの対照的なチョイス形態の相互作用に関する経験的・理論的研究は進化生態学者の課題である。

Ornaments and good genes versus dissimilarity and compatibility

雄の飾りは子孫の適応度を増加させる優良遺伝子の指標である。

交配における遺伝的相違は遺伝的相合という点で子孫の適応的利益となる。

優良遺伝子を持った雄と遺伝的に似ていない雄との交配は子孫に適応的利益をもたらす。(Box1)

雌の交配の嗜好性への選択圧となる。(Box2)

Box 1. 和合性 (compatibility) は重要か？

* 雌のメイトチョイスの基準は優良遺伝子が交配可能な遺伝子型の相性が

影響する要因は子孫の適応度が母親と父親の対立遺伝子の特定の組合せにより影響を受ける程度

他の対立遺伝子に関係無く特定の対立遺伝子により影響を受ける程度

和合性に関する実証例：ヘテロ接合度と適応度の正の関係

有害対立遺伝子の隠蔽、超優性

例：MHC(主要組織適合遺伝子複合体)、哺乳類の免疫システム、鎌形赤血球貧血症（マラリア抵抗性）

* Comings & MacMurray の報告：ヘテロ接合性の有利性は50%の座位で見られる。

母親と父親の対立遺伝子のある組合せが子孫の適応度に影響を与えるという知見は広く得られているが、それが雄の遺伝的相違を好む雌の交配嗜好性の選択圧となるのだろうか・・・？

Box 2. 雌はメイトチョイスに遺伝的相違を利用するのか？

メイトチョイスはオスにも作用するはずだが、分かりやすくするため、雌のメイトチョイスのみ取り上げる。雌が雄を選ぶ際に装飾を基準にすることはよく知られてきたが、遺伝的相違に関しては最近になって実証的研究・実験が増えてきている。

1. 植物の自家不和合性

2. 交配後選択

有袋類 *Antechinus agilis* の実験集団：受精成功は雄とシェアしている対立遺伝子数と負の関係

コオロギ *Gryllus bimaculatus* の雌：兄弟交配をしていた雌に、兄弟と非兄弟と複数交配させると羽化率が向上

3. 交配前選択

ヒト、マウス、魚、トカゲ *Lacerta agilis*：異なる MHC を持つ雄を嗅覚で識別

サバンナシトド *Passerculus sandwichensis*：遺伝的相合性をもとに雄とつがいを作る

* サバンナシトドの研究は社会的に一夫一妻制の雌が、一般に複数交配をしている説明のヒントに。

*Antechinus agilis**Lacerta agilis**Passerculus sandwichensis*

パラドックス

ほとんどの雌にとって、最も装飾が見事な雄が最も遺伝的に和合な相手ではない。もし雌が最良遺伝子で交配相手を選んでいるとしたら、遺伝的相違という点からはランダム交配をしていることになる。なぜなら最も装飾が見事な雄との交配によって増加する利益は雌の遺伝子型には関係無いから。

近年このパラドックスは認識され始めているにも関わらずあまり関心が向けられていない（きちんと扱った研究は2つのみ）。（Box 3）この両方の交配嗜好性をどのように検出するのか？

Box 3. パラドックス

Colegrave et al のモデル：雌の優良遺伝子チョイス（雄の装飾形質に方向性選択がかかる）と遺伝的相合性チョイスの対立を明確に示した。

- * 交配前に質の高い雄を1匹チョイスする雌 vs 複数の雄と交配する雌
- * 両タイプの雌とも交配前に雄の遺伝的相合性を評価することはできない。
- * 複数交配タイプの雌には交配後選択があり、遺伝的相合性の高い雄が受精にいたる
- * 複数雄と交配する雌に対する質の高い雄1匹と交配する雌の相対適応度は次の変数によって決まる（1）質の低い雄と交配してできた子供のコスト、（2）遺伝的に不和合な雄と交配してできた子供のコスト、（3）複数雄と交配する雌の交配後識別能（和合精子か不和合精子か）の程度

パラドックスを扱った初めて理論研究だが、設定したタイプ以外の雌、例えば交配前に遺伝的相違を基準にチョイスする雌には適用できない。しかし多夫婚のコストを0にすることで、Colegrave et al は交配前制御をして1匹の雄と交配し、遺伝的に不和合な雄を避ける雌のシナリオを作った。

Roberts & Gosling の実験：マウスの雌は尿マーキングの頻度（雄性ホルモンのレベルと相関）の高い雄をチョイスする。一方で尿の匂いによって MHC ハプロタイプの似ていない雄をチョイスする。ただし尿マーキングの頻度に重点が置かれていて、雄の遺伝的相違のバリエーションに比べて頻度のバリエーションが低い時にのみ、チョイスの基準として利用された。

Heterozygosity versus compatibility

雌の交配嗜好性と関係した遺伝的利益に関する議論をする際には、嗜好性の基準が遺伝的相違なのかヘテロ接合度そのものなのか区別が重要（Box 4）

1. 遺伝的相違：多くの座位にわたって有効な異なる対立遺伝子を持つ子孫を作れる雄と交配。
2. ヘテロ接合度：ヘテロ接合と生存力に正の関係。遺伝的相違に関わらずヘテロ接合度の高い雄と交配。ここでは1に焦点をあてる。

Box 4. 優良遺伝子、ヘテロ接合度、和合製の識別

2倍体の1遺伝子座を例に：雌の遺伝子型：AA、Aa、aa / 雄の遺伝子型：AA、Aa、aa

1. 優良遺伝子のチョイス

雌の利益は優性対立遺伝子 or その組み合わせ（優良遺伝子）をもつ特定の雄と交配し、子孫に良い遺伝子を伝えること。Aがaより優性で、発現は相加的だとしたら全ての雌がAAの雄を選ぶ。

2. ヘテロ接合度のチョイス

多くの座位にわたってヘテロ接合している雄の表現形質が優れている。ヘテロ接合度の高い雄が、雌や子孫に直接的な利益をもたらす、全ての雌がAaの雄を選ぶ。

3. 和合性のチョイス

ヘテロ接合がホモ接合よりも適応度が高いので、雌はヘテロ接合度の高い子孫を産むよう、遺伝的に異なる雄を選ぶ。AAの雌はaaの雄を、aaの雌はAAの雄を、Aaの雌はすべての雄を好む。

子孫の適応度は 雄のハプロタイプのみ関数で、雌と雄の2倍体の関数で決まる。

それぞれのモデルによって雌の好みにかかる選択圧は異なるが、メイトチョイスのメカニズムによってはそれぞれが区別できない場合もある。雌は雄の遺伝子型を正確に知ることはできないので、遺伝的に異なる雄を選ぶのにヘテロ接合度を基準とするかもしれない。さらにヘテロ接合度が雄の装飾形質の発現と関係があると、雌の基準がどのモデルに基づいているのか判別できない。

Plastic choice

雌の交配嗜好性は可塑的表現形質か？

社会的・生態的・遺伝的背景によってそれぞれの戦略の適応度が変化するのに合わせて変わる。

- 個体群の遺伝的多様性が低いと、雌雄の遺伝的相違の程度が小さく子孫の遺伝的和合性のバリエーションも小さい。
- 環境条件は多くのゲノムとリンクしており、条件依存的なオスの装飾形質と共変する遺伝的変異とも高い相関があるとされている。装飾形質の発現にかかわる遺伝子座が多くなればなるほど、個体群の遺伝的多様性と優良遺伝子に基づく交配嗜好性の利益の関係も強くなる。

両方の嗜好性とも遺伝的多様性に依存しているが、それぞれのタイプの背景となる遺伝的構造に依存して、交配できる雄の遺伝的多様性の変化に異なる反応を示す。そのため交配できる雄個体群に依存して2つのタイプのチョイスを切り替える雌の選択圧が生まれる。

例：多様な病原菌に対する抵抗性（生態学的変数に対する交配できる雄の遺伝的多様性について）

雄の装飾形質が病原菌に対する広い抵抗性を持つ指標なら、優良遺伝子に基づくチョイスが有利
病原菌が多く装飾形質が病原抵抗性の指標とならないなら、異なるタイプの雄を選ぶのが有利

Rules within rules

社会的・生態的背景によってチョイスを切り替える代わりに、雌は2つの基準を同時に評価し、ネスト的に利用している可能性がある。

- チョイスする雄が沢山いる場合、まず装飾形質で選抜してから、遺伝的に和合な相手を選ぶ
- 優良遺伝子のシグナルである装飾形質と遺伝的相違の指標という複数のキューが発現する生物では、2つの基準がネスト的に利用される。
- Box3の研究：雌は両方の基準を同時に利用するだけでなく、交配可能な雄の特性によって戦略を変えた

Different criteria for different mates

直接のおよび間接的利益によって得られる子孫の適応度にバリエーションがあるつがいを作る種の場合、雌は social mate である 1 匹の雄の遺伝子型を受け入れる選択権と potential extra-pair の間から雄を選ぶ選択権がある。雌は遺伝的相違と装飾形質を異なる交配目的のために利用している可能性がある。

Social mate では世話能力と遺伝子が、extra-pair mate では遺伝子のみが評価の対象。世話能力と雄の装飾形質と正の関係があるなら、雌は social mate を装飾形質で、extra-pair mate を遺伝的相違でチョイスするのは？

実例：アオガラ *Parus caeruleus*

一夫一婦制で雄が献身的な子供の世話をする さえずりと羽毛を基準に social mates をチョイス

Forester et al の研究：extra-pair の幼鳥は within-pair の幼鳥よりヘテロ接合度が高く、ヘテロ接合度の高いもののほど生残率が高かった。 遺伝的相違性が子孫の適応度に影響

social mates のチョイスにはさえずりと色彩を、extra-pair mates のチョイスに遺伝的相違を利用？

- * 雌のチョイスは強制交尾や交配ガードなどの雄の行動にも影響されるので説明は複雑
- * 他の研究では extra-pair の雄の装飾形質のほうが華やかな傾向があった。
- * 装飾形質の発現のバリエーションは雌が雄から受け取る直接的利益の信頼できる指標ではないかも。

Constraints on genotype assessment

遺伝的に異なる雄のチョイスはコストが高いし、雌は自分の遺伝子型や交配によって得られる遺伝子型をはっきりと評価できない。

- * 一般的に子孫の適応度に利益があるのなら、メイトチョイスの基準として遺伝的相違の信頼性は上がり、可能な交配による遺伝子型を評価する能力も発達するはず。

視覚的なシグナルではなく化学的シグナルが遺伝子型を評価する基準となる。

魚、ヒト、哺乳類は化学的感覚（嗅覚）が発達しており、メイトチョイスに利用されている。

- * cryptic choice：交配後の遺伝子型の評価（交配後選択）

植物の自家不和合成、一部の動物

- * 社会的制約：一夫一妻制の鳥類では下位の雌は装飾形質の優れた雄と交配できないので、遺伝的相違をより重視するかもしれない。

Future directions

● 遺伝的相違の研究に適した遺伝解析技術の発展

遺伝的に相違な相手と交配することで雌が利益を得るという Trivers' のアイデアは、最近の遺伝解析技術の向上によって支持されるようになってきた。しかし、遺伝的相違に基づくメイトチョイスの効果の検出は難しく、大きなサンプルサイズとゲノム全般にわたる変異性の高い遺伝子座の比較が必要。

● 複数のキューを操作した交配実験

雌は複数のキューをどのように使いわけなのか。

● つがいの遺伝的相違と選択圧の強さに関する比較研究

一夫多妻制の生物では、雌雄の 2 型性が明らかで装飾形質が遺伝的相違よりも優先基準である一方、一夫一妻制の生物では、雌雄の 2 型性が小さく遺伝的相違が優先基準。雄の装飾形質に対する方向性選択と遺伝的相違な子孫を残そうとする雌の嗜好性は相反するものなのか？

● 新しいメイトチョイスと性選択の概念の提案

2 つの基準の間にあるパラドックスの解明、装飾形質の進化が遺伝的相違の関連ではたす役割