学会誌への再録：この論文は以下の学会誌に再録されています．　pdf版で読む　英文へ
辻 英明：種の分化（種分化）に関する論文2題の再録について（2004年 環境動物昆虫学会誌 ＝ 環動昆，15巻3号189～195ページ）．
(Another sexual selection and sympatric speciation theory in 1984) ダーウィンのミステリアス・ミステリーの解決 1984

本邦蝶類における生態学的諸問題（1957～1984年）
（4）1種を2種に分化させる方法 ー

フェロモンと種の分化に関連する事実と考察

環境生物研究会 辻 英明　（1984）のレビュー

「本邦蝶類における生態学的諸問題 3）種の分化の機構と形質進化の方向性（1984年）を書く際に，その考えの裏付けとなった考察を記しておきたい．

効く殺虫剤と効かない類似物質

効く薬とよく似た物質でも全く効かないものが多い．カーバメイトと呼ばれる殺虫剤のイネの害虫のヨコバイに対する効効力には次の関係がみられる（各物質の分子構造：Rは共通構造）．

A物質 R－CH3 よく効く，
B物質 R－CH2CH3 効かない，
C物質R－CH2CH2CH3 効かない．

よく効く殺虫剤分子Aの攻撃目標は，動物の体内にある重要な酵素の一種（注1）である．酵素はタンパク質分子であるが，このタンパク質分子の重要な部分に，殺虫剤の分子構造の一部分が結合してふさいでしまうので，この酵素の働きが阻害される．B分子やC分子は，その構造がほんの僅かA分子と異なるだけで，目標の酵素に取り付くことが難しいのである．

（注1）アセチルコリンエステラーゼという酵素で，神経の興奮を伝達する物質アセチルコリンを分解する．この働きが阻害されると，神経の異常興奮が引き起こされ，呼吸困難などにより動物（昆虫）が死ぬ．

殺虫剤に対して抵抗性のヨコバイが出現

殺虫剤をたびたび使用すると抵抗性の虫が増えてくることはよくあることで，Aの効かないツマグロヨコバイが現れた．この抵抗性のツマグロヨコバイを調べてみると，殺虫剤に攻撃されるべき酵素が遺伝的に変異していて，殺虫剤Aが取り付きにくいものになっていた（Hama and Iwata 1971, 浜および岩田 1973, Iwata and Hama 1972, Hama 1976）．

同様の殺虫剤抵抗性のメカニズムは希ではなく，ハダニやハエでも知られている．酵素本体はタンパク質で，その構造を形成するアミノ酸の配列は，遺伝子の本体つまりDNAの暗号（塩基対の配列順序）によって決められるから，この酵素分子を作るDNA暗号に変異があったと言える．この変異した酵素は，本来の働き（神経伝達物質の分解能力）は

失っておらず，抵抗性ツマグロヨコバイは農家が困るほど殖える．つまり遺伝子の変異はごく僅かで，虫の生活力に影響するほどのものではない．
　DNA塩基配列のたった一つの突然変異（点突然変異）によって抗生物質のクロラムフェニコールに対する耐性が生ずることが酵母（Dujon 1980），ネズミとヒト（kearsey and Craig 1981, Blane et al. 1981）の細胞で知られており，ツマグロヨコバイの遺伝子の変異がごく僅かであっても不思議はない．
　ツマグロヨコバイの酵素の変異した部分は，阻害剤（殺虫剤）との反応に関係する部分であるが，この酵素によって分解されるべき神経伝達物質（アセチルコリンエステル）のための本来の結合部分ではない（Hama et al. 1980）．すなわち，本来の部分に殺虫剤が結合して阻害する際に，まず足掛かり的に関係する部分が変異したものと考えられる．

Aが効かない酵素にCが効く

　驚いたことに，抵抗性ツマグロヨコバイと変異した酵素には，以前には効かなかった化合物Cが効くことが判った．変異した酵素には，化合物Aが取り付くことは難しくなったが，逆に化合物Cが取り付いて阻害するのである（Yamamoto et al. 1977）．AとCの分子構造の違いは僅かであるから，それぞれに対応して反応する元の酵素と変異した酵素との構造上の違いも僅かなものであろう．
　ACの逆転効果と同様のことが他の薬剤でも見られる．この場合，やはりカーバメイト剤（プロポクスル）がAである．Aが有効な酵素にはP（プロパフォス）という有機リン酸エステル剤は効かない．ところが，Aが使われた結果抵抗性になったツマグロヨコバイの酵素にPが効くようになるのである（Iwata and Hama 1981）．酵素だけでなく，実際の虫でもAPの関係が逆転する．さらにPを使ってセレクションするとPが効かなくなり，Aが効く虫に戻る．

AとCを混合すると効力アップ

ACの関係に戻って，さらに興味あることは，この抵抗性のツマグロヨコバイに対して，実用的にはAとCの混合物が一層有効なことである（Takahashi et al. 1977）．
　このことは，個々の変異がいかに僅かであっても（たとえば変異の種類が複数であるとか，何らかの条件で）化合物側1分子に対する生物側1分子という反応だけでなく，それ以上の組み合わせの効果が生じ得ることを示している．

オスとメスとの交信物質の場合は？

　以上のことは，殺虫剤側の分子の大きな違いはもちろん，僅かな違いでも生物側のタンパク質分子が識別して無効となり，一方このこの無効化合物も，生物側の分子の僅かな変異にともない有効化合物として受け入れられることと，その変異が遺伝的なものであることを示している．これはある種の化合物に対する人間の味覚や，ある種の色彩に対する人間の色覚に遺伝的な個人差があることなどと共通する事実である．
　これが殺虫剤や抗生物質などではなく，自分と同じ種を認識して交尾交配を保証する（性フェロモンのような）化学物質や音感のような物理的ファクターであったらどうであろうか．
Butenandtら（１９６１）は，カイコのメス成虫が放出しオス成虫が感受して交尾行動を起こす物質の化学構造を初めて明らかにした．重要なことは，平面的に書けば同じ化合物であっても，立体構造が異なると無効になることである（Butenandt und Hecher 1961,

Truscheit und Eiter 1962)．化合物のごく僅かな違いで効果が激減またはほとんど無くなることは，以後のフェロモンの研究でも通例となっている（石井1969，湯島1976，中村・玉木1983）．

フェロモンに関する突然変異

フェロモンのように生物自身が生産放出する化合物の構造は，目や皮膚の色のような形質，あるいは，それを決める物質や構造と同様に，変異が生じても不思議はない．すなわち，遺伝子の変異によって，僅かな変化が当面の生活能力に対して悪影響なしに生ずる可能性がある．

もちろん，遺伝子の本体のDNAがフェロモンを直接合成するわけではなく，一連の酵素が働くであろうが，酵素タンパクがDNAの情報通りに合成される以上，フェロモンの構造の僅かな変異が，遺伝子のわずかな変異だけで発生することには変わりがない．

フェロモンの変異は，僅かであればあるほど，その構造の変わりやすいところから変わると思われる．言い換えれば，変わるべくして変わる一定の傾向があって当然であろう（たとえば，異性体化や，R－OH → R－CHO → R－COOH → R－COORや，R－CH2－R → R－C2H4－R など）．その結果，同一の変異が高い頻度で起こること，例えば同じ内容の変異が異なる地方の少なからぬ個体で発生する可能性がある．

そして，この変異は僅かであっても，結果は重大である．すなわち，変異した個体（群）は，従来の異性個体（群）とは自然状態では自ら交配しない．つまり，遺伝的交流が行われなくなるのである．

フェロモン感受側の変異

ところで，フェロモン化合物を感受する相手異性個体の感覚細胞中の感受部位（リセプター，想像では膜構造とか酵素の分子構造）の変異も，前述の殺虫剤を感受する酵素分子の変異例からみて，容易に期待できる．この場合も変わるべくして変わる一定の傾向があり得る．

何よりも，フェロモンとリセプターは，殺虫剤とそれを感受する酵素（や膜構造）のように，分子レベルでは構造的にも機能的にも対応があると考えられるから，変異が僅かであればあるほど，両者で対応した変異が起こる可能性が大きい．”対応”するということは，変異フェロモンと変異リセプターが互いに有効に働くことである．すなわち，変異した個体（群）同士が交配し，一系統を作り，従来の系統とは交配しないことである．

複数フェロモンの混合効果

前述の変異した昆虫に対する2種の殺虫剤の混合効果からみて，2種以上の化合物の組み合わせの効果もまた変異するであろう．実際，フェロモンの場合も，混合された時効果が示され，その混合比によって昆虫の反応の強さが異なる例が知られ（例えば，Tamaki et al. 1971），複数のフェロモンをもつ種類がむしろ多いことや，さらに異なる近縁種が，同じ化合物組み合わせの異なる混合比に対して，それぞれ最大反応を示すことが知られている（湯島1976，深海 1986）．

2種以上の性フェロモンを生産するようになること，それに感受性となること，最適混合比を変えること，いずれも地理的隔離なしに生物自身の変異として可能であり，本質的に1種類の性フェロモンの場合と同様に考察できる．その場合，異性体のように，極めて近い2化合物の利用など，起こるべくして起こる現象の結果であろう．また，組み合わせと混

合比は無数ともなるから，分化する個体群の種類の豊富さも期待できる.

見分けのつかない2群の形質

フェロモン関連の変異系統の個体は，もともと同種であったから，一見したところ，従来の系統の個体と外見もその他の性質も見分けがつかないだろう. しかし，従来の系統とは自ら交配しない以上別種と言うべきであろう.

見分けがつかないと言っても，フェロモン関係以外の性質でも厳密に同じではあり得ない. 生物は，同じ種類であっても，個体により遺伝形質が少しずつ異なるからである. ただ同種内では交配が行われ，個体間の形質の類似性が保たれ，その類似性は自然選択されることにより方向性を与えられるであろう.

交配が行われない上記の2群（種）の間では，もはや形質の類似性を保つ保証は無い. 両者の外見その他の違いは次第に大きくなっても，小さくなることは難しいと言える. さらに，自然選択要素として相手の群の存在そのものが圧力要素になることが決定的な重要性を持つことになる. かくて，より一層の不妊化を含めて形質の分化が，両群間で不可避となろう.

単純環境での無交配の2群の優劣

ある環境内に住む1種類の昆虫の個体数は年々変動するが，無限には増加せず，ある範囲内の数を示すのが現実である. 上記のような変異の結果，一見区別できないが交配せぬ2群が同じ環境に生じた場合，限りある生息個体数を新旧2群（種）で分け合わねばならない. 両者の数の比率はどうなるのか. 上記変異個体群の一般生活能力は変わっていないとみられる. 多少優れている場合さえあり得よう. 重要なことは，それでも2群のそれぞれの個体の遺伝的な変異はやはり存在し，したがって両群に僅かな差は存在する事である.

せまい環境毎に短期的にみれば，2群の個体数の比率は偶然によることが多いであろう. しかし，長期的にみれば，この偶然に加えて，前述の両者間の多少の形質差とが必然的な影響を現してくると思われる. すなわち，両群が併存した時に，個体数を増加させるのに，一方の環境選好性，天敵を含む環境に対する抵抗性，等々を通じた生存率と増殖率が，他方の生存率や増殖率よりも有利に働いても不思議はない.

いずれにせよ，個体数の比率をこのような関係で変化させることを「競争」と表現すると，単純な環境では競争によって一方の個体数が優勢になることが考えられる.

多様な環境での住み分け

単純な環境で両群の個体数の比率の変化がもっぱら偶然による場合もあるであろうが，長期的に見て一方がおおむね有利になることも起こる. その場合でも，多様な環境では他方が有利になる別の環境も存在するであろう. 自然の環境は多様で，常に特定の一方だけが有利になると考えるより，それぞれの環境毎に有利な群（種）はまちまちであると考える方が自然であろう.

自分で移動できる昆虫であれば，両群の性質の違いにより，それぞれが進んで異なる環境を選ぶことも起こる. さらに，環境は季節や時間でも異なるから，個体がそれを選び，それによって生存個体が選択されることにもなる. いずれにせよ，2群の遺伝的性質の違いは拡大されて，一見して見分けがつくようになり，それぞれの環境をより専門的に，したがって，より有効に利用するようになると考えられる.

文 献

Blanc, H. (1981) Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 78: 3789-3793.
Butenandt, A., R. Bechkmann, und D. Stamm (1961) Z. Physiol. Chem. 324: 84
Butenandt, A., und E. Hecher (1961) Angew. Chem. 73: 349. Dujon, B. (1980) Cell 20: 185-197.
深海浩 (1986) 化学 41:(5) 336-337. Hama, H. (1976) Appl. Ent. Zool. 11: 239-247. Hama, H. and T. Iwata (1971) Appl. Ent. Zool. 6: 183-191.
浜弘司・岩田俊一 (1973) 応動昆誌 17: 154-161.
Hama, H. , T. Iwata, T. Miyata, and T. Saito (1980) Appl. Ent. Zool. 15: 249-261.
石井象二郎 (1969) 昆虫生理活性物質 196pp. 南江堂, 京都・東京.
Iwata, T. and H. Hama (1972) J. econ. Ent. 65: 643-644.
Iwata, T. and H. Hama (1981) Appl. Ent. Zool. 16: 37-44.
Kearsey, S. E. and I. W. Craig (1981) Nature 290: 697-698.
中村和雄・玉木佳男 (1983) 性フェロモンと害虫防除 202pp. 古今書院, 東京. Takahashi, Y., N. Kyomuro, and I. Yamamoto (1977) J. Pesticide Sci. 2:467-470.
Tamaki, Y., H. Noguchi, and T. Yushima (1971) Appl. Ent. Zool. 6(3): 139-141.
Truscheit, E. and K. Eiter (1962) Ann. Chem. 658: 65.
Yamamoto, I., N. Kyomura, and Y. Tkahashi (1977) J. Pesticide Sci. 2: 463-466.
湯島 健 (1976) 昆虫のフェロモン(Up Biology) 166pp. 東京大学出版会, 東京.
学会誌への再録: この論文は以下の学会誌に再録されています.
辻 英明: 種の分化(種分化)に関する論文2題の再録について (2004年 環境動物昆虫学会誌 ＝ 環動昆, 15巻3号189～195ページ). (Another sexual selection and sympatric speciation theory in 1984)

註：
上記のように，1984 年以来，筆者はフェロモンとその受容体などの種分化要素が変異して種分化が起こるという仮説を提唱してきた（辻，1984，2004）．この仮説に基づき，2015 年には酵母を材料にして新種の作成が成功したので (Seike, Uemura, and Shimoda, 2015)，実験的な根拠も与えられたと言えよう．

文　献

Taisuke Seike, Taro Nakamura, and Chikashi Shimoda (2015) Molecular coevolution of a sex pheromone and its receptor teriggers reproductive isolation in Schizosaccaharomyces pombe.. PNAS 2015, 112: 4405-4410.
辻　英明 (1984) 本邦蝶類における生態学的諸問題 3. 種の分化の機構と形質進化の方向性、本邦チョウ類類における生態学的諸問題 、環境生物研究会、京都、41pp 中 23～26 (1984)
辻 英明（2004） 種の分化（種分化）に関する論文２題の再録について．環動昆，１５巻３号１８９～１９５ページ） ．(Reprinting Two Papers on Mechanisms of Speciation and Directions of Character Evolution, especially on the Role of Pheromone Mutations. In japanese)
Hideakira Tsuji (2013) Reprinting 2 papers on speciation, KSK Institute for Environmental Biology, Kyoto, Japan, 25pp. (Translated from the Japanese Journal of Environmental Entomology and Zoology Vol. 15 (2004) No. 3 P 189-195)

参考：（寄せられたご感想と対応）（MYさんへの手紙）（関連するM先生への手紙）（Nさんへの手紙）（分子系統樹をみると）
関連文書：想い出　進学とチョウの第1，第2論文（辻 英明）

化学物質の構造と昆虫誘引活性との関係について辻英明自身の研究論文例：

Studies on the behaviour pattern of three species of cockroaches, Blattella germanica (L.), Periplaneta americana L., and P. fuliginosa S. with special reference to their responses to constituents of rice bran and some carbohydrates. Jpn. J. Sanit. Zool., 16: 255-262 (1965).

Attractive and feeding stimulative effect of some fatty acid and related compounds on three species of cockroaches. Jpn. J. Sanit. Sool., 17: 89-97 (1966).

Glycerol and related compound as feeding stimulants for cockroaches. Jpn. J. Sanit. Zool., 21: 149-156 (1970).

Feeding stimulant effect of four aldopentoses and three other related compounds on cockroaches. Jpn. J. Environ. Entomol. Zool., 1(1): 27-30 (1989)

他に殺虫剤の構造活性の検討論文（共著）が８編と特許多数がある．　.