

令和元年6月13日現在

機関番号：16102

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2016～2018

課題番号：16K07519

研究課題名(和文)性的形質の地理的変異を創出する進化要因の解明

研究課題名(英文)Evolutionary factors in the emergence of geographic variations in the sexually selected traits

研究代表者

小汐 千春(Koshio, Chiharu)

鳴門教育大学・大学院学校教育研究科・助教

研究者番号：60263878

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,800,000円

研究成果の概要(和文)：フタイロカミキリモドキ(鞘翅目、カミキリモドキ科)のオスは太く発達した後脚をもち、この後脚を用いて激しく抵抗するメスを把握し交尾に至る。オス後脚の太さは個体群によって異なり、奄美群島の個体群は他の個体群に較べて極端に細く、奄美群島を除くと緯度が低い個体群ほど後脚が太くなる傾向がある。配偶実験により、与那国や鳴門の個体群ではより太い後脚をもつオスが交尾に有利であるのに対して、奄美の個体群ではより細い後脚をもつオスが交尾に成功することがわかった。また各地の個体群間の系統樹を作成してみると、後脚が細い奄美群島の個体群は後脚が比較的太い沖縄本島周辺の個体群から派生的に分岐したことが明らかとなった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究は、雌雄の交尾をめぐる対立によりメスの激しい抵抗とオスの発達した後脚が共進化したことを明らかにした。このような例はこれまでに報告がなく、昆虫の形態の進化に関して新たな知見をもたらした。また緯度が低い個体群ほど後脚が太くなることは、性選択が生態学的要因によって大きく影響されることを示している。さらに、系統解析によりオス後脚が極端に細い奄美個体群がオス後脚が発達した個体群から二次的に派生したことが、奄美個体群では性選択の方向が逆であることがわかった。これはいったん発達した性的形質が性選択の変化により二次的に消失した可能性を示唆しており、性的形質の進化についての新たな可能性を示すものである。

研究成果の概要(英文)：In the bicolored false blister beetles *Oedemera sexualis* (Coleoptera, Oedemeridae), males possess swollen femora of the hind legs and use their hind legs to control resistant females during their mating attempts. Male hind femora show a latitudinal cline, becoming stouter at lower latitudes. However, some populations on the Amami Islands constitute significant outliers from the cline with exceptionally narrow male hind femora. We conducted mating experiments and detected different selection pressures on male morphologies among different populations; males with larger hind legs had higher mating success in the Naruto and Yonaguni populations, whereas males with slender hind legs were more successful in the Amami population. In the phylogenetic analysis, it has been revealed that all individuals including Amami population possessing thin femurs had directly derived from the lineages of thick femurs.

研究分野：行動生態学

キーワード：性選択 性的二型 性的対立 共進化 緯度クライン

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19、CK - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

性選択は、しばしば雌雄の形質の共進化を引き起こし、結果として極端に誇張された形質を生み出す。例えば、オスの形質とメスの選好性の共進化は、シュモクバエのオスの長い眼柄のような極端な形質を生み出し、交尾をめぐる雌雄間の利害の対立(性的対立)による拮抗的共進化は、アメンボのような強制交尾のための雄交尾器と交尾拒否に役立つ雌交尾器をもたらす。形質の状態が雌雄で異なる「性的二型」は、このような性選択が働いた結果と解釈されるが、性的二型の強さは種間や個体群間でしばしば大きく異なることが知られている。性選択によって進化した形質(性的形質)の誇張の程度は、そのような形質を持つことによる繁殖上のベネフィット(性選択)と生存上のコスト(自然選択)とのバランスの上に成り立っていると考えられる。生存上のコストは環境に依存することがあるため、性的形質は環境に応じた形質分化を示すと期待される。また、性的形質の発現自体もコストを伴うため、個体は環境のわずかな変化にも敏感に反応して性的形質への資源投資を変化させると予想される。また、最適な形質サイズが環境によって異なる結果、進化的応答として形質の変異が生じる可能性がある。このような環境による変異は形態サイズのみならず、性的形質と体サイズとの間の相対成長(アロメトリー)についても報告されている。ハサミムシの一種では、武装形質であるハサミ状の尾角のアロメトリーが個体群間で異なることが知られている(Tomkins & Brown 2004)。また、ミツギリゾウムシの一種では、オスの武装形質である口吻のアロメトリーが地理的に分化し、かつ緯度クラインを示すことが示されている(Painting *et al.* 2014)。こうした緯度クラインの存在は、形質の可塑性や分化の程度に気温や餌といった環境要因が関わっていることを強く示唆するが、環境の異質性が性的形質の可塑性と分化をもたらすメカニズムは、未だ十分に実証されていない。

2. 研究の目的

鞘翅目カミキリモドキ科には、オスの後脚が発達する種が多く含まれる。フタイロカミキリモドキ *Oedemera sexualis* もそのひとつであり、オスの後脚腿節がメスよりも顕著に太い。オスの脚の一部が肥大している昆虫はさまざまな分類群で知られているが、これまで研究されている例では、いずれも肥大した後脚がオス間闘争における武器として機能している(Eberhard 1998; Miyatake 1993, 1997 など)。しかし、フタイロカミキリモドキにおけるこれまでの行動観察(鳴門個体群)からは、明瞭なオス間闘争は確認されていない。一方で、肥大した後脚には、激しく交尾を拒否するメスを抱え込み、抵抗を抑えるための機能があることがわかった。また、鳴門個体群では後脚が発達したオスほど、雌と交尾しやすいことも明らかになっている。フタイロカミキリモドキは西日本から南西諸島にかけて分布しており、地域によって後脚の発達程度に違いがあることが知られている。これまでの野外調査により、奄美大島個体群ではオス後脚の発達が弱く、逆に与那国個体群ではオス後脚が非常に発達していることが明らかになっている。これらの知見は、カミキリモドキ科におけるオスの肥大した後脚が、雌雄間の性的対立に由来する雌雄の拮抗共進化によって進化した可能性を示すとともに、共進化の進行度合いが、個体群によって変異することを示唆している。

以上の事を踏まえ、本研究では西南日本各地に分布するフタイロカミキリモドキを材料に、性的形質の地理的変異と生息環境パラメータとの関連性、性選択圧の定量化とその様相の解明、個体群分化の順序が性的形質の違いにどの程度反映されているか(系統シグナルの検出)をそれぞれ推定し、性的形質の個体群間変異をもたらす進化要因を探ることを目的とする。

3. 研究の方法

(1) 性的形質の定量的解析と個体群間比較

フタイロカミキリモドキの分布域をカバーするように採集された23個体群について、雌雄の後脚と体サイズの指標である前翅長を計測し、アロメトリー解析や楕円フーリエ解析などの手法を用いて詳細な形態測定学的解析を行った。また、後脚形態の個体群間比較を行い、緯度との関係について調べるとともに、雌雄の拮抗共進化を示唆するものとして雌雄間で相関する形質を探索した。更に、オス交尾器のサイズやトゲの大きさについても個体群間比較を行った。

(2) 性選択圧の定量化と性的対立による進化の様相の解明

性的形質の発達程度が大きく異なる3個体群(与那国・鳴門・奄美)を用いて配偶実験を行い、性選択圧の定量化を行った。また、性的対立による性的形質の共進化の前提となるメスにとっての交尾コストの有無を調べるため、雌雄の性比が異なる飼育実験区を作成し、メスの寿命を測定した。更に、系統的には同じクレードに属するがオスの性的形質が大きく異なる沖縄本島北部個体群と奄美大島個体群の間で雌雄の入れ替え実験を行い、この2個体群間の選択の違いについて検討した。

(3) 個体群間の分子系統の作成

分布域全域から採集した各個体群のサンプルからDNAを抽出し、ミトコンドリアCOI遺伝子および核のITS遺伝子の塩基配列を解読して個体群間の系統樹を作成した。

(4) 同属他種の配偶行動の観察

後脚の発達や性的二型の程度にどのような要因が関係するかについて調べるために、オス後脚が著しく発達しているキムネカミキリモドキと、雌雄の後脚に二型が見られないクロアオカミキリモドキ、コアオカミキリモドキについても配偶行動を観察した。

4. 研究成果

(1) 性的形質の定量的解析と個体群間比較

採集した個体群について、雌雄の後脚と体サイズの指標である前翅長を計測し、常用対数変換したのち直線回帰によるアロメトリー解析を行った結果、個体群間で大きく変異していることが明らかとなった。このうち、鳴門・奄美・与那国の個体群については、対数変換しない値を用いてロジスティック回帰および指数回帰があてはまるかどうか解析を進めた。その結果、これらの個体群のオス後脚については、頭打ちとなるロジスティック曲線のあてはまりが最も良いことがわかった。通常、形質サイズと体サイズの関係は、対数変換しない場合は指数回帰になることが知られている。ロジスティック回帰になるということは、体サイズが大きな個体においては形質サイズの増加が抑えられていることを示しており、完全変態昆虫でしばしば議論されている形質間の資源分配競争が本種でも起こっている可能性が示唆された。以上の結果について論文を作成し、受理された (Satomi *et al.* in press)。

一部の個体群に関しては、交尾器サイズおよび交尾器の棘状突起についての測定と解析も行った。通常、交尾器の変異は種内では大きくないと言われているが、やはり交尾器に関しても個体群間で変異が生じている事が明らかになった。また、体サイズと交尾器との関係についてアロメトリー分析を行ったところ、どの個体群においても交尾器に関してほぼアイソメトリーを示した。

オス後脚が極端に細い奄美群島を除く 19 個体群について形質サイズと緯度の関係および雌雄の形態の相関関係について詳細な解析を行ったところ、高緯度になるほどオス後脚が細くなる傾向が見られることがわかった。また、雌雄の形態について相関するかどうか調べたところ、オスの後脚腿節が太い個体群ほどメスの後脚脛節が細長くなっていることがわかった。これらの形質はそれぞれ緯度と関係していたため、緯度の効果を除去すると雌雄の有意な相関がみられなくなった。他方、雌雄の後脚形質と体サイズとの間にも相関がみられ、これらの相関は緯度の効果を除去しても有意であった。従って、雌雄の後脚形態において共進化が生じていること、また、後脚どうしの雌雄の相関には緯度、すなわち環境要因が関与している可能性が示された。以上の結果について詳細な解析を行い、論文を作成して発表した (Satomi *et al.* 2019)。

(2) 性選択圧の定量化と性的対立による進化の様相の解明

オス後脚のサイズが大きく異なる鳴門・奄美・与那国の 3 個体群について 2 オス 1 メス配偶実験を行い、どのような形態形質を持つオスが配偶に有利であるかを解析したところ、個体群間で異なる性選択圧を検出した。特に奄美個体群では、後脚が細いオスが配偶に有利であることが明らかになるとともに、配偶行動を詳細に観察した結果、メスの拒否行動が奄美と他の 2 個体群で大きく異なること、それに伴って配偶に有利となるオスの行動と形態も異なることがわかった。

性的対立による雌雄の共進化の前提である「オスの性的ハラスメントがメスにとってコストとなる」点について、雌雄の性比を変えた実験区を作り、メスの寿命への効果を調べたところ、オスに性比が偏った実験区ではメスの寿命が有意に低下することがわかった。

また、後脚の太さが異なる奄美と沖縄本島北部の個体群の雌雄を入れ替えた配偶実験を行ったところ、後脚が太い沖縄本島オスが奄美メスと交尾出来ただけでなく、後脚が細い奄美オスも沖縄本島メスと交尾出来ることがわかった。この 2 個体群間ではメスの抵抗行動とそれに対抗するオスの行動とが異なっている。そのため、後脚が細い奄美個体群のオスでも激しく抵抗する沖縄本島北部個体群のメスと交尾することができたと考えられる。すなわち奄美個体群は、他の脚が太い個体群と比べて共進化の程度が違っているのではなく、共進化が進む方向性が異なっていることを示唆している。

(3) 個体群間の分子系統の作成

作成された分子系統により、フタイロカミキリモドキでは、本州・四国・九州の個体群を含むクレード、沖縄本島周辺および奄美群島の個体群を含むクレード、八重山諸島の個体群を含むクレード、トカラ宝島の個体群のクレード、与那国島個体群のクレードに分かれること、トカラ宝島クレードと八重山諸島クレードが比較的近いこと、オス後脚が細い奄美群島の個体群は、オス後脚が太い沖縄本島の個体群から派生的に生じていることが明らかとなった。

(4) 同属他種の配偶行動の観察

キムネカミキリモドキの行動や形態についても予備的観察および実験を行った。その結果、やはりメスは交尾拒否を行うが、フタイロカミキリモドキとは異なる拒否行動（独特の拒否ポーズ）を行うこと、また、この拒否行動に対してオスは極端に太い後脚を用いて交尾を試みるということがわかった。更に、久米島個体群と西表個体群では後脚形態や雌雄の体サイズ、交尾頻度などが異なっていることがわかり、キムネカミキリモドキにおいてもフタイロカミキリモドキと同様、個体群によって性選択の様相が異なることを示唆する結果が得られた。

他方、脚に性的二型がないクロアオカミキリモドキやコアオカミキリモドキについても採集して配偶行動を観察した結果、クロアオカミキリモドキはメスが多回交尾を行わない可能性が、また、コアオカミキリモドキはメスがほとんど交尾拒否を行わない可能性が示唆された。すな

わち、フタイロカミキリモドキと同属他種とでは、配偶行動の特性（メスの多回交尾と激しい交尾拒否行動）が大きく異なっており、この違いがカミキリモドキ近縁種間における形態の違いと関連していることが示唆された。

<引用文献>

- Eberhard, W. G. (1998) Sexual behavior of *Acanthocephala declivis guatemalana* (Hemiptera: Coreidae) and the allometric scaling of their modified hind legs. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 91: 863-871.
- Miyatake, T. (1993) Male-male aggressive behavior is changed by body size difference in the leaf-footed plant bug, *Leptoglossus australis*, Fabricius (Heteroptera: Coreidae). *J. Ethol.* 11: 63-65.
- Miyatake, T. (1997) Functional morphology of the hind legs as weapons for male contests in *Leptoglossus australis* (Heteroptera: Coreidae). *J. Insect Behav.* 10: 727-735.
- Painting, C. J., Thomas R Buckley, T. R., Holwell, G. I. (2014) Weapon allometry varies with latitude in the New Zealand giraffe weevil. *J. Evol. Biol.* 27: 2864-2870.
- Tomkins, J. L. and Brown, G. S. (2004) Population density drives the local evolution of a threshold dimorphism. *Nature* 431: 1099-1103.

5. 主な発表論文等

[雑誌論文](計 1 件)

- Satomi, D., Ogasa, W., Takashima, H., Fujimoto, S., Koshio, C., Kudo, S., Takami, Y., Tatsuta, H. (in press) Morphological variation and scaling relationships in the sexually dimorphic traits in the false blister beetle *Oedemera sexualis* (Coleoptera: Oedemeridae). Proceedings of the 5th International Symposium on Biological Shape Analysis. (査読有)
- Satomi, D., Koshio, C., Tatsuta, H., Kudo, S., Takami, Y. (2019) Latitudinal variation and coevolutionary diversification of sexually dimorphic traits in the false blister beetle *Oedemera sexualis*. *Ecology and Evolution* 9: 4949-4957. (査読有) DOI: 10.1002/ece3.5101

[学会発表](計 18 件)

- 里見太輔, 小汐千春, 立田晴記, 工藤慎一, 高見泰興. フタイロカミキリモドキにおける性的二型形質の緯度クラインと共進化. 日本生態学会第 66 回大会, 2019 年.
- 立田晴記, 小笠航, 里見太輔, 高見泰興, 工藤慎一, 小汐千春. 系統関係を参照した性的形質の形状・配偶行動比較～フタイロカミキリモドキの場合～. 日本動物行動学会第 37 回大会, 2018 年.
- 吉川直志, 松村瑤子, 立田晴記, 小汐千春, 工藤慎一. キムネカミキリモドキにおける性選択と形態の個体群間変異. 日本動物行動学会第 37 回大会, 2018 年.
- 立田晴記, 小笠航, 里見太輔, 工藤慎一, 小汐千春. 系統関係を参照した性的形質の形状比較: フタイロカミキリモドキの場合. 日本昆虫学会第 78 回大会, 2018 年.
- 小汐千春, 松村瑤子, 立田晴記, 工藤慎一. キムネカミキリモドキにおける発達したオス後脚の形態測定学的分析. 日本昆虫学会第 78 回大会, 2018 年.
- Tatsuta, H., Ogasa, W., Satomi, D., Takami, Y., Kudo, S., Koshio, C. Comparisons of the shape in sexual traits with reference to phylogenetic relationships in false blister beetle *Oedemera sexualis*. 2018 ESA, ESC and ESBC Joint Annual Meeting, 2018.
- Koshio, C., Matsumura, Y., Tatsuta, H., Kudo, S. Sexual conflict can lead to male massive hindlegs in a beetle species. 17th congress of the International Society for Behavioral Ecology, 2018.
- 立田晴記, 小笠航, 里見太輔, 工藤慎一, 小汐千春. フタイロカミキリモドキ *Oedemera sexualis* の性的形質に見られる種内変異. 第 65 回日本生態学会大会, 2018 年.
- 里見太輔, 高見泰興. 発達したオス後脚は性的対立によって進化したのか: 個体群入れ替え配偶実験による検証. 第 65 回日本生態学会大会, 2018 年.
- 里見太輔, 高見泰興. フタイロカミキリモドキにおける発達したオス後脚のアロメトリー. 日本昆虫学会第 77 回大会, 2017 年.
- 小汐千春, 片渕美菜子, 村井美早紀, 里見太輔, 立田晴記, 工藤慎一. フタイロカミキリモドキにおける交尾器形態の個体群間変異. 日本昆虫学会第 77 回大会, 2017 年.
- 里見太輔, 高見泰興, 小汐千春. フタイロカミキリモドキにおける発達したオス後脚の多様化機構. 日本動物行動学会第 36 回大会 (行動 2017), 2017 年.
- 松村瑤子, 山口綾野, 里見太輔, 立田晴記, 小汐千春, 工藤慎一. キムネカミキリモドキの配偶行動と性選択. 日本動物行動学会第 36 回大会 (行動 2017), 2017 年.
- Satomi, D., Takami, Y., Tatsuta, H., Kudo, S., Koshio, C. Latitudinal variation of sexual traits in the false blister beetle *Oedemera sexualis*. The 2017 Congress of the European Society for Evolutionary Biology, 2017.
- Tatsuta, H., Ogasa, W., Satomi, D., Kudo, S., Koshio, C. Phylogenetic origins of dimorphic sexual trait in a beetle *Oedemera sexualis*. The 5th International Symposium on Biological Shape Analysis (ISBSA), 2017.

里見太輔・高見泰興 . フタイロカミキリモドキにおける個体群間配偶実験を用いた性的対立仮説の検証 . 日本動物行動学会第 35 回大会, 2016 年 .

Tatsuta, H., Ogasa, W., Satomi, D., Kudo, S., Koshio, C. Inferring phylogenetic origins of dimorphic sexual trait in a beetle *Oedemera sexualis*. XXV International Congress of Entomology (ICE 2016), 2016.

Koshio, C., Tatsuta, H., Satomi, D., Fujimoto, S., Kudo, D. Inter-population variation of sexual selection on exaggerated male traits. 16th congress of the International Society for Behavioral Ecology, 2016.

〔図書〕(計 0 件)

〔産業財産権〕

出願状況 (計 0 件)

名称 :
発明者 :
権利者 :
種類 :
番号 :
出願年 :
国内外の別 :

取得状況 (計 0 件)

名称 :
発明者 :
権利者 :
種類 :
番号 :
取得年 :
国内外の別 :

〔その他〕

ホームページ等

6 . 研究組織

(1)研究分担者

研究分担者氏名 : 立田 晴記

ローマ字氏名 : (Haruki TATSUTA)

所属研究機関名 : 琉球大学

部局名 : 農学部

職名 : 教授

研究者番号 (8 桁) : 50370268

研究分担者氏名 : 高見 泰興

ローマ字氏名 : (Yasuoki TAKAMI)

所属研究機関名 : 神戸大学

部局名 : 人間発達環境学研究科

職名 : 准教授

研究者番号 (8 桁) : 60432358

(2)研究協力者

研究協力者氏名 : 工藤 慎一

ローマ字氏名 : (Shin-ichi KUDO)

研究協力者氏名 : 里見 太輔

ローマ字氏名：(Daisuke SATOMI)

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。