

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成24年5月30日現在

機関番号：17401

研究種目：基盤研究（C）

研究期間：2009～2011

課題番号：21570097

研究課題名（和文）ババヤスデ科における交尾器・体サイズ多様化と機械的隔離

研究課題名（英文）Mechanical isolation and diversification of genitalia and body size in the family Xystodesmidae (Diplopoda)

研究代表者

田邊 力 (TANABE TSUTOMU)

熊本大学・教育学部・准教授

研究者番号：30372220

研究成果の概要（和文）：ミドリババヤスデ種複合体において、性選択による体サイズと交尾器サイズ多様化が機械的隔離を介して多発的種分化を引き起こしていることを示唆し、論文として報告した。ババヤスデ属において性的対立等の性選択により雌雄交尾器形態が多様化していることを明らかにした。九州のアマビヤスデ属において、小型（体長約 3.5cm）普通種から地域的な大型種（体長 4～5.5cm）が少なくとも独立に 4 回分化していることを明らかにした。

研究成果の概要（英文）：In the *Parafontaria tonominea* species complex, sexual selection could operate on body size and genital size of both sexes, and the divergence of these traits might drive multiple speciation through mechanical isolation. This result was published as a scientific paper. In *Parafontaria*, sexual conflict could drive morphological divergence of genitalia of both sexes. In *Riukiaria* of Kyushu, larger local species (4~5.5 cm in body length) may have independently emerged from a small common species (about 3.5cm in body length) in at least four times.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2009年度	3,300,000	990,000	4,290,000
2010年度	300,000	90,000	390,000
2011年度	300,000	90,000	390,000
年度			
年度			
総計	3,900,000	1,170,000	5,070,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学、生物多様性・分類

キーワード：種分化、生殖的隔離、ヤスデ、交尾器、体サイズ

1. 研究開始当初の背景

動物における交尾時の雌雄間の形態的不整合による生殖的隔離（機械的隔離）に関する実証的な研究が乏しい中、申請者らは本研究の材料の一つであるミドリババヤスデ種複合体において、近縁種間および同種集団内の機械的隔離の例を報告していた（Tanabe & Sota 2008）。そこでは、交尾器サイズと体

サイズ差が機械的隔離の直接の原因となっていた。形態多様化と機械的隔離の間には何らかの関係があると思われるが、実証的な研究はほとんど報告されていなかった。交尾器の進化要因としては、性選択が認められているものの、その詳細なメカニズムは不明であった。

2. 研究の目的

本研究では、機械的隔離が見つかったミドリババヤスデ種複合体を含む日本産ババヤスデ科ヤスデ類を材料に、(1)機械的隔離の直接要因として重要な交尾器形態と体サイズの多様化パターンとその進化要因を解明し、(2)交尾行動と交尾器のかみ合い様式を明らかにし、(3)これらの結果を総合的に検討することで、交尾器と体サイズの多様化と機械的隔離の関係を明らかにすることを目的とする。

3. 研究の方法

本研究は集団を解析単位とし、以下の項目において作業した。

(1)材料とその採集

本州、四国、九州、南西諸島のババヤスデ科に含まれるババヤスデ属、アマビコヤスデ属、タカクワヤスデ属、ヤマンバヤスデ属を主な研究対象とした。ヤスデの採集においては、同所的に分布する近縁2種に重きを置いた。分子系統用サンプルは99%エタノールにて、形態観察用は80%エタノールにて、それぞれ固定した。交尾行動観察用のヤスデは生かしたまま研究室に持ち帰った。

(2)分子系統

各集団の代表的な個体についてミトコンドリア CO1, CO2 領域の塩基配列を明らかにし、それに基づいてベイズ法により集団間の系統関係を推定した。

(3)交尾器形態の多様化パターンとその要因

①形質

量的形態データとして、各集団において雌雄の体乾重、交尾器乾重、交尾器距離データ(交尾器の各部位の距離)を測定した。これらに基づいて、雌雄の相対交尾器重、相対雄交尾器長を計算した。主要な交尾器構造を離散形質として扱い、各集団の雌雄において記録した。ババヤスデ属においては、雌雄交尾器に高い頻度で傷がみられたことから、本属においては雌雄交尾器の傷量を測定した。

②形質の祖先状態の復元

雌雄相対交尾器サイズ、雄相対交尾器長、雌雄交尾器離散形質について、系統情報を活用して、形質の祖先状態を復元した。

③交尾器の多様化パターンとその要因

ババヤスデ属のミドリババヤスデ種複合体において、交尾器サイズ(重量)と気象データ(年間平均降雨量、年間平均気温)、緯度経度データ、標高データとの関係を分析した。

ババヤスデ属においては、詳細な雌雄交尾器の各部位の距離データを測定できたことから、それらに基づいた主成分分析により、雌雄交尾器の主要形状変位部位を特定した。

日本産ババヤスデ科を対象に、一般化線形モデルにより、雌雄相対交尾器サイズ、雄相対交尾器長、雌雄交尾器形状において、それぞれに関係する形質を推定した。

(4)体サイズの多様化パターンとその要因

①形質

体サイズ形質としては、体重と体幅(第10背板の横幅)を測定した。

②外部環境要因の影響

ババヤスデ属のミドリババヤスデ種複合体において、体サイズ(体重)と、気象データ(年間平均降雨量、年間平均気温)、緯度経度データ、標高データとの関係を分析した。

アマビコヤスデ属のアマビコヤスデにおいて、熊本県八代市とその隣接地域の標高50m~700m間の16集団のデータを用いて、体サイズ(体幅)の標高との関係を分析した。

③体サイズと近縁種の関係

同所のおよび分布域が重なる近縁種間では、繁殖干渉が体サイズに影響している可能性があるものの、それら種間で体サイズを比較した。

(5)交尾行動の観察

アマビコヤスデ属において、デジタルビデオにより交尾行動を観察した。ビデオ撮影は交尾器部位の拡大と全体像の二通りで行った。

(6)交尾器のかみ合い様式の観察

アマビコヤスデ属において、交尾中の雌雄を液体窒素で凍結し、それを凍結乾燥させた後に、雌雄交尾器のかみ合い状態を観察した。

(7)体サイズと交尾器形態の多様化と機械的隔離の関係

上記の作業の結果を総合して、体サイズと交尾器形態の多様化と機械的隔離の関係について考察した。検討にあたっては、近縁種の同所的分布を生殖的隔離の直接の情報として活用した。

4. 研究成果

(1)交尾器の多様化パターンとその要因

①性的対立を主なメカニズムとする交尾器形態進化

日本産ババヤスデ科を対象に解析を行った。材料の一部であるババヤスデ属では、雌交尾器に発達したジャバラがあり、雌はこれを用いて、生殖口(精子の受け口)を体内に引っ込めることができる。そのため、雄は交尾器を伸ばして、雌生殖口を迫る必要がある。この交尾器のかみ合い様式は、「雌が逃げ、雄が迫る」性的対立の現れと捉えることができ、雌雄交尾器の相対サイズの増大、雄相対交尾器長の増大を招くと予想さ

れた。そこで、これらの形質を応答変数とし、説明変数に雌ジャバラ等を入れて一般化線形モデルによるモデル選択を行ったところ、雌雄交尾器の相対サイズと雄相対交尾器長は雌ジャバラの出現により増大していることが示された。また、ババヤスデ属の雌雄交尾器には、雌ジャバラによる雌体内での複雑な交尾器かみ合いに起因すると思われる交尾器の傷は雌雄で相関していた。これらのことは、雌ジャバラの出現により、「雌が逃げ、雄が追う」性的な拮抗共進化が生じ、その結果、雌雄交尾器の物質的及び傷コストの増大をもたらしていると考えられた。

この性的拮抗共進化は交尾器形状にも影響を与えている可能性がある。そこで、発達したジャバラを持つババヤスデ属において、交尾器の各部位の距離データに基づく主成分分析を行い、交尾器形状の主要変異部位を特定し、それを応答変数とし、ジャバラ等を説明変数として、一般化線形モデルによるモデル選択を行った。その結果、雌雄交尾器の形状進化にもジャバラの影響が見られることが示唆された。

これらの結果は、雌の新規形質であるジャバラにより、雌雄交尾器において性的拮抗共進化が生じ、雌雄交尾器の相対サイズと形状に影響を与えていることを示している。このような例は報告がなく、動物の交尾器研究において、新規性及び一般性の高い成果であると考えられる。

雌雄交尾器形状の主要変異部位は、交尾時に雌雄交尾器が精子の授受のためにタイトにかみ合う部位でもある。よって、雄交尾器主要形状は触覚を通じた雌の選択により多様化している可能性もある。また、雌雄主要変異部位は、精子の授受に関与している部位であることから、精子競争がそれら形状に影響していることも考えられる。このように、複数の性選択メカニズムが同時に雌雄交尾器形態進化に影響している可能性もある。

この成果については、本研究課題の期間中に9回の学会発表を行った(学会発表①~⑧、⑩)。

② 性選択による交尾器サイズ進化

ミドリババヤスデ種複合体において、雌雄交尾器サイズについては、気象データ(年間平均降雨量、年間平均気温)、緯度経度データ、標高データのいずれの影響も検出できなかった。一方、交尾器サイズは雌雄で相関していた。また、同所的2種間で雌雄交尾器サイズは有意に異なっておらず、交尾器サイズへの生殖的形質置換の影響も見られなかった。これらのことから、雌雄交尾器サイズは性選択で多様化していると考えられた。この成果は論文として報告した(雑誌論文⑤ Sota and Tanabe 2010)。

(2) 体サイズと交尾器形態の多様化と機械的隔離の関係

① アマビコヤスデ属における事例

九州のアマビコヤスデ属において、広域に分布する小型のアマビコヤスデ(体長約 3.5cm)から大型の近縁種(体長 4~5.5cm)が少なくとも4回独立に分化していることがわかった。近縁と考えられる大型種は九州、四国、中国地方に複数種存在し、未発見の大型種の存在も予想されることから、これらの地域で体サイズ大型化を伴う多発的な種分化が生じていることが示唆された。このような種分化メカニズムはまだ報告がないと思われる。現段階では、この種分化メカニズムは仮説段階にあり、今後、解析を通じて検証して行きたい。

② ミドリババヤスデ種複合体における事例

分子系統と地理的分布により、ミドリババヤスデ種複合体において本州関西地方と四国東部において多発的な種分化が生じていることを明らかにした。本種複合体においては調査した54産地のうち14産地において、近縁2種が同所的に生息していた。この同所分布を生殖的隔離の直接の情報として活用した。このような狭い地域における多発的な種分化の例は稀であり、発見的価値は高いと考えられる。本種複合体では、研究代表者らにより、体サイズと交尾器サイズによる機械的隔離が報告されている(Tanabe and Sota 2008)ことから、これらの形質の多様化により多発的な種分化が生じていると考えられた。また、体サイズと交尾器サイズの多様化要因として、外部環境要因ではなく、性選択の可能性を示した。これらの結果から、性選択による体サイズと交尾器サイズの多様化が機械的隔離を介して多発的な種分化を引き起こしていると考えられた。このような性選択と機械的隔離の組み合わせによる多発的な種分化の例は報告例がなく、学術的な価値は高いものと評価される。解析においても一般に用いられる種間比較ではなく集団比較を用いており、精度の高い結果が得られている。これらの成果を論文として報告した(雑誌論文⑤ Sota and Tanabe 2010)。

(3) 体サイズの多様化パターンとその要因

① 種内における体サイズと標高の関係

アマビコヤスデにおける熊本県の集団間の解析からは、体サイズ(体幅)と標高との間には有意な関係は見出せなかった。アマビコヤスデは土中に生息するため、標高差による気温差の影響を受けにくいのかもしれない。

② 性選択による体サイズ多様化

ミドリババヤスデ種複合体において、雌雄体サイズ(体重)については、気象データ(年間平均降雨量、年間平均気温)、緯度経度データ、標高データのいずれの影響も検出できなかった。一方、体サイズは雌雄で相関していた。また、同所的2種間で体サイズは有意に異なっておらず、

生殖的形質置換の影響も見られなかった。これらのことから、交尾器サイズは性選択で多様化していると考えられた。この成果は論文として報告した(雑誌論文⑤ Sota and Tanabe 2010)。

参考文献

Tanabe T. and Sota T., Complex copulatory behavior and the proximate effect of genital and body size differences on mechanical reproductive isolation in the millipede genus *Parafontaria*. *The American Naturalist*, 2008, 171 (5), 692-699.

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計6件)

- ① Shimizu N., Kuwahara Y., Yakumar R. and Tanabe T., n-Hexyl Laurate and Fourteen Related Fatty Acid Esters: New Secretory Compounds from the Julid Millipede, *Anaulaciulus* sp. *Journal of Chemical Ecology*, 査読有, 2012, 38 (1), 23-28.
- ② Korszós Z., Nakamura Y. and Tanabe T., Two new millipede species of the genus *Riukiaria* (Diplopoda, Polydesmida, Xystodesmidae) endemic to the Ryukyu Archipelago, Japan. *Zootaxa*, 査読有, 2011, No. 2877, 55-68.
- ③ Kuwahara Y., Shimizu N. and Tanabe T., Release of Hydrogen Cyanide via a Post-secretion Schotten-Baumann Reaction in Defensive Fluids of Polydesmoid Millipedes. *Journal of Chemical Ecology*, 査読有, 2011, 37 (3), 232-238.
- ④ Kudo S., Akagi Y., Hiraoka S., Tanabe T. and Morimoto G., Exclusive Male Egg Care and Determinants of Brooding Success in a Millipede. *Ethology*, 2010, 査読有, 117 (1), 19-27.
- ⑤ Sota T. and Tanabe T., Multiple speciation events in an arthropod with divergent evolution in sexual morphology. *Proceedings of the Royal Society B*, 査読有, 2010, 277 (1682), 689-696.
- ⑥ Kudo S., Koshio C. and Tanabe T., Male egg-brooding in a millipede, *Yamasinaium noduligerum*. *Entomological Science*, 査読有, 2009, 12 (3), 346-347.

[学会発表] (計10件)

- ① 田辺 力・曾田貞滋. ヤスデ類交尾器における複雑な雌雄間共進化. Joint Meeting of the 59th Annual Meeting of ESJ and the 5th Eafes International Congress, 自由集会「道具としての「形態測定学」: 量的 phenotyping の活用

法」, 2012. 3. 17, 龍谷大学 (大津)

- ② 田辺 力・曾田貞滋. ヤスデ類交尾器における複雑な雌雄間共進化. 第27回個体群生態学会大会, 企画シンポジウム「形態測定学と生態学の融合: 生物進化を考えるインターフェイス」, 2011. 10. 16, 岡山大学 (岡山)
- ③ 田辺 力・曾田貞滋. ヤスデ類の交尾器進化に働く複数のメカニズム. 日本蜘蛛学会第43回大会, 2011. 8. 27, 鳥取大学 (鳥取)
- ④ 田辺 力・曾田貞滋. ヤスデ類における性的軍拡競走による交尾器進化. 日本応用動物昆虫学会第55回大会小集会「闘争と選好性が織りなす世界: 新たな研究展開」, 2011. 3. 28, 九州大学 (福岡)
- ⑤ 田辺 力・曾田貞滋. ヤスデ類における性的軍拡競走による交尾器進化. 日本生態学会第58回大会, 2011. 3. 11, 札幌コンベンションセンター (札幌)
- ⑥ 田辺 力・曾田貞滋. ババヤスデ属における性的軍拡競走による交尾器形態進化. 日本動物行動学会第29回大会, 2010. 11. 20~21, 沖縄県男女共同参画センター (那覇)
- ⑦ 田辺 力・曾田貞滋. ババヤスデ属における性的軍拡競走による交尾器進化. 日本蜘蛛学会第42回大会, 2010. 8. 21, 東京環境工科専門学校 (東京)
- ⑧ 田辺 力・曾田貞滋. ヤスデ類交尾器における複雑な雌雄共進化パターン. 日本生態学会第57回大会, 2010. 3. 17, 東京大学 (東京)
- ⑨ 桑原保正・清水伸泰・葉丸亮太・田辺 力. フジヤスデ属種 *Anaulaciulus* sp からラウリン酸 n-ヘキシルを主成分とするワックスの同定. 第21回日本環境動物昆虫学会年次大会, 2009. 11. 14, 大阪青山大学 (大阪)
- ⑩ 田辺 力・曾田貞滋. 交尾器への機能依存的な性選択の影響: ババヤスデ属の例. 日本蜘蛛学会第41回大会, 2009. 8. 23, 宮城学院女子大学 (仙台)

[図書] (計2件)

- ① 鳥取県自然環境調査研究会(編)、蛍光社、レッドデータブック鳥取 改訂版、鳥取県の絶滅のおそれのある野生動植物、2012、p. 136. (クビオビヤスデの箇所を、田辺 力、鶴崎展巨で担当)
- ② 小池啓一、小野展嗣、町田龍一郎、田辺 力、小学館、小学館の図鑑・NEO POCKET 昆虫、2010、pp. 181-183.

6. 研究組織

(1) 研究代表者

田邊 力 (TANABE TSUTOMU)
熊本大学・教育学部・准教授
研究者番号: 30372220

(2) 研究分担者
()

研究者番号 :

(3) 連携研究者
()

研究者番号 :

(4) 研究協力者
曾田 貞滋 (SOTA TEIJI)
京都大学・理学研究科・教授
研究者番号 : 00192625