

令和元年9月5日現在

機関番号：17401

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2016～2018

課題番号：16K07482

研究課題名(和文) ヤスデ類における種分化プロセスを通じた警告色のミュラー型擬態の進化機構の解明

研究課題名(英文) Evolutionary mechanisms of Mullerian mimicry in millipedes through speciation process

研究代表者

田邊 力 (Tanabe, Tsutomu)

熊本大学・大学院先端科学研究部(理)・教授

研究者番号：30372220

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)：ババヤスデ属ミドリババヤスデ種複合体とアマビコヤスデ属の間で、灰色の警告色ミュラー型擬態環と思われる例を確認した。ミドリババヤスデ種複合体では、灰色擬態環からオレンジや灰とオレンジの中間色へと移行していると考えられる系列も確認された。鳥類捕食者へ警告効果において、灰色はオレンジや中間色よりも高いと推定された。ヤスデ類へのハエ類の捕食寄生圧は灰色のヤスデ種に偏っていた。灰色擬態環は、鳥類捕食圧とハエ捕食寄生圧のバランスで形成されるのかもしれない。ミドリババヤスデ種複合体で生じている体サイズと交尾器サイズの多様化に起因する多発的種分化は、この体色進化を促進していると考えられた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究は、今までほとんど解明されていなかった、ミュラー型擬態の形成条件の一つを示した点で注目される。ある体色への選択圧の方向が、捕食/寄生者により異なる場合、その兼ね合いにより、ミュラー型擬態環の成立が決まることを野外の生物で示唆することができた。この成果は、警告色の擬態研究のみならず、体色の進化研究一般に対して、インパクトを持つものと期待される。

研究成果の概要(英文)：A possible Mullerian mimicry ring for gray aposematic body color was found between two groups of millipedes of the family Xysotdesmidae in Japan, the Parafontaria tonominea species complex and Riukiaria millipedes. Moreover, possible deviations from the gray mimicry ring to orange or intermediate color between gray and orange morphs were found for some species of the Parafontaria tonominea species complex. Analyses suggested that the gray morph has higher aposematic function than the orange or intermediate morphs, whereas the gray morph was highly attacked by parasitoid flies. The formation of the gray mimicry ring seems to be affected by the balance between the two selective pressures of opposite direction. Multiple speciation events occurred in the Parafontaria tonominea species complex due to divergence of body and genital sizes may promote this body color evolution.

研究分野：進化生態学

キーワード：擬態 警告色 ヤスデ ハエ

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

1. 研究開始当初の背景

警告色を持つ複数の種が類似した体色に収斂するミュー型擬態環は、毒を持つ生物で常に観られる訳ではなく、その形成については何らかの条件が必要であると考えられる。しかしながら、その条件については、ほとんど説明されていなかった。

研究対象の日本産ババヤスデ科のババヤスデ属ミドリババヤスデ種複合体とアマビコヤスデ属は、両者の分布域が重なる東海から九州までの地域において、似た灰色の体色を呈している。これらヤスデ類は青酸系の毒を分泌することから、この体色の類似はミュー型擬態環と考えられた。さらに、ミドリババヤスデ種複合体においては、灰色、オレンジ、それらの中間色の種があり、ミトコンドリア COI-COII 及び核 EF1 領域のシーケンスに基づく系統樹を用いた祖先状態復元から、灰色擬態環からオレンジもしくは中間色への移行が推定されていた。このようなミュー型擬態環から他の体色への移行は過去に報告例がなかった。また、ミドリババヤスデ種複合体では、交尾器と体サイズの多様化に起因する多発的種分化が生じており (Sota and Tanabe 2010) これが体色の多様化を通じて、擬態環の形成と消失に関与していると考えられた。この擬態環の形成と消失のセット、及び多発的な種分化が同時にみられるミドリババヤスデ種複合体に着目することで、ミュー型擬態の形成条件を解明できると期待された。

2. 研究の目的

本研究の目的は、ミュー型擬態環の形成と消失が観られるミドリババヤスデ種複合体を対象に、捕食圧と種分化の影響を複合的に解析し、ミュー型擬態環の形成条件を明らかにすることである。

3. 研究の方法

(1) 対象ヤスデ類

日本に産するババヤスデ科のババヤスデ属、アマビコヤスデ属を主な対象とした。

(2) 解析用サンプルの採集

対象ヤスデ類を野外で採集し、活かして持ち帰り、以下の解析のサンプルとした。

(3) ヤスデ類の体色分布

所有のヤスデ類の生体写真に新たに採集で得られたヤスデ類の体色情報を加えて、対象ヤスデ類の体色の分布を明らかにした。

(4) ヤスデ類の体色進化パターンの推定

対象ヤスデ類の体色進化パターンの推定精度を上げるために、既知種の 90%ほどをカバーする 103 集団について DNA を抽出し、それをもとに RAD-seq 解析を業者に委託し、得られたシーケンスに基づいて集団・種間の系統解析を行った。その系統関係に基づいて、ヤスデ類の体色進化パターンを推定した。

(5) ヤスデ類の捕食者推定のためのクレイモデル野外実験

ヤスデ類の捕食者を推定するために、灰とオレンジのヤスデ型クレイモデルを野外に設置し、捕食者がモデルを誤って攻撃した際に残る捕食痕から、捕食者を推定した。実験は、2016 年に奈良県宇陀市、桜井市、京都府南丹市にて実施した。

(6) 体色解析によるヤスデ類の警告色のミュー型擬態環の証明

ヤスデの体色が鳥類捕食者に対して警告機能を持つことを証明するために、ヤスデとヤスデの生息環境の背景オブジェクト (落ち葉等) の反射波形のコントラストを鳥類の視覚モデルを組み込んだ JND 解析で、ヤスデ類 80 集団について評価した。解析結果の解釈では、ヤスデと背景オブジェクトの反射波形コントラストが高いほど、より鳥類への警告効果が高いと認識した。

(7) ハエ類のヤスデ体色モルフ間の寄生率解析

研究の過程で、ハエ類のヤスデへの捕食寄生が確認された。ハエの寄生がヤスデの体色進化に与える影響を明らかにするために、野外で採集したヤスデに産み付けられたハエ卵の情報から、ヤスデ体色モルフ (灰色、オレンジ、それらの中間色) 間でハエ寄生率の差を解析した。

4. 研究成果

(1) ヤスデ類の体色分布

ミドリババヤスデ種複合体では、灰色の種が東北から九州まで、オレンジの種が関東から関西まで、それらの中間色の種が関東から九州まで飛び飛びに分布している。アマビコヤスデ属では、東海地方から九州までは全て灰色の種、南西諸島では、灰色、黄色、オレンジ、深緑、山吹色の各色の種が分布している。よって、ババヤスデ属とアマビコヤスデ属の分布が重なる東海地方から九州までの地域で、両者に灰の体色が見られる。

(2) ヤスデ類の体色進化パターンの推定

RAD-seq シーケンスによる集団間系統樹に基づく祖先状態復元から、ミドリババヤスデ種複合体では、灰色擬態環からオレンジもしくは中間色への移行が独立に数回生じていることが推定された。

(3) ヤスデ類の捕食者推定のためのクレイモデル野外実験

クレイモデルにつけられた捕食痕から、昼間の主な捕食者は鳥類、夜間の主な捕食者はモグラ類と推定された。ヤスデの体色進化に影響を与えるのは昼間に捕食活動を行う鳥類と考えられた。

(6) 体色解析によるヤスデ類の警告色の解析及びミユラー型擬態環の証明

ヤスデ類の体色と生息環境の背景オブジェクトの JND 解析から、ヤスデ類の灰、オレンジ、中間色のいずれも、鳥類に対して警告色として機能しうることが示唆された。この結果は、ミドリババヤスデ種複合体とアマビコヤスデ属との灰色の体色の類似がミユラー型擬態環であることを示唆している。さらに、鳥類への警告機能は、灰、中間色、オレンジの順に強いことも示唆された。

(5) ハエ類のヤスデ体色モルフ間の寄生率解析

GLMM 解析により、ミドリババヤスデ種複合体において、ハエはオレンジと中間色のヤスデ種よりも、灰色のヤスデ種に有意に偏って寄生することが示された。

(6) 総合検討

上記の結果から、ミドリババヤスデ種複合体の三つのカラーモルフ、灰、中間色、オレンジの間では、鳥類への警告機能は、灰 > 中間色 > オレンジの順に高く、一方で、ハエの寄生は、灰 > 中間色 > オレンジの順に高いと推定された。よって、鳥類の捕食とハエ類の寄生は、ヤスデの体色に対して、お互いに逆方向の選択圧としてはたらくと考えられた。ヤスデにおいては、対鳥類捕食をとれば灰色が有利となり、対ハエ寄生をとればオレンジが有意となる、トレードオフの状況にあると考えられた。ミドリババヤスデ種複合体での、灰色擬態環から灰もしくはオレンジへの移行には、このトレードオフが関与しているのかもしれない。

本研究の結果は、特定の警告色に別方向の選択圧がかかる状況では、ミユラー型擬態環の形成は、その別方向の選択圧の間のトレードオフに依存することを示唆している。また、ミドリババヤスデ種複合体での交尾器と体サイズの多様化に起因する多発的種分化 (Sota and Tanabe 2010) は、体色の多様化促進を通じて、擬態環の形成と消失に関与している可能性がある。

< 引用文献 >

Sota T. and Tanabe T. (2010), Multiple speciation events in an arthropod with divergent evolution in sexual morphology. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 277 (1682), 689–696.

5 . 主な発表論文等

[雑誌論文] (計 5 件)

Kuwahara Y., Tanabe T., and Asano Y. (2017) Changes in defense allomone compositions of *Eutrichodesmus elegans* and *Eutrichodesmus armatus* (Polydesmida: Haplodesmidae) during different stages of their life cycles. *Applied Entomology and Zoology*, 52: 305–312. DOI 10.1007/s13355-017-0478-z (査読有)

Kuwahara Y., Morita M., Ichiki Y., Tanabe T., and Asano Y. (2017) 1-Phenyl-2-pentanone and methyl salicylate: new defense allomone components and their content shift during ontogenetic development of the millipede *Nedyopus tambanus mangaesinus* (Polydesmida: Paradoxosomatidae). *Applied Entomology and Zoology*, 52(3): 447–455. DOI 10.1007/s13355-017-0496-x (査読有)

Kuwahara Y., Tanabe T. and Asano Y. (2017) Defensive allomone components of an unidentified myrmecophilous millipede in the genus *Ampelodesmus* (“hagayasude” in Japanese) [Polydesmida: Pyrogodesmidae]. *Japanese Journal of Environmental Entomology and Zoology*, 28(2): 55–62. (査読有)

Kuwahara Y., Tanabe T. and Asano Y. (2017) Defensive allomone components of the millipede *Cryptocorpha kumamotoensis* (Murakami, 1966) [Polydesmida: Pyrogodesmidae] and two related *Cryptocorpha* spp. *Japanese Journal of Environmental Entomology and Zoology*, 28(2): 63–70. (査読有)

Yamaguchi T., Nuylert A., Ina A., Tanabe T., and Asano Y. (2018) Hydroxynitrile lyases from cyanogenic millipedes: molecular cloning, heterologous expression, and whole-cell biocatalysis

〔学会発表〕(計9件)

- ①桑原保正・田辺 力・浅野泰久(2016). 3-β-Methoxy-5-cholestene: オビヤスデ目ヤスデで普遍的に分布. 日本農芸化学会 2016 年度大会, 3 月, 札幌.
- ②田辺 力・本間 淳・持田浩治・P. Marek・曾田貞滋・桑原保正(2016). ヤスデ類における種分化とミュラー型擬態を含む警告色の多様化. 日本生態学会第 63 回大会, 3 月, 仙台.
- ③桑原保正・山口拓也・市来弥生・田辺 力・浅野泰久(2017). 過酸化水素; オビヤスデ目ヤスデの新規防御物質. 日本農芸化学会 2017 年度大会, 3 月, 京都.
- ④田辺 力・本間 淳・持田浩治・松井久実・P. Marek・曾田貞滋・桑原保正(2017). ヤスデ類におけるミュラー型擬態を含む警告色の多様化. 日本生態学会第 64 回大会 3 月, 東京.
- ⑤Kuwahara Y., Yamaguchi T., Ichiki Y., Tanabe T., and Asano Y. (2017). Hydrogen peroxide as a new defensive compound among “benzoyl cyanide” producing Polydesmida. The Joint meeting of the 33rd annual meeting of the ISCE and the 9th meeting of the APACE. 8 月, 京都.
- ⑥Tanabe, T., Honma A., Mochida K., Matsui K., Marek P., Sota T., and Kuwahara Y. (2017). Müllerian mimicry in Japanese xystodesmid millipedes. 17th international Congress of Myriapodology. Tropical Natural History, Supplement 5, p 18. 7 月, タイ、クラビー.
- ⑦山口拓也・伊奈隆年・田辺 力・浅野泰久(2017). ヤスデ由来ヒドロキシニトリルリアーゼの探索と異種発現系の確立 2017 年度生命科学系学会合同年次大会. 12 月, 神戸.
- ⑧田辺 力・本間 淳・持田浩治・Marek, P. ・曾田貞滋・松井久実・桑原保正(2018). ヤスデ類におけるミュラー型擬態を含む体色の多様化. 日本生態学会第 65 回大会, 3 月, 札幌.
- ⑨田辺 力・本間 淳・持田浩治・曾田貞滋・Marek, P. ・松井久実・桑原保正(2019). ヤスデ類における警告色のミュラー型擬態. 日本生態学会第 66 回大会, 3 月, 神戸.

〔図書〕(計0件)

〔産業財産権〕

出願状況(計0件)

なし

取得状況(計1件)

名称: 小動物表面の反射測定に用いるプローブ補助器具

発明者: 田邊 力

権利者: 国立大学法人 熊本大学

種類: 実用新案

番号: 登録第 3218856 号

取得年: 2018 年

国内外の別: 国内

〔その他〕

ホームページ等

なし

6. 研究組織

(1)研究分担者

なし

(2)研究協力者

研究協力者氏名: 本間 淳

ローマ字氏名: (HONMA, Atsushi)

研究協力者氏名: 持田 浩治

ローマ字氏名: (MOCHIDA, Koji)

研究協力者氏名：曾田 貞滋

ローマ字氏名：(SOTA, Teiji)

研究協力者氏名：Paul E. MAREK

ローマ字氏名：(Paul E. MAREK)

研究協力者氏名：桑原保正

ローマ字氏名：(KUWAHARA, Yasumasa)

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。