

## 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 4 月 10 日現在

機関番号：22604

研究種目：基盤研究（C）

研究期間：2009～2011

課題番号：21570099

研究課題名（和文） カワトンボ類の交尾器の左右非対称性：その機能と進化パターン

研究課題名（英文） Asymmetric male genitalia in calopterygid damselflies:  
their function and evolutionary patterns

研究代表者

林 文男（HAYASHI FUMIO）

首都大学東京・理工学研究科・准教授

研究者番号：40212154

研究成果の概要（和文）：カワトンボ科のトンボ類において、ある種のオスは非対称な交尾器を持っていたが、他の種の交尾器は左右対称であった。左右非対称な交尾器をもつ種では、左側の側突起がよく突出し、右側のは折りたたまれる傾向があった。この側突起は、メスの体内にある精子貯蔵器官からオスが精子を掻き出すために用いる器官である。カワトンボ科全体の分子系統樹上で、オスの交尾器の左右非対称性は、1回だけ生じ、そのグループ内で、メスの精子貯蔵様式に対応して、さらに非対称性の著しい種が出現したことが明らかとなった。

研究成果の概要（英文）：Males of some calopterygid damselfly species (Odonata) have asymmetric genitalia in which the left lateral-process is protruded more than the right process, but those of other species have symmetric genitalia. The function of the lateral-processes is removal of rival sperm from the female spermathecal ducts, which are Y-shaped and placed at the deep part of the female sperm storage organ. On the molecular phylogeny of the family Calopterygidae based on 16S rRNA, asymmetric male genitalia appeared once (all left-handed) and after that the degree of asymmetry changed depending on the female sperm storage tactics.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2009年度	1,900,000	570,000	2,470,000
2010年度	1,400,000	420,000	1,820,000
2011年度	500,000	150,000	650,000
年度			
年度			
総計	3,800,000	1,140,000	4,940,000

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：進化，精子競争，配偶行動

## 1. 研究開始当初の背景

多様に分化した昆虫類を各分類群に区別し、それらの系統関係を推定するために、交尾器の形態が古くから重要視されてきた。そこには、交尾器の形態が配偶行動と直接関連

する（形態差が交尾の不成立を引き起こす）ため、生殖的隔離（種分化）と結びつくという背景がある。近年になって、交尾器の急速な多様化には、雌雄の繁殖上の利益の差異に基づいた性選択（精子競争と配偶者選択）が寄与することが明らかになってきた。カワト

ンボ類は、交尾のとき、オスが他のオスの精子の掻き出し（精子置換）を行うことから、そのような交尾器の進化と性選択の関連を調べる上で、もっとも有名な研究材料となっている。

しかし、カワトンボ類のオスの交尾器の各部分の機能についての実証的研究は我々の行った交尾器の外科的部分切除による実験が初めてであった（2008年に出版）。それによって、オスの交尾器の反転部がメスの精子貯蔵器官である交尾囊の精子を掻き出し、左右の側突起が受精囊の精子を掻き出すことが確認された。さらに、ミヤマカワトンボでは、左右の受精囊のうち、左の受精囊の精子が掻き出されていることは多いが、右の受精囊の精子のみが掻き出されていることはなかった。つまり、ミヤマカワトンボにおける精子の掻き出しは左利きであると考えられた。実際に、オスの交尾器の左側の側突起のみを切除すると、もはや受精囊の精子を掻き出すことができなくなるが、右側の側突起のみを切除しても受精囊の精子の掻き出しは可能である（未発表）。

2008年夏に、カワトンボ類の別の種であるハグロトンボのオスの交尾器を観察する機会があり、交尾器が著しく歪んでいることに気づいた。先のミヤマカワトンボの研究では、オスの交尾器は左右に少しずれている程度であったが、ハグロトンボでは形態そのものが左右非対称である。また、カワトンボという種では左右のずれは見られない。カワトンボ類でのオスの交尾器の左右非対称性についてはこれまでまったく知られていなかった。

そこで、本研究では、カワトンボ類の交尾器の左右非対称性の進化に焦点をあてることにした。

## 2. 研究の目的

日本には、カワトンボ、オオカワトンボ、クロイワカワトンボ、ハグロトンボ、リュウキュウハグロトンボ、アオハダトンボ、ミヤマカワトンボという7種のカワトンボ科が分布する。それらのオスの交尾器の形態的比較を行うとともに、メスの精子貯蔵機能を調べ、それとオスの交尾器の左右非対称性の程度の関連を明らかにする。さらに、外国産のカワトンボ科の種についても同様の調査を行い、分子系統樹を作成して、交尾器の左右性の進化の道筋を明らかにする。これらの結果を、雌雄の拮抗的共進化のモデルから考察する。

## 3. 研究の方法

2009年度：日本産については、カワトン

ボ、オオカワトンボ、クロイワカワトンボ、ミヤマカワトンボ、アオハダトンボ、ハグロトンボ、リュウキュウハグロトンボの7種について、羽化直後の個体、未成熟個体、成熟個体でオス交尾器の形態観察を行う。それに基づいて、日齢に伴う形態変化があるかどうかを検討する。同時に多数の個体を検討することによって個体差の検出も行なう（もし左右非対称性がある場合に、個体によって右向きと左向きがあるかも知れない）。ハグロトンボについては、2008年夏の予備的調査で顕著な非対称性が存在することがわかったが、これは東京都日の出町個体群のみの結果である。他の個体群についても、オスの交尾器の左右対称性を調べ、個体群間差や地域差があるかどうかを明らかにする。

オスの交尾器の非対称性と関連があると推定されるメスの精子貯蔵器官（交尾囊と受精囊）の構造を調べる。もし、メスの受精囊の形態と関連があれば、それはメスの精子貯蔵パターンの変化によってオスの交尾器の形態変化が生じたことになる。

外国産については、中国とメキシコにおいて野外調査を行い、同様のデータを収集する。

2010年度：日本産の種についてさらにデータを追加するとともに、外国産の種に関して、北アメリカ産のカワトンボ類の野外調査を行う。

2011年度：外国産のカワトンボ類の調査を行うために、ベトナムと中国に行く。これまでに得られた標本からDNAを抽出し、カワトンボ科の分子系統樹を作製する。その系統樹上で、オス交尾器の左右性の進化パターン（左右性の起源とその変化回数など）を考察する。また、メスの貯精特性（精子を交尾囊と受精囊でどれくらい貯えているか）とオス交尾器の左右非対称性の関連性を検討する。これらの結果から、雌雄の拮抗的共進化について考察する。

## 4. 研究成果

日本産全種（カワトンボ、オオカワトンボ、クロイワカワトンボ、アオハダトンボ、ミヤマカワトンボ、ハグロトンボ、リュウキュウハグロトンボの7種）に関して、未熟個体と成熟個体のオス交尾器の形態を詳細に比較した。カワトンボ、オオカワトンボ、クロイワカワトンボでは交尾器の形態は左右対称であったが、アオハダトンボではやや左右非対称、ミヤマカワトンボ、ハグロトンボ、リュウキュウハグロトンボでは著しく左右非対称であった。非対称性は成熟個体で顕著になる傾向が認められた。ミヤマカワトンボとハグロトンボでは、実際に交尾器の側突起の

切除を行うと、左側を切除したときにメスの受精嚢内の精子をまったく掻き出せなくなった。つまり、左側がよく発達して機能的であることがわかった。メスの受精嚢は上記の順でよく発達していた。メスの受精嚢の発達具合（より奥に精子を貯える）とオス交尾器の左右非対称性の程度には強い相関があった。より奥の精子を掻き出すためには、左右非対称な交尾器が必要であると考えられた。

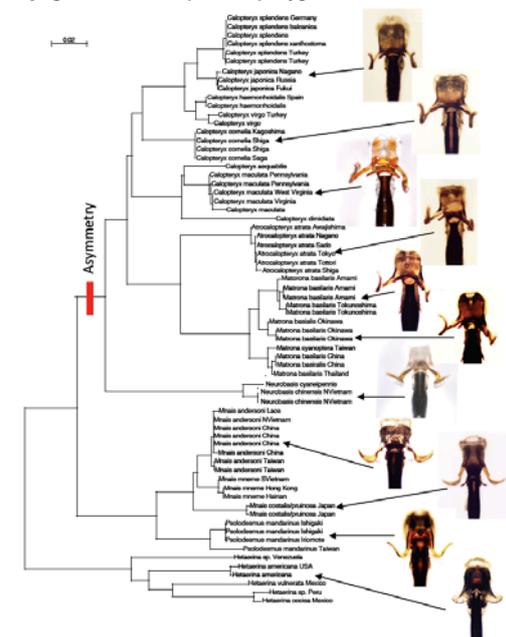
外国産種であるメキシコ産 *Hetaerina* spp., 北アメリカ産 *Calopteryx maculata*, 中国産 *Mnais andersoni*, ベトナム産 *Neurobasis chinensis* についても同様の測定を行なった。中国産 *Mnais andersoni* では、メスの受精嚢が複雑な構造となっていたが、オスの交尾器は左右対称であった（メスの精子貯蔵特性に関しては今後の課題である）。他の種については、日本産と全く同様の傾向が認められた。

これらの結果をDNAの塩基配列に基づく系統樹上に示すと（右図）、左右対称な交尾器が祖先形であり、左右非対称性は1回だけの起源に基づいていた。しかし、非対称性には種ごとに程度の差があり（やや非対称な種から顕著に非対称な種まで）、メスの精子の貯蔵様式との相関が認められた。つまり、メスが奥の方へ精子を多く貯める種ほど、オス交尾器の左右非対称性の程度が大きくなっていった（左のみが機能する）。オスにとっては、右側の受精嚢内の精子は掻き出せないが、左側の受精嚢を掻き出せるように左右非対称になっていると考えられた（左右対称ではどちらの受精嚢の精子も掻き出せない）。このようなオス交尾器の変化は、雌雄の拮抗的共進化としてとらえることが可能である。つまり、メスは精子を掻き出されないように奥へ多くの精子を貯蔵し、オスはできる限り多くの精子を掻き出せるように非対称性を獲得したという考えである。これについては、今後の実験的証明が必要である。また、調べた限りにおいて、左右非対称性種では、常に左側が発達していた。逆のパターンがないのかどうかさらに広範に調べる必要がある。

成果をもう一度まとめ直すと以下のようになる。カワトンボ科のトンボ類において、ある種のオスは非対称な交尾器を持っていたが、他の種の交尾器は左右対称であった。左右非対称な交尾器をもつ種では、左側の側突起がよく突出し、右側のものは折りたたまれる傾向があった。この側突起は、メスの体内にある精子貯蔵器官からオスが精子を掻き出すために用いる器官である。メスは、精子をY字状になった受精嚢という器官に貯えるが、オスは、通常、左側の側突起で左側の受精嚢内から、右側の側突起で右側の受精嚢内から精子を掻き出す。しかし、同時には側突起を使えない。本研究では、オスの交尾器の左右非対称性の程度と、メスの受精嚢の発

達の程度を比較した。その結果、メスが受精嚢に多くの精子を貯える種ほど、オスの交尾器の左右非対称性が大きくなる傾向があった。つまり、Y字状の受精嚢に多くの精子が貯えられると、手前のスペースが小さくなり、両方の側突起が使えなくなる。そのとき、右側の側突起が折りたたまれた状態だと、左側の側突起で左側の受精嚢内の精子を掻き出す事ができる。両方の受精嚢から精子を掻き出せないより、片方だけでも精子を掻き出した方がオスの繁殖成功度が高くなり、オスの非対称な交尾器が進化したと考えられる。カワトンボ科全体の分子系統樹上で、オスの交尾器の左右非対称性は、1回だけ生じ、そのグループ内で、さらに非対称な種が出現したことが明らかとなった。

Phylogenetic relationships in Calopterygidae based on 16S rRNA



## 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1件）

（1）Tschiya, K. and Hayashi, F. (2010) Factors affecting sperm quality before and after mating of calopterygid damselflies. *PLoS ONE* 5: e9904.

〔学会発表〕（計5件）

（1）林 文男 (2009) カワトンボ類における左右非対称な精子掻き出し器官の進化. 日本生態学会第56回大会（盛岡）.

(2) 土屋香織・林 文男 (2009) ミヤマカワトンボ のオスによる左利きの精子掻き出し行動. 日本生態学会第 56 回大会 (盛岡).

(3) Tsuchiya, K. and Hayashi, F. (2009) Left-handed sperm removal by male calopterygid damselflies (Odonata). The 10th International Congress of Ecology. (Brisbane, Australia).

(4) 林 文男 (2011) 雌雄の拮抗的共進化 : カワトンボ類の精子の掻き出しは左利き? 第 17 回つくば進化生態学セミナー (筑波).

(5) Hayashi, F. (2012) Structure and function of the asymmetric male genitalia of the damselfly *Neurobasis chinensis*. 59th Annual Meeting of Ecological Society of Japan/5th East Asian Federation of Ecological Societies International Congress (Otsu).

[図書] (計 0 件)

[産業財産権]

○出願状況 (計 0 件)

○取得状況 (計 0 件)

[その他]

なし

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

林 文男 (HAYASHI FUMIO)

首都大学東京・理工学研究科・准教授

研究者番号 : 40212154

### (2) 研究分担者

なし

### (3) 連携研究者

なし