

## 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 25 年 5 月 31 日現在

機関番号：15101

研究種目：基盤研究（C）

研究期間：2010～2012

課題番号：22570092

研究課題名（和文）アカサビザトウムシ種複合体における環状重複をともなう色斑と核型の著しい地理的分化

研究課題名（英文）Extensive geographic variation of karyotypes and coloration in *Gagrellula ferruginea* species complex (Arachnida: Opiliones) accompanying circular overlaps

研究代表者：鶴崎 展巨（TSURUSAKI NOBUO）

鳥取大学・地域学部・教授

研究者番号：00183872

研究成果の概要（和文）：アカサビザトウムシ *Gagrellula ferruginea*（クモガタ綱ザトウムシ目）では、これまでに2カ所（長野県北アルプス周辺と香川県讃岐山地）で環状重複とみられる現象が生じている。これら両地域で染色体や色斑の調査を進め、両地域でのその様相の詳細を追跡した。北アルプスの同所的集団では相互に数も核型も大きく異なる。両者の交配前生殖隔離機構が不完全で、繁殖干渉により同所的になれない可能性が高い。讃岐山地では同所的集団は竜王山山頂付近のごく狭い範囲に限定されており、周辺はすべて  $2n=12$  の集団で固められていることがわかった。

研究成果の概要（英文）：A Japanese harvestman *Gagrellula ferruginea* (Sclerosomatidae: Gagrellinae) shows circular overlaps at two different areas: (1) northwestern part of Chubu District along the Hida Mountains where two geographic races recognized by color, Hokuriku Race and Kanto Race, meet and make a narrow zone of overlap and (2) northeastern part of Shikoku Island (the Sanuki Mountains) where two forms representing both ends ( $2n=12$  and  $20$ ) of a chain of chromosomal races ( $2n = 12/14/16/18/20$ ) coexist without any indication of hybridization. We surveyed these circular overlaps of *Gagrellula ferruginea* in detail.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2010 年度	1,800,000	540,000	2,340,000
2011 年度	1,000,000	300,000	1,300,000
2012 年度	800,000	240,000	1,040,000
年度			
年度			
総計	3,600,000	1,080,000	4,680,000

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，輪状種，核型分化，環状重複，ザトウムシ目，地理的変異，染色体，B染色体

## 1. 研究開始当初の背景

核型変異が種分化に果たす役割については長年さまざまな議論があるが、染色体の変異が種分化に直結することを明示した研究例は乏しい (Coyne & Orr 2004)。染色体数の変化をもたらす染色体再配列としてはロバートソン型相互転座 (動原体を末端にもつ 2本の非同相染色体の動原体付近での融合、またはその逆) が一般的であるが、その場合 1回の転座で変わる染色体数は 2 倍体生物では 2 本である。染色体数が 2 本しか異ならない 2 集団が接触するとそこには、染色体数が奇数で核型がヘテロ接合の個体を含む集団 (交雑帯) が出現する。このような染色体交雑帯ではヘテロ接合核型個体は減数分裂時の染色体不分離のため、程度はさまざまだが、常に適応度が下がる。しかし、このヘテロ接合核型個体が出現するかぎり、両集団間の交雑帯を介しての遺伝子交流は妨げられない。ヘテロ接合核型個体が両ホモ接合核型個体のいずれかと交配すれば適応度の低下の問題は直ちに解消するためである。

しかし、このような染色体数の変化が連続し、染色体数の差が 2 本から、4 本、6 本、8 本と拡大したあとで両端が接触して出現した染色体交雑帯では染色体の不分離率は急増する (Gorlov & Tsurusaki 2000b)。よって、数の差が一定規模以上になった両端の 2 集団が出合う機会があれば、両者間にはもはや生殖隔離が成立し、事実上、別種としてふるまうということがありえる。

これに該当すると思われる事例が、近年アカサビザトウムシ *Gagrellula ferruginea* (クモガタ綱ザトウムシ目) で複数見つかった。一つは香川県讃岐山地で、ここでは西からのびた  $2n=12$  の系統と、東から西に向かって  $2n=16 \rightarrow 18 \rightarrow 20$  と急激に数を増大させてきた系統が出合い、 $2n=12$  と  $20$  の同所的集団が見ついている。 $2n=12$  集団は瀬戸内海をはさんで対岸の岡山県西部、 $2n=16$  集団は兵庫県にも分布するが、これらは岡山県東部の  $2n=14$  の集団とそれぞれ交雑帯を形成して連続するので、香川県での分布の重なりは環状重複と解釈できる。また長野県北アルプス山麓沿いでは色斑の異なる北陸型 ( $n=12$ ) と、関東型 ( $2n=16$ ) が同所的となる。両者の色斑はその南に分布する近畿型と東海型を仲介してその変異は連続的である。また、同所的集団では染色体数は最小で 4 本しか異ならないが、両者はその南方の木曾谷周辺を一周して  $2n=12, 10, 12, 14$  と一度染色体数を減

小さくしてから連続しているようで、核型は大きく異なる。

このような環状重複は、北極周縁に生息するセグロカモメやヒマラヤ周辺を經由してシベリアで同所的となるヤナギムシクイ (Price 2007) など知られるが例は少なく、しかも本種のように染色体数変異が関与しているケースは未知である。それが同一種内で複数例見つかる点でアカサビザトウムシは特異である。

## 2. 研究の目的

本研究は、これらの環境重複がみられる地域を中心にアカサビザトウムシの染色体分化と交雑帯の位置のいっそうの特定をはかり、どのような過程で種分化が達成されているかを明らかにすることを目的として行なった。また、本種と同様に染色体数変異が激しく、類似の現象が見つかる可能性も期待できるサトウナミザトウムシ *Nelima satoi* やギンボシザトウムシ *Pseudogagrella amimiana* などの他種についても並行して調査した。

## 3. 研究の方法

アカサビザトウムシは卵越冬、年 1 化の動物で、成体は 7 月上旬から 9 月にかけてみられる。2010~2012 年の夏には本種の環状重複がみられる長野県の松本市およびその周辺で本種を採集し、染色体プレパラートを作成した。香川県の竜王山周辺の環状重複域については 2012 年に調査した。

長野県で環状重複を示すのはアカサビザトウムシの近畿型と関東型であるが、近畿型については近畿地方と長野県の間での染色体変異の調査が不十分であったため、滋賀県、三重県、岐阜県などについても同様の調査をおこなった。

また、これらの調査時には並行して、やはり染色体数の変化が期待されるサトウナミザトウムシ *Nelima satoi*、ヒコナミザトウムシ *Nelima nigricoxa*、オオナミザトウムシ *Nelima genufusca*、琉球列島のギンボシザトウムシ *Pseudogagrella amimiana* などについてもプレパラートを作成した。

## 4. 研究成果

### (1) 中部地方北アルプス周辺のアカサビザトウムシの環状重複

北アルプス山腹の一部の集団で同所的となる北陸型と関東型の分布と染色体を約 30 地点で調べた (図 1, 2)。

糸魚川市では両者の分布はマクロには重複するが、内部では相互排他的で、同所的集団

は見つからなかった (図 2)。北陸型と関東型は色斑・染色体数ともに大きく異なるが、この地域内で、関東型は小谷村では  $2n = 18$ 、大町市～松本市周辺では  $2n = 16$ 、北陸型は  $2n = 10-18$  と変異する。

同所的集団はこれまでに長野県北部の小谷村池原諏訪神社、松本市波田稲荷神社、松本市波田鷺沢、松本市大白川林道の 4 カ所でのみ確認できていない。それぞれの地点での染色体数は：池原諏訪神社 (北陸型  $2n=12$ 、関東型  $2n=18$ )、松本市波田稲荷神社 (北陸型  $2n=12$ 、関東型  $2n=16$ )、波田鷺沢 (北陸型  $2n=10-12$ 、関東型  $2n=16$ )、大白川林道 (北陸型  $2n=11, 12$ 、関東型は今回雌しか採集できず未調査) とい

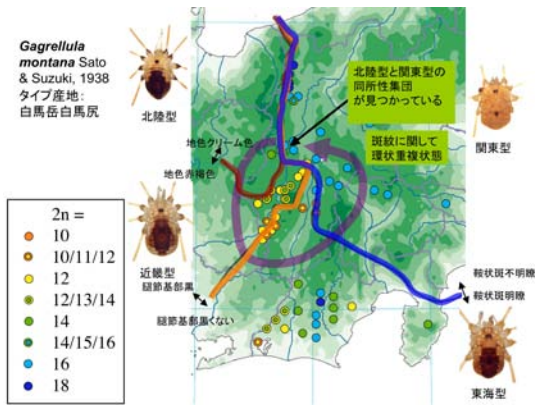


図 1. アカサビザトウムシの中部地方における斑紋と染色体数の地理的分化。この地方の南側では北陸型と関東型は、近畿型、東海型を介して、斑紋が連続する。しかし、北陸型と関東型は両者の分布が接触する北アルプス周辺では交雑帯を形成せず、確認数は少ないが同所的集団が見つかった。

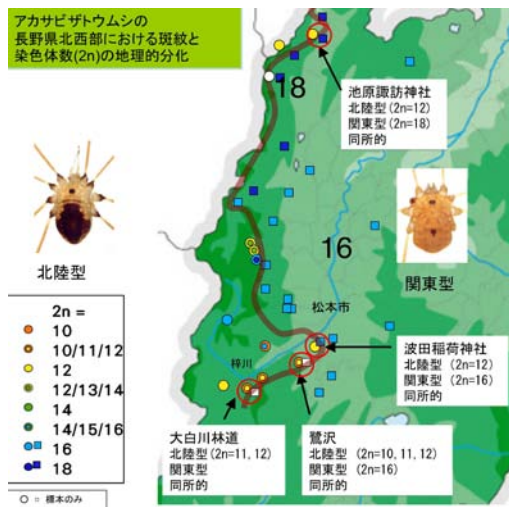


図 2. アカサビザトウムシの長野県西部における斑紋と染色体数 ( $2n$ ) の地理的分化。

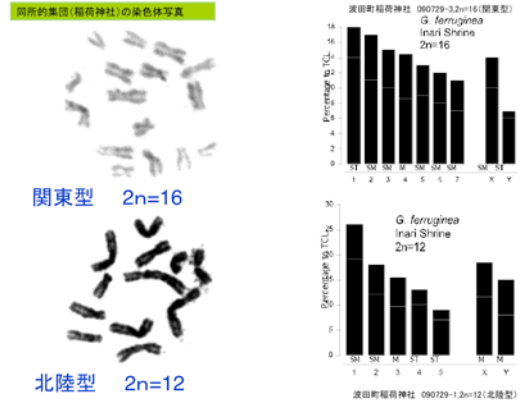


図 3. アカサビザトウムシの長野県松本市の同所的集団 (波田 稲荷神社) での核型。当時では関東型は  $2n=16$ 、北陸型は  $2n=12$  で、染色体数の差はわずかに 4 本であるが、核型は 2 回の Robertson 型変異だけでは説明ができないほどに互いに異なる。

うぐあいに北陸型と関東型の間ではっきり異なる。とくに核型の差は大きく、2 回の Robertson 型変異では説明ができない (図 3)。この核型の差により、両者は交配したとしても、交配後生殖隔離が働き、雑種が生じていないものと考えられる。ただし、同所的集団の確認数の少なさ、新潟県側での両者の分布域のいりまじりから、両者の間には、交配前生殖隔離機構が不完全であることによる繁殖干渉で同所的になれない可能性が高い。

## (2) 四国讃岐山地におけるアカサビザトウムシの環境重複

四国の香川県では西側に  $2n=12$  の集団が分布するが、この  $2n=12$  集団は中国山地では  $2n=14$ 、 $2n=16$  に交雑帯をともなって連続的に変化し、その  $2n=16$  が淡路島や小豆島を經由して香川県東部に到達することが分かっている。その  $2n=16$  集団はその西方で  $2n=20$  まで連続的に変異して、竜王山では  $2n=20$  と  $2n=12$  が分布域を重ねる。2012 年には  $2n=12$  と  $2n=20$  の集団の同所性が確認されている香川県の竜王山山頂の周辺で (図 4-5)、両核型の分布の重複の範囲と相対頻度を調査した。

この周辺では同所的集団は竜王山山頂付近のごく狭い範囲に限定されており、周辺はすべて  $2n=12$  の集団で固められていることがわかった (図 6)。ここでも繁殖干渉により同所性が安定的ではないことを示唆する。

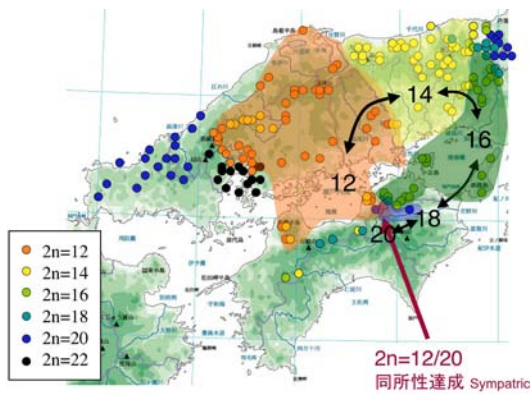


図 4. 中国地方と四国におけるアカサビザトウムシの染色体数の地理的変異。中国地方では  $2n=12$  集団は岡山県の旭川より東で  $2n=14$  に変異する（旭川近辺では交雑集団が見つかる）。 $2n=14$  集団は兵庫県の揖保川・市川間で  $2n=16$  に移行する（ここでも交雑集団が見つかる）。 $2n=16$  集団は淡路島、小豆島、香川県東部に達している。

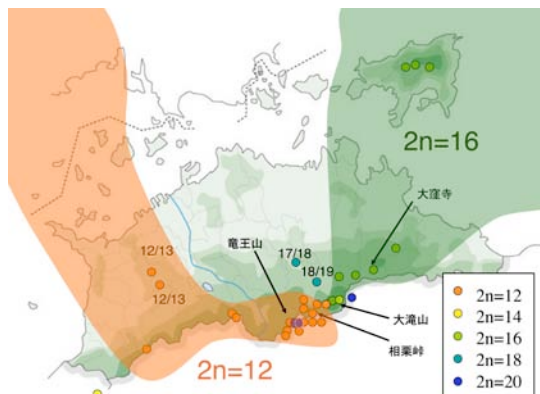


図 5. 香川県におけるアカサビザトウムシの染色体数の地理的分化（以前の調査結果に 2012 年の調査結果を追加して表示）。 $2n=16$  集団は淡路島、小豆島、香川県東部に達している。その西側では  $2n=18, 20$  につながる集団を集団内多型を保ちながら生み出している。讃岐山地の竜王山では、 $2n=12$  と  $2n=20$  の同所的集団が見つかった。

図 6. 香川県竜王山とその周辺におけるアカサビザトウムシの染色体数の地理的分化。核地点での  $2n=12$  の個体と  $2n=20$  の個体の相対頻度で示す。同所的集団は、竜王山山頂とそこから近い竜王山阿波竜王の森で見つかったのみで、かつ、いずれの地点でも  $2n=20$  は少数派である。

### (3) アカサビザトウムシの近畿地方～中部地方における染色体数の地理的分化

アカサビザトウムシのこれまで調査不足であった滋賀県・三重県から岐阜県にかけての帯（色斑は歩脚腿節基部に黒い環状紋が出る近畿型、ただし鈴鹿山地の中央部より南の三重県内ではこの黒環状紋を欠く南紀型）での染色体数の変異パターンの把握のため、2010 年から調査を進め、59 集団 160 個体について核型分析をおこなった。この地域内では本種の染色体数は西から東に向かって、概ね、 $16 \rightarrow 14 \rightarrow 12$ （以上滋賀県内） $\rightarrow 16 \rightarrow 14 \rightarrow 12 \rightarrow 10$ （以上岐阜県内）と変異するが、全域にわたって染色体数は集団内多型を示し、特定の染色体交雑帯の存在は認識できなかった。

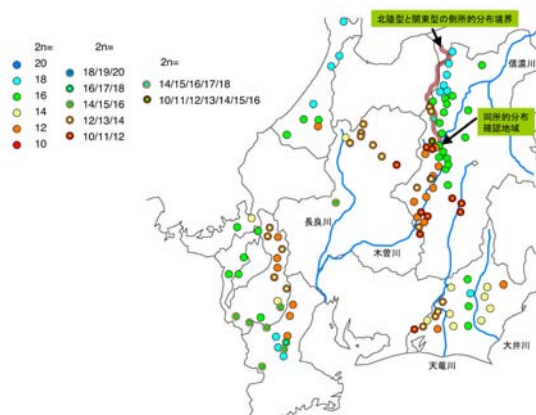


図 7. アカサビザトウムシの近畿地方から長野県にかけての地域における染色体数の地理的分化。

### (4) サトウナミザトウムシ *Nelima satoi* の近畿地方北部における染色体数の地理的分化

サトウナミザトウムシ *Nelima satoi*（カワザトウムシ科スベザトウムシ亜科）は、福井県以西の西日本の山地の溪流沿いに生息するザトウムシである。本種は生殖器に顕著な地理的分化があることがわかっているが、鳥取県やその周辺でのこれまでの調査で染色体数にも目だつ変異があることがわかっていた。今回、近畿地方や北陸地方での染色体数を調査した。

本種の近畿地方北部における集団では、兵庫県円山川以东から福井県にかけての約 140 km にわたる広範囲で染色体数が  $2n=18/19/20$  の多型状態を示すことがわかった。染色体交雑帯内ではヘテロ接合の核型の個体に多かれ少なかれつねに負の自然選択が働くので、このように多型状態の集団が広範囲で維持されていることは異例である。また兵庫県の円山川と京都府由良川の間では B 染色体も染色体数の変異に関わっていることがわかった。



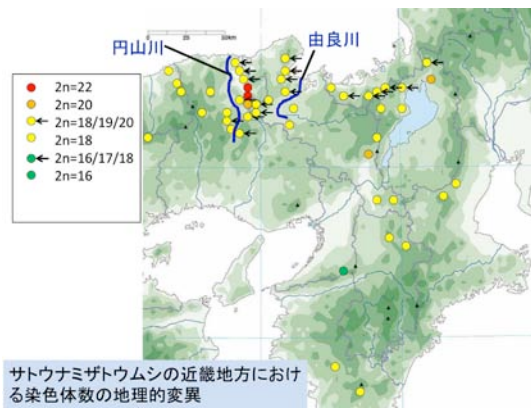


図8. サトウナミザトウムシの近畿地方とその周辺における染色体数の地理的分化. 黒の矢印は染色体数について多型を示す集団. 円山川から滋賀県北部までの日本海側集団では広範囲に多型状態となる. 円山川と由良川の間ではさらにB染色体の数の変異が染色体数の変異に加わっていることがわかった。

## 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 4 件)

1. 川野敬介・鶴崎展巨 (2013) 山口県のザトウムシ類. ホシザキグリーン財団研究報告, No. 16, pp. 271-299.
2. Schönhofer, A. L., McCormack, M., Tsurusaki, N., Martens, J., & Hedin, M. (2013) Molecular phylogeny of the harvestmen genus *Sabacon* (Arachnida: Opiliones: Dyspnoi) reveals multiple Eocene-Oligocene intercontinental dispersal events in the Holarctic. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 66: 303-315.
3. Hedin, M., Tsurusaki, N., Macías-Ordóñez, R., Shultz, J. W. (2012) Molecular systematics of sclerosomatid harvestmen (Opiliones, Phalangioidea, Sclerosomatidae): geography is better than taxonomy in predicting phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 62: 224-236.
4. 鶴崎展巨・田中 孟・行徳直久 (2011) ギンボシザトウムシの九州本土と山口県における記録. 佐賀自然史研究, No. 16, pp. 12-15

[学会発表] (計 22 件)

1. 鶴崎展巨・川戸悟史・松本 透 (2012) 輪状種アカサビザトウムシの北アルプス山麓沿いの分布重複域における核型の地理的分化. 日本昆虫学会第 72 回大会, 玉川大学(東京都町田市), 2012 年 9 月 17 日 (口頭発表)

2. 鶴崎展巨・川戸悟史・松本 透 (2012) 長野県北西部で環境重複を示すアカサビザトウムシの染色体数の地理的分化. 日本動物学会大阪大会, 大阪大学, 2012 年 9 月 15 日 (口頭発表)
3. 川戸悟史・仁宮雅弘・岸田 薫・鶴崎展巨 (2012) 近畿地方東部～岐阜県におけるアカサビザトウムシ(クモガタ綱ザトウムシ目)の染色体数の地理的分化. 日本蜘蛛学会第 44 回大会霞城セントラル(山形市), 2012 年 8 月 25 日 (ポスター発表)
4. 鶴崎展巨・川戸悟史・松本 透 (2012) 北アルプス周辺で輪状種となるアカサビザトウムシの環状重複域における染色体数の地理的分化. 日本蜘蛛学会第 44 回大会, 霞城セントラル(山形市), 2012 年 8 月 26 日. (口頭発表)
5. 鶴崎展巨・川戸悟史・松本 透 (2012) 中部地方におけるアカサビザトウムシの環状重複と染色体数の地理的分化. 日本動物分類学会第 48 回大会, 2012 年 6 月 10 日東邦大学理学部(習志野市) (ポスター発表)
6. 鶴崎展巨・岸田 薫・仁宮雅弘・川戸悟史 (2012) 滋賀・三重・岐阜 3 県におけるアカサビザトウムシの染色体数の地理的分化. 日本動物分類学会第 48 回大会, 東邦大学理学部(習志野市), 2012 年 6 月 10 日 (ポスター発表)
7. 鶴崎展巨・岸田 薫・池原雄太・太田まき (2012) 滋賀県におけるザトウムシ 4 種の染色体数の地理的分化. 日本土壤動物学会第 35 回大会, 昭和大学, 静岡県富士吉田市, 2012 年 5 月 29 日 (ポスター発表)
8. 鶴崎展巨・川戸悟史・岸田 薫・仁宮雅弘 近畿 (2012) 東部～中部地方におけるアカサビザトウムシの染色体数の地理的分化と環状重複. 日本動物学会・日本植物学会・日本生態学会生物系三学会中国四国支部大会, 島根大学 2012 年 5 月 12 日 (ポスター発表)
9. 鶴崎展巨・岸田 薫 (2011) 滋賀県におけるアカサビザトウムシの染色体数と色斑の地理的分化. 第 62 回染色体学会年会, 神奈川大学湘南ひらつかキャンパス, 2011 年 11 月 12 日 (ポスター発表)
10. 鶴崎展巨・Marshal Hedin・田中 孟・戸田 守 (2011) 琉球列島におけるギンボシザトウムシとその近縁種の染色体数と外部形態の地理的分化およびニセフシザトウムシ属の系統的位置. 日本昆虫学会第 71 回大会, 2011 年 9 月 17 日, 日本昆虫学会第 71 回大会, 信州大学, 2011 年 9 月 17 日 (口頭発表)

11. 岸田 薫・鶴崎展巨 (2011) 滋賀県におけるアカサビザトウムシの染色体数と色斑の地理的分化. 日本蜘蛛学会第 43 回大会, 鳥取大学, 2011 年 8 月 27 日 (ポスター発表)
  12. 鶴崎展巨・Marshal Hedin・田中 孟・戸田 守 (2011) ギンボシザトウムシ種群の染色体数と外部形態の地理的分化および本種群の系統的位置. 日本蜘蛛学会第 43 回大会, 鳥取大学, 2011 年 8 月 27 日 (口頭発表)
  13. 鶴崎展巨 (2011) ザトウムシの仲間からみた琉球の島嶼生物地理. 日本動物分類学会第 47 回大会・沖縄生物学会第 48 回大会合同シンポジウム, 琉球大学, 2011 年 6 月 4 日 (シンポジウム講演)
  14. 鶴崎展巨, Marshal Hedin・田中 孟・戸田 守 (2011) 種群の核型・外部形態の地理的分化および本種群の系統的位置. 日本動物分類学会第 47 回大会, 2011 年 6 月 1 日, 日本動物分類学会第 47 回大会, 琉球大学, 2011 年 6 月 5 日(口頭発表)
  15. 渡邊舞・鶴崎展巨・久保田宗一郎 (2010) ヒトハリザトウムシにおけるB染色体の分子細胞遺伝学的解析II. 染色体学会第 61 回大会, 東邦大学習志野キャンパス, 2010 年 11 月 7 日(ポスター発表)
  16. 鶴崎展巨・川口みなこ・松本 透・岡村和紀 (2010) 染色体数と斑紋の連続的地理的分化に起因するアカサビザトウムシの 2 つの環状重複. 平成 22 年度日本応用動物昆虫学会中国支部・日本昆虫学会中国支部合同例会, 鳥取大学, 2010 年 10 月 22 日(口頭発表)
  17. 鶴崎展巨・松本 透・岡村和紀 (2010) 中部地方におけるアカサビザトウムシの染色体数と斑紋の地理的分化と環状重複. 日本昆虫学会第 70 回大会, 山形県鶴岡市山形大学農学部, 2010 年 9 月 19 日(口頭発表)
  18. Tsurusaki, N.<sup>○</sup> and Kawaguchi, M. (2010) Circular overlap resulting from a cascade of numerical changes of chromosomes in the harvestman *Gagrellula ferruginea* (Sclerosomatidae: Gagrellinae). 18th International Congress of Arachnology, Siedlce, Poland, 2010 年 7 月 13 日 (ポスター発表)
  19. Tsurusaki, N.<sup>○</sup> and Takenaka, K. (2010) Recent expansion of distributional range of *Phalangium opilio*, a presumably introduced harvestman, in Hokkaido, Japan, with notes on the chromosomes and male dimorphism. 18th International Congress of Arachnology, Siedlce, Poland, 2010 年 7 月 15 日 (ポスター発表)
  20. 鶴崎展巨・船倉大和・谷口 剛 (2010) 京都府とその周辺におけるナミザトウムシ種群 2 種の染色体数の地理的分化と交雑帯. 日本土壤動物学会第 33 回大会, 同志社大学京田辺キャンパス, 2010 年 5 月 29 日 (口頭発表)
  21. 鶴崎展巨・岡村和紀 (2010) 静岡県中西部におけるアカサビザトウムシの染色体数の地理的分化. 日本動物分類学会第 46 回大会, 国立科学博物館分館, 2010 年 6 月 6 日 (口頭発表)
  22. 鶴崎展巨・松本 透・岡村和紀 (2010) 本州中部におけるアカサビザトウムシの核型・斑紋の地理的分化と環状重複. 日本蜘蛛学会第 42 回大会, 東京渋谷区東京環境工科専門学校, 2010 年 8 月 22 日, (口頭発表)
- [図書] (計 4 件)
1. 鳥取県生物学会 (鶴崎展巨・永松大・有川智己 編) (2012) レッドデータブックとっとり 改訂版-鳥取県の絶滅のおそれのある野生動植物. 鳥取県生活環境部公園自然課. 337 pp.
  2. 滋賀県生きもの総合調査委員会(編) (2011) 滋賀県で大切にすべき野生生物. 滋賀県レッドデータブック 2010 年版. サンライズ出版 (滋賀県彦根市), 583 pp. [鶴崎展巨 (2011) アカサビスベザトウムシ・オオナミザトウムシ・ヒコナミザトウムシ. p. 483. を分担執筆]
  3. 日本生態学会上関要望書アフターケア委員会 (編) 奇跡の海. 瀬戸内海・上関の生物多様性. 南方新社 (鹿児島市) 237 pp. [鶴崎展巨 (2010) 長島田ノ浦海岸のヒトハリザトウムシ. pp. 139-141. を執筆]
  4. 石川 統・黒岩常祥・塩見正衛・松本忠夫・守 隆夫・八杉貞雄・山本正幸 (編), (2010) 生物学辞典. 東京化学同人 (東京) 1615 pp. [鶴崎展巨 (168 項目を分担執筆)]
- [その他]  
ホームページ等: なし
6. 研究組織  
(1) 研究代表者  
鶴崎 展巨 (TSURUSAKI NOBUO)  
鳥取大学・地域学部・教授  
研究者番号: 00183872