

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 22日現在

機関番号：17102

研究種目：基盤研究（C）

研究期間：2010～2012

課題番号：22570215

研究課題名（和文）：系統的慣性と性選択の対立：昆虫における触角節数の集団内多型の進化維持機構

研究課題名（英文）：Conflict between phylogenetic inertia and sexual selection: Evolutionary maintenance mechanism of intrapopulation polymorphism of antennal segment number in insects.

研究代表者：津田 みどり（TUDA, MIDORI）

九州大学・大学院農学研究院・准教授

研究者番号：20294910

研究成果の概要（和文）：

代表者らが発見した、触角節数が少ない個体が一定割合、集団内に保たれる多型の発生・維持機構を、セコブマメゾウムシ属において大進化・小進化の双方の観点から解明した。本属の分子系統樹を再構築し、触角節数の多型は、アフリカ産種のクレードのみで独立に複数回進化したと推定した。これは、触角節数異常の発生に系統の効果が一部寄与することを示す。異常節数個体の選択実験を行い、得られた選択集団と対照集団の交配実験により、異常触角節数は雌では不利だが、雄では有利であることが解明された。この結果より、生態形質の多型維持の原因として最近注目され始めた性的対立が、形態形質の多型維持においても重要な役割を果たすことが初めて示された。

研究成果の概要（英文）：

Mechanisms for development and maintenance in intrapopulation polymorphism of antennal segment number were studied in *Callosobruchus* beetle species from both macroevolutionary and microevolutionary points of view. According to the reconstructed molecular phylogeny of the genus *Callosobruchus*, the antennal segment polymorphism independently evolved multiple times only in an African species clade. This indicates that phylogenetic effect contributed to the development of the polymorphism to some extent. Individuals with abnormal antennal segment number were selected. Mating among selection and control strains showed that having abnormal antenna was costly in females but beneficial in males. This result demonstrated for the first time that sexual conflict plays an important role in maintenance of polymorphism of not only often-reported ecological traits but also morphological traits.

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	700,000	210,000	910,000
2012年度	600,000	180,000	780,000
年度			
年度			
総計	3,100,000	930,000	4,030,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：生物科学・進化生物学

キーワード：昆虫、形態、多様性、遺伝

1. 研究開始当初の背景

普通、触角節数は属かそれ以上の分類群レベルで同定に用いられるほど一定で保存的な形質である。一方で、触角節数多型はさまざまな昆虫目において少数報告されてもいるが、その維持機構や適応的意義についての知見は皆無である。触角節数は発育環境によって変化することもあるが、ほとんどが遺伝的に固定されていると考えられる(同じ甲虫のクヌストモドキでは節の融合や欠損によって触角節数の減少した突然変異体を作られており、脚や鞘翅の変形を伴う変異体もある。常染色体優性遺伝で、劣性致死作用を伴う変異体、伴わない変異体の両方がある; Brownlee & Sokoloff 1988)。

代表者らは、セコブマメゾウムシ (*Callosobruchus*) 属 13 種の触角を調査中、2 種において触角節数の集団内多型を発見した。うち 1 種 Cr (未発表のため仮称) では集団中およそ半数 (47.5%) の個体で触角が 1 ~ 2 節少なかった。マメゾウムシ亜科は甲虫の中でも体の各部分で体節の減少が進んだ分類群である(幼虫の脚部が 4 節以下、下唇鬚消失など; Mann & Crowson 1981)。その系統的慣性によって、マメゾウムシ亜科の一部の種では触角節数が減少していると代表者は考えた。さらに、予備的なデータでは、雌雄間で触角節数と触角全長の集団内分布が異なり、性選択の関与を思わせた。

2. 研究の目的

触角節数の集団内多型という珍しい現象が、節数減少という系統的慣性 (= 大進化) と、雌雄間で異なる選択圧 (= 小進化) の間の対立によって維持されている、との仮説を立て、この階層的進化を検証することを目的とした。触角節数の①遺伝、②他の形質とのトレードオフ、③包括適応度、を明らかにする一方で、同属他種における節数多型の有無を左右する系統シグナルを検出する。

3. 研究の方法

系統の効果を調査するため、まず核の 28S 領域を、Cr を含むセコブマメゾウムシ属 14 種および外群について塩基配列決定し、既存の mtDNA の COI・COII 等の領域 (Tuda et al. 2006) と合わせて信頼性の高い分子系統樹を再構築した。次にこの系統樹上に、種ごとに触角節数異常の有無を形質配置した。

触角節数の遺伝率と他形質との相関を解明するため、触角節の少ない雌雄ペアを人為選択した系統と、この選択系統と同じ開始集団からランダムに同じペア数を 9 世代、並行して選んだ対照系統との間で触角節数を比

較した。選択系統では、触角節以外の形質(生息密度、発育期間、性的形質など)に選択圧がかからないように留意しながら、毎世代、触角節が最も少ないペアを選択した。対照系統では毎世代ランダムにペアを残した。

4. 研究成果

触角節数多型が集団内で維持されている Cr マメゾウムシにおいて、触角節数の遺伝様式と、自然選択に対する適応度が解明できた。さらに、種間比較により、触角節数多型に及ぼす系統の効果も明らかにした。触角節数多型は、同属種 Cs (未発表のため仮称) の異なる集団でも確認できた。細胞質不和合性を誘引しうる細胞内共生菌ボルバキアの関与は否定された。アフリカ産セコブマメゾウムシからなるクレードにおいて触角節数異常が複数回進化したと推定された。これは、触角節数異常の発生に系統の効果が一部寄与することを示す。

遺伝様式については、母性効果を強く受けることが明らかとなった。つまり、正常触角節数の母親の方が異常節数の母親よりも、子集団における正常個体の割合が高かった。

触角節数の集団内多型の維持機構を、マメゾウムシ集団を用いて、選択実験および得られた選択・対照系統の生活史形質と触角節数の相関関係から解明した。

まず、対照系統より、選択系統は雌雄ともに触角が平均 3 節ほど減少した。次に、選択・対照系統内および系統間で交配ペアを作り、体サイズ、寿命、産卵数、子の生存率、成虫に達した子数などの適応度に関与する生活史形質と触角節数の間の相関を調べた。正常触角節数の雌は触角節の少ない雌より全子数や娘数が多く、子の生存率も高いが、正常触角節数の雄では触角節の少ない雄より成虫寿命が短いことが判明した。また、両親のどちらかの触角節数が正常の場合、正常節数の娘・息子の占める割合が高くなることが判明した。

これらの結果は、同じ形質において雌雄間で自然選択が反対方向に働く(遺伝子座内) 性的対立が起きていることを示し、それが節数多型の維持に寄与していると考えられる。これは、生態形質の多型維持の原因として最近注目され始めた性的対立が、形態形質の多型維持においても重要な役割を果たすことを示す初めての実証例である。

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 13 件)

1. Yahara T et al. (Tuda M: 29 名中 17 番目) (2013) Global legume diversity assessment: concepts, key indicators, and strategies. *TAXON* 62 (2), 249-266.
2. Yanagi S, Saeki Y, Tuda M (2013) Adaptive egg size plasticity for larval competition and its limits in the seed beetle *Callosobruchus chinensis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 146, in press.
3. Yanagi S, Tuda M (2012) Female size constrains egg size via the influence of reproductive organ size and resource storage in the seed beetle *Callosobruchus chinensis*. *Journal of Insect Physiology* 58 (11), 1432-1437.
4. Kondo NI, Tuda M, Toquenaga Y, Lan Y-C, Buranapanichpan S, Horng S-B, Shimada M, Fukatsu T (2011) *Wolbachia* infections in world populations of bean beetles (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae) infesting cultivated and wild legumes. *Zoological Science* 28 (7), 501-508.
5. Byeon YW, Tuda M*, Takagi M, Kim JH, Choi MY (2011) Life history parameters and temperature requirements for the development of an aphid parasitoid *Aphelinus asychis* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Environmental Entomology* 40(2), 431-440.
6. Yamanaka T, Teshiba M, Tuda M, Tsutsumi T. (2011) Possible use of synthetic aggregation pheromones to control stinkbug *Plautia stali* in kaki persimmon orchards. *Agricultural and Forest Entomology* 13(3), 321-331.
7. Tuda M (2011) Evolutionary diversification of bruchine beetles: climate-dependent traits and development associated with pest status. *Bulletin of Entomological Research* 101(4), 415-422.
8. Vamosi SM, den Hollander MD, Tuda M* (2011) Egg dispersion is more important than competition type for herbivores attacked by a parasitoid. *Population Ecology* 53(2), 319-326.
9. Matsuo K, Yara K, Kagoshima K, Tuda M, Moriya S (2011) Finding of *Torymus koreanus* (Hymenoptera: Torymidae) attacking *Dryocosmus kuriphilus* (Hymenoptera: Cynipidae) in Japan. *Entomological Science* 14(1), 100-102.
10. Byeon YW, Tuda M*, Kim J.H, Choi MY (2010) Functional responses of aphid parasitoids, *Aphidius colemani* (Hym: Braconidae) and *Aphelinus asychis* (Hym: Aphelinidae). *Biocontrol Science and Technology* 21(1), 57-70.
11. Arnqvist G, Dowling DK, Eady P, Gay L, Tregenza T, Tuda M, Hosken DJ (2010) The genetic architecture of metabolic rate: environment specific epistasis between mitochondrial and nuclear genes in an insect. *Evolution* 64 (12), 3354-3363.
12. Arnqvist G, Tuda M (2010) Sexual conflict and the gender load: correlated evolution between population fitness and sexual dimorphism in seed beetles. *Proceedings of the Royal Society B* 277, 1345-1352.
13. Yanagi S, Tuda M (2010) Interaction effect among maternal environment, maternal investment and progeny genotype on life history traits in *Callosobruchus chinensis*. *Functional Ecology* 24 (2), 383-391.

〔学会発表〕 (計 18 件)

1. 津田みどり・中平賢吾・柳真一・佐伯順子・鹿兒嶋久美子・触角節数の集団内多型の進化的維持機構：マメゾウムシの場合、日本応用動物昆虫学会大会、2013.03.29.
2. 岩瀬俊一郎・津田みどり・中平賢吾・高木正見、わが国におけるアルファルファタコゾウムシの遺伝子型頻度とその変遷、日本応用動物昆虫学会大会、2013.03.28.
3. 鹿兒嶋久美子・津田みどり・山田直隆・Wu L-H・Wang C-P・Wu J-W・Chen Z-Q・Teramoto K・Kumashiro B・Buranapanichpan S、雑草防除資材の亜科を超えた寄主植物シフト：ギンネムマメゾウムシの場合、日本応用動物昆虫学会大会、2013.03.28.
4. Saeki Y, Tuda M, Crowley P, The size-number trade-off in clonal broods of a parasitic wasp: Responses to the amount and timing of resource availability. Annual Meeting of Society of Population Ecology, 2012.10.20.
5. Tuda M, Nakahira K, Yanagi S, Kagoshima K, Sakurai G, Polymorphic number of antennal segments in a beetle population: sexually different response to artificial selection. First Joint Congress on Evolutionary Biology, 2012.07.07.
6. Nakamichi Y, Tuda M, Wajnberg E, The "presence" of an alien species changed mutual interference between native parasitoid females, East Asian Federation of Ecological Societies International Congress, 2012.03.18.
7. 鹿兒嶋久美子・津田みどり・石橋勇志・井上眞理、温度上昇がマメゾウムシ体内

- の結合水比率に及ぼす影響、日本応用動物昆虫学会大会, 2012.03.28.
8. 津田みどり・鹿児嶋久美子・柳真一、温度適応の地理集団間差異：アズキゾウムシを例として、日本応用動物昆虫学会大会, 2012.03.28.
 9. 中道康文・津田みどり、他の寄生蜂種の"存在"によって変化するゾウムシコガネコバチ雌同士の干渉行動、個体群生態学会, 2011.10.15.
 10. Shimada M, Kato T, Tuda M, Phylogeny and community ecology of legume-bruchine beetle system. International workshop on the global legume diversity assessment, 2011.08.21.
 11. Tuda M, Nakamichi Y, Linking community dynamics to population and individual behavior. Second Entomophagous Insects Conference, 2011.06.21.
 12. 津田みどり・Ah Nge Htwe・和田志乃、寄主の遺伝的多様性が寄主-捕食寄生者系における絶滅を促進する、日本応用動物昆虫学会大会, 2011.03.29.
 13. 柳真一・津田みどり、卵のサイズ及び形態の最適化を妨げる母親の資源量と産卵管の制約、日本応用動物昆虫学会大会, 2011.03.28.
 14. 鹿児嶋久美子・津田みどり・石橋勇志・井上眞理、マメゾウムシの発育ステージ間における結合水比率の変動、日本応用動物昆虫学会大会, 2011.03.28.
 15. 津田みどり・山川武夫・中牟田なおみ、植食性昆虫の植物上 3D 空間分布と化学元素組成、日本生態学会大会, 2011.03.10.
 16. Heimpel GE, Asplen MK, White JA, Brady C, Oliver KM, Hopper KR, Zchori-Fein E, Tuda M, Ecological ramifications of defensive symbiosis in an invasive aphid pest. USDA-AFRI Project Director Workshop, 2010.12.11.
 17. Kondo NI, Tuda M, Toquenaga Y, Lan Y-C, Buranapanichpan S, Horng S-B, Shimada M, Fukatsu T, *Wolbachia* infections in world populations of bean beetles (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae). Memorial Symposium for the 26th International Prize for Biology: Biology of Symbiosis, 2010.12.07.
 18. Byeon YW, Tuda M, Kim JH, Choi MY, Functional response of an aphid parasitoid *Aphelinus asychis* in the laboratory. Annual Meeting of the Florida Entomological Society, 2010.07.27.

[図書] (計 1 件)

1. 津田みどり (2012) 「食ったり食われた

り」生態学入門 (日本生態学会 編, 東京化学同人) 第 2 版, pp. 148-152.

6. 研究組織

(1) 研究代表者

津田みどり (TUDA, Midori)
九州大学・大学院農学研究院・准教授
研究者番号：20294910

(2) 研究分担者

中平賢吾 (NAKAHIRA, Kengo)
九州大学・大学院農学研究院・助教
研究者番号：70596585

柳真一 (YANAGI, Shin-ichi)
九州大学・総合研究博物館・専門研究員
研究者番号：50532363
(H22→H23)

山田直隆 (YAMADA, Naotaka)
九州大学・大学院農学研究院・助教
研究者番号：20304769

(3) 連携研究者

佐伯順子 (SAEKI, Yoriko)
九州大学・総合研究博物館・学術研究員
研究者番号：40646858