

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 6 月 9 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2011～2013

課題番号：23370012

研究課題名(和文) 同所的近縁種の生息地分離と形質置換をもたらす生態学的要因

研究課題名(英文) Ecological studies on habitat segregation and character displacement in sympatric species.

研究代表者

椿 宜高 (Tsubaki, Yoshitaka)

京都大学・生態学研究センター・名誉教授

研究者番号：30108641

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 12,700,000円、(間接経費) 3,810,000円

研究成果の概要(和文)：近縁の2種が同所的に分布するためには、種間交雑や繁殖干渉のリスクを回避する必要がある。生息地分割と繁殖形質置換がその主要なメカニズムと考えられているが、これまでの研究の多くはパターンの検出にとどまっていた。カワトンボ属は、生息地分割と形質置換が地域によってさまざまな程度に発達しており、近縁種の共存メカニズムの解明に好個のモデル生物群である。この研究では生息地分割の生理生態学的背景、および形質置換の行動学的意味に関しての研究を行った。この研究は、異所的集団に表現型多型が生じ、さらにそれが種分化へとつながる進化シナリオを提案し、遺伝的分化と多型現象の地理的変異を明らかにした。

研究成果の概要(英文)：Sympatric distribution of closely related species requires some mechanism to avoid the risk of reproductive interference. Distribution and abundance of sympatric *Mnais costalis* and *M. pruinosa* damselflies were studied in a low mountain stream in various locations in Japan, from 2011 through 2013. The reproductive seasons of the two species overlapped almost entirely: both species emerged in early May and disappeared in late June each year. Males of both species hold territories within the same stretch of the river; however, two species show some difference in habitat preference leading to the habitat segregation in a way that *M. costalis* was more abundant on the lower stream, while *M. pruinosa* was more abundant on the upper stream. We made physiological and ecological studies on various traits which show character displacements (wing-color polymorphism, body size, and habitat preference) and how they are related to habitat segregation and species recognition.

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：生態・環境

キーワード：進化 すみ分け 形質置換 カワトンボ 多型

1. 研究開始当初の背景

生態学の基本原理のひとつは「同じ資源を利用する2種は共存できない」ことである。しかし、現実には同じ資源を利用している種が同所的に生息していることが多い。その理由のひとつとして、種間の資源競争が体サイズや採餌器官の形質置換をもたらし、食い分けや住み分けなどのニッチ分割によって共存が可能になっていると説明されている。ただし、共存している近縁の2種間に形質差が見られる場合、これを資源競争の回避するための形質置換であるとする説明が一般的である。しかし、近縁種が同所的に生息しにくいと考えられる理由は、資源競争だけではない。

資源競争に代わるもうひとつの説明は、生殖隔離メカニズムとしての生息地分割や形質置換である。たしかに、近縁種は同じような資源を利用していることが多いと考えられるが、資源枯渇が見られない種群においては、近縁種間に存在する交雑の危険性や、誤った種から繁殖干渉を受けるリスクは、資源競争のリスクよりもはるかに大きいと考えられる。そして、同所集団における生殖隔離メカニズムの発達、近縁種の共存を可能にしている可能性が高い。同所的集団における生殖隔離メカニズムを生息地分割と形質置換の両面から解明することは、種分化理論に大きな貢献をもたらすと期待される。

2. 研究の目的

近縁の2種が同所的に分布するためには、種間交雑や繁殖干渉のリスクを回避する必要がある。生息地分割と繁殖形質置換がその主要なメカニズムと考えられているが、これまでの研究の多くはパターンの検出にとどまっていた。申請者が長年研究してきたカワトンボ属は、生息地分割と形質置換が地域によってさまざまな程度に発達しており、近縁種の共存メカニズムの解明に好個のモデル生物群である。この研究では生息地分割の生

理生態学的背景、および形質置換の行動学的意味に関する研究を行う。この研究は、同時に、同所的種分化の理解にも大きく貢献する。種分化は地理的隔離がなくても、性淘汰、同系交配、表現型可塑性などを出発点として同所的にも起きることが指摘されている。この研究は、異所的集団に表現型多型が生じ、さらに種分化へとつながる進化シナリオの提案とその検証を試みる。

3. 研究の方法

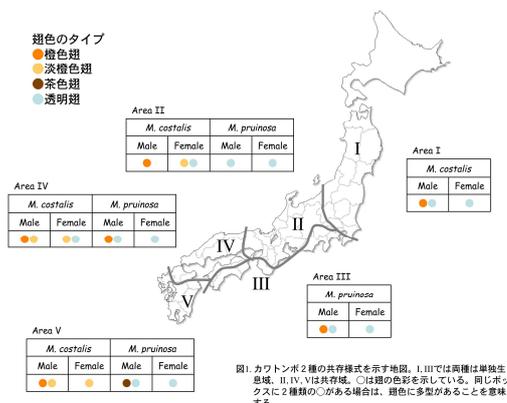
資源競争以外の理由で生息地分割や形質置換が生じていると考えられるカワトンボ属について、次の小課題を設けて研究を行うことにした。

(1) 同所・異所集団の生息地選好性

カワトンボ属2種 (*Mnais costalis* と *M. pruinosa*) はわが国の特産種であり、いずれも低山地の溪流に生息する。両種は図1に示したような共存関係の地理分布を示す。Area I では *M. costalis* のみ、Area III では *M. pruinosa* のみが分布し、残りの Area II, IV, V は両種の共存地域である。ただし、共存地域内では溪流の上流域に *M. pruinosa* が、下流域に *Mnais costalis* が分布し、中間域では両種が混在するのが普通である。したがって、溪流を単位に考えれば同所分布を示すが、さらに細かい区画 (たとえば 100m メッシュ単位) では異所的とも言える。ここでは、流域より大きな空間単位 (たとえば 10km メッシュ単位) での共存様式を「異所、同所」と表現し、同一溪流内における生息地分割を「棲み分け」と表現する。

Area II において、森林内の木陰の多い溪流に *M. pruinosa* が、少し開けた溪流に *M. costalis* が多い傾向があるが、中流域では混在している。Samejima & Tsubaki (2011) は、この生息場所選択が開空度と体サイズ依存の体温調節と関連していることを発見した。異所集団の Area I と III において、それぞれの種がどのよ

うな開空度の生息場所を選択するかどうかを評価し、生息場所選択行動における形質置換の存在を確かめる。



(2) 体サイズと性的形質に関する形質置換

2種が単独で生息する地域(図1. Area I, Area III)では、の翅色は橙色と透明の2型となる。翅色は遺伝形質で、行動形質と連動しており、橙色がなわばりタイプ、透明♂が非なわばりタイプとなる(Tsubaki 2003)。橙色♂は透明♂に比べて日当たり繁殖成功度が高いものの、繁殖寿命が短いため、両者の繁殖成功度は等しく、おそらく頻度逆依存的に平衡が維持されている。

一方、2種が共存する地域では翅色の多型が地域によって異なっている。Area IIでは、*M. costalis*の翅色が橙色の単型、*M. pruinosa*の翅は透明の単型となる。Area IVでは、両種の♂の多型は維持されたままである。また、Area Vでは、*M. pruinosa*の翅色が橙色ではなく茶色に変化する。これらの事実がすでに、翅色(信号形質)に関する形質置換を示唆しているが、体サイズや体表面の構造(おそらく闘争能力や体温調節に関係する)にも同所性と連動した形質変化が示唆されているので、この点を明らかにする。

(3) 同所・異所集団の種認識能力

種と性を識別する能力は、同所集団と異所集団で異なることが期待される。色々な翅色の♂や♀を実験的に目の前を飛ばした時の個体の反応によって、種や性の識別能力を評価す

る。また、メスの産卵場所選択に同種オスの存在が影響することが考えられるので、この点も実験的に明らかにする。集団間比較によって、種識別能力に違いが検出されれば、種(性)認識の進化とその要因を明らかにする。

(4) 同所・異所集団の遺伝的多様性

同所的集団で表現型レベルの形質置換が見られることから、同所集団の遺伝変異は単独の異所集団よりも小さくなっていることが期待される。Area I~Vにおける遺伝変異を比較することによって、同所的種分化仮説の検証に資する。また、各Area内の遺伝変異と、種の個体数比や翅色多型比率との関連性を調べる。たとえば、Area Iにおいて、単独で生息する*M. costalis*のオスは翅色多型を示すが、多型の比率はArea I内の集団間でかなり変化する。その原因は集団の生息地の環境条件(おもに開空度)に求められる。そこで、遺伝的多様性のデータにもとづくメタ個体群レベルの解析によって生殖隔離の程度を検討する。

4. 研究成果

(1) 同所・異所集団の生息地選好性

新潟、富山、福井、滋賀、奈良、和歌山にかけて、*Mnais costalis*と*M. pruinosa*2種の同所的集団、および異所的集団を調査し、日照条件と関連する生息地選択を形態形質置換との関連性を解析した。その成果のひとつとして、同所的、異所的の定義があてはまる空間スケールの大きさをこれまでより厳密にする必要性が明らかになった。というのは、2種間にある程度の棲み分け現象が見られるため、地域的には同所的ではあるものの、局所的に1種だけが生息している集団が存在するからである。その結果、*Mnais*属の局所集団は、*M. costalis*または*M. pruinosa*のみが生息する地域的異所・局所的異所集団(2種類)、*M. costalis*または*M. pruinosa*のみが生息する地域的同所・局地的異所集団(2種類)、そして、地

域的同所・局所的同所集団の合計5種類に分類することができた。これらの集団ごとに生息地の日照条件を、全天写真から林冠の開空度を計算することで評価したところ、次の結果が得られた。*M. costalis*と*M. pruinosa*の地域的異所・局所的異所集団は、ともに陽斑に富む林内を好むことがわかった。いっぽう、*M. costalis*または*M. pruinosa*のみが生息する地域的同所・局所的異所集団では、*M. costalis*は日当りのよい開けた渓流域を、*M. pruinosa*は日陰の林内を好むことが分かった。地域的同所・局所的同所集団は*M. costalis*と*M. pruinosa*の比率に大きな変異があり、開空度の大きな場所では*M. costalis*が、小さな場所では*M. pruinosa*が多くなることが示された。このことは、2種の棲み分け現象は、両種の排他的行動によるものではなく、生息地の日照条件に対する選好性の違いが原因であると結論づけられる。以上から、種間相互作用を原因とする行動形質置換によって、棲み分けの進化が生じたことが強く示唆された。

(2) 体サイズと性的形質に関する形質置換

オスとメスの間に存在するサイズ多型(SSD)は、ダーウィン以来、sexual selection(SS)、fecundity selection(FS)の平衡の結果として説明されてきた。大雑把に言えば、オスがメスよりも大きい場合はSSが支配的、メスがオスよりも大きい場合はFSが支配的という解釈である。この仮説の検証には、次の3種類のアプローチがとられてきた。(1)ある分類群内(ほ乳類、鳥類、は虫類など)の系統比較によって性差の進化史を再構築する、(2)特定の種について、オスとメスの体サイズに働く淘汰圧を比較する、そして(3)オスとメスの体サイズを違える遺伝メカニズムの探求である。

SSDは交配集団ごとに異なると考えても不思議はないにもかかわらず、これまで多くの研究では、それぞれの種に固有のSSDが存在

すると仮定する傾向にあった。そのためか、SSDの集団間変異を詳しく検討した例はほとんどなく、気候条件や緯度との相関を示した例がわずかにある程度である。

カワトンボ属の2種の地域集団を比較することによって、相互の繁殖干渉が翅色、翅長、腹長などの形質にどのような形質置換を生じさせるかを検討した。その結果、繁殖干渉は性特異的な形質置換を起こしうる、そして、それはSSDにまで影響しうるということがわかった。SSDは種内のSSとFSの問題としてしか考えられてこなかったが、我々の結果は、SSDに種間相互作用が関与しうることを示唆している。

(3) 同所・異所集団の種認識能力

メスの種認識の能力が同所的集団と異所的集団の間で異なるかどうかを実験的に明らかにするために、*M. costalis*と*M. pruinosa*の地域的同所・局所的同所集団を用いて縄ばりからオスを除去し、産卵に来訪するメス数の変化を観察する実験を行った。

まず、オスを除去しない条件下で、*M. costalis*のオスの縄ばり、*M. pruinosa*オスの縄ばりに産卵来訪するメスの個体数を観察したところ、95%以上の正確さで同種オスの縄ばりを訪れて交尾と産卵をすることが確かめられた。

次に、両種のオスをすべて除去する実験を行った。その結果、両種のメスは、以前縄ばりを所有していたオスの種に関係なく関係なく飛来し、産卵することがわかった。ただし、メスの飛来数にはかなりの変異があり、縄ばり場所の日照条件やとまり場の空間的配置なども影響していることが示唆された。

次に、*M. costalis*のオスだけを除去する実験を行った。すると、空白となった縄ばりには*M. costalis*のメスだけでなく、*M. pruinosa*のメスも飛来して産卵した。*M. pruinosa*の縄ばりには、*M. pruinosa*のメスだけが飛来した

が、*M. costalis* のオスを除去した空白縄ばりへの飛来数と差はなかった。

また、*M. pruinosa* のオスを除去した実験も行ったが、やはり、空白となった縄ばりに両種のメスが飛来して産卵した。この実験では、*M. pruinosa* のオスを除去した空白縄ばりへの飛来数は少なく、*M. costalis* の縄ばりに、より多くのメスが飛来した。

以上の実験結果から、メスは産卵場所の選択にあたって、同種オスの存在を視覚的な情報源としていることが示唆された。ただし、*M. costalis* のメスの場合は、オレンジ翅のオスの存在が誘引源となっており、いっぽうの*M. pruinosa* のメスの場合は、オレンジ翅のオスの存在が忌避要因となっているようである。

翅色多型 は、異所的集団と同所的集団とで出現の様子が異なっている。集団間の比較によって、翅色多型 のシグナルとしての機能を検討することを開始した。まだ十分なデータは蓄積できていないが、種内に翅色多型を有する異所的集団では、性の識別に翅色が重要なシグナルとなっているが、同所的集団では翅色はむしろ種識別のシグナルとして機能している可能性が示唆されている。

(4) 同所・異所集団の遺伝的多様性

日本全国約60カ所から収集した1500個体の標本からDNAを抽出している。これまでの途中経過から、2種の遺伝的分化は非常に浅く、1%程度の変異が認められている。種間の遺伝的多様性を比較した場合、*M. costalis*にくらべ、*M. pruinosa*のほうが非常に高い値を示した。また、後者は地域集団ごとにハプロタイプの構成が分化していることが明らかになりつつある。

日本各地から得られている標本を計測し比較することによって、翅色だけでなく、体サイズ、翅の形態についても形質置換が見られることが分かってきた。これらの結果から、

*M. costalis*が先に日本に定着した種で、*M. pruinosa*が新たに日本に入り、分布を拡大した可能性を示唆している。そして、2種間の相互作用が両種の複雑な地理分布に反映されていることが分かってきた。

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 5件)

Takuya Kiyoshi, Motoharu Fukui, Kenichi Fukunaga, Jun-ichi Takahashi, Yoshitaka Tsubaki (2014) A Preliminary Report on the Genetic Diversity of a Highly Endangered dragonfly, *Libellula angelina* Selys, 1883, in the Okegaya-numa Pond, Shizuoka, Japan, *Tombo*, 56:1-5. (査読あり)

Shigeki Kishi, Yoshitaka Tsubaki (2014) Avoidance of reproductive interference causes resource partitioning in bean beetle females. *Population Ecology*, 56:73-80. DOI 10.1007/s10144-013-0390-5 (査読あり)

樺 宜高 (2014) 森の光と陰がはぐくむ生物多様性 - カワトンボはなぜ森に棲むのか - *Tombo* 56: 39-46. (査読あり)

Hisashi Okuyama, Yuka Samejima and Yoshitaka Tsubaki (2013) Habitat segregation of sympatric *Mnais* damselflies (Odonata: Calopterygidae): microhabitat insolation preferences and competition for territorial space. *International Journal of Odonatology*, 16: 109-117. DOI:10.1080/13887890.2012.762745 (査読あり)

Takuya Kiyoshi, Junichi Takahashi, Takeshi Yamanaka, Koichi Tanaka, Kenji Hamasaki, Koji Tsuchida, Yoshitaka Tsubaki (2011) Taxonomic uncertainty of a highly endangered brook damselfly, *Copera tokyoensis* Asahina, 1948 (Odonata: Platycnemididae), revealed by the

mitochondrial gene genealogy.

Conservational Genetics, 12:845-849. DOI
10.1007/s10592-011-0189-x (査読あり)

[学会発表](計 15 件)

椿 宜高、奥山 永、清 拓哉 (2014.3)

カワトンボ 2 種の種間相互作用と翅色多
型の地理変異。日本生態学会、広島
山村則男、渡邊裕之、奥山 永、椿 宜
高 (2014.3) カワトンボ 2 種の競争とオス
の多型消失。日本生態学会、広島

竹内 剛・椿 宜高 (2014.3) どのような
分類群で持久戦は成立するか? 応用動物
昆虫学会、高知

椿 宜高 (2013.12) 森の光と陰がはぐく
む生物多様性 - カワトンボはなぜ森に
棲むのか - 日本トンボ学会、小田原

椿 宜高 (2013.11) “Synpatric”と
“Syntopic”。動物行動学会、広島

Yoshitaka Tsubaki, Yuka Samejima, Michael
T. Siva-Jothy (2013.6) Damselfly females
prefer hot males: higher courtship success of
males in sunspots. 2013 International
Congress of Odonatology, Freising, Germany

奥山 永、椿 宜高 (2013.3) カワトンボ
の種間相互作用と繁殖形質置換、日本生
態学会、静岡

清 拓哉 (2013) Erich Schmidt が記載し
たマダガスカル産イトトンボ類のタイプ
標本とその原記載について。日本動物分
類学会、仙台

清 拓哉・Wen-Chi Yeh・片谷直治 (2013)
中国雲南省およびラオス北部からのサラ
サヤンマ属の未記載種 2 種について。日
本トンボ学会大会、小田原

Yoshitaka Tsubaki (2012.8) Female choice in
a Japanese damselfly with male colour
polymorphism and heterogeneous light
environments. The 14th International
Behavioral Ecology Congress, Lund, Sweden

Yoshitaka Tsubaki (2012.7) Species
interaction and character displacement. 2012
International Congress of Odonatology,
Jul.2012, Kanagawa, Japan

Hisashi Okuyama, Yoshitaka Tsubaki
(2012.7) Light-oriented and shade-oriented
micro-habitat segregation in two closely
related Mnais damselflies, 2012 International
Congress of Odonatology, Jul.2012,
Kanagawa, Japan

Takuya Kiyoshi (2012.7) Geographical
variation in the wing morphology of the
golden-ringed dragonfly *Anotogaster
sieboldii* (Selys, 1854) detected by
landmark-based geometric morphometrics,
2012 International Congress of Odonatology,
Kanagawa, Japan

椿 宜高、奥山 永 (2012.3) 集団によっ
て異なるカワトンボの体サイズ性差：性
淘汰への種間相互作用の影響、日本生態
学会、大津

Hisashi Okuyama, Yoshitaka Tsubaki
(2012.3) Light-oriented and shade-oriented
habitat segregation associated with
reproductive character displacements in
sympatric damselflies. 日本生態学会、大津

[図書](計 1 件)

椿 宜高 (2012) 生物のつながりを見つ
めよう、PP.56-67.文一総合出版

6. 研究組織

(1) 研究代表者

椿 宜高 (TSUBAKI, Yoshitaka)
京都大学・生態学研究センター・名誉教授
研究者番号：30108641

(2) 研究分担者

高橋 純一 (TAKAHASHI, Junichi)
京都産業大学・総合生命科学部・准教授
研究者番号：40530027

清 拓哉 (KIYOSHI, Takuya)
国立科学博物館・動物研究部・研究員
研究者番号：40599495