

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 5 日現在

機関番号：17401

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2012～2014

課題番号：24570103

研究課題名(和文)ヤスデ類における体サイズ大型化を伴う多発的な種分化メカニズム

研究課題名(英文)Multiple speciation involved with enlargement of body size in millipedes

研究代表者

田邊 力(TANABE, Tsutomu)

熊本大学・教育学部・教授

研究者番号：30372220

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,300,000円

研究成果の概要(和文)：日本産アマビコヤスデ属とババヤスデ属を対象に、種分化と体サイズ及び体色擬態についての関係、体サイズ進化要因について調べ、以下の結果を得た。(1)分子系統推定の結果から、アマビコヤスデ属では本州、四国、九州に分布する小型種(3.5~4cm)アマビコヤスデから3種程度の大型種(4.5~6cm)が分化しており、大型の一種は分化後にアマビコヤスデと交雑していると推定された。(2)キイロヤドリバエの寄生はアマビコヤスデの体サイズ小型化への選択圧となっている可能性がある。(3)アマビコヤスデ属とババヤスデ属の間で確認された体色ミューラー型擬態の進化においてババヤスデ属における多発的種分化の関与が示唆された。

研究成果の概要(英文)：Relationships between speciation and body size and between speciation and body-color mimicry, and factors involved in body-size evolution in the millipede genera Riukiaria and Parafontaria distributed in Japan were investigated and the following results were obtained. (1) Molecular phylogeny of the millipedes suggests that about three larger species (4.5-6cm) may have diverged from the widespread smaller species Riukiaria semicircularis semicircularis and one of the larger species may have hybridized with R. semicircularis semicircularis after its divergence. (2) Parasitism of the fly species Syngamoptera flavipes for R. semicircularis semicircularis might be a selection pressure that decreases the body size of the millipede species. (3) Multiple speciation occurred in Parafontaria might affect the evolution of the Mullerian mimicry for body color observed between Riukiaria and Parafontaria.

研究分野：進化生態学

キーワード：種分化 体サイズ ヤスデ ハエ 寄生 擬態

## 科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

### 1. 研究開始当初の背景

体サイズ分化が種分化の要因となることは魚類や両生類等で知られているものの (Servedio et al. 2011) 本研究で明らかにしようとする交尾時の雌雄間の体サイズ差による生殖的隔離 (機械的隔離) による種分化を実証した例は稀である (Coyne & Orr 2004)。申請者らは本研究の材料である日本産ババヤスデ科ババヤスデ属において、集団内及び集団間において体サイズと交尾器サイズによる機械的隔離が存在すること (Tanabe & Sota 2008) 及び機械的隔離を介した性選択による体サイズ・交尾器サイズ多様化による多発的な種分化を示唆する例を報告しており (Sota & Tanabe 2010) ババヤスデ科ヤスデ類の種分化において体サイズが重要な役割を担っていることが考えられた。

### 2. 研究の目的

本研究の当初の目的は、本州、四国、九州に産するババヤスデ科アマビコヤスデ属における体サイズの大型化を伴う多発的な種分化メカニズムの解明であった。研究の開始時点では、大型6種がそれぞれ独立に小型広域分布種から分化したと推定していたが、調査集団の数を増やして分子系統推定を行ったところ、小型種から独立に分化した大型種の数3程度と予想よりも少ない結果が得られた。また mtDNA の塩基配列には浸透交雑の影響が見られ、用いる塩基配列についても見直しが必要となった。さらにアマビコヤスデ属とそれに近縁で本州、四国、九州に産するババヤスデ属の間では体色擬態が生じており、その擬態の進化においてババヤスデ属における多発的な種分化 (Sota & Tanabe 2010) が影響していると考えられた。これらのことから、以下に述べるように研究の過程において研究目的の再設定を行った。

(1) 系統推定に基づく種分化と体サイズの関係：分子系統情報を用い、体サイズと種分化の関係を解明する。系統推定の精度向上と将来の集団動態解析のために、ゲノム配列の取得に向けたヤスデサンプルの採集も行う。

(2) 体サイズの進化要因としてのハエの影響を明らかにする。

(3) 種分化と体色擬態の関係解明：既存の体色情報の整理、アバダンス調査、体色反射測定、体色パターン記録等により、擬態パターンの把握、仮説構築、研究デザインの構築を行う。

### 3. 研究の方法

(1) 材料：本州、四国、九州に分布するババヤスデ科アマビコヤスデ属とババヤスデ属のヤスデ類。

(2) 系統推定に基づく種分化と体サイズ・交尾器サイズの関係：アマビコヤスデ属については、本州、四国、九州において16集団からヤスデを採集し、そこから mtDNA の COI・COII 領域及び核 DNA の EF1-領域の塩基配列を取得し、これに既に解析済の4集団の同領域塩基配列を組み合わせることで集団レベルの系統推定を行った。この系統情報に基づいて体サイズと種分化の関係を調べた。さらに系統の精度向上と集団動態解析のためのゲノム塩基配列を得るために本州にてヤスデを採集した。

(3) 体サイズの進化要因としての寄生バエの影響：研究対象ヤスデ類の成体はハエの捕食寄生を受ける。体サイズの大きいヤスデに寄生したハエは体サイズが大きくなること予想されるため、このハエ寄生がヤスデの体サイズ進化に影響を与えている可能性がある。そこで熊本県八代市にてハエに卵を産み付けられたアマビコヤスデ (アマビコヤスデ属) を採集し、それを室内で飼育することでハエの成体を羽化させた。ハエ成体と宿主ヤスデ成体の間で体サイズについて相関解析を行った。基礎データとしてハエが卵をうみつけるヤスデの部位及びハエの卵から成体への羽化までの生活史に関する情報を記録した。

(4) 種分化と体色擬態の関係：研究対象のアマビコヤスデ属は近縁なババヤスデ属と灰色の体色擬態環を形成していると考えられる。ババヤスデ属においては関西地方にて多発的な種分化が生じており、これが体色の多様化を促進することで擬態の進化に影響を与えている可能性がある。そこで関西地方の4地点7種7集団についてヤスデ類のアバダンス (個体数) 調査を行った。またそこで得られたヤスデを持ち帰り、体色の反射波長測定と体色パターンを写真記録した。

### 4. 研究成果

(1) 系統推定に基づく種分化と体サイズの関係：アマビコヤスデ属においては分子系統推定の結果から、広く分布する小型のアマビコヤスデ (体長 3.5cm~4cm) から、3程度程度の大型種が分化していると推定された。また、mtDNA COI・COII 領域の塩基配列に浸透交雑

の影響が見られたことから、大型種の一つは分化後に分布を広げながら小型アマビコヤスデと交雑していたと推定された。研究対象ヤスデ類の種分化メカニズムの解明には、集団サイズの変遷や移動等の集団動態解析が有効と考えられた。しかしながら、今まで用いてきた mtDNA COI・COII 配列には浸透交雑の影響が見られること、また核の部分配列は集団動態解析のデータとしては適さないことから、新たにゲノム塩基配列を取得することとし、そのためのヤスデサンプルの採集を関西地方にて行った。本成果の一部については日本生態学会第 60 回大会において発表した。

(2) 体サイズの進化要因としての寄生バエの影響：アマビコヤスデにはイエバ工科のキイロヤドリエバエ *Syngamoptera flavipes* とイロヤドリエバエ属の 1 種 *Syngamoptera* sp. が寄生することがわかった（八工の同定は末吉昌宏氏に依頼）。八工は幼虫の段階で宿主のヤスデを殺し、その後、ヤスデ体内で蛹となることが確認された。八工の蛹はヤスデの体腔内面に合わせて作られるためヤスデの体サイズが八工の成体の体サイズに影響を与え得ると考えられた。キイロヤドリエバエについては、八工成体雌とヤスデ成体雄の間には有意な相関があり (n=10)、八工成体雄とヤスデ成体雄の間には有意な相関はなかった (n=10)。よってキイロヤドリエバエの寄生は、その雌を通じてアマビコヤスデの体サイズを小さくする選択圧となっている可能性がある。八工の卵はヤスデの体前方に産み付けられていた。これらの成果については論文原稿を執筆中である。

(3) 種分化と体色擬態の関係：研究対象である日本産アマビコヤスデ属とババヤスデ属は類似の灰色の体色を呈している。両属は共に防御用の青酸ガスを分泌することから、この体色の類似はミユラー型擬態と考えられる。興味深いのは、ババヤスデ属において多発的な種分化が生じている関西地方において、一部の系列が灰色の擬態環を抜け出して別のオレンジの擬態環へと移行していると考えられることである。オレンジ集団に近縁な集団には灰とオレンジの中間色の集団も観られる。多発的種分化により体色の多様化が促進され、それが擬態環間の移行を促している可能性がある。そこで、アマビコヤスデ属とババヤスデ属について関西地方の 4 地点においてアバダンス調査を行い、そこで得られたヤスデについて体色反射測定、体色パターンの記録を行った。今後、ゲノム塩基配列に基づく系統推定、集団動態解析と組み合わせ、種分化と体色擬態の関係の解明に取り組む予定である。

#### < 引用文献 >

- Coyne JA, Orr HA (2004) Speciation. Sinauer Associates, Inc.
- Servedio MR, Van Doorn GS, Kopp M, Frame AM, Nosil P (2011) Magic traits in speciation: 'magic' but not rare? Trends in Ecology and Evolution, 26: 389-397.
- Sota T, Tanabe T (2010) Multiple speciation events in an arthropod with divergent evolution in sexual morphology. Proceedings of the Royal Society B, 277: 689-696.
- Tanabe T, Sota T (2008) Complex copulatory behavior and the proximate effect of genital and body size differences on mechanical reproductive isolation in the millipede genus *Parafontaria*. The American Naturalist, 171: 692-699.

#### 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 3 件)

Tanabe T. and Sota T. (2014), Both male and female novel traits promote the correlated evolution of genitalia between the sexes in an arthropod. Evolution, 査読有, 68, 441-452.

工藤慎一・桑原保正・Zoltán Korsós・市来弥生・森将史・浅野泰久・中村泰之・田辺力 (2014) ヤスデ 2 種で新たに確認された抱卵行動。昆虫 (ニューシリーズ), 査読有, 17 (4), 1-3.

Kuwahara, Y., Ichiki Y., Morita M., Tanabe T., Asano Y. (2015) Chemical Polymorphism in Defense Secretions during Ontogenetic Development of the Millipede *Niponia nodulosa*. Journal Chemical Ecology, 査読有, 41, 15-21.

##### [ 学会発表 ] (計 3 件)

森田将史・市来弥生・桑原保正・田辺力・浅野泰久 (2012). オビヤスデ目未同定種が分泌する分泌物 M162 の同定. 第 24 回日本環境動物昆虫学会年次大会, 11 月 17 日, 名古屋 (名古屋大学).

田辺力・曾田貞滋 (2013). ヤスデ類における体サイズ大型化を伴う種分化. 日本生態学会第 60 回大会, 3 月 7 日, 静岡 (静岡県コンベンションアーツセンター).

桑原保正・田辺力・浅野泰久 (2015). フジヤスデ *Anaulaciuus* sp に存在する 2-alkanone 類の同定. 日本農芸化学会, 3 月 27 日, 岡山 (岡山大学).

##### [ 図書 ] (計 3 件)

小池啓一，小野展嗣，町田龍一郎，田辺力（2014）.小学館の図鑑・NEO 昆虫 新版．小学館．

田辺 力，ムカデ綱．p. 168．

田辺 力，ヤスデ綱．p. 169．

Marek P., Tanabe T. and Sierwald P. (2014),  
A species catalog of the millipede family  
Xystodesmidae (Diplopoda: Polydesmida).  
Virginia Museum of Natural History,  
Special publication 17, i-xxii + pp. 117.

篠原圭三郎, 田辺 力, Korsós Z. (2015),  
ヤスデ綱．青木淳一（編著），日本土  
壤動物-分類のための図解検索 第二  
版．東海大学出版部，xxiv + 941-984．

〔産業財産権〕

出願状況（計0件）

名称：  
発明者：  
権利者：  
種類：  
番号：  
出願年月日：  
国内外の別：

取得状況（計0件）

名称：  
発明者：  
権利者：  
種類：  
番号：  
取得年月日：  
国内外の別：

〔その他〕

ホームページ等  
なし

6．研究組織

(1)研究代表者

田邊 力 (TANABE, Tsutomu)

熊本大学・教育学部・教授

研究者番号：30372220

(2)研究分担者

( )

研究者番号：

(3)連携研究者

曾田 貞滋 (Sota, Teiji)

京都大学・大学院理学研究科・教授