

鳥取大学研究成果リポジトリ

Tottori University research result repository

タイトル Title	ザトウムシの種の境界を求めて：染色体，生殖隔離，交雑帯，生物地理学
著者 Author(s)	鶴崎，展巨
掲載誌・巻号・ページ Citation	タクサ：日本動物分類学会誌，49：3 - 22
刊行日 Issue Date	2020-08-31
資源タイプ Resource Type	学術雑誌論文 / Journal Article
版区分 Resource Version	出版社版 / Publisher
権利 Rights	(C)日本動物分類学会
DOI	10.19004/taxa.49.0_3
URL	https://repository.lib.tottori-u.ac.jp/11541

総説

ザトウムシの種の境界を求めて—染色体, 生殖隔離, 交雑帯, 生物地理学

In search of species borders in Opiliones: chromosomes, reproductive isolation, hybrid zones, and biogeography

【第17回日本動物分類学会賞受賞記念論文】

鶴崎展巨

Nobuo Tsurusaki

ABSTRACT

This paper reviews major results of taxonomical studies on Japanese species of harvestmen made by me over the past 40 years. The first attempt as a postgraduate student was to provide precise species identification of all-female populations of the *curvipalpe*-group of *Leiobunum* (Eupnoi: Sclerosomatidae) in Hokkaido. It was confirmed that they were *Leiobunum manubriatum* and *L. globosum* and they were facultative thelytokes showing typical patterns of geographic parthenogenesis. *Leiobunum manubriatum* consisted of diploid populations with $2n=24$ and tetraploid populations with $2n=ca. 48$, while *L. globosum* was a tetraploid species with $2n=ca. 48$. Population genomics analyses recently made revealed that *L. globosum* originated from tetraploid populations of *L. manubriatum*, thus *L. manubriatum* is paraphyletic. Most of the Japanese species of Opiliones having wide distributional ranges are polytypic and consist of many geographic races that intergrade one another by making hybrid zones where they meet. Some topics for those species revealed by cytogenetical analyses are briefly reviewed. They include chromosomal hybrid zones in several species, two cases of circular overlap in *Gagrellula ferruginea*, and B-chromosomes in *Psathyropus tenuipes*.

Key Words: Opiliones, taxonomy, chromosomes, reproductive isolation, hybrid zones, biogeography

はじめに

本稿では私がこれまでおこなってきたザトウムシ類（クモガタ綱ザトウムシ目）の分類学および関連分野の研究の概略をほぼ年代順に、着手の経緯などとともに紹介させていただく。一部ザトウムシ以外の材料があるが、私の興味の延長として含めさせていただいた。

私のザトウムシとの付き合いは高校の部活から始まった。中学生の頃に、それまで趣味でやっていた昆虫採集から一歩進んで何か研究らしいものをやりたいと考えいろいろと模索した中で、クモが研究者が少なく面白そうだと考え、中学二年生の夏休みに日本蜘蛛学会（当時の名称は東亜蜘蛛学会）に入会した。入会直後に届いた名簿を見ると、当時住んでいた愛媛県には多足類分類で学位を取られた三好保徳博士（1909–1995、当時は聖カタリナ女子短大）やクマムシやカニムシの分類を手がけられた森川國康博士（1919–2009、当時は松山東雲女子短大）、森川博士の先導で土壌性ダニの分類をやられていた石川和男（中気門類）、芝実（前気門類）の両氏らが会員でおられたが、クモが専門の方はおられないようだった。クモでは愛媛県ですでに第一人者かも、しめしめ、とばかりにクモを熱心に採集していた（この頃の採集記録は40年後に報告できた：鶴崎ら、2011）。高校入学後に入った生物部では研究テーマにザトウムシを選んだ。これは、高校の3年

鳥取大学農学部動物分類学研究室

〒680-8551 鳥取市湖山町南4-101 鳥取大学地域学
部棟

Laboratory of Animal Taxonomy, Faculty of Agriculture,
in Faculty of Regional Sciences Building, Tottori Univer-
sity, Tottori 680-8551, Japan

E-mail: ntsuru@tottori-u.ac.jp

間で成果をまとめるには種数の少ないザトウムシのほうが適していると考えたのと、高校入学祝いとして入手した *Acta Arachnologica* 誌の Vols. 1-9 (1936-1945) の復刻版に、皿ヶ嶺で三好保徳先生が戦前に研究されたザトウムシの生活史の報文が何編か載っているのを見て、これらを下敷きにすれば何か書けるのではないかと思ったからである (鶴崎, 1996, 2010, 2011, 2012)。当時、大学の理学部生物学科でクモガタ類の研究ができそうだったのは、鈴木正将先生がおられた広島大学とミズダニ分類の今村泰二先生がおられた茨城大学しかなかった。松山市の高校生だった私の頭には進学先として東京よりも遠い大学の選択肢はなかったため、ほぼ自動的に広島大学に進学した。

当時、鈴木先生 (1914-2011) は日本産のザトウムシ類の大きなレビジョンをご研究の総まとめとして次々とまとめられていた頃で、研究室に行くと、毎度この類の分類の難しさや残った問題点などについて描きかけの図などを出しつつ長時間、話してくださいました。ザトウムシ分類の基礎的な知識と解剖技術はほとんどすべてこのときに身につけた (鶴崎, 2012)。卒業論文では、ゴホンヤリザトウムシ *Systemocentrus japonicus* Hirst, 1911 の外部形態の地理変異と広島市西方における背の棘数で異なる2地理型間の交雑帯を調べた (Suzuki and Tsurusaki, 1981; 鶴崎, 2007a)。

鈴木先生は私が卒業時にご退職だったので、大学院進学では他大学を選ぶ必要があった。大学院は鈴木先生の薦めもあったが、諸種研究した結果自分に合うのは北海道大学の理学研究科動物学専攻しかないと思い、そこを受験した。めざしたのは系統分類学講座 (以下、系統講座) で、大学3年の冬に読んで「ミツバチのたどった道」に感銘し、その著者の坂上昭一先生 (1927-1996、ハチの社会進化で著名だが、分類学者としても超一流だった) に師事できたらと思ったのだが、私が進学した1979年4月に坂上先生は学内の低温科学研究所に移られてしまった。私が面倒を見ていただくこととなった海産無脊椎動物分類がご専門の山田真弓先生 (1923-2018) は気配りの方で、私の海産動物への躊躇 (私は広島県向島での臨海実習は大いに楽しんだが海産動物を研究対象としようと考えたことが一度もなかった)

を察すると、クマムシはどうかと薦められた。クマムシなら陸海問わずいるので入って行きやすいだろうというのが理由だった。私は原生動物の実習でクマムシを見たことがあり、同郷の森川國康先生がかつて手がけられた動物でもあるということで以前より興味があったため (鶴崎, 2010)、この提案に感謝し、修士論文 (以下、修論) のテーマにクマムシを選択した。先に文献を集めたのは海産種である。これは伊藤立則先生 (1945-1990、当時系統講座で講師) が石狩浜でクマムシを採っているとお聞きしたのと、海産種の形態の多様性に魅せられたためである。先端の集水コックをゴムチューブとピンチコックに改造したメイオベントス採集用のプランクトンネットを入手し、石狩浜に何度も出かけて波打ち際の砂を実験室に持ち帰り間隙動物の採集にいそしんだが、残念ながらクマムシは採集できなかった。最近の洗練された抽出方法 (山崎ら, 2019) などは知らなかった。やむなく陸産種の採集も試みたが、どこにもいる既知種しか採集できなかったため、秋頃には修論でこれを扱うのをあきらめた。その後も採集や文献収集はつづけたが、私のクマムシ論文は結局伊藤先生からいただいた標本で修論終了後に書いた1新種の1報だけで終わった (Tsurusaki, 1980)。この種 *Hypsibius (Isohypsibius) itoi* Tsurusaki, 1980 の名称はその後の属の細分化等で *Thulinus itoi* (Tsurusaki, 1980) に変わっている (Kaczmarek and Michalczuk, 2006)。

1. ユミヒゲザトウムシ種群の産雌単為生殖種の正体

北大進学時に、修論としてやるかどうかは別として調べたかったのはエゾスベザトウムシ *Leiobunum esoense* Suzuki, 1976 (以下、エゾスベ) の単為生殖種である。本種はユミヒゲザトウムシ種群 *Leiobunum curvipalpe*-group (以下、ユミヒゲ種群) の北海道産種だが、それまでに採集されていた約40個体の成体の中には雄が含まれていなかった。ユミヒゲ種群は雄の体がオレンジ色で目立つこともあり、雄に偏った性比で採集されることが多いので、これは異例である。よって産雌単為生殖の可能性が疑われたわけである。

表1. 日本産ガトウムシ目の分類表 (すべての上位分類群名は示していない。種は本文に出てくるもののみ表示)。

Suborder Cyphophthalmi ダニガトウムシ亜目	
Family Sironidae ダニガトウムシ科	
<i>Suzukielus sauteri</i> (Roewer, 1916)	スズキダニガトウムシ
Suborder Laniatores Thorell, 1876 アカガトウムシ亜目	
Infraorder Insidiatores Loman, 1900 オンタイアカガトウムシ下目	
Superfamily Travunioidea Absolon & Kratochvíl, 1932 タテヅメガトウムシ上科	
Family Paranoichidae Briggs, 1971 ニセタテヅメガトウムシ科	
<i>Kainonychus akamai</i> (Suzuki, 1972)	アカマニセタテヅメガトウムシ
<i>Paranoichus fuscus</i> (Suzuki, 1976)	ムツニセタテヅメガトウムシ
<i>Izunonychus ohruui</i> Suzuki, 1975	イズニセタテヅメガトウムシ
Infraorder Grassatores Kury, 2002 in Giribet <i>et al.</i> , 2002 ネットタイアカガトウムシ下目	
Family Assamiidae Soerensen カゲガトウムシ科	
Family Epedanidae カマアカガトウムシ科	
Family Petrobunidae Sharma & Giribet, 2011 コイシアカガトウムシ科 (和名新称)	
Family Podoctidae Roewer トゲアカガトウムシ科	
Suborder Dyspnoi ヘイキガトウムシ亜目	
Superfamily Ischyropsalidoidea Simon 1879 アゴガトウムシ上科	
Family Sabaconidae ブラシガトウムシ科	
<i>Sabacon imamurai</i> Suzuki, 1964	イマムラブラシガトウムシ
<i>Sabacon akiyoshiensis</i> Suzuki, 1963	アキヨシブラシガトウムシ
Family Taracidae Schönhofer 2013 アメリカアゴガトウムシ科	
Family Nemastomatidae イトクチガトウムシ科	
<i>Cladolasma parvulum</i> Suzuki, 1963	カブトガトウムシ
Family Nipponopsalididae Martens 1976 ニホンアゴガトウムシ科	
Family Acropsopilionidae Rewer, 1923 ミナミマメガトウムシ科	
<i>Acropsopilio boopis</i> (Crosby, 1904)	アワマメガトウムシ
Suborder Eupnoi カイキガトウムシ亜目	
Family Caddidae Banks, 1893 マメガトウムシ科	
<i>Caddo agilis</i> Banks, 1892	マメガトウムシ
<i>Caddo pepperella</i> Shear, 1975	ヒメマメガトウムシ
Family Phalangiidae マガトウムシ科	
Family Sclerosomatidae カワガトウムシ科	
Subfamily Sclerosomatinae Simon, 1879 カワガトウムシ亜科	
Subfamily Gagrellinae Thorell, 1889 フシガトウムシ亜科	
<i>Systemocentrus japonicus</i> Hirst, 1911	ゴホンヤリガトウムシ
<i>Paraumbogrella pumilio</i> (Karsch, 1881)	フタコブガトウムシ
<i>Psathyropus tenuipes</i> L. Koch, 1878	ヒトハリガトウムシ
<i>Gagrellula ferruginea</i> (Loman, 1902)	アカサビガトウムシ
<i>Melanopa grandis</i> Roewer, 1910	オオナガガトウムシ
<i>Gagrellopsis nodulifera</i> Sato & Suzuki, 1939	イラカガトウムシ
Subfamily Leiobuninae Banks, 1893 スベガトウムシ亜科	
Leiobunum curvipalpe-group ユミヒゲガトウムシ種群	
<i>Leiobunum montanum</i> Suzuki, 1953	ヤマスベガトウムシ
<i>Leiobunum hiraiwai</i> (Sato & Suzuki, 1939)	ヒライワスベガトウムシ
<i>Leiobunum curvipalpe</i> Roewer, 1910	ユミヒゲガトウムシ
<i>Leiobunum tohokuense</i> Suzuki, 1976	トウホクスベガトウムシ
<i>Leiobunum manubriatum</i> Karsch, 1881	ヒラスベガトウムシ
<i>Leiobunum globosum</i> Suzuki, 1953	タマヒゲガトウムシ
Nelima genusfusca-group ナミガトウムシ種群	
<i>Nelima suzukii</i> Tsurusaki, 2003	エゾナミガトウムシ
<i>Nelima genusfusca</i> (Karsch, 1881)	オオナミガトウムシ
<i>Nelima nigricoxa</i> Sato & Suzuki, 1939	ヒコナミガトウムシ
satoi-group サトウナミガトウムシ種群	
<i>Nelima satoi</i> Suzuki, 1944	サトウナミガトウムシ
parva-group ヒメナミガトウムシ種群	
<i>Nelima parva</i> Suzuki, 1974	ヒメナミガトウムシ

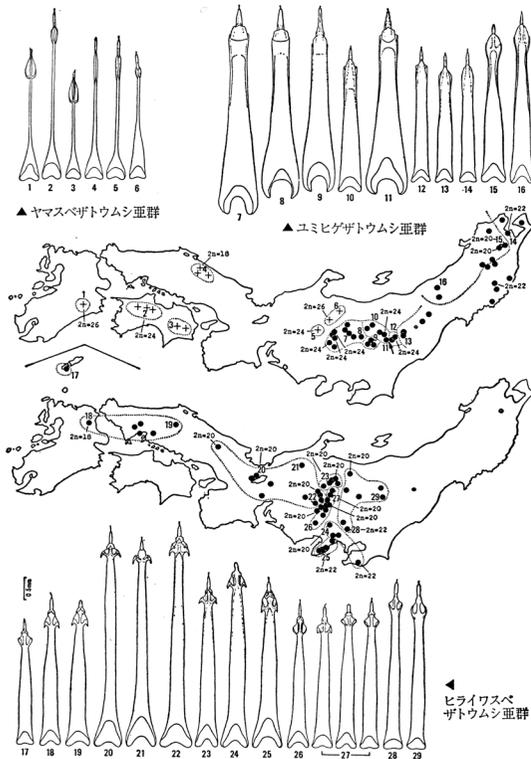


図1. ユミヒゲザトウムシ種群の3亜群（それぞれが上種に相当）の陰茎と染色体数の地理的分化（鶴崎，1986）. より詳細な変異については Tsurusaki (1985b, 1990, 2006) を参照.

この種群は雄のおもに触肢，上唇，交尾器の形態で識別されており，雌では種までの確実な同定は不能だったのだが，名がないと不便という便宜的理由でなづけられたのがエゾスベだった（Suzuki, 1976b）. 本種については産雌単為生殖種かどうかの確認に加え，染色体も見たいと思っていた. 学部時代に皆森寿美夫先生（1917–2013，初期にスジマドジョウ類で生殖隔離を研究され，数年前に *minamorii* という種小名もつ種が記載されている）の遺伝学の講義で，北海道教育大学の竹内恭先生（1923–2003）の，ゾウムシの単為生殖種で3倍体や5倍体の個体が出るという話を聞いていたので，もしかするとエゾスベでも倍数化が起きているかとも思ったからだ. 1978年7月になると本種の成体が出始めたので，機会があるごとに採集していると，7月下旬には江別市野幌で多数の雌に混じて数個体の雄が得られた. それは東北地方に分布するタマヒゲザト

ウムシ *Leiobunum globosum* Suzuki, 1953 だった. さらに，札幌市八剣山でも雄が得られたが，こちらは長野県から東北地方まで知られるヒラスベザトウムシ *L. manubriatum* Karsch, 1881（当時は *L. platypenis* Suzuki, 1953）だった. よってエゾスベはこれら2種，またはこれら2種と雌のみの単為生殖種の3種の混合だとわかった. そうすると雌で識別形質を見つける必要があった. 9月に鈴木研究室の同期で東北大学浅虫臨海実験所に進学した長友佐藤正典君を訪ね，ついでに青森県内各地でトウホクスベザトウムシ *Leiobunum tohokuense* Suzuki, 1976，タマヒゲ，ヒラスベの標本も集め，これらの雌を比較して諸種検討したところ，秋遅く頃ようやく，「タマヒゲ+ヒラスベ」とトウホクは体背面の斑紋，タマヒゲとヒラスベは上唇の形（タマヒゲは先細りだが，ヒラスベでは二又または末広がりになる）で識別できるという結論にたどりついた（Suzuki and Tsurusaki, 1983）. ユミヒゲ種群の雌の腹部の中央の縦列斑には濃色と淡色の2タイプがあり，識別形質の候補と考えたこともあったが，これは種差とは関係がなかった. 前述のように10月頃にはクマムシで修論を仕上げることに不安が募っていたので，山田先生に相談し，修論ではザトウムシを扱うことにした. 翌年，円山と野幌で採集してきたタマヒゲとヒラスベの2種の亜成体雌を飼育し産下させた卵が正常に発生し，ふ化するかどうかを確かめた. また，生活史把握のため，円山と野幌の2カ所で4月半ばから積雪で調査不能となる11月中旬まで毎週，定期採集をおこなった. このような定期採集での生活史調査は系統講座の伝統で，私も自然に真似をしたわけだが飼育がうまくいかなかった場合の保険でもあった. これらの2カ所（正確にいうともう1カ所北大構内でもやった. フタコブザトウムシ *Paraumbogrella pumilio* (Karsch, 1881) は北大構内にしかいなかった）で調査した理由は，野幌にはヒラスベが少なく，いっぽうタマヒゲで低頻度ながらも雄が出現するのは野幌だけだったということのほか，どちらかで見つからない種もあったからである. この調査は自然の豊かな（採り尽くしの心配がない）円山や野幌という好調査地が近くにあったからできたもので，他の地では難しかったかもしれない. 飼育はうまくゆき，両種に産雌単為生殖能があ

ることを確認できた (Tsurusaki, 1986). また, 生活史に関しては, ザトウムシでは雌のほうが雄よりも数日から1週間ほど早く成体になる雌先熟傾向のあることが初めてわかった (Tsurusaki, 2003). 欧米での先行研究はどれも調査頻度が月1回だったので, これは検出できなかったわけである. 修士論文の発表がすみ, 博士課程の進学が決まってから, 博士論文もザトウムシで続けたい旨を山田先生に申し出て了解をいただいた.

実は, 坂上先生が異動された直後, 私には系統講座が海産無脊椎動物分類に特化してゆくかに思われたのだが, 講座には坂上先生が残してゆかれた学位論文提出間近の経験豊富で, 研究者としてすでに一家言をお持ちの先輩院生が多く残っておられ, さらに数カ月後にはオオニジュウヤホシテントウ種群 (以下, エピラクナ) の分類や生殖隔離がご専門の片倉晴雄さんが助手になられた. また, 私と同期進学の中野進さんもエピラクナの生殖隔離で研究を続けていた. したがって, 論文さえ書ければ材料が海産・陸産関係なくやらせてもらえるという雰囲気はあり, これは私には非常に有難かった. 自主ゼミは私が修士課程で参加したのは Mayr (1970) のみだったが, 博士課程以後はかなり多く読んだ. 積雪でフィールド調査に出られない期間が1年の半分近くを占める札幌は, ゼミにはうってつけの環境だった. 進化, 分類学, 系統学関係でとくに印象に残っているのは Futuyama (1978), White (1980), Wiley (1981) である. Wiley (1981) は比較的読みやすかったが種内で形質の地理的分化が激しいザトウムシでは分岐分析は使い道がなかった. 私が博士課程2年目の春に出たドーキンス (1980) には衝撃を受けた. 以後, Williams (1966, 1975), Thornhill and Alcock (1983), Krebs and Davies (1981) など, 行動生態学関係などの本も中野さんたちと多く読んだ. 農学部院生主宰のゼミ (おもに進化関係) にも多く参加させてもらった. Futuyama and Slatkin (1983) などを読んだ. White (1973) や Bull (1980) は一人で読んだ. 後者は性決定システムの進化を行動生態学的視点も入れて考察した本で, 私にはドーキンスに次ぐ「目からうろこ」本だった. Futuyama (1978) を読んでいたので, 本書の第2版が出たときに翻訳にさそわれた (フツイマ, 1991). Futuyama は Mayr の精神をよく受け継

いだ方で, 表題は変わったが, その後も進化生物学のバランスのよい教科書を出し続けている. 最近の分子系統地理の論文には分布境界で何が起きているのかもよく調べずに (完全に異所的で分布域の相互接触がみられない場合は仕方がないが), 樹形だけで安易に隠蔽種云々と議論するものがままたり苦々しく思っている. そのような論文を見るたびに, Mayr のどれか1冊くらい読めよと心の中でつぶやくのである.

2. ユミヒゲザトウムシ種群のレビジョンと地理的単為生殖

学位論文のテーマとして考えたのはタマヒゲ, ヒラスベの2種も含まれるユミヒゲ種群のレビジョンだった (Tsurusaki, 1982, 1985a, 1985b, 1990, 1991, 2006). 本種群については鈴木先生がすでにレビジョンを出版済みで (Suzuki, 1976b), いちおうの整理がついていたが, 染色体数分化については鈴木先生が先鞭をつけておられたものの (Suzuki, 1976a), 未調査の集団が数多く残っていた. 本種群はおもにブナ帯以上の山地に生息するが, 私は学部4年の夏に鈴木先生の科研費での調査の一環で, 本県の長野県の複数の集団の染色体調査をお手伝いした経験もあり, 短時間で材料を集めることに自信があった. この時点で分類学的レビジョンが残されていた大きな種群としては, ナミザトウムシ種群とア

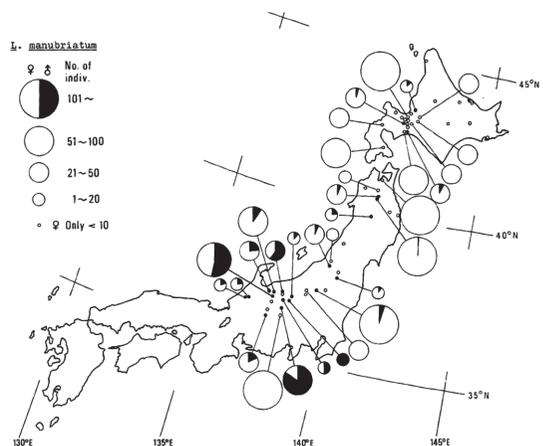


図2. ヒラスベザトウムシの性比の地理変異 (Tsurusaki, 1986より).

カサビザトウムシ種群があったが、これらは3年間で片付けるには手強すぎたし、何よりもまだ鈴木先生がご自分でレビジョンに取りかかられると思っていたので並行してやると面倒と考えたのである。

夏になると、札幌からJR（当時はまだ国鉄）で南下し、各地で標本を集めるとともに染色体プレラートを作成した。この研究で思い出深いのは長野県霧ヶ峰の一角でヒライワスベザトウムシ *Leiobunum hiraiwai* (Sato & Suzuki, 1939)（以下、ヒライワ）とツシマスベザトウムシ *L. tsushimense* Suzuki, 1976（以下、ツシマ）の交雑集団を見つけたことである（鶴崎, 1986; Tsurusaki, 2006）。この集団では雄の陰茎が多型で両者の中間的な形態の陰茎をもつ個体もいた。両者の陰茎形態は見間違いが無いほど十分に異なって見えるのだが（ヒライワの陰茎には先端近くの翼状部に逆棘のような返しが見られるが、ツシマにはこれがない）、この集団を見ると、両者はじつは連続的とみられた（図1の集団27）。長崎県対馬で先に見ついていたツシマを長野県美ヶ原で最初に採集したのは私である。そのとき、なぜそれほど遠距離に隔離分布するのかと鈴木先生といふかったものだが、その謎がこれで氷解した。ヒライワは九州北部から中国地方を経由して長野県までブナ帯以上の山地にほぼ連続的に分布しているが、ヒライワとツシマが同一種なら、分布の両端でたまたま形態の変わらない集団が残り、中央側でヒライワ型の陰茎形態が進化して広がった、というだけの話である。染色体数は対馬が未調査だが、西から東に向かって $2n=18, 20, 22$ と連続的に変異していた。触肢の黒化は近畿地方から長野県まで広がっており、これらの形質の地理的変異パターンもヒライワとツシマが同一種という考えと整合した。交尾器形態は交尾をおこなう昆虫やクモでは種の識別形質としてしばしば重視されるが、交尾器ですら地理的に変異するのである。このヒライワにおけるツシマ型陰茎のような分布域の両端側で同一形質状態がみられるパターンは、ユミヒゲ種群の各種のいろいろな形質に見られ、形質状態の新旧の判定にも使えた（Tsurusaki, 1985b, 1990, 2006）。中央側に分布するのが派生形質である。なぜなら、中央側が祖先形質状態で、両端で独立に同じ形質状態が進化したという仮定は節約的でないからである。

染色体数は予期していた以上に変異があり、ヒライワ ($2n=18-22$) も、ヤマスベザトウムシ *L. montanum* Suzuki, 1953 ($2n=18-26$) も、ユミヒゲ亜群 (*L. curvipalpe*-subgroup: ユミヒゲザトウムシ *L. curvipalpe* Roewer, 1910 とトウホクスベザトウムシ *L. tohokuense* で構成され、一つの上種に相当) ($2n=20-24$) も、染色体数の違いで種を分割するのは無理があった（Tsurusaki, 1985b, 1990, 2006）。また、この調査を通じて、産雌単為生殖の2種が、より高緯度、あるいは高標高側で性比が雌に偏る「地理的単為生殖」の好例であることも示せた（Tsurusaki, 1986）（図2）。性比とグレガリナや線虫寄生率には相関を見いだせなかった（Tsurusaki, 1986）。かわりに低温による移動力の低下が地理的単為生殖パターンの説明になるという仮説を挙げたが（鶴崎, 1983, 1985; Tsurusaki, 1986）、説得力が弱かったのか、それとも単に生態研究者や進化研究者の目の届きにくい雑誌に書いたせいなのか、ザトウムシ研究者を除くとその後のこの手の関係論文にあまり引用してもらえていないのは残念である。

ところで博士課程2年目の7月に、私は北大理学研究科の染色体研究施設の高木信夫先生からマウスの胚で染色体を観察するときに使われていた乳酸と酢酸の混合液で細胞を解離させるステップを加えた空気乾燥法（鶴崎, 2007b; Tsurusaki, 2007b）による染色体プレラート作成法を教わる機会があった。単為生殖2種の染色体を調べたかったことはすでに述べたが、雌での染色体観察はうまくゆかず壁にぶつかっていた。ある機会に染色体研究施設の佐々木本道先生（1925-1995）にご相談したところ、高木先生が使っている方法ならうまくゆくのではと高木先生を紹介してくださった。早速円山で採ってきたヒラスベの亜成体雌を材料に高木先生にデモをしていただくと一発で $2n=$ 約50のきれいな分裂像が出て、一瞬で4倍体だと確信できた。長野県美鈴湖産の雄が $2n=24$ であることは確認済みだったからである。その後はこの方法で核型分析を進め、ヒラスベには2倍体集団（♂, ♀）と4倍体集団（♀）があること、タマヒゲは雌雄とも4倍体であることなどを確認した（Tsurusaki, 1986, 2007a）。

タマヒゲは東北地方以北、ヒラスベは中部地方以北にしか分布しないため、鳥取にきて数年後には、

これら産雌単為生殖種の追跡からは離れた。しかし、最近、米国のメリーランド大学のJeffrey Shultz博士の研究室出身のMercedez Burnsさんがこれらの産雌単為生殖種に興味をもってくれ共同研究として研究を再開している。産雌単為生殖のタマヒゲとヒラスベはユミヒゲ種群の中ではヤマスベに近縁であること (Burns and Tsurusaki, 2016)、タマヒゲはヒラスベの4倍体集団から出ている (よってヒラスベは側系統) らしいこと (Burns *et al.*, 2018) などがわかりつつある。

3. ヒトハリザトウムシのB染色体

ヒトハリザトウムシ *Psathyropus tenuipes* L. Koch, 1878 [= *Metagagrella tenuipes* (L. Koch, 1878)] (以下、ヒトハリ) は、ザトウムシとしては唯一の海浜性種で西日本では厳密に海岸と河川感潮域でしか見つからないが、関東地方以北では内陸でも発見される (Suzuki and Tsurusaki, 1983)。本種は生息地が海岸か内陸かを問わず、日中は集合性が強く、岩陰などに密な集合塊を作る性質がある。北海道でも同様に、札幌市の円山や北大植物園では密な集合がみられた。北海道大学に進学したばかりの頃、行動学や社

会性にも興味があったので、北大植物園内のハルニレの樹幹に集合をつくっている個体にマークを試みたこともあったが、特定の個体どうしで集まるようすはなく、夜間に採餌で地表を歩き回った個体がたまたま近くの樹幹に登って居合わせた個体どうしで群れているだけのようだったのでこの習性にはそれ以上踏み込まなかった。本種は北大構内にもおり、あるとき染色体を調べると、染色体数 ($2n$) は36-37付近を示した。私は学部4年の頃、広島県の能美島で採集した本種で空気乾燥法による染色体観察を試みたことがあったが、そのときは18-20前後で出たと記憶していたので、この結果から両者は別種かも、と考えた。北海道や東北地方北部で採集される本種は体の黒化が目立ち、腹部第2背板の棘は痕跡的で、瀬戸内海などでみられる本種とは外見がかなり異なってみえるので、当時は別亜種 *Metagagrella tenuipes yezoensis* (Suzuki, 1949) (オリジナルでは *Gagrella* 属) とされていたからである。続いて、北大植物園の集団を調べると染色体数は28付近を示したため問題はそう単純ではないとわかり、以後、機会があるごとに各地の本種の染色体数を調べた。

ところで、広島県能美島集団で試した空気乾燥法は、当時、鈴木先生の研究室に鳥取県の倉吉東高校

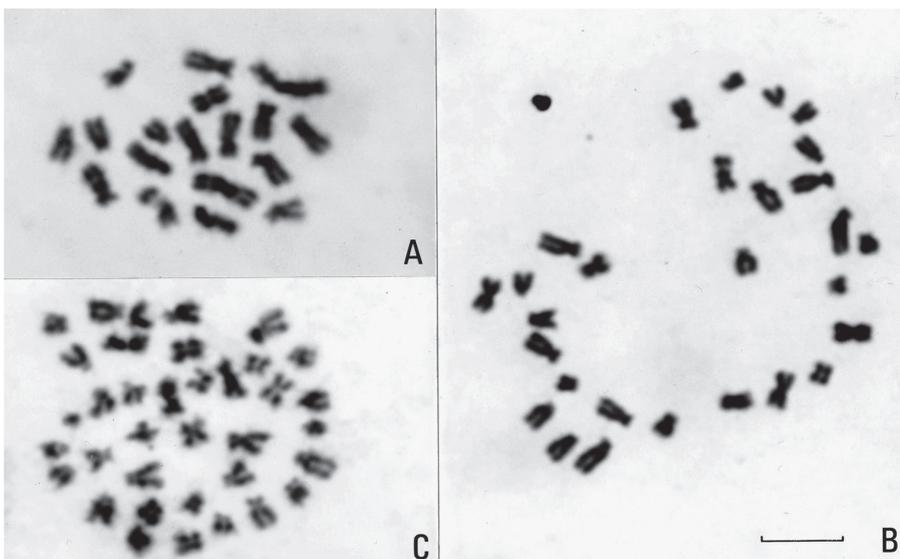


図3. ヒトハリザトウムシの染色体 (精原細胞の体細胞分裂中期)。A: 愛媛県中島 ($2n=18$)、B: 札幌市北大植物園 ($2N=28=18+10Bs$)。C: 札幌市北大構内 ($2n=37=18+19Bs$)。スケールは $5\mu\text{m}$ (Tsurusaki, 1993 より)。

から内地留学で来られていた國本洗紀先生から教わった。しかし、染色体数が個体間はおろか同一個体内でもばらついたため、私はこの方法には何かの欠陥があると思い込んだ（当時、B染色体などというものがあることは知らなかった）。そのため、ユミヒゲ種群の染色体調査でも、博士1年目までは酢酸オルセインによる押しつぶしで染色体プレパラートを作成していた。押しつぶし法は簡単でどこでもできるという利点もあった（テント泊でテントの中でやったこともある）。しかし、上記からもわかるように染色体数のばらつきはどの集団でも見られ、このばらつきはB染色体の増減で起きていることがわかった。B染色体は過剰染色体とも呼ばれる、あってもなくても個体の生存に影響のない小型の染色体のことである。この染色体は、1) 一般に不活性で、2) Cバンドで濃染される、3) 減数分裂で一価染色体としてふるまい、4) 非メンデル遺伝で通常の分離比を示さない、という特徴がある (Jones and Rees, 1982)。減数分裂では体細胞分裂の半数の染色体数となるはずだが、ヒトハリでは減数第一分裂での染色体数は、 $2n=20$ (最頻値) の個体では

$n=11$ (最頻値)、 $2n=24$ (最頻値) 個体では、 $n=15$ (最頻値) となっており、18本のみが通常核型 (A染色体) で残りがBだと考えるとつじつまがあった ($2n=20=18+2B$, $n=9+2B=11/2n=24=18+6B$, $n=9+6B=15$)。北大で観察した個体は $2n=37=18+19B$ で、この19という数は動植物で知られるB染色体数の最高記録である (Tsurusaki, 1993) (図3)。

B染色体は保有数が季節で変化する場合があることが知られている (Jones and Rees, 1982)。北大植物園で1982年の8月と9月に作ったヒトハリのプレパラートの染色体数を比べると、9月のほうが多い傾向が見えた。そこで、鳥取市の八束水という海岸の集団で1994年に染色体数を調べた。7月から10月まで毎月調査したところ、B染色体数の平均値が7-9月では4付近だったのが10月では6に増えていた。また、雌に産下させた卵の初期発生胚で観察すると、B染色体の数は平均で1.4に減少していた (Tsurusaki and Shimada, 2004) (図5)。ところが、1997年と1998年に再度同様に調査すると6月から11月までB染色体数は安定していた (Gorlov and Tsurusaki, 2000c)。1997-1998年の2年間の調査は特別研究員として来ていたIvan Gorlov氏との共同研究だったが、1997年11月下旬に同氏が自転車で転び骨折して入院したため、残念ながらこの年、胚におけるB染色体数のチェックはスキップした。したがってGorlov and Tsurusaki (2000c) では、B染色体数に変化はないと書いたが、私はこれに納得できず、その後2006年にも8月から10月まで調べたところ、1994年の調査時と同様に8月から10月に向かって数が上昇した。これらの不一致を再度検

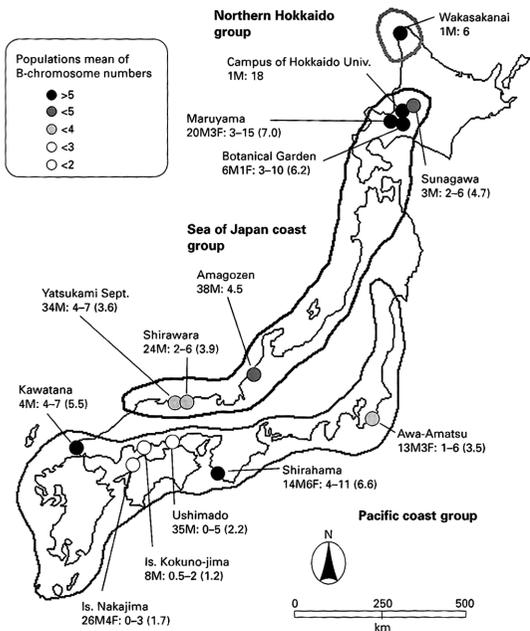


図4. ヒトハリゼトウムシのB染色体数の地理変異。太線は外部形態の8形質の測定値の主成分分析で区分された3グループのくくり (Tsurusaki and Shimada, 2004より)。

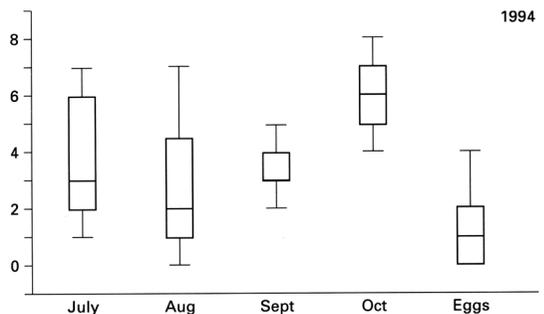


図5. 鳥取市八束水海岸におけるヒトハリゼトウムシのB染色体数(縦軸、箱ヒゲ図)の季節的変異 (Tsurusaki and Shimada, 2004より)。

討したところ、真相は「8月に減少し、秋に再び増加」ではないかと考えている。あまり顕著ではないので見落としていたが、これら4年間のデータを並べると、どの年でも7月よりも8月にB染色体数のわずかな減少がみられるのである。

なお、B染色体には奇数偶数効果 (odd-even effect) とよばれる、保有するB染色体の数が奇数か偶数かで、表現型が異なる現象があることが知られている。1997-1998年に腸管の寄生原生生物であるグレガリナの寄生率を調べると、Bが偶数の個体ではB数が中くらいの時に寄生率が高かったが、奇数個体ではそのような関係は認められなかった (Gorlov and Tsurusaki, 2000a)。

さて、外部形態はどうであったかという、ヒトハリの体の黒化度はより北方で高くなる傾向があるが漸次的で、どこかのラインで急激に変わることはなかった。また、背の棘も一般に北方で短く痕跡的となるが、北海道までゆかずとも山陰海岸あたりでもかなり短い。これらの形質で亜種を分けるのは無理というのがその後の結論である。ちなみにB染色体数はおおまかには北側で多いが、和歌山県白浜のように南方でもかなり多い集団があり、その後の追加調査の結果も合わせると、比較的是っきりしているのは瀬戸内海では少なく、日本海側と太平洋側では多め、ということである (Tsurusaki, 2003; 鶴崎ら未発表)。本種については、その後、5Sリボソーム遺伝子の分布に関する Watanabe *et al.* (2009) が出したのみで中断している。

B染色体はその性質から典型的な利己的DNAと考えられている。Burt and Trivers (2006) による利己的DNAの総説に我々の論文1つが引用されているのを見たときは嬉しかった。親の子への投資や社会的順位と性比のひずみ理論などで行動生態学を牽引していた Robert Trivers の論文を札幌時代によく読んでいたからである。

ところでB染色体は他のザトウムシでも時々見つかる。サトウナミザトウムシ *Nelima satoi* の染色体数は中国地方から近畿地方にかけて $2n=14$ から 22 まで地理的に変異するが、兵庫県円山川右岸から福井県にかけての集団ではさらにB染色体が加入して複雑な集団内多型を示すことがわかっている。

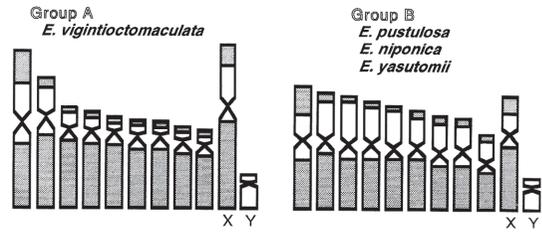


図6. オオニジュウヤホシテントウ (左) とコブ系 (右、図中の学名は上からエゾアザミテントウ、ヤマトアザミテントウ、ルイヨウマダラテントウ) の核型イデオグラムと比較。(Tsurusaki *et al.*, 1993 より引用)。

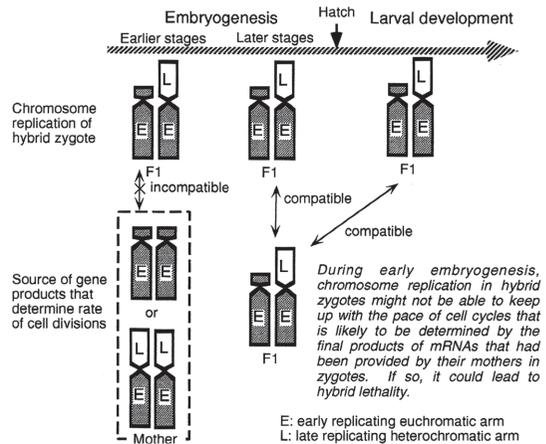


図7. オオニジュウヤホシテントウとコブ系の交配におけるF₁個体のふ化率の低下の説明図。(Tsurusaki *et al.*, 1993 より)。上段は雑種胚の染色体構成、下段は胚発生初期に胚の細胞分裂速度を決定する母親の染色体構成。発生後期およびふ化後はF₁個体の遺伝子が発現するのでDNAの複製と細胞分裂の速度は整合する。網掛け部位 (E) は初期複製の真正クロマチン部位。白抜き (L) は後期複製と考えられるヘテロクロマチン部位。

4. エピラクナの染色体

Epilachna (エピクラナ) はニジュウヤホシテントウ *E. vigintioctopunctata* (Fabricius, 1775) やオオニジュウヤホシテントウ *E. vigintioctomaculata* Motschulsky, 1857 (以下、オオニジュウ) などが入る属名である (*Henosepilachna* とされていることもある)。北海道にはアザミ食のコブオオニジュウヤホシテントウ *E. pustulosa* Kôno, 1857 (以下、コブオオニジュウ、現

在はエゾアザミテントウ) などがいるが、コブオオニジュウは道内で複雑な形態分化を起こしており、またオオニジュウとの雑種が見つかる場合もあり、これらの種からなるオオニジュウヤホシテントウ種群は種分化や食性分化の興味深い研究材料として、私が札幌に進学した頃には多くの研究者がこのいわゆる「エピラクナ問題」に取り組んでいた。この研究課題に先鞭をつけたのが坂上先生であったこともあり、系統講座にはこの群の個体群生態や生殖隔離を調べている院生が多く在籍していた。私と同期入学の中野進さんは生殖隔離が専門で、常時多数の本属の材料を飼育していた。病気にかかった幼虫など余った材料をもらって高木先生に教わった空気乾燥法で染色体を観察すると、きれいな分裂像が得られた。エピラクナの染色体については染色体の専門家、吉田俊秀(1920–1986)、竹内恭の両博士による報告がすでに出ていたが、古い論文なので核型の詳細は不明で、また調べられた材料も限られていた。ルイヨウマダラテントウ *E. yasutomii* (Katakura, 1981) やヤマトアザミテントウ *E. niponica* Lewis, 1896 など、染色体未調査の近縁種やエゾアザミテントウの染色体未調査の地理型なども含めれば核型記載のみで論文を1つかせげると考え、以後、機会があるたびに染色体プレパラートを作成した。

染色体数はこの種群内では $2n=20$ でほとんど変化がないが、核型にはオオニジュウとコブ系(ルイヨウマダラ、エゾアザミ、ヤマトアザミ、東京西郊型)の間ではっきりとした差があった (Tsurusaki *et al.*, 1993)。一言でいうとコブ系はオオニジュウよりも短腕側がはっきりと長かったのである。論文にまとめる過程で論議を書くため、甲虫の染色体の関連文献を読み進めると甲虫には二相性(diphasic)といって、細胞分裂時のDNAの複製時期に長腕と短腕で差がある染色体があることがわかった。体細胞分裂中期に長腕側はきれいに染色分体が分かれているのに短腕側ではくっついたままのように見える(逆Y字に近い姿を示す)コブ系の染色体はこれだと推定された。この核型の違いは両者間の生殖隔離をうまく説明できる。胞胚期くらいまでの初期発生では胚の遺伝子はまだ発現しておらず、細胞分裂に必要な酵素タンパク質は胚の母親が卵の細胞質に蓄えたmRNAの翻訳で供給される。そうであれば、

オオニジュウとコブ系の交雑によるヘテロ接合核型個体の胚のDNAは母の遺伝子で決まる細胞分裂のペースについていけないかもしれない。いっぽう、ヘテロ接合核型個体どうしの個体の交配でできるF₂ではF₂胚とF₁母でこの不一致は起きないので胚発生は正常に進行するはずである。じつは、本種群ではオオニジュウとコブ系の交配では1) F₁雑種のふ化率が下がるが一度ふ化すると問題なく成虫になる、2) F₂ではふ化率は回復する、ということがわかっていたが、この説明は事実と整合した。ただの核型記載のつもりで書き始めたが、書いている間に意外に面白い論文になり (Tsurusaki *et al.*, 1993)、この雑誌の論文賞もいただいた。

オオニジュウとコブ系の間に見られるのと類似の核型分化は、ニジュウヤホシテントウにもあった。マレー半島先端部とインドネシアの集団(南集団)の核型は二相性で、第1染色体の中央部と残りのすべての常染色体とX染色体の短腕に後期複製と考えられる大きなヘテロクロマチンブロックがあるが、タイのバンコクと日本の集団(北集団)の核型にはそれがなかった (Kobayashi *et al.*, 2000)。両集団はミトコンドリアCOI遺伝子の塩基配列で明瞭に別グループになり、また両集団間には生殖隔離も確認された (Kobayashi *et al.*, 2000)。本種でも二相性染色体が両者の生殖隔離の原因となっているのではないかと私は想像している。また、スマトラやジャワ島の集団では結構な頻度でB染色体もみつかった (Tsurusaki *et al.*, 2001)。

5. イラカザトウムシの染色体交雑帯

1987年に鳥取に着任してから3年目の1989年、最初の卒論生が2人来たので国府町(現在は鳥取市)の雨滝で成体が春季に出現するイラカザトウムシ *Gagrellopsis nodulifera* Sato & Suzuki, 1939を採集してきて染色体プレパラート作製の練習をしてもらった。本種は広島市極楽寺山(ここが本種のタイプ産地)で $2n=16$ と戦前に報告されていたが (Tomohiro, 1940: これが日本産ザトウムシの染色体報告第1号)、私がユミヒゲ種群の調査で長野県塩尻峠に立ち寄った折にたまたま本種を採集し作製したプレパラートは $2n=18$ だった。鳥取は両地のほぼ中間な

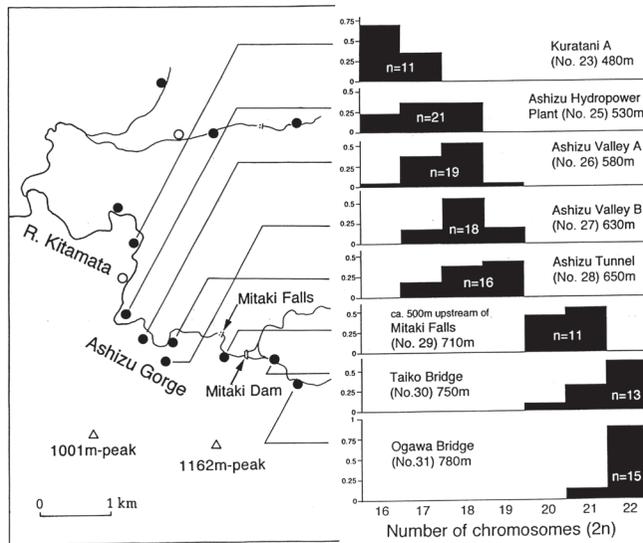


図8. イラカザトウムシの鳥取県智頭町芦津渓谷の染色体交雑帯内における染色体数の変化 (Tsurusaki, 2007より)。

のでどちらかの数で出ると思っていたが検鏡すると $2n=22$ だった。これは！と思い、すぐさま鳥取県西部の大山で調べるとそこは $2n=16$ だった。という具合に順次中間を埋めてゆくと鳥取県東部の智頭町の西側まで $2n=16$ で、智頭町内で $2n=22$ まで急激かつ連続的に変異することがわかった (Tsurusaki et al., 1991)。 $2n=16$ と $2n=22$ という染色体数が6本 (一度に2本ずつ変化すると考えると3ステップ) 異なる集団の接触でできたと考えられるこの交雑帯は私が初めて出合った染色体交雑帯である。その後多くの染色体交雑帯を見つけたがほとんどは1ステップである。この交雑帯については1997年に前述の Gorlov さんと詳しく調べた。Gorlov さんは減数分裂を綿密に調べ、この染色体数の変化がタンデム融合・解離である場合に予想されるような染色体異常 (染色体橋、不等染色分体) が見られることに気づいた (Gorlov and Tsurusaki, 2000b)。よってこの論文に載せた核型写真は染色体数の変異がタンデム融合・解離で起きたという前提で並べられているが、全部がそうであったかはわからない。以前の分析では動原体部位融合・解離 (ロバートソン型相互転座) で矛盾がない結果も得られていたからである (Tsurusaki et al., 1991)。Gorlov さんは二重ヘテロ接合核型個体 (染色体数が4本異なる個体間の交配でできる雑種) では単純ヘテロ接合核型個体 (染色体

が2本しか異なる個体間の雑種) と比べ異常染色体の比率が急激に上昇することにも気づいた。二重ヘテロ接合核型個体にはより強い負の選択がかかることを示唆する。これをもとに、この交雑帯は、はじめ $2n=16$ と $2n=22$ の接触に起源し (最初の雑種は $2n=8+11=19$ の三重ヘテロ接合)、強い負の選択により3つの1重ヘテロ接合の交雑帯の連続体へと変化しつつある途中と推定した (Gorlov and Tsurusaki, 2000b)。

イラカザトウムシについては他県でも調査し兵庫県、滋賀県、愛媛県などで染色体数が地理的に分化していることを確認済みだが、まだ論文にできていない。本種の成体は他種での調査適期でない春季に出現するために同時並行での調査が困難で、他種と比べて未調査地域が多く残されている。

6. 東アジア - 北米東部・西部型隔離分布

ザトウムシには植物でよく知られている第三紀周極要素で東アジア-北米東部型または東アジア-北米西部型隔離分布を示す種 (または属) が多く知られている (鈴木ら, 1977; Tsurusaki and Song, 1993 b)。東アジア-北米東部型の例はマメザトウムシ *Caddo agilis* Banks, 1892, ヒメマメザトウムシ *Caddo pepperella* Shear, 1975, アワマメザトウムシ *Acropsopilio*

boopis (Crosby, 1904), ケアシザトウムシ *Crosbycus dasycnemus* (Crosby, 1911) の4種で、興味深いことは、1) これらの隔離分布がすべて種レベルだということ、および2) 4種すべてが産雌単為生殖と考えられることである。1) は外部形態に種差を主張できるほどの差がないということだが、これには産雌単為生殖が関係していると私は考えている。突然変異の多くが生殖腺での体細胞分裂や減数分裂の複製エラーに起因するとすれば、雄と比べて雌では進化速度が遅いと期待されるからである。

東アジア-北米西部型隔離分布の例にはカプトザトウムシ *Cladolasma parvulum* Suzuki, 1963 (北米西部の *Dendrolasma* に近縁) とニセタテヅメザトウムシ科がある。また、もう少し分布範囲が広い東アジア-北米西部・東部-ヨーロッパ型の隔離分布 (植物での例はブナ属) もあり、ザトウムシではブラシザトウムシ属 *Sabacon* がこれである (鈴木ら, 1977; Tsurusaki, 1989; Tsurusaki and Song, 1993a)。分子系統解析の得意な欧米の研究者がこれらの系統関係の探索を企て研究にさそってもらった。本属の日本産種は8種あり、うち4-5種のサンプル採集は自信があったが、残念ながら十分な時間がなく、また老眼の進行でこれらの小型種の採集が思っていたよりも不得手になっていたようでイマムラブラシザトウムシ *S. imamurai* Suzuki, 1964 (以下、イマムラ) とアキヨシブラシザトウムシ *S. akiyosensis* Suzuki, 1963 (以下、アキヨシ) の2種しか解析に提供できなかった。系統解析の結果、イマムラは北米西部の *S. mitchelli* Crosby and Bishop 1924 と近縁とわかった。またアキヨシもネパールや中国の同属種とではなく、イマムラ + *S. mitchelli* と単系統群を形成した。*S. mitchelli* とイマムラまたはアキヨシとの推定分岐年代は始新世～漸進世である (Schönhofer *et al.*, 2013)。

その研究の主導者の一人、サンジエゴ州立大学の Marshal Hedin 氏は集団遺伝学者 Alan Templeton (2006年の著書もある) の研究室の出身で若いころはアパラチア山地の洞穴に生息するホラヒゲモ属 *Nesticus* で核遺伝子とミトコンドリア遺伝子の両方で分子系統解析をして形態学的に認識されている種の範囲に関わらず深い遺伝的分化が生じていることを見いだした論文を *Evolution* 誌に発表していた。

私は「クモの生物学」という本で「地理的変異と種分化」の章を担当した折に、これを紹介させてもらうべくメールで図の引用許可をもらったことがあった (鶴崎, 2000b)。Hedin 氏はその後、Wayne Maddison (MacClade の開発者) と Maddison 氏が専門のハエトリグモ科の系統解析を行なったのを皮切りに、地中性のトタテグモ類やニセタテヅメザトウムシ類などの系統解析にも乗り出している。ニセタテヅメザトウムシ科は森林リター性または洞穴性の小型種で北米東部にも少数の種がいるが彼のいる北米西部には多くの種がいる。この科は日本にも多くの種がいるため、共同研究を持ちかけられ、日本産の種と韓国にいる1種のサンプル採集を請け負った。さらに2015年に、同氏は院生2人とともに来日し、私と一緒に群馬県から四国と九州に採集旅行をした。この仲間は経験からブナ帯くらいの標高があればどこの山地でも採集できると私は思っていたが、群馬県や長野県では採れない山 (榛名山や日光白根山など) があることをこの採集旅行で初めて知った。いずれも火山起源の山地だったので、溶岩流などで絶滅したり分布拡大がさえぎられたりすることがあるようだ。日本産の本類のうち東北地方に分布するムツニセタテヅメザトウムシ *Paranonychus fuscus* (Suzuki, 1976) は同属種が米国オレゴン州からアラスカ州にいるが、日本産のアカマニセタテヅメザトウムシ *Kainonychus akamai* (Suzuki, 1972) やイズニセタテヅメザトウムシ *Izunonychus ohruui* Suzuki, 1975 は北米西部カリフォルニア州から知られる *Zuma* 属と単系統群を形成することがわかった。ベーリング陸橋を介しての往来は複数回あったようである (Derkarabetian *et al.*, 2018)。

予想がはずれたものもある。日本のユミヒゲ種群は逆三角形的体型や触肢の発達具合が北米東部の同属の数種に近似しており、これらも東アジア-北米東部型隔離分布の候補と推定していた (Tsurusaki, 1985a)。ところがヨーロッパ、北米、日本産のスベザトウムシ亜科の分子系統解析ではそれは否定された (Hedin *et al.*, 2012)。雄の触肢の発達と逆三角形的体型はよく似た性選択圧で生じた収斂であったようだ (Hedin *et al.*, 2012; Burns and Tsurusaki, 2016)。

7. アカサビザトウムシ種群

この種群は、青森県以南の本土で最普通種のアカサビザトウムシ *Gagrellula ferruginea* (Loman, 1902) (以下、アカサビ)、九州南部のオオクロザトウムシ *G. grandis* Suzuki, 1955 (以下、オオクロ)、四国のクロザトウムシ *Gagrellula* sp. の3種からなる。いずれも第2背板に1本の長い棘がある。オオクロは九州南部でアカサビと同所的でアカサビよりも体サイズがはっきりと大きいので早くから別種と認識された。また四国でも、アカサビと同所的となりアカサビよりも一回り小型で真っ黒な未記載種クロザトウムシの存在が早くから認識されていた。いっぽう、アカサビは広域に生息するが地域による色斑分化が著しく、ザトウムシ研究の黎明期にはこれら色斑分化型はそれぞれ別種と考えられていた。広島県用倉山をタイプ産地とするクロオビザトウムシ *Metagagrella distincta* Sato & Suzuki, 1938 (以下、クロオビ)、長野県白馬岳をタイプ産地とするキタザトウムシ *Gagrellula montana* Sato & Suzuki, 1938などがそれである。しかし鈴木先生は、これらが同一種内の地理的品種である可能性に気づき、1960年頃以降は和名と学名をアカサビザトウムシ *Gagrellula ferruginea* (Loman, 1902) (以下、アカサビ) に固定し、各地の標本の集積を待つという方針をとられた。1950年代後半には本種の染色体数が地理的に変異することにも気づかれている(鈴木, 1959)。私はこのことを鈴木先生経由で熟知していたので、北大時代にユミヒゲ種群を調査していたときにもアカサビの標本の集積と染色体調査は心がけていた。アカサビに本格的に取り組み初めたのは鳥取に来て以降である。鳥取には早くから東部に色斑で識別できる大山型(クロオビ型)と近畿型の交雑帯があることがわかっていた。また鳥取県東部でイラカが染色体数分化を起こしていることに気づいたのと同じ頃、鳥取県東部では近畿型・大山型を問わず $2n = 14$ を示すアカサビの染色体数が、県西部の日野川を西に渡ると $2n = 12$ になることに気づいた。これがはずみとなり、卒論のテーマとして多くの学生に本種の染色体調査に取り組んでもらった。結果、大量の標本(1000地点以上、8600個体以上)と染色体データを集積するにいたっている。恥ずかしながら

データの貯め込みすぎでほとんど論文化できておらず詳細は書けないが、概略は次のようである。1) アカサビは斑紋では約10の地理型を区分できる。隣接する地理型は原則として交雑帯を介して連続的に相互移行する。2) 染色体数は $2n = 10$ から24の幅で地理的に激しく変異する。3) 京都府丹後山地と三重県布引山地周辺では染色体数が同心円状に中央側で急激に増加する。4) 長野県北アルプス山麓沿いでは北陸型と関東型が交雑なしに分布を重ねるが(よって生殖隔離が明らか)、両者の斑紋は南回りで連続的に変異する(環状重複)。香川県竜王山でも $2n = 12$ と $2n = 20$ の個体(外部形態では区別できない)が雑種形成なしに同所的となるが、両核型は対岸の中国地方では交雑帯を形成しながら相互移行する(環状重複)。これらの分子系統解析は共同研究者の尽力により進行中だが、四国のクロザトウムシは驚いたことに、九州のこれまでアカサビと考えていた集団および広島県太田川以西に分布するコゲチャ型と呼んでいたアカサビ(鈴木先生はこれを1986年に *Gagrellula testacea* Suzuki 1986 コゲチャザトウムシとして命名している)と単系統群になることがわかってきた。広島県西部のコゲチャと四国のクロザトウムシは体サイズも斑紋も驚くほど異なる。これらがくっつくとは夢にも思わなかった。

8. ナミザトウムシ種群

日本産のナミザトウムシ属 (*Nelima*) には3つの種群が認識されてきた: 1) サトウナミザトウムシ種群 *satoi-group* (アオキナミザトウムシ *Nelima aokia* Suzuki, 1974, サトウナミザトウムシ *Nelima satoi* Suzuki, 1944 とオキナワナミザトウムシ *Nelima okinawaensis* Suzuki, 1964. この3種は溪流沿いの薄暗い高湿度環境を好む点が共通。分布が相互に異所的で一つの上種を構成)、2) ヒメナミザトウムシ種群 *parva-group* (ヒメナミザトウムシ *Nelima parva* Suzuki, 1974 とアズマヒメナミザトウムシ *Nelima similis* Suzuki, 1974. 小型種で1つの上種に相当)、3) ナミザトウムシ種群 *genufusca-group* [オオナミザトウムシ *Nelima genufusca* (Karsch, 1881) (以下、オオナミ) とヒコナミザトウムシ *Nelima nigricoxa* Sato & Suzuki, 1939 (以下、ヒコナミ)] である。

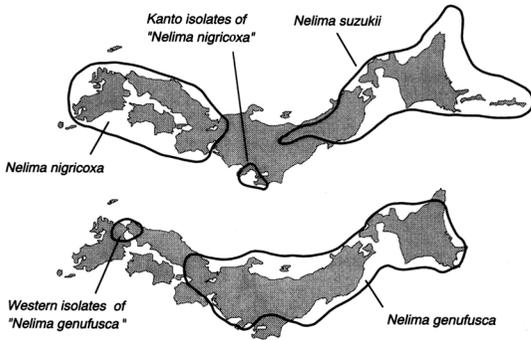


図9. ナミザトウムシ種群の分布 (Tsurusaki, 2003 より). 上段は左からヒコナミザトウムシ, 伊豆・箱根・房総半島の「ヒコナミ」の隔離分布集団, エゾナミザトウムシ. 下段は右からオオナミザトウムシ, 北九州と山口県西部の「オオナミ」の隔離分布集団. 上段と下段でそれぞれ一つの上種を構成すると考えられていたが, 最近の分子系統解析結果は別の解釈が必要であることを示唆している.

最難物はナミザトウムシ種群であった. 本土でアカサビをしのぐ最普通種で, 大型の体と長い歩脚で, 野外でもっとも目立つザトウムシである. 難物たる理由は, 分類に使いやすい特徴的な形質が乏しくせに体サイズや脚長, 斑紋などに変異が大きくとらえどころがない, ということである.

本種群には相互に酷似するが体の大きさで識別できる2種が同所的になる地域があり (北九州, 兵庫県~福井県, 大阪・奈良県境の金剛山地, 伊豆・箱根, 北海道など), 少なくとも「2種」いることは確実であった (鈴木・大類, 1972; Suzuki and Tsurusaki, 1983; 鶴崎・池田, 1987; 鶴崎・佐々治, 1991). 雄の上唇や陰茎の地理変異をつなげてゆくと図9の2つの地図に示すような2系統が認識できた (Tsurusaki, 2003). 北海道の2種のうち大型種に相当するオオナミは本州では近畿地方北部までつなげられた (鶴崎・池田, 1987; 鶴崎・佐々治, 1991; 鶴崎ら, 1997). また, 体サイズや上唇の形態などからオオナミにつながると思われる集団が九州北部と山口県西部にもあった (川野・鶴崎, 2013). いっぽう, ヒコナミは西日本に連続的に分布するが, 系統的にこれにつながると思われる集団が伊豆・箱根・房総半島にあった. 北関東の高標高地 (谷川岳) 以北から東北地方の高所・北海道・クナ

シリ・エトロフまで分布する集団もこの系統とみられたが, 体サイズや独特の色彩と斑紋からこれはヒコナミから独立種として切り離すのが妥当と考え, 2003年にエゾナミザトウムシ *N. suzukii* Tsurusaki, 2003 (以下, エゾナミ) として記載した (Tsurusaki, 2003).

ほとんど論文にできていないので詳細は書けないが, 本種群も鳥取に来てから染色体調査の重点対象種となった. 1981年にヒコナミが鳥取県大山付近および岡山県旭川を境として西から $2n=20/18/16$ と地理変異することに気づき, それらの交雑帯の位置もかなり正確に特定できたからである. 染色体交雑帯内で各核型の出現頻度に関して Hardy-Weinberg 期待値を計算し, これを観察値と比較すると, ヘテロ接合核型の出現頻度が予想どおり有意に低くなっていた (予想どおりというのは, ヘテロ接合核型の減数分裂では染色体の不分離が不可避だからである).

さらに兵庫県と京都府県境付近には $2n=16/18$ の交雑帯があることもわかった. ここでもヘテロ接合核型の Hardy-Weinberg 期待値からの低下を確認した. Hardy-Weinberg 検定で有意差を出すにはかなり多くのサンプルが必要である. これが複数の異なる染色体交雑帯でできたのは個体数が多くて採集の容易な本種ならではのことである. またオオナミの染色体数も兵庫・京都府県境付近で交雑帯を形成しながら西から $2n=18/20/22$ と変化することを確認した. オオナミの他集団, エゾナミ, ヒコナミの島根県隠岐, 和歌山南部, 伊豆箱根集団, エゾナミなどはすべて $2n=22$ で変異に乏しい. したがって, 外群比較, および染色体数の分布パターン (ヒコナミでは内側で染色体数が少ない) から染色体数の変化はどちらの種でも減少に向かって進んだと推定される.

9. 染色体の地理的分化と種分化

染色体数の地理的分化が起こるには, 移動力が小さく集団が隔離されやすいことが必要条件である. ザトウムシ類で染色体数の地理的分化が著しいのはザトウムシの移動力が低い (歩行以外に有効な分散手段をもたない. また生活史のすべてのステージで乾燥に非常に弱く森林の境界を越えて移動できない) ためであろうことは間違いない. ただし, 同じ

ように移動性が低く、外部形態には大きな地理的分化がみられるのに核型には何の変化もないザトウムシもいる（たとえば、オオナガザトウムシ *Melanopa grandis* Roewer, 1910 はこれである：Tsurusaki and Cokendolpher, 1990; Tsurusaki *et al.*, 2005). また、染色体変異の激しさには地域差があることもわかってきた。たとえばアカサビは通常、一つの県の中でもほぼ必ず変異を見いだせるほど染色体数の地理的分化が顕著だが、九州のアカサビ（コゲチャに相当）は一様に $2n=20$ で変化がない（南九州で同所的なオオクロも $2n=20$ ）。

いっぽう、鳥取県から京都府にかけての地域では染色体数の地理的分化が複数種で並行的におきている。ロバートソン型相互転座で染色体数が $2n=40$ から22まで連続的に変異しているイタリアアペニン山脈のハツカネズミでは、変異のない $2n=40$ のハツカネズミと比較して、セントロメアの主要サテライトDNAの塩基配列の非姉妹染色体間での類似度が高いらしい（Nachman and Searle, 1995）。塩基配列が似ていると減数分裂時に非姉妹染色体間で誤った対合が誘発され、ロバートソン相互転座を起こす可能性が高くなる。中国山地東部から丹後山地にかけての地域ではザトウムシの複数種で染色体再配列が起きているので、たとえばタカラダニなどの寄生動物経由で転移因子が媒介され、塩基配列の似た転位因子が非姉妹染色体の動原体付近に挿入され、それがロバートソン相互転座を繰り返して誘発したということになっているのではないかと想像している。その証明は難しいと思っていたが、DNAの塩基配列解読速度が飛躍的に向上した今日ではそれも夢ではなくなってきた。私には無理だが、興味のある後進の方がおられたらトライしていただきたいものだ。

さて、染色体分化は種分化を導くであろうか。染色体交雑帯ではほぼ必ずヘテロ接合核型には負の選択圧がかかるが（鶴崎, 2000a; Gorlov and Tsurusaki, 2000b), 戻し交配でもヘテロ接合核型どうしの交配でも出てくるホモ接合核型ではそれは直ちに解消するので、染色体数の違いが直ちに遺伝子交流の強い障壁となるわけではない。ザトウムシでも染色体数の差が小さい集団間で生殖隔離が達成されたと思われるケースはない。イラカでは $2n=16$ と22の間で

も交雑帯ができていた。染色体数の分化が起きていてもこれが種内変異の範疇といえるのはこのためである。しかし、染色体数の変化が積み重なり、染色体数の差がたとえば8を超えると、それは生殖隔離を導く可能性がある。イラカで示されたように多重ヘテロ接合核型個体には強い負の選択が働くからである。アカサビの香川県竜王山の $2n=12$ と $2n=20$ が同所的となる集団では中間の染色体数を示す個体はみつからなかったので生殖隔離は達成されていると考えられた。ロバートソン変異もそれが積み重なれば生殖隔離を導く（種分化を導く）というのが最近の私の結論である。

なお、ザトウムシの染色体はその著しい地理的分化や倍数体、B染色体以外にも面白い課題を含んでいる（Tsurusaki, 2007a; Tsurusaki *et al.*, 2020）。性染色体はザトウムシでは原則としてどの種も雄ヘテロのXY型であるが、マザトウムシ科ではスジザトウムシ *Mitopus morio* (Fabricius, 1779) などZW型とみられる種がある（Tsurusaki and Cokendolpher, 1990; Tsurusaki, 2007a）。また、ザトウムシでは染色体数変異の原因の多くがロバートソン型と推定されるにもかかわらず、短腕を欠く、または非常に短い染色体（アクロまたはテロセントリック）が減多に見つからないため、短時間で短腕が成長する何かの仕組みがあると想像しているが、それが何かも不明のままである（Tsurusaki, 1985b; 鶴崎, 1986）。

10. 生物地理学

ザトウムシは移動性が低く個々の種、あるいは個々の地理的品種の分布限界がかなり明確である。多くの種で地理的分化が生じているので、これらの分布データに基づき、地域間でDice (=Sørensen), Jaccard, 野村-Simpsonなどの群集の類似度指数を計算し、それに基づいてクラスタリングをすると、どこに類似度のギャップがあるのかがザトウムシのデータのみで解析できる。どれもまだ正式に論文化できていないが、千島列島の宮部線（エトロフ・ウルップ間）、琉球諸島のトカラギャップ（渡瀬線）>沖繩諸島と先島諸島間のギャップ（蜂須賀線）などはこの手順できれいに認識できる（鶴崎, 2006a）。中国地方のような陸続きの地域でも同様の

手順を踏むと類似度のギャップの大きいところとそうでないところが現れる。中国地方では西から、太田川、日野川-旭川、千代川の3カ所に形質分化の境界が集中し、これらの河川が東西方向の遺伝子交流の障壁として長期間働いてきたことが示唆された(鶴崎, 2006b, 2007a)。それがなぜかも、近年の地史や気候史の情報の蓄積でおおまかには理解できつつある。本土の他地域についても今後分布情報が蓄積されれば同様の解析ができるものと考えている。

ザトウムシでは近縁種が同所的になる場合、体サイズにかなりはっきりとした差があるのが普通であり、中には形質置換と解釈できる例もある。繁殖干渉に起因すると思われるが、研究は進行中である。いっぽう、ユミヒゲ種群の3亜群(ヤマスベ、ヒライワ、ユミヒゲ)ではニッチシフトと考えられる現象が起きている。ヤマスベとヒライワは西日本ではブナ帯に生息するが、西日本では分布は相互排他的である(Tsurusaki, 2006)(図2)。両者は中部地方では分布が重なるが、長野県の北アルプスや御岳ではヒライワはブナ帯にいるものの、ヤマスベの生息は亜高山帯にシフトしている。長野県東部から北関東にかけての山域ではヒライワはユミヒゲと分布域を重ねるが、今度はヒライワの分布が亜高山帯にシフトする(Tsurusaki, 2006)。長野県や北関東地方には産雌単為生殖種のヒラスベもいるが、ヒラスベはこれら両性生殖種とは同所的にも見られる。ナミザトウムシ種群やスベザトウムシ属の間では雄が陰茎の基部から分泌物を出し、交尾中、婚姻贈呈として雌にそれを与える習性があることがわかってきている(Macias-Ordóñez, et al., 2010; Wijnhoven, 2011)。ザトウムシでは近縁種間の交尾が野外でも(Tsurusaki, 2003)、実験室内でもかなり頻繁に観察される。これは雌にこの婚姻贈呈による利得があるためかもしれないが、これはいっぽうで繁殖干渉を促進する可能性がある。分布域シフトや形質置換の原因だと想像しているが、種間交尾でどれほどの不利益が生じているかなど基礎的な情報は残念ながらまだ十分ではない。

11. 分類の残された課題

私は地理的分化の激しい種について種と種の境界

を定めることを第一目標として研究を続けてきたが、属レベルの分類改訂には多くの課題が残っている。たとえば、スベザトウムシ亜科のスベザトウムシ属 *Leiobunum* やナミザトウムシ属 *Nelima* は北半球に広域に分布するが、両属とも多系統であることがわかった(Hedin et al., 2012)。ヨーロッパ、北米、東アジアのそれぞれの地域内で両属が単系統群を形成したからである。そもそもスベザトウムシ属とナミザトウムシ属の差は、歩脚基節の縁歯の有無だけでその判定は微妙なため、この分子系統解析の結果に驚きはなかったが、両属ともタイプ種はヨーロッパ産なので、東アジアのスベザトウムシ属やナミザトウムシ属には別の名称を与える必要があるだろう。

また、フシザトウムシ亜科の属はいまでも Carl F. Roewer が歩脚腿節の偽関節の数で設定した体系に乗っている。たとえば、第2歩脚の偽関節が1個なら *Gagrella*、2個なら *Metagagrella*、3個なら *Gagrellula*、といった具合に属が定義されていた。ところが、この偽関節の数は同一種の間でも集団内でも、ときには同一個体の左右の歩脚間でも変異するのである。アカサビザトウムシ種群と考えられる種が前述のようにかつてはいろいろな属で記載されていたのもこのためである。鈴木先生は早くからこのことに気づき、日本を含む東南アジア産の種について、歩脚の偽関節数の変異に注意しながら少しずつ改訂を進められていた。しかし、フシザトウムシ亜科の多くの属は東南アジア産の種をタイプ種としており、全面的な改訂は困難だった。この問題の解決にはヨーロッパの博物館に保管されているタイプ種の標本を検査することに加え、東南アジアでこれらのタイプ種を採集して分子系統解析を行うことが不可欠であるように思われる。Roewerの標本の多くはFurankfurtのSenckenberg博物館にある。私は1993年夏に短期在外研究でMainzのJohannes Gutenberg University大学のJochen Martens教授の研究室に滞在した折に、Senckenberg博物館標本について、中国とスマトラ産の種についてはタイプ標本をすべて見る機会を得たが、この課題の解決にはまだ貢献できていない。中国とスマトラ産の標本を先にチェックしたのは、中国は故宋大祥教授(1935–2008)の依頼で1991年に北京の中国科学院動物学

研究所の多量の標本を見る機会を得たこと、スマトラは北大で同期の中野さんがバダン滞在中に訪問してある程度の数の標本を入手したことがきっかけである。インドネシアにはその後も片倉さんに誘っていただき何度か調査できたが、それらの標本の片付けおよびインドネシアのエピラクナの染色体報告が目先の宿題として残っている。属の整理についての最終的な解決は次世代の研究者に委ねるしかない。

属の改訂はアカザトウムシ亜目についても必要である。Roewerが設定したこの仲間の属は多くが1種しか含まない単型属であり、スプリッターの極度な例としてMayrに紹介されているほどである(Mayr, 1969, p. 239)。日本産種でもたとえばニホンアカザトウムシ *Pseudobiantes japonicus* Hirst, 1911 とオオアカザトウムシ *Epedanellus tuberculatus* Roewer, 1911 (Kumekawa *et al.*, 2014) のように、あきらかに属の修正(統合)を要するものが残っている。

かように属レベルの改訂には課題が山積みである。

謝辞

本稿は動物分類学会賞の拝受により機会をいただき私がおこなった研究を中心に書かせていただいた日本産ザトウムシの分類と関連分野の現状の総説である。大学教員として最後の務めとなる本年、このような機会をいただいたことに本賞へ推薦していただいた馬渡峻輔先生、学会賞選考委員会のみなさま、会員および評議員の方々、ならびに本誌編集の労をとられているみなさんにまずは厚く御礼申し上げたい。ザトウムシの研究の手ほどきを受けた故鈴木正将先生、大学院時代に諸種お世話になった系統講座の故山田真弓、故坂上昭一、故伊藤立則、馬渡峻輔、片倉晴雄、の諸先生、染色体研究施設の故佐々木本道、高木信夫の両先生、ならびに系統講座をはじめ北大の自然史研究分野の先輩院生、同僚、後輩院生のみなさんと共同研究者のみなさんにも御礼を申し上げたい。私のザトウムシ研究は鈴木先生の衣鉢をまるごと受け継いだようなものだが、北大時代のゼミ等で受けた多くの刺激がなければここまで継続できなかったかもしれない。私は鳥取大学就職後も系統講座出身の故江原昭三先生(1928–2008)

に身近に接することができた(鶴崎, 2008; Ehara *et al.* 2009)。江原先生ら系統講座出身の先生方と鈴木先生に共通して感じたのは研究に対するストイックな姿勢である。多くの尊敬できる分類研究者に身近に長く接することができたのは幸運だった。

鳥取大学教育学部・教育地域科学部・地域学部で私の研究室に在籍した多くの卒業生にも感謝したい。本稿で一部触れた最近の分子系統解析の結果は上島励、佐々木慎平(東大)、竹原周(九大)、唐沢重考(鳥取大)の諸氏に多くを負っている。これらの共同研究は多くが未発表のため詳細にまで触れられなかったことをお詫びするとともに、退職後も体力が続くうちは論文作成にいそしみたいと考えている。

本稿の作成には日本学術振興会科学研究費(基盤研究C, No. 17K07534)の援助を受けた。

文献

- Bull, J. J. 1983. Evolution of sex determining mechanisms. xx+316 pp. Benjamin Cummings Publishing Company, California.
- Burns, M. and Tsurusaki, N. 2016. Male reproductive morphology across latitudinal clines and under long-term female sex-ratio bias. *Integrative and Comparative Biology*, 56: 1–13.
- Burns, M., Hedin, M., and Tsurusaki, N. 2018. Population genomics and geographical parthenogenesis in Japanese harvestmen (Opiliones, Sclerosomatidae, *Leiobunum*). *Ecology and Evolution*, 8:1–17.
- Burt, A. and Trivers, R. 2006. Genes in Conflict. The Biology of Selfish Genetic Elements. 602 pp. The Belknap Papers of Harvard University Press, Cambridge. 邦訳はBurt, A. and Trivers, R. (藤原晴彦 監訳, 遠藤圭子訳) 2010. せめぎ合う遺伝子 利己的な遺伝因子の生物学. 644 pp. 共立出版, 東京.
- Derkarabetian, S., Starrett, J., Tsurusaki, N., Ubick, D., Castillo, S., and Hedin, M. 2018. A stable phylogenomic classification of Travunioidea (Arachnida, Opiliones, Laniatores) based on sequence capture of ultraconserved elements. *ZooKeys*, 760: 1–36.
- リチャード・ドーキンス(日高敏隆・岸 由二・羽田節子 訳) 1980. 生物=生存機械論. 利己主義と利他主義の生物学. 334 pp. 紀伊国屋書店, 東京.
- Ehara, S., Ohashi, K., Gotoh, T. and Tsurusaki, N. 2009. The mite taxa created by S. Ehara and his coauthors with depositories of their type series (Arachnida: Acari). *Bulletin of the Tottori Prefectural Museum*, 46: 9–48.
- Futuyma, D. J. 1978. Evolutionary Biology. 565 pp. Sinauer

- Associates, Massachusetts.
- Futuyma, D. J. 1986. *Evolutionary Biology*. 2nd ed. 600 pp. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Futuyma, D. J. and Slatkin, M. (eds.) 1983. *Coevolution*. 555 pp. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- ダグラス・J・フツイマ (岸 由二・粕谷英一・河田雅主・牧野俊一・鶴崎展巨・秋元信一・日野輝明・山口陽子・小松 正共訳) 1991. *進化生物学* (原書第2版). 612 pp. 蒼樹書房, 東京. (鶴崎は「第4章 変異」・「第8章 種分化」・「第10章 進化の歴史の決定」の3章を責任担当)
- Gorlov, I. P. and Tsurusaki, N. 2000a. Analysis of the phenotypic effects of B chromosomes in a natural population of *Metagagrella tenuipes* (Arachnida: Opiliones). *Heredity*, 84: 209–217.
- Gorlov, I. P. and Tsurusaki, N. 2000b. Staggered clines in a hybrid zone between two chromosome races of the harvestman *Gagrellopsis nodulifera* (Arachnida: Opiliones). *Evolution*, 54: 176–190.
- Gorlov, I. P. and Tsurusaki, N. 2000c. Morphology and meiotic/mitotic behavior of B chromosomes in a Japanese harvestman, *Metagagrella tenuipes* (Arachnida: Opiliones): No evidence for B accumulation mechanisms. *Zoological Science*, 17: 349–355.
- Hedin, M., Tsurusaki, N., Macias-Ordnez, R., and Shultz, J. W. 2012. Molecular systematics of sclerosomatid harvestmen (Opiliones, Phalangioidea, Sclerosomatidae): geography is better than taxonomy in predicting phylogeny. *Molecular Phylogenetics & Evolution*, 62: 224–236.
- Jones, R. N. and Rees, H. 1982. *B Chromosomes*. 266 pp. Academic Press, London.
- Kaczmarek, L. and Michalczyk, L. 2006. *Thulinus itoi* comb. nov. a new systematic position for *Isohypsibius itoi* (Tsurusaki, 1980) (Tardigrada: Eutardigrada: Hypsibiidae). *Zootaxa*, 1373: 65–68.
- 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, 16: 271–299.
- Kobayashi, N., Shirai, Y., Tsurusaki, N., Tamura, K., Aotsuka, T. and Katakura, H. 2000. Two cryptic species of the phytophagous ladybird beetle *Epilachna vigintioctopunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) detected by analyses of mitochondrial DNA and karyotypes, and crossing experiments. *Zoological Science*, 17: 1159–1166.
- Kumekawa, Y., Ito, K., Tsurusaki, N., Hayakawa, H., Ohga, K., Yokoyama, J., Tebayashi, S., Arakawa, R., and Fukuda, T. 2014. Phylogeography of the laniatorid harvestman *Pseudobiantes japonicus* and its allied species (Arachnida: Opiliones: Laniatores: Epedanidae). *Annals of Entomological Society of America*, 107: 756–772.
- Krebs, J. and Davies, N. B. (eds.) 1981. *Behavioral Ecology. An Evolutionary Approach*. 494 pp. Blackwell Scientific Publications, London.
- Macías-Ordóñez, R., Machado, G., Pérez-González, A. and Shultz, J. W. 2010. In Leonard, J. L. and Córdoba, A. (eds.), *The Evolution of Primary Sexual Characters in Animals*, pp. 285–306, Oxford University Press, New York.
- Mayr, E. 1969. *Principles of Systematic Zoology*. 428 pp. McGraw-Hill, New York.
- Mayr, E. 1970. *Populations, Species, and Evolution. An Abridgement of Animal Species and Evolution*. 453 pp. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Nachman, M. W. and Searle, J. B. 1995. Why is the house mouse karyotype so variable? *Trends in Ecology & Evolution*, 10: 397–401.
- Schönhofer, A. L., McCormack, M., Tsurusaki, N., Martens, J. and Hedin, M. 2013. Molecular phylogeny of the harvestmen genus *Sabacon* (Arachnida: Opiliones: Dyspnoi) reveals multiple Eocene-Oligocene intercontinental biogeographic connections in the Holarctic. *Molecular Phylogenetics & Evolution*, 66: 303–315.
- 鈴木正将 1959. 四国産 *Gagrellula* 属盲蛛の細胞分類学. *動物学雑誌*, 68: 101–102.
- 鈴木正将・富島啓次・矢野静子・鶴崎展巨 1977. 遺跡的ザトウムシ類における隔離分布. *Acta Arachnologica*, 27: 121–138.
- Suzuki, S. 1976a. Cytotaxonomy in some species of the genus *Leiobunum* (Opiliones, Arachnida). *Proceedings of the Japan Academy*, 52: 134–136.
- Suzuki, S. 1976b. The genus *Leiobunum* C. L. Koch of Japan and adjacent countries (Leiobunidae, Opiliones, Arachnida). *Journal of science of the Hiroshima University. Series B, Division 1, Zoology*, 26: 187–260.
- 鈴木正将 1986. 広島県のザトウムシ類. *比婆科学*, 132: 7–45.
- Suzuki, S. and Tsurusaki, N. 1981. Redescription of *Systemocentrus japonicus* (Arachnida, Opiliones, Leiobunidae) with special reference to its two geographic forms. *Annotationes Zoologicae Japonensis*, 54: 273–283.
- Suzuki, S. and Tsurusaki, N. 1983. Opilionid fauna of Hokkaido and its adjacent areas. *Journal of Faculty of Science, Hokkaido University. Series 6, Zoology*, 23: 195–243.
- Templeton, A. R. 2006. *Population Genetics and Microevolutionary Theory*. 705 pp. Wiley-Liss, A John Wiley and Sons, Hoboken, New Jersey.
- Thornhill, R. and Alcock, J. 1983. *The Evolution of Insect Mating Systems*. 547 pp. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Tomohiro, M. 1940. On the chromosomes of the harvester, *Gagrellopsis nodulifera*. *Journal of Science of the Hiroshima University. Series B, Division 1, Zoology*, 7: 157–168.
- Tsurusaki, N. 1980. A new species of marine interstitial tardigrada of the genus *Hypsibius* from Hokkaido, northern Japan. *Annotationes Zoologicae Japonensis*, 53: 280–284.
- Tsurusaki, N. 1982. A new species of the genus *Leiobunum* (Arachnida, Opiliones) from Sado Island, Japan. *Anno-*

- tationes Zoologicae Japonensis, 55: 105–109.
- 鶴崎展巨 1983. 単為生殖種はなぜ北に多いか? 個体群生態学会会報, 37: 1–8.
- Tsurusaki, N. 1985a. Taxonomic revision of the *Leiobunum curvipalpe*-group (Arachnida, Opiliones, Phalangiiidae). I. *hikocola*-, *hiasai*-, *kohyai*-, and *platypenis*-subgroups. *Journal of Faculty of Science, Hokkaido University. Series 6, Zoology*, 24: 1–42.
- Tsurusaki, N. 1985b. Geographic variation of chromosomes and external morphology in the *montanum*-subgroup of the *Leiobunum curvipalpe*-group (Arachnida, Opiliones, Phalangiiidae) with special reference to its presumable process of riation. *Zoological Science*, 2: 767–783.
- 鶴崎展巨 1985c. 単為生殖をするザトウムシ. インセクタリアム, 22: 46–53.
- 鶴崎展巨 1986. ザトウムシにおける地理変異の様式. 木元新作 (編), 日本の昆虫地理学・変異性と種分化をめぐって, pp. 145–154. 東海大学出版会, 東京.
- Tsurusaki, N. 1986. Parthenogenesis and geographic variation of sex ratio in two species of *Leiobunum* (Arachnida, Opiliones). *Zoological Science*, 3: 517–532.
- Tsurusaki, N. 1989. Geographic variation of chromosomes in *Sabacon makinoi* Suzuki (Arachnida, Opiliones, Sabaconidae). *Bulletin of the Biogeographical Society of Japan*, 44: 111–116.
- Tsurusaki, N. 1990. Taxonomic revision of the *Leiobunum curvipalpe* group (Arachnida, Opiliones, Phalangiiidae), III. *Leiobunum curvipalpe*-subgroup. *Japanese journal of entomology*, 58: 761–780.
- Tsurusaki, N. 1991. Some harvestmen (Arachnida, Opiliones) from Taiwan. I. Phalangiiidae, Leiobuninae. *Zoological Science*, 8: 179–185.
- Tsurusaki, N. 1993. Geographic variation of the number of B-chromosomes in *Metagagrella tenuipes* (Opiliones, Phalangiiidae, Gagrellinae). *Memoirs of the Queensland Museum*, 33: 659–665.
- 鶴崎展巨 1996. 三好保徳博士の足跡と思い出. *Takakuwaia*, 28: 23–28.
- 鶴崎展巨 2000a. 染色体数の異なる2集団が会うと何が起きるか?—ザトウムシの染色体交雑帯. *Shinka*, 10: 3–7.
- 鶴崎展巨 2000b. 第2章. 地理的変異と種分化. 宮下直 (編), クモの生物学, pp. 28–51. 東京大学出版会, 東京.
- Tsurusaki, N. 2003. Phenology and biology of harvestmen in and near Sapporo, Hokkaido, Japan, with some taxonomical notes on *Nelima suzukii* n. sp. and allies (Arachnida: Opiliones). *Acta Arachnologica*, 52: 5–24.
- 鶴崎展巨 2006a. 琉球列島のザトウムシ類の生物地理. 昆虫と自然, 41: 30–33.
- 鶴崎展巨 2006b. 島根県のザトウムシ類: 種のリストと地理変異. 日本生物教育会島根大会実行委員会 (編), 新島根の生物, pp. 55–72. 日本生物教育会島根大会実行委員会, 島根.
- Tsurusaki, N. 2006. Geographic variation of chromosomes and somatic morphology in the polymorphic species *Leiobunum hiraiwai* (Arachnida: Opiliones: Sclerosomatidae). *Zootaxa*, 1325: 157–190.
- 鶴崎展巨 2007a. 地理的分化のホットスポットとしての中国山地. タクサ, 22: 3–14.
- 鶴崎展巨 2007b. 第17章. 土壤動物の染色体研究法. pp. 143–150. In 日本土壤動物学会, 金子信博・鶴崎展巨・布村昇・長谷川元洋・渡辺弘之 (編), 土壤動物学への招待—採集からデータ解析まで一, 東海大学出版会, 東京.
- Tsurusaki, N. 2007a. Chapter 6. Cytogenetics. In Pinto da Rocha, R., Machad, G. and Giribet, G. (eds.), *The Harvestmen: The Biology of Opiliones*, pp. 266–279, Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Tsurusaki, N. 2007b. Methods of chromosome preparation. In Pinto da Rocha, R., Machad, G. and Giribet, G. (eds.), *The Harvestmen: The Biology of Opiliones*, pp. 511–516, Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- 鶴崎展巨 2008. 訃報. 江原昭三博士 (1928–2008). *Acta Arachnologica*, 57: 112–114.
- 鶴崎展巨 2010. 森川國康先生の衣鉢. *Edaphologia*, 86: 10–12.
- 鶴崎展巨 2011. 訃報: 鈴木正将博士. *Acta Arachnologica*, 60: 122–127.
- 鶴崎展巨 2012. 鈴木正将博士 (Dr. Seisho Suzuki, 1914–2011)を偲んで. タクサ, 32: 1–4.
- Tsurusaki, N. and Cokendolpher, J. C. 1990. Chromosomes of sixteen species of harvestmen (Arachnida, Opiliones, Caddidae and Phalangiiidae). *Journal of Arachnology*, 18: 151–166.
- 鶴崎展巨・池田博明 1987. 箱根地方のザトウムシ. 大涌谷自然科学館調査研究報告, 7: 1–16.
- 鶴崎展巨・佐々治寛之 1991. 福井県のザトウムシ類. 福井虫報 (福井昆虫研究会発行), 8: 2–20.
- Tsurusaki, N. and Shimada, T. 2004. Geographic and seasonal variations of the number of B-chromosomes and external morphology in *Psathyropus tenuipes* (Arachnida: Opiliones). *Cytogenetic and Genome Research*, 106: 365–375.
- Tsurusaki, N. and Song, D. 1993a. Two new species of *Sabacon* from Sichuan Province, China (Arachnida: Opiliones: Sabaconidae). *Zoological Science*, 10: 155–159.
- Tsurusaki, N. and Song, D. 1993b. Occurrence of *Crosbycus dasyncnemus* (Crosby) (Opiliones: Palpatores: Ceratolasmatidae) in China. *Japanese journal of entomology*, 61: 175–176.
- Tsurusaki, N., Murakami, M. and Shimokara, K. 1991. Geographic variation of chromosomes in the Japanese harvestman, *Gagrellopsis nodulifera*, with special reference to a hybrid zone in western Honshu. *Zoological Science*, 8: 265–275.
- Tsurusaki, N. Nakano, S. and Katakura, H. 1993. Karyotypic differentiation in the phytophagous ladybird beetles *Epilachna vigintioctomaculata* complex and its possible relevance to the reproductive isolation, with a note on

- supernumerary Y chromosomes found in *E. pustulosa*. *Zoological Science*, 10: 997–1015.
- Tsurusaki, N., Shirai, Y., Nakano, S., Fujiyama, N., Kahono, S. and Katakura, H. 2001. B-chromosomes in the Indonesian populations of a phytophagous ladybird beetle "*Epilachna vigintioctopunctata*". *Special Bulletin of Japan Coleopterological Society, Osaka*, 1: 65–71.
- Tsurusaki, N., Takanashi, M., Nagase, N. and Shimada, T. 2005. Fauna and biogeography of harvestmen (Arachnida: Opiliones) of the Oki Islands, Japan. *Acta Arachnologica*, 54: 51–63.
- Tsurusaki N., Svojanovská H., Schöenhofer A. and Št'áhlavský F, 2020. The harvestmen cytogenetic database. Version 4.5. Available in <http://www.arthropodacytogenetics.bio.br/index.html>
- 鶴崎展巨・布村 昇・平内好子 1997. 富山県のザトウムシ類. 富山の生物, 36: 1–9.
- 鶴崎展巨・石川春子・井原 庸 2011. 愛媛県のクモ類. 愛媛県総合科学博物館研究報告, 16: 37–63.
- Watanabe, M., Tsurusaki, N., and Kubota, S. 2009. Molecular cytogenetic characterization of 5S rDNA in *Psathyropus tenuipes* (Arachnida: Opiliones). *Chromosome Science*, 12: 51–53.
- White, M. J. D. 1973. *Animal Cytology and Evolution*. 3rd edition. 544 pp. Cambridge University Press, Cambridge.
- White, M. J. D. 1978. *Modes of Speciation*. 456 pp. W. H. Freeman and Co., San Francisco.
- Wijnhoven, H. 2011. Notes on the biology of the unidentified invasive harvestman *Leiobunum* sp. (Arachnida: Opiliones). *Arachnologische Mitteilungen*, 41: 17–30.
- Wiley, E. O. 1981. *Phylogenetics. The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. 439 pp. John Wiley and Sons, New York.
- Williams, G. C. 1966. *Adaptation and Natural Selection: A Critique of some Current Evolutionary Thought*. 307 pp. Princeton University Press, New Jersey.
- Williams, G. C. 1975. *Sex and Evolution*. 200 pp. Princeton University Press, New Jersey.
- 山崎博史・藤本新太・田中隼人 2019. 海産マイオベントス (小型底生動物) の採集および抽出法. タクサ, 46: 40–53.

(受理: 2020年6月6日)