Acta Arachnologica, 55(2): 109–114, December 31, 2006

【総説】

ヤエヤマサソリにおける雌性産生単為生殖の研究：個別継代飼育と単為的胚発生開始にいたるプロセスの解明

山崎一憲

〒113–0033　東京都文京区本郷 7–3–1
東京大学大学院理学系研究科
e-mail: kyamazak@biol.s.u-tokyo.ac.jp

はじめに

クモ綱サソリ目に属するサソリ類は，砂漠気候や湿潤気候を問わず世界中の温帯地域から熱帯地域に広く分布し（Brownell & Polis 2001），現在までに世界で 1259 種が記載されています（Fet *et al*. 2000）．生物学的に見ると，陸上に最も早く登場した節足動物の一員であると考えられていることや生態系で重要な地位を占めていると考えられることから，古生物学や生態学を始め多分野にわたって研究の対象となっています（Brownell & Polis 2001; Jeram 2001; Polis 2001）．またサソリ類は，卵胎生あるいは胎生によって繁殖しているため（Polis & Sissom 1990），特に胎生種においては，母体から胚への栄養供給など興味深い点が多く，胚発生に関して広く研究されてきました（例えば Laurie 1890, 1891; Brauer 1894; Farley 1998, 1999, 2001; Yamazaki *et al*. 1998）．

日本のサソリとしては，西表島を中心として先島諸島にヤエヤマサソリとマダラサソリの 2 種類が知られています．このうちヤエヤマサソリは東南アジアや太平洋諸島を中心にオーストラリア北部から日本の先島諸島まで広く分布し，体長は 3 cm 程度で樹皮下や倒木下に生息しており，胎生によって繁殖しています．これまでにこのヤエヤマサソリの驚くべき繁殖能力として雌性産生単為生殖であることが知られています．つまり繁殖に対して雄の介入はなく，雌が単独で雌のみを産み，産まれてきた雌もまた単独で雌のみを産んで繁殖しているのです．

サソリ類における単為生殖の研究

サソリ類でこれまでに記載されている 1259 種のうち単為生殖による繁殖が報告されているのは，わずか 7 種のみです．単為生殖による繁殖を証明するためには，多数の個体を採集し雌雄を確認したり，個別での飼育・繁殖をするなど容易なことではありません．これまでにサソリ類において単為生殖とされた根拠の多くは，雌のみの集団であること（Zolessi 1985; Lourenço 1991; Lourenço & Cuellar 1994），採集後に個別で飼育していた雌が出産したこと（Lourenço & Cuellar 1994），産まれてきた若虫全てが雌であったこと（Lourenço & Cuellar 1999）に基づかれています．これらを確認するだけでも大変な作業ではあるのですが，季節によって雄が出現する可能性，飼育前（採集前）の交尾の可能性，あるいは若虫全てが雌との報告では全て一齢期間中に死亡しているので単為的な発生は正常発生ではない可能性など課題も残されています．単為生殖による繁殖をより確実に示すためには，出生後なるべく早い段階で他個体から隔離し精子の受け渡しができないようにして飼育をする必要があります．若齢期から個別に飼育して世代の継続を確認し，単為生殖による繁殖を確実に示したのはヤエヤマサソリを含め 3 種類だけです（Matthiesen 1962, 1971; San Martín & Gambardella 1966; Zolessi 1985; Makioka 1993; Yamazaki & Makioka 2005）．さらに生殖巣を精査し，雄的要素が存在せず雌雄同体の自家受精による繁殖ではないことが確認されているのはヤエヤマサソリ 1 種類だけです（Makioka 1992; Yamazaki & Makioka 2001, 2005）

ヤエヤマサソリにおける生殖様式の研究

ヤエヤマサソリにおける生殖様式の研究は，元筑波大学教授の牧岡俊樹博士を中心に進められてきました．まず最初にマレーシアのカメロン高原と日本の西表島の個体群は，年間を通じて雄が出現せず雌のみで構成されていることが発見され（Makioka & Koike 1984, 1985），次に西表島の個体群をもとに研究室内で個別飼育が行われ，雌単独で 2 回の出産をしたのち 3 回目の妊娠を開始した個体の卵巣には雄的要素の存在しないことが確認され（Makioka 1992），さらに個別での飼育により 3 世代目が誕生したことにより（Makioka 1993），ヤエヤマサソリは雌性産生単為生殖であることが推定されました．

このようにヤエヤマサソリの生殖様式に関する知見が蓄積されるなか，私は牧岡博士の指導のもとでヤエヤマサソリの単為生殖に関して 2 つのテーマで研究を始めました．まずひとつめは，ヤエヤマサソリの単為生殖が通常の繁殖様式であることをより明確に示すことです．そのために，1 個体当たりの「繰り返し妊娠」とより長期的な「世代の継続」が雌単独で行われ雄や雌雄同体の現れないことを確認しました（Yamazaki & Makioka 2001, 2005）．ふたつめは，単為的胚発生が開始するに至るプロセスを解明することです．ヤエヤマサソリの単為生殖では，卵の減数分裂は起こるのでしょうか．減数分裂をしているとしたら，減数分裂時に半減した卵の染色体数は精子との受精を経ずにどのように回復しているのでしょうか．私はこれらのプロセスについて組織学的観察，核学的観察，核 DNA 定量解析から解明しました（Yamazaki *et al*. 2001）．

単為生殖による妊娠の繰り返しと世代の継続

「妊娠の繰り返し」と「世代の継続」が雌単独で行われていることを確かめるためには，他個体との性的な交流を避けて長期的な飼育をする必要があります．私は西表島で採集したヤエヤマサソリ雌個体を第 1 世代とし，小型のバイアル瓶（直径 27 mm，高さ 55 mm）を飼育容器として 28±1°C の温度条件下で個別飼育を開始しました（図 1）．各バイアル瓶には湿らせた濾紙を入れ，通気性をよくするためパッキンを取り外した蓋を緩めに閉めました．個体識別のため各バイアル瓶には個体番号，齢期，出産日を記入し，バイアル瓶交換の際にはこれらの情報も写しかえました．週に一度，濾紙とバイアル瓶の交換を行い，エサとして生きたヤマトシロアリ（主に職アリ）を齢期に応じて個体数を変えて（2–3 齢は 5 匹程度，4–5 齢は 10 匹程度，6 齢以降は 20 匹程度）与えました．水やり，脱皮と出産の確認を毎日行い，脱皮殻は乾燥標本として，死亡を確認した個体や解剖後の試料は全て 70%アルコール固定標本として保存しました．この条件下で多くの個体が第 2 世代目の若虫を出産し，引き続いて次の妊娠を開始しました．産まれてきた第 2 世代目の一齢若虫は母虫の背上に登りほとんど身動きをせず，そして約一週間後に第一回目の脱皮をして二齢若虫になると母虫を離れて単独生活を始めます（図 2）．これら第 2 世代の個体は第一脱皮直後，つまり他個体との接触による精子の受け渡しの可能性が生じる前に，第 1 世代と同条件下で個別飼育を開始しました．このような個別飼育を 7 年間続けることにより，野外から採集した個体を第 1 世代として数えると最終的に第 5 世代目までの継代的な個別飼育を達成しました（Yamazaki & Makioka 2005）．



図 1. ヤエヤマサソリの個別飼育．
各瓶には個体番号，齢期などを記入し個体識別をしてある．これらの情報は瓶を交換するたびに新しい瓶へと写しかえる．スケール＝1 cm.

（1）単為生殖による妊娠の繰り返し：個別飼育下での妊娠の繰り返しは第 1 世代の雌でも見られましたが，正確な妊娠回数の確認は，2 齢期から個別飼育し単独での妊娠がより明らかである 2 世代目から 4 世代目の個体を対象としました．その結果，1 個体あたり最高で 4 回の出産を確認し，それらの個体を解剖したところ 5 回目の妊娠中であることを認め，さらに卵巣の特徴からはヤエヤマサソリ 1 個体あたり最高 6 回までの出産が可能であろうことが推測されました（Yamazaki & Makioka 2001）．単独での妊娠が明らかな個体は，実体顕微鏡下で解剖・観察をしたのちパラフィン連続切片として観察しました．通常，ヤエヤマサソリの卵巣は卵巣管が縦 3 本横 4 本の網目状構造をしており，さらに両側の卵巣管は輸卵管へと続き，生殖口へと繋がっています（図 3A）．各卵巣管からは卵巣盲嚢と呼ばれる保育器官が突出しています（図 3B, C）．卵母細胞はこの卵巣盲嚢の先端に位置し（図 3B, C, D, E），ここで成長，成熟し，そして発生を開始した胚はこの卵巣盲嚢中で母体から直接栄養を吸収しながら成長します．一度の妊娠で約 20 個体が発生し，約 8 ヶ月の妊娠期間を経て出産されます（Makioka 1993）．

まず 1 齢期から 5 齢期（亜成体）までの個体の生殖巣を組織学的に観察したところ，3 齢期で始めて生殖細胞が確認できたものの未熟なため卵原細胞か精原細胞かの区別はつかず，4 齢期になると濾胞細胞に囲まれた卵母細胞を確認できるようになり，5 齢期後半になると新たな生殖細胞を作り出す形成細胞層が消失しこれ以降新しい生殖細胞は作られないことが分かりました．若齢期では精子などの雄的因子は認められず，雄性先熟の雌雄同体ではないことが確認できました．次に 1 回目の妊娠を開始した個体から 5 回目の妊娠を始めた個体までの卵巣を精査したところ，いずれの妊娠時においても生殖巣全体を通じて精子および精巣葉また貯精嚢などの雄的器官はありませんでした．5 齢期間中にすでに形成細胞層は消失してしまうので，仮に 6

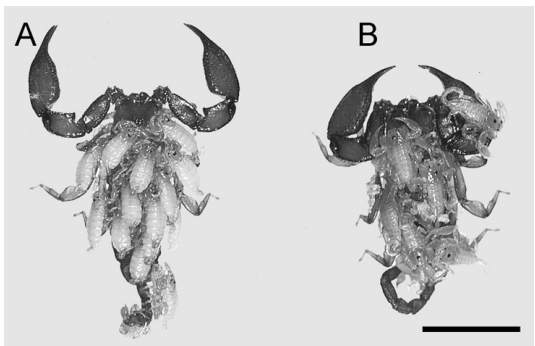


図 2. 出産直後の 1 齢若虫を背負っている母虫（A）と第一脱皮直後の 2 齢若虫を背負っている母虫（B）．スケール＝1 cm.

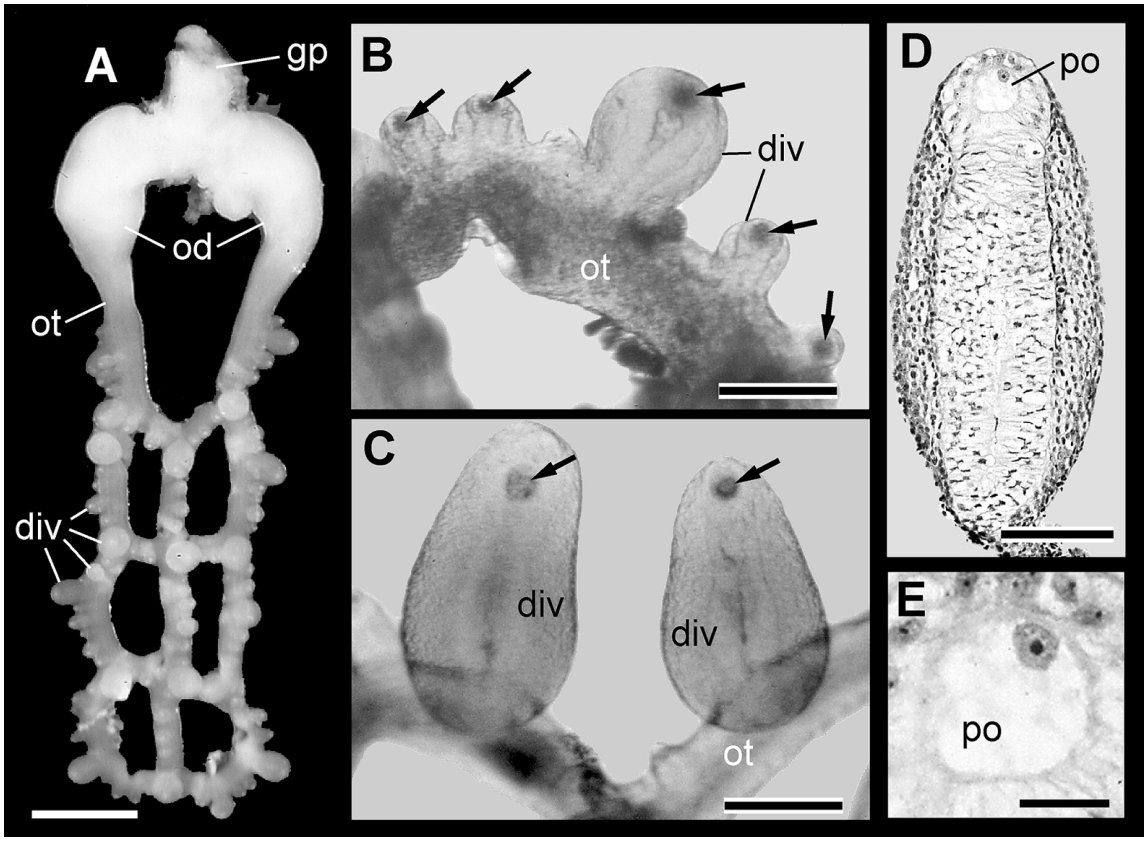


図 3. ヤエヤマサソリの卵巣構造.
A．卵巣全体．各卵巣管（ot）からは卵巣盲嚢（div）が突出する．gp：生殖口，od：輸卵管．スケール＝1 cm．B–C．卵巣管（ot）から突出する卵巣盲嚢（div）．各卵巣盲嚢の先端部には卵母細胞が存在する（矢印）．図 B は若い卵巣盲嚢で図 C は前回の出産から 18 日がたち大きく成長した卵巣盲嚢．スケール＝500 μm．D．卵巣盲嚢の縦断切片．卵巣盲嚢の先端には一次卵母細胞（po）が存在する．スケール＝100 μm．E．図 D の一次卵母細胞の拡大．一次卵母細胞（po）の周囲に見える核は濾胞細胞の核であり極体の核ではない．スケール＝20 μm.

回目の妊娠をしたとしてもその卵巣には雄的因子は出現しないはずです．さらに卵細胞に由来しない胚，つまり卵巣盲嚢中以外の場所での胚の存在は確認できなかったため，生殖細胞に由来しない無性的な生殖は認められませんでした．以上のことから，1 個体あたりの連続した妊娠は全て単為生殖によって繰り返されると考えられます．

（2）単為生殖による世代の継続：1994 年に西表島で採集した 413 個体のうち 147 個体が出産し，第 2 世代 1118 個体が誕生しました．これら第 2 世代は，同じく個別飼育下において，出産後約 15 ヶ月間に通常 5 回，まれに 6 回の脱皮をして成体となり，単独で妊娠をし約 8 ヶ月後に第 3 世代を出産しました．第 2 世代では 46 個体が出産をし，第 3 世代 493 個体が誕生しました．第 3 世代も第 2 世代と同じく個別飼育下で，第 2 世代と同様の生活史を経て 19 個体が出産し，180 個体の第 4 世代が誕生しました．これら第 4 世代も個別飼育下で同様の生活史を経た 6 個体によって第 5 世代 78 個体が誕生しました．第 1 世代から第 5 世代までを通じて各個体の卵巣および生殖巣全体に雄的因子は観察されませんでした．またいずれの世代でも成体の卵巣には多数の卵巣盲嚢に含まれた多数の卵母細胞があり，妊娠中の卵巣には卵巣盲嚢中でのみ発生を続ける胚がありました．これらのことは，各世代が雌雄同体の自家受精によってではなく，また無性生殖によってでもなく，雌性産生単為生殖によって継続していることを示しています．個別飼育において第 5 世代目までの継続が達成できたことは，ヤエヤマサソリは自然界においても雌性産生単為生殖を通常の生殖様式として繁殖していることを示せたと考えています．

単為的胚発生開始にいたるプロセス

ヤエヤマサソリの減数分裂および胚発生開始に至る過程はどのように進行するのでしょうか．雄と雌が存在する両性生殖種の通常の減数分裂では 2 回の連続した分裂により染色体数の半減した配偶子（雄では精子，雌では成熟卵）が形成され，それらが合体（受精）することにより染色体数の回復した受精卵となり発生が開始します（図 4）．ま

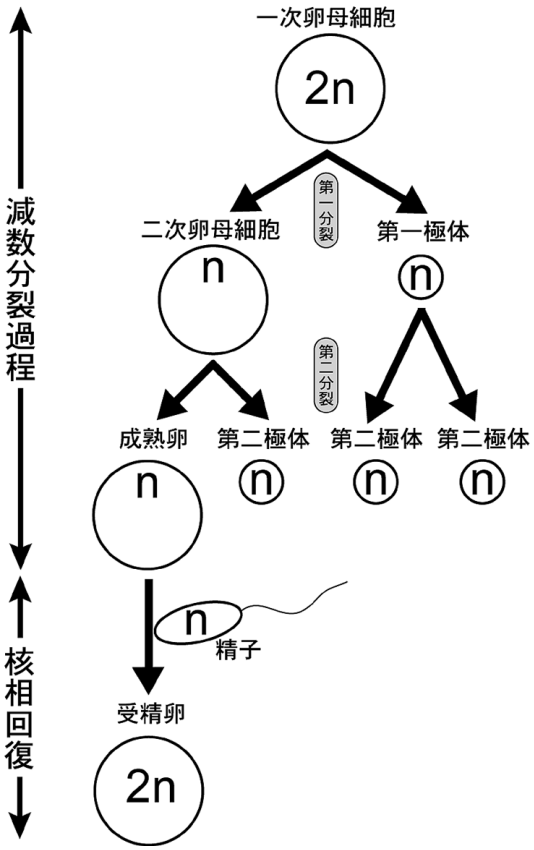


図 4. 両性生殖種による一般的な減数分裂過程と核相回復を示した模式図.
一次卵母細胞は二回の連続した分裂により染色体数の半減した成熟卵となり，同じく染色体数の半減した精子と融合することにより核相が回復する.

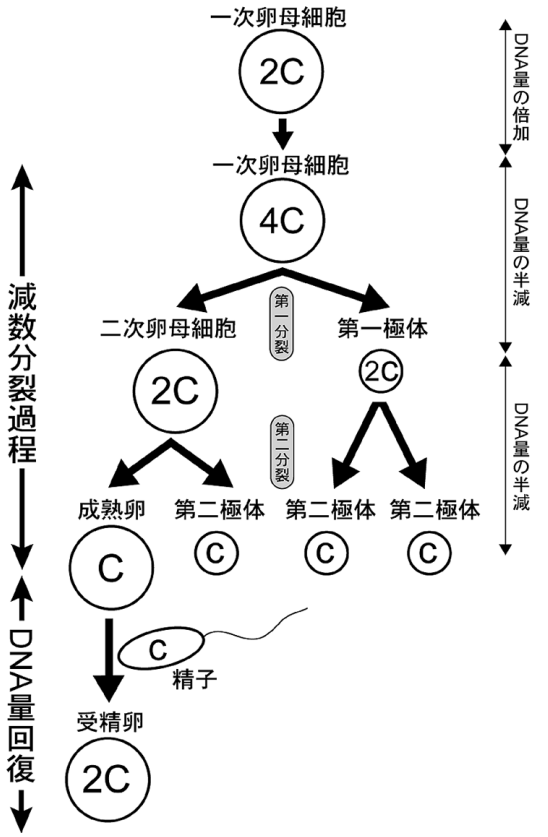


図 5. 両性生殖種による減数分裂から受精までの一般的な核 DNA 量の変化を示した模式図.
一次卵母細胞は減数分裂に先駆けて DNA 量が倍加（2C→4C）し，減数第一分裂で半減（4C→2C）し，減数第二分裂でさらに半減（2C→C）する．半減した成熟卵の核 DNA 量（C）は，同じく核 DNA 量の半減（C）した精子と融合することにより回復（2C）する.

た核 DNA 量においても減数分裂による半減とその後の回復が見られます（図 5）．雌のみで繁殖しているヤエヤマサソリでは，卵母細胞は減数分裂をするのでしょうか．減数分裂をしているとしたら，減数分裂時に半減した卵の染色体数は精子の介入なしでどのように回復しているのでしょうか．このプロセスについて（1）組織学的観察と（2）核学的観察および（3）核 DNA 定量解析の方法から以下のことが分かりました.

（1）組織学的観察：ヤエヤマサソリは胎生によって繁殖しているため生きた状態の卵を直接観察することはできません．そこで卵巣全体あるいは卵を含んだ卵巣盲嚢を連続切片標本にして観察しました．1〜3 齢期では生殖細胞の明瞭な分化は見られませんでした．4 齢期になると一次卵母細胞が認められ，それ以降成体になるまでの期間の一次卵母細胞は減数分裂前の間期の状態で停止していました．最終脱皮後あるいは前回の出産が終わってから約 18 日後に減数分裂過程が開始したため，その時期の卵を集中して調べた結果，卵成熟および核相回復は次のように進行していました：(i) 十分に成長した一次卵母細胞は減数第一分裂により 1 個の二次卵母細胞と 1 個の第一極体を生じました．この時に生じた第一極体は二次卵母細胞外へ放出され完全に細胞膜で囲まれた 1 個の細胞として存在していました；(ii) 引き続き減数第二分裂が起こり，二次卵母細胞の核から 1 個の成熟卵核と 1 個の第二極体となるべき核が形成されました．この減数第二分裂では細胞質分裂は起こらず，第二極体となるべき核は成熟卵内にとどまっていました．また第一極体は分裂して 2 個の第二極体になる場合と分裂せずに第一極体の状態でとどまっている場合がありました；(iii) 続いて成熟卵内の卵核と第二極体となるべき核は互いに接近し，融合して 1 つの核（融合核）となりました；(iv) 融合核を持った未分割期胚は全等割により発生を開始し，2 細胞期，4 細胞期へと発生が進行しました．これら初期胚では，胚外に 1 個のやや大型の第一極体が存在している場合と，あるいは第一極体由来の 2 個の小型の第二極体が存在している場合があり，これらの第一極体および第二極体は成熟卵から胚が形成される過程には関与していないことを示しています.

以上のことから，ヤエヤマサソリの一次卵母細胞は連続した2回の減数分裂を行うこと，そして成熟卵核は二次卵母細胞由来の第二極体となるべき核と融合することがわかりました．この減数分裂過程で染色体数は半減するのでしょうか．染色体像を調べることにより確かめました．

(2) 核学的観察：核学的観察として，減数分裂開始から初期胚（4細胞期胚）までの時期を中心とする卵巣を材料として，30%酢酸解離 air-dry 法により核分裂中期の染色体像を観察しました．染色体数には多少のばらつきが見られましたが，染色体像は染色体数 24–32 と染色体数 54–64 の二つのグループに大別されました（図 6）．前者の染色体像は減数分裂の時期にのみ見られたことから減数分裂によって半減した染色体像であり，後者の染色体像は卵巣あるいは初期胚の体細胞分裂時の染色体像であると考えられます．これは減数分裂時に染色体数が半減すること，そしてその時期を過ぎると染色体数が回復していることを示しています．ちなみに染色体数のばらつきは，他のいくつかのサソリ類でも報告されており（Venkatanarasimhaiah & Rajasekarasetty 1964, 1965; Shanahan 1989a, 1989b），サソリ類では特に異常なことではないようです．

(3) DNA 定量解析：減数分裂開始前から胚発生初期までの時期の卵巣を蛍光試薬（Oli Green）で染色し，核の DNA 量を測定しました．すると通常の一次卵母細胞の核 DNA 量（2C）は，減数分裂前に倍加（4C）し，減数第一分裂後の二次卵母細胞の核と第一極体の核ではそれぞれ半減（2C）しており，減数第二分裂後の成熟卵核と第二極体となるべき核ではさらに半減（C）していました．未分割期胚の核と二細胞期胚の各割球の核では，半減した DNA 量は回復（2C）していました．これら核 DNA 量の変遷は，減数分裂過程で連続した二回の分裂が起きて DNA 量が半減すること，そして胚発生が開始する前には DNA 量が回復することを示しています．

以上の3つの結果を総合的に判断すると，ヤエヤマサソリの卵母細胞は減数第一分裂と第二分裂を経て単相の成熟卵となり，成熟卵の核は第二極体となるべき核と融合することにより複相に回復して胚となる，と結論づけることができます（図 7）．単為生殖によって繁殖している生物種は他にもいますが，これまでの一連の研究により，ヤエヤマサソリは減数分裂過程と核相回復の過程をもっとも詳細に追究した研究のひとつになったといえるでしょう．

おわりに

ヤエヤマサソリは単為生殖であるため，交尾などの手間がかからず，大量に材料を得られる利点があります．若齢

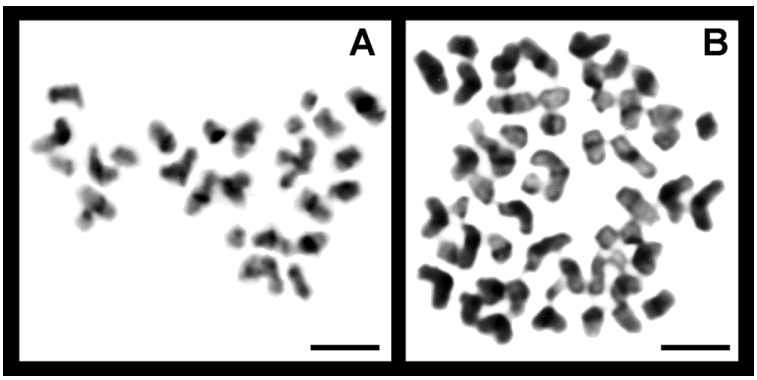


図 6. A. 減数第一分裂中期の染色体像．B. 体細胞分裂中期の染色体像．スケール＝5 μm.

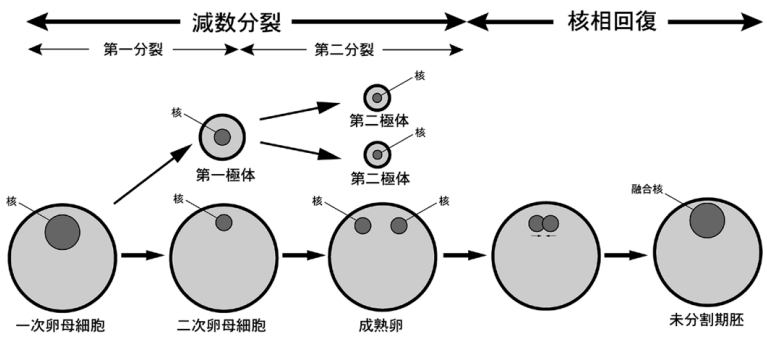


図 7. ヤエヤマサソリの減数分裂過程と核相回復を示した模式図．減数分裂によって半減した核相は，成熟卵の核と第二極体となるべき核が融合して回復する．

期から成体に至るまでの生殖巣の調査や減数分裂と核相回復のプロセスの解明にはこの利点が大いに役立ち，十分な材料を確保することができました．その一方で，世代期間が長いため継代飼育により第5世代目を得るまでに7年もの歳月がかかったり，減数分裂過程は短い時間内で行われるため詳細に追究するのはとても大変なことでした．このような困難もありましたが，妊娠の繰り返しと世代の継続が単為的に行われていることを明確にし，減数分裂及び核相回復のプロセスを解明することができました．

ヤエヤマサソリはとても広い分布域を示します．サソリ類においてこれほど広い分布を示す種は他にみあたりません．単独で繁殖できることと分布域の広いことは，何か関連があるのでしょうか．また単為生殖であるということは，親子間や姉妹間での形態的，遺伝的な違いはないのでしょうか？　今後ぜひ追究したい課題です．

謝辞

最後になりましたが，本研究を通じて元筑波大学教授の牧岡俊樹先生には常に適切なご指導を賜りました．筑波大学動物系統分類学研究室の皆様にはヤエヤマサソリの採集と飼育の手伝いをしてもらい，また研究上の有益な意見をしてくれました．筑波大学の八畑謙介博士には草稿に関して助言をいただきました．末筆ながら御礼申し上げます．

引用文献

Brauer, A. 1894. Beitrage sur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Skorpions, I. Zeitschr. wiss. Zool., 57: 402–432.

Brownell, P. & Polis, G. 2001. Introduction. pp. 3–12. In: Brownell, P. & Polis, G. (eds.) Scorpion biology & research. Oxford Univ. Press, Inc., 431pp.

Farley, R. 1998. Matrotrophic adaptations & early stages of embryogenesis in the desert scorpion *Pauroctonus mesaensis* (Vaejovidae). J. Morphol., 237: 187–211.

Farley, R. 1999. Ventral mesosomal changes in embryos from three scorpion families: Iuridae, Buthidae & Vaejovidae. J. Arachnol., 27: 123–128.

Farley, R. 2001. Structure, Reproduction, and Development. In: Brownell, P. & Polis, G. (eds.) Scorpion biology and research. Oxford Univ. Press, Inc., 431pp.

Fet, V., Sissom, W. D., Lowe, G. & Braunwalder, M. E. 2000. Catalog of the scorpions of the world (1758–1998). The New York Entomological Society, New York, 690pp.

Jeram, A. J. 2001. Paleontology. pp. 370–392. In : Brownell, P. & Polis, G. (eds.) Scorpion biology and research. Oxford Univ. Press, Inc., 431pp.

Laurie, M. 1890. The embryology of a scorpion (*Euscorpius italicus*). Q. J. Mircosc. Sci., 31: 105–141.

Laurie, M. 1891. Some points in the development of *Scorpio fulvipes*. Q. J. Microsc. Sci., 32: 587–597.

Lourenço, W. R. 1991. Parthenogenesis in the scorpion *Tityus columbianus* (Thorell) (Scorpiones: Buthidae). Bull. Br. Arachnol. Soc., 8: 274–276.

Lourenço, W. R. & Cuellar O. 1994. Notes on the geography of parthenogenetic scorpions. Biogeographica, 70: 19–23.

Lourenço, W. R. & Cuellar O. 1999. A new all-female scorpion and the first probable case of arrhenotoky in scorpions. J. Arachnol., 27: 149–153.

Makioka, T. 1992. Reproductive biology of the viviparous scorpion, *Liocheles australasiae* (Fabricius) (Arachnida, Scorpiones, Ischnuridae). II. Repeated pregnancies in virgins. Invert. Reprod. Dev., 21: 161–166.

Makioka, T. 1993. Reproductive biology of the viviparous scorpion, *Liocheles australasiae* (Fabricius) (Arachnida, Scorpiones, Ischnuridae). IV. Pregnancy in female isolated from infancy, with notes on juvenile stage duration. Invert. Reprod. Dev., 24: 207–212.

Makioka, T. & Koike, K. 1984. Parthenogenesis in the viviparous scorpion, *Liocheles australasiae*. Proc. Jpn. Acad., 60B: 374–376.

Makioka, T. & Koike, K. 1985. Reproductive biology of the viviparous scorpion, *Liocheles australasiae* (Fabricius) (Arachnida, Scorpiones, Scorpionidae). I. Absence of males in two natural populations. Int. Invert. Reprod. Dev., 8: 317–323.

Matthiesen, F. A. 1962. Parthenogenesis in scorpions. Evolution, 16: 255–256.

Matthiesen, F. A. 1971. The breeding of *Tityus serrulatus* Lutz & Mello, 1927, in captivity (Scorpions, Buthidae). Revista rasileira de pesquisas medicas e Biologicas, 4: 299–300.

Polis, G. A. 2001. Population and Community Ecology of Desert Scorpions. pp. 302–316. In : Brownell, P. & Polis, G. (eds.) Scorpion biology and research. Oxford Univ. Press, Inc., 431pp.

Polis, G. A. & Sissom, W. D. 1990. Life History. pp. 161–223. In: Polis, G. A. (ed.) The biology of Scorpions. Stanford Univ. Press, Stanford, 587pp.

San Martín, P. R. & De Gambardella, L. A. 1966. Nueva comprobacion de la parthenogenesis en *Tityus serrulatus* Lutz y Mello-Campos, 1922 (Scorpionida, Buthidae). Rev. Soc. Ent. Arg., 28: 79–84.

Shanahan, C. M. 1989a. Cytogenetics of Australian scorpions. I. Interchange polymorphism in the family Buthidae. Genome, 32: 882–889.

Shanahan, C.M. 1989b. Cytogenetics of Australian scorpions. II. Chromosome polymorphism in species of *Urodacus* (family Scorpionidae). Genome, 32: 890–900.

Venkatanarasimhaiah, C. B. & Rajasekarasetty, M. R. 1964. Contributions to the cytology of Indian scorpions. Chromosomal behaviour in the male meiosis of *Palamnaeus gravimanus*. Caryologia, 17: 195–201.

Venkatanarasimhaiah, C. B. & Rajasekarasetty, M. R. 1965. Contributions to the cytology of Indian scorpions. Experientia, 21: 154.

Yamazaki, K. & Makioka, T. 2001. Ovarian structural features reflecting repeated pregnancies and parturitions in a viviparous scorpion, *Liocheles australasiae*. Zool. Sci., 18: 277–282.

Yamazaki, K. & Makioka, T. 2005. Parthenogenesis through five generations in the scorpion *Liocheles australasiae* (Fabricius, 1775) (Scorpiones, Ischnuridae). J. Arachnol., 33: 852–856.

Yamazaki, K., Yahata, K. & Makioka, T. 1998. Preliminary study on the early development of embryos and ovarian diverticula in the viviparous scorpion, *Liocheles australasiae* (Fabricius) (Scorpiones, Ischnuridae). Proc. Arthropod. Embryol. Soc. Jpn., 33: 17–20.

Yamazaki, K., Yahata, H., Kobayashi, N. & Makioka, T. 2001. Egg maturation and parthenogenetic recovery of diploidy in the scorpion *Liocheles australasiae* (Fabricius) (Scorpiones, Ischnuridae). J. Morphol., 247: 39–50.

Zolessi, L. C. 1985. La parthenogenesis en el escorpion amarillo *Tityus bolivianus uruguayensis* (Borelli, 1900) (Scorpionida: Buthidae). Actas Jornad. Zool. Uruguay, 13–14.

Received October 2, 2006 / Accepted November 7, 2006
[Review] Studies on the thelytokous parthenogenesis in Liocheles australasiae (Scorpiones: Liochelidae) by Kazunori Yamazaki