

令和元年6月25日現在

機関番号：86101  
 研究種目：基盤研究(C) (一般)  
 研究期間：2016～2018  
 課題番号：16K07502  
 研究課題名(和文) 原始的なカメムシ亜目昆虫の謎めいた交尾器を探る：形態進化と多様化プロセスの解明

研究課題名(英文) Morphological evolution and diversification of enigmatic genital structures in Dipsocoromorpha

研究代表者  
 山田 量崇 (Yamada, Kazutaka)  
 徳島県立博物館・自然課・主任

研究者番号：20463474  
 交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,400,000円

研究成果の概要(和文)：ムクゲカメムシ下目の主要3科(ムクゲカメムシ科、オオムクゲカメムシ科、ノミカメムシ科)に対し、飼育実験系を確立し、交尾行動の観察を行った。3科ともメスの右側方からオスの腹部が挿入されて接合するオス上位の姿勢が観察された。ムクゲカメムシ科の交尾ペアの形態観察から、オスの腹部付属片の機能について検証した。第3～8腹節の付属片(側背板)がメスの腹部後方を背腹面に挟むように把握することがわかった。メス側には、把握される部位(背板の一部)がやや厚くなるなどの形態の変化が見られた。科ごとにオスの腹部第8側背板の機能が異なっていた。

#### 研究成果の学術的意義や社会的意義

これまでほとんど知られていなかったムクゲカメムシ下目の交尾行動を初めて観察し、観察困難であった本下目の雌雄交尾器を機能的側面から探ることができた。本研究により、本下目の複雑で多様な交尾器が機械的生殖隔離機構の実態を検証する好適な材料となる可能性が示唆された。

研究成果の概要(英文)：Mating behavior of the three dipsocoromorphan families (Dipsocoridae, Ceratocombidae, Schizopteridae) were succeeded to confirm based on the field observations and laboratory culture. The mating of Schizopteridae and Dipsocoridae is observed for the first time. Their mating behavior were almost the same that of other heteropterans (e.g., some Cimicomorphans). In Dipsocoridae, the male jumped onto the female's dorsum and inserted his abdomen to sandwich her dorso-ventral surfaces of posterior part of abdomen from the right side by his pregenital abdominal appendages. The local thickenings in females are found on their laterotergite VII. The function of laterotergite VIII is different in the three dipsocoromorphan families. The length of male intromittent organ (phallus or vesica) may correlated with the length of female spermathecal duct.

研究分野：生物学・系統分類学

キーワード：交尾器形態 交尾行動 ムクゲカメムシ

## 1. 研究開始当初の背景

動物のオスの交尾器形態は一般に複雑な構造を有し、系統間で著しく多様化している。複雑なオス交尾器のパーツがどのような機能的意味を持つかについての研究は、ごく限られた分類群で行われているに過ぎない (Kamimura, 2012; Jałoszyński et al., 2015 など)。メス交尾器についても、オス交尾器に対応した多様性が見出されることが判ってきたが (Kamimura, 2012)、研究事例はごくわずかである。そのため、交尾器形態の進化要因に関する研究は、必ずしも充分に行われていない。

ムクゲカメムシ下目のオス交尾器はカメムシ目では比類のない複雑さと多様性を見せ、“謎めいた交尾器”として知られている (Pluot-Sigwalt & Péricart, 2003)。精子をメスの生殖器官へ直接送り込む挿入器以外にもさまざまなパーツからなる複雑な構造を呈している。交尾節より前方の腹部 (Pregenital Abdomen) は大きく変形し、種によっては腹部全体が三次元的な構造をなすこともある。精子の受け渡しという単純な基本機能のみでは解釈が難しいほどに複雑かつ多様であるため、研究者によって古くから相同性の解釈が大きく異なってきた。一方、メス交尾器についてはほとんど評価されていないものの、オスに対応した種特異的な構造をもつことが示唆されている (Štys, 2002)。このように、複雑で多様なオス交尾器とそれに対応するメス交尾器の相互関係は、機械的生殖隔離の観点から、交尾器の進化研究のすぐれた材料となる可能性を示唆している。

本下目の系統推定については、Weirauch & Štys (2014) によって予備的な分子系統解析が行われたが、用いられた分類群がごく少数であるため、本下目全体の系統進化像が明らかになっていない。精度の高い系統樹が得られれば、より正確な進化的議論が提示できると考えた。

## 2. 研究の目的

上記のような背景により、ムクゲカメムシ下目の複雑かつ多様な交尾器形態の機能と相同性を理解した上で強固な系統仮説を構築・議論することを目的とした。具体的には以下の3つについて研究を進めた。

### (1) 実験観察に基づく交尾器形態の構造と機能の解明

本下目のオス交尾器は、原始的な状態と派生的な状態をもつパーツで構成されており、それぞれの相同性が明らかになっていない。相同性を理解するには、雌雄交尾器の対応関係を明らかにし、各パーツの機能を把握することであるため、雌雄交尾器の接合状態を観察する。

### (2) 比較形態に基づく相同性の推定

可能な限り属レベルで網羅的にデータを収集する。(1) によって明らかにした各器官の機能を整理し、相同性を推定する。例えば、オス交尾器を「交尾時にメス生殖器内へ精液を注入する挿入器管」と「メス交尾器に接触・把握する器官」に機能的に分類し、メス交尾器についても「オス交尾器と接合する部位」と「内部生殖構造」に分類する。これまで混乱を招いていた形態用語の整理を行い、それぞれに定義を与える。

### (3) 分子系統解析による系統関係の解明

Weirauch & Štys (2014) の予備的な解析で扱った 35 種に加え、既知属を可能か限り網羅して解析を試みる。共同研究者とともに、リボソーム DNA の 3 領域 (18s、28s の D2 および D3-D5) の塩基配列データからより精度の高い系統樹を構築する。

### (4) 交尾器形態の進化パターンと多様化プロセスの考察

(3) で構築した系統樹に (2) で抽出した交尾器形態の形質状態を照らし合わせ、獲得した形質のプロセスを議論し、交尾器形態の違いがどのような背景のもとで進化したかを理解する。

また、本研究の着想は基礎的な分類研究に端を発している。交尾器の形態比較の足がかりとして分類学的研究も併せて行うこととしたい。

## 3. 研究の方法

本研究は、観察技術の確立、形態比較、分子系統解析の3つの工程に沿って進める。

観察技術の確立：野外で得た材料を使って観察技術を確立する。BABB 溶液 (ベンジルアルコール・安息香酸ベンジル混合液) を使った交尾中個体の透明化処理による内部構造の理解や、走査型電子顕微鏡による表面構造の観察など、さまざまな手法を複合的に用いる。

形態比較：雌雄交尾器を機能的に分類し、相同性を検討する。加えて、これまで混乱を招いていた形態用語の整理を行い、それぞれに定義を与える。

分子系統解析：共同研究者とともに、リボソーム DNA の 3 領域 (18s、28s の D2 および D3-D5) の塩基配列データからより精度の高い系統樹を構築する。得られた系統樹に基づいて形態の進化過程について考察する。

標本調査や分子データの収集に関しては、研究協力者との相互の情報交換や連携に努め、進めていく。

#### 4. 研究成果

国内では奄美大島 2 回 (2017 年 10 月、2018 年 6 月)、石垣島 2 回 (2017 年 11 月、2018 年 11 月)、長崎 (2019 年 11 月)、徳島、国外では台湾 (2017 年 3 月) とタイ (2018 年 2 月) にて調査を行い、交尾実験ならびに分子解析のためのサンプルを収集した。加えて、国内研究機関 (国立科学博物館、大阪市立自然史博物館、九州大学) から借用した標本や、国内外の研究者を通じて入手した標本を用いて研究を行った。

(1) 飼育実験系の確立: 調査で得られたサンプルを小型シャーレに複数個体入れ、飼育を試みた。同所的に生息しているトビムシ類やハエ類の幼虫を与えるとよく捕食したが、餌の確保が困難であったため、熱帯魚用の人工飼料を与えたところ、ムクゲカメムシ科カワラムクゲカメムシ属の一種 (未記載種) で長期間にわたって飼育が可能であることが確認された。

(2) 交尾行動の観察: 本下目主要 3 科 (ムクゲカメムシ科、オオムクゲカメムシ科、ノミカメムシ科) において、交尾行動の観察と交尾ペアの固定に成功した。3 科ともメスの右側方 (または右後方) からオスの腹部が挿入されて接合するオス上位の姿勢が観察され、トコジラミ下目カメムシ類ではよく見られるスタイルであった。これらの交尾行動の記録については、論文文化を急いでいる。



図. ムクゲカメムシ属の一種 (未記載種) の交尾

(3) 交尾器形態の理解: 科レベルで情報の少ないムクゲカメムシ科に重点を置き、交尾ペアの形態観察からオスの腹部付属片の機能について検証した。第 3~8 腹節の付属片 (側背板) がメスの腹部後方を背腹面に挟むように把握することがわかった。メス側にはオスによって把握される部位 (背板の一部) がやや厚くなるなどの形態の変化が見られた。

(4) 相同性の検証: 交尾ペアの観察により、科ごとにオスの腹部第 8 側背板の機能が異なっていた。また、交尾時にメス生殖器内へ精液を注入する挿入器管としてムクゲカメムシ科とオオムクゲカメムシ科では phallus を、ノミカメムシ科では硬化した vesica を使うことや、メスの spermathecal duct の長さは phallus と vesica の長さに対応することが示唆された。

(5) 系統解析: 科レベルで不足していたムクゲカメムシ科のサンプルなど、主に東・東南アジア産の種については十分に確保できたが、解析が完了していない。引き続き研究協力者とともに進めていく。

(6) 分類学的研究: 本研究を通して、多数の未記載種が得られた。日本産のムクゲカメムシ科ムクゲカメムシ属の 2 新種を記載・投稿し、受理された (2019 年 5 月時点)。カメムシ亜目昆虫の交尾器形態を比較検討する足がかりとして、台湾と南西諸島のカスミカメムシ科ダルマカスミカメムシ科の分類学的再検討とミャンマー産琥珀化石の記載を行った。

#### 5. 主な発表論文等

[雑誌論文] (計 9 件)

Yasunaga, T., Shishido, T. & Yamada, K. 2016. Two new species of the mirine plant bug genus *Adelphocorisella* (Insecta: Heteroptera: Miridae: Mirinae: Mirini) from central Thailand. *Raffles Bulletin of Zoology*, 64: 250-256. (査読あり)

Yasunaga, T., Yamada, K., Duanthisan, J., & Artchawakom, T. 2016. Review of the plant bug genus *Fingulus* Distant in the Indochina (Hemiptera: Heteroptera: Miridae: Deraeocorini), with descriptions of two new species. *Zootaxa*, 4154: 581-588. (査読あり)  
<http://doi.org/10.11646/zootaxa.4154.5.7>

Yasunaga, T., Yamada, K., Soe, Z. & Naing, S. S. 2016. First records of two flower bug genera from Myanmar (Hemiptera: Heteroptera: Anthocoridae: Anthocorinae: Oriini), with description of a new species of *Bilia* Distant. *Zootaxa*, 4158: 544-556. (査読あり)  
<http://doi.org/10.11646/zootaxa.4158.4.6>

Zhang, D., Zhen, Y., Yamada, K., Zhen, Y., Zheng, C. & Bu, W. 2016. Pleistocene sea level fluctuation and host plant habitat requirement influenced the historical

phylogeography of the invasive species *Amphiareus obscuriceps* (Hemiptera: Anthocoridae) in its native range. *BMC Evolutionary Biology*, 16: 174. (査読あり)  
DOI: 10.1186/s12862-016-0748-3

Yasunaga, T., Duanthisan, J., Yamada, K. & Artchawakom, T. 2016. Further records of the plant bug subfamily Isometopinae from Thailand (Heteroptera: Miridae), with descriptions of three new species. *Tijdschrift voor Entomologie*, 159: 89-96. (査読あり)

DOI: 10.1163/22119434-15902003

Yasunaga, T., Yamada, K. & Tsai, J. F. 2017. Taxonomic review of the plant bug subfamily Isometopinae for Taiwan and Japanese Southwest Islands, with descriptions of new taxa (Hemiptera: Heteroptera: Miridae: Isometopinae). *Zootaxa*, 4365: 421-439. (査読あり)

<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4365.4.3>

Yamada, K., Yamamoto, S. & Takahashi, Y. 2018. *Aphrastomedes anthocoroides*, a remarkable new cimicomorphan genus and species (Hemiptera: Heteroptera) from Upper Cretaceous Burmese amber. *Cretaceous Research*, 84: 442-450. (査読あり)

<https://doi.org/10.1016/j.cretres.2017.12.007>

Yasunaga, T., Tsai, J. F. & Yamada, K. 2018. Redefinition of two little known mirine plant bug genera *Babacoris* and *Paramiridius* (Hemiptera: Heteroptera: Miridae: Mirinae). *Zootaxa*, 4425: 327-341. (査読あり)

<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4425.2.8>

Ballal, C. R., Akbar, S. A., Yamada, K., Wachkoo, A. A. & Varshney, R. 2018. Annotated catalogue of the flower bugs from India (Heteroptera: Anthocoridae, Lasiochilidae). *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*, 50: 207-226. (査読あり)

doi: 10.2478/aemnp-2018-0018

〔学会発表〕(計 0 件)

〔図書〕(計 0 件)

〔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：  
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：  
国内外の別：

〔その他〕

ホームページ等

## 6. 研究組織

(1)研究分担者

研究分担者氏名：

ローマ字氏名：

所属研究機関名：

部局名：

職名：

研究者番号（8桁）：

(2)研究協力者

研究協力者氏名：Christiane Weirauch

ローマ字氏名：

研究協力者氏名：蔡 經甫

ローマ字氏名：Jing-Fu Tsai

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。