

令和元年5月22日現在

機関番号：82617

研究種目：研究活動スタート支援

研究期間：2017～2018

課題番号：17H07387

研究課題名(和文) 周期的単為生殖の進化と適応的意義をゴール形成昆虫タマバチ科から探る

研究課題名(英文) A contribution to understand the adaptive significance of heterogony using cynipid gall wasps

研究代表者

井手 竜也 (Ide, Tatsuya)

独立行政法人国立科学博物館・動物研究部・研究員

研究者番号：80724038

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,100,000円

研究成果の概要(和文)：生物の多くは雌雄による両性生殖をおこなうが、中には、両性生殖をおこなう世代(両性世代)と雌のみによる単為生殖をおこなう世代(単性世代)を周期的に入れ替えるものが知られている。この現象は、周期的単為生殖あるいは世代交番と呼ばれ、生物の繁殖戦略の一つとして、世界中の研究者によって注目されてきた。本研究は、この現象がなぜ生物の中で進化してきたのかを探るための材料として、周期的単為生殖をおこなう生物の一つとして古くから知られてきた昆虫「タマバチ」に着目し、その考察をおこなうための基盤として、新種記載等による分類体系の構築(系統分類)と野外調査等による生態情報の収集に取り組み、明らかにしたものである。

研究成果の学術的意義や社会的意義

タマバチ科は、周期的単為生殖のみならず、植物にゴールと呼ばれる異常構造をつくるなどの興味深い生態を有しており、生物の進化を生態と関連付け、多角的に考察することを可能とする優れた研究材料となりうる。したがって、本研究による分類学的研究と生態情報の収集の進展は、基礎生物学、応用生物学をはじめとする様々な研究分野の基盤として重要な意義がある。また、本研究によってDNAバーコード情報が蓄積したことにより、タマバチ科の同定が容易となり、今後研究材料としてより扱いやすくなることが期待できる。さらに、蓄積した生態情報をもとにした考察が進めば、生物の繁殖戦略の進化についての理解にも貢献しうる。

研究成果の概要(英文)：Although most living organisms conduct sexual reproduction, some of them alternate sexual and asexual generations (heterogony). This is one of the reproductive strategies of organisms and has attracted many scientist's interest. This study focused on cynipid gall wasps to contribute to understand the adaptive significance of heterogony and conducted taxonomic and biological studies about them.

研究分野：昆虫学

キーワード：タマバチ ゴール形成昆虫 周期的単為生殖 世代交番

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19、CK - 19 (共通)

## 1. 研究開始当初の背景

生物の多くは雌雄による両性生殖をおこなうが、中には、両性生殖をおこなう世代(両性世代)と雌のみによる単為生殖をおこなう世代(単性世代)を周期的に入れ替えるものが知られている。この現象は、周期的単為生殖あるいは世代交番と呼ばれ、生物の繁殖戦略の一つとして、世界中の研究者によって注目されてきた。動物界においては、これまでに、昆虫類、ワムシ類、ミジンコ類、線虫類や吸虫類などでこれをおこなう種が発見されている(Hebert 1987、Suomalainen et al. 1987)。このうち、昆虫類に属し、世界から約 1400 種が知られているタマバチ科は、周期的単為生殖をおこなう動物として、古くから知られてきたものの一つである(Adler 1877)。

タマバチ科がおこなう周期的単為生殖には、ほかの周期的単為生殖をおこなう動物には見られない特徴がある。それは周期性の違いである。ほかの周期的単為生殖をおこなう動物では、通常、好適な環境下では、雌が雌を産む産雌性単為生殖によって数世代を繰り返すことで増殖し、環境が劣化すると、雄を産み、両性生殖に切り替えることが知られている。ところが、タマバチ科における周期的単為生殖では、両性世代と単性世代が、年に1度ずつ、必ず交互に現れることが知られている(図1)(Askew 1984)。

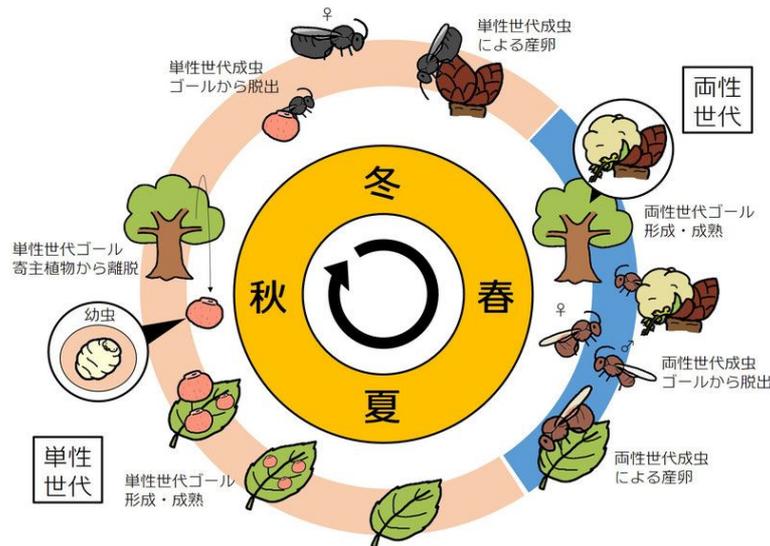


図1 タマバチ科による一般的な周期的単為生殖様式

一方で、タマバチ科には、周期的単為生殖をおこなう種のほか、両性生殖のみをおこなう種や単為生殖のみをおこなう種も見つかっている。さらに近年では、アジア固有のタマバチ種において、これまでに知られてきたタマバチ科のものとは異なる周期で、周期的単為生殖をおこなう種が存在することも明らかになってきた(Ide et al. 2010)。このきわめて複雑な状態はタマバチ科の系統を反映しているのだろうか。これまでにそのような議論はほとんどなされてこなかった。これは、タマバチ科の分類がいまだ研究途上にあり、応用的な研究を難しくしていることが一因となっている。そのため、タマバチ科の繁殖様式の適応的意義を知るためには、分類体系を整え、詳細な系統解析をおこなうことが必要となっていた。

## 2. 研究の目的

本研究は、生物の繁殖戦略の1つである「周期的単為生殖」に関して、その進化と適応的意義について解明することを目的とした。タマバチ科はこれをおこなう代表的な昆虫であると同時に、ゴール形成昆虫としても知られており(図2)、ゴール形成性や寄主植物との関係性など、幅広い視点から考察できる優れた研究材料である。本研究では特に、分類体系が未確立で、生態情報もほとんど知られていないアジア固有の種について、「周期的単為生殖」をはじめとした繁殖に関わる多様な生態、および系統関係を明らかにし、「周期的単為生殖」の進化と適応的意義の解明に貢献する。



図2 タマバチ科の成虫と形成するゴール

### 3. 研究の方法

上記の目的を踏まえ、本研究は、系統分類によって得られた成果に、網羅的に収集した生態情報を反映させることで、タマバチ科における周期的単為生殖の適応的意義を多角的な視点で考察することとした。

#### (1) 系統分類

国内外における野外調査によって得られた標本をもとに、以下を実施した。

形態分類に基づく新種記載: アジアのタマバチ科にはまだ数多くの未記載種が存在している。調査の過程で新たに明らかとなった未記載種について、記載をおこなうこととした。

DNA バーコーディング: タマバチ科既知種の中には、両性世代と単性世代の対応がとられていない(別種として記載されている、または不明の)場合がある。採集された成虫の一部(両性世代、単性世代各1個体以上、1地点につき1個体以上)をエタノールに浸漬し、DNA抽出用の液浸標本として収集した。DNA抽出は、市販のDNA抽出キットを用いて、随時おこなった。一般的に動物種の識別に広く用いられているミトコンドリアDNAのCOI領域の部分塩基配列情報(Hebert et al. 2003)を、各種から収集し、DNAによる世代の対応付けを可能とすることとした。

分子系統解析による系統樹作成: ミトコンドリアDNAのCOI領域および核DNAの28SD2領域の部分塩基配列情報を各種から収集し、系統解析に供することとした。系統解析は、最尤法およびベイズ法による分子系統解析によっておこなうこととした。

#### (2) 生態情報の網羅的な収集

野外調査および飼育環境下での調査によって、以下を生態情報として可能な限り記録することとした。また、得られた生態情報はラベルとして標本に付すか、データベースとして保存し、将来にわたって参照可能なものとする事とした。

採集地点: 生息地の違いで同種内に単為生殖個体群と両性生殖個体群が生じる例がある。そこでGPSにより、緯度、経度、高度を記録することとした。

ゴールの形成部位: タマバチ科では、両性世代と単性世代でゴールの形成部位が異なる。そこで採集対象がゴールの場合、その形成部位(芽、葉、花など)を記録することとした。

成虫の脱出日: 周期的単為生殖をおこなう種では、一般には春に両性世代、秋から早春に単性世代成虫が出現する。採集対象がゴールの場合、持ち帰ったのち、野外温度および日長に近似した条件でゴールを管理し、成虫の脱出日を記録することとした。採集対象が成虫の場合、採集日を記録した。

成虫の形態: タマバチ科では、両性世代と単性世代で成虫の形態が大きく異なる(図3)。そこで代表値として、前翅長、後脛節長を記録することとした。

蔵卵数: 一般に単性世代が多くの卵を有しているとされる。そこでゴール脱出直後の雌成虫を解剖し、蔵卵数を記録することとした。

ゴールの構造: 成虫の形態同様、両性世代と単性世代でゴールの構造も、内部構造も含めて大きく異なる。そこでゴールの一部を解剖し、その構造(幼虫室数、寄主植物からの離脱構造の有無等)を記録することとした。

雌雄比: 一部の種において雌雄比に偏りが見られる例が知られている。そこで両性世代ゴールから脱出してくる成虫の頭数を雌雄ごとに記録することとした。

交尾行動: 両性世代において、雄が出現していても、実際には交尾が行われていない可能性を考慮する必要がある。そこで雌雄における交尾行動の有無を記録することとした。

寄生率: タマバチ科にはオナガコバチ科、コガネコバチ科などの捕食寄生蜂による寄生や、同じタマバチ科の同居蜂によるゴールへの寄生が高頻度でみられる。そこでこの寄生率を記録することとした。

休眠率: 一部の種において単性世代が長期休眠状態となることが知られている。そこでゴール内でタマバチ科の幼虫が長期休眠している頻度を記録することとした。

共生微生物: *Wolbachia* などの性比に影響を与える細胞内共生微生物の感染の有無をPCR法により記録することとした。

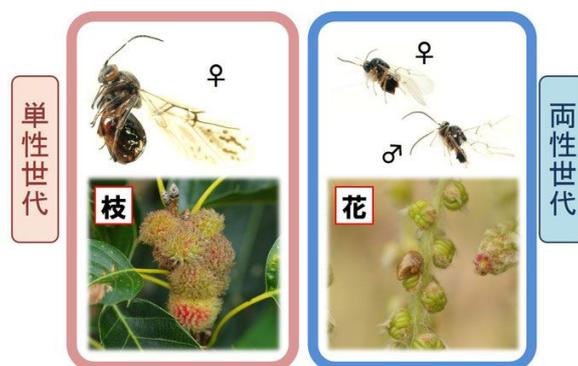


図3 同一種の単性-両性世代間の差

## 4. 研究成果

### (1) 系統分類

未記載種の記載、既知種の分類学的再検討、分子系統解析によって、タマバチ科の分類体系の整備を進展させ、タマバチ科における周期的単為生殖の適応的意義を探るための基盤づくりをおこなった。

形態分類に基づく新種記載：野外採集によって得られた標本をもとに分類学的研究を進展させた。このうち、日本、台湾および中国大陆に分布し、コナラおよびその近縁種にナラハタイコタマフシやナラハムレタイコタマフシと呼ばれるゴールを形成するタマバチ類 3 種について、分類学的な検討をおこない、1 種を新種として記載した。また、1 種を日本新産種として記録、もう 1 種を再記載し、それぞれの分類学的な地位を確立した（図 4）。

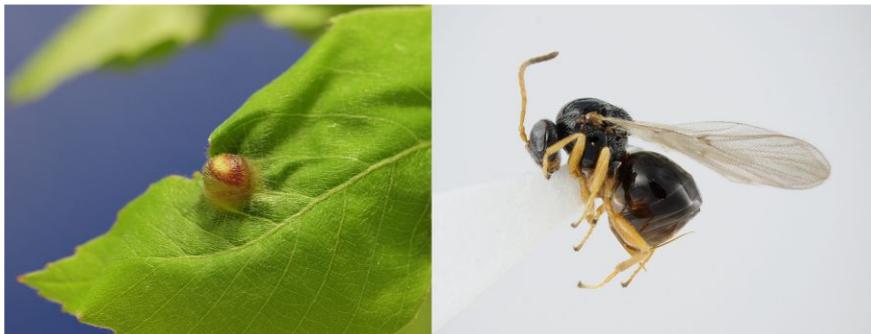


図 4 ナラハタイコタマフシ（左）および新種記載した *Andricus* 属の 1 種

DNA バーコーディング：野外採集によって得られた標本より DNA を抽出し、種特異的なミトコンドリア DNA の COI 領域の部分塩基配列情報について、166 個体で決定した。また、今後の解析のため約 2000 個体以上を DNA 資料として保存した。これにより分類学的地位が確定している日本産既知種のうちの約 69% で DNA バーコーディングによる種同定（世代の対応付けを含む）が可能となった。このうち、クリの重要害虫であるクリタマバチの在来天敵クリマモリオナガコバチについて、新たに発見された在来寄主を DNA バーコーディングによる手法を導入して明らかにした。

分子系統解析による系統樹作成：収集した塩基配列情報を基に、一部のタマバチについて分子系統樹を作成した。このうち、Synergini 族に属するタマバチでは、アカガシの堅果内に形成されたゴールから新たに発見された種および海外調査によって発見された未記載種について、その分子系統学的位置を明らかにした。

### (2) 生態情報の網羅的な収集

野外調査、室内飼育等によって得た生態情報、必要なサンプルを蓄積した。

採集地点、ゴールの形成部位、成虫の脱出日：野外採集によって得られた標本に情報を付し、記録した。このうち茨城県で採集されたものについては記録を和文にてとりまとめた。

成虫の形態、蔵卵数：計測に必要な乾燥標本または液浸標本を作製した。

ゴールの構造：ゴールを解剖して外部、内部構造を画像とともに記録した（図 5）。

雌雄比、交尾行動：得られた成虫標本をもとに雌雄比を計測した。交尾行動についても研究室内で観察し、記録した。

寄生率：ゴールより脱出した寄生蜂および同居蜂を標本とし、カウントした。

休眠率：成虫の脱出が見られないゴールを継続して保管している（継続中）。

共生微生物：PCR テスト用のサンプルを蓄積した。

### (3) 今後の展望

今後、本研究によって進展したタマバチ科の系統分類と蓄積された生態情報をもとに、タマバチ科やその他の生物において広く見られる現象である周期的単為生殖の適応的意義についての考察を深めたい。また、研究代表者が所属する博物館での一般向けの公開講座や教育普及事業にて、本研究成果を取り上げ、情報を広く発信したい。



図 5 クヌギハケタマフシの内部構造

<引用文献>

- Hebert, PDN. 1987. Genotypic characteristics of cyclic parthenogens and their obligately asexual derivatives. Pp. 175 - 195. *In* S. C. Stearns (ed), The evolution of sex and its consequences, Basel: Birkhauser Verlag. Berlin.
- Suomalainen, E., A. Saura, and J. Lokki. Cytology and Evolution in Parthenogenesis. Boca Raton, FL: CRC. 1987. 216 pp.
- ADLER, H. 1877. Beitrag zur Naturgeschichte der Cynipiden. Deutsche Ent Zeits, 21: 209-248.
- ASKEW, RR. 1984. The biology of gallwasps. Pp. 223 - 271. *In* Ananthakrishnan, T. N (ed), The biology of galling insects. Oxford and IBH Publishing Co. New Delhi.
- Ide, T., N. Wachi, and Y. Abe. 2010. Discovery of a new *Plagiotrochus* species (Hymenoptera:Cynipidae) inducing galls on the evergreen oak in Japan. Ann Entomol Soc Am 103: 838 - 843.
- Hebert, PDN., A. Cywinska, S. L. Ball, and J. R. deWaard. 2003. Biological identifications through DNA barcodes. Proc R Soc Lond B. 270: 313 - 321.

5 . 主な発表論文等

[雑誌論文](計2件)

- 井手竜也、小山明日香、神崎菜摘、久松正樹、茨城県内で記録されたタマバチ(ハチ目:タマバチ科)による虫えい、茨城県自然博物館研究報告、査読有、21巻、2018、pp. 61 - 68  
<https://www.nat.museum.ibk.ed.jp/pdf/publications/2/21/p061-068.pdf>
- Ide, T.、Y. Abe、C.-Y. Su、D.-H. Zhu、Three species of *Andricus* Hartig (Hymenoptera: Cynipidae) inducing similar galls in East Asia, with description of a new species and the asexual generation of *A. pseudocurvator*, and redescription of *A. moriokae*, Proc Entomol Soc Wash、査読有、120巻、2018、pp. 807 - 824  
DOI: 10.4289/0013-8797.120.4.807

[学会発表](計11件)

- 井手竜也、Khin Mar Myint、Mu Mu Aung、田中伸幸、ミャンマーにて発見されたタマバチ科によるゴールと得られた成虫について、第63回日本応用動物昆虫学会大会、2019
- 松尾和典、屋良佳緒利、松永紀代子、行徳直久、湯川淳一、阿部芳久、井手竜也、守屋成一、クリマモリオナガコバチ(ハチ目:オナガコバチ科)の在来寄主の発見、第63回日本応用動物昆虫学会大会、2019
- 阿部芳久、井手竜也、オウトウショウジョウバエに寄生するブラジルツヤドリタマバチの山口県における発見、第63回日本応用動物昆虫学会大会、2019
- 井手竜也、茨城県の海岸域において記録されたハチ類について、第66回日本生態学会大会、2019
- Tatsuya Ide、Khin Mar Myint、Mu Mu Aung、Nobuyuki Tanaka、Discovery of cynipid gall wasps (Hymenoptera: Cynipidae) in Chin State, Myanmar、International Symposium "Updating Flora and Fauna of Myanmar"、2018
- 井手竜也、阿部芳久、イチイガシにゴールを形成するタマバチ科(膜翅目)の一種について、日本昆虫学会第78回大会、2018
- Tatsuya Ide、Yoshihisa Abe、Asexual generation of the gall wasp genus *Latuspina* (Hymenoptera: Cynipidae: Cynipini)、9th Congress of International Society of Hymenopterists、2018
- 阿部芳久、井手竜也、形態的特徴とDNAバーコードに基づく、山口県でオウトウショウジョウバエに寄生していたツヤドリタマバチの同定、第23回農林害虫防除研究会大会、2018
- 阿部芳久、井手竜也、蘇成元、朱道弘、ゴールの形態では日本産既知種と区別できない中国産タマバチ科(膜翅目)1未記載種の発見、第62回日本応用動物昆虫学会大会、2018
- 井手竜也、小山明日香、アカガシの堅果に寄生するタマバチ科未記載種とその生態の推定、日本生態学会第65回全国大会、2018
- 井手竜也、阿部芳久、ナラハタイコタマフシを形成するタマバチ(膜翅目:タマバチ科)の正体およびその新記録、日本昆虫学会第77回大会、2017

[その他]

国立科学博物館主催の特別展における情報発信(展示、図録および講演会)、2018年7月13日~10月8日開催

井手竜也、虫こぶという身近な不思議、子供の科学、81巻12月号、2018年、pp. 66-67

国立科学博物館「ディスカバリートーク」における情報発信(一般向け講演)、2017年7月17日、2017年11月19日、2018年1月14日

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。