

平成 22年 6月 2日現在

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2007 ~ 2009

課題番号：19770046

研究課題名(和文) 器官の「数」はいかに進化するのか？～昆虫の生殖器・交尾器を材料に～

研究課題名(英文) The processes and mechanisms of organ-number evolution: a comprehensive case study for insect genital structures

研究代表者

上村 佳孝 (KAMIMURA YOSHITAKA)

慶應義塾大学・商学部・専任講師

研究者番号：50366952

研究成果の概要(和文): 個体あたりの器官の「数」は動物の種類によって、そして器官の種類によって異なる。器官の数の進化の背景となる要因・機構に関して、昆虫類の雌雄生殖器・交尾器の形態を材料に、事例集約と実験観察をおこなった。特に詳細なデータが収集できた射精口の数の進化に関しては、少なくとも昆虫の7目において進化的変化が生じていることが記録され、分岐・退化・左右融合というこれまでに知られていた機構のほか、機能自体が近接する器官間で転移する現象が発見された。

研究成果の概要(英文): The number of organs varies among animal taxa. However, due to their scarcity, we have a poor understanding of why and how the number of organs evolutionarily changes. In the present study, a comprehensive information gathering has been conducted about evolutionary changes in the numbers of insect reproductive/genital components. As a result, evolutionary changes in the number of male gonopore have been estimated to be occurred in at least seven insect orders. In addition to branching, degeneration, and fusion processes, “transfer of function” has been detected as a novel type of mechanisms for the evolution of organ number.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2007年度	900,000	0	900,000
2008年度	800,000	240,000	1,040,000
2009年度	600,000	180,000	780,000
年度			
年度			
総計	2,300,000	420,000	2,720,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学(形態・構造)

キーワード：昆虫，形態進化，交尾器形態，繁殖生態学，器官形成

1. 研究開始当初の背景

個体あたりの器官の「数」は動物の種類によって、そして器官の種類によって異なる。人間の場合、精巣や卵巣は左右一対であるが、鳥類では卵巣は一方が退化しているのが一般的である。また、有鱗爬虫類のオス交尾器

の例のように、数が増える方向の進化もある。このような器官の数の進化は、どのような理由で？どのような機構で？そしてどのようなタイムスケールで生じるのだろうか？残念ながら、この素朴にして重要な課題に関して、総括的な先行研究は皆無である。その最

大の理由は、器官の数の進化という大きなイベント(大進化)は比較的稀な事象であり(例えば、脊椎動物の心臓は分類群を問わず1つで安定している)、検討に耐える十分な事例数を集めにくいからである。

昆虫類の雌雄生殖器・交尾器の形態は、このような器官の数の進化の原因・機構・時間スケールの研究に格好の材料である。それは、昆虫類の雌雄生殖器・交尾器を形成する器官(精巢、卵巢、輸精管、輸卵管、貯精囊、受精囊、交尾器や産卵器官を形成する各パーツ)に分類群間で著しい多様性が観察され、その進化の歴史を推定することが可能だからである。しかしながら、生殖器に形態の数の変異に関しては、個々の昆虫分類群毎に情報が散在しており、総括的な検討・考察をできる素地が形成されていない。この原因は、生殖器・交尾器形態の記載が分類のための手がかりとして個別的に記載されることが多く、現在の分類・系統・進化研究の多くが特定の分類群(同科内や同属内)に限定され、分類群横断的なデータ収集が必要となる大進化研究が少ないからであると考えられる。また、器官の数の研究をリードし、常に比較対照として参照されるようなモデル生物系が構築されていないことも問題である。

2. 研究の目的

器官の数の進化の背景となる要因・機構に関しては、包括的な研究が乏しい。本研究は昆虫綱(Class: Insecta)全般を対象とした事例収集に基づく解析と、器官数の進化的変化の意義を実験的に検討できるモデル生物の探索・確立の双方から、上記のギャップを埋める試みである。

3. 研究の方法

本研究の構成は主に以下に示す3部からなり、研究の進展に伴い、記載的研究の総括から、仮説検証・実験的な研究へと重心が移された。昆虫の交尾器・生殖器の形態は、体の他の部分に比べて左右非対称性を示すことが多い。器官の数の変化に先立ち、行動および形態の左右非対称性の進化が生じている例が報告されている。そこで今回の研究では、器官の左右非対称性の発達と器官の数の進化の関わりに特別な注意が払われた。

(1) 昆虫雌雄生殖器のパーツ数変化に関する情報(主に文献情報)の収集と整理。

各分類群の総説を中心に雌雄生殖器・交尾器形態に関する文献情報の収集をおこなった。

(2) 標本試料の検討による文献情報の確認と補足。

実物試料(生体または標本)を収集し、電子顕微鏡を含む各種顕微鏡による形態観察をおこない、文献情報の確認をおこなった。

(3) パーツ数の進化的変化に関する仮説の提唱と検証。

特に着目したのは、オス交尾器によるメス生殖器への創傷現象と、交尾行動および交尾器形態の左右非対称性の進化の2点である。

前者については、ショウジョウバエ類(双翅目)において、創傷器官へ射精機能が転移する例が発見された。従来から一部の昆虫類(トコジラミ類・ネジレバネ類など)において、メスの体表にオス交尾器によって傷を通して精液を渡すTraumatic inseminationという現象が知られているが、そのような現象の進化と、交尾器パーツの数の進化の関連が示唆される例であり、本研究においては、創傷行動に関する事例収集も併せておこなった。また、創傷行動の意義についても、ショウジョウバエ類を対象に実験的検討をおこなった。

交尾器・交尾器形態の左右性の進化については、事例の収集に加えて、左右一对の非対称な交尾器を持つコバネハサミシ *Euborellia plebeja* (革翅目)を対象に量的遺伝解析をおこない、その遺伝的背景を検討した。具体的には、半兄弟作成による sib-analysis により、狭義の遺伝率を推定した。

4. 研究成果

(1) 文献調査と標本による再検討

昆虫類の全ての目(Order)を網羅する形で文献調査をおこなった。特にオスの精子流路にあたる形質の交尾器パーツの数の変化については、多くの事例を収集・検討することができた。竹節虫目・カワゲラ目・半翅目・鱗翅目のそれぞれ一部については、今後標本の検討による確認をおこなう必要性を残したものの「昆虫類全体を俯瞰する」という当初の目的をほぼ達成できた。

器官の数の進化パターンは、以下の図式に示すような2つのタイプに大別可能である。最も多くの事例を収集できたオスの精子流路と射精口のケースでは、具体的には以下に推定された事例を示すとおり、タイプ1に属する変化がより多く観察されることがわかった。

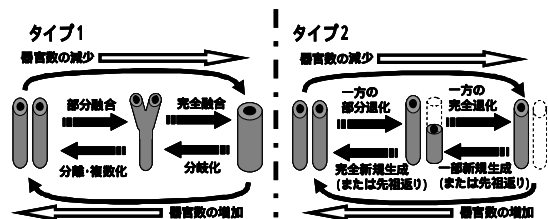


図1. 下図の進化の2つのパターン

タイプ1

部分融合:

- ・蜻蛉目
- ・イシノミ目
- ・カワゲラ目

分岐化:

- ・双翅目(複数回)
- ・革翅目
- ・毛翅目(複数回)
- ・同翅目(複数回)

分離・複数化:

- ・革翅目

タイプ2

一方の部分退化

- ・革翅目

また、上記のパターンに含まれない事例として、「機能転移」を発見した。*Drosophila bipectinata* species-complex (フタクシショウジョウバエ種複合体)は4種からなるが、このグループのオスは2本の挿入器(=2又した aedeagus)を持つと従来認識されてきたが、同じ *D. ananassae* species-subgroup に属する他種では1本である。このような交尾器形態の多様化が生じた要因を検討するため、上記の種を含む *D. melanogaster* species-group の21種について観察をおこなった。その結果、次の諸点が明らかとなった。

フタクシショウジョウバエ種複合体の2本の爪状の挿入器は近縁種の basal process が発達したものである(図2)。この2本の挿入器により、オスはメスの生殖口近くの体壁に傷をつけ、その傷を通して精子を渡す(=Traumatic insemination)。傷を通しての精子の移送は伴わなくとも、オスが交尾器でメスを傷つける現象は、*D. melanogaster* species-group に広く観察される。*D. bipectinata* species-complex において、basal process が創傷と移精を兼ねることの意義については現在のところ不明であるが、多数のパーツが近接して存在する双翅目のオス交尾器の特徴が、上記のような機能の転移を可能にしたものと推定された。

(2) パーツ数の進化的変化に関する仮説の提唱と検証。

交尾時創傷行動との関わり

上記の通り、フタクシショウジョウバエ種複合体においては、オス交尾器による創傷行

動の進化が、交尾器パーツ数の進化に先行する事例が観察された。オス交尾器による創傷行動(以下、Copulatory wounding: CW)の事例は、これまでにマメゾウムシ類などで少数報告されていたが、今回の研究で、モデル生物であるキイロショウジョウバエ *Drosophila melanogaster* を含むショウジョウバエ類(双翅目)・コガネムシ科の各種(鞘翅目)・カレハガ類(鱗翅目)など多くの昆虫類で普遍的に生じていることが明らかとなった。特に、生涯に一回しか交尾しないとされるクロヤマアリ *Formica japonica* (膜翅目)においても創傷行動が観察されたこと(図3)は、創傷行動の意義が、必ずしも他のオスによる再交尾の抑制といった交尾後性選択に関わるものではないことを示している。

創傷行動の意義の一つとして、精液中の各種化学物質のメス体内への侵入口と働くという仮説がある。しかし、ショウジョウバエ類を用いた実験的検討においては、必ずしも傷口からの精液の侵入は起こっておらず、創傷は交尾中の交尾姿勢の保持に関わるものと推定された。

左右性との関わり

一般的に左右対称である昆虫の外部形態において、交尾器形態、特にオスの交尾器形態は左右非対称であることが多い。挿入器数に分類群間に変異が見られるハサミムシ類(革翅目)においては、左右非対象性の進化が、挿入器の数の進化に結びついたと考えられる事例が、申請者によってすでに報告されている。すなわち、2本の挿入器を持ち、「右利き・左利き」双方がほぼ1:1で混在するグループから、「右利き」に固定したグループが生じ、そこからさらに、左側の挿入器を消失したグループが出現したというシナリオが推定されている。

これまで2本の挿入器を持ち、右利き・左利きが混在するグループにおいては、その「利き」に遺伝的基盤があるか否かは明らかでなかった。そこで、コバネハサミムシ *Euborellia plebeja* (マルムネハサミムシ科)を対象に量的遺伝解析により、左右性の遺伝率を推定した。その結果、挿入器のサイズには有意な遺伝率が検出されたが、同じサンプルにおいても左右性には有意な遺伝率は検出されなかった。

このことから、他の形態形質の左右性の進化的事例と同様に、左右の一方のタイプに固定する際には、環境要因から遺伝的要因へと置換が生じる「遺伝的同化 Genetic assimilation」のプロセスが関与した可能性が示唆された。

(3) その他の成果

モデル生物として重要であり，ゲノム情報の蓄積が進んでいるキイロショウジョウバエ種亜群 (the *Drosophila melanogaster* species subgroup) の既記載種 9 種について，交尾器パーツ数進化を詳細に分析した．結果，このグループにおいては，オスの aedeagus に付属する 2 対の突起のうち，オス腹側の一対が分離・融合の変化を少なくとも 2 回生じ，その形態変化に対応して，メス交尾器も相関して進化していることが明らかとなった．本グループ内では，種間交雑が可能なペアがあり，異種間の交尾では，交尾時にオス交尾器がメス交尾器に与える創傷の程度が大きくなることも明らかとなった．

本研究のテーマの一つとして，交尾器形態のパーツ数に種内変異がある分類群，特にモデル生物として優れた特性を持つものの探索を含んだ．このような事例は，フンバエ類・ドウボソハサミムシ類などの受精嚢数変異を除いて，ほとんど例が無いが，本研究においても，新たな事例は発見されなかった．



図 2 . フタクシショウジョウバエ種複合体 (the *Drosophila bipectinata* species complex) のオスに見られる対爪状交尾器．これは近縁種において aedeagus に付属する一対の突起として発達している創傷器官に，射精機能が転移したものであり，もともとの射精の機能を担っていた aedeagus は退化している．

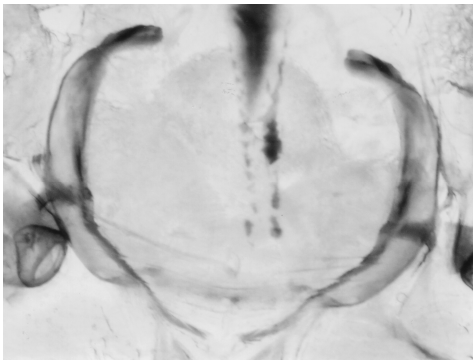


図 3 . クロヤマアリのメス生殖器内に見られる一対の破線状の傷は，鋸状のオス交尾器 (penis valve) によるものであり，生涯に

一度しか交尾しないと考えられている本種の女王アリにおいては，例外なく一対の傷のみが発見されている．

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 6 件)

Kamimura, Y. (2010) Copulation anatomy of *Drosophila melanogaster* (Diptera: Drosophilidae): wound-making organs and their possible roles. *Zoomorphology* (in press) (査読有)

Kamimura, Y., Iwase, R. (2010)

Evolutionary genetics of genital size and lateral asymmetry in the earwig *Euborellia plebeja* (Dermaptera: Anisolabididae).

Biological Journal of the Linnean Society (in press) (査読有)

Kamimura, Y. (2008) Copulatory wounds

in the monandrous ant species *Formica japonica* (Hymenoptera: Formicidae).

Insectes Sociaux 55(1): 51-53. (査読有)

Kamimura, Y. (2007) Twin intromittent

organs of *Drosophila* for traumatic insemination. *Biology Letters* 3: 401-404.

(査読有)

[学会発表](計 5 件)

上村佳孝 (2010 年 3 月 27 日) ショウジョウバエ類の交尾器進化：ここでも「モデル」になりうるか？. 日本応用動物昆虫学会第 54 回大会 (小集会「交尾器研究最前線：進化学・行動学との接点」招待講演) (千葉).

上村佳孝 (2008 年 8 月 24 日) 機能転移：ショウジョウバエの交尾器の数の進化. 日本進化学会第 10 回大会 (ワークショップ「速い進化と遅い進化：進化の加速機構」招待講演) (東京).

6 . 研究組織

(1) 研究代表者

上村 佳孝 (KAMIMURA YOSHITAKA)

慶應義塾大学・商学部・専任講師

研究者番号：50366952

(2) 研究分担者

なし

(3) 連携研究者

なし