

令和 6 年 6 月 20 日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2019～2023

課題番号：19H03278

研究課題名(和文)半翅系昆虫の全形態学：ゲノム系統の検証と新奇形質の進化プロセス解明

研究課題名(英文) Holomorphology of Paraneoptera: testing the phylogenomics and elucidating the evolutionary process of novel structures

研究代表者

吉澤 和徳 (Yoshizawa, Kazunori)

北海道大学・農学研究院・准教授

研究者番号：10322843

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,200,000円

研究成果の概要(和文)：シンクロトロンuCTを用いた高解像度形態観察により、準新翅類(咀嚼目、アザミウマ目、半翅目)と完全変態昆虫との系統関係の解析を行った。胸部筋肉相の解析から、準新翅類の単系統性が支持されること、ゲノム系統が支持するような咀嚼目+完全変態昆虫の関係を支持するような形態情報が存在しないことを示した。また交尾器形質からの系統情報の探索および特異な交尾器形態の機能形態学的解析も行った。メス交尾器が咀嚼目の高次系統に関する有用な情報を持つこと、ペニス状のメス交尾器進化には、構造の進化に先立ちそれを動かす筋肉の起源が生じていたことを明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

生物の進化史の正確な理解は、全ての生物学の根幹を成す。特定の生物がなぜ害虫化したのかと言った問いにも、その生物の系統関係の理解が重要である。半翅系昆虫は、昆虫最大の多様性を誇る完全変態昆虫の姉妹群であり、完全変態昆虫の起源を明らかにする上でも最も重要な分類群である。形態的には、咀嚼式から吸汁式への口器の変革を始め多くの新奇形質が進化している、極めて稀な昆虫である。応用的にも、毎年数千億円と見積られるような被害を出す農業害虫、衛生害虫を含む一方、生物農薬として利用される有用昆虫も含む重要な分類群と見なされている。したがって、その系統関係の解明は幅広い普及効果を持つ。

研究成果の概要(英文)：High-resolution morphological observations using synchrotron uCT were used to analyze the phylogenetic relationship between paraneopteran orders (Psocodea, Thysanoptera, Hemiptera) and Holometabola. Analysis of thoracic musculature supported the monophyly of Paraneoptera and showed that there was no morphological apomorphies supporting the sister group relationship between Psocodea and Holometabola, as suggested by phylogenomic analyses. We also searched for phylogenetic information from genital structures of Psocodea and analyzed the functional morphology of novel genital structures. We show that female genital structures provide contain information on the higher phylogeny of Psocodea, and that the evolution of female's penis-like copulatory organ was preceded by the evolution of the muscles that move the pre-penis structure.

研究分野：昆虫系統学

キーワード：半翅系昆虫 形態学 マイクロCT 高次系統 単系統性

1. 研究開始当初の背景

生物の進化史の正確な理解は、全ての生物学の根幹を成す。正確な系統樹の構築がなされて初めて、我々は生物に見られる多様な属性の進化パターンを検討することが可能になり、生物多様性がなぜ・どうして生じてきたのかという問いに答えることが出来る。特定の生物がなぜ害虫化したのかと言った応用的な問いにも、その生物の系統的背景の理解が重要である。

本研究で対象としたのは、準新翅類または半翅系昆虫と呼ばれる一群の系統関係である。このグループは、咀嚼目(チャタテムシ, シラミ), 総翅目(アザミウマ)および半翅目(アブラムシ, セミ, カメムシなど)から構成されており、全昆虫の約12%, 不完全変態昆虫の約62% (12万種超)を含む非常に大きな分類群である。また半翅系昆虫は、昆虫最大の多様性を誇る完全変態昆虫の姉妹群であることから、完全変態昆虫の起源を明らかにする上でも最も重要な分類群であり、昆虫の多様性理解の鍵を握っているとも言える。形態的には、咀嚼式から吸汁式への口器の大規模な変革を始め多くの新奇形質が進化しており、生息環境もあらゆる陸域から水中にわたり、さらには海域への進出もとげた極めて稀な昆虫である。応用的にも、毎年数千億円と見積られるような被害を出す農業害虫、衛生害虫を含む一方、生物農薬として利用される有用昆虫も含む重要な分類群と見なされている。したがって半翅系昆虫は、近年注目される進化的新奇性の問題に取り組む格好の研究対象である上、その系統関係の解明は、昆虫学や基礎生物学を超えた、幅広い波及効果を持つ研究である。

系統推定はかつて、形態形質や断片的な遺伝子情報に基づいて行われてきた。しかし近年、次世代シーケンサーを用いたゲノムレベルでの生物系統解析がごく一般的に行われるようになり、生物の進化史の理解は飛躍的に進んだ。その一方で、一見万能とも思える膨大なゲノムデータに基づく系統推定が、しばしば完全に誤った結果を強く支持する場合があることも明らかになっている (Kumar et al., 2012: *Mol. Biol. Evol.*)。そのため、ゲノム系統を無批判に受け入れることの危険性は広く認識されており、ゲノム系統を独立したデータから検証する上での形態データの重要性が、非常に注目されている。系統群を支持する派生形質を明らかにすることは、進化的新奇性の研究を行う上でも必須のほか、分岐年代推定の矯正点となる化石情報の位置づけにも用いられるため、形態研究の重要性はゲノム時代に入りむしろ増加してきている。

近年の昆虫のゲノム系統 (Misof ... Yoshizawa et al., 2014: *Science*) や半翅系昆虫のゲノム系統 (Johnson & Yoshizawa, in press: *PNAS*) の結果、半翅系昆虫系統のいくつかの点で、従来の仮説とは食い違う結果が得られた。最大の相違点として、単系統群と考えられてきた半翅系昆虫のうち、チャタテムシ類が完全変態昆虫の姉妹群であること、つまり半翅系昆虫が側系統群である可能性が示唆されたことが挙げられる。しかしこの結果を支持する形態情報は一切見つかっておらず、また詳細な解析により、半翅系昆虫のゲノムデータには明確なノイズが含まれることも明らかになっているため、半翅系昆虫の単系統性も否定できない。新たに浮上した半翅系昆虫の系統問題は、昆虫の高次系統最大の未解明問題となっていた。

2. 研究の目的

本研究は、半翅系昆虫3目間(チャタテムシ類, アザミウマ類, 半翅類)の系統関係およびそれらと完全変態昆虫との系統関係を形態学的に再構築するとともに、半翅系昆虫の多様化の背景にある新奇形質の進化プロセスを明らかにすることを目的とする。形態データに基づく系統解析では旧来、光学顕微鏡や電子顕微鏡を用いてデータを収集してきた。光学顕微鏡は解像度に限界があり、また電子顕微鏡は表面構造の観察しか行えない。しかし近年、共焦点走査レーザー顕微鏡 (CLSM) やX線マイクロCT (uCT) を用いて、生物を高解像度かつ非破壊的に、3次元構造として観察することが可能になった。CLSM ではさらに、励起光の波長の違いから外骨格を構成するタンパク質の性質も明らかに出来るため (Yoshizawa *et al.*, 2018: *eLife*)、構造の持つ機能の解析もより詳細に可能となる。次世代シーケンサーが生物の系統や多様性の理解を別次元に推し進めたのと同様、技術革新によって形態学は、「次世代形態学」とも呼称できるような新たな時代に突入している。

本研究では、従来ほとんど研究されてこなかった卵や幼虫も含む全生活ステージを解析対象にし、かつ最新の解析技術を用いることで、従来の形態学をはるかに凌駕する質および量のデータを集積する。さらに2つのゲノム系統プロジェクトとの密接な協力関係のもと、形態とゲノムデータを相互参照することで、半翅系昆虫の系統関係の議論に、最終的な決着をもたらす。これまでの高次体系の形態研究(系統推定, 祖先形質いずれも)は、ほぼ全て最節約法ベースで行われてきた。しかし、ゲノム系統と形態研究のサンプルを一致させることで、尤度ベースの祖先形質推定も可能となり、これまで見逃されてきた共有派生形質の発見にもつながりうる。さらに、形質どうしの進化的相関や、それらと系統的多様性との関係を統計学的に検証することで、半翅系昆虫に多様化をもたらした鍵となる新奇形質を特定することもできる。

3. 研究の方法

光学顕微鏡、共焦点レーザー顕微鏡および SPring-8 を用いた高解像度 μ CT を駆使して、準新翅類に属する幅広い種の様々な形質に関して、詳細な形態観察を行った。対象としたサンプルは現生種に限らず、化石種の解析も行った。

また、準新翅類に見られる特異な構造の起源や機能を理解するために、類似の構造の見られる他の昆虫群を対象とした形態解析も行った。

調査の過程で得られたデータを用いて、新種の記載、分類体系の改善、地域生物相の解明といった研究も行った。

国際共同研究として、チャタテムシやシラミを含む分類群のゲノム系統解析も行った。

4. 研究成果

(1) 胸部筋肉相の解析と準新翅類の高次系統解析

昆虫胸部の微細な筋肉相を、SPring-8 による高解像度 μ CT のデータを用いて解析した。チャタテムシ類(咀嚼目)を対象とした形態解析により、これまで形態からの支持の弱かったコナチャタテ亜目とチャタテ亜目の間の姉妹群関係を強く支持する派生形質状態を複数見いだした。また、同様に明確な共有派生形質の知られていなかったケチャタテモドキ下目+チャタテ下目の関係を支持する派生形質状態も一つ見いだした (Kawata *et al.*, 2022: *J. Morph.*)。

同様の解析をアザミウマ目, 半翅目, および幅広い外群に対して行い、形態とゲノム系統の間で矛盾の見られた咀嚼目の系統的位置づけについて検討した。その結果、ゲノム系統が支持する咀嚼目+完全変態昆虫を支持する胸部筋肉の派生状態は一切見いだされなかったのに対し、咀嚼

目 + アザミウマ目, 半翅目の関係を支持する派生形質は複数見いだされ, 少なくとも形態データに基づく限り, 半翅系昆虫の単系統性が一貫して支持されることを示した (投稿中).

(2) 交尾器の持つ高次系統情報と機能形態

SPring-8 による解析をチャタテムシ類の交尾器形態にも適用した. メス交尾器において, チャタテ垂目の高次系統関係を支持する派生形質状態が複数見いだされた (Cheng & Yoshizawa, 2022: *Arthropod Str. Dev.*).

また, ムツテンチャタテ属を対象に交尾器の機能形態学的解析も行った. その結果, 本属における交尾プロセスの解析に成功し, また非常に多様性に富みながら, これまで機能が不明であった, 雄交尾器の epiproct と hypandrium が, 互いに連動してメス交尾器を強く把握した上で, 前に交尾したオスの精液を排出させるような機能を持つことが推定された (Cheng & Yoshizawa, 2019: *J. Morph.*).

(3) メス交尾器に見られる新奇形質の進化と機能

SPring-8 による高解像度解析に基づき, トリカヘチャタテに見られるメスのペニス状構造の機能と起源を解析した. ペニス状の構造がメスの spermapre plate に由来すること, この構造を動かす新奇筋肉の起源がペニス状構造の起源に先行しており, この筋肉がペニスの出し入れを行うための機能を持つよう進化したことで, メス側の挿入構造という特異な交尾器が進化したことを明らかにした (Cheng et al., 2023: *Roy. Soc. Open Sci.*).

また交尾状態のペアの μ CT 解析から, メス側からの強制的な交尾行動が予想されていたトリカヘチャタテの交尾プロセスの推定を行った. その結果, オス側にはメスからの強制交尾を拒否できるような機構を持つこと, また交尾中はメスがオスを把握するだけでなく, オスもメス交尾器の一部を把握・固定していることが示された (Cheng et al., 2024: *Sci. Nat.*).

トリカヘチャタテの交尾器逆転現象に関して, その進化的背景の仮説提唱 (Yoshizawa et al., 2019: *BioEssays*) および数理理論からの解析 (Kamimura et al., 2021: *BMC Ecol. Evol.*) も行った.

トリカヘチャタテ同様, メス側にペニス状の構造が報告されていたヒヨウモンチョウについても, その交尾器の機能解析を行った. その結果, ヒヨウモンチョウのペニス状構造は, 実際にはペニスのような挿入機としての機能は持たないこと (Matoba et al., 2023: *Org. Div. Evol.*), 突起構造はオスによる外傷性交尾への対抗構造として進化した可能性が高いこと (Matoba et al., 2024: *Entomol. Sci.*) が示された.

(4) 化石種の解析と記載

おもにミャンマー琥珀に由来する化石チャタテムシの解析を行い, コチャタテ垂目の最基部から分岐する新科の記載 (Yoshizawa & Lienhard, 2020: *Entomol. Sci.*), チャタテ垂目最古の化石種の記載とその系統的位置の推定 (Yoshizawa & Yamamoto, 2021: *Ins. matsu.*), コチャタテ垂目の化石種の記載とそれらの系統関係の推定 (Jouault et al., 2021: *Cret. Res.*; Li et al., 2022: *Frontier Ecol. Evol.*) などを行った.

(5) 咀嚼類のゲノム系統解析

国際共同研究として, 咀嚼類のゲノムデータベースの系統解析 (de Moya et al., 2021: *Syst. Biol.*) およびチャタテ垂目シヨチャタテ下目のミトコンドリア遺伝子配列に基づく系統解析 (Saenz Manchola et al., 2021: *Syst. Entomol.*) を行い, 解像度の高い系統仮説を得ることが出来た.

(6) 異翅半翅類を対象とした記載分類, 分子系統解析および機能形態

韓国とチェコの共同研究者とともにトコジラミ上科の分子系統解析を行い, 雌の副生殖

器の形態進化について議論した。構築された分子系統樹は、形態情報に基づく従来の系統関係とは大きく異なっており、ハナカメムシ科の単系統性や一部の族の単系統性は支持されなかった。これまで同一タイプと考えられてきた管状のエクトスパーマリッジは、複数の系統でそれぞれ独立に進化したことが示唆された (Jung et al., 2023: Insects)。

白亜紀中期ミャンマー琥珀からトコジラミ上科の新属新種を記載するとともに、その異質な雄交尾器に関して示唆を与えた。交尾器を含む外部形態を詳細に調べた結果、本種はムカシハナカメムシ科(絶滅科)に属すること、雄交尾器が原始的な形質(相称的構造)と派生的な形質(挿入機能をもつ把握器)を併せもち、トコジラミ上科においてきわめて異質な形質状態であること、その構造から本種が外傷性授精を行っていたことが示唆された (Yamada et al., 2023: Zootaxa)。

ムクゲカメムシ科、カスミカメムシ科、フタガタカメムシ科、ハナカメムシ科の分類学的研究を進めた。ハナカメムシ科ハナカメムシ族において、国内研究機関所蔵標本を形態形質に基づいて再検討し、2新種を含む5属13種を認めるとともに、日本産種の分布形成について生物地理学的考察を行った。

(7) アザミウマ目の記載分類、分布調査、食性解析

2017年から2019年までに実施された第4次尾瀬総合学術調査を含めて、これまでに尾瀬国立公園内から記録されたアザミウマ類のリスト(59種)を作成するとともに、山岳域や湿原域に生息する種の特徴について明らかにした(塘, 榎本, 2022: 低温科学)。また、福島県裏磐梯地域でも、この地域から記録されたアザミウマ類のリスト(75種)を作成するとともに、各種の形態的特徴、この地域のアザミウマ相の特徴を明らかにした(塘, 志賀, 2021: 福島大学地域創造)。

キハギ(マメ科)とネジバナ(ラン科)をそれぞれ寄主植物とする *Thrips* 属のアザミウマ2種を新種として記載し、*Thrips* 属日本産全種(35種)の検索表を提示した。また、後肢基節の背側表面にある微刺(microtrichia)の有無の種分類形質としての有用性と、分類形質として頻繁に用いられている後胸背楯板や腹部第9節背板の鐘状感覚器の数に関する変異性について議論した(Masumoto et al., 2023: Zootaxa)。オスが未知で、尾瀬地域からオスが初めて記録された種(*Stenchaetothrips dentatus* Masumoto & Okajima)について、オスの形態的特徴を記載した。

アザミウマ類のような吸収型の摂食様式を示す昆虫は、胃内容物から餌資源を推定することが困難なため、窒素と炭素の安定同位体比を用いた食性解析が有効である。しかし、アザミウマ類は体サイズが小さいため、窒素量や炭素量も少ないこと、卵や花粉を餌資源とする場合、その内容物しか食さないため、それらの殻と内容物を分離しなければならないことなど、分析方法に関する課題があった。分析方法を検討・試行した結果、体サイズが小さくても得られた同位体比の値は正しいことを検証し、殻と内容物を分離して、内容物だけ进行分析する方法を確立することができた。この方法を用いて、*Haplothrips* 属3種の食性解析を実施し、従来植食性とされていた種が、低頻度ではあるものの、捕食を行うこと、生物農薬として利用されている種は雑食性であるが、最も捕食性の傾向が高いこと等の知見を得た(表ら, 2021: 京都府立大学学術報告)。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計29件（うち査読付論文 26件 / うち国際共著 15件 / うちオープンアクセス 11件）

1. 著者名 Cheng Zixin, Kamimura Yoshitaka, Ferreira Rodrigo L., Lienhard Charles, Yoshizawa Kazunori	4. 巻 10
2. 論文標題 Acquisition of novel muscles enabled protruding and retracting mechanisms of female penis in sex-role reversed cave insects	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Royal Society Open Science	6. 最初と最後の頁 220471
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1098/rsos.220471	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する
1. 著者名 Kawata Azuma, Ogawa Naoki, Yoshizawa Kazunori	4. 巻 283
2. 論文標題 Morphology and phylogenetic significance of the thoracic muscles in Psocodea (Insecta: Paraneoptera)	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Journal of Morphology	6. 最初と最後の頁 1106 ~ 1119
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/jmor.21492	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Li Sheng, Yoshizawa Kazunori, Wang Qiuzhu, Ren Dong, Bai Ming, Yao Yunzhi	4. 巻 10
2. 論文標題 New Genus and Species of Empheriidae (Insecta: Psocodea: Trogiomorpha) and Their Implication for the Phylogeny of Infraorder Atropetae	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Frontiers in Ecology and Evolution	6. 最初と最後の頁 907903
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fevo.2022.907903	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する
1. 著者名 Takahashi Mamoru, Yoshizawa Kazunori	4. 巻 53
2. 論文標題 Functional morphology and phylogenetic significance of the forewing base structure in Ensifera (Orthoptera)	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Insect Systematics & Evolution	6. 最初と最後の頁 185 ~ 199
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1163/1876312X-bja10024	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Cheng Zixin, Yoshizawa Kazunori	4. 巻 66
2. 論文標題 Exploration of the homology among the muscles associated with the female genitalia of the three suborders of Psocodea (Insecta)	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Arthropod Structure & Development	6. 最初と最後の頁 101141 ~ 101141
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.asd.2022.101141	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Yoshizawa, K.	4. 巻 78
2. 論文標題 An additional new species of Trichadenotecnum from Japan (Psocodea: Psocidae)	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Insecta matsumurana, new series	6. 最初と最後の頁 21-25
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Lienhard, C., Yoshizawa, K., Idris, A. B.	4. 巻 78
2. 論文標題 Oriental Psyllipsocus (Psocodea: 'Psocoptera': Psyllipsocidae): checklist, new records and description of four new species from Southeast Asia	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Insecta matsumurana, new series	6. 最初と最後の頁 1-19
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 MASUMOTO MASAMI, TSUTSUMI TADAAKI, OKAJIMA SHUJI	4. 巻 5239
2. 論文標題 Two new species of the genus Thrips Linnaeus (Thysanoptera, Thripidae) in Japan, with a revised key to Japanese species of Thrips	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Zootaxa	6. 最初と最後の頁 358 ~ 372
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.11646/zootaxa.5239.3.2	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Jung S.H., Kim J.G., Balvin O., Yamada K.	4. 巻 14
2. 論文標題 Molecular Phylogeny of Cimicoidea (Heteroptera: Cimicomorpha) Revisited: Increased Taxon Sampling Reveals Evolution of Traumatic Insemination and Paragenitalia	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Insects	6. 最初と最後の頁 267 ~ 267
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/insects14030267	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Yamada Kazutaka, Yamamoto Shuhei, Takahashi Yui	4. 巻 26
2. 論文標題 A new remarkable cimicoid genus and species (Hemiptera, Heteroptera, Cimicomorpha) from mid-Cretaceous Burmese amber, with implications for its aberrant male genitalia	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Fossil Record	6. 最初と最後の頁 27 ~ 38
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3897/fr.26.e86784	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Yamada, K. Yagi, S.	4. 巻 28
2. 論文標題 Xylocoris afer, an adventive minute pirate bug (Heteroptera: Anthocoridae) new to Japan	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Japanese Journal of Systematic Entomology	6. 最初と最後の頁 346-351
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Yasunaga, T., Duwal, R. K. & Yamada, K	4. 巻 55
2. 論文標題 New genera and species of Oriental orthotyline plant bugs (Heteroptera: Miridae: Orthotylinae: Orthotylini)	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Esakia	6. 最初と最後の頁 41-59
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Ferreira Rodrigo Lopes, Bernard Enrico, et al.	4. 巻 375
2. 論文標題 Brazilian cave heritage under siege	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Science	6. 最初と最後の頁 1238 ~ 1239
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1126/science.abo1973	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 de Moya Robert S, Yoshizawa Kazunori, Walden Kimberly K O, Sweet Andrew D, Dietrich Christopher H, Kevin P Johnson	4. 巻 70
2. 論文標題 Phylogenomics of Parasitic and Nonparasitic Lice (Insecta: Psocodea): Combining Sequence Data and Exploring Compositional Bias Solutions in Next Generation Data Sets	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Systematic Biology	6. 最初と最後の頁 719 ~ 738
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/sysbio/syaa075	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Jouault Corentin, Yoshizawa Kazunori, Hakim Marina, Huang Diying, Nel Andre	4. 巻 126
2. 論文標題 New psocids (Psocodea: Prionoglarididae, Psyllipsocidae) from Cretaceous Burmese amber deposits	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Cretaceous Research	6. 最初と最後の頁 104890 ~ 104890
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cretres.2021.104890	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Kamimura Yoshitaka, Yoshizawa Kazunori, Lienhard Charles, Ferreira Rodrigo L., Abe Jun	4. 巻 21
2. 論文標題 Evolution of nuptial gifts and its coevolutionary dynamics with male-like persistence traits of females for multiple mating	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 BMC Ecology and Evolution	6. 最初と最後の頁 164
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1186/s12862-021-01901-x	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Saenz Manchola Oscar Fernando, Virrueta Herrera Stephany, D'Alessio Lorenzo Mario, Yoshizawa Kazunori, Garcia Aldrete Alfonso Neri, Johnson Kevin P.	4. 巻 46
2. 論文標題 Mitochondrial genomes within bark lice (Insecta: Psocodea: Psocomorpha) reveal novel gene rearrangements containing phylogenetic signal	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Systematic Entomology	6. 最初と最後の頁 938 ~ 951
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/syen.12504	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Yoshizawa K, Yamamoto S	4. 巻 77
2. 論文標題 The earliest fossil record of the suborder Psocomorpha (Insecta: Psocodea) from mid-Cretaceous Burmese amber, with description of a new genus and species.	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Insecta matsumurana, new series	6. 最初と最後の頁 1-15
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Yoshizawa Kazunori, Marusik Yuri M, Yao Izumi, Lienhard Charles	4. 巻 4
2. 論文標題 Systematic Position of the Enigmatic Psocid Family Lesneiidae (Insecta: Psocodea: Psocomorpha), With Description of Two New Species	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Insect Systematics and Diversity	6. 最初と最後の頁 6
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/isd/ixaa019	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Kazunori Yoshizawa, Lienhard Charles	4. 巻 27
2. 論文標題 The Trichadenotecnum corniculum species group from Thailand (Psocodea: Psocidae)	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Dugesiana	6. 最初と最後の頁 173 ~ 181
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.32870/dugesiana.v27i2.7111	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 SHIMADA MEGUMI、YOSHIZAWA KAZUNORI	4. 巻 4779
2. 論文標題 A revision of Strigiphilus (Insecta: Phthiraptera: Philopteridae) from Japan	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Zootaxa	6. 最初と最後の頁 501 ~ 521
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.11646/zootaxa.4779.4.3	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Yoshizawa Kazunori、Lienhard Charles	4. 巻 23
2. 論文標題 †Cormopsocidae: A new family of the suborder Trogiomorpha (Insecta: Psocodea) from Burmese amber	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Entomological Science	6. 最初と最後の頁 208 ~ 215
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/ens.12414	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Matsumura Yoko、Beutel Rolf G.、Rafael Jose A.、Yao Izumi、Camara Josenir T.、Lima Sheila P.、Yoshizawa Kazunori	4. 巻 45
2. 論文標題 The evolution of Zoraptera	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Systematic Entomology	6. 最初と最後の頁 349 ~ 364
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/syen.12400	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Cheng Zixin、Yoshizawa Kazunori	4. 巻 280
2. 論文標題 Functional morphology of Trichadenotecnum male and female genitalia analyzed using μ CT (Insecta: Psocodea: Psocomorpha)	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Morphology	6. 最初と最後の頁 555 ~ 567
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/jmor.20965	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Kido, M. & Yoshizawa, K.	4. 巻 75
2. 論文標題 A taxonomic review of the genus <i>Metylophorus</i> Pearman (Psocodea: Psocidae) in Japan, with description of three new species	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 <i>Insecta matsumurana</i> , new series	6. 最初と最後の頁 19-28
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 SHIMADA MEGUMI, YOSHIZAWA KAZUNORI	4. 巻 4612
2. 論文標題 New records of chewing lice (Phthiraptera: Amblycera, Ischnocera) from the black-faced spoonbill (<i>Platalea minor</i>)	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 <i>Zootaxa</i>	6. 最初と最後の頁 133 ~ 133
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.11646/zootaxa.4612.1.10	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 MATOBA Tatsuki, KAMIMURA Yoshitaka, YOSHIZAWA Kazunori	4. 巻 27
2. 論文標題 Traumatic copulation and counterpart female traits are widespread in fritillary butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae: Argynnini)	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 <i>Entomological Science</i>	6. 最初と最後の頁 e12570
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/ens.12570	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Matoba Tatsuki, Kamimura Yoshitaka, Yoshizawa Kazunori	4. 巻 23
2. 論文標題 Is the copulation of silver-washed fritillary inverted? Function of the female genital projection (Lepidoptera: Nymphalidae: Argynnini)	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 <i>Organisms Diversity & Evolution</i>	6. 最初と最後の頁 871 ~ 879
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s13127-023-00621-y	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Cheng Zixin, Kamimura Yoshitaka, Ferreira Rodrigo L., Lienhard Charles, Yoshizawa Kazunori	4. 巻 110
2. 論文標題 Are males just passive? Coupling mechanism of the Brazilian cave insects with inverted genitalia	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 The Science of Nature	6. 最初と最後の頁 26
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00114-023-01855-8	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計1件 (うち招待講演 1件 / うち国際学会 1件)

1. 発表者名 Yoshizawa, K., de Moya, R., Johnson, K.P.
2. 発表標題 Phylogeny and higher systematics of the Psocodea
3. 学会等名 26th International Congress of Entomology (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2022年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	山田 量崇 (Yamada Kazutaka) (20463474)	兵庫県立大学・自然・環境科学研究所・准教授 (24506)	
研究分担者	塘 忠顕 (Tsutsumi Tadaaki) (80282250)	福島大学・共生システム理工学類・教授 (11601)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8 . 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------