

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 5 月 26 日現在

機関番号：17102

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2011～2013

課題番号：23570119

研究課題名(和文) 双翅類における捕食寄生性の進化とヤドリバエの繁殖戦略の解明

研究課題名(英文) Study on evolution of the parasitoid habit in Diptera and the reproductive strategy in tachinid fly

研究代表者

舘 卓司(Tachi, Takuji)

九州大学・比較社会文化研究科(研究院)・講師

研究者番号：20420599

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,700,000円、(間接経費) 1,110,000円

研究成果の概要(和文)：1) DNAデータと比較形態による双翅類の高次系統解析をおこない、DNAデータでは、ヤドリバエの単系統性およびクロバエとの姉妹群関係を示した。形態研究では、ハエ類成虫の後胸部の比較形態学をおこない、その側板の相同性を再定義した。環縫群とアタマアブ科では腹部との関節構造を持ち、それが共有派生形質であることを示した。2) プランコヤドリバエ属の寄主利用の変遷は、これまでに記録された寄主情報を分子系統樹上で最適化することによって解明された。3) アワヨトウを使ってヤドリバエ2種の累代飼育実験のベースを構築された。これは将来的にヤドリバエの一齢幼虫の寄主適応能力を調べるためである。

研究成果の概要(英文)：1) Phylogenetic relationships among higher-level relationships of Diptera are inferred using DNA and morphological data. The DNA data represents that Tachinidae are monophyletic and sister to Calliphoridae. In morphological study the metathorax of the adult flies is examined and the homologies of the metathoracic pleura are redefined. Members of the Schizophora and Pipunculidae have an articulation between metathorax and abdomen and the (metapleural-abdominal articulation) is indicated as a synapomorphy for them. 2) Evolutionary patterns of the host use are resolved by optimizing host information on the molecular phylogeny. 3) The breeding systems of the two tachinid species (*Pales pavidus* and *Tachina nupta*) are re-established using their caterpillar host (*Mythimna separata*) for investigating the ability of their larvae according to different hosts in further studies.

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学・生物多様性・分類

キーワード：系統進化 双翅目 捕食寄生 分類学

1. 研究開始当初の背景

これまでに知られている昆虫の寄生者のほとんどが、捕食寄生である。捕食寄生とは、その寄主の体内または体表に産卵し、それから孵化した幼虫は寄主を食べて成長し、最後にその寄主を殺してしまう。従って、寄生と捕食との中間的な存在であり、ノミやシラミなどの真の寄生者とは区別されている。双翅類昆虫では、大別すると捕食性と腐食性の2つの経路から、それぞれ独立に数回、この寄生性が進化したと考えられている。しかし、それぞれの起源や幼虫の寄主への適応能力など進化的な研究はおこなわれていない。ここでは、ハエ類幼虫に見られる腐食性から生じた寄生性の進化と多様性を研究する。

2. 研究の目的

双翅目では、膜翅目のような特殊化した産卵管を持たないために、寄生のために様々な産卵戦略を取り入れている。この研究では、寄生性を獲得することで多様に進化したヤドリバエの繁殖戦略を明らかにする。また、高等ハエ類の幼虫における腐食性から寄生性へ、さらにヤドリバエ幼虫の様々な寄主への適応能力を系統関係や実験等を通して考察する。

3. 研究の方法

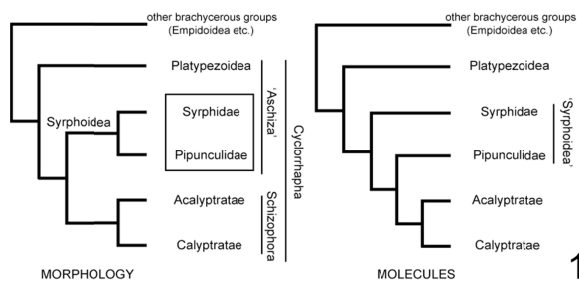
捕食寄生性双翅類ヤドリバエ科の繁殖戦略を明らかにするために、以下の4つの課題に分けておこなう。

(I) 双翅類の高次系統解析。(II) プランコヤドリバエ属の寄主利用の変遷の解明。(III) 間接産卵タイプの微小卵型および待機型における幼虫の寄主に対する適応能力。(IV) 雌の内部生殖器に関する比較形態学。

4. 研究成果

(I)に関して、双翅類における捕食寄生性の進化の解明には、強固に支持された系統関係が必要である。しかし、いまだに研究者やデータ(形態や分子)間での齟齬が大きく、統一的ではない。特に有弁翅類(イエバエ上科やヒツジバエ上科など)は、それぞれの科に含まれる種数が多いために、扱われた分類群や遺伝子領域による違いもある。その中で、本研究では双翅類の成虫の後胸部形態に着目した。双翅類の後翅は平均棍に変形しているために、それが関節している後胸部も退縮している。そのために、種間差に加えて高次レベル(属や科など)でもあまり差がなく、見過ごされてきた。しかし、後胸部は腹部と関節しており、雌の産卵や交尾行動に関与すると考えられる。そこで、腹部の屈曲という観点から、比較形態学的に検討した。その結果、近年分子データで示唆されていた関

係，つまりアタマアブ科 (Pipunculidae) と額囊群 (Schizophora) の姉妹群関係 (下図，右図) を示した。これは，Insect



Sysmtematics & Evolution の最新号 (Vol. 45) に掲載されている。さらに，腹節第一腹板の形態情報から，有弁翅類のイエバエ科とヒツジバエ上科の近縁性を示し，日本昆虫学会で報告した。この内容は現在，投稿準備中である。形態および分子データからの系統仮説から示されているように，双翅類の捕食寄生性は，独立に獲得された歴史性を示している。

ヤドリバエは幼虫期にムカデや昆虫類に寄生することが知られている。近縁なグループであるクロバエやニクバエ類と比較すると，幼虫食性の違いが，種の多様性を増した要因の一つと考えられる。しかし，ヤドリバエは未だ多くの未記載種や寄主不明種が存在しており，類縁関係も十分研究されていない。そこで，様々な寄主を利用するブランコヤドリバエ属 (genus *Exorista*) をそのモデルケースとして，研究をおこなった(II)。このグループ

には，チョウ・ガ類幼虫，ハバチ類幼虫のほかに，バツタやカマキリ類に寄生することが記録されている。まず，ハエ成虫の形態や分子情報を基にして，ブランコヤドリバエ属の系統関係を明らかにした。その系統仮説に従来の寄主記録を最節約復元することにより，祖先状態を推定した。それは，ブランコヤドリバエ属を含むグループの祖先が，鱗翅類幼虫を寄主として利用することを示唆した。さらに，*Adenia* 亜属や *Spixomyia* 亜属のそれぞれにて寄主転換を起こし，前者では膜翅類 (ハバチ類) 幼虫へ，後者ではカマキリ類やバツタ類への寄主転換が示された。ブランコヤドリバエの雌成虫は，視覚や化学物質などを利用して寄主を見つけ出して，直接卵を産み付ける。加えて，寄主の動きが産卵行動を誘引するデータも示されており，これらのことから，ヤドリバエの雌成虫は同じ生態的空間を占めている昆虫類であれば，捕食者であろうと，植食者であろうと，産卵する可能性があり，寄主転換を引き起こす結果につながると結論づけた。寄生性膜翅 (ハチ) 類でも同様に，捕食寄生者が寄主転換を起こす場合には寄主昆虫間の類縁性ではなく，その寄主の生態的類似性が影響する仮説が示唆されている。なお，捕食寄生性双翅類で，このような寄主転換を示した例は，はじめてであ

る (Tachi 2011, 2013) .

(III) 内部寄生者にとって寄主転換には，一齡幼虫の寄主への適応能力を明らかにする必要がある．しかし，ヤドリバエの飼育は寄主昆虫が不明な種が多く，これまでほとんどおこなわれていない．まず，様々な寄生実験を始める前に寄主および寄生バエ，それぞれの累代飼育をおこなうことを目的とした．この寄生実験では，人工飼料による飼育が可能なアワヨトウを使った．これを寄主とする寄生バエには，間接型寄生種（セスジハリバエ__待機型とカイコクロウジバエ__微小卵型）を用いた．それは，1）寄主の存在や種類に関係なく，卵や一齡幼虫が容易に得られること．2）その卵や一齡幼虫を異なる寄主植物へ移動させることが人為的に可能．3）その卵殻や体表が厚く覆われており，1, 2 週間生存可能．という理由からである．アワヨトウは実験動物であるが，私は本種の飼育がはじめてであり，交尾および産卵などの飼育のコツを会得するまでにしばらく時間を要した．さらに，カイコクロウジバエでは，ケージ内に産まれた卵を使って寄生させたが，少数（5 個体ほど）のハエ成虫しか得られなかった．連携研究者（中村達）らの最新のデータによると，産卵（微小卵）直後より，約一週間後の方が寄生

率が高くなるということが影響していると考えられた．これを考慮して別の野外個体によって寄生させると，寄生率が格段に上がり，累代飼育が可能になった．また，本種の各ステージ（幼虫，蛹および成虫）から DNA 抽出も試み，幼虫や蛹からも遺伝子解析に十分な量の DNA を確実に得られることを昆虫学会九州支部大会にて発表した．これは，累代飼育が簡単にできることによる成果の一つである．セスジハリバエでは，アワヨトウの若齡幼虫より老齡幼虫に寄生させる方が，寄生バエの羽化率を上げることができた．本種の幼虫は寄主が蛹化後，寄生をはじめるということが，この飼育実験ではじめて示された．累代飼育を続ける上で，大きな問題点の一つはアワヨトウの幼虫時期と寄生バエの寄生時期とのタイミングのズレが生じたことである．そのため，ここではアワヨトウ以外の寄主に寄生させることができなかったが，最終的には寄主（アワヨトウ）および寄生バエの累代飼育実験をうまくコントロールできるようになり，今後の寄生戦略を考察する上で重要なデータとなる．

(IV) 雌の内部生殖器に関する比較形態は，様々な野外個体によって調べられた．*Blondelia nigripes*（ヨトウクロヤドリバエ）は，薄い卵殻に包まれ

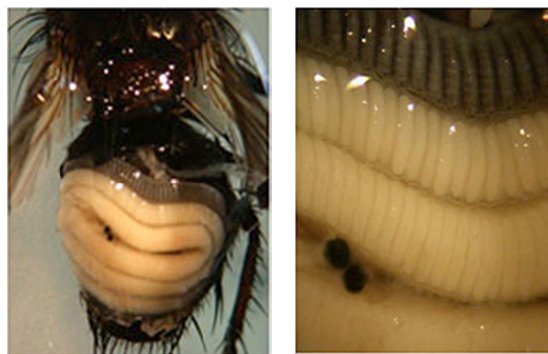
た一齡幼虫を寄主昆虫に産み込む。この場合寄生成功率が高くなり、一度に多くの卵（一齡幼虫を含む）を保つ必要はない。解剖した雌の内部生殖器を写真に示す。



ヨトウクロヤドリバエ雌（上）とその内部生殖器（下）。

一方、*Linnaemya* sp.（右図）は、間接産卵タイプ・待機型幼虫を産む。この寄生方法による一齡幼虫の初期死亡率を下げるために、大量の一齡幼虫を生む必要がある。子宮はコイル状にまかれ、腹部に収められている（右図の左）。末端部分、つまりすぐに産卵できる一齡幼虫は黒く見えており、成熟している（右図の右上部）。一方、

白い部分は未成熟であること示している。上述した累代飼育が可能なセスジハリバエも同様の寄生方法であり、今後どのように卵巣成熟がおこり、一齡幼虫を産卵するのかを実験的に調べることができるだろう。



Linnaemya sp. 雌の腹部背面（左）とその拡大写真（右）。

5. 主な発表論文等

[雑誌論文] (計 4 件)

1. Tachi, T. (in press) Homology of metapleuron of Cyclorrhapha, with discussion of paraphyly of Syrphoidea (Diptera: Aschiza). *Insect Systematics & Evolution*.
2. Tachi, T. (2013) A new species of the genus *Trichoformosomyia* Townsend from Malaysia (Diptera: Tachinidae). *Zootaxa* 3702: 61-70.
3. Tachi, T. (2013) Systematic study of the genera *Phryno* Robineau-Desvoidy and *Botria* Rondani in the Palearctic Region, with discussions of their phylogenetic positions (Diptera, Tachinidae). *Zootaxa*, 3609: 361-391.

4. Tachi, T. (2013) Molecular phylogeny and host use evolution of the genus *Exorista* Meigen (Diptera: Tachinidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 66: 401-411.

[学会発表](計5件)

舘 卓司(2013) 双翅類における“顎”の比較形態. 日本昆虫学会第73回大会(北海道大学)

舘 卓司(2013) ヤドリバエの産卵戦略の進化. 日本応用動物昆虫学会第57回大会(日本大学生物資源科学部)

舘 卓司(2012) ヤドリバエ幼虫および困蛹殻からDNA抽出の試み. 日本昆虫学会九州支部大会第60回大会(佐賀大学)

舘 卓司(2012) ヤドリバエ亜科の産卵戦略に関する考察(双翅目:ヤドリバエ科). 日本昆虫学会第72回大会(玉川大学)

舘 卓司(2011) 有弁翅亜節(昆虫綱:双翅類)の腹部の屈曲に関する構造の形態学的研究. 日本昆虫学会第71回大会(信州大学)

6. 研究組織

(1) 研究代表者

舘 卓司 (TACHI TAKUJI)
九州大学・比較社会文化研究院・講師
研究者番号: 20420599

(2) 連携研究者

中村 達 (NAKAMURA SATOSHI)
独立行政法人国際農林水産業研究センター・生産環境領域・プロジェクトリーダー
研究者番号: 40373229