

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 5 月 16 日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2012～2015

課題番号：24570093

研究課題名(和文) 第三紀周北極型分布を示すムツテンチャタテ属の大規模系統構築と生物地理解析

研究課題名(英文) Phylogeny and biogeography of the genus *Trichadenotecnum* (Insecta: Psocodea), showing the arcto-Tertiary distribution

研究代表者

吉澤 和徳 (YOSHIZAWA, Kazunori)

北海道大学・(連合)農学研究科(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) 4,300,000円

研究成果の概要(和文)：東南アジア産のムツテンチャタテ属の分類学的研究を行い、9新種を期間中に記載した。また中国から記載されていた *Cryptopsocus* 属をムツテンチャタテ属のシノニムとした。

ムツテンチャタテの系統解析により形態に基づいて推定された種群のほぼ全てが分子系統でも単系統と認められること、その一方でごく一部の種群において、交尾器形態の収斂や逆転現象が生じており、これにより誤った種群分類がなされていることを確認した。分岐年代推定、生物地理学的解析により、第三期にベーリング陸橋を通じた大陸間の移動分散、および寒冷期の分布の縮小が現在のムツテンチャタテの分布形成に大きく関与したことが明らかとなった。

研究成果の概要(英文)：Trichadenotecnum species of Southeast Asia were revised taxonomically. During the project period, a total of nine new species were described and a genus, *Cryptopsocus* from China, was synonymized with *Trichadenotecnum*.

World-based phylogeny of *Trichadenotecnum* was estimated. Most species groups recognized morphologically were identified as monophyletic group. In contrast, extensive morphological convergences/reversals were detected in a few species group, which caused inappropriate species-group classification. Dating and biogeographical analyses suggested that the trans-continental dispersal via Bering Strait during the Tertiary period and reduction of distributional area during the last glacial period affected strongly in forming the present distributional pattern of *Trichadenotecnum*.

研究分野：昆虫体系学

キーワード：生物地理 系統 形態 チャタテムシ ムツテンチャタテ

1. 研究開始当初の背景

近年、分子データを用いた系統解析が容易になったことで、形態データではほぼ不可能だった種内の遺伝的構造の高精度な推定が可能になった。これにより、集団遺伝学、系統学、生物地理学を統合した「系統地理学」が誕生し、特に地史的に新しい時代（第四紀）の生物相の変遷に関する研究は大きく進んだ。一方、より古い地史年代に起源した生物群の分布の変遷を研究対象とする、いわゆる旧来の「生物地理学」に関して、分子系統による再検討は十分には進んでいない。

そうした起源の古い生物群のうち、現在の多様性の成立上特に重要とされるのが第三紀周北極型分布を示す生物群である。この生物群は、現在は東アジアと北中米に限定して隔離分布するものの、第三紀の温暖な時代には周極的に連続分布していたと考えられている。この分布型の概念は植物地理学から提唱され、昆虫でも同様の分布型を示すものは多い。この生物群に関して、形態ベースの研究はあるが、分子系統に基づく研究、特に生物の大陸間の分散の生じた年代の推定はほとんどなされていない。

ムツテンチャタテ属 *Trichadenotecnum* は、チャタテムシ目チャタテ科に分類される昆虫である。これまで約 300 種が記載されている大きな属で、オーストラリア区を除く全世界に分布する。一方、多様性の高い地域はアジアと中米に限定される。私は、形態に基づく本属の系統推定を行い、本属が第三紀周北極型生物群に当てはまる事を示すとともに、分布の変遷に関し次の仮説を提唱した (Yoshizawa et al., 2008: Zool J Linn Soc) :

本属はユーラシアに起源を持ち、ユーラシアから新世界への分散は 2 度起きた

一度目の分散：第三紀始新世-中新世にベーリング陸橋もしくは北大西洋陸橋を通じて起こり、この際侵入したムツテンチャタテが新世界で放散した

その後、氷期（洪新世）の寒冷化で北米地域のムツテンチャタテが絶滅し、分布はレフュージアである中米地域に押し下げられた

その結果、多様性の中心は中米に限定され、現在北米に分布する少数のムツテンチャタテは、最終氷期後、中米から再放散したものと考えられた

二度目の分散：寒冷な気候に適応した同一種が日本と北米に分布し、両集団は形態では区別できない。本種の分散はごく最近、第四紀完新世にベーリング陸橋を通じて起こったと推定された

2. 研究の目的

(1) ムツテンチャタテ属の大規模系統樹の構築

ムツテンチャタテ属の多様性を網羅した系統樹の構築を行う。ムツテンチャタテ属は 20 程度の種群に細分されるが、解析にあたっては全ての種群を網羅する。それぞれの種群から少なくとも 3 種、特に多様性の高い種群からは 10 種のサンプリングを行う。種群を決定できない種も多数収集されており、これらも全て解析に加える。

私は過去の科研費等で、日本各地、マレーシア、ネパール、台湾、北米の標本を多数収集している。また合衆国 NSF TIGER Project で採集されたタイの試料も全て提供を受け、解析が可能となっている。多様性の低いヨーロッパ産のほぼ全ての種やアフリカ、南米のサンプルも他研究者からの提供で必要数そろっており、直ちに解析が可能である。放散を遂げた中米の分子用のサンプルがそろえば、

全世界の分布域と、全ての種群をカバーしたサンプリングが完了する。予備解析により、ミトコンドリア3遺伝子、核2遺伝子が増幅されており、これらを用いた解析を予定しているが、最終的にはさらに複数の核の蛋白コード領域を追加する。形態データに基づく系統解析も行い、結果を比較する。

(2)大陸を超えた分散の経路と年代の推定

分子系統樹に基づく分岐年代の推定には、化石情報等に基づいた較正点の設定が必要である。一方これまで、ムツテンチャタテ属の化石記録は無い。そこで、化石記録の利用できる外群を解析に加え、これに基づいて較正点を設定する必要がある。より信頼性の高い年代推定を行うためには、複数の較正点の設定が求められる。そこで、化石記録の蓄積が進みつつあるチャタテムシ目全体をサンプリングの対象とし、これを利用してムツテンチャタテ属内部の分岐年代の推定に用いる。ムツテンチャタテ属が属するチャタテ科の分子系統については [Yoshizawa & Johnson \(2008: Mol Phylog Evol\)](#) で、チャタテムシ目の分子系統も [Yoshizawa et al. \(2006: Zool J Linn Soc\)](#) と [Yoshizawa & Johnson \(2010: Mol Phylog Evol\)](#) で推定しており、これらのデータ、サンプルが利用可能である。得られた姉妹群関係、分岐年代、分布、地史情報に基づき、ムツテンチャタテ属の大陸間の分散経路の推定を行う。

3. 研究の方法

東南アジア（ムツテンチャタテ属の多様性の中心地域）等の試料に加え、本属の多様性のもう一方の中心地である中米メキシコでフィールドワークを行い試料収集する。これらの試料に基づき、ムツテンチャタテ属全体をカバーした系統樹の推定を行う。タクソンサンプリングおよびデータ量の双方を充実させることで、解像度の高い系統推定を目指す。

ムツテンチャタテ属に加え、チャタテムシ目全体をカバーした系統解析も行う。これにより、複数の信頼性の高い化石情報に基づく較正点の設定が可能となり、ムツテンチャタテ属の分岐年代推定を高精度で行う事が可能となる。

4. 研究成果

2回のメキシコ調査（2013年2～3月および2014年6～7月、それぞれ2週間ずつ）を行い、DNA解析に必要なムツテンチャタテ属のサンプルを収集した。これに、過去に自身で採集したサンプルや、国内外の研究者を通じて入手したサンプル（日本、台湾、マレーシア、タイ、ボルネオ、ネパールなど）を含め、研究を行った。

分類学：研究を通して、多くの未記載種の存在が明らかになった。半島マレーシア産のムツテンチャタテに関してはレビジョンとして論文をまとめ、4新種10新記録種を含む20種を認めた（論文5）。また、タイ、ボルネオ産の標本に基づき、5新種を記載し、また中国から記載されていた *Cryptopsocus* 属をムツテンチャタテ属のシノニムとした（論文2,3）。

系統学：分岐年代の推定などにあたり、チャタテムシを広くサンプリングした系統推定が必要という前提に立ち、既知チャタテムシのほぼ全ての科を含めた系統解析を行い、成果を発表した（論文6,8）。また昆虫全体の系統推定にもプロジェクトの一員として参加し、関連する成果として発表した（論文7）。ムツテンチャタテ属に関しては、旧世界産の種に基づく系統解析を行い、成果を発表した。形態に基づいて推定された種群のほぼ全てが分子系統でも単系統と認められること、その一方でごく一部の種群において、交尾器形態の収斂や逆転現象が生じており、これにより誤った種群分類がなされているこ

とを確認した(論文1)。この系統樹にさらに新世界産の種を含めた系統解析,分岐年代推定,生物地理学的解析も完了した。形態から推定した生物地理学的仮説(研究の背景参照)がほぼ支持される結果となった。この成果は,現在論文として執筆中であり,まもなく投稿の予定である。

化石研究:分岐年代推定の校正点として用いるチャタテムシ化石の記録の再検討も行った。これまで記録された化石の多くに分類学的位置づけの誤りを見だし,それらを訂正する論文を発表した(論文9)。

関連プロジェクト:本研究課題と関連するテーマ(分類,生物地理)として,西部支那系分布を示すムカシトンボの系統地理(論文12),大陸間で隔離分布を示すホラアナチャタテ科の研究(論文4),およびプロジェクトを通じて得られたムツテンチャタテ以外のチャタテムシ昆虫の分類学的研究(論文10,11)などを行い,成果を発表した。

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12件)

Yoshizawa, K., Yao, I. & Lienhard, C. 2016. Molecular phylogeny reveals genital convergences and reversals in the barklouse genus *Trichadenotecnum* (Insecta: Psocodea: 'Psocoptera': Psocidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **94**: 358-369. 査読あり

Yoshizawa, K. & Lienhard, C. 2015. The *alinguum* group, a new species group of the genus *Trichadenotecnum*, with descriptions of two new species from Thailand (Psocodea: 'Psocoptera': Psocidae). *Insecta matsumurana, new*

series **71**: 179-188. 査読あり

Yoshizawa, K. & Lienhard, C. 2015. Synonymy of *Cryptopsocus* Li with *Trichadenotecnum* Enderlein (Insecta: Psocodea: 'Psocoptera': Psocidae) and description of three new species. *Zootaxa* **3957**: 480-488. 査読あり

Yoshizawa, K., Ferreira, R. L., Kamimura, Y. & Lienhard, C. 2014. Female penis, male vagina, and their correlated evolution in a cave insect. *Current Biology* **24**: 1006-1010. 査読あり

Yoshizawa, K., Lienhard, C. & Idris, A. B. 2014. *Trichadenotecnum* species from Peninsular Malaysia and Singapore (Insecta: Psocodea: "Psocoptera": Psocidae). *Zootaxa* **3835**: 469-500. 査読あり

Yoshizawa, K. & Johnson, K. P. 2014. Phylogeny of the suborder Psocomorpha (Insecta: Psocodea: 'Psocoptera'): congruence and incongruence between morphology and molecules. *Zoological Journal of the Linnean Society* **171**: 716-731. 査読あり

Misof, B. & 1KITE initiative (Yoshizawa, K. is one of 101 alphabetically ordered authors) 2014. Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. *Science* **346**: 763-767. 査読あり

Yoshizawa, K., Mockford, E. L. & Johnson, K. P. 2014. Molecular systematics of the bark lice infraorder Caeciliusetae (Insecta: Psocodea). *Systematic Entomology* **39**: 279-285. 査読あり

Mockford, E. L., Lienhard, C. & Yoshizawa, K. 2013. Revised

classification of 'Psocoptera' from Cretaceous amber, a reassessment of published information. *Insecta matsumurana, new series* 69: 1-26.

査読あり

Yoshizawa, K. & Mockford, E. L. 2012. Redescription of *Symbiopsocus hastatus* Mockford (Psocodea: "Psocoptera": Psocidae), with first description of female and comments on the genus. *Insecta matsumurana, new series* 68: 133-141. 査読あり

Liu, L. X., Yoshizawa, K., Li, F. S. & Liu, Z. Q. 2012. A review of the genus *Neopsocopsis* (Psocodea: "Psocoptera": Psocidae), with one new species from China. *Zookeys* 203: 27-46. 査読あり

Büsse, S., von Grumbkow, P., Hummel, S., Shar, D. N., Shar, R. D. T., Li, J., Zhang, X., Yoshizawa, K., Wedmann, S. & Hörnschemeyer, T. 2012. Phylogeographic analysis elucidates the influence of the ice ages on the disjunct distribution of relict dragonflies in Asia. *PLoS ONE* 7: e38132. 査読あり

[学会発表](計1件)

Yoshizawa, K. (2013年9月28日) Wing base structure of Paraneoptera and its phylogenetic significance (6th Dresden Meeting on Insect Phylogeny, Dresden, Germany)

6 . 研究組織

(1)研究代表者

吉澤和徳 (YOSHIZAWA, Kazunori)

北海道大学・大学院農学研究院・准教授