

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 10 月 21 日現在

機関番号：86101

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2013～2015

課題番号：25840150

研究課題名(和文)トコジラミ上科半翅類に見られる特異的な交尾様式の進化パターンと機能の解明

研究課題名(英文)Traumatic insemination in cimicoid bugs: function and evolutionary pattern of genital organ

研究代表者

山田 量崇 (Yamada, Kazutaka)

徳島県立博物館・自然課・学芸員

研究者番号：20463474

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,100,000円

研究成果の概要(和文)：外傷性受精に関わる雌雄交尾器の機能と構造を把握し，得られた系統仮説に基づいて外傷性受精の進化を考察した．副交尾器の各器官の形質状態は，概ね従来の族のまとまりを支持した．雌のmesospermalege(精子の貯蔵器官)は，族レベルでさまざまな程度に変化していた．分子系統樹上の族間の系統関係は，形態では共通の祖先に由来することが強く示唆されてきたハナカメムシ族とホソナガハナカメムシ族がかなり遠縁のクレードに分かれるなど，一部形態情報と一致しなかった．

研究成果の概要(英文)：Character states of each organ in female paragenitalia mostly reflect the classic tribal units in Cimicoidea. Mesospermalege is highly varied among the tribes in Cimicoidea. In Scolopini, Anthocorini and Oriini, this organ is modified into sperm pouch + conductor cord. A part of Dufouriellini have no spermalege. The cladistic analysis of the Cimicoidea based on analysis of ca. 4,000 base pairs of mitochondrial (16S, COI) and nuclear (18S, 28SD3) DNA for 53 taxa in six families. These results are largely congruent with former hypotheses based on morphological data with respect to the monophyly of various families, subfamilies and tribes.

研究分野：系統分類学

キーワード：外傷性受精 交尾器形態 トコジラミ上科

1 . 研究開始当初の背景

外傷性受精 (Traumatic Insemination , 以下 TI) とは , オスがメスの交尾口からではなく , 体表に穴を開けて精子をメスの体腔内に直接注入する交尾様式の一つで , 主にカメムシ目トコジラミ上科で一般的に見られる現象である . この現象は性的なコンフリクトによって共進化する “ 軍拡競争 ” の例としても知られる (Parker, 1979; Rice & Holland, 1997 など) .

トコジラミの場合 , オスの把握器 (paramere) でメスの腹部を創傷し , 付随する aedeagus を挿入して精子を注入する . オスの把握器がメスの体を “ 傷つける ” ため , メスは交尾によるデメリットを軽減するために , 対抗適応として外皮や内部構造をオス交尾器を受け入れる形態 (副交尾器 Paragenitalia , 以下 PG) として進化させている場合が多い . このようなメスの形態進化は , 雌雄交尾器の拮抗的共進化によるものとされている .

昆虫類では稀な交尾様式であるため , TI に関する先行研究としてはトコジラミ類における形態 , 生理 , 行動学的な研究がいくつか報告されているのみである (Carayon, 1977; Morrow & Arnqvist, 2003 など) . TI はトコジラミ上科全般に見られる現象だが , 同上科の他の分類群で機能や構造を包括的に扱った研究は皆無であった . また , これまでの分類学的研究によって , メスの PG やオスの把握器に分類群間で著しい多様性が見られることが報告されているが , それらのメカニズムについての情報はほとんどない . その理由として , とくにメス交尾器の脆弱な膜質構造は , 従来の研究手法では観察が困難であったからである . 一方 , 本上科の系統推定にあたっては , 交尾器以外の形質を用いる事が多く , 極めて同形的な形質状態を根拠に行われてきた経緯がある . つまり , これまでに研究されてきた分類群がごく限られていること , 研究手法が確立されていないこと , 科・亜科・族間の系統関係が不明確であることから , 本上科内における TI の進化パターンとプロセスを考察するための素地が十分に整っていなかった .

2 . 研究の目的

上記のような背景から , 特異的な交尾様式として知られる TI が本上科内では普遍的に見られる現象であることを踏まえ , 各分類群の TI を形態学的・解剖学的にアプローチし , 詳細な系統樹に基づいて TI の進化パターンを考察することを目的とした . 具体的には , 以下のとおり .

(1) 外傷性受精に関する雌雄交尾器の機能と構造の把握 : 本上科の外傷性受精には , メスの副交尾器 (PG) とオスの把握器 (およ

び aedeagus) が関与するが , PG を欠くメスや交尾時に把握器を使わないオスが知られるなど , 分類群ごとに構造や機能が大きく異なる . 交尾器の多様性は膜質構造の変化によるものが多いため , 従来の研究手法では相同性を比較するのが困難であった . 観察の難しい膜質構造や接合部を特定するため , 新たに操作実験によってこの特殊な精液移送のメカニズムを明らかにする .

(2) 系統解析による本上科内系統関係の解明 : 形態および分子系統解析により , 本上科内の系統関係を明らかにする .

(3) TI の進化パターンの考察 : TI の進化パターンを考察するには , メスの PG とオスの交尾器 (把握器など) の形態変化に着眼して検討する必要がある . 各形態の相同性を十分に検討した上で , 系統樹にそれらの形質状態を照らし合わせ , 獲得した形質のプロセスを議論し , さまざまな雌雄形態の違いがどのような背景のもとで進化したかを理解する .

3 . 研究の方法

(1) 野外調査および国外研究機関の標本調査などによって材料を収集し , 得られた材料を使って実験と解剖を行った . とくに交尾器の機能と構造の把握には , 可能な限り新鮮な個体を用いた . オスとメスをシャーレに入れて交尾行動を観察した . 交尾開始後すばやく液体窒素でフリーズさせ , -20 でしばらく冷凍して接合部が外れないようにした後 , 実体顕微鏡と電子顕微鏡で接合部の位置と表面構造を観察した . すぐに観察できない個体については , -20 で冷凍保存をし , その都度解凍して観察をした . 解剖には生理食塩水を使い , 透明な膜質部はクロラゾールブラック等の染色液を用いて観察した .

(2) 上記 (1) に並行して , 野外調査および国外研究機関の標本調査により , 解析用のサンプル収集を行った . とくに , これまで入手困難であったグループの確保に努めた . 分子系統解析については , これまでの研究によって , ミトコンドリア 18S , 28SD3 , 16S および COI 塩基配列データが揃っていることから , 末端分類群を増加することに重点を置いた .

4 . 研究成果

(1) 国外博物館における調査については , 2013 年 11 月に大英自然史博物館とパリ国立自然史博物館にて , 主に東洋区とアフリカのハナカメムシ科とトコジラミ科各属のタイプ種の写真撮影と形態形質の抽出を行った . 2014 年 7 月には , スミソニアン国立自然史博物館にて , 主に新世界で繁栄しているケブカハナカメムシ科とハナカメムシ科ホソナ

ガハナカメムシ族の各属について可能な限りタイプ種に基づいた形態情報の収集を行った。野外調査については、2014年3月にタイ、2015年6月にミャンマーへ赴き、インドシナ半島に分布する主要な分類群のサンプリングをした。その他に、交尾実験ならびに解剖用のサンプル収集のため、国内各地で調査を行った。

(2) メスの副交尾器の構造を観察した結果、精子を一時的に貯蔵する器官の形質状態が分類群によって大きく異なっていた。例えば、ハナカメムシ族とケシハナカメムシ族では mesospermalege を欠く代わりに sperm pouch と conductor cord という器官が見られ、ヤサハナカメムシ属では spermalege 自体が消失していた。Ectospermalege を欠くグループ(セスジハナカメムシ族の一部)では、把握器が挿入されるメスの腹節の一部がやや湾入するというトコジラミ科で見られる Paragenital sinus に似た状態を確認した。Spermalege が消失したグループ(ヤサハナカメムシ属、ケシハナカメムシ属の一部)では、膈の壁面付近の epithelium に精液が溜められると推測された。

(3) ハナカメムシ科ハナカメムシ族のオスは、把握器でメスを創傷した後、aedeagus のみがメス内へ挿入されることが知られている。ところが、ハナカメムシ族の交尾行動および雄の交尾器形態を詳細に観察したところ、多くの種で把握器が挿入器としての機能をもつことが確認された。交尾の際、把握器そのものが雌の体腔内へ挿入され、把握器の基部から先端部まで走る溝に沿って aedeagus が伸長していた。ほとんどの種で把握器の全面に溝を具える他、溝を欠くか基部にしか具えない種は少数であった。本族において従来から知られていた交尾様式は、族内の一部の種に限られた現象であることが示唆された。

(4) トコジラミ上科 53 種(内群 41 種、外群 12 種)においてミトコンドリア 18S, 28SD3, 16S, COI 塩基配列データに基づいた系統樹を作成した。得られた系統樹から、雌の mesospermalege とその相同器官の進化について考察した。mesospermalege を具えることが祖先形質状態とすると、sperm pouch + conductor cord の器官が派生的で、mesospermalege から sperm pouch + conductor cord への進化が示唆された。spermalege の消失は本上科内のさまざまなクレードで独立に生じることが示唆された。

(5) 副交尾器の各器官の形質状態は、ハナカメムシ科セスジハナカメムシ族をのぞいて、概ね従来の族のまとまりを支持するものだった。

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)

Yamada, K. (2016) *Cardiastethus brevis* and its close relatives from Asia, with descriptions of four new species (Hemiptera: Heteroptera: Anthocoridae). *Entomologica Americana*, 122: 1-17.

Yasunaga, T., Yamada, K., Morakote, R., Taekul, C. & Duangthisan, J. (2016) Transferred depository for twenty-seven holotypes of the plant bug and flower bug species recently described from Thailand (Hemiptera: Heteroptera: Miridae and Anthocoridae). *Zootaxa*, 4107: 444-446.

Yamada, K., Yasunaga, T. & Artchawakom, T. (2016) The flower bug genus *Orius* Wolff (Hemiptera: Heteroptera: Anthocoridae: Oriini) of Thailand. *Journal of Natural History*, 50: 1103-1157.

Ballal, C. R., Yamada, K. & Joshi, S. (2016) Morphology and biology of the litter-inhabiting *Buchananiella indica* Muraleedharan (Hemiptera: Anthocoridae). *Entomon*, 41(1): 11-20.

Yasunaga, T., Yamada, K. & Artchawakom, T. (2015) First Indochinese records of the plant bug genus *Hypseloecus* Reuter (Hemiptera: Heteroptera: Miridae: Phylinae: Pilophorini), with descriptions of eight new species from Thailand. *Zootaxa*, 3925: 75-93.

Yamada, K. (2014) A new minute pirate bug of the genus *Scoloposcelis* (Hemiptera: Heteroptera: Anthocoridae) from West Malaysia. *Zootaxa*, 3847: 292-296.

Yasunaga, T., Yamada, K. & Artchawakom, T. (2014) Additional records and descriptions of the ant-mimetic plant bug genus *Pilophorus* from Thailand (Hemiptera: Heteroptera: Miridae: Phylinae: Pilophorini). *Zootaxa*, 3795: 1-15.

Yamada, K., Yasunaga, T. & Artchawakom, T. (2013) The genus *Xylocoris* found from plant debris in Thailand, with description of a new species of the subgenus *Arrostelus* (Hemiptera: Heteroptera: Anthocoridae). *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*, 53:

493-504.

山田量崇・中山恒友 (2013) 日本への侵入が初めて確認された貯穀害虫の天敵クロセスジハナカメムシ *Dufouriellus ater* (Dufour). 日本応用動物昆虫学会誌, 57: 185-189.

Yasunaga, T., Yamada, K. & Artchawakom, T. (2013) Additional records of the plant bug genus *Hallodapus* Fieber from Thailand, with proposal of a new synonymy (Hemiptera: Heteroptera: Miridae: Phylinae). *Zootaxa*, 3701: 596-599.

Jung, S. H., Yamada, K. & Lee, S. H. (2013) Annotated catalog, biological notes and diagnoses of the flower bugs (Heteroptera: Anthocoridae *sensu lato*) in the Korean Peninsula. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 16: 421-427.

Yasunaga, T., Yamada, K. & Artchawakom, T. (2013) New or little known taxa of the plant bug tribe Hallodapini (Hemiptera: Heteroptera: Miridae: Phylinae) from Thailand, with descriptions of three new species of the genus *Acrorrhinium* Noualhier. *Zootaxa*, 3647: 429-442.

〔学会発表〕(計5件)

山田量崇・雄交尾器から見たハナカメムシ族の外傷性受精. 日本昆虫学会第75回大会, 福岡(九州大学:福岡市)(2015年9月21日).

Ballal, C. R. & Yamada, K. Diversity of Indian Anthocoridae. World Biodiversity Congress (Colombo, Sri Lanka) (2014年11月24日~11月27日).

山田量崇・雌に ectospermalege を欠くハナカメムシ類の外傷性受精. 日本昆虫学会第74回大会(広島大学:東広島市)(2014年9月16日).

Yamada, K. Taxonomy of Anthocoridae from Southeast Asia: current and perspective. Fifth Meeting of the International Heteropterist's Society (National Museum of Natural History, Smithsonian Institution: Washington, DC) (2014年7月22日~7月24日).

山田量崇・アジア産トコジラミ上科の分類研究:現状と展望. 日本昆虫学会第73回大会(北海道大学:札幌市)(2013年9月16日).

〔図書〕(計0件)

〔産業財産権〕
出願状況(計0件)

名称:
発明者:
権利者:
種類:
番号:
出願年月日:
国内外の別:

○取得状況(計0件)

名称:
発明者:
権利者:
種類:
番号:
取得年月日:
国内外の別:

〔その他〕
ホームページ等
なし

6. 研究組織

(1) 研究代表者

山田 量崇 (YAMADA, Kazutaka)
徳島県立博物館・自然課・学芸員
研究者番号: 20463474

(2) 研究分担者
なし

(3) 連携研究者
なし