

令和 2 年 6 月 26 日現在

機関番号：17102

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2015～2019

課題番号：15K07190

研究課題名(和文) アジアにおけるツノゼミの種多様性と生態進化

研究課題名(英文) Species diversity and ecological evolution of treehoppers in Asia

研究代表者

丸山 宗利 (Maruyama, Munetoshi)

九州大学・総合研究博物館・准教授

研究者番号：80512186

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,900,000円

研究成果の概要(和文)：5年間をかけてアフリカや東南アジア、南アメリカ、カリブ海の島を訪れ、ツノゼミの採集を行った。主たる研究材料であるCentrotinae亜科の主要な族と属の標本を採集することができ、世界的に重要な研究材料を集積することができた。アジアを中心としたツノゼミの多様性と生態進化の全貌を今後明らかにしていくため、DNAの抽出とシーケンスを進めることができた。今後、タイプ標本の調査やさらなるDNA解析を行う予定である。

研究成果の学術的意義や社会的意義

ツノゼミはもっとも形態的に多様な昆虫の分類群の一つで、その進化の研究はほとんど行われていないばかりが、分類学的研究も十分に進んでいない。本研究では、アジアのツノゼミを研究対象とし、その分類学的な解明を行うとともに、形態的な進化や亜社会性の進化を研究することも目的として調査を行ってきた。もっとも奇抜で多様なツノゼミを扱った本研究により、昆虫の多様化の一例を示し、形態進化に関する深い理解の一助とした。

研究成果の概要(英文)：I visited Africa, SE Asia, S America and Caribbean inslands to collect treehoppers. As a result, representatives of the tribes and genera belonging to the subfamily Centrotinae, my main target, were collected. DNA extraction and sequencing of those specimens were conducted to study species diversity and ecological evolution of treehoppers in Asia. Examination of type specimens of know species and further analyses of DNA are needed.

研究分野：昆虫学

キーワード：アフリカ 東南アジア 南アメリカ カリブ海

## 様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

ツノゼミ科の昆虫は非常に形態的に多様で、その多様性は一つの科の昆虫とは思えないほどである。多様性の中心は熱帯、そして南アメリカにあり、南アメリカでは比較的多様性解明の研究が進んでいるが、アジアとアフリカという旧熱帯の地域では、多様性解明が遅れている。その背景には、混乱した属の定義と、その解決のための系統学的研究の遅れがある。

### 2. 研究の目的

アジアのツノゼミ科の昆虫は多様性解明と分類学的基盤の整理がほとんど進んでおらず、顕著な昆虫であるにも関わらず、多くの種は未記載か正体不明(同定不能)の状態にある。また、アジアのツノゼミのいくつかの属には卵保護行動やアリ随伴が観察されている。しかし、アジア産ツノゼミは系統関係がよくわかっておらず、アジアにおいてどのように卵保護行動やアリ随伴が進化したかは全く不明な状況にある。またツノゼミは形態進化や発生学的な研究の対象として非常に大きな可能性を有していると考えられる。本研究では野外調査と分子系統実験、分類学的研究を基礎として、アジアにおけるツノゼミ科昆虫の種多様性とその基礎となる高次系統関係、そして卵保護行動やアリ共生といった生態進化の解明を目的とする。

### 3. 研究の方法

研究は標本を得るための野外における採集調査、系統解析を目的とした DNA 実験、そして多様性解明の成果を公表するための記載分類学的な研究があげられる。すでに世界の博物館に研究のための乾燥標本の蓄積はあるが、DNA 実験に使用可能な新鮮な標本はほとんど存在しない。そこで、世界各地での採集調査を重視し、同時進行で DNA 実験と標本の形態観察に基づく記載分類を行うこととした。

### 4. 研究成果

平成 27 年度は野外における採集調査を中心に行った。27 年 5 月にはアフリカのカメルーンで 2 週間ほど採集し、これまでまったく得ることのできなかったアフリカ産種のツノゼミの DNA 資料を 20 数種採集することができた。いずれもアジア産種の系統解析にきわめて重要な標本である。同年 10 月には台湾を訪れ、蘭嶼や中部山岳地帯で、アジア産ツノゼミの系統に必要な標本を得ることができた。同年 11 月は中米のコスタリカに 3 週間滞在し、20 数種のツノゼミを採集することができ、そのなかでもアジア産種と類縁の深い 2 属のツノゼミを採集できたのは収穫であった。また、28 年の 1 月から 2 月にかけて、南米のフランス領ギアナを訪れ、100 種以上のツノゼミを採集することに成功した。残念ながらアジア産種と類縁の深いツノゼミ亜科の種を採ることはできなかったが、外群としてきわめて重要なものをいくつか採集することができた。

また、アジア産のハタザオツノゼミ族 *Hypsauchenini* の分子実験を行い、興味深い系統樹を得ることができた。さらに分類学的研究も進めており、ズキンツノゼミ属 *Sypilus* の分類を進めている。また共生細菌の共同研究も行う予定で、関係機関に標本の送付等も行った。これは分子系統解析に重要な情報をももたらす可能性があり、成果を期待している。

平成 28 年度も採集と標本の収集に力点を置いた。具体的には、ラオス、タイ、ケニア、ミャンマー、マレーシア、台湾、フランス領ギアナで採集調査を行った。とくにケニアでは、*Spalirises*、*Monoancho*、*Cornutobelus* 等、アジアに近縁属が生息しない属をいくつか採集することができ、重要な成果となった。また、アジアと共通属である *Gargara* や *Leptocentrus* も多数採集でき、これらはアジア産種とアフリカ産種の分布形成を考察するうえで重要な研究材料となるであろう。ラオス、タイ、ミャンマー、台湾での成果は全体的に今ひとつであったが、ラオスでは *Formocentrus* や *Elaphiceps* など、系統的位置の解明が待たれる種を採集することができた。また、室内作業としては、標本の作製、DNA 抽出作業等を行った。

平成 29 年度も重要分類群が生息するケニアにおいて行った。現地カウンターパートの都合で、調査時期が乾季(昆虫の出現が少ない)に延期し、ツノゼミの成果は全体に非常に乏しかったが、タイタヒルズにおいて、昨年までに採集できていなかった重要族である *Boccharini* 族の *Lanceonotus* 属の一種を採集できた。この族は系統的位置が不明確で、きわめて重要な成果といえる。また、これまで 200 種以上のアジア、アフリカ産種の採集に成功しており、それらの DNA 抽出作業を進めるとともに、*Hypsauchenini* 族の系統進化(形態進化)を対象を絞って系統解析を進めた。*Hypsauchenini* 族はいくつかの属があるが、属の単系統性や独立性などが明らかになっていない。その点で、実はまったく形態的な類似性が少ない(卵保護習性は共通している) *Ebhul* 属に近いことがわかるなど、革新的な成果が得られている。またいくつかの明らかな新種を見つけており、それらの分類学的研究も進めているが、後述の理由により、大きな進展はない。

平成 30 年度には 4 月にケニア、5 月にタイで調査を行った。ケニアではこれまで十分に採集できていなかった属をいくつか採集することができ、これをもってアフリカ地域での十分な資料の採集をすることができた。ツノゼミ亜科には 23 の族が知られているが、旧世界(アジア・アフリカ)のものにいたっては、すべての収集が完了し、主要な属を網羅的に揃えることがで

きたことになる。タイではいくつか狙いの属があったのだが、気候が芳しくなく、十分な成果を得るには至らなかった。また、系統的位置を考える上できわめて重要な中央アメリカから南アメリカ、カリブ海の島々に生息する族の調査がまだ完結していない。また本研究で最も重要なカリブ海の島々の調査に関しては、近年の調査許可の難しさの問題により、今年度の調査を決行することができなかった。そのため、調査期間を令和元年度へ延長した。本年度は、DNA抽出とPCR作業等の実験も行い、それらは順調に進んでいる。実験に関しては核遺伝子領域とミトコンドリア遺伝子領域双方に関してシーケンスを進めており、解像度の高い系統樹の作成を目指している。

多くの固有種が生息するカリブ海の島での調査に関して、共同研究者を探すことの困難さ、調査許可取得の困難さから、なかなか調査自体ができなかったため、研究の延期を余儀なくされていた。令和元年、現地研究者の協力により、ドミニカ共和国（エスパニョル島）の政府より正式に調査許可を得て、同地を訪れることができ、カリブ海の島々に固有な2族（MonobeliniとNessorhinini）に属するツノゼミをようやく採集することができた。多数の種の記録があるが、過去の産地は開発によって消失しており、合計3種が得られたのみであるが、非常に重要な成果といえる。

これまでDNA抽出からPCR、シーケンスをさまざまなツノゼミに関して実施してきたが、これらの族のツノゼミの材料がなかったために解析まで進めることができなかった。これらカリブ海固有の族のツノゼミは、遠く離れたアジアのツノゼミと形態的に類縁性が認められるが、その系統的位置は明らかにはなっておらず、この材料によって、ツノゼミ亜科全体の進化が明らかになるものと期待できる。

この5年間の野外調査で、約200種にのぼるDNA実験に使用可能な標本を採集することができ、それらのDNA実験も進めてきている。世界各地のツノゼミ亜科の主要な属の系統解析を進め、それをもとに形態進化や亜社会性の進化を議論し、系統関係に裏付けられた体系を築くことを目標として、まだ時間がかかるが解析を続ける予定である。

また、ラオス等の調査で明らかな新種をいくつも採集しており、これから分類学的な研究も進めたいと考えている。しかし、標本の同定にあたっては、欧米の博物館（スミソニアン自然史博物館と大英自然史博物館）へ足を運び、タイプ標本の確認を行う必要があるが、予算の関係で、期間中に実施できなかったため、分類学的研究に関する進捗はあまりない。今後他の予算で標本の調査に訪れ、分類学的研究を進展させ、体系の整備に向けてさらなる研究を続ける予定である。

なおツノゼミの採集調査の過程で副産物的に他の昆虫に関する発見があり、それらについては複数の論文を公表している。ツノゼミの調査ができない時間帯や天候時に行われたものであり、調査を妨げたものではないことを付記しておく。いくつかの成果は昆虫の多様性と生態学の面から、学術的に重要なものとなった。

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計8件（うち査読付論文 2件/うち国際共著 2件/うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 von Beeren C., Maruyama, M. & D.J.C. Kronauer	4. 巻 25
2. 論文標題 Cryptic diversity, high host specificity and reproductive synchronization in army ant-associated <i>Vatesus</i> beetles	5. 発行年 2015年
3. 雑誌名 Molecular Ecology	6. 最初と最後の頁 990-1005
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/mec.13500	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 Fikacek, M., Maruyama M., Komatsu T., von Beeren C., Vondracek D., Short A.E.Z.	4. 巻 29
2. 論文標題 Protosternini (Coleoptera: Hydrophilidae) corroborated as monophyletic and its larva described for the first time: a review of the myrmecophilous genus <i>Sphaerocetum</i>	5. 発行年 2015年
3. 雑誌名 Invertebrate Systematics	6. 最初と最後の頁 23-36
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） DOI: 10.1071/IS14026	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 Komatsu, T., Maruyama M., Hasin, S., WoragutTanon, V., Wiyanan, S., Sakchoowong, W.	4. 巻 18
2. 論文標題 Observations of immature and adult stages in the myrmecophilous cetoniine beetle, <i>Campsiura nigripennis</i> (Coleoptera: Scarabaeidae)	5. 発行年 2015年
3. 雑誌名 Entomological Science	6. 最初と最後の頁 288-291
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） DOI: 10.1111/ens.12118	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 Komatsu, T., Maruyama M.	4. 巻 589
2. 論文標題 Taxonomic recovery of the ant cricket <i>Myrmecophilus albicinctus</i> from <i>M. americanus</i> (Orthoptera, Myrmecophilidae)	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 ZooKeys 589	6. 最初と最後の頁 97-106
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） DOI: 10.3897/zookeys.589.7739	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 Maruyama M., Komatsu T., Sakchoowong W.	4. 巻 19
2. 論文標題 Host record of the myrmecophilous carabid genus <i>Cryptocephalomorpha</i> (Coleoptera: Carabidae: Pseudomorphae) with description of a new species from Thailand	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Entomological Science	6. 最初と最後の頁 448-451
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/ens.12208	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 von Beeren, C., Maruyama, M., Kronauer, D.J.C.	4. 巻 11
2. 論文標題 Community sampling and integrative taxonomy reveal new species and Host Specificity in the Army Ant-Associated beetle genus <i>Tetradonia</i> (Coleoptera, Staphylinidae, Aleocharinae)	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 PLoS ONE	6. 最初と最後の頁 0-0
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pone.0165056	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 Komatsu, T., Maruyama M., Hattori, M., Itino, T.	4. 巻 65
2. 論文標題 Morphological characteristics reflect food sources and degree of host ant specificity in four <i>Myrmecophilus</i> crickets	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Insectes Sociaux	6. 最初と最後の頁 47-57
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00040-017-0586-3	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 von Beeren, C., Bruckner, A., Maruyama M., Kronauer, D.J.C.	4. 巻 15
2. 論文標題 Chemical and behavioral integration of army ant-associated rove beetles: a comparison between specialists and generalists	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Frontiers in Zoology	6. 最初と最後の頁 0-0
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1186/s12983-018-0249-x	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0件

〔図書〕 計3件

1. 著者名 丸山宗利	4. 発行年 2018年
2. 出版社 幻冬舎	5. 総ページ数 196
3. 書名 昆虫こわい	

1. 著者名 丸山宗利	4. 発行年 2016年
2. 出版社 東京書籍	5. 総ページ数 127
3. 書名 だから昆虫は面白い	

1. 著者名 丸山宗利、小松貴、知久寿焼	4. 発行年 2019年
2. 出版社 あかね書房	5. 総ページ数 48
3. 書名 ふしぎないきもの ツノゼミ	

〔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
---------------------------	-----------------------	----