

ホラアナゴキブリの生殖行動と胚発生過程を解明 ～網翅類の進化体系に関する新たな知見～

ゴキブリはとても身近な昆虫ですが、大きさや生態などが全く異なる、いくつかのグループがあります。中でも、ホラアナゴキブリ科というグループは、体長数ミリほどで、触角と脚が細長いという、非常に珍しい体型を有しています。また最近、古生代石炭紀～中世代三畳紀後期から知られている正体不明の化石系統群「Miomoptera」の正体がこのグループである可能性が指摘され、昆虫の進化を理解する上でも重要視されるようになってきました。しかしながら、研究対象の主流は家屋棲のグループで、ゴキブリ類全体としての生態や系統学的な研究はほとんど進んでいません。

今回の研究では、マレーシア産のホラアナゴキブリ科の一種 *Nocticola* sp. を採集・観察し、その配偶行動や産卵行動の特徴を明らかにするとともに、走査型電子顕微鏡や蛍光顕微鏡を用いて、卵構造と胚発生過程を解明しました。その結果、ホラアナゴキブリ科は、ムカシゴキブリ科と系統学的に近縁であることが分かりました。

さらに、ゴキブリ類、カマキリ類、シロアリ類からなる網翅類の発生学的データの比較検討を行いました。ゴキブリ目の胚運動には、胚発生過程で卵内での胚の前後軸が逆転する「胚軸逆転型」と、胚の前後軸の逆転を伴わない「胚軸非逆転型」の2タイプが知られていますが、網翅類全体でみると、「胚軸非逆転型」が基本形であることが明らかとなりました。

本研究成果は、ゴキブリ類の中でも最もミステリアスとされるホラアナゴキブリ科の生殖学的特徴を、世界で初めて明らかにしたもので、今後の系統進化学的な議論の進展が期待されます。

研究代表者

筑波大学

町田 龍一郎 特命教授（山岳科学センター 菅平高原実験所）

研究の背景

ゴキブリ類、シロアリ類、カマキリ類の 3 群は合わせて網翅類というまとまったグループを構成しています。近年では、ゴキブリ類はシロアリ類を含めて広義のゴキブリ目 (Blattodea) とされることが主流となってきましたが、目内の類縁関係については未だ議論の余地が残されています。このゴキブリ目の中でもホラアナゴキブリ科は、10 属 38 種からなる小さなグループで、洞窟内に主に生息し、体長数ミリほどの微小昆虫です。一般的なゴキブリのように体は扁平化せず、触角と肢が極めて細長いのが特徴ですが、その希少性から、目内での系統学的位置はもとより、生態もよく知られていませんでした。さらに、古生代石炭紀～中世代三畳紀後期の正体不明な化石系統群「Miomoptera」がホラアナゴキブリ類であった可能性が指摘されており、本グループは昆虫の進化を理解する上で重要な「ミッシング・ピース」でもあります。

昆虫類の系統進化的議論において、比較発生学は有効な方法の一つですが、ゴキブリ類の発生学的研究の対象は家屋棲のグループに偏っていたことから、ゴキブリ類全体の系統進化的議論は発展がみられないままになっていました。

そこで本研究では、マレーシアで採集されたホラアナゴキブリ科の一種 *Nocticola* sp. を材料に、生殖学的・発生学的観察を行い、系統学的検討を試みました。

研究内容と成果

ホラアナゴキブリ科の一種 *Nocticola* sp. を飼育し、配偶行動や雌による産卵行動を観察しました。また、得られた卵について、走査型電子顕微鏡・蛍光顕微鏡による観察を行った結果、卵構造の詳細および胚発生過程の概略が明らかになりました。

●配偶（繁殖）行動および産卵様式

ホラアナゴキブリ科の配偶行動では、雄が雌の前で翅（はね）を水平方向に羽ばたかせる行動が見られ、これは性フェロモン拡散のためと考えられました。他に雌雄間の複雑なコミュニケーションは見られず、雌雄が反対方向を向いて尾端の生殖器を接合させる「tail-to-tail」の姿勢で交尾が行われます（図 1）。

また、ゴキブリ類では卵生・卵胎生・胎生の 3 つの異なる生殖様式があることが知られており、卵生のグループでは、複数の卵が集合体となり、卵鞘という外被に覆われて産卵されます（図 2）。ホラアナゴキブリ科の産卵では、卵生の生殖様式に加え、産卵の過程で、産み出した卵鞘を尾端で 90 度回転させ、卵鞘の flange（突起縁）という構造を尾端で把握したまま数日間持ち運んだ後に産み落とすことが明らかになりました（図 1）。同様の配偶行動や生殖・産卵様式は、ムカシゴキブリ科でも報告されています。

●卵構造

ホラアナゴキブリ科の卵の腹面後方部に、複数の卵門（精子の侵入孔）の局在が確認されました。このような特徴は、ゴキブリ目ならびに網翅類の明確な固有派生形質として理解されています。さらに、局在位置が卵腹面後半部であることは、ムカシゴキブリ科と共通した特徴です。

●胚運動

昆虫発生学においては、「胚運動（卵内での胚の挙動）」が、系統を反映する重要な特徴とされています。これまでに、ゴキブリ目という単一の目内において、全く異なる 2 つの胚運動型（胚発生過程で卵内での胚の前後軸が逆転する「胚軸逆転型」と全発生過程にわたって胚の前後軸の逆転を伴わない「胚軸非逆転型」）が知られてきましたが、ホラアナゴキブリ科の胚発生過程を詳細に観察したところ、このグルー

プの胚運動は、ムカシゴキブリ科、チャバネゴキブリ科、そしてオオゴキブリ科と同様の「胚軸非逆転型」であることが明らかになりました（図2）。

●ホラアナゴキブリ科とムカシゴキブリ科との類縁性

今回観察された、ホラアナゴキブリ科の配偶行動と産卵様式に関する生殖学的特徴、および卵構造と胚運動型に関する発生学的特徴はムカシゴキブリ科と共通しています。したがって、両者の類縁性が強く示唆されました。これは最近の分子系統学的研究の結論をさらに強化するものです。

●網翅類内の最も妥当な高次系統関係を提示

ゴキブリ類、カマキリ類、シロアリ類からなる網翅類まで視点を広げ、胚運動型などの発生学的データを比較すると、本研究グループがすでに発表している、大規模トランスクリプトーム解析^{注1)}による最新の系統樹が、最も妥当な網翅類の進化体系であることが裏付けられました（図3）。また、網翅類の胚運動の基本型については議論が定まらないままでしたが、「胚軸非逆転型」であったと考えられます。

今後の展開

本研究により、ゴキブリ目の中でも最もミステリアスなグループ、ホラアナゴキブリ科に関して、生物学的・発生学的新知見が得られたのみならず、系統進化学的議論を展開することで、ホラアナゴキブリ科とムカシゴキブリ科の類縁性が確実なものとなりました。また、網翅類内の最も妥当な高次系統を提示することもできました。今後さらに研究対象を拡げて検証を進めることにより、より説得力のあるゴキブリ類、網翅類、ひいては昆虫類の進化学的シナリオを構築できると期待されます。

参考図



図1 ホラアナゴキブリ科の一種の交尾（左）。雌は産卵時、卵鞘を尾端から垂直に生み出した後（中央）、90度回転させる（右）

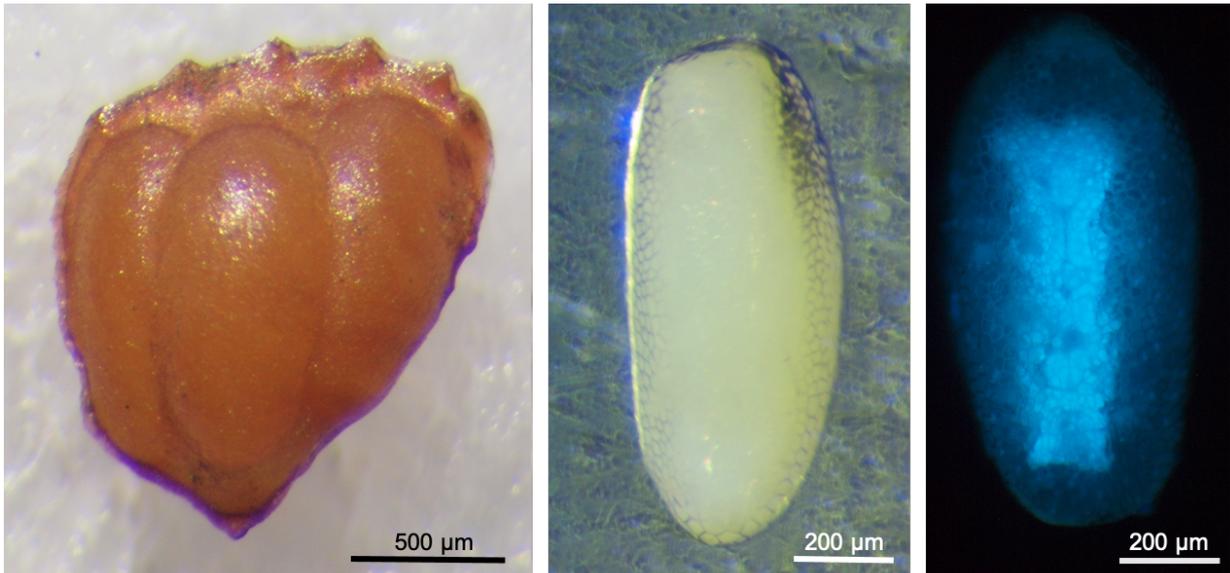


図 2 ホラアナゴキブリ科の一種の卵鞘（左）、卵（中央）と卵の蛍光顕微鏡像（右、蛍光染色により胚部分が青白く写る）

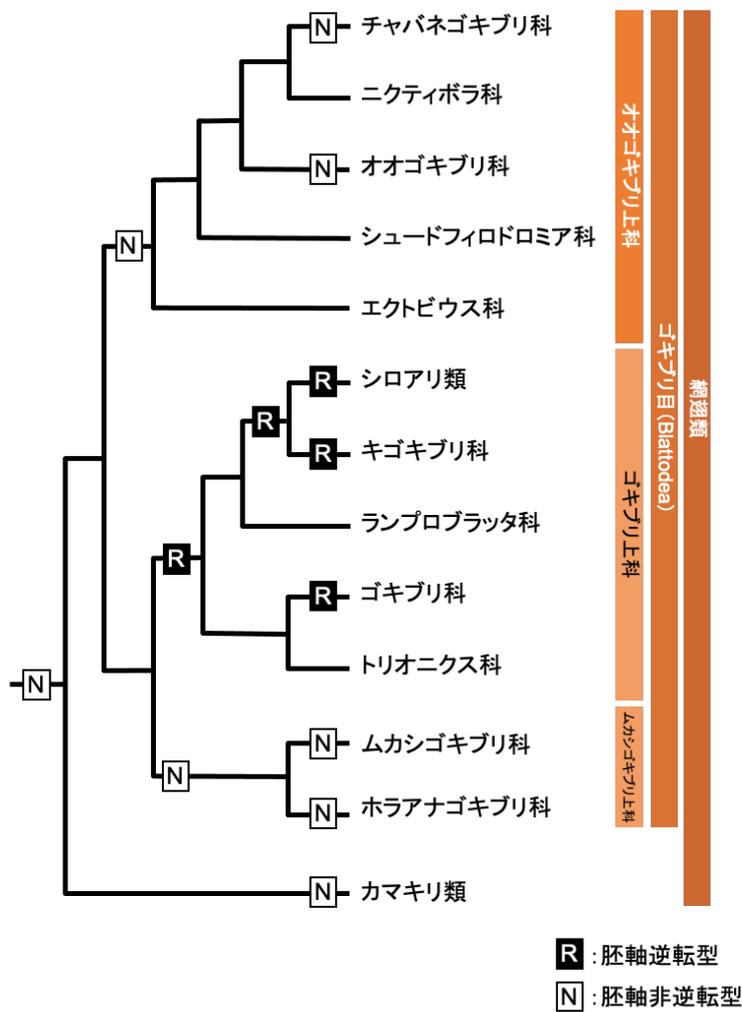


図 3 大規模トランスクリプトーム解析に基づく網翅類の高次系統に胚運動型をマッピングした結果

用語解説

注1) トランスクリプトーム解析

細胞内の全 DNA の塩基配列情報を指す「ゲノム」に対して、細胞内の全転写産物（すべての RNA）を「トランスクリプトーム」と呼ぶ。これを網羅的に解析することにより、信頼度の高い分子系統解析を進展させることができる。

研究資金

本研究は、科研費 [藤田麻里：特別研究員奨励費 (JP15J00776)；町田龍一郎：基盤研究 C (JP25440201, JP19K06821)、基盤研究 B (JP16H04825)] のサポートで実施されました。

掲載論文

【題名】 Reproductive biology and embryonic development of *Nocticola* sp. (Blattodea: Nocticolidae)

(*Nocticola* sp. の生殖生物学と胚発生 (ゴキブリ目：ホラアナゴキブリ科))

【著者名】 Mari Fujita, Chow-Yang Lee, Ryuichiro Machida

【掲載誌】 Arthropod Systematics & Phylogeny

【掲載日】 2020年11月5日

【DOI】 10.26049/ASP78-3-2020-03

問い合わせ先

【研究に関すること】

町田 龍一郎 (まちだ りゅういちろう)

筑波大学 特命教授 (山岳科学センター 菅平高原実験所)

URL: <https://www.sugadaira.tsukuba.ac.jp/machida/mushi.html>

【取材・報道に関すること】

筑波大学広報室

TEL: 029-853-2040

E-mail: kohositu@un.tsukuba.ac.jp