

〈フォーラム〉

雌ペニス発見の経緯と進化学へのインパクト
および昆虫の交尾ペアの観察手法の紹介

吉澤 和 徳

北海道大学農学部昆虫体系学教室
〒060-8589 札幌市北区北9条西9丁目

Jpn. J. Ent. (N.S.), 18(1): 8-16, 2015

はじめに

生物学的に雌雄は、それらがつくる配偶子の大小により定義される。動物の場合、大きな配偶子、卵をつくるのが雌、小さな配偶子、精子をつくるのが雄、という具合である。一方、辞書でペニス（陰茎）を引くと、筆者が調べた限り全てで「体内受精を行う動物の雄の交接器」と言った説明がなされている。ペニスの有無は、生物学的な雌雄の定義には入っていないにもかかわらず「ペニスは雄の器官」と辞書に載っているのは、たまたまこれまでに知られている全ての動物で、交尾における挿入は雄の役割だったからに過ぎない。とは言え、ペニスが男性または男らしさの象徴と見なされて来たことに、異議を挟む人はいないだろう。

2010年3月7日、かねてから親交のあるジュネーブ自然史博物館のチャタテ研究者、Charles Lienhard 博士から添付書類付きの一通のメールが届いた。彼の論文原稿の査読依頼であったが、添付されていた原稿には、*gynosome*という聞き慣れない名称のもと、どう見てもペニスにしか見えない「雌」の交尾器が図示・記載されていた（図1=Lienhard *et al.* 2010: fig. 6）。以前から個人的には雌の交尾器がペニス状になったチャタテの存在は伝え聞いてはいたが、実際に詳細な図を見るのはこれが初めてだった。論文の査読の際、果たして自分が今、雄の交尾器の記載を読んでいるのか、それとも雌だったか分からなくなるような奇妙な感覚に陥ったのを覚えている。この原稿こそが、2014年にわれわれがその機能を明らかにした雌ペニス (Yoshizawa *et al.* 2014) の持ち主、トリカヘチャタテ属 *Neotroglia* (咀嚼目 Psocodea: ホラアナチャタテ科 Prionoglarididae) の原記載論文であった (Lienhard *et al.* 2010)。衝撃的な論文ではあったが、極めて控えめなタイトルで、ジュネーブ自然史博物館が発行するスイス動物学雑誌に載ったこの論文の真の生物学的・進化学的価値は、2014年論文 (Yoshizawa *et al.* 2014) 出版までほとんど誰にも気づかれずにいた。

本稿では、雌ペニスの発見と研究の経緯や、この構造の進化的意義を紹介するとともに、この論文で用いた交尾状態のペアの簡便な固定法・観察法を紹介したい。元論文自体ごく短いものなので、内容の詳細については原著に当たっていただくか、または北大のプレスリリース (吉澤, 2014) などを参考にさせていただきたい。

研究と出版までの経緯

トリカヘチャタテの最初の個体は、2014年論文の共著者でもある洞窟生態学者、Rodrigo Ferreira 博士によって、ブラジル南部乾燥地帯の洞窟から1998年に採集されている。このサンプルは、その後の追加サンプルとともに、2008年、同定のためLienhardのもとに送られた。Lienhardはこれがホラアナチャタテ科の未記載属であることを明らかにし、2010年に新属 *Neotroglia* のもと3新種を記載し (Lienhard *et al.* 2010)、また2013年にはもう一新種を追加記載した (Lienhard & Ferreira, 2013)。2010年論文 (Lienhard *et*

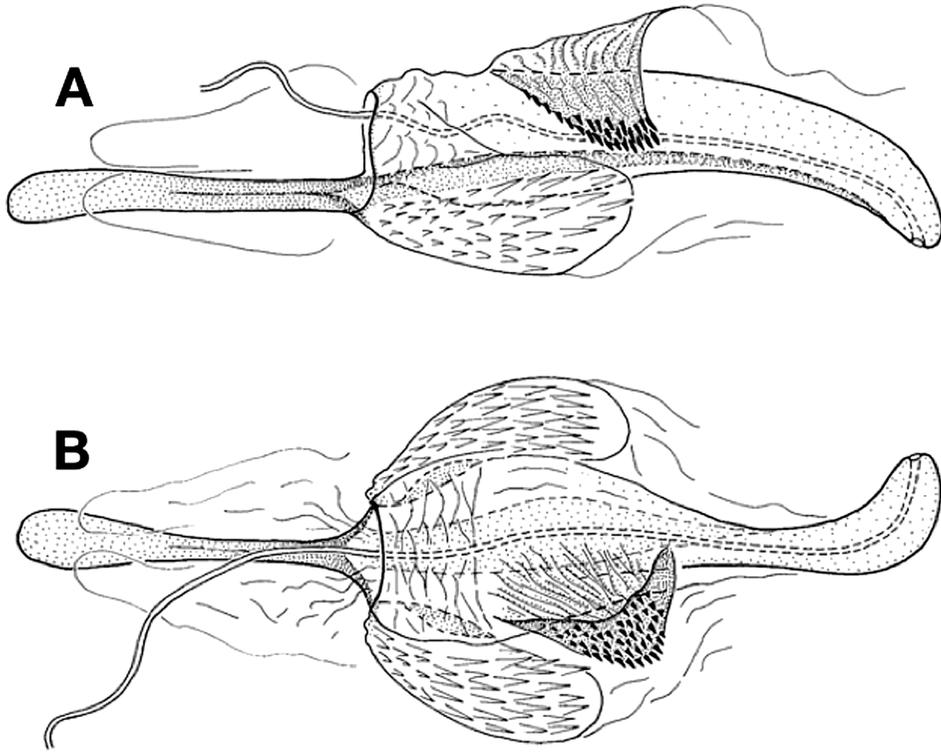


Fig. 1. トリカヘチャタテの一種 *Neotrogla aurora* の雌ペニス (本種の本記載, Lienhard *et al.* 2010: fig. 6 から許可を得て引用). (A) 側面図 (B) 腹面図 (先端が左右非対称となっているのは, プレパラート作成の際の変形による).

al. 2010)では, 雌交尾器 gynosome (以下雌ペニスとよぶ) の特異性についてももちろん議論されており, さらにこれが通常の雄ペニスのように交尾の際に挿入器として機能する可能性についても指摘されている. しかし, 2010年論文での雌ペニスの機能的解釈は表層的なものであった. もし雌ペニスが本当に挿入器として機能するのであれば, 当然この構造は伸縮機能を持つはずだが, 論文には腹部に収納された状態の雌ペニスのみが図示されており (図1), また機能的解釈も収納状態の観察のみに基づいて行われていたためである.

2011年9月, 筆者はドイツ・ドレスデンで開かれた昆虫系統学会議の後, Lienhardのもとを訪れ, 初めて雌ペニスを検鏡する機会を得た. 収納状態のままのプレパラート標本ではあったが, この観察により, Lienhardが見逃していた雌ペニスの真の機能を見出すことが出来た. すなわち, 2010年論文で雌ペニス基部を覆うように描かれていた膜状の構造 (図1) は交尾に際して反転する部分であり, その内側に生じている刺構造は, 反転により雄交尾器を把握する礎のような役割を果たすであろう, という点である (図2, 3). 雄の挿入器に生じた刺や突起構造が, 雌を把握したり, 時には雌を傷つけるような機能を持つことは, 昆虫の分類や形態をやっている人間にとっては常識と言っても良い (例えば Crudgington & Siva-Jothy 2000 など). 雌ペニスにも同様な刺構造が見られると言うことは, トリカヘチャタテでは単に交尾器挿入の方向が雌雄で逆転しているのみならず, 受精や産卵を除き, 性に関する行動や機能が全て雌雄で逆転している可能性を示唆した. ジュネーブ滞在中, このような議論を Lienhard と重ね, 雌ペニスの機能形態学的研究を吉澤が主導で進めることにお互い合意し, 未解剖のトリカヘチャタテの雌標本を一頭借り受け, 帰国の途についた.

持ち帰った標本の解剖を通して, プレパラート観察に基づく予想は現実味を増した. 水酸化カリウムで

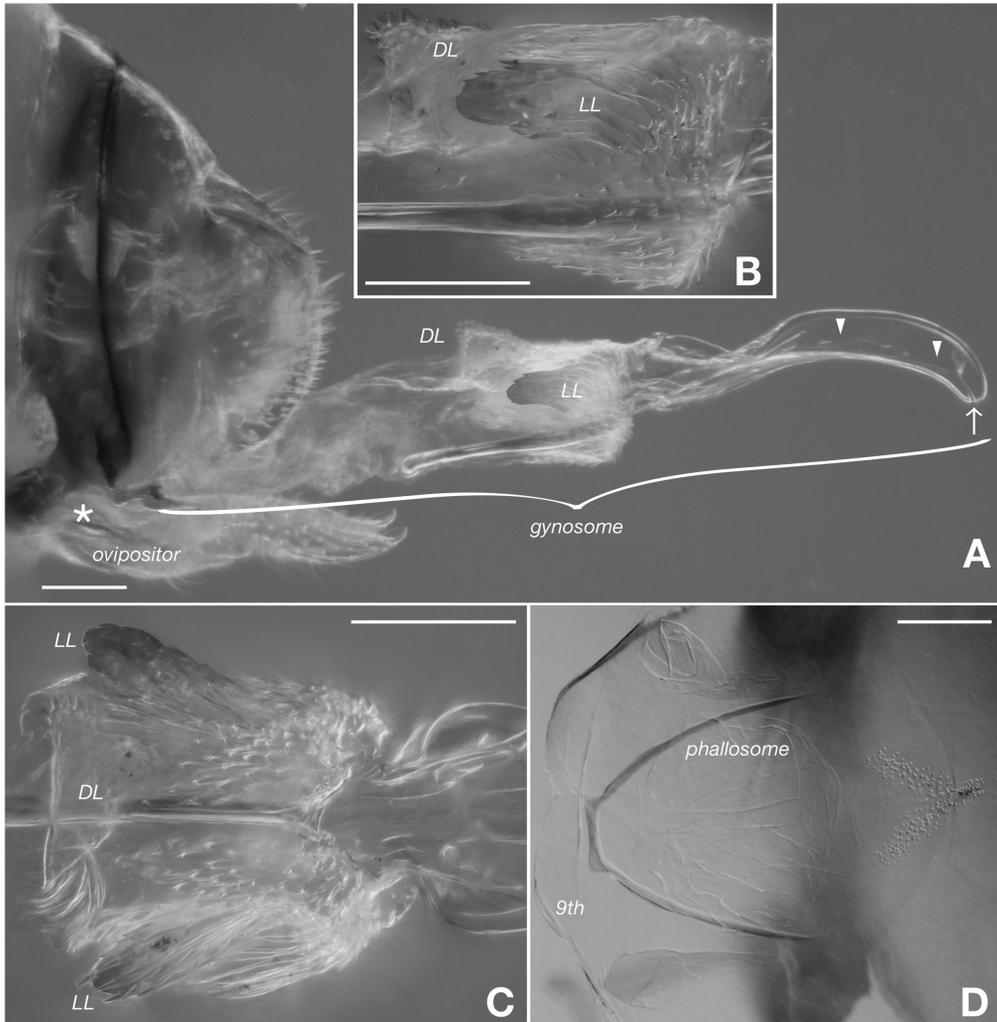


Fig. 2. (A) トリカヘチャタテの一種 *Neotrogla aurora* の腹部末端と伸長状態の雌ペニス (側面図). 矢印は貯精嚢にいたる管 (三角で示した) の開口部を, 星印は卵管の開口部の位置を示す. 略称は, 雌ペニス基部膜質部の背面突起葉(DL)および側面突起葉(LL)を示し, PDFではそれぞれ赤, 青で強調した. (B) 雌ペニスの基部膜質部側面図 (C) 同背面図 (D) *N. aurora* の雄交尾器背面図. PDFでは, 交尾の際, DL, LL と対応する構造を同じ色で強調した. スケール=0.1 mm.

処理した雌の腹部から, 雌ペニスをピンセットで摘んで慎重に引っ張り出した結果, 基部膜質が反転し, 剣山のような刺に覆われた構造があらわとなった (図2). この段階では, 雌ペニスが実際に挿入器として機能している状態は観察できていなかったが, このような珍しい昆虫が交尾している標本など滅多に得られる訳は無いと考えていたし, 何と言っても他の昆虫の雌腹部に類似の構造は全く見られず, 雌ペニスが進化的新奇構造として極めて顕著なものであることは疑いようが無かった. そこでこの観察結果を一枚の図版とともに, 2012年7月, 某超有名雑誌の超短報コーナーに投稿した (図2: 実際に投稿に用いた図版を示した). 結果, 原稿は査読には回ったものの, 残念ながらリジェクト. レフェリーのコメントにも, やはり実際に挿入器として機能している証拠が必要だとあった.

この査読結果が届くか届かないかの頃, Ferreiraからトリカヘチャタテの交尾ペアの初の観察の一報を受けた. しかし, このペアを標本にしようとアルコールに入れたとたん, 交尾ペアは離れてしまったとい

う。交尾状態のチャタテムシが、アルコールに入れるとすぐ離れてしまうことは筆者も何度も経験しており、その経験からお湯を使った固定法を大学院時代にすでに使っていた。Ferreiraにこの固定法のプロトコル（と言うほど大層な物ではないが）を直ちに伝え、次のチャンスを待った。それにしても、トリカヘチャタテの交尾ペアがこんなに簡単に得られるとは思ってもせず、お湯での固定法をあらかじめFerreiraに伝えておかなかったのは、（後述するように）痛恨のミスであった。

吉報は2012年10月22日に届いた。Please see this sad story in the powerpoint presentation ... というメールの本文とは裏腹に、添付されたパワーポイントファイルには、洞窟の中でお湯を沸かしながら、満面の笑みをたたえてサンプル瓶を持つFerreiraの顔があった。交尾標本は直ちに発送され、ついに雌ペニスの刺が雄の拘束機能を持つことが確認できた（図3）。これでレフェリーの要求にも応え、いざ再投稿と意気込んだ所、某超有名雑誌の「超」短報コーナーはすでに2013年の廃止が決定し、原稿の募集も締め切られていた。とはいえ、挿入状態の雌ペニスも写真に収められ、もう文句はあるまい。某超有名雑誌の「短報」コーナーに投稿したものの、今度はにべもなくエディターリジェクト。某「超」短報コーナーの廃止と、筆者のミスが悔やまれた。Ferreiraにお湯を使った固定法を最初に知らせていれば、「超」短報コーナーへの再投稿に間に合ったかもしれないのだ！

その後も別種での交尾ペアゲット→超有名誌投稿→エディターリジェクト（×3）、交尾行動も観察→超有名誌投稿→エディターリジェクト（×3）、全4種の交尾ペア観察→超有名誌投稿→エディターリジェクト（×3）のセットを繰り返した後、超有名一般誌をあきらめ、生物学分野の一般誌を名乗る *Current Biology* 誌に投稿し、ようやく論文は日の目を見ることになった。なお最終原稿では、当初計画していた実験のピースが未完のままであった。この最後のピースはまだ埋まっていない。

論文への反響は凄まじく、プレスリリース後は世界各国の科学誌、一般紙、ニュースサイトやブログ、さらには18禁のアダルトサイトからまでメールでの取材が殺到した。それらの中には、論文をリジェクトした某超有名誌も含まれていたし、さらには超有名誌のトップでふんぞり返っているN誌も含まれていた（個人的な信条からN誌には論文を投稿していないが、取材は引き受けたし、紙面に載ったらやっぱりうれしかったというのが偽らざる気持ち）。日本のメディアからの取材依頼もいくつかはあったが、ネット以外で報道してくれたのは読売新聞だけであった。ペニスだの挿入だのと言った語句が、新聞にはふさわしくないとするのがその理由で、読売新聞に載った記事でも、研究の内容を極めて遠回しに伝えていた（その分かえって卑猥な印象すら受けた）。2014年4月18日の論文のオンライン公開日未明には、論文公開の一報を個人のTwitterで流した。日が昇るとともにそのツイートはリツイートされ始め、iPadからは一日中、リツイートを知らせるアラートが鳴り続けた。

進化学へのインパクト

このように「雌がペニスを持つ」生物発見は、性に関わるわれわれのイメージを一転させるような大きなインパクトを一般にもたらしたが、この発見は形態進化、行動進化、性選択と言った研究にももちろん重要な意味合いを持つ。

まずこの構造は、現在の進化学で最もアツいトピックの一つである進化的新奇性、そのものである。形態進化は通常、既存の構造の穏やかな変化の積み重ねとして生じる。このような進化の結果生じた形態、例えば鳥の翼は、その祖先状態や他の脊椎動物の前肢との相同性が比較的容易に決定出来る。一方、進化的新奇性と見なされる構造は、その元となる構造の決定が極めて困難である。例えば、新奇構造の典型例である昆虫の翅の起源と相同性は、現在でも活発に議論されていることは昆虫業界に身を置く皆さんにとっても周知の事であろう (Niwa *et al.* 2010; Ohde *et al.* 2013 など)。進化的新奇性の研究が困難な大きな要因として、このような新奇構造は滅多に生じておらず、また生じていたとしても大分類群を特徴付ける場合が多いため、移行段階を示すような近縁群が通常存在しないことが挙げられる。トリカヘチャタテの雌ペニスは、他の生物では見られない構造と機能を獲得した典型的な新奇構造である (Moczek 2008)。

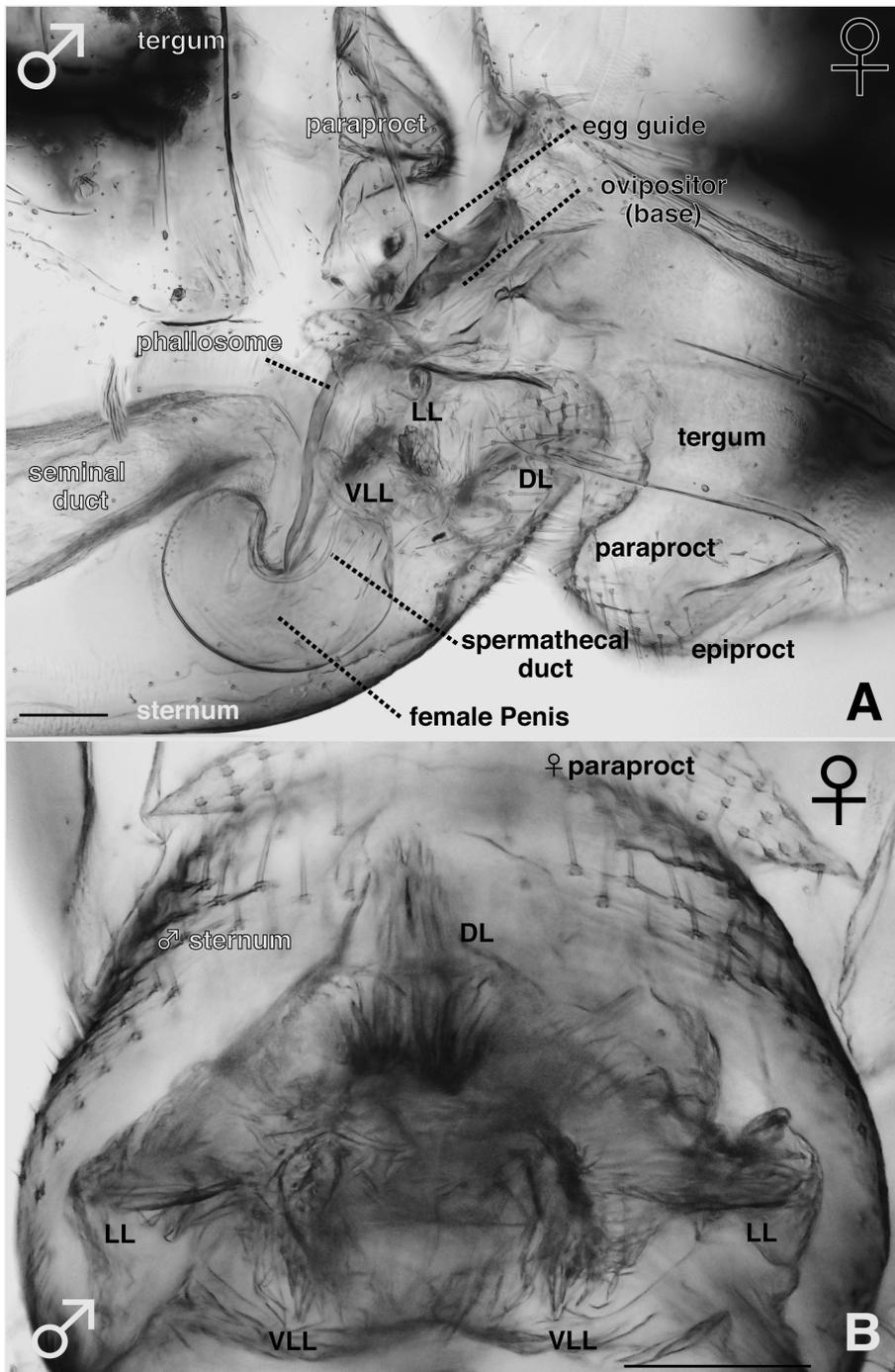


Fig. 3. トリカヘチャタテの一種 *Neotroglia curvata* の交尾状態の腹部末端 (A) 側面図 (B) 腹面図. 略称は、雌ペニス基部膜質部の背面突起葉 (DL), 側面突起葉 (LL), 側腹面突起葉 (VLL) を示す. スケール = 0.1 mm.

しかも、交尾器の逆転は単一の新奇構造獲得では達成出来ず、雄がペニスを持つ通常の祖先状態から、雌雄交尾器「それぞれ」で完全にフィットした新奇構造が同時に進化し、さらにその新奇構造にあわせた新たな交尾行動も平行して進化する必要がある。このように、複数の新奇性の調和が要求されるような構造の進化は極めて強い制約を受けているはずであり、進化的新奇性の研究対象として特に興味深い。さらに、雌ペニスは属という小分類群で生じた新奇構造のため、移行段階を備えた近縁群も存在する(Lienhard 2007)。そのため、トリカヘチャタテと近縁群の研究により、新奇構造の相同性や祖先状態、また新奇形質が進化する際に働く制約や選択圧を明確にできるとも期待される。トリカヘチャタテの雌ペニスは、進化的新奇性の研究として極めて興味深く、かつ研究を進める上で有利な要件を備えた希有な対象なのである。

トリカヘチャタテの雌ペニスは、同じく進化生物学の中心テーマである性選択の研究でも重要な役割を果たすと期待される。トリカヘチャタテは雌が雄にマウントする姿勢で交尾し、また交尾時間は極めて長く、40時間から長いペアでは70時間を超える。交尾時に相手を把握する上で、雌ペニスに存在する刺状突起が最も重要な役割を果たしており(図3)、実際、雌ペニスのみでつながった交尾ペアを引っ張った際、交尾状態は維持したまま雄腹部が胸部から外れてしまった事例もあった。これらのことは、トリカヘチャタテの極めて長い交尾時間は、雌により能動的にコントロールされていることを強く示唆する。トリカヘチャタテの雄は、交尾の際に精子とともに、卵成熟等に必要な栄養物質を雌に渡していることも、われわれの観察により示唆されている。トリカヘチャタテの雄は交尾の際、雌の体内に精液の入ったカプセル状の精包を形成する。羽化間もない処女雌を一度だけ交尾させ解剖した結果、雌体内に空の精包の存在を確認した。この雌の卵はまだ成熟しておらず、精子を受精に使ったとは考えられない。したがってこの観察は、間接的な証拠ではあるが、精液を栄養物質として消化した事例と見なされる。また、解剖した雌の中には、最大で精包を11個受け取っていたものもいた。トリカヘチャタテの雄には、雌を能動的に拘束するような行動や構造は見られないため、多数回交尾も雌が能動的に行っていると考えられる。以上のことは、雄が交尾に積極的な通常の生物とは異なり、トリカヘチャタテでは雄から受け取る栄養物質を巡って、雌が交尾により積極的になっていること、すなわち性的役割の逆転が生じていることが強く示唆する。トリカヘチャタテの雌の受精嚢には、同時に2つの精包を雄から受け取れるような特殊な構造も観察される(これも進化的新奇性の一つ)。したがって、トリカヘチャタテの長時間交尾は、より多くの精包を雄から受け取るための戦略として進化して来たと考えている(上で述べた未解決のピースとは、一度の交尾で複数の精包を雄から受け取ることがあるかどうかの確認である)。

性的役割が逆転した生物は、性選択も通常の生物とは逆方向に働くため、対立する性選択仮説(性的対立、隠蔽的雌選択)のテストや、その一般性を検証する上で重要視されている(Gwynne 2005, 2008)。一方、性的役割逆転が生じた生物で、実際に雌雄交尾器が逆転した生物はこれまで知られていない。雄交尾器は高い種多様性を示すことはよく知られているが、雌交尾器にもそれに対応した構造がしばしば共進化することは、近年の研究で明らかになりつつある(Kamimura 2012; Matsumura *et al.* 2014など)。トリカヘチャタテの場合、雌ペニス、特に基部膜質上の刺状突起の分布や形で種間の多様性が高く、一方雄交尾器は単純化しながらも、雌の刺状突起を受け入れるための種特異的なポケット構造が観察されるなど(図3)、雌雄交尾器の共進化関係も逆転している。

このような雌雄交尾器が共進化する要因については論争が続いている。一般に雄は交尾に積極的で、しばしば交尾を望まない雌を把握する構造が雄交尾器に見られたり(Arnqvist & Rowe 2002)、また雄ペニスの刺で雌を傷つけ余命を短くし、早期の産卵を促すことで、自分の精子が受精に使われる可能性を高める例が知られる(Crudgington & Siva-Jothy 2000; Hotzy *et al.* 2012)(性的対立)。一方、雌が雄の交尾器形態に基づいて精子の受け取りや別の雄と再交尾する確立などを調節するという説もある(Eberhard 2010)(隠蔽的雌選択)。精子とともに雌に栄養を渡すトリカヘチャタテでは、性的役割の逆転が、より多くの栄養を得るために雄を拘束する雌ペニスを進化させた可能性があり、雄交尾器に見られるポケット構造はこのような把握による悪影響(例えば、傷つけ)に対する対抗進化の産物であるかもしれない(逆転した性

的対立). また雄が交尾器形態に基づいて雌の質を判断し, 栄養贈呈の量を変化させる可能性もある (隠蔽的「雄」選択).

トリカヘチャタテは, 雌雄交尾器の共進化の成因や交尾戦略の進化を, 新奇な観点から検証出来る唯一の実験系である. 今後われわれは, 雌ペニスの進化に関して, 形態学, 行動学, 発生学, 進化学等あらゆるアプローチから検討し, この新奇構造の総合的な理解と, 交尾器多様性創出機構の新規観点からの検証を行って行く予定である.

交尾器観察の方法

上記でも一部簡単に触れたが, 交尾状態の雌ペニスの観察にあたっては, 本論文で初めて公表される方法を採用した. 一つはすでに大学院時代に使っていたお湯を使った瞬間固定法, もう一つは今回開発した寒天での交尾個体の包埋法である. チャタテムシの観察に限らず昆虫全般で広く有用な方法と思われ, また極めて簡便かつ安価な方法であるため, 手順の詳細を紹介したい. いずれの方法も英語論文で言及する際には, Yoshizawa *et al.* (2014) を引用されたい.

交尾状態の固定

交尾中の雌雄を, 常温のエタノールやFAA溶液に投入すると, 交尾ペアが固定されるまでの間に, 交尾状態が完全に解けるか, そうでなくても部分的に解放される場合が多い. これを避けるには, 以下の方法を用いると良い.

お湯を用いた瞬間固定法: 交尾中のペアにお湯を掛けることで, 交尾状態を瞬時に固定することが出来る. 熱湯である必要は無く, 60℃程度のお湯でも十分なので, 保温のしっかりしたポットにお湯を入れておけば, フィールドでも容易に用いることが出来る方法である.

交尾状態の固定後, 通常の液浸標本にすることで長期間の保存が可能である. ただし筋肉系の観察が必要な場合には, お湯を用いた固定方法は適さないため, 以下の方法 (上村・三本2011) を使うのが望ましい.

低温のエタノールを用いた瞬間固定法: 冷凍庫で保存したエタノールを直接交尾中のペアに掛けることで, 交尾状態を瞬時に固定することが出来る. フィールドでは, 細かく砕いたドライアイスを入れたエタノールに入れ, 攪拌することで, 低温状態のエタノールを作成することが出来る.

交尾状態の観察

交尾状態を変形させずに透過させる方法として上村・三本(2011)に紹介されたBABB法があるが, この方法では脂肪体を透過することが出来ない. 以下の寒天-水酸化カリウム法は, 内部組織を完全に分解しつつ, 外骨格部の変形を最小限に抑える方法として今回新たに開発した.

試薬類: アセトン, 10%水酸化カリウム(KOH), 1%アガロース, グリセリン, 蒸留水

器具: ワッシャー (サイズはサンプルサイズによる), スライドグラス, カバーグラス, 0.5 mlプラスチックチューブ, ソフトコンタクトレンズの保存容器, ピペット, 両刃カミソリ

(注: 湯煎は, 給湯器から保温機能のついたマグカップに熱湯を注ぎ, その中にサンプルの入った0.5 mlプラスチックチューブを浮かべて行った. 厳密には測定していないが, 70~80℃程度での湯煎で十分と思われる.)

- 1) サンプルを0.5 mlプラスチックチューブに分注したアセトンに投入し、5~10分程度湯煎する。これをしてないとKOH処理後、油滴が残り観察が難しい。
- 2) 処理したサンプルを10分程度蒸留水につけておく。
- 3) 融かした1%アガロースを0.5 mlチューブに分注し、これにサンプルを投入し、サンプルがアガロース中で沈下するまで、湯煎状態で30分程度保持。
- 4) スライドグラスにワッシャー（トリカヘチャタテには、内径6ミリ、厚さ1ミリのものを使用）を置き、その中にピペットを使って1%アガロースを、ピンセットでサンプルを順に入れ、カバーグラスを乗せる。スライドグラス、ワッシャーは温めておき、アガロースがすぐには固まらないようにする。
- 5) アガロースが十分硬化したら、ワッシャーごと横に滑らせてスライドグラス、カバーグラスから外し、さらにアガロースで包埋したサンプルをワッシャーから外して10倍に希釈した10% KOHに投入し、室温で2晩処理する。処理時間やKOH濃度はサンプルの状態によるが、常温・低濃度で、十分内容物が溶け、骨化部もある程度透化するまで処理する。溶けが悪ければ途中で10% KOHを追加しても良いが、急激な濃度変化は避ける。KOH処理以降は、ソフトコンタクトレンズケースを使うとやりやすい。1%アガロースはかなり柔らかいため、以下の操作も含め、いずれの操作も慎重に行うこと。
- 6) KOH処理後のアガロース包埋サンプルを蒸留水に移し、ごく微量の酢酸を滴下して中和。
- 7) アガロース包埋サンプルを10%程度の低濃度のグリセリン水溶液に移す。最初浮いていたサンプルが沈下したら高濃度のグリセリンを少しずつ加え、アガロースが十分透明になるまで徐々に濃度を上げる。
- 8) 透過光で観察する。アガロースの厚みがあるので、スライドグラス代わりに大きめのカバーグラスを使うと良い。別アングルから観察したい時には、両刃カミソリを使い、適宜アガロースをトリミングする。

最 後 に

雌ペニスの発見は、一般へのインパクトも大きく、また進化生物学への今後の貢献も大いに期待されるものとなった。このような発見が、応用的研究はもちろん、性選択理論の発展にも全く寄与してこなかったマイナー昆虫の、極めて基礎的かつ枚挙的な分類学研究に端を発したことを最後に強調しておきたい。生物多様性解明のための基礎研究の重要性が改めて示されたと考えている。はじめにも書いたが、トリカヘチャタテの原記載論文は、われわれの2014年論文発表まで、その真の価値が見逃され続けていた。過去の分類学の論文には、誰も気づいていない宝石がまだまだ眠っているかもしれない。

謝 辞

共同研究者でもあるRodrigo Ferreira博士（ブラジル・ラブラス大学）とCharles Lienhard博士（スイス・ジュネーブ自然史博物館）には、トリカヘチャタテ発見の経緯に関してご教示頂いた。またLienhard博士からは、トリカヘチャタテの原記載で用いられた図の使用を許可頂いた。同じく共同研究者である上村佳孝博士（慶應大学）には、本稿を通読頂き、沢山の有用なコメントを頂いた。本稿は本来、上村さんとの共著とすべきものであるが、吉澤の一人称語りの部分が多かったため、上村さんの意向もあり、単著とさせて頂いた。昆虫ニューシリーズの大原昌宏編集委員長には、研究のフォーラムでの紹介の機会を頂いた。それぞれの方に厚くお礼申し上げる。

引用文献

- Arnqvist G, Rowe L (2002) Antagonistic coevolution between the sexes in a group of insects. *Nature*, **415**: 787–789.
- Crudginton HS, Siva-Jothy MT (2000) Genital damage, kicking and early death. *Nature*, **407**: 855–856.
- Eberhard WG (2010) Rapid divergent evolution of genitalia. In: Leonard JL, Córdoba-Aguilar A (eds) *The Evolution of Primary Sexual Characters in Animals*: 40–78. Oxford University Press, Oxford.
- Gwynne DT (2005) The secondary copulatory organ in female ground weta (*Hemiandrus pallitarsis*, Orthoptera: Anostomatidae): a sexually selected device in females? *Biological Journal of the Linnean Society*, **85**: 463–469.
- Gwynne DT (2008) Sexual conflict over nuptial gifts in insects. *Annual Review of Entomology*, **53**: 83–101.
- Hotzy C, Polak M, Rönn JL, Arnqvist G (2012) Phenotypic Engineering Unveils the Function of Genital Morphology. *Current Biology* **22**: 2258–2261.
- Kamimura Y (2012) Correlated evolutionary changes in *Drosophila* female genitalia reduce the possible infection risk caused by male copulatory wounding. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **66**: 1107–1114.
- 上村佳孝, 三本博之 (2011) キイロシヨウジョウバエ種群における交尾器形態の進化: その機能研究に関するレビュー. *低温科学 Low Temperature Science*, **69**: 39–50.
- Lienhard C (2007) Description of a new African genus and a new tribe of Speleketorinae (Psocodea: “Psocoptera”: Prionoglarididae). *Revue Suisse de Zoologie*, **114**: 441–469.
- Lienhard C, Ferreira RL (2013) A new species of *Neotroglia* from Brazilian caves (Psocodea: “Psocoptera”: Prionoglarididae). *Revue Suisse de Zoologie*, **120**: 3–12.
- Lienhard C, Do Carmo TO, Ferreira RL (2010) A new genus of Sensitibillini from Brazilian caves (Psocodea: “Psocoptera”: Prionoglarididae). *Revue Suisse de Zoologie*, **117**: 611–635.
- Matsumura Y, Yao I, Beutel R, Yoshizawa K (2014) Molecular phylogeny of the leaf beetle subfamily Criocerinae (Insecta: Coleoptera: Chrysomelidae) and the correlated evolution of reproductive organs. *Arthropod Systematics & Phylogeny*, **72**: 95–110.
- Moczek AP (2008) On the origins of novelty in development and evolution. *BioEssays*, **30**: 432–447.
- Niwa N, Akimoto-Kato A, Niimi T, Tojo K, Machida R, Hayashi S (2010) Evolutionary origin of the insect wing via integration of two developmental modules. *Evolution & Development*, **12**: 168–176.
- Ohde T, Yaginuma T, Niimi T (2013) Insect morphological diversification through the modification of wing serial homologs. *Science*, **340**: 495–498.
- 吉澤和徳 (2014) 交尾器が逆転した昆虫の発見—雌がペニスを持つ洞窟棲チャタテムシ—. 北海道大学プレスリリース. Available online at http://www.hokudai.ac.jp/news/140418_pr_agr.pdf (accessed on 8. Oct. 2014).
- Yoshizawa K, Ferreira RL, Kamimura Y, Lienhard C (2014) Female penis, male vagina, and their correlated evolution in a cave insect. *Current Biology*, **24**: 1006–1010.

(2014年10月14日受領, 2014年10月16日受理)

(Received October 14, 2014; Accepted October 16, 2014)