

1 昆虫 (ニューシリーズ) , 19(3): 00–00, 2016

2 <連載>

3 昆虫学概論・各目解説

4 咀顎目 (カジリムシ目) の系統的 position と高次体系

5
6 吉澤和徳

7
8 北海道大学農学部昆虫体系学教室

9 〒060-8589 札幌市北区北9条西9丁目

10
11 Phylogenetic placement and higher systematics of Psocodea

12 Kazunori YOSHIZAWA

13 Systematic Entomology, School of Agriculture, Hokkaido University

14 North 9, West 9, Sapporo 060-8589, Japan

15 E-mail: psocid@res.agr.hokudai.ac.jp

16
17 *Jpn. J. Ent.*, (N.S.), 19(3): xx-xx, 2016

18
19 Abstract. Current understanding of the phylogenetic placement and higher-level
20 systematics of the order Psocodea (“Psocoptera” + Phghiraptera) was reviewed. Recent
21 molecular phylogeny and phylogenomics placed Psocodea to the sister of the Holometabola,
22 but those studies could not reject the monophyly of Paraneoptera (Psocodea +
23 Condylognatha) statistically. Therefore, monophyly of Paraneoptera, as strongly suggested
24 morphologically, remains a well-founded and highly likely hypothesis. Monophyly of the
25 Psocodea and the placement of Phthiraptera within the “Psocopteran” suborder Troctomorpha
26 are well established morphologically and molecularly. Monophyly of all “Psocopteran”
27 (Trogomorpha, Troctomorpha including Phrhiraptera, and Psocomorpha) and Phthirapteran
28 (Amblycera, Rhynchophthirina, and Anoplura) suborders is also well supported
29 morphologically and molecularly, but monophyly of the Phthirapteran suborder Ischnocera is
30 controversial.

はじめに

咀顎目 Psocodea (図1) はかつての独立目, 嚙虫 (チャタテムシ) 目 Psocoptera (図1), 食毛 (ハジラミ) 目 Mallophaga, 虱 (シラミ) 目 Anoplura からなる分類群である。側系統群 Mallophaga を Anoplura とあわせてシラミ類 Phthiraptera とし, さらにこれを内包する側系統群 Psocoptera もあわせて Psocodea として扱う体系が最近一般的になった。和名もなじみが薄いと思われるが, 咀顎類 (上目) の名称は山崎 (2000) が, 片仮名目名の需要に応えたカジリムシ目の名称は吉澤 (2012) が初出である。

筆者がチャタテムシ類の研究を開始した当初, 咀顎目は体系学的研究がかなり遅れた目とみなされていた。しかし咀顎目での寄生性の起源解明などで研究が加速し, 現在は高次系統の全体像がおおよそつかめるに至っている (図2)。さらに雌ペニスの発見や (Yoshizawa *et al.*, 2014b; 吉澤, 2015), ゲノム系統解析で咀顎目が完全変態昆虫の姉妹群に位置づけられたこともあり (Misof *et al.*, 2014: この解釈については下記も参照のこと), かつてのマイナー目は広く注目を集める存在となった (Yoshizawa, 2015)。

本稿では, 咀顎目の位置づけと目内の系統関係の理解の現状を解説する。紙面の都合もあり下目以上の高次関係を主に扱う。より低次の関係や, 科の単系統性などの議論は, 引用論文および図2を参照されたい。上述の通りチャタテムシとシラミという区分は現在の分類体系では一般に認められないが, 便宜上これらを分けて解説する。

咀顎目の系統的位置

咀顎目は, 総翅目 Thysanoptera + 半翅目 Hemiptera (= 節顎類 Condylgnatha) とともに準新翅類 Paraneoptera (または無尾角類 Acercaria) を構成する。準新翅類の単系統性は, 穿孔吸汁口器 (移行段階を含む) を始め多くの派生形質の存在により広く認められている。例えば Beutel *et al.* (2014) は準新翅類の単系統性を支持する固有派生形質として以下を挙げている (跗節の減少も挙げられているが, この状態は咀顎目と

1 節顎類で独立に生じたことが、節顎類の姉妹群である絶滅昆虫ムカシキジラミ科
2 Archipsyllidae の研究で示されている: Huang *et al.*, 2008; Yoshizawa & Lienhard, 2016).

3

4 尾角 cercus の消失; 後頭盾 postclypeus と口蓋拡張筋 cibarial dilator の拡
5 大; 蝶咬節 stipes から遊離した鑿状か針状の内葉 lacinia; 1つの腹部神経節;
6 4本のマルピギー管; 多栄養室型卵巣小管

7

8 準新翅類の単系統性は翅基部構造の派生形質からも強く支持され (Yoshizawa &
9 Saigusa, 2001), その多くはムカシキジラミでも認められる (Yoshizawa & Lienhard,
10 2016). また咀顎段階の口器と節顎類の穿孔吸汁口器とを結ぶ移行状態もムカシキジ
11 ラミに見られる (Yoshizawa & Lienhard, 2016). このように準新翅類の単系統性は、形
12 態形質からは一貫して支持される.

13 一方、準新翅類の単系統性は分子データからは支持されない. Kjer (2004) による
14 18S rDNA の解析で準新翅類は単系統群となっているが、アザミウマが解析に入っ
15 ている. 同データにアザミウマを加えた Yoshizawa & Johnson (2005) の解析では、低
16 い支持率ながら節顎類が完全変態類の姉妹群に位置づけられている. 一方, Ishiwata *et*
17 *al.* (2011) による核の蛋白コード3遺伝子の解析では、低い支持率ながら咀顎目が完全
18 変態類の姉妹群に位置づけられている. ゲノム解析 (Misof *et al.* 2014) でも同様の結
19 果が得られており、第2コドンポジションの解析では高いブーツストラップ確率で支
20 持されたが (100%), データセットによっては支持率は低い (アミノ酸 80~98%, 全
21 塩基 46%). さらにゲノムデータの likelihood mapping 解析 (Strimmer & von Haeseler,
22 1997) では、咀顎目, 節顎類, 完全変態類3者間の特定の関係が支持されることはな
23 かった (Misof *et al.*, 2014: Supplementary Materials)*.

24 このように、これまでの分子・ゲノム解析の結果は決定的と言うには程遠い状態に
25 あるため、形態が強く支持する準新翅類の単系統性も十分あり得る. 準新翅類にはシ
26 ラミ (e.g., Shao *et al.*, 2001, 2009; Page *et al.*, 2002; Johnson *et al.*, 2003; Yoshizawa &
27 Johnson, 2003, 2013; Cameron *et al.*, 2011), アザミウマ (Shao & Barker, 2003; Li *et al.*,
28 2015), 腹吻類 Sternorrhyncha (Campbell *et al.*, 1995) など特異な分子進化傾向を示す群

1 が含まれるため、信頼性の高い系統樹の構築にはこれらの要因も十分考慮する必要が
2 ある (Kumar et al., 2012). この「準新翅類問題」には、筆者も参加する 1KITE
3 Paraneoptera Subproject (<http://www.1kite.org>) と Hemipteroid Insect Phylogeny Project
4 (イリノイ大学 Kevin P. Johnson 博士) が共同で取り組んでいる。

5 咀嚼目の単系統性は、分子 (上記論文参照)、形態 (触角の自切構造, 下咽頭
6 hypopharynx の水蒸気摂取構造, 下咽頭のすり鉢構造, 軸節 cardo の消失, 特殊な前
7 -後翅連結構造: Beutel *et al.*, 2014 など) 両者から強く支持される。

8 9 チャタテムシ類の分類と系統

10

11 2015年現在, 約520属5,950種のチャタテムシ類が記載されている (Lienhard &
12 Smithers, 2002; Lienhard, 2003–2016). チャタテムシの系統推定の試みは Smithers
13 (1972) などによっても行われているが, 有効な系統推定法に基づいたものではない
14 ためここでは言及しない. チャタテムシ類にコチャタテ亜目 Trogiomorpha, コナチ
15 ヤタテ亜目 Troctomorpha, チャタテ亜目 Psocomorpha を認める体系は Roesler
16 (1944) によって初めて提唱され, シラミ類がコナチャタテ亜目に内包される点を除
17 き, これらの単系統性がその後の研究でも支持されている. 3亜目のうち, コチャタ
18 テ亜目が最も基部から分岐した系統群であることは, この群に見られる祖先形質状態
19 からも示唆され, 分子系統の結果もこれを支持する (Yoshizawa *et al.*, 2006). また現
20 在下目として認められる分類群の多くは Pearman (1936) によって提唱されている.

21 コチャタテ亜目は約65属400種を含み, セマガリチャタテ下目 Psocathropetae
22 (Psyllipsocidae のシノニム, Psocathropidae にちなむ) とコチャタテ下目 Atropetae
23 (Trogiidae のシノニム, Atropidae にちなむ) に長らく分類されてきた. しかし分子系
24 統で前者は側系統群とみなされ, ホラアナチャタテ下目 Prionoglaridetae とセマガリ
25 チャタテ下目 Psyllipsocetae に分割された (Yoshizawa *et al.*, 2006). ホラアナチャタテ
26 下目はホラアナチャタテ科 Prionoglarididae のみからなるが, この科は祖先形質で特
27 徴付けられ, 分子系統でも側系統群となる (Yoshizawa & Johnson, 2014) (図2). 一部の
28 解析でホラアナチャタテ科は単系統になるが (Yoshizawa *et al.*, 2006), これは遺伝子

1 の塩基組成の偏りによる誤った結果と考えられる (Yoshizawa *et al.*, 未発表).

2 コナチャタテ亜目はウロコチャタテ下目 Amphientometae とフトチャタテ下目
3 Nanopsocetae (Pachytroctidae: *Nanopsocus* にちなむ) の2下目から構成され, 約90属500
4 種を含む. 本亜目に注目した系統解析はこれまで行われていないが, シラミの系統解
5 析や (Johnson *et al.*, 2004; Yoshizawa & Johnson, 2010), チャタテ亜目の系統解析
6 (Yoshizawa & Johnson, 2014) の外群として, 本亜目をほぼ網羅した分子系統が示され
7 ている. 一連の解析で, フトチャタテ下目がシラミ類に対して側系統となることが示
8 されている (Yoshizawa & Lienhard, 2010). また Yoshizawa & Johnson (2014) では, 新
9 熱帯区とエチオピア区に分布する Electrentomidae がフトチャタテ下目の姉妹群とな
10 っており, これはウロコチャタテ下目も側系統群であることを示唆している. しかし
11 この結果は, あくまでもコナチャタテ亜目を外群として取り扱った解析に基づく暫定
12 的なものであり, 亜目の分類群を網羅した上で再検討する必要がある.

13 チャタテ亜目は約370属5,000種を含むチャタテムシ類最大の亜目で, これを4下目
14 (ケチャタテモドキ下目 Epipsocetae, ケチャタテ下目 Caeciliusetae, ショチャタテ下
15 目[新称] Homilopsocidea, チャタテ下目 Psocetae) に分類する体系が長らく用いられ
16 てきた. Yoshizawa (2002) の形態データによる系統解析では, ショチャタテ下目のム
17 カシチャタテ科 Archipsocidae とチャタテ下目のスカシチャタテ科 Hemipsocidae が
18 系統基部から分岐した独自の系統群としてそれぞれ位置づけられたほかは, 下目の単
19 系統性はおおむね支持されている. 一方分子系統解析で, ムカシチャタテ科がチャタ
20 テ亜目の最基部から分岐した独自の下目, ムカシチャタテ下目 Archipsocetae を構成
21 すると言う点は強く支持されたが, スカシチャタテ科はチャタテ下目に属するという
22 旧来の体系が支持された (Johnson & Mockford, 2003; Yoshizawa & Johnson, 2014). ま
23 た分子系統では, ショチャタテ下目は単系統群ではなく, このうち一部をクロフチャ
24 タテ下目 Philotarsetae として分離すべきことも示された (Yoshizawa & Johnson,
25 2014). このように形態と分子に基づく系統解析の結果が大きく異なった主要因と
26 しては, 形態データの 1/4 を占める雌交尾器形質にホモプラシーが多く含まれてい
27 た点が挙げられている. ケチャタテ下目+ショチャタテ下目の単系統性とクロフチャ
28 タテ下目+ケチャタテモドキ下目+チャタテ下目の単系統性は分子系統で一定の支

1 持を得ているが、これらを支持する形態形質はこれまで示されていない。ケチャタテ
2 モドキ下目+チャタテ下目の単系統性は分子からの支持はやや弱い一方、これを支持
3 する胸部筋肉相の派生的な状態が認められる。クロフチャタテ下目を除いた狭義のシ
4 ョチャタテ下目の単系統性の支持も弱く、解析によってはマドチャタテ科
5 Peripsocidae とヒメチャタテ科ヒメチャタテ属 *Lachesilla* がケチャタテ下目の姉妹
6 群に位置づけられる (Yoshizawa & Johnson, 2014).

7

8

シラミ類の分類と系統

9

10 すでに述べたとおり、シラミ類はコナチャタテ亜目フトチャタテ下目に内包される。
11 したがってシラミ類全体を下目以下に位置付けるべきであるが、咀顎目内でのシラミ
12 類の階級付けはこれまで議論されていない。そこで、シラミ類全体を目とみなした旧
13 来の分類階級で以下の議論を進める (図2)。なおシラミ類を多系統群とする結果もあ
14 るが (Johnson *et al.*, 2004; Murrell & Barker, 2005; Yoshizawa & Johnson, 2006), その支
15 持は強固なものではなく (Yoshizawa & Johnson, 2010; Yoshizawa & Lienhard, 2010), 一
16 方でより多くの遺伝子マーカーに基づく解析の結果はシラミ類の単系統性を支持す
17 る (Wei *et al.*, 2012; Johnson *et al.*, 2013; Misof *et al.*, 2014).

18 シラミ類がチャタテムシ類に内包される分類群であることは、Hennig (1953, 1966)
19 によって示唆され、その後形態に基づく系統解析によってシラミ類とコナチャタテ科
20 との姉妹群関係が示された (Lyal, 1985)。分子に基づくシラミ類の系統的位置づけは、
21 Yoshizawa & Johnson (2003) (ミトコンドリアリボソーム), Johnson *et al.* (2004), Murrell
22 & Barker (2005) (核リボソーム), Yoshizawa & Johnson (2010) (核+ミトコンドリア4遺
23 伝子), Johnson *et al.* (2013) (核蛋白コード10遺伝子) によって検討され、いずれも Lyal
24 の見解を支持する。

25 シラミ類はマルツノハジラミ亜目 Amblycera (6科約1300種), ホソツノハジラミ亜
26 目 Ischnocera (2科約3100種), チョウフンハジラミ亜目 Rhynchophthirina (1科3種), シ
27 ラミ亜目 Anoplura (15科約500種) に分類される (Durdin & Musser, 1994; Price *et al.*,
28 2003)。シラミ亜目を除く3亜目はかつて食毛目として分類されていたが、チョウフン

1 ハジラミ亜目がシラミ亜目の姉妹群で、さらにホソツノハジラミ亜目がそれらの姉妹
2 群になること、つまり食毛目が側系統群であることが、形態 (Lyal, 1985; Yoshizawa &
3 Johnson, 2006) および分子 (Johnson *et al.*, 2004, 2013; Yoshizawa & Johnson, 2010; Wei
4 *et al.*, 2012) いずれからも強く支持される。亜目の単系統性は概ね支持されるが、ホ
5 ソツノハジラミ亜目の単系統性には議論がある。これを単系統群する結果がある一方
6 (Lyal, 1985; Johnson & Whiting, 2002; Barker *et al.*, 2003; Yoshizawa & Johnson, 2006), ホ
7 ソツノハジラミ亜目ケモノハジラミ科 Trichodectidae をチョウフンハジラミ亜目+
8 シラミ亜目の姉妹群とする結果もある (Yoshizawa & Johnson, 2010; Johnson *et al.*,
9 2013). 後者の結果に基づくと、鳥から哺乳類への寄主転換とそれに伴う形態進化 (爪
10 が2本から1本に) や、単一遺伝子の乗った多数の微小環から構成されるミトコンドリ
11 アゲノムの起源 (Shao *et al.*, 2009; Cameron *et al.*, 2011; Dong *et al.*, 2014) が、より合理
12 的に説明できる。

13 シラミ類の亜目内の系統関係の解明はあまり進んでいない。形態に基づく高次系統
14 解析として Clay (1970), Marshall (2003) (マルツノハジラミ亜目), Smith (2001) (ホソツ
15 ノハジラミ亜目), Kim & Ludwig (1978), Kim (1988) (シラミ亜目) などが挙げられる。
16 しかしシラミの外部形態では収斂進化が頻繁に起こっていることが示されており
17 (Smith *et al.*, 2004; Johnson *et al.*, 2012), 信頼性の高い系統仮説の構築には分子系統や、
18 環境要因の影響が少ない交尾器形態 (Yoshizawa & Johnson, 2006) などに基づいた解
19 析が必要となる。シラミを幅広く扱った分子系統解析として, Cruickshank *et al.* (2001),
20 Barker *et al.* (2003), Yoshizawa & Johnson (2003, 2010), Johnson *et al.* (2004, 2013),
21 Murrell & Barker (2005), Smith *et al.* (2011) などが挙げられるが、扱っている遺伝子数
22 または分類群数が不十分で、亜目内の系統関係を議論できる状態に達していない。唯
23 一シラミ亜目では, Light *et al.* (2010) によって包括的な高次系統解析が行われている。
24 霊長目寄生性のサルジラミ科 Pedicinidae + ケジラミ科 Pthiridae + ヒトジラミ科
25 Pediculidae の単系統性など、形態から推定された系統樹との一致点も見られるが、
26 フトゲシラミ科 Hoplopleuridae とホソゲシラミ科 Polyplacidae が多系統群となるな
27 ど、形態に基づく旧来の体系と大きく矛盾する結果も得られている。形態に基づく分
28 類体系の再検討がシラミ類全体を通して求められる。

1

2

謝辞

3

4 本稿で示した筆者の研究成果の多くは、長年共同研究関係にあるイリノイ大学の
5 Kevin P. Johnson 博士 (咀嚼目の高次系統), ジュネーブ自然史博物館 Charles
6 Lienhard 博士 (チャタテムシの分類, 形態) らとの共同研究の成果である。これらの
7 研究の遂行に当たっては、国内外の多くの方々からサンプルや情報提供などでお世話
8 になった。個々のお名前は原著の中で示してあるためここでは記さないが、これら
9 方々の協力なしには咀嚼類研究の現状の進展はなかったことを明記し、あらためてお
10 礼申し上げたい。また Lienhard 博士からは、チャタテムシ類の種数に関して最新の
11 情報の提供を、匿名査読者の方からは重要な指摘をいただいた。

1 (以下、本文中*の出てくるページに脚註として入れてください)

2 -----

3 * Misof *et al.* (2014) には、準新翅類問題のみならず未解決の部分が少なからず残っ
4 ている。Misof らの結果をもって昆虫の高次系統が「明らかになった」などとする
5 断定的な言明 (蘇, 2015) は、誤解を招き極めて不適切である。

6

7

引用文献

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32

- Barker SC, Whiting M, Johnson KP, Murrell A (2003) Phylogeny of the lice (Insecta, Phthiraptera) inferred from small subunit rRNA. *Zoologica Scripta*, **32**: 407–414.
- Beutel RG, Friedrich F, Ge S-Q, Yang X-K (2014) *Insect Morphology and Phylogeny*. Walter de Gruyter, Berlin.
- Cameron SL, Yoshizawa K, Mizukoshi A, Whiting MF, Johnson KP (2011) Mitochondrial genome deletions and minicircles are common in lice (Insecta: Phthiraptera). *BMC genomics*, **12**: 394.
- Campbell BC, Steffen-Campbell JD, Sorensen JT, Gill RJ (1995) Paraphyly of Homoptera and Auchenorrhyncha inferred from 18S rDNA nucleotide sequences. *Systematic Entomology*, **20**: 175–194.
- Clay T (1970) The Amblycera (Phthiraptera: Insecta). *Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology*, **25**: 75–98.
- Cruikshank RH, Johnson KP, Smith VS, Adams RJ, Clayton DH, Page RDM (2001) Phylogenetic analysis of partial sequences of elongation factor 1 α identifies major groups of lice (Insecta: Phthiraptera). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **19**: 202–215.
- Dong W-G, Song S, Guo X-G, Jin D-C, Yang Q, Barker SC, Shao R (2014) Fragmented mitochondrial genomes are present in both major clades of the blood-sucking lice (suborder Anoplura): evidence from two *Hoplopleura* rodent lice (family Hoplopleuridae). *BMC Genomics*, **15**: 751.
- Durden LA, Musser GG (1994) The sucking lice (Insecta, Anoplura) of the world: a taxonomic checklist with records of mammalian hosts and geographical distributions. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **218**: 1–90.
- Hennig W (1953) Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insecten. *Beiträge zur Entomologie*, **3**(Sonderheft): 1–85.
- Hennig W (1966) *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, IL.
- Huang D-Y, Nel A, Azar D, Nel P (2008) Phylogenetic relationships of the Mesozoic paraneopteran family Archipsyllidae (Insecta: Psocodea). *Geobios*, **41**: 461–464.
- Ishiwata K, Sasaki G, Ogawa J, Miyata T, Su Z-H (2011) Phylogenetic relationships among insect orders based on three nuclear protein-coding gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **58**: 169–180.

- 1 Johnson KP, Mockford EL (2003) Molecular systematics of Psocomorpha (Psocoptera).
2 *Systematic Entomology*, **28**: 409–416.
- 3 Johnson KP, Whiting MF (2002) Multiple genes and the monophyly of Ischnocera (Insecta:
4 Phthiraptera). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **22**: 101–110.
- 5 Johnson KP, Cruickshank RH, Adams RJ, Smith VS, Page RDM, Clayton DH (2003)
6 Dramatically elevated rate of mitochondrial substitution in lice (Insecta: Phthiraptera).
7 *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **26**: 231–242.
- 8 Johnson KP, Yoshizawa K, Smith VS (2004) Multiple origins of parasitism in lice.
9 *Proceedings of the Royal Society, London (B)*, **271**: 1771–1776.
- 10 Johnson KP, Shreve SM, Smith VS (2012) Repeated adaptive divergence of microhabitat
11 specialization in avian feather lice. *BMC Biology*, **10**: 52.
- 12 Johnson KP, Walden KKO, Robertson HM (2013) Next-generation phylogenomics using a
13 Target Restricted Assembly Method. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **66**: 417–
14 422.
- 15 Kim KC (1988) Evolution and host associations of Anoplura. In: Kim KC (ed) *Coevolution*
16 *of Parasitic Arthropods and Mammals*: 197–231, John Wiley and Sons, NY.
- 17 Kim KC, Ludwig HW (1978) The family classification of the Anoplura. *Systematic*
18 *Entomology*, **3**: 249–284.
- 19 Kjer KM (2004) Aligned 18S and insect phylogeny. *Systematic Biology*, **53**: 506–514.
- 20 Kumar S, Filipowski AJ, Battistuzzi FU, Kosakovsky Pond SL, Tamura K (2012) Statistics and
21 truth in phylogenomics. *Molecular Biology and Evolution*. **29**: 457–472.
- 22 Li H, Shao R, Song N, Song F, Jiang P, Li Z, Cai W (2015) Higher-level phylogeny of
23 paraneopteran insects inferred from mitochondrial genome sequences. *Scientific Reports*,
24 **5**: 8527.
- 25 Lienhard C (2003–2016) Additions and corrections (part 1–15) to Lienhard & Smithers,
26 2002: "Psocoptera (Insecta) –World Catalogue and Bibliography". *Psocid News*, **4**: 2–23;
27 **5**: 2–37; **6**: 1–23; **7**: 1–16; **8**: 1–18; **9**: 1–17; **10**: 1–18; **11**: 2–16; **12**: 1–18; **13**: 1–18; **14**:
28 1–13; **15**: 1–21; **16**: 1–20; **17**: 1–17; **18**: 1–12.
- 29 Lienhard C, Smithers CN (2002) *Psocoptera (Insecta) –World Catalogue and Bibliography*.
30 Instrumenta Biodiversitatis V, Muséum d'histoire naturelle, Genève.
- 31 Light JE, Smith VS, Allen JM, Durden LA, Reed DL (2010) Evolutionary history of
32 mammalian sucking lice (Phthiraptera: Anoplura). *BMC Evolutionary Biology*, **10**: 292.

- 1 Lyal CHC (1985) Phylogeny and classification of the Psocodea, with particular reference to
2 the lice (Psocodea: Phthiraptera). *Systematic Entomology*, **10**: 145–165.
- 3 Marshall IK (2003) A morphological phylogeny for four families of amblyceran lice
4 (Phthiraptera: Amblycera: Menoponidae, Boopiidae, Laemobothriidae, Ricinidae).
5 *Zoological Journal of the Linnean Society*, **138**: 39–82.
- 6 Misof B, Liu S, Meusemann K, Peters RS, Donath A, Mayer C, Frandsen PB, Ware J, Flouri
7 T, Beutel RG, Niehuis O, Petersen M, Izquierdo-Carrasco F, Wappler T, Rust J, Aberer
8 AJ, Aspöck U, Aspöck H, Bartel D, Blanke A, Berger S, Böhm A, Buckley TR, Calcott
9 B, Chen J, Friedrich F, Fukui M, Fujita M, Greve C, Grobe P, Gu S, Huang Y, Jermin
10 LS, Kawahara AY, Krogmann L, Kubiak M, Lanfear R, Letsch H, Li Y, Li Z, Li J, Lu H,
11 Machida R, Mashimo Y, Kapli P, McKenna DD, Meng G, Nakagaki Y,
12 Navarrete-Heredia JL, Ott M, Ou Y, Pass G, Podsiadlowski L, Pohl H, Reumont von BM,
13 Schütte K, Sekiya K, Shimizu S, Slipinski A, Stamatakis A, Song W, Su X, Szucsich NU,
14 Tan M, Tan X, Tang M, Tang J, Timelthaler G, Tomizuka S, Trautwein M, Tong X,
15 Uchifune T, Walz MG, Wiegmann BM, Wilbrandt J, Wipfler B, Wong TKF, Wu Q, Wu
16 G, Xie Y, Yang S, Yang Q, Yeates DK, Yoshizawa K, Zhang Q, Zhang R, Zhang W,
17 Zhang Y, Zhao J, Zhou C, Zhou L, Ziesmann T, Zou S, Li Y, Xu X, Zhang Y, Yang H,
18 Wang J, Wang J, Kjer KM, Zhou X (2014) Phylogenomics resolves the timing and
19 pattern of insect evolution. *Science*, **346**: 763–767.
- 20 Murrell A, Barker SC (2005) Multiple origins of parasitism in lice: phylogenetic analysis of
21 SSU rDNA indicates that the Phthiraptera and Psocoptera are not monophyletic.
22 *Parasitology Research*, **97**: 274–280.
- 23 Page RDM, Cruickshank R, Johnson KP (2002) Louse (Insecta: Phthiraptera) mitochondrial
24 12S rRNA secondary structure is highly variable. *Insect Molecular Biology*, **11**: 361–
25 369.
- 26 Pearman JV (1936) The taxonomy of Psocoptera: preliminary sketch. *Proceedings of the*
27 *Royal Entomological Society, London (B)*, **5**: 58–62.
- 28 Price RD, Hellenthal RA, Palma RL, Johnson KP, Clayton DH (2003) *The Chewing Lice:*
29 *World Checklist and Biological Overview*. Illinois Natural History Survey Special
30 Publication 24, IL.
- 31 Roesler R (1944) Die Gattungen der Copeognathen. *Stettiner Entomologische Zeitung*, **105**:
32 117–166.

- 1 Shao R, Barker SC (2003) The highly rearranged mitochondrial genome of the plague thrips,
2 *Thrips imaginis* (Insecta: Thysanoptera): convergence of two novel gene boundaries and
3 an extraordinary arrangement of rRNA genes. *Molecular Biology and Evolution*, **20**:
4 362–370.
- 5 Shao R, Campbell NJH, Barker SC (2001) Numerous gene rearrangements in the
6 mitochondrial genome of the wallaby louse, *Heterodoxus macropus* (Phthiraptera).
7 *Molecular Biology and Evolution*, **18**: 858–865.
- 8 Shao R, Kirkness EF, Barker SC (2009) The single mitochondrial chromosome typical of
9 animals has evolved into 18 minichromosomes in the human body louse, *Pediculus*
10 *humanus*. *Genome Research*, **19**: 904–912.
- 11 Smith VS (2001) Avian louse phylogeny (Phthiraptera: Ischnocera): a cladistic study based
12 on morphology. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **132**: 81–144.
- 13 Smith VS, Page RDM, Johnson KP (2004) Data incongruence and the problem of avian louse
14 phylogeny. *Zoologica Scripta*, **33**: 239–259.
- 15 Smith VS, Ford T, Johnson KP, Johnson PCD, Yoshizawa K, Light JE (2011) Multiple
16 lineages of lice pass through the K-Pg boundary. *Biology Letters*, **7**: 782–785.
- 17 Smithers CN (1972) The classification and phylogeny of the Psocoptera. *Memoirs of the*
18 *Australian Museum*, **14**: 1–349.
- 19 Strimmer K, von Haeseler A (1997) Likelihood-mapping: a simple method to visualize
20 phylogenetic content of a sequence alignment. *Proceedings of the National Academy of*
21 *Sciences*, **94**: 6815–6819.
- 22 蘇智慧 (2015) 昆虫の起源と初期の進化–昆虫類のバイオヒストリーを記録するDNA
23 の世界. 遺伝子から解き明かす昆虫の不思議な世界 (大場裕一・大澤省三・昆虫
24 DNA研究会 編): 4–50, 悠書館, 東京.
- 25 Wei D-D, Shao R, Yuan M-L, Dou W, Barker SC, Wang J-J (2012) The multipartite
26 mitochondrial genome of *Liposcelis bostrychophila*: insights into the evolution of
27 mitochondrial genomes in bilateral animals. *PLoS ONE*, **7**: e33973.
- 28 山崎柄根 (2000) 六脚類 (=昆虫類). 動物系統分類学 追補版 (山田真弓 監修):
29 244–278, 中山書店, 東京.
- 30 Yoshizawa K (2002) Phylogeny and higher classification of suborder Psocomorpha (Insecta:
31 Psocodea: 'Psocoptera'). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **136**: 371–400.

- 1 Yoshizawa K (2015) Psocoptera in the public. *Psocid News*, **17**: 17.
- 2 Yoshizawa K, Johnson KP (2003) Phylogenetic position of Phthiraptera (Insecta:
3 Paraneoptera) and elevated rate of evolution in mitochondrial 12S and 16S rDNA.
4 *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **29**: 102–114.
- 5 Yoshizawa K, Johnson KP (2005) Aligned 18S for Zoraptera (Insecta): phylogenetic position
6 and molecular evolution. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **37**: 572–580.
- 7 Yoshizawa K, Johnson KP (2006) Morphology of male genitalia in lice and their relatives
8 and phylogenetic implications. *Systematic Entomology*, **31**: 350–361.
- 9 Yoshizawa K, Johnson KP (2010) How stable is the “Polyphyly of Lice” hypothesis (Insecta:
10 Psocodea)? a comparison of phylogenetic signal in multiple genes. *Molecular*
11 *Phylogenetics and Evolution*, **55**: 939–951.
- 12 Yoshizawa K, Johnson KP (2013) Changes in base composition bias of nuclear and
13 mitochondrial genes in lice (Insecta: Psocodea). *Genetica*, **141**: 491–499.
- 14 Yoshizawa K, Johnson KP (2014) Phylogeny of the suborder Psocomorpha: congruence and
15 incongruence between morphology and molecular data (Insecta: Psocodea: ‘Psocoptera’).
16 *Zoological Journal of the Linnean Society*, **171**: 716–731.
- 17 Yoshizawa K, Lienhard C (2010) In search of the sister group of the true lice: a systematic
18 review of booklice and their relatives, with an updated checklist of Liposcelididae
19 (Insecta: Psocodea). *Arthropod Systematics & Phylogeny*, **68**: 181–195.
- 20 Yoshizawa K, Lienhard C (2016) Bridging the gap between chewing and sucking in the
21 hemipteroid insects: new insights from Cretaceous amber. *Zootaxa*, **4079**: 229–245.
- 22 Yoshizawa K, Saigusa T (2001) Phylogenetic analysis of paraneopteran orders (Insecta:
23 Neoptera) based on forewing base structure, with comments on monophyly of
24 Auchenorrhyncha (Hemiptera). *Systematic Entomology*, **26**: 1–13.
- 25 Yoshizawa K, Lienhard C, Johnson KP (2006) Molecular systematics of the suborder
26 Trogiomorpha (Insecta: Psocodea: ‘Psocoptera’). *Zoological Journal of the Linnean*
27 *Society*, **146**: 287–299.
- 28 Yoshizawa K, Mockford EL, Johnson KP (2014a) Molecular systematics of the bark lice
29 infraorder Caeciliusetae (Insecta: Psocodea). *Systematic Entomology* **39**: 279–285.
- 30 Yoshizawa K, Ferreira RL, Kamimura Y, Lienhard C (2014b) Female penis, male vagina,
31 and their correlated evolution in a cave insect. *Current Biology*, **24**: 1006–1010.
- 32 吉澤和徳 (2012) 昆虫の系統と糸利用の多様性. 糸の博物誌–ムシが糸で織りなす多

- 1 様な世界 (齋藤裕・佐原健 編): 82-98, 海游社, 東京.
- 2 吉澤和徳 (2015) 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
- 3 アの観察手法の紹介. 昆虫 (ニューシリーズ), **18**: 8-16.

1 図1 チャタテムシ類. いずれも成虫の生体で, 括弧内は採集地. (A) コチャタテ亜
2 目ビロウドチャタテ科 *Echmepteryx madagascariensis* (沖縄), (B) コチャタテ亜目セマ
3 ガリチャタテ科セマガリチャタテ属の一種 *Psyllipsocus ramburii* (滋賀県草津市 ,
4 2014年5月, 八尋克郎採集: 日本初記録), (C) コナチャタテ亜目ウロコチャタテ科オオ
5 ウロコチャタテ *Stimulopalpus japonicus* (福岡), (D) コナチャタテ亜目コナチャタテ
6 科クツゾコチャタテ属の一種 *Embidopsocus* sp. (兵庫県), (E) チャタテ亜目ハグルマ
7 チャタテ科ハグルマチャタテ *Matsumuraiella radiopicta* (北海道), (F) チャタテ亜目ウ
8 スイロチャタテ科ウスイロチャタテの一種 *Ectopsocus briggsi* (福岡), (G) チャタテ亜
9 目クロフチャタテ科 *Aaroniella* sp. (北海道), (H) チャタテ亜目チャタテ科ノコギリチ
10 ヤタテ属の一種 *Ptycta johnsoni* (福岡) .

11

12 図2 咀顎目の系統関係. Yoshizawa *et al.* (2006, 2014a), Yoshizawa & Johnson (2010,
13 2014), Johnson *et al.* (2013), Misof *et al.* (2014) などの結果を統合し, 現段階で最も妥当
14 と考えられる系統関係を示した. 信頼性の低い部分は多分岐で示している. 点線で示
15 した科の単系統性は分子系統では支持されていない. ごく最近シノニムとして消され
16 た科 (Yoshizawa & Johnson, 2014) も""で名称をくくった上で, その系統的位置を示し
17 た.



