

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 16 日現在

機関番号：12102

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2013～2015

課題番号：25440201

研究課題名(和文)多新翅類の比較発生学 - 多新翅類昆虫の高次系統・グラウンドプランの再構築 -

研究課題名(英文)Comparative embryology of Polyneoptera: Reconstruction of phylogeny and groundplan of polyneopteran insects

研究代表者

町田 龍一郎 (MACHIDA, Ryuichiro)

筑波大学・生命環境系・教授

研究者番号：50199725

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,100,000円

研究成果の概要(和文)：爆発的初期放散に直接由来した「多新翅類」は、昆虫類の理解において最も重要なグループである。同時に系統学的理解が極めて困難なグループであり、比較発生学の立場から本群の検討を試みた。結果、1) ジュズヒゲムシ目、2) 原始カマキリ類、シロアリ目、ゴキブリ目の胚発生を解明、3) ハサミムシ目全9科、および4) カワゲラ目、キタカワゲラ亜目全9科の比較発生学的検討を行い、5) ときに単系統性が議論される多新翅類に対し固有派生形質を明示、6) ジュズヒゲムシ目+(ナナフシ目+シロアリモドキ目)との系統クラスタおよび7) 網翅類=カマキリ目+(オオゴキブリ亜目+(シロアリ目+ゴキブリ亜目))との系統関係を提出した。

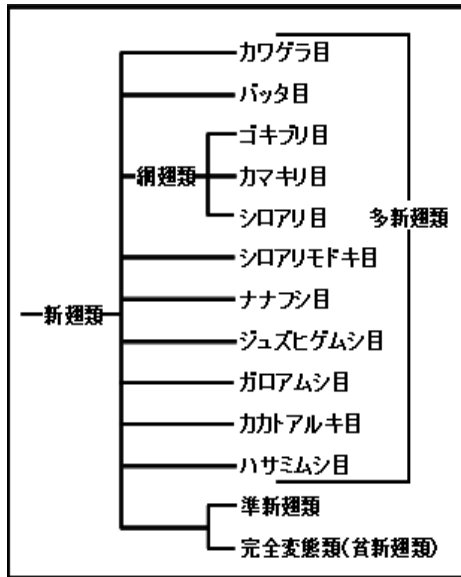
研究成果の概要(英文)：Polyneoptera, which was directly derived from the initial explosive radiation of insects, is the most significant group in understanding them, simultaneously Polyneoptera is a most difficult group to figure out the evolution. We have conducted a comparative embryological study of Polyneoptera, and we clarified the embryogeneses of Zoraptera, a primitive mantodean, Isoptera, Blattaria, all 9 families of Dermaptera, and all 9 families of plecopteran Arctoperlaria. Based on these results, 1) we proposed two embryological autapomorphies of Polyneoptera, on the monophyly of which a doubt has been cast, 2) we strongly suggested the affinity of Zoraptera, Phasmatodea and Embioptera formulated as “Zoraptera + (Phasmatodea + Embioptera)”, and 3) we proposed a new phylogenetic system of Dictyoptera “Mantodea + (Blaberoidea + (Blattodean + Isoptera))”.

研究分野：動物系統分類学、昆虫比較発生学、昆虫比較形態学

キーワード：昆虫類 多新翅類 新翅類 比較発生学 高次系統 グラウンドプラン 比較形態学 網翅類

1. 研究開始当初の背景

昆虫類は全動物種の75%を占める最も繁栄している動物群であり、その98%にあたる新翅類[多新翅類、準新翅類(セミ目などの5目)、完全変態類(チョウ目などの9目)の3群からなる]は昆虫類の理解において特に重要なグループである。そして、新翅類を論じる上で、爆発的初期放散に由来した11目からなる「多新翅類」(下図)は最も重要な昆虫群である。



しかし、多新翅類各目の分岐は極めて深く形態的特殊化も著しいことから、本グループの目間の類縁関係、グラウンドプランは、統一理解から程遠い状況にある。また、ゴキブリ目、カマキリ目、シロアリ目からなる網翅類の単系統性は強く支持されるものの3目間の類縁関係は未決着のまま、ゴキブリ目の単系統性も議論される。さらに、ジュズヒゲムシ目、ハサミムシ目の準新翅類・完全変態類への類縁も示唆され、「多新翅類」はステータスさえ再検討されなければならないグループである。数々の分子系統解析も皮肉なことに混迷を深める結果になっている。ここで、系統進化、グラウンドプランの再構築においては、各群の本質にも繋がりうる特徴が検討でき、形態の厳密な評価にも有効な比較発生学的手法が大いに期待される。しかしながら、多新翅類の発生学的知見は断片的であり、系統学的議論の十分な発展はみられないままである。例えば：

- (1) 多新翅類の単系統性を保証すべき、本グループ各目に共通する派生形質が見出されていない。
- (2) 構成3目の類縁の検討どころか、網翅類(上記)の単系統性を議論できる証拠も見出せない。
- (3) 重要な発生形質である胚運動に関し、ゴキブリ目内で胚軸逆転型(ゴキブリ科)と胚軸費逆転型(オオゴキブリ科など)の異なる2型が知られるが、系統学的議論はなされないままである。
- (4) ハサミムシ目の胚帯型は完全変態類の特徴である長胚型とされ、完全変態類との類縁も仄めかされている。

このような背景から、多新翅類の比較発生学的研究を展開することにより、本グループのグラウンドプラン、高次系統の厳密な議論の進展が強く望まれるのである。

2. 研究の目的

昆虫類は、全動物種の75%を占める最も繁栄している動物群であり、昆虫類の98%にあたる新翅類は昆虫類の理解において最も興味深い。そして、この新翅類を論じる上で、本類の爆発的初期放散に直接由来した「多新翅類」は最も重要な昆虫群である。しかし、多新翅類各目の分岐は深く、また、形態的特殊化も著しいために、これまでの幾多の比較形態・分子系統解析にもかかわらず、多新翅類内の系統進化は議論が定まらない。これにとどまらず、「多新翅類」はそれ自身のステータスさえ再検討されなければならないグループでもある。本研究課題は、昆虫類を理解する上で重要な多新翅類の高次系統、グラウンドプランを、系統学的議論において有効な比較発生学的アプローチにより検討するものである。

3. 研究の方法

多新翅類11目のうち、特に検討が優先される目として下記が上げられる。

- (1) ジュズヒゲムシ目: 本目は、昆虫学の中で「ジュズヒゲムシ問題」と呼ばれるほど、その類縁が定まらないグループである。ときに準新翅類、さらには完全変態類との類縁も指摘されることがある。
- (2) 網翅類3目: 目間の類縁はコンセンサスから程遠い。
- (3) ハサミムシ目: 真変態類(=準新翅類+完全変態類)との関連づけがなされ、多新翅類でないとの主張もある、ぜひとも比較発生学的に検証されなければならない群である。
- (4) カワゲラ目: しばしば多新翅類の最原始系統群とされるグループであり、多新翅類のグラウンドプラン構築のために、本群の厳密な比較発生学的理解は不可欠である。

上記の目を中心に、多新翅類11目の発生学的検討を行う。各目の材料を飼育、採卵し、適切な固定法を探し出し、卵を固定する。

発生過程の概略を知るために、固定卵をそのまま DAPI 染色後、蛍光実体顕微鏡で、あるいはヘマトキシリンなどの一般染色後、生物顕微鏡で観察する。

胚の外部形態の検討のために、胚を卵から取り出し固定、走査型電子顕微鏡試料とし観察する。

胚発生過程、形態の詳細な理解のために精度の高いメタクリル系樹脂準薄連続切片を作成し光学顕微鏡で組織学的検討を行う。また、必要に応じ、エポキシ系樹脂超薄切片とし、透過型電子顕微鏡で観察する。

得られたデータを、先行研究とも比較し、多新翅類のグラウンドプラン、高次系統を比較発生学の観点から議論、形になったものから論文として公表する。

4. 研究成果

(1) 多新翅類の単系統性はしばしば議論される場所である。それは、明確な固有派生形質が見出せていないからであった。今回の比較発生学的検討から、多新翅類各目が、1) 一对の後細胞密度領域の融合による胚形成、2) 卵表層での胚の伸長という二つの形態学的(発生学的)特徴を共有、つまり、共有派生形質を持つことが明らかとなり、多新翅類の単系統性は強く支持されることになった。多新翅類の単系統性を支持するはじめての形態学証拠である。

私たちは、13カ国101人の研究者による国際大規模プロジェクト「1000 種昆虫トランスクリプトーム進化プロジェクト(1KITE)」に、コア研究拠点として参画してきた。その初めての成果が Misof et al. (2014: Science, 346) として発表された。ここでも多新翅類は強く支持され、本課題からの比較発生学的議論は重要な比較形態学的証拠として引用されている。

(2) ジュズヒゲムシ目の胚発生を初めて明らかにした。上記の派生形質を他の多新翅類とともに共有することが明らかとなったことで、本目が多新翅類の一員であることが確実になった。

(3) ナナフシ目とシロアリモドキ目が卵形態から、単系統群であることを明確に示した。分子系統学がしばしば主張する両目からなる Eukinolabia の妥当性を支持する。

(4) Eukinolabia とジュズヒゲムシ目は卵門および卵歯(孵化時、卵殻開裂に用いる)の特徴から姉妹群関係にあることを強く示唆した。これにより、「ジュズヒゲムシ目+(ナナフシ目+シロアリモドキ目)」との系統クラスターを提出する。

(5) ハサミムシ目のグラウンドプランを構築する目的で全9科の比較発生学を計画、アフリカ固有の1科 Karschiellidae を除く8科の採卵に成功、比較を行った。卵構造、卵歯、生殖行動から、ドウボソハサミムシ科が真ハサミムシ類の最原始系統群であることを明らかにした。いままでハサミムシ目は完全変態類と同様の長胚型胚帯とされ、それとの類縁も示唆されていた。しかしドウボソハサミムシ科が多新翅類に典型的な半長胚型胚帯であることが明らかとなり、半長胚型がハサミムシ目のグラウンドプランと理解された。また、ハサミムシ目全科において、上記の多新翅類の発生学的固有派生形質が確認された。つまり、完全変態類と本目との関連づけは誤りで、ハサミムシ目は多新翅類の一員であると結論される。

(6) 以前、私たちは環太平洋分布のガロアムシ目の詳細な発生学を纏め上げ(Uchifune & Machida 2005)、アフリカに生息する新目カトアルキ目の胚発生も初めて明らかにした(Machida et al. 2004)。両目は、胚運動様式、卵構造において、類例のない特徴(たとえば、卵門の配置様式など)を示し、両目の単系統性が示唆され、混形類 Chimaeraptera を提唱した(Uchifune & Machida 2005, 2006)。

上記のハサミムシ目の発生学的検討において、卵前極に円形に分布する卵門も本目の重要なグラウンドプランであることが分かった。そして、

この特徴は混形類と共通するものであることから、「ハサミムシ目+混形類(=ガロアムシ目+カトアルキ目)」との系統クラスターが提出される。

(7) シロアリ目、ゴキブリ目同様に、カマキリ目の卵門が卵腹面に散在し存在することを明らかにした。これは他に類例のない卵門の分布であり、3目からなる網翅類の単系統性がさらに強められる。

(8) ゴキブリ目の胚運動型を詳細に比較した。その結果、ゴキブリ目の胚運動型が体系的に理解できることが分かった。すなわち、ムカシゴキブリ科、チャバネゴキブリ科、オオゴキブリ科、ホラアナゴキブリ科からなるオオゴキブリ亜目は胚軸非逆転型、ゴキブリ科、キゴキブリ科からなるゴキブリ亜目は胚軸逆転型と整理できる。

(9) さらに、カマキリ目の胚運動型は胚軸非逆転型、一方、シロアリ目は胚軸逆転型であった。このことから、網翅類は胚運動型により「カマキリ目+(オオゴキブリ亜目+(ゴキブリ亜目+シロアリ目))」と理解されるのである。この理解において、ゴキブリ目は多系統群となり、棄却される。上記の1KITEもこれらの系統学的結論を支持する。

(10) カワゲラ目のグラウンドプランの構築を目的に、キタカワゲラ亜目全9科のうち日本に生息する全7科の比較発生学を行った。胚は小さなボール状胚原基として形成されること、胚は頭部と尾部を卵表に残して伸長することが明らかになった。カワゲラ目は多新翅類の最原始系統群としばしば目されるので、今回明らかになったカワゲラ目の胚発生の特徴を多新翅類の初原形と位置づけ、系統学的議論を進展させる試みを行ってみたい。

(11) 以上から、多新翅類には、1)「ジュズヒゲムシ目+(ナナフシ目+シロアリモドキ目)」、2)「ハサミムシ目+混形類(=ガロアムシ目+カトアルキ目)」、3)「カマキリ目+(オオゴキブリ亜目+(ゴキブリ亜目+シロアリ目))」の3系統クラスターが認められた。これにカワゲラ目とバツタ目を加えた5系統の比較発生学的検討を進め、今後、5系統間の関係を議論することにより、多新翅類の高次系統、グラウンドプランの再構築を目指していく。

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41件)

Blanke, A. and R. Machida (2016) The homology of cephalic muscles and endoskeletal elements between Diplura and Ectognatha (Insecta). *Organisms Diversity and Evolution*, DOI: 10.1007/s13127-015-0251-5. (査読有)

Chaves, C., C. Derst, A. Franzen, Y. Mashimo, R. Machida and B. Musset (2016) Identification of an Hv1 voltage-gated proton channel in insect. *FEBS Journal*, 283: 1453-1464. DOI: 10.1111/febs.13680. (査読有)

Nakagaki, Y., M. Sakuma and R. Machida (2015) Expression of engrailed-family genes in the jumping bristletail and discussion on the primitive pattern of insect segmentation.

Development Genes and Evolution, 225: 313-318. (査読有)

Blanke, A., P. T. Rühr, R. Mokso, P. Villanueva, F. Wilde, M. Stampanoni, K. Uesugi, R. Machida and B. Misof (2015) Structural mouthpart interactions evolved already earliest lineages of insects. Proceedings of the Royal Society B (Proceedings B): 282 20151033; DOI: 10.1098/rspb.2015.1033. (査読有)

Zhou, C., M. Tan, S. Du, R. Zhang, R. Machida and X. Zhou (2015) The mitochondrial genome of the winter stonefly *Apteroperla tikumana* (Plecoptera, Capniidae). Mitochondrial DNA, DOI:10.3109/19401736.2015.1063120. (査読有)

Mashimo, Y., R.G. Beutel, R. Dallai, M. Gottardo, C.-Y. Lee, A.T. Dossey and R. Machida (2015) The morphology of the eggs of three species of Zoraptera (Insecta). Arthropod Structure and Development, 44: 656-666. (査読有)

Yavorskaya, M. I., K. Kojima, R. Machida and R. G. Beutel (2015) Morphology of the first instar larva of *Tenomerga mucida* (Chebrolat, 1829) (Coleoptera: Archostemata: Cupedidae). Arthropod Systematics and Phylogeny, 73(2): 241-260. (査読有)

Fanciulli, P. P., D. Mercati, R. Machida and R. Dallai (2015) Spermiogenesis and sperm ultrastructure of *Machilontus* sp (Insecta: Archaeognatha) with phylogenetic consideration. Micron, 73: 47-53. (査読有)

Blanke, A., S. Büsse and R. Machida (2015) Coding characters from different life stages for phylogenetic reconstruction: a case study on dragonfly adults and larvae including a description of the larval head anatomy of *Epiophlebia superstes* (Odonata: Epiophlebiidae). Zoological Journal of the Linnean Society, online : 27 MAR 2015, DOI: 10.1111/zoj.12258. (査読有)

Matsumura, Y., B. Wiplfer, H. Pohl, R. Dallai, R. Machida, Y. Mashimo, J.T. Câmara, J.A. Rafael, R.G. Beutel (2015) Cephalic anatomy of *Zorotypus weidneri* New, 1978: New evidence for a placement of Zoraptera in Polyneoptera. Arthropod Systematics and Phylogeny, 73(1): 85-105. (査読有)

Dallai, R., A. Thipaksorn, M. Gottardo, D. Mercati, R. Machida, and R. G. Beutel (2015) The sperm structure of *Cryptocercus* (Blattodea) and sperm evolution in Dictyoptera. Journal of Morphology, 276(4): 361-369. (査読有)

Tomizuka, S., R. Machida (2015) Embryonic development of a collembolan, *Tomocerus cuspidatus* Börner, 1909, with special reference to the development and developmental potential of serosa (Hexapoda: Collembola, Tomoceridae). Arthropod Structure and Development, 44(2): 157-172. (査読有)

Fraulob, M., R. G. Beutel, R. Machida and H. Pohl (2015) The embryonic development of *Stylops ovinae* (Strepsiptera, Stylopidae) with emphasis on external morphology. Arthropod Structure and Development, 44(1): 42-68. (査読有)

Misof, B., Liu, S., Meusemann, K., Peters, S.R., Donath, A., Mayer, C., Frandsen, P.B., Ware, J., Flouri, T., Beutel, R.G., Niehuis, O., Petersen, M., Izquierdo-Carrasco, F., Wappler, T., Rust, J., Aberer, A.J., Aspöck, U., Aspöck, H., Bartel, D., Blanke, A., Berger, S., Böhm, A., Buckley, T., Calcott, B., Chen, J., Friedrich, F., Fukui, M., Fujita, M., Greve, C., Grobe, P., Gu, S., Huang, Y., Jermini, L.S., Kawahara, A.Y., Krogmann, L., Kubiak, M., Lanfear, R., Letsch, H., Li, Y., Li, Z., Li, J., Lu, H., Machida, R., Mashimo, Y., Kapli, P., McKenna, D.D., Meng, G., Nakagaki, Y., Navarrete-Heredia, J.L., Ott, M., Ou, Y., Pass, G., Podsiadlowski, L., Pohl, H., von Reumont, B.M., Schütte, K., Sekiya, K., Shimizu, S., Slipinski, A., Stamatakis, A., Song, W., Su, X., Szucsich, N.U., Tan, M., Tan, X., Tang, M., Tang, J., Timelthaler, G., Tomizuka, S., Trautwein, M., Tong, X., Uchifune, T., Walz, M.G., Wiegmann, B.M., Wilbrandt, J., Wipfler, B., Wong, T.K.F., Wu, Q.,

Wu, G., Xie, Y., Yang, S., Yang, Q., Yeates, D.K., Yoshizawa, K., Zhang, Q., Zhang, R., Zhang, W., Zhang, Y., Zhao, J., Zhou, C., Zhou, L., Ziesmann, T., Zou, S., Li, Y., Xu, X., Zhang, Y., Yang, H., Wang, J., Wang, J., Kjer, K.M., Zhou, X. (2014) Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. *Science*, 346 (6210): 763-767. DOI: 10.1126/science.1257570. (査読有)

Blanke, A., R. Machida, N. U. Szucsich, F. Wilde and B. Misof (2014) Mandibles with two joints evolved much earlier in the history of insects: Dicondylly is a synapomorphy of bristletails, silverfish and winged insects. *Systematic Entomology*, 40(2): 357-364. DOI: 10.1111/syen.12107. (査読有)

Dallai, R., Gottardo, D. Mercati, J. A. Rafael, R. Machida, Y. Mashimo, Y. Matsumura and R. G. Beutel (2014) The intermediate sperm type and genitalia of *Zorotypus shannoni* Gurney – Evidence supporting infraordinal lineages in Zoraptera (Insecta). *Zoomorphology*, 134(1): 79-91. DOI 10.1007/s00435-014-0244- 5.

Fujita, M. and R. Machida (2014) Reproductive biology and postembryonic development of a polyphagid cockroach *Eucorydia yasumatsui* Asahina, 1971 (Insecta: Blattodea: Polyphagidae). *Arthropod Systematics and Phylogeny*, 72(2): 193-211. (査読有)

Mashimo, Y., R.G. Beutel, R. Dallai, C.-Y. Lee and R. Machida (2014) Postembryonic development of the ground louse *Zorotypus caudelli* Karny (Insecta: Zoraptera: Zorotypidae). *Arthropod Systematics and Phylogeny*, 72(1): 54-71. (査読有)

Dallai, R., M. Gottardo, D. Mercati, R. Machida, Y. Mashimo, Y. Matsumura, J.A. Rafael and R.G. Beutel (2014) Comparative morphology of spermatozoa and reproductive systems of zorapteran species from different world regions (insecta, Zoraptera). *Arthropod Structure and Development*, 43(4): 371-383. (査読有)

Niitsu, S., K. Toga, S. Tomizuka, K. Maekawa, R. Machida and T. Kamito (2014) Ecdysteroid-induced programmed cell death is

essential for sex-specific wing degeneration for the wingless-female winter moth. *PLoS One*, 9 (2): e89435. (査読有)

⑲Matsumura, Y., K. Yoshizawa, R. Machida, Y. Mashimo, R. Dallai, M. Gottardo, T. Kleinteich, J. Michels, S.N. Gorb and R.G. Beutel (2014) Two separate intromittent organs in *Zorotypus caudelli* (Insecta, Zoraptera): A seemingly paradox coexistence of an extremely long and narrow tube and a large spermatophore. *Biological Journal of the Linnean Society*, 112: 40-54. (査読有)

⑳Wipfler, B., M. Bai, S. Schoville, R. Dallai, T. Uchifune, R. Machida, Y. Cui and R.G. Beutel (2014) Ice crawlers (Grylloblattodea) – The history of the investigation of a highly unusual group of Insects. *Journal of Insect Biodiversity*, 2 (2): 1-25. (査読有)

㉑Mashimo, Y., Y. Matsumura, R. Machida, R. Dallai, M. Gottardo, K. Yoshizawa, F. Friedrich, B. Wipfler and R.G. Beutel (2014) 100 years Zoraptera - a phantom in insect evolution and the history of its investigation. *Insect Systematics and Evolution*, 453 371-393. (査読有)

㉒Dallai, R., M. Gottardo, D. Mercati, R. Machida, Y. Mashimo, Y. Matsumura and R.G. Beutel (2014) Giant spermatozoa and a huge spermatheca: A case of coevolution of male and female reproductive organs in the ground louse *Zorotypus impolitus* (Insecta, Zoraptera). *Arthropod Structure and Development*, 43: 135-151. (査読有)

㉓Mashimo, Y., R.G. Beutel, R. Dallai, C.Y. Lee and R. Machida (2014) Embryonic development of Zoraptera with special reference to external morphology (Insecta). *Journal of Morphology*, 275: 295-312.

㉔Sasaki, G., K. Ishiwata, R. Machida, T. Miyata and Zh.-H. Su (2013) Molecular phylogenetic analyses support the monophyly of Hexapoda and suggest the paraphyly of Entognatha. *BMC Evolutionary Biology*, 13: 236. doi: 10.1186/1471-2148-13-236. (査読有)

㉕Mashimo, Y., Y. Kazunori, M.S. Engel, I.A. Ghani, R. Dallai, R.G. Beutel and R. Machida (2013) *Zorotypus* in Peninsular Malaysia

(Zoraptera: Zorotypidae), with the description of three new species. *Zootaxa*, 3717 (4): 498-514.

(査読有)

⑳Dallai, R., M. Gottardo, D. Mercati, R. Machida, Y. Mashimo, Y. Matsumura and R.G. Beutel (2013) Divergent mating patterns and a unique mode of external sperm transfer in Zoraptera: An enigmatic group of pterygote insects. *Naturwissenschaften*, 100 (6): 581-594.

(査読有)

㉑Matsumura, Y., R. Machida, B. Wipfler, R. G. Beutel and K. Yoshizawa (2013) Parallel evolution of novelties: Extremely long intromittent organs in the leaf beetle subfamily Criocerinae. *Evolution and Development*, 15: 305-315. (査読有)

㉒Schoville, S. D., T. Uchifune and R. Machida (2013) Colliding fragment islands transport independent lineages of endemic rock crawlers (Grylloblattodea: Grylloblattidae) in Japanese archipelago. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 66 (3): 915-927. (査読有)

[学会発表] (計 43 件)

Tomizuka, S., M. Fukui, K. Sekiya and R. Machida (2015) [Invited lecture] Early splitting of Hexapoda reviewed from the comparative embryology: a revised synthesis. VII Dresden Meeting on Insect Phylogeny, Dresden, Germany, September 25-27, 2015.

Fukui, M. and R. Machida (2015) [Invited lecture] Cephalic endoskeleton of *Baculentulus densus* (Imadaté) (Hexapoda: Protura: Acerentomidae): A preliminary embryological study. VII Dresden Meeting on Insect Phylogeny, Dresden, Germany, September 25-27, 2015.

Fujita, M. and R. Machida (2015) [Invited lecture] Embryonic development of *Eucorydia yasumatsui* Asahina (Insecta: Blattodea: Corydiidae). VII Dresden Meeting on Insect Phylogeny, Dresden, Germany, September 25-27, 2015.

Ware, J., A. Blanke, C. Greve, O. Niehuis, R. Machida, K. Kjer and B. Misof (2015) [Invited lecture] The phylogeny of Paleoptera = Recent progress in molecular and morphological

phylogenetics. VII Dresden Meeting on Insect Phylogeny, Dresden, Germany, September 25-27, 2015.

Tomizuka, S., M. Fukui, K. Sekiya and R. Machida (2014) Groundplans of entognath formation in three entognathan orders. 9th International Seminar on Apterygota, Goerlitz, Germany, Sep. 7-11, 2014.

Fukui, M., K. Sekiya, S. Tomizuka and R. Machida (2014) Early splitting of Hexapoda reviewed from comparative embryology. 9th International Seminar on Apterygota, Goerlitz, Germany, Sep. 7-11, 2014.

[その他]

ホームページ等

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

6. 研究組織

(1)研究代表者

町田 龍一郎 (MACHIDA, Ryuichiro)

筑波大学・生命環境系・教授

研究者番号: 50199725