

氏名(本籍)	せき 関	や 谷	かおる 薫	(東京都)
学位の種類	博士(理学)			
学位記番号	博甲第6109号			
学位授与年月日	平成24年3月23日			
学位授与の要件	学位規則第4条第1項該当			
審査研究科	生命環境科学研究科			
学位論文題目	<b>Embryological Studies on <i>Occasjapyx japonicus</i> (Enderlein) (Hexapoda: Diplura, Dicellurata)</b> (ヤマトハサミコムシ <i>Occasjapyx japonicus</i> (Enderlein) の発生学的研究(六脚類・コムシ目・ハサミコムシ亜目))			
主査	筑波大学教授	理学博士	町田 龍一郎	
副査	筑波大学教授	理学博士	沼田 治	
副査	筑波大学教授	理学博士	林 純一	
副査	筑波大学教授	博士(理学)	和田 洋	

### 論文の内容の要旨

ハサミコムシ亜目は、ナガコムシ亜目とともにコムシ目を構成する土壌昆虫である。コムシ目を含む六脚類(広義の昆虫類)の高次系統については、これまで『内顎類 [= 欠尾類 (= カマアシムシ目 + トビムシ目) + コムシ目] - 外顎類 (真正昆虫類) システム』が広く受け入れられてきた。しかしながら、近年、分子系統学はコムシ目とカマアシムシ目の近縁性を示唆し、欠尾類を棄却、古生物学、比較形態学、比較発生学は内顎類のステータスを疑問視するとともにコムシ目と外顎類との姉妹群関係を提出するなど、六脚類の高次系統について再検討の機運が高まっている。ここにあつて、本研究の材料であるコムシ目は、内顎類唯一の固有派生形質とされてきた内顎口をもつにもかかわらず、近年、外顎類との類縁が示唆されるなど、内顎類というグループの妥当性の検証や外顎類の起源、六脚類のグラウンドプランとその変遷の理解において非常に重要な分類群である。

このような系統学的議論において、厳密な形態形成の検討およびグラウンドプランの構築を可能とする比較発生学はもっとも有効な手段の一つである。しかしながら、コムシ目の発生学的知見はナガコムシ亜目に関する知見が代表しており、もう一つの亜目であるハサミコムシ亜目については断片的な研究があるにすぎない。真の意味でコムシ目を理解し、周辺分類群との比較から六脚類におけるグラウンドプランの変遷、すなわち系統進化を論じるためには、ハサミコムシ亜目の発生学的知見を充実させ、両亜目の比較発生学的検討を展開することにより、コムシ目のグラウンドプランを再構築することが不可欠である。

以上のような背景から、コムシ目のグラウンドプランの把握、内顎類の妥当性の検証、コムシ目の系統学的位置の検討、六脚類の系統進化の理解および高次系統の再構築を目指し、ハサミコムシ亜目の発生学的研究を行った。

本研究によりヤマトハサミコムシ(ハサミコムシ亜目)の詳細な胚発生過程が明らかとなった。

1. 卵は卵塊として落葉などの基物に産みつけられる。
2. 卵割の結果、円盤状の細胞塊が卵表面に形成される。細胞塊はやがて外胚葉と中胚葉に分化する。中胚

- 葉によって裏打ちされた領域は胚域であり、それ以外の領域は胚外域、すなわち漿膜である。
3. 分化した初期胚は中央がくびれた短小なダンベル型で、胚は体節の分化を伴いながら後方に伸長する。腹部体節は10節からなり、発生の過程でそれ以上の体節が形成されることはない。
  4. 体節形成期に漿膜は卵背側へ集中を開始し、胚頭部直後に一次背器を形成する。漿膜が退いた卵表は新たに胚縁から産生された二次胚膜、すなわち羊膜により占められる。
  5. 胚運動は、背側に反り返っていた胚が胸部と腹部の間から腹側に屈曲する、単純な姿勢転換である。
  6. ヤマトハサミコムシの内顎口形成は次のように特徴づけられる：1) 下唇付属肢の90度の回転（回外 supination）を伴う；2) 間挿体節、大顎体節、小顎体節、下唇体節の背板が口褶を形成し、下唇基節が口褶の形成に関与する；3) 左右の下唇亜基節が正中で融合して後基板を形成し、内顎口後方を覆う；4) コムシ目に特徴的な側基板は下唇基節の一部に由来する。

本研究から明らかになったヤマトハサミコムシの胚発生過程と、ナガコムシ類の胚発生についての先行研究を比較検討した。その結果、コムシ目を構成する2亜目、すなわちハサミコムシ亜目とナガコムシ亜目は、胚帯型を除いたすべての重要な発生形質において一致した特徴を示すことが明らかとなった。すなわち、コムシ目はその発生学的グラウンドプランとして下記の特徴をもつ：1) 初期卵における円盤状の細胞塊の形成と外胚葉細胞の卵表全体への拡張、2) 10節からなる腹部体節制、3) 羊膜の産生、4) 漿膜の集中による一次背器形成、5) i) 下唇の回転、ii) 間挿体節、大顎体節、小顎体節、下唇体節の背板および下唇基節からなる口褶、iii) 下唇亜基節起源の後基板に由来する内顎口後方域、iv) 下唇基節由来の側基板などで特徴づけられる内顎口形成。上記の1)、2)、4)、5)の特徴は、他の内顎類のみならず六脚類全体を見渡しても類例をみないものであり、十分にコムシ目の固有派生形質と理解できる。胚帯型に関しては、ナガコムシ亜目が長胚型であるのに対しハサミコムシ亜目は短胚型であることが明らかになった。どちらの亜目の特徴がコムシ目の原形であるかについては現時点で議論することはできないものの、コムシ目内に胚帯サイズと伸長のタイミングに関して大きなバリエーションがあることは興味深い。

ナガコムシ亜目の発生学的研究に基礎を置いて、Machida *et al.* (2002) は「胚と胚膜の機能分化の進化的変遷」の観点を発展させ、羊膜をコムシ目と外顎類の共有派生形質とし、両群の姉妹群関係を示唆した。今回、ハサミコムシ亜目でもナガコムシ亜目同様、羊膜が産生されることが明らかとなったことで、ナガコムシ亜目でコムシ目の発生学的知見を代表させて導かれた Machida *et al.* (2002) の系統学的議論は正しく検証されたことになる。

このように、本研究で強化されたコムシ目と外顎類の姉妹群関係の示唆は、内顎口を固有派生形質として定義された内顎類の崩壊を意味する。このため、内顎類3目の内顎口の比較検討を行った。その結果、カマアシムシ目とトビムシ目の内顎口は同様のプランで形成され両目の近縁性は支持されるものの、両目の内顎口形成と本研究で導かれたコムシ目の内顎口形成のグラウンドプランとは大きく異なることが明らかになった。すなわち、内顎類構成3目の共有派生形質として理解されてきた内顎口について、少なくともコムシ目とカマアシムシ目 and / or トビムシ目との間の相同性は必ずしも支持されない。したがって、内顎類の枠組みを超えた系統学的議論は可能である。本研究から、六脚類 = 欠尾類 (= カマアシムシ目 + トビムシ目) + (コムシ目 + 外顎類) との系統仮説が提出される。

## 審 査 の 結 果 の 要 旨

本論文において、関谷氏は六脚類コムシ目ハサミコムシ亜目の胚発生過程を詳細に記載、検討し、同亜目、同目の胚発生の特徴を明らかにした。得られた知見をもとに包括的な比較発生学的議論を展開し、六脚類のベーサルクレードの系統進化、グラウンドプランの再構築を試み、新たに説得力のある系統仮説を提出した。

コムシ目は六脚類の高次系統、グラウンドプランの論考の上で、極めて重要なグループであるが、ハサミコムシ亜目の発生学的知見の不足は、これらの系統学的議論の発展に大きな障害であった。関谷氏のハサミコムシ亜目に関する発生学的記載ならびに系統学的議論は極めて質の高いものであり、動物界最大群である六脚類の包括的理解に大いに資する労作である。

平成 24 年 2 月 1 日、学位論文審査委員会において、審査委員全員出席のもとに論文の審査及び最終試験を行ない、本論文について著者に説明を求め、関連事項について質疑応答を行なった。その結果、審査員全員によって合格と判定された。

よって、著者は博士（理学）の学位を受けるに十分な資格を有すると認める。