

氏名(本籍)	清水将太(長野県)
学位の種類	博士(理学)
学位記番号	博甲第6485号
学位授与年月日	平成25年3月25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	Comparative Embryology of Dermaptera (Insecta) (ハサミムシ目の比較発生学的研究(昆虫綱))

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	博士(理学)	和田洋
副査	筑波大学教授	理学博士	林純一

論文の内容の要旨

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るが、その98%にあたる新翅類は昆虫類の理解にとって大変重要なグループである。ハサミムシ目は、この新翅類〔多新翅類+(準新翅類+完全変態類)〕に属する多新翅類の一目である。ハサミムシ目他、全11目からなる多新翅類は、古生代に起きた新翅類の爆発的な初期進化に直接由来するグループであり、新翅類の起源や系統進化の議論にとって極めて重要である。しかしながら、分岐が極めて深い多新翅類の目間の系統学的理解は極めて困難でコンセンサスは得られず、20以上の系統仮説が存在する。このような多数提出されている多新翅類の系統仮説において、ハサミムシ目は特に系統学的処遇が定まっていないグループである。さらに、ハサミムシ目は、「長胚型である胚帯型」、「表成型である胚定位様式」との比較発生学的特徴を共有する点で、完全変態類との類縁も指摘される(Heymons, 1895; 布施・安藤, 1983)。したがって、ハサミムシ目は、多新翅類に留まらず、新翅類全体の系統進化、グラウンドプランの議論において、鍵となるグループである。

比較発生学は、1) 形態形成過程や、2) 胚発生期間のみにみられる特徴を検討し、3) 各群のグラウンドプランに関わるであろう重要な特徴を比較できる点で、系統進化の議論、各群の本質的理解において極めて有効な手段である。しかしながら、ハサミムシ目の発生学的知見は、派生的なクギヌキハサミムシ科のHeymons (1895) とマルムネハサミムシ科についての布施・安藤 (1983) の断片的かつ不十分な研究のみである。このような背景から、全科を網羅したハサミムシ目の比較発生学的研究は極めて重要である。本研究は、ハサミムシ目全9科中、アフリカのアリ塚のみに生息する特異なKarschiellidaeを除く8科について、繁殖関連行動、後胚発生を含めた、発生学的検討を行ったものである。

8科の比較発生学的検討から、ハサミムシ目は、1) 一对の側板の融合による胚形成、2) 「半長胚型」の胚帯型、3) 卵表層での胚伸長、4) 「陥没型」の胚定位様式、5) 胚軸の逆転を伴う大規模な姿勢転換、6) 卵前極に環状に配列する卵門、7) 丘状の卵歯の存在を共有することが明らかとなり、これらはハサミムシ目の発生学的グラウンドプランと理解される。

ここで特筆すべきは、ハサミムシ目に関して先行研究で提出された、1) 胚は「長胚型」であり、2) 「表成型」の胚定位様式を示すとの理解を、多新翅類に広く観察される「半長胚型」および「陥没型」と修正し

た点である。これにより、胚帯型および胚定位様式の「類似」から導かれたハサミムシ目の完全変態類への系統的関連づけは根拠を失う。一方、蓄積されてきた多新翅類の発生学的研究の比較から、「一对の側板の融合による胚形成」および「卵表層での胚伸長」の2点は多新翅類の固有派生形質と理解すべきであることを明らかにした。これにより、当該特徴を示すハサミムシ目は、従来どおり多新翅類と理解される。そこで、ハサミムシ目が多新翅類の一員であるとの観点から他の多新翅類とを比較発生学的に比較した。しかしながら、ハサミムシ目は他の多新翅類10目と発生学的特徴をモザイク状に共有し、ハサミムシ目と類縁を示す多新翅類を特定することはできなかった。

一方、1) 卵の粘性の有無、2) 胚帯の伸長率、3) 胚の最大長（卵周に対する最大長比）、4) 幼虫の齢数の4形質においては科間の差異が明確であり、それぞれにおいて形質傾斜を考察することができた。また、他の2形質からも科間の類縁を理解する上で重要な情報が得られた。そして、これらの4形質での形質傾斜の理解が整合的であるように系統構築を試みると、いかなる収斂の仮定も不要である一つの系統関係「ドウボソハサミムシ科 + [(*Parapsalis* 属以外のムナボソハサミムシ科 + Apachyidae 科) + [*Parapsalis* 属 + (オオハサミムシ科 + マルムネハサミムシ科) + (クギヌキハサミムシ科 + クロハサミムシ科 + テブクロハサミムシ科)]]」が導かれる。5) 卵菌に認められた4タイプ、ならびに6) 保育行動もこの系統関係に整合的にマッピングされる。比較発生学的に導かれたハサミムシ目内の系統学的理解は、最近提出されている分岐分類学、分子系統解析、全証拠解析などによる系統仮説 (e.g., Haas & Klass, 2003; Kamimura, 2004; Jarvis *et al.*, 2005) とともに基本的に一致しており、上記の形質理解の正当性は強化される。

上述のようにハサミムシ目の発生学的グラウンドプラン、および科レベルでの変容プランが明らかにされ、また、ハサミムシ目内の系統関係を比較発生学の観点から再構築することができた。しかしながら、ハサミムシ目の類縁に関しては、多新翅類の一員であるということ以上の言及はできなかった。多新翅類の包括的な系統学的理解には、ハサミムシ目に関する本研究と同様の精度をもった比較発生学的研究が他の多新翅類においてもなされる必要がある。

審査の結果の要旨

本論文は、全9科中8科を対象にしたハサミムシ目の比較発生学的研究である。目内のほぼすべての科を網羅した検討は昆虫比較発生学でほかに例を見ないものであり、目内の形質傾斜の把握、それに基づいたハサミムシ目の発生学的グラウンドプラン、変容プランの構築、系統学的議論は非常に説得力がある。ハサミムシ目は多新翅類、新翅類の理解において極めて重要なグループであるが、それゆえに、本論文による説得力のある議論は、昆虫系統学、昆虫比較発生・形態学の今後の発展に多に資する労作である。また同時に、本論文はグループ内の主要系統群を網羅したグループの理解の重要性を明示し、当該分野の研究のあるべき方向を示している。

平成25年2月12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った。その結果、審査委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ものと認める。