



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	Evolutionary process of thoracic jumping ability in Hemiptera [an abstract of dissertation and a summary of dissertation review]
Author(s)	小川, 直記
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(農学)
Dissertation Number	甲第13599号
Issue Date	2019-03-25
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/74309
Rights(URL)	https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/
Type	doctoral thesis
File Information	Naoki_Ogawa_abstract.pdf, 論文内容の要旨



学位論文内容の要旨

博士の専攻分野の名称： 博士（農学）

氏名 小川 直記

Evolutionary process of thoracic jumping ability in Hemiptera (半翅目昆虫における胸部内跳躍機能の進化プロセス)

昆虫が全真核生物の 4 分の 3 に達するほどの圧倒的な種多様性を実現した要因は、現在まで生物学全体の興味の対象であり続けてきた。一般的に、適応的な新奇形質の獲得は、生物の適応放散を駆動する大きな原動力と考えられている。昆虫にみられる最も顕著な新規形質である翅の獲得は、効率の良い移動を可能とただけでなく、虫体の保護などを可能にし、適応放散を支えた大きな要因として、広く認識されている。

翅はその誕生以降、飛翔機能の向上や、二次的な新機能の獲得などを経て、多様化を続けてきた。ところが、翅を備える胸部は多くの場合、歩行筋と飛翔筋にその大部分を占有されており変異に乏しい。胸部の多様性の欠如は、多様化した昆虫の頭部や腹部（交尾器）と比較しても顕著である。しかし、なぜ胸部だけが機能的な多様性に乏しいのかという視点は看過されてきた。この疑問に答えるには、胸部機能が多様化している昆虫を材料に、多様化前後の形質変化を検討し、胸部の多様化を妨げている制約が何かを明らかにする必要がある。そこで本学位論文では、極めて例外的に胸部構造が多様化している半翅目の胸部内機能、とりわけ跳躍機能に注目した。

半翅目は、昆虫有数の巨大分類群で、不完全変態群では最大の種多様性を誇る。半翅目の最大の特徴として、発達した飛翔筋を持ちながら、4 亜目全てが跳躍などの新奇機能を胸部内に持つ点が挙げられる。このような半翅目の胸部に見られる特殊化は、昆虫胸部の機能的な多様化を抑える要因と、多様性をもたらす要因の両方を検証できる素晴らしいモデルである。このような特徴を持つ半翅目を用い、新奇機能の獲得前後の形質を比較してその差分を検討することで、胸部に存在する制約と、その制約を打ち消す新奇形質を明らかにできるだろう。

第一章では、強力な跳躍機能を持つ頸吻亜目（Auchenorrhyncha）を対象として形態学的研究を行った。従来、半翅目の代表的な胸部内機能である跳躍については、半翅目の共通祖先で獲得されたとする説と、独立に各グループが獲得したとする説の対立する 2 仮説が提示されていた。しかしいずれの仮説も、跳躍に関わる形質の詳細な解析に基づく検証はなされていない。そこで、上記対立仮説の検証を目的として、頸吻亜目を構成するセミ型下目・ハゴロモ型下目において、跳躍機能を持つ群・持たない群それぞれの内部構造を広範に精査し

た。その結果、セミ型下目およびハゴロモ型下目では、いずれも構造的に類似した跳躍機能を持つものの、異なる脚制御筋が跳躍筋に変化していることが確認された。このことから、胸部内跳躍機能は頸吻亜目の祖先形質ではなく、二つの下目で独立に獲得されたことが示された。また、脚の筋肉相だけでなく、飛翔筋の縮小状態や内骨格の構造もこの結果を支持した。このことは、頸吻亜目以外の 3 亜目においても独自に胸部内跳躍機能が獲得された可能性を示唆している。

第二章では、半翅目の共通祖先の胸部の祖先形質状態を推測するべく、原始的な形質状態を最も残している腹吻亜目（*Sternorrhyncha*）を対象とした研究を行った。本亜目に属する全 4 上科のうち、コナジラミおよびキジラミで跳躍行動が知られるが、跳躍に関わる形質の情報は断片的で、その進化系列は未解明であった。そこで、亜目内全てを対象として、形態観察と生態情報の精査を行い、祖先形質を最尤復元した。その結果、腹吻亜目の祖先は跳躍機能を持たず、跳躍を行う 2 上科でそれぞれ独立に跳躍機能が進化したことが示唆された。以上から、頸吻亜目同様、腹吻亜目の共通祖先も跳躍機能を持たず、祖先状態に近い筋肉相を保持しており、跳躍機能は腹吻亜目内で 2 回独立に進化していたと結論付けられた。

以上、第一章・第二章の結果から、半翅目の祖先は、他の跳躍を行わない昆虫と同様の胸部構造を持っていたにもかかわらず、既存の飛翔や歩行の機能を保ちながら、新奇な跳躍機能の獲得などの改変が繰り返し起こっていることが示された。また、いずれの場合においても飛翔筋の縮小や消失が跳躍機能の獲得とともに観察されたことから、半翅目には、飛翔機能を司るために必要とされる筋肉の容積的な制約を打ち消し、後胸に新しい機能を収納する余地を創出する要因が存在すると考えられた。これを実現する具体的な要因として、中胸への飛翔機能の集約が可能性の一つとして想定された。

そこで第三章では、中胸への飛翔機能の集約を実現した要因として、翅構造、とりわけ前後翅の連結構造に注目して形態学的研究を行った。翅連結構造は、飛翔中に 4 枚の翅を機械的に結合し、2 枚の翅として振る舞わせる構造である。この構造は、半翅目を含む準新翅類に幅広く知られているが、その詳細な進化史については十分に検討されていなかった。そこで本章では、半翅目における翅連結構造の起源を検討するため、半翅目の外群となる咀顎目（チャタテムシ類）の翅連結構造の形態を検討した。その結果、咀顎目は半翅目とは独立に翅連結構造を獲得していたことが明らかになった。同じく半翅目の外群である総翅目（アザミウマ類）や、半翅目各群の既知の形態情報を総合すると、半翅目を含む準新翅類では、それぞれの目に分化してから独立に連結構造が獲得されたことが示唆された。さらに、チャタテムシ・アザミウマではそれぞれの祖先

でただ一回連結構造が獲得されていたのに対し、半翅目では腹吻亜目、頸吻亜目、そして異翅亜目+鞘吻亜目のそれぞれで構造の違いが認められ、連結構造が独立に複数回進化していたことが示唆された。また、多くの場合において、跳躍機能に先立って翅連結構造が進化していたことが示唆されたことから、跳躍機能と翅連結構造の進化には関連性があると考えられた。しかし、跳躍機能を持ちながら翅連結構造を欠くコナジラミのような例もあることから、翅連結構造の獲得は後胸の改変を実現した唯一の要因とまでは言えず、他の形質の関与が暗示された。

以上から半翅目では、他の昆虫には見られない、著しい後胸機能の改変が少なくとも4回、独立に進化したことが確認された。また、同時に後胸内の飛翔筋が縮小または消失していたことから、一般的な昆虫において胸部の機能的多様化を妨げているのは飛翔筋がもたらす胸郭の容積的な制約であることも示唆された。しかし、その一方で、その制約を解消する要因については、まだその全容を解明するに至っていない。今後は、まず胸部内跳躍機能および翅連結構造について、半翅目全体に広げた網羅的な形態精査と進化史の解明が急務である。また、跳躍機能と翅連結構造の両者の因果関係を適切な統計手法を用いて検討するとともに、遠縁の分類群も含めた形態解析を通じ、翅連結構造以外の要因の探索を行うことも必要である。