

ハサミムシ目の比較発生学（昆虫綱）

清水 将太・町田 龍一郎

Shota SHIMIZU^{1,2)} and Ryuichiro MACHIDA²⁾: Comparative embryology of Dermaptera (Insecta)*

¹⁾ Senior High School at Otsuka, University of Tsukuba, 1–9–1 Otsuka, Bunkyo-ku, Tokyo 112–0012, Japan

²⁾ Sugadaira Research Station, Mountain Science Center, University of Tsukuba, Sugadaira Kogen, 1278–294, Ueda, Nagano 386–2204, Japan

E-mail: nkm.s.shimizu@gmail.com (SS); machida@sugadaira.tsukuba.ac.jp (RM)

https://doi.org/10.60372/paesj.55.0_33

ハサミムシ目（革翅目）Dermaptera は、その下に後翅をコンパクトに収める革質化した前翅、二対の陰茎、ハサミ状になった尾毛などで特徴づけられる、約2,000種からなる不完全変態類である。ハサミムシ目は、多栄養室型である卵巣（Bünning 1994）や雌性外部生殖系（Klass 2003, 2009）などの特徴から、真変態類 Eumetabola（無尾角類 Acercaria + 完全変態類 Holometabola）あるいは完全変態類との類縁が示唆されることもあったが、多新翅類のステータスが大規模分子系統解析（Misof et al. 2014; Wipfler et al. 2019）で強く支持されると、従来の多新翅類に属すとの見解が一般的となった。そして、ハサミムシ目とジュズヒゲムシ目（絶翅目）Zoraptera の姉妹群関係が示唆され、両目からなる Haplocercaria（Terry and Whiting 2005）は多新翅類の最基部系統とされる。

以前は、ハサミムシ目には 9 科からなるハサミムシ亜目 Forficulina、それぞれ 1 科からなる、コウモリやネズミに外部寄生するヤドリハサミムシ亜目 Arixeniina とハサミムシモドキ亜目 Hemimerina の三亜目が認められていたが、多くの証拠から後者二亜目はハサミムシ亜目に内包されることが確かになった。そして、ハサミムシ目は「原始ハサミムシ類 Protodermaptera（＝カルシュハサミムシ科 Karschiellidae + ドウボソハサミムシ科 Diplatyidae + ムナボソハサミムシ科 Pygidicranidae） + 高等ハサミムシ科 Epidermaptera [= センヌキハサミムシ科 Apachyidae + マルムネハサミムシ科 Anisolabididae + オオハサミムシ科 Labiduridae + 真ハサミムシ類 Eudermaptera（＝クギヌキハサミムシ科 Forficulidae + カザリハサミムシ科 Spongiphoridae + テブクロハサミムシ科 Chelisochidae + ヤドリハサミムシ科 Arixeniidae + ハサミムシモドキ科 Hemimeridae）]」との体系で理解されてきた。しかしながら、最近、さらに分子データを追加した大規模分子系統解析が行われ（Wipfler et al.

2020）、真ハサミムシ類の単系統性はさらに確実にになったものの、センヌキハサミムシ科が本目の最原始系統群であり、従来強く支持されていた高等ハサミムシ類は側系統群であることが示された。

ハサミムシ目については、いくつかの発生学的研究が行われている：例えば、Heymons（1895）、Strindberg（1915）、Chauvin et al.（1991）によるクギヌキハサミムシ科、Bhatnagar and Singh（1965）、Singh（1967）によるオオハサミムシ科、Fuse and Ando（1983）、Ando and Machida（1987）によるマルムネハサミムシ科、Hagan（1951）によるヤドリハサミムシ科、Heymons（1912）によるハサミムシモドキ科に関してのものである。いずれの研究も高等ハサミムシ類に関してのもであり、さらに全発生過程を詳細に検討している研究は Heymons（1895）のみである。このようは背景から、ハサミムシ目のより深い発生学的理解を目指し、アフリカのシロアリ塚のみに生活し材料確保が極めて困難なカルシュハサミムシ科、外部寄生性のヤドリハサミムシ科とハサミムシモドキ科を除く 8 科 13 種についての発生学的研究を行った。

まず、多新翅類の固有派生形質とされる胚形成様式（1 対の高密度細胞領域の融合による胚形成）および胚伸長様式（羊漿膜褶完成後の卵表に沿っての胚伸張）（Mashimo et al. 2014）の両者をハサミムシ目は示すことが明らかになり、ハサミムシ目が多新翅類の一員であることは発生学的にも強く支持された。次に、多新翅類内でのハサミムシ目の類縁を検討するために先行研究との比較も行い、ハサミムシ目の発生学的グラウンドプランとして以下の特徴をあげることができた：1）卵前極に環状配列する卵門、2）厚い周縁細胞質、3）多新翅類型胚形成、4）多新翅類型胚伸長、5）半長胚型胚帯、6）胚軸逆転型胚運動、7）側脚の欠如、8）1 節からなる尾毛、9）前頭にある胚クチャラ由来の卵歯。これらの特徴を検討す

* Abstract of paper read at the 59th Annual Meeting of the Arthropodan Embryological Society of Japan, June 30–July 1, 2023, Urabandai, Fukushima, Japan.

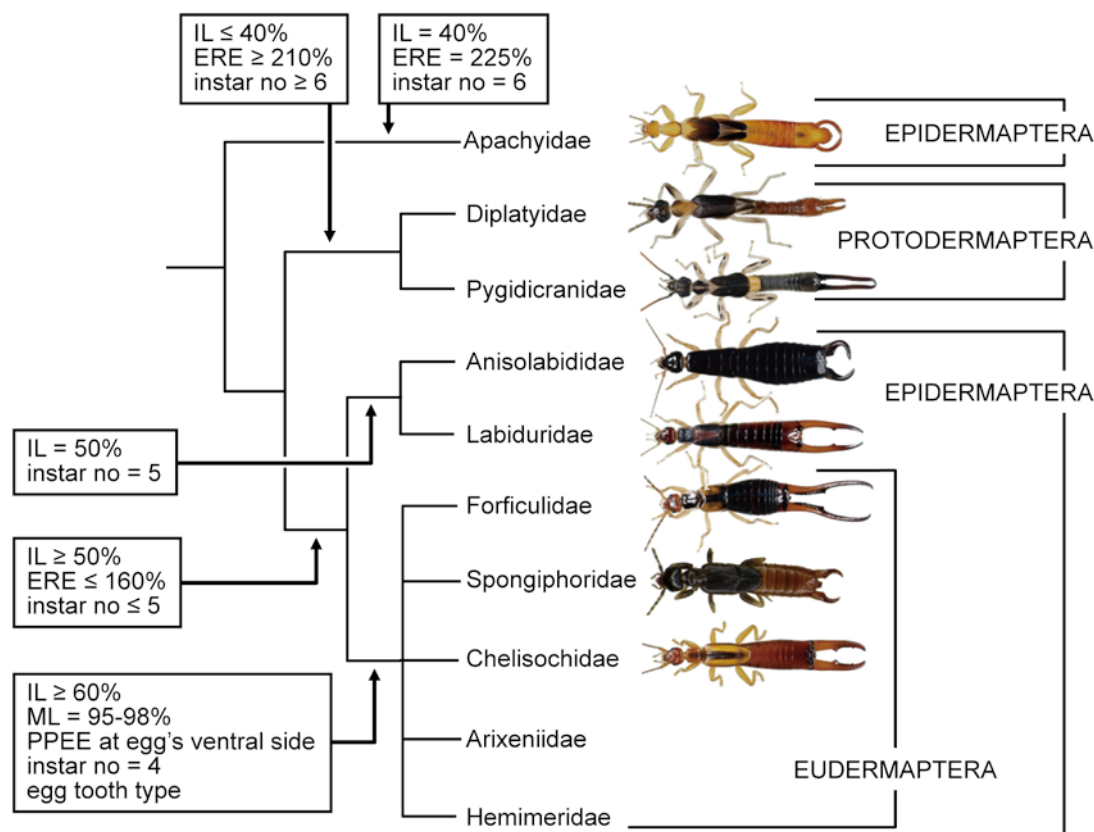


Fig. 1 Dermapteran phylogeny inferred from the latest phylogenomic study by Wipfler et al. (2020), on which the dermapterans examined in the present study are given: *Paralabella* is placed in the position of *Labia* belonging to the same subfamily Labiinae. Significant embryological features characterizing Eudermaptera, Protodermaptera, and others are shown. See the text. ERE: embryonic elongation ratio in the anatrepsis period (ML/IL), IL: length of embryonic primordium relative to the egg's longitudinal circumference, ML: maximum embryonic length in the anatrepsis period relative to the egg's longitudinal circumference, PPEE: position of the posterior end of the embryo when having attained its maximum length in the anatrepsis period.

ると、多くのものは多新翅類のグラウンドプランあるいは固有派生形質（1、3－6、9）、それ以外の二つはハサミムシ目の固有派生形質（2、7）と考えられ、ハサミムシ目の類縁を議論することはできない。唯一、「1節からなる尾毛」（8）はジュズヒゲムシ目との共有派生形質と理解できる可能性はあるが、類縁を議論するには不十分である。ハサミムシ目のさらなる発生学的知見の蓄積が望まれる。

ハサミムシ各科の発生形質を比較すると、胚の長さ、位置に関して、グループ間で興味深い違いのあることが分った。すなわち、1）原始ハサミムシ類で短く、高等ハサミムシ類で長い胚原基長、2）真ハサミムシ類の極めて大きいアナトレプシス期胚の最大長（卵周の95－98%）、3）原始ハサミムシ類で210%以上、高等ハサミムシ類で160%以下のアナトレプシス期の胚伸長率、4）真ハサミムシ類でのアナトレプシス期最長胚尾端の卵腹面への定位、などである。この他の発生形質においても、類縁を考察する上で興味深い結果が見出された。例えば、幼虫の齢数は原始ハサミムシ類で大きい一方、高等ハサミムシ類では小さく、さらに真ハサミムシ類は最小の4である。また、真ハサミムシ類は中央に尖った突起のある特徴的な卵歯をもつ。これらの比較から、真ハサミムシ類の各科は多くの特徴を共有し、従来の研究や最新の

分子系統解析が示唆するように、非常にまとまったグループであると判断される。一方、胚伸長率に注目すると、原始ハサミムシ類に比べ明らかに小さい値を示す高等ハサミムシ類のなかにあつて、センヌキハサミムシ科が原始ハサミムシ類と同様の数値を示していることは特筆すべきである。さらに、センヌキハサミムシ科の胚原基長は原始ハサミムシ類のそれと同等に短く、幼虫の齢数も原始ハサミムシ類のそれと同様に多い。最新の分子系統解析はセンヌキハサミムシ科をハサミムシ目の最基部に位置づけ、高等ハサミムシ類の側系統性を示唆したが、この見解を今回の比較発生学的検討はよく支持している。

さらにハサミムシ目の比較発生学を進めていくが、そこで最重要なのはカルシュハサミムシ科である。そして、明らかに多系統群と考えられているムナボソハサミムシ科については、より多くの属を検討すべきである。また、同様に多系統性が指摘されているドウボソハサミムシ科、オオハサミムシ科、カザリハサミムシ科も慎重な検討が望まれる。

引用文献

Ando H, R Machida (1987) Relationship between Notoptera and Dermaptera, from the embryological standpoint.

- In H Ando, Cz Jura (eds.), Recent Advances in Insect Embryology in Japan and Poland, pp. 151–157. Arthropodan Embryological Society of Japan, Nagano. (KK ISEBU, Tsukuba).
- Bhatnagar RDS, JP Singh (1965) Studies on the embryonic development of the earwig *Labidura riparia* (Pallas) (Labiduridae: Dermaptera). Research Bulletin of the Panjab University, **16**, 19–30.
- Büning J (1994) The Insect Ovary: Ultrastructure, Previtellogenic Growth and Evolution. Chapman & Hall, London.
- Chauvin G, C Hamon, M Vancassel, G Vannier (1991) The eggs of *Forficula auricularia* L. (Dermaptera, Forficulidae): Ultrastructure and resistance to low and high temperatures. Canadian Journal of Zoology, **69**, 2873–2878.
- Fuse Y, H Ando (1983) Embryonic development of earwig, *Anisolabis maritima* (Dermaptera) by external observation. New Entomologist, **32**, 9–16. (in Japanese with English synopsis).
- Hagan HR (1951) Embryology of the Viviparous Insects. Ronald Press, New York.
- Heymons R (1895) Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung. Gustav Fischer, Jena.
- Heymons R (1912) Über den Genitalapparat und die Entwicklung von *Hemimerus talpoides* Walker. Zoologische Jahrbücher Supplement, **15**, 141–184, pls 7–11.
- Klass KD (2003) The female genitalic region in basal earwigs (Insecta: Dermaptera: Pygidicranidae s.l.). Entomologische Abhandlungen, **61**, 173–225.
- Klass KD (2009) A critical review of current data and hypotheses on hexapod phylogeny. Proceedings of the Arthropodan Embryological Society of Japan, **43**, 3–22.
- Mashimo Y, RG Beutel, R Dallai, CY Lee, R Machida (2014) Embryonic development of Zoraptera with special reference to external morphology, and its phylogenetic implications (Insecta). Journal of Morphology, **275**, 295–312.
- Misof B, S Liu, K Meusemann, RS Peters, A Donath, C Mayer, PB Frandsen, J Ware, T Flouri, RG Beutel, O Niehuis, M Petersen, F Izquierdo-Carrasco, T Wappler, J Rust, AJ Aberer, U Aspöck, H Aspöck, D Bartel, A Blanke, S Berger, A Böhm, TR Buckley, B Calcott, J Chen, F Friedrich, M Fukui, M Fujita, C Greve, P Grobe, S Gu, Y Huang, LS Jermin, AY Kawahara, L Krogmann, M Kubiak, R Lanfear, H Letsch, Y Li, Z Li, J Li, H Lu, R Machida, Y Mashimo, P Kapli, DD McKenna, G Meng, Y Nakagaki, JL Navarrete-Heredia, M Ott, Y Ou, G Pass, L Podsiadlowski, H Pohl, BM von Reumont, K Schütte, K Sekiya, S Shimizu, A Slipinski, A Stamatakis, W Song, X Su, NU Szucsich, M Tan, X Tan, M Tang, J Tang, G Timelthaler, S Tomizuka, M Trautwein, X Tong, T Uchifune, MG Walz, BM Wiegmann, J Wilbrandt, B Wipfler, TKF Wong, Q Wu, G Wu, Y Xie, S Yang, Q Yang, DK Yeates, K Yoshizawa, Q Zhang, R Zhang, W Zhang, Y Zhang, J Zhao, C Zhou, L Zhou, T Ziesmann, S Zou, Y Li, X Xu, Y Zhang, H Yang, J Wang, J Wang, K Kjer, X Zhou (2014) Phylogenomics resolves timing and pattern of insect evolution. Science, **346**, 763–767.
- Singh JP (1967) Early embryonic development of gonads in *Labidura riparia* Pallas (Labiduridae, Dermaptera). Agra University Journal of Research, **16**, 67–76.
- Strindberg H (1915) Embryologisches über *Forficula auricularia* L. Zoologischer Anzeiger, **45**, 624–631.
- Terry MD, MF Whiting (2005) Mantophasmatodea and phylogeny of the lower neopterous insects. Cladistics, **21**, 240–257.
- Wipfler B, H Letsch, PB Frandsen, P Kapli, C Mayer, D Bartel, TR Buckley, A Donath, JS Edgerly-Rooks, M Fujita, S Liu, R Machida, Y Mashimo, B Misof, O Niehuis, RS Peters, M Petersen, L Podsiadlowski, K Schütte, S Shimizu, T Uchifune, J Wilbrandt, E Yan, X Zhou, S Simon (2019) Evolutionary history of Polyneoptera and its implications for our understanding of early winged insects. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, **116**, 3024–3029.
- Wipfler B, W Koehler, P Frandsen, A Donath, S Liu, R Machida, B Misof, R Peters, S Shimizu, X Zhou, S Simon (2020) Phylogenomics changes our understanding about earwig evolution. Systematic Entomology, **45**, 516–526.