

## [第3回日本節足動物発生学会奨励賞「安藤裕賞」受賞講演]

### カワゲラ目および原始的昆虫類の比較発生学的研究

武藤 将道

Shodo MTOW: Comparative embryological studies of Plecoptera and primitive insects\*

Department of Agrobiological Resources, Faculty of Agriculture, Meijo University, Shiogamaguchi 1–501, Nagoya, Aichi 468–8502, Japan

E-mail: mtow@meijo-u.ac.jp

[https://doi.org/10.60372/paesj.56.0\\_49](https://doi.org/10.60372/paesj.56.0_49)

昆虫類は地球上で最大の繁栄を遂げた動物群である。彼らの系統進化や高次系統に関する議論を進展させるうえで、比較発生学は非常に有効な手法である。演者はこれまでに以下の3課題の研究に取り組んできた。

#### カワゲラ目の比較発生学的研究

カワゲラ目は幼虫が水生の不完全変態昆虫類であり、おもに北半球に生息するキタカワゲラ亜目（12科）および南半球にのみ生息するミナミカワゲラ亜目（4科）の2亜目に大別される。本目の系統学的理解については、これまでに20を超える仮説が提出されており、合意には程遠い状況にあった。また、これまでのカワゲラ目の発生学的知見はキタカワゲラ亜目の特定の種群に偏り断片的であった。そこで、キタカワゲラ亜目9科（完舌類5科：トワダカワゲラ科、シタカワゲラ科、ホソカワゲラ科、クロカワゲラ科、オナシカワゲラ科；同舌類4科：ヒロムネカワゲラ科、カワゲラ科、ミドリカワゲラ科、アミメカワゲラ科）およびミナミカワゲラ亜目3科（Eustheniidae、Austroperlidae、Gripopterygidae）の2亜目12科を材料として、蛍光実体顕微鏡、走査型電子顕微鏡（SEM）を用いた外部形態の観察や、準薄連続樹脂切片の組織学的観察、透過型電子顕微鏡（TEM）での超薄連続切片の微細構造学的観察による広範な比較検討を行ってきた（Mtow and Machida 2018a, b, 2019, 2021; Mtow et al. 2021）。

ミナミカワゲラ亜目3科の卵構造について、SEMによる外部形態観察およびTEMによる卵膜の微細構造観察を行い、得られたデータをキタカワゲラ亜目の卵に関する先行研究と慎重に比較検討した。その結果、3科すべてにおいて卵門が環状に配列することが明らかとなっ

た。これはカワゲラ目のグラウンドプランを示すと考えられる。また、Austroperlidae の卵殻は薄く硬化していないことが明らかとなった。完舌類も同様の卵殻をもつことをふまえると、「薄く硬化していない卵殻」はカワゲラ目の卵のグラウンドプランと理解されよう。さらに、Eustheniidae および Gripopterygidae はともに厚く硬化した卵殻をもつことが明らかとなったが、両群および同舌類の卵殻には微細構造学的な差異が認められることから、「厚く硬化した卵殻」はそれぞれの分類群で独自に獲得された可能性が高い（Mtow et al. 2021）。

キタカワゲラ亜目9科の胚発生過程を比較検討し、本亜目では、胚が卵表層で伸長することが明らかとなった。「卵表層における胚伸長」は多新翅類における発生学的な固有派生形質の一つであり、カワゲラ目の多新翅類への所属を強く示唆する。また、キタカワゲラ亜目の胚運動には、胚軸が逆転する「逆転型」、頭部の位置が不变の「非逆転型」、胚が横転する「横転型」の3型の存在が明らかとなり、胚運動型にもとづき、キタカワゲラ亜目内の類縁関係を議論した（Mtow and Machida 2018a）。さらに、カワゲラ目で胚下に形成される特殊構造、すなわち肥厚漿膜細胞および肥厚漿膜クチクラの形成過程を詳細に記載し、これらの構造がキタカワゲラ亜目の発生学的なグラウンドプランと理解できることが示された（Mtow and Machida 2018b, 2019, 2021）。

#### 昆虫類の中腸上皮形成：シミ目の中腸上皮形成の再検討

昆虫類の中腸（中腸上皮）は、原始的な「無翅昆虫類」では卵黄細胞により形成されるが、新翅類では前腸と後腸の伸長により形成され、有翅昆虫類の原始系統群である旧翅類では「無翅昆虫類」と新翅類の折衷型の中腸上

\* Abstract of the lecture presented by the laureate of The 3rd Ando Hiroshi Award, the Arthropodan Embryological Society of Japan, in the 60th Annual Meeting of the Arthropodan Embryological Society of Japan, May 17–18, 2024, Sugadaira, Nagano, Japan.

皮が形成されることが知られている。このことより、昆虫類の中腸上皮形成の進化に関して、1) 「無翅昆虫類」の「卵黄細胞由来型」中腸上皮から、2) 旧翅類の「折衷型」中腸上皮を経て、3) 新翅類の「前腸・後腸由来型」中腸上皮に至る、との向上進化的変遷が導かれる。しかし、有翅昆虫類の姉妹群であるシミ目の中腸上皮形成に関しては、1) 他の「無翅昆虫類」と同様に卵黄細胞のみに由来する「卵黄細胞由来型」である、2) 旧翅類と同様に「折衷型」で形成される、との二つの異なる見解が提出されており、コンセンサスが得られていない。また、本目の中腸上皮形成に関する先行研究では、前腸および後腸が中腸上皮形成に関与しているかを判断するうえで不可欠である、中腸前方および後方における発生学的情報が明確には提示されていない。そこで、シミ目の中腸上皮形成に関する議論の決着を目指し、マダラシミ *Thermobia domestica* を材料とした、中腸上皮形成過程の詳細な組織学的・微細構造学的再検討を行った。

その結果、マダラシミの中腸上皮形成において、前腸および後腸の端部の関与は認められず、中腸はもっぱら卵黄細胞に由来することが明らかとなった。これにより、1) シミ目を含めた「無翅昆虫類」のすべてにおいて中腸上皮は「卵黄細胞由来型」であり、2) 前腸・後腸端部の中腸上皮への分化能は有翅昆虫類ではじめて獲得された、との昆虫類の中腸上皮形成に関する進化シナリオが再構築された (Mtow et al. 2023)。

#### ヤマトイシノミモドキ亜科の配偶行動

イシノミ科ヤマトイシノミモドキ亜科は日本およびロシア沿海州の岩礁のみに棲息するイシノミ類である (Mtow and Machida 2024)。オスが特殊化した第9腹節基節板（基節板IX）、腹刺（腹刺IX）、および陰茎をもつことから、配偶行動の際にこれらの特殊化した構造を用いてメスの産卵管を把握する可能性が推測されていたものの、本亜科の配偶行動の実際は観察されてこなかった。演者は、北海道に生息するコジマイシノミ *Petrobiellus akkesiensis* の配偶行動を観察する機会が得られたことから、その詳細な検討を実施した。

コジマイシノミの配偶行動は、以下のようにまとめられる。1) まず、オスが小顎鬚および前肢を用いてメス胸部を把握、2) その後、オスは陰茎の先端部、左右の腹刺IXの3点で産卵管基部を保持、3) そして、産卵管を把握している陰茎先端部から現れた精包が産卵管上に置かれるが、4) その精包から溢れ出た精子が産卵管の4片の陰具片の間から産卵管内腔に流れ込むことで移精が完了する。

コジマイシノミの配偶行動の詳細な観察により、ヤマトイシノミモドキ亜科の配偶が、オスの陰茎および腹刺IXを用いたメスの産卵管の保持により行われることが確認された。このような生殖域の結合をともなう配偶行動は他のイシノミ目では知られておらず、本目の新たな配偶様式とみなせる。ここで、欧米の岩礁に生息する *Petrobius* 属（イシノミ科ヤマトイシノミ亜科）が、ヤマトイシノミモドキ亜科のように、オスがメス産卵管上に直接精包を置くことで移精がなされているとの事実は

興味深い。両群の類似した配偶行動様式は、素早い精包の受渡しが必要な岩礁という特異な環境下で獲得されたものなのかもしれない (武藤ら 2024; Mtow and Machida 2025)。

上記の研究の遂行に当たり、筑波大学町田龍一郎博士、福島大学塘忠顯博士、共同研究者、筑波大学昆虫比較発生学研究室および福島大学生物圈環境解析研究室の方々、日本節足動物発生学会会員をはじめとする多くの皆様から多大なご協力をいただきました。また、本研究はJSPS科研費 (JP18J10360, JP20J00039) および日本科学協会笹川科学研究助成 (28-515) の助成をうけました。

#### 引用文献

- Mtow S, R Machida (2018a) Egg structure and embryonic development of arctoperlarian stoneflies: A comparative embryological study (Plecoptera). Arthropod Systematics & Phylogeny, **76**, 65–86.
- Mtow S, R Machida (2018b) Development and ultrastructure of the thickened serosa and serosal cuticle formed beneath the embryo in the stonefly *Scopura montana* Maruyama, 1987 (Insecta, Plecoptera, Scopuridae). Arthropod Structure & Development, **47**, 643–654.
- Mtow S, R Machida (2019) Note on the thickened serosa and serosal cuticle formed beneath the embryo in *Scopura montana* Maruyama, 1987 (Insecta, Plecoptera, Scopuridae). Proceedings of the Arthropodan Embryological Society of Japan, **52**, 11–14.
- Mtow S, R. Machida (2021) Thickened serosa and serosal cuticle formed beneath the embryo in eight arctoperlarian stoneflies (Insecta, Plecoptera). Proceedings of the Arthropodan Embryological Society of Japan, **53**, 9–13.
- Mtow S, R Machida (2024) What are *Halomachilis akkesiensis* and *Halomachilis kojimai* described from Hokkaido, Japan? (Insecta: Archaeognatha: Machilidae). Zootaxa, **5543**, 445–450.
- Mtow S, R Machida (2025) Mating behavior of the jumping bristletail *Petrobiellus akkesiensis* (Archaeognatha: Machilidae: Petrobiellinae): Direct spermatophore transfer via genital coupling. Arthropod Systematics & Phylogeny, **83**, 737–756.
- Mtow S, BJ Smith, R Machida (2021) Egg structure of five antarctoperlarian stoneflies (Insecta: Plecoptera, Antarctoperlaria). Arthropod Structure & Development, **60**, 101011.
- Mtow S, T Tsutsumi, M Masumoto, R Machida (2023) Revisiting the formation of midgut epithelium in Zygentoma (Insecta) from a developmental study of the firebrat *Thermobia domestica* (Packard, 1873) (Lepismatidae). Arthropod Structure & Development, **73**, 101237.
- 武藤将道・塘 忠顯・町田龍一郎 (2024) 極東固有亜科：ヤマトイシノミモドキ類の配偶行動（昆虫綱・イシノミ目・イシノミ科）。Proceedings of the Arthropodan Embryological Society of Japan, **55**, 39–40.