

学位論文審査の結果の要旨

氏名	浅野 真
審査委員	主査 吉富 博之 副査 小西 和彦 副査 荒川 良 副査 伊藤 文紀 副査 福井 眞生子

論文名 The ontogeny of melyrid beetles (Cleroidea)
(ジョウカイモドキ科甲虫 (カッコウムシ上科) の個体発生)

審査結果の要旨

申請者の学位請求論文は、完全変態昆虫の中ではジョウカイモドキ科などに特異的に見られる胚子態孵化という特殊な発生様式を申請者自らが発見し、その発生様式が成立するための進化的な理由と要素を、多面的に検討したものである。

不完全変態昆虫において、卵期と幼虫期の中間の特有の発育ステージ「前幼虫期」が存在することはよく知られており、前幼虫期は完全変態類の「幼虫期」に相当すると考えられている。これは「ベルレーゼの説」と呼ばれ、長い間その真実性については議論が続いている。Verhoeff (1917)により、完全変態昆虫の甲虫目に属するジョウカイボン科 2 種の発育において、胚子期と幼虫期の間非摂食・不活発な未熟な幼虫ステージが存在することが発見され、このステージは”prolarval stage”、この現象は”foetometamorphosis” (胚子態孵化) と名付けられ、過変態のような完全変態昆虫における特殊な変態であると考察された。しかし、この奇妙な発生様式は研究が進展することなく、ほとんど忘れ去られていた。

申請者は、この発生様式をジョウカイボン科とは系統的にかなり離れたジョウカイモドキ科のイソジョウカイモドキで再発見した (主論文 1)。そこで、ジョウカイモドキ科における胚子態孵化の成立要因と本系統の個体発生の進化を解明するために、ジョウカイモドキ科 7 種 (クサジョウカイモドキ亜科 5 種、ケンジョウカイモドキ亜科 1 種、コケンジョウカイモドキ亜科 1 種) に加え、外群としてカッコウムシ科のアカアシホシカムシの産卵から幼虫期にかけての個体発生を調査し、形態および生態情報を記載・比較した。

発生様式は、ジョウカイモドキ科の中でも多様で、各亜科に固有の特徴が見られた。カッコウムシ上科における祖先的な発生様式は、外群であるカッコウムシ科のアカアシホシカムシとのように完全に胚子発生を完了して孵化する様式と考えられ、コケンジョウカイモドキ亜科で確認された。一方、ケンジョウカイモドキ亜科とクサジョウカイモドキ亜科では、極めて特異的な発生様式を示し、幼虫形態形成完了前に卵殻破砕器が形成され、卵殻破砕が起

こった。このことは、両亜科における共有派生形質と考えられるが、ケシジョウカイモドキ亜科では胚子態幼虫期が見られず、クサジョウカイモドキ亜科では胚子態孵化が確認された。胚子態孵化は、卵殻破碎後に幼虫器官形成が完了していないにも関わらず卵殻より脱出し、孵化後も引き続き胚子発生が続く発育ステージであり、ジョウカイモドキ科の中ではクサジョウカイモドキ亜科における固有派生形質であることが示唆された。クサジョウカイモドキ亜科の中でも、胚子態幼虫期が1齢期のもの（*Attalina* 亜族と *Malachiina* 亜族の3種）と2齢期のもの（*Apalochrina* 亜族の2種）があり、発生段階が一様ではなかった。後者の方がより未成熟の段階で胚子態孵化が行われていると考えられた。

成熟幼虫を比較すると、ジョウカイモドキ科の幼虫は自由歩行し小型昆虫などを襲って食べる捕食者であることからどの種も発達した口器と歩行に適した脚を有しているが、特にクサジョウカイモドキ亜科の幼虫において頭部が大きく脚も長く発達していることが判明した。本亜科は、カッコウムシ上科の中で最も胚子的な形態で孵化するにもかかわらず、成熟幼虫は高度な器官形成が見られたことになる。

卵のサイズを比較すると、ジョウカイモドキ科はカッコウムシ上科の中では最も小型なグループであるにもかかわらず、卵サイズは1.0mm前後でありコクヌスト科やカッコウムシ科のような大きな体サイズを有する他の分類群とあまり差異がなく系統的制約がある可能性が示唆された。一方、産卵数を比較すると、ジョウカイモドキ科はカッコウムシ上科の中では少なく、体サイズによる制約があると考えられた。したがって、ジョウカイモドキ科では体サイズの小型化に伴い少産化が起こったと考えられる。しかし、クサジョウカイモドキ亜科の産卵数は、他亜科の産卵数よりもやや多く、本亜科に特有な形質である柔軟な腹板を有することによって一腹卵数（クラッチサイズ）が二次的に増加したものと考えられた。

以上のジョウカイモドキ科の発生様式について、Bocakova et al. (2011)が示した系統仮説をベースに考察すると、本系統において、①小型化、②少産化、③1回目の胚子態孵化、④多産化、⑤2回目の胚子態孵化、という段階的進化が起きたことが示唆された。すなわち胚子態孵化は、本科において二次的に獲得された形質で不完全変態昆虫に見られる前幼虫期とは起源が異なり、一部甲虫類で見られる過変態のような完全変態昆虫における変異的な変態様式の一つであると解釈できた。この結果は、Verhoeff (1917)の主張を支持した。

ジョウカイモドキ科の中でもクサジョウカイモドキ亜科は、最も繁栄しているグループであり、海岸岩礁や乾燥地帯のような過酷な環境下にも生息している (Crowson 1964)。胚子態孵化は、本来相反する“小型化”と“多産化”という生存戦略の両立を可能にしていると推測された。加えて捕食者として適応的な高度な器官形成を行う上でも、胚子態孵化が有利に働いていると考えられた。

以上のように本論文は、完全変態昆虫のカッコウムシ上科において不完全変態昆虫の前幼虫期と似た prolarval stage が獲得しうることを明らかにし、「ベルレーゼの説」の検証に寄与する成果である。本論文の幼虫形態と発生様式の記載に関しては、一部がすでに学術雑誌に掲載されたものであることから（主論文1~4；うち2本はWeb of Science収録誌に掲載）、本論文の一連の研究が国際的にも注目される内容であることが判る。本研究は、分類学や進化系統学に裨益する極めて重要な成果であると考えられ、今後は完全変態昆虫類の中での胚子態孵化の広汎性や、不完全変態昆虫の前幼虫期との相同性を慎重に検討する必要があり、研究の発展性も望まれる。

本論文の公開審査会は2017年2月4日愛媛大学農学部で開催され、口頭発表とこれに対する質疑応答が行われた。また引き続いて開催された審査委員会で審査および最終試験を行った結果、全員一致して本論文が博士（農学）の学位を授与するに値するものと判定した。