

学 位 論 文 題 名

A systematic study of the grasshopper tribe
Podismini in Japan (Orthoptera : Acrididae)

(日本産フキバッタ族の体系学的研究 (直翅目：バッタ科))

学位論文内容の要旨

生物体系学は、生物の形質変異に一定のパターンを見出し、それを生物進化における系統関係の反映と捉えて生物群を認知する学問分野である。その成果として得られた分類体系は、一般参照体系として種分化や生物地理など生物多様性に関わる様々な研究分野に基礎的情報を提供する。

本研究の対象としたフキバッタ族は、主に旧北区に分布し42属約220種が知られ、日本からは10属24種が記録されている。本族は基本的に短翅で移動性が低いため、地理的分化が著しい。そのため地理的種分化の研究に好適な生物群であるが、これまで明確な基準に基づいた分類体系は提示されてこなかった。そこで本研究では、日本産フキバッタ族の系統関係を考察し、各分類群の分類基準を再検討して、それをもとに新たな分類体系を提示した。

1. 形態の比較

系統解析には、(1)相同性の決定、(2)形質が取りうる状態の推定、(3)極性の決定、コード化が必要となる。これは、あり得ない状態の組合せを排除するためである。そこで各形態形質の比較を行い、分類学的形質として有用かつコード化が容易な形質を探索した。フキバッタ族では従来、主に雄交尾器の構造に基づく分類体系が提示されてきたが、本研究ではそれ以外にも有用な多くの形質を見出した。特に、雌の受精嚢周辺の器官は、これまでバッタ科の形態学的研究では重要視されず、用語の混乱が生じていたが、本研究で構造を詳細に比較し、用語を統一した。

頭部 「頭幅 / 複眼間距離」によって相対的な複眼の大きさを比較した。複眼の大きさは属間で異なり、属の診断形質として有用である。

胸部 翅の発達度に基づき、地域個体群がそれぞれ独立した種と見なされることが多かったが、その多くは地理的な形質傾斜を示すため、同種内の変異と考えられる。翅の発達度は、前胸背板後縁の突出程度や中・後胸背板の構造と関連することが確かめられた。したがって系統解析において、これらの形質それぞれを独立した形質として扱い得ない。一方、鼓膜の発達度は、翅長との関連性が低いと判断されたので、独立した形質として扱った。

前胸背板の黒側条の発達度を、相対幅(黒側条幅 / 前胸背板高)により比較した。その結果、

属内・種内での変異は大きい、各属において種の診断形質として有用であると認められた。

交尾器 フキバツタ族では、雄交尾器に比べて雌交尾器の差異は小さいと考えられてきたが、雌交尾器も多様化していることが明らかとなった。

尾毛は雄において多様化しており、種の診断形質として有用である。雄尾毛が発達している分類群では、交尾の際に雄尾毛が雌尾端を挟む重要な役割を果たしている。また、雄の挿入器先端が雌の受精囊開口部に挿入されるのが観察された。*Parapodisma* では、雌のこの部分が特に膨張し、一部分が硬化しており、よい診断形質となっている。

幼虫の色彩パターン 分類形質としてはほとんど用いられてこなかったが、基本体色や斑紋パターンなど、種や属の診断形質が見出された。

2. 属間の系統解析

日本産各属の起源を知るために、それらの祖先を含むと考えられる極東アジア産 12 属の系統解析を *Melanoplus* (*Melanoplini*) を外群として行った。解析には形態 18 形質を用いた。得られた分岐図を Litzenberger & Chapco (2001, 2003) の mtDNA 系統樹と比較したところ、以下のような共通点が見られた。

- (1) 形態形質および mtDNA どちらの解析結果でも、*Zubovskya*, *Anapodisma*, *Miramella*, *Ognevia*, *Podisma* の 5 属は同じ分岐群に配置された。そして、*Anapodisma* の系統的位置に不一致はあるが、(*Zubovskya*(*Miramella*(*Ognevia*+*Podisma*))) という樹形が一致した。
- (2) *Ognevia* と *Podisma* が姉妹群関係にあることは、どちらの結果からも支持される(この 2 属は、上述の分岐群において、♀産卵器の形状と染色体数に見られる共有派生形質によって他属から分けられる)。
- (3) 本族の染色体数には、 $2n\sigma=23$ と $2n\sigma=21$ の分類群が認められるが、どちらの系統解析結果からも、染色体数の変化は 23 本を基本として、少なくとも 2 回生じたことが示唆される。

新分類体系の提案

得られた厳密合意樹において *Prumna* は外群 *Melanoplus* やその他の属群と 3 分岐関係となるため、所属は今後の検討に委ねた。他属については、*Miramellina* (*Zubovskya*, *Anapodisma*, *Miramella*), *Podismina* (*Ognevia*, *Podisma*), 新亜族 *Tonkinacridina* (*Sinopodisma*, *Tonkinacris*, *Frustorferiola*, *Parapodisma*) の 3 亜族を認め、それぞれに所属させた。*Miramellina* は *Anapodisma* の系統的位置に関わらず側系統群となるが、染色体核型、産卵器の形状などに *Podismina* とは多大な形質上の差異があるため、分類群として妥当である。*Parapodisma*, *Sinopodisma* の 2 属は従来 *Miramellina* と考えられてきたが、*Tonkinacris*, *Frustorferiola* 等と共に (*Miramellina*+*Podismina*) 群とは別の分岐群に位置し、2 つの固有派生形質によって特徴付けられる。そこで、これらの属群に新亜族を設定した。*Aopodisma* は翅の極端な退化による胸部構造の変化によって *Parapodisma* から分けられていたが、翅の発達度が同一分類群内で異なることは普遍的なため、*Parapodisma* の同物異名とした。

3. *Parapodisma* の系統解析

日本列島とその近辺に固有な属である *Parapodisma* の全 11 種について、形態 23 形質を用いて系統解析を行った結果、そのうちの 1 種セトウチフキバツタは同属他種と別の分岐群に属し、他の 2 属と同一分岐群を構成した。この結果、本属の単系統性は支持されなかった。しかし、属間の解析では、セトウチフキバツタを含む *Parapodisma* の単系統性が支持されていた。この不一致が新たな観点からの再検討で解消されるまでは、セトウチフキバツタを *Parapodisma* に所属させるのが妥当であると判断された。

4. 分類

日本産のフキバツタ族を 10 属 24 種から 9 属 22 種に整理した。*Prumna* 以外の 8 属を 3 亜族に所属させた。それぞれの亜族・属・種について分類基準を示し、形態形質の記載を行った。*Primnoa hayachinensis* Inoue, *Podisma tyatiensis* Bugrov and Sergeev, *Podisma subaptera* Hebard は、それぞれ *Prumna fauriei* (Bolivar), *Podisma sapporensis* (Shiraki), *Parapodisma takeii* (Takei) の同物異名とした。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 諏 訪 正 明

副 査 教 授 斎 藤 裕

副 査 助 教 授 秋 元 信 一

副 査 助 教 授 大 原 昌 宏 (北海道大学総合博物館)

学 位 論 文 題 名

A systematic study of the grasshopper tribe Podismini in Japan (Orthoptera : Acrididae)

(日本産フキバツタ族の体系学的研究 (直翅目：バツタ科))

本論文は図 78、表 19 を含む総頁数 149 の英文論文であり、他に参考論文 7 編が添えられている。

フキバツタ族は、主に旧北区に分布し 42 属約 220 種が知られ、日本からは 10 属 24 種が記録されている。本族は基本的に短翅で移動性が低いため、地理的分化が著しい。そのため地理的種分化の研究に好適な生物群であるが、明確な基準に基づいた分類体系は提示されていない。そこで本研究では、日本産フキバツタ族の系統関係を考察し、各分類群の分類基準を再検討して、新たな分類体系を提示した。

1. 形態の比較

系統解析には、1) 相同性の決定、2) 形質が取りうる状態の推定、3) 極性の決定とコード化が必要となる。そこで各形質の比較を行い、分類学的に有用かつコード化が容易な形質を探索した。その結果、雌受精嚢口周辺の構造など従来用いられなかった有用な形質を多く見出した。

2. 属間の系統解析

日本産各属の起源を知るために、それらの祖先を含むと考えられる極東アジア産 12 属の系統解析を行った。解析には形態 18 形質を用いた。得られた分岐図を Litzemberger & Chapco (2001、2003) の mtDNA 系統樹と比較したところ、以下のような共通点が見られた。

- (1) 形態形質および mtDNA どちらの解析結果でも、*Zubovskya*、*Anapodisma*、*Miramella*、*Ognevia*、*Podisma* の 5 属は同じ分岐群に配置された。そして、*Anapodisma* の位置に不一致はあるが、(*Zubovskya*(*Miramella*(*Ognevia*+*Podisma*))) という樹形が一致した。
- (2) どちらの結果も *Ognevia* と *Podisma* の姉妹群関係を支持する(この 2 属は、上述の分岐群において、♀産卵器の形状と染色体数に見られる共有派生形質によって他属から分けられ

る)。

- (3) 本族の染色体数には、 $2n\sigma=23$ と $2n\sigma=21$ の分類群が認められるが、どちらの系統解析結果からも、染色体数の変化は 23 本を基本として少なくとも 2 回生じたことが示唆される。

新分類体系の提案

得られた厳密合意樹において *Prumna* は外群 *Melanoplus* やその他の属群と 3 分岐関係となるため、所属は今後の検討に委ねた。他属については、*Miramellina* (*Zubovskya*, *Anapodisma*, *Miramella*)、*Podismina* (*Ognevia*, *Podisma*)、新亜族 *Tonkinacridina* (*Sinopodisma*, *Tonkinacris*, *Fruhstorferiola*, *Parapodisma*) の 3 亜族を認め、それぞれに所属させた。*Miramellina* は *Anapodisma* の系統的位置に関わらず側系統群となるが、染色体核型、産卵器の形状などに *Podismina* とは多大な形質上の差異があるため、分類群として認めた。*Parapodisma*、*Sinopodisma* は従来 *Miramellina* と考えられてきたが、*Tonkinacris*、*Fruhstorferiola* 等と共に (*Miramellina* + *Podismina*) 群とは別の分岐群に位置し、2 つの固有派生形質によって特徴付けられる。そこで、これらの属群に新亜族を設定した。*Aopodisma* は翅の極端な退化による胸部構造の変化によって *Parapodisma* から分けられていたが、翅の発達度が同一分類群内で異なることは普遍的なため、*Parapodisma* の同物異名とした。

3. *Parapodisma* の系統解析

日本列島とその近辺に固有な属 *Parapodisma* 全 11 種について、形態 23 形質を用いて系統解析を行った結果、その内の 1 種セトウチフキバッタは同属他種とは異なり、他の 2 属と同一分岐群を構成した。この結果、本属の単系統性は支持されなかった。属間の解析ではセトウチフキバッタを含む *Parapodisma* の単系統性が支持されていたので、新たな再検討が行われるまでは、本種を *Parapodisma* に所属させておくことが妥当であると判断された。

4. 分類

日本産のフキバッタ族を 10 属 24 種から 9 属 22 種に整理した。*Prumna* 以外の 8 属を 3 亜族に所属させた。それぞれの亜族・属・種について分類基準を示し詳細な記載を行った。

以上のように、本研究は森林生態系の重要な構成要素である日本産フキバッタ族に関する総合的な基礎情報を明らかにしており、その成果は学術的・応用的に高く評価される。よって審査員一同は伊藤元が博士(農学)の学位を受けるのに十分な資格を有するものと認めた。