

学位論文題名

Evolutionary history of the extremely elongated
intromittent organ in Criocerinae (Insecta, Coleoptera) -Have
developmental constraints affected evolution of forms?-

(クビナガハムシ亜科(昆虫綱, 鞘翅目)にみられる極端に長いオス挿入器
の系統進化史-発生的制約が形の進化に影響をもたらしてきたか-)

学位論文内容の要旨

地球には多種多様な生物が存在し、それらの起源は約40億年前の単一の共通祖先にまで遡る。今みる多様性が、長い時間を経ていかに進化してきたかは進化生物学の主題である。本研究では、形態の多様性に焦点をあて、それらのたどってきた歴史と多様性を生み出した背景を議論した。

個々の形態形質の進化は単発の事象であるが、新規と呼べるほどの形態には、平行・収斂進化したものも少なくない。さらに、我々は多様な生物を「分類群」というまとまりとして認識することができる。これらの特徴は、新規な形態形質の進化が無秩序ではなく、偏りを持って出現しているためとも考えられる。この偏りを生む要因として、発生的制約による進化の方向付が重要であると言われているが、実証的な研究例は非常に乏しい。したがって、形態進化に発生的制約が与えてきた影響力を推定することで、上述の問題に大きく寄与できる。それには、発生的制約が想定しうる形質を中心に、まず以下を解明する必要がある:(1) その形質の機能とそのメカニズム、(2) メカニズムや機能に必須な形質がなにと連動して出現したか、(3) その新規な形質が獲得された歴史的背景・至近要因。系統史と至近要因を総合し最良の進化仮説を導き出すことで、形態進化にもたらす発生的制約の影響力を評価することができる。

本学位論文では、昆虫類に見られるオス交尾器の伸長という進化現象に着目し、発生的制約の影響を考察した。昆虫綱では、体長に匹敵するほど長いオスの交尾器が多く観察されている。オス交尾器は、有翅昆虫では必ず腹部に収納され、交尾時にはメスに挿入され精子輸送を担う器官である。そのため、収納場所と交尾中の簡易な操作性の欠如が適応的制約となり、長い交尾器が有利であっても、極端な伸長が阻まれると考えられる。しかし実際には、予想される制約を乗り越えたように見える、極端に長い交尾器を持つ分類群が多数存在する。そこで本研究では昆虫の一群(クビナガハムシ亜科甲虫)を対象として、上述の問題解明に取り組んだ。

第一章では、体長の2倍近い伸長部を内袋(オスの挿入器官の一部で、メスの膣に挿入される構造)にもつトゲアシクビボソハムシ(トゲアシ)を対象に、伸長部の収納場所・収納様式を特定し、交尾中の出し入れ機構を明らかにした。内袋形態の詳細な観察に加え、交尾開始から定期的にペアを固定し、伸長部を中心に雌雄交尾器の位置関係を調べた。これらの観察から、本種は内袋に伸長部の収納専用の膜質ポケットを有し、そこに細長い伸長部が絡まることなく収められることが分かった。また、体液による内圧の上昇と筋肉の収縮により、ポケットを含む膜の反転・引き戻しが引き起こされていた。さらに伸長部は収納ポケットにしっかりとつかまれるように収納されるため、筋肉の付着点を持たない伸長部が膜の動きに連動し出し入れされることも明らかとなった。内袋の動きの機構は他の昆虫類とも共通していることから、これらの結果は、内袋の形態変化が収納と機能性の獲得の鍵であったことを意味する。

第二章ではクビナガハムシ亜科全体(13属133種)を対象に、内袋の構成パーツ間の相同関係を確立し、外群比較から内袋形態の系統進化史を推定した。形態学的な観点から、内袋が収納される挿入器の長さが伸長部の長さへの実質的な制限要因になると予想される。そこで、伸長部の挿入器に対する相対長と内袋の形態変化の相関も調べた。その結果、トゲアシ様の収納ポケット(第一章)を獲得する形態変

化が、クビナガハムシ亜科で少なくとも独立に 3 回起こったと推定された。さらに、この新規な形態を獲得したクレードでのみ、挿入器の長さを大幅に超える伸長部が観察されるという形質相関が確認された。一方、祖先状態を維持した種には、収納場所と同等もしくは遥かに短い伸長部を持つ種しか観察されなかった。これらの事実は、交尾器の極端な伸長に対して適応的制約が潜在的には存在し、収納ポケットを獲得する形態変化がそれを乗り越える進化イベントだったことを示唆する。

第三章では、内袋の新規形態の獲得が新たに生んだ発生的制約と、さらにそれを乗り越える行動形質の関係を明らかにした。伸長部の収納と機能性の獲得には、特に伸長部と収納ポケットの位置関係が重要である(第一章)。ところが、羽化直後のオスは、全個体で機能的な関係が成立していなかった。羽化後・性成熟前のオスを経時的に固定し観察したところ、伸長部の再配置により機能的な状態がつくられていた。また伸長部の再配置が起こる時期に、オス単独での内袋の反転行動が頻度高く見られ、その行動を阻害すると伸長部の再配置率が大幅に低下した。以上の結果は、内的要因による発生的制約が存在し、形態形成の過程だけでは伸長部を機能的な位置に作ることができないことを示唆している。そして、観察された行動は、この発生的制約を相殺している。この行動は、同亜属の別種(伸長部は短く、羽化直後に機能的な位置が出来上がる)でも観察されており、極端な伸長にとって前適応的に獲得された行動と言える。

第四章では、伸長部の収納と操作性の鍵となる新規性が独立に何度も獲得された要因の解明を、比較発生学のアプローチから試みた。形態形質の進化は発生過程の変更によってもたらされる。しかし、発生は物理的に近い器官との関係性を保ちながら進まなければならない。特定の器官の大幅な変更は近隣器官へ負の影響をもたらすと予想される。にもかかわらず、クビナガハムシ亜科内では、祖先形から大きく逸脱した新規性が独立に 3 回生じたと推定された(第二章)。一方で、祖先形からの変形パターンが 3 者間で共通していたため(第二章)、一つのグループに的を絞り、伸長部を持つ 2 種と祖先形を保持した 2 種のオス挿入器の発生過程を調べ比較した。その結果、派生的な形態を持つ種では、成虫原基が未分化な時期に上皮組織層の陥入が起こることで伸長部の収納ポケットが作られ、さらに付随的な変化によって派生的な形態が作られることが判明した。また祖先的な状態を維持した種では、これらの新たな発生要素が追加される場所は、他の器官から隔離された広い空間となっていた。一方、収納ポケットと伸長部が十分に機能するためには、複数の新規形質が同時に起源する必要がある。したがって、これらの収斂を可能にし得る要素と妨げる要素のバランスによって、クビナガハムシ亜科の内袋に見られる形態形質の分布は規定されていると考えられる。

以上のように、クビナガハムシ亜科のオス挿入器において、(1) 適応的制約の潜在的存在、(2) 制約を相殺する新規な形態の獲得、(3) 新規形態の獲得が新たに生んだ内的要因による発生的制約、(4) 前適応的に獲得されていた行動形質による制約の相殺が推定された。また、新規な形態形質の獲得には、それを可能にし得る要素と妨げる要素(発生的制約)があり、そのバランスが新規性の獲得頻度に影響していると考えられた。少なくとも本亜科の交尾器の系統進化史には、複数の段階で発生的制約が影響力を持っていると推定された。今後は、遠縁の分類群に見られるオス交尾器の伸長現象について発生的制約の役割を推定し、本研究との比較から、発生的制約の一般的影响力を評価することが望まれる。

学位論文審査の要旨

主 査	准教授	吉 澤 和 徳
副 査	教 授	秋 元 信 一
副 査	教 授	大 原 昌 宏
副 査	准教授	長谷川 英 祐

学 位 論 文 題 名

Evolutionary history of the extremely elongated
intromittent organ in Criocerinae (Insecta, Coleoptera) -Have
developmental constraints affected evolution of forms?-

(クビナガハムシ亜科(昆虫綱, 鞘翅目)にみられる極端に長いオス挿入器
の系統進化史-発生的制約が形の進化に影響をもたらしてきたか-)

本論文は4章からなり、図31, 表13, 引用文献152編を含む総ページ数115の英語論文である。別に7編の参考論文が添えられている。

現在見られる生物の多様性が、長い時間を経ていかに生じてきたかは、進化生物学の主題である。個々の形態形質の進化は単発の事象であるが、新規と呼べるほどの形態には、平行・収斂進化したものも少なくない。したがって形態形質の進化は無秩序ではなく、偏りを持って出現していると考えられる。この偏りを生む要因として、発生的制約による進化の方向付が重要であると言われるが、実証的な研究例はほとんどない。形態進化に発生的制約が与えてきた影響力を推定することで、この問題に大きく寄与できる。発生的制約を想定する形質を対象に、その形質の機能とメカニズム、その形質と連動する形質・行動、そしてその形質が獲得された歴史的背景・至近要因を明らかにすることで、形態進化に対する制約の影響を評価することができる。

本学位論文では、昆虫に見られるオス交尾器の伸長という進化現象に着目し、制約の影響を考察した。オス交尾器は、有翅昆虫では必ず腹部に収納され、交尾時にはメスに挿入され精子輸送を担う器官である。そのため、収納場所と操作性の困難さが適応的制約となり、極端な伸長が阻まれると考えられる。しかし実際には予想される制約を乗り越え、極端に伸長した交尾器を持つ分類群が多数存在する。

まず、体長の2倍近い伸長部をもつトゲアシクビボソハムシ(トゲアシ)を対象に、伸長部の収納場所・収納様式を特定し、交尾中の出し入れ機構を明らかにした。本種は内袋(オ

スの挿入器官の一部で、メスの腔に挿入される構造)に伸長部の収納専用の膜質ポケットを有し、そこに細長い伸長部が絡まることなく収められる。ポケットを含む膜の反転・引き戻しは、体液による内圧の上昇・筋肉の収縮によりそれぞれ行われる。伸長部を直接動かす筋肉は無いが、伸長部は収納ポケットにしっかりとつかまれるように収納されるため、膜の動きに連動して伸長部が出し入れされる。以上から、内袋の形態変化が収納と機能性の獲得の鍵であったことが考えられる。

次にトゲアシが属するクビナガハムシ亜科を対象に、内袋の構成パーツ間の相同関係を確立し、内袋形態の系統進化史を推定した。その結果、トゲアシ様の収納ポケットを獲得する形態進化が、亜科で少なくとも独立に3回起こったと推定され、この新規な形態を獲得したクレードでのみ、挿入器の長さを大幅に超える伸長部が観察されるという形質相関が確認された。これは、交尾器の極端な伸長に対して適応的制約が存在し、収納ポケットの獲得がそれを乗り越える進化イベントだったことを示唆する。

さらに、発生的制約と行動形質の関係も明らかにした。伸長部の収納と機能性の獲得には、特に伸長部と収納ポケットの位置関係が重要である。しかし、羽化直後のオスは全個体で、伸長部とポケットの機能的な状態が成立しておらず、オス単独でポケットの反転行動をおこなうことにより伸長部が再配置され、機能的な状態がつけられていた。これは、形態形成の過程だけでは伸長部を機能的な位置に作ることができないこと(制約の存在)を示し、観察された行動がこの制約を相殺する。この行動は、伸長部の短い同亜属の別種でも観察されていることから、極端な伸長の前適応として獲得されたと考えられる。

最後に、伸長部を持つ種と持たない種のオス挿入器の発生過程を比較した。伸長部を持つ種では、成虫原基が未分化な時期に上皮組織層の陥入が起こることで伸長部の収納ポケットが作られ、さらに付随的な変化によって派生的な形態が作られた。新たな発生要素が追加される場所は、他の器官から隔離された広い空間となっていた。一方、収納ポケットと伸長部が十分に機能するためには、複数の新規形質が同時に起源する必要がある。したがって、これらの収斂を可能にし得る要素と妨げる要素のバランスによって、クビナガハムシ亜科の内袋に見られる形態形質の分布は規定されていると考えられた。

以上のように、クビナガハムシ亜科のオス挿入器において、適応的制約の存在、制約を相殺する新規形態の獲得、新規形態の獲得が新たに生んだ内的要因による制約、前適応的に獲得されていた行動形質による制約の相殺が推定された。また、新規形態の進化には、それを可能にする要素と妨げる要素があり、そのバランスが新規性の獲得頻度に影響していると考えられた。以上の結果は、進化的新規性の起源における制約の影響を明確に示しており、学術上高く評価される。よって審査員一同は、松村洋子が博士(農学)の学位を受けるに十分

な資格を有するものと認めた。