

学 位 論 文 題 名

Systematic study on the Japanese Hydrophilidae based on the larval morphology (Coleoptera)

(日本産ガムシ科の幼虫期形態に基づく体系学的研究(鞘翅目))

学位論文内容の要旨

昆虫綱鞘翅目ガムシ科(狭義)は世界から4亜科約2800種が知られ、日本からは3亜科約130種が記録される。ガムシ科は水生昆虫として知られているが、およそ三分の一は陸生種である。日本の水生ガムシ科の分類学的研究は他の甲虫類にくらべ比較的進んでおり、その全体像が明らかになりつつあるが、一部の水生種や陸生種では未だ分類学的な混乱が見られる。ガムシ科・上科の系統関係についても、形態・分子系統樹間で不一致が見られ、系統仮説の再検討が必要である。

幼虫形態がもつ分類・系統学的情報の有用性は広く知られている。しかし、幼虫形態の研究は成虫形態に比べ少ない。幼虫研究の困難は、多数の材料の確保が難しいことに集約される。種が成虫に基づいて記載・分類されるため、幼虫の同定が飼育個体でなければ困難もしくは不可能である。正確な研究には発育段階(齢期)ごとの観察が必要になるため、少ない材料をさらに分割しなければならない。ところが、ガムシ科の水生種は幼虫研究のいくつかの困難の克服が可能である。日本産種では、分類学的情報がある程度整っており、生息環境は水域に限られ、成虫と幼虫が同時に採集される場合が多いため、成虫と幼虫の対応を高い確度で推定することができる。さらに、産卵の際に卵嚢を作るため、卵を見つけやすく、複数の幼虫を確保することができる。これらに加えDNAバーコーディングによる成虫と幼虫の対応を行うことで、同定の問題は解決され、より多くの研究材料を確保できる。そのため、これまでの研究例が少なかった、成長に伴う形態変化を考慮した形態研究を行うことが可能となる。多くの甲虫は、三齢もしくはそれ以上の齢期を経て蛹になる。この齢期間の形態変化は系統・分類学的に有用な情報をもたらす一方、形質の評価を誤る原因ともなり得る。形態変化傾向の正しい理解は、正確な幼虫研究に欠かせないものである。

幼虫形態は、ガムシ科における分類・系統学の問題を解決するための有用な情報を提供すると考えられる。齢期間の形態変化を明らかにすることは、幼虫形態評価について、より正確な理解が得られることが期待される。

このような背景のもと、本研究では、ガムシ科の幼虫形態の解明・ガムシ科の亜科間の系統関係の再検討を目的として、ガムシ科水生種(ガムシ亜科・クロシオガムシ亜科)の幼虫形態研究を行い、得られた結果から新たな系統仮説を提唱した。

(1) 日本産ガムシ科水生種(ガムシ亜科・クロシオガムシ亜科)の幼虫形態研究

本研究は、ガムシ科幼虫の種の詳細な記載を行い、同時に有用な形態形質の探索・評価を目的とした。日本産ガムシ亜科18属、クロシオガムシ亜科1属について、幼虫形態をまとめた。材料が入手可能であったガムシ亜科11属17種、クロシオガムシ亜科1属1種について、幼虫形態を詳細に観察し記載した。

形態観察は、以下の三点に着目した。

- 1) 幼虫形態による同定に有用な形質の探索・評価：属および種同定に有用な形質を評価および整理し、簡便で正確な検索表の作成を試みた。
- 2) 頭部刺毛相(chaetotaxy)：刺毛相(感覚器の配置)は有用な分類・系統情報を持つため、命

名システムが確立している分類群では盛んに利用されてきた。ガムシ科への導入は近年のため、より広範な分類群での観察を通じて、刺毛相の分類形質としての評価が必要である。

3) 齢期間の形態変化：幼虫は成長に伴い、形態が変化する。そのため齢期間の形態変化は、分類・系統学的情報を持つ一方、形質評価の誤りを生み出す危険性がある。これまでの研究は、得やすい初齢もしくは観察しやすい終齢幼虫の形態研究に限られることが多かった。一般に、感覚器は成長に伴い増加し、これらは二次刺毛としての形態形質情報を生み出す。一次および二次刺毛の区別を齢期間比較により明確にし、正確な形質評価を試みた。

研究の結果、1) 属レベルの同定は頭部形態もしくは刺毛相の比較により可能となった。刺毛相の比較により、種の同定が可能になると考えられる種があった。今後、多くの種を追加検討することで、刺毛相がより正確な同定に有用であることが示されると期待される。現時点で同定が可能なものについて属および種の検索表を作成した。2) 広範な分類群での刺毛相の観察は、属レベルでの頭部刺毛相の安定性を強く支持した。加えて、一部の刺毛からは亜属・種レベルの差異が見いだされた。3) 齢期間の形態変化では、触角および小顎各節の相対的サイズが変化することを確認した。また一部感覚器で、成長に伴い相対的サイズが変わらないものと、小さくなるものがあることがわかった。頭蓋および頭部付属肢には、種レベルから亜科レベルまで様々な範囲で、安定した二次刺毛が存在していた。これらの二次刺毛の有無と位置は、グループごとに一定の傾向を示しているため、より広範な二次刺毛相の比較・相同性の検証を行うことで、刺毛相命名システムの構築に新たな分類・系統形質としての活用が期待できる。

(2) ガムシ科系統仮説の再構築：クロシオガムシ亜科の系統位置の再検討

ガムシ科には4亜科が含まれる。2亜科はガムシ科系統において最基部に位置すると考えられ、それぞれ1種 (Horelophinae 亜科) と2種 (クロシオガムシ亜科) で構成される。残りの2亜科のガムシ亜科はおよそ1850種、ハバビロガムシ亜科はおよそ980種からなる。クロシオガムシ亜科の系統位置はその特異な成虫形態に基づき、いくつかの形質を派生形質として提唱された。クロシオガムシがガムシ科の祖先的な形質状態を残しており、ガムシ科系統の基部に位置するという仮説は広く受け入れられてきたが、一切の検証がなされてこなかった。本科の系統位置を明らかにすることは、ガムシ亜科・ハバビロガムシ亜科の起源を推定し、新環境への進出・再進出プロセスを理解する上でも重要である。

研究(1)において明らかとなったクロシオガムシの幼虫形態は、系統位置の異なるツヤヒラタガムシ (ガムシ亜科ヒラタガムシ族) に酷似しており、従来の系統仮説を反映しないものであった。クロシオガムシ亜科の系統位置を推定するため、先行研究を利用して系統仮説の再検討を行った。

研究の結果、クロシオガムシの系統位置は、従来推定されていたガムシ亜科とハバビロガムシ亜科すべての姉妹群ではなく、ガムシ亜科の一属であることが明らかとなった。加えて、成虫形態の再検討の結果、クロシオガムシ亜科の固有派生形質は、幼虫形態が酷似しているツヤヒラタガムシと共有されていた。本研究は、これまで広く受け入れられてきたクロシオガムシ亜科の系統位置について、初めて再検討を行ったものである。また、系統仮説の再構築において幼虫形態が明瞭に系統位置を反映することを示した。

学位論文審査の要旨

主査	教授	大原昌宏
副査	教授	秋元信一
副査	教授	高橋英樹
副査	准教授	吉澤和徳

学位論文題名

Systematic study on the Japanese Hydrophilidae based on the larval morphology (Coleoptera)

(日本産ガムシ科の幼虫期形態に基づく体系学的研究(鞘翅目))

本論文は図 156、表 7、引用文献 209 編からなる総頁 241 頁の英文論文である。参考論文 10 編が添えられている。

昆虫綱鞘翅目ガムシ科(狭義)は世界から 4 亜科約 2800 種が知られ、日本からは 3 亜科約 130 種が記録される。ガムシ科は水生昆虫として知られているが、およそ三分の一は陸生種である。日本の水生ガムシ科の分類学的研究は、水環境問題や環境保全により水生甲虫が注目されたため、他の甲虫類にくらべ比較的進んでおり、その全体像が明らかになりつつあるが、陸生種では未だ分類学的な混乱が見られる。ガムシ科・上科の系統関係についても、形態・分子系統樹間で不一致が見られ、系統仮説の再検討が必要である。

幼虫形態がもつ分類・系統学的情報の有用性は広く知られている。しかし、幼虫形態の研究は成虫形態に比べ少ない。幼虫研究の困難は、多数の材料の確保が難しいことに起因する。種が成虫に基づいて記載・分類されるため、幼虫の同定が飼育個体でなければ困難もしくは不可能である。正確な研究には発育段階(齢期)ごとの観察が必要になるため、少ない材料をさらに分割しなければならない。ところが、日本産ガムシ科の水生種は幼虫研究のいくつかの困難の克服が可能である。分類学的情報がある程度整っており、生息環境は水域に限られ、成虫と幼虫が同時に採集される場合が多いため、成虫と幼虫の対応を高い確度で推定することができる。これらに加え DNA バーコーディングによる成虫と幼虫の対応を行うことで、同定の問題は解決され、より多くの研究材料を確保できる。そのため、これまでの研究例が少なかった、成長に伴う形態変化を考慮した形態研究を行うことが可能となる。多くの甲虫は、三齢もしくはそれ以上の齢期を経て蛹になる。この齢期間の形態変化は系統・分類学的に有用な情報をもたらす一方、形質の評価を誤る原因ともなり得る。形態変化傾向の正しい理解は、正確な幼虫研究に欠かせないものである。

このような背景のもと、本博士論文では、ガムシ科の幼虫形態の解明・ガムシ科の亜科間の系統関係の再検討を目的として、ガムシ科水生種(ガムシ亜科・クロシオガムシ亜科)の幼虫形態研究を行い、得られた結果から新たな系統仮説を提唱した。

第一章は総合序論として日本産ガムシ科未成熟期の知見をまとめている。第二章は材料と方法である。第三章ではより正確で明瞭な形態の理解を目的として、ガムシ科幼虫の形態について、既知の知見と論文提出者の形態観察の結果を合わせて整理・解説を行った。第四章では日本産ガムシ亜科 11 属 17 種、第五章ではクロシオガムシ亜科 1 属 1 種の幼虫形態を、一般形態・頭部刺毛相・齢期間の形態変化に重点を置き、詳細に記載した。これらの他、日本産種の幼虫が未知であるものについては、先行研究を参照した。研究の結果、1) 属レベルの同定は頭部形態もしくは刺毛相の比較により可能となった。広範な分類群での刺毛相の観察は、属以下の同定における刺毛相の有効性を示した。現時点で同定が可能なものについて属および種の検索表を作成した。2) 齢期間の形態変化では、頭部付属肢の相対的サイズが変化することを確認した。また一部感覚器で、成長に伴い相対的サイズが変わらないものと、小さくなるものがあることがわかった。頭蓋および頭部付属肢の二次刺毛の有無と位置は、グループごとに一定の傾向を示しているため、新たな分類・系統形質としての活用が期待できる。第五章では、クロシオガムシ亜科の幼虫を用いて、ガムシ科系統仮説の再構築を行った。本亜科はガムシ科の系統上基部に位置するとされて

おり、系統上重要な分類群であるが、幼虫形態は未知であった。第四章で明らかとなったクロシオガムシの幼虫形態は、従来の系統仮説を反映しないものであった。本亜科の系統位置を推定するため、先行研究を利用して系統仮説の再検討を行った。その結果、クロシオガムシの系統位置は、従来推定されていた系統位置と異なり、ガムシ亜科の一属であることが明らかとなった。本研究は、これまで広く受け入れられてきたクロシオガムシ亜科の系統位置について、初めて再検討を行ったものである。また、系統仮説の再構築において幼虫形態が明瞭に系統位置を反映することを示した。

以上のように本論文は、日本産ガムシ科幼虫期の形態を整理・解明することで、ガムシ科研究に分類学的・系統学的な発展をもたらした。加えて、ガムシ科幼虫を同定可能にすることは他研究および環境保全の基礎となる。このように、本論文は学術上、応用上、貢献するところが少なくない。よって、審査員一同は、養島悠介が博士（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。