

カワゲラ目（昆虫綱）の比較発生学的研究

武藤 将道（筑波大学 生物学類） 指導教員：町田 龍一郎（筑波大学 生命環境系）

1. 背景および目的

カワゲラ目は 2 亜目 16 科約 3,500 種からなる昆虫の一群であり、南半球に棲息するミナミカワゲラ亜目（4 科）と北半球に棲息するキタカワゲラ亜目（12 科）に大別される¹。日本ではキタカワゲラ亜目の 9 科が河川の源流～中流域に棲息している。

昆虫の 99% は有翅昆虫類であり、有翅昆虫類は旧翅類と新翅類に分けられる。カワゲラ目は新翅類の中でも祖先的な多新翅類の一群とされているが、その中で系統的位は不確かでコンセンサスが得られていない。このような状況で、胚発生過程の比較により形態や構造の本質（グラウンドプラン）を把握・理解し系統を推定する比較発生学的アプローチは有効な手段となる。しかしながら、発生学的な先行研究はキタカワゲラ亜目 2 科（日本に棲息しないオオカワゲラ科を含む）における詳細な研究^{2,3}と、日本に産する 5 科における断片的な研究が行われているのみで、カワゲラ目全体を網羅した研究はなされていない。

以上の背景を踏まえ、カワゲラ目のグラウンドプランの再構築および高次系統の推定を目指し、比較発生学的研究に着手した。本研究では第一段階として、日本に産するキタカワゲラ亜目 9 科の胚発生過程を追跡し、その概略を記載・比較した。

2. 材料および方法

2014 年 2 月から 12 月にかけて長野県上田市菅平高原および周辺地域でキタカワゲラ亜目 9 科のカワゲラの成虫および幼虫を採集し、飼育により採卵した。卵は種群および発生段階に応じてブアン、アルコールブアン、F. A. A.、カール、カルノアの各固定液で数分から一昼夜固定し、80% エタノールで保存した。

胚発生は、主として固定卵を DAPI（核特異的蛍光色素）により染色後、蛍光実体顕微鏡で観察し検討した。卵殻が薄く生卵の観察が容易な種群では固定前の生卵を用いた生物顕微鏡による観察も行った。また、オナシカワゲラ科とヒロムネカワゲラ科においては微速度撮影により胚の挙動（胚反転）を記録し観察した。

3. 結果

キタカワゲラ亜目 9 科の胚発生の概略の把握に成功した。おおよその基本型は以下のとおりである。まず卵の後極で胚が形成され、顎部および胸部体節が形成されるまで卵表で伸長する。その後尾部の伸長に伴い胚の大部分が卵黄へ沈み込むが、頭端および尾端は卵表にとどまる。胚は卵黄内で S 字状に屈曲し伸長を続け、最大長に達した後、尾部が卵表から離れ卵黄内に沈み込み、胚反転が起こる。胚反転後に背閉鎖が進行し、孵化に至る。

胚反転の様子はトワダカワゲラ科を除く 8 科のカワゲラで観察に成功し、ヒロムネカワゲラ科の一種 *Yoraperla uenoi* においてはローテーションを伴う胚反転が、その他 7 科では胚軸逆転型の胚反転がそれぞれ観察された。

4. 考察

先行研究^{2,3,4}では、1) 胚が顎部および胸部体節形成まで卵後半の卵表で伸長を行う、2) 伸長した胚が尾部の伸長に伴い卵黄へ沈み込む、3) 胚の頭端および尾端は胚が最大長に達するまで卵表に

とどまる、という 3 つの特徴（図 1. 上段）が報告されている。本研究によって、今まで知見のないキタカワゲラ亜目 4 科の胚発生が明らかとなり、3 つの特徴が日本に産する 9 科を含めた 10 科に共通することが分かった。これらの発生形質はキタカワゲラ亜目のグラウンドプランと考えられる。また上記の、卵表での胚伸長は多新翅類の固有派生形質の一つであることから、カワゲラ目が多新翅類の一群であることが強く示唆される。

ヒロムネカワゲラ科の一種 *Y. uenoi* において観察されたローテーションを伴う胚反転（図 1. 下段）は、オオカワゲラ科の一種における研究³でも報告されている。両科は形態¹・分子⁶双方から近縁性が支持されており、この特異な胚反転は両者の共有派生形質であると考えられる。また、両者の卵は背腹方向に扁平である点で共通しており、ローテーションを伴う胚反転と扁平な卵形態の関連が示唆される。さて、背腹方向に扁平な卵形態が胚軸の逆転に影響することでローテーションが起こるとすれば、この胚反転様式は胚軸逆転型の胚反転の変形とみなせる。したがって、この 2 科を含むキタカワゲラ亜目における胚反転様式の基本形は、胚軸逆転型であることが示唆される。

本研究ではキタカワゲラ亜目 12 科のうち 10 科の胚発生過程に共通する 3 つの特徴を見出した。これらがカワゲラ目のグラウンドプランであるか検証するためには知見が全くないミナミカワゲラ亜目の研究が不可欠である。また、外部形態の観察に加えて切片作成による組織学的検討や電子顕微鏡による微細構造の観察といった多角的なアプローチにより、カワゲラ目のグラウンドプランの再構築に向けた検討を行っていきたい。

参考文献

- Zwick, P. (2000) Annu. Rev. Entomol. 45: 709-746.
- Kishimoto, T. & Ando, H. (1985) J. Morphol. 183: 311-326.
- Miller, A. (1939) J. Morphol. 64: 555-609.
- Kishimoto, T. (1997) In: Landolt, P. & Sartori, M. (Eds). Ephemeroptera and Plecoptera: Biology-Ecology-Systematics. 21-25. Switzerland.
- Mashimo, Y. *et al.* (2014) J. Morphol. 275: 295-312.
- Thomas, M. A. *et al.* (2000) PNAS. 97: 13178-13183.

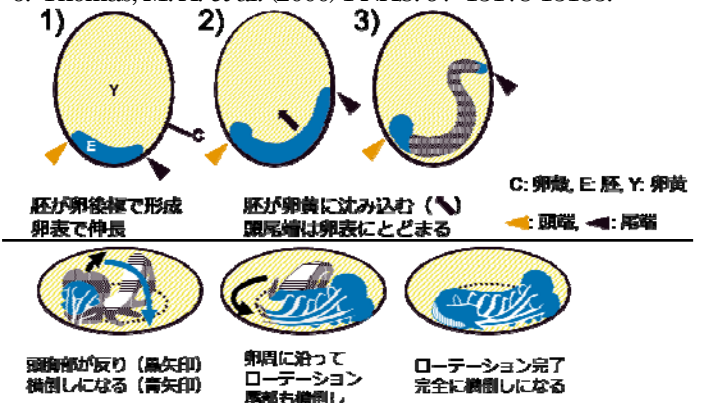


図 1. キタカワゲラ亜目 10 科に共通する発生形質（上段）およびローテーションを伴う胚反転（下段）の模式図