

報道関係者各位

国立大学法人 筑波大学

国立大学法人 福島大学

## 昆虫類の翅の起源を発生学的に解明

～翅の起源に関わる側板は肢の付け根に由来する～

### 研究成果のポイント

1. 昆虫類の翅の起源をめぐる長い論争に決着をつけました。
2. 昆虫(フタホシコオロギ)の発生過程を新たな視点で詳細に検討することにより、肢と翅を受け止める、胸部の側面を被う体壁である「側板<sup>(注1)</sup>」の由来を初めて明らかにしました。
3. その結果、翅本体は背板、翅の関節や筋肉は肢由来であるとする翅の「二元起源説」を確証しました。

筑波大学生命環境系(山岳科学センター菅平高原実験所昆虫比較発生学研究室) 町田龍一郎 教授と福島大学大学院共生システム理工学研究科 真下雄太 日本学術振興会特別研究員-PD は、フタホシコオロギの卵から成虫にいたる全発生過程を、走査型電子顕微鏡を用いて詳細に検討しました。その結果、証拠立てが不十分だった側板の「亜基節起源説」(側板は肢の最基部節である亜基節<sup>(注2)</sup>に由来するという仮説)に、初の説得力のある形態学的証拠を提出しました。また、詳細な発生過程の追跡により、背板と肢の境界(背板-肢境界 BTA)を確定することに成功しました。

以上の結果から、翅の本体は BTA より背方の領域、すなわち背板の側方への拡張部である「側背板」に由来する一方で、翅の関節や翅を動かす筋肉は BTA より腹方の領域、つまり肢(最基部節である亜基節、すなわち側板)に由来することが示されました。その結果、翅の「二元起源説」が強く支持され、昆虫の翅の起源に関する長い論争に決着をつけることになりました。

本研究は、長らく議論されてきた、昆虫類の進化と繁栄にとってきわめて重要な「側板」および「翅」の由来・起源を、発生学的見地からから解明したものです。

本研究の成果は2017年10月3日(日本時間午後6時)付で Scientific Reports 誌で公開される予定です。

## 研究の背景

昆虫は種数で動物の75%を占める、地球上で最も繁栄している動物群の一つです。その繁栄の秘訣としては、空中進出を可能にした「翅」と特殊化した肢の獲得が大きかったと考えられています。そしてそのためには、翅や肢を体に柔軟に結合させると同時に、強い筋肉の力にも耐えうる「側板」の発達が重要でした。したがって、昆虫類の進化を理解するには側板の起源を知ることが不可欠であり、この問題は長らく議論的となってきました。有力な説として、側板は肢の最基部節である「亜基節」由来だろうといわれてきました。しかし、説得力のある形態学的データは得られていませんでした。

昆虫類の繁栄をもたらした「翅」の起源については、長期にわたる議論にもかかわらず、解明には至っていませんでした。これまで昆虫の翅の起源に関しては、大きく分けて二つの仮説がありました。一つは「側背板起源説」、もう一つは「肢起源説」です。側背板起源説は、背板の拡張した側方部である「側背板」が翅になるという考え方です。背板は体の背部にある板状の構造なので、翅が「体の背部にある板状の構造」であるというのは都合のよい仮説です。しかしこの説では、それを動かす筋肉の由来を説明できません。一方の「肢起源説」は、翅が「体の背部にある板状の構造」であることの説明には不都合ですが、肢にはそれ自体を機能させる多くの筋肉があるため、翅を動かす原動力の説明には適しています。このような両説のいずれが正しいか、議論が続いてきました。そして最近になり、両説の折衷案として、翅は側背板と肢の両方に由来するという「二元起源説<sup>(注3)</sup>」を唱える分子発生的研究が提唱されました。本研究は、この「二元起源説」に形態学的なデータに基づいて確証を与えるものです。

本研究グループの著者らは、これまでの研究から、走査型電子顕微鏡用の試料作成に起因する、胚や若齢幼虫の薄く柔らかい外骨格のシワや変形が正しい形態の理解を妨げていたのは、胚や若齢幼虫の薄く柔らかい外骨格のシワや変形が原因であることに気づきました。そのシワや変形は、走査型電子顕微鏡用の試料作成に起因するものでした。そこで、変形したクチクラも透過して観察することが可能な低真空走査型電子顕微鏡<sup>(注4)</sup>と、生物試料に変形の原因をもたらす固定や脱水などの前処理が不要な、最新の「ナノ・スーツ法<sup>(注5)</sup>」を採用し、フタホシコオロギの胚、および幼虫の側板形成を解析しました。

## 研究内容と成果

フタホシコオロギの卵から成虫にいたる全発生過程を、低真空走査型電子顕微鏡、ナノ・スーツ法により詳細に検討しました。その結果、実証が不十分であった側板の「亜基節起源説」(側板が肢の最基部節である亜基節に由来するとの仮説)を確認するとともに、翅の起源に関する「二元起源説」を強く支持するデータを提出し、昆虫の翅の起源に関する長い議論に決着をつけることができました。以下が主たる結論です。

1. 発生過程を詳細に追跡することで、側板が肢の亜基節由来であることを明示しました。側板の「亜基節起源説」の、初の説得力のある形態学的証明です。なお、最近発表された分子発生的研究は、肢には基節の基部側にもう一つの環節があり、それが側板を形成するとのデータを提出していました(Coulcher JF, Edgecombe GD, Telford MJ, 2015: Sci Rep 5: 15757)。
2. 発生過程を詳細に追跡できたことで、背板と肢の境界「背板-肢境界(boundary between tergum and appendage: BTA)」が明確に同定できました。
3. BTA が確定できたことで、翅が「側背板由来」か「付属肢由来」という問題に決着がつくことになりました。その結果、翅の本体は BTA より背方の領域、すなわち背板の側方への拡張部である「側背板」に由来することが明らかになりました。一方、翅の関節や翅を動かす筋肉は BTA より腹方の領域、つまり肢(最基部節である亜基節、すなわち側板)に由来することが示されました。
4. その結果、議論が定まらなかった昆虫の翅の起源に関して、「二元起源説」がきわめて有力となりました。

た。この「側背板説」と「肢起源説」の折衷案である「二元起源説」は、翅の形態と位置および翅を動かす筋肉に関する、両説の納得できる点を最大限に引き出しているとともに、両説の弱点も解決します。そして、最近、分子生物学的研究によって提出された説にも支持を与えることになりました。

### 今後の展開

「翅」の獲得、そしてその翅や肢を体に柔軟に結合させると同時に強い力にも耐えうる「側板」の発達、昆虫の進化、繁栄にとってきわめて重要な出来事でした。しかし、翅や側板の起源に関しては多くの謎がありました。本研究で、側板、そして翅の起源が明らかになったことで、今後、昆虫類の進化を説明する説得力のあるシナリオを描けることが期待されます。

### 参考図

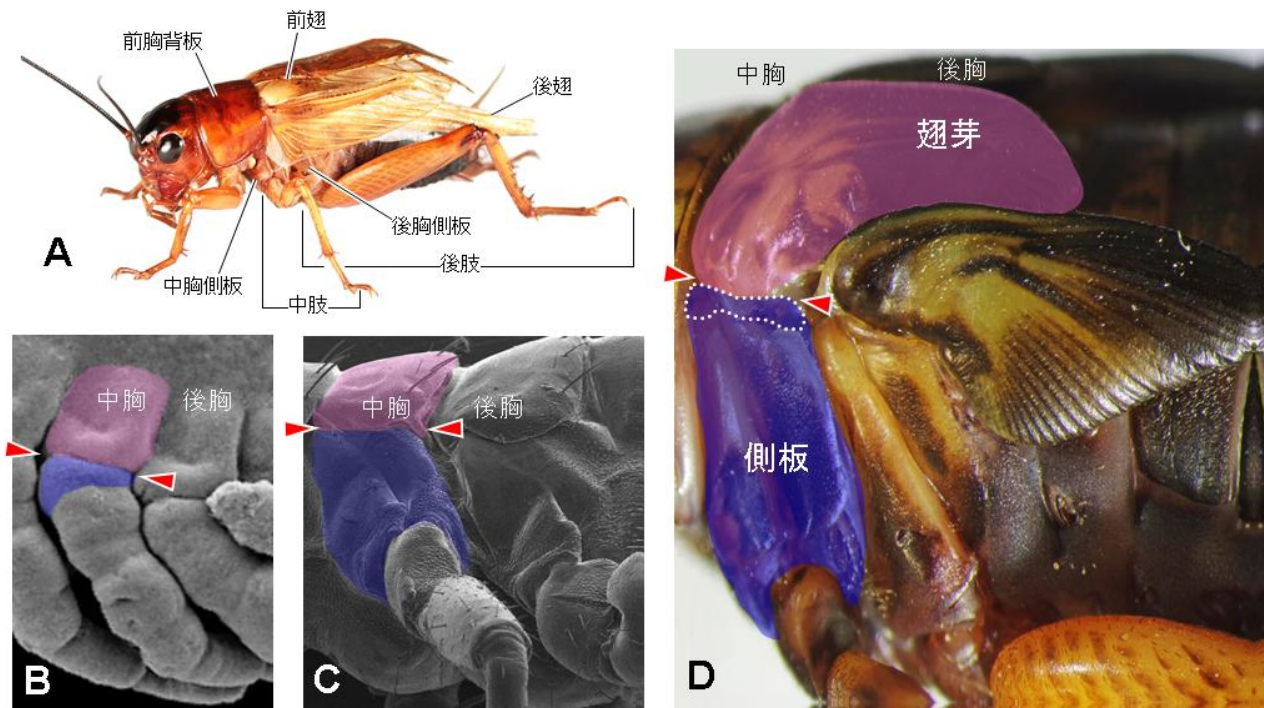


図 フタホシオオロギの成虫(A)と、中期胚(B)、1齢幼虫(C)と成熟(11 齢)幼虫(D)の中胸節～後胸節の拡大。中胸節のみ背板をピンク、肢の最基部節である亜基節をブルーで示している。矢印は背板-肢境界(BTA)。成熟幼虫(D)で分かるように、胸部の側面を被う側板は肢の亜基節に由来する。また、翅(翅芽)本体は背板に起源する一方、翅の基部関節(点線で示した領域)は側板、つまり亜基節に由来する。また、翅の筋肉系も亜基節環節の内在筋(側板の内側にある)起源である。このように、翅システムは、「背板」と「肢の基部環節(亜基節、つまり側板)」に由来することになり、翅の「二元起源説」が強く支持される。成虫(A)で「中胸側板」「後胸側板」と示した領域は、肢の最基部節である亜基節に由来した側板で、その上端に背板から形成された翅本体が関節する。

## 用語解説

### 注1) 側板:

昆虫の体は四方を外骨格で被われた体節でできている。四方を被う外骨格は、背面の背板、腹面の腹板、そして、側方の側板であり、側板と腹板の間には、外骨格で被われた環節に分節される肢(付属肢)がある。背板の両側部はしばしば側方に拡張する。この拡張部を側背板という。

### 注2) 亜基節:

ヒトなどの脊椎動物の骨格は体の内部にある内骨格であるが、昆虫などの節足動物(昆虫以外に、エビやカニなどの甲殻類、ムカデやヤスデなどの多足類、クモやサソリなどの鋏角類など)の骨格は上皮が分泌したクチクラ性やキチン性の強靱な体表構造で、これを外骨格という。肢も外骨格で被われているので、可動できるように、いくつかの環節からできている。環節は、最先端の附節(ふせつ)、それに脛節(けいせつ)、腿節(たいせつ)、転節(てんせつ)、基節(きせつ)と続き、最基部の環節が亜基節(あきせつ)となる。

### 注3) 二元起源説:

Niwa N, Akimoto-Kato A, Niimi T, Tojo K, Machida R, Hayashi S (2010: *Evol Dev* 12: 168-176) は、ap、wg、vg という背板、肢の形成に関わる 3 種類の遺伝子が協力し合い、背板と肢を元として翅を形成するという仮説を分子生物学的な研究に基づいて提出した。

### 注4) 低真空走査型電子顕微鏡:

走査型電子顕微鏡は、試料に電子線をあて、試料から反射してくる電子線あるいは試料が放出する二次電子を検出し、電子線を連続して試料表面に照射(スキャン)することで、試料の表面情報を高解像度の画像として再構成する電子顕微鏡である。高電圧の電子線を照射するので、鏡筒、試料室を高真空にするが、試料がチャージしないように、普通は試料を金属などでごく薄くコーティングすることになる。低真空走査型電子顕微鏡では、一般の走査型電子顕微鏡より真空度を低くすることでチャージを防止できるため、金属コーティングの必要がない。したがって、クチクラがシワになったり変形してしまっても、それを透過して胚や幼虫の表面構造を観察できるのである。

### 注5) ナノ・スーツ法:

電子顕微鏡観察では高電圧の電子線を照射するので、鏡筒内、試料室を真空にしなければならない。水分を多量に含む生物試料は真空内で著しく膨張、変形してしまう。このため、生物試料を観察するには、固定、徹底的な脱水作業が必要である。しかし、固定や脱水の作業は少なからず組織の収縮や変形を引き起こす。モノラウリン酸ポリオキシエチレンソルビタン(Tween20)は電子線で重合する特性をもつ界面活性剤である。最近開発されたナノ・スーツ法は、この界面活性剤に漬浸した試料を「生」のまま走査型電子顕微鏡の試料室に入れ、観察する方法である(Takaku Y, Suzuki H, Ohta I, Ishii D, Muranaka Y, Shimomura M, Hariyama T, 2013: *PNAS* 110: 7631-7635)。電子線を照射することで界面活性剤が重合して、試料表面に強靱な薄膜(ナノ・スーツ)が形成され、生物試料でも水分蒸発を防止して観察できることになる。脱水のみならず、未固定でも、人工産物(アーティファクト)フリーの「生」試料の観察が可能となる。

## 掲載論文

【題名】 Embryological Evidence Substantiates the Subcoxal Theory on the Origin of Pleuron in Insects  
(発生学的証拠が昆虫類の側板の亜基節起源説を実証)

【著者名】 真下 雄太(MASHIMO Yuta: 筑波大学生命環境系山岳科学センター菅平高原実験所昆虫比較発生学研究室/現 福島大学大学院共生システム理工学研究科)・町田 龍一郎(MACHIDA Ryuichiro: 筑波大学山岳科学センター菅平高原実験所昆虫比較発生学研究室)

【掲載誌】 Scientific Reports

DOI: 10.1038/s41598-017-12728-2

## 問合わせ先

氏名 町田 龍一郎(まちだ りゅういちろう)

筑波大学生命環境系 教授 (山岳科学センター菅平高原実験所昆虫比較発生学研究室)

〒386-2204 長野県上田市菅平高原 1278-294 筑波大学山岳科学センター菅平高原実験所

氏名 真下 雄太(ましも ゆうた)

福島大学大学院共生システム理工学研究科 日本学術振興会特別研究員-PD

〒960-1296 福島県福島市金谷川1 福島大学大学院共生システム理工学研究科