

トビムシ目の内顎口形成

富塚 茂和・町田 龍一郎

Shigekazu TOMIZUKA and Ryuichiro MACHIDA: Entognathy Formation of Collembola*

Graduate School of Life and Environmental Sciences, University of Tsukuba, Tsukuba, Ibaraki 305–8572, Japan

Current address: Sugadaira Montane Research Center, University of Tsukuba, Sugadaira Kogen, Ueda, Nagano 386–2204, Japan

E-mail: s-tomi@sugadaira.tsukuba.ac.jp (ST)

トビムシ目は翅を獲得する以前の体制を留める原始的な六脚類（広義の昆虫類）である。トビムシ目の口器は大顎、小顎が口褶によって覆われる内顎口である。トビムシ目は、カマアシムシ目、コムシ目とともに六脚類の原始系統群である内顎類、カマアシムシ目とともに欠尾類を構成する (Hennig, 1969)。しかし、近年、古生物学 (Kukalová-Peck, 1987)、比較形態学 (Koch, 1997)、比較発生学 (Machida *et al.*, 2002; Machida, 2006, 2009)、分子系統学 (Wheeler *et al.*, 2001; Luan *et al.*, 2005; Gao *et al.*, 2008; Dell’Ampio *et al.*, 2009) の立場から、内顎類の単系統性や欠尾類の単系統性について疑問が呈されている。ここにおいて、内顎類の最も重要な固有派生形質とされる、内顎口の3日間での相同性の検証は、内顎類、欠尾類の単系統性や六脚類の高次系統を論ずる上で非常に重要である。

内顎口形成に関しては、最近、カマアシムシ目 (Fukui and Machida, 2009) とコムシ目 (Ikeda and Machida, 1998; Sekiya and Machida, 2009, 2011) で詳細な検討がなされている。しかしながら、トビムシ目に関しては、多くの先行研究があるものの (Claypole, 1898; Folsom, 1900; Hoffmann, 1911; Bruckmoser, 1965; Uemiyama and Ando, 1987)、これらの知見は断片的であり、現在進行しているカマアシムシ目、コムシ目における発生学的研究との比較・検討を行うためには質、量ともに不十分といわざるをえない。このような背景から、内顎類の内顎口の相同性を議論することを目的に、トビムシ目の内顎口形成を詳細に検討した。本研究ではデカトゲトビムシ *Tomocerus cuspidatus* Börner を材料とした。樹皮下で越冬中の個体を採集し飼育下で産卵させ、これまでに約 15,000 個の卵を得た。卵は 25% に希釈した Karnovsky 液と F.A.A. 液で固定した。固定後、DAPI 染色を施し、蛍光実体顕微鏡下で観察した。また、一部の卵は四酸化オスミウムを用いて後固定を行い、走査型電子顕微鏡観察と透過型電子顕微鏡観察を行った。

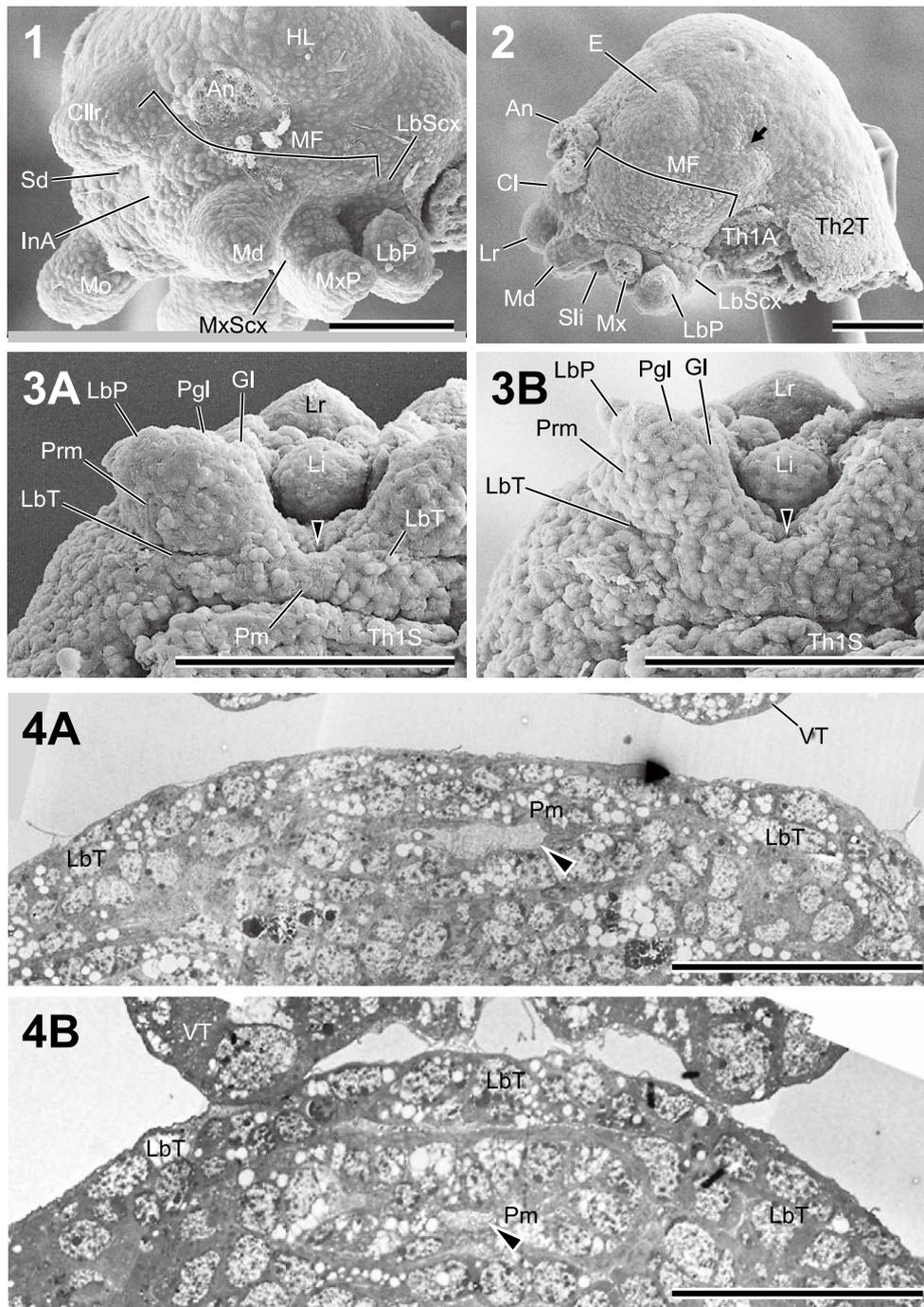
デカトゲトビムシ胚は胚発生中期に胚運動を開始し、それまで背側に反っていた胚は胸部で屈曲、頭部

と腹部が向かいあうようになる。この胚運動の中期において、口褶原基が形成される。口褶原基は上唇から間挿体節を経て下唇体節まで続く一続きの襞として形成される (Fig. 1)。この襞、すなわち口褶は間挿・大顎・小顎・下唇体節の背板領域から形成され、デカトゲトビムシの口褶はこれらの体節の背板由来である。Claypole (1898) は *Anurida maritima* の研究から口褶を間挿体節付属肢由来としたが、口褶原基は間挿体節付属肢よりも外側に形成されることから、Claypole の解釈は受け入れがたい。Uemiyama and Ando (1987) は *Tomocerus ishibashii* の研究から口褶を大顎・小顎・下唇体節背板由来とした。しかしながら口褶は上唇に繋がっていることが観察されるので、Folsom (1900)、Bruckmoser (1965) も示唆するように、間挿体節要素が口褶形成へ参加すると考えるのが妥当である。

胚運動の完了後、各体節の左右の背板が背側に向かって伸長、背閉鎖を開始する。口褶は腹側へと伸長し、大顎、小顎、下唇の基部を覆う。口褶の下唇体節背板要素は、腹側だけでなく、下唇後方へも回り込む (Fig. 2)。このステージにおいて、下唇の内側基部に唾液腺陥入が現れる。背閉鎖の中期になると左右の下唇亜基節が正中線上で癒合し、後基板を形成する (Fig. 3A)。これにより、左右の唾液腺陥入は合一、単一の唾液腺開口が形成される (Figs. 3A, B, 4A, B)。同時に、左右の下唇体節背板は正中方向に伸長を開始し (Figs. 3A, 4A)、やがて左右の下唇体節背板は正中線上で癒合、完全に後基板を覆う (Figs. 3B, 4B)。すなわち、内顎口の後方は口褶の下唇体節背板要素によって占められることになる。

これまで、トビムシ目の内顎口後方領域の由来については研究者により解釈が異なり、コンセンサスが得られていなかった。Folsom (1900) は *Anurida maritima* の内顎口後方領域は下唇由来であるとした。しかしながら、Uemiyama and Ando (1987) は *Tomocerus ishibashii* の研究から内顎口後方領域の大部分は下唇亜基節、すなわち後基板に由来するとした。一方、*Tomocerus plumbeus* の胚発生を観察した Hoffmann (1911) は口褶が後方に伸長し下唇基部の後方を覆うとした。しか

* Abstract of paper read at the 47th Annual Meeting of the Arthropodan Embryological Society of Japan, June 10–11, 2010 (Biwako, Shiga).



Figs. 1–4 Entognathy formation of a collembolan *Tomocerus cuspidatus*.

Fig. 1 SEM of the cephalic region of an embryo in the middle stage of blastokinesis, frontolateral view, antennae removed. The intercalary, mandibular, maxillary and labial terga unit together to form a mouth fold anlage, which communicates with clypeolabrum passing over the intercalary appendage.

Fig. 2 SEM of the cephalic region of an embryo in the early stage of dorsal closure, lateral view, antennae and thoracic appendages removed. An arrow shows the posterior tentorial pit. The mouth fold anlage extends ventrally as well as posteriorly and covers the bases of the mandible, maxilla and labium.

Fig. 3 SEMs of the gnathal regions of the embryos in the final stages of entognathy formation, posteroventral views. Arrowheads show the common opening of the salivary gland ducts. A. Completion of postmentum in the middle stage of dorsal closure. The mouth folds or the labial terga of both sides are on the way of extension over the newly formed postmentum. B. Completion of the posterior limit of entognathy, with the postmentum fully covered by the labial terga of both sides.

Fig. 4 TEMs of cross sections of the embryos in the formation of posterior limit of entognathy through the labial region. Arrowheads show the common duct of salivary glands. A. The newly formed postmentum in the course of the covering by the the mouth folds or labial terga of both sides, in the same stage as that shown in Fig. 3A. The middle region of the postmentum is yet to be covered. B. The postmentum completely covered by the labial terga, in the same stage as that shown in Fig. 3B.

An: antenna, Cl: clypeus, Cllr: clypeolabrum, E: eye, Gl: glossa, HL: head lobe, InA: intercalary appendage, LbScx: labial subcoxa, LbP: labial palp, LbT: labial tergum, Li: lingua, Lr: labrum, Md: mandible, MF: mouth fold, Mo: molar plate, Mx: maxilla, MxP: maxillary palp, MxScx: maxillary subcoxa; Pgl: paraglossa, Pm: postmentum, Prm: prementum, Sd: stomodeum, Sli: superlingua, Th1A: first thoracic appendages, Th1S: first thoracic sternum, Th2T: second thoracic tergum, VT: ventral tube. Scales = 1–3: 50 μ m; 4: 5 μ m.

しながら、口褶に由来する部分は内顎口後方領域の末端部だけであり、その他の大部分の領域は元来そこに存在していた喉板域 *gular region* に由来するとしている。*Orchesella villosa* の胚発生を研究した Bruckmoser (1965) も Hoffmann と同様の解釈を行っている。今回、私たちは走査型電子顕微鏡ならびに透過型電子顕微鏡を用いてデカトゲトビムシの内顎口形成を詳細に検討し、その内顎口後方領域は口褶（特に下唇体節背板由来の口褶後方部）により形成されることを明らかにした。内顎口後方領域を口褶が被覆するとした点で Hoffmann (1911) と Bruckmoser (1965) の解釈は認められるが、彼らの内顎口後方領域の大部分を喉板域由来とする見解は大いに疑わしい。理由は、喉板域の前方に左右の下唇付属肢が正中で癒合したことで形成された唾液腺開口が存在するからである。すなわち、彼らが「喉板域」とした構造は、左右の下唇垂基節の癒合により形成された後基板と、それを覆う口褶後方部に由来する構造である。

今回のデカトゲトビムシを材料とした詳細な研究により、トビムシ目の内顎口形成は、1) 口褶の間挿・大顎・小顎・下唇体節背板由来、および2) 内顎口後方領域の下唇背板（口褶後方部）由来で特徴づけられることが明らかになった。この特徴はカマアシムシ目の内顎口形成とまったく一致する (Fukui and Machida, 2009)。その一方、トビムシ目（及びカマアシムシ目）の内顎口形成は、1) 下唇基節が口褶形成に関与する点、2) 内顎口後方領域が後基板である点、3) 後基板形成の際に下唇の回転を伴う点で特徴づけられるコムシ目の内顎口形成 (Ikeda and Machida, 1998; Sekiya and Machida, 2009, 2011) とは大きく異なる。したがって、トビムシ目とカマアシムシ目の内顎口の相同性が示唆され、欠尾類の単系統性は支持される。しかしながら、トビムシ目及びカマアシムシ目とコムシ目との内顎口の相同性は必ずしも積極的に支持されない。今後、内顎類の単系統性については慎重に議論されなければならないであろう。

引用文献

Bruckmoser, P. (1965) Embryologische Untersuchungen über den Kopfbau der Collembole *Orchesella villosa* L. *Zoologische Jahrbücher für Anatomie*, 82,

- 299–364.
- Claypole, A. M. (1898) The embryology and ögenesis of *Anurida maritima* (Guér.). *Journal of Morphology*, 14, 219–300.
- Dell'Amio, E., N. U. Szucsich, A. Carapelli, F. Frati, G. Steiner, A. Steinacher, G. Pass (2009) Testing for misleading effects in the phylogenetic reconstruction of ancient lineages of hexapods: influence of character dependence and character choice in analyses of 28S rRNA sequences. *Zoologica Scripta*, 38, 155–170.
- Folsom, J. W. (1900) The development of the mouth-parts of *Anurida maritima* Guér. *Bulletin of Museum of Comparative Zoology*, 36, 87–157.
- Fukui, M. and R. Machida (2009) Formation of the entognathy in *Baculentulus densus* (Imadaté) (Hexapoda: Protura, Acerentomidae). *Proceedings of the Arthropodan Embryological Society of Japan*, 44, 25–27.
- Gao, Y., Y. Bu and Y. Luan (2008) Phylogenetic relationships of basal hexapods reconstructed from nearly complete 18S and 28S rRNA gene sequences. *Zoological Science*, 25, 1139–1145.
- Hennig, W. (1969) *Die Stammesgeschichte der Insekten*. Kramer, Frankfurt am Main.
- Hoffmann, R. W. (1911) Zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Collembolen. *Zoologischer Anzeiger*, 37, 353–377.
- Ikeda, Y. and R. Machida (1998) Embryogenesis of the diplura *Lepidocampa ueberi* Oudemans (Hexapoda, Diplura, Campodeidae): External morphology. *Journal of Morphology*, 237, 101–115.
- Koch, M. (1997) Monophyly and phylogenetic position of the Diplura (Hexapoda). *Pedobiologia*, 41, 9–12.
- Kukulová-Peck, J. (1987) New Carboniferous Diplura, Monura, and Thysanura, the hexapod ground plan, and the role of thoracic side lobes in the origin of wings (Insecta). *Canadian Journal of Zoology*, 65, 2327–2345.
- Luan, Y., J. M. Mallatt, R. Xie, Y. Yang and W. Yin (2005) The phylogenetic positions of three basal-hexapod groups (Protura, Diplura, and Collembola) based on ribosomal RNA gene sequences. *Molecular Biology and Evolution*, 22, 1579–1592.
- Machida, R. (2006) Evidence from embryology for reconstructing the relationships of hexapoda basal clades. *Arthropod Systematics and Phylogeny*, 64, 95–104.
- Machida, R. (2009) Reconstruction of hexapod basal clades from embryological evidence. *Proceedings of the Arthropodan Embryological Society of Japan*, 43, 39–42.
- Machida, R., Y. Ikeda and K. Tojo (2002) Evolutionary changes in developmental potentials of the embryo proper and embryonic membranes in Hexapoda: A synthesis revised. *Proceedings of Arthropodan Embryological Society of Japan*, 37, 1–11.
- Sekiya, K. and R. Machida (2009) Embryonic development of *Occasjapyx japonicus* (Enderlein): Notable features (Hexapoda: Diplura, Dicellurata). *Proceedings of the Arthropodan Embryological Society of Japan*, 44, 13–18.
- Sekiya, K. and R. Machida (2011) Formation of the entognathy of *Dicellurata*, *Occasjapyx japonicus* (Enderlein, 1907) (Hexapoda: Diplura, Dicellurata). *Soil Organisms*, 83, 399–404.
- Uemiyama, H. and H. Ando (1987) Embryogenesis of a springtail, *Tomocerus ishibashii* (Collembola: Tomoceridae): External morphology. *Journal of Morphology*, 191, 37–48.
- Wheeler, W. C., M. Whiting, Q. D. Wheeler and J. M. Carpenter (2001) The phylogeny of the extant hexapod orders. *Cladistics*, 17, 113–169.