

## コオイムシ *Appasus japonicus* の口器形成 (昆虫綱：半翅目，コオイムシ科)

鈴木 智也・東城 幸治

### Tomoya SUZUKI<sup>1)</sup> and Koji TOJO<sup>2,3)</sup>: Development of the Mouthparts in Embryo of the Giant Water Bug, *Appasus japonicus* (Insecta: Hemiptera, Belostomatidae)\*

<sup>1)</sup> Division of Mountain and Environmental Science, Interdisciplinary Graduate School of Science and Technology, Shinshu University, Asahi 3–1–1, Matsumoto, Nagano 390–8621, Japan

<sup>2)</sup> Department of Biology, Faculty of Science, Shinshu University, Asahi 3–1–1, Matsumoto, Nagano 390–8621, Japan

<sup>3)</sup> Institute of Mountain Science, Shinshu University, Asahi 3–1–1, Matsumoto, Nagano 390–8621, Japan

E-mail: ktojo@shinshu-u.ac.jp (KT)

約140科70,000種から構成される半翅目 (Hemiptera sens. lat.; *i. e.*, 同翅類 Homoptera+ 異翅類 Heteroptera) は、種多様性の観点から不完全変態類の中で最重要分類群であるといえる。近年、同翅類の単系統性が疑問視され (Xie *et al.*, 2008)、半翅目は以下に列記する4亜目に大別する体系が提唱されている (吉澤, 2008)。(1) 腹吻亜目 Sternorrhyncha (アブラムシ類、コナジラミ類、カイガラムシ類)、(2) 頸吻亜目 Auchenorrhyncha (セミ類、ウンカ類、ヨコバイ類)、(3) 鞘吻亜目 Coleorrhyncha (オーストラリア、ニュージーランド、南米に固有の種群)、(4) 異翅亜目 Heteroptera (カメムシ類)。これらの半翅目昆虫類の生活スタイルや形態はたいへん多様であり、カイガラムシ類のようにほとんど動かない種群や、セミ類やヨコバイ類のように活発に飛び回る種群、さらには水生半翅類のように水中生活に特化した種群などが知られる。食性も多様であり植物の樹液を吸収するものから肉食性のものまでみられ、かつ餌として利用する生物種群についても特異性の強いものから汎用性の高いものまで多様である。このように多様な半翅目昆虫類に共通する代表的形質として、従来より「針状に特殊化した吸収型口器」が重要視されてきた。しかしながら、半翅目の特徴ともいえる吸収型口器が、胚発生時にどのように形成されるのかについては、これまで十分な研究がなされてこなかった。

昆虫類の口器は、付属肢起源であるか否かを巡る議論的となっている上唇 labrum をはじめ、付属肢起源が確実な大顎 mandible、小顎 maxilla、下唇 labium などから構成される (Snodgrass, 1935)。また、一部の原始的昆虫類においては、非付属肢性の下咽頭 hypopharynx なども構成要素の一つとして口器形成に参加することが知られている (Snodgrass, 1935; Tojo, 2009; Wenk *et al.*, 2010)。これまで、昆虫類の口器形態に関しては数多くの研究がなされ、古くから Crampton (1921a, 1921b, 1923a, 1923b, 1928) や Snodgrass (1935) などによって総説されてきたと共に、近年では口器形

成に関する遺伝的基盤についても多くの知見が蓄積されてきた (Rogers *et al.*, 2002)。しかしながら、特殊な吸収型の摂食様式を獲得した半翅目昆虫類の口器がどのようにして獲得されたかについては、様々な議論が行われてきたものの (*e. g.*, Muir and Kershaw, 1912; Snodgrass, 1935; Rogers *et al.*, 2002; Yoshizawa and Saigusa, 2003)、胚発生期における口器形成過程を詳細に観察した研究は極めて少なく (*e. g.*, Newcomer, 1948; Dorn and Hoffmann, 1983)、小顎においては小顎鬚 maxillary palp が分化するのか否か、また内葉 lacinia や外葉 galea が分化するのか否かについては再検討する必要がある。同様に、下唇に関しても下唇鬚 labial palp が分化するのか否か、また中舌 glossa や副舌 paraglossa が分化するのか否かについては再検討する必要がある。

そこで本研究では、半翅目最大の分類群である異翅亜目の中でも原始的種群の一つであるコオイムシ *Appasus japonicus* (コオイムシ科 Belostomatidae) を対象に、口器形成過程の詳細な観察を行った。本研究では、田中 (2001) によるコオイムシにおける胚発生の観察によって行われたステージ分けに基づき、胚発生期を全9ステージに分け (ステージ1: 成熟分裂および受精、ステージ2: 卵割、ステージ3: 胚盤葉形成、ステージ4: 胚帯形成 - 胚帯伸長および付属肢原基形成、ステージ5: 付属肢原基の伸長・分節化および腹部節の分節化、ステージ6: 腹部幅の増大と胚長の短縮、および胸部付属肢の屈曲、ステージ7: 胚の姿勢転換、ステージ8: 胚の急激な成長と複眼の着色および背部閉鎖、ステージ9: 胸部付属肢の発達)、孵化後の1齢幼生をステージ10とした。なお、本研究では、口器形成を中心とした形態形成の記載を重視しており、胚原基が形成されるステージ4以降について、特に詳しく観察した。

コオイムシの胚発生を詳細に観察した結果、ステージ4では頭部予定域とそれよりも後方の境界が識別され、頭部予定域においてはステージ5までに触角、大

\* Abstract of paper read at the 47th Annual Meeting of the Arthropodan Embryological Society of Japan, June 10–11, 2011 (Biwako, Shiga).

顎、小顎、下唇が分化し、これらの後方に胸部付属肢の原基が分化する。触角および胸部付属肢においては基肢節 *coxopodite* と端肢節 *telopodite* の分節化がはじまる (Fig. 1A–F)。つづくステージ6においては、小顎および下唇がそれぞれ基肢節と端肢節に分節する

(Fig. 1G)。一方、大顎についてはこのような分節化は認められない。この後、小顎では基肢節が伸長して針状となる一方で、端肢節はいわゆる「小顎板 *maxillary plate*」を形成することが観察された (Fig. 1H–R)。また、下唇では端肢節がさらに伸長し、分節する様子が観察

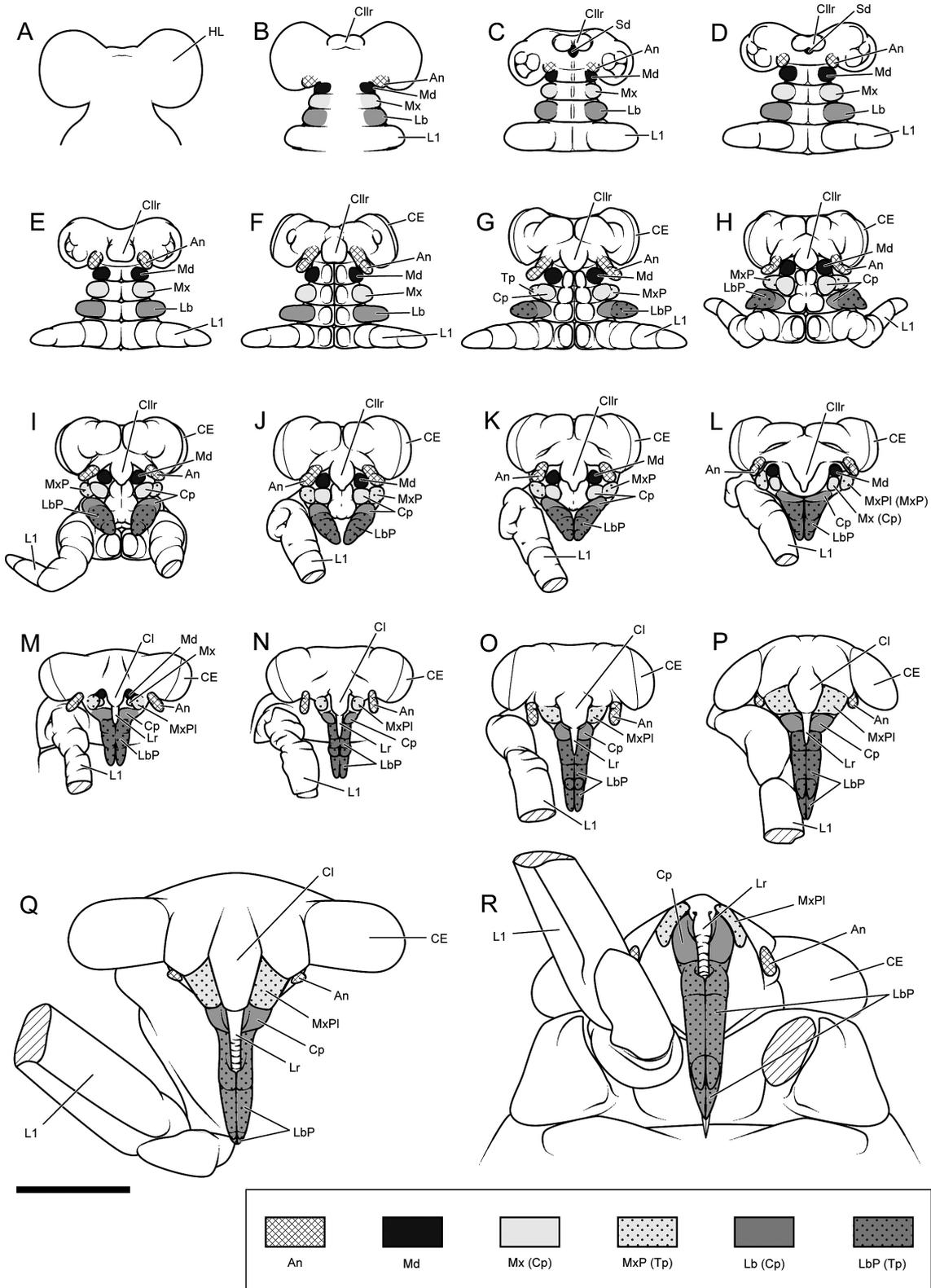


Fig. 1 Development of the mouthparts in embryo of *Appasus japonicus* (A–C: Stage 4, D–F: Stage 5, G–I: Stage 6, J–L: Stage 7, M–O: Stage 8, P: Stage 9, Q, R: Stage 10). An: antenna, CE: compound eye, Cl: clypeus, Cllr: clypeolabrum, Cp: coxopodite, HL: head lobe, L1: prothoracic leg, Lb: labium, LbP: labial palp, Lr: labrum, Md: mandible, Mx: maxilla, MxP: maxillary palp, MxPl: maxillary plate, Sd: stomodaeum, Tp: telopodite. Bar = 500  $\mu$ m.

された (Fig. 1H-R)。一般的な昆虫では、小顎と下唇の基肢節部において、それぞれの正中線側から外側へ向かい、内葉と外葉、そして中舌と副舌と称される2つずつの内肢突起 *endites* が分化するが、本研究におけるコオイムシの胚発生においては、基肢節からこれらの分化は認められなかった。同様に一般的な昆虫では、小顎と下唇の端肢節は、それぞれ小顎鬚と下唇鬚へと分化するが、本研究ではコオイムシにおける小顎板および下唇の大部分は小顎と下唇の端肢節に由来することが明らかとなったので (Fig. 1H-R)、それぞれ小顎鬚と下唇鬚に相同であると言える。

従来、半翅目昆虫類の小顎板を巡っては様々な議論がなされており、Rogers *et al.* (2002) は、*Oncopeltus fasciatus* における遺伝子発現パターンから小顎板を小顎鬚とは異なる新たに獲得された構造であると解釈している一方で、Dorn and Hoffmann (1983) は小顎板を小顎鬚起源であると解釈している。本研究におけるコオイムシの口器形成過程の観察では、小顎板が小顎端肢節由来であることが明らかとなり、小顎板の小顎鬚相同説 (Dorn and Hoffmann, 1983) を支持するものとなった。さらに、下唇に関しても、Snodgrass (1935) は半翅目における下唇は下唇鬚を欠くものと解釈しているが、本研究における下唇形成過程の観察においては、下唇第2-4節が下唇鬚由来であることが確認されたことから、Snodgrass (1935) の解釈とは異なる結果となった。

半翅目昆虫類は極めて多様な食性をもつだけに、その吸取型口器がそもそも相同性の高い器官であるのか否かといった議論も含め、今後も慎重に検討していきたい。また、本研究においては、小顎板によって大顎および小顎基肢節が胚内部に隠れてしまった後のステージにおける、大顎刺針および小顎刺針の形成過程を連続的に追究することはできなかったが、今後、切片による胚体内での大顎刺針および小顎刺針における形態形成の観察を行うことで半翅目昆虫類の口器形成や相同性の理解に資する議論をしていきたい。

## 引用文献

- Crampton, G. C. (1921a) The sclerites of the head, and the mouthparts of certain immature and adult insects. *Annals Entomological Society of America*, **14**, 65-110.
- Crampton, G. C. (1921b) The phylogenetic origin of the mandibles of insects and their arthropodan relatives: A contribution to the study of the evolution of the arthropoda. *New York Entomological Society*, **29**, 63-100.
- Crampton, G. C. (1923a) A comparison of the labium in certain holometabolous insects from the standpoint of phylogeny. *Entomological Society of Washington*, **25**, 171-181.
- Crampton, G. C. (1923b) A phylogenetic comparison of the maxillae throughout the orders of insects. *New York Entomological Society*, **31**, 77-107.
- Crampton, G. C. (1928) The eulabium, mentum, submentum and gular region of insects. *Journal of Entomology and Zoology*, **21**, 1-18.
- Dorn, A. and P. Hoffmann (1983) Segmentation and differentiation of appendages during embryogenesis of the milkweed bug *Oncopeltus fasciatus*: A scanning electron microscopical study. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere*, **109**, 277-298.
- Muir, F. and J. C. Kershaw (1912) The development of the mouthparts in the Homoptera, with observations on the embryo of Siphanta. *Psyche*, **19**, 77-89.
- Newcomer, W. S. (1948) Embryological development of the mouth parts and related structures of the milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus* (Dallas). *Journal of Morphology*, **82**, 365-411.
- Rogers, B. T., M. D. Peterson and T. C. Kaufman (2002) The development and evolution of insect mouthparts as revealed by the expression patterns of gnathocephalic genes. *Evolution & Development*, **4**, 96-110.
- Snodgrass, R. E. (1935) *Principles of Insect Morphology*. McGraw-Hill Book Company, New York.
- 田中正弘 (2001) コオイムシ (半翅目、コオイムシ科) の胚子発生 I. 卵と胚の外部形態の変化. *New Entomologist*, **50**, 35-42.
- Tojo, K. (2009) Plaeoptera or Metapterygota?: A comparative embryological approach. *Proceedings of the Arthropodan Embryological Society of Japan*, **43**, 43-55.
- Wenk, P., S. Lucic and O. Betz (2010) Functional anatomy of the hypopharynx and the salivary pump in the feeding apparatus of the assassin bug *Rhodnius prolixus* (Reduviidae, Heteroptera). *Zoomorphology*, **4**, 225-234.
- Xie, Q., Y. Tian, L. Y. Zhen and W. J. Bu (2008) 18S rRNA hyper-elongation and the phylogeny of Euhemiptera (Insecta: Hemiptera). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **47**, 463-471.
- 吉澤和徳 (2008) カメムシ目 (半翅目) Order Hemiptera. pp.369-371. 「節足動物の多様性と系統 (石川良輔 編)」, 裳華房, 東京.
- Yoshizawa, K. and T. Saigusa (2003) Reinterpretations of clypeus and maxilla in Psocoptera, and their significance in phylogeny of Paraneoptera (Insecta: Neoptera). *Acta Zoologica (Stockholm)*, **84**, 33-40.