

令和 元 年 7 月 12 日

海外特別研究員最終報告書

独立行政法人 日本学術振興会 理事長 殿

採用年度 29

受付番号 212

氏 名 山本 周平

(氏名は必ず自署すること)

海外特別研究員としての派遣期間を終了しましたので、下記のとおり報告いたします。

なお、下記及び別紙記載の内容については相違ありません。

記

1. 用務地（派遣先国名）用務地: United States of America（国名: アメリカ合衆国）2. 研究課題名（和文）※研究課題名は申請時のものと変わらないように記載すること。
ハネカクシの短翅の起源とその形態進化史の解明3. 派遣期間: 平成 29 年 7 月 1 日 ~ 令和 元年 6 月 30 日

4. 受入機関名及び部局名

Field Museum of Natural History, Integrative Research Center5. 所期の目的の遂行状況及び成果…書式任意 **書式任意 (A4 判相当 3 ページ以上、英語で記入也可)**

(研究・調査実施状況及びその成果の発表・関係学会への参加状況等)

(注)「6. 研究発表」以降については様式 10—別紙 1~4 に記入の上、併せて提出すること。

甲虫目は約 40 万種を擁する巨大な分類群であり、中でもハネカクシ科は 32 亜科の約 64,500 種で構成される動物界最大の科として知られている。甲虫の仲間としては珍しく、硬化した前翅(鞘翅)が短縮し、結果的に腹部が露出する種が多く含まれる。それらの種では短い前翅の下に飛翔可能な後翅が小さく折り畳まれて収納されていることから、「翅隠し(はねかくし)」という和名が付けられた。

この形態的な特殊化は、土壌中や樹皮下などの微環境を中心とした隠蔽的な環境へニッチを細分化することを可能にし、ハネカクシの多様化の原動力と考えられている。膨大な種数を含むハネカクシの多様化要因を探索することは、甲虫のたぐいまれな多様性創出機構の解明に繋がるものと期待される。本研究課題では、その短翅化の謎の解明を目的として、シリホソハネカクシ亜科群の形態情報を用いた系統解析を行った。また、ハネカクシの短翅化の起源についても議論を深めるため、白亜紀“中期”のミャンマー産琥珀に包含される化石を中心とした古生物学的な研究も併せて実施した。

シリホソハネカクシ亜科群の形態に基づく系統解析:

・緒言

ハネカクシ科は巨大な分類群であるため、便宜上、4 ないしは 5 つの亜科群に分けられている (Grebennikov & Newton 2012, *Arthropod Systematics & Phylogeny*)。シリホソハネカクシ亜科群はその中の 1 つであり、6 亜科で構成されている。本亜科群を代表するシリホソハネカクシ亜科には短翅

型が見られる一方で、前翅がきわめて伸長したものも含まれる。したがって、これらを包括する系統樹が作成できれば、前翅の進化史に対して何らかの示唆を与えられるものと考えた。しかし、そもそもシリホソハネカクシ亜科の単系統性が疑問視されていることから、本亜科を中心とした亜科群全体の系統樹の作成を行う必要があった。なお、近年発表されたハネカクシ上科の分子系統樹 (McKenna *et al.*, 2015, *Systematic Entomology*) などでは、これらの亜科群の単系統性が疑問視されており、亜科群全体の単系統性も本研究で検証することを試みた。

シリホソハネカクシ亜科はこれまで単系統性が厳密に検証されたことはないものの、おそらく 2 つのクレードに大別されるものと考えられてきた。その内の主要なクレードには上翅が長い *Leucotachinus* 属やアバタシリホソハネカクシ属 *Lacvietina* に加えて、中間的なシリホソハネカクシ属 *Tachyporus* あるいはヒメキノコハネカクシ属 *Sepedophilus* が含まれる。さらに上翅がかなり短いチビマルクビハネカクシ属 *Coproporus* やヒトダマハネカクシ属 *Vatesusu* なども含まれる。本亜科には極端な長翅系の属や種は含まれないが、求める研究成果を得るには十分な分類群といえる。したがって、シリホソハネカクシ亜科の系統樹を作成することにより、ハネカクシの短翅化の進化史に関する洞察を得ることを目的とした。

膨大な種数を誇るハネカクシ科にあって、シリホソハネカクシ亜科は中程度の大きさとみなせるだろう。本亜科は極地域を除く全生物地理区に分布し、約 1600 種が知られているが、未だに膨大な数の未記載種が残っているものと思われる。本亜科の分類体系は歴史的に混沌とした時期があったものの、現在はシリホソハネカクシ族 *Tachyporini*、ヒトダマハネカクシ族 *Vatesini*、ホソミズギワハネカクシ族 *Deropini*、ハバビロシリホソハネカクシ族 *Megarthropini*、キノコハネカクシ族 *Mycetoporini* の計 5 族に落ち着いている。亜科を構成する属の数は現生 40 属に対して化石属が 10 属となり、中生代の絶滅属の割合が高いが、これは本亜科が原始的であると考えられていることと矛盾しない。近年になり発表された McKenna *et al.* (2015, *Systematic Entomology*) による分子系統解析により、シリホソハネカクシ亜科はキノコハネカクシ族とそれ以外の 2 族がそれぞれ異なるクレードを形成する可能性が示唆されている。また、きわめて予備的であるが、同亜科が単系統群ではないという結果が、Ashe & Newton (1993, *Systematic Entomology*) によっても指摘されている。

・材料と方法

残念なことに、本亜科にはタイプ標本のみが知られているといった入手困難な属が珍しくない。そのため、分子系統樹を作成するために新鮮な材料を収集するのは困難を極める。とはいえ、派遣先である米国シカゴのフィールド自然史博物館はハネカクシ全体を網羅したコレクションが整備されている。当然ながらシリホソハネカクシ亜科についても、形態観察に適した状態のスライド標本を含め、世界中の属が膨大な量の標本として収蔵保管されている。したがって、本研究では、それらの標本を十分に活用するため、成虫形態に基づく系統樹作成を試みることにした。ちなみに幼虫形態は形態系統樹においても重要な役割を果たすものと思われたが、そもそも十分な量と広範なサンプリングが行われていないことに加え、それなりに同定の信頼性が疑われる標本が含まれていたため、今回の利用は見送ることとした。

最終的に、成虫形態 157 形質を最大節約法 (TNT ver. 1.5) を用いて解析を行った。解析にはシリホソハネカクシ亜科全 5 族の 38 属 [*Tachyporini* (21/23)、*Vatesini* (1/1)、*Deropini* (1/1)、*Megarthropini* (4/4)、*Mycetoporini* (11/11)] に加えてシリホソハネカクシ亜科群すべての亜科を含むハネカクシ科 10 亜科とシデムシ科の計 72 OTUs を用いた。なお、解析に使用しなかった希少な 2 属 (*Tachinoporus*、*Tachinoproporus*) についても、大英自然史博物館からタイプ標本を借用することで、結果的にシリホソハネカクシ亜科全属を検討することができた。本解析では化石を含めなかったが、いずれ解析に加える予定である。

・結果と考察

最大節約法による系統解析の結果、計 3 つの樹形が得られた。個々の系統樹ならびに厳密合意樹

は先行研究の McKenna *et al.* (2015, *Systematic Entomology*) の結果を概ね支持し、シリホソハネカクシ亜科群とシリホソハネカクシ亜科の単系統性は否定された。キノコハネカクシ族はそれ以外のシリホソハネカクシ亜科と完全に分離した。したがって、亜科全体を網羅した本研究においても本亜科が単系統群ではないことが改めて示された。本系統樹では、キノコハネカクシ族は日本に分布しない *Olisthaerinae* 亜科と姉妹群を形成し、それらで構成されるクレードはハネカクシ亜科と姉妹群関係になった。その他全てのシリホソハネカクシ亜科はシデムシ科と姉妹群関係を形成したものの、これは McKenna *et al.* (2015, *Systematic Entomology*) による先行研究で既に示唆されていた。とはいえ、より詳細な研究によるシデムシ科の系統的位置の決定が求められる。

狭義のシリホソハネカクシ亜科はキノコハネカクシ族を除く 4 族で構成され、大きく 3 つのクレードに大別された。すなわち、シリホソハネカクシ属・ヒメキノコハネカクシ属などからなるクレード、チビマルクビハネカクシ属・ヒトダマハネカクシ属などから構成されるクレード、ホソミズギワハネカクシ属のみのクレード、そしてアバタシリホソハネカクシ属やマルクビハネカクシ属などを含むクレードである。この研究成果に従うのであれば、従来の 5 族を認めるというシリホソハネカクシ亜科の分類体系は大きな変更が余儀なくされる。具体的にはキノコハネカクシ族をシリホソハネカクシ亜科から除外し、亜科に格上げする必要がある。また、再定義されたシリホソハネカクシ亜科もシリホソハネカクシ族、ヒトダマハネカクシ族 (*Vatesini* + *Tachyporini*)、マルクビハネカクシ族 (*Tachyporini* + *Megarhropsini*)、ホソミズギワハネカクシ族の計 4 族にまとめるのが最善だろう。なお、系統解析に加えられなかった 2 属はいずれもヒトダマハネカクシ族に所属させるのが妥当であると判断された。また、細かい部分でも属への昇格やシノニムとすべき属が見出されるなどしたが、本研究報告では割愛したい。

さて、肝心な上翅の形態進化史だが、残念ながら明瞭な結果(例えば短翅から長翅型、もしくは逆のパターン)は得られなかった。なぜなら中間の長さの上翅型をもつ再定義後のシリホソハネカクシ族はその他 3 族と姉妹群を形成したからである。そして、主に短翅型で構成されるヒトダマハネカクシ族は長翅型からなるホソミズギワハネカクシ族 + マルクビハネカクシ族と姉妹群になった。本研究によって、シリホソハネカクシ亜科の短翅化の進化史はおそらく複雑な過程を経ていることが推察されるが、本研究結果を厳密に解釈するのであれば、中間型の上翅が祖先的であり、それから短翅型と長翅型が派生的に生じたとみなすことができる。もしそうならば、Grebennikov & Newton (2012, *Arthropod Systematics & Phylogeny*) による中間型の上翅が祖先的であるという仮説を支持することになる。ヒトダマハネカクシ内では短翅型が派生的に生じたことが示唆されたが、こちらも中間型の上翅の形態が祖先的であることを示している。

これらの成果については、以下のようにコペンハーゲンで開催された第 33 回国際ハネカクシ会議およびバンクーバーで開催されたアメリカ昆虫学会等の合同大会で口頭発表を行った。評判は上々で、ハネカクシを専門とする研究者からも特に異論は指摘されなかった。残念ながら、派遣期間中に投稿論文として仕上げることはできなかったが、派遣先での期間延長を通じて論文作成に目下取り組んでいる最中である。

Yamamoto, S. (2018) Tachyporinae revisited: phylogeny, redefinition and higher classification. 33rd International Meeting on Systematics and Biology of Staphylinidae. Zoological Museum (Natural History Museum of Denmark), Copenhagen, Denmark. (May 11th)

Yamamoto, S. (2018) Tachyporinae revisited: Phylogeny, evolution, and higher classification based on morphology (Coleoptera: Staphylinidae). 2018 Entomological Society of America (ESA), Entomological Society of Canada (ESC), and Entomological Society of British Columbia (ESBC) Joint Annual Meeting. Vancouver Convention Centre, Vancouver, BC, Canada. (November 13th).

琥珀中の化石に基づく古生物学的研究:

派遣期間中に受理ないしは出版された査読付き英文論文は計 15 編であり、これらは主に化石を主題とした研究に基づく成果である。また、2019 年 7 月現在において、さらに 3 編の化石に関する論文が投稿中となっている。これらの中からハネカクシに関する代表的な業績を解説したい。加えて、ハネカクシではないものの、ツツシクイムシ科甲虫における前翅の短翅化の起源と進化史について議論した論文についても関連する業績として以下に記述した。

・ハネカクシ科に関する論文出版

膨大な現生タクサに比べると、ハネカクシの化石は 400 種強しか記載されておらず、中生代の化石となるとわずか 120 種足らずである。しかし、とりわけ中生代の化石は各分類群の起源と進化史に対して洞察を与えるだけでなく、前翅の長さについても直接的な示唆を与える材料となりうる。そのため、本研究課題において化石はきわめて重要な位置を占めた。

Yamamoto, S., Maruyama, M. (2018) Phylogeny of the rove beetle tribe Gymnusini sensu n. (Coleoptera: Staphylinidae: Aleocharinae): Implications for the early branching events of the subfamily. *Systematic Entomology*, 43(1): 183–199.

シリホソハネカクシ亜科群に含まれるヒゲブトハネカクシ亜科は 1 万 6300 種以上を擁する動物界最大の亜科として知られている。その中で最も原始的と言われているトマムハネカクシ族 *Gymnusini* とヌレチハネカクシ族 *Deinopsini* は姉妹群を形成し、それらが残る本亜科全てと姉妹群関係にあるとされている。しかしながら、複数の先行研究によって、両族は一つのクレードを形成するものの、トマムハネカクシ族の単系統性は疑問視されていた。白亜紀“中期”のミャンマー産琥珀から近年になって発見された世界最古のヒゲブトハネカクシ *Cretodeinopsis* 属もそれを支持することとなった。今回、*Cretodeinopsis* 属と謎が多い始新世バルト琥珀の *Electrogymnusa* 属の化石を含めた両族全属の系統解析を初めて実施した。その結果、トマムハネカクシ族の単系統性は認められず、命名規約にしたがって、ヌレチハネカクシ族をトマムハネカクシ族の新参シノニムとして処理した。

Jałoszyński, P., Brunke, A.J., Yamamoto, S., Takahashi, Y. (2018) Evolution of Mastigitae: Mesozoic and Cenozoic fossils crucial for reclassification of extant tribes (Coleoptera: Staphylinidae: Scydmaeninae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 184(3): 623–652.

コケムシ亜科 *Mastigitae* 上族の化石を含めた網羅的な系統解析を行い、本上族の大規模な分類学的再編成を行った。結果として、3 新族 (*Papusini*, *Leptochromini*, †*Baltostigini*) を創設し、残る 2 族 (*Clidicini*, *Mastigini*) についても定義を変更した。得られた系統樹によると、後翅の消失は少なくとも 4 回独立に生じたことが明らかとなった。加えて、X 線マイクロ CT スキャンによる三次元モデル化により、重要な雄交尾器形態を抽出することに成功し、複雑な雄交尾器の形態進化史も併せて判明した。本研究はコケムシだけでなく、ハネカクシ科の高次系統を考えるうえで歴史的な論文である。

Makranczy G, Yamamoto, S., Engel M.S. (2018) Description of a Cretaceous amber fossil putatively of the tribe Coprophilini (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae). *ZooKeys*, 782: 81–94.

ミャンマー琥珀からセスジハネカクシ最古となる顕著な 1 新属新種を記載した。同琥珀からは既に本亜科 1 種が知られており、それと共にセスジハネカクシの進化史を探索するうえで重要な発見となった。この新種はあまりにも特徴的な形態を有しており、一時的に *Coprophilini* 族に分類した

が、将来的に所属が変更になる可能性がある。なお、この化石は明らかな短翅型であった。

Kypke, J., Solodovnikov, A., Brunke, A.J., **Yamamoto, S.**, Żyła, D. (2019) The past and the present through phylogenetic analysis: the rove beetle tribe Othiini now and 99 Ma. *Systematic Entomology*, 44(1): 1–18.

中生代の琥珀中として初めてとなるハネカクシ亜科の化石をミャンマー琥珀の化石を基に 1 新属 2 新種として発表した。本亜科はハネカクシ科 32 亜科の中で 3 番目に種数が多い亜科であり、約 8000 種を擁するほどである。したがって、形態の情報量が多い琥珀の化石は進化史を探るうえで極めて重要である。今回発見された新属は Othiini 族に含まれるものの、一部の形態は現生の Othiini 族は無論のことハネカクシ亜科にも見つからない特徴であり、大変興味深い化石であった。特に、前脚の近くに見られる *postcoxal process* は本亜科の姉妹群とされるアリガタハネカクシ亜科の形態的特徴である。化石を含めた系統解析の結果、ハネカクシ亜科の単系統性は支持されなかった。一見すると驚きの結果だが、実は近年の分子系統解析によってハネカクシ亜科の単系統性を疑問視する系統樹が提出されており、形態情報でも類似した結果となったことは興味深い。それゆえに本研究は、長らく安定していたハネカクシ亜科とアリガタハネカクシ亜科の定義そのものを見直す必要性を強く示唆するものとなった。

Yamamoto, S., Takahashi, Y. (2019) First and oldest Leptochirini rove beetles illuminate diverse cephalic structures in the Cretaceous (Coleoptera: Staphylinidae: Osoriinae). *Systematic Entomology*, 44(3): 588–611.

ツツハネカクシ亜科は 2300 種以上を擁する大きな亜科であるが、中生代からの化石記録はミャンマー琥珀から 1 例が知られるのみであった。今回、ミャンマー琥珀からオニツツハネカクシ族 Leptochirini の 1 新属新種とツノツツハネカクシ属 *Priochirus* の化石を見出し、本族で初めてとなる化石として命名記載を行った。本族の頭部には角状の突起があり、従来から進化生物学者の耳目を集めてきたが、化石はそれぞれ異なる形状の突起を有しており、この点を含めて白亜紀における本族の頭部形態の多様性が明らかになった。また、系統解析を行うことで、これらの系統的位置も併せて推測した。なお、これらの化石種は現生タクサ同様に短翅型であった。

Yamamoto, S., Caron, E., Bortoluzzi, S. (2019) *Propiestus archaicus*, the first Mesozoic amber inclusion of piestine rove beetles and its evolutionary and biogeographical significance (Coleoptera: Staphylinidae: Piestinae). *Journal of Systematic Palaeontology*, 17(15): 1037–1050.

中生代の琥珀中から初めてとなるヒラタハネカクシ亜科の化石をミャンマー産琥珀から見出し、新属新種として命名した。系統解析の結果、この化石は新熱帯区 (中南米) に分布する *Piestus* 属と姉妹群を形成し、ミャンマー琥珀のゴンドワナ起源説を補強する成果となった。*Piestus* 属との形態的な類似性から、おそらく化石も本属同様に倒木の樹皮下に生息していたものと推測される。

Shavrin, A., **Yamamoto, S.** (2019) Unexpected palaeodiversity of omaliine rove beetles in Eocene Baltic amber (Coleoptera: Staphylinidae: Omaliinae). *ZooKeys*, 863: 35–83. (正式な出版は派遣期間終了後)

バルト琥珀からヨツメハネカクシ亜科に含まれる 5 新種と未記載であろう 4 種の記載を行った。これまでバルト琥珀から信頼のおける同亜科は 2 種しか知られておらず、予期せぬ多様性が明らかとなった。*Eusphalerini* 族の化石については族で初めてとなる化石記録となった。

また、ミズギワヨツメハネカクシ属 *Geodromicus* は 2 番目の化石記録となったが、同定の正確なものとしてはおそらく初めての記録となるだろう。現生の本属は水際などの湿潤な微環境に生息することから、バルト琥珀を形成した森林にもそのような環境が存在していることを間接的に示唆している。これは複数の先行研究を補強する結論である。また、同じく既に先行研究で指摘されているが、熱帯域の環境を好む *Paraphloeostiba* 属に加えて、温暖な地域に生息する *Phyllodrepa* 属などが本研究でも確認されたことは興味深い。

Brunke, J.A., Żyła, D., **Yamamoto, S.**, Solodovnikov, A. (2019) Baltic amber Staphylinini (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae): a rove beetle fauna on the eve of our modern climate. *Zoological Journal of the Linnean Society*.

バルト琥珀からこれまで知られている全てのハネカクシ亜科 Staphylinini 族の化石を用いて、系統分類を行い、3 新亜族を創設するなど本族内の高次分類を大幅に改定した。また、X 線マイクロ CT を用いて三次元モデルの作成を行い、一部の化石については雄交尾器の形態まで抽出することができた。さらに分子情報と化石を含めた形態情報を組み合わせて系統樹を作成した点も次世代型の研究の端緒として重要である。

Żyła, D., **Yamamoto, S.**, Jenkins Shaw, J. (2019) Total-evidence approach reveals an extinct lineage of Paederinae rove beetles from the Cretaceous Burmese amber. *Palaeontology*.

同定が確実なものとして最古となるアリガタハネカクシ亜科の化石をミャンマー琥珀から顕著な 1 新属 2 新種として記載した。本亜科は 7500 種以上を擁する巨大な分類群であるが、これらの化石は知られている中で最も体長が小さく、ハネカクシ科における微小化を考えるうえで重要な発見である。アリガタハネカクシ亜科は包括的に系統樹が作成されたことが無かったため、分子と形態を組み合わせて初めてとなる本亜科の系統樹を構築すると共に、化石の系統的位置を推定した。

・ ツツシンクイムシ科に関する論文出版

Yamamoto, S. (2019) Fossil evidence of elytra reduction in ship-timber beetles. *Scientific Reports*, 9: 4938.

ツツシンクイムシ科のコバネツツシンクイ亜科 Atractocerinae は短く変形した前翅をもつ特徴的な一群であるが、ハネカクシとは異なり膜質状の後翅は折り畳まれずに大部分が露出する。そのような後翅を露出する甲虫目における前翅の短小化の起源と進化史を議論するため、本研究ではミャンマー琥珀から 1 新属新種と現生属 *Raractocetus* の 2 新種を記載し、中生代から本亜科の前翅の形態を初めて記載した。興味深いことにこの新属は現生タクサ同様に短縮した前翅を有していたものの、形状は顕著に細長い特異なものであった。このことから、白亜紀“中期”には多様な長さの前翅を有するコバネツツシンクイが共存していたことが示唆された。本研究では、バルト琥珀から *Raractocetus* の 1 新種に加え、中新世ドミニカ琥珀の標本の記載も行い、このテーマについてさらなる議論を行った。ドミニカ琥珀の化石は現生属 *Atractocerus* (狭義) に分類でき、現生種同様に極めて小さく変形した前翅を有していることを示した。派遣先での課題であるハネカクシの短翅化とはおそらくメカニズムが異なるものと推測されるが、ハネカクシを含む甲虫目の短翅化を考えるうえで関連する研究内容である。

以上のように、派遣期間の 2 年間で所定の成果を上げることができ、ハネカクシや甲虫目に関する短翅化現象の起源と進化史に関する議論を大きく進展させることができた。今後はシリホソハネカクシ亜科群の系統に関する成果を論文として正式に発表することを目指しながら、手元にある未記載の化石についても発表を進めていく予定である。