

《2002 年度学会賞受賞論文》

ツチイロエンマコオロギの翅長と飛翔筋に見られる連続的な変異：
翅型二型現象の進化

田中誠二¹・片桐千仞²・新井哲夫³・中村浩二⁴

¹独立行政法人 昆虫・動物研究部門・生活史制御研究室

〒305-8634 つくば市大わし 1-2

²北海道大学低温科学研究所

〒060-0819 札幌市北区北 19 条西 8 丁目

³芦屋大学教育学部生命科学教室

〒659-0011 芦屋市六麓荘町 13-22

⁴金沢大学理学部生態学研究室

〒920-1192 金沢市角間町

Continuous Variation in Wing Length and Flight Musculature in a Tropical Field
Cricket, *Teleogryllus derelictus*: Implications for the Evolution of
Wing Dimorphism

Seiji TANAKA¹, Chihiro KATAGIRI², Tetuo ARAI³ and Koji NAKAMURA⁴

¹Laboratory of Insect Life Cycle and Physiology, Division of Insect and Animal Sciences,
Independent Administrative Institution, Tsukuba, Ibaraki, 305-8634 Japan

²The Institute of Low Temperature Science, Hokkaido University, Sapporo,
Hokkaido, 060-0819 Japan

³Laboratory of Biotechnology, Faculty of Education, Ashiya University, Ashiya,
Hyogo, 659-0011 Japan

⁴Laboratory of Ecology, Faculty of Science, Kanazawa University, Kanazawa,
Kanazawa, 920-1192 Japan

Abstract. The highlights of the paper entitled “Continuous variation in wing length and flight musculature in a tropical field cricket, *Teleogryllus derelictus*: implications for the evolution of wing dimorphism (Entomological Science, 4: 195-208, 2001)” are described. Wing polymorphism with continuous variation in flight musculature was discovered in *T. derelictus* Gorochov derived from Java, Indonesia. The frequency distribution in relative wing lengths, hind wing length (HW)/fore wing length (FW), was bimodal with a relatively low frequency of intermediate morphs (IM morph). Flight muscle mass at adult emergence was directly related to HW/FW and the variation was continuous. It changed little after emergence in short-winged (SW) morphs, but showed a >70% increase in some long-winged (LW) morphs, whereas a reduction in mass due to histolysis occurred in IM and other LW morphs. The total fat and triacylglycerol contents were related to body weight, but not to HW/FW. Injections of a synthetic adipokinetic hormone stimulated the formation of low-density lipophorin in both LW and SW morphs, indicating that inter-morph differentiation has not occurred in the lipid-mobilization system. The present results with *T. derelictus* do not support Roff's hypothesis that a reduction in flight muscles occurred before that in wing length during the course of evolution for wing dimorphism, but may suggest an alternative evolutionary pathway.

Key words: Wing dimorphism, cricket, wing length, flight muscle, lipophorin, adipokinetic hormone, *Teleogryllus derelictus*.

翅型二型現象の進化仮説

翅型多型現象は多くの昆虫で見られ、様々な観点から研究が行われてきた。同種でありながら、飛ぶ能

力のある長翅型と飛べない短翅型または無翅型が混在するのが一般的である。飛行能力以外に二つの翅型は、様々な行動的・生理的違いを示す。例えば、短翅型は長翅型に比べ攻撃的だったり、コオロギなどではメスを呼ぶための鳴き声が長かったりする。羽化後すぐに産卵を開始するのも短翅型の特徴である。長翅型は、産卵の前に飛行分散して新天地で繁殖を行う機能を持っている。オスでの比較は少ないが、交尾開始時期や生殖に関連した付属腺の発達等に違いを示す種が知られている。このような翅型間に見られる違いは繁殖成功と関連しており、翅型二型現象の進化に深く関わるものと考えられている。

1986年 *Evolution* 誌の総説の中で、D. A. Roff は、昆虫における翅型二型現象の進化の道筋に関する仮説を提唱している。その仮説は、長翅型は祖先型であり短翅型が後に進化したという前提のもとに、3段階の進化的段階を想定している。1) 個体群のすべての個体は長翅型であるが行動的多型が生じ、生息地が安定してくるに連れ飛行による移動のメリットが少なくなるので、飛べない個体の頻度が増加する。2) 外見上は長い翅を持ち長翅型であるが飛行筋を発達させない個体が生ずる。3) 飛べない個体の間に翅の短いものが現れ短翅型が誕生する。この仮説によれば、飛行筋の退化が翅のそれに先行することになる。現存する昆虫の中にも、翅は立派に発達しているが、飛行筋が退化して飛べない個体が現れる種が存在する。ナガチャコガネ等がその良い例である。Roff の仮説はきわめて論理的で、この仮説に反する別の仮説は提出されていない。2000年に *Entomological Science* 誌に掲載されたアメンボの翅型多型現象の進化に関する総説の中で、N. M. Anderson は、ほとんどの個体が短翅型である種から長翅型の頻度が高い種への進化を論じている。彼の仮説はあくまでも短翅型個体の頻度の変化であり、短翅型そのものの進化を論じている訳ではない。実際、アメンボの祖先種はあくまでも長翅型を想定している。

研究の発端

中村の率いる熱帯昆虫の生活史に関する科研プロジェクトの中で、中村、新井、田中がインドネシアへの調査に足を運んだ。その間に、私たちは数種類のコオロギを入手した。ジャワ島のスパン産のツチイロエンマコオロギ *Teleogryllus derelictus* Gorochov はその中の一つであるが、帰国後羽化したグループのなかに翅が長い個体と短い個体に加え、中間的な長さの翅をもった成虫(中間型)がいることに気づいた。Roff の仮説が正しければ、このコオロギの短翅型と中間型は飛行筋をすでに退化させているはずである。私たちは、その仮説をテストする絶好の機会であると考えた。これが本研究の一つの目的であった。

もう一つの目的は、短翅型進化との関連で昆虫の飛行エネルギーとその動員メカニズムに関する問題を明らかにしたいと考えた。昆虫は飛行する場合、種によって脂肪、炭水化物またはアミノ酸等を分解して飛行筋内でエネルギーに変える。北海道大学の茅野春雄らによるリポフォリンに関する先駆的研究で明らかにされたように、トノサマバッタでは初めは炭水化物(トレハロース)を使うが、飛行が長くなると、エネルギーを脂肪(DG, diacylglycerol)へと切り替える。その場合、側心体から脂肪動員ホルモン(AKH, adipokinetic hormone)が分泌され、脂肪体からDGが体液中に動員される。DGは体液中ではリポフォリンによって飛行筋へと運ばれ、DGを下ろしたリポフォリンは脂肪体で再びDGを積んで飛行筋へと運ぶシャトルの機能を果たす。私たちは、1) ツチイロエンマコオロギ、特に飛行能力を無くした短翅型において、このようなシャトルシステムは存在するのか、また、2) 短翅型成虫はAKHを持っているのかという基本的だが、未だ誰も調べたことのなかった問題を検証したいと考えた。長年、茅野春雄らと共にリポフォリンの三次元構造に関する研究を手がけてきた北海道大学の片桐が本プロジェクトに加わり、研究は進展を遂げた。ここでは、本研究のハイライトをご紹介します。なお、ここで引用する文献の出典はすべて原著論文を参照されたい。

翅長の連続的変異の発見

日本には5種類のエンマコオロギが生息するが、どれも長翅型で翅長に多型はみられない。実験室で羽化したツチイロエンマコオロギの中には、長翅型に加え明らかに短翅型と思われる個体やその中間型と呼べる個体など、様々な翅長をもった成虫が羽化してきた(図1)。短翅型の後翅は長翅型のものと同じ大きさだけではなく、形や翅脈の数や太さなども異なり、単に羽化時に翅が伸びきらなかったのではなく、特殊化した翅であることが一目でわかる(図2)。後翅と前翅の相対長を横軸に264個体の頻度分布をプロットし

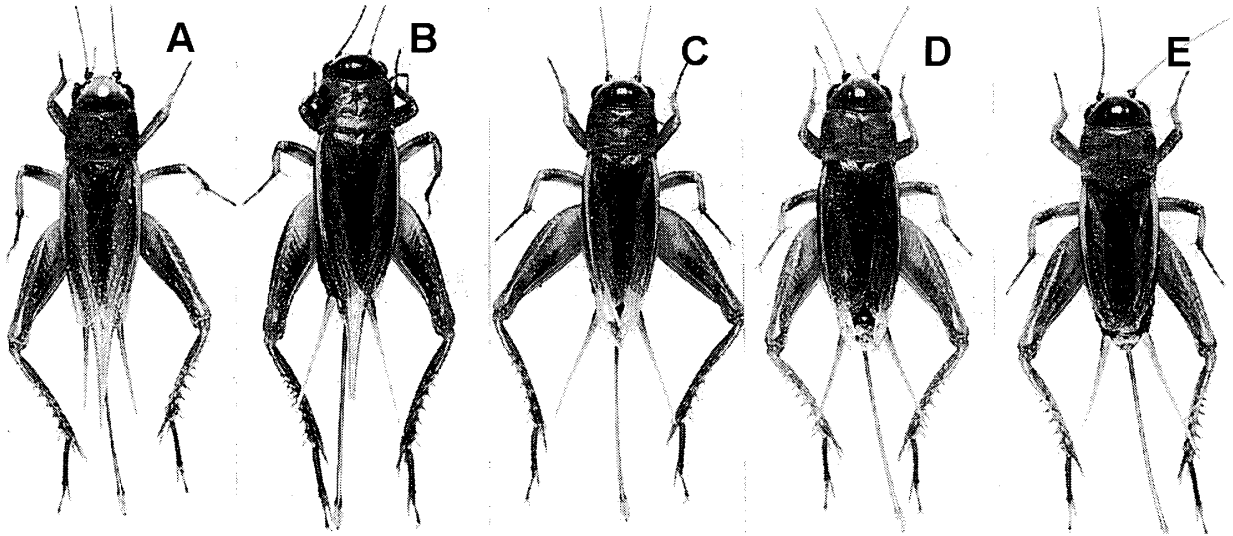


図1. メスにおけるツチイロエンマコオロギの翅長の変異。A, 長翅型; B-D, 中間型; E, 短翅型。
Photographs showing variation of wing length in female adults of *T. derelictus*. Hind wings are long in (A) and short in (E), whereas those in (B-D) are intermediate in length.

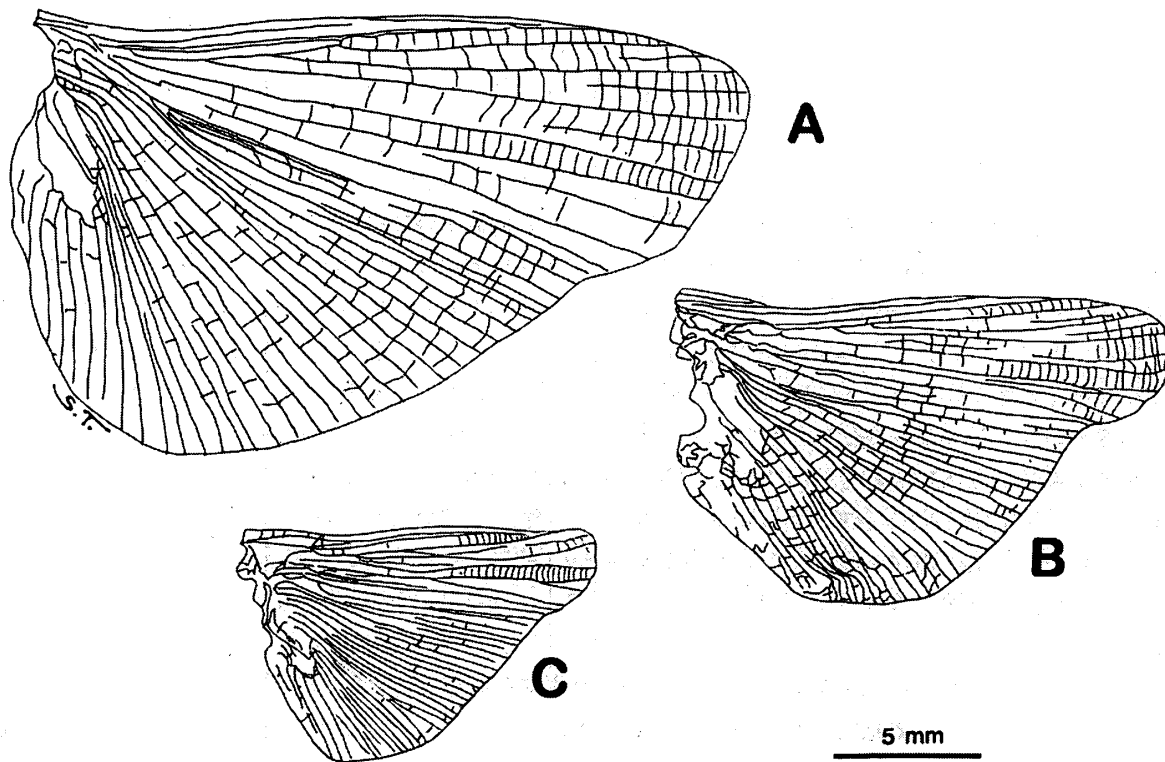


図2. ツチイロエンマコオロギの後翅のスケッチ。相対翅長（後翅長/前翅長）は、A, B, Cそれぞれ1.54, 1.01, 0.79。Drawings of hind wings of *T. derelictus*. Hind wing length/fore wing length ratio was 1.54, 1.01 and 0.79 in (A), (B) and (C).

たのが図3である。オスメス共に分布は二山形を示し、何らかの選択圧が翅の長い方と短い方に加わっていることが推測された。最も注目すべき点は、変異の連続性である。コオロギでこのような変異を示す種は報告されていない。

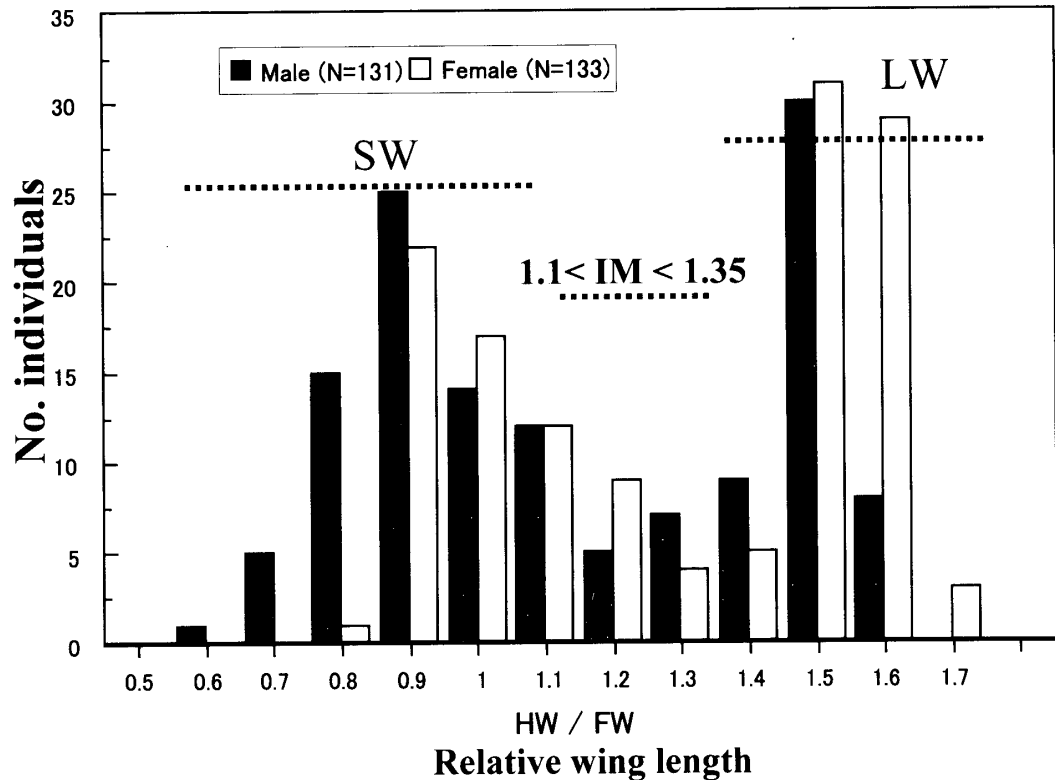


図3. ツチイロエンマコオロギの相対翅長の頻度分布. SW, 短翅型; IM, 中間型; LW, 長翅型. Frequency distribution of various HW/FW ratios in *T. derelictus*. SW, short-winged; IM, intermediate-winged; LW, long-winged.

飛翔筋の発育と退化

昆虫の飛翔筋は大きく分けて二つの構造からなっている。体の正中線に対して平行に走る DLM (dorso-longitudinal muscle 背縦筋) と後翅と後脚を結ぶ DVM (dorsoventral muscle 背腹筋) である。相対翅長を横軸に羽化時の DLM の飛翔筋の乾燥重をプロットしたのが図4であるが、Roff の仮説を支持するような二山形の分布はみられず、その変異は明らかに連続的であった。飛翔筋の色にも連続的な変異がみられ、短翅型 (相対翅長 < 1.1) では白色であったが長翅型 (相対翅長 > 1.35) では、ピンク色であった。中間型では中間的な色であった。羽化後7日の DLM 重をみると、短翅型ではあまり変わらなかったが、中間型と長翅型個体では退化して軽くなっている個体が見られた。長翅型では2倍くらいに重くなっているものが見られ、羽化後飛翔筋の発育が起こることが確認された。中途半端に発達した中間型の飛翔筋は機能する見込みもなく羽化後退化する。そのような無駄のない短翅型と飛翔の潜在能力をもつ長翅型への選択圧が、二山形形成の要因ではないかと考えられる。

翅長と体脂肪

トノサマバッタの群生相成虫やコオロギの長翅型では長距離飛翔に脂肪をエネルギーとして使うことが知られている。従って、体脂肪含量は飛翔能力の指標にもなりえる。そこで羽化時の体脂肪含量 (脂肪の重量/乾燥体重) を測定してみた。オスメス共に体脂肪含量は体重と高い相関を示したが、相対翅長との間には有意な相関はみられなかった。全脂肪のうちトリグリセリド (TG) だけを測定し解析しても結果は同じであった。つまり、脂肪の量は翅型とは無関係であるという結論であった。同様の結果は、ヒメコガタコオロギでも報告されており、コオロギでは羽化時における脂肪蓄積量に翅型間の分化はみられないのかもしれない。ヒメコガタコオロギでは、羽化後数日間のうちに短翅型では TG の減少がみられるが、長翅型ではメスで増加する。オスの長翅型では顕著な変化がみられない。これは、雌雄間での飛翔能力の差を反映している可能性もある。短翅型メスでは脂肪を卵巣発育に使い、摂取した養分も脂肪蓄積には使わずに卵巣発育に充てると考えられている。ツチイロエンマコオロギの脂肪含量が羽化後どのように変化する

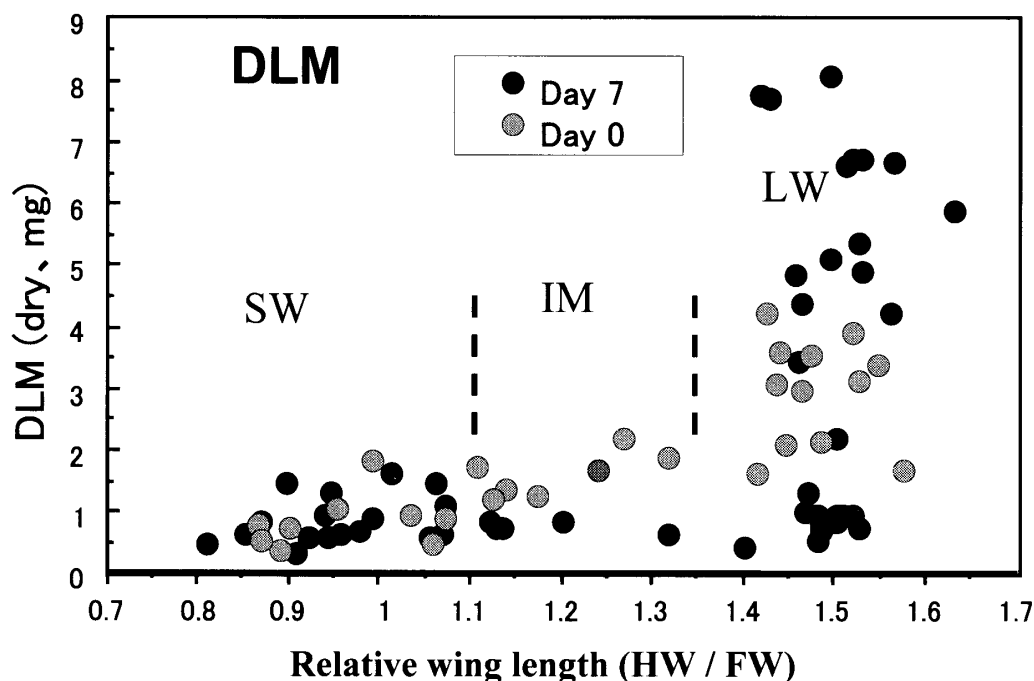


図4. ツチイロエンマコオロギの羽化時 (day 0) と羽化後7日後 (day 7) の飛行筋 (DLM, dorsolongitudinal muscle) の乾重. Growth and histolysis of flight muscles (DLM, dorsolongitudinal muscle) during the first 7 days of adulthood in *T. derelictus*.

かについては今後の課題である。

低密度リポフォリン (LDLp) 形成と AKH

リポフォリンは水に溶けない脂肪 (DG) を積み込んで、体液中を自由に移動しそれを必要とする器官まで運ぶシャトルの機能を持つことはすでに紹介した。DG を積み込む前のリポフォリンは密度が高いため高密度リポフォリン (HDLp) と呼ばれ、DG を積み込んだものを低密度リポフォリンと呼ぶ。AKH は、脂肪体で TG から作られた DG をリポフォリンに積み込ませる機能を持っている。そこで AKH をツチイロエンマコオロギの短翅型と長翅型成虫に注射して、DG を積み込んだ LDLp ができるかどうかを調べた。AKH は他のコオロギから単離された Gr-AKH を合成して、その 10 pmol をそれぞれの個体に注射した。その結果、LDLp は長翅型ばかりでなく短翅型成虫にも形成されることが分かった。水を注射した対照区では、HDLp のままであった。飛行しない短翅型でも、AKH があれば DG が動員され体液中に LDLp が形成されるのである。しかし、そもそも短翅型に AKH があるのだろうか？これを確かめるために、AKH の合成・分泌器官である側心体を短翅型と長翅型成虫から摘出し、アルコールで抽出したものを、長翅型成虫に注射してみた。すると、両方の抽出物が同様に LDLp の形成を誘導することが分かった。これにより、飛行能力に分化がみられる短翅型と長翅型の間には、飛行に重要であると思われるエネルギー動員システムの分化が起こっていない、ということが明らかになった。

結 論

現存する昆虫の飛行多型の諸相から一見論理的に構築されたとされる Roff の翅型二型現象の進化に関する仮説を検証するには、翅二型化が不完全な種を調べるのがもっとも効果的である。ツチイロエンマコオロギの場合、彼の仮説は当てはまらないことが明らかとなった。本種では翅長と飛行筋発育の変異が連続的であり、飛行筋の二型分化が翅のそれに先行するという証拠は得られなかった。少なくとも本種では、翅長の短翅化は飛行筋の退化と同時進行していると思われ、翅型二型の進化のもう一つのプロセスを

提示している。コオロギでは羽化後の飛翔筋退化の存在はしばしば報告されてきたが、長翅型種で羽化時の飛翔筋発育に二型が見られるという例は報告されていない。中間型を有する本種の翅型多型はその進化の途上にあると考えられるが、飛翔能力を失った短翅型成虫は、長翅型成虫が長距離飛翔に必須と思われる脂肪動員ホルモン (AKH) を側心体に保持しているばかりでなく、AKH に対する LDLp 形成能力も維持されていることが分かった。翅型二型現象は多くの昆虫目で普遍的にみられる。これがすべて同一の進化的段階を踏んだと考えるのは単純化しすぎかもしれない。

謝 辞

私たちの研究論文が日本昆虫学会学会賞を授かる榮譽を受けたことは、私たちばかりでなくこの地味な分野で研究する研究者にとっても大変な激励となったと思う。投票して下さった諸役員の方々に感謝の意を表す。この研究の一部は、文部省科研費、熱帯昆虫の生活史戦略 国際学術研究 (学術調査) (番号: 08041141 1996~1998) の助成を受けたものである。

書 評

「昆虫学大事典」を読む

専門分野の技術書の発行は経営上割に合わないといわれる中で、企画より十余年を費やして本書が朝倉書店より (2003年2月15日) 発行されたことに先ず敬意を表したい。各分野の専門家が執筆されているので、内容についてはさすがだとの感じがする。ただし、一点だけ気になった箇所がある。それは分類の項で、昨年報告された新しい目 “*Mantophasmatodea*” について全く触れられていないことである。Mantis + Phasma + grasshopper をつき混ぜたようなこの昆虫がアフリカのナミビアで発見されたとのニュースは 2002年3月28日 National Geographic Magazine のホームページ (<http://news.nationalgeographic.com/news/2002/03>) で、独マックスプランク研究所の学生 Zompro の研究が紹介されたことに始まって世界を駆け巡り、日本でも同年4月19日前後幾つかの日本語の新聞にも掲載された。その原著論文は先ず同年4月18日の Science のホームページで公表、次いで同年5月24日発行の Science (Vol. 296: 1456-1459) で印刷公表された (Klass *et al.*)。この件については小生の知るところでも、ESA の Newsletter (Vol. 25(5), 2002), American Entomologist (Vol. 48(3), 2002) に、1915年以來の昆虫分類分野でのビッグニュースとして解説記事が載っている。最初の報告が出て以来約9カ月が経過して発行された本書には、せめて追加情報として折込み・あるいは末尾に印刷することはできなかつたかと願うのは無理な注文であろうか。日本の昆虫学等という限定された学問分野はもはや通用しない時代である。 (持田 作)