

特集：昆虫の翅多型〔2〕

翅多型の機能と進化

岡山大学農学部応用集団生態学研究室 藤^{ふじ}崎^{さき}憲^{けん}治^じ

はじめに

昆虫の進化的成功の要因の一つに、飛翔能力の獲得が挙げられる。飛翔は、食物や配偶者を探索するのに用いられるし、また生息場所を変えるのにも用いられる。このように、飛翔行動が大きな適応的意義を持っていることは論を待たない。それにもかかわらず、その貴重な飛翔能力を、二次的に喪失する方向への進化をたどった昆虫も多数存在する。通常このような昆虫は無翅化しているか短翅化しており、全く飛ぶことを放棄した種も存在する。しかし、飛翔できる有翅型や長翅型といった移動型と、飛翔できない無翅型や短翅型といった定住型の両方の型を生産することができる昆虫も存在し、それらは翅多型性昆虫あるいは翅二型性昆虫と呼ばれる。翅多型性 (wing polymorphism) は、飛翔能力に影響する多型性であるため、分散多型性 (dispersal polymorphism) の典型であるとみなされる (HARRISON, 1980)。

翅多型性は、少なくとも甲虫目、双翅目、異翅目、同翅目、膜翅目、直翅目、鱗翅目、アザミウマ目、チャタテムシ目、およびハサミムシ目の10の目の昆虫種に見られる、極めて普遍的な性質である。このことは、翅多型性が様々な目で独立に進化し得る、何か共通の生態学的背景と選択圧が存在することを示唆している。この小論の目的は、そのことに関する近年の知見を紹介することにある。

I 雌における短翅化の意義

昆虫が飛翔できるのは、翅や飛翔筋といった飛翔器官を発達させているからである。また、それだけでなく、それらを維持し活用するためのエネルギーも必要とする。例えば、飛翔筋は昆虫の体重の10~20%にも達する (ROFF, 1990)。アブラムシ類では、飛翔器官を発達させると生殖腺のサイズが20%も減少することがわかっている (DIXON et al., 1993)。また、コオロギ類では飛翔のための燃料であるトリグリセリドの生合成と飛翔筋の維持に対して、飛翔筋の形成よりも大きなエネルギーコスト

が示唆されている (ZERA and MOLE, 1994)。これらの事実は、飛翔による利益を得るためには極めて大きなエネルギーコストを代償として支払わなければならないことを示している。その結果として、卵生産に大きなエネルギーコストをかけなければならない雌においては、しばしば初産齢の延長や産卵数の減少を招く。すなわち、卵形成と飛翔はトレードオフの関係にあるという、いわゆる卵形成-飛翔症候群 (oogenesis-flight syndrome) (JOHNSON, 1969) が存在する。いずれにしても、繁殖の遅れや繁殖能力の減少は内的自然増加率の減少を招くため、もし飛翔の必要性がなければ、適応度を減少させることにつながる。

このように飛翔が大きなエネルギーコストを伴うことが、昆虫における短翅化という進化が起こる第一義的な要因であると考えられる。すなわち、飛翔器官の形成とその維持に費やすエネルギーをいち早く卵生産に回すことによって繁殖能力を強化することこそが、雌にとっての短翅化の機能であり、適応的意義であるとみなされる。実際、これまで様々な翅多型性昆虫において短翅型と長翅型の繁殖能力の比較がなされてきたが、短翅型のほうが繁殖開始が早く、かつ産卵数が多いのが一般的である (ROFF and FAIRBAIRN, 1991) ことは、このことを支持している。

II 雄における短翅化の意義

多くの翅多型性昆虫において雌だけでなく雄にも多型性が存在するにもかかわらず、これまで翅多型性の適応的意義に関する研究は主に雌について行われてきた。したがって、それは雌において進化してきた性質であり、雌雄間の遺伝相関の単純な結果として雄にも存在しているに過ぎないとみなされてきた (ROFF and FAIRBAIRN, 1991)。事実、コオロギの一種 *Gryllus firmus* (ROFF and FAIRBAIRN, 1993) やカンシャコバネナガカメムシ (*Cavelerius saccharivorus*) (FUJISAKI, 1993) において、雌雄間で翅長に関する強い正の遺伝相関があることがわかっている。しかし、まだ例数は少ないが、短翅化は雄においても適応度上の利益をもたらすことを示唆する研究も増えてきている。

やや特殊な例であるが、アザミウマの一種 *Hoplothrips*

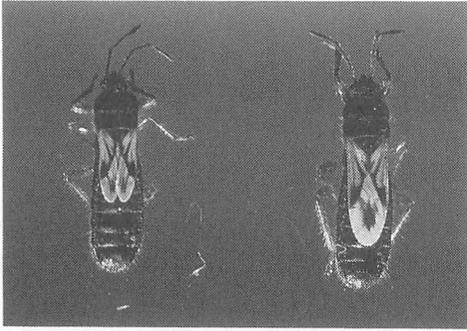


図-1 カンシャコバネナガカメムシ雄成虫の短翅型(左)と長翅型(右)

karnyi には翅二型性と関連した前肢の二型性が存在し、無翅の雄は長い前肢を、有翅の雄は短い前肢を持っている(CRESPI, 1988)。本種においては長い前肢を有する雄が雌の産卵場所をめぐる雄間競争に勝利しやすいことがわかっている(CRESPI, 1988)。それゆえ、この場合の短翅化は保有エネルギーの武器への転換による競争能力の強化といった、明らかな適応度上の利益をもたらしていると考えられる。しかし、雄にとっての短翅化の恐らくもっと一般的な利益は、性的成熟を早めることである。カンシャコバネナガカメムシの雄もやはり長翅型と短翅型の翅多型性を持つ(図-1)が、短翅雄は長翅雄に比べて性的成熟が早く、その結果として、短翅雌のみならず移出前の長翅雌とも交尾が可能である(FUJISAKI, 1992)。本種では雌より雄で短翅の出現率が高いが、このことは短翅化が雌より雄のほうでむしろ適応度上の利益をもたらしていることを示唆しているのかもしれない。短翅型の出現率に関する性差は興味深い問題であるが、ROFF and FAIRBAIRN (1993)は、短翅型の出現比率が雌より雄でもっとも高い傾向にある日は、直翅目であることを見いだした。このことは直翅目の昆虫の雄の重要な特徴であるコーリングが、大きなエネルギーを必要とする行動であり、それゆえ、長翅化することとの間にトレードオフが存在していることを示唆している。実際にコオロギの一種 *G. firmus* で、短翅雄は長翅雄よりコーリングにより時間を費やし、より雌を引きつけやすいことが、近年明らかとなった(CRNOKRAK and ROFF, 1995)。

これらの研究は、雄においても、長翅になることと交尾能力との間にトレードオフが存在し、それが雄の翅多型性が維持される第一義的な要因になっていることを示している。したがって、雄における翅多型性は、自らの適応度上の利益と雌との遺伝相関の両方の進化的産物であるといえる。

III 短翅化の生態学的要因

これまで昆虫が短翅化することの適応度上の利益について、雌雄それぞれについて述べてきた。しかし、そのことが利益を持ち、自然選択により促進されるには、何らかの生態学的要因が存在するに違いない。短翅化を促進する生態学的要因として一般に考えられているのは、①生息場所の永続性、②生息場所の不連続性、③生息環境の均質性、④飛翔に不適な気象的環境、⑤日常生活における翅の不必要性、などである。したがって、これらの要因について検討していくことにする。

生息場所の永続性であるが、これはこれまでもっとも重視されてきた要因である。SOUTHWOOD (1962)は、昆虫類を初めとする様々な陸生の節足動物において、不安定で非永続的な生息場所を利用する種ほど、移動性が高いことを見だし、生息場所の永続性の程度こそが移動性の進化の第一義的な要因であることを主張した。アメンボ類は水系を生息場所としているが、湖などの安定した永続的な水系ほど無翅化した種が多いことがわかっている(VEPSÄLÄINEN, 1978)。コオロギ類などの直翅目でも、無翅化した種が多いのは、森林、洞窟、高山、およびツンドラなどの、比較的安定した生息場所においてであることが知られている(ROFF, 1990)。DENNO et al. (1991)は、ウンカ類において、生息場所の永続性と長翅出現率との関係をより定量的に解析したが、この場合も両者には明確な負の相関が見いだされた。より永続的な生息場所ほど移動の必要性は低いであろうから、このような研究結果は直感的にもうなずけることである。

生息場所の不連続性であるが、このことは生息場所間の移動成功率に影響を及ぼす。パッチ性が強い、あるいは隔離の度合いが強い生息場所を利用する昆虫では、移動個体は不利であるため、個体群から除去されていき、短翅化が促進されやすいだろう。アメンボ類においては、依拠する水系の永続性だけでなく、水系の隔離の度合いも翅型に影響しており、隔離の度合いが強いと無翅化する傾向があることがわかっている(VEPSÄLÄINEN, 1978)。アブラムシ類では、樹上性の種と草本性の種を比較した場合、後者のほうが無翅虫を生産する傾向が強くと、その理由としては草本は寄主植物としてより空間的に不連続に分布することから、移動成功率が低いことが考えられている(DIXON et al., 1993)。このように生息場所の不連続性が、昆虫の短翅化を促進させる一つの要因であることは間違いないものと思われる。

生息場所の均質性であるが、生息場所がどれも均質であることは移動をしても利益がなく、移動というコスト

をかける分だけ適応度を下げることになるので、やはり短翅化を促進させる要因になるものと考えられる。ROFF (1990)は、既に述べた直翅目に関する研究において、無翅化した種が多い生息場所は、安定しているだけでなく、より均一な性質も持っていることを指摘している。ただし、理論的には、全く均質な環境であっても分散行動が進化すること、すなわち定住よりは分散のほうが進化的に安定な戦略であることが証明されている (HAMILTON and MAY, 1977)。環境が均質的であるかどうかは、当然そこに棲む種の種類によって決まってくる。例えば、単食性の種より多食性の種にとっては、餌はどこにでも存在することになるであろうから、環境はより均質化する。ナガカメシ科の地上はいかい性の種には短翅化した種が多いが、これらの種の特徴の一つとして、極めて多食性であることが指摘されている (SOLBRUCK et al., 1990)。

低温や強風などの飛翔に不適な気象要因も、短翅化を促進させると考えられている。例えば、年2化性であるヒメシロモンドクガ (*Orgyia thyellina*) は、夏世代の雌は翅があるが、秋世代の雌は翅がなくて飛翔できない (KIMURA and MASAKI, 1977)。このことは、秋の低温が鱗翅目における無翅化の進化的要因であることを示唆している。しかし、雄は常に翅を持ち飛翔できるので、このような仮説は妥当でないとも考えられている (ROFF, 1990)。南極圏に接する地域での昆虫も飛ばない種が多いが、この場合は低温とともに強風がその進化的要因とみなされている (WAGNER and LIEBHERR, 1992)。

日常生活において飛翔が不必要であれば、このことも短翅化を促進する。DENNO (1994)は、ウンカ類において長翅種はほとんどが樹上性であり、逆に短翅種はほとんどが草本性であることを見だし、二次元的なより単純な構造の生息場所を利用するような種では日常的な飛翔の必要性は低いため、短翅化が起こりやすいことを指摘した。ただし、樹上性でも、ガ類、ナナフシ類、およびカイガラムシ類などに属する昆虫では、雌において飛翔性を喪失したものが見られる (ROFF, 1990)。これらは成虫が摂食しない (ガ類) か、隠蔽的防衛戦略を採用している (ナナフシ類) か、固着性である (カイガラムシ類) かで、いずれも摂食のために飛翔を必要としない種ばかりである。

以上、昆虫の短翅化を促進する生態的要因を列挙してきたが、これらの要因が互いに関連していたり、同時に複数の要因が関与している場合もあるだろう。しかし、短翅化の進化において、生息場所の特性が重要であることは間違いないことである。

IV 翅多型性の進化

これまで、昆虫における短翅化の適応度上の意義と短翅化を促す生態的要因について述べてきた。しかし、翅多型性昆虫は、短翅型だけではなく長翅型も産出する。したがって、翅多型性の進化を説明するには、もともと長翅型ばかりの個体群からどのようにして短翅型が出現し定着し得たのかといった問題と、短翅型ばかりにならずにどうして翅多型性が維持されているのかといった問題の二つを考察しなければならない。

このような問題について ROFF (1994) は、ある期間存続する不連続なパッチからなる環境に存在する長翅単型個体群に、短翅型を生産する突然変異が生じた場合を想定したシミュレーションモデルを構築することにより解析した。その結果、突然変異により生じた短翅対立遺伝子が優性で、かつ短翅型の適応度がより高い場合には、長翅単型個体群にそれが速やかに広がるものの、長翅の対立遺伝子にすべて取って変わるわけではなく、ある平衡的な頻度に落ちつくことが示された。さらに、個体群中の長翅の頻度を決定する要因としては、パッチの存続期間、長翅であることのコスト、移動個体の割合、および他のパッチに移動できる確率のすべてが重要であるが、とりわけ初めの二つが重要であることが明らかとなった。また、翅型の遺伝様式が1遺伝子座とポリジーンの場合とで翅型の平衡頻度が比較されたが、両者にはほとんど違いがないことも明らかとなった。

このような解析結果は、翅型が1遺伝子座、2対立遺伝子で支配されている場合はすべて短翅が優性であること、また既に述べたように生息場所の永続性と短翅化が関連していることが多いことなどの観察結果とよく合致している。しかし、多くの翅多型性昆虫の場合、翅型の決定には遺伝的要因だけでなく環境要因も重要な役割を果たしていることが多い。すなわち、同じ遺伝子型でも表現型は環境に反応して極めて可塑的であることが多い。例えば、ウンカ類を初めとして多くの翅多型性昆虫では、高い個体群密度は長翅型の出現を促進させることがわかっている (HARRISON, 1980)。このことは、こみ合い過ぎにより悪化した生息場所からのエスケープの戦略として理解されよう。また、ホルバートカタピロアメンボ (*Microvelia horwathi*) やケシカタピロアメンボ (*M. douglasi*) では、幼虫期の密度が高まると有翅型が出現しやすい (MURAJI and NAKASUJI, 1988)。一時的な水系を利用しているこれらのアメンボ類では、密度の高まりは水たまりなどがやがて干上がることのシグナルになると考えられる。もしそうなら、個体群密度はパッチの

存続性のよい尺度となっていることになり、密度依存的な長翅型の生産は適応的であろう。

日長や温度などの季節的要因もしばしば翅型の決定に重要な役割を果たしている。例えば、アメリカ産のアメンボの一種 *Limnoporus canaliculatus* では、日長が短くなることに反応して長翅型が生産されるようになる (ZERA et al., 1983)。これは冬が訪れる前に越冬場所に移動する必要があるからと考えられている。アメンボ (*Aquarius paludum*) は、休眠を誘起する臨界日長よりは長いがやはり短日で長翅型を生産するので、8月中旬から9月上旬に出現する第二世代は長翅化し、かつ繁殖も行う (HARADA and NUMATA, 1993)。9月には台風などの影響で水系が豊富になることがそのことの生態的要因であると考えられている。カンシャコバネナガカメムシの場合は、高密度だけでなく高温と長日にも反応して長翅型を生産するため、これらの条件がそろいやすい夏世代で長翅型が卓越する (FUJISAKI, 1989)。この時期は気温も高く、またサトウキビの生育も旺盛で好適な移動先が増えることで、移動飛翔に適した季節であるためと考えられている。

このように長翅型の生産における季節性は、生息場所の季節的な変化、あるいは異質性に対応するための生活史戦略であるとみなされる。したがって、このような場合、翅多型性は季節多型の一つであるともいえる。いずれにしても、昆虫の翅多型性は、生息環境の異質性に対応するために移動型である長翅型や有翅型を適宜出現させる能力を保持した、短翅化の戦略である。飛翔による移動分散は大変適応的な性質であるが、それが同時にエネルギー的に極めてコストのかかる適応であり、初産齢や産卵数といった重要な適応度形質を制約しかねない。このようなジレンマを解決する一つの進化的道筋が、移動型と定住型といった二型を種内に作り出す、翅多型性であったと考えられる (ROFF and FAIRBAIRN, 1991)。

おわりに

以上、昆虫における翅多型性の機能と進化について、近年の知見を中心に紹介してきた。紙面の都合で主に生態学的な側面について限定したが、翅多型性の進化機構は、生理学的側面や遺伝学的側面を抜きにしては論じることができない。これらの側面を含めて、昆虫の翅多型性についてより総合的に解説したものとしては、藤崎

(1992, 1994 a, b) の総説を参照していただきたい。

昆虫の翅多型性に関する研究は、単にそれ自体の機能や進化を解明することにとどまらず、移動分散の進化や個体群内での多型性の維持機構といった、より一般的な問題の解決にも貢献するものである (ROFF, 1994)。したがって、翅多型性は単に特殊な興味深い現象であるというよりは、生物学的に重要ないくつかの問題を解決するための、格好の研究素材であるといえよう。それだけに、今後の発展が望まれるところである。

引用文献

- 1) CRESPI, B. J. (1988): Behav. Ecol. Sociobiol. 23: 93~104.
- 2) CRNOKRAK, P. and D. A. ROFF (1995): Anim. Behav. 50: 1475~1481.
- 3) DENNO, R. F. (1994): Res. Popul. Ecol. 36: 127~135.
- 4) ——— et al. (1991): Ame. Nat. 138: 1513~1541.
- 5) DIXON, A. F. G. et al. (1993): J. Anim. Ecol. 62: 182~190.
- 6) FUJISAKI, K. (1989): Appl. Entomol. Zool. 24: 287~294.
- 7) 藤崎憲治 (1992): 「生物の科学 遺伝」別冊 4号「適応」, pp. 126~137.
- 8) FUJISAKI, K. (1992): Res. Popul. Ecol. 34: 173~183.
- 9) ——— (1993): ibid. 35: 317~324.
- 10) 藤崎憲治 (1994 a) 岡山大学農学報 83: 113~132.
- 11) ——— (1994 b) 応動昆 38: 231~244.
- 12) HAMILTON, W. D. and R. M. MAY (1977): Nature 269: 578~581.
- 13) HARADA, T. and H. NUMATA (1993): Naturwissenschaften 80: 430~432.
- 14) HARRISON, R. G. (1980): Ann. Rev. Ecol. Syst. 11: 95~118.
- 15) JOHNSON, C. G. (1969): Migration and Dispersal of Insects by Flight, Methuen, London, 763 pp.
- 16) KIMURA, T. and S. MASAKI (1977): Konchū 45: 97~106.
- 17) MURAJI, M. and F. NAKASUJI (1988): Res. Popul. Ecol. 30: 315~327.
- 18) ROFF, D. A. (1990): Ecological Monographs 60: 389~421.
- 19) ——— (1994): Ame. Nat. 144: 772~798.
- 20) ——— and D. J. FAIRBAIRN (1991): Amer. Zool. 31: 243~251.
- 21) ——— (1993): Evolution 47: 1572~1584.
- 22) SOLBRECK, C. et al. (1990): Insect Life Cycles: Genetics, Evolution and Co-ordination, Springer-Verlag, New York, pp. 197~214.
- 23) SOUTHWOOD, T. R. E. (1962): Biol. Rev. 37: 171~214.
- 24) VEPSÄLÄINEN, K. (1978): Evolution of Insect Migration and Diapause, Springer-Verlag, New York, pp. 218~253.
- 25) WAGNER, D. L. and J. K. LIEBHERR (1992): Tree 7: 216~220.
- 26) ZERA, A. J. and S. MOLE (1994): Res. Popul. Ecol. 36: 151~156.
- 27) ——— et al. (1983): Evolution 37: 513~522.