

特集：昆虫の翅多型〔3〕

飛翔多型の生理的特性：産卵と飛翔筋のトレードオフ

農林水産省蚕糸・昆虫農業技術研究所 田 中 誠 二

はじめに

飛翔多型は、同じ種でありながら飛翔能力を持つ個体と持たない個体が混在する現象であり、一般に前者は移動型、後者は定住型といわれている。種によって移動型と定住型が同時期に混在する場合と、季節的にどちらかの型だけが現れる場合とがある。移動型と定住型はそれぞれの機能に結びついた形態的分化が見られる。その分化の程度は種によって異なり、体色の違いや飛翔器官の有無といった顕著なものから、脂肪体組織の発達程度の違いに見られるような、内部形態のみの分化にとどまる場合まで多様である。

翅型多型現象は、コオロギ、ウンカ、アブラムシ、カメムシなど多くの昆虫のグループに普遍的に見られ、移動型は飛翔に適した長い翅を持った長翅型、定住型は短翅型または無翅型として知られている。トノサマバッタなどに見られる相変異では、移動型（群生相）と定住型（孤独相）との間の形態的変異は連続的であり、中間型（転移相）の存在が知られているのに対し、翅型多型の変異は一般に不連続であることから、飛翔多型の研究には理想的なシステムとなっている（藤崎, 1994）。

二つの翅型間では、短翅型が定住型で長翅型が移動型であるという機能的な分化と関連した様々な生理的・行動的違いが見られる。その中で最も顕著な違いの一つが、産卵スケジュールである。使用可能なエネルギーと時間的資源に限りがあるとすれば、その使い方次第で形質間にトレードオフが起きると考えられる。長翅型は羽化後飛翔筋を完成しそれを維持するためにエネルギーを費やすが、短翅型はそのエネルギーを繁殖に向けることができる。このような違いが、二つの翅型間の繁殖開始時期や繁殖能力の差をもたらすと考えられている。しかし、どのようなメカニズムでその差が生じてくるのかに関しては、ほとんどの場合、概念的に論議されているだけで実証されている例は少ない。本稿では、卵巣発育と飛翔筋発育との因果関係、そして卵巣発育と飛翔筋退化の内分泌制御について論じ、いくつかの問題点について考え

てみたい。

I 長翅型と短翅型には産卵能力に差があるのか？

HARRISON (1980), DINGLE (1983, 1985), ROFF (1986) などの総説の中で、これらの問題を扱った例がまとめられている。それらの情報によると、例外はあるが翅型多型現象を示す多くの種において、長翅型は短翅型に比べ産卵開始時期が遅れ、しばしば生涯産卵数も少ないことが明らかにされている。それらの集められた報告を一つ一つ読んでみると、用語の定義の問題や実験方法の問題など様々な不可解な疑問にぶつかる。例えば、ROFF (1986) では、total fecundity の比較をしたコオロギ (*Allonemobius fasciatus*) の例を挙げているが、これはふつうに読めばその昆虫の総産卵数または生涯産卵数とも解釈できる。実際、注釈には生涯産卵数と記し、別の種で行われた生涯産卵数の比較と同等に論議している。しかし、原著論文 (ROFF, 1984) を見ると、羽化後6週間以内の総産卵数を意味していることがわかる。第6週には長翅型の平均産卵数はピークに達しており、ここで中断して短翅型と比較すれば、当然長翅型の産卵数を過小評価することになる（結果は翅型間で差がないという結論になっている）。同様に、ROFF は、同じ用語を1990年の *Gryllus firmus* の論文でも使っているが、ここでは28°Cで羽化後4週間以内のtotal fecundityを計算し翅型間では統計的な差がないと結論し、30°Cで有意な差を得た結果と対比している。藤崎 (1994) は、これを温度による翅型間の繁殖力の違いを示す例として扱っている。しかし、28°Cではまだ平均約300卵も産卵している第4週で実験を縮めており、一方、30°Cでは平均約100卵にまで減少した第6週で総産卵数を計算している。このような比較では、結果をどんな統計法で比較しても意味ある結論は何も期待できない。どの週で実験を縮めるかによって、結論は180°変わってしまうからである。

上述した *Allonemobius fasciatus* (ROFF, 1984) の結果では、もう一つの問題がうかがわれる。このコオロギの総産卵数(6週間以内の総産卵数)は、翅型間で有意な差がないと結論されているが、平均総産卵数が異常に少なく、明らかに供試虫が何らかの非常なストレス条件下に

あったことがわかる。短翅型でわずか平均111卵、長翅型で72卵であった。この種は、シバズ (*Dianemobius mikado*) などの小型種と比べ、体サイズも大きくかなりの多産種である。ちなみに、彼が6週間で得た短翅型の総卵数は、同じ温度で筆者が飼育した場合、産卵開始後わずか7日間 (羽化後約10日間) で達せられている (TANAKA, 1991)。

成虫の初期産卵数は、個体群サイズの増加に重要な影響を持つのにに対し、実験室で得た生涯産卵数は、その昆虫の潜在能力の指標にはなっても生態的な解釈は単純ではない。ともあれ、翅型間の比較が人為的な要因に帰せられるような例は排除されねばならない。

II 長翅型の初期産卵数はなぜ少ないのか?

1 初期産卵に及ぼす三つの要因

繁殖能力を比較するには、産卵数を数えたり、卵巣の重さを測定する方法がよく用いられる。産卵数の違いは、三つの要因によって影響を受ける。それらは、産卵前期間、造卵速度そして交尾である。シバズ (*D. mikado*) の長翅型雌は、短翅型より産卵前期間が長い (図-1 A)。

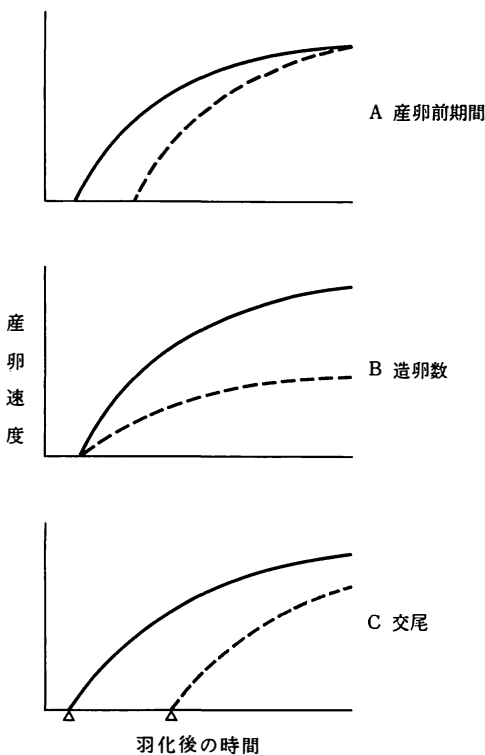


図-1 初期産卵に及ぼす三つの要因
A: 産卵前期間の差, B: 造卵速度の差, C: 交尾時期の差, Cの△は、交尾時期を示す

ヒメコガタコオロギ (*Modicogryllus confirmatus*) では、産卵前期間には大きな差はないが造卵速度に二型間で著しい差があり (図-1 B), 羽化後5日または10日以内の初期平均産卵数の差は、2~3倍にまで達する (田中, 未発表)。多くのコオロギでは交尾しないと産卵しないので、交尾時期によって産卵数が大きく変化することになる (図-1 C)。種によっては、これらすべての要因が産卵数に影響する場合もあるが、どの要因が産卵数の差を引き起こしているのかを見極めないと、二型間の繁殖力の意味ある比較はできない。例えば、産卵前期間に違いがあると、羽化後どの時点で比較するかによって結論が変わる場合もある。卵巣の重量の差が直接産卵数に反映されるとは限らないし、産卵数の差が単に交尾時期の違いによる可能性も否定できないこともあろう。

2 飛翔筋発育との因果関係

長翅型の初期産卵能力が短翅型のそれと比べて劣る理由については、形質間のトレードオフによる説明がしばしばなされる (ROFF, 1986, 1989; MOLE and ZERA, 1993)。羽化した長翅型昆虫は飛翔筋を維持したり、さらにそれを充実させるためにエネルギーを費やすが、短翅型は機能ある飛翔筋を持たないことからエネルギーを卵巣発育に費やすことができる。また、ZERA et al. (1994) は、ノハラコオロギの一種、*Gryllus firmus* の、長翅型の成虫が短翅型に比べてトリグリセリドを多く蓄えており、これが長翅型のエネルギーコストとなって初期産卵能力に影響すると考えた。これらの説明は、一見道理にかなっているように見えるのだが、それを直接支持する実験データは提出されていない。飛翔筋の有無やトリグリセリドのレベルと産卵数との負の相関から断定しているにすぎず、それらの相関が因果関係に基づいているのか否かも検証されていない。例えば、飛翔筋の維持や発達にはどのくらいのエネルギーが必要であるのか、またそのエネルギー量は実際何個分の卵に相当し、それによって翅型間の初期産卵能力の差がどれくらい説明されるのだろうか。数種のコオロギでは、上述のトレードオフが翅型間の初期産卵数の差を少なくとも一部説明できるデータが最近得られている。

ヒメコガタコオロギの長翅型雌成虫は、羽化後5日間で飛翔筋 (間接飛翔筋) を乾燥重で約75%増加させるが短翅型では全く変化しない。5日目と比較すると長翅型の飛翔筋は短翅型のそれと比べ約20倍重い (図-2)。羽化後5日以内に生産される卵数は、短翅型で約190卵であるのに対し、長翅型ではわずか約70卵である。実験的に長翅型の飛翔筋を退化させると5日間に約190卵となり、短翅型の結果と有意な差はなくなるのである。飛翔

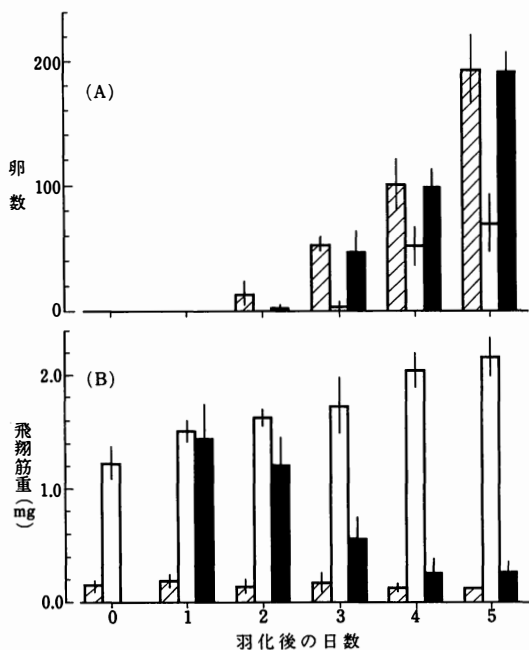


図-2 ヒメコガタコオロギの造卵数(A)と間接飛翔筋(DLM)の乾燥重(B)
短翅型(▨), 長翅型(□), 羽化時に後翅を除去した長翅型(■)

筋を退化させた結果、飛翔筋を発達させたり維持するエネルギーを卵生産に充てたためと解釈できるかもしれない。同様の結果は、シバズ (TANAKA, 1976) や *A. fasciatus* (TANAKA, 1986) でも報告されている。しかし、その結論には、二つの翅型間には飛翔筋以外の形質において全く差がないという仮定が前提条件となっており、これを実証しなければ上述した例と同様、単なる外見上の相関と価値は変わらない。

ヒメコガタコオロギの長翅型では、後翅を除去して飛翔筋を退化させた個体はそれを維持している個体と比べ摂食量が増加し、ほぼ短翅型個体の摂食量と同じになる。つまり、飛翔筋を退化させた個体の産卵数の増加は、摂食量の増加によっても説明できる、と主張することも可能である。MOLE and ZERA (1993) は、*Gryllus rubens* で短翅型と長翅型との間には、摂食量に有意な差がないことを報告しているが、彼らの比較は羽化後2週間にもわたる総摂食量であり、産卵初期に微妙な差があったとしても、その後の旺盛な食欲と個体間のバラツキによって検出されなかった可能性がある。たぶん最も重要な問題は、ヒメコガタコオロギの場合、摂食量が卵生産にどのくらい貢献し、飛翔筋発育を中止することによって何個の卵が生産されるのか、ということであろう。これには

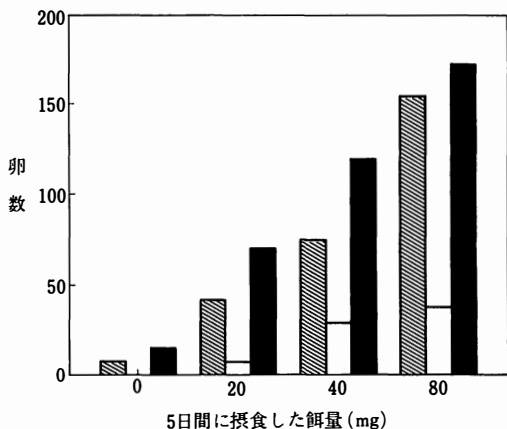


図-3 ヒメコガタコオロギの摂食量と卵生産
横軸には5日間に与えた餌(昆虫用飼料, オリエンタル酵母工業)の総量, 縦軸は5日目に解剖して数えた卵数の平均。
短翅型(▨), 長翅型(□), 羽化時に後翅を除去した長翅型(■)

食物の量を同じにして、卵生産を比較する必要がある。

食物量がゼロだと短翅型の雌成虫は羽化後5日間に平均7個の卵を生産したのに対し、長翅型は0個であった(図-3)。しかし、後翅を除去して飛翔筋を退化させた個体は平均15個の卵を生産した。したがって、長翅型では飛翔筋の発育と維持に卵15個分のコストがかかっているといえる。その値から短翅型の卵数(7個)を差し引いた値(8個)が、飛翔筋を退化させその養分を卵に転化させた量と考えられる。毎日の餌量を4~16 mgの範囲で与えるとすべて食べ切った。これらの餌量の範囲では、飛翔筋を退化させた長翅型は、餌1 mgにつき約2.4個の卵を生産した。そして、この値は短翅型のそれ(2.0個/mg)に近い値であった。一方、飛翔筋を維持した長翅型では、餌1 mg 当たりわずか0.3個の卵しか生産していない。この低い卵生産効率は、飛翔筋の発育と維持に費やしたコストであると考えられる。つまり、翅型間の初期卵生産の差は、飛翔筋とのトレードオフによって一部説明がつく。餌を制限されない場合は、飛翔筋を維持している長翅型は短翅型個体より摂食量が少ないため、卵生産における両翅型間の差はさらに増大することになる。このように、長翅型の飛翔筋が維持されるか退化するかは卵生産に著しい影響を与えることがわかる。

III 卵巣発育と飛翔筋退化の内分泌制御

卵巣発育が幼若ホルモン (JH) によって制御されていることは多くの昆虫で明らかにされている。JH と飛翔筋との関係についても様々な種で調べられているが、コ

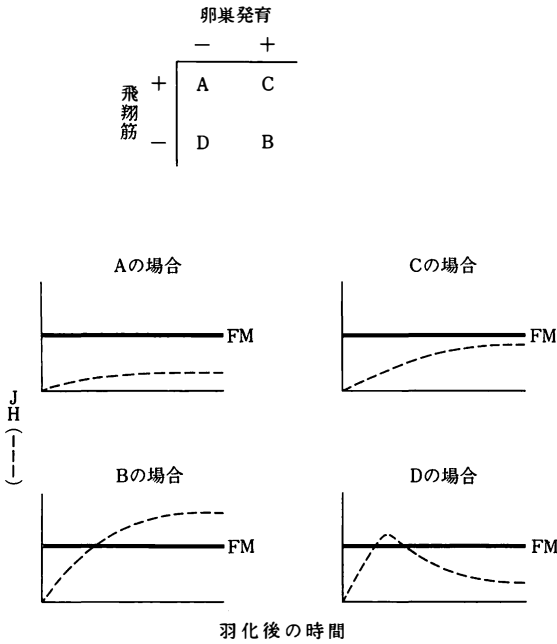


図-4 幼若ホルモン(JH)の量の変化による飛翔筋と卵巣発育制御のモデル
FMは飛翔筋退化の閾値、破線は体液中のJHの濃度

ロラドハムシ (*Leptinotarsa decemlineata*) で代表されるように JH が飛翔筋発育を刺激する場合と、逆にキクイムシ (BORDEN and SLATER, 1968) やカメムシ (DAVIS, 1975) のように JH が飛翔筋を退化させる場合がある。翅型多型を示すアブラムシ (KOBAYASHI and ISHIKAWA, 1994) やヒメコガタコオロギ (TANAKA, 1993) では、JH が飛翔筋退化を引き起こすことを示唆する実験結果が報告されている。アリの一種では、交尾によって誘導されるペプチドが女王アリの飛翔筋退化を引き起こすが (DAVIS et al., 1989), JH の役割については明らかにはされていない。

卵巣発育を開始して腹部が肥大したコオロギの雌成虫は、飛翔筋を退化させている場合が多い。このような相関から、体液中の JH の量が飛翔筋退化と卵巣発育を同時に制御していることが、しばしば指摘されている。しかし、この関係は完全ではなく (GOMI et al., 1995), 時には卵巣が発育しているにもかかわらず飛翔筋はまだ維持されていたり、逆に飛翔筋は退化しているのに卵巣がほとんど発育していない場合がある。もし、この二つの現象が共通のホルモンによって制御されているとすると、上述のすべての組み合わせを説明するのは困難であるように思える。しかし、①飛翔筋退化が JH に対して閾値反応を示し、一方、②卵巣発育は JH に量的な反応をする、と考えると、それらの組み合わせを説明することが

できる(図-4)。このアイデアは、断頭したヒメコガタコオロギの長翅型雌成虫に幼若ホルモン類似体(メソプレレン)を塗布したときの反応から暗示されたものであるが (TANAKA, 1994), 飛翔筋退化における神経の関与に関しては全く情報が無い。

飛翔筋退化が起こると卵巣発育が促進されるのは、これらが因果関係にあるからではなく、むしろ共通の刺激(幼若ホルモン)に対する反応であり、条件によっては両方が同時に表現されない場合もある。飛翔筋退化と卵巣発育は、長翅型が移動相から繁殖相に移行する際に生ずる生理的变化であり、この適応的变化は、アブラムシ (JOHNSON, 1959), アリ (DAVIS et al., 1989), カメムシ (EDWARDS, 1969) などにも見られる。

おわりに

翅型多型現象の生理学については、翅型決定機構を含め長年多くの研究がなされてきた。しかし、ほとんどの場合、基本的な制御機構や因果関係に関する問題には至っていない。飛翔多型は、多くのグループの昆虫に普遍的に見られる現象であり、最近特に注目されている研究課題である。その中で気になる問題の一つは、生態学でよく用いる形質間の相関に基づいて生理機構を推論しすぎる点であろう。その推論や仮説がつつい一人歩きすると、あたかもそれが実験的に証明された事実であるかのように扱われ、生理学に関心の薄い研究者の間で誤った情報が飛び交うことになる。最近では分析機器の発展がめざましく、これまでの知識を基礎に翅型多型現象を生理学や分子生物学のレベルでアプローチする絶好の機会であると思われ、今後の発展に大いに期待するところである。

引用文献

- 1) DINGLE, H. (1995) : Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology, Pergamon Press, Oxford, pp. 375~415.
- 2) 藤崎憲治 (1994) : 応動昆 38 : 231~244.
- 3) GOMI, T. et al. (1995) : J. Exp. Biol. 198 : 1071~1077.
- 4) HARRISON, R. G. (1980) : Annu. Rev. Ecol. Syst. 11 : 95~118.
- 5) MOLE, S. and A. J. ZERA (1993) : Oecologia, 93 : 121~127.
- 6) ROFF, D. A. (1984) : ibid. 63 : 30~37.
- 7) ——— (1986) : Evolution 40 : 1009~1020.
- 8) ——— (1990) : Heredity 65 : 169~177.
- 9) TANAKA, S. (1991) : Ann. Entomol. Soc. Am. 84 : 29~36.
- 10) ——— (1993) : J. Insect Physiol. 39 : 493~498.
- 11) ——— (1994) : ibid. 40 : 483~490.
- 12) ZERA, A. J. and S. MOLE (1994) : Res. Popul. Ecol. 36 : 151~156.
- 13) ——— et al. (1994) : J. Insect Physiol. 40 : 1037~1044.