

2006年 筑波大学公開講座

いのちの世界

— 節足動物 —

平成18年9月30日(土)

- | | | |
|-------------|----------------------------|-------|
| 9:30-10:30 | ムシのいろいろ | 山岸宏 |
| 10:40-11:40 | 国境の無い豆蔵虫
—害虫が教えてくれる進化論— | 徳永幸彦 |
| 12:40-13:40 | パラサイトな昆虫たち | 戒能洋一 |
| 13:50-14:50 | 昆虫に見る進化
—なんとすばらしい昆虫たち— | 町田龍一郎 |
| 15:00-16:00 | 海中のムシたち
—ワレカラの秘密— | 青木優和 |

生物学類主催

ムシのいろいろ

筑波大学大学院生命環境科学研究科 山岸 宏

講師プロフィール：情報生物科学専攻 教授（理学博士）

専門分野：動物生理学、神経生物学

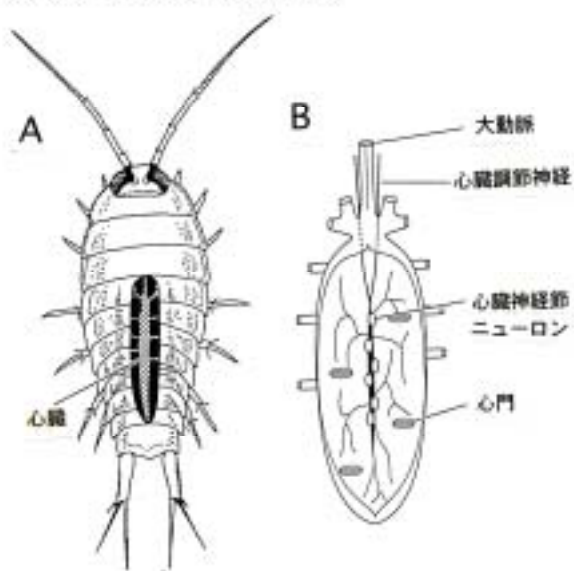
研究内容：節足動物甲殻類のカブトエビやウミホタルからエビやカニまで幅広い材料を使って、甲殻類における心臓のペースメーカー機構やその調節機構の多様性や系統的発達に関する研究を行っています。

要旨：

ムシと聞くとモトバヤチやバッタなどの昆虫を思い浮かべる人が多いのではないのでしょうか。しかし自然界には昆虫ではないけれど、何々ムシと名づけられているムシがたくさんあります。例えば公園などにいけば、池には単細胞の原生動物であるゾウリムシやツリガネムシが棲んでいますし、木陰の石の下には節足動物ですが昆虫ではなく甲殻類であるワラジムシやダンゴムシなどがいます。さらに昆虫のいない海の中においてもヒラムシ、ヒモムシ、ユムシ、ホウキムシなどなど、分類的には様々な動物群に属する沢山のムシ達が生活しています。昆虫を用いた生物学的研究も盛んですが、これらの昆虫以外のムシ達を使っても、多くの生物学的研究が行われています。それらのいくつかについて、特に生理学的研究に焦点を当てて紹介します。



Isopoda (*Ligia exotica*)



国境の無い豆蔵虫 ・害虫が教えてくれる進化論・

筑波大学大学院生命環境科学研究科 徳永 幸彦

講師プロフィール：生命共存科学専攻 助教授（理学博士）

1963年 新潟県に生まれる

1991年 筑波大学大学院博士課程生物科学研究科修了(理学博士)

2003年 筑波大学生物科学系・助教授

2004年 筑波大学生命環境科学研究科生命共存科学専攻・助教授

要旨：

地球上に棲息しているマメゾウムシ(豆蔵虫)の多くは、幼虫期に小豆や隠元豆、大豆など、人間が食用とする豆類を食べる害虫です。もともと野生のマメ植物に棲息していたマメゾウムシは、人間が野性豆を食用化していく過程、およそ1万年という、進化的時間スケールで考えれば比較的短い時間に、食用豆に適応して来たと考えられています。自然界の豆類の多くの種子は小さく、それを食べる野生マメゾウムシの幼虫は、小さな豆を有効に利用するために豆を少数個体で独占するように進化して来ました。このようなマメゾウムシを、今仮に「好戦主義者」と呼ぶことにします。一方、人間は食用にするために豆を大きくし、害虫化したマメゾウムシは野生のマメゾウムシとは正反対に、大きな豆を有効に使うために幼虫同士の競争を軽減するように進化して来たと考えられています。競争を回避するマメゾウムシを、「平和主義者」と呼ぶことにします。

害虫であるマメゾウムシは、地球の人間が棲息する環境に不偏的に存在しています。世界中を旅して集めて来た害虫のマメゾウムシの様々な種を調べてみると、ほとんどが「平和主義者」なのですが、中に一部、「好戦主義者」なマメゾウムシが見受けられます。また、ヨツモンマメゾウムシという1種に注目して見ると、これまたほとんどの地域集団が「平和主義者」なのですが、インドとネパールで採取して来た集団は、典型的な「好戦主義者」です。さらに、横浜の倉庫の中で発見されたヨツモンマメゾウムシを実験室内で飼っていたところ、黒色の突然変異体が現れました。横浜の倉庫に居たもともとの集団は「平和主義者」であったにも関わらず、この黒色変異体は、これまた典型的な「好戦主義者」になっていました。

何故、マメゾウムシの世界にこのように、「好戦主義者」と「平和主義者」が共存しているのでしょうか？本講義では、室内実験の結果を解釈しながら、この謎に臨みます。



パラサイトな昆虫たち

筑波大学大学院生命環境科学研究科 戒能 洋一

講師プロフィール：生物圏資源科学専攻 助教授（農学博士）

（parasite@sakura.cc.tsukuba.ac.jp）

1955年 愛媛県松山市に生まれる

1968年 中学時代に友人、鶴崎展巨氏（現、鳥取大学教授）と出会い昆虫採集に目覚める。当時は蛾を採集し集めていた

1974年 昆虫の研究を目指して受験勉強し、東京農工大学に入学

1976年 「フェロモンの神話」と題する日高敏隆氏の新聞記事に触発され、昆虫の生理活性物質への興味をいただく

1978年 寄生蜂のカイロモンの研究開始

1985年 「ハマキコウラコマユバチの寄主発見行動」で農学博士

1987年 筑波大学で助手の仕事に就く

現在、筑波大学生命環境科学研究科助教授、日本応用動物昆虫学会事務長

要旨

地球上に95万種以上いるといわれる昆虫。そのほとんどの種に寄生する寄生蜂がいるはずである。もちろん、寄生蜂に寄生する2次寄生蜂がいるから、生物の世界は複雑である。寄生蜂が10万種はいると言われているから、私が研究してきた3・4種類の寄生蜂から言えることは、とても寄生蜂の世界を表現しているとは思えない。私が実験や観察を通して「面白い」と感じたことから中心にお話したい。

「パラサイトな昆虫たち」 参考資料

捕食寄生者の種類

寄生者の種類

内部寄生者(endoparasitoids)

外部寄生者(ectoparasitoids)

単寄生者(solitary parasitoids)

多寄生者(gregarious parasitoids)

一次寄生者(primary parasitoids)

重寄生(hyperparasitism, 高次寄生)

共寄生(multiple parasitism, multiparasitism)

過寄生(superparasitism)

同胞寄生(adelphoparasitism): ツヤコバチ科の *Coccophagous scutellaris* 等に見られる特殊な寄生様式で、雄は常に同種の雌か他の寄生者に高次寄生して生育する。

盗寄生(cleptoparasitism): 既に他の捕食寄生者が寄生している寄主を好んで攻撃する場合。結果として、共寄生が出現。

便乗(phoresy): 卵寄生蜂がカメムシに乗っかり、産卵場所で降りて卵に寄生。

ハチ目の分類

広腰亜目: キバチ、ハバチなど

細腰亜目:

有錐(すい)類:

ヒメバチ、コバチなど...多くの寄生蜂がいる

有剣(けん)類:

アリガタバチ、ミツバチ、スズメバチ、アリなど

Hymenoptera 膜翅目(ハチ目)

Symphyta 広腰亜目

Xyeloidea ナギナタハバチ上科

Megalodontoidea ヒラタハバチ上科

Siricoidea キバチ上科

Orussoidea ヤドリキバチ上科

Cephoidea クキバチ上科

Tenthredinoidea ハバチ上科

Apocrita 細腰亜目

Terebrantia 有錐類

Trigonaloidea カギガラバチ上科

Ichneumonoidea ヒメバチ上科*

Evanoidea ヤセバチ上科*

Cynipoidea タマバチ上科

Chalcidoidea コバチ上科*

Proctotrupeoidea シリボソクロバチ上科*

Aculeata 有剣類

Bethyloidea アリガタバチ上科*

Scolioidea ツチバチ上科*

Formicoidea アリ上科

Pompiloidea ベッコウバチ上科

Vespoidea スズメバチ上科

Sphecoidea アナバチ上科

Apoidea ハナバチ上科

寄生蜂の多くは、有錐類 4 上科と有剣類 2 上科に含まれる

寄生蜂の生活

・寄生バチは、寄主のにおい(カイロモン)や寄主が食べた葉から放出されるにおい(シノモン)あるいは寄主が活動する振動などを手掛かりにして寄主を探し、産卵管を突き立てる。しかし、産卵されてから先の寄生様式は寄生バチの種類によって異なり、大きく分けると二つの流儀がある。

・**殺傷寄生者 (idiobiont)** 「意地を見せて殺傷するな」と覚える。

-寄主の体に毒液を注入して麻酔するか殺したあとで卵を産みつけるタイプの寄生バチを殺傷寄生者 (idiobiont) と呼び、孵化した幼虫は動けなくなった寄主の体液をすすって成長する。

・**飼い殺し寄生者 (koinobiont)** 「鯉の飼い殺し」と覚える。

-産卵後も寄主を生かしたまま(摂食と成長を続けさせながら)寄生するタイプの寄生バチは、飼い殺し寄生者 (koinobiont) と呼ばれる。

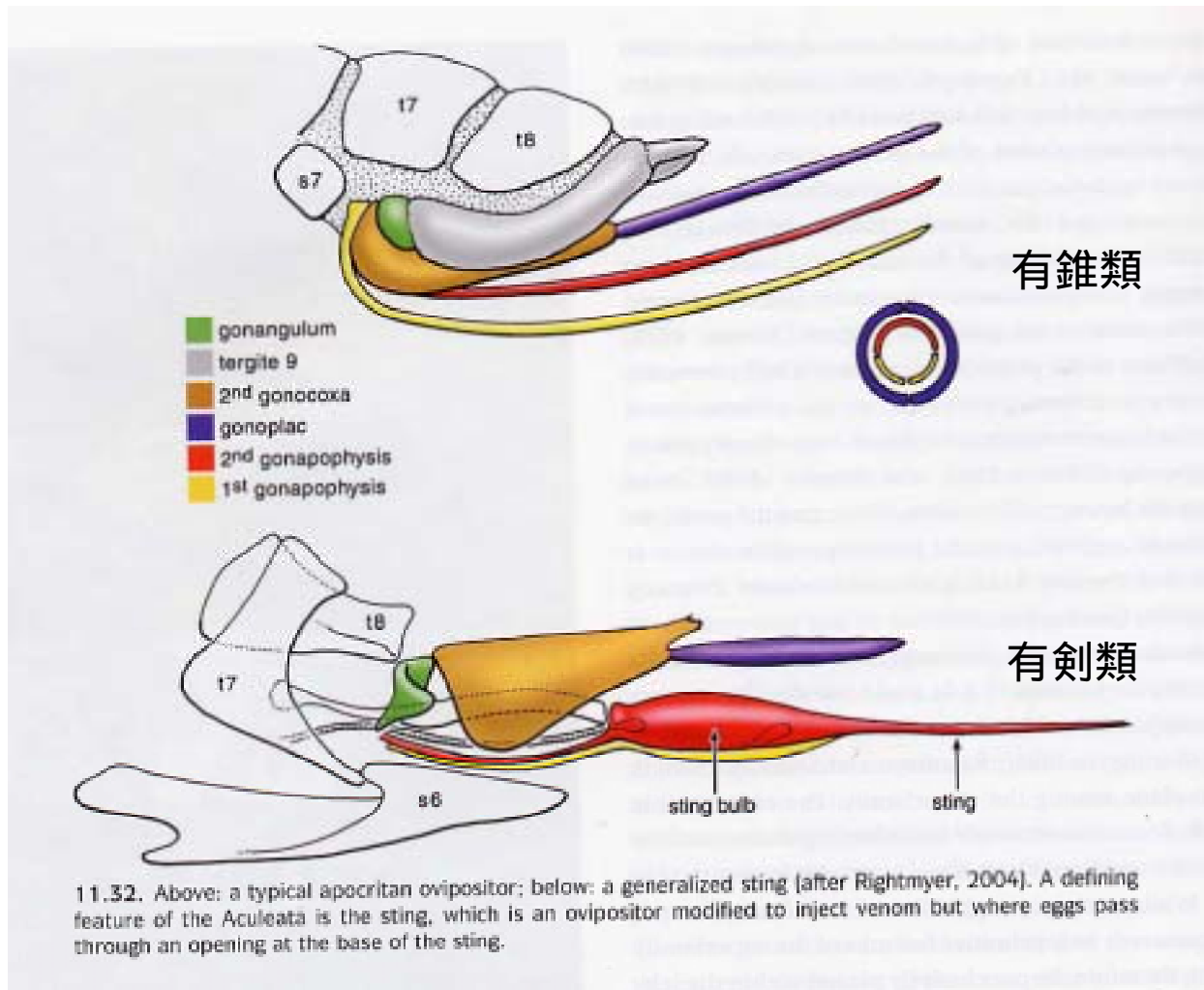
・寄生バチはもともと、キバチなどの材内幼虫に寄生する**殺傷寄生者**だったと考えられている。**殺傷寄生者**の多くは、材やゴールのような植物体にひそむ寄主(幼虫や蛹)の体表にとりつく外部寄生者だが、卵から脱出する卵寄生バチも**殺傷寄生者**の仲間に入る。

・**殺傷寄生者**は寄主の隠れ家をそのまま利用できるもので、外敵から身を守ることが容易である。しかし、餌として十分な大きさにまで成長した寄主しか利用できないうえ、植物体や遮蔽物の外で自由に生活する昆虫には寄生できないという制約がある。

・**飼い殺し寄生者**はより進化した寄生バチで、生きた寄主の体内に宿る内部寄生者が多い。モンシロチョウの幼虫から這い出して黄色い繭塊をつむぐアオムシサムライコマユバチも、その一例である。自由生活者にも寄生できる**飼い殺し寄生者**は寄主メニューを飛躍的に増やし、バッタや働きアリのような活発な昆虫を利用するものまで現れた。

・しかし、昆虫の体内に宿ることは容易なことではない。寄主の生体防御反応(ヒトで言う免疫)を抑えたり変態のタイミングを調節するため、**飼い殺し寄生者**は産卵と同時に、さまざまな生理的機能をもつ毒液や漿膜細胞、ポリドナウイルス(共生ウイルスとも親バチの遺伝子の欠片とも言われる)などを寄主の体内に産卵と同時に注入することが知られている。 「ハチとアリの博物館」

橋本佳明氏の HP より



Grimaldi, D. & Engel, M.S. (2005) *Evolution of the Insects*. Cambridge Univ. Press

昆虫にみる進化

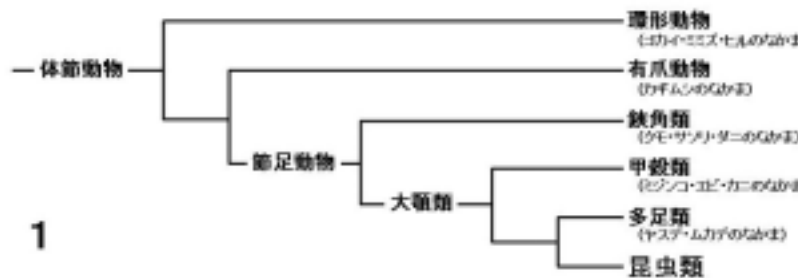
- なんと素晴らしい昆虫たち -

筑波大学大学院生命環境科学研究科 町田 龍一郎

講師プロフィール: 構造生物科学専攻/菅平高原実験センター助教授 (理学博士 1982年筑波大学)
 専門は動物系統分類学で昆虫比較発生学・比較形態学、昆虫類の起源、系統進化を研究している
 (machida@sugadaira.tsukuba.ac.jp http://www.sugadaira.tsukuba.ac.jp/)

昆虫類、ムカデやヤスデなどの多足類、エビやカニなどの甲殻類、クモやサソリのかなかまである鋏角類などからなる節足動物(図1)は、今まで名前がつけられた全動物種の約75%を占める、たいへん

図1 体節動物の主要メンバー



大きなグループです。そしてこの節足動物の90%以上は昆虫類なのです(図2)。いままでに100万種以上の昆虫が発見されています(表1)。昆虫類は私たちに最も身近な「動物」であり、そして、地球上で最も繁栄している動物群です。地球は「昆虫の惑星」というべきなのかもしれません。昆虫類はどのように「進化」してきたのでしょうか。彼らのこのような大繁栄はどのようにもたらされたのでしょうか。「大成功をおさめた動物群」との視点で、昆虫類の進化をみていきましょう。

表1 昆虫類(現生)の分類と各目のおおよその種数

内顎類 (約1千種)		
カマアシムシ目	700種	「無翅昆虫類 (無変態類)」 (約8千種)
トビムシ目	5,000種	
コムシ目	800種	
外顎類 (約106万種)		
単関節五類 (約500種)		「不完全変態類」 (約15万種)
イシノミ目	500種	
双関節五類 (約106万種)		
無翅類 (約500種)	500種	
シミ目	500種	
有翅昆虫類 (約106万種)		
旧翅類 (約9千種)		
カゲロウ目	2,500種	
トンボ目	6,000種	
新翅類 (約105万種)		
多新翅類 (約4万種)		
カワゲラ目	2,500種	
バッタ目	20,000種	
ナナフシ目	3,000種	
シロアリモドキ目	2,000種	
カカトアルキ目	13種	
ガロアムシ目	26種	
カマキリ目	2,000種	
ゴキブリ目	4,000種	
シロアリ目	3,000種	
ジュズヒゲムシ目	22種	
ハサミムシ目	2,000種	
準新翅類 (約10万種)		
チャタテムシ目	3,000種	
ハジラミ目	3,000種	
シラミ目	700種	
アザミウマ目	7,000種	
カメムシ目	90,000種	
完全変態類 (真新翅類) (約90万種)		
アミメカゲロウ目	7,000種	
シリアゲムシ目	600種	
トビケラ目	12,000種	
チョウ目	150,000種	
コウチュウ目	400,000種	
ネジレバネ目	700種	
ノミ目	2,000種	
ハエ目	170,000種	
ハチ目	150,000種	
合計	約110万種	

外骨格

私たちなどの脊椎動物は内骨格をもっています。体のなかにある背骨などが、体を支えたり体の形を保ったりします。しかし、昆虫類を含む節足動物の骨格系はまったくこれとは異なります。例えば、カブトムシ(図3C)などを想像してください。背骨

などの内骨格がない代わりに、体の表面を被うクチクラという硬い物質からなる厚い殻「外骨格」があり、それが体を支えているのです。

外骨格は体を支えるだけでなく、外敵からの防御にも、そして乾燥などの外界からの影響から体を護るのにも役立ちます。そして丈夫な外骨格は強力な筋肉の付着点としても威力を発揮します。これにより走ったり飛んだり、活発で力強い運動ができるのです。

このように外骨格は昆虫などの節足動物の繁栄に大きな力となりましたが、いくつかの問題が生じました。まず、硬い殻に覆われた体や肢を動かすには、そこに関節を作らなければなりません。ですから肢が関節になっている「節足」動物となったのです。そして、そのままでは成長できませんから、古い殻を脱ぎ捨てもう少し大きめの新しい殻に変える、「脱皮」が必要となったのです。脱皮中の昆虫は体が柔らかくよく動けないので、彼らにとってはたいへん危険なことです。このようになりスクを背負うことになります。

もう一つは、体をそれほど大きくすることはできません。外骨格の動物は大きくなれないのです。大きな体を支える外骨格は途方もなく厚く重いものになるだろうからです。ましてや、後で述べるように、昆虫の大繁栄に大いに貢献した「翅」の獲得などは思いもよらないものになります。

図2 動物の主要メンバーの比率

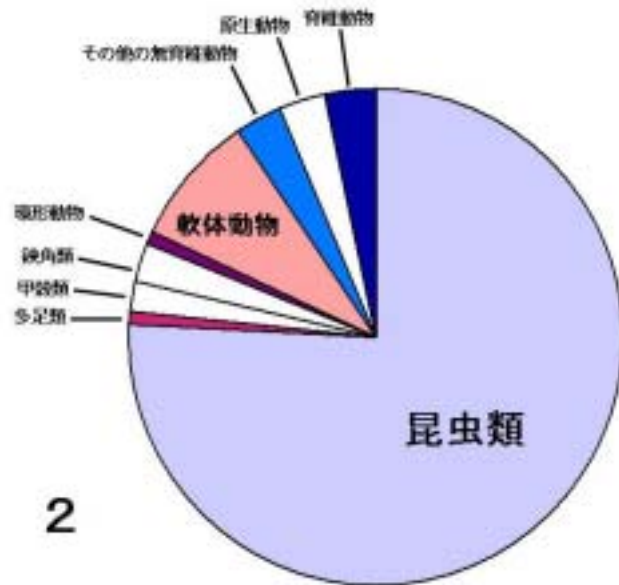
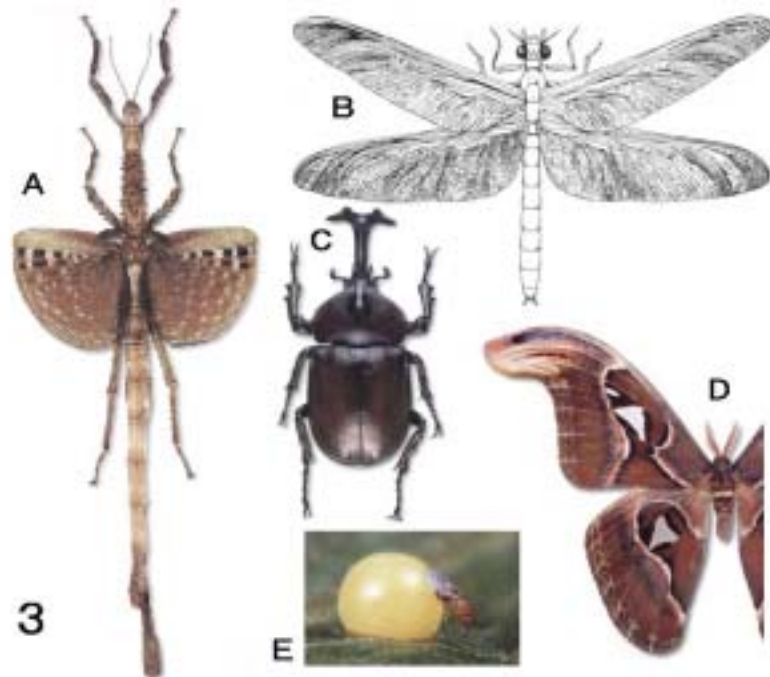


図3 いろいろな昆虫。A．マダガスカルオオトビナナフシ。B．古生代石炭紀に栄えた原トンボ目のメガニューラ。C．カブトムシ。D．ヨナグニサン。E．ガの卵に産卵しているキロタマゴバチ。



小さなサイズ

昆虫にはたいへん小さなものから大きなものまでいます。それを評して、「最大の原生動物（単細胞動物）よりは十分に小さく、最小の哺乳類よりは十分に大きい」といわれます。0.1mm くらいの昆虫、例えば昆虫の卵に寄生するタマゴコバチのなかま（図3 E）から、大きなものは熱帯産のナナフシのなかま（図3 A）は30cm 程、日本にもすむヨナグニサン（図3 D）などのガのなかまも大きく、そして二億年前の古生代石炭紀に栄えた原トンボ目のメガニューラ（メガネウラ）*Meganeura* というなかま（図3 B）は翅をひろげると80cm もあったそうです。ですから、昆虫類のサイズは最小のものから最大のものまでの間には、約1万倍の違いがあるのです。これは四足動物（両生類、爬虫類、哺乳類などのなかま）の1千倍（数センチのトガリネズミ：50m くらいの恐竜）に比べてたいへん大きいことが分ります。

このようにサイズがバラエティーに富んでいるということも、昆虫類の繁栄の要因であり、また、表れでもあるのですが、しかし、その大きさは「たかだかこのくらいの大きさ」なのです。1m に満たない大きさなのです。昆虫があまり大きくならなかった要因には呼吸系や循環系の問題もありますが、外骨格という「骨格」のもつ制約もあったのです。いや、むしろ、昆虫はこの「小さいサイズ」を彼らの繁栄の戦略にと用いたのです。

生物は生態系のなかの一員として、それにきっちり組み入れられてこそ存在します。そして地球上に生きるすべての種が、種ごとに一つずつ、生態系における位置をもっているのです。これをニッチェ（生態的地位）といって、一つの種は一つのニッチェをもっている、これが生態学的な生物の見方です。このことについて、例で考えてみましょう。ゾウは基本的に世界にたった2種、アフリカゾウとインドゾウです（アフリカゾウの亜種とされるマルミミゾウを別種とすることがあります。また、最近、もう1種のゾウがボルネオ島にいるという情報もあります）。ゾウが2種しか存在できないというのは、きっと彼らが「大きい」からです。まず、彼らが種を維持するのに必要とする個体数は、空間的に、現在の地球上には2種程度分しかないでしょう。そして、ニッチェとは空間的な要素だけでなく、食性とか生活型など、あらゆる要素を含みます。これにより生態系を分け合い、それにみあった種数が存在しえるのです。ところが、食性や生活型に関してはゾウのなかまはほとんど同じ、草原に生き草木を食べているのです。もし、この点でもう少しバリエーションがあったら、もう少し多い種類の「ゾウ」がいたかもしれません（ゾウと祖先を共有しているといわれている海に住むジュゴンやマナティーを「ゾウ」のなかまとすれば、地域、食性、生活型、大きさを違えた種への分化があったと理解できますから、実際、2種以上なのです）。

では、昆虫をみてみましょう。私たちがよく目にするアゲハチョウ、これは昆虫綱・チョウ目・アゲハチョウ科に属す昆虫です。関東地方にみられるのは、アゲハ、キアゲハ、クロアゲハ、オナガアゲハ、カラスアゲハ、ミヤマカラスアゲハ、モンキアゲハ、アオスジアゲハ、ジャコウアゲハ、ギフチョウ、ヒメギフチョウ、ウスバシロチョウなどです。そして地域を広げてみれば、日本にはナガサキアゲハ、シロオビアゲハ、ベニモンアゲハ、ミカドアゲハ、ヒメウスバシロチョウ、ウスバキチョウなどまだたくさんのアゲハチョウがいます。小さい分、アゲハチョウ科というグループ

だけでも、これだけの種が分化できる空間的余裕ができるのです。そして、食性をみると、食草がまったく異なったり、微妙に違ったり、そして好む環境が異なったり、また、ものによっては越冬などの生活型も異なるなど、いろいろです。この点で、各地域ごと細かく生態系を分け合っていて、そのようなことが可能となるのです。ですから、昆虫は、地域、空間、食性、生活型などのあらゆる面で、生態系におけるニッチェを細分化し住み分けることにより、多くの種を分化させることができます。コウチュウ目・ハムシ科の昆虫は食草となる植物ごとに種に分化しています。鳥の体に寄生するハジラミ目の昆虫は寄主となる鳥ごとに種が違います。はてや、昆虫の卵や幼虫に寄生する寄生性のハチなどは寄主となる卵や幼虫に対応するように種に分化しています。哺乳類に寄生するシラミ目も寄主に対応して種分化していますが、人につくヒトジラミの場合、さらに人の頭部とそれ以外の部分で「アタマジラミ」と「コロモジラミ」に亜種レベルで分化しています。

哺乳類がやったような自らの「大きさ」にたよって生態系にその地位を見出そうとする方策ではなく、昆虫は、一見短所ともとれる自らの「小さなサイズ」を積極的に活用して膨大な種を分化させ、繁栄してきたのです。

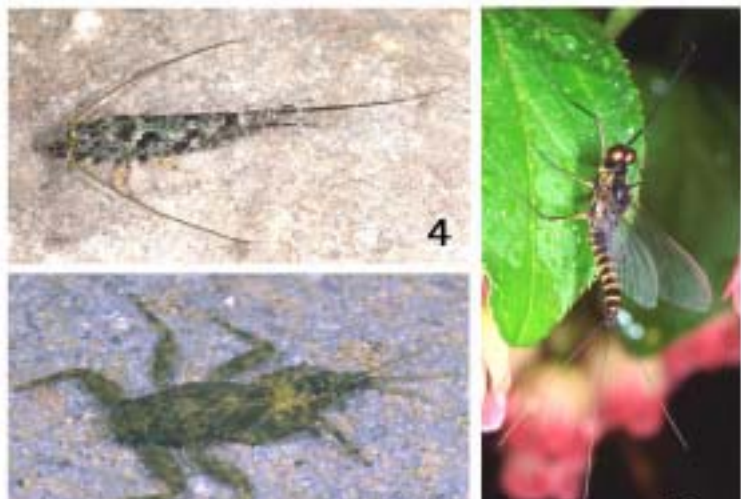
昆虫類はそのニッチェをさらに細分化させるために、さらなる方策を採用してきました。表1は昆虫類のグループごとの今まで記載されてきたおよその種数です。まず気づくのは、ほとんどの昆虫類は「有翅昆虫類」であるということです。これは昆虫類の99.9%以上にあたります。つまり、「翅」の獲得は昆虫類に、ニッチェを広げ爆発的な繁栄をもたらした、大きな要因です。この、活動・生息空間を空にも広げる「翅」に関しては後で触れましょう。もう一つ気づくのは、「完全変態類」が膨大であるということです。この「変態」による成長も昆虫類の発展に欠くことができないものでした。

3. 変態

変態とはどのようなものでしょうか。まず、まだ翅を獲得していない原始的な体制（体の基本的なつくり）をもつ、イシノミ類（図4, 11）やシミ類などの「無翅昆虫類」は、ほとんど体つきを変えな

図4, 5 A. イシノミのなかま。5. カゲロウのなかまの成虫（A）と幼虫（B）

い成長するので、「無変態類」といいます（図6）。一方、翅を獲得した昆虫類「有翅昆虫類」の成長は変態をとまいません。このなかで劇的な変態をするグループを「完全変態類」といい、卵 幼虫 蛹 成虫と成長します（図6）。これに対して、完全変態類に比べあまり進化していないグループ、「不完全変態類」は完全変



態類ほどの大々的な「変態」は行わず、幼虫段階で徐々に翅を発達させ成虫の形態に近づき、卵 幼虫 成虫と成長します(図6)。(狭義には、変態は「完全変態」のことです。)

「不完全変態」をみてみましょう。例えばバッタ目。バッタやコオロギ、スズムシを思い浮かべてください。孵化した小さな幼虫は基本的には成虫と同じような形をしていて、脱皮をしながらだんだんと大きくなります。この成長段階で、徐々に胸部に翅の原基ができ、それが大きくなり、やがて最後の脱皮のとき、立派な翅をもった成虫となります。幼虫と成虫は形が似ていて、生活型や食性など

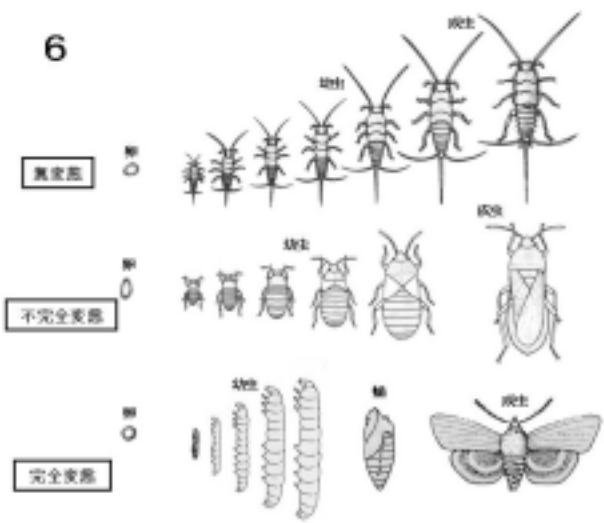
もほとんど同じです。これに対して「完全変態」は大きく異なります。例えば、チョウをみてみましょう。モンシロチョウの孵化した幼虫はイモムシで、キャベツを食べ脱皮を重ねて大きなイモムシとなります。やがて幼虫は不活発になり、形も随分違った蛹となります。そして、その後の脱皮で劇的な変化、真っ白な翅をもったチョウになるのです。チョウは、キャベツを食べそこをすみかとする幼虫とはまったく異なって、空を飛び蜜を吸って生きるのです。

このように完全変態類の幼虫と成虫はまったく形が違い、そしてふつう生活型も食性も随分異なります。では、どうやって幼虫がまったく違う成虫になれるのでしょうか。そのためには、形だけでなく、内臓などの内部器官や代謝系も、およそ考えられるすべてのものを変えなければならないのです。このためにあるのが「蛹」なのです。蛹のなかでは大変なことが起こっているのです。それは、まず、それまでの幼虫期間の体の器官をドロドロに溶かしてしまいます。でも、成虫の体の各部を作る小さな「元」、成虫原基(成虫芽)といいます、は溶けずに残り、幼虫の体の「ドロドロ」を原料に、蛹のなかでだんだんと大きくなり、ついには成虫の体ができあがるのです。私は子供の頃、アゲハチョウの蛹のなかで「ドロドロ」であるのをみて、とてもビックリしたことがありました。完全変態類の特徴である「蛹」とは、まったく違う幼虫と成虫をつなぐ調整期間なのです。

では、どうしてこのような複雑な変態が、完全変態類で獲得されたのでしょうか。どのような有利な点があるのでしょうか。まず、幼虫と成虫が生活型、食性を異にすることにより、幼虫と成虫という同じ種の世代間での競争がなくなり、それはよいことです。種にとってあまりよい争いではありませんから。そして、生活史の分業ができます。つまり、幼虫期間は体を大きくする成長の期間、栄養活動の期間です。それに対し、成虫は子孫を作る生殖活動の期間です。生活史を明確に分業することはきっと効率的なのです。

そして、最も大きな変態の利点が他にあります。例えば食性を例にすると分りやすいでしょう。もし、幼虫と成虫ともに同じ餌を食べていたとすると、餌として利用できるものは世代の全期間を通して「ある」ものでなければなりません。例えば、咲いている期間のたいへん短い花などは、と

図6 昆虫類の成育過程。



ても餌にはできないのです。したがって、幼虫と成虫がまったく異なった形、生活型、食性などをもつことにより、幼虫と成虫が同じようである昆虫、例えば「不完全変態類」などでは利用できなかった餌や環境も利用できるようになるのです。このことはとても重要です。かりに完全変態類の幼虫が不完全変態類にくらべ十倍の生活型や食性を、そして成虫も同様に十倍の生活型や食性のバリエーションをもったとします。すると、完全変態類は、食性や生活型などにおいて、 $10 \times 10 = 100$ 倍の多様性をもつことになるのです。言い換えると、これにより完全変態類は 100 倍の生態系での「あり方」、すなわちニッチェを得るのです。ニッチェの数は種分化しうる種の数です。だから、変態を獲得した有翅昆虫類のなかの完全変態類は、莫大な数にその種を分化させることができたのです。昆虫類の大繁栄を支えている完全変態類、彼らの秘密はこれだったのです。

昆虫の特徴として、「外骨格」、「小さなサイズ」、「変態」について考えてきましたが、他にもたくさん重要なものがあります。おそらく、それらはもっと目立つ体つきについての特徴です。1) 節からできている体は頭部・胸部・腹部の三部分に分かれる。2) 頭部には触角や複眼や顎などの複雑な器官がある。3) 胸部は 3 節で、それぞれに一對ずつの肢があり、歩脚は 3 対である。4) 胸部には 2 対の翅がある、などです。これらの特徴、どれをとっても素晴らしく、それは昆虫の大繁栄に大いに貢献してきたのです。ここではそれぞれについて考えるのでなく、大づかみに昆虫類の「高機能な体」が進化の過程でどのように獲得されてきたか、みることにしましょう。

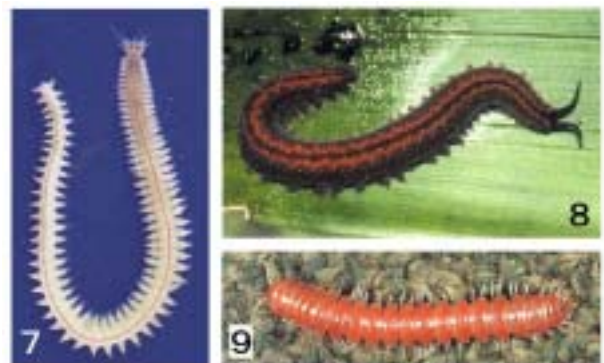
4. 高機能な体

昆虫の体は節、体節からできています。体が体節からできている動物を体節動物といい、昆虫類を含む節足動物はこの 1 グループです。この体節動物のなかで、高機能な体をもつ昆虫類がどのように現れてきたのでしょうか。進化の道筋を辿ってみましょう。

「環形動物」段階 体節動物の祖先型は、海に住むゴカイ(図7)や土中のミミズなどからなる環形動物のようなものであったと考えられています(図10A)。彼らは頭(口前節)と尾節が体の前端と後端にあり、その間の体の部分は同じような体節がずっと続いています。その各体節には一対の肢があり、また、神経の塊である神経節があります。肢のある各体節は移動の役割を果たすとともに、生殖活動や消化などの栄養活動も行います。このような、「同じような体節」からなる体のつくりを「同質体節制」といいます。

図7-9 7.ゴカイのなかま(環形動物)。8.カギムシのなかま(有爪動物)。9.ヤスデのなかま(多足類)。

「有爪(ゆうそう)動物」段階 有爪動物(カギムシ)は熱帯の土壌や朽木に住む、体長数センチの生き物です(図8)。各体節には先端に爪のある疣状の肢があり、体表はベルベット状でとてもかわいらしい動物です。有爪動物は節足動物の起源と目されています。この体つきはやはり環形動物のように同質体節制的ですが、大きな違いが生じています。それは今までは同



質体節制的であった前方の三つの体節が口前節に融合し、頭部が大きくなっています(図10B)。そして、今まで、例えば環形動物では歩く肢であったものが、これらの三つの体節では触角、大顎や口側突起(粘液を発射し防御や獲物を捕らえるのに用いる)になっているのです。同時にこれらの三つの体節にあった神経節は口前節の神経節と融合して大きな脳を形成するのです。このように前方の三つの体節に起こったように、機能分化が起こって違った性格をもった体節制を「異質体節制」といいます。この前方の三つの体節より後方の体節は「胴部」として、環形動物におけるのと同様に同質体節制的です。

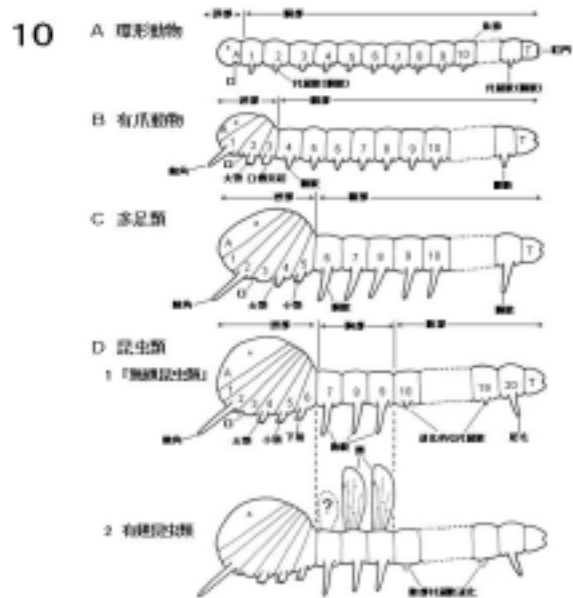
「多足類」段階 いよいよ節足動物です。多足類のなかまの倍脚綱(ヤスデ綱)(図9)や少脚綱(ヤスデモドキ綱)を例にみてみましょう。

体の多くの体節は「胴部」として同質体節制的ですが、前方の体節ではさらに異質体節制化が進むのです。つまり、前方の5体節が頭部の体節として機能分化し口前節に融合し、より大きな頭部となり、また、各付属肢は(一部は退化するものの)触角、大顎、小顎と変化します(図10C)。神経節もより大型化し頭部に組み入れられ、高機能な脳や大きな神経節となります。このように、頭部はさらに、複雑な口器を獲得し摂食機能を高め、また、脳が大型化するとともに眼も発達し統合機能も格段に向上するのです。

「昆虫類」段階 さらに前方の体節に異質体節制化が起こり、第6体節まで頭部に組み入れられ、付属肢としては第二小顎(下唇)が新たに分化します。そして、脳も大きくなり、また、食道下神経節という神経節も大きく発達します。これにともない眼も立派な複眼となります。トンボなどをみると、その「頭」はどうみても一節にみえますが、昆虫の頭部はもともとの口前節に6体節が融合した、7つ「節」から構成されるとても複雑で、統合・摂食に高度に「進化」した高機能なものなのです(図10D)。

昆虫の体制ではさらに重要なことが起こっています。多足類までは、頭部に統合されない体節は同質体節制的で、「胴部」として栄養活動(消化・吸収)と生殖活動(卵形成あるいは精子形成)を行っていました。しかし、昆虫類ではこの機能が体節間で分業されるのです(図10D)。まず、第7~9体節は「胸部」と分化し、肢は歩くための肢としてさらに発達します。つまり今までの胴部の前方の3体節は移動という機能に専念するのです。そしてそれ以降の第10~20体節+尾節は、もっぱら栄養活動と生殖活動の機能を果たす「腹部」となるのです。腹部の11体節は移動という機能を放棄して、そのもともとあった肢は退化しますが、ただし、最後の第11腹節の肢はしばしば尾毛という突起として残り、「後方の触角」として機能します。

図10 昆虫類への進化にともなう体制の変化。



このように昆虫の体は異質体節制化を極限まで進めたものなのです。摂食・統合を専業とする「頭部」、移動のための「胸部」、もっぱら栄養・生殖活動を行う「腹部」の三部分に体が分かれたのです。このように体の部分が「専業化」することにより、体自体の機能が非常に高まったのでしょう。

このような観点からたいへん興味深いのが、最も原始的な外顎類（真正昆虫類）であるイシノミ目です（図4，11）。イシノミ目は湿った岩に生える緑藻を餌としている、まだ翅を獲得していない「無翅昆虫類」の一員です（表1）。彼らをよく観察してみると腹部の体節の肢が完全には退化せずに残っているのが分ります（図10D1，11）。まさに異質体節制化進行の途中段階をみるようです。

図11 イシノミのなかまの体のつくり。



そして、昆虫類は「有翅昆虫類」の段階に入り、さらなる発展を遂げるのです。胸部の「移動」という機能にさらに磨きをかけました。「翅」の獲得です（図10D2）。第二・第三胸部体節に一对ずつ翅を発達させ、昆虫の体制はさらに高機能となり「大空」を手に入れたのです（大昔の有翅昆虫類の祖先は、第一胸部体節にも、もう一对小さいながらも、翅をもっていたらしいのです。それが進化の過程で退化してきました）。

昆虫類はこのような「高機能の体」を手に入れ、これを武器に新たなニッチェを開拓し、その大繁栄に突き進みました。最後に、この昆虫の大成功のストーリーのなかで特筆すべき「翅」の獲得についてみてみましょう。この翅は文字通り、新たな生息地、ニッチェを求める冒険の素晴らしい道具となっただけでなく、「空」という生息環境、いろいろな生活型も可能にしたのですから、その意味でも昆虫類が占めうるニッチェの爆発的な拡大を意味しているのです。

5．翅の獲得

動物の進化のなかで、昆虫の翅の獲得は一大イベントです。どのように翅が現れてきたかについては、いろいろな考えがありますが、いま一番受け入れられているのが「鰓起源説」です。

翅を獲得した有翅昆虫類の祖先は水生であったと考えられています。彼らは胸部から腹部の各体節の両側に一对ずつの鰓をもっていました。この鰓を活発に動かして水中の酸素を体内に取り込んでいたのでしょう。そして幼虫の時代を終えて羽化して成虫になるときに、陸上に上がります。その時、水生生活のための鰓は不要になりますが、胸部のものは残ってそれが翅となったと考えられるのです。

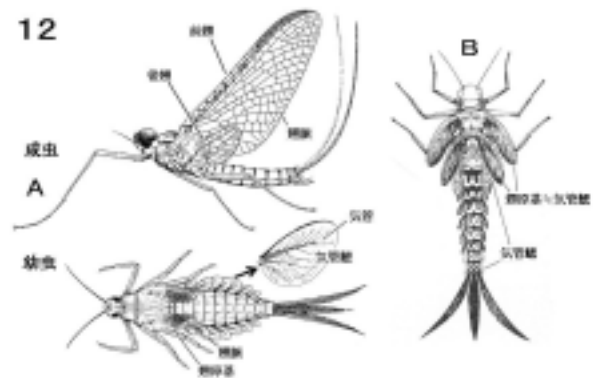
このような有翅昆虫類の祖先とたいへん似ている昆虫が今も生きています。それは最も原始的な有翅昆虫類であるカゲロウ目です（図12A）。カゲロウ目は、比較的長い幼虫期間を水のなかで暮らし、陸上に上がって羽化した後、「儚さの」たとえにされるような短い成虫期間をおえる昆虫です。カゲロウ類の幼虫は腹部の両側に鰓をもち、それとたいへん似た形をした「翅原基」を胸部にもっています（図）。その幼虫は有翅昆虫類の祖先とされる昆虫の幼虫の化石によく似ています

(図12B)そして、鰓と翅の基本的構造がたいへん似ていることに驚かされます。鰓は魚などのそれと違って、「気管鰓」と呼ばれるものです。葉状の「鰓」のなかには細かく分枝した気管が走っています(図12A)そしてカゲロウ類に限らず昆虫類の翅には細かな脈(翅脈)がありますが、これはほぼ気管に由来する構造なのです(図12A)

このように鰓を起源としてカゲロウ類に似た有翅昆虫類は翅を獲得したのです。その後、カゲロウ類のような昆虫を祖先として、たくさんの有翅昆虫類が、翅を継承しながら、多くのものは水を離れ進化してきたのです。そしてバッタやチョウ、カブトムシなどの翅をもった多くの昆虫が現れてきたのです。

これが、全動物種の75%をも占めるまで繁栄した昆虫類です。昆虫は自らの体をより高機能なものに磨き上げたと同時に、ニッチェの飽くなき開拓を行ってきたのです。しかし、そこには厳しい淘汰や生存競争がありました。その下での「闘争」です。「順風満帆」の進化を遂げたグループがあったと同時に、自らが生き残るために、まだあまり利用されていないニッチェを探してそこに活路を見出しつづけたりの大繁栄だったのです。昆虫の大繁栄は、生存競争の結果、新たなニッチェを求めたり、ニッチェを細分化するなどの、昆虫自身の途方もない「努力」でもたらされたのです。

図12 A. 現生のカゲロウのなかまの成虫と幼虫。 B. 古生代石炭紀のカゲロウのなかまの幼虫の化石。



海中のムシたち ・ワレカラの秘密・

筑波大学大学院生命環境科学研究科 青木優和

講師プロフィール：構造生物科学専攻・下田臨海実験センター 講師（理学博士）

東京出身

専門：海洋生態学

小型甲殻類や海藻類の生態について研究しています。スキューバ潜水で採集した生物について、屋内外での飼育や実験室での実験・解析を行います。どんな暮らしをしているのか、どんな繁殖戦略があるのか、他の生物とはどのような関わりがあるのか、どのように移動し分散しているのか、などを明らかにするのです。

現在の研究テーマ：コンブノネクイムシの生活史研究

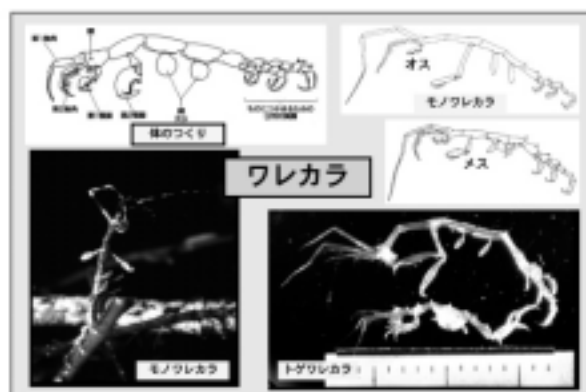
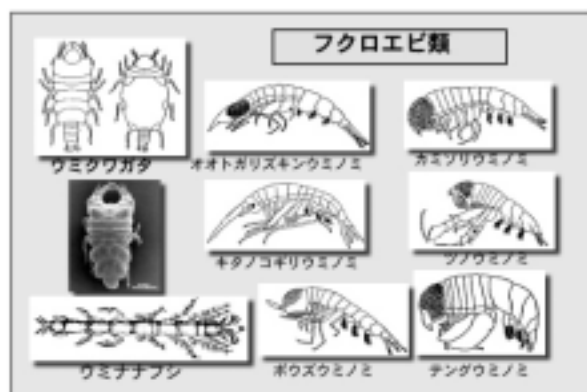
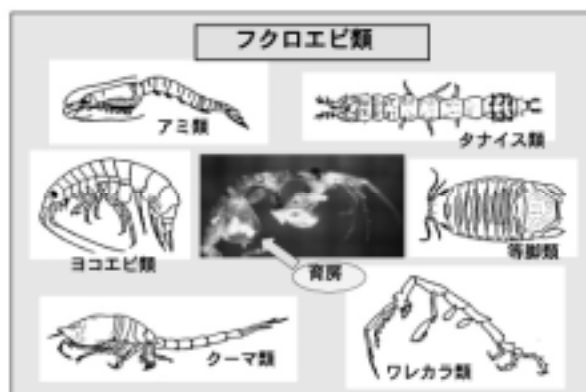
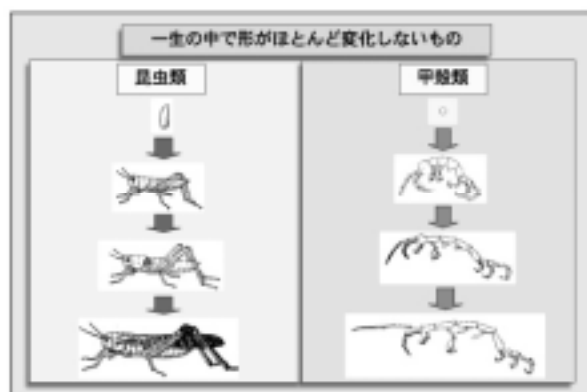
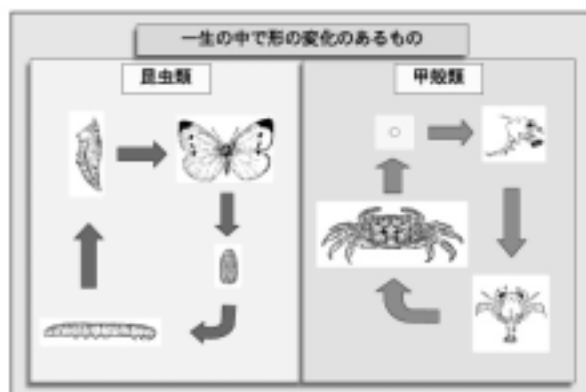
伊豆沿岸産端脚類の分布調査

カジメの生態についての研究

流れ藻にすむ動物の研究 など


要旨：

陸上の至る所に生息する昆虫類も海中にはいない。海を占める節足動物は主に甲殻類である。カニやエビなどの大型甲殻類の多くでは、子供がプランクトンとして幼生期を過ごす。小型から中型の甲殻類では、成体が数センチ程度までの大きさで、保育のうから子を産むものたちがある。それがフクロエビ類で、ワレカラやヨコエビ、フナムシの仲間、アミ、タナイス、クーマなどを含む動物群である。この仲間は潮間帯の磯から深海底にまで海洋の津々浦々に広く分布する。フクロエビ類には、親子共存の機会がある。そのためか、親子関係や雌雄関係など、とくに繁殖行動に大変ユニークなものが近年次々に発見されつつある。浮遊幼生期をもたないのに広汎に分布する種のあることもこの動物群の不思議な点であり、移動分散の過程についても興味深い点が多くある。これらについての最新の知見を紹介する。



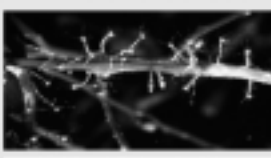
子守行動

モノワレカラ (右) では、母親の育児をでた幼体が2週間以上母親につかまって過ごす。分産期直前になると、幼体は母親の周辺を出歩いては、逃げ戻ることを繰り返す。



幼体は母親の上につかまっている



トグワレカラ (左) では、幼体が1週間程度母親につかまっている。



幼体が母親の周辺を出歩いている

子守行動


マギレワレカラでは、育児をでた幼体が1ヶ月以上母親の周辺に留まり、分離していかない。幼体は続いて生まれてくる幼体たちとともに、成熟前の時期を母親の周辺で過ごす。母親は遠近する外敵から子を守る。

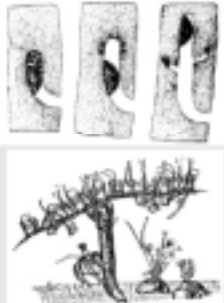
子守行動

サルバにすみこもオオオタルマフシ (鳥類学)

マングローフに棲んで母子ですみこぶコンブムシの一種 (鳥類学) (Thom, 1999)



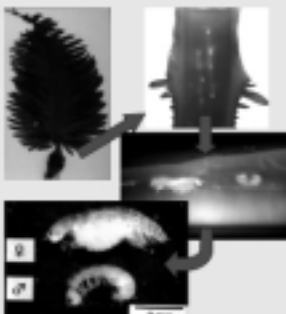
巣内に子を育てるオオアナフシの中間の鳥類学 (鳥類学)



一夫一妻と子の共存



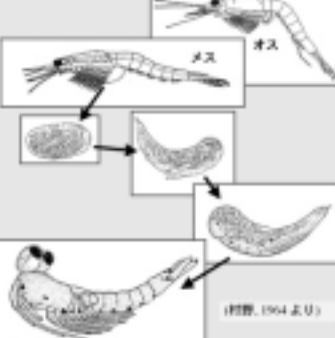
ヒゲアガヒコエビの一種ではケルブの屋中に夫婦と子たちが共存する (Conlan & Chess, 1992)



高湿に穿孔して巣を作るコンブノキクイムシでも夫婦と子たちが共存する

養子とり行動

アと類では、母親の育児から脱落した幼体を他のメス個体が海産から拾い上げて自分の育児内で養育する「養子とり行動」が知られている。同様で、自分の抱えているものより発達胚を拾う傾向があるという (Winnann, 1978; 佐藤, 1992)



(村野, 1964より)

甲殻類における海洋での社会性の発展は？

昆虫などにおける真社会性発展の過程としては、

- ・メスによる巢の共有を起源とする側社会性ルート
- ・母子の共存を起源とする亜社会性ルート

があると考えられている。

フクロエビ類にみられるのは亜社会性ルートでの社会性の発展といえそうである。これから明らかにされるべきは、どの程度まで高度な社会性が存在するか、陸上とは社会性発展の過程がどのように違うか、違うとすればそれはなぜか、である。

オスとメスの関係

交尾前ガード：メスが交尾可能になる程度まで、オスがメスを抱えて歩く行動

スベスベワレカラ：オスがメスを高脚状に丸めて抱え込む

ホソワレカラ

ハーレムとスニーカー

コツムシ(有脚類)の一種では、一夫多妻のハーレムが作られる。また、大型オスのハーレムにメスや子どもをふりまわして漂り回る小型オス(スニーカー)が知られている。(Shuster, 1987, 1988)

性転換

タナイス類では、はじめメスになってから、オスに変化する性転換のみられるものがある。すでにオスになる一次オスとメスを経てオスになる二次オスのある場合も知られる。

(Sieg, 1983)

フクロエビ類

- まだまだ新種が続々と発見されている
- 小さいけれど生態系で大切な役割を果たしている
- 親子関係や雄と雌の関係など生活は不思議に満ちている