

テングチョウ幼虫・蛹の色彩に見られる多型は相変異？ (予報)

竹田真木生¹⁾

Abstract: The snout butterfly, *Libythea celtis* [Nymphalidae] has polymorphic body color at both larval and pupal stages, varying from green to dark forms. Nature of this variation remains to be clarified but early feeders tend to be green and late feeders dark forms. It may help escape predations as a cryptic camouflage, since the coloration of the foliage in the host plant, *Celtis sinensis* [Cannabaceae] changes from green to dark as the larvae continue to feed on at high population densities. Further experiments are needed to determine whether this is a type of phase dimorphism in response to larval density or it is a response to a background color to be cryptic adaptation to escape bird predation.

1. 昆虫の体色変化と多型

チョウの色彩多型は、光周性 (photoperiodism) による制御が示されたキタテハ (Hiroyoshi et. al., 2019) や、古典的によく知られたサカハチチョウなどのタテハチョウ科の季節型、Richard Goldschmidt によるコヒオドシの温度ショックに対するエピジェネティックな反応 (phenocopy と呼ばれることもある)、Sean Carroll らによる乾季と雨季に対応するマラウイのヒカゲチョウの斑紋変異の研究など (キャロル, 2007)、表現型の可塑性 (phenotypic plasticity) の理解に貢献してきた。表現型の可塑性については、ギルバートとイーペルの「生態進化発生学：エコ・エボ・デボの夜明け」に紹介されているように、時間軸に沿ったものまで含め、いろんなパターンの例があげられているので参照。タコやコブシメなどの軟体動物にみられる、随意的に変る homochromy や、テントウムシのような純粋に対立遺伝子による遺伝的多型、時間的な行動変化を伴うミツバチの polyphenism など、様々な種類の調節機構が含まれ、それら異なる性質の色彩型が混在するトビバッタのような場合もある。

Carroll らのヒカゲチョウの場合のように、そのシステムは複雑で、脳による環境受容が、内分泌的な切り替えに連結するという下降的なシステムとともに、温度が直接、翅などの斑紋の形態形成遺伝子、例えば眼状紋の *distal-less (drl)* に作用し、ローカルな反応を誘起する、直接的な反応の混じった、様々な様相を呈する例が報告されている。相変異を示すトビバッタの色彩多型もいくつかの異なった性質をもったものの複合的なものである (田中, 2021)。しかし、多型が典型的には、活動性の

高い成虫にあらわれ、実験材料として用いるには困難も伴うため、興味あるテーマであるにもかかわらず突っ込んだ研究はあまりなされてこなかった。

多型と一口に言っても、かなり広い内容のものがある。昆虫分野では上述の季節多型も、対立遺伝子の発現に依存する遺伝的多型 (genetic polymorphism) も、環境条件によって発現形質が切り替えられるものも、一緒くたにして多型とよばれる時代があったが、現在では後者は polyphenism とよばれている。この言葉を最初に使ったのは、カリフォルニア大学のデービス校にいた Arthur Shapiro だが、彼の研究室を筆者も訪ねた時があり、その時、温度処理によって、外縁がないキベリタテハやその他のチョウ類の箱一杯いろいろな変異体を見せてもらって驚倒したことがある。筆者も高校生の時に、ミドリシジミを発育のいろいろな段階で低温や高温処理すると、比較的高い確率で後翅の裏面の白い白紋が広がり、キリシマミドリシジミかと思わせる斑紋を得たことがあるので、なじみはあった。この斑紋変異は、蝶類でよく知られているが、いろいろな昆虫のいろいろなステージで知られている。たとえば、サバクトビバッタの仲間の相変異は、光周期や温度といった環境要因だけではなく、込み合いや、摂食状態などの社会的な条件にも反応し、非常に複雑であり、色彩だけではなく、行動パターンなどにも影響するものだ (田中, 2021)。休眠などの発育プログラムと連動するものもある。ヒメシロモンドクガは、短日で育つか長日で育つかによって、卵の形態と休眠性、蛹体色、メス成虫の翅型に光周性が現れる (Kimura and Masaki, 1977)。今、アメリカそしてヨー

¹⁾ Makio TAKEDA ビノキオ幼稚園 (埼玉県熊谷市)

ロッパに侵入してマメ科を加害しているクサギカメシには体色多型が幼虫に現れる (Niva and Takeda, 2002). アリマキの場合にも, 幹母の時代からの絶対的な時間経過, 込み合い, 祖母の時代の光周性に反応しているようなモルフが現れる種がある (例えば *Megoura viciae*, Lees, 1971). アメリカシロヒトリは2種が含まれているが, 幼虫の頭殻色で黒頭と赤頭種と通称と呼ばれているが, 頭殻だけではなく, コート色も違うし (種間でも種内でも), 行動の日周性や摂食のリズムにも変異がある. 黒頭種の成虫には純白から黒斑が出るものなどの多型がある (Yang et al., 2017). これらのことから, 多型の範囲はかなり広く, 共通の調節機構があるのか, 個別の物を, 光周性, または多型などの言葉でひっくくって扱っているのか, その辺についてはまだよくわかっていない. したがって, 多型を発現する生理的な機構を一つ一つのケースで解明していく必要があるのだろう. 色彩変

異を起こすホルモンとしては, JH や 20Ecdysone(20E) がよく知られているが, トビバッタではコラゾニンというアミノ酸 11 個のペプチドが黒化に重要な働きをすることが, 田中の広範な実験から明らかになった. そのほかに, 脂肪の動員と飛翔の制御に重要な Adipokinetic hormone (AKH) や, Pigment Dispersing Hormone (PDF), などが色素沈着と行動の制御の両方にかかわっている可能性がいろいろな昆虫で明らかになった. 色素形成と概日時計の両方にかかわるシステムというのは古地球の環境を考えてみれば納得がいく. 古環境は紫外線の照射から守られていなかった. したがって, 色素による保護と光の忌避というのは同根のものである. もう一つ重要な役者がいる. メラトニンである. メラトニンは神経伝達物質のセロトニンから合成され, 血中に放出されてホルモンとして働く. この過程を制御する酵素 aaNAT は光分解を受けやすい. したがって, この酵素は夜の化



図1. 食い尽くしのステージに伴う幼虫体色の変化. A. 茂った葉の上の幼虫タイプI. B. タイプII. CD. 黒い幼虫が葉っぱのところにいる場合はよく目立つ. 食い尽くしが進んだところ. E. 葉っぱが食い尽くされる頃, 幼虫は地面をはってよその木に移動する. F. スケルトン状態になった枝に蛹化した, 暗い色の蛹.

学的な token として働く。この働きから、Timezyme と呼ばれることも提唱されている (Klein, 2007)。メラトニン は、松果体に含まれるホルモンであるが、その発現は概日時計に支配されている。この分泌量が他のホルモン分泌を制御するスイッチの役割を果たすが、その機能の最初の解明はオタマジャクシのメラニン色素胞の収縮で、それゆえにメラトニンと呼ばれることになったが、昆虫でもこの生合成に働く aaNAT と呼ばれる酵素

の転写は、生物時計を駆動する、Clock と Cycle (Bmal 1=Brainmuscle Arnt-like 1 と呼ばれる) ヘテロ 2 量体の結合する cis-element の制御下に行われ、これが biogenic monoamine の動態を制御する酵素 aaNAT の増減をコントロールする。柞蚕は短日条件下に蛹で休眠し、長日で休眠が破れるが、aaNAT 遺伝子の転写におけるリズム的な変動は、メラトニン合成系のリズムを作り、メラトニンは、隣接する前胸腺刺激ホルモン (PTTH)



図2. 幼虫の体色. A. タイプ I. BC. タイプ III. D. タイプ IV.

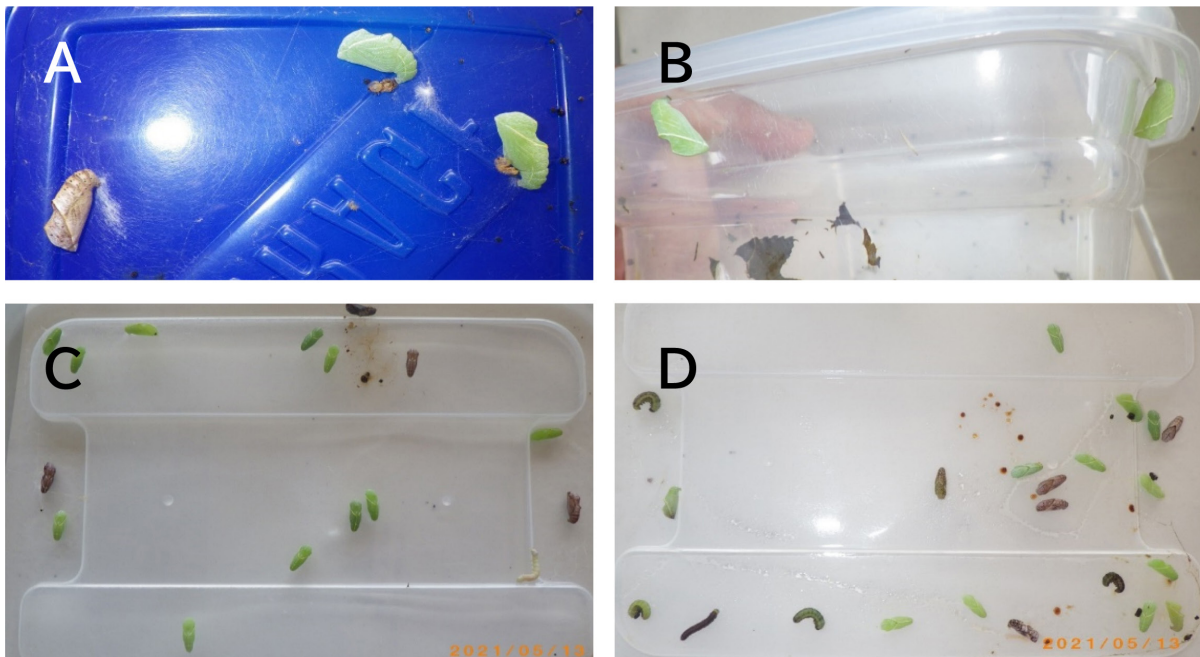


図3. いろいろな背景色の壁面に作られた色の違う蛹. A. 斜めに置かれた青い色の壁面に作ったもの. B. 側面外側. C. 半透明の蓋. D. 半透明の側面.

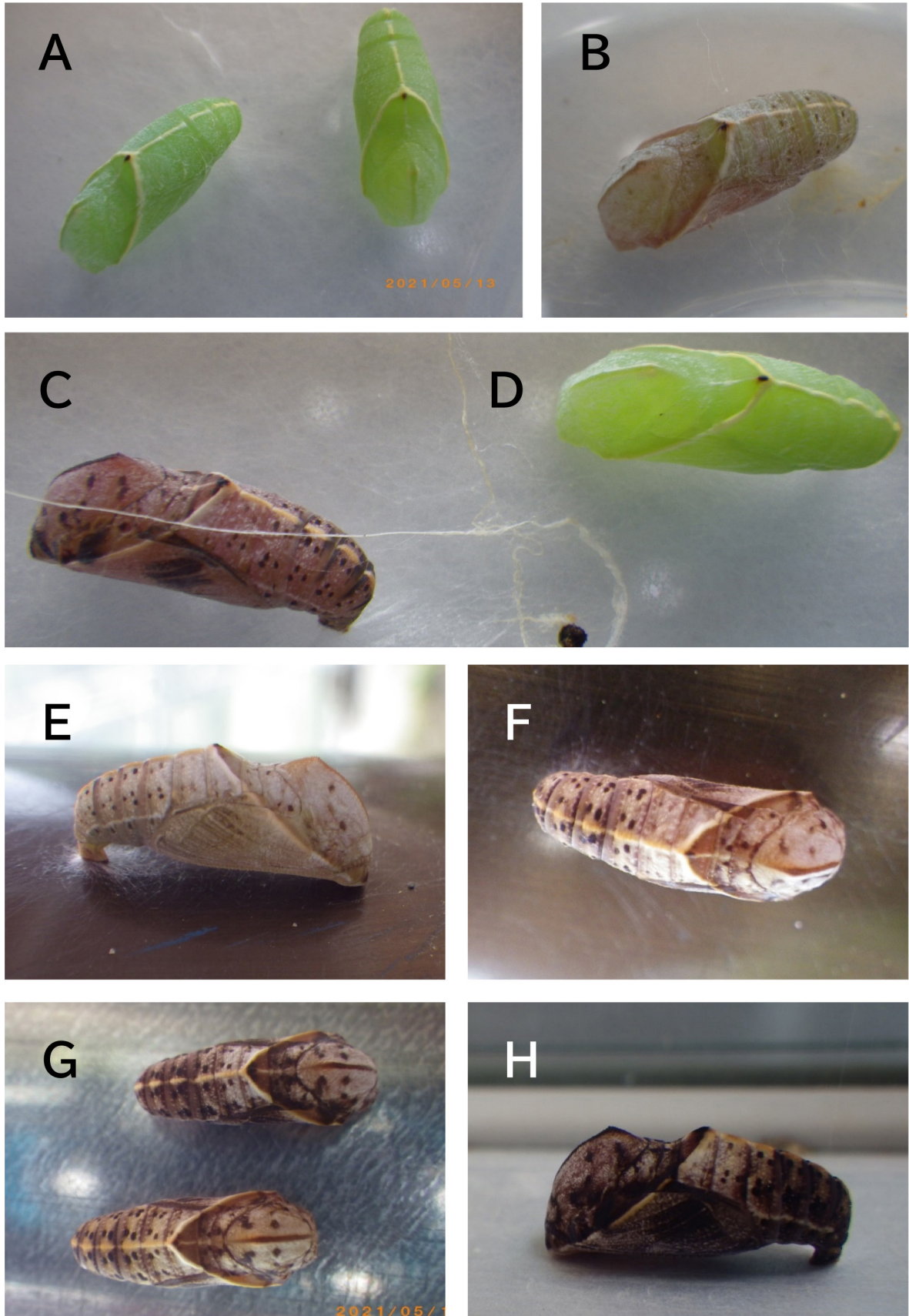


図4. 蛹の色彩. A. 緑=タイプI. B. タイプII. C. 暗いものとD. 緑のものを並べた. EFG (タイプIII) は連続的なグレード. H. タイプIV.

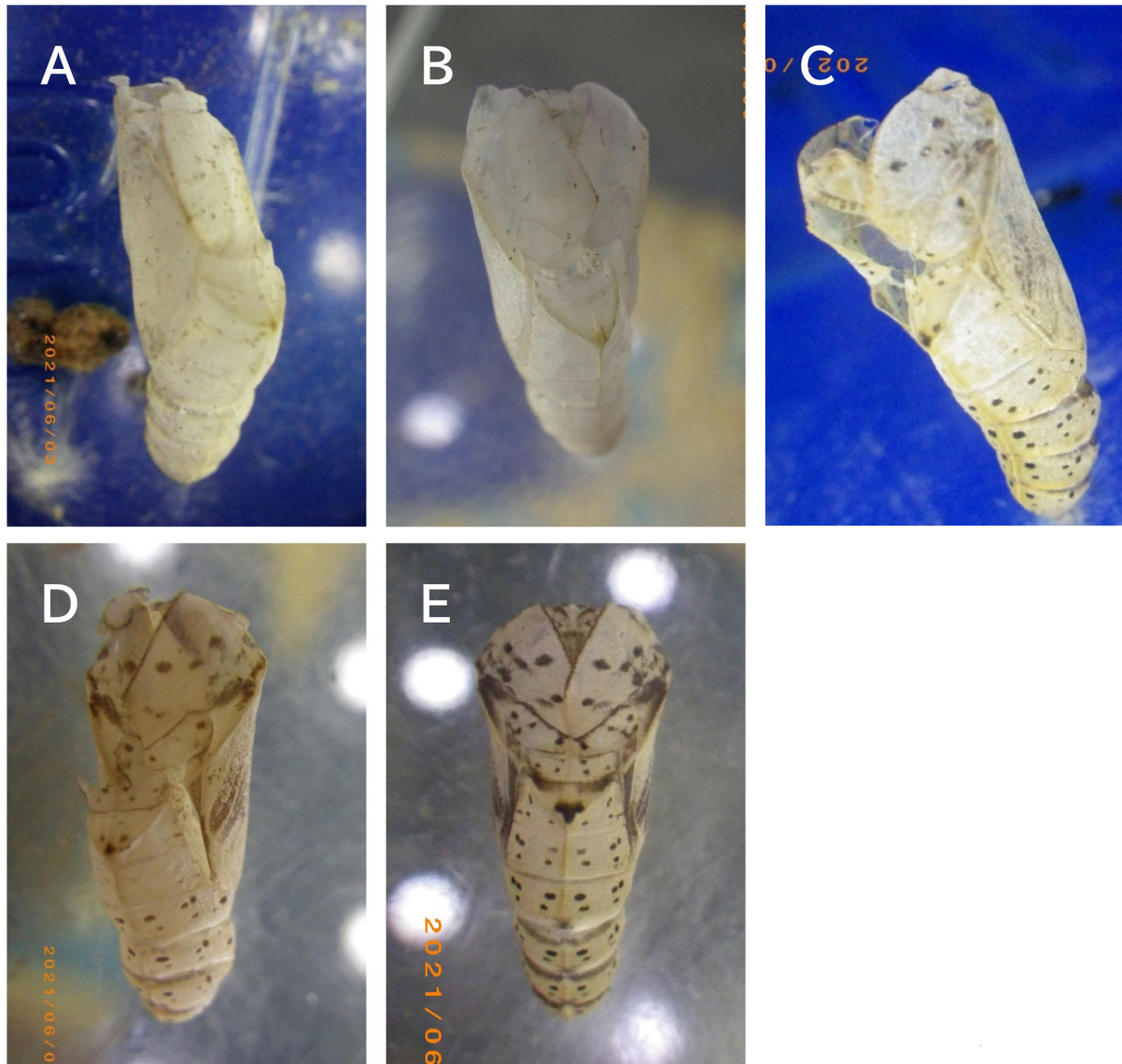


図5. exuvia に沈着するおそらくメラニン斑紋 AB. 無紋白色のもの=タイプⅠ, CD. 中間的=タイプⅡ, EF. 斑紋がしっかり入ったもの=タイプⅢ.

分泌細胞のメラトニン受容体に働き、カルシウムイオンの動員と、そして Rab タンパク質のリン酸化を介した PTH の exocytosis を誘導して、休眠は覚醒される (Ahmed et al., 2014). 短日における休眠維持と誘導は、メラトニンとは陰陽の関係になるセロトニンと、セロトニン受容体によって制御される (Wang et al., 2013).

II. テングチョウの幼虫と蛹の体色多型

テングチョウ *Libythea celtis* は年 1 化で越冬成虫が春出芽したエノキに産卵し、そのまま夏と冬を超える。生きた化石という側面はあれ、年 1 回しか現れないから、季節型などあるはずはない。しかし、今年オオムラサキを飼育しようとして移植してきたエノキの枝にたくさん発生してきた。一見シロチョウ科の幼虫のような風体であるが、よく見ればいろんな色の個体が混在している。あつという間にエノキを坊主にしてしまった。そして隣

の木に移ってこれも坊主にしてしまった。あわてて、数十匹を容器に入れたら、そこで蛹化した。蛹化したものも多型があつて、かなりきれいな緑の物から黒っぽいものまで連続的である。幼虫の色彩は、はじめ葉の多い間は、緑の幼虫が多かったが、だんだん茶色の個体が増えてきた。

全体の Umwelt の色調が摂食とともに緑っぽいものが茶色に替わっていくのに対応している。オーケストラは違う音楽を奏でていくが、個々の幼虫は自分のパートをどうやって知るのだろうか。多型は母が決めるのだろうか、幼虫は周りの色を認識することができるのだろうか、周りの込み合いを認知できるのだろうか？それとも、加害に応じて植物のディフェンスにかかわるサリチル酸やゲラニル酸などの化学環境が作用するのだろうか？幼虫の色と、蛹の色は対応しているのか？

モンシロチョウや、アゲハチョウはバックグラウンド

の色に対応して、異なった蛹の色が決まるが、ここでも視覚か匂いかいろいろな主張がある。バッタで黒色褐色化を促進するコラゾニン、や AKH (red-pigment concentration hormone=RPGH と同じ仲間のペプチド、昆虫では脂質動員ホルモンと呼ばれる) や、メラトニンは、何か体色変化に影響を与えるのだろうか？

幼虫の体色変化について一般的には、色素は、真皮とクチクラに沈着あるいは血液成分として循環している。テングチョウでは、タイプとしては、褐色、黒色系を含まない全身緑= I、やや薄い褐色系が、特に体側にストライプとして現れるもの= II、それから褐色、黒が背側にも現れるもの= III、もう緑が見えない全身黒色= IV くらいに暫定的に区分できるだろう (図2)。発生の初期には、葉はあまり食われておらず、青虫は目立たない。それらの蛹化が始まると、そのころには暗色の幼虫個体が多くなる。それらは齢が I-II 齢遅れているように見える。この時にはエノキは枝だけのスケルトン状態になって、枝の黒っぽい状態が顕著である。したがって、このようなバックグランドでは黒い個体は隠ぺいされていることになる (図1)。

蛹にもかなりはっきりした多型があり、暗色の斑点を全く持たない緑の蛹= I から、黒い斑点は全く持たないが緑も見えない肌色系= II から、肌色に黒色の斑点= III から、段階的にほとんど全身真っ黒= IV までの段階がある (図3)。幼虫の体色と、蛹の体色の間に対応関係があるのかについては進行が速すぎて確認できなかった。

テングチョウは *crysalis* = 懸蛹を作るが、斜めの壁面には横向きの蛹を作る。このとき、半透明の屋根からぶら下がるタイプ、斜めの青いところ、半透明の壁面に作るものの割合、幼虫の型または蛹によって作る場所が変わるかについては図3のようになる。

暗色の斑点はクチクラに沈着することが *exuvia* を見ればわかる。大体 I-III くらいのグレードに分けることができる (図4)。

これらの変異はかなり、ドラマチックに起こり、環境条件の受容から、行動の変化も伴い、産卵から体色反応までの時間経過とともに、影響の現れる部位に違いがあって、バッタの相変異を髣髴とさせる。バッタの相変異ではかなり包括的な研究がなされ、様々な解明があったが (田中ら, 2021), これらと比較しながら、違いと共通点を明らかにしていけると面白い。今年は、現象への遭遇から羽化まであっという間に時間がたって、十分な準備態勢が整わないまま終結してしまったのが残念であった

○引用文献

- Ahmed A.M.M., Q.-S. Wang, J. Bembenek, N. Ichihara, S. Hiragaki, T. Suzuki, M. Takeda (2014) *N*-acetyltransferase (*nat*) is a critical conjunct of photoperiodism between the circadian system and endocrine axis in *Antheraea pernyi*. PLoS ONE. 9; e92680.
- * キャロル ショーン・ B . (2007) 「シマウマの縞 蝶の模様 エボデボ革命が解き明かす生物デザインの起源」 (経塚淳子・渡辺政隆訳) 光文社 405pp. [訳書]
- * ギルバート S.・イーペル D. (2012) 「生態進化発生学：エコ・エボ・デボの夜明け」 (正木進三・竹田真木生・田中誠二訳) 東海大学出版 (2012) 436pp. [訳書]
- Hiragaki S., T. Suzuki, A.A.M. Mohamed, M. Takeda (2015) Structures and functions of insect arylalkylamine *N*-acetyltransferase (*iaaNAT*): a key enzyme for physiological and behavioral switch in arthropods. *Frontiers in Physiology*. Doi:10.3389/2015.00113
- Hiroyoshi S., M. Takeda, T. Mitsunaga, Reddy GVP (2019) Quantitative response to photoperiod and weak coupling between seasonal morphs and diapause regulation in the Asian comma butterfly, *Polygonia c-aureum* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Eur. J. Entomol.* 116: 123-132.DOI:10.1002/ece3.3334
- Kimura T., S. Masaki (1977) Brachypterism and seasonal adaptation in *Orgyia thyellina* Butlet (Lepidoptera; Lymantriidae). *Kontyu* 45; 97-106.
- Klein DC., (2007) Arylalkylamine *N*-acetyltransferase: "the Timezyme". *J Biol Chem.* 282(7); 4233-4237.
- Niva C., M. Takeda (2003) Effect of photoperiod and melatonin on nymphal development, polyphenism and reproduction in *Halyomorpha halys* (Heteroptera; Pentatomidae). *Zool. Sci.* 20; 963-970.
- 田中誠二 (編) (2021) バッタの大発生の謎と生態 北隆館 308pp.
- Wang Q.S., M.M. Ahmed, M. Takeda (2013) Serotonin receptor B may lock the gate of PTH release/synthesis in the Chinese silk moth, *Antheraea pernyi*; a diapause initiation/maintenance mechanism? PLoS ONE. 8; e79381.
- Yang F., E. Kawabata, M. Tufail, J.J. Brown, M. Takeda (2017) r/K-like trade-off and voltinism discreteness: The implication to allochronic speciation in the fall webworm, *Hyphantria cunea* complex (Arctiidae). *Ecology and Evolution* 7(24); 10592-10603. Doi:10.1002/ece3.3334