

ハラヒシバツタ（バツタ目ヒシバツタ科）における 黒紋型頻度の緯度クライン

鶴井香織*・西田隆義*

Latitudinal clines of the black-marking morph in a pygmy grasshopper *Tetrix japonica* (Orthoptera: Tetrigidae)

Kaori TSURUI* and Takayoshi NISHIDA*

Abstract: A pygmy grasshopper, *Tetrix japonica*, exhibits extraordinary variations in the colour and markings of the pronotum. Although it has been known for a long time, our knowledge about marking morph ratio has been very limited. The present study examined the relationship between frequency of black-marking morphs and latitude in *T. japonica*, based on the specimen kept at the Osaka Museum of Natural History. The investigation revealed a clear latitudinal cline in males, with greater proportion of the black-marking morphs in northern areas, except for Hokkaido populations. By contrast, almost all females were black-marking morphs.

抄録: ハラヒシバツタ（バツタ目ヒシバツタ科）には多様な色斑型が存在するが、色斑型頻度については不明な点が多い。本研究ではハラヒシバツタの斑紋型を黒紋の有無により二型（黒紋型・無紋型）に分類し、黒紋型の頻度と緯度の関係を大阪市立自然史博物館収蔵の標本に基づいて調べた。調査の結果、1) メスのほとんどが黒紋型であるのに対して、オスでは両型が共存すること、2) オスでは、高緯度地方ほど黒紋型頻度が高くなる緯度クラインが存在すること、3) 北海道では例外的に、オスの黒紋型頻度が低いこと、の3点が明らかになった。

Key Words: Words: latitudinal clines; polymorphism; thermoregulation; pygmy grasshopper; *Tetrix japonica*.

暗化（メラニズム）とは、より黒っぽい色素を持つ個体が、種内における多型あるいは近縁種間における一貫した変異として存在することである（True, 2003）。しかし、変温動物において、暗化の果たす機能に関する仮説は複数存在するため、どの説が妥当かを決めるのは難しい（Trullas et al., 2007）。変温動物の暗化を説明する仮説としては、体温調節説（“thermal melanism”；e.g. Kettlewell, 1973; Kingsolver and Wiernasz, 1991）、隠蔽色説（e.g. Kettlewell, 1973; Endler, 1984）、警

大阪市立自然史博物館業績第420号（2010年1月28日受理）

*京都大学大学院 農学研究科 昆虫生態学研究室 〒606-8502 京都市左京区北白川追分町

Laboratory of Insect Ecology, Graduate School of Agriculture, Kyoto University, Sakyo, Kyoto 606-8502, Japan.

E-mail: tsuruik@kais.kyoto-u.ac.jp

告色説 (e.g. Turner, 1977), 紫外線防御説 (Gunn, 1998), 耐病性説 (e.g. Wilson et al., 2001), 性選択説 (e.g. Wiernasz, 1989) などがよく知られている。本研究ではこれらの諸仮説のうち体温調節説に注目し、ハラヒシバツタ *Tetrix japonica* (Bolívar, 1887) (ヒシバツタ科ヒシバツタ属) の黒紋の有無が緯度に沿った地理的勾配を示すか否かについて、標本を調査することで検討した。ハラヒシバツタの体色には淡褐色～黒色にわたる大きな変異があるが、標本にすると体色が黒ずむので、自然状態での体色をうまく再現していない可能性が高いことが知られている。また、著者の一人である鶴井は、ハラヒシバツタの代表的な生息地である草地と砂地を比較すると、体色の黒っぽいバツタは草地に多いというデータを京都市において得ている。しかし、標本には生息地環境に関する詳しい情報がほとんど無い。以上、2つの理由から、標本から測定可能な黒紋の有無についてだけ解析した。

ハラヒシバツタは日本全国に普通に分布する小型のバツタである。前胸背板にあらわれる斑紋に著しい多型を示すことが古くから知られている (黒田, 1932)。しかし、近年までヒシバツタ類の分類が混乱していた経緯があり、現在でも本種に関する情報は乏しく斑紋頻度についても報告がない。斑紋は左右対称に1～複数の対になった黒紋が基本であり、それに加えて前胸背板を縦に横切る白または赤褐色のすじ状の紋、前胸背板を水平に横切るような帯状の白い紋、前胸背板の辺縁部を縁取るような白い紋のいずれかが各個体によって様々に組み合わせられているが、これらの紋が全く無い無紋型も存在する (市川ら, 2006) (図1)。

変温動物において体色は体温調節に関与し、黒っぽいほど体温上昇を促進する (Brakefield and Willmer, 1985, Forsman et al., 2002など)。ハラヒシバツタの同属近縁種である *Tetrix subulata* (Linnaeus, 1758) のオスは開けた草地の地表で配偶者を探索することが報告されている (Hochkirch et al., 2000)。ハラヒシバツタにおいてもオスが地表を歩き回ってメスを探索し求愛する行動がしばしば観察される。京都市岩倉個体群 (東経135度47分, 北緯35度5分) では、5月下旬から秋にかけて成虫の求愛行動が観察される。この生息地では、気温が35.3℃だった時におけるオスの胸部体温は33.4～40.1℃であり日向の地表温度は41.1～56.6℃に達した (2007年7月24日13時頃)。ハラヒシバツタは多化性とされており (宮武・加納, 1992)、地方によっては繁殖期が高温な時期とずれることもあり得るが、ハラヒシバツタのオスは過剰な体温上昇 (オーバーヒート) のリスクにさらされている可能性が高い。したがって、オスにとっては、温暖地であるほど、全身の体色濃度の濃淡差による影響だけでなく、黒紋を持つことも温度生理的なコストが大きくなっていると思われる。このような場合、低緯度地方ほど黒紋を持つオスは不利になることから、低緯度地方ほど黒紋オス頻度が低くなる緯度ラインが観察されることが予想される。緯度ラインとは、緯度に沿ってある形質やある形質を持つ個体の頻度が変化する現象であり、昆虫では体サイズ (Masaki, 1976など) や斑紋頻度 (Majerous, 1998など) など多くの報告がある。一方メスではオスのような配偶者探索行動は見られないことから、黒紋のコスト (あるいは利益) は緯度との関連性が弱いと考えられ、黒紋の有無は緯度とは無関係であることが予測される。本論文では、大阪市立自然史博物館に収蔵されているハラヒシバツタ標本を用い、ハラヒシバツタの黒紋の有無 (図1) と緯度との関係について雄雌別に検討した結果を報告する。

材料および方法

大阪市立自然誌博物館収蔵のハラヒシバツタ標本のうち、採集地が明記されている成虫標本の全て (オス 668個体, メス 687個体) について、黒紋の有無 (図1)、性、採集地名 (都道府県・市町村・番地)、調査日を記録した。ハラヒシバツタは北海道から宮崎県の範囲の日本各地で採集さ



図1. ハラヒシバツタの斑紋多型と本研究での分類方法.

ハラヒシバツタには多様な色斑型が存在するが、本研究では黒紋が有るか否かで無紋型と黒紋型の二型に分類した. 写真上段：無紋型. 写真下段：黒紋型.

Fig. 1. Morphs of the pygmy grasshopper *Tetrix japonica* classified by presence or absence of the black markings.

The three upper pictures and the three lower picture show non-marking morphs and black-marking morphs, respectively.

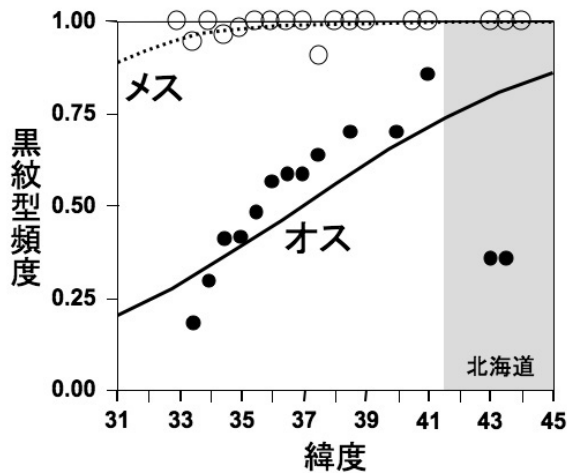


図2. ハラヒシバツタにおける黒紋型頻度の緯度による変化.

実線：ロジスティック回帰による黒紋オス頻度の予測値*；点線：ロジスティック回帰による黒紋メス頻度の予測値. ●：緯度0.5度ごとの黒紋オス頻度（実測値）**；○：緯度0.5度ごとの黒紋メス頻度（実測値）**.

*オスでは北海道のサンプルを除いて回帰した結果を示した.

**サンプルサイズが5に満たない点は図から省略した.

Fig. 2. Latitudinal changes of frequencies of the black-marking morph in *T. japonica*.

The solid line is a logistic regression of the frequency of black-marking morph in males and the dotted line is that in females. The regression curve of males was estimated after excluding samples from Hokkaido. The solid circles indicate the frequency of black-marking morphs in males calculated at an interval of 0.5 degrees of latitude. The open circles do that in females. Data plots being comprised of < 5 samples were omitted.

れたものである。採集地の緯度はラベルに表記された採集地名をもとに、国土地理院のオンライン地図閲覧システム『ウオッチズ』（2009年7月3日、<http://watchizu.gsi.go.jp/>）を用いて少数第二位までの値を調べた。ラベルに採集地の番地表記の無い標本については、採集市町村の市役所または町村役場の緯度を用いた。博物館収蔵標本は分類学者によるチェックを受けているため、近縁種の混入を避けられるという大きなメリットがある。また、ヒシバツタ属の色斑変異は種に関係なく傾向が共通しているため、色斑で種を同定することができない（市川ら、2006）。そのため、標本のサンプリングは斑紋を視認して行うのではなく、ネットで地表をスケーピングすることで行われることが多く、視認による捕獲バイアスは小さい（市川顕彦氏 私信）。

本種の雌雄では配偶行動が異なるため黒紋によるオーバーヒートのコストが異なると予想される。このことから、雌雄で黒紋型頻度に違いがあることが予測された。そこでまずすべての標本について、雌雄間で黒紋型頻度をfisherの正確確率検定により比較した。その後、雌雄別に黒紋の有無（黒紋有り=1、無し=0）を従属変数、緯度を説明変数としたロジスティック回帰分析により緯度が黒紋型の頻度に与える影響について解析した（JMP 6, SAS Institute Inc., Cary, NC, USA）。

結 果

雌雄間で黒紋の有無を比較したところ、メスではほぼ全ての個体が黒紋を持つのに対し、オスでは黒紋型と無紋型が広範囲にわたり共存し、オスの方が有意に黒紋型の頻度が低かった（ $p < 0.0001$ fisherの正確確率検定）。黒紋の有無と緯度の関係をロジスティック回帰により解析したところ、オスの黒紋型の頻度は高緯度地方ほど高くなった（ $p = 0.0007$; 図2）。しかし、北海道（北緯41.5度以北）では東北地方北部とは不連続に、黒紋型頻度が低い傾向があった。それに対してメスではほとんどの個体が黒紋を持つために、黒紋型頻度と緯度に有意な関係は認められなかった。しかし、無紋型の個体数が少なく統計的には有意ではないものの、わずかに観察された無紋型メスは低緯度地方産の傾向があった（ $p = 0.0905$ ロジスティック回帰; 図2）。

考 察

ハラヒシバツタの標本調査の結果、ハラヒシバツタにおける黒紋型の頻度は性によって大きく異なり、メスではほとんどが黒紋型であるのに対してオスでは高緯度地方ほど黒紋型頻度が高くなるという緯度クラインがあることがわかった。暗化のクラインは全身の体色についての例が多いが、黒紋という体色の一部に関しても同様の現象が認められたことは興味深い。このような緯度クラインが形成された要因の1つとして、黒紋によるオーバーヒートのコストが低緯度ほど大きいことが考えられる。しかし、これだけでは緯度クラインは説明できない。なぜならば、緯度に応じてもっとも有利な型だけが自然選択の結果残るからだ。したがって、この緯度クラインの要因が黒紋によるオーバーヒートとの関係であるならば、頻度の低い斑紋型に有利にはたらく負の頻度依存選択が同時に働いて、緯度クラインを維持しているものと推定されるが、今後のさらなる検討が必要である。

一方、メスではほぼ全ての個体が黒紋型だった。要因の一つとして、メスは配偶者探索をしないので、それに伴うオーバーヒートのコストが小さいことが考えられる。しかし、黒紋がメスの適応度に全く関与しないのであれば、黒紋の頻度は緯度に対してランダムになるはずである。本研究でほぼ全ての個体に黒紋が観察されたことから、黒紋には何らかの利益があると推測できる。

体色には体温調節・隠蔽・警告・性選択などの選択圧うち複数の選択圧が同時に影響していると考えられている（Stuart-Fox and Moussalli, 2009）。ハラヒシバツタでは、黒紋は必ず前胸背板の縁に

接している（ただし、前胸背板に白い縁取りのある斑紋型に限り、黒紋は前胸背板の縁ではなく前胸背板の白い縁取りに接している）。このような輪郭に接するコントラストの強い斑紋は「分断色」として隠蔽効果を高めると考えられる（Cott, 1940; Cuthill, 2005など）。分断色は捕食者の視覚認知メカニズムに働きかけ、背景から生物の輪郭を検出することを妨げる隠蔽戦略とされている。一般にメスはオスよりも高い捕食圧にさらされることから（Ohsaki, 2005）、メスでは黒紋による隠蔽の利益がオーバーヒートのコストを大きく上回るのかもしれない。筆者の一人である鶴井は、別の実験により、ハラヒシバツタの黒紋が分断色として機能していると考えられるデータを得ている。したがって、ハラヒシバツタの黒紋の有無は隠蔽と体温調節の選択圧のトレードオフで決まっている可能性が考えられるが、性選択などの他の選択圧も今後検討する必要があるだろう。

北海道でオスの黒紋型頻度が不連続に変化した現象については、本州以南とは異なる他の要因も考慮すべきだろう。海峡という物理的障壁が地理的隔離を通じて何らかの独自の進化を促進したのかもしれないが、さらなる研究が必要である。

本研究では、標本から判別できる黒紋に焦点を絞って解析した。今後、ハラヒシバツタと温度環境の相互作用を総合的に理解するには、黒紋だけでなく全体の体色も考慮する必要がある。

謝 辞

本論文をまとめるにあたり、日本直翅類学会の市川顕彦氏及び京都大学大学院理学研究科の本間淳氏には、ヒシバツタを研究するために不可欠な情報や助言を頂いた。大阪市立自然史博物館学芸員の金沢至氏・初宿成彦氏・松本吏樹郎氏には、収蔵庫内の標本を調査する際に便宜をはかって頂いた。名古屋大学博物館の西田佐知子氏、および京都大学大学院農学研究科昆虫生態学研究室の藤崎憲治氏・大崎直太氏をはじめとする所属研究室の方々には論文の内容について様々な助言や有意義な議論をして頂いた。この場を借りてお礼申し上げる。

引用文献

- Brakefield, P. M. and Willmer, P. G. 1985. The basis of thermal melanism in the ladybird *Adalia punctata*: differences in reflectance and thermal properties between morphs, *Heredity* (54): 9-14
- Cott, H. B. 1940. Adaptive coloration in animals. Methuen & Co. Ltd, London, UK, 508p.
- Cuthill, I. C., Stevens, M., Sheppard, J., Maddocks, T., Parraga, C. A. and Troscianko, T. S. 2005. Disruptive coloration and background pattern matching. *Nature* (434): 72-74.
- Endler, J. A. 1984. Progressive background matching in moths and a quantitative measure of crypsis. *Biol. J. Linn. Soc.* (22): 187-231.
- Forsman, A., Ringblom, K., Civantos, E. and Ahnesjö, J. 2002. Coevolution of color pattern and thermoregulatory behavior in polymorphic pygmy grasshoppers, *Tetrix undulata*. *Evolution* (56): 349-360.
- Gunn, A. 1998. The determination of larval phase coloration in the African armyworm, *Spodoptera exempta* and its consequences for thermoregulation and protection from UV light. *Entomol. Exp. Appl.* (86): 125-133.
- Hochkirch, A., Gröning, J., Loos, T., Metzger, C. and Reichelt, M. 2000. Specialized diet and feeding habits as key factors for the habitat requirements of the grasshopper species *Tetrix subulata* (Orthoptera: Tetrigidae). *Entomol. Gen.* (25): 39-51.
- 市川顕彦・伊藤ふくお・加納康嗣・河合正人・富永修・村井貴史 2006. バツタ・コオロギ・キリギ

- リス大図鑑. 北海道大学出版会, 札幌, 687p.
- Kettlewell, H. B. D. 1973. *The Evolution of Melanism*. Clarendon Press, Oxford, 448p.
- Kingsolver, J. G. and Wiernasz, D. C. 1991. Seasonal polyphenism in wing melanin pattern and thermoregulatory adaptation in *Pieris* butterflies. *Am. Nat.* (137): 816-830.
- 黒田隆治 1932. ヒシバッタ前胸背の斑紋に就いて. *東京虫の会研究報告* (2): 51-53.
- Majerus, M. E. N. 1998. *Melanism: Evolution in Action*. Oxford University Press, Oxford, 338p. Masaki S. 1967.
- Masaki, S. 1967. Geographic variation and climatic adaptation in a field cricket (Orthoptera: Gryllidae). *Evolution* (21): 725-741.
- 宮武頼夫・加納康嗣 1992. *セミ・バッタ*. 保育社, 大阪, 215p.
- Stuart-Fox, D. and Moussalli, A. 2009. Camouflage, communication and thermoregulation: lessons from colour changing organisms. *Phil. Trans. R. Soc. B* (364): 463-470.
- True, J., R. 2003. Insect melanism: the molecules matter. *Trends Ecol. Evol.* (18): 640-647.
- Trullas S. C., Wyk, J. H., James, R. and Spotila, J. R. 2007. Thermal melanism in ectotherms. *J. Therm. Biol.* (32): 235-245
- Turner, J. R. G. 1977. "Butterfly mimicry: the genetical evolution of an adaptation." Hecht, M. K., Steere, W. C. and Wallace, B., *Evolutionary Biology* (10). Plenum Press, New York, p. 163-206.
- Ohsaki, N. 2005. A common mechanism explaining the evolution of female-limited and both-sex Batesian mimicry in butterflies. *J. Anim. Ecol.* (74): 728-234.
- Wiernasz, D. C. 1989. Female choice and sexual selection of male wing melanin pattern in *Pieris occidentalis* (Lepidoptera). *Evolution* (43): 1672-1682.
- Wilson, K., Lotter, S. C., Reeson, A. F. and Pell, J. K. 2001. Melanism and disease resistance in insects. *Ecol. Lett.* (4) : 637-649.