

## 総 説

## 昆虫における分散多型性の適応的意義と進化

藤 崎 憲 治

(生産物利用学講座)

Received October 15, 1993

Adaptive Significance and Evolution of Dispersal Polymorphisms  
in Insects

Kenji FUJISAKI

*(Department of Agricultural Products Technology)*

Dispersal polymorphisms in insects are defined as “polymorphisms that affect flight ability”. These are classified largely into three categories ; wing polymorphism, flight muscle polymorphism and flight behaviour polymorphism. Phase variation is one more dispersal polymorphism, which cannot necessarily be included in the above classification.

Wing polymorphism or wing dimorphism is the most obvious example of dispersal polymorphism. The wing form is a Mendelian trait in some cases, but is usually controlled by polygene. In either case, however, the wing form is determined by the threshold response to some hormonal level above which the switching from macroptery to brachyptery occurs. Wing polymorphism is usually a phenotypically plastic trait, because the wing form changes even in the same genotype depending on the environmental conditions.

In general, wing reduction has a positive effect on the reproductive potential, such as earlier reproduction and larger fecundity, because of a trade-off between oogenesis and flight (oogenesis-flight syndrome). This is possible through an immediate diversion of energy which is needed for the formation and maintenance of flight apparatus into ovarian maturation. Therefore, wing polymorphism in insects is considered to be an evolutionary pathway out of the dilemma in which migration as the adaptation to environmental heterogeneity has a large energetic cost and therefore constrains other fitness traits.

Flight behaviour polymorphism is a variation in flight propensity observed in usual long-winged species, and thus stands as a starting point of evolution for wing polymorphism or wing dimorphism. It is postulated that the macropter is an ancestral type and the brachypter has evolved secondarily with an increase in habitat stability. Flight muscle polymorphism is assumed to be an intermediate trait between these two dispersal polymorphisms.

As for the phase variation, the gregarious phase appearing under high density conditions seems to have evolved secondarily from the solitary phase appearing under low density conditions. Phase variation is regarded to be an adaptation for unpredictable environments which fluctuate irregularly.

This paper reviews the recent developments in the study area of dispersal polymorphisms in insects, especially their adaptive significance and evolution, and discusses the

future perspective of this study area.

## は じ め に

昆虫が深海など極端な環境を除く地球上にあまねく分布しているのは、その強力な移動分散能力に依るところが大きい。その手段としてもっとも普通であるのが、飛翔である。すなわち、飛翔能力の獲得こそが、昆虫をして地球上でもっとも繁栄している動物分類群ならしめた、大きな理由の一つであるだろう。もちろん、一概に飛翔性と言っても、その意義は多様である。食物や配偶者を探索したり、敵から逃れるために飛翔することがよく見られるが、これは日常飛翔 (trivial flight) と呼ばれるものである。このような飛翔とは別に、生活史の一時期に生息場所を変えるために飛翔を行うことがあり、これは移動飛翔 (migration flight) と呼ばれる<sup>46)</sup>。個体群の分布域の拡大につながるのは、このような飛翔である。ここで問題にするのは、後者の移動飛翔のケースである。それは昆虫の生活史の中に組み込まれた適応的行動であるゆえに、休眠と並ぶ基本的な生活史戦略の一つであるとみなされる。すなわち、休眠が今すぐにはなく遅れて繁殖するための方策であるのに対して、移動分散は産まれた生息場所を離れて他で繁殖するための方策であると言うことができる<sup>80)</sup>。

昆虫における移動分散性の適応的意義と進化に関しては、これまで多くの研究がなされてきた。もっとも一般的な説は、それが生息場所の一時性 (temporality) あるいは異質性 (heterogeneity) に対応するための適応的な戦略であるということである<sup>79)</sup>。非永続的な生息場所を利用している昆虫ほど、一般に移動性が発達しているという事実は、このような解釈の正しさを強く示唆している。ただし、理論的には、全く均質な環境であっても、移動分散は進化しうること、すなわち分散こそが進化的に安定な戦略 (evolutionary stable strategy) であることが、証明されている<sup>34)</sup>。

このように見てくると、昆虫における移動分散がすこぶる適応的な方策であることは、疑いようのない事実である。この小論で問題にすることは、それにもかかわらず、貴重な飛翔能力を二次的に失ってしまう方向への進化をたどった昆虫たちが多数存在することである。とりわけ、完全な飛翔能力の喪失に至る進化系列において、種内で個体や個体群により分散能力において著しい変異が存在すること、すなわち分散多型性 (dispersal polymorphism) を対象に、その適応的意義と進化についての研究を紹介してみたい。

### 1. 分散多型性とは何か

分散多型性の具体的な紹介に入る前に、分散多型性の定義とその分類について触れておく必要がある。分散多型性とは、Harrison<sup>36)</sup>によれば、「飛翔能力に影響を及ぼす多型性」のことである。そのもっとも顕著な例としては、翅長や飛翔筋の発達度合における変異がある。ただし、ここで問題とされる飛翔とは、第一義的に分散のための適応としての飛翔のことである。

昆虫が移動飛翔を行い他の生息場所で繁殖するためには、翅の発達、飛翔筋の発達、及び飛翔行動の発達の3つのステップをクリアしなければならない<sup>36,78)</sup>。すなわち、翅を発達させても飛翔筋を発達させなければ、また翅と飛翔筋を発達させても飛翔行動が解発されなければ、いずれも移動せずに繁殖せざるをえないのである。興味深いことに、このいずれの段階においても種内で多型性が存在する。したがって、分散多型性は、翅多型性 (wing polymorphism)、飛翔筋多型性 (flight muscle polymorphism)、及び飛翔行動多型性 (flight behaviour polymorphism) の3つに分類されることになる。さらに、このような分類には必ずしも適合しない、もう一つの分散多型性として、相変異性 (phase variation) がある。このような分類に従い、それぞれについて以下に説明する。

## 2. 翅多型性

翅多型性とは、その名の通り、翅長において多型あるいは二型が存在することである。例えば、イネ害虫として有名なトビイロウンカ *Nilaparvata lugens* には、長翅型と短翅型の二型が存在するし、世界的な大害虫であるアブラムシ類には、有翅型と無翅型の二型が存在する。一般にこれらの二型性の場合、中間型は出現しないが、サトウキビの重要害虫であるカンシャコバネナガカメムシ *Cavelerius saccharivorus* の場合は、頻度は低いが中間型も出現する<sup>24)</sup>。このように翅多型性には翅型が極めて不連続なものから多少とも連続的なものまで多様な変異が存在するが、一部の分類群に限定される現象ではなく、少なくとも甲虫目、双翅目、異翅目、同翅目、膜翅目、直翅目、及びハサミムシ目の7つの目にまたがる広範な性質であると言える。すなわち、翅多型性は、多くの目において独立に進化したかなり普遍的な習性であると考えられる。翅多型性は、形態的に大変顕著な性質であるばかりでなく、しばしば農作物の重要害虫に見られる特性であることもあって、これまで多くの研究がなされてきた。以下に、その内容を紹介する。

### 1) 翅型を決定する環境要因

翅型決定に関わる環境要因については、古くから関心もたれてきた。とりわけアブラムシ類においては、多くの研究がある。多少とも翅型決定に関与する要因としては、温度、日長、餌、及び生息密度などがあげられている<sup>47)</sup>。このうちとくに重要であるのは最後の2つであり、一般に餌の悪化や生息密度の上昇は有翅型の出現を促進させることが分かっている。

トビイロウンカにおいても、やはり餌の悪化と高密度が長翅型の発現を促進する<sup>48)</sup>。ただし、隔離飼育すると雄では長翅型になる。長翅型になるためには、4齢期まで高密度で飼育することが必要であり、このステージに低密度条件に移すと、翅芽は発達するが短翅型になる<sup>92)</sup>。アメンボ類も翅二型の種がよく知られているが、例えば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することが知られている<sup>56)</sup>。これらの事実は、何らかの栄養条件の低下や他個体との頻繁な接触が生息場所の悪化のシグナルとなり、有翅型や長翅型といった移動型が生産されることを示している。移動型を作ることによって悪化した生息場所からエスケープできるのであるから、このことは極めて適応的な反応であるとみなされる。

筆者が研究してきたカンシャコバネナガカメムシの場合も、幼虫期の高密度（とくに4齢期）は長翅化の重要な要因であるが、それだけでなく長日や高温も長翅化の強い効果を持つ<sup>25,58)</sup>。したがって、これら3つの条件が満たされやすい夏季において長翅型の個体群中の比率が高まる。すなわち、長翅型の生産において明らかな季節性が存在するのである。長日と高温が保証されている夏季は、本種の増殖にとってもっとも好ましい時期であるばかりでなく、寄主であるサトウキビにおいても発育が旺盛で、その栽培面積も拡大する時期である。それ故、これらの環境条件は、本種の個体群密度が高まることを予測するシグナルになるばかりでなく、相対的に高い移動成功率を保証することにもなる。高い個体群密度という直接的なシグナルだけでなく、高温や長日も長翅型の生産を促進させるのは、このように解釈されるのである。

いくつかの典型的な例を示してきたが、どのような環境要因が翅型決定に関与しているかは、種によってさまざまである。個体群密度にしても、コオロギの一種 *Gryllus rubens* では高密度が逆に短翅型を促進させることが知られている<sup>95)</sup>。このことの適応的意義は不明であり、今後の解明が待たれる。日長にしても、アメンボの一種 *Limnoporus canaliculatus* では、それが短くなっていくことに反応して長翅型が生産されるようになる<sup>97)</sup>。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である。このように、それぞれの種がその生活史の中

で移動が必要な時期にその時期を予測しうる環境のシグナルを使って、移動型を生産すると言えよう。その時期が種により異なるのであるから、長翅化のシグナルとなる環境要因も異なるのは、むしろ当然である。

## 2) 翅型の内分泌制御機構

昆虫にはアラタ体から分泌される幼若ホルモン (JH) という重要なホルモンがある。その主な作用は、(1)幼虫形質の持続、(2)前胸腺の保持、(3)卵巣の成熟である。実は、この JH が翅型決定時において作用し、無翅化あるいは短翅化させる強い効果を持つことが、アブラムシの一種 *Aphis fabae*<sup>35)</sup>、トビイロウンカ<sup>41)</sup>、コオロギの一種 *G. rubens*<sup>95)</sup> などの翅多型性昆虫で明らかにされてきた。しかし翅型決定時における JH 血中濃度を決定する具体的なメカニズムについては、比較的最近までよく分かっていなかった。この点について重要な示唆を与えたのが Zera と Tiebel<sup>96)</sup> の研究である。

彼らは、すでに述べたコオロギの一種 *G. rubens* を用い、血中の JH の分解を促進する酵素である JH エステラーゼの活性を、遺伝的に長翅型と短翅型になることが予測される幼虫で比較した。その結果、このエステラーゼは、翅型が決定される終齢において、長翅型になった個体ではかに高い活性を示すことが明らかになった。このことは、JH 血中濃度を調節する内的要因として、JH エステラーゼが重要であることを示唆している。ただし、JH エステラーゼの活性は、終齢の一つ手前の齢期では低いレベルに留まり、かつ異なる翅型になると予測される個体で変わらなかったにもかかわらず、JH IIIあるいは JH 類縁化合物であるメトプレンをこのステージを通して与えられた長翅系統の個体は、短翅型になった。このことは、JH 血中濃度が、終齢の一つ前のステージにおける JH 合成率などの、エステラーゼ活性以外の要因によっても影響されることを示唆している。

いずれにしても、昆虫の翅型を決定しているのが JH の血中濃度であることはほぼ確かで、それを決める一つの重要な要因として JH エステラーゼが関与している可能性が高い。しかし、昆虫の翅多型性の内分泌制御機構については、未知の部分も多く、今後の研究に待つところが大きいと言えよう。

## 3) 翅多型性の遺伝的基礎

すでに見てきたように、昆虫の翅型はさまざまな環境要因に支配されやすい形質である。このことは、しかし、それが遺伝的要因の支配を受けていないことを意味する訳ではない。むしろ、近年の研究においてそれが強い遺伝的支配を受けていることが明らかになりつつある。

### (1) 遺伝機構

昆虫の翅多型性の遺伝的機構は大きく二つに分類される<sup>64,71)</sup>。一つは、1 遺伝子座 2 対立遺伝子によって支配されている場合、すなわちメンデル遺伝を行うものである。このような単純な遺伝様式は、ゾウムシ類<sup>45)</sup>やゴミムシ類<sup>1)</sup>などの甲虫目で比較的多く知られており、ほとんどの場合、短翅が優性であることが分かっている。これに対して、より一般的であるのが、ポリジーンによって翅型が支配されている場合である。このことは、短翅の起源が単一の遺伝子の突然変異によるとしても、その後の自然選択がポリジーン支配に有利に作用したことを示唆している<sup>65)</sup>。ポリジーンシステムは、単一遺伝子座のシステムに比べて、明らかに多くの分散パターンを生じさせることができるからである。

しかし、ここで一つの疑問が生じる。ポリジーンとは本来体サイズなどの連続的な量的形質を支配する遺伝システムのはずである。翅多型性は長翅と短翅あるいは有翅と無翅といった、通常は中間型が存在しない不連続な形質であるのに、どうしてそれがポリジーン支配であるのだろうか。このことは、翅多型がすでに述べた幼若ホルモン (JH) に対する閾値反応

であると仮定すると説明がつく。Roff<sup>64)</sup>は、このような仮定に基づき、翅型決定の遺伝システムが1遺伝子座2対立遺伝子であろうとポリジーンであろうと包括的に説明ができるような、閾値モデルを提案した。そこでは、いずれの遺伝システムでも、短翅型になるためのJH血中濃度にある閾値があり、それを越えるか否かは遺伝子型によって決まるものとみなされた。また、いずれにおいても、JH血中濃度はある特定の遺伝子座に存在する対立遺伝子の相加的作用によって決定されると仮定された。このモデルは以下のようなものである。

まず、1遺伝子座2対立遺伝子の場合であるが、劣性の長翅対立遺伝子を *b*、優性の短翅対立遺伝子を *B* とすると、JH生産量は異型接合体 (*Bb*) と優性同型接合体 (*BB*) のいずれも閾値を越える結果、短翅型になる。逆に、劣性同型接合体 (*bb*) だけが、JH生産量が閾値以下となり、長翅型になる。一方、ポリジーンの場合は、複数の遺伝子座の相加的作用により、正規分布を示すようなJH血中濃度個体の遺伝子型分布が形成され、ある閾値を越えるJH濃度を持つ遺伝子型のみが短翅型になる。個体群中の個体のホルモンレベルは遺伝子型に対応して連続的であるにもかかわらず、長翅と短翅といった不連続な表現型になるのは、要するにホルモンに対する反応が閾値反応であることによるのである。

ポリジーンという遺伝システムが翅多型性の遺伝機構として一般的であることを述べてきたが、どの程度の数の遺伝子座が関与しているのだろうか。ヒメトビウンカ *Laodelphax striatellus* の翅型は、ポリジーン支配による量的形質であるが、それに関わる最小遺伝子座数は2.07であると推定された<sup>52)</sup>。近年のトビイロウンカにおける研究によれば、翅長は常染色体に1対と性染色体に1対の対立遺伝子からなる合計2遺伝子座に支配されたポリジーンシステムによって制御されていることが明らかとなった<sup>54)</sup>。これらの研究によれば、翅多型がポリジーン支配であるといっても、作用の弱い多数の遺伝子が関与しているのではなく、二つ程度の遺伝子座における主要な対立遺伝子が関与しているともみなののが妥当であると言えよう。

さて、ここでさらに重要なことは、すでに述べたように昆虫の翅型がしばしば環境要因の影響を受けるという事実である。このことは、同じ遺伝子型であっても、環境に対応して表現型としては極めて可塑的であるということの意味している。例えば、カンシャコバネナガカメムシでは、低密度では短翅型になり高密度では長翅型になりやすいし、また温度や日長に反応して季節的にも翅型が変化する<sup>25,30)</sup>。同じ遺伝子型であっても、発育した環境によってその表現型を自在に変化させるのである。このような表現型の可塑性を可能にしているのは、環境要因の違いに対応したJHの血中濃度の違いである。コオロギの一種 *G. rubens* は、カンシャコバネナガカメムシとは逆に、高密度で短翅化するが、長翅系統であっても高密度飼育で短翅化した個体の終齢期におけるJHエステラーゼの活性は、低密度で長翅化した個体のそれに比べて、明らかに低かった<sup>96)</sup>。このことは、同じ遺伝子型であっても飼育環境により翅型決定時におけるJH濃度が異なり、それに対応して翅型が変わることを示唆している。

このように翅多型性は環境の変化に反応して翅型を変化させる、極めて融通のきく適応的な性質である。しかし、それが遺伝的基礎をもっているということは、その反応基準 (reaction norm) が遺伝子型により異なることを示している。カンシャコバネナガカメムシを例にとると、高密度個体群ですべての個体が長翅型になるのではなく、逆に極端な短翅型になる個体も存在することが分かっている<sup>19,22)</sup>。例えば、同じ高密度個体群で羽化した長翅型と短翅型のそれぞれを両親とした子供は、異なる密度反応を示した<sup>22)</sup>。すなわち、高密度条件において、長翅型両親の子供はより長翅化したのに対して、短翅型両親の子供は逆に短翅化したのである。このことは、高密度個体群においても、移動と定住の混合戦略が採用されていることを示唆している。長翅型の密度依存的な移住によりサトウキビの生育は急速に回復する<sup>32)</sup>ので、残存した短翅型の繁殖は可能である。したがって、このような混合戦略は適応的な戦略とみ

なすことができる。それはまた、一種の二股かけの戦略 (bet-hedging strategy) であるのかもしれない。このような遺伝子型あるいは系統による密度反応の違いは、トビイロウンカにおいても知られていることである<sup>40,42)</sup>。

## (2) 遺伝的変異性とその保持機構

昆虫の翅型は遺伝するが、その遺伝率はどの程度であるのだろうか。長翅と短翅といった形質は、翅の長短でしかスコアされない不連続な変数であるから、通常の量的形質に適用されるような遺伝率の推定法は使用できない。しかし、すでに述べたような、翅型の遺伝性に関する閾値モデルを仮定すれば、その遺伝率は、同じファミリーの個体を二つの別々の容器で飼育した場合のファミリー間の長翅出現率の相関関係から、あるいは選択に対する反応から推定できる。Roff<sup>66)</sup> は、このような観点から、コオロギの一種 *G. firmus* を用いて、その翅型の遺伝率を推定することを試みた。

ファミリー間の長翅出現率の相関から推定された狭義の遺伝率は、雄で0.62、雌で0.68とかなり高い値を示した。後者の方法の場合には、親と子の2世代にわたる長翅率のデータを用いて、親子回帰法に似た方法を適用する。しかし、翅型は閾値形質であり個体の値は分からないので、両親の場合はそのファミリーの平均長翅率を、子の場合はその平均長翅率を用いる。この方法により推定された *G. firmus* の翅型の遺伝率は、雌雄とも0.55というやはり高い値を示した。このような研究からすれば、昆虫の翅型の遺伝率はかなり高いものと推測される。

昆虫の翅型は、形態的形質といっても、生活史形質とも密接に関連するために、適応度 (fitness) とも密接に関連する特性であるとみなされる。したがって、自然選択の作用を受けやすく、それ故、相加遺伝分散は減少し遺伝率は低下していくはずである。しかし、実際は逆であり、大きな遺伝的変異性を示すのはなぜであろうか。

一般に、個体群内におけるある形質の遺伝的変異を説明する機構としては、(1)突然変異、(2)異型接合体の利点、(3)頻度依存性、(4)環境の変動、及び(5)移動があげられてきた<sup>55)</sup>。しかし、近年、これらに加えて、拮抗的多面発現 (antagonistic pleiotropy) 説<sup>73)</sup>が提唱されている。多面発現とは、ある一つの遺伝子が二つ以上の形質に作用することである<sup>38)</sup>。ここで、その遺伝子が二つの形質に作用するとしよう。作用の結果、両形質とも増加するなら正の遺伝相関が、一つが増加しもう一つが減少するなら負の遺伝相関があると言える。拮抗的多面発現とは、後者のケースを指す。もし、この二つの形質が適応度に正に貢献するなら、拮抗する異なる対立遺伝子は、全適応度においてほとんど変わらないはずである。したがって、自然選択は、これらの遺伝子座を、両形質に好ましくあるいは悪く作用する遺伝子座よりも、よりゆっくりと固定することになるはずである。その結果、大きな相加遺伝分散が存在し、遺伝的変異性が保持されることになるというのがこの説である。

一般に、短翅型と長翅型の生活史形質を比較すると、短翅型は飛翔力を喪失する代償として、早い産卵開始と産卵数の増大という大きな利益を得ることができる<sup>71)</sup>。長翅型は、その逆で、飛翔力を持っている代わりに、産卵開始が遅れ、産卵数も減少する傾向にある。すなわち、翅の長さや初産年齢あるいは産卵数には、負の表現型相関が存在することが多いのである。もし、このことが遺伝的要素を持ち、負の遺伝相関であるなら、長翅型における移動の利益と短翅型における早い産卵開始と産卵数の増加による利益との間には、トレード・オフ (trade-off) の関係が成立することになる<sup>71)</sup>。要するに、長翅型と短翅型それぞれが適応度上の有利性を持ち、それが遺伝的に拮抗する形質によるのであるから、一定方向への自然選択がかかり、その結果として遺伝的変異を失ってしまうことに歯止めがかかってしまうものと考えられるのである。

このような機構とは別に、遺伝子型-環境相互作用 (genotype-environment interaction)<sup>15)</sup> と呼ばれる現象も翅型の遺伝的変異性の保持に関わっている可能性がある。この相互作用とは、遺伝子型により有利な環境が異なることを指す。例えば、アメンボの一種 *Gerris remigis* では、長翅型は休眠前の繁殖に適した温暖な生息場所において産卵数が多く選択的利益を持つものに対して、無翅型は涼しい流水の生息場所においてそうであった<sup>15)</sup>。また、コオロギの一種 *G. fimrus* では、30℃で見いだされた短翅型の産卵能力の優位性は、28℃では見いだされなかった<sup>68)</sup>。このような事実は、産卵数や産卵前期間など適応度に直接関わる繁殖形質が常に短翅型の方で優れているとは限らず、環境によっては変わらないか逆転する場合もあることを示唆している。もしそうであれば、変動する環境の下では、翅型による適応度上の優位性も変動することになり、このことも翅型の遺伝的変異性を増すことにつながるに違いない。さらに、長翅型の短翅型個体群への侵入、すなわち移動も同様な結果をもたらすことは当然である。

このように昆虫の翅型の遺伝的変異性を作り出す機構はさまざまであると考えられる。その機構に関する遺伝学的研究はまだ始まったばかりであり、今後の研究に待つところが大きい。

#### 4) 翅多型性の適応的意義

昆虫の翅多型性の適応的意義を論じるためには、短翅化の適応度上の利益を考察する必要がある。なぜなら、翅多型性昆虫の祖先型は長翅型であるとみなされるからである。すでに述べたように、短翅型は長翅型に比べて、産卵開始が早く、かつ産卵数も多いことが一般的である。このことは適応度の尺度の一つである内的自然増加率( $r$ )を高めることになるので、大変適応的な意義があると言える。

このような繁殖能力の強化は、翅や飛翔筋の形成に要するエネルギーを卵巣発育に転化することにより達成されるものとみなされている。このことは、逆に言えば、長翅型へと発育し飛翔器官を形成することには大きなエネルギーコストがかかっていることを示している<sup>71)</sup>。とりわけ、飛翔筋は昆虫の体重の10~20%にも達する<sup>69)</sup>。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%も減少することが分かっている<sup>14)</sup>。また、飛翔器官を維持し、移動中にそれを使用することにも大きなエネルギーが必要であろう。さらに、移動中に死亡したり、より不適な生息場所に到着してしまうリスクもある。このように、飛翔による移動がエネルギー消費や生存率の低下といった、重要なコストを伴うことは事実であろう。もし、生息環境が安定し、移動の必要性が減れば、このようなコストは払わない方が得策であるに違いない。ここに短翅化、すなわち短翅型になることの適応的意義が存在するものと考えられている<sup>64)</sup>。

それでは、どうしてすべての個体が短翅化するのではなく、長翅型も出現するのであるのか。それは、一つには、生息環境が安定であっても、決して永続的ではなく、ある時点で移動することの方が適応度が高まるからである。例えば、温帯では必ず冬の到来がある。この時期に好適な越冬場所に移動する必要があるれば、何らかの季節的なシグナルに反応して、長翅型になり移動しなければならない。先に述べた、短日化に反応して長翅型を生産するアメンボの例はこのことを示している。

生息環境の変化は、季節性によるとは限らず、自らが原因となる場合もある。それは、過密による餌資源の枯渇などの生息場所の悪化である。もし密度依存的な死亡率が大きければ、敏感に密度に反応して移動型の割合を増加させる方が有利であるだろう<sup>36)</sup>。トビイロウカ<sup>49)</sup> やカンシャコバナナガカメムシ<sup>20,27)</sup> のような翅多型性昆虫の場合がその典型である。それぞれイネとサトウキビと寄主植物は違うが、いずれの場合も植え付けから収穫まで比較的長い期

間を要する。生息場所が安定しているその期間に彼らは数世代も繰り返すことができる。いずれの場合も、長翅型成虫が圃場に侵入してくることによって個体群が定着するが、その後しばらくは短翅型が出現しやすく、彼らの高い増殖率の結果、しばしば大発生が引き起こされる。この時点で多数の長翅型成虫が出現して、移動分散していく。多くのアブラムシ類も無翅型による爆発的な増殖の後で同様な密度反応により有翅型を生産し、新たな寄主に移動していく<sup>47)</sup>。これらの典型的な翅多型性昆虫に共通していることは、短翅型あるいは無翅型による旺盛な増殖と長翅型あるいは有翅型による移動がうまく結びついた生活史戦略が採られていることである。その意味で、二つの翅型は相補的であると言える。それはまた、密度反応による表現型可塑性の適応的意義であるとも言えよう。

しかし、ここで注意しなければならないのは、移動型による密度依存的な移動は悪化した生息場所からの単なるエスケープではないことである。アメリカの潮間帯に分布するイネ科植物を寄主植物とするウンカの一種 *Prokelisia marginata* の長翅型は短翅型に比べてより高蛋白の寄主植物株に存在する傾向が高いこと、すなわち質の悪いパッチから質の良いパッチにうまく移動しうることが分かっている<sup>67)</sup>。また、カンシャコバネナガカメムシにおいても、長翅型の移動先は主として繁殖場所としてより好適であるとみなされる新植圃場であることが明らかにされている<sup>23)</sup>。これらの事実は、長翅型がより好適な繁殖場所を積極的に開拓する、コロナイザーとしての役割をも持っていることを示唆している。

一般に長翅型は短翅型に比べて繁殖能力が劣ると述べたが、トビイロウンカのように長翅型と短翅型の内的自然増加率にほとんど差がない場合も存在する<sup>57)</sup>。カンシャコバネナガカメムシにしても、生涯産卵数は、低密度個体群で羽化した短翅型がもっとも多かったが、高密度個体群で羽化した長翅型と短翅型を比較すると、むしろ長翅型でやや多い傾向があった<sup>21)</sup>。このことは、同じ高密度条件で育った場合、長翅型の方が体サイズが大きいことや寿命が長いことと関係しているものと推測されている。ただし、長翅型は産卵前期間が有意に長いいため、内的自然増加率は低下する<sup>57)</sup>。ゴミムシの一種 *Calathus melanocephalus*<sup>2)</sup> でも、長翅型の方が生涯産卵数が多いし、アブラムシの一種 *Aphis fabae*<sup>13)</sup> では、その有翅虫は胚子の発育が急速で、寄主植物に定着すると爆発的な増殖が起こることが知られている。

このように、長翅型や有翅型といった移動型の繁殖能力は必ずしも劣るとは限らない場合があることは注目に値する。これらの移動型は、祖先型とは言え、さらに二次的にコロナイザーとしての適応的進化を遂げたものであるのかもしれない。たとえ、長翅型の繁殖が遅延し、かつ産卵数も少ないにしても、上記の *P. marginata* やカンシャコバネナガカメムシの例で分かるように、長翅型がより栄養的に好適な食草に移動できるなら、そこで育った次世代成虫の体サイズは増大し、一時的に減少した内的自然増加率はある程度補償されることになるだろう。長翅型の適応度は次世代以降も含めた、ロングタームで考える必要があると言えよう。

また、長翅型と短翅型の適応度を正確に比較するためには、産卵数だけではなく、卵サイズも考慮する必要がある。カンシャコバネナガカメムシ<sup>26)</sup>やカメムシの一種 *Jadeora aeola*<sup>86)</sup> では、長翅型の産下卵の方が短翅型のそれよりサイズが大きいことが分かっている。これとは逆のことが、ナガカメムシの一種 *H. gibbicollis*<sup>77)</sup>やヒメトビウンカ<sup>51)</sup>で知られている。いずれにしても、卵サイズと卵数を乗じた繁殖努力という指標で繁殖投資の翅型間比較を行う必要があるし、卵サイズの翅型間変異をもたらす要因とその適応的意義も明らかにする必要がある。

さらに、翅多型性ともう一つの重要な生活史形質である休眠性との関係性も、今後の重要な研究課題である。休眠するか否かは、一種の生理的多型性であると考えられる<sup>10)</sup>し、その決



定においても JH が関与していること<sup>3)</sup>が分かっているからである。例えば、ヒメトビウカの幼虫発育は短日条件下で遅延するが、その傾向は選抜された長翅系統で強かった<sup>53)</sup>。カンシャコバネナガカメムシは、秋から冬にかけて休眠卵を産むが、長翅型の産下卵の方がより休眠深度が深いことが分かりつつある<sup>31)</sup>。このような、翅型と休眠性との相関についての内分泌機構とその適応的意義も今後の興味深い課題であるだろう。

いずれにしても、長翅型と短翅型あるいは有翅型と無翅型は、移住と定住という異なる繁殖戦略を持つ種内の二型であることは確かである。飛翔による昆虫の移動性は、生息環境の変化あるいは異質性に対応するための大変適応的な性質である。しかし、同時にそれはエネルギー的に大変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。このジレンマから抜け出す一つの進化的道筋が、長翅と短翅あるいは有翅と無翅といった翅二型を作り出すことであつたとも言えよう<sup>71)</sup>。そこでは、生息場所が安定している時期での高い増殖率を短翅型が達成し、それが変化する時期での新たな生息場所への移動と定着を長翅型が果たしているのである。

さて、これまで翅多型性の適応的意義について論じてきたが、それは雌成虫の観点からにしか過ぎない。雄においても翅多型は存在するのであり、それはどのような意義を持っているのであろうか。これまで雄における翅多型の適応度上の意義に関する研究は極めて少なく<sup>90)</sup>、むしろ雌において第一義的に進化した性質の遺伝相関の結果にしか過ぎないとみなされてきた<sup>72)</sup>。しかし、近年、いくつかの昆虫種で雄の短翅型もまた適応度の上で利益があることを示す報告がなされている。

食菌性のスリップスの一種 *Hoplothrips pedicularius* の短翅雄は、長翅雄に比べてはるかに前肢腿節が発達しており、それは雌を巡る雄間闘争の武器として使用される<sup>4)</sup>。同様なことは、同属の *H. Karnyi* でも明らかにされている<sup>5)</sup>。これらの種の雄は、短翅化することにより闘争能力を高めるといふ、明白な適応度上の利益を得ているのである。一方、カンシャコバネナガカメムシでは、短翅雄は長翅雄に比べて性的成熟が早く、交尾前期間が有意に短くなる<sup>29)</sup>。そのため、短翅雌のみならず移出前の長翅雌とも交尾を行うこと (pre-dispersal mating) が可能であり、自らは移動せずに遺伝子の拡散を図ることができる。また、Roff (私信) によれば、コオロギの一種 *G. firmus* では、短翅雄は長翅雄より早く交尾のためのコーリングを行うという。

これらの近年の研究は、雄における短翅化は明らかに適応度上の利益を持ち、それは飛翔器官を形成するためのエネルギーを精巣の発達や雌を巡る闘争の武器の発達の方に転換することにより達成されていることを示唆している。このような事例は、研究の進展につれて今後急速に増えていくに違いない。したがって、昆虫の翅多型性の進化は、雄と雌それぞれにおける適応度上の利益と、互いの遺伝相関が関与した、かなり複雑なものであると推測される。

### 3. 飛翔筋多型性

機能しうる翅を持っていても飛ばない個体が存在する昆虫種がいるが、それは飛翔筋が溶解 (histolysis) したか、初めから持っていないことによることが多い。このうち、長翅型が飛翔後に飛翔筋を溶解させることは翅多型性昆虫ではかなり普遍的な現象である。飛翔後に長翅型が自然に翅を脱落させる、コオロギの一種 *Allonemobius fasciatus* では、翅を人為的に除去した長翅型は除去しなかったものに比して急速に背縦走筋が退化し、それと逆比例して卵巣が成熟した<sup>84)</sup>。興味深いことに、自然には翅を脱落させないコオロギの一種 *G. firmus*<sup>67)</sup> や *Modicogryllus confirmatus*<sup>85)</sup> でも、人為的な翅の除去は同様な効果をもたらすことが分かっている。これらの研究は、コオロギ類においては、長翅型でも翅の脱落あるいは切除に

よって内分泌系が変化し、飛翔筋の溶解とそれをエネルギーとした卵巣の急速な成熟が起こることを示唆している。

しかし、翅多型性昆虫でも翅の脱落は特殊な現象であり、それが起こらなくても長翅型の飛翔後の飛翔筋溶解は起こる。例えば、カメムシの一種 *H. gibbicollis* では、長翅型の繁殖努力（日当りでの産卵数と卵サイズを乗じたもの）は羽化後2週間ほどの時点で短翅型よりも高いピークを示したが、それは飛翔筋の溶解によるものとみなされた<sup>77)</sup>。アブラムシ類でも草本を寄主植物としている種類は、有翅型が好適な食草に定着すると飛翔筋の溶解が起こる<sup>14)</sup>。このような種では、飛翔筋と生殖腺の発達がエネルギー的に競合関係にあるので、飛翔筋の溶解は生殖腺の急速な発達を促す。しかし、飛翔筋の溶解の利点はこのことだけではない。それは、一度たどりついた好適な食草から偶然に離脱してしまうことを防ぐという利点もあると考えられている<sup>14)</sup>。なぜなら、草本植物はしばしば空間的に予測が付きにくい資源であり、移動することはかなりの危険を伴うからである。

長翅型における飛翔筋の溶解もまた遺伝的基礎を持っている。コオロギの一種 *G. firmus* で選抜された長翅系統と短翅系統及びコントロール系統でそれぞれの長翅型において飛翔筋の溶解の程度を比較したところ、もっともその程度が高かったのは短翅系統であり、逆にもっとも低かったのは長翅系統であった<sup>17)</sup>。このことは短翅化の程度と飛翔筋の溶解の程度との間に正の遺伝相関があることを示しているばかりか、長翅型であっても飛べない個体が存在することを示唆している。事実、北アメリカ産のアメンボ類の種間比較では、長翅出現率のきわめて低い種ほど、長翅型であっても実際に飛翔できる個体の率が低く、正常な飛翔筋を保有している個体の割合も低いことが明らかにされている<sup>16)</sup>。同様に長翅出現率がきわめて低い、ヨーロッパ産のホシカメムシの一種 *Pyrhocoris apterus* でも、長翅型は飛翔しないことが報告されている<sup>38)</sup>。このように長翅型であっても必ずしも飛翔できるわけではないことは、飛翔筋の多型性と密接に関係しているものと考えられる。

さて、これまでの話は翅多型性と関連しての飛翔筋の溶解によってもたらされる、二次的な飛翔筋多型現象に関するものであったが、普通の翅を持つ昆虫で、しかも先天的に飛翔筋二型を示す種が存在する。もっとも有名であるのは、水性昆虫である、ミズムシ科(Corixidae) 属する種のグループである<sup>74,93,94)</sup>。これらでは、幼虫期における適度な温度あるいは高温が飛翔筋の発達を促すことが分かっている<sup>75)</sup>。

茶の重要害虫であるナガチャコガネ *Heptophylla picea* は、前翅も後翅も発達しているが、雌にのみ生まれつき飛翔筋を持っている個体と持っていない個体が存在し、前者の個体だけが飛翔できる。雄の場合はすべてが飛翔筋を保有しており、飛翔が可能である<sup>81)</sup>。飛翔筋を持っていない雌個体は、胸腔内に脂肪体が充満しており、この脂肪体の退化に伴い卵巣の成熟が起こる。このことや、野外採集虫で飛翔筋を持っていない個体の方が成熟卵保有数が多かったことから、飛翔筋保有型は飛翔筋の代わりに蓄えた脂肪体をエネルギー源として、一早い卵巣の成熟を図っているものと推測される。本種の飛翔筋二型の遺伝的機構に関する最近の研究では、それは単純なメンデル遺伝をすることが明らかになりつつある<sup>83)</sup>。甲虫類では翅多型もやはりメンデル遺伝をすることが多いことはすでに述べたが、そのことと類似した現象であり興味深い。同様な飛翔筋二型は、チビサクラコガネ *Anomala schonfeldti* でも存在することが確認されている<sup>82)</sup>。

ナガチャコガネにおける飛翔筋非保有型の個体群中の割合は、わが国の地域により大きな変異を示す。このような地理的変異性の要因の解明は、今後の重要な課題である。

#### 4. 飛翔行動多型性

昆虫でもっとも普通であるのは、正常な翅と飛翔筋を持ち飛翔できる個体からなる種であ

る。しかし、このような種であっても個体群間あるいは個体群内で飛翔能力にしばしば大きな変異がみられる。

北アメリカ産のナガカメムシの一種 *Oncopeltus fasciatus* は、長距離移動をすることで有名で、かつその移動能力において大きな地理的変異を示すことが分かっている<sup>8,9)</sup>。本種は北アメリカの北部からカリブ海の熱帯島嶼まで分布するが、宙づり飛翔によってもっともよく飛翔したのは、アイオワやミシガンの北方個体群であった。これらは毎年初夏に南方から移動してくる個体によって形成され、かつ秋における南方への移動の必要性が高い（越冬ができない）ことからして、当然であろう。一方、プエルトリコやガーループといった熱帯島嶼個体群の場合、極端に飛翔能力が低下しているが、その理由として二つ考えられる。一つは、熱帯であるため食草（トウワタ属の植物）が年間を通して存在する（生息場所の安定性が高い）ので、移動の必要性がせいぜいバッチ間移動の程度で済むことである。もう一つは、隔離された島個体群であるため、長距離移動個体は移出してしまうことによるらしい。

本種の場合、移動性の高い個体群の個体は体サイズが大きく、したがって絶体翅長も長い<sup>9)</sup>。この場合も翅長は遺伝的要素を持ち、その遺伝率の推定値は0.55~0.87という高い値を示した<sup>60)</sup>。また、翅の長い（体の大きい）個体は、生活史形質との遺伝相関により、発育が早くかつ産卵数も多いことが分かった<sup>37)</sup>。ただし、初産齢は他の形質と明白な相関はなかった。また、翅の長い個体を選抜していくと、それらは宙づり飛翔でより長時間飛翔する傾向があった<sup>59)</sup>。これらのことから、Dingle<sup>11)</sup> は、飛翔能力あるいは翅長との間に正の遺伝相関を示す、移動・定着症候群（migration-colonization syndrome）の存在を主張した。

一般に、コロナイザーにおける自然選択は、移動能力と繁殖能力の両方を最大化するような方向に作用するものと考えられている<sup>76)</sup>。また、Roff<sup>70)</sup> は、飛翔という能動的移動におけるエネルギー的制約の問題を考慮し、移動性昆虫における自然選択は、大きな体サイズと急速な発育に有利に働くことを理論的に予測した。*O. fasciatus* の研究結果は、このような理論的予測に合致するものである。

このような研究は、長翅型ばかりからなる種であっても、個体群間あるいは個体群内においてその飛翔能力に大きな遺伝的変異があることを示しているばかりか、このような種においてもそれは産卵数など重要な生活史形質と相関するかたちで進化してきたことも示唆している。ただし、*O. fasciatus* の場合は、移動性と産卵能力との間に正の遺伝相関が存在するのであるから、通常の翅多型性昆虫の場合とは逆である。そこでは、Johnson<sup>46)</sup> の提唱した卵形成—飛翔症候群（oogenesis-flight syndrome）が存在しないことになる。このような症候群の存在は、昆虫における移動性のもっとも一般的な原理であるとみなされてきたので、これは極めて重要な意味をもっている。

実は、*O. fasciatus* 以外にも、卵形成—飛翔症候群が存在しないこと、すなわち飛翔能力を有し、飛翔することのコストがきわめて低いことを示唆する研究が存在する。Rankin and Burchsted<sup>63)</sup> は、北アメリカに生息するバッタの一種 *Melanoplus sanguinipes* において、消耗するまで飛翔させた雌成虫は、飛翔させなかったあるいは1時間だけ飛翔させたものに比べて、産卵開始が有意に早かったばかりか、産卵数も増大することを発見した。このことは、飛翔が刺激となって、卵細胞の発達やアラタ体の活性に必要な神経分泌要因が解放されることによって起こるものと推測されている。また、本種の雌成虫は、移動中には優先的に炭水化物を用い、脂肪をできるだけ節約することによって、飛翔の繁殖に対するインパクトを最小化しているものと考えられている。一般に、長距離飛翔の代謝コストは高く、それが繁殖のエネルギー源でもある脂肪に依存していることは確かである。しかし、コロナイザーとして進化してきたある種の昆虫では、長距離飛翔が繁殖上のコストをほとんどもたらさな

いことも事実であり、それはこのようなコストを回避するための特殊な生理学的適応によるものと推測されている<sup>63)</sup>。移動型と非移動型を作り出すことによって飛翔と繁殖の矛盾を解決してきた翅多型性昆虫とは異なる、これはもう一つの適応的方策であると言えよう。

### 5. 相変異性

昆虫の分散多型性には、すでに述べた分類では必ずしも位置づけることのできない、相変異と呼ばれる顕著な現象がある。これは、Uvarov<sup>88)</sup>によって発見された現象であり、「同一種の個体の形態・色彩・生理・行動などの諸特徴にわたる著しい変化が、個体群密度に応じて引き起こされる現象」と定義される。トビバッタ類やヨトウガ類にかなり普遍的な現象であり、個体群が低密度のときは孤独相が、高密度のときは群生相が生じ、また中間密度では転移相が生じる<sup>39)</sup>。

トノサマバッタ(ワタリバッタ) *Locust migratoria* やサバクトビバッタ *Schistocerca gregaria* の場合、群生相の方が前翅長が相対的に長く、後肢腿節長は逆に相対的に短い<sup>39)</sup>。また、群生相の方が体重が軽いので、相対翅長が長いことと相まって、翼荷重も軽くなる。さらに群生相は多量の脂肪を保有していることもあって、明らかに長距離移動に適している。体色も孤独相が緑っぽい色彩をしているのに対して、群生相は黒化した色彩を示すようになる。体色が黒いと、輻射熱の吸収効率が高まり、それだけ代謝を活発にすることができる。このことは、幼虫では発育速度を増し、成虫では飛翔活動性を高めることにつながる<sup>39)</sup>。これと大変類似したことがアフリカヨトウ *Spodoptera exempta*<sup>33)</sup> やアワヨトウ *Pseudaletia separata*<sup>43)</sup> などのヨトウガ類でもみられる。群生相はこのように長距離移動に適応した、移動型であると考えられる。ただし、相変異の場合、孤独相でも飛翔能力を持っていることは、翅多型性昆虫の短翅型や無翅型とは決定的に異なることである。

昆虫の相変異性についてはこれまできわめて多くの研究があるが、不思議なことにその遺伝的基礎に関する研究はほとんどなかった。しかし、近年、アフリカヨトウを初めとしたヨトウガ類でその移動分散性の遺伝的基礎に関する研究が急速に進みつつある<sup>33)</sup>。アフリカヨトウはアフリカ大陸におけるトウモロコシ、小麦、ソルガムなどの作物の大害虫であるが、世代を経ながらアフリカ大陸を南から北へ何千kmと移動することが知られている。本種の場合も明確な相変異性があり、高密度条件で羽化した成虫は、低密度で羽化したものより飛翔能力が高い<sup>61)</sup>。しかし、羽化成虫の飛翔能力は、群生相、孤独相ともに、親により大きな変異があり、飛翔時間の遺伝率にしてもかなり高い推定値が得られている<sup>62)</sup>。また、個体の移動能力の上限を規定すると考えられる、雌成虫の繁殖前期間(羽化後性フェロモンを放出するまでの期間)においても強い遺伝的要素が存在することが明らかにされている<sup>91)</sup>。

Gatehouse<sup>33)</sup>によれば、アフリカヨトウには、飛翔力に関して明らかに異なる三つのタイプが認められるという。そのうち二つは、幼虫の処理や環境条件にかかわらず、常に長時間飛翔するタイプと、その逆の常に短時間しか飛翔しないタイプである。そしてもう一つは、個体群密度とともに相変異を起こし、随意的に長時間飛翔を行うタイプである。相変異を示すタイプにしても、さらにその程度において大きな変異性があるものと考えられている。これと同様なことを示唆する研究が、わが国のダイズ、アズキ、サトイモなどの重要害虫である、ハスモンヨトウ *Spodoptera litura* でも存在する。野外から採集した系統のなかに、飼育密度とともに相変異を起こすタイプのみならず、飼育密度と無関係にいつも体色が黒化したものや、逆に黄褐色のものが存在し、これまた遺伝することが明らかにされている<sup>87)</sup>。

このような相変異性昆虫における飛翔能力や相変異性における強い変異性は、幼虫期の個体群密度に対する反応の閾値の遺伝的異なりによるものと推測される<sup>33)</sup>。例えば、常に短時間しか飛翔しない個体は密度に対して何の反応もしないほど高い閾値を持っているが、常に長

時間飛翔を行う個体は長時間飛翔が低密度においてすら引き起こされるほど低い閾値を持っており、高密度で発育した場合のみ長時間の飛翔を行う個体（相変異を起こす個体）は、それらの中間的な閾値を持っているものと推測される。したがって、相変異という、個体群密度に反応した表現型可塑性は、その生起の程度において大きな遺伝的変異性を持っていると言えよう。このような遺伝的変異性が個体群に保持されている要因は興味深い事柄である。アフリカヨトウでは、かれらが依拠するイネ科雑草の草原の広がりや分布のパッチ性が乾季と雨季とで大きく異なるため、長距離移動の有利性が季節により逆転することによるものと推測されている。

サバクトビバッタにしてもアフリカヨトウにしても、もともと半砂漠地帯の居住者である。その繁殖場所であるイネ科草原のサイズや分布は、雨量に制約されてきわめて不規則に変化する。このような状況下では、個体数の変動が激しく、大発生時にはしばしば過密となり、食物不足にさらされる。こうした生活上の危機に対する適応として、移動力の大きい、より成虫的な移住型（群生相）が進化してきたものと推測されている<sup>44)</sup>。相変異を引き起こす環境的刺激が、季節を反映する日長、温度などの外的要因ではなく、こみ合いによる個体間の相互刺激のみであることは、かれらが依拠する生息場所の悪化が何らかの間接的要因からは予測できず、日長や気温を合図にする休眠という方策をとれなかったことを示唆している<sup>39)</sup>。

いずれにしても、移動型である群生相は定住型である孤独相から二次的に進化してきたものとみなされており、翅多型性昆虫とは逆の進化的道筋をたどったことになる。相変異性と翅多型性が、種内における定住型と移動型の分化という生態学的にきわめて類似した現象でありながら、同一のものとして扱うことができない最大の理由がここに存在する。

## 6. 分散多型性の進化とその生態学的要因

これまで昆虫におけるさまざまな分散多型性について論じてきたが、最後にその進化的道筋についての説を紹介してみたい。中でも翅多型性あるいは翅二型性はいっしょにも顕著な現象であるので、その進化系列についての説を紹介する。

Roff<sup>64)</sup>は近年、昆虫の翅二型性の進化的道筋に関する興味深いシナリオを描いた。それは、飛翔による移動が大きなエネルギーコストを伴うことと、飛翔活動性あるいは翅二型性が幼若ホルモン（JH）によってコントロールされていることを前提としている。

まず、進化の出発点としては、すでに紹介したナガカメムシの一種 *O. fasciatus* のような、長翅のみであるが飛翔活動性に大きな遺伝的変異が存在するような種を想定する。個体群の中に、JHの生産量が遺伝的に高いために、飛翔しないうちに産卵を開始するような個体がいたとしよう。もし、生息場所の安定性が増していくなら、移動の必要性は低くなるから、このような個体は自然選択の上で有利となり、その数を増やしていくだろう。そうなれば、個体群内の個体のJH生産量レベルは高まっていく。その結果、翅を形成しても飛翔筋は形成しない個体が出現する。このような個体は、飛翔筋の形成に使っていたエネルギーをすぐに繁殖に回せるので、分散しないのに飛翔筋をもっているような、無駄をしている個体よりも、自然選択の上で有利となる。そのため、これら無駄使いをしている個体は個体群から除かれていき、飛翔筋の形成と分散行動に関するホルモン閾値が一致するような個体を選択されていく。このような個体群ではJH生産量がますます高まるので、翅すら十分に形成しない個体（短翅型）が出現する。さらに、卵形成にかかわる器官の増大など、短翅型の繁殖能力を強化するような方向での選択も働く。その結果、非常に高いJH生産量を持ち、かつ翅の形成、飛翔筋の形成、及び分散行動に関わる共通のホルモン閾値を持つような個体からなる個体群が形成される。このような個体群では、その高い閾値を越えるほどJHを生産する個体が短翅型となり、それ以外は長翅型となる。すなわち、翅二型性の個体群が確立されるので

ある。

以上が Roff の提唱した長翅個体群から翅二型性個体群への進化のシナリオである。この説は、これまでの翅多型性に関する、生理学的、遺伝学的、及び生態学的な研究成果を巧みに取り入れたものであるだけに、かなりの説得力を持っている。また、翅二型性の種への進化系列の途上に位置する、飛翔筋二型性の種が実在していること（例えばナガチャコガネ）もこの仮説を支持するものである。しかし、あらゆる仮説がそうであるように、この仮説もいくつかの重要な前提を置いており、その妥当性を再検討しなおす必要もあるだろう。

まず、飛翔活動性において遺伝的変異性をもつ長翅個体群を翅二型性への進化の出発点としていることである。これ自体は正しいにしても、Roff がその例として挙げた *O. fasciatus* では、飛翔活動性と産卵数とは正の遺伝相関が存在するのであり、そもそも飛翔活動性の低下、すなわち短翅化が繁殖能力の強化をもたらすとする前提とは相いれない。むしろ、*O. fasciatus* の場合は移住性昆虫として、移動とコロナイジングの能力を強化する方向での適応を図った種であるとみなされよう。事実本種の短翅型は野外では発見されておらず、実験室内でおそらく突然変異により出現した短翅型にしても、それは通常とは異なる劣形質であった<sup>50</sup>。このように本種では Roff がイメージしているような短翅化への進化の兆候は見いだされておらず、翅二型性への進化の出発点に置かれるべきモデルとしては必ずしもふさわしくないものと思われる。

次に、長翅から翅二型性への進化の過程で JH 生産量が増加しているという点である。すでに述べたように、JH の血中濃度をコントロールしている要因としては、生産量のみならず、JH を分解する酵素である JH エステラーゼの活性も関与している可能性が示唆されている。したがって、JH 生産量の違いとすることは、現時点では問題があるものと思われる。

最後に、翅二型性への進化の生態学的背景として想定した、環境の安定性について吟味する必要がある。環境の安定性とは生息場所の永続性と置き換えることもできる。Southwood<sup>79</sup> は、昆虫類を含むさまざまな陸生の節足動物について、移動性のレベルと生息場所の非永続性との間に正の相関があることを指摘し、この生息場所の非永続性の程度こそが移住行動の進化の第一義的な要因であることを主張した。また、Vepsäläinen<sup>89</sup> は、ヨーロッパ産のアメンボで、長翅だけの種から、さまざまな組合せの翅多型の種を経て、短翅のみの種に到る変異が見られることに着目し、そのことと、水系の安定性、及び隔離の程度との対応関係を調べた。その結果、水系が不安定（非永続的）で、かつ隔離の程度が低い場合には長翅の種が、逆に水系が安定していて、隔離の程度が高い場合には短翅の種が、そして水系がそれらの中間の様相を示す場合には、長短の二型が見られることが分かった。さらに、Roff<sup>69</sup> は、北アメリカの直翅目における生息場所と翅型との対応関係を調べたが、無翅化した種が多いのは、森林、洞窟、高山やツンドラなどの比較的安定した、かつ空間的に均一な生息場所であることが分かった。一般的に、高山や高緯度地帯で無翅化した種が多いのは、温度が低いために植物遷移の数が少なく、かつそれが更新される速度が遅いことで、同じタイプの遷移段階が存続しやすく、それだけ昆虫の生息場所として安定していることによるものと考えられている。

このように、生息場所の安定性あるいは永続性が翅多型性や無翅化の進化を促す、第一義的な生態的要因であるとの説が一般的であるが、これとは異なる説も存在する。Dixon ら<sup>14</sup> は、昆虫における移動戦略とその生態学的要因について、アブラムシ類を対象に、理論的かつ実証的に考察した。内的自然増加率、移動個体率、及び移動成功率を組み込んだ、適応度に関する数学モデルから導かれた理論的予測は、移動成功率の逆数、すなわち生息場所の非連続性 (habitat fragmentation) の割合が増加するにつれて、飛翔を行う臨界密度が急速に

高まるというものであった。このことは、生息場所が連続的に分布している場合にはすぐに飛翔するが、その逆の場合には個体群密度が高まるまでなかなか飛翔しないことを意味している。実際はどうであろうか。

Aphididae, Drepanosiphidae, 及び Lachnidae の3科にまたがる数十種のアブラムシにおける詳細な比較生理生態学的研究は、興味深い事実を明らかにした<sup>14)</sup>。カシなどの樹木に生息する Drepanosiphidae の種は主として有翅の胎生単為生殖雌のみを生産する傾向が強く、かつ飛翔能力を成虫期を通して保持していることが多い。森林の樹木などより永続的な環境に生息する種はあまり飛翔しなくなるというこれまでの説からすれば、このことは明らかに矛盾である。しかし、寄主として好適な植生が豊富で広く覆っているような場合には、移動成功率が高く、かつ生息密度も高いので、飛翔することにより種内競争を避けることが飛翔のコストを上回ると考えると説明がつく。

一方、草本は樹木にくらべて明らかに一時的な資源であるが、それを寄主としている Aphididae の種は、しばしば無翅型を生産する。しかし、かれらの増殖により過密状態になると、有翅型を生産し、未利用の生息場所に移動していく。寄主に定着した時点で飛翔筋が溶解し飛翔能力を失うことが多いが、これはそのエネルギーを卵巢の発育に転換させる意義があるのと同時に、偶然に寄主から離れてしまうことを防いでいると考えられている。このこともまた、草本のように寄主が豊富でなく、かつその分布が非常に不連続な場合には、移動成功率が低く、かつ発生量も少ないので、むしろ無翅型が有利になると考えると説明がつく。以上のことから、生息場所の永続性の程度よりは、生息場所の豊富さと非連続性の程度の方が、昆虫の移動戦略を形作る上での主要な要因であると考えられたのである<sup>14)</sup>。

これと類似したことは、アフリカヨトウでも言える<sup>33)</sup>。本種の発生は雨季と乾季という季節サイクルに同調しており、乾季には食草の生育を保証する十分な湿気と高温という条件がそろっている場所でしか生息できない。例えば、東アフリカのタンザニアやケニアの海岸近くの広大な氾濫原がこういった場所であり、乾季における個体群の維持に重要な役割を果たしている。このような場所は広大ではあるが、隔離されているので、長距離飛翔をしても好適な生息場所にたどりつける確率が低く、長距離移住者は不利となる。しかし、乾季における個体群密度は低く、個体群は孤独相により占められているので、相変異を起こす遺伝子型の長距離移動は行われず、移動は広大なパッチ内に留まっている。雨季の開始とともに草が芽生え、長距離移住者が好適な生息場所に到達できる確率が増す。その結果、自然選択は移住者に有利に働くようになる。このようにして移住飛翔のレベルが増大する結果、個体群が広く分散するが、低気圧による風の収斂により特定の場所に成虫が集中すると大発生が起き、個体群は群生相へと移行する。雨季における彼らの積極的な移動分散は、高密度個体群からのエスケープという適応的意義を持っているのみならず、乾季になっても幼虫の発育に適した生息場所に到達するチャンスを高めることにもつながっている。要するに、この場合も、生息場所である草原の豊富さや不連続性の程度と移動分散性とが密接に結び付いているものと考えられているのである。

さらに、すでに述べたようにカンシャコバネナガカメムシの場合は、こみ合いのみならず長日や高温も移動型である長翅型の出現を促進させるため、長翅型は夏季にもっとも生産されやすい<sup>25)</sup>。このことも、食草であるサトウキビがもっとも豊富になるのが夏季であり、そのことにより移動の成功率が高まることが関係しているものと推測される。

このように昆虫の移動分散性の進化的要因として自明のもののみならず、生息場所の永続性といった概念が必ずしも妥当ではないことが指摘されたことは、きわめて重要な意味を持っている。しかし、自然選択のあり方を決定する生息環境に関する知識、とりわけ寄

主植物という資源が時間的あるいは空間的にどのように分布しているのかに関する知識が貧困な現状では、上記のいずれの説も仮説の域を出ないだろう。生息場所に関する知識の増大及び生息場所の特性と移動分散性の進化に関する理論化は、今後に課せられた重要な研究課題である。

## お わ り に

以上、昆虫の分散多型性に関する研究をレビューしてきたが、大変複雑な現象であるだけに、その本質の解明のためにはまだまだ研究すべき課題が山積している。しかし、それが何らかの生息場所の特性に対応した生活史戦略のあり方であり、自然選択の産物であることは間違いない。したがって、翅多型を初めとした昆虫の分散多型性に関する研究、とりわけ生態遺伝学的研究を通じて、生活史の進化的機構という生物学の本質的テーマに対する新たな洞察がもたらされる可能性は高い。

一方、このような研究は、昆虫の移動分散性の解明にも寄与するため、多くの移動性害虫に対する防除戦略の基礎として貢献するものと思われる。密度依存の分散は害虫の個体群動態に大きな影響を与えるが、それは個体群密度の単純な関数ではありえない。個体群密度に対する個体の反応性が異なれば、移動分散の程度も大きく異なり、その結果その後の個体群動態にも重大な影響を及ぼすであろう。反応性の違いが遺伝的なものであれば、害虫個体群を構成する個体の遺伝的特性を知ることなしに、個体群動態の正確な予測、すなわち信頼しうる発生予測も困難な場合があるに違いない。

いずれにしても、昆虫の分散多型性の進化的機構やその生態学的要因に関する本格的研究が始まったのは、比較的近年のことである。そこでは、生理学から生態学に到る幅広い学問分野がかかわってきたが、とりわけ生態遺伝学や量的遺伝学という分野が果たした役割は大きい。これらの分野は、分散多型性の遺伝機構を解明しつつあるのみならず、遺伝的変異や他の生活史形質との遺伝相関の存在を明らかにすることにより、自然選択に対する応答のポテンシャルに関する定量的知見を提供してきたのである。しかし、進化の究極的要因、すなわち自然選択の枠組みの解明には、個体群生態学あるいは個体群生物学的アプローチが不可欠であり、この分野の今後の貢献に期待するものである<sup>28)</sup>。さらに、昆虫のみならず、他の動物分類群や植物で見られる分散多型性との比較生態学的研究も、今後の重要なアプローチであると考えられる<sup>12)</sup>。

## 摘 要

昆虫の分散多型性とは、「飛翔能力に影響を及ぼす多型性」と定義される。それは、大きく、翅多型性、飛翔筋多型性、及び飛翔行動多型性に分類される。さらに、このような分類では必ずしも包含できない、もう一つの分散多型性として、相変異性がある。

分散多型性の中でも、とりわけ翅多型性あるいは翅二型性は、もっとも顕著な例である。翅型は、単純なメンデル遺伝を行う場合もあるが、通常はポリジーン支配が多い。そのいずれも、短翅化に促す幼若ホルモンのあるレベルに対する遺伝子型の閾値反応により、翅型が決定されると考えられている。しかし、同じ遺伝子型であっても、幼虫期の環境条件により翅型は変化することが多いので、翅多型性は表現型の上できわめて可塑性な性質でもある。

卵形成と飛翔とはトレード・オフの関係（卵形成—飛翔症候群）にあるので、短翅化は、繁殖開始を早め、かつ産卵数を増大させる効果を持つことが多い。このことは、飛翔器官の形成と維持に関するエネルギーを、いち早く卵巣成熟に転換させることで達成されているものと考えられる。したがって、昆虫の翅多型性は、生息環境の異質性に対する適応としての



移動性が、大きなエネルギーコストを含み、それ故に他の適応度形質を制約することのジレンマから抜け出す、一つの進化的道筋であるとみなされる。

飛翔行動多型性は、通常の長翅からばかりなる種で見られる、飛翔能力における変異性であり、翅多型あるいは翅二型性へと至る進化の出発点と考えられる。したがって、長翅型の方が祖先型であり、生息場所の安定化にともない、二次的に短翅型が出現したものとみなされている。飛翔筋多型性は、これら二つの分散多型性の中間に位置づけられる性質である。一方、相変異性の場合、低密度で生じる孤独相を祖先型として、高密度で生じる群生相が二次的に進化したものであり、不規則に変動する予測不能な環境に対する適応であると考えられている。

この総説は、昆虫の分散多型性の適応的意義と進化について、主に近年の成果を中心に紹介し、今後の研究のあり方を考察したものである。

#### 文 献

- 1) Aukema, B. : Wing-length determination in two wing-dimorphic *Calathus* species (Coleoptera : Carabidae). *Hereditas* **113**, 189—202 (1990)
- 2) Aukema, B. : Fecundity in relation to wing-morph of three closely related species of the *melanocephalus* of the genus *Calathus* (Coleoptera : Carabidae). *Oecologia* **87**, 118—126 (1991)
- 3) Bean, D. W., W. G. Goodman and S. D. Beck : Regulation of juvenile hormone esterases in diapause and nondiapause larvae of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis*. *J. Insect Physiol.* **28**, 485—492 (1982)
- 4) Crespi, B. J. : Territoriality and fighting in a colonial thrips, *Hoplothrips pedicularius*, and sexual dimorphism in Thysanoptera. *Ecol. Ent.* **11**, 119—130 (1986)
- 5) Crespi, B. J. : Adaptation, compromise, and constraint : the development, morphometrics, and behavioural basis of a fighter-flier polymorphism in male *Hoplothrips karnyi* (Insecta : Thysanoptera). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **23**, 93—104 (1988)
- 6) Denno, R. F., M. J. Raupp, D. W. Tallamy and C. F. Reichelderfer : Migration in heterogeneous environments : differences in habitat selection between the wing forms of the dimorphic planthopper, *Prokelisia marginata* (Homoptera : Delphacidae). *Ecology* **61**, 859—867 (1980)
- 7) Denno, R. F., L. W. Douglas and D. Jacobs : Crowding and host plant nutrition : environmental determinants of wing-form in *Prokelisia marginata*. *Ecology* **66**, 1588—1596 (1985)
- 8) Dingle, H. : Migration and diapause in tropical, temperate, and island milkweed bugs. *In Evolution of Insect Migration and Diapause* (H. Dingle, ed.), 254—276, Springer, New York (1978)
- 9) Dingle, H. : Variation in body size and flight performance in milkweed bugs (*Oncopeltus*). *Evolution* **34**, 371—385 (1980)
- 10) Dingle, H. : Migration. *In Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology* (G. Kercut and L. I. Gilbert, eds.), 375—416, Pergamon Press, New York (1985)
- 11) Dingle, H. : Evolution and genetics of insect migration. *In Insect flight : Dispersal and Migration* (W. Danthanarayana ed.), 11—26, Springer-Verlag, Berlin (1986)
- 12) Dingle, H. : Evolutionary genetics of animal migration. *Amer. Zool.* **31**, 253—264 (1991)
- 13) Dixon, A. F. G. and S. D. Wratten : Laboratory studies on aggregation, size and fecundity in the black bean aphid, *Aphis fabae* Scop. *Bull. Entomol. Res.* **61**, 97—111 (1971)
- 14) Dixon, A. F. G., S. Horth and P. Kindlmann : Migration in insects : cost and strategies. *J. Anim. Ecol.* **62**, 182—190 (1993)
- 15) Fairbairn, D. J. : Adaptive significance of wing dimorphism in the absence of dispersal : a comparative study of wing morphs in the waterstrider, *Gerris remigis*. *Ecological Entomology* **13**, 273—281 (1988)
- 16) Fairbairn, D. J. and T. C. Butler : Correlated traits for migration in the Gerridae (Hemiptera, Heteroptera) : a field test. *Ecological Entomology* **15**, 131—142 (1990)
- 17) Fairbairn, D. J. and D. A. Roff : Genetic correlations among traits determining migratory tendency in the sand cricket, *Gryllus firmus*. *Evolution* **44**, 1787—1795 (1990)
- 18) Falconer, D. S. : Introduction to Quantitative Genetics. 2nd ed. Longman, London and New York (1981)
- 19) Fujisaki, K. : Ecological significance of the wing polymorphism of the oriental chinch bug,

- Cavelerius saccharivorus* Okajima (Heteroptera : Lygaeidae). Res. Popul. Ecol. **27**, 125—136 (1985)
- 20) 藤崎憲治：カンシャコバネナガカメムシの生態と防除. 植物防疫 **40**, 333—338 (1986)
- 21) Fujisaki, K. : Reproductive properties of the oriental chinch bug, *Cavelerius saccharivorus* Okajima (Heteroptera : Lygaeidae), in relation to its wing polymorphism. Res. Popul. Ecol. **28**, 43—52 (1986)
- 22) Fujisaki, K. : Genetic variation of density responses in relation to wing polymorphism in the oriental chinch bug, *Cavelerius saccharivorus* Okajima (Heteroptera : Lygaeidae). Res. Popul. Ecol. **28**, 219—230 (1986)
- 23) 藤崎憲治：昆虫における翅多型現象の生態遺伝学. 「昆虫学セミナーⅢ個体群動態と害虫防除」(中筋房夫編), 8—45, 冬樹社, 東京 (1989)
- 24) Fujisaki, K. : Morphometric traits of adults of the oriental chinch bug, *Cavelerius saccharivorus* Okajima (Heteroptera : Lygaeidae), in relation to its wing polymorphism. Appl. Entomol. Zool. **24**, 20—28 (1989)
- 25) Fujisaki, K. : Wing form determination and sensitivity of stages to environmental factors in the oriental chinch bug, *Cavelerius saccharivorus* Okajima (Heteroptera : Lygaeidae). Appl. Entomol. Zool. **24**, 287—294 (1989)
- 26) 藤崎憲治：カンシャコバネナガカメムシの翅型と繁殖努力. 第34回日本応用動物昆虫学会大会 講演要旨 (1990)
- 27) Fujisaki, K. : Dispersal and life history strategy of the oriental chinch bug, *Cavelerius saccharivorus* Okajima (Heteroptera : Lygaeidae), in relation to its wing polymorphism. Proceedings of International Seminar of Migration and Dispersal of Agricultural Insects. 91—104, Tsukuba, Japan (1991)
- 28) 藤崎憲治：飛ぶ昆虫と飛ばない昆虫：翅多型性の遺伝と進化. 「生物の科学 遺伝」別冊4号「適応」, 126—137, 裳華房, 東京 (1992)
- 29) Fujisaki, K. : A male fitness advantage to wing reduction in the oriental chinch bug, *Cavelerius saccharivorus* Okajima (Heteroptera : Lygaeidae). **34**, 173—183 (1992)
- 30) Fujisaki, K. : Wing reduction in the autumn generation of the oriental chinch bug, *Cavelerius saccharivorus* Okajima (Heteroptera : Lygaeidae). Appl. Entomol. Zool. **28**, 112—115 (1993)
- 31) Fujisaki, K. : Reproduction and egg diapause of the oriental chinch bug, *Cavelerius saccharivorus* Okajima, in the subtropical winter season in relation to its wing polymorphism. Res. Popul. Ecol. **35** (in press)
- 32) 藤崎憲治・法橋信彦：カンシャコバネナガカメムシによるサトウキビ被害に関する試験報告書. pp. 45, 沖縄県植物防疫協会 (1983)
- 33) Gatehouse, A. G. : Migration in the African armyworm *Spodoptera exempta* : genetic determination of migratory capacity and a new synthesis. In Insect Flight : Dispersal and Migration (W. Danthanarayana, ed.), 128—144, Springer-Verlag, Berlin (1986)
- 34) Hamilton, W. D. and R. M. May : Dispersal in stable habitats. Nature **269**, 578—581 (1977)
- 35) Hardie, J. : Juvenile hormone mimics the photoperiodic apterization of the alate gynopare of the aphid, *Aphis fabae*. Nature **286**, 602—604 (1980)
- 36) Harrison, R. G. : Dispersal polymorphisms in insects. Ann. Rev. Ecol. Syst. **11**, 95—118 (1980)
- 37) Hegmann, J. P. and H. Dingle : Phenotypic and genetic covariance structure in milkweed bug life history traits. In Evolution and Genetics of Life Histories (H. Dingle and J. P. Hegmann, eds.), 177—184, Springer-Verlag, Berlin (1982)
- 38) Honěk, A. : Ecophysiological differences between brachypterous and macropterous morphs in *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera, Pyrrhocoridae). Acta. Ent. Bohem. **82**, 347—354 (1985)
- 39) 伊藤嘉昭・藤崎憲治・斉藤 隆：動物たちの生き残り戦略, 229p., NHK ブックス, 日本放送出版協会, 東京 (1990)
- 40) Iwanaga, K., S. Tojo and T. Nagata : Immigration of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*, exhibiting various responses to density in relation to wing morphism. Entomol. exp. appl. **38**, 101—108 (1985)
- 41) Iwanaga, K. and S. Tojo : Effects of juvenile hormone and rearing density on wing dimorphism and oocyte development in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. J. Insect Physiol. **32**, 585—590 (1986)
- 42) Iwanaga, K., F. Nakasuji and S. Tojo : Wing polymorphism in Japanese and foreign strains of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. Entomol. exp. appl. **43**, 3—10 (1987)
- 43) Iwao, S. : Studies on the phase variation and related phenomena in some lepidopterous insects. Mem. Coll. Agr., Kyoto Univ., **84**, 1—80 (1962)

- 44) 巖 俊一：バツタ・ヨトウガ類の相変異。植物防疫 21, 228—237 (1967)
- 45) Jackson, D. L. : The inheritance of long and short wings in the weevil, *Sitona hispidula*, with a discussion of wing reduction among beetles. Trans. Roy. Soc. Edinburgh 55, 665—735 (1928)
- 46) Johnson, C. G. : Migration and Dispersal of Insects by Flight. Methuen, London (1969)
- 47) 河田和雄：飛ぶ戦略と飛ばない戦略—アブラムシ翅型多型の意味。「昆虫学セミナー I 進化と生活史戦略」(中筋房夫編), 109—143, 冬樹社, 東京 (1988)
- 48) Kisimoto, R. : Effect of crowding during the larval period on the determination of the wing-form of an adult plant-hopper. Nature 178, 641—642 (1956)
- 49) 岸本良一：トビイロウンカにおける多型現象とそれが個体群増殖の過程で果たす役割。四国農業試験場報告 13, 1—106 (1965)
- 50) Klausner, E., E. R. Miller and H. Dingle : Genetics of brachyptery in a lygaeid bug island population. J. Hered. 72, 288—289 (1981)
- 51) Mishiro, K., K. Fujisaki and F. Nakasuji : Comparison of female reproductive effort and male mating success between macropterous and brachypterous forms of the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* (Homoptera : Delphacidae). Appl. Entomol. Zool. 29 (in press)
- 52) Mori, K. and F. Nakasuji : Genetic analysis of the wing-form determination of the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* (Hemiptera : Delphacidae). Res. Popul. Ecol. 32, 279—287 (1990)
- 53) Mori, K. and F. Nakasuji : Effects of day length and density on development and wing form of the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* (Hemiptera : Delphacidae). Appl. Entomol. Zool. 26, 550—561 (1991)
- 54) 諸岡 直：トビイロウンカにおける翅長変異の遺伝的制御。個体群生態学会会報 49, 12—14 (1992)
- 55) Mousseau, T. A. and D. A. Roff : Natural selection and the heritability of fitness components. Heredity 59, 181—197 (1987)
- 56) Muraji, M. and F. Nakasuji : Comparative studies on life history traits of three wing dimorphic water bugs *Microvelia* spp. Westwood (Heteroptera : Veliidae). Res. Popul. Ecol. 30, 315—327 (1988)
- 57) 中筋房夫・石井 実：蝶, 海へ環る。156p., 冬樹社, 東京 (1988)
- 58) 大城安弘：カンシャコバネナガカメムシ *Cavelerius saccharivorus* (Okajima) (半翅目, ナガカメムシ科)の個体群動態に関する研究。第2報。長翅型の出現に対する温度, 日長および密度の影響。昆虫 49, 385—389 (1981)
- 59) Palmer, J. O. : Ecological genetics of wing length, flight propensity, and early fecundity in a migratory insect. In Migration : Mechanisms and Adaptive Significance (M. A. Rankin, ed.) Contrib. Mar. Sci. (Suppl.), 27, 663—673 (1985)
- 60) Palmer, J. O. and H. Dingle : Direct and correlated responses to selection among life-history traits in milkweed bugs (*Oncopeltus fasciatus*). Evolution 40, 767—777 (1986)
- 61) Parker, W. E. and A. G. Gatehouse : The effect of larval rearing conditions on flight performance in females of the African armyworm, *Spodoptera exempta* (Walker) (Lepidoptera : Noctuidae). Bull. ent. Res. 75, 35—47 (1985)
- 62) Parker, W. E. and A. G. Gatehouse : Genetic factors controlling flight performance and migration in the African armyworm moth, *Spodoptera exempta* (Walker) (Lepidoptera : Noctuidae). Bull. ent. Res. 75, 49—63 (1985)
- 63) Rankin, M. A. and J. C. A. Burchsted : The cost of migration in insects. Annu. Rev. Entomol. 37, 533—559 (1992)
- 64) Roff, D. A. : The evolution of wing dimorphism in insects. Evolution 40, 1009—1020 (1986)
- 65) Roff, D. A. : Evolution of wing polymorphism and its impact on life cycle adaptation in insects. In The Evolution of Insect Life Cycles (F. Taylor and R. Karban, eds.), 209—221, Springer-Verlag, New York (1986)
- 66) Roff, D. A. : The genetic basis of wing dimorphism in the sand cricket, *Gryllus firmus* and its relevance to the evolution of wing dimorphisms in insects. Heredity 57, 221—231 (1987)
- 67) Roff, D. A. : Exaptation and the evolution of dealation in insects. J. evol. Biol. 2, 109—123 (1989)
- 68) Roff, D. A. : Antagonistic pleiotropy and the evolution of wing dimorphism in the sand cricket, *Gryllus firmus*. Heredity 65, 169—177 (1990)
- 69) Roff, D. A. : The evolution of flightlessness in insects. Ecological Monographs 60, 389—421 (1990)
- 70) Roff, D. A. : Life history consequences of bioenergetics and biomechanical constraints on migration. Amer. Zool. 31, 205—215 (1991)
- 71) Roff, D. A. and D. J. Fairbairn : Wing dimorphisms and the evolution of migratory polymorphisms

- among the insecta. *Amer. Zool.* **31**, 243—251 (1991)
- 72) Roff, D. A. and D. J. Fairbairn : The evolution of alternate morphologies : fitness and wing morphology in male sand crickets. *Evolution* (in press)
- 73) Rose, M. R. : Antagonistic pleiotropy, dominance and genetic variation. *Heredity* **48**, 63—78 (1982)
- 74) Scudder, G. G. E. : The postembryonic development of the indirect flight muscles in *Canocorixa befida* (Hung.) (Hemiptera : Corixidae). *Can. J. Zool.* **49**, 1387—1398 (1971)
- 75) Scudder, G. G. E. and J. Meredith : Temperature-induced development in the indirect flight muscle of adult *Cenocorixa* (Hemiptera : Corixidae). *Developmental Entomology* **29**, 330—336 (1972)
- 76) Simberloff, D. : What makes a good island colonist? *In* *Insect Life History Patterns : Habitat and Geographic Variation* (R. F. Denno and H. Dingle, eds.), 195—205, Springer, New York (1981)
- 77) Solbreck, C. : Wing and flight muscle polymorphism in a lygaeid bug, *Horvathiolus gibbicollis* : determinants and life history consequences. *Ecological Entomology* **11**, 435—444 (1986)
- 78) Solbreck, C., D. B. Anderson and J. Forare : Migration and the coordination of life cycles as exemplified by lygaeinae bugs. *In* *Insect Life Cycles : Genetics, Evolution and Co-ordination* (F. Gilbert, ed.), 197—214, Springer-Verlag, New York (1990)
- 79) Southwood, T. R. E. : Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat. *Biol. Rev.* **37**, 171—214 (1962)
- 80) Southwood, T. R. E. : Habitat, the templet for ecological strategies? *J. Anim. Ecol.* **46**, 337—365 (1977)
- 81) Tada, S., A. Yamamoto and J. Nishigaki : Flight muscle dimorphism of female adults in the yellowish elongate chafer, *Heptophylla picea* Motschulsky (Coleoptera : Scarabaeidae). *Appl. Entomol. Zool.* **26**, 515—521 (1991)
- 82) Tada, S., S. Tsutsumi, M. Hatsukade, K. Honma, K. Fujisaki and F. Nakasuji : Sexual difference in flight abilities and flight muscle dimorphism in female adults of a chafer, *Anomala schonfeldti* Ohaus (Coleoptera : Scarabaeidae). *Appl. Entomol. Zool.* **28**, 333—338 (1993)
- 83) Tada, S., K. Honma, M. Kakizaki, K. Fujisaki and F. Nakasuji : Genetic mode of flight muscle dimorphism in a scarabaeid, *Heptophylla picea* Motschulsky. *Appl. Entomol. Zool.* **29** (in press)
- 84) Tanaka, S. : De-alation, flight muscle histolysis, and oocyte development in the striped ground cricket, *Allonemobius fasciatus*. *Physiol. Ent.* **11**, 453—458 (1986)
- 85) Tanaka, S. : Allocation of resources to egg production and flight muscle development in a wing dimorphic cricket, *Modicogryllus confirmatus*. *J. Insect Physiol.* **39**, 493—498 (1993)
- 86) Tanaka, S. and H. Wolda : Seasonal wing length dimorphism in a tropical seed bug : ecological significance of the short-winged form. *Oecologia* **73**, 559—565 (1987)
- 87) Tojo, S. Variation in phase polymorphism in the common cutworm, *Spodoptera litura* (Lepidoptera : Noctuidae). *Appl. Entomol. Zool.* **26**, 571—578 (1991)
- 88) Uvarov, B. P. : A revision of the genus *Locusta* L. (*Pachytylus* Fieb.) with a new theory as to the periodicity and migration of locusts. *Bull. ent. Res.* **12**, 135—163 (1921)
- 89) Vepsäläinen, K. : Wing dimorphism and diapause in *Gerris* : determination and adaptive significance. *In* *Evolution of Insect Migration and Diapause* (H. Dingle, ed.), 218—253, Springer-Verlag, New York (1978)
- 90) Wagner, D. L. and J. K. Liebherr : Flightlessness in insects. *Tree* **7**, 216—220 (1992)
- 91) Wilson, K. and A. G. Gatehouse : Migration and genetics of pre-reproductive period in the moth, *Spodoptera exempta* (African armyworm). *Heredity* **69**, 255—262 (1992)
- 92) Yamada, S. : Dual wing form determination mechanism in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål (Homoptera : Delphacidae). *Appl. Entomol. Zool.* **26**, 590—592 (1991)
- 93) Young, E. C. : The incidence of flight polymorphism in British Corixidae and description of the morphs. *J. Zool.* **146**, 567—576 (1965)
- 94) Young, E. C. : Flight muscle polymorphism in British Corixidae : ecological observations. **34**, 353—390 (1965)
- 95) Zera, A. J. and K. C. Tiebel : Brachypterizing effect of group rearing, juvenile hormone-III and methoprene on wing length development in the wing-dimorphic cricket, *Gryllus rubens*. *J. Insect Physiol.* **34**, 489—498 (1988)
- 96) Zera, A. J. and K. C. Tiebel : Differences in juvenile hormone esterase activity between presumptive macropterous and brachypterous *Gryllus rubens* : Implications to the hormonal control of wing polymorphism. *J. Insect Physiol.* **35**, 7—18 (1989)
- 97) Zera, A. J., D. J. Innes and M. E. Saks : Genetic and environmental determinants of wing polymorphism in the waterstrider *Limnoporus canaliculatus*. *Evolution* **37**, 513—522 (1983)