

陸生昆虫の示す概潮汐リズム

佐藤 綾¹⁾

琉球大学理学部

潮間帯は約12.4時間周期の潮汐サイクルの影響を受け、満潮になると冠水し、干潮になると地面が露出する。潮間帯や河口などに生息する生物の活動が、恒常条件下で概潮汐リズムを示すことが多く報告されており、潮汐に関連した環境サイクルが同調因子として知られるが、陸生昆虫を対象とした研究例はほとんどない。本稿では、潮間帯に生息する二種の地表性昆虫(ヨドシロヘリハンミョウとマングローブスズ)が示す概潮汐リズムについての筆者らの研究を紹介する。マングローブスズはマングローブ林の林床に固有のコオロギであるが、その歩行活動は恒常条件下で明瞭な概潮汐リズムを長期間示し、活動期は野外の干潮に対応していた。一方で、自由継続リズムには概日成分もみられたことから、マングローブスズの歩行活動は、概潮汐リズムをつくりだす時計(概潮汐時計)と概日時計の二つにより支配されると考えられた。本稿の最後では、概潮汐リズムをつくりだす機構についても議論した。

1. はじめに

生物にとって、一日の活動を最適な時間帯に合わせることは生存上大変重要である。多くの海岸では、満潮と干潮が午前と午後一日二回訪れ(約12.4時間周期)、潮間帯は満潮になると冠水し、干潮になると地面が露出する。潮汐サイクルは、潮間帯や潮汐の影響を受ける河口や浅海域で活動する生物にとって重要な意味を持ち、生物は活動に適した干潮時あるいは満潮時に活動を合わせる必要がある。節足動物甲殻綱のワラジムシ目[1, 2]、ヨコエビ目[3]、クマ目[4]、エビ目[5, 6]、節足動物のカブトガニ綱[7]、昆虫綱[8]、クモ綱ダニ目[9]、軟体動物[10-12]、脊椎動物の爬虫綱[13]などの多くの分類群で、遊泳や歩行活動が、その生物を恒常条件下に置くと野外の潮汐サイクルに対応した自由継続リズム、つまり概潮汐リズムを示すことが知られる。ただ、これらの概潮汐リズムは、恒常条件下におくと数日のうちに減衰してしまう例が多い。また、概潮汐リズムは、塩分濃度の変化[14]、水圧の変化[3, 15, 16]、水の攪乱[2, 7, 17]、水温の変化[18, 19]、水没・干出[10, 18]など潮汐に関連したさまざまな環境サイクルを同調因子として、野外の潮汐サイクルに同調す

ることができる。

概潮汐リズムとその同調因子についての多くの研究は、海産甲殻類など水生生物を材料としており、呼吸を空気中の酸素に頼り生活史を陸域で完結させるような真に陸生である生物を対象とした研究例は少ない。本稿では、筆者らが研究してきた潮間帯に生息する地表性昆虫に見られる概潮汐リズムについて紹介したい。

2. 概潮汐リズムを示す地表性昆虫

昆虫は内陸域で多様化した分類群であり、波、風、強い日射などの影響を受ける海辺では、あまり多くの昆虫類は見られない。地表面を生活の場とする地表性昆虫で潮間帯に特化した種類となると、さらに数が限られてくる[20]。筆者らはこれまでに、潮間帯に生息するコウチュウ目ハンミョウ亜科とバッタ目ヤチスズ亜科の種類を対象として、これらが示す概潮汐リズムについて研究してきた。

コウチュウ目ハンミョウ亜科の成虫は地表面を走り回って餌動物を捕獲するが、幼虫は地面に縦穴を掘って入口で獲物を待ち伏せする。生息環境は、森林、草原、河原、海辺など多様であり、種によって

✉ayasatoh@sci.u-ryukyuu.ac.jp (〒903-0213 沖縄県中頭郡西原町千原一番地) Tel: 098-895-8555 Fax: 098-895-8576

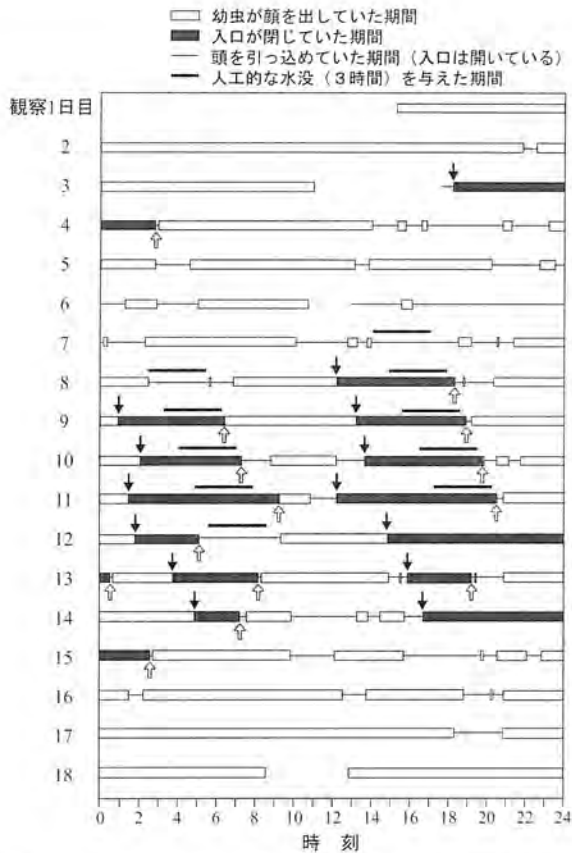


図1 ヨドシロヘリハンミョウ幼虫の巣穴の閉鎖行動と開口行動の一例 (Sato[24]を改変)
室温25℃の実験室内にて幼虫の行動をビデオ観察した。撮影のため常時27ワットの蛍光灯で飼育装置を照らしていた。黒色の矢印は巣穴を閉鎖した時刻、白色の矢印は巣穴を開いた時刻を示す。

異なる。海辺に生息する海浜性ハンミョウのうち、日本の瀬戸内海や九州沿岸に生息するヨドシロヘリハンミョウ (*Callytron inspecularis*) の幼虫は、葦などが生える泥干潟に巣穴を形成し、大潮の満潮時に冠水するのが観察される。桃下[21, 22]は、ヨドシロヘリハンミョウの幼虫が満潮の前になると巣穴の入口を土で塞ぎ、潮が引くと蓋を開けて活動を再開することを発見した。入口を閉鎖することで、冠水中でも空気が巣穴内に溜まった状態を作り出すことができるため、閉鎖行動は潮間帯への適応と考えられたが、幼虫のみを数時間水中に沈めても死ぬことはなかった[22]。その後、奄美以南の琉球列島の海岸に生息する同属近縁種のオキナワシロヘリハンミョウ (*C. yuasai okinawense*) の幼虫においても、満潮前に巣穴を閉鎖することがマングローブ林における筆者らの観察によって確認された[23]。筆者らは、この閉鎖行動は体内時計に支配されていると予想し、ヨドシロヘリハンミョウ幼虫を野外から採集して室温25℃の実験室内で巣穴の閉鎖行動のビデオ

観察を行った[24]。しかし、採集から実験開始までに数日を要したためか、閉鎖行動の概潮汐リズムは観察できなかった。そこで、排水のための処置を施した飼育ケースを定期的に水に沈めることで人工的な満潮サイクル(3時間の水没を12.4時間ごとに10回)を経験させたところ、六例中一例のみであるが三回目の人工満潮の前から連続して閉鎖行動をとるようになり、人工満潮を与えるのをやめた後も約12.5時間の間隔で五回閉鎖行動を繰り返した(図1)。他の幼虫については、実験室内で巣穴を形成せず、または満潮サイクルを与えた後に活動しなくなったため、閉鎖行動を記録できなかった。一例のみの予備的な結果ではあるが、人工満潮後に自由継続した閉鎖行動のリズムが明瞭であったため、ヨドシロヘリハンミョウ幼虫の巣穴閉鎖行動の背後には自律振動体が存在すると結論づけた。オキナワシロヘリハンミョウを対象とした室内実験は行ってはいないが、同じような体内時計を持つと予想している。ちなみに、シオマネキなど一部のカニ類にも満潮前に巣穴を閉じる行動が見られるが、少なくとも南米産のシオマネキ類の一種 *Uca uruguayensis* に見られる巣穴閉鎖行動は、内因性の概潮汐リズムを示さず、地面への海水のしみ込みを察知して閉鎖していると考えられている[25]。

バッタ目ヤチスズ亜科のマングローブスズ (*Apteronomobius asahinai*) は、亜熱帯や熱帯地域の特徴的な潮間帯であるマングローブ林の林床にのみ生息し、昼夜問わず干潮時は林床を徘徊して活発に活動し、満潮時にはマングローブの幹の上などで休息するのが観察される。筆者らは、マングローブスズが恒暗条件下において長期間にわたり明瞭な一日二回の歩行活動リズムを示すことを明らかにした(図2a)[26]。この一日二回の活動リズムは、野外の潮汐サイクルに対応しており、野外の干潮の頃に活動期が見られ、満潮の頃に休息期が見られた。一方で、恒暗条件から明暗条件に移しても明暗には同調しなかった(図3a)。これらのことから、この一日二回のリズムは概潮汐リズムであると結論付けた。さらに、マングローブスズの一部の個体では、昼間の干潮時よりも夜間の干潮時に対応する活動相において活動量が多くなっており(図2b)、明暗条件から恒暗条件に移すと明暗条件の暗期から継続する活動相において活動量が多くなっていた(図3b)。このことから、マングローブスズは基本的には夜行性であり、概日時計も保持すると結論づけられた。つまり、マングローブスズの歩行活動は、概潮汐リズムをつ

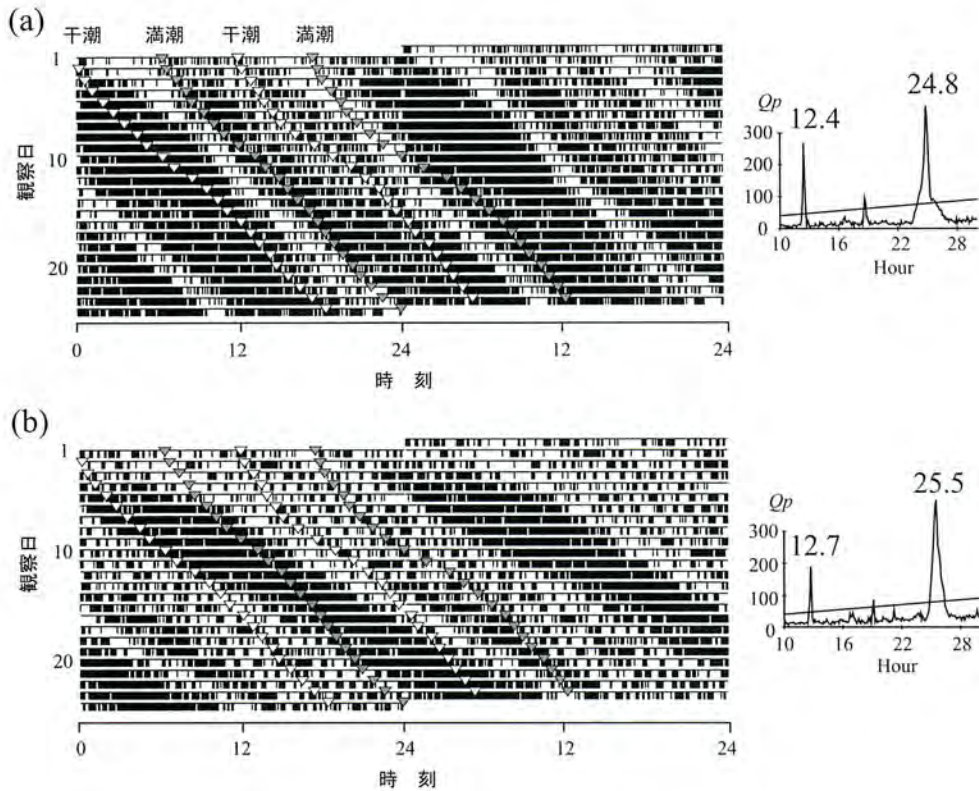


図2 恒暗条件下(25°C)におけるマングロープス雄成虫の歩行活動(24日間)(Satoh[26]を改変) 白色の三角は野外における干潮時刻を、灰色の三角は満潮時刻を示す。カイニ乗ピリオドグラムの結果も示す。

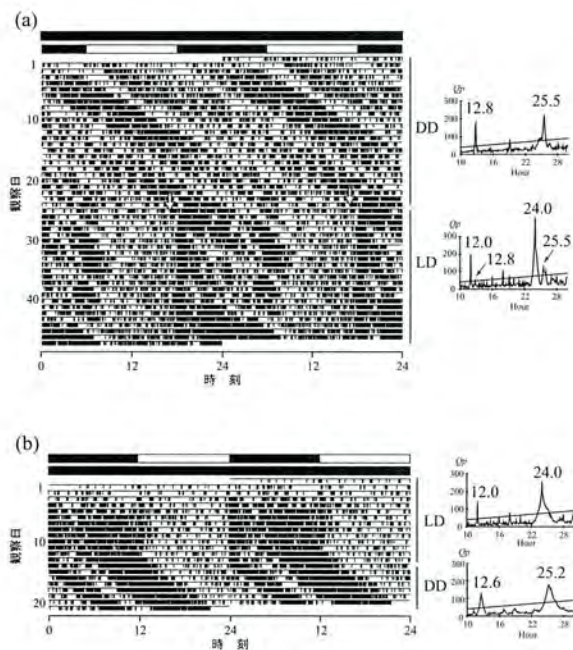


図3 恒暗条件下あるいは明暗条件下におけるマングロープス雄成虫の歩行活動(Satoh[26]を改変) (a) 恒暗条件(25日間)から明暗条件(22日間)に移した場合と、(b) 明暗条件(14日間)から恒暗条件(7日間)に移した場合を示す。温度は25°C一定とした。各条件におけるカイニ乗ピリオドグラムの結果も示す。器械調節のため恒暗条件の最後の日に約2時間照明を点灯させた[(a)の白色の矢印から約2時間]。

くりだす時計(概潮汐時計)と概日時計の二つの体内時計により支配されていると考えられた。

マングロープスの概潮汐リズムの同調因子については、現在調べているところであるが、林床に流入してきた上げ潮への接触が同調因子となり得るのではないかと考えている。ただ、同じ種が示す概潮汐リズムでも潮汐に関連したさまざまな環境因子に同調することが知られる。例えば、ヨコエビ目の *Corophium volutator* の概潮汐リズムは、水圧、塩分濃度、水温の変化や水没・干出に同調可能である[3, 18, 27]。マングロープスの同調因子についても、他の環境因子も考慮に入れて検討が必要である。

マングロープスの歩行活動が二つの独立した時計に支配されているとすれば、概潮汐リズムと概日リズムはそれぞれの同調因子にのみ反応し、独立に位相変位を示すはずである。ReidとNaylorのワタリガニの一種 *Carcinus maenas* を対象とした実験では、遊泳活動に概日リズムのみ示す個体を低塩分濃度の海水に移すことで概潮汐リズムを誘発させたところ、概日リズムのどの位相で低浸透ショックを与えても概日リズムの位相を変化させることなく概潮汐リズムを誘発できた[28]。このことから、このカニの遊泳活動は二つの独立した時計によって支配されてい

ると結論付けている。恒常条件下で活動リズムが自由継続しているマングロープスズ個体に光パルスを与えることで、概日リズムの位相のみ変位させることができるかどうかは、今後の興味深い課題の一つである。

3. 概潮汐リズムをつくりだす機構

概潮汐リズムをつくりだす機構として、約12.4時間周期の時計があるという考え方と、約24.8時間周期の時計が二つ互いに約180°の位相関係で組み合わせられて概潮汐リズムをつくりだしているという考え方がある。Klapowは、スナホリムシの仲間*Excitrolana chiltoni*を対象とした研究で、無リズムとなった集団に一日一回満潮を模した水の攪乱を与えると一日一回の活動リズムが誘発され、一日二回水の攪乱を与えると一日二回の活動リズムが誘発されたことから、この現象を説明する機構として二つの時計の存在を考えた[2]。また、シオマネキの歩行活動にみられる午前と午後の干潮に対応した二つの活動成分が、恒常条件下において異なる周期で自由継続し、二つの活動成分の融合や一方の活動成分の消失などが観察されたことから、Palmerは二つの活動成分の背後には約24.8時間周期の異なる自律振動体が存在すると考えた[29, 30]。一方で、ヨコエビ目の*Corophium volutator*の遊泳活動にみられる概潮汐リズムに、8時間周期や24時間周期の同調因子（水没・干出）を与えても約12時間周期の自由継続リズムを示したことから、*C. volutator*では約12.4時間周期の自律振動体がリズムを刻んでいると考えられた[31]。

マングロープスズについては、少なくともこれまでに得られた結果からは、恒常条件下における二つの活動成分の融合などは観察されておらず、約12.4時間周期の自律振動体が存在するのではないかと予想している。一方で、野外において観察されたヨドシロヘリハンミョウ幼虫の巣穴閉鎖行動については、閉鎖行動の時間間隔は平均すると約12.4時間であったが、時系列でみると閉鎖時刻の間隔は長短を繰り返していた[24]。この現象は、約24.8時間周期の二つの時計が180°から少しずれた位相関係で組み合わせられリズムを刻んでいると考えたと説明がつく。同じ昆虫でも概潮汐リズムを刻む機構には多様性があるのかもしれない。

概潮汐リズムをつくりだす機構が概日時計とは独立した時計（概潮汐時計）として存在していると考えられる必要は必ずしもない。約24.8時間周期は概日時

計の周期としても不自然ではなく、約12.4時間周期の時計があるとする場合でも、ゴキブリ[32]などで想定されている双峰性の概日時計が潮汐に対応していると考えられることもできる。マングロープスズや上述のワタリガニの一種*Carcinus maenas*では、概日時計とは独立した概潮汐時計が存在すると考えられているが、概日時計そのものが概潮汐リズムを作り出していることを示唆する研究例もある[33]。

マングロープスズは明瞭な概潮汐リズムを示し、活動記録や飼育などが比較的容易である。昆虫における体内時計の機構は、これまではショウジョウバエやゴキブリなどをモデル生物として概日時計について研究されてきたが、今後はマングロープスズをモデル生物とすることで、生理や分子機構も含めた概潮汐時計の研究が進むことが期待される。概潮汐時計の解明の鍵は、やはり概日時計との類似性にあるのではないだろうか。マングロープスズの祖先種は概日時計のみ保持していたと推測されるため、概潮汐時計が概日時計とは無関係の機構から進化したとは考えにくい。遺伝子重複などで概日時計をもともと複数持っていた場合、その一部から概潮汐時計が進化するかもしれない。概潮汐リズムに関わる時計遺伝子を明らかにできれば、概日時計遺伝子との同源性や相違性を検討することで、概潮汐時計の進化も推測できるに違いない。

謝辞

ヨドシロヘリハンミョウの研究は桃下大氏と堀道雄博士（京都大学）との共同研究であり、オキナワシロヘリハンミョウは早石周平博士との共同研究である。また、マングロープスズの研究は吉岡英二博士（神戸山手大学）と沼田英治博士（大阪市立大学）との共同研究である。この場をかりて共同研究者の方々にお礼申し上げたい。

引用文献

- 1) Enright JT: J Comp Physiol 77:41-162(1972)
- 2) Klapow LA: J Comp Physiol 79:233-258(1972)
- 3) Morgan E: J Anim Ecol 34:731-746(1965)
- 4) Akiyama T: Mar Biol 123: 251-255(1995)
- 5) Bennett M F, Shriner J, Brown RA: Biol Bull 112:267-275(1957)
- 6) Barnwell FH: Biol Bull 130: 1-17(1966)
- 7) Ehlinger GS, Tankersley RA: J Exp Mar Biol Ecol 337:205-214(2006)
- 8) Foster WA, Moreton RB: Oecologia 50:265-270

- (1981)
- 9) Ernst H: *Acarologia* 36:315-324(1995)
- 10) Gray DR, Hodgson AN: *Anim Behav* 57:387-391 (1999)
- 11) Kim WS, Huh HT, Lee J-H, Rumohr H, Koh CH: *Mar Biol* 134:107-112(1999)
- 12) Petpiroon S, Morgan E: *Mar Behav Physiol* 9 :171-192(1983)
- 13) Wikelski M, Hau M: *J Biol Rhythms* 10:335-350 (1995)
- 14) Taylor AC, Naylor E: *J Mar Biol Assoc U.K.* 57:273-277(1977)
- 15) Akiyama T: *Zool Sci* 21:29-38(2004)
- 16) Northcott SJ, Gibson RN, Morgan E: *J Mar Biol Assoc U.K.* 148:47-57(1991)
- 17) Enright JT: *Science* 147:864-867(1965)
- 18) Holmström WF, Morgan E: *J Mar Biol Assoc U.K.* 63:861-870(1983)
- 19) Naylor E: *J Exp Biol* 40:669-679(1963)
- 20) 新井志保, 吉富博之, 丸山宗利: *昆虫と自然* 39 (12) :21-24(2004)
- 21) 桃下大: *昆虫と自然* 34(3):35-38(1999)
- 22) 桃下大: *昆虫と自然* 34(4):37-41(1999)
- 23) Satoh A, Hayaishi S: *Entomol Sci* 10: 231-235 (2007)
- 24) Satoh A, Momoshita H, Hori M: *Biol Rhythm Res* 37:147-155(2006)
- 25) De La Iglesia HO, Rodriguez EM, Dezi RE: *Physiol Behav* 55:913-919(1994)
- 26) Satoh A, Yoshioka E, Numata H: *Biol Lett* 4 :233-236(2008)
- 27) Harris GJ, Morgan E: *Mar Behav Physiol* 10:199-217(1984)
- 28) Reid DG, Naylor E: *Mar Ecol Prog Ser* 52: 1 - 6 (1989)
- 29) Palmer JD: *Bioscience* 40:352-358(1990)
- 30) Palmer JD: *Chronobiol Int* 12:299-310(1995)
- 31) Harris GJ, Morgan E: *J Exp Mar Biol Ecol* 80:235-245(1984)
- 32) Wiedenmann G: *J Comp Physiol* 137:249-254 (1980)
- 33) Akiyama T: *Zool Sci* 14:901-906(1997)