

# コオロギの生活史と温暖化

沼田 英治<sup>1</sup>✉, 松田 直樹<sup>2</sup>

1 京都大学, 2 基礎生物学研究所

1970年代に正木進三は、日本の温暖な地域では年間二世代、寒冷な地域では年間一世代の生活史をもつコオロギ2種、マダラスズとシバズズの緯度ともなう体サイズの変異を報告した。横軸に緯度、縦軸に体サイズを取ると、いずれの種でも分布の北限から南に向かって体サイズを示す線は上がっていき、途中でいったん下がり、さらに南に行くとまた少し上がるというジグザグラインが得られた。40~50年が経過し、その間に温暖化が進んだ中で、このジグザグラインがどうなったのかを検討した。その結果、シバズズではジグザグラインは約2度北上しており、それは年間一世代と二世代の生活史の境界が北上したことを意味している。他方、マダラスズでは、ジグザグラインは約50年前とほぼ同じ形をしていた。すなわち、マダラスズはそれぞれの地域で堅固に元の生活史を維持していると考えられる。この近縁な2種間で大きな違いは、幼虫の成長期間を調節する光周性の違いによって生じた可能性がある。温暖化の影響は単純ではなく、さらなる研究が期待される。

## 1. ベルクマンの法則と逆ベルクマンの法則

内温動物では一般に、種内でも近縁な種間でも、寒冷な地域に生息するものの方が温暖な地域に生息するものよりも体サイズが大きい傾向があることが知られている(図1A)。これは、1847年にChristian Bergmannが近縁な異種間で報告した現象で、ベルクマンの法則(規則)として広く知られている。大きいほど体重に対する体表面積の割合が小さく、寒冷地での内温動物の体温維持に関する適応と考えられている。

しかし、昆虫を含む外温動物では、この法則はあてはまらないのが一般的である。1949年にOrlando Parkは、年間一世代の北アメリカのゴミムシ *Dicaelus purpuratus* において、緯度が高い寒冷な地域ほど成虫の体サイズが小さいことを報告し、この関係を逆ベルクマンの法則と呼んだ(図1B)<sup>1</sup>。そして、その理由として、生理学的な適応の観点から説明された内温動物の場合とは異なり、温暖な地域ほど外温動物の昆虫が成長できる期間が長いことをあげた。生態学的な適応という観点では納得できるが、地域的に遺伝的に違いがなく、温度や光周期(日長)に応じて成長を調節する特別なしくみをもたないならば、温暖な地域ほど早く成長を終えることになる。また、外温動物は低温ほど大きく育つという「温度-サイズ則」<sup>2</sup>が提唱されているので、これが成り立つなら、むしろ温

暖な地域で体サイズは小さくなるはずである。したがって、逆ベルクマンの法則を成立させる生理機構の解明が期待された。

1967年に正木進三はやはり年間一世代の日本のエンマコオロギ *Teleogryllus emma* でも、成虫の体サイズは緯度が高いほど小さい、すなわち逆ベルクマンの法則に従うことを報告した<sup>3</sup>。これに加えて正木は、日本各地で採集したエンマコオロギを実験室の一定条件で飼育し、同じ温度でも低緯度地域のは幼虫期間が長く、大きく成長することを示した。さらに、低緯度地域のは長日で著しく幼虫期間が長くなる光周性をもつことから、低緯度地域のコオロギは成長可能な長い期間をゆっくりと成長して大きな成虫になることを示した。すなわち、成長に対する環境温度の直接的影響だけで成虫の体サイズが異なっているのではなく、それぞれの地域に適した成長様式を遺伝的に備えていることを示した。さらに、正木は、逆ベルクマンの法則は、*D. purpuratus* やエンマコオロギのような年間一世代の生活史をもち、春から秋までの長い期間にわたって利用可能な餌が存在する種にみられるもので、年間複数世代もつ種、夏の暑い時期を休眠して過ごす種、決まった時期にしか幼虫の餌が利用できない種には適用できないだろうと指摘した。筆者らは、年間一世代で春から秋まで餌が存在する種であっても、逆ベルクマンの法則に従わないものがあ

✉ numata.hideharu.8r@kyoto-u.jp

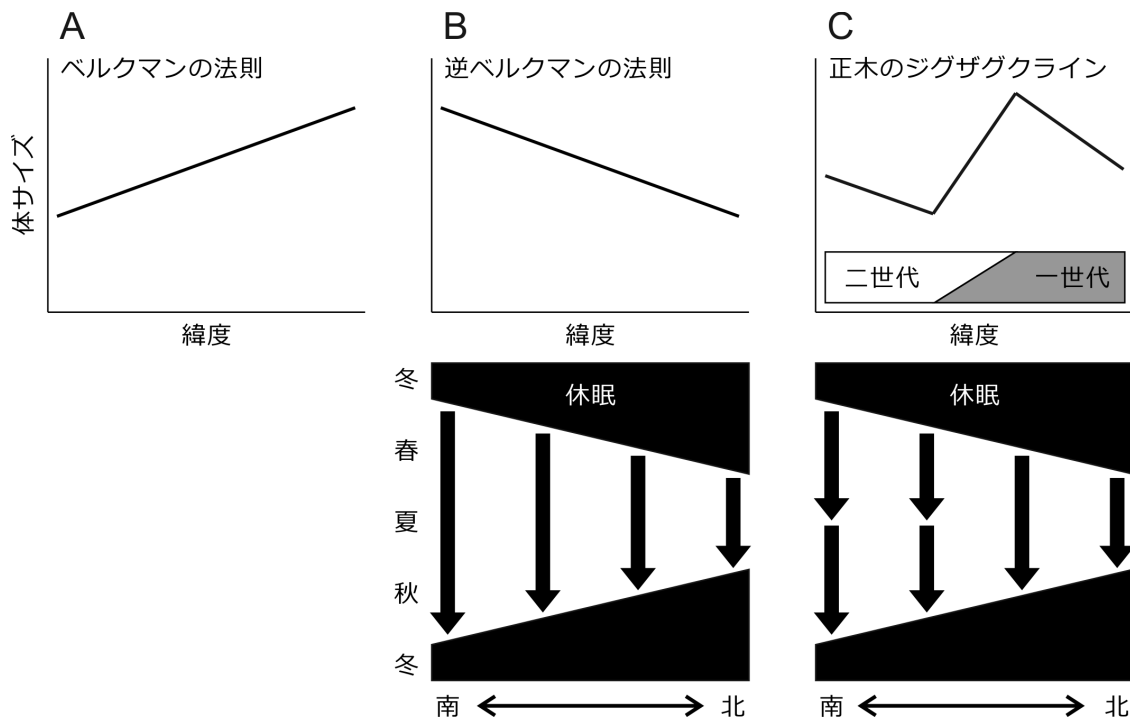


図1 動物に見られるさまざまな体サイズと緯度の関係。

- (A) ベルクマンの法則は多くの内温動物に見られるが、外温動物にはあてはまらないのが一般的である。  
 (B) 逆ベルクマンの法則が年間一世代の昆虫で見られるのは、幼虫の成長に使える温かい季節の長さが低緯度ほど長く、長い期間をかけて大きな成虫になるためである。  
 (C) 正木のジグザグラインが緯度によって年間世代数が異なる昆虫で見られるのは、年間世代数が増える緯度において世代あたりの成長に使える期間が急激に短くなるためである。黒塗りの台形は温度が低く成長に使用できない季節、下向きの矢印は一世代の期間を表す。

ってもおかしくないと考え。なぜなら、以上はすべて「成虫の体サイズが大きくなると、産卵数が増えるなどそれにみあうだけ適応度が上がる」という前提であるので、一定の体サイズが重要で、それより大きくなっても適応度が上がらない場合には、別の戦略をとるはずだと考える。

ここで示したベルクマンの法則や逆ベルクマンの法則のもととなる「生物の分布域内に設定した線に沿ってみられる表現型や遺伝子の頻度の変化」をクラインと呼ぶ。

## 2. 正木のジグザグライン

年間世代数が緯度によって異なる種では逆ベルクマンの法則にあてはまらないと予測した正木は、南西日本の温暖な地域では年間二世代、北東日本の寒冷な地域では年間一世代の生活史をもつコオロギ2種、マダラスズ *Dianemobius nigrofasciatus* (当時の学名は *Pteronemobius fascipes*) とシバズ *Polionemobius mikado* (当時の学名は *Pteronemobius taprobanensis*) の成虫を野外で採集して体サイズを調べた<sup>4, 5</sup>。大阪で育った筆者の一人沼田が子どものころ親し

んだコオロギは、エンマコオロギやツヅレサセコオロギなど大きくて年間一世代のものであった。これらはいずれも卵が必ず休眠に入って越冬し、春に孵化した幼虫は秋までかけて成長し、秋の夜には美しい鳴き声を聞かせてくれる。それに対してマダラスズとシバズは小さく、大阪では成虫は年に二回見られる。大阪のマダラスズは、長日で育つと非休眠卵を、短日で育つと休眠卵を産むという光周性を示し、野外では7月頃と9月頃に成虫が見られ、それぞれ非休眠卵、休眠卵を産む<sup>6</sup>。シバズも同様の光周性、生活史を示す。初夏にコオロギが鳴くのは意外であるが、いずれもジーという地味な鳴き声なので、それを楽しむ人はほとんどいない。正木は二世地域域では秋の成虫を採集した。

正木はすでに1967年の論文で、年間世代数が緯度によって異なる種では、緯度に対して体サイズはジグザグになると予想していたが(図1C)<sup>3</sup>、予想通りのグラフが得られた(図2A、図3Aの白丸と破線)<sup>7, 8</sup>。なお、体サイズはメスのほうが大きかったが、地理的なパターンは同じであったので図にはオスの結果のみを示す。いずれの種でも分布の北限から南に向かっ

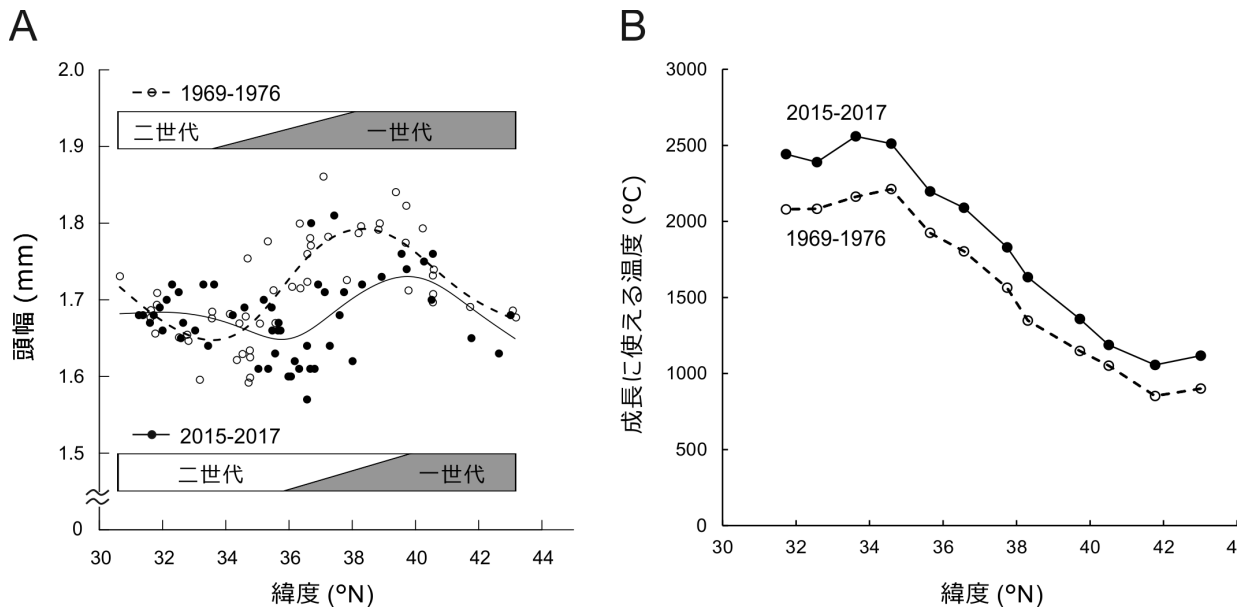


図2 1970年代と2010年代のシバズオスの頭幅(A)と成長に使える温度(B)<sup>15</sup>。  
 (A) 頭幅と緯度の関係。一つの丸が一つの採集地点における頭幅の平均値を表す。1970年代の頭幅の平均値は Masaki (1978)に基づく5。それぞれの年代についてスプライン曲線をあてはめ、この曲線の凸の点を年間一世代のみの生活史の南限、凹の点を年間二世代のみの生活史の北限とした。  
 (B) 採集地点の中から選んだ12地点における、一年間のうち成長に使える温度の総和の平均値。毎日の気温データは気象庁による記録に基づく。

て体サイズを示す線は上がっていき、途中でいったん下がり、さらに南に行くとまた少し上がる。これは以下のように説明された。すべての個体が年間一世代の生活史を示す範囲で、北から南に向かって体サイズが大きくなるのは、エンマコオロギの場合と同じで同一世代の中でより長い期間成長可能だからと考えることができる。次に下がるのは、この地域では年間一世代と年間二世代両方のものが混在しており、南に向かって年間二世代のもの比率が徐々に上がっていくためと考えることができる。同じ温度であれば二世代繰り返したもののほうが世代あたりの成長に使える期間が短いため、体サイズは小さくなるはずである。さらに南に行くと再び体サイズが大きくなるのは、すべてが年間二世代の生活史を示す範囲では、すべてが年間一世代の生活史を示す範囲と同様に、南に行くほどより長い期間成長が可能だからと考えられる。そして、その背景には、卵休眠の誘導に関する光周性と幼虫の成長期間に対する光周性が地域集団によって異なることが存在している<sup>4,7-9</sup>。正木がこれら2種のコオロギの体サイズにおいて示したジグザグラインは、その後他の昆虫でも見つかり広く知られていくことになる<sup>10,11</sup>。

なお、正木のマダラスズとシバズズの論文で亜熱帯地域に位置するものは、現在ではそれぞれミナミマダ

ラスズ *Dianemobius fascipes*、ネッタイシバズズ *Polionemobius taprobanensis* と別種にされており、典型的な卵休眠はもたず生活史も異なるので、本稿では図および議論の対象から除外した。

### 3. 温暖化の影響

近年、温暖化の問題は社会的に大きな注目を集めている。温暖化には、化石燃料の消費にともなう温室効果ガス排出の増加による地球規模の温暖化と、都市環境における人為的変化、とりわけ土地被覆の改変によるヒートアイランドがあげられる。筆者の一人沼田は以前に大阪のクマゼミの研究を通して、ヒートアイランドが昆虫に大きな影響を与えていることを知った<sup>12,13</sup>。日本では、地球規模の温暖化とヒートアイランドの両方の影響があるが、正木がジグザグラインを発表して以後温暖化は著しく進んでいる。生活史の背景にはそれぞれの地域の気候があるので、温暖化はこれらのコオロギのジグザグラインにどのような影響を与えたのだろうか。この疑問をもったのが、これから紹介する研究の発端である。正木は一人で全国各地を訪れ、マダラスズでは1965年から1970年、シバズズでは1969年から1976年にわたって成虫を採集した。筆者らはジグザグラインに対する温暖化の影響に興味を抱いていた全国各地の仲間たち(藤田論、

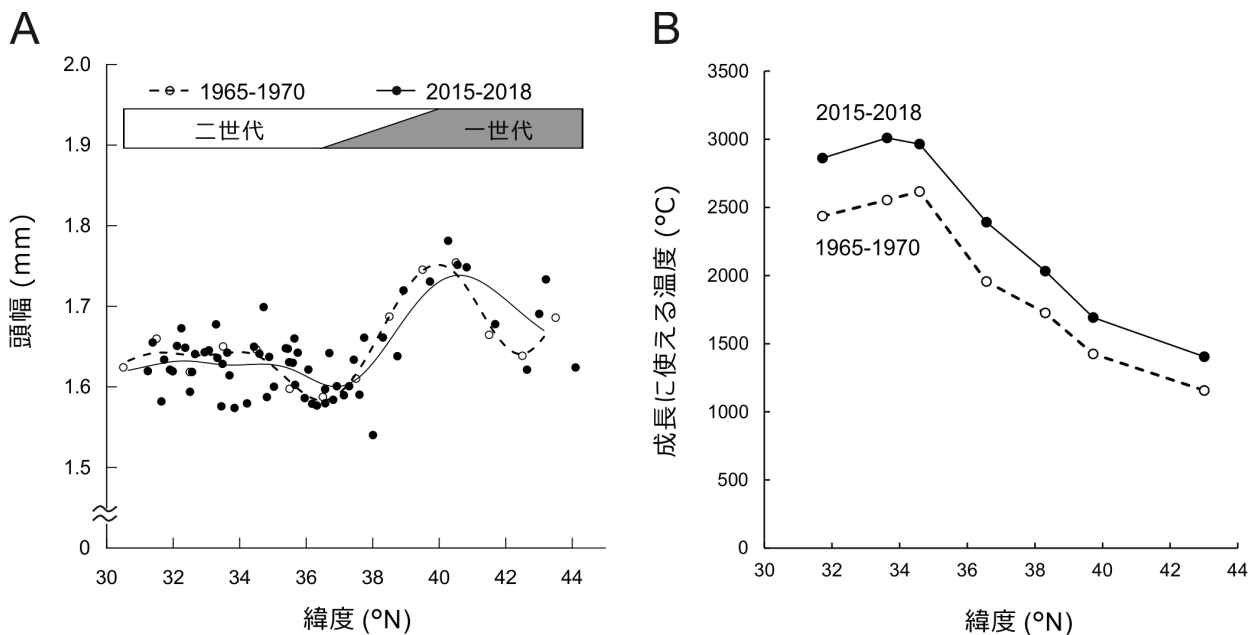


図3 1960年代と2010年代のマダラスズのオスの頭幅(A)と成長に使える温度(B)<sup>16</sup>。

(A) 頭幅と緯度の関係。2010年代については一つの黒丸が一つの採集地点における頭幅の平均値を表す。1960年代については一つの白丸が北緯1度の幅に含まれるすべての採集地点における頭幅の平均値を表し、この値はMasaki(1972)に基づく<sup>4</sup>。それぞれの年代についてスプライン曲線をあてはめ、この曲線の凸の点を年間一世代のみの生活史の南限、凹の点を年間二世代のみの生活史の北限とした。

(B) 採集地点の中から選んだ7地点における、一年間のうち成長に使える温度の総和の平均値。日毎の気温データは気象庁による記録に基づく。

田中一裕、渡康彦、新谷喜紀、後藤慎介、西村知良、泉洋平)と共同で行うことで、シバズでは2015年から2017年の3年間、マダラスズでは2018年までの4年間という比較的短期間に成虫を採集することができた。ここまでコオロギの体サイズと書いてきたが、具体的に測定するのは頭部の幅である。なぜなら、腹部の大きさは摂食や卵巣発達の程度で変化するので、体長は体サイズの指標にならないが、頭幅は成虫となったら変化しないからである。そして、別の人が測定することによる影響をなくすため、頭幅の測定は松田がすべて行った。

#### 4. ジグザグクラインの変化

研究を始める前の筆者らの予想の中で一番有力と考えられたのは、温度条件が許せば世代数が多いほうに進化するという原則<sup>14</sup>から推定して、年間一世代の地域と年間二世代の地域の境界が北上しているのではないかと、すなわちジグザグクラインは高い緯度側にシフトするのではないかとこのものであった。

筆者らは、北は北海道岩見沢市(北緯43.2度)から南は鹿児島県指宿市(北緯31.2度)までの57地点で採集したシバズズの頭幅を、40数年前の正木のものと比較した。その結果、当初の予想通りジグザグク

ラインはより北にシフトしていた(図2Aの黒丸と実線)<sup>15</sup>。具体的には、1970年代の正木による結果ではジグザグの凸、すなわち年間一世代のみの生活史をとる南限は北緯38度、ジグザグの凹、すなわち年間二世代のみの生活史をとる北限は北緯33.5度であったのに対し、2010年代の筆者らの結果では、それぞれ北緯40度と35.5度と、2度北側にシフトしていた。シバズズの幼虫の成長が可能な下限温度から推定した、成長に使える有効積算温度もこの間の温暖化にもなって増加しており、緯度でいうと約2度に相当するので(図2B)、ジグザグクラインのシフトの大きさとだいたい一致する。すなわち、シバズズでは40年間に年間一世代の地域と年間二世代の地域の境界が2度北上したと結論され、その原因は温暖化の可能性が高いと考えられた。温度は直接成長に影響するものであるし、光周性の臨界日長に影響する場合もある。しかし、ジグザグクラインのシフトは遺伝的に変化せずに見られたとは考えにくい。おそらく、少し体サイズが小さくとも世代数が多いものが遺伝子を多く残すという淘汰圧によって、40年間という比較的短い期間に進化したものと考えられる。

次に筆者らは、北は北海道佐呂間町(北緯44.1度)から南は鹿児島県指宿市(北緯31.2度)までの62地

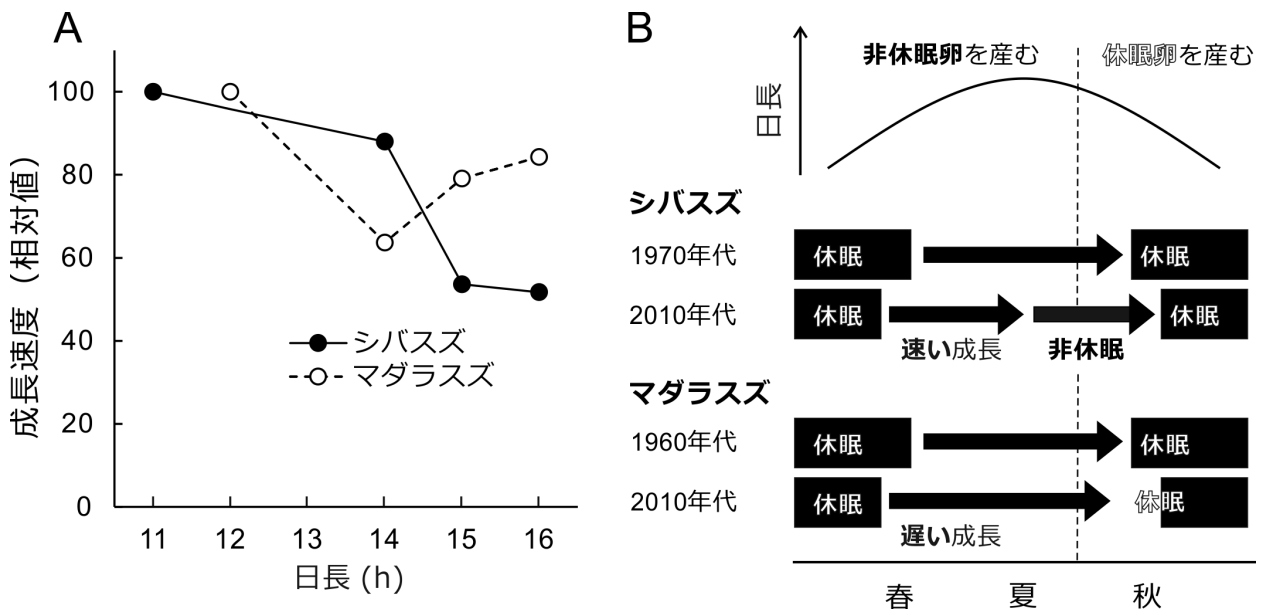


図4 シバズとマダラスズの間でジグザグラインの変化が異なる原因の仮説。

(A) さまざまな日長におけるこれら2種の幼虫の相対的な成長速度。シバズでは11時間日長、マダラスズでは12時間日長における成長速度を基準(相対値100)とした。シバズは北緯34-35度、マダラスズは北緯37-38度の地域集団のものを図示しており、ともに年間一世代と年間二世代の生活史が混在していた地域である(Masaki 1972およびMasaki 1979を改編)<sup>4, 8</sup>。

(B) これら2種における年間世代数の変化の模式図。孵化が早まることで幼虫は14時間程度の日長をより長く経験することになり、シバズの成長を早める一方でマダラスズの成長を遅らせる。黒塗りの四角形は温度が低く成長に使えない季節、矢印は幼虫の成長期間を表す。

点で採集したマダラスズの頭幅を、約50年前の正木のものと比較した。当初、マダラスズはシバズと似たような生活史をもつので、同じような結果になると予想していた。ところがこの予想に反して、得られたジグザグラインは正木のものと同じで一致していた(図3Aの黒丸と実線)<sup>16</sup>。具体的には、1960年代の正木の結果でも、2010年代の筆者らの結果でもジグザグの凸は北緯40度、ジグザグの凹は北緯36.5度であった。シバズとは採集した年にわずかな違いがあったものの、成長に使える有効積算温度は同様に増加していた(図3B)。成長に使える有効積算温度が増加したが世代数が変わらない場合、暖かさを有効活用すれば体サイズが大きくなる、すなわちジグザグラインの緯度に対する位置は変わらないものの上にシフトする可能性も考えられたが、マダラスズでは上下いずれにもシフトしていなかった。すなわち、マダラスズの場合50年経過して、その間に温暖化が起こっても、同じ生活史、同じ体サイズを維持してきたことになる。

筆者らは、この2種の間で、著しく結果が違ったことに戸惑った。どうしてこのような違いがみられたのだろうか。既に正木によって、この2種の幼虫の成長期間は光周期によって調節されており、しかもその反

応は緯度によって異なることが報告されていた<sup>4, 8</sup>。すなわち、いずれの種においても、高緯度で年間一世代地域の集団では長日において幼虫期間が長い。この長日による幼虫期間の延長が分布の北限から南へ下るほど大きくなることは、年間一世代の場合に、春から夏の早い時期に幼虫が成長する場合に体サイズを大きくするしくみと考えられた。シバズでは年間一世代と二世代の生活史の混在する地域の南限にあたる北緯35度で、長日による幼虫期間の延長がもっとも大きかった<sup>8</sup>。ところが、マダラスズでは、長日による幼虫期間の延長は年間一世代のみの生活史を示す地域に限られ、年間一世代と二世代の生活史の混在する北緯38度以南の集団では長日と短日の中間である14時間日長でもっとも幼虫期間が長かった。マダラスズにおいて、このように幼虫期間の長くなる日長が緯度によって異なるのは、幼虫の成長する時期が年間一世代の生活史では15時間日長、年間二世代の生活史では14時間日長の時期にあたることから、それぞれの日長のもとでの幼虫期間を延長して体サイズを大きくするしくみと考えられた<sup>4</sup>。

この正木の指摘を参考にして、筆者らは、シバズとマダラスズの幼虫期間を調節する光周性の違いが、温暖化に対して異なる応答をもたらした可能性を考

えている<sup>16</sup>。年間一世代と年間二世代の混在している地域の生活史を考えてみよう。このような地域では、シバズは、14 時間日長のもとではそれより長い日長に比べて成長が速い（図 4 A の黒丸と実線）<sup>8,9</sup>。温暖化により越冬卵の孵化が 1970 年代より早くなったはずの 2010 年代では、この光周性は越冬卵から育った成虫の羽化をより一層早めたと考えられる。なぜならば、孵化が早まることで越冬卵から孵化した幼虫は成長速度の大きい 14 時間程度の日長により長くさらされるためである。こうして早く羽化した越冬世代は非休眠卵を産み、年間二世代のものが増えたと考えた。しかし、マダラスズでは、年間一世代と年間二世代の混在している地域の集団は、14 時間の日長のもとではそれより長い日長に比べて成長が遅い（図 4 A の白丸と破線）<sup>4,9</sup>。そのため、温暖化により越冬卵の孵化が早まっても羽化の早期化はシバズほど大きくないと考えられる。これにより越冬世代において非休眠卵を産むものが増えることがなく、年間一世代の生活史が維持されていると考えた。ただし、これらの仮説は、これら 2 種の幼虫の成長速度を調節する光周性が、40 年以上前から現在まで変わらず維持されていることを前提としている。たとえば、アメリカシロヒトリは、西日本に侵入後およそ 40 年の間に、生活史が年間二世代から三世代に変わったが、その間に休眠誘導の臨界日長が短縮しただけではなく幼虫の成長も速くなった<sup>17</sup>。シバズとマダラスズの違いを説明する上記の仮説を裏付けるには、シバズとマダラスズの幼虫発育に関する光周性に変化がなかったことを検証する必要がある。

## 5. おわりに

温暖化の問題を議論する難しさの一つは、時間経過にともなって起こったさまざまな現象のうち、何が本当に温暖化によるものかを確実に知ることが困難なことである。近年の温暖化が起こったのと同じ期間に、昆虫の地理的分布が変化し、とくにそれまでいなかったものが分布拡大したという報告は多いが、それが温暖化によるものである証拠は乏しい。このように、自然界で時間をかけて起こった現象の因果関係を決めることは容易ではない。今回の研究でも、その点は明らかではない。しかし、以前からその地域に分布している昆虫が年間世代数を変化させたというシバズの結果は、先に正木の研究があったからこそ得られたものとはいえ、貴重な情報を提供したと考えている。一方で、予想とは異なる結果であったマダラスズの結果から何が見えてくるのかは今後の研究に期待した

い。

筆者の一人沼田が研究を始めた当時、毎年の学会で正木進三さんにお会いして自分の研究を報告し、それに対して意見を言っていたのが楽しみでもあり、またきびしいご指摘が怖くもあった。今回の研究を始めたことをご連絡したところ、「何とかもう少し生き延びて、成果を見たい」といううれしい返事をいただいた。残念ながら 2017 年 1 月 28 日に亡くなり、成果をご報告することができなかったことはとても残念である。この統一的な理解が困難な結果に対して正木さんならどう言われるだろうか。

## 参考文献

1. Park, O. Application of the converse Bergmann principle to the carabid beetle, *Dicaelus purpuratus*. *Physiol. Zool.* **22**, 350-372 (1949).
2. Atkinson, D. Temperature and organism size—a biological law for ectotherms? *Adv. Ecol. Res.* **25**, 1-58 (1994).
3. Masaki, S. Geographic variation and climatic adaptation in a field cricket (Orthoptera: Gryllidae). *Evolution* **21**, 725-741 (1967).
4. Masaki, S. Climatic adaptation and photoperiodic response in the band-legged ground cricket. *Evolution* **26**, 587-600 (1972).
5. Masaki, S. Climatic adaptation and species status in the lawn ground cricket. II. Body size. *Oecologia* **35**, 343-356 (1978).
6. Shiga, S. & Numata, H. Seasonal changes in the incidence of embryonic diapause in the band-legged ground cricket, *Dianemobius nigrofasciatus*. *Zool. Sci.* **14**, 1017-1020 (1997).
7. Kidokoro, T. & Masaki, S. Photoperiodic response in relation to variable voltinism in the ground cricket, *Pteronemobius fascipes* Walker (Orthoptera: Gryllidae). *Jpn. J. Ecol.* **28**, 291-298 (1978).
8. Masaki, S. Climatic adaptation and species status in the lawn ground cricket. I. Photoperiodic response. *Kontyû* **47**, 48-65 (1979).
9. Masaki, S. Seasonal and latitudinal adaptations in the life cycles of crickets. In: *Evolution of insect life migration and*

- diapause (ed Dingle, H.), 72-100 (Springer-Verlag, 1978)
10. Roff, D. Optimizing development time in a seasonal environment: The 'ups and downs' of clinal variation. *Oecologia* **45**, 202-208 (1980).
  11. Scott, S.M. & Dingle, H. Developmental programmes and adaptive syndromes in insect life-cycles. In: *Insect life cycles: genetics, evolution and co-ordination* (ed Gilbert F.), 69-85 (Springer-Verlag, 1990).
  12. Moriyama, M. & Numata, H. A cicada ensured its fitness during climate warming by synchronizing its hatching time with the rainy season. *Zool. Sci.* **28**, 875-881 (2011).
  13. Moriyama, M. & Numata, H. Urban soil compaction reduces cicada diversity. *Zool. Lett.* **1**, 19 (2015).
  14. Sota, T. Univoltine and bivoltine life cycles in insects: a model with density-dependent selection. *Res. Popul. Ecol.* **30**, 135-144 (1988).
  15. Matsuda, N. *et al.* Northward expansion of the bivoltine life cycle of the cricket over the last four decades. *Global Change Biol.* **24**, 5622-5628 (2018).
  16. Matsuda, N. *et al.* Robustness of latitudinal life-cycle variations against climate warming over the last five decades in a cricket. *Appl. Entomol. Zool.* **54**, 349-357 (2019).
  17. Gomi, T. Geographic variation in photoperiodic response in an introduced insect, *Hyphantria cunea* Drury (Lepidoptera: Arctiidae) in Japan. *Appl. Entomol. Zool.* **26**, 357-363 (1991).

