

ヤマトフキバッタ群 (バッタ目バッタ科) の地理的変異と分類

— 故・加納康嗣氏を偲んで —

川上 靖

〒680-0011 鳥取市東町 2-124 鳥取県立博物館

E-mail: kawakamiy@pref.tottori.lg.jp

Yasushi KAWAKAMI (Tottori Prefectural Museum, Higashi-machi 2-124, Tottori, 680-0011 Japan): **Geographic variation of the brachypterous grasshopper *Parapodisma setouchiensis* group (Orthoptera: Acridiae), and a reminiscence of the late Mr. Yasutsugu Kanô**

■はじめに

日本直翅類学会は2019年度をもって解散となった。時を同じくして、2020年1月22日に、会長であり創設メンバーであった加納康嗣氏が逝去された。私は翅の退化したバッタであるフキバッタの分類と進化を専門にしているが、加納氏には研究のスタート時から有益な助言やご指導をいただいていた。ここに、これまでの研究成果の概要をまとめて、加納康嗣氏へ哀悼の誠を捧げたい。

■フキバッタならびに加納康嗣氏との出会い

私とフキバッタとの出会いは1994年、大学院の修士論文のテーマを、指導教官の鶴崎展巨教授（当時、鳥取大学大学院教育学研究科）に勧められて、ヤマトフキバッタ群（当時はセトウチフキバッタ種群）*Parapodisma setouchiensis* groupの地理的変異にすると決めたときである。この頃は、このグループの分類の整理が進められている最中であり、1992年に『検索入門セミ・バッタ』が出版されていた（宮武・加納 1992）。私は加納氏に手紙を出し助言を仰いだ。加納氏はこの本の中の未記載種（ヒョウノセンフキバッタやヤマトフキバッタなど）の新種記載を、富永修氏とともに準備されているときだったようで、加納氏からは詳しいコメントとともに投稿前の記載論文の準備原稿が送られてきた。「しっかり研究しなさい」と応援いただいているように感じられ、決意を新たにすることをよく覚えている。

なお、フキバッタの研究を進めていく上で、加納康嗣氏のほか、富永修氏、市川顕彦氏、伊藤元氏にも有益なご助言等をいただいた。この場を借りて感謝申し上げる。

■ヤマトフキバッタ群の分類の変遷

1996年にはヤマトフキバッタ群（セトウチフキバッタ種群）の未記載種の新種記載論文が発表された（Tominaga, Storozhenko and Kanô 1996）。これにより、この種群は4種1亜種となった（図1）。これらの種の識別形質はおもに♂の尾端部にある尾肢（尾角）*cercus*と三角型模様（背縁突起）である。（なお、後者の形質は黒い色素による模様であり、背縁突起という表現は立体的な突起物と誤認される恐れがあるので、好ましくないと思っている。）

私の1996年提出の修士論文は、尾肢と三角型模様をふくむ各形質の地理的変異を詳細に調べたものだった。その結果は、すべての識別形質において中間的な形質状態がみられ、その頻度は地理的なラインを示し「移行帯」を形成しているというものだった。さらに、その移行帯の位置や幅は形質ごとに異なり、とくに尾肢の移行帯の幅は、京都府由良川・兵庫県加古川から鳥取県・岡山県付近まで50 km以上もあった。この尾肢の移行帯はほぼそのままヒョウノセンフキバッタ*P. hyonosensis*の分布域となっていた。また、外部形態の変異が著しい一方で、内部交尾器（ゲニタリア）は安定していた。これらのことから、この種群はさまざまな地理型から成る1種として扱うのが適切だとの結論に至り、レビジョンの論文を発表した（Kawakami 1999）。加納氏らが新種発表したものをすべてシノニムで消すことになり心苦しかったが、後述するように加納氏からは更なる助言と応援をいただくことになる。

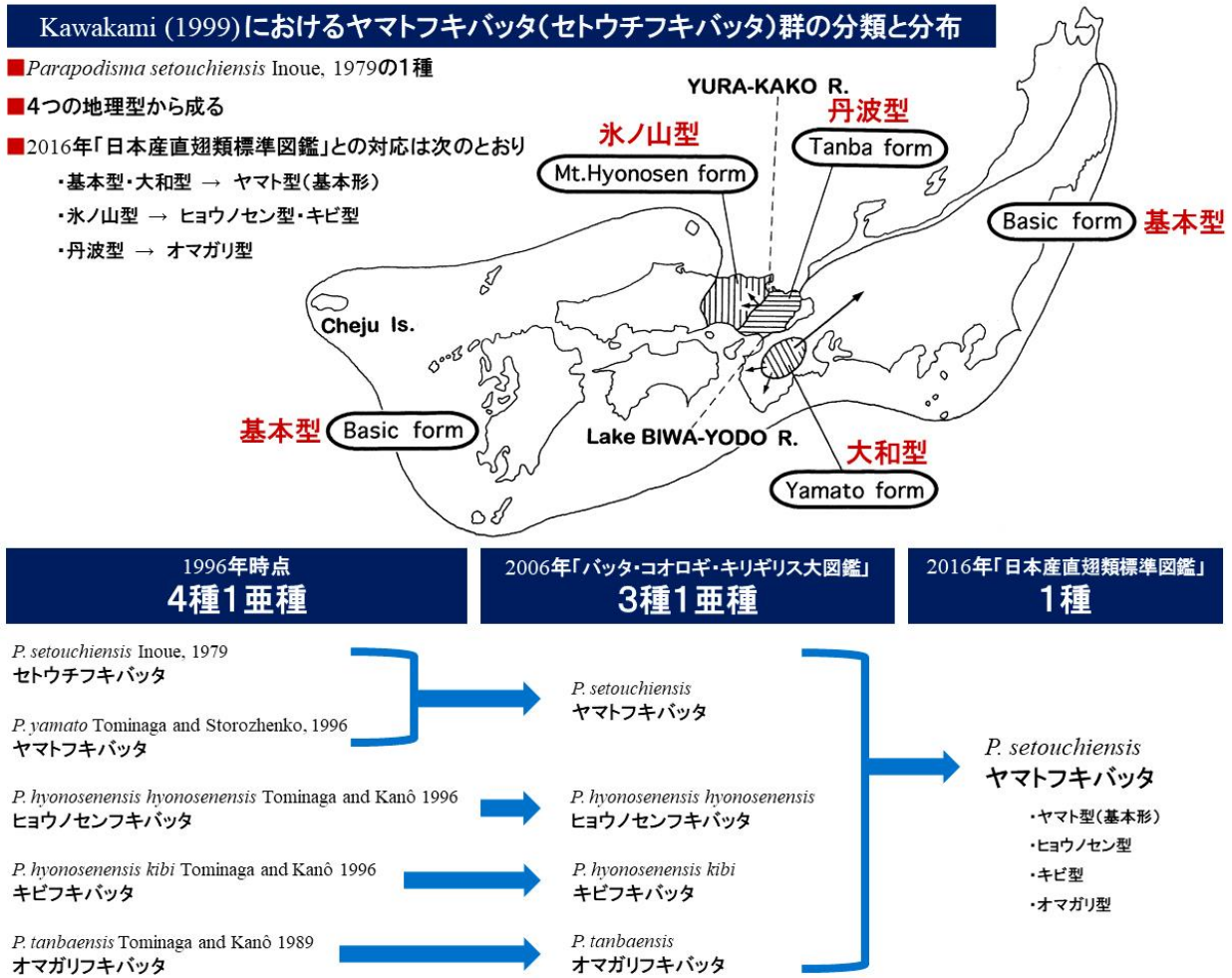


図1. ヤマトフキバッタ群(セトウチフキバッタ種群)の分類.

図1は、これまでの分類の変遷をまとめたものである。現在、『日本産直翅類標準図鑑』においてヤマトフキバッタ群はヤマトフキバッタ *P. setouchiensis* Inoue, 1979の1種となっている(日本直翅類学会 2016)。Kawakami (1999)を採用いただいた形である。『バッタ・コオロギ・キリギリス大図鑑』(日本直翅類学会 2006)と『バッタ・コオロギ・キリギリス生態図鑑』(村井・伊藤 2011)では、セトウチフキバッタ *P. setouchiensis* とヤマトフキバッタ *P. yamato* を同一種として3種1亜種で扱われていた。なお、和名については、セトウチフキバッタとヤマトフキバッタを同一種とする際にヤマトフキバッタの和名の方が使われることになり、*P. setouchiensis* にヤマトフキバッタの和名が当てられた。混乱しやすいので注意が必要である。

■ 後腿節の下面(裏側)の色彩における地理的変異

これまで紹介してきたヤマトフキバッタ群の地理的変異は♂のみにみられる形質である。しかし、♂♀ともに地理的変異がみられる形質もある。私は2005年に本種の後腿節の下面(裏側)の色彩を住民参加型調査で調べた。その結果、後腿節下面には「赤色」と「黄緑色(体色)」があり、♂♀同様に地理的分化していることがわかった(図2:川上 2007)。黄緑色、つまり赤色をまったく欠く集団は、おもに鳥取県中西部・島根県・岡山県北西部・広島県北部に分布していた。赤色と黄緑色の東側の境界は鳥取県東部の鷲峰山付近にみられ、移行帯は幅2kmほどと狭く、わずかだが中間色の個体も確認された。西側の境界については住民参加型調査では明らかにならなかったが、2008年に山口大学教育学部の佐伯英人教授が学生の卒論テーマとして取り上げてくれ、共同研究することになった。西側においては河川が境界となっており、その河川は山口県の阿武川である

ことが判明した (佐伯・谷脇・川上 2012)。

後腿節下面の色彩は♂♀ともに地理的に分化しており、移行帯も狭く、それぞれまとまった集団として認識することが可能なので、亜種として扱うこともできそうである。しかし、変異のみられる他の形質とは境界 (移行帯) が一致している場所もあれば、まったく異なる場所もあり、亜種として扱うことは好ましくないと考えている。形質ごとに境界がずれ、中間型の頻度にクラインのある移行帯がみられるヤマトフキバッタ群では、現象の理解に有益になるように、適宜、地理型として名前を付けて認識していくのがよいであろう。後腿節下面が黄緑色の中国地方の集団は「出雲型」として認識するのがよいと考えている。また、兵庫県北部に黄緑色の小さな集団も確認されており、「但馬型」としてもよいかもしれない (図 2)。

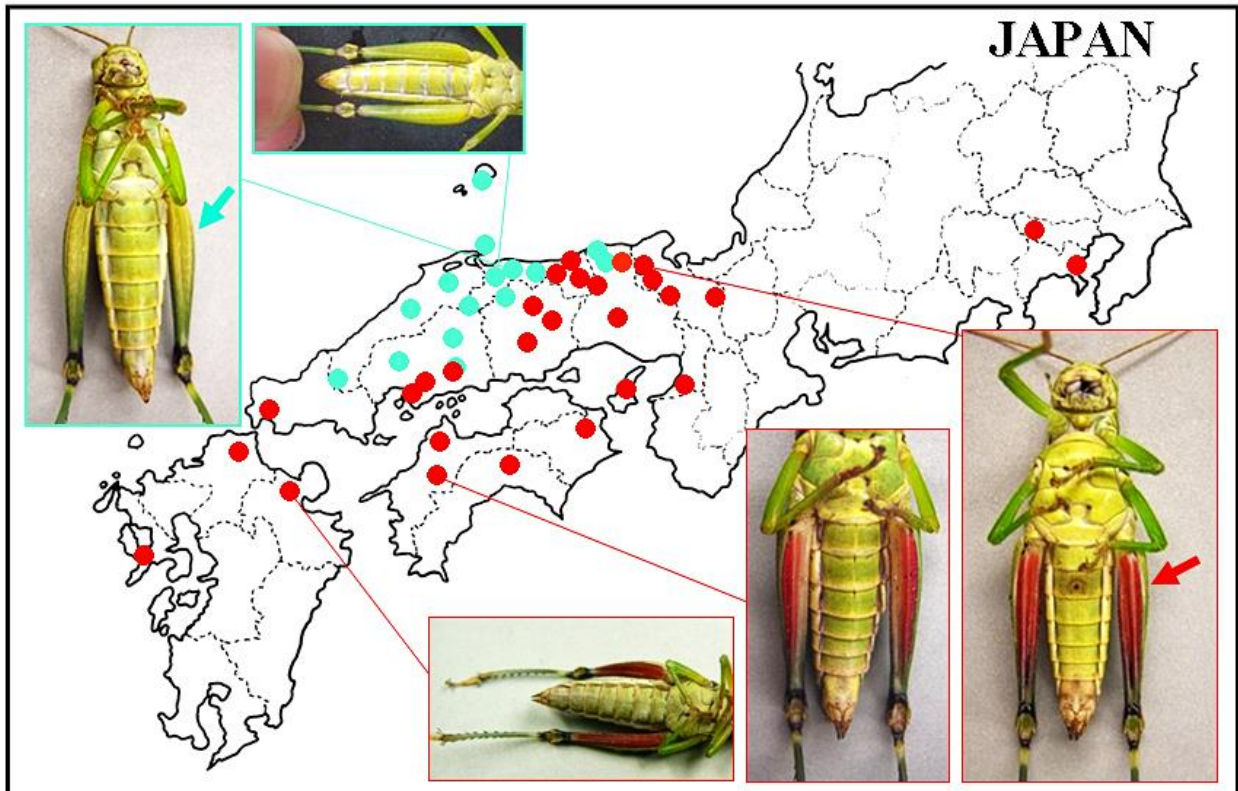


図 2. ヤマトフキバッタの後腿節下面の色彩における地理的変異 (川上 2007 より)。

■ ヤマトフキバッタとキンキフキバッタの間における♂尾肢の形質置換

地理的変異を調べるためには 1 地点から複数個体が必要だったので、1 箇所でねばりにねばって採集した。とくに変異が集中的にみられる鳥取県・岡山県・兵庫県ではたくさんの個体を採集した。この辺りではミヤマフキバッタ属 *Parapodisma* はヤマトフキバッタのみ分布するとされていたが、採集を続ける中で尾肢 cercus の形態が違う個体が見つかった。それは、キンキフキバッタ *P. subastris* だった (川上 1995)。興味深いことに、キンキフキバッタが採集できる範囲は、曲がっている尾肢をもつヤマトフキバッタの分布範囲と重なっているように思われた。尾肢の変異は♂のみにみられ、交尾に使われている。私は、ヤマトフキバッタの尾肢の変異にキンキフキバッタの存在が関係しているかもしれないと考え、両種の種間競争に関する研究をはじめた (川上 2002; 川上 2007; Kawakami and Tatsuta 2010) (図 3)。

2003 年 3 月に、大阪市立自然史博物館で開催された日本直翅類学会総会において、私はヤマトフキバッタ丹波型 (オマガリフキバッタ) の直角に曲がった尾肢はキンキフキバッタの繁殖干渉で進化したもの、つまり形質置換の可能性があることを発表した。それを聞かれた加納康嗣氏からは「同所分布するフキバッタ類のほとんどは厳密には明所と暗所、乾燥と湿潤など生息環境は分かれているが、ヤマトフキバッタとキンキフキバッタは生息環境も同じで一緒にみられるからあ

り得るかもしれない。」という内容の助言をいただいた。さらに「同種か別種かということよりも、なぜこの形態が進化したのか、それが解明されることは面白い。期待している。」との言葉をかけていただいた。加納氏と富永氏が新種記載されたオマガリフキバツタ、ヒョウノセンフキバツタ、キビフキバツタはヤマトフキバツタ（セトウチフキバツタ）のシノニムだと主張していた私は、救われた気持ちになり、さらに意欲がかき立てられた。加納氏の視点の確かさと心の大きさを感じた瞬間だった。

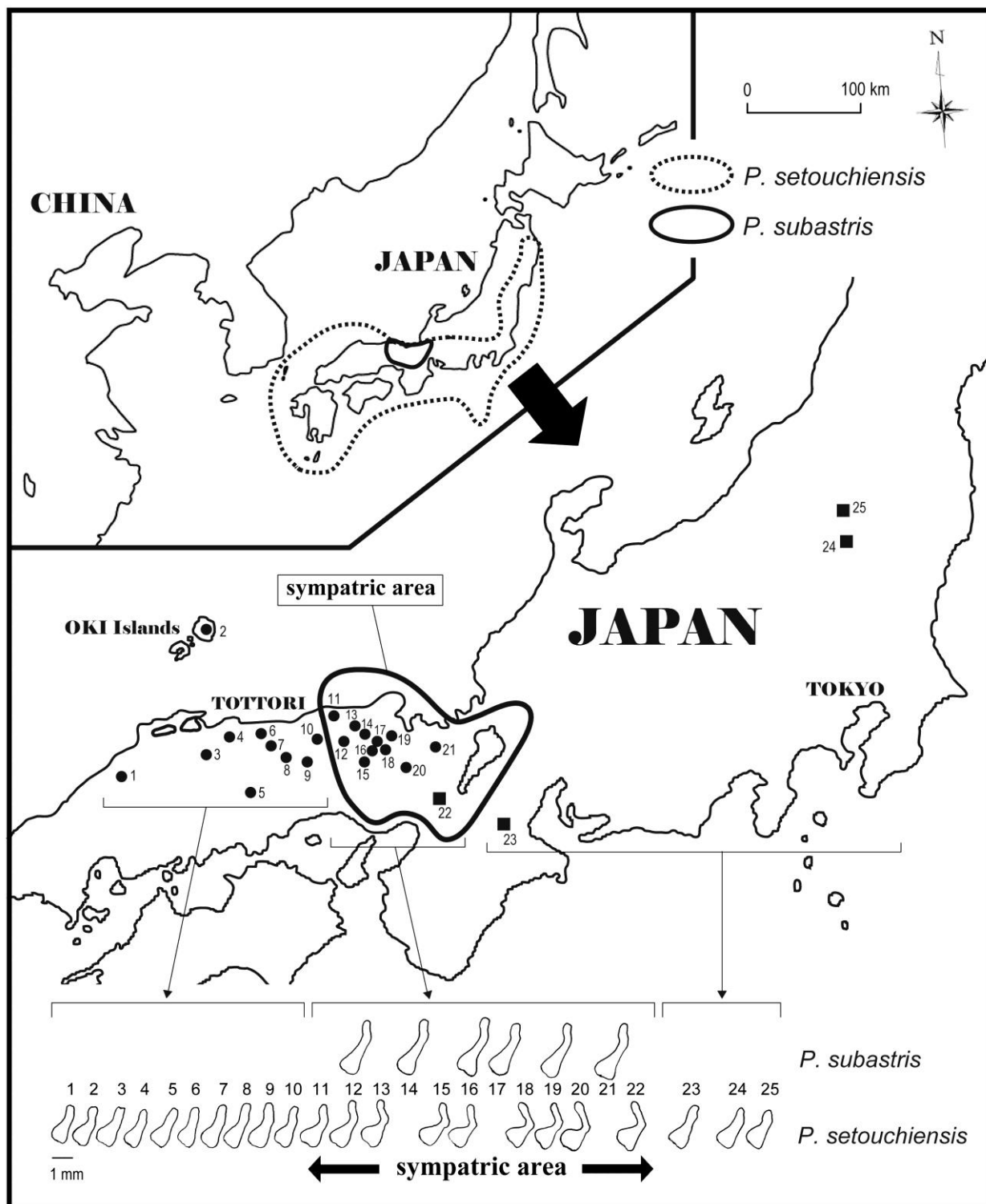


図 3. ヤマトフキバツタとキンキフキバツタの♂尾肢における地理的変異 (Kawakami and Tatsuta 2010 より).

これらのヤマトフキバッタ群の地理的変異と分類の研究については、星川和夫教授（当時、鳥取大学大学院連合農学研究科）のご指導のもと学位論文としてまとめ、2006年に博士（農学）の学位をいただくことができた。これ以後の研究、とくにヤマトフキバッタとキンキフキバッタの間における生殖隔離の強化に関する研究は、琉球大学農学部立田晴記教授と共同で行っている（Kawakami and Tatsuta 2010）。私たちの仮説は、ヤマトフキバッタ丹波型♂の特異な尾肢形状は、同所的な近縁種キンキフキバッタとの間における交配前生殖隔離の強化のために生じた形質置換と考えられるというものである。私と立田教授は2009年から2013年にかけて、この仮説を検証するため配偶者選択実験を行った（図4）。尾肢の変異が生殖隔離の強化のため生じているなら、同所的な2種（ヤマト丹波型とキンキ）は互いを識別するはずで、異所的な2種（ヤマト基本型とキンキ）は互いを識別しないはずなので、このことを配偶者選択実験で検証してみたのである。結果は大変興味深いもので、同所的に存在する2種間では異種種間交配がまったく観察できなかった。一方、異所的集団間の交配実験では♀がキンキフキバッタの場合に同類交配の傾向が強まっていたことから、両種の集団が形成された歴史的過程が、両種間にみられる配偶行動の相違を生み出した可能性が考えられた。この研究は、2013年に北海道大学で開催された日本昆虫学会第73回大会（北海道大学，2013.9.14-16）で口頭発表したが（川上・立田 2013）、まだ論文発表できていない。



図4. 配偶者選択実験のようす。

■おわりに

これまで述べてきたように、短翅で移動能力の乏しいフキバッタは地理的な変異が著しく、明瞭に線引きすることが困難であり、分類においては悩ましい昆虫である。しかし、このことは生殖隔離や種分化の研究に格好の昆虫であることの裏返しでもある。他にも、関東地方から中部地方に分布するメスアカフキバッタ *P. tenryuensis* は、♀の体色が全身赤色から背面のみ赤色を経て全身緑色へと地理的に変異しており、♂の尾肢もそれに相関して変異している（日本直翅類学会2016）。私はこれにも生殖隔離の強化が関係しているのではないかと考えている。今後は分子系統解析も行われ、この小さな飛べないバッタの全容が解明されていくことを願っているし、これからも少しでも貢献していけたらと思っている。

■文献

川上 靖 1995. フキバッタをめぐる冒険ーキンキフキバッタの採集記録とフキバッタに関する 1

試論一. ばったりぎす, **103**: 6–13.

Kawakami, Y. 1999. Geographic variation of the brachypterous grasshopper *Parapodisma setouchiensis* group in western Honshu, with its taxonomic revision. *Species Diversity*, **4**: 43–61.

川上 靖 2002. キンキフキバッタ *Parapodisma subastris* 雄によるセトウチフキバッタ *Parapodisma setouchiensis* への繁殖干渉の可能性と雄の体サイズ. *Tettigonia*, **4**: 1–6.

川上 靖 2007. セトウチフキバッタ群 (直翅目バッタ科) の各地理型間にみられる「移行帯」とその形成過程の推定. *タクサ*, **22**: 15–19.

Kawakami, Y. and Tatsuta, H. 2010. Variation in the shape of genital appendages along a transect through sympatric and allopatric areas of two brachypterous grasshoppers, *Parapodisma setouchiensis* and *Parapodisma subastris* (Orthoptera: Podisminae). *Annals of the Entomological Society of America*, **103** (3): 327–331.

川上 靖・立田晴記. 2013. 短翅性フキバッタ 2 種間における生殖隔離の強化 [講演要旨]. 日本昆虫学会第 73 回大会プログラム・講演要旨集, 107 pp.

宮武頼夫・加納康嗣編 1992. 検索入門セミ・バッタ. 保育社 (大阪), 215 pp.

村井貴史・伊藤ふくお 2011. バッタ・コオロギ・キリギリス生態図鑑. 北海道大学出版会 (札幌), 449 pp.

日本直翅類学会編 2006. バッタ・コオロギ・キリギリス大図鑑. 北海道大学出版会 (札幌), 687 pp.

日本直翅類学会編 2016. 日本産直翅類標準図鑑. 学研 (東京), 384 pp.

佐伯英人・谷脇 (河村) ゆう子・川上 靖 2012. 中学校理科および高等学校生物の「進化」に関する教材化のための基礎研究—セトウチフキバッタの地理的分化と寒冷地適応について—. *理科教育学研究*, **52** (3): 67–75.

Tominaga, O., Storozhenko, S. Y. and Kanô, Y. 1996. Two new species and a subspecies of the genus *Parapodisma* (Orthoptera, Acrididae) from Japan. *Tettigonia*, **1**: 1–23.