

ショウジョウバエ変態の熱的観察

街の中に暮らしていると、日常出会う動物はほとんど人間ばかりなので、地球上で最も繁栄している動物は人間にちがいないと、つい思ってしまいます。しかし、よく言われるように、人間の総重量(250 Tg 程度?)はせいぜいアリの総重量と同じくらいで、総重量においても種の数においても、昆虫が圧倒的に地球の動物界を支配しています。もっとも、これほど短期間に地球の隅々まで増殖した動物は人間以外ないかもしれません。

昆虫の大繁栄を決定づけたのは、完全変態(卵→幼虫→蛹→成虫)の発明であったと言われています。Aristoteles は蛹を「第 2 の卵」と呼び、William Harvey は幼虫を「這いまわる卵」に例えました。幼虫が成虫と全く異なる環境で生息できるというだけでなく、幼虫は這いまわって自ら栄養を補給し、成体発生に必要な大きさの「第 2 の卵」まで勝手に大きくなってくれるので、親は小さい卵をたくさん産むことができます。ショウジョウバエの場合、卵の大きさは長さ 0.5 mm、直径 0.2 mm 位で、蛹は長さ 3 mm、直径 1 mm 以上、重量にして 200 倍にもなります。親は約 1 ヶ月の寿命の間に 1000 個以上の卵を産み続けます。蛹の殻(クチクラ)の中では、幼虫の組織が一旦分解され、ほとんど卵の状態に戻ります。また、蛹には成虫が発生するのに十分の栄養が蓄えられています。

人間と昆虫はそれぞれ、動物進化の初期に分岐した別のグループ、脊椎動物と節足動物に属しています。昆虫が節足動物であることが、このような劇的な変態を陸上において可能にしたとも言えます。すなわち、節足動物は硬い殻に覆われているので、脱皮を繰り返して成長します。蛹も水分の蒸発を防ぐ殻に覆われているからこそ、その中で幼虫の組織を完全に分解するという離業をやってのけることができるわけです。

昆虫の変態も通常脱皮(molting)を伴います。蛹と成虫になるときに殻を脱ぐこと(ecdysis)を、それぞれ蛹化脱皮、成虫化脱皮と言い、分かりやすい昆虫の変態ステージ区分に使われています。しかし、ショウジョウバエの場合には、蛹化脱皮は観測されません。脱皮(molting)をもう少し詳細に観察してやると、殻を脱ぎ捨てる前に、殻(クチクラ)と新しい表皮が乖離する過程(apolysis)が起こっています。H. E. Hinton(1968)は、apolysis こそ変態のステージ区切りにするべきであると主張しています。確かにそれなりに合理的なのですが、実際に顕微鏡でそれを観察しようとすると、とても厄介なことになります。蛹化脱皮をしないショウジョウバエの場合には、硬い殻の中の蛹がもう一度新しい表皮を生成することになるので、その観察はますます困難になります。

昆虫の脱皮サイクルでは、先ず表皮の内原表皮と真皮細胞の間にわずかの空隙が生じ、そこにたんぱく質分解酵素を含む脱皮液が分泌されます。活性化された脱皮液は古い内原表皮を消化し、古いクチクラ層と新しい表皮との空隙を広げてゆきます。カエルのオタマジャクシが受精膜を破って出てくるときにも、酵素が使われていました。先に報告したアフリカツメガエル初期発生の熱測定において、この受精膜分解反応によると思われる発熱が明瞭に観測されたので、ショウジョウバエの apolysis においても、同様の発熱が観測されることが大いに期待されます。

熱測定には、当研究センターで生物熱測定のために整備された高精度等温壁型熱量計が使われました。試料のショウジョウバエ幼虫は、25 °C において飼育されました。形態が体軸方向に縮んで紡錘状になり、動かなくなった直後の幼虫(white pupa)を 1 個体採取して、熱量計に投入しました。25 °C では、約 100 時間後に蛹の殻を破って成体が出てくることになります(羽化、eclosion)。熱測定はこの間の個体の発熱を連続して観測し続けます。Fig. 1 にその例が示されま

す. 時間は white pupa 形成を起点とした時刻(APF)で表されています.

幼虫が蛹に変化して行く間に, 発熱は急激に減少してゆきます. その中間($t = 5 \sim 15$ hours APF)で, larval-pupal apolysis にともなう発熱ピークを観測することができます. $t = 11$ hours APF の大きな発熱ピークは, 蛹の形態になるための筋肉収縮によるもの, $t = 12$ hours APF に見られる鋭い吸熱ピークは, 蛹が幼虫の殻から完全に分離する時に, 幼虫の呼吸管が蛹から離脱し, その呼吸管を通じて脱皮液が蒸発するためであると考えられます. Larval-pupal apolysis のエネルギーは, 雌の場合 (15.5 ± 2.0) mJ, 雄の場合 (13.9 ± 1.2) mJ であることが分かりました.

蛹の発熱は $t = 35$ hours APF 付近で最小になり, その後徐々に増大してゆきます. この時すでに成体の組織形成は始まっています. ショウジョウバエでは, P7 ステージで脱皮ホルモンの分泌が最大になり, pupal-adult apolysis が起こることが知られています. 実際に, その時期に対応する $t = 43$ hours APF(雌), $t = 45.5$ hours APF(雄)付近に緩やかな発熱ピークが観測されました. 発熱量はおよそ 3 mJ です. ここから羽化までの間が Hinton による pharate adult ステージということになります.

Pharate adult ステージでは, 0.3~0.5 時間周期の規則的な発熱振動が途切れることなく続き, その振幅が指数関数的に大きくなってゆく興味深い現象も観測されました. これはパルス的なホルモン分泌に関係していて, これに同調的して個体発生が進行してゆくことを示す現象であると推測されます. この振動についての分析は, また別の機会に紹介することにします. 昨年の本熱学レポートの記事「生物におけるエントロピー時間」も参照してください.

このように, 高精度熱測定はショウジョウバエの個体発生観測においても, アフリカツメガエル初期発生で確認された時と同じ様に, たいへん有効であることが示されました.

(長野八久, 稲木美紀子)

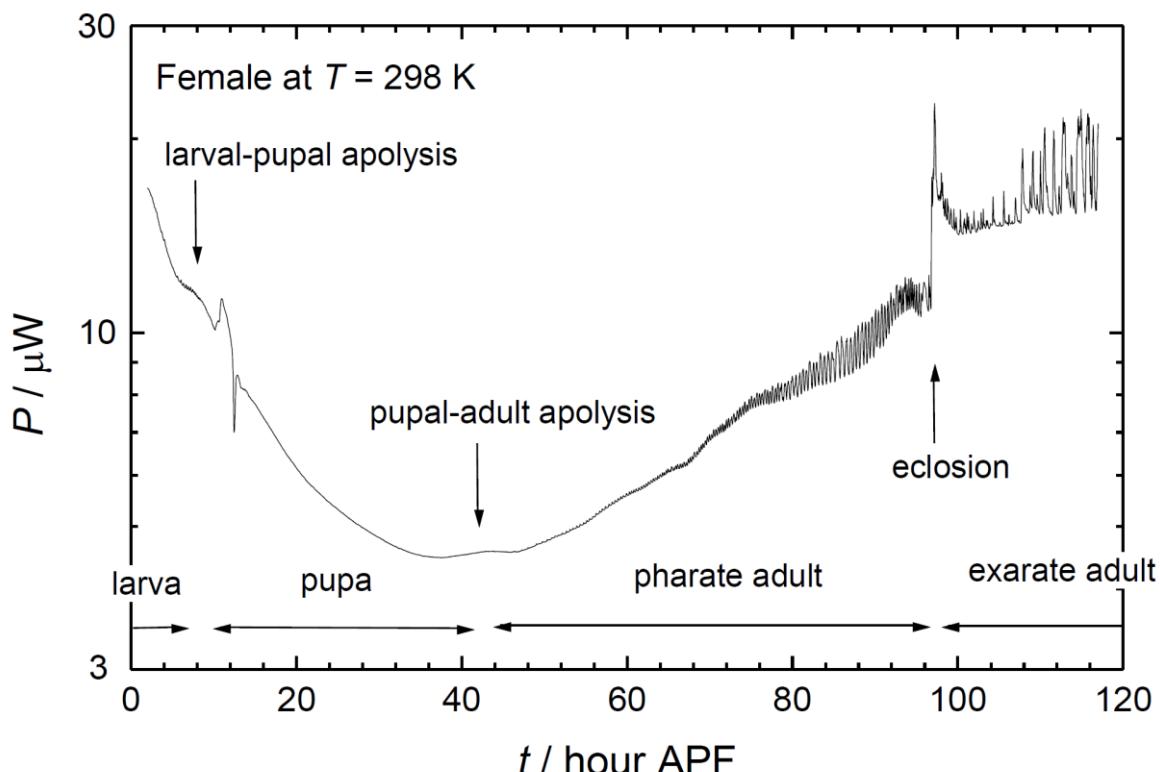


Fig. 1. Thermogenesis of the fruit fly, *D. melanogaster*.