

翅の進化モデル：イシノミ類とカゲロウ類における翅形成遺伝子群の発現パターンより

丹羽 尚・秋元一加藤 愛・新美 輝幸・東城 幸治・町田 龍一郎・林 茂生

Nao NIWA¹⁾, Ai AKIMOTO-KATO¹⁾, Teruyuki NIIMI²⁾, Koji TOJO³⁾, Ryuichiro MACHIDA⁴⁾
and Shigeo HAYASHI¹⁾: A Model for Insect Wing Evolution Based on Expression
Patterns of Wing-related Genes in Jumping Bristletail and Mayfly *

¹⁾ Morphogenetic Signaling Group, RIKEN Center for Developmental Biology, 2–2–3, Minatojima-Minamimachi, Chuo-ku, Kobe, Hyogo 650–0047, Japan

²⁾ Graduate School of Bioagricultural Sciences, Nagoya University, Chikusa, Nagoya, Aichi 464–8601, Japan.

³⁾ Department of Biology, Faculty of Science, Shinshu University, Asahi 3–1–1, Matsumoto, Nagano 390–8621, Japan

⁴⁾ Sugadaira Montane Research Center, University of Tsukuba, Sugadaira Kogen, Ueda, Nagano 386–2204, Japan
E-mail: nniwa@cdb.riken.jp (NN)

背景

昆虫類の翅は背板縁に連結する平坦な可動器官である。しかし、そのような特徴的な器官であるにもかかわらず、起源および段階的な進化過程を化石記録上に見出すことはできない。翅の起源については、これまでに多数の説が提唱されてきているが (cf. Kukalová-Peck, 1978; Grimaldi and Engel, 2005)、翅の主な特徴 (可動性、背側位置、平坦な形状) の由来を同時に説明できる説はいまだない。そこで本研究では、ショウジョウバエの翅発生において中心的役割を担う遺伝子群に着目し、それらの発現をより原始的な昆虫類で明らかにすることで、翅の起源と誕生機構について新しい理解を得ようとした。

結果と考察

(1) 昆虫類の付属肢基部背側には *wg-vg* シグナルによって可動器官を形成する基盤がある

ショウジョウバエの翅形成に関与する遺伝子群のうち、*wingless* (*wg*) 遺伝子と *vestigial* (*vg*) 遺伝子は、翅前駆細胞の分化・誘導に必須とされている。*wg* は発生初期には各体節に線状に発現するが、やがて側方の中間部分でいったん発現が消失する。この後、この側方領域内で再度 *wg* シグナルが活性化し、これにより *vg* 発現が誘導され、最終的に翅前駆細胞群が決定する (Williams *et al.*, 1991; Couso *et al.*, 1993; Kim *et al.*, 1996; Ng *et al.*, 1996; Shirras and Couso, 1996; Goto and Hayashi, 1997; Kubota *et al.*, 2003)。そこで、これら 2 遺伝子の発現を原始的無翅昆虫であるイシノミ類 (ヒトツモンイシノミ *Pedetontus unimaculatus*)、および原始的な有翅昆虫であるカゲロウ類 (アカツキシロカゲロウ *Ephoron eophilum*) の発生過程において解析した。その結果、これらの種においても、*wg* 発現の変化 (線状–中間部で

の消失–再発現) を見出すことができ、*wg* 発現が消失する領域は将来の付属肢の基部背側に相当していた。さらに、基部背側領域であっても *wg* 再発現と *vg* 発現がみられる位置は種によって異なり、イシノミ類ではより腹側で *stylus* が、カゲロウ類ではより背側で *tracheal gill* が形成されることが明らかとなった。これらの結果から、付属肢の基部背側領域には、*wg-vg* シグナルによって可動器官を生み出す分子的基盤があり、ここから生じる多様な器官のひとつが翅であろうと考えられた。

(2) 翅の平坦伸長機構は原始的昆虫類の背板に由来する

翅の平坦な伸長には、発生時における伸長縁 (将来の翅の辺縁部に相当) の決定が必須であることがショウジョウバエにおいて知られている。伸長縁は、翅成虫原基において *apterous* (*ap*) 遺伝子が背側区画で発現し、これによって規定された背腹区画境界において *wg*、*vg* 遺伝子の発現が維持されることで決定する (Cohen *et al.*, 1992; Williams *et al.*, 1993; Kim *et al.*, 1996; Ng *et al.*, 1996)。今回、*ap* 遺伝子の発現をイシノミ類、カゲロウ類で解析したところ、いずれにおいても背板部位に発現がみられた。特にイシノミ類では *ap* 発現が背板側縁部において明瞭な背腹境界を形成し、かつその境界には *wg*、*vg* の両遺伝子の発現が確認された。この 3 遺伝子の発現様式は、ショウジョウバエ翅成虫原基におけるものと酷似しており、翅の平坦伸長機構が原始無翅昆虫類の背板縁領域に既存していたことを示唆するものであった。

(3) 翅進化の組み合わせモデル

今回の解析の結果、原始昆虫類ではすでに翅の形成に用いられる 2 つの機構、すなわち「可動器官の形成を誘導する機構」と「平坦な構造を伸長させる機構」が、翅

* Abstract of paper read at the 45th Annual Meeting of the Arthropodan Embryological Society of Japan, June 5–6, 2009 (Oarai, Ibaraki).

の獲得以前にそれぞれ付属肢の基部背側領域と背板領域に独立に存在していた可能性が示唆された。さらに、器官形成を誘導する *wg-vg* シグナルの活性位置が種によって異なることを考慮に入れると、昆虫の翅は、付属肢基部のもっとも背側部位に偶発的に *wg-vg* シグナルが活性化した時、近傍の背板に既存する平板伸長機構が組合わさることで、段階的な変化を経ることなく急速に誕生したと予想された。

引用文献

- Cohen, B., M.E. McGuffin, C. Pfeifle, D. Segal and S.M. Cohen (1992) *apterous*, a gene required for imaginal disc development in *Drosophila* encodes a member of the LIM family of developmental regulatory proteins. *Genes & Development*, **6**, 715–729.
- Couso, J.P., M. Bate and A. Martinez-Arias (1993) A *wingless*-dependent polar coordinate system in *Drosophila* imaginal discs. *Science*, **259**, 484–489.
- Goto, S. and S. Hayashi (1997) Specification of the embryonic limb primordium by graded activity of Decapentaplegic. *Development*, **124**, 125–132.
- Grimaldi, D. and M.S. Engel (2005) *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press, New York.
- Kim, J., A. Sebring, J.J. Esch, M.E. Kraus, K. Vorwerk, J. Magee and S.B. Carroll (1996) Integration of positional signals and regulation of wing formation and identity by *Drosophila vestigial* gene. *Nature*, **382**, 133–138.
- Kubota, K., S. Goto and S. Hayashi (2003) The role of Wg signaling in the patterning of embryonic leg primordium in *Drosophila*. *Developmental Biology*, **257**, 117–126.
- Kukalová-Peck, J. (1978) Origin and evolution of insect wings and their relation to metamorphosis, as documented by the fossil record. *Journal of Morphology*, **156**, 53–126.
- Ng, M., F.J. Diaz-Benjumea, J.P. Vincent, J. Wu and S.M. Cohen (1996) Specification of the wing by localized expression of wingless protein. *Nature*, **381**, 316–318.
- Shirras, A.D. and J.P. Couso (1996) Cell fates in the adult abdomen of *Drosophila* are determined by *wingless* during pupal development. *Developmental Biology*, **175**, 24–36.
- Williams, J.A., J.B. Bell and S.B. Carroll (1991) Control of *Drosophila* wing and haltere development by the nuclear *vestigial* gene product. *Genes & Development*, **5**, 2481–2495.
- Williams, J.A., S.W. Paddock and S.B. Carroll (1993) Pattern formation in a secondary field: a hierarchy of regulatory genes subdivides the developing *Drosophila* wing disc into discrete subregions. *Development*, **117**, 571–584.