

クワガタムシの大顎を形作る遺伝子を特定

名古屋大学大学院生命農学研究科(研究科長:川北一人)の後藤 寛貴(ごとう ひろき)特任助教(名古屋大学高等研究院兼任)らの研究グループは、北海道大学、ワシントン州立大学、モンタナ大学との共同研究で、クワガタムシの発達した大顎の形態形成に関わる遺伝子群を特定しました。同研究グループは、昆虫一般で「肢」の発生に関わる遺伝子群に注目し、その中の *dachshund* という遺伝子がクワガタムシの大顎の形態形成と発達に大きく関与すること、また、*aristaless* と *homothorax* という遺伝子が、大型のオスだけが有する特徴的な大顎形態の形成に関与すること実験的に示しました。

今回の発見は、我々にもなじみのあるクワガタムシの大きな大顎を作るメカニズムの一端を明らかにしただけでなく、多様な形態を示す昆虫の形態形成のしくみを明らかにするうえでも重要な発見と言えます。

本研究成果は、米国の国際専門誌 *Developmental Biology* の 2017 年 2 月号(公表日: 日本時間 2017 年 2 月 2 日(現地時間 2017 年 2 月 1 日))に掲載されました。

【ポイント】

- ・クワガタムシの大顎の形成に関与する遺伝子を特定した。
- ・今回特定された遺伝子群は、様々な昆虫で見られる多様な大顎形態の進化にも関与している可能性がある。

【研究背景】

昆虫の口(くち)の形態は非常に多様です。昆虫の口は、複数の異なるパーツから成り立ち、その基本的な構成要素は昆虫全体で共通しています。しかしながら、バッタのようにすべてのパーツが原始的な基本形態を留めている種類(図 1A・B)も数多く存在している一方で、異なる食物やその他の用途に適応して、それぞれのパーツが特殊な形態へと進化した例も様々な種類で見られます。例えば、花の蜜を吸うことに適応しストロー状に変化したチョウの口(図 1C)が、我々には馴染み深いですし、ヤゴが獲物を捕らえるための把握器も、口の一部が変形したものです(図 1D)。

このように昆虫では口器の形態・機能的改変により、様々な食物の利用が可能にな

ったことのみならず、様々な用途への転用すら可能としてきました。このことは、現在の昆虫の繁栄と放散の一因と考えられており古くから生物学者に注目されてきました。

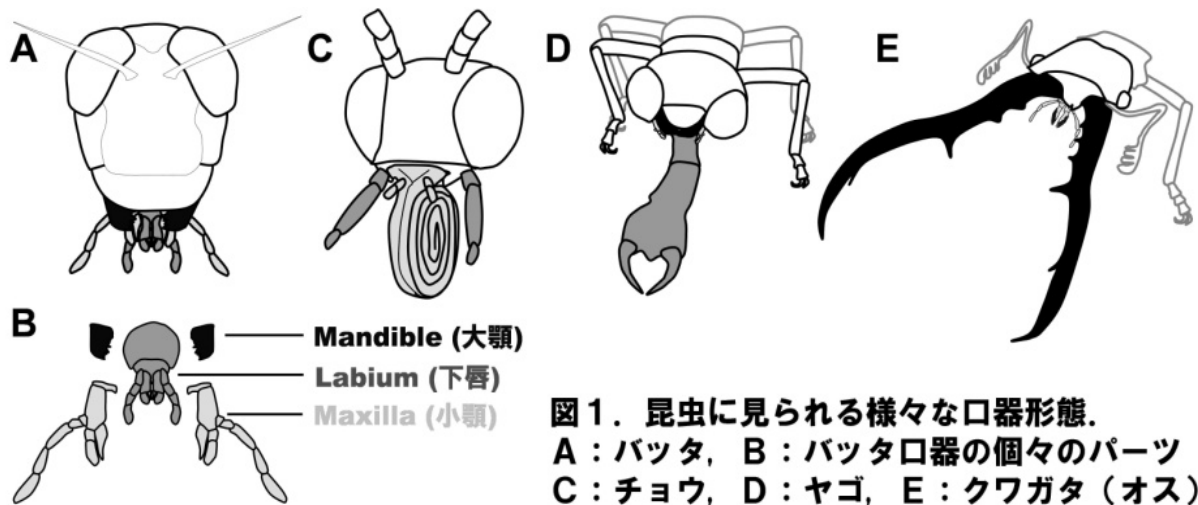


図1. 昆虫に見られる様々な口器形態.
A : バッタ, B : バッタ口器の個々のパーツ
C : チョウ, D : ヤゴ, E : クワガタ (オス)

我々が注目したクワガタムシ (以下クワガタ) では、口のパーツの中でも「大顎」と呼ばれる部分が極端に発達しています (図 1E)。この大顎の発達は、オスだけで見られるもので、メスや餌場を巡ったオス同士の闘争に用いられることが広く知られています。我々のグループではこれまで、クワガタの大顎に関して、大顎発達を引き起こす内分泌メカニズム

(Gotoh et al. 2011) や、オスとメスの大顎のサイズ差を生み出す性決定遺伝子の機能等を解明してきました (Gotoh et al. 2014, 2016)。しかし一方で、その下流で大顎形成や発達に関わる遺伝子群に関しては、ほとんどわかっていませんでした。

そこで本研究では昆虫に見られる「口器形態の改変機構」の一端を明らかにするため、大顎の形成とそのサイズ増大に関与する遺伝子群の同定を目指しました。材料としては、インドネシア原産の世界で最も長い大顎を持つ昆虫であるメタリフェルホソアカクワガタ *Cyclommatus metallifer* を用いました (図 2)。



図2. 本研究材料のメタリフェルホソアカクワガタ
左から大型オス、小型オス、メス。大型のオスは
大顎の長さは体の半分ほどの長さに達する。
(発表論文中の図より引用)

本種は、研究室での飼育が容易で世代時間も短い、大型オスと小型オスの誘導系が確立している。また、これまでの研究でも材料として使われ知見が多く、発現遺伝子カタログが完成しているなど、他のクワガタ種に比べて実験材料としてのアドバンテージを有しています。

【研究内容】

大顎は、解剖学的には肢（あし）が変化した器官と考えられているため、大顎の形態形成と発達には、肢形成に関わる遺伝子群が関与している可能性が高いと考え、昆虫一般で肢形成に関わることが知られる遺伝子群リストアップしました。

これらの遺伝子群について、RNA 干渉（RNAi）という遺伝子の機能を一時的に失わせることができる手法を用いて解析を行いました。

その結果、*dachshund* という遺伝子の機能を失わせたオス个体では、本来大きく発達するはずの大顎が小さく歪な形態となっており（図 3）、この *dachshund* 遺伝子が、正常な大顎の形成と発達に必要であることが明らかになりました。また、大型のオスでは、大顎の中央に「内歯（ないし）」と呼ばれる構造を有しますが、この構造も *dachshund* 遺伝子の機能を失わせた个体では消失しました（図 3）。

大型オスに特徴的な構造で

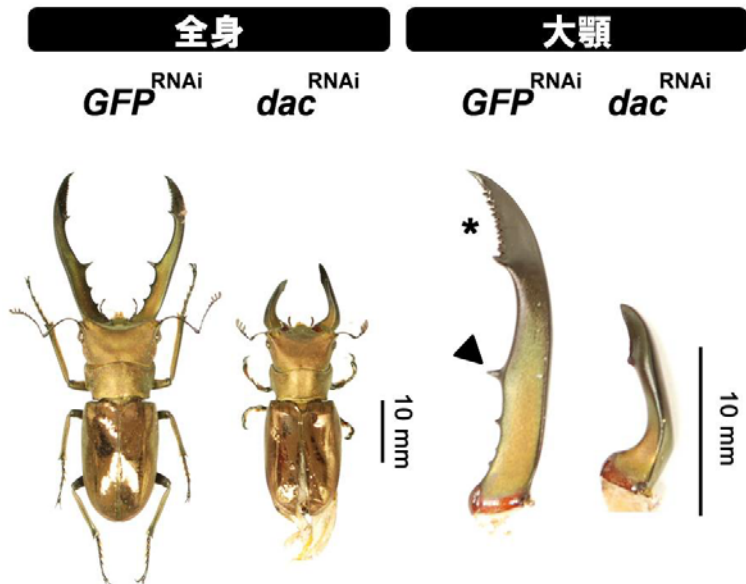


図3. *dachshund* 遺伝子の機能阻害による表現型

左が対照个体で、右が*dachshund* 遺伝子機能阻害个体。全身を見ると遺伝子機能阻害により、大顎、肢、触角などが短く異常となる表現型を示す。大顎に注目すると、機能阻害个体では、大顎全体の長さが大幅に短縮しているほか、通常は先端にみられる鋸歯（*）や内歯（▼）といった構造も形成されていない。

（発表論文中的の図より引用）

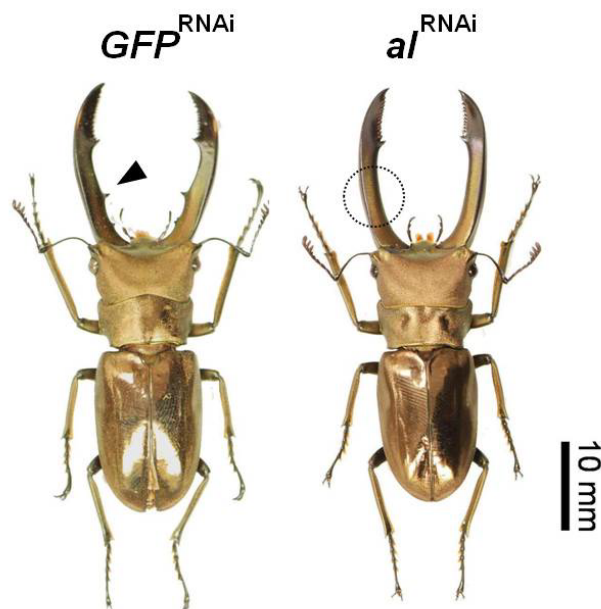


図4. *aristaless* 遺伝子の機能阻害による表現型

左が対照个体で、右が*aristaless* 遺伝子機能阻害个体。全身で見るとあまり違いは見られないが、大顎に注目すると、機能阻害个体では、通常みられる内歯（▼）の構造が形成されていない（丸点線）。

（発表論文中的の図より引用）

ある内歯の形成に関しては、*dachshund* 遺伝子のほかにも、*aristaless*、または *homothorax*、という遺伝子の機能を失わせると消失してしまうことがわかりました (図 4, 5)。

つまりこれら遺伝子も、内歯の形成に関わっていると考えられます。

今回の研究で大顎形成への関与が明らかとなった3つの遺伝子は、いずれも昆虫で一般的に肢の形成に関わることが知られ、*aristaless* は肢の先端部、*dachshund* は中間部、*homothorax* は基部の形成に必要です。実際、肢におけるこれらの遺伝子の働きは、クワガタにおいても他の昆虫と同じでした。つまり、クワガタではこれらの遺伝子の肢における働きは変えないまま、発達した大顎の形成にも「使いまわしている」可能性が考えられます。

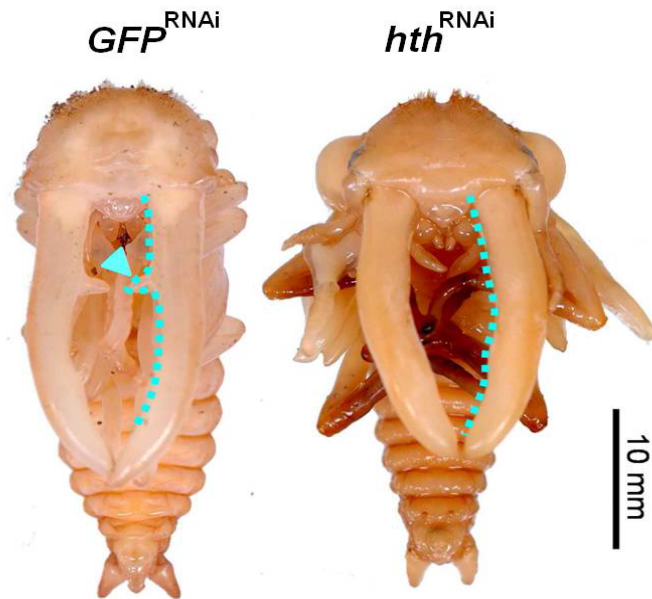


図5. *homothorax* 遺伝子の機能阻害による表現型

左が対照個体で、右が*homothorax* 遺伝子機能阻害個体。大顎（わかりにくいので境界部分に点線を書き加えている）に注目すると、機能阻害個体では、通常みられる内歯（▼）の構造が形成されていない。なお、この遺伝子の機能阻害を行うと、ほとんどの個体が蛹のまま死んでしまうため、蛹における表現型を観察している。

（発表論文中的図より引用）

【成果の意義】

・昆虫の大顎形成メカニズムに関する重要な知見

これまで昆虫の大顎の形成に関わる遺伝子はあまり知られていませんでした。これは、モデル昆虫として用いられているショウジョウバエでは、大顎が消失（退化）しているため大顎形成に関する研究には用いることが困難であったことが挙げられます。本研究はこれまであまり良くわかっていなかった昆虫の大顎形成メカニズムを解明する手掛かりになる成果と言えます。

・クワガタの多様な大顎形態の発生機構を理解できる

クワガタの大顎は種類ごとに様々な形態をしています。そのような多様な形態を形成するメカニズムは全く分かっていませんでしたが、今回見つかった遺伝子に着目することで、明らかにすることができるともかもしれません。

【用語説明】

大顎（おおあご）：

昆虫の口を構成する3つのパーツの一つ。基本的にすべての昆虫が有する。主に食

物を噛むための用途に使われるが、昆虫の種類によっては退化していたり、大幅に形態が変化していたりする。大顎の極端な発達、クワガタの他にも、ヘビトンボや、シロアリ、アリ、コガネムシなど様々な種類で見られる。なお、他の 2 つのパーツは小顎（こあご）と下唇（かしん）（図 1B 参照）。

RNA 干渉（RNA かんしょう ; RNAi）：

二本鎖 RNA と相補的な配列を持つ mRNA が特異的に分解される現象。この現象を利用することで、任意の遺伝子について、生体内にその遺伝子配列の二重鎖 RNA を導入によって、一時的にその遺伝子機能が阻害することができる。

***dachshund* 遺伝子（ダックスフンドいでんし ; *dac*）：**

ショウジョウバエにおいて肢形成に関わる遺伝子として同定された遺伝子。その後、多くの昆虫でショウジョウバエと同じように肢形成に関わることが明らかになった。名前の由来は、この遺伝子の機能が失われると肢の中間部が欠失してしまい、犬のダックスフンドのように短い肢をもつ表現型を示すことから。

【論文情報】

タイトル：

The function of appendage patterning genes in mandible development of the sexually dimorphic stag beetle（訳：性的二型を有するクワガタムシの大顎発生における、付属肢パターンニング遺伝子群の機能）

著者：

Hiroki GOTOH, Robert A. Zinna, Yuki ISHIKAWA, Hitoshi MIYAKAWA, Asano ISHIKAWA, Yasuhiro SUGIME, Douglas J. EMLLEN, Laura C. LAVINE, Toru MIURA

掲載誌：Developmental Biology, 422: 24-32 (2017).

DOI：10.1016/j.ydbio.2016.12.011.