

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 6 月 6 日現在

機関番号：82626

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2011～2013

課題番号：23780058

研究課題名(和文) トンボの体色変化・体色多型の分子基盤の解明

研究課題名(英文) Molecular basis of color pattern change and color polymorphism in dragonflies.

研究代表者

二橋 亮 (Futahashi, Ryo)

独立行政法人産業技術総合研究所・生物プロセス研究部門・主任研究員

研究者番号：50549889

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,400,000円、(間接経費) 1,020,000円

研究成果の概要(和文)：トンボは主に視覚でお互いを認識するため、翅色や体色に著しい多様性が見られる。トンボの成虫における色彩変化や色彩多型については、生態学的、行動学的な視点から多くの研究が行われてきたが、具体的な色素や体色に関わる分子機構については、全く不明であった。本研究から、日本人に馴染みの深いアカトンボの黄色から赤色への体色変化が、皮膚のオモクローム色素の酸化還元反応によって生じていることが明らかになった。この結果は、動物の体色変化に関わるメカニズムとして過去に例のないものであると考えられた。

研究成果の概要(英文)：Because dragonflies visually recognize conspecific and heterospecific individuals, their body color plays essential roles in their ecology and reproductive biology. Unlike most insects, some dragonflies change their body color dramatically upon sexual maturation. While many ecological and behavioral studies have been focused on this topic, molecular mechanisms underlying the color pattern formation have been poorly understood. I analyzed pigments and genes that are involved in the different color patterns in dragonflies. Notably, I found that sex-specific redox changes in ommochrome pigments cause the yellow-red color transition in some dragonflies, which unveils a previously unknown molecular mechanism underlying body color change in animals.

研究分野：農学

科研費の分科・細目：応用昆虫学

キーワード：トンボ 体色変化 体色多型 色素 酸化還元反応

### 1. 研究開始当初の背景

昆虫の中でも、トンボはチョウと並んで体色に多様性が見られるグループである。トンボ類は、基本的に視覚によって相手を認識しているため、翅色や体色に著しい多様性が見られる。トンボの成虫における体色多型や体色変化については、生態学的、行動学的な視点から多くの研究が行われてきた。しかしながら、具体的な色素や体色に関わる分子機構については、全く不明であった。昆虫の体色や模様に関わる分子機構は、そのほとんどがハエ目昆虫とチョウ目昆虫で行われており、メラニン色素に関しては、模様との関連について多くの知見が得られていた。一方で、メラニン以外の色素と体表の模様との関連性に関しては、遺伝子レベルではほとんど解明されていなかった。トンボの体色は赤、青、緑、黄色などさまざまな色が見られるだけでなく、成虫が成熟過程で体色を大きく変化させるという、他の昆虫と比べて際立った特徴を持っている。そのため、トンボの体色形成のメカニズムを解明することで、生物の体色に関わる分子機構について新たな知見が得られる可能性が高いと考えられた。

### 2. 研究の目的

本研究の目的は、日本人に馴染みの深いアキアカネやシオカラトンボなどの体色変化・体色多型に関わる分子機構を明らかにすることである。具体的には、発生ステージや雌雄、近縁種の比較から、体色変化・体色多型の原因となっている色素の特定と、体色に関わる遺伝子の同定を目指す。トンボで得られた知見を、チョウなど他の昆虫と比較し、生物の体色や模様形成の分子基盤と進化について深い理解と洞察を得ることを目指す。

### 3. 研究の方法

アキアカネなどの「アカトンボ」は、オスが黄色から赤色へと変化することが有名であったが、赤色の具体的な色素は不明であった。そこで、LC-MS 解析により、色素の同定を試みた。また、シオカラトンボは、オスが麦わら色から水色へと変化するが、この際に表面に白粉をおびると表現されてきたため、その詳細について、電子顕微鏡で表面の微細構造の観察を行った。さらに、体色形成や体色変化に関わる具体的な遺伝子の同定を目的に、RNAseq 解析により、候補遺伝子の探索を行った。なお、研究過程でアカトンボの体色変化に酸化還元反応が関わっている可能性が浮上したため、個体への酸化剤や還元剤の投与実験、および酸化還元電流の測定により色素の酸化型、還元型の割合の測定を行った。

### 4. 研究成果

(1) アカトンボの色素の同定: アキアカネ、ナツアカネ、ショウジョウトンボの3種について、赤色色素の同定を LC-MS 解析で行った

ところ、いずれの種もキサントマチン(赤紫色)と脱炭酸型キサントマチン(橙色)の2種類のオモクローム系色素が主要な色素であることが確認された。また、赤色が鮮やかな種ほど赤紫色のキサントマチンの比率が高く、これら2種類の色素の比率によって種間の赤みの違いが生じていることが確認された。

(2) 酸化還元反応による体色変化の発見: オモクローム系色素は、試験管内では酸化還元反応によって色が可逆的に変化することが知られていたが、3種類のアカトンボから抽出した色素はいずれも酸化状態では黄色、還元状態では赤色を示した。また、未成熟の黄色いトンボ由来の色素も還元剤の投与によって赤色に変化することが確認されたが、この変化は成虫の成熟過程の体色変化に類似していた。そこで、赤くなる前の黄色い未成熟のオスや、通常は赤くならない黄色のメスに、生きた状態で還元剤(アスコルビン酸)の局所投与を行ったところ、成熟オスのように赤色に変化することが確認された(図1上)。

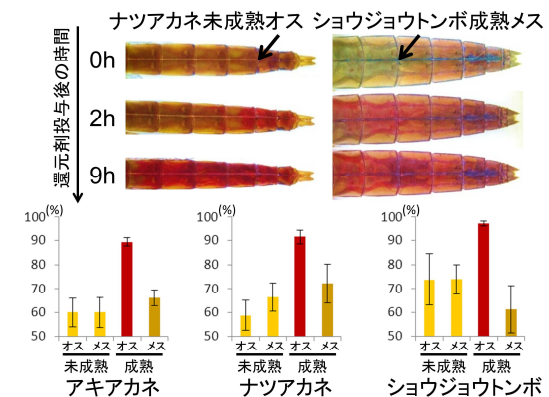


図1 (上)還元剤を矢印の部分に局所注入したときのアカトンボの体色変化 (下)アカトンボ成虫の腹部から抽出したオモクローム系色素の還元型の割合(10個体の平均と標準偏差)

(3) アカトンボの酸化還元電流の測定: 次に、アカトンボの赤色の個体が黄色の個体よりも色素の還元型の割合が実際に高くなっていることを確かめるために、抽出した色素の酸化還元電流の測定を行った。その結果、3種類のアカトンボ全てにおいて、成熟オスのみほぼ100%の色素が還元型になっていることが確認された(図1下)。以上の結果から、アカトンボの体色変化は、皮膚に存在するオモクローム色素の還元反応に起因することが明らかになった。体色を変える動物は多いが、そのほとんどは、新たな色素の合成や分解、色素の局在の変化、餌からの取り込み、の3つの原因に大別されていた。アカトンボの体色変化は、そのいずれとも異なる動物からは新規の現象であることが明らかになった。以上の一連の結果については、

2012 年の *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 誌で報告するとともに、プレスリリースや複数の総説、国内外の招待講演で紹介した。

(4) アカトンボの体色変化に関わる遺伝子の探索：アカトンボの体色変化に関わる具体的な遺伝子を探索するため、RNAseq 解析により、3 種類のアカトンボ（アキアカネ、ナツアカネ、ショウジョウトンボ）の未成熟および成熟オス、メスの腹部皮膚で発現する遺伝子を網羅的に解析した。その結果、ショウジョウトンボにおいて、還元酵素と色素結合蛋白質の候補遺伝子を得ることに成功した。なお、アキアカネとナツアカネでは、ショウジョウトンボとは別の遺伝子が還元反応に関わっている可能性が示唆された。

(5) シオカラトンボの構造色の解析：シオカラトンボは、未成熟の間はオス、メスともに麦わら色であるが、成熟するとオスは全身が薄い水色になり、メスは腹部腹面が白みを帯びる。走査型電子顕微鏡観察から、成熟オスの腹部全体および成熟メスの腹部腹側では Wax 様物質によって表面が覆われていることが確認された。また、アセトン塗布によって光の散乱を妨げると色は一時的に黒色に変わることから、Wax の微細構造に覆われることが体色変化の原因であることが明らかになった。

(6) 構造色の反射スペクトルの解析：シオカラトンボの光の反射スペクトルを解析したところ、オスの腹部全体やメスの腹部腹面では紫外線を反射していることが確認された。成熟オスは、日差しの強い水辺で縄張りを作ることから、紫外線反射能を持つことが生態的に有利にはたらくことが考えられた。また、この点に関しては近縁種で日陰を好むオオシオカラトンボでは、紫外線の反射率が弱く、生息環境の違いと対応していることが確認された。

(7) シオカラトンボの Wax 産生に関わる遺伝子の探索：シオカラトンボの雌雄の腹部皮膚で、成熟過程に発現する遺伝子を RNAseq 解析によって網羅的に比較した。その結果、体色変化と対応した変動を示す遺伝子を複数得ることができた。これらの遺伝子に関しては、近縁種での比較や機能解析を試みる予定である。

(8) 他の昆虫との比較：研究代表者はチョウ目昆虫やカメムシ目昆虫についても模様に関わる色素合成遺伝子の解析を行ってきた。その知見とトンボの翅色に関わる遺伝子を比較したところ、メラニン合成系の一部の遺伝子は、トンボでは模様特異的に発現するのに対し、他の昆虫では模様との関連は見ら

れなかった。このことから、昆虫の分類群によって模様に関わる遺伝子のレパートリーが異なっていることが示唆された。

(9) 体色や模様と系統関係：トンボは近縁種間でも体色や模様が大きく異なる例が知られているが、その系統関係については知見が乏しかった。分子系統解析の結果、従来は同種と見なされるほど体色や斑紋が類似していても、系統的に明らかに別種と見なされる例を複数発見して報告した。一方で、アカトンボの仲間では、体色や斑紋よりもむしろ産卵行動が系統関係を反映していることが明らかになった。

#### 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計 30 件中 11 件を下記に記載)  
二橋亮 (2013) トンボの体色変化と体色多型. 蚕糸・昆虫バイオテック, 82(1): 25-29. 査読なし.  
[https://www.jstage.jst.go.jp/article/konchubiotec/82/1/82\\_1\\_25/\\_pdf](https://www.jstage.jst.go.jp/article/konchubiotec/82/1/82_1_25/_pdf)

Inoue K., Sasamoto A., Futahashi R. (2013) The true status of *Somatochlora taiwana* Inoue & Yokota: A genuine species or a synonym of *S. dido* Needham? (Anisoptera: Corduliidae). *Odonatologica*, 42(4): 325-334. 査読有。

Sasamoto A., Futahashi R. (2013) Taxonomic revision of the status of *Orthetrum triangulare* and *melania* group (Anisoptera: Libellulidae) based on molecular phylogenetic analyses and morphological comparisons, with a description of three new subspecies of *melania*. *Tombo*, 55: 57-82. 査読有。

二橋亮 (2013) アカトンボが赤くなるメカニズムの解明. 遺伝, 67(1): 76-82. 査読なし.  
[http://www.nts-book.co.jp/item/detail/summary/bio/20051225\\_42bk13.html](http://www.nts-book.co.jp/item/detail/summary/bio/20051225_42bk13.html)

二橋亮 (2012) トンボの世界は不思議が一杯. PEN, 3(9): 3-8. 査読なし.  
[http://unit.aist.go.jp/nri/nano-plan/pe\\_n3/12Dec\\_vol3\\_no9.pdf](http://unit.aist.go.jp/nri/nano-plan/pe_n3/12Dec_vol3_no9.pdf)

二橋亮 (2012) なぜアカトンボは"赤い"のか? 身近な昆虫からの新発見!! 天然の抗酸化物質? 化学, 67(12): 41-45. 査読なし.  
[http://www.kagakudojin.co.jp/kagaku/web-kagaku03/c6712/c6712-futahashi/\\_SWF\\_Window.html](http://www.kagakudojin.co.jp/kagaku/web-kagaku03/c6712/c6712-futahashi/_SWF_Window.html)

二橋亮 (2012) 酸化還元反応で色を変えるアカトンボ. 現代化学, 500: 52-54. 査読なし。

Futahashi R., Kurita R., Mano H., Fukatsu T. (2012) Redox alters yellow dragonflies into red. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(31): 12626-12631. doi: 10.1073/pnas.1207114109. 査読有。

Karube H., Futahashi R., Sasamoto A., Kawashima I. (2012) Taxonomic revision of Japanese odonate species, based on nuclear and mitochondrial gene genealogies and morphological comparison with allied species. Part I. *Tombo*, 54: 75-106. 査読有。

Futahashi R., Sasamoto A. (2012) Revision of the Japanese species of the genus *Rhipidolestes* (Megapodagrionidae) based on nuclear and mitochondrial gene genealogies, with a special reference of Kyushu-Yakushima population and Taiwan-Yaeyama population. *Tombo*, 54: 107-122. 査読有。

二橋亮 (2011) トンボの体色進化に関わる分子機構の解明に向けて. 昆虫と自然, 46(11): 19-22. 査読なし。

〔学会発表〕(計 20 件中 9 件を下記に記載)

Futahashi R., Fukatsu T. (2013) Molecular mechanisms underlying sex-specific color pattern formation in dragonflies. 2013 Annual Meeting of the Entomological Society of America. Austin, USA, Nov. 12, 2013. 招待講演。

二橋亮・深津武馬 (2013) 赤トンボの体色変化とレドックス. 第 54 回日本植物生理学会年会. 岡山. 2013 年 3 月 21 日. 招待講演。

二橋亮 (2012) 昆虫の体色・斑紋形成と進化に関する研究. 日本動物学会第 83 回大会. 大阪. 2012 年 9 月 14 日. 奨励賞受賞者講演。

Futahashi R., Fukatsu T. (2012) Molecular basis of color pattern formation in dragonflies. XXIV International Congress of Entomology. Daegu, Korea, Aug. 23, 2012. 招待講演。

Futahashi R. (2012) Mechanisms of color pattern formation and evolution in dragonflies. 2012 International Congress of Odonatology. Odawara, Aug. 2, 2012. 招待講演。

Futahashi R., Fukatsu T. (2012) Molecular bases underlying the color pattern diversity in dragonflies. Euro Evo Devo Lisbon 2012. Lisbon, Jul. 12, 2012. 招待講演。

二橋亮 (2012) トンボの体色・構造に関する最新の知見. 第 14 回バイオメテイクス研究会 プラス ミニ国際シンポジウム. つくば. 2012 年 2 月 9 日. 招待講演。

Futahashi R., Fukatsu T. (2011) Evolution and development of color pattern diversity in dragonflies. The 34th Annual Meeting of the Molecular Biology Society of Japan. Yokohama, Dec. 16, 2011. 招待講演。

二橋亮 (2011) トンボにおける色彩多型の発生・進化機構. 日本学術会議公開シンポジウム 新時代の昆虫科学を拓く 2. 名古屋. 2011 年 7 月 16 日. 招待講演。

〔図書〕(計 4 件中 2 件を下記に記載)

二橋亮 (2012) 2012 年度特別展「大空の覇者-大トンボ展-」展示解説書. 神奈川県立生命の星・地球博物館. 166 pp. (分担執筆)

尾園暁・川島逸郎・二橋亮 (2012) 「ネイチャーガイド 日本のトンボ」532pp. 文一総合出版. A5 版 ISBN 978-4-8299-0119-9

〔その他〕  
プレスリリース

[http://www.aist.go.jp/aist\\_j/press\\_release/pr2012/pr20120710/pr20120710.html](http://www.aist.go.jp/aist_j/press_release/pr2012/pr20120710/pr20120710.html)

ホームページ

<http://staff.aist.go.jp/t-fukatsu/Futahashi%20right.html>

<https://sites.google.com/site/ryofutahashi/home/japanese>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

二橋 亮 (FUTAHASHI RYO)

独立行政法人産業技術総合研究所・生物プロセス研究部門・主任研究員

研究者番号: 50549889