

「2013 いきもの講演会」

2013年8月24日

釧路市立博物館講堂

# トンボはなぜ生き残れたか？ ～環境変動と適応進化～

生方 秀紀

世界トンボ協会会員



*Diphlebia euphoeides* ♂ ミナミヤマイトンボ科、オーストラリア、生方撮影。

## はじめに

現在、主に化石燃料由来の温暖化ガス（二酸化炭素ほか）の大量排出による地球温暖化が大きな環境問題となっている。しかし、顕生代（古生代以降現在まで）の地球史を見ただけでも、それよりスケールの大きい気候変動が起きている。この気候変動、時には小惑星衝突という突発事件もあった地球環境の過激ともいえる変化に、トンボとその祖先や類縁のある昆虫はどのように対処してきたのだろうか？ この講演では、顕生代の気候変動とそれに伴う化石昆虫の動向をレビューし、その環境変動をかいくぐって現在も地球に生きている昆虫達の適応の妙を探る。

## 現存のトンボ目

トンボ目は二つの亜目に分けられている。均翅亜目(イトトンボ科、カワトンボ科など 19 科)は、2740 種が現存している。不均翅亜目(トンボ科やヤンマ科、ムカシトンボ科など 12 科)は、2940 種以上が現存し、合計で 5600 種を超える (Kalkmann et al. 2008)。

## トンボ上目の進化

トンボ上目はトンボ目と原トンボ目を含む分類群である。原トンボ目は古生代石炭紀中期 3 億 2500 万年前から出現し、巨大昆虫メガネウラ *Meganeura* (開翅長 65 cm) を含む。古生代ペルム紀下部 (2 億 5000 万年前) からは現存のトンボ目の範疇にはいる原不均翅類および初期の原均翅類が見つかる。不均翅亜目のうち、トンボ上科 (トンボ科、エゾトンボ科などを含む) は中生代ジュラ紀または白亜紀初期に多様に分化した。均翅亜目のうち、カワトンボ科は白亜紀の 1 億 7500 万年前頃に出現し、1 億 5000 万年前頃に急速に分化した (Corbet 著、椿ほか監訳 2007; Sanchez-Herrera & Ware 2012)。絶滅した科も多く存在するが、31 科 5600 種が 2 億年以上の時を超えて現在まで生き残っているのは、奇跡とまでいかなくとも驚異ではないだろうか？

## 地球環境の変動

### 古生代の気候変動

古生代最古のカンブリア紀は現在よりも 7, 8 度高く、顕生代で最暖であった。石炭紀後期にパンゲアに大森林・大湿地が広がった。これら樹木が湿地に埋没することにより、大気中の二酸化炭素が大量に固定され、寒冷化して、緯度 35 度まで氷床が迫る大氷河時代になった。逆に酸素濃度は現在の 20% よりも高い 35% あたりまで増加した証拠があり、これがメガネウラのような巨大昆虫の呼吸を可能にし、繁栄をもたらした (田近 2009; Dougal 著、小島監訳 2003; ほか)。

### 中生代の気候変動

中生代は概して温暖だった時期で、三畳紀は現在よりも 5~6℃高かった。三畳紀後期からジュラ紀初期にかけて気温が低下し、ジュラ紀後期から白亜紀前半は氷河期であった。白亜紀中期 (1 億年前) は間違いなく非常に温暖だった (今よりも 6~14℃高かった)。高緯度地域も温暖だった。当時の北極圏 (アラスカ)、南極圏 (オーストラリア) にも恐竜が生息していた (田近 2009; Dougal 著、小島監訳 2003; ほか)。

### 中生代末期の小惑星衝突と環境変動

6500 万年前の白亜紀と第三期の境界に、ユカタン半島に小惑星が衝突し、巻き上げられた塵が日照を遮り、それにより植物は光合成を停止し、草食動物が絶滅し、それを食べる肉食動物

の多くが絶滅した。とくに恐竜類は鳥類を残してほぼ絶滅した。地層から煤が発見され、当時、森林火災も多発したことがうかがえる。硫酸エアロゾルの降雨の可能性も指摘されている。衝突による津波の高さは最大 300m という巨大なもので、内陸 300km まで押し寄せたという（田近 2009; Powell 著、寺嶋・瀬戸口訳 2001; ほか）。

### 新生代の気候変動

始新世には新生代最暖の時期があり、緯度 50 度でも熱帯雨林が成立していた。3400 万年前の始新世と漸新世の境界でスケールの大きな寒冷化が起り、その後も、温暖期をはさみなが寒冷化が繰り返された。人類繁栄の時代である完新世（最終氷期の終わりから現在まで）は、温和な気候の時代であった（田近 2009; Jenkins 著、小島監訳 2004; ほか）。

### 昆虫の大量絶滅

顕生代を通じて、大量の生物種が目（もく）、科といった上位分類群もろとも絶滅するイベントがこれまでに 5 回あったとされる（Erwin 著、大野監訳（2009; ほか））。その中で、昆虫に大きな影響があったのは、ペルム紀末の「P-T 境界」（約 2 億 5100 万年前）で、22 目あった昆虫のうち古網翅目（PALAEODICTYOPTERA）、疎翅目（MEGASECOPTERA）、透翅目（DIAPHANOPTERODEA）などトンボ上目に系統的に近いグループを含め 8 つの目が絶滅している（丸岡 2010; ほか）。トンボ上目の中では原トンボ目（メガネウラが所属）はこの境界を越えられなかったが、現在の均翅亜目、不均翅亜目の共通祖先を含むトンボ目は生き残り、その後の繁栄の礎となった。

PT 境界における環境変化の根本原因として、シベリア洪水玄武岩をもたらした、過去 6 億年間でもっとも大きな火山噴火が考えられている。大量の火山灰による地上への日射量減少による低温化、放出された硫黄が空中で酸化されて「硫酸エアロゾル」となって日射量を減少させることによる低温化、そして酸性雨といった環境激変があったとされる。その後、火山ガスの主成分の二酸化炭素（温室効果ガス）による温暖化、それに伴うメタンハイドレートの溶解による温暖化の加速などが副次的に生じたともいわれており、これらが植物や動物にダメージを与えたであろう（田近 2009; ほか）。

### 地球環境の変動と昆虫の適応

以上のように、これまでの地球環境の変動は、気温で 10°C 以上の幅の温暖化と寒冷化、過乾燥、多雨、酸素や二酸化炭素濃度の変動、酸性雨といった大気条件の変化、火山や小惑星衝突などによる塵・灰による日照低下、海水準の変動、氷床の拡大縮小、プレート運動による大陸衝突とそれに伴う土地の隆起・水文学的变化など、時に激しく、時に巨大なスケールで生物圏をかく乱してきている。

これらの物理化学的要因は、直接各生物の生命や生理に影響を及ぼし、衰弱や個体の死、生殖の失敗をもたらす。低温や低照度は植物の光合成を低下させ、それを食べる草食動物を絶滅させ、それら動物を餌としていた肉食動物を連鎖的に絶滅させていく。

逆に生き残った生物たちは、低温または高温、さらには乾燥に対する耐性を持っていたり、あるいはよりマイルドな場所へ退避できる移動力や環境知覚能力を持っていたりしたことだろう。これらの性能や能力は、それらの生物がもともと持っていた能力をより高性能にする方向の自然淘汰が働いて達成した場合と、そのような環境にさらされる中で突然変異と自然淘汰の試行錯誤の繰り返しの中で新たに獲得した場合とがあろう。

大絶滅による旧タイプの生物の絶滅の後の時代には、環境の苦境を乗り越えただけでなく、新しい環境の中で性能を飛躍的にアップさせた、新タイプの生物が支配的になるだろう。これにより、たとえば、捕食者の捕食行動が素早くなったり、狡猾になったり、多様になることもあろう。また、捕食者にとっては餌動物がすばしこかったり、警戒心が強くなって捕食しにくくなることもあろう。

### トンボ目の環境変化への適応

トンボは大型で飛翔力があり、移動性という面では有利である。しかし、古生代の巨大昆虫は絶滅していることから、大型であることには不利な点もあったことになる。巨大昆虫が繁栄した石炭紀後期からペルム紀は大気中の酸素分圧が 30~35%と、現在の 20%よりも明らかに高く、これが大型昆虫の気管による呼吸を可能にした。その後、酸素分圧の低下とともに、飛翔昆虫の最大サイズも低下していったことが判明している (Clapham and Karr 2012)。

しかし、白亜紀以降ふたたび酸素分圧が増加しても、昆虫の最大サイズは目に見えて増加しなかった。これは、白亜紀に鳥類の進化が急速に進み、機敏な飛翔コントロールができるようになったことから、逃避のための機敏さに欠ける大型の昆虫に対する捕食圧が高まったためと考えられている (Clapham and Karr 2012)。

現在のトンボがすばしこく、捕まえにくいのは、主要な捕食者である鳥類や哺乳類に対する対抗適応として、飛翔における機敏さが洗練されてきたためと考えられる (以下、Corbet 著、椿ほか監訳を参考)。この機敏さは、トンボが餌とする小昆虫を追い掛け回して巧みにキャッチする能力という面での淘汰も受けている。トンボの幼虫 (ヤゴ) が水草の茎にしがみついてじっとしていたり、あるいは池の底の沈殿物の間に体を埋めるように隠れて待ち伏せ戦略型の捕食をしたり、魚などに食われそうになったときに肛門からのジェット推進で素早く逃げたり、尾の先の尖った棘を突き立てるように腹を反り返らせて捕食を逃れようとしたりする行動も、環境変動が生態系の再編成を通してトンボにもたらした淘汰圧に対する進化的反応の結果であるといえる。

間接効果である生物間関係の変動に対するトンボの適応を先に述べたが、話をもどして気候へのトンボの直接的適応について見ていこう。まず、高温・乾燥に対する適応として、トンボは生理的・行動的溫度調節能力を持つ。また、より涼しい場所に移動したり、夏眠 (耐乾休眠) という生理メカニズムを獲得したりしている。低温に対する適応として、環境温度や日長の変化を読み取っての休眠 (発育や変態の遺伝的にプログラムされた遅延)、低温への生理的耐性などを持つに至っている。幼虫期の酸素不足に備えて、巨大な尾鰓を発達させたり (均翅亜目)、

直腸に酸素交換能力の高いバスケット状の構造を発達させたり（不均翅亜目）している。加えて、水域の環境変動（水位の上下、干上がり、流速の変動）、pHあるいは塩分濃度の高低への適応なども成立させている。

以上の適応は、すべての種のトンボが等しく備えているのではなく、それぞれのトンボがその遺伝子の系譜の中で祖先種たちがその時々の淘汰圧に反応して備えるに至っているので、系統（遺伝子の系譜）ごとに適応形質のセットの構成要素の組み合わせは微妙に（種間ではわずかずつ、科間、目間では大きく異なっている。幼虫の直腸による呼吸は不均翅亜目が共通して持ち、尾鰓による呼吸は均翅亜目が共通して持っているという事実は、2億年以上前に原型が完成したこの遺伝子たちによる発明がいかに優れていたかを物語るといえるだろう。現存のトンボ目幼虫が例外なく備える折り畳み型の顎も、トンボが環境との闘争における優れた成功者であるための重要な武器であり続けたといえよう。

## おわりに

このように、2億5000万年以上前から生き残っているトンボ目たちであるが、産業革命以来の人類の工業化、人口増大にともなう生態系の改変による圧迫を受けている。現存の世界のトンボ全種のうち、10～15%が IUCN 基準のレッドデータ種（critically endangered (CR) , endangered (EN) , または vulnerable (VU)）に相当する絶滅の危機に瀕していると推定されている（Clausnitzer et al. 2009）。日本についてみても約200種中28種（約14%）のトンボが絶滅危惧 IA 類 (CR) IB 類 (EN) または II 類 (VU) である（生物多様性情報システム 2013）。このまま生態系の破壊・悪化が進むならばトンボ目2億年の歴史を人類が断ち切ることにもなりかねない。

現在の主要な地球環境問題として温暖化が騒がれている。地球の貴重な数億年の貯金である化石燃料をわずか数百年で使い果たしてしまうことは遠い未来世代への不公正として指弾されるべきであるが、こと温暖化に関しては、その進行速度を別とすれば、数℃程度の上昇そのことだけではトンボの大絶滅は起こらないのではないかと。むしろ生息地破壊、化学汚染、それらによる生態系悪化が、トンボを絶滅させていく主要因であると考えられる。トンボの生き方、そしてトンボ生息地をめぐる状況を直視することで、地球環境問題とその解決の道を改めて考えなおすきっかけが得られるように思う。

## 主な参考文献

- Corbet, P. S. 著、椿・生方・上田・東、監訳（2007）『トンボ博物学—行動と生態の多様性—』海游舎。
- Dougal, D., 著、小島、監訳（2003）『生命と地球の進化アトラス II』朝倉書店。
- Jenkins, I., 著、小島、監訳（2004）『生命と地球の進化アトラス III』朝倉書店。
- Erwin, D. H., 著、大野、監訳（2009）『大絶滅』共立出版。
- 丸岡照幸（2010）『96%の大絶滅—地球史におきた環境大変動』。技術評論社。

Powell, J.L., 著、寺嶋・瀬戸口訳 (2001) 『白亜紀に夜がくる—恐竜の絶滅と現代地質学』。青土社。

田近英一 (2009) 『地球環境 46 億年の大変動史』。化学同人。

#### 著者プロフィール

生方 秀紀 (うぶかた ひでのり)

北海道大学理学部、同大学院博士課程単位修得退学、理学博士。

1979 年から北海道教育大学釧路校教員。2013 年定年退職し、同大学名誉教授。

この間、世界トンボ協会および北海道トンボ研究会の会長を歴任。著書に『トンボの繁殖システムと社会構造』(共著、東海大学出版会)、『温暖化に追われる生き物たち』(分担執筆、築地書館)、『ESD をつくる—地域でひらく未来への教育』(ミネルヴァ書房、共編著)、『道東の昆虫』(共編著、釧路新書) ほか、訳書に『トンボ博物学—行動と生態の多様性—』(共同監訳、海游舎) がある。