

# 蝶や蛾の翅模様のグラウンドプランと多様性

|       |                                    |
|-------|------------------------------------|
| 誌名    | 蚕糸・昆虫バイオテック = Sanshi-konchu biotec |
| ISSN  | 18810551                           |
| 著者名   | 鈴木, 誉保                             |
| 発行元   | 日本蚕糸学会                             |
| 巻/号   | 87巻2号                              |
| 掲載ページ | p. 109-116                         |
| 発行年月  | 2018年8月                            |

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター  
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council  
Secretariat



## 特集「ポストゲノム時代の形態進化研究」

# 蝶や蛾の翅模様の グラウンドプランと多様性

鈴木 誉保\*

農業・食品産業技術総合研究機構生物機能利用研究部門

### 1. はじめに

葉っぱにそっくりに化けたコノハチョウ、枝に似せた蝶のムクツマキシヤチホコ、樹皮にまぎれて見えないキシタバなど、蝶や蛾の翅模様は実に多様に富んでいる(図1; Stevens, 2016; 鈴木, 2016; Quicke, 2017)。この多様さを目の当たりにすると、蝶や蛾の翅模様は自在に進化することができ、そこには何のルールも制約もないようにみえる。しかし、蝶や蛾の翅模様は、グラウンドプランとよばれる基本的なデザイン原理にしたがっていることがわかっている(図2; Schwanwitsch, 1924; Süffert, 1927; Nijhout, 1991; Suzuki, 2017a; 鈴木, 2017)。例えば、枯葉に擬態した蝶ですら、このルールから逸脱することができない(Suzuki et al., 2014)。グラウンドプランという概念は脊椎動物の研究とともに進展してきた歴史的経緯があるため、鱗翅目昆虫の研究ではこの経緯を踏襲しないまま研究者が思い思いの文章を書き連ねてしまっている現状がある。そこで、筆者は蝶や蛾の翅模様の形態学的基礎について総説として報告した(Suzuki, 2017a; 鈴木, 2017)。最近では、ゲノム編集技術の進展にともなって、蝶の翅模様の分子メカニズムを探る研究も始まり(Zhang & Reed, 2016; Zhang et al., 2017; Mazo-Vargas et al., 2017)、グラウンドプランの遺伝的背景についても理解が進みつつある。本稿では、蝶や蛾の翅模様を支配するグラウン

ドプランについて、形態学的な基礎と分子生物学的な背景について解説したい。

### 2. 蝶や蛾の翅模様の形態学

形態学とは、生物のもつ形や構造を様々な手法で記述、比較、解析することにより、その機能、適応的意義、進化過程、発生機構などを理解しようとする諸分野の総称である(倉谷, 2012)。その中心となる概念として、相同性とボディプラン(グラウンドプラン)が挙げられる。相同性とは、進化的にみて祖先から受け継いできた由来が同じであることを指す(鈴木, 2012a, b)。また、相同な要素の集合をグラウンドプランとよぶ。相同性やグラウンドプランの最もよく知られる例として、哺乳類の肢(limb)がある。コウモリの翼を支える梁の役割をしている骨は5本あり、これはわたしたちヒトの5本の指と相同である。同様に、アザラシのかく鱗やクジラの鱗を解剖すると、これらと相同な骨が見出せる。もとはと言えば、同じ骨を変形して多様なデザインを作りだしているわけである。相同性という性質は、脊椎動物だけでなく、動物、植物、微生物などにも見られる普遍的な現象である。また、その対象は、骨だけでなく、筋肉、神経、昆虫の外骨格、など様々な形態形質にみられる。

この哺乳類の肢の骨格について、グラウンドプランはどのように読み取ればよいだろうか。肢の骨格は、上腕骨(humerus)、尺骨(ulna)、橈骨(radius)、指骨(phalanges)などから成る。それぞれの骨は先に述べたすべての動物種で同定される相同な要素である。これら相同な骨格要素の集合がグラウンドプランを成す。ただし、ここで重要なことがある。すなわち、これらの骨格要素は、ただ集まって成立しているのではなく、ある一定の

\*〒305-8634 茨城県つくば市大わし 1-2  
農業・食品産業技術総合研究機構 生物機能利用研究部門  
カイコ機能改変技術開発ユニット  
E-mail: takaosuzuki@affrc.go.jp  
Tel: 029-838-6202

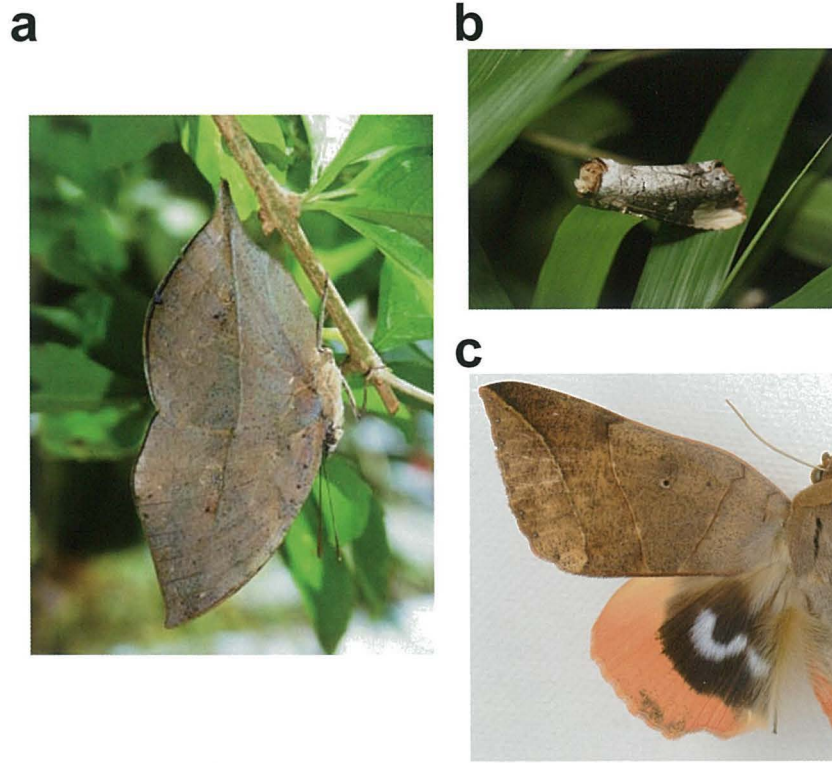


図1. 様々に擬態した蝶と蛾の翅の模様  
 (a) コノハチョウ。(b) ムクツマキシヤチホコ。(c) キシタバ。(a) は Suzuki et al. (2014), (c) は Suzuki (2013) を一部改変

相対的位置関係のもとに存在しているということである(倉谷, 2015)。この相対的位置関係は、ジョフロワにより提出された「結合一致の法則」と論理的に等価なものである(倉谷, 2015)。ジョフロワにはダーウィン以降の進化的なアイデアは含まれていないが、いまでも比較形態学的に相同性を判定するための、主たる根拠、あるいは判断基準のひとつとなっている(倉谷, 2015)。現在では、相同性を同定するための基準はレマネ規準としてまとめられ、結合一致の法則は第1規準とされる(Suzuki, 2017a; 鈴木, 2017)。

この相同性やグラウンドプランが、蝶や蛾の翅の模様にも見られることが、20世紀の初頭にロシアの昆虫学者である Schwanwitsch (1924) とドイツの発生生物学者である Süffert (1927) により独立に発見された。両者のアイデアはわずかに異なるところがあるが、後に Nijhout により統一的な見解が示されたものが図2になる(Nijhout 1991)。蝶や蛾のグラウンドプランは一般に Nymphalid ground plan (NGP) と呼ばれる。Nymphalid とは、タテハチョウ科 (Nymphalidae) を指している。これは、タテハチョウ科でのみ成立しているグラウンドプランという意味ではなく、タテハチョウ科で発見されたグラウンドプランという意味である(ただし、蝶の翅模様研究者であっても、タテハチョウ科でしかグラウンドプラン

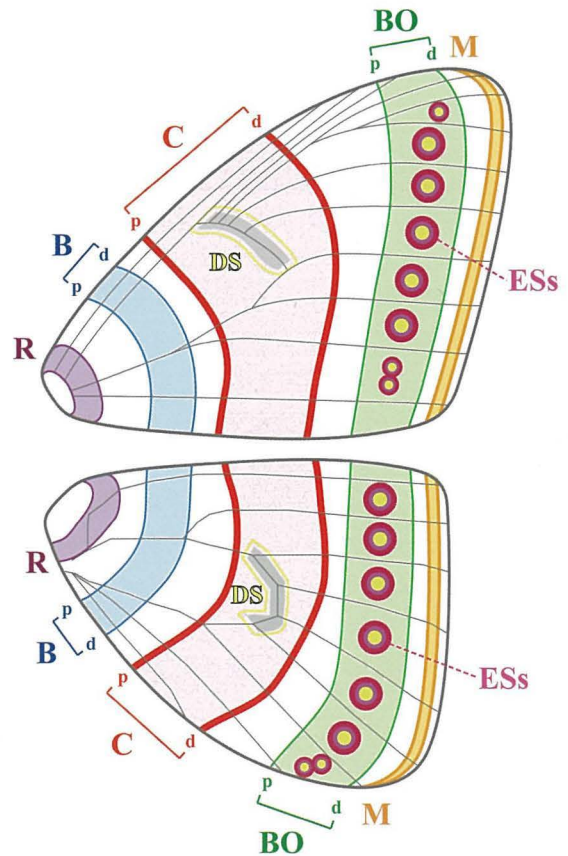


図2. 蝶や蛾の翅模様のグラウンドプラン  
 (図は Suzuki et al. (2014) より一部を改変して引用)

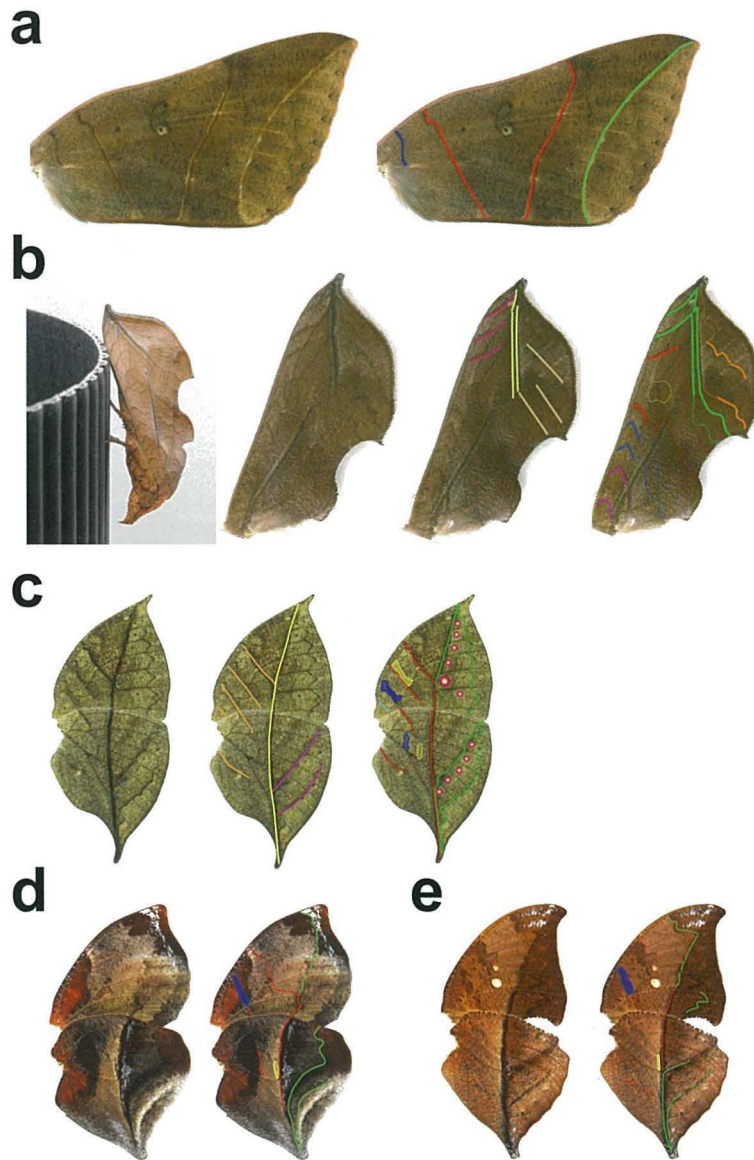


図3. 様々な蝶や蛾の翅模様のグラウンドプラン  
 (a) ムクゲコノハのグラウンドプラン。(b) アカエグリバのグラウンドプラン。(c) コノハチョウのグラウンドプラン。(d) マエモンベニコノハのグラウンドプラン。(e) インドラマドコノハのグラウンドプラン。(a)と(b)は Suzuki (2013), (c)は Suzuki et al. (2014), (d)と(e)は Suzuki (2017a) を、それぞれ一部を改変

が成立していないと誤認している向きも多い)。本稿では、単にグラウンドプランと呼ぶ。

グラウンドプランは、3つの相称系 (symmetry systems) と5つの要素からなる (図2)。3つの相称系とは、基部相称系 (basal symmetry system; B), 中央相称系 (central symmetry system; C), 境界相称系 (border symmetry system; BO) を指す。それぞれの相称系は、近位 (proximal; p) と遠位 (distal; d) の2つの要素からなる。これら2要素は鏡像関係にある。相称系とは、この鏡像関係のことを指す。以上の略記号を用いて、例えば、基部相称系の近位斑紋は Bp と表記される。5つの要素として、根斑紋 (root; R), 横脈帯紋 (discal spot; DS), 亜外縁紋

(sub-marginal; sM), 外縁紋 (marginal; M), 眼状紋 (eye spots; ESs) がある。このうち、眼状紋は蝶でのみ見られる模様要素であり、蛾では見られない。蝶で進化的に獲得された新規形質 (novelty) である。根斑紋、亜外縁紋、外縁紋は失われてしまっていることが多い。以下の文では、これらの模様要素を略記号をもちいて説明する。

グラウンドプランは、翅の前、後、表、裏、の4面のいずれにも成立する。ただし、この4面は同期していないことが多い。例えば、蛾の多くは裏面の前後翅の模様要素は消失してしまっていることが多い。あるいは、蝶の表面と裏面は全く異なった模様をしていることが多い。この前翅の表面、前翅の裏面、後翅の表面、後翅の

裏面の4面の関係を「連続相同」という。連続相同は、体軸と密接に関係しており、体の前後軸、背腹軸と関連しているとされる。一方で、左右の関係は連続相同とはみなさない。

### 3. グラウンドプランからみた翅模様の多様性

前節で紹介したグラウンドプランは、多様な蝶や蛾の翅模様をどのように説明するのだろうか？ 単純な模様が説明できそうなことは想像できる。一方、複雑な模様、例えば枯葉そっくりに擬態した模様などは説明できなさそうである。しかし、筆者の研究により、たとえ複雑な擬態模様であったとしてもグラウンドプランの範疇で説明できることが、いくつかの事例で証明された (Suzuki, 2017a)。本節では、様々な蝶や蛾の翅模様を見ながら、グラウンドプランの保守性と自在な模様をもたらす柔軟性を概観したい。

まず、ヤガ科の蛾であるムクゲコノハ (*Thyas juno*) を見てみる (図 3a)。ムクゲコノハは後翅を隠すように前翅を閉じて樹皮にとまる。敵が近づくと前翅をあげ、後翅の鮮やかなオレンジ色と黒色のコントラストの効いた斑紋 (閃光斑) を見せて飛び去る (図 1c)。前翅の茶色い地味な模様は、隠蔽擬態をしていると推察される。筆者の研究により、前翅の斑紋にグラウンドプランが同定された (Suzuki, 2013)。ムクゲコノハの斑紋は、4本の線と中心部の丸からなる。それぞれ、グラウンドプランの Bd, Cp, Cd, BOp, DS に対応する。それ以外の模様要素は、表現型としては見えなくなっているか、進化的に消失したと考えられる。ムクゲコノハの斑紋は比較的簡単な模様をしており、グラウンドプランにしたがっていることにさほど疑義はないであろう。

次に、同じくヤガ科の蛾であるアカエグリバ (*Oraesia excavata*) を見てみる (図 3b)。アカエグリバは後翅を隠すように前翅を閉じてとまる。前翅の輪郭は葉のかたちになっている。後縁は大きくえぐれており、枯れた葉の輪郭に似せている。このえぐれが、この蛾の和名の由来となっている。前翅には葉脈模様がつくられていて、主脈と左右の側脈からなる。筆者の研究により、この枯葉模様のグラウンドプランも同定された (図 3b; Suzuki, 2013)。葉脈模様の主脈は、BOp と BOd からなる。BOp と BOd は折れ曲がり、図をみて左側の側脈の形成にも貢献している。この左側脈は、Cdの一部も関わっている。図 3b にて点線で示したように、この Cd は後縁までのびていると考えられる。実際に、多数の個体を観察すると、変異により、Cd がはっきりと識別できる個体をまれに見つけることができる。右側脈は、BOdの一部と

亜外縁紋と外縁紋から形成されていた。このように、アカエグリバの線は、鋭角に曲り、また直線になることで葉脈模様を表現している。これは、ムクゲコノハの線が丸みを帯び、オリジナルの斑紋パターンをそのまま保持しているようにみえるのと比べると、ずいぶんと趣きが異なることがわかる。さらに、グラウンドプランの要素の線を背景色と同化させることで見えなくしている。グラウンドプランは、基本的に前縁から後縁へと横断する線の集合であるため、このように部分的に背景色と同化させることで、様々なデザインを作り出すことが可能になっていることがわかる。

ヤガ科以外の蛾も見てみよう。ヤママユガ科のヤママユ (*Antheraea yamamai*) を見てみる。ヤママユの模様といえば、目玉模様が目立つ。この目玉模様はグラウンドプランのどの要素に相当するだろうか。目玉模様だから眼状紋だと考えるのは尚早である。この目玉模様は形態学的には Discal spot に相当する。このように目玉の模様をしているということだけでは、形態学的にどの要素に相当するのかわからない。類似の例として、イボタガの模様があげられる。イボタガの目玉模様は、中央相称系によりつくられている。

蝶の模様もいくつか見てみる。タテハチョウ科の蝶であるコノハチョウ (*Kallima inachus*) を見てみる (図 1a; 図 3c)。翅の裏面が、前翅と後翅をあわせて1つの葉を表現している。この枯葉模様もグラウンドプランで説明できることが明らかにされている (Suzuki et al., 2014)。主脈は前翅では BOp と Cd の2つの要素により、後翅では Cd から形成されている。左の側脈はより複雑である。最も上側にある側脈は、Cdの上端でできている。上から2番目の側脈は、DS と Cp が重なることで1本の線を表現している。上から3番目の側脈は、前翅の Cp と後翅の Cp の上端でできている。主脈や第3側脈が示しているように、前翅と後翅の要素がぴったり続くように模様要素が空間的に配置されているのがわかる。上から4番目の側脈は、後翅の Cp の下端でできている。後翅の Cp は、第3、4側脈の2つを表現できるように、中央部が背景色と同化して見えなくなっている。右側脈は、後翅の BO により形成されている。眼状紋は、前翅・後翅ともに基本的に退化してほとんど見えなくなっている。ただし、前翅の CuA1 脈室に位置する眼状紋は同心円の中央部が透明になって、あたかも虫喰いの穴に擬態している。最近、コノハチョウの枯葉模様がどのように進化してきたのかをグラウンドプランのルールとベイズ統計を駆使して、解明できた。本稿では、字数の都合上割愛するが、興味のある方はぜひ参考文献に目を通して

ほしい (Suzuki et al., 2014; Owen, 2014; 鈴木, 2015a, b)。

#### 4. グラウンドプランから見た翅模様のプリコラーージュ性

上述のように、グラウンドプランは単純な模様から、枯葉擬態のような複雑な模様まで説明できることがわかった。さらに、複数の枯葉擬態の蝶や蛾の翅模様のでき方を、グラウンドプランを通して見ることで、興味深い設計原理が見えてきた。図 3d, e に枯葉に擬態した蝶、マエモンベニコノハ (*Siderone marthesia*) とイシドラマドコノハ (*Zaretis isidora*) を示した。このグラウンドプランは、Schwanwitsch により明らかにされた (Schwanwitsch, 1956)。この 2 種の蝶とコノハチョウを見比べてみると、3 者ともグラウンドプランをどのように使って葉脈模様を表現しているのかが異なっていることがわかる。例えば、主脈に注目してみると前翅の主脈は 3 者で共通していて、いずれも BOp と Cd を使って表現している。しかし、後翅の主脈は異なっている。コノハチョウでは Cd の 1 要素のみで形成されているが、マエモンベニコノハやイシドラマドコノハでは Cd と BOp の 2 要素で形成されている。さらに興味深いのは、この 3 種の模様は独立に生じた収斂進化によるものだという点である。独立に進化しているにも拘わらず、前翅の主脈をグラウンドプランでどのように作るかについて、ずいぶん類似している。グラウンドプランの使い方という点では何らかの進化的な制約があるのかもしれない。さらに、蛾であるアカエグリバの枯葉模様のつくり方と比較してみると、蝶は前後翅の 2 枚で枯葉模様を作り出しているが、蛾は前翅のみしか使わない。したがって、その模様のつくり方はずいぶん異なり、アカエグリバの主脈は BO でのみ形成されており、C は利用しない。

以上の 4 種の例からもわかるように、一言で枯葉模様といってもグラウンドプランからみれば、その作り方にはかなりの柔軟性があり、自由度が高いことがわかる。これはデザイン形成におけるプリコラーージュ性をしめす好例であると考えられる (Suzuki, 2017a)。プリコラーージュは器用仕事なども訳されるが、手近にあった材料をつかってその場しのぎでモノを作成する様子をさし、オペロン説を提唱したジェイコブにより生物学に導入された概念である (Jacob, 1977)。ただし、先にみたように、単純に手近にあった模様要素を使って枯葉模様が進化してきたのではなく、何らかの制約もそこには関わっているようにみえる。今後の研究の進展が望まれる。

#### 5. 翅模様のグラウンドプランと分子生物学

蝶の翅模様の分子生物学的な背景を明らかにする研究は、グラウンドプランの解明と歩みを同じくしているといっても過言ではない。1994 年にショーン・キャロルらの研究チームによって、次いで 1996 年にポール・ブレックフィールドらの研究チームによって、蝶の翅の目玉模様について分子生物学的な研究がなされた (Carroll et al., 1994; Brakefield et al., 1996)。目玉模様は、上述したように、グラウンドプランの要素のひとつである眼状紋 (Ocelli) に相当する。この研究を皮切りに、眼状紋の遺伝子・分子基盤については実に多くの研究が進んできた。眼状紋についての分子生物学的な解説は、既に出版された総説論文に譲りたい (Monteiro, 2015)。本節では、眼状紋以外のグラウンドプランを構成する要素の分子生物学的な背景について解説する。

カリフォルニア大学のアーナード・マーティン (現ジョージワシントン大学) とロバート・リードは、タテハチョウ科の蝶であるニセヒョウモンモドキ (*Euphydryas chalcedona*) を用いてグラウンドプランの形成に関わる遺伝子群をつきとめた (図 4; Martin & Reed, 2014)。ニセヒョウモンモドキの翅の模様は、R (後翅のみ)、B, DS, C, BO, M をもち、グラウンドプランの分子基盤を調べるのに適した材料である (図 4a)。彼らの実験から、これらの模様要素の形成には WNT 系の遺伝子が関与していることが示された (図 4b)。遺伝子の発現は前翅と後翅でわずかに違いがみられた。前翅の B, DS には *wg*, *wnt6*, *wnt10* が発現している一方で、後翅では *wnt10* の発現は検出されなかった。また、R, C, M には *wntA* が発現していた。

これらの WNT 系遺伝子群のうち、*wg* と *wntA* については複数の蛾や蝶でも調べられており (Martin & Reed, 2010, 2014; Mazo-Vargas et al., 2017)、また *wntA* についてはゲノム編集技術 (CRISPR/Cas) を利用して斑紋欠失実験も行われた (Mazo-Vargas et al., 2017)。*wg* の発現は、以下の蝶や蛾で調べられている。タテハチョウ科の蝶であるアメリカタテハモドキ (*Junonia coenia*)、ヒメアカタテハ (*Vanessa cardui*)、アメリカアオイチモンジ (*Limenitis arthemis*)、ヤガ科の蛾であるヨトウガの 2 種 (*Spodoptera ornithogalli*) とツマジロクサヨトウ (*Spodoptera frugiperda*)、メイガ科の蛾であるスジコナマダラメイガ (*Epephasia kuehniella*) の 6 種である。種によって持っている模様要素は異なるが、いずれの種もニセヒョウモンモドキとほぼ同様の実験結果が得られており、B, DS で *wg* が発現していることは蝶と蛾に共通しているよう

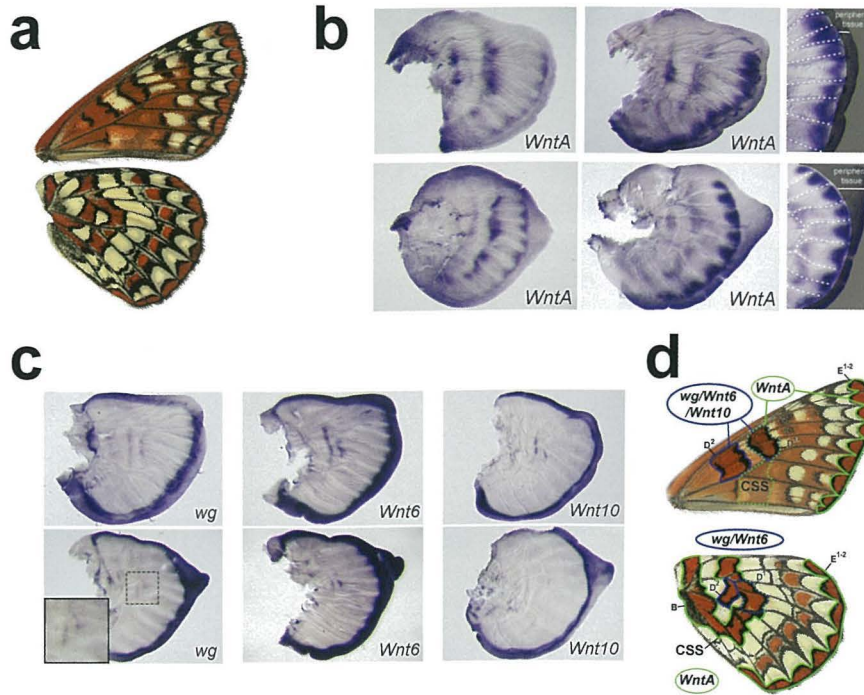


図4. グラウンドプランの形成に関する遺伝子群  
(a) ニセヒョウモンモドキ (*Euphydryas chalcedona*) の裏面 (dorsal side)。 (b) *wntA* の発現。 (c) *wg*, *wnt6*, *wnt10* の発現。 (d) まとめ。

だ。一方、Rでは、ニセヒョウモンモドキが *wntA* を発現していたのに対し、これらの種では *wg* が発現しており、種間で一致した実験結果が得られていない。

*wntA* の発現は、以下の蝶で調べられている（蛾では調べられていない）。タテハチョウ科の蝶であるアメリカカタテハモドキ (*Junonia coenia*)、ヒメアカタテハ (*Vanessa cardui*)、キマダラジャノメ (*Pararge aegeria*) の3種である。種によって持っている模様要素は異なるが、いずれの種もニセヒョウモンモドキとほぼ同様の実験結果が得られており、C、Mで *wntA* が発現していることは蝶と蛾に共通しているようだ。また、これらの3種については、ゲノム編集技術を利用して *wntA* の欠失実験も行われ、Cが欠失し、Mが改変するという結果が得られており、遺伝子発現実験と一貫性が得られている。一方でいくつかの混乱した状況がみられる。例えば、アメリカカタテハモドキのRは、*wntA* のゲノム編集実験により欠失しているが、発現については論文ごとの再現性がみられていない。また、アメリカカタテハモドキでは、Bでも *wntA* が発現している（ゲノム編集実験では欠失しない）。また、ヒメアカタテハでは、BやESsでも *wntA* の発現が見られている。

簡単にまとめると現時点で次のことが結論できると思われる。まず、*wg* 遺伝子はDSの形成に種を越えて関係している。また *wntA* 遺伝子はC、Mの形成に種を越

えて関係している。一方、R、B、ESsの形成は、種によって *wg* 遺伝子と *wntA* 遺伝子の関与が様々であるようにみえる。進化の過程で、*wg* と *wntA* の役割が変更した可能性もあり、上で解説した内容を一般的なものとして結論づけるのは尚早である。

## 6. おわりに—グラウンドプランの一般的拡張に向けて—

蝶や蛾の翅模様のグラウンドプランは、20世紀の初めに提唱された (Schwanwitsch, 1924; Süffert, 1927)。分子生物学の興りとともにその知見は表舞台より姿を消したが、20世紀の終わりに Frederick Nijhout により再発見され、分子生物学の知見と総合された (Nijhout, 1991)。そして、グラウンドプランの発見からおよそ百年後になって、形態学的な理解 (Suzuki, 2013, 2017a) と、分子生物学的な理解 (Martin & Reed, 2010, 2014; Mazo-Vargas et al., 2017) が大きく進みつつある。本節では、これからグラウンドプラン研究が取るべき方向性について、形態学的側面と分子生物学的側面の2つの面から提案し結びとしたい。

翅模様の形態学的側面としては、グラウンドプラン以外の模様要素へと目を向ける必要があると考えている。例えば、コノハチョウの葉脈模様は、そのすべての線がグラウンドプランの要素により体现されているわけでは

ない。例えば、後翅の側脈模様のひとつは、翅脈上が黒くなっている脈斑紋 (venous pattern) であるし、またその逆側にある側脈模様のひとつは他の蝶にもあまり見かけない要素である。グラウンドプランは、祖先から種分化を経ながらも系統にわたって受け継がれてきた相同要素をもとにしている。一方、例えば、祖先から受け継がれてきたわけではないが、複数の種を比較したときに何度も頻繁に出現する模様要素がある。この現象を同形とよぶ (鈴木, 2012a, c)。例えば、上述した脈斑紋は蝶や蛾で頻出する模様である。また、別の例としては、オオカバマダラ オレンジ色がある。このオレンジ色領域は、ミューラ擬態やベーツ擬態をしている様々な蝶で確認される模様要素であり、同形要素であるといえる。興味深いことに、最近の分子生物学的研究により、*optix* 遺伝子がこのオレンジ色領域を制御していることがわかってきた (Zhang et al., 2017)。つまり、表現型レベルでは同形要素であったとしても、発生学レベルでは相同要素であるというわけである。相同要素だけでなく、同形要素やあるいは種特異的な要素も含めて、翅模様を要素へと分解し、どのような要素の集合により模様ができているのか、などを明らかにすることができるだろう。

筆者は、最近、複雑な形質 (かたち・模様・行動・生活史など) は複数の要素の集合として記述できるとした概念、多要素系 (multi-component systems) を提唱した (Suzuki, 2017b)。この概念的な枠組みにおいては、まず蝶や蛾の翅の模様はいくつの要素により構成されているのか、またその要素はどんな性質をもったものなのか、といった要素の同定・列挙・分類に取り組む。相同要素や同形要素はそれらの要素の2例となる。また、それら以外の要素もありうると考えている。様々な模様 (例えばいろいろな擬態をした模様) を多要素構造の観点から読み解くことで、多様な模様の組み合わせ論的な進化が明らかになるだろう。まず多様な模様が要素の集合であること、またどんな性質の要素をどのような組み合わせで利用して模様を作り出しているかなどを明らかにする必要がある。この側面については現在既に取り組んでおり、近く別紙にて報告したい。

分子生物学的側面としては、模様のもつモジュール性がどうやって分子生物学的に担保されているのかを探る必要があると考えている。比較生物学的な観察から、グラウンドプランの要素は、要素ごとに消失や改変が可能であり、モジュール構造をもっていると推察される。つまり、その要素特異的な変更を可能にするような遺伝的基盤が存在することを示唆している。単純には、要素特異的に発現している遺伝子 (群) があるのかもしれない。

あるいは、要素特異的な発現を可能にするシス調節制御モジュールがあるのかもしれない。現在の研究結果は、*wg* や *wntA* はグラウンドプランの複数の要素で発現していると示しており、例えばそれぞれの遺伝子を欠失させると複数の要素を同時に変更することになる。したがって、これらの遺伝子がモジュール性を生み出しているわけではなさそうである。1つの可能性として、*wg* や *wntA* 遺伝子の制御領域にモジュール性があるのかもしれない。実際に、ショウジョウバエ (*Drosophila guttifera*) を使った研究で、*wg* 遺伝子による翅の斑紋制御にシス調節制御のモジュール性があることが示されている (Koshikawa et al., 2015; 福富・越川, 2018)。類似の制御システムが蝶や蛾の翅模様をつくりだす遺伝子の制御にもあるのかもしれない。

本稿では、蝶や蛾の翅模様を支配するグラウンドプランについて、形態学的な基礎を具体例を交えながら解説し、またその分子生物学的な背景についても解説した。蝶や蛾のグラウンドプランの形態学的・分子生物学的な解明は、蝶や蛾の翅の模様の発生と進化の理解を進めるだけでなく、脊椎動物を含めすべての動植物でみられる相同性やグラウンドプランの理解を深めることにも大いに貢献すると期待している。また、実験材料としての扱いやすさは、多要素構造、モジュール性といった抽象概念を実験により実証することを可能にしてくれると期待している。形態学的側面についても、分子生物学的側面についても、その取り組みが始まったばかりのまだ若い研究領域であるが、今後の進展が強く望まれる。

## 引用文献

- Brakefield PM, Gates J, Keys D, Kesbeke F, Wijngaarden PJ, Monteiro A, French V, Carroll SB (1996) Development, plasticity and evolution of butterfly eyespot patterns. *Nature* 384: 236-242.
- Carroll SB, Gates J, Keys D, Paddock SW, Panganiban GF, Selegue JE, Williams JA (1994) Pattern formation and eyespot determination in butterfly wings. *Science* 265: 109-114.
- 福富雄一・越川滋行 (2018) 昆虫の模様形成研究の現在とこれから. 蚕糸・昆虫バイオテック 87: 95-102.
- Jacob F (1977) Evolution and tinkering. *Science* 196: 1161-1166.
- Koshikawa S, Giorgianni MW, Vaccaro K, Kassner VA, Yoder JH, Werner T, Carroll SB (2015) Gain of *cis*-regulatory activities underlies novel domains of *wingless* gene expression in *Drosophila*. *Proc Natl Acad Sci USA* 112: 7524-7529.
- 倉谷滋 (2012) 22.11 形態学ならびに形態の認識. 「進化学事典」, pp.733-735. 日本進化学会, 共立出版.
- 倉谷滋 (2015) 形態学 形づくりにみる動物進化のシナリオ (サイエンス・パレット). 丸善出版.
- Martin A, Reed RD (2010) *Wingless* and *aristales2* define a developmental ground plan for moth and butterfly wing pattern evolu-



- tion. *Mol Biol Evol* 27: 2864-2878.
- Martin A, Reed RD (2014) Wnt signaling underlies evolution and development of the butterfly wing pattern symmetry systems. *Dev Biol* 395: 367-378.
- Mazo-Vargas A, Concha C, Livraghi L, Massardo D, Wallbank RWR, Zhang L, Papador JD, Martiez-Najera D, Jiggins CD, Kronforst MR, Breuker CJ, Reed RD, Patel NH, McMillan WO, Martin A (2017) Macroevolutionary shifts of WntA function potentiate butterfly wing-pattern diversity. *Proc Natl Acad Sci USA* 114(40): 10701-10706
- Monteiro A (2015) Origin, development, and evolution of butterfly eyespots. *Ann Rev Entomol* 60: 253-271.
- Nijhout HF (1991) *The Development and Evolution of Butterfly Wing Patterns*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Owen J (2014) Mystery solved? How butterflies came to look like dead leaves. *National Geographic*. <https://news.nationalgeographic.com/news/2014/12/141210-butterflies-evolution-darwin-leaves-mimicry-science-animals/>
- Quicke DLJ (2017) *Mimicry, Crypsis, Masquerade and other Adaptive Resemblances*. Wiley-Blackwell, Hoboken.
- Schwanwitsch BN (1924) On the ground-plan of wing-pattern in Nymphalids and certain other families of the Rhopalocerous Lepidoptera. *Proc Zool Soc Lond B* 34: 509-528.
- Schwanwitsch BN (1956) Color-pattern in Lepidoptera. *Entomologeskoe Obozrenie* 35: 530-546.
- Stevens M (2016) *Cheats and Deceits: How Animals and Plants Exploit and Mislead*. Oxford University Press, Oxford.
- Suzuki TK (2013) Modularity of a leaf moth-wing pattern and a versatile characteristic of the wing-pattern ground plan. *BMC Evol Biol* 13: 158.
- Suzuki TK (2017a) Camouflage variations on a theme of the Nymphalid ground plan. *In: Diversity and Evolution of Butterfly Wing Patterns - An Integrative Approach* (T Sekimura, HFT Nijhout, eds.), pp. 39-57. Springer, Singapore.
- Suzuki TK (2017b) On the origin of complex adaptive traits: progress since the Darwin vs. Mivart debate. *J Exp Zool B* 328: 304-320.
- Suzuki TK, Tomita S, Sezutsu H (2014) Gradual and contingent evolutionary emergence of leaf mimicry in butterfly wings. *BMC Evol Biol* 14: 229.
- 鈴木誉保 (2012a) 22.2 形態形質の類似性 (総論). 「進化学事典」, pp.710-712. 日本進化学会, 共立出版.
- 鈴木誉保 (2012b) 22.3 ホモロジー (相同). 「進化学事典」, pp.712-714. 日本進化学会, 共立出版.
- 鈴木誉保 (2012c) 22.6 ホモプラジー (同形). 「進化学事典」, pp.720-722. 日本進化学会, 共立出版.
- 鈴木誉保 (2015a) 枯葉そっくりに擬態したチョウの進化. *現代化学*, 533 (8月号): 33-37. 東京化学同人.
- 鈴木誉保 (2015b) コノハチョウの擬態の進化を数学でさぐる. *パリティ* 30 (11): 57-61. 丸善.
- 鈴木誉保 (2016) 昆虫の科学 (1) 蝶や蛾の擬態模様の遺伝的基盤とその進化. *化学と生物* 54 (5): 351-357.
- 鈴木誉保 (2017) 3章 基本プランという主題が奏でる擬態という変奏. “チョウの斑紋多様性と進化—統合的アプローチ”. 海遊舎.
- Süffert F (1927) Zur vergleichenden analyse der schmetterlingszeichnung. *Biol Zentralblatt* 47: 385-413.
- Zhang L, Reed RD (2016) Genome editing in butterflies reveals that *spalt* promotes and *Distal-less* represses eyespot colour patterns. *Nat Commun* 7: 11769.
- Zhang L, Mazo-Vargas A, Reed RD (2017) Single master regulatory gene coordinates the evolution and development of butterfly color and iridescence. *Proc Natl Acad Sci USA* 114(40): 10707-10712.