

カブトムシ（コガネムシ科）前翅の開閉と 固定に関する構造

野村周平

国立科学博物館動物研究部 (nomura@kahaku.go.jp)

Opening, closing and locking structures in fore wings of horned beetle, *Trypoxylus dichotomus* (Scarabaeidae)

Shūhei NOMURA

Abstract. In horned beetle of Scarabaeidae, *Trypoxylus dichotomus* (Linnaeus, 1771), opening, closing and locking structures in fore wing are studied. The fore wing is opened and closed by a pair of robust muscles attached above the hinge. The following three locking devices were found on inner side of the fore wing and observed by SEM, namely, 1) a bifurcate condyle on the posterior side of the external articulation of the fore wing, which is attached two excavations and a process on the mesonotum when the fore wings are closed, 2) a pair of sharkskin patches on the anterior and lateral end of the metathorax and humeral inside of the fore wing, 3) a dark colored sharkskin patch on the slightly posterior inside of the fore wing, which was observed only in the male. The former two devices set the fore wing onto the same position and the last one works as a stopper of the hind wing, when the fore wing is closed.

緒言

カブトムシ *Trypoxylus dichotomus* (Linnaeus, 1771) (コガネムシ科) は、日本の甲虫の中でもっとも有名な、よく知られた種であることは議論の余地がない。日本人ならば老人から子供まで、必ずといっていいほど見知っているし、そのさまざまな習性についてもよく知られている。一方でまたカブトムシは、日本を代表する甲虫といっても過言ではない。日本固有種でこそないが、一部の地域を除いて、クヌギ、コナラの雑木林などに極めて普通に生息している。

カブトムシはこのようによく知られた虫でありながら、未解明の部分が多く残っていることも事実である。習性や生態のみならず、よく調べられているはずの外部形態でさえ、十分に解明されていない点が多い。特に調べられていない領域で最大のものが、前翅（脚註）の内面であろう。前翅の内面は、見たところ、ツルンとして、特に目立った構造がないように見える。しかし、重要な構造はむしろ、このように普段は目立たないところに隠されているものである。実際のところ、カブト

ムシの前翅内面には、形態学的に議論すべき点が多数ある。

例えばその一つがカブトムシの発音器である。カブトムシは鳴かないと思っている人が一般には多いかもしれないが、ある一定の環境条件下におかれると、非常に積極的に鳴く。この成虫の発音は、前翅の先端付近内面に生じた剛毛と、腹部末端付近背側の腹節上に生じた、短く、太い剛毛をこすり合わせることによって生じる（野村, 2011a, b）。但しカブトムシの発音器は、明確なやすり板を生じておらず、未分化な、あるいは原始的な摩擦式発音器と考えられる。カブトムシは成虫ばかりではなく、蛹も、幼虫も発音することがすでに知られているが、本稿との関連性は薄いので、ここでは参考文献を挙げるにとどめておく（Kojima *et al.*, 2012; 小田, 1996）。

カブトムシの前翅内面にあるのは発音器ばかりではない。筆者は後で述べるように、アリヅカムシ前翅内面にある微細構造を検討した際、前翅の固定に関与すると思われる特殊な形状の毛斑（パッチ）や留め金状の構造を見出した。このような構造は、前翅を開閉する甲虫であれば必ず持っているであろうことは容易に想像できる。本稿ではカブトムシにおいて筆者が見出した3組の固定装置（図1）について結果および考察の章で解説する。

さはさりながら、そもそも甲虫の前翅の開閉ほど

註:カブトムシのみならず甲虫の前翅はご存じの通り、「上翅」「さやばね」「エリトラ」などと呼ばれているが、これらはすべて甲虫限定の用語であり、他の昆虫グループとの比較対応を容易にするために、ここではあえて「前翅」と呼んでおく。

のようにして行われるのであろうか？ カブトムシをはじめ、甲虫では一般に前翅の翅基部 (wing base) は非常に細くなっており、観察しづらい。またそれは、翅脈や筋肉が発達した、後翅の立派な翅基部と比較すると、貧弱とさえ見えるほどである。

その機能においても、後翅は飛行時の推進力を得るため、大きく活発にはばたくのに対して、前翅は羽ばたかない。ただ開いて前方に掲げられているだけである。後翅を広げると非常に広いものであるが、静止時はそれを上手に前翅の下側にたたみこんでいる。これは昆虫界広しといえども、甲虫だけ (あるいは一部のハサミムシにも?) に見られる特殊技能であって、飛行に関する昆虫の様々な機能の中でも特に注目されるものである。しかしその一方で前翅は折りたたまれず、ただ会合線に沿って左右が並べられるだけである。

この点に関しては、前翅の開閉が後翅に対して単純であるためか、あまり議論されることがないようである。しかし前翅の開閉メカニズムは、後翅の固定と収納を考える上でもきわめて重要であるので、結果および考察の章に筆者の所見を示した。

カブトムシの前翅内面に存在する特殊な構造はそればかりではない。一見滑面に見える前翅内面中央付近には、♂の翅についてのみ、輪郭の不鮮明な楕円形の濃色部があり、周囲の淡色部と比較すると微細構造が明らかに違っていた。この点についても以下の章で議論する。

本稿では、これらに関する観察結果から前翅の構造と機能を明らかにし、後翅との比較を容易にすることによって、甲虫における両翅の構造と機能に関する理解を議論の俎上に載せることを目的とする。

材料と方法

本研究の材料は、国立科学博物館動物研究部 (茨城県つくば市) に隣接する、筑波実験植物園にて、バナナを餌とした餌トラップによって捕獲したカブトムシ約 50 頭を用いた。生きた状態とほぼ同等の柔らかさを保つため、カブトムシは殺虫後、酢酸エチルの蒸気の中に密閉保存した (このような状態にすると、少なくとも 1 か月程度は柔らかさと弾力性を保つことができる)。

このような状態のカブトムシを解剖ばさみを用いて切開し、70%エタノール水溶液中で昆虫針とピンセットを使いながら解剖し、不要部分を除去していった、最終的に写真撮影を行った。写真撮影は KEYENCE 社のデジタルマイクروسコープ VHX-200 を用いて行った。

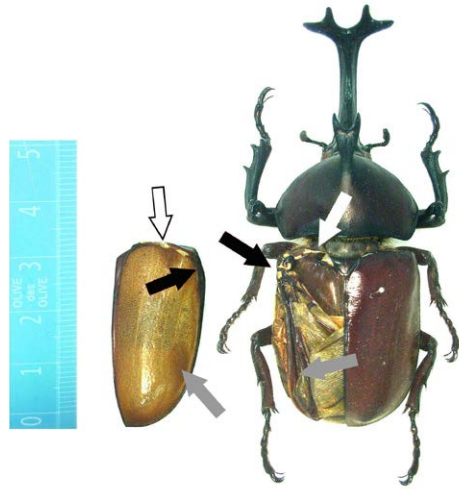


図1. カブトムシ♂の背面図、左前翅をはずして内面を示す。白矢印は翅基部に見出された固定装置の位置を、黒矢印は前翅肩部および後胸部側方の固定装置、グレー矢印は前翅内面やや後方外方の濃色部とそれに対応する後翅背面の顆粒群の位置をそれぞれ示す。

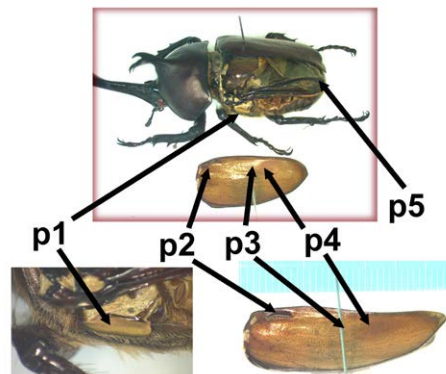


図2. カブトムシ♂のSEM観察部位 (p1~p5) .

微細構造の撮影については、日本電子社製の走査型電子顕微鏡 (SEM) JEOL JSM-6380LV を用いた。電子顕微鏡用の資料は同社製のオートファインコータ (スパッタリング装置) JEOL JFC-1600 を用いて金蒸着を行い、観察は加速電圧 10 ~ 20kv で行った。SEM 観察は図 5 に示す前翅基部後面と、図 2 に示す p1 ~ p5 の 5 つの部位について行った。図 6 ~ 9 に p1 ~ p5 の SEM 写真を示す。

観察結果

1) カブトムシ前翅の開閉メカニズム

カブトムシの前翅は、翅基部の内方と外方に並んだ 2 つの関節点によって関節している。この 2 つの関節を結ぶ直線が、回転軸 (RA) となる。2 つの関節の間は回転軸上にアーチ状になっており、

このアーチに前方および後方から筋肉が接続している (図 10)。この前後 2 つの筋肉が交互に伸縮することによって前翅が開閉する仕組みになっている。この 2 つの筋肉の表面は露出しているわけではなく、薄くしなやかな表皮によって覆われている。大きな前翅の開閉を可能にするこの 2 つの筋肉は強大であり、薄い表皮を透過して筋肉の色が見えるため、この可動部分は周囲の真っ黒な骨片とは異なり、白っぽく見える (図 3, 4 参照)。

前翅を閉じる方の筋肉は、胸部から生じて前翅基部の 1 点に接続している (あるいは挿入されている) わけではなくて、回転軸の上方にまたがるアーチ部分の骨部に半環状に接続している。つまり、接続部付近では、この筋肉は束になっているのではなく、チューブを半分に割ったような形状を呈している。この状況は、昆虫筋肉の構造として非常に興味深い。ただしこの筋肉と対になる、前翅を開く方の筋肉については、周囲の骨片などの陰になって観察できない。

翅底骨 (axillary sclerites または axillae) は、翅をもって飛翔するすべての昆虫の翅基部に存在する最大 4 個の小さな骨片であり、翅の動きをコントロールする飛翔筋の付着点となっている。翅がはばくときには、翅底骨は飛翔筋の伸縮に伴って激しく運動し、翅の蝶番の役割を果たす。カプト

ムシ前翅の場合には、翅は羽ばたかないが、可動域の白っぽい膜質の中に黒い骨片として大小 2 個の翅底骨が認められた (図 4)。

しかしながらこの 2 個の翅底骨の観察は腹面からのものであったので、どちらの翅底骨が何というものであるか判断することは困難であった。そのため背面からも写真を撮影し検討した。この写真とそれから起こしたイラストが図 3 である。北海道大学の吉澤博士の示唆を受けながら、これらを検討し、次のように判断した。背面からの図では、第 1~3 翅底骨はおおよそ明瞭であった。これに針を刺して腹面の骨片の同定を図ったところ、腹面から見える内側の大きな骨片は第 3 翅底骨 (3Ax)、外側の小さな骨片は第 2 翅底骨 (2Ax) であるか、少なくともそれぞれに連結している骨片であることが明らかになった。

前翅が開閉する際、閉じた状態から開いた状態へ移行する場合には、前翅は単純に持ち上げられる (図 10 左) だけではなく、外方へ向かって 60° ほど回転している (図 10 右)。前翅の翅底骨は、この回転運動に関与するのかもしれないが、そのことは外部からの観察だけからはうかがい知れない。甲虫の前翅は一般に、最大に開いた場合には内側ではなく外側へ回転している。しかしそれほど大きな角度ではなく、通常 90° 以下である。だから甲虫の飛翔を側方から見た場合、前翅の表面 (背側) が見えるので

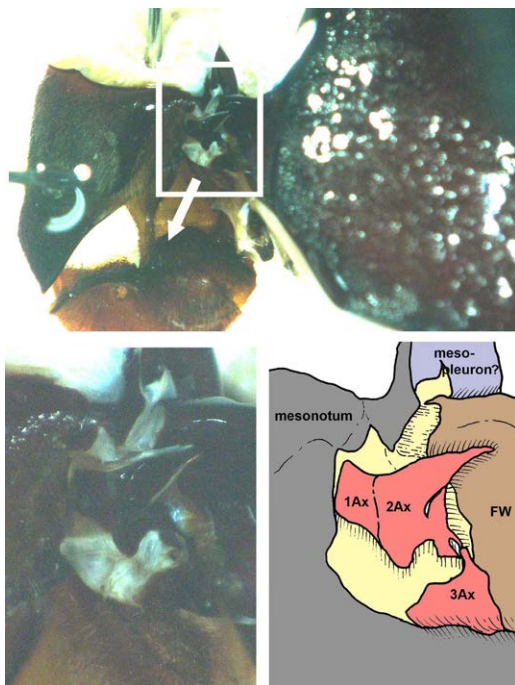


図 3. カプトムシ♀右前翅基部背面 (前翅をそのままの向きで 90° ほど横へスライドさせた状態を背面から)。

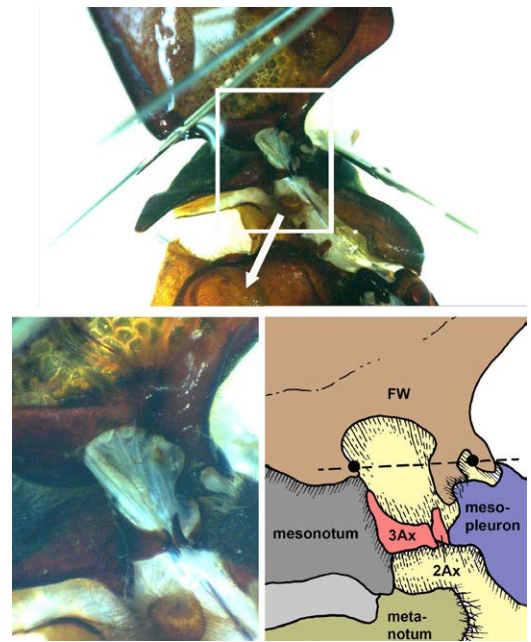


図 4. カプトムシ♀右前翅基部腹面やや後方から (前翅を上方へ 60° ほど開いた状態)。

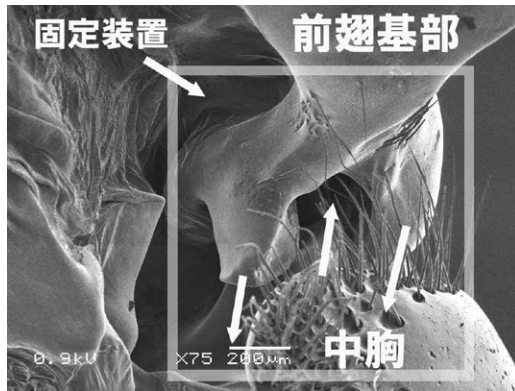


図5. カプトムシ♀右前翅基部後方（前翅を開いた状態）SEM写真。白枠内は固定装置1を示す。

はなく、内面（腹側）が見える。つまり甲虫は前翅の内面を外へ向けて飛翔している。

2) 前翅の固定装置

前翅の基部には、静止時の前翅を固定する2組の固定装置が見出された。1組は前項で示した前翅基部の2つの関節点のうち、外側の関節点の後方にある突起と窪みであり、もう1つは前翅肩部、すなわち外縁部の最前方端に近い位置で、後胸部と前翅内面とで向かい合った鮫肌状のパッチである。

翅基部の固定装置は、翅側に生じた二股の突起と、翅が閉じた際にそれらの突起がはまり込む中胸部基部の2つの窪みである（図5）。前翅の突起が中胸の窪みにはまり込むと、前翅は所定の位置に固定される。翅基部の筋肉の働きによって前翅が開かれる際、中途まで開かれたときにこの固定装置ははずれて、その後は前翅の回転がある程度可能になる。

もう1つの固定装置、すなわち肩部の鮫肌状パッチは、前翅内面肩部と、静止時にその場所に対応する後胸部前方側縁部にある。後胸部のパッチの位置は、後翅基部の直下にあり、後翅の開閉とはばたきに影響されない、絶妙な位置にある（図2 p1）。

これら1組のパッチはいずれも縦長の楕円形で、肉眼でははっきり認識できるほどに大きな器官である。前翅肩部のパッチは、SEM観察した個体では♂で長さ3.7 mm、幅1.0 mm、♀で長さ3.4 mm、幅1.7 mmであった。後胸部のパッチは♂で長さ4.0 mm、幅1.5 mm、♀で長さ4.0 mm、幅1.5 mmであった。ただしパッチのサイズは体サイズの違いによって変異している可能性が高い。

これらのパッチをSEM観察すると、前翅と後胸との間で、方向は逆を向いているが、たがいに似通った構造をもっている。前翅のパッチは、500倍くらいの倍率のところから、鮫肌状の構造が見え

るようになり、それが非常に規則的に並んだ上向きの多数の小歯からなることがわかる。さらに拡大すると、個々の小歯は長さ5～10μ、幅2～3μであることがわかる。胸部のパッチも全体としては前翅のパッチと同様の構造をもっているが、前翅とは逆の下向きの突起群であり、小歯は木の葉形で先端やや後方へ向かっている。個々の小歯の長さは前翅と同じく5～10μであるが、やや幅広く、幅3～4μである。以上に述べた構造は、巨大甲虫の一つである本種の外部形態としては、極めて微細な構造である。

これらのパッチの機能に関しては当初、マジックテープ（velcro）のように「くっつく」機能があって、それをはずして前翅を開閉しているのではないかと考えていた。しかし、前翅と胸部のパッチを切り取って、それらが向き合う方向に接触させてみたところ、「くっつく」機能はほとんどないことが分かった。しかしながら、ある方向についてのみ、きわめて強い摩擦力をもっていた。つまり互いの小歯がかみ合う方向にこすり合わせようとすると、かなりの力で押さえつけても滑らないのに対し、反対方向へは容易に滑る。この機能的意義については考察の章で議論する。

3) 雄前翅内面濃色部の微細構造

カプトムシの前翅内面中央付近は広く淡褐色で光沢があるが、一部に光沢の弱い濃色部が見られることがある（図2 p4）。これは前後方向にはやや後方の、かなり外縁へ寄った部分にあり、全体に長卵形であるが、輪郭は鮮明でない。実検した数頭の♂のうちいくつかはこの濃色部が見られたので、そのような♂の濃色部と淡色部、濃色部の見られない♀の前翅内面中央やや外縁寄り（♂では濃色部がある部位—図2 p3）を切り出して、SEM観察を行った。

その結果、♂淡色部では長さ約5μ、幅約4μの、外後方へ向かう小棘がまばらに、しかし非常に規則的に生じていることが分かった（図8上2段）。この小棘は斜め60°から観察すると明確であるが、床面に沿って寝た形になっている（直立していない）。♂濃色部ではこの小棘は肥厚し膨大する（図8下2段）。長さ約10μ、幅8～10μとなり、淡色部と同様、規則的に配列されているが、密度はあまり変わらない。淡色部同様、小棘はあまり立ち上がっておらず、全体として、おろし金の表面のような構造をもっている。♀の表面も♂と同様、まばらで規則的な小棘を備える（図9上2段）。小棘は長さ約5～8μ、幅約4μで雄の淡色部とほぼ同等か、やや大きい。♂の淡色部と並べてみると、

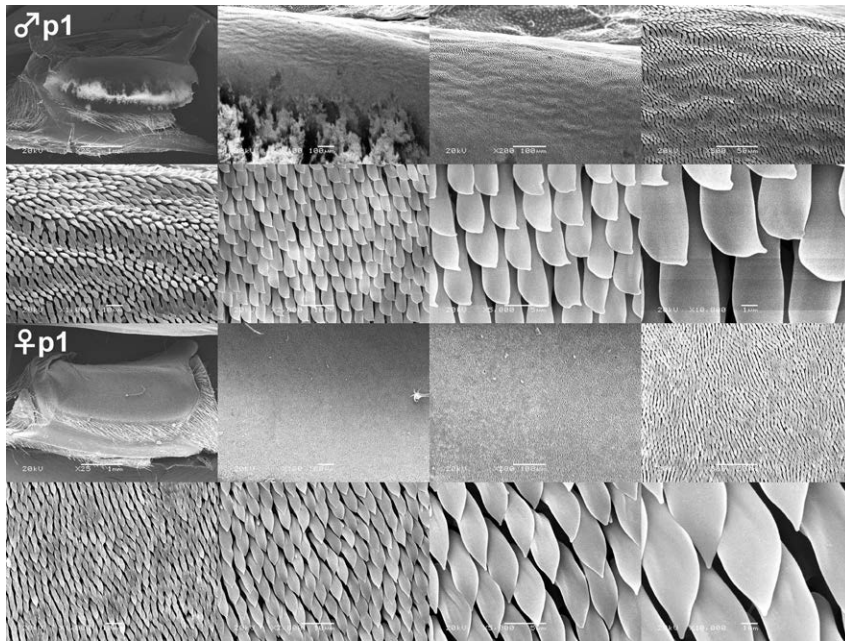


図6. カブトムシ♂（上2段）♀（下2段）後胸部前側端（p1）のパッチSEM写真（いずれも左上から右下へ行くほど高倍率）。

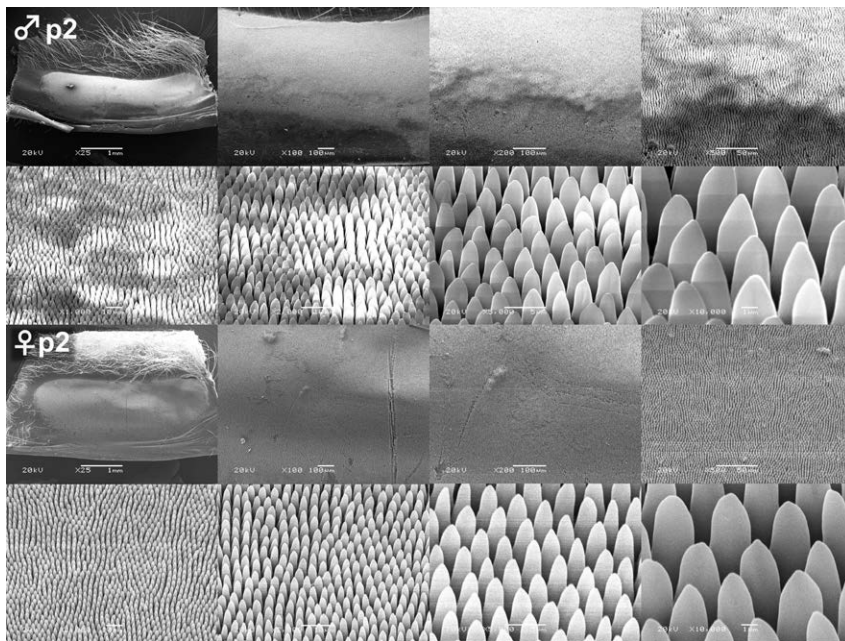


図7. カブトムシ♂（上2段）♀（下2段）前翅肩部内面（p2）のパッチSEM写真（いずれも左上から右下へ行くほど高倍率）。

やや小棘の密度が大きい印象がある。

♂の濃色部は静止時には、折りたたまれた後翅の屈曲部に近い点、後翅の折り畳みに関与する太い、重要な翅脈が集中する部分の背面に接する位置にある。それで前翅内面の微細構造と対比するために、後翅表面の該当部分についてもSEM観察を行った。その結果は図9下2段に示す通り、非常に細かい顆粒が規則的に配列された部分（図9の3段目左端白

矢印部）が観察された。顆粒の大きさは直径約2～3 μ の半球形で、互いに5～10 μ ほど離れる。

考察

甲虫前翅の開閉機構と固定装置については、最近の国内での研究例はあまりない。しかし欧州における長い甲虫研究の歴史の中で、時として言及されてきた経緯がある。甲虫形態学の古典中の古

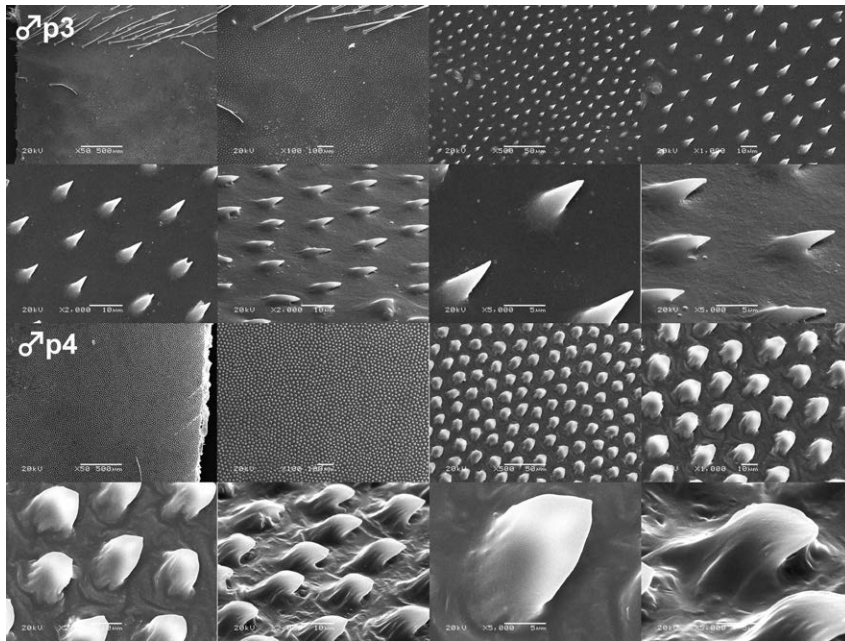


図8. カブトムシ♂前翅や後方内面淡色部 (p3—上2段) および濃色部 (p4—下2段) SEM写真 (いずれも左上から右下へ行くほど高倍率) .

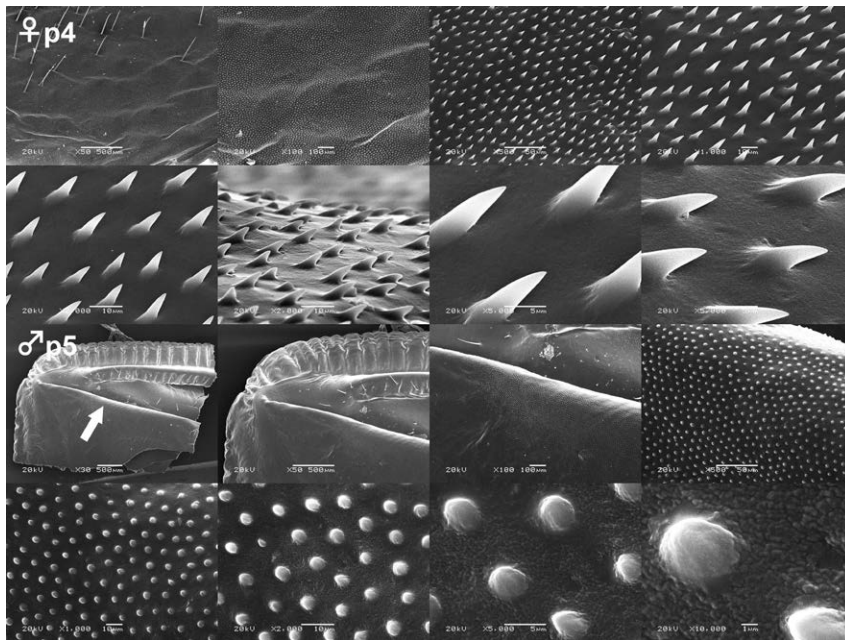


図9. カブトムシ♀前翅や後方内面 (p4—上2段) およびカブトムシ♂後翅中程背面 (p5—下2段) SEM写真 (いずれも左上から右下へ行くほど高倍率、白矢印は顆粒群の位置を示す) .

典である Larsen (1966) は主にミズスマシ成虫を材料としてその構造と機能について詳しく記述しているが、この前翅肩部の固定装置については、ミズスマシの各種に見られる点に言及している (p. 61) ほか、欧州産のセンチコガネの一種 (*Geotrupes stercorarius*) を図示し、他のグループの甲虫にも広く見られることを説明している (pp. 126, 127). 彼はこの部分を “semimembranous area (半膜質部)”

と呼び, “wing-locking device” あるいは “wing-anchoring device” であることを明示している. そしてそれがすでに彼以前の研究で説明されていることを引用している.

Nomura (1991) はアリヅカムシ *Batrisoplistus* 属群について、前翅内側の微細構造を検討し、前翅内面の外縁およびそれと対応する中後胸部側縁に沿って、前翅の固定に関与するいくつかの毛斑

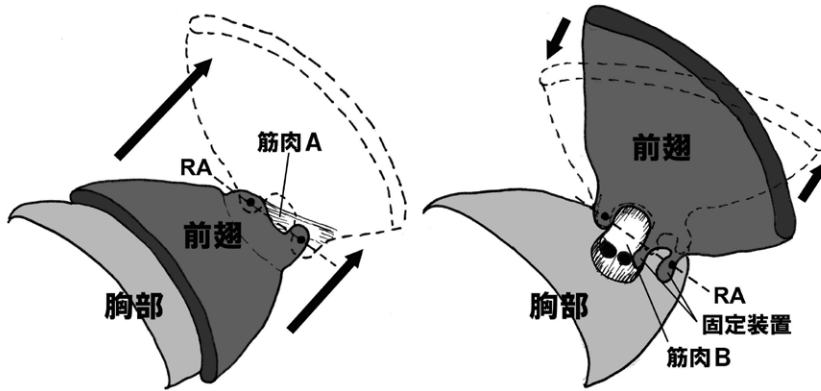


図10. カプトムシ前翅基部の開閉および固定のメカニズム模式図。

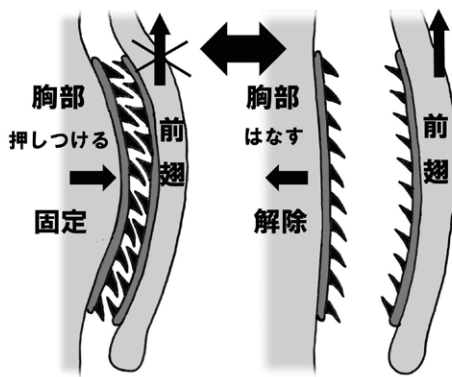


図11. カプトムシ前翅肩部固定装置2の固定メカニズム模式図。

(パッチ) やそれを受けるための微細構造がみられることを明らかにした (pp. 15, 16)。この中で筆者は、アリヅカムシの前翅固定装置が、Larsen (1966) に示された他の甲虫のそれとはかなり異なる独自のものであると述べている。さらに野村(1997)は、上に示したアリヅカムシ上翅内面の微細構造について解説を行うとともに、後翅基部にあるフック型の固定装置についても図を示して解説した。

しかし筆者の知る限り、カプトムシの前翅については、これほどまでに有名で入手しやすく観察しやすいはずの種であるにもかかわらず、従来の研究例にたどり着くことはできなかった。カプトムシ前翅の開閉は、翅基部と中胸部との接続部に、その前方から挿入される筋肉と、後方から挿入される筋肉の一組が交互に収縮することによって起こる。前翅基部においては、水平方向に並ぶ2つの関節が支点となり、この2支点を結ぶ線が回転軸となっている。前翅の筋肉を開閉する2つの筋

肉はいずれもこの回転軸のやや上方に接続している。2つの関節のうち外側の関節点後方には二股に分かれた突起が存在する。翅を閉じる際には、翅基部に接する中胸背面の突起がこの二股の突起の間の凹陷にはまり込むことによって、前翅の位置が固定される。

前翅が開く際には、翅基部前方の筋肉の収縮によって前翅が引き上げられる(図10左)が、半開きになったところで、外側関節点の固定装置1が外れ、わずかながらねじり方向への前翅の回転が可能になる。いっぱい開いたところで前翅は60°ほど外側へ回転している(図10右)。したがってカプトムシの飛行時には、前翅は内面を外側へ向けている。ただしこの回転は、翅がいっぱい開かれてから起こるのではなく、固定装置1が外れた時に開始されるので、前翅の引き上げと回転運動が連動して、スムーズな動きになっている。

前翅を閉じているとき、その肩部内面と後胸前方側面は接していると考えられ、その部分に、体軸方向に長い楕円形のパッチが観察される。この一組のパッチは前翅が開く方向へのずれを防ぐ働きをもっており、やはり前翅の固定に関与していると考えられる(固定装置2)。これは前述のLarsen (1966) が *semimembranous area* と呼んだ器官と相同である。このパッチの表面は、後胸では下向き、前翅内面では上向きの微小突起群である。

直接の観察はできていないが、この部分の機能は以下のようなと考えられる。カプトムシが翅を閉じているとき、何かの拍子に前翅が開いたり、後翅が飛び出すのを防ぐために、後胸前側端のパッチを前翅肩部内面のパッチに押し当て、強い摩擦力によって、前翅が開かないよう固定する。

前翅を開くときには後胸のパッチを引き離すことによって前翅の固定が解除され、前翅は翅基部の筋肉の力によって引き上げられる(図11)。

前翅内面やや後方、やや外側には、周囲より濃色で光沢の弱い、輪郭は不鮮明だがほぼ楕円形のパッチが認められることがある。この部分では長さ約10 μ の小棘がきわめて規則的に生じている。周囲の淡色部にも矢じり状の小棘が疎らに生じているが、濃色部の方が明らかに小棘が大型で幅広い。前翅を閉じたとき、この濃色部は、折りたたんだ後翅の先端になる屈曲点のやや基部に接し、その部分には微小な多数の顆粒が規則的に配列したパッチが生じている。この前翅内面濃色部の機能は、翅を閉じたときにそのすぐ下に接する後翅が、前翅直下の空間の中で無駄に動かないための「すべり止め」であると考えられる。

結語と謝辞

以上、カブトムシ前翅の開閉と固定のメカニズムについて所見を記述したが、これまで筆者がカブトムシの形態を詳細に検討することがなかったために、必携の参考文献や重要な形態を見落としているかもしれない。読者諸兄の中でお気づきになった点があれば、ぜひご遠慮なく、ご指摘いただきたい。甲虫前翅の構造および機能については上に記したように、あまりこれまで意欲的に検討されては来なかった。しかし、カブトムシのようなよく知られた種でさえ、多くの検討すべき点があることは上に示した通りである。カブトムシにあるということは、翅をもって飛ぶことのできる甲虫ほぼすべての群にもあるということである。本論考が、今後あらゆる甲虫の飛翔メカニズムを解明することの契機となれば望外の喜びである。

末筆ながら、工学研究者のためのテキスト執筆を通じて、筆者に本論考を作成するきっかけを与えて下さった、ワシントン大学(シアトル)の田

谷稔教授に、この場を借りて厚く御礼申し上げる。また、様々な面でご支援いただいた、文部科学省科学研究費新学術領域「生物規範工学」の代表であり、科学技術研究機構(JST)受託研究の代表者でもある、東北大学の下村政嗣教授にも、心から感謝の意を表したい。さらにカブトムシの翅基部の構造について多くの示唆をいただいた、昆虫翅基部構造研究の第一人者である北海道大学農学部昆虫体系学教室の吉澤和徳博士に篤く感謝申し上げます。なお、本研究の一部は科研費上記領域の計画研究「バイオミメティクス・データベース構築」(課題番号:24120002;代表者:野村周平)およびJST受託研究費「階層的に構造化されたバイオミメティック・ナノ表面創製技術の開発」の助成を受けている。

引用文献

- Kojima, W., Y. Ishikawa & T. Takanashi, 2012. Deceptive vibratory communication: pupae of a beetle exploit the freeze response of larvae to protect themselves. *Biology Letters*. Published online 6 June 2012, doi: 10.1098/rsbl.2012.0386.
- Larsen, O., 1966. On the morphology and function of the locomotor organs of the Gyrinidae and other Coleoptera. *Opuscula Entomologica, Supplementum XXX*. Entomologiska Sällskapet, Lund, 242 pp.
- Nomura, S., 1991. Systematic study on the genus *Batrisoplistis* and its allied genera from Japan (Coleoptera, Pselaphidae). *Esakia*, (30): 1-462.
- 小田英智, 1996. 自然の観察事典①カブトムシ観察事典. 偕成社, 東京, 40 pp.
- 野村周平, 1997. アリヅカムシの飛翔—微小甲虫の飛ぶメカニズム—, *インセクタリアム*, 昆虫愛好会, 東京, 34(2): 22-30.
- 野村周平, 2011a. 自然史研究とバイオミメティクス. *Milsil*, 4(2): 13-15.
- 野村周平, 2011b. バイオミメティック・データベースとしての昆虫インベントリー. *バイオミメティクス研究会編 次世代バイオミメティクス研究の最前線*. シーエムシー出版, 東京, pp. 318-324.

(2013年11月24日受領, 2014年2月3日受理)

編集委員会からのお知らせ

さやばね投稿規程について、以下の変更を行います(主な変更点は下線部)。よろしくお願いたします。なお投稿規程の全文は、学会HPにアップしておりますのでそちらをご覧ください。

- 一論文の原稿の長さは、刷り上がり10頁以内とする。なお、止むを得ずこれを超過する場合は、1頁当たり3,000円を著者が負担する。
- 本誌は年間4号を発行し、1号当たりおよそ60頁を限度とする。投稿された原稿は、原則として受理された順に掲載する。しかし、頁数の調整により掲載が前後することがある。
- 受理した原稿の採否(受理か不採用)は、原則として編集委員会が決定する(編集査読)が、必要がある場合には外部識者の査読を経る。原稿の内容や体裁については、査読者の意見に基づき著者に訂正や再検討を求めることがある。