

高輝度 X 線が明らかにした昆虫飛翔筋構造の進化の過程

岩本裕之 勸高輝度光科学研究センター利用研究促進部門 〒679-5198 兵庫県佐用郡佐用町光都 1-1-1
井上勝晶 勸高輝度光科学研究センター利用研究促進部門 〒679-5198 兵庫県佐用郡佐用町光都 1-1-1
八木直人 勸高輝度光科学研究センター利用研究促進部門 〒679-5198 兵庫県佐用郡佐用町光都 1-1-1

要旨 大型放射光施設 SPring-8 の高フラックスビームライン BL40XU の高輝度 X 線にマイクロビーム・極低温回折法などの先端測定技術を組み合わせ、昆虫飛翔筋の構造進化の過程を明らかにした。進化した昆虫では、羽ばたき周波数が毎秒数100回に達することがあり、これを通常の収縮弛緩の繰り返しで実現するのは不可能である。このため、これらの昆虫では飛翔筋が収縮したままで高周波振動するように特殊化し、構造的にも収縮タンパクの配列の規則性がほとんど結晶とみなせる程度まで高くなっているのが特徴である。さらにマルハナバチの場合、収縮タンパク結晶の格子面が飛翔筋の全長（数ミリ）にわたって完全に揃うという驚異的な規則性の高さを示すことを明らかにした¹⁾。今回この驚異的な規則性の高さが昆虫の進化の過程でどのように生じてきたかを調べるため、最も原始的なトンボ目から高等なハチ目まで、有翅昆虫の殆どの目を網羅する50昆虫種の飛翔筋から合計4600枚以上の X 線回折像を記録し解析した²⁾。その結果、上記の驚異的な規則性は高等な昆虫群に限られるものの、原始的な昆虫でも飛翔力の高いものは部分的な規則性を発達させていることが判明した。

1. はじめに

X 線繊維回折法などの非結晶 X 線回折法は、生命科学の重要な構造解析手法の1つである。DNA の2重らせん構造も繊維回折法により決定されたことはよくご存知のことであろう。非結晶 X 線回折法は、空間分解能においては結晶構造解析法に劣るものの、より生理的な条件で測定できるという大きな利点があり、場合によっては生体そのものに X 線を当て、生きているままの生体高分子の振舞いを観察することすら可能である。生命科学分野における非結晶 X 線回折実験の代表的な試料が筋肉である。筋細胞の中では、アクチンとミオシンという収縮タンパクがそれぞれピッチの異なるらせん周期をもったフィラメントを形成しており、これらがさらに六角格子状にパックされている。そのため、X 線の照射によってそれぞれの周期構造に由来する各反射を観測できる。収縮時と弛緩時における反射強度の違いを調べることで、筋収縮の分子機構に関する知見を得ることができる。実験室の X 線発生装置の時代には、多数の筋細胞からなる筋肉を1本まるごと試料として用いるのが普通であった。第2世代の放射光実験施設の時代になると、単一の筋細胞（径100-200 μm ）からの回折像記録が可能になった。筆者のグループは第3世代放射光実験施設の可能性を追求するため、筋細胞内の単一の筋原繊維（径2-3 μm ）からの回折像記録に挑戦することにした。

このような実験の場合、性質がよく知られ良質の回折像を与えることが保障された標準試料を用いるのが普通である。筋肉の標準試料といえばカエルまたはウサギの骨格筋であるが、ここでは SPring-8 の花壇を訪れるマルハナバチの飛翔筋に注目した。昆虫の飛翔筋は収縮タンパクの配列の規則性が脊椎動物のものより高く、結晶性の反射を示すことが以前から知られていたからである。

単一筋原繊維を用いる場合、当然ながら反射強度は単一筋細胞の場合より格段に低いと予想されたので、筋肉の反射の中で最も強度の高い赤道反射を記録することが当面の目標となった。しかしこれはフィラメントの六角格子に由来する Bragg 反射であるため、単一の六角格子しか含まない筋原繊維を1本置いて X 線を当てても Bragg 条件を満たすとは限らない。そこでこの問題を回避するため、通常の方法ではなくマイクロビームを用いて繊維軸に平行に X 線を照射するエンドオン回折法を採用することにした。その結果、単一筋原繊維からの回折像記録は成功し、タンパク配列の規則性の高さが驚異的なものであることが判明した¹⁾。すなわちビーム中にある筋原繊維（ $\sim 3 \text{ mm}$ ）には1000個程度の筋節があるにもかかわらず、単一の六角格子に由来する反射が記録されたのである。これは1000個の筋節を通して六角格子の格子面が完全に揃った、1個の巨大単結晶を形成していることを意味する。

その後、試料の照射損傷を防ぎ長時間安定して回折像記録ができるよう、試料の急速凍結法や極低温でのマイクロ

ビーム回折技術の開発など、測定手法にさらに改良を加えていったのであるが、その過程で上に述べた「驚異的な規則性」が昆虫の進化の過程でどのように生じてきたかを調べることにした。そして原始的なものから進化したものまで50種類の昆虫の飛行筋を用いて筋原繊維の回折像を網羅的に調べた結果²⁾がここで紹介する内容である。

2. 横紋筋の一般構造と収縮弛緩のしくみ

昆虫の飛行筋も脊椎動物の骨格筋と同様、構造的には「横紋筋」に分類される。これは光学顕微鏡で観察すると2-3 μm 間隔の縦じまが観察されるため、これは後述の「筋節」という構造に対応したものである。その他に内臓・血管の収縮を担う平滑筋があり、これは横紋構造を持たない。昆虫では、内臓筋も含めて全ての筋肉が横紋筋という特徴がある。ここでは脊椎動物の骨格筋を例に取り、その構造の階層性について解説する。

Fig. 1は脊椎動物骨格筋の構造の模式図である。1個の筋肉の中には、径100-200 μm 、長さ数cmに及ぶ多数の筋細胞（筋線維）が存在する。個々の筋細胞の中には、径1-2 μm （昆虫ではやや太く2-3 μm ）の筋原繊維がぎっしりと詰まっている。1本の筋原繊維は、長さ2-3 μm の筋節と呼ばれる繰り返し構造が直列に多数つながってできている。筋節は筋収縮機能の最小単位で、この中でミオシンフィラメント、アクチンフィラメントが相互に滑ることで収縮力を発生する。

これらのフィラメントは筋節の中で単一の六角格子を形成しており、その意味で1個の筋節はタンパク単結晶とみなすことができる。

六角格子の構成は脊椎動物と昆虫で多少異なる。脊椎動物では3本の太いミオシンフィラメントが形成する正三

角形の重心位置に1本の細いアクチンフィラメントが存在する。この構成では赤道1,1反射が強く2,0反射は弱い。それに対し昆虫では2本のミオシンフィラメントの中心に1本ずつのアクチンフィラメントが存在する。この構成では赤道1,1反射は弱く2,0反射が強いという違いがある。

また筋肉は必要なときに収縮し、そうでないときには弛緩しなければいけない。これは筋細胞内のカルシウムイオン (Ca^{2+}) の濃度により制御されている。まず、神経のインパルスにより筋細胞が興奮すると、それが引き金になって細胞内の貯蔵部位（筋小胞体と呼ばれる袋）から Ca^{2+} が放出される。放出された Ca^{2+} がアクチンフィラメント上にある受容タンパク、トロポニンに結合するとアクチンとミオシンの相互作用が可能になり、収縮が開始する。神経インパルスが止まれば筋小胞体膜上にあるカルシウムポンプの作用により筋細胞内の Ca^{2+} が再び筋小胞体内に汲み上げられ、 Ca^{2+} はトロポニンから外れて筋肉は弛緩する。収縮も Ca^{2+} の汲み上げもエネルギーを消費する能動過程で、そのエネルギーはATPの形でミトコンドリアより供給される。

3. 昆虫飛行筋の特性

昆虫は地球上で最も種類数の多い動物群であるが、その繁栄の秘密は飛行能力と体の小型化であろう。これらによって様々な環境に分布を拡大し適応することができたと思われる。しかし小型化は飛行筋に大きな制約を課すことになる。体が小型化すれば、羽ばたきの周波数を上げる必要が生じ、例えば蚊では周波数が500 Hzに達する。この周波数を上記の収縮弛緩の繰り返しで実現するのは不可能である。なぜならば、筋肉を瞬間的に弛緩させるにはカルシ

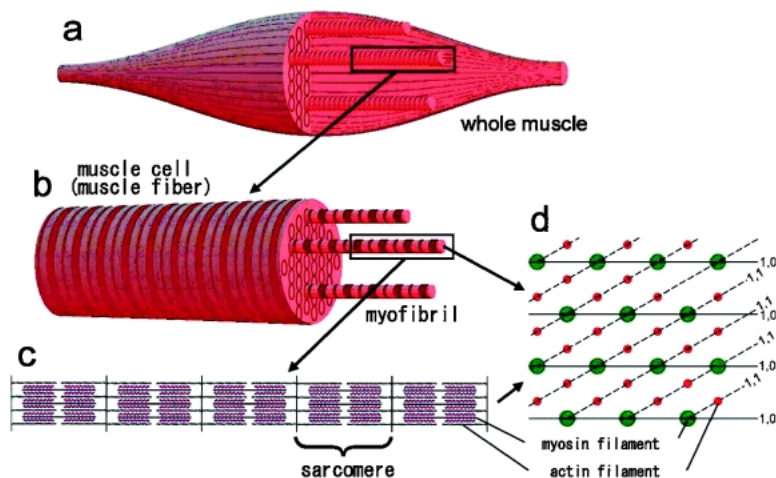


Fig. 1 Structure of vertebrate skeletal muscle. (a), whole muscle. (b), single muscle cell or muscle fiber, consisting of a bundle of myofibrils. (c), magnified view of a single myofibril, to show the structure of sarcomeres (a sarcomere is a minimal functional unit of muscle). (d), cross-section of a sarcomere, to show the hexagonal arrangement of actin- and myosin filaments (from the SPring-8 home page).

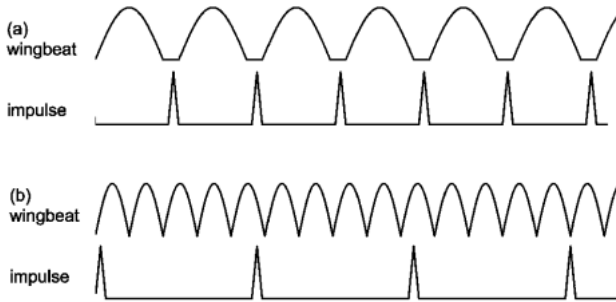


Fig. 2 Two different modes of operation of insect flight muscle. (a), synchronous operation. A single nerve impulse corresponds to a single wingbeat. (b), asynchronous operation. Nerve impulses are much less frequent than the wingbeats (from the SPring-8 home page).

ウムポンプと、それにエネルギーを供給するミトコンドリアを非常に発達させないといけないからで、これが筋原繊維のスペースを圧迫してしまう。これに対し、昆虫は独特の解決法を見出した。

Fig. 2 は飛翔筋の 2 つの動作様式を示す。1 つ **(a)** はバッタのような比較的原始的な昆虫に見られるもので、前節に解説したとおりの収縮弛緩を繰り返すことで羽ばたきを行なうものである。この様式では筋電図（筋細胞の興奮）と羽ばたきが完全に同期しているため、同期型と呼ばれる。それに対し、**(b)** は進化した昆虫に見られるもので、羽ばたきの周波数に比べて筋電図パルスの頻度がずっと低く、非同期型と呼ばれる。この方式だと飛翔筋は常に収縮した状態にあり、その上で自励振動を行なう。細胞内 Ca^{2+} 濃度は一定で、しかも脊椎動物骨格筋の収縮に必要なレベルの 1/10 程度に保たれている。これによって Ca^{2+} の汲み上げに余計なエネルギーを割くことなく高周波数の羽ばたきを実現しているのである。自励振動にはいくつかのからくりがある。1 つは間接飛翔筋と呼ばれるしくみで、飛翔筋が直接羽の根元に付いて羽を動かすのではなく、胸部外骨格を変形させることで間接的に羽を動かす。間接飛翔筋には体の前後に走る dorsal longitudinal muscle (DLM) と背腹方向に走る dorsoventral muscle (DVM) があり、この 2 種の筋肉が拮抗的に（一方が短縮すると他方が伸ばされる）作用することで羽ばたきを繰り返す。2 つ目は伸長による活性化 (stretch activation) と呼ばれる現象である。これは Ca^{2+} 濃度が上がっただけでは余力が出ず、拮抗筋により僅かに引っ張られることで急に大きな力を出す性質である。力を出すと相手の拮抗筋を引っ張り返すが、自分は短縮して力を失うので再び相手の拮抗筋に伸ばされる番になる。Stretch activation を起こすのに必要な伸長は 20 nm 程度と考えられ、この範囲でアクチンとミオシンの相互作用の確率が劇的に変わるような分子配列になっている³⁾。これが分子配列の規則性が高い理由と考えられる。また、Stretch activation の精度を高めるようにミオシンフィラメントは C-フィラメントと呼ばれる短い繊維によ

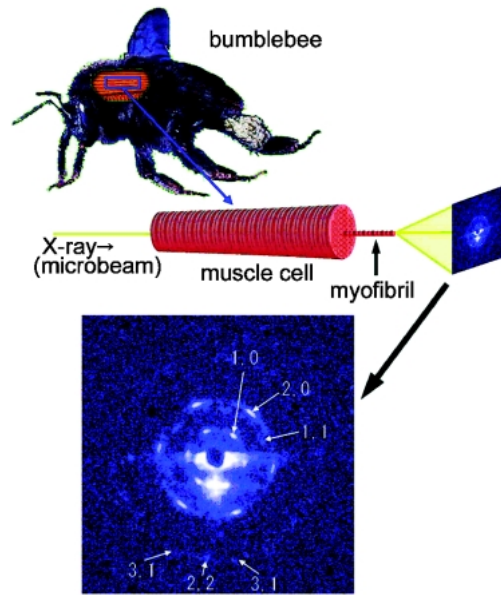


Fig. 3 End-on recording of myofibrillar diffraction pattern with an X-ray microbeam, and an example of patterns recorded in this way (bumblebee flight muscle) (from Hyogo Prefecture Panphlet).

って Z 膜（隣り合った筋節同士を隔ると同時に力を伝達する構造）に結ばれ、筋節の長さ変化が制限されている。

4. エンドオン回折法

ここで、一般的でないエンドオン回折法 (**Fig. 3**) について補足しておく。当初エンドオン回折を試みた背景には、それまで標準として用いられていた $\text{CuK}\alpha$ 線の波長 (0.154 nm) から波長の選択範囲が広まり、より短波長の X 線を用いて厚みのある試料からの回折像記録が容易になったという事情がある。しかし現在では後述のように急速凍結法によって、厚みは小さいがエンドオン回折法向けの試料が作成できるようになったため、再び長波長の X 線を用いて散乱断面積と小角分解能を同時に稼ぐことも可能である。

六角格子由来の回折像を記録するとき、フィラメント軸に垂直に X 線を当てる通常の方法では Bragg 反射を観察することになる。それに対しフィラメント軸に平行に X 線を当てた場合は平面回折格子による回折に近い。ここで用いている筋肉試料のように平面回折格子に厚みがある場合、X 線の進行方向のコヒーレンス長が問題となる。このコヒーレンス長 l は

$$l \approx \lambda^2 / \Delta\lambda$$

と近似される⁴⁾。 λ は X 線の波長、 $\Delta\lambda$ は波長のバンド幅を表す。これによると波長 0.1 nm で、モノクロメータを

備えたビームラインの場合 l は $1\ \mu\text{m}$ のオーダーであり、BL40XU のようなバンド幅の広いビームラインではこれよりかなり短くなる。従って1本の筋原繊維内でも異なる筋節からの回折光は完全に非干渉性で、検出器には強度だけが算術的に加算されて記録されるものと考えられる。

5. マイクロビーム

X線マイクロビームの生成法には種々の方法があり、これらについては優れた解説があるのでそちらを参照されたい⁵⁾。ここではピンホール法を用いている。この方法は簡便であり、フラックスの利得がないという欠点はあるものの、ここで紹介するような小角領域での回折実験に向いている。ここではビームサイズを規定する defining pinhole と、これのエッジで発生する散乱をカットする guard pinhole の2枚を並べた構成を用いている。ピンホールやキャピラリーなどのいわゆる aperture optics では開口部の径が小さくなるにつれて Fraunhofer 回折によるビームの広がり問題になる。試料位置でのビーム径を確保するには、defining pinhole をなるべく試料に近づけ、またその間に guard pinhole を置く必要がある。筆者のグループでは defining pinhole に公称 $2\ \mu\text{m}$ のピンホールを用い、それを試料から $16\ \text{mm}$ の所に置いている。この配置における試料位置でのビームサイズは $1.5\ \mu\text{m}$ (半値幅, 実測値) を達成している。これより小さいビーム径では Fraunhofer 回折によるビームの広がりが一層顕著となるため、defining pinhole を試料に極端に近づける必要が生じるほか ($100\ \text{nm}$ のビームで $100\ \mu\text{m}$ 程度)、小角領域の測定では信号が Fraunhofer 回折のフリッジに重畳したり、検出器位置でのビームサイズがピクセルサイズより遙かに大きく広がってしまう問題が生じる。したがって小角領域の応用に関しては $1\text{--}2\ \mu\text{m}$ 程度のビームサイズが限界に近いものと思われ、これより小さなビームサイズを得るにはフレネル・ゾーンプレートその他の光学素子を用いる必要がある。

6. 急速凍結法と極低温回折法

飛翔筋より単一筋原繊維の回折像を記録した当初は筋細胞をそのまま常温において測定を行っていた。しかし測定に時間がかかると試料の状態が変わったり、また X 線輝度の向上により照射損傷の問題が生じた。試料の安定性と照射損傷への耐性を増すのに最も有効な方法は試料を冷却することである。そこで、試料の構造を損なわないよう急速凍結し、液体窒素温度に保ったまま試料から微小領域の X 線回折像を得る技術を開発した (Fig. 4)。

急速凍結には市販の電子顕微鏡試料作成用のものを用いた。電子顕微鏡用途の急速凍結法には、試料を冷媒に浸漬する浸漬法と、冷却した金属表面に試料を衝突させるイン

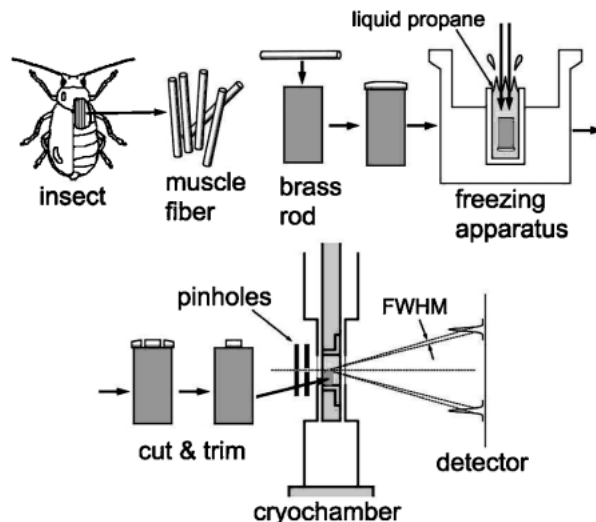


Fig. 4 Methods for quick freezing of muscle cell isolated from insect flight muscle, and microdiffraction recording from the specimen kept at liquid-nitrogen temperature (from Proc R. Soc. Lond. B, 273: 677–685, 2006).

パクト法がある。検討の結果、浸漬法の方が試料の変形が少ないことが分かったので、液化プロパンへ浸漬する方法を採用した。このようにして飛翔筋の筋細胞を凍結した後、変形の少ない中央部の $0.4\ \text{mm}$ のセグメントを残して回折像を記録した。

回折像記録は、Oxford Instruments 社製の真空型クライオスタットを用いて行なった。このクライオスタットは試料を長時間安定に液体窒素温度 ($\sim 74\ \text{K}$) に保つことができるが、構造上かなり大きなドリフトを発生するため、試料位置を光学的に検知し補償するシステムを付加した。これにより試料位置を $0.5\ \mu\text{m}$ の精度で保つことができるようになった。このような技術的進歩と BL40XU の X 線の輝度により、単一筋原繊維から初めて回折像を記録した当時¹⁾と比較して5,0反射までの強度の低い高次反射も明瞭に記録できるようになった。

7. 昆虫飛翔筋構造の系統進化

このようにして記録された各種昆虫の飛翔筋筋原繊維の代表的なエンドオン回折像を Fig. 5 に示す。ハチ (ハチ目)、ハエ (ハエ目)、甲虫類 (甲虫目)、カメムシ (カメムシ目) の回折像は何れも単一六角格子の特徴を明瞭に示し、筋原繊維が巨大単結晶型であることがわかる (Fig. 5a–e)。また、個々の反射がシャープで高次反射もよく見えることから、格子面の向きだけでなく格子間隔のばらつきも少ないことが分かる。これらの昆虫は何れも非同期型の動作様式を持つ。一方、同じカメムシ目ながら同期型のセミの筋原繊維は規則性が劣り (Fig. 5f)、他の同期型飛翔筋を持つ大部分の昆虫 (チョウ目、バッタ目など) の回折像は Fig. 5g, i のようにぼやけた同心円状になり、高次反

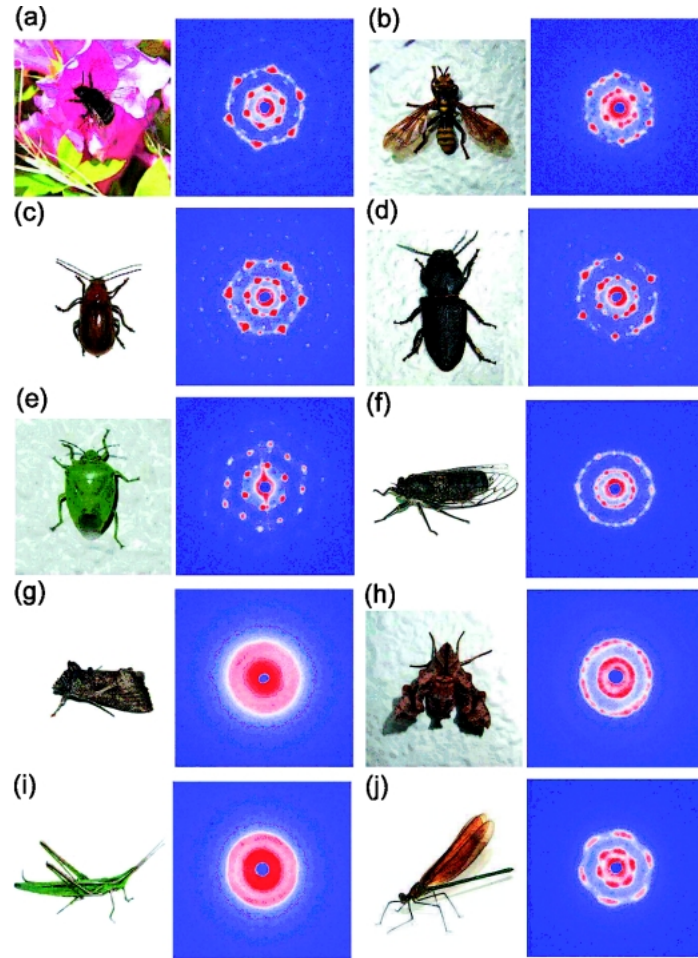


Fig. 5 Myofibrillar diffraction patterns recorded from the flight muscles of various insects. a, bumblebee (*Bombus*, Hymenoptera); b, parasitic fly (*Eupyrgota*, Diptera); c, leaf beetle (*Aulacophora*, Coleoptera); d, longhorn beetle (*Spondylis*, Coleoptera); e, true bug (*Nezara*, Heteroptera); f, cicada (*Terpnosia*, Homoptera); g, noctuid moth (*Ctenoplusia*, Lepidoptera); h, hummingbird hawkmoth (*Neogurelca*, Lepidoptera); i, locust (*Archida*, Orthoptera); j, damselfly (*Calopteryx*, Odonata) (from the SPRING-8 home page).

射も見えない。これは格子面の向きも間隔も揃っていないことを示す。同期型の昆虫でもスズメガ類では **Fig. 5h** のように反射が多数のスポットからなり、比較的シャープである。解析の結果、六角格子に由来する反射が幾つか重なっていることが明らかになった。また、有翅昆虫の中で最も原始的なものの1つと考えられているイトトンボ類(トンボ目)の回折像は、個々の反射は広がりを持つものの明瞭な単一六角格子の特徴を示す (**Fig. 5j**)。この2種は高次反射も認められる。これらは、何れも飛行に強く依存した生活形態を持っており、例えば図示したスズメガは空中に静止しながら口吻を伸ばして花の蜜を吸うような高度な飛行を行なう。恐らく筋節構造の規則性の高いものは力学的にも力の伝達効率が高く、進化上の圧力がこれらの昆虫の飛行筋構造を規則性の高いものへと向かわせたものと想像している。

以上のように、非同期型の動作様式をもつ昆虫は飛行筋構造も巨大単結晶型であることが判明したが、その対応は

必ずしも厳密ではなく、一部の同期型の昆虫でも飛行筋構造に部分的な規則性をもつものも存在する。また非同期型と同期型が混在するカメムシ目では同期型の種類でも規則性はかなり高い。非同期型の昆虫で巨大単結晶型の構造になる大きな要因として、先に述べたC-フィラメントがある。Z膜の連続切片の電子顕微鏡観察結果によると、Z膜も極めて規則的な六角格子の構造をしており、そこにアクチンフィラメントは直接、ミオシンフィラメントも剛性の高いC-フィラメントを介してアンカーされている⁶⁾。そしてZ膜が1つの筋節の格子面を隣の筋節に伝える役割をするものと想像される。一方イトトンボ類の飛行筋は脊椎動物骨格筋と同じくらい大きな長さ変化を示すので明らかにC-フィラメントは存在しない。従ってこの昆虫で格子面を揃える機構は不明である。

なお、原論文²⁾では1種の昆虫の飛行筋から2次元スキャンによって機械的に100枚以上の回折像を記録し、反射の角度自己相関関数やシャープネスなどの数値を決定する

Table 1 Mode of operation of flight muscle and myofibrillar structure in various insects (from SPring-8 home page)

Insects	Mode of operation	myofibrillar structure
Bees (Hymenoptera)	asynchronous	single-crystal type
Flies (Diptera)	asynchronous	single-crystal type
Beetles (Coleoptera)	asynchronous	single-crystal type
True bugs (Heteroptera)	asynchronous	single-crystal type
Cicadas (Homoptera)	synchronous	intermediate
Thrips (Thysanoptera)	asynchronous	single-crystal type
Barklice (Psocoptera)	depends on species	single-crystal type?
Moths (Lepidoptera)	synchronous	poorly registered
Hawkmoths (Lepidoptera)	synchronous	intermediate
Scorpionflies (Mecoptera)	synchronous	poorly registered
Caddisflies (Trichoptera)	synchronous	poorly registered
Dobsonflies (Megaloptera)	synchronous	poorly registered
Antlions (Neuroptera)	synchronous	poorly registered
Cockroaches (Blattaria)	synchronous	poorly registered
Mantises (Mantodea)	synchronous	poorly registered
Stoneflies (Plecoptera)	synchronous	poorly registered
Mayflies (Ephemeroptera)	synchronous	poorly registered
Dragonflies (Odonata)	synchronous	intermediate
Leg muscle of bees and flies	synchronous	poorly registered
Rabbit skeletal muscle	synchronous	poorly registered

ことで構造規則性の定量的な評価を行なっている。その結果を簡潔にまとめたのが **Table 1** である。

8. おわりに

大型放射光施設 SPring-8 の高フラックスビームライン BL40XU の高輝度 X 線にマイクロビーム・極低温回折法

の技術を組み合わせることにより、従来のものより遥かに小さな体積の生体試料から X 線回折像を安定して記録できるようになった。ここで紹介したものは、その技術を昆虫の進化の研究に応用した例である。昆虫はその 3 億年以上の進化の過程で、いわば空飛ぶマイクロマシンとして徹底的な効率化を計った生き物といえるが、その効率化の程度の高さがどれだけのものであるか、今回の結果により改めて認識させられる。またマイクロビーム・極低温回折法は筋肉以外の生体試料にももちろん有効であろうし、生体試料以外でも例えば照射損傷に弱い機能性素材の構造評価などにも応用できるものと考えている。

参考文献

- 1) H. Iwamoto, Y. Nishikawa, J. Wakayama and T. Fujisawa: Direct X-ray observation of a single hexagonal myofilament lattice in native myofibrils of striated muscle. *Biophys. J.* 83, 1074–1081 (2002).
- 2) H. Iwamoto, K. Inoue and N. Yagi: Evolution of long-range myofibrillar crystallinity in insect flight muscle as examined by X-ray cryomicrodiffraction. *Proc. R. Soc. Lond. B* 273, 677–685 (2006).
- 3) R. T. Tregear, M. C. Reedy, Y. E. Goldman, K. A. Taylor, H. Winkler, C. Franzini-Armstrong, H. Sasaki, C. Lucaveche and M. K. Reedy: Cross-bridge number, position, and angle in target zones of cryofixed isometrically active insect flight muscle. *Biophys. J.* 86, 3009–3019 (2004).
- 4) S. Kikuta: X-ray diffraction and scattering. Vol. 1. University of Tokyo Press (1992).
- 5) G. E. Ice: Microbeam-forming methods for synchrotron radiation. *X-Ray Spectrometry* 26, 315–326 (1997).
- 6) J. F. Deatherage, N. Cheng and B. Bullard: Arrangement of filaments and cross-links in the bee flight muscle Z-disk by image analysis of oblique sections. *J. Cell Biol.* 108, 1775–1782 (1989).

● 著者紹介 ●

**岩本裕之**

財高輝度光科学研究センター利用研究促進部門 主幹研究員

E-mail: iwamoto@spring8.or.jp

専門：X 線繊維回折

【略歴】

1984年東京大学大学院理学系研究科博士課程修了（理学博士），1985年帝京大学医学部講師，1997より現職。

**八木直人**

財高輝度光科学研究センター利用研究促進部門 主席研究員

E-mail: yagi@spring8.or.jp

専門：非結晶 X 線回折

【略歴】

1975年東京大学物理工学科卒業，1980年東北大学医学部助手，1982年医学博士，1990年東北大学医学部講師，1997年より現職。

**井上勝晶**

財高輝度光科学研究センター利用研究促進部門 副主幹研究員

E-mail: katsuino@spring8.or.jp

専門：X 線小角散乱

【略歴】

1997年広島大学大学院理学研究科物性学専攻博士課程後期修了，1997年理化学研究所基礎科学特別研究員，1999年より現職。

Process of evolution of insect flight muscle structure revealed by high-flux synchrotron radiation X-rays

Hiroyuki IWAMOTO Research and Utility Division, Japan Synchrotron Radiation Research Institute 1-1-1 Kouto, Sayo-cho, Sayo-gun, Hyogo 679-5198 JAPAN

Katsuaki INOUE Research and Utility Division, Japan Synchrotron Radiation Research Institute 1-1-1 Kouto, Sayo-cho, Sayo-gun, Hyogo 679-5198 JAPAN

Naoto YAGI Research and Utility Division, Japan Synchrotron Radiation Research Institute 1-1-1 Kouto, Sayo-cho, Sayo-gun, Hyogo 679-5198 JAPAN

Abstract The process of evolution of the structure of insect flight muscle was clarified by using the high-flux X-ray microbeam of the BL40XU and the technique of diffraction recording from frozen-hydrated biological specimens. The wingbeat frequency of advanced insects could reach several hundred Hz, a frequency that cannot be achieved by repeating ordinary contraction-relaxation cycles. The flight muscles of these insects are capable of high-frequency vibrations while staying activated. Structurally, the arrangement of the contractile proteins in flight muscle cells is so regular that their contractile machinery is often compared to a crystal. Previously we have shown that, in the flight muscle of a bumblebee, the regularity is not confined to a single sarcomere but extends throughout the entire length of the muscle cell. To examine how this long-range regularity has developed in the process of evolution, the research group moved on to record and analyze > 4600 diffraction patterns from 50 insect species, covering all the major winged-insect orders. The results show that the occurrence of the long-range regularity is generally restricted to advanced insect groups. However, the results also show that some extent of structural ordering has developed sporadically among well-flying lower insects.