

令和元年6月6日現在

機関番号：16102

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2016～2018

課題番号：16K07518

研究課題名(和文) 親の保護シンドロームの進化：ツノカメムシ類の系統種間比較による検討

研究課題名(英文) The evolution of parental care syndrome: phylogenetic comparative analyses using shield bugs

研究代表者

工藤 慎一 (KUDO, Shin-ichi)

鳴門教育大学・大学院学校教育研究科・准教授

研究者番号：90284330

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,800,000円

研究成果の概要(和文)：親による子の保護と卵サイズやクラッチサイズなどの生活史形質の共進化は、古くから議論の続く問題である。メス親による子の保護が繰り返し進化した系統群であるツノカメムシ科を用いて、生活史形質間の進化的な関係を系統種間比較法により解析した。その結果、親の体サイズが繁殖投資に影響することが判明し、親の保護の進化は小卵・大クラッチの進化と相関するという、従来の理論の前提や予測に反する結果を得た。卵サイズとクラッチサイズにはトレードオフが認められたが、親の保護はこの関係に影響していなかった。形質の進化順序を検討したところ、卵サイズやクラッチサイズの変化が親による保護の進化に先んじて生じたと推定された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

親による子の保護と卵サイズやクラッチサイズ等の生活史形質の共進化は、行動生態学において古くから議論の続く未解決問題である。ツノカメムシ科を対象に、従来の系統種間比較の弱点を克服するデザインで実施された本研究は、メス親による子の保護が小卵・大クラッチと相関して進化し、さらに卵サイズやクラッチサイズの変化がメス親による保護の進化に先んじて生じたことを明らかにした。この結果は、50年以上に渡る生活史進化研究の歴史の中で初めて報告されるパターンであり、この問題に関して過去に提出された諸理論の前提・予測に反するものである。本研究の成果は、生活史進化に対する我々の理解に大きな見直しを迫るものであろう。

研究成果の概要(英文)：Patterns in the correlated evolution of parental care and life-history traits, such as egg size and clutch size, are long established but controversial issues. To test the evolutionary relationships between parental care and life-history traits, we performed phylogenetic comparative analyses using original and literature data in shield bugs (Heteroptera: Acanthosomatidae). This taxon is a monophyletic group in which maternal guarding of eggs and young has repeatedly evolved. Phylogenetic comparative analyses revealed that female body size greatly affected reproductive resource investment. Contrary to the expectations of current theories, the presence of maternal care was associated with smaller eggs and larger clutches. An evolutionary trade-off between egg size and clutch size was detected, but it was not influenced by maternal care. The evolutionary transitions we have reconstructed suggest that large clutches and/or small eggs preceded the evolution of maternal care.

研究分野：行動生態学

キーワード：生活史進化 親による子の保護 系統的種間比較 ツノカメムシ科

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19、CK - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

進化的生態学には、一般性が高く重要視されながら長年結論が得られておらず、「古典」と呼ぶにふさわしい研究課題が幾つも残されている。斬新な研究課題に限らず、このような古典に取り組むことも実証科学の重要な責務であろう。「親による子の保護と他の生活史形質の相関進化」はそのひとつである。親の保護を含めた生活史形質セットを、本研究では「親の保護シンドローム」と呼ぶ。

親の保護との相関進化の枠組みで、これまで最も注目を集めてきた生活史形質は「卵(子)サイズ」である。親の保護が大卵(少産)進化を促すことを説明する safe harbor 仮説はその先駆けである(Shine 1989)。その後、逆に大卵が促す親の保護の進化、両者の共進化あるいは第3の要因による両者の進化を説明する理論の提出が相つぎ、それらの検証の難しさが指摘される(Shine 1989)に至って実証研究は一時期停滞していた。その原因のひとつは研究手法の限界にあった。これら仮説・理論の事実基盤は分類群間比較から得られていたが、比較における系統の重要性が広く認識・周知されても、実用に耐える系統(樹の)仮説や適切な分析手法の整備は遅れていたのである。そして、これらの整備が進んだ近年、信頼性の高い実証研究が発表され始めた。ところが、結果は研究毎に大きく異なっている。カエル類を用いた大規模な比較研究では、保護と大卵の明瞭な相関が検出され、後者の進化が前者の進化に先んじたことが示唆された(Summers et al. 2005)。ところが、シクリッド類を用いた研究では、保護と相関する形質は卵サイズではなくクラッチサイズだった(Kolm et al. 2006)。昆虫類を対象にした大規模な比較研究(Gilbert & Manica 2010)でも、親の保護と卵サイズ・産卵数との関係は明瞭ではない。ただしこれらの分析には、仮説・理論の前提となる条件が十分に組み込まれていない問題がある。例えば、「safe harbor 仮説」は大卵ほど発育が延長し卵期の生存率が低下することを重要な前提条件としているが、Gilbert & Manica (2010)では、この条件は検討されていない。さらに、採餌戦略(Verdeny-Vilalta et al. 2015)や産卵様式(Tallamy & Schaefer 1997)等、親の保護や卵サイズ・クラッチサイズの進化への影響が指摘されている重要な形質の違い(=交絡要因)も無視されている。さらに、産卵数などの形質データは文献からの引用で、その質は相当に不均一である。利用した系統仮説も異なる研究結果を統合したもので、系統の枝長などは分析に組み込まれていない。利用可能な形質情報が限られ分析時に交絡要因の制御が不十分となること、信頼性の低い系統仮説しか利用できないこと、これらは大規模比較研究に共通した弱点であろう。一方、親の保護シンドロームの進化は、基本的に資源配分の問題として理解されてきた経緯があるが、理論の基盤となる形質間の進化的トレードオフに関する我々の理解は未だ十分ではない。特に、親の保護を含めた多形質間のトレードオフに関する実証研究はわずかである(例えば Koch & Meunier 2014)。節足動物では、親の保護を伴う場合に卵サイズ・クラッチサイズ間のトレードオフが不明瞭となる傾向が指摘されているが(Fox & Czesak 2000)、この仮説の検証も進んでいない。

本研究は、これら従来からの生活史進化研究の限界を克服し、検証が十分とは言えない諸仮説を検討できる系を対象に実施されたものである。

2. 研究の目的

親の保護シンドロームの進化に関わる複数の仮説・理論の検証を行うことを目的に本研究は計画された。先に述べた従来からの研究の弱点を克服するには、以下のような条件が必要であろう。

分析対象となる形質数に応じて分析可能となる規模(=OTU数)で、信頼性の高い系統仮説が得られていること。

OTU(種)毎に、仮説・理論の検証に必要な質の揃った形質情報が得られており、それらが解析に十分な変異を伴っていること。

逆に、分析に際して交絡要因となり得る対象外の形質が均一であること。

ツノカメムシ科は、これらの条件を兼ね備えた理想的な分類群である。この分類群は世界各地の温帯域を中心に分布しており、3亜科約280種の既知種がある。メス親による卵や幼虫の保護が古くから知られ、保護行動を始め繁殖生態の研究が盛んに行われてきた(例えば Melber & Schmidt 1975, Kaitala & Mappes 1997, Kudo 2001)。すでに保護の有無を始め、生活史形質に大きな種間変異が確認されている(Kaitala & Mappes 1997, Kudo 2001, Tsai et al. 2015)。また、保護の機能は外敵からの防衛に限られる(例えば Melber & Schmidt 1975, Kudo et al. 1989, Kudo 1996, 2002)、すべて食植性で幼虫は寄主植物の果実(種子)に依存している、寄主の葉表面に卵をクラッチとして産みつける等(親の保護シンドロームの分析対象となる形質以外の)繁殖生態は比較的均一である。さらに、比較分析の基盤となる信頼性の高い分子系統仮説がすでに構築されており(Tsai et al. 2015)、本研究の目的達成に必要な条件は整っている。

3. 研究の方法

(1) 生活史形質データの収集

日本各地でメス成虫を採集し室内条件で産卵させ、以下の方法で各種の生活史形質を測定した。飼育条件は、分布域の繁殖期の気候、過去の文献で採用された飼育条件を考慮し、長日20条件に統一した。寄主植物の果実と茎葉をメスに与え、単独あるいはオスと番い飼育した。産卵した場合、クラッチサイズを測定後、無作為に選んだ5~10卵重を電子天秤により0.01mg

単位で測定し、1卵あたりの重量を算出した。さらに、長径と短径を測定し卵の形状を示すデータとして利用した。卵はそのまま恒温状態で維持し、孵化までの日数、2令脱皮までの日数を記録した（ツノカメムシ類では孵化した1令幼虫は餌をとらないと見なされており、2令脱皮までの発育期間が通常の卵期間に相当すると考えられる）。さらに8卵塊以上でクラッチサイズデータの得られたものについては、標準偏差を算出しクラッチサイズ変異の指標とした。これらのデータ測定には、野外で発見された無傷の卵塊も可能な範囲で利用した。飼育後、メスの後胸後端から腹部末端の距離（腹部長：体サイズ）を測定した。

文献上の生活史データに関しては、本研究に準ずる条件で測定されたもののみ利用した。同一種で複数の報告が存在する場合は、複数の生活史形質が同時に測定されているものを優先した。一部の種に関しては、海外の研究者からデータの提供を受けた。

（2）系統種間比較：進化的相関分析と進化順序の推定

Tsai et al. (2015) で提示されたツノカメムシ科の系統をベースにして、メス親による子の保護の有無、メス体サイズ、卵サイズ、卵サイズの形状、クラッチサイズ、クラッチサイズ変異、卵・1令幼虫の発育速度の比較分析を行った。相関進化に関しては、汎用性・拡張性が高い系統的一般化最小二乗法（PGLS）を用いた。系統的慣性の制御には、モデル毎に得た推定値を利用した。独立変数は検証する仮説に応じて決定したが、総資源量を制約し生活史形質に大きな影響を及ぼすメス体サイズの効果（進化的アロメトリー）の制御には特に留意した。原則として保護の有無との交互作用項を独立変数に含めたモデルから解析を始め、有意でない場合、この交互作用項を除去して最終モデルを得た。

一方、因果関係の逆転する代替仮説・理論の峻別には、形質の進化推移を特定することが重要となる。そこで、Reversible-jump MCMC を用いたベイズ推定によって、特に親の保護と関連する注目すべき形質（結果参照）の進化推移を推定した。この推定には、連続変異を示す形質を2値に変換する必要がある。そのため、まず体サイズとのアロメトリー関係をPGLSによって推定し、体サイズからの予測値に基づいて形質値を大小に区分した。

4. 研究成果

（1）親による子の保護の進化

Tsai et al. (2015) で提出された系統仮説に含まれたツノカメムシ科3亜科53種（亜種）のうち、繁殖行動の情報を欠いていた種（キオビツノカメムシとヤナギベニモンツノカメムシ）を加え、さらに一部の種（ヒメハサミツノカメムシ）の情報を修正することによって、最終的に36種に関して親の保護の有無を確認することができた。このデータを用いて親の保護の起源を最尤法によって再分析したところ、このクレード内部で少なくとも親の保護行動が5回独立に進化したと推定された。

（2）親の保護と卵資源投資

保護の有無とメス体サイズに加えて、少なくとも卵サイズあるいはクラッチサイズのデータが得られた32種を用いて生活史形質の共進化関係を分析した（ただし、解析項目によってデータ数は異なる）。

卵資源投資量はメスの体サイズの影響を強く受けており、親の保護の進化は高い卵資源投資と関連していた。メス体サイズの効果を制御したところ、親の保護の進化は小卵・大クラッチの進化と相関することが判明した。これは、親の保護と大卵（結果として小クラッチ）が相関進化することを説明する従来の諸理論・仮説（例えば Shine 1989）と相反する結果である。

そこで、保護の有無と卵サイズあるいはクラッチサイズの進化推移を推定したところ、卵サイズやクラッチサイズの変化は親の保護の進化に先んじて生じたことが示唆された。これは、前者の進化的変化がメス親による子の保護の進化を促した可能性を示すものであろう。

（3）卵サイズとクラッチサイズ間のトレードオフ

卵サイズとクラッチサイズの間に、明瞭な進化的トレードオフが検出された。しかし、親の保護の有無は、このトレードオフに影響を与えていなかった。これは、「親の保護を伴う場合に卵サイズ・クラッチサイズ間のトレードオフが不明瞭となる」という Fox & Czesak (2000) の仮説を支持しない。

（4）卵サイズと卵・1令幼虫の発育期間

卵サイズと2令脱皮までの発育期間との間に、明瞭な関係は検出されなかった。これは、大型卵ほど卵期間が延長することを前提条件とし、親の保護と大型卵の相関進化を説明する有力理論（例えば Shine 1989）を支持しない結果である。

（5）親の保護とクラッチサイズ変異あるいは卵形状

ツノカメムシ類のメス親は、例外なく卵塊を体で覆う姿勢で捕食者から防衛する。この防衛姿勢に起因して卵塊内部の卵の位置と捕食確率に相関が生まれ、卵塊周辺部に位置する卵は中央部に比べて死亡率が高くなるかもしれない（例えば Kudo 2001）。この卵の位置に応じた捕食圧に由来する選択とクラッチサイズ自体に働く選択のバランスによって、クラッチサイズ（あ

るいはエリア)に強い安定化選択が働いた結果、保護の進化に伴ってクラッチサイズ変異が小さくなるパターンが生じると予想される。さらに、この卵の位置に応じた捕食圧に由来する選択圧は卵の形状に影響を与える可能性もある。つまり、同一サイズであっても細長い形状の卵の方が、卵塊周辺部の防衛効率の低い場所に位置する卵数を減少させて捕食による適応度ロスを抑えるかもしれない。親の保護とクラッチサイズ変異の指標となるクラッチサイズの標準偏差の関係を検討したところ、この予想通り、保護の進化に伴って変異が小さくなる傾向が検出された。さらに(解析モデルの構造に依存するものの)保護の進化が、短径に比較して長径が大きい、つまり細長い卵形状と相関する可能性が示唆された。これらの仮説は全く新規なものであり、生活史進化の理解に新たな視点を与えるものと思われる。

本研究で得られた(1)~(4)の成果は、親による子の保護を含んだ生活史形質間の共進化を説明する従来の仮説・理論の前提や予測と大きく異なるものである。また(5)では、これまで全く検討されたことのない新しい仮説を提示している。これらの成果は、今後、新たな説明仮説や理論の構築を促すものと思われ、生活史進化に関する我々の理解に大きな転換を迫る可能性がある。

<引用文献>

- Fox, C. W., & Czesak, M. E. (2000) Evolutionary ecology of progeny size in arthropods. *Annual Review of Entomology* 45: 341-369.
- Gilbert, J. D., & Manica, A. (2010) Parental care trade-offs and life-history relationships in insects. *The American Naturalist* 176: 212-226.
- Kaitala, A., & Mappes, J. (1997) Parental care and reproductive investment in shield bugs (Acanthosomatidae, Heteroptera). *Oikos* 80: 3-7.
- Koch, L. K., & Meunier, J. (2014) Mother and offspring fitness in an insect with maternal care: phenotypic trade-offs between egg number, egg mass and egg care. *BMC Evolutionary Biology* 14: 125.
- Kolm, N., Goodwin, N. B., Balshine, S., & Reynolds, J. D. (2006) Life history evolution in cichlids 1: revisiting the evolution of life histories in relation to parental care. *Journal of Evolutionary Biology* 19: 66-75.
- Kudo, S. (1996). Ineffective maternal care of a subsocial bug against a nymphal parasitoid: a possible consequence of specialization to predators. *Ethology* 10: 227-235.
- Kudo, S. (2001) Intraclutch egg size variation in acanthosomatid bugs: adaptive allocation of maternal investment? *Oikos* 92: 208-214.
- Kudo, S. (2002) Phenotypic selection and function of reproductive behavior in the subsocial bug *Elasmucha putoni* (Heteroptera: Acanthosomatidae). *Behavioral Ecology* 13: 742-749.
- Kudo, S., Sato, M., & Ohara, M. (1989) Prolonged maternal care in *Elasmucha dorsalis* (Heteroptera: Acanthosomatidae). *Journal of Ethology* 7: 75-81.
- Melber, A., & Schmidt, G. H. (1975) Ecological effect of the social behavior in two *Elasmucha* species (Heteroptera: Insecta). *Oecologia* 18: 121-128.
- Shine, R. (1989) Alternative models for the evolution of offspring size. *The American Naturalist* 134: 311-317.
- Summers, K., Sea McKeon, C., & Heying, H. (2005) The evolution of parental care and egg size: a comparative analysis in frogs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273: 687-692.
- Tallamy, D. W., & Schaefer, C. A. R. L. (1997) Maternal care in the Hemiptera: ancestry, alternatives, and current adaptive value. *The evolution of social behavior in insects and arachnids*, 94-115.
- Tsai, J. F., Kudo, S., & Yoshizawa, K. (2015) Maternal care in Acanthosomatinae (Insecta: Heteroptera: Acanthosomatidae)-correlated evolution with morphological change. *BMC Evolutionary Biology* 15: 258.
- Verdeny Vilalta, O., Fox, C. W., Wise, D. H., & Moya Laraño, J. (2015) Foraging mode affects the evolution of egg size in generalist predators embedded in complex food webs. *Journal of Evolutionary Biology* 28: 1225-1233.

5 . 主な発表論文等

[雑誌論文](計3件)

Kudo, S., K. Oku & A. Yamamoto (2019) Notes on life history traits of *Cyphostethus tristriatus* and *C. japonicus* (Heteroptera: Acanthosomatidae). *Japanese Journal of Entomology*, 印刷中(査読有)。

Kudo, S., A. Yamamoto, T. Ichita & H. Tatsuta (2019) Interspecific variation in life history traits of *Elasmotherus* (Hemiptera: Acanthosomatidae). *The Canadian*

Entomologist, 151: 69 -72 (査読有).
DOI: 10.4039/tce.2018.56

工藤 慎一・小笠 航 (2017) フタテンツノカメムシとヒメハサミツノカメムシで観察されたメス親の保護行動, 昆虫 (ニューシリーズ) 20: 56-59 (査読有).

[学会発表](計6件)

工藤 慎一・原野 智広・沓掛 展之・吉澤 和徳. ツノカメムシ類における生活史形質の相関進化: 系統種間比較による検討. 日本動物行動学会第 37 回大会. 2018 年.

工藤 慎一. 種間比較で古典仮説を検証する: ツノカメムシ類における生活史形質の相関進化. 日本昆虫学会第 78 回大会. 2018 年.

Kudo, S., T. Harano, J.-F. Tsai, K. Yoshizawa & N. Kutsukake. Correlated evolution of parental care and life history traits in shield bugs. 17th Congress of the International Society for Behavioral Ecology, 2018.

工藤 慎一. 陸生カメムシ類に見られる子の保護の多様性. 日本昆虫学会第 77 回大会. 2017 年.

工藤 慎一・原野 智広・沓掛 展之・吉澤 和徳. 親の保護と卵サイズ・クラッチサイズトレードオフ: ツノカメムシ科の場合. 行動 2017: 日本動物行動学会第 36 回大会. 2017 年.

蔡 經甫・吉澤 和徳・原野 智広・工藤 慎一. ツノカメムシ科におけるメス親による子の保護の進化. 日本動物行動学会第 35 回大会. 2016 年.

6. 研究組織

(1) 研究分担者

研究分担者氏名: 吉澤 和徳
ローマ字氏名: (YOSHIZAWA, kazunori)
所属研究機関名: 北海道大学
部局名: 農学研究院
職名: 准教授
研究者番号 (8 桁): 10322843

研究分担者氏名: 沓掛 展之
ローマ字氏名: (KUTSUKAKE, nobuyuki)
所属研究機関名: 総合研究大学院大学
部局名: 先導科学研究科
職名: 講師
研究者番号 (8 桁): 20435647

(2) 研究協力者

研究協力者氏名: 原野 智広
ローマ字氏名: (HARANO, tomohiro)

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。