

令和元年6月1日現在

機関番号：17201

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2016～2018

課題番号：16K07521

研究課題名(和文) 寄主植物の違いによる亜社会性ツチカメムシの保育行動の野外変異

研究課題名(英文) Parental care variation among local populations in a subsocial cydnid bug using different host plants

研究代表者

野間口 眞太郎 (Nomakuchi, Shintaro)

佐賀大学・農学部・教授

研究者番号：80253590

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)：雌親が幼虫に種子を給餌する亜社会性ツチカメムシにおいて、寄主植物は保育形質への重要な淘汰要因である。ミツボシツチカメムシの場合、ホトケノザ、ヒメオドリコソウ、オドリコソウの各群落を利用する地域個体群があり、各寄主植物に適応した繁殖・保育様式を進化させている。本研究は、これら個体群間あるいは雌間で繁殖・保育形質を比較した。その結果、形質値の変異傾向はTrivers(1974)の保育行動の進化理論を支持することが分かった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

親による子の世話行動は、世話をしない祖先から進化したと考えられ、その進化条件の解明はTrivers (1974)など多くの動物行動学者の主要な研究課題の一つである。これまでの理論では、現繁殖での保育は、その利益がそのため失う将来の繁殖成功を上回るとき進化すると思われる。しかしその検証事例はほとんどない。本研究は、複数の寄主利用個体群の比較という新規の手法を用いてこれを検証し、ポジティブな結果を得た。

研究成果の概要(英文)：Host plant is an important selective factor for evolution of parental care in subsocial cydnid bugs whose females provision their nest with seeds. In the case of *Adomerus triguttulus*, there are three types of local populations utilizing *Lamium amplexicaule*, *L. purpureum* and *L. album* as host plant populations where reproductive and parental care traits adapting to each host plant species dependently seem to have evolved. The present study compared these traits in/among local populations. In the results, it indicates that the distribution of the observed variation of these traits is consistent with the prediction of Trivers (1974)'s theory.

研究分野：行動生態学

キーワード：子への世話行動 亜社会性 ミツボシツチカメムシ 寄主植物利用個体群 オドリコソウ属 給餌行動 種子運搬

1. 研究開始当初の背景

産仔後、親が子の世話をする行動は、世話をしない祖先から進化したと考えられており、保育行動の進化条件と進化過程の解明は動物行動学の主要な研究課題の一つである。現在、保育行動の進化を説明した理論は多いが、その中で最も注目され、多くの教科書にも引用されているのが Trivers (1974) 理論である。この理論によると、現繁殖で保育する利益がそのため失う将来の繁殖成功を上回る時、現繁殖で保育が進化すると予想される。しかしその知名度にもかかわらず、この理論の検証事例はこれまでほとんどないのが実情である。そこで本研究は、ミツボシツチカメムシの複数の地域個体群間の変異を利用するという新規の手法を用いて Trivers (1974) 理論の検証を行おうとするものである。

2. 研究の目的

亜社会性ツチカメムシは、寄主植物の種子の給餌行動を含めた複雑で高度な保育行動を示す。このような亜社会性ツチカメムシにおいて、野外でどのような寄主植物を利用するかは、保育形質への重要な淘汰要因であると考えられる。本研究で対象動物としたミツボシツチカメムシの場合、オドリコソウ属 3 種(ホトケノザ、ヒメオドリコソウ、オドリコソウ)の野外群落を専門に利用する地域個体群を形成しており、各地域個体群では雌親が自分の幼虫に対して各寄主植物種の種子を専門に給餌する。おそらく個体群毎に各寄主植物に適応した繁殖・保育様式を進化させてきていることが期待される。そこで本研究は、寄主植物利用個体群毎に繁殖・保育形質値を定量的に測定し、その結果を個体群間あるいは個体群内の雌間で比較する。そして測定値の分布が Trivers (1974) の理論に沿うものか否かを検証する。検証におけるキーポイントは、Trivers 理論の中心命題である「現在の繁殖における保育投資と将来の繁殖成功の間にトレードオフの関係がある」をターゲットにするものであるが、これを 2 つの観点で検証する。1 つ目は、寄主利用個体群間で雌親の生涯繁殖回数と初期繁殖時期の保育努力を比較し、「生涯繁殖回数が多いほど保育努力は小さいか？」の検証である。2 つ目は、全個体群を対象に「将来の繁殖成功を期待しにくい生涯繁殖の後半になるほど保育努力は大きいか？」の検証である。本研究の計画では、幼虫のベギング形質(匂いなど)の測定も試みて、親の保育投資量とベギング強度が共進化することを示す証拠が得られるか否かについても検証する予定であったが、ベギング形質の測定が技術的に極めて困難であり、失敗を繰り返したため、今回の研究期間にはこの検証を行うことはできなかった。よって本成果報告では、寄主植物利用個体群の繁殖・保育形質値の測定、比較をもとにした解析を中心に報告する。

3. 研究の方法

(1) 雌個体を採集した寄主植物利用個体群と飼育実験

まず、野外においてオドリコソウ属 3 種(ホトケノザ、ヒメオドリコソウ、オドリコソウ)の群落を専門的に利用しているミツボシツチカメムシの以下のような地域個体群を探索し、次のような地域個体群を見つけた。各個体群から交尾後の雌 32~48 個体を採集し、室内での飼育実験に用いた。

- ・ホトケノザ利用：
 - ・唐津市鎮西町早田個体群 A 37 個体
 - ・唐津市鎮西町早田個体群 B 32 個体
- ・ヒメオドリコソウ利用：
 - ・神崎市個体群 40 個体
 - ・佐賀市久保泉町個体群 A 48 個体
 - ・佐賀市久保泉町個体群 B 41 個体
- ・オドリコソウ利用：
 - ・佐賀市三瀬村個体群 40 個体
 - ・神崎市脊振町服巻個体群 A 35 個体
 - ・神崎市脊振町服巻個体群 B 37 個体

採集した雌は個体ごとに飼育ケースに入れ、摂氏 32~35 度、日長 14L10D に制御されたインキュベータに個体群ごとにまとめて保持した。雌は、毎日十分な水と餌の供給とともに、捕食者や競争者のいない環境が与えられ、繁殖と保育の様子が観察された。観察では以下のような項目が必要に応じて測定された：雌体重、産卵日、卵塊重、受精卵数、栄養卵数、孵化幼虫数、死亡幼虫数、独立幼虫数、給餌種子数、次回産卵までの日数等。観察は雌が死亡するまで続けた。

(2) 異なる寄主を利用した場合の比較

ヒメオドリコソウ利用神崎市個体群とオドリコソウ利用佐賀市三瀬村個体群において、繁殖・保育実験時に 3 種の寄主植物の各 1 種の種子だけを餌場に与え、幼虫への給餌をさせるとともに雌親自身の吸汁餌とさせた。飼育実験・観察の方法、測定項目については上記の(1)と同様に行った。

(3) 給餌雌の寄主種子選好性

ヒメオドリコソウ利用神崎市個体群とオドリコソウ利用佐賀市三瀬村個体群において、繁殖・保育実験ケースの餌場に3種の寄主植物の種子10個ずつを一緒にして計30個を毎朝、どれも不足することなく与え、どの種子が持ち去られるかを調べる選好性の実験を行った。

(4) 給餌運搬の効率性と選好性の関係を検証する実験

給餌に際し、雌親は巢外で見つけた種子を1個ずつ口吻にくっつけて巣まで運び、幼虫達に与える。3種の寄主植物の種子を給餌雌に選ばせる上記(4)の実験では、最も大きな種子であるオドリコソウの種子が例外なく選ばれた。その理由として「1回の運搬量において最も積載効率の良い大きく重い種子が選ばれた」という仮説が考えられた。これを検証するために、使う種子はホトケノザだけにして質を一定にした上で、その種子の2個をノリでくっつけて大きさと重さを2倍にした「2倍種子」とノリだけ付けた「1倍種子」の8個ずつ計16個が朝餌場にあるようにし、ヒメオドリコソウ利用神崎市個体群の2令幼虫を持つ雌親にそれらの種子を1日間選ばせる実験を行った。

4. 研究成果

(1) 本来の寄主を室内で利用した場合の繁殖・保育パフォーマンス

得られたデータを解析し、「生涯繁殖回数が少ない個体群ほど初期繁殖の保育努力は大きいか？」、また「将来の繁殖成功を期待しにくい生涯繁殖の後半になるほど保育努力は大きいか？」という2つの予測の検証を行った。

1) 「生涯繁殖回数が多い個体群ほど保育努力は小さいか？」の検証

まず、2016年の飼育実験に用いたホトケノザ利用唐津市鎮西町早田個体群A、ヒメオドリコソウ利用佐賀市久保泉町個体群A、オドリコソウ利用神崎市脊振町服巻個体群Aの間で産卵回数を比較した。すると産卵回数は上記の順番で増加し、最も繁殖回数が多い個体群はオドリコソウ利用個体群であることが分かった(ANOVA, $df=2$, $p=0.0066$)。また2017年の飼育実験に用いたホトケノザ利用唐津市鎮西町早田個体群B、ヒメオドリコソウ利用佐賀市久保泉町個体群B、オドリコソウ利用神崎市脊振町服巻個体群Bの間でも、産卵回数が最も多かったのはオドリコソウ個体群であった(ANOVA, $df=2$, $p<0.05$)。オドリコソウ個体群において、生涯繁殖回数が多い傾向は安定しているようである。一方、保育努力の測定変数として幼虫あたり給餌種子運搬総数を3寄主植物利用個体群で比較すると、2016年の飼育実験では3寄主利用個体群の間に有意な差は見られなかった((ANOVA, $df=2$, $p>0.05$)。2017年の飼育実験では明らかにホトケノザ利用唐津市鎮西町早田個体群B、ヒメオドリコソウ利用佐賀市久保泉町個体群B、オドリコソウ利用神崎市脊振町服巻個体群Bの順番で幼虫あたり総給餌回数は有意に少なくなっていた(ANOVA, $df=2$, $p<0.05$)。またヒメオドリコソウ利用神崎市個体群とオドリコソウ利用佐賀市三瀬村個体群の間で比較したところ、やはりオドリコソウ利用個体群の方が幼虫あたり給餌種子運搬総数は少なかった(t-test, $p<0.05$)。以上より、実際の野外個体群において「生涯繁殖回数が多い個体群ほど保育努力は小さい」という傾向が認められることが分かった。これはTrivers(1974)理論の予測に合うものである。

2) 「将来の繁殖成功を期待しにくい生涯繁殖の後半になるほど保育努力は大きいか？」の検証上記1)の飼育実験では多くの雌が複数回繁殖したため、初回繁殖と2回目繁殖の間で保育努力の比較が可能である。将来の繁殖成功という点で見ると、2回目繁殖時の雌は初回時よりも将来さらに繁殖成功を得る確率は低いと考えられる。そのためTrivers(1974)理論では、雌は2回目繁殖時には初回時よりも多くの投資を保育に配分するだろうと予測される。そこで各個体群で少なくとも生涯2回は繁殖を果たした雌親について、保育努力として幼虫あたり給餌種子運搬総数を両繁殖の間で比較した。その結果、実験雌において($n=121$)2回目繁殖の幼虫あたり給餌種子運搬総数は初回繁殖のそれよりも増加することが分かった(2-factor ANOVA, $df=1$, $F=10.363$, $p=0.0017$)。3回目繁殖を行った雌もいたが、極めて少数であったため3回目繁殖を含めた解析は行わなかった。今回の結果によって、雌は初回繁殖よりも次の2回目繁殖において多くの保育投資を行うことが明らかとなった。これはTrivers(1974)理論の予測に合うものである。

(2) 異なる寄主を利用した場合との比較

ヒメオドリコソウ利用神崎市個体群とオドリコソウ利用佐賀市三瀬村個体群の個体を用いて、3種の寄主植物の各1種の種子だけを与え、幼虫への給餌をさせるとともに雌親自身に吸汁させた実験では、異なる寄主植物に応じて繁殖・保育上のいくつかの違いが観測された。まず孵化幼虫から7日まで(ほぼ3齢の独立時)の生存率において、ホトケノザ、ヒメオドリコソウ、オドリコソウの順番で幼虫の生存率が増加する傾向が得られた(ANOVA, $df=2$, $F=4.733$, $p=0.0148$)。独立幼虫1頭あたりの給餌種子数は、両個体群ともホトケノザ、ヒメオドリコソウ、オドリコソウの順番で少なくなり、オドリコソウの種子の運搬回数が最も少なかった(ANOVA, $df=2$, $F=23.114$, $p<0.0001$)。しかし、種子の重量を考慮し全運搬種子重量で換算してみると、種子数で見られた傾向は無くなってしまった(ANOVA, $df=2$, $F=0.459$, $p=0.6354$)。このことより、両個体群の雌親にとって、ホトケノザ、ヒメオドリコ

ソウ、オドリコソウの順番でより節約的な餌となっており、その効果はオドリコソウが最も高いことが分かった。そしてその効果は、何らかの形で幼虫の生存率に反映しており、十分に野外で利用できるのであれば、両個体群にとってオドリコソウが最も望ましい寄主植物であることが示唆された。オドリコソウ利用佐賀市三瀬村個体群の場合、それが現実に実現しているわけであるが、ヒメオドリコソウ利用神崎市個体群の場合、最適な寄主利用をしていないと言えるかもしれない。孵化幼虫数、栄養卵数において寄主植物の種子の違いに関連した傾向は検出されなかった。

(3) 給餌雌の寄主種子選好性

ヒメオドリコソウ利用神崎市個体群とオドリコソウ利用佐賀市三瀬村個体群において、3寄主植物の種子を選ばせる実験では、両個体群の雌ともオドリコソウを最も多く選ぶことが明らかとなった(図1)。一方、ホトケノザが最も選ばれなかった種子であった。この結果から、雌が好む寄主植物はより好む方から、オドリコソウ、ヒメオドリコソウ、ホトケノザの順であることが分かった。上記(2)の実験で、両個体群の雌親にオドリコソウの種子を与えた方が他の寄主の種子を与えた場合よりも幼虫の生存率が最も高くなり、また給餌運搬において最も節約的であることが明らかとなったが、本種子選好性実験において、雌はそのようなオドリコソウの種子を最も好むということが明らかとなったことになる。

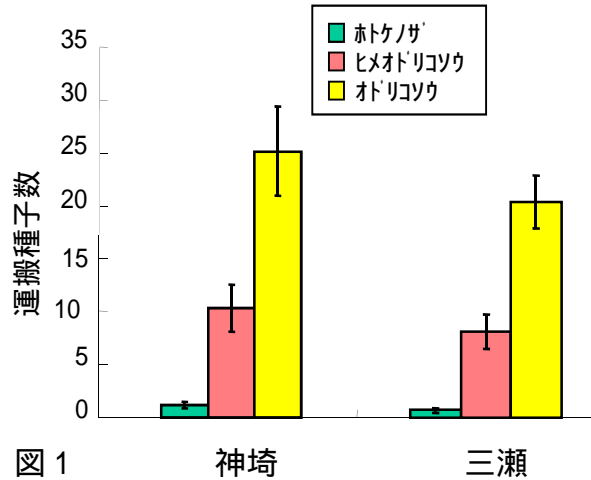


図1

(4) 給餌運搬の効率性と選好性の関係を検証する実験

給餌の際、種子の選好傾向に種子重量の増加による運搬効率の上昇が関係するかどうかを検証する実験では明確にポジティブな結果が得られた。雌親は、同じホトケノザの種子であっても、ノリで付着させて2倍にした種子の方をノリだけ付けた1個の種子よりも有意に好んだ(図2)。このことより、上記(3)の異なる3寄主植物の種子を選ばせる実験で、最も大きな種子であるオドリコソウの種子が最も多く選ばれたが、その要因として少なくともオドリコソウ種子の運搬効率の高さが関係する可能性が極めて高いことが分かった。ただ実験に用いた神崎市ヒメオドリコソウ利用個体群にとって、餌利用可能性が野外のオドリコソウにおいて最も高いか否かについての判断はもう少し慎重になるべきである。というのも種子の質の影響が否定されたわけではなく、また地面に落ちる種子の密度の高さも餌の利用可能性に大きく影響するだろうからである。ヒメオドリコソウ利用個体群の個体がヒメオドリコソウに対して最も適応的に振る舞うのかかについてはさらなる検討が必要である。

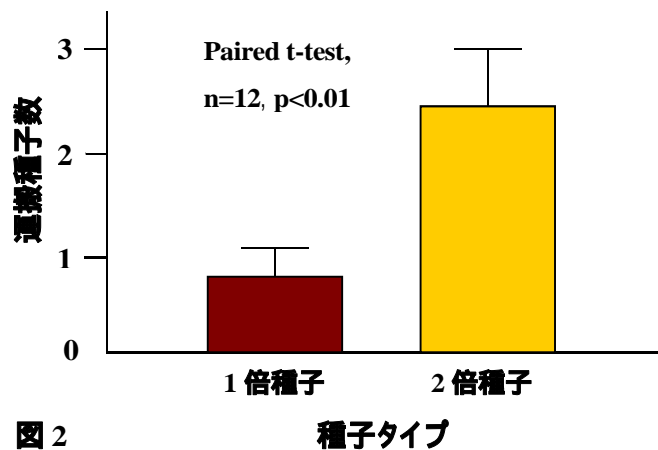


図2

5. 主な発表論文等

[雑誌論文](計 3件)

Shin-ichi Kudo, Aki Yamamoto, Tadao Ichita and Haruki Tatsuta, Interspecific variation in life history traits of *Elasmotethus* (Hemiptera: Acanthosomatidae). The Canadian Entomologist, 査読有, vol.151, No.1, 2019, 69-72.
DOI: 10.4039/tce.2018.56

Hiroki Mukai, Mantaro Hironaka, Sumio Tojo and Shintaro Nomakuchi, Maternal hatching synchronization in a subsocial burrower bug mitigates the risk of future sibling cannibalism. Ecology and Evolution, 査読有, vol.8, 2018, 3376-3381.

DOI: 10.1002/ece3.3894

Lisa Filippi and Shintaro Nomakuchi, Kleptoparasitism as an alternative foraging tactic for nest provisioning in a parental shield bug. Behavioural Ecology, 査読有, vol.27, 2016, 1710-1715.

DOI: 10.1093/beheco/arw093

〔学会発表〕(計 5件)

松岡 宏樹, 側垣 共生, 野間口 眞太郎, ミツボシツチカメムシにおける雌親の存在と給餌が幼虫のパフォーマンスに及ぼす影響、日本生態学会 66 回大会、2019 年

側垣 共生, 松岡 宏樹, 工藤 慎一, 野間口 眞太郎, ミツボシツチカメムシの寄主植物の違いが雌の繁殖行動に与える影響、日本動物行動学会 37 回大会、2018 年

杉崎 巧一郎, 松岡 宏樹, 側垣 共生, 工藤 慎一, 野間口 眞太郎, 亜社会性ツチカメムシの保育行動における寄主利用個体群間変異、日本動物行動学会第 36 回東京大会、2017 年

側垣 共生, 杉崎 巧一郎, 松岡 宏樹, 工藤 慎一, 野間口 眞太郎, ミツボシツチカメムシの繁殖行動に対する家族融合の影響、日本動物行動学会第 36 回東京大会、2017 年

側垣 共生, 工藤 慎一, 野間口 眞太郎, 寄主植物の違いに応じて変異するミツボシツチカメムシの繁殖形質、応用動物昆虫学会、2017 年

〔図書〕(計 1件)

〔産業財産権〕

出願状況(計 件)

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
出願年：
国内外の別：

取得状況(計 件)

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
取得年：
国内外の別：

〔その他〕

ホームページ等

6. 研究組織

(1) 研究分担者

研究分担者氏名：工藤 慎一

ローマ字氏名：(KUDO, shin-ichi)

所属研究機関名：鳴門教育大学

部局名：大学院学校教育研究科

職名：准教授

研究者番号(8桁)：90284330

(2) 研究協力者

研究協力者氏名：

ローマ字氏名：

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。