

令和 6 年 6 月 4 日現在

機関番号：12605

研究種目：挑戦的研究（萌芽）

研究期間：2021～2023

課題番号：21K19108

研究課題名（和文）鳥類の捕食による昆虫の次世代の産出と新たな分布拡大メカニズム

研究課題名（英文）Possible role of avian predation in the egg dispersal and subsequent distribution expansion of the insects

研究代表者

横山 岳（Yokoyama, Takeshi）

東京農工大学・（連合）農学研究科（研究院）・教授

研究者番号：20210635

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 4,500,000円

研究成果の概要（和文）：鳥が木の実を食べると、硬い種は消化されずに糞として排泄される。そしてその種は新たな地で発芽して生息地が広がる。この鳥と植物の関係は有名である。我々は同じ様な事が鳥と昆虫の間でも起きているのではないかと考えた。つまり、鳥が昆虫を食べると、硬い卵殻を持った卵は消化されずに糞として排泄され、その卵が孵化することで生息地が広がっているのではないかとこの仮説のもと、研究を行った。本研究は昆虫の新たな生存戦略を提示するとともに、分散能力の低い昆虫では捕食こそが、分布拡大や異なる個体間での遺伝子交流を促進する要因となるという新しい視点を提供するものである。

研究成果の学術的意義や社会的意義

昆虫は一方的に鳥に捕食されると考えられていたが、鳥体内での受精や単為発生によって次代を残す現象が野外で起こっている結果を得た。これにより鳥類を介した昆虫の新たな生存戦略を提唱することができた。また多くの昆虫は有性生殖を行っているが、カイコのように稀に単為生殖を行う種やナナフシ目のように主に単為生殖を行う種まで存在する。有性生殖から単為生殖への進化の原動力は不明であるが、単為生殖が鳥による捕食に対する対抗戦略として進化した可能性も示唆された。昆虫の生殖や生態についてこれまでに無い視点から追及したものであり、生物地理や種分化、生物間相互作用など多様な分野に大きな影響を与える可能性を持つ。

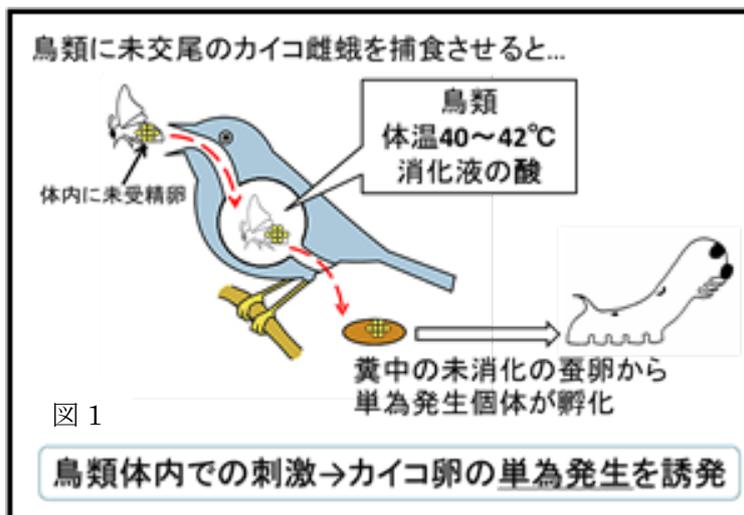
研究成果の概要（英文）：When birds eat the nuts, the hard seeds are not digested and are excreted as faeces. The seeds then germinate and spread to new habitats. This relationship between birds and plants is well known. We wondered if something similar might be happening between birds and insects. We hypothesised that when birds eat insects, the eggs with hard eggshells are not digested and are excreted as faeces, and that the eggs hatch and spread their habitat. This study provides a new survival strategy for insects and a new perspective that predation is a factor that facilitates distributional expansion and genetic exchange between different individuals in insects with low dispersal ability.

研究分野：昆虫科学

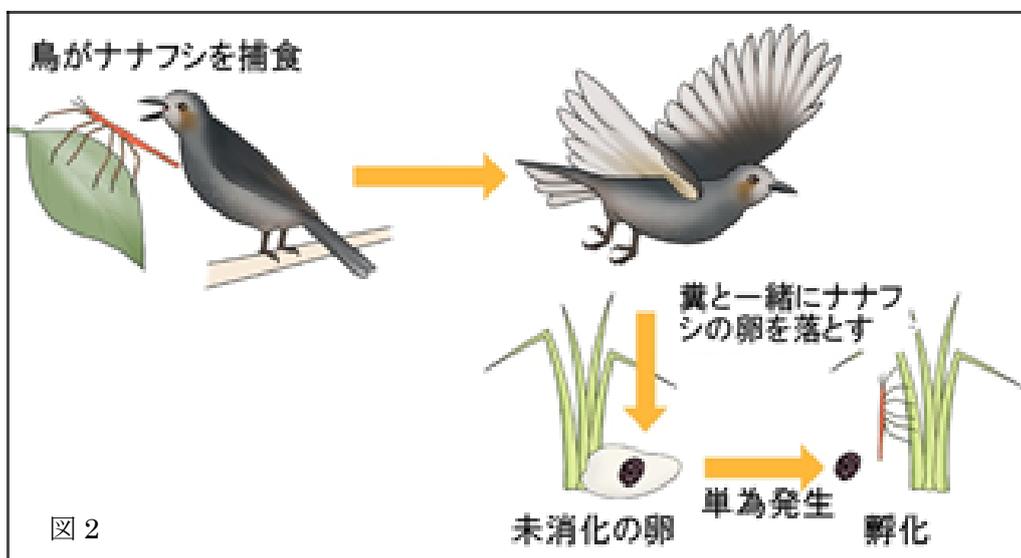
キーワード：単為発生 ナナフシ目 チョウ目 卵巣卵 長距離分散 鳥類の捕食 鳥糞

### 1. 研究開始当初の背景

近年、魚卵と水鳥や甲虫とカエルのように、被捕食者が捕食者に摂食されても生き延びる例が報告されている (Sugiura 2020 Current Biology; Lovas-Kiss et al. 2020 PNAS)。これらの事例は被捕食個体自体が捕食者に消化されることなく排泄されている。一方で申請代表者はこれまで、通常は有性生殖するカイコ (*Bombyx mori*) のメスを鳥類 (ヒヨドリ) に摂食させると多数の未受精卵が未消化のまま排泄され、その一部が単為発生し、孵化し成虫になることを発見している (平成6年度 奨励研究 (A) 鳥類が食下、排泄したカイコ卵の発生について 図1)。



また予備的に交尾済の雌蛾を鳥に摂食させたところ糞中から回収した卵の中に受精卵が生じていることを確認している。これらの事例は被捕食個体が消化されず生き延びる訳ではなく、次世代の発生が誘導される点で先に挙げた研究と異なる。また代表者と分担者は、主に単為生殖するナナフシモドキ (*Ramulus irregulariterdentatus*) についても、ヒヨドリ糞から回収した卵から単為発生個体を得ている (Suetsugu et al. 2018 Ecology 図2)。これらの知見は、鳥の捕食を介した昆虫の生息分布の拡大が予想以上に頻繁に起こっている可能性を示すものである。



### 2. 研究の目的

代表者は、通常は有性生殖するカイコ のメス蛾をヒヨドリ に摂食させると多数の未受精卵が未消化のまま排泄され、その一部が単為発生し、孵化し成虫になることを発見している。また予備的に交尾済の雌蛾を鳥に摂食させたところ糞中から回収した卵の中に受精卵が生じていることを確認している。また代表者と分担者は、単為生殖するナナフシモドキについても、ヒヨドリ糞から回収した卵から単為発生個体を得ている。これらの知見は、鳥の捕食を介した昆虫の生息分布の拡大が予想以上に頻繁に起こっている可能性を示すものである。この背景のもと、本研究課題は、通常は有性生殖するチョウ目と主に単為生殖するナナフシ目を中心に、鳥に捕食・排泄された卵の発生率と発生個体の遺伝的形質、および野外での分散距離や系統地理情報を統合し、鳥による捕食を介した次世代の発生、ひいては生息域の拡大の規則性や普遍性を探る。

### 3. 研究の方法

本研究は大きく2つの研究から成る。

#### (1) 鳥の捕食を介した次世代の産出と次世代の形質解析

昆虫を鳥に摂食させ、未消化の卵の孵化について検討する。まず交尾済および未交尾のカイコを用い、未消化で排泄される卵の回収率や孵化率を調査する。同様に、野外のチョウ目昆虫（通常有性生殖）（カイコの祖先種といわれるクワコ (*Bombyx mandarina*) とその近縁種を用いる)、単為生殖が報告されているゾウムシ科などを鳥に摂食させ、卵の回収率や孵化率を調査する。

未交尾の昆虫が摂食された場合、単為発生卵が、また交尾済みの昆虫が摂食された場合、受精卵と単為発生卵が生じる可能性がある単為発生の場合は、アポミクシスとオートミクシスの可能性があるが、アポミクシスの場合、子は親のクローンとなるが、オートミクシスの場合はクローンとはならない。このことを用いどのメカニズムで単為発生が誘導されたのかを検討する。

#### (2) 野外での鳥被食を介した昆虫の分布拡大の可視化

生物の地理的な遺伝構造は移動分散能力に影響を受けることを利用し (Ikeda et al. 2012 Nature Communications)、ナナフシについてはマイクロサテライトマーカーを用い長距離分散の痕跡を検出する。ナナフシのように移動能力が乏しい動物は、海などの障壁で隔てられた個体群間での遺伝子交流が起こらないため、地域特有の遺伝子型を持つ傾向にある。一方、鳥による分散を考慮すれば、障壁間での遺伝的交流が起こるため、地域間で遺伝子型を共有するはずである。このことを利用し鳥による長距離分散が頻繁に起こりうる現象であるか検討する。

### 4. 研究成果

#### (1) 鳥の捕食を介した次世代の産出と次世代の形質解析

通常単為生殖を行うイネミズゾウムシ (*Lissorhoptrus oryzophilus*) を個体ごとヒヨドリに摂食させた。しかし、糞中から卵を回収することはできなかった。イネミズゾウムシの成熟卵のように薄い卵殻を持つ昆虫では鳥に摂食された場合、鳥体内で卵が破壊されてしまい、単為発生による次世代は得られないと考えられた。

ヤママユガ科 (エリサン、サクサン) の未受精卵 (卵巣卵) をヒヨドリに摂食させ、その卵を回収した。回収率はどれも90%以上を示した。これらの卵を解剖し、単為発生の有無を調査した。

図3のように卵黄細胞が形成されているものがあり (エリサン 1.2%, サクサン 8.7%)、わずかに単為発生が起こっていたが、胚子が確認できた卵は無かった。また、未受精卵に単為発生誘発処理 (46°C 18分温湯) を人為的に施した場合も同様の結果であった。このことから野外でヤママユガ科の蛾が鳥に捕食され、糞中の未消化の未受精卵から単為発生による次世代が生じる可能性が低いと考えられた。

一方、カイコガの近縁種のクワコは通常有性生殖を行うが、この未受精卵に単為発生誘発処理を人為的に施したところ、図4の下卵のように漿液膜細胞が形成され、漿液膜に着色した卵が出現した。このような卵を単為発生卵とし、図4の上卵のように細胞の形成や着色が起こっていない卵を単為発生しなかった卵とした。人為的な単為発生処理では約3割が単為発生した。

クワコ卵は単為発生する事が分かったため、クワコの未受精卵 (卵巣卵) をヒヨドリに摂食させ、糞中から卵を回収した。クワコの未受精卵も回収率は9割以上を示した。回収したクワコの未受精卵では約4割が漿液膜細胞を形成しており、単為発生していた。また、単為発生卵より孵化個体を得ることができた。

そこでクワコ雌蛾をヒヨドリに丸のみさせ、糞中から卵を回収した。未受精卵を摂食させた場合と同様に回収した未受精卵が単為発生し、孵化個体を得ることができた。

孵化個体の多くは孵化直後に死亡したが、終齢まで成長した個体はいずれもメスであった。このことから雌性産生単為生殖であり、減数分裂の還元分裂が省略された不還元型の単為発生 (アポミクシス) が起こっていると推測された。

鳥糞から回収したクワコの未受精卵から単為発生個体が得られたことから、有性生殖を行う昆虫でも卵殻が厚く、単為発生する能力を有していれば、鳥に摂食されても次世代を残せる可能性が示された。



図3 卵殻を除去したエリサン卵

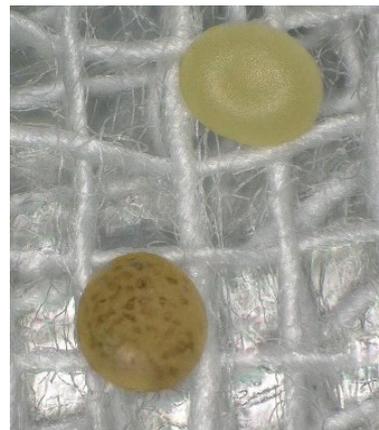


図4 単為発生処理を施したクワコ卵

上卵：発生しなかった卵

下卵：単為発生した卵

## (2) 野外での鳥被食を介した昆虫の分布拡大の可視化

翅の生えていないナナフシの場合、自らの分散能力では高山や川、海などの障壁を越えた移動は非常に困難であり、鳥による受動分散がなければ、高山や川、海などで隔てられた個体群間では移動がほぼなく、その場合、高山や海などの障壁で隔てられた個体群間での遺伝子交流が起こらないため、その地域特有の遺伝子型を持つと考えた。そこでナナフシを日本全国から採集し、その遺伝構造を詳細に調査することで、実験条件下で示された長距離分散が自然界で起こっているのかを検討した。

しかしながら今回の調査では東北、関東、中部、近畿、中国、四国にまたがる広範囲から採集を行ったにもかかわらず、ミトコンドリアの配列、核のマイクロサテライト領域、およびゲノムワイドな塩基多型のいずれにおいても、サンプル採集地と遺伝子型との間に明瞭な関係は認められなかった。特にミトコンドリアの配列については、最大で 683km 離れた場所でも同一の配列が確認された。さらに、得られた結果をもとに「距離による隔離」の効果についても検討した。この概念によれば、分散能力が低い生物の場合、遺伝子流動が制限され地理的距離と遺伝的距離の正の相関が生じると。しかし、ミトコンドリアの配列やゲノムワイドな塩基多型を用いた解析では、距離による隔離の効果が確認されなかった。また核のマイクロサテライト領域を用いた解析でもごく弱い相関が検出されたにすぎなかった (図 5)。これらの結果は、ナナフシが、海を越えて移動していることを強く示唆していた。

2018 年の実験ではヒヨドリを用いたが、過去の文献では、ヒヨドリの他にも、ハシブトガラスやシジュウカラ、カケス、モズ、ノスリといった様々な鳥がナナフシを食べることが記録されている。ハシブトガラスに至っては 1 匹の胃の中から最大 17 匹ものナナフシが見つかった記録がある。ヒヨドリの一部は秋から冬にかけて南に長距離移動することや、ガラスがねぐらと採餌場所の数キロメートルを定期的に移動することを考えると、ナナフシがこれらの鳥に食べられて長距離分散している可能性が高いと考えられる。さらに、雑食性の哺乳類もナナフシの分散を担っている可能性もある。日本では、ニホンザルやテンがナナフシを食べることが知られており、特にテンの糞からはナナフシの卵が頻繁に見つかっている。このような被食を介した受動分散が、上で述べたようなナナフシの特異な遺伝構造、つまり能動的な移動分散能力が低いにも関わらず遺伝的に極めて近縁な個体が非常に離れた場所にまで生息することに関係していると考えられた。ナナフシを日本全国から採集し、その遺伝構造を詳細に調査することで、自然界で実際に長距離分散が起きているかを検討した。

その結果、最大で 683km 離れた場所で同一のミトコンドリアの配列が確認されるなど、鳥による長距離分散を仮定しなければ説明できないパターンが多数発見された。従来、鳥と昆虫は捕食と被食の関係にあるとされ、鳥に捕食されれば昆虫は子孫もろとも生存の可能性を失うというのが一般的な考えであったが、しかし、以前の実験結果と今回の成果から、移動能力が乏しいナナフシのような昆虫では、鳥に食べられることで、むしろ自身で成しえなかったほどの長距離分散が起こりうる事が示された。この研究成果は、国際誌「Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences」にて 2023 年 10 月 11 日 (日本時間) にオンライン掲載された。

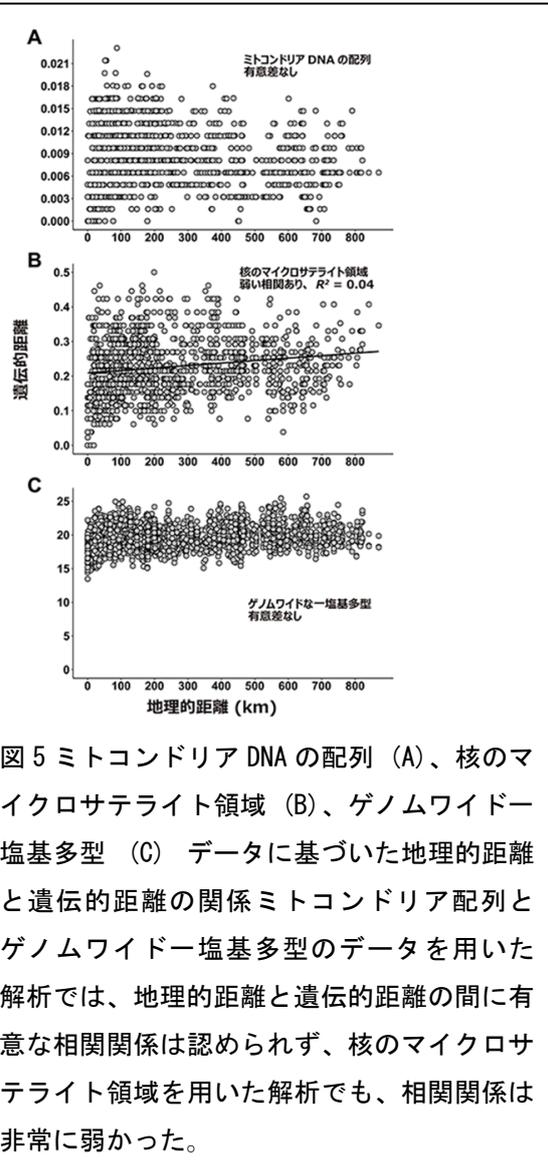


図 5 ミトコンドリア DNA の配列 (A)、核のマイクロサテライト領域 (B)、ゲノムワイドな塩基多型 (C) データに基づいた地理的距離と遺伝的距離の関係ミトコンドリア配列とゲノムワイドな塩基多型のデータを用いた解析では、地理的距離と遺伝的距離の間に有意な相関関係は認められず、核のマイクロサテライト領域を用いた解析でも、相関関係は非常に弱かった。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計2件（うち査読付論文 1件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 横山 岳・末次健司	4. 巻 6
2. 論文標題 鳥類の捕食による昆虫の次世代の産出と新たな分布拡大メカニズム	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 アグリバイオ	6. 最初と最後の頁 68, 72
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Suetsugu Kenji, Nozaki Tomonari, Hirota Shun K., Funaki Shoichi, Ito Katsura, Isagi Yuji, Suyama Yoshihisa, Kaneko Shingo	4. 巻 290
2. 論文標題 Phylogeographical evidence for historical long-distance dispersal in the flightless stick insect <i>Ramulus mikado</i>	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1098/rspb.2023.1708	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

〔学会発表〕 計2件（うち招待講演 0件/うち国際学会 0件）

1. 発表者名 長田はるな・伊藤 克彦・横山 岳
2. 発表標題 単為発生蚕の発生遺伝学的解析
3. 学会等名 第6回蚕糸・昆虫機能利用関東学術講演会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 長田はるな・伊藤 克彦・横山 岳
2. 発表標題 温湯処理によって得られた単為発生蚕はクローン蚕か？
3. 学会等名 令和4年度蚕糸・昆虫機能利用学術講演会（日本蚕糸学会第92回大会）
4. 発表年 2022年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 分担者	末次 健司  (Suetsugu Kenji)  (70748839)	神戸大学・理学研究科・教授   (14501)	
研究 分担者	伊藤 克彦  (Ito Katsuhiko)  (80725812)	東京農工大学・(連合)農学研究科(研究院)・准教授   (12605)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------