

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 5 月 29 日現在

機関番号：24403

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2011～2013

課題番号：23570035

研究課題名(和文) 昆虫の生活史進化における休眠からの制約とその重要性

研究課題名(英文) Constraints from diapause on life history evolution of insects

研究代表者

石原 道博 (Ishihara, Michihiro)

大阪府立大学・理学(系)研究科(研究院)・准教授

研究者番号：40315966

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,300,000円、(間接経費) 1,290,000円

研究成果の概要(和文)：イタチハギマメゾウムシでは、休眠世代の方が非休眠世代よりも体サイズが小さく産卵数が少ないという明確な休眠のコストが検出された。この休眠のコストは、高緯度では利用する種子サイズが小さくなるほど大きくなったことから、高緯度での定着成功を左右すると考えられた。一方、キアゲハでは休眠のコストは検出されなかったが、休眠経験の有無が成虫の季節型(春型・夏型)の決定に関係していた。季節型間には形態だけでなく生理的な違いも見られた。

研究成果の概要(英文)：Cost of diapause was detected in an alien bruchid *Acanthoscelides pallidipennis* as smaller adult body size and less fecundity in diapause generation than in nondiapause one. Because the cost of diapause had greater impact on the population using smaller host seeds in higher latitude, this should affect the success of establishment in high latitude. In contrast, a swallowtail butterfly *Papilio machaon* did not show cost of diapause. However, in *P. machaon* there were differences in the adult wing (seasonal) morph and physiology between diapause and nondiapause generation.

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学 生態・環境

キーワード：休眠のコスト 生活史の進化 季節型 表現型可塑性 体温調節 定着成功 キアゲハ イタチハギマメゾウムシ

1. 研究開始当初の背景

温帯地方に生息する昆虫の多くは休眠を進化させている。これらの昆虫は休眠に入ると、発育や繁殖活動が停止し、代謝の低下や耐寒能力の向上が起こり、それによって過酷な季節である冬を乗り越えることができる (Tauber et al., 1986; Danks, 1987)。また、休眠が誘導される発育段階は昆虫種によって決まっている。そのため、同じ発育段階で休眠に入ることによって、それまで個体ごとにばらばらだった生活史スケジュールが同調することで、繁殖時期を一致させるという機能もある (Tauber et al., 1986; Danks, 1987)。このような生存・繁殖上の利益が休眠にあることから、昆虫の休眠は季節適応のための戦略とみなされている (Tauber et al., 1986; Danks, 1987)。

これまでの昆虫の休眠に関する研究は、休眠の誘導や覚醒のための環境条件の影響や、ミクロレベルでの休眠発現のメカニズムなど、至近要因に関する研究が中心であった (Lees, 1955; Danilevsky, 1965; Tauber et al., 1986; Danks, 1987; Suzuki et al., 1995)。一方で、休眠がなぜ進化したかというような究極要因についての研究は、至近要因についての研究に比べると相対的にかなり少なく、あっても生存率の向上や生活史スケジュールの同調など休眠の利益のみに注目した研究が大部分である (Tauber et al., 1986; Danks, 1987, 1994)。ましてや休眠のコストに注目した研究はひじょうに少ない (Ishihara and Shimada, 1995)。しかし、休眠の進化を考えるうえで、休眠のコストがどの程度のものなのかを正確に評価することは重要である (Tauber et al., 1986; Ishihara and Shimada, 1995)。なぜならば進化は利益がコストを上まわらないと起きないからである。

このような観点から、休眠が休眠後の形質にどのような影響を及ぼすかを明らかにすることは重要である。以前から休眠と他の形質との関連性については多くの研究で言及されている (Tauber et al., 1986; Danks, 1987; Ishihara and Shimada, 1995)。たとえば多化性のチョウに見られる翅の季節多型などは休眠と関係している (Shapiro, 1976 1982)。アゲハチョウでは休眠越冬して羽化した成虫が春型となり、休眠せずに発育して羽化した成虫が夏型となる。このような季節多型には適応的意義がある可能性が数種のチョウで示唆されていることから (Brakefield et al., 1996; Wiklund and Tullberg, 2004)、休眠と休眠後の形質とのリンクは昆虫の生活史の進化を包括的に理解する上で重要な現象である。一方で、このようなリンクは単に休眠のコストを反映しているだけかもしれない。なぜならば、一般に休眠を経験してから羽化した春型は夏型よりも体サイズが小さいからである。このような理由からも、休眠の休眠後の形質への正の効果と負の効果を正確に検出するこ

とで、昆虫の生活史の進化における休眠からの制約とその重要性について包括的な理解が得られると思われる。

2. 研究の目的

本研究では多化性の昆虫を用いて、非休眠世代と休眠世代の休眠後の形質を比較することで、生活史における休眠の正の効果と負の効果を相対的に評価し、生活史の進化における休眠からの制約を明らかにすることを目的にする。

そのために、餌条件が実験的に操作でき、実験室で飼育可能なイタチハギマメゾウムシとキアゲハを用いて、まずは (1) 休眠のコストが存在するかを明らかにする。さらに休眠のコストの存在が予備実験で示されているイタチハギマメゾウムシでは、(2) 越冬する緯度と幼虫が利用する種子サイズによって休眠のコストの大きさが変化するか、その変化は定着成功に影響するかを明らかにする。また、キアゲハでは、(3) 休眠と成虫の季節型との関係についても調べた。

3. 研究の方法

(1) 休眠のコストの検出

イタチハギマメゾウムシの場合

野外で採集されたイタチハギマメゾウムシを実験室で飼育し産卵させた。産卵された卵は2グループに分けられた。1つめのグループは、卵から短日条件で飼育し、人為的に休眠を誘導させた (休眠グループ)。休眠が誘導されたならば、5 の低温で40日間処理することによって休眠を覚醒し、成虫を羽化させた。もう一方のグループは長日条件で飼育し、休眠を誘導させずに成虫を羽化させた (非休眠グループ)。この際に発育期間および休眠後発育期間を記録した。

羽化した成虫については体サイズを測り、同じグループ内の雌雄でペアにするだけでなく、異なるグループ間での雌雄のペアもつくって飼育し、羽化してから死亡するまでの寿命、総産卵数、産卵前期間を記録した。

キアゲハの場合：休眠の長さは休眠のコストに影響するか？

イタチハギマメゾウムシと同様に飼育および記録を行ったが、休眠グループをさらに複数のグループに分けて、短日条件におく期間や低温処理の期間を変えることによって、各グループの休眠の長さを人為的に異ならせた。

(2) 越冬する緯度と幼虫が利用する種子サイズが休眠のコストに及ぼす影響

イタチハギマメゾウムシを高緯度の個体群と低緯度の個体群から採集し、各個体群のメス成虫を実験室で飼育し産卵させた。卵は

様々な重量の種子に移植し、短日条件下で休眠を誘導させた。それらの休眠個体を冬の前に再び高緯度と低緯度の採集地に戻し、野外で越冬させた。越冬させた各緯度には異なる緯度由来の個体も置いた。翌春に再びそれらを回収し、実験条件下で成虫を羽化させた。羽化後に越冬中の生存率を調べ、羽化した個体の体サイズ及び死亡するまでの産卵数を記録した。

(3) キアゲハにおける休眠と季節型との関係

休眠の誘導と季節型の決定

実験室で産出された世代を複数のグループに分けて、それぞれを異なる日長条件で飼育した。休眠が誘導された場合は低温処理によって休眠を覚醒させた。羽化した個体は翅の模様等によって春型か夏型かを識別された。

季節型間に見られる生理的な違い：体温調節の観点から

人為的に産出した春型成虫と夏型成虫を羽化後2日目に5の恒温器に20時間置き、体温を十分に下げた後、25の恒温器に移して加温した。加温開始から10分間、10秒間隔でサーモグラフィを用いて熱画像を撮影し、胸部体温の経時変化を解析した。ただし、10分以内にチョウが自発的に飛び立った場合はそこで撮影を終了した。

次に、加温の仕方を熱電球の輻射熱に変えて、同様な観察を行った。

4. 研究成果

(1) 休眠のコストの検出

イタチハギマメゾウムシの場合

休眠世代のメス成虫は、非休眠世代に比べて体サイズが小さいだけでなく、産卵数も少なかった。また休眠世代のオスと交配したメス成虫は休眠経験の有無にかかわらず、産卵数が非休眠世代のオスと交配したメスよりも有意に産卵数が少なかった。この結果は、イタチハギマメゾウムシには雌雄ともに休眠のコストが存在することを意味する。これまでの研究はメスでのみ休眠のコストが検出されたが、本研究においてオスにおいても休眠のコストが検出された点は重要である。

キアゲハの場合

休眠世代成虫の体サイズは非休眠世代よりも小さかったが、休眠世代は非休眠世代よりも蛹化までの発育期間が短いことが至近的な原因と考えられた。休眠の長さそのものは、蛹重量を減らすものの、体サイズや産卵数に影響しなかった。これらの結果は、キアゲハでは休眠の直接的なコストはさほど大きくないことを示唆しているが、休眠世代が短い発育期間で早く蛹化せざるを得ないことに休眠

のコストが関与している可能性はあるかもしれない。

(2) 越冬する緯度と幼虫が利用する種子サイズが休眠のコストに及ぼす影響

越冬中の死亡率と羽化後の体サイズは、幼虫が寄主として利用した種子重量のみに影響され、由来個体群と越冬地には有意な効果はなかった。しかし、産卵数は越冬地と体サイズに強く影響を受けた。体サイズが大きいほど、産卵数は増加した。また体サイズの効果を補正しても、高緯度に導入された個体は低緯度に導入された個体に比べて、産卵数有意に減少していた。

これらの結果は、高緯度で小さい種子しか利用できない場合には、休眠のコストが大きくなることを意味し、定着に失敗する可能性が大きくなることを示唆している。実際にイタチハギマメゾウムシが定着していた寄主植物集団は、高緯度ほど大きな種子をつける集団であった。外来種の定着における具体的なメカニズムはこれまでよくわかっておらず、本研究において休眠のコストおよび利用する寄主サイズが定着成功を左右することを明らかにできたことは、外来種問題を考えるうえでも重要である。

(3) キアゲハにおける休眠と季節型との関係

休眠の誘導と季節型の決定

休眠は短日条件下で蛹の段階で誘導された。50%の個体が休眠に入る臨界日長は12~13時間であった。休眠に入った蛹は、20日以上の低温処理と長日条件によって休眠が覚醒された。休眠を経験して羽化した成虫は春型になり、休眠を経験せずに羽化した成虫は夏型になった。

季節型間に見られる体温調節機構の違い

恒温器で加温した場合、10分以内に飛び立った個体数は夏型よりも春型の方が有意に多かった。最終的な体温には春型と夏型の間に有意な差は見られなかったが、春型の方が体温の上昇が速かった。しかし、熱電球で加温した場合は、結果が逆になり、夏型の方が春型よりも体温上昇が速かった。

この結果は、春型は夏型よりも生理的に体温上昇が速く、飛翔が可能になるまでの時間が短い、輻射熱下では色彩がより黒い夏型の方が速くなることを意味する。春型においては夏型よりも出現時期の外気温が低いので、このような春型の生理的特徴は適応的かもしれない。一方で、体温調節にさほど大きな違いはないことから、春型と夏型の形態的違いは季節的に異なる保護色である可能性も考えられた。

以上の結果から、休眠はコストを伴うだけ

でなく、その後の形質と密接にリンクしていることから、休眠は昆虫の定着および生活史の進化における大きな制約となっていると考えられる。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 7件)

- Yoneya, K., Inui, Y., Ishihara, M. and Takabayashi, J. (2014)
Herbivore-constructed leaf shelters on *Salix eriocarpa* shoots affect arthropod communities. *Journal of Plant Interactions*, 9, 印刷中. 査読有
- Sadakiyo, S. and Ishihara, M. (2012)
Cost of diapause on life-history traits under restricted resources in multivoltine bruchid *Acanthoscelides pallidipennis* (Coleoptera: Bruchidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 105, 422-426. 査読有
- Sadakiyo, S. and Ishihara, M. (2012)
Cost of male diapause indirectly affects female's reproductive performance. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 143, 42-46. 査読有
- Sadakiyo, S. and Ishihara, M. (2012)
The role of host seed size in mediating a latitudinal body size cline in an introduced bruchid beetle in Japan. *Oikos*, 121, 1231-1238. 査読有
- Sadakiyo, S. and Ishihara, M. (2011)
Rapid seasonal adaptation of an alien bruchid after introduction: geographic variation in life cycle synchronization and critical photoperiod for diapause induction. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 140, 69-76. 査読有
- Ishihara, M. and Suzue, N. (2011)
Greater impact of host plant species on oviposition of a willow leaf beetle *Plagiodera versicolora* Laicharting (Coleoptera: Chrysomelidae) during the adult stage than in developing larval stage. *Applied Entomology and Zoology*, 46, 125-130. 査読有
- Matsuoka, N., Miyakawa, M. and Ishihara, M. (2011) Effect of hind-limb autotomy on calling and hiding behavior in the band-legged ground cricket, *Dianemobius nigrofasciatus*. *Journal of Ethology*, 29, 209-213. 査読有

[学会発表] (計 5件)

- 塩見岳・石原道博、キアゲハの体サイズに見られる緯度クラインを不連続にする海峡の効果、第28回個体群生態学会大会、習志野 2012年10月20日。

川本さつき・石原道博、シャープマメゾウムシの世代間にみられる卵サイズ変異と死亡率への影響、第59回日本生態学会大会、大津 2012年3月19日。

諸岡史哉・北出理・中川和樹・滋田友恒・石原道博・吉村美穂・前川清人、ヤマトシロアリ *Reticulitermes speratus* の有翅虫の性比と体サイズの地理的変異、第59回日本生態学会大会、大津、2012年3月19日。

定清奨・石原道博、越冬する緯度と種子サイズが休眠後の形質に与える影響、第27回個体群生態学会大会、岡山、2011年10月15日～16日。

川本さつき・石原道博、シャープマメゾウムシの卵サイズ変異:休眠との関連とその後の生存率への影響、第27回個体群生態学会大会、岡山、2011年10月15日～16日。

6. 研究組織

(1)研究代表者

石原 道博 (ISHIHARA MICHIMIRO)
大阪府立大学・理学系研究科・准教授
研究者番号: 40315966