

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 1 日現在

機関番号：16102

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2013～2015

課題番号：25440239

研究課題名(和文) 捕食リスク・非致命的捕食経験に応じた亜社会性ツチカメムシ類の繁殖投資

研究課題名(英文) Reproductive investment in response to non-lethal predation in subsocial burrower 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) 4,000,000円

研究成果の概要(和文)：亜社会性ツチカメムシ類のメス親は、孵化幼虫の餌となる栄養卵を生産し、さらに寄主植物の種子を随時給餌する。繁殖期のメス親は、しばしば捕食者の攻撃により歩脚等を失う。これらのメス親は、怪我に応じて種子給餌能力あるいは残存繁殖価が変化するため、栄養卵の生産・配分を変える可能性がある。そこで、左前翅あるいは左後脚を人為的に切除する実験を行い、受精卵と栄養卵の生産数を比較した。その結果、幼虫当りの栄養卵投資は、後脚切除区でのみ高くなり、給餌の際の種子運搬スピードが低下した。後脚切除区のメス親の高い栄養卵投資は「怪我による種子給餌能力の低下を高い栄養卵投資によって補償する」ものと考えられる。

研究成果の概要(英文)：In some burrower bugs, females exhibit complicated parental care, including the provision of infertile trophic eggs and fruit of host plants. Gravid females sometimes suffered injuries, which had probably been attacked by predators. Such non-lethal predation may decrease their ability of fruit provisioning or residual reproductive value and thus may induce adaptive changes in trophic-egg production. To test the hypotheses, the compensation of decreased provisioning ability and the terminal investment, females were divided into three experimental groups: hind-leg removal, forewing removal and control groups. Females in the hind-leg removal group produced more trophic eggs per hatchling than those in the other two groups. The females also showed lower provisioning ability. These results strongly suggest that females that have lost legs compensate for decreased provisioning ability through increasing trophic-egg production.

研究分野：行動生態学

キーワード：親による子の保護 栄養卵 母性効果 適応的可塑性

1. 研究開始当初の背景

捕食・被食関係は生物間相互作用の根幹であり、被食者における対捕食者戦略の進化の理解は、進化・行動生態学の包括的課題のひとつである。ただし、捕食イベントは必ずしも襲われる側に死をもたらすとは限らない。被食者側の適応を論じる上で、この非致命的な捕食者の効果も無視できないことが近年強調されている。例えば、捕食者の攻撃による体の損傷は、一般に寿命を短縮し残存繁殖価に影響する。この場合、当座の子の価値が高まるため、繁殖投資を集中する個体が有利となると考えられる。この「Terminal investment 仮説 (Clutton-Brock 1984)」は極めて一般的な仮説で、様々な分類群で実証研究が進められてきた (Javoï & Tammaru 2004, Hanssen 2006; Creighton et al. 2009)。

親による子の保護の進化は、当座の繁殖における子の生存率の上昇から得られる適応度利益と親自身の将来の繁殖・生存の低下というコストのバランスによると考えられる。「捕食者からの防衛による子の生存率の上昇」は、親による子の保護の最も一般的な利益である。一方、「親自身の捕食リスクの増大」は保護 (繁殖) のコストとして重要視されている (Magnhagen 1991)。妊娠中の親、子の元に留まる、あるいは子を運んで保護を行う親は、非繁殖時と比べて捕食される危険性が高い (Kaitala et al. 2000; Li & Jackson 2003)。しかし、親による子の保護が発達した動物、特に無脊椎動物で「親自身の捕食リスクや捕食者の攻撃で受けた傷が、親の投資配分に影響するか否か」はこれまでほとんど検討されていない問題である。

半翅目ツチカメムシ類には、メス親が地表に営巣し、子を捕食者から防衛するだけでなく寄主植物の種子 (果実) を随時給餌する種が複数知られており、親による子の保護の初期進化を理解するモデル生物として注目されている (Mas & Kolliker 2008)。本研究で対象とするミツボシツチカメムシ、シロヘリツチカメムシそしてベニツチカメムシはいずれも亜社会性種で、メスは寄主植物の種子 (果実) を随時給餌するだけでなく、給餌の前に幼虫の餌として機能する発育不能な栄養卵 (Perry & Roitberg 2006) を生産する。これまでの研究で、栄養卵生産のパターンが種間だけでなく個体群内でさえ大きく変異している実態が明らかになっている (Kudo & Nakahira 2004; Hironaka et al. 2005; Kudo et al. 2006; Filippi et al. 2009; Baba et al. 2010; Mukai et al. 2012; Filippi et al. 2012)。この変異を生み出す環境要因として、メス親の経験した餌環境の効果が明らかになっている (Kudo & Nakahira 2005) もの、これ以外の要因も関連している可能性がある。先述した「非致命的捕食」は、その有力な候補であり本研究の課題である。一部の亜社会性ツチカメムシは、好糞性植物の果実 (種子) を利用している。営巣場所周辺は

アリ類が高密度に存在し、卵や若令幼虫は極めて厳しい捕食圧にさらされている (Nakahira & Kudo 2008)。メス親自身も捕食者の攻撃に曝されている観察事例があるが、栄養卵生産を含めメス親の繁殖投資配分に及ぼす影響はこれまで全く検討されていない。

先に述べたように、繁殖投資の増加を説明する「Terminal investment 仮説」は、繁殖のコストに基づく生活史進化学理論を基礎にしている。一方、亜社会性ツチカメムシ類に存在する可能性の高い栄養卵投資の可塑的応答は、この仮説とは全く異なるタイプの適応である可能性もある。例えば、これらのツチカメムシは随時給餌を含めた複雑な保護を行うが、体の損傷は保護行動、特に給餌行動のパフォーマンスを低下させる可能性がある。栄養卵生産への投資の増加は、この低下した保護能力を補償するものかも知れない (給餌能力の補償仮説)。また現時点では、「未受精卵である栄養卵の増加は、体の損傷に伴う生理的 byproduct である」という非適応的な仮説も棄却できないかも知れない。これらの仮説全てが相互に排他的とは言えないが、背景にある基礎理論は異なっており、それらを区別し検証することが重要であろう。

2. 研究の目的

本研究は以下の課題を検討することを目的に計画された。

- (1) 繁殖期におけるメス親の捕食実態と被食損傷部位の把握。
- (2) 非致命的捕食に応じた可塑的な栄養卵生産の存否。
- (3) 非致命的捕食に応じた栄養卵生産の変化と親の投資を構成する他の要素との関係。
- (4) 非致命的捕食がメス親の生存あるいは保護能力に及ぼす影響。
- (5) 非致命的捕食に応じた栄養卵生産の変化がメス親の適応度収支に及ぼす影響。
- (6) 非接触型の捕食者の cue が親の投資配分に及ぼす影響。

3. 研究の方法

本研究では、繁殖様式の大きく異なるシロヘリツチカメムシ、ミツボシツチカメムシ並びにベニツチカメムシの3種を研究対象とする。シロヘリツチカメムシとミツボシツチカメムシは繰り返し繁殖が可能で、シロヘリツチカメムシは孵化前に比較的少数の栄養卵を生み、さらに孵化後にも特殊な栄養卵を生産し直接幼虫に与える。ミツボシツチカメムシは、受精卵産下直後から幼虫の孵化直後まで多くの栄養卵を連続的に生産する。一方、ベニツチカメムシは obligate な1回繁殖であり、受精卵とほぼ同時に多数の栄養卵を生産する。潜在的繁殖回数が異なる種を用いることで、可塑的栄養卵生産を説明する複数の仮説を区別・検証できると考えている (詳細

は以下参照)。

(1) 繁殖期におけるメス親の捕食実態と被食損傷部位の把握

3種のツチカメムシを対象に、越冬明け成虫が寄主植物上に姿を表す時期あるいは繁殖開始後の時期に、外傷の有無を調査し個体ごとに損傷部位を記録する。さらに、シロヘリツチカメムシに関しては、標識再捕獲法によって、繁殖期における成虫の生存率の推定を行う。

(2) 非致命的捕食に応じた可塑的な栄養卵生産

繁殖前に野外で無傷のメス成虫を採集し、「非致命的な捕食経験に応じた可塑的な栄養卵生産」の有無、並びにこの現象を説明可能な仮説を検証する実験を行う。捕食者の攻撃による外傷を模倣するため、二酸化炭素を用いてメス成虫を麻酔し、触角(シロヘリツチカメムシのみ)、後脚、そして前翅を切除する処理区を設ける(対照区は麻酔のみ)。対象とした3種共に、メスの触角と後脚は、野外で頻りに損傷していることが確認されている(研究成果 参照)。

小型種でメス親の営巣面積や採餌範囲がそれほど広くないミツボシツチカメムシとシロヘリツチカメムシでは、室内条件で実験を行う。越冬明けのメス成虫を野外で採集し各実験区に無作為に振り分け処理を行った後、恒温一定の餌条件で飼育し産卵・保護させ、受精卵数、栄養卵数そして体サイズを測定し、相互の相関関係を明らかにしつつ実験区間で比較する。ミツボシツチカメムシでは、幼虫の孵化時に栄養卵生産はほぼ終了するので、孵化直前に受精卵数と栄養卵数を測定する。一方、シロヘリツチカメムシでは、幼虫孵化前と孵化後に異なるタイプの栄養卵を生産する。前者に対しては、孵化直前に卵塊に存在するものをカウントする。一方、孵化後栄養卵は産卵後直ちに消費され直接のカウントは困難なため、メスを幼虫の孵化直後に解剖し、卵巣内に残存する栄養卵数から生産数を推定する。

大型でメス親の営巣面積や採餌範囲が広いベニツチカメムシに関しては、野外実験を行う。産卵開始前のメスを前翅切除区、後脚切除区及び対象区に分けて個体識別マークを施し、寄主果実の給餌場を設置した野外実験場に放し営巣させる。一部のメスを産卵後に回収し、栄養卵数と受精卵数および体サイズを調査する。

後脚あるいは触角の損傷は種子給餌行動に直接的な影響を与える可能性があるが、前翅の損傷が給餌行動に影響するとは考えにくい(次項参照)。したがって、「切除部位によって栄養卵生産に特異的な反応が検出されるか否か」によって、「Terminal investment 仮説」と「給餌能力の補償仮説」の区別が可能になると期待される。さらに「Terminal

investment 仮説」は、繰り返し繁殖する生物にのみ適用可能な仮説である。もしobligateな1回繁殖であるベニツチカメムシを用いた切除実験で栄養卵投資の増加が検出されれば、(少なくともこの種においては)「Terminal investment 仮説」を棄却できると考えられる。

(3) 非致命的捕食がメス親の生存あるいは保護能力に及ぼす影響

「給餌能力の補償仮説」は、被食損傷による保護能力の低下を前提にしている。一方、「Terminal investment 仮説」では、損傷による寿命の短縮が前提である。これらを検証するため、ミツボシツチカメムシとシロヘリツチカメムシを対象に、幼虫による栄養卵の摂食が終わった時期に日令を揃えた各切除区と対照区のメスを用いて、営巣場所から餌場所の距離を一定にした繁殖アリーナ内で種子運搬速度や給餌種子数を測定し比較する。さらに、その後も一定条件で飼育を続けメスの生存期間を測定し比較する。

ベニツチカメムシに関しては、野外実験で同様の調査を行う。

4. 研究成果

(1) 繁殖期におけるメス親の捕食実態と被食損傷部位の把握

越冬明けのシロヘリツチカメムシ成虫に対し、標識再捕獲法を用いた調査の結果、繁殖時期の野外における死亡率がかなり高いことが判明した。さらに、本種とミツボシツチカメムシにおいて、繁殖を開始する時期に寄主植物周辺で活動中の成虫を調査したところ、雌雄問わず体の一部を損傷した個体が一定頻度で存在することが判明した。損傷が頻りに生じていた部位は両種共に脚部と触角であり、アリ類等の捕食者の攻撃によるものと思われた。

ベニツチカメムシでも、野外において繁殖期に脚部や触角を損傷しているメスがかなりの割合で存在した。ただし、本種の寄主であるボロボロノキと捕食者との関連性は、明らかにされていない。

(2) 非致命的捕食に応じた可塑的な栄養卵生産

シロヘリツチカメムシのメスを用いて、触角、後脚、そして前翅を切除する実験区と対照区で受精卵数と産卵前及び産卵後栄養卵数を測定した。その結果、触角と後脚切除区で孵化前栄養卵の生産量が対照区に比べて顕著に増加した。一方、対照区と前翅切除区との間に差は検出されなかった。また、孵化後栄養卵の生産に対する切除の効果は、切除部位を問わず検出できなかった。

ミツボシツチカメムシを用いた同様の切除実験(ただし触角切除区は設けていない)では、前翅切除区と後脚切除区の受精卵生産数が対照区よりも低下した。一方、後脚切除

区でのみ栄養卵生産の増加が見られ、孵化幼虫当りの栄養卵投資は対照区や前翅切除区よりも明らかに高くなった。ミツボシツチカメムシとシロヘリツチカメムシで部位特異的に検出された外傷に伴う栄養卵投資の増加は、Terminal investment とは考えにくい。

一方、ベニツチカメムシでは、受精卵当りの栄養卵投資に切除区と対照区間で差は認められなかった。一方、野外の外傷メスは寄主木周辺の果実落下範囲に営巣する傾向が認められた。本種の非致命的捕食に対する対応は、シロヘリツチカメムシやミツボシツチカメムシとは異なる可能性がある。

(3) 非致命的捕食がメス親の生存あるいは保護能力に及ぼす影響

非致命的捕食による高い栄養卵投資が明らかにされているシロヘリツチカメムシとミツボシツチカメムシを用いて、種子運搬速度を測定し実験区間で比較したところ、前翅切除区と対照区のメス間に差は認められなかったが、後脚切除区のメスの運搬速度は他区に比べて明らかに低下した。シロヘリツチカメムシでは給餌種子数も比較したが、実験区間に大きな差は認められなかった。後脚の損傷に伴い、メス親は給餌頻度を増加させている可能性がある。

さらに、前翅切除区と後脚切除区のメスの寿命は対照区に比べて短縮したが、この2つの切除区間に寿命の差は認められなかった(ただし、検討できたのはシロヘリツチカメムシのみ)。

ベニツチカメムシにおいても、後脚切除区のメスは、他区に比べて果実の運搬速度が低下し、給餌果実数も大きく減少した。両切除区のメスは、対照区に比べて保護途中で死亡する割合が高かった。ただし、切除区間の死亡率に差は無かった。

3種共に、後脚切除区のメスでのみ果実(種子)運搬速度が低下したことは、「給餌能力の補償仮説」を支持している。一方、検討できた2種で前翅切除区と後脚切除区のメスの生存に差がなかったことは、「Terminal investment 仮説」の予測に矛盾する。

以上の結果は、ミツボシツチカメムシとシロヘリツチカメムシで検出された非致命的捕食に応じた可塑的な栄養卵生産が、「給餌能力の補償」として機能していることを示している。一方、ベニツチカメムシでは同様の反応が観察されなかったが、これは給餌能力の低下に、産卵場所の選択など異なる戦術で対応していることを示唆するものであろう。その実証に向けた研究が、今後必要である。

なお、研究の目的「6. 非接触型の捕食者の cue が親の投資配分に及ぼす影響」に関しては、研究実施期間内に検討することができなかった。

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1件)

Filippi L & S. Nomakuchi (in press) Kleptoparasitism as an alternative foraging tactic for nest provisioning in a parental bug. Behavioral Ecology (査読有).

[学会発表](計13件)

工藤慎一. 母性効果を通じた親子対立の解消: ツチカメムシ類の栄養卵生産と種子給餌. 日本昆虫学会第76回大会・第60回日本応用動物昆虫学会大会合同大会, 大阪府立大学(堺), 2016年3月28日.

工藤慎一, 向井裕美, 弘中満太郎, 野間口眞太郎. ミツボシツチカメムシにおける非致命的捕食に応じた可塑的な栄養卵生産. 日本昆虫学会第75回大会, 九州大学(福岡), 2015年9月19日.

工藤慎一, 向井裕美, 弘中満太郎, 野間口眞太郎. 非致命的捕食による栄養卵生産の変化: 終末繁殖投資と給餌能力補償. 日本動物行動学会第33回大会, 長崎大学(長崎), 2014年11月2日.

Kudo, S., Mukai, H., Hironaka, M. & Nomakuchi, S. Maternal effects driven by non-lethal predation: an adaptive plasticity in trophic-egg production in a bug. International Society for Behavioral Ecology 2014 Conference, Hunter College, The City University of New York and New York University (New York, USA), 1 August 2014.

Kudo, S. Maternal effects on family dynamics: causes and consequences of variation in trophic-egg production of burrower bugs. In the session "Evolutionary and Population Ecology of Maternal Effects", The 29th symposium of the Society of Population Ecology, Osaka Prefecture University (Sakai, Japan), 13 October 2013. (招待講演)

Nomakuchi, S. & Filippi, L. Familial cooperation and conflict in a subsocial bug. The 33rd International Ethological Conference, Newcastle University (Newcastle-Gateshead, UK), 4 August 2013.

Filippi, L. & Nomakuchi, S. Costs and benefits of provisioning behavior in a subsocial burrower bug. The 33rd International Ethological Conference, Newcastle University (Newcastle-Gateshead, UK), 4 August 2013.

Mukai, H., Hironaka, M. & Nomakuchi, S. Mother insects can regulate egg temperature: egg-rolling behaviour in a subsocial burrower bug. The 11th INTECOL Congress, ExCeL (London, UK), 18 August 2013.

6 . 研究組織

(1) 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

(2) 研究分担者

野間口 眞太郎 (NOMAKUCHI, Shintaro)
佐賀大学・農学部・教授
研究者番号：80253590

弘中 満太郎 (HIRONAKA, Mantaro)
浜松医科大学・医学部・助教
研究者番号：70456565

(3) 研究協力者

向井 裕美 (MUKAI, Hiromi)