

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 6 日現在

機関番号：14301

研究種目：挑戦的萌芽研究

研究期間：2014～2015

課題番号：26650118

研究課題名(和文) 昆虫は親子間で時刻情報を伝えるか

研究課題名(英文) Transfer of time information between parents and progeny in insects

研究代表者

沼田 英治 (Numata, Hideharu)

京都大学・理学(系)研究科(研究院)・教授

研究者番号：70172749

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,100,000円

研究成果の概要(和文)：真社会性昆虫であるトビイロケアリと亜社会性昆虫であるタガメ、さらに社会性をもたないナガメにおいて時刻情報が親子間で伝えられるかどうかを検討した。トビイロケアリでは、女王もワーカーも条件によっては概日活動リズムを示したが、明暗サイクルを経験したワーカーが恒常条件におかれた同巢の女王に時刻情報を伝達するという結果は得られなかった。タガメでは父親の卵保護行動に概日リズムが見られたが、その行動が子世代の孵化時刻に大きな影響を与えている証拠は得られなかった。一方、ナガメでは何らかの形で母親が卵に時刻情報を伝達しているという証拠が得られた。

研究成果の概要(英文)：In an ant, *Lasius japonicus*, we have not obtained evidence that time information is transmitted from a worker under light-dark cycles to a queen under constant darkness. Male adults of the giant water bug, *Lethocerus deyrollei*, guard their progeny egg masses with supplying water to them, and this paternal behavior may have a slight effect on hatching time of the progeny. In the cabbage bug, *Eurydema rugosum*, however, our experimental results suggest that time information are transmitted from a mother to its eggs even though this species shows no parental care.

研究分野：動物生理学

キーワード：昆虫 時間生物学 概日リズム 真社会性 亜社会性 親子関係

1. 研究開始当初の背景

(1)ほとんどすべての動物が体内に概日時計をもち、それによって日周活動を行っている。これまで、個体の日周活動のメカニズムに関する研究はもっぱら隔離した1個体の行動を記録することで行われてきた。一方、孵化など1個体の一生に1回だけ起こる現象のリズムは集団でしか観察できないが、その場合も個体間の相互作用に着目した研究はほとんどない。

(2)昆虫の日周活動への同種他個体の影響はキロショウジョウバエで調べられているが、血縁個体間の影響はミツバチのワーカー(きょうだい)間での社会的同調が知られているのみである。一般に、血縁個体間では遺伝的近縁度が高いために、互恵的行動が進化しやすい。その観点からは、親が子に、子が親に時刻を知らせる信号を与え、相手がその信号に応答して周期性を示すことは十分起こりうると考えられるが、これまでにそのような研究はない。

(3)研究代表者らはトビイロケアリ女王の周期的活動についての基礎的知見を得ており、タガメの父親による卵保護行動が概日リズムの支配下にあるという成果をすでに得ている。

2. 研究の目的

当初の目的は、行動の進化を議論するときに重要となる血縁個体の行動が日周活動に及ぼす影響を、真社会性昆虫と亜社会性昆虫で検討することであったが、本研究の開始後に社会性をもたない昆虫において時刻情報が親から子に伝えられるという興味深い現象が見つかったので、これを検証する課題を追加し、それらの結果から、昆虫における親子間での時刻情報の伝達について総合的に考察することを目的とした。

(1)環境条件のほとんど変化しない地下の巣にいる女王アリが実際に日周活動を行っているのか、その場合にどうやって巢外の環境の日周変動に同調しているのかのメカニズムは知られていない。そこで、日本でふつうにみられ、6~7月の婚姻飛翔後女王が単独でコロニーを形成するトビイロケアリを対象に、女王の娘であるワーカーが、巢外で得た時刻情報を女王に伝えて女王の日周活動を調節しているという仮説を検証する。

(2)亜社会性昆虫の中でも父親が単独で子の世話をを行うものはタガメなどコオイムシ科に限られる。タガメにおいては、父親は、水面上に産まれた卵塊を外敵から守るとともに乾燥しないように給水する保護行動を行う。給水は夜間に行われ、幼虫の孵化も卵塊単位で夜間に一斉に起こる。本研究ではこのタガメの父親と子の関係に注目し、父親による卵保護行動が、子の孵化時刻をそろえて孵化直後の幼虫の保護を効率化しているという仮説を検証する。

(3)親が子の世話を行わない昆虫であるナガメの孵化は、卵の中の胚の概日時計によって調節されていると考えられ、明暗条件下では明期開始の前後にピークを示す。しかし、卵期間のみ位相をずらした明暗サイクルに移してもそのサイクルに完全には同調できなかった。卵期間とりわけ中枢神経系が完成してから孵化までの期間は短いため、子の孵化時刻を決めるために母親が時刻情報を卵に伝達しているという仮説をたてた。これを実験によって検証する。

3. 研究の方法

(1)野外で採集したトビイロケアリの女王の歩行活動の周期性を、赤外線ビームを横切った回数を記録する装置で解析する。さらに、実験室で産卵させ、女王とそれの産んだ子世代のワーカーのそれぞれについて、活動の周期性と概日リズムの関与を知る。次に、単独の女王が創設したコロニーを維持したままワーカーにのみ明暗サイクルを与える活動リズム記録装置(図1)を使用して、女王にワーカーが時刻情報を与えているかどうかを検証する。

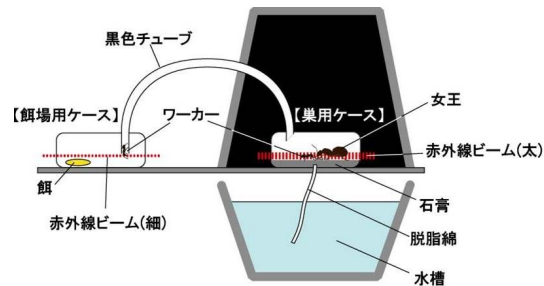


図1 アリのコロニーを維持し、ワーカーにのみ明暗サイクルを与え、女王は全暗に保ったまま活動リズムを記録する装置

(2)卵塊を保護しているタガメの父親の行動を実験室並びに野外条件においてビデオ観察して、行動の周期性を明らかにする。次に、この保護行動が概日リズムの支配下にあることを確認し、父親を除去した卵塊に持続的に給水を行うことによって子世代にも概日リズムが存在するかどうかを検証する。さらに、時間を限定した給水が孵化時刻の設定に影響するかどうかを調べることによって、父親が保護行動を通して子の孵化時刻を決めているかどうかを明らかにする。

(3)野外で採集したナガメの雌成虫を2グループに分け、片方を野外に近い5時から21時まで明るい条件に(対照)、もう一方をそれより6時間遅らせた11時から3時まで明るい条件におく(シフト)。そして、4~6日後に、両方のグループが15~17時に産んだ卵のみを集めて、以後ずっと明るい条件において、それらの孵化時刻に違いが見られるかどうかを調べる。

4. 研究成果

(1) トビロケアリにおいて、野外で採集した翅をつけている未交尾と考えられる女王の活動リズムは、明暗サイクルに同調し恒常条件下では自由継続する明瞭な概日リズムを示した。その一例を図2に示す。

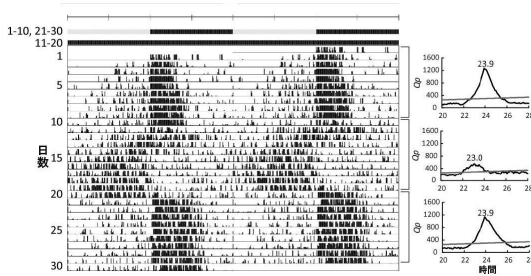


図2 未交尾で翅をつけているトビロケアリ女王の活動リズム（第1日から10日と第21日から30日は明暗12:12、第11日から20日は全暗、25日）

しかし、翅を落とした交尾済みと考えられる女王は明暗サイクル下でも恒常条件下でも明瞭なリズムを示さず1日中活動をした。しかし、このようにしてコロニーをつくった女王を、十分な日数が経過してからコロニーから取り出すと、半数近くが自由継続リズムと明暗サイクルへの同調性を示した。たとえば、ずっと全暗条件においた図3に示す個体は、実験開始から25日間くらいは1日中同じように活動したが、その後明瞭ではないものの23.9時間周期の自由活動リズムを示した。したがって、交尾後の女王の活動に周期性がみられなくなったのは、概日時計を喪失したためではなく、女王が単独で卵や幼虫の世話をするときには1日中はたかなければならないことによるマスキング効果によるものであると推定された。

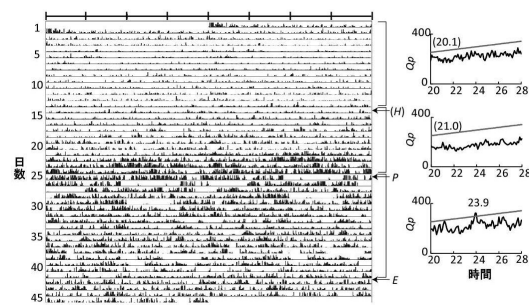


図3 交尾済みで翅を落としたトビロケアリ女王の活動リズム（全暗、25日）

次に、ワーカーにのみ明暗サイクルを与え、ワーカーと女王の活動を別々に記録できる装置を使って以下の実験を行った。婚姻飛翔後の女王を採集し、実験室でコロニーを創設させた。女王の子世代のワーカーが一定数に達した段階で、1匹の女王を恒常条件（25全暗）下の飼育ケースに入れ、同時に入れた10匹のワーカーのみ、明暗サイクルがあり餌

を入れたケースとの間で移動可能な装置において、女王とワーカーそれぞれの歩行活動を記録した。その結果、およそ半数の女王において、10日間の実験期間の前半または後半に約24時間の有意な周期性が確認された。ワーカーを入れた飼育ケースについても同様に、およそ半数で24時間の有意な周期性が検出された（図4）。しかし、女王とワーカーの活動が一致するという時刻情報の伝達を明瞭に示す結果は得られなかった。

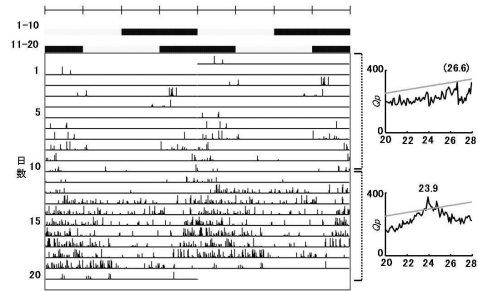


図4 明暗サイクル下におけるトビロケアリのワーカーの活動リズム（明暗12:12、25日、後半で明暗サイクルに同調した明瞭なリズムがみられる）

(2) タガメの父親の保護行動が概日リズムの支配下にあり、夜間に卵塊に水を供給していることはすでにわかっていたので、人工的に決まった時間帯だけ給水する装置を作製し、父親から隔離した卵塊に対して明期のみまたは暗期のみ給水を行った。その結果人工給水の時間によって孵化時刻が若干ずれる結果が得られた。図5の上段は父親が存在する場合、中段は暗期のみ人工給水、下段は明期のみ人工給水したものである。人工給水の時間帯にかかわらず明暗サイクルの下では暗期に孵化し、孵化の時間帯は父親が存在する場合とは少し違っていった。また明期に人工給水したほうが暗期に人工給水したものと比べると少し孵化時刻が早まっていた。この違いは統計的には有意ではなかったものの雄成虫による給水行動が卵の孵化時刻に影響する可能性を示唆している。

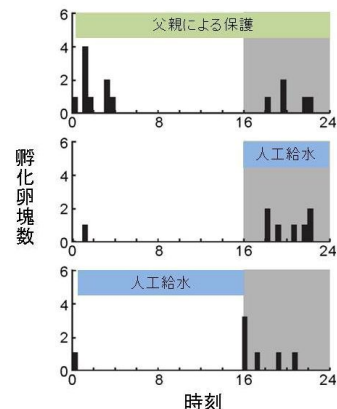


図5 オス成虫による保護をとまなう場合および特定の時間帯に人工給水を行った場合のタガメ卵塊の孵化時刻（明暗16:8、25日）

次に、卵塊からばらばらにした卵を使って卵自体のもつ孵化リズムを調べた。25 において明暗条件から全暗に移し、卵自体に概日孵化リズムがあるかどうかを調べたが、同一卵塊に由来するものでも卵の孵化時刻はばらつき、明瞭なリズムはみられなかった。卵塊の一斉孵化には卵同士の接触が必要である可能性が高いと考えられた。

さらに給水の孵化に対する影響を知るために、給水と卵サイズの変化の関係を調べた。常時給水 / 周期的給水の各条件において、卵の体積は日齢にしたがって徐々に増加したが、給水条件によって卵体積の変化は認められず孵化との関係は明らかではなかった。

また、自然条件下において雄の保護行動の様子と卵の孵化を観察したところ夜間と午前のみ孵化がみられた(図6)。これにより実験室で雄親と一緒にした時にみられた孵化時刻が自然の孵化時刻を反映していると確かめられた。

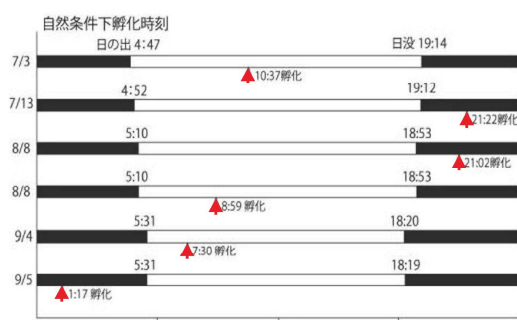


図6 タガメの自然条件下における孵化

(3)ナガメでは、母親の経験した明暗サイクルの位相のみが異なる2グループの卵の間で孵化時刻は有意に異なっており、約2時間の違いがみられた(図7)。これらの卵は、産まれた時刻は15~17時の2時間に限定されており、その後は常に明るい条件におかれているために発生過程で経験した条件も等しいので、孵化時刻の違いをもたらしたのは母親の経験した条件しか考えられない。したがって、母親の概日時計の位相が何らかの形で卵に伝達されたと考えられる。

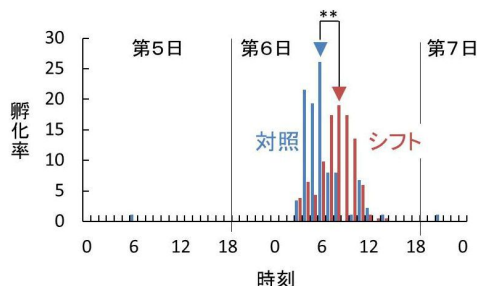


図7 ナガメにおいて、母親を位相の異なる明暗サイクルにおいた場合の卵の孵化時刻(明暗16:8、25)

(4)外界の環境変化にさらされるトビイロケアリのワーカー(子)が環境条件のほとんど

変化しない環境にいる女王(母親)に時刻情報を伝えている証拠は得られなかった。また、タガメの父親の保護行動なかでも給水が卵の孵化時刻にいくらかの影響を与えていたが、それが卵の孵化時刻決定において果たしている役割は大きくないと推定された。当初の予想とは異なり、親子間で行動によって時刻情報を伝達していることを明瞭に示す成果は得られなかったが、親が子の世話をしないナガメにおいて、母親が何らかの形で時刻情報を卵に受け渡している証拠が得られた。母親は産卵後そこを離れるので、この場合には行動による時刻情報の伝達はあり得ない。今後はこの現象を時計遺伝子などの分子レベルも含めて詳細に解析していくことが必要である。

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)

〔学会発表〕(計2件)

長谷川 聡、コロニー創設時のトビイロケアリ女王の歩行活動の日周性 第59回日本応用動物昆虫学会大会 2015年3月26~28日 山形大学(山形県・山形市)

沼田 英治、節足動物の孵化をめぐる時間生物学 第21回日本時間生物学学会学術大会 2015年11月21~22日 東京大学(東京都・文京区)

〔図書〕(計1件)

沼田 英治(編)、北隆館、昆虫の時計 分子から野外まで、2014、245

6. 研究組織

(1)研究代表者

沼田 英治 (NUMATA, Hideharu)
京都大学・大学院理学研究科・教授
研究者番号: 70172749

(2)研究分担者

(3)連携研究者

中村 圭司 (NAKAMURA, Keiji)
岡山理科大学・地球環境学部・准教授
研究者番号: 20309537

大庭 伸也 (OHBA, Shin-ya)
長崎大学・教育学部・准教授
研究者番号: 20638481

(4)研究協力者

門司 麻衣子 (MOJI, Maiko)
長谷川 聡 (HASEGAWA, Satoshi)
黒木 出 (KUROKI, Izuru)
遠藤 淳 (ENDO, Jun)