

令和 2 年 6 月 10 日現在

機関番号：24403

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2016～2019

課題番号：16K07523

研究課題名(和文) 視覚認識の不確実性に基づく昆虫の飛翔配偶行動の進化の新たなモデル構築

研究課題名(英文) A new model for the evolution of insect flying mating behavior based on the uncertainty of visual recognition

研究代表者

竹内 剛 (Takeuchi, Tsuyoshi)

大阪府立大学・生命環境科学研究科・客員研究員

研究者番号：40584917

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)：チョウは飛翔中の相手の性が識別できず、種認識にも不確実性がある、という命題を原理とする誤求愛説を用いると、縄張り争いや蛹の前での待ち伏せなど、チョウの配偶戦略の多様性を単純かつ矛盾なく説明することができた。

しかし、キアゲハやその近縁種は、縄張り雄が飛翔中の雌に対しては特徴的な求愛飛翔を示し、雄に対してはつかみ合うような闘争を行うことから、誤求愛説の原理に反するよう見える。そこで、キアゲハを用いて行動実験を行ったところ、つかみ合いのように見える行動は、求愛行動のあるフェーズと見なすことができた。即ち、誤求愛説は反証されなかった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

多くの種のチョウで、雄が見通しのよい場所などで雌を待ち伏せする配偶システムが知られていた。他の雄が飛来すると、どちらかが縄張りから飛び去るまで2頭でお互いを追いかける縄張り争いが展開される。この行動は、従来持久戦モデルで解釈されていたが、相手を攻撃するわけでもないのに、なぜ自分にコストのかかる飛翔を続けるのかが説明できなかった。

誤求愛説は、チョウは飛翔中の相手の性を識別できないと仮定して、雄同士の追いか合いを求愛行動だと考えることで、この矛盾を解消した。本研究によって、動物行動学に残っていた論理不整合な部分が解消した。

研究成果の概要(英文)：The erroneous courtship hypothesis is based on the principle that butterflies are unable to distinguish the sex of flying conspecifics and have some uncertainties in species recognition. It can simply and consistently explained the diversity of butterfly mating strategies, including territorial disputes and pupal mating systems. However, the swallowtail *Papilio machaon* and its related species seem to contradict the principle of the erroneous courtship hypothesis, because territorial males exhibit characteristic courtship flight to flying females and engage in grappling fights with males. However, our behavioral experiments showed that the behavior that seemed to be grappling fights are regarded as a phase of courtship behavior. In other words, the erroneous courtship hypothesis was not disproved.

研究分野：動物生態学

キーワード：昆虫 チョウ 配偶行動 性認識 縄張り争い

1. 研究開始当初の背景

チョウには、種によって異なる二つの配偶戦略が知られている。一つは、特定の場所に執着せず、羽化場所近くを飛び回って雌を探す探索型で、もう一つは、見通しのよい場所を占有して、そこに飛来した雌に求愛する縄張り型である (Kemp & Wiklund 2001)。他の雄が縄張りに飛来した場合は、どちらかが飛び去るまで、2頭がお互いの周りを飛び回ったり追いかけ合ったりする。この行動は、トンボの縄張り争いと並んで、持久戦 (相手を攻撃せずにお互いがディスプレイを続け、それによるコストが限界値に達した方が引き下がる闘争形態) の典型として様々な教科書でも取り上げられている (Alcock 2013; Hardy & Briffa 2013)。

申請者はチョウの縄張り行動に持久戦モデルは適用できないのではないかと疑問に思っていた。なぜなら、持久戦モデルではディスプレイをすることで自分にコストがかかるため、何もすることが最も合理的な行動となる。そうすると、双方ともディスプレイを止めてしまうので闘争が成立しないはずである。持久戦が成立するためには、ディスプレイをしない個体に対して罰則が与えられることが必要だが (Payne 1998)、そのような事実は報告されていない。

申請者は、認識能力の最節約原理に基づいた新たな闘争モデルを構築することで、このような混乱はなくせると考えていた。即ち、視覚能力が低い種の雄は見通しのよい場所にやってきて、付近を通過する雌に求愛するが、飛翔中の相手の性を識別できないため、相手が雄でも求愛のためにお互いがお互いを追いかけているのが縄張り争いである、という説である (誤求愛説)。このように雄同士の追いかけ合いを誤求愛だと考えると、双方の雄がわざわざ自分にコストのかかる行動をする理由を説明できる。

また、前述のように、チョウの雄の配偶戦略には、縄張り型と探索型の2タイプが知られている。これまでは、雌の分布様式に合わせて雄の配偶戦略が決まるモデルが提唱されていたが、現実のチョウの配偶戦略の進化パターンを上手く説明できていない (Dennis & Shreeve 1988)。誤求愛説の考え方に基づけば、チョウの配偶戦略の2タイプの違いは雌の分布様式ではなく、雄の配偶者発見能力の違いで説明できると予想される。

2. 研究の目的

(1) 闘争行動と求愛行動の理論的研究

誤求愛行動を数理モデルで記述した上で、これまでのチョウ (および対照としてトンボ) の行動研究を精査し、持久戦モデルと誤求愛説のどちらが矛盾なく過去の研究結果を説明できるかを検証する。

(2) 誤求愛説の実験的検証

模型を用いて、ディスプレイを行わないチョウを縄張り内に提示し、それに対する縄張り保持雄の反応 (攻撃するか求愛するか) を調べる。その結果から、持久戦モデルと誤求愛説のどちらが、縄張りを巡る雄同士の飛翔行動を上手く説明できるかを検証する。縄張り制を持つことが分かっているメスアカミドリシジミとクロヒカゲを材料にする。

(3) チョウの配偶行動の進化パターンの解明

誤求愛説から、チョウの縄張り制は、配偶相手の発見が困難な種ほど進化しやすいと予測される。配偶相手の発見が困難になる理由は、1. その種の生息環境の光条件が悪い、2. その種の視覚能力が低い、などが考えられる。5科30種のチョウを比較して、彼らの採用する配偶戦略と、彼らにとっての配偶相手発見の困難さの関係を明らかにする。

3. 研究の方法

(1) 闘争行動と求愛行動の理論的研究

「飛翔中の相手の性は識別できない」という誤求愛説の仮定する制約条件下で、個体の能力に応じた飛翔時間 (相手を追いかける時間) の最適解を求めるモデルを構築する。その上で、チョウの闘争および配偶行動に関する過去の研究を、以下の3点に注目してレビューし、持久戦モデルと誤求愛モデルのどちらが説明力が高いかを検証する。比較のため、トンボでも同じ検証を行う。

- i) ディスプレイを行わない個体に対する罰則になりうる現象がどの程度報告されているか
- ii) 誤求愛が生じるほど相手認識能力が低い
- iii) 過去に持久戦モデルで説明されていた現象 (飛翔時間等) を、誤求愛モデルで説明できるか

(2) 誤求愛説の実験的検証

当初は、メスアカミドリシジミとクロヒカゲを用いて、縄張り雄に同種の雌雄の模型を提示して、反応を調べる予定だった。しかし、この2種の模型に対する反応はせいぜい近寄って来

るだけで、攻撃や配偶行動は見られなかった。

そこで、雄が縄張り行動を示すキアゲハを研究材料に使った。まずは本種の雄の縄張り行動と配偶行動を観察した。野外で配偶行動を観察できる頻度は低いので、飼育した雌に釣り糸を付けて雄に提示して配偶行動を観察した。

続いて、キアゲハの縄張り雄にモーターを用いて標本を羽ばたかせた標本を提示して、反応を調べる実験を行った。縄張り雄に提示する標本は、死亡直後の雄雌、死後クロコホルムに48時間漬けて、化学物質を抜いた雄雌である。

(3) チョウの配偶行動の進化パターンの解明

当初は、縄張り型の種と探索型の種で、複眼の構造（個眼のサイズと個眼間角度）を比較する予定だった。縄張り型の種と探索型の種が両方存在する *Favonius* 属の数種で複眼構造を比較したところ、配偶行動のパターンよりも、その種が主に活動する時間帯と複眼の構造に関係性が高かった。それはそれで興味深い話だが、当初の目的とはズレるので、この方法で研究を進めるのは保留した。

その代わりに、探索型の種で生じる雄の配偶競争に、誤求愛説が適用できるかを調べた。探索型の種の中に、同種の羽化前の蛹に雄が集まって来る配偶システムを持つ種が知られている。その行動を説明するために、(1)で構築した理論の適用を試みた。

4. 研究成果

(1) 闘争行動と求愛行動の理論的研究

チョウにおいては、i) ディスプレイを行わない個体に対する罰則になる行動は報告されておらず、ii) 飛翔中の相手の性を識別できている証拠も報告されておらず、iii) 過去に持久戦モデルで説明されていた現象は、誤求愛説を記述する簡単な数理モデルで説明できた。

トンボにおいては、i) 静止中の個体に噛みつくなど、ディスプレイを行わない個体に対する罰則になる行動は報告されており、ii) 飛翔中の雄は攻撃し、雌には求愛飛翔を示すなど、飛翔中の相手の性を識別できている証拠も報告されていた。一方で、雌雄同型を示すカワトンボでは、雄に対する雄の求愛行動が報告されていた。iii) したがって、トンボ類では性認識能力は種によって様々で、闘争モデルで説明できる場合も、誤求愛説の方が現実合う場合もあると考えられる。

(2) 誤求愛仮説の実験的検証

野外でキアゲハの行動を観察したところ、縄張りに他の雄が侵入すると、縄張り雄との間で追いかけ合いが起こった。約50%の追いかけ合いでは、最初は2頭で脚を絡めながらせん状に上昇する飛翔を行い、その後一方の個体がもう一方の個体を追尾した。残りの約50%では、追尾のみだった。一方、釣り糸を付けた雌を提示すると、縄張り雄は雌に時々触れながら、雌の周りを縦に回転する飛翔を行った。この結果は、縄張り雄は同種の性を識別しているようにも見える。そこで、次の実験へと進んだ。

羽ばたかせた標本を用いた実験では、縄張り雄は、化学物質を抜いた雌雄に対しては反応が弱かったが、殺したばかりの雌雄に対して強く反応した。しかし、雄標本と雌標本に対する反応が異なった。雄標本に対しては頻りに脚で翅に触れたが、雌標本に対しては脚で翅に触れた後、標本の周りを縦に回転する飛翔を行った（図1）。

この結果を最も単純に解釈すると、縄張り雄は羽ばたかせた標本に触れて、情報化学物質から相手が雌だと判断したら求愛飛翔を行うが、雄標本の場合は相手が雌かどうか判断できないために求愛飛翔に進めないことを示している。即ち、飛翔中の相手が雄の場合、相手の性が分からないまま確認を続けようとするようになる。

本実験から、キアゲハの雄同士

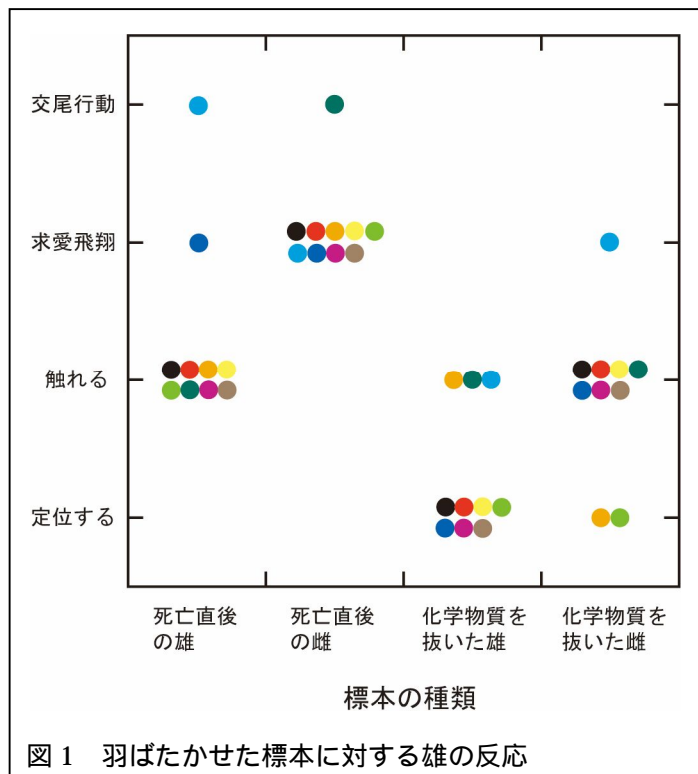


図1 羽ばたかせた標本に対する雄の反応

が空中でつかみ合う行動は、相手が雌かどうかを確認しようとする行動であることを示しており、誤求愛説で説明できる現象であることが分かった。

(3) チョウの配偶行動の進化パターンの解明

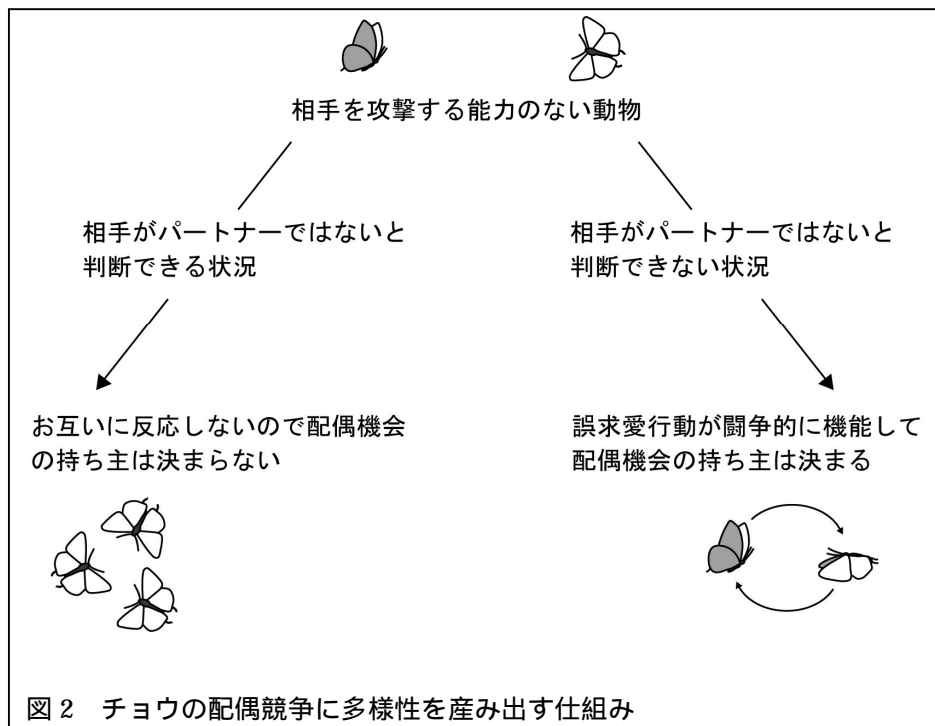
縄張り型の種と探索型の種が両方存在する *Favonius* 属の数種で複眼構造を比較したところ、配偶行動のパターンとの関係は見られなかった。夜明け前に活動するクロミドリシジミは、複眼が他の種よりも大きく、複眼を構成する個眼も大きいことが分かった。この結果は興味深いですが、当初の目的である配偶行動様式と複眼の構造の関係は弱かったため、これ以上の追及は保留した。

(1)で、チョウの縄張り争いに誤求愛説が適用できることが分かったため、探索型のチョウにもその考え方を応用できないかと試みた。

探索型のチョウの中には、羽化直前の雌の蛹の周りに雄がやってきて、羽化してきた雌と交尾する配偶システムを持つ種がいることが知られている。そのようなチョウは、蛹の周りに複数の雄が集まって来ても互いを追いかける空中戦にはならず、蛹の周りに集まった状態のままである。雌が羽化して来ると、集まっていた雄たちが交尾を試みて、そのうち1頭が交尾できる。

従来は、チョウには2種類の闘争形態があり、1つは縄張りを巡る空中戦で、もう一つは蛹

から出てきた雌を巡る競争だとされていた。動物の闘争形態が、争う資源によって違うことは異例だったが、その理由は分からなかった。しかし誤求愛説の論理を使えば、この問題が解決できた。飛翔中の相手の性を識別できないチョウも、近くに静止している雄が配偶相手でないことくらいは分かるから、求愛行動が起



ず、したがって空中戦が発生しないのである(図2)。

(4) まとめと展望

本研究によって、チョウは飛翔中の同種の性は識別できないと仮定することによって、チョウの配偶行動を包括的に説明できることが分かった。また、キアゲハを用いた実験から、チョウには同性という認識がない、という仮定の方が現実との相性がよいことが強く示唆される。

このような世界観を持つことで、生物学の大きなテーマである性選択にも重要な進展があると期待される。これまで、多くの動物の第二性徴に見られる特徴的な装飾は、配偶相手がそのような性質の個体を選択するから進化すると思われていた。しかし、一体そのような相手を選択して、どのようなメリットがあるのかが明らかでなかった。good gene 仮説では、装飾はそれを持つ個体の遺伝的な能力(生存能力など)を反映していると考えられるが、具体的な証拠がほとんど得られていない(Achorn & Rosenthal 2020)。runaway 仮説では、単に相手に好まれるから進化すると思えるが、理論的には配偶者選択に伴うわずかなコストで runaway は消滅してしまう(Kokko et al. 2002)。

しかし、チョウのように配偶相手を認識することが簡単ではなく、環境中に存在する様々な動物の中から自分の適切な配偶相手を見つけ出さなければならない動物にとっては、「私は正しい配偶相手である」というシグナルを同種の異性に対して出すだけで、特徴的な装飾の効果は十分あることになる。本研究は、チョウの鮮やかな翅や性的二型の機能を解明する上で、基本的な方向性を示すことができた。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計5件（うち査読付論文 5件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 3件）

1. 著者名 Tsuyoshi Takeuchi	4. 巻 70
2. 論文標題 Mating system of the Old World swallowtail, <i>Papilio machaon</i>	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Lepidoptera Science	6. 最初と最後の頁 17, 24
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.18984/lepid.70.1_17	査読の有無 有
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 Tsuyoshi Takeuchi, Shinji Yabuta, Hiroyuki Takasaki	4. 巻 16
2. 論文標題 Uncertainty about flying conspecifics causes territorial contests of the Old World swallowtail <i>Papilio machaon</i>	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Frontiers in Zoology	6. 最初と最後の頁 22
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1186/s12983-019-0324-y	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 -

1. 著者名 Tsuyoshi Takeuchi, Shinji Yabuta, Yoshitaka Tsubaki	4. 巻 118
2. 論文標題 The erroneous courtship hypothesis: do insects really engage in aerial wars of attrition?	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Biological Journal of the Linnean Society	6. 最初と最後の頁 970-981
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/bij.12770	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 -

1. 著者名 Tsuyoshi Takeuchi	4. 巻 35
2. 論文標題 Agonistic display or courtship behavior? A review of competition over mating opportunity in butterflies	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Journal of Ethology	6. 最初と最後の頁 3-12
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10164-016-0487-3	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10件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 2件）

1. 発表者名 Takeuchi T, Yabuta S, Takasaki H
2. 発表標題 Uncertainty about flying conspecifics causes territorial contests of the swallowtail <i>Papilio machaon</i>
3. 学会等名 8th International Conference on the Biology of butterflies (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 竹内 剛、藪田 慎司、高崎 浩幸
2. 発表標題 性認識の不確実性がキアゲハの縄張り闘争を引き起こす
3. 学会等名 日本昆虫学会第78回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 竹内 剛、村松 大輔
2. 発表標題 チョウに同性という認識はあるか？
3. 学会等名 日本鱗翅学会第65回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 竹内 剛、藪田 慎司、高崎 浩幸
2. 発表標題 不完全な性認識がキアゲハの「縄張り争い」を引き起こす
3. 学会等名 第66回日本生態学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 竹内剛, 藪田慎司, 高崎浩幸
2. 発表標題 キアゲハの縄張り争いは性認識行動である
3. 学会等名 日本動物行動学会第36回大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 竹内剛, 藪田慎司, 高崎浩幸
2. 発表標題 チョウに闘争は可能か? ~ 視力と攻撃能力から見るチョウの縄張り争い
3. 学会等名 日本昆虫学会第77回大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 竹内剛, 藪田慎司, 高崎浩幸
2. 発表標題 性認識の不確実性によってキアゲハの縄張り制は成立する
3. 学会等名 日本鱗翅学会第64回大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Tsuyoshi Takeuchi, Shinji Yabuta, Yoshitaka Tsubaki
2. 発表標題 Do butterflies really engage in aerial wars of attrition?
3. 学会等名 16th Congress of International Society for Behavioral Ecology (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 竹内 剛
2. 発表標題 認識の不確実性に基づいてチョウの闘争を理解する：帰無仮説を原理にした闘争理論
3. 学会等名 日本鱗翅学会第63回大会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 竹内 剛
2. 発表標題 自然選択の適用範囲
3. 学会等名 日本動物行動学会第35回大会
4. 発表年 2016年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 Vonk J, Shackelford TK (eds), Takeuchi T et al.	4. 発行年 2017年
2. 出版社 Springer	5. 総ページ数 -
3. 書名 Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior	

〔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	藪田 慎司 (Yabuta Shinji) (50350814)	帝京科学大学・生命環境学部・教授 (33501)	

6. 研究組織（つづき）

	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	高崎 浩幸 (Takasaki Hiroyuki) (70222081)	岡山理科大学・理学部・教授 (35302)	
研究 協力者	平井 規央 (Hirai Norio)		
研究 協力者	R u t o w s k i R o n a l d (Rutowski Ronald)		
研究 協力者	石井 実 (Ishii Minoru)		