様式 C-19

科学研究費補助金研究成果報告書

平成２１年　５月２２日現在

研究種目：基盤研究（C)
研究期間：2006～2008
課題番号：１８５７００２５
研究課題名（和文）ベニツチカメムシの親子関係における振動音コミュニケーションの役割
研究課題名（英文）A role of vibrational communication for the parent-offspring relationship in the shield bug, *Parastrachia japonensis* (Heteroptera: Parastrachiidae)

研究代表者
野間口　眞太郎（NOMAKUCHI SHINTARO）
佐賀大学・農学部・教授
研究者番号：８０２５３５９０

研究成果の概要：これまで亜社会性昆虫で親子間のコミュニケーションの存在を明らかにした研究はほんの数例に過ぎない．特にカメムシでは皆無である．そのような状況で本研究が開始された．本研究はまずベニツチカメムシの雌親が子に給餌を行うとき特異的な振動音（給餌音）を発することを明らかにした．そして記録した振動音からその音響学的特性を特定した．また，子の応答を調べるための音の再生実験によって，この給餌音に子が反応して，運ばれた餌（ボロボロノキの実）に早く集まる効果が存在することを証明した．親が子を給餌音で呼び，餌を与えることを明らかにした亜社会性昆虫の研究はこれまでなく，この分野での大きな１歩となる成果である．さらに，子から親への信号伝達については，観察の結果，子による物理的な接触や口吻の突き立ておよび親の体液の吸汁が重要であることが示唆された．子が「ベギング」として親の体液を吸汁する例はこれまでに知られておらず，非常に重要な現象の発見である．とくに親子間の「協力」や「対立」などの様々な関係を分析するこれまでの研究は，これほど強力で直接的な「ベギング」を子が行うことは想定しておらず，この分野の理論的な常識を変更させるインパクトをもつであろうと期待している．

交付額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合　計
2006 年度	**2,700,000**	**0**	**2,700,000**
2007 年度	**700,000**	**210,000**	**910,000**
2008 年度	**400,000**	**120,000**	**520,000**
年度			
年度			
総　計	**3,800,000**	**330,000**	**4,130,000**

研究分野：理学
科研費の分科・細目：基礎生物学，生態・環境
キーワード：亜社会性，振動音，給餌行動，ベニツチカメムシ，親子関係

１．研究開始当初の背景
（1）亜社会性を示す昆虫の親子間で，振動音を使ったコミュニケーションを行う例は，ツノゼミの仲間で知られている（Cocroft,1999)．この動物では，植物上で親が自分の子の集団を保護する習性を持つが，捕食者からの攻撃を受けると子が特異的な振動音を発し，それが子の集団に広がり，それを受信した親によって防衛行動が発動される．これは，子から親への信号伝達が振動

音によって行われている例である．しかし，このような亜社会性昆虫で，いまだに**親から子**への振動音による信号伝達の役割は詳しくは知られていない．したがって，本研究は，亜社会性昆虫において，親から子への振動音を使った信号伝達の役割を初めて明らかにするものである．

（2）親子間の相互コミュニケーションは、親による投資の分配をめぐる「親子間の対立」の証拠を観測しやすい行動要素であり、注目されてきた．例えば，子による親の操作と親の投資努力が共進化したと主張する Kölliker et al.（2005）は，ベニツチカメムシと同じ科の *Sehirus cinctus* の研究で，子が親に伝える「ベギング」はフェロモンをとおして行われるとしている．しかし，ベニツチカメムシの幼虫のベギングにおいては，親と同様に振動音を利用している可能性は十分にあると考えている．*Sehirus cinctus* はベニツチカメムシと比べて，およそ 10-20%の体長しかなく，振動音は極めて微弱であるかもしれない．さらにベギング手段の第 2 の可能性として，幼虫の接触による信号伝達が重要であるかもしれない．本研究で，子から親への信号伝達の事実とその手段を明らかにすることは，親子間の相互コミュニケーションの研究に対して重要な情報を与えることになるであろう．

２．研究の目的

（1）ベニツチカメムシの雌親は実を巣に運び入れるとき，特徴的な振動音を発することが予備調査で分かっていた．そこで本研究では，この振動音を「給餌音」と呼び，固定的な給餌行動の一部として常に生じているものであるかどうかを確認し，その音響学的な特徴を明らかにし，また給餌音の機能を統計学的に明らかにすることを主な目的とする．給餌音の機能については，次のような仮説を考えている．

仮説：親が運び込んだ実に幼虫たちを早く集まらせるための呼び音である．

(2) さらに親から子ばかりでなく、子から親への信号伝達があるかどうか，またその手段についての探索を行う．これらの結果，親子間の相互コミュニケーションがあるならば，ベニツチカメムシの親子間で振動音コミュニケーションがどのような機能的役割を果たしているのかを明らかにしていくことにする．また「親子間の対立」という文脈の中で，それはどのような意味を持つのかを考察する．

３．研究の方法

（1）給餌音の集音と音解析

野外より卵保護雌を 100 匹採集し，プラスチック容器（筒状，直径 8cm，深さ 4cm）内に巣を作らせ，幼虫の孵化後，適宜実験に用いた．まず，無音箱を利用して 20 家族程から給餌音をコンタクトマイクロフォンで集音し，デジタル録音機で録音した後，音響解析ソフト（Avisoft SASLab Pro）を用いてパソコン上で解析を行った．

（2）再生音に対する幼虫の反応実験

容器内の家族（3 齢幼虫）から雌親のみを除き実験に用いた．そしてコンタクトスピーカーを飼育容器につなぎ，録音した給餌音を再生させながら実を巣内においた場合（2007 年，n=13；2008 年，n=16）と，音なしで実のみを巣においた場合で実への幼虫たちの集まり程度を時間とともに観察した．この実験では同じ家族に両条件をランダムな順番で与え，幼虫の集まり具合の差を給餌音の効果の測定値とした．その効果の推定はベイズ法を用いて行った．

（3）幼虫の「ベギング」検出実験

1 日，空腹状態においた家族に（3 齢幼虫）その雌親を二酸化炭素で麻酔し，動けない状態にして巣の中におき，幼虫たちの行動を観察した．

（4）幼虫による親吸汁実験

1 日，空腹状態においた家族（3 齢幼虫）にその雌親を二酸化炭素で麻酔し，動けない状態にして，巣の中においた．そのとき，幼虫たちを除いた場合（n=8）と残した場合（n=10）で麻酔された雌親の体重がどのように変化するかを比較した．

４．研究成果

（1）給餌音の集音と音解析

観察したすべての雌親は巣に入った直後から給餌音を発し始め，ときどき中断しながら，幼虫たちの前で実を放すまで約 10 分間発音を続けた．雌親の発音部位を特定するために，その有力な候補と考えられた腹部背面第 1 節と 2 節の間の膜（ティンバル器官）を瞬間接着剤で固定したところ（n=3），給餌音を発さなくなった．しかし処理雌の給餌行動に異常は見られなかった．また，腹部背面 2 節と 3 節の間の膜を固定した場合（n=1）は，給餌音も給餌行動も正常に現れた．

集音したすべての家族から図 1 のような音が得られた．

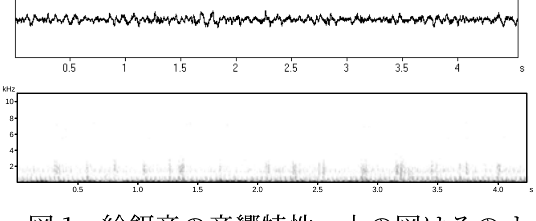

図 1　給餌音の音響特性．上の図はそのオ

シログラムで，下の図はそのソナグラムである．縦軸は音の振動数，横軸は時間（秒）を表す．

音は連続的に継続する形式をとり，振動数は500-2000Hzであった．ソナグラムから，0-800Hzの低い音を基礎にし，1000-2000Hzの比較的高い音が約0.3秒おきに繰り返し挿入されることが分かった．比較的低い音であることから，給餌音は巣内の基質振動による伝達が主な通信手段ではないかと考えられる．

（2）再生音に対する幼虫の反応実験

巣内で幼虫が実に集合する速度は，給餌音の再生音が存在する方がそうでない場合よりも，実験開始からの早い段階で高い傾向が見られた．しかし，実験開始からおよそ30分後には両条件の間の違いはほとんどなくなった．また，給餌音の再生音がもつ幼虫集合性への効果は，実験開始からの各経過時間時の集合幼虫数の差で表された：

効果＝幼虫数(実＋再生音)-幼虫数(実)．

データより，ベイズ法を用いてこの効果の程度が推定された．その結果が図2である．

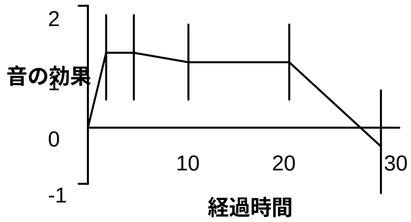

図2　再生音の効果．経過時間とともに変化する効果のベイズ推定値（実線）が示されている．誤差棒は95%信用区間を表す．

観察を始めてから20分までは給餌音は実への幼虫の集合に対して正の効果を持つことが分かった．そのときの95%信用区間の下限値が正であることから，これは効果を0とする帰無仮説を$P<0.05$で棄却できることと同等であることになる．しかし，30分後には効果は0になることから，給餌音は，親が実を持ち込んでから初期段階で幼虫の集合を促進する効果をもつことが分かる．

（3）幼虫の「ベギング」検出実験

幼虫から音によるベギング信号があるかどうかを調べるための実験では，基質振動音も空気振動音も検出できなかった．しかし，その実験中の観察によって，麻酔雌の体に複数の幼虫たちがよじ登り，口吻を雌親の体に突き立てたりすることが分かった．幼虫のベギングは物理的な接触や口吻の突き立て行動が重要である可能性が高まった．しかし，もう１つの可能性として，フェロモンが使われていることも考えられるので，まだこの件に関して結論づけることはできない．

（4）幼虫による親吸汁実験

空腹時に幼虫が雌親の体に口吻を突き立てる行動が見られたので，体液の吸汁まで行うかどうかの実験を行った．幼虫たちの存在する巣に麻酔した雌親を残した場合，時間とともに体重が減少した．それは幼虫のいない巣に麻酔した雌親を残した場合に比べて，有意な差があった．これは，明らかに，雌親が次の給餌行動をせず巣でじっとしているならば幼虫からの体液吸汁の攻撃を受けるということを示している．つまり，幼虫からの強力なベギングとして働く可能性を示唆している．

幼虫からのベギングはフェロモンを用いている可能性も残されている．フェロモンベギングの検証も今後行われる必要があるが，もしそれがベギングとして効果をもっているということが分かったならば，フェロモンベギングと接触・吸汁ベギングの役割分担などが，１ブルード内での「親子間の対立」という文脈の中で，どのような意味を持つかが今後明らかにされるべき興味ある課題である．ちなみに，視覚情報によるベギング可能性は，巣の中の暗条件を考えると小さいであろう．

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　5件）

① Filippi, L., N. Baba, K. Inadomi, T. Yanagi, M. Hironaka and <u>S. Nomakuchi</u> (2008) Pre- and post-hatch trophic egg production in the subsocial burrowerbug, *Canthophorus niveimarginatus* (Heteroptera: Cydnidae). *Naturwissenschaften,* 96: 201-211.

② Hironaka, M., L. Filippi, <u>S. Nomakuchi</u> and T. Hariyama (2008) Guarding behaviour against intraspecific kleptoparasites in the subsocial shield bug, *Parastrachia japonensis* (Heteroptera: Parastrachiidae). Behaviour, 145: 815-827.

③ Hironaka, M., K. Inadomi, <u>S.</u>

Nomakuchi, L. Filippi and T. Hariyama (2007) Canopy compass in nocturnal homing of the subsocial shield bug, *Parastrachia japonensis* (Heteroptera: Parastrachiidae). *Naturwissenschaften*, 95: 343-346

④ Hironaka, M., L. Filippi, S. Nomakuchi, H. Horiguchi and T. Hariyama (2007) Hierarchical Utilization of Chemical Marking and Path Integration in the Homing Trip of a Subsocial Shield Bug. *Animal Behaviour* 73: 739-745.

⑤ Hironaka, M., S. Tojo, S. Nomakuchi, L. Filippi and T. Hariyama (2007) Round-the-clock homing behavior of a subsocial shield bug, *Parastrachia japonensis* (Heteroptera: Parastrachiidae) using path integration. *Zoological Science* 24: 535-541.

〔学会発表〕（計　9件）

① 稲富弘一, 弘中満太郎, 馬場成実, 向井裕美, 野間口真太郎　フタボシツチカメムシにおける非家族幼虫からの卵食と雌親の保育行動　日本動物行動学会 27回大会 2008年9月金沢.

② 向井裕美, 弘中満太郎, 稲富弘一, 馬場成実, 野間口眞太郎　ベニツチカメムシの保育行動における脳内アミン濃度の変動　日本動物行動学会27回大会2008年9月金沢.

③ 馬場成美, 弘中満太郎, 野間口眞太郎, 上野高敏　シロヘリツチカメムシの雌親はなぜ 2 種類の異なる栄養卵を産生するのか？　日本動物行動学会 27 回大会 2008年9月金沢.

④ Nomakuchi, S., A. Takahira, T. Yanagi, M. Hironaka and L. Filippi Vibration sound emitted by shield bug mothers provisioning nests. 12th Annual Conference of International Behavioral Ecology (Org., 2008) Cornell, New York, U.S.A.

⑤ Filippi, L., N. Baba, K. Inadomi, M. Hironaka and S. Nomakuchi Pre-and Post-hatch trophic egg production in the subsocial burrower bug, *Canthophorus niveimarginatus* (Heteroptera: Cydnidae). 12th Annual Conference of International Behavioral Ecology (Org., 2008) Cornell, New York, U.S.A.

⑥ 弘中満太郎, 馬場成実, 野間口眞太郎, 堀口弘子, 針山孝彦　餌場から遠くに営巣したベニツチカメムシは高いナビゲーション精度を示す. 日本動物行動学会 26回大会　2007年10月京都.

⑦ 稲富弘一, 弘中満太郎, 口木文孝, 馬場成美, 柳孝夫, 野間口眞太郎　亜社会性フタボシツチカメムシにおける幼虫孵化後の栄養卵産生. 日本動物行動学会 26回大会　2007年10月京都.

⑧ 馬場成実, 弘中満太郎, 細川貴弘, 柳孝夫, 稲富弘一, 野間口眞太郎, 日下部宣弘, 川口豊, 上野高敏　シロヘリツチカメムシの幼虫にはなぜ孵化後栄養卵が不可欠なのか？日本動物行動学会 26回大会　2007年10月京都.

⑨ Nomakuchi, S. Parental care in the shield bug, *Parastrachia japonensis* (Heteroptera, Parastrachiidae) Seminar in Dept.Biology at Adelphi University (Oct.,2007) New York, USA

〔図書〕（計　2件）

① 著者：Michael McCarthy　訳者：野間口眞太郎　共立出版　生態学のためのベイズ法（2009).

② 著者：A.Grafen , R. Hails　訳者：野間口謙太郎, 野間口眞太郎　共立出版　一般線形モデルによる生物科学のための現代統計学ーあなたの実験をどのように解析するかー（2007).

〔産業財産権〕

○出願状況（計　０件）

○取得状況（計０件）

〔その他〕

６．研究組織

(1)研究代表者

野間口　眞太郎（NOMAKUCHI SHINTARO）

佐賀大学・農学部・教授

研究者番号：８０２５３５９０

(2)研究分担者

(3)連携研究者

(4)研究協力者

Lisa Filippi
Department of Biology, Hofstra University, Associate Professor, New York, U.S.A.

弘中　満太郎（HIRONAKA MANTARO）
浜松医科大学・医学部・特任研究員
研究者番号：７０４５６５６５