

令和 5 年 4 月 5 日現在

機関番号：14501

研究種目：挑戦的研究（萌芽）

研究期間：2018～2022

課題番号：18K19215

研究課題名（和文）鳥類の被食が駆動する昆虫の長距離分散：摂食実験および遺伝構造パターンによる検証

研究課題名（英文）Exploring the role of avian predators in driving long-distance insect dispersal: evidence from feeding experiments and genetic structures

研究代表者

末次 健司（Suetsugu, Kenji）

神戸大学・理学研究科・教授

研究者番号：70748839

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 4,900,000円

研究成果の概要（和文）：植物の散布様式の一つに、果肉を報酬として鳥に種子散布を託す方法がある。我々はこのことに着想を得て、卵を持ったメス昆虫が鳥に摂食された場合、未消化のまま卵が排泄され分散に寄与しうるとの仮説を立て、固い卵殻を持つナナフシの卵をヒヨドリに摂食させた。その結果、多くの卵が無傷で排泄され、その一部は孵化することが明らかになった。さらにナナフシモドキを全国から収集し、COI 遺伝子塩基配列、核マイクロサテライト、SNP解析を行ったが、明瞭な遺伝構造は認められなかった。これらの結果は、翅をもたず、能動的な分散能力が低いと予想されるナナフシモドキにおいて、受動的な長距離移動が起きていることを示唆する。

研究成果の学術的意義や社会的意義

鳥と昆虫は、捕食者と被食者の関係にあり、鳥類に捕食されれば、昆虫は子孫もろとも生存の可能性を失うというのが通説であった。本研究は、この常識を覆し、分散能力の低い昆虫では、鳥に食べられることがむしろ、移動分散や分布拡大、異なる個体群間での遺伝子交流を促進する要因になりうるという新たな視座を提供するものである。つまり本研究は、生物地理や種分化、生物間相互作用など多様な分野の新たな地平を切り開く成果といえる。

研究成果の概要（英文）：Considering that insects constitute a fundamental component of the avian diet, we posited that certain insect eggs may remain unscathed during avian digestion. To test this hypothesis, we fed stick insect eggs to an avian predator and observed that a substantial proportion, ranging from 20% to 80%, of the eggs were voided undamaged. Notably, an analysis of the genetic structure of stick insects suggests that their dispersal through avian vectors indeed plays a role in shaping gene flow.

研究分野：生態学

キーワード：ナナフシ 単為生殖 受動分散 被食動物散布 種子散布

## 1. 研究開始当初の背景

植物は、種子を遠くに運ぶために、さまざまな方法を用いている。その1つが、鳥によって摂食された果実の種子が未消化のまま排泄されることである。この方法によって、種子は遠くに運ばれ、生息域が広がる。一方、動物の中には移動能力が乏しい種が多数存在しており、これらがいかにして移動分散を達成し、分布を拡大しているのかは、古くはダーウィンを悩ましたテーマであり、現在に至るまで大きな関心が払われてきた。にもかかわらず、動物が受動的に分散しうることを証明した研究は非常に少ない。

例えば、鳥類の多くは果実だけでなく、昆虫も重要な餌資源としているが、昆虫が食べられることによって受動的に分散する例はほとんど知られていない。例外的な知見は、植物の種子に内在する種子食昆虫が、果実とともに鳥類に食べられた際に、種子が無傷で排泄されるのに伴い、中に入った昆虫も生きてそのまま排出されるというものである (Green and Sánchez 2006 *Biology Letters*)。私たちは、これとは異なる、鳥類の摂食による昆虫の新たな分散様式を考えた。それは、卵を持ったメス成虫が鳥類に摂食されたとき、卵は消化管を通過して消化されることなく、糞と一緒に無傷で排泄・散布される事例である。鳥と昆虫は捕食-被食関係にあるため、鳥類に捕食されると、最終的には昆虫も子孫もとも生存の可能性を失うというのが通説である。したがって、本仮説が立証できれば、昆虫は鳥に捕食されると当然死に至るものだという常識を覆すことになる。

## 2. 研究の目的

鳥類に食べられることで卵が散布されることが重要な分散手段として寄与しうる条件としては、(1) 単為生殖が可能である (精子は貯精のうに貯蓄されており、産卵直前に受精が起こるため、体内の卵は未受精卵である。よって未受精卵で発生が起こる必要がある) こと、(2) 卵殻が丈夫である (消化管を通過することができる) こと、(3) 幼虫の食性幅が広い (散布された糞中の卵からふ化した幼虫が餓死しない) こと、(4) 自身の能動的な分散能力が低い (鳥類による受動的な分散の貢献が相対的に大きくなる) といった条件が挙げられる。本研究では、これらの条件をすべて満たすナナフシの仲間に着目し、その卵を鳥に摂食させることで消化管を無傷で通過できるかどうか検証することとした。また、ナナフシの仲間は自身の移動能力が低いため、鳥による受動的分散がなければ、高山や川、海などで隔てられた個体群間では遺伝子交流が起こらないと推測される。つまり能動的な移動のみであれば、地域間での遺伝的分化が著しいはずである (Ikeda et al. 2012 *Nature Communications*)。この予想に反し、山や海に隔てられながらも、遠く離れた個体群の間での遺伝的交流を検出できれば、系統地理学側面からも、鳥の摂食を介した分散が起こっていることを示唆することができる。そこで本研究では、「摂食実験による実証」と「遺伝解析による痕跡の検出」の両面から、鳥による昆虫の卵の受動分散を支持する証拠を収集することを目的に研究を行った。

## 3. 研究の方法

まず、ナナフシ卵をナナフシの主要な捕食者であるヒヨドリに摂食させ、卵が無傷で糞から排泄されるかを明らかにする実験を行った。糞から回収した卵は実体顕微鏡下で破損の有無を確認した後、無傷で排泄された卵は湿度を保持した状態で保管し、卵の休眠が打破される時期にふ化率を調査した。また、全国各地からナナフシモドキ (単為生殖系統のみ) お

よびエダナナフシ（単為生殖系統と有性生殖系統の両方が存在）を採取し、ミトコンドリア DNA の COI 領域、新たに開発した核マイクロサテライトマーカーによる遺伝子型を決定した。得られた塩基配列や遺伝子型に基づき、系統解析や距離による隔離の効果について検証した。また、ナナフシモドキについては MIGseq による SNP 解析も行った。さらに得られた結果をもとに、ナナフシの遺伝構造について、地理的に離れるほど交流の機会が少なくなり、遺伝的に隔離されやすくなるという「距離による隔離の効果（IBD）」が検出されるかを検討した。

#### 4. 研究成果

摂食実験の結果、ナナフシモドキとエダナナフシのいずれについても、20～80%の卵が無傷で排泄されることが明らかになった。さらに両種ともに、鳥の糞から回収した卵から実際にふ化が起ることも確認できた。

ナナフシモドキの系統解析においては、ミトコンドリア、核マイクロサテライト、SNP 解析のいずれにおいても、サンプル採取地と種内系統の明瞭な関係は認められなかった。これらのサンプルは、福島を北限に、関東、中部、近畿、中国、四国にまたがる広い収集されている。それにもかかわらず、種内の地理的な構造が確認できなかったことは、翅をもたず、能動的な分散能力が低いと予想されるナナフシモドキにおいて、受動的な長距離移動を示唆する結果といえる。

距離による隔離の効果については、使用する遺伝マーカーや対象とする地域によって得られる結果が異なっていた。例えば、全域のサンプルを対象としたミトコンドリア DNA のデータでは距離による隔離の効果は確認されない一方で、東日本を対象とした核マイクロサテライトの結果では、距離による隔離の効果は確認された。これらの結果は、各遺伝マーカーの突然変異率や長距離分散の頻度によって説明できるかもしれない。例えば、突然変異率が低く長い時間スケールの遺伝構造を反映するミトコンドリアでは長距離分散による遺伝構造が確認できる一方で、突然変異率が高く短い時間スケールの遺伝構造を反映する核マイクロサテライトでは遺伝子流動の制限の影響が顕著になる等の理由が考えられる。一方で、有性生殖をおこなうエダナナフシの集団においては、明確な距離による隔離の効果が確認され、遺伝子流動の制限が存在することが示唆された。

以上のように本研究では、「単為生殖を行うナナフシにおいては、鳥類による受動分散が起こりうる」という当初の仮説を支持する証拠が得られた。本研究は、新しい昆虫の分散方法を提唱する新規性の高い研究といえる。

#### 引用文献

- Green, A. J., & Sánchez, M. I. (2006). Passive internal dispersal of insect larvae by migratory birds. *Biology Letters*, 2(1), 55-57.
- Ikeda, H., Nishikawa, M., & Sota, T. (2012). Loss of flight promotes beetle diversification. *Nature Communications*, 3(1), 648.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計5件（うち査読付論文 3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 Nozaki Tomonari, Suetsugu Kenji, Sato Kai, Sato Ryuta, Takagi Toshihito, Funaki Shoichi, Ito Katsura, Kurita Kazuki, Isagi Yuji, Kaneko Shingo	4. 巻 96
2. 論文標題 Development of microsatellite markers for the geographically parthenogenetic stick insect <i>Phraortes elongatus</i> (Insecta: Phasmatodea)	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Genes & Genetic Systems	6. 最初と最後の頁 199 ~ 203
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1266/ggs.21-00022	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 Suetsugu K*, Murooka Y	4. 巻 19
2. 論文標題 Murooka Y (2021) A corpse-eating grasshopper.	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Frontiers in Ecology and the Environment	6. 最初と最後の頁 125
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/fee.2318	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 Suetsugu K*, Togashi Y	4. 巻 18
2. 論文標題 Flying carp eggs	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Frontiers in Ecology and the Environment	6. 最初と最後の頁 9
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/fee.2157	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 末次健司	4. 巻 2018年9月号
2. 論文標題 ナナフシが植物に似ているのは見た目だけではない? 鳥による捕食が駆動する長距離分散の可能性	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 グリーンエージ	6. 最初と最後の頁 29-31
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
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 末次健司	4. 巻 88
2. 論文標題 広辞苑を3倍楽しむ (第102回) ななふし	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 科学	6. 最初と最後の頁 859
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
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 -

〔学会発表〕 計1件 (うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件)

1. 発表者名 末次健司、伊藤桂、舟木翔一、兼子伸吾、横山岳
2. 発表標題 鳥による捕食が駆動するナナフシの長距離分散の可能性
3. 学会等名 日本生態学会第66回全国大会
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計0件

〔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
---------------------------	-----------------------	----

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------