

令和 6 年 6 月 2 日現在

機関番号：14501

研究種目：基盤研究(C)（一般）

研究期間：2019～2023

課題番号：19K06073

研究課題名（和文）有毒節足動物の捕食者体内における耐性機構：いかにカエルの消化液に耐えられるか？

研究課題名（英文）How have poisonous arthropods evolved tolerance for predator digestive systems?

研究代表者

杉浦 真治（Sugiura, Shinji）

神戸大学・農学研究科・准教授

研究者番号：70399377

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,300,000円

研究成果の概要（和文）：動物の被食防衛は、捕食者に襲われる前かその瞬間に焦点をあててこれまで多く研究されてきた。本研究では、天敵に襲われた後に発揮される被食防衛に注目し、様々な昆虫類においてカエル類に対する防衛行動を実験室下で調査した。結果、水生甲虫の一種マメガムシ（鞘翅目：ガムシ科）において、カエル類に飲み込まれた後に、消化管を通して総排出腔から積極的に脱出するという行動を発見した。また、他にも、カエル類に襲われた後に生きて吐き出される行動を複数の甲虫種で発見した。操作実験により、これらの種は消化管内での耐性能力を有し、防御物質によってカエル類に嘔吐を引き起こす以外に消化管内から脚などを使って脱出していた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

昆虫類が捕食者体内から生きて脱出する行動は、成果発表後にScience、New York Times、読売新聞、報道ステーション等、100以上のメディアに記事として取り上げられた。社会的インパクトの強さを示すオルトメトリクス値（Altmetric）は、マメガムシの論文（Sugiura 2020 Current Biology）で2812（2024年6月2日現在：全論文の上位0.01%）、オデコフタオビドロバチの論文（Sugiura and Tsujii 2022 Current Biology）で969（上位0.07%）を記録し、学术界においても一般社会にも高い関心を集めた。

研究成果の概要（英文）：Previous studies have investigated how prey animals can defend against predators before or during an attack. To elucidate how prey can escape from predators after being captured, we investigated the defensive behaviors of various insect species against frogs under laboratory conditions. We found that an aquatic beetle species, *Regimbartia attenuata* (Coleoptera: Hydrophilidae), can actively escape from the vent of a frog through the digestive tract. Additionally, we found that several other beetle species are also regurgitated alive after being attacked by frogs. These beetles may have high tolerance for the digestive fluids of frogs. Furthermore, our experiments suggest that they use their defensive chemicals or legs to escape from inside frogs.

研究分野：昆虫生態学

キーワード：被食防衛 カエル類 甲虫類

1. 研究開始当初の背景

節足動物の中には、防御物質を用いて捕食者から身を護る種が多い (Eisner et al. 2005)。しかし、捕食者に襲われた瞬間に防御物質を分泌する場合、捕食者が拒否反応を示すまでにタイムラグが生じる。つまり、防衛前に捕食者による攻撃によりダメージを受けることがある (Sugiura 2020a)。従来、攻撃前もしくは攻撃の瞬間に注目して防衛行動は多く研究されてきた (Ruxton et al. 2018)。しかし、攻撃後の捕食者に対する耐性はこれまでほとんど注目されてこなかった (Sugiura 2020a)。2018年、甲虫の一種ミイデラゴミムシ (鞘翅目: オサムシ科) が捕食者のヒキガエル類の消化管内で長時間生存し体外に生きて脱出することが発見された (Sugiura and Sato 2018)。ミイデラゴミムシは高熱の防御物質を発射し、ヒキガエルに嘔吐を引き起こすことで生きて吐き出された。この行動から、「有毒な節足動物は捕食者の消化液に対して耐性を持つ」という仮説を着想した。

2. 研究の目的

本研究は、節足動物とその捕食者であるカエル類を用い、「有毒な節足動物は捕食者の消化液に対して耐性を持つ」という仮説を検証することを目的とした。

ミイデラゴミムシはヒキガエル類に飲み込まれた後最長 107 分経っても生きて体内から脱出できる (Sugiura and Sato 2018)。本研究はミイデラゴミムシのヒキガエル消化管内での耐久性に関係する生理・形態学的な特性を明らかにするとともに、他の節足動物でもこのような耐性が進化しているかどうかを調査した。

本研究は、様々な節足動物(主に昆虫類)について、(1)捕食者としてのカエル類の重要性、(2)カエル類に対する防衛行動、さらに(3)カエル類に飲み込まれた後の体内からの脱出行動、また消化管における耐性について調査した。

3. 研究の方法

防御物質をもつ有毒な節足動物として、主に昆虫類を対象とした。防御物質を有する甲虫類やハチ類(有剣類)成虫、その他の防衛形質を有する昆虫類を野外で採集し、実験に用いた。また、実験室で累代飼育しているチャイロコメノゴミムシダマシ(幼虫:ミールワーム)とハスモンヨトウ幼虫をコントロール(無毒種)として用いた。

節足動物の捕食者として、カエル類の幼体と成体を農地や森林から採集し、糞内容物を調査した。その後実験室内で、対象昆虫を供試し、カエル類に対する防衛行動を観察した。また、ニホンヒキガエルの消化管内にミイデラゴミムシ成虫とチャイロコメノゴミムシダマシ成虫を1頭ずつ実験的に設置し、20分および90分後に取り出し、それぞれの生死を記録した。また、ミイデラゴミムシの捕食者として、カエル類の他にカマキリ類も実験に用いた。

ウシガエルは特定外来生物に指定されているため、環境省の許可を得て捕獲・飼育・実験を行った。

4. 研究成果

(1)カエル類を含む様々な捕食者に対する昆虫類の被食防衛行動についてのこれまでの知見を総説論文としてまとめ、Entomological Science 誌に掲載された (Sugiura 2020a)。捕食者のグループごとに被食防衛パターンを整理し、昆虫類における被食防衛行動の進化を駆動する捕食者について検討した。また、ミイデラゴミムシのように、捕食者体内での耐性機構の進化についての仮説を提示した。

(2)野外でカエル類がどのような節足動物に強い捕食圧を与えているかを明らかにするために、2019年~2023年の4~10月にかけて、近畿地方と中国地方においてカエル類を採集し、実験室内で糞をさせて餌動物の調査を行った。結果、多くの個体の糞から節足動物(昆虫類、サワガニ、ザリガニ類)の未消化物が発見された。餌として、昆虫類が最も頻繁に利用されており、特に、アリ類やゴミムシ類など防御物質をもつ昆虫類も多く含まれていた。以上のように、カエル類は様々な節足動物にとって重要な捕食者であると考えられた。

(3)ミイデラゴミムシ成虫は捕食者による攻撃に反応して、約100℃の高温でキノン類と水蒸気を腹部先端から発射する。この強力な化学防衛によりヒキガエル類の嘔吐を引き起こし、生きて体外に脱出する (Sugiura and Sato 2018)。ミイデラゴミムシ成虫のヒキガエル体内での生存プロセスを明らかにするために、ミイデラゴミムシ成虫とチャイロコメノゴミムシダマシ成虫をニホンヒキガエルの胃内に設置し、20分および90分後に体外に取り出し生存率を測定した。

結果、ミイデラゴミムシの生存率は20分後の82%から90分後の45%に、チャイロコメノゴミムシダマシでは20分後の55%から90分後の11%というように時間が経つごとに生存率は低下した。有毒なミイデラゴミムシの方が無毒なチャイロコメノゴミムシダマシよりもカエル体内での生存率は高い傾向にあり、ミイデラゴミムシにおける消化液耐性が示唆された。

ミイデラゴミムシの防衛行動を、他の捕食者(ウシガエル幼体、トノサマガエル、カマキリ類成虫)においても調査した。ウシガエルにおいては、ミイデラゴミムシはすべての個体が攻撃を受けたが、96.3%の個体が舌に触れるか口に入れられた後にすぐに吐き出された。わずか3.7%の個体が飲み込まれた。ヒキガエル類では飲み込まれた一定時間後に生きて吐き出されたが(Sugiura and Sato 2018)、ウシガエルではそのような個体は観察されなかった。また、ミイデラゴミムシの高熱化学物質の発射が防衛に果たす役割を明らかにするために、化学物質を発射できない個体を与えたところ、77.8%の個体が捕食された。このようにミイデラゴミムシ成虫の高熱の化学物質の発射はウシガエルに対する防衛に重要であることが実証された(Sugiura and Date 2022)。カマキリ類3種(オオカマキリ、チョウセンカマキリ、ハラビロカマキリ)においては、ミイデラゴミムシのすべての個体が前脚(鎌)で捕獲され、防御物質の発射により捕食を免れた。トノサマガエルでは多くの個体がミイデラゴミムシに舌で触れた瞬間(高熱の防御物質を発射する前)に攻撃をやめるが(Sugiura and Hayashi 2023)、カマキリ類は発射前に攻撃を止める個体はいなかった(Sugiura 2021)。つまり、カマキリ類は前脚を用いてミイデラゴミムシを捕獲するものの、高熱の防御物質の噴射によってすべての個体が捕食を拒否した。一方、化学物質を発射できないミイデラゴミムシを与えると、すべての個体がカマキリに捕食された。このように、ミイデラゴミムシは高熱の化学物質の発射によりカマキリ類による捕食から逃れることができた(Sugiura 2021)。

(4)甲虫類70種とカエル類6種(トノサマガエル、ダルマガエル、ウシガエル、ツチガエル、ヌマガエル、ニホンアマガエル)を野外から採集し、実験室内で甲虫類の対カエル防衛方法を網羅的に調査した。結果、ゴミムシ類(オサムシ科)、ゲンゴロウ類(ゲンゴロウ科)、ミズスマシ類(ミズスマシ科)の一部個体において、化学防御物質によりカエル類の捕食を免れることがわかった(Sugiura and Hayashi 2024)。ミイデラゴミムシ以外の甲虫数種においても、カエル類によって口で捕獲された後、最終的にカエルによって生きて吐き出される行動を観察した。ただし、外来種であるウシガエルに捕獲された場合は、カエル体内から脱出することはほとんどできなかった。また、ゲンゴロウ類の一部の個体は、地上に落下することで擬死行動を示し、これはカエル類に吐き出された時の再攻撃回避と考えられた(Okai and Sugiura 2023)。さらに、水生甲虫の一種において、カエル類に捕食された後に消化管を通過して総排出腔から生きて体外に脱出するという驚くべき行動を発見した。マメガムシ成虫(鞘翅目:ガムシ科)はトノサマガエルに飲み込まれても、90%以上の個体が消化管を通過し6分から6時間後に総排出腔から生きて脱出した(図1; Sugiura 2020b)。トノサマガエルは餌昆虫を摂食後、未消化物は食後24時間よりも後に糞として排出された。つまり、マメガムシは生きて脱出に成功する時間は、死んで糞として排出される時間よりも速かった。マメガムシ成虫の運動能力を制限するために脚を実験的にワックス(ろう)で固定すると、すべての個体が捕食された後24時間よりも後に死んで糞として排出された。つまり、マメガムシ成虫は脚を使ってカエルの消化管内を積極的に前進し、カエルの総排出口から自力で脱出しているか、もしくはカエルの腸を刺激して排便を促進することで脱出している可能性が高い。マメガムシの脱出行動は、ダルマガエル、ツチガエル、ヌマガエル、ニホンアマガエルにおいても観察された。このような積極的な脱出行動はいずれの動物からもこれまで知られていなかった。本成果はCurrent Biology誌に掲載され、プレスリリースの結果、国内外の100以上のメディア(New York Times、CNN、毎日新聞、朝日新聞等)に多数報道された。

図1. マメガムシ成虫とトノサマガエルの総排出腔からの脱出行動



(5)有剣類(ハチ類)におけるカエル類に対する防衛行動を実験室下で調査した。有剣類は産卵管を毒針に変えて防衛を行うため、メスのみが有毒であると一般的には考えられていた。一方、有剣類のオスにも交尾器のトゲを使って刺すような行動が知られていたが、その防衛効果は未検証であった。そこで、実験室下でオデコフタオビドロバチ(膜翅目:スズメバチ科ドロバチ亜科)のオスをニホンアマガエルに供試したところ、すべてのアマガエルがオスバチを攻撃したが、そのうち35.3%がすぐに吐き出した。オスバチは交尾器や大顎を使ってアマガエルに反撃していた。そこで、交尾器を切除したオスをアマガエルに与えたところ、すべてのアマガエルが捕食

に成功した。つまり、オデコフタオビドロバチのオスは交尾器を使って刺すことで自身の身を護っていた。本成果は *Current Biology* 誌に掲載され (Sugiura and Tsujii 2022) 被食防衛におけるオス交尾器の役割の重要性を示唆するものとして注目を集め、国内外の 100 以上のメディア (*Science*、*Scientific American*、*New York Times*、読売新聞、報道ステーション等) に多数報道された。

<引用文献>

- Eisner T, Eisner M, Siegler M (2005) *Secret weapons: defenses of insects, spiders, scorpions, and other many-legged creatures*. Cambridge: The Belknap Press of the Harvard University Press.
- Okai K, Sugiura S (2023) Death feigning in adult diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae). *Journal of Asia-Pacific Entomology* 26(2):102082.
- Ruxton GD, Allen WL, Sherratt TN, Speed MP. (2018) *Avoiding attack: the evolutionary ecology of crypsis, aposematism, and mimicry*. Second edition. Oxford: Oxford University Press.
- Sugiura S (2020a) Predators as drivers of insect defenses. *Entomological Science* 23(3):316-337.
- Sugiura S (2020b) Active escape of prey from predator vent via the digestive tract. *Current Biology* 30(15):R867-868.
- Sugiura S (2021) Beetle bombing always deters praying mantises. *PeerJ* 9:e11657.
- Sugiura S, Date T (2022) Bombardier beetles repel invasive bullfrogs. *PeerJ* 10:e13805.
- Sugiura S, Hayashi M (2023) Bombardiers and assassins: mimetic interactions between unequally defended insects. *PeerJ* 11:e15380.
- Sugiura S, Hayashi M (2024) Defenses of whirligig beetles against native and invasive frogs. *PeerJ* 12:e17214.
- Sugiura S, Sato T (2018) Successful escape of bombardier beetles from predator digestive systems. *Biology Letters* 14:20170647.
- Sugiura S, Tsujii M (2022) Male wasp genitalia as an anti-predator defense. *Current Biology* 32(24):R1336-R1337.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計8件（うち査読付論文 8件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 6件）

1. 著者名 Sugiura Shinji, Hayashi Masakazu	4. 巻 12
2. 論文標題 Defenses of whirligig beetles against native and invasive frogs	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 PeerJ	6. 最初と最後の頁 e17214 ~ e17214
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.7717/peerj.17214	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 Sugiura Shinji, Hayashi Masakazu	4. 巻 11
2. 論文標題 Bombardiers and assassins: mimetic interactions between unequally defended insects	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 PeerJ	6. 最初と最後の頁 e15380 ~ e15380
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.7717/peerj.15380	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 Okai Kazushige, Sugiura Shinji	4. 巻 26
2. 論文標題 Death feigning in adult diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae)	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Journal of Asia-Pacific Entomology	6. 最初と最後の頁 102082 ~ 102082
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.aspen.2023.102082	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 Sugiura Shinji, Date Tomoki	4. 巻 10
2. 論文標題 Bombardier beetles repel invasive bullfrogs	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 PeerJ	6. 最初と最後の頁 e13805 ~ e13805
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.7717/peerj.13805	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 Sugiura Shinji, Tsujii Misaki	4. 巻 32
2. 論文標題 Male wasp genitalia as an anti-predator defense	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Current Biology	6. 最初と最後の頁 R1336 ~ R1337
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cub.2022.11.030	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 Shinji Sugiura	4. 巻 9
2. 論文標題 Beetle bombing always deters praying mantises.	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 PeerJ	6. 最初と最後の頁 e11657
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.7717/peerj.11657	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 Sugiura Shinji	4. 巻 30
2. 論文標題 Active escape of prey from predator vent via the digestive tract	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Current Biology	6. 最初と最後の頁 R867 ~ R868
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cub.2020.06.026	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 Sugiura Shinji	4. 巻 23
2. 論文標題 Predators as drivers of insect defenses	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Entomological Science	6. 最初と最後の頁 316 ~ 337
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/ens.12423	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 -

〔学会発表〕 計2件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 伊達智輝、杉浦真治
2. 発表標題 ダイコンハムシ成虫における物理・化学防衛機構の検証
3. 学会等名 関西昆虫学研究会2022年度大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 岡井紀樹, 杉浦真治
2. 発表標題 ゲンゴロウ類成虫における擬死行動
3. 学会等名 関西昆虫学研究会2021年度大会・日本鱗翅学会近畿支部第163回例会
4. 発表年 2021年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

<p>研究成果のプレスリリースおよび動画配信</p> <p>カエルに食べられてもお尻の穴から生きて脱出する昆虫を発見（プレスリリース：神戸大学） https://www.kobe-u.ac.jp/research_at_kobe/NEWS/news/2020_08_04_01.html</p> <p>An insect species can actively escape from the vents of predators via the digestive system（プレスリリース：EurekaAlert!） https://www.eurekaalert.org/news-releases/493358</p> <p>マメガムシはカエルに食べられてもお尻の穴から生きて脱出できる（動画：YouTube） https://www.youtube.com/watch?v=qbefo_vUz0g</p> <p>ドロバチのオスは交尾器で刺して身を守る（プレスリリース：神戸大学） https://www.kobe-u.ac.jp/ja/news/article/2022_12_20_01/</p> <p>Male genitalia as an anti-predator defense（プレスリリース：EurekaAlert!） https://www.eurekaalert.org/news-releases/973289</p> <p>ドロバチのオスは交尾器で刺して身を守る（動画：YouTube） https://www.youtube.com/watch?v=hh1LfBSKNFU</p> <p>Bombardier vs. assassin: Mimetic interactions via a shared enemy（プレスリリース：EurekaAlert!） https://www.eurekaalert.org/news-releases/990921</p>

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	山崎 一夫 (Yamazaki Kazuo) (30332448)	地方独立行政法人 大阪健康安全基盤研究所・微生物部・主幹研究員 (84407)	

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
---------	---------