

## 科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成 25 年 5 月 24 日現在

機関番号：16102

研究種目：基盤研究（B）

研究期間：2009 年～2012 年

課題番号：21370011

研究課題名（和文） 親の投資をめぐる利害対立の進化的帰結：ツチカメムシ類の栄養卵生産と種子給餌

研究課題名（英文） Evolutionary consequences of parent-offspring conflict over parental investment: trophic-egg production and seed provisioning in cydnid bugs.

研究代表者

工藤 慎一（KUDO SHIN-ICHI）

鳴門教育大学・大学院学校教育研究科・准教授

研究者番号：90284330

研究成果の概要（和文）：最適な親の投資をめぐる親子間の利害対立は、社会行動の進化を押し進めると予想される。本研究は、ツチカメムシ類における栄養卵生産と種子給餌をめぐる雌親と幼虫の多様な相互関係を明らかにした。本研究の成果、例えば孵化同調を促す雌親からの振動信号、雌親が発する給餌音、幼虫による栄養卵の摂食が雌親の給餌に及ぼす影響、野外で生じる家族融合などの発見により、家族力学や社会行動の進化に関する理解がさらに深まるであろう。

研究成果の概要（英文）：Parent-offspring conflict over parental investment will promote the evolution of social behavior among parents and offspring. The present study has clarified a variety of interactions between parent females and their nymphs over trophic-egg production and seed provisioning in cydnid bugs. The findings, e.g., maternal vibration signals that induce synchronous hatching, provisioning call by mothers, effects of trophic-egg consumption by nymphs on maternal provisioning and family fusion occurring in the field, can bring better understanding of the evolution of social behavior and family dynamics.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2009 年度	2,300,000	690,000	2,990,000
2010 年度	1,800,000	540,000	2,340,000
2011 年度	2,000,000	600,000	2,600,000
2012 年度	2,100,000	630,000	2,730,000
年度			
総計	8,200,000	2,460,000	10,660,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学・生態・環境

キーワード：親の投資，利害対立，給餌，栄養卵，ツチカメムシ類

## 1. 研究開始当初の背景

家族メンバー間の社会行動は、社会進化の一般的な理解を目指す上で基本モデルに相当する。その鍵を握るのが、親の投資を介したメンバー間の相互作用である。包括適度でみると最適な親の投資は家族メンバー間で異なっており、この利害対立は親子間ある

いは子供間の様々な社会行動の進化を押し進めると予想される (Trivers 1974)。親による子供の保護、特に子供への給餌の進化と、給餌を促す子供からの信号 (begging) の進化はその代表であろう。最適な給餌努力をめぐる親子間の利害対立の進化的な解消を予想する代表的な理論は「正直な信号仮説

(Godfray 1995) 」と「スクランブル競争仮説 (Parker et al. 2002) 」である。1990年代の後半から、欧米ではこれらの基礎理論の検証を目指して競うように実証研究が行われている。この実証研究の対象は、従来、鳥類と哺乳類にほぼ限られていた。しかし、これらの分類群では多くの場合、親の養育無しには全く生存できない程に子供が特殊化しており、給餌と信号の初期進化の検討対象としては限界があることが繰り返し指摘されている (例えば, Smiseth et al. 2003) 。

給餌を伴う子供の保護行動は、昆虫の一部にも知られている。これらの昆虫の多くでは、親から給餌されなくても (潜在的に) 幼虫は生存・発育可能である。従って、鳥類や哺乳類では難しかった給餌・信号の初期進化を検討する理想的な系として、にわかに注目が集まっている (Mas & Kolliker 2008) 。ツチカメムシの1種 *Sehirus cinctus* に関する一連の研究は、その代表である。本種の雌親の給餌努力は幼虫の栄養状況に応じて変化し、この給餌調節が親子両方で遺伝的基盤を持つことが示されている (Agrawal et al. 2001) 。さらに幼虫の begging フェロモンが雌親の給餌を調節することも実証されており (Kolliker et al. 2006) , 世界的な注目を集めた。

日本産のツチカメムシ類にも、雌親が幼虫に寄主の種子 (果実) を随時給餌する種が複数知られている。これら日本産のツチカメムシ類には、研究対象として別の大きなセールスポイントがある。それは、幼虫の餌として機能する発育不能な栄養卵の存在である。これら質の異なる給餌、つまり栄養卵生産と種子給餌は、幼虫の信号を介して複雑に相互作用し親子の包括適応度損益に影響するであろう。そして、給餌をめぐる家族メンバー間の対立のあり方や適応度損益は個体群 (種) のおかれた生態的・社会的環境によって異なり、多様な保護戦略を進化させてきたに違いない。これは、これまで全く検討されたことのない魅力的な研究課題である。実際、栄養卵生産と種子給餌のパターンは近縁なツチカメムシ種間でさえ極めて大きく変異している実態が明らかにされつつある (Hironaka et al. 2005; Kudo et al. 2006; Filippi et al. 2009) 。一方、栄養卵や給餌された種子は (家族以外の) 同種他個体にとっても価値の高い資源であり、家族メンバー間の社会的な相互作用をも生み出していると予想される。これら給餌資源をめぐる個体間の対立関係は、家族の枠を超えて幅広く社会行動進化の鍵となっていると考えられ、その関係に起因する選択圧もまた個体群 (種) 間の給餌戦略の多様化を促した可能性がある。

## 2. 研究の目的

栄養卵生産と種子給餌という質の異なる給餌の相互作用とその適応度損益、さらに個体群 (種) 間に見られる給餌戦略の多様化とそれを裏打ちする進化力学の解明を目指す本研究は、以下の個別課題を検討することを目的に計画された。

- (1) 栄養卵・種子給餌を含めた保護行動の個体群 (種) 内・個体群 (種) 間変異
- (2) 栄養卵および種子給餌の変異と家族メンバーの適応度損益の関係
- (3) 栄養卵と種子給餌の状況依存的な相互作用及び介在する信号と受容機構
- (4) 給餌資源をめぐる家族間の相互作用
- (5) 給餌戦略の個体群 (種) 間変異を生み出した生態的・社会的環境要因

## 3. 研究の方法

(1) 栄養卵・種子給餌を含めた保護行動の個体群 (種) 内・個体群 (種) 間変異

保護行動に関する記載情報の乏しい種を中心に、各種 (個体群) のツチカメムシを対象に栄養卵生産と種子 (果実) 給餌のパターンを定量的に把握する。

野外調査: 個体識別した雌を採集場所に放し営巣させ、営巣場所をマークして継続的に追跡し親子の行動を詳細に記載する。

室内飼育: 幼虫に消費される栄養卵の調査など、野外調査による測定には限界がある。そこで、営巣場所と給餌場所を設けた飼育容器 (給餌アリーナ) 内に産卵間近の雌を導入し、繁殖させて栄養卵生産と種子 (果実) 給餌を逐次測定する室内飼育実験を行う。

栄養卵生産に関しては、生産パターンに応じて適した方法で調査する。孵化前に栄養卵生産が終了する種では、孵化直前に卵塊に存在する栄養卵をカウントする。栄養卵が幼虫孵化後に生産され直ちに消費される種では直接のカウントは困難なため、雌を幼虫の孵化後に逐次解剖し、卵巣内に残存する栄養卵数から生産数を推定する。栄養卵の生産と消費を観察すると共に、幼虫孵化後の種子給餌を24時間毎に測定し、幼虫の発育に伴う給餌量の変化をモニターする。

また、ビデオカメラを用いて産卵から幼虫独立までの家族行動を継続的にモニターし、栄養卵や種子給餌に留まらず親子の行動を詳細に観察することで、新たな適応的相互作用の検出も試みる。

(2) 栄養卵および種子給餌の変異と家族メンバーの適応度損益の関係

栄養卵の生産・消費や種子給餌の適応度損益を明らかにするため、給餌アリーナを用いた室内飼育を行い、雌の表現型、栄養卵数、受精卵数、種子給餌量をモニターし、これらが給餌終了時の生存幼虫数あるいは幼虫体重といった適応度成分にどのように影響するかを検討する。

ただし、これら家族間の表現型変異を利用した分析は、交絡要因の制御に限界がある。そこで、栄養卵を除去する、あるいは他雌の栄養卵を追加して栄養卵の量を操作する実験を行い、幼虫の適応度成分に対する効果を評価する。

### (3) 栄養卵と種子給餌の状況依存的な相互作用

親の投資をめぐる利害対立の解消モデルは、一般に幼虫のコンディションに応じた給餌努力の調節の進化を予想する (Parker et al. 2002)。孵化直後に幼虫が栄養卵を消費するツチカメムシ類の場合、消費した栄養卵量に応じて幼虫コンディションが変化し、それに伴った種子給餌努力の変化が検出できると予想される。そこで、栄養卵数を人為的に操作し種子給餌に対する効果を評価する操作実験を行う。孵化前の卵塊に他雌の栄養卵を加えて栄養卵数を増加させた実験区、除去して減少させた実験区、対象区を設けて、幼虫への種子給餌を比較する。

### (4) 利害の対立を生む前提条件の検討：保護・給餌のコスト

親の投資が親自身のコストとなることは、家族メンバー間の利害対立が生じる上で本質的な前提条件である (Trivers 1974)。そこで、卵や幼虫を雌親から除去することによって人為的に保護期間を短縮する実験操作を行い、繁殖間隔、受精卵及び栄養卵生産、雌親自身の生存に対する効果を調査し、保護・給餌の生理的コストを定量する。

### (5) 親子間の信号の検出と受容機構の検討

栄養状態の異なる条件で飼育した幼虫から揮発性の候補物質を抽出し、Kollikerら (2005, 2006) に準じたバイオアッセイによって状況依存的な化学的信号の有無を直接検証したい。さらに、接触刺激や振動等、他の亜社会性昆虫で知られる信号を採用している可能性も検討する。

### (6) 給餌資源をめぐる別家族間の相互作用

個体識別した雌を採集場所に放し、営巣場所をマークして継続的に追跡し、異なる家族メンバーの巣への入り込み、家族融合などの相互作用の有無と繁殖に対する影響を検討する。

### (7) 給餌戦略の個体群 (種) 間変異を生み出した生態的・社会的環境要因

このグループの個体群 (種) 間の分子系統を構築した上で、本研究で得られた総合データを基に給餌戦略との対応関係を分析し、このグループにおける給餌戦略の進化史と選択要因を推定する。

## 4. 研究成果

### (1) 栄養卵・種子給餌を含めた保護行動の個体群 (種) 内・個体群 (種) 間変異

#### ① マダラツチカメムシとフタバシツチカメ

#### ムシの繁殖生態

これまで情報の無かったマダラツチカメムシとフタバシツチカメムシの繁殖生態を、野外と室内で詳細に観察した。両種とも雌は地表に営巣し卵塊を保護、前者ではハルニレ、後者ではオドリコソウ属の種子を幼虫に随時給餌した。さらに、前者では孵化前に少量の栄養卵を生産すること、後者では孵化前と孵化後に栄養卵を生産することが明らかとなった。

#### ② フタバシツチカメムシの転卵行動

ビデオカメラによる継続観察の結果、フタバシツチカメムシの雌親が卵保護期間中に頻繁に卵を回転させることが明らかになった。地表の温度を野外で詳細に調査したところ、巣内の位置によるわずかな温度差が検出された。この温度差は、胚子の発育速度に影響し孵化の非同調をもたらす可能性がある。雌親の転卵行動は、巣内の僅かな温度差による孵化の非同調を回避するのかもしれない。この仮説を検証するため、野外における巣内の温度環境を模倣した条件を設定し保護雌の除去実験を行った。その結果、雌親除去区では、明らかな胚子発生の非同調が生じた。一方、対照区や人為的に卵塊を回転させた実験区では、胚子発生はほぼ同調した。これらの結果は、雌親による転卵行動が胚子の経験する温度を調節し発育を同調させる機能を持つことを示している。

#### ③ ベニツチカメムシにおける共生微生物を含む粘液の卵塊への塗布行動

ビデオカメラによる継続観察の結果、ベニツチカメムシの雌親は孵化の直前に卵塊を口吻で持ち上げて振動させる (後述) と共に、腹端から多量の粘液物質を出して卵塊に塗布することを初めて確認した。孵化した幼虫は、集団でこの粘液を吸汁した。分子マーカーを用いた調査と操作実験によって、この粘液には多量の共生微生物が含まれており摂食によって幼虫へ受け渡されること、さらに共生微生物の存在が幼虫の正常な発育に不可欠であることが実証された。また、この粘液は幼虫の栄養資源となる可能性も示唆された。この粘液の生産と塗布行動は他の亜社会性ツチカメムシには観察されず、全く新しいタイプの親の投資と見なされた。

### (2) 栄養卵および種子給餌の変異と家族メンバーの適応度損益の関係

#### ① ミツボシツチカメムシの栄養卵生産と給餌における家族間変異

室内の一定条件下で、栄養卵生産と種子給餌を含め様々なパラメータを家族毎に定量し、幼虫発育との関係を調査した。その結果、栄養卵量と種子給餌量の両者に、幼虫の発育

促進効果が検出された。一方、栄養卵生産量と給餌量の間には負の関係が検出されたが、これは幼虫から雌親へのコンディション依存的な餌乞い信号の存在と、信号を介した両者の相互作用を示唆するものと思われた（後述）。

#### ②シロヘリツチカメムシにおける2種類の栄養卵摂食の適応度損益

シロヘリツチカメムシの雌親は孵化前と孵化後に栄養卵を生産し、幼虫の生存はこれら栄養卵に依存する (Filippi et al. 2009)。1 令の間、孵化後栄養卵は半日ごとの明確なスケジュールで給餌される。この孵化後栄養卵の適応的意義を、操作実験によって検討した。孵化後栄養卵が利用できない条件では、通常の種子を与えても幼虫の生存率は大きく低下した。一方、内果皮を取り除き胚乳を直接吸汁できる種子を与えると、栄養卵がなくても1令幼虫は生存可能だった。この結果は、孵化後栄養卵が物理的な理由で種子を利用できない1令幼虫の代替栄養物であることを示している。さらに、雌親を除去し孵化後栄養卵を孵化前にまとめて与えた実験区と、雌親の生産スケジュールを模して人為的に栄養卵を与えた実験区を設けて、幼虫の生存・発育を比較した。その結果、前者では後者に比べて生存率が著しく低下し2令への脱皮が個体ごとにばらついた。半日毎の栄養卵給餌は、幼虫間の干渉型競争を緩和するのかも知れない。

次に孵化前栄養卵に絞ってその適応的意義を除去実験で検討したところ、30%程の孵化幼虫は孵化前栄養卵だけの摂食で2令まで生存・発育可能なことが判明した。卵保護途中で雌の消失が頻発する場合、孵化前栄養卵は給餌を補償する意義を持つかも知れない。

#### (3) 栄養卵と種子給餌の状況依存的な相互作用

幼虫が孵化直後に栄養卵を全て消費するミツボシツチカメムシでは、消費した栄養卵量に応じて幼虫コンディションが変化し、その変化に応じて雌親の種子給餌努力も変化すると予想される。実際、家族間変異を利用した分析で検出された栄養卵量と種子給餌量の負の相関はこの予想を支持している。そこで、栄養卵数を実験的に操作しこの仮説を検証した。栄養卵を除去した実験区では対照区や栄養卵を増やした実験区に比べて雌親による給餌種子数が明らかに増加した。この結果は、幼虫から雌親への状況依存的な餌乞い信号が存在すること、さらに雌親による栄養卵生産の調節によって給餌をめぐる親子間の利害対

立が変化しうることを示すと考えられる。

#### (4) 利害の対立を生む前提条件の検討：保護・給餌のコスト

##### ①生理的コストの検出

ミツボシツチカメムシとフタボシツチカメムシを用いて、卵塊や幼虫の除去による人為的な保護期間の短縮が雌の生存と繁殖に及ぼす影響を検討した。その結果、保護を行わなかったミツボシツチカメムシの雌は、保護を続けた雌に比べ産卵間隔が明らかに短縮した。一方、フタボシツチカメムシでは、受精卵と栄養卵の生産や種子給餌が増加する傾向があった。この結果は、保護行動の生理的コストの存在を示唆している。

##### ②生態的コストの検出

シロヘリツチカメムシを用いて、野外で標識再捕獲実験を行い、単独時と保護時の雌親に対する捕食圧を定量・比較した。その結果、単独時に比べて保護中の雌は捕食者の攻撃をより頻繁に受けており、死に至らない場合でも傷を負う確率の高いことが明らかになった。傷ついた雌は生理的寿命が短縮することも判明し、保護行動が生態的コストを伴うことが明らかになった。

#### (5) 親子間の信号の検出と受容機構の検討

##### ①孵化の同調を促す雌親の振動信号

ビデオカメラによる継続観察の結果、フタボシツチカメムシとベニツチカメムシにおいて、孵化間際の卵を保護する雌親が卵塊に特異的なパターンで振動を与えることが明らかになった。雌親の与える振動を人工的に模倣する実験によって、この振動が幼虫の孵化を同調させること、さらに（後者では）最終的な孵化率自体にも影響を与えることが実証された。

##### ②雌親の給餌音

ベニツチカメムシでは、孵化前の幼虫に対する孵化の同調を促す振動信号に加えて、巢内に果実を持ち込む際に雌親が発音することが明らかになった。巢内に人為的な給餌音を与える実験の結果、給餌音を与えた方が幼虫が速く果実に集合するという結果が得られた。また、果実当りの幼虫数が増すと、幼虫1頭当たりの摂食量が増加した。雌親が発音する給餌音は、摂食効率を高める集合効果を通じて幼虫発育を促進するものと考えられた。

上記の雌親から子（胚子）への信号は、無脊椎動物ではほとんど報告例が無く、極めて重要な成果であろう。一方、幼虫から雌親への化学的信号の存在に関しては、実験的検討が進まなかった。

#### (6) 給餌資源をめぐる家族間の相互作用

##### ①ミツボシツチカメムシの家族融合と共同

## 繁殖

野外における追跡調査の結果、ミツボシツチカメムシでは保護期間中に異なる家族の融合が高頻度で生じていることが判明した。この家族融合は幼虫の孵化後に生じており、結果として複数の雌親が同一巣で保護を行う共同繁殖が成立しているものと推測された。単独雌巣と複数雌巣を比較したところ、後方で幼虫当りの給餌種子数が増加することが明らかになった。さらに、孵化の非同調と幼虫による卵食も観察され、融合に伴い家族メンバー間に複雑な相互作用が生じていることが示唆された。詳細の検討は今後の課題である。

### ② ベニツチカメムシの栄養卵生産に対する寄主植物と種内競争の効果

産卵のタイミング、営巣場所と卵塊構成の関係を野外調査によって検討した結果、産卵が遅く寄主木の近くで営巣した雌ほど栄養卵生産に投資することが明らかになった。時期が進むに伴い利用できる果実量は低下し、木に近い場所ほど好適な果実をめぐる競争が激しい可能性がある。高い栄養卵投資は、この種内競争に対する適応かも知れない。

### (7) 給餌戦略の個体群(種)間変異を生み出した生態的・社会的環境要因

亜社会性種を含むベニツチカメムシ科とツチカメムシ科の分子系統を構築し、寄主と共生微生物の種分化様式あるいは後者の伝播様式の多様化に関する知見が得られた。残念ながら、保護行動の進化史の全体像を推定するには至らなかった。

## 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9件)

- ① Hosokawa T., M. Hironaka, K. Inadomi, H. Mukai, N. Nikoh & T. Fukatsu (in press) Diverse strategies for vertical symbiont transmission among subsocial stinkbugs. PLoS One (査読有).
- ② Nakahira T., K. D. Tanaka & S. Kudo (2013) Maternal provisioning and possible joint breeding in the burrower bug *Adomerus triguttulus* (Heteroptera: Cydnidae). Entomological Science, 16: 151-162, doi:10.1111/j.1479-8298.2012.00553.x (査読有).
- ③ Mukai H., M. Hironaka, S. Tojo & S. Nomakuchi (2012) Maternal vibration induces synchronous hatching in a subsocial burrower bug. Animal Behaviour, 84: 1443-1448, doi:10.1016/j.anbehav.2012.09.012 (査読有).
- ④ Nomakuchi S., T. Yanagi, N. Baba, A. Takahira, M. Hironaka & L. Filippi (2012) Provisioning call by mothers of a subsocial shield bug. Journal of Zoology, 288: 50-56, doi:10.1111/j.1469-7998.2012.00923.x (査読有).
- ⑤ Filippi L., M. Hironaka & S. Nomakuchi (2012) Individual variation in trophic egg production: evidence for maternal manipulation in response to resource and competition levels. Ethology, 118: 503-510, doi:10.1111/j.1439-0310.2012.02039.x (査読有).
- ⑥ Hosokawa T., M. Hironaka, H. Mukai, K. Inadomi, N. Suzuki & T. Fukatsu (2012) Mother never miss the moment: a fine-tuned mechanism for vertical symbiont transmission in a subsocial insect. Animal Behaviour, 83: 293-300, doi:10.1016/j.anbehav.2011.11.006 (査読有).
- ⑦ Baba N., M. Hironaka, T. Hosokawa, H. Mukai, S. Nomakuchi & T. Ueno (2011) Trophic eggs compensate for poor offspring feeding capacity in a subsocial burrower bug. Biology Letters, 7: 194-196, doi:10.1098/rsbl.2010.0707 (査読有).
- ⑧ Hosokawa T., Y. Kikuchi, N. Nikoh, X. Y. Meng, M. Hironaka & T. Fukatsu (2010) Phylogenetic position and peculiar genetic traits of the midgut bacterial symbiont in the stinkbug *Parastrachia japonensis*. Applied and Environmental Microbiology, 76: 4130-4135, doi: 10.1128/AEM.00616-10 (査読有).

[学会発表] (計32件)

- ① Kudo, S., N. Baba, M. Hironaka, H. Mukai, H. & K. Tanaka. Maternal provisioning in a burrower bug: interplay between trophic eggs and host nutlets. 14th International Behavioral Ecology Congress, Lund University (Lund, Sweden), 14 August 2012.
- ② Nomakuchi S. & L. Filippi. Provisioning call by mothers of a

- subsocial shield bug. XXIV International Congress of Entomology, EXCO (Daegu, Korea), 23 August 2012.
- ③ Mukai H., M. Hironaka, S. Tojo & S. Nomakuchi. Mothers regulate synchronous hatching: maternal vibration in a subsocial burrower bug, *Adomerus rotundus*. XXIV International Congress of Entomology, EXCO (Daegu, Korea), 23 August 2012.
- ④ Hironaka M., N. Baba & T. Hariyama. Use of multiple compass references in path integration of the subsocial burrower bug, *Adomerus rotundus*. XXIV International Congress of Entomology, EXCO (Daegu, Korea), 23 August 2012.
- ⑤ 向井裕美, 弘中満太郎, 藤條純夫, 野間口眞太郎. 昆虫の親は卵の温度を調節するか?—フタボシツチカメムシ雌親の卵塊回転行動. 第56回日本応用動物昆虫学会大会, 近畿大学奈良キャンパス (奈良), 2012年3月28日.
- ⑥ Mukai H., M. Hironaka, S. Tojo & S. Nomakuchi. How do mother insects regulate egg temperature?: egg-rolling behaviour in a subsocial burrower bug. The 59th Annual Meeting of the Ecological Society of Japan, Ryukoku University (Otsu, Shiga), 18 March 2011.
- ⑦ 工藤慎一. 節足動物の親子: 親の保護と begging の初期進化を理解するモデル? 日本動物行動学会企画シンポジウム「せがむ子供と渋る親: Begging 再考」. Animal 2011: 日本動物行動学会第30回大会, 慶応大学 (東京), 2011年9月8日.
- ⑧ 向井裕美, 弘中満太郎, 細川貴弘, 藤條純夫, 野間口眞太郎. ベニツチカメムシの胚は共生細菌と振動のどちらの刺激で孵化するか? 第55回日本応用動物昆虫学会大会, 九州大学箱崎キャンパス (福岡), 2011年3月28日.
- ⑨ 向井裕美, 弘中満太郎, 藤條純夫, 野間口眞太郎. ベニツチカメムシの孵化時にみられる雌親の奇妙な振動行動. 日本動物行動学会第29回大会, 沖縄県男女共同参画センター (那覇), 2010年11月19日.
- ⑩ 馬場成実, 弘中満太郎, 上野高敏. 亜社会性シロヘリツチカメムシの親はいつ、どのような外傷を被るのか? 日本動物行動学会第29回大会, 沖縄県男女共同参画センター (那覇), 2010年11月19日.
- ⑪ 野間口眞太郎. フィリッピ リサ. ベニツチカメムシにおける子供間の対立.
- 日本動物行動学会第29回大会沖縄県男女共同参画センター (那覇), 2010年11月19日.
- ⑫ Kudo, S. & T. Nakahira. Do burrower bug hatchlings discriminate between trophic eggs and viable eggs? 13th International Behavioral Ecology Congress, The Perth Convention Exhibition Centre (Perth, Australia), 27 September 2010.
- ⑬ 馬場成実, 弘中満太郎, 上野高敏. 保育中に死亡するシロヘリツチカメムシの雌親は子の生存をどう補償するのか?. 第54回日本応用動物昆虫学会大会, 千葉大学 (千葉), 2010年3月27日.
- ⑭ 野間口眞太郎, 高比良綾子, 柳孝夫, 馬場成実, 弘中満太郎, Lisa Filippi. ベニツチカメムシの給餌音の機能について. 日本動物行動学会第28回大会, 筑波大学 (つくば), 2009年11月28日.
- ⑮ 工藤慎一, 馬場成実, 向井裕美, 弘中満太郎, 田中啓太. 親の給餌を左右する子供の餌要求: ミツボシツチカメムシの場合. 日本動物行動学会第28回大会, 筑波大学 (つくば), 2009年11月28日.
- ⑯ 向井裕美, 弘中満太郎, 野間口眞太郎. フタボシツチカメムシの雌親が孵化直前に振動するのはなぜか? 日本動物行動学会第28回大会, 筑波大学 (つくば), 2009年11月27日.
- ⑰ 馬場成実, 弘中満太郎, 上野高敏. 亜社会性ツチカメムシの給餌投資における補償戦略. 個体群生態学会第25回大会, 同志社大学 (京都), 2009年10月17日.

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

工藤 慎一 (KUDO SHIN-ICHI)  
 鳴門教育大学・大学院学校教育研究科・  
 准教授  
 研究者番号: 90284330

### (2) 研究分担者

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

上野 高敏 (UENO TAKATOSHI)  
 九州大学・(連合) 農学研究科 (研究院)・  
 准教授  
 研究者番号: 60294906

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