

## 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 20 日現在

機関番号：17201

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2010～2012

課題番号：22570022

研究課題名（和文）フタバシツチカメムシの保育形質における量的遺伝学的研究

研究課題名（英文）Quantitative genetic study for parental care traits in a burrower bug, *Adomerus rotundus*

## 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（和文）：

理論によって、保育を行う動物では親子間の利害対立の存在が示されている。親は自分の適応度を最大にするように子への投資配分を決定しようとし、子は自分への適応度を最大にするためにベギングなどを利用して親を操作しようとする。このような親子間の利害対立は、進化的解決へのプロセスをたどりながら、親の保育形質と子の対応する形質に一定の共適応が生じると言われている。しかし、親の保育形質と子の対応形質の遺伝変異についての情報はまだほとんど得られていない。そこで本研究では、亜社会性を持つフタバシツチカメムシの室内個体群の選抜系統によって、親の投資形質と子のベギング形質の遺伝変異を確認し、各形質の遺伝率を推定し、両者の遺伝相関の存在を証明することを目的とした。そして実験室個体群に対する栄養卵量の正負両方向への選抜を繰り返し、栄養卵量の実現遺伝率の推定、ベギング形質の定量化、孵化後栄養卵量とベギング形質の遺伝相関の検出を試みた。しかし残念ながら、各形質の有意な平均値変化を検出できなかった。当初、選抜実験に使う予定であった野外個体群が絶滅したため、研究室内で 50 世代を超えて累代飼育している個体群を選抜実験に用いた。おそらく室内個体群では近親交配が続いた結果、遺伝的に均一化が起っていたのではないかと考えられる。そこで表現型レベルでの保育様式の適応性を検討するため、保育の親にとってのコストー利益を測定し、いくつかの保育形質間のトレードオフを調べ、一定の成果を得た。

## 研究成果の概要（英文）：

Theory suggests that there would be a conflict of interest between parents and offspring in some animal species. Parents attempt to decide allocation of care investment among broods according to their own maximal fitness, while young try to manipulate their parents to maximize their own fitness. Such a conflict may lead toward an evolutionary solution, involving co-adaptation between care traits by parents and begging traits by offspring. However, genetic variation of both traits still remains to be recognized explicitly. Using a selection experiment, this study, therefore, aims to provide evidence that there is actually genetic variation in the parental care traits and offspring begging traits in a subsocial burrower bug, *Adomerus rotundus*, examining the heritability of such traits. We sequentially selected a laboratory population toward the direction for either increase (positive direction) or decrease (negative direction) in trophic egg abundance as one of the female provisioning traits in order to examine the realized heritability for this trait. But no significant difference in the average value between two strains, which were selected for each direction of trophic egg abundance, was detected. It is possible that this could have been caused by genetic depletion of the laboratory population that has been already reared for over 50 generations from the wild population. Alternatively, we in turn tried to quantify the cost and benefit of both trophic egg production and seed provisioning behavior, and investigated a tradeoff between some parental care traits in order to evaluate evolutionary adaptation of parental care traits at the phenotypic level. Then, we achieved significant results in this study.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2010年度	2,300,000	690,000	2,990,000
2011年度	600,000	180,000	780,000
2012年度	600,000	180,000	780,000
年度			
年度			
総計	3,500,000	1,050,000	4,550,000

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：保育行動，栄養卵，遺伝変異，ベギング，ツチカメムシ

1. 研究開始当初の背景

Trivers(1974)は、Hamilton(1964)則に基づいて、親子間に保育の投資をめぐって利害の対立が存在することを提起した。それ以来、このテーマは行動生態学の中心課題の1つとなり、産卵・産子後も親が保育する多くの動物群で、親の保育行動と子のベギング行動の相互作用の研究が進められてきた。それは主には表現型レベルでの両者の相関関係の分析や、その対立の進化的解決についての理論研究であり、一定の成果を収めてきた。表現型レベルの研究の成果は、親の保育行動やこのベギング行動のコスト・利益を実際に測定し、また両者の相関を明らかにしようとするものであった。また理論研究の成果は、この利害の対立が進化的安定戦略(ESS)として親の操作(親の勝利：正直な信号仮説(Godfray, 1991))、あるいは子の操作(子の勝利：スクランブル競争仮説(Parker and Macnair, 1979))に進化的に帰結する論理的思考プロセスを提示した点であるが、そのとき仮定された前提条件のうち、適応選択の材料ともいえる遺伝変異の存在については、最も重要であるにもかかわらずほとんど検討の試みさえ行われてきていない。

親子間の利害対立に関する遺伝学的な研究が遅れている原因の一つは、親の保育行動と子のベギング行動の発現が表現型レベルで互いに強い相互依存的な関係を持つため、各行動単独の遺伝的変異を測定することが極めて困難であることが上げられる。このような場合、高度に依存性が進んだ哺乳類や鳥類よりも、随時的な亜社会性をもつ昆虫を材料とする方が実験的に検証できる可能性は高いであろう。本研究で用いた亜社会性フタボシツチカメムシはこの条件に合致する最適な材料であり、親子間の利害対立の問題を

集団遺伝学レベルで検討できる潜在的材料である。また、本種では親が卵塊保護、卵塊付加式栄養卵、直接給餌式栄養卵、幼虫への給餌という複雑な保育行動を示し、子は直接給餌式栄養卵をもらうとき雌親に接触刺激(親の腹部によじ上る)によるベギングを行うなど、亜社会性ツチカメムシの中でも非常に複雑で特異的な保育行動やベギング行動を示す。しかも、本種は子の生存が親の保育に絶対的に依存していない種であることから、保育行動の進化初期の状況を仮定し、保育行動やベギング行動の表現型レベルでの適応性を検証できる良い材料でもあると言えるだろう。

2. 研究の目的

保育への投資をめぐる親子間の利害対立は行動生態学の中心研究課題の1つである。しかし、理論研究や実証研究の重要な仮定である親の保育形質と子のベギング形質の遺伝変異の情報はほとんど分かっていない。また本研究で用いたフタボシツチカメムシで見られる非常に複雑で特異的な保育行動やベギング行動の適応性についても解明が必要である。よって本研究では、亜社会性を持つフタボシツチカメムシの野外個体群と選抜系統によって、親の投資形質と子のベギング形質の遺伝変異を確認し、各形質の遺伝率を推定し、両者の遺伝相関の存在を証明するとともに、コスト・利益の観点から親の保育成分の適応性を検証するとともに、表現型レベルでの様々なトレードオフについても検討することにする。

3. 研究の方法

(1) 給餌形質の選抜実験

研究室で累代飼育している個体群に産卵さ

せ、孵化直前の卵塊を除去後、産下した栄養卵数をカウントし、幼虫のベギングがない条件で投資された給餌形質値とした。そして除去した卵塊から孵化幼虫を得て、その幼虫が成虫になった後、同様な栄養卵数をカウントした。まず選抜によって、この給餌形質値の平均値が変化するかどうかを確かめるために、上記処理を繰り返し、孵化後栄養卵の多い系統と少ない系統を選抜した。そして各系統内の栄養卵数（表現型）の推移を観察し、その後、選抜系統における実現遺伝率の推定を行う予定にした。さらに孵化後栄養卵数の選抜系統内で、雌に卵塊を孵化させ、幼虫のベギングを定量化する。孵化後栄養卵数とベギング測定値の遺伝相関を調べる予定にした。

フタボシツチカメムシの栄養卵は、雌親が孵化直後の餌として幼虫に直接与えるものである。栄養卵給餌のシーンから栄養卵の数を測定することはかなり困難なことから、孵化幼虫がいない状態での栄養卵数のカウントを試みた。卵の孵化直前に雌親から、卵塊を取り除いて孵化幼虫がいない場合でも、既に産出を準備した栄養卵はそのまま産み出されることは既に分かっていたので、問題はないと考えられた。

選抜は、まず 30 個体の雌親から始め、栄養卵が最も多い 5 個体と最も少ない 5 個体の雌親を選び、それぞれのグループを正方向への選抜群、負方向への選抜群とした。そして各群の子供達をそれぞれプールし、群内で自由に交配させたのち、早く卵塊を抱えた雌から 30 個体を選び、その中で、正方向の選抜群では栄養卵が最も多い 5 個体を、負方向への選抜群では栄養卵が最も少ない 5 個体を選抜した。これを繰り返しそれぞれ、栄養卵の正方向と負方向の選抜系統とした。この操作を 5 世代繰り返し、各系統群の栄養卵の平均値を検討した。

## (2) 給餌行動のコストと利益の測定

保育中のブルードに対する保育投資のコストは、親の将来の繁殖成功を低下として見ることができ。よって、現在のブルードへの保育投資のコストを測定するには、現在保育をしようとしている親から子供達を除去し、現ブルードへの保育の必要性をなくしたとき、将来のブルードへの繁殖・保育成功が上昇するかどうかを確かめればよい。また、保育投資の利益は、親を除去した後の子供達の生存率がコントロールよりどれくらい低下するかで見ることができ。

都合のいいことに、フタボシツチカメムシ

の雌は 1 生の間複数回ブルードを持つので、第 1 回目のブルードにおいてブルードと雌親を引き離す操作を行うことが可能である。まず給餌のコストを測定するために、1 回目繁殖の卵塊を孵化直前に雌親から取り除き (n=12)、その後、2 回目の繁殖の成功度とブルード保育の様子を観察し、それらの結果を対照群 (n=11) の 2 回目繁殖と比較した。次に保育の利益を測定するために、同様に 1 回目繁殖で雌親から守られている卵塊が孵化した直後に雌親を取り除き (n=11)、その後の幼虫達の生存率や成長率を対照群 (n=7) と比較した。ただし、餌であるホトケノザの種子は十分に巣の近辺において幼虫が採りにいけるようにした。

## (3) 栄養卵量と給餌量のトレードオフ

本実験の過程で、表現型レベルでの様々な保育形質間のトレードオフについての実験を行った。特に雌親が子に与える餌には、自ら生産する栄養卵と寄主植物であるホトケノザの種子があるが、繁殖努力に制限があることを前提にすると、栄養卵生産と種子給餌頻度にはトレードオフが成立している可能性がある。そこで、幼虫ふ化後産出される栄養卵量とその後の種子運搬頻度を測定し比較した (n=25)。

そのとき、まず、孵化幼虫が存在する通常の状態での、雌親の栄養卵投資量を推定するために、孵化直前から孵化後栄養卵産生終了までの雌の体重減少を利用し、その体重差を栄養卵量推定値とした。通常、孵化幼虫のベギング行動から栄養卵産生が終了するのは孵化後 90 分までであるが、今回は念のために、最後の栄養卵が産生されてから、3 時間次の栄養卵が産生されない場合、栄養卵産生が終了したと判断した。また、通常栄養卵の数を栄養卵総量として利用することも多いが、今回は、個々の栄養卵重量に変異があることも考慮して、栄養卵総重量の推定とすることにした。

## 4. 研究成果

### (1) 給餌形質の選抜実験

最初の選抜実験個体群で測定したフタボシツチカメムシの初回繁殖における栄養卵数は  $10.1 \pm 4.0$  個 (n=30) であった。これより正規分布を仮定して、95%信頼区間を求めると、1.9~18.5 個となった。しかし残念ながら、選抜による各形質の平均値の有意な変化は検出できず、正の方向への選抜系統と負の方向への選抜系統の栄養卵数の平均値は、完全にこの範囲から外れることはなかった。ま

た見かけ上もお互いの平均値が離れていく傾向は見られなかった。当初予定していた野外個体群が絶滅してしまったため、今回はおよそ5年間研究室で保存してきた実験室個体群を用いたが、おそらく累代飼育を繰り返してきたため、個体群内の遺伝的変異が縮小しているものと考えられる。新しい野外個体群を見つけ、そこから個体を補充し、十分な潜在的遺伝変異を確保した上で、選抜実験を再度やり直す必要があると考えられる。

## (2) 給餌行動のコストと利益の測定

給餌投資のコストを検出する実験では、明らかに1回目ブルード除去群で、2回目の繁殖成功の上昇が検出できた(図1)。それにもなって栄養卵数、種子給餌数などの保育努力も増加した。よって通常の繁殖では、親は次の繁殖成功を一部犠牲にして、1回目のブルードの保育成分である給餌を行っていることが明らかとなった。これは、親が産子後も一定期間保育を行う亜社会性動物において、初めて検出できた現象である。保育行動の進化におけるコスト理論を現場から支持する初めての証拠として価値が高い。

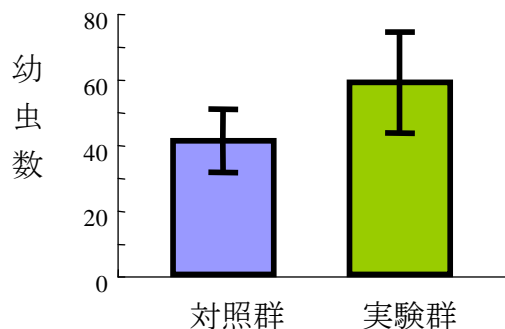


図1 2回目ブルードのサイズ

給餌投資の利益を検出する実験でも、明らかに親を除去された実験群で幼虫の体重の低下が検出できた(孵化後7日目幼虫の体重: 実験群  $0.57 \pm 0.13\text{mg}$ ; 対照群  $0.76 \pm 0.15\text{mg}$ ,  $p < 0.05$ )。実験群である雌親除去群では、餌は巣の近辺にあり、自分で容易に食べることができるにも関わらず、このような結果になったのは、1つには孵化直後、親による摂食補助が幼虫の正常な成長には必要である可能性が考えられる。

今回の保育の利益を検出する実験は、室内での理想的な環境条件(十分な餌、捕食者が存在しない、一定温度湿度)で行われたものであるが、それにも関わらず、幼虫の成長率に差が現れる結果となった。野外の自然条件下では、親の除去は幼虫達にとって、生存率

や成長率の大きな低下を引き起こすものと予想される。逆に言うと、幼虫達は親による保育によって大きな適応度利益を得ているものと予想される。

## (3) 栄養卵量と給餌量のトレードオフ

雌個体が生産した栄養卵量と種子給餌頻度の相関をとったところ、相関係数は0.25 ( $n=25$ )となり、統計的に有意ではなかった。これは、栄養卵生産にかかる投資努力と種子給餌にかかる投資努力に異なる状況が存在するからかもしれない。栄養卵の場合、雌親の生理的栄養条件を直接的に反映するものであろう。一方、給餌頻度はむしろ巣外での種子の豊富やその散布状況に依存して変る可能性がある。また、保育幼虫からのベギングも後者の方が直接的に影響する可能性がある。このように、同じ給餌成分であっても、栄養卵量と種子給餌では、制御要因が大きく異なり、両者に明確なトレードオフは現れにくいのではないかと考えられる。

## 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) すべて査読有

(1) Filippi, L., Hironaka, M. and Nomakuchi, S. (2012) Individual variation in trophic egg production: evidence for maternal manipulation in response to resource competition levels. *Ethology*, vol. 118 (5), 503-510.

(2) Nomakuchi, S., Yanagi, T., Baba, N., Takahira, A., Hironaka, M. and Filippi, L. (2012) Provisioning call by mothers of a subsocial shield bug. *Journal of Zoology*, vol. 288 (1), 50-56.

(3) Mukai, H., Hironaka, M., Tojo, S., Nomakuchi, S. (2012) Maternal vibration induces synchronous hatching in a subsocial burrower bug. *Animal Behaviour*, vol. 84 (6), 1443-1448.

(4) Baba, N., Hironaka, M., Hosokawa, T., Mukai, H., Nomakuchi, S. and Ueno, T. (2011) Trophic eggs compensate for poor offspring feeding capacity in a subsocial burrower bug. *Biol. Lett.* April 23, 7:194-196.

(5) Mukai, H., Hironaka, M., Baba, N., Yanagi, T., Inadomi, K., Filippi, L. and Nomakuchi, S. (2010) Maternal-care behaviour in *Adomerus variegatus* (Hemiptera: Cydnidae). *Canadian Entomologist*, 142: 52-56.

[学会発表] (計 14 件)

(1) 仲宗根さと子, 向井裕美, 野間口眞太郎  
フタボシツチカメムシの雌親はカビから卵を守るのか? 日本昆虫学会九州支部・日本鱗翅学会九州支部合同佐賀大会 2012 年 12 月 1~2 日 佐賀

(2) 徳永春陽, 向井裕美, 野間口眞太郎 ミツボシツチカメムシの社会形態は子の発育段階に左右される 日本動物行動学会第 31 回大会 2012 年 11 月 25 日 奈良

(3) 野間口眞太郎, 富久静, 向井裕美 ミツボシツチカメムシの給餌行動と寄主選択 日本動物行動学会第 31 回大会 2012 年 11 月 25 日 奈良

(4) 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雌親の孵化振動を解発する胚由来の刺激 日本動物行動学会第 31 回大会 2012 年 11 月 25 日 奈良

(5) Nomakuchi, S., Filippi, L. Provisioning call by mothers of a subsocial shield bug. XXIV International Congress of Entomology 2012 年 8 月 23 日 Daegu.

(6) Mukai, H., Hironaka, M., Tojo, S., Nomakuchi, S. Mothers regulate synchronous hatching: Maternal vibration in a subsocial burrower bug, *Adomerus rotundus*. XXIV International Congress of Entomology 2012 年 8 月 23 日 Daegu.

(7) 野間口眞太郎, 高比良綾子, 柳孝夫, 馬場成美, 弘中満太郎, Lisa Filippi ベニツチカメムシの母親による給餌音 九州三学会合同佐賀大会 2012 年 5 月 19 日 佐賀

(8) 向井裕美, 弘中満太郎, 藤條純夫, 野間口眞太郎 フタボシツチカメムシの雌親は振動により同調孵化を誘導する 九州三学会合同佐賀大会 2012 年 5 月 19 日 佐賀

(9) 岸田竜, 野間口眞太郎 ヨツボシモンシデムシの雄の給餌について 九州三学会合同佐賀大会 2012 年 5 月 19 日 佐賀

(10) 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 日本応用動物昆虫学会 56 回大会 2012 年 3 月 27~29 日 奈良

(11) Mukai, H., Hironaka, M., Tojo, S., Nomakuchi, S. How to mother insects regulate egg temperature? : egg-rolling behaviour in a subsocial burrower bug. 日本生態学会 59 回大会 2012 年 3 月 17~21 日 大津

(12) Harada, R., Nomakuchi, S. The

relationship between activity and body color in Japanese skink lizard. 日本生態学会 59 回大会 2012 年 3 月 17~21 日 大津  
(13) 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 29 回大会 2010 年 11 月 19 日 那覇  
(14) 野間口眞太郎, Filippi, Lisa 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 29 回大会 2010 年 11 月 19 日 那覇

[図書] (計 1 件)

(1) 著者: Roff, Derek A. 訳者: 野間口眞太郎 共立出版 生物学のための計算統計学—最尤法、ブートストラップ、無作為化法— (2011). 411 ページ

[産業財産権]

○出願状況 (計 0 件)

○取得状況 (計 0 件)

[その他]

ホームページ等

<http://extwww.cc.saga-u.ac.jp/~nomakuchi/>

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

( )

研究者番号:

(3) 連携研究者

( )

研究者番号:

(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

