

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 16 日現在

機関番号：17201

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2013～2015

課題番号：25440241

研究課題名(和文) 亜社会性ミツボシツチカメムシの家族融合による擬似社会性への進化の可能性

研究課題名(英文) Possible evolution to quasisocial system through family combining in a subsocial burrower bug, *Adomerus triguttulus*

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

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,900,000円

研究成果の概要(和文)：亜社会性ミツボシツチカメムシにおいて、2つの家族が混ざり合い、2匹の雌親が共同で給餌などの子の世話をする「家族融合」という現象が最近発見された。本研究では、野外調査や室内実験を通して、家族融合の形成プロセス、家族融合を起こさせる主要な要因、雌親同士の個体間相互作用を調べ、この家族融合が亜社会性から真社会性に至る昆虫の社会性進化の次の段階である擬似社会性への移行につながるか否かを検討した。その結果、融合雌の中に給餌をやめて次の繁殖の準備を始める「抜け駆け」雌が現れるため、集団としてより高度な社会性への移行は困難であることが分かった。

研究成果の概要(英文)：In a subsocial burrower bug, *Adomerus triguttulus*, whose females show parental care such as guarding and provisioning of food after oviposition, a phenomenon of “family combining”, whereby two families mix and the mothers provide food to the combined nymphs under natural conditions, was recently discovered. The present study examined whether “family combining” could progress toward the more developed social system, “quasisociality”, through field and laboratory studies to investigate the formation process and causal factors of family combining, as well as inter-familial interactions. The findings suggest that evolutionary transition to the more developed social system through “family combining” for this species would be difficult because a “cheating” female who abandons the provisioning task, leaving the other female to provision the entire brood of combined nymphs, and begins to prepare for her subsequent nest brooding will often arise when family combining occurs.

研究分野：行動生態学

キーワード：亜社会性 ツチカメムシ 家族融合 抜け駆け 側社会性ルート 真社会性

### 1. 研究開始当初の背景

Michener (1969) は、昆虫の社会性の発達段階を次の6つに分類した。

- ・単独性：親や家族による子の保育はない。
- ・亜社会性：親が子を保育する。
- ・共同巣性：複数親が共同営巣するが、子の共同保育はない。
- ・擬似社会性：複数親が共同営巣し、子を共同で保育する。
- ・半社会性：複数親が共同で営巣と子の保育を行い、繁殖を分業する。
- ・真社会性：2世代以上が同居し、子を共同保育し、繁殖にカースト分業がある。

さらに彼は、昆虫の亜社会性から真社会性が生じる進化ルートには、亜社会性ルートと側社会性ルートの2つの道筋があるとする仮説を提唱している。亜社会性ルート仮説では、まず親が長く子を世話することで世代の重複が起こり、さらに成長した子が妹や弟の世話、巣の防衛などを分担するようになり、最終的には自分では繁殖しなくなって繁殖上のカースト分業が成立する。一方側社会性ルート仮説では、まず複数の親と一緒に営巣し、巣や子の防衛を共同で行うようになる。そして一部の親が専門的に繁殖するようになって、繁殖の分業を行うようになるとともに世代の重複によって、繁殖カーストと非繁殖カーストが同居するようになる。

今回材料にする亜社会性ツチカメムシは、雌親が卵塊を警護し、孵化した幼虫に寄主植物の種子を給餌することから、保育行動の進化や親子間の対立という文脈で、我々が長く研究対象としてきたものである (Nomakuchi et al., 2012; Mukai et al., 2012)。しかし我々は、その研究の中で、とくにミツボシツチカメムシにおいて、単に雌親による子の保育だけでなく、幼虫を含む家族がしばしば野外で融合し、融合した幼虫達に両雌親が同じ融合幼虫に給餌を行う場合があることを確認してきた (未発表; Nakahira et al., 2012)。また北米に生息する近縁の *Sehirus cinctus* でも同じような現象が確認されている

(Agrawal et al., 2004)。この現象は、明らかにこれらの種の社会性が亜社会性の段階に留まっていないことを示唆している。つまり亜社会性から真社会性に至る進化の途中段階である「擬似社会性」に至る途中段階にあるのではないかということに疑わせるものである。また同時に、真社会性への進化ルートとして側社会性ルート仮説の実証例である可能性を期待させる。これらの疑問は昆虫の社会性進化を考える上で非常に興味ある問題であろう。さらに行動生態学的には、これらの種において共同保育が恒常化するかどうかは、協力行動の進化理論が指摘するように家族間の利害の対立がどのように解決されるかということと密接に関係していると考えられる。よって本研究は、昆虫の社会性進化の初動過程における個体間協力行動がどのような条件

で可能になるかを解く事例研究として考えることもできるだろう。

### 2. 研究の目的

本研究は、亜社会性ツチカメムシ類で見られる「家族融合」と親による共同給餌に至る、いわゆる「家族融合」の形成プロセスと、その背景にある家族間の利害対立の行方、生態的要因、融合家族の血縁関係などを明らかにすることによって、この家族融合という現象の成立原因を探るとともに、この現象が亜社会性から真社会性に至る昆虫の社会進化の途中段階である擬似社会性の成立に向かう可能性はあるのか否かを示すことを目的とする。

### 3. 研究の方法

#### (1) 野外コードラート調査

野外でのミツボシツチカメムシの家族融合の発生状況を調べるために、野外調査を行った。調査は、5月中旬から6月初旬までに5回(5月13日、5月24日、5月29日、6月1日、6月6日) 佐賀県佐賀市服巻のオドリコソウ群落で行った。

まず、第1回目の調査において、雌が卵塊を保護している時期の巣を探索した。寄主植物の根元を中心に、土や植物の根を静かにかき分け、筆やピンセットを使い少しずつ土を削りながら出来るだけディスターブを与えないように探索した。見つかった巣を含むように5cmごとに線を引いたコードラート(30×60cm)を2つ設置した。営巣場所のすぐ近くには、針金に番号を記したビニールテープを巻き付けて作った旗を立て、場所がわかるようにした。第2回目から第5回目の調査では、コードラートを設置し旗を立てた場所で前回見つけた巣を再度探索した。巣をみつけた場合は、見つけた位置、雌親の有無、子の発育段階、家族融合の有無、巣内の寄主植物種子数、寄主植物の繁茂状態、気温を記録した。今回の観察では、個体にマーキングなど施さなかったため、卵保護期間の巣がほとんど移動しないことを前提として、旗を立てた各地点付近で見つけた家族が存在する場所を、前回と同じ巣と判断した。旗の付近に巣が見つからなかった場合は、その旨を記録した。コードラート内で新たに確認された巣は、新しい番号を振った旗を立て記録した。幼虫が集団を形成している場合は、集団の中心位置を巣場所の位置としてプロットした。雌親の有無については、卵塊や幼虫と一緒に雌親がいるかを調べた。子の発達段階については、卵塊か幼虫か、さらに同じ集団内にいる幼虫の年齢構成や、それぞれの年齢の大まかな幼虫数を調べた。家族融合の有無の評価については、集団内の幼虫の数が明らかに多く、かつ、同じ集団内に明らかな年齢の差がある場合に、融合が生じたものと判断した。巣内に運び込まれた寄主植物の種子数は、幼虫集団の傍に何粒の種子が落ちているかを数えた。

## (2) 融合に至る家族間相互作用の実験

近傍に存在する家族の状態が融合の発生に影響を与えるか否かを調べるために、様々な状態にある2つの家族を観察装置内に近接させて営巣させる実験を行った。観察装置に各家族を導入してから24時間後、導入位置からの移動距離、2つの家族間の距離、および雌親の運搬種子数を記録した。2つの家族の幼虫数の9割が一塊となった場合は、家族が完全に融合したと判断した。また、それぞれの実験区で3例ほどは、真上からビデオカメラ(HANDYCAM HDR-XR350V、SONY)を用いて連続撮影した。また対応させた家族の組合せは次のとおりである。ただし、卵塊(X日)は産卵後X日、幼虫(X日)は孵化後X日を表す。

- (A) 造卵雌: 造卵雌 n=10
- (B) 造卵雌: 雌+卵塊(3日) n=11
- (C) 雌+卵塊(5日): 雌+卵塊(5日) n=6
- (D) 雌+卵塊(3日): 雌+卵塊(10日) n=6
- (E) 雌+卵塊(10日): 雌+幼虫(1日) n=9
- (F) 雌+幼虫(1日): 雌+幼虫(1日) n=7

## (3) 融合後の相互作用の実験

家族融合が成功するか否かは、一緒になった両家族の利害の対立がどのように解決されるのかにかかっている。とりわけ、融合が発生したとき両雌親が共同して十分な給餌行動を行うか否かは、幼虫の生存・成長、ひいては両雌親の適応度損得に多大な影響を与えると考えられる。ただし、一般に2者の協力行動の進化論が指摘するように、協力行動の進化には「裏切り」の発生の問題が存在する。そこで、融合した2匹の雌親の給餌行動を始めとした保育パフォーマンスと次の繁殖をいつ始めるかを調べる実験を行った。

実験では、佐賀県神埼市背振町服巻でオドリコソウを寄主植物として利用している個体群より採集した雌のうち、実験室で産卵した雌を用いた。実験では、以下の2群に対して、各雌親の給餌パフォーマンスと次の産卵までの日数が測定された。(A) 処理群: 同じ日に孵化した任意の2家族を強制的に融合させた群(n=15)、(B) 対照群: 通常孵化直後の1家族の群(n=8)。観察ケースとして、プラスチック製のCD収納ケース(15×40×15 cm)を利用し、その内部の底面に石膏を敷いて、その対角線上の各隅に人工巣と餌場を置いた。観察を開始する前に、処理群のペア雌あるいは対照群の単独雌を幼虫とともに観察ケースに置き、孵化後それぞれの保育行動を観察した。融合家族では雌の区別のため、各雌の前胸背上に水性塗料で青色と白色のマークをつけた。容器内の餌場には毎日ヒメオドリコソウ種子100個を置いた。融合家族では、毎日9:00

から12:00と14:00から17:00の合計6時間、目視によって観察を行った。

## 4. 研究成果

### (1) 野外コードラート調査

コードラート内で観察した巣の数と分布の情報は以下のとおりである。

【第1回目】(5月13日): 発見した巣の数は24であり、全て卵時期であった。周辺はオドリコソウが繁茂。近隣の巣との距離の平均(±SE)は、 $5.7 \pm 0.8$  cmであった。【第2回目】(5月24日): 発見した巣の数は20であり、全て卵時期であった。第1回目に発見したときに比べ、発見した巣の数が4つ減った。近隣の巣との距離の平均(±SE)は、 $7.1 \pm 1.3$  cmであった。【第3回目】(5月29日): 発見した巣の数は20であり、卵時期の巣が17、幼虫時期の巣が3であった。前回に比べ幼虫時期の巣が増えた。近隣の巣との距離の平均(±SE)は、 $5.9 \pm 1.0$  cmであった。【第4回目】(6月1日): 発見した巣の数は18であり、卵時期の巣が6、幼虫時期の巣が12であった。孵化した巣のうち、2つの巣において、幼虫数が1家族を構成する平均個体数よりも多かったこと、1齢と3齢初期という明らかに異なる齢の幼虫が集団を形成していたことから、それらの巣は融合したと判断した(図4、斜線の四角)。各融合巣内で雌親は2個体見られなかったが、集団の付近で複数の給餌雌を見つけたことから、少なくとも2個体による種子運搬が行われていると考えられた。近隣のクラッチとの距離の平均(±SE)は、 $5.7 \pm 0.9$  cmであった。【第5回目】(6月6日): 発見した巣の数は19であり、卵時期の巣が1、幼虫時期の巣が18であった。融合した巣は9であり、いずれも雌親は2個体見られなかったが、集団の付近で複数の給餌雌を見つけたことから、少なくとも2個体以上の雌親による種子運搬が行われていると考えられた。近隣の巣との距離の平均(±SE)は、 $4.2 \pm 1.1$  cmであった。

### (2) 融合に至る相互作用の実験

実験の結果、ミツボシツチカメムシの家族融合の発生率は、家族の状態によって異なることが示された。組合せ(A)、(B)の場合、造卵雌が導入位置から大きく移動する様子がみられたが、餌の近くに産卵する、他雌の近くに産卵する、などの特定の傾向はみられなかった。組合せ(C)、(D)の場合、いずれの卵保護雌も、導入位置と実験終了時の位置に変化はみられからほとんど移動しなかった。組合せ(E)の場合、導入2家族が互いに離れる方向に移動した。組合せ(F)の場合、互いに近づく方向に移動し、観察期間中に2例で実際に融合が発生した。ビデオ解析の結果、家族間の接触が最も頻繁に見られたのは、(E)と(F)の組み合わせであった。(E)においては、幼虫が卵塊に対して攻撃する様子

や、雌親が卵塊を揺する、あるいは回転させ移動するなどして、幼虫から卵を防御する様子が頻繁に見られた。ただし、幼虫の直接的な攻撃がなければ、雌親は大きく移動することはなかった。また、(F)においては、まず幼虫が他家族の幼虫の元へ移動して融合し、その後雌親が幼虫集団の元へ種子を運搬する様子が見られた。完全に一塊になったのが2つ、ほとんど一塊になっていたのは1つ、他の4つは2つほどの塊に別れていた。ビデオ観察の結果、雌親の給餌に分業や労働寄生の傾向は見られなかった。

### (3) 融合後の相互作用の実験

実験の結果、融合家族において給餌する雌親を特定できたのは全給餌の5%以下であり、どの雌親がどれくらい給餌するかという情報は得られなかった。総給餌種子数については、融合家族では単独家族と比べて給餌数が倍増する集団や、逆に減少して2雌とも全く給餌を行わなくなってしまう集団に明確に分かれたので、前者を「融合給餌増集団」、後者を「融合給餌減集団」として分離し、解析を行った。その結果、融合給餌減集団では、幼虫は単独家族や融合給餌増集団と比べて早く分散することが分かった。早期の分散は幼虫が露出した地面で自ら採餌しなければならぬことを意味しており、生存率の低下につながるだろうと予測される。一方、融合給餌増集団と単独家族の間では、幼虫の分散までの日数に有意差はなかった。さらに融合家族は通常よりも早く2回目の繁殖に入る雌親が多く現れ、特にそのような雌は給餌をあまり行わない雌親である傾向があった。融合したとき、このように給餌を控え、次回産卵までの期間を早める雌は、他方の雌に給餌をまかせ、自分は次回産卵に備えて栄養を蓄積しているのではないかと考えられる。このような「抜け駆け」雌の出現は、結局、その融合家族全体の餌不足を引き起こし、幼虫生存率の低下と両雌親の適応度の低下につながるものと考えられる。よって現状での野外個体群において、家族融合が成功し、そのような共同営巣を基盤として擬似社会性に移行していくのは、この「抜け駆け」雌の出現という問題が解決しない限り困難であろうと推察される。ただ、ときどき野外で現れる「融合家族」の中で、両雌親の共同給餌に成功している例があるとすれば、それは血縁関係のある雌親同士の家族融合に限られるかもしれない。当初本研究の計画にも入れていた融合雌の血縁関係の分析は期間内にはできなかったが、近いうちを実施する予定である。

### 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 3件)

- Filippi, L., Nomakuchi, S. (2016) Kleptoparasitism as an alternative foraging tactics for nest provisioning in a parental shield bug. *Behavioural Ecology*, in press.
- Inadomi, K., Wakiyama, M., Hironaka, M., Mukai, H., Filippi, L., Nomakuchi, S. (2014) Post-ovipositional maternal care in the burrower bug, *Adomerus rotundus* (Heteroptera: Cydnidae). *Canadian Entomologist*, 146: 211-218.
- Mukai, H., Hironaka, M., Tojo, S., Nomakuchi, S. (2014) Guarding behaviour against intraspecific kleptoparasites in the subsocial shield bug, *Parastrachia japonensis* (Heteroptera: Parastrachiidae). *PLoS ONE*, 9: 1-7.

### [学会発表](計 10件)

- 工藤慎一 母性効果を通じた親子対立の解消: ツチカメムシ類の栄養卵生産と種子給餌 日本昆虫学会 76 回, 日本応用動物昆虫学会 60 回合同大会堺市 2016 年 3 月
- 東原啓介, 野間口眞太郎 亜社会性ミツボシツチカメムシの家族融合における「抜け駆け」の可能性 日本動物行動学会 34 回東京大会 2015 年 11 月
- 橋本泰樹, 向井裕美, 工藤慎一, 野間口眞太郎 ミツボシツチカメムシの家族融合は幼虫にとって利益になるか? 日本動物行動学会 33 回長崎大会 2014 年 11 月
- 松田慎, 野間口眞太郎 ベニツチカメムシの親は巣への捕食リスクに応じて給餌頻度を変化させるか? 日本動物行動学会 33 回長崎大会 2014 年 11 月
- 工藤慎一, 向井裕美, 弘中満太郎, 野間口眞太郎 非致命的捕食による栄養卵生産の変化: 終末繁殖投資と給餌能力補償 日本動物行動学会 33 回長崎大会 2014 年 11 月
- 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幼虫は積極的に胚を孵化させるか? 日本応用動物昆虫学会 58 回大会 2014 年 3 月高知.
- Kudo, S. Maternal effects on family

dynamics: causes and consequences of variation in trophic-egg production of burrower bugs. The 29th symposium of society of Population Ecology. 2013年10月大阪.  
工藤慎一 昆虫における親の投資の自然史:変った投資あれこれ 日本昆虫学会73回大会2013年9月札幌.  
Filippi, L., Nomakuchi, S. Costs and benefits of provisioning behavior in a subsocial burrower bug. 33rd International Ethological Conference (Org., 2013) Newcastle-Gateshead, UK  
Nomakuchi, S., Filippi, L. Familial cooperation and conflict in a subsocial bug. 33rd International Ethological Conference (Org., 2013) Newcastle-Gateshead, UK

研究者番号:

(3)連携研究者

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

〔図書〕(計 1件)

著者: Davies, NB., Krebs, JR., West, SA. 訳者: 野間口真太郎 共立出版 行動生態学 原著第4版(2009).

〔産業財産権〕

出願状況(計 件)

名称:  
発明者:  
権利者:  
種類:  
番号:  
出願年月日:  
国内外の別:

取得状況(計 件)

名称:  
発明者:  
権利者:  
種類:  
番号:  
取得年月日:  
国内外の別:

〔その他〕

ホームページ等

6. 研究組織

(1)研究代表者

野間口 真太郎 (NOMAKUCHI SHINTARO)

佐賀大学・農学部・教授

研究者番号: 80253590

研究者番号:

(2)研究分担者

( )