

令和6年5月15日

生活史進化の定説を覆す：ツノカメムシ科のメス親による子の保護は「小さな卵を一度に数多く産む」条件下で進化した



鳴門教育大学の工藤慎一准教授らの研究チームは、昆虫綱半翅目ツノカメムシ科の多数の種を比較した研究によって「メス親による子の保護の進化が、小さな卵を一度に数多く産む性質と関連する」ことを明らかにしました。この結果は、「子育ての手厚い生物ほど、大きな子（卵）を少数産む」という生活史の進化に関する従来の定説を覆すものです。

本研究成果は、2024（令和6）年5月10日に生態学・進化学・行動学の国際誌「The American Naturalist」のオンライン版（Ahead of Print）で発表されました。

■ 論文

Maternal care under large clutches with small eggs: The evolution of life history traits in shield bugs

■ 著者

Shin-ichi Kudo, Tomohiro Harano, Jing-Fu Tsai, Kazunori Yoshizawa, Nobuyuki Kutsukake

工藤 慎一（鳴門教育大学：責任著者）・原野 智広（愛知学院大学・総合研究大学院大学）・蔡 經甫（国立科学博物館（台湾）・北海道大学）・吉澤 和徳（北海道大学）・沓掛 展之（総合研究大学院大学）

■ 研究のポイント

- ・ 遺伝子配列を用いてツノカメムシ科種間の系統（樹形で表現した進化の道筋）を推定し、「メス親による子の保護」の起源を検討した結果、この系統の中で「卵を産んだ後、全く保護しない」状態から「子の保護」が繰り返し進化したことが示された。
- ・ 「子の保護」の進化は、「小さな卵」や「多数の卵を含む卵塊」などの形質とセットになることが判明した。
- ・ さらに、「少数の卵を含む卵塊」から「より小さな卵を多数含む卵塊」に変化した後に「子の保護」が進化したと推定された。
- ・ 「生涯一回繁殖」と「子への高い捕食圧」が、「メス親による子の保護」と「子の保護・小さな卵・多数の卵を含む卵塊」の形質セットの進化を促した可能性が指摘された。

◇発信元◇

国立大学法人鳴門教育大学
経営企画戦略課長 中内 英雄
TEL：088-687-6243

〔問合せ先〕

大学院学校教育研究科 人間教育専攻 グローバル教育コース
准教授 工藤 慎一
E-mail: skudo@naruto-u.ac.jp

研究の詳細

【研究の背景】

「生物がどのくらいの期間で成熟し、死ぬまでにどのような大きさの卵(子)を、どれくらいの数産むのか？」あるいは「どのくらい手厚く子育てをするのか？」、これらの性質は生活史形質と呼ばれています。その進化に関連する要因の理解は、進化生物学や生態学の大きな課題の一つで、1960年代から現在に至るまで、様々な生物を対象にして研究が続けられてきました。

ヒトがその典型であるように「子育ての手厚い生物ほど、大きな子(卵)を少数産む」、逆に「子育てを全くしない生物は、小さな子(卵)を多数産む」というパターンが一般的とされてきました。そして、そのような形質のセットが「なぜ、どのように進化してきたのか？」に関して、様々な仮説や理論が提出されています。例えば、日本を代表する生態学者の一人である伊藤嘉昭さんが提唱した「子にとって餌を得ることが難しい環境が、大きな子と親による世話を進化させた」という仮説もその一つです。ただし、しばしば例外も報告されています。例えば、クモ類あるいはサンショウウオ類を対象にした研究では、子の世話の進化と卵の大きさの間に関連性は見つかっていません。親による子の世話を含めた生活史の進化に関して、「一般的な答えを得た」というには程遠いのが現状です。

このような過去の研究結果の食い違いは、対象生物固有の条件だけでなく、研究手法による可能性も考えられます。仮説の検証には、系統関係を基礎にした種間比較を行うことが一般的です。特に近年、分析する種数が優に1000を超える大規模な比較研究が脚光を浴びています。比較研究では、検証対象とする形質には十分な変異がある一方、対象としない潜在的な要因はできる限り均一であることが理想となります。しかし、大規模な比較研究でこの条件を満たすことは難しいでしょう。さらに種間比較では、過去の文献から情報を得ることが通例です。この場合、文献ごとの「データ精度の違い」は無視せざるを得ません。さらに比較の基礎となる系統推定でも、推定精度の高い結果が得られない危険性もあります。

このような問題を回避しようと、研究チームは半翅目昆虫のツノカメムシ科に注目しました。この科は(共通祖先種とその子孫種を全て含む)単系統群であることが、詳細な遺伝子解析によって示されています。基本的な生活・発育様式は共通しており、メス親は寄主植物の葉裏に卵塊を産み付け、幼虫は(少なくとも若令期には)集団で生活し果実(種子)を吸汁して成長します。ただし、一部の種ではメスが体で覆う姿勢で卵塊や孵化した幼虫集団を保護することが知られています。保護の機能は「捕食者からの防衛」に限定されており、卵塊に接近するアリ類などの捕食者を「盾にするように体を傾ける」あるいは「ブーンと翅をその場で羽ばたく」等の攻撃的な行動で追い払います。そして、この保護行動は「ツノカメムシの系統内で繰り返し進化した」ことが明らかにされています(図1)。

研究チームは、30年以上に渡りツノカメムシ各種でメス親の体サイズ、保護の有無や機能、卵サイズとクラッチサイズ(卵塊当たり卵数)、卵と1齢幼虫の発育期間などの生活史形質を可能な限り均一な方法で調べてきました。これらに文献上のデータも加えて、データセットを準備しました。そして(共通の祖先が近い種ほど形質も類似する傾向など)系統関係の影響を調整しながら比較分析を行いました。本研究では、生活史形質間の相関関係だけでなく形質の進化順序も推定することで、メス親による子の保護が他の生活史形質と関連しながら進化してきたプロセスを明らかにしました。

【研究の成果】

繁殖への資源の投資配分には、メスの体サイズが強く影響していました。つまり、大型種のメスほど大型の卵を生産し(図2A)、クラッチサイズは大きく(図2B)、資源投資総量を表すクラッチ重量(卵サイズ×クラッチサイズ)も大きい(図2C)という傾向がありました。さらに(メスの体サイズの効果を調整して)保護を行う種と行わない種を比べると、保護を行う種の方が卵は小さく、クラッチサイズは大きく、クラッチ重量も大きいという結果が得られました。この結果は、「子育ての手厚い生物ほど、大きな子(卵)を少数産む」という「通常パターン」と真逆です。本研究の結果は、無脊椎動物で初めて親による子の保護と小さな卵の進化的な関連性を示したものです。

次に、卵サイズとクラッチサイズのトレードオフを検討してみました。トレードオフとは、限られた資源に由来する複数の形質間に見られる「一方が増すと必然的に他方が減る」という関係のことを指します。「メス親が資源の消費を伴う子の保護を行う場合は、このトレードオフが不明瞭になる」という理論的な予想がありましたが、ここでも結果は逆でした。つまり、保護を行わないものに比べて保護を行う場合には強いトレードオフが検出されたのです(図3)。

さらに、保護を行わない種に比べて保護を行う種では「卵と1齢幼虫の発育は遅い」という傾向も明らかになりました(図4)。

これらの結果を解釈する際に注意すべきことがあります。それは「形質同士の相関関係は必ずしも因果関係を意味しない」ということです。相関する形質は「どちらか一方が原因で他方が結果」である可能性、あるいは「原因が別があり、これが両方の形質に影響した結果」である可能性も考えねばなりません。これらを区別する方法の一つは、進化の順番を特定することでしょう。少なくとも「結果」は「原因」の前には存在しないからです。そこで、メス親による子の保護と生活史形質の進化順序の推定を試みました。結果は興味深いものでした。ツノカメムシ科では「小さな卵・大きなクラッチサイズ・大きなクラッチ重量という状況が成立した後でメス親による子の保護行動が進化した」と推定されたのです。

本研究で得られた結果を総合して、ツノカメムシ科で生じた生活史形質の進化を説明する新たな仮説を提出しました。これまでの仮説と異なる重要な点は、「繰り返し繁殖から生涯一回繁殖へのシフト」が発端になったと仮定したところです(図5, 図6)。一回繁殖へのシフトが生活史形質の進化にもたらすだろう影響は、大きく分けて二つあります。一つは当座の繁殖に投資する資源総量(=クラッチ重量)を増加させることです(図5)。将来の繁殖のため控えていた資源投資を当座の繁殖にすべて回すわけですから、卵サイズが変わらなくてもクラッチサイズは増加するでしょう。もう一つはメス親の保護のコストを軽減することです(図6)。この意義は以下のように理解されています。一般論として、自然選択は「生涯適応度を最大にする生活史」を進化させると考えられます。したがって、子の保護の進化は、親が「当座の繁殖で、子が生存や発育を高める結果生まれる適応度上の利益」と「将来の親自身の繁殖や生存を低下させる適応度上のコスト」のバランスで決まると考えられます。親による子の保護の進化を促す条件に関する仮説には、前者の利益が大きくなる条件と後者のコストの軽減に関わるものがあります。例えば、子への厳しい捕食圧や利用し難い餌資源への依存、あるいは強い種内・種間競争などは、親による子の保護の利益を高め進化を促す環境要因として1970年代から指摘されてきた古典的な仮説です。一方、1990年代に入って議論された後者のコストに注目した仮説が「生涯一回繁殖仮説」と呼ばれるものです。一回繁殖になれば将来の繁殖機会が存在しないのですから、将来の繁殖や生存に関するコストは消滅します。したがって、例え小さな利益でも容易に親による子の保護が進化すると考えられるのです。

実際、保護を行うツノカメムシの種では、「幼虫が限られた期間しか利用できない果実に依存することによってメスの繰り返し産卵が困難になっている」という証拠が得られています。さらに、子を保護する種は非常に捕食圧の高い環境で繁殖しており、メス親がいない卵や弱令幼虫は死滅してしまうことが過去の研究で繰り返し明らかにされています。これらの種では「防衛能力を持たない卵期間」が長いことも、この「潜在的に高い死亡率」の一因でしょう(図6)。ツノカメムシ科では(何らかの原因で寄主植物を転換し)繰り返し繁殖から一回繁殖となり、さらに子への捕食圧が高まった結果、親による子の保護が進化し(図6)、同時に子の保護と大きなクラッチの関連も成立したと考えられます(図5)。一方、「小さい卵」の進化に関しては以下のように考えられます。ここで重要になるのは、幼虫が集合性を持つことです(図5)。カメムシ類のような「不味い昆虫」では、大きな集合を作ることで捕食を回避し生存率が高まると考えられています。捕食圧の高い環境では、(子の保護だけでなく)大きな幼虫の集合サイズを有利にする選択が働くでしょう。幼虫の集合性による生存率の上昇は、卵の小型化による幼虫生存率の低下を補償すると考えられますから、大きな集合の進化に伴ってトレードオフを通じた卵の小型化が生じると予測されます(図5)。この卵サイズとクラッチサイズのトレードオフ自体もまた、一回繁殖へのシフトで強化されたのかも知れません(図5)。繰り返し産卵の場合、メスは産卵の間に継続的に栄養物をとることで卵を作る資源量に余裕が生まれ、これがトレードオフを弱めるからです。

【研究の意義と今後の展望】

本研究では、「子育ての手厚い生物ほど、大きな子(卵)を少数産む」という定説を覆す生活史形質のセットがツノカメムシ科で進化したことが示されました。本研究の特色は、質の高いデータを用いて複数の形質間の進化的な関係性と進化順序の両者を同時に評価したことにあります。その結果、親による子の保護を含めた生活史進化の様々な局面を説明する複数の仮説・理論を検証しただけでなく、「一回繁殖へのシフト」によって形質間の複雑な関係に一貫した説明を与えることにも成功しています。これまでにない新たな視点から、親による子の保護を含めた生活史進化に対する我々の理解を深化させるものです。今後は、議論の要となる「生涯一回繁殖仮説」がどの程度広範な分類群で生活史形質の進化に適用可能なのか、その一般性を検証することが求められるでしょう。

【発表雑誌】

雑誌名: The American Naturalist

掲載日: 2024年5月10日 (Ahead of Print)

論文タイトル: Maternal care under large clutches with small eggs: The evolution of life history traits in shield bugs

著者: Shin-ichi Kudo, Tomohiro Harano, Jing-Fu Tsai, Kazunori Yoshizawa, Nobuyuki Kutsukake

DOI: <https://doi.org/10.1086/730145>.

【研究チーム】

工藤 慎一(鳴門教育大学:責任著者)

原野 智広(愛知学院大学・総合研究大学院大学)

蔡 經甫(国立科学博物館 台湾・北海道大学)

吉澤 和徳(北海道大学)

沓掛 展之(総合研究大学院大学)。

【研究助成】

科学研究費助成事業: JSPS KAKENHI: JP13F03075, JP15H04409, JP16K07518, JP21K06335

藤原ナチュラルヒストリー財団 2020 年度助成金

National Science Council, Taiwan: MOST 108-2313-B-178-001-MY3

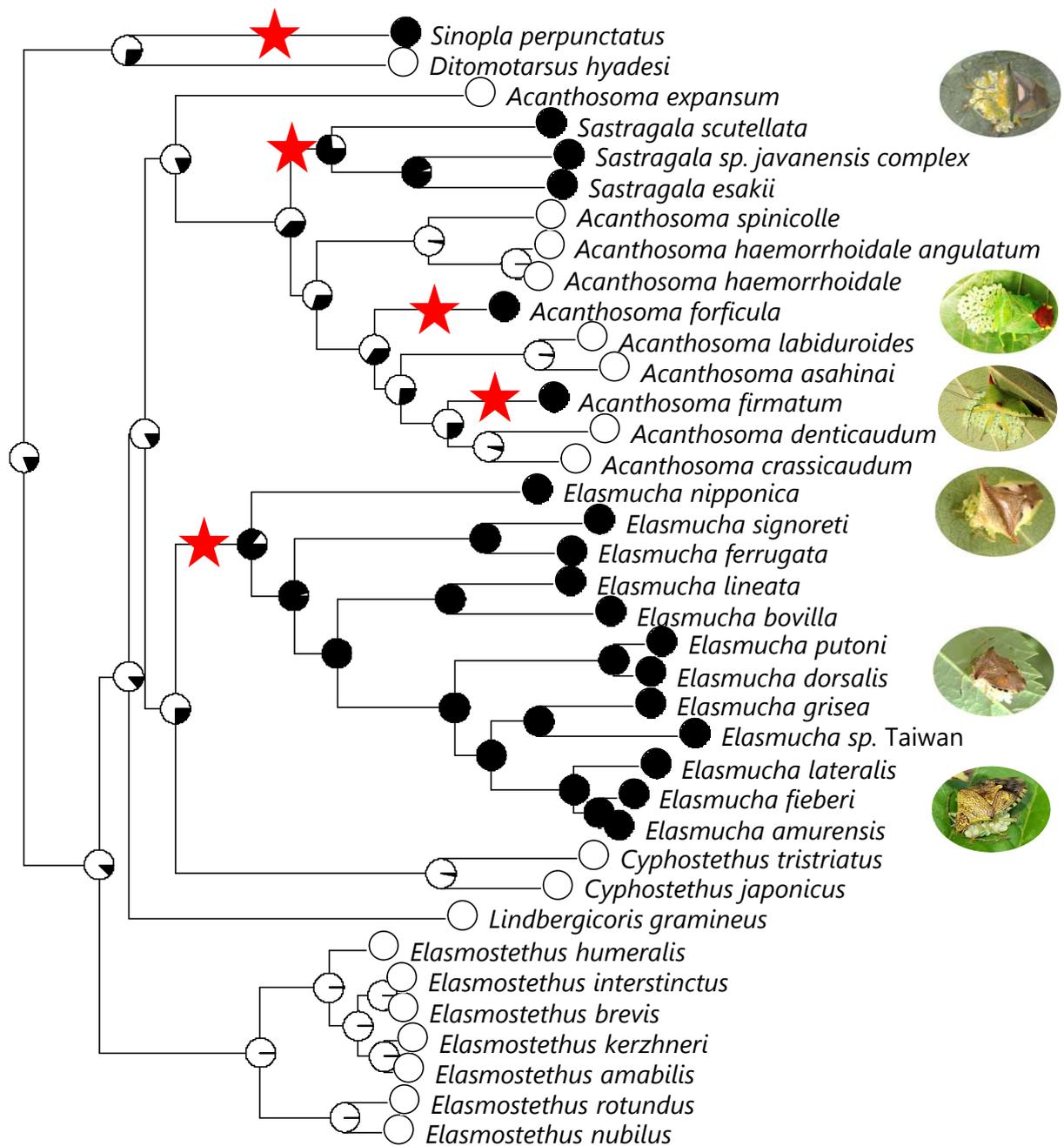


図1 ツノカメムシ科の分子系統とメス親による子の保護の進化。
 円グラフの黒塗り部分は、最尤法によって推定された子の保護の確率。
 系統内で少なくとも5回、保護行動が独立に進化したと推定される(★)。

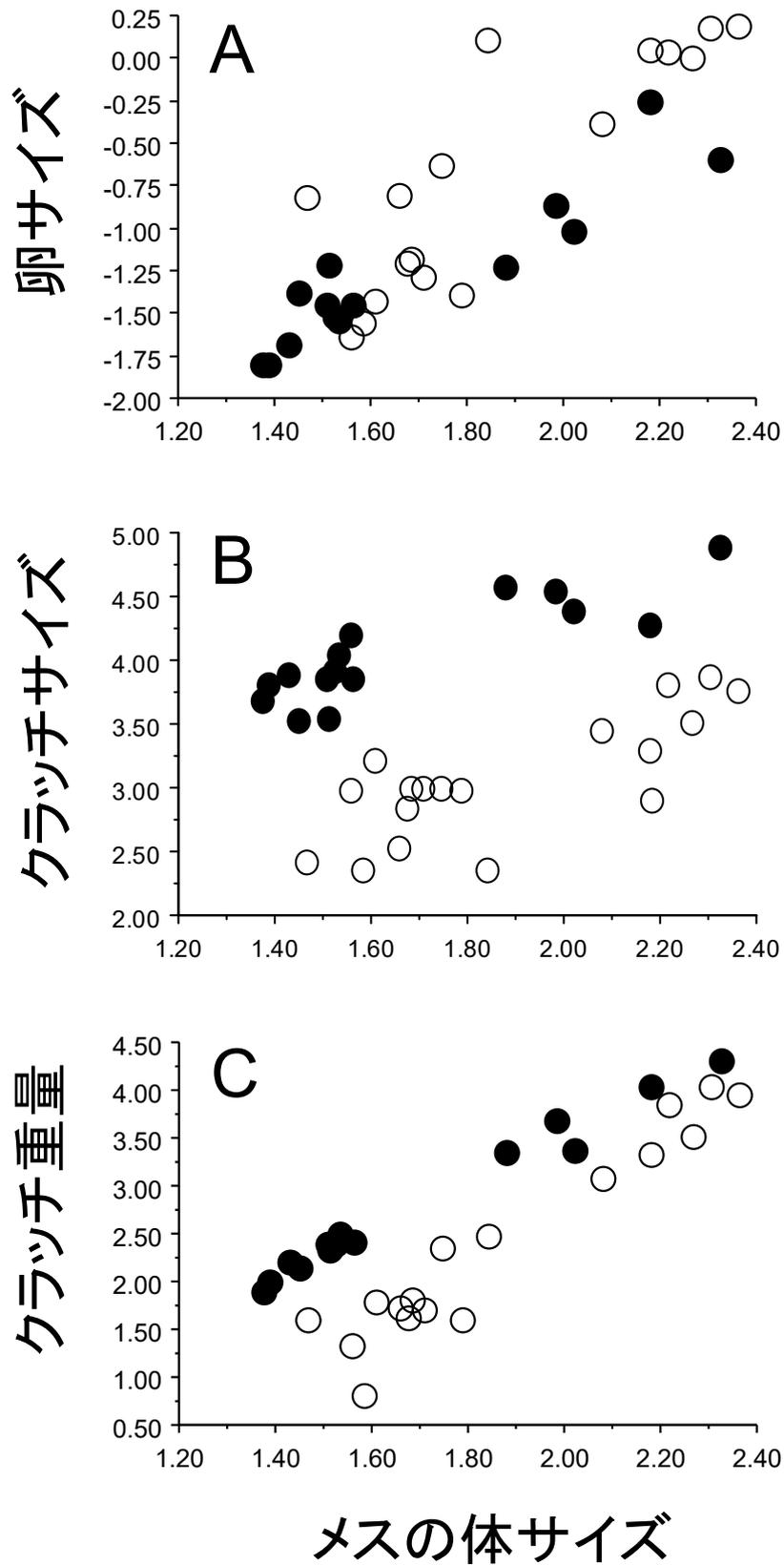


図2 メスの体サイズと卵サイズ、クラッチサイズおよびクラッチ重量の関係。
 ●:メス親が子の保護を行う種, ○:メス親が子の保護を行わない種。

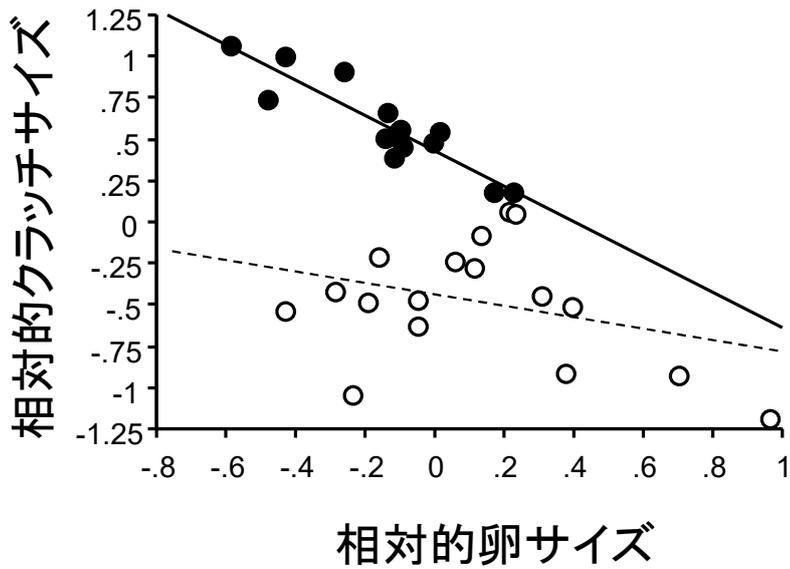


図3 卵サイズとクラッチサイズのトレードオフ。
 ●:メス親が子の保護を行う種, ○:メス親が子の保護を行わない種。
 卵サイズとクラッチサイズは、メスの体サイズの影響(図2)を調整した相対値(回帰の残差)で示した。

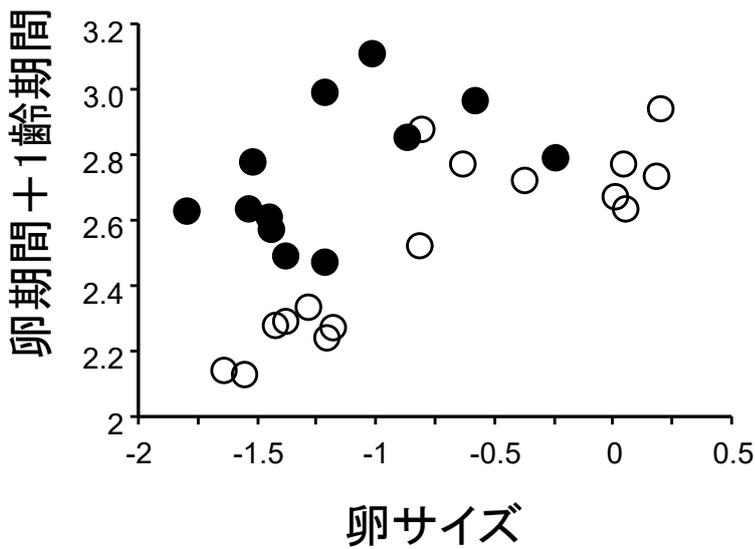


図4 卵サイズと卵および1齡幼虫の発育期間の関係。
 ●:メス親が子の保護を行う種, ○:メス親が子の保護を行わない種。

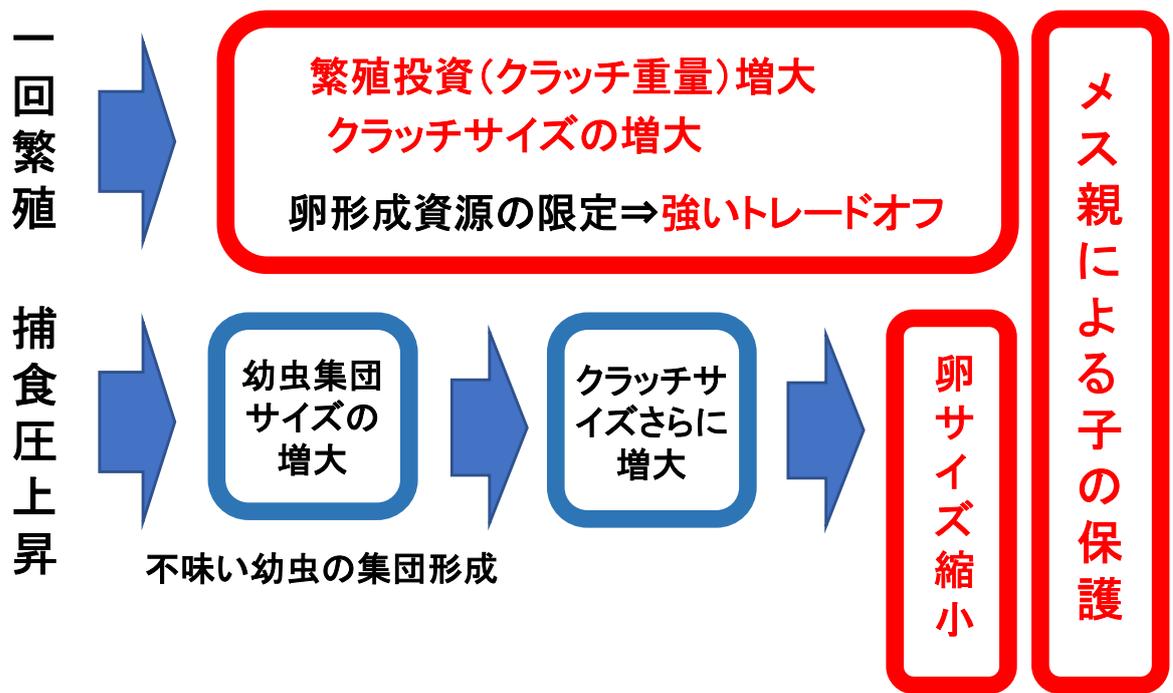


図5 生涯一回繁殖へのシフトと捕食圧の上昇が、保護と小卵、大きなクラッチサイズおよび大きなクラッチ重量との関連性を生む。

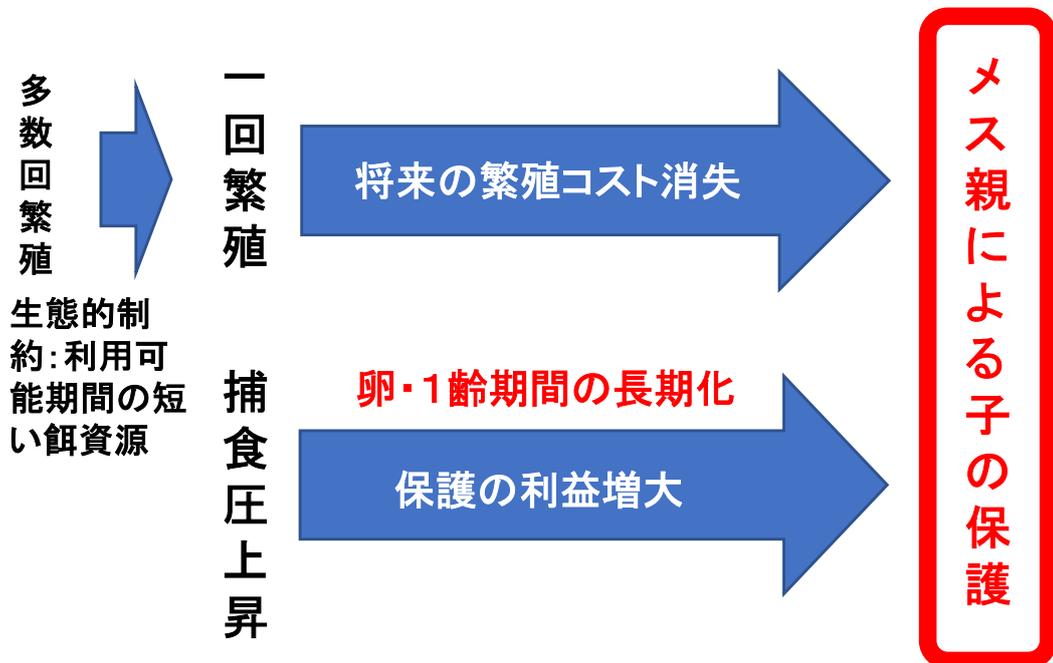


図6 生涯一回繁殖へのシフトと捕食圧の上昇が、長い卵・1歳期間の下でメス親による子の保護の進化を促す。