

研究の詳細

【研究の背景】

食う・食われる関係(捕食・被食関係)は、生物の種間関係の代表です。被捕食者は「捕食を免れる性質」を、逆に捕食者は「捕食効率をより高める性質」を互いに進化させると考えられています。しかし、被捕食者は捕食を完全に回避できるわけではありません。捕食者に襲われて傷つく、つまり体の一部を欠損することは少なくないでしょう。あるいはトカゲの仲間では知られる「しっぽ切り」など、襲われた際に自ら体の一部を切り話す「自切」によって捕食を免れる動物も知られています。

子孫を残す行動、つまり繁殖行動は言うまでもなく生物にとって重要です。繁殖に資源やエネルギーを投資することによって、生き残る子の数の増加を通じて自身の(当該行動を支配する)遺伝子のコピーをより多く次世代に伝える自然選択上の利益が生まれます。一方で、繁殖への高い投資は「親自身の将来の繁殖や生存に対するコスト」も伴うと考えられています。先ほど述べた捕食リスクの増加は、代表的な「繁殖の生態的コスト」と見なされています。つまり、繁殖準備中あるいは繁殖途中の個体の捕食による死亡リスクは高まると予測され、それを野外で実証した研究も様々な分類群で行われてきました。しかし、死に至らない捕食、つまり「傷つくことや体の一部を失うこと」が襲われた側のその後の行動に与える影響に関しては(自切を除いて)研究が進んでいません。

一般に傷ついた個体は、その後の繁殖率や生存率が低下すると考えられます。この場合、傷ついた個体には「将来の繁殖機会よりも、目の前の繁殖機会に資源やエネルギーを集中的に投資して繁殖成功を高める」ことが有利になる選択が働くと理論的に予想できます。これは終末投資(Terminal investment)仮説と呼ばれています。

一方、捕食者の攻撃によって失った体の部位が、繁殖行動で重要な役割を果たす場合もあるでしょう。例えば、捕食者に襲われて腕を失ってしまったサルの母親は、子をうまく扱うことができず子育てに苦労するはずですが。このような場合、欠損した体の部位に頼らない様に繁殖行動を大きく変化させることによって、欠損によって低下した機能を補うことがもしかすると可能かもしれません。このような事例は過去に報告されていませんが、ここではこれを「補償仮説」と呼ぶことにしましょう。

我々研究チームは、メス親が子育てを行う半翅目昆虫のミツボシツチカメムシを用いて、メス親が傷つくことあるいは体の一部を欠損することにより、繁殖行動にどのような変化が生じるかを検討しました。本種は地面に営巣し、ボール状の塊になるよう受精卵を産んだ後、卵保護を行います。この卵保護の期間中、メス親は未受精の特殊な卵である「栄養卵」を孵化まで卵塊の表面に産み足していきます。この栄養卵は、孵化幼虫の最初の餌となり高い栄養価を持っています(Kudo & Nakahira 2004)。その後、メス親は寄主であるオドリコソウ属の種子(蒴果)を巣の外に探しに出かけ、1個ずつ口吻の先に保持して繰り返し巣に持ち帰り、幼虫に給餌します。この種子給餌は、普通、幼虫が3令に脱皮し巣外に移動しメス親から独立するまで続きます。オドリコソウ属の植物は種子散布をアリに頼る「アリ植物」で、蒴果にはエライオソームと呼ばれるアリを誘引する物質が付いています。そのため、植物上や周囲では高密度でアリが徘徊しており、高い捕食圧が維持されています。実際、野外の寄主周囲で見つかる産卵前のメス成虫は、しばしば体の一部を欠損していることが観察されています(図1)。おそらく、アリ類からの攻撃を受けたものでしょう。

【研究の成果】

終末投資仮説と補償仮説を区別して検証するため、以下の3つの実験区を設定しました。後脚切除区：産卵前のメスを二酸化炭素で麻酔し、左後脚を切除した実験区。前翅切除区：左側前翅を切除した実験区。麻酔のみ行った対照区。後脚切除区と前翅切除区は両方共に、メスが傷を受けたことは共通しています。しかし、後脚は歩行の要となる部位で、種子を運搬する能力に直接関係すると考えられますが、前翅は歩行や種子運搬能力とは無関係であると考えられます。この3実験区で受精卵と栄養卵の生産数、さらには人工的に設けた営巣・給餌装置内で種子運搬速度(種子を巣へ8cm運搬する時にかかった時間)を比較しました(図2)。この種子運搬速度は給餌能力の指標としたわけですが、種子の給餌数そのものとしなかったのには理由があります。それは、幼虫の栄養状態、つまり孵化幼虫が食べた栄養卵の量によってメス親が種子の給餌数を調節することが過去の研究で明らかにされているからです(Kudo et al. 2021)。

もし終末投資仮説が正しいとすると、栄養卵の生産数(あるいは受精卵当たり栄養卵数)は「後脚切除区＝前翅切除区>対照区」となるでしょう。一方、もし補償仮説が正しいとすると、栄養卵の生産数(受精卵当たり栄養卵数)は「後脚切除区>前翅切除区＝対照区」となり、さらに種子の運搬速度は「後脚切除区<前翅切除区＝対照区」となると予想されます。

切除実験の結果、受精卵の数は対照区に比べて後脚切除区と前翅切除区で低下しました(図3a)。これは切除を受けたこと自体の影響でしょう。一方、栄養卵数は後脚切除区でのみ大きく増加し、前翅切除区では対照区と差はありませんでした(図3b)。その結果、後脚切除区では受精卵当たり栄養卵数、つまり孵化幼虫が食べる平均的な栄養卵数が大きく上昇しました(図3c)。さらに、切除する部位によってメス親の種子運搬速度は大きく異なりました。後脚切除区のメス親が種子を運搬する速度は、前翅切除区と対照区のメス親に比べて大きく低下したのです(図4)。これらの結果は、明らかに補償仮説を支持しています。

つまり本研究の結果は、「産卵前に捕食者に襲われて後脚を失ったミツボシツチカメムシのメス親は、孵化幼虫が利用できる栄養卵数を増加させて、後脚を失ったことにより低下する種子の給餌能力を補償する」ことを示しています。

【研究の意義と今後の展望】

本研究では、「後脚を失って種子の運搬能力が低下したミツボシツチカメムシのメス親が、代替餌となる栄養卵の生産を増加して給餌能力の低下を補償する」ことが示されました。この研究は「怪我して子育てに支障が出た親が、その支障をどのように軽減・克服するのか？」を無脊椎動物で検討した初めての例です。

この研究の意義は、単に「怪我に対応する親のユニークな子育て行動」を報告するだけに留まりません。親が子へ給餌を行う動物としては、鳥類が有名でしょう。鳥類では、ヒナの大きな鳴き声や嘴周辺の鮮やかな色彩や模様が、親に「餌を運んできて！(＝餌乞い)」を伝える信号になっています。この様な性質が進化した背景には、「給餌をめぐる親子間の進化的な対立」が存在すると考えられてきました。理論的な検討から、「最適な給餌量」は親子で食い違っており、「子には親が望む以上に餌を要求することが有利」となる、逆に「親には子の過剰な要求に応じない方が有利」となる選択が働いていると予測されます。つまり、ヒナの激しい鳴き声による「餌乞い」は、「子の要求と親の拒否」、お互いを強め合う選択によって進化したと考えられています。

興味深いことに、本種に近縁なツチカメムシの1種では、子からメス親に対し「種子を運んできて！」を伝える揮発性化学物質、つまり「餌乞いフェロモン」が放出されていることが明らかにされています。我々は、本

種でもこの「餌乞いフェロモン」が親子をつないでいると考えています。先に述べたように、本種では孵化幼虫が食べた栄養卵の量に応じてメス親が巣に運ぶ種子の量が変わることが分かっています(Kudo et al. 2021)。例えば、栄養卵を通常よりもたくさん食べた幼虫に対しメス親は種子給餌を控えますが、これは幼虫が餌乞いフェロモンをあまり放出しないことが直接の原因でしょう。その適応上の理由は、メス親が頻繁に種子を探しに出かけて巣を長い間留守にすると、捕食者によって幼虫が攻撃されるリスクが高まるためです。地面の巣で、アリ類を呼ぶオドリコソウ属の種子を食べる本種の幼虫は、常に高い捕食のリスクと隣り合わせであることを思い出してください。メス親は給餌だけでなく、捕食者から子を防衛する役割も担っています。一方、栄養卵を十分食べられなかった幼虫は、フェロモンを多量に放出して多くの種子給餌を親に要求するのでしょうか。これは栄養不足や餓死を回避する利益が捕食リスクを高めるコストよりも大きいためだと考えられます。つまり、メス親が生産する栄養卵の量は、それを食べた幼虫の栄養状態を変化させ、その結果生じる餌乞いフェロモンの増減を通じて、メス親自身の給餌努力にフィードバックすると考えられるのです。

本研究は「メス親の給餌能力を低下させる後脚の欠損」が栄養卵投資を高めることを明らかにしました。さらに過去の研究で、「メス親が産卵前に質の悪い餌(種子)を食べた場合に栄養卵投資が増加する」ことも明らかにされています(Kudo & Nakahira 2005)。このメスの経験した餌環境は、幼虫が将来経験するであろう餌環境をかなり正確に反映するものでしょう。つまり、「メス親の後脚欠損」も「メス親が経験した餌環境」も、子育て中に幼虫が経験するであろう餌環境を予測する情報になっているはずで、メス親は自分が経験した環境に応じて栄養卵投資を調節し、種子給餌を受ける直前の幼虫の栄養状態を変えています。つまり、栄養卵の生産は単に幼虫の餌としてのみならず、将来の環境に関する情報を幼虫に伝える媒体としても機能しています。そして、この「餌乞いの強さを左右する幼虫の栄養状態を変える」プロセスを通じて、メス親による栄養卵の生産は種子給餌をめぐる親子間対立とその解消に影響する可能性があります。

メス親が経験した環境条件が子の表現型に影響することを一般に「母性効果」と呼んでおり、本種の栄養卵生産・消費の効果もそれに該当します。生物の性質(=表現型)は、世代内の「遺伝子と環境の効果」のみで決まるわけではありません。世代間をつなぐこの母性効果は、生物の様々な性質の進化を理解する上で鍵となるものです。ミツボシツチカメムシを用いて我々がこれまでに明らかした研究成果は、進化生物学上の一般的な論点である「子育てをめぐる親子間対立と母性効果の関係」に対して新たな示唆を与えるものと考えています。議論の前提となる「子から親への餌乞い」の実態が、今後の研究によって明らかになることを期待しています。

関連論文

Kudo, S. & T. Nakahira 2004. Effects of trophic-eggs on offspring performance and rivalry in a sub-social bug. *Oikos*, 107: 28-35. (doi:10.1111/j.0030-1299.2004.13169.x)

Kudo, S. & T. Nakahira 2005. Trophic-egg production in a subsocial bug: adaptive plasticity in response to resource conditions. *Oikos*, 111: 459-464. (doi:10.1111/j.1600-0706.2005.14173.x)

Kudo, S., N. Baba, M. Mukai, H. Hironaka & K. D. Tanaka 2021. Interaction between prenatal and postnatal provisioning in a subsocial bug. *Biological Journal of the Linnean Society*, 132: 925-930. (doi:10.1093/biolinnean/blab015)

【発表雑誌】

雑誌名: *Biology Letters*

DOI: 10.1098/rsbl.2026.0099

掲載日: 2026 年 5 月 27 日

論文タイトル: Injured mother bugs compensate for reduced provisioning ability by increasing trophic egg production

著者: Hiromi Mukai, Mantaro Hironaka, Narumi Baba, Shin-ichi Kudo

【研究チーム】

向井裕美(鹿児島大学大学院連合農学研究科・森林総合研究所関西支所)

弘中満太郎(浜松医科大学・石川県立大学)

馬場成実(九州大学大学院農学研究院)

工藤 慎一(鳴門教育大学大学院学校教育研究科:責任著者)

【研究助成】

科学研究費助成事業:JP21370011, JP25440239

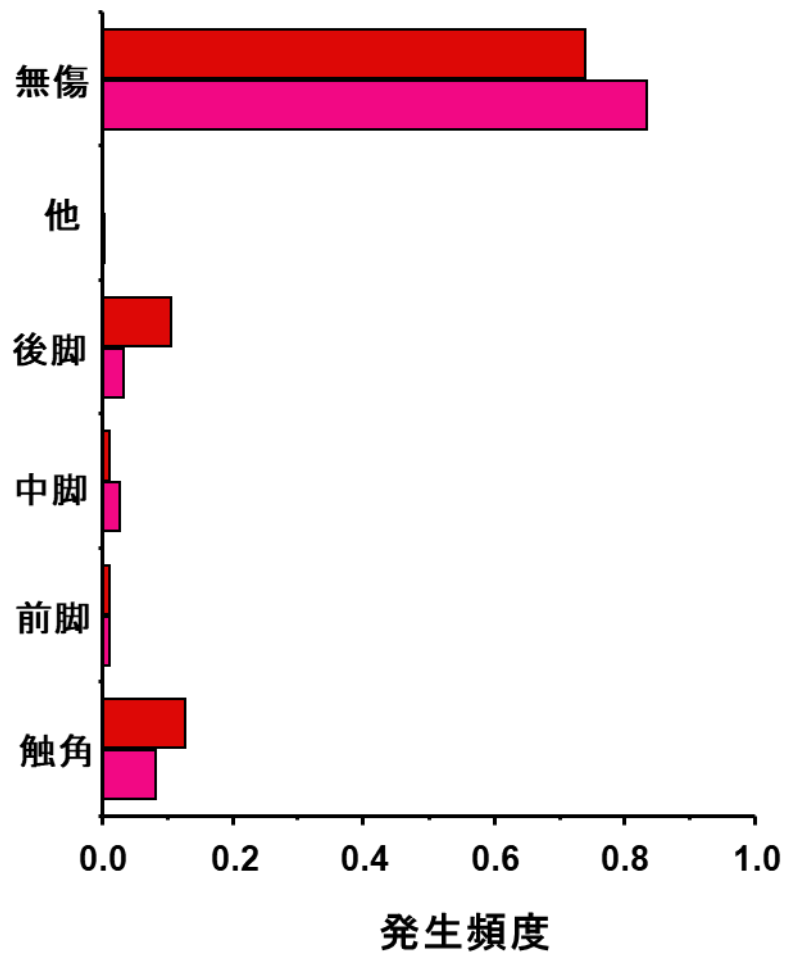


図1 野外における産卵前のメスの怪我。
 佐賀県神崎市東鹿路(赤)と一番ヶ瀬(ピンク)において、オドリコソウ群落で発見されたメス成虫を調査。
 欠損部位ごとに発生頻度を示した。

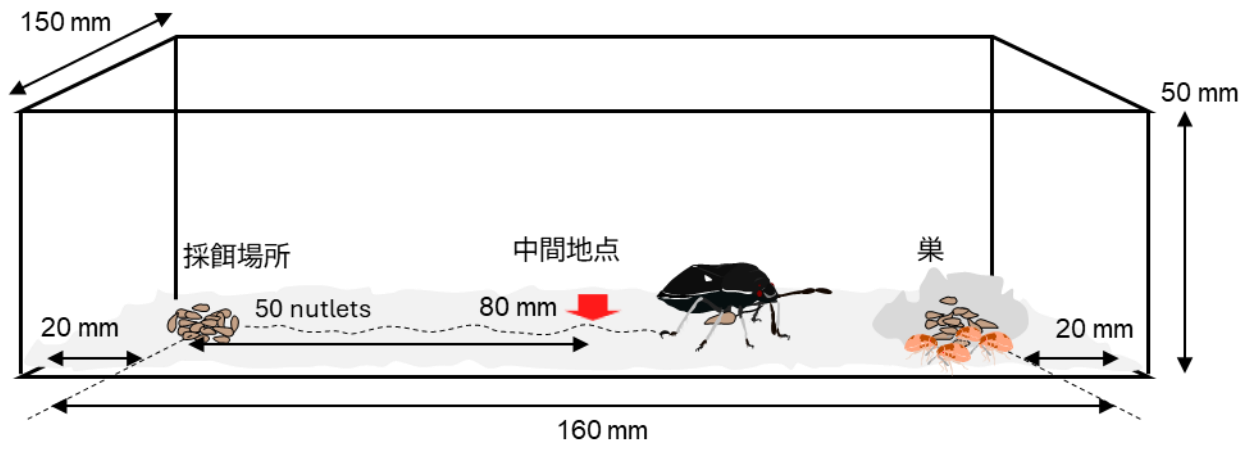


図2 種子運搬速度の測定に用いた給餌実験装置。

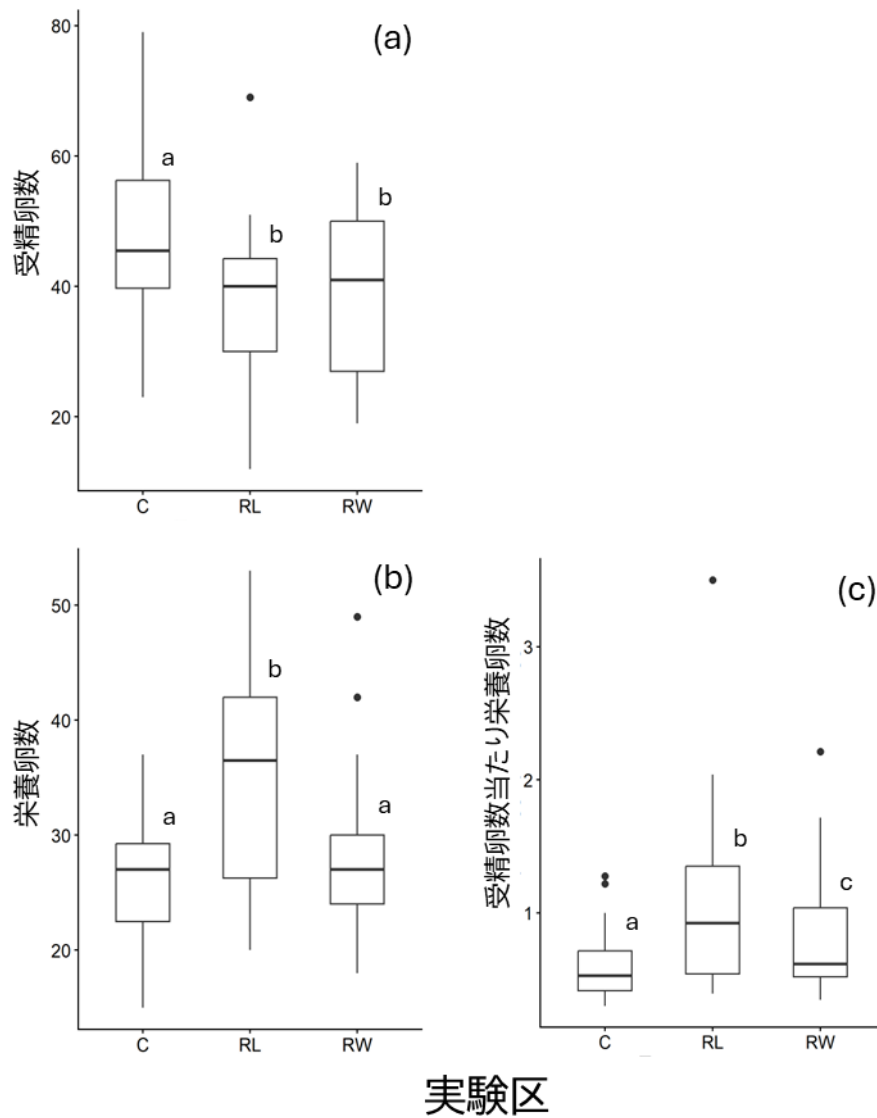


図3 産卵前の後脚と前翅の切除がメスの繁殖形質に与える影響。

実験区 RL:二酸化炭素麻酔下で後脚を切除した処理区, RW:前翅を切除した処理区, C:麻酔のみを行った対照区。

繁殖形質 a:受精卵数, b:栄養卵数, c:受精卵当たり栄養卵数。

異なるアルファベットは実験区間に有意な差があることを示す(Tukey test)。

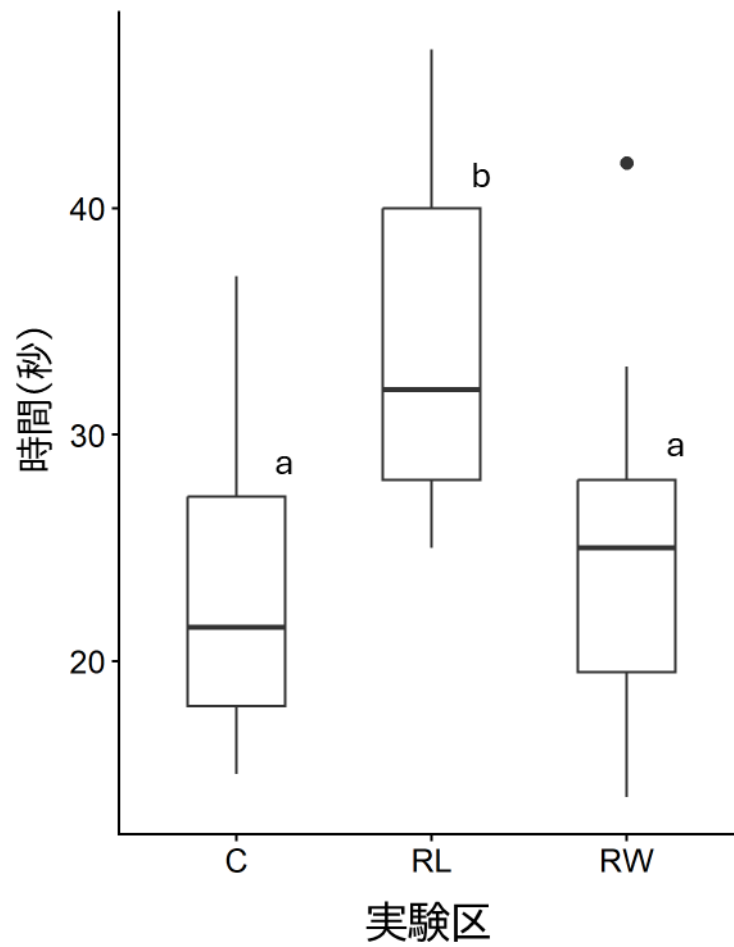


図4 産卵前の後脚と前翅の切除がメスの種子運搬に与える影響。

種子を8cm運ぶ際の時間(秒)を測定した。

実験区 RL:二酸化炭素麻酔下で後脚を切除した処理区, RW:前翅を切除した処理区, C:麻酔のみを行った対照区。

異なるアルファベットは実験区間に有意な差があることを示す(Tukey test)。