

学位論文題名

ツノカメムシにおける親による子の保護の比較生態学的研究

学位論文内容の要旨

本論文は総ページ223枚中、37表、45図を含む。

本論文は、当座の子供の生存率をたかめるような親の行動すなわち親の投資に焦点を当て、昆虫類、特にツノカメムシ類における繁殖戦略を明らかにすることを目的とする。産卵後の保護行動を持つヒメツノカメムシ *Elasmucha putoni* とアカヒメツノカメムシ *E. dorsalis* の2種を選び、保護行動を持たないベニモンツノカメムシ *Elasmotherus humeralis* と比較した。各章の主要な内容は次のように要約できる。

第1章「序論」。親の保護行動の機能と当座の利益、および保護行動を含め当座の繁殖が潜在的に持つ親自身の生存や繁殖に関して払うコストについての従来の研究と方法論について要約している。個体群を用いた進化生態学的アプローチと種間比較によるアプローチは相補的なものであるにもかかわらず、従来の研究はいずれか一つの視点によっていると批判している。

第2章「保護行動のパターンと親子間の警報システム」。産卵途中あるいは卵や幼虫に随伴する雌成虫は、視覚的または触覚的刺激に対して特異的な一連の攻撃的行動を示し、それは2種に共通していた。この行動が実際に捕食者に対して有効であることを確認した。親が自らの卵塊を識別できるかどうかについては、実験の結果は否定的であった。これらのカメムシにおいては、保護の期間中親が自らの卵塊や幼虫から離れることがなく、血縁識別能力を進化させることがなかった、としている。保護行動は触角を切除していない親に、潰した幼虫を与えても解発される。保護習性を持たない複数属のツノカメムシ類の幼虫を潰して与えても解発されることから、警報物質がツノカメムシ類に共通するものであり、このことが親子間の警報システムが進化する前適応となっていた、と推定している。

第3章「ヒメツノカメムシの生活史と保護行動」。生活史進化に関連した選択要因を明らかにするためには個体群毎に対象生物の形質と環境要因の関連を分析す

る必要があるとし、保護行動の進化に関連したと思われる選択要因と制約要因を、寄主植物との関係、雌親随伴の適応的意義、繁殖のコストと繁殖形質の可塑性の観点から検討した。ヒメツノカメムシは最初ヤマグワの、ついでノリウツギの果実で繁殖し、これら果実への依存性はきわめて高い。ヤマグワ果実は急速に成熟した後落下消滅するが、ノリウツギ果実は成熟後も容易に落下しない。これに対応して、ノリウツギ上の方が雌親の随伴期間が長く、幼虫の集団が後期まで維持された。一方、繁殖にかかわるいくつかの形質間の相関構造を雌親個体毎に追跡して選択勾配分析法を適用した結果、その年のヤマグワ上の産卵雌の繁殖行動に関連した平均的表現型はより大きな卵塊を早く産み、より長く随伴する方向へ変化したと考えられた。随伴親の除去実験は卵・若令幼虫が激しい捕食圧に曝されていること、随伴期間の延長に伴いクラッチの生存率が上昇すること、随伴が外敵に対する防衛以外に機能を持たないことを示した。さらに、保護行動が雌のその後の繁殖に負の効果を与えている証拠は得られなかった。これらの結果は、繰り返し繁殖し可能な限り保護を続けるのが有利であることを示唆する。しかし、餌資源のフェノロジーが繁殖機会の強力な制約となる条件下では、当座の繁殖に最大の投資をおこなうのが適している。さらに、幼虫集団の維持には、餌をめぐる競争コストが存在するであろう。ヤマグワ果実上ではこれらの制約は特に厳しく、この場合は1回繁殖で、果実をめぐる幼虫間競争のコストが保護による利益を上回る時期まで保護を続けるのが最適な戦略である、という結論が導かれる。以上の研究に基づいて、相対的に発育速度に対して時間的に限られた餌資源が、高い外敵圧とあいまって保護行動の進化を促進するという「時間的に限られた餌資源仮説」を提唱している。

第4章「アカヒメツノカメムシの保護行動と生活史」。上の仮説を検討するため、ヤマブキショウマを利用する近縁種アカヒメツノカメムシを比較にとりあげた。この種においても幼虫の果実への依存性はきわめて高く、また随伴親除去実験は非常に高い捕食圧が潜在的に存在することを示した。餌資源の利用は明らかに時間的に限定されるが、一方、花序の形態は幼虫間競争を緩和し、幼虫集団を長期にわたって維持することを可能にする。繁殖機会が限定され、親による保護期間がそのまま子の適応度増大をもたらす場合、当座の繁殖機会に最大の投資をおこなう戦略が最適となる。この種では長期にわたる保護が観察されたが、このことは上の文脈で説明される、としている。

第5章「ツノカメムシの繁殖戦略の比較分析」。親の随伴が外敵に対する防御機能を果たす場合、保護行動は外敵圧の高い環境で進化した、と一般に解釈されて

きた。保護習性を持たないベニモンツノカメムシにおける捕食・寄生圧をヒメツノカメムシと比較したところ、同様に高く、上の憶測は支持されなかった。したがって高い外敵圧は保護習性の進化にとって必要条件ではあるが十分条件ではない、とした。ベニモンツノカメムシではクラッチサイズは小さく、かつクラッチ間で大きく変動した。卵母細胞は連続的に発育し、高い卵形成速度との相乗効果によりヒメツノカメムシよりも多産であった。また、卵と1令幼虫の期間は卵サイズに相違がないにもかかわらず短縮されていた。すなわち、繁殖努力を時間的・空間的に分散させ、運動性のないステージの期間を短縮することにより高い外敵圧に対処している、とした。他の9種を加え、ツノカメムシ科における生活史・繁殖形質の変異を種間比較した。体サイズの影響を除いたクラッチサイズと卵サイズの間には有意な負の相関が検出され、トレードオフの存在が示唆された。一方、保護期間と卵サイズの間には有意な相関が認められず、大型卵と親による保護の間に進化的な因果関係があるとする仮説はツノカメムシ類にはあてはまらないとした。

第6章「総合考察」。従来の研究例、学説を検討しつつ、ツノカメムシにおける親による子の保護の進化に関連したと考えられる諸要因について考察している。生態的要因として寄主植物の特性による餌資源の制約が繁殖機会を限定し、このことが各クラッチにおける繁殖努力の集中を要請するのみならず、激しい外敵圧をも招いている可能性を示唆した。一方、系統的要因として習性的および生理的前適応のほか、卵形成・発達が上記の生態的要因の影響を受けつつ保護行動の進化に関与している、と論じている。

本論文は適応度利益・損失の定量化をはかりながら、進化生物学の領域においてこれまで独自に発展してきた諸分野と、形質進化の歴史的変遷を特定する系統分類学・比較生態学とを統合することを目指したもので、親による子の保護の進化を介して、進化生物学の一般的目標を示していると理解される。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 高 木 貞 夫
副 査 教 授 阿 部 永
副 査 教 授 飯 塚 敏 彦

学 位 論 文 題 名

ツノカメムシにおける親による子の保護の比較生態学的研究

この研究はツノカメムシ類における繁殖戦略を、雌親による卵・幼虫の保護という親の投資を中心に解明する目的でおこなわれた。保護習性を持つヒメツノカメムシ *Elasmucha putoni* とアカヒメツノカメムシ *E. dorsalis* の2種を選び、保護習性を持たないベニモンツノカメムシ *Elasmotherus humeralis* と比較した。

[1] 保護行動を記述し、それが視覚的、触覚的刺激によってひきおこされるばかりでなく、触角を切除していない親に潰した幼虫を与えても解発されることを見だし、また実際に外敵、特に捕食性昆虫に対してきわめて有効であることを確認した。

[2] 特定の個体群を対象に、保護行動の進化に関連したと思われる選択要因と制約要因を、寄主植物との関係、雌親随伴の適応的意義、繁殖のコストと繁殖形質の可塑性の観点から検討した。ヒメツノカメムシは最初ヤマグワの、ついでノリウツギの果実に高度に依存しながら繁殖する。ヤマグワ果実は急速に成熟した後落下消滅するが、ノリウツギ果実は成熟後も容易に落下しない。これに対応してノリウツギ上の方が親の随伴期間が長く、幼虫の集団が後期まで維持された。繁殖にかかわるいくつかの形質間の相関構造を雌親個体毎に追跡して選択勾配分析法を適用した結果、ヤマグワ上でも調査年には平均的表現型はより大きい卵塊を早く産み、より長く随伴する方向へ変化したと考えられた。潜在的に激しい捕食圧があり、随伴期間の延長にともなってクラッチの生存率が上昇すること、保護行動が雌のその後の繁殖に負の効果を与える証拠が得られなかったことから、繰り返し繁殖し、保護は可能な限り続けるのが有利であると予想された。しかし、餌資源のフェノロジーが繁殖機会を限定し、幼虫集団の維持に餌をめぐる競争が存在する条件下では、1回繁殖で、幼虫間競争のコストが保護による利益を上回る時期まで保護を続けるの

が最適な戦略である、とする結論が導かれる。寄主植物の相違による保護期間の差は、この競争の強さの差に由来する、と考えられた。以上に基づいて、保護行動の進化には高い外敵圧は必要条件であるが十分条件ではなく、これとあいまって、発育速度に対する餌資源の時間的な制限が必要であるとする仮説を提唱している。

[3] 上の仮説を検証するため、ヤマブキショウマ果実で繁殖する近縁種アカヒメツノカメムシの保護行動をとりあげた。この種でも外敵圧は同様に高いが、特に異なっているのは花序の形態が幼虫間競争を緩和し、幼虫集団を長期にわたって維持することを可能にしていることである。繁殖機会が親の投資量にかかわらず限定される条件下では当座の繁殖機会に最大の投資をおこなう戦略が最適となる、との予測通り、この種では随伴は長期にわたっていた。

[4] 比較にとりあげられた、保護習性を持たないベニモンツノカメムシでも外敵圧は同様に高かった。この種は、卵母細胞が連続的に発育し、卵形成速度も高いため、多産であり、小さいクラッチを数多く産出する。また卵と1令幼虫の間は卵サイズに特に相違がないにもかかわらず短縮されていた。すなわち、この種では繁殖努力を時間・空間的に分散させ危険なステージを短縮することによって外敵圧に対処している、と考えられた。

この研究は、自然選択のメカニズムを扱う損益分析や選択勾配分析等の手法に加えるに、種を単位に形質進化の歴史的変遷を扱う比較法を併用し、餌資源となる植物のフェノロジーとの関連を明らかにして、寄主植物・食植性昆虫の相互関係の文脈の中に保護行動を位置付けたものである。重要な農林業害虫を多数含む吸口式を持つ半翅類の繁殖生態の研究に重要な貢献をなすものであり、今後の研究の向かうべき方向を示している。よって審査員一同は、最終試験の結果と合わせて、この論文の提出者工藤慎一は博士（農学）の学位を受けるのに十分な資格があるものと認定した。