

博士論文要約 (Summary)

平成 23 年入学

連合農学研究科農水圏資源環境科学専攻

氏 名 向井 裕美

タイトル	亜社会性ツチカメムシ類にみられる親に依存した斉一孵化システム
------	--------------------------------

キーワード (斉一孵化) (親-胚間相互作用) (亜社会性ツチカメムシ類)

卵生動物の胚は、周囲を覆う構造物（卵カプセル）のなかで発生を進め、孵化を待つ。卵カプセルは、胚を外環境から保護すると同時に、外環境からの情報受容を困難にする、孵化に多大な労力を必要とさせる等の、様々な制約を胚に与える。このような胚の制約的状况は、胚や、孵化直後の個体の適応度を向上させる孵化システムを進化させてきた。なかでも、親が子の保育をする種においては、親への強い依存が促進されることが予想され、親と胚の複雑な相互関係が生じている可能性がある。本研究は、親が子の保育をする亜社会性ツチカメムシ類をモデルとして、昆虫の親が示す、胚への多様かつ緻密な保育行動を初めて報告したものであり、生物の孵化システムの理解に、“第三者の協力による孵化促進（協同的孵化）”という視点が重要であることを示した。以下にその概要を示す。

【第一部：斉一孵化のメカニズム】

■第1章. フタボシツチカメムシの雌親による孵化調節：

振動による斉一孵化の孵化促進

フタボシツチカメムシは、塊状にまとめられた数十を超える卵のほぼ全てが 15 分程度で孵化する。詳細な観察の結果、孵化の瞬間に雌親が卵塊を抱え込みながら断続的かつリズムミカルな振動を繰り返すことで、斉一孵化が促進されることを発見した。雌親の与える振動が、胚への孵化シグナルであるかどうかを確かめるため、雌親に保護させた「対照区」と、孵化直前に雌親を除去した「雌親除去区」の卵塊の孵化斉一程度を比較した。その結果、雌親の存在は、孵化の斉一性を促進することが明らかになった。さらに、手動のモーターを使って、雌親の振動の特徴を模倣した人工的な振動を卵塊に与えることで、精度の高い孵化斉一性を再現することに成功した。これらの結果から、フタボシツチカメムシの雌親は、胚に振動シグナルを与えることで、孵化を斉一化させることが示唆された。

■第2章. フタボシツチカメムシの雌親による孵化調節：

卵塊回転による温度を利用した胚発生制御

孵化時の行動観察を進める過程で、フタボシツチカメムシの雌親が、卵保護期間中に卵塊を回転させるという、興味深い行動を示すことを発見した。鳥類における卵の回転は、胚の卵殻への付着を妨げることで胚発生を正常に保つための重要なものである。しかし、ツチカメムシ類では、卵を回転させずとも正常な胚発生が可能である。そこで、フタボシツチカメムシの立体的な卵塊構造のため、部位によって卵が異なる温度環境に曝されるこ

とに着目し、雌親の卵塊の回転が、鳥類とは全く異なる温度調節の機能をもつ可能性について検証した。雌親に保護させた「対照区」と、雌親を除去した「雌親除去区」の卵塊について、地温の影響を受ける下端部の卵と、気温の影響を受ける上端部の卵における発生程度を比較した結果、対照区の卵塊では、胚発生が斉一化することが明らかになった。雌親の代替として、攪拌機をタイマーで制御し、卵塊を人工的に回転させたところ、人工的に胚発生を斉一化させることに成功した。このことは、本種の斉一孵化が、卵保護期間の温度調節と、孵化直前の振動により、段階的に制御されていることを示唆するものである。

【第二部：斉一孵化の適応的意義】

■第3章. フタボシツチカメムシにおける血縁個体間の共食い抑制機構

フタボシツチカメムシで獲得された、特異な孵化の世話の進化的背景を明らかにするために、斉一孵化の適応的意義の解明を目指した。鳥類や昆虫では、斉一孵化の進化を説明する主要な仮説として、孵化直後の子（血縁個体）による卵の共食いの抑制が強く主張されてきた。本実験では、雌親を除去することで孵化を非斉一的に生じさせた「非斉一孵化区」と、雌親あるいは実験者により孵化を斉一的に生じさせた「斉一孵化区」において、共食い頻度を比較した。その結果、両区ともに、卵の共食いは観察されなかったが、非斉一孵化区でのみ、幼虫の1回目の脱皮時期に共食い率が顕著に上昇することが明らかになった。このとき、早く孵化した個体も遅く孵化した個体も、脱皮タイミングのずれにより、全ての幼虫が脱皮の時点で共食いの対象となった。このことから、幼虫は「孵化時」ではなく、「脱皮時」に共食いする可能性が高いことが示され、脱皮時における血縁個体への共食いは、斉一孵化により抑制されることが示された。

【第三部：斉一孵化と孵化の世話の進化背景】

■第4章. ベニツチカメムシの雌親による孵化の世話

ベニツチカメムシは、フタボシツチカメムシと近縁の亜社会性昆虫の一種である。雌親に保護させた「対照区」と、孵化直前に雌親を除去した「雌親除去区」の卵塊について、孵化の様子を観察した。その結果、ベニツチカメムシでは、雌親の存在が、斉一孵化の促進だけでなく、孵化成功にも寄与することが示された。孵化直前の雌親の行動を観察したところ、フタボシツチカメムシ同様、ベニツチカメムシの雌親も、孵化の直前に振動を示すことが明らかになった。雌親の振動の経時的パターンを模倣して与えた「人工断続振動区」では、胚の斉一孵化が認められたが、振動を卵塊に連続的に与えた「人工連続振動区」では、胚は非斉一的に孵化し、およそ半数の個体の孵化が失敗した。一生に一度しか繁殖しないベニツチカメムシでは、雌親の手厚い保育行動の進化と共に、親の世話があることを前提とした孵化システムが進化した可能性が高い。さらに、その依存関係が、胚の振動に対する弁別能を高めた可能性がある。

■第5章. 亜社会性ツチカメムシ類における孵化の世話の進化：

血縁個体間の共食い抑制に関する保育形質の種間比較

フタボシツチカメムシ、ベニツチカメムシで獲得された雌親の振動による孵化促進システムの進化背景を明らかにするために、本邦で亜社会性が報告されている、ミツボシツチカ

メムシ、シロヘリツチカメムシ、マダラツチカメムシの3種を用いて、孵化の世話および保育形質の種間比較を施行した。その結果、全ての種において、雌親が孵化直前に振動することで孵化が開始するという事実をつきとめた。振動を利用した孵化の世話は、亜社会性ツチカメムシ類全般で獲得されていることが示された。既存の分子系統樹に照らし合わせて比較したところ、各種の雌親が示す振動の様相は、系統的に近い種間で極めて類似している傾向にあった。また、保育行動に関しても比較したところ、若齢時の栄養供給として知られる栄養卵の生産量が極めて少ないマダラツチカメムシでは、孵化の斉一程度が低いことが示された。亜社会性ツチカメムシ類における栄養卵の生産は、血縁個体間の共食い抑制に関する保育形質であると考えられる。亜社会性ツチカメムシ類では、第一に、卵塊化が進化し、それに伴い生じた血縁個体間の共食いを抑えるために、第二に、多様な保育形質が進化したと考えられる。亜社会性ツチカメムシ類において、なぜ、そしてどのように、このような孵化の世話と斉一孵化システムが獲得されたのかを明らかにするには、ツチカメムシ科全般における、卵が曝される環境状況、孵化システム、さらにその他の生態的背景について、網羅的に解明する必要がある。