

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 4 年 5 月 26 日現在

機関番号：34419

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2019～2021

課題番号：19K06079

研究課題名(和文)チョウ目幼虫のもつ突出した頭部突起が果たす役割の解明

研究課題名(英文)The role of the long frontal projections of lepidopteran larvae

研究代表者

香取 郁夫 (Kandori, Ikuo)

近畿大学・農学部・准教授

研究者番号：00319659

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,400,000円

研究成果の概要(和文)：ある種のチョウ目幼虫は頭部に長い突起を持つが、その役割はほとんど解明されていない。本研究では硬い突起の役割について「天敵からの防衛」仮説を立て、フタオチョウ幼虫を用いて仮説を検証した。突起を切除した「突起無」幼虫と、無処理の「突起有」幼虫を天敵アシナガバチに襲わせたところ、突起有の幼虫は突起無の幼虫より有意に防衛率が高かった。よって仮説は一部支持された。一方、柔らかい突起の役割について「食草探索補助」仮説を立て、アサギマダラ幼虫を用いて仮説を検証した。その結果、突起有の幼虫は突起無の幼虫に比べ食草発見率が有意に高かった。よって仮説は実証された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

チョウ目の幼虫がもつ頭部突起は大きく2グループに分けられる。1つは頭部から直接生える硬い突起であり、もう1つは頭部のすぐ後ろから生える柔らかい突起である。前者について、私たちはすでにゴマダラチョウ幼虫を用いて「天敵からの防衛」仮説を実証したが、本研究におけるフタオチョウ幼虫の実験結果は、この仮説の普遍性を物語っている。一方後者について、私たちはすでにアオジャコウアゲハ幼虫を用いて「食草探索補助」仮説を実証したが、本研究におけるアサギマダラ幼虫の実験結果は、この仮説の普遍性を物語っている。これらの研究によって今後イモムシの多様で特異な形態の謎が一段と明らかになることが期待される。

研究成果の概要(英文)：Some lepidopteran larvae have long frontal projections, but their role is almost unknown. In this study, we made a "defense-from-natural-enemies" hypothesis about the role of hard projections, and tested the hypothesis using *Polyura eudamippus* larvae. When the larvae whose projections were artificially removed and the untreated larvae with their own projections were attacked the natural enemy paper wasps, the larvae with the projections had a significantly higher defense rate than the larvae without the projections. Therefore, the hypothesis was partially supported. On the other hand, we made a "assisting-host-plant-search" hypothesis about the role of soft projections and tested the hypothesis using *Parantica sita* larvae. As a result, the larvae with projections found host-plants at a significantly higher rate than the larvae without projections. Therefore, the hypothesis was proved.

研究分野：昆虫生態学

キーワード：イモムシ 頭部突起 天敵からの防衛 食草探索補助 ゴマダラチョウ フタオチョウ アオジャコウアゲハ アサギマダラ

## 1. 研究開始当初の背景

動物は、よりうまく生存し繁殖するために様々な形態を進化させてきた。動物が持つ様々な形態の一つとして、頭部やその近くに角または突起を持つことがある。それらは配偶競争に使用されたり、身を守る武器に用いたり、穴を掘る・獲物を捕まえるなど道具として使用したり、食物を見つけるセンサーになるなどの役割を持つ。しかしいまだに頭部突起の利用目的がほとんど解明されていない場合も多い。

チョウ目の幼虫にも頭部に突起を持つ種が存在するが、その存在の意義はほとんど調べられていない。チョウ目幼虫の頭部突起は硬く角質化したものと柔軟性があるものの2つに大別されると考えられる。硬い突起の役割についてはアシナガバチなどの捕食性天敵から身を守る防具として使われているのではないかとする「天敵からの防衛」仮説を立てた。先行研究(Kandori et al. 2022)ではゴマダラチョウ *Hestina persimilis* 幼虫を用いて仮説検証に成功した。しかし、その仮説の普遍性についてはまだ検討されていない。一方、柔らかい突起の役割については、自身の持つ短小な本当の触角を補助し効率的に食草を見つけるためのセンサーとして使われているのではないかとする「食草探索補助」仮説を立てた。先行研究ではアオジャコウアゲハ *Byasa alcinous* の幼虫においてこの仮説が検証された(Kandori et al., 2015)。しかし、こちらもその仮説の普遍性についてはまだ検討されていない。

## 2. 研究の目的

本研究では硬い頭部突起の役割に関する「天敵からの防衛」仮説がゴマダラチョウ以外のほかのチョウ目幼虫についても当てはまるのか、その仮説の普遍性について検討するため、実験1としてゴマダラチョウと同様に硬い突起を頭部に持つフタオチョウ *Polyura eudamippus* 幼虫を用いた仮説の検証を行った。また柔らかい頭部突起の役割に関する「食草探索補助」仮説がアオジャコウアゲハ以外のほかのチョウ目幼虫についても当てはまるのか、その仮説の普遍性について検討するため、実験2としてアオジャコウアゲハと同様に柔らかい突起を頭部に持つアサギマダラ *Parantica sita* 幼虫を用いた仮説の検証実験を行った。

## 3. 研究の方法

実験1 フタオチョウ幼虫の硬い頭部突起の役割に関する「天敵からの防衛仮説」の検証

### a) 野外天敵調査

フタオチョウ幼虫の自然界における天敵相を調べ、その主要な天敵としてアシナガバチが含まれるかどうかを確認するため、フタオチョウの生息地である鹿児島県奄美大島にて野外天敵調査を行った。具体的に、野外で採集した4齢から5齢のフタオチョウ幼虫を現地に生えている食草であるヤエヤマネコノチチの葉の上に乗せて、約2m離れた地点に三脚とビデオカメラをセットして動画撮影し録画映像をもとに天敵を調査した。調査は2021年6月から7月にかけて行った。

### b) 網室内捕食実験

#### ・セグロアシナガバチの準備

野外から採取した巣を圃場の網室内(1.8 m×1.8m×1.8m)に設置した。成虫の餌として昆虫ゼリー、幼虫の餌としてカイコの頭をピンセットでつぶし瀕死状態にしたものを与えた。ワーカーには胸部背面にマーキングした。

#### ・フタオチョウ幼虫の準備

頭部突起のアシナガバチに対する防衛効果を検証するため、以下の要領で突起無幼虫を作出した。冷やした保冷材の上に幼虫を乗せて低温麻酔し、ガスコンロで赤く熱したピンセットを用いて突起の中央より下部を挟み焦がし、圧迫して平たくつぶした。挟み焦がしてつぶすことで内部の血流が止まり先端が壊死して、その後通常に成長して脱皮した幼虫は出血することなく突起を失った。ただし、1度に4本の突起を処理すると幼虫が弱るため、3齢時に2本、4齢時に2本処理することで突起の全く無い5齢幼虫を作出した。本実験には、こうして作出した「突起無」の5齢幼虫のほか、コントロールとして無処理の「突起有」の5齢幼虫を用いた(図1)。

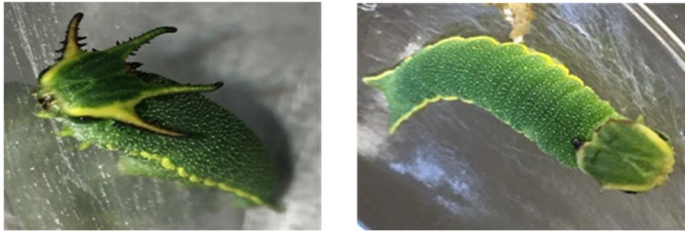


図1 網室内捕食実験に用いたフタオチョウ5齢幼虫  
(左)無処理の「突起有」の処理区、(右)突起切除を施した「突起無」の処理区

・本実験

セグロアシナガバチを飼育・管理していた場所と同じ、実験圃場の網室内で実施した。前日に鉢植えのネコノチチに袋掛けをしてフタオチョウの幼虫をその中に放飼して定着させ、当日に袋を取って観察を開始した。アシナガバチが幼虫に攻撃を仕掛けた時、幼虫が生存し防衛に成功した(アシナガバチを追い払った)か、防衛に失敗し死亡した(アシナガバチに殺され肉団子にされた)かを記録した。

実験2 アサギマダラ幼虫の柔らかい頭部突起の役割に関する「食草探索補助」仮説の検証

・アサギマダラ幼虫の準備

突起が食草探索に役立っているかを解明するため、突起の処理に関して2処理区の幼虫を準備した。1つ目は無処理の「突起有」幼虫であり、2つ目は、頭部突起を後方に折り曲げ、瞬間接着剤で固定した幼虫であり、見かけ上「突起無」と呼ぶこととした。また、食草探索における視覚の重要性についても調べるため、側単眼の処理に関して2種類の幼虫を準備した。1つ目は無処理の「視覚有」幼虫である。2つ目は、頭部の左右にある側単眼からの視覚情報を遮断した「視覚無」幼虫である。この幼虫は白色のアクリル絵の具で口器と触角を除く頭部全体を塗りつぶし、さらにその上から緑色のアクリル絵の具で2重に塗りつぶすことによって作出した。以上まとめると突起の処理に関して2種類、側単眼の処理に関して2種類の計4処理区の幼虫(突起有・視覚有、突起有・視覚無、突起無・視覚有、突起無・視覚無)を準備した(図2)。



図2 実験に用いた4処理区のアサギマダラ幼虫  
左から「突起有・視覚有」、「突起有・視覚無」、「突起無・視覚有」、「突起無・視覚無」の処理区

・食草・非食草探索実験

長めの木の棒1本と短めの木の棒2本用意し、長めの木の棒に対して垂直になるようその両端下側に短めの木の棒を接着剤で固定し、幼虫の歩行路とした。そして、歩行路の中央地点から両側に1cm離れたところに実験に使用する植物体の茎を垂直に立てた(図3)。

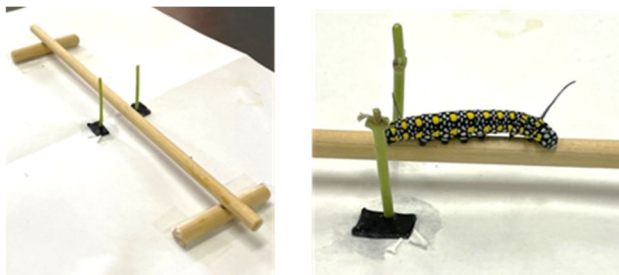


図3 食草・非食草探索実験に用いた歩行路(左)と実験風景(右)

この歩行路の上を端から端まで幼虫に歩かせて、行程の途中にある植物体の茎を発見してよじ登ろうとすれば「植物体発見成功」、発見することなくそのまま通り過ぎれば「植物体発見失敗」として記録した(図3)。これを1個体につき連続10回行い、個体ごとの植物体発見率を算出した。また、幼虫が食草と非食草を区別して発見しているかを知るため、植物体として食草であるガガイモと非食草であるネザサを実験に用いた。したがって、実験の処理区は(幼虫4処理区)×(植物体2処理区)=(8処理区)となった。

#### 4. 研究成果

##### 実験1 フタオチョウ幼虫の硬い頭部突起の役割に関する「天敵からの防衛仮説」の検証

野外天敵調査ではアシナガバチの仲間が幼虫を攻撃する様子を1例しか確認できなかった。また、網室内捕食実験において、突起有の幼虫は突起無の幼虫より有意に防衛率が高く、仮説を一部支持した(図4)。ただし、ゴマダラチョウの研究(Kandori et al. 2022)でこの仮説を実証したときのような、突起接着の幼虫(作出した突起無の幼虫に別個体の突起を接着して頭部突起を復元した個体)を加えた検証実験を行っていないため、仮説の完全な実証には至っていない。今後この突起接着の幼虫の防衛率も併せて調べる必要がある。

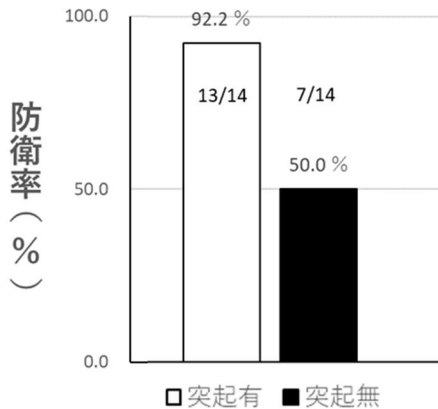


図4 網室内捕食実験においてセグロアシナガバチに攻撃された時のフタオチョウ幼虫の防衛率. 図中の分数は、(攻撃後に生き残った幼虫数)/(攻撃された幼虫数)を示す。

##### 実験2 アサギマダラ幼虫の柔らかい頭部突起の役割に関する「食草探索補助」仮説の検証

探索対象として食草ガガイモの茎を用いた時の植物体発見率は、突起有・視覚有の幼虫が最も高く、続いて突起無・視覚有、突起有・視覚無の順となり、突起無・視覚無の幼虫は最も低くなった(図5)。探索対象として非食草のネザサの茎を用いた時の植物体発見率も同様の傾向となり、突起有・視覚有の幼虫が最も高く、続いて突起無・視覚有、突起有・視覚無の順となり、突起無・視覚無の幼虫は最も低くなった(図6)。

植物体の発見率に影響を与える要因に関するGLM分析の結果、突起の処理、視覚の処理は発見率に有意な影響を与えたが、植物の種類とその他の相互作用は発見率に有意な影響を与えなかった。これは、アサギマダラ幼虫の食草探索において、突起と視覚が役に立っていること、また植物体発見の段階で、幼虫は食草と非食草を区別できていないことを意味する。よって仮説は実証された。今後は幼虫が頭部突起や触角で食草の匂い物質を感知している可能性を探るために、オルファクトメーターを用いた検証実験を行う必要がある。

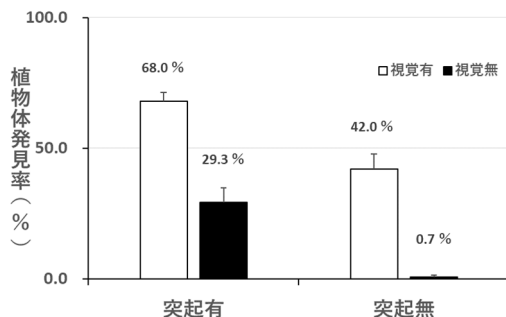


図5 食草ガガイモの茎を用いた食草探索実験におけるアサギマダラ幼虫の植物体発見率

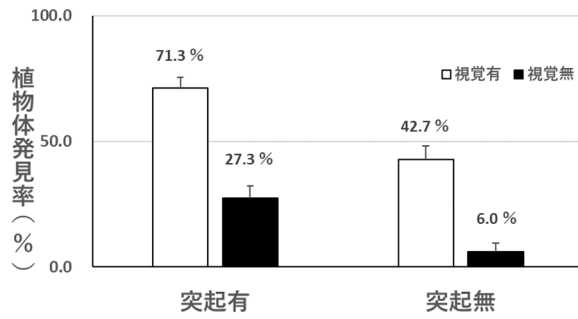


図 6 非食草ネザサの茎を用いた非食草探索実験におけるアサギマダラ幼虫の植物体発見率

#### 引用文献

Kandori I, Tsuchihara K, Suzuki TA, Yokoi T, Papaj DR (2015) Long frontal projections help *Battus philenor* (Lepidoptera: Papilionidae) larvae find host plants. *PLoS ONE*, 10: e0131596.

Kandori I, Hiramatsu M, Soda M, Nakashima S, Funami S, Yokoi T, Tsuchihara K, Papaj DR (2022) Long horns protect *Hestina japonica* butterfly larvae from their natural enemies. *Scientific Reports*, 12: 2835.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計1件（うち査読付論文 1件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Kandori Ikuo, Hiramatsu Mamoru, Soda Minako, Nakashima Shinya, Funami Shun, Yokoi Tomoyuki, Tsuchihara Kazuko, Papaj Daniel R.	4. 巻 12
2. 論文標題 Long horns protect <i>Hestina japonica</i> butterfly larvae from their natural enemies	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 2835
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1038/s41598-022-06770-y	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 該当する

〔学会発表〕 計4件（うち招待講演 0件/うち国際学会 0件）

1. 発表者名 坂本貴海・中根哲哉・芳谷昂紀・大橋優樹・土原和子・香取郁夫
2. 発表標題 ある種のチョウの幼虫に見られる頭部突起の適応的意義 1 ~ アサギマダラ幼虫の持つ柔らかい突起の役目に関する「食草探索」仮説の検証 ~
3. 学会等名 日本昆虫学会第81回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 香取郁夫・中根哲哉・芳谷昂紀・大橋優樹・坂本貴海・土原和子
2. 発表標題 ある種のチョウの幼虫に見られる頭部突起の適応的意義 2 ~ フタオチョウ幼虫の持つ硬い突起の役目に関する「天敵防衛」仮説の検証 ~
3. 学会等名 日本昆虫学会第81回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 香取 郁夫・芳谷 昂紀・大橋 優樹・中根 哲哉・土原 和子・坂本 貴海
2. 発表標題 ある種のチョウの幼虫に見られる頭部突起の適応的意義 1 ~ フタオチョウ幼虫の硬い頭部突起の役目に関する「天敵からの防衛」仮説の検証
3. 学会等名 第66回日本応用動物昆虫学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 坂本 貴海・芳谷 昂紀・大橋 優樹・中根 哲也・土原 和子・香取 郁夫
2. 発表標題 ある種のチョウの幼虫に見られる頭部突起の適応的意義 2 ~ アサギマダラ幼虫の持つ柔らかい頭部突起の役目に関する「食草探索」仮説の検証 ~
3. 学会等名 第66回日本応用動物昆虫学会
4. 発表年 2022年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 井出純哉	4. 発行年 2022年
2. 出版社 北隆館	5. 総ページ数 334
3. 書名 チョウの行動生態学 (環境Eco選書)	

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	土原 和子  (Tsuchihara Kazuko)  (10300823)	東北学院大学・教養学部・准教授   (31302)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------