

タガメの卵塊における一斉孵化メカニズムとその意義

大庭 伸也*

玉川大学農学部昆虫学研究室
〒194-8610 東京都町田市玉川学園 6-1-1

Synchronized Mechanism and Its Meaning in the Egg Hatching of the Giant Water Bug, *Lethocerus deyrolli* (Heteroptera: Belostomatidae)

Shinya OHBA*

Laboratory of Entomology, Faculty of Agriculture, Tamagawa University,
Machida, Tokyo, 194-8610 Japan

Abstract. Females of the giant water bug, *Lethocerus deyrolli* (Vuillefroy) lay egg masses on vegetation or branches above the water surface. The male cares for the egg mass and supplies it with water until hatching, which is synchronized between individual eggs in an egg mass.

Hatching was classified into two steps. In the first step (which occurs only in eggs supplied with water by the male), the upper part of the chorion surrounding the micropyle is lifted up and the nymph appears covered in a transparent glossy membrane (called chorion hatching). In the second step, the transparent membrane tears inside (called embryonic molting). Once embryonic molting starts in one egg, it quickly spreads through neighboring eggs, suggesting some kind of communication. The emerged nymphs spread and move their front legs (called front leg movement) and the movement spreads to all nymphs in the same egg mass in a chain reaction. Finally, they drop into the water simultaneously.

In egg masses divided artificially into two groups by removing eggs, chorion hatching occurred over about 20 to 40 minutes, whereas both embryonic molting and dropping into the water occurred within a few minutes. In egg masses divided in half using a substrate stick, all hatching processes occurred separately between the two divided groups, but was synchronized within the groups. The hatching time of divided eggs seemed to be depended on the amount of water supplied by the attending male. The male seems to control the timing of chorion hatching, while embryonic molting and dropping into the water appear to be triggered by communication between developing nymphs.

Key words: giant water bug, egg mass, synchronized hatching, parental care, embryonic molting, *Lethocerus deyrolli*.

緒 言

タガメ *Lethocerus deyrolli* (Vuillefroy) の卵塊はオスにより保護され、胚子発育を終えた卵は、卵塊レベルで一斉に孵化することが報告されている (平山, 1977; 市川, 1990; Ichikawa, 1988, 1991a)。しかし、同科のオオコオイムシ *Appasus major* (Esaki) の卵塊は一斉に孵化せず、数分おきに1個ずつ孵化し、数時間または数日間を要することが市川 (1993) により報告されている。タガメの卵塊が一斉に孵化する利点について、橋爪 (1994) や都築ら (2000) は、外敵に襲われた場合、生き残る数を増やすことができるためと述べているが、そのメカニズムは明らかにされていない。本研究では、タガメの卵塊を実験的に処理し、

* 現住所: 愛媛大学大学院農業生物生産管理科学研究室 〒799-2424 愛媛県北条市八反地甲 498

Present address: Laboratory of Agricultural Biological Production Management, Agricultural Science of Graduate School, Ehime University, Hattanji 498, Hojo, Ehime, 799-2424 Japan

一斉に孵化するメカニズムについて考察した。

材料および方法

供試虫はすべて、複数の方から提供して頂いたもので、産地は不明である。飼育水槽 (60×30×35 cm) には深さ約 10 cm まで水を入れ、産卵床として、園芸用のヘゴ材を垂直に立てた。水面上のヘゴに産みつけられた卵塊を、保護しているオスから離し、卵数を調べた。その後、直径 8 cm、高さ 8 cm のプラスチックカップに収まる大きさにヘゴを切断した。ヘゴは、水を吸い上げるが、念のため 1 日数回、蒸留水を給水した。プラスチックカップに入れた卵塊 (n=15) は、恒温器 (14L-10D, 27~30℃) に入れ、Ichikawa (1993) の卵発育期間を参考に孵化日を推測、孵化前日に CCD カメラをビデオレコーダー (SONY ETV-820) に接続し、50 lx (白色蛍光灯) の薄暗い条件の下、孵化の様子を 1 コマ/秒で撮影・記録した。条件の等しい 1 個の卵塊を 2 個以上の塊に分け、各種処理が孵化の同調に及ぼす影響を解析した。卵塊が孵化するとき、孵化時期がずれてしまうことが、観察した 15 卵塊中、6 卵塊で起こったので、ある程度のグループで孵化した卵塊を記録した。孵化の様子は卵殻が割れた時刻 (卵殻孵化時刻)、透明な薄い膜が破けた時刻 (胚脱皮時刻)、水面へ落ちた時刻 (落下時刻) に分けて評価した。

結 果

1. 孵化から落下までの行動の記載

まず、音を発てて卵殻が割れると、透明な薄膜に包まれた幼虫が顔を出す。その後、再び音を発てて表面の透明な膜を破るのが観察できた (Fig. 1-B, C)。卵殻を割って幼虫が出てきた時点で「孵化」と称すべきであろうが、タガメの孵化プロセスは、上述のように①卵殻が割れる、②透明な薄い膜が破れる、という 2 段階に分かれたので、本論文では前者を「卵殻孵化」、後者を「胚脱皮」と称することとする。また、オスによって保護されていた卵塊に、卵殻孵化が始まって間もなくの卵の先端に小さな割れ目が確認できる状態のときに水をかけたところ、3 秒以内に、水をかけた約 20 卵すべての卵殻孵化が起こったことを確認した (Fig. 1-A)。筆者が、卵殻孵化後の透明な膜に包まれた状態の幼虫をピンセットで軽くつまむと、破

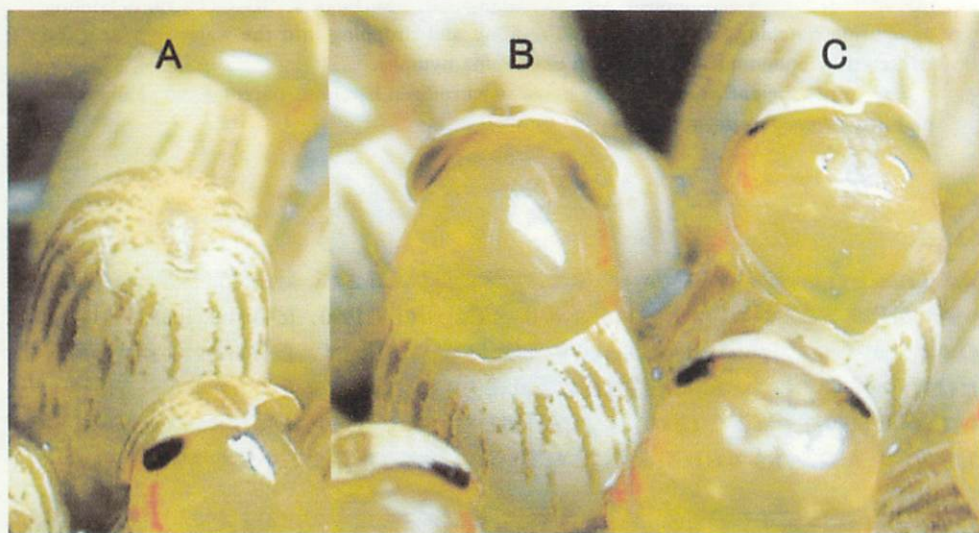


Fig. 1. The egg just before chorion hatching (A), chorion hatching before embryonic molting (B), and that after embryonic molting (C).

裂音とともに透明な膜が破けてしまった。しかし、この幼虫は無事に落下し、ピンセットでつまんでいない幼虫と同様なほど元気であった。胚脱皮の後、幼虫は背を水面（下）に向け、卵殻から体を抜け出させて、脚をせわしく動かすようになった。その後、広げた前脚を頻繁に動かすようになり、1匹の幼虫が前脚を動かすと、その幼虫に接している隣の幼虫も前脚を動かすようになった。このようにして、複数の幼虫が連鎖して前脚を動かすようになることが観察できた。このとき、卵塊は棒の垂直な面に産みつけられているので、卵の中に小さく収納されていた幼虫の体は少しずつ膨らみながら下へ傾いていき、水中へ落下した。その際、幼虫が卵殻を最後に抜け出るときに中後脚を動かしだすと、ほとんどの場合、卵塊の下部に位置する幼虫から順々に落下が始まった。すなわち、体を出して前脚を広げた幼虫のうち、1匹の幼虫が中後脚を動かす、卵殻から出て落下しようとする、その接触刺激が隣接する幼虫へと連鎖的に広がっていき、卵塊レベルで孵化した幼虫たちが一斉に水中へと落下した。しかし、隣の幼虫と距離があって中後脚が触れないときや、落下準備の整っていない幼虫に触れた場合、そこで落下するための中後脚の動きが途絶え、幼虫の落下は複数のグループに分かれた。落下するための中後脚の動きが連鎖的に全ての幼虫に伝わったとき、その卵塊の幼虫は全て一斉に落下した。筆者は、本実験以外で観察した卵の孵化時、前脚を広げた状態の幼虫に触れると落下するのを確認した。この場合、いつ触っても落ちるわけではなく、前脚を広げた幼虫の体が膨らみきった状態でなければ落下することはなかった、前脚を広げているが、体が膨らみきれていない幼虫を無理やり落下させた場合、水面に落下しても泳ぐことができずに死んでしまった。

2. 孵化同調メカニズムの解析

(1) 無処理の卵塊（対照区）

無処理の卵塊（対照区）の孵化は、3つのプロセスに分かれ、それぞれ卵殻孵化に22分間、胚脱皮に6分間、落下は4分間を要した（Fig. 2）。落下は3グループに分かれた。途中、卵塊の右半分が落下したところで、落下のための中後脚の動きが途絶え、左半分と別のグループに分かれた。その約1分後に左半分も落下したが、1匹だけ取り残され、遅れて落下した。

(2) 卵同士接触を断った場合

卵塊から中央部分の卵を縦方向に2列剥ぎ取ることにより、卵塊を2つの部分に分けた。これにより、孵化直前になっても膨らんだ卵同士が接触することはなかった。2列剥ぎ取って分割した卵塊の卵殻孵化と胚脱皮、落下にはそれぞれ、25分間、5分間、3分間を要し、落下は4グループに分かれた（Fig. 3）。最初に落下したグループは、分けた3つの塊に関係なく一斉に落下したものである。第2グループで落下した幼虫と第3、第4グループで落下した幼虫同士は、脚が触れる距離ではなかった。

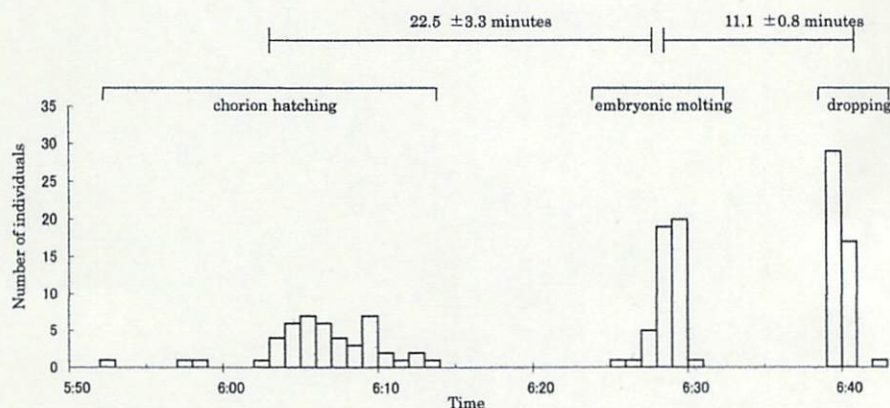


Fig. 2. Timings of chorion hatching, embryonic molting and dropping into water in intact egg mass. 14L-10D (light period 07:00~21:00). This egg mass consisted of 68 eggs, but the video camera could only record 48.

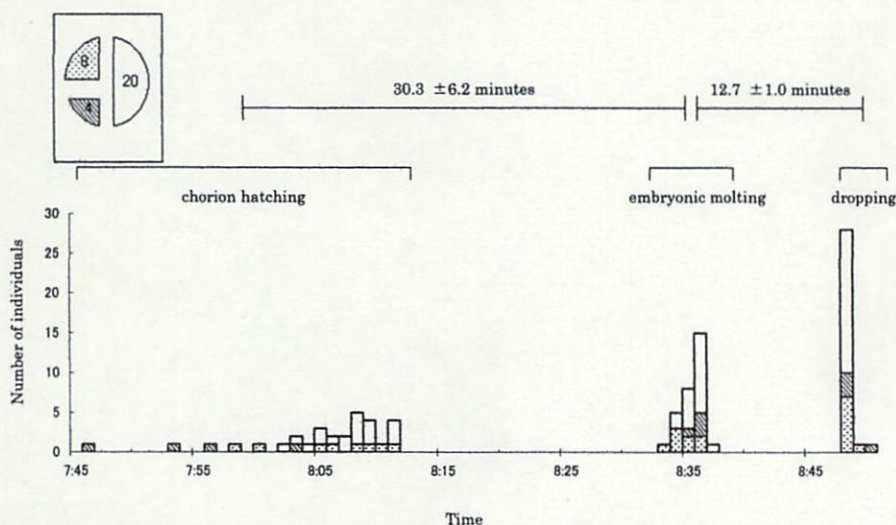


Fig. 3. Timings of chorion hatching, embryonic molting and dropping into water in egg mass divided by removing two rows of eggs. 14L-10D (light period 07:00~21:00). The inserted illustration shows the egg mass condition and numbers of eggs. The same shading is used in the illustration and bar graph.

(3) 卵塊の付着したヘゴを切断した場合

卵塊が付着しているヘゴを縦方向に切って、卵塊を2つに分けた場合、卵塊間の距離は約1 cmとしたにもかかわらず、孵化は2回に分かれて起こり、分けた卵塊どうしの孵化が同調することはなかった。棒(ヘゴ)ごとの孵化時刻は、1時間ほど異なった。先に孵化した30個の卵殻孵化には開始から終了までに22分間、胚脱皮には同様に4分間、落下には2分間を要し、落下は2グループに分かれた。後に孵化した19個の卵殻孵化は開始から終了までに20分間、胚脱皮は同様に3分間を要し、落下はグループに分かれることなく一斉に起こった (Fig. 4)。

(4) 視覚を遮断した場合

孵化の様子を細かく観察すると、卵殻が破裂音と共に割れて、透明な膜に覆われた幼虫が出てくる。他の幼虫が透明な膜を破るのを膜を通して、視覚的に察知している可能性も考えられたので、卵を2列剥ぎ取り、孵化前日に黒の亚克力板で視覚を遮る壁を作った。卵どうしの視覚情報を亚克力板で遮ったすべての卵の卵殻孵化に要した時間は11分間、胚脱皮のそれは5分間を要し、亚克力板越しでも胚脱皮が同調した (Fig. 5)。すべての個体が落下を終了するまでには7分間を要した。幼虫の落下は10グループに分かれ、亚克力板越しに左右のグループが同調して落下することはなかった。

考 察

1. 卵塊への給水と一斉孵化

市川 (1990) は、タガメの卵塊は20~30分ではほぼ一斉に孵化すると述べているが、卵殻が割れた後に、Fig. 1-Bのような、透明な膜に覆われた幼虫が姿を現す点には言及しておらず、筆者の報告が初めてと思われる。多くの不完全変態昆虫やいくつかの完全変態昆虫でみられる胚運動の終了直後の胚において起こる第1回目の脱皮は、胚脱皮と呼ばれ、カマキリはこの状態のまま前幼虫として孵化し、すぐにこの脱皮殻を捨てて1齢幼虫になることが知られている (八杉ら, 1996)。タガメの場合も似た経過をたどるとみてよい。

卵殻孵化から胚脱皮までの所要時間にはばらつきがみられた。初めに卵殻孵化が起こった卵と最後に卵殻孵化が起こった卵との間に時間差があっても、胚脱皮が集中して起こるためである。胚脱皮は連鎖的に

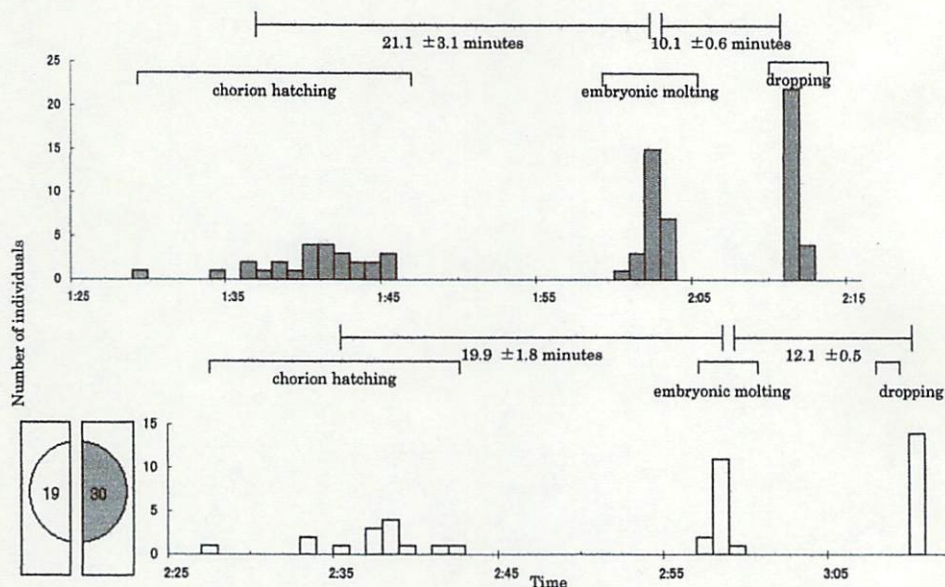


Fig. 4. Timings of chorion hatching, embryonic molting and dropping into water in egg mass divided by substrate stick. 14L-10D (light period 07:00~21:00). The inserted illustration shows the egg mass condition and numbers of eggs. The same shading is used in the illustration and bar graph.

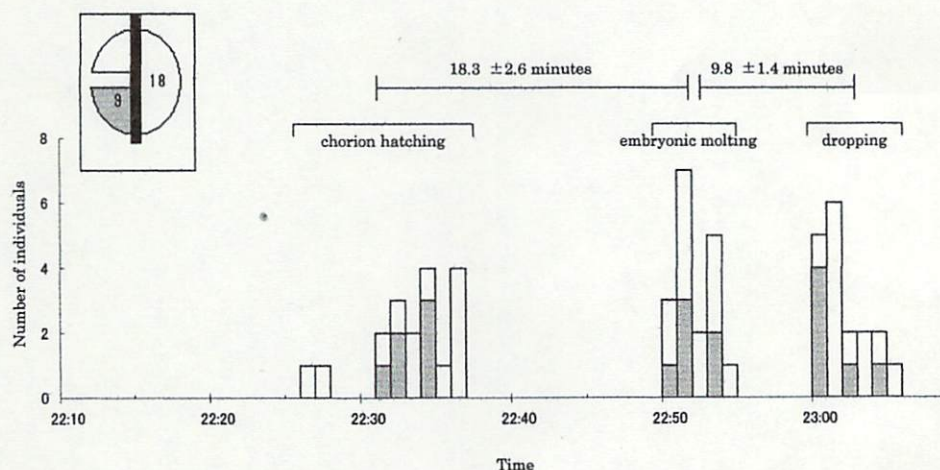


Fig. 5. Timings of chorion hatching, embryonic molting and dropping into water in egg mass divided by black Plexiglas board to prevent visual contact. 14L-10D (light period 07:00~21:00). The inserted illustration shows the egg mass condition and numbers of eggs. The same shading is used in the illustration and bar graph. Since hatching happened earlier in the unnumbered egg mass, it is not shown.

起きることから、隣接する卵の胚脱皮を感知して胚脱皮が広がっている可能性が高い。アクリル板越しでも胚脱皮は同調したので (Fig. 5), 視覚情報により胚脱皮のタイミングを描いているという可能性はないものと思われる。卵殻孵化後の胚脱皮前の幼虫をピンセットで軽くつまんだだけで、胚脱皮が起こったことから、胚脱皮は外部から受ける圧力により促されると考えられる。おそらく、胚脱皮が起こるときの衝撃が周りの卵へ伝わって、徐々に胚脱皮が広がっていくのだろう。

卵塊の一部を剥いで分けた卵塊どうしの卵殻孵化の時刻はほとんど同じだが、卵塊が付着したヘゴを切って分けた卵塊では、卵殻孵化の時刻に約1時間の隔たりがあった。この隔たりについては、両グルー

ブ間で有効積算温量には違いがないと考えられることから、給水量に起因している可能性が高い。剥いて分けた卵塊は、同じヘゴに卵が付いているので、すべての卵への給水量が等しく卵殻孵化の時刻に大きな違いはなかったが、ヘゴを切った場合には、切り分けたヘゴ材の大きさが違うので、結果として卵への給水量に差が生じ、分けた卵塊同士の卵殻孵化の時刻に大きな隔たりが生じたのかもしれない。平山 (1977) は、エアストーンの水しぶきで給水した卵塊は、水しぶきがよくかかる卵塊の下半分が先に孵化し、水しぶきがかかりにくかった上半分は、その後だらだらと孵化したと報告している。このように、胚子発育の途中で給水量に差が生じると孵化が分かれてしまうようだ。

橘爪 (1994) は、孵化間近の卵にオスが給水すると孵化が始まると述べている。筆者も孵化間近の卵 (Fig. 1-A) に水をかけると、すぐに卵殻孵化が起こることを確認している。このことから、オスの給水と卵殻孵化には密接な関係があると考えられる。Ichikawa (1995) は、孵化が近づくにつれてオスの給水頻度が増すと報告しているが、その理由として、胚発育が進むにつれて卵の水分要求量が増えることと、孵化のタイミングを調節している可能性が指摘できる。実際にオスは卵塊へ給水するとき、口吻を挿入する場所を数回変えるのが観察でき、全ての卵に対して均等に水が行き渡るようにしていると考えられる。卵殻孵化が始まるとオスはもう棒へ登ることはなく、水中で幼虫が落下してくるのを待っている (平山, 1977; 市川, 1993)。オスは卵殻孵化が始まったことを認識し、卵への給水を終えているのかもしれない。アカテガニ *Searma haematocheir* では、抱卵メスが孵化前に孵化活性物質を放出することで、卵の孵化時刻をコントロールし、満潮時に一斉に孵化させることが知られている (Saigusa, 1997)。タガメの場合は、オスが卵への給水により卵殻孵化をコントロールしていると考えられる。人工的に給水する場合、常に水がかかるようにするのではなく、定期的に給水したほうが一斉に孵化するという (市川, 私信)。これは、適度な乾燥と給水を繰り返すオスによる給水の仕方と類似している。

胚脱皮後、体が出た幼虫は前脚を広げ、脚を頻繁に動かすようになる。1匹の幼虫が前脚を動かすと、その幼虫に接している隣の幼虫も前脚を動かすのが確認でき、複数の幼虫が連鎖的に前脚を動かすようになる。胚脱皮が約5分間かけて起こったが、落下は一斉であった例については、胚脱皮後、卵塊の中で最初に前脚を広げた幼虫が、すぐには落下せず、前脚で起こす幼虫間の連鎖的な動きで他の幼虫の状態を把握し、他の幼虫の体が膨らんで落下準備が整うのを待っていると考えられる。しかし、卵の間にアクリル板で壁を作ったときや、距離があるなどの原因で、中後脚を動かしたときに隣の幼虫に触れられない場合、また、落下準備が整っていない場合は、落下が数グループに分かれてしまうと考えられる。

2. オスの繁殖戦略としての一斉孵化

ここまでみてきたように、卵殻孵化のタイミングはオス親がコントロールし、胚脱皮と幼虫の落下は卵、あるいは幼虫同士のコミュニケーションで斉一化している可能性が高い。オスは繁殖期に複数の卵塊を保護することが知られており、飼育下では最高6卵塊であった (Ichikawa, 1993)。野外でも複数の卵塊を保護するのは間違いないだろう。タガメの性比はほぼ1:1であるが、繁殖期とくにその初期は、オスが卵塊を保護する期間よりも、メスが次の卵塊を産卵できるようになるまでの期間の方が短く、実効性比はメ스에偏り、オスが不足する (Ichikawa, 1993)。また Ichikawa (1993) によれば、保護オスは卵が孵化しても、しばらく卵の下の中において、孵化したばかりの幼虫を食べに来た捕食者を追い払うので、孵化後1日経たなければ、次のメスを探しに行かないという。すなわち、オスにとって自分が保護している卵塊がオオコイムシのように数日かけて孵化すると (市川, 1993)、先に孵化した幼虫を守らなければならないし、まだ孵化しきれていない卵への給水もしなければならない。さらに先に孵化した幼虫が、後に孵化した幼虫を共食いしてしまう可能性もある。もし孵化が数日にわたって起こってしまえば、オスの卵塊保護期間が更に長くなってしまおう。しかし、孵化が一斉に起きるなら、卵塊への給水を終えて、孵化した幼虫を守るという行動への切り替えが容易で、卵塊の保護期間も短くてすむ。Ichikawa (1990, 1991b) は、メスはオスが保護している卵塊を壊し、そのオスに自分の卵塊を保護させることで、限られた繁殖期に多くの子孫を残すということを選択したという仮説を立てた。逆にオスは、夜間の大半を水面上の卵塊に被さって、卵塊を壊しにきたメスに見つからないようにし (Ichikawa, 1995)、卵を一斉に孵化させることで、

早くその場を離れて次のメスを探しに行くという戦略を採っているのではなかろうか。

要 約

孵化の様子を観察した結果、タガメの卵が孵化するとき、卵殻と薄い膜を破って幼虫が出てくる。卵殻を破って出てくることを「卵殻孵化」、透明な膜を破って出てくることを「胚脱皮」と称することとした。卵塊中の全ての卵が卵殻孵化を終えるのに約20分を要するのに対して、それらの卵が胚脱皮を終えるには約5分しかかからない。その後、体を出して前脚を広げた幼虫のうち、1匹の幼虫が中後脚を動かし、卵殻から出て落下しようとする、その接触刺激が隣接する幼虫へと連鎖的に広がっていき、卵塊レベルで孵化した幼虫が一斉に水中へと落下した。常に湿った状態では、卵殻孵化が胚脱皮よりも時間を要したのに対し、オスが保護してきた、つまり乾燥と給水を繰り返した、孵化直前の卵に水をかけると、全ての卵の卵殻が割れたことから、保護オスが給水により、卵殻孵化のタイミングを調節可能であることが示唆された。胚脱皮は破裂音を伴うので、その振動を感知した他の卵も胚脱皮すると考えられ、1個の卵の胚脱皮が周辺の卵の胚脱皮を誘発し、全ての卵の胚脱皮が短時間で起こる。

以上の結果から、タガメの卵塊における一斉孵化のメカニズムには、卵殻孵化については保護オスが、胚脱皮と幼虫の水中への落下については、卵または幼虫のコミュニケーションが関わっていることが明らかになった。

謝 辞

本研究を進めるにあたり、ご指導頂いた玉川大学の佐々木正己教授に感謝申し上げる。新島恵子教授、小野正人助教授には、貴重なご助言とご批判を頂いた。また、供試虫を快く分けてくださり、ご助言頂いた姫路市立水族館の市川憲平博士に深謝申し上げる。大阪市立住吉川小学校の橋爪秀博先生、大崎明彦氏（神奈川）、猪田利夫氏（Waterbug.jp 代表、東京）からは、供試虫や貴重な資料を頂いた。本論文に対して貴重なコメントを寄せて頂いた2名のレフェリーにも感謝申し上げる。最後に有意義な議論をされた玉川大学昆虫学研究室諸氏および角田巨氏（横須賀市自然・人文博物館）に感謝の意を表する。

引用文献

- 平山孝文, 1977. タガメの交尾・産卵行動及び孵化. *Nature Study*, 23(5): 50-54.
 橋爪秀博, 1994. タガメのすべて. 水生動物との共生を願って, 16. トンボ出版, 大阪.
 Ichikawa, N. 1988. Male brooding behaviour of the giant water bug *Lethocerus deyrollei* Vuillefroy (Hemiptera: Belostomatidae). *Journal of Ethology*, 6: 121-127.
 Ichikawa, N. 1990. Egg mass destroying behaviour of the female giant water bug *Lethocerus deyrollei* Vuillefroy (Hemiptera: Belostomatidae). *Journal of Ethology*, 8: 5-11.
 市川憲平, 1990. タガメの生態. 昆虫と自然, 25(8): 8-13.
 Ichikawa, N. 1991a. Egg mass destroying and guarding behaviour of the giant water bug *Lethocerus deyrollei* Vuillefroy (Hemiptera: Belostomatidae). *Journal of Ethology*, 9: 25-29.
 Ichikawa, N. 1991b. Additional benefit of egg mass destruction by giant water bug *Lethocerus deyrollei* Vuillefroy (Hemiptera: Belostomatidae) Females. *Journal of Ethology*, 9: 34-36.
 Ichikawa, N. 1993. Biased operational sex ratio causes the female giant water bug *Lethocerus deyrollei* to destroy egg mass. *Journal of Ethology*, 11: 151-152.
 市川憲平, 1993. 雄が子守りをする虫たち. 海洋と生物, 15: 195.
 Ichikawa, N. 1995. Male counterstrategy against infanticide of the female giant water bug *Lethocerus deyrollei* (Hemiptera: Belostomatidae). *Journal of Insect Behavior*, 8: 181-188.
 Saigusa, M. 1997. Hatching and its colony by the circatidal clock in marine crustaceans. *Proceedings of Arthropodan Embryological Society of Japan*, 32: 1-21.
 都築裕一・谷脇晃徳・猪田利夫, 2000. 改訂版 水生昆虫完全飼育・繁殖マニュアル: 58-83. 株式会社デー

タハウス, 東京.
八杉龍一・小関治男・古谷雅樹・日高敏隆, 1996. 岩波生物学辞典 (第4版): 1083. 岩波書店, 東京.

(Received July 10, 2002; Accepted October 31, 2002)