

# 学位論文の要旨

論文題目 Altruistic colony defense in the social aphid *Quadrartus yoshinomiya*  
(社会性昆虫ヨシノミヤアブラムシにおける利他的コロニー防衛)

氏名 植松 圭吾

## 第1章 序論

生物に見られる利他行動がどのようにして進化してきたかという問題は進化学における重要な課題の1つである。利他行動の進化を説明する有力な仮説としては、ハミルトンの血縁選択説が挙げられているが、その進化の駆動力としては血縁度のみが重要ではなく、生活史の進化に伴い変化する様々な生態的・生理的要因と相互に影響しあうことにより多様な社会が進化してきたと考えられている。生物社会の多様性とその進化メカニズムを明らかにする上で、実験が容易であり、多様な利他行動を持つ社会性昆虫を用いた研究は、社会性の進化学理論の発展に大きく貢献してきたが、未解明の問題も多く残されている。

繁殖を完了した後も長く生存することが進化的に維持されることは、直接適応度のみを対象とした生活史進化の理論では説明できないが、繁殖終了個体が包括適応度に貢献することを考慮した理論が近年発展してきた。実際に、親が繁殖能力を失った後も長く生存し、血縁個体に対して利他行動を行うことはヒトやクジラなどの高度な知能を持った社会性哺乳類で見られる。しかし一方で、社会性昆虫では繁殖終了個体の利他行動に関して詳細な検証はされていなかった。

本論文ではイスノキにゴールを形成する社会性アブラムシであるヨシノミヤアブラムシを対象にその社会生態、特に繁殖を終了した後の利他行動について研究を行った。第2章では、本種的生活史の詳細な解析を行った。また、第3章においては、本種の無翅成虫が繁殖を終了した後も生存し、自己犠牲的な防衛を行うことでコロニー内の他個体を守ることを明らかにした。第4章では、先行研究 (Uematsu et al., 2007) でその防衛行動が明らかにされている若齢幼虫と、繁殖を終えた無翅成虫の両者が行うコロニー防衛について解析を行った。第5章では、上記の結果を踏まえた上で、ヨシノミヤアブラムシの社会行動の進化過程について考察を行った。

## 第2章 ヨシノミヤアブラムシの生活史の解明

ヨシノミヤアブラムシは1次宿主であるイヌノキに閉鎖型のゴールを形成する。これまでに、成熟ゴールにおけるコロニーの齢構成はわかっていたが、初期ゴールがどの時期に形成され、どれだけの期間を通して成長するか、詳細には知られていなかった。そこで、本章では野外観察及び野外サンプリングによりヨシノミヤアブラムシの生活史の詳細を調べた。野外観察から、ゴールは1次宿主上で越冬した創設個体が春にイヌノキ上で吸汁をおこなうことにより形成され、次年度の6月まで1年以上存続することがわかった。また、ゴール内の齢構成の季節変化を調べた結果、創設個体から単為生殖により生まれた世代とその次世代の大半は無翅成虫となり、その後、秋以降に誕生した個体が翅をもった有翅成虫になることが判明した。ゴール内における生存期間を調べた結果、創設個体およびその子世代は1年近く生存していた。

## 第3章 繁殖終了後の無翅成虫による利他的コロニー防衛

近年の研究から、ヒトの女性に見られるような繁殖終了後の長い生存期間 (post-reproductive lifespan) の進化については、血縁選択により、繁殖を終えた個体による間接適応度の増加が繁殖を続けることによる直接適応度の増加より大きくなった場合に進化することが示唆されており、理論・実証両面からその仮説を裏付ける研究がなされている。しかし、繁殖を終えた個体が間接適応度を増加させる例は、知能の高い哺乳類であるヒトやクジラ以外の社会性動物では詳細に研究されていない。社会性アブラムシの多くは、ゴール(虫こぶ)という閉鎖空間で単為生殖を行うため、コロニーメンバー間の血縁度( $r$ )がほぼ1であることが期待され、血縁者間の遺伝的コンフリクトの影響を除外できる。そこで本章では、ヨシノミヤアブラムシにおける繁殖終了後の利他行動の可能性を検証し、その結果、本種の無翅成虫が繁殖終了後に自己犠牲的なコロニー防衛をおこなうことを明らかにした。

ヨシノミヤアブラムシの無翅成虫は物理的刺激に応じて腹部の角状管から粘着性の液体を分泌する (Uematsu et al., 2007)。無翅成虫は外敵の攻撃に対して、角状管から放出した液体で付着し、外敵の動きを阻害することが確認された。野外のゴールにおいて、無翅成虫は外敵が侵入する区域に高頻度で分布していた。また、実験室内で無翅成虫のみを取り除いたゴールに天敵を導入する実験を行ったところ、対照群と比較して外敵の侵入率が有意に高くなった。これらの結果から、無翅成虫のコロニー防衛に対する効果が裏付けられた。次に、防衛を行うゴール裂開後の無翅成虫の繁殖力を測定したところ、無翅成虫の腹部には成熟した胚が存在しなかった。また、無翅成虫を切断したゴール内で飼育したところ、裂開後のゴールにいた無翅成虫の大半は2週間以上繁殖を全く行わなかった。さらに、組織切片を作成し内部形態を調べた結果、繁殖を終了した成虫の腹部は、脂肪を含む分泌液で埋め尽くされていることが判明した。以上の結果から、繁殖を終了した成虫がその後も生存し、生理的に防衛に特殊化し、自己犠牲行動により他個体を守ることでコロニー全体としての適応度の増加に貢献していると考えられる。

## 第4章 ヨシノミヤアブラムシのコロニーにおける空間編成と労働分業

社会性アブラムシは遺伝的に同一であるため、血縁者間のコンフリクトを考慮せずに、コロニーとしての最適戦略を取ることが予想される。先行研究 (Uematsu et al., 2007) と第3章の結果から、ヨシノミヤアブラムシには若齢幼虫 (主に1齢幼虫) と繁殖を終了した無翅成虫という2種類の防衛個体が存

在することが明らかになった。無翅成虫と若齢幼虫はゴール裂開後に外敵の侵入に対し防衛を行う。一方で、他の齢期の個体はゴール裂開後も繁殖に専念する。本章ではコロニー内での空間編成に着目して、本種のコロニーとしての戦略を探った。具体的には、各個体がコロニー内での役割に応じた分布パターンを実現しているという仮説を立て、ゴール裂開に伴う各齢期の個体の空間編成の変化を調べることで、その検証を行った。

野外の裂開ゴールを 3 つの区域に分け、齢期別の割合を調べたところ、無翅成虫および若齢幼虫は外敵の侵入口であるゴール裂開部周辺の区域に多く分布していたのに対して、他の齢期の個体のゴール裂開部における割合は他の区域と比べて低かった。さらに、実験室内においてゴールに穴を開け、内部の虫の反応を調べたところ、無翅成虫および若齢幼虫は開けた穴の方向へ移動するのに対して、防衛を行わない他の齢期の個体は、穴から遠ざかることが分かった。これらの結果は、ゴール裂開後の役割の転換に伴い各個体が分布パターンを変化させるという予測と一致する。ゴール裂開後は捕食圧が上昇し、ゴールの食料としての質も悪化することから、将来の繁殖の期待値の低い無翅成虫と若齢幼虫が協同して防衛の役割を担うことが示唆される。

## 第 5 章 総合考察

本研究では、ヨシノミヤアブラムシにおいて繁殖終了後の利他行動の存在を社会性昆虫では初めて詳細に研究した。また、第 4 章において、ヨシノミヤアブラムシでは、若齢幼虫および繁殖を終了した無翅成虫による利他的なコロニー防衛という社会性昆虫において新規の防衛様式が存在することが明らかになった。ヨシノミヤアブラムシでは、コロニー内において最も老齢のステージにある個体と最も若いステージにある個体を防衛に回すことにより、コロニー全体としての適応度の期待値を高めていると考えられる。このような防衛様式が進化した要因としては、ゴールの存続期間・裂開から有翅成虫が飛び立つまでの期間などの生態的要因や、加齢に伴い蓄積される防衛物質の存在などの生理的要因が考えられる。また、従来の生活史進化の理論では考慮していなかった閉鎖空間下での死のコストが、ゴール内での繁殖終了後の齢期間の進化をもたらした可能性も考えられる。今後の課題としては、若齢幼虫と繁殖終了後の無翅成虫それぞれの防衛に対する寄与の程度、また近縁種的生活史を詳細に解析し、系統関係を考慮した種間比較を行うことで繁殖後の利他行動の進化過程を解明することなどが挙げられる。