

論文審査の結果の要旨

論文提出者氏名 植松 圭吾

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ハミルトンの血縁選択説が挙げられ、群れの血縁度と生活史の進化に伴う様々な生態的・生理的要因の変化とが相互に影響しあうことで、多様な社会が進化してきたと考えられている。

群れ内に繁殖を完了した後も長く生存する個体が進化的に維持される現象（ヒトなど）は、繁殖力と生存率に基づく生活史進化の理論では説明できない。これについては、繁殖終了個体が包括適応度を介して群れ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で群れに貢献する「おばあちゃん効果」は、ヒトやクジラ類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（中で虫が成長する虫こぶ）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ものである。

第1章は序論として研究の背景と目的を説明した上で、第2章で本種の生活史の詳細な観測結果が述べられている。本種はイスノキで越冬した創設個体が春にイスノキで吸汁することでゴールが形成され、翌年の6月までゴールは1年以上存続することがわかった。また、ゴール内の年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になり、その後、秋以降に誕生した個体が翌年5月頃に有翅成虫となって二次寄生植物のクヌギなどに移動することが判明した。この間、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年近く生存していることが解明された。地道な自然観測が全貌を明らかにしたことは評価される。

第3章はこの学位論文の大きな柱になる内容で、無翅成虫は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ている。社会性アブラムシの多くは、ゴール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関係はクローンと言ってもよいほどに極めて近い。ヨシノミヤアブラムシの無翅成虫はゴールに侵入しようとする外敵（テントウムシ幼虫）の攻撃に対して、腹部の角状管から放出した油脂成分の液体で自らが付着し、外敵の動きを阻害することが実験室で確認された。解剖し染色したところ、繁殖を終了した無翅成虫の腹部では、かつて卵巣が発達し胚を納めていた部分が油脂成分の分泌液で埋め尽くされていた。また、野外のゴールでは、無翅成虫は有翅成虫が飛び出す裂開口付近に高頻度で集まり、外敵が侵入することに備えていた。さらに、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、無翅成虫は繁殖終了後もゴールに2~3ヶ月程度留まり、有翅成虫がゴールから飛び出す時期に自己犠牲のコロニー防衛に専念することが裏づけられた。自己犠牲の「おばあちゃん効果」は昆虫では世界初の報告である。

第4章では、コロニー内での個体の空間編成と役割分担の視点から、本人の先行研究 (Uematsu et al., 2007, 修士論文) でその防衛行動が明らかにされている1齢幼虫と、繁殖を終えた無翅成虫の両者が、

協同で行うコロニー防衛について分析している。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1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たのに対して、将来有翅成虫になる他の齢期の個体はゴール裂開部での存在比は他の区域と比べて有意に低かった。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1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。ゴール裂開後は捕食圧が上昇し、ゴールの食料としての植物の質も悪化することから、将来の繁殖力期待値の低い1齢幼虫と繁殖終了後の無翅成虫が協同して防衛の役割を担う方が、少しでも有翅成虫を多く出すことでゴール全体からみれば適応的である。このように、2つの発育段階が協同で防衛するのは貴重な報告である。

第5章は総合考察であり、ヨシノミヤアブラムシにおける繁殖終了後の利他行動を、哺乳類や鳥類の利他行動と比較して、このような自己犠牲の防衛様式が進化した要因を考察している。本学位論文を総合的に評価すると、血縁選択説と生活史進化理論を組み合わせて、昆虫における自己犠牲的な利他行動の防衛を「おばあちゃん効果」として捉え、全体像を解明した成果は高く評価できる。したがって、本審査委員会は博士（学術）の学位を授与するにふさわしいものと認定する。