

平成 21 年 6 月 1 日現在

研究種目：基盤研究 (B)

研究期間：2006～2008

課題番号：18370012

研究課題名 (和文) 昆虫の社会進化における性および単為生殖と利己性の相互作用

研究課題名 (英文) Sex and non-sex in social evolution in insects

研究代表者

辻 瑞樹 (TSUJI MIZUKI)

国立大学法人 琉球大学・農学部・教授

研究者番号 20222135

研究成果の概要：社会性昆虫で散見される無性的生殖の進化機構とそれがこれら昆虫の社会行動に与える影響を理論・実証両面で研究した。主な成果は、アミメアリにおける同種の労働に寄生する利己的単為生殖系統の発見と、ヤマトシロアリにおいて女王が自身の死後コロニーの繁殖を引き継ぐ補充女王に自身の遺伝的なコピーを単為生殖で残していることの発見である。これらは社会性昆虫が性の進化の好研究材となることを示す。

交付額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2006 年度	6,500,000	0	6,500,000
2007 年度	4,500,000	1,350,000	5,850,000
2008 年度	4,000,000	1,200,000	5,200,000
年度			
年度			
総計	15,000,000	2,550,000	17,550,000

研究分野：進化生態学

科研費の分科・細目：生態・環境

キーワード：昆虫、進化、生態学、性、行動学

1. 研究開始当初の背景

不妊のカーストを持つ昆虫社会の進化はダーウィン以来の進化生物学の焦点であるが、これら昆虫に広く散見される交尾せず雌を産める産雌単為生殖 (thelytoky) はそこでどんな役割を果たしたのか。産雌単為生殖できる社会性昆虫では裏切り者が進化しやすいと理論的に予測されており、実際近年アリやミツバチにおいて極度に利己的な単為生殖戦略の存在が立続けに報告された。しかしこれらの報告以前に、アリやシロアリの産雌性単為生殖の研究を世界でリードしてきたのは研究代表者をはじめとする日本人である。

日本の研究では単為生殖するアミメアリの共同社会の発見など、単為生殖＝利己性 (& 多様性の欠如) とみなす世界的な趨勢とは逆の視点を提供しており、海外の研究とは一線を画す斬新な研究が可能である。

2. 研究の目的

産雌単為生殖能力の獲得が利己になるか利他になるかは状況次第であり、生活史形質の多様性にむしろ貢献する場合もあり得るとの中立的で独自のスタンスに立ち、以下の項目を研究した。

(1) アリとシロアリにおける産雌単為生

殖の網羅的調査：日本各地（シロアリの場合一部国外からも）からアリやシロアリ類の単為生殖の存在を調査する。

(2) アミメアリにおける裏切り者の反復進化説をめぐる諸仮説の検証：アミメアリで発見されている利己的表現型が遺伝的裏切り者なのか否かを詳細に分析する。

(3) 単為生殖のコストと利益の詳細検討：アミメアリとヤマトシロアリで単為生殖の利益と損益を推定する。

3. 研究の方法

(1) アリとシロアリにおける産雌単為生殖の網羅的調査：アリやシロアリ類を採集し、一部のコロニーは解剖し、一部を室内で飼育する。アリについてはワーカーが卵巣を有する種については、ワーカーだけで飼育し、室内羽化した未交尾であることが確認済の雌が雌を生産しないか、観察する。ワーカーが機能的な卵巣を持たず完全に不妊のアリ種については、女王の産雌単為生殖能力の検出を行う。

(2) アミメアリにおける裏切り者の反復進化説をめぐる諸仮説の検証：本種の三重県の1個体群で大型の利己的表現型を発見しているが、実は類似の表現型は西日本を中心に日本各地で採集記録があり、各地で観察される大型個体は別起源かもしれない。そこで、各地で採集した単眼大型と通常ワーカー系統のマイクサテライト等のDNAによる分岐関係を詳細にしらべ、多起源説をテストする。

(3) 単為生殖のコストと利益の詳細検討：野外で推定されているアミメアリで大型個体の社会与えるコストと利己的利益を室内実験系で実測・検証する。ヤマトシロアリでは、女王が創設時の相手の性に依存し、有性生殖と無性生殖を切り替えることが判明しているため、実験的に無性生殖コロニーと有性生殖コロニーを野外に設置し、分業の差、一定時間後の生存率、病気の感染率や結果として表れるコロニーの大きさ等のパフォーマンスを比較する実験を行うことで、これらの仮説を厳密に検証する

4. 研究成果

一番の成果は、ヤマトシロアリが補充女王生産時のみに条件依存的に単為生殖をするのを発見したことである。産雌性単為生殖や近親交配は子孫の血縁度を高め血縁淘汰による利他行動の進化を促すが、コロニーの遺伝的多様性減少等により環境変化に対応できないという欠点がある。この条件依存的に単為生殖はこれらトレードオフを一度に解決する驚くべき戦略で、結果はScience誌に掲載された。条件依存単為生殖戦略は、やはり我々の共同研究者らが発見したウメマツアリや、発見がNature誌に発表されたコカミ

アリ（これらでは女王による次世代女王のクローン生産と同時に、オスによるオスのクローン生産が起こっている）などでも見られ、アリ・ハチに共通する戦略であることが明らかになった。本研究で完全単為生殖種アミメアリの単眼大型個体が種内の社会寄生的系統ある事実をDNAマーカーにより厳密に検証したが、この成果をProceedings of the Royal Society of London Series B誌に掲載された。その他、トカラウロコアリやキイロヒメアリなど新たに見つかった産雌性単為生殖するアリの様々な行動生態や内部形態を比較研究し公表準備中の成果が沢山得られた。たとえば、産雌性単為生殖アリとその近縁種の受精嚢の構造を光学顕微鏡およびTEMを用いて観察したが、前者は典型的な女王の受精嚢と同様の構造をしめし、雄と交尾しなくなっても受精嚢の縮小や退化は生じていないことが明らかとなった。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 29 件)

1. Ito, F., Touyama, Y., Gotoh, A., Kitahiro, S. and Billen, J. Thelytokous parthenogenesis by queens in the dacetine ant *Pyramica membranifera*. *Naturwissenschaften* (in press)

2. Molet, M, Fisher, BL, Ito, F., Peeters, C. Shifts in colonial reproduction in the ant subfamily Amblyoponinae: evolution of multi-purpose ergatoid queens in *Mystrium*. *Biological Journal of Linnean Society* (in press)

3. Ohtsuki, H., Tsuji, K. Adaptive reproduction schedule as a cause of worker policing in social Hymenoptera: a dynamic game analysis. *The American Naturalist* 173:747-758 (2009)

4. Suwabe, M., Ohnishi, H., Kikuchi, T., Tsuji, K. Seasonal and daily activity patterns of tramp and endemic ants in the northern forest of Okinawa Island. *Ecological Research* 24 (3) : 637-643. (2009)

5. amamoto A, Ishihara S, Ito F. Fragmentation or Transportation: Mode of Large-Prey Retrieval in Arboreal and Ground Nesting Ants. *JOURNAL OF INSECT BEHAVIOR*. 22(1): 1-11 (2009)

6. Matsuura K., Vargo, EL, Kawatsu, K, Labadie, P. E., Nakano, H., Yashiro, T., Tsuji, K. Queen Succession Through Asexual Reproduction in Termites. SCIENCE. 323(5922): 1687-1687(2009)
7. Dobata, S., Sasaki, T., Mori, H., Hasegawa, E., Shimada, M., Tsuji, K. Cheater genotypes in the parthenogenetic ant *Pristomyrmex punctatus*. PROCEEDINGS OF THE ROYAL SOCIETY B-BIOLOGICAL SCIENCES. 276 (1656): 567-574 (2009)
8. Yamamoto A, Ishihara S, Ito F. Fragmentation or Transportation: Mode of Large-Prey Retrieval in Arboreal and Ground Nesting Ants. JOURNAL OF INSECT BEHAVIOR. 22(1): 1-11 (2009)
9. Morgan, E.D., Jungnickel, H., Billen, J., Ito, F., Contents of the exocrine glands of the ant subfamily Cerapachyinae. Bergmann, J., Gobin, B. BIOCHEMICAL SYSTEMATICS AND ECOLOGY. 36(4): 260-265 (2008)
10. Kobayashi K, Hasegawa E., Ohkawara K. Clonal reproduction by males of the ant *Vollenhovia emeryi* (Wheeler). ENTOMOLOGICAL SCIENCE. 11(2): 167-172 (2008)
11. Gotoh A, Ito F. Seasonal cycle of colony structure in the Ponerine ant *Pachycondyla chinensis* in western Japan (Hymenoptera, Formicidae) INSECTES SOCIAUX 55(1):98-104. (2008)
12. Hayashi R, Tsuji K. Spatial distribution of turtle barnacles on the green sea turtle, *Chelonia mydas*. ECOLOGICAL RESEARCH 23(1): 121-125 (2008)
13. Kikuchi T, Nakagawa T, Tsuji K. Changes in relative importance of multiple social regulatory forces with colony size in the ant *Diacamma* sp from Japan. ANIMAL BEHAVIOUR. 76(6): 2069-2077 (2008)
14. Kikuchi T, Miuzaki S, Ohnishi H, Takahashi J, Nakajima Y, Tsuji K. Small queens and big-headed workers in a monomorphic ponerine ant. NATURWISSENSCHAFTEN. 95(10):963-968 (2008)
15. Gobin B, Ito F., Billen J, Peeters, C. Degeneration of sperm reservoir and the loss of mating ability in worker ants. NATURWISSENSCHAFTEN. 95(11):1041-1048 (2008)
16. Kikuchi T, Tsuji, K., Ohnishi, H., Le Breton, J. Caste-biased acceptance of non-nestmates in a polygynous ponerine ant. ANIMAL BEHAVIOUR. 73(4). 559-565 (2007)
17. Suwabe, M., Ohnishi, H., Kikuchi, T., Tsuji, K. Nestmate discrimination in the queenless ponerine ant *Diacamma* sp from Japan. ENTOMOLOGICAL SCIENCE. 10(1): 7-10 (2007)
18. Nakamaru M, Beppu Y, Tsuji K. Does disturbance favor dispersal? An analysis of ant migration using the colony-based lattice model. JOURNAL OF THEORETICAL BIOLOGY 248(2): 288-300 (2007)
19. Matsuura K., Kobayashi N, Yashiro T. Seasonal patterns of egg production in field colonies of the termite *Reticulitermes speratus* (Isoptera : Rhinotermitidae). POPULATION ECOLOGY 49(2): 179-183 (2007)
20. Matsuura K., Kobayashi N. Size, hatching rate, and hatching period of sexually and asexually produced eggs in the facultatively parthenogenetic termite *Reticulitermes speratus* (Isoptera : Rhinotermitidae). APPLIED ENTOMOLOGY AND ZOOLOGY 42(2): 241-246 (2007)
21. Yashiro T, Matsuura K. Distribution and phylogenetic analysis of termite egg-mimicking fungi "termite balls" in *Reticulitermes* termites. ANNALS OF THE ENTOMOLOGICAL SOCIETY OF AMERICA. 100(4): 532-538 (2007)
22. Le Breton, J, Takaku, G., Tsuji, K. Brood parasitism in an invasive population of the pest ant *Pheidole megacephala*. Insectes Sociaux 53(2):168-171 (2006)

23. Okada Y, Tsuji K, Miura T.
Morphological differences between sexes
in the ponerine ant *Diacamma* sp
(Formicidae : Ponerinae) SOCIOBIOLOGY
48(2): 527-541 (2006)

24. Matsuura K, Yashiro T. Aphid egg
protection by ants: a novel aspect of the
mutualism between the tree-feeding aphid
Stomaphis hirukawai and its attendant ant
Lasius productus. NATURWISSENSCHAFTEN.
93(10): 506-510 (2006)

25. Matsuura K. A novel hypothesis for the
origin of the sexual division of labor in
termites: which sex should be soldiers?
EVOLUTIONARY ECOLOGY. 20(6): 565-574
(2006)

26. Matsuura K. Termite-egg mimicry by a
sclerotium-forming fungus. PROCEEDINGS OF
THE ROYAL SOCIETY B-BIOLOGICAL SCIENCES.
273(1591): 1203-1209 (2006)

27. Matsuura K. Early emergence of males in
the termite *Reticulitermes speratus*
(Isoptera : Rhinotermitidae): Protandry
as a side effect of sexual size dimorphism.
ANNALS OF THE ENTOMOLOGICAL SOCIETY OF
AMERICA. 99(3): 625-628 (2006)

28. Gobin B, Ito F, Peeters C, Billen,
J. Queen-worker differences in spermatheca
reservoir of phylogenetically basal ants.
CELL AND TISSUE RESEARCH. 326(1): 169-178
(2006)

29. Billen J, Ito F. The basicoxal gland,
a new exocrine structure in poneromorph
ants (Hymenoptera, Formicidae).
ACTA ZOOLOGICA. 87(4): 291-296 (2006)

[学会発表] (計 41 件)

1. 辻和希, 生活史理論がつなぐ超個体の進化、群集、保全, 第 56 回日本生態学会 (岩手県立大学) 2009 年 3 月 18 日

2. 中丸麻由子, 攪乱環境下での、アリのコロニー分割比と拡散距離のトレードオフ, 第 56 回日本生態学会 (岩手県立大学) 2009 年 3 月 18 日

3. 辻和希, 侵略アリ研究の現状と課題—平衡群集観への挑戦, , 第 56 回日本生態学会 (岩手県立大学) 2009 年 3 月 18 日

4. 松浦健二, 遺伝的には不死身の女王: シロアリの単為生殖による後継女王の生産, 第 53 回日本応用動物昆虫学界 (北海道大学), 2009 年 3 月 30 日

5. 奥野正樹, グルーミング行動がアリの集合や生存に及ぼす影響, 第 53 回日本応用動物昆虫学界 (北海道大学), 2009 年 3 月 30 日

6. 諏訪部真友子, 侵略的外来種アシナガアリの侵入に林道が与える影響, 第 53 回日本応用動物昆虫学界 (北海道大学), 2009 年 3 月 30 日

7. 藤木悠里, 日本産トゲオオハリアリにおける gamergate 認識と体表炭化水素との関係, 第 53 回日本応用動物昆虫学界 (北海道大学), 2009 年 3 月 30 日

8. 長谷川英祐, 雌雄共に無性生殖するウメマツアリの繁殖様式と進化史, 第 53 回日本応用動物昆虫学界 (北海道大学), 2009 年 3 月 30 日

9. 森英章, 働かないアリ同士のケンカーアミメアリ種内社会寄生者間の繁殖競争-, 第 56 回日本生態学会 (岩手県立大学), 2009 年 3 月 19 日

10. 辻和希, ブレイクスルーは個体群生態学にありー, 第 24 回個体群生態学会 (東大駒場キャンパス), 2008 年 10 月 18 日

11. 辻和希, アリのコロニーサイズ依存的自立分散制御機構の進化とポリシング, 第 10 回日本進化学界 (東大駒場キャンパス), 2008 年 8 月 23 日

12. 川津一隆, ヤマトシロアリの幼虫はワーカーに世話を要求しているのか? . 第 52 回日本応用動物昆虫学界 (宇都宮大学), 2008 年 3 月 26 日

13. 巽真悟, アマミシロアリとミヤタケシロアリの種間交雑によるコロニー創設, 第 52 回日本応用動物昆虫学界 (宇都宮大学), 2008 年 3 月 26 日

14. 菊池友則, アリは如何にしてコロニーの

大きさを認識するのか, 第 55 回日本生態学会(福岡国際会議場), 2008 年 3 月 15 日

15. 下地博之, トゲオオハリアリにおける産卵後ワーカーポリシング, , 第 55 回日本生態学会(福岡国際会議場), 2008 年 3 月 15 日

16. 辻和希, 外来アリはなぜ侵略的となるのか? 第 55 回日本生態学会(福岡国際会議場), 2008 年 3 月 16 日

17. 林正幸, キイロヒメアリにおける栄養卵産卵, 第 52 回日本応用動物昆虫学界(宇都宮大学), 2008 年 3 月 27 日

18. 奥野正樹, 病原菌摂取後にみられるトビイロケアリのグルーミング行動, 第 52 回日本応用動物昆虫学界(宇都宮大学), 2008 年 3 月 26 日

19. 佐々木智基, キイロヒメアリにおける完全産雌単為生殖一低分散・局所適応仮説一, 第 52 回日本応用動物昆虫学界(宇都宮大学), 2008 年 3 月 27 日

20. 藤木悠里, 日本産トゲオオハリアリにおける gamergate の認識と体表炭化水素の関係, 第 52 回日本応用動物昆虫学界(宇都宮大学), 2008 年 3 月 26 日

21. 徳永琴音, 日本産トゲオオハリアリにおける縦列行動維持フェロモン, 第 52 回日本応用動物昆虫学界(宇都宮大学), 2008 年 3 月 25 日

22. 奥野正樹, トビイロケアリのグルーミング行動に対する病原菌量とアリ密度の影響, 第 55 回日本生態学会(福岡国際会議場), 2008 年 3 月 15 日

23. 土畑重人, アミメアリにおける複数レベル選択の実験的検証, 第 55 回日本生態学会(福岡国際会議場), 2008 年 3 月 17 日

24. 松浦健二, シロアリの社会生態に関する総合的研究(奨励賞受賞講演), 第 52 回日本応用動物昆虫学界(宇都宮大学), 2008 年 3 月 26 日

25. 松浦健二, シロアリの卵に擬態する菌核菌ターマイトボールの巧妙な卵擬態メカニズム, 第 67 回日本昆虫学界(神戸大), 2007 年 9 月 16 日

26. Matsuura, K. Lecture by population ecology young scientist awardee. Sociobiology of termite: the social insects living in the world of microorganisms. The 23rd Symposium of the Society of Population Ecology(定山溪ビューホテル), 2007 年 10 月 20 日

27. 土畑重人, . アミメアリにおける利己的社会寄生者の起源: 突然変異が表現型に与える影響のモデル解析. 第 54 回日本生態学会(愛媛大), 2007 年 3 月 22 日. (「進化」分野, 最優秀賞受賞)

28. 土畑重人, アミメアリにおける「単眼大型個体」の遺伝子解析, . 第 51 回日本応用動物昆虫学会(広島大). 2007 年 3 月 29 日

29. 森英章, アミメアリ種内分子系統から見る社会寄生の進化, 第 54 回日本生態学会(愛媛大), 2007 年 3 月 21 日

30. 松浦健二, 「シロアリのコロニー内血縁度依存的な利他行動調節」 第 51 回日本応用動物昆虫学会(広島大), 2007 年 3 月 27-29.

31. 矢代敏久, 「シロアリの卵に擬態する菌核菌(ターマイトボール)の化学擬態メカニズム」 第 51 回日本応用動物昆虫学会(広島大), 2007 年 3 月 27-29.

32. 巽真悟, 「シロアリのコロニー融合はコロニーレベルの耐病性を増加させるか?」 第 51 回日本応用動物昆虫学会(広島大), 2007 年 3 月 27-29.

33. 川津一隆, 「単為生殖能力は性比を雌に偏らせるか?: シロアリにおける種間比較法による検証」 第 54 回日本生態学会(愛媛大), 2007 年 3 月 19-23 日 P

34. Shigeto Dobata, Spatially Explicit Model for Altruist-Cheater Population Dynamics in the Ant *Pristomyrmex punctatus*. The IUSSI (International Union for the Study of Social Insects) 2006 Congress. 3 August 2006. OmniShoreham Hotel. Washington, DC.

35. 土畑重人, アミメアリ *Pristomyrmex punctatus* における利己的寄生者の時空間動態: 理論と実証. 第 25 回日本動物行動学会大会(岡山大) 2006 年 10 月 27 日

36. 土畑重人, アミメアリ *Pristomyrmex punctatus* における利己寄生者の存続条件, . 第3回個体群生態学会(九州大), . 2006年11月19日

37. 松浦健二, 「社会性昆虫の卵保護と卵サイズ、および卵擬態者との関係」 第25回日本動物行動学会(岡山大), 2006年10月27-29.

38. 松浦健二, 「シロアリのカースト配分を巡る血縁対立の立証」 第25回日本動物行動学会(岡山大), 2006年10月27-29.P

39. 矢代敏久, 「シロアリ卵擬態菌核菌(termite ball)の化学擬態物質の獲得メカニズム」 第25回日本動物行動学会(岡山大), 2006年10月27-29.P

40. 小林憲正, 「条件的単為生殖を行うヤマトシロアリの単為生殖卵と有性生殖卵の比較」 第25回日本動物行動学会(岡山大), 2006年10月27-29.P

41. 巽真悟, 「シロアリのコロニーの遺伝的多様性と病気に対する抵抗性分析」 第25回日本動物行動学会(岡山大), 2006年10月27-29.P

〔図書〕(計4件)

①辻 和希(共著), バイオディバーシティシリーズ6節足動物の多様性と系統, .495頁, . 裳華房(2008), pp.98-102.

②辻 和希(共著), 昆虫のミメティックスー昆虫の設計に学ぶ, .1074頁, NTS(2008), pp. 921-927,

③辻 和希(共著), シリーズ進化学 行動・生態の進化. 辻 和希, 254頁, 岩波書店(2006) pp.55-120

④Tsuji, K. Life Cycles in Social Insects: Behavioural, Ecological and Evolutionary Approach. 156頁. St. Petersburg University Press(2006), pp.,21-36.

6. 研究組織

(1)研究代表者

辻 瑞樹(TSUJI MIZUKI)
琉球大学・農学部・教授
研究者番号:20222135

(2)研究分担者

長谷川 英祐(HASEGAWA EISUKE)
北海道大学・(連合)農学研究科・准教授
研究者番号:40301874

伊藤 文紀(ITO FUMINORI)

香川大学・農学部・教授
研究者番号:50260683

(3)連携研究者

松浦 健二(MATSUURA KENJI)
岡山大学・環境学研究科・准教授
研究者番号:40178950

嶋田 正和(SHIMADA MASAKAZU)

東京大学・大学院総合文化研究科・教授
研究者番号:40178950