

平成 30 年 6 月 20 日現在

機関番号：18001

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2015～2017

課題番号：15H04425

研究課題名(和文)階層間相互作用概念による新たな総合

研究課題名(英文) A new synthesis through the concept of interaction between different levels of the biological hierarchy

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

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,900,000円

研究成果の概要(和文)：この研究では生物学的階層毎に分化した生態学を統合すべく階層間相互作用という観点を導入する。とくに血縁選択や性選択などの種内競争と、種間競争や擬態などの群集力学の關係に注目し理論実証両面で研究した。攻撃、協力、監視、分散行動、配偶行動などの生活史の全てにおいて、種内力学と群集力学の相互作用の存在が示唆された。個体形質の進化が種構成などの群集構造を変え、さらに群集構造の変化が構成種の形質進化の淘汰圧になる可能性を、アリ、クローナル植物、チョウ、魚類などで検討した。

研究成果の概要(英文)：We addressed questions on interaction between different levels of the biological hierarchy in order to integrate micro and macro ecologies. We especially focused on the relationship between intra-specific dynamics, such as kin selection and sexual selection, and inter-specific dynamics, such as host-parasite dynamics and model-mimic dynamics, in the community through theoretical and empirical approaches. We empirically showed examples (though some are yet potential) of such adaptive dynamics in ants, clonal plants, butterflies, fish and other systems.

研究分野：進化生態学

キーワード：生態学 進化 行動 昆虫 植物 魚類 アリ クローナル植物

1. 研究開始当初の背景

G. C. Williams の群選択批判以来、適応進化の理解のためには、集団(種)内に働く力学に注目すべきであるという観点が研究者に定着した。結果、行動生態学者と社会生物学者の興味を中心は、個体レベルで観察される現象の説明になった。その反面、個体群密度制御、群集構造や生態系の機能など上位階層の現象に与える集団内の力学に、行動生態学者の焦点が当てられることは稀になった。しかし集団内の力学が集団間の力学に強さにおいて勝るといふ Williams の考えがもし一般に正しければ、個体以上の階層の現象の説明原理として、集団内の力学が重要になる場合もあるのではないか。さらに、個体群密度や群集構成などの上位階層の変化は個体形質への選択圧を変え進化に影響しうる。このような複数の階層で働く力学の相互作用を扱う適応ダイナミクスという分野が主として理論的研究で台頭始めている。

2. 研究の目的

この研究では階層間相互作用という観点を導入し、進化生態学と群集生態学の統合を試みる。ある階層での競争的ダイナミクスがそれより上位と下位の階層のダイナミクスにどんな影響を与えるのかを問う。具体的対象系として、個体と個体群(種)の間に超個体(コロニー、ラメット・ジェネット)という階層が存在する社会性昆虫のアリとクローナル植物とくに焦点を当て、遺伝子から群集に至る生物多様性の進化動態をひとつのモデルで分析する。種内力学としての血縁選択や性選択と群集構造の関係に注目し、血縁選択が同種非血縁個体間に攻撃性・敵対性を進化させ、これが個体群密度を抑制し、他種との共存をもたらすという作業仮説(ボトムアップ仮説)と、強い種間競争が利己的形質の進化を抑制するという作業仮説(トップダウン仮説)を理論実証両面で検討する。また、同性内性選択が繁殖干渉を介して近縁種の共存を阻害し群集の種多様性を下げる現象についても実証的に検討する。

3. 研究の方法

地上茎と根から構成されるラメットが地下茎で複数連結する植物をクローナル植物という。クローナル植物では、地下茎に蓄えられた貯蔵物質から複数のラメットが形成され、またラメットは次年に向けて成長期から同化産物の貯蔵を行う。クローナル植物であるイタドリを材料に、地上茎の地際で蒸気を用いて環状剥皮を行い、地下茎の形成に物質を転流しない「只乗り」ラメットを人工的に形成し、栽培実験によりその挙動を測定し、「只乗り」のラメットおよび超個体全体に対する影響を検討する。

女王がおらずワーカーが単為生殖でワーカーを産むアミメアリにおいて、遺伝的に決定された種内社会寄生者である「社会の癌」が存在する集団と、社会の癌が確認されない集団で、アリ群集の構成を比較する。血縁選択ボトムアップ階層間相互作用説では、社会の癌が存在する地域ではそのアミメアリ個体群密度抑制効果により、アリ種の多種共存が実現しているだろうと予測される。逆にトップダウン説では、種数が少なく種間競争が弱いため高密度になったアミメアリの集団において社会の癌が侵入しやすいと予測される。複数のアリ群集を対象に、アミメアリの社会の癌の密度とアリ群集構成を採集により実証データを収集する。

集団の増殖と個体の利己的行動およびその抑制行動の進化的関係を社会性膜翅目において予測した Ohtsuki & Tsuji (2009) 包括適応度ゲームモデルをトゲオオハリアリにおいてテストする。さまざまなコロニーサイズ(成長段階)のコロニーで、女王およびワーカーの産卵に対するワーカーのポリシング行動、そしてマイクサテライト核 DNA マーカーによるワーカー産卵由来の雄の羽化を検出し理論の予測と比較する。

共に体内受精種で雌の形態が酷似するカダヤシとグッピーの2種が導入されている沖縄において、両種の間での繁殖干渉の可能性を検討する。両種の分布パターンが共存的か排他的かを検討し、次に両者間で繁殖干渉が存在しないか実験により検討する。

チョウ類においてベイツ擬態の進化動態と群集動態の関係を野外オンタイム観察する。

4. 研究成果

(1) 理論的研究

血縁選択をベースにしたゲームモデルは、進化的に安定な攻撃性が(i)コロニー間血縁度が低く、かつ(ii)コロニー間のニッチ重複度が高い、時にのみ進化することを見出した。社会性昆虫で見られる巢内利己性の監視行動(ポリシング)について、個体の利己性(産卵ポテンシャル)と監視行動との相関関係をモデリングし、監視行動の中にも利他的なもの(自分は産卵せず監視のみ行う)と利己的なもの(自分の産卵能力と監視行動が連動する)とがあることを示した。また、従来膜翅目昆虫のみで知られていた監視行動がシロアリにもみられることを明らかにした。種内の社会的相互作用の進化を扱う血縁選択理論を、種間の相互作用にも適用できる形に拡張した。

根粒菌とマメ科植物の共生系の成立条件に関して検討し、制裁のパターンに依存した進化動学を明らかにし、制裁後に新しい共生者を再獲得しない"one-shot type"と呼ばれる制裁は共生者の質の分散とは無関係に進化し得ることを発見した。

分散行動の多様性が分散者への資源配分と

分散距離お呼び生存率とのトレードオフという考え方で整理できることを確認した。

(2) 実証的研究

イタドリにおいて繁殖期まで生残した「只乗り」ラメットは、操作を加えないラメットに比べて大型になり、種子繁殖器官も増加した。一方で、「只乗り」ラメットは、操作を加えないラメットに比べて、さび病などの菌感染を受けやすく、その枯死率が著しく高かった。物質転流様式が変化した「只乗り」ラメットでは、物質代謝の変化も生じ、感染が起こり易くなった可能性がある。この感染に対する感受性の変化が、「只乗り」の排除の機能を果たしている可能性がある。

三重県におけるアミメアリの多数の集団において社会の癌の存在頻度を集中的に探索した。社会の癌が以前想像されていたよりも広い地域で分布していることが判明し、社会の癌の相対頻度の厳密な推定を10以上の地域で行った。この作業は今後しばらく継続が必要である。同時に群集データを効率的に収集する方法の検討を行った。

トゲオオハリアリにおいてワーカー間の相互繁殖妨害行動（ワーカーポリシング行動）とワーカー産卵の発生パターンが Ohtsuki & Tsuji モデルの予測と極めて一致していることを明らかにした。これは監視行動の進化進化的要因が、利己的行動の集団レベルの適応度コストであるとする階層間相互作用説を支持する証拠である。また、トゲオオハリアリにおいて、ワーカー間で見られる分業（卵や幼虫の世話をする内役と外で採餌を行う外役）の分子基盤として Vg などの遺伝子が関与すること遺伝子発現解析によって明らかにした。

沖縄島の河川において過去80年の間に導入されたカダヤシが在来のメダカをまず駆逐し、次に導入されたグッピーがカダヤシを駆逐しつつあることを分布調査と文献調査から明らかにした。室内実験において、グッピーがカダヤシを駆逐するメカニズムが繁殖干渉（異種雄による配偶行動を受けた雌の適応度低下）であることを明らかにした。繁殖繁殖が一方的（グッピーからカダヤシへで逆はない）はグッピーが種内性選択で進化させた前適応の重要性が推察された。

チョウにおいてモデルの分布拡大による群集構造の変化がベイツ擬態を急速進化させていることを明らかにした。

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22件)

Gotoh, A., Shigenobu, S., Yamaguschi, K., Kobayashi, S., Ito, F., Tsujii, K. Transcriptome characterization of male accessory glands in ants to identify molecules involved in their reproductive

success. *Insect Molecular Biology*, 51 巻、2 号、2018、pp. 212-220. 査読有、DOI: 10.1111/imb.12364

Mizumoto, N., Dobata, S. The optimal movement patterns for mating encounters with sexually asymmetric detection ranges, *Scientific Reports*, 8 巻、2018、記事番号 3356、

DOI: 10.1038/s41598-018-21437-3

Mizumoto, N., Abe, M.S., Dobata, S. Optimizing mating encounters by sexually dimorphic movements, *Journal of the Royal Society Interface* 14 巻、2017、記事番号 20170086 2017 1-9. 査読有、DOI:10.1098/rsif.2017.0086

Shimoji, H., Kikuchi, T., Ohnishi, H., Kikuta, N., Tsujii, K. Social enforcement depending on the stage of colony growth in an ant. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 285 巻 18751 号、2018、記事番号 20172548 査読有、DOI: 10.1098/rspb.2017.2548

Hayashi, M., Hojo, M.K., Nomura, M., Tsujii, K. Social transmission of information about a mutualist via trophallaxis in ant colonies, *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 284 巻、1861 号、2017、記事番号 20171367、査読有 DOI: 10.1098/rspb.2017.1367.

Gotoh, A., Shigenobu, S., Yamaguchi, K., Kobayashi, S., Ito, F., Tsujii, K. Transcriptome profiling of the spermatheca identifies genes potentially involved in the long-term sperm storage of ant queens, *Scientific Reports*, 7 巻、2017、記事番号 5972、査読有、DOI:10.1038/s41598-017-05818-8

Suehiro, W., Hyodo, F., Tanaka, H. O., Himuro, C., Yokoi, T., Dobata, S., Guénard, B., Dunn, R. R., Vargo, E. L., Tsujii, K., Matsuura, K., Radiocarbon analysis reveals expanded diet breadth associates with the invasion of a predatory ant, *Scientific Reports*, 7 巻、2017、記事番号 15016、査読有、DOI:10.1038/s41598-017-15105-1

Nakamaru, M., Shimura, H., Kitakaji, Y., Ohnuma, S., The effect of sanctions on the evolution of cooperation in linear division of labor. *Journal of theoretical biology*, 437 巻、2018、査読有、pp. 79-91. DOI:

<https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2017.10.007>

鈴木準一郎、モジュール性からみたクローン性：クローナル植物とクローン性を示す他の生物群の比較。日本生態学会誌 67 巻、2 号、2017、pp.181-187 査読有、DOI:

https://doi.org/10.18960/sei tai.67.2_18

Katoh, M., Tatsuta, H., Tsuji, K., Rapid evolution of a Batesian mimicry trait in a butterfly responding to arrival of a new model, *Scientific Reports* 7 巻、2017、記事番号 6369、査読有 DOI:10.1038/s41598-017-06376-9

Uchiyumi, Y., Ohtsuki, H., Sasaki, A., Evolutionary emergence and maintenance of horizontally transmitted mutualism that do not rely on the supply of standing variation in symbiont quality, *Journal of Evolutionary Biology*, 30 巻、2017、12 号、pp. 2211-2221、査読有、DOI:10.1111/jeb.13187

Inaba, M., Takahashi, N., Ohtsuki, H., Robustness of linkage strategy that leads to large-scale cooperation, *Journal of Theoretical Biology*, 409 巻、2017、pp. 97-107、査読有、DOI:10.1016/j.jtbi.2016.08.035

Sekiguchi, T., Ohtsuki, H., Fixation Probabilities of strategies for bimatrix games in finite populations, *Dynamic Games and Applications*, 7 巻、1 号、2017、pp. 93-111、査読有、DOI:10.1007/s13235-015-0170-2

Tsunoda, T., Kachi, N., Suzuki, J., Effects of the vertical distribution of a root-feeding insect (*Anomala cuprea*) on the yield, mortality, and size structure of *Lolium perenne* populations at different plant densities, *Botany*, 95 巻、1 号、2017 年、pp.45-52、査読有、DOI:10.1139/cjb-2016-0105

Tsunoda, T., Kachi, N., Suzuki, J., Belowground herbivory decreases shoot water content and biomass of *Lolium perenne* seedlings under nutrient-poor conditions, *Botany*, 95 巻、1 号、2017、pp. 29-36、査読有、DOI:10.1139/cjb-2016-0076

中丸麻由子、環境攪乱下で非分散型が有利になる生態的条件とは？ -コロニーベースモデルによる検証-、*日本生態学会誌*、67 巻、2 号、2017、133 - 145、査読有

Fujioka, H., Abe, M. S., Fuchikawa, T., Tsuji, K., Shimada, M., Okada, Y., Ant circadian rhythms associated with brood care type, *Biology Letters*, 13 巻、2 号、2017、記事番号 20160743、査読有、DOI:10.1098/rsbl.2016.0743

Shimoji, H., Aonuma, H., Miura, T., Tsuji, K., Sasaki, K., Okada, Y., Queen contact and among-worker interactions dually suppress worker brain dopamine as a potential regulator of reproduction in an ant. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 71 巻、2017、記事番号 UNSP 35、査読有、DOI:10.1007/s00265-016-2263-3

Tanaka, H., Ohtsuki, H., Ohtsubo, Y.,

The price of being seen to be just: an intention signalling strategy for indirect reciprocity, *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 283 巻、1835 号、2016、記事番号: 20160694、査読有、DOI:10.1098/rspb.2016.0694

Kobayashi, Y., Ohtsuki, H., Wakano, J. Y., Population size vs. social connectedness - A gene-culture coevolutionary approach to cumulative cultural evolution, *Theoretical Population Biology*, 111 巻、pp. 87-95、査読有、DOI:10.1016/j.tpb.2016.07.001

②Morandin C., Tin M. M. Y., Abril S., Gómez C., Pontieri L., Schiøtt M., Sundström L., Tsuji K., Pedersen J. S., Helanterä H., Mikheyev A. S., Comparative transcriptomics reveals the conserved building blocks involved in parallel evolution of diverse phenotypic traits in ants, *Genome Biology*, 17 巻、2016、記事番号 43、査読有

DOI:10.1186/s13059-016-0902-7

②Hojo M. K., Pierce N. E., Tsuji K., Lycaenid caterpillar secretions manipulate attendant ant behavior, *Current Biology*, 25 巻、17 号、2015、pp. 2260-2264、査読有、

DOI:10.1016/j.cub.2015.07.016

[学会発表](計 21 件)

Tsuji, K., Debunking Japanese urban legends of fire ants, 日本生態学会第 65 回全国大会 シンポジウム What we, ecologists, have to do against the invasion of the red important fire ant?, 2018 年 3 月 18 日、札幌コンベンションセンター、口頭

鶴井香織、藤本真悟、出岐大空、勝部尚隆、立田晴記、辻和希、グッピーからカダヤシへの繁殖干渉(2) 集団飼育実験による実証、第 65 回日本生態学会札幌大会、2018 年 3 月 15-18 日、札幌コンベンションセンター、ポスター

下地博之、伊藤英臣、松浦優、菊池義智、ゲオオハリアリにおけるバクテリア叢のメタゲノム解析-社会に潜む多様性と分布-、第 65 回日本生態学会札幌大会、2018 年 3 月 15-18 日、札幌コンベンションセンター、ポスター

Tsuji, K., Kijima, K. Ecological and environmental factors limiting and inducing nest relocation in an ant species, SWARM2017: THE SECOND INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON SWARM BEHAVIOR AND BIO-INSPIRED ROBOTICS, 2017 年 10 月 30-11 月 1 日、京都大学吉田キャンパス、口頭

Nakamaru, M., Yokoyama, A., The Decision Making of Admission to Membership and Participation in a Group Influences the Evolution of Group Cooperation, SWARM

2017: The 2nd International Symposium on Swarm Behavior and Bio-Inspired Robotics, October 29-November 1, 2017, Kyoto University, Japan, 口頭

有子山俊平、中丸麻由子、辻和希、「環境攪乱下で分散する子孫の数と大きさのトレードオフ」第 27 回日本数理生物学会大会、2017 年 10 月 6-8 日、北海道大学、口頭

辻和希、畑野俊貴、加藤絵美、加藤三步、鶴井香織、佐藤行人、立田晴記、木村亮介、シロオビアゲハにおける擬態と配偶者選択の適応的共進化、日本進化学会第 19 回京都大会シンポジウム Ecology and evolution of Batesian mimicry polymorphism、2017 年 8 月 24-26 口頭招待講演

Suzuki, J.-I.、Spatial distribution of dwarf bamboo shoots in an abandoned coppice forest at early successional stages、INTECOL 2017 Beijing 12th International Congress of Ecology、24 August 2017、Beijing, China、口頭招待講演

辻和希、佐々木智基、土畑重人、中立マーカーで血縁度を推定すると予測を誤る？アミメアリの社会の癌の短期進化動態、第 61 回日本応用動物昆虫学会大会、2017 年 3 月 29 日、東京農工大小金井キャンパス、口頭

土畑重人、適応度への他者からの影響の統一的理解：血縁選択・性選択から種間の「隣縁選択」へ、日本生態学会第 64 回全国大会、2017 年 3 月 16 日、早稲田大学早稲田キャンパス、口頭

Katoh, M.、Tatsuta, H.、Tsuji, K.、Museum collections reveal rapid evolution of a Batesian mimicry trait in *Papilio polites*. 第 64 回日本生態学会大会、2017 年 3 月 16 日、早稲田大学早稲田キャンパス、口頭

辻和希 コメント不可視から可視へ、第 64 回日本生態学会大会 シンポジウム「生態学と進化学におけるビッグデータアプローチ」、2017 年 3 月 15 日、早稲田大学早稲田キャンパス、口頭

辻和希、社会進化における群淘汰モデルのご利益：群集との関連上、京都大学生態学研究センター 公募ワークショップ「進化と生態の階層間相互作用ダイナミクス：生態学のリストラ 3.」、2017 年 3 月 12 日、龍谷大学、口頭

土畑重人、分集団構造下での協力・非協力戦略の共存：感染症モデル近似で実データは説明できるか、第 32 回個体群生態学会大会、2016 年 11 月 3-4 日、札幌市定山溪温泉、口頭

加藤三步、潮雅之、本間淳、立田晴記、近藤倫生、辻和希 (琉大・農) ベイツ型擬態における頻度依存的捕食関係～個体数と捕食痕の非線形な動態から相互作用を調査する～、第 32 回 個体群生態学会大会、2016 年 11 月 3-5 日、札幌市 定山溪温泉 鹿の湯

鈴木準一郎、0 から始ったクローナル植物の「空間」構造研究、第 63 回日本生態学会大会、2016 年 3 月 22 日、仙台国際センター、口頭

Tsuji, K.、Dobata, S.、Kikuchi, T.、Demographic cost of selfish behavior in social insects、第 63 回日本生態学会大会、2016 年 3 月 22 日、仙台国際センター (宮城県・仙台市)、口頭

中丸麻由子、環境攪乱下において非拡散戦略が有利になる条件とは？ ゲーム理論ワークショップ 2016、2016 年 3 月 6-8、東京大学経済学研究科学術交流棟 (小島ホール) 2 階コンファレンスルーム、口頭招待講演

Tsuji, K.、Social Conflicts and the Underlying Autonomous Decentralized Control in Ants、SWARM 2015: The First International Symposium on Swarm Behavior and Bio-Inspired Robotics、2015 年 10 月 29 日、京都大学、口頭招待講演

Tsuji, K.、Studies of ant invasion should more seriously consider the explicit link to fundamental theories of ecology and evolution、第 31 回個体群生態学会大会、2015 年 10 月 12 日、滋賀県立大学、口頭招待講演

辻和希、血縁選択と群集および種多様性、第 17 回日本進化学会大会 シンポジウム「進化生態学を『上の階層』から捉えなおす」、2015 年 8 月 22 日、中央大学後楽園キャンパス、口頭

〔図書〕(計 1 件)

辻和希 (編) 生態学者・伊藤嘉昭伝 もっとも基礎的なことがもっとも役に立つ、海游舎 2017 年 3 月 25 日 421p.

〔産業財産権〕

出願状況 (計 0 件)

取得状況 (計 0 件)

〔その他〕

該当なし

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

鈴木 準一郎 (SUZUKI, Jun-ichiro)
首都大学東京・理工学研究科・准教授
研究者番号：00291237

大槻 久 (OHTSUKI, Hisashi)
総合研究大学院大学・先導科学研究科・講師
研究者番号：50517802

土畑 重人 (DOBATA, Shigeto)
京都大学・農学研究科・助教
研究者番号：50714995

中丸 麻由子 (NAKAMARU, Mayuko)
東京工業大学・環境・社会理工学院・准教授
研究者番号：70324332

下地 博之 (SHIMOJI, Hiroyuki)
関西学院大学・理工学部・助教
研究者番号：50726388