

平成24年 6 月 10 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究 C

研究期間：2008 ～ 2010

課題番号：20570016

研究課題名（和文）昆虫の社会行動を統御する分子遺伝学的、生理学的、生態学的機構

研究課題名（英文）Ecological, physiological and molecular biological mechanisms integrating insect social behavior

研究代表者

柴尾 晴信 (SHIBAO HARUNOBU)

東京大学・大学院総合文化研究科・助教

研究者番号：90401207

研究成果の概要（和文）：

社会性アブラムシは、繁殖に専念する生殖階級と利他行動を行なう不妊の兵隊階級からなる社会性昆虫である。兵隊アブラムシは、若いうちは巣内の清掃を行ない、年を取るともっぱら巣外で攻撃に専念するという齢分業を示す。本研究では、この齢分業の成立基盤に関して、仲間を動員するフェロモンへの兵隊アブラムシの行動反応、触角応答、意思決定機構について明らかにした。昆虫の社会行動を統御するメカニズムや社会性獲得の進化過程を理解する上で深い洞察が得られた。

研究成果の概要（英文）：

A major goal in biology is to understand the integrative mechanism of animal social behavior. In social aphids, altruistic individuals called “soldiers” perform colony defense and housekeeping. When the soldiers are young, they perform relatively safe tasks inside the colony such as gall cleaning. As the soldiers age, their tasks involve more dangerous outside activities such as colony defense. We investigated the ecological, physiological and molecular biological mechanisms of this age-dependent division of labor among the soldiers of a gall-forming aphid, *Tuberaphis styraci*, which is a model species representing social aphids.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2008年度	2,100,000	630,000	2,730,000
2009年度	1,000,000	300,000	1,300,000
2010年度	700,000	210,000	910,000
年度			
年度			
総計	3,800,000	1,140,000	4,940,000

研究分野：生態・環境

科研費の分科・細目：生物社会

キーワード：社会性アブラムシ、ハクウンボクハナフシアブラムシ、兵隊階級、齢分業、化学コミュニケーション

1. 研究開始当初の背景

社会性昆虫における利他的階級の進化メカニズムを解明することは進化生物学の重要課題のひとつとなっている (Toth & Robinson, 2009)。社会性昆虫の階級分化は表現型可塑性の例であり、同一のゲノムから環境に応じて不連続な表現型を生ずる。この利他的階級の進化について理解するためには、ボディープランや行動機能の制御機構を明らかにする必要がある。生物におけるボディープランの進化に関しては、1990年代前半の進化発生生物学 (Evo-devo) の勃興により研究が進展しており、新しいボディープランは祖先種がもつ発生プログラムに関わる遺伝子を改変することで進化することが明らかになっている。これらの生物の形づくりに共通な遺伝子セットは“ツールキット遺伝子”と呼ばれ、進化における新しいボディープランの起源となることが知られている。社会性昆虫における利他的階級の進化についても、遺伝子発現解析などにより階級分化の発生メカニズムを調べることによって、利他的階級の進化的起源を解明できることが期待される (West-Eberhard, 1996 など)。しかしながら、動物の社会行動は形態とは異なり、ひじょうに複雑な形質であり、その分子基盤や進化メカニズムに関する研究はようやく始まったばかりである。

近年の研究から、動物の社会行動の進化には、神経系の改変や遺伝子発現の変化、内分泌ホルモンが関与していることなどが、社会性昆虫のミツバチを使った研究から解明され始めている (Toth and Robinson, 2007)。最近では、ミツバチのゲノム情報を用いた社会行動の進化的起源に関する検証研究がハチ目において行なわれており (Toth et al., 2007)、行動におけるツールキット遺伝子の存在とその進化における重要性が示唆されるとともに、社会行動の分子機構やその進化的起源を探るうえで、Evo-devo アプローチの有効性が認識されつつある。社会性昆虫に限らず、動物一般における社会性獲得のメカニズムとして、共通のツールキット遺伝子が重要な役割をはたしてきた可能性がある。

2. 研究の目的

本研究は、社会性アブラムシをモデル系として、昆虫の社会行動を統御するメカニズムひいては社会性の進化過程を明らかにすることを目的としている。とくにフェロモン等の化学シグナルに対する兵隊階級の行動反応、触角応答、意思決定機構に着目して、アブラムシの兵隊階級による分業や社会行動の統御メカニズムに焦点を当てている。

この昆虫グループでは、若い兵隊はもっぱら巣内で掃除(内勤)をおこない、年寄りの兵隊は巣外で攻撃(外勤)に専念するという齢分業が見られる。そこで、日齢の異なる兵隊の行動特性およびフェロモンなどの化学物質に対する認識の違いを定量化し、社会行動を解発する内分泌・神経機構および社会行動の分子基盤 (遺伝子) を明らかにすることをめざす。

3. 研究の方法

ハクウンボクハナフシアブラムシを研究対象として、①社会行動を解発する化学シグナル、②兵隊の日齢と化学シグナルに対する認識の変化、③兵隊の日齢と脳の生理的变化、④社会行動を統御する分子機構、の4ステップの解析を総合的にこなすことで、社会性アブラムシにおける分業と社会行動の統御メカニズムについて包括的に解明することを試みた。

① 社会行動を解発する化学シグナル

兵隊アブラムシは化学物質を主要な手がかりにして、排泄物や死体、天敵などを認識し、掃除や攻撃を行なっている。兵隊の掃除行動を解発する化学シグナルとしてリノール酸 (死体認知フェロモン)、兵隊の攻撃行動を解発する化学シグナルとしてトランス-β-ファルネセン (警報フェロモン) や青葉アルデヒド (巣の匂いシグナル) が同定されている (柴尾, 2011)。そこで、これらの活性物質に対する若い兵隊や老齢兵隊の行動閾値濃度の検定を行なった。

② 兵隊の日齢と化学シグナルに対する認識の変化

兵隊の齢分業は、排泄物、死体、天敵に対する兵隊の認識が加齢とともに変化することで生じると考えられる。アブラムシ類では触角上に化学物質の受容感覚器があることから、触角電図(EAG)法を用いて、各活性物質に対する若齢兵隊および老齢兵隊の神経生理学的応答を比較した。

③ 兵隊の日齢と脳の生理的变化

兵隊の社会行動には可塑性があることから、脳で働く神経ホルモンに着目して、行動意思決定の神経機構について明らかにした。社会性昆虫の分業や社会行動の変化には、生体アミンの関与が知られている。生体アミンのアゴニストやアンタゴニストを、人工飼料を利用して経口投与することにより、兵隊の

行動的応答や神経生理学的応答の変化を観察した。

④社会行動を統御する分子機構

社会性アブラムシの齢分業の調節に関与する候補遺伝子の探索を行ない、foraging 遺伝子に着目した。foraging 遺伝子のクローニングを行ない、兵隊アブラムシ体内における遺伝子の発現量の定量化を試みた。また、foraging がコードする PKG の活性を上昇させる、cGMP のアナログを若齢兵隊に経口投与して、foraging 遺伝子が攻撃性の上昇に関与しているかを調べた。

4. 研究成果

若い兵隊は死体認知フェロモンに反応して巢内の清掃に従事していた。一方、老齢兵隊は主に警報フェロモンに反応して防衛に専念していた。このように兵隊の加齢に従って、各種化学シグナルに対する兵隊の行動反応閾値が変化するために齢分業が生じることがわかった。

電気生理学的解析から、兵隊の行動閾値の変化は、化学シグナルに対する末梢レベルの触角の受容脳が加齢により変化することで生じることがわかった。事実、各種化学シグナルの濃度を人為的に上昇させると、兵隊は日齢にかかわらず全てのタスクをこなすようになることが確認できた。

このように兵隊の社会行動には可塑性が見られ、兵隊の日齢に沿った掃除から攻撃への仕事転換のタイミングは、環境条件に応じて可塑的に変化することが明らかになった。そこで、兵隊の脳で働く神経ホルモンに着目して、行動意思決定の神経機構について調べた。

人工飼料を利用して各種生体アミンを経口投与したところ、オクトパミン濃度の上昇が若い兵隊の攻撃行動を引き起こし、掃除から攻撃への仕事転換を促進することが明らかになった。このことから、匂いの識別や行動の閾値調整に重要と考えられる触角葉やキノコ体において、オクトパミンが兵隊の行動選択に重要な役割を担っていることが示唆された。

最後に、社会性アブラムシの齢分業の調節に関与する候補遺伝子として foraging 遺伝子に着目し、cGMP のアナログを若齢兵隊に経口投与することで、foraging 遺伝子がコードする PKG の活性を人為的に上昇させたところ、攻撃性を示す個体の割合が増加した。このことから、兵隊アブラムシの齢分業に foraging 遺伝子が関わっていることが強く示唆された。実際に foraging 遺伝子のクロー

ニングを行ない、兵隊アブラムシ体内における遺伝子の発現量を定量化した結果、兵隊の日齢によって発現量に差が存在するデータが得られた。

以上のように、齢分業の成立メカニズムに対して集団レベルから遺伝子レベルまでのアプローチを行なうことで、社会性の成立・維持機構や社会性獲得の進化過程を理解する上できわめて重要な結果を得ることができた。

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 6 件)

(1) Mayako KUTSUKAKE, Naruo NIKOH, Harunobu SHIBAO, Claude RISPE, Jean-Christophe SIMON and Takema: "Evolution of Soldier-Specific Venomous Protease in Social Aphids" *Molecular Biology and Evolution* 25. 2627-2641 (2008)

(2) 柴尾晴信: "交尾後のメスの行動変化を引き起こす性ペプチド." *生物の科学* 遺伝 62. 69-73 (2008)

(3) Harunobu SHIBAO, Masahiro MORIMOTO, Yukako OKUMURA, Masakazu SHIMADA: "Fitness costs and benefits of ant attendance and soldier production for the social aphid *Pseudoregma bambucicola* (Homoptera : Aphididae : Hormaphidinae)" *Sociobiology* 54. 673-698 (2009)

(4) Harunobu SHIBAO, Mayako KUTSUKAKE, Shigeru MATSUYAMA, Takema FUKATSU, Masakazu SHIMADA: "Mechanism regulating caste differentiation in an aphid social system" *Communicative and Integrative Biology*, 3: 1-5 (2010).

(5) Harunobu SHIBAO, Masakazu SHIMADA, Takema FUKATSU: "Defensive behavior and life history strategy of the galling aphid *Hamamelistes kagami* (Homoptera: Aphididae: Hormaphidinae)" *Sociobiology*, 55: 117-132 (2010).

(6) Keigo UEMATSU, Mayako KUTSUKAKE, Takema FUKATSU, Masakazu SHIMADA Harunobu SHIBAO: "Altruistic colony defense by menopausal female insects" *Current Biology*, 20: 1182-1186 (2010). (Highlighted in *Current Biology*)

“Dispatch”)

報道等

国内：読売新聞、朝日新聞、日経新聞、しんぶん赤旗、朝日小学生新聞、サイエンスポータル など

国外：The Economist 誌、Discover Magazine 誌、Faculty of 1000 (論文評価システム) など

[学会発表] (計 3 件)

(1) 柴尾晴信：“社会性昆虫のコロニーの迅速な適応：階級分化と労働分業の可塑性” 日本生態学会. (20090321). 岩手県立大学

(2) Harunobu SHIBAO, Takuma TAKANASHI, Mayaki KITSUKAKE, Shigeru MATSUYAMA, Takema FUKATSU and Masakazu SHIMADA: “Mechanism of Division of Labor and Chemical Communication in Social Aphids” The 5th Asia-Pacific Conference on Chemical Ecology. (20091028). Honolulu, Hawaii

(3) Harunobu SHIBAO, Yukako OKUMURA, Takuma Takanashi, Mayaki Kutsukake, Shigeru Matsuyama, Takema Fukatsu and Masakazu SHIMADA: “Mechanisms of age-dependent division of labor in a social aphid” The 6th Asia-Pacific Conference on Chemical Ecology. (20111012). Beijing, China

[図書] (計 1 件)

(1) 柴尾晴信：“社会性昆虫の進化生物学（東正剛・辻和希共編）第5章 アブラムシの社会進化” 海游舎 pp199-240 pp430-440 (2011)

6. 研究組織

(1) 研究代表者

柴尾 晴信 (SHIBAO HARUNOBU)
東京大学・大学院総合文化研究科・助教
研究者番号：90401207

(2) 研究分担者

(なし)

研究者番号：なし

(3) 連携研究者

(なし)

研究者番号：なし