

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 4 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2011～2014

課題番号：23570019

研究課題名(和文) 社会性昆虫における利他的階級の社会行動を統御する脳機能の進化・生理・分子機構

研究課題名(英文) Physiology and molecular mechanisms underlying social behavior and its evolution in social insects

研究代表者

柴尾 晴信 (Harunobu, Shibao)

東京大学・総合文化研究科・特任研究員

研究者番号：90401207

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,200,000円

研究成果の概要(和文)：社会性昆虫のコロニーにおける協調と制御の仕組みを包括的に解明することを目的として、ハクウンボクハナフシアブラムシの兵隊階級による齢分業の制御における環境受容や意思決定、記憶・学習などが果たす役割について調べた結果、兵隊の齢分業は末梢レベルの触角の受容能が日齢とともに変化することや、齢分業の可塑性には社会経験にもとづいた中枢レベルの脳における行動閾値の調節が重要であり、PKG pathwayが関与するらしいことなどが明らかになった。

研究成果の概要(英文)：We investigated ecological, physiological and molecular mechanisms of division of labor among soldiers in a social aphid, *Tuberaphis styraci*. When the soldiers were young, they preferentially perform relatively safe inside tasks such as gall cleaning. As the soldiers aged, their tasks involved more dangerous outside activities such as colony defense. The soldiers often exhibited flexibilities in switching tasks based on their social experience. Although potentially able to perform all kinds of tasks, the soldiers showed different behavioral thresholds based on their age and social experience when they respond to chemical signals that induce gall-cleaning and attacking behaviors. This threshold changes occurred through changes in their sensory perception with aging. Application of octopamine and activation of PKG pathway induced aggressive response of young soldiers, suggesting that the transition from non-aggressive to aggressive also occurred at the level of central nervous system.

研究分野：生態・環境

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

社会性動物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である。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適応的な異なる表現型を生ずる。階級分化の発生機構や社会行動の発現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; Berens et al., 2014 など)。しかしながら、動物の社会行動は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、神経伝達物質や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などを使った研究から解明されつつある (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的重要性が示唆されている。動物における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り、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。本研究では、動物にみられる社会行動の統御機構や進化機構の共通的理解をめざして、利他的不妊階級をもつ社会性昆虫のコロニーにおける協調と制御の仕組みに着目して研究をおこなうことにした。

2. 研究の目的

本研究は、社会性のハクウンボクハナフシアブラムシをモデルとして、社会性昆虫のコロニーにおける協調と制御の仕組みを包括的に解明し、社会性獲得の進化過程を明らかにすることを目的とした。特に兵隊の脳機能と化学コミュニケーションに焦点を当て、可塑的な分業行動について遺伝子から集団レベルまで階層縦断的な統合的理解をめざした。本種の兵隊は、若いときは巣内で清掃を行ない、年を取ると巣外で防衛に専念する。そこで、日齢や社会的経験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試みた。

3. 研究の方法

野外でさまざまな成長段階のアブラムシゴールをサンプリングして、兵隊の社会行動や分業のパターンを調べた。さらに、[1]産まれてからずっと攻撃刺激を経験した若い兵隊、[2] ずっと掃除刺激を経験した老齢兵

隊、[3] いずれの刺激も経験していない若い兵隊、[4] いずれの刺激も経験していない老齢兵隊の4グループの兵隊を作り、日齢や経験の異なる兵隊の行動閾値について調べた。また、兵隊アブラムシの脳内生態アミン濃度や NO、cGMP 産生などを神経薬理的に操作する実験をおこない、兵隊の環境受容機構や中枢における意思決定機構、記憶・学習の関与についての検証をおこなった。社会性アブラムシの分業の調節に参与する候補遺伝子として foraging 遺伝子に着目して、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。

4. 研究成果

本種の兵隊の分業にはコロニーの発育段階や環境条件に応じた可塑性が見られた。若い兵隊ばかりで構成されている小さなゴールでは、若い兵隊が攻撃行動を示し、老齢の兵隊ばかりで構成されている老熟ゴールでは、老齢の兵隊が掃除行動を示した。そこで、日齢や社会経験の異なる兵隊の分業の制御における環境受容機構や中枢における意思決定機構、記憶・学習の関与についての検証をおこなった。その結果、兵隊の分業は末梢レベルの触角の受容能が日齢とともに変化するために生じることが分かった。一方、オクトパミンや c-GMP の経口投与、foraging 遺伝子の発現量の解析から、分業の可塑性には中枢レベルの脳における行動閾値の調節や PKG pathway が関与することが分かった。すなわち、オクトパミンのほか、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たところ、攻撃性を示す個体の割合の増加が確認された。したがって、兵隊の分業の可塑性には社会経験にもとづいた中枢レベルの脳における行動閾値の調節が重要であろうと考えられる。しかし、foraging 遺伝子発現量は、攻撃行動を行う老齢兵隊の方が若齢兵隊よりも低いことが判明した。これは、ミツバチの分業における foraging 遺伝子の発現パターンとは逆であった。社会性昆虫の foraging 遺伝子と分業の先行研究から、PKG pathway の foraging 遺伝子は行動を制御するという重要な役割を担う一方で、pathway 中での遺伝子の働きや制御方法は逆転などの変異を起こしやすいことが知られている。アブラムシにおいても、PKG pathway は特定の行動をコードするのではなく、行動のオン・オフを決定するような、より高次の調節を行っており、行動のツールキット遺伝子として重要な役割を担っているのかもしれない。今後は、次世代シーケンサーを用いて RNAseq を行ない、網羅的遺伝子発現解析により兵隊の分業を支える脳機能の分子基盤に迫りたい。また、独立起源の社会性昆虫間の比較により、社会行動の進化にツールキット遺伝子が重要であるという進化的仮説を検証したい。

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 Harunobu Shibao, Takuma Takanashi, Mayako Kutsukake, Shigeru Matsuyama, Masakazu Shimada & Takema Fukatsu Social aphids use their antennae to perceive density cue for soldier production. *Entomological Science*, 査読有, 掲載決定

② Keigo Uematsu & Harunobu Shibao Formation of long-lasting galls by overwintered nymphs in the Japanese aphid *Quadrartus yoshinomyai* (Hemiptera: Aphididae: Hormaphidinae). *Entomological Science*, 査読有, 17: 118-121 (2014) doi: 10.1111/ens.12029

③ Koji Sasakawa, Kenta Uchijima, Harunobu Shibao, Masakazu Shimada Oviposition learning in two closely related ectoparasitoid wasps with contrasting reproductive strategies. *Naturwissenschaften*, 査読有, 100: 117-124 (2013).

④ Keigo Uematsu, Masakazu Shimada, Harunobu Shibao Juveniles and the elderly defend, the middle-aged escape: division of labour in a social aphid. *Biology Letters*, 査読有, 9: 2012-1053 (2013). doi:10.1098/rsbl.2012.1053

⑤ Mayako Kutsukake, Xian-Ying Meng, Noboru Katayama, Naruo Nikoh, Harunobu Shibao, Takema Fukatsu An insect-induced novel plant phenotype for sustaining social life in a closed system. *Nature Communications*, 査読有, 3: 1-13 (2012). doi:10.1038/ncomms2187

⑥ 柴尾晴信 社会性アブラムシのフェロモンと巣のにおいを利用した巧みなコミュニケーション術. *におい・かおり環境学会誌*, 査読有, 43: 2-11 (2012).

[学会発表] (計 5 件)

① Mayako Kutsukake, Xian-Ying Meng, Noboru Katayama, Naruo Nikoh, Harunobu Shibao & Takema Fukatsu How do gall-forming social aphids keep their closed nest clean? The 17th Congress of the International Union for the Study of Social Insects (IUSSI), 2014年7月17日, Cairns, Australia,

② 沓掛磨也子・孟憲英・片山昇・柴尾晴信・深津武馬 ゴール形成昆虫による植物の新規

表現型-完全閉鎖型ゴールにおける排泄物除去機構- 日本応用動物昆虫学会 第57回大会 2013年3月27日、日本大学湘南キャンパス (神奈川県・藤沢市)

③ 柴尾晴信、社会性アブラムシのコロニー統合と可塑的応答、日本アブラムシ研究会、第2回研究集会、2012年8月10日、岡崎コンファレンスセンター (愛知県・岡崎市)

④ 柴尾晴信、高梨琢磨、沓掛磨也子、松山茂、深津武馬、嶋田正和、社会性アブラムシの兵隊階級の社会行動を統御するメカニズム、日本生態学会、第59回全国大会、2012年3月19日、龍谷大学瀬田キャンパス (滋賀県・大津市)

⑤ 植松圭吾、柴尾晴信、嶋田正和、閉鎖環境における社会進化と寿命：社会性アブラムシを例に、日本生態学会、第59回全国大会、2012年3月19日、龍谷大学瀬田キャンパス (滋賀県・大津市)

[図書] (計 1 件)

① 柴尾晴信 (分担執筆)、岩波生物学辞典・第5版 (巖佐庸・倉谷滋・齊藤成也・塚谷裕一編著)、岩波書店 (2013)

[産業財産権]

○出願状況 (計 0 件)

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
出願年月日：
国内外の別：

○取得状況 (計 0 件)

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
出願年月日：
取得年月日：
国内外の別：

[その他]

ホームページ等

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・特任研究員

研究者番号：90401207

(2)研究分担者 ()

研究者番号：

(3)連携研究者 ()

研究者番号：