

平成30年6月27日現在

機関番号：14301

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2015～2017

課題番号：15K18609

研究課題名(和文) 実験進化による非社会性昆虫への利他性創出

研究課題名(英文) Experimental evolution of altruistic behaviors in non-social insects

研究代表者

土畑 重人(Dobata, Shigeto)

京都大学・農学研究科・助教

研究者番号：50714995

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文)：室内での進化実験により、非社会性昆虫に利他的な個体間相互作用を進化させるべく、貯穀害虫アズキノムシに着目した研究を行った。血縁選択理論に基づいて、豆内幼虫間血縁度を操作した処理区を作成し、10世代継代飼育した結果、高血縁度下で自己犠牲的に相手の適応度増加に貢献する形質が進化した。また広義の「社会性」創出という目的で、本種のメス間相互作用にも着目した。実験的に豆粒大のガラス玉に産卵させた場合、メスは豆上とは異なり他者が産卵済のビーズを選好した。さらに、本種を新規モデル生物とすべくゲノムアセンブリを行った。実証的研究と並行して、動物の社会的相互作用における適応的探索行動に関する理論研究も行った。

研究成果の概要(英文)：In this study, experimental evolution was used to create altruistic behaviors in non-social insects. I used the Adzuki bean beetle *Callosobruchus chinensis* as a model organism. Based on the Hamilton's inclusive fitness theory, the altruistic behavior was expected to evolve in the high-relatedness treatment in which full-siblings share the same bean as a larval resource. As expected, repression of resource competition evolved after ten generations. We also found some "social" traits in *C. chinensis*: female adults preferred to lay eggs onto glass beads that was already with eggs laid by other females. Moreover, I conducted genome assembly of *C. chinensis* using NGS technology. In addition, we studied theoretical aspects of animal social interactions, focusing on mutual random search.

研究分野：進化生態学

キーワード：社会性

### 1. 研究開始当初の背景

進化生態学をはじめとするマクロ進化生物学の典型的な実証研究手法は、現時点で観察されるパターンから過去に生じたであろうプロセスについての仮説を生成・検証するというものである。このヒューリスティックな手法は自然界の多様性を理解する上では極めて有効であるが、条件の統制や再現性の点で、経験科学としての厳密さを犠牲にせざるを得ない面がある。進化実験は、実験室内の生物集団でリアルタイムの適応進化プロセスを観測することで、仮説を再現性のある形で検証しようという研究手法である。ヒューリスティックな仮説生成的手法と進化実験とを組み合わせることで、生物多様性の創出と維持における適応進化の役割をより深く理解することができる。

生物の示すさまざまな性質の中でも最も興味深い形質は、みずからの適応度を犠牲にしても相互作用相手の適応度を上昇させようとする「利他性」である。社会性昆虫のワーカーをはじめ、我々ヒトにも見られる利他性が自然選択によってどのように進化できたかの解明は、ダーウィン以来いままの適応進化における根本問題の一つであり続けている。この問題の実証的な解明にあたっての困難の一つに、現生生物で社会性の進化過程を観測することの難しさがある。上述の通り、現生生物における社会性のありようを観測・比較するのみでは社会進化理論の検証として説得力に欠くところがあり、これはごく最近の論争でも指摘されている問題点である。過去 10 年ほどの間に、社会性を持った微生物の突然変異体を用いて適応進化過程を再現した研究がいくつか行われ、社会進化理論の予測可能性を実証するための基盤が整えられたが、微生物の系は生殖様式・突然変異率・形質の複雑さの点で、多細胞生物の系との単純比較が困難である。

### 2. 研究の目的

本研究の開始当初の目的は、昆虫を用いた進化実験によって、同種個体間の相互作用（広義の社会性）に関わる形質を進化させようとするものであった。具体的には、適応進化理論にダーウィン以来の革新をもたらした、ハミルトンの包括適応度理論を、進化実験によって検証することである。貯穀害虫マメゾウムシ類の室内集団を用い、幼虫にみられる資源競争形質に血縁選択が生じる状況で継代飼育する。マメゾウムシ幼虫は豆内の閉鎖空間で資源競争するため、同腹個体を豆内に共存させることで包括適応度理論が適用可能な状況を実現可能である。

### 3. 研究の方法

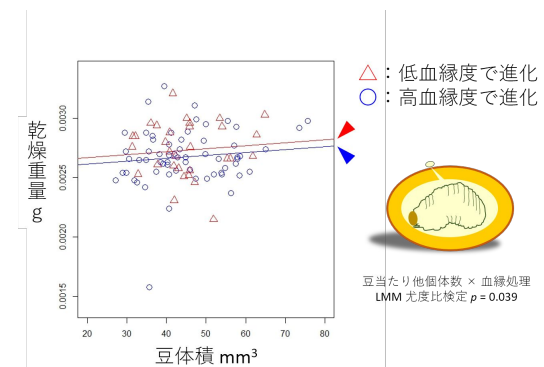
マメゾウムシ類には幼虫期の資源競争様式に種内遺伝的変異があり、1 粒の豆に食入した幼虫複数個体の競争の結果、しばしば共

食いが観察される。共食いは、競争相手の適応度をゼロにして自分の適応度を増加させることができるが、血縁者が競争相手であれば、血縁者を介した包括適応度を犠牲にすることとなる。一方共食いの犠牲になる側にとっては、自分の適応度を犠牲にすることで血縁者経由の包括適応度が増加する。自分・相手経由の包括適応度の相対的重要性と競争相手との血縁関係によって、血縁選択（包括適応度理論の種内適用例）を介した利他形質の進化が期待される。

進化実験においては、アズキゾウムシ *Callosobruchus chinensis* を用い、豆内に血縁幼虫が同居するように操作した集団（高血縁度処理区）と、対照区として非血縁者が同居する集団（低血縁度処理区）とを各 3 系統ずつ作成した。10 世代継代飼育して資源競争関連形質の進化的変化を両集団で比較した。初期集団内の遺伝分散を確保するために、実験には国内各地から得られた 13 系統の交雑集団を供した。アズキゾウムシは進化実験や人為選抜にしばしば用いられることから、手法に関しては先行研究のそれを踏襲した。

### 4. 研究成果

(1) 当初の実験進化計画の結果：10 世代の継代飼育の結果、高血縁度処理区において自己犠牲的に相手の適応度増加に貢献しているとみなせる形質が進化した（なお系統数は双方とも 2 に減少した）。すなわち、継代飼育後の各処理区からメスを取り出し、どちらも同じ条件で豆上に産卵させた後、子世代成虫を羽化させると、1 個体/豆で羽化させた個体の体サイズは有意に「低血縁度処理区 > 高血縁度処理区」であった（**図 1**）のに対して、2 個体/豆で羽化させた個体の体サイズは有意に「高血縁度処理区 > 低血縁度処理区」であった（**図 2**）。なお、両者の間に共食い等によって生じる生存率の差は検出されなかった。



**図 1.** 10 世代後の各血縁度処理区由来個体の体サイズ（成虫乾燥重量）。1 個体/豆で飼育した場合の結果を示す。実験時の幼虫生育環境は処理区間で同一。乾燥重量は、低血縁度処理区 > 高血縁度処理区となった。

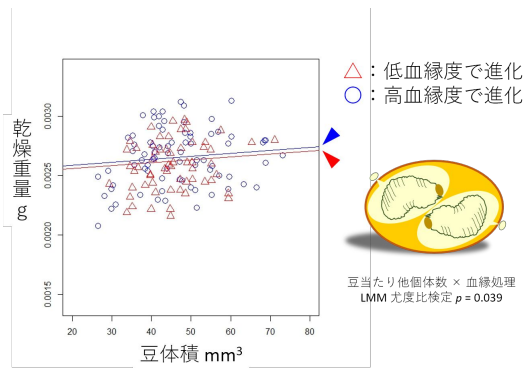


図 2. 10 世代後の各血縁度処理区由来個体の体サイズ(成虫乾燥重量). 2 個体/豆で飼育した場合の結果を示す. 実験時の幼虫生育環境は処理区間で同一. 乾燥重量は, 高血縁度処理区 > 低血縁度処理区となった.

体サイズ差は 0.05mg 程度でありきわめて微小であったが, この結果は包括適応度理論からの予測と合致する. すなわち, 高血縁度処理区においては, 自己の適応度獲得を犠牲にして血縁他者との資源分割を優先する形質が進化したと解釈できる. Effect size の小ささは, 初期集団の遺伝分散の小ささ, および選択の強度の弱さ, また, 豆内の個体数に依存したものと考えられた. 一点悔やまれることとして, 進化実験途中のアクシデントによって系統数が減少したことが上げられる. さらなる追加試験が望ましいと考えられた.

(2) 新たに発見されたアズキゾウムシの社会行動: 本研究では, 非社会性昆虫に広義の「社会性」を創出するという目的で, アズキゾウムシ成虫が示すさまざまな個体間相互作用にも着目してきた. 研究の過程で, 興味深い新規の社会的相互作用が見いだされた(研究は修士課程学生の大竹遼河氏に依るところが大きい). 本種のメスは, 他個体が産卵済みのアズキには産卵を忌避することがよく知られており, 産卵規制効果をもつ化学物質も特定されている. しかし, 実験的に豆粒大のガラスビーズに産卵させた場合, 驚いたことにメスは他個体がすでに産卵したビーズを選好して産卵したのである. これは, 実験条件下である種の集合性が誘導されたことを示しており, 本研究課題の中心テーマである「社会性の創出」に, 進化認知科学的に新たな視点を与えるものである[学会発表 6,7]. 研究成果は現在専門誌に投稿中である.

具体的には, アズキゾウムシの意思決定行動における「社会情報」(他者の先行意思決定)の参照の方向(忌避するか, 選好するか)が, 利用する資源の好適さに依存して正反対に変化する, という現象は, 脊椎動物・無脊椎動物を含めて従来知られていないパターンであり, その適応的意義や認知メカニズム

を含めて今後より深く探求する価値のあるものである.

(3) アズキゾウムシのドラフトゲノム取得: さらに, 平成 29 年度には, アズキゾウムシのゲノムアセンブリについても良好な結果が得られた. jC-F 系統のオス 1 個体から, 次世代シーケンサ用ライブラリ作成時のタグ付け技術によって擬似ロングリード生成が可能な手法を適用することで, scaffold N50 = 1.85Mb, アセンブリサイズ 583Mb (ゲノムサイズの 75%) の配列を得た. 近年, 近縁のマメゾウムシ数種においては海外でゲノム計画が進行しており, そこで得られた配列情報を利用した比較ゲノム研究等, 解析を続けていく予定である. なお本研究では, 情報・システム研究機構 国立遺伝学研究所が有する遺伝研スーパーコンピュータシステムを利用した.

(4) 動物の適応的探索行動の理論と実証: 実証的研究と並行して, 動物の社会的相互作用(配偶行動も含む)における適応的探索行動に関する理論研究も行った(研究は博士課程学生の水元惟暁氏に依るところが大きい). まず, ロボット工学系の共同研究者とともに開発していた, アズキゾウムシなどの小昆虫に適用可能な移動軌跡取得装置 (ANTAM) が完成し, 国際誌に論文が掲載された[雑誌論文 2,4; 学会発表 4,8].

また, 配偶者探索行動におけるランダム探索問題の解として, 動きに性的二型(すなわちメスとオスとの動きのパターンのみが異なる状態)が進化しうることを示した[雑誌論文 1,3; 学会発表 1,3,5]. これは, 本研究課題に関連した社会的相互作用の文脈のみならず, 性的二型の進化的起源に新たなプロセス仮説を提示したという意味でも意義深い結果である. 本研究課題の過程で得られたアズキゾウムシにおける実験進化技術やゲノム情報と併用することで, 今後, 動物における適応的資源探索行動の進化生物学的な実証研究を継続していく予定である.

#### 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) 主要なもののみを記載

[雑誌論文](計 7 件)

1. Mizumoto N, Abe MS, Dobata S (2017) Optimizing mating encounters by sexually dimorphic movements. *Journal of the Royal Society Interface*. **14** (130): 20170086.
2. Nagaya N, Mizumoto N, Abe MS, Dobata S, Sato R, Fujisawa R (2017) Anomalous diffusion on the servosphere: a potential tool for detecting inherent organismal movement

patterns. *PLoS ONE*. **12** (6): e0177480.

3. Mizumoto N, Dobata S (2018) The optimal movement patterns for mating encounters with sexually asymmetric detection ranges. *Scientific Reports*. **8**: 3356.
4. 藤澤隆介, 土畑重人 (2017) ロボティクスと昆虫行動学の親和性. 日本ロボット学会誌, **35**(6): 459-462.
5. 水元惟暁, 土畑重人 (2017) 自己組織化から拓く社会性昆虫の生態学. 日本ロボット学会誌, **35**(6): 448-454.

〔学会発表〕(計 28 件)

1. 水元惟暁, 阿部真人, 土畑重人. 相互探索の効率化が駆動するオスとメスの動き方の共進化. 日本進化学会第 19 回大会. 平成 29 年 8 月 24 日. 京都大学. 口頭発表.
2. 土畑重人. 社会進化研究の射程を見据える. 行動 2017 (日本動物行動関連学会・研究会合同大会)・サテライト企画「動物行動学夏の学校」. 平成 29 年 9 月 1 日, 東京都目黒区. 口頭発表. 招待講演.
3. Nobuaki Mizumoto, Shigeto Dobata. Searching strategy when a pair gets separated in termites. 第 33 回個体群生態学会大会. 平成 29 年 10 月 13-15 日. ポスター発表. 九州大学.
4. Ryusuke Fujisawa, Nobuaki Mizumoto, Naohisa Nagaya, Shigeto Dobata and Masato Abe Measurement System Based on Robotics for Studies of Insect Behavior. SWARM2017: THE SECOND INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON SWARM BEHAVIOR AND BIO-INSPIRED ROBOTICS. 口頭発表. 平成 29 年 11 月 1 日. 京都大学.
5. Nobuaki Mizumoto, Masato S Abe, Naohisa Nagaya, Ryusuke Fujisawa and Shigeto Dobata. Sexually differential movement can enhance mating encounters: potential uses of servosphere for detecting intraspecific variations of walking patterns. SWARM2017: THE SECOND INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON SWARM BEHAVIOR AND BIO-INSPIRED ROBOTICS. 平成 29 年 11 月 1 日. 口頭発表. 京都大学.
6. 大竹遼河, 土畑重人. コントラストに惑わされるアズキゾウムシ. 日本生態学会第 64 回全国大会. 平成 29 年 3 月 15 日.

ポスター発表. 早稲田大学.

7. 大竹遼河, 土畑重人. マメゾウムシの産卵意思決定における社会的情報の利用. 日本生態学会第 65 回全国大会. 平成 30 年 3 月 15 日. ポスター発表. 札幌市.
8. 土畑重人. 神は細部に宿る: フェロモンを用いたロボット群の採餌効率を左右する行動規則. 日本生態学会第 65 回全国大会. 平成 30 年 3 月 15 日, 口頭発表, 招待講演. 札幌市.

〔図書〕(計 0 件)

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

(2)研究分担者 ( )

研究者番号:

(3)連携研究者 ( )

研究者番号:

(4)研究協力者 ( )