様　式　Ｃ－１９、Ｆ－１９－１、Ｚ－１９　（共通）

科研費 KAKENHI

科学研究費助成事業　　研究成果報告書

令和　６ 年　６ 月　５ 日現在

機関番号：８２１０５
研究種目：若手研究
研究期間：2020～2023
課題番号：２０Ｋ１５８８１

研究課題名（和文）真社会性昆虫シロアリにおける行動の可塑性に与える社会の役割

研究課題名（英文）The role of other individuals on behavioral plasticity in termites.

研究代表者
矢口　甫（Yaguchi, Hajime）

国立研究開発法人森林研究・整備機構・森林総合研究所・森林総研特別研究員

研究者番号：１０８０３３８０

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費）　3,200,000円

研究成果の概要（和文）：表現型可塑性は，多くの生物に備わっている普遍的な性質であり，変動する環境に対する迅速な生存戦略である．そのため，単独性の昆虫類をはじめ様々な生物を対象に，個体レベルの表現型可塑性に関する研究が盛んに実施されてきた．本研究は，シロアリを対象に個体レベルの行動可塑性に与える他個体の影響を明らかにすることを目指した．本課題を実施したことで，シロアリにおける他個体に応じた可塑的な防衛行動を定量化し，脳で生じる遺伝子発現の変化を捉えることに成功した．

研究成果の学術的意義や社会的意義
社会生物学の分野において，アリやミツバチにおける行動レベルの観察が精力的に行われてきた．一方で，アリやミツバチに比べると，シロアリにおける研究はやや立ち遅れていた．本成果は，ネバダオオシロアリを対象に，個体レベルの表現型可塑性に与える社会（他個体の存在）の役割について，分子生物学の観点から強化できた．特に，脳を対象とした遺伝子発現はシロアリでは初めてであり，他の昆虫種と比較する上での基礎的なデータを提供できた．

研究成果の概要（英文）：Phenotypic plasticity is a common ability among living organisms and an effective strategy in the changing environment. Therefore, plasticity at the individual level has been extensively studied in a variety of organisms. In this study, I aimed to determine the influences of other individuals on individual-level behavioral plasticity in termites. Consequently, I quantified the frequencies of plastic defensive behavior of termites in response to other individuals and captured the changes in gene expression within the brain.

研究分野：社会生物学

キーワード：シロアリ　表現型可塑性　労働分業　防衛行動　脳内遺伝子　RNA-seq

※科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属します。

様　式　Ｃ－１９、Ｆ－１９－１（共通）

１．研究開始当初の背景

表現型が環境要因によっても左右される表現型可塑性は，ほとんどの生物に備わった柔軟な生存戦略の源である．個体が集合し社会を形成する種においては，表現型可塑性による個体レベルの柔軟さが社会としての適応的な振る舞いを可能にさせる．シロアリなどの真社会性昆虫は複数の血縁個体からなる集団（コロニー）を形成し，統率のとれた社会が個体間の異なる行動パターンによって成立している．他方，個々の行動パターンは個体の生活史を通して常に同じではない．社会における表現型可塑性の最大の特徴は，コロニー内における他個体の存在が環境要因としてフィードバックする結果，個々の行動パターンが可塑的に変化する点である．しかしながら，他個体の存在が行動パターンの可塑的な変化に与える影響は部分的にしかわかっていない．特に，シロアリにおいて，可塑的な行動パターンの変化を生み出す神経レベルでの分子機構は全くの未知である。

２．研究の目的

本研究の目的は，ネバダオオシロアリを材料に 2 つのことを明らかにすることである．まず，他個体の存在という環境要因が受容される機構を明らかにする．そして，環境要因を通じて行動パターンが可塑的に変化する際の神経系での分子機構を解明することで，環境要因の受容から行動パターンの変化に至る一連の分子機構を理解する．この成果を元に，社会が行動パターンの可塑的な変化に与える影響の包括的な理解を目指す．

３．研究の方法

研究開始当初は，ネバダオオシロアリの雌雄成虫による営巣初期の巣を題材にする予定であった．本種の雌雄成虫は 1 年のうち 5 月ごろにしか発生しないため，初期巣の作製はごく限られた期間で行う必要がある．しかし 2020 年度は，成虫が発生する時期と，新型コロナの影響で行動が制限された時期が重なり，実験に必要な成虫数を確保することができなかった．そこで，成熟したコロニーを対象にした研究を並行して実施することとした．成熟コロニーは，初期巣とは異なり，一年を通じて採集することができる．まず，行動学的な解析を実施し，外敵から巣を守る行動（防衛行動）が巣仲間の存在によって変化する可能性を検証した．次に，化学生態学的な解析を実施し，巣仲間の認識にかかわると予想される物質の特定に注力した．最後に，脳を対象とした網羅的な遺伝子発現解析を実施し，可塑的な行動の変化を促す遺伝子の特定を目指した．

４．研究成果

ネバダオオシロアリの巣には，繁殖に専念する雌雄生殖虫，他個体の世話に従事するワーカー，巣の防衛に特化する兵隊が存在する．兵隊とワーカー（図 1）は不妊個体であり，これらのカーストによる労働分業がシロアリ社会の発展には不可欠である．そこで本研究では，不妊カーストによる防衛行動に着眼して３つの実験を実施した．

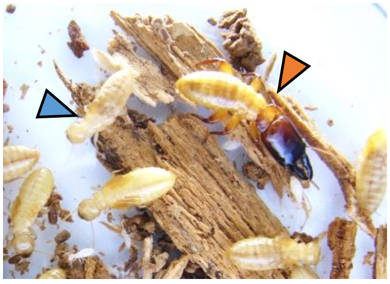

図 1. ネバダオオシロアリの成熟巣. 兵隊（赤矢じり）とワーカー（青矢じり）.

（１）　他個体の存在という環境要因が受容される機構

（１A）行動学的な解析

巣仲間の存在に応じて防衛行動が変化する可能性を検証するために，行動観察用の簡単な機器を作製し，その機器内でシロアリの行動を観察した．仮想

的な外敵としてムネアカオオアリをシロアリに提示し，アリに対する噛みつきを防衛行動の指標とした．行動実験において，以下の通り３つの社会環境を準備した．１．兵隊とワーカーをそれぞれ，1 個体ずつ隔離した条件区，２．兵隊とワーカーを 2 個体ずつ，異なるカーストをペアにした条件区，３．兵隊とワーカーをそれぞれ 2 個体ずつ，同じカーストをペアにした条件区，の 3 つである。各条件について，アリを提示した後 10 分間動画撮影し，アリに対する噛みつき頻度をカウントした．1 の隔離条件下では，兵隊は頻繁に噛みついたのに対して，ワーカーの噛みつきはほとんど見られなかった．１と同様に，2 の条件下では兵隊による噛みつき頻度は多かったが，ワーカーの噛みつき頻度は極端に少ないことが分かった．3 の条件である兵隊を 2 個体でペアにした場合，噛みつき頻度に差が見られ，一方の兵隊が頻繁に噛みつくのに対して，他方の兵隊による噛みつき頻度は少ない．ワーカーを 2 個体でペアにした場合では，いずれかのワーカーが頻繁に噛みつくことがわかった．さらに，同じカーストをペアにした場合に防衛行動に差が出る要因を探った．その結果，いずれのカーストにおいても，敵に接触した順番ではなく，先に噛みついた個体が頻繁に噛み続けることが分かった．

（１B）化学生態学的な解析

社会性昆虫は体表の炭化水素によるコミュニケーションを発達させており，炭化水素の成分パターンがコロニーやカーストで異なる．特に，シロアリにおける不妊カーストの眼は十分な機能を果たしていないため，炭化水素はコミュニケーションにとって不可欠である．そこで，ネバダオオシロアリの兵隊とワーカーについて，炭化水素成分のパターンを比較した．先行研究を参考にして，有機溶媒で体表の炭化水素成分を抽出し，ガスクロマトグラフィー／水素炎イオン化検出器による炭化水素を検出した．兵隊とワーカーの体表から検出できた 51 成分の炭化水素について比較したところ，カースト間で統計的に異なるパターンが認められた（図 2）．また，51 成分のうち 32 成分において，相対的な炭化水素量がカースト間で有意に異なっていた．相対量に差が見られた 25 成分について，ワーカーに比べて兵隊で多いこと，また，兵隊において相対量が多い成分は炭素数が多い傾向にあることが分かった．ただし，51 成分の物質名を同定することができなかったため，質量分析計を用いるなど更なる調査が必要である．

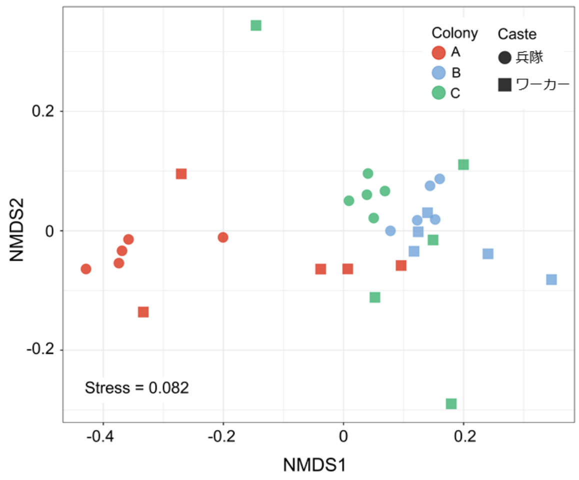

図 2. 兵隊とワーカーを対象とした体表炭化水素パターンの比較.

（２）　環境要因を通じて行動パターンが可塑的に変化する際の神経系での分子機構

兵隊とワーカーにおける行動変化を生み出す神経機構を明らかにするために，脳を対象とした網羅的な遺伝子発現解析（RNA-seq）を実施した．その結果，それぞれのカーストで高発現す

る遺伝子が複数同定された（図 3）．シロアリの脳を対象とした遺伝子発現解析は初であるため，これら遺伝子の中にはシロアリで特有のものがある可能性も考えられる．アノテーション作業を進めたところ，トランスフォーミング増殖因子（TGFβ）や，いくつかの神経ペプチドがカースト間で異なる発現量を示した．そのほか，長鎖ノンコーディング RNA が含まれており，詳細な遺伝子解析を今後実施する必要がある．本課題では，RNA-seq 解析により兵隊で高発現する遺伝子のうち，stoned-A 遺伝子に着目して脳内における詳細な発現部位の特定を目指した．キイロショウジョウバエにおける当該遺伝子のホモログは，シナプス小胞のエンドサイトーシスを媒介するアダプタータンパク質であることが分かっている． mRNA in situ ハイブリダイゼーション法でネバダオオシロアリの脳における stoned-A 遺伝子の発現部位を調べた．その結果，stoned-A の mRNA は，主にキノコ体や触覚葉に局在していることがわかった．

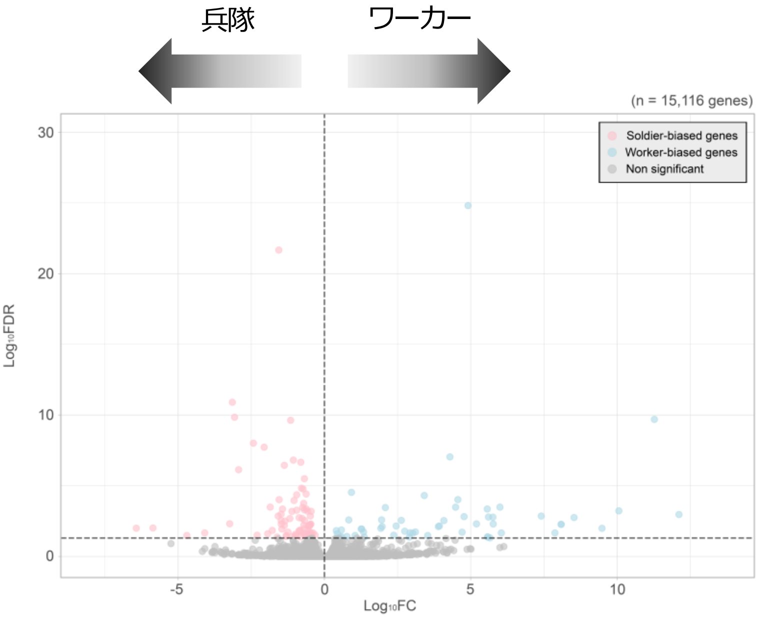

図 3. 兵隊とワーカーの脳内で発現する遺伝子の発現パターン.

５．主な発表論文等

〔雑誌論文〕　計10件（うち査読付論文　9件／うち国際共著　2件／うちオープンアクセス　2件）

１．著者名 Koyama Yutaro、Yaguchi Hajime、Maekawa Kiyoto、Hojo Masaru K.	４．巻 129
２．論文標題 Context‐dependent expression of variation in defensive behaviour in the lower termite <i>Zootermopsis nevadensis</i>	５．発行年 2023年
３．雑誌名 Ethology	６．最初と最後の頁 585～591
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/eth.13394	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 －

１．著者名 矢口甫、小林格、前川清人	４．巻 181
２．論文標題 ゴキブリの配偶戦略 ： シロアリが持つ高度な社会の源流を探る	５．発行年 2024年
３．雑誌名 しろあり	６．最初と最後の頁 37～46
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 －

１．著者名 Yaguchi Hajime、Suzuki Shogo、Kanasaki Naoto、Masuoka Yudai、Suzuki Ryutaro、Suzuki Ryouhei H.、Hayashi Yoshinobu、Shigenobu Shuji、Maekawa Kiyoto	４．巻 340
２．論文標題 Evolution and functionalization of vitellogenin genes in the termite Reticulitermes speratus	５．発行年 2022年
３．雑誌名 Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution	６．最初と最後の頁 68～80
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1002/jez.b.23141	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 －

１．著者名 Yaguchi Hajime、Kobayashi Itaru、Maekawa Kiyoto、Nalepa Christine A.	４．巻 30
２．論文標題 Extra‐pair paternity in the wood‐feeding cockroach Cryptocercus punctulatus Scudder: Social but not genetic monogamy	５．発行年 2021年
３．雑誌名 Molecular Ecology	６．最初と最後の頁 6743～6758
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/mec.16185	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

〔学会発表〕　計9件（うち招待講演　0件／うち国際学会　2件）

1．発表者名 矢口甫、小山雄太郎、北條賢、前川清人
2．発表標題 シロアリにおけるカースト特異的な 発現遺伝子の分子進化
3．学会等名 日本進化学会
4．発表年 2023年

1．発表者名 小林あんじ，花田拓巳，矢口甫，前川清人
2．発表標題 ヤマトシロアリの化学受容器で発現するリポカリン遺伝子における機能解明の試み
3．学会等名 日本進化学会
4．発表年 2022年

1．発表者名 Yaguchi Hajime, Maekawa Kiyoto
2．発表標題 Functionalization of vitellogenin genes during the course of eusocial evolution in termites
3．学会等名 The 19th Congress of International Union for the Study of Social Insects（国際学会）
4．発表年 2022年

1．発表者名 Yutaro Koyama, Yaguchi Hajime, Maekawa Kiyoto, Hojo Masaru
2．発表標題 Colony defense by the first-biting individual in the damp-wood termite Zootermopsis nevadensis
3．学会等名 The 19th Congress of International Union for the Study of Social Insects（国際学会）
4．発表年 2022年

１．発表者名 矢口甫，前川清人
２．発表標題 シロアリにおける繁殖分業の進化に伴うビテロジェニン遺伝子の機能分化
３．学会等名 応用動物昆虫学会
４．発表年 2022年

１．発表者名 小林あんじ，矢口甫，鈴木翔吾，前川清人
２．発表標題 ヤマトシロアリのリポカリン遺伝子の重複と機能分化
３．学会等名 応用動物昆虫学会
４．発表年 2022年

１．発表者名 小山雄太郎，矢口甫，北條賢
２．発表標題 ネバダオオシロアリのワーカーにおける防衛行動の柔軟な変化
３．学会等名 応用動物昆虫学会
４．発表年 2021年

〔図書〕　計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

—

６．研究組織

	氏名 （ローマ字氏名） （研究者番号）	所属研究機関・部局・職 （機関番号）	備考

７．科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕　計0件

８．本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関