

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成 24 年 5 月 28 日現在

機関番号：12101

研究種目：基盤研究（C）

研究期間：2009～2011

課題番号：21570088

研究課題名（和文）ハラホソバチ類における社会性進化の系統的・生物地理学的研究

研究課題名（英文）Study on the social evolution in hover wasps (Stenogastrinae) from phylogenetic and biogeographical points of view

研究代表者

小島 純一 (KOJIMA Junichi)

茨城大学・理学部・教授

研究者番号：00192576

研究成果の概要（和文）：表形形質（成虫、幼虫形態、巣構造）ならびに DNA シークエンスデータを用いて解析して得た、ハラホソバチ亜科の分岐図上に巣構造ならびに社会行動の形質をプロットし、最適化解析を行なったところ、次のことが示された。①巣材として植物繊維を使用するのが祖先的であり、*Liostenogaster* の一部の種で泥の使用が進化した。②アリの攻撃への防御として、巣基部の傘状の構造物が祖先的であり、粘性の分泌物の使用、外被の構築が独立に進化した。③*Eustenogaster* における外被構築の進化に伴って、ワーカーを欠き、巣内の成虫は創設メス単独という生活史が二次的に生じた。

研究成果の概要（英文）：Based on the optimization of nest structure and social behavioral characters on cladograms of hover wasps (Stenogastrinae) resulted from cladistic analyses using phenotypic (adult and larval morphology, and nest structure) characters and DNA sequence data, the followings were suggested. (1) Use of plant material for nest construction is ancestral and use of mud in nest construction observed in *Liostenogaster* has been secondarily derived. (2) As anti-ant defense systems, the construction of cap-like obstacle(s) near the base of a nest is thought to be ancestral, and use of sticky secretion found in *Parischnogaster* and construction of an envelope in *Eustenogaster* are assumed to be independently derived. (3) Along with the construction of an unexpandable nest envelope, colony life lacking helpers was secondarily derived in *Eustenogaster*.

交付決定額

(金額単位：円)

| | 直接経費 | 間接経費 | 合計 |
|--------|-----------|-----------|-----------|
| 2009年度 | 1,900,000 | 570,000 | 2,470,000 |
| 2010年度 | 1,500,000 | 450,000 | 1,950,000 |
| 2011年度 | 400,000 | 120,000 | 520,000 |
| 年度 | | | |
| 年度 | | | |
| 総計 | 3,800,000 | 1,140,000 | 4,940,000 |

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学・生物多様性・分類

キーワード：ハラホソバチ類、狩蜂、スズメバチ科、社会性進化、営巣習性進化、系統解析、分岐解析

1. 研究開始当初の背景

(1) スズメバチ科は、ドロバチ亜科のように単独性の生活をするグループから、スズメバ

チ亜科やアシナガバチ亜科のように女王-ワーカー間のカースト分化が顕著な真社会性を営むグループを含み、社会性進化のシナ

リオを構築する際のモデル生物とされてきた。

(2) 真社会性のコロニーを営むアシナガバチ属をモデル生物とし、その祖先として想定した二化性の「ドロバチ」様の蜂における越冬世代と夏世代の発育上の生理的特性の違いにより、それぞれの世代から女王とワーカーが生じたとする仮説が提唱されている (Hunt & Amdam 2005)。しかし、この仮説は、これまでに提唱されてきたスズメバチ科のいかなる系統仮説によっても支持されない。

(3) スズメバチ科において、始原的真社会性もしくは単独性と真社会性をつなぐ中間的な生活をしているのではないかと古くから指摘されてきたハラホソバチ亜科は、社会性進化を考える上で鍵となると言われてきた。

(4) ハラホソバチ亜科の蜂は、緯度の点では熱帯・亜熱帯にしか分布しないが、標高の要素を入れると越冬を必要とする温帯性気候域にも広く分布し、事実、ベトナム北部に分布する *Eustenogaster nigra* は越冬期間を有する二化性で、ワーカーを欠き、成虫は産卵メス 1 個体のみのコロニー生活をしている (Saito et al. 2008)。これは、本亜科が Hunt & Amdam 説との関連で社会性進化を考察する上で有力な対象生物群である可能性を示唆している。

(5) ハラホソバチ亜科の起源地を東南アジア熱帯域とするこれまでの伝統的考え方に立つなら、*E. nigra* で見られる二化性は温帯性気候域への分布拡大に伴う環境への二次的適応と考えるのが妥当である。一方で、ハラホソバチ亜科は、南アジア (インド～東南アジア) に 5 属、パプア地域に 2 属というように、モロッカ諸島を分布空白域とする分断された分布をしており、これは本亜科の起源地が必ずしも東南アジア熱帯域とは言えないことを示している。

(6) ハラホソバチ亜科、さらにはスズメバチ科全体における社会性とコロニー生活の場である巣の進化を考察するには、まだ確立されていないハラホソバチ亜科の信頼性の高い系統関係仮説に基づいた解析が求められている。

2. 研究の目的

(1) 成虫・幼虫形態、巣構造ならびに DNA シークエンスデータを用いて系統関係解析を行い、ハラホソバチ亜科 7 属の信頼性の高い系統仮説を構築する。これにより、ハラホソバチ亜科における、巣構造形質や社会性にかかわる形質の極性 (祖先的/派生的) を決定する基礎を確立する。

(2) 分岐図上へ巣構造形質をプロットし、形質状態のオプティミゼーションを行うことで、巣構造の進化プロセスを再構築する。

(3) 分岐図を参照するとともに、プレートテ

クトニクスの知見も取り込み、分布パターンを歴史地理学的に解析する。これにより、ハラホソバチ亜科の起源地と環境、ならびに分散・分布域拡大過程の推定を試みる。

(4) 分岐図上へ社会性に関する形質をプロットし、形質状態のオプティミゼーションを行うことで、社会性の進化過程を再構築する。特に、二化性かつ単独生活が原始的なのか、生息地環境への二次的適応なのかを明らかにする。

3. 研究の方法

(1) 内群として、ハラホソバチ亜科の南アジアに分布する *Cochlischnogaster* 属 1 種、*Eustenogaster* 属 6 種、*Liostenogaster* 属 8 種、*Metischnogaster* 属 1 種、*Parischnogaster* 属 3 種、ならびにパプア地域に分布する *Anischnogaster* 属 1 種と *Stenogaster* 属 1 種について、タクサ×形質マトリックスを作成し、系統解析の基礎とした。また、外群としてドロバチ亜科から 5 属 5 種、アシナガバチ亜科から 3 属 5 種、スズメバチ亜科から 3 属 4 種を用いた。

(2) 表形形質として、29 成虫形態形質、2 幼虫形態形質、6 巣構造形質を用いた。DNA シークエンスデータとしては、ミトコンドリア COI 領域、16S rRNA 領域ならびに核 28S rRNA 領域を用いた。ただし、パプア地域の 2 種については、治安の関係上調査を行うことができず、新鮮なサンプルが得られず DNA シークエンスデータを得ることができなかった。

(3) タクサ×形質マトリックスを最節約法により、まず、表形形質と各シークエンス領域を個別に解析し、得られた分岐図間の一致・不一致箇所を解析した。最終的には全データを統合して解析を行った。

(4) 得られた分岐樹上に巣構造ならびに社会行動の形質をプロットし、オプティミゼーションを行い、巣構造の各形質ならびにワーカーを欠くコロニー生活の極性 (祖先的/派生的) を決定した。

4. 研究成果

(1) 成虫形態、幼虫形態ならびに巣構造の合計 37 表形形質を用いた解析結果は、いわゆる “Zethinae” と社会性カリバチの関係は解決できなかったが、9 最節約樹からの合意樹に示されたハラホソバチ亜科内の属間系統関係は ((*Parischnogaster* + (*Metischnogaster* + *Cochlischnogaster*)) + (*Eustenogaster* + (*Stenogaster* + *Anischnogaster* + *Liostenogaster*))) となった (図 1)。

(2) 3 領域 (ミトコンドリア COI、16SrRNA、核 28SrRNA) の DNA シークエンスデータを用いた解析結果は、1 最節約樹となった。アシナガバチ亜科 (Polistinae) + スズメバチ亜

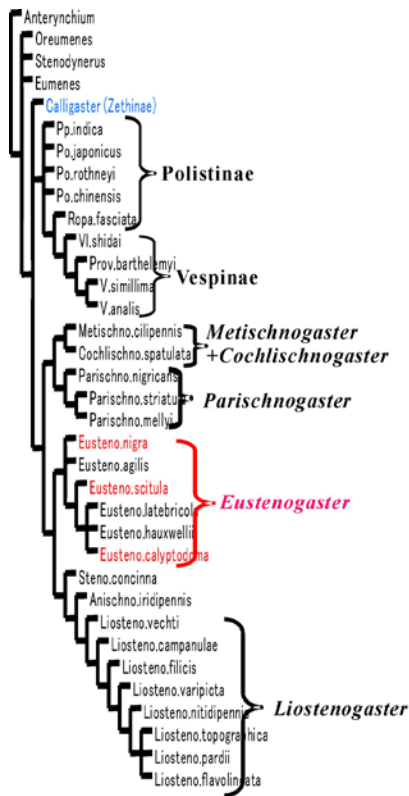


図1. 37表形形質(成虫形態、幼虫形態、巣構造)を用いた解析結果

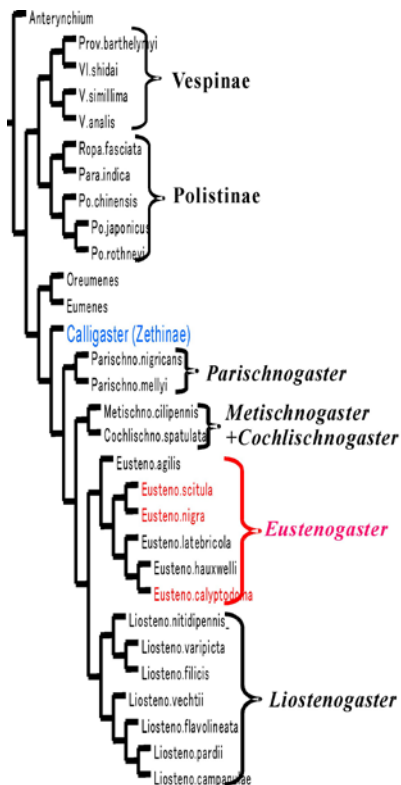


図2. DNA シークエンスデータを用いた解析結果

科の間にドロバチ類の一部が位置した。ハラホソバチ亜科内の属間系統関係は (*Parischnogaster* + (*Metischnogaster* + *Cochlischnogaster*)) + (*Eustenogaster* + *Liostenogaster*)) となった (図2)。

(3) 表形形質とDNA シークエンスデータを統合して解析した結果は、DNA シークエンスデータを用いた解析結果とほぼ同じになったが、4最節約樹からの合意樹に示されたハラホソバチ亜科内の属間系統関係は (*Parischnogaster* + (*Metischnogaster* + *Cochlischnogaster*)) + (*Eustenogaster* + *Liostenogaster*)) となり、クレード間の分岐関係は解決されなかった (図3)。

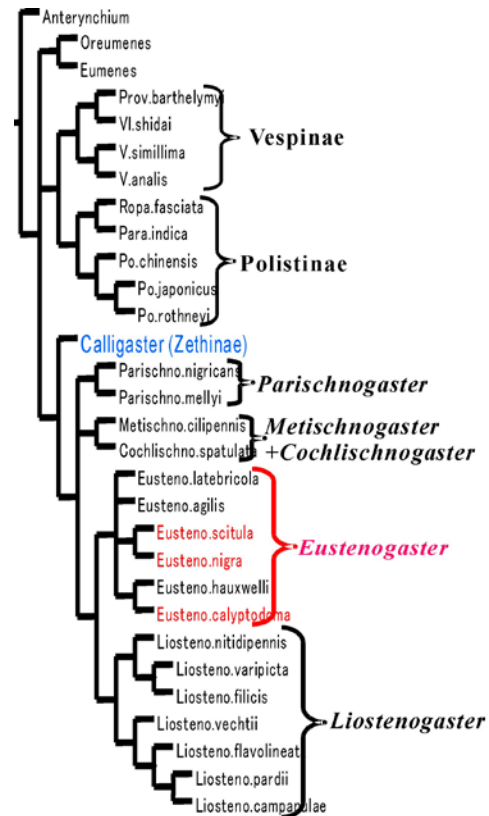


図3. 表形形質+DNA シークエンスデータを用いた解析結果

(4) DNA シークエンスデータのみ、ならびに表形形質+DNA シークエンスデータを用いた解析結果において、スズメバチ科内における真社会性の進化がアシナガバチ亜科+スズメバチ亜科とハラホソバチ亜科で独立して起こったことが示唆された。一方、表形形質のみの解析結果では、このことは必ずしも支持されなかった。

(5) いずれの解析結果においても、ハラホソバチ亜科内の巣構造の各形質の進化、ならびに巣構造関係した社会性の進化において以下のことが示唆された。

①巣材として植物繊維を使用するのが祖先的であり、*Liostenogaster*の一部の種で二次的に泥の使用が進化した。

②アリの攻撃への防御として、巣基部の傘状の構造物が祖先的であり、*Parischnogaster* 属の一部で見られる粘性の分泌物の使用、ならびに *Eustenogaster* 属における外被の構築が独立に進化した。

③*Eustenogaster* における外被構築の進化に伴って、ワーカーを欠き、巣内の成虫は創設メス単独という生活史が二次的に生じた。

系統樹上に巣構造ならびに社会行動の形質をプロットし、最適化解析を行なったところ、次のことが示された。①巣材として植物繊維を使用するのが原始的であり、*Liostenogaster* の一部の種で二次的に泥の使用が進化した。②アリの攻撃への防御として、巣基部の傘状の構造物が原始的であり、粘性の分泌物の使用、外被の構築が独立に進化した。③*Eustenogaster* における外被構築の進化に伴って、ワーカーを欠き、巣内の成虫は創設メス単独という生活史が二次的に生じてきた。

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3件)

- ① NGUYEN Lien T. P.、KOJIMA J.、SAITO F.、
『*Polistes (Polistella)* wasps (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae) from mountainous areas of northern Vietnam, with description of five new species』、*Zootaxa*、3060巻、1-30、2011、査読有
- ② SAITO F.、KOJIMA J.、『Phylogenetic analysis and biogeography of the nocturnal hornets, *Provespa* (Insecta: Hymenoptera: Vespidae: Vespinae)』、*Species Diversity*、16巻、65-74、2011、査読有
- ③ KOJIMA J.、NG Y. F. (他5名、1番目)、
『Keys to the social wasp species (Hymenoptera: Vespidae) known from Peninsular Malaysia』、*Serangga*、14巻、1-47、2009、査読有

[学会発表] (計2件)

- ① 小島純一、NGUYEN L. T. P.、斎藤歩希、『ハラホソバチ亜科における巣形態の進化』、第46回日本動物分類学会大会、2010.6.5、東京
- ② KOJIMA Junichi、SAITO Fuki、『Secondary evolution of colony life lacking

helpers in hover wasps (Stenogastrinae) - A phylogenetic inference -』、第29回ヘニツヒ学会、2010.5.26、ホノルル

[その他]

ホームページアドレス

<http://iunh2.sci.ibaraki.ac.jp/home.htm>
1

6. 研究組織

(1) 研究代表者

小島 純一 (KOJIMA JUNICHI)

茨城大学・理学部・教授

研究者番号：00192576