

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 4 月 22 日現在

機関番号：22604

研究種目：基盤研究（C）

研究期間：2009～2011

課題番号：21570100

研究課題名（和文）クモバチにおける原始社会性の起源：オスの交尾行動の特性とその進化的意義

研究課題名（英文）Origin of the primitively social behavior in Pompilidae: characteristics of the male mating behavior and their evolutionary significance

研究代表者

清水 晃（SHIMIZU AKIRA）

首都大学東京・大学院理工学研究科・助教

研究者番号：10315749

研究成果の概要（和文）：クモバチ科の原始社会性の進化的起源を明らかにするため、キマダラズアカクモバチのオスの交尾行動および同じ巣場所で活動する個体間の血縁度を調べた。その結果、オスは長時間（1例として400分）巣口付近で静止し、巣に出入りするメスとの交尾を試みることや、同一巣場所で営巣していた複数メスが父親を共有していたことがわかり、オス個体の交尾の独占が示唆された。また、ルリクモバチのいくつかの形質を精査した結果、オスのみで、体長（前翅縁室の長さ）と腿節の厚さとの間に正のアロメトリーが認められ、発達した腿節は大型オスによる、巣上での交尾の独占を可能にする形質であることが推定された。

研究成果の概要（英文）： In order to elucidate the evolutionary origin of primitively social behavior in Pompilidae, male mating behavior of *Machaerothrix tsushimensis* and relatedness of its individuals at the same nesting site were investigated. As a result, it was found that the males rested for a long time (400 minutes, for example) near the entrances of the nests, attempting to copulate with the females and that multiple females nesting at the same site had the same father. These suggest that the copulation oligopoly by a few males occurs in this species. As a result of measuring several morphological characters of *Macromeris violacea*, positive allometry was found between the body length (length of forewing marginal cell) and the leg (femur) thickness only in the male, and thus the thick male femur is presumed to be a character that enables copulation monopoly by one or a few males on the nest.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2009年度	1,400,000	420,000	1,820,000
2010年度	1,100,000	330,000	1,430,000
2011年度	1,100,000	330,000	1,430,000
年度			
年度			
総計	3,600,000	1,080,000	4,680,000

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：クモバチ・原始社会性・交尾行動・血縁度・アロメトリー・社会性進化

1. 研究開始当初の背景

(1) ハチ目では特殊な性決定様式（半数倍数性）によって姉妹間の血縁度が高まるため，多くの系統で社会性が独立に進化してきた．これまでの研究の多くは真社会性（不妊ワーカーの産生）の種について行われ，血縁淘汰がその進化に寄与していることが支持されている．一方，不妊個体は生み出さないものの，個体間の緩やかな共存関係（原始社会性）が成立している系統も見られる．しかし，原始社会性がどのように起源し，また維持されているのか，なぜ真社会性に到達しないのか，などについては，比較的理解が進んでいない．

(2) ハチ目クモバチ（ベッコウバチ）科は大部分が孤独性のカリバチである．ところが，原始社会性のハチが5種知られている．これらは資源的価値の高い泥製またはパルプ製の巣を世代を超えて再利用するため，姉妹同士が次世代に共存する可能性がある．さらに興味深いことに，これらのハチでは，一般に少数のオスが巣やその付近で待機していることが多い．この特定のオスが同じ巣で共存する複数メスと独占的に交尾すれば，姉妹間の血縁度が高まり，メスどうしが互いに許容的になる可能性がある．

2. 研究の目的

以下の研究に基づいて，原始社会性種のオスの特異な行動とその適応的な意義を明らかにし，原始社会性の進化を可能にした血縁構造と，それにかかわるオスの配偶戦略の重要性を解明する．

(1) 繁殖様式の実態と巣内の血縁構造の解明：もし原始社会性の進化に血縁関係が関与しているのであれば，メス間の血縁度は高く（姉妹），特定のオスのみが繁殖に関与しているはずである．さらに，メス間に対立や分業があるとすれば，特定のメスに繁殖が偏っている可能性が高い．このような予測を以下の2つの調査により検証す

る．

① 野外における雌雄個体の行動観察：原始社会性に近い行動を示すキマダラズアカクモバチ *Machaerothrix tsushimensis* の野外巣を観察する．個体識別によりオスの交尾行動を定量的に把握し，特定のオスによる交尾の独占が見られるかどうかを確認する．

② 個体間の血縁度の調査：巣内のメス個体と交尾に加わったオス個体を繁殖終了後に採集し，DNA多型を用いて血縁関係を明らかにする．さらに，観察対象の巣から翌年発生する個体を採集し，親子関係を解析することで，個体間の繁殖の偏りを実測する．

(2) 交尾に関与する雄形質の精査

巣内の血縁関係に影響をおよぼすような，特定のオスによる交尾の独占が生じていれば，それを可能にする形質がオスに進化している可能性がある．このような予測をもとに，性的二型の精査・計測を行う：原始社会性を示すルリクモバチ *Macromeris violacea*（東南アジア）のオスでは，各肢の腿節が肥大し，その割合は体サイズの大きい個体で特に著しいことが予備調査でわかった．これは，雄間の闘争や雌雄間の強制交尾に役立つことを示唆している．この形質の，原始社会性の進化における重要性を検証する．また，この形質が配偶者の獲得に重要であるならば，大型個体ほどより多くの投資を行うため，この形質が正のアロメトリーを示すと予想される．形態の詳細な測定により，この可能性を検証する．

3. 研究の方法

(1) 繁殖様式の実態と巣内の血縁構造の解明

① 野外における雌雄個体の行動観察：キマダラズアカクモバチの複数メスは1つの巣（泥壺型の多房巣）にある期間同居し，

メス間に順位関係が見られる。優位のメスは通常の営巣活動を行うが、劣位メスは巣上で休息することが多く、狩りや産卵を行うことはごく稀である。したがって、本種の社会性は原始社会性（共巢性）にきわめて近いといえる。一方、オスは日中の大部分を巣の入口付近で静止して過ごし、羽化メスとの交尾を試みる。クモバチ科のオスはランダムに飛び回ってメスと出会い、交尾するのが一般的であり、本種のようなオスの行動は特異である。

このような個体間の相互作用を、個体識別とビデオ記録によって、より詳細に記録する。特にオスの行動パターンを経時的変化、空間の占有度、交尾の頻度と占有度に注目する。調査地はこれまで調査を続けてきた埼玉県秩父市吉田である。野外調査はオスの活動期（6月末～8月初旬）に10日ほど行う。

② 個体間の血縁度の調査：個体群への影響を避けるため、繁殖期の後半に、すでに多くの育房が完成した時点で、巣に属するメスを捕獲する。個体は採取後、99%エタノールに保存する。交尾に加わったオスの捕獲時期は、行動観察をしながら適宜判断する。

巣に出入りするメスおよび巣口付近で待機するオスを採取し、同一巣場所の個体間の血縁度と雄の繁殖成功を評価するため、分子マーカーを用いた家系解析を行う。3世代にわたるメス・オス個体を採集し、AFLP法によって遺伝子型（約300遺伝子座）を決定し、ソフトウェア Colony 2.0を用いた親子解析と、MERによる血縁度の推定を進める。

(2) 交尾に関与する雄形質の精査

オスの2次性徴形質の比較：顕著な性的二型を示すルリクモバチについて、本種の標本を数多く保管するロンドン自然史博物館で、オスの形態形質、特に体長や翅長と腿節の大きさに関する多数のデータを得る。他の原始社会性、孤独性種については、ストックしてある標本を用いて、比較のためのデータを取る。それらの解析によって、

オスの交尾行動と形態との関連性を追求し、腿節のアロメトリーの実態を把握する。

4. 研究成果

従来の社会性の研究では、メス間の行動や血縁関係を元にした共同繁殖、繁殖分業の進化が注目されてきた。ところが、社会性の進化を考えると、オスの役割は重要である。なぜなら、巣仲間の血縁度を高める最も重要な要因は単婚であるからである。しかし、ハチ目でオスの交尾行動に焦点をあてて、原始社会性の進化を研究した例はほとんど見られない。そのため、オスが社会性の進化にどのように寄与するかはまったく分かっていない。その点から、本研究は初期社会性進化におけるオスの役割に関する重要な知見をもたらし、社会性進化のメカニズムをより多角的に理解する道を開いたと思われる。今後はさらにメス間の行動や血縁関係を精査し、より総合的な分析を進めていきたい。

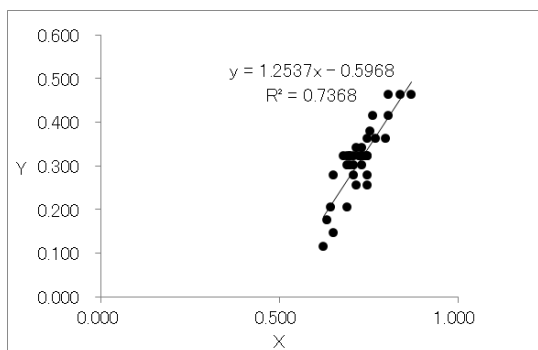
(1) 野外におけるオス個体の行動観察：以下に、巣の入口付近で待機していたオスの観察例をあげる。この表のとおり、オスは長時間巣の入口付近で静止することが多く、巣に出入りするメスに交尾を試みるのがわかった。この待機行動はクモバチ科では特異であり、原始社会性と密接に関連すると考えられた。交尾行動の確認例は少ないが、特定オスによる、ある程度の交尾の独占も推測された。

個体	時間 (分)	年月日
0800	400 (8:40-15:20)	2008. 8. 10
1104	366 (9:05-15:11)	2011. 7. 28
0905	365 (7:05-13:20)	2009. 7. 22
1008	345 (9:07-14:52)	2010. 7. 23
0904	306 (6:00-11:06)	2009. 7. 21
1104	297 (9:28-14:25)	2011. 7. 27
1111	294 (9:16-14:10)	2011. 7. 30
0813	290 (9:20-14:10)	2008. 8. 10
0905	273 (6:30-11:03)	2009. 7. 21
0815	273 (10:37-15:10)	2008. 8. 11
1116	265 (9:28-13:53)	2011. 7. 28
1105	251 (11:10-15:21)	2011. 7. 28
1101	238 (9:41-13:39)	2011. 7. 12

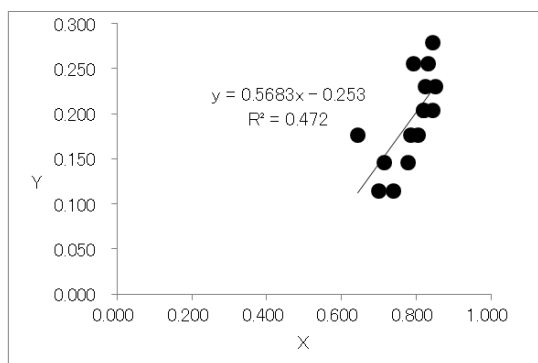
1109	237	(11:40-15:37)	2011. 7. 28
0901	235	(11:45-15:40)	2009. 7. 23
1105	219	(11:57-15:36)	2011. 7. 27
0813	215	(8:56-12:31)	2008. 8. 09

(2) 個体間の血縁度の調査：巣に出入りするメスおよび巣口付近で待機するオス，3世代の計16個体(7♀, 9♂)を採集し，血縁度の推定を行った。その結果，巣場所1で営巣していた3メス中2メスが，また巣場所2で営巣していた3メス中2メスが父親を共有することが推定され，オス個体のある程度の交尾の独占が示唆された。

(3) 交尾に關与する雄形質の精査：ルリクモバチの雌雄のいくつかの形態形質を測定した結果，下図のように，本種のオスのみで前翅縁室長と腿節の太さとの間に正のアロメトリーが認められた。発達した腿節は大型オスによる，巣上での交尾の独占を可能にする形質であると推定される。



ルリクモバチのオスにおける中腿節の太さ(対数) Y の前翅縁室長(対数) X に対する相対成長関係 (p<0.05)



ルリクモバチのメスにおける中腿節の太さ(対数) Y の前翅縁室長(対数) X に対する相対成長関係 (p<0.05)

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 33 件)

- ① Shimizu A, Y. Nishimoto Y, Makino S *et al.*, Brood parasitism in two species of spider wasps (Hymenoptera: Pompilidae, *Dipogon*), with notes on a novel reproductive strategy, *Journal of Insect Behavior*, 査読有, 2011, 16pp. DOI: 10.1007/s10905-011-9298-0
- ② Dohzono I, Takami Y. & Suzuki K, Is bumblebee foraging efficiency mediated by morphological correspondence to flowers?, *International Journal of Insect Science*, 査読有, Vol. 3, 2011, pp. 1-10.
- ③ Nariai Y, Hayashi S, Morita S, Umemura Y, Yoshimura J et al., Life cycle replacement by gene introduction under an Allee effect in periodical cicadas, *PLoS ONE*, 査読有, Vol. 6, 2011, e18347, DOI:10.1371/journal.pone.0018347.
- ④ Shimizu A, Wasbauer M & Takami Y, Phylogeny and the evolution of nesting behaviour in the tribe Ageniellini (Insecta: Hymenoptera: Pompilidae), *Zoological Journal of the Linnean Society*, 査読有, Vol.160, 2010, pp. 88-117.
- ⑤ Sasabe M, Takami Y & Sota T, QTL for the species-specific male and female genital morphologies in *Ohomopterus* ground beetles, *Molecular Ecology*, 査読有, Vol. 19, 2010, pp. 5231-5239.
- ⑥ Takahashi Y, Yoshimura J et al., Negative frequency-dependent selection in female color polymorphism of a damselfly, *Evolution*, 査読有, Vol. 64, 2010, pp. 3620-3628.
- ⑦ Shimizu A & Wahis R, Systematic studies on the Pompilidae occurring in Japan: genus *Agenioideus* Ashmead (Hymenoptera), supplement, *Entomological Science*, 査読有, Vol.

12, 2009, pp. 238-251.

- ⑧ Okuzaki Y, Takami Y & Sota T, Resource partitioning or reproductive isolation: The ecological role of body size differences among closely related species in sympatry, *Journal of Animal Ecology*, 査読有, Vol.78, 2010, pp. 383-392.
- ⑨ Ushimaru A, Dohzono I, Takami Y & Hyodo F, Flower orientation enhances pollen transfer in bilaterally symmetrical flowers, *Oecologia*, 査読有, Vol.160, 2009, pp. 667-674.
- ⑩ Yoshimura J, Hayashi T, Tanaka Y *et al.*, Selection for prime-number intervals in a numerical model of periodical cicada evolution, *Evolution*, 査読有, Vol.63, 2009, pp. 288-294.

[学会発表] (計 20 件)

- ① 佐藤 光・清水 晃, クモバチ (ベッコウバチ) 科の” デイ器官” の比較形態学的研究, 日本昆虫学会関東支部第48回大会, 2011年12月3日, 東京農大 (厚木市)
- ② 久留島宏明・清水 晃, ナミヒメクモバチ (クモバチ科) 日本集団における交配行動の解析, 日本昆虫学会関東支部第48回大会, 2011年12月3日, 東京農大 (厚木市)
- ③ 高見泰興, 大澤剛士, 側所的分布の成立過程におけるニッチ分化の役割: 捕食性歩行虫の場合, 日本生態学会第 59 大会, 2012 年 3 月 20 日, 龍谷大学 (大津市)
- ④ 高見泰興, 交尾栓のサイズをめぐる性的対立, 日本生態学会第57回大会, 2010年3月17日, 東京大学 (東京)

[図書] (計 1 件)

吉村 仁, 強い者は生き残れない, 新潮社, 2009, 256 pp.

6. 研究組織

(1) 研究代表者

清水 晃 (SHIMIZU AKIRA)

首都大学東京・理工学研究科・助教

研究者番号: 10315749

(2) 研究分担者

高見 泰興 (TAKAMI YASUOKI)

神戸大学・人間発達環境学研究院・準教授

研究者番号: 60432358

吉村 仁 (YOSHIMURA JIN)

静岡大学・創造科学技術大学院・教授

研究者番号: 10291957

(3) 連携研究者

()

研究者番号: