

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 25 年 4 月 30 日現在

機関番号：12501

研究種目：研究活動スタート支援

研究期間：2011～2012

課題番号：23870003

研究課題名（和文） 自己組織化機構の発現に及ぼす制限要因の特定：社会性昆虫を例に

研究課題名（英文） Ecological factors regulating the expression of self-organization in social insects

研究代表者

菊地 友則 (KIKUCHI TOMONORI)

千葉大学・海洋バイオシステム研究センター・准教授

研究者番号：80608547

研究成果の概要（和文）：社会性昆虫のコロニー内では局所的相互作用によって生じる自己組織化機構によって様々な集団行動が創発されている。本課題ではこれまで考慮されてこなかった自己組織化機構創発に関与する生態要因を推定するために、トゲオオハリアリのメンバー間の情報伝達メカニズムに注目した。その結果、情報伝達に関わるパトロール行動にはコストが存在し、パトロール行動が増加するほど産卵数が低下した。また、個体の運動特性にはリズムが見られ、これが個体間の相互作用によって影響をうけることが明らかになった。このように、情報伝達に関わる自己組織化機構には様々な生態要因がその帰結に影響を及ぼすことが明らかになった。

研究成果の概要（英文）：In social insects such as ants and bees, various collective behaviors are emerged through self-organization based on local interaction among colony members. To estimate how ecological factors influence the expression of self-organization in ant's colony, we investigated the mechanism of information transmission that is done by direct physical contacts among colony members. As a results, patrol behavior by queens which is one of the primary way in information transmission was accompanied with some ecological cost and the more time budget of patrol behavior is increased, the less the number of egg is laid by queens. In addition, the activity in the individuals level has clear rhythmic pattern and the pattern was changed by physical interaction among individuals. Thus, my data showed that expression pattern of self-organization in organisms was largely influenced by ecological factors that are related with local interaction among individuals.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2011年度	1,300,000	390,000	1,690,000
2012年度	1,000,000	300,000	1,300,000
年度			
年度			
年度			
総計	2,300,000	690,000	2,990,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：生態・環境

キーワード：自己組織化、社会性昆虫

1. 研究開始当初の背景
自己組織化は、「システムの下位レベルを構

成している多くの要素間の相互作用のみに
基づいて、システム全体レベルのパターン

が創発する過程である。さらに、全体パターンを参照することなしに、そのシステムの要素間で規定している相互作用の規則は、局所的情報のみを用い実行されている」と定義され、物理学にとどまらず生命科学や社会科学など様々な分野で報告されている (Camazine et al., 2001)。下位要素間の局所的相互作用によって、非線形的に上位要素に新たな性質を生み出すこの魅力的なメカニズムは、近年、生態学の分野における形態形成や群集構造の制御メカニズムの一つとしても注目されている。

個体（下位要素）が集合してコロニーを形成し、生活史の様々な局面で集団行動（上位要素）が創発される社会性昆虫は、早くから自己組織化研究の格好の材料として注目され、採餌、営巣や労働分業の発現において自己組織化が機能していることが明らかになっている。これまで自己組織化研究は、内在するフィードバック機構の解明を主目的としていた。これは創発された自己組織化機構の安定化において、下位要素間に働く増幅作用の正のフィードバックと、減衰作用の負のフィードバックの存在が重要と考えられていたためである。しかしながら、社会性昆虫に限らず、創発された自己組織化の適応進化に関する厳密な検証はこれまでなされてこなかった。大きな理由として、1) 研究材料の制限により適応進化の検証方法の一つである種間比較法が使用できない、2) フィードバック機構に制約を加えるような操作実験が困難なことがあげられる。

加えて創発された上位要素の最適性だけを探索し、それを生み出す下位要素の適応度を全く考慮していない点に既存の自己組織化研究の問題点があると考えられる。複数の階層を内包する点で、自己組織化と複数レベル淘汰 (Keller 1999) は同一であるが (階層間の相互作用は異なる)、これまで自己組織化研究では下位要素にかかる淘汰 (コンフリクトや他性質とのトレードオフ) を全く考慮されてこなかった。

2. 研究の目的

本研究課題では、ワーカー産卵制御に関わる条件依存的自己組織化機構に着目し、従来のように単に創発されたメカニズムの最適性を問うアプローチではなく、下位要素間の相互作用の発現に及ぼす選択圧を調査し、ワーカー産卵制御に関する自己組織化の発現・維持に及ぼす影響の調査を行った。また、局所的相互作用に大きく関与する、

個体の運動特性の解析も行い、いかなる個体特性が上位レベルの集団行動に影響しているのか検討をおこなった。

3. 研究の方法

本研究課題では、まずワーカー繁殖制御フィードバック機構の安定性の制約となっているパトロール行動についての調査を行う。具体的には、ワーカーの産卵抑制に不可欠なパトロール行動がある一定上増加しないのは女王にとって何らかの成本があるのではという仮説をたてこれを検証した。ワーカー産卵は女王にとって血縁選択から望ましくない (女王からみた血縁度: 子供 $0.5 >$ 孫 0.25)。そのため、女王は物理的強制力 (順位行動など) もしくは化学シグナル (honest signal) によってワーカー産卵の抑制を促している (Keller & Nonacs 1993)。最近の研究から、トゲオオハリアリを含む一部の種で女王シグナルの中心物質が体表炭化水素であることが示された (辻井ら 未発表, Holman et al., 2010)。体表炭化水素は一般に難揮発性であるため、情報物質の存在が直ちにメンバーへの情報伝達 (または認識) とはならない。故に、女王存在下でのワーカー産卵制御メカニズムを考える上で、情報の伝達方法や伝達効率を考慮することが重要となる。情報伝達にはエネルギーや時間の消費が不可欠であり (=コスト)、その結果情報伝達方法やその維持に関する選択や他性質とのトレードオフが生じる可能性がある。そこで女王シグナル伝達に関わるコストを推定するために具体的には、人為的に作り出した卵巣発達ワーカーの比率を変えて導入して (全ワーカー数に対して 10%、25%、50%) パトロール行動を変化させ、その際の産卵数を測定した。またコロニーサイズに関係したコロニーレベル表現型の変化をみるために、コロニーサイズを人為的にコントロールし (200~25)、女王のパトロール行動頻度とワーカー間の順位行動との関係性を調査した。

次に情報伝達の核となる個体間接触パターンに影響を及ぼす個体の運動特性の検証を行った。

トゲオオハリアリのワーカー1 または 2 個体をアクリル性の半球 (直径 30cm) にいれ CCD カメラで 4 時間撮影し個体の移動速度とそのパターンを解析した (図 1)。単位時間当たりの移動スピード分布パターンから、活動ステージと非活動ステージに

分類し、個体レベルの運動リズムの有無を検証した。

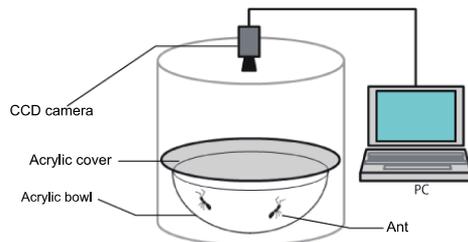


図1 運動パターン測定装置

4. 研究成果

女王のパトロール行動は繁殖ワーカーの比率の上昇とともに増加した(図2)。これは、パトロール行動が繁殖ワーカーの存在によって促されていることを示唆している。

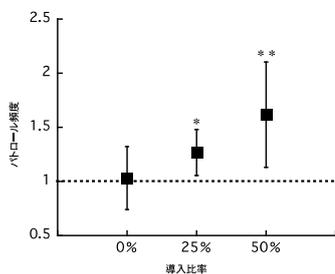


図2 繁殖ワーカー数とパトロール頻度との関係

女王シグナルの伝達目的がワーカーの繁殖抑制とそれにとまう利他行動の発現であるため、この相互作用はコロニーの安定性に寄与する。一方で、女王の産卵数はパトロール行動頻度や時間と負の相関関係がみられた。このことは情報伝達にコストがかかることを示唆している。

これまで報告されているコロニーサイズ依存性行動は、コロニーサイズの異なる複数のコロニーを集めて解析したものであり、厳密にコロニーサイズだけの差異を調査したものではなかった。本研究では、人為的にコロニーサイズを変化させ、過去の研究でコロニーサイズとの関係性が指摘されているパトロール行動と順位行動の正確な発現パターンを調査した。その結果、パトロール頻度はコロニーサイズが50~100迄は減少しその後150迄は増加、その後は頭打ちになるというパターンを示した。これはパトロール時間で見ても同様であった(図3)。

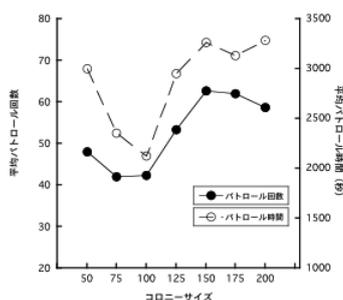


図3 コロニーサイズと女王のパトロール頻度、時間の関係

一方、順位行動はコロニーサイズとの明確な関係性は見られなかった(図4)

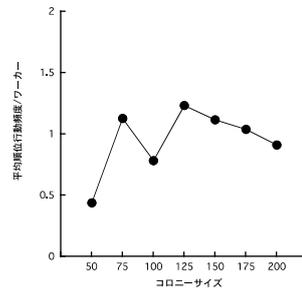


図4 コロニーサイズと順位行動頻度の関係

次に個体レベルの運動特性の解析を行った。まず、一分当たりの移動速度を測定し時系列との関係性を調査した。開始初期には頻繁に移動し移動速度も速い傾向が見られたが、2時間を過ぎるころから移動速度も低下し、定期的なrest(移動速度0)が観察されるようになった(図5)。Restが観察された後半部分を移動速度により運動状態を0(休憩)と1(移動)の二値化し移動と休憩のパターンみると、明確なリズムがみられた(図6)。このことは単独で居る場合、個体は移動と休憩を定期的に繰り返していることを示している。

次に接触などの個体間相互作用が上述した単独時の運動パターンにどのような影響を

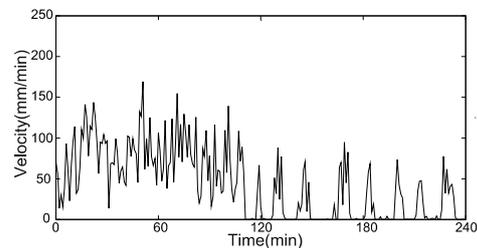


図5 ワーカー単独時の移動パターン

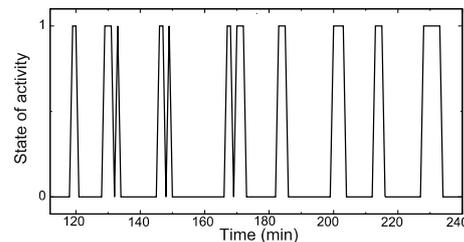


図6 ワーカー単独時の運動パターン(二値化後)

及ぼすのか明らかにするために、2個体での調査を同様に実施した。単独個体の時と同様に2個体区でも、約2時間後から定期的な休憩を挟んだりリズムカルな運動特性が観察された(図7)。また2個体間の活動-休憩パターンが同調する場合と非同調する場合が見られた(図7、図8)。単独とは異なり個体間

の接触が各個体の運動特性に影響を与える

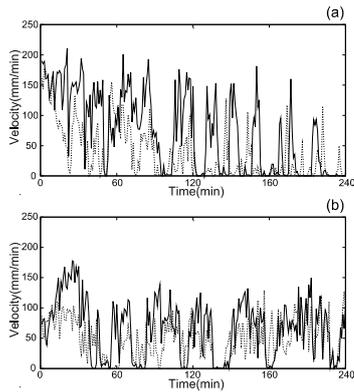


図7 ペア時のワーカーの運動パターン
(a)同期タイプ、(b)非同期タイプ

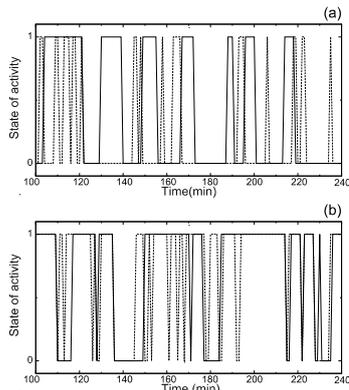


図8 ペア時のワーカーの運動パターン(二値化後)
(a)同期タイプ、(b)非同期タイプ

と考えられるが、今回の調査からはそのメカニズムは明らかになっていない。また、社会性昆虫では行動レパートリーの異なる外役ワーカー（主に採餌や防衛担当）と内役ワーカー（主に巣内の清掃、幼虫の世話を担当）の2つのグループが存在する。今回の調査では、外役と内役を区別することなく用いたため、これが結果に影響した可能性も考えられる。

今回の研究から、社会性昆虫に見られる自己組織化機構には、それを構成する行動規則に自然選択が作用しており、これが単純な物理法則から予測される最適値からのズレを生み出す一因であることが示された。今後は他の生態要因の影響評価も行い、複雑な制約の下で実現されている生物の自己組織化機構の解明に取り組んでいきたい。また、個体レベルの運動特性解析では、ランダムな運動からリズム運動への推移が観察された。リズム運動は細胞から個体レベルまで生物の様々な局面で観察されている。個体レベルでみられたリズム運動が社会性の維持にどのように寄与しているのか、またこのリズムはどのようにして生み出されるのか明らかにする必要があると考えている。

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)

[雑誌論文] (計 3 件)

1) Kazuki Tsuji, Noritsugu Kikuta, Tomonori Kikuchi (2012)

Determination of the cost of worker reproduction via diminished life span in the ant *Diacamma* sp. *Evolution*, 66, 1322-1331

2) Yoshikatsu Hayashi, Mai Yuki, Ken Sugawara, Tomonori Kikuchi, Kazuki Tsuji (2012)

Rhythmic behavior of social insects from single to multibody. *Robotics and Autonomous Systems*, 60:714-721.

3) 大西一志、諏訪部真友子、儀間朝宜、畑野俊貴、田中宏卓、松井晋、菊地友則 (2013)
南大東島における外来アリの分布パターンと経時変化海洋バイオシステム研究 26:11-19

[学会発表] (計 1 件)

村田直貴、辻和希、菊地友則

日本産外来種オオハリアリと近縁種 *Pachycondyla nakasujii* の生態比較

日本応用動物昆虫学会 2013年3月27-29日
日本大学(神奈川)

[その他]

ホームページ等

6. 研究組織

(1) 研究代表者

菊地 友則 (KIKUCHI TOMONORI)

千葉大学・海洋バイオシステム研究センター・准教授

研究者番号：80608547