



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	Empirical tests for kin and group effects on the evolution of cooperation in a primitively eusocial bee, <i>Lasioglossum baleicum</i> [an abstract of dissertation and a summary of dissertation review]
Author(s)	八木, 議大
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(農学)
Dissertation Number	甲第11396号
Issue Date	2014-03-25
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/56107
Rights(URL)	https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/2.1/jp/
Type	doctoral thesis
File Information	Norihiro_Yagi_abstract.pdf, 論文内容の要旨



学位論文内容の要旨

博士の専攻分野の名称

博士（農学）

氏名 八木 議大

学位論文題名

Empirical tests for kin and group effects on the evolution of cooperation in a primitively eusocial bee, *Lasioglossum baleicum* (シオカワコハナバチの協同の進化における血縁の効果と群の効果の実証)

コハナバチは花粉や花蜜を幼虫のエサとする訪花昆虫で、一部の種が女王とワーカーに分化する真社会性を示す。真社会性昆虫に見られる不妊のワーカーは自分の子を残さないため、進化生物学において C. Darwin の「種の起源」以来、説明されるべき重要な問題とされている。自分の子供を残さないという形質は、次世代により多くの遺伝コピーを残した形質が進化するという自然選択説と矛盾するからである。この問題に対し、W. D. Hamilton は、「不妊で働く」という遺伝子は不妊ワーカーが手助けした血縁者の子を経由して次の世代に伝わる」と考えた。そして適応度を「直接適応度（自分の子供由来）」と「間接適応度（血縁者の子由来）」に分け、「不妊ワーカーの包括適応度（直接＋間接）」が、「単独個体（協同せずに単独で繁殖）の直接適応度」を上回っていれば、不妊という形質は進化可能であることを理論的に示した。これは血縁選択理論、または包括適応度理論と呼ばれ、Hamilton 則として定式化されている ($br - c > 0$: r はワーカーとその行動の受け手との間の血縁度、 b は受け手が増やした適応度、 c はワーカーが失った適応度)。またこの理論は鳥のヘルパーや相利共生関係といった、生物でみられる様々な協同的行動の進化を説明するものとして一般化されてきた。

Hamilton が血縁選択理論を発表してから現在までの約 50 年間、様々な生物で Hamilton 則の証明が試みられてきたが、真社会性昆虫での直接的な証明はない。不妊ワーカーが存在する真社会性生物の野外個体群では、単独で繁殖する個体が見つからなかったためである。したがってこれまで、研究者たちは推測された単独個体の適応度を使用した間接的な検証しか行うことができなかった。また近年になって、協同の進化の原因として、群れを作り協同を行うこと自体にプラスの効果があるからだと言及する説も現れている。その一つが、群れを作ることで適応度が指数関数的に増大する Synergistic effect を重要視する説である。このような効果が存在すれば、複数個体が協同したときに、個体あたりの適応度が単独時よりも大きくなることが可能だからである。このような

群の効果を血縁選択理論の代替理論として主張する研究グループは、現在でも血縁選択理論を支持する研究者と激しい論争を続けている。しかし、この観点からの実証研究もほとんどないため、野外での協同の進化にどのような要因が重要な役割を果たしたかについての結論は得られていない。

こうした背景の中で、コハナバチの仲間は社会性をはじめとする協同の研究に極めて適した材料である。この社会性膜翅目の 1 グループは、種間・種内で異なる社会性の程度を示し、単独性から真社会性まで様々である。さらにミツバチやアリと異なり、女王とワーカーとの間で体格的な差異がほとんどなく、ワーカーとして働く世代の個体でも単独で繁殖する能力を備えている。その中の一種であるシオカワコハナバチ (*Lasioglossum baleicum*) では同じ世代の中で単独個体と協同個体が同時期・同所的に共存していることが最近になって判明しており、Hamilton 則の直接的な検証が可能な希有な材料といえる。

本論文では、第 2 章で *L. baleicum* の札幌の営巣集団の複メス巣の協同個体と単独個体の適応度を比較し、同所的に存在する単独個体と協同個体の間で Hamilton 則が成立しているかどうかの直接検証を行った。それに加えて両者の適応度の差をもたらす要因について幼虫生存率という観点から解析し、協同個体の適応度を上げるメカニズムとして、血縁選択と群形成の効果について考察した。第 3 章以降では、*L. baleicum* における協同の進化的要因として、群を形成することの捕食者への対抗効果を考慮し、北海道内の個体群間で捕食圧と集団内の単独営巣率の関係について調査した。個体群間で比較を行う際には個体群間の系統関係を考慮する必要があるため、まず第 3 章で遺伝マーカーを用いて営巣集団間の系統関係を明らかにし、第 4 章で捕食圧の強さと個体群内の複メス率の関係について解析した。第 5 章では、*L. baleicum* の複メス営巣について、共存を越えた協同が存在することで巣の防衛時間が増大するという観点から、協同の存在を検証した。これらの結果を踏まえ、第 6 章では *L. baleicum* における協同の進化や今後の研究について考察を行った。

L. baleicum の協同個体の多くは、解剖結果や血縁関係の解析から不妊のワーカーであり、彼らが得ていたのは自分の母親を経由する間接適応度であることが明らかとなった。こうしたワーカーは単独個体より有意に大きな適応度を得ており、Hamilton 則が成立していた。これらの結果は、ワーカー行動が血縁選択により維持されていることを明らかにした。同時に、協同個体が集まった複メス巣では単独個体の巣と比べて約 9 倍の幼虫生存率を示し、この生存率の Synergistic な増加が、単独個体とワーカーの間の適応度の差をもたらしていた。行動観察の結果からも、複メス巣では互いの採餌時間が重ならないようにすることで、巣の防衛時間の増大に関して有意な協同性がみられた。これらの結果は、*L. baleicum* の複メス営巣が捕食に対する防衛として進化し、ワーカー行動は血縁選択により維持されてきたことを支持している。

マイクロサテライト DNA による遺伝解析から、北海道の *L. baleicum* 営巣集団間の系統関係が推定された。単独個体と協同個体の間の遺伝的隔離は検出されず、*L. baleicum* の複数の社会形態は遺伝的分化によってではなく、表現型の可塑性によって決定されていたことが示唆された。一方で集団内の単独営巣率と捕食圧の強さの間には、系統関係を考慮した場合もしなかった場合も有意な相関は見られず、単独営巣の割合を決めている要因については、今後さらに検討すべき課題として残された。今後は野外調査に加えて、人工環境での飼育技術を確立し、より厳密な実験を行っていくことが必要となるだろう。

コハナバチは協同の進化と言う進化生物学における根源的な課題に対して、非常に有用な材料であるのみならず、応用面でも送粉昆虫として世界的にも注目されているグループである。しかしながら、その分類や生態、管理技術についての知見は他の膜翅目昆虫と比較して著しく少ない。本研究はその一端を明らかにするとともに、農学における応用的側面に対してもさらなる進展をもたらす可能性を示したものである。