

学 位 論 文 題 名

Sociobiological Studies of Fungus-Growing
Ants Attini : Effects of Insemination Frequency
on the Social Evolution

（キノコアリ族における社会生物学的研究：
特に、交尾回数が社会進化に及ぼす影響）

学位論文内容の要旨

中南米に分布するキノコアリ族（Attini）は、巣の中でキノコを育てそれを食するという特殊な食性を持つ。このアリに含まれるハキリアリ属（*Atta*）は、森や畑から大量の葉や茎を刈り取り、それを共生菌の基質にするため、農業害虫として古くから中南米の人々を悩ませてきた。このため *Atta* とそれに比較的近縁な属である *Acromyrmex* については、多くの応用研究がなされてきたが他の属については研究例が少ない。しかし、この族は、菌食という共通の食性を持ちながらも、社会性が比較的原始的な属からかなり高等な属まで12属を含み、近年話題となっている交尾回数と社会進化の関係を検証するには最適の研究材料である。また、様々な属を扱うことにより、いまだに解明されていない菌食の進化過程を明らかにすることも期待できる。そこで、本研究では、DNAフィンガープリンティング法の1つであるCAP-PCR法によって、キノコアリ族7属8種の女王の交尾回数を推定するとともに、社会分業や性比との関連を明らかにした。また、詳細な行動観察により、菌食の進化に関する考察を行った。

調査は1993年10月から12月、1994年11月から12月、1996年3月から5月、1997年4月から5月にかけて、パナマ運河のバロ-コロラド島で行われた。調査対象種は；*Myrmicocrypta ednaella*, *Apterostigma mayri*, *Chyphomyrmex costatus*, *C. rimosus*, *Trachymyrmex isthmicus*, *Sericomyrmex amabilis*, *Acromyrmex octospinosus*, *Atta colombica*であるが、その系統関係は、すでにSchultz and Meier (1996)により明らかにされている。また、North et al. (1997)は、これまでの分類研究にもとづき、この族をlower groupとhigher groupに分けたが、今回の対象種の内、*M. ednaella*, *Ap. mayri*, *C. costatus*, *C. rimosus*は、lower groupに、*T. isthmicus*, *S. amabilis*, *Ac. octospinosus*, *At. colombica*はhigher groupに属する。

行動観察の結果、lowerなグループの中の *C. rimosus* は、基質として自ら吐き戻

したゼリー状の物質を固めて用いていた。これは、これまでに報告のない行動である。その他のlowerなグループでは昆虫やヤスデの糞と枯死した木片を、higherなグループでは葉や茎などの植物質を用いて共生菌を育てていた。いずれの種においても女王と幼虫は主な栄養分として菌類を利用していたが、成虫ワーカーは栄養のほとんどを植物の蜜や樹液などから得ていた。また、Lowerなグループの幼虫は、自分で自分の周りに繁殖している菌を食べていたが、higherなグループではワーカーによって刈り集められた菌糸を幼虫へ給餌する行動が頻繁に観察された。以上の結果は、共生菌が女王と幼虫にとって重要であること示唆している。菌食の進化に関するこれまでの説は、共生菌は成虫によって選択されたことを前提としているが、今後は幼虫の視点からの研究を重要視する必要がある。

1 個体の雌が、複数の雄と交尾することは社会性昆虫の中では稀なことであり、これまでに女王の受精嚢中の精子数と雄の貯精嚢中の精子数との比較からAttiniの高等な2属とグンタイアリが、遺伝学的な手法（アロザイムやDNA fingerprinting法）によってミツバチが多数回交尾であることが確認されているのみである。そこで、7属8種のAttini族について交尾回数の推定を行い、社会構造との関連を調べた。まず、全DNA上のGT反復配列の領域を増幅するCAP-PCR DNA fingerprinting 法を用いて各種のコロニー内血縁度(r)を推定した。その結果、lowerなグループと*T. isthmicus*は $r = \text{約}0.75$ 、*S. amabilis*は $r = \text{約}0.5$ 、*Ac. octospinosus*は $r = \text{約}0.45$ 、*At. columbica*は $r = \text{約}0.40$ であった。このコロニー内血縁度から交尾回数(K)を $K = 2/(4r-1)$ の式から推定するとlowerなグループと*T. isthmicus*は1回交尾、*S. amabilis*は2回交尾、*Ac. octospinosus*は2から3回交尾、*At. columbica*は3回交尾と推定された。生態調査の結果、コロニーサイズは、lowerな属と*T. isthmicus*は20-60個体、*S. amabilis*が200個体、*Ac. octospinosus*が1,000個体以上、*At. colombica*が100,000個体以上で1回交尾のグループと多数回交尾のグループとの間には明確な違いが見られた。女王の産卵能力もコロニーサイズに応じて大きくなっていた。生息場所は、1回交尾のグループは朽ち木の中、石の下、浅い土中で、多数回交尾のグループは30cmを越える深さの土中に主に営巣していた。Attiniの各種が、労働をどのように分業しているかを知るために1つのコロニー内のワーカーを齢と体サイズの違いによりそれぞれ3つのグループに分けて行動観察を行った。その結果、1回から2回交尾のグループでは齢間分業が顕著に見られたが、体サイズによる分業は見られず、3回交尾のグループでは逆に体サイズによる分業が見られ、齢間分業は見られなかった。投資性比を測定するために結婚飛行直前のコロニーから繁殖雌と雄を採集し乾燥重量を計測した結果、交尾回数が1回のグループでは、性比が雌に傾いていたが、交尾回数が2回の*S. amabilis*ではほぼ1 : 1、3回以上の*Ac. octospinosus*と*At. colombica*では、雄に偏っていた。

このように、今回の研究結果は、交尾回数が社会構造や性比とに大きな影響を及ぼしていることを示唆している。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 東 正 剛
副 査 教 授 岩 熊 敏 夫
副 査 教 授 木 村 正 人
副 査 教 授 吉 田 勉 弘

学 位 論 文 題 名

Sociobiological Studies of Fungus-Growing Ants Attini : Effects of Insemination Frequency on the Social Evolution

(キノコアリ族における社会生物学的研究：
特に、交尾回数が社会進化に及ぼす影響)

近年、動物の利他行動や社会性に関する研究はハミルトンの血縁選択説や包括適応度の概念を中心に革命的な展開をみせている。しかし、その多くは理論研究であり、理論の予測を検証する観察や実験はまだ遅れているのが現状である。本研究は、低次から高次までのさまざまな社会進化の段階を包括するキノコアリ族の7属8種を材料として、最近特に注目されている交尾回数と社会進化や性比との関係を明らかにしようとするものである。また、中南米に分布するこのアリ族は膜翅目社会性昆虫として唯一菌類を食するグループであるが、どのようにしてそのような食性を獲得するに至ったかについては未だに解明されていない。本研究では、特に菌園造り行動の詳細な観察結果から菌食の進化に関する興味深い考察も行っている。

論文のResults は5節から成っており、第1節では菌園造りや菌食の行動観察結果を提示している。観察の結果、特に*Cyphomyrmex rimosus* の菌園造りが特異的で、これまでの報告とは全く異なり、ワーカーが口から吐き戻した液が菌園基質の主な材料となっていることを見出した。また、いずれの種においても菌糸は幼虫と女王の餌であり、ワーカーの主な餌ではないこと、特に野外活動を盛んに行う老齢ワーカーはほとんど菌糸を食さず、樹液や花蜜を主な栄養源をしていることも明らかとなった。これらの結果は、菌糸が主にワーカーの餌であることを前提として立てられてきた菌食進化に関する4つの仮説と明らかに矛盾しており、重要な知見である。

第2節では8種の生態比較を行い、社会進化段階の低次なグループは落枝内や石下に営巣し、コロニーサイズも極めて小さいこと、これに対し高次なグループは土中に営巣し、

コロニーサイズも数千から数百万に達することを示した。そこで、第3節ではCAP-PCR フィンガープリンティング法を用いてコロニー内の平均血縁度を測定するとともに、女王の交尾回数を推定した。その結果、低次グループでは平均血縁度が約0.75であることから交尾は1回、これに対し、高次グループでは平均血縁度が低く、特に最も社会性の進化したハキリアリ属では交尾回数が3以上と推定された。これまで、ハキリアリ属では雌の受精のう内の精子数と雄の貯精のう内の精子数の比較から各雌が10個体前後の雄と交尾すると推定されてきたが、低次グループが1回交尾であることを示したことは、多数回交尾の進化的意義を考察する上で極めて重要である。

第4節では、低次グループと高次グループの分業体制を行動観察と判別分析により比較し、低次グループでは主に齢分業、高次グループでは主に形態分業によることを明らかにしている。つまり、雌が多数の雄と交尾するハキリアリが明らかに個体差に基づく形態分業を採用しているという事実は、最近ミツバチなどで明らかになりつつある分業体制と遺伝的多様性の関係を考察する上で示唆に富む。

第5節では性比の問題を取り上げている。血縁選択説によれば、一回交尾での投資性比は雌に偏り、交尾回数が増すにつれ雌比が低下すると予測される。有翅虫の乾燥重量を測定したところ、一回交尾の低次グループでは雌に偏り、多数回交尾の高次グループでは雄に偏っており、基本的には理論的予測を支持した。しかし、理論では無限回交尾でも投資性比は1:1に落ち着くことを予測しているのに対し、今回の結果はハキリアリ属などで大きく雄に偏ることを示している。投資性比が雄に偏る例はミツバチやグンタイアリなどでも報告されており、主に局所的資源獲得競争(LRC)仮説によって説明されてきた。しかし、ハキリアリの場合はLRCによる説明が困難であり、性比論争に新たな問題を提示したことになる。

審査員一同は、これらの成果を高く評価し、また申請者が研究者として誠実かつ熱心であり、大学院課程における研鑽や取得単位数なども併せ、博士(地球環境科学)の学位を受けるのに十分な資格を有するものと判定した。