

学 位 論 文 題 名

A comparison of life history strategies between
monogynous and polygynous colonies in *Myrmica kotokui*

（シワクシケアリにおける単女王性コロニーと多女王性コロニー）

学位論文内容の要旨

何故複数の女王が協同繁殖するようになったかという多女王性進化の問題は真社会性の進化と同じ問題設定のため、第2の社会進化と呼ばれ現代の社会生物学における大きな関心の一つとなっている。そこで本研究では種内に単女王性と多女王性の2つの社会構造を持つシワクシケアリを用いて、社会構造間の生活史戦略の比較を行いこの種における多女王性の進化について考察した。

本研究は北海道内の3つの調査地（苫小牧、野幌、石狩）を用いて行った。調査地間ではそれぞれ優占的な社会構造が異なり、苫小牧では単女王性コロニー、石狩では多女王性コロニーが優占であったが、野幌個体群では2つの社会構造が混在していた。初めにこの3つの個体群間で各カーストの形態比較を行い、さらに2つの社会構造が混在している野幌個体群内でも同様の比較を行った。個体群間の比較では各カーストの頭幅が有意に異なっていた。また女王の卵管数や卵管長、有翅虫の胸幅／頭幅、翅長／頭幅にも違いが見られた。これらの結果はこれまで報告されている単女王性と多女王性の形態比較の結果とほぼ一致しており、単女王性コロニーの個体は多女王性コロニーの個体に比べ体サイズが大きく、分散能力や営巣能力に優れていることを示唆している。これはおそらく個体の繁殖戦略と関係しており、単女王性コロニーの個体は分散・単独営巣するため個体の形質に強い選択が生じている為と考えられる。一方野幌個体群内の形態比較では、多女王性コロニーと単女王性コロニーの間で女王とワーカーの卵管長と雄サイズに有意な差が見られたが、そのほかの形質では差は認められなかった。これは、個体群内では単女王性コロニーと多女王性コロニーの間で遺伝的交流が生じているため、各カーストの形態に差が生じにくいと考えられる。

単女王性コロニーが優占する苫小牧個体群では女王のいない孤児コロニーが約30%を占めており、単女王性コロニーの繁殖戦略を考える上で重要と思われる。そこで有女王コロニーと孤児コロニーの繁殖戦略の比較を行った。まずコロニー構成を比較すると、全ての有女王コロニーにおいて卵が含まれていたのに対し、孤児コロニーでは約30%のコロニー

でしか卵が含まれていなかった。この種が属する *M. ruginodis* グループでは孤児コロニー内でのワーカー産卵が報告されてきたが、今回の調査では孤児コロニーにおけるワーカー産卵は少ないと予想された。また孤児コロニーと有女王コロニー間での形態比較では、有翅虫やワーカーにおいて有意な差が見られ、孤児コロニーの個体の方が大きな値を示した。これは寿命の短い孤児コロニーにおいては、ワーカーは自らは産卵せず残された女王由来の幼虫により多くの資源を投資し、繁殖成功度が高い考えられる大型個体を生産する事によって、適応度を稼いでいるのではないかと考えられる。

次に、多女王性コロニーが優占する石狩個体群で女王を解剖した結果、繁殖状態が個体間で大きく異なっていた。女王の受精率、黄体所持率はコロニー内に含まれる女王数と関連し、女王の多いコロニーではこれらの値が低下し、繁殖偏差が大きくなることが明らかになった。これらの結果から女王数の多いコロニーほど女王間の繁殖競争が激しいと推測された。女王間の interaction はあまり見られなかったが、allogrooming 頻度は女王数と有意な相関を示した。女王間の allogrooming 頻度が最も高かったコロニーでより詳細な観察を行ったところ、グルーミングを介した順位性が確認された。他個体から頻繁にグルーミングされた上位個体は発達した卵巣と黄体を持っていたが、グルーミングをされる頻度が少ない下位個体の卵巣はあまり発達しておらず、黄体も確認されなかった。また下位個体の中には未受精女王も含まれていた。以上の結果は女王間で見られた順位性が繁殖状態と大きく関連していること示している。

最後に単女王性コロニー、孤児コロニー、多女王性コロニー間で、ワーカーの行動パターンと繁殖虫生産数を比較した。まず孤児コロニーと単女王性コロニーで比較すると、ワーカーあたりの繁殖虫生産数は孤児コロニーで大きく、また生産される繁殖虫サイズも有意に大きい値を示した。またワーカーの行動パターンも異なり、孤児コロニーのワーカーは頻繁に幼虫の世話をしていた。次に単女王性コロニーと多女王性コロニーで比較したところ、ワーカーあたりの繁殖虫生産数には差は見られなかったが、繁殖虫サイズは単女王性コロニーで有意に大きな値を示した。ワーカーの活動性は多女王性コロニーで高く、self-grooming や allogrooming を頻繁に行っていた。

本研究で明らかになった結果を Hamilton 則に適用し、この種における多女王制進化の過程を考察した。単女王制コロニーが多女王化するには、餌資源や営巣地をめぐるコロニー間競争の激化が条件となるのに対し、孤児コロニーにおける女王補充の進化は分散女王の適応度減少だけで生じうる。つまり、新女王の母巢居残りは、まず孤児コロニーで生じ、これに伴ってコロニー間競争とコロニー密度が上昇することによって、多女王制コロニーが進化したと考察される。

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 戸 田 正 憲

学 位 論 文 題 名

A comparison of life history strategies between
monogynous and polygynous colonies in *Myrmica kotokui*

(シワクシケアリにおける単女王性コロニーと多女王性コロニー)

近年におけるアリ・ミツバチ・シロアリなどの社会性昆虫研究の中心課題は、不妊カーストの遺伝と進化に関するものであるが、同じ産卵カーストでありながら女王間に産卵数の偏りが生じやすい多女王性コロニーの問題も「第二のカースト進化問題」として注目されている。本研究は、基本的に単女王性でありながらしばしば多女王性コロニーも報告されてきた *Myrmica ruginodis* グループの日本産種 *M. kotokui* を材料として、単女王性コロニーと多女王性コロニーの生態比較により、多女王性の進化要因を明らかにしようとするものである。

申請者は、1996 年、発達した森林内にあり多女王性コロニーがほとんど見られない北大苫小牧地方演習林と、森林が分断化され多女王化の進んだ石狩市防風林において研究を開始したが、1999 年、両調査地の中間的な環境条件下にある野幌森林公園内では両タイプのコロニーが混在していることを見出し、調査地に加えている。

まず、苫小牧個体群と石狩個体群を比較したところ、1) 飛翔能力の指標となる翅長・頭幅比は雌雄共に苫小牧個体群で有意に大きく、石狩個体群では翅の萎縮した新生女王や胸部がワーカー化した女王さえ観察された、2) 女王の産卵能力の指標となる卵巣小管の数と長さも苫小牧個体群で有意に大きい、などの結果を得ている。次に、野幌個体群内で単女王性コロニーと多女王性コロニーの比較を行ったところ、翅長・頭幅比は雌雄ともに差が無く、同一個体群内では形態差が生じにくいことを示している。このことは、同一個体群内のコロニー比較によって多女王性の進化を論じる研究例が多いことを考えると、注目に値する。

第二の注目点は、本研究が単女王性優占個体群に多い孤児コロニーに着目していることである。これまで、孤児コロニーは不完全コロニーとして研究上無視されることが多かったが、本研究では、苫小牧個体群で約 30%を占める孤児コロニーと女王健在コロニーを比較し、1) 雌雄ともに孤児コロニーの有翅虫が大きい、2) 有翅虫の生産率も孤児コロニーで大きい、3) ワーカーの卵巣小管長は孤児コロニーで長い、ワーカー

一による産卵はほとんど生じていない、などの結果を得ている。

第三の注目点は、石狩個体群の多女王性コロニー内で一見平和的に共存している女王間に生殖の偏り (RS: reproductive skew) を発見したことである。しかも、RSはワーカーによるグルーミング頻度と有意に相関してしていることを見出しており、grooming hierarchy の例として、少なくともアリでは初めての報告となる。

最後に、ハミルトン則に基づき、多女王性進化の過程を考察している。要点は、1) 他の研究者による理論的研究が予測するように、生息環境の分断化・縮小が *M. kotokui* における多女王化の初期要因と考えられる、2) しかし、ハミルトン則のパラメーターのうち、分断化が直接影響を及ぼすのは飛翔分散型女王の直接適応度のみであり、受け入れ側女王の直接適応度には何の影響も与えない、3) 従って生息環境の分断化・縮小だけでは多女王化を引き起こすことは困難であり、受け入れ側女王の適応度を減ずる要因を仮定する必要がある、4) 孤児コロニーには受け入れ側女王がおらず、ワーカーは産卵しないことからその直接適応度もほぼ0、従って、ハミルトン則によれば、新生女王の居残りは女王健在コロニーよりも孤児コロニーで容易に生じやすい筈である、5) もし、孤児コロニーで新生女王の居残りが起こり、これによってコロニー間競争が激しくなると受け入れ側女王の直接適応度が減少し、3) の困難を克服できる、などである。今後、この考察を数理モデルとして表現することが期待されるが、孤児コロニーにおける女王の居残り、それによる競争激化を仮定した考察は、非常に興味深い。

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、大学院課程に於ける研鑽や取得単位なども併せ、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と判定した。