

論文の内容の要旨

論文題目：社会性狩り蜂シダクロスズメバチにおける多回交尾の進化過程と繁殖生態に関する研究

(Evolutionary process of multiple mating and reproductive ecology in the social wasp *Vespula shidai*)

氏名：佐賀 達矢

第1章 序論

群れ内に不妊階級が存在し、子が親を世話する真社会性昆虫の進化背景の解明は、進化生物学上の大きな課題である。巣仲間の高い血縁度を基盤として真社会性が進化したという血縁選択説の考えは、社会生物学の発展に大きく貢献した。巣仲間の血縁度が高い方が、高い包括適応度を得るためには有利だが、社会性ハチ目昆虫では、巣仲間の血縁度を低下させる行動、例えば、女王の多回交尾や多女王制のコロニーを作る種が次々と観察されている。女王の多回交尾は、コロニー内の働き蜂（娘）間の血縁度を低下させ、利他行動によって得られる包括適応度を減少させるだけでなく、女王のエネルギー損失や被食される危険性の増加、交尾時の身体的損害、精液中の有害成分への免疫コスト等、様々なコストが報告されている。上記のコストが考えられる女王の多回交尾の進化過程を解明することは、30年以上前から社会生物学における課題である。

社会性ハチ目昆虫の女王の多回交尾は、ミツバチ属、スズメバチ亜科、アリ類の複数の亜科で、独立に進化したと考えられている。各分類群において、女王の平均交尾回数と平均的な巣の規模の関係を種間比較した研究では、両者に正の相関があり、女王の多

回交尾は適応的な行動であると考えられている。一方、種内で、女王の交尾回数と巣の規模に正の相関があることを示した例は少ない。また、女王の多回交尾が適応的な行動であるか否かを正確に評価するためには、女王の生涯繁殖成功度を調べる必要があるが、これまで調べられてはいない。よって本研究では、多回交尾するシダクロスズメバチ女王の交尾回数と生涯繁殖成功度の関係を調べ、その結果から、女王の多回交尾が適応的な行動であるかを議論する(2章)。女王の多回交尾によって利益を生む要因は、主に巣仲間の遺伝的多様性の増加に起因する病気への抵抗性増強や遺伝的役割分業が提唱されている。本研究では、これまでスズメバチ亜科では知られていなかった働き蜂の父系によって病気への抵抗性の差があることを明らかにした(3章)。また、シダクロスズメバチと姉妹種のクロスズメバチが相互に種内・種間で社会寄生しあうことを発見した。この社会寄生の行動が適応的であるか、巣内個体の遺伝的多様性の点から考察する(4章)。上記の結果を踏まえたうえで、シダクロスズメバチの女王の多回交尾と社会寄生の進化過程について総合的に考察する(5章)。

第2章 女王の交尾回数と生涯繁殖成功度の関係

女王が多回交尾する真社会性昆虫のいずれの分類群においても、多回交尾は適応的な行動であるという理解の上に様々な研究がなされている。その根拠は、セイヨウミツバチとフタフシアリアリ亜科 *Pogonomyrmex occidentalis*、スズメバチ亜科 *Vespula maculifrons* で、それぞれの女王の交尾回数と巣の規模、あるいは巣の成長速度に正の相関があることに基づいている。一方、理想的には、女王の多回交尾の適応的意義を評価するためには、女王の交尾回数と生涯繁殖成功度の関係を調べるべきだが、それは困難であるため、現在まで報告されていない。本研究では、蛹化時に巣盤に糞を残す性質をもつシダクロスズメバチの糞の数から、生涯繁殖成功度を算出する方法を適用して、女王の交尾回数と生涯繁殖成功度の関係を調べた。その結果、両者に正の連関が認められ、本種の女王の多回交尾は適応的な行動であると考えられた。また、秋季の繁殖虫生産開始時期の巣についても同様に調べたところ、女王の交尾回数が多い巣ほど早い時期から繁殖虫生産を開始していた。次に、羽化時期による女王の乾燥重量と人工条件下での越冬中の生存率を調べた。その結果、早い時期に越冬を開始した女王は、遅い時期に越冬を開始した女王よりも体重が重く、越冬中の生存率が有意に高かった。これらの結果から、本種における女王の多回交尾の適応的意義について考察する。

第3章 病気への抵抗性仮説の検証

女王の多回交尾によって利益を得る要因のひとつとして、働き蜂の父系ごとに病気への抵抗性に差がある場合には、多回交尾によって複数の父系由来の働き蜂で巣を構成す

ることになり、様々な病気への抵抗性をもつ集団が形成できると考えられている。この仮説はセイヨウミツバチとフタフシアリ亜科の *Acromyrmex echinator* で実証されているが、スズメバチ亜科では実証されていない。本研究では、2013年に本種の死亡した女王から採集した昆虫病原糸状菌 *Beauveria bassiana* を本種の働き蜂に接種して生存時間を調査し、父系によって生存時間に差があるか調べた。その結果、働き蜂の父系によって有意に菌塗布後の生存時間、生存割合に差があることが明らかとなった。以上の結果から、本種における遺伝的多様性増加に伴う病気への抵抗性仮説について議論する。

第4章 種内及び種間社会寄生の検証

スズメバチ亜科の多くの種が種内社会寄生を行うことが知られている。シダクロスズメバチは本州の低山地から山地に分布し、姉妹種のクロスズメバチは平地から低山地に分布している。筆者は、両種の分布が重複する地域では、両種ともに種内社会寄生し、かつ、相互に種間社会寄生することを発見した。側所的な分布を示す今回の2種では、互いに単独の個体群からの個体の流入があることから、種間の識別の進化や寄生に関する能力の軍拡競争が起こりづらと考えられる。これまで、社会性昆虫の種内及び種間社会寄生によって得られる利益は、もっぱら巣などの構造物の二次的利用と宿主の労働力を得ること考えられてきたが、巣内個体の遺伝的多様性の増加による利益についても議論する。

第5章 総合考察

本研究では、スズメバチ亜科の種の生涯繁殖成功度を測る方法を考案し、その方法を用いて、シダクロスズメバチの女王の多回交尾が適応的であること示した。また、交尾回数が多い女王の巣ほど早い時期から繁殖虫生産を始めており、早い時期に羽化する女王は乾燥重量も重く、越冬中の生存率が高いことも明らかにした。さらに、女王の多回交尾が利益を生む要因について、病気への抵抗性仮説を検証した。そして、スズメバチ亜科に広く見られる社会寄生という特異な繁殖行動を本種でも観察し、巣仲間の遺伝的多様性の増加による利益という視点から、その適応性を議論した。

シダクロスズメバチでは、女王が多くのオスと交尾し、かつ、様々な父系の働き蜂が均等に存在する巣ほどより多くの働き蜂を生産していることが明らかとなった。この結果は社会性昆虫の多回交尾の進化を考える際には、あまり注目されてこなかった交尾後の性選択（精子競争やメスの隠蔽的選好み）の可能性が示唆された。今後の課題としては、女王の多回交尾の利益仮説の中で、今回実証した病気への抵抗性増強仮説と排反でない仮説の検証、及び、女王の多回交尾について性選択の視点からの研究が必要だろう。