

博士論文要旨

氏名	今崎 惟
学位の種類	博士（人間科学）
学位記番号	甲第22号
学位授与年月日	令和5年10月23日
学位授与の条件	神戸女学院大学学位規程第5条1項の規定による
学位論文題目	Sibling cannibalism in group-living larvae of the solitary wasp, <i>Isodontia harmandi</i> (Hymenoptera: Sphecidae): effects of prey availability and size discrepancy

論文の要旨

ブルード削減 (brood reduction) は、同じ場所で発育する一群のきょうだい（ブルード）の数が削減される現象であり、利用可能な餌資源の予測不能性のため親が過剰に子を産む傾向を背景として、親が提供する餌資源をめぐるきょうだい間競争を通じて起きると考えられている。ブルード削減は、もともと鳥類のブルードに見られる孵化の非同調性を説明する仮説として提案され、その生態学的プロセスや意義に関しては、巣内で発育中の子が親の給餌に依存する習性をもつものが多い鳥類において集中的に研究されてきた。それらの研究は、血縁個体の協力と対立に関する行動生態学の中心的課題の1つとなってきた。しかし、きょうだい間競争はさまざまな分類群で広く見られるにもかかわらず、ブルード削減に関する研究は限られており、理解を深めるためにも鳥類以外の分類群での研究が必要とされる。社会性ないし単独性の有剣ハチ類は、鳥類と同様に、複数の子が年長の姉妹や母親の給餌に依存しているが、これらのハチ幼虫は互いに隔離された育室で発育するため、幼虫同士の攻撃的相互作用によるブルード削減は生じない。しかし、単独性カリバチの1種アルマンアナバチ (*Isodontia harmandi*) は、例外的に1つの共同育室の中で最大10数匹の幼虫が母バチにより貯えられた餌に依存しながら集団で発育する。集団発育には幼虫同士の寛容さが必須だが、一方で本種では幼虫同士の共食いという攻撃的行動もしばしば観察されてきた。本研究では、本種を昆虫におけるブルード削減のモデルとして捉え、この矛盾した幼虫間の相互作用を行動生態学的な視点から理解することを目的とした。

本研究に先立って著者らはアルマンアナバチの野外巣において顕著なブルード削減がみられることを明らかにし、飼育実験を通じて幼虫期の生存率が餌量とブルードサイズ（きょうだい数）の影響を受けること、また共食いが幼虫期の死亡の大半であることを示した。しかし、幼虫の共食いが餌不足によって生じているかどうかは未解決であった。

本研究は、アルマンアナバチ幼虫の共食い行動が餌不足条件によって引き起こされるか、餌以外の要因が共食い行動に影響するか、さらに何が共食い行動のトリガーとなるかを人工育室を用

いた飼育実験により明らかにすることを目的として行った。実験では、高低2種類の餌条件を同巢幼虫（きょうだい）と異巢幼虫（非きょうだい）のペアに用意し、これらの条件が96時間の飼育実験期間中の共食いの発生に影響しているかどうかを調べた。また、実験に用いた個体の発育段階と性組合せ、餌の密度と平均サイズなどの条件が共食い発生に影響するかどうかにも検討した。さらに、24時間ごとに幼虫の体サイズや餌残量を測定し、共食い発生との関係を調べた。その結果、共食いは高餌条件よりも低餌条件で有意に高い頻度で発生し、餌不足が共食い行動を促進することが明らかになった。また、性組合せの異なるペアを比較すると、共食いは雄ペアより雌ペアで生じやすかった。これはハチ類の半倍数性に由来する血縁度の差からの予想には反しているが、性的二型のある本種（雌は雄よりもサイズの大きい）では同じ餌条件でも雌ペアがより餌不足になりやすいことを反映しているものと考えられた。共食いの発生は、餌の密度と平均サイズにも有意な正の影響を受けた。餌残量の時間的変化から、共食い発生ペアの多くは共食いの起きた時点でも餌が残っていることが多く、餌の枯渇は共食いの直接的なトリガーではないことを示した。共食い個体の体長は常に犠牲個体より大きかったが、幼虫の成長過程を追跡すると、共食い発生ペアは非発生ペアに比べ早い時点で両者の体長差が大きくなっていた。以上から、餌不足条件によって生じる幼虫間の体長差や幼虫の体調不良が共食いのトリガーとなっている可能性が示唆された。

本研究の結果は、アルマンアナバチ幼虫の共食いによるブルード削減が親の貯えた餌資源をめぐるきょうだい間競争の産物であり、栄養獲得と競争緩和を同時に可能にするものであることを示した。おもに鳥類を対象に研究されてきたブルード削減では、確実なきょうだい間共食いの事例はほとんどなく、広い分類群で知られるきょうだい間共食いの多くは、鳥類のブルード削減が生じる文脈とは異なっている。この点で本種の共食いによるブルード削減は新奇な事例を提供しており、鳥類以外の分類群におけるブルード削減の理解を深めるモデルとなることを示した。また、幼虫のきょうだい間共食いが、大きなサイズ差あるいは体調不良のきょうだいなど、生存見込みの低い個体に向けられることによって、共食い個体自身の適応度だけでなく、犠牲個体の包括適応度を高めるように働いている可能性を指摘した。本研究の手法は、今まで詳細に調べるのが困難だったきょうだい間共食いに至る過程を実験的に明らかにする可能性を開くものである。

博士論文審査結果の要旨

今崎惟氏の博士学位申請論文 “Sibling cannibalism in group-living larvae of the solitary wasp, *Isodontia harmandi* (Hymenoptera: Sphecidae): effects of prey availability and size discrepancy” (「単独性カリバチ、アルマンアナバチ (ハチ目：アナバチ科) の集団生活をする幼虫のきょうだい共食い：餌の利用可能性とサイズ差の影響」) についての審査結果の要旨を以下に記す。

今崎氏の本申請論文は、特異な営巣行動をもつ日本産カリバチの1種について、その幼虫期の生態に焦点をあて、幼虫に備わった「寛容性と攻撃性」という矛盾した行動の理解を目的とした研究である。古くからファールブル『昆虫記』が受容されてきた日本ではカリバチ類の営巣行動についての関心が高く、幼虫が集団生活をするというきわめて例外的な性質をもつアルマンアナバチについても、1930～60年代にかけて常木勝次や岩田久二雄など著名な昆虫研究者による高い水準の研究が行われた。それらの成果として、単独生活をする他のカリバチ類の幼虫は同種他個体と1つの育室内では共存できないのに対して、本種の幼虫は集団生活にふさわしく、基本的には互いに寛容な性質を示すこと、その一方でしばしば幼虫同士の共食い(=きょうだい共食い)が生じることも明らかにされた。しかし、その後は、本種が研究対象となることはほとんどなく、餌を分け合う寛容な行動と共食いという極端に攻撃的な行動の2つが併存することについて十分な説明はつけられないままだった。

1970年代以降、行動の適応進化的な側面を強調する行動生態学が興隆し、特に鳥類において、きょうだい殺しのような激烈なかたちで巣内のひな数が調整されていく過程は「ブルード削減 (brood reduction)」と呼ばれ、1980年代以降多くの行動生態学者の関心を引いてきた。その1つの解釈は、餌資源量の変動が予測不能な環境下では、親鳥は餌の豊富な状況に備えて多めに産卵する傾向にあるが、餌の十分ではない繁殖期には、多すぎるひな数が年長びなによる年少びなへの攻撃を通じて減らされる、とするものである。「資源トラッキング」と呼ばれるこの仮説は、鳥類で多くの実証的研究が行われた。しかし、同様の現象は鳥類以外ではほとんど検証されてこなかった。今崎氏の研究は、このようなきょうだい間対立に関する行動生態学的な視点に立脚して、アルマンアナバチのきょうだい共食いを理解しようとするものであり、同時に鳥類以外での事例からこの研究分野に新しい知見を提供するものといえる。

今崎氏は、まず先行論文 (Imasaki and Endo 2022) で、アルマンアナバチのブルード削減が共食いによって生じていることを報告した。この場合、ブルードとは1つの育室で育つ幼虫のことである。この論文では、野外で採集した大量の巣のうち捕食寄生など外的な死亡要因を含まない巣のデータに基づいて、発育段階が進むにつれて巣内のハチ子の数が減ること、すなわちブルード削減が起きていることを間接的に示した。また、初期ブルード(卵、孵化幼虫)の大きな巣ほどハチ子1個体あたりの餌量が減少すること、初期ブルード全体を飼育した実験での直接的な観察から、ブルード削減はほぼ共食いによるものであることを明らかにした。

この先行論文では共食いが餌不足に関連することが示唆されたが、今崎氏の学位申請論文は、それを踏まえ、餌不足が幼虫の共食い行動の主因であることを実験的に明らかにする目的で行われた。

実験そのものは、ペア（2 個体）の幼虫を人工的な育室で飼育し、共食いが起きるかどうかを記録するという、きわめてシンプルなものである。実験では、餌量（低餌量/高餌量）ときょうだい関係（きょうだい/非きょうだい）の 2 つの操作可能な要因のほか、ペアの性別（雌/雄/雌雄混合/性不明）、発育段階（卵/孵化幼虫/中型幼虫）、餌密度（人工育室の底面積あたりの餌数）、平均餌サイズ（1 餌あたりの平均重量）の 4 要因も含めて共食いの発生に影響するかどうか解析された。また、人工育室を用いた利点を生かして飼育過程がインターバル撮影され、その画像をもとに得られた幼虫の成長や餌の消費のパターンが共食いの有無との関連で解析された。主要な実験結果は次のとおりである。1) 低餌量ペアでは高餌量ペアよりも高頻度で共食いが生じた。2) 雌ペアは、雄ペアよりも共食いが起きやすかった。3) 共食いは初期から後期幼虫までさまざまな発育段階で生じた。4) 餌が急速に消費されているときには共食いはより早く起きる傾向にあったが、餌が残っている状態でもしばしば共食いが発生した。5) 共食いの犠牲者はつねに共食い個体より体長が小さく、共食いが発生する以前に発育が停滞する傾向にあった。これらの結果から、アルマンアナバチ幼虫の共食いは、餌の不足した状況におけるきょうだい間対立の 1 形態であると結論された。また、共食いの発生は、必ずしも餌の残量が引き金になるわけではなく、幼虫が他個体とのサイズ差あるいは発育速度の差をモニタリングすることで、小型の個体あるいは発育不良の個体に対する共食いが誘発されている可能性が指摘された。このような犠牲者は生存の見込みが低く、血縁個体に食われることで包括適応度上の利益を得ること、一方共食い個体は生存の見込みを上昇させ、血縁個体を食うことによる包括適応度コストが低いと考えられると論じられた。

以上のように、今崎氏の論文は、アルマンアナバチ幼虫におけるきょうだい共食いという矛盾した現象について、共食いの発生に関わる要因を実験的に明らかにし、行動生態学的な視点から理解しようとしたものである。包括適応度レベルでの実証的なエビデンスは得られていないが、ブルード削減がきょうだい共食いによって駆動されるという現象そのものの発見の意義は大きく、実験的な手法も含めてこの分野の今後の研究の進展に貢献することが期待される。

博士論文公開発表会と口頭試問は2023年6月2日に開催され、多くの質疑応答がなされた。内容に関する質問や、飼育実験の野外環境における状況の再現性についての質問について、今崎氏はほぼ的確に説明した。また、共食いの栄養的な価値、共食い行動の遺伝的背景、親の営巣戦略から見たときの生涯繁殖成功など、多くの課題も指摘された。今崎氏は、これらの指摘にも一つ一つ誠実に答え、当該分野の研究についての十分な知識を背景に、これらの課題を把握していることを示した。

博士論文の発表内容、質疑応答、口頭試問の結果に加え、公表されている学術論文なども踏まえて総合的に審査した結果、主査および副査は、申請者の今崎惟氏が博士号（人間科学）を授与されるにふさわしいと判断した。

2023年6月7日

主査 高橋 大輔 教授
副査 野寄 玲児 教授
副査 遠藤 知二 名誉教授