慶應義塾大学学術情報リポジトリ
Keio Associated Repository of Academic resouces

Title	社会性アブラムシの建築生物学 : 植物ゴール内ホメオスタシスと社会制御
Sub Title	Architectural biology of social aphids : homeostasis and social regulation in plant galls
Author	柴尾, 晴信(Shibao, Harunobu) 松山, 茂(Matsuyama, Shigeru) 沓掛, 磨也子(Kutsukake, Mayako)
Publisher	
Publication year	2023
Jtitle	科学研究費補助金研究成果報告書 (2022.)
JaLC DOI	
Abstract	社会性アブラムシが巣内の安定な環境下で季節を感知し、適応する仕組みを解明することを目的として、彼らが宿主植物上に形成するゴールの生理的機能や、ゴールが寿命を迎える前に生理状態の悪化の兆候が現れる時期と原因について明らかにした。ゴールは光合成能力を持ち、巣内での呼吸によって発生した二酸化炭素を吸収し、アブラムシに酸素を提供するなど、ガス交換の役割を果たす可能性が考えられた。ゴールの枯死には、ゴール内壁を覆うほどのアブラムシ個体数の増加が関与しており、これによりゴール組織の葉緑素量や光合成能力の低下、巣内の光強度の低下が起こり、これらが有翅型の分散個体の出現を引き起こす要因と考えられた。 In order to elucidate the mechanism by which social aphids perceive and adapt to the seasons in a stable nest environment, we determined the physiological function of plant galls induced by the aphids, and the early warning signs and causes of deteriorating condition before the galls reach the end of their life span. We observed that plant galls have photosynthetic capacity and may play an important role in gas exchange, absorbing carbon dioxide produced by respiration in the nest and providing oxygen to the aphids. The mortality of the galls was related to an increase in the aphid population size to the extent that it covered the inner walls of the galls, which was thought to reduce the chlorophyll content and photosynthetic capacity of the gall tissue and the light intensity in the nest, triggering the emergence of winged dispersal individuals.
Notes	研究種目 : 基盤研究 (C) (一般) 研究期間 : 2019～2022 課題番号 : 19K06068 研究分野 : 生態学
Genre	Research Paper
URL	https://koara.lib.keio.ac.jp/xoonips/modules/xoonips/detail.php?koara_id=KAKEN_19K06068seika

慶應義塾大学学術情報リポジトリ(KOARA)に掲載されているコンテンツの著作権は、それぞれの著作者、学会または出版社/発行者に帰属し、その権利は著作権法によって保護されています。引用にあたっては、著作権法を遵守してご利用ください。

The copyrights of content available on the KeiO Associated Repository of Academic resources (KOARA) belong to the respective authors, academic societies, or publishers/issuers, and these rights are protected by the Japanese Copyright Act. When quoting the content, please follow the Japanese copyright act.

様　式　Ｃ－１９、Ｆ－１９－１、Ｚ－１９　（共通）

科学研究費助成事業　　研究成果報告書

令和　５ 年　 ６ 月　 ９ 日現在

機関番号：３２６１２
研究種目：基盤研究(C)（一般）
研究期間：2019～2022
課題番号：１９Ｋ０６０６８

研究課題名（和文）社会性アブラムシの建築生物学ー植物ゴール内ホメオスタシスと社会制御ー

研究課題名（英文）Architectural biology of social aphids: Homeostasis and social regulation in plant galls

研究代表者
柴尾　晴信（Shibao, Harunobu）

慶應義塾大学・自然科学研究教育センター（日吉）・訪問研究員

研究者番号：９０４０１２０７

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費）　　3,400,000円

研究成果の概要（和文）：社会性アブラムシが巣内の安定な環境下で季節を感知し、適応する仕組みを解明することを目的として、彼らが宿主植物上に形成するゴールの生理的機能や、ゴールが寿命を迎える前に生理状態の悪化の兆候が現れる時期と原因について明らかにした。ゴールは光合成能力を持ち、巣内での呼吸によって発生した二酸化炭素を吸収し、アブラムシに酸素を提供するなど、ガス交換の役割を果たす可能性が考えられた。ゴールの枯死には、ゴール内壁を覆うほどのアブラムシ個体数の増加が関与しており、これによりゴール組織の葉緑素量や光合成能力の低下、巣内の光強度の低下が起こり、これらが有翅型の分散個体の出現を引き起こす要因と考えられた。

研究成果の学術的意義や社会的意義
本研究では、社会性アブラムシによって誘導される植物ゴールが、光合成によりCO_2を吸収してO_2を発生させるという他の社会性昆虫の巣には見られないユニークな機能を備えていることを発見した。アブラムシはゴール組織の生理状態の悪化や周囲の明るさの低下といった局所的な情報から巣内ホメオスタシスの破綻という大域的な情報を得ることも新知見として得られた。天然の植物由来のにおい成分は、アブラムシのフェロモンの働きを促進・抑制する効果があり、フェロモンと組み合わせて用いることで、殺虫剤を使わずに効果的な天敵昆虫の誘引や害虫・天敵の行動制御が可能となる。これは環境低負荷型の新しい害虫防除技術の開発につながりうる。

研究成果の概要（英文）：In order to elucidate the mechanism by which social aphids perceive and adapt to the seasons in a stable nest environment, we determined the physiological function of plant galls induced by the aphids, and the early warning signs and causes of deteriorating condition before the galls reach the end of their life span. We observed that plant galls have photosynthetic capacity and may play an important role in gas exchange, absorbing carbon dioxide produced by respiration in the nest and providing oxygen to the aphids. The mortality of the galls was related to an increase in the aphid population size to the extent that it covered the inner walls of the galls, which was thought to reduce the chlorophyll content and photosynthetic capacity of the gall tissue and the light intensity in the nest, triggering the emergence of winged dispersal individuals.

研究分野：生態学

キーワード：社会性アブラムシ　植物ゴール　ホメオスタシス　表現型多型　階級分化　モルフ分化　季節適応

※科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属します。

様　式　Ｃ－１９、Ｆ－１９－１、Ｚ－１９（共通）

１．研究開始当初の背景

社会性昆虫は、巣を建築し、外部環境が変化しても巣内の状態を一定に保つホメオスタシスのしくみを進化させている。社会性アブラムシは、彼らにとって良質な食物の供給源であり、外敵の侵入を食い止める防護壁でもあり、生存に不可欠な巣となる植物ゴールを誘導する。彼らのゴールは、本来の植物には見られない異常な「構造物」であるが、生きた植物組織からなり、植物の適応的な環境応答機構を巧みに取り込んだ、他の社会性昆虫の巣には見られないユニークな機能を備えている可能性がある。一方で、社会性アブラムシのゴールは生きた植物の組織で構成されているため、盛夏が過ぎて秋になると、ゴールが枯死し始め、巣内のホメオスタシスが維持できなくなって破綻すると予想される。しかし、その時点ではアブラムシのコロニーは増殖モード（無翅モルフの分化）や防衛モード（兵隊階級の分化）から分散モード（有翅モルフの分化）へと切り替わっており、過去の研究からは、有翅虫が最適なタイミングで一斉に分散することが示唆されている。彼らは安定した巣内環境で一体何を手がかりにして季節の到来を予知し、コロニー全体の適応的な応答（階級/モルフ分化）を実現しているのだろうか? 社会性アブラムシが誘導する植物ゴールの生理的機能や巣内のホメオスタシス調節におけるアブラムシと植物の役割分担、ホメオスタシスの維持・破綻機構に関わる環境要因、社会性アブラムシと植物の異種間コミュニケーションに関係する情報伝達物質については、これまで明らかにされていなかった。

２．研究の目的

本研究では、社会性アブラムシが誘導する植物ゴールの生理的機能（紫外線カット、光合成による炭酸同化と酸素供給）や、巣内のホメオスタシスが維持される期間から破綻する過程（アブラムシの個体数、ゴールの生理状態、ゴール内の光環境の季節変化）を詳しく調査し、さらに社会性アブラムシと植物ゴールの異種間コミュニケーションに焦点を当て、巣内のホメオスタシスの維持や破綻に関わる環境の合図やホルモン、アレロケミカルなどの情報伝達物質を明らかにし、巣内ホメオスタシスを基軸としたアブラムシの表現型多型（階級/モルフ分化）の季節適応機構を解明することを目指している。

３．研究の方法

研究材料として用いるハクウンボクハナフシアブラムシ（Tuberaphis styraci）は、宿主植物に寄生し、巨大なサンゴ状のゴール（巣）を形成する社会性昆虫であり、不妊の兵隊階級を持っている。本種の兵隊は、若い個体はゴール内で清掃を担当し、年老いた個体はゴールの外での防衛活動に従事するという日齢に基づく役割分担を行なっている。兵隊階級の分化は、生殖個体の密度が高い時に誘導され、兵隊個体の密度が高まると負のフィードバックによって抑制される。盛夏を過ぎ、ゴールが成熟すると有翅モルフ（有翅産性虫）が分化し始め、秋になるとゴールが枯れ始める頃には、成虫として羽化し、一斉に飛行分散を始める。

(1)アブラムシゴールの構造と機能

野外で本種のゴール（N=22）を 6 月～9 月にサンプリングし、各ゴールの上半部と下半部を比較して、ゴール壁の厚さや小孔の有無、紫外線や可視光線のカット効果について調査した。紫外線メーター（おんどとり TR-74Ui）を使用して、自然光とゴール透過光中の紫外線の強度を測定した。また、可視光スペクトロメーター（ezSpectra 815V）を使用して、自然光の発光スペクトル（ゴール表面に降り注ぐ光の強度を波長ごとに示したもの）とゴールの吸収スペクトル（ゴール壁がどの光をよく吸収するかを示したもの)を 340～780㎚ の範囲で測定した。比較のために、宿主植物の葉の吸収スペクトルも測定した。各測定項目では、同じ対象から 2～6 回の反復測定を行ない、代表値として平均値を使用した。ゴール全体の平均値と、ゴールの上半部と下半部の平均値を計算した。

(2)ゴールは光合成能力を持つのか？

上記の各ゴールについて、複数の部位で葉緑素量（SPAD 値）と光合成能力（Qy 値）を定量評価した。小型葉緑素計（SPAD-502Plus)を使用して SPAD 値を測定し、クロロフィル蛍光測定器（FluorPen FP110)を使用して Qy 値を測定した。比較のために、宿主植物の葉の SPAD 値と Qy 値も測定した。Qy 値の測定では、ゴールに黒い布を被せ、葉をクリップで挟んで 5 分間の暗順応処理を行なった後に測定した。各測定項目では、同じ対象から 6～20 回の反復測定を行ない、代表値として平均値を使用した。ゴール全体の平均値と、ゴールの上半部と下半部の平均値を計算した。

(3)ゴールは実際に CO2 を吸収し、O2 を発生させるのか？

野外で 6 月～9 月にサンプリングしたゴール（N=22）を個別に密閉容器に入れ、酸素・二酸化

炭素濃度計（FUSO デジタル CO2・O2 チェッカー)を使用して、自然光の強度を 3 つの段階(暗黒、弱光、強光)に設定し、CO2 吸収量と O2 発生量を測定した(温度 25-30℃、湿度 75-85%)。暗黒条件下での呼吸速度を求め、実際の光合成速度（CO2 吸収速度、O2 発生速度）はみかけの速度に呼吸速度を加算することで求めた。一部のゴール（N=6）は上半部または下半部に覆いをかけて測定し、ゴールの部位ごとに CO2 吸収速度と O2 発生速度を求めた（自然光の強度を暗黒と強光の 2 段階に設定し、温度 25-30℃、湿度 75-85%)。比較のために、宿主植物の葉の CO2 吸収速度と O2 発生速度も測定した。

(4)ゴールに生理状態の変化の兆候が表れる時期と原因

(1)と(3)でサンプリングしたゴールの葉緑素量（SPAD 値)、光合成能力（Qy 値)、光合成速度（CO2 吸収速度、O2 発生速度）を定量評価し、ゴールに生理状態の変化の兆候が表れる時期とその原因について調査・分析した。SPAD 値はゴール内の葉緑素量（窒素状態）を示し、Qy 値はゴール内の葉緑体の光合成量子収率（光エネルギーが光合成の光化学反応にどれだけ利用されるか）を表す指標である。これらはゴールの生理状態の良し悪しを反映するものである。また、(1)でサンプリングしたゴールにおいて、巣内のアブラムシの階級、モルフ、個体数とゴールの生理状態の間に相関関係があるかを分析した。

(5)ゴール内の光環境の季節変化

(1)でサンプリングしたゴールを用いて、ゴール表面に降り注ぐ自然光の強度とゴール壁や巣内のアブラムシを透過する光の強度を可視光スペクトロメーターを使用して測定した。照度(lux) [lm/m2] および光合成光量子束密度 (PPFD) [mol/m2・s] という単位を使用して明るさを表した。ゴールが変色したり枯れたりし、またはアブラムシの個体数が増えて、ゴール内壁を覆い尽くすほどになると、巣内に到達する光の強度がどれだけ低下するかを評価した。

(6)アブラムシが明るさを感じる光強度

(1)でサンプリングしたゴールから得られたアブラムシを用いて、室内で飼育実験を行なった。本種の無翅モルフ成虫は、短日条件（暗い期間が長い）下で有翅モルフを産むことがわかっている。そこで、成虫が光の強度を認識する能力を調べるために、通常では有翅モルフが産まれない長日条件(16L:8D)の環境で、白色 LED の光強度を 5 つの段階（0、10、100、1000、10000lux）に変化させて、成虫を 1 ヶ月間、人工飼料上で飼育し、有翅モルフが産まれない光の強さについて調査した（温度 25℃、湿度 50-60%)。

４．研究成果

(1) アブラムシゴールの構造と機能

本種は宿主植物上にサンゴ状の巨大な緑色のゴールを形成する。ゴールの上半部は安全なエリアであり、生殖個体や脱皮後の新兵隊が多く分布していた。一方、ゴールの下半部は多数の小孔があり、若齢兵隊による排泄物処理や老齢兵隊による防衛のための開口部を伴う危険なエリアとなっていた（Shibao et al. 2021, 2022)。そこで、安全で日光を受けやすい上半部とそうでない下半部とを比較し、ゴールの構造や機能に違いがあるか調査した。その結果、上半部のほうが下半部よりもゴール壁が厚く、紫外線や可視光線をカットする効果が高いことがわかった。また、緑色のゴール組織の可視域の吸収スペクトルは葉のそれと非常に似ており、短波長域（450nm 近辺）と長波長域（660nm 近辺）が高く、中波長域は低いことが観察された。特に上半部ではこの吸収パターンが顕著であった。一方、枯れ始めた黄色から茶色のゴールでは明確な吸収パターンは観察されなかった。これらの結果から、若い緑色のゴールは葉緑素を含み、光合成能力を持っていることが示唆された。

(2)ゴールは光合成能力を持つのか？

本種のゴールが葉と同様に葉緑素を含み、光合成能力を持つのか、またゴールの上半部と下半部で葉緑素量や光合成能力に違いがあるのかについて、ゴールおよび葉の SPAD 値と Qy 値を定量評価することで明らかにした。結果として、若い緑色のゴールは葉に匹敵する高い SPAD 値と Qy 値を示したが、枯れ始めた黄色から茶色のゴールは低い SPAD 値と Qy 値を示した。これらの結果から、若い緑色のゴールは実際に葉緑素を含み、光合成能力を持っていることがわかった。さらに、日光を受けやすいゴールの上半部は、そうでない下半部よりも高い SPAD 値と Qy 値を示した。これにより、ゴールの上半部は葉緑素量が多く、光合成能力が高いことが明らかになった。

(3)ゴールは実際に CO2 を吸収し、O2 を発生させるのか？

本種のゴールは葉と同様に光合成によって CO2 を吸収し、O2 を発生させるのか、またゴールの上半部と下半部で CO2 吸収能力や O2 発生能力に違いはあるのかについて、ゴールまたは葉を密閉容器内に入れて一定時間のガス濃度の変化を直接測定することで明らかにした。結果として、ゴールは葉に比べて劣るが、CO2 を吸収し O2 を発生させる能力を持っていることがわかった。さらに、日光を受けやすいゴールの上半部のほうが、そうでない下半部よりも高い CO2 吸収能力と O2 発生能力を有していることが明らかになった。本種のゴールは複雑なサンゴ状の巣に

成長し、ゴール上部に開口部がなく酸素が行き届きにくい構造であるが、巣内での呼吸によって生じた二酸化炭素を利用して光合成を行ない、アブラムシに酸素を提供するなど、光合成や呼吸に伴うガス交換の役割を果たしている可能性が考えられた。

(4)ゴールに生理状態の変化の兆候が表れる時期と原因

野外のアブラムシゴールの生理状態の季節変化を可視化する目的で、小型葉緑素計やクロロフィル蛍光計測などの植物診断技術を利用した。6 月の若い緑色のゴールでは葉緑素量が多く、活発な光合成活動が見られた。しかし、7 月以降は黄色から茶色に変色し、枯れかかったゴールが目立つようになった。これらのゴールでは葉緑素量が減少し、光合成活動が衰えていた。ゴール枯死に先立って生理状態の悪化の兆候が現れたゴールでは、ゴール内壁を覆い尽くすほどアブラムシの個体数が増加し、有翅虫の早期羽化が観察された。6 月という早い時期でもゴールの生理状態が悪化すると有翅虫の早期羽化が起こり、同じ時期に同じ場所で採集したゴールの間で有翅虫の出現タイミングが大きくばらついていた。一方、ゴールとは対照的に宿主植物の葉は 6 月から 9 月まで活発な光合成活動を続け、葉緑素量が多く、良好な生理状態を保っていた。

(5)ゴール内の光環境の季節変化

野外のアブラムシゴール内の光環境の季節変化について、可視光スペクトロメーターを用いて明らかにした。6 月の若い緑色のゴールでは、アブラムシの個体数がまだ少なく、ゴール内に到達する光の量はゴール表面に降り注ぐ光の量の約 1〜2 割程度であった。しかし、7 月下旬から 8 月初旬にかけてアブラムシの個体数が急増し、ゴール内壁を覆い尽くすほどになると、巣内に届く光の量は 1 割未満に劇的に減少した。さらに、9 月になると枯死した組織によって光が遮断され、ゴール内は著しく暗くなった。ゴール内でのアブラムシ個体数の急増やゴール組織の緑色から茶褐色への変化により、ゴール内の光強度が低下すると、アブラムシは有翅モルフを産み始める可能性が考えられた。

(6)アブラムシが明るさを感じる光強度

長日条件下で光強度を 5 段階に変化させ、アブラムシ成虫がどの程度の光強度から「明るさ」を感じ始めて有翅モルフを産まなくなるのかを調査した。その結果、白色 LED による光強度を基準にすると、光源から 10㎝ の距離で 1.3×1024 photons・㎡-2・s-1（約 100 ルクス）以上の強い光が必要であることがわかった。外部が長日条件であっても、ゴール内のアブラムシの個体数の急増やゴール組織の色の変化により、ゴール内部の光強度が弱まると、アブラムシは「短日」と認識し、有翅モルフを産み始めることが確認できた。

(7)社会性アブラムシと植物ゴールの異種間交信

本研究では、アブラムシがゴール組織の生理状態の悪化や周囲の明るさの低下により、巣内のホメオスタシスが破綻することを察知し、ゴールが枯死する前に有翅虫となって脱出できる可能性を示唆するデータが得られた。しかし、アブラムシと植物ゴールの間の異種間コミュニケーションに関与する情報化学物質については明らかにすることができなかった。ただし、例えば、ゴールが天敵によって物理的な損傷を受けた際に放出される匂い物質が、若齢の兵隊個体を動員して攻撃に参加させる働きがあることを発見している。このことから、本種は自身のフェロモンに加えて、ゴール由来のアレロケミカルを化学コミュニケーションに活用している可能性が考えられる。

５．主な発表論文等

〔雑誌論文〕　計2件（うち査読付論文　2件／うち国際共著　0件／うちオープンアクセス　2件）

１．著者名 Harunobu Shibao, Mayako Kutsukake, Shigeru Matsuyama, Takema Fukatsu	４．巻 8
２．論文標題 Linoleic acid as corpse recognition signal in a social aphid	５．発行年 2022年
３．雑誌名 Zoological Letters	６．最初と最後の頁 1-10
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1186/s40851-021-00184-w	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 －

１．著者名 Harunobu Shibao, Mayako Kutsukake, Takema Fukatsu	４．巻 11
２．論文標題 Temporal division of labor in an aphid social system	５．発行年 2021年
３．雑誌名 Scientific Reports	６．最初と最後の頁 1183~1191
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1038/s41598-021-81006-z	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 －

〔学会発表〕　計7件（うち招待講演　0件／うち国際学会　1件）

１．発表者名 松山茂、沓掛磨也子、深津武馬、柴尾晴信
２．発表標題 社会性アブラムシの巣内ホメオスタシスを基軸とした表現型多型の分化機構
３．学会等名 第66回日本応用動物昆虫学会大会
４．発表年 2022年

１．発表者名 柴尾晴信、沓掛磨也子、深津武馬、松山茂
２．発表標題 社会性アブラムシにおける個体の「死」を伝える化学シグナル
３．学会等名 第66回日本応用動物昆虫学会大会
４．発表年 2022年

１．発表者名
柴尾晴信、沓掛 磨也子、深津 武馬、松山 茂

２．発表標題
社会性アブラムシの巣内ホメオスタシスを基軸とした表現型多型の制御機構

３．学会等名
第65回日本応用動物昆虫学会大会

４．発表年
2021年

１．発表者名
松山 茂、沓掛 磨也子、深津 武馬、柴尾 晴信

２．発表標題
社会性アブラムシの母性効果を介したカースト制御と季節適応

３．学会等名
第65回日本応用動物昆虫学会大会

４．発表年
2021年

１．発表者名
沓掛 磨也子、柴尾晴信、深津 武馬

２．発表標題
人工飼料飼育系を用いた社会性アブラムシの兵隊分化に関わる分子機構の解明

３．学会等名
第65回日本応用動物昆虫学会大会

４．発表年
2021年

１．発表者名
松山茂（筑波大・生命環境）、沓掛磨也子（産総研・生物プロセス）、深津武馬（産総研・生物プロセス）、柴尾晴信（筑波大・生命環境）

２．発表標題
社会性アブラムシにおけるフェロモンと植物ゴールのアレロケミカルを介した労働分業

３．学会等名
第64回日本応用動物昆虫学会大会

４．発表年
2020年

１．発表者名 Harunobu Shibao, Mayako Kutsukake, Takema Fukatsu, Shigeru Matsuyama
２．発表標題 Pheromones, plant-gall allelochemicals, and division of labor in a social aphid
３．学会等名 The 10th Meeting of Asia-Pacific Association of Chemical Ecologists（国際学会）
４．発表年 2019年

〔図書〕　計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

―

６．研究組織

	氏名 （ローマ字氏名） （研究者番号）	所属研究機関・部局・職 （機関番号）	備考
研究分担者	松山　茂 (Matsuyama Shigeru) (30239131)	筑波大学・生命環境系・講師 (12102)	
研究分担者	沓掛　磨也子 (Kutsukake Mayako) (90415703)	国立研究開発法人産業技術総合研究所・生命工学領域・主任研究員 (82626)	

７．科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕　計0件

８．本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関