

学 位 論 文 題 名

Structure and Maintenance of Eusociality in the Soldier-Producing
Aphid, *Pseudoregma bambucicola* (Aphididae: Homoptera)

(不妊の兵隊カーストを産出するタケツノアブラムシにおける
真社会性の構造とその維持機構)

学位論文内容の要旨

不妊の兵隊カーストを産出するアブラムシ、タケツノアブラムシを対象に、生態学的・進化生物学的側面から研究を行った。

(1) ソルジャーの防衛的役割をテストするため、野外コロニーに捕食者であるヒラタアブやオオテントウの卵・幼虫を導入したところ、ソルジャーはこれらの捕食者に対して高い防衛能力を示すことが明らかとなった。もしコロニーが十分な数のソルジャーを動員できれば、効果的なコロニー防衛が実現しうることが示唆された。

(2) コロニーの社会構造について明らかにした。コロニーのソルジャー比はそのサイズと正に相関しており、ソルジャーはコロニー内ではほぼ均等に分布していたが、サブコロニー毎に見ると、むしろ周辺部に偏って分布していることが明らかとなった。こうしたソルジャーの分布パターンは、本種と捕食者の相互作用のプロセスをよく反映しており、自然選択がコロニーの防衛を最適化するように働いてきたとする仮説を支持するものと考えられた。

(3) コロニーレベルの繁殖スケジュールについて調べたところ、ソルジャー比は野外では10-11月に最高、6-7月に最低となったが、大きなコロニーではほぼ一年中ソルジャーの生産が観察された。一方、創設されたばかりの小さなコロニーでは、ソルジャーの生産は10-11月であってもまったく認められなかった。

(4) 個体レベルのカースト産仔スケジュールについて調べたところ、母親がソルジャーと通常型幼虫の両方を産む場合、まず最初に通常型幼虫を産み、その後ソルジャーの生産を開始することが明らかとなった。このとき、大きなコロニーから羽化した母親ほど早いタイミングでより多くのソルジャーを産んでいることが分かった。こうした結果は、個体レベルのソルジャー生産がコロニーサイズと密接に関連していることを示している。

(5) しかし、同じコロニーから同時に羽化した母親の間でソルジャーの生産に関してある程度の産み分けが存在しており、またソルジャーを産んだ経験を持つ母親の子ほどソルジャーを産む傾向を示したことから、カーストの生産には母性効果の関与して

いる可能性が示唆された。

(6) また、人為的に捕食者を導入・除去したり、コロニーサイズを操作した実験からは、少なくともその後2世代のアブラムシにおいて、カーストの生産パターンに有意な変化は認められなかった。このことは、本種がコロニーサイズや捕食者数の急激な変化に即応したカースト生産の切り替えができないことを意味している。これは単為生殖型アブラムシにおいては、親個体の体内ですでに子世代と孫世代の胚発生が進行しているためと考えられた。

(7) これらの結果から、ソルジャーの生産は、捕食者密度やコロニーサイズといった直接的な環境の合図ではなく、例えば寄主の質やコロニーメンバーの込み合いといった、近い将来の捕食リスクに対して高い予測性を産みうる間接的な環境の合図によって制御されていると考えられる。

(8) 真社会性種である本種に血縁識別能力があるか調べたところ、彼らは識別行動をまったく示さず、ソルジャーは侵入してくる非血縁個体に対して利他的に振る舞うことが明らかとなった。もし仮に、利己的な突然変異体(自らはソルジャーを産出せず、他コロニーのソルジャーに防衛してもらおうとするcheater)が出現したとすると、彼らは個体群全体に広まってゆき、利他的個体がソルジャーを産出する有利性はなくなってしまう。このことは、本種の真社会性がcheaterの出現によってすみやかに崩壊しうることを意味している。

(9) それにも関わらず、本種において真社会性が安定的に維持されているように見えるのはなぜか? という問いに答えるため、ソルジャーカーストの生産に有利に働く選択圧を検出すべく、コロニーの諸形質にかかる表現型選択を測定した。

(10) コロニーレベルのソルジャー比に安定化選択がかかっていたことから、本種のカースト比には中間的な最適値が存在し、ソルジャーカーストはこの選択によって平均的なレベルに維持されてきたと考えられる。

(11) さらに選択の過去のエピソードを推論するため、コロニーの生活史・社会的形質の遺伝的基礎について明らかにした。一般に、適応度と密接に関連した形質は遺伝率が低いことが予想されている。そこで選択のかかっている形質とそうでないものとで遺伝分散の大きさを比較した。

(12) まず適応度に関して、有意な遺伝子型-環境相互作用は検出されなかったため、環境の異質性が個体群における形質の遺伝分散の維持に果たす役割は大きくないと考えられる。

(13) 成虫の体サイズとコロニーの成虫比は有意な遺伝的変異を示したが、これは、これらの形質が選択にさらされていないためと考えられる。

(14) 一方、ソルジャー比には有意な遺伝分散が存在せず、この形質は選択によって遺伝的変異が枯渇しているものと考えられた。さらにコロニーのソルジャー比と増殖率の間には進化的なトレードオフが検出された。

(15) これらの事実は、過去に本種のソルジャー比に安定化選択が作用してきたことを強く裏付けるものである。

以上のように、血縁識別行動を示さない生物種でも、コロニーレベルの集団選択によって、高度な社会行動 (真社会性) が維持されうることを提言できた。これらの結果から、本種の真社会性の進化とその維持機構について考察した。

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 助 教 授 秋 元 信 一 (農学部)

学 位 論 文 題 名

Structure and Maintenance of Eusociality in the Soldier-Producing Aphid, *Pseudoregma bambucicola*(Aphididae: Homoptera)

(不妊の兵隊カーストを産出するタケツノアブラムシにおける
真社会性の構造とその維持機構)

1977年当時北海道大学の大学院生であった青木による兵隊アブラムシの発見はHamilton (1964)の血縁選択説が生態学や進化生物学における中心学説の1つとして認知される上で重要な役割を果たしたが、今回申請者が研究対象としたタケツノアブラムシはその生態の特異性から兵隊アブラムシの中でも特に注目されている種の1つである。従って、日本人を中心に数名の研究者がその生態研究と取り組んでいるが、申請者の研究はデータの豊富さと解析の精度からみて最も優れた研究の1つとして評価できる。

本論文のResults は5節から成っており、第一節では生活史、特にコロニー構成とソルジャーの分布・役割を扱っている。その結果、ソルジャーの生産は秋(10月、11月)にピークに達し、捕食者であるヒラタアブ幼虫などが最も多い時期に一致していた。また、ソルジャーはコロニー内ではほぼ均一に分布するものの、サブコロニー内では捕食者の攻撃にさらされやすい外縁部に多かった。そこでソルジャーの防衛効果を調べたところ、彼らの役割がコロニー防衛であることが確認された。これまで、ソルジャーの役割に関する断片的な観察例は少なくないが、申請者のように野外と実験室において綿密な観察を行い、これほど多くの直接的・間接的証拠を得た例はあまりない。

第二節では、コロニーレベルおよび個体レベルの繁殖スケジュールを調査し、ソルジャー生産に影響を及ぼす要因を分析している。その結果、各繁殖個体は最初に正常型アブラムシを産み、やがてソルジャーを産むようになった。このことはコロニーの成長段階がソルジャー生産に影響していることを示唆しているが、重回帰分析の結果もソルジャーの生産量がコロニーサイズと有意に高い相関関係にあることを示した。しかし、人為的にコロ

ニーサイズを操作した実験や捕食者を導入した実験では、子世代や孫世代におけるソルジャー比の有意な変化が認められなかった。これは単為生殖型アブラムシでは親個体の体内で既に子世代と孫世代の発生が進んでいるためであると考えられた。また、同じコロニー内でもソルジャー生産量に個体差がみられることや、ソルジャー生産には親子間で正の相関関係がみられることから、母性効果もカースト生産に影響を及ぼしている可能性が示唆された。これまでの研究でソルジャー生産量がコロニーの成長とともに多くなることは示唆されていたが、本研究のように重回帰分析や操作実験によって要因を詳しく分析した例はない。

第三節では、ソルジャーの血縁認識能力の有無を詳細に観察している。理論上、真社会性は血縁認識能力を有する系統で進化しやすいことが予測されているが、不思議なことに本種ではそのような能力が全く認められなかった。そこで第四節ではソルジャー比にかかる表現型選択を測定している。その結果、1) コロニーレベルの適応度はソルジャー比が小さいだけでなく大き過ぎても減少すること、2) 実験室内で最大の適応度を示したソルジャー比は野外における平均ソルジャー比にほぼ一致することが明らかとなった。これらのことから、このアブラムシの真社会性はソルジャー比にかかる安定化選択によって維持されていることが示唆された。これまで、真社会性の維持機構としてコロニーレベルに作用する安定化選択の関与を明らかにした例はなく、注目に値する。

第五節では、量的遺伝学の手法を用いて、各形質の遺伝的変異推定と反応規範分析を行っている。まず、適応度に関しては有意な遺伝子型-環境交互作用が検出されず、環境の異質性が形質の遺伝分散の維持に果たす役割は大きくないと考えられた。また、成虫の体サイズやコロニーの成虫比などでは有意に大きな遺伝的変異が認められたのに対し、ソルジャー比では有意な遺伝分散が検出されなかった。このことは、ソルジャー比がコロニーの適応度に直結した形質であることを示しており、第四節の結果を強く支持している。

以上のように本研究の成果は多岐にわたっているが、中でもこのアブラムシに血縁認識能力がないこと、代わりにソルジャー比にかかる安定化選択が真社会性の維持に大きく貢献していることなどの研究成果は、動物の社会進化に関する今後の研究に重要な示唆を与えるものと考えられる。

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。