

学 位 論 文 題 名

シロオビアワフキ種群における形態形質変異の
分析と雄交尾器形態の多様化プロセスの解明

学位論文内容の要旨

昆虫類の大多数のグループでは、交尾器形態に大きな種間差が認められ、重要な診断形質として利用されてきた。交尾器形態の多様性一般を Eberhard (1985) は雌の選好性による性選択説によって説明したが、交尾器形態の多様性は、性選択によるだけではなく、遺伝的浮動によっても増大する可能性がある。本論文では、交尾器形態の多様化を説明する仮説として、新たに「中立進化説」を提唱した。この仮説を検証するために、*Aphrophora* 属のアワフキムシ (Homoptera, Aphrophoridae) を材料として遺伝的浮動を検出する集団遺伝学モデルを構築し、これを適用した。

交尾器形態の中立進化説

交尾器形態の中立進化説とは、交尾器が中立的な変異を有していて、遺伝的浮動によって個体群間や種間でその形態が多様化するというものである。交尾器は、交尾や受精という極めて重要な機能を有する器官であるが、その一方で、そうした機能に影響を与えないような中立的変異を有している可能性が示唆されている (Goulson, 1993)。

形態形質変異の分析

シロオビアワフキ種群 (シロオビアワフキ *Aphrophora intermedia* とその近縁種、計 5 種) を材料とした。個体群間比較の材料はシロオビアワフキの札幌市内の 7 個体群を選定した。雄の交尾器 8 形質、非交尾器 10 形質、合計 18 形質を測定し、解析した。平均値の異なる形質間でも分散の比較ができるように、対数変換した測定値を用いた。各個体群や種ごとに形質の分散を求めると、交尾器形質は非交尾器形質よりも分散が大きい傾向があった。形質間の相関を求めると、いずれの個体群や種においても、非交尾器形質同士の相関は高かったが、交尾器形質と非交尾器形質との相関や、交尾器形質同士の相関は低い傾向があった。このことは、非交尾器は全体的に同寸法的 (isometric) に変異するが、交尾器の変異は同寸法的とは言えない (シェイプが異なる) こと、また交尾器の形態変異は非交尾器の形態変異とはある程度独立に生じていることを意味する。主成分分析と正準判別分析の結果からも、シロオビアワフキ種群では、個体群レベルでも種レベルでも、交尾器形態に大きな変異が存在し、個体群間や種間の分化という点でも交尾器形態に各個体群や種の特徴がよく表れることが示された。

遺伝的浮動の検定

一般的に、集団間の形態の多様化に遺伝的浮動が寄与しているか否かを検定する方法 (Lande, 1979) は、以下の通りである。まず、各集団について形質の表現型分散共分散行列を算出し、それらすべてをプールした行列 (集団内分散共分散行列) を求める。次に、各集団の形質平均に基づいた集団間分散共分散行列を求める。最後に、集団内分散共分散行列と集団間分散共分散行列の間で対応する要素に正の相関があるか否かを調べる。正の相関が生じるのは、①形質の集団間の多様化に遺伝的浮動が寄与している、②遺伝分散共分散行列と表現型分散共分散行列の対応する要素に正の相関がある、③表現型分散共分散行列を集団間で比較すると、互いに対応する要素に正の相関がある、という3つの条件がすべて満たされた場合である。逆に、正の相関が認められなければ、3つの条件のいずれかが満たされていないといえる。

シロオビアワフキ種群において、②と③の条件が満たされているか否かを確認した。②については、シロオビアワフキを材料として野外実験を行い、量的遺伝学的手法 (兄弟分析) に基づいて、形質の遺伝分散と相関する兄弟間分散の値を推定し、これを利用して前述の18形質についての表現型分散共分散行列と遺伝分散共分散行列との等比性 (対応する要素間の正の相関) を調べた。その結果、有意な正の相関が検出されたことから、シロオビアワフキ種群において、②の条件が満たされていることが示唆された。③についても、シロオビアワフキ種群の個体群間や種間で、表現型分散共分散行列は、ほとんどの場合に互いに有意に等比的であったため、条件が満たされていることが確認できた。

このような条件下で、遺伝的浮動の検定を行った。その結果、個体群間比較においては、交尾器形質で分析しても、非交尾器形質で分析しても、いずれの場合も個体群内分散共分散行列と個体群間分散共分散行列は対応する要素が有意に正に相関した。これに対して、種間比較においては、交尾器形質で分析すると、種内分散共分散行列と種間分散共分散行列は対応する要素が有意に正に相関したが、非交尾器形質で分析すると、有意な相関はなかった。種レベルで非交尾器形質の種内分散共分散行列と種間分散共分散行列の間に正の相関が検出できなかった理由は、②と③の条件が上記のように満たされていたことを考慮すると、①の条件である遺伝的浮動が有意に寄与していないためであると考えられた。これらの結果から、形態の多様化の要因として、交尾器に関しては、個体群間でも種間でも、遺伝的浮動が寄与しているが、非交尾器に関しては、個体群レベルでのみ遺伝的浮動が寄与していることが示された。

遺伝的浮動に対する制約の検定

シロオビアワフキ種群において、交尾器は交尾という極めて重要な機能を有する器官であり、遺伝的浮動が無制限に働いているとは考えにくい。遺伝的浮動による多様化には安定化選択などの制約が働いていることが予想される。そこで、交尾器を含めた形態形質の遺伝的浮動に対する進化的制約の有無を、Lynch モデル (Lynch, 1991) と MDE モデル (Turelli *et al.*, 1988) を用いて検定した。

Lynch モデルを適用して5種を2種ごとに対比較した。種の組み合わせが10通りあり、

形質が 18 個あるので、計 180 個の形質の進化速度が得られる。それら 180 個の値すべてが、形質の種間差を遺伝的浮動のみによって説明できる進化速度の期待値よりも小さかった。この種間差の期待値と観察値との差が有意か否かを確認するため、MDE モデルに基づいた検定を行った。その結果、全形質において差は有意であること、すなわち遺伝的浮動は有意に制限されていることが判明した。

結論

シロオビアワフキ種群においては、交尾器の形態に個体群や種の特徴が顕著に表れた。交尾器に関しては、個体群間でも種間でも、遺伝的浮動が寄与しているが、非交尾器に関しては、個体群レベルでのみ遺伝的浮動が寄与していた。ただし、交尾器における遺伝的浮動の寄与は無制限ではなく、機能に影響を与えない範囲に限定されていると考えられた。以上の結果、シロオビアワフキ種群において交尾器形態の中立進化説が支持された。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 諏 訪 正 明

副 査 教 授 飯 塚 敏 彦

副 査 教 授 齋 藤 裕

学 位 論 文 題 名

シロオビアワフキ種群における形態形質変異の 分析と雄交尾器形態の多様化プロセスの解明

本論文は表 30 枚、図 16 枚、引用文献 85 編を含み総頁 131 頁からなる和文論文で、別に参考論文 4 編が添えられている。

昆虫類の大多数のグループでは、交尾器形態に大きな種間差が認められ、重要な診断形質として利用されてきた。交尾器形態の多様性一般を Eberhard (1985) は雌の選好性による性選択説によって説明したが、交尾器形態の多様性は、性選択によるだけではなく、遺伝的浮動によっても増大する可能性がある。本論文では、交尾器形態の多様化を説明する仮説として、新たに「中立進化説」を提唱した。この仮説を検証するために、*Aphrophora* 属のアワフキムシ (Homoptera, Aphrophoridae) を材料として遺伝的浮動を検出する集団遺伝学モデルを構築し、これを適用した。その内容は以下のように要約される。

1. 交尾器形態の中立進化説

交尾器形態の中立進化説とは、交尾器が中立的な変異を有していて、遺伝的浮動によって個体群間や種間でその形態が多様化するというものである。交尾器は、交尾や受精という極めて重要な機能を有する器官であるが、その一方で、そうした機能に影響を与えないような中立的変異を有している可能性が示唆されている (Goulson, 1993)。

2. 形態形質変異の分析

シロオビアワフキ種群 (シロオビアワフキ *Aphrophora intermedia* とその近縁種、計 5 種) を材料とした。個体群間比較の材料はシロオビアワフキの札幌市内の 7 個体群を選定した。雄の交尾器 8 形質、非交尾器 10 形質、合計 18 形質を測定し、解析した。形質の分散と形質間の相関の値、および主成分分析・判別分析・正準判別分析の結果から、シロオビアワフキ種群では、個体群レベルでも種レベルでも、交尾器形態に特に大きな変異が存在し、個体群間や種間の分化という点でも交尾器形態に各個体群や種の特徴がよく表れることが示された。

3. 遺伝的浮動の検定

集団間の形態の多様化における遺伝的浮動の寄与を検定するには、集団内分散共分散行列と集団間分散共分散行列の間で対応する要素に正の相関があるか否かを調べる (Lande, 1979)。正の相関が生じるのは、①形質の集団間の多様化に遺伝的浮動が寄与している、②遺伝分散共分散行列と表現型分散共分散行列の対応する要素に正の相関がある、③表現型分散共分散行列を集団間で比較すると、互いに対応する要素に正の相関がある、という3つの条件がすべて満たされた場合である。逆に、正の相関が認められなければ、3つの条件のいずれかが満たされていないといえる。

シロオビアワフキ種群において、前述の18形質について、量的遺伝学と多変量解析の手法を利用して②と③の条件が満たされていることを確認した。そのうえで、上記の2つの行列を比較した結果、形態の多様化の要因として、交尾器に関しては、個体群間でも種間でも、遺伝的浮動が寄与しているが、非交尾器に関しては、個体群レベルでのみ遺伝的浮動が寄与していることが示された。

4. 遺伝的浮動に対する制約の検定

Lynch モデル (Lynch, 1991) と MDE モデル (Turelli *et al.*, 1988) を用いて検定した。その結果、シロオビアワフキ種群の交尾器を含めた全18形質について、種間差は遺伝的浮動が制限なしに働いていると仮定した場合に期待される値よりも有意に小さく、安定化選択の働きが示唆された。

5. 結論

シロオビアワフキ種群の形態の多様化プロセスにおいて、交尾器に関しては、個体群間でも種間でも、遺伝的浮動が寄与しているが、非交尾器に関しては、個体群レベルでのみ遺伝的浮動が寄与していた。ただし、交尾器における遺伝的浮動の寄与は無制限ではなく、機能に影響を与えない範囲に限定されていると考えられた。

以上、本研究は昆虫交尾器形態の多様化プロセスの解明に大きく貢献するとともに、表現形質（形態）の進化において遺伝的浮動が寄与しうることを形態測定学や量的遺伝学の手法を駆使して仮説検証的に示すことに成功しており、これらの成果は学術的に高く評価されるものである。よって、審査員一同は、小松正が博士（農学）の学位を受けるのに十分な資格を有するものと認めた。