

学位論文題名

ネギアザミウマ (*Thrips tabaci*) における有性生殖の
コストと性比の関係

学位論文内容の要旨

有性生殖の存在は Darwin の時代から多くの生物学者の興味を引き続けてきた。有性生殖とは減数分裂による配偶子の形成と配偶子の接合によって次世代の個体を生産することを指し、有性生殖を行うためには様々なコストを必要とする。たとえば、配偶相手を探索あるいは誘引するための時間やエネルギーが必要である。配偶者が見つかったとしても、同種他個体と直接接触するという行為は様々な病原菌や寄生性生物に感染するリスクを伴う。そして、なによりも子供を生産しないオスへ投資しなければならない。有性生殖を行う多くの生物において、性投資比は Fisher がゲーム理論によって導いた 1:1 近傍にある。つまり、有性生殖を行うためには将来子供に対して精子以外何の貢献もしないオスへ投資量の半분을費やすことになる。一方で無性生殖生物はオスへの投資が不要なため、有性生殖に比べ 2 倍の子孫が生まれる計算になる。このオスへの投資は性の 2 倍のコストと呼ばれる。これらのコストが存在するにもかかわらず、ほとんどすべての真核生物は生活史のどこかで有性生殖を行う。この事実は有性生殖のパラドックスとして進化生物学の大きなテーマとなっている。

これまで多くの研究が有性生殖に利益が存在することを示してきたが、2 倍のコストを克服できていることを示した研究はない。これらの研究は有性生殖の利益のみに着目しており、暗黙のうちにコストを 2 倍 (性比 1:1) としていたため、利益がコストを超えることを示すことができなかったのではないだろうか。そこで本研究ではこれまでなおざりにされてきたコストの変化に着目した。前述の通り有性生殖の 2 倍のコストとはオスへの投資量である。多くの生物では性比は 1:1 に近いが、中にはメスに偏った性比を示す生物も知られており、そのような種では有性生殖のコストは 2 倍よりも小さくなる。仮に全ての雌が交尾できるのに必要最低限のオスだけに投資をすれば、有性生殖がオスへ投資するコストは限りなく 0 に近くなるだろう。では、生殖方法だけが違う 2 タイプの生物が競争を行うとき、有性生殖生物が行っているオスへの投資量に応じて本当にコストは減少し、相対的に有利になるのだろうか？ この疑問にこたえるため、無性生殖を行う系統と有性生殖を行う系統が知られているネギアザミウマ (*Thrips tabaci*) を用いて実証研究を行った。

ネギアザミウマは世界中に分布し、ネギ、タマネギ、キャベツ、トマトなど様々な農作物を食害する害虫として知られている。ネギアザミウマには生態の違いに基づく 3 タイプの系統が知られており、タバコのみを餌とする単食性系統 (タバコ系統) と、複数の植物を餌とする広食性系統に大きく分かれ、広食性系統は有性生殖を行う系統 (有性型) と無性生殖を行う系統 (無性型) の二つに分けられる。これらの 3 系統は形態から識別する方法は見つかっておらず現在は同種とされている。また、タバコ系統が有性生殖を行っていることから比較的最近無性生殖が広食性系統において進化したと考えられている。つまり、生殖方法を除く多くの生態が有性型と無性型間で共有されていると考えられ、同一のニッチを奪い合って競争していると予想される。もし同一のニッチを奪い合って競争しているとすれば、有性型の性比が相対的な競争力を決める重要な要因であることを示す好適な材料であると考えられる。このネギアザミウマにおいて、有性生殖がどのように進化したのかについて探求することは、なぜ性が進化したのかという基礎科学的な観点だけでなく、農薬抵抗性の進化や発生消長への性比の影響といった応用的観点からも重要であると考えられる。

このネギアザミウマの有性型と無性型を用いて、第 2 章では両生殖型を識別するマーカーを作成し、第 3 章では集団間遺伝学的解析ができるマイクロサテライトマーカーを作成した。第 4 章に

において理論的背景をモデルによって示した。また、得られたマーカーを用いて、第5章では各地の集団中の性比を解析し、第6章では集団ごとの無性型の割合を解析し、第7章では各要因間の関係をパスモデルによって総合的に解析したものと各集団の系統解析に基づき、性比の進化と無性型との競争の歴史を解析した。これらの結果を踏まえたうえで、第8章では有性生殖の進化に関して今後の課題を議論した。

ネギアザミウマにおいて、無性型の割合と有性型のオス比には有意な相関があり、系統関係を考慮してもなお有意な相関関係がみられ、また、性比を左右する地域環境の要因をパス解析で取り除いたあとも同様の関係がみられた。つまり、オス比の増加に伴って無性個体の割合が増えており、オスへの投資が増えるに従って、有性型の競争能力が減少している事が示唆された。この結果は性のコストがオスへの投資によって変化するという仮説を支持する。この研究はこれまで有性生殖のオス生産のコスト(有性生殖の2倍のコスト)が、実際の生物において検出された最初の研究例である。そして、この研究結果はオス比の低い生物においては有性生殖のコストが低くなることで、無性生殖個体との競争に有利になる可能性を示している。すなわち、これまで考えてこられたよりも有性生殖の利益が少なくても、無性生殖系統との競争に打ち勝つ可能性が示された。これまでは有性生殖のコストが2倍であるとしていたために、実験的に示された利益がコストを超えることが支持されなかったが、今後はコストであるオス比と利益の大きさを検討することで、有性生殖の進化をより詳細に議論することが可能になるであろう。今後は有性生殖の進化に関する研究は利益とともにコストを計測することが当たり前になるであろう。

本研究の過程で、これまでミトコンドリアの塩基配列を調べるか、飼育によってしか判別することができなかった、ネギアザミウマの有性型と無性型を簡便に識別するPCR法を開発した。これにより、より短時間で両者を識別することができるようになった。また、マイクロサテライト遺伝子マーカーは、両者の間で遺伝子流動が制限されている事を示した。この結果から両者の性質の違いは今後も保持されることが予測され、それぞれに適した防除体系をくみだてる必要性が示唆された。また、今回見つかった緯度と両繁殖型の発生頻度の相関は地域ごとに対処すべきネギアザミウマの繁殖型が異なっている事を示し、防除を行う上で重視すべき繁殖型を事前にある程度予測できることを示した。これらの事から、本研究で得られた結果はネギアザミウマの防除体系構築にも有用であると考えられた。

学位論文審査の要旨

主査	准教授	長谷川	英 祐
副査	教授	秋 元	信 一
副査	教授	大 原	昌 宏
副査	准教授	吉 澤	和 徳
副査	准教授	粕 谷	英 一(九州大学大学院理学研究院)

学位論文題名

ネギアザミウマ (*Thrips tabaci*) における有性生殖の コストと性比の関係

本論文は8章からなり、図33、表9、引用文献122編を含む総ページ数115の日本語論文である。別に6編の英文の参考論文が添えられている。

有性生殖の存在は Darwin の時代から多くの生物学者の興味を引き続けてきた。有性生殖とは減数分裂による配偶子の形成と配偶子の接合によって次世代の個体を生産することを指し、個体数の増加に貢献しないオスを生産しなければならない。有性生殖を行う多くの生物において、性投資比は負の頻度依存性選択の結果 1:1 近傍にあるので、無性生殖にくらべて増殖に倍量の投資を行わなくてはならず、性の2倍のコストと呼ばれる。これらのコストが存在するにもかかわらず、ほとんどすべての真核生物は生活史のどこかで有性生殖を行う。有性生殖が2倍のコストにもかかわらずなぜ進化したのかは、有性生殖のパラドックスとして進化生物学の残された大きな謎となっている。

これまで多くの研究が有性生殖の利益を示してきたが、2倍のコストを克服できていることを示した例はない。これらは有性生殖の利益のみに着目しており、暗黙のうちに性比が1:1でコストは2倍と仮定していた。そこで本研究ではこれまで注目されたことのなかったコストの変化に着目した。何らかの理由でメスに偏った性比を示す生物も知られており、そのような種では有性生殖のコストは2倍よりも小さくなる。仮に全てのメスが交尾するのに必要最低限のオスだけに投資をすれば、有性生殖のコストは限りなく0に近くなるだろう。では、生殖方法だけが違う2タイプの生物が競争を行うとき、有性生殖生物が行っているオスへの投資量に応

じて本当にコストは減少し、競争力が変化するのだろうか？この疑問にこたえるため、無性生殖を行う系統と有性生殖を行う系統が知られているネギアザミウマ (*Thrips tabaci*) を用いて性比の偏りと無性系統の比率の関係を調べた。

ネギアザミウマは、ネギ、タマネギ、キャベツ、トマトなど様々な農作物を食害する汎世界的害虫である。生態の違いに基づく 3 タイプの系統が知られており、タバコのみを餌とするタバコ系統と、複数の植物を餌とする広食性系統に大きく分かれ、広食性系統は有性生殖を行う有性型と無性生殖を行う無性型の二つに分けられる。また、系統的に祖先型のタバコ系統が有性生殖を行っていることから広食性系統において最近無性生殖が進化したと考えられている。従って、生殖方法以外の生態は有性型と無性型で同じだと考えられ、同一のニッチを奪い合って競争していると予想される。ゆえに、有性型の性比が相対的な競争力を決めている要因であることを示すことができる好適な材料である。

有性型と無性型を用いて、両生殖型を識別するマーカーを作成し、集団間遺伝学的解析ができるマイクロサテライトマーカーを作成した。得られたマーカーを用いて、各地の集団中の性比、集団ごとの無性型の割合を解析し、さらに各要因間の関係をパスモデルによる解析と各集団の系統解析に基づき、性比と無性型の比率との関係を調べた。

無性型の割合と有性型中のオス比には系統関係をコントロールしても有意な相関があり、た、性比を左右する地域環境の要因をパス解析で取り除いたあとも同様の関係がみられた。つまり、オス比の増加に伴って無性個体の割合が増えており、オスへの投資が増えるに従って、有性型の競争能力が減少している事が示唆された。この結果は性のコストがオス比によって変化するという仮説を支持する。この研究はこれまで有性生殖のオス生産のコスト (有性生殖の 2 倍のコスト) が、実際の生物において無性生殖型との競争に影響をあたえていることが示された最初の研究例である。すなわち、これまで考えてこられたよりも有性生殖の利益が少なくとも、オス比が低ければ無性生殖系統との競争に打ち勝つ可能性が示された。これまでは有性生殖のコストを暗黙のうちに 2 倍としていたために、実験的に示された利益がコストを超えることがなかったが、今後はコストであるオス比と利益の大きさを検討することで、有性生殖の進化をより詳細に議論することが可能になるであろう。今後は有性生殖の進化に関する研究は利益とともにコストを計測することが必要になるだろう。

この学位論文の内容は、重大な農業害虫であるネギアザミウマについて、今まで考えられたことのなかった、有性生殖生物の二倍のコストが性比の偏りによって緩和され、無性生殖系統との競争に対抗できるようになるという、まったく新しい研究課題を検証しており、学術上高く評価される。よって審査員一同は、小林和也が博士 (農学) の学位を受けるに十分な資格を有するものと認めた。