

博士論文要約 (Summary)

平成 22 年入学

連合農学研究科 農水圏資源環境科学専攻

氏 名 宮国 泰史

タイトル	コウシュンシロアリにおける生殖分業システムと生活史の解明
------	------------------------------

キーワード(二次生殖虫) (ネオテニック) (性比)

本論文は、沖縄島に生息する乾材シロアリの一種、コウシュンシロアリ *Neotermes koshunensis* (Shiraki)の生活史の解明を目的とし、ネオテニックシステムを中心とした二次生殖システム、雌雄判別に有用となる性的二型、生殖虫が非生殖虫よりも短い触角をもつ“Antennal cropping”現象、および性比についての、実験的・記述的な結果が記される。

第一部 コウシュンシロアリにおける二次生殖システムの特徴

第一章：ネオテニックシステムの特徴

背景および目的

シロアリでは、コロニーを創設した一次生殖虫(いわゆる女王および王)の消失後、ワーカーとして働く未成熟個体の中から生殖能力を発達させ、女王や王の代わりに生殖活動を担うネオテニックカーストが生産される。これら雌雄のネオテニックの生産は、それぞれ同性の一次生殖虫の存在によって、性特異的に抑制される。

本研究ではコウシュンシロアリについて、上記の抑制モデルが適用できるかを、飼育実験と野外調査に基づいて調査した。

材料と方法

- ・コロニーのネオテニック生産における女王および王の影響

以下の実験処理区を作成して 6 週間飼育し、ネオテニックの出現パターンを調査した。

- ノーマルコロニー：擬職蟻 50 個体 + 女王 1 個体 + 王 1 個体 (n = 7),
- 女王コロニー：擬職蟻 50 個体 + 女王 1 個体 (n = 9),
- 王コロニー：擬職蟻 50 個体 + 王 1 個体 (n = 13),
- オーファンコロニー：擬職蟻 50 個体 (n = 22).

- ・野外コロニーにおけるネオテニックの頻度

沖縄島各地で採集された合計 202 コロニーの生殖虫構成を調査した。

結果及び考察

ネオテニックの出現はオーファンコロニーでのみ確認され、集団に女王あるいは王のどちらかでも存在していれば、ネオテニックは全く生産されなかった。この結果は、本種が

通常のシロアリと異なり、オテニックの生産が非性特異的な要因で制御されていることを示す。

本実験で生産されたネオテニックはすべて雄だった。女王や王の非性特異的ネオテニック生産と合わせると、本種では女王か王のどちらか、および両方を失ったコロニーでは生殖虫ペアの回復が困難であることが示唆される。ところが、野外コロニーの生殖虫構成とその頻度を調査したところ、11.9%のコロニーが雄ネオテニックと女王によって営巣されており、室内実験の結果と矛盾した。

本研究では、これら矛盾しているように見える両結果を説明する仮説として、アダルトイド(母巢内で脱翅した有翅虫に由来する二次的な生殖虫、したがって、一次生殖虫との形態的な区別が不可能)による生殖虫の補完説を提唱する。

本章の研究成果の一部は以下に報告された。

Yasushi Miyaguni, Koji Sugio and Kazuki Tsuji (2013). The Unusual Neotenic System of the Asian Dry Wood Termite, *Neotermes koshunensis* (Isoptera: Kalotermitidae) Sociobiology 60 (1): 65- 68.

第二章：コロニーの生殖虫補完メカニズム

背景および目的

本章では、第一章において提案された、アダルトイドによる生殖虫の補完がコウシュンシロアリで見られるかを検証した。

材料と方法

野外から採集したコロニーの卵、若齢幼虫、擬職蟻、ニンフ、有翅虫の個体数を、2等分あるいは3等分の小集団に分け、これら小集団と同じコロニーから採集された女王、および王を導入し、以下の3つのタイプのサブコロニーを作成した。

- (1) 女王コロニー：1個体の女王のみを生殖カーストとして保持する
- (2) 王コロニー：1個体の王のみを生殖カーストとして保持する
- (3) オーフアンコロニー：生殖カーストを持たないサブコロニー

これらサブコロニーを約3か月飼育し、生殖虫の補完パターンを調査した。

結果および考察

観察終了時、66.7%の女王コロニーは実験開始時にはいなかった王を保持しており、雄のアダルトイドの存在が確認された。王コロニーでは69.2%のサブコロニーが女王を保持しており、雌のアダルトイドの存在が確認された。オーファンコロニーではすべてのサブコロニーで雄のネオテニックが確認され、内半数のサブコロニーでは女王を保持していた。すべての実験区でアダルトイドの存在が確認され、本研究の仮説は証明された。

第三章：雄ネオテニックの社会的機能

背景および目的

コウシュンシロアリではネオテニックは雄しか生産されず、かつ王だけでなく女王も雄

のネオテニクの生産を抑制する．一方で、女王は雄のアダルトイドの生産を抑制しない．これらの結果は、本種における雄ネオテニクの社会的役割を不明瞭にしている．本研究では、コウシュンシロアリにおける雄ネオテニクの機能について調査した．

材料と方法

・ネオテニクの生殖機能

野外コロニーから採集した王と雄ネオテニクについて組織切片標本を作成し、輸精管内の精子保持率を比較した．

・擬職蟻のネオテニクへの分化傾向

雄の擬職蟻を1個体で飼育する単独飼育条件と2, 3, 5, 10個体で飼育する集団飼育条件で飼育し、任意の1個体のネオテニク分化率を比較した．

・ネオテニクの存在が雌アダルトイドの分化に与える影響

以下の実験処理区を作成して3か月飼育し、雄ネオテニクの存在が雌アダルトイドの生産に影響するかを調査した．

(1) 雄ネオテニクコロニー：雄ネオテニク5個体 + 雌の非生殖カースト

(2) オーフアンコロニー：雌の非生殖カーストのみ

雌の非生殖カーストは雌擬職蟻、雌ニンフ、雌ソルジャー、雌有翅虫で構成される．

結果および考察

王では80%の個体に精核が確認されたのに対し、雄ネオテニクでは20%の個体にしか精核が確認されず、雄のネオテニクの精子保持率は王と比べて統計上有意に低かった(Fisher's exact test, $P < 0.05$)．また、雄の擬職蟻は単独飼育条件では全く雄ネオテニクに分化しないが、2個体以上の集団飼育では雄ネオテニクに分化した．これら二つの結果は、コウシュンシロアリの雄ネオテニクが機能的な不妊あるいは不妊カーストである可能性を示唆する．

雌アダルトイドの生産率は雄ネオテニク処理区で21%、オーファン処理区で57.9%となり、雄ネオテニク処理区の方が統計上有意に低かった(Fisher's exact test, $P < 0.05$)．この結果は雄ネオテニクの存在が雌アダルトイドの生産を阻害することを示唆する．本種の雄ネオテニクの社会的機能・役割については今後も研究が必要である．

第二部 コウシュンシロアリにおけるその他の生活史の特徴

第四章：雌雄判別法

シロアリにおいて、第7腹板の性的二型は雌雄判別の指標として広く利用されている．しかしながら、シロアリの発達段階ごとの性的二型の程度と雌雄判別の精度については未調査だった．本研究では、実験室飼育の1つのコウシュンシロアリコロニーから採集した1-6歳までの幼虫、初齢および終齢ニンフ、有翅虫において、腹板の形状に基づき、個体を推定的な雌($n=30$)と、推定的な雄($n=30$)に区別した．その後、これらの個体を解剖し、生殖腺を観察することで実際の性を確認した．

その結果、コウシュンシロアリにおいて第7腹板の性的二型の発達は4歳幼虫から見られるが、100%の精度の性判別の指標としての有用性は5歳以上の幼虫からだった．同手法

による雌雄判別は、ニンフ、ソルジャー及び有翅虫においても有用だった。

本章の研究成果は以下に報告された。

Yasushi Miyaguni, Koji Sugio and Kazuki Tsuji (2012). Refinement of Methods for Sexing Instars and Caste Members in *Neotermes koshunensis* (Isoptera Kalotermitidae). *Sociobiology* 59 (4): 1217- 1222.

第五章：Antennal cropping 現象

背景および目的

女王や王が有翅虫よりも明確に短い触角をもつ Antennal cropping と呼ばれる現象は、シロアリの系統に広く見られる。本研究では、コウシュンシロアリにおいて、雌雄の一次生殖虫に Antennal cropping が確認できるか調査するとともに、この現象を引き起こす至近的な要因として、個体自身による触覚切断の可能性を検証した。さらに、本種の二次生殖虫であるアダルトイドにも Antennal cropping が確認できるか調査した。

材料と方法

・生殖虫と非生殖虫の触覚節数の比較

83 の野外コロニーから採集された女王 (N=51)、王 (N=42)の左右の触覚節数を計測した。これらと比較するために雌有翅虫 (N=43)、雄有翅虫 (N=44)を同様に計測した。また、実験室で育成された雌アダルトイド(N=15)、雄アダルトイド(N=6)の左右の触覚節数を計測した。これらと比較するために同じ実験コロニー由来の雌有翅虫 (N=15)、雄有翅虫 (N=6)を同様に計測した

・触角自己切断限界の推定

シロアリが自分で触覚を噛みきれの限界を明らかにするために、有翅虫の触角根元から大顎中心までの触覚節数を計測した。

・走査型電子顕微鏡を用いた触覚先端構造の観察

電子顕微鏡を用いて、女王(N=2)、王(N=2)、擬職蟻によって触覚を噛み切られた有翅虫 (N=6)、人為的に触覚を切断した有翅虫(N=11)の触覚先端構造を観察した。

・単独飼育下の脱翅有翅虫における Antennal cropping

研究室飼育コロニーから群飛した合計 29 個体の有翅虫を 1 個体ずつ隔離して飼育し、1, 4, 8, 11 日目の触覚節数を計測した。

結果および考察

野外コロニーに由来する女王および王の平均節数は、有翅虫と比較して雌で 42.4%、雄で 45.6%短くなっており、Antennal cropping が確認された。女王及び王の触覚節数の頻度分布は、おおよそ触覚根元から大顎までの節数の頻度分布(range 10–13, mode 11)に収まった。女王や王の触覚先端には、内側に折り込まれたような構造上の特徴があった。同様の構造はワーカーに触覚を噛み切られた有翅虫にも見られた。また、単独で飼育した有翅虫の触覚節数の頻度分布は、おおよそ触覚根元から大顎までの節数の頻度分布(range 10-13, mode 11)に収まった。これらの結果は、触覚の自己切断が、シロアリにおける Antennal

cropping の至近的な要因として重要であることを示唆する

これまで、この現象は有翅虫のコロニー創設にかかわる重要な行動であろうと考えられていた。しかし、コウシュンシロアリでは、コロニー創設を経験しないアダルトイドの平均節数も、有翅虫と比較して雌で 35.1%、雄で 31.9%減少しており、Antennal cropping が確認された。したがって、現象は、個体が非生殖虫から生殖虫へと変化するときにも重要な役割も知れない

本章の研究成果は以下に報告された。

Yasushi Miyaguni, Koji Sugio and Kazuki Tsuji (2013). Antennal cropping in the Asian dry-wood termite, *Neotermes koshunensis*. *Insectes Sociaux* 60: 223- 229. DOI 10.1007/s00040-013-0286-6

第六章：性比の特徴

背景および目的

シロアリでは一般的にコロニーの性比は雌雄 1 : 1 であるのに対し、*Neotermes* 属のシロアリでは、性比に種間変異(雌雄 1 : 1 ~ オスバイアスの性比)があることが分かっている。*Neotermes* 属のシロアリについての研究蓄積の不足から、この性比の種間変異の要因は明らかになっていない。本章では、コウシュンシロアリのコロニーおよび個体群レベルの性比と体サイズの計測結果を報告する。

材料と方法

- ・コロニーレベルの性比調査

62 の野外コロニーについて、擬職蟻(5-6 齢幼虫)、ニンフ(初齢-終齢ニンフ)、有翅虫、兵蟻(前兵蟻と兵蟻)の性比を調査した。

- ・個体重量及び体サイズの計測

23 の野外コロニーについて、コロニー毎に、6 齢幼虫、終齢ニンフ、有翅虫、ソルジャー(プレソルジャーは含まれない)の雌雄の個体を採集し、個体湿重量、乾重量、頭幅、有翅虫の場合は加えて翅の長さが計測された。

結果および考察

コウシュンシロアリでは、すべてのカーストで性比は明瞭に雄に偏っていた。この性比は調査年、季節、コロニーサイズと関係しなかった。

有翅虫において、乾重量に統計上の雌雄差はないものの、雄の頭幅は雌の頭幅よりも有意に大きかった。またそれ以外のカーストでも、雄は雌と同等かやや大きかった。したがって、本種では雄に偏った性投資が行われている。

有翅虫の翅サイズに顕著な雌雄差は見られなかった。そのため、血縁雌間の競争が、血縁雄間の競争よりも強いときに起こると予想され、普通、雌の分散距離が雄のそれよりも短いことが原因とされる Local Resource Competition model では、本種の雄に偏った性投資を説明できない。

兵蟻の性比は、擬職蟻の性比と同等であることから、擬職蟻の兵蟻への分化はランダム

チョイスによって行われていることを示唆し、コロニーの防衛機能の社会的役割について、性の非対称性は認められない。したがって、雌雄間における労働の非対称性を仮定する **Local Resource Enhancement model** は本種の雄に偏った性投資を説明するようには見えない。また、本種では一夫一妻によるコロニー創設が示唆されている。したがって、交尾成功度をあげるために血縁雄同士が協力することを仮定する **Local Mate Enhancement model** でも本種の雄に偏った性比が説明される可能性は低いと考えられる。現時点で本種の雄に偏った性比の要因は明らかでない。

興味深いことに、*Neotermes* 属に見られる偏った性比は、ネオテニックシステムと相関を示し、雄特異的なネオテニックシステムを持つ種において、偏った性比が一般的に見られる。これらの因果関係についての考察は、現段階では困難である。今後、本属における偏った性比を持つ種のリストの更新とともに、生活史、特に分散戦略の種間変異の解明が必要である。

- ※注 1 博士論文要約はインターネットの利用により公表されるので、記載内容については十分注意してください。
- ※注 2 特許、知的財産等に係る部分は記載しないでください。
- ※注 3 全体で4頁～5頁を目処にしてください。
- ※注 4 10.5 ポイントで作成。（本様式を使用する。文字数、行数は変更しない。）