

令和 6 年 6 月 25 日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2019～2023

課題番号：19K06848

研究課題名(和文) アブラムシにおける有性生殖系統・無性生殖系統共存域における進化動態

研究課題名(英文) Evolutionary dynamics of sexual and asexual lineages of pea aphid in coexistence regions

研究代表者

秋元 信一 (AKIMOTO, SHINICHI)

北海道大学・農学研究院・農学研究院研究員

研究者番号：30175161

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文)：アブラムシは、半翅目アブラムシ科に属する昆虫で、多くの害虫種を含むことが知られている。本グループの種の中には、年一回有性生殖を行う有性生殖系統と有性生殖を全く行わない無性生殖系統がしばしば共存している。本研究では、両系統が本州北部において共存するエンドウヒゲナガアブラムシを選び、両タイプの2年間の動態を明らかにし、どのようなメカニズムで共存が成立しているのかを解明した。さらに室内実験によって、両タイプが植物上で共存する場合、どのようなメカニズムによって競争が進行するのかを精密に分析した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本州北部では、有性生殖系統と無性生殖系統の共存が10年以上継続したことが確認された。本地域ではアカツメクサ上で越冬可能な無性生殖クローンが確認されており、越冬可能性こそが高頻度で無性生殖クローンが維持される要因であると推定できた。クローン間の競争現象を実験室内で客観的に再現したところ、2クローンの共存は繁殖活動を促進し、単一クローンの場合よりもより繁殖率が高まることが明らかとなった。各クローンは他クローンの存在を認識でき、自己クローンと他クローンの個体比率に応じて繁殖率をコントロールすることも明らかとなった。これらの成果は、アブラムシ個体数制御のための技術開発の第一歩となりうる。

研究成果の概要(英文)：Aphids belong to Aphididae (Hemiptera, Insecta) and include several pest species. Most aphid species are composed of sexual lineages, which reproduce sexually once in a year, and asexual lineages, which reproduce asexually all year round. The two lineages sometimes coexist in the same locality. Using the sexual and asexual lineages of the pea aphid, the present study elucidated how the two lineages can coexist on the same region through analyzing the population dynamics of the two lineages over a two-year period. In addition, our laboratory experiments explored the mechanism of interaction between two different clones when they coexist on plants by using the agar-cut leaf method.

研究分野：昆虫生態学

キーワード：有性生殖 無性生殖 アブラムシ 遺伝的多様性 クローン 競争 性比 他者認識

様式 C - 19、F - 19 - 1 (共通)

1. 研究開始当初の背景

性の進化に関する問題は、進化生物学において主要な課題の一つである。有性生殖は、子孫の遺伝的多様性の増大や、突然変異によって生じる有害遺伝子の効率的な除去等の点において、その有利性が説明されてきた(Kondrashov 1988)。しかし、子供を産めないオスの存在や、配偶者の発見、交尾などのコストから、個体の増殖という観点では無性生殖に比べ不利であると考えられている(Lewis 1987)。なぜ有性生殖が生物の大部分で維持されてきたかを明らかにするために、これまで数多くの仮説が提出され、諸仮説を検証する研究がなされてきた(Bell 1982)。

アブラムシの仲間には、その特徴的な繁殖様式から性の進化の研究に適したモデル生物とされている(Simon *et al.* 2002)。一般的に、アブラムシは年一回の有性生殖と無性生殖を組み合わせた周期的単為生殖を行う。しかし中には、有性生殖世代を失い、無性生殖のみによって増殖し続ける絶対的無性生殖を行う集団も存在する。絶対的無性生殖集団の中には高い適応度を持ち、広範囲、長期間に渡って見られる系統が存在し、それらはスーパークローンと呼ばれている。種内で周期的単為生殖(有性生殖)系統と絶対的無性生殖(無性生殖)系統が共存することから、同じ条件下で有性生殖と無性生殖の適応度を比較し、競争の帰結を明らかにするのに適した材料であると言える。

2. 研究の目的

アブラムシの無性生殖系統については、これまでの研究で多くの知見が蓄積されている。特に、エンドウヒゲナガアブラムシ *Acyrtosiphon pisum* については、これまでの遺伝子レベルの調査によって、無性生殖系統の起源は、遺伝的に分化したホスト種間の交雑による可能性が高いと推定された。交雑の結果、部分的に有性世代の産出能力を残した雑種クローンが生まれる場合も知られている。雑種クローン同士の交配、または有性生殖系統との戻し交雑によって、新たな無性生殖系統が生じる可能性も想定される。よって、無性生殖系統と有性生殖系統の混生地では、これらの交雑が繰り返されることにより、新たな無性生殖系統が出現する可能性がある。混生地における両系統の動態を調査することで、生殖様式の異なる集団の適応度の比較が可能であり、新たな無性生殖系統の出現に関する新たな知見が得られると考えられる。

本研究の第一の目的は、エンドウヒゲナガアブラムシの有性生殖系統と無性生殖系統の混生地とされる青森県八戸市において、両系統の動態を調査することである。2006年、2008年に行われた調査結果と比較し、10年以上経過した現在においてクローン構成がどのように変化したかを明らかにする。同時に、これまで調べられてこなかったクローン構成の季節ごと、寄主植物ごとの動態を明らかにすることを試みた。

第二に、本研究では、室内実験によって、両タイプが植物上で共存する場合、どのようなメカニズムによって競争が進行するかを解明を目指した。

3. 研究の方法

(1) エンドウヒゲナガアブラムシの有性系統と無性系統の共存域での進化動態

エンドウヒゲナガアブラムシ *Acyrtosiphon pisum* (Harris) は半翅目アブラムシ上科に属する。世界中に分布し、マメ科作物の害虫として知られる。地域により繁殖様式が異なり、冬の寒さが厳しい地域では周期的単為生殖(有性生殖)を行う。春から秋までに単為生殖で増殖するが、秋に低温短日を感じると有性生殖世代(オス、卵生メス)を産出し、交配する。耐寒性のある卵で越冬し、春に卵から孵化した幹母が単為生殖を開始する。一方、温暖で寄主植物が冬期間枯れずに残る地域においては、絶対的単為生殖(無性生殖)を行う。周年を通して単為生殖で増殖し、成虫または幼虫で越冬する。

日本において、冬の寒さが厳しい北海道では有性生殖集団のみが生息する。東京以南以西においては無性生殖集団がどの地域でも優占的に見られるが、本州では北東北や日本海側の一部で有性生殖タイプが分布し、無性生殖タイプと共存する。中間的な地域においては無性生殖タイプが南方から移動し、夏の期間は本タイプが卓越する。

有性生殖集団と無性生殖集団が混生していると予想される青森県八戸市馬淵川河川敷において、エンドウヒゲナガアブラムシの採集を試みた。2019年は5月、6月、10月の3回、2020年は5月、10月の2回、計5回の採集を行った。採集ごとに、2つの寄主植物(カラスノエンドウ *Vicia sativa* アカツメクサ *Torifolium platense*) から約20~70匹の成虫または幼虫を採集した。アブラムシは春から秋にかけては生殖様式に関わらず単為生殖を行い、遺伝的に同一なクローンを産む。そのため、同じ系統のクローンを繰り返し採集してしまうことを防ぐために、各個体はそれぞれ約3m以上離れた植物上から採集した。採集したアブラムシは遺伝子解析のため99.5%エタノールで保存した。

全てのサンプルに対し、6つのマイクロサテライト遺伝子座(Ap-01、Ap-02、Ap-03、Ap-05、Ap06(Kurokawa *et al.* 2004)、ApH08M(Caillaud *et al.* 2004))の遺伝子型を同定した。これらの領域は全てPCR法により増幅させた。増幅させたマイクロサテライトDNAを、非変性アクリルアミドゲルで電気泳動法(非変性PAGE)により分離した。対立遺伝子の同定にはheteroduplex法を利用した。塩基配列や塩基数がわずかに異なる二本鎖DNAが存在する場合、熱変性後の冷却

で一本鎖が二本鎖に戻る際に、相補的な二本鎖 DNA と非相補的な二本鎖 DNA (heteroduplex) が形成される。heteroduplex バンドは二本鎖の形成が不完全であり、その立体構造により塩基配列に固有な位置にバンドが現れる。個々の対立遺伝子が同じものかどうかを調べるために、塩基数の大きく異なる種類の対立遺伝子を各 PCR 産物に混合し、94 で 5 分間熱変性させた後に冷却し、heteroduplex を形成させた。これを電気泳動し、現れる heteroduplex バンドの位置によって対立遺伝子を同定した。とくに、ホモ接合体は全てに heteroduplex 法を使用し、対立遺伝子を同定した。

6 つのマイクロサテライト遺伝子座の遺伝子型から、個体ごとの多座遺伝子型 (multilocus genotype, MLG) を決定した。そのうち、先行研究により無性生殖系統とされているものと MLG が一致した場合、その系統は無性生殖系統とした。

カラスノエンドウで採集された個体群とアカツメクサで採集された集団の遺伝的分化を調べるために、2019 年と 2020 年それぞれにおいて両集団間の *Fst* 値を計算した。その際、すでに無性生殖系統と決定した MLG は除いて計算した。*Fst* 値の計算には、プログラム GENEPOP Ver4.7.x(Raymond and Rousset, 1995)を用いた。

各個体の繁殖様式を推定するために、全 MLG 間の shared allele distance(Chakraborty and Jin, 1993, Bowcock *et al.* 1994)を計算した。この遺伝距離をもとに近隣結合樹を構築し、各 MLG の系統関係を調べた。遺伝距離の計算と近隣結合樹の構築にはソフトウェア populations ver1.2.32(Langella 1999, CNRSUPR9034)を用い、近隣結合樹の描画にはソフトウェア FigTree ver 1.4.4(Rambaut 2014)を用いた。

2019 年と 2020 年両年で同じ MLG が見つかった場合、その MLG は無性生殖系統である可能性と、有性生殖により偶然再び生じた可能性の 2 つが考えられる。そこで、その MLG が有性生殖集団から有性生殖により生じる確率 *Psex* を計算した。その際、ソフトウェア GenClone(Arnaud-Haond and Belkhir, 2007)を用いた。

有性生殖系統と推定された集団において、Hardy-Weinberg 平衡 (HWE) からの逸脱の検定を行った。その際、プログラム GENEPOP Ver4.7.x(Raymond and Rousset, 1995)を用いた。同時に、有性生殖集団における遺伝的多様度を調べるために、対立遺伝子の多様度を表す Allelic richness を計算した。その際、ソフトウェア Fstst を用いた。

各 MLG の繁殖様式を推定した後、有性生殖系統・無性生殖系統の個体数を季節ごと、寄主植物ごとにまとめた。また、2006 年、2008 年の調査結果と比較し、約 10 年間におけるクローン構成の変化についてまとめた。

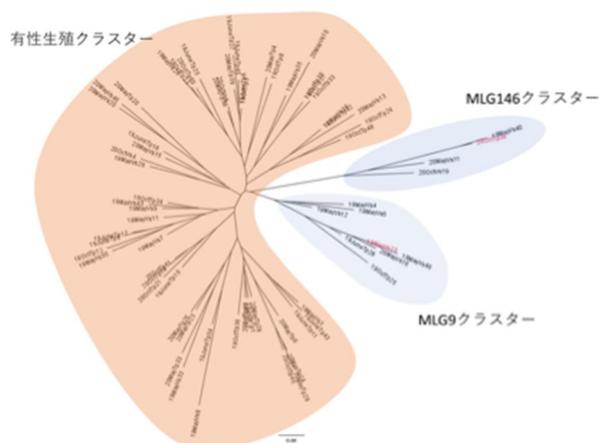
(2)クローン識別とクローン間相互作用

アブラムシのコロニーは、単一のクローンから成り立つ場合と複数のクローンから成り立つ場合に分けることができる。本研究では、複数のクローンからコロニーが成り立つ場合にクローン間でどのような相互作用が生じ、進化的にどのような結果が予想できるのかを 1)同種の別クローン間の増殖、2)異種のクローン間の増殖、3)同種の別クローン間の有性世代産出に分けて、寒天 切葉法を用いて厳密に分析した。有性生殖系統と無性生殖系統との競合も、クローン間相互作用を分析しない限り、正確な状況を把握することができない。アブラムシにおけるクローン間相互作用の分析は本研究を嚆矢とするものである。

4. 研究成果

(1)エンドウヒゲナガアブラムシの有性系統と無性系統の共存域での進化動態

合計で 235 個体のエンドウヒゲナガアブラムシのマイクロサテライト 6 遺伝子座の遺伝子型を決定し、66 の多座遺伝子型 (MLG) が検出された。確認された 66 の MLG のうち、2 つの MLG が先行研究により無性生殖系統とされている MLG と一致した。その 2 つの MLG の名称を、先行研究に倣い MLG9、MLG146 とした。各 MLG 間の遺伝距離 shared allele distance を元に構築した近隣結合樹を図 1 に示した。大別して 3 つのクラスターが見出された。無性生殖系統 MLG9 と MLG146 はそれぞれ独立した小さなクラスターに属した (MLG146 クラスター、MLG9 クラスター)。これら二つのクラスターは無性生殖系統の可能性が高いと推定した。一方、残りの遺伝子型は、1 回の採集のみで見出され、1 つの大きなクラスターに含まれた。有性生殖集団は、有性生殖の結果、多様でユニークな遺伝子型からなる集団を構成することから、本クラスターには有性生殖クローンが含まれると推定された。

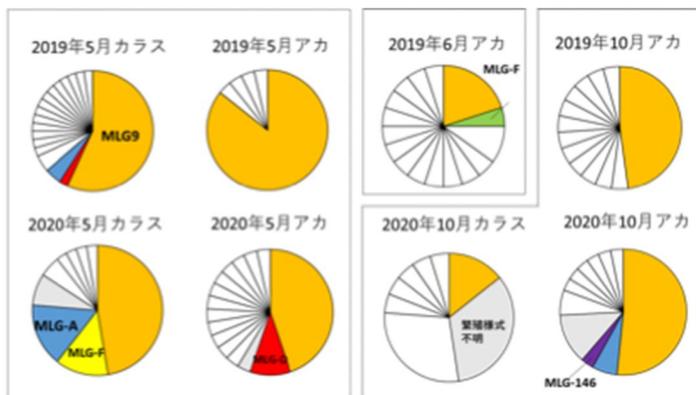


MLG146 クラスターには、MLG146 の他に 3 つの MLG が属した。それぞれを MLG-A、MLG-B、MLG-C とする。MLG-A は MLG146 から対立遺伝子が 1 つ異なるのみであったため、MLG146 から突然変異により派生した無性生殖系統であると推定した。MLG-B、MLG-C は MLG146 から複

数の対立遺伝子が異なっており、MLG146 から突然変異により派生したとは考えにくいいため、有性生殖によって生じたと推定した。しかし、MLG146 に固有な対立遺伝子 (Ap06 の 01、ApH08M の 04) を保有していることから、MLG146 と有性生殖系統の交雑によって生じたと推定した。この 2 つの MLG は年を越えて見つかったわけではないため、生殖様式は不明である。

MLG9 クラスタには、MLG9 の他に 7 つの MLG が属した。それぞれを MLG-D-MLG-J とする。MLG-D、MLG-E、MLG-F は MLG9 から対立遺伝子が 1 つ異なるのみであったため、MLG9 から突然変異により派生した無性生殖集団であると推定した。MLG-G、MLG-H、MLG-I、MLG-J は MLG9 から複数の対立遺伝子が異なっていた。しかし、全て MLG9 に固有な対立遺伝子 (Ap05 の 06) を保有していることから、これら 4 つの MLG は MLG9 と有性生殖系統の交雑によって生じたと推定した。繁殖様式は不明である。

2019 年、2020 年の両年で共通して見つかった MLG は、MLG9、MLG-A、有性生殖クラスターに属した 1 つの MLG (MLG-K とする) の 3 つであった。この 3 つの MLG が有性生殖集団の遺伝子プールから有性生殖によって偶然生じる確率 P_{sex} を計算した。既知の無性生殖系統 MLG9 と、無性生殖系統と推定された MLG-A の P_{sex} 値は極めて低い値となった。一方、MLG-K は比較的高い値を示した。MLG-K は有性生殖クラスターに属したことも考慮し、MLG-K は偶然有性生殖によって両年共に生じた有性生殖系統であると推定した。



有性生殖系統であると推定された集団において、2019 年 6 月集団の Ap06、2020 年 10 月集団の Ap05、Ap06 で有意に HWE からの逸脱が認められたものの、その他の遺伝子座では HWE からの逸脱は認められなかった。よって、有性生殖集団の推定は妥当である。有性生殖集団において、対立遺伝子の多様度の平均値は 2019 年、2020 年ともに 5 月が最大であり、季

節が進むにつれ減少した。

節が進むにつれ減少した。

季節ごと、寄主植物ごとの無性生殖系統、有性生殖系統の個体数を図 2 に示す。全てにおいて、無性生殖系統、有性生殖系統の両集団が共存していた。どの季節、どの寄主植物においても 5 月は無性生殖系統が半数以上を占めていたが、その後有性生殖系統の割合が徐々に増加する傾向が見られた。無性生殖系統は、MLG9 が最も優占的に見られた。

2006 年と 2008 年の調査で多く見られた MLG9 は、今回の調査でも最も多く見られた。2008 年に見られた無性生殖系統 MLG217 は今回の調査で見られなかったが、極めて近縁である MLG-A が数多く見られた。

今回の調査によって、前回の調査 (2006 年、2008 年) から 10 年以上経過した現在における無性生殖系統と有性生殖系統の混生地である八戸市馬淵川周辺におけるクローン構成が明らかとなった。どの年においても優先的に見られた無性生殖系統 MLG9 は、この 10 年間以上、八戸市において存在し続けてきたことになる。また、2008 年に確認された無性生殖系統 MLG217 は、今回の調査で確認されなかった。

異なる寄主植物間、すなわちカラスノエンドウ集団とアカツメクサ集団間において、クローン構成に大きな傾向の差は見られなかった。両集団間の F_{st} 値は 0.01 - 0.08 であり、遺伝的な分化はほとんど見られなかった。一般的に、カラスノエンドウは夏前に枯死してしまうために、カラスノエンドウとアカツメクサが同所的に生育している馬淵川において、アブラムシはカラスノエンドウが枯死した後にアカツメクサに寄主を乗り換えることで世代をつないでいると考えられる。よって、この地域のエンドウヒゲナガアブラムシは両植物に対して適応を示す可能性があり、クローン構成の傾向に差がなかったことに矛盾はない。

今回の調査で、既知の無性生殖系統 MLG から突然変異により派生したと推定される MLG が確認された。突然変異によって生じた対立遺伝子は、有性生殖集団においては遺伝的浮動または自然選択により消滅しやすい。無性生殖系統において突然変異が生じた場合、その変異が不利であった場合は淘汰されるが、中立または有利であった場合は新たな無性生殖系統として残ることになる。今回の調査では、既知の無性生殖系統 MLG9、MLG146 両方からそれぞれ派生個体が確認されたため、突然変異による新たな無性生殖系統の誕生は比較的起こりやすいと考えられる。新しい無性生殖系統の形質は派生元の系統のそれとは大きく異ならないと予想されるが、より有利な形質を獲得した場合、新しい系統が既存の系統にとって代わる可能性も考えられる。

エンドウヒゲナガアブラムシの無性生殖系統の起源は、遺伝的に分化したホストレース間の交雑によるものであると仮定されている。交雑の過程で様々な適応度の系統が生じると考えられるが、中には非常に適応度の高いものが含まれている可能性がある。遺伝的に大きく離れたもの同士の交雑によって生じた系統は、多くの遺伝子座でヘテロ接合であり、超優性の効果も加わることで高い適応度を獲得する可能性がある。また、異なるホストレースの性質を同時に獲得し、複数の寄主植物を利用できるようになる場合も考えられる。よって非常に高い適応度を持った無性生殖系統が、周年単為生殖を行った場合、どの季節においても高い増殖率で個体数を維持で

き、かつその優秀な遺伝子型を固定し続けることができる。対して、有性生殖タイプは卵で越冬するため、幹母が春に孵化する頃には既に無性生殖系統が増殖しており、増殖という点において出遅れ、不利である。加えて、有性生殖集団から適応度が高い系統が生じたとしても、秋の有性生殖期に減数分裂によりその遺伝子型は集団から消滅してしまう。これらから、無性生殖系統が単為生殖で越冬できる温暖な地域においては、有性生殖集団が追いやられ、結果的に数系統の無性生殖集団が占めることになったと考えられる。

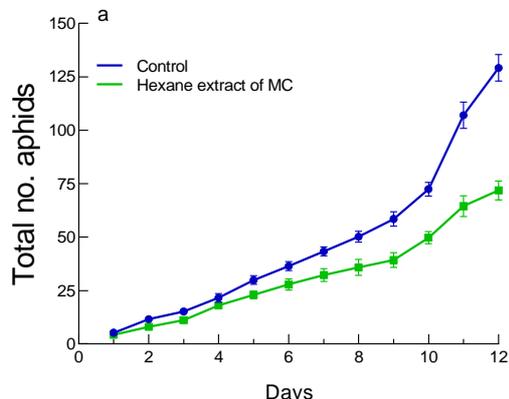
八戸市で共存が保たれていることについて、次のような理由が考えられる。第1は、冬の寒さである。八戸市は冬に積雪するため、成虫または幼虫で越冬する無性生殖系統にとって厳しい環境であり、多くの個体は淘汰されると予想される。この淘汰圧により無性生殖系統の増殖が抑えられ、一方、卵越冬の有性生殖集団にとって有利に働いていると考えられる。しかし、先行研究では、同じく冬の寒さが厳しい秋田市において、春遅くにほとんどが無性生殖クローンが占めるという事例が確認されている(Kanbe 2011)。これは越冬に成功した無性生殖クローン個体や、南方から移入してきた無性生殖クローンに有性生殖集団が追いやられてしまったからであると考えられた。八戸市でも同様なことが起きる可能性があるが、八戸市の冬の低温と降雪条件が両タイプの共存を可能にする鍵となっている可能性がある。

第2に、八戸市において無性生殖系統と有性生殖系統でニッチの重複が少ない可能性がある。これまでの調査を通じて、八戸市では大きく分けて2グループの無性生殖系統しか見つからない(MLG9グループとMLG146グループ)。対して秋田市では7グループの無性生殖系統が見ついている。無性生殖系統はそれぞれ独立の起源を持つことで遺伝的に大きく分化しており、それぞれが異なるニッチに適応している可能性も考えられる。よって、ある環境下で無性生殖クローンの系統数が多ければ多いほど、占有されるニッチは増えると考えられる。秋田市と比較して八戸市で確認された無性生殖クローンの系統数は少ないため、有性集団が使用できるニッチが残されている可能性がある。よって、有性生殖集団が追いやられることなく、共存が実現しているのかもしれない。初夏から秋にかけて捕食者の活動が活発になるため、高い捕食圧の下では、優勢クローンが集団の大多数を占めることが起こりにくく、クローン間競争が緩和されるのかもしれない。このため、多くのクローンが秋まで生き残る可能性がある。

無性生殖系統と有性生殖系統の混生地では、両系統の遺伝的交流により新たな無性生殖系統が生じる可能性がある。(Halkett *et al.* 2008) 今回の調査では、無性生殖系統 MLG9、MLG146 と有性生殖集団との交雑によって生じたと思われる個体が見つかった。特に、MLG-B に関しては、2020年において多くの個体数が確認された。2019年では確認されなかったため無性生殖系統であると決定することはできないが、適応度が高いことが予想され、無性生殖系統であることも十分考えられる。今後も調査を継続することで、無性生殖系統と有性生殖系統の交雑による新たな無性生殖系統の誕生を見ることができるとも考えられる。同時に、今後もクローン構成の変化を追うことで、有性生殖と無性生殖の相互関係についての新たな知見が得られるだろう。

(2)クローン識別とクローン間相互作用

同種の別クローン間の増殖競争に関しては、色彩突然変異を起こしたクローンを用いて分析を行なった。実験の結果、各クローンは他クローンの存在を認識し、他者の存在を感じ取って繁殖のスピードをコントロールしていることが明らかになった。アブラムシクローンは、他者のクローンが同じ葉で先に増殖し、より多くの数に達していることを感知すると、自らの産子スピードを落とし、競争を回避する。こうした調整は、先に産子を始めたクローンが後の競争において圧倒的に有利になることから生じたと考えられる。他者の存在は触角によって感知できることは、触角切除実験から明らかとなった。異種のクローン間の増殖競争実験を行ったところ、競争の状況は同種別クローン間の競争と同様で、かつ他種クローンの認識には、アブラムシの体表炭化水素が関わっていることが明らかとなった。ソラマメヒゲナガアブラムシの体表炭化水素を抽出し、ガラスビーズに塗布した擬似アブラムシを葉に設置したところ、コントロールに比べて、エンドウヒゲナガの産子数は有意に低下した(図3)。本実験は、エンドウヒゲナガが体表炭化水素によって他種の存在を感知することを示している。



これに対して、別クローン間の有性世代産出の実験では、有性世代の産出時期に単一のクローンをおいた場合と有性クローンを無性クローンと組み合わせた場合で性比が比較された。無性クローンが同居した場合には、有性クローンはより多くの卵生メスを産出した。こうした調整は、春先に生じるクローン間競争を見据えて、有性クローンがより多くの娘クローンを産出するような調整を行なったものと想定される。以上の結果は、いずれも本研究が初めて報告するものであり、全体として、本科研費研究をうまく展開することができた結論している。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計8件（うち査読付論文 7件/うち国際共著 4件/うちオープンアクセス 2件）

| | |
|---|-------------------------|
| 1. 著者名 WATANABE TOMOKO、LEE WONHOON、SANO MASAKAZU、MURAKAMI KEISUKE、AKIMOTO SHIN-ICHI | 4. 巻 5183 |
| 2. 論文標題 Taxonomic revision of the <i>Tetraneura akinire</i> species group (Insecta, Aphididae, Eriosomatinae), with description of a new species and a correction of a nomenclatural confusion | 5. 発行年 2022年 |
| 3. 雑誌名 Zootaxa | 6. 最初と最後の頁 162-186 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.11646/zootaxa.5183.1.14 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 該当する |
| 1. 著者名 Li Yang and Akimoto Shinichi | 4. 巻 288 |
| 2. 論文標題 Self and non-self recognition affects clonal reproduction and competition in the pea aphid | 5. 発行年 2021年 |
| 3. 雑誌名 Proceedings of the Royal Society B | 6. 最初と最後の頁 20210787- |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1098/rspb.2021.0787 | 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 該当する |
| 1. 著者名 Li Yang and Akimoto Shinichi | 4. 巻 25 |
| 2. 論文標題 Yellow-green color polymorphism in males of a pea aphid clone and its genetic pattern | 5. 発行年 2022年 |
| 3. 雑誌名 Entomological Science | 6. 最初と最後の頁 e12503- |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/ens.12503 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 該当する |
| 1. 著者名 Xin TONG , Yusuke TAKATA and Shin-ichi AKIMOTO | 4. 巻 24 |
| 2. 論文標題 Seasonal changes in cuticular hydrocarbons in response to polyphenism in the host-alternating aphid <i>Prociphilus oriens</i> | 5. 発行年 2021年 |
| 3. 雑誌名 Entomological Science | 6. 最初と最後の頁 18-26 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/ens.12443 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 - |

| | |
|--|-----------------------|
| 1. 著者名 Nousheen Parven, Izumi Yao, Takashi Kanbe & Shin-ichi Akimoto | 4. 巻 169 |
| 2. 論文標題 Heat shock alters pea aphid-Buchnera interactions: negative allometry of gene densities | 5. 発行年 2021年 |
| 3. 雑誌名 Entomologia Experimentalis et Applicata | 6. 最初と最後の頁 462-471 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/eea.13039 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 - |

| | |
|---|-----------------------|
| 1. 著者名 Tong X and Akimoto S | 4. 巻 33 |
| 2. 論文標題 Female-female competition leads to female biased sex allocation and dimorphism in brood sex composition in a gall forming aphid. | 5. 発行年 2019年 |
| 3. 雑誌名 Functional Ecology | 6. 最初と最後の頁 457-466 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1365-2435.13248 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 - |

| | |
|--|---------------------|
| 1. 著者名 Yang Li, Nousheen Parven, Shin ichi Akimoto | 4. 巻 14 |
| 2. 論文標題 Interspecific recognition based on cuticular hydrocarbons mediates reproduction control in aphids | 5. 発行年 2024年 |
| 3. 雑誌名 Scientific Reports | 6. 最初と最後の頁 4079- |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-024-54019-7 | 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 該当する |

| | |
|--|--------------------|
| 1. 著者名 Yang Li, Shin-Ichi Akimoto, Shi-Yi Jing | 4. 巻 15 |
| 2. 論文標題 Self-Recognition and Allorecognition Mechanisms Exert a Significant Influence on the Sex Allocation Patterns of the Pea Aphid | 5. 発行年 2024年 |
| 3. 雑誌名 Insects | 6. 最初と最後の頁 158- |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/insects15030158 | 査読の有無 無 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 - |

〔学会発表〕 計6件（うち招待講演 1件/うち国際学会 1件）

| |
|---|
| 1. 発表者名 Shinichi Akimoto |
| 2. 発表標題 Self and nonself recognition in aphids |
| 3. 学会等名 XI International Anniversary Symposium on Aphids (招待講演) (国際学会) |
| 4. 発表年 2022年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 秋元信一 |
| 2. 発表標題 ゴール形成アブラムシ, ニレヨスジワタムシ(オカボノク ロアブラムシ)の混乱した学名の整理とさらなる分類上の問題 |
| 3. 学会等名 一般社団法人 日本昆虫学会 |
| 4. 発表年 2022年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 秋元信一 |
| 2. 発表標題 トドノネオオワタムシ(雪虫)の性比, 交尾行動および交尾器形質 |
| 3. 学会等名 北海道応用動物・昆虫研究発表会 |
| 4. 発表年 2023年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 秋元信一 |
| 2. 発表標題 同じ植物に共存する2種のアブラムシ間の増殖競争と競争からの撤退 |
| 3. 学会等名 一般社団法人 日本応用動物昆虫学会 |
| 4. 発表年 2021年 |

| |
|------------------------------------|
| 1. 発表者名 李楊, 秋元信一 |
| 2. 発表標題 アブラムシ 2 種間の増殖競争と競争からの撤退 |
| 3. 学会等名 一般社団法人 日本昆虫学会 |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 秋元信一 |
| 2. 発表標題 日本産Prociphilus属 (ハマキオオワタムシ属) アブラムシの系統, 分類, 生活史 未記載種の報告 |
| 3. 学会等名 一般社団法人 日本昆虫学会 |
| 4. 発表年 2023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 | 神戸 崇 (Kanbe Takashi) (40648739) | 北海道大学・農学研究院・農学研究院研究員 (10101) | |

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 | | | |
|---------|------------------------------------|--------------------------------|-------|--|
| | College of Biology and Agriculture | Zunyi Normal University | Zunyi | |
| 中国 | | | | |
| 韓国 | Department of Plant Medicine | Gyeongsang National University | Jinju | |