

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 6 月 8 日現在

機関番号：12101

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2014～2016

課題番号：26440230

研究課題名(和文) 利己的遺伝子型個体のシロアリ初期コロニーへの導入を用いた社会性進化の解析

研究課題名(英文) Studies of the social evolution of termites using introduction of selfish-genotype individuals into incipient colonies.

研究代表者

北出 理 (Kitade, Osamu)

茨城大学・理学部・教授

研究者番号：80302321

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,000,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、初期コロニーを祖先シロアリのコロニーのモデルとして用い、シロアリの社会性進化を促した要因を解析した。初期コロニーのカスト構成やコロニーサイズ、利己的遺伝子型個体の比率を操作し、その挙動を調べた。単為生殖コロニーの単独および競争環境下での適応度成分との調査から、生殖虫に分化しやすい利己的個体は、王や女王と闘争しコロニーの適応度を下げることが示された。遺伝的カスト決定システムが利己的個体の生産を抑制していると考えられる。競争環境下でコロニーサイズとソルジャーの存在はともに初期コロニーの適応度を大きく上げた。また、コロニー融合の頻度に血縁関係が影響する事が示された。

研究成果の概要(英文)：In this study, factors that promoted social evolution of termites were analyzed, using incipient colonies as model of ancestral termite colonies. Investigation of fitness components of parthenogenetic colonies under solitary and competitive environments revealed that individuals of selfish-genotype easily differentiated into supplementary reproductives and fight against original reproductives, which drastically decrease fitness of the colonies. Genetic caste determination system probably works to suppress the production of selfish individuals. Under competitive environments, both colony size increase and presence of soldiers greatly increase the fitness of colonies. Frequency of incipient colony fusion was affected by the relatedness between the reproductives.

研究分野：生態学

キーワード：社会性 シロアリ 遺伝的カスト決定 攻撃行動 進化

1. 研究開始当初の背景

真社会性昆虫であるシロアリは、食材性で亜社会性のゴキブリ類から進化した。シロアリの社会は、生殖虫(王や女王)とその子からなる家族集団(コロニー)内に、自らの生殖を抑制し兄弟姉妹の生殖を助ける利他的カスト(ワーカーやソルジャー)が出現することで成立した。この利他的カストの進化は、営巣場所や餌資源をめぐる同種コロニー間の強い競争の下で起こったと考えられる。全種が真社会性であるシロアリ類では、種間比較から社会性進化を促した要因を探ることは困難であるが、創設されたばかりの初期コロニーは、王・女王と少数の子だけからなり、原始的なシロアリの社会のモデルとして利用できる。

シロアリの社会性進化に作用した選択圧(コロニーレベルの選択を含む血縁選択・親による操作)と、その相対的重要性を把握するためには、構成員の利他行動についての特性を操作したうえで、初期コロニーを相互作用させ、その様子と挙動とを解析することが有効である。

ヤマトシロアリ *Reticulitermes speratus* では、初期コロニーは生殖虫とわずかなソルジャーを除くと、ほぼワーカーに占められる。ワーカーは利他的なカストであり、野外での直接繁殖の機会はない。一方、脱皮して有翅生殖虫になるニフは利己的なカストであり、有翅生殖虫に分化して分散・繁殖するか、あるいはニフ型生殖虫として巣内で繁殖を引き継ぐが、初期コロニーには通常存在しない。近年私達は、ヤマトシロアリ属において、幼虫が利他的なワーカーになるか、利己的なニフに分化するか、というカスト決定に極めて強い影響を与える X 染色体上の遺伝子座を見いだした(Hayashi et al. 2007, Kitade et al., 2011)。この遺伝的機構により、単為生殖で生まれた卵は「ニフ遺伝子型」になり、高率でニフへ分化する。また、有翅生殖虫(王と女王)の交配で生まれた卵は「ワーカー遺伝子型」であり、ワーカーへ分化する。単為生殖で生まれた個体の数を操作することにより、初期コロニーで利他的構成員の比率を操作し、繁殖を抑制したワーカーの出現の意義を検証することが可能である。

シロアリの社会性の大きな特徴は、ほぼ全ての種が防衛に特化した、繁殖しないソルジャーを持つ事である。シロアリの社会性の初期進化においては、コロニーサイズの増大と繁殖をしないソルジャーの分化が、強い種内競争の下でワーカーの繁殖抑制に先だって起こったと考えられる。このコロニーサイズの増大とソルジャーの存在が、どのようにコロニーの適応度を増加させる上で役だったかはまだ殆ど検証されていない。

シロアリの初期コロニーは強く集中分布し、その発達初期には複数のコロニーの融合が生じる事例が報告されている。初期コロニー

融合と血縁識別の有無、これにともなうコロニーの血縁度の変化を、社会性進化を考える上で確認しておく必要がある。

本研究では、初期コロニーのカスト構成やコロニーサイズ、利己的遺伝子型個体の比率を操作し、その挙動を調べた。

2. 研究の目的

本研究では、シロアリの社会性進化を促した要因を初期コロニーを祖先シロアリのコロニーのモデルとして用いた解析を行った。シロアリの社会性進化を促した要因を探るため、以下の点を目的とした研究を行った。

(1) 利他性(繁殖するニフと、繁殖を抑制するワーカーの比率)が異なるコロニーでは、コロニーの繁殖特性や適応度はどのように異なるかを解明する。

(2) 利他性の異なるコロニーが強い種内競争下にある場合、両者の適応度はどのように異なるかを解明する。利他的なコロニーは競争環境下で適応度が上がるかを知ることで、ワーカーの進化に作用した要因を探る。

(3) 防衛専門カストであるソルジャーの有無とコロニーサイズの大きさは、強い種内競争がある環境下でコロニーの適応度にどのように影響するかを解明する。この結果から、ソルジャーの進化によるシロアリの真社会性の進化にどのような要因が作用したかを知る。

(4) 2つのコロニーが融合する際に血縁関係が融合の有無に影響するかどうかを解明する。融合が起こる割合と、その結果生じるコロニーの構成と血縁度から、シロアリの初期社会での血縁選択についての知見を得る。

(5) 未調査で残されているシロアリの野外コロニーの繁殖構造の解明。

3. 研究の方法

(1) 利他性の異なるコロニーの特性の解明：有翅虫♂♀に創設させた有性生殖初期コロニーと、♀♀ペア創設の利己的個体を含む単為生殖初期コロニーとを実験的に作製し、コロニー間相互作用のない環境下で150日間飼育した。各タイプのコロニーの生存率、生殖虫の生存率、コロニーサイズ等の適応度成分を調査した。また、新生殖虫殺しがあるかどうかを中心とした、カスト間相互作用の行動観察を行う。

(2) 利他性の異なるコロニーの種内競争下での適応度の解明：有翅虫♂♀に創設させた有性生殖初期コロニーと、♀♀ペア創設の利己的個体を含む単為生殖初期コロニーとを競争的に相互作用させる飼育実験を行う。コロニーの挙動と生存率、コロニーサイズ、融合後の遺伝構造の調査から、特にワーカーの進化に作用した選択圧と生態的圧力についての知見を得る。

(3) ヤマトシロアリの初期コロニーとして、生殖虫ペア、生殖虫ペアとワーカー5個体、生殖虫ペア、ワーカー5個体とソルジ

ヤー1 個体、生殖虫ペア、ワーカー15 個体とソルジャー、生殖虫ペアとワーカー20 個体、を準備し、これらのコロニーと 50 個体からなるヤマトシロアリのワーカーグループを相互作用させ、初期コロニーや各カストの個体の生存率を調査した。

(4)コロニー融合と血縁識別: 2 つの初期コロニーペアを、両ペアの個体全て血縁者(母巢が同じ)、元のペアが非血縁で、相手ペアの異性が血縁関係、元のペアが非血縁で、相手ペアの同性が血縁関係、元のペアが血縁関係で、相手ペアが非血縁、全ての生殖虫が非血縁、になるように準備し、互いに近接して営巣させ、コロニー融合を起こすかどうかを観察した。

(5)鹿児島県奄美大島でオオシロアリの野外調査と採集を行い、マイクロサテライトマーカーを用いたコロニー間の血縁構造の調査を行った。

4. 研究成果

(1) 有翅虫 に創設させた有性生殖初期コロニーと、ペアが創設した単為生殖初期コロニーとを飼育して比較した結果、飼育期間終了後の単為生殖コロニーの生存率とコロニーサイズはともに、有性生殖コロニーより有意に小さかった。ニフとニフ型生殖虫は単為生殖コロニーでだけ分化し、この結果は遺伝的カスト決定遺伝モデルと合致するものである。行動観察の結果もあわせて考えると、単為生殖コロニーが示す低い生存率とコロニーサイズは、ニフ型生殖虫が生じて創設王・女王と闘争を行うためであることが強く示唆された。

(2) 合計 20 の有性生殖コロニーと単為生殖コロニーの組を 90 日間近傍に営巣させて相互作用させる実験の結果、8 つのコロニーの組でコロニーの完全な融合が生じた。融合しなかったコロニーの組のうち、7 組ではコロニー間闘争で単為生殖コロニー側が死滅した。また 9 組では一部の子個体が相手コロニーに取り込まれた。以上の実験結果は、強い種内競争があると考えられる自然状態では単為生殖コロニーの生存率が非常に低いことを示唆する。単為生殖だけを行う成熟コロニーが野外で全く観察されない理由はこのためだと考えられる。単為生殖で生じたニフ遺伝子型個体は生殖虫に分化し、コロニー内で対立を起こすが、有性生殖コロニーでは遺伝システムによるニフ分化抑制により、対立が抑えられていると考えられる。

(3) ヤマトシロアリの初期コロニーを祖先シロアリのモデルに用い、コロニーサイズの増加と、専門ソルジャーの出現がコロニーの適応度に与える影響を検討した結果、コロニーと生殖虫はともに、コロニーサイズが小さい場合は全て殺され、コロニーサイズが大きくなるにつれて生存率が高くなる傾向が見られた。さらに、コロニーサイズが大きい場合は子の生存率も大きくなった。また、

ソルジャーが存在した場合に、コロニーの生存率と子の個体数はともに大きくなる明確な傾向があった。GLMM とモデル選択による統計解析から、コロニーサイズとソルジャーの存在がともに強い種内競争がある環境下で初期コロニーの適応度を上げる効果があることが示された。これはシロアリでは初の成果である。シロアリの祖先的なコロニーにおいても、まず幼虫の母巢への居残りによるコロニーサイズの増加、ついで専門ソルジャーの分化が選択されたことが示唆される。

(4) ヤマトシロアリで初期コロニーの融合実験を行った結果、元々のペアに血縁がなく、相手コロニーの異性と血縁がある(同巢由来である)場合に 2 つのコロニーの融合率・生存率とも高いことが示された。血縁関係が融合の有無に明確に影響を与えることが示されたのはミゾガシラシロアリ科で初めてである。一方、カンモンシロアリ *Reticulitermes speratus* ではコロニーの融合率はコロニーの血縁関係によらず一般に高かった。

(5) オオシロアリ *Hodotermopsis sjostedti* の野外コロニーを対象にマイクロサテライトマーカーを用いた遺伝子解析から、本種では近傍に分布する複数の巣で遺伝子型頻度が非常に似通い、またミトコンドリアハプロタイプも共有されていることが示され、これらの複数の巣材を単一のコロニーが占めている事が推定された。本種はこれまで one-piece nester (単一材営巣種) とされてきたオオシロアリ科の種であるが、営巣様式は多巣性であり、オオシロアリ科とシュウカクシロアリ科に典型的な営巣様式の中間的な型であることが強く示唆された。また、マイクロサテライト遺伝子座の遺伝子型頻度のパターンと、複数のミトコンドリア遺伝子のハプロタイプをもつ個体が 1 つの巣から見られる場合があることから、近傍の巣が時折コロニー融合を起こしていることも示された。

<引用文献>

- Hayashi, Y., Lo, N., Miyata, H. & Kitade, O. (2007) Sex-linked genetic influence on caste determination in a termite. *Science*, 318: 985-987.
- Kitade, O., Hoshi, M., Odaira, S., Asano, A., Shimizu, M., Hayashi, Y., & Lo, N. (2011) Evidence for genetically influenced caste determination in phylogenetically diverse species of the termite genus *Reticulitermes*. *Biology Letters*, 7:257-260.

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計 2 件)

Hayashi, Y., Oguchi, K., Yamaguchi,

K., Kitade, O. Maekawa, K. Miura, T. Shigenobu, S. Male-specific molecular genetic markers in the Japanese subterranean termite *Reticulitermes speratus*. *Insectes Sociaux* 査読有り (in press) doi:10.1007/s00040-017-0553-z

Miyazaki, S., Yoshimura, M., Saiki, R., Hayashi, Y., Kitade, O., Tsuji, K. and Maekawa, K. (2015) Intracolony genetic variation affects reproductive skew and colony productivity during colony foundation in a parthenogenetic termite. *BMC Evolutionary Biology* 査読有り 14: 177. doi: 10.1186/s12862-014-0177-0

[学会発表](計 8 件)

北出理, 矢吹健太 「ヤマトシロアリの有性・単為生殖初期コロニー間の相互作用」 2017年3月16日 第64回日本生態学会 早稲田大学(東京都・新宿区)

神尾裕介, 林良信, 三浦徹, 北出理 「オオシロアリの野外コロニーの遺伝構造とソルジャーサイズ」 2017年3月15日 第64回日本生態学会 早稲田大学(東京都・新宿区)

北出理 「シロアリの交雑と腸内共生原生物群集の進化」 2016年3月24日 日本生態学会第63回大会 仙台国際センター(宮城県・仙台市)

Kitade, O. & Yabuki, K. Interaction between sexual and parthenogenetic incipient colonies of *Reticulitermes speratus*. 11th Conference of the Pacific Rim Termite Research Group. 2016年4月18日. Kunming, China.

Kitade, O. Diversity and evolution of symbiotic protist communities in termites especially focused on genus *Reticulitermes*. 11th Conference of the Pacific Rim Termite Research Group. 2016年4月18日. Kunming, China.

北出理, 林良信 「シロアリのニンフ・ワーカーの分化に関するエピジェネティックな制御のモデル」 日本生態学会第62回大会 2015年3月19日 鹿児島大学(鹿児島県・鹿児島市)

角田滉平, 北出理 「*Hodotermopsis sjostedti* の野外巣におけるコロニー構造と繁殖様式」 日本生態学会第62回大会 2015年3月21日 鹿児島大学(鹿児島県・鹿児島市)

北出理, 竹内智勇 「ヤマトシロアリにおける初期コロニーと成熟コロニーの相互作用」 日本生態学会第62回大会 2015年3月21日 鹿児島大学(鹿児島県・鹿児島市)

[図書](計 0 件)

[産業財産権]

出願状況(計 0 件)

名称:
発明者:
権利者:
種類:
番号:
出願年月日:
国内外の別:

取得状況(計 0 件)

名称:
発明者:
権利者:
種類:
番号:
取得年月日:
国内外の別:

[その他]
ホームページ等

6. 研究組織

(1)研究代表者
北出理(KITADE OSAMU)
茨城大学・理学部・教授
研究者番号: 80302321

(2)研究分担者
なし

(3)連携研究者
なし

(4)研究協力者
矢吹 健太(YABUKI KENTA)
竹内 智勇(TAKEUCHI TOMOTOSHI)