

令和元年5月25日現在

機関番号：12102

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2016～2018

課題番号：16K07504

研究課題名(和文) 社会性アブラムシにおける環境要因と母性効果を介した階級分化と社会制御

研究課題名(英文) Regulatory mechanisms of caste differentiation and seasonal polyphenism via maternal effects in social aphids

研究代表者

柴尾 晴信 (Shibao, Harunobu)

筑波大学・生命環境系・研究員

研究者番号：90401207

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,900,000円

研究成果の概要(和文)：社会性昆虫であるハクウンボクハナフシアブラムシにおいて、コロニーの分業体制を支える表現型多型(階級/モルフ分化)の制御に関する環境要因を特定し、季節に応じて各階級・モルフの比率が適応的に制御されるメカニズムについて、「母性効果」の役割に着目して調べた。その結果、本種の階級/モルフ分化の制御には3つの環境要因(密度・日長・温度)が複合的に働き、特定条件の組合せで兵隊階級や有翅モルフ(有翅産性虫)が排他的に分化誘導されることがわかった。また、親・子世代を様々な環境条件下で育て、子の階級やモルフを観察することで、母親の受けた環境条件が「母性効果」として働き、子の表現型に反映されることを確認できた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

ハクウンボクハナフシアブラムシの兵隊階級と有翅モルフの分化に関する環境要因(密度・日長・温度)を特定し、子世代の階級/モルフ分化の制御において、密度や日長情報が「母性効果」で親から子に伝わることを明らかにすることができた。すなわち、アブラムシの社会制御においては、巣仲間の社会的情報(密度)だけでなく、季節特異的な母性効果(日長etc.)も重要であることがわかった。母性効果を考慮することにより、これまで解釈がむずかしかった社会性昆虫の階級制御と季節的多型現象を統合的に説明可能となった。

研究成果の概要(英文)：I examined environmental factors involved in the occurrence of polyphenism (caste/morph differentiation) in the colonies of a social aphid, *Tuberaphis styraci*, which has a sterile soldier caste in the second instar. It was found that three environmental factors (density, photoperiod, temperature) act in combination, and the combination of specific conditions leads to an effective induction of soldier or winged sexupara (producer of both sexes) differentiation. I also explored the mechanisms for their adaptive caste regulation and seasonal polyphenism, paying attention to the roles of "maternal effects". Laboratory experiments confirmed that maternal perception of photoperiod as well as density cues is involved in regulation over alternative phenotypes (i.e. caste/morph differentiation) of their offspring via maternal effects.

研究分野：基礎生物学/生態・環境

キーワード：社会性アブラムシ 階級分化 母性効果

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19、CK - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

社会性昆虫の高度かつ巧妙な社会システムの成立・維持・進化機構の解明は、進化生物学の重要課題の一つである。近年の解析技術の進展により、社会性昆虫の階級分化や労働分業の制御に関わる至近メカニズム研究への扉が開かれた。ミツバチでは、2006年にゲノム情報が解読され(The Honeybee Genome Sequencing Consortium, 2006)、階級分化や労働分業を制御する遺伝子基盤の理解が大きく進展した。以来、様々な種でゲノム、エピゲノム、トランスクリプトームのデータが蓄積されている。

一方、社会性昆虫のコロニーの分業体制を支える表現型多型(階級/モルフ分化)の制御に関しては、幼虫段階では分化全能性を持ち、ワーカーが世話を变えることで階級分化は後天的に決まると長らく信じられてきた。ところがアリやシロアリでは、女王とワーカーの分化が、栄養条件やフェロモンなどの環境要因で後天的に決まるばかりでなく、遺伝的要因で先天的に決まる例が分子マーカーと人工交配実験で示された(Schwander et al., 2010)。またアリでは、環境温度-里親養育実験により、低温を経験した女王による卵黄内物質を介した「母性効果(=環境情報の母子間伝達)」によって次世代女王の分化が先天的に卵段階で決まる例が報告されている(Schwander et al., 2008; Libbrecht et al., 2013)。さらに近年、多くの生物で母親の経験した社会環境要因が子の表現型に反映される例が見つかっている(例えば、Buzatto et al., 2012, Maeno et al., 2013)。そのため、社会性昆虫においても、階級運命が環境要因で先天的に決まるメカニズムとして、母性効果の重要性が認識されつつある(Queller, 2003; Linksvayer & Wade, 2005; Linksvayer, 2007; Teseo et al., 2014)。

ハクウンボクハナフシアブラムシ(*Tuberaphis styraci*)は、不妊の兵隊階級を持つ社会性昆虫である。本種は人工飼料飼育系の開発により室内累代飼育や操作実験が可能である(Shibao et al., 2002)。室内飼育実験により、兵隊の分化は2齢期に起こり、コロニー内の生殖個体密度が高い時に誘導され、兵隊密度が高まると負のフィードバックで抑制されることがわかっている(Shibao et al., 2010)。しかし、本種は兵隊階級のみならず、季節に応じて翅型、性、生殖様式の異なる多様なモルフを産生するので、社会的情報(密度)だけでは階級制御と季節的多型現象を統合的に説明することはできない。そこで柴尾は、アブラムシが胎生であること(Ogawa & Miura, 2014)に着目して、社会性アブラムシの表現型多型(階級/モルフ分化)の制御において季節特異的な「母性効果」が重要な役割をはたしているのでは?という仮説を立て、これを検証するべく、本種の階級/モルフ分化に関与する環境要因と母子間コミュニケーション物質(フェロモン、ホルモンなど)を探索・同定し、社会制御における母性効果の役割について明らかにするための研究を進めてきた。これまでに、本種では親個体が仲間の密度を知覚し、母性効果を通じて子の表現型(階級)を適応的に操作することがわかっている(Shibao et al., 2003)。

2. 研究の目的

本研究は、ハクウンボクハナフシアブラムシをモデル系として、社会性昆虫におけるコロニーの協調と制御の仕組みの理解をめざすものであり、アブラムシの社会的相互作用・母性効果を介した表現型多型(階級/モルフ分化)の制御機構と個体間コミュニケーションの実態を解明することを目的としている。

3. 研究の方法

ハクウンボクハナフシアブラムシにおいて、表現型多型(階級/モルフ分化)の制御に関する環境要因を特定するために、野外でコロニーサイズや階級・モルフ比率の季節的変動を調べ、巣のサイズや個体数密度などの生態的データおよび温度・日長などの気象データと結びつけて解析した。こうして絞り込んだ3つの環境要因(密度・日長・温度)について、室内にて人工飼料を用いて各条件を実験的に操作することで、階級/モルフ分化におよぼす環境要因の影響を詳しく調べた。また、季節に応じて各階級・モルフの比率が適応的に制御されるメカニズムについて、「母性効果」の役割に着目して調べた。親世代と子世代とをさまざまな密度・日長・温度条件下で育て、母親の受けた環境情報の母子間伝達がおこなわれ、子の表現型に反映されるかを確認した。

次に、本種の階級/モルフ分化に関与する母子間コミュニケーション物質(フェロモン、ホルモンなど)の探索・同定を試みた。本種の兵隊分化には、生殖個体による兵隊分化誘導と、兵隊自身による兵隊分化抑制という、密度依存の二つのフィードバック機構が関係する。したがって、アブラムシの生殖虫に特有の体表化学物質のなかに兵隊分化を促進するフェロモンがあり、兵隊に特有の体表化学物質のなかに兵隊分化を抑制するフェロモンがあると予想される。そこで、アブラムシの階級分化の調節に関わるフェロモンを特定するべく、兵隊および生殖虫の体表面を覆っているワックスをヘキサンで抽出し、各種クロマトグラフィー・モレキュラーシーブを駆使しながら分離した成分をガスクロマトグラフ質量分析計(GC-MS)で分析した。アブラムシフェロモンの候補物質の化学合成をおこなうとともに、アブラムシ触角の嗅覚応答を測定する機器の組み立てと調整をおこなった。各種フェロモンの受容機構を明らかにするために、走査型電子顕微鏡(SEM)を用いて雌成虫の触角上の化学受容器の詳細な組織形態学的観察をおこない、外科的処理による感覚情報の遮断が階級分化の調節に与える影響について調べた。

4. 研究成果

野外では本種の兵隊は春から夏にかけて大きく成長したコロニーに高い割合で見られ、有翅産性虫は夏至以降に成熟コロニーに出現することがわかった。コロニーの兵隊や有翅産性虫の比率はいずれもアブラムシ密度・日長・温度と高い相関を示した。室内飼育実験の結果、階級/モルフ分化の制御には3つの環境要因(密度・日長・温度)が複合的に働いており、高密度・長日・涼温条件の組み合わせでは兵隊が、高密度・短日・高温条件の組み合わせでは有翅産性虫が排他的に分化誘導されることを見出した。さらに、有翅産性虫の分化には、親子2世代にわたる高密度と短日条件の経験が必要で、密度情報だけでなく、日長情報も母性効果で親から子に伝わるということがわかった。すなわち、母親の受けた複合的な環境条件が「母性効果」として働いて、子の表現型に反映されることを確認できた。本種の階級分化は2齢期に決まるが、密度と日長に対する感受性は胚期と幼虫期の両方にあることから、兵隊と有翅産性虫(秋に出現)の分化経路は胚期にはすでに決定されており、幼虫段階では分化全能性が失われていることが考えられる。

本種の階級分化調節フェロモンを特定するために、兵隊および生殖虫の体表化学物質を分析した結果、両階級のアブラムシの体表成分は炭化水素(直鎖飽和炭化水素および分枝鎖飽和炭化水素)、長鎖アルコール、長鎖アルデヒド、ワックスエステルで構成されており、階級間で体表成分の化学的プロフィールに違いが存在することが明らかになった。アブラムシの体表ワックスのうち、分枝鎖飽和炭化水素や長鎖アルコール、長鎖アルデヒド、ワックスエステルの一部については化学合成に成功し、各種クロマトグラフィー・モレキュラーシーブを駆使した化学物質の分画も進展した。現在も化学合成を進めており、バイオアッセイできる状態まであと一歩のところまで来た。さらに分析・合成を進める予定である。

アブラムシのフェロモンなどの体表化学物質に対する触角の嗅覚応答を測定するために、GCで分画した匂い物質に対する触角の応答をリアルタイムで記録できる「昆虫触角電図検出器付きガスクロマトグラフィー(GC-EAD)」を導入し、機器のセットアップと調整作業を完了した。本種の警報フェロモンである(E)- β -farneseneのような高揮発性の化学シグナルに対するアブラムシの触角の応答を検出することには成功したが、体表炭化水素のような低揮発性の化学シグナルに対する触角の応答(接触化学感覚、味覚応答)を得るためには、GC-EADのさらなる改良やチップレコーディング法の開発が必要であり、今回は予備的な検討段階にとどまった。アブラムシによる化学物質の受容・伝達機構を明らかにするために触角全体の切除実験をおこなったところ、アブラムシの雌成虫は巣内の生殖個体の密度を触角で知覚し、その密度情報を母性効果として体内の胚に伝達することで、子の階級分化をコントロールしていることがうかがえた。雌成虫の触角上には化学受容器と接触化学受容器のほか、機械受容器も観察されたことから、密度効果の近接要因として、フェロモンのような嗅覚・味覚情報に加えて機械感覚情報が関与している可能性がある。一連の研究により、社会性昆虫が体のどの部位で仲間の密度を知覚するかが明らかとなり、温度・日長などの非生物的環境要因による母性効果に加えて、個体間相互作用という生物的環境要因による母性効果を通じて次世代の階級やモルフが決定されていることが初めて示された。

5. 主な発表論文等

[雑誌論文](計 4 件)

Keigo UEMATSU & Harunobu SHIBAO (2018) Extended lifespan and overlapping of generations in a gall-forming social aphid *Quadrartus yoshinomiyai*. *Insectes Sociaux*, 65: 241-249 査読有
DOI: 10.1007/s00040-018-0604-0

柴尾晴信、松山茂 (2017) 社会性アブラムシの階級分化と社会制御—化学コミュニケーションの視点から—. *昆虫と自然*, 52: 40-43. 査読無

柴尾晴信 (2017) 社会性アブラムシにおける階級分化と社会制御. *昆虫と自然*, 52: 32-34. 査読無

Harunobu SHIBAO, Takuma TAKANASHI, Mayako KITSUKAKE, Shigeru MATSUYAMA, Masakazu SHIMADA & Takema FUKATSU (2016) Social aphids use their antennae to perceive density cue for soldier production. *Entomological Science*, 19: 147-151.
DOI: 10.1111/ens.12174

[学会発表](計 6 件)

松山茂、柴尾晴信、社会性アブラムシの母性効果を介した階級分化と季節適応-密度・日長・温度変化を合図に増殖・防衛から分散モードにシフトする?!-、第63回日本応用動物昆虫

学会、2019年3月26日、筑波大学第二エリア（茨城県・つくば市）

柴尾晴信、松山茂、嶋田正和、寄生蜂の選択的宿主探索行動と産卵学習を規定する化学物質 - 多数派宿主種への強化学習と炭化水素カクテルへの選好 - 、第63回日本応用動物昆虫学会、2019年3月26日、筑波大学第二エリア（茨城県・つくば市）

松山茂、柴尾晴信、社会性アブラムシの母性効果を介したカースト制御と季節的多型 密度・日長・温度変化を合図に防衛から繁殖モードにシフトする?! 、第62回日本応用動物昆虫学会、2018年3月27日、鹿児島大学郡元キャンパス（鹿児島県・鹿児島市）

柴尾晴信、石井弓美子、松山茂、嶋田正和、寄生蜂の選択的宿主探索行動を解発する宿主由来のカイロモン同定 - ハチは多数派の宿主種の炭化水素カクテルがお好き? - 、第62回日本応用動物昆虫学会、2018年3月27日、鹿児島大学郡元キャンパス（鹿児島県・鹿児島市）

柴尾晴信、笹川幸治、石井弓美子、松山茂、嶋田正和、寄生蜂の選択的探索行動を解発する宿主由来のカイロモン-ハチが学習するのは単一成分か、ブレンドか? - 、第61回日本応用動物昆虫学会、2017年3月28日、東京農工大学小金井キャンパス（東京都・府中市）

古瀬 郁子、柴尾晴信、松山茂、嶋田正和、ゾウムシコガネコバチの寄主切り替えによる選好性スイッチングの検証、第61回日本応用動物昆虫学会、2017年3月28日、東京農工大学小金井キャンパス（東京都・府中市）

〔図書〕(計 0 件)

〔産業財産権〕

出願状況(計 0 件)

取得状況(計 0 件)

〔その他〕

ホームページ等 なし

6. 研究組織

(1)研究分担者 なし

(2)研究協力者 なし

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。