

氏名 山 口 陽 子  
 学位(専攻分野) 博士 (農 学)  
 学位記番号 論農博第2301号  
 学位授与の日付 平成12年3月23日  
 学位授与の要件 学位規則第4条第2項該当  
 学位論文題目 アブラムシにおける局所的配偶競争と性比調節

論文調査委員 (主査) 教授 久野英二 教授 西岡孝明 教授 高藤晃雄

### 論 文 内 容 の 要 旨

性比の進化は進化生態学の中心的なテーマの一つであり、1980年代以降、このテーマをめぐる多くの理論的な研究がなされたが、性比の個体ごとの変異を説明する理論はほとんどなかった。また、投資量の性比を個体ごとに調べた研究例もまれであった。本研究では、昆虫類を対象に、最も基本的な性比理論の一つである Hamilton (1967) の理論を一般化した数理モデルを作って個体の最適性比を導いた。また、タマワタムシ科 (Pemphigidae) のアブラムシ数種を材料として、投資量から見た個体ごとの性比を調べ、モデルの予測とつきあわせた。さらに、性比理論の大前提となっている親による子の性比調節能力についても実験的な検証を行い、これらのアブラムシの中の1種を用いて、母虫が子の性比を調節する具体的な機構を明らかにした。主要な成果は以下のとおりである。

1. まず、(1) 母親による子の性比調節、(2) 局所的配偶競争が生じる集団構造 (3) 子への総投資量の個体変異を前提とした基本モデルを作成し進化的安定戦略 (evolutionarily stable strategy) としての最適個体性比を、 $n$  人非協力ゲームの平衡解として求めた。結果は、子への総投資量が一定量  $C$  (繁殖集団を創設する母親の数とそれらの総投資量の和とで決まる量) よりも小さな母親はすべてを息子に投資し、総投資量が  $C$  よりも大きな母親は、どの母親も  $C$  だけ息子に投資して残りを娘に投資する、というものであった (雄一定仮説)。すべての母親が  $C$  よりも大きな総投資量をもつ場合の集団の平均性比は、Hamilton (1967) の理論からの予測値と一致した。

2. 上記のモデルを、繁殖集団を構成する母親間に血縁関係がある場合に拡張した。その結果、息子への投資量は母親間で一定であるが、母親間の血縁関係が強いほど、娘への投資割合が増えるという予測が得られた。また、集団の平均性比は、集団サイズが大きくなっても雌への偏りを維持することが予測された。

3. タマワタムシ科のアブラムシ4種について、産性虫の繁殖特性と、投資量の個体性比を調べた。子への総投資量には、種により、数倍から20倍以上の個体差が見られた。また、繁殖集団の特徴から、局所的配偶競争の仮定が支持された。モデルの予測を個体性比のデータとつきあわせたところ、ニレイガフシアブラムシ *Kaltenbachella japonica* とトドノネオオワタムシ *Prosiphilus oriens* では大変よく、また、アキニレヨスジメンチュウ *Tetraneura akinire* でも比較的よく予測とデータが一致したが、*Tetraneura sorini* では適合度が低かった。

4. タマワタムシ科のアブラムシ5種の集団の平均性比を比較したところ、寄主転換をせずに一次寄主で固着的な生活を営む2種では、寄主転換を行い広域に移動分散する3種に比べて、平均性比が雌に偏っていた。この結果は、上記2のモデルの予測から、寄主転換をしない種では繁殖集団を構成する母親間に血縁関係があるためと考えられた。

5. トドノネオオワタムシの産性虫の発育過程を追った解剖調査により、本種は雄になる胚と雌になる胚を別々の卵巣小管で作ることがわかった。産性虫が2-3令から4令に成長する過程で、雄胚の数はほぼ一定であったが、雌胚は平均で約5個減少した。また、雄胚は徐々に成長するのに対して、雌胚は4令期から成虫期にかけて急速に大きくなった。これらの結果から、産性虫は幼虫期に体内の雌胚を選択的に再吸収し、残った雌胚に集中的に資源投資を行うことによって子供の性比を調節することがわかった。また、幼虫の飢餓実験により、産性虫は餌条件が悪くなると雌胚を再吸収することがわかった。

## 論文審査の結果の要旨

昆虫における性比の研究は近年大きく進展したが、その主な対象となったのは、半倍数型という特異な性決定様式とそれに付随する性比の調節能力を具えたハチ類であり、その他の昆虫を材料とした研究例はごく少ない。本研究は、通常の性決定様式を持つアブラムシ類の1群、タマワタムシ科の数種を用いてその有性世代における性比の偏りと変動の実態を解析し、併せてその個体変異を説明する新しい数理モデルを開発して性比の進化的意義の解明を目指したものであり、成果として評価できる点は以下のとおりである。

1. 母虫の個体ごとの性比を説明するモデルとして、局所的配偶競争と母親の性比調節能力の存在を前提とする Hamilton のモデルを拡張した新しいゲーム理論モデルを作成し、平衡性比の解析を行った結果、子に投資できる栄養源の総量が一定値  $C$  よりも小さな母親はすべてを息子に投資し、 $C$  よりも大きな母親は、どの母親も  $C$  だけ息子に投資して残りを娘に投資する、という戦略を採ることが進化的に最適であるとの結論を導いた。この明快な成果は、「山口の雄一定仮説」として進化生態学分野ではすでによく知られるところとなっている。さらにこのモデルを繁殖集団を構成する母親間に血縁関係がある場合に拡張し、この条件下では、息子への投資量は母親間で一定であるが、母親間の血縁関係が強いほど娘への投資割合が増えるという予測を導いた。

2. タマワタムシ科のアブラムシ4種について、産性虫の繁殖習性ととも投資量を基準とした個体ごとの性比を詳しく調査し、どの種についても繁殖集団の構造から局所的配偶競争の前提が満たされていることと、子への総投資量には同一個体群内でも実際に数倍以上の著しい個体差があることを明らかにした。そこで、上のモデルを適用し、その予測をこれら4種の個体性比のデータと対比した結果、1種を除いていずれもよく当てはまり、雄一定仮説がほぼ成り立つとの結論を得た。また、同一寄主上で固着的な生活を営む種と季節的に寄主を転換して広域に移動分散する種の間で集団の平均性比を比較した結果、前者は後者に比べて雌への偏りが大きいことから、母親間の血縁関係の存在も性比の偏りを増幅する効果を持つという、第二のモデルからの予測もここでは成り立つことが明らかとなった。

3. これらのアブラムシの中の1種トドネオオワタムシについて、産性虫の幼虫期に連続的な解剖実験を行い、雄になる胚と雌になる胚がそれぞれ異なる卵巣小管で形成されるという事実を見いだした。さらに、産性虫が成長する過程で、雄胚の数はほぼ一定であったが、雌胚は平均数個減少し、かつ雄胚が徐々に成長するのに対して雌胚は成虫期直前に急速に成長することから、産性虫は幼虫期に雌胚を選択的に再吸収し、残った雌胚に大きな資源投資を行うことによって子供の性比を調節していることが明らかとなった。また、幼虫の飢餓実験により、この調節は産性虫の栄養状態に対応して機能し、雌胚の再吸収は餌条件の悪化に伴って起こることもわかった。母親による子の性比調節能力の存在は、これまでハチやアザミウマなど、半倍数型性決定機構を持つグループでのみ知られており、性染色体による通常の性決定様式を持つ昆虫で具体的な機構とともに実証されたのは、本研究のトドネオオワタムシが最初の例である。

以上のように本論文は、タマワタムシ科アブラムシ類における性比の偏りと個体変異、並びにその調節機構の実態を解明するとともに、平衡性比の推定を可能にする数理モデルを開発して性比の進化的意義の解釈に新たな道を開いたものであり、昆虫生態学並びに進化生態学に寄与するところが大きい。

よって、本論文は博士（農学）の学位論文として価値あるものと認める。なお、平成12年2月15日、論文並びにそれに関連した分野にわたり試問した結果、博士（農学）の学位を授与される学力が十分あるものと認めた。