氏　　名　松浦健二（まつうら けんじ）
学位(専攻分野)　博　士（農　学）
学位記番号　農　博　第1221号
学位授与の日付　平成14年3月25日
学位授与の要件　学位規則第4条第1項該当
研究科・専攻　農学研究科応用生物科学専攻
学位論文題目　ヤマトシロアリの社会構造に関する進化生態学的研究

論文調査委員　（主査）教授 藤崎憲治　教授 西岡孝明　教授 高藤晃雄

論文内容の要旨

本研究は主にヤマトシロアリを材料として，シロアリの社会構造を明らかにし，コロニー間相互作用，コロニー防衛メカニズム，配偶システム，菌類との相互作用など，様々な視点からシロアリ社会の進化と維持機構の解明を試みたものである。以下に本研究の主要な成果を記す。

1．シロアリの巣仲間認識メカニズムについては明確な答えが得られておらず，シロアリ研究の中心課題の一つであった。まず，コロニー内個体間の頻繁な栄養交換により，腸内の共生バクテリアの組成がコロニー内個体間では酷似し，コロニーによって異なることを明らかにした。シロアリは糞を巣材として利用するため，コロニー特異的な組成のバクテリア代謝産物が体表に付着し，これを巣仲間認識の cue にしていると考えられる。実際に，他コロニー由来のバクテリア抽出物を含む餌材で隔離飼育した個体を元のコロニーに戻すと，巣仲間から攻撃を受けた。さらに，コロニーを分割して，異なる抗生物質を含む餌材で飼育し，体内共生バクテリアの組成を人為的に変えると，互いに攻撃行動を示すことを明らかにした。さらに，生殖虫の前段階であるニンフはワーカーの給餌によって育てられるが，ホストコロニーの個体は自分のコロニーのニンフ率（ニンフ数／ワーカー数）よりも侵入してきたコロニーのニンフ率の方が高い場合，その侵入者を攻撃し，低い場合，受け入れた。すなわち，侵入するコロニーと侵入されるコロニーのニンフ率の相対的関係によって，反応が変わることが明らかになった。このことは，シロアリのコロニーは融合のコストとベネフィットによって機能的に侵入コロニーに対する反応を変えることを示したものである。

2．ヤマトシロアリ属の兵蟻がコロニー防衛において果たす役割については，疑問視されてきた。巣の構造を再現した装置を用いて，天敵のオオハリアリに対する防衛を行わせることにより，兵蟻が通路に頭部で栓をするフラグモシスによってコロニーを防衛することを明らかにした。フラグモシス防衛を行うためには，兵蟻の頭幅が一定である必要があるが，兵蟻の頭幅の変動係数は体の他の部位よりも有意に低い値を示し，コロニーレベルで兵蟻の頭幅に安定化選択が働いていることが示唆された。

3．有翅虫は群飛後に，主にアリ類による高い捕食リスクを受ける。シロアリの群飛は種内で季節的，時間的に同調するが，これには希釈効果による捕食回避という適応的意義があると考えられている。本研究では，野外コロニーの調査により，環境条件と群飛のタイミング，およびコロニー間での群飛の同調性を明らかにした。また，棄翅のタイミングが密度逆依存的に決まることを実験的に示した。さらに，オオハリアリを用いた捕食実験により，着地後に棄翅することによって，機動性が向上し，歩行中の捕食リスクを下げる効果があることを明らかにした。ヤマトシロアリでは同性の連結歩行がしばしば観察されるが，数理モデルによる天敵との遭遇リスクの推定と，捕食実験による遭遇後リスクの測定により，同性連結歩行の捕食回避効果が明らかになった。

4．シロアリでは一般に，群飛後に遭遇した1対の雌雄が一緒に新巣を創設するが，ヤマトシロアリでは雄と遭遇出来なかった雌が単独，または雌同士の協同でコロニーを創設し，単為生殖を行うことを発見した。本種の有翅虫の性比は有意に雌

に偏っており，必ず雌が余る。この次善経路は配偶効率の低い本種において高い適応的意義を持つ。単独雌，二雌および雌雄ペアによるコロニー創設の成功度を比較したところ，二雌の共同によって創設初期の生存率が著しく高められることが示された。mtDNA マーカーを用いて親子判定を行ったところ，二雌に生殖を巡る順位制はなく，逆に大きな雌が小さな雌に対して利他的に行動していることが示された。二雌創設では，片方の雌が死亡すると，病気の感染によってもう一方の雌も不可避的に死亡する。数理モデルを用いて創設雌の生存率を最大化する資源配分率を求めたところ，より大きな雌は相手の雌に対して利他的に行動する方が有利であることが明らかになった。

5．ヤマトシロアリの卵塊中に，極めて高い頻度で卵とは異なる球状の物体が存在する。rDNA の ITS 領域の塩基配列から，この球体は担子菌の一種*Fibularhizoctonia* sp. nov. の菌核であることが判明した。ガラスビーズを用いたバイオアッセイにより，シロアリの卵認識メカニズムを明らかにした。さらに，菌核がシロアリの卵に擬態することによって運搬され，コロニーの budding に乗じて移動分散することを明らかにした。また，シロアリの卵塊の中にこの菌核が存在する方が，菌核がない場合よりも卵の生存率が高く，菌核由来の抗菌物質が卵を保護している可能性が示唆された。

論文審査の結果の要旨

血縁選択説と包括適応度の概念は様々な社会現象の進化を説明する学問領域に大きなインパクトを与え，特に半数倍数性の膜翅目の社会進化に関する研究を飛躍的に発展させた。しかし，膜翅目と全く独立に高度な真社会性を発達させた両性二倍体のシロアリについては，未知の部分が多く残されている。本論文はヤマトシロアリを対象に，シロアリ社会の進化と維持機構を多角的に解析したものである。本論文の評価すべき点は次のとおりである。

(1)シロアリのコロニー内個体間の頻繁な栄養交換により，腸内バクテリア組成はコロニー特異的であり，コロニー特異的な組成のバクテリア代謝産物が糞を介して体表に付着し，これが巣仲間認識の cue として作用することを明らかにした。さらに，コロニー間の相互作用は常に一定ではなく，侵入するコロニーと侵入されるコロニーのニンフ率の相対的関係によって，反応が変わることを明らかにした。

(2)これまで，ヤマトシロアリ属の兵蟻がコロニー防衛において果たす役割については疑問視されてきたが，巣の構造を再現した装置を用いて防衛実験を行うことにより，本属の兵蟻の防衛戦術が通路に頭部で栓をする「フラグモシス型」であることを明らかにした。さらに，フラグモシス防衛への適応の一つとして，兵蟻の頭幅にコロニーレベルで安定化選択が働いていることを明らかにした。

(3)野外コロニーの調査により，環境条件と群飛のタイミング，およびコロニー間での群飛の同調性を明らかにした。また，有翅虫の棄翅タイミングが，密度逆依存的に行われることを実験的に示した。さらに，オオハリアリを用いた捕食実験により，有翅虫が着地してからコロニーを創設するまでの期間の捕食回避メカニズムを明らかにした。

(4)ヤマトシロアリでは雄と遭遇出来なかった雌が単独，または雌同士の協同でコロニーを創設し，単為生殖を行うことを発見した。単独雌，二雌および雌雄ペアによるコロニー創設を室内実験によって比較し，二雌の共同によって創設初期の生存率が著しく高められることを明らかにした。また，二個体の雌による共同創設について，mtDNA マーカーを用いて二雌創設コロニーで産まれた子の親子判定を行い，二雌に生殖を巡る順位制はないことを明らかにするとともに，初期重量の小さい雌の方が大きい雌よりも体重増加が大きく，大きな雌が小さな雌に対して利他的に行動していることを明らかにした。さらに，最適資源配分モデルを用いて，二雌の互恵的関係が両者の生存率最大化に基づいていることを示唆した。

(5)ヤマトシロアリの卵塊中に，極めて高い頻度で卵とは異なる球状の物体が存在することに着目し，rDNA の ITS 領域の塩基配列に基づいて，この球体が担子菌の一種 *Fibularhizoctonia* sp. nov. の菌核であることを明らかにした。また，卵運搬実験により，シロアリの卵認識メカニズムを明らかにした。さらに，シロアリによる菌核の移動分散と菌核由来の抗菌物質による卵保護効果の側面から両者の共生関係を明らかにした。また，本研究に基づき，卵運搬行動を利用した害虫駆除技術を開発した。

以上のように，本論文はシロアリの社会構造について，コロニー間相互作用，コロニー防衛メカニズム，配偶システム，菌類との相互作用などの側面から多角的に解析したものであり，昆虫生態学，進化生態学，動物行動学，社会生物学，応用昆虫学などに対して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14年１月17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。