



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	Histological, cytological and molecular biological analyses of the polyphenic development in the pea aphid <i>Acyrtosiphon pisum</i> [an abstract of dissertation and a summary of dissertation review]
Author(s)	小川, 浩太
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(環境科学)
Dissertation Number	甲第11347号
Issue Date	2014-03-25
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/55447
Rights(URL)	https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/2.1/jp/
Type	doctoral thesis
File Information	Kota_Ogawa_abstract.pdf, 論文内容の要旨



学 位 論 文 内 容 の 要 旨

生物圏科学専攻： 博士（環境科学）

氏 名 小川 浩太

学 位 論 文 題 名

Histological, cytological and molecular biological analyses of the polyphenic development in the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*

(エンドウヒゲナガアブラムシの可塑的な発生に関する組織形態学的・細胞生物学的ならびに分子生物学的研究)

生物は様々な環境に適応した多様な形質（表現型）を獲得しているが、これらの表現型は遺伝情報のみで決定されるのではなく、環境要因に応じて可塑的に変化する。これは「表現型可塑性」と呼ばれ、迅速な環境適応や表現型の多様化と深く関わっていると考えられている。近年、生態発生学あるいは進化発生学分野では生物の可塑的な発生制御機構を解明することで、表現型や適応戦略に多様化をもたらした進化メカニズムを理解しようとする機運が高まってきている。本博士論文では、半翅目昆虫のエンドウヒゲナガアブラムシ *Acyrtosiphon pisum* の「翅多型」と「繁殖多型（周期性単為生殖）」をモデルに生物の環境依存的な発生調節機構について研究を行った。エンドウヒゲナガアブラムシは季節の変化を感知して胎生単為生殖と有卵生性生殖を切替える「周期性単為生殖」を行う。気候が好適な春から夏にかけては単為生殖により爆発的に増殖し、秋には低温・短日刺激に応答して有性生殖を行い卵で越冬する。また、本種はユニークな翅多型を持っている。胎生メス（単為生殖世代）は環境依存的に翅型が決定される翅多型(wing polyphenism)を、オスは遺伝情報により翅型が決定される翅多型(genetic wing polymorphism)を示す。さらに、幹母と有性生殖を行う卵生メスは無翅単型(monomorphic wingless)である。

本種の劇的な形態変化を伴う表現型多型は非常に魅力的な研究対象であるが、その多型について研究するためには各生活型を自由に誘導できることが肝要である。そこで、第1章では、各生活型の飼育誘導系を確立し、研究の基礎を築いた。これによってこれまで解析できなかった生活型についても解析可能となった。

クローン繁殖し、同じゲノムセットを持つにもかかわらず生活型間で制御様式が異なる本種の翅多型は、多型の進化・維持機構の研究に適した材料である。そこで、第2章と第3章では翅多型に着目し、各生活型における飛翔器官の発達・退縮様式と生活史形質を精査した。その結果、オスは有翅型・無翅型共に飛翔筋を持っており、飛翔筋量（≒移動分散能力）と成長速度がトレードオフになっていることが分った（第2章）。一方、胎生メスの無翅型は飛翔筋を持たず、有翅型では産仔前に飛翔筋を分解しそのエネルギーを繁殖へと投資していることが示唆された。また、環境依存的な翅多型を示す胎生メスでは将来の表現型に関わらず翅原基が形成され、無翅型へと発生することが決定されると翅原基が退縮することが明らかとなった。一方で、無翅単型の卵生メスと幹母では翅原基は全く形成さ

れなかった(第3章)。原基が発生過程で形成された後に退縮する例は数多くの先行研究で報告されているが、それらは発生上の制約などに起因する非適応的な発生プロセスだと理解されてきた。しかし、同一の遺伝情報を共有する卵生メスと幹母は翅原基が形成されないことから、無翅型胎生メスで見られる翅原基の形成・退縮プロセスが発生拘束等により非適応的に生じているとは考え難い。むしろ、胎生メスでは、たとえ将来的に退縮させるとしても翅原基を形成しておき、環境に応じて迅速に表現型を変化させる発生経路が進化・維持されていると考えられる(第3章)。第2章と第3章では、クローン繁殖というアブラムシの特性に着目することで、形成した原基を分解するという一見無駄な発生過程が発生プログラムの可塑的な改変を支えている、という新たなパラダイムを提唱するに至った。

第4章と第5章では繁殖多型に着目し解析を行った。有性生殖と単為生殖の両者の利点を享受できる周期性単為生殖は、アブラムシの進化的成功を支えるイノベーションであり、環境によって自分の子供の表現型を「産み分ける機構」が獲得されたことで、周期性単為生殖が進化したと言える。特にオス産出時には、他に類を見ないユニークな機構が存在する。アブラムシの性決定様式はオスヘテロXO型であり、2本のX染色体を持つ母虫(胎生メス)がX染色体を1本しか持たないオスを単為生殖で産出する。つまり、オスになる単為発生卵では、発生過程でX染色体が1本だけ排除されることになる。アブラムシがこのような複雑かつ洗練された生活史を獲得できた進化的背景を考察するために、本博士論文では本種の繁殖多型の発生制御機構、特にオス産出機構を細胞生物学的手法(第4章)と分子生物学的手法(第5章)を組み合わせで解析した。まずは、オスの初期発生過程を詳細に観察し、オスになる単為発生卵では成熟分裂時(減数分裂に相当)に染色体の不等分配が生じ、非常に大きな極体(極核)を放出することを明らかにした(第4章)。つまり、オスは極体と一緒にX染色体を過剰に放出し、X染色体を半減させていると考察できた。このオス産出時の染色体放出は、母虫の胚腺から単為発生卵が排出された直後に生じていたため、母虫の胚腺内で単為発生卵が形成されている間に仔虫の発生運命が決定されると考えられる。そこで、仔虫の産み分け、特にオス産出を制御している分子発生基盤を明らかにするために、胚腺で発現している遺伝子の網羅的な解析(トランスクリプトーム解析)を行った(第5章)。本種の胚腺は直径約30~40 μm の微小器官であるため、レーザーキャプチャーマイクロダイセクション(LCM)で正確にかつ効率的に単離した。解析の結果、重複したヒストン遺伝子の使い分けと、系統特異的に獲得・重複した新規遺伝子が環境依存的な染色体放出に寄与していることが示唆された。ヒストンやこの新規遺伝子はエピジェネティックな発生制御に深く関わっている可能性が高く、不等分配によるX染色体放出もエピジェネティックな機構によって制御されていると考察された。また、アブラムシは他の生物に比べ遺伝子数や重複遺伝子が多いことが以前から指摘されていたが、本研究によって重複遺伝子や新規遺伝子の獲得がアブラムシの複雑な生活史を支える基盤となっていることが強く示唆された。

形態・組織・細胞・分子レベルで多角的に解析を行い、アブラムシの表現型多型に関する新知見を提供できたことで、本論文は表現型可塑性の理解に貢献できたと考えている。本論文で得られた知見がさらなる可塑性研究の端緒となること期待している。