HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	The mechanism for the maintenance of a color polymorphism in the myrmecophilous aphid, Macrosiphoniella yomogicola. [an abstract of dissertation and a summary of dissertation review]
Author(s)	渡邊, 紗織
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(農学)
Dissertation Number	甲第13159号
Issue Date	2018-03-22
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/70145
Rights(URL)	https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/
Type	doctoral thesis
File Information	Saori_Watanabe_abstract.pdf, 論文内容の要旨

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

学 位 論 文 内 容 の 要 旨

博士の専攻分野の名称: 博　士(農学)　　氏名　渡 邊　紗 織

学 位 論 文 題 名

The mechanism for the maintenance of a color polymorphism in the myrmecophilous aphid, *Macrosiphoniella yomogicola*. (アリ随伴型アブラムシである、ヨモギヒゲナガアブラムシにおける色彩多型維持メカニズムの解明)

本論文は 8 章からなり、図 35、表 2、引用文献 73 篇、日本語の要約 3 ページを含む、総ページ数 91 の英語論文であり、4 篇の英文の参考論文が添えられている。

生態学において、最も重要な課題は、現実に見られる生物多様性の生成、維持機構の解明である。これまでに、既存の遺伝的多型維持メカニズムとして明らかになっているものは、１）異なるタイプへの負の頻度依存選択、２）平衡選択、３）超優性、の３つである。１）の例としては、エンドウヒゲナガアブラムシ(*Acyrthosiphon pisum*)の色彩多型が挙げられる。*A. pisum* では赤型と緑型の２つの色彩多型が見られるが、これは赤型を好む捕食者（捕食性テントウムシ)と緑型を好む捕食者(寄生蜂)が，各色彩モルフに負の密度依存的捕食圧を与えることで、色彩多型が維持されていることが明らかになっている。つぎに、２）の平衡選択とは、異質性のあるパッチ状の環境で、異なる微環境では、それぞれ異なるタイプが有利になるが、生息域全体では、異なるタイプの平均適応度が等しくなる現象である。微環境での適応度が異なるため、平均適応度が等しくても、遺伝的浮動による多型の消失が起こらないので、全体集団中に遺伝的多型が維持される。さらに、３）超優性とは、2 つの対立遺伝子の間において、ホモの個体よりもヘテロの個体の方が適応度が高くなることである。そのため、複数の対立遺伝子が集団中に維持される。

ヨモギにつくヨモギヒゲナガアブラムシ(*Macrosiphoniella yomogicola*)はアリの随伴を受ける種であり、コロニー内で基本的に緑と赤の色彩多型があることが知られている。しかし、実際の野外では赤型と緑型の混合コロニーが普通に見られるのに対し、赤型または緑型の単色コロニーはほとんど見られず、本種には色彩多型を維持する何らかのメカニズムが存在していると考えられる。しかし本種は１）で挙げた *A. pisum* とは異なり、アリ随伴型のアブラムシ種であり、排泄物の甘露を介してアリの保護を受けるため、天敵から

の捕食圧から解放されている。また、2 つの体色型が同じヨモギの上にいる点に注意しなければならない。2 番目の機構、多型維持が要求する環境異質性が起こりそうにないので、2 つの対立する選択圧のバランシングセレクションでは、*M. yomogicola* の多型は説明できない。2 つの体色型は、春夏の間は単為生殖で繁殖するので、超優性による多型もこの場合はありそうにない。以上のことから、*M. yomogicola* には既存の多型維持メカニズム１）～３）とは全く異なった色彩多型維持メカニズムが存在すると考えられる。また、他種のアブラムシではクローン間に増殖率の違いがあることによりクローン間競争が起こることが分かっており、さらに、ダーウィンの自然選択説によれば、このことから、増殖率の違う２つのクローンは、同一環境では一方が絶滅すると考えられるが、*M. yomogicola* ではほとんどのヨモギ上の集団（コロニー）で赤と緑が共存している。

そこで本研究では、アリの随伴が *M. yomogicola* の色彩多型維持に関わっており、赤型と緑型が混在したアブラムシコロニーはアリによく随伴され、より強く保護されるため、コロニーが有性虫の生産まで存続するのではないかと考え、野外実験および室内実験で検証してきた。その結果、赤型と緑型が混在したアブラムシコロニーはアリによく随伴され、コロニーは長く存続することが明らかになった（Watanabe et al 2016 参考文献 1）。ここで、赤と緑の間には増殖をめぐる競争があると考えて実験を行った結果、赤は緑よりも初期増殖率が高いことが明らかになった。これは、どのヨモギのクローンでも同じであったので、両者が増殖した場合、各ヨモギ上のアブラムシは赤だけになると予想されるが、実際の野外では赤と緑の両者は共存しているため、両者の増殖率に随伴アリが影響している のではないかと考え、実験を行った。その結果、アリは赤よりも緑を好んで随伴することが明らかになり、さらに、随伴アリはアブラムシの増殖率を操作し、競争を中和すること 両者を共存させていることが明らかになった。しかし、随伴するトビイロケアリ(*L. japonicus*)は他種のアブラムシとの共生では、甘露の出の悪いアブラムシ個体を捕食することが知られているため、甘露の質が低く、あまり好まない赤を、緑の高品質な甘露の収穫量を犠牲にして共存させておく意義が不明であった。そのため、有性虫産出までのコロニー存続にコロニー内の赤が貢献していると考え、実験を行った結果、有性虫生産までのコロニー存続には、ヨモギの花序の出芽と共に急減するコロニーサイズが、存続するコロニーでのみ増加に転じる時点での赤の絶対数が正の効果を持つことが明らかになった。以上の結果から、*M. yomogicola* の色彩多型維持メカニズムの大筋は解明されたといえよう。つまり、アリは、直近の資源価値だけに注目すると緑だけにした方が良いが、来年以降の生涯資源獲得量を最大にするためには、赤を共存させる必要がある。また、アブラムシも、緑は生存に必須のアリ随伴を強く誘導し、赤は甘露コストを下げて増殖率を高めている。つまり、3 者がみな、自己の適応度を最大化しようと適応した結果、永続的な共生系が成立し、全ての構成者の遺伝ラインが消滅しないような進化が起こったと考えられる。今後の課題は、三者(アリ、赤、緑)の組合せがどのようであるとき、この共生系は最も永続しやすいのだろうか、ということである。これに関しては、随伴アリの種が３者の共生系の存

続に重要な要因であることが明らかになっている。この他にも、環境の異なる個体群によって最適なコロニーの色比率や、アリ・赤・緑・ヨモギのクローン(または種)の組合せが存在する可能性が考えられる。今後は、実際の野外・室内で行う実証実験と、シミュレーションのようなモデルを組み合わせて、最も永続しやすい３者の組合せを検証し、それを実現する機構が進化しているかどうかを検討することが必要である