

12章 シロアリの繁殖システムの解明

12.1 繁殖を巡る女王のジレンマ

アリやハチ、シロアリなどの社会生活を営む昆虫において、なぜ自分で子供を残さない働きアリ（不妊ワーカー）が進化したのか、これはダーウィン自身が自然選択理論に対する重大な挑戦と認める難問であった。ハミルトンは、進化とは遺伝子の頻度の変化であり、個体が自分自身で繁殖する場合の適応度だけでなく、遺伝子を共有する血縁者を通じた間接的な適応度も加算すべきことに気づいた。自分自身の適応度に、血縁者への利他行動で間接的に得られる適応度を加えたものが包括適応度である。このように自分の子ではなく血縁者の繁殖を通じた進化メカニズムを血縁選択とよぶ。

血縁選択だけを考えるならば、包括適応度が最大になるのは血縁度が1の場合、すなわち、コロニーのメンバーがすべてクローンの時である。また、女王は単為生殖を行うことによって、短期的には有性生殖よりも自分の遺伝子をより多く次世代に伝えることができるはずである。ところが、社会性昆虫の進化の方向が、むしろコロニー内の血縁度が低くなる方向、つまり遺伝的多様性を増す方向に向いていることは、すでに明確になっている。そこには血縁者が集団生活を営むゆえの理由がある。社会性昆虫では、同じような遺伝子型の血縁個体が密集して生活しているため、一旦病原生物が侵入すると、一気に増殖できる好都合の環境を提供している²⁾。高密度で遺伝的多様性の欠如した集団の脆さは、口蹄疫や鳥インフルエンザなど人間の農業が抱える問題とも共通している。また、コロニーのメンバーの遺伝的多様性が低下すると、労働効率や様々な環境ストレスへの耐性が低下するという研究報告もある。つまり、血縁個体間の利他行動で成り立っている昆虫社会において、高い血縁度はコロニー内の統一性を維持するために不可欠であるが、一方で、メンバーの遺伝的な多様性も維持しなければならないという、難しいジレンマが存在する。

12.2 謎に包まれていたシロアリの繁殖様式の実態

「シロアリのコロニーは一夫一妻で創設され、両性のワーカーや兵蟻で構成され、創設虫の死後は二次生殖虫の近親交配によって生殖が引き継がれる。」これが、これまで書かれたあらゆる教科書で説明されているシロアリの生活史である。しかし、この説明は、少なくとも日本の最普通種であるヤマトシロアリ *Reticulitermes speratus* や、北アメリカ大陸南部に広く分布するバージニカス *R. virginicus* には根本的に当てはまらないこと最新の研究から明らかになった。これらの種では雌が単為生殖能力を獲得したことにより、その生活史と繁殖システムは大きく変わっている。

多くの地下シロアリ（subterranean termites）がそうであるように、ヤマトシロアリ属のシロアリは複数箇所の木材を地中の蟻道で繋いで摂食しており、食い尽くすと巣場所を移動する複数箇所営巣性（multiple-site nester）である。王室は地中や営巣材の奥まった場所に存在し、容易に女王や王を採集することが出来ない。シロアリのワーカーは簡単に見つけることが可能だが、野外のコロニーから王や女王を採集するにはある程度の熟練が必要である。したがって、従来、シロアリの繁殖システムの研究では、主にワーカーの遺伝子解析や室内の飼育コロニーの状況から、間接的に王や女王の組み合わせを推測していた³⁾。近年、この推定法では把握し得なかった、驚くべき繁殖様式の実態が明らかになった。

12.3 開かれたブラックボックス

実際にヤマトシロアリの野外の成熟コロニーでは王や女王はどのような状態にあるのか。筆者らは膨大な時間と労力をかけて、野外でヤマトシロアリの巣を 1000 余り調べ、47 コロニーから王室を見つけることに成功した。その結果、意外な事実が明らかになった。まず、創設女王と創設王の寿命が全く異なっていたのである。王については、ほぼすべてのコロニーで創設王が生きており、この 1 匹で繁殖を続けていた。一方、女王については、創設女王は多数の二次女王に置き換わっていた (図 1)⁴⁾。創設女王が生きていたのは 47 コロニー中、1 コロニーのみであった。王室には平均 64.4 (± 16.1 SE) 匹の二次女王が存在しており、採集された合計 3027 匹の二次女王はすべてニンフ型補充生殖虫、すなわち、ニンフから生殖虫に分化したものであった (図 2)。筆者らが野外で採集したヤマトシロアリのコロニーの中で最大のものは、1 匹の王に対して 676 匹の女王を保有していた。これは現在までに知られている自然界で最大のハレムである。

この野外調査から、ヤマトシロアリの繁殖生態に関する 3 つの重要な事実が明らかになった。1) 創設王は創設女王よりもはるかに長命であり、創設王が二次王に置換されることはきわめて稀、もしくは王が置換されたコロニーは間もなく終焉を迎える。2) コロニーの成長段階のある時点で、創設女王は必ず複数の二次女王に置換される。3) 野外のコロニーでは、二次生殖虫はニンフからのみ分化し、ワーカーからは分化しない (図 2)。

12.4 シロアリの王と女王の利害対立—近親交配説の矛盾

シロアリの創設王と創設女王が共同で巣作りや育児を行い、お互いをグルーミングしている様子は、まるで仲睦まじい人間の新婚夫婦のようである。しかし、異性間の関係において、どちらがより多く次世代に遺伝子を伝達するかという点において、本質的な利害対立があることに変わりはない⁵⁾。そして、その対立的側面は様々な形になって姿を現す。

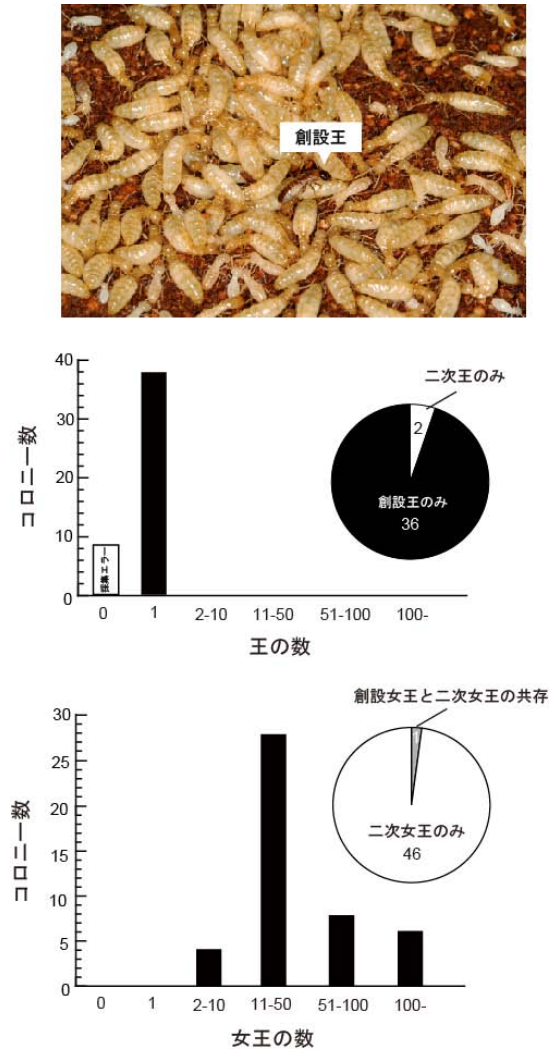


図 1 野外のヤマトシロアリのコロニーにおける生殖虫の組成 写真中央は創設王 (矢印) と、それを取り囲む二次女王 (腹部の膨張した個体)。グラフ上は王の数の頻度分布、下は女王の数の頻度分布。各右上のパイチャートは創設虫と二次生殖虫の割合。王は 1 個体の創設王が繁殖しているのに対し、女王は多数の補充生殖虫に置換されている。また、すべての二次生殖虫はニンフから分化したニンフ型であった。

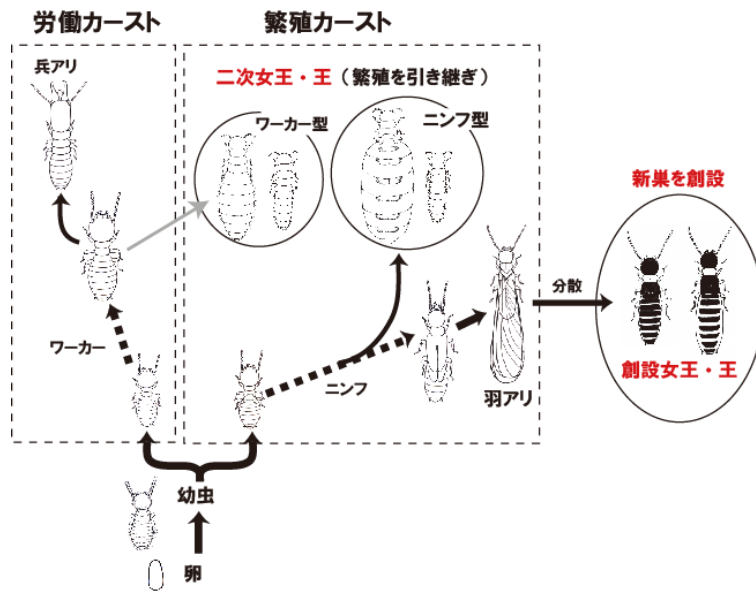


図2 ヤマトシロアリのカースト分化経路 室内実験下ではワーカー型の補充生殖虫も分化し得るが、野外ではニンフが優先的に補充生殖虫に分化し、ワーカー型の補充生殖虫は出現しない。

上述のように、ヤマトシロアリでは、コロニーの成長の比較的早期に創設女王が二次女王に置換され、二次女王と創設王の交配で繁殖が継承される。常識的に考えれば、ここでは創設王と、その娘である二次女王の間で近親交配が起きていると予測される。しかし、これが事実とすれば、この近親交配で作られる子は、創設王の遺伝子を多く伝達する一方で、亡き創設女王の遺伝子は目減りしていることになる。言うまでもなく、創設王と創設女王は、コロニーを独立創設した有翅虫のペアのことである。つまり、創設王に偏った遺伝子伝達が成されているならば、これは雌雄の有翅虫の繁殖価値が非対称となることを意味する⁴⁾。創設王と二次女王が二度掛けになるだけでも、コロニーとして雌よりも雄の有翅虫を3倍多く生産することが適応的となる。では実際に野外のヤマトシロアリのコロニーが生産する有翅虫の性比はどうかというと、この予測とは逆に、むしろ若干雌に偏っている。この食い違いはどう説明されるのか。何か、雌が圧倒的な適応的利益を得るような仕組みがなければ、力学的均衡が成立しない。

さらに、創設王と創設女王の外部交配（非血縁者の交配）で創設されたコロニーも、創設王と、その娘である二次女王の近親交配で繁殖が引き継がれるのであれば、以後、長期に渡って個体の近交弱勢やコロニーレベルの遺伝的多様性の低下といった近親交配のコストを払わなければならないはずである。つまり、性比理論からみても、近交弱勢の弊害を考えても、創設王と二次女王が父娘であるという仮説は矛盾する。

12.5 単為生殖による女王位継承システム

マイクロサテライトマーカーを用いて王や女王を含む野外コロニーの完全サンプルの詳細な遺伝子解析を行ったところ、ヤマトシロアリの繁殖システムは、これまでの常識を覆す驚くべきものであった。女王は有性生殖と単為生殖を使い分けており、二次女王は単為生殖で生産し、ワーカーや有翅虫は有性生殖で生産していることが判明した(図3)⁴⁾。二次女王は創設王と創設女王の娘ではなく、創設女王が自分の遺伝子のみで作った、いわば創設女王の分身であった。そして、二次女王は創設王とは全くの非血縁であった。この仕組みにより、創設女王は自らの死後も次世代への遺伝的寄与をそのまま維持していた。

亡き創設女王とワーカーとの血縁度は $r = 0.49$ 、有翅虫との血縁度は $r = 0.58$ であり、これらの値は 0.5（生存中に王との間にできた有性生殖の子に対する血縁度）と有意差はなかった。

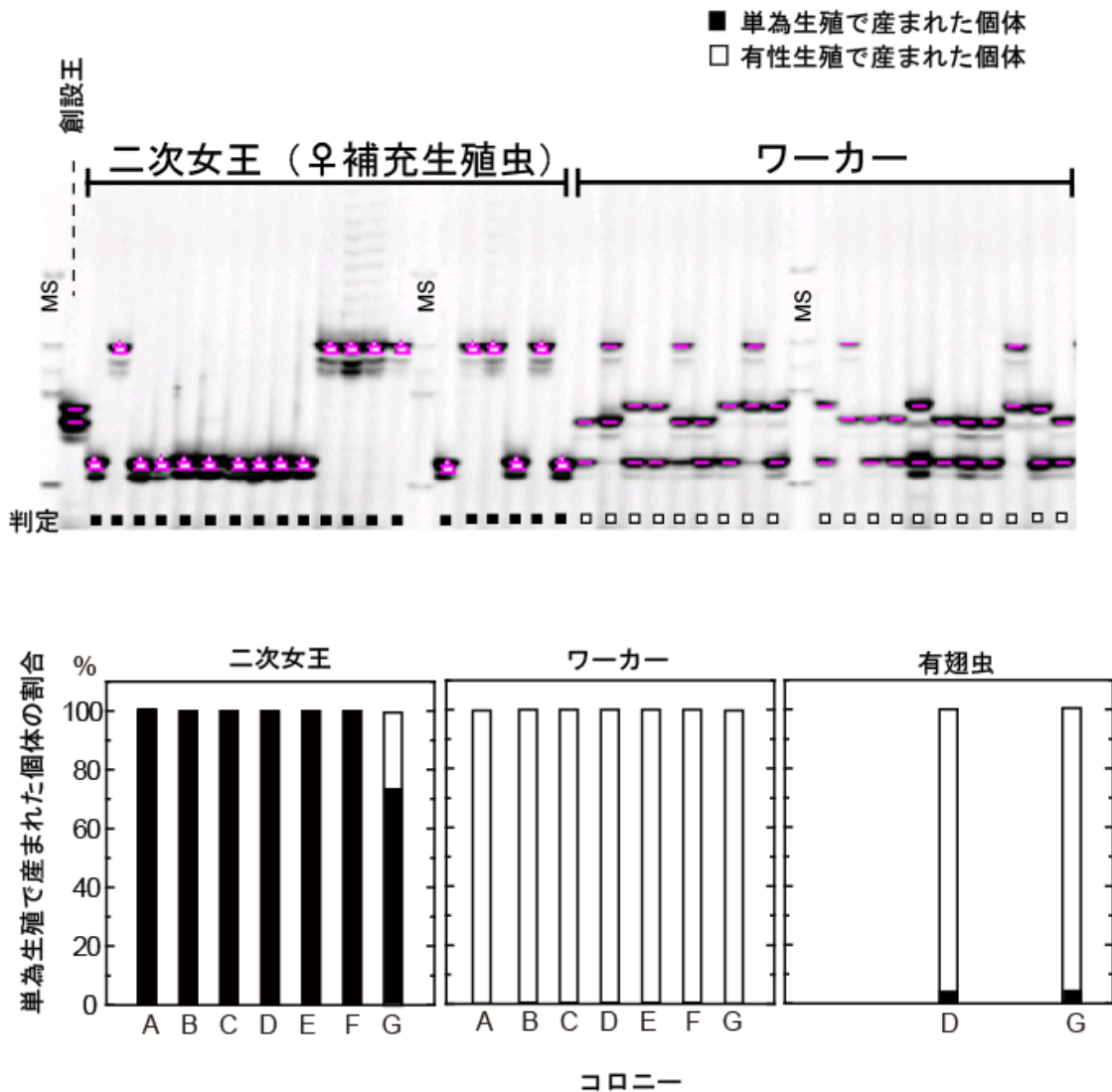


図3 マイクロサテライト遺伝子解析による単為生殖と有性生殖の判定 二次女王が単為生殖で生産される一方、ワーカーや有翅虫は有性生殖でつくられる。

シロアリの単為生殖は末端融合型のオートミクシスであり^{6, 7)}、単為生殖で作られた二次女王の遺伝子型はホモ接合になる（母親が AB なら、子は AA か BB；図4）。個体としてヘテロ接合度は急激に低下するが、二次女王間では遺伝子座によってどちらのアールのホモになるかが異なる。ヤマトシロアリの染色体数は $2n = 42$ なので、単為生殖で産まれる子の染色体の組み合わせの数は、 $2^{21} = 2,097,152$ 通りである。創設女王が産んだ二次女王同士で完全クローンになる確率は 200 万分の 1 以下である。100 匹以上にもなる二次女王の集団全体としては創設女王が有していた遺伝的多様性を維持することになる。別の言い方をすれば、コロニーが存続する限り、創設女王は遺伝的には永遠の命をもっているのと同じである。

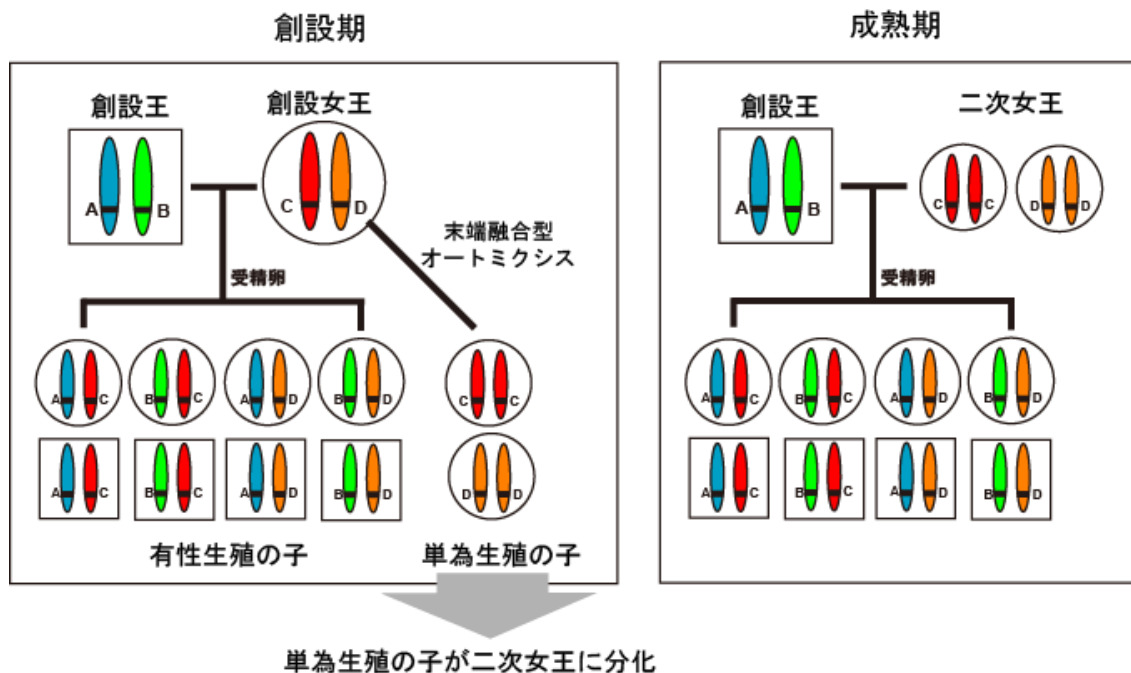


図4 単為生殖による女王継承システムの模式図 創設女王は創設王との有性生殖で繁殖する一方、二次女王を単為生殖で生産する。単為生殖は末端融合型オートミクシスという様式のため、産まれる子の遺伝子型はほぼすべてホモ型となる。シロアリの単為生殖で産まれる子はすべて雌である。二次女王の座にはほとんど例外なく単為生殖で産まれた雌が即く。

この女王位継承システム (AQS: asexual queen succession)は、自分の死後も次世代への遺伝的貢献をそのまま維持し続ける女王に利益があるだけではない。このシステムによって完全に近親交配を回避している (図4)。二次女王によって生産されたワーカーのヘテロ接合度は、創設王と創設女王の外交配から期待されるヘテロ接合度と同等の高いレベルのまま維持されていた。また、ワーカーの近交係数はゼロと有意差がなく、近親交配が全く起きていないことを意味する。同様に、有翅虫のヘテロ接合度にも有意な低下は認められなかった。このように、逆説的に聞こえるかも知れないが、ヤマトシロアリは単為生殖を女王位の継承に限定的に用いることによって、むしろ個体レベルおよびコロニーレベルの遺伝的多様性を維持することに成功している。

12.6 単為生殖による劣性有害遺伝子の排除

一般的に単為生殖には有害遺伝子の蓄積や発現によるコストが伴うことが知られている。有性生殖の進化と維持について議論される際、その長期的なメリットの一つとして、組換えの過程で有害遺伝子を除去することが有力な仮説として論じられてきた^{8),9)}。しかし、有性生殖でなければ劣性の有害遺伝子を排除できないというわけではない。むしろ、ある種の単為生殖は使い方によって有性生殖よりもはるかに効率的に有害遺伝子を排除すること (パージング *purging*) ができる。例えば、ハチ目などの半倍数性の性決定システムでは、未受精の卵が半数体の雄となるため、劣性の有害遺伝子を保有する雄は、必ずその遺伝子を発現させることになる。そのような雄は生存できない、もしくは生き残ったとしても配

偶者選択などで適応度上不利となり、結果として集団中からその劣性有害遺伝子は急速に排除されていく。

シロアリの単為生殖による女王位の継承システムも、パーキング機能を果たしていると考えられる¹⁰⁾。シロアリの単為生殖のメカニズムは末端融合型のオートミクシスであり、女王から生まれる単為生殖の子の遺伝子型は、ほぼすべてホモ型となる(図4)。つまり、創設女王が何らかの劣性有害遺伝子を保有していた場合、単為生殖の子は50%の確率で、その有害遺伝子を発現することになる。有害遺伝子を保有していない単為生殖の子だけが生き残って二次女王になることができる。単為生殖は二次女王の生産に限定されているので、創設女王が保有していた劣性有害遺伝子は二次女王を経由する際にすべて除去され、次世代に伝わることはない。ヤマトシロアリのコロニーは特定の成長段階で必ず単為生殖による女王置換を行うため、すべての世代で強力にパーキングがはたらいっている。よって、ヤマトシロアリでは、その繁殖システム故に集団中に有害遺伝子が蓄積しにくいと考えられる。

12.7 生活様式と女王の産卵能力

社会性昆虫ではコロニーサイズの増加に合わせて、女王の産卵速度も上げる必要がある。卵の生産速度がワーカーの労働力に見合わなければ、効率的なコロニー成長ができなくなる。ヤマトシロアリのように巣場所が移動しながらコロニーが成長していく営巣様式(multiple-site nester)では、女王は自力で移動できる大きさまでしか卵巣を発達できない。これに対し、シュウカクシロアリ科 Hodotermitidae やシロアリ科 Termitidae、イエシロアリ属 *Coptotermes* など一部のミゾガシラシロアリ科 Rhinotermitidae のシロアリは、地中、樹上などに巣を作り、そこから巣とは異なった場所に蟻道を延ばして採餌する(Central-site nester)。強固に作られた巣は移動することがないので、創設女王は一生移動する必要がなく、巨大な卵巣を発達させ、1匹でもコロニーサイズに見合った産卵速度を実現できる。例えばキノコシロアリ属 *Odontotermes* の女王は1日に26,000-86,000個、オオキノコシロアリ属 *Macrotermes* では36,000個、テングシロアリ属 *Nasutitermes* では3,900個もの卵を産むと言われている¹¹⁾。

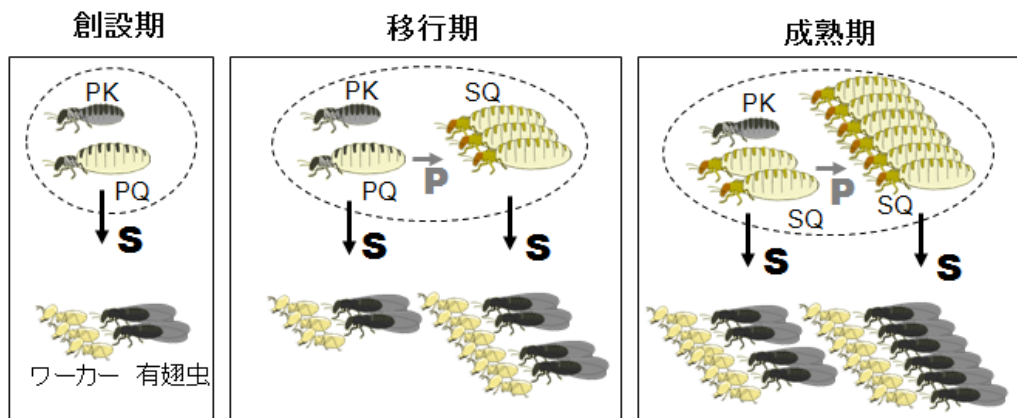


図5 ヤマトシロアリの繁殖システムの模式図 創設王は寿命が長く、コロニーの終焉まで生存する。女王は後継の複数の女王を単為生殖で生産する一方、ワーカーや有翅虫など遺伝的多様性が必要とされるカーストは有性生殖で生産する。

ヤマトシロアリの女王が単独で産むことができるのは1日に25個程度である¹²⁾。ヤマトシロアリの創設女王は単為生殖で補充女王を多数作ることにより、次世代への自分の遺伝的貢献度を全く低下させることなく、同時に、近親交配を完全に回避して大幅に産卵速度を上げている。これは遺伝的には巨大な不老不死の女王が存在するのと同じである(図5)。

12.8 なぜ女王の単為生殖は暴走しないのか

女王は、自分の後継の女王、つまり二次女王の生産に限って単為生殖を使っていた。しかし、もし、すべての雌の有翅虫(後の新創設女王)を単為生殖で生産したならば、もっと自分の適応度を上げることができそうである。女王はなぜ有翅虫も単為生殖で生産するようにならないのか。ほんのわずかではあるが、単為生殖で産まれた有翅虫が野外コロニーで見つかっており、至近メカニズムとしては大してアクロバティックな変化がなくても、単為生殖による有翅虫生産は可能だと考えられる。

大変興味深いことに、近年、コカミアリやウメマツアリなど、いくつかのアリの種でも女王が単為生殖によって女王を生産するものが見つかっている。全く独立に社会性を進化させたアリとシロアリで、酷似した現象が見られる。これらのアリでもやはりワーカーの生産には有性生殖を使っている。また、単為生殖によって生産された女王は、巣を飛び立って独立創設するのではなく、元の巣からワーカーを連れだって分巣でコロニーを形成する。単為生殖で生産された個体はヘテロ接合度も低下するためひ弱であり、自立して巣を創設するための労働やストレスに耐えないため、分散・独立創設型の女王を単為生殖で生産することは不適だと考えられている。

シロアリの単為生殖の場合、産まれる子の遺伝子はほぼすべてホモ接合になるため、おそらく有翅虫として分散・独立創設するには耐えないであろう。強固に守られた巣の中で、生殖のみに特化した二次女王としてのみ、単為生殖の子が有利に機能すると考えられる⁴⁾¹⁰⁾。また、遺伝的多様性に富んだ個体を分散させ、遺伝的に同じ個体を近傍に配置するという点、つまり遺伝的分散と空間的分散のリンクという点では、植物の種子繁殖と栄養繁殖にも共通している。

世界に2000種あまり存在するシロアリのうち、AQSがどれくらい一般的なのか、まだ全く見当がつかない。少なくとも言えることは、既にこの繁殖システムが独立に複数回起源していること、そして上述のように、一旦確立されると、きわめて安定なシステムだということである。我々はまだ、社会性昆虫の繁殖システムについて、何が一般的で、何が特殊なのか結論を出せるほど情報を持ち合わせていない。今後、様々な社会性昆虫で詳しく繁殖様式の実態解明が行われることによって、もっと想像を絶するようなシステムが次々と明らかになるであろう。

生物になぜ「性」が存在するのか、性の進化と維持の問題は、進化生物学における最大の謎と言われている。有性生殖と単為生殖を適材適所、見事に使い分けている社会性昆虫の繁殖システムは、まさに「性」の利点と欠点を明瞭に示している¹⁰⁾¹³⁾。(松浦健二)

【引用文献】

- 1) Hughes, W. O. H., Oldroyd, B. P., Beekman, M. and Ratnieks, F. L. W. *Science* **320**, 1213-1216 (2008).

- 2) Schmid-Hempel, P. *Parasites in social insects*. Princeton University Press (1998).
- 3) Vargo, E. L. & Husseneder, C. *Annual Review of Entomology* **54**, 379-403 (2009).
- 4) Matsuura, K., Vargo, E. L., Kawatsu, K., Labadie, P. E., Nakano, H., Yashiro, T. & Tsuji, K. *Science* **323**, 1687 (2009).
- 5) Arnqvist, G. & Rowe, L. *Nature* **415**, 787-789 (2002).
- 6) 松浦健二. *蛋白質核酸酵素* **48**, 1702-1710 (2003).
- 7) Matsuura, K., Fujimoto, M. & Goka, K. *Insectes Sociaux* **51**, 325-332 (2004).
- 8) Muller, H. J. *Mutation Research* **1**, 2-9 (1964).
- 9) Michod, R. E. 1995 *Eros and evolution: a natural philosophy of sex*. New York: Helix Books (1995).
- 10) Matsuura, K. Sex and social evolution. In: Breed, M. D., & Moore, J., editors: *Encyclopedia of Animal Behavior*, volume 3, Academic Press, Oxford, 2010, p.152-159.
- 11) 安部琢哉. *シロアリの生態 熱帯の生態学入門*. 東京: 東京大学出版会 (1989).
- 12) Matsuura, K., Kobayashi, N. and Yashiro, T. *Population Ecology* **49**, 179-183 (2007).
- 13) 松浦健二. *日本生態学会誌* **55**, 227-241 (2005).

【参考図書】

日本生態学会 (編) : シリーズ現代の生態学 5 行動生態学、共立出版、2012.

ISBN 987-4-320-05738-8

東正剛, 辻和希 (編) : 社会性昆虫の進化生物学、海游舎、2011.

ISBN 978-4-905930-29-7

長谷川真理子ほか : シリーズ進化学 行動・生態の進化、岩波書店、2006.

ISBN 4-00-006926-8