

シロアリ女王の椅子取りゲーム

—熾烈な内部競争がもたらすコロニー全体のコスト—

概要

内部の激しい権力争いが組織全体の生産性を下げるとするのは人間社会でよく耳にする話です。個体にとっての最適と全体にとっての最適が食い違うことによって生じる諸問題は、近い血縁の個体のみで構成される社会性昆虫のコロニーでも、さまざまな形で現れます。生物は遺伝子、細胞、組織、個体、個体群といった階層構造でできていますが、異なる階層にかかる選択がどのような進化の帰結をもたらすのか、生物進化に関する最も難しく興味深い普遍的な問いの一つです。

松浦健二（京都大学大学院 農学研究科・教授）、高田守（同助教）、小林和也（京都大学フィールド科学教育研究センター・准教授）らの研究グループは、ヤマトシロアリの「単為生殖による女王継承システム（AQS）」に着目し、女王の座を巡る激しい競争が単為生殖卵の過剰生産を引き起こし、それらが機能不全の羽アリになって無駄になることで、コロニー全体に大きなコストをもたらしていることを発見しました。

本成果は、2024年5月22日（英国時間）付で「英国王立協会紀要（Proceedings of Royal Society B）」のオンライン版に掲載されました。

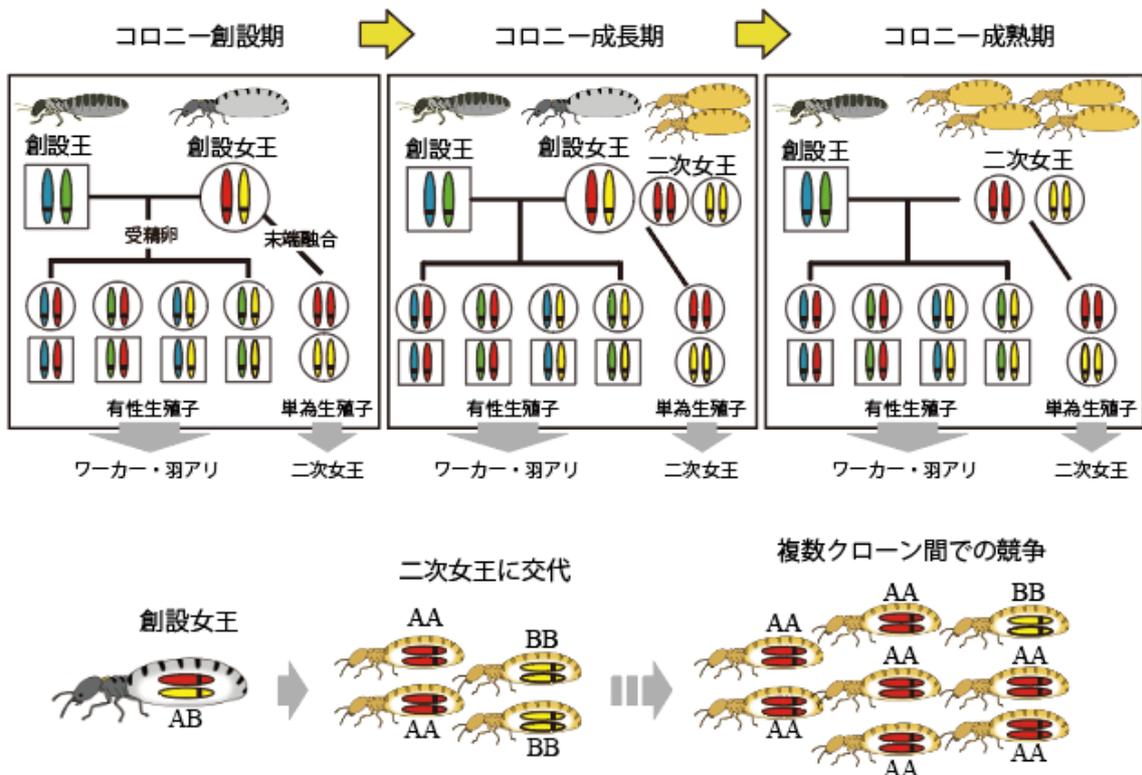


図 1. 上段) ヤマトシロアリの単為生殖による女王継承システム。下段) 女王継承に伴うクローン間対立

1. 背景

シロアリやアリ・ハチなどの社会性昆虫では、専ら繁殖に従事する個体と、採餌や育児、防衛など繁殖以外の労働を担う個体によって分業がなされています。シロアリでは、羽アリが一夫一妻のペアを形成し、これらが最初の王、女王（創設王、創設女王とよばれる）となって新しいコロニーを立ち上げます。日本の九州

から北海道まで幅広く分布するヤマトシロアリ (*Reticulitermes speratus*) では、女王は有性生殖と産雌単為生殖の両方を使い分けることができ、二次女王 (巢内の繁殖を引き継ぐ女王) を単為生殖で生産する一方、ワーカーや羽アリは有性生殖で生産します (図 1 上段)。このような繁殖様式は、「単為生殖による女王継承システム (AQS: Asexual Queen Succession)」^(注1) と呼ばれます。この仕組みによって、女王は自分の遺伝子だけからなる「分身」を増やして卵生産を加速させ、一方で有性生殖によってワーカーや羽アリの遺伝的多様性を高いまま維持しています。

ヤマトシロアリの単為生殖は末端融合型のオートミクス (注2) と呼ばれるタイプで、遺伝子型 AB の創設女王から産まれるのは半クローンである AA か BB の娘です。さらに、AA と BB の二次女王が単為生殖で産む娘はそれぞれ AA と BB のクローンとなります。二次女王の数はコロニーの成長とともに増えていき、大きいコロニーでは 200 匹を超える二次女王が産卵し、合わせて 10,000 個以上の卵を一日で生産します。重要なポイントは、二次女王集団を AA クローンに占有された場合、対立遺伝子 B は次世代に受け継がれないということです (図 1 下段)。つまり、元は同じ創設女王 AB の分身ですが、AA と BB クローンの間では女王の座を巡る競争が存在します。この状況をクローン対立 (cloneflict) と名付けました。そもそも二次女王は同じ創設女王から産まれた半クローン同士なので、クローン間対立は創設女王のゲノム内対立が表に出たものということになります。クローン対立の存在下では、より早く、より多くの単為生殖卵を生産した二次女王がこの椅子取りゲームに勝つこととなります。しかし、コロニーとして繁殖に必要な二次女王の数は限られているため、過剰に生産された単為生殖卵は行き場を失ってしまいます。この女王の座を巡るクローン間の競争は、どのような結末を迎え、コロニーにどのような影響を及ぼすのでしょうか。

2. 研究手法・成果

本研究では、野外の 175 コロニーから生殖中枢 (王と女王のいる場所) を採集し、王・女王の構成 (創設王・創設女王、二次王・二次女王)、個体数、体重を調べました (図 2)。ランダムに選んだ 28 コロニーについてマイクロサテライト遺伝子解析^(注3)を行った結果、コロニーサイズが小さいうちは複数のクローン型が存在し、大きく成長するにつれて特定クローン型による占有度が増すことが分かりました (この挙動をクローナルドライブと名付けました) (図 3ab)。大きなコロニーの中には、二次女王集団が単独のクローン型によって完全に占有されているものも見つかりました。また、クローナルドライブが進んだコロニーでは、マイクロサテライト遺伝子座 *Rs15* が特定の対立遺伝子に収束していることから (図 3c)、ドライブはランダムな浮動によるものではなく、この遺伝子座の近傍に存在する利己的因子^(注4)の働きによるものであることが強く示唆されました。

野外で群飛が起きたタイミングで粘着トラップを仕掛け、羽アリの遺伝子解析を行ったところ、メスの羽アリの 34.5% は単為生殖由来であることが分かりました。しかし、群飛から 9 日後に朽木の中に巣を創設していた個体を採集して遺伝子解析を行ったところ、単為生殖由来のメスは 7.8% しか含まれておらず、有性生殖由来のメスに比べてほとんど創設に成功していないことが分かりました (相対的適応度は 0.16)。また、単為生殖由来のメスの羽アリは、有性生殖由来のものに比べて体サイズが小さく (図 4a)、室内実験でも生存率が低いことが明らかになりました (図 4b)。野外で採集された成熟した創設女王には、単為生殖由来のものは全く含まれていないことから、単為生殖由来の羽アリは機能不全であることが分かりました。

つまり、女王の座を巡って激しいクローン間競争が存在し、単為生殖卵の過剰生産が生じており、二次女王の座を得られない大量の単為生殖由来メスは溢れ出て羽アリになっていることが分かりました。驚くべきことに、これらの単為生殖由来のメスは羽アリとしては機能できておらず、コロニーとして無駄なコストになっていました。ほとんどの遺伝子座がホモ型になってしまう末端融合型の単為生殖で産まれた子は、安定な巣の中

で繁殖のみを行う二次女王には適しているものの、巣を飛び立って新たなコロニーを創設しなければならない羽アリとしては劣ってしまうでしょう。AQS は単為生殖によって実質的に創設女王を巨大化し、遺伝的に不死身化していると言えます。この繁殖様式は産卵能力を一気に増すことと、近親交配の回避を両立できる実に巧妙なやり方です。しかし、その最強のように見える繁殖様式もクローン対立という個体レベルの対立を内包しており、それがコロニーレベルの大きなコストをもたらしていました。

3. 波及効果、今後の予定

社会性昆虫の社会は、血縁個体同士の利他行動によって成立しており、コロニー全体としてあたかも一つの個体として振る舞うように見えることから、「超個体」という比喩が用いられます。しかし、本研究が示しているように、実際にはコロニーより下位の階層である個体レベル、遺伝子レベルでは利己的なせめぎ合いを繰り返していることが分かります。そして、クローン対立に強くなるほど（すなわち、二次女王により早くより多くの単為生殖卵を産ませるような遺伝子をもつほど）、コロニーとしてはコストが大きくなり、その二次女王自身の適応度も下がるというジレンマが存在します。このような階層間のジレンマは社会性生物に限らず広く生物に普遍的な現象であり、今回見つけた現象は、マイオティックドライブ^(注5)のコロニー版という見方もできます。現在、数理モデルと AQS シロアリの実証データを組み合わせることによって、複数階層選択を介した生物の利己性と利他性の進化動態を解明する研究を進めています。

4. 研究プロジェクトについて

本研究は科研費基盤研究 (S) JP18H05268、基盤研究 (A) JP23H00332 (研究代表者：松浦健二) などの助成を受けたものです。

<用語解説>

注1 単為生殖による女王継承システム (AQS: Asexual Queen Succession)

シロアリの女王が単為生殖と有性生殖を有し、巣内の繁殖を引き継ぐ後継女王を単為生殖で生産し、その他のワーカーや羽アリは有性生殖で生産するという繁殖の仕組み。2009 年に松浦らの研究によってヤマトシロアリで発見され、その後、世界の様々なシロアリ種でも AQS が特定されてきた。

注2 末端融合型のオートミクシス

第二減数分裂の結果生じた 2 つの娘核が再融合して、新たな二倍体 (2n) の核を形成するタイプの単為生殖。遺伝子座のほとんどはホモ型になる。

注3 マイクロサテライト遺伝子解析

DNA 中の短い繰り返し配列 (マイクロサテライト) を分析する方法で、遺伝的多様性や遺伝子の伝播を研究するために広く利用されます。

注4 利己的因子

二次女王生産の単為生殖は、女王の老化に伴って卵表面の卵門 (精子の入る孔) の無い卵が生産されることによって生じることが分かっている。卵門形成細胞の減少を早期に引き起こす遺伝因子が存在すれば、クローン対立における利己的因子としての機能を有することになる。この利己的因子はまだ特定されていない。

注5 マイオティックドライブ

減数分裂において染色体の不均衡な分配を引き起こし、特定の遺伝子が通常の 50%よりも高い確率で次世代に伝わるようにさせる現象。トウモロコシの 10 番染色体上の因子 Ab10 など。個体レベルの適応度コストによってバランスされている。

<研究者のコメント>

日本中どこの森にもいて、家屋害虫としてもよく知られているヤマトシロアリですが、こんなにも巧妙な繁殖様式をもっていて、その巣の中で女王達の熾烈な椅子取りゲームが行われているとは誰も想像できないのではないのでしょうか。しかし、その究極的な繁殖様式をもつ特殊な生物の研究から明瞭に示されたことは、「個と全体の関係に潜むジレンマ」という生物進化のきわめて普遍的な原理です。シロアリの社会という不思議の国の扉を一つずつ開けていくような研究の積み重ねで得られた成果です。

<論文タイトルと著者>

論文タイトル：Inter-clonal competition over queen succession imposes a cost of parthenogenesis on termite colonies

著者：Yao Wu, Tadahide Fujita, Yusuke Namba, Kazuya Kobayashi, Mamoru Takata, Edward L. Vargo, Kenji Matsuura*（*責任著者）

掲載誌：Proceedings of Royal Society B **291**:20232711

<https://doi.org/10.1098/rspb.2023.2711>

< 参考図表 >



図2. ヤマトシロアリの創設王（頭部の黒い個体上）、創設女王（頭部の黒い個体下）、二次女王（頭部が黄褐色で腹部の肥大した個体）。

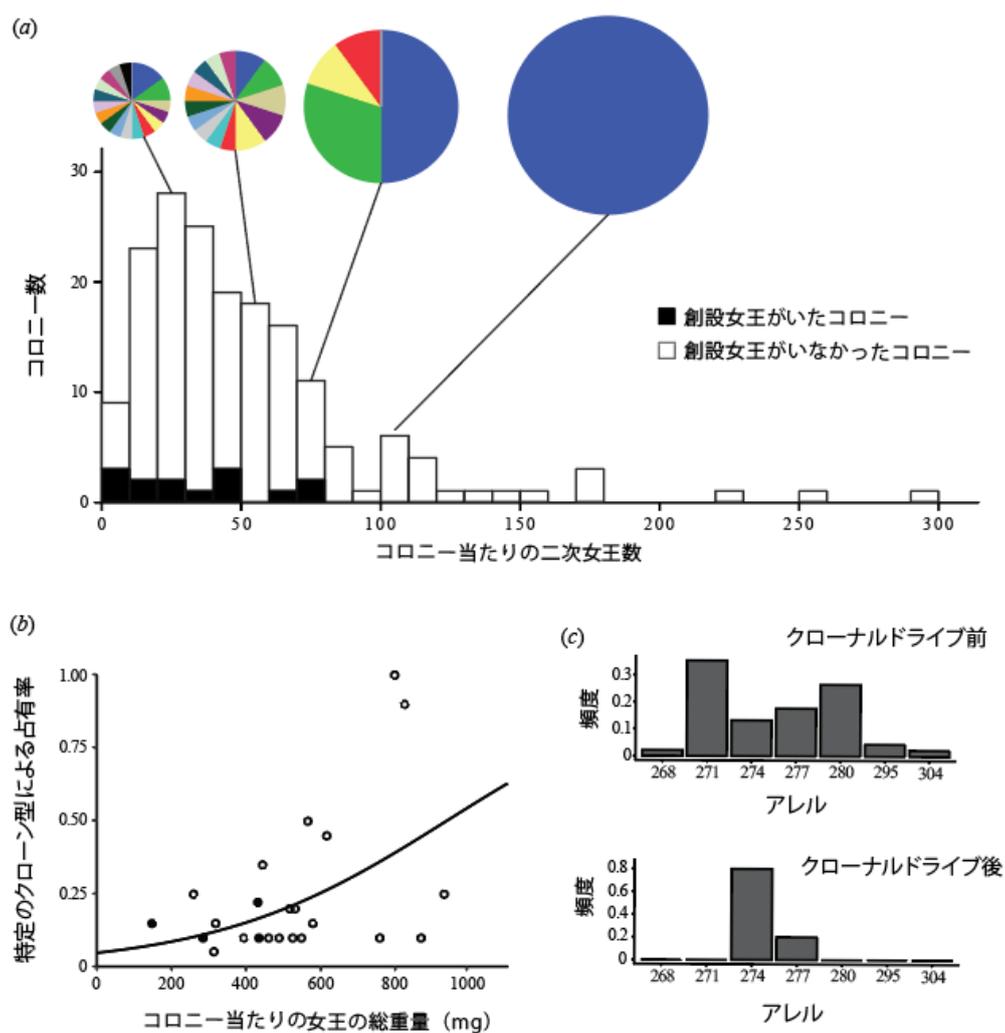


図3. (a) コロニー当たりの二次女王数の増加に伴うクローナルドライブの進行。円グラフの異なる色は異なるクローン型を表す。(b) 女王総重量（コロニーサイズを反映）の増加に伴うドライブの進行。(c) クローナルドライブ後のアレルの収束

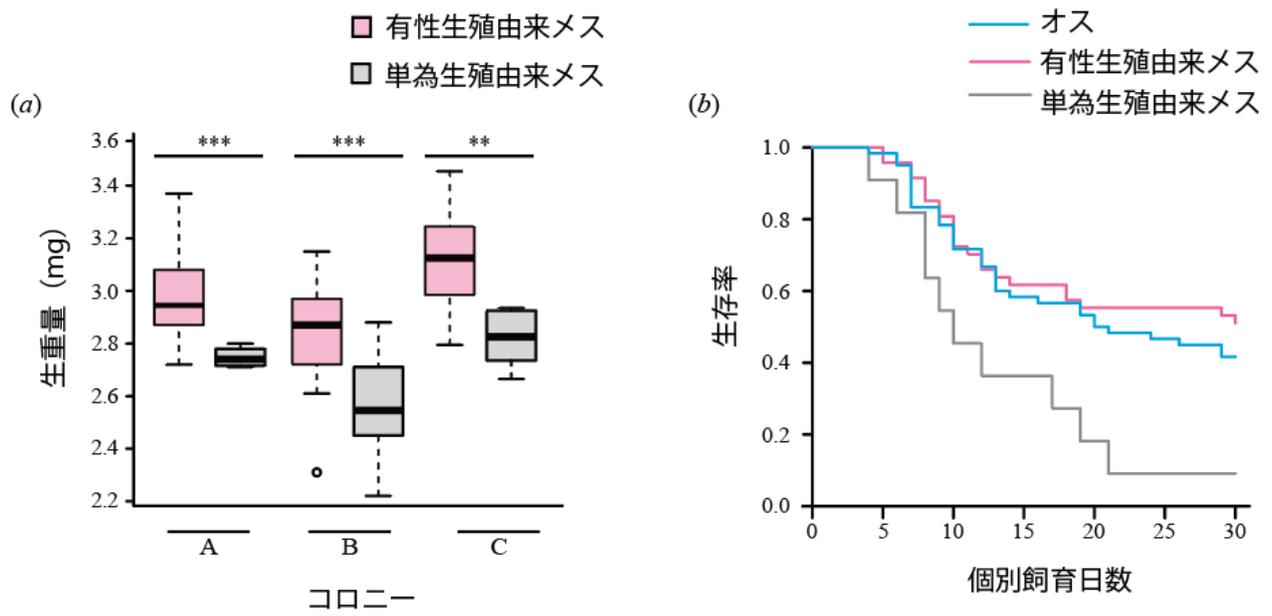


図 4. (a) 有性生殖由来のメスの羽アリと単為生殖由来のメスの羽アリのサイズ比較。(b)個別飼育した際の生存率比較