

令和 5 年 6 月 8 日現在

機関番号：12102

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2019～2021

課題番号：19H02965

研究課題名(和文) 社会性昆虫の階級分化と季節適応：母性効果の世代を超えた表現型多型の発生制御機構

研究課題名(英文) Caste differentiation and seasonal adaptation in social insects: transgenerational regulation of polyphenism via maternal effects

研究代表者

松山 茂 (Matsuyama, Shigeru)

筑波大学・生命環境系・講師

研究者番号：30239131

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 11,900,000円

研究成果の概要(和文)：社会性昆虫のハクウンボクハナフシアブラムシにおいて、兵隊階級や有翅モルフの比率を社会の成長段階や季節に応じて適応的に調節するメカニズムに關与する環境要因を特定し、巣仲間同士のコミュニケーションにおける「母性効果(環境情報の親-胚間伝達)」の役割を実験的に明らかにした。兵隊階級や有翅モルフの分化制御には、密度、日長、温度といった3つの環境要因が複合的に關与し、特定の条件下では兵隊階級や有翅モルフが排他的に分化誘導されることを確認した。さらに、親と子の世代を異なる環境条件下で育てた結果、母親が受けた環境条件が子の表現型に影響を与える「母性効果」が密度と日長に関して確認された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

社会性アブラムシの兵隊階級と有翅モルフの分化制御には、密度、日長、温度といった特定の環境条件が關与していることを明らかにした。さらに、成虫から胚への「母性効果」によって、子世代の発生運命が調節されていることを示した。この親と胚の間の情報伝達は、母体内という最も近接した空間で成立する社会的相互作用であり、世代を超えて階級やモルフの分化制御を可能にする。社会性昆虫にとって母性効果は、巢内の社会的情報と巢外の環境情報を統合し、次世代に伝える重要な手段であり、社会性昆虫の階級分化や分業などの社会制御の理解に新しい視点をもたらすとともに、ヒトを含む社会性動物の協調と制御の原理の深い理解につながる。

研究成果の概要(英文)：We identified the environmental factors involved in the adaptive regulation of soldier caste and winged morph ratios according to the stages of social development and the seasons in the social aphid *Tuberaphis styraci*, and experimentally revealed the role of "maternal effects (mother-to-offspring transmission of environmental information)" in their nestmate communication. We confirmed that three environmental factors such as density, photoperiod, and temperature are combinedly involved in the regulation of caste/morph differentiation, and that soldier caste and winged morph differentiate exclusively under specific conditions. Furthermore, by rearing parent and offspring generations under different environmental conditions, we found that the maternal environmental conditions, particularly density and photoperiod, have an impact on the offspring phenotype, indicating the presence of maternal effects.

研究分野：化学生態学

キーワード：社会性アブラムシ 階級分化 母性効果 季節多型

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

多くの生物では、母親が経験した社会的な要因や環境の影響が、子の発生活命を決定し、適応的な環境への応答をもたらす「母性効果」という現象が見られる。一方、社会性昆虫では、階級（カースト）の分化は「表現型多型」と呼ばれる現象であり、外部環境や巣の仲間との相互作用によって引き起こされる。社会性昆虫のコロニーでは、個々のメンバーがフェロモンを利用して、多面的、合理的、かつ状況依存的な化学コミュニケーションを行ない、さまざまな階級に分化して、社会の機能を果たしている。しかし、社会性昆虫においては、各個体が複数の異なる種類の情報（季節の合図と巣仲間の密度など）をどのように伝え合い、コロニー全体として適応的な応答（階級やモルフの分化）を実現しているのか、まだ十分に理解されていない。また、社会性昆虫でも、母親が受けた環境の情報を次世代に伝える「母性効果」は重要な手段と考えられるが、母親と胚の間でのホルモンを介したコミュニケーションが社会システムの成立や維持にどのような役割を果たしているのかはまだ解明されていない。我々は、社会性昆虫であるハクウンボクハナフシアブラムシを対象にして、雌親が触角で巣の仲間の密度を感知し、母性効果を通じて子の表現型（階級やモルフ）を適応的に制御するという興味深い現象を発見した（Shibao et al. 2016）。しかし、本種の表現型多型の誘導に関与する季節の合図や階級分化を調節するフェロモン、表現型多型の制御に関わる内分泌機構、成虫から胚へ「母性効果」で伝わる情報伝達物質などについてはまだ明らかにされていない。

2. 研究の目的

ハクウンボクハナフシアブラムシ (*Tuberaphis styraci*) は、不妊の兵隊階級を持つ社会性昆虫である。本種の兵隊は、若いうちはゴール内で清掃を行ない、老齢になると危険なゴール外での防衛に従事するという年齢分業を行なう(Shibao et al. 2021, 2022)。本種の兵隊個体の分化は、社会の成長段階に応じて生じる。具体的には、生殖個体の密度が高くなると誘導され、兵隊個体の数が増えると抑制されるという、正と負のフィードバックメカニズムが機能している。本種は、季節によって異なる翅型、性、生殖様式を持つ多様なモルフを生み出すため、単に巣の仲間同士の密度情報のやりとりだけではコロニーの季節多型現象（階級やモルフの分化）を説明することはできない。アブラムシは、どのように異なる季節の情報を処理し、仲間に伝えているのだろうか？そこで、我々はアブラムシが胎生であることに注目し、季節の合図や巣の仲間から受け取ったフェロモンによる「母性効果（環境情報が母親から胚へ伝達されること）」が階級やモルフの分化を制御する上で重要な要素であると考えた。本研究では、社会性アブラムシにおけるコロニーの協調と制御のメカニズムを理解し、個体間および個体内（母親と胚の間）のコミュニケーションの実態と、母性効果を介した世代を超えた表現型多型の制御による季節適応のメカニズムを解明することが目的である。

3. 研究の方法

(1) 表現型多型の機構に関与する季節の合図と社会的要因

ハクウンボクハナフシアブラムシの表現型多型（階級やモルフの分化）の制御に関わる環境要因を特定するため、野外で6月から9月にかけて、本種のコロニーサイズや階級・モルフ比率の季節的変動を調査し、本種が宿主植物に形成するゴール（巣）のサイズや個体数密度などの生態データと、温度や日長などの気象データとを組み合わせて解析した。

上記解析により絞り込んだ、密度、日長、温度の3つの環境要因が、実際に階級やモルフの分化に影響を与えるかを、室内で人工飼料飼育系を用いた操作実験で確認した。各条件を実験的に操作し、兵隊階級や有翅モルフの分化に環境要因がどのように影響するかを詳しく解析した。また、季節に応じて階級・モルフの比率が適応的に制御されるメカニズムについては、「母性効果」の役割に注目した。親世代と子世代を異なる密度・日長・温度の条件下で別々に育て、母親が経験した環境の情報が子世代に伝達され、子の表現型に影響を与えるかどうかを確認した。具体的には、親世代と子世代を高密度-高密度、高密度-低密度、低密度-高密度、低密度-低密度の4つの密度条件、長日-長日、長日-短日、短日-長日、短日-短日の4つの日長条件、高温-高温、高温-低温、低温-高温、低温-低温の4つの温度条件で育て、母親が知覚した密度や日長、温度の情報が子の表現型にどのように反映されるかを確認した。

(2) 表現型多型の機構に関与する宿主植物側の要因

本種の階級やモルフの分化に関与する宿主植物側の要因を調べるため、本種が宿主植物に形成するゴールの生理状態の変化に注目した。野外で6月から9月にかけて、本種のゴールと宿主植物の葉の葉緑素量と光合成能力を、小型葉緑素計（SPAD-502Plus）と携帯型クロロフィル蛍光測定器（FluorPen FP110）を使用して定量評価した。また、ゴールの生理的変化の兆候が現れる時期や原因について分析した。

(3) 表現型多型を制御する内分泌機構

本種の表現型多型の制御機構に、各種昆虫ホルモンが関与しているかを明らかにするために、

雌成虫に幼若ホルモンの効果を模倣するメソプレンや抑制効果を持つプレコセンを投与し、次世代の個体の階級やモルフの分化にどのような影響があるかを薬理学的実験で調査した。

(4)成虫から胚へ「母性効果」で伝わる情報伝達物質

季節によってコロニー内で割合が変動する兵隊階級や有翅モルフの分化制御に関わる母性因子を探索するため、野外ゴールから採集した雌成虫の RNA-seq 解析を行なった。野外での採集は6~9月に1ヶ月ごとに行ない、雌成虫の頭部と卵巣から抽出したトータル RNA を使用して cDNA ライブラリーを作成し、HiSeq で解析した。

実験室で特定の環境条件の組み合わせで飼育した、兵隊を高頻度で産む雌成虫、有翅モルフを高頻度で産む雌成虫、無翅モルフを高頻度で産む雌成虫を対象に、母体組織(脳)と卵巣を分けて次世代シーケンサーを用いた RNA-seq 解析を行ない、発現する mRNA および miRNA を網羅的に解析した。季節の合図に応答して発現変動する母体側および子虫側の遺伝子に注目し、成虫から胚へ伝達される情報化学物質の特定を試みた。

4. 研究成果

(1)表現型多型の機構に関与する季節の合図と社会的要因

本種は、不妊の兵隊階級だけでなく、季節に応じて異なる翅型、性、生殖様式を持つ多様なモルフを産生する。野外調査の結果、本種のコロニーにおける兵隊階級と有翅モルフの割合は季節によって変動した。春から夏にかけて、成長したコロニーでは兵隊個体が多く見られ、夏の終わり頃から成熟したコロニーでは有翅個体が多く出現することがわかった。アブラムシコロニーの生態データと温度や日長などの気象データを組み合わせることで、階級やモルフの分化に影響を与える可能性のある環境要因の候補を特定し、密度、日長、温度の3つの環境要因に絞り込むことができた。

そこで、本種の階級・モルフの分化に関与する環境要因を特定し、母性効果の重要性を確認した。人工飼料飼育系を利用した室内実験により、日長、温度、密度の3つの要因が階級・モルフの分化を誘導することがわかった。これらの要因を特定の条件で組み合わせることで、兵隊階級や有翅モルフを排他的に誘導できることが示された。

また、親と子の世代を異なる環境条件で別々に育てた結果、親の経験した環境条件が子の階級・モルフの分化に強く影響していることがわかった。特に密度と日長が母性効果に関与していることが確認された。母性効果は、巢内の社会的情報である密度と巢外の環境情報である日長を次世代に伝達する重要な手段であり、季節に適応した階級・モルフの生産を可能にする役割があると考えられる。

(2)表現型多型の機構に関与する宿主植物側の要因

宿主植物側の要因が本種の階級やモルフの分化に関与しているかを調べるために、宿主植物に形成されたゴールの生理状態を示す指標として、葉緑素量と光合成能力の季節的な変化を明らかにした。初夏には、ゴールは葉緑素が豊富で高い光合成能力を持っていた。しかし、盛夏になるとアブラムシの個体数が急増し、ゴールの葉緑素量が減少し光合成能力が低下することがわかった。このことから、盛夏以降にはゴールの生理状態が悪化することがうかがえた。また、初夏のゴールでも生理状態が悪化すると有翅モルフが現れ、ゴールによって有翅モルフの出現時期に大きな違いがあった。ゴールとは対照的に、宿主植物の葉は、6月~9月までずっと活発に光合成活動を続けており、葉緑素量が多く、良好な生理状態を保っていた。ゴールの枯死は、アブラムシの個体数が増えることによってゴール組織の生理状態が悪化し、それに伴ってゴールの栄養状態が低下することで引き起こされるかもしれない。ゴールの栄養状態の変化が季節の変化を示す合図となり、有翅モルフの分化を誘導する可能性がある。

(3)表現型多型を制御する内分泌機構

本種の雌成虫にメソプレンやプレコセンを与えた結果、次世代では兵隊階級や有翅モルフの分化が観察されず、すべての個体が無翅モルフであることが確認された。また、ホルモンの投与後、成虫の死亡率が高かったため、投与するホルモンの種類や投与方法について再検討する必要がある。

(4)成虫から胚へ「母性効果」で伝わる情報伝達物質

季節の合図に応じて、胚の階級やモルフの分化を制御する母性因子を探索した。野外から採集した個体を用いて RNAseq 解析を行なった結果、成虫の頭部における IGF 様ペプチドの遺伝子発現は、7月と9月の間で有意に減少することがわかった。これは、IGF 様ペプチドが季節の合図に応答して変動する母体側の情報伝達物質である可能性を示唆している。

IGF は生物の成長や発達に関与するホルモンであり、栄養状態や成長ホルモンの影響を受ける。本種の IGF 様ペプチドの具体的な機能はまだ解明されていないが、夏から秋にかけて宿主植物のゴールの栄養状態の変化に応答して分泌量が変動し、兵隊階級や有翅モルフの分化制御に関与する母体側の情報伝達物質である可能性が考えられる。

アブラムシが経験する季節の合図は、日長、温度、ゴールの栄養状態などが考えられる。成虫の頭部で IGF 様ペプチドの遺伝子発現変化を引き起こす具体的な環境要因を特定するためには、

人工飼料飼育系を利用した解析が必要である。今回は日長と温度に着目し、長日・高温、長日・低温、短日・高温、短日・低温の4通りの条件で成虫を飼育し、その後、頭部のRNAseq解析またはqRT-PCRを行ない、遺伝子発現量を解析するはずであった。さらに、これらの飼育条件下で兵隊階級や有翅モルフの出現率を調査し、IGF様ペプチドの遺伝子発現量と次世代の兵隊階級・有翅モルフの出現頻度との相関関係を解析する予定であったが、今回は時間の制約により実験解析を完了することはできなかった。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 4件/うち国際共著 2件/うちオープンアクセス 4件）

1. 著者名 Harunobu Shibao, Mayako Kutsukake, Shigeru Matsuyama, Takema Fukatsu	4. 巻 8
2. 論文標題 Linoleic acid as corpse recognition signal in a social aphid	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Zoological Letters	6. 最初と最後の頁 1-10
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1186/s40851-021-00184-w	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -
1. 著者名 Liu Chia-Ming; Phukhahad Supanee; Auamcharoen Wanida; Matsuyama, Shigeru; Kainoh, Yooichi	4. 巻 16.5
2. 論文標題 Oviposition preferences of the oriental fruit moth <i>Grapholita molesta</i> (Lepidoptera: Tortricidae) to pear HIPVs	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Arthropod-Plant Interactions	6. 最初と最後の頁 517-523
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.21203/rs.3.rs-1094673/v1	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 該当する
1. 著者名 Uebi Tatsuya; Sakita Tomoya; Ikeda Ryo; Sakanishi Keita; Tsutsumi, Tomoaki; Zhang, Zijian; Ma, Huiying; Matsubara, Ryosuke; Matsuyama, Shigeru; Nakajima, Satoko; Huang, Rong-Nan; Habe, Shunya; Hefetz, Abraham; Ozaki, Mamiko	4. 巻 13
2. 論文標題 Chemical identification of an active component and putative neural mechanism for repellent effect of a native ant's odor on invasive species	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 FRONTIERS IN PHYSIOLOGY	6. 最初と最後の頁 1-18
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3389/fphys.2022.844084	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 該当する
1. 著者名 Shibao Harunobu, Kutsukake Mayako, Fukatsu Takema	4. 巻 11
2. 論文標題 Temporal division of labor in an aphid social system	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 1181-1191
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1038/s41598-021-81006-z	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

〔学会発表〕 計16件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 1件）

1. 発表者名 戒能洋一、藏満司夢、田端純、松山茂
2. 発表標題 チャノコカクモンハマキの定位飛翔における風速の影響
3. 学会等名 第67回日本応用動物昆虫学会大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 佐藤健斗、光野秀文、櫻井健志、藤井毅、松山茂、神崎亮平
2. 発表標題 カイコガにおけるボンピコール異性体((E,E)-10,12-hexadecadien-1-ol)の性フェロモン受容体の応答低減効果
3. 学会等名 第67回日本応用動物昆虫学会大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 大村祐輝、古川誠一、松山茂
2. 発表標題 ヤマトシジミの寄主植物カタバミに含まれる産卵刺激物質の探索 ~ 幼虫の摂食刺激物質シュウ酸との関連性 ~
3. 学会等名 第67回日本応用動物昆虫学会大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 織田はるか、及川恵、天野貴之、渡瀬拓実、祐成忍、水野孝彦、藏満司夢、松山茂、戒能洋一
2. 発表標題 モモタマナのみカンコミバエ雄成虫に対する誘引性に関する研究
3. 学会等名 第67回日本応用動物昆虫学会大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 尾崎まみこ、上尾達也、松原亮介、中嶋智子、波部峻也、松山茂
2. 発表標題 在来アリ化学交信物質による「仮想敵バリア」の侵害アリ阻止効果：化学・神経・行動学的メカニズムの解明と応用発展の可能性
3. 学会等名 第67回日本応用動物昆虫学会大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 波部峻也、松山茂、尾崎まみこ、上尾達也、秋野順治
2. 発表標題 触角葉で探る結婚飛行-クロオオアリ雄の匂いと雌雄の応答-
3. 学会等名 第67回日本応用動物昆虫学会大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 柴尾晴信、植松圭吾、沓掛磨也子、深津武馬、松山茂
2. 発表標題 社会性アブラムシが宿主植物上に誘導するゴールは光合成能力を持つのか？
3. 学会等名 第67回日本応用動物昆虫学会大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 黒木祥友、井村英輔、星野涼、水野陽介、Nouzova Marcela、松山茂、溝口明、近藤周、谷本拓、Noriega Fernando G.、丹羽隆介
2. 発表標題 キイロショウジョウバエの生殖休眠を制御する神経内分泌システムの解析
3. 学会等名 日本動物学会第93回大会（早稲田大会）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 康承源、竹田未来、オスカーミタロ、福田直也、松山茂、森山和紀
2. 発表標題 シマカンギク(<i>Chrysanthemum indicum</i>)の倍数性および株採取地における芳香成分の比較分析
3. 学会等名 園芸学会令和4年度秋季大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Yoshitomo Kurogi, Eisuke Imura, Ryo Hoshino, Yosuke Mizuno, Marcela Nouzova, Shigeru Matsuyama, Akira Mizoguchi, Shu Kondo, Hiromu Tanimoto, Fernando G. Noriega, Ryusuke Niwa
2. 発表標題 The corpus allatum-projecting neurons regulate reproductive dormancy via suppression of juvenile hormone biosynthesis in <i>Drosophila melanogaster</i>
3. 学会等名 XXVI International Congress of Entomology (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 松山茂 (筑波大・生命環境)、沓掛磨也子 (産総研・生物プロセス)、深津武馬 (産総研・生物プロセス)、柴尾晴信 (筑波大・生命環境)
2. 発表標題 社会性アブラムシの巣内ホメオスタシスを基軸とした表現型多型の分化機構
3. 学会等名 第66回日本応用動物昆虫学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 柴尾晴信 (筑波大・生命環境)、沓掛磨也子 (産総研・生物プロセス)、深津武馬 (産総研・生物プロセス)、松山茂 (筑波大・生命環境)
2. 発表標題 社会性アブラムシにおける個体の「死」を伝える化学シグナル
3. 学会等名 第66回日本応用動物昆虫学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 松山茂（筑波大・生命環境）、沓掛磨也子（産総研・生物プロセス）、深津武馬（産総研・生物プロセス）、柴尾晴信（筑波大・生命環境）
2. 発表標題 社会性アブラムシにおけるフェロモンと植物ゴールのアレロケミカルを介した労働分業
3. 学会等名 第64回日本応用動物昆虫学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 松山茂（筑波大・生命環境）、沓掛磨也子（産総研・生物プロセス）、深津武馬（産総研・生物プロセス）、柴尾晴信（筑波大・生命環境）
2. 発表標題 社会性アブラムシの母性効果を介したカースト制御と季節適応
3. 学会等名 第65回日本応用動物昆虫学会大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 柴尾晴信（筑波大・生命環境）、沓掛磨也子（産総研・生物プロセス）、深津武馬（産総研・生物プロセス）、松山茂（筑波大・生命環境）
2. 発表標題 社会性アブラムシの巢内ホメオスタシスを基軸とした表現型多型の制御機構
3. 学会等名 第65回日本応用動物昆虫学会大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 沓掛磨也子（産総研・生物プロセス）、柴尾晴信（筑波大・生命環境）、深津武馬（産総研・生物プロセス）
2. 発表標題 人工飼料飼育系を用いた社会性アブラムシの兵隊分化に関わる分子機構の解明
3. 学会等名 第65回日本応用動物昆虫学会大会
4. 発表年 2021年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 分担者	沓掛 磨也子 (Kutsukake Mayako) (90415703)	国立研究開発法人産業技術総合研究所・生命工学領域・研究 グループ長 (82626)	
研究 分担者	柴尾 晴信 (Harunobu Shibao) (90401207)	筑波大学・生命環境系・研究員 (12102)	削除：2020年3月9日

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------