

氏名・(本籍)	カキ イヅル 黒木 出 (大分県)
学位の種類	博士(学術)
学位記番号	甲第総21号
学位授与の日付	平成31年3月20日
学位授与の要件	学位規則第4条第1項該当(課程博士)
学位論文題目	トビイロケアリ( <i>Lasius japonicus</i> )女王の休眠機構 － 内因性の周期産卵ならびに温度に依存した休眠誘導の地理的変異 －
論文審査委員	主査 教授 中村 圭司 副査 教授 亀崎 直樹 教授 高崎 浩幸 准教授 武山 智博 教授 沼田 英治 (京都大学大学院理学研究科)

# 論文内容の要旨

申請者氏名 黒木 出

## 論文題目

トビロケアリ (*Lasius japonicus*) 女王の休眠機構

— 内因性の周期産卵ならびに温度に依存した休眠誘導の地理的変異 —

### 1. 諸論

多くの昆虫は休眠という発育や生殖に不適な環境条件を乗り切るための生理機構をもつ。この休眠の特性として、環境要因が休眠の誘導に影響する外因性休眠、休眠誘導のタイミングが環境要因に影響されない内因性休眠が知られている。外因性休眠を持つ昆虫は年間の発育に適した期間を有効に使うことができ、生息地によって休眠誘導に必要な環境条件に変異がみられる。これに対して、内因性休眠を持つ昆虫はある発育段階で休眠が誘導されることが決まっているため、発育に不利な環境を確実に休眠状態で過ごすことができる。

今回の実験で対象となるアリ類の休眠においても、外因性のものと内因性のものがあり、外因性の休眠機構をもつアリ類では、低温によって休眠が誘導され1年間の生活史が決定する。また、休眠誘導に必要な温度域が生息地の緯度に対応して変異することも確認されている。しかし、外因性休眠を持つ暖温帯地域のアリ類において、休眠による生活史調整または休眠機構の変異が同種内で起こっているのかどうかは明らかではない。一方で、内因性の休眠機構をもつアリ類は、たとえ温度が高くても一定の時期にのみコロニー発達を行う。内因性の休眠機構をもついくつかのアリ類では、内因性の産卵周期を持つことで産卵を年間の生活史を調整していると考えられている。しかし、内因性の産卵周期は種間、種内共に大きく変動することから、内的な周期によって生活史調整が行われている可能性はあるが、年間の生活史を決定する時計と同じ性質の生理機構であるかは疑問である。

本研究は、暖温帯である日本に広く生息するトビロケアリ女王に内因性の周期的な産卵が見られるかどうか、産卵周期に生物時計が関与しているかどうかを探るとともに、温度に依存した休眠機構の地理的変異を明らかにすることを目的とした。

### 2. トビロケアリ女王の周期的な産卵と生物時計の関与について

生物の活動、生殖等の周期的な生理反応では、生物時計が関与することが知られている。昆虫でも、ヒメマルカツオブシムシでは、蛹化リズムに概年時計が関わって生活史調整を行うことが

知られているが、世代交代の早い昆虫では1年以上の長期にわたって生存する種は少なく、長周期の生物時計をもつ昆虫の報告例は少ない。アリ類では、内因性の周期的な産卵がヤマアリ属5種、クシケアリ属、ヤマアリ属等の様々な種で報告されている。報告されているアリ種は全て高緯度の北方地域で採集されたものであり、内因性の周期産卵は、北方の長い冬を越えた後の春の温度上昇に合わせて女王が再び産卵を開始するための適応だと考えられているため、熱帯や暖温帯の多くのアリ類は内因性の産卵周期を持たない。

暖温帯の岡山で採集されたトビイロケアリ女王を対象とした今回の実験では、17.5°C、20°C、25°Cの異なる温度条件下で、約130~150日周期の産卵が確認できた(表1)。生物時計には、異なる温度下でも反応周期が影響を受けないという温度補償性が存在するが、今回確認できた産卵周期も温度に左右されていない。また、環境サイクルの存在しない全明、定温の恒常条件下でも、この産卵周期は影響を受けておらず、自律振動性も確認できた。これらの事から、トビイロケアリの約130~150日の周期産卵に生物時計が関与する可能性が高いと考えられる。本実験の結果は、暖温帯に生息する地域のアリ類でも、北方地域のアリ類と同じ様に、内因性の産卵周期によってコロニー発達を調整していることを示唆している。

### 3. トビイロケアリの休眠に及ぼす温度効果の地理的変異

多くの昆虫は、休眠誘導に光周期を利用している。光周期に依存した休眠機構を持つ昆虫は、生息地の緯度が高くなるにつれて、同一種であっても休眠誘導に必要な日長時間が長くなる。一方、温度にのみ依存した休眠機構を持つニクバエ類やタマゴコバチの一種などは生息地域の温度環境に適応しており、休眠誘導に必要な温度域に緯度に沿った変異はみられない。アリ類の休眠機構は生息緯度によって大きく異なることが知られている。熱帯のアリ類は休眠機構を持たず、暖温帯に生息する多くのアリ類は低温によって休眠が誘導され、冷帯や亜寒帯に生息するアリ類は環境要因に影響を受けない内因性の休眠機構を持つ。アリ類の休眠機構はこの様に生息地域により大きく異なるが、同気候帯に生息する同一種のアリに休眠機構の地理的な変異があるのかどうかは現在まで確認されていない。

そこで、暖温帯である北海道北見市、函館市、岩手県雫石町、岡山県岡山市の4地点で採集したトビイロケアリ女王を用いて休眠機構の地理変異を調べたところ、このアリは暖温帯のアリ類で報告されているのと同様の温度依存の休眠機構を持つと同時に、高緯度地域のアリ類で報告されている様な内因性の周期産卵を示すことが判った(図1)。函館以南の3地点では、休眠誘導に必要な温度域に緯度による違いは見られない(図1, 2)。最北の北見の女王アリは、内因性の周期的な産卵によってコロニーの発達を調節して1年の生活史を決定していると考えられるのに対し、函館以南の3地点では低温による休眠誘導が優先していると考えられる。トビイロケアリでは、大きく緯度が異なる雫石と岡山の2地点間でも休眠誘導の温度反応にほぼ違いが見られなかった。

### 4. まとめ

暖温帯の日本に生息するトビイロケアリは、温帯のアリ類に普通に見られる温度依存の休眠機構を持つと同時に、高緯度地域のアリ類と同じ様に内因性の周期産卵を行う。ごく寒い地域を除き、休眠誘導の温度反応には生息地の緯度による違いは見られない。これらは、何年間も生存できる女王アリが、暖かい地域でも寒冷な地域でも、環境に合わせてコロニーを発達させることを可能にするための適応だと考えられる。

### 研究業績

#### (1) 学術雑誌等(紀要・論文集等も含む)に発表した論文

- 1) 小原悠雲、西俣美咲、森 春歌、吉本幸恵、松田咲実、黒木 出、中村圭司. 2014 「岡山県下で初めて発見されたベニイトンボ(イトンボ科)」。『Naturalistae』, 18: 43-45
- 2) 小島崇史、黒木 出、中村圭司. 2017 「コオニヤンマ幼虫における体サイズの変化と体色の雌雄差」。『Naturalistae』, 21: 37-42
- 3) Kuroki I, Tagawa J, Nakamura K. 2018 「Endogenous periodicity in egg-number fluctuation in *Lasius japonicus* (Formicidae)」 『Biological Rhythm Research』, <https://doi.org/10.1080/09291016.2018.1427600>
- 4) Kuroki I, Tagawa J, Nakamura K. 2019 「Geographic variation of temperature effects on initial colony development in of *Lasius japonicus* (Hymenoptera: Formicidae)」 『Applied Entomology and Zoology』 (査読中)

#### (2) 国際学会における発表 (ポスター発表、査読無し)

- 1) Izuru KUROKI, and Keiji NAKAMURA 「Endogenous oviposition periodicity in queen ants of *Lasius japonicus* (Formicidae)」 『The joint meeting of the 22nd International Congress of Zoology and the 87th Meeting of the Zoological Society of Japan』. #596, Okinawa, Japan, (November 2016).

#### (3) 代表的な国内学会・シンポジウム等における発表 (口頭発表、査読無し)

- 1) 黒木 出、中村圭司 「自然条件下におけるトビイロケアリのコロニー成長に及ぼす温度の影響」、第 55 回日本応用動物昆虫学会大会、九州大学、2011 年 3 月
- 2) 黒木 出、太田晃平、中村圭司 「トビイロケアリのコロニー発達に及ぼす温度効果の地理的変異」、第 71 回日本昆虫学会大会、信州大学、2011 年 9 月
- 3) 黒木 出、中村圭司 「自然条件下でのトビイロケアリのコロニー発達と気温の関係」、第 57 回日本応用動物昆虫学会大会、日本大学、2013 年 3 月  
(国内学会、小集会発表)
- 4) 黒木 出、中村圭司 「温帯のトビイロケアリにおけるコロニー発達と休眠の関係」、日本昆虫学会第 78 回大会、名城大学、2018 年 9 月

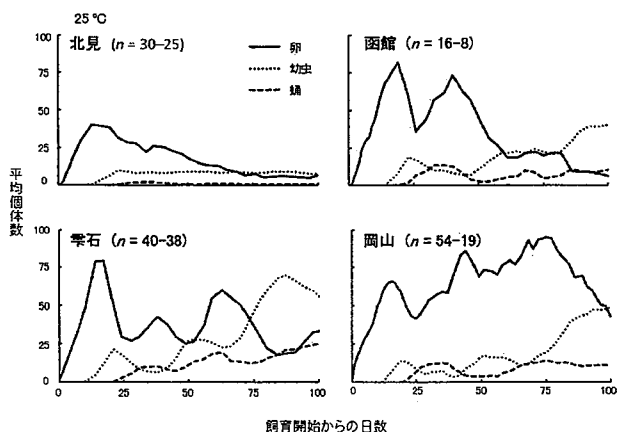


図 1. 異なる 4 地域のトビイロケアリの 25°C12L-12D 条件下でのコロニー卵数, 幼虫数, 蛹数の平均推移

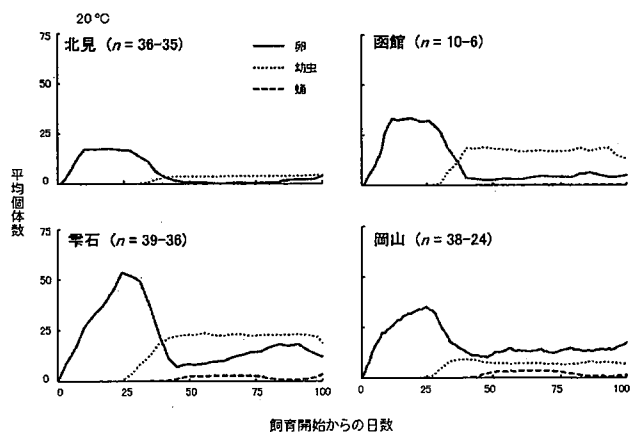


図 2. 異なる 4 地域のトビイロケアリの 20°C12L-12D 条件下でのコロニー卵数, 幼虫数, 蛹数の平均推移

表 1. 異なる温度・光周期条件下での, トビイロケアリ女王の産卵周期

a) 幼虫の出現しなかったコロニー

実験条件	n <sup>1</sup>	2度目の周期産卵 検出コロニー数 (%)	Fourier 解析によって検出された産卵周期(日)	
			平均±標準偏差	中央値(最小値-最大値)
25 °C 12L:12D	0	-	-	-
20 °C 12L:12D	10	10 (100%)	145.2 ± 23.0	147 (100-181)
17.5 °C 12L:12D	14	14 (100%)	151.7 ± 19.7	156 (106-173)
17.5 °C 24L	20	16 (80%)	132.7 ± 26.3	147 (94-164)

b) 幼虫の出現したコロニー

実験条件	n <sup>1</sup>	2度目の周期産卵 検出コロニー数 (%)	Fourier 解析によって検出された産卵周期(日)	
			平均±標準偏差	中央値(最小値-最大値)
25 °C 12L:12D	4	3 (75%)	146.0 ± 46.6	160 (94-184)
20 °C 12L:12D	9	8 (89%)	141.3 ± 12.0	142 (118-157)
17.5 °C 12L:12D	4	4 (100%)	143.5 ± 27.8	138.5 (119-178)
17.5 °C 24L	0	-	-	-

<sup>1</sup> 飼育から 240 日目までに女王が死亡したコロニーは除外した

## 審査結果の要旨

本論文では、日本全国に分布するトビイロケアリの女王が季節的にコロニー発達を調節する要因について、飼育実験の結果から解析を行っている。温帯に生息する多くの昆虫は、越冬の際に代謝の低下や形態形成・生殖の停止を伴う休眠と呼ばれる生理状態になる。休眠は冬の到来に先だって誘導され、多くの場合は日長が重要な役割を果たす。アリ類の女王は10年以上、地中などに作られた巣の中で産卵と休眠を繰り返す点で、他の昆虫とは大きく異なる生活史を持つ。そのため、多くの昆虫で知られている、日長が長いか短いのみで季節を判断する反応だけでは不十分と考えられてきた。また、日長を利用して休眠に入る多くの昆虫では、同一種であっても生息地の緯度が高くなるにつれて休眠を誘導する日長が長くなることが知られている。一方、地中などに巣を作るアリ類では日長よりも温度を利用して休眠に入り、中でも高緯度地域ではコロニー発達に適した温度条件であっても休眠が誘導されることが知られている。このことから、生息地の緯度に沿った休眠誘導の温度反応が存在しない可能性も考えられてきた。

第一の研究では、トビイロケアリ女王を一年以上継続的に飼育して得られた女王の産卵の周期性について、数学的に解析した。その結果、温度や光周期の変動がない一定条件下でも産卵が数ヶ月の周期で変動することが明らかになった。哺乳類や鳥類などの脊椎動物では、反応がおよそ一年の周期で繰り返される概年リズムが知られているが、トビイロケアリ女王の産卵周期はそれとは異なる特殊なものである。

第二の研究では、日本各地から採集したトビイロケアリ女王による産卵とコロニー発達の地理的な変異を調べ、本州の個体群では環境温度に対する反応にほとんど違いが認められないこと、北海道東北部の個体群では温度が高くても休眠が内因的に誘導されることなどを明らかにした。これらの反応は日長を利用して休眠に入る昆虫とは大きく異なることから、光周期による情報が得られない地中に巣を作るアリ類における特殊な生活史調節機構であると考えられる。

上記の研究成果は、英文による2本の論文として国際誌へ掲載されているほか、国内外の学会でも発表され高い評価を受けており、アリ類のみならず、昆虫の季節適応の研究に寄与するものと考えられる。

本論文が学術的な価値をもつと認められること、これらの一連の研究を行う際に必要とされる高度な専門的知識、技術を習得していること、研究遂行の際に生じる実験的または理論的問題点を工夫して解決する能力を有していること、一連の研究成果について英文での学術論文を執筆するとともに国内外の学会で発表していること、社会において有用となる学識、倫理観を持っていると判断されること等、学位授与の基準を満たしていることを確認した。また、これらの点を整理し、順序立てて学位論文を執筆し、公聴会において発表を行い、質問に対する受け答えを行った。

以上により、最終試験に合格と判断し、学位を授与するのにふさわしいと認める。