

論文審査の結果の要旨

論文提出者氏名 小林 彩

動物の性比調節は、進化生態学の中でも、進化のゲーム論に基づく進化的に安定な戦略 (Evolutionarily Stable Strategy; ESS) の理論的解析が最も進んだテーマである。そして寄生蜂は、この材料は母親による雌雄の産み分けが可能であるために、常に性比調節の進化の研究では最も重要なモデル生物となって、実験的検証に貢献してきた。

寄生蜂の性比を決定する要因として特に重要なのは、交配様式 (Hamilton 1967, 局所的配偶競争理論) と寄主の質の効果 (Charnov 1979, 寄主の質モデル) である。これらの理論は、性比調節が進化ゲームによって ESS の状態に到達するために必要な、自然選択が作用するだけの十分な遺伝的変異量の存在を暗黙のうちに仮定している。本論文の重要な成果の第一点は、寄主の質の効果に焦点を当て、寄生蜂の性比調節の適応進化に関わる遺伝的変異量 (相加的遺伝分散) を、シブ分析という定量的に精度の高い方法を世界で初めて性比研究に適用して測定したことである。

ここで問題になる遺伝的変異量であるが、性比は適応度に直接関係する生活史形質であり、生物の繁殖成功度に直接関わるので、強い自然選択圧下にあると考えられる。そのため、それらの形質に保有される遺伝的変異量はさほどに大きくないというのが従来の予測であった。その予測を覆し、性比調節のような頻度依存選択の対象となる形質に特有に作用する遺伝的変異の維持機構を理論的に示したのが、本論文の第二の重要な点である。

本論文の構成は、第 1 章が序論で、研究の背景となる理論を整理して紹介している。第 2 章では、本論文が実験材料としたコマユバチ科の単寄生蜂 *Heterospilus prosopidis* の、アリゾナ及びハワイの野外調査区における性比を測定し、これが従来の理論の「寄主の質」モデルの予測 (羽化時において雌は雄より大きく、集団全体の性比は 1:1 か、または偏るとすればやや雄偏向になる) に合致することをまず示している。これは野外での寄生蜂の性比を、アメリカ合衆国ハワイ州・アリゾナ州から多数の調査地区を選んで広範な地域で調べた貴重な研究例である。

第 3 章は、寄主の発育段階に対する選好性が性比調節にどのように影響を与えるかを、長年アズキノウムシを寄主として維持されてきた実験室系統の *H. prosopids* と、ハワイ・アリゾナから輸入したばかりの野生系統に対して、アズキノウムシを寄主として、その発育段階ごとの性比調節を解析したものである。その結果、複数の寄主発育段階を同時に与えた時には、実験室系統は、羽化する蜂が最大になる蛹期の寄主に雌を偏らせ、小さく羽化する 4 齢前期の寄主には雄を偏らせるという、性比調節の ESS 理論の予測パターンにより近い結果を示した。これには、実験室系統の方が、蛹期の寄主に対する寄生効率が高いことと関係している。また、ここでは、その寄主がどのくらいの相対的な大きさを持っているかを、*H. prosopids* は寄生しながら評価するという学習の効果も示された。寄生効率の性比への関与と学習効果の検出は、この分野では全く新しい発見である。

第 4 章は、シブ分析 (雄親-雌親-子からなる階層的分散分析に基づく実験計画法) による遺伝的変異量 (相加的遺伝分散) の推定である。ハワイ・アリゾナの 2 地域の野生集団で、シブ分析における子世代を寄主アズキノウムシの幼虫に寄生させ、次世代個体 (孫) の性と体サイズ (重量) を測定した。性の産み分けは「性の切替点」(性を切り換える寄主サイズ) と「性の切替幅」

の2つのパラメータで決まるので、閾値モデルを用いて最尤法でパラメータ値を推定した。階層的分散分析により、ハワイ集団・アリゾナ集団とも性比・性の切替点に関して有意な相加的遺伝分散 (V_A)、狭義の遺伝率 (h^2)、相加的遺伝変動係数 (CV_A) が検出されたが、性の切替幅に関しては有意ではなかった。よって、この場合「性の切替点」の遺伝分散が、性比調節の遺伝的変異をもたらしていることが分かった。性比産み分けに関する相加的遺伝分散を定量的に示したのは、本研究が世界初である。

第5章は、性比の遺伝的変異の維持に関するモデル解析である。ここでは、シンプルな解析的モデルと、寄主サイズに応じた性比調節をする寄生蜂の個体ベースモデル(IBM)を構築し、進化的に安定な (Evolutionarily Stable: ES) 性比への収束/遺伝的多型の維持に注目して解析を行った。まず解析的なモデルの予測では、ES 切替点は寄主分布の平均値よりもやや大きなサイズの所に来て、性比は少し雄偏向になることを示した。その理由は、モデル簡潔化のため、小さな寄主に寄生して雄の体サイズが小さくなくても、その交配能力は落ちないと仮定しているため、小さな寄主では雄を多く生む方が有利になるからである。

次に IBM の突然変異がない場合で、ESS となる性切替点に非常に近い近傍遺伝子を持つ野生型集団に対して、人為的に導入した変異体の侵入可能性を調べ、平均が ES 切替点と同値になるような相補的な組み合わせの非 ES 切替点遺伝子ペアが、ES 近傍遺伝子と共存できるかを解析した。その結果、相補的な遺伝子ペアとして存在する方が、単独の場合よりも、非 ES 遺伝子が ES 近傍遺伝子と共存する時間は5倍~10倍長くなった。さらに、この IBM に突然変異を導入し、各個体から一定の低頻度で親の遺伝子とは異なる遺伝子が突然変異で生じるとした結果、突然変異と自然選択の作用により、性切替点の集団平均値は ES 切替点へと収束した。そして、集団が相補的遺伝子ペアからスタートした方が、相補的でない場合よりも、ES 切替点への収束には有意により長い時間がかかった。

第6章は総合考察で、本論文が明らかにした点と従来理論との関係が考察されている。

本研究は、これまで性比という進化ゲームの中で暗黙のうちに仮定されてきた性比調節に関わる十分な遺伝的変異を、世界で初めて精度の高いシブ分析法で定量的に検出したものであり、さらにその遺伝的変異の維持機構として、頻度依存的自然選択に特有な作用を明らかにしたものである。これらの成果は、生物一般における性比調節の進化の包括的な理解に大きく貢献するものであると評価される。したがって、本審査委員会は博士(学術)の学位を授与するにふさわしいものと認定する。