

劣勢遺伝を示すメラニン色素異常のアルビノを利用して雄性発生2倍体の作出を試みたところ、作出した個体はアルビノの表現系を示すとともに、マイクロサテライトがヘテロ性を示したことから、遺伝的多様性を維持した雄性発生個体であることを照明した。この手法は卵割阻止型の雄性発生の弱点である遺伝的多様性の喪失を補完する手法として有用であり、将来の系統保存や個体復元技術として、画期的な成果と言える。

次に申請者は、種が絶滅した後に精子を解凍して近縁種の卵を借り腹とした雄性発生を行うことにより、個体を復活させる手法の開発に取り組んでいる。実際の希少種でアマゴの亜種に当たるビワマスの精子とアマゴ卵を用いた雄性発生2倍体個体作出を試み、低い割合ながらもビワマスの雄性発生個体を得ることに成功している。雄性発生により生じた雄のDNAを調べ、ビワマス雄に特異的なマーカーが存在することを確認し、作出された雄個体はビワマス由来の遺伝子を持つ個体であることが確認している。

雄性発生を育種技術として利用する場合、作出した個体の中から目的とする形質遺伝子をホモに持つ個体を選抜する作業が残される。そこで、申請者は目的の形質を直接導入する手法として、遺伝子組換え技術に着目した。組み換える遺伝子として養殖上のメリットが大きい成長ホルモン遺伝子に着目し、ベニザケ由来のメタロチオネインBプロモーターの下流にベニザケの成長ホルモン遺伝子をつなげたプラスミドをアマゴに遺伝子導入することを試みた。その結果、遺伝子組換えアマゴを作出することに成功し、対照群との間に約5倍の体重差が生じることを明らかにした。また、組換えアマゴの血中の成長ホルモン濃度を測定し、対照群に比べ最大10倍の濃度差があることを明らかにした。さらにF1以降も成長速度を調査し、これらの形質が維持されることを確認している。

また、申請者は、このようにして作出した遺伝子組換え魚が自然界に散逸するリスク対策についても検討し、魚の不妊化手法の開発についても研究を進めている。受精後24日後のアマゴの発眼卵に1Grayから3GrayのX線を照射し、1年後に生殖腺の発達を調べ、成熟期でも生殖腺が未熟な状態で維持される個体が多く出現すること、照射線量の増加とともに不妊化率が高まり、受精卵への放射線照射が魚類の不妊化手法として有望であることを指摘した。

以上のように、申請者は細胞工学的な手法を駆使し、サケ科魚類のアマゴの育種作業の短縮化、効率化について新たな手法を開発し、今後の魚類の育種技術の進展に資する多くの知見を得ており、高い評価を与える業績と考えられる。

よって本論文は博士(農学)論文として価値あるものと認める。

なお、審査に当たっては、論文に関する専攻内審査および公聴会など所定の手続きを経た上、平成22年7月13日の農学研究科教授会において、論文の価値ならびに博士の学位を授与される学力が十分であると認められた。

氏名	渡部 宏
学位の種類	博士(農学)
学位記番号	農第149号
学位授与の日付	平成23年3月22日
学位授与の要件	学位規程第4条第1項該当
学位論文題目	Adaptive behavioral strategies of mantids
論文審査委員(主査)	教授 矢野 栄二
(副主査)	教授 豊田 秀吉
(副主査)	教授 櫻谷 保之

論文内容の要旨

カマキリには特徴的複雑な防衛メカニズムが発達し、単純な反射神経から複雑な行動パターンが存在する。カマキリには、一次防衛として隠蔽、二次防衛として威嚇行動によって捕食を回避するための様々な適応的と考えられる行動が存在する。しかしながら、カマキリの全ての防衛戦略における一次防衛と二次防衛の役割についての研究は、ほとんどない。それゆえ、様々な体サイズと異なる生息地を利用している3種のカマキリの齢期毎の天敵に対する一次防衛または二次防衛を解析した。さらに、一次防衛行動におけるカマキリと天敵との距離の効果を検証した。

カマキリは、しばしば体を揺らす奇妙な動作をする。このような体を揺らす動きは、風によって揺れる葉の動きに似ているので、カマキリを隠蔽する効果があるかもしれない。これまでに、カマキリが風に反応することは知られているが、風速に対する感知と反応や、実際風に反応することがカマキリにおいて隠蔽の効果があるかどうかはほとんどわかっていない。さらに、隠蔽には、防衛的または攻撃的な機能をもつ場合がある。それゆえ、風速の変化に対するカマキリの反応行動を観察し、天敵や餌、配偶者に対する隠蔽の効果の有効性を検証した。

様々な体サイズと生息地の異なる3種のカマキリ(オオカマキリ、ハラビロカマキリ、コカマキリ)は、天敵(カナヘビ)に直面した時、防衛反応を示す。防衛反応は、全ての齢期で一次防衛または、二次防衛に分けて解析した。若齢期における一次防衛は、隠蔽的反応が主要な防衛反応であった。カマキリは前胸を低くし、同時に脚を引き伸ばし、触角を前方で並べ、腹部を後方に引き伸ばした。準隠蔽的反応は、前胸を低くし、触覚も前方で並べるが、脚を引き伸ばさず、前脚は折りたたんだ状態である。一次防衛における準隠蔽的反応の割合は齢期の進行に伴って増加する傾向があった。一次防衛は、齢期と被食者カマキリと天敵間の距離に依存して切り替わった。コカマキリは、どの齢期においても攻撃的な反応を示さなかった。カマキリによって用いられる一次、二次防衛は齢期とカマキリと天敵との距離に依存していると結論付けられた。しかしながら、コカマキリはカマキリと天敵の距離によって防衛戦略が切り替わらなかった。オオカマキリとハラビロカマキリの若齢幼虫の二次防衛は、主として防衛的反応であったが、攻撃的な反応の割合は齢期の進行に伴って増加する傾向があった。いくつかの齢期で、オオカマキリとハラビロカマキリはカマキリと天敵の距離が長い条件の時に隠蔽的な反応を示し、距離が近い条件で準隠蔽的反応を示した。

ハラビロカマキリが対捕食者戦略として風で揺れる葉に擬態するために体を揺らすという仮説を検証した。野外において、歩行行動と体を揺らす行動は、風が強く吹いている時に頻繁に見られた。カマキリは風速の増加によって歩行行動と体を揺らす行動を開始した。室内実験において、歩行と体を揺らす行動は無風条件より、風の吹く条件でより頻繁に観察され

カマキリは一定の風速条件より、風速が変動する条件でより頻繁に歩行行動と体を揺らす行動を行った。天敵による被食者カマキリの発見率は、葉を固定した条件よりも葉が風で揺れる条件で有意に低くなった。これらの結果、カマキリが風に反応して活発に行動することを示し、風に反応した行動が、捕食のリスクを減らすのに有効であると考えられる。

隠蔽は防衛的または攻撃的な機能をもつ。隠蔽が、捕食者による発見の可能性を減らすというアイデアは、ほとんど1世紀前からある。カマキリにおける隠蔽は、カマキリが餌によって発見される可能性を減らすことが可能かどうかを実証した研究例はない。餌に対するオオカマキリの接近が、風が吹いている時に適応的であるという仮説を検証した。捕食者カマキリによる餌の発見から捕獲行動までの時間は、無風条件よりも風の吹く条件で有意に短くなった。接近行動(歩行と体を揺らす行動)は無風条件より風の吹く条件でより頻繁に観察された。さらに、同種の被食者カマキリによる捕食者カマキリの発見率は、固定された葉よりも風で揺れる葉の条件で有意に低下した。これらの結果は、カマキリが風に反応してより活発に行動していることを示し、風が吹いている時に餌に対して素早く接近することが餌による発見のリスクを低下させる適応的な行動戦略であると考えられた。

性的共食いが、性的対立を示す場合、共食いのリスクを減らすオスの特徴が存在することを期待できる。実際、求愛表示や慎重な接近行動、メスの捕食中の機会を狙った交尾を含めた幅広い特徴が指摘されてきた。性的共食いを行う種において、自然選択は、メスがオスを捕食する可能性を減らすオスの接近行動の進化を促進したと考えられる。しかしながら、わずかな研究しか、性的共食いの可能性を減らすことができる行動の研究がされていない。メスに対するオスのオオカマキリの接近が、風が吹いている時に適応的であるという仮説を検証した。オスによってメスが発見されてから、交尾に移行するまでの時間は、無風条件より風の吹く条件で有意に短くなった。性的接近行動は、無風条件より風の吹く条件でより頻繁に観察された。さらに、この行動は風のある条件でメスが歩行していない時の条件よりも、歩行している時の条件でより頻繁に観察された。メスによるオスの発見率は、固定された葉よりも風で揺れる葉の条件で有意に低下した。これらの結果は、カマキリが風に反応してより活発に行動していることを示す。風が吹いている時のメスに対するオスの素早い接近行動が、メスによる発見のリスクを減らす適応的な戦略であると考えられる。このことから、オスの行動は、性的共食いに関する仮説を支持し、リスクを回避するのに有効であることを示す。

論文審査結果の要旨

カマキリ類は捕食性昆虫の中でも身近な存在であり、生態系の中でも重要な役割を果たしていると考えられる。よく発達した前脚を持ち上げる姿勢からpraying mantid(祈るカマキリ)と呼ばれ親しまれてきた。カマキリ類は、温帯から熱帯まで広く分布しており、特に熱帯での種数は多く多様である。カマキリ類は植物の葉に似た形、色の胴体、枝に似た形の脚部を保持しており、隠蔽的擬態に利用していると考えられてきた。また体色や形態による擬態だけでなく、体を伸ばして影を無くすカウンターシェーディング、歩行中の体をゆらす行動なども隠蔽的擬態に役立っていると思われる。さらに擬死行動や威嚇姿勢、通常隠れている体の内部の目立つ色を突然見せるなど、明らかにカマキリを捕食する天敵に対するものと思われる行動を示す。これらの行動はカマキリの天敵に対してだけでなく、餌に効率的に接近したり、雄が交尾するために雌に接近する際に雌に見つかって共食いされるリスクを避けるためにも役立っていると考えらる。またこのような行動戦略は、カマキリ自身の成長に伴う体サイズの変化、種による体サイズの違いや生息環境の差違によっても変化する可能性がある。

しかし、これまでこのような行動の意義についての大部分の議論は推測の域を出ず、実験的に厳密には証明された例は少ない。本研究においては、体サイズや生息環境が異なる我が国在来のカマキリ3種、オオカマキリ、ハラビロカマキリ、コカマキリについて、餌を捕獲したり、雌に接近したりするための歩行行動と風の関係に着目して、その行動戦略的な意義を明らかにすることが試みられている。その結果、カマキリは風速が強まる時に活発に歩行し、体を揺らす行動の頻度も増え、また風に揺れる葉上での歩行では、カマキリの天敵としてのカナヘビや餌としての同種より小型の個体に対してより発見されにくいことが証明された。また雄成虫が交尾のために雌に接近する場合も、風に揺れる葉上での歩行は、動かない平面上の歩行に比べ雌の発見されにくいことが証明された。これは風に揺れる葉に似せたカマキリの隠蔽的行動的擬態が天敵、餌昆虫、雌による発見率の低下をもたらす、擬態として機能していることを示している。また、本研究ではカマキリの防衛行動を天敵との距離の違いから一次防衛と二次防衛に分け、より遠距離で示す一次防衛は、より小型の個体や種では隠蔽的反応が主体であり、天敵が至近距離に接近した二次防衛は、より大型の個体や種では攻撃的反応が主体であることが証明された。このように防衛行動を一時防衛と二次防衛に分けて、発育年齢間、種間での差違が存在することを証明した研究も他に例を見ない。

これらの独創的な研究成果の大部分は、アメリカ昆虫学会の機関誌である、Annals of the Entomological Society of Americaに2報の論文として掲載されている。また2010年度のアメリカ昆虫学会大会においても一部がポスター発表された。

以上の通り、本研究からは我が国在来のカマキリ3種について、防衛行動を主体とする適応的行動戦略について多くの独創性の高い成果が得られている。

よって、本論文は博士(農学)の学位論文として価値あるものと認める。なお、審査にあたっては、論文に関する専攻内審査および公聴会など所定の手続きを経たうえ、平成23年2月9日、農学研究科教授会において、論文の価値ならびに博士の学位を授与される学力が十分であると認められた。