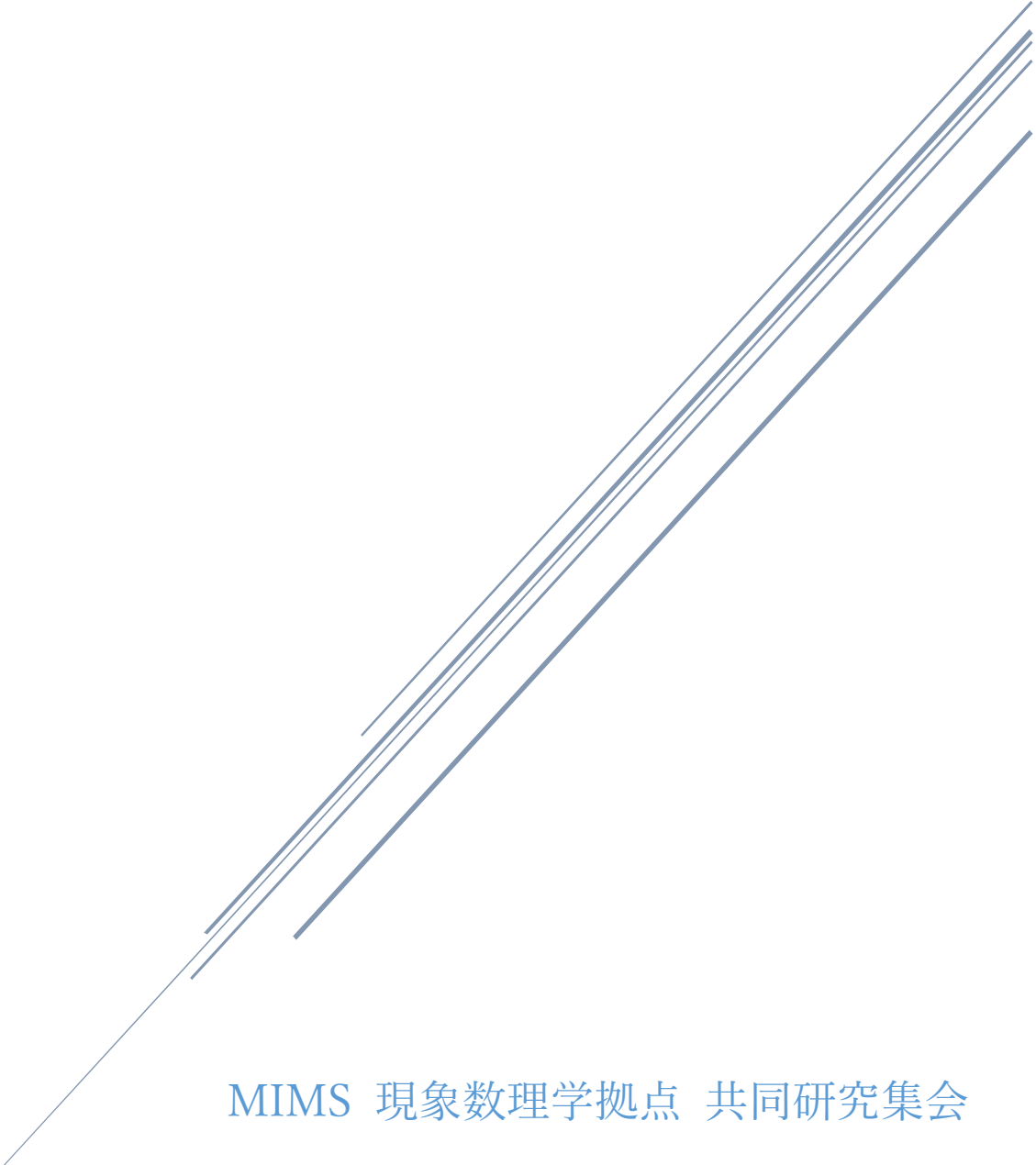


自然界の多様な形態および パターン形成

—その統合的理解に向けて



MIMS 現象数理学拠点 共同研究集会
2019 年 9 月 9 日（月）～ 11 日（水）

Program

9月9日(月)

関村利朗(中部大学名誉教授, 同大学蝶類研究資料館客員教授)

「本研究集会の趣旨説明」

山口智彦(明治大学特任教授)

「BZ 反応などパターン形成の諸相」

末松信彦(明治大学准教授)

「界面現象による空間パターン形成」

斉藤貴之(神戸大学大学院准教授)

「銀河の形成と進化のシミュレーション」

9月10日(火)

生形貴男(京都大学大学院准教授)

「貝類化石の形態的多様性と生物形態形成についての一般論」

塚谷裕一(東京大学大学院教授)

「葉の形態的多様性とその背景としての遺伝制御」

甘田岳(京都大学大学院農学研究科 D3, 日本学術振興会特別研究員)

「ハワイフトモモにおける葉トライコームの適応的意義—顕著な変異と多機能性—」

植田忠伸(株式会社豊田中央研究所)

「窓を持つ多肉植物の光コントロール戦略」

樋口裕美子(京都大学大学院理学研究科生態学研究センターD4)

「葉を産卵加工する甲虫オトシブミに対する葉の切れ込みによる抵抗性」

曾田貞滋(京都大学大学院教授)

「オサムシの交尾器形態的多様性と種分化」

八木孝司(大阪府立大学大学院教授)

「ミトコンドリア DNA 解析による日本のアゲハチョウの分布形成の推定」

9月11日(水)

古俣慎也(東京大学大学院, 日本学術振興会特別研究員 PD)

「ナガサキアゲハのベイツ型擬態とスーパージーン」

【チョウのベイツ型擬態研究の歴史と擬態遺伝子の発見についての総合討論】

関村利朗(中部大学名誉教授)

「チョウの斑紋形成と日本の擬態する蝶シロオビアゲハの分布域拡大戦略」

閉会のご挨拶 山口智彦(明治大学特任教授, MIMS 副所長)

BZ 反応とパターン形成の諸相

明治大学 山口智彦

化学反応と熱拡散の共役によるパターン形成の代表格であるBZ反応とTuring構造にまつわる話を中心に話題提供をしたい。

BZ反応は細胞内代謝系の循環反応に着想を得て発明された振動化学反応で、BZ反応を空間的に展開すると、進行波をサポートする興奮性媒体を人為的に実現することができる。なお、BZ反応自体には興奮性と振動性という2つのモードがある。

Turing構造は生物にみられる周期構造を定在波として数理的に説明する概念で、反応を阻害するインヒビターの拡散係数がアクティベーターよりも十分大きければ（チューリング条件）、濃度のゆらぎが増幅されて最終的には明瞭な濃淡をもつ定在波が出現する。定在波の波長は反応速度と拡散係数で決まり、反応場のサイズには依存しない。

意外なことに、1950年代に生まれた両者が接点を持つに至るのは1980年代のことであった。すなわち、“BZ反応でTuring構造が実現できるだろうか？”世界中で様々なチャレンジが行われたが、ピュアなBZ反応でTuring構造を実現するのは困難であることが次第に明らかになり、BZ反応とは異なる化学反応、ゲルや高分子あるいはエマルジョンの共存など、様々な反応場が考案された。

BZ 反応と Turing 構造が直結しなかった原因は「インヒビター」にある。実験家が構築した BZ 反応の基本モデル (FKN メカニズム) では、アクティベータ (X) は HBrO_2 でインヒビター (Y) は Br^- で、酸化型触媒であるフェリイン (Z) を加えた 3 変数で BZ 反応のダイナミクスを記述する。一方、数理科学的には、特異摂動法で変数 Y を断熱的に消去して X - Z の 2 変数系でダイナミクスを記述することが多い。ここでは Z がインヒビターである。この種の違いが実験と理論の協同では思わぬ落とし穴となることがある。

(時間が許せばステルスモード (造語) についても紹介したい)

界面現象による空間パターン形成

明治大学 総合数理学部、明治大学 先端数理科学インスティテュート(MIMS)

末松 J. 信彦

細胞集団の密度パターンや動物の体表模様など、空間的な秩序構造の形成は生物に現われる特徴的な現象の一つである。その一方で、柱状節理やイワシ雲、雪の結晶など、無生物系においても空間秩序パターンの形成は数多く認められ、生物に特有の現象でないことがわかる。今回、界面現象や流体现象に関わるパターン形成現象に着目して、いくつかの事例を紹介するとともに、秩序構造が現れる機構を説明する。

身近な現象の一つとして「ワインの涙」を取り上げてみる。ワインの涙とは、ワインがグラスの壁面を上っていき、ある高さで自重に負けて涙を流すように下に零れ落ちる現象である。このとき、涙の大きさや間隔は一定となる(図1)。この間隔については、表面張力と粘性抵抗を考慮することで比較的簡単に導き出すことができ、「ゆらぎ」の成長によって説明される。つまり、表面のゆらぎを様々な波長の重ね合わせと考え、波長に依存した振幅の発展方程式を立てることで成長速度を計算し、最も成長速度の速い波長が顕著に表れるという考え方である。このような、無生物系の単純化したモデル実験系で得られる機構は、単純であるがゆえに応用範囲が広い。これらの知見が生物における複雑な現象を理解するための一助となることを期待する。

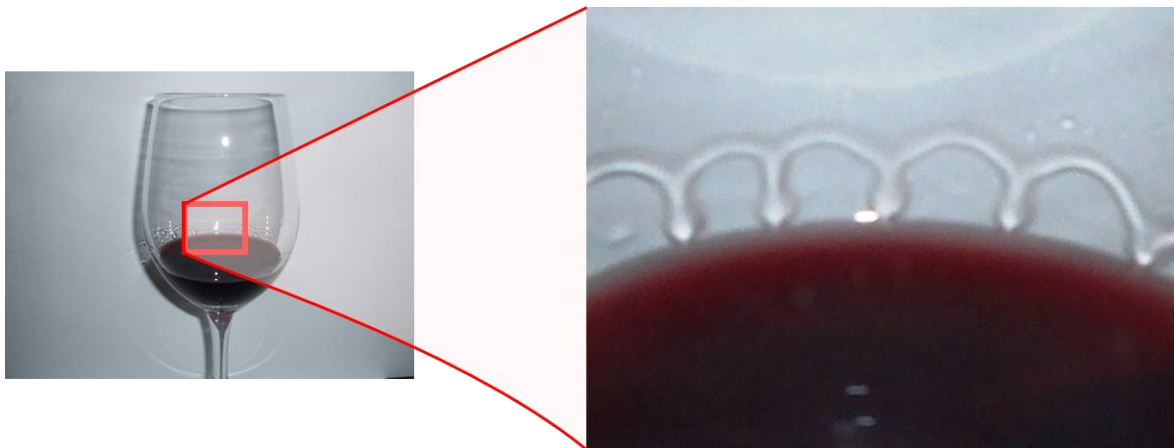


図1. ワインの涙。

銀河の形成と進化のシミュレーション

斎藤貴之(神戸大学)

我々が空を見上げると、そこが十分街明かりから離れた暗い場所であれば、無数の星を目にすることができる。この星空の中にひときわ星が密集した帯状の領域があり、これを我々は天の川と呼んでいる。この構造は、我々が数千億個の恒星からなる円盤銀河・天の川銀河-の中にいるために目にする構造である。銀河円盤は数億年をかけて一回転し、その中には腕構造や棒状構造など複雑な構造を発達させ、今も新しい星を生みながら進化している。また、天の川銀河には星が作る円盤のスケールよりもさらに10倍程度まで我々が直接観測できない暗黒物質が広がっていると考えられている。

では銀河はどのように形成されたのだろうか？現在の標準的な理解では、我々の宇宙は銀河より遙かに小さい質量の天体が最初に形成され、やがてそれらが合体してやがて銀河を形成する階層的構造形成宇宙だと考えられている。この中における銀河の形成過程は、端的に言うと原始銀河同士の合体により現在の銀河の母体が形成され、その後比較的長い時間スケールをもつガス降着により銀河円盤が形成されるという二段階に分けることができる。このバランスにより、円盤銀河、楕円銀河などの銀河の多様性が生み出されたと考えられている。銀河の形成過程には、自己重力、流体力学、放射冷却、星形成、超新星爆発などによるエネルギーおよび金属放出などが複雑に絡み合うため、コンピューターシミュレーションによる研究が盛んにおこなわれている。

本講演では、まず現在の我々の銀河の形成過程についての理解について概観し、その後我々のおこなってきた数値シミュレーションによる銀河形成進化の研究について紹介する。その中でも特に、渦巻き銀河が持つ腕構造について報告したい。円盤銀河は腕構造を持つことが知られており、そこでは活発に星が形成されている。しかしこの構造がどのようにして維持されているかは未解明のままである。銀河円盤の回転速の特徴から、円盤中に実体としての腕があると、徐々に巻き込まれてゆき、やがて見たこともないような腕構造に発展するはずである。これを巻き込みのジレンマという。この困難を解決するべく、渦状腕は密度波の作るパターンであるという仮説が提案され、長く受け入れられてきた。しかし我々を含む複数の研究グループによる近年の高精度銀河シミュレーションから、むしろ腕構造は実体であり、腕は巻き込まれてちぎれて別な腕とつながる、というダイナミックな変化を繰り返しているということが明らかになった。このような描像は、まさにシミュレーションの大規模化高精度化によって得られたものである。

古生物の形態と形態的多様性の解析: 貝類化石の例

生形貴男 (京都大学・理)

化石に残される古生物学的情報のうち、もっとも基本的なのは形態的情報である。古生物学者は、化石から生物学的情報を抽出するために、古くから生物の骨格形態の研究方法を研鑽してきたが、観察にもとづく比較形態学とともに、数理を用いた形態の定量的な測定・比較方法にも深い関心を寄せてきた。そうした形態解析手法は、種内変異の分析、形態進化速度の測定、機能形態学的性能の評価、骨格の成長や形づくり、形態的多様性変動史の復元など、多岐にわたる研究テーマに適用されてきた。目的に応じて様々な分析手法が用いられているが、いずれの手法も、基本的には形態同士の比較に基づくという点で共通しており、特に多数の種の形態同士を比較する場合に威力を発揮する。特定の古生物グループを対象に、形状やパターン、相対成長様式などを少数の変数に還元して座標付ければ、地質時代に出現した形態が形態空間にどのように分布しているのかを容易に理解できる。そうした分布のばらつきに基づいて地質時代毎の形態的多様性を評価し、その時代的変遷と大量絶滅事変との関係を考究する研究も行われている。特定の形態が選択的に絶滅したのか、あるいは形態とは無関係にランダムに間引かれているのかなど、形態的多様性の減少パターンに関する情報は、諸説が噴出しがちな大量絶滅の要因論に制約を与える。また、形態自体の数値化だけでなく、特定の機能に対する形状毎の性能を定量化して、実際の進化史における各形状の出現頻度と比較すれば、その機能の進化的意義を考究する進化形態学を展開できる。こうしたアプローチは、形態を単純な幾何学モデルで近似できるような生物に対して特に有用である。中でも、化石記録が最も豊富な軟体動物(貝類)の殻形態は対数螺旋モデルで表現できる場合が多いので、貝類化石の進化形態学では数理モデルが多用されている。古生物の進化形態学にせよ形態的多様性変動にせよ、膨大な数の種を対象とした大規模な分析を行うには、形態的情報を集約したビッグデータが必要になる。近年の古生物学では、化石産出記録などを集約したオンラインデータベースの構築・活用が急速に進められているが、そうしたデータベースに形態的情報も実装されつつある。一方、計算機の性能向上とともに、有限要素法等に基づく計算連続体力学が古生物のバイオメカニクスに適用されるようになり、CTを利用して取得した化石標本の三次元形態モデル上で応力分布をシミュレートするような研究も行われている。しかし、一般的な形態計測や単純なモデル計算に比べると、精密な三次元形態モデルの取得や連続体力学の計算には多くの時間がかかるので、この手の事例研究はごく少数の標本に基づく場合がほとんどであり、上述のビッグデータを利用したアプローチとの間には現状では大きな隔たりがある。これに対して、形態空間を張る各変異成分を表すモデルに計算連続体力学を適用した例もあり、両者の中庸的なアプローチといえるかもしれない。古生物学は発見の科学であるが、長年にわたって収集・蓄積されてきた化石標本や化石記録の分析から新たな問題が見出されることも少なくない。化石産出記録の有無のようなバイナリデータと比べて、高次元の形態データには採掘すべき情報資源が豊富に含まれていると考えられる。

葉の形態の多様性とその背景としての遺伝制御

塚谷 裕一（東京大学・院・理・生物科学）

植物の光合成器官である葉は、その機能の制約上、それほど大きな自由度が許されていないはずであるが、実際には葉の形態はきわめて多様性に富んでいる。その背景の一つは、環境への適応形質である。

例えば屋久島のホソバハグマのように、溪流環境に適応した植物の葉は流線型となることが古くから知られているほか、サボテンで見られるように乾燥環境下では葉は小型化し、退化する。また密生環境においては葉は平たく水平に広げることが難しいため、ネギ類あるいは私たちが実験モデルに使っているイグサ属の多くでは線状となって直立する。この形質は単面葉と言って、葉が本来持つ向軸面・背軸面という二面性（両面性）を失い、背軸面（いわゆる裏側）のみを持った葉を作ることに関与している。不思議なのは、葉の平面成長性は葉の両面性の確立なくしては成し遂げられない仕組みとなっているにもかかわらず、アヤメなどのように、単面葉でありながら平面成長性を発揮できる種類がみられることである。これについては私たちの研究から、通常の平面成長の仕組みとは違い、葉の厚さを制御する仕組みを過剰に働かせることで、通常とは 90 度違う向きにはあるが葉に平面性を付与しているということが分かっている。あるいはやはり私たちの研究室でモデル系にしているミズハコベのような水陸両用型の植物においては、二酸化炭素分子の拡散速度が空中よりも圧倒的に遅い水中に適応し、葉は薄く、また細くなる。さらには洞窟に暮らすモノフィレアのような植物では、光は特定の方角からしか差し込まないため、葉は 1 枚きりとなり、その基部で永続的に発生を続ける無限葉となる。ほかにも食害をもたらす昆虫への対策として風変わりな葉をつける植物など、地球上の植物はいろいろな事情で葉の形態を多様化させてきた。

そうした生物の多様性がいかなる遺伝的变化によって支えられてきたのか、それを研究する分野が、エボデボといわれる研究分野である。

本講演では、植物の葉の形態多様性の一部についてご紹介し、私たちの研究室で行なってきた研究例を中心に、それら多様性の理解に向けてどういう解析がなされてきたのか、そして現時点でどういう理解がなされているのかを説明したい。

ハワイフトモモにおける葉トライコームの適応的意義—顕著な変異と多機能性—

○甘田岳、北山兼弘、小野田雄介（京都大学大学院農学研究科）

ハワイフトモモ (*Metrosideros polymorpha*) はハワイ諸島に広く分布する優占樹種であり、多様な環境に適応して形質が著しく多様化し、適応進化のモデル樹木として注目されている。形質の多様性の中でも、葉トライコーム（葉毛）量の変異は特に顕著であり、本種の適応を理解する上で葉トライコームの生態学的意義の解明は極めて重要である。湿潤地では無毛個体も存在する一方で、乾燥地や高標高地では有毛個体が優占する。一般的に、葉トライコームの適応的意義は植物種やその生息環境によって異なり、複数の機能を評価する必要がある。本研究では、有力と考えられる3つの機能：①拡散抵抗増加、②葉の濡れ促進、③被食防衛について評価した。本種の生息するハワイ島の様々な環境（乾燥高地、湿潤低地など）において、トライコーム量・光合成特性・虫こぶ数等の葉形質や生理特性を測定した。葉トライコームは拡散抵抗を増加させるため水分損失を抑えると思われたが、逆に葉温を上昇させ水分損失を促進させる効果が強かった。一方で、冷涼な高標高地においてのみ光合成生産に寄与することが示唆された（①）。また、葉トライコームは濡れやすく、濡れ持続時間を最大2時間延ばし、葉面吸水を促進して、葉の水分生理を改善することが示唆された（②）。大きい虫こぶは水要求量や水損失速度を上昇させ乾燥ストレスをもたらすが、それらの数は葉トライコーム量と負の相関があり、葉トライコームは被食防衛を介して乾燥適応に貢献する可能性が示唆された（③）。以上の結果から、環境によって異なる機能を有するという多機能性が、ハワイフトモモの葉トライコームにおける顕著な変異の一要因であると考えられる。

窓を持つ多肉植物の光コントロール戦略

○植田忠伸、田中秀典、細川洋一（株式会社豊田中央研究所）

窓を持つ多肉植物の光制御手法解明のために、フェネストラリア、ハオルチア、リトープスと比較対象のアロエについて、内部組織の観察、光透過性と光散乱性の定量評価を行った。ナノスーツ法による SEM 観察により内部組織形状を保ったままの観察を行うことができ、内部組織は密な多面体構造で構成されていること、リトープスのみ形状・サイズの異なる多面体が存在することが分かった。透過光強度と散乱光強度を平均細胞直径と比較した結果、リトープス以外は平均細胞直径に依存した。リトープスは内部組織形状を単一形状・サイズにしないことで散乱・透過特性を変え、他の窓を持つ植物とは異なる戦略をとっていると考えられる。

葉を産卵加工する甲虫オトシブミに対する葉の切れ込みによる抵抗性

樋口裕美子（京都大学大学院理学研究科生態学研究センター）

植物の葉は多様な「かたち」を示すが、葉の厚さや面積といった他の葉形質に比べて生態学的に着目されることは少なく、自然界においてどのように機能しているか明らかでない。葉の形の機能はこれまで非生物的環境要因との関連から主に検討されており、菌感染や食害などの生物的要因に対する葉の形による抵抗性はあまり知られない。その理由の一つに植食者の多くを占め、寄主特異性の高い植食性昆虫において葉の形が作用しにくいと考えられてきたことがあると思われる。

オトシブミ科甲虫のメスは産卵の際に葉を一枚丸ごと巻き上げ、子供のための餌かつ住処となる「揺籃」と呼ばれる葉巻きを作成する。揺籃作成は着地→踏査→切断→折り畳み→巻き上げといった複雑な加工行動をメスに課す。こうした行動はある程度決まっているため、通常の寄主植物とは異なる変則的なかたちの葉はオトシブミの産卵加工を阻害するかもしれない。

シソ科ヤマハッカ属植物は通常楕円形の葉をもつが、北陸地方に生育するハクサンカメバヒキオコシ（以下ハクサン）の葉には先端に顕著な切れこみがある。日本産オトシブミの1種ムツモンオトシブミ（以下ムツモン）はこのヤマハッカ属を成虫幼虫ともに主に利用することが知られている。そこで、本研究ではヤマハッカ属のなかで例外的に切れ込みのあるハクサンの葉形がムツモンのメスの産卵加工を阻害するのか、ハクサンと同所的に生育しムツモンに利用されることが既知な、葉に切れ込みのない同属別種クロバナヒキオコシ（以下クロバナ）と比較して調べた。野外調査と室内での選択実験の両方で、メスはクロバナに比べハクサンを揺籃基質として好まないことがわかった。一方、ムツモンの卵を両植物種の新葉で巻きなおしても、幼虫の羽化率や羽化成虫のパフォーマンスは変わらなかった。このことから、メスの嗜好性の違いは子供にとってハクサンの葉の質が栄養的に劣っていることに起因するわけではないと考えられた。同属のクロバナヒキオコシの切れ込みのない葉にハクサンの葉の模倣した切れ込みを入れても、メスの揺籃形成は妨げられた。揺籃形成行動を観察すると、メスはハクサンにおいて揺籃形成の初期段階である踏査をうまく完了できず、そのため多くの葉は切断により傷つけられる前にオトシブミによる被害から逃れていた。これらの結果は葉の切れ込み自体がムツモンの揺籃形成を妨げている可能性を強く示唆する。

本研究から葉を加工する昆虫において葉の形が物理的抵抗性として作用する可能性が初めて明らかとなった。視覚で寄主植物を探索する蝶や葉を丸ごと食べるような大型哺乳類を除き、これまで葉形が植食者の忌避に働くと考えられることは少なかったが、葉を加工する昆虫との関わりでは、葉の「かたち」がこれまで以上に作用しているかもしれない。

オサムシ交尾器形態の多様化と種分化

曾田貞滋（京都大学大学院理学研究科）

体内受精を行う動物では、外見が似ている近縁種間でも交尾器の形が違っていることが多い。昆虫ではオスの交尾器はキチン化した部分が多く、また棘や突起物を備えることも多い。そのため、オスの交尾器形態は、外見では区別しにくい種を分ける鍵として古くから注目されてきた。一方、メスの交尾器はほとんどが膜質であるため、分類形質としてはあまり注目されてこなかったが、メスの交尾器は基本的にはオスの交尾器に対応する形と大きさを持つ。このような雌雄交尾器の対応関係（マッチング）は体内受精動物に一般的に見られる現象であるが、近縁種間での交尾器多様化において、雌雄交尾器がどのような選択要因で共進化し、またその共進化がどのような遺伝的基盤のもとに起こるのかは大きな謎となっている。交尾器進化の主要な駆動力は、性選択であると考えられている。これには精子競争、雌による隠れた配偶者選択、雌雄間の利害対立が含まれる。また、種間交尾を避けるように働く自然選択も、交尾器形態の分化を引き起こす要因として考えられる。交尾器進化の遺伝的基盤については、とくにオスの交尾器形態の種間差に関する遺伝様式や候補遺伝子が研究されているが、雌雄交尾器の共進化の遺伝的基盤については、ほとんど研究が行われていない状況である。

本講演では、甲虫目オサムシ類、とくにオサムシ属オオオサムシ亜属の交尾器多様化とその遺伝的基盤について、これまでの研究成果を紹介する。オオオサムシ亜属は、日本列島で17種に分化しているが、その種分化には、体サイズと交尾器形態といういずれも種間の生殖隔離を促進する形質の多様化が深く関わっている。オオオサムシ亜属のオス交尾器には、交尾片というキチン化した突起物（フック）があり、メス交尾器には膣盲嚢という対応したポケットがある。交尾片が膣盲嚢に挿入されると、交尾器の結合が固定され、授精が正常に行われる。この2つの交尾器部分の形とサイズは種特異的であり、種間の交尾を妨げる隔離機構として機能する。オオオサムシ亜属の中で、交尾片と膣盲嚢は大きな種間サイズ変異を示す。交尾器の多様化が著しい系統は、最も高い種分化率を示しており、交尾器進化が種多様化を促進することが示唆される。オオオサムシ亜属のオス交尾器の進化には、精子競争が関わっていると推測されるが、雌雄交尾器の共進化は、マッチングに対する自然選択と、雌雄間の利害対立によって引き起こされてきたと考えられる。興味深いことに、雌雄交尾器サイズはそれぞれ別の遺伝子領域によって制御されているらしい。これによって、雌雄の交尾器形態のマッチングに関して自然選択が働くにも関わらず、雌雄間の利害対立によって、逃避従型の共進化が起こることが可能になっていると考えられる。

ミトコンドリア DNA 解析による日本のアゲハチョウの分布形成の推定

八木孝司（大阪府立大学大学院理学系研究科）

本講演では過去に発表されたミトコンドリア DNA 系統解析およびハプロタイプネットワーク解析から、日本列島およびその周辺に分布するアゲハチョウ科チョウ類（ギフチョウ属、ウスバシロチョウ属、カラスアゲハ亜属、キアゲハ亜属、ナガサキアゲハ種群、ジャコウアゲハ、クロアゲハなど）の日本列島における分布形成の道筋を論じる。

日本列島の生物は、その土地面積に比べて多様性が大きく、チョウも200種あまりが生息し、ギフチョウ、ヒカゲチョウ、ウラキシジミ、フジミドリシジミなどの固有種が含まれる。また、大陸との共通種であっても日本列島の集団は亜種として区別されることが多い。さらに大陸と日本列島の同種集団間でミトコンドリア DNA 塩基配列を比較すると、大きな違いがある種がある一方で、ほとんど違いがない種もある。これらのことは、日本列島の成立史と、チョウの日本列島への侵入時期と隔離との関係を反映していると考えられる。また飛翔能力が高いと考えられる種では、ミトコンドリア DNA 塩基配列は日本列島の成立史を反映していないと考えられる。

たとえばギフチョウはアジアのギフチョウ属4種の中で、もっとも先に他から分岐し本州に隔離され、ずっと後にヒメギフチョウが日本列島に侵入したと考えられる。ウスバシロチョウ・ヒメウスバシロチョウは共に大陸の同種とは系統的（遺伝的）に違いが大きい。南西諸島に分布するカラスアゲハとジャコウアゲハは、両種とも先島諸島、奄美・沖縄諸島の成立によって隔離されたと考えられる。日本列島のキアゲハは大陸の同種とは系統的（遺伝的）に違いが大きい、日本列島内においては各地域の個体の遺伝的違いは小さいものの津軽海峡の北と南で集団の遺伝的構成が異なり、津軽海峡成立が今なお集団の隔離障壁になっている。日本列島のナガサキアゲハは大陸に分布する同種との系統的（遺伝的）な違いは小さいが、本土と琉球列島の個体との遺伝的差異はより小さいものの、集団の遺伝的構成が有意に異なる。さらにナガサキアゲハ種群の系統樹はスンダランドの消滅の歴史を反映していると考えられる。クロアゲハは日本列島、南西諸島、台湾・大陸に分布する集団間でほとんど系統的（遺伝的）に違いがなく、これは飛翔能力が高く、比較的新しい時代に島嶼を飛び越えて分布を拡大したためであると考えられる。

また地域集団間の形態（斑紋や尾状突起）の差異の大きさは、ミトコンドリア DNA 塩基配列の差異の大きさと一致していないことが多い。斑紋や尾状突起などの形態の変化は、分子時計とは無関係に自然淘汰や浮動によって固定されることが考えられる。

ナガサキアゲハのベイツ型擬態とスーパージーン

古俣慎也（東京大学大学院，日本学術振興会特別研究員 PD）

毒をもたない種（ミミック）が毒をもつ種（モデル）に擬態することをベイツ型擬態とよび、自然選択による進化の証拠としてダーウィンの時代から注目されてきた。特にアゲハチョウ属のチョウにおいては、メスの一部にのみ擬態型が現れることが知られており、進化生物学的に興味深い研究対象である。メスに限られたベイツ型擬態多型の最も有名な例であるナガサキアゲハは、メスにのみ擬態型と非擬態型が知られており、オスは単型で非擬態型のみが知られている。二型は、捕食圧による負の頻度依存選択によって維持されていると考えられている。また、メスにのみ擬態型が現れることについては、メスへの偏った捕食圧、メスの配偶者選択、擬態の生理的コストによって説明される。しかし、これらの仮説を包括的に実証した例はない。本講演では、ナガサキアゲハを用いた台湾における野外調査、飼育実験、さらに全ゲノム解析と siRNA による擬態関連遺伝子のノックダウン実験の結果を紹介する。

ナガサキアゲハや近縁種シロオビアゲハでは、性分化を制御する *doublesex* (*dsx*) 遺伝子をふくむ 3 つの遺伝子がスーパージーンを形成し擬態型の発現を制御していることが明らかになった。しかし、2 種の多型は、*dsx* 遺伝子を含む複数の遺伝子によるスーパージーンで制御されているが、シロオビアゲハと異なりナガサキアゲハには染色体逆位が存在せず、配列も大きく異なる。また、スーパージーンに含まれる遺伝子 (*dsx*, *UXT*, *Nach-like*, *U3X*) の機能についても詳しくは明らかにされていない。ナガサキアゲハの蛹化 0 日目における *dsx* のノックダウン実験によって、擬態にかかわる複数の形質に *dsx* が関与していることが確かめられている。他の遺伝子についてはさらなる研究が必要である。

台湾での 4 年間にわたる野外調査では、モデル種は春先のみに出現することがわかったが、モデルが稀である、或いは全く存在しない時期であっても擬態アリの頻度は大きく変化することなく 20~50% の範囲内に保たれていることがわかった。また、擬態型と非擬態型について適応度に関連する形質値に違いは無かった。さらに、飼育実験によって、遺伝子型の分離比や羽化時の性比、遺伝子型による発育特性の違いなどについて調べた。羽化時の性比はオスにやや偏る場合もあったが、遺伝子型の分離比は予想される比率からずれておらず、遺伝子型間で発育特性や体サイズに違いはなかった。したがって、擬態に関わる遺伝子型間では、幼虫期・蛹期における生存や発育特性には違いがないと考えられる。これらの結果は概ねナガサキアゲハのメスの多型が負の頻度依存選択によって維持されていることを示唆する。今後は長期のアリ頻度動態やアリ頻度の地理的変異を対象にした詳細な研究が必要である。

チョウの斑紋形成と日本の擬態する蝶シロオビアゲハの分布域拡大戦略

関村利朗（中部大学 蝶類研究資料館客員教授、中部大学名誉教授）

要約

最新の実験結果を基礎に、琉球列島の最南端に位置する先島諸島に生息するシロオビアゲハの生息分布域拡大戦略についての数理モデルを紹介する。これは以前に提出した数理モデル (Sekimura et al., 2014) の拡張あるいはより一般化された数理モデルである。この数理モデルは、3つの変数と1つの外部定数からなる、すなわち、3種類のチョウ(シロオビアゲハ雌の2型: 非擬態型 *f. cyrus*, 擬態型 *f. polytes* と毒蝶であるベニモンアゲハ) の個体数密度と、チョウの捕食者(ヒヨドリなどの個体数密度) である。この数理モデルで、我々は新たに、雌の2型: *f. cyrus*, *f. polytes* の捕食者による捕食率に差を設けた。また、*f. polytes* が擬態によって受ける利得と毒蝶のベニモンアゲハが被る損失は彼らの相対的頻度に依存するという擬態効果は引き続き考慮に入れている、すなわち、擬態雌 *f. polytes* の捕食による死亡率はモデル毒蝶ベニモンアゲハの増加と共に減少し、一方、ベニモンアゲハの死亡率は擬態雌の増加と共に増えるというものである。環境収容力の導入によって密度依存の個体数変化を仮定し、我々は3変数常微分方程式系(ODEs)からなる新たな数理モデル系を構築し、それを数理的に解析すると同時にコンピュータ・シミュレーションによって解析結果を確認した。

最後になりましたが、本要旨の結果は青山学院大学竹内康博教授との長年の共同研究 (Sekimura et al., 2014; 関村、鈴木、竹内, 2017) を基礎にしたにものである事を述べておきます。

引用文献

- Sekimura T, Fujihashi Y and Takeuchi Y (2014) A model for population dynamics of the mimetic butterfly *Papilio polytes* in the Sakishima Islands, Japan. *Journal of Theoretical Biology* 361:133-140
- 関村、鈴木、竹内(2017)先島諸島におけるシロオビアゲハの個体数変動に関する数理モデル(II)、「チョウの斑紋多様性と進化—統合的アプローチ」(関村利朗・藤原晴彦・大瀧丈二監修), 海游舎, 第12章(pp.256-272)

