

シロアリの社会組織化に関わるシグナル分子伝達機構の解明

Study on the signal communication systems related to the social organization in termites



三浦 徹 (MIURA TORU)

北海道大学・大学院地球環境科学研究院・准教授

研究の概要

社会性昆虫であるシロアリは、形態や行動の異なるカーストをコロニー内に配備し、分業と協働を行うことで、秩序だった社会行動を実現している。本研究課題では、個体の生理発生制御による「カースト分化」と、個体間のコミュニケーションの仕組みを様々なアプローチから解明することで、社会性ひいては自己組織化の仕組み・原理に迫ろうとするものである。

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学、生態・環境

キーワード：社会性、ホルモン、フェロモン、自己組織化、ソシオゲノミクス

1. 研究開始当初の背景

生物界には個が集合し秩序ある総体を作り出す現象が様々なレベルで見られる。社会性昆虫であるシロアリは、繁殖虫や兵隊、ワーカーという形態と行動が特殊化した様々なカーストが分業と協働を行い、コロニー集団で生活を営んでいる。社会行動を適切に行うためには、個体内部の発生制御には内分泌因子（ホルモン）が、個体間の調節（コミュニケーション）にはフェロモンが、カースト分化の制御に重要な働きを担うと考えられているが、これらシグナル伝達分子の実態と機能については未知な部分が多い。

2. 研究の目的

本研究では、社会性昆虫の社会行動やカースト分化の調節に関わるシグナル分子（ホルモンとフェロモン）の同定と機能解明を主軸に、シロアリの社会行動の調節機構と進化をひもとこうとするものである。主に2つのアプローチからこの謎に迫る。1つ目は、発生途上で形態と行動が変化する「カースト分化」のしくみにおける内分泌因子と発生制御因子の同定と発現・機能解析を行うものであり、2つ目のアプローチは、個体間相互作用すなわちコミュニケーションの手段に関するアプローチである。さらにそれらを統合する理論的な解析も行い、社会制御・自己組織化に関する総合的な理解を目指す。

3. 研究の方法

- ・カースト分化に伴う発生プロセスの改変：シロアリのカースト分化では、幼若ホルモンが重要な役割を果たすため、関連遺伝子の発現解析と機能解析を推し進め、分化過程でのホルモンの役割についても解析する。
- ・カースト特異的外分泌因子の網羅的解析：シロアリ個体には、大顎腺や腹腺などの外分泌腺が存在し、カースト特異的に発達するため、外分泌腺における特異的遺伝子の発現解析を行う。特にフェロモン合成や分泌に関わる分子について、詳細な発現動態及び機能解析を行う。
- ・フェロモン分子の機能解析：個体間コミュニケーションにおける分子機能の解析を行うため、グルーミングや栄養交換行動などのアッセイ系を確立し、フェロモン分子の機能を検証する。また、捕食者などを導入したときの分子動態や行動調節や、フェロモン授受が分化運命に関与する可能性を吟味する。
- ・カースト分化・社会進化のモデル構築：上記で得られた知見をもとに、個体発生の制御から社会行動に至までの過程を、数理モデルを構築し、シミュレーションをおこなうことにより理論的に検証する。

4. これまでの成果

- ・カースト分化に伴う発生プロセスの改変：特に兵隊分化に関して、形態形成時に発現レ

ベルの上昇する遺伝子を検索した。その結果、アクチン重合に関わる Ciboulot やインスリンシグナルに関わる因子が大顎特異的に発現上昇し、RNAi による機能解析により大顎伸長に寄与することが明らかとなった。また、次世代シーケンサーを用いて EST データベースが構築され、大規模なトランスクリプトーム解析解析に着手した。

・カースト特異的外分泌因子の網羅的解析：

カースト特異的に発達する外分泌腺に着目し、分泌腺特異的に合成されるタンパク質を二次元電気泳動で同定してアミノ酸配列を特定し、上記 EST データベースで検索したところ兵隊の腹板腺にて Odrant Binding Protein の発現上昇が起こることが示された。この分子は、兵隊から分泌されるフェロモンの分泌や受容に関わることが示唆されており、更なる発現・機能解析が進められている。

・フェロモン分子の機能解析：

兵隊の大顎腺や唾液腺で大量に発現し、分泌することが分かっているリポカリンというタンパク質は、低分子のリガンドと結合することで機能を発揮する。GC を用いたリガンドの同定を試みたが、現時点ではリガンドの特定には至っていない。しかし、行動実験により、ワーカー個体は随伴するカースト個体を認識して臨機応変に行動を改変させることが明らかとなり、コロニー内の個体は状況に応じて行動を可塑的に改変すること、また、行動が変化することにより体内の生理状態も変化することが示唆された。

・カースト分化・社会進化のモデル構築：

現在までに得られている知見をもとに、シロアリのカースト分化とその進化に関わる数理モデルを構築した結果、内分泌因子である幼若ホルモンの濃度の変動によりカースト形態が制御されること、カースト間の相互作用により最適カースト比が実現されることなどが実証され、内部および外部のパラメータを媒介する生理因子の重要性が示唆された。

5. 今後の計画

現時点で最も力を入れているのが、次世代シーケンサーを用いた RNA-seq 解析である。この解析では、シロアリ数種に加え、シロアリと近縁であるゴキブリも含めて、各カーストや発生ステージにおけるトランスクリプトームの比較を、バイオインフォマティクスを駆使して行うことで、「社会性」の獲得に伴う遺伝子レパートリーやネットワークの変化について網羅的な理解を図るものである。更に、現在はデータベースから様々な発生制御因子を容易に出来るようになったため、これらの発現動態および機能に関する解析を推

し進める。また、フェロモン候補の分子もいくつか見いだされているため、それらについても、行動アッセイを主軸とする分析を行い、体内の神経伝達物質や内分泌因子との関わりを探りながら社会行動の制御機構とその進化に関する理解を深める。この数年間で、シロアリのソシオゲノミクスも加速的に進んできており、本研究課題はその先導的な地位を確実なものにしつつある。

6. これまでの発表論文等 (受賞等も含む)

- Ishikawa Y, Miura T (2012) Hidden aggression in termite workers: plastic defensive behaviour dependent upon social context. *Anim Behav* : in press.
- Watanabe D, Gotoh H, Miura T, Maekawa K (2011) Soldier presence suppresses differentiation through a rapid decrease of JH in the termite *Reticulitermes speratus*. *J Insect Physiol* 57: 791-795.
- Miura T, Scharf ME (2011) Molecular basis underlying caste differentiation in termites. In Bignell, D. E., Y. Roisin and N. Lo (eds.) *Biology of Termites: a Modern Synthesis*. Springer. Pp. 211-253.
- Ikemoto Y, Miura T, Asama H (2010) Adaptive division-of-labor control algorithm for multi-robot systems. *J Robotics Mechatronics* 22: 514-525.
- Koshikawa S, Cornette R, Matsumoto T, Miura T (2010) The homolog of Ciboulot in the termite (*Hodotermopsis sjostedti*): A multimeric beta-thymosin involved in soldier-specific morphogenesis. *BMC Dev Biol* 10: 63.
- Ishikawa Y, Okada Y, Ishikawa A, Miyakawa H, Koshikawa S, Miura T (2010) Gene expression changes during caste-specific neuronal development in the damp-wood termite *Hodotermopsis sjostedti*. *BMC Genomics* 11: 314.
- Maekawa K, Ishitani K, Gotoh H, Cornette R, Miura T (2010) Juvenile hormone titer and vitellogenin gene expression related to ovarian development in primary reproductives, as compared to nymphs and nymphoid reproductives of the termite *Reticulitermes speratus*. *Physiol Entomol* 35: 52-58.
- Ikemoto Y, Ishikawa Y, Miura T, Asama H (2009) A mathematical model for caste differentiation in termite colonies (Isoptera) by hormonal and pheromonal regulations. *Sociobiol* 54: 841-859.
- Toga K, Hojo M, Miura T, Maekawa K (2009) Presoldier induction by juvenile hormone analogue in the nasute termite *Nasutitermes takasagoensis* (Isoptera: Termitidae). *Zool Sci* 26: 382-388.

日本動物学会奨励賞 (2011)「昆虫類における社会性と表現型可塑性に関する生態発生学」

ホームページ等

<http://noah.ees.hokudai.ac.jp/~miu/>