

## ハチ目におけるカースト決定の 100 年

Diana E. Wheeler

### はじめに

本稿で、社会性昆虫におけるカースト決定について、私たちがどのような理解をしてきたか、その歴史的背景を探りたい。ここ数世紀にわたり、カーストは生物学的思想の発達と興味深い関連性をもってきた。Darwin は不妊カースト特にワーカーの存在を彼の自然選択説の検証として使用した (Darwin, 1859)。カーストは大変興味をそそる現象ではあったものの、その研究は近代生物学の蚊帳の外に置かれる傾向にあった。今日、カーストの存在は、発達、進化、選択のレベル、そして環境と遺伝子の相互作用について、依然として重要な問題を投げかけている。

生物学的思想の歴史は、歴史、哲学そして科学と連動している。筆者は、我々の学問分野に張り巡らされた知性のルートを理解することが、過去の断片化された生物学にみられる傲慢と偏見から我々自身を守ってくれるかもしれないと信じている。今、歴史を紐解いてみると、集団遺伝学の歴史に関する William Provine (Provine, 1971; Provine, 1986)、遺伝学と集団生物学の統合における Ernst Mayr (Mayr, 1982)、そして進化生物学と発生生物学の再統合の William Gilbert (Gilbert, 1994; 1998; Gilbert et al., 1996) の啓蒙的な仕事などを見出すことができる。それでは、社会性昆虫にみられるカーストがいつ頃認知され、時代の流れの中でどのように扱われてきたのかを紹介していく。

### ナチュラリストの時代

科学者たちが地球はとても古いものであるということに気づく前の時代をナチュラリストの



図1 第14回国際社会性昆虫学会議で基調講演を行う筆者

時代と呼ぶことができよう。生物学者は自然を観察し、彼らの発見を報告した。この時代に社会性昆虫の生活と組織が記述された。カーストの存在は、まさに関心の中心にあった。ミツバチの観察は、それが農業的価値だけでなくミツバチの社会組織の本質に迫るものであっただけに、幅広く行われた。スイスのナチュラリストであり養蜂家でもあった Franz Huber は、1821年の著書「ミツバチの新しい観察」の中でミツバチのカースト (図2) について感情的に表現している。

ナチュラリストの最大の挑戦は、探検旅行を通して採集した大量の標本をヨーロッパの博物館に運び込んで調べることで、生物学的多様性の仕組みを解明することであった。この時代のもっとも満足できるシステムの構築は、今日ではお馴染みであるスウェーデンの Karl von Linné によってなされた。このシステムは類型学に基づくもので、各々の生物の代表が所属するグループのタイプとして記載された。形態的



図2 セイヨウミツバチの表現型多形 (左上から: 女王, 働き蜂, 下: 雄蜂)

に異なるカーストをもつ昆虫は、各々のカーストが単純に同じ種の部分として記載されたので、特に問題にはならなかった。

#### ダーウィンの抱えた最大の難題

Charles Darwin が生物学者として名をあげはじめた 19 世紀初頭、地質学と古生物学の進歩により、地球の歴史は古くそこに存在する種は時間軸にそって変化してきたということが明らかにされた。進化が起きたことは明白である。今日のナチュラルヒストリーを研究する者の大きな挑戦は、そのような長い時間の中で種の進化が形成されたメカニズムを説明することである。Lamarck は、そのような変化を説明する「獲得形質の遺伝」の説を構築した有名な研究者である。広範囲にわたる調査旅行と何十年にもわたる熟考の後、Darwin は種の起源を説明する自然選択説を提案した。Darwin は、不妊カーストの存在が進化に関するいかなる学説も避けてとおることができないであろうことを最初に認識した。もし、進化がある形質を世代から次世代に引き継ぐものであるとするのであれば、不妊の進化はどのようにして起こり、また維持されるのであろうか? Darwin の著書「種の起源」の中でとてもよく引用される有名な一節は、社会性昆虫におけるカーストの存在が彼の学説にとって特別でたぶん致命的な問題を含んでいることに彼自身が悩んでいたことをうかがわせる。特に次の 3 点が殊のほか難題であったのは、明らかである。まず第一は、彼の



図3 セイヨウミツバチの女王の巨大な卵巣(左)と働き蜂の糸くずのような卵巣(右)

学説では、働き蜂や働き蟻のような雌でありながら子孫を残さない不妊の性質は、次の世代に伝わるができないというものである(図3)。Darwin は直ぐにそのことに気づいたが、その選択が個体と同じようにたぶん家族にも適用できるのであろうとのべている(Darwin, 1859)。つまり、同じ遺伝子をかちもつ家族や血縁者という概念を使うことにより、彼は家畜や農業や園芸で利用される植物の育種において、ブリーダーが優良系統の家族や血縁者にも注目することを示唆したのである。第二に彼は、妊性をもつ個体が不妊の子孫を生産するという現象が遺伝することを論議した。第三番目として、Darwin は彼の学説が例えば、兵蟻と働き蟻のように 2 つの離散的な不妊カーストの存在という最大の難題に直面していることを記している。不妊カーストは確かに Darwin の学説にとって致命的ではなかったが、Lamarck の学説には大きな問題となった。

Darwin は、不妊カーストが生殖能力をもつ個体に変形されて生じたものではないかとの推

察したのである。ドイツの H. Dewitz はもしそれが本当であれば、不妊の働き蟻に発育中の個体を調べれば、女王の形態の名残が検出できるかもしれないと考えた。組織学的方法により、彼は数種にわたるアリの働き蟻に翅の痕跡があることを示すことに成功した (Dewitz, 1878)。働き蟻に見られる痕跡的な特徴の存在は、今日に至るまで興味ある洞察を提供し続けている。Dewitz の研究から 100 年後、我々は *Pheidole vinelandica* の兵蟻を用いて翅芽の発達のメカニズムなどに関して多くの詳細な知見を得ている (Wheeler and Nijhout, 1981)。

働き蟻への発育過程における翅芽の発現は、同一個体に 2 つのカーストの特徴が少しだけ混在するように思われるカーストの特徴の一例である。通常のカーストの形態における形質の混在のもう一例は、*Camponotus* 属などに含まれるアリにおいて、兵蟻型の頭部をもつ女王の例があげられる (Baroni-Urbani and Passera, 1996; Baroni-Urbani, 1998)。カーストの特徴が混在するという現象は、寄生による病理学的な要因 (Wheeler, 1928; Passera, 1976) や実験的なホルモン処理 (Murphy, 1974; Ono, 1981) によっても引き起こすことができる。カースト分化に関する研究は、生理学から遺伝子発現のネットワークへと進んできているが、今後のさらなる研究においては、その発達の基本単位が単独の発達経路によるのか、それともある経路からまた別の経路に連係していくのか、確立していくべきである。

#### Darwin の後に

Darwin の「種の起源」の出版後、生物学者たちは進化のプロセスを説明する自然選択のすべての充足をテストするために凌ぎを削った (Wissman, 1893)。彼らは、どのようにして特徴がある世代から次の世代に伝わっていくのかの理解が完全に欠けていたので身動きが取れなかった。この空間を埋めたのが発生学であった。その時代、発生学は遺伝情報の世代間の伝播と発達過程における情報の展開の両方を守備範囲にもっていた (Gilbert, 1998)。

1990 年に入って発生学は個体の発達を理解

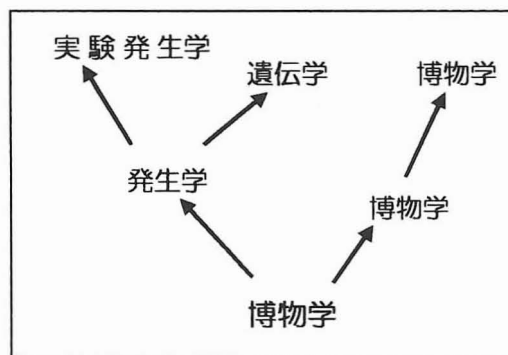


図4 1900年初頭における生物学の多様化

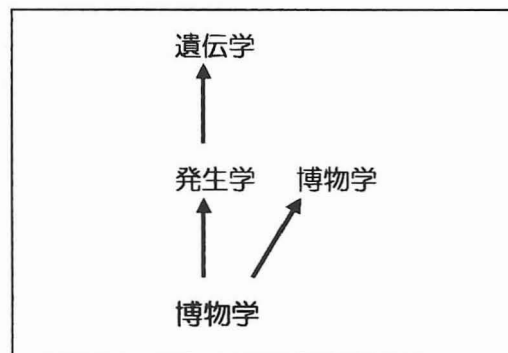


図5 生物学関連分野の研究の多様化における遺伝学者の視点

する学問として進展し、世代を越えた形質の伝播を取り扱うことは、うまくいかなかった。この失敗とメンデルの法則の再発見が重なったことは、生物学者を分離させ、各々は異なる分野へと歩み始めることとなった。新しい遺伝学者は、形質の伝播を研究し、発生学者は個体発生における形質の発現の研究を行い、ナチュラリストは自然の個体群を調査した。このように生物学の分野も多様化の道を歩み始めた (図4)。

あいにく、多くの遺伝学者は遺伝学が発生学から分岐したサブフィールドではなく、独立なものとして考え (図5)、しばしば宗教上の形象の上から眺めていた。これは科学の健全な成長にとって好ましいこととはいえない、そして主要な分野において、未だにこの階層的な展望への固執がみられる。

T. H. Morgan によって導かれた今日の遺伝学者は、遺伝学が進化の研究を科学の分野に送

り込んだと信じた。初期の遺伝学者たちの関心は、遺伝子に集中していた。彼らは進化の方向を決める力としての自然選択の重要性を軽視し、自然個体群の生物学を取り扱うことに失敗した。当然のように、他の研究分野の生物学者たちは、それらの重要な問題点を指摘した (Gilbert, 1998; Gilbert et al., 1996)。カースト決定において、初期の遺伝学では、異なるカーストの発達が発伝的なものなのかそれとも栄養などによるものなのかという問題が論点となっていた。これに対する解答を得るために社会性昆虫の研究者たちは、自然史の研究へと戻っていった。

#### カースト決定における自然史研究の示唆

1859年に Darwin による「自然選択による種の起源」が出版される前、ミツバチは何世紀もの間ハチミツ生産という側面から馴染み深いものとして観察されていた。ミツバチ生物学の基礎は、1500年代くらいから広まるとされている。1568年には早くも、ドイツの Nickel Jakob は、働き蜂により卵や若い幼虫から女王が育てられることを知っていた。スペインにおいては1586年までに、Luis Mendez de Torres は女王がコロニー内のすべての個体の母親であることを理解していた。次の世紀には、英国の Charles Butler と Richard Remnant は、雄蜂が雄、女王が雌そして働き蜂が中性である事を確認していた。欧州をまたにかけた養蜂家と科学者の貢献は、1700年代に融合した (Crane, 1992)。

1700年の終わりから1800年の初めに活躍したスイスの養蜂家、Franz Huber は、特に有能な観察者であった。1814年に彼は新女王の生産に関する研究報告を行った。ドイツの養蜂家 A. G. Schirach は、無王群において、働き蜂の若い幼虫を王台に移虫することで新女王を養成するという方法を開発した。Banks は、働き蜂と女王蜂が共通の幼虫から発達するという Schirach の結果を見出した。そして、それが再現性のあるものであることも確認されたのである。

これらの実験と観察により、ミツバチのカー

スト分化の要因が「氏ではなく育ち」であることが明白になった。カリバチに関しても、カースト分化がミツバチほど顕著ではないものの、栄養条件によりそれが決定されることが明らかとなった (Marchal, 1897)。

アリについてはどうであろうか。種数の多いアリに関しては、育児法が多岐にわたっており、少なくとも数種のアリでは遺伝的なカースト決定のメカニズムがあるかもしれない。Forel (1894) によれば、アリにはミツバチのようなカーストに応じた特別な育房も、将来の女王に与えるローヤルゼリーのような特別な食物もないと指摘している。それゆえに、少なくとも数種のアリに関しては、遺伝的な要因が、そのカースト決定に重要ではないかと思われていた。

20世紀初頭の米国アリ生物学者の第一人者であった William Morton Wheeler は発生学者としてのトレーニングを積んだナチュラリストであった (Evans and Evans, 1970)。Wheeler は、アリ類のカーストの決定に対する遺伝的要因に取り組むのが遅かったが、それは遺伝学者との間に確執があったためである。最終的に、彼に遺伝的要因を含めて考えるメリットがあることを納得させた証拠は、*Acromyrmex octospinosus* のコロニー内に見られる多くの多様な個体の存在であった。

カースト決定は遺伝的か、栄養的か、両方か全体的に見て、膜翅目のカースト決定には栄養や社会的刺激を含む環境要因が優勢であることが示されている (Wheeler, 1986; Wheeler, 1991)。遺伝的要因なのか、栄養的要因なのかという疑問は、栄養と他の環境要因を支持して決着を見たかという点、それも正確ではない。表現型と遺伝子型の概念が明確にされて以来、学問体系も洗練されてきた。

オオハリナシバチの女王カーストが、遺伝的に決定される例はよく引き合いに出される。オオハリナシバチ属においては、ミツバチ属と同じように蜂児は巣盤で養育される。しかし、働き蜂と女王の養育される巣房の大きさや場所には全く区別は無いのである。十分な栄養が与え

られると、最大で約25%か12.5%の割合で女王が生産されるが、このことはカースト分化が2から3の遺伝子座によってコントロールされていることを示唆している (Kerr, 1950). 幼若ホルモンは、すべての幼虫の女王への発達を誘起することができる。このことは、カースト間の遺伝的な差異が、栄養と女王形質発現の誘導の間に横たわる生化学的な連鎖によるものであることを示唆する (Velthuis and Velthuis-Klupell, 1975). 遺伝的に女王であったとしても、もし幼虫時代に与えられる栄養が不良であれば働き蜂として発達することになるので、純粋に遺伝的に決定されるものではない。

### 20世紀中盤における主要な歴史的業績

20世紀の半ばになって生物学上の重要な進歩がたたみかけるように訪れた。それらの歴史的業績として、1) T. Dobzhansky, R. A. Fisher, J. S. Huxley, E. Mayr, S. Wright らによる遺伝学と自然の個体群の生物学の架け橋となる進化論統合の台頭、2) 遺伝的モデルにより、血縁選択が利他行動の進化を許すことを示唆した W. D. Hamilton の学説 (Hamilton, 1964)、3) エクダイソン (Butenand and Karlson, 1954) と幼若ホルモン (Röller et al., 1967) の化学的同定とそれらのホルモンの生理学的役割の解明、そして4) 生物の形質伝播を行う分子としての DNA の同定 (Avery et al., 1944) と DNA の分子構造の中にどのように遺伝情報がコードされているかの解明 (Watson and Crick, 1953) が挙げられよう。

現代の統合説：初期の遺伝学者が発達させた遺伝学説だけでは、進化は説明できなかったもので、自然の個体群に興味をもっていた多くの生物学者が、遺伝学に架け橋を築いた。その結果として、現代統合説あるいは進化的統合説と呼ばれる博物学と遺伝学の様々な観点をお互いに統合した学問領域が形成された (図6)。

遺伝子と利他性：理論的個体群遺伝学の領域において、W. D. Hamilton (図7) は利他行動に関する強靱な理論的基盤を構築した (Hamilton, 1964)。ある遺伝子にとって自分自身が宿っている個体が直接的に繁殖に成功し

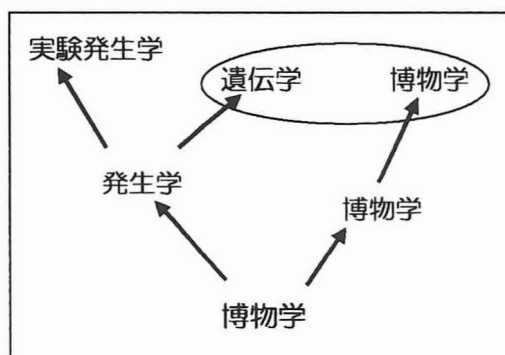


図6 遺伝学と博物学のいくつかの分野の統合



図7 社会性昆虫の不妊カーストの進化に説明を与えたハミルトン教授

なくても、その個体の血縁者 (同じ遺伝子を一定の確率でもっている) がそれに成功すれば、適応度が高まるというものである。不妊のカーストは、同じ遺伝子をつかちもつ血縁者に対して、協力的な行動を示すことにより、自らの適応度を高めていると考えられるのである。Hamilton は、お手伝いによって生じる損失 (C) と利得 (B) の比率が、血縁度 ( $r$ ) より小さくなる ( $C/B < r$ ) という条件が整ったときに、利他行動が進化しやすくなると説明した。1頭の女王の子供たちで構成される社会性昆虫のコロニーでは個体間の血縁度が高いので (女王が一頭の雄蜂としか交尾していない場合には、ハチやアリの仲間は雄が未受精卵から発生する一倍体のため、母と娘よりも姉妹間の血縁度の方が高くなる)、利他行動の進化は起こりやすかったといえるのである。

### カースト決定に関する研究のこれから

ポリフェニズムの進化に対して基本的な解答を与える可能性をもつカースト決定に関する研究は、分子生物学的な技術の開発により、大いに促進された。加えて、今まさに始まろうとしているミツバチのゲノムにおける塩基配列の究明は、高度な社会性昆虫のゲノム分析に応用可能な計算技術の蓄積に一役買うであろう。

遺伝子の作用に影響する環境が、核、細胞そして生物体から外部環境にまで影響を及ぼす。環境要因には、温度、光周性、食物、個体群密度、捕食者の存在 (Gilbert, 2001) が含まれるが、社会性昆虫の場合には社会的環境も重要なものとして挙げられる (Evans and Wheeler, 2000)。一世紀以上も前、Darwin は社会性昆虫のカーストを、彼自身の立てた進化のモデルをテストするために使った。今日においてもなお、カーストは、遺伝子と環境の相互作用の結果としての生物体を考察するいかなる新しい生物学的統合にとって、重要な問題と位置づけられよう。

(翻訳 小野正人 著者の住所は下記参照)

#### 主な引用文献

- Crane, E. 1992. The world's beekeeping - past and present. Pages 1-22 in *The Hive and the Honey Bee* (J. M. Graham, ed.) Dadant & Sons, Hamilton, Illinois.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection*. Murray, London.
- Evans, J. D., and D. E. Wheeler. 1999. *Proc. Nat. Academy of Science (USA)* 96:5575-5580.
- Evans, J. D., and D. E. Wheeler. 2000. *Bioassays* 23:62-68.
- Hamilton, W. D. 1964. *J. Theoretical Biology* 7: 1-52.
- Hölldobler, B., and E. O. Wilson. 1990. *The Ants*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Kerr, W. E. 1950. *Genetics* 35:143-152.
- Passera, L., E. Roncin, B. Kaufmann, and L. Keller. 1996. *Nature* 379:630-631.
- Ratnieks, F. 2001. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 50:467-473.
- Velthuis, H. H. W., and F. M. Velthuis-Klupell. 1975. *Proc. Kon. Ned. Adad. Wetenschappen Ser. C* 78:81-94.
- Volny, V., and D. Gordon. 2002. *Proc. of the Nat. Academy of Science (USA)* 99:6108-6111.
- Watson, J. D., and F. H. C. Crick. 1953. *Nature* April 25:4356.
- West-Eberhard, M. J. 1989. *Annual Review of Systematics and Evolution* 20:249-278.
- Wheeler, D. E. 1986. *American Naturalist* 128: 13-34.
- Wheeler, D. E. 1991. *American Naturalist* 138: 1218-1238.
- Williams, C. M. 1956. *Nature* 178:212-213.
- Wilson, E. O. 1953. *Quarterly Review of Biology*:136-156.
- Wilson, E. O. 1971. *The Insect Societies*. Harvard University Press, Cambridge, MA.

本文は、著者である Wheeler 教授が 2002 年 8 月に開催された第 14 回国際社会性昆虫学会議 (北海道大学, 札幌) において行った基調講演の原稿からミツバチにも関連の深いと思われる部分を抜粋し、日本語に要約したものである。本文に関連性の高い写真も適宜翻訳者の手で加えた。

DIANA E. WHEELER. One hundred years of caste determination in Hymenoptera. *Honeybee Science* (2003) 24(1): 1-6. Department of Entomology, University of Arizona, Tucson, AZ 85721, USA.

The author places our understanding of caste determination in social insects into its historical context. Over the last few centuries, castes have had an interesting relationship with the development of biological thought. Charles Darwin used the existence of sterile castes, and especially of multiple worker castes, as a test of his theory of natural selection (Darwin, 1859). Castes have continued to be seen as an intriguing phenomenon, yet its study tended to take place outside current trends in biology. Today, the existence of castes still raises important questions about development, evolution, levels of selection, and gene by environment interactions.

The original text is written in English and is based on a plenary lecture presented at the 14th International Congress of the International Union for the Study of Social Insects held in Sapporo, Japan, August 2002. Translation and abridgment by M. Ono, Tamagawa University.