

ミツバチコロニーの性比調節機構

佐々木 謙

ハチ目の性決定と子の性比調節

ハチ目の多くの種では、卵の性が受精の有無で決定し(単数倍数性), 母親は受精をコントロールすることにより子の性を操作することができる。単独性ハチ目の種では、母親は産卵時の環境に応じて適応的な性の卵を残すことが知られている(Charnov et al. 1981)。子の適応度は子が成育する環境(特に成育栄養条件や集団の構造)に依存することが多く、その適応度は同じ環境下でも雌雄間で異なることがある。そのため母親には自分の子の繁殖成功度が最大になるような性比を実現するように淘汰がはたらき、その仕組みが進化の過程で残ってきたと考えられる。

一方、ミツバチなどの社会性ハチ目の種では、産卵個体(女王)が自分の子の世話を他個体(ワーカー)に託す。この時、各性への投資

から得られる利益が、女王とワーカーで一致しない場合がある。その場合、女王の産卵性比が成虫の性比にはならない。このように社会性ハチ目の性比に関する研究は、女王とワーカーのそれぞれの意志決定に着目することから始まる。

血縁度非対称性と個体群平衡性比

個体間の遺伝子共有確率を示す単位に血縁度がある。例えば、ヒトの親子の場合、子は母親と父親から遺伝子をそれぞれ半分(0.5)の確率で受け継いでいる。親と子の間の血縁度は0.5となり、同じ親から生まれた兄弟姉妹の血縁度は0.5(母親由来の遺伝子共有確率)+0.5(父親由来の遺伝子共有確率)/2=0.5となる。

ハチ目の性決定様式は単数倍数性であることから、ワーカー(娘)から見た同父母の妹の血縁度(0.75)と同母の弟の血縁度(0.25)の違いが生じる(図1)。ワーカーが性投資を完全にコ

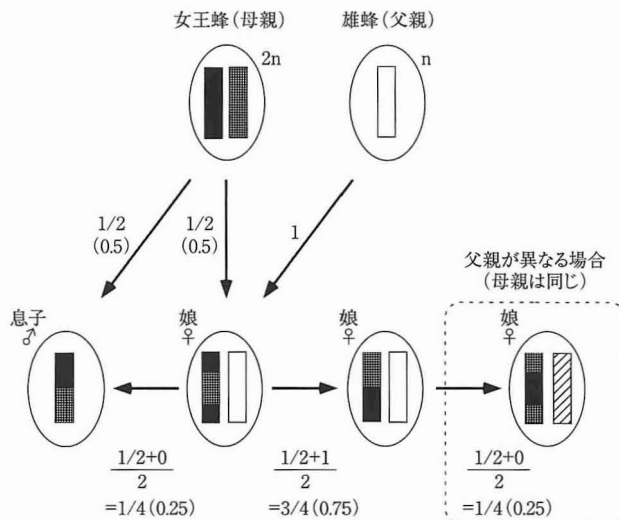


図1 単数倍数性の性決定様式と血縁度

ントロールして、遺伝的により近縁な性に多く投資するように淘汰を受けていると仮定すると、個体群の性投資比は雌：雄=0.75：0.25=3：1になったときに雄と雌の価値が等しくなり平衡になる。一方、女王（母親）から見た娘と息子の血縁度はともに0.5で等しいことから、女王が完全に性投資比をコントロールできる場合には雌：雄=1：1の個体群性投資比が実現する。以上のことから、女王とワーカー間で性投資をめぐる利害対立が生じると予測される(図2A)。

ワーカー間の血縁度は女王の交尾回数や精子利用様式で変わり得る。例えば、女王が2匹の雄と交尾し、その精子を交互に受精に使用しているとすれば、ワーカー間の平均血縁度は $(0.75+0.25)/2=0.5$ になり、ワーカーから見た妹の遺伝的価値が相対的に低くなる(図1, 2B)。このようなコロニーでは、女王の交尾回数が多いほどワーカー間の血縁度が0.25へ近づいていき、ワーカーから見た妹・弟への血縁度の非対称性が小さくなり、女王・ワーカー間の利害対立も相対的に小さくなると考えられる(図2B)。

女王・ワーカー間の性投資比をめぐる利害対立を初めて議論したのはTrivers & Hare (1976)である。彼らは頻度依存的淘汰による性比の進化(Fisher, 1958)と血縁淘汰理論(Hamilton, 1964)を統合して、個体群性投資比について定量的な予測を打ち出したのである。さらにTrivers & Hare (1976)はこの理

論だけでなく、多数の証拠も示した。それらは、ワーカーが性投資比をコントロールしやすいと考えられる単女王制のアリでは性投資比は雌：雄=3：1で、ワーカーによるコントロールを受けにくい単独性カリバチやハナバチ、奴隷狩りをするアリ(他種のワーカーが子育てをする)では、女王の意志が反映したと思われる1：1になっているというものである。現在ではその後のさまざまな実証研究によりTrivers & Hareの説は支持されている。

コロニー性投資比の変異

個体群平衡性投資比の理論をめぐる議論で以前から指摘されていたことの一つに、コロニーの性投資比の大きな変異があった。一般に個体群の大きさが増すにつれて、個々のコロニー性投資比は個体群性投資比に影響を与えにくくなることから、各コロニーの性投資比にかかる頻度依存的淘汰は弱まる。したがって、コロニー性投資比の変異があったとしてもその存在自体は上述の個体群性投資比の理論と矛盾はしない。コロニー性投資比の変異を説明する仮説は、(1)血縁度非対称性の変異、(2)栄養条件に左右される変異、(3)女王とワーカーの力関係の変異、(4)環境によって左右される雌雄の適応度の変異、が提唱されている。これらの仮説は相反するものではないが、コロニー性投資比の変異を生み出す要因はその種の生息環境や生活史によって異なると考えられる。コロニー性投資比

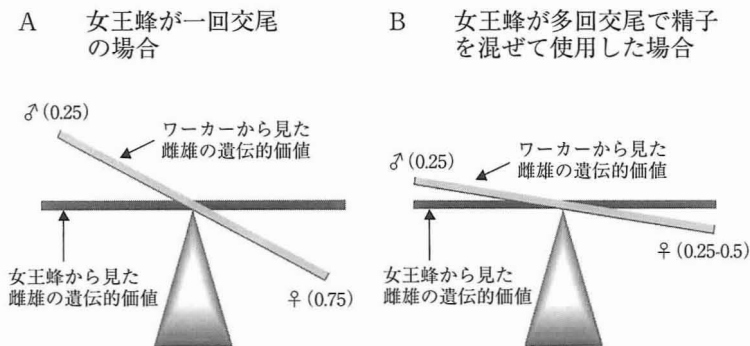


図2 血縁度非対称性と女王・ワーカー間の利害対立
A：女王蜂が一回交尾の場合、
B：女王蜂が多回交尾で精子を混ぜて使用した場合

の理論と検証に関する研究の詳細は紙面の関係上割愛するが、辻 (1993), 長谷川 (1996), 佐々木 (1999) で詳しく紹介されているので、一読することを薦める。

ミツバチの性投資を研究する上での問題点

社会性ハチ目のコロニー性投資比が遺伝構成や環境要因によって変わり得ることはすでに述べたが、ミツバチのコロニーではどのような基準に基づいてコロニーの性投資比が決定しているのだろうか？ また、女王蜂とワーカーの利害対立を実験的に検出することは可能だろうか？ ミツバチを用いてコロニーの性投資比を調べる場合には、考慮しなければならない点がいくつかある。

まず第一の点は、女王蜂の多回交尾とその精子利用様式である。ミツバチの女王蜂が多回交尾し、複数の父親由来の精子を混ぜて使用しているという事実は、結婚飛行時の観察 (Taber, 1955), 表現型マーカーを用いた実験 (Laidlaw & Page, 1984), 分子マーカーを用いた実験 (アロザイム (Page & Metcalf, 1982), ミニサテライト DNA (Sasaki et al., 1995), マイクロサテライト DNA (Estoup et al., 1994) によって、より精密に確かめられている。どの女王蜂も多回交尾を行なうので、ワーカー間の平均血縁度はコロニー毎でそれほど大きな違いは見られないようである。このような平均血縁度の低いコロニーでは女王・ワーカー間の性投資比をめぐる利害対立が理論上小さくなり、その利害対立を実験的に検出することが難しいかもしれない。

第二の点は、生殖虫生産の評価である。今まで議論してきた性投資比は生殖虫 (女王蜂と雄蜂) に対する投資比のことである。一般にワーカーは繁殖に関与しないために、ワーカー生産のための投資量は雌生殖虫の投資とは別に考える必要がある。しかし、ミツバチの場合、分蜂し、新女王は数百のワーカーと共に巣に居残り、旧女王は残りのワーカーを率いて新たにコロニーを創設する。この場合、ワーカー生産や巣への投資も雌生殖虫の投資へ加えるべきかも

しれない。このようにミツバチのコロニーでは、ワーカーの生産がコロニー維持のための投資か、あるいは分蜂群生産への投資であるかを区別する必要がある。

第三の点は、女王蜂による性投資比の評価である。女王蜂は受精をコントロールすることによって卵の性を決定することができ、産卵性比を調節できる。しかし、女王蜂の産卵した受精卵は、ワーカーの世話によって潜在的に新女王にもワーカーにもなり得るので、卵の時点では女王蜂がどのように雌生殖虫へ投資したのかを知ることは難しい。

第四の点は、繁殖可能なコロニーとそうでないコロニーとの区別である。第二の点とも関連するが、小さいコロニーや栄養状態の悪いコロニーでは、雄生殖虫を生産せず、ワーカーのみを生産することがある。このようなコロニーは繁殖に参加していないので、ワーカー生産への投資は分蜂群生産のための投資ではなく、コロニー維持への投資と考えるべきである。

第二・三・四の点からもわかるように、性比調節には、(1)繁殖虫への性投資の配分、(2)繁殖とコロニー維持への投資の配分、との2つの意味がある。女王・ワーカー間の利害対立はどちらの投資配分に関しても理論上起こり得るものであり、両者の利害対立の程度はワーカー間の平均血縁度やコロニーサイズ、コロニーの栄養状態などによって変わり得ると考えられる。

繁殖とコロニー維持への投資配分

ミツバチのコロニーでは、ワーカーの生産を分蜂群生産への投資とするべきかコロニー維持への投資とするべきかの解釈が難しい。また、卵の時点ではどの雌卵も潜在的には雌生殖虫になり得るので、女王蜂の性投資比を考える場合にはさらに解釈は難しくなる。一方、雄は確実に繁殖虫となり、卵の時点でも雄生殖虫への投資として解釈できる。このように雄生産に注目することによって、繁殖とコロニー維持への投資配分を実験的に決定することは可能である。例えば、ミツバチの小さいコロニーでは、雌生殖虫が生産されず (王台が形成されず)、雄生殖

虫のみを生産することが多い。この場合、ワーカー生産はコロニー維持への投資として、また雄生産は繁殖への投資として解釈できる。

繁殖とコロニー維持への投資配分は女王蜂とワーカーでそれぞれ独立して行なわれる。女王蜂は卵の性比を操作し得るので、未受精卵を産卵することで生殖虫に投資することができる。一方、ワーカーは女王蜂が産卵するための巣房の準備や卵の世話を操作することで投資を配分できるのである。このように繁殖とコロニー維持への投資に注目することで、女王蜂とワーカーのそれぞれの投資配分を定量化することができ、コロニー内の女王・ワーカー間の利害対立を検出することも可能である。

女王蜂による性比調節

女王蜂は産卵性比を決定することができ、ワーカーはその卵数の範囲内で性比を操作する。また、ワーカーは通常、女王蜂不在の条件下で雄卵を産卵することはできるが、雌卵を産卵できるのは女王蜂だけである。このように女王蜂の産卵性比がワーカーの性比調節に制約を与えている可能性は否定できず、女王蜂がどのように産卵性比を調節するのかを調べることは、ミツバチのコロニーの性比調節機構を知る上で、重要なことである。

(1) 受精のコントロール

卵の性を決定する受精のコントロールは受精

囊で行われる(図3)。ミツバチの受精囊に関する組織学的研究は多いが(Dallai, 1972), 受精囊の活動がどのような外的刺激によって調節されているかについてはほとんどわかっていない。精子は交尾後、精子の運動と受精囊ポンプの活動によって受精囊へ移動し(Ruttner & Koeniger, 1971), 受精時に精子が放出されるまでそこで貯蔵される。受精囊内では受精囊内壁からの分泌液によって精子の活性は低く保たれ(Poole, 1970; Gessner & Gessner, 1976), 長いものでは10年近くその中で生きることができる。受精時に精子は受精囊から腔内へ放出され、精子は卵門から卵膜へ到達し、卵細胞内へ侵入する。卵は機械的変形刺激により潜在的に発生を開始する能力を持っており、その変形刺激を中央輸卵管で受容することが確かめられている(Sasaki et al., 1997)。このことから、受精卵・未受精卵ともに中央輸卵管で発生開始刺激を受容し、受精卵の場合はその直後に精子を受け入れている可能性が高い(佐々木, 1999)。受精囊からの精子の放出は受精囊バルブの開閉や受精囊バルブの圧力を高める付属腺の分泌(付属腺分泌物は精子の活性を高める機能がある)によってコントロールされていると考えられている(Flanders, 1950)。

ミツバチの巣には、直径の大きな雄用の巣房と直径の小さい雌用の巣房(女王蜂用の巣房の直径も小さい)が存在する。女王蜂の産卵行動を観察すると、女王蜂はまず巣房に頭部と前肢

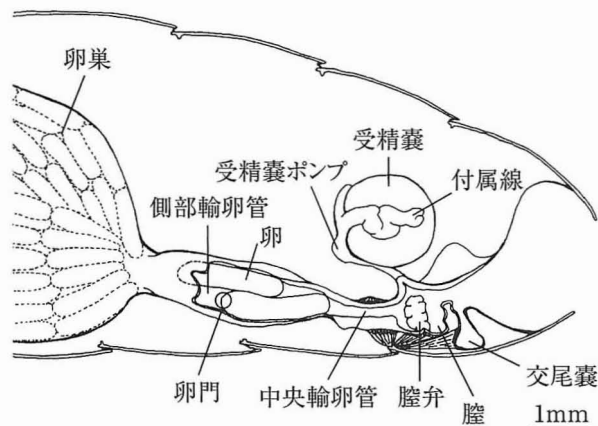


図3 女王蜂の生殖器官

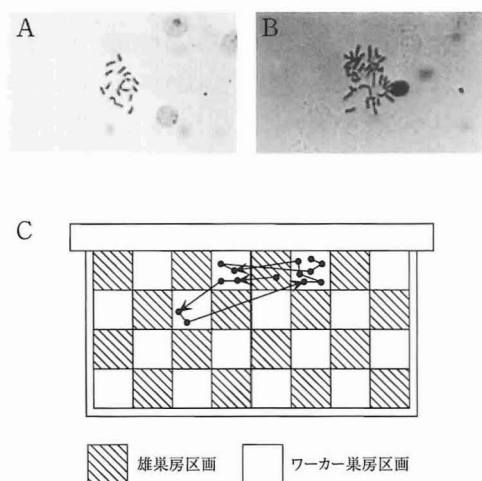


図4 女王蜂による卵の産み分けと実験巣板上での産卵

A: 雄巣房に産下された未受精卵の核型 ($n=16$),
B: ワーカー巣房に産下された受精卵の核型 ($2n=32$),
C: 女王蜂による実験巣板上での産卵。巣板上の黒点は女王蜂の産卵した位置を示している。(Sasaki et al., 1996 より)

を入れ、巣房をチェックする。その後、腹部を巣房に挿入し産卵する。女王蜂は巣房のチェック行動時に、雌雄巣房の違いを識別し、精子の放出を調節している (Koeniger, 1970)。女王蜂は、未受精卵を産卵する際に雄巣房からの外的刺激を用いて精子の放出を抑制している可能性があり、巣房からの刺激が無い時には精子が放出され、受精が起こる (Sasaki & Obara, 1999)。このようにハチ目の雌は通常の昆虫と同様の受精の仕組みを所有し、未受精卵 (雄卵) を産卵する時に受精を抑制する仕組みを進化の過程で獲得した可能性がある。

(2) 雌雄巣房の選択

ワーカーが用意した雌雄巣房に対して、女王蜂は雌雄巣房を選択して産卵性を調節することができる。実験的に同じ面積のワーカー巣房区画と雄巣房区画を交互に組み合わせた巣板を作成し、その実験巣板上で女王蜂に産卵させると、女王蜂はワーカー巣房を好んで産卵する傾向がある (図4)。この巣房選択性は季節で変わり、繁殖シーズン (4-5月) では雄巣房を20-30%の割合で選択し産卵するのに対し、繁殖シ

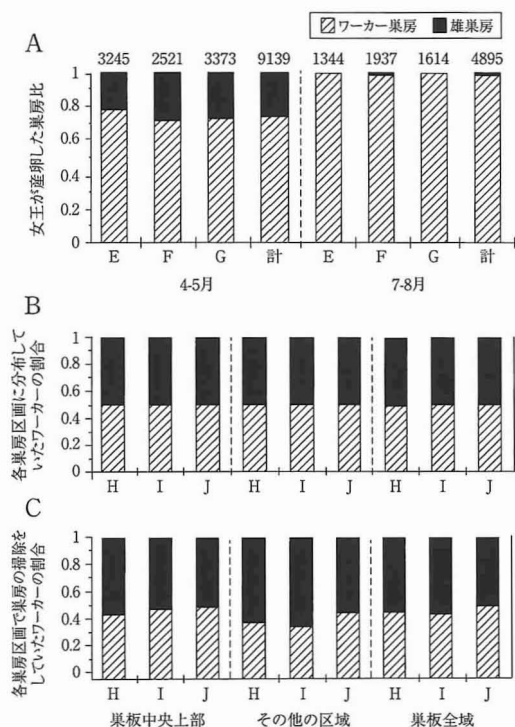


図5 女王蜂によるワーカー・雄巣房選択比

A: 女王 (E, F, G) の季節による巣房選択比の違い。棒上の数字は産卵数を示している。B: コロニー (H, I, J) におけるワーカーの実験巣板上での分布。C: ワーカーの雄・ワーカー巣房クリーニング比 (Sasaki et al., 1996 より)

ーズンの終わり (7-8月) では雄巣房にほとんど産卵しなくなる (図5A; Sasaki et al., 1996)。一方、実験巣板上のワーカーの行動を観察すると、各巣房区画に分布している個体数や巣房をクリーニングしている個体の割合はワーカー巣房区画と雄巣房区画で有意な差は見られない (図5B, C)。したがって、この卵性はワーカーの巣板上の分布や偏った巣房のクリーニングの影響を受けた結果ではなく、女王蜂による巣房選択の結果であると考えられる。

巣の栄養状態は季節を通して変化し、生殖虫生産に最も影響を与える要因である。そこで、巣箱をケージの中で飼育し、人工飼料を用いて巣の栄養状態をコントロールし、女王蜂の産卵性を調べてみると、女王蜂は巣の栄養状態が良い条件下で雄を高い比で産卵することが分かった (図6; Sasaki & Obara, 2001)。ただし、

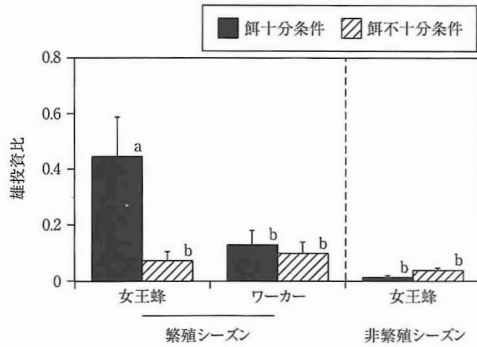


図6 異なる栄養条件下での女王蜂の産卵性比とワーカーによる巣房への投資比

縦軸は繁殖シーズン（6コロニー）と非繁殖シーズン（5コロニー）の平均値と標準誤差が示してある。各棒の右上のアルファベットが異なるペアでは有意差が見られる（ $p < 0.05$ ）。（Sasaki & Obara, 2001より）

このような産卵性比の変化は繁殖シーズンのみで起こり、非繁殖シーズンに同様の実験を行うと、女王蜂は巣の栄養状態に関係なくワーカー巣房のみを選択し、雌卵を産卵する。一方、ワーカーによる巣房への投資比を明らかにするために、同じ面積のワーカー巣礎区画と雄巣礎区画を交互に組み合わせ、各巣礎区画にどれだけロウを盛り、各巣房に投資したのかを調べた。繁殖シーズンでは、ワーカーはある一定の割合で雄巣礎にロウを盛っていたが、その割合は巣の栄養状態が良い条件下でも変わらなかった。そのため、好栄養条件下の巣では、女王蜂の産卵性比（オス比）がワーカーによる巣房への投資比（オス比）を有意に上回る現象が見られた（図6）。このように、女王蜂はワーカーとは独立に性比調節機構を備えており、季節や巣の状況に応じて、コロニー維持のためのワーカー生産から、生殖虫（雄）生産へと切り替えることができると考えられる。

女王・ワーカー間の利害対立は繁殖（雄蜂）とコロニーの維持（ワーカー）への投資をめぐって起こり得る（Crozier & Pamilo, 1996）。数理モデルからの予測では、両者の利害対立は母コロニーの状態が良く、娘コロニーの生存率が高くなるような状況下で大きくなる。この場合、数理モデルは女王蜂による雄への投資がワーカーよりも大きくなると予測している。上記

の実験では、栄養状態の良いコロニーで女王蜂の雄比が高くなり、ワーカーの巣房造りの雄投資比は変わらなかった。この結果は、母コロニーの状態が良い場合に、女王蜂による雄への投資比がワーカーによる投資比よりも大きくなり、女王・ワーカー間の繁殖をめぐる利害対立が生じるという数理モデルの予測を支持している。

(3) コロニー内血縁度の操作

女王の多回交尾によってワーカーから見た雌雄の血縁度非対称性が小さくなると、女王・ワーカー間の繁殖虫の性投資をめぐる利害対立や繁殖とコロニー維持への投資をめぐる利害対立が小さくなる（Crozier & Pamilo, 1996）。交尾回数や精子利用様式は女王蜂が潜在的に操作できるものであることから、女王蜂の多回交尾や精子利用様式がワーカーとの利害対立の緩和を生み、その緩和がミツバチ独自の繁殖様式の進化に寄与した可能性も考えられる。

働き蜂による性比調節

ワーカーは一般にコロニーの性投資比を操作しやすい立場にある。ミツバチの場合、ワーカーは利用可能な雌雄巣房の準備と性差別的な幼虫の世話を行なうことによって、性投資比または繁殖への投資を調節することができる。また、ワーカーは雌幼虫を女王蜂にするか、ワーカーにするかの決定権を握っている。したがって、コロニーの繁殖虫の性投資比は女王蜂がどちらか一方の性のみを生産しない限り、ワーカーが操作していると考えられるべきであろう。

(1) 雌雄巣房比の調節

ワーカーはコロニー内の雄巣房、ワーカー巣房、女王巣房（王台）の数を主に3通りの方法で操作し、巣房比を調節している。

まず第一の方法は巣房造りである。ワーカーは季節やコロニーの規模に応じて巣房の比を調節することが知られている（Free & Williams, 1975）。例えば、繁殖期には雄巣房や王台を多い割合で造り、繁殖虫生産に投資する。またコ

ロニーの規模が小さい場合は、王台を造らず、さらに小さい場合は雄巣房さえも造らなくなり、繁殖を諦めコロニーの維持へ投資するようになる。

第二の方法は巣房の変形利用である。ワーカーは非繁殖期になると、繁殖期に造った雄巣房の入り口にロウをつけて、雌巣房の直径と同じ巣房に変えてしまう。女王蜂がこのような変形巣房へ産卵することはあまりないが、もし産卵すれば受精卵を産下すると考えられる。また、コロニーから女王蜂を除去した場合、ワーカーはワーカー巣房の入り口を下方向へ伸ばしていき、変成王台を造る。これは女王蜂の産卵を操作するための巣房変形ではないが、ワーカーは変成王台の幼虫に対しては女王幼虫と同様の餌を与え、その幼虫は女王成虫になるので、潜在的な繁殖虫生産の調節機構と考えることができる。このように、ワーカーは状況に応じて巣房のタイプを変え、女王蜂による産卵や幼虫のカーストを操作することができる。

第三は巣房を別の用途に利用する方法である。ワーカーは非繁殖期になると、雄巣房に蜜や花粉を充填し、女王蜂の産卵に利用できないようにしてしまうのである。

以上のようにワーカーは女王蜂の産卵の前に利用可能な巣房数を調整することができる。その一方で、女王蜂は限られた巣房の中から自分の産卵すべき性の巣房を選択し、産卵することができる。したがって、コロニー内に利用可能な雌雄巣房が豊富にある状況下では女王蜂の産卵性が実現し、片方の性の巣房のみが利用可能な状況下ではワーカーによる雌雄巣房比がコロニーの一次性比になる可能性がある。

(2) 性差別的な育児行動

ワーカーは女王蜂の産下した雌雄卵をコロニーの状況に応じて性差別的に育てることができる。例えば、ワーカーは繁殖期にコロニーの栄養状態が悪くなると雄幼虫を殺し、食べることもある (Velthuis et al., 1990)。この行動は繁殖を一時的に諦め、コロニー維持に投資を切り替えるためのものであると考えることができる。

ワーカーがブルードの性を成長ステージのどの段階で、何に基づいて識別するのかを明らかにすることは、ワーカーがどのような制約のもとで性投資比を調節するのかを理解する上で重要なテーマである。ワーカーにとってブルードの性の識別が早い成長ステージで行えるほど、コストの少ない操作で効率良く投資が行える。逆に、性の識別が遅くなれば、ワーカーの性投資を操作する時期が遅くなり、結果として性投資を操作することが難しくなる。ミツバチでは、ワーカーは幼虫期に性の識別が可能になることが報告されている (Haydak, 1958)。ワーカーは幼虫の性識別の際に、巣房からの情報を用いておらず、幼虫自体からの情報を用いているようである。

ミツバチのワーカーは幼虫の体表物質に基づいて性差を識別している可能性がある。そこで幼虫の体表物質に対するワーカーの識別能力を調べる行動実験を行なった (図7)。まず、コロニーの雄・ワーカー巣房から幼虫を取り出し、幼虫の体表物質を抽出し、炭化水素と脂肪酸を分画した。ワーカーは匂い物質と砂糖水を連続的に提示されると、その関係をすぐに関連付けて学習し (嗅覚連合学習)、学習が成立すると匂い物質を提示されただけで砂糖水をもらおうと口吻を伸展する。この性質を利用して、ワーカーに雄幼虫の体表物質と砂糖水を連合学習させ、雌幼虫の体表物質を提示した時には砂糖水を与えないようにする。もしワーカーが抽出物質の性差を潜在的に識別できるのであれば、雌幼虫の体表物質を提示されても口吻を伸展させず、また雄幼虫の体表物質を提示されれば口吻を伸展させると予想できる。実験の結果、ワーカーは体表脂肪酸の性差を潜在的に識別できるようである (図7A)。一方、体表炭化水素の性差を十分に識別できるという結果は得られていない (図7B)。また、ワーカーは3日齢幼虫 (LV2) から体表脂肪酸の性差を識別できるようになり、この時期は幼虫の成長率 (体重の増加) が最も高い時期でもある。幼虫の体表物質は幼虫の代謝に依存するので、体表物質の変化は幼虫の成長とリンクしていると考えられる。

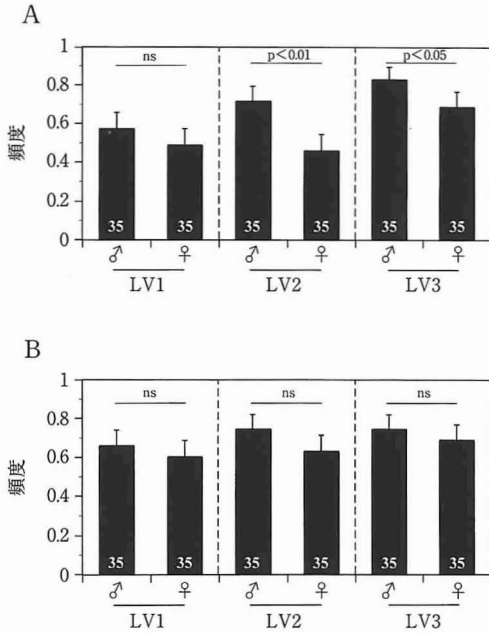


図7 ワーカーによる幼虫の体表物質の性識別
A: 体表脂肪酸に対する性識別, B: 体表炭水化物に対する性識別

縦軸は各条件刺激(♂)に対して吻伸展反応をした頻度を示している。幼虫の成長ステージはLV1 (1-2日齢), LV2 (3日齢), LV3 (4-5日齢)に分けている。棒内の数字は実験に用いた個体数を示している。

ワーカーは幼虫の成長とリンクした情報に基づいて、幼虫の性と識別している可能性がある。

(3) 働き蜂による産卵

ワーカーは女王蜂や幼虫の不在下では、卵巣を発達させ、自ら産卵を行なうようになる。産卵ワーカーは通常、交尾をしていないので、未受精卵のみを産卵し、雄を生産する。この場合、産卵ワーカーは雄巣房を選択して産卵する傾向がある (Page & Erickson, 1988)。ワーカーから産卵ワーカーへのカースト転換は繁殖戦略の転換であり、多大なエネルギーコストが伴うと予想される。カースト転換期には、いくつかの脳ホルモンが脳内で分泌され (Sasaki & Nagao, 2001), その生理作用でワーカーの様々な行動が同時平行的に変わり、その結果、脳の構造にまで影響を与える (Morgan et al.,

1998)。このような多大なコストに対して、高齢のワーカーは卵巣を発達させる前に寿命が尽きてしまうことや生理的制約により若いワーカーよりも多くコストがかかるなどの理由から、カースト転換からの利益が十分に得られない。このような高齢のワーカーは卵巣を発達させにくいことが報告されている (Delaplane & Harbo, 1987)。

性比調節機構の研究の意義と今後の展望

ハチ目の性比調節に関する研究はその進化的要因を明らかにするための数理モデルとその実証研究によって大きな発展を遂げた。これらの数理モデルからの予測を検証するためには、単に自然個体群の調査だけでなく、ワーカー間の平均血縁度やコロニーサイズ、コロニーの栄養状態を実験的に操作するような研究も必要であると思う。また、女王やワーカーによるそれぞれの性投資比を検出するために、両者がどのように性投資比をコントロールしているのかという生理機構についても研究するべきであろう。生理機構を明らかにすることは、単にマイクロなレベルで現象を理解していくというだけでなく、対象となる種が祖先形質を潜在的な性質として受け継いでいるのか、またその行動形質を種の生活史にどのように適応させているのか、といった行動進化の理解に貢献するはずである。今後、性識別や性比調節の仕組みがさらに詳しく解明されれば、近縁種間の比較研究はより充実したものとなっていく、性比調節の進化に働く要因と進化の辿った道のりを照らし合わせて理解できる日が来るかもしれない。

(〒305-8634 茨城県大わし 1-2

独立行政法人農業生物資源研究所・動物生命科学研究所・生体機能グループ・昆虫神経生理研究チーム)

引用文献

- Charnov, E. L., R. L. Los-den Hartogh, W. T. Jones and J. van den Assem. 1981. Nature 289: 27-33.
- Crozier, R. H. and P. Pamilo. 1996. Evolution of Social Insect Colonies, Oxford University Press.
- Dallai, R. 1972. J. Insect Physiol. 21: 89-109.

- Delaplane, K. S. and J. R. Harbo. 1987. *Apidologie* 18: 115-120.
- Estoup, A., M. Solignac and J. Cornuet. 1994. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 258: 1-7.
- Fisher, R. A. 1958. *The Genetical Theory of Natural Selection*, 2nd ed. Clarendon Press.
- Flanders, S. E. 1950. *Sci. Month.* 70: 237-240.
- Free, J. B. and I. H. Williams. 1975. *Anim. Behav.* 23: 650-675.
- Gessner, B. and K. Gessner. 1976. *J. Insect Physiol.* 22: 1469-1474.
- Hamilton, W. D. 1964. *J. Theor. Biol.* 7: 1-52.
- 長谷川 英祐. 1996. 親子関係の進化生態学 (斎藤裕 編), 北海道大学図書刊行会, pp3-27.
- Haydak, M. H. 1958. *Science* 127: 1113.
- Koeniger, N. 1970. *Apidologie* 1: 115-142.
- Laidlaw, H. H. and R. E. Page. 1984. *Genetics* 108: 985-997.
- Morgan, S. M., V. M. B. Huryn, S. R. Downes and A. R. Mercer. 1998. *Behav. Brain Res.* 91: 115-126.
- Page, R. E. and R. A. Metcalf. 1982. *Am. Nat.* 119: 263-281.
- Page, R. E. and E. H. Erickson. 1988. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 23: 117-126.
- Poole, H. K. 1970. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 63: 1625-1628.
- Ruttner, F. and G. Koeniger. 1971. *Z. Verg. Physiol.* 72: 411-422.
- Sasaki, K., T. Satoh and Y. Obara. 1995. *Appl. Entomol. Zool.* 30: 335-341.
- Sasaki, K., T. Satoh and Y. Obara. 1996. *Appl. Entomol. Zool.* 31: 247-254.
- Sasaki, K., H. Sobajima, T. Satoh and Y. Obara. 1997. *Naturwissenschaften* 84: 74-76.
- Sasaki, K. and Y. Obara. 1999. *Zool. Sci.* 16: 735-737.
- Sasaki, K. and T. Nagao. 2001. *J. Insect Physiol.* 47: 1205-1216.
- Sasaki, K. and Y. Obara. 2001. *Insectes soc.* 48: 355-359.
- 佐々木 謙. 1999. *ミツバチ科学* 20: 1-8.
- 佐々木 謙. 1999. *日本生態学会誌* 49: 161-166.
- Taber, S. 1955. *J. Econ. Entomol.* 51: 786-789.
- Trivers, R. L. and H. Hare. 1976. *Science* 191: 249-263.
- 辻 和希. 1993. 社会性昆虫の進化生態学 (松本忠夫, 東正剛 編), 海遊舎, pp146-205.
- Velthuis, H. H. W., F. Ruttner and R. M. Crewe. 1990. *Social Insect: An Evolutionary Approach to Castes and Reproduction* (W. Engels, ed.), Springer-Verlag, pp231-243.
- KEN SASAKI. Mechanisms of sex ratio manipulation in a honeybee colony. *Honeybee Science* (2002) 23(2): 49-57. Insect Neurobiology Laboratory, Physiology and Genetic Regulation Department, Institute of Insect and Animal Sciences, National Institute of Agrobiological Sciences, Tsukuba, Ibaraki 305-8634, Japan.

In social Hymenoptera, the sex ratio of offspring and the proportion of reproductive individuals in a colony can be manipulated by workers. Workers can regulate the sexual production in the colony by adjusting the number of drone, queen and worker cells that they build and by manipulating the amount of care invested in drone broods depending on the season, the colony size and the nutritional status of the colony. Queens can control the number of haploid and diploid eggs laid and the workers are obliged to work within this constraint. The queens, therefore, have the ability to determine when to produce male reproductives or non-reproductives for colony maintenance. To clarify how a queen and workers contribute to sexual production in a honeybee colony, I focus on the following topics: (1) control of egg fertilization by queens in response to external cues, (2) initial sex ratio adjustment by queens, (3) comb construction by workers, (4) sex discrimination of brood by workers. I show the results of behavioural and physiological experiments and discuss on the mechanisms underlying the sex ratio manipulation in a honeybee colony and on the significance of preferential investment in either sex by queens and workers.