

氏名	こばやしちさと 小林知里
学位(専攻分野)	博士(人間・環境学)
学位記番号	人博第403号
学位授与の日付	平成20年3月24日
学位授与の要件	学位規則第4条第1項該当
研究科・専攻	人間・環境学研究科 関連環境学専攻
学位論文題目	Diversification and adaptive significance of maternal plant-manipulation behaviors in Attelabidae (オトシブミ科における植物加工行動の多様化と適応的意義)
論文調査委員	(主査) 教授 加藤 真 教授 松井正文 准教授 市岡孝朗 教授 堀 道雄

論文内容の要旨

白亜紀以降の被子植物の適応放散に呼応するように、植食性昆虫は摂食様式を多様化させたが、中でもとりわけ高度で多様な植物加工行動を進化させたのがオトシブミ科である。オトシブミ科は、雌が産卵時に茎や葉の切断や葉巻き、葉巻きへの共棲菌の接種といった種特有の様々な加工を寄主植物に施し、幼虫は加工された植物片のみを食べて育つ。母親によるこうした植物加工行動の多様化過程と適応的意義を明らかにするために、オトシブミ科の様々な種の分子系統解析と生命表解析、および植物加工の影響を評価する野外実験を行った。

第1章では、内在性植食性昆虫の食性の進化について概観し、オトシブミ科の植物加工行動が示す独自性を指摘した後、加工行動の多様化についてこれまで研究されてきた知見を整理した。

第2章では、核遺伝子(28SリボソームDNA)とミトコンドリア遺伝子(Cytochrome oxidase subunit I)の塩基配列情報を用いて、オトシブミ科61種についての分子系統解析を行った。得られた系統樹からは、(1)植物を切る行動はオトシブミ科の祖先で一回起源し、その後複数の分類群で失われ、(2)植物を切り落とす行動は複数の分類群で何度も独立に進化し、(3)幼虫の食性は茎・葉柄食から潜葉性や種子食・葉巻食等へ進化し、(4)葉巻き行動は複数回起源したが、(5)葉を精巧に折り巻く行動はオトシブミ亜科で一回だけ起源したことが強く示された。

第3章では、オトシブミ科の様々な分類群に属する20種について幼虫期の生命表を比較した。その結果、潜葉性の種では葉を裁断したり切り落とすことで、何も加工しない種よりも幼虫期の寄生率が減少することがわかった。一方で、葉巻き行動は卵と幼虫の生存率の向上に貢献していることが示された。また、オトシブミ科の主な死因は寄生者と捕食者によるものであることが示された。

第4章では、加工様式の異なる20種のオトシブミ科を対象とし、寄生者群集の比較を行った。その結果、寄生者群集は母親による植物加工様式や幼虫食性により大きく異なることが明らかとなった。幼虫が茎に潜孔する種では卵寄生も幼虫寄生も受けなかったが、潜葉性の種では潜在的にヒメコバチ科による幼虫寄生率が高く、その高い寄生率を母親が葉を裁断することによって抑えており、葉を切り落とすことでその効果はさらに高められた。しかし一方で、母親が産卵時に植物を切る行為は、タマゴコバチ科やホソハネコバチ科といった卵寄生蜂を誘引してしまう効果を持つことが示唆された。葉巻き行動は主にヒメコバチ科による幼虫寄生とホソハネコバチ科による卵寄生の回避に効果的であった。チョッキリ亜科では密閉構造の葉巻きの場合にはタマゴコバチ科による卵寄生も回避できたが、オトシブミ亜科では緻密な構造にかかわらず、それに特殊化したタマゴコバチ科の卵寄生蜂による寄生を受けた。

第5章では、葉巻き作製行動に吊り下げ型と切り落とし型という種内二型を持つエゴツルクビオトシブミを用い、その二型間で生存率、寄生率などの様々な比較を行った。その結果、本種の吊り下げ型と切り落とし型という2種類の葉巻き作製行動を維持する選択圧として、2種のタマゴコバチ科卵寄生蜂による樹上と地表の葉巻きへの頻度依存的寄生が重要である

ことが示唆された。また、2種類の葉巻きは葉の堅さに応じて作り分けられていることが示唆された。続く第6章での野外実験により、2種類の葉巻きを葉の堅さに応じて作り分けることは捕食を軽減する効果もあることが示唆された。

第7章では、葉巻きに共棲菌を接種するハギルリオトシブミを用いた実験を行い、ハギルリオトシブミの幼虫の餌となる葉巻きの栄養状態に共棲菌が与える影響を調べた。菌の果たす役割として他の菌-昆虫共生系から推測されるのは、菌によるリグニンやセルロース等の難分解物質の分解機能であるが、ハギルリオトシブミの共棲菌は葉巻きの難分解物質の分解にほとんど貢献しないことが明らかとなった。ハギルリオトシブミの共棲菌は*Penicillium*属の2種であることもわかり、菌の接種は雑菌の制御など、餌の栄養価を高める以外の機能があることが示唆された。

終章の第8章では、オトシブミ科の植物加工行動の進化と多様化について総合考察を行った。まず、オトシブミ科の加工行動の進化については、母親が植物を切断するという行動は寄主植物の防衛反応への対抗手段として起源したと考えられるものの、「産卵部の切り落とし」や「葉巻き」そしてさらには「葉巻きの密閉化」は寄生蜂の攻撃からの回避と深い関わりを持つと考えられることを指摘した。すなわち、幼虫食性が茎食から葉食へ変化したことで幼虫寄生蜂の寄生圧が高まり、「葉を切り落とす」あるいは「葉を巻く」という行動が進化したことが示唆された。また、植物を切って産卵する行動は卵寄生蜂を誘引する結果を招いており、一部の種ではこうした卵寄生蜂を回避するために「葉を巻く」、「葉巻きを密閉する」という行動が進化したと示唆された。特にオトシブミ亜科では、寄主特異性の高いタマゴコバチ科*Poropoea*属の卵寄生蜂との共進化によって加工行動がより複雑化していったと推測された。以上のように、オトシブミ科の高度で多様な植物加工行動は、寄主植物の防衛反応と寄生蜂の攻撃という2つの問題に対する対抗手段として、それぞれの種が置かれた複雑な種間関係の中で進化してきたと考えられる。

論文審査の結果の要旨

植食性昆虫の摂食様式は非常に多様であるが、オトシブミ科甲虫の摂食様式は、子が利用する植物を母親が前もって加工するという点で特徴的である。例えばオトシブミ類は1枚の葉をみごとな技術で念入りに巻き上げてゆき、2時間近くもかけて、ほどけることのない揺籃を作りあげ、幼虫はこの揺籃の内部を食べる。一方、チョッキリ類では葉に産卵して、それを切り落とし、幼虫はその落葉に潜って成長する。このように多様なオトシブミ科の植物加工行動がどのように起源し、どのような選択圧のもとで進化したのか、これまでほとんどわかっていなかった。本学位申請論文は、オトシブミ科昆虫の分子系統解析と生命表解析、および野外実験をもとに、彼らの高度で多様な植物加工様式の適応的意義とその進化過程を明らかにしようとしたものである。

本論文は8章からなっており、研究の背景をまとめた序章に続いて、第2章で、オトシブミ科61種についての分子系統解析を行った。得られた系統樹からは、(1) 植物を切る行動はオトシブミ科の祖先で一回起源し、その後複数の分類群で失われ、(2) 植物を切り落とす行動は複数の分類群で何度も独立に進化し、(3) 幼虫の食性は茎・葉柄食から潜葉性や種子食・葉巻食等へ進化し、(4) 葉巻き行動は複数回起源したが、(5) 葉を精巧に折り巻く行動はオトシブミ亜科で一回だけ起源したことが強く支持された。この研究は、オトシブミ科が生きた植物組織を枯らして利用するようになった系統群であり、よく似た植物加工行動がさまざまな選択圧のもとで何度も起源しているが、揺籃形成のような高度に複雑な行動は1回しか起源していないことを初めて示したものであるとして学術的意義が高い。

第3章では、オトシブミ科の様々な分類群に属する20種について幼虫期の生命表を比較した。その結果、潜葉性の種では葉を裁断したり切り落とすことで、何も加工しない種よりも幼虫期の寄生率が減少することがわかった。一方で、葉巻き行動は卵と幼虫の生存率の向上に貢献していることが示された。この重厚な生命表は、植物加工様式の適応的意義を初めて明らかにしたものであるとして高く評価できる。

第4章では、加工様式の異なる20種のオトシブミ科を対象とし、寄生者群集の比較を行った。その結果、寄生者群集は母親による植物加工様式や幼虫食性により大きく異なることが明らかとなった。この結果は、植物加工様式ごとに寄生蜂群集が異なり、オトシブミ科のそれぞれの系統が異なる植物加工様式を発達させる中で、それぞれ異なった寄生蜂と共進化を遂げてきたことを示した点で、高い独自性と新規性を持っている。

第5章と第6章では、葉巻き作製行動に吊り下げ型と切り落とし型という種内二型を持つエゴツルクビオトシブミを用い、

その二型間で生存要因や寄生率を比較した。その結果、吊り下げ型と切り落とし型という行動の二型を維持する選択圧として、2種のタマゴコバチ科卵寄生蜂による樹上と地表の葉巻きへの頻度依存的寄生が重要であることが示唆された。この結果は、行動多型が寄生蜂の頻度依存的寄生によって維持されていることを示した数少ない研究の一つとして高く評価される。また、ここで登場したタマゴコバチの1種は本申請者自身によって発見され、新種記載されたものである。このわずか1mmに満たない寄生蜂は、オトシブミが揺籃を巻く途中のある一瞬に、オトシブミがあけた産卵孔から侵入して産卵するという驚くべき行動を持っており、そのような発見を導いた観察眼は高く評価できる。

第7章では、葉巻きに共棲菌を接種するハギルリオトシブミを用いた実験を行い、ハギルリオトシブミの幼虫の餌となる葉巻きの栄養状態に共棲菌が与える影響を調べた。この結果は、この共棲菌が雑菌の抑制など、餌の栄養価を高める以外の機能があることを示唆しており、オトシブミ科の植物加工の進化系列に新たな展開があることを示すものとなった。

終章の第8章では、オトシブミ科の植物加工行動の進化と多様化についての総合考察を行い、植物を切断するという行動は寄主植物の防衛反応への対抗手段として起源したと考えられる一方、「産卵部の切り落とし」や「葉巻き」、「葉巻きの密閉化」は寄生蜂の攻撃からの回避と深い関わりを持つと考えられることを示した。オトシブミ科の高度で多様な植物加工行動が、寄主植物の防衛反応と寄生蜂の攻撃という二つの外憂に対する対抗手段として、それぞれの種が置かれた複雑な種間関係の中で進化してきたという結論は、行動生態学への重要な貢献となった。

本論文の5～7章の内容はすでに国際誌に掲載されている（5章はPopulation Ecology, 6章はEcological Research, 7章はEvolutionary Ecology）。

以上のように、本研究は、卓抜した観察眼を持ってなされたオトシブミ類と寄生蜂類の行動観察と、広範なサンプリングと丁寧な昆虫飼育によって可能となった生命表解析、緻密な実験による分子系統解析、周到的な計画のもとで行なわれた野外実験によって、オトシブミ科における植物加工行動の進化を明らかにした重厚で独創性の高い研究であると評価できる。

本申請者が所属する相関環境学専攻自然環境動態論講座の目的の一つは、密接に相互作用する生物同士の共進化の機構と動態を探究することであり、本研究は本講座にふさわしい内容を備えたものと言える。

よって本論文は博士（人間・環境学）の学位論文として価値あるものと認める。また、平成20年1月21日、論文内容とそれに関連した事項について試問を行なった結果、合格と認めた。