

( 続紙 1 )

京 都 大 学	博士 ( 人間・環境学 )	氏名	中瀬 悠太
論 文 題 目	Manipulation of host behavior and host-associated diversification in strepsipteran insects (ネジレバネ目昆虫における宿主行動の操作と宿主が介在した多様化)		
(論文内容の要旨)			
<p>昆虫の著しい多様性の背景には、寄生性昆虫のみごとな多様化の歴史が存在している。成虫が宿主昆虫を探索し寄生する寄生蜂などの捕食寄生性昆虫とは対照的に、ネジレバネ目の昆虫は孵化直後の微小な幼虫が自力で宿主を探索し寄生するという特異な寄生性昆虫である。原始的なグループを除き、ネジレバネの雌は終生寄生性で生涯宿主から離れないため、過度の寄生生活への適応に伴い、さまざまな形態・機能が退化しており、そのことがネジレバネの分類を困難にさせてきた。また、自ら移動することのできないネジレバネの雌は、宿主の生存率や子の寄生成功率を高めるために、しばしば宿主の行動を操作する。本研究では、ネジレバネの寄生生活への適応と宿主利用をめぐる多様化過程を明らかにするため、3科のネジレバネを対象に、個体群動態の追跡、被寄生宿主の行動の観察、多様な分類群のネジレバネの形態観察と分子系統解析を行なった。</p> <p>第一章では、ネジレバネ目昆虫の生活史について概説し、雌が終生宿主を離れないことから、寄生者による宿主行動の操作を検証するのに適した系であることを指摘した。また、膜翅目に寄生するグループ (ネジレバネ科とハナバチネジレバネ科) が特に多様化していることから、これら2科が、宿主の介在した多様化過程を検証するのに適した系であることを概説した。</p> <p>第二章では、ネジレバネの寄生生活への適応様式を明らかにするために、ホソコバネナガカメムシとそれに寄生するコバネナガカメムシネジレバネを対象に生活史と野外個体群動態を調査した。その結果、ネジレバネは一年を通して高い寄生率を示し、被寄生宿主は繁殖能力を失う一方で寿命が伸びることが明らかになった。ネジレバネの寄生は宿主の繁殖に大きな影響を及ぼすため、高い寄生率は宿主の個体群動態に大きく影響している可能性が示唆された。</p> <p>第三章では、ネジレバネが宿主の行動を操作しているかどうかを調べるために、エゾネジレバネに寄生されているニジイロコハナバチを材料に、訪花行動の観察を行った。その結果、エゾネジレバネに寄生された個体は花粉を集めるかわりに腹部をさかんに花になすりつけることが観察された。被寄生ハナバチのこの行動はネジレバネの雌が自らの幼虫を花上に散布するために宿主の行動を操作したものであると示唆された。</p> <p>第四章では、ハナバチネジレバネ科の種の判別と宿主範囲を明らかにするために分</p>			

子系統解析と形態の観察を行なった。その結果、ヒメハナバチを宿主とするネジレバネ属と、コハナバチを宿主とするコハナバチネジレバネ属それぞれの単系統性が支持された。コハナバチネジレバネ属では1種のネジレバネが1種の宿主を利用するのに対し、ネジレバネ属では1種のネジレバネが数種の近縁なヒメハナバチを宿主として利用していた。コハナバチネジレバネ属の寄生は、単独性のコハナバチよりも真社会性のコハナバチで有意に多く、このことは、宿主の社会性がネジレバネの寄生の有無に影響しており、真社会性の宿主を利用することがネジレバネの宿主特異性を高めていることを示唆している。

さらに、第五章では、スズメバチに寄生するネジレバネについて分子系統解析と形態による検討を行った。その結果、アジアには遺伝的・形態的に区別できる2種が見いだされ、それぞれの種の宿主利用様式が異なることを明らかにした。その際未記載であった種については、新種として記載を行なった。また、第六章では、ノミバツタに寄生するネジレバネを日本から初めて見だし、新種として報告した。

最終章である第七章では前章までの結果をまとめ、ネジレバネ目昆虫の種多様性と、宿主利用をめぐる種分化過程について議論した。ネジレバネ目の昆虫には、形態だけでは区別の難しい多くの種が含まれており、種の認識には形態と遺伝情報の両方の検討が必須であることが強調された。また、多くの種は高い宿主特異性を持ち、その種分化には宿主の生態や行動との複雑な相互作用が介在していたことが示唆された。

(論文審査の結果の要旨)

陸上生態系において最も多様な生物は昆虫であるが、その多様性の一翼を担っているのが、寄生性昆虫の多様性である。成虫が宿主昆虫を探索し寄生する寄生蜂などの捕食寄生性昆虫とは対照的に、ネジレバネ目の昆虫は孵化直後の微小な幼虫が自力で宿主を探索し寄生するという、数奇な生活史を持った寄生性昆虫である。ネジレバネは、一般に稀な種がほとんどであることと、寄生生活への適応のために形態が著しく退化していることにより、形態のよく似た種が同一種なのかどうか、あるいは宿主の種ごとに異なる種のネジレバネが寄生しているかどうか、といった重要な分類学的課題が未解決のまま残されていた。

一般に寄生者は、感覚・神経系や運動能力を犠牲にして宿主に寄生する生活様式を選んだために、自らの適応度を高めるためには、宿主の寿命を長くしたり、宿主の死亡率を低めたり、子の新宿主への寄生成功率を高めたりする特別な適応を遂げていることが多い。しかし、ネジレバネが宿主の生理状態や行動を本当に操作しているのかどうかは、ほとんど研究が行われてこなかった。

本研究は、このネジレバネに注目し、ネジレバネの個体群動態や行動の詳細な観察と多様な分類群の分子系統解析を駆使して、ネジレバネが寄生生活を営む上でどのような適応を遂げ、また宿主利用をめぐるどのような多様化を遂げてきたのかを明らかにしようとしたものである。

本研究の第一章では、ネジレバネ目昆虫の生活史について概説し、雌が終生宿主を離れないことから、寄生者による宿主行動の操作を検証するのに適した系であることを指摘した。また、膜翅目に寄生するグループ(ネジレバネ科とハナバチネジレバネ科)が特に多様化していることから、これら2科が、宿主の介在した多様化過程を検証するのに適した系であることを概説している。この章は、ネジレバネの研究の最前線の概説になっていると言える。

第二章では、ホソコバネナガカメムシとそれに寄生するコバネナガカメムシネジレバネの生活史と野外個体群動態を調査し、ネジレバネの寄生が宿主個体の生理条件にどのような影響を与え、またネジレバネの寄生圧が宿主個体群にどのような影響を与えているかを明らかにした。この研究は、ネジレバネが宿主昆虫の野外個体群動態に与える影響を詳細に報告した初めての研究であると評価できる。

第三章では、エゾネジレバネに寄生されているニジイロコハナバチの訪花行動を詳細に観察し、エゾネジレバネに寄生された個体が花粉を集めるかわりに腹部をさかんに花になすりつけることを発見した。その腹部からはネジレバネの幼虫が放出されているはずで、実際にヤマアジサイの花上からネジレバネの幼虫を見いだしている。本来ならば花粉を集めるはずのハナバチが、花粉集めを放棄し、花の上でこのように不思議な行動

をとるという事実は、このハナバチの行動がネジレバネに操られたものであることを示唆している。この発見は、ネジレバネが自らの適応度を高めるために宿主の行動を操作していることを示した初めての業績として評価できる。

第四章では、ハナバチネジレバネ科の多くの種の分子系統解析を行ない、ネジレバネの種の判別とそれらの系統関係を明らかにした。その結果、ヒメハナバチを宿主とするネジレバネ属とコハナバチを宿主とするコハナバチネジレバネ属それぞれの単系統性が支持され、コハナバチネジレバネ属は宿主特異性がきわめて高く、宿主としてとりわけ真社会性コハナバチを多く利用していることが明らかになった。これらの結果は、ネジレバネの種認識に確かな視座を与えたと同時に、宿主の真社会性がネジレバネの高い宿主特異性とそれが介在した多様化をもたらした可能性を示唆している。

本研究は、ネジレバネの生態と進化に言及するだけでなく、伝統的な分類学への貢献にも力を注いでいる。スズメバチに寄生するネジレバネの隠蔽種発見の報告と、ノミバツタに寄生する新種のネジレバネの記載は、ネジレバネの多様性の解明に貢献している。

以上のように本論文は、非常に稀な昆虫の重厚な生態調査と、緻密な分子系統解析を駆使して、ネジレバネ目昆虫の寄生生活への数奇なる適応と、宿主利用をめぐる多様化過程を明らかにした先駆的な業績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、生物同士の相互作用がもたらす生物の多様化機構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26年1月14日、論文内容とそれに関連した事項について試問を行った結果、合格と認めた。

なお、本論文は、京都大学学位規程第14条第2項に該当するものと判断し、公表に際しては、投稿論文が公表されるまでの間、当該論文の全文に代えてその内容を要約したものとすることを認める。

要旨公表可能日： 平成26年 3月 24日以降