

(続紙 1)

京都大学	博士 (理 学)	氏名	林 鎬俊
論文題目	Chemical ecological study on tritrophic interaction networks consisting of omnivores, herbivores and plants (雑食性昆虫-植食性昆虫-植物から構成される三栄養段階相互作用ネットワークの化学生態学的解析)		
(論文内容の要旨)			
<p>捕食性節足動物 (天敵) - 植食性節足動物 (植食者) - 植物という隣接する三つの栄養段階の連鎖によって構成される生物間相互作用 (以下三者系相互作用ネットワーク) においては、単に「食う-食われる」の連鎖だけでなく、天敵と植物間の間接相互作用が重要な要因となっている。間接相互作用の中でも特に、植物が植食者の食害に応答し、誘導的に生産する揮発性物質 (Herbivore-Induced plant Volatiles: 以下HIPVsと省略) は、植食者の天敵を誘引する生態機能を有し、結果的に現在被害を与えている植食者に対する間接防衛となっている。この現象は「植物がボディガードを雇っている」と形容される興味深い植物の防衛戦略である。</p> <p>これまでのHIPVsを介した植物と天敵間の相互作用研究では、おもに肉食者 (専ら植食者を捕食あるいは捕食寄生する生物) に注目が集まっていた。一方、自然界では植食者も植物も餌資源とできる雑食者とよばれるグループが存在し、重要な生態的地位をしめている。しかしながら雑食者が構成する三者系相互作用ネットワークに関する研究は、重要であるにも関わらず、まだほとんど研究が行われていないのが現状である。</p> <p>本研究では、雑食性節足動物-植食性節足動物-植物という三者系相互作用ネットワークの実像を解明するものである。雑食者として、近年生物農薬としての有効性が高く評価されているタバコカスミカメムシ (以下タバコカスミ) を用い、植食者としてはハスモンヨトウ幼虫、ハダニメス成虫、植物としてナスとゴマを用いた。本実験系では、植食者が誘導するHIPVsの生態情報機能と、タバコカスミが誘導するHIPVsの生態情報機能の2つが三者系相互作用ネットワークを駆動すると予測される。そこで本研究では、タバコカスミの捕食行動、選好性については直接観察による行動解析、HIPVsに対する反応は、Y字型嗅覚計 (オルファクトメーター)、揮発性物質の解析は、ガスクロマトグラフ質量分析計 (GC-MS: Gas chromatograph-Mass Spectrometer) を用いて解析した。</p> <p>本論文では、第1章で上記のような三者系相互作用ネットワークの俯瞰を行った後に、第2章では捕食者としての視点から研究がナスを用いて行われている。第2章では、まず植食者としてチョウ目のハスモンヨトウ幼虫を用い、その発育段階と捕食との関連、さらにハスモンヨトウが誘導するHIPVsに対する反応を解析した。弱令期ハスモンヨトウ (1-2令) はタバコカスミの好適な餌であり、4令以降はサイズが大きく捕食できない。タバコカスミが餌種発育段階特異的な雑食者であることを示した。さらにタバコカスミのHIPVsに対する反応性は、「1令食害ナス由来のHIPVs \geq 2令食害ナス由来のHIPVs $>$ 4令食害ナス由来のHIPVs $>$ 健全植物由来の揮発性物質」となり、餌発育段階の利用可能性と一致した。特に1令食害では、食害面積は2令、4令に比べ最小であるにも関わらずHIPVsの放出量は最大で、植物は単なる食害面積ではなく、1令幼虫特異的な食害の何らかのシグナルを受容し、HIPVsの生産性を最大にしていることが明らかになった点は高く評価できる。また餌種として好適なハスモンヨトウ幼虫と捕食はするが好適ではないナミハダニとの餌選好性と両植食者が誘導するHIPVsに対する相対的な反応性も解析し、それらが相関することを明らかにした。また両種のHIPVsの解析も行い、タバコカスミが餌種特異的なHIPVsブレンドに対</p>			

する選好性を遺伝的に持つことも明らかにしている。

第3章では、タバコカスミ自らが誘導するHIPVsに対する反応性を解析している。タバコカスミ誘導性HIPVsに対するタバコカスミの応答を雌雄に分けて、ナス及びゴマを植物として用い解析した。タバコカスミのオスのタバコカスミ誘導性HIPVsへの反応性は、ナス、ゴマともに「メス誘導HIPVs>オス誘導HIPVs>健全株由来の揮発性物質」であった。メス誘導性HIPVsに強く誘引される理由としては、後尾相手の存在と交尾場所のシグナルとして利用している可能性が考えられた。タバコカスミのメスのタバコカスミ誘導性HIPVsへの反応性は、ナス、ゴマともに「メス誘導HIPVs>オス誘導HIPVs=健全株由来の揮発性物質」であった。メスに関するこれらの反応性の適応的な意義は今後の課題である。オス、メス誘導性のHIPVsの解析を行い、雌雄で誘導するHIPVsが量的にも質的にも異なることを明らかにしている。第3章ではさらに第二の捕食者としてタイリクヒメハナカメムシ（以下ハナカメ）を実験系に導入した。ハナカメはタバコカスミと生態的地位が類似した捕食性天敵である。ハナカメは捕食のために水分を必要とし、そのため植物に傷をつけるが、植物のみでは生育できない捕食性の昆虫である。ハナカメはタバコカスミの若虫を旺盛に捕食し、重要なギルド内捕食さであることが判明した。さらにハナカメはタバコカスミ誘導性のHIPVsに誘引されることも解明している。ハナカメ（捕食者）-タバコカスミ若令（雑食者：被食者）-植物さん者相互作用系が成立しており、タバコカスミ誘導性のHIPVsには生態学的なコストが潜在することを明らかにした。

第4章では、雑食者ならではと言えるHIPVs媒介性の相互作用を解明している。タバコカスミは自らが誘導するHIPVs（ナスおよびゴマ由来）をチョウ目幼虫の卵（動物性餌資源）とともに経験することで、その後、同種植物が餌種（研究ではハスモンヨトウ幼虫）の食害によって誘導生産するHIPVsに対する選好性を顕著に高めることを発見した。これはナスでもゴマでも同様の現象が認められ、タバコカスミの雑食者ならではの自己誘導性HIPVsを用いた餌探索戦略であると言える。さらに動物性餌資源がない条件での経験でもハスモンヨトウ誘導性HIPVsに対する反応に影響を与えることを発見している。ナスを用いて実験した場合は、経験の長さによってハスモンヨトウ誘導性HIPVsに対して、誘引、無反応、忌避と様々な嗅覚応答を示した。ゴマを用いた実験では誘引性を確認しており、植物種による特異的な反応といえる。

第5章では、2-4章までの結果と考察をふまえて、タバコカスミ-ハスモンヨトウ幼虫・ナミハダニ成虫-植物（ゴマ、ナス）三栄養段階相互作用ネットワークの全体像とその特異性を浮き彫りにした。従来の捕食者-植食者-植物三栄養段階相互作用ネットワークに比べ、はるかに複雑かつダイナミックに変動する様子を世界に先駆けて明らかにしたものである。

(続紙 2)

(論文審査の結果の要旨)

博士論文は5章から構成され、第1章は緒言、第2章は捕食者の視点から見たタバコカスミの行動、第3章は植食者の視点から見たタバコカスミの行動、第4章は、雑食者ならではの間接相互作用に関する研究が報告されている。第5章は、総合考察である。2-4章における研究成果はいずれもオリジナルなものであり、第2章の成果は国際科学雑誌Biological Controlに2015年に掲載されている。また3、4章も国際科学雑誌への掲載が可能な独創的な成果、内容となっている。よって、本論文は博士(理学)の学位論文として価値あるものと認める。また、平成28年1月28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、(平成28年7月1日までの間)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： 年 月 日以降