

(続紙 1)

京都大学	博士 (理学)	氏名	小林卓也
論文題目	Evolution of host use and its ecological consequences in fungivorous ciid beetles (菌食性甲虫ツツキノコムシ類における寄主利用の進化とその生態的帰結)		
(論文内容の要旨)			
<p>異なる栄養段階間の消費者-資源の相互作用は普遍的に存在し、生物の多様性を形成する重要な要因である。特に、陸上で最も繁栄した分類群である昆虫では、寄主 (餌資源かつ生活場所となる他の生物) との相互作用がその進化の歴史の中で重要な役割を果たしてきたと考えられている。昆虫と菌類の相互作用は長い歴史をもち、子実体 (キノコ) 等を摂食する菌食性は昆虫の広い分類群でみられる。しかしながら、昆虫と菌類の相互作用が昆虫の進化および生態的プロセスにどのように影響したのかはほとんど調べられていない。</p> <p>ツツキノコムシ (甲虫目: ツツキノコムシ科) は全世界的に分布する菌食性昆虫であり、ほとんどの種が全生活史を通じて多孔菌類などの子実体に依存する。また多くの種は限られた属の菌類の子実体を寄主とすることが知られている。本研究では菌食性甲虫のツツキノコムシ類に焦点を当て、寄主利用の進化パターンと寄主特異性、その生態的帰結を明らかにする事を目的とした。</p> <p>まず、ツツキノコムシ科における寄主菌利用の進化パターンを明らかにするため、ゲノム中の超保存的領域 (UCEs) および、3 遺伝子領域の配列データを用いて系統関係を推定した。祖先形質推定解析から、利用寄主菌の進化的な保存性が高いことが示された。この結果は菌食昆虫において、寄主転換を制約するような菌類子実体食への適応が存在することを示唆している。</p> <p>次に、より詳細なレベルでの寄主特異性を明らかにするため、日本に生息する <i>Octotemnus</i> 属に焦点を当て、近縁種間での寄主利用の違いを調べた。ミトコンドリア及び核遺伝子座を用いた系統解析から、これまで <i>O. laminifrons</i> とされていたものの中には、複数の系統群が含まれることが分かった。これらの系統群間にはオス交尾器等の形態形質にも差異が確認された。タイプ標本に基づく分類学的検討の結果として、3 新種 <i>O. assimilis</i> Kobayashi & Sota、<i>O. crassus</i> Kobayashi & Sota、<i>O. kawanabei</i> Kobayashi & Sota を記載した。野外における寄主利用調査の結果、<i>Octotemnus laminifrons</i> とこれら3新種の間には寄主とする菌種やその利用幅の違いがあることが明らかになった。加えて、RAD-seq を用いた系統解析に基づく寄主利用の祖先形質推定から、一部の系統で寄主利用の特殊化が生じていたことも示唆された。この結果は、広食性が一般的であるとされてきた菌食性昆虫においても、高い寄主特異性が普遍的に存在する可能性を示している。</p> <p>さらに近縁種間での寄主利用の違いが個体群・群集動態に及ぼす効果を調べるため、上記の <i>Octotemnus</i> 属のうち同所的に生息する3種の集団遺伝構造をマイクロサテライトマーカーを用いて比較した。生態的に特殊化した種 (寄主利用幅の狭い種) はジェネラリスト種 (寄主利用幅の広い種) に比べて森林の非連続性に対する感受性が高いという予測を検証した。景観遺伝学的解析から生息地構造 (森林の非連続性) が空間遺伝構造に与える影響は、近縁種間でも対照的に異なることが明らかになった。これらの種間での違いは寄主利用幅および移動分散能力の違いにより説明することができた。</p> <p>本研究の結果は、ツツキノコムシ類における利用寄主の進化的シフトの歴史と寄主利</p>			

用の保存性（2章）、高い寄主特異性（3章）、そして利用寄主の違いがもたらす個体群と群集構造への潜在的なインパクト（4章）を明らかにした。硬質な多孔菌を利用する甲虫では、軟質なキノコを利用する昆虫に比べて、特異性の高い相互作用が見られることが知られている。しかしながら、本研究で示されたような進化的な時間スケールにわたり、かつ分類群特異的な相互作用はこれまで知られていなかった。植食性昆虫では、寄主特異性とその進化的保存性は寄主植物の化学物質と栄養組成に対する適応の結果だと考えられている。菌食性昆虫で観察されたパターンが植食性昆虫のものと同様のメカニズムから生じているかは不明であるが、これらの結果は少なくとも菌類に対する特異的な適応が存在する事を示唆している。本研究は、陸上生態系における主要な要素である昆虫と菌類の相互作用の進化パターンと多様性、および生態的プロセスに対する潜在的な役割を明らかにした。

(論文審査の結果の要旨)

昆虫の多様性の背景には、食性の多様化がある。とくに多様な顕花植物の進化に対応した植食性の進化は、白亜紀以降において、昆虫の種の多様化を促進したと考えられている。植食性ととも注目すべき主要な食性は菌食性である。とくに多様なキノコ類は、窒素を多く含む栄養豊富な食料を提供するとともに、小さな昆虫にとって格好の棲家を提供している。菌食性に特殊化した昆虫は、いくつかの分類群に並行して進化している。しかしながら、菌類と菌食性昆虫の関係に関しては、まだ十分な理解が得られていない。例えば、植物と植食者の関係においては、植物は食害を防ぐために、化学防御物質を含む多様な防御機構を進化させているが、昆虫は植物の防御を打ち破るために特殊な適応を遂げ、特定の植物だけを食べるスペシャリストに進化している種が多い。また、このような特殊な適応は系統進化を通して保持され、利用する植物が近縁種間でほとんど変わらないという、系統的保守性がしばしばみられる。一方、菌類に関しては植物のような顕著な被食防御機構は知られておらず、特定の菌食性昆虫と菌類の間に、植食性昆虫に見られるような系統的保守性があるかどうかは分かっていない。菌食性の進化が、昆虫の種多様化にどのように関係しているかを明らかにするためには、近縁な菌食性昆虫種間の寄主利用と種分化過程の詳細な研究が必要である。

申請者は、多孔菌類を餌・棲家として利用するツツキノコムシ科の甲虫類を対象として、種の多様化と寄主利用の実態を明らかにしようとした。申請者は、ツツキノコムシ科の上位分類群の関係を、分子系統解析によって解明し、得られた分子系統樹を基にして、菌食性の進化傾向を分析した。これまでの研究で、ツツキノコムシ科が利用する菌類は6個のグループに分けられることが知られていたが、利用する菌類群は、系統分化を通して保持される傾向があった。すなわち利用する菌類に関する系統的保守性が認められた。このことは、特定の菌類群を利用する上で何らかの特殊な適応が有効であった可能性を示唆する。次に申請者は、近縁種間での寄主利用の分化に焦点をあて、*Octotemnus*属の種分化と寄主利用の関係を調べた。カワラタケ、クジラタケなどの多孔菌類を利用する*Octotemnus laminifrons*は、詳細な形態解析、分子系統解析により4種を含むことが判明し、3種が新種として申請者により記載された。4種はそれぞれ利用する菌類の範囲が異なっており、3種は利用する菌種に限られスペシャリスティックであったが、1種は他の種が利用する菌類を全て利用するジェネラリストであった。このように近縁種間で、利用する菌種が分化していることは、菌食性においても寄主特異的な進化が起きていることを示唆する。最後に、申請者は、同じ地域に生息する*Octotemnus*属3種の集団遺伝学的構造を調査し、寄主利用パターン(スペシャリストとジェネラリストの違い)と集団遺伝学的構造の関係を分析した。その結果、利用できる寄主範囲が狭いスペシャリストは、ジェネラリストに比べ移動分散の制約を強く受け、集団間の遺伝的分化が促進されるという予測に一致する結果が得られた。

申請者の研究は、大量シーケンス技術を利用した高精度の分子系統解析や、詳細な形態解析を行い、ツツキノコムシ科の系統分類に新知見をもたらすと同時に、菌食性の実態と進化傾向についても重要な新知見をもたらした。本学位申請論文はこのような新規性のある結果と優れた考察を含んでいるものと判断される。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31年1月16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。

要旨公表可能日： 年 月 日以降